

وضعیت آبی، محتوی پرولین و فراهمی قندهای محلول در گیاه دم‌گاوی (*Smirnovia iranica*) تحت شرایط زیستگاهی

ابوالفضل رنجبر فردویی^۱، سمیه حیدرنژاد^{۲*}

تاریخ دریافت: ۹۳/۱۲/۲۷

تاریخ پذیرش: ۹۴/۲/۳۰

چکیده

مطالعه حاضر به منظور بررسی اثر پیش‌رونده کمبود آب بر متغیرهای وضعیت آبی و فراهمی محلول‌های سازگار (پرولین و قندهای محلول) گیاه دم‌گاوی (*Smirnovia iranica* (Sabeti) در مراحل مختلف فنولوژی انجام شد. این بررسی در قالب طرح کاملاً تصادفی شامل چهار مرحله فنولوژی (به‌عنوان تیمارهای خشکی) و هر مرحله شامل چهار تکرار اجرا گردید. متغیرهای اندازه‌گیری شده شامل پتانسیل اسمزی برگ (Ψ_s)، محتوای نسبی آب در برگ (θ_L)، تنظیم اسمزی کل^۳ (TOA)، محتوای پرولین (Pro.) و قندهای محلول^۴ (TSS) بود. داده‌های به‌دست‌آمده به روش تجزیه واریانس یک‌طرفه در سطح معنی‌داری ۰/۰۵ ($P < 0/05$) مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. نتایج نشان داد که تنش خشکی فزاینده در طول مراحل مختلف فنولوژی سبب کاهش Ψ_s از ۶/۰۱- مگاپاسکال در مرحله گلدهی^۵ (FS) به ۶/۶۷- مگاپاسکال در مرحله بذریزی^۶ (SFS) شد. در این فاصله فنولوژیکی^۷ θ_L ۲۴٪ کاهش نشان داد. همزمان با افزایش کمبود آب، تنظیم اسمزی کل ۵۵/۵٪ افزایش یافت. همزمان با افزایش مراحل مختلف فنولوژی (و همزمان با افزایش کمبود آب) کمینه و بیشینه محتوی پرولین و قندهای محلول کل به‌ترتیب، در مراحل رشد رویشی^۷ (VS) و گلدهی مشاهده شد. براساس نتایج به‌دست‌آمده از این مطالعه، می‌توان نتیجه گرفت که تنظیم اسمزی در برگ‌های گیاه دم‌گاوی (*S. iranica*) یک مکانیسم برجسته است که گیاه را قادر می‌کند تا از عهده خشکی شدید برآید.

کلمات کلیدی: سیمپلات، آپوپلاست، تنظیم اسمزی، اسمولیت‌ها، کمبود آب، بیابان.

۱. دانشیار گروه علوم و مهندسی بیابان، دانشگاه کاشان

۲. دانشجوی دکتری بیابان‌زدایی، دانشگاه کاشان / Email: s.heydarnejad110@yahoo.com

3. Total osmotic adjustment
4. Total soluble sugars
5. Flowering stage
6. Seed falling stage
7. Vegetative stage

مقدمه

مناطق وسیعی از سطح خشکی‌های زمین، جایی که دمای محیط اجازه رشد به گیاهان را می‌دهد، خشک یا نیمه‌بیابانی هستند. در این محیط‌ها بیشتر گیاهان در معرض تنش خشکی ناشی از کمبود شدید آب در خاک قرار می‌گیرند (عزیز و خان، ۲۰۰۳). زنده‌مانی گیاهان در چنین محیط‌هایی متکی به قابلیت دسترسی به آب و سازگاری آن‌ها تحت تنش است (کرامر^۱، ۱۹۸۴). سازگاری به تنش آبی در گیاهان به کاهش آب کشیدگی سلول از طریق اجتناب^۲ (مانند برگ‌ریزی، لوله‌شدگی برگ و کاهش هدایت روزنه‌ای) یا تحمل از طریق تنظیم اسمزی مربوط می‌شود (عربزاده و عمادیان، ۲۰۱۰).

گیاهان برای تحمل دوره‌های کوتاه یا طولانی کمبود آب، از مکانیزم تنظیم اسمزی استفاده می‌کنند (جسینی و همکاران، ۲۰۰۹). گیاهان در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند، اسیدهای آمینه، پروتئین‌ها، قندها و اسیدهای آلی ساخته و متمرکز می‌کنند (مُونز^۳، ۲۰۱۱). تمرکز زیاد این ترکیبات آلی که محلول‌های سازگار نام دارند، در نقصان پتانسیل اسمزی سهمیم بوده و سبب می‌شود آب به داخل سلول حرکت کند، بدین وسیله تورژانس سلول حفظ و تحمل بافت به کمبود پتانسیل‌های آب در خاک افزایش می‌یابد (گنگ^۴ و همکاران، ۲۰۰۶؛ بوسادیا^۵ و همکاران، ۲۰۱۳). این محلول‌ها همچنین مولکول‌های آب را از خاک جدا می‌کند، غشاهای سلولی و مجموعه‌های پروتئینی را حفظ می‌کند و به دستگاه سوخت و ساز، اجازه ایفای نقش می‌دهد (چاوز^۶ و همکاران، ۲۰۰۳).

کاهش پتانسیل اسمزی به سبب تجمع محلول‌های سازگار «تنظیم اسمزی فعال»^۷ نام دارد و با اندازه‌گیری پتانسیل اسمزی در تورژانس کامل^۸ (Ψ_p) تعیین می‌شود (گیرما و

کریج^۹، ۱۹۹۲). مکانیزم دیگری به نام «تنظیم اسمزی غیرفعال»^{۱۰} وجود دارد که توسط آن اتلاف آب سیملاستی^{۱۱} بافت‌ها سبب کاهش حجم سلول شده و به تبع آن، غلظت محلول‌های سازگار افزایش می‌یابد (لاکسو^{۱۲}، ۱۹۸۴).

گیاه دم‌گاوی (*S. iranica*) یکی از گونه‌های بوته‌ای ارزشمند در نواحی بیابانی است و عمدتاً روی تپه‌های ماسه‌ای ظاهر می‌شود. این گیاه به لحاظ تولید علوفه، حفاظت خاک و ارزش‌های طبی از جایگاه ویژه برخوردار است (ثابتی، ۱۹۹۴). مطالعات قابل توجه در خصوص مکانیسم‌های تنظیم اسمزی این گیاه انجام نشده است. بنابراین ظرفیت تنظیم اسمزی این گونه در طول دوره‌های کمبود آب، دوره‌هایی که در نواحی بیابانی معمول هستند، مکان‌هایی که در آن‌ها دما و کمبود فشار بخار آب بالاست، بسیار حائز اهمیت است. هدف اصلی پژوهش، بررسی تنظیم اسمزی کل و تجمع محلول‌های سازگار (قندهای محلول و پرولین) در بوته‌های گیاه دم‌گاوی تحت کمبود آب فزاینده بود.

مواد و روش‌ها

این مطالعه در یک زیستگاه نوعی گیاه دم‌گاوی در منطقه مرنجاب، استان اصفهان (از ۳۴ درجه تا ۳۴ درجه و ۱۰ دقیقه شمالی و ۵۱ درجه و ۲۷ دقیقه تا ۵۱ درجه و ۳۵ دقیقه شرقی، و ارتفاع بین ۸۰۰ تا ۹۵۰ از سطح دریا) اجرا شد. متوسط بارندگی سالیانه براساس یک دوره ۳۰ ساله ۱۳۰ میلی‌متر با پراکنش غیر یکسان و به صورت رگبارهای پراکنده است. براساس نمودار آمبروترمیک منطقه مورد مطالعه بین خطوط هم-توان^{۱۳} تبخیر ۲۰۰۰ تا ۲۸۰۰ میلی‌متر قرار دارد و نه ماه از سال فاقد بارندگی است. همچنین اقلیم منطقه کاملاً گرم با تابستان‌های خشک است (آذرنیوند و همکاران، ۲۰۰۶).

1. Kramer
2. avoidance
3. Munns
4. Gong
5. Boussadia
6. Chaves
7. active osmotic adjustment (AOA)
8. full turgor

9. Girma & Krieg
10. passive osmotic adjustment (POA)
11. symplastic
12. Lakso
13. isopotential

روش‌شناسی تحقیق

مراحل چهارگانه فنولوژی به شرح زیر تعریف شدند. مرحله رویشی (VS)، از ظهور برگ تا اولین گلدهی (FS). مرحله گلدهی، زمانی که بوته‌ها به ۷۰٪ گل دهی کامل رسیدند (FS). مرحله رسیدن بذر، از کامل شدن غلاف‌ها تا بلوغ اولین غلاف (SRS). بنابراین، مدت‌های مراحل فنولوژی فوق به ترتیب ۳۵، ۳۰ و ۳۵ روز (در مجموع ۱۰۰ روز) است (آذرینوند و دستمالچی، ۲۰۰۰). شروع برگ‌دهی به‌عنوان اولین مرحله فنولوژی در مطالعه حاضر، ۲۰ اسفند ماه گزارش شد. زیستگاه گیاه مورد مطالعه از گستردگی نسبتاً مطلوب برخوردار است که در آن، چهار بخش تقریباً همگن و در هر بخش پنج پایه به‌عنوان پنج تکرار برای نمونه‌برداری انتخاب شد.

اندازه‌گیری متغیرهای وضعیت آبی برگ

به‌منظور نظارت بر گسترش کمبود آب، پتانسیل آبی و پتانسیل اسمزی برگ قبل از طلوع آفتاب در مراحل مختلف فنولوژی (همزمان با خشک شدن خاک) اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری‌ها با استفاده از یک دستگاه پتِنسیومتر (Decagon Devices, Inc., USA)، مطابق با روش تعیین‌شده توسط سوپاروا و همکاران (۲۰۰۰) انجام شد. پتانسیل فشار سیتوپلاسمی (Ψ_p) (پتانسیل تورژسانس) با به‌دست‌آوردن تفاوت بین پتانسیل‌های آب (Ψ_L) و اسمزی (Ψ_s) در برگ محاسبه شد (رابطه ۱).

$$\Psi_p = \Psi_L - \Psi_s \quad (1)$$

محتوی نسبی آب (θ_L) از اندازه‌گیری اوزان تازه (F_w)، تورژسانس کامل (T_w) و خشک (D_w) برگ و با استفاده از رابطه (۲) محاسبه شد.

$$\theta_L (\%) = 100 \times (F_w - D_w) / (T_w - D_w) \quad (2)$$

وزن برگ در تورژسانس کامل از قرار دادن نمونه‌ها در آب مقطر در طول یک شب و تحت نور کم (به‌منظور جلوگیری از اتلاف تنفسی) تعیین شد. وزن خشک نمونه‌ها بعد از خشک کردن آن‌ها در دمای ثابت ۸۰ درجه سانتی‌گراد اندازه‌گیری شد (کالیفور و همکاران، ۱۹۹۸).

پتانسیل اسمزی در تورژسانس کامل (Ψ_{S100}) با استفاده از معادله سوپاروا و همکاران (۲۰۰۰) محاسبه شد (رابطه ۳).

$$\Psi_{S100} = (\Psi_s \times \theta_L) / 100 \quad (3)$$

تنظیم اسمزی (OA) با به‌دست‌آوردن تفاوت بین پتانسیل اسمزی برگ (Ψ_s)، اندازه‌گیری شده در شرایط عدم تنش خشکی (مرحله برگ‌دهی، VS، زمانی که گیاهان تحت تنش خشکی ناشی از کمبود فصلی آب در خاک قرار نداشتند، بارش زمستانه) و اندازه‌گیری شده در حضور شرایط خشکی (مرحله رسیدن بذر، SRS، زمانی که گیاهان در معرض تنش خشکی ناشی از فقدان بارندگی و پایین بودن آب قابل دسترس در خاک قرار داشتند، از تیرماه به بعد). تنظیم اسمزی فعال (AOA) از به‌دست‌آوردن تفاوت بین پتانسیل اسمزی برگ در تورژسانس کامل در شرایط فقدان کمبود آب در خاک (در اینجا مرحله برگ‌دهی) و پتانسیل اسمزی آن تحت شرایط تنش ناشی از کمبود آب در خاک (در اینجا مرحله رسیدن بذر) محاسبه شد (بوسادیا و همکاران، ۲۰۱۳؛ رابطه ۴).

$$AOA = \Psi_{S100} (\text{unstressed}) - \Psi_{S100} (\text{stressed}) \quad (4)$$

سهم پتانسیل اسمزی غیرفعال (POA) در تنظیم اسمزی از طریق اتلاف آب سیمپلاستی از رابطه (۵) تعیین شد.

$$POA = OA - AOA \quad (5)$$

تنظیم اسمزی کل (TOA) از تجمیع تنظیم اسمزی فعال (۴) و غیرفعال (۵) محاسبه شد (فداک و دانیل، ۱۹۹۲؛ رابطه ۶).

$$TOA = AOA + POA \quad (6)$$

اندازه‌گیری پرولین و قندهای محلول کل

محتوی پرولین طبق روش تعیین‌شده توسط باتس و همکاران (۱۹۷۳) اندازه‌گیری شد. نمونه‌های برگ با استفاده از اسید سولفوسالسیلیک ۳٪ هموژنیزه و توسط فیلتر کاغذی جدا شد. سپس اسید ناین‌هیدرین و اسید استیک خشک به محلول اضافه شد و مخلوط در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد گرم شد. مخلوط توسط تولوئن عصاره‌گیری و جذب در طول

پتانسیل اسمزی مشابه یافته‌های گزارش شده توسط کالیفورد و همکاران (۱۹۹۸) روی گیاه عناب (*Ziziphus mauritiana*)، عربزاده و عمادیان (۲۰۱۰) روی دو گونه تاغ (*Haloxylon ammodendron* و *Haloxylon pericum*) و بوسادیا و همکاران (۲۰۱۳) روی گیاه زیتون (*Olea sativa*) است.

اثر معنی‌دار تنش کمبود آب روی محتوی نسبی آب در برگ (θ_L) در مرحله رسیدن بذر (SRS) شروع شد و در مرحله فنولوژی بعد به کمترین مقدار (۱/۶۶) خود رسید. بنابراین بیشترین مقدار اندازه‌گیری شده (۲/۸۳) برای متغیر ذکر شده در مرحله گلدهی (FS) گزارش شده است (جدول ۱). کاهش محتوی نسبی آب در برگ گیاهان دم‌گاوی مشاهده شده در مطالعه حاضر می‌تواند ناشی از آب‌کشیدگی در سطح سلول باشد. همچنین مقادیر نسبتاً بالا برای محتوی نسبی آب در برگ گیاهان مورد بررسی در این مطالعه، مکانیسم‌هایی را که از اتلاف مفرط آب جلوگیری می‌کند، آشکار کرد. یافته‌های ما در خصوص محتوی نسبی آب در برگ منطبق بر نتایج مشاهده شده در مطالعات دیگر (فکاد و دانیل، ۱۹۹۲؛ لطفی و همکاران، ۲۰۱۰؛ لیسار^۳ و همکاران، ۲۰۱۲) بود.

موج ۲۵۰ نانومتر توسط یک دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد. محتوی پرولین بر حسب میلی‌گرم بر گرم ماده خشک ($\text{mg g}^{-1} \text{DW}$) بیان شد.

قندهای محلول براساس روش ارائه شده توسط دابویس^۱ و همکاران (۱۹۵۶) تعیین شد. نمونه‌ها با آب یون زدوده همگن شدند، عصاره با فیلتر کاغذی صاف و با فنول ۵٪ و اسید سولفوریک ۹۸٪ مخلوط گردید، مخلوط به مدت یک ساعت باقی ماند و سپس در طول موج ۴۸۵ نانومتر قرائت شد. محتوی قندهای محلول بر حسب میلی‌گرم بر گرم ماده تر ($\text{mg g}^{-1} \text{FW}$) بیان شد. میانگین متغیرهای بررسی شده برای هر مرحله فنولوژی محاسبه شد. تجزیه واریانس روی داده‌ها با استفاده از SPSS نسخه ۱۶ اجرا شد. با به دست آمدن اختلاف معنی‌دار بین متغیرها، میانگین‌ها توسط آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح معنی‌داری پنج درصد مورد مقایسه میانگین قرار گرفتند.

نتایج و بحث

اختلاف معنی‌دار برای پتانسیل آب برگ (Ψ_L) اندازه‌گیری شده بین مراحل مختلف فنولوژی مشاهده نشد. پاسخ پتانسیل فشار سیئوپلاسمی (Ψ_p) به کمبود آب قابل دسترس در خاک، همزمان با افزایش مراحل فنولوژی، مشابه روند طی شده توسط پتانسیل آب برگ بود. پتانسیل اسمزی و محتوی نسبی آب برگ (θ_L) در پاسخ به تنش کمبود آب پیش‌رونده معنی‌دار بود. نتایج حاصل حاکی از وجود تفاوت معنی‌دار در مقدار پتانسیل اسمزی (Ψ_s) در میان مراحل مختلف فنولوژی بود. بیشینه این متغیر (۵/۱۱- مگاپاسکال) در مرحله رویشی و کمینه آن (۶/۹۷- مگاپاسکال) در مرحله بذرریزی (SFS) مشاهده شد.

کاهش پتانسیل اسمزی برگ به‌عنوان یک مکانیسم مقاومت به خشکی مورد توجه قرار می‌گیرد، به طوری که این کاهش گیاهان را قادر به حفظ تورژسانس اسمزی نموده و آن‌ها را مجاز به تأمین آب می‌کند. کاهش پتانسیل اسمزی را می‌توان به تجمع محلول‌های سازگار در سلول‌ها نسبت داد (بوسادیا و همکاران، ۲۰۱۳). یافته‌های ما در این مطالعه روی

جدول (۱): تجزیه واریانس و مقایسه میانگین روابط آبی در برگ گیاهان دم‌گاوی (*S.iranica*) در طول مراحل فنولوژی همگام با تنش آبی پیش رونده

متغیر روابط آبی	Ψ_L (Mpa)	Ψ_S (Mpa)	Ψ_P (Mpa)	θ_L %	TOA (Mpa)	مرحله فنولوژی
VS	$-3/0.3 \pm 0/41^a$	$-5/11 \pm 0/23^a$	$2/0.8^a$	$83/20 \pm 7/4^a$	----	
FS	$-3/31 \pm 0/67^a$	$-6/0.1 \pm 1/4^b$	$2/7.0^a$	$81/80 \pm 2/7^a$	$1/19^a$	
SRS	$-3/68 \pm 1/0.4^a$	$-6/60 \pm 0/85^c$	$2/92^a$	$72/13 \pm 2/5^b$	$1/78^b$	
SFS	$-4/50 \pm 1/58^a$	$-6/67 \pm 1/0.0^d$	$2/17^a$	$66/36 \pm 24^c$	$1/85^c$	
آماره						
<i>F</i>	۱/۶۵	۳/۴۴۴	۰/۷۱۳	۹/۷۶۲	۴/۹۹۶	
<i>P</i>	ns	< ۰/۰۱	ns	< ۰/۰۱	< ۰/۰۵	

F و *P* حاصل از آنالیز واریانس یکطرفه هستند. داخل ستون‌ها اعداد ارائه شده با حروف مختلف در سطح $P < 0/05$ به طور معنی داری متفاوت هستند (آزمون چنددامنه‌ای دانکن).

جدول ۲. اسمولیت‌های سازگار شامل محتوی قندهای محلول کل (TSS) و پرولین (Pro.) در برگ گیاهان دم‌گاوی (*S.iranica*) در طول مراحل مختلف فنولوژی همراه با تنش کمبود آب پیش رونده

اسمولیت سازگار	TSS (mg g ⁻¹ DW)	Proline (mg g ⁻¹ DW)	مرحله فنولوژی
VS	$3/12 \pm 0/35^a$	$0/28 \pm 0/05^a$	
FS	$5/94 \pm 0/98^b$	$0/35 \pm 0/07^a$	
SRS	$9/60 \pm 1/14^c$	$0/44 \pm 0/03^b$	
SFS	$12/61 \pm 1/70^d$	$0/57 \pm 0/07^c$	
آماره			
<i>F</i>	۲۱/۰۶	۵۲/۰۲	
<i>P</i>	< ۰/۰۰۱	< ۰/۰۱	

F و *P* حاصل از آنالیز واریانس یکطرفه هستند. داخل ردیف‌ها، اعداد ارائه شده با حروف مختلف در سطح $P < 0/01$ به طور معنی دار متفاوت هستند (آزمون چنددامنه‌ای دانکن).

در مطالعه حاضر، تنظیم اسمزی کل (TOA) به طور معنی دار و به علت افزایش کمبود آب افزایش یافت. مرحله گلدهی (SF) پایین ترین مقدار تنظیم اسمزی کل (۱/۱۹) مگاپاسکال) در میان مراحل فنولوژی را داشت، در حالی که مرحله بذریزی (SFS) بالاترین مقدار (۱/۸۵) مگاپاسکال) را برای متغیر ذکر شده (در بالاترین شرایط کمبود آب) نشان داد. کمترین مقدار (یا بیشترین مقدار منفی) پتانسیل اسمزی (Ψ_S) و بالاترین مقدار اسمزی کل می تواند به بیشترین فراهمی پرولین و قندهای محلول کل (TSS) نسبت داده شود (جدول ۲). به عبارت دیگر می توان اظهار کرد که یک رابطه مستقیم بین فراهمی اسمولیت‌های سازگار (در اینجا قندهای محلول و پرولین) و تنظیم اسمزی برقرار است. نتایج ما روی پتانسیل اسمزی کل می تواند از منظر بحث‌های رهداری و حسینی (۲۰۱۲) تفسیر شود. نامبردگان اظهار داشتند که تنظیم اسمزی در برگ‌برنده تجمع محلول‌های سازگار مفید برای متابولیسم و همچنین اصلاح آسیب‌های اکسایشی است، در حالی که گیاهان غیرمقاوم به خشکی قادر به ساخت این اسمولیت‌ها در مقادیر بالا نیستند (ولبودان و

محتوای قندهای کل (TSS) در برگ‌ها در طول مراحل فنولوژی همزمان با پیشرفت تنش کمبود آب افزایش یافت. در میان مراحل مختلف فنولوژی، مرحله بذریزی (SFS) بالاترین فراهمی قندهای محلول (۱۲/۶۱ میلی‌گرم بر گرم ماده خشک) را نشان داد، در حالی که کمینه متغیر ذکر شده (۳/۱۲ میلی‌گرم بر گرم ماده خشک) در مرحله برگ‌دهی (VS) مشاهده شد. تجمع قندهای محلول ۱/۹ برابر در مرحله گل‌دهی (FS)، ۳ برابر در مرحله رسیدن بذر (SRS) و ۴ برابر در مرحله بذریزی (SFS)، در مقایسه با محتوی قندهای محلول در مرحله برگ‌دهی (VS) افزایش یافت. قندهای محلول به‌عنوان عاملی که مستقیماً در تنظیم اسمزی گونه‌های مختلف گیاهی سهیم هستند، شناخته شده‌اند (لامینی^۹ و همکاران، ۲۰۰۶). همچنین این مواد آلی سازگار سهم قابل توجه تثبیت ساختمان‌های سلولی دارند (عربزاده، ۲۰۱۲). افزایش در فراهمی قندهای سازگار می‌تواند ناشی از دگرگونی و تخریب برخی کربوهیدرات‌ها به‌منظور افزایش تحمل خشکیدگی و به‌موجب آن حفظ فعالیت‌های متابولیک باشد (لطفی و همکاران، ۲۰۱۰). نتایج ما با یافته‌های چانگچنگ^{۱۰} و همکاران (۲۰۱۰) روی شش گونه چوبی در زیستگاه کارست در جنوب چین مطابقت دارد.

نتیجه‌گیری

براساس تجزیه و تحلیل ویژگی‌های روابط آبی برگ و تجمع اسمولیت‌های سازگار تحت شرایط تنش خشکی، می‌توان نتیجه گرفت که تنظیم اسمزی در برگ‌های گیاه دم‌گاوای (*S. iranica*) یک مکانیسم برجسته است که گیاه را قادر می‌کند تا از عهده خشکی شدید برآید.

نگوین^۱، ۲۰۰۶). نتایج ما در این مطالعه با یافته‌های کالیفورد و همکاران (۱۹۹۸) روی گیاه عناب (*Ziziphus mauritiana*)، اِنازه^۲ و همکاران (۲۰۰۶) روی دو کولتیوار زیتون (*Olea europaea*) و مرقنی^۳ و همکاران (۲۰۱۱) روی گیاه عناب مراکشی (جوجوبه) (*Ziziphus lotus*) منطبق است.

اختلاف معنی‌دار محتوی پرولین در میان مراحل مختلف فنولوژی مشاهده شد. کمترین مقدار پرولین در مرحله رویشی (VS) مشاهده شد و با افزایش تنش کمبود آب افزایش یافت. بیشینه مقدار این متغیر (۰/۵۷ میلی‌گرم بر گرم ماده خشک) در مرحله بذریزی گزارش شد (جدول ۲). محتوی پرولین در مرحله گل‌دهی ۲۵٪، در مرحله رسیدن بذر ۵۷٪ و در مرحله بذریزی ۱۰۳٪ نسبت به مرحله رویشی (مرحله بدون تنش آبی) افزایش یافت. یافته‌های مشابه توسط بوسادیا و همکاران (۲۰۱۳) در درختان زیتون گزارش شده است. یک رابطه مثبت بین بزرگی تجمع پرولین و تحمل خشکی به‌عنوان شاخص تعیین‌کننده تحمل خشکی در گیاهان توسط ژارنا^۴ و همکاران (۲۰۰۳) اشاره شده است. یک دلیل عمده برای افزایش در محتوی پرولین در طول مراحل مختلف فنولوژی و پیشرفت تنش کمبود آب می‌تواند ناشی از پیوستگی و هماهنگی کمتر پرولین سنتز شده در طول سنتز آن است (شاشی و گدارا^۵، ۲۰۱۰). احتمال دیگر در تجمع پرولین می‌تواند به افزایش شکستگی پروتئین^۶ یا کاهش سنتز آن نسبت داده شود (کالیفورد و همکاران، ۱۹۹۸). همچنین، تجمع پرولین در طول تنش خشکی توسط مرقنی و همکاران (۲۰۱۱) در گیاه عناب مراکشی، اِنازه و همکاران (۲۰۰۶) در گیاه زیتون و رائو^۷ و همکاران (۲۰۰۸) در تعداد زیادی از گونه‌های درختی منطقه تارای^۸ (شمال هند و جنوب نپال) گزارش شده است.

1. Valliyodan & Nguyen
2. Ennajeh
3. Maraghni
4. Jharna
5. Shashi & Godara
6. proteolysis
7. Rao
8. Tarai

9. Lamini
10. Changcheng

مراجع

- 577-582.
13. Girma F. S., Krieg D. R. (1992), "Osmotic adjustment in sorghum mechanisms of diurnal solute potential changes"; *plant physio*; 99; 577-582.
 14. Gong, J.R., Zhao, A.F., Huang, Y.M., Zhang, X.S., Zhang, C.L., 2006. Water relations, gas exchange, photochemical efficiency, and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China, *Photosynthetica* 44 (3): 355-364, 2006.
 15. Hessini, K., Martinez, J.P., Gandour, M., Albouchi, A., Soltani, A., Abdelly, C., 2009. Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Environ. Exp. Bot.* 67, 312–319.
 16. Jharna D.E., Chowdhury B.L.D., Haque M.A., Bhuiyan M.R.H., Husain M.M., 2003. A preliminary investigation of the proline content and nitrate reductase activity of some groundnut genotypes as index of screening for drought tolerance. *Bangladesh J. Agril. Res.* 28(2): 283-290.
 17. Kramer, P.J., 1984. Problems in water relations of plants and cells. In: *International Review of Cytology*, (Ed.): P.J. Kramer. pp. 254-286.
 18. Lakso AN, Geyer AS and Carpenter SG 1984. The effect of regulated water deficient on pear tree growth, flowering, fruit growth and yield. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 109: 604-606.
 19. Lamini, W.G.D., Nainanyake, N.P.A.D., De Costa, W.A.J.M., 2006. Biochemical changes of four different coconut (*Cocos nucifera* L.) forms under moisture stress conditions. *The Journal of Agricultural Sciences*, 2(3): 2-7.
 20. Lisar, S.Y.S., Motafakkeradeh, R., Hossain, M.M., Hasegava, H., 2012. Water stress in plants: causes, effects and response. In: Rahman I.M.M., Hasegava H. (ed). *Waterstress*. Oxford: In Tech, p. 300.
 21. Lotfi, N., Vahdati, K., Kholdebarin, B., Amiri, R., 2010. Soluble sugars and proline accumulation play a role as effective indices for drought tolerance screening in Persian walnut (*Juglans regia* L.) during germination. *Fruits*: 65 (2) 97-112.
 22. Maraghni M., Gorai M., Neffati M., 2011. The influence of water-deficit stress on growth, water relations and solute accumulation in wild jujube (*Ziziphus lotus*), 1. Arabzadeh, N., 2012. The effect of drought stress on soluble carbohydrates (Sugars) in two species of *Haloxylon persicum* and *H. aphyllum*. *Asian J. Plant Sci.* 11(1): 44-51.
 2. Azarnivand, H., Joneidi, H., Nikou, S., 2006. The study of Forage Quality of *Smirnovia iranica* In Different phenological stages in sandy areas-case-study: Band-e-Rig-Kashan, BIABAN (*Desert Journal*), 11(2):1-10.
 3. Azarnivand, H., Dastmalchii, H., 2000. Phenology of four plant species in desert of Kashan, Biaban (*Desert Journal*), 5(2): 15-25.
 4. Aziz, I., Khan, M.A., 2003, Proline and water status of some desert shrubs before and after rains, *Pak. J. Bot.*, 35(5): 902-906.
 5. Arabzadeh, N. Emadian, S.F., 2010, Effect of water (drought) stress on water relations of *Haloxylon aphyllum* and *H. persicum*, *Iranian J. Sci. & Tech.*, 34(3): 245-255.
 6. Boussadia O., Amani B., Steppe K., Van Labeke M.C., Lemeur R., Braham M., 2013. Active and passive osmotic adjustment in olive tree leaves during drought stress, *European Scientific Journal*, 9(24): 423-439.
 7. Changcheng L., Yuguo L., Ke G., Dayong F., Guoqing L., Yuanrun Z., Lifei Y., Rui Y. 2011, Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China, *Environmental and Experimental Botany* 71: 174–183.
 8. Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S., 2003. Understanding plant responses to drought: from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239–264.
 9. Clifford, S.C., Arndt, S.K., Corlett, J.E., Joshi, S., Sankhla, N., Popp M., Jones, H.G., 1998. The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.), *Journal of Experimental Botany*, 49 (323): 967-977.
 10. Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K., Rebers, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances, *Anal. Chem.*, 38: 350-356.
 11. Ennajeh, M., Vadel, A.M., Khemira, H., Ben Mimoun, M., Hellali, R., 2006. Defense mechanisms against water deficit in two olive (*Olea europea* L.) cultivars. *J. Hortic. Sci. Biotech.* 81:99–104.
 12. Fekade, S.G., Daniel, R.K., 1992. Osmotic Adjustment in Sorghum, *Plant Physiol.*, 99:

26. Shashi, K., Godara, A.K., 2011. Effect of moisture stress on leaf total proteins, proline and free amino acid content in commercial cultivars of *Ziziphus mauritiana*, *Journal of Scientific Research*, 55: 65-69.
27. Subbarao, G.V., Chauhan, Y.S., Johansen, C., 2000. Patterns of osmotic adjustment in pigeonpea - its importance as a mechanism of drought resistance, *European Journal of Agronomy* 12: 239-249.
28. Valliyodan, B., Nguyen, H.T., 2006. Understanding regulatory networks and engineering for enhanced drought tolerance in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9: 1-7.
23. Munns, R., 2011. Plant adaptations to salt and water stress: differences and commonalities. In: Turkan I (ed.) *Plant responses to drought and salinity stress: developments in a post-genomic era*, 1-32.
24. Rao, P.B., Kaur, A., Tewari, A., 2008, Drought resistance in seedlings of five important tree species in Tarai region of Uttarakhand, *Tropical Ecology*. 49 (1): 43-52.
25. Sabeti, H., 1994, *Forest, trees and bushes of Iran*, Yazd University press.