



به‌زراعی کشاورزی

دوره ۱۸ ■ شماره ۱ ■ بهار ۱۳۹۵

صفحه‌های ۲۱۸-۲۰۳

تأثیر پوترسین و اسپرمین بر تحمل به خشکی بادام و هلو

سمیه امرایی تبار^۱، احمد ارشادی^{۲*}، ته‌مین رباطی^۳

۱. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

۲. دانشیار گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

۳. دانشجوی سابق کارشناسی، گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

تاریخ وصول مقاله: ۱۳۹۳/۱۲/۲۵

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۴/۰۲/۲۶

چکیده

این پژوهش به منظور بررسی اثر پوترسین و اسپرمین روی برخی خصوصیات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدان بادام رقم 'ربیع' و هلو رقم 'آلبرتا' تحت تنش کم‌آبی انجام شد. فاکتور اول، رژیم آبی در دو سطح (۸۰ و ۵۰ درصد آب فراهم خاک) و فاکتور دوم، کاربرد پلی‌آمین‌ها (پوترسین ۰/۱، اسپرمین ۰/۱، اسپرمین ۱ میلی‌مول بر لیتر و شاهد) بود. تنش کم‌آبی باعث افزایش بیشتر نشت یونی در برگ‌های هلو نسبت به بادام شد. در تنش کم‌آبی، کاربرد پلی‌آمین‌ها منجر به کاهش نشت یونی برگ هر دو گونه شد. غلظت کربوهیدرات‌های محلول، پرولین و پروتئین‌های محلول در برگ‌های بادام تحت تنش کم‌آبی بیش از هلو افزایش یافت. کاربرد اسپرمین تأثیر بیشتری بر افزایش غلظت تنظیم‌کننده‌های اسمزی نسبت به پوترسین داشت. تحت تنش کم‌آبی فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز هر دو گونه افزایش یافت و فعالیت هر سه آنزیم تحت تنش کم‌آبی در بادام نسبت به هلو بیشتر بود. حداکثر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان پس از محلول‌پاشی با غلظت‌های مختلف اسپرمین مشاهده شد. کاربرد اسپرمین و پوترسین از طریق افزایش تنظیم‌کننده اسمزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان باعث کاهش درصد نشت یونی سلول‌ها و افزایش تحمل به خشکی هر دو گونه شد.

کلیدواژه‌ها: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، پلی‌آمین‌ها، تنظیم‌کننده اسمزی، کم‌آبی، نشت یونی

۱. مقدمه

تنش کم آبی، یکی از مهمترین تنش های محیطی مؤثر بر بهره‌وری کشاورزی در سراسر جهان است [۳۱]. کمبود آب رشد و نمو گیاهان را تحت تأثیر قرار داده و محصول آنها را کاهش می‌دهد [۱۹]. گیاهان مقاوم راهبردهای مولکولی و فیزیولوژی مختلفی را برای مقابله با تنش کم آبی به کار می‌برند. از جمله پاسخ های گیاهان در مقابل شرایط کم آبی، تولید آبسزیک اسید (ABA)، تجمع تنظیم‌کننده‌های اسمزی نظیر پرولین، پلی‌آمین‌ها، قندهای محلول، گلیسرول و بتائین گلايسين می‌باشد [۳۵].

در بین انواع مختلف تنظیم‌کننده‌های سازگاری، پلی‌آمین‌ها به عنوان گروهی از مؤثرترین ترکیبات در پاسخ به تنش‌های زنده و غیرزنده شناخته شده‌اند [۴۲]. پلی‌آمین‌های معمول شامل پوترسین (دی‌آمین)، اسپرمیدین (تری‌آمین) و اسپرمین (تترآمین) می‌باشند که حضور و نقش آنها در بسیاری از گیاهان تأیید شده است [۴۳]. پلی‌آمین‌ها در اسیدیته سلولی (خنثی) به صورت پلی‌کاتیون می‌باشند که می‌توانند به مولکول‌های با بار منفی از جمله پروتئین‌ها، گروه فسفات اسیدهای نوکلئیک، فسفولیپیدهای غشاء و پلی‌ساکاریدهای پکتینی متصل شوند [۴۲]. از طرف دیگر، پلی‌آمین‌ها به خاطر اثرات ضدپیری که ناشی از خاصیت آنتی‌اکسیدانی و خنثی‌کنندگی اسید آنها است، به خوبی شناخته شده‌اند [۴۰]. شواهدی برای نقش مستقیم پلی‌آمین‌ها در سازگاری گیاهان به تنش‌های زنده و غیرزنده ارائه شده است. پلی‌آمین‌ها می‌توانند از طریق جذب رادیکال‌های آزاد، ثبات و پایداری پروتئین‌ها و غشاءهایی مانند غشای تیلاکوئیدی، تنظیم کانال‌های کاتیون پتاسیم (K^+) در روزنه‌ها و جلوگیری از باز شدن آنها در افزایش تحمل گیاهان به تنش کم آبی نقش ایفا کنند [۲۱]. پلی‌آمین‌ها صدمات اکسایشی ناشی از تنش شوری را به وسیله افزایش فعالیت

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و جلوگیری از پراکسیداسیون لیپید غشاء کاهش می‌دهند [۱۳].

پلی‌آمین‌ها باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدانی در نهال‌های هلو - بادام GN15 شده و از این طریق باعث افزایش تحمل این پایه به تنش شوری شدند [۴۶]. تیمار نهال‌های کلثوپاترا ماندیرین (پایه مرکبات نسبتاً مقاوم به شوری) با بازدارنده‌های بیوستز پلی‌آمین‌ها تحمل به تنش شوری را در این گیاه کاهش داد، اما همزمان تیمار با پلی‌آمین‌های خارجی مقاومت را احیا کرد [۱۳]. نهال‌های انگور رقم 'کاهلی کرکناح'^۱ که دارای سطوح بالایی از پلی‌آمین‌ها هستند نسبت به نهال‌های انگور رقم 'گلب - ساردوک'^۲ با سطوح پلی‌آمین پایین تحمل بیشتری در برابر تنش کم آبی از خود نشان دادند [۴۳]. کاربرد پلی‌آمین روی برنج تحت تنش کم آبی باعث فعال‌سازی آنزیم‌های پاکسازی پراکسید هیدروژن شد و از این طریق، ضمن جلوگیری از تخریب پروتئین‌ها و پراکسیداسیون غشاء، تحمل به کم آبی را افزایش داد [۲۴]. هنگامی که بوته‌های متحمل نخود و حساس سویا در معرض تنش کم آبی قرار گرفت، سطوح داخلی پلی‌آمین‌ها در نخود نسبت به سویا به میزان قابل توجهی افزایش یافت و در هر دو بوته با کاهش سطوح پلی‌آمین‌ها صدمات ناشی از تنش بیشتر شد [۳۸]. محلول‌پاشی پوترسین و اسپرمیدین باعث افزایش تحمل به خشکی در بوته‌های سویا شد و اثرات ناشی از تنش را کاهش داد. در دانه‌های جو که با اسپرمیدین تیمار شده بودند، فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و گایاکول پراکسیداز تحت تنش کم آبی افزایش یافت و به این طریق، پلی‌آمین‌ها توانستند آنزیم‌های پاکسازی H_2O_2 را فعال کرده و تحمل به کم آبی را افزایش دهند [۳۲].

لذا باتوجه به سودمندی کاربرد پلی‌آمین‌ها در تحمل به

1 kahli kerkennah
2 Guelb sardouk

تنش‌های غیر زیستی، هدف از انجام پژوهش حاضر، بررسی اثرات پوترسین و اسپرمین بر فعالیت آنزیمی، تغییر در غلظت تنظیم‌کننده‌های اسمزی و میزان خسارت به غشاءهای سلولی نهال‌های بادام و هلو تحت تنش رژیم‌های آبی مختلف می‌باشد.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی و تیمارها

این پژوهش به منظور بررسی تأثیر پوترسین و اسپرمین بر تحمل به خشکی بادام و هلو به صورت یک آزمایش فاکتوریل، در قالب طرح کاملاً تصادفی و به روش کشت گلدانی، در دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا، همدان در سال ۱۳۹۲ انجام شد. فاکتور اول گونه گیاهی شامل: ۱ - بادام رقم محلی 'ربیع'، ۲ - هلو رقم 'آلبرتا' و فاکتور دوم شامل دو رژیم آبی: ۱ - حفظ رطوبت به میزان ۸۰ درصد آب فراهم خاک (شاهد)، ۲ - حفظ رطوبت به میزان ۵۰ درصد آب فراهم خاک و فاکتور سوم شامل پنج

سطح محلول‌پاشی: ۱ - شاهد (آب مقطر)، ۲ - پوترسین ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر، ۳ - پوترسین ۱ میلی‌مول بر لیتر، ۴ - اسپرمین ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر و ۵ - اسپرمین ۱ میلی‌مول بر لیتر بودند. این آزمایش شامل ۲۰ تیمار و سه تکرار بود و هر واحد آزمایشی شامل سه گلدان، هر یک حاوی یک دانهال بود. بذر هر دو رقم بادام 'ربیع' و هلو 'آلبرتا' از تک درخت جمع‌آوری شدند. در هر گلدان ۷/۵ لیتری ترکیب خاکی شامل: خاک زراعی، ماسه و کود دامی پوسیده به ترتیب با نسبت‌های ۱:۱:۳ ریخته شد. بافت خاک تهیه شده از نوع لومی شنی بود. خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده در پژوهش در جدول ۱ نشان داده شده است. پس از رسیدن دانهال‌ها به مرحله هشت برگی، تیمارهای آبی با سطوح تعیین شده برای دو دوره متوالی (هر دوره به مدت ۱۰ روز) روی آنها اعمال شد.

جدول ۱. خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده در پژوهش

بافت خاک	pH	هدایت الکتریکی (ds.m ⁻¹)	کربن آلی (%)	نیترژن (%)	فسفر قابل جذب (ppm)	پتاسیم قابل جذب (ppm)
لومی شنی	۷/۸	۰/۷۱۲	۱/۸۱	۰/۰۹۳	۴/۰۸	۴۶۷/۵

برای تعیین سطوح آبیاری از روش وزنی کلارک و همکاران استفاده شد [۲۱]. جهت تعیین وزن گلدان‌ها در هریک از رژیم‌های آبی، میزان رطوبت نمونه خاک در ظرفیت زراعی (FC) و نقطه پژمردگی دائم (PWP) با استفاده از دستگاه صفحه فشاری^۱ تعیین شد و پس از محاسبه رطوبت وزنی و آب در دسترس نمونه خاک، وزن نهایی گلدان‌ها در هر یک از رژیم‌های آبی محاسبه شد.

1. Pressure plate

پس از رسیدن خاک گلدان به سطح رطوبتی ۸۰ و یا ۵۰ درصد، گیاهان در این شرایط رطوبتی به مدت سه روز حفظ شده و طی این مدت با غلظت‌های مختلف پوترسین و اسپرمین به صورت روزانه و طی سه روز متوالی محلول‌پاشی شدند. در طی این سه روز آبیاری جبرانی برای حفظ رطوبت گلدان‌ها در سطح هر یک از رژیم‌های آبی انجام شد. برای جلوگیری از تبخیر آب، سطح گلدان‌ها با فویل آلومینیومی پوشانده شد. پس از پایان تیمارها،

برگ‌های سالم و بالغ هر نهال از گره سوم تا ششم ساقه اصلی انتخاب و جمع آوری شدند. نمونه‌های مورد نیاز برای اندازه‌گیری صفات بیوشیمیایی به فریزر -۸۰ درجه سانتی‌گراد منتقل شدند و تعدادی از برگ‌های تازه نیز برای اندازه‌گیری درصد نشت یونی جمع‌آوری شد.

اندازه‌گیری نشت یونی

به منظور اندازه‌گیری نشت یونی از روش لوتس و همکاران استفاده شد. بدین منظور از برگ‌های کاملاً توسعه یافته پنج قطعه با ابعاد یک سانتی‌متر تهیه شد و پس از قرار گرفتن در ظروف شیشه‌ای حاوی ۴۰ میلی‌لیتر آب مقطر به مدت ۲۴ ساعت روی شیکر با سرعت ۱۰۰ دور در دقیقه قرار داده شدند. سپس هدایت الکترولیتی اولیه (EC_1) با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری هدایت الکتریکی (مدل اینولب^۱ ۷۲۰ ساخت کشور آلمان) قرائت شد. سپس نمونه‌ها به مدت ۲۰ دقیقه در اتوکلاو با دمای ۱۲۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شدند و مجدداً هدایت الکترولیتی آنها (EC_2) خوانده شد. در نهایت درصد نشت یونی از طریق رابطه زیر محاسبه شد [۳۴].

$$\text{درصد نشت یونی} = EC_1/EC_2 \times 100$$

اندازه‌گیری پرولین

اندازه‌گیری پرولین به روش بیتس و همکاران انجام گرفت [۱۷]. ابتدا به ۰/۵ گرم از نمونه‌های برگ که در مجاورت ازت مایع کاملاً خرد شده بود، ۱۰ میلی‌لیتر اسید سولفوسالسیلیک سه درصد اضافه شد. آنگاه نمونه‌ها به مدت ۱۰ دقیقه با سرعت ۳۵۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شدند. دو میلی‌لیتر از عصاره بالایی برداشته و به آن دو میلی‌لیتر اسیداستیک و دو میلی‌لیتر معرف نین‌هیدرین (۱/۲۵ گرم نین‌هیدرین + ۳۰ میلی‌لیتر اسیداستیک

گلاسیال + ۲۰ میلی‌لیتر اسیدفسفریک شش مولار) اضافه شد. آنگاه نمونه‌ها به مدت یک ساعت درون حمام آب‌گرم 80°C قرار گرفته و چهار میلی‌لیتر تولوئن به هر کدام از لوله‌ها اضافه شد. در نهایت از فاز بالایی، دو میلی‌لیتر برداشته و توسط دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل کری ۱۰۰، استرالیا)^۲ در طول موج ۵۲۰ نانومتر مقدار جذب خوانده شد. غلظت نهایی پرولین برحسب میکرومول بر گرم وزن تر محاسبه شد.

اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول

جهت اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های محلول برگ از روش پاکوین و لچاسر استفاده شد [۳۹]. ابتدا ۰/۵ گرم از بافت تازه برگ با پنج میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد در هاون چینی ساییده شد. سپس قسمت بالایی محلول جدا شده و مجدداً با افزودن پنج میلی‌لیتر اتانول ۷۰ درصد به رسوبات قبلی استخراج صورت گرفت. این عمل یک بار دیگر تکرار شد. پس از استخراج، ۰/۱ میلی‌لیتر عصاره الکلی با دو میلی‌لیتر آترون تازه تهیه شده (۱۵۰ میلی‌گرم آترون + ۱۰۰ میلی‌لیتر سولفوریک اسید ۷۲ درصد) مخلوط گردید. این محلول ۱۰ دقیقه در حمام آب جوش قرار داده شد و سپس میزان جذب آن با اسپکتروفتومتر در طول موج ۶۲۵ نانومتر قرائت شد. در نهایت با استفاده از منحنی استاندارد تهیه شده از غلظت‌های مختلف ساکارز، غلظت کربوهیدرات‌های محلول برحسب میلی‌گرم در گرم وزن تر برگ محاسبه شد.

اندازه‌گیری پروتئین‌های محلول برگ

برای اندازه‌گیری پروتئین‌های محلول برگ از روش برادفورد استفاده شد [۲۰]. بدین‌منظور، ۰/۵ گرم بافت برگ با پنج میلی‌لیتر بافر استخراج (تریس با غلظت یک

2. Cary 100, Australia

1. Ino lab

میلی مولار و اسیدیته برابر هفت)، در هاون چینی کاملاً له شده و این مخلوط به مدت ۲۰ دقیقه با سرعت ۶۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفوژ شد. سپس ۱۰۰ میکرولیتر از محلول روشناور با پنج میلی لیتر معرف بیورد [۱۰) درصد اسید استیک گلاسیال + ۲۵ درصد اتانول + ۶۵ درصد آب مقطر + ۰/۱ درصد (حجم/ وزن) محلول کوماسی بریلیانت بلوجی^۱ (۲۵۰)] مخلوط و جذب آن با دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۵۹۵ نانومتر قرائت شد. با استفاده از منحنی استاندارد تهیه شده از غلظت های مختلف آلبومین گاوی، غلظت پروتئین های محلول (میلی گرم در گرم وزن تر) محاسبه شد.

سنجش فعالیت آنزیمی

جهت سنجش فعالیت آنزیم ها مقداری از بافت برگ با نیتروژن مایع درون هاون چینی کاملاً خرد شده و ۰/۱ گرم از بافت پودر شده جدا شد. بافر استخراج برای سنجش فعالیت آنزیم های کاتالاز^۲ (CAT, EC 1.11.1.6) و آسکوربات پراکسیداز^۳ (APX, EC 1.11.1.11) شامل فسفات سدیم با غلظت ۵۰ میلی مولار و پی اچ هفت و EDTA با غلظت دو میلی مولار بود. برای استخراج آنزیم گایاکول پراکسیداز^۴ (GPX, EC 1.11.1.7) از بافر فسفات سدیم با غلظت ۵۰ میلی مولار، EDTA با غلظت یک میلی مولار، PVP^۵ یک درصد وزن به حجم، تریتون ۰/۱ نسبت حجم به حجم و آسکوربات یک میلی مولار استفاده شد. یک میلی لیتر بافر استخراج به هر یک از نمونه های برگ اضافه گردید و عصاره تهیه شده به مدت ۱۵ دقیقه در ۱۰۰۰۰ دور در دقیقه و دمای چهار درجه سانتی گراد

سانتریفوژ شده و رو شناور برداشته شد. برای اندازه گیری فعالیت کاتالاز از روش برگمیر [۱۸] و آسکوربات پراکسیداز از روش ناکانو و آسادا [۳۶] استفاده شد. ابتدا در هر دو کوئت شاهد و کوئت نمونه مقدار سه میلی لیتر بافر فسفات سدیم ریخته و به آنها مقدار ۴/۵۱ میکرولیتر آب-اکسیژنه ۳۰ درصد اضافه شد. این دو کوئت در دستگاه اسپکتروفتومتر قرار داده شد و عدد قرائت شده صفر شد. سپس به کوئت نمونه ۵۰ میکرولیتر از عصاره گیاهی اضافه شد و بلافاصله تغییرات جذب برای آنزیم کاتالاز در طول موج ۲۴۰ نانومتر و برای آنزیم آسکوربات پراکسیداز در طول موج ۲۹۰ نانومتر به مدت دو دقیقه خوانده شد. در نهایت میزان فعالیت آنزیم کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز به ترتیب با استفاده از ضریب جذب آب اکسیژنه (cm^{-1}) 0.036 mM^{-1} و $(2/8 \text{ cm}^{-1} \text{ mM}^{-1})$ بر حسب واحد در گرم برگ تازه محاسبه گردید.

جهت اندازه گیری فعالیت گایاکول پراکسیداز از روش هرزوک و فهیمی استفاده شد [۳۰]. ابتدا در هر دو کوئت شاهد و کوئت نمونه مقدار سه میلی لیتر بافر فسفات سدیم ریخته و به آنها ۴/۵۱ میکرولیتر آب اکسیژنه ۳۰ درصد و مقدار ۳/۳۵ میکرولیتر گایاکول اضافه شد. این دو کوئت در دستگاه اسپکتروفتومتر قرار داده شده و عدد قرائت شده صفر شد. سپس به کوئت نمونه مقدار ۵۰ میکرولیتر از عصاره گیاهی اضافه شد و بلافاصله تغییرات جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر به مدت دو دقیقه خوانده شد. در نهایت میزان فعالیت آنزیم با استفاده از ضریب جذب آب اکسیژنه $(26/6 \text{ cm}^{-1} \text{ mM}^{-1})$ و بر حسب واحد در گرم برگ تازه محاسبه گردید.

تجزیه آماری داده ها با استفاده از نرم افزار آماری SAS (نسخه ۹/۲)، با کمک رویه GLM و مقایسه میانگین ها با کمک آزمون چنددامنه ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

1. Coomassie Brilliant Blue G
2. Catalase
3. Ascorbate peroxidase
4. Guaiacol peroxidase
5. Polyvinylpyrrolidone

نتایج و بحث

نشت یونی

اثر گونه، رژیم آبیاری، کاربرد پلی آمین ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبیاری بر درصد نشت یونی معنی دار شد ($P \leq 0.01$) (جدول ۲). در هر دو رژیم آبی ۵۰ و ۸۰ درصد برگ های هلو نشت یونی بالاتری نسبت به برگ های بادام داشت، اما تحت تنش کم آبی گونه هلو افزایش بیشتری در نشت یونی (۸۴ درصد) نسبت به بادام (۴۷ درصد) نشان داد. کاربرد پلی آمین ها منجر به کاهش درصد نشت یونی شد. تحت تنش کم آبی، فقط محلول پاشی برگ ها با اسپرین یک میلی مول بر لیتر منجر به کاهش معنی دار درصد نشت یونی برگ ها نسبت به تیمار شاهد شد، در حالی که در رژیم رطوبتی ۸۰ درصد، بین گیاهان شاهد و تیمار شده با پلی آمین ها اختلاف معنی داری از این نظر وجود نداشت (جدول ۳).

افزایش نشت الکترولیتی تحت تنش های شدید کمبود آب در برگ های گونه های اکالیپتوس [۶]، انجیر [۱۰]، انار

[۴] و بادام [۵] نیز گزارش شده است. در این آزمایش تحت تنش کم آبی هلو افزایش بیشتری در نشت یونی در مقایسه با گونه بادام نشان داد. تنش کم آبی باعث افزایش نشت الکترولیت ها در برگ ارقام و گونه های بادام شد که ارقام اهلی بادام نسبت به گونه های وحشی نشت یونی بیشتری نشان دادند [۵]. گیاهی که بتواند تحت تنش کم آبی نشت الکترولیتی کمتری از خود نشان دهد، تحمل بیشتری نسبت به خشکی دارد. در تحقیق حاضر، محلول پاشی برگ ها با پوترسین و اسپرین موجب کاهش درصد نشت یونی شد. پلی آمین ها با حفاظت از غشاء و کاهش نشت یونی موجب افزایش تحمل گیاهان به تنش کم آبی می شوند. پلی آمین ها می توانند از طریق اتصال به مولکول های آنیونی از جمله فسفولیپیدهای غشاء و پلی ساکاریدهای پکتینی باعث پایداری غشاء و کاهش نشت یونی شوند [۴۲]. تأثیر مثبت پلی آمین ها بر کاهش نشت یونی تحت تنش کم آبی در بوته های برنج نیز گزارش شده است [۲۴].

جدول ۲. تجزیه واریانس اثرات پلی آمین ها روی برخی خصوصیات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی بادام و هلو تحت تنش کم آبی

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		نشت یونی	پروتئین محلول	پروکلین
نوع گونه	۱	۲۷۷۷/۴**	۱۲۲/۰۳**	۲۵۶/۴**
رژیم آبی	۱	۳۳۰۹/۵**	۴۰۶/۴**	۳۱۲/۸**
پلی آمین	۴	۲۲۹/۳**	۱۵۰/۹**	۷۷/۲۱**
نوع گونه × رژیم آبی	۱	۶۰۰/۷**	۳۶/۹۸**	۵۶/۲۶**
نوع گونه × پلی آمین	۴	۲/۶۸ ^{ns}	۰/۸۳ ^{ns}	۰/۸۰ ^{ns}
رژیم آبی × پلی آمین	۴	۱۵/۳۱ ^{ns}	۰/۶۵ ^{ns}	۰/۲۶ ^{ns}
نوع گونه × رژیم آبی × پلی آمین	۴	۱/۷۲ ^{ns}	۰/۳۷ ^{ns}	۰/۱۲ ^{ns}
خطا	۴۰	۶/۸۱	۳/۲۴	۲/۴۱
ضریب تغییرات (%)	-	۹/۰۲	۱۲/۳۵	۱۲/۹۰

ns و ** - به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۱٪ می باشد.

تأثیر پوترسین و اسپرمین بر تحمل به خشکی بادام و هلو

جدول ۳. اثر پلی آمین ها روی برخی خصوصیات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی بادام و هلو تحت تنش کم آبی

تیماها	نشت یونی (%)	پروتئین محلول (mg.g ⁻¹)	پرولین (μm.g ⁻¹)	کربوهیدرات محلول (mg.g ⁻¹)
بادام	۲۲/۱۳ ^b	۱۶/۰۱ ^a	۱۴/۱۰ ^a	۳۷/۹۱ ^a
هلو	۳۵/۷۳ ^a	۱۳/۱۶ ^b	۹/۹ ^b	۲۷/۴۹ ^b
رژیم آبی ۵۰٪	۳۶/۳۶ ^a	۱۷/۱۹ ^a	۱۴/۳۱ ^a	۳۹/۲۸ ^a
رژیم آبی ۸۰٪	۲۱/۵۰ ^b	۱۱/۹۸ ^b	۹/۷۵ ^b	۲۶/۱۲ ^b
شاهد	۳۴/۶۰ ^a	۱۰/۰۵ ^d	۸/۶۹ ^d	۲۳/۵۸ ^e
پوترسین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۳۱/۵۸ ^b	۱۲/۵۷ ^c	۱۰/۹۵ ^c	۲۸/۰۵ ^d
پوترسین ۱ میلی مول بر لیتر	۲۸/۷۲ ^c	۱۴/۱۰ ^b	۱۱/۷۳ ^c	۳۲/۵۷ ^c
اسپرمین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۲۶/۳۶ ^d	۱۸/۶۸ ^a	۱۳/۳۵ ^b	۳۶/۶۶ ^b
اسپرمین ۱ میلی مول بر لیتر	۲۳/۴۰ ^e	۱۷/۵۳ ^a	۱۵/۴۳ ^a	۴۲/۶۳ ^a
بادام	۲۶/۳۹ ^b	۱۹/۴۰ ^a	۱۷/۳۵ ^a	۴۶/۹۵ ^a
رژیم آبی ۵۰٪	۱۷/۸۶ ^c	۱۲/۶۲ ^{bc}	۱۰/۸۵ ^b	۲۸/۸۷ ^b
رژیم آبی ۸۰٪	۴۶/۳۳ ^a	۱۴/۹۸ ^b	۱۱/۲۸ ^b	۳۱/۶۱ ^b
هلو	۲۵/۱۴ ^b	۱۱/۳۴ ^c	۸/۶۵ ^c	۲۳/۳۷ ^c
شاهد	۴۳/۵۶ ^a	۱۲/۶۵ ^{cd}	۱۰/۸۱ ^{cd}	۲۷/۶۸ ^{def}
پوترسین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۳۹/۵۱ ^{ab}	۱۵/۴۵ ^{bc}	۱۳/۲۷ ^{bc}	۳۴/۳۴ ^{cd}
رژیم آبی ۵۰٪	۳۶/۲۳ ^{abc}	۱۶/۳۶ ^b	۱۴/۱۹ ^{abc}	۳۹/۴۹ ^{bc}
اسپرمین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۳۳/۰۸ ^{abcd}	۲۱/۴۰ ^a	۱۵/۷۲ ^{ab}	۴۳/۳۵ ^b
اسپرمین ۱ میلی مول بر لیتر	۲۹/۴۱ ^{bcde}	۲۰/۱۸ ^a	۱۷/۵۷ ^a	۵۱/۵۳ ^a
شاهد	۲۵/۶۴ ^{cdef}	۷/۵۴ ^e	۶/۵۷ ^e	۱۹/۴۸ ^f
پوترسین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۲۳/۶۴ ^{def}	۹/۶۹ ^{de}	۸/۶۲ ^{de}	۲۱/۷۵ ^{ef}
رژیم آبی ۸۰٪	۱۲/۲۱ ^{ef}	۱۱/۸۴ ^d	۹/۲۸ ^{de}	۲۵/۶۶ ^{def}
اسپرمین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۱۹/۶۵ ^{ef}	۱۵/۹۶ ^b	۱۰/۹۸ ^{cd}	۲۹/۹۸ ^{de}
اسپرمین ۱ میلی مول بر لیتر	۱۷/۳۸ ^f	۱۴/۸۸ ^{bc}	۱۳/۲۹ ^{bc}	۳۳/۷۲ ^{cd}

حرف مشابه در هر ستون برای هر مقایسه میانگین نشان دهنده عدم تفاوت معنی داری در سطح ۵٪ می باشد.

غلظت پروتئین های محلول برگ

($P \leq 0.01$) (جدول ۲). برگ های بادام در هر دو رژیم

رطوبتی ۵۰ و ۸۰ درصد پروتئین های محلول بیشتری نسبت به هلو داشت. تحت تنش کم آبی، غلظت پروتئین -

اثر گونه، رژیم آبی، کاربرد پلی آمین ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبی بر غلظت پروتئین های محلول برگ معنی دار شد

به زراعی کشاورزی

دوره ۱۸ ■ شماره ۱ ■ بهار ۱۳۹۵

های محلول برگ در بادام افزایش بیشتری (۵۳ درصد) در مقایسه با هلو (۳۲ درصد) نسبت به شاهد (رژیم آبی ۸۰ درصد) نشان داد. کاربرد پلی آمین ها منجر به افزایش غلظت پروتئین های محلول برگ های هر دو گونه شد. تیمار اسپرمین نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش پروتئین های محلول برگ، به ویژه تحت شرایط کم آبی داشت. در هر دو رژیم رطوبتی ۵۰ و ۸۰ درصد کاربرد پوترسین ۱ میلی مول بر لیتر و غلظت های مختلف اسپرمین منجر به افزایش معنی دار غلظت پروتئین های محلول در مقایسه با تیمار شاهد شد (جدول ۳).

تنش کم آبی، تغییر و اصلاحات مهمی را در بیان ژن ها به وجود می آورد که سبب فعال و غیرفعال شدن تعدادی از آنزیم ها می شود و به دنبال آن اجازه تغییر در ساختار ویژه بافت های گیاهی را می دهد [۲۹]. از تغییرات عمده بیوشیمیایی که در اثر کاهش آب در گیاهان روی می دهد، تغییر در میزان تولید پروتئین های گیاهی است، به این صورت که تجزیه و یا جلوگیری از سنتز برخی پروتئین ها و نیز تولید گروه های جدیدی از پروتئین ها به دنبال تنش کم آبی اتفاق می افتد [۲۲]. در پژوهش حاضر تنش کم آبی موجب افزایش غلظت پروتئین های محلول در هر دو گونه شد. این افزایش احتمالاً به این دلیل است که این گونه ها با تولید پروتئین بیشتر در شرایط تنش کم آبی توانایی بالاتری برای تنظیم اسمزی دارند و از سوی دیگر، افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان تحت تنش کم آبی، احتمالاً مانع از تجزیه پروتئین ها در شرایط کم آبی می شود [۴] و [۱۵]. افزایش مقدار پروتئین های محلول در اثر تنش کم آبی در غلات [۲۵]، زیتون [۱۵] و انار [۴] گزارش شده است. البته گزارش هایی از کاهش پروتئین های محلول برگ پس از تنش کم آبی در انگور [۹] و زیتون [۸] وجود دارد. پلی آمین ها در نابودی رادیکال های فعال اکسیژن نقش داشته و ماکرومولکول های نظیر DNA و پروتئین ها را از تخریب در

برابر رادیکال های آزاد اکسیژن حفظ می کنند [۲۷]. همچنین، پلی آمین ها بیوستز پروتئین ها را افزایش می دهند [۲۸]. بنابراین، پلی آمین ها احتمالاً با از بین بردن رادیکال های فعال اکسیژن در کاهش تجزیه و افزایش بیوستز پروتئین در برگ های هر دو گونه مورد آزمایش نقش داشته اند. نقش پلی آمین ها در افزایش مقدار پروتئین های محلول در بوته های خیار تحت تنش سرما مشاهده شده است [۴۴].

غلظت پرولین

اثر گونه، رژیم آبی، کاربرد پلی آمین ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبی بر غلظت پرولین برگ معنی دار شد ($P \leq 0.01$) (جدول ۲). برگ های بادام در هر دو رژیم آبی ۵۰ و ۸۰ درصد، غلظت پرولین بیشتری نسبت به برگ های هلو داشت. تحت تنش کم آبی برگ های بادام افزایش بیشتری (۵۹ درصد) در غلظت پرولین نسبت به برگ های هلو (۳۰ درصد) نشان داد. کاربرد پلی آمین ها منجر به افزایش غلظت پرولین برگ های هر دو گونه شد. اسپرمین نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش غلظت پرولین برگ داشت. در هر دو رژیم آبی ۸۰ و ۵۰ درصد، کاربرد اسپرمین با غلظت ۱ و ۰/۱ میلی مول بر لیتر اثرات معنی داری بر غلظت پرولین برگ ها داشت، در حالی که بین گیاهان شاهد و تیمار شده با غلظت های مختلف پوترسین تفاوتی از این نظر وجود نداشت (جدول ۳).

افزایش غلظت پرولین تحت تنش کم آبی ممکن است نشان دهنده نقش احتمالی این اسید آمینه در تنظیم اسمزی باشد. پرولین از طریق تنظیم اسمزی، جلوگیری از تخریب آنزیم ها و خنثی کردن رادیکال های هیدروکسیل تحمل گیاه را به تنش افزایش می دهد [۳۳]. افزایش بیشتر غلظت پرولین در گونه بادام در مقایسه با هلو را می توان به عنوان یکی از دلایل تحمل بیش تر این گونه به تنش کم آبی تفسیر

کرد. طی پژوهشی که بر روی پسته رقم بادامی 'ریز زرنند' و 'قزوینی' صورت گرفت، مشخص شد که تنش خشکی موجب افزایش تجمع پرولین در برگ‌های هر دو رقم شد که در رقم بادامی نسبت به قزوینی بیش‌تر بود [۱]. تنش کم‌آبی موجب افزایش پرولین در تاک رقم 'رشه' و بیدانه قرمز نسبت به رقم حساس 'قزل اوزوم' شد [۲]. کاربرد اسپرمین و پوترسین در دانه‌های برنج تحت تنش کم‌آبی، باعث تجمع پرولین آزاد در برگ‌ها و کاهش اثرات زیان‌بار تنش شد، همچنین تحت تنش کم‌آبی تیمار اسپرمین نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش میزان پرولین آزاد برگ داشت [۲۴]. میزان پرولین آزاد در برگ نهال‌های نارنگی کلئوپاترا (پایه مرکبات نسبتاً مقاوم به شوری) تحت تنش شوری افزایش یافت و میزان پرولین آزاد در برگ‌های تیمار شده با اسپرمیدین (۵/۰ میلی‌مول بر لیتر)، تقریباً با برگ‌های گیاهان شاهد تحت این شرایط برابر بود [۱۳].

غلظت کربوهیدرات محلول

اثر گونه، رژیم آبی، کاربرد پلی‌آمین‌ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبی و پلی‌آمین‌ها و رژیم آبی بر غلظت کربوهیدرات محلول معنی‌دار شد ($P \leq 0/01$) (جدول ۲). در هر دو رژیم آبی ۸۰ و ۵۰ درصد، برگ‌های گونه بادام کربوهیدرات محلول بیشتری نسبت به هلو داشت. از طرف دیگر، بادام افزایش بیشتری در غلظت کربوهیدرات محلول برگ (۶۲ درصد) نسبت به هلو (۳۵ درصد) تحت تنش کم‌آبی نشان داد. کاربرد پلی‌آمین‌ها منجر به افزایش غلظت کربوهیدرات محلول هر دو گونه شد. تیمار اسپرمین نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش غلظت کربوهیدرات محلول برگ داشت. تحت تنش کم‌آبی کاربرد پلی‌آمین‌ها به‌جز پوترسین در غلظت ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر باعث افزایش کربوهیدرات‌های محلول برگ نسبت به گیاهان شاهد شد، ولی در رژیم آبی ۸۰ درصد، اسپرمین با غلظت

۱ و ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر باعث افزایش معنی‌دار غلظت کربوهیدرات محلول برگ‌ها شد. این امر در حالی است بین گیاهان شاهد و تیمار شده با غلظت‌های مختلف پوترسین تفاوتی از این نظر وجود نداشت (جدول ۳).

افزایش میزان کربوهیدرات‌های محلول در شرایط تنش احتمالاً به این دلیل است که قندها از سلول‌ها به وسیله تنظیم اسمزی و نگه‌داری تورژسانس و همچنین پایداری غشاها و پروتئین‌ها محافظت می‌کنند. قندها همچنین در طول آبکشی‌دگی سلول‌ها یا شیشه‌ای شدن سیتوپلاسم سبب تحمل گیاهان به کم‌آبی می‌شوند [۱۶]. طی آزمایشی که بر روی تعدادی از ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف گلابی در شرایط تنش آبی انجام شد، کربوهیدرات‌های محلول در تمام ارقام و ژنوتیپ‌ها افزایش یافت [۳]. در مقایسه دو رقم انبه، رقمی که مقدار قند محلول بیشتری انباشته نمود، نسبت به رقم دیگر از تحمل بیشتری در برابر تنش آبی برخوردار بود [۲۳]. کاربرد اسپرمیدین باعث افزایش غلظت قندهای کل، محلول، نامحلول و محتوای ساکارز برگ در ذرت شد [۱۱]. غلظت کربوهیدرات محلول گیاه زیتنی سوسن پس از محلول‌پاشی با پوترسین افزایش یافت [۱۲].

فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و گایاکول پراکسیداز

اثر گونه، رژیم آبی، کاربرد پلی‌آمین‌ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبی بر فعالیت آنزیم کاتالاز معنی‌دار شد ($P \leq 0/01$) (جدول ۴). تحت تنش کم‌آبی فعالیت آنزیم کاتالاز هر دو گونه افزایش یافت. در رژیم آبی ۸۰ درصد، فعالیت آنزیم کاتالاز هلو بیشتر از بادام بود، اما در رژیم آبی ۵۰ درصد، گونه بادام افزایش بیشتری در فعالیت آنزیم کاتالاز (۶۶ درصد) در مقایسه با هلو (۱۶ درصد) نشان داد. کاربرد پلی‌آمین‌ها منجر به افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در هر دو گونه شد. تیمار اسپرمین نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر

گایاکول پراکسیداز (۴۵ درصد) در مقایسه با هلو (۲۲ درصد) نشان داد. محلول پاشی دانه‌ها با تیمارهای مختلف پلی‌آمین منجر به افزایش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در وزن تازه برگ شد. تیمار اسپرمین نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز داشت. در رژیم آبی ۸۰ درصد، فقط کاربرد اسپرمین با غلظت‌های ۱ و ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز برگ‌ها نسبت به تیمار شاهد شد، ولی در شرایط تنش کم‌آبی تیمار پوترسین با غلظت ۱ میلی‌مول بر لیتر و اسپرمین با غلظت-های مختلف اثرات معنی‌داری بر افزایش فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در وزن تازه برگ داشت (جدول ۵).

افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز برگ، به ویژه تحت تنش کم-آبی داشت. در رژیم آبی ۸۰ درصد، اسپرمین با غلظت ۱ و ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر اثرات معنی‌داری بر فعالیت آنزیم کاتالاز برگ داشت، درحالی‌که بین گیاهان شاهد و تیمار شده با غلظت‌های مختلف پوترسین تفاوتی از این نظر وجود نداشت. در رژیم آبی ۵۰ درصد، تیمارهای مختلف پلی‌آمین‌ها (به جز پوترسین ۰/۱ میلی‌مول بر لیتر) موجب افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز نسبت به گیاهان شاهد شد (جدول ۵).

اثر گونه، رژیم آبی، کاربرد پلی‌آمین‌ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبی بر فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز معنی‌دار شد ($P \leq 0.01$) (جدول ۴). در رژیم آبی ۵۰ درصد، گونه بادام افزایش بیشتری در فعالیت آنزیم

جدول ۴. تجزیه واریانس اثرات پلی‌آمین‌ها بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در بادام و هلو تحت تنش کم‌آبی

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		کاتالاز	گایاکول پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز
نوع گونه	۱	۱۵۵/۹**	۱۸۸/۶**	۶/۷۷**
رژیم آبی	۱	۳۷۷۹/۹**	۳۶۲/۳**	۲۷/۸۸**
پلی‌آمین	۴	۴۰۳/۵**	۷۶/۷۷**	۲/۳۲**
نوع گونه × رژیم آبی	۱	۹۸۶/۰۱**	۵۴/۳۰**	۱۷/۴۵**
نوع گونه × پلی‌آمین	۴	۶/۴۹ ^{ns}	۱/۵۴ ^{ns}	۰/۰۹۶ ^{ns}
رژیم آبی × پلی‌آمین	۴	۱۷/۱۶ ^{ns}	۲/۵۶ ^{ns}	۰/۰۵۲ ^{ns}
نوع گونه × رژیم آبی × پلی‌آمین	۴	۲/۳۴ ^{ns}	۱/۲۶ ^{ns}	۰/۰۷۵ ^{ns}
خطا	۴۰	۱۶/۰۷	۳/۵۴	۰/۰۶۹
ضریب تغییرات (%)	-	۷/۹۸	۱۱/۳۵	۹/۹۵

ns و ** - به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ می‌باشد.

تأثیر پوترسین و اسپرمین بر تحمل به خشکی بادام و هلو

جدول ۵. اثر پلی آمین ها بر فعالیت (واحد در گرم وزن تازه برگ) آنزیم های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز در بادام و هلو تحت تنش کم آبی

تیمارها	کاتالاز	گایاکول پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز
بادام	۴۸/۵۸ ^b	۱۸/۳۵ ^a	۲/۹۸ ^a
هلو	۵۱/۸۱ ^a	۱۴/۸۰ ^b	۲/۳۱ ^b
رژیم آبی ۵۰٪	۵۸/۱۳ ^a	۱۹/۰۳ ^a	۳/۳۲ ^a
رژیم آبی ۸۰٪	۴۲/۲۶ ^b	۱۴/۱۲ ^b	۱/۹۶ ^b
شاهد	۴۲/۷۴ ^d	۱۳/۲۹ ^d	۱/۹۷ ^d
پوترسین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۴۷/۱۵ ^c	۱۵/۱۴ ^c	۲/۴۶ ^c
پوترسین ۱ میلی مول بر لیتر	۴۹/۵۹ ^c	۱۶/۶۷ ^{bc}	۲/۷۶ ^b
اسپرمین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۵۳/۸۰ ^b	۱۷/۸۸ ^b	۲/۹۰ ^{ab}
اسپرمین ۱ میلی مول بر لیتر	۵۷/۷۰ ^a	۱۹/۸۹ ^a	۳/۱۱ ^a
بادام	رژیم آبی ۵۰٪	۶۰/۵۸ ^a	۴/۲۰ ^a
	رژیم آبی ۸۰٪	۳۶/۵۹ ^d	۱/۷۶ ^c
هلو	رژیم آبی ۵۰٪	۵۵/۶۹ ^b	۲/۴۵ ^b
	رژیم آبی ۸۰٪	۴۷/۹۳ ^c	۲/۱۶ ^b
شاهد	۴۹/۲۶ ^{de}	۱۵/۰۶ ^{ed}	۲/۵۶ ^{bcd}
پوترسین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۵۳/۹۹ ^{cd}	۱۷/۴۶ ^{bcd}	۳/۲۰ ^{abc}
پوترسین ۱ میلی مول بر لیتر	۵۸/۵۸ ^{bc}	۱۹/۳۱ ^{bc}	۳/۴۱ ^{ab}
اسپرمین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۶۲/۰۷ ^{ab}	۲۰/۴۰ ^{ab}	۳/۶۳ ^a
اسپرمین ۱ میلی مول بر لیتر	۶۶/۷۷ ^a	۲۲/۹۳ ^a	۳/۸۲ ^a
شاهد	۳۶/۲۲ ^g	۱۱/۵۱ ^f	۱/۳۹ ^e
پوترسین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۴۰/۳۱ ^{fg}	۱۲/۸۲ ^{ef}	۱/۷۳ ^{de}
پوترسین ۱ میلی مول بر لیتر	۴۰/۶۰ ^{fg}	۱۴/۰۳ ^{def}	۲/۱۲ ^{de}
اسپرمین ۰/۱ میلی مول بر لیتر	۴۵/۵۴ ^{ef}	۱۵/۳۷ ^{de}	۲/۱۷ ^{de}
اسپرمین ۱ میلی مول بر لیتر	۴۸/۶۲ ^{de}	۱۶/۸۶ ^{cd}	۲/۳۹ ^{cd}

حرف مشابه در هر ستون برای هر مقایسه میانگین نشان دهنده عدم تفاوت معنی داری در سطح ۵٪ درصد می باشد.

اثر گونه، رژیم آبی، کاربرد پلی آمین ها و اثر متقابل گونه و رژیم آبی بر فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز معنی دار شد ($P \leq 0.01$) (جدول ۴). تحت تنش کم آبی فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در برگ های هر دو

گونه افزایش یافت. در رژیم رطوبتی ۸۰ درصد، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز هلو بیشتر از بادام بود، اما تحت تنش کم آبی گونه بادام افزایش بیشتری در میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (۱۳۸ درصد) در مقایسه با هلو (۱۳ درصد) نشان داد. کاربرد پلی آمین ها منجر به افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در وزن تازه برگ در هر دو گونه شد. تیمار اسپریم نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگ ها به ویژه تحت تنش کم آبی داشت. در رژیم آبی ۸۰ درصد فقط کاربرد اسپریم با غلظت یک میلی مول بر لیتر منجر به افزایش معنی دار آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگ ها نسبت به تیمار شاهد شد ولی در رژیم آبی ۵۰ درصد، اسپریم با غلظت های ۱ و ۰/۱ میلی مول بر لیتر اثرات معنی داری بر فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در وزن تازه برگ ها داشت. این امر در در حالی است که بین گیاهان شاهد و تیمار شده با غلظت های مختلف پوترسین تفاوتی از این نظر وجود نداشت (جدول ۵).

از جمله اثرات تنش کم آبی، می توان به افزایش در تولید گونه های فعال اکسیژن اشاره کرد [۴۳]. گونه های فعال اکسیژن نظیر O_2^- ، H_2O_2 ، OH^- می توانند از طریق تخریب پروتئین ها، اسیدهای نوکلئیک، پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء و در نهایت مرگ سلول ها، صدمات جدی به گیاهان وارد کنند [۲۴]. گیاهان دارای آنزیم های آنتی-اکسیدان مختلف مانند سوپر اکسید دیسموتاز، پراکسیداز، کاتالاز و گلوکاتایون ردوکتاز هستند [۴۲]. این آنزیم ها نقش ویژه ای در جمع آوری گونه های فعال اکسیژن موجود در سلول دارند. در تحقیق حاضر فعالیت آنزیم های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تحت تنش آبی افزایش نشان داد. رابطه بین تحمل به خشکی و فعالیت بالای آنزیم های آنتی اکسیدان در انجیر [۲۶]، انگور [۹] و

زیتون [۸] به اثبات رسیده است. افزایش در فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان همچون آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و گایاکول پراکسیداز در برگ های درختان زیتون تحت تنش کم آبی مشاهده شده است [۴۱].

کاربرد پلی آمین ها موجب افزایش فعالیت هر سه آنزیم در گرم وزن تازه برگ گونه های بادام و هلو شد. البته با توجه به اینکه کاربرد پلی آمین ها تأثیر نسبتاً بیشتری بر افزایش غلظت پروتئین های محلول برگ داشت، لذا میزان فعالیت آنزیم ها به ازای پروتئین های محلول در برگ کاهش نشان داد. پلی آمین ها از طریق افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان تحمل گیاهان را در برابر تنش های محیطی افزایش می دهند [۴۲]. اثرات مثبت کاربرد پلی آمین ها بر افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان تحت شرایط کم آبی در نخود [۳۷] و جو [۳۲] گزارش شده است. فعالیت آنزیم های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز دانهال های برنج تحت تنش آبی به شدت کاهش یافت، اما با کاربرد اسپریم و پوترسین، فعالیت این آنزیم ها به طور چشم گیری افزایش یافت که تیمار اسپریم نسبت به پوترسین تأثیر بیشتری بر افزایش فعالیت آنزیم های آنتی-اکسیدان داشت [۲۴]. همچنین در بوته های نخود کاربرد پلی آمین ها تحت تنش کم آبی، باعث افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدانی شد [۳۷]. در گونه ای از سیب (*Malus hupehensis* Rehd) محلول پاشی برگی اسپریم و اسپریمین با غلظت ۲۵۰ میکرومول بر لیتر تحت تنش کلرید کادمیوم، باعث افزایش فعالیت آنزیم های آنتی-اکسیدانی سوپراکسید دیسموتاز و گایاکول پراکسیداز شد [۴۵]. فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز در گیاه بابونه تحت تنش شوری، افزایش یافته و پیش تیمار گیاهان بابونه تحت تنش شوری با اسپریمیدین، باعث افزایش معنی دار فعالیت این آنزیم گردید [۱۰].

پلی آمین ها بخشی از اثرات مثبت خود را بر افزایش

منابع

۱. باقری و، شمشیری م ح، شیرانی ح و روستا ح ر (۱۳۹۰) اثر قارچ میکوریز آربسکولار و تنش خشکی بر رشد، روابط آبی، تجمع پرولین و قندهای محلول در نهال های دو رقم پایه ای پسته اهلی (Pistacia vera L). علوم باغبانی ایران. ۴۲(۴): ۳۶۵-۳۷۷.
۲. جلیلی مرندی ر، حسنی ع، دولتی بانه ح، عزیزی ح و حاجی تقی لور (۱۳۹۰) تأثیر سطوح مختلف رطوبت خاک بر خصوصیات مورفولوژی و فیزیولوژیکی سه رقم انگور (Vitis vinifera L.). علوم باغبانی ایران. ۴۲(۱): ۳۱-۴۰.
۳. جوادی ت، ارزانی ک و ابراهیمزاده ح (۱۳۸۳) بررسی میزان کربوهیدرات های محلول و پرولین در نه ژنوتیپ گلابی آسیایی (Pyrus serotina) تحت تنش خشکی. زیست شناسی ایران. ۱۷(۴): ۱۲-۲۴.
۴. خسروی نظرآباد ح (۱۳۹۲) ارزیابی مقاومت به خشکی چهار رقم تجاری انار. پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشگاه بوعلی سینا. همدان.
۵. ربیعی چمگردانی م (۱۳۹۱) ارزیابی تحمل به خشکی برخی گونه های بادام. پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشگاه بوعلی سینا. همدان.
۶. شریعت آ و عصاره م ح (۱۳۸۷) اثر تنش خشکی بر رنگیزه های گیاهی، پرولین، قندهای محلول و پارامتر های رشد چهار گونه اکالیپتوس. پژوهش و سازندگی در منابع طبیعی. ۸: ۱۳۹-۱۴۸.
۷. شیربانی س (۱۳۸۹) بررسی میزان مقاومت ارقام انجیر به کم آبیاری با هدف انتخاب ارقام مقاوم به کاشت در شرایط دیم. پایان نامه کارشناسی ارشد. دانشگاه فردوسی. مشهد.

تحمل به کم آبی از طریق افزایش در فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان اعمال نمودند. سازوکار تأثیر پلی آمین ها بر افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان تاکنون بررسی نشده است، ولی احتمال می رود پلی آمین ها به عنوان مولکول های علامتی زنجیره ای از واکنش های دفاعی را راه اندازی نمایند که افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان یکی از نتایج آن می باشد [۴۳].

نتیجه گیری کلی

تنش کم آبی باعث افزایش نشت یونی در برگ های هر دو گونه بادام و هلو شد. در این شرایط، گونه بادام تحمل بیشتری نسبت به هلو نشان داد. تحت رژیم آبی ۵۰ درصد، کاربرد پلی آمین ها منجر به کاهش درصد نشت یونی برگ هر دو گونه شد. تیمار اسپرمین نسبت به پوترسین در این زمینه مؤثرتر بود. غلظت کربوهیدرات های محلول، پرولین و پروتئین های محلول در برگ های بادام و هلو تحت تنش کم آبی افزایش یافت. در رژیم آبی ۵۰ درصد، گونه بادام افزایش بیشتری در غلظت ترکیبات مذکور در مقایسه با هلو نشان داد. افزایش در این ترکیبات بیانگر فعال شدن مکانیزم تنظیم اسمزی برای غلبه بر کم آبی و حفظ آماز سلول می باشد. کاربرد پلی آمین ها باعث افزایش غلظت کربوهیدرات های محلول، پرولین و پروتئین های محلول در برگ های هر دو گونه شد. میزان فعالیت هر سه آنزیم کاتالاز، گایاکول پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تحت تنش کم آبی در گونه بادام بیش از هلو افزایش یافت. کاربرد پلی آمین ها منجر به افزایش فعالیت آنزیم های مذکور شد و اسپرمین نسبت به پوترسین در این زمینه مؤثرتر بود. به نظر می رسد که پوترسین و اسپرمین ضمن افزایش غلظت اسمولیت های سازگاری و فعالیت آنزیم آنتی اکسیدان باعث ثبات بیشتر غشاء و کاهش نشت یونی و پراکسیداسیون غشاء تحت تنش کم آبی شده اند.

15. Bacelar EM, Moutinho-pereira JM, Gone BC, Alves lopes JI and Correia CM (2009) physiological responses of different olive genotypes to drought conditions. *Acta physiologiae plantarum*. 31: 611-621.
16. Bartels D and Sunkar R (2005) Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 24: 23-58.
17. Bates LS, Waldren RP and Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil*. 39: 205-7.
18. Bergmeyer N (1970) Method der enzymatic analyse. Akademie Verlag, Berlin. PP. 636- 647.
19. Bohnert HJ and Jensen RG (1996) Strategies for engineering water- stress tolerance in plant. *Trends in Biototechnology*. 14: 89-97.
20. Bradford MM (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytica Biochemistry*. 72: 248-254.
21. Clarke TG and Ferre PA (2002) The soil Solution Phase. (PP. 419-422). In: Campbell GS, Horton R, Jury WA, Nielson DR, Van Es HM and Wierenge PJ (Eds). *Methods of soil analysis part 4 Physical Methods*. Soil Science Society of American, Inc. Madison, Wisconsin, USA.
22. Dasgupta J and Bewley D (1984) Variation in protein synthesis in different regions of greening leaves of barley seedlings and effects of imposed water stress. *Journal of Experimental Botany*. 35: 1450-1459.
23. Elsheery NI and Cao (2008) Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 30: 769-777.
۸. ضرابی م م، طلائی ع ر، سلیمانی ع و حداد ر (۱۳۸۹) نقش فیزیولوژیکی و تغییرات بیوشیمیایی شش رقم زیتون (*Olea europaea* L.) در برابر تنش خشکی. علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی). ۲۴(۲۲): ۲۳۴-۲۴۴.
۹. طلائی ع ر، قادری ن، عبادی ع و لسانی ح (۱۳۹۰) پاسخ‌های بیوشیمیایی دو رقم انگور ساهانی و بیدانه سفید به تغییرات پتانسیل آب خاک. علوم باغبانی ایران. ۴۲(۳): ۳۰۸-۳۰۱.
۱۰. نصیبی ف، منوچهری کلانتری خ و فاضلیان ن (۱۳۹۱) اثر پیش تیمار اسپرمیدین و متیلن بلو بر برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاه بابونه (*Matricaria recutita* L.) به تنش شوری. فرایند و کاربرد گیاهی. ۱(۲): ۶۱-۷۱.
11. Abd El-Wahed MSA (2006) Exogenous and endogenous polyamines relation to growth, α -cellulose precipitation in fibers and productivity of cotton plant. *World Journal of Agricultural Sciences*. 2(2): 139-148.
12. Abdel Aziz Nahed G, Taha Lobna S and Ibrahim Soad MM (2009) Some studies on the effect of putrescine, ascorbic acid and thiamine on growth, flowering and some chemical constituents of gladiolus plants at Nubaria. *Ozean Journal of Applied Sciences*. 2(2): 169-178.
13. Anjum MA (2010) Response of Cleopatra mandarin seedlings to a polyamine-biosynthesis inhibitor under salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 32: 951-959.
14. Anjum SA, Xie XY, Wang LC, Saleem MF, Man C and Lei W (2011) Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*. 6: 2026-2032.

24. Farooq M, Wahid A and Lee DJ (2009) Exogenously applied polyamines increase drought tolerance of rice by improving leaf water status, photosynthesis and membrane properties. *Acta Physiologiae Plantarum*. 31: 937-945.
25. Genadii B, Irina V, Anna I and Victor K (2002) Accumulation of dehydrin-like protein in the mitochondria of cereals in response to cold, freezing, drought and ABA treatment. *Plant Biology*. 2: 157-170.
26. Gholami M, Rahemi M and Rastegar S (2012) Biochemical responses in leaves of four fig cultivars subjected to water stress and recovery. *Scientia horticulturae*. 148: 109-117.
27. Groppa MD and Benavides MP (2008) Polyamines and abiotic stress: recent advances Review Article. *Amino Acids*. 34: 35-45.
28. Ha HC, Sirisoma NS, Kuppusamy P, Zweier JL, Woster PM and Casero RA (1998) The natural polyamines spermdine functions directly as a free radical scavenger. *Biochemistry*. 95: 11140-11145.
29. Heikkila JJJ, Papp ET, Schultz JA and Bewley JD (1984) Introduction of heat shock protein messenger RNA in maize mesocotyls by water stress, abscisic acid and wounding. *Plant Physiology*. 76: 270-274.
30. Herzog V and Fahimi HD (1973) A new sensitive colorimetric assay for peroxidase using 3, 3'-diaminobenzidine as hydrogen donor. *Analytical Biochemistry*. 55: 554-562.
31. Hessine K, Martinez J P, Gandour M, Albouchi A, Soltani A and Abdelly C (2005) Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Experimental Botany* 67: 312-319.
32. Kubis J (2003) Polyamines and "scavenging system": influence of exogenous spermidine on catalase and guaicol peroxidase activities, and free polyamines level in barley leaves under water deficit. *Acta Physiologiae Plantarum*. 25: 337-343.
33. Kuznetsov W, and Shevyankova NL (1997) Stress responses of tobacco cells to high temperature and salinity. Proline accumulation and phosphorylation of polypeptides. *Physiologia Plantarum*. 100: 320-326.
34. Lutts S J, Kinet M and Bouharmont J (1995) Changes in plant response to NaCl during development of rice varieties differing in salinity resistance. *Experimental Botany*. 46: 1843-1852.
35. Martinez J P, Kinet J M, Bajji M and Lutts S (2005) NaCl alleviates polyethylene glycolinduced water stressing the halophyte species *Atriplex halimus* L. *Experimental Botany*. 56: 2421-2431.
36. Nakano Y and Asada K (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiology*. 22: 867-880.
37. Nayyar H and Chander S (2004) Protective effects of polyamines against oxidative stress induced by water and cold stress in chickpea. *Agronomy and Crop Science*. 190: 65-355.
38. Nayyar H, Kaur S, Sanjeev K, Sing KJ and Dhir KK (2005) Involvement of polyamines in the contrasting sensitivity of chickpea (*Cicer arietinum* L.) and soybean (*Glycine max* L. Merrill.) to water deficit stress. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. 46: 333-338.
39. Paquin R and Lechasseur P (1979) Observations sur une methode de dosage de la proline libredans les extraits de plantes. *Canadian Journal of Botany*. 57: 1851-1854.
40. Singh Gill S and Tuteja N (2010) Polyamines

- and abiotic stress tolerance in plant. *Plant Signaling and Behavior*. 5(1): 26-33.
41. Manfreda S and Xiloyannis C (2008) The olive tree: a paradigm for drought tolerance in Mediterranean climates. *Hydrol Earth System Sciences*. 12: 291-301.
42. Syed Sarfraz H, Muhammad A, Maqbool A and Kadambot HM (2011) Polyamines: Natural and engineered abiotic and biotic stress tolerance in plants". *Biotechnology Advances*. 29: 300-311.
43. Toumi I, Moschou PN, Paschalidis K A, Bouamama B, Salem-fnayou AB, Ghorbel AW, Mliki A and Roubelakis –Angelakis KA (2010) Absciscic acid signals reorientation of polyamine metabolism to orchestrate stress responses via the polyamine exodus pathway in grapevine. *Journal of Plant Physiology*. 167: 519-525.
44. Zhang W, Jiang B Li W, Song H, Yu Y and Chen J (2009) Polyamines enhance chilling tolerance of cucumber (*Cucumis sativus* L.) through modulating antioxidative system. *Scientia Horticulturae*. 122: 200-208.
45. Zhao H and Yang H (2008) Exogenous polyamines alleviate the lipid peroxidation induced cadmium chloride stress in *Malus hupehensis* Rehd. *Scientia Horticulturae*. 116: 442-447.
46. Zrig A, Tounekti T, Vadel A M, Mohamed H B, Valero D, Serrano M, Chtara C and Khemira H (2011) Possible involvement of polyphenols and polyamines in salt tolerance of almond rootstocks. *Plant Physiology and Biochemistry*. 49: 1313-1322.