مدیریت آب و آبیاری
دوره ۸ ■ شماره ۲ ■ پاییز و زمستان ۱۳۹۷
صفحه‌های ۲۳۶-۲۲۷

تأثیر تنش خشکی و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین بر مؤلفه‌های فتوسنتزی گیاه نخود

سید حمزه حسینیان[۱]، ناصر اکبری[۲*]، حمید رضا عیسوند[۳]، امیدعلی اکبرپور[۲]، مهری سعیدی‌نیا[۴]

۱. دانشجوی دکتری اکولوژی گیاهان زراعی، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران.
۲. استادیارگروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران.
۳. دانشیارگروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران.
۴. استادیارگروه مهندسی آب، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران.

تاریخ ارسال: ۱۳۹۷/۰۶/۱۸ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۸/۲۳

چکیده

خشکی از مهم‌ترین تنش‌های محدودکننده رشد گیاهان است و در اکثر مراحل رشد گیاه اثر زیان‌آور و مخربی دارد. استفاده از روش‌های مدیریتی برای کاهش اثرات خشکی اهمیت زیادی دارد. به نظر می‌رسد بتوان با کاربرد گلایسین‌بتائین در گیاهان، تحمل آنها را به شرایط خشکی افزایش داد. به‌منظور بررسی تأثیر تنش خشکی و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین بر مؤلفه‌های فتوسنتزی گیاه نخود، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان در سال ۱۳۹۶ انجام شد. فاکتورهای آزمایش شامل تنش خشکی در چهار سطح (شاهد، ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه) و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین در سه سطح (صفر، ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار) بودند. نتایج نشان داد که تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد فاکتورهای فتوسنتز، تعرق، هدایت روزنه‌ای، دی‌اکسید کربن درون سلولی، کارایی مصرف آب فتوسنتزی و کارایی کربوکسیلاسیون شد، اما گلایسین‌بتائین به‌طور قابل‌توجهی این مؤلفه‌ها را بهبود بخشید. کاربرد گلایسین‌بتائین باعث افزایش فتوسنتز گیاه در شرایط تنش خشکی شد، که بیشتر به‌علت افزایش هدایت روزنه‌ای و کارایی کربوکسیلاسیون در جذب دی‌اکسید کربن است. به‌طورکلی، می‌توان نتیجه گرفت که محلول‌پاشی برگی گلایسین‌بتائین (۲۵ میلی‌مولار)؛ مؤلفه‌های فتوسنتزی را در شرایط تنش خشکی بهبود می‌بخشد و باعث تحمل بیشتر نخود در برابر تنش خشکی می‌شود.

کلیدواژها: سرعت تعرق، سرعت فتوسنتز، کارایی کربوکسیلاسیون، کارایی مصرف آب فتوسنتزی، هدایت روزنه‌ای.

* نویسنده مسئول
Email: nr1332@hotmail.com

مقدمه

نخود به‌عنوان یکی از مهم‌ترین گیاهان زراعی خانواده بقولات، مکمل خوبی برای غلات است (۲) و منبع غذایی مهم برای تأمین پروتئین در کشورهای در حال توسعه بوده و برای مصرف اقشار کم‌درآمد که نمی‌توانند از پروتئین حیوانی استفاده کنند ایده‌آل است (۲)؛ لذا به نخود "گوشت فقرا" نیز اطلاق شده است.

گیاهان در طول چرخه زندگی با انواع تنش‌های محیطی از قبیل کمبود آب، گرما، سرما و شوری مواجه می‌شوند. زمین‌های کشاورزی به‌دلیل تنش‌های محیطی روز به روز در حال کاهش هستند که باعث کاهش قابل‌توجهی در رشد و عملکرد محصول می‌شوند (۲۹). تنش خشکی یا کمبود آب یکی از مهم‌ترین محدودیت‌های محیطی است که بر بقای گیاه و بهره‌وری کشاورزی در سراسر جهان، به‌ویژه در اکوسیستم‌های کشاورزی مناطق خشک و نیمه‌خشک تأثیر می‌گذارد (۱۵). در شرایط تنش خشکی، فتوسنتز جزو اولین فرآیندهایی است که تحت تأثیر قرار می‌گیرد و با کاهش مقدار آب قابل‌دسترس، میزان آن کاهش یافته و متعاقب آن تولید ماده خشک گیاه نیز کاهش می‌یابد (۱۳). در شرایط تنش خشکی، میزان دی‌اکسید کربن، قابل دسترس برای فتوسنتز به‌واسطه کاهش هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی کاهش می‌یابد (۹). احتمالاً بسته‌شدن روزنه‌ها اولین سیستم دفاعی گیاه در مقابل هدر رفت آب و مهم‌ترین عامل برای تأثیر بر میزان تثبیت کربن است. گزارش شده است که تنش خشکی منجر به کاهش مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق و مقدار کلروفیل در نخود می‌شود (۲۳).

با توجه به نوع تنش، گیاهان در مسیر تکاملی خود، راه‌کارهایی را جهت کاهش اثرات نامطلوب تنش کسب کرده‌اند. یکی از راه‌کارهایی که گیاهان برای سازگار شدن با شرایط محیطی نامطلوب مثل تنش خشکی در پیش می‌گیرند، تجمع ترکیبات با وزن مولکولی پایین معروف به مواد محلول سازگار است (۱۷). گلایسین‌بتائین با وزن مولکولی ۱۱۷/۱ گرم، یکی از معمول‌ترین ترکیبات آلی سازگار است که در میکروارگانیسم‌های مختلف گیاهان عالی و حیوانات می‌تواند وجود داشته باشد و نقش عمده‌ای در تعدیل تنش‌های اسمزی ناشی از کم‌آبی یا شوری در گیاهان ایفا می‌کند (۱۸). گلایسین‌بتائین به‌طور فراوانی در واکنش به تنش‌های خشکی و شوری در بسیاری از گیاهان تجمع پیدا می‌کند. اما در بسیاری از گیاهان سنتز و تجمع گلایسین‌بتائین کمتر از میزان مورد نیاز برای کاهش اثرات مضر تنش‌های اسمزی محیطی مختلف است، به‌همین دلیل تعدادی از محققین معتقدند که یک روش افزایش سطح گلایسین‌بتائین داخلی گیاهان به‌منظور افزایش تحمل آنها به تنش‌ها، کاربرد خارجی این ماده می‌باشد (۸). تأثیرات مثبت استعمال خارجی گلایسین‌بتائین روی رشد و عملکرد تعدادی از گونه‌های گیاهی از جمله سیب‌زمینی (۲۲)، ذرت (۳)، توتون (٤) و سویا (۵) تحت تنش غیرزیستی گزارش شده است. با این‌حال در آزمایشات بسیار اندکی عدم تأثیر مثبت گلایسین‌بتائین بر برخی گونه‌های گیاهی از جمله گندم (۳) و پنبه (١٦) گزارش شده است.

تعیین توان فتوسنتزی گیاه نخود در شرایط تنش خشکی و تعیین سهم عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای در کاهش فتوسنتز برای شناسایی ویژگی‌های فتوسنتزی این گیاه اهمیت فراوانی دارد. براساس بررسی‌های انجام‌شده درباره تأثیر گلایسین‌بتائین بر پارامترهای تبادلات گازی، مطالعات کمی در خارج و داخل کشور انجام شده است؛ بنابراین هدف از پژوهش حاضر، تعیین نقش برخی عوامل مهم روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای و اهمیت نسبی آنها در شرایط تنش خشکی و بررسی تأثیر گلایسین‌بتائین بر رفع آثار کم‌آبی و بهبود سیستم فتوسنتزی جهت به‌دست

آوردن عملکرد کمی و کیفی بالا در شرایط تنش خشکی بود.

مواد و روش‌ها

آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان در سال ۱۳۹۶ انجام شد. فاکتورهای آزمایش شامل تنش خشکی در چهار سطح (شاهد، ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه) و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین در سه سطح (صفر، ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار) بودند. بذر نخود مورد استفاده در این آزمایش رقم عادل بود. در هر گلدان ٦ بذر کشت شد. هر گلدان با قطر ۲۲ سانتی‌متر و ارتفاع ۱۸ سانتی‌متر به‌عنوان یک واحد آزمایشی در نظر گرفته شد. چهار روز پس از سبز شدن، تعداد گیاهچه‌ها به سه عدد کاهش یافت. تنش خشکی ۱۷ روز پس از سبز شدن زمانی که گیاه ٦-٤ برگ داشت، اعمال شد.

در طول دوره رشد، اندازه‌گیری میزان رطوبت خاک و میزان آب مورد نیاز به‌صورت وزنی انجام شد و آبیاری به‌گونه‌ای اعمال گردید که رطوبت در تیمار شاهد، در حد رطوبت سهل‌الوصول باقی بماند، بر این اساس که هر روز گلدان‌ها وزن گردید و زمانی که رطوبت خاک به حد پایین رطوبت سهل‌الوصول (θm) رسید آبیاری انجام گردید. میزان رطوبت سهل‌الوصول و حد پایین رطوبت سهل‌الوصول از فرمول‌های (۱) و (۲) محاسبه گردیدند (۱۱).

$$RAW= MAD (\theta_{FC} - \theta_{PWP}) \quad (۱)$$

$$\theta_m= |\theta_{FC} - MAD (\theta_{FC} - \theta_{PWP})| \quad (۲)$$

در این روابط، RAW رطوبت سهل‌الوصول و MAD تخلیه مجاز مدیریتی می‌باشد که در این تحقیق ۰/۵ در نظر گرفته شد. θ_{FC} میزان درصد رطوبت وزنی در ظرفیت زراعی و θ_{PWP} میزان درصد رطوبت وزنی در نقطه پژمردگی می‌باشد. با توجه به مقادیر اندازه‌گیری شده مقدار RAW برای تیمار شاهد (۱۰۰ درصد تأمین نیاز آبی) برابر ۷/۵ درصد وزنی و θ_m برابر ۲۳/۵ درصد وزنی به‌دست آمد. به‌عبارت دیگر، هرگاه رطوبت وزنی خاک به ۲۳/۵ درصد وزنی رسید آبیاری صورت گرفت و در نهایت میزان آب مورد نیاز هریک از تیمارها نیز بر اساس مقادیر زیر تأمین گردید.

D_{100}=100%RAW

D_{75}=75%RAW

D_{50}=50%RAW

D_{25}=25%RAW

در این روابط، D_{100}، D_{75}، D_{50} و D_{25} به‌ترتیب شاهد، ۷۵، ۵۰ و ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه است. اندازه‌گیری هدایت روزنه‌ای براساس مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه، سرعت تعرق براساس میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه، سرعت فتوسنتز براساس میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه و دی‌اکسید کربن درون‌سلولی برحسب میلی‌مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه توسط دستگاه پرتابل سنجش فتوسنتز[1] مدل LCA4 اندازه‌گیری شد (۲٤). برای اندازه‌گیری پارامترهای مربوط به تبادلات گازی، قسمت میانی بالاترین برگ بوته از هر تیمار در اتاقک شیشه‌ای انبرک دستگاه قرار داده شد و پس از ثبات شرایط درون اتاقک، داده‌های مربوط ثبت شد. کارآیی مصرف آب از طریق تقسیم مقدار فتوسنتز خالص بر تبخیر و تعرق محاسبه شد. میزان کارایی مصرف آب فتوسنتزی از تقسیم میزان فتوسنتز به تعرق محاسبه شد (۲۱). کارایی کربوکسیلاسیون که برخی از پژوهشگران آن را معادل هدایت مزوفیلی در نظر گرفته‌اند از تقسیم میزان فتوسنتز به دی‌اکسیدکربن درون‌سلولی به‌دست آمد (۲٦).

1. Infrared Gas Analyzer (IRGA)

تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS انجام شد و برای مقایسه میانگین‌ها ازآزمون چند دامنه‌ای دانکن استفاده گردید.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد همه پارامترهای اندازه‌گیری‌شده در سطح یک درصد به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر اثرات اصلی خشکی و گلایسین‌بتائین قرار گرفتند، درحالی‌که اثر متقابل خشکی در گلایسین‌بتائین به‌جز هدایت روزنه‌ای در بقیه پارامترها معنی‌دار نبود (جدول ۱).

سرعت فتوسنتز

سرعت فتوسنتز به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر تیمارهای آبیاری و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین قرار گرفت (جدول۱). با افزایش تنش خشکی، سرعت فتوسنتز کاهش معنی‌داری پیدا کرد به‌طوری‌که بیشترین و کمترین مقادیر سرعت فتوسنتز به‌ترتیب از تیمار شاهد و تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه به میزان ۱۷/۱۳ و ۵/۳۲ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه به‌دست آمد. محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین توانست سرعت فتوسنتز را به‌طور معنی‌داری نسبت به شاهد افزایش دهد به‌طوری‌که محلول‌پاشی ۵۰ میلی‌مولار گلایسین‌بتائین با ۱۲/۳۹ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه بیشترین و عدم محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین (شاهد) با ۹/۹۲ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه کمترین سرعت فتوسنتز را به خود اختصاص دادند. البته محلول‌پاشی ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار گلایسین‌بتائین از نظر آماری تفاوت معنی‌داری نشان ندادند (جدول ۲). دلیل کاهش فتوسنتز در وضعیت تنش خشکی، بسته شدن روزنه‌ها (محدودیت روزنه‌ای) یا آسیب به مجموعه عوامل بیوشیمیایی تثبیت‌کننده دی‌اکسید کربن است (۲۰). کاهش سرعت فتوسنتز در پژوهش‌های مختلف به‌عنوان مهم‌ترین اثر منفی ناشی از تنش خشکی بیان شده است (۱۹). ژینگ و راجاشکار (۲۷) در تحقیقات خود دریافتند گیاهانی که دچار تنش خشکی بودند نسبت به شاهد جذب دی‌اکسیدکربن به مراتب کمتری داشتند اما با کاربرد گلایسین‌بتائین میزان جذب دی‌اکسیدکربن افزایش پیدا می‌کند. به‌نظر می‌رسد در وضعیت آبیاری مناسب و تنش خشکی، محلول‌پاشی گیاه با گلایسین‌بتائین منجر به افزایش سرعت فتوسنتز می‌شود.

جدول ۱. تجزیه واریانس اثر تنش خشکی و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین بر مؤلفه‌های فتوسنتزی نخود

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات					
		سرعت فتوسنتز	سرعت تعرق	هدایت روزنه‌ای	دی اکسید کربن درون سلولی	کارایی مصرف آب فتوسنتزی	کارایی کربوکسیلاسیون
تکرار	۲	۰/۱۵^{ns}	۰/۰۲۳^{ns}	۰/۰۰٤^{ns}	۱۰۷/۲۷^{ns}	۰/۰۷^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۱^{ns}
تنش خشکی	۳	۲۲۰/٤٥**	۱٤/٥٤**	۲/۱۰۹**	۵۰۹۳۰/۳۵**	۱/۱۹**	۰/۰۰۰٤۸۷**
گلایسین‌بتائین	۲	۲۷/۲۰**	۰/٦٥**	۰/۲۸۹**	۱٦۷۹۸/۰۸**	۳/٤۰**	۰/۰۰۰۰۳۲**
خشکی × گلایسین‌بتائین	٦	۰/ ۲۸^{ns}	۰/۰۱^{ns}	۰/۰۲۸**	۳۷/۰۳^{ns}	۰/۰٤^{ns}	۰/۰۰۰۰۰۱^{ns}
خطای آزمایشی	۲۲	۰/۲٦	۰/۰۱	۰/۰۰۲	۱۳۸/۸۰	۰/۰٤	۰/۰۰۰۰٤٥
ضریب تغییرات (٪)	–	٤/٤۱	۲/٤۸	٤/۲٥	۲/۷۰	۷/۱۲	۵/۵۰

ns و **: نبود اختلاف معنی‌دار و وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد.

سرعت تعرق

اثرات اصلی خشکی و گلایسین‌بتائین به‌طور معنی‌داری سرعت تعرق را تحت‌تأثیر قرار دادند (جدول ۱). مقایسه میانگین داده‌های اثرات ساده تنش خشکی نشان داد که متناسب با تغییرات در میزان فتوسنتز، سرعت تعرق با افزایش سطوح تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش پیدا کرد (جدول ۲). همانند سرعت فتوسنتز، بیشترین و کمترین مقادیر سرعت تعرق به‌ترتیب از تیمار شاهد و تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه به میزان ۵/٤۰ و ۲/٤۹ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه به‌دست آمد. در بین تیمارهای محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین، سطح شاهد بیشترین میزان تعرق (٤/۳۱ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه) را به خود اختصاص داد و با سطوح محلول‌پاشی ۲۵و ۵۰ میلی‌مولار که کمترین میزان تعرق را داشتند و در یک گروه آماری قرار گرفتند؛ تفاوت معنی‌داری نشان داد (جدول۲). کاهش میزان تعرق در شرایط تنش خشکی می‌تواند به‌عنوان مکانیسمی برای حفظ آب برگ و جلوگیری از هدررفتن آن طی تعرق بیان شود (۱٤). کاهش میزان تعرق در تیمارهای تحت تنش به‌علت بسته‌شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای است (۷) که علاوه بر تولید اسید آبسیزیک در ریشه و ارسال آن به برگ‌ها، در اثر کاهش پتانسیل آماسی در برگ نیز به‌وجود می‌آید و به احتمال زیاد از طریق اسید آبسیزیک تولیدشده در خود برگ‌ها عمل می‌کند (۲۸). به‌نظر می‌رسد کاهش تعرق به‌وسیله کاربرد گلایسین‌بتائین با افزایش دی‌اکسید کربن درون‌سلولی و حفظ بیشتر آب درون‌برگی در ارتباط است، به‌طوری که گیاه برای تأمین دی‌اکسید کربن لازم نیازی به باز کردن روزنه‌ها ندارد و دی‌اکسید کربن لازم در دسترس گیاه است.

هدایت روزنه‌ای

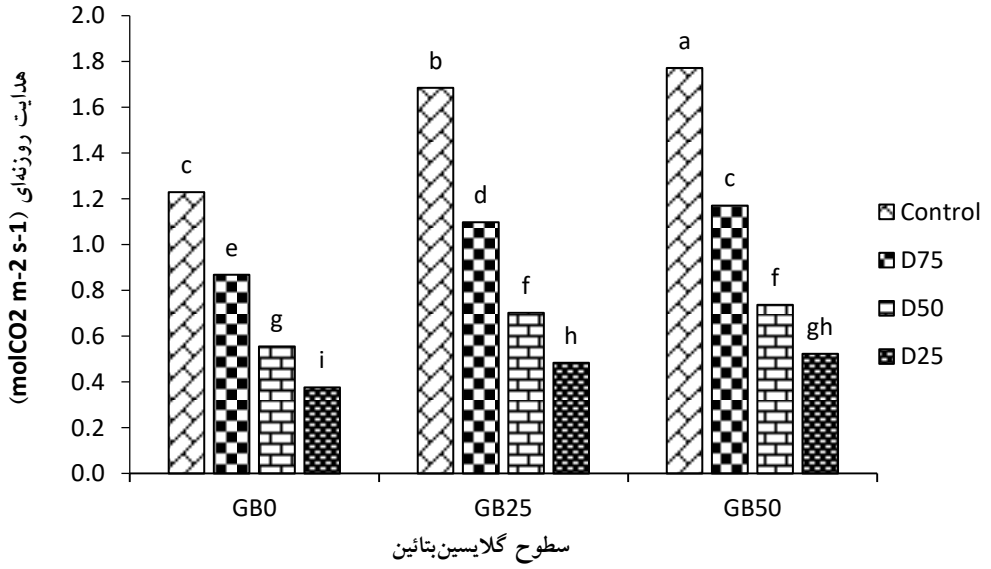
هدایت روزنه‌ای به‌طور معنی‌داری در سطح یک درصد تحت تأثیر اثرات اصلی خشکی و گلایسین‌بتائین و همچنین اثر متقابل خشکی در گلایسین‌بتائین قرار گرفت (جدول ۱). با افزایش شدت تنش خشکی، کاهش معنی‌داری در میزان هدایت روزنه‌ای ایجاد شد به‌گونه‌ای که بیشترین و کمترین مقادیر این صفت به‌ترتیب از تیمار شاهد و تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه به‌میزان ۱/٥٦۲ و ۰/٤٦۱ مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه حاصل شد. در بین تیمارهای محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین، سطح ۵۰ میلی‌مولار بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای (۱/۰٥۱۱ مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه) را داشت که با سطح محلول‌پاشی ۲۵ میلی‌مولار (۰/۹۲۲ مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه) تفاوت معنی‌داری نداشت. کمترین میزان این صفت نیز در تیمار شاهد (۰/۷٥۸ مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) مشاهده شد (جدول ۲). در اثر متقابل خشکی و گلایسین‌بتائین بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای به تیمار شاهد (بدون تنش) در سطح ۵۰ میلی‌مولار گلایسین‌بتائین مربوط بود و کمترین میزان این صفت به تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه) در سطح شاهد (عدم محلول‌پاشی) متعلق بود (شکل ۱). تنظیم روزنه‌ای (کاهش هدایت روزنه‌ای در پاسخ به تنش خشکی) برای حفظ بافت از خسارت پسابیدگی (هدررفت آب) از اهمیت بالایی برخوردار است، به‌ویژه آن‌که این نوع پاسخ در مقایسه با سایر پاسخ‌های بلندمدت (از جمله کاهش سطح برگ) سریع‌تر بوده و در ضمن قابل برگشت است (۱). گلایسین‌بتائین از جمله ترکیباتی است که درون سیتوپلاسم بوده و از دهیدراته شدن و پلاسمولیز سلول‌ها در شرایط بالای اسمزی ممانعت به‌عمل می‌آورد چون میزان باز شدن روزنه تابع وضعیت آبی سلول‌های محافظ است می‌توان انتظار داشت هر تغییری در میزان آب گیاه موجب تأثیر بر باز و بسته شدن روزنه‌ها گردد (۲۵). گزارش شده است که میزان ماده‌سازی دی‌اکسیدکربن و

هدایت روزنه‌ای در غلظت‌های پایین گلایسین‌بتائین (۲۰-۲ میلی‌مولار) بهبود یافت، اما در غلظت‌های بالای گلایسین‌بتائین کاهش یافت و یک رابطه خطی بین ماده‌سازی دی‌اکسیدکربن و هدایت روزنه‌ای وجود دارد (۲۷). تیمار گلایسین‌بتائین باعث منفی‌تر شدن پتانسیل آبی گیاه شده و از این طریق می‌تواند موجب بهبود وضعیت آبی گیاه شود. در این حالت گیاه روزنه‌های خود را باز کرده و تعرق انجام‌شده و دمای گیاه کاهش پیدا می‌کند.

جدول ۲. مقایسه میانگین اثرات ساده تنش خشکی و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین بر مؤلفه‌های فتوسنتزی نخود

تیمار	سرعت فتوسنتز ($\mu molCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	سرعت تعرق ($mmolH_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$)	هدایت روزنه‌ای ($molCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	دی اکسید کربن درون سلولی ($mmolCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	کارایی مصرف آب فتوسنتزی ($\mu molCO_2\ molH_2O^{-1}$)	کارایی کربوکسیلاسیون ($molCO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)
سطوح خشکی						
D100	۱۷/۱۳a	۵/۴۰a	۱/۵۶۲a	۵۳۰/۰۹a	۳/۱۹۱a	۰/۰۳۲a
D75	۱۳/۸۹b	٤/٦٨b	۱/۰٤٦b	٤٥٨/۲۳b	۲/۹۸٤ab	۰/۰۳۰a
D50	۹/۸٦c	۳/٦۲c	۰/٦٦٥c	٤۰۱/۱٦c	۲/۷٤۳b	۰/۰۲٥b
D25	٥/۷۲d	۲/٤۹d	۰/٤٦۱d	۳٥٥/۹۰d	۲/۳٤۳c	۰/۰۱٦c
سطوح گلایسین‌بتائین						
GB0	۹/۹۲b	٤/۳۱a	۰/۷٥۸b	۳۹٤/٥۰b	۲/۲۰۱b	۰/۰۲٤b
GB25	۱۲/٦٥a	۳/۹۸b	۰/۹۹۲a	٤٤۷/۹۷a	۳/۱۰۳a	۰/۰۲۷a
GB50	۱۲/۳۹a	۳/۸٦b	۱/۰٥۱a	٤٦٦/٥۷a	۳/۱٤۲a	۰/۰۲٦ab

در هر ستون و برای هر اثر ساده، حروف غیرمشترک بیان‌کننده تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد هستند.



شکل ۱. اثر تنش خشکی و محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین بر هدایت روزنه‌ای نخود

دی اکسید کربن درون سلولی

اثرات اصلی خشکی و گلایسین‌بتائین به‌طور معنی‌داری دی‌اکسیدکربن درون سلولی را تحت‌تأثیر قرار دادند (جدول ۱). مقایسه میانگین داده‌های اثرات ساده تنش خشکی نشان داد که میزان دی‌اکسیدکربن درون‌سلولی با افزایش سطوح تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش پیدا کرد به‌گونه‌ای‌که بیشترین و کمترین مقادیر دی‌اکسید کربن درون‌سلولی به‌ترتیب از تیمار شاهد و تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه به‌میزان ۵۳۰/۰۹ و ۳۵۵/۹۰ میلی‌مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه به‌دست آمد (جدول ۲). در بین تیمارهای محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین، سطح شاهد (عدم محلول‌پاشی) کمترین میزان دی‌اکسیدکربن درون سلولی را داشت که در گروه آماری جداگانه‌ای نسبت به دو سطح دیگر قرار گرفت (جدول ۲). علت اصلی کاهش میزان دی‌اکسیدکربن درون سلولی در برخی از حبوبات مانند نخود و لوبیا در شرایط تنش خشکی، بسته‌شدن روزنه‌ها به‌منظور کاهش هدررفت آب گزارش شده است (۱۹ و ۳۰). غلظت دی‌اکسیدکربن درون سلولی نشان‌دهنده مصرف یا فقدان دی‌اکسیدکربن در چرخه کالوین است و میزان آسیب به عوامل تثبیت‌کننده آن را نشان می‌دهد. در وضعیت تنش خشکی آسیب واردشده به عوامل بیوشیمیایی تثبیت دی‌اکسیدکربن سبب می‌شود که اسیمیلاسیون دی‌اکسیدکربن کاهش و در نتیجه دی‌اکسیدکربن درون سلولی افزایش یابد (۱۸). با این‌که بسته‌شدن روزنه‌ها در طی تنش خشکی، اتلاف آب را کاهش می‌دهد اما میزان فتوسنتز و دی‌اکسیدکربن درون‌سلولی را کاهش می‌دهد (۱۲).

کارایی مصرف آب فتوسنتزی

اثرات اصلی خشکی و گلایسین‌بتائین به‌طور معنی‌داری کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را تحت‌تأثیر قرار دادند (جدول ۱). روند کاهش کارآیی مصرف آب فتوسنتزی با افزایش شدت تنش مشاهده شد به‌طوری‌که بیشترین و کمترین مقادیر کارآیی مصرف آب فتوسنتزی به‌ترتیب از تیمار شاهد و تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه به‌میزان ۳/۱۹۱ و ۲/۳۴۳ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب به‌دست آمد. محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین توانست کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را به‌طور معنی‌داری نسبت به شاهد افزایش دهد به‌طوری‌که محلول‌پاشی ۵۰ میلی‌مولار گلایسین‌بتائین با ۲/۲۰۱ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مول آب بیشترین و عدم محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین (شاهد) با ۳/۱۴۲ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مول آب کمترین کارآیی مصرف آب فتوسنتزی را به خود اختصاص دادند. البته محلول‌پاشی ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار گلایسین‌بتائین از نظر آماری تفاوت معنی‌داری نشان ندادند (جدول ۲). کاهش کارایی مصرف آب فتوسنتزی با افزایش میزان تنش می‌تواند ناشی از کاهش میزان دی‌اکسیدکربن درون سلولی باشد که بیشتر متأثر از عوامل غیرروزنه‌ای است تا عوامل روزنه‌ای (۱۰).

کارایی کربوکسیلاسیون

کارایی کربوکسیلاسیون به‌طور معنی‌داری در سطح یک درصد تحت تأثیر اثرات اصلی خشکی و گلایسین‌بتائین قرار گرفت (جدول ۱). با افزایش سطوح تنش خشکی، کاهش معنی‌داری در میزان کارایی کربوکسیلاسیون ایجاد شد به‌گونه‌ای که بیشترین و کمترین مقادیر این صفت به‌ترتیب از تیمار شاهد و تیمار ۲۵ درصد نیاز آبی گیاه به‌میزان ۰/۰۳۲ و ۰/۰۱۶ مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه حاصل شد. در بین تیمارهای محلول‌پاشی گلایسین‌بتائین، سطح ۲۵ میلی‌مولار بیشترین میزان کارایی کربوکسیلاسیون (۰/۰۲۷ مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) را داشت که با سطح محلول‌پاشی ۵۰ میلی‌مولار

(۰/۰۲٦ مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه) تفاوت معنی‌داری نداشت. کمترین میزان این صفت نیز در تیمار شاهد (۰/۰۲٤ مول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه) مشاهده شد (جدول ۲). در ارتباط با محدودیت‌های غیرروزنه‌ای گزارش‌شده که عامل اصلی محدودکننده فتوسنتز، کاهش کارایی کربوکسیلاسیون است (٦).

نتیجه‌گیری کلی

مؤلفه‌های فتوسنتزی نظیر سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، هدایت روزنه‌ای، دی‌اکسیدکربن درون سلولی، کارایی مصرف آب فتوسنتزی و کارایی کربوکسیلاسیون، تحت تأثیر تنش خشکی و محلول‌پاشی با گلایسین‌بتائین قرار گرفتند. تنش خشکی تمام مؤلفه‌های ذکرشده را کاهش داد. محلول‌پاشی با گلایسین‌بتائین توانست سرعت فتوسنتز را حتی در شرایط تنش خشکی بهبود بخشد. از این‌رو به‌نظر می‌رسد در شرایط تنش خشکی به‌منظور بهبود مؤلفه‌های فتوسنتزی بهتر است از محلول‌پاشی گلایسن‌بتائین برای تحمل بهتر خشکی در نخود استفاده شود. با توجه به نتایج به‌دست‌آمده محلول‌پاشی ۲۵ و ۵۰ میلی‌مولار از نظر آماری اختلاف معنی‌داری با همدیگر ندارند، بنابراین از نظر اقتصادی توصیه می‌شود که میزان ۲۵ میلی‌مولار گلایسین بتائین استفاده شود.

منابع

۱. حسین‌زاده س.ر.، سلیمی ا.، گنجعلی ع. و احمدپور ر. (۱۳۹۲) تأثیر محلول‌پاشی متانول بر ویژگی‌های فتوسنتزی، فلوئورسانس کلروفیل و محتوای کلروفیل نخود (*Cicer arietinum* L.) تحت تنش خشکی. زیست‌شناسی گیاهی ایران. ۵(۱۸): ۱۳۲-۱۱۵.

۲. عیسوند ح.ر.، آذرنیا م.، نظریان‌فیروزآبادی ف. و شرفی ر. (۱۳۹۰) بررسی اثر جیبرلین و اسید آبسیسیک بر سبز شدن و برخی خصوصیات فیزیولوژیک بذر و گیاهچه نخود در شرایط دیم و آبی. علوم گیاهان زراعی ایران. ٤۲(٤): ۷۹۷-۷۸۹.

3. Agboma M., Jones M.G.K., Peltonen-Sainio P., Rita H. and Pehu E. (1997) Exogenous glycine betaine enhances grain yield of maize, sorghum and wheat grown under two supplementary watering regimes. Agronomy and Crop Science: 178(1): 29-37.
4. Agboma P., Peltonen-Sainio P., Hinkkanen R. and Pehu E. (1997) Effect of foliar application of glycine betaine on yield components of drought stressed tobacco plants. Experimental Agriculture. 33(3): 345-352.
5. Agboma P., Sinclair T., Jokinen K. Peltonen-Sainio P. and Pehu E. (1997) An evaluation of the effect of exogenous glycine betaine on the growth and yield of soybean. Field Crops Research. 54(1): 51-64.
6. Barutcular C., Genc I. and Koc M. (2000) Photosynthetic water use efficiency of old and modern durum wheat genotypes from southeastern Turkey. In Proc. Seminar on durum wheat improvement in the Mediterranean region: New challenges, Series A. 40: 233-238.
7. Bastam N., Baninasab B. and Ghobadi C. (2013) Interactive effects of ascorbic acid and salinity stress on the growth and photosynthetic capacity of pistachio seedlings. Horticultural Science and Biotechnology. 88: 610-616.
8. Feng G., Zhang F., Li X., Tian C., Tang C. and Rengel Z. (2002) Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots. Mycorrhiza. 12: 185-190.
9. Flexas J., Diaz-Espejo A., Galmes J., Kaldenhoff R., Medrano H. and Ribas-Carbo M. (2007) Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO_2 concentration around leaves. Plant, Cell and Environment. 30(10): 1284-1298.
10. Flexas J., Ribas-Carbo M., Diaz-Espejo A., Galmes J. and Medrano H. (2008) Mesophyll conductance to CO2: current knowledge and future prospects. Plant, Cell & Environment. 31(5): 602-621.
11. Gontia N.K. and Tiwari K.N. (2008) Development of crop water stress index of wheat crop for scheduling irrigation using infrared thermometry. Agricultural water management. 95(10): 1144-1152.

12. Karimi S., Yadollahi A., Arzani K., Imani A. and Aghaalikhani M. (2015) Gas-exchange response of almond genotypes to water stress. Photosynthetica 53(1): 29-34.
13. Kawamitsu Y., Driscoll T. and Boyer, J.S. (2000) Photosynthesis during desiccation in an intertidal alga and a land plant. Plant Cell Physiol. 41(3): 344-353.
14. Kimbal B.A., Kobayashi K. and Bindi M. (2002) Responses of agricultural crops to free air CO_2 enrichment. Advances in agronomy. 77: 293-368.
15. Liu Y., Guo X.S., Ma M.S. and Yu X.F. (2018) Maize seedlings response to drought stress and re-watering: abscisic acid, a key regulator of physio-biochemical traits and gas exchange parameters. Pakistan Botany. 50(6): 2131-2139.
16. Meek C., Oosterhuis D. and Gorham J. (2003) Does foliar-applied glycine betaine affect endogenous betaine levels and yield in cotton? Online. Crop Management. doi:10.1094/CM-2003-0804-02-RS. 2(1):0-0.
17. Pérez-Clemente RM., Vives V., Zandalinas S.I., López-Climent M.F., Muñoz V. and Gómez-Cadenas A. (2013) Biotechnological Approaches to Study Plant Responses to Stress. BioMed Research International. 2013: 1-10.
18. Preedy V.R. (2015) Betaine Chemistry, Analysis, Function and Effects. Published by The Royal Society of Chemistry. 445 p.
19. Rahbarian R., Khavari-nejad R., Ganjeali A., Bagheri A. and Najafi F. (2011) Drought stress effects on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and water relations in tolerant and susceptible chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotypes. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica. 53: 47-56.
20. Reddy R., Choityana K.V.A. and Ivekanadan A. (2004) Drought-induced respones of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. Plant physiology.161: 1189-1202.
21. Ritchie S., Nguyen H. and Holaday A. (1990) Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Science. 30: 105-111.
22. Somersalo S., Kyei-Boahen S. and Pehu E. (1996) Exogenous glycine betaine application as a possibility to increase low temperature tolerance of crop plants. Nordisk Jordbruksforskning. 78: 1-10.
23. Subbarao G.V., Johansen C., Slinkard A.E., Nageswara Rao, R.C., Saxena N.P. and Chauhan Y.S. (1995) Strategies for improving drought resistance in grain legumes. Critic. Rev. Plant Sci. 14: 469-523.
24. Sudhakar P., Latha P. and Reddy P.V. (2016) Phenotyping Crop Plants for Physiological and Biochemical Traits. Academic Press. 196 p.
25. Taiz L. and Zeiger E. (2006) Plant Physiology. 4th edition. Publishers Sunderland, Massachusetts.738 p.
26. Tiwari H., Agarwal R. and Bhatt P.(1998) Photosynthesis, stomata resistance and related characteristics as influenced by potassium under normal water supply and water stress condition in rice. Indian Plant Physiology. 3: 314-316.
27. Xing W. and Rajashekar C.B. (1999) Alleviation of water stress in beans by exogenous glycine betaine. Plant Science.148:185-195.
28. Yamori M., Hikosaka K. and Way D.A. (2013) Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. Photosynthesis Research. 13(98): 74-76.
29. Yasmeen R. and Siddiqui Z.S. (2018) Ameliorative effects of Trichoderma harzianum on monocot crops under hydroponic saline environment. Acta Physiologiae Plantarum, 40(1): 4.
30. Zlatev Z.S. and Yordanov I. T. (2004) Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulgharestan Plant Physiology. 30(3-4): 3-18.

Water and Irrigation Management
(Scientific Journal of Agriculture)
(*College of Abouraihan – University of Tehran*)
Vol. 8 ■ No. 2 ■ Autumn & Winter 2019

Effect of drought stress and glycine betaine as foliar application on photosynthesis parameters of chickpea

Seyed Hamzeh Hosseinian[1], Naser Akbari[2*], Hamid Reza Eisvand[3], Omidali Akbarpour[2], Mehri Saeedinia[4]

1. Ph.D. Candidate of Crop Ecology, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorram Abad, Iran.
2. Assistant Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorram Abad, Iran.
3. Associate Professor, Department of Agronomy and Plant Breeding, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorram Abad, Iran.
4. Assistant Professor, Department of Water Engineering, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorram Abad, Iran.

Received: September 09, 2018 Accepted: November 14, 2018

Abstract

Drought is one of the most important factors limiting crop growth and in most phases of plant growth effect is harmful and destructive. Therefore use of practice to reduce its adverse effect is very important. It seems that, through exogenous application of glycine betaine, plant resistance to drought stress can be increased. In order to investigate the effect of drought stress and glycine betaine foliar spraying on photosynthetic parameters of chickpea, a factorial experiment was conducted in a completely randomized block design with three replications in a research greenhouse of the Faculty of Agriculture of Lorestan University in 2017. Drought stress in four levels (control, 75, 50 and 25 of field capacity) and foliar spraying application of glycine betaine in three levels (0, 25 and 50 mM) were applied. The results showed that drought stress significant at 1% level of probability decreased photosynthesis rate, transpiration rate, stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration, photosynthetic water use efficiency and carboxylation efficiency, but glycine betaine notably improved them. Glycine betaine application enhanced the photosynthesis in water-deficit experiencing plants, mostly due to a greater stomatal conductance and carboxylation efficiency of CO_2 assimilation. It could be concluded that spraying glycine betaine (25 mM) improve photosynthetic parameters in drought conditions and induces more water stress tolerance in chickpea.

Keywords: Carboxylation efficiency, Photosynthetic rate, Photosynthetic water use efficiency, Stomatal conductance, Transpiration.

* Corresponding author: nr1332@hotmail.com