



Research Article

Reduction of oxidative damage caused by drought stress in *Camelina (Camelina sativa L.)* seedlings using silicone

Nasrin Teimoori¹ , Mokhtar Ghobadi^{2*} , Danial Kahrizi³

1. Ph.D. Student, Department of Plant Genetics and Production, Agriculture and Natural Resources Campus, Razi University, Kermanshah, Iran.

2. Associate Professor, Department of Plant Genetics and Production, Agriculture and Natural Resources Campus, Razi University, Kermanshah, Iran.

3. Professor, Department of Plant Genetics and Production, Agriculture and Natural Resources Campus, Razi University, Kermanshah, Iran.

Article Information

Received: 06 Jun. 2023

Revised: 24 Aug. 2023

Accepted: 10 Sept. 2023

Keywords:

Antioxidant enzymes,
Reactive oxygen species,
Malondialdehyde,
Oilseed crop,
Soluble proteins

Corresponding Author:
ghobadi.m@razi.ac.ir



Abstract

Drought is one of the most important stresses in reducing plant growth, especially in the seed germination stage. Oxidative stress is one of the consequences of drought in plants. To investigate the reduction of oxidative stress damage caused by drought stress by using silicon in the initial stages of camellia seedling growth, a factorial experiment as completely randomized design was carried out in the seed laboratory of Razi University with three replications. The factors include two camelina genotypes, four levels of drought stress (0, -3, -6, -9 bar using PEG-6000) and five levels of silicon (0, 2, 4, 6 and 8 mM). According to the results, drought stress increased the activity of antioxidant enzymes including peroxidase, catalase and superoxide dismutase and the amount of malondialdehyde, but it decreased the growth characteristics of seedlings and the amount of soluble proteins. The consumption of silicon (especially by 6 and 8 mM concentrations) increased the activity of antioxidant enzymes and seedling growth characteristics. So, consumption of 8 mM silicon increased peroxidase activity by 23.2%, catalase activity by 13.4%, superoxide dismutase activity by 41%, malondialdehyde by 19.1% and protein content. Soluble was 10.8%. Therefore, the consumption of silicon 8mM by activating the antioxidant system moderated the effects of oxidative stress caused by drought stress and increased the growth characteristics of camellia seedlings.

How to cite this paper: Teimoori, N., Ghobadi, M., & Kahrizi, D. (2024). Reduction of oxidative damage caused by drought stress in Camelina (*Camelina sativa L.*) seedlings using silicone. *Iranian Journal of Seed Science and Technology*, 13 (3), 51-68. <https://doi.org/10.22092/ijsst.2023.362510.1488>



© Authors, Published by Iranian Journal of Seed Science and Technology. This is an open-access article distributed under the CC BY (license <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

EXTENDED ABSTRACT

Introduction

Oilseeds are among the most important crops, because they are used both in human nutrition and in the pharmaceutical industry. *Camelina sativa* is a species of oil plants from Brassicaceae family. In Iran, drought stress has limited the production of crops more than any other factor. The efficiency of arid and semi-arid areas has decreased due to this stress. The growth and production of crops decreases due to drought stress. Drought is one of the most important stresses in reducing plant growth, especially during the seed germination stage. Proper plant nutrition is one of the ways to reduce the harmful effects of stress and has a significant role in increasing yield. In this regard, the role of some elements such as silicon has attracted the attention of researchers. The results of research during recent years show that silicon can facilitate plant growth in expose to biotic and abiotic stresses. Plant resistance in drought stress conditions is important during all plant growth stages. One of the effects of drought stress is the production of reactive oxygen species, which has negative effects on the plant. These damages are more important during the seed germination and the initial stages of plant growth. The use of appropriate treatment to reduce the negative effects of drought stress in the seed germination stage is a suitable solution for the proper establishment of the seedling and increasing the growth and yield of the crops. Therefore, in order to investigate the reduction of oxidative damage caused by drought stress by using silicon in the initial stages of camellia seedling growth, this experiment was carried out.

Materials and Methods

A factorial experiment was carried out as a completely randomized design with three replications in the seed laboratory of Razi University. The factors were two camelina genotypes (Sohail cultivar and line-84), four drought levels (0, -3, -6 and -9 bar using polyethylene glycol-6000) and five silicon levels (0, 2, 4, 6, and 8 mM using sodium silicate). The experiment included 120 experimental units (120 Petri dishes, 9 cm in diameter). According to the molar mass of sodium silicate (122.06

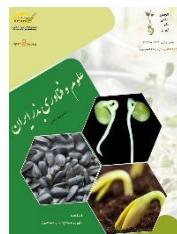
g/mol), the desired concentrations were calculated and added to the polyethylene glycol solution. Petri dishes were transferred to a germinator and kept at 20°C for 10 days. The activity of peroxidase enzyme was measured based on the rate of oxidation of guaiacol by peroxidase enzyme and the formation of tetra-guaiaacol. The activity of catalase was measured based on the reduction of potassium dichromate dissolved in acetic acid to chromic acetate and the formation of green perchromic acid in the presence of hydrogen peroxide and heat. The measurement of superoxide dismutase enzyme activity was based on the ability of superoxide dismutase enzyme to stop the photochemical regeneration of nitrobuterazolium by superoxide radicals, resulting from the photodegradation of riboflavin. The concentration of soluble proteins was measured based on the binding of coomassie brilliant blue-G250 present in the reagent to the protein molecule.

Results and Discussion

The results showed that drought tolerance was higher in seeds treated with silicon compared to seeds without silicon. Drought stress increased the activity of antioxidant enzymes including peroxidase, catalase and superoxide dismutase and the amount of malondialdehyde, but it decreased the growth characteristics of seedlings and the amount of soluble proteins. Application of silicon (especially by 6 and 8 mM concentrations) increased the activity of antioxidant enzymes and seedling growth characteristics. So, application of 8 mM silicon increased peroxidase activity by 23.2%, catalase activity by 13.4%, superoxide dismutase activity by 41%, malondialdehyde by 19.1%, and proteins soluble content was 10.8%. Therefore, applicatoin of silicon 8mM by activating the antioxidant system moderated the effects of oxidative stress caused by drought stress and increased the growth characteristics of camellia seedlings.

Conclusion

It seems that the presence of silicon is able to reduce the harmful effects of oxidative stress caused by drought stress in camellia seedlings.



کاهش آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی در گیاهچه کاملینا (*Camelina sativa* L.) با کاربرد سیلیکون

نسرین قیموري^۱ ، مختار قبادی^{۲*} ، دانیال کهریزی^۳

۱. دانشجوی دکتری، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.
۲. دانشیار، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.
۳. استاد، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

اطلاعات مقاله

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۳/۱۶

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۲/۰۶/۰۲

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۶/۱۹

واژه‌های کلیدی:

آنتی اکسیدان، پروتئین محلول، گیاه روغنی، گونه‌های اکسیژن، مالون دی‌آلدید

نویسنده مسئول:

ghobadi.m@razi.ac.ir



چکیده

خشکی از تنش‌های بسیار مهم در کاهش رشد گیاهان به ویژه در مرحله جوانه‌زنی بذر است. تنش اکسیداتیو از پیامدهای خشکی در گیاهان می‌باشد. به منظور بررسی کاهش آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی با استفاده از سیلیکون در مراحل ابتدایی رشد گیاهچه کاملینا، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در آزمایشگاه بذر دانشگاه رازی با سه تکرار اجرا شد. فاکتورها شامل دو ژنوتیپ کاملینا، چهار سطح خشکی (صفر، ۳، ۶، ۹- بار با استفاده از پلی‌اتیلن گلیکول-۶۰۰۰) و پنج سطح سیلیکون (صفر، ۲، ۴، ۶ و ۸ میلی مولار) بودند. بر اساس نتایج، تشدید خشکی منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان شامل پراکسیداز، کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز و میزان مالون دی‌آلدید شد، اما ویژگی‌های رشدی گیاهچه و میزان پروتئین‌های محلول را کاهش داد. مصرف سیلیکون (به ویژه در غلظت‌های شش و هشت میلی مولار)، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان و خصوصیات رشد گیاهچه را افزایش داد. به طوری که، مصرف سیلیکون هشت میلی مولار سبب افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز به میزان ۲۳/۲ درصد، فعالیت آنزیم کاتالاز به میزان ۱۳/۴ درصد، فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز به میزان ۴۱ درصد، میزان مالون دی‌آلدید ۱۹/۱ درصد و محتوی پروتئین‌های محلول به میزان ۱۰/۸ درصد گردید. بنابراین، مصرف سیلیکون در غلظت هشت میلی مولار با فعال کردن سیستم آنتی اکسیدان سبب تعدیل اثرات تنش اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی و افزایش خصوصیات رشد گیاهچه کاملینا شد.

نحوه استناد به این مقاله:

Teimoori, N., Ghobadi, M., & Kahrizi, D. (2024). Reduction of oxidative damage caused by drought stress in *Camelina sativa* L. seedlings using silicone. *Iranian Journal of Seed Science and Technology*, 13 (3), 51-68. <https://doi.org/10.22092/ijsst.2023.362510.1488>

مقدمه

برای خنثی کردن اثرات گونه‌های اکسیژن فعال هستند (Gill & Tuteja, 2010). گیاهان دارای انواعی از سیستم‌های آنزیمی و غیرآنژیمی برای جلوگیری از آسیب‌های رادیکال‌های آزاد اکسیژن و سازگاری با تنفس هستند. آنتی‌اکسیدان‌ها مهم‌ترین سیستم آنزیمی و دفاعی گیاهان در مقابله با تنفس‌ها هستند که از مهم‌ترین آن‌ها می‌توان به کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربیک پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و گلوتاتیون ردوکتاز اشاره کرد. مهم‌ترین سیستم‌های غیرآنژیمی شامل پرولین، گلایسین بتائین، اسید آسکوربیک و کاروتونوئیدها است (Gill & Tuteja, 2010).

تغذیه صحیح گیاه یکی از راهکارهای کاهش اثرهای زیان بار تنفس‌ها است و نقش قابل ملاحظه‌ای در افزایش عملکرد آن دارد و در همین ارتباط، نقش برخی عناصر نظری سیلیکون مورد توجه برخی متخصصین قرار گرفته است (Khoshgoftarmanesh, 2007). شواهد نشان می‌دهد که جذب سیلیکون می‌تواند رشد گیاه را در مواجه با تنفس‌های زیستی و غیرزیستی تسهیل کند (Zhang et al., 2017). از نظر فراوانی، بعد از اکسیژن، سیلیکون دومین عنصر بر روی زمین است (Gottardi et al., 2012). با این حال، به دلیل همراه بودن سیلیکون با سایر عناصر، معمولاً سیلیکون خارج از دسترس گیاه است و گیاهان معمولاً فرم سیلیسیک اسید (SiOH_4) را بهتر جذب می‌نمایند (Liang et al., 2003). در بسیاری از موارد، سیلیکون با افزایش فعالیت برخی آنزیم‌ها، موجب حفاظت گیاه در برابر تنفس‌های محیطی می‌شود (Balakhnina & Borkowska, 2013). نتایج تحقیق Taleahmad & Haddad (2010) نشان داده است که در مرحله پنجه دهی، سیلیکون در شرایط تنفس خشکی با افزایش بیان ژن‌های کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز، افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و کاهش محتوی رادیکال‌های آزاد در سلول، از خسارات اکسیداتیو به سلول‌های گیاهی جلوگیری کرده است. همچنین سیلیکون سبب افزایش میزان پروتئین محلول کل، رنگدانه‌های فتوستنتزی و میزان تجمع پرولین در شرایط تنفس خشکی در جو شده است. بنابراین، سیلیکون در مقاومت گیاه جو نسبت به تنفس خشکی مؤثر بوده است.

دانه‌های روغنی جزء مهم ترین گیاهان زراعی هستند، زیرا علاوه بر آن که قسمتی از نیاز غذایی انسان را برآورده می‌نمایند، بلکه در صنعت و داروسازی نیز مصرف می‌شوند (Parsa et al., 2017). با توجه به وابستگی ایران به واردات روغن خام و کنجاله، هر ساله ارز فراوانی از کشور خارج شده که یکی از مشکلات عمده در اقتصاد کشور محسوب می‌شود. گیاه کاملینا (Camelina sativa) گونه‌ای از گیاهان روغنی از خانواده چلیپایان (Brassicaceae) است. در ایران، تنفس خشکی بیش از هر عامل دیگر، تولید محصولات کشاورزی را با محدودیت مواجه کرده است. بازده استفاده از مناطق خشک و نیمه خشک، به دلیل این تنفس کاهش یافته است. رشد و تولید گیاهان زراعی در اثر تنفس خشکی کاهش می‌یابد (Xiong et al., 2002). تنفس خشکی اثرهای فیزیولوژیکی مختلفی بر گیاه می‌گذارد که نوع و مقدار خسارت آن به شدت و زمان تنفس و همچنین تحمل گیاه بستگی دارد (Fang et al., 2015).

در ک واکنش‌های بیوشیمیایی و مولکولی گیاه در معرض تنفس خشکی، برای در ک جامع از سازوکارهای مقاومت گیاه به شرایط کمبود آب ضروری است (Ahuja et al., 2010). در شرایط تنفس خشکی، تعادل بین جذب انرژی خورشیدی و مصرف آن در اندام فتوستنتزی به هم خورده که این عامل سبب تشکیل گونه‌های اکسیژن فعال¹ (ROS) می‌گردد (Blokhina et al., 2003). از اولین پاسخ‌های بیوشیمیایی سلول‌های گیاهی به تنفس‌های محیطی، تشکیل ROS می‌باشد (Del Rio et al., 2002). ناتوانی گیاه در کنترل ROS سبب اختلال در سازوکار غشای سلول می‌گردد (Blokhina et al., 2003). در گیاهی که در معرض تنفس نباشد تولید و حذف ROS متعادل است، اما تنفس‌های محیطی سبب اختلال و در نهایت افزایش تولید ROS می‌شود (Gratao et al., 2005). اثرات مخرب گونه‌های اکسیژن فعال در سیستم بیولوژیکی اغلب در غیرفعال کردن آنزیم‌های حساس، تخریب کلروفیل، فعالیت پروتئین‌ها، لیپیدها، نوکلئیک اسیدها، روزنه‌های فتوستنتزی و غشای سلولی است. همه موجودات هوایی دارای سیستم‌های دفاعی آنزیمی و غیرآنژیمی

¹ Reactive Oxygen Species (ROS)

در کیلو گرم آب؛ T : درجه حرارت محیط بر حسب سانتی گراد.

$$\Psi_{S(\text{bar})} = -(1.18 \times 10^{-4}) C^2 + (2.67 \times 10^{-4}) CT + (8.39 \times 10^{-7}) C^2 T \quad (\text{معادله ۱})$$

برای سیلیکون از سیلیکات سدیم (ساخت شرکت سیگما، آمریکا) استفاده شد. با توجه به جرم مولی آن ($122/06$ گرم بر مول)، غلظت‌های مورد نظر سیلیکات سدیم بدست آمدند و به همراه محلول تنش استفاده شد. پتری دیش‌ها به ژرمیناتور منتقل شده و با دمای 20 ± 1 درجه سانتی گراد و رطوبت نسبی 60 درصد به مدت ده روز نگهداری شدند (ISTA, 2003). روزانه و در یک ساعت مشخص، پتری دیش‌ها از ژرمیناتور بیرون آورده شده و سریعاً تعداد بذرهای جوانه زده در آن روز شمارش شدند. معیار جوانه‌زنی بذر، خروج ریشه‌چه به میزان دو میلی متر بود (Alen et al., 1985). بعد از ده روز، پتری دیش‌ها از ژرمیناتور خارج شده و ویژگی‌های مورد نظر به شرح زیر اندازه گیری شدند:

با خط کش میلی متری، طول ریشه‌چه و ساقه‌چه اندازه گیری شد. وزن خشک ساقه‌چه و ریشه‌چه (پس از خشک شدن نمونه‌ها به مدت 48 ساعت در دمای 72 ± 2 درجه سانتی گراد)، توسط ترازوی با حساسیت $0/001$ گرم اندازه گیری شدند. برای اندازه گیری فعالیت آنزیم‌ها و صفات بیوشیمیابی از ساقه‌چه استفاده شد. برای این کار، در روز دهم نمونه‌ها را در فویل آلومینیومی پیچیده و بعد از فریز نمودن در ازت مایع، نمونه‌ها به فریزر -80 درجه انتقال یافتند. اندازه گیری فعالیت آنزیم‌ها و صفات بیوشیمیابی در آزمایشگاه‌های فیزیولوژی گیاهان زراعی و بیوتکنولوژی کشاورزی دانشگاه رازی انجام شد.

اندازه گیری میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز

برای اندازه گیری سرعت فعالیت این آنزیم از روش Chance & Maehly (1995) استفاده شد. این روش بر اساس میزان اکسید شدن گایاکول توسط آنزیم پراکسیداز و تشکیل تراگایاکول صورت می‌گیرد. برای اندازه گیری فعالیت آنزیم پراکسیداز ابتدا سوبسترا تهیه شد. سوبسترا آنزیم پراکسیداز شامل 13 میلی مولار گایاکول، 5 میلی مولار پراکسید هیدروژن (H_2O_2) و 50 میلی مولار بافر فسفات پتاسیم ($pH=7$) بود. 200 میکرولیتر سوبسترا آنزیم پراکسیداز (POX) درون چاهک‌های

مقاومت گیاه در شرایط تنش خشکی در تمام مراحل زندگی گیاه مهم است. یکی از اثرات تنش خشکی، تولید گونه‌های اکسیژن فعال است که تأثیر منفی بر گیاه دارد. این آسیب‌ها در مرحله ابتدایی رشد و نمو از اهمیت بیشتری برخوردار است. کاربرد تیمار مناسب در جهت کاهش اثرات منفی تنش و تولید موفق گیاه زراعی، راهکاری مناسب در جهت استقرار مناسب گیاهچه و افزایش رشد و عملکرد محصول است. بنابراین، هدف از این تحقیق، ارزیابی تاثیر غلظت‌های مختلف سیلیکون در کاهش آسیب‌های تنش اکسیداتیو ناشی از تنش خشکی در گیاهچه کاملینا است.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال 1400 در آزمایشگاه بذر در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه رازی به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شد. فاکتورهای آزمایش شامل دو ژنوتیپ کاملینا (رقم سهیل ولاین-۸۴)، چهار سطح خشکی (پتانسیل اسمزی 6 ، 4 ، 2 و -6 بار) و پنج سطح غلظت‌های سیلیکون (صفر، 120 واحد آزمایشی و 8 میلی مولار) بودند. بنابراین، آزمایش شامل 120 واحد آزمایشی (پتری دیش 9 سانتی متری) بود. کاملینا رقم سهیل دارای تیپ 120 (پتری دیش 9 سانتی متری) است. کاملینا لاین-۸۴ دارای تیپ رشد بهاره، مقاوم به خشکی است. کاملینا لاین-۸۴ دارای تیپ رشد بهاره، میانگین ارتفاع بوته 85 سانتی متر، که مقاومت به خشکی آن متوسط است (Kahrizi & Rostami-Ahmadvandi, 2018).

قبل از انجام آزمایش، تمام ظروف، کاغذ صافی‌ها و همچنین بذرها توسط هیپوکلریت سدیم به مدت 60 ثانیه ضد عفونی شده و سپس سه مرتبه با آب مقطر آبکشی شدند. کف هر پتری دیش ابتدا یک کاغذ صافی قرار گرفت، سپس 50 عدد بذر روی کاغذ صافی توزیع گردید. سپس 10 میلی لیتر محلول مربوطه ریخته شد. هر محلول دارای پتانسیل اسمزی مشخص و غلظت سیلیکون مشخصی بود. برای تأمین پتانسیل اسمزی از پلی اتیلن گلیکول ($PEG 6000$) استفاده شد. غلظت‌های مورد نظر برای تأمین پتانسیل اسمزی طبق روش Michel & Kaufmann (1973) تهیه شدند (معادله ۱).

Ψ_S : پتانسیل اسمزی، بار؛ C : غلظت پلی اتیلن گلیکول، گرم

پس از تغییر رنگ محلول ۲۰۰ میکرولیتر از محلول‌های موجود در میکروتیوب‌ها درون چاهک‌های میکروپلیت ریخته شد با استفاده از دستگاه الیزا (Bio Tek Powerwave XS2) میزان (Bio Tek Powerwave XS2) جذب نور نمونه‌ها در طول موج ۵۷۰ نانومتر خوانش شد. به منظور تعیین مقدار پراکسید هیدروژن تجزیه شده توسط آنزیم کاتالاز، منحنی استاندارد با غلاظت‌های ۱۵، ۳۰، ۵۰ و ۷۵ میلی‌مولار پراکسید هیدروژن رسم شد. با استفاده از معادله رگرسیون منحنی استاندارد و شدت جذب اندازه‌گیری شده در طول موج ۵۷۰ نانومتر، میزان پراکسید هیدروژن تجزیه شده تعیین شد. از بین چهار عدد به دست آمده (مربوط به چهار زمان دوره‌ای اضافه کردن محلول دی‌کرومات) دو عدد انتخاب شد. در نهایت میزان فعالیت آنزیم کاتالاز (میکرومول پراکسید هیدروژن تجزیه شده بر ثانیه در میلی‌گرم پروتئین‌های محلول) محاسبه شد.

$$CAT = \frac{\left[\frac{H_2O_{2I} - H_2O_{2II}}{t_{II} - t_I} \right] \times K_W}{Pro} \quad \text{معادله (۳)}$$

H_2O_{2I} - H_2O_{2II} تفاوت بین غلاظت پراکسید هیدروژن تجزیه شده در زمان‌های دوره‌ای انتخاب شده (میکرومول)، $t_{II} - t_I$ فاصله زمانی بین زمان‌های دوره‌ای انتخاب شده (ثانیه)، K_W ضریب وزن برای تبدیل ۲۵۰ میلی‌گرم پودر برگ استفاده شده به یک گرم (برابر ۴) و Pro مقدار پروتئین‌های محلول موجود در برگ (میلی‌گرم پروتئین‌های محلول در وزن تر گیاهچه) است.

اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز
اندازه‌گیری فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز براساس قابلیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در متوقف کردن احیای فتوشیمیایی نیتروبلو ترازو لیوم توسط رادیکال‌های سوپراکسید، حاصل از تخریب نوری ریبو فلاوین می‌باشد. مقداری از آنزیم که بتواند از احیای ۵۰ درصد نیترو بلو ترازو لیوم ممانعت کند، معادل یک واحد آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در نظر گرفته می‌شود. سوبسترانی آنزیم شامل ۵۰ میلی‌مولار بافر فسفات، ۱۳ میلی‌مولار نیترونین، ۷۵ میکرومولار نیترو بلو ترازو لیوم و ۱۰۰ میکرومولار EDTA است. برای اندازه‌گیری ابتدا در تاریکی به چهار چاهک میکروپلیت از ۱۹۵، ۱۹۰، ۱۸۵ و ۱۸۰ میکرولیتر از سوبسترانی ریخته

میکروپلیت ریخته شد. سپس ۶/۶ میکرولیتر عصاره به سوبسترانی اضافه شد. جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر توسط دستگاه الیزا (Bio Tek Powerwave XS2) قرائت شد. سرعت فعالیت آنزیم ۲۶/۶ پراکسیداز از طریق قانون پیرلامبرت و با ضریب خاموشی H_2O_2 محسابه و در نهایت بر حسب میکرومول $Mm-1cm-1$ مصرف شده در دقیقه در میلی‌گرم پروتئین‌های محلول بیان شد.

$$POX = \frac{[H_2O_2/t_{max}] \times K_W}{Pro} \quad \text{معادله (۲)}$$

H_2O_2 غلاظت پراکسید هیدروژن موجود در سوبسترانی (برابر ۵۰۰۰ میکرومول)، t_{max} مدت زمان لازم برای تجزیه ۵۰۰۰ میکرومول پراکسید هیدروژن موجود در سوبسترانی (ثانیه)، K_W ضریب وزن برای تبدیل ۲۵۰ میلی‌گرم پودر برگ استفاده شده برای تهیه عصاره به یک گرم (برابر ۴) و Pro مقدار پروتئین‌های محلول موجود در برگ (میلی‌گرم پروتئین‌های محلول در وزن تر گیاهچه) است.

اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم کاتالاز

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز با استفاده از روش Sinha (1972) و بر اساس احیای دی‌کرومات پتابسیم محلول در اسید استیک به کرومیک استات و تشکیل پرکرومیک اسید سیز رنگ در حضور پراکسید هیدروژن و حرارت انجام شد (Sinha, 1972). برای اندازه‌گیری فعالیت آنزیم کاتالاز موجود در عصاره، درون چهار عدد میکروتیوب ۵۰۰ میکرولیتری، ابتدا ۱۵۰ میکرولیتر بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار ($pH=7$)، سپس ۷/۵ میکرولیتر عصاره و بعد از آن ۷۵ میکرولیتر پراکسید هیدروژن ریخته شد. به میکروتیوب‌های سری اول، دوم، سوم و چهارم به ترتیب بعد از گذشت دو، چهار، شش و هشت دقیقه از زمان اضافه شدن پراکسید هیدروژن (زمان شروع واکنش)، ۶۲ میکرولیتر محلول دی‌کرومات اضافه شد. برای تهیه محلول دی‌کرومات، ۵۰۰ میلی‌گرم پودر دی‌کرومات پتابسیم به ۱۲/۵ میلی‌لیتر آب مقطور و ۳۷/۵ میلی‌لیتر اسید استیک اضافه شد. بعد از اضافه کردن محلول دی‌کرومات، میکروتیوب‌ها به مدت ۱۰ دقیقه در حمام آب گرم با دمای ۹۵ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند.

برای اندازه‌گیری ۲۰۰ میکرولیتر از معرف به چاهک میکروپلیت ریخته شد. چهار میکرولیتر عصاره به چاهک اضافه و در محیط آزمایشگاه نگهداری شد. بعد از ۲۰ دقیقه و قرار دادن آن داخل دستگاه الیزا (Bio Tek Powerwave XS2) شدت جذب نوری آن در طول موج ۵۹۵ نانومتر خوانش و از بافر استخراج به عنوان شاهد استفاده شد میزان پروتئین‌های محلول با توجه به جذب نمونه و با استفاده از معادله رگرسیون منحنی استاندارد به دست آمد. جهت رسم منحنی استاندارد از سرم آلبومین گاوی استفاده شد. برای تهیه این منحنی، ابتدا ۱۰ میلی‌گرم سرم آلبومین گاوی در ۱۰ میلی‌لیتر بافر استخراج حل شد. این محلول به عنوان محلول ۱۰۰۰ پی‌بی‌ام در نظر گرفته شد. و از آن برای تهیه محلول‌های با غلظت ۵۰، ۲۵ و ۱۲/۵ پی‌بی‌ام استفاده گردید. از بافر استخراج نیز به عنوان شاهد با غلظت صفر استفاده شد. در مرحله بعد، ۲۰ میکرولیتر از هر غلظت استاندارد با ۵ میلی‌لیتر معرف کوماسی برلیانتلو مخلوط و به مدت ۲ دقیقه ورنکس شد و بعد از ۵ دقیقه با استفاده از دستگاه الیزا (Bio Tek Powerwave XS2) میزان جذب نوری آن در طول موج ۵۹۵ نانومتر خوانش گردید. سپس با توجه به مقدار جذب نور توسط محلول‌ها با غلظت‌های مختلف پروتئین‌های محلول، منحنی استاندارد رسم گردید و در نهایت با استفاده از نمودار منحنی استاندارد محتوای پروتئین‌های محلول (میلی‌گرم در وزن تر گیاهچه) برآورد شد.

اندازه‌گیری مالون دی‌آلدئید

برای اندازه‌گیری مالون دی‌آلدئید بر اساس روش Hodges et al. (1999) استفاده شد. ابتدا ۰/۲۵ نمونه گیاهچه کاملینا در هاون چینی حاوی ۵ میلی‌لیتر TCA ۱/۰ درصد پودر شد. عصاره حاصل به مدت پنج دقیقه در ۱۰۰۰ دور/دقیقه سانتریفیوژ شد. سپس ۲۵ میکرولیتر از محلول رویی با یک میلی‌لیتر محلول مالون دی‌آلدئید که حاوی ۲۰ TCA درصد و تیو باریتیوریک اسید (TBA) ۰/۵ درصد بود، مخلوط شد. مخلوط حاصل به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۹۵ درجه سانتی گراد در حمام بن ماری حرارت داده شد. سپس در یخ سرد شد و مجدداً مخلوط به مدت ۱۰ دقیقه در ۱۰۰۰ دور/دقیقه سانتریفیوژ شد. شدت جذب این محلول با استفاده از دستگاه الیزا

شد. در مرحله بعد به این چاهک‌ها به ترتیب ۵، ۱۰، ۱۵ و ۲۰ میکرولیتر عصاره اضافه شد که هر کدام به حجم نهایی ۲۰۰ میکرولیتر رسید. در تاریکی به تمام چاهک‌ها ۱۰ میکرولیتر محلول ریوفلاوین اضافه شد. محلول ریوفلاوین شامل ۵۰ میلی‌مولاو بافر فسفات و دو میکرومولاو ریوفلاوین است. یک چاهک حاوی ۲۰۰ میکرولیتر سویسترا و ۱۰ میکرولیتر محلول ریوفلاوین به عنوان شاهد در نظر گرفته شد. سپس میکروپلیت در دستگاه الیزا (Bio Tek Powerwave XS2) قرار داده شد و میزان جذب نوری آن در طول موج ۵۶۰ نانومتر خوانش شد. سپس میکروپلیت به مدت ۳۰ دقیقه در زیر نور لامپ فلورسنت قرار گرفت. برای بار دوم شدت جذب در طول موج ۵۶۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. در پایان از بین چهار غلظت عصاره موجود در چاهک‌ها دو غلظت انتخاب و با استفاده از معادله فعالیت سوپراکسید دیسموتاز موجود در عصاره‌ها (واحد بر میلی‌گرم پروتئین‌های محلول) محاسبه شد (Beauchamp & Fridovich, 1971).

$$\text{SOD} = \frac{\left[\frac{(\Delta A_I \times 20/C_I)}{\Delta A_{\text{blank}}/2} \right] + \left[\frac{(\Delta A_{II} \times 20/C_{II})}{\Delta A_{\text{blank}}/2} \right]}{2 \text{ Pro}} \quad (4)$$

ΔA_I و ΔA_{II} ؛ تفاوت بین شدت جذب خوانش دوم و اول در دو چاهک انتخاب شده، ΔA_{blank} تفاوت بین شدت جذب خوانش دوم و اول در چاهک شاهد، C_I و C_{II} غلظت‌های عصاره موجود در چاهک‌های انتخابی (میکرولیتر)، K_w ضریب وزن برای تبدیل ۲۵۰ میلی‌گرم پودر گیاهچه استفاده شده برای تهیه عصاره به یک گرم (برابر ۴) و Pro مقدار پروتئین‌های محلول موجود در گیاهچه (میلی‌گرم پروتئین‌های محلول در وزن تر گیاهچه) است.

اندازه‌گیری غلظت پروتئین‌های محلول

اندازه‌گیری غلظت پروتئین‌های محلول بر اساس اتصال رنگ کوماسی برلیانت بلو-G250 موجود در معرف به مولکول پروتئین است. برای تهیه معرف، ۱۰ میلی‌گرم کوماسی برلیانت بلو در پنج میلی‌لیتر اتانول ۹۶ درصد با همزن مغناطیسی در تاریکی حل شد. سپس ۱۰ میلی‌لیتر اسید فسفریک ۸۵ درصد قطره قطره به مخلوط فوق اضافه و با آب مقطر حجم نهایی محلول به ۱۰۰ میلی‌لیتر رسید. برای تعیین غلظت پروتئین از روش برادفورد (۲۲) استفاده شد.

اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن ($P \leq 0.05$) انجام شد. برای رسم نمودارها از نرم‌افزار Excel (نسخه ۲۰۱۶) استفاده شد.

نتایج و بحث

فعالیت آنزیم پراکسیداز

طبق نتایج جدول تجزیه واریانس اثرات ساده ژنوتیپ، تنش خشکی، سیلیکون و اثر متقابل ژنوتیپ×خشکی در سطح احتمال یک درصد بر میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز تاثیر معنی داری داشت (جدول ۱). بر اساس مقایسه میانگین اثر متقابل (P≤0.01) (جدول ۱)، بر اساس مقایسه میانگین ژنوتیپ در تنش خشکی×ژنوتیپ، بیشینه میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز در رقم سهیل تحت تنش خشکی ۹-بار (۵۶/۵۹ میکرومول بر دقیقه بر میلی گرم پروتئین) مشاهده شد. کمترین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز هم مربوط به لاین-۸۴ در شرایط بدون تنش خشکی (۱۸/۱ میکرومول بر دقیقه بر میلی گرم پروتئین) بود.

(Bio Tek Powerwave XS2) با طول موج ۵۳۲ نانومتر خوانده شد. جذب سایر رنگیزه‌های غیر اختصاصی در ۶۰۰ نانومتر تعیین و از مقدار حاصل کسر شد. از معادله زیر برای محاسبه میزان مالون دی‌آلدید استفاده شد:

$$\text{MDA}(\mu\text{mol/g FW}) = \frac{(A_{532} - A_{600}) \times W}{116} \times 1000$$

A_{532} = جذب خوانش شده با دستگاه الیزا در طول موج ۵۳۲ نانومتر.

A_{600} = جذب خوانش شده با دستگاه الیزا در طول موج ۶۰۰ نانومتر.

W = وزن نمونه گیاهچه (۲۵ گرم).

بررسی توزیع نرمال داده‌ها از آزمون Kurtosis و Skewness با استفاده از نرم‌افزار SPSS (نسخه ۱۱/۵) و تجزیه واریانس با نرم‌افزار MSTATC (نسخه ۲/۱) انجام شد. مقایسه میانگین‌ها بر

جدول ۱- میانگین مربعات اثرهای ژنوتیپ، خشکی و سیلیکون روی خصوصیات رشدی و بیوشیمیایی گیاهچه کاملینا

Table 1- Mean squares of the effects of genotype, drought and silicon on the growth and biochemical characteristics of camelina seedling

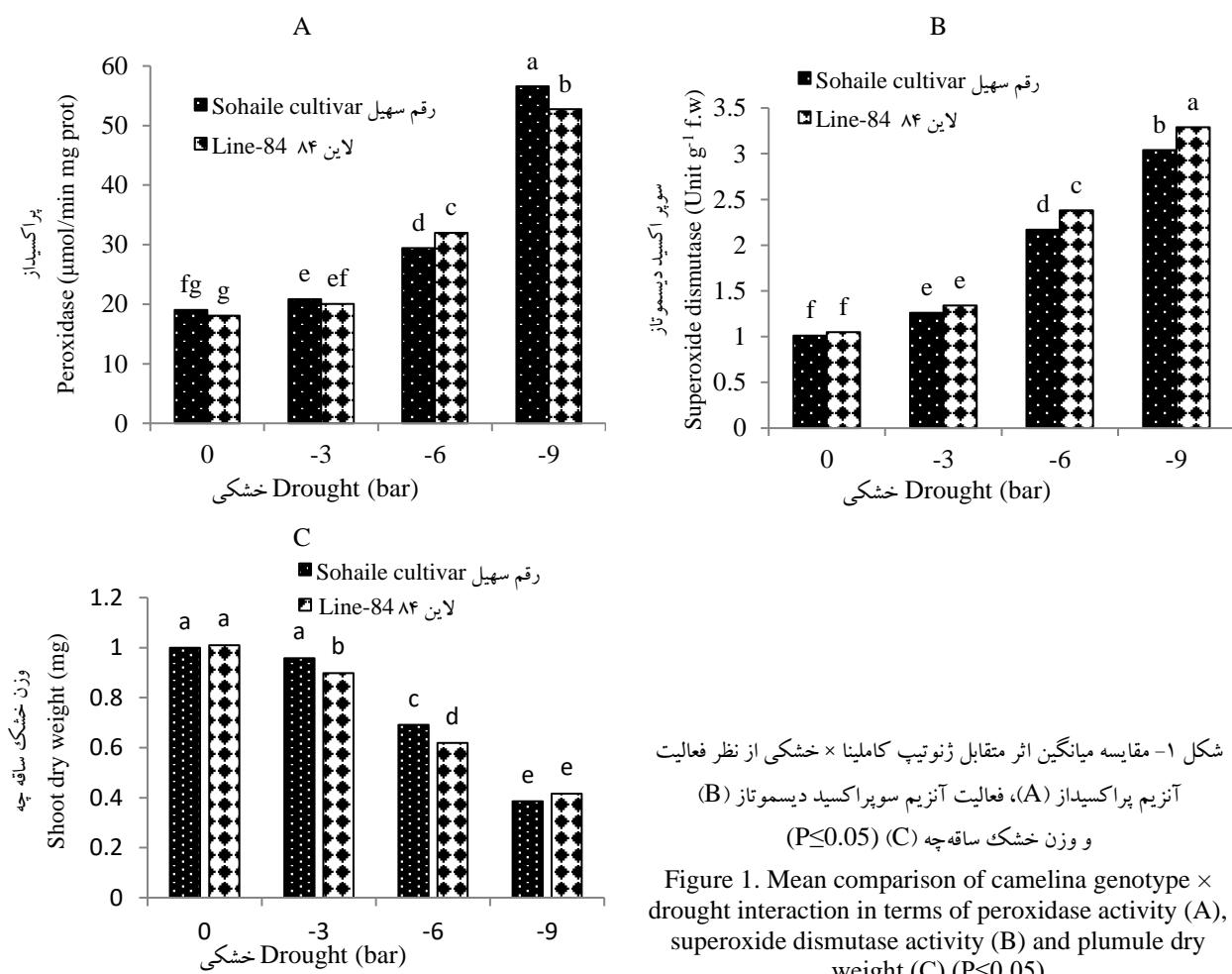
متابع غیربرات S.O.V.	درجه آزادی DF	فعالیت آنزیم پراکسیداز Peroxidase activity (μmol/min mg pro)	فعالیت آنزیم کاتالاز Catalase activity (μmol/min mg pro)	فعالیت آنزیم سوپر اکسید دی‌سمازو تاز Superoxide dismutase activity (μmol/g F.W.)	میزان پروتئین مخلوط Soluble proteins (mg/g F.W.)	مالون دی‌آلدید Malon-dialdehyde (μmol/g F.W.)	طول ریشه Radicle length (cm)	طول ساقچه Plumule length (cm)	وزن خشک ریشه Radicle dry weight (mg)	وزن خشک ساقچه Shoot dry weight (mg)
ژنوتیپ (G)	1	16.45**	3.44ns	0.65**	0.297ns	46.17**	0.048ns	0.021ns	0.0001ns	0.018ns
خشکی (D)	3	8268**	13076**	28.41**	121**	10573**	12.368**	6.663**	0.081**	2.310**
GxD سیلیکون (Si)	3	51.06**	16.41ns	0.073*	0.310ns	3.14ns	0.025ns	0.013ns	0.001ns	0.018*
Si×G	4	162**	346**	1.81**	1.353**	184**	2.072**	1.148**	0.017**	0.696**
Si×D	12	14.63ns	3.75ns	0.017ns	0.008ns	4.16ns	0.026ns	0.014ns	0.00025ns	0.014ns
GxDxSi خطا (Error)	12	0.921ns	4.22ns	0.056*	0.085ns	2.85ns	0.314**	0.213**	0.002**	0.107**
CV (%)	80	1.544ns	7.61ns	0.013ns	0.025ns	1.22ns	0.015ns	0.011ns	0.00008ns	0.006ns
		7.51	23.2	0.023	0.232	3.87	0.033	0.021	0.000175	0.006
		8.81	6.79	7.86	8.89	4.98	13.23	16.53	6.37	10.16

ns, * و ** به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطوح احتمال ۱ و ۵ درصد.

ns, * and **: non- significant, significant at the 5% and 1% level of probability, respectively

(Hojati et al., 2011). مقایسه میانگین سطوح سیلیکون نشان داد که بیشترین میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز در هشت میلی مولار سیلیکون (۳۳/۸۱ میکرو مول بر دقیقه بر میلی گرم پروتئین) مشاهده شد. با افزایش غلظت سیلیکون، میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز افزایش یافت. به طور میانگین در تیمارهای دو، چهار، شش و هشت میلی مولار سیلیکون نسبت به تیمار شاهد، میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز به ترتیب ۷/۹، ۱۵/۱، ۲۰/۵ و ۲۳/۲۵ درصد افزایش یافت (شکل ۲A). Miao et al. (2010) گزارش کردند که در گیاه سویا سیلیکون با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان موجب کاهش میزان پراکسید هیدروژن شد. در این بررسی تمامی سطوح سیلیکون میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز را افزایش داد که این امر سبب کاهش رادیکال‌های آزاد اکسیژن و تنفس اکسیداتیو ناشی از تنفس خشکی شده است.

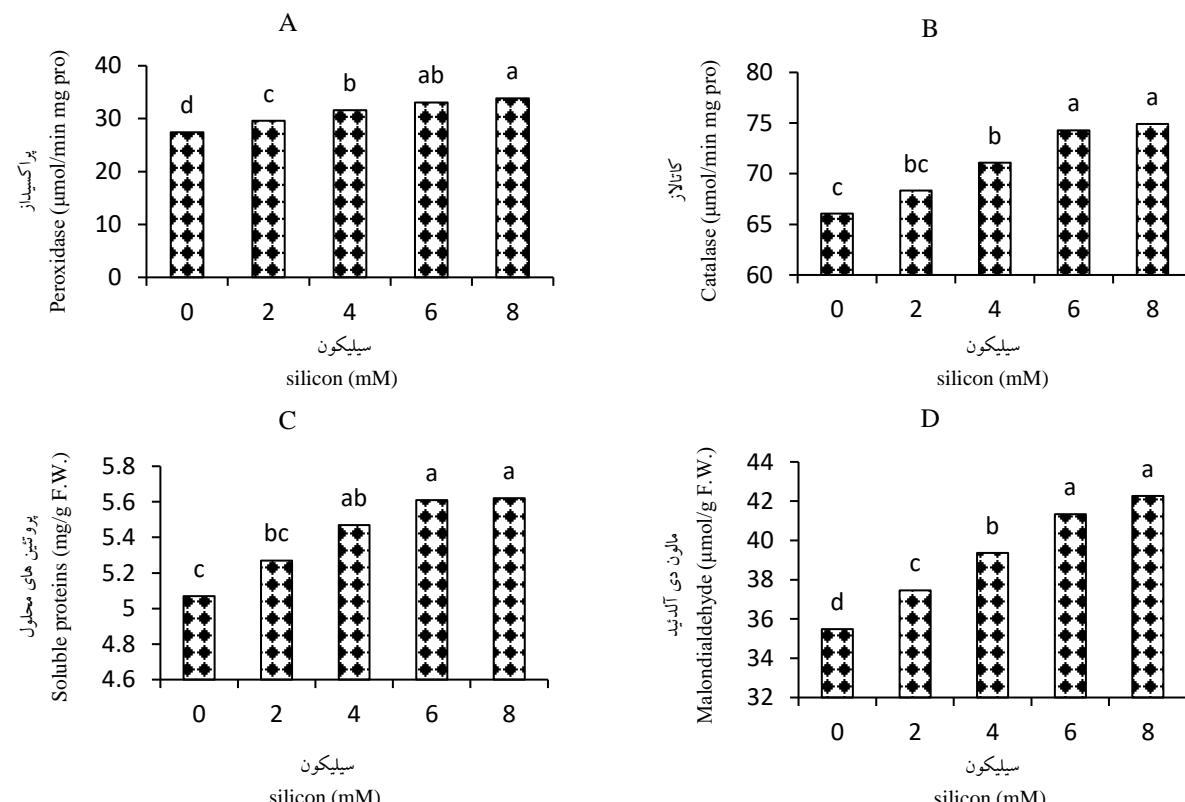
با افزایش شدت تنفس خشکی، فعالیت آنزیم پراکسیداز افزایش پیدا کرد به طوری که در تیمارهای ۳، ۶ و ۹ بار نسبت به تیمار شاهد، فعالیت آنزیم پراکسیداز به ترتیب ۱۰/۲۵، ۶۵/۵ و ۱۹۴/۷۵ درصد افزایش یافت (شکل A). افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز منجر به از بین رفت پراکسید هیدروژن تولید شده در سلول‌های تحت تنفس می‌شود از این رو باعث محدود شدن آسیب سلولی و افزایش ظرفیت اکسیداتیو گیاهان جهت مقابله با تنفس خشکی می‌شود (Nojavan & Khorshidi, 2006). در یک مطالعه که رقم‌های گندم حساس و متتحمل به تنفس خشکی مورد مقایسه قرار گرفتند مشخص شد که در شرایط تنفس، افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در رقم‌های متتحمل بیشتر از رقم‌های حساس بود (Naderi et al., 2014). در چنین شرایطی، فعالیت این آنزیم با حذف پراکسید هیدروژن و همچنین حذف مالوندی‌آلدید، نقش مهم و کلیدی را در مقاومت به تنفس خشکی ایفا می‌کند.



شکل ۱- مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ کاملینا × خشکی از نظر فعالیت آنزیم پراکسیداز (A)، فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز (B) و وزن خشک ساقه چه (C) ($P \leq 0.05$)

Figure 1. Mean comparison of camelina genotype × drought interaction in terms of peroxidase activity (A), superoxide dismutase activity (B) and plumule dry weight (C) ($P \leq 0.05$)

عنوان سوبسترا استفاده می‌کند. در تنفس خشکی، انواعی از اکسیژن‌های فعال در گیاهان تجمع می‌یابند. این ترکیب‌ها به صورت سیگنال‌های سلولی عمل می‌نمایند و منجر به تحریک سنتر یا زیاد شدن فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان می‌شود که Rezayan et al., (2018). در گزارش Helal & Samir (2008) در گزارش ۲۰۱۸ اشاره کردند که در شرایط تنفس خشکی، بالارفتن فعالیت آنزیم کاتالاز منجر به افزایش پتانسیل دفاعی گیاه ذرت شد. همچنین گزارش شده که افزایش فعالیت کاتالاز در گیاه لوبيا در کاهش اثرهای تخریبی تنفس خشکی مؤثر بود (Ahmed et al., 2002).



شکل ۲- مقایسه میانگین سطوح سیلیکون از نظر فعالیت آنزیم پراکسیداز (A)، فعالیت آنزیم کاتالاز (B)، میزان پروتئین‌های محلول (C) و میزان مالون دی‌آلدید (D) در کاملینا ($P \leq 0.05$) در کاملینا

Figure 2- Mean comparison of silicon levels in terms of peroxidase activity (A), catalase activity (B), soluble proteins (C) and malondialdehyde in camelina ($P \leq 0.05$)

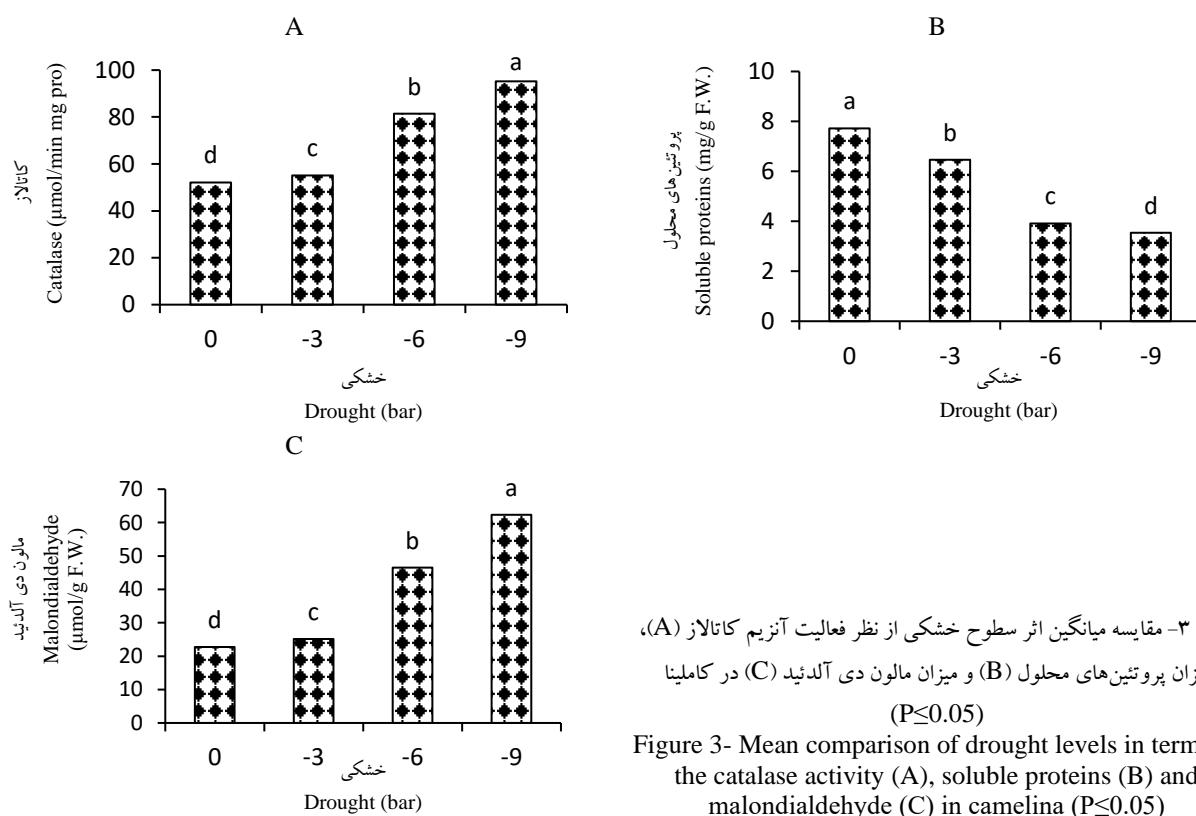
مشاهده شد. با افزایش غلظت سیلیکون، میزان فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش یافت به طوری که در تیمارهای دو، چهار، شش و هشت میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد به ترتیب مقدار مالون دی‌آلدید

فعالیت آنزیم کاتالاز
بر اساس جدول تجزیه واریانس، اثرات ساده تنفس خشکی و سیلیکون در سطح احتمال یک درصد بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز گیاهچه کاملینا تاثیر معنی‌داری ($P \leq 0.01$) داشت (جدول ۱). مقایسه میانگین اثر ساده تنفس خشکی حاکی از آن بود که با افزایش شدت تنفس خشکی، مقدار فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش پیدا کرد به طوری که در سطوح تنفس خشکی ۳، ۶ و ۹ بار نسبت به تیمار شاهد به ترتیب ۶، ۵۶ و ۸۳ درصد فعالیت آنزیم کاتالاز افزایش یافت (شکل ۳A). در بیشتر سلول‌های زنده، آنزیم کاتالاز وجود داشته و ترکیب پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن تجزیه می‌کند. کاتالاز در واقع از پراکسید هیدروژن به

مقایسه میانگین سطوح فاکتور سیلیکون حاکی از آن بود که بیشینه میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در تیمار هشت میلی‌مولار سیلیکون (۷۴/۹۲ میکرومول در دقیقه بر میلی‌گرم پروتئین)

خشکی شد. Gong et al. (2005) گزارش کردند تیمار سیلیکون در گندم تحت تنش خشکی موجب افزایش فعالیت آنتی اکسیدانی سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و گلوتاتیون ردوکتاز و تحمل به خشکی شد. همچنین (Shi et al. 2014, 2016) گزارش کردند که اعمال سیلیکون در گیاه گوجه فرنگی تحت تنش خشکی ناشی از پلی اتیلن گلایکول باعث تحمل به خشکی از طریق افزایش سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز و همچنین بهبود توانایی جذب آب در ریشه‌ها شد.

۸، ۱۲ و ۱۳ درصد افزایش یافت (شکل B). گزارش شده است که کاربرد سیلیکون فعالیت آنتی اکسیدانی مانند کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز را در گیاه ذرت تحت تنش خشکی افزایش داد و در نتیجه منجر به کاهش تجمع مالون دی آلدئید و پراکسیدهیدروژن و بهبود رشد و عملکرد گیاه شد (Ning et al., 2020; Parveen et al., 2019). همچنین Namjoyan et al. (2020) گزارش کردند که اعمال نانو سیلیکون باعث بهبود فعالیت آنتی اکسیدانی کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز در گیاه چغندر تحت تنش



شکل ۳- مقایسه میانگین اثر سطوح خشکی از نظر فعالیت آنتی کاتالاز (A)، میزان پروتئین‌های محلول (B) و میزان مالون دی آلدئید (C) در کاملینا ($P \leq 0.05$)

Figure 3- Mean comparison of drought levels in terms of the catalase activity (A), soluble proteins (B) and malondialdehyde (C) in camelina ($P \leq 0.05$)

فعالیت آنتی سوپراکسید دیسموتاز در لاین-۸۴ شرایط تنش خشکی -۹ بار (۳/۲۹) میکرومول بر گرم وزن تر مشاهده شد. با تشدید تنش خشکی، میزان فعالیت آنتی سوپراکسید دیسموتاز افزایش پیدا کرد به طوری که به صورت میانگین در تیمارهای -۳، -۶ و -۹ بار به ترتیب ۲۶، ۱۲۱ و ۲۰۷ درصد نسبت به تیمار شاهد افزایش یافت (شکل ۱B). Saed-Moucheshi & Safari (2022) گزارش کردند که در گیاه تریتیکاله فعالیت آنتی سیلیکون

فعالیت آنتی سوپراکسید دیسموتاز بر اساس تعزیزه واریانس داده‌ها اثرات ساده ژنوتیپ، تنش خشکی، سیلیکون در سطح احتمال یک درصد ($P \leq 0.01$) و اثرهای متقابل ژنوتیپ × تنش خشکی و تنش خشکی × سیلیکون در سطح احتمال پنج درصد ($P \leq 0.05$) بر میزان فعالیت آنتی سوپراکسید دیسموتاز تاثیر معنی‌داری داشت (جدول ۱). بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × تنش خشکی، بیشینه

محتوای پروتئین‌های محلول گیاهچه

تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که تأثیر معنی‌دار اثرات ساده تنش خشکی و سیلیکون در سطح احتمال یک درصد بر پروتئین‌های محلول گیاهچه کاملینا تأثیر معنی‌داری ($P \leq 0.01$) داشت (جدول ۱). در مقایسه میانگین اثر ساده تنش خشکی مشخص شد که بیشترین میزان پروتئین محلول در تیمار بدون تنش خشکی مشاهده شد. با افزایش شدت تنش، میزان پروتئین‌های محلول کاهش پیدا کرد، به طوری که در خشکی ۳، ۶ و ۹-بار نسبت به تیمار شاهد به ترتیب $16/3$ ، $49/2$ و $54/15$ درصد میزان پروتئین‌های محلول کاهش یافت (شکل ۳B). کاهش میزان پروتئین‌های محلول با افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی همراه می‌باشد که با گزارش ارائه شده در گیاه سویا در شرایط تنش خشکی مطابقت دارد (Shawquat et al., 2015). در مقایسه میانگین غلظت‌های سیلیکون مشخص شد که بیشترین میزان پروتئین‌های محلول در تیمار هشت میلی مولار سیلیکون (به مقدار $5/62$ میلی‌گرم بر وزن تر) مشاهده شد که با غلظت‌های چهار و شش میلی‌مولار اختلاف معنی‌داری نداشت. با افزایش غلظت سیلیکون، میزان پروتئین‌های محلول افزایش یافت به طوری که در تیمارهای دو، چهار، شش و هشت میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد، میزان پروتئین‌های محلول به ترتیب $4/9$ ، $7/9$ ، $10/85$ و $10/65$ درصد افزایش یافت (شکل ۲C). با توجه به اینکه ترکیبات آنزیمی بخشی از پروتئین‌های محلول را تشکیل می‌دهند، حفظ پروتئین‌های محلول در شرایط تنش خشکی به منزله ثبات فعالیت آنزیمی است. ارتباط مثبت پروتئین‌های محلول و سرعت فتوستتر گیاه در شرایط تنش خشکی، نشان دهنده نقش آنزیمی و محافظتی پروتئین‌های محلول در ثبات فتوستتر است (Siosemardeh et al., 2012). سیلیکون با افزایش پروتئین‌های محلول، نقش مهمی در شرایط تنش دارد. قسمت بیشتر پروتئین‌های محلول برگ به آنزیم رویسیکو (ریبولوز ۱ و ۵ بیس فسفات کربوکسیلاز اکسیژناز) تعلق دارد. کاهش ستتر رویسیکو در شرایط تنش خشکی گزارش شده است (Taleahmad & Haddad (Jabari et al., 2009). مطالعه‌ای بر روی گندم گزارش کردند که میزان پروتئین‌های محلول در تیمار سیلیکون نسبت به تیمار خشکی افزایش یافت که

سوپراکسیدیسموتاز تحت تنش خشکی افزایش یافت. همچنین بیان کردند القاء سوپراکسیدیسموتاز در سلول‌های گیاهی در واکنش به محیط‌های مختلف تنش نشان دهنده نقش مهم آن در مکانیسم دفاع گیاهان است. شرایط تنش زا به طور کلی فعالیت‌های سوپراکسیدیسموتاز را افزایش می‌دهد تا رادیکال‌های سوپراکسید را از بین ببرد.

در مقایسه میانگین اثر متقابل تنش خشکی × سیلیکون مشخص شد که بیشینه میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در محلول هشت میلی‌مولار سیلیکون تحت تنش خشکی ۹-بار ($3/53$) واحد بر گرم وزن تر) مشاهده شد. با افزایش شدت خشکی و غلظت سیلیکون، میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز افزایش یافت. به طور میانگین، با افزایش غلظت سیلیکون، در تیمارهای دو، چهار، شش و هشت میلی‌مولار سیلیکون نسبت به تیمار بدون سیلیکون به ترتیب $7/19$ ، $32/41$ و $41/40$ درصد میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز افزایش یافت (شکل ۴A). Sharma et al. (2005) افزایش در فعالیت آنزیم پراکسیداز در اثر تنش خشکی در برنج را گزارش کردند. بررسی‌هایی که بر روی برنج در مرحله نشاء صورت گرفت، مشخص شد که افزایش فعالیت فعالیت پراکسیداز در گیاهان تحت تنش خشکی با واکنش‌های اکسید کننده به وجود آورنده رادیکال‌های آزاد و پراکسیدهای آلی همبستگی دارد و پراکسیداز نقش موثری در پاکسازی H_2O_2 دارد.

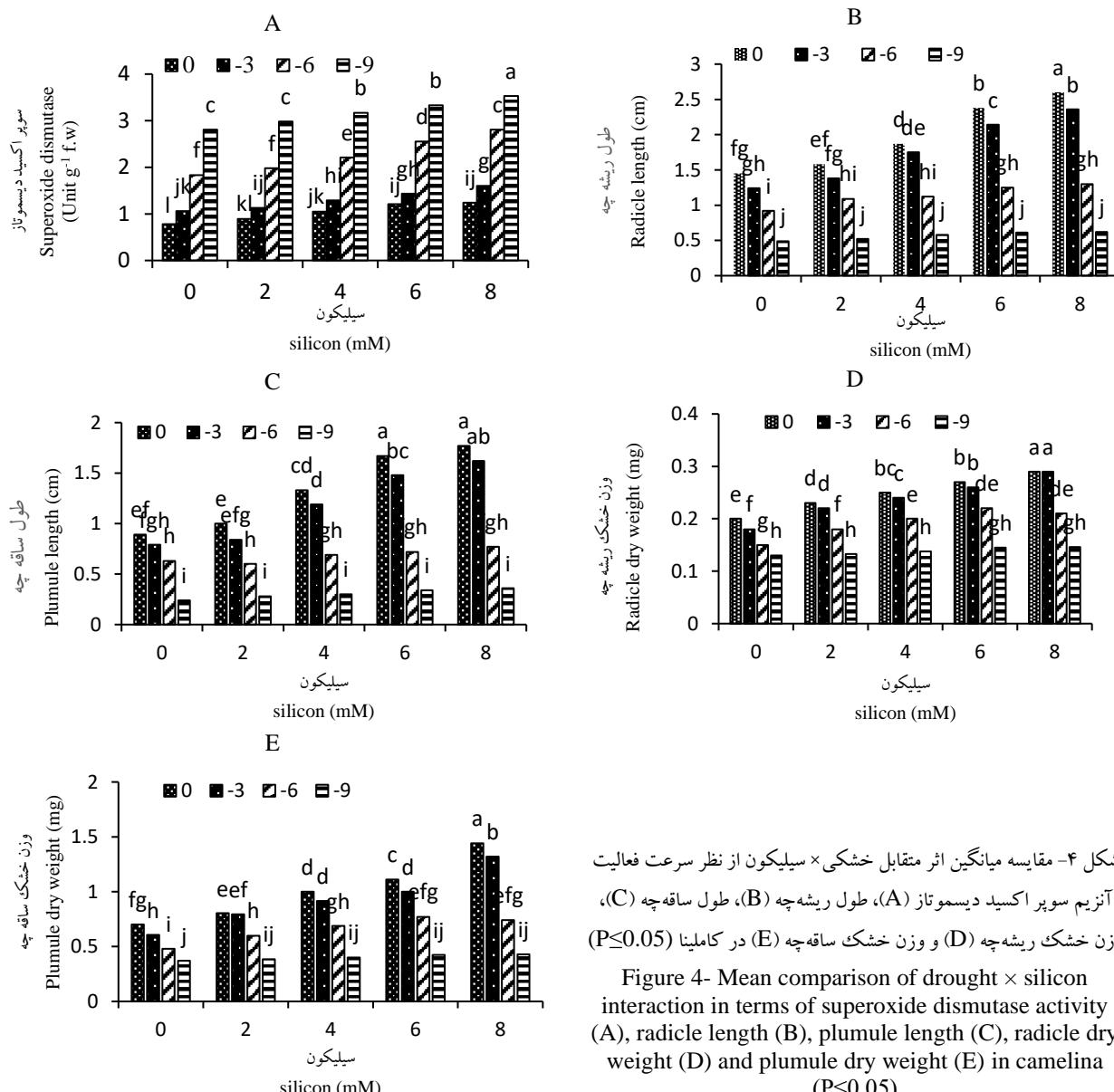
Zafari et al. (2020) با انجام مطالعه‌ای روی خصوصیات بیوشیمیایی گیاه گلنگ تحت تنش خشکی، عنوان کردند که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان از قبیل کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز و میزان پرولین تحت تنش خشکی افزایش یافتد. Taleahmad & Haddad (2010) گزارش کردند که تیمار سیلیکون در هر دو رقم مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم‌های ضداکسنده CAT، SOD، APX و POD افزایش یافت. همچنین بیان کردند که آنزیم سوپراکسید دیسموتاز اولین خط دفاعی سلول در برابر حمله رادیکال‌های آزاد است به طوری که تیمار سیلیکون-خشکی به طور معنی‌داری باعث افزایش در فعالیت این آنزیم شد.

تأثیر معنی داری ($P \leq 0.01$) داشت (جدول ۱). رقم سهیل میزان مالون دی آلدئید بیشتری نسبت به لاین-۸۴ داشت. بیشترین میزان مالون دی آلدئید به تیمار تنفس خشکی ۹- بار (۶۲/۳۴) بار میکرومول بر گرم وزن (تر) تعلق داشت. با تشدید تنفس خشکی، میزان مالون دی آلدئید افزایش یافت به طوری که در تنفس خشکی ۳- و ۶- بار نسبت به تیمار شاهد به ترتیب ۱۱، ۱۰۵ و ۱۷۴ درصد میزان مالون دی آلدئید افزایش پیدا کرد (شکل C).

به دلیل سنتز پروتئین های جدید و یا افزایش سطح پروتئین های مرتبط با سازگاری و تطبیق گیاه به شرایط خشکی می باشد، که می توان به آنزیم های ضد اکسیدانت اشاره کرد که در تیمار سیلیکون به میزان زیادی افزایش پیدا کرد.

مالون دی آلدئید

بر طبق نتایج جدول تجزیه واریانس اثرات ساده ژنو تیپ، تنفس خشکی و سیلیکون بر میزان مالون دی آلدئید در گیاهچه کاملینا



شکل ۴- مقایسه میانگین اثر متقابل خشکی × سیلیکون از نظر سرعت فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز (A)، طول ریشه چه (B)، طول ساقه چه (C)، وزن خشک ریشه چه (D) و وزن خشک ساقه چه (E) در کاملینا ($P \leq 0.05$)

Figure 4- Mean comparison of drought × silicon interaction in terms of superoxide dismutase activity (A), radicle length (B), plumule length (C), radicle dry weight (D) and plumule dry weight (E) in camelina ($P \leq 0.05$)

پراکسیداسیون لیپیدهای غیر اشاعع در فسفولیپیدها سبب تشکیل مالون دی آلدئید می گردد. بنابراین، مقدار این ترکیب به صورت

در تحقیق (Zhang et al. 2006) در شرایط تنفس خشکی میزان مالون دی آلدئید موجود در برگ های سویا افزایش یافت.

بار به ترتیب ۱۰/۲۲، ۴۲/۵۱ و ۷۱/۴۵ درصد نسبت به تیمار شاهد، طول ریشه‌چه کاهش یافت. بیشترین طول ریشه‌چه در تیمار هشت میلی‌مولار سیلیکون در شرایط بدون تنفس خشکی به مقدار ۲/۶ سانتی‌متر مشاهده شد (شکل B).

طول ساقه‌چه

طبق نتایج تجزیه واریانس اثرات ساده تنفس خشکی، سیلیکون و اثر متقابل تنفس خشکی × سیلیکون در سطح احتمال یک درصد بر طول ساقه‌چه کاملینا تاثیر معنی داری ($P \leq 0.01$) داشت (جدول ۱). بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل تنفس خشکی × سیلیکون، با افزایش شدت تنفس خشکی، طول ساقه‌چه کاهش پیدا کرد. در تیمارهای خشکی ۳، ۶ و ۹- بار به ترتیب ۱۱/۱۱، ۱۱/۱۱ و ۷۷/۱۷ درصد نسبت به تیمار شاهد، طول ساقه‌چه کاهش یافت. اما افزایش غلظت سیلیکون سبب افزایش طول ساقه‌چه شد. به طوری که تیمارهای سیلیکون دو، چهار، شش و هشت میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد باعث افزایش ۶/۶۶ طول ساقه‌چه در تیمار اثر متقابل بدون خشکی × سیلیکون هشت میلی‌مولار مشاهده شد (شکل C). مشابه با این نتایج، گزارش شده که در شرایط تنفس خشکی، طول ریشه‌چه و ساقه‌چه کاهش یافته که در نهایت طول گیاهچه کاهش می‌یابد. کاهش رشد در گیاهچه تحت تنفس خشکی، همچنین ممکن است به دلیل نامتعادل شدن جذب مواد غذایی نیز باشد (Gupta et al., 1993).

وزن خشک ریشه‌چه

بر اساس نتایج تجزیه واریانس، اثر ساده خشکی و سیلیکون و همچنین اثر متقابل خشکی × سیلیکون بر وزن خشک ریشه‌چه معنی دار ($P \leq 0.01$) بود (جدول ۱). مقایسه میانگین اثر متقابل خشکی × سیلیکون نشان داد که بیشترین وزن خشک ریشه‌چه در تیمارهای شاهد (بدون خشکی) و خشکی ۳- بار در سطح سیلیکون ۸ میلی‌مولار بدست آمد. با افزایش شدت تنفس خشکی، وزن خشک ریشه‌چه کاهش پیدا کرد، اما افزایش غلظت سیلیکون وزن خشک ریشه‌چه را افزایش داد (شکل D).

یک شاخص جهت ارزیابی شدت خدمات غشای اندامکی در شرایط تنفس خشکی کاربرد دارد (Yang et al., 2017). De Araujo Silva et al. (2015) تغییرات آنزیم‌های آنتی اکسیدانی و محتوی مالون دی‌آلدئید تحت تنفس خشکی با استفاده از پلی‌اتیلن گلایکول را در گیاه کرجک بررسی کردند. نتایج آن‌ها مشخص کرد که در گیاهان در معرض تنفس خشکی، آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و میزان مالون دی‌آلدئید افزایش یافت. Mohammadi et al. (2015) نشان دادند که فعالیت آنزیم‌های گلوتاتیون ریدکتاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز و همچنین میزان مالون دی‌آلدئید در گیاه کلزا در اثر تنفس خشکی افزایش یافت. در بررسی که بر روی گیاه گلرنگ تحت تنفس کم آبی صورت گرفت نتایج نشان داد که تنفس به میزان قابل توجهی فعالیت آنتی اکسیدانی و میزان مالون دی‌آلدئید را افزایش داد (Sajedi et al., 2012). Khosrowshahi et al. (2020) بیان کردند که فعالیت آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز، مالون دی‌آلدئید و محتوی پرولین گیاه گلرنگ تحت تنفس خشکی افزایش یافت. همچنین، تنفس خشکی میزان مالون دی‌آلدئید در گیاه سویا را افزایش داد. همچنین مقایسه میانگین سطوح سیلیکون نشان داد که بیشترین میزان مالون دی‌آلدئید در تیمار هشت میلی‌مولار سیلیکون ۴۲/۲۶ میکرومول بر گرم وزن تر) تولید می‌شود که با غلظت شش میلی‌مولار اختلاف معنی داری نداشت. با افزایش غلظت سیلیکون، میزان مالون دی‌آلدئید افزایش یافت به طوری که در تیمارهای دو، چهار، شش و هشت میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد به ترتیب ۵/۶، ۱۱، ۱۶/۵ و ۱۹/۱ درصد افزایش یافت (شکل D).

طول ریشه‌چه

بر اساس نتایج جدول تجزیه واریانس داده‌ها اثرات ساده تنفس خشکی، سیلیکون و اثر متقابل تنفس خشکی × سیلیکون در سطح احتمال یک درصد بر طول ریشه‌چه کاملینا تاثیر معنی داری ($P \leq 0.01$) داشت (جدول ۱). بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل تنفس خشکی × سیلیکون، با افزایش شدت تنفس خشکی، طول ریشه‌چه کاهش یافت، اما با افزایش غلظت سیلیکون طول ریشه‌چه افزایش پیدا کرد. در سطوح تنفس خشکی ۳، ۶ و ۹-

بیشترین افزایش در ویژگی‌های رشد گیاهچه و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، در تیمار سیلیکون با غلظت‌های شش و هشت میلی مولار بدست آمد. بنابراین، به نظر می‌رسد که حضور سیلیکون قادر است آثار زیان بار تنفس اکسیداتیو ناشی از تنفس خشکی را در گیاهچه کاملینا تخفیف دهد.

تعارض منافع

نویسنده‌گان این مقاله اعلام می‌دارند که هیچ گونه تعارض منافعی در رابطه با نگارش و یا انتشار این مقاله ندارند.

References

Ahmed, S., Nawata, E., Hosokawa, M., Domae, Y., & Sakuratani, T. (2002). Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mung bean subjected to water logging. *Plant Science*, 163(1), 117-123. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00080-8](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00080-8)

Ahuja, I., de Vos, R. C. H., Bones, A. M., & Hall, R. D. (2010). Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, 15(12), 664-674. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.002>

Alen, S. G., Dobrenz, A. K., Schonhorst, M. H., & Stoner, J. E. (1985). Heritability of NaCl tolerance in germination of alfalfa seeds. *Agronomy Journal*, 77, 99-101. https://doi.org/10.2134/agronj1985.0002196200770001002_3x

Bahrolooomi, S. M. J., Raini Sarjaz, M., & Pirdashti, H. A. (2019). The effect of drought stress on enzyme antioxidant activity, malondialdehyde, soluble protein and total nitrogen of soybean (*Glycine max L.*) leaves. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 12(1), 17-28. <https://doi.org/10.22077/escs.2018.1316.1271>

Balakhnina, T., & Borkowska, A. (2013). Effects of silicon on plant resistance to environmental stresses: Review. *International Agrophysics*, 27(2), 225-232. <https://doi.org/10.2478/v10247-012-0089-4>

Beauchamp, C., & Fridovich, I. (1971). Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 44(1), 276-287. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(71\)90370-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(71)90370-8)

Blokchina, O., Virolainen, E., & Fagerstedt, K. V. (2003). Antioxidant, oxidative damage and oxygen deprivation in salt-sensitive maize: A review. *Annals of Botany*, 91(2), 179-194. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf118>

Bradford, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Annual Review of Biochemistry*, 72(1-2), 248-254. <https://doi.org/10.1006/abio.1976.9999>

وزن خشک ساقه‌چه

طبق نتایج جدول تجزیه واریانس اثرات ساده تنفس خشکی، سیلیکون و اثر متقابل تنفس خشکی × سیلیکون در سطح احتمال یک درصد ($P \leq 0.01$) و همچنین تأثیر معنی‌دار اثر متقابل ژنتیک × تنفس خشکی در سطح احتمال پنج درصد ($P \leq 0.05$) بر وزن خشک ساقه‌چه تأثیر معنی‌داری داشت (جدول ۱). بر اساس نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل تنفس خشکی × سیلیکون، بیشترین وزن خشک ساقه‌چه در تیمار محلول هشت میلی مولار سیلیکون در شرایط بدون تنفس خشکی به مقدار ۱/۴۴ میلی گرم مشاهده شد. با افزایش شدت تنفس خشکی، وزن خشک ساقه‌چه کاهش یافت، اما افزایش غلظت سیلیکون سبب افزایش وزن خشک ساقه‌چه شد (شکل ۴E). گزارش شده که با تشدید تنفس خشکی و نقصان پتانسیل آب، ماده خشک ساقه‌چه در گیاه آنسیون (*Pimpinella anisum*) به طور معنی‌داری کاهش یافت (Heidari & Pooryosef, 2011). در مقایسه میانگین اثر متقابل ژنتیک × تنفس خشکی مشخص شد که بیشینه ماده خشک ساقه‌چه در لاین ۸۴-۸ در تیمار بدون تنفس خشکی مشاهده شد که با رقم سهیل در تیمار بدون تنفس خشکی و رقم سهیل تیمار خشکی ۳-بار اختلاف معنی‌داری نداشت. با افزایش شدت تنفس خشکی در هر دو ژنتیک، وزن خشک ساقه‌چه کاهش یافت (شکل ۱C). تغییرات فشار آماس در سلول‌های ساقه‌چه و ریشه‌چه در توقف رشد طولی آن‌ها نقش بسزایی دارد، به طوری که با کمبود آب پوندهای موجود در دیواره سلول‌های ساقه‌چه و ریشه‌چه سخت‌تر شده و در نتیجه توسعه‌پذیری، رشد طولی و تجمع ماده خشک محدود می‌شود (Garcia et al., 2002).

نتیجه‌گیری نهایی

تنفس خشکی موجب تغییر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهچه کاملینا شد. با این حال، کاربرد سیلیکون خصوصیات طول و وزن ریشه‌چه و ساقه‌چه، فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز، کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، میزان مالون دی‌آلدئید و محتوی پروتئین‌های محلول گیاهچه را افزایش داد. نتایج نشان داد که تحمل خشکی در بذرهای تیمار شده با سیلیکون در مقایسه با بذرهای بدون استفاده از سیلیکون بیشتر بود. تحت تنفس خشکی،

- Chance, B., & Maehly, A. C. (1995).** Assay of catalase and peroxidase. *Methods in Enzymology*, 2, 764-775. [http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8)
- De Araujo Silva, M. M., Willadino, L., dos Santos, D. Y. A. C., Oliveira, A. F. M., & Camara, T. R. (2015).** Response of Ricinus communis L. to in vitro water stress induced by polyethylene glycol. *Plant Growth Regulation*, 78, 195-204. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0085-3>
- Del Rio, L. A., Corpas, F. J., Sandalio, L. M., Palma, J. M., Gomez, M., & Barroso, J. B. (2002).** Reactive oxygen species, antioxidant systems and nitric oxide in peroxisomes. *Journal of Experimental Botany*, 53(372), 1255-1272. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1255>
- Fang, Y., & Xiong, L. (2015).** General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 72(4), 673-689. <https://doi.org/10.1007/s0018-014-1767-0>
- Garcia, M. I., Cruz, S. F., Saavedra, A. L., & Hernandez, M. S. (2002).** Extraction of auxin-like substances from compost. *Crop Research*, 24, 323-327.
- Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010).** Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12), 909-930. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016>
- Gong, H., Zhu, X., Chen, K., Wang, S., & Zhang, C. (2005).** Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought. *Plant Science*, 169, 313-321. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2005.02.023>
- Gottardi, S., Iacuzzo, F., Tomasi, N., Cortella, G., Manzocco, L., Pinton, R., Romheld, V., Mimmo, T., Scampicchio, M., Costa, L. D., & Cesco, S. (2012).** Beneficial effects of silicon on hydroponically grown corn salad (*Valerianella locusta* (L.) Laterr) plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 56, 14-23. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.04.002>
- Gratao, P. L., Polle, A., Lea, P. J., & Azevedo, R. A. (2005).** Making the life of heavy metal stressed plants a little easier. *Functional Plant Biology*, 32(6), 481-494. <https://doi.org/10.1071/FP05016>
- Gupta, A. K., Singh, J., Kaur, N., & Singh, R. (1993).** Effect of polyethyleneglycol-induced water stress on uptake interconversion and transport of sugars in chickpea seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 31(5), 743-747.
- Gupta, A. K., Singh, J., Kaur, N., & Singh, R. (1993).** Effect of polyethyleneglycol-induced water stress on uptake interconversion and transport of sugars in chickpea seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 31(5), 743-747.
- Heidari, N., & Pooryousef, M. (2011).** Effect of seed priming with polyethylene glycol and sodium chloride on germination and growth indices of *Pimpinella anisum* L. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants Research*, 27(3), 509-516. <https://doi.org/10.22092/ijmapr.2011.6391> [In Persian]
- Heidari, N., & Pooryousef, M. (2011).** Effect of seed priming with polyethylene glycol and sodium chloride on germination and growth indices of *Pimpinella anisum* L. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants Research*, 27(3), 509-516. <https://doi.org/10.22092/ijmapr.2011.6391> [In Persian]
- Helal, R. M., & Samir, M. A. (2008).** Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. *Australian Journal of Crop Science*, 1(1), 31-36.
- Helal, R. M., & Samir, M. A. (2008).** Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. *Australian Journal of Crop Science*, 1(1), 31-36.
- Hedges, M. D., DeLong, J. M., Forney, C. F., & Prange, R. K. (1999).** Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, 207, 604-611. <https://doi.org/10.1007/s004250050524>
- Hedges, M. D., DeLong, J. M., Forney, C. F., & Prange, R. K. (1999).** Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta*, 207, 604-611. <https://doi.org/10.1007/s004250050524>
- Hojati, M., Modarres-Sanavy, A. M. M., Karimi, M., & Ghanati, F. (2011).** Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. *Acta Physiologia Plantarum*, 33(1), 105-112. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0521-y>
- Hojati, M., Modarres-Sanavy, A. M. M., Karimi, M., & Ghanati, F. (2011).** Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. *Acta Physiologia Plantarum*, 33(1), 105-112. <https://doi.org/10.1007/s11738-010-0521-y>
- International Seed Testing Association (ISTA). (2003).** Handbook for seedling evaluation (3rd ed.).
- International Seed Testing Association (ISTA). (2003).** Handbook for seedling evaluation (3rd ed.).
- Jabbari, F., Ahmadi, A., Poustini, K., Alizadeh, H., Sharifzadeh, F., & Ranjbar, M. (2009).** Evaluation of relationship between relative water content and gas exchange parameters with drought resistance in 7 wheat cultivars. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 40(2), 198-207. [In Persian]

- Jabari, F., Ahmadi, A., Poustini, K., Alizadeh, H., Sharifzadeh, F., & Ranjbar, M. (2009).** Evaluation of relationship between relative water content and gas exchange parameters with drought resistance in 7 wheat cultivars. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 40(2), 198-207. [In Persian]
- Kahrizi, D., & Rostami-Ahmadvandi, H. (2018).** The third festival of introducing new agricultural and horticultural varieties. *Research Institute for Breeding and Preparation of Seedlings and Seeds*, 105-107. [In Persian]
- Kahrizi, D., & Rostami-Ahmadvandi, H. (2018).** The third festival of introducing new agricultural and horticultural varieties. *Research Institute for Breeding and Preparation of Seedlings and Seeds*, 105-107. [In Persian]
- Khoshgoftarmanesh, A. H. (2007).** Basics of plant nutrition. Isfahan University of Technology. [In Persian]
- Khosrowshahi, Z. T., Ghassemi-Golezani, K., Salehi-Lisar, S. Y., & Motafakkerazad, R. (2020).** Changes in antioxidants and leaf pigments of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) affected by exogenous spermine under water deficit. *Biologia Futura*, 71, 313-321. <https://doi.org/10.1007/s42977-020-00039-z>
- Liang, Y. C., Chen, Q., Lui, Q., Zhang, W., & Ding, R. (2003).** Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activity and reduces lipid peroxidation in roots of salt stress barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Plant Physiology*, 160(10), 1157-1164. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01065>
- Miao, B. H., Han, X. G., & Zhang, W. H. (2010).** The ameliorative effect of silicon on soybean seedlings grown in potassium-deficient medium. *Annals of Botany*, 105, 967-973. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq063>
- Michel, B. F., & Kaufmann, M. R. (1973).** The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*, 51(5), 914-916. <https://doi.org/10.1104/pp.51.5.914>
- Mohammadi, N., Baghizadeh, A., & Rajai, P. (2015).** The effect of beta-aminobutyric acid on relative water content, osmotic regulation, and antioxidant enzyme activity in rapeseed (*Brassica napus* L.) under drought stress. *Journal of Plant Research*, 28, 860-844. [In Persian]
- Naderi, R., Valizadeh, M., Toorchi, M., & Shakiba, M. R. (2014).** Antioxidant enzyme changes in response to osmotic stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Acta Biologica Szegediensis*, 58(2), 95-101. [In Persian]
- Namjoyan, S., Sorooshzadeh, A., Rajabi, A., & Aghaalkhani, M. (2020).** Nano-silicon protects sugar beet plants against water deficit stress by improving the antioxidant systems and compatible solutes. *Acta Physiologiae Plantarum*, 42(10), 1-16. <https://doi.org/10.1007/s11738-020-03137-6>
- Ning, D., Qin, A., Liu, Z., Duan, A., Xiao, J., Zhang, J., Liu, Z., Zhao, B., & Liu, Z. (2020).** Silicon-mediated physiological and agronomic responses of maize to drought stress imposed at the vegetative and reproductive stages. *Agronomy*, 10(8), 1136. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081136>
- Nojavan, A. M., & Khorshidi, M. (2006).** An investigation of vanillin-imposed oxidative stress in corn (*Zea mays* L.) and the activities of antioxidative enzymes. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 9, 34-38. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2006.34.38>
- Parse, B., Abbasdokht, H., Gholami, A., & Faraji, A. (2017).** The effect of *Bradyrhizobium japonicum*, mycorrhiza, and chemical fertilizer on quantitative and qualitative characteristics of soybean (*Glycine max* L. cultivar Katoul) in conditions of presence and absence of weeds. *Weed Research Journal*, 9(1), 33-48. [In Persian]
- Parveen, A., Liu, W., Hussain, S., Asghar, J., Perveen, S., & Xiong, Y. (2019).** Silicon priming regulates morpho-physiological growth and oxidative metabolism in maize under drought stress. *Plants*, 8(10), 431. <https://doi.org/10.3390/plants8100431>
- Rezayian, M., Niknam, V., & Ebrahimzadeh, H. (2018).** Effects of drought stress on the seedling growth, development, and metabolic activity in different cultivars of canola. *Soil Science and Plant Nutrition*, 64(3), 360-369. <https://doi.org/10.1080/00380768.2018.1436407>
- Saed-Moucheshi, A., & Safari, H. (2022).** Superoxide dismutase enzyme expression in root and shoot of triticale seedlings under drought stress conditions. *Cereal Biotechnology and Biochemistry*, 1(4), 481-495. <https://doi.org/10.22126/cbb.2023.8680.1033> [In Persian]
- Sajedi, N. A., Ferasat, M., Mirzakhani, M., & Boojar, M. M. A. (2012).** Impact of water deficit stress on biochemical characteristics of safflower cultivars. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 18, 323-329. <https://doi.org/10.1007/s12298-012-0129-3>
- Sharma, P., & Dubey, R. S. (2005).** Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. *Plant Growth Regulation*, 46(3), 209-221.
- Shawquat, A. K. M., Abdul Karim, M., Abdullah, A. M., Shahana, P., Mahfuz, M. B., & Altaf, M. H. (2015).** Plant water relations and proline accumulation in soybean under salt and water stress environments. *Journal of Plant Sciences*, 3(5), 272-278. <https://doi.org/10.11648/j.xls.20150305.15>
- Shi, Y., Zhang, Y., Han, W., Feng, R., Hu, Y., Guo, J., et al. (2016).** Silicon enhances water stress tolerance by improving root hydraulic conductance in *Solanum lycopersicum* L. *Frontiers in Plant Science*, 7, 196. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00196>

- Shi, Y., Zhang, Y., Yao, H., Wu, J., Sun, H., & Gong, H. (2014).** Silicon improves seed germination and alleviates oxidative stress of bud seedlings in tomato under water deficit stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 78, 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.02.009>
- Sinha, A. K. (1972).** Colorimetric assay of catalase. *Analytical Biochemistry*, 47(2), 389-394.
- Siosemardeh, A., Khalundi, M., Bahram Nejad, B., & Ruhi, I. (2012).** The effect of drought stress on gas exchange, leaf soluble proteins, and chlorophyll content in Sardari wheat ecotypes. *Journal of Crop Plant Sciences of Iran*, 43(4), 588-573. [In Persian]
- Taleahmad, S., & Haddad, R. (2010).** Effect of silicon on antioxidant enzymes activities and osmotic adjustment contents in two bread wheat genotypes under drought stress conditions. *Seed and Plant Production Journal*, 26(2), 225-207. <https://doi.org/10.22092/sppi.2017.110404> [In Persian]
- Xiong, L., Schumaker, K. S., & Zhu, J. K. (2002).** Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *The Plant Cell*, 14, 165-183. <https://doi.org/10.1105/tpc.000596>
- Yang, H., Zhao, L., Zhao, S., Wang, J., & Shi, H. (2017).** Biochemical and transcriptomic analyses of drought stress responses of LY1306 tobacco strain. *Scientific Reports*, 7, 1-10.
- Zafari, M., Ebadi, A., Jahanbakhsh, S., & Sedghi, M. (2020).** Safflower (*Carthamus tinctorius* L.) biochemical properties, yield, and oil content affected by 24-epibrassinosteroid and genotype under drought stress. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 68, 6040-6047. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.9b06860>
- Zhang, M., Duan, L., Tian, X., He, Z., Li, J., Wang, B., & Li, Z. (2006).** Uniconazole-induced tolerance of soybean to water deficit stress in relation to changes in photosynthesis, hormones, and antioxidant system. *Journal of Plant Physiology*, 164(6), 709-717. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2006.04.008>
- Zhang, W., Xie, Z., Lang, D., Cui, J., & Zhang, X. (2017).** Beneficial effects of silicon on abiotic stress tolerance in legumes. *Journal of Plant Nutrition*, 40(15), 2224-2236. <https://doi.org/10.1080/01904167.2017.1346127>