اثر متقابل تنش خشکی و نیترات پتاسیم بر برخی پاسخ های فیزیولوژیک گیاه توتون (*Nicotiana tabacum* L.)

اکبر نورسته‌نیا* و ملیحه فرجادی

دریافت: ۱۳۹۴/۰۷/۱۹/ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۱/۲۶

گروه زیست‌شناسی، دانشکدهٔ علوم پایه، دانشگاه گیلان، رشت

* مسئول مکاتبات: norasteh@guilan.ac.ir

چکیده. در این تحقیق تنش خشکی ازطریق پلی‌اتیلن گلیکول با غلظت ۲۰ درصد اعمال شد. ۴۸ ساعت پس‌از اعمال تنش و به‌منظور ارتقای مقاومت دربرابر تنش، تیمار نمونه‌ها به‌وسیلهٔ نیترات‌پتاسیم در سه غلظت ۵، ۱۰، ۱۵ میلی‌مولار طی ۹ روز انجام گرفت. تغییرات مقدار پرولین، پروتئین کل، رنگیزه‌های فتوسنتزی، بتاکاروتن، آنتوسیانین، مالون‌دی‌آلدهید، فنل، فلاونول، فلاونوئید، قندهای محلول و پتاسیم برگ اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که گیاه توتون در مواجه با تنش خشکی به‌منظور حفظ فشار اسمزی داخلی، از تجمع اسمولیت‌هایی مانند پرولین، قندهای محلول و پتاسیم کمک می‌گیرد. همچنین تنش خشکی باعث ایجاد تنش اکسایشی در گیاه توتون می‌شود و تولید فرم‌های فعال اکسیژن را افزایش می‌دهد. درنتیجه سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی غیرآنزیمی گیاه توتون شامل آنتوسیانین، فلاونوئید، فلاونول و بتاکاروتن برای مقاومت دربرابر خشکی افزایش می‌یابد. نتایج همچنین نشان داد که کاربرد نیترات پتاسیم به‌ویژه غلظت ۱۵ میلی‌مولار به طور محسوسی توانست برخی از پیامدهای مضر تنش، همچون کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی و پروتئین را بهبود ببخشد. همچنین نیترات پتاسیم توانسته سطوح MDA و بتاکاروتن را به سطح معادل آن در گیاهان کنترل برساند. درنتیجه به‌نظر می‌رسد کاربرد پتاسیم می‌تواند در مقاومت گیاه به خشکی مؤثر باشد و در کاهش برخی اثرهای مضر تنش خشکی نقش مهمی را ایفا کند.

واژه‌های کلیدی. آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی، پلی‌اتیلن گلیکول، تنش خشکی، مالون دی‌آلدهید، نیترات‌پتاسیم

The effect of the interaction between water stress and potassium nitrate on some of the physiological responses of *Nicotiana tabacum* L.

Akbar Norastehnia* and Maliheh Farjadi

Received 11.10.2015 / Accepted 15.02.2016

Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran
Correspondent author: norasteh@guilan.ac.ir

Abstract. In this study, water stress was applied by polyethylene glycol at a concentration of 20 perecentage. To improve the resistance of the plants, the samples were treated by potassium nitrate at concentrations 5, 10, and 15 mM within 9 days. Changes in proline, total protein, photosynthetic pigments, carotene, anthocyanin, malondialdehyde, phenols, flavonols, flavonoids, soluble sugars and potassium ion were examined. The results showed that tobacco plants which had been exposed to drought used the accumulation of osmolytes such as proline, soluble sugars and potassium in order to balance their osmotic pressure. Drought stress also caused oxidative stress and increased the production of active forms of oxygen. As a result, non-enzymatic antioxidant defense system of tobacco plants including anthocyanins, flavonoids, flavonols and beta-carotene increased, which could be considered to be a major step for resistance to drought. The results also showed that the concentration of 15 mM potassium nitrate in particular, could significantly improve some of the harmful effects of stress and reduced photosynthetic pigments and proteins. Potassium nitrate could also bring down the MDA and beta-carotene levels to equivalent levels in control plants. As a result, it seems that using potassium can affect plant resistance to drought and plays an important role to reduce some harmful effects of stress.

Keywords. nonenzymatic antioxidants, polyethylene glycol, drought stress, malondialdehyde, potassium nitrate

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

مقدمه

بخش عمدهٔ کشت توتون در ایران به صورت دیم است (Ahifar, 1995). خشکی یکی از مهم‌ترین عواملی است که بر خصوصیات کیفی توتون تأثیرگذار است و لذا تعیین مقاومت نسبی به خشکی در توتون از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است. با ارزیابی ژنوتیپ‌ها و ارقام مقاوم از هر گیاه، می‌توان آنها را با اطمینان بیشتری در مناطق خشک و نیمه‌خشک کاشت. تنش خشکی می‌تواند باعث ایجاد تنش اکسیداتیو شود (Chaves *et al*., 2004) که این فرآیند می‌تواند در کاهش مقدار رنگیزه‌های کلروفیلی a و b (Oliviera-Neto *et al*., 2009) و متعاقب آن کاهش توانایی فتوسنتز نقش ویژه‌ای ایفا کند (Ort *et al*., 2001). گیاهان قادرند با تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدانی نظیر ترکیبات فنلی و کارتنوئیدها، از ساختارهای سلولی خود دربرابر رادیکال‌های فعال تولید شده در وضعیت تنش محافظت کنند (Rebey *et al*., 2012). همچنین پرولین اسیدآمینه‌ای است که افزایش غلظت آن متداول‌ترین و عمومی‌ترین پاسخی است که به‌محض ایجاد تنش مشاهده می‌شود (Suriyan & Chalermpol, 2009). پرولین علاوه‌بر تنظیم اسمزی، همچون محافظ در برابر تنش نیز عمل می‌کند. بدین‌ترتیب که به طور مستقیم و یا غیرمستقیم با ماکرومولکول‌ها اثر متقابل دارد و از این طریق به حفظ شکل و ساختار طبیعی آن‌ها در موقعیت تنش کمک می‌کند (Koc *et al*., 2010). شکستن سریع پرولین بعد از پایان‌یافتن تنش، ممکن است خود تأمین‌کننده عوامل ضروری برای فسفوریلاسیون اکسیداتیو ATP و ترمیم صدمات ناشی از تنش باشد. پرولین همچنین به‌وسیلهٔ عمل متقابل میان فسفولیپیدها، موجب پایداری غشای سلول‌ها می‌شود. افزون بر این، به منزله جاروب‌کننده رادیکال‌های هیدروکسیل و نیز منبع نیتروژن و ذخیره انرژی استفاده می‌شود (Vendruscolo *et al*., 2007). قندهای محلول نیز اسمولیت‌هایی هستند که با افزایش فشار اسمزی و نگهداری تورژسانس در تحمل تنش خشکی به گیاه کمک می‌کنند (Fayez & Bazaid, 2014). قندها هنگام تنش کم‌آبی با درشت‌مولکول‌ها پیوندهای هیدروژنی برقرار می‌کنند و از ایجاد پیوندهای هیدروژنی درون‌مولکولی، که می‌تواند باعث آسیب برگشت‌ناپذیر ساختار سه‌بعدی پروتئین شود، جلوگیری می‌کنند (Garg *et al*., 2002). طولانی‌شدن تنش خشکی در یاخته‌های گیاهان به شکل‌گیری تنش اکسیداتیو، افزایش رادیکال‌های فعال اکسیژن (ROS) و پراکسیداسیون لیپیدی منتهی می‌شود. اسیدهای چرب غیراشباع موجود در فسفولیپیدهای غشا به حمله OH و دیگر اکسیدان‌ها بسیار حساس هستند. زمانی که اسیدهای چرب غیراشباع غشا اکسید می‌شوند، انواع آلدهیدها را ایجاد خواهند کرد که به‌شدت فعال هستند (Singh & Tuteja, 2010). در چنین وضعیتی، غالباً سنتز ترکیبات فنلی شامل فلاون‌ها، فلاونوئیدها، تانن‌ها و لیگنین‌ها و حتی اسیدهای آمینه حلقوی مانند تریپتوفان، تیروزین نیز افزایش می‌یابد. این ترکیب‌ها دارای نقش‌های متعدد اکولوژیکی و فیزیولوژیکی نظیر نقش‌های دفاعی و آنتی‌اکسیدانی دارند (Andre *et al*., 2009). مقدار آنتوسیانین نیز در هنگام تنش افزایش می‌یابد. این افزایش به‌علت نقش حفاظت نوری آنتوسیانین‌ها ازطریق حذف مستقیم ROSها در طول تنش اکسیداتیو است (Zhang *et al*., 2010). همچنین وجود پتاسیم در نگهداری آب بافت‌های گیاهی اهمیت خاصی دارد و گزارش‌های زیادی در باب تجمع آن در هنگام تنش اسمزی وجود دارد (Saeed-Akram *et al*., 2009). این کاتیون در تنظیم فشار اسمزی و کنترل روزنه‌ای نقش ایفا می‌کند (حمیدی و صفرنژاد، ۱۳۸۱). پتاسیم همچنین فعال‌کنندهٔ بسیاری از آنزیم‌های دخیل در فتوسنتز و تنفس است (Wind *et al*., 2004). با توجه به حاصل‌خیزی کم خاک‌ها، محدودیت گسترش زمین‌های کشاورزی و وسعت زیاد مناطق خشک و نیمه‌خشک در بسیاری از مناطق دنیا و از جمله ایران و نیز با توجه به وقوع کمبود هم‌زمان چندین عنصر در خاک در وضعیت تنش خشکی انجام پژوهش در زمینهٔ مدیریت تغذیه گیاهان در هنگام خشکی، بسیار ضروری به نظر می‌رسد. بنابراین در این پژوهش، استفاده از پتاسیم به مثابه یک عنصر پرمصرف و به منظور ارزیابی تأثیر آن بر برخی ویژگی‌های فیزیولوژیک گیاه توتون و افزایش میزان تحمل تنش خشکی تحت بررسی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

در این تحقیق از بذرهای توتون، رقم کوکر ۳۴۷ استفاده شدکه از مرکز تحقیقات دخانیات گیلان تهیه شد. این رقم متعلق به توتون‌های برگ درشت تیپ غربی (ویرجینیا) است که از تلاقی بین کوکر ۳۱۹ و کوکر ۲۵۸ حاصل شده و یک رقم تجاری مناسب با وضعیت آب و هوایی استان‌های شمال کشور است. دوهفته پس‌از کاشت بذر توتون در پتری‌دیش‌ها، دانه رست‌های به‌دست آمده به محیط کشت هیدروپونیک منتقل و با محلول هوگلند تغذیه شدند (در وضعیت ۱۶ ساعت روشنایی، ۸ ساعت تاریکی، ۶۰-۸۰ درصد رطوبت و ۳۰۰۰ لوکس روشنایی). پس‌از گذشت ۵۰ روز وقتی اندازهٔ گیاهان به حدود ۳۰ سانتی-متر رسید، اولین نمونه‌برداری انجام شد؛ به‌طوری‌که از سه گلدان مختلف به طور تصادفی ۶ برگ در فاصلهٔ میان‌گره‌های دوم و سوم به عنوان نمونه شاهد قبل‌از تنش برداشت شد. برای ایجاد تنش خشکی در گیاهچه‌های توتون، براساس روش Caruso و همکاران (2008) محلول پلی‌اتیلن‌گلایکول (PEG 6000) ۲۰درصد تهیه شد و گلدان‌ها به مدت ۴۸ ساعت تحت تنش خشکی قرار گرفتند. پس‌از ۴۸ ساعت تنش خشکی، تیماردهی به گلدان‌ها به مدت ۹ روز انجام شد. به‌این‌صورت که به گلدان‌های شاهد محلول هوگلند و به دیگر گلدان‌ها محلول نیترات پتاسیم در سه غلظت ۵، ۱۰ و ۱۵ میلی‌مولار به‌همراه محلول هوگلند داده شد. پس از اتمام دورهٔ تنش دومین نمونه-برداری انجام شد. دیگر نمونه‌برداری‌ها پس از تنش در انتهای روزهای سوم، ششم و نهم (که به ترتیب برداشت اول، برداشت دوم و برداشت سوم نامیده می‌شود) از هریک از تیمارها صورت گرفت. اولین نمونه‌برداری قبل از اعمال تنش خشکی و به‌عنوان "شاهد تنش ندیده" (به‌منظور اطمینان از بهینه‌بودن وضعیت قبل-از اعمال تنش) صورت گرفت که از این پس "شاهد ۱" نامیده می‌شود. پس‌از اتمام تنش، دومین نمونه‌برداری به‌عنوان "شاهد تنش دیده" (به‌منظور سنجش تغییرات عوامل مورد اندازه‌گیری پس‌از ۴۸ ساعت تنش و قبل‌از اعمال تیمار نیترات‌پتاسیم) انجام شد که پس از این "شاهد ۲" نامیده می‌شود. برای هریک از برداشت‌های روزهای سوم، ششم و نهم نیز یک نمونه "شاهد تیمارنشده با نیترات پتاسیم" (برای مقایسهٔ پاسخ طبیعی گیاه با پاسخ گیاهان تیمار یافته با نیترات پتاسیم) برداشت و "شاهد ۳" نامیده شد. نمونه‌ها پس از منجمدشدن داخل ازت مایع، به فریزر ۷۰- درجهٔ سانتی‌گراد منتقل و تا زمان آنالیز نگهداری شدند.

مقدار پرولین با استفاده از معرف نین هیدرین و براساس روش Bates (1973) اندازه‌گیری شد. محتوای پروتئین کل به روش Bradford (1976) و با استفاده از سرم آلبومین گاوی BSA به منزلهٔ منحنی استاندارد در طول موج ۵۹۵ نانومتر به‌وسیلهٔ اسپکتروفتومتر مدل Cam Spec M501 Single Beam UV/Visible اندازه‌گیری شد. رنگیزه‌های فتوسنتزی به روش Lichtenthaler (1987) استخراج شدند. اندازه‌گیری مالون دآلدهید با استفاده از روش Heath وPacker (1969) انجام شد. سنجش مقدار فنل کل با استفاده از روش Gao و همکاران (2013) با به‌کارگیری معرف Folin-Ciocalteu و استاندارد گالیک‌اسید انجام شد. به منظور استخراج عصاره جهت سنجش بتاکاروتن، از روش Nagata و Yamashita (1992) و برای سنجش آنتوسیانین از روش Masukasu و همکاران (2003) استفاده شد. برای سنجش فلاونول تام در عصاره‌های برگ از روش رنگ سنجی (Venskutonis *et al*., 2010 and 2004) و برای سنجش فلاونویید کل از روش Krizek و همکاران (1998) استفاده شد. اندازه‌گیری قندهای محلول با استفاده از روش Irigoyen و همکاران (1992) انجام شد. غلظت یون پتاسیم، به‌وسیله دستگاه فلیم امیشن اسپکترومتر (C ۳۱۰ Digital) و منحنی استاندارد پتاسیم تعیین شد.

تحلیل آماری

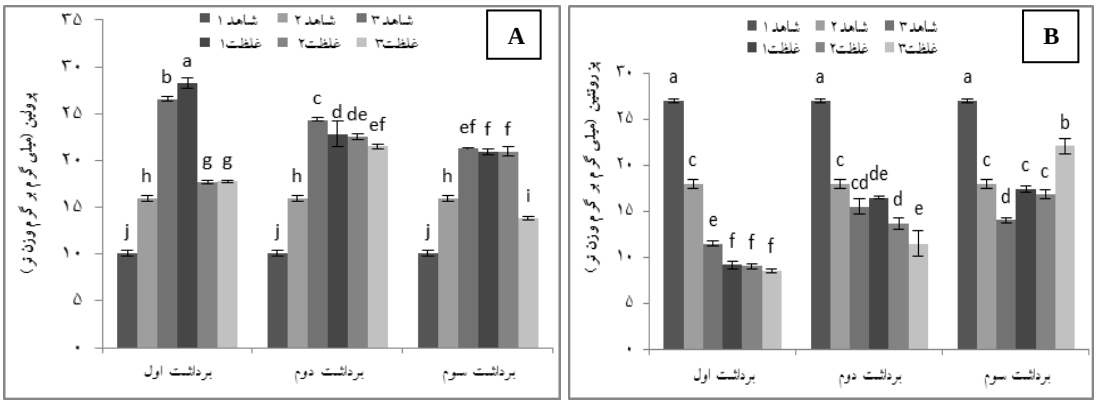
برای بررسی آماری داده‌ها از نرم‌افزار SPSS (16.0) و برای مقایسه میانگین داده‌ها از آزمون دانکن استفاده شد. انحراف از میانگین داده‌ها به‌وسیله خطای استاندارد نشان داده شد. جهت رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel 2007 استفاده شد.

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

نتایج

نتایج سنجش محتوای پرولین و پروتئین کل

مقادیر پرولین در نمونه‌های شاهد ۲ تحت تأثیر تنش خشکی افزایش معنی‌داری نشان داد. افزایش مقدار پرولین، با گذشت سه روز و باوجود حذف تنش خشکی، در نمونه‌های شاهد ۳ و تمام نمونه‌های تیماریافته پس‌از تنش نیز ادامه یافت. اما در برداشت سوم، روند افزایش پرولین برای نمونه‌های تیماریافته متوقف و برای نمونه‌های شاهد ۳ معکوس شد. اما غلظت ۱۵ میلی‌مولار نیترات‌پتاسیم در برداشت سوم بهترین عملکرد را نشان داد و مقادیر پرولین را حتی به پایین‌تر از نمونه شاهد ۲ رساند (شکل 1A). مقادیر پروتئین در نمونه‌های تنش‌دیده نسبت به نمونه شاهد ۱ به طور معنی‌داری کاهش یافت. نمونه‌های تیماریافته با نیترات‌پتاسیم نیز کاهش معنی‌دار مقادیر پروتئین را حتی نسبت به شاهد ۳ نشان دادند. در برداشت دوم، افت شدید مقادیر پروتئین در همه نمونه‌ها تا حدودی جبران شد و با شیبی ملایم ارتقا یافت. شیب افزایش مقدار پروتئین در نمونه‌های برداشت سوم نیز تداوم یافت و ارتقای محسوس مقدار پروتئین در همه نمونه‌ها قابل‌توجه بود، ولی غلظت ۱۵ میلی‌مولار نیترات پتاسیم بیشترین افزایش پروتئین را موجب شد (شکل 1B).



شکل ۱- میانگین تغییرات مقادیر پرولین (A) و پروتئین (B) دربرداشت اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک بیانگر عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

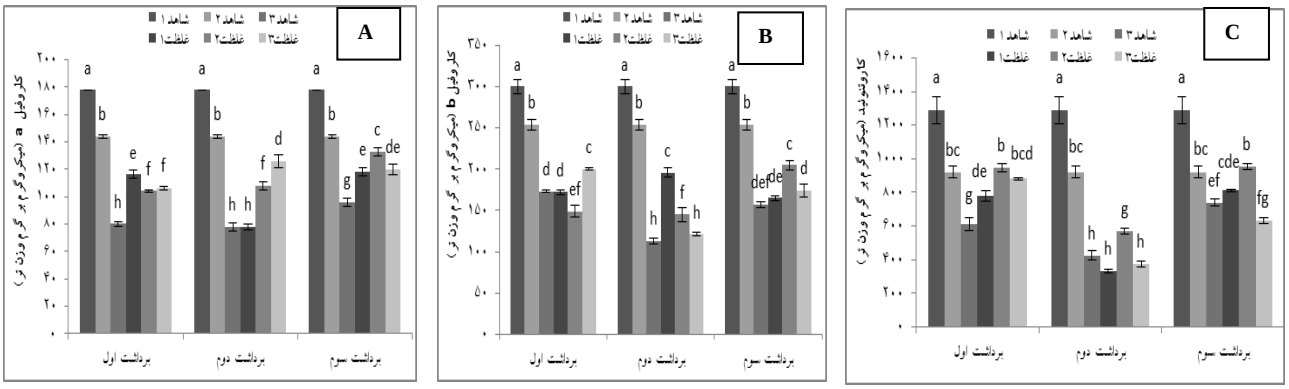
Fig. 1. Average changes in the quantities of proline (A) and protein (B) in the first, second and third harvests. The data represents the average of three replicates ± standard error (SE), respectively. Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

نتایج اندازه‌گیری رنگیزه‌های فتوسنتزی

همان‌طور که در نمودارهای شکل۲ (A، B و C) مشاهده می‌شود، خشکی اثر معنی‌داری بر مقدار کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها داشت. اما با گذشت زمان و به ترتیب در برداشت‌های اول تا سوم، تیمار نمونه‌های تنش‌دیده به‌وسیله غلظت‌های مختلف نیترات پتاسیم، افزایش سریع‌تر مقادیر کلروفیل‌های a و bنسبت به شاهد ۳ مشاهده شد. اگرچه تیمار با نیترات‌پتاسیم نتوانست مقادیر کلروفیل‌ها را به سطح قبل‌از تنش بازگرداند، ولی محتوای کلروفیلی را در هنگام تنش خشکی در سطوح بالاتری نسبت به نمونه‌های تیمارندیده نگه داشت. مقادیر کاروتنوئید در برداشت اول در نمونه‌های شاهد ۲ نیز کاهش معنی‌داری نشان داد که حاصل اثر تنش خشکی است. به‌طوری‌که در برداشت‌های اول و دوم، مقادیر کاروتنوئید در همه نمونه‌های تیمارشده و تیمارنشده شیب نزولی داشت و در برداشت سوم، با طولانی‌ترشدن زمان تیماردهی، مقادیر کاروتنوئید در همه نمونه‌ها افزایش یافت. با اعمال تنش خشکی مقادیر بتاکاروتن نیز در نمونه‌های تنش دیده شاهد ۲ به طور

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

معنی‌داری کاهش یافت. افزایش دوباره مقادیر بتاکاروتن تحت اثر تیمار نمونه‌های تنش‌دیده با غلظت‌های مختلف نیترات پتاسیم در هیچ یک از نمونه‌های آزمایشی معنی‌دار نبود (داده‌ها نشان داده نشده است).

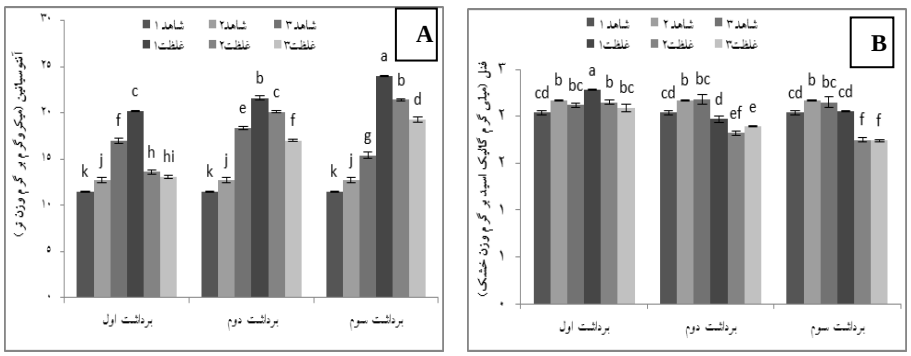


شکل ۲- میانگین تغییرات مقادیر کلروفیل a (A) و کلروفیل b (B) و مقادیر کاروتنوئید (C) در برداشت اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسهٔ میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک بیانگر فقدان اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

Fig. 2. Average changes in the amount of Chlorophyll a (A), chlorophyll b (B) and carotenoid (C) in the first, second and third harvests. The data represents the average of three replicates ± standard error (SE), respectively. Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

نتایج اندازه‌گیری ترکیبات فنلی

مقدار فنل تحت تأثیر تنش خشکی و در برداشت اول در تمام نمونه‌ها افزایش معنی‌داری را نسبت به شاهد ۱ نشان داد. در برداشت دوم و سوم، مقدار فنل برای نمونه‌های فاقد تیمار نیترات پتاسیم در همان سطح برداشت اول باقی ماند، اما در نمونه‌های تحت تیمار با نیترات‌پتاسیم، کاهش درخور توجه فنل نسبت به برداشت اول مشاهده شد. مقادیر آنتوسیانین نیز در برداشت اول در نمونه‌های شاهد ۲ افزایش معنی‌داری را نسبت به نمونه‌های تنش‌ندیده نشان داد، اما افزایش مقدار آنتوسیانین باوجود حذف تنش خشکی در نمونه‌های شاهد ۳ و تمام نمونه‌های تیماریافته ادامه یافت (شکل ۳).



شکل ۳- میانگین تغییرات مقادیر آنتوسیانین (A) و فنل (B) در برداشت اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار(SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک بیانگر فقدان اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

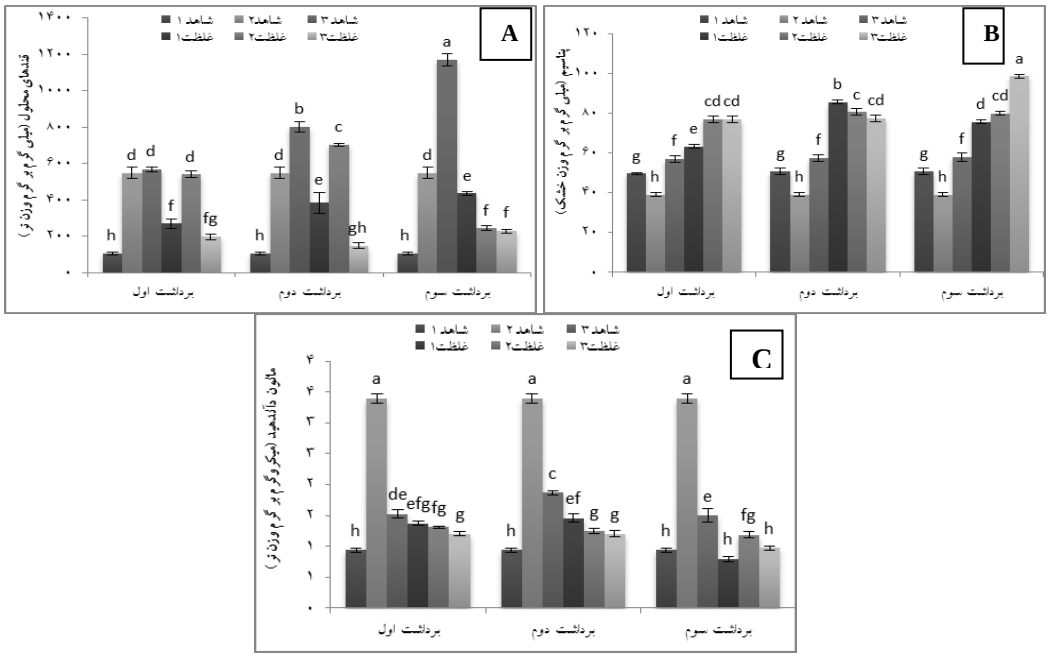
Fig. 3. Average changes in the amount of anthocyanin (A) and phenol (B) in the first, second and third harvests. The data represents the average of three replicates ± standard error (SE), respectively. Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

نتایج اندازه‌گیری قندهای محلول، پتاسیم و مالون دآلدهید در برگ

تنش خشکی مقادیر قند را در نمونه‌های شاهد ۲ به طور محسوسی نسبت به شاهد ۱ افزایش داد. خروج از وضعیت تنشی برای نمونه‌های شاهد ۳ نیز تغییری در این وضعیت ایجاد نکرد و مقادیر قندهای محلول همچنان بالا باقی ماند؛ درحالی‌که با شروع تیماردهی نمونه‌های تنش‌دیده به‌وسیله نیترات‌پتاسیم، کاهش مقادیر قند نسبت به شاهد ۳ مشاهده شد (شکل 4A). همچنین با قرارگرفتن نمونه‌ها در وضعیت تنش، مقادیر پتاسیم کاهش معنی‌داری یافت (شکل 4B).



شکل ۴- میانگین تغییرات مقادیر قندهای محلول (A)، پتاسیم (B) و مالون دی‌آلدهید (C) در برداشت اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسه میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک بیانگر فقدان اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

Fig. 4. Average changes in the amounts of soluble sugars (A), potassium (B) and malondialdehyde (C) in the first, second and third harvests. The data represents the average of three replicates ± standard error (SE), respectively. Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

افزایش مقادیر نیترات پتاسیم در محیط رشد گیاهچه‌ها، موجب افزایش معنی‌دار مقادیر پتاسیم در تمام نمونه‌های تیمارشده و در هر سه برداشت شد.

تحت تنش خشکی، در مقدار مالون‌دی‌آلدئید مربوط به نمونه-های شاهد ۲ افزایش زیادی حاصل شد، اما با شروع تیماردهی به‌وسیلهٔ غلظت‌های مختلف نیترات پتاسیم، روند کاهش درخور توجه مالون‌دی‌آلدئید نسبت به شاهد ۲ در نمونه‌های تنش‌دیده در هر سه برداشت اول، دوم و سوم مشاهده شد. نمونه‌های شاهد ۳ اما نتوانستند در وضعیت بهتری قرار بگیرند و میزان پراکسیداسیون لیپیدی را به اندازه نمونه‌های تیماریافته با نیترات پتاسیم کاهش دهند (شکل 4C).

بحث

تنش خشکی ازطریق افزایش بیان آنزیم‌های بیوسنتزکننده پرولین و کاهش فعالیت آنزیم‌های تخریب پرولین باعث افزایش میزان پرولین در گیاه می‌شود (Serraj & Sinclair 2002). نمونه‌های شاهد ۳ نیز مطابق انتظار پس‌از مواجهه با تنش خشکی، میزان پرولین را بلافاصله پس‌از تنش و در همان برداشت اول به مقدار درخور توجهی افزایش دادند، اما کاهش مقادیر پرولین در نمونه‌های تیماریافته برداشت دوم حاکی از

تأثیر مثبت نیترات‌پتاسیم بر روند بهبودی و کاهش شدت تنش در این نمونه‌ها نسبت به نمونه‌های تیمارنشده است. به نظر می‌رسد که در برداشت سوم زمان کافی برای کاستن از شدت تنش در اختیار گیاهچه‌ها بوده و سیستم دفاعی نمونه‌های تنش‌دیده توان کافی برای سازگاری با اوضاع نامساعد محیطی را پیدا کرده و سطح پرولین را نسبت به برداشت اول و دوم بیشتر کاهش داده‌اند. تغییر مقادیر پرولین در نمونه‌های تحت تنش که با نیترات‌پتاسیم تیمار شدند به این دلیل است که پتاسیم با افزایش فعالیت آنزیم‌ها از تولید رادیکال آزاد جلوگیری می‌کند (Ma *et al*., 2004). یکی از راه‌های افزایش مقدار پرولین افزایش فعالیت آنزیم گاما-گلوتامیل کیناز است که به افزایش میزان پرولین منجر می‌شود (Manivannan *et al*., 2007). ازطرف دیگر از طریق کمک به جذب بیشتر آب در گیاه منجر به تنظیم فشار اسمزی می‌انجامد (Kanai *et al*., 2007).

گزارش‌های زیادی وجود دارد که کاهش مقدار پروتئین را نتیجه تنش در گیاه توتون (Parry *et al*., 2002; Liu *et al*., 2014) نشان می‌دهند. کاهش میزان پروتئین‌های محلول در گیاه تحت تنش خشکی را می‌توان به افت شدید فرآیند فتوسنتز و متعاقب آن کاهش پیش‌ماده‌های تولیدکننده پروتئین نیز نسبت داد. تنش خشکی بیان ژن‌های کدکننده پروتئازهای درون‌سلولی را القا می‌کند و سبب تجزیه پروتئین‌ها و تحرک مجدد نیتروژن و متعاقب آن سنتز مواد محلول سازگار می‌شود. ازاین‌رو به نظر می‌رسد کاهش محتوای پروتئین تحت تنش خشکی با کاهش سنتز پروتئین و افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کنندهٔ پروتئین مرتبط باشد (Feller, 2004). در برداشت اول پس‌از رفع تنش، ازآن‌جاکه زمان کافی برای واکنش مناسب سیستم دفاعی گیاهچه‌های توتون وجود نداشت، افزایش مقدار پروتئین در هیچ‌یک از تیمارها مشاهده نشد، اما برخی غلظت‌های نیترات پتاسیم در برداشت‌های دوم و سوم موجب ارتقای بهتر مقادیر پروتئین در نمونه‌های تیماریافته نسبت به نمونه‌های شاهد ۳ شدند. در هنگام پروتئین‌سازی، دخالت پتاسیم در فرایندهایی مانند جابه‌جایی اسیدهای آمینه و اتصال tRNA به ریبوزوم دلیل افزایش پروتئین تحت تنش بیان شده است (Ruiz & Romero, 1999). پتاسیم نقش اساسی در فعال‌سازی آنزیمی، سنتز پروتئین، تنظیم اسمزی، تعادل کاتیونی-آنیونی و تحمل تنش دارد (Marschner, 2012).

کاهش مشاهده‌شده در مقادیر کلروفیل a و b در وضعیت تنش خشکی، همان‌گونه که قبلاً نیز در باره گیاه توتون گزارش شده (Pastori & Trippi, 1993)، به‌علت تخریب بیشتر کلروفیل نسبت به سنتز آن است (Thalooth *et al*., 2006). از دلایل دیگر کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی در وضعیت تنش، می‌توان عمدتاً به موارد تخریب ساختمان کلروپلاست و دستگاه فتوسنتزی، فتواکسیداسیون کلروفیل‌ها، واکنش آنها با اکسیژن یکتایی، تخریب پیش‌ماده‌های سنتزکننده کلروفیل و ممانعت از بیوسنتز کلروفیل‌های جدید و فعال‌شدن آنزیم‌های تجزیه‌کننده کلروفیل ازجمله کلروفیلاز و اختلالات هورمونی اشاره کرد (Neocleous *et al*., 2007). تفاوت مقدار کلروفیل a در بین گیاهان تحت تیمار و شاهد در برداشت‌های اول تا سوم نشان داد که تیمار نمونه‌ها با نیترات پتاسیم موجب افزایش سریع‌تر این رنگیزه نسبت به نمونه شاهد می‌شود و بازسازی کلروفیل a را تسریع می‌کند (شکل ۲A). مقایسه تغییرات مقادیر کلروفیل a و b نشان داد که در اثر تنش خشکی، میزان کاهش کلروفیل b بیشتر از میزان کاهش کلروفیل a است. در گیاه توتون، تیماردهی نمونه‌های تحت تنش خشکی با نیترات پتاسیم می‌تواند در بازیابی کلروفیل‌ها نقش داشته باشد. تأثیر نیترات پتاسیم می‌تواند به دلیل نقش پتاسیم در سنتز پیش‌ماده رنگیزه‌های کلروفیلی و کاهش گونه‌های فعال اکسیژن باشد (Liu *et al*., 2014).

کمبود ملایم آب باعث افزایش کاروتنوئیدها می‌شود (Jeyaramraja *et al*., 2005)؛ درحالی‌که کمبود شدید آب موجب کم‌شدن کاروتنوئیدها می‌شود (Munne-Bosch & Penuelas, 2004). کاروتنوئیدها انرژی زیادی را از فتوسیستم (I) و (II) به صورت گرما یا واکنش‌های شیمیایی بی‌ضرر دفع می‌کنند و می‌توانند غشاهای کلروپلاستی را حفظ کنند (Koyro, 2006). با تیمار نمونه‌های تنش‌دیده به‌وسیله نیترات پتاسیم و تنها در آخرین نمونه‌برداری (برداشت سوم) روند کاهشی کاروتنوئیدها متوقف می‌شود و مقادیر آنها نسبت به

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

نمونه شاهد ۳ به طور معنی‌داری افزایش می‌یابد. به نظر می‌رسد که کاربرد نیترات‌پتاسیم سبب القای سنتز کاروتنوئیدها تحت تنش می‌شود. افزایش کاروتنوئیدها علاوه‌بر بهبود کیفیت فتوسنتز، به ارتقای توان مقاومت آنتی‌اکسیدانی سلول کمک می‌کند و موجب کاهش صدمه‌های ناشی از تنش اکسیداتیو می‌شود؛ زیرا به دلیل نقش حفاظتی کاروتنوئیدها در تشکیلات فتوسنتزی، گونه‌هایی که کاروتنوئیدهای بالاتری دارند، در تنش اکسیداتیو ناشی از خشکی دفاع مؤثرتری خواهند داشت؛ زیرا این رنگیزه‌ها مسئول خاموش‌کردن اکسیژن یکتایی و جلوگیری از پراکسیداسیون لیپیدها در هنگام تنش اکسیداتیو هستند (Koyro, 2006).

در طی تیمار نمونه‌های تنش‌دیده با نیترات پتاسیم در برداشت اول و دوم و سوم، کاهش معنی‌دار میزان مالون‌دی‌آلدئید نسبت به شاهد ۲ مشاهده شد که حاکی از مؤثربودن تیمار نیترات پتاسیم بر کاهش تنش است. به نظر می‌رسد که تیماردهی نمونه‌های تحت تنش با نیترات پتاسیم، با حذف ROSها، تا حد زیادی از پراکسیداسیون لیپیدی جلوگیری می‌کند و میزان MDA را کاهش می‌دهد. درنتیجه کنترل تنش اکسیداتیو در گیاه توتون سبب موفقیت این گیاه در تحمل تنش خشکی است.

نتایج برداشت اول نشان می‌دهد که خشکی میزان ترکیبات فنلی را در نمونه‌های تنش‌دیده نسبت به شاهد ۱ افزایش داد. این داده‌ها مشابه یافته‌های قبلی در توتون (Andersen *et al.*, 2001) است. همچنین نتایج نشان داد که در برداشت اول نه‌تنها نمونه‌های تیمارنشده با نیترات پتاسیم (شاهد ۳) نتوانسته‌اند در طی سه‌روز پس‌از حذف تنش، اوضاع بهتری برای رشد ایجاد نموده و میزان فنل را به منزله پاسخی تنشی کاهش دهند، بلکه نمونه‌های تیمارشده با نیترات پتاسیم هم در این فرصت کوتاه چنین توانی را نداشته‌اند، اما نمونه‌های مربوط به برداشت دوم و سوم به تدریج توانسته‌اند سنتز افزایش‌یافته فنل را متوقف کند و حتی به طور درخور توجهی کاهش دهند. ازجمله سازوکارهای آنتی‌اکسیدانی گیاهان تحت تنش خشکی، افزایش سطوح ترکیبات فنلی است (Rebey *et al.*, 2011; Bettaieb *et al.*, 2011)، چراکه این‌گونه ترکیبات همچون پالاینده‌های گونه‌های واکنشگر اکسیژن عمل می‌کنند و درنتیجه سبب ثبات غشاهای سلولی و مانع پراکسیداسیون لیپیدها می‌شوند (Chang *et al.*, 2002). فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی فنل‌ها به دلیل تمایل به کلاته‌کردن فلزات است. فنل‌ها می‌توانند یون‌های آهن را کلاته و مشتقات سوپراکسید را به‌وسیله واکنش فنتون غیرفعال کنند. واکنش فنتون از مهم‌ترین منابع تولید گونه‌های ROS است (Rispail *et al.*, 2005). در بررسی اثر تنش خشکی ناشی از پلی‌اتیلن‌گلایکول در گیاه گندم نیز مشخص شد که علت بالارفتن سطوح ترکیبات فنلی، افزایش فعالیت و میزان آنزیم بیوسنتزکننده فنل‌ها، یعنی فنیل آلانین آمونیالیاز است (Tian & Li, 2006). ترکیبات فنلی حتی می‌توانند ازطریق تأثیر بر برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی برگ (تعداد روزنه، ضریب هدایت روزنه‌ای) تعرق را کاهش و بر مقاومت گیاه در برابر خشکی بیافزایند (Buttery, 1993). آنتوسیانین‌ها نیز مشابه فلاونوئیدها، رنگیزه محافظ هستند و گیاه را دربرابر تنش محافظت می‌کنند (Chalker-Scott, 2002). افزایش آنتوسیانین به‌علت نقش حفاظت نوری آنتوسیانین ازطریق حذف مستقیم ROSها در طول تنش اکسیداتیو است (Zhang *et al.*, 2010). با اعمال تنش خشکی میزان آنتوسیانین در نمونه‌های تنش‌دیده نسبت به نمونه شاهد ۱ به طور معنی‌داری افزایش نشان داد. حذف تنش و برداشت نمونه‌ها پس‌از سه‌روز (برداشت اول) نشان داد که افزایش مقدار آنتوسیانین در همه نمونه‌های تیمارشده و تیمارنشده با نیترات پتاسیم نسبت به شاهد ۲ همچنان ادامه داشته است و موجب افزایش مقدار آنتوسیانین‌ها شده است. این روند به طور مشابه در برداشت‌های دوم و سوم نیز ادامه یافت و موجب تداوم سنتز افزایش‌یافته آنتوسیانین در همه نمونه‌ها شد. به نظر می‌رسد تیمار نمونه‌های تنش‌دیده در این مطالعه با نیترات پتاسیم قادر به مهار سنتز افزایش‌یافته آنتوسیانین نبوده یا به دلیل حساسیت بالای آنتوسیانین‌ها به تحریکات تنشی، کاهش آنتوسیانین صورت نگرفته است. این نتایج با مشاهدات Zhang و همکاران در باره بگونیا (2010) مطابقت دارد.

نتایج تحقیق حاضر نیز نشان داد که مقدار قندهای محلول تحت تأثیر تنش خشکی افزایش می‌یابد. شوک شدید حاصل از این افزایش نه‌تنها در برداشت اول، بلکه در برداشت دوم نیز برای

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

تمام نمونه‌ها موجب افزایش قندهای محلول شد. برای افزایش کربوهیدرات‌های محلول در وضعیت خشکی عوامل متعددی ذکر شده است. براساس گزارش‌های حاضر افزایش در غلظت قندهای محلول ممکن است نتیجهٔ تجزیه نشاسته (Li *et al.*, 2013) یا افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز در هنگام تنش (Plaue *et al.*, 2004) باشد. همچنین کاهش انتقال ساکارز به خارج از برگ‌ها به افزایش کربوهیدرات‌های محلول منجر می‌شود. چنین فرآیندی تحت کمبود کوتاه‌مدت و بلندمدت آب مشاهده شده است (Pereira *et al.*, 1993). یکی دیگر از دلایل افزایش قندهای محلول در هنگام تنش، افزایش فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز است (Plaue *et al.*, 2004)، اما با تیمار نمونه‌ها به‌وسیلهٔ غلظت‌های مختلف نیترات پتاسیم، این سیر صعودی متوقف می‌شود و حتی موجب کاهش مقدار قند در نمونه‌های تیماریافته می‌شود که مطابق یافته‌های Fayez و Bazaid (2014) است. همچنین پیشنهاد شده است که پتاسیم دارای نقش مهمی در انتقال قندها به منطقه انتهایی ریشه است (Saftner & Wyse, 1980)، بنابراین افزایش پتاسیم می‌تواند با تسهیل نقل و انتقال قندهای محلول، نقش مهمی در تنظیم اسمزی سلول‌های منطقه ریشه و درجهت حفظ آماس سلولی منطقه ریشه و کاهش تجمع قندهای محلول در برگ برعهده داشته باشد.

بررسی محتوای پتاسیم نشان داد که نمونه‌های شاهد ۲ نسبت به شاهد ۱ و دیگر نمونه‌های تنش‌دیده، حاوی کمترین مقدار پتاسیم هستند. Cakmak (2005) و همچنین Eskandari (2011) براساس بررسی‌های خود گزارش کردند که کاهش پتاسیم یکی از علائم تنش خشکی است. احتمالاً علت کاهش پتاسیم در تنش خشکی، کاهش میزان حلال‌گری پتاسیم و متعاقباً کاهش جذب آن از طریق ریشه‌های گیاه است. درحالی‌که تیماردهی نمونه‌های تنش‌دیده با نیترات پتاسیم در برداشت اول و دوم و سوم باعث افزایش معنی‌دار مقادیر پتاسیم نسبت به نمونه شاهد ۱ و شاهد ۲ و شاهد ۳ شد. به‌نظر می‌رسد که افزایش دورهٔ تیماردهی موجب افزایش محتوای داخلی نیترات پتاسیم می‌شود و درنتیجه تغییراتی که در پارامترهای اندازه‌گیری شده در این بررسی گزارش شده است، تحت تأثیر افزایش درون‌سلولی پتاسیم اتفاق افتاده است. نتایج مربوط به تغییر محتوای پتاسیم می‌تواند بخش مهمی از کاهش نشانه‌های تنش را در نمونه‌های مربوط به برداشت‌های دوم و سوم و تحت اثر غلظت‌های نیترات پتاسیم، که در بخش‌های قبلی به آنها اشاره شد، توجیه کند.

نتیجه‌گیری

باتوجه به نتایج در این بررسی، می‌توان اظهار کرد که گیاه توتون در مواجهه با تنش خشکی سعی در حفظ فشار اسمزی خود دارد و این کار را با افزایش اسمولیت‌هایی ازجمله پرولین و قندهای محلول و تجمع پتاسیم انجام می‌دهد که به حفظ فشار اسمزی و تورژسانس سلول‌های گیاه کمک می‌کنند. از آن‌جایی که تنش خشکی باعث ایجاد تنش اکسایشی شده است و تولید ROSها را افزایش داده است، گیاه توتون با افزایش آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی ازجمله افزایش ترکیبات فنلی، آنتوسیانین و کاروتنوئیدها به تنش خشکی پاسخ داد. کاربرد نیترات پتاسیم به‌خصوص غلظت ۱۵ میلی‌مولار نسبت به غلظت‌های ۱۰ و ۵ میلی‌مولار به طور محسوس‌تری توانسته است برخی پیامدهای مضر تنش، همچون کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی و پروتئین را بهبود ببخشد. نیترات پتاسیم توانست سطوح MDA را به سطح معادل با مقادیر آن در گیاهان تنش‌ندیده برساند و با افزایش پروتئین تا حدودی پیامدهای مخرب ناشی از تنش خشکی را بکاهد که نشانهٔ آن کاهش مقادیر ترکیبات فنلی و مقدار پرولین دربرابر غلظت‌های مختلف نیترات‌پتاسیم است. پتاسیم نقش مهمی در کاتالیزکردن فرآیندهای متابولیسمی و حفظ آماس سلولی در گیاه برعهده دارد و موجب می‌شود تا گیاه عناصر ضروری خود برای افزایش اسمولیت‌ها را بهتر و راحت‌تر به‌دست آورد. بدین ترتیب سلول بهتر می‌تواند در وضعیت تنش به فعالیت‌های حیاتی خود ادامه دهد و درنهایت عملکرد پذیرفتنی‌تری در هنگام تنش خواهد داشت. پس برای جبران حداقل برخی اثرهای مضر تنش خشکی و کمک به گیاه درجهت بازگشت به رشد طبیعی بعد از آبیاری مجدد، به‌

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

کاربردن پتاسیم می‌تواند بسیار مؤثر باشد و نقش مهمی در مقاومت در مقابل تنش در گیاه ایفا کند.

سپاسگزاری

نگارندگان این مقاله ضمن سپاس فراوان از مرکز دخانیات استان گیلان بابت تأمین بذرهای توتون و از دانشگاه گیلان به خاطر حمایت مالی قدردانی می‌کنند.

منابع/References

حمیدی، ح. و صفرنژاد، ا. ۱۳۸۱. بررسی خصوصیات مورفولوژیک و بیوشیمیایی کالوس یونجه و بازسازی در برابر تنش اسمزی. – پژوهش و سازندگی ۵۸: ۸۹-۸۴.

Ahifar, H. 1995. Comparison of morphological, physiological and quantitative and qualitative performance of Tiklak and Trabzon varieties. Tirtash tobacco Research Institute, Research Workbook. – Iranian Tobacco Company. pp: 26-16.

Andersen, R.A., Lowe, R. and Vaughn, T.A. 2001. Plant phenols and polyphenol oxidase in *Nicotiana tabacum* during greenhouse growth, field growth and air-curing. – Phytochemistry 8: 2139-2147.

Andre, C.M., Schafleitner, R., Legay, S., Lefèvre, I, Hausman, J.F., Larondelle, Y and Evers, D. 2009. Gene expression changes related to the production of phenolic compounds in potato tubers grown under drought stress. – Phytochemistry 70: 1107-1116.

Bates, L.S. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. – Plant Soil 39: 205-207.

Bettaieb, I., Hamrouni-Sellami, I., Bourgou, S., Limam F. and Marzouk, B. 2011. Drought effects on polyphenol composition and antioxidant activities in aerial parts of *Salvia officinalis* L. – Acta Physiologiae Plantarum 33:1103-1111.

Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of prot utilizing the principle of protein dye-binding. – Annal Biochemistry 38: 248-252.

Buttery, R.B.T., Buzzel, C.S., Gayron, J.D. and Matarish, D.C. 1993. Stomatal number of soybean and response to water stress. – Plant Soil 149: 283-288.

Cakmak, I. 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. – The Journal of Plant Nutrition and Soil Science 168: 521-530.

Caruso, A., Chefdor, F., Carpin, S., Depierreux, C., Delmotte, F.M., Kahlem, G. and Morabito, D. 2008. Physiological characterization and identification of genes differentially expressed in response to drought induced by PEG 6000 in *Populus canadensis* leaves. – Plant Physiology 165: 932-941.

Chalker-Scott, L. 2002. Do anthocyanins function as osmoregulators in leaf tissues? – Advances in Botanical Research 37: 103-106.

Chang, W.C., Kim, S.C., Hwang, S.S., Choi, B.K. and Kim, S.K. 2002. Antioxidant activity and free radical scavenging capacity between Korean medicinal plants and flavonoids by assay-guided comparison. – Plant Science 163: 1161-1168.

Chaves, M.M. and M.M. Oliveira. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. – Journal of Expermental Botany 55: 2365-2384.

Fayez, K.A. and Bazaid, S.A. 2014. Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. – Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences 13: 45-55.

Feller, U. 2004. Proteolysis. In: Plant Cell Death Processes. – Elsevier. pp. 107-123.

Gao, T., Jelle, B.P., Sandborg, L.I.C. and Gustavsen, A. 2013. Monodisperse hollow silica nanospheres for nano insulation materials: synthesis, characterization and life cycle assessment. – ACS Applied Materials & Interfaces 5: 761-767.

Garg, A.K., Kim, J.K., Owens, T.G., Ranwala, A.P., Choi, Y.D., Kochian, L.V., and Wu, R.J. 2002. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses. –

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

Proceeding of the National Academy of Sciences USA 99: 15898-15903.

Heath, R.L. and Packer, L. 1969. Photoperoxidation in isolated chloroplast kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. – Archives of Biochemistry and Biophysics 125: 189-198.

Irigoyen, J.J., Emerich, D.W. and Sanchez-Diaz, M., 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. – Plant Physiology 84: 55-60.

Jeyaramraja, P.R., Meenakshi, S.N., Kumar, R.S., Joshi, S.D. and Ramasubramanian, B. 2005. Water deficit induced oxidative damage in tea (*Camellia sinensis*) plants. – Plant Physiology 162: 413-419.

Kanai, S., Ohkura K., Adu-Gyamfi, J. Mohapatra, P. Saneoka, H. and Fujita, K. 2007. Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress. – Journal of Experimental Botany 58: 2917-2928.

Koc, E., İslek, C. and Üstun, A.S. 2010. Effect of cold on protein, proline, phenolic compounds and chlorophyll content of two pepper (*Capsicum annuum* L.) varieties. – Gazi University Journal of Science 23: 1-6.

Koyro, H.W. 2006. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). – Environmental and Experimental Botany 56: 136-149.

Krizek, D.T., Britz, S.J. and Mirecki, R.M. 1998. Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cv. new red fire lettuce. – Physiologia Plantarum 103: 1-7.

Li, M.H., Cherubini, P., Dobbertin, M., Arend, M., Xiao, W.F. and RigIing, A. 2013. Responses of leaf nitrogen and mobile carbohydrates in different Quercus species/provenances to moderate climate changes. – Plant Biology 15: 177-184.

Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. – Methods in Enzymology 148: 350-382.

Liu, J., Li, J., Su, X. and Xia, Z. 2014. Grafting improves drought tolerance by regulating antioxidant enzyme activities and stress-responsive gene expression in tobacco. – Environmental and Experimental Botany 107: 173-179.

Ma, Q., Turner, D.W., Levy, D. and Cowling, W. 2004. Solute accumulation and osmotic adjustment in leaves of Brassica oilseeds in response to soil water deficit. – Australian Journal of Agricultural Research 55: 939-945.

Manivannan, P.C.A., Jaleel, B., Sankar, A., Kishorekumar, R., Somasundaram, G.M., Lakshmanan A. and Panneerselvam, R. 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. – Colloids and Surfaces B: Biointerfaces 59: 141-149.

Marschner, P. 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants. 3rd ed. Academic Press, London, UK. pp: 178-189.

Masukasu, H., Karin, O. and Kyoto, H. 2003. Enhancement of anthocyanin biosynthesis by sugar in radish (*Raphanus sativus*) hypocotyls. – Plant Science 164: 259-265.

Munne-Bosch, S. and Alegre, L. 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plant ssurvival under drought stress. – Functional Plant Biology 31: 203-216.

Nagata, M. and Yamashita, I. 1992. Simple method for simultaneous determination of chlorophyll and carotene in tomato fruit. – The Japanese Society for Food Science and Technology-Nippon Shok 39: 925-928.

Neocleous, D. and Vasilakakis, M. 2007. Effects of NaCl stress on red raspberry (*Rubus idaeus* L. 'Autumn Bliss'). – Scientia Horticulturae 112: 282-289.

Oliviera-Neto, C.F., Silva-Lobato, A.K., Goncalves-Vidigal, M.C., Costa, R.C.L., Santos-Filho B.G., Alves G.A.R., Silva-Maia, W.J.M., Cruz, F.J.R., Neres, H.K.B. and Santos-Lopes, M.J. 2009. Carbon compounds and chlorophyll contents in sorghum submitted to water deficit during three growth stages. – Science and Technology 7: 588-593.

Ort, D.R. 2001. When there is too much light. – Plant Physiology 125: 29-32.

Parry, A.D., Tiller, S.A. and Edward, R. 1994. The effects of heavy metals and root immersion on isoflavonoid metabolism in alfalfa (*Medicago sativa* L.). – Plant Physiology 106: 195-203.

Pastori, G.M. and Trippi, V.S. 1993. Cross resistance between water and oxidative stress in wheat leaves. – Journal of Agricultural Science 20: 289 -294.

Pereira, J.S. and Chaves, M.M. 1993. Plant water deficits in mediteranian ecosystems. In: Water Deficits and Plant Growth. Eds. By Kozlowski, T.T. – Academic Press, New York. pp: 237.

Plaue, Z., Grava, A., Yehezkel, Ch. and Matan, E. 2004. How do salinity and water stress affect transport of water, assimilates and ions to tomato fruits? – Physiologia Plantarum 122: 429-442.

Rebey, I.B., Bourgou, S., Debez, I.B.S., Karoui, I.J., Sellami, I.H., Msaada, K., Limam, F. and Marzouk, B. 2011. Effects of extraction solvents and provenances on phenolic contents and antioxidant activities of

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]

Cumin (*Cuminum cyminum* L.) seeds. – Food and Bioprocess Technology 5: 2827-2836.

Rebey, I.B., Jabri-Karoui, I., Hamrouni-Sellami, I., Bourgou, S., Limam, F. and Marzouk B. 2012. Effect of drought on the biochemical composition and antioxidant activities of cumin (*Cuminum cyminum* L.) seeds. – Industrial Crops and Products 36: 238-245.

Rispail, N., Morris, P. and Webb, K.J. 2005. Phenolic compounds: Extraction and Analysis. In A. J. Marquez, ed. *Lotus japonicus* Handbook. – Springer, pp: 349-355.

Ruiz, J.M. and Romero, L. 1999. Nitrogen efficiency and metabolism in grafted melon. – Scientia Horticulturae 81: 113-123.

Saeed-Akram, M., Ashraf, M. and Aisha Akram, N. 2009. Effectiveness of potassium sulfate in mitigating saltinduced adverse effects on different physio-biochemical attributes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). – Flora 204: 471-483.

Saftner, R.A. and Wyse, R.E. 1980. Alkali cation/sucrose cotransport in the root sink of sugar beet. – Plant Physiology 66: 884-889.

Serraj, R. and Sinclair, T.R. 2002. Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions? – Plant Cell and Environment 25: 333-341.

Singh, G.S. and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. – Plant Physiology and Biochemistry 48: 909-930.

Suriyan, Ch. and Chalermpol, K. 2009. Proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plantlets in response to iso-osmotic salt and waterdeficit stress. – Agricultural Sciences in China 8: 51-58.

Thalooth, A.T., Tawfik, M.M. and Magda Mohamed, H. 2006. A comparative study on the effect of foliar application of zinc, potassium and magnesium on growth, yield and some chemical constituents of mungbean plant grown under water stress conditions. – World Journal of Agricultural Sciences 2: 37- 46.

Tian, X. and Li, Y. 2006. Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings. - Biologia Plantarum 50: 775-778.

Vendruscolo, A.C.G., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C.A., Molinari, H.B.C., Marur, C.J. and Vieira, L.G.C. 2007. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. – Journal of Plant Physiology 164: 1367-1376.

Venskutonis, P.R., Miliauskas, G. and Van Beek, T.A. 2004. Screening of radical scavenging activity of so medicinal and aromatic plant extracts. – Food Chemistry 85: 231-237.

Wind, W., Arend, M. and Fromm, J. 2004. Potassium-dependent cambial growth in poplar. – Plant Biology 6: 30-37.

Zhang, K.M., Yu, H.J., Shi, K., Zhou, Y.H., Yu, J.Q. and Xia, X.J. 2010. Photoprotective roles of in Begonia *semperflorens*. – Plant Science 179: 202-208.

*****

Norastehnia, A. and Farjadi, M. 2016. The effect of the interaction between water stress and potassium nitrate on some of the physiological responses of *Nicotiana tabacum* L. – Nova Biologica Reperta 2: 260-271.

نورسته‌نیا، ا. و فرجادی، م. ۱۳۹۴. اثر متقابل تنش خشکی و نیترات پتاسیم بر برخی پاسخ های فیزیولوژیک گیاه توتون (*Nicotiana tabacum* L.). – یافته‌های نوین در علوم زیستی ۲: ۲۷۱-۲۶۰.

[Downloaded from system.khu.ac.ir on 2024-07-22]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1394.2.4.3.6]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.2.4.260]