

اثر تنش خشکی بر تغییرات رنگیزه‌های فتوسنتزی و آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی گونه‌های مختلف گیاه پنبه (*Gossypium* spp.)

علی نادری عارفی

استادیار بخش تحقیقات پنبه و گیاهان لیفی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران،
سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، ورامین، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۴/۴ ؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۱/۲۶

چکیده

پژوهش حاضر با هدف بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های مختلف پنبه به تنش خشکی در سال ۹۴ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی گرمسار اجرا شد. آزمایش به صورت اسپلیت پلات فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام شد. عامل اصلی ژنوتیپ‌های پنبه (G) شامل ترمز ۱۴ (تتراپلوئید، گونه *G. barbedense*)، بومی سرخه و گرمسار (دیپلوئید، گونه *G. herbaceum*) و ورامین (تتراپلوئید، گونه *G. hirsutum*) در چهار سطح و عامل فرعی شامل تنش خشکی (S) در دو سطح؛ عدم تنش یا حفظ رطوبت در حد ظرفیت زراعی و تنش متوسط یا آبیاری در خاک با رطوبت ۴۰ درصد ظرفیت زراعی) و سه زمان نمونه‌برداری (D؛ ۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از آخرین آبیاری) بود که به صورت فاکتوریل (D×S) مورد بررسی قرار گرفتند. تنش خشکی محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی شامل انواع کلروفیل و کاروتنوئیدها را افزایش می‌دهد. همچنین با اعمال تنش میزان پرولین و قند محلول افزایش یافت. ارقام بومی دیپلوئید گرمسار و سرخه از نظر این صفات نسبت به ارقام تتراپلوئید ورامین و ترمز ۱۴ برتری نشان دادند. با افزایش فاصله از آخرین آبیاری، میزان آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی شامل پرولین و کاروتنوئیدها بیشتر شد. تنش خشکی باعث پراکسیده شدن لیپیدهای غشایی و افزایش میزان مالون‌دی‌آلدئید گردید که در این زمینه نیز ارقام تتراپلوئید و تجاری حساس‌تر از ارقام بومی بودند. نتایج نشان می‌دهد که رقم‌های بومی از پتانسیل‌های فیزیولوژیکی گوناگونی برای کاهش اثرات تنش برخوردارند که ترکیب این توانمندی با پتانسیل بالای عملکرد ارقام برتر تجاری می‌تواند به افزایش تولید پنبه در شرایط کم آبی کمک کند.

واژه‌های کلیدی: اسمولیت، پرولین، کاروتنوئید، مالون‌دی‌آلدئید

مقدمه

زمین‌های متاثر از خشکی در حال گسترش می‌باشند و انتظار می‌رود که این روند تسریع یابد. بخش کشاورزی حدود ۷۰ درصد مصرف آب را به خود اختصاص می‌دهد (آیدوگدو و همکاران، ۲۰۱۸)، انتظار می‌رود که در اثر گرمایش جهانی و به علت افزایش تبخیر و تعرق، کم‌آبی به تدریج افزایش یابد که در نتیجه آن تا سال ۲۱۰۰، فراوانی و شدت خشکسالی‌ها در نواحی خشک کره زمین از یک تا ۳۰ درصد افزایش خواهد داشت (نعمان و همکاران، ۲۰۱۸). گزارش شده است که مرکز و جنوب غرب آسیا که کشور ما نیز در این منطقه جغرافیایی واقع شده است، بزرگ‌ترین ناحیه از لحاظ پایداری خشکسالی طی سال‌های گذشته در سراسر جهان بوده است (آگراوال و همکاران، ۲۰۰۱). خشکسالی باعث کاهش کمیت و کیفیت آب می‌گردد (آزیش و همکاران، ۲۰۱۹؛ قیصوری و همکاران، ۲۰۱۸) و بر تولید محصولات تابستانه از جمله پنبه تاثیر منفی دارد. پنبه یکی از گیاهان تجاری مهم است که در بیش از ۳۰ کشور از جمله چین، هند، آمریکا و پاکستان کاشته می‌شود و عمده زراعت آن در مناطق گرم جهان انجام می‌شود، بنابراین، اثر کاهش رطوبت خاک بر رشد، عملکرد و خواص کیفی پنبه جدی است.

تنش خشکی بر فرایندهای مختلف زندگی پنبه از رشد و نمو کل بوته تا تنظیم مولکولی مسیرهای اصلی فیزیولوژیکی تاثیر می‌گذارد (باومن و همکاران، ۲۰۱۳). خشکی بر دستگاه فتوسنتزی پنبه اثر مستقیم دارد، تجمع کربوهیدرات‌ها را افزایش می‌دهد و باعث تخریب پراکسیداسیونی لیپیدها می‌شود (استیوارت و بیولی، ۱۹۸۰)، میزان کاروتنوئیدها را تغییر می‌دهد (هانوفا و حسین، ۲۰۱۲)، محتوای کلروفیل را کاهش می‌دهد (میر و همکاران، ۲۰۱۱؛ بیسل و همکاران، ۲۰۱۰) و تعادل آبی گیاه را مختل می‌سازد (فنایی و همکاران، ۲۰۱۵). برای کاهش تاثیر خشکی، سیستم‌های دفاع آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیر آنزیمی مانند کاتالاز، پراکسیداز و کاروتنوئیدها در طول تکامل گیاهان، شکل گرفته‌اند (باومن و همکاران، ۲۰۱۳). در گیاه پنبه، تنش خشکی موجب کاهش میزان کلروفیل‌های a و b و کاروتنوئیدها می‌شود (عدالتی‌فرد و همکاران، ۲۰۰۷؛ گیور و همکاران، ۲۰۱۰؛ تانگ و همکاران، ۲۰۰۷)، اما مقدار پرولین افزایش می‌یابد که نقش آن در افزایش مقاومت به خشکی، بسته به مرحله رشد و شدت تنش متغیر است (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۵).

پاسخ‌های متابولیکی ژنوتیپ‌های مختلف پنبه به محیط متفاوت است. در این رابطه گزارش شده است که با وجود بالاتر بودن میزان پلی‌فنول‌ها، پرولین و کاروتنوئیدها در ارقام مقاوم پنبه در مقایسه با ارقام حساس، در شرایط کم‌آبی ترکیبات فنولی و کاروتنوئیدهای این ارقام کاهش یافت (ییلدیز، ۲۰۰۹). در شرایط استان خراسان، با بررسی ارقام مختلف پنبه مشخص گردید که تنش خشکی سبب افزایش اسمولیت‌هایی مانند قندهای محلول، پرولین و گلایسین بتائین شد و این افزایش در رقم

متحمل ورامین بیشتر از رقم حساس کوکر ۳۴۹ بود (مهرآبادی، ۲۰۱۴). همچنین، گزارش شده است که در ارقام مقاوم به خشکی و در شرایط تنش محتوای پرولین به شدت افزایش می‌یابد (دوی و گیریدهار، ۲۰۱۵؛ لیو و همکاران، ۲۰۱۴؛ سکمن و همکاران، ۲۰۱۴). این افزایش ناشی از افزایش فعالیت آنزیم‌های تولید کننده مانند پرولین کربوکسیلات سنتاز در قیاس با آنزیم‌های تجزیه کننده مانند پرولین دکربوکسیلاز و نیز تغییر مسیر آسیمیلات‌ها به سمت تولید پرولین می‌باشد (آسایش و همکاران، ۲۰۰۸؛ سعیدنژاد و رجایی، ۲۰۱۵). در شرایط تنش خشکی، در اثر از بین رفتن تنظیم پس‌خور موجود در مسیر پرولین، پرولین از گلوتامات تولید می‌شود. این مسیر بیوسنتزی، یک سازوکار انطباقی برای کاهش تجمع NADPH است که در اثر کاهش فتوسنتز، افزایش می‌یابد. چنانچه رابطه مثبتی بین افزایش این متابولیت و عملکرد وجود داشته باشد، بررسی تیمار با پرولین می‌تواند تاثیر مهمی در مدیریت تنش خشکی داشته باشد. همبستگی بین کارایی مزرعه‌ای و آزمون‌های گیاهچه نشان می‌دهد که انباشت پرولین آزاد در طول تنش خشکی یکی از پاسخ‌های سازگاری است که باعث افزایش بقا می‌شود (آسایش و همکاران، ۲۰۰۸).

اثر دیگر تنش خشکی آسیب به غشاهای سلولی می‌باشد. گونه‌های اکسیژن فعال که در اثر تنش خشکی ایجاد می‌شوند، می‌توانند ماکرومولکول‌های سلولی را مورد تهاجم قرار دهند و از این طریق به غشا آسیب بزنند یا باعث تجمع مالون دی‌آلدئید شوند (تانگ و همکاران، ۲۰۰۷). پراکسیده شدن لیپیدها با اندازه‌گیری میزان مالون دی‌آلدئید تخمین زده می‌شود. در بوته‌های ارقام مختلف پنبه، با افزایش شدت تنش، مقدار مالون دی‌آلدئید افزایش می‌یابد که بیان‌گر وجود تنش اکسیداتیو می‌باشد (دیبا و همکاران، ۲۰۱۲؛ لیو و همکاران، ۲۰۰۹). تنش خشکی باعث افزایش پراکسیده شدن لیپیدها به‌ویژه در ارقام حساس می‌گردد (سکمن و همکاران، ۲۰۱۴). با این حال، در پنبه‌های تراریخته‌ای که برای مقاومت به خشکی اصلاح شده بودند، یکپارچگی غشا در تنش خشکی به طور قابل توجهی افزایش و مقدار مالون دی‌آلدئید کاهش یافت (یو و همکاران، ۲۰۱۲). با وجود این، برخی پژوهش‌ها نشان داده‌اند که تنش خشکی هم در ارقام تراریخته و هم در رقم‌های معمولی پنبه، تجمع مالون دی‌آلدئید و هیدروژن پراکسید را افزایش می‌دهد (پاریمالا و موتوچلیان، ۲۰۱۰). در مورد پاسخ پنبه به تنش خشکی از نظر میزان مالون دی‌آلدئید نتایج متناقضی گزارش شده است. برخی پژوهش‌ها نشان دهنده افزایش مقدار این متابولیت هستند (دانگ و همکاران، ۲۰۰۸؛ یلدیز، ۲۰۰۹). برخی حاکی از عدم افزایش معنی‌دار MDA در اثر تنش می‌باشند (از جمله گیور و همکاران، ۲۰۱۰) و برخی دیگر نشان می‌دهند که تنش خشکی حتی باعث کاهش مقدار مالون دی‌آلدئید (لیو و همکاران، ۲۰۱۴) و پراکسیداسیون لیپیدها در برگ پنبه می‌شود (ویو و همکاران، ۲۰۱۵؛ دوی و گیریدهار، ۲۰۱۵). یکی از دلایل این تناقض پاسخ متفاوت ارقام می‌باشد.

در هر حال، تغییرات این متابولیت باعث تغییر در مسیرهای دیگر متابولیسمی نیز می‌شود، به طور نمونه گزارش شده است که با افزایش مقدار مالون‌دی‌آلدئید، میزان کلروفیل کاهش می‌یابد (لی و همکاران، ۲۰۰۷). علاوه بر چنین برهم‌کنش‌هایی، تنش خشکی که وضعیت آبی بافت‌ها را تحت تاثیر قرار می‌دهد، بر فرایندهای توسعه کلروپلاست تاثیر منفی می‌گذارد و آهنگ انباشت کلروفیل در کلروپلاست را کند می‌سازد (جونز و همکاران، ۲۰۱۳). از آنجایی که بالا بودن مقدار کلروفیل و کاروتنوئیدها معمولاً با تحمل بالاتر خشکی همبستگی دارد (دبیرا و همکاران، ۲۰۱۸).

ثابت نگه داشتن شرایط محیطی و مطالعه این تغییرات در شرایط گلخانه، می‌تواند تصویر بهتری از پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی گیاه پنبه به تنش خشکی ارائه کند. استفاده از شرایط گلخانه‌ای می‌تواند اثرات متقابل ژنوتیپ × محیط را تا حد زیادی حذف نماید (لانگربرگر و همکاران، ۲۰۰۹). با توجه به اهمیت تنش خشکی در کشاورزی کشور و کشت پنبه در مناطق عمدتاً خشک، در این پژوهش، برخی از پاسخ‌های فیزیولوژیک رقم‌های مختلف پنبه به تنش خشکی در شرایط گلخانه مورد بررسی قرار گرفته است تا زمینه استفاده از این پتانسیل‌های فیزیولوژیک، در تولید ارقام جدید با مقاومت بالاتر به تنش خشکی فراهم گردد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال زراعی ۹۵-۱۳۹۴ در گلخانه ایستگاه تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی گرمسار اجرا شد. دمای گلخانه در روز در حدود ۴۰ درجه و در شب حدود ۲۸ درجه سانتیگراد حفظ شد. رطوبت نسبی محیط ۴۵ درصد و ساعات روشنایی در کل دوره رشد حدود ۱۵ ساعت بود. آزمایش به صورت اسپلیت پلات فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام شد. عامل اصلی ژنوتیپ‌های پنبه (G) شامل ترمز ۱۴ (تتراپلوئید، گونه *G. barbedense*)، بومی سرخه و گرمسار (دیپلوئید، گونه *G. herbaceum*) و رقم ورامین (تتراپلوئید، گونه *G. hirsutum*) در چهار سطح و عامل فاکتوریل فرعی شامل تنش خشکی (S شامل دو سطح؛ عدم تنش یا حفظ رطوبت در حد ظرفیت زراعی و تنش متوسط یا آبیاری در خاک با رطوبت ۴۰ درصد ظرفیت زراعی) و سه سطح زمان نمونه‌برداری (D؛ ۷، ۱۴ و ۲۱ روز پس از آخرین آبیاری) بود که به صورت فاکتوریل (D×S) در پلات‌های فرعی قرار گرفتند.

برای کشت پنبه در گلخانه از گلدان‌های پلی‌اتیلنی زهکش‌دار با قطر دهانه ۱۸ سانتیمتر و ارتفاع ۵۰ سانتیمتر استفاده شد که با خاک سیلتی لومی (۳۰٪ کود حیوانی، ۶۰٪ خاک مزرعه، و ۱۰٪ ماسه بادی) پر شده بود. در تاریخ ۹۴/۱/۲۵ در هر گلدان ۶ بذر کاشته شد. برای تعیین محدوده‌های رطوبتی ۴ کیلوگرم از خاک گلدان‌ها در آن ۱۰۵ درجه به مدت ۴۸ ساعت خشک شد. سپس خاک گلدان

اشباع و به همان حالت باقی ماند تا زهکشی شود. در فواصل زمانی ۳۰ دقیقه‌ای، چند گلدان توزین و هنگامی که طی دو توزین متوالی وزن تغییر نکرد، به عنوان وزن ظرفیت زراعی ثبت گردید. تا مرحله ۶ برگی آبیاری تیمار شاهد و تنش ادامه یافت، پس از آن در تیمار شاهد، رطوبت گلدان در محدوده ظرفیت زراعی حفظ شد، اما در تیمار تنش، آبیاری پس از رسیدن رطوبت به حدود ۴۰ درصد ظرفیت زراعی، انجام شد. در مرحله ظهور گل، آبیاری آخر تیمارها انجام شد. ۲۴ ساعت بعد، نمونه‌گیری اول از دو برگ جوان انتهایی انجام شد. بدون این‌که آبیاری دیگری انجام شود، نمونه دوم یک هفته بعد گرفته شد. دو هفته پس از آبیاری آخر (۱۳ رو زپس از نمونه‌گیری اول) سومین نمونه‌گیری انجام شد. نمونه‌ها بلافاصله در فویل آلومینیومی و فلاسک ازت مایع به آزمایشگاه منتقل گردیدند.

برای سنجش محتوی رنگیزه‌های فتوسنتزی، مقدار ۰/۵ گرم از بافت برگ که رگبرگ خشبی آن جدا شده بود، در هاون چینی و با استفاده از نیتروژن مایع خرد شد. با افزایش استون ۸۰ درصد حجم نهایی به ۲۰ میلی‌لیتر رسید. از قسمت کاملاً صاف شده محلول حاصل، برای کاهش ناخالصی‌های احتمالی ۱۸ میلی‌لیتر برداشت شد و در سانتریفیوژ (مدل SIGMA ساخت آمریکا) با سرعت ۶۰۰۰ دور در دقیقه به مدت ۱۰ دقیقه عصاره‌گیری شد. عصاره جداشده رویی به فالكون منتقل و مقداری از نمونه در کووت اسپکتروفتومتر ریخته شد و میزان جذب به طور جداگانه در طول موج‌های ۶۶۳ نانومتر برای کلروفیل a، ۶۴۵ نانومتر برای کلروفیل b و ۴۷۰ نانومتر برای کارتنوئیدها قرائت گردید (آرنون، ۱۹۶۷). میزان مالون‌دی‌آلدئید به روش استوارت و بیولی (۱۹۸۰) و مقدار قند محلول به روش اشلیگل (۱۹۸۶) تعیین شد. مقدار پرولین نیز با استفاده از روش بیتس و همکاران (۱۹۷۳) اندازه‌گیری شد. داده‌ها در نرم‌افزار Excel ثبت و با نرم‌افزار SAS ver. 9.2 آنالیز شدند. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

رنگیزه‌های فتوسنتزی: تجزیه واریانس نشان داد که ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر مقدار کلروفیل a تفاوت کاملاً معنی‌دار داشتند. همچنین، اثر تنش خشکی بر تغییرات میزان کلروفیل a در سطح یک درصد معنی‌دار شد. برهم‌کنش بین رقم و تنش بر میزان کلروفیل a نیز معنی‌دار بود ($p < 0.01$)، جدول ۱). با افزایش فاصله از آخرین آبیاری مقدار کلروفیل a به طور کاملاً معنی‌داری تغییر کرد.

جدول ۱- میانگین مربعات (MS) ویژگی‌های برگ در ارقام مورد بررسی در شرایط گلخانه و در پاسخ به سطوح تنش خشکی

منابع تغییر	درجه آزادی	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئیدها	پرولین	قند محلول	MDA
بلوک	۲	۷۶۳۹**	۱/۳۵ ^{ns}	۰/۴۱ ^{ns}	۳۲۱/۶**	۱۳۴/۳**	۵۳**
ژنوتیپ (G)	۳	۲۷۰۰۹**	۴/۶۶**	۵/۶**	۱۴۷/۶**	۴۴۰/۴**	۱۷۲**
اشتباه اصلی	۶	۱۱۱۵/۴	۰/۹۵	۰/۰۸	۷/۷۴	۱۹/۹۳	۱۲/۵
تنش (S)	۱	۳۴۲۶۵**	۲/۷*	۴/۳۳**	۲۹۴**	۶۵۴/۶**	۱۳۰۳/۶**
S × G	۳	۱۹۳۲**	۶/۵۸**	۱۱/۲۹**	۲/۶**	۳۳/۶**	۶۱**
اشتباه فرعی	۸	۲۴۱/۹۵	۲/۰۹۸	۰/۱۱۳	۲/۱۷	۳/۹۷	۱/۳۴
فاصله از آخرین آبیاری (D)	۲	۱۰۵۷۸**	۱/۰۴۳ ^{ns}	۱/۸۷**	۵۰/۴۳**	۱۸۹/۴۵**	۱۰۸/۶**
G × D	۶	۴۰۹**	۴/۹۲*	۵/۷۹**	۲/۰۲**	۷/۱**	۳/۷۷**
S × D	۲	۴۴۷/۶**	۳/۸۸ ^{ns}	۹/۹**	۶/۷۶**	۸/۳۴**	۲۰/۴۳**
S × G × D	۶	۴۴۱**	۴/۸*	۲/۵۴**	۱/۷۲**	۷/۳۲**	۱/۷۲*
اشتباه کل	۳۲	۱۴۲۷/۸	۱/۳۹	۰/۰۹۱۱	۰/۱۵۳	۰/۱۵۲	۰/۳۷
CV		۱/۶۳	۳۲	۸/۴۸	۲/۲۶	۱/۶	۷/۴۶

ns، * و ** : غیرمعنی‌دار، معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد

مقایسه میانگین اثرات متقابل (جدول ۲) نشان داد که در شرایط تنش میزان کلروفیل در همه رقم‌ها کاهش یافت. در شرایط بدون تنش، بیشترین میزان کلروفیل a به رقم بومی سرخه تعلق دارد (۲۷۵/۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ). پس از آن رقم‌های ورامین، بومی گرمسار و ترمز ۱۴ قرار داشتند (جدول ۲). میزان کاهش در رقم بومی سرخه بیش از سایر رقم‌ها بود (۲۷۵/۸-۲۰۹=۶۶/۳). کمترین کاهش کلروفیل a در شرایط تنش نسبت به شاهد در رقم ترمز ۱۴ مشاهده گردید (جدول ۲، ۱۴۷/۵=۲۵/۵-۱۷۳).

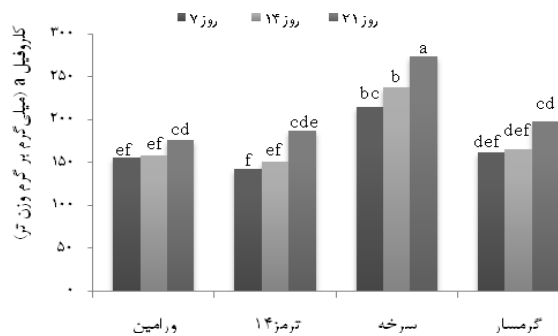
یکی از اثرات تنش خشکی بر کارکرد گیاهان، کاهش فتوسنتز می‌باشد. ساده‌ترین برآورد از کاهش فتوسنتز، سنجش کمی میزان کلروفیل (دست‌کم، کلروفیل a) و کاروتنوئیدها می‌باشد (اوسمولواسکایا و همکاران، ۲۰۱۸). کلروفیل‌ها ۲۰ تا ۳۰ درصد کل لیپید غشای تیلاکوئیدی را تشکیل می‌دهند. انواع کلروفیل‌های موجود در غشای تیلاکوئیدی گیاهان عالی با پلی‌پپتیدهای خاصی ترکیب شده و کمپلکس رنگیزه-پروتئین را به وجود می‌آورند. تغییرات کمپلکس رنگیزه-پروتئین منجر به تغییر مقدار کلروفیل در غشای تیلاکوئید می‌شود (جونز و همکاران، ۲۰۱۳). کمپلکس رنگیزه-پروتئین در پاسخ به شرایط محیطی تغییر می‌کند، در نتیجه میزان کلروفیل‌ها نیز در پاسخ به محیط تغییر خواهد کرد. یکی از شرایط محیطی موثر بر تغییرات میزان کلروفیل تنش خشکی می‌باشد که هم به علت اختلال

در مسیرهای بیوسنتز کلروفیل و هم به دلیل تنش اکسیداتیو ناشی از انواع گونه های اکسیژن فعال، می تواند میزان کلروفیل را کاهش دهد. علاوه بر این، تنش خشکی که وضعیت آبی بافتها را تحت تاثیر قرار می دهد، بر فرایندهای توسعه کلروپلاست تاثیر منفی می گذارد و آهنگ انباشت کلروفیل در کلروپلاست را کند می سازد (راندل و همکاران، ۱۹۷۵). از آنجایی که بالا بودن مقدار کلروفیل و کاروتنوئیدها معمولا با تحمل بالاتر خشکی همبستگی دارد (دبیرا و همکاران، ۲۰۱۸).

جدول ۲- مقایسه میانگین تیمارهای اثرات متقابل تنش و رقم بر صفات مورد بررسی در شرایط گلخانه

برهم کنش رقم × ژنوتیپ	کلروفیل a (میلی گرم بر گرم وزن تر)	کلروفیل b (میلی گرم بر گرم وزن تر)	کاروتنوئیدها (میلی گرم بر گرم وزن تر)	پرولین (میلی گرم بر گرم وزن تر)	قند محلول (میلی گرم بر گرم وزن تر)	مالون دی آلدئید (میلی گرم بر گرم وزن تر)
ورامین	۱۹۱/۵ bc	۳/۴۹ ab	۳/۷۶ bc	۱۷/۸f	۱۲/۷ d	۵/۷d
S1 (شاهد)	۱۷۳ cd	۳/۶ ab	۳/۲۷ cd	۱۹/۳ef	۱۴d	۳/۸ de
بومی گرمسار	۱۸۸/۲۵ bc	۴/۸۵ a	۳/۴۳ cd	۲۱/۱de	۱۵/۳c	۳/۰۷ e
بومی سرخه	۲۷۵/۸ a	۴/۶۵a	۲/۷۸ cd	۲۷/۳ b	۱۹/۱۳ b	۳ e
ورامین	۱۳۵/۴ f	۲/۹۵ b	۲/۹cd	۲۵/۶۸ bc	۱۷/۳ b	۱۹/۶ a
S2 (تنش)	۱۴۷/۵ef	۲/۸۶ b	۲/۵ d	۲۲/۹cd	۱۷/۹b	۱۱/۶ b
بومی گرمسار (ملازم)	۱۶۱/۶۵de	۳/۷ ab	۴/۷ab	۲۴/۸ bc	۱۸/۳b	۹/۴ bc
بومی سرخه	۲۰۹/۵ b	۲/۹۷ b	۵/۱۲ a	۳۶/۱۳ a	۲۳/۸a	۹ c

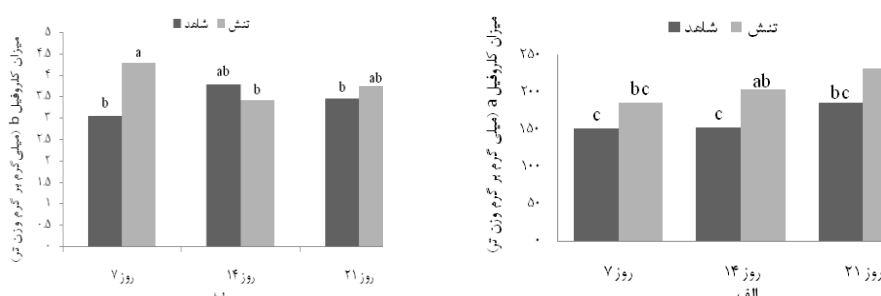
در هر ستون میانگین هایی که با حروف مشابه نشان داده شده اند، از نظر آماری در سطح ۵٪ اختلاف معنی دار ندارند.



شکل ۱- تاثیر فاصله زمانی از اعمال تنش بر کلروفیل a (میلی گرم بر گرم وزن تر) در رقم های مختلف پنبه

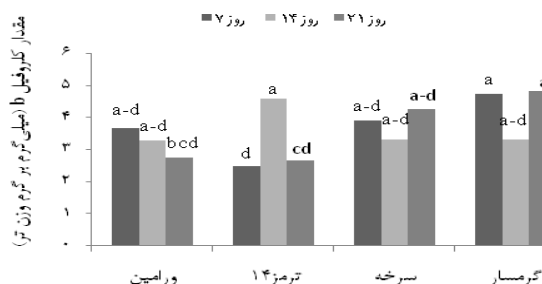
علاوه بر اثر تنش و نوع رقم بر میزان کلروفیل، فاصله زمانی از آخرین آبیاری هم تاثیر معنی دار در سطح ۱ درصد بر میزان کلروفیل a داشت. با افزایش فاصله از آخرین آبیاری مقدار کلروفیل a در کلیه

ژنوتیپ‌ها کاهش یافت (شکل ۱). مشابه این نتایج در مطالعه تانگ (۲۰۰۷) گزارش شده است که ۱۵ روز پس از اعمال تنش، مقدار کلروفیل کل و کلروفیل a کاهش می‌یابد. هرچند کمترین مقدار کلروفیل در کلیه رقم‌ها ۲۱ روز پس از آخرین آبیاری اندازه‌گیری شد (شکل ۲)، اما تاثیر تفاوت فاصله زمانی ۲۱ و ۱۴ روزه بر میزان کلروفیل a، به‌ویژه در رقم‌های ورامین و بومی گرمسار قابل توجه نبود (شکل ۱). به نظر می‌رسد که این دو رقم توانایی ترمیم اثرات تنش بر میزان کلروفیل a را پس از گذشت دو هفته از قطع آبیاری کسب کرده و توانسته‌اند تلفات اولیه آن را تا حدی جبران کنند.



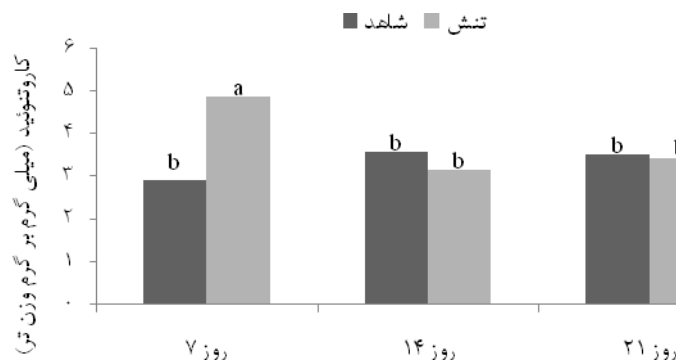
شکل ۲- میزان کلروفیل a (الف) و b (ب) (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) پس از گذشت یک، دو و سه هفته از آبیاری آخر

افزایش فاصله زمانی از آخرین آبیاری اثر معنی‌داری بر تغییرات محتوای کلروفیل b نداشت. تغییرات میزان کلروفیل b در رقم ورامین مانند کلروفیل a کاهش بود (شکل ۱). ارقام بومی سرخه و گرمسار توانایی سازگاری بهتری داشتند، به‌طوری که پس از کاهش تا روز چهاردهم، در ادامه روند افزایشی پیدا کرده و در روز بیست و یکم به حدود مقدار اولیه رسید، اما رقم ترمز ۱۴ از توان ترمیم اثرات تنش بر میزان کلروفیل b پایین‌تری برخوردار بود (شکل ۳).



شکل ۳- تغییرات مقدار کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در ژنوتیپ‌های پنبه در فواصل زمانی مختلف از آخرین آبیاری

اثر تنش خشکی بر محتوای کاروتنوئیدها در سطح ۱٪ معنی‌دار بود. پاسخ رقم‌های مورد بررسی نیز از نظر این صفت معنی‌دار شد (جدول ۱). با اعمال تنش خشکی مقدار کاروتنوئیدهای ارقام بومی سرخه و گرمسار افزایش یافت و به ترتیب از ۲/۷۸ و ۳/۴۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ به ۵/۱۲ و ۴/۷۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ رسید (جدول ۲)، اثر فاصله زمانی از اعمال تنش بر تغییرات کاروتنوئیدهای برگ ارقام مختلف پنبه در سطح ۱٪ معنی‌دار بود. در شرایط بدون تنش، با افزایش فاصله از آخرین آبیاری مقدار کاروتنوئیدها افزایش غیرمعنی‌دار نشان داد، اما در شرایط تنش، مقدار کاروتنوئیدها پس از ۱۴ روز کاهش یافت. پس از آن تا ۲۱ روز پس از اعمال تنش، مقدار این رنگیزه اندکی افزایش یافت (شکل ۴).



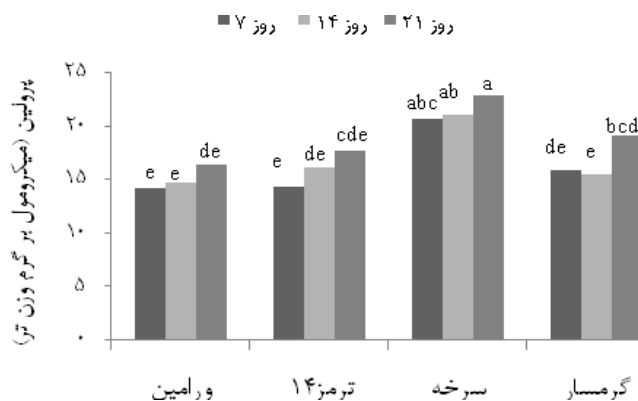
شکل ۴- اثر گذشت زمان بر تغییرات میزان کاروتنوئیدها در شرایط تنش و بدون تنش

برخلاف این ارقام، در ژنوتیپ‌های تتراپلوئید، تنش خشکی مقدار کلی کاروتنوئیدها را کاهش داد، به طوری که در رقم ورامین از ۳/۷۷ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ به ۲/۹ و در ژنوتیپ ترمز ۱۴ از ۳/۲۷ به ۲/۵ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ رسید (جدول ۲). در این رابطه گزارش شده است که در بافت‌های دچار تنش اسمزی، میزان پیش‌ماده‌های کاروتنوئیدی اسید آبسزیک افزایش می‌یابد (میر و همکاران، ۲۰۱۱) و شرایط برای تغییر مسیر این پیش‌ماده‌ها از کاروتنوئیدها به سمت تولید هورمون علامت تنش اسید آبسزیک فراهم می‌گردد.

به‌طور کلی، تنش خشکی علاوه بر تخریب اکسیداسیونی، با تاثیر بر جریان پیش‌ماده مهم گرانیل به‌طوری‌که در مسیره‌های مختلف از جمله تولید کلروفیل‌ها، تولید اسید آبسزیک و کاروتنوئیدها، تولید و تبدیلات درونی آنها را تحت تاثیر قرار می‌دهد. پژوهش‌های مختلف کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی را تأیید می‌کنند (هنوفا و حسین، ۲۰۱۲؛ میر و همکاران، ۲۰۱۱)، اما در مورد

مسیر یا مسیرهای مختلف موثر در این کاهش، بیان آنزیم‌های کلیدی و چگونگی تاثیر خشکی بر تنظیم بیان آنها در پنبه بررسی‌های بیشتری لازم است.

پرولین و قند محلول: پاسخ ژنوتیپ‌ها به تنش خشکی از نظر این دو متابولیت کاملاً متفاوت بود، همچنین برهم‌کنش بین سطح تنش و رقم از نظر آماری معنی‌دار شد (جدول ۱). همچنین با گذشت زمان در هر یک از سطوح تنش، میزان پرولین و قندهای محلول تغییرات معنی‌دار نشان داد. مقدار پرولین در رقم‌های دیپلوئید و بومی سرخه و گرمسار در پاسخ به تنش خشکی افزایش یافت و به ترتیب از ۱۹/۱۳ و ۱۵/۲۸ میکرومول بر گرم وزن تر برگ در آبجاری کامل به ۲۳/۷۸ و ۱۸/۳ میکرومول بر گرم وزن تر برگ در شرایط تنش افزایش یافت (جدول ۲). افزایش مقدار پرولین در ژنوتیپ‌های مورد بررسی با افزایش فاصله از آخرین آبیاری محسوس بود، اما در رقم بومی گرمسار کمتر از سایر ژنوتیپ‌ها بود (شکل ۵). طی پژوهش‌هایی روی ارقام داخلی در شرایط گلستان و خراسان رضوی گزارش شده است که تنش خشکی سبب افزایش قندهای محلول، پرولین، فنل و گلایسین بتائین می‌گردد که این افزایش در رقم متحمل ورامین بیشتر از رقم حساس کوکر ۳۴۹ بود (مهرآبادی، ۲۰۱۴؛ عدالتی فرد و همکاران، ۲۰۰۷). در پژوهش‌های دیگر نیز چنین افزایشی در میزان پرولین ارقام مقاوم پنبه در مقایسه با ارقام حساس و در مراحل مختلف رشدی گزارش شده است (دوی و گریدهار، ۲۰۱۵؛ لیو و همکاران، ۲۰۰۹).

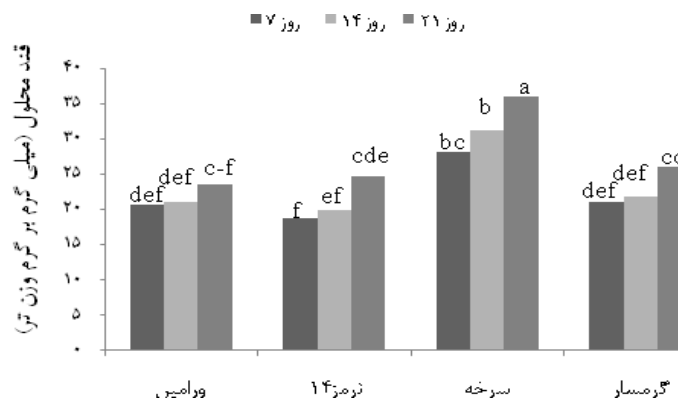


شکل ۵- تغییرات پرولین (میکرومول بر گرم وزن تر برگ) در ژنوتیپ‌های مختلف با گذشت زمان از آخرین آبیاری

افزایش میزان پرولین در اثر تنش خشکی با تحریک مسیرهای تولید یا جلوگیری از تجزیه آن روی می‌دهد. تعیین اثرات تنش خشکی بر آنزیم‌های این مسیرها، سازوکارهای افزایش پرولین را روشن

خواهد ساخت (سعیدنژاد و رجایی، ۲۰۱۵). تنش خشکی در ارقام حساس و مقاوم، فعالیت پرولین دکربوکسیلاز را کاهش می‌دهد (آسایش و همکاران، ۲۰۰۸). کاهش فعالیت پرولین دکربوکسیلاز، می‌تواند مانع از دکربوکسیله شدن این اسید آمینه شده و غلظت آن را در سیتوسول افزایش دهد. در دوره ترمیم اثرات تنش، هم پرولین القا شده با تنش و هم فعالیت آنزیم‌های پرولین کربوکسیلات سنتاز و پرولین کربوکسیلات رداکتاز کاهش یافت و به مقادیر مشاهده شده در شاهد نزدیک شد. این نتایج نشان می‌دهد که افزایش مقدار پرولین با تنظیم افزایشی پرولین کربوکسیلات سنتاز و کاهش بیان پرولین دکربوکسیلاز انجام می‌گیرد و می‌تواند در مقاوم ساختن پنبه به خشکی موثر باشد (آسایش و همکاران، ۲۰۰۸). ژانگ و همکاران (۲۰۱۵) گزارش کردند که با کاهش رطوبت خاک، پرولین آزاد در ارقام مورد بررسی افزایش یافت، بر اساس این نتایج، در شرایط تنش خشکی، در اثر از بین رفتن تنظیم پس‌خور موجود در مسیر پرولین، پرولین از گلوتامات تولید می‌شود.

اثر تنش بر میزان قند محلول در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). تغییر محتوای قند محلول در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی نیز کاملاً متفاوت بود، اما بین سطوح تنش و تغییرات قند محلول در زمان‌های مختلف پس از قطع آبیاری برهم‌کنش معنی‌دار مشاهده نشد (جدول ۱). تنش خشکی باعث افزایش مقدار قند محلول در هر چهار ژنوتیپ مورد بررسی گردید (جدول ۲). رقم بومی سرخه در شرایط تنش با ۳۶/۱۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر، بیشترین مقدار قند محلول را داشت. کمترین مقدار این متابولیت در رقم زراعی ورامین و در شرایط بدون تنش مشاهده گردید (۱۷/۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ، جدول ۲). تنش خشکی تجمع کربوهیدرات‌ها را افزایش می‌دهد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۵). در این پژوهش نیز با گذشت زمان، میزان قند محلول در هر ژنوتیپ افزایش یافت، به طوری که در همه ژنوتیپ‌ها، روز هفتم پس از آبیاری آخر، کمترین و در روز بیست و یک پس از آبیاری آخر، بیشترین مقدار آن مشاهده گردید. با توجه به میزان افزایش قند محلول در روز بیست و یکم در ژنوتیپ سرخه به نظر می‌رسد که در این مورد، از توان سازگاری بالاتری برخوردار باشد (شکل ۶).



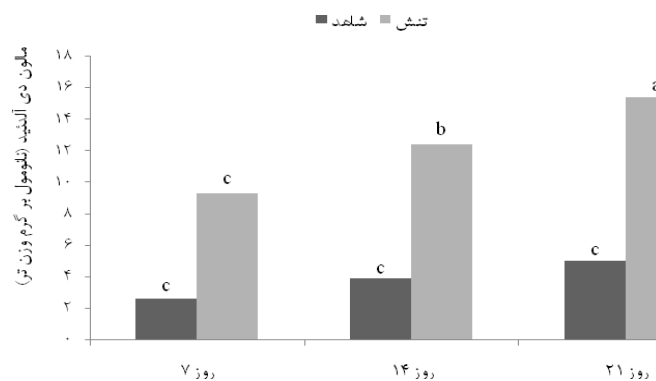
شکل ۵- تغییرات مقدار قند محلول (میلی گرم بر گرم وزن تر) در ژنوتیپ‌های پنبه با افزایش فاصله از آخرین آبیاری

مالون دی آلدئید: میزان مالون دی آلدئید در اثر تنش خشکی کاهش کاملاً معنی‌دار یافت (جدول ۱). همچنین، ژنوتیپ‌های مورد بررسی از نظر این صفت با هم کاملاً متفاوت بودند و برهم‌کنش این دو تیمار بر شاخص یکپارچگی غشا (مالون دی آلدئید) نیز در سطح ۱ درصد معنی‌دار شد. به عبارت دیگر، پاسخ ژنوتیپ‌ها در زمان‌های مختلف پس از قطع آبیاری، در شرایط تنش و شاهد مستقل از هم بود. تغییرات میزان مالون دی آلدئید با گذشت زمان از آخرین آبیاری در سطح ۵ درصد معنی‌دار شد (جدول ۱). تنش خشکی باعث افزایش آسیب به غشا در هر چهار ژنوتیپ مورد بررسی گردید که به صورت افزایش مقدار مالون دی آلدئید نشان داده شد (جدول ۲، شکل ۶). ارقام بومی سرخه و گرمسار در شرایط بدون تنش از بیشترین یکپارچگی غشا و کمترین شاخص آسیب به غشا (مالون دی آلدئید، MDA) برخوردار بودند (به ترتیب ۳ و ۳/۰۷ نانومول بر گرم وزن تر برگ). بیشترین مقدار مالون دی آلدئید در رقم‌های تتراپلوئید ورامین و الیاف بلند ترمز ۱۴ در شرایط تنش، به ترتیب به میزان ۱۹/۶ و ۱۱/۶۱ نانومول بر گرم وزن تر برگ مشاهده شد که حاکی از آسیب شدیدتر خشکی به یکپارچگی غشای سلولی در این ژنوتیپ‌ها می‌باشد (جدول ۲).

در تایید این نتایج، گزارش شده است که در بوته‌های ارقام مختلف پنبه، با افزایش شدت تنش، مقدار مالون دی آلدئید افزایش و ثبات غشا کاهش می‌یابد که بیان‌گر وجود تنش اکسیداتیو می‌باشد (دیبا و همکاران، ۲۰۱۲). تغییرات میزان این شاخص در تنش خشکی در بین ارقام مختلف متفاوت (لیو و همکاران، ۲۰۰۹) و عمدتاً قابل توجه (روی‌ژیان و همکاران، ۲۰۰۹) گزارش شده است. این نتایج نشان‌گر افزایش آسیب به غشا و کاهش ثبات آن می‌باشد. طی پژوهشی روی ارقام تجاری داخلی در

شرایط خراسان گزارش شد که تغییرات میزان مالون دی آلدئید، پراکسید هیدروژن و نشت الکترولیت‌ها در رقم حساس کوکر ۳۴۹ به دنبال اعمال تنش خشکی، بیشتر از رقم ورامین بود، که به عنوان رقم مقاوم شناسایی شد (مهرآبادی، ۲۰۱۴).

با این حال، نشان داده شده است که تنش خشکی باعث کاهش مالون دی آلدئید (آسیب کمتر به غشا) در برگ‌های پنبه گردید و کاهش پراکسیداسیون لیپیدها نیز مشاهده شده است (لیو و همکاران، ۲۰۰۹؛ ویو و همکاران، ۲۰۱۵؛ دوی و گریدهار، ۲۰۱۵؛ گیو و همکاران، ۲۰۱۵). با توجه به این که گزارش شده است در شرایط تنش، مقدار مالون دی آلدئید ارقام مقاوم کمتر از ارقام حساس بود (دانگ و همکاران، ۲۰۰۸) یا در ارقام حساس تغییر چندانی نداشت (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۴)، تفاوت ارقام و مبنای مقاومت (زیست توده، عملکرد، قدرت بقا و...) یا شدت و مرحله نمودی اعمال تنش می‌تواند در تعیین روند تغییرات این متابولیت موثر باشد.



شکل ۶- تغییرات میزان مالون دی آلدئید و کاروتنوئیدها ۱، ۷ و ۱۴ روز از آبیاری آخر در شرایط تنش و شاهد

نتیجه‌گیری

نتایج این آزمایش نشان داد که ارقام بومی پنبه در پاسخ به تنش خشکی، تولید آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی شامل رنگیزه‌های فتوسنتزی و اسمولیت‌هایی مانند پرولین و قندهای محلول را بیش از ارقام تجاری افزایش می‌دهند و در نتیجه، نسبت به آنها از مقاومت به خشکی بالاتری برخوردار هستند. با این حال، ارقام بومی پنبه از نظر عملکرد و اجزای عملکرد و نیز مقاومت به تنش‌های غیرزنده، ضعیف‌تر از ارقام تجاری می‌باشند. ترکیب این توانمندی‌های فیزیولوژیکی با پتانسیل بالای عملکرد ارقام برتر تجاری می‌تواند به افزایش تولید پنبه در شرایط کم آبی کمک کند.

منابع

- Agrawal S., Mathew B., Heidi C. and Bradfield L. 2001. The Drought and Humanitarian Crisis in Central and Southwest Asia: A Climate Perspective. International Research Institute for Climate Prediction, Lamont-Doherty Earth Observatory of Columbia University. Palisades, New York, 10964, USA, IRI Special Report 01-11: 24 pp.
- Arnon, A.N. 1967. Method of extraction of chlorophyll in the plants. *Agronomy Journal*, 23, pp. 112-121.
- Asish K.P., Vipin SD, Manoj SP. and laxman PA. 2008. Differential responses of the enzymes involved in proline biosynthesis and degradation in drought tolerant and sensitive cotton genotype during stress and recovery. *Actaphysiol plant*, 60, pp. 619-627.
- Aydogdu, M.H., Karli, B., Dogan, H.P., Sevinc, G., Eren, M.E., and Kucuk, N. 2018. Economic Analysis of Agricultural Water Usage Efficiency in the GAP-Harran Plain: Cotton Production Sampling, Sanliurfa-Turkey. *International Journal of Advances in Agriculture Sciences*.
- Azish S., Asareh, A. and Khodadadi Dehkordi, D. 2019. Effect of Drought on the Water Quality and Quantity of Dez River. *Iran-Water Resources Research*, 15(2), pp. 306-318. (In persian).
- Bates, L.S., Waldren, R.P., and Teare, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil*, 39(1): 205-207.
- Beisel, K.G., Jahnke, S., Hofmann, D., Köppchen, S., and Schurr, U. 2010. Continuous turnover of carotenes and chlorophyll a in mature leaves of *Arabidopsis* revealed by $^{14}\text{CO}_2$ pulse-chase labeling. *Plant Physiology*, 152, pp. 2188-2199.
- Bowman M.J., Park W., Bauer P.J., Udall J.A., and Page J.T., et al. 2013. RNA-Seq Transcriptome Profiling of Upland Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) Root Tissue under Water-Deficit Stress. *PLoS ONE*, 8(12): 26-34.
- Jones, R.O., Thomas, H., Waalard, H., and Jones, S.R. 2013. The molecular life of plants (No. 581.15/. 16 MOL).
- Dbira, S., Al Hassan, M., Gramazio, P., Ferchichi, A., Vicente, O., Prohens, J., and Boscaiu, M. 2018. Variable Levels of Tolerance to Water Stress (Drought) and Associated Biochemical Markers in Tunisian Barley Landraces. *Molecules*, 23: 613.
- Deeba, F., Pandey, A.K., Ranjan, S., Mishra, A., Singh, R., Sharma, Y.K. and Pandey, V. 2012. Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 53: 6-18.
- Devi, M.A. and Giridhar, P. 2015. Variations in Physiological Response, Lipid Peroxidation, Antioxidant Enzyme Activities, Proline and Isoflavones Content

- in Soybean Varieties Subjected to Drought Stress. Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences, 85(1): 35-44.
- Dong, H.Z., Wei, T.A., Li, N.G., Li, W.J., Niu, Z.H. and Zhang, D.M. 2008. Yield, leaf senescence, and Cry1Ac expression in response to removal of early fruiting branches in transgenic Bt cotton. Agricultural Sciences in China, 7(6):692-702.
- Edalatifard, L., Galeshi, S., Soltani, A. and Akramghaderi, F. 2007. The role of morphophysiological traits in drought tolerance of cotton genotypes. Journal of Agricultural Science and Natural Resource, 13(2) special issue.
- Fanaei, H.R., Sadegh, H.N., Yousefi, T., and Farmanbar, M. 2015. Influence of drought stress on some characteristics of plants. Biological Forum – An International Journal 7(1): 1732-1738.
- Gheisouri M., Soltani-Gerdefaramarzi S. and Ghasemi M. 2018. Assessment of Meteorological and Hydrological Drought and its Effect on Water Quality: (Case Study: Godarkhosh River). Irrigation Sciences and Engineering 41 (4): pp. 91-105. (In persian).
- Gür, A., Demirel, U., Özden, M., Kahraman, A., and Çopur, O. 2010. Diurnal gradual heat stress affects antioxidant enzymes, proline accumulation and some physiological components in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). African Journal of Biotechnology, 9(7): 1008-1015.
- Guo, W.Q., Zhang, P.T., Li, C.H., Yin, J.M., and Han, X.Y. 2015. Recovery of root growth and physiological characters in cotton after salt stress relief. Chilean journal of agricultural research, 75(1): 85-91.
- Hannoufa, A., & Hossain, Z. 2012. Regulation of carotenoid accumulation in plants. Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, 1(3): 198-202.
- Li, L.L., Fang, W.P., Xie, D.Y., Ma, Z.B., Du, Y.F., and Zhabng, D.L. 2007. Study on the Senescence Characteristic in Leaves of Different Cotton Cultivars. Journal of Cotton Science, 4, 008.
- Liu, L.D., Li, C.D., Sun, H.C., Liu, L.T., Gao, X.F., and Feng, L.X. 2009. Effects of Drought on Cell Membrane Damage, Activities of Protective Enzymes and Yield of Different Boll-weight Genotypes in Cotton. Journal of Cotton Science, 4, 010.
- Liu, G., Li, X., Jin, S., Liu, X., Zhu, L., Nie, Y., and Zhang, X. 2014. Over expression of rice NAC gene SNAC1 improves drought and salt tolerance by enhancing root development and reducing transpiration rate in transgenic cotton. PloS one, 9 (1).
- Longenberger, P.S., Smith, C.W., Duke, S.E. and McMichael, B.L. 2009. Evaluation of chlorophyll fluorescence as a tool for the identification of drought tolerance in upland cotton. Euphytica. 166: 25-33.
- Mehrabadi, H.R. 2014. investigation on effects of drought stress on growth and physiological aspects of cotton at controlled and filed conditions, PhD thesis no.

- AGAGRO 490, agricultural college of Ferdowsi University, Mashhad. (In Persian)
- Meier, S., Tzfadia, O., Vallabhaneni, R., Gehring, C. and Wurtzel, E.T. 2011. A transcriptional analysis of carotenoid, chlorophyll and plastidial isoprenoid biosynthesis genes during development and osmotic stress responses in *Arabidopsis thaliana*. *BMC systems biology*, 5(1): 1.
- Naderi Arefi, A., Ahmadi, A., Sabokdast, M., Tavakoli, A., Vafaei Tbabr, M. 2016. Effect of water deficit stress on some vegetative aspects and yield of cotton genotypes. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 47(1): 41-52. (In Persian).
- Naderi Arefi, A., Ahmadi, A., Sabokdast, M., Tavakoli, A. and Vafaei Tbabr, M. 2016. Effect of water deficit stress on some vegetative aspects and yield of cotton genotypes, *Iranian Journal of Filed Crop Science*, 47(1): 41-53. (In Persian).
- Naderi arefi, A., Ahmadi, A., Sabokdast, M. 2017. Effect of water deficit stress on leaf physiological traits and drought tolerance of cotton genotypes. *Journal of Crops Improvement*, 18(4): 987. (In Persian).
- Naumann, G., Alfieri, L., Wyser, K., Mentaschi, L., Betts, R.A., Carrao, H., *et al.* 2018. Global changes in drought conditions under different levels of warming. *Geophysical Research Letters*, 45: 3285-3296.
- Parimala, P., and Muthuchelian, K. 2010. Physiological response of non-Bt and Bt cotton to short-term drought stress. *Photosynthetica*, 48(4): 630-634.
- RuiXian, L., BingLin, C., YouHua, W., WenQi, G. and ZhiGuo, Z. 2009. Effects of nitrogen on cotton root growth under drought stress and after watering during flowering and boll-forming stages. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 33(2): 405-413.
- Saeid nejad, A.H. and Rajaei, P. 2015. Antioxidative responses to drought and salinity stress in plants, a comprehensive review. *International Journal of Life Sciences*, 9(2): 1-8.
- Sekmen, A.H., Ozgur, R., Uzilday, B. and Turkan, I. 2014. Reactive oxygen species scavenging capacities of cotton (*Gossypium hirsutum*) cultivars under combined drought and heat induced oxidative stress. *Environmental and Experimental Botany*, 99: 141-149.
- Stewart, R.R. and Bewley, J.D. 1980. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiology*, 65(2): 245-248.
- Sheligl, H.Q. 1986. Die verwertung orgngischer souren durch chlorella lincht. *Planta Journal*, 47 (51): 510-526
- Tang, W., Luo, Z., Wen, S.M., Dong, H.Z., Xin, C.S. and Li, W.J. 2007. Comparison of inhibitory effects on leaf photosynthesis in cotton seedlings between drought and salinity stress. *Cotton Science*, 19: 28-32.

- Wu, S., Hu, C., Tan, Q., Li, L., Shi, K., Zheng, Y. and Sun, X. 2015. Drought stress tolerance mediated by zinc-induced antioxidative defense and osmotic adjustment in cotton (*Gossypium Hirsutum*). *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(8): 1-9.
- Yue, Y., Zhang, M., Zhang, J., Tian, X., Duan, L. and Li, Z. 2012. Overexpression of the AtLOS5 gene increased abscisic acid level and drought tolerance in transgenic cotton. *Journal of experimental botany*, 63(10): 3741-3748.
- Zhang, Z., Zhang, X., Hu, Z., Wang, S., Zhang, J., Wang, X. and Zhang, B. 2015. Lack of K-dependent oxidative stress in cotton roots following coronatine-induced ROS accumulation. *PloS one*, 10(5): 64-76.
- Zhang L., Peng, J., Chen, T.T., Zhao, X.H., Zhang, S.P., S.D., Dong, H.L., Feng, L. and Yu, S.X. 2014. Effect of drought stress on; lipid prooxidation and proline content on cotton roots. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 24(6): 1729-1736.
- Yildiz-Aktas, L., Dagnon, S., Gurel, A., Gesheva, E., and Edreva, A. 2009. Drought Tolerance in Cotton: Involvement of Non-enzymatic ROS-Scavenging Compounds. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 195(4): 247-253.

