تولیدات گیاهی (مجله علمی کشاورزی)، جلد ۳۷ شماره ۴، زمستان ۹۳

اثر اسید ۵- آمینولوولونیک بر تغییرات شاخص‌های تحمل به تنش کمبود آب و فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاهچه‌های فلفل شیرین *(Capsicum annuum* L.cv. *Red Bell Pepper)*

زهرا خزائی[1]*، محمد سیاری[2] و مهدی صیدی[3]

۱*- **نویسنده مسوول:** فارغ التحصیل کارشناسی ارشد گروه باغبانی دانشکده کشاورزی، دانشگاه ایلام (Zahrakhazaei55@yahoo.com)

۲- استادیار گروه علوم باغبانی دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا همدان

۳- استادیار گروه علوم باغبانی دانشکده کشاورزی، دانشگاه ایلام

تاریخ دریافت: ۹۱/۸/۲۷ تاریخ پذیرش: ۹۲/۷/۳

چکیده

به منظور مطالعه اثر اسید ۵- آمینولوولونیک بر برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی فلفل شیرین تحت تنش خشکی آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با تیمارهای تنش خشکی و اسید ۵- آمینولوولونیک در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه ایلام اجرا گردید. سطوح تنش کمبود آب شامل شرایط بدون تنش (آبیاری به مقدار ظرفیت زراعی)، تنش ملایم (آبیاری۳۰ درصد ظرفیت زراعی) و تنش شدید (آبیاری۶۰ درصد ظرفیت زراعی) بودند و چهار غلظت اسید ۵-آمینولوولونیک شامل ۰ (به عنوان کنترل)، ۰/۲۵، ۰/۵ و ۱ میلی مولار در مرحله سه الی چهار برگی، روی گیاه محلول پاشی شدند. نتایج آزمایش نشان داد که با افزایش غلظت اسید ۵- آمینولولوونیک فعالیت آنزیم کاتالاز، محتوای پرولین، محتوای آب نسبی، وزن تر و خشک، تعداد گل، تعداد میوه افزایش و نشت یونی کاهش یافت. کمترین میزان نشت یونی و بیشترین میزان پرولین، محتوای آب نسبی، تعداد میوه و وزن تر شاخساره در غلظت یک میلی مولار و بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز، وزن خشک و تعداد گل در غلظت ۰/۵ میلی مولار اسید ۵- آمینولوولونیک مشاهده شد. تنش کمبود آب موجب کاهش محتوای آب نسبی، وزن تر و خشک، تعداد گل و تعداد میوه شد اما باعث افزایش میزان نشت یونی، میزان پرولین و میزان فعالیت آنزیم کاتالاز گردید. اسید ۵- آمینولوولونیک با افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و کاهش نشت یونی سبب کاهش آثار تنش بر رشد و عملکرد گیاه گردید. از نتایج این آزمایش چنین استنباط می‌شود که اسید ۵- آمینولوولونیک از طریق تاثیر بر خصوصیات رویشی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی زمینه را برای تحمل بهتر تنش کمبود آب درگیاه فلفل فراهم می‌کند.

کلید واژه ها: تنش کمبود آب، فلفل شیرین، تنظیم کننده رشد، خصوصیات بیوشیمیایی

مقدمه

میوه فلفل شیرین (*Capsicum annuum* L.) منبع غنی برای تامین ویتامین‌های ضروری و مواد معدنی می‌باشد. از طرف دیگر میوه فلفل حاوی مقادیر بالایی از آنتی‌اکسیدانت‌ها[1] و مواد مفید از قبیل ویتامین ث، کاروتنوئیدها[2] و ترکیبات فنولی می‌باشد. این محصول همچنین حاوی غلظت بالایی از پتاسیم می‌باشد (بوسلند و وتووا[3]، ۲۰۰۰). این مواد در مجموع ظرفیت تغذیه‌ای و آنتی‌اکسیدانی فلفل را تشکیل می‌دهند (کاویکشور و همکاران[4]، ۲۰۰۵). مصرف فلفل شیرین نیز مانند گوجه فرنگی به خاطر بالا بودن آنتی‌اکسیدانت‌ها و لیکوپن[5] در پیشگیری از بیماری‌های قلبی نقش مهمی دارد (بروکنر و همکاران[6]، ۲۰۰۴; شیلپی و نارندرا[7]، ۲۰۰۵). میوه فلفل

1- Antioxidan
2- Carotenoids
3- Bosland & Votova
4 -Kavikshore
5- Lycopen
6 - Bruckner *et al.*
7- Shilpi & Narendra

شیرین با توجه به رنگ پوست حاوی مقادیر مختلفی از ویتامین ث است (بوسلند و وتووا، ۲۰۰۰). میوه فلفل تازه، به عنوان یکی از سبزی‌های دارای میزان بالایی از ویتامین ث در سلسله گیاهی معرفی شده است (شفلت و بروکنر[1]، ۲۰۰۰). تنش‌های گوناگون محیطی مهمترین عوامل تأثیرگذار بر گیاهان می‌باشندکه تولید محصولات کشاورزی را به روش‌های مختلف با مشکل می‌سازند. با توجه به اینکه خشکی از ویژگی‌های بارز جغرافیایی کشور ما است و این پدیده طبیعی و غیر قابل اجتناب است و از طرفی مصرف منابع انرژی، آب و مواد غذایی به طور گسترده در جامعه افزایش می‌یابد. لذا شناخت عوامل مختلف مؤثر بر رشد و عملکرد گیاهان و همچنین نحوه تأثیر آنها بر کمیت و کیفیت محصول و پیشگیری یا کاهش اثرهای سوء این عوامل از مهمترین جنبه‌های موفقیت به شمار می‌آید (هاشمی دزفولی و کوچکی، ۱۳۷۴). متوسط بارندگی درکشور در حدود ۲۵۰ میلی-متر می‌باشد که این میزان یک سوم متوسط بارندگی در جهان است در حالی که ۱/۲ درصد از خشکی‌های جهان را به خود اختصاص داده است، لذا وقوع تنش خشکی در دوره رشد گیاهان زراعی امری اجتناب ناپذیراست (خدابنده و جلیلیان، ۱۳۷۶). تنش کمبود آب منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژن[2] مانند رادیکال سوپر اکسید(O_2^-)[3] و پراکسید هیدروژن[4] (H_2O_2) توسط فرآورده‌های تحریک شده در زنجیره انتقال الکترون در اندامک‌های سلولی چون کلروپلاست، میتوکندری و غشا پلاسمالما می‌شود مثلا رنگیزه‌های تحریک شده در غشا تیلاکوئید کلروپلاست باعث تبدیل O_2 به فرم اکسیژن یکتایی[5] ($^1O_2$) می‌شوند گونه‌های فعال اکسیژن به لیپیدها و پروتئین‌ها صدمه می‌زنند و منجر به مرگ سلول‌ها می‌شوند و در نهایت از رشد گیاه جلوگیری می-کنند. برای جلوگیری از اثرهای مضر گونه‌های فعال اکسیژن آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی و غیرآنزیمی در گیاهان تولید می‌شوند که یکی از این آنتی‌اکسیدانت‌های آنزیمی کاتالاز می‌باشد که گونه فعال اکسیژن، پراکسید هیدروژن را در سلول تجزیه می می‌کند و از این طریق باعث کاهش اثرهای مضر این گونه فعال می‌گردد (دونگ می و همکاران[6]، ۲۰۱۱). برای جلوگیری از اثرهای مضر تنش کمبود آب می‌توان از رقم‌های سازگار و تنظیم کننده‌های رشد بهره گرفت. در مورد اول با کاربرد این ارقام، گیاه با توجه به اینکه به شرایط سازگار است به تنش کمبود آب مقاوم می‌باشد. در روش دوم میزان تولید را بهبود و رشد و تولید گیاهان را با هدف قرار دادن واکنش‌های فیزیولوژیکی (هورمونی) تغییر می‌دهند. در حقیقت اغلب تنظیم کننده‌های رشد برای افزایش مقاومت گیاهان به تنش به کار برده می-شوند (نعیم و همکاران[7]۲۰۱۱).

اسید ۵– آمینولوولونیک (ALA)[8] یک کتو آمینو اسید پنج کربنه با وزن مولکولی ۱۳۱ می‌باشد از مواد طبیعی گیاهی بوده و در رشد و نمو و پاسخ‌های دفاعی گیاهی نقش مهمی را ایفا می‌کند (نایر و گاپتا[9]، ۲۰۰۶; ترزی و کادیوگلو[10]، ۲۰۰۶; ژنگ و همکاران[11]، ۲۰۰۶). ALA پیش ماده کلیدی در بیوسنتز همه ترکیبات پورفیرینی است و پتانسیل کاربردی زیادی در بازده کشاورزی دارد. ALA در همه گیاهان و حیوانات پیدا شده است. اخیرا، در غلظت‌های کم باعث بهبود رشد و عملکرد چندین محصول و سبزیجات شده است (واتنب[12]،۲۰۰۰). کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک باعث افزایش مقاومت به تنش خشکی در گندم (التابت[13]، ۲۰۰۶)، و افزایش مقاومت به تنش سرما در فلفل شده

1- Shewfelet & Bruckner
2- Reactive oxygen species
3- Superoxide radical
4- Hydrogen peroxide
5- oxygen singlet

6- Dong-Mei *et al.*
7- Naeem *et al.*
8- Aminolevulinic acid
9 Nayyar & Gupta
10 Terzi & Kadioglu
11-Zhang *et al.*
12 -Watanab *et al.*
13- AL- Thabet

است (کورکماز و همکاران[1]، ۲۰۱۰). غلظت‌های بالای ALA به عنوان علف‌کش یا حشره‌کش به کار برده می‌شوند و غلظت‌های کم ALA بیوسنتز کلروفیل و فتوسنتز محصولات را افزایش داده‌اند. بنابراین ALA رشد و نمو اپتیمم گیاهان را تنظیم می‌کند و عملکرد محصولات را افزایش می‌دهد. کاربرد خارجی ALA فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی از جمله کاتالاز را تنظیم می‌کند و در نهایت مقاومت گیاهان به تنش سرما، نور کم، علف‌کش، شوری و خشکی را افزایش داده و باعث کاهش تنش‌های محیطی می‌گردد (کرامر[2]، ۱۹۸۳). اگر چه مکانیزم بهبود رشد ALA در برابر تنش‌های زیستی و غیر زیستی تا کنون روشن شده است. اطلاعات در دسترس درباره کاربرد خارجی ALA در غلظت‌های کم خیلی محدود است. به دنبال بررسی اثرهای مفید ALA بر رشد محصولات دیگر، این مطالعه به منظور بررسی تحمل به تنش خشکی و فعالیت آنزیم کاتالاز درگیاهچه‌های فلفل شیرین انجام گردید.

مواد و روش‌ها

این آزمایش از تاریخ ۹ آبان ۱۳۸۹ تا ۳۱ خرداد سال ۱۳۹۰ در گلخانه دانشکده کشاورزی دانشگاه ایلام واقع در یک کیلومتری شهر ایلام که ارتفاع از سطح دریا محل اجرای آزمایش ۱۱۷۴ متر، طول جغرافیایی ۴۶ درجه و ۲۸ دقیقه و عرض جغرافیایی۳۳ درجه و ۲۷ دقیقه بود، انجام شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با تیمارهای تنش کمبود آب (آبیاری در حد ۱۰۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی[3]) و تیمار اسید ۵- آمینولوولونیک (۰، ۰/۲۵، ۰/۵ و ۱ میلی مولار) با چهار تکرار که هر تکرار شامل سه گلدان بود، انجام شد.

ابتدا بذرهای فلفل شیرین *(Capsicum annuum* L cv.*Red Bell Pepper)*. پس از ضد عفونی با هیپوکلریت دو درصد، به مدت ۵ دقیقه، به کمک آب مقطر سترون شستشو داده شدند. بذرهای ضد عفونی شده در یک شاسی به مساحت یک متر مربع در گلخانه با شرایط میانگین دمای حداقل و حداکثر به ترتیب ۱۷ و ۳۶/۵ درجه سانتی‌گراد کاشته شدند. هنگامی‌که بوته‌ها چهار برگی شدند (حدود یک ماه پس از کاشت) به لیوان‌های پلاستیکی یک بار مصرف انتقال داده و پس از سازگاری با محیط، به گلدان انتقال یافتند. در هر گلدان دو بوته کاشته شده، پس از دو هفته سازگاری گیاه، یکی از بوته‌ها را نگه داشته و دیگری حذف گردید. مخلوط خاکی مورد استفاده در گلدان‌ها به نسبت‌های مساوی از خاک مزرعه، ماسه بادی و خاک‌برگ پوسیده تهیه شد. اندازه گلدان‌های مورد استفاده قطر دهانه گلدان و ارتفاع آن به ترتیب ۲۰ و ۲۳ سانتی‌متر بود که به منظور فراهم کردن زهکش مناسب ابتدا با مقداری شن درشت و سپس با مخلوط خاکی پر شدند. پس از پر کردن گلدان‌ها (در هر گلدان ۷ کیلوگرم مخلوط خاکی) تا مرحله ۳ الی ۴ برگی گیاه (حدود یک ماه پس از کاشت) گلدان‌ها به مقدار مساوی و در حد ظرفیت زراعی آبیاری شدند. در این مرحله تیمار اسید ۵- آمینولوولونیک (خریداری شده از شرکت مرک آلمان[4]) که نحوه آماده سازی آن به صورت گرم در میلی لیتر صورت گرفت و به صورت برگی اعمال گردید و ۷۲ ساعت پس از محلول پاشی برگی با اسید ۵ - آمینولوولونیک، تیمار تنش خشکی آغازگردید و تا پایان آزمایش (۲۰ هفته) ادامه یافت. در تاریخ یک تیر ۱۳۹۰ زمانی که تقریباً در تمام بوته‌ها میوه تشکیل شده بودند، از برگ‌های جوان گیاهان هر سه گلدان با هم، نمونه برگی تهیه گردید و به آزمایشگاه منتقل شدند و انـــدازه‌گیری تمام صفات از مجموع نمونه‌های برگی هر سه گلدان، انجام گردید.

اندازه‌گیری صفات

صفات مورفولوژیک: برای ارزیابی تعداد گل و میوه (به محض این که گل‌ها ومیوه‌ها تشکیل می شدند)،

1 -Korkmaz *et al.*
2- Kramer
3- Field capacity (FC)
4 -Merk

تعداد گل‌ها و میوه‌های گلدان‌ها شمارش گردیدند. برای اندازه‌گیری وزن تر و خشک گیاه (شاخساره و ریشه) از ترازوی دقیق دیجیتالی استفاده شد، بدین منظور سه گلدان هر تکرار با دقت توزین شدند. برای اندازه‌گیری وزن خشک، نمونه‌ها در پاکت قرار گرفتند و به مدت ۴۸ ساعت در آون الکتریکی در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند و پس از خارج کردن نمونه‌ها از آون، نمونه‌ها وزن شدند. میانگین وزن هر سه بوته به عنوان وزن تر و وزن خشک آن تکرار در نظر گرفته شد.

محتوای نسبی آب برگ[1](RWC): برای تعیین محتوای نسبی آب از روش (دیاپرز و همکاران[2]، ۲۰۰۶) استفاده شد. ابتدا تعدادی مساوی برگ جوان از هر نمونه انتخاب و جدا گردید. بعد از جدا نمودن برگ‌ها از گیاه بلافاصله نمونه‌ها در محیط آزمایشگاهی به وسیله ترازو (با دقت ۰/۰۰۱ گرم) توزین شدند (وزن تر)، و سپس به مدت ۲۴ ساعت در آب مقطر (جهت آب‌گیری کامل) قرارگرفته و در این مدت در محیط آزمایشگاهی با دمای تقریبی ۲۲ درجه سانتیگراد نگه‌داری شده و پس از خشک شدن آب سطحی، مجدداً توزین شدند (وزن اشباع). پس از آن برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد در داخل آون الکتریکی قرار داده شدند. پس از این مدت نمونه‌ها توزین تا وزن خشک به دست آید. از رابطه زیر محتوای آب نسبی برگ محاسبه گردید.

$$RWC= (FW - DW)/(TW - DW) \times 100$$

RWC: محتوای آب نسبی FW: وزن تر

DW: وزن خشک TW: وزن اشباع

اندازه‌گیری نشت یونی: اندازه‌گیری نشت یونی در گیاه فلفل با روش اینگرام و بوچانان[3] (۱۹۸۴) انجام گرفت. برای اندازه‌گیری نشت یونی از قسمت میانی برگ هر سه تکرار پنج دیسک با چوب پنبه سوراخ کن برداشته شد. دیسک‌های برگ در داخل لوله‌های آزمایش حاوی ۱۰ میلی لیتر آب مقطر قرار گرفتند پس از ۲۴ قرار دادن روی شیکر با ۱۵۰ دور در دقیقه، هدایت الکتریکی اولیه (EC_1) محلول توسط دستگاه هدایت الکتریکی سنج (جن وی[4]مدل۴۰۱۰ ساخت کره) اندازه-گیری شد. سپس محلول حاوی نمونه‌ها در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۵ دقیقه در حمام آب گرم قرار داده شدند و سپس به مدت ۲۴ ساعت در دمای محیط نگهداری شدند و بعد هدایت الکتریکی ثانویه (EC_2) اندازه‌گیری گردید. درصد نشت یونی با استفاده از فرمول ذیل محاسبه شد:

$$IL\%= E_1/E_2 \times 100$$

اندازه‌گیری پرولین: برای استخراج و اندازه-گیری پرولین از روش بیتس و همکاران[5] (۱۹۷۳) استفاده شد.

ابتدا ۰/۵ گرم برگ تازه گیاهی را درون هاون گذاشته و سپس ۱۰ میلی لیتر اسید سولفوسالیسیلیک سه درصد را به آن اضافه کرده و عمل ساییدن را انجام دادیم و در یک تیوب (فالکون ۱۵ میلی لیتری) ریختیم سپس تیوب را حدود ۱۰ دقیقه در داخل حمام آب یخ قرار دادیم. سپس تیوب‌ها را به مدت ۱۰ دقیقه با سرعت ۱۵۰۰۰ دور در دقیقه در دمای چهار درجه سانتی‌گراد سانتریفیوژ گردید تا مواد اضافی از محلول جدا شود. پس از آن مقدار دو میلی لیتراز روشناور تیوب را درون یک تیوب ۱۵ میلی لیتری جدید ریخته و دو میلی لیتر اسید ناین هیدرین که نحوه آماده سازی آن به صورت گرم در میلی لیتر صورت گرفت و دو میلی لیتر اسید استیک خالص به آن افزوده شد. سپس محلول با کمک دستگاه ورتکس به مدت ۲۰ ثانیه خوب زده شد. نمونه‌ها را در حمام آب گرم در دمای ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد به مدت یک ساعت حرارت داده و سپس درون حمام آب یخ قرار داده شد تا کاملاً سرد شده و واکنش متوقف

1-Relative Water Content
2- Diaz-Perez *et al.*
3- Ingram & Buchanan
4-JEnWAy
5- Bates *et al.*

شود. چهار میلی لیتر تولوئن به محلول اضافه گردید و آن را به مدت ۲۰ ثانیه با دستگاه ورتکس به هم زده شد. از تولوئن باید به عنوان شاهد استفاده شد. آن‌گاه مقدار جذب را در طول موج ۵۲۰ نانومتر قرائت گردید.

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز: ۰/۵ گرم از نمونه‌های جوان برگی در بافر فسفات پتاسیم ۱۰۰ میلی مولار با اسیدیته ۷/۸، حاوی پلی وینیل پیرولیدون پنج درصد و EDTA یک میلی مولار همگن شدند. سپس در ۱۰۰۰۰×g به مدت ۳۰ دقیقه سانتریفیوژ گردید و بخش رویی برای سنجش آنزیم کاتالاز برداشت گردید (کورکماز و همکاران، ۲۰۱۰). برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز در نمونه‌های برگی از روش پیشنهادی دهیندسا و همکاران[1] (۱۹۸۱) استفاده شد. سنجش فعالیت آنزیم کاتالاز با استفاده از محاسبه کاهش مقدار پراکسید هیدروژن در ۲۴۰ نانومتر انجام شد. مخلوط واکنش حاوی سه میلی لیتر بافر فسفات ۱۵ میلی مولار با pH=۷ و پراکسید هیدروژن ۱۵ میلی مولار بود که با اضافه کردن ۰/۱ میلی لیتر عصاره آنزیمی به مخلوط ذکر شده، واکنش شروع شد. تغییرات جذب تفاضل جذب در زمان شروع واکنش از جذب در زمان سه دقیقه، پس از شروع واکنش محاسبه گردید.

تجزیه داده‌ها: این آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار به اجرا در آمد. جهت تجزیه و تحلیل آماری از نرم افزار آماری SAS و MSTAT-C استفاده شد. مقایسه میانگین‌ها به روش مقایسات چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۱، ۵ و ۰/۰۰۱ درصد صورت گرفت و رسم نمودارها با نرم افزار Excel انجام گردید.

نتایج

نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که سطوح مختلف اسید ۵- آمینولوولونیک روی وزن تر ریشه، تعداد گل، پرولین، نشت‌یونی و فعالیت آنزیم کاتالاز اثر معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۰۱ درصد (بسیار معنی دار) داشته است. تاثیر خشکی نیز بر روی صفات فوق الذکر معنی دار بوده است. اما بر همکنش اسید ۵-آمینولوولونیک و تنش خشکی تنها بر تعدادگل، وزن تر ریشه، پرولین و فعالیت آنزیم کاتالاز اثر معنی‌داری داشت (جدول-۱). مقایسه میانگین مربوط به اثر تیمارها بر روی صفات وزن تر و خشک ریشه و شاخساره، تعداد گل و میوه، پرولین و کاتالاز در جدول ۲ آمده است.

وزن تر و خشک شاخساره و ریشه: بیشترین میزان وزن تر شاخساره در غلظت یک میلی مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و در وزن تر ریشه ۰/۵ میلی مولار ولی بیشترین میزان وزن خشک شاخساره و ریشه مربوط به تیمار ۰/۵ میلی مولار اسید ۵- آمینولوولونیک و کمترین میزان در هر دو صفت در تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) مشاهده شده همچنین بین این دو غلظت، تیمار ۰/۵ میلی مولار و شاهد اسید ۵- آمینولوولونیک تفاوت معنی داری وجود دارد. بیشترین وزن تر شاخساره و ریشه در تیمار شاهد (بدون تنش) و کمترین وزن تر شاخساره و ریشه در ۳۰ درصد ظرفیت مزرعه (تنش شدید) وجود داشت که بین آن‌ها اختلاف معنی داری وجود داشت (جدول-۲).

بیشترین اثر متقابل وزن تر ریشه در شرایط بدون تنش و ۰/۵ میلی مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و کمترین در شرایط تنش شدید و اسید ۵-آمینولوولونیک بود (جدول-۳). آب یکی از نیازهای اساسی گیاه برای انجام عمل فتوسنتز و تولید ماده خشک می‌باشد. بنابراین گیاهانی که با کمبود آب مواجه می‌شوند، کاهش فتوسنتز و تولید ماده خشک امری اجتناب‌ناپذیر است (شعبانی و همکاران، ۱۳۸۸). در تحقیق حاضر در اثر تنش خشکی وزن تر و خشک شاخساره و ریشه کمتر از شاهد (بدون تنش) مشاهده شد (جدول-۲). که با نتایج حقیقی (۱۳۸۹) در گیاه گوجه فرنگی که در اثر تنش خشکی این پارامترها کاهش یافته، مشابهت دارد. در این

1- Dhindsa *et al.*

تحقیق کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک سبب افزایش وزن تر و خشک شاخساره و ریشه نسبت به شاهد شد (جدول-۲)، که با نتایج گزارش شده از این ماده مشابهت دارد به نظر می‌رسد از آنجایی که اسید ۵ - آمینولوولونیک پیش ماده کلروفیل می‌باشد با افزایش سنتز کلروفیل، باعث افزایش بیوماس و وزن خشک گیاه می‌گردد (واتنب، ۲۰۰۰).

تعداد گل و میوه: بیشترین تعداد گل در غلظت ۰/۵ میلی مولاراسید ۵-آمینولوولونیک و کمترین در تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) و بیشترین تعداد میوه در غلظت یک میلی مولاراسید ۵-آمینو لوولونیک و تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) کمترین تعداد وجود داشت (جدول-۲).

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر اسید ۵- آمینولوولونیک و تنش کمبود آب بر برخی صفات فلفل

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات									
		وزن تر شاخساره	وزن خشک شاخساره	وزن تر ریشه	وزن خشک ریشه	تعداد گل	تعداد میوه	محتوای نسبی آب	نشت یونی	پرولین	کاتالاز
AlA	۳	۱۲۱/۶***	۱۰/۴۵۸***	۲۳۲/۲۹***	۳۳/۱۷***	۲۶/۴۴***	۰/۳۷۷*	۱۰۹/۰۴۹**	۸۴۵/۷۷***	۷۳۳/۰۸***	۳/۵۴۶***
خشکی	۲	۷۲۳/۷۸***	۲۹/۶۴۷***	۲۴۷۳/۴۹***	۲۵۴/۵۳***	۳۱۸/۴۱***	۲۱/۲۸***	۱۳۴/۴۹**	۲۵۰۵/۵۱***	۱۶۶/۴۴***	۲۱/۸۱۸***
ALA×خشکی	۶	۵/۵۱ns	۰/۸۴۲ns	۲۹/۶۵**	۳/۴۴ns	۲/۸۸***	۰/۲۴۷ns	۷/۶۱ ns	۷۷۴/۸۴***	۱۹/۵۸***	۲/۵۷۸***
تکرار	۳	۶/۸۷ns	۱/۶۱۷ns	۸/۲۹۵ns	۶/۰۱۹ns	۴/۴۱۲ns	۰/۱۵ns	۸۰/۶۵ns	۴۷/۰۵ns	۱۳/۹۸ns	۰/۷۷۶ns
خطای آزمایشی	۳۳	۳/۳۵۸	۰/۵۴۲	۳/۳۶۷	۴/۰۰۸	۰/۸۰۶	۰/۱۱۱	۲۲/۶۳	۱۰۵/۰۷	۲/۷۲	۰/۵۶۸
C.V (درصد)		۴/۷۳	۷/۹۳۲	۸/۰۳۷	۱۷/۴۴	۱۱/۲۴۷	۱۹/۱۶	۷/۳۳	۱۶/۷۵	۸/۳۴	۱۰/۸۳۹

ns: بدون اثر معنی دار، *، ** و***: به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ ، ۱ و ۰/۱٪

جدول۳- اثرهای متقابل غلظت‌های مختلف اسید ۵- آمینولوولونیک (ALA) و تنش کمبود آب بر میزان وزن تر ریشه گیاه فلفل

وزن تر ریشه	۰میلی مولار ALA	۰/۲۵ میلی مولار ALA	۰/۵ میلی مولار ALA	۱ میلی مولار ALA
۱۰۰درصد ظرفیت مزرعه	۲۸/۰۵c	۳۱/۸b	۴۲/۶۲a	۴۱/۶۲a
۶۰ درصدظرفیت مزرعه	۱۶/۱f	۱۹/۷۷e	۲۵/۰۸cd	۲۳/۶۲d
۳۰ درصدظرفیت مزرعه	۸/۷۶i	۱۰/۶hi	۱۲/۲۴gh	۱۳/۶۹fg

حروف یکسان در هر ستون نشانه عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ ٪ در آزمون دانکن می‌باشد.

مقایسه میانگین تاثیر تیمارها نشان داده است که با افزایش سطح خشکی تعداد گل و میوه سیر نزولی معنی داری پیدا کرده است به طوری‌که گیاهان تحت شرایط فاقد تنش (شاهد) بیشترین تعدادگل و میوه و در شرایط تنش شدید خشکی کمترین تعداد گل و میوه را داشته‌اند (جدول-۲). بیشترین اثر متقابل تعداد گل در شرایط فاقد تنش و تیمار ۰/۵ میلی مولار اسید ۵ -آمینولوولونیک و کمترین تعداد گل در شرایط تنش شدید و تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) وجود داشت (جدول-۴). در این پژوهش با افزایش تنش کمبود آب تعداد گل و میوه کاهش یافت (جدول-۲)، که با یافته-های حقیقی (۱۳۸۹) در گیاه گوجه فرنگی مشابهت دارد. در این تحقیق با افزایش تنش خشکی و کاهش آب در دسترس گیاه وزن تر و خشک گیاه و تعداد گل و میوه نیز کاهش یافت. هنگامی که در اثر تنش، آب در دسترس گیاه کاهش می‌یابد نشان دهنده اثر کاهش آب آبیاری بر محتوای آب قسمت‌های مختلف گیاه می‌باشد و در نتیجه باعث کاهش وزن خشک در ساقه و در میوه شده است (حقیقی، ۱۳۸۹). با کاهش پتانسیل آب برگ، افزایش سقط گل در مرحله رشد زایشی گیاه صورت می‌گیرد و کاهش پتانسیل آب باعث کاهش غذا رسانی در این مرحله و نهایتاً سقط گل و کاهش میوه می‌شود کاهش میزان آب آبیاری و به دنبال آن کاهش محتوای آب خاک و پتانسیل آب برگ باعث کاهش یکی از فاکتورهای لازم برای رشد گیاه و در نتیجه کاهش تعداد گل و میوه شده است (کاویکشور و همکاران[1]، ۲۰۰۵). در تحقیق اخیر کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک سبب افزایش تعداد گل و میوه در گیاه فلفل شد (جدول-۲). هر چند که در مطالعات گذشته دلیل افزایش تعداد گل و میوه در گیاهان در اثر کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک ذکر نشده است، به نظر می‌رسد که دلیل احتمالی آن افزایش محلول‌های سازگار از جمله پرولین و در نتیجه افزایش پتانسیل اسمزی گیاهان که سبب افزایش قدرت جذب آب در محیط‌های نامساعد می‌شود، باشد (ژنگ، ۲۰۰۶).

محتوای نسبی آب برگ: بر اساس داده‌های جدول تجزیه واریانس نشان داده شده است اثر تنش خشکی بر محتوای نسبی آب در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد (جدول-۱). نتایج حاصل از جدول مقایسه میانگین‌ها نشان داد که با افزایش تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ کاهش یافت که بیشترین و کم-ترین میزان محتوای نسبی آب برگ به ترتیب در شرایط بدون تنش و تنش شدید به دست آمد (جدول-۲)، که با نتایج سانچز و همکاران[2] (۲۰۱۰) در گیاه گوجه فرنگی که با افزایش تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ کاهش یافته، مشابهت دارد. افزایش مقاومت روزنه‌ای و به دنبال آن کاهش تعرق و در نتیجه کاهش جذب و انتقال آب و نیز کاهش کشسانی دیواره سلول از علل مهم کاهش محتوای نسبی آب برگ‌ها است (بکریل و همکاران[3]، ۱۹۷۳). اثر اسید ۵-آمینولوولونیک بر محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد (جدول-۱). نتایج حاصل از جدول مقایسه میانگین‌ها نشان داده که با افزایش غلظت ALA محتوای نسبی آب برگ افزایش یافت که با نتایج کورکماز و همکاران (۲۰۱۰) در فلفل در شرایط تنش سرماکه با افزایش سرما محتوای نسبی آب برگ افزایش یافته مشابهت می‌کند. بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ، در تیمار یک میلی مولار، و کم‌ترین میزان آن در تیمار ۰ میلی مولار (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) به دست آمد (جدول-۲). اثر متقابل تنش خشکی و اسید ۵-آمینولوولونیک بر محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار نشده است (جدول-۱).

1- Kavikshore *et al.*

2- Sanchez- Rodriguez *et al.*

3- Becerril *et al.*

جدول٤- اثرهای متقابل غلظت‌های مختلف اسید ٥- آمینولوولونیک (ALA) و تنش کمبود آب بر میزان تعداد گل گیاه فلفل

تعداد گل	۰میلی مولار ALA	۰/۲۵ میلی مولار ALA	۰/۵ میلی مولار ALA	۱ میلی مولار ALA
۱۰۰درصدظرفیت مزرعه	۱۰/۵۹b	۱۱/۴۲b	۱۴/۵۸a	۱۳/۵۸a
۶۰ درصدظرفیت مزرعه	۵/۵۸e	۷/۴۲d	۹/۰۸c	۹/۰۸c
۳۰ درصدظرفیت مزرعه	۱/۶۷g	۴/۶۷ef	۳/۸۴f	۴/۳۴ef

حروف یکسان در هر ستون نشانه عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ ٪ در آزمون دانکن می‌باشد.

نشت یونی: بیشترین میزان نشت یونی و کم‌ترین میزان آن به ترتیب در شرایط تنش شدید خشکی و بدون تنش خشکی به دست آمده است (جدول-۲). که با نتایج اسفندیاری و همکاران (۱۳۸۸) در گندم، پور موسوی و همکاران (۱۳۸۶) در گیاه سویا و لیو و همکاران[1] (۲۰۰۹) در گیاه خیار مشابهت دارد. اثر اسید ۵-آمینولوولونیک بر نشت یونی در سطح احتمال بسیار معنی دار آماری معنی‌دار شد (جدول-۱). با افزایش غلظت ALA، درصد نشت یونی کاهش یافت. نتایج حاصل از مقایسه میانگین-ها نشان داد که بیشترین میزان نشت یونی، در تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک)، و کم‌ترین میزان آن در تیمار یک میلی مولار به دست آمد (جدول-۲). اثر متقابل تنش خشکی و اسید ۵-آمینولوولونیک بر نشت یونی در سطح بسیار معنی دار آماری، معنی‌دار شد (جدول-۱). بالاترین اثر متقابل فعالیت نشت یونی در شرایط تنش شدید و غلظت یک میلی مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و پایین‌ترین نشت یونی در شرایط فاقد تنش و غلظت ۰/۵ میلی مولار اسید ۵-آمینولوولونیک مشاهده شده است (جدول-۵).

در اثر تنش خشکی دیواره سلولی تخریب شده و مایع سلولی و واکوئلی به داخل محیط تراوش نموده و باعث غلیظ شدن و بالا رفتن هدایت الکتریکی محلول می‌شود. بدین ترتیب، هر چه مایع غلیظ‌تر باشد نشانه آن است که سلول‌های بیشتری تخریب شده و آن رقم مقاومت کمتری به خشکی را دارا می‌باشد (حق پرست، ۱۳۷۶). افزایش نشت یونی را به کاهش در جذب آب نسبت داده اند (کلین هنز و همکاران[2]، ۲۰۰۳). غشا سلول‌های گیاهی در مقابل حرکت آب و محلول‌های مختلف به صورت مانعی با نفوذپذیری متفاوت عمل می-کند و موجب تنظیم غلظت محلول‌ها در سلول و ایجاد تورژسانس مثبت می‌شود. مجیدی (۱۳۷۳) اظهار داشت که تنش‌های محیطی با تغییر ساختمان غشا از نظر کمیت و کیفیت اسیدهای چرب و پروتئین‌ها می‌توانند رشد گیاه را تحت تاثیر قرار دهند. در اثر آسیب‌پذیری غشا سیتوپلاسمی محتویات سلول به بیرون تراوش کرده که میزان این خسارت را می‌توان با اندازه‌گیری مقدار نشت یونی تعیین نمود. پژوهش‌های به عمل آمده نشان داده است ارقامی که نشت یونی کمتری دارند به خشکی متحمل‌ترند. کاربرد اسید ۵- آمینولوولونیک در این تحقیق سبب کاهش نشت یونی نسبت به شاهد شد (جدول-۲)، که با نتایج گزارش شده از این ماده در گیاهان برنج (هوتا و همکاران[3]، ۱۹۹۸) مشابهت دارد. با توجه به این که در منابع گذشته دلیل افزایش نشت یونی در گیاهان در اثر کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک ذکر نشده است، به نظر می‌رسد که علت احتمالی آن افزایش محلول‌های سازگار و در نتیجه افزایش پتانسیل اسمزی گیاهان که سبب افزایش قدرت جذب آب در شرایط نا مساعد می‌شود، باشد (ژنگ و همکاران، ۲۰۰۶).

پرولین: بیشترین میزان پرولین در تیمار تنش خشکی در شرایط تنش شدید و کمترین آن در تیمار شاهد مشاهده شده است (جدول-۲). بیشترین مقدار پرولین در غلظت یک میلی‌مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و کمترین میزان آن در تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) گزارش وجود داشت (جدول-۲).

1- Liu *et al.*

2- Kleinhenz *et al.*

3- Hotta *et al.*

جدول ۵- اثرهای متقابل غلظت‌های مختلف اسید ۵- آمینولوولونیک (ALA) و تنش کمبود آب بر میزان نشت یونی گیاه فلفل

نشت یونی	۰میلی مولار ALA	۰/۲۵ میلی مولار ALA	۰/۵ میلی مولار ALA	۱ میلی مولارALA
۱۰۰درصد ظرفیت مزرعه	۶۳/۲۴ab	۵۸/۲۱c	۳۳/۳d	۴۲/۹۹bc
۶۰ درصد ظرفیت مزرعه	۶۹/۵۱b	۴۴/۷۲c	۸۰/۹۹a	۴۳/۶۷c
۳۰ درصد ظرفیت مزرعه	۸۲/۸۹a	۷۹/۶۰a	۶۷/۴۳b	۶۷/۴۱b

حروف یکسان در هر ستون نشانه عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ ٪ در آزمون دانکن می‌باشد.

اثر متقابل تنش خشکی و اسید ۵-آمینولوولونیک بر میزان پرولین در سطح احتمال بسیار معنی دار، معنی‌دار شده است (جدول-۱). بالاترین میزان پرولین در شرایط تنش شدید و غلظت یک میلی مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و پایین‌ترین میزان پرولین در شرایط فاقد تنش و تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) وجود داشت (جدول-۶). که با نتایج گزارش شده از این ماده در گیاه کلزا مشابهت دارد (نعیم و همکاران، ۲۰۱۱) و در این پژوهش با افزایش تنش خشکی میزان پرولین افزایش یافت که با نتایج سانچز و همکاران (۲۰۱۰) در گیاه گوجه فرنگی و نصیبی و همکاران (۱۳۸۸) در بادنجان که با افزایش تنش خشکی میزان پرولین افزایش یافته، مشابهت دارد.

پرولین اسید آمینه محلول در آب است که تحت تنش‌های محیطی در گیاهان عالی انباشته می‌شود. در تنش‌های اکسیداتیو، پرولین نقش اکسیداتیو دارد، زیرا رادیکال‌های آزاد را جاروب، و نسبت NAD/NADH را تنظیم کرده، به عنوان سازگار کننده آبی پروتئین عمل می‌کند (آلیا و سارادهی[1]، ۱۹۹۳). پرولین از غشاها و پروتئین‌ها در برابر اثرهای سمی غلظت‌های بالای یون-های معدنی و دماهای بالا و پایین محافظت می‌کند. سنتز پرولین به عنوان یک مکانیزم کاهش دهنده اسیدیته سیتوزولی عمل کرده، نسبت $NADP^+/NADPH$ را هماهنگ با متابولیسم تنظیم می‌کند (اسمولنسکا و کیوپر[2]، ۱۹۹۷). کاتابولیسم سریع پرولین بالافاصله پس از رفع عامل تنش‌زا، باعث تامین اکی‌والان‌های احیاکننده می‌گردد که فسفریلاسیون اکسیداتیو میتوکندریایی را حمایت و باعث تولید ATP به منظور بهبودی از استرس شده، آسیب‌های ناشی از تنش را جبران می‌کند (زینالی یادگاری، ۱۳۸۹).

فعالیت آنزیم کاتالاز: بیشترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمار تنش خشکی در شرایط تنش شدید و کمترین آن در شرایط فاقد تنش مشاهده شده است (جدول-۲). بیشترین مقدار فعالیت کاتالاز در غلظت ۰/۵ میلی‌مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و کمترین میزان آن در تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) گزارش شده است (جدول-۲). اثر متقابل تنش خشکی و اسید ۵-آمینولوولونیک بر میزان کاتالاز در سطح احتمال بسیار معنی دار، معنی‌دار شده است (جدول-۱). بالاترین میزان اثر متقابل کاتالاز در شرایط تنش شدید و غلظت ۰/۵ میلی مولار اسید ۵-آمینولوولونیک و پایین‌ترین میزان کاتالاز در شرایط فاقد تنشو تیمار شاهد (بدون کاربرد اسید ۵-آمینولوولونیک) مشاهده شده است (جدول-۷). نتایج حاصل از این آزمایش با گزارش‌های تعدادی از محققین که در آنها افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در اثر کاربرد ALA و تنش

1- Alia & Saradhi

2- Smolenska & Kuiper

جدول ٦- اثرهای متقابل غلظت‌های مختلف اسید ۵- آمینولوولونیک (ALA) و تنش کمبود آب بر میزان پرولین گیاه فلفل

پرولین	۰میلی مولار ALA	۰/۲۵ میلی مولار ALA	۰/۵ میلی مولار ALA	۱ میلی مولار ALA
۱۰۰درصد ظرفیت مزرعه	۵/۳۴h	۱۳/۸۸f	۲۱/۲۹d	۲۷/۱۷bc
۶۰ درصد ظرفیت مزرعه	۹/۲۶g	۱۷/۳۴e	۲۲/۱۹d	۲۷/۷۷b
۳۰ درصد ظرفیت مزرعه	۱۷/۷۷e	۱۸/۶۴e	۲۴/۸۹c	۳۱/۸a

حروف یکسان در هر ستون نشانه عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ ٪ در آزمون دانکن می‌باشد.

جدول ۷- اثرهای متقابل غلظت‌های مختلف اسید ۵- آمینولوولونیک (ALA) و تنش کمبود آب بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز گیاه فلفل

کاتالاز	۰میلی مولار ALA	۰/۲۵ میلی مولار ALA	۰/۵ میلی مولار ALA	۱ میلی مولار ALA
۱۰۰درصد ظرفیت مزرعه	۴/۹۹f	۵/۴۹ef	۶/۸۳bc	۶/۷۰cd
۶۰ درصد ظرفیت مزرعه	۵/۶۹def	۶/۲۱cde	۸/۱۹a	۶/۳۳cde
۳۰ درصد ظرفیت مزرعه	۸/۷۳a	۷/۹۸a	۷/۸۷ab	۸/۴۶a

حروف یکسان در هر ستون نشانه عدم تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ ٪ در آزمون دانکن می‌باشد.

خشکی در خیار (دونگ- می و همکاران[1]، ۲۰۱۱) و با اسفناج تحت تنش شوری (نیشی‌هارا و همکاران[2]، ۲۰۰۳) مشابهت دارد. نتایج مطالعات برخی محققین نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش تولید انواع اکسیژن-های واکنشگر از جمله پراکسید هیدروژن شده و این موضوع منجر به پاسخ اکسیداتیو در گیاه می‌شود تا بتواند از آسیب‌های ناشی از انواع اکسیژن واکنش‌گر جلوگیری نماید (اسمیرنوف[3]،۱۹۹۳; وسمن و همکاران[4]، ۲۰۰۴)، سلول‌های گیاهی برای حفاظت در مقابل آسیب‌های اکسیداتیو، مجهز به یک سیستم جاروب کننده رادیکال‌های آزادند که بخشی از این سیستم شامل آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند کاتالاز و پراکسیداز است که کاتالازهای گیاهی بیشتر در پراکسی‌زوم‌ها وگلی‌اکسیزوم‌های برگ‌ها جای گرفته‌اند که همراه با افزایش تنش آبی، فعالیت آنها افزایش تدریجی می‌یابد که نشان دهنده افزایش فعالیت سلول-های گیاهی برای حفاظت در مقابل آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش کمبود آب می‌باشد (چو و پارک[5]، ۲۰۰۰). کاتالاز دارای گروه هم[6] است و فرآیند تبدیل پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن کاتالیز می‌کند (کاویتا و همکاران[7]، ۲۰۰۱).

نتیجه گیری کلی

بر اساس نتایج به دست آمده در این آزمایش، می-توان گزارش کرد که با وجود بروز تنش کمبود آب، در اثر کاهش میزان آب مصرفی، میزان رشد و عملکرد گیاه فلفل کاهش پیدا کرد، اما با اعمال اسید ۵- آمینولوولونیک (ALA) می‌توان تا حدی اثرهای سوء تنش خشکی بر پارامترهای رشدی و عملکردی این گیاه

1- Dong-Mei *et al.*
2- Nishihara *et al.*
3- Smirnoff
4- Wassmann *et al.*
5- Cho & Park
6- Heme
7- Kavita *et al.*

را کاهش داد همچنین اسید ۵-آمینولوولونیک به عنوان یک آنتی‌اکسیدانت اثرهای مضر حاصل از تنش کمبود آب را کاهش داد و سبب بهبود رشد گیاه در شرایط تنش شد به طوری که گیاه اسید ۵ -آمینولوولونیک را به عنوان یک آنتی‌اکسیدانت نسبت به افزایش فعالیت آنزیم ترجیح داد.

سپاس گزاری

از جناب آقایان عباسی و فتاحی کارشناسان محترم آزمایشگاه که در اجرا این تحقیق ما را یاری نمودند کمال تشکر و قدردانی را داریم.

منابع

۱. اسفندیاری، ع.، شکیبا، م.، محبوب، س.ع.، آلیاری، ه.، و برادران فیروزآبادی، م. ۱۳۸۸. اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم-های آنتی‌اکسیدان و پراکسیداسیون لیپیدی گیاهچه‌های گندم. مجله دانش کشاورزی، ۱۹ (۲): ۱۲۹-۱۳۸.

۲. پورموسوی، م.، گلوی، م.، جهانفر، د.، قنبری، ۱ و بصیرانی، ن. ۱۳۸۶ . بررسی تأثیر تنش خشکی و کود دامی برمحتوای رطوبت، میزان پایداری غشاء سلول و محتوای کلروفیل برگ سویا. مجله علوم کشاوری و منابع طبیعی، ۴: ۱ - ۱۰.

۳. حق‌پرست، ر. ۱۳۷۶. انتخاب برای تحمل به خشکی در ارقام گندم نان. پایان‌نامه کارشناسی ارشد اصلاح‌نباتات. دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز. ۱۱۰ ص.

۴. حقیقی، م. ۱۳۸۹. تاثیر خشکی موضعی منطقه ریشه (PRD) بر روابط آبی، رشد، عملکرد و برخی ویژگی‌های کیفی گوجه فرنگی. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای، ۹:۲-۱۷.

۵. خدابنده، ن. و جلیلیان، ع. ۱۳۷۶. بررسی اثر تنش خشکی در مراحل رشد زایشی بر جوانه‌زنی و قدرت بذر سویا. مجله علوم کشاورزی ایران، ۲۸ (۱): ۱۱-۱۸.

۶. زینالی یادگاری، ل.، حیدری، ر. و کاراپتیان، ژ. ۱۳۸۹. اثر پیش تیمار سرما به میزان تنفس و مقادیر پرولین و رنگیزه‌های فتوسنتزی در دانه‌رست‌های سویا (*Glicine max* L.cv.*L17*). مجله زیست شناسی ایران، ۲۳ (۳): ۴۰۹-۴۱۷.

۷. شعبانی، ع.، کامگار، ع. ا.، سپاسخواه، ع.ر. و امام، ی. و هنر، ت. ۱۳۸۸. اثر تنش آبی بر ویژگی‌های فیزیولوژیک گیاه کلزا. مجله علوم آب و خاک، ۳۱: ۴۲-۴۹.

۸. مجیدی هروان، ا. ۱۳۷۲. مکانیزم فیزیولوژیکی مقاومت به تنگناهای محیطی. چکیده مقالات اولین کنگره زراعت و اصلاح نباتات ایران. دانشگاه تهران، صص: ۱۳۳-۱۳۴.

۹. هاشمی‌دزفولی، ا و کوچکی، .ع. ۱۳۷۴. افزایش عملکرد گیاهان زراعی. انتشارات جهاد دانشگاهی دانشگاه مشهد، ۲۸۸ ص.

۱۰. نصیبی، ف.، منوچهری کلانتری، خ. و خداشناس، م. ۱۳۸۸. اثر پیش تیمار سدیم نیتروپروساید (SNP) بر برخی عوامل بیوشیمیایی گیاهچه گوجه فرنگی (*Lycopersicun esculentum*) تحت تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی و منابع طبیعی، ۱۶ (۲):۱۲۱-۱۳۳.

11. Alia, p., and Saradhi, P. 1993. Suppression in mitochondrial electron transport is the prime cause behind stress induced proline acculation. Biochemical and Biophysical Research Communications, 193:54-58.

12. AL- Thabet, S.S. 2006. Promotive effect of 5-aminolevulinic acid on growth, yield of wheat grown under dry conditions. Agronomy, 5(1): 45- 49.

13. Bates, L.S., Waldren, S.P., and Teare, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water- stress stadies. Plant and soil, 39: 205-207.

14. Becerril, J.M., Gonzalez-Murua, C., Munoz-Rueda, R., De Felip, M.R. 1998. The changes indused by lead and cadmium in gas exchange and water relations in clover and lucerne. Plant Physiology Biochemical, 27; 913-918.

15. Bosland, P.W., and Votova, E.J. 2000. Pepper: Vegetable and spice Capsicums. CABI Publishing, Walling ford, UK.248 P.

16. Bruckner, B., Krumbein, A., Schwarz, D., and Klaring, P. 2004. Temperature effects on tomato quality. Lx international symposium on soilless culture and hydroponics, Almeria. spainish, 204: 14- 19.

17. Cho, V.H., and Park, J. O. 2000. Mercury–induced oxidative stress in tomatoseedlings. Plant Science, 126: 1-9.

18. Diaz-Perez, J.C., Shckel, K.L., and Sutter, E. G. 2006. Relative water content. Annalsis of Botanyical. 97: 85-96.

19. Dhindsa, R.S., Pulmb-Dhindsa, P., and Thorpe, T.A., 1981. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation anddecreased levels of superoxide dismutase and catalase. Experimental Botany, 32: 93–101.

20. Dong-Mei, L., Jing, Z., Wei-Juan, S., Qian, L., Ai-Hua, D.., and Ji-Gang, Bai. 2011. 5-Aminolevulinic acid pretreatment mitigates drought stress of cucumber leaves through altering antioxidant enzyme activity. Scientia Horticulturae, 130: 820–828.

21. Hotta, Y., Tanaka, T., Bingshan, L., Takeuchi, Y., and Konnai, M. 1998. Improvement of cold resistance in rice seedlings by 5-aminolevulinic acid. Pesticide Science, 23: 29–33.

22. Ingram, D.L., and Buchanan, D. 1984. Lethal high temperatures for roots ofthree citrus rootstocks. American Society for Horticultural Science, 109(2):189–193

23. Kavikshore, P.B., Sangam, S.A., Laxmi, R.N., Naida, P.S., Rao, K.R., Reddy, K.J., Theriappan, P., and Sreenvasulu, N. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. Indian Academy of Sciences, 88: 424-438.

24. Kavita, S., Ritambhara, G.K., Shalini, V., and Dubey, R.S. 2001. Effect of cadmium on lipid peroxidasion, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. Plant Science, 161(6): 1135-1144.

25. Kleinhenz, M.D., Scheerens, J.C., Francis, D.M., Radovich, T.J.K., French, D.G., Wszelaki, A., Sanchez- Vela, A., Mcintyre, A. A.C., Delwiche, J., Ling, p., Amisi, K., and Doohan, D.J. 2003. From farm to consumer- Linking crop physiology and production with buyer- oriented quality. I. Vegetables. Acta Horticulturae, 604: 95- 103.

26. Korkmaz, A., Korkmaz, Y., and Demirkıran, A.R. 2010. Enhancing chilling stress tolerance of pepper seedlings by exogenous application of 5-aminolevulinic acid. Environ. Experimental Botany, 67: 495-501.

27. Kramer, P.J. 1983. Water relations of plants. Accademic Press New York, New York, USA, 481 P.

28. Liu, Zh-J., Zhang, X.L., Bai, J-G., Suo, B-X., and Wang, L. 2009. Exogenous paraquat changes antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in drought- stressed cucumber leaves. Scientia Horticulturae, 121: 138- 143.

29. Naeem, M.S., Rasheed, M., Liu, D., Jin, Z.L., Ming, D.F., Yoneyama, K., Takeuchi, Y., and Zhou, W.J. 2011. 5-aminolevulinic acid ameliorates salinity- induced metabolic, water- related and biochemical changes in Brassica napus L. Acta Physiologiae Plantarum, 33: 517- 528.

30. Nayyar, H., and Gupta, D. 2006. Differential sensitivity of C_3 and C_4 plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants. Environmental and Experimental Botany, 58: 106- 113.

31. Nishihara, E., Kondo, K., Parvez, M.M., Takahashi, K., Watanabe, K., and Tanaka, K. 2003. Role of 5-aminolevulinic acid (ALA) on active oxygen-scavenging system in NaCl-treated spinach (*Spinacia oleracea*). Plant Physiology, 160: 1085–1091.

32. Sanchez- Rodriguez, E., Rubio- Wilhelmi, M., Cervilla, L.M., Blasco, B., Rio, J.J., Rosales, M.A., Romero, L., and Ruiz, J.M. 2010. Genotypic differences in some physiological parameters symptomatic for oxidative stress under moderate drought in tomato plants. Plant Science, 178: 30- 40.

33. Shewfelet, R.L., and Bruckner, B. 2000. Fruit and vegetable quality- an Integrated view. Technomic Publishing Company Lancaster, 333p.

34. Shilpi, M., and Narendra, T. 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. Biochemistry and Biophysics, 444: 139- 158.

35. Smirnoff, N., 1993. The role active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytologist, 125: 27-28.

36. Smolenska, G., and Kuiper, P.J.C. 1997. Effect of low temperature upon lipid and faty acid composition of roots and leaves of winter rape plants. Plant Science, 41: 29-35.

37. Terzi, R., and Kadioglu, A. 2006. Drought stress tolerance and the antioxidant enzyme system in *Ctenanthe setosa*. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 48(2): 89- 96.

38. Wassmann, S., Wassmann, K., and Nikenig, G. 2004. Modulation of oxidant and antioxidant enzyme expression and function in vascular cells. Hypertension, 44(4): 381-386.

39. Watanabe, K., Tanaka, T., Hotta, Y., Kuramochi, H., and Takeuchi, Y. 2000. Improving salt tolerance of cotton seedling with 5-aminolevulinic acid. Plant Growth Regulation, 32: 99- 103.

40. Zhang, Z.J., Li, H.Z., Zhou, W.J., Takeuchi, Y., and Yoneyama, K. 2006. Effect of 5-aminolevulinic acid on development and salt tolerance of Potato (*Solanum tuberosum* L.) microtubers in vitro. 2006. Plant Growth Regulation, 49: 27-34.