تنشهای محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences

مجله تنش های محیطی در علوم زراعی
جلد سوم، شماره اول، نیمه اول ۸۹
۳۵-۴۵

تغییرات شاخص های فیزیولوژیکی ریشه و اندام هوایی نخود (*Cicer arietinum* L.) در واکنش به تنش خشکی

علی گنجعلی[۱]، محمد کافی[۲]، مژگان ثابت تیموری[۳]

۱ و ۲. به ترتیب اعضای هیات علمی پژوهشکده علوم گیاهی و دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد؛
۳. دانشجوی دوره دکتری زراعت دانشگاه فردوسی مشهد

تاریخ دریافت: ۸۹/۵/۱۲؛ تاریخ پذیرش: ۸۹/۱۱/۱

چکیده

آب قابل دسترس، عامل اصلی محدود کننده رشد و تولید محصول درمناطق خشک می‌باشد. نتایج بررسی‌ها مؤید این است که خصوصیات ریشه و اندام هوایی، نقش مؤثری در تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های نخود دارند. در این راستا به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی بر تغییرات شاخص‌های فیزیولوژیکی گیاه نخود، آزمایشی در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. نتایج نشان داد که وزن خشک تجمعی و سرعت رشد محصول در تیمار فراهمی رطوبت (شاهد) به دلیل تداوم رشد رویشی و تولید ماده خشک، نسبت به تنش خشکی با تأخیر به حداکثر خود رسید. در مراحل گل‌دهی و تشکیل غلاف ها، تنش خشکی باعث افزایش معنی‌داری در نسبت ریشه به اندام هوایی شد ($P\leq$۰/۰۱). در شرایط تنش خشکی، سطح برگ در طول دوره تنش به صورت معنی‌داری کمتر از شرایط فراهمی رطوبت بود. در این آزمایش، تفاوت‌های مشاهده شده در مقدار تجمع ماده خشک و CGR عمدتاً به کاهش سطح برگ در تیمار تنش خشکی مربوط می‌شود، زیرا میزان NAR در شرایط تنش خشکی، بدون تغییر باقی ماند. بنابراین در فرایند انتخاب برای بهبود تحمل به خشکی گیاه، وجود تعادل مناسب بین کاهش سطح برگ یک رقم به منظور کاهش تبخیر و تعرق و وجود سطح برگ کافی برای فتوسنتز ضروری است.

واژه‌های کلیدی: خشکی، سرعت رشد محصول، فتوسنتز خالص و ریشه.

مقدمه

نخود (*Cicer arietinum* L.) در دامنه وسیعی از شرایط آب هوایی از نواحی نیمه گرمسیری شبه قاره هند و شمال شرقی استرالیا تا مناطق مدیترانه‌ای غرب آسیا، شمال افریقا، جنوب و جنوب غربی اروپا کشت می‌شود (Leeport et al., 1999). در ایران، نخود در بین حبوبات سرمادوست با سطح زیرکشت ۷۵۵ هزار هکتار و تولید تقریبی ۳۱۰ هزارتن، بیشترین سطح زیر کشت و تولید را به خود اختصاص داده است (FAO, 2007). حبوبات سرمادوست تحت تأثیر دو نوع تنش خشکی متناوب[۱] که در نتیجه قطع متناوب بارندگی‌های زمستانه و بهاره و تنش خشکی انتهایی[۲] که به سبب کاهش رطوبت خاک در مراحل انتهایی رشد اتفاق می افتد، قرار دارند (Pardo et al., 2000; Saxena, 2003; Ganjali and Nezami, 2009). در شرایط خراسان، معمولاً گیاهان پاییزه طی دوره رشد رویشی، با تنش خشکی متناوب و در مرحله رشد زایشی با تنش خشکی نهایی به صورت توأم مواجه می‌شوند (Ganjali and Nezami, 2009).

افزایش سریع سطح برگ در ابتدای رشد گیاه ممکن است برای شرایط خشکی انتهایی سودمند باشد (Ludlow and Munchow, 1990; Hussain et al., 1990; Bagheri et al., 2001) لذا به نظر می‌رسد بتوان از صفات زودرسی (فرار از خشکی) و اجتناب از پسابیدگی (کاهش تعرق یا افزایش جذب آب) در بهبود تحمل به خشکی استفاده نمود (Turner, 2003; Anbessa, 2007). اواخر دوره رشد رویشی تا مرحله رسیدگی، حساس ترین دوره رشدی نخود نسبت به کمبود آب است (Ganjali and Nezami,

1- Intermittent droughts
2- Terminal droughts

نگارنده پاسخگو: علی گنجعلی. پست الکترونیک: **ganjeali@um.ac.ir**

2009; Soltani et al., 2001). افزایش نسبی اختصاص مواد فتوسنتزی به ریشه‌ها و کاهش شاخص سطح برگ، بعنوان مکانیسم مهم سازگاری در شرایط تنش خشکی مطرح است اما تاکنون مشخص نشده است که تخصیص نسبتاً بیشتر مواد فتوسنتزی به ریشه‌ها سبب کاهش عملکرد گیاه در شرایط فوق می‌شود (Bagheri et al., 2001; Saxena, 2003). بسته به شرایط تنش در منطقه هدف (زمان و شدت تنش)، بعضی صفات انطباق پذیر[1] می‌توانند به عنوان صفات بهبود دهنده عملکرد در شرایط تنش خشکی مورد توجه قرار گیرند. واضح است این صفات بایستی گیاه را در مقابل تنش خشکی که معمولا هر ساله در مرحله معینی از رشد اتفاق می افتد، حمایت نماید. به طور مثال درجه معینی از زودرسی یک راهبرد موثر اصلاحی برای افزایش ثبات عملکرد در مناطق مدیترانه ای است (Cattivell, 2007). جایی که محصولاتی مانند نخود و عدس اغلب با تنش خشکی انتهایی مواجه می‌شوند (Ganjali and Nezami, 2009).

از بین تمام خصوصیات مربوط به خشکی، بیشترین توجه به سمت ریشه معطوف شده است. Sing et al., (2000) بیان داشتند که در نخود قابلیت توارث صفات ریشه بسیار کم بوده و لذا اثر عوامل محیطی در بروز این صفت شدید است. در ایکریست[2] مشاهده شده است که رشد بیشتر ریشه‌ها و انشعابات آن در گیاهچه‌های نخود با مقاومت به خشکی گیاه ارتباط دارد، بنابراین از تکنیک کشت در شن برای به‌گزینی ارقام مقاوم به خشکی استفاده شده است. همچنین صفت کوچکی اندام برگ (برگچه‌های ضخیمتر) در نخود از توارث‌پذیری ساده‌ای برخوردار است و با توجه به مفید بودن این صفت در مقاومت به خشکی، در حال حاضر استفاده از آن به عنوان روش به گزینی مزرعه‌ای در حال بررسی است (ICRISAT, 1990). بررسی صفاتی مانند طول، سطح و حجم ریشه و روابط بین آنها به منظور تعیین ظرفیت جذب آب از طریق ریشه ضروری است (Sing et al., 2000; Bangal et al., 1988). Sing et al. (2000) بیان داشتند گیاهانی که طول ریشه اصلی، تعداد ریشه‌های جانبی، تراکم طول ریشه[3] و نسبت ریشه به اندام هوایی بالاتری دارند نسبت به گیاهانی که این ویژگی را ندارند، مقاومت و تحمل بیشتری به کم آبی و تنش خشکی نشان می دهند. Hurd (1974) اظهار داشت سرعت بالای رشد در مراحل اولیه زندگی گیاه ذخایری را برای گیاه مهیا می‌کند که ممکن است گیاه را در دوره‌های بعدی که با خشکی مواجه شود حمایت نماید. این ویژگی حتی در بهبود عملکرد، بخصوص در گیاهان غیر مقاوم به خشکی مؤثر است.

اعتقاد اغلب متخصصین بر این است که حداکثر عمق ریشه در نخود ژنتیکی است اما در عین حال تحت تأثیر عوامل محیطی نیز قرار می‌گیرد (Pardo et al., 2000; Saxena, 2003; Krishnamurthy et al., 2003). Sing et al. (2000) در بررسی ۳۰ ژنوتیپ نخود در مرحله گل‌دهی تنوع ژنتیکی زیادی را از نظر وزن خشک و توزیع ریشه‌ها در لایه ۳۰ سانتی‌متری سطح خاک مشاهده کردند. Sheldrake and Saxena (1979) با مقایسه رشد یک رقم زودرس با یک رقم نسبتاً دیررس نخود، مشاهده کردند که عمق بیشتر سیستم ریشه در اواخر رشد گیاه سبب تأخیر در پیری برگ‌ها شد. نتایج دیگر آزمایش‌ها (Huang and Gao, 2000; Hoogenboon et al., 1987) نیز نشان داد با توجه به اینکه جذب کارآمد آب توسط ریشه یک مشخصه مهم برای مقاومت به خشکی است، لذا گیاهانی که در ابتدای فصل رشد نسبت ریشه به اندام هوایی بالاتری دارند در دوره‌های بعدی وقوع تنش از قابلیت بیشتری برای حفظ فشار تورگر و متعاقب آن بهبود سرعت فتوسنتز برخوردارند. ضمن اینکه ثبات عملکرد به توانایی ریشه‌ها برای جذب آب و عناصر غذایی موجود در خاک بستگی دارد و این خاصیت تنها از طریق مکانیسم‌های سازگاری مرتبط با ریشه و اندام‌های هوایی حاصل خواهد شد (Sing et al., 2005).

با توجه به شواهد فوق، درک صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک مرتبط با مقاومت به خشکی ریشه و اندام هوایی برای فهم بیشتر مکانیسم‌های مقاومت به خشکی در گیاه و دستیابی به منابع ژنتیکی آن برای برنامه‌های اصلاحی ضروری است. لذا مطالعه حاضر با هدف بررسی تأثیر خشکی بر صفات فیزیولوژیکی ریشه و اندام هوایی نخود انجام شده است.

1- Adaptive
2- International Crop Research Institute for the Semi-Arid Tropics(ICRISAT)
3- Root Length Density (RLD)

مواد و روش‌ها

این مطالعه در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد انجام شد. ۲۰ ژنوتیپ نخود از مناطق مختلف کشور که کشت نخود در آن مناطق انجام می شود، انتخاب شدند. به منظور سهولت مطالعهٔ ریشه از نظر جمع‌آوری، شستشو و اندازه‌گیری صفات مربوط به آن، از ماسه شسته شده به عنوان بستر کاشت و از محلول غذایی هوگلند برای تغذیه گیاهچه‌ها استفاده شد. آزمایش بصورت فاکتوریل در قالب بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. هر واحد آزمایشی از یک لوله پلاستیکی به ارتفاع ۱۰۰ سانتی‌متر و قطر ۱۰ سانتی‌متر تشکیل شد. در هر واحد آزمایشی ۴ عدد بذر ضدعفونی شده کشت شد که پس از سبز شدن به دو گیاهچه کاهش یافت. پس از مرحله گیاهچه‌ای، ژنوتیپ‌ها در دو شرایط تنش خشکی (۲۵ درصد ظرفیت زراعی) و فراهمی رطوبت (شاهد) قرار گرفتند. در تیمار تنش خشکی میزان رطوبت خاک در طول آزمایش به اندازه ۲۵ درصد ظرفیت زراعی نگهداری شد. کنترل میزان رطوبت از طریق توزین روزانه لوله‌های پلاستیکی شاهد که برای این منظور در نظر گرفته شده بودند و محاسبه کسری آب مورد نیاز تا ظرفیت زراعی و نیز ۲۵ درصد آن، انجام شد. به منظور بررسی شاخص‌های رشد، نمونه‌ها در ۴ مرحله رشد شامل مراحل گیاهچه‌ای، گل‌دهی، تشکیل غلاف‌ها و پرشدن دانه‌ها ، مورد بررسی قرار گرفتند. در هر مرحله رشد، نمونه‌ها از لوله‌های پلاستیکی خارج شده و به دو بخش ریشه و اندام‌های هوایی تقسیم شدند. به منظور جلوگیری از پلاسیدگی، ریشه‌ها پس از شستشو بلافاصله به یخچال منتقل شدند. اندام‌های هوایی نیز به دو بخش برگ و ساقه تفکیک شده و پس از اندازه گیری های صفات مورد نظر، به مدت ۴۸ ساعت در آون ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند و سپس وزن خشک نمونه‌ها با ترازوی AND مدل GT-300 با دقت ۰/۰۰۱ گرم تعیین شد.

صفاتی مانند مجموع طول ریشه‌ها[1] (TRL) ، حجم ریشه[2] (RV)، وزن خشک ریشه[3] (RDW) ، سطح برگ[4] (LA)، وزن خشک برگ[5] (LDW) ، وزن خشک ساقه[6] (SDW) و نسبت‌های بین وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام‌های هوایی[7] و چگالی ریشه (نسبت وزن خشک ریشه به حجم ریشه)[8] در هر چهار مرحله ذکر شده اندازه‌گیری و و محاسبه شدند. سطح برگ و سطح ریشه در مرحله گیاهچه‌ای با استفاده از دستگاه دلتاتی اسکن[9] تعیین شد و و حجم ریشه به روش تعیین اختلاف حجم آب محاسبه گردید. تجزیه واریانس، تجزیه رگرسیونی و تعیین ضرایب رگرسیون و کورولاسیون مشاهدات توسط نرم‌افزارهای آماری MSTAT-C، Excel، و JMP انجام شد.

محاسبه شاخص‌های رشد شامل وزن خشک کل گیاه (TDW)، سرعت رشد محصول (CGR)، سرعت رشد نسبی کل گیاه (RGR)، سرعت رشد نسبی ریشه (RGRR) و سرعت فتوسنتز خالص (NAR) بر اساس درجه روزهای رشد[10] (GDD) با استفاده از نرم‌افزار JMP مطابق روش Karimi and Siddigiue (1991) محاسبه شد. مقادیر لحظه‌ای پارامترهای مورد آزمایش بر اساس معادلات زیر که در آن a، b و c ضرایب معادله رگرسیون هستند، تعیین گردید. نظر به اینکه هدف اصلی از این آزمایش بررسی تغییرات صفات مورفوفیزیولوژی گیاه نخود در مراحل مختلف فنولوژی در واکنش به تنش خشکی است و نیز به جهت سهولت انجام کار و مقایسات ، از میانگین داده های مربوط به ژنوتیپ های مورد مطالعه برای هر صفت استفاده شد.

$$TDW = e^{a+bt+c(t-964)^2} \quad (۱)$$

$$CGR = \frac{d(TDW)}{dt} \quad (۲)$$

$$RGR = \frac{d(TDW)}{dt} \cdot \frac{1}{TDW} \quad (۳)$$

$$RGRR = \frac{d(RDW)}{dt} \cdot \frac{1}{RDW} \quad (۴)$$

$$NAR = \frac{d(TDW)}{dt} \cdot \frac{1}{LAI} \quad (۵)$$

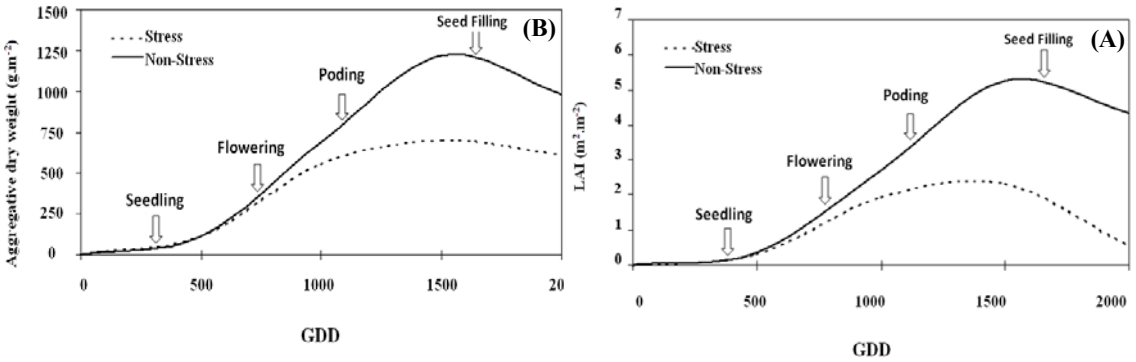
$$GDD = \sum \frac{(TMax + TMin)}{2} - TBase \quad (۶)$$

1- Total Root Length (TRL)
2- Root Volume (RV)
3- Root Dry Weight (RDW)
4- Leaf Area (LA)

5- Leaf Dry Weight (LDW)
6- Stem Dry Weight (SDW)
7- Root dry weight / Shoot dry weight (Root/Shoot)
8- Root Dry Weight / Root Volume (RDW / RV)
9- Δ T Scan
10- Growing Degree Days

نتایج و بحث

تغییرات شاخص سطح برگ و وزن خشک برگ گیاه نسبت به زمان در شکل ۱-الف نشان داده شده است. در هر دو تیمار تنش خشکی و شاهد افزایش سطح برگ تا شروع پر شدن دانه‌ها ادامه یافت، لیکن پس از این مرحله، احتمالاً تخصیص بیشتر مواد فتوسنتزی به غلاف‌ها و دانه‌های در حال پر شدن و همچنین زردی و ریزش برگ‌های تحتانی، باعث کاهش شاخص سطح برگ گیاه شد. در تیمار شاهد، سطح برگ در سرتاسر فصل رشد به دلیل فراهمی رطوبت و تأمین فشار تورگر لازم برای رشد و توسعه برگ، بیشتر از تنش خشکی بود. نتایج مطالعات Neumann (1995) نیز نشان داد که در شرایط تنش خشکی، سطح برگ‌ها به دلیل بسته شدن روزنه‌ها و کاهش فشار تورژسانس سلول‌های برگ کاهش می یابد. Lecoeur and Sinclair (1996) بیان داشتند فرایندهای وابسته به حجم سلول، مانند رشد برگ و سرعت تبادل CO_2 که وابسته به حجم سلول‌های محافظ و آماس سلولی هستند، نسبت به سایر فرآیندهای گیاهی، به کمبود آب حساس تر می‌باشند. بنابراین تنش خشکی منجر به کاهش شاخص سطح برگ و متعاقب آن تولید اسیمیلات در گیاه می‌شود. ضمن این‌که الگوی تغییرات وزن خشک برگ، به دلیل همبستگی مثبت بسیار زیاد میان تغییرات سطح برگ و وزن خشک برگ، متأثر از الگوی تغییرات سطح برگ می‌باشد ($r = ۰/۹۶$). وزن خشک ساقه نیز با گذشت زمان و دریافت درجه روزهای رشد، افزایش یافت، بطوری که در هر دو تیمار تنش و بدون تنش، وزن خشک ساقه تا مرحله پر شدن دانه‌ها افزایش یافته و پس از آن احتمالاً به دلیل انتقال مجدد مواد ذخیره شده در ساقه به غلاف‌ها و دانه‌های در حال رشد، کاهش یافته است. کاهش بیشتر وزن خشک ساقه در تیمار شاهد نسبت به تیمار تنش خشکی می‌تواند به دلیل ذخیره بیشتر مواد فتوسنتزی در تیمار شاهد و سپس انتقال بیشتر از این اندام به دانه‌های در حال رشد باشد (شکل ۱-الف).



شکل ۱. تغییرات شاخص سطح برگ (A)،وزن خشک تجمعی (B)، گیاه نخود نسبت به درجه روزهای رشد در شرایط تنش خشکی و فراهمی رطوبت

Fig. 1. Changes of LAI (A) and cumulative dry weight (B) of chickpea plant in response to GDD under drought stress and non-stress conditions.

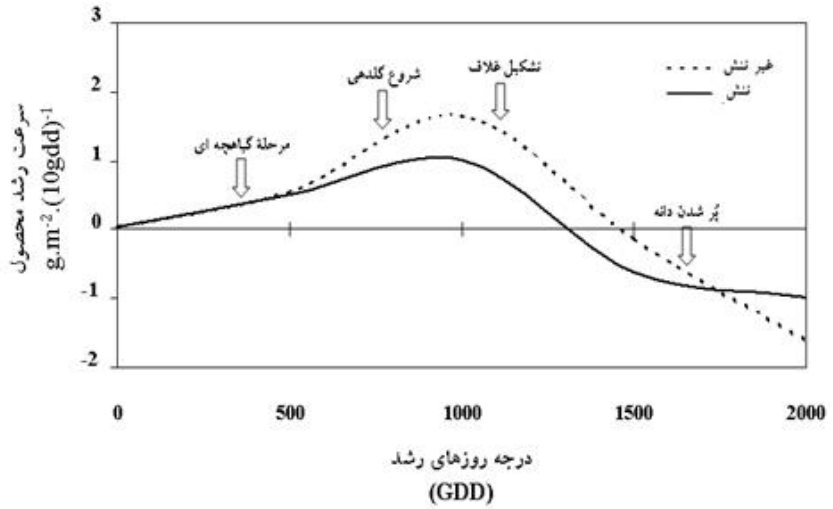
تغییرات وزن خشک کل

وزن خشک تجمعی یکی از مؤلفه‌های اصلی در تجزیه رشد گیاه بوده و متأثر از میزان فراهمی آب در محیط ریشه می‌باشد. نتایج این مطالعه نشان داد به استثنای مراحل اولیه رشد (تا ۵۰۰ درجه روز رشد) که تغییرات وزن خشک تجمعی در تیمار تنش و شاهد منطبق و مساوی هستند، در سایر مراحل به دلیل فراهمی رطوبت و درنتیجه مهیا بودن شرایط رشدی در تیمار شاهد، وزن خشک کل بطور معنی-داری بیش از تنش خشکی است (شکل۱ب). یکی از دلایل کاهش وزن خشک تجمعی در شرایط تنش خشکی، کاهش سطح فتوسنتز کننده برگ متعاقب کاهش آماس سلولی می‌باشد. حداکثر وزن خشک تجمعی در تیمار شاهد به

دلیل تداوم رشد رویشی و تولید ماده خشک، پس از دریافت ۱۵۰۰ درجه روز رشد و در تیمار خشکی در ۱۳۰۰ درجه روز رشد مشاهده شد. Neumann (1995) اظهار داشت نخستین پاسخ گیاه به تنش خشکی متعاقب بسته شدن روزنه‌ها، کاهش رشد برگ‌ها و در نتیجه کاهش تولید اسیمیلات خواهد بود که در نهایت باعث کاهش وزن خشک کل گیاه می‌شود.

تغییرات سرعت رشد محصول (CGR)

نتایج نشان داد که سرعت رشد محصول در مراحل اولیه رشد، در هر دو تیمار شاهد و تیمار تنش خشکی مشابه بود. یکنواختی سرعت رشد محصول در روزهای اولیه پس از کاشت می تواند به رشد هتروترفی گیاهچه‌ها و نیاز آبی پایین آنها در مراحل اولیه رشد گیاهچه‌ای مربوط شود. لذا تغییرات مورفوفیزیولوژیک ناشی از تنش خشکی در ابتدای رشد سریع گیاه (بعد از دریافت ۵۰۰ درجه روز رشد) قابل مشاهده است (شکل۲). مقدار CGR در تیمار تنش خشکی نسبت به تیمار شاهد در طول فصل رشد کمتر بود که می‌تواند به دلیل افزایش نیاز آبی گیاه در این مرحله از رشد باشد. افزایش مصرف آب توسط گیاه باعث کاهش رطوبت موجود در خاک و القاء تنش خشکی در گیاه شده و در نهایت تشدید فرآیندهای مربوط به مقابله با تنش خشکی را موجب می‌شود. نتیجه این شرایط اختلال در فرایندهای طبیعی گیاه برای تولید اسیمیلات و نهایتاً کاهش سرعت رشد محصول می‌باشد. سرعت رشد محصول در تیمار تنش خشکی و فراهمی رطوبت تقریبا همزمان ولی با مقادیر متفاوت (به ترتیب به میزان ۱و ۵ /۱ گرم در متر مربع به ازای هر ۱۰ درجه روز رشد) پس از دریافت ۱۰۰۰ درجه روز رشد به حداکثر مقدار خود رسیدند. کاهش سرعت رشد محصول نسبت به درجه روزهای رشد، در محیط تنش نسبت به شرایط بدون تنش، سریعتر آغاز شد که احتمالا این موضوع به کمبود فشار تورژسانس، بسته شدن روزنه‌ها، کاهش سطح برگ و نهایتاً افت جذب عناصر غذایی در محیط تنش مربوط می‌شود. این شرایط منجر به کاهش سطح فتوسنتز کننده و کارایی اندام‌های فتوسنتزی برای تولید مواد فتوسنتزی می‌شود که نتیجه آن کاهش تولید ماده خشک و کاهش سرعت رشد محصول در تیمار تنش خشکی است (Neumann, 1995; Pardo, et al., 2000).



شکل ۲. تغییرات سرعت رشد محصول نسبت به درجه روزهای رشد در شرایط تنش خشکی و فراهمی رطوبت.

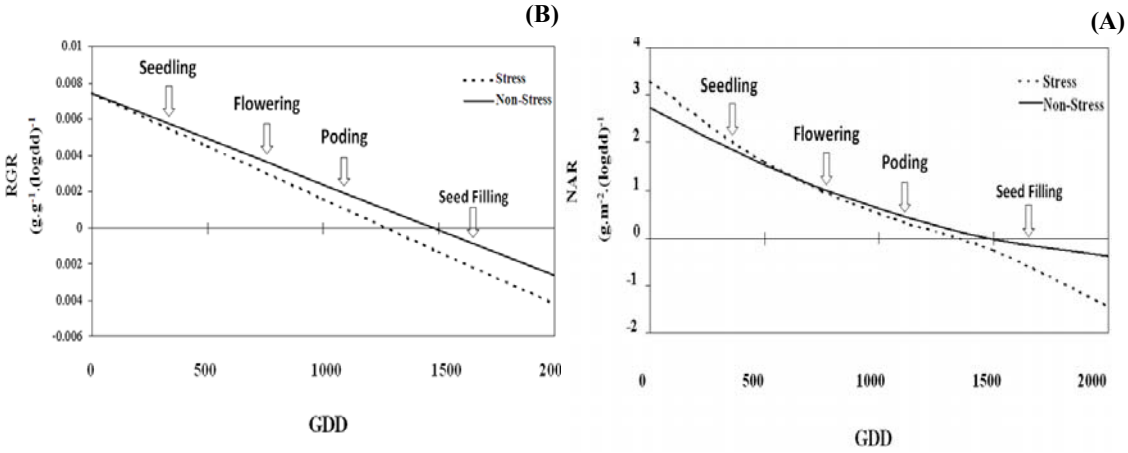
Fig. 2. Fluctuations of CGR of chickpea plant in response to GDD in drought stress and non-stress conditions.

تغییرات اسیمیلاسیون خالص (NAR)

روند تغییرات NAR در طول دوره رشد گیاه کاهشی و درهر دو تیمار مشابه بود (شکل ۳ الف). با توجه به اینکه اختلاف میان تیمارهای آزمایشی در تجمع ماده خشک و سرعت رشد محصول پس از آغاز رشد زایشی نمایان است، شاید بتوان چنین استدلال کرد که تأثیر منفی تنش خشکی در تولید بیوماس و کاهش سرعت رشد محصول در گیاه نخود، می تواند به کاهش شدید سطح برگ گیاه در مواجه با تنش خشکی مربوط شود. چنین به نظر می‌رسد که کاهش سطح برگ، کاهش سایه‌اندازی و رقابت ضعیف برای جذب نور نسبت به تیمار شاهد، به رغم کاهش تولید اسیمیلات در گیاه، مانع از افت سریع NAR در تیمار تنش خشکی شده است. Saxena et al. (2003) در بررسی واکنش سه ژنوتیپ نخود به افزایش غلظت CO_2 تا ۳۰ درصد سطح معمول، مشاهده کردند که به دلیل افزایش سطح برگ به میزان ۳/۲ برابر، وزن ماده خشک بطور متوسط ۲/۵ برابر نسبت به سطح معمول CO_2 افزایش یافت، بدون اینکه تغییری در سرعت اسیمیلاسیون خالص بوجود آمده باشد. به نظر می‌رسد در انتهای فصل رشد، زردی و ریزش سریع برگ‌ها در تیمار تنش خشکی باعث کاهش شدید NAR شده است.

تغییرات سرعت رشد نسبی گیاه (RGR)

روند تغییرات سرعت رشد نسبی گیاه نخود در شرایط تنش خشکی و فراهمی رطوبت (شکل۳ ب) نشان داد که غالباً با افزایش سن گیاه، سرعت رشد نسبی بطور خطی کاهش می‌یابد. این شرایط به دلیل افزایش بافت های ساختمانی غیر فعال در فرآیندهای متابولیکی است که سهمی در تولید گیاه ندارند. بعلاوه سایه‌اندازی برگ‌های جدید و افزایش سن برگ‌های بخش زیرین سایه انداز گیاهی از دلایل دیگر کاهش مقدار سرعت رشد نسبی است. به نظر می‌رسد که شیب کاهش سرعت رشد نسبی به دلیل سرعت بیشتر کاهش تولید ماده خشک در تیمار تنش خشکی نسبت به تیمار شاهد است.

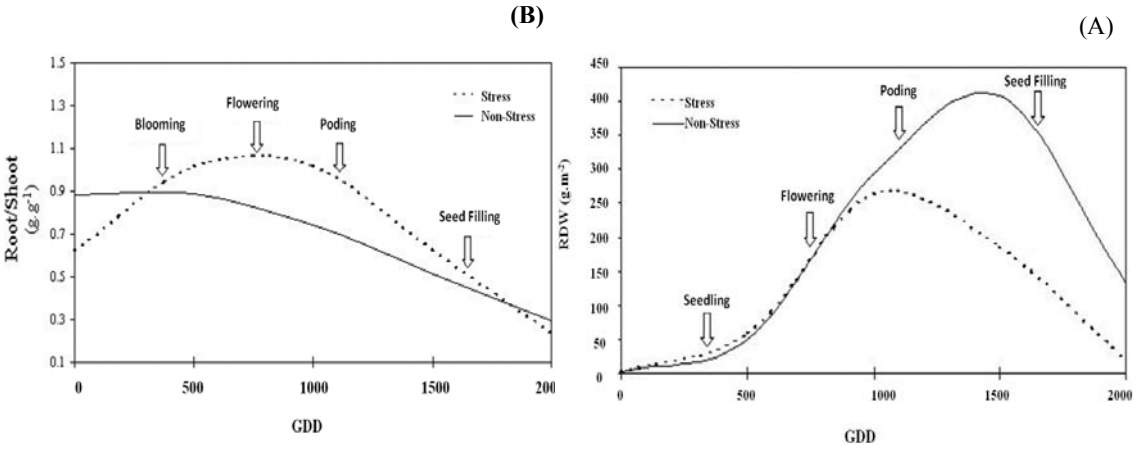


شکل ۳. تغییرات سرعت اسیمیلاسیون خالص (A) و سرعت رشد نسبی (B) گیاه نخود نسبت به درجه روزهای رشد در شرایط تنش خشکی و فراهمی رطوبت

Fig. 3. Fluctuations of NAR (A) and RGR (B) of chickpea plant in response to GDD under drought stress and non-stress condition.

وزن خشک ریشه (RDW)

نتایج حاصل از تجزیه رگرسیونی صفات مربوط به ریشه نشان داد که وزن خشک ریشه، همبستگی معنی‌داری با حجم و طول ریشه اصلی دارد (به ترتیب r = ۰/۵۶ و ۰/۴۵ = r). گرچه وزن خشک ریشه در تیمار تنش تا ۱۰۰۰ درجه روز رشد روند افزایشی داشت، ولی با افزایش سن گیاه به تدریج از وزن خشک ریشه کاسته شد (شکل۴-الف). اما در تیمار شاهد وزن خشک ریشه حتی پس از مرحله تشکیل غلاف‌ها (۱۵۰۰ درجه روز) نیز افزایش یافت.



شکل ۴. تغییرات وزن خشک تجمعی ریشه (A) و نسبت وزن خشک ریشه به ساقه (B) گیاه نخود نسبت به درجه روزهای رشد در شرایط تنش خشکی و فراهمی رطوبت.

Fig. 4. Fluctuation of RDW (A) and root/shoot ratio (B) of chickpea plant in response to GDD under drought stress and non-stress conditions.

به نظر می‌رسد افزایش سطح برگ و تداوم آن موجب تأمین مواد فتوسنتزی مورد نیاز ریشه و اندام‌های هوایی شده باشد، اما با آغاز پرشدن دانه‌ها میزان وزن خشک ریشه به دلیل کاهش تخصیص اسیمیلات به ریشه و یا انتقال مجدد مواد غذایی از ریشه به سمت اندام‌های زایشی، کاهش یافته است. Lu and Neumann (1998) در مطالعه تأثیر تنش خشکی بر خصوصیات فیزیولوژیک چند گیاه زراعی بیان نمودند که با افزایش تداوم تنش، همزمان با کاهش فتوسنتز برگ و افزایش نیاز به قند برای تنظیم اسمزی سلول، دسترسی به مواد فتوسنتزی کاهش یافته و در نتیجه رشد ریشه متوقف خواهد شد. واکنش رشد ریشه متأثر از شدت تنش، گونه گیاهی و مرحله فنولوژی گیاه است، به طوری که تنش خشکی باعث کاهش رشد و نمو ریشه نسبت به شرایط فراهمی رطوبت می‌شود، لیکن زمان آغاز محدودیت رشد، به زمان دریافت مواد فتوسنتزی توسط ریشه‌ها بستگی دارد (Ludlow and Munchow, 1990; Fageria et al., 2006; Hoogenboon, 1987; Saxena, 2003).

در شرایط تنش، کاهش سطح برگ، بسته شدن روزنه‌ها، کاهش جذب و انتقال آب و عناصر غذایی به دنبال کاهش رطوبت در منطقه ریشه و بطور کلی بکارگیری مکانیسم‌های تحمّل و مقاومت به خشکی توسط گیاه از یک طرف منجر به کاهش تولید و انتقال اسیمیلات به ریشه‌ها شده است، درمقابل افزایش تقاضا برای دریافت اسیمیلات توسط دانه‌های در حال رشد باعث شده است که ویژگی‌هایی مثل حجم و وزن خشک ریشه به شدت تحت تأثیر قرار گرفته و از نظر کمّی کاهش یابند.

نسبت بیوماس ریشه به اندام‌های هوایی (Root/Shoot)

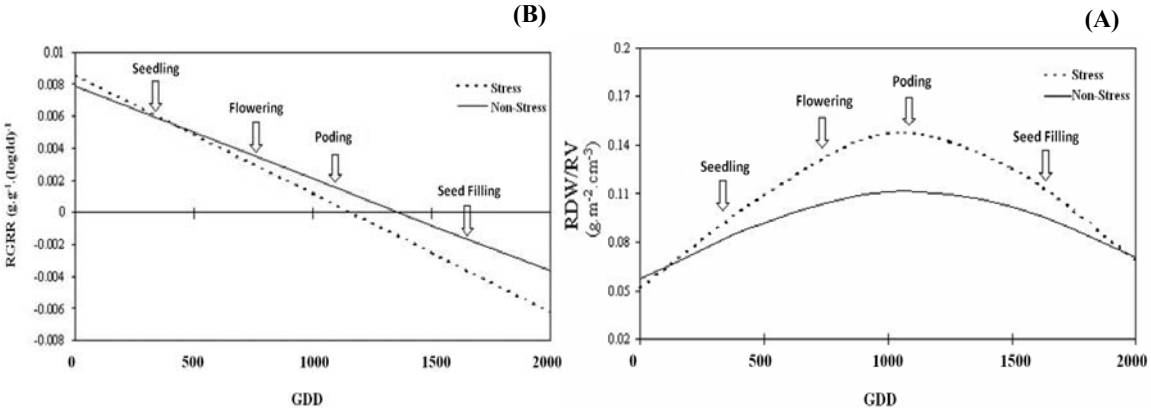
نتایج نشان داد که نسبت ریشه به اندام هوایی در تیمار تنش خشکی تا مرحله تشکیل غلاف‌ها افزایش یافت. ولی در تیمار شاهد، در فاصله زمانی ۲۰۰ تا ۱۰۰۰ درجه روز رش د(مرحله گیاهچه‌ای تا انتهای گل‌دهی) تقریباً ثابت و پس از آن به شدت کاهش یافت. در این رابطه تفاوت‌های معنی‌داری میان ژنوتیپ‌های مورد بررسی قابل مشاهده بود. این نتایج می‌تواند به دلیل کاهش بیوماس ریشه و اختصاص بیشتر مواد فتوسنتزی به اندام‌های هوایی باشد (شکل ۴ب). در مرحله گل‌دهی و تشکیل غلاف‌ها، تنش خشکی به صورت معنی‌داری نسبت ریشه به اندام هوائی را افزایش داد ($P<۰/۰۱$)، به طوری که نسبت ریشه به اندام هوایی در مراحل فنولوژی فوق به ترتیب از ۰/۸۳ و ۰/۷۱ در تیمار شاهد به ۱/۱۳ و ۰/۹۰ در تیمار تنش خشکی افزایش یافت. تأثیر تنش خشکی در مرحله پر شدن دانه‌ها معنی‌دار نبود ($P <۰/۰۵$).

با توجه به این‌که ریشه‌ها نسبت به اندام‌های هوایی به منبع رطوبت نزدیک‌تر هستند، لذا کمبود فشار تورگر برای توسعه اندام‌های هوایی نسبت به ریشه‌ها سریع‌تر رخ می‌دهد. بنابراین می‌توان افزایش نسبت ریشه به اندام

هوایی را به توسعه بیشتر ریشه در مراحل اولیه رشد برای جذب حداقل آب قابل دسترس و کمبود فشار تورگر برای گسترش و توسعه اندام‌های هوایی در تیمار تنش خشکی مربوط دانست. این در حالی است که فراهمی رطوبت در تیمار شاهد باعث افزایش بیوماس اندام‌های هوائی نسبت به ریشه و کاهش نسبت ریشه به اندام هوائی در مقایسه با شرایط تنش خشکی شده است. مطالعات Clements (1964) و Hoogenboon et al. (1987) نشان داد که در شرایط تنش خشکی نسبت ریشه به اندام هوایی در غالب گیاهان افزایش می‌یابد و دلیل اصلی آن، کاهش بیشتر رشد اندام‌های هوایی نسبت به ریشه است. از آنجایی که نسبت بالاتر ریشه به اندام‌های هوایی باعث بهبود توان گیاه برای افزایش تحمل به خشکی می‌شود، لذا اغلب متخصصین فیزیولوژی این نسبت را به عنوان یک معیار مناسب برای گزینش ژنوتیپ های مقاوم به خشکی معرفی می‌نمایند (Hussain, 1990; Sing et al., 2000). البته شواهدی بسیار زیادی وجود دارد که افزایش بیشتر رشد ریشه‌ها در شرایط تنش خشکی را مستقل از اندام‌های هوایی نشان می‌دهد (Neumann, 1995; Krishnamurthy et al., 2003).

تغییرات چگالی ریشه (RDW/RV)

در هر دو شرایط تنش خشکی و شاهد، چگالی ریشه تا دریافت حدود ۱۳۰۰ درجه روز افزایش و پس از آن به طور یکنواخت کاهش یافت (شکل۵-الف). در تیمار تنش خشکی، کاهش حجم ریشه باعث افزایش چگالی ریشه نسبت به شاهد شده است. در پایان دوره رشد، کاهش وزن خشک ریشه بیش از کاهش حجم آن بود، که نتیجه آن کاهش چگالی ریشه می‌باشد.



شکل ۵. تغییرات چگالی ریشه (A) و تغییرات سرعت رشد نسبی ریشهٔ گیاه نخود (B) نسبت به درجه روزهای رشد در شرایط تنش خشکی و فراهمی رطوبت

Fig. 5. Fluctuations of RDW/RV (A) and RGRR of chickpea plant in response to GDD under drought stress and non-stress conditions.

تغییرات سرعت رشد نسبی ریشه (RGRR)

سرعت رشد نسبی ریشه مشابه سرعت رشد نسبی گیاه تا پایان دوره رشد گیاه با شیب نسبتاً تندی کاهش یافت (شکل ۵-ب). تغییر اولویت انتقال اسیمیلات به اندام‌های زایشی با شروع تشکیل غلاف ها، علت اصلی کاهش سرعت رشد نسبی ریشه است. در شرایط تنش خشکی گیاه با محدودیت تولید اسیمیلات مواجه می‌شود که نتیجه آن افزایش شیب کاهش سرعت رشد نسبی ریشه است. با افزایش دورهٔ تنش خشکی، به دلیل حذف بیشتر و سریع‌تر بافت‌های فعال متابولیکی، اختلاف سرعت رشد نسبی ریشه بین دو تیمار افزایش یافت. بنابراین انتظار می‌رود تولید بیوماس ریشه در تیمار تنش خشکی نسبت به شاهد کمتر باشد.

به نظر می‌رسد ژنوتیپ‌ها در مرحله گیاهچه‌ای، در ویژگی‌هایی مانند وزن خشک ریشه، نسبت ریشه به اندام‌های هوایی و چگالی ریشه نسبت به سایر صفات مربوط به ریشه تنوع کمتری دارند. به طوری که دامنه تغییر این صفات در ژنوتیپ‌های مورد بررسی به ترتیب برابر ۰/۰۳۹، ۰/۸۸ و ۰/۰۸۵ گرم بر سانتی‌متر مکعب می‌باشد و به ترتیب اختلافی معادل ۲/۴، ۲/۸ و ۲/۲ برابر بین ژنوتیپ های برتر و ضعیف تر قابل مشاهده است (داده ها نشان داده نشده است).

نتیجه گیری

نخود در مناطقی کشت می‌شود که رطوبت خاک محدود کننده است. در این راستا سیستم های کارآمد ریشه‌ای برای جذب حداکثر آب محدود موجود در خاک می‌تواند در ثبات عملکرد مؤثر باشد. چرا که ثبات عملکرد به توانایی ریشه‌ها برای جذب آب و عناصر غذایی موجود در خاک بستگی دارد. این خاصیت تنها از طریق مکانیسم‌های سازگاری مرتبط با ریشه و اندام‌های هوایی حاصل خواهد شد. در شرایط تنش خشکی کاهش سطح برگ یک مکانیسم مهم سازگاری است و تفاوت‌های مشاهده شده در مقدار تجمّع ماده خشک و CGR در این آزمایش عمدتاً به کاهش سطح برگ در تیمار تنش خشکی مربوط می‌شود، چرا که میزان NAR در شرایط تنش خشکی بدون تغییر باقی می‌ماند. بنابراین در فرایند انتخاب برای بهبود مقاومت به خشکی گیاه بایستی به این نکته توجه داشت که بین کاهش سطح برگ یک رقم به منظور کاهش تعرق و نگهداری سطح برگ بحرانی برای فتوسنتز می‌بایستی تعادل مناسبی وجود داشته باشد، در صورتی که این تعادل فراهم نشود به دلیل کاهش فراهمی مواد فتوسنتزی، سودمندی آب حفظ شده در گیاه بی اثر خواهد شد.

منابع

Anbessa, Y., Warketin, T., Bueckert, R., Vandenberg, A., 2007. Short internodes, double podding and early flowering effects on maturity and other agronomic characters in chickpea. Field Crop Res. 102, 43-50.

Bagheri, A., Nezami, A., Sultani, M., 2001. Breeding for stress tolerance in cool season food Legumes. (Translation). Agricultural Research, Education and Extension Organization. pp. 326-347. [In Persian]

Bangal, D.B., Birari, B.M., Patil, K.G., 1988. Root characters the important criteria for drought resistance in wheat. J. Maharastra Agric. Univ. 13, 242-243.

Cattivell, L., Rizza, F., Badek, F.W., Mazzucotell, E., Mastrangleo, A.M., Frabcica, E., Mare, C., Tondell, A., Michele Stanka, A., 2007. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. Field Crop Res. 105, 1-14.

Clements, H.F., 1964. Interaction of factors affecting yield. Annu. Rev. Plant Physiol. 15, 409 – 420.

FAO. 2007. FAOSTAT. Retrieved from http://faostat.fao.org/

Fageria, N.K., Baligar, V.C., Clark, R.B., 2006. Physiology of Crop Production. Food Products Press. Binghamton, NY. 345p.

Ganjeali, A., Nezami, A. 2008. Ecophysiology and yield barriers in pulse crops. In: Parsa, M., Bagheri A. (Eds.), Pulses. Jehad Daneshgahi Mashhad Publisher, 522p. [In Persian].

Ganjeali, A., Parsa, M., Sabbaghpoor, H., 2008. Agronomy and Agroecology of pulses, 2009. In: Parsa, M., Bagheri A. (Eds.), Pulses. Jehad Daneshgahi Mashhad Publisher, pp. 522. [In Persian].

Hettinger, B., Engles, J.M.M., 1986. Screening methods for drought resistance in indigenous Ethiopeian Barely. PGRRC / E - EKCA Germplasm News. 13, 26 - 30.

Hoogenboon, G., Huck, M.G., Peterson, C.M., 1987. Root growth rate of soybean as affected by drought stress. Agron. J. 79, 609 - 614.

Huang, B., Gao, H., 2000. Root physiological characteristics associated with drought resistance in Tall fescue cultivar. Crop Sci. 40, 196 - 203.

Hurd, E.A., 1974. Phenotype and drought tolerance in wheat. Agricultur Meteorology. 14, 39 - 55.

Hussain, M.M., Reid, J.B., Othman, H., Gallagher, Y.N., 1990. Growth and water use of faba beans (*Vicia faba*) in a sub humid climate. I. Root and shoot adaptation to drought stress. Field Crop Res. 23, 1 - 17.

ICRISAT, 1990. Annual Report. Qatancheru. India. ICRISAT.

Karimi, M.M., Siddigiue, K.H.M., 1991. Crop growth and relative growth rates of old and modern wheat cultivars. Australian J. Agric. Res. 42, 13 - 20.

Krishnamurthy, L., Kashiwagi, J., Upadhyaya, H.D., 2003. Genetic diversity of drought avoidance root traits in the mini - core germplasm collection of chickpea. International Chickpea and Pigeon pea Newsletters. 10, 21-24.

Lecoeur, J., Sinclair, T.R., 1996. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. Crop Sci. 36, 331-335.

Leport. L., Turner, N.C., French, R.J., Barr, M.D., Duda, R., Davies, S.L., Tennant, D., Siddique, K.H.M., 1999. Physiological responses of chickpea genotypes to terminal drought in a Mediterranean-type environment. Europ. J. Agron. 11, 279-291.

Lu, Z., Neumann, P.M., 1998. Water stressed maize, barley and rice seedling show species specific diversity in mechanisms of leaf growth inhibition. J. Exp. Bot. 49, 1945-1952.

Ludlow, M., Munchow, R.C., 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yield in water - limited environments. Adv. Agron. 43, 107-153.

Neumann, P.M., 1995. The role of cell wall adjustment in plant resistance to water deficits. Crop Science. 35, 1258-1266.

Pardo, A., Amato, M., Chiaranda, F.Q., 2000. Relationships between soil structure, root distribution and water uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.). I. Plant growth and water distribution. Europe. J. Agron. 13, 39-45.

Saxena, M.P., 2003. Management of Agricultural Drought: Agronomic and Genetic Options. Science Publishers, INC.

Sheldrake, A.R., Saxena, N.D., 1979. The growth and development of chickpea under progressive moisture stress. In: Mussell, H.W. Staples, R.C. (Eds), Stress Physiology in Crop Plants. pp. 12-74. Wiley - Interscience, New York.

Singh, G., Sekhon, H.S., Kolar, J.S., 2005. Pulses. Agrotech Publishing Academy, Udaipur, India.

Soltani, A., Khooie, F.R., Ghassemi–Golzani, K., Moghaddam, M., 2001. Assimilation study of chickpea crop response to limited irrigation in a semiarid environment. Agric. Water Management. 49, 225-237.

Turner, N.C., 2003. Adaptation to drought: Lessons from studies with chickpea. Indian. J. Plant Physiol. (Special Issue). pp, 11-17.

The University of Birjand
Faculty of Agriculture

Environmental Stresses in Crop Sciences (ESCS)
Vol. 3(1): 35-45 (2010)

تنشهای محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences

Variations of root and shoot physiological indices in chickpea (*Cicer arietinum* L.) in response to drought stress

A. Ganjeali[1*], M. Kafi[2], M. Sabet Teimouri[3]

1 & 2. Contributions from Research Center for Plant Sciences & College of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad;
3. PhD student of agronomy, College of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad

Abstract

Available water is the main limiting factor of crop growth and production in arid environments. Research studies results confirm that root and shoot characteristics play an effective role in drought tolerance of chickpea genotypes. Therefore, investigations on the effect of drought stress on physiological characteristics of chickpea could help recognizing more drought tolerant chickpea genotypes. In order to study the effect of drought stress on variations of chickpea physiological indices, a factorial experiment based on RCBD was conducted with three replications at Research Greenhouse of Ferdowsi University of Mashhad. Results showed that crop growth rate and cumulative dry weight under adequate moisture treatment (control) reached its maximum with a delay compared with the drought stress conditions due to continued vegetative growth and assimilate production in control plants. Drought stress significantly ($p \leq 0.01$) increased root to shoot ratio and decreased leaf area index at flowering and podding stages. In this experiment, the differences observed in the amount of dry matter accumulation and CGR are mainly due to decreased leaf area index under drought stress conditions, as the NAR remained unchanged under drought stress. Therefore, in selecting process for improved drought resistance of crops, the existence of an appropriate balance between a reduction in leaf area of a cultivar (in order to lower the evapo-transpiration) and an adequate leaf area for photosynthesis is essential.

***Keywords*:** drought, crop growth rate, net photosynthesis, root

[*] Correspondent author: Ali Ganjali. E-Mail: ganjeali@um.ac.ir