Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources

Journal of Plant Production Research

Print ISSN: 2322-2050
Online ISSN: 2322-2778

(OPEN ACCESS)

The Impact of Elicitors on Growth and Photosynthetic Traits of Sour Orange Rootstock under Waterlogging Stress

Seyedeh Faezeh Fateminia[1], Ali Dehestani[*2], Esmaeil Seifi[3], Pooyan Mehrabanjubani[4], Ali Asadi Kangarshahi[5]

1. Ph.D. Student of Horticultural Sciences, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. E-mail: f.fatemi1991@gmail.com
2. Corresponding Author, Associate Prof., Genetics and Agricultural Biotechnology Institute of Tabarestan, Sari University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Sari, Iran. E-mail: a.dehestani@gmail.com
3. Professor, Dept. of Horticultural Sciences, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. E-mail: esmaeilseifi@yahoo.com
4. Assistant Prof., Dept. of Basic Sciences, Faculty of Crop Sciences, Sari University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Sari, Iran. E-mail: pooyan.mehraban@gmail.com
5. Associate Prof., Department of Soil and Water Research, Mazandaran Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Sari, Iran. E-mail: kangarshahi@gmail.com

Article Info

Article type:
Full Length Research Paper

Article history:
Received: 03.27.2024
Revised: 12.04.2024
Accepted: 10.27.2024

Keywords:
Field capacity,
Gamma-aminobutyric acid,
Melatonin,
Oxidative stress,
Potassium phosphite

ABSTRACT

Background and Objectives: Waterlogging stress is a major factor limiting plant growth, primarily due to oxygen deficiency, which disrupts physiological processes, impairs aerobic respiration, and ultimately reduces plant performance. Due to the oxidative nature of waterlogging stress, which is caused by the production of free radicals in the plant. In this study, to deal with this stress, some compounds with antioxidant properties were used as a way to control the harmful effects of stress.

Materials and Methods: This study was conducted as a factorial experiment based on a completely randomized design, incorporating two factors and three replications three in the year 2021 at the Genetics and Biotechnology Research Institute of Tabarestan, Mazandaran. The first factor was water treatment at two levels: waterlogging stress and field capacity. The second factor involved three elicitors, each tested at two concentrations. The elicitors were melatonin (50 and 100 µM), gamma-aminobutyric acid (GABA) (5 and 10 mM), and potassium phosphite (Kphi) (2 and 3 g L^{-1}). Distilled water was also used for control plants. Waterlogging stress was applied to the plants for four weeks, and the elicitors were sprayed weekly. At the end of the experiment, various growth, biochemical, and photosynthetic traits of sour orange were evaluated.

Results: Waterlogging stress significantly reduced both the fresh and dry weights of roots and leaves compared to control plants. However, the application of 10 mM GABA led to an increase in the fresh 15% and dry weight 6% of leaves, as well as an increase in the dry weight of roots 23% compared to controls. In field capacity conditions, both concentrations of GABA significantly increased root dry weight. The lowest crown diameter

(2.98 mm) was observed in the waterlogged control, while the largest was recorded in plants treated with 2 g L^{-1} Kphi under stress. Waterlogging stress also caused a marked increase in leaves vapor pressure deficit, with the highest values observed in plants treated with melatonin 100 µM (68.51 Pa kPa^{-1}), melatonin 50 µM (65.89 Pa kPa^{-1}), and GABA 10 mM (64.23 Pa kPa^{-1}), accompanied by a significant reduction in stomatal conductance. Under field capacity conditions, the highest CO_2 assimilation rates were observed in plants treated with Kphi 3 g $L^{-1}$and GABA 10 mM (3.74 and 3.88 µmolCO_2 m^{-2} s^{-1}, respectively), while the lowest rate was found in the waterlogged control. The highest water use efficiency under waterlogging stress was observed in plants treated with 100 µM melatonin and GABA 10 mM (2.37 and 2.26 µmol CO_2/mmol H_2O, respectively). Additionally, the highest photosystem efficiency under field capacity was recorded in plants treated with GABA 10 mM and melatonin100 µM.

Conclusion: This study demonstrates that waterlogging stress significantly reduces plant biomass. However, the use of GABA 10 Mm as an elicitor improved several growth traits. The results suggest that elicitors can enhance plant tolerance to stress by modulating stomatal behavior and increasing photosynthetic capacity. Improved stomatal water use efficiency helps prevent water loss, thereby enhancing plant resilience under stress conditions.

Cite this article: Fateminia, Seyedeh Faezeh, Dehestani, Ali, Seifi, Esmaeil, Mehrabanjubani, Pooyan, Asadi Kangarshahi, Ali. 2026. The Impact of Elicitors on Growth and Photosynthetic Traits of Sour Orange Rootstock under Waterlogging Stress. *Journal of Plant Production Research*, 33 (1), 125-142.

© The Author(s).
DOI: 10.22069/jopp.2024.22906.3199
Publisher: Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources

نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی

شاپا چاپی: ۲۳۲۲-۲۰۵۰
شاپا آنلاین: ۲۳۲۲-۲۷۷۸

اثر القاگرها بر صفات رشدی و فتوسنتزی پایه نارنج تحت تنش غرقاب

سیده فائزه فاطمی‌نیا[۱]، علی دهستانی*[۲]، اسماعیل سیفی[۳]، پویان مهربان جوبنی[٤]، علی اسدی کنگرشاهی[٥]

۱. دانشجوی دکتری علوم باغبانی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران. رایانامه: f.fatemi1991@gmail.com

۲. نویسنده مسئول، دانشیار پژوهشکده ژنتیک و زیست فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، ایران. رایانامه: a.dehestani@gmail.com

۳. استاد گروه علوم باغبانی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران. رایانامه: esmaeilseifi@yahoo.com

٤. استادیار گروه علوم پایه، دانشکده علوم زراعی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ساری، ایران. رایانامه: pooyan.mehraban@gmail.com

٥. دانشیار بخش تحقیقات خاک و آب، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان مازندران، ساری، ایران. رایانامه: kangarshahi@gmail.com

اطلاعات مقاله

نوع مقاله:
مقاله کامل علمی- پژوهشی

تاریخ دریافت: ۱٤۰۳/۰۱/۰۸
تاریخ ویرایش: ۱٤۰۳/۰۹/۱٤
تاریخ پذیرش: ۱٤۰۳/۰۸/۰٦

واژه‌های کلیدی:
تنش اکسیداتیو،
ظرفیت زراعی،
فسفیت پتاسیم،
گاما آمینوبوتریک اسید،
ملاتونین

چکیده

سابقه و هدف: تنش غرقاب یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده رشد در گیاهان است که به‌طور عمده سبب کمبود اکسیژن شده و موجب اختلال در فرآیند فیزیولوژیکی، اختلال در تنفس هوازی و در نهایت کاهش عملکرد گیاه می‌شود. با توجه به ماهیت اکسایشی تنش غرقاب که ناشی از تولید رادیکال‌های آزاد در گیاه است. در این مطالعه برای مقابله با این تنش، از برخی ترکیبات با خاصیت انتی اکسیدانی به عنوان راهکاری برای کنترل اثرات زیان‌بخش تنش استفاده شد.

مواد و روش‌ها: پژوهش حاضر به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی طراحی و در سه تکرار در سال ۱٤۰۰ در پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری طبرستان مازندران اجرا شد. فاکتور اول تیمار آبی در دو سطح (تنش غرقاب و ظرفیت مزرعه) و فاکتور دوم سه القاگر هر کدام در دو غلظت بود. القاگرها عبارت بودند از ملاتونین (۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار)، گاما آمینوبوتریک اسید (گابا) (۵ و ۱۰ میلی‌مولار) و فسفیت پتاسیم (۲ و ۳ گرم بر لیتر) که جهت کاهش اثرات تنش غرقاب استفاده شدند. هم‌چنین برای گیاهان شاهد از آب مقطر استفاده شد. تنش غرقاب به مدت چهار هفته بر گیاهان اعمال شد و القاگرها به‌طور هفتگی محلول‌پاشی شدند و در پایان صفات رشدی، بیوشیمیایی و فتوسنتزی نارنج بررسی شدند.

یافته‌ها: نتایج حاصل نشان داد که تنش غرقاب سبب کاهش معنی‌دار وزن تر و خشک ریشه و برگ نسبت به گیاهان شاهد شد. درحالی‌که کاربرد گابا ۱۰ میلی‌مولار سبب افزایش وزن تر و خشک برگ و وزن تر ریشه به ترتیب ۱۵، ٦ و ۲۳ درصد نسبت به گیاهان شاهد گردید. وزن خشک ریشه در هر دو غلظت گابا در ظرفیت زراعی افزایش معنی‌داری پیدا کرد و در شاهد غرقاب، نسبت به شاهد ظرفیت زراعی ٤۷ درصد کاهش یافت. در این پژوهش، کم‌ترین میزان قطر طوقه (۲/۹۸ میلی‌متر) در شاهد غرقاب و بیش‌ترین قطر در تیمار فسفیت پتاسیم ۲ گرم بر لیتر تحت تنش مشاهده شد. تحت تنش غرقاب، افزایش معنی‌دار اختلاف فشار بخار آب برگ در ملاتونین ۱۰۰ (٦۸/۵۱ پاسکال بر کیلوپاسکال)، ملاتونین ۵۰ میکرومولار (٦۵/۸۹ پاسکال بر کیلوپاسکال) و گابا ۱۰ میلی‌مولار (٦٤/۲۳ پاسکال بر کیلوپاسکال) مشاهده شد. این افزایش همراه با کاهش معنی‌دار میزان رسانایی روزنه در این تیمارها بود. میزان جذب دی‌اکسید کربن در ظرفیت زراعی تحت تیمار فسفیت پتاسیم ۳ گرم بر لیتر و گابا ۱۰ میلی‌مولار (به ترتیب ۳/۷٤ و ۳/۸۸ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع بر ثانیه) بیشترین میزان بودند، درحالی‌که در شاهد غرقاب به پایین‌ترین میزان رسید. بالاترین کارایی مصرف آب تحت تنش غرقاب در ملاتونین ۱۰۰ میکرومولار و گابا ۱۰ میلی‌مولار (به ترتیب ۲/۳۷ و ۲/۲٦ میکرومول دی‌اکسید کربن بر میلی‌مول بخار آب) و هم‌چنین بالاترین کارایی فتوسیستم در ظرفیت زراعی در گابا ۱۰ میلی‌مولار و ملاتونین ۱۰۰ میکرومولار حاصل شد.

نتیجه‌گیری: در این پژوهش، تنش غرقاب سبب کاهش معنی‌دار زیست‌توده گیاه و از طرف دیگر القاگر گابا ۱۰ سبب بهبود این صفات شد. به نظر می‌رسد کاربرد القاگرها توانسته است، با تغییر رفتار روزنه و بهبود ظرفیت فتوسنتزی به گیاه تحت تنش کمک کند. از طرفی بهبود کارایی مصرف آب روزنه منجر به جلوگیری از اتلاف آب شده است که می‌تواند در افزایش تحمل گیاه تحت تنش مؤثر باشد.

استناد: فاطمی‌نیا، سیده فائزه، دهستانی، علی، سیفی، اسماعیل، مهربان جوبنی، پویان، اسدی کنگرشاهی، علی (۱۴۰۵). اثر القاگرها بر صفات رشدی و فتوسنتزی پایه نارنج تحت تنش غرقاب. *نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی*، ۳۳ (۱)، ۱۴۲-۱۲۵.
DOI: 10.22069/jopp.2024.22906.3199

ناشر: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان
© نویسندگان.

مقدمه

ایران رتبه هفتم جهان در تولید مرکبات را به خود اختصاص داده است (۱). امروزه، تغییر الگوهای بارشی به دلیل گرم شدن کره زمین منجر به افزایش بارش‌های شدید و جاری شدن سیل شده است. پیش‌بینی می‌شود که با افزایش سیل و غرقاب شدن زمین‌های باغی در دهه‌های آینده، مشکلات ناگواری در تولید محصولات زراعی و امنیت غذایی ایجاد شود (۲). در سواحل مدیترانه و دیگر نواحی عمده کشت مرکبات در جهان، باران‌های شدید سبب غرقاب شدن کوتاه‌مدت خاک می‌شوند (۳).

غرقاب تنشی فصلی در برخی مناطق جهان است که موجب تغییرات شیمیایی، بیوشیمیایی و الکتروشیمیایی در محلول خاک می‌شود. مهم‌ترین اثر آن محدودیت در دسترسی به اکسیژن و دی‌اکسید کربن برای تنفس هوازی و فتوسنتز است (٤). بسیاری از گونه‌های گیاهی، از جمله مرکبات، تحت این شرایط دچار تنش اکسیداتیو می‌شوند (۵) و این تنش منجر به تغییرات در هورمون‌های گیاه (٦)، کاهش سطح رنگدانه‌ها (۷)، بسته شدن روزنه‌ها (۸)، اختلال در جذب و حمل‌ونقل نیتروژن (۹) و در نهایت کاهش بهره‌وری می‌گردد (۱۰). با توجه به آن‌که، این تنش باعث ایجاد چندین اختلال در شرایط فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه می‌شود، اهمیت ویژه‌ای برای مرکبات دارد؛ زیرا این گیاهان سازگاری خاصی با این شرایط تنش محیطی مانند تشکیل آئرانشیم یا عدسک هیپرتروفی ندارند. مرکبات و گونه‌های وابسته به آن‌ها به‌عنوان گیاهان حساس به غرقاب طبقه‌بندی می‌شوند. اگرچه اختلافاتی بین ژنوتیپ‌ها از نظر توانایی تحمل گزارش شده است، اما این تحمل متفاوت از توانایی از بین بردن گونه‌های فعال اکسیژن است (۳). تنش غرقاب یکی از مشکلات باغداری مرکبات در برخی از مناطق شمال کشور است؛ بنابراین، با توجه به ماهیت اکسایشی تنش فوق و واکنش داخلی گیاهان در تولید و افزایش سطح آنتی‌اکسیدانت ها برای مقابله با این تنش‌ها در درختان میوه، مطالعه اثر برخی ترکیبات آنتی‌اکسیدانی به‌عنوان راهکاری برای کنترل اثرات زیان‌بخش تنش و بهره‌گیری از آن‌ها برای رشد و افزایش راندمان در واحد سطح اهمیت ویژه‌ای دارد.

ملاتونین (N-استیل-۵-متوکسی‌تریپتامین) یک پاک‌کننده قوی رادیکال‌های آزاد و یک آنتی‌اکسیدان است. این مولکول، برخلاف دیگر آنتی‌اکسیدان‌ها، آمفی‌فیلیک است که باعث می‌شود بتواند از تمام بخش‌های سلولی از جمله سیتوزول، غشا، میتوکندری و کلروپلاست عبور کند (۱۱). مشاهدات زنگ و همکاران (۲۰۱۷) نشان داد که ملاتونین با حفظ تنفس هوازی و کارایی فتوسنتز، سبب کاهش آسیب اکسیداتیو شده و تحمل نهال سیب را در برابر تنش غرقاب به‌طور قابل‌توجهی بهبود بخشید (۱۲). هم‌چنین، اثر پیش‌تیمار ملاتونین بر تنش غرقاب در یونجه باعث تجمع ملاتونین درون‌زاد در گیاهان شد. تنش غرقاب باعث کاهش قابل‌توجهی در رشد گیاه، محتوای کلروفیل، کارایی فتوسیستم و نرخ خالص فتوسنتزی شد. گاما آمینوبوتریک اسید (گابا، GABA) به‌طور گسترده‌ای در گیاهان و حیوانات وجود دارد و با ایفای نقش در چندین مکانیسم فیزیکی و بیوشیمیایی می‌تواند رشد گیاه را بهبود بخشد. این ماده می‌تواند به‌عنوان یک مولکول پیام‌رسان عمل کرده و در تنظیم بیان بسیاری از ژن‌ها، از جمله ژن‌های مرتبط با هورمون‌ها، مشارکت کند و در پاسخ به تنش گیاهان مفید باشد (۱۳). استفاده خارجی از گابا بر صفات بیوشیمیایی، متابولیکی، مولکولی و فیزیولوژیکی دو پایه هلو تحت تنش کمبود اکسیژن ناشی از غرقاب اثر گذاشته و موجب افزایش سطح mRNA برخی از ایزوفرم‌های GAD (آنزیم سنتزکننده گابا)، بهبود صفات فتوسنتزی،

افزایش میزان جذب دی‌اکسیدکربن و هدایت روزنه‌ای، کاهش سطح هیدروژن پراکساید و افزایش سطح گابا درون‌زا شده است (۱۴). فسفیت پتاسیم (Kphi) ابتدا به‌عنوان یک قارچ‌کش محافظ پیشنهاد شد، اما مطالعات نشان داد که این ترکیب پتانسیل بالقوه‌ای به‌عنوان یک ماده القاگر زیستی گیاه دارد (۱۵) و باعث تحمل گیاه به تنش‌های غیرزیستی می‌شود. این اثر از طریق تحریک آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، مانند سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز تأیید شده است (۱۶).

نارنج به‌عنوان یکی از پایه‌های اصلی مرکبات در جهان بوده و گسترده‌ترین پایه مورد استفاده در سطح جهانی است. ارقام پیوندی روی این پایه، دارای قدرت رشد متوسط و تاجی متوسط تا بزرگ هستند. نارنج سیستم ریشه‌ای عمیق و منشعب دارد (۱۷)؛ اما نتایج پژوهش‌ها نشان داده‌اند که این پایه توانایی تحمل به تنش غرقاب را ندارد و یکی از گونه‌های حساس به این تنش محسوب می‌شود (۱۸). هدف از پژوهش حاضر بررسی اثر سه القاگر ملاتونین (۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار)، گابا (۵ و ۱۰ میلی‌مولار) و فسفیت پتاسیم (۲ و ۳ گرم بر لیتر) بر صفات رشدی، بیوشیمیایی و فتوسنتزی پایه نارنج تحت تنش غرقاب بود.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به‌منظور بررسی اثر القاگرها بر تحمل نارنج به تنش غرقاب در گلخانه پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری طبرستان مازندران با دمای حدوداً ۲۵ درجه سانتی گراد و رطوبت نسبی ۶۰-۷۰ درصد در سال ۱۴۰۰ انجام شد. بذرهای تهیه شده از مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی مازندران، در بستری از ماسه و پرلیت (۱:۱) کشت شدند. از میان نهال‌های رشدیافته، آن‌هایی که از نظر، قطر، اندازه و شکل گیاه یکسان بوده انتخاب و درون گلدان نایلونی ۳ لیتری کشت و به‌طور هفتگی با محلول هوگلند تغذیه شدند (۱۹). برای شروع تنش غرقاب، نهال‌ها با سن ۶ ماه درون سطل‌های بزرگ‌تر حاوی آب و محلول غذایی رقیق قرار گرفتند. سطح آب در تمام مدت تنش حدود ۲ سانتی‌متر بالاتر از سطح خاک گلدان‌ها حفظ و تنش غرقاب به مدت ۴ هفته اعمال شد. القاگرها شامل شاهد (آب مقطر)، گابا در دو غلظت ۵ و ۱۰ میلی‌مولار، ملاتونین در دو غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار و فسفیت پتاسیم نیز در دو غلظت ۲ و ۳ گرم بر لیتر به‌صورت هفتگی بر گیاهان محلول‌پاشی شدند. این آزمایش در دو سطح تنش غرقاب و ظرفیت مزرعه (هر دو سطح محلول‌پاشی شدند) انجام شد. نمونه‌برداری برگ‌ها بالغ گیاه، کل ریشه و انتقال آن به ازت مایع در پایان مرحله غرقاب صورت گرفت.

اندازه‌گیری صفات رشدی: پس از اعمال تنش غرقاب، اندام هوایی و زمینی گیاه که شامل برگ‌ها و ریشه بودند به آزمایشگاه منتقل شدند. وزن تر و خشک نمونه‌ها با استفاده از ترازوی دیجیتال اندازه‌گیری شد. برای تعیین وزن خشک، نمونه‌های موردنظر به مدت ۴۸ ساعت در آون الکتریکی با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد گذاشته شدند تا به وزن ثابت رسیدند. اندازه‌گیری قطر طوقه گیاه با کولیس انجام شد.

اندازه‌گیری تبادلات گازی و فلورسانس کلروفیل: اندازه‌گیری اختلاف فشار بخار آب، رسانایی روزنه، جذب دی‌اکسیدکربن، کارایی مصرف آب و کارایی فتوسیستم در آخرین روز تنش مرحله غرقاب توسط دستگاه فتوسنتزمتر- تبادلات گازی (GFS-3000 Portable Gas Exchange Fluorescence, Walz GmbH, Germany) در ساعات ۹ تا ۱۱ صبح انجام گردید. بدین‌منظور پس از تنظیم دستگاه، از سومین برگ توسعه‌یافته جوان اما بالغ استفاده و صفات مربوطه اندازه‌گیری شد (۵).

فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز: برای اندازه‌گیری میزان فعالیت پلی‌فنل اکسیداز برگ، عصاره آنزیمی برگ گیاه به کمک بافر فسفات (pH=۷) استخراج شد. در ادامه برای اندازه‌گیری فعالیت این آنزیم، به ۱۰۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی، ۱۵۰۰ میکرولیتر بافر فسفات ۱۰۰ میلی‌مولار و ۱۰۰ میلی‌مولار کتکول اضافه شد. روند افزایش جذب در طول موج ٤٩٥ در مدت ۳ دقیقه ثبت گردید و محاسبه فعالیت آنزیم بر حسب میکرومول بر دقیقه بر گرم انجام شد (۲۰).

تجزیه آماری: این پژوهش، به‌صورت طرح فاکتوریل بر پایه کاملاً تصادفی انجام شد. فاکتور اول تیمار آبی در دو سطح (تنش غرقاب و ظرفیت مزرعه) و فاکتور دوم سه القاگر هر کدام در دو غلظت و در سه تکرار بود. تجزیه و تحلیل داده‌ها توسط نرم‌افزار آماری Infostat و مقایسه میانگین با استفاده آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) صورت گرفت.

نتایج و بحث

اثر القاگرها بر صفات رشدی نارنج تحت تنش غرقاب: نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر ساده تیمار آبی بر تمامی صفات وزن تر و خشک برگ، وزن تر و خشک ریشه و قطر طوقه در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). اثر القاگر بر وزن تر برگ، وزن خشک ریشه، قطر طوقه در سطح ۱ درصد و بر وزن تر ریشه و وزن خشک برگ در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود. اثر متقابل تیمار آبی و القاگر بر وزن خشک ریشه و قطر طوقه در سطح ۵ درصد معنی‌دار و بر سایر صفات غیرمعنی‌دار بود (جدول ۱).

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر تیمار آبی و القاگرها بر صفات رشدی نارنج.

Table 1. Variance analysis of the effect of water treatment and elicitors on growth the traits of sour orange.

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی df	میانگین مربعات MS				
		وزن تر برگ Leaf fresh weight	وزن خشک برگ Leaf dry weight	وزن تر ریشه Root fresh weight	وزن خشک ریشه Root dry weight	قطر طوقه Crown diameter
تیمار آبی Water treatment	1	0.0217**	0.0005**	25.37**	0.88**	0.53**
القاگر Elicitor	6	0.0011**	0.0001*	0.35*	0.026**	0.23**
تیمار آبی × القاگر Elicitor × Water treatment	6	0.0002ns	0.00004ns	0.28ns	0.004*	0.15*
خطا Error	28	0.0002	0.00002	0.12	0.001	0.06
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)	-	4.59	3.57	11.73	5.46	7.08

** و * به ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد. ns عدم تفاوت معنی‌دار

**, * Significant difference at 1 and 5% probability level, respectively. ns no significant difference

نتایج نشان داد که تحت تنش غرقاب، وزن تر و خشک برگ و وزن تر ریشه کاهش معنی‌داری پیدا کرد (جدول ۲). بالاترین وزن تر برگ در گابا ۱۰ با ۰/۳۲۲ گرم و کم‌ترین در شاهد ۰/۲۷۹ گرم دیده شد و در سایر تیمارها اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد. کاربرد گابا در هر دو غلظت و ملاتونین ۱۰۰ سبب افزایش وزن خشک برگ شد و گابا ۱۰ با حدود ۷ درصد افزایش بیش‌ترین تغییر را نسبت به شاهد نشان داد. وزن تر ریشه نیز تحت‌تأثیر القاگر گابا ۱۰ نسبت به شاهد (۲/۵۹ گرم) حدود ۲۳ درصد افزایش یافت. وزن خشک ریشه تحت تنش کاهش یافته که شاهد غرقاب کمترین مقدار و تمامی تیمارها تحت تنش غرقاب افزایش معنی‌داری را نسبت به شاهد غرقاب (۰/۳٦۷ گرم) نشان دادند که بالاترین افزایش در گابا ۱۰ در ظرفیت زراعی مشاهده شد (شکل ۱- الف). به‌طورکلی نتایج حاصل نشان داد که تنش غرقاب سبب کاهش وزن تر و خشک برگ و ریشه گیاه شد و تیمار با القاگرها به‌طور معنی‌داری بر این صفات اثرگذار بود. سه جزء اصلی زیست‌توده گیاهی شامل سلولز، همی‌سلولز و لیگنین هستند که ۹۰ درصد وزن خشک سلول‌های گیاهی را تشکیل می‌دهند (۲۱). تغییرات در این ترکیبات می‌تواند بر زیست‌توده گیاه اثر بگذارد. وزن خشک شاخه و برگ نشانگر محدودیت اولیه رشد و نمو گیاه ناشی از غرقاب است (۲۲). نتایج محمود و همکاران (۲۰۲۱) نشان داد که تنش توأم غرقاب و شوری در گیاه ذرت به کاهش معنی‌دار صفات رشدی مانند ارتفاع شاخه، وزن تر و خشک ریشه و برگ منجر شد که به علت اختلال در متابولیسم فتوسنتزی گیاه است (۲۳). در شرایط بی‌هوازی، کاهش تخصیص کربن به ریشه و در نتیجه کاهش عرضه مواد مغذی، تجمع فیتوتوکسیک متابولیت‌ها، انسداد فسفوریلاسیون اکسیداتیو و کاهش تولید ATP رخ می‌دهد (۲٤). وُو و همکاران (۲۰۱۳) نشان دادند که خصوصیات رشدی نهال های مرکبات، مانند ارتفاع، قطر ساقه، وزن تر ساقه و وزن تر ریشه نیز در اثر تنش غرقاب به‌صورت معنی‌داری کاهش پیدا کردند (۲۵). بهره‌وری گیاه در شرایط نامساعد محیطی، به قدرت انعطاف‌پذیری آن در تقسیم ماده خشک و توزیع زمانی زیست‌توده مرتبط است (۲٦). استفاده از گابا ممکن است با تحریک تقسیم سلولی و یا بزرگ شدن آن‌ها، از طریق حفظ تعادل متابولیکی بافت، به بهبود زیست‌توده گیاه کمک کند (۲۷).

قطر طوقه گیاهان شاهد تحت تنش غرقاب نسبت به شاهد تحت ظرفیت زراعی حدود ۸ درصد کاهش پیدا کرد (شکل ۲- ب). بالاترین قطر طوقه در القاگر فسفیت پتاسیم ۲ تحت تنش غرقاب (میلی‌متر ٤/۰۵) و کم‌ترین آن در شاهد غرقاب (میلی‌متر ۲/۹۸) حاصل شد. کاربرد تمامی القاگرها تحت تنش غرقاب سبب افزایش قطر طوقه نسبت به شاهد غرقاب شدند. در مرکبات، قطر تنه به شرایط آب بسیار حساس است. در آزمایشی بر روی سه پایه یک‌ساله ماکروفیلا، کلئوپاترا و فورنر، تنش غرقاب به مدت ۳۰ روز رشد قطر تنه را متوقف کرد. تحت تنش غرقاب بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاه مانند تثبیت کربن در برگ گیاه کاهش می‌یابد. کاهش رشد قطر گیاه در مرکبات با اختلال در فعالیت فتوسنتزی در شرایط غرقاب مرتبط بوده است (۲۸).

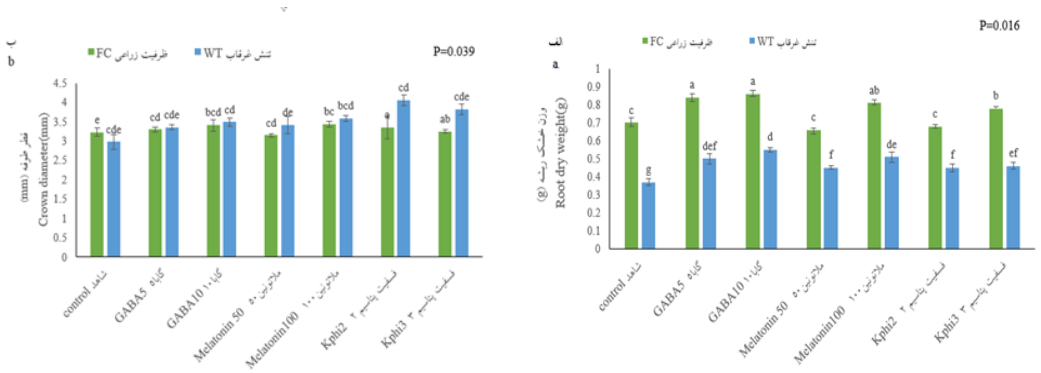
جدول ۲- اثر ساده تیمار آبی و القاگرها بر صفات رشدی نارنج.

Table 2. The simple effect of water treatment and elicitors on growth traits of sour orange.

وزن تر ریشه (g) Root fresh weight (g)	وزن خشک برگ (g) Leaf dry weight (g)	وزن تر برگ (g) Leaf fresh weight (g)		
P<0.001	P<0.001	P<0.001		
3.68 a	0.126 a	0.32 a	ظرفیت زراعی Field capacity	تیمار آبی Water treatment
2.12 b	0.119 b	0.27 b	غرقاب Waterlogging stress	
P=0.020	P=0.039	P<0.001		
2.59 d	0.120 b	0.279 c	شاهد Control	القاگر Elicitor
3.14 ab	0.124 ab	0.298 b	گابا ۵ GABA5	
3.21 a	0.128 a	0.322 a	گابا ۱۰ GABA10	
2.64 cd	0.120 b	0.297 b	ملاتونین ۵۰ Melatonin 50	
2.79 bcd	0.123 ab	0.297 b	ملاتونین ۱۰۰ Melatonin 100	
2.91 a-d	0.121 b	0.287 bc	فسفیت پتاسیم ۲ Kphi 2	
3.03 abc	0.122 b	0.301 b	فسفیت پتاسیم ۳ Kphi 3	

در هر تیمار از یک ستون، حروف مختلف تفاوت معنی‌دار (در سطح احتمال ۵ درصد، LSD) را نشان می‌دهند

In each treatment of a column, different letters indicate significant difference (at 5% probability level, LSD). Abbreviations: GABA (Gamma-aminobutyric acid), Kphi (Potassium phosphite)



شکل ۱- اثر متقابل تیمار آبی و القاگر بر وزن خشک ریشه (الف) و قطر طوقه (ب) نارنج.

حروف مختلف تفاوت معنی‌دار (در سطح احتمال ۵ درصد، LSD) را نشان می‌دهند.

Fig. 1. Interaction effect of water treatment and elicitor on root dry weight (a) and crown diameter (b) of sour orange.
Different letters indicate significant difference (at 5% probability level, LSD). Abbreviations: GABA (Gamma-aminobutyric acid), Kphi (Potassium phosphite).

اثر القاگرها بر صفات فتوسنتزی، تبادلات گازی و بیوشیمیایی نارنج تحت تنش غرقاب: مطابق با نتایج تجزیه واریانس (جدول ۳) اثر ساده تیمار آبی و القاگر در اختلاف فشار بخار آب برگ، رسانایی روزنه، میزان جذب دی‌اکسیدکربن، کارایی مصرف آب، کارایی فتوسیستم و فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود. اثر متقابل تیمار آبی و القاگر نیز در اختلاف فشار بخار آب برگ، رسانایی روزنه، کارایی مصرف آب، کارایی فتوسیستم و فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز در سطح ۱ درصد و در میزان جذب دی‌اکسید کربن در سطح ۵ درصد معنی‌دار بود.

جدول ۳- تجزیه واریانس اثر تیمار آبی و القاگرها بر صفات فتوسنتزی، تبادلات گازی و بیوشیمیایی نارنج.

Table 3. Variance analysis of the effect of water treatment and elicitors on the photosynthetic, gas exchanges and biochemical traits of sour orange.

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی df	میانگین مربعات MS						
		اختلاف فشار بخار آب Vapor pressure deficit	رسانایی روزنه Stomatal conductance (G_{H2O2})	جذب دی‌اکسیدکربن CO_2 assimilation rate (A_{CO2})	کارایی مصرف آب Water use efficiency	کارایی فتوسیستم Fv/Fm	فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز Polyphenol oxidase activity
تیمار آبی Water treatment	1	908.15**	171821.06**	26.31**	4.12**	0.49**	0.015**
القاگر Elicitor	6	87.07**	7676.35**	1.74**	1.12**	0.03**	0.005**
تیمار آبی× القاگر Water treatment × Elicitor	6	38.46**	9749.85**	0.55*	1.25**	0.03**	0.008**
خطا Error	28	7.11	73.05	0.22	0.02	0.0016	0.001
ضریب تغییرات (درصد) CV (%)	-	4.76	9.37	19.67	15.32	6.37	18.14

** و * به ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد. ns عدم تفاوت معنی‌دار

**, * Significant difference at 1 and 5% probability level, respectively. ns no significant difference

نتایج نشان داد که میزان اختلاف فشار بخار آب برگ تحت تنش غرقاب به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ٤). بالاترین اختلاف فشار در القاگرهای ملاتونین ۱۰۰ و ۵۰ و گابا ۱۰ تحت تنش غرقاب و کم‌ترین در فسفیت پتاسیم ۳ (٤٦/٤٤ پاسکال بر کیلوپاسکال) مشاهده شد، درحالی‌که بیش‌ترین افزایش توسط ملاتونین ۱۰۰ نسبت به شاهد غرقاب به مقدار حدود ۲۳ درصد بود. رسانایی روزنه نیز تحت‌تأثیر قرار گرفت و بالاترین رسانایی (٢٨٤/٢٨ میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) تحت تیمار فسفیت پتاسیم ۳ در ظرفیت زراعی و کم‌ترین میزان (۹/۹۵ میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) در گابا ۱۰ تحت تنش غرقاب مشاهده شد، درحالی‌که با تیمارهای ملاتونین تحت تنش اختلاف معنی‌داری نداشت. به‌طورکلی، تمامی القاگرها تحت تنش نسبت به شاهد غرقاب میزان پایین‌تری رسانایی روزنه نشان داده‌اند. نتایج هم‌چنین نشان داد که جذب دی‌اکسیدکربن، در فسفیت پتاسیم ۳ (۳/۷٤ میکرومول بر مترمربع بر

ثانیه) و گابا ۱۰ (۳/۸۸ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه) تحت ظرفیت زراعی بیش‌ترین بود و تحت تنش غرقاب نسبت به ظرفیت زراعی، تمامی تیمارها میزان پایین‌تری نرخ جذب دی‌اکسیدکربن نشان دادند. بااین‌حال، گابا ۱۰ و ملاتونین ۱۰۰ تحت تنش نسبت به شاهد غرقاب افزایش معنی‌داری در جذب دی‌اکسیدکربن نشان دادند. مقایسه میانگین‌ها نشان داد که شاهد تحت تنش نسبت به شاهد ظرفیت زراعی کارایی مصرف آب کم‌تری داشت و کاربرد القاگرها اثر معنی‌داری بر این صفت نشان داد، بدین‌ترتیب که بالاترین کارایی مصرف آب در گابا ۱۰ (۲/۲٦ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر میلی‌مول بخار آب) و ملاتونین ۱۰۰ (۲/۳۷ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر میلی‌مول بخار آب) تحت تنش حاصل شد (جدول ٤). رفتار روزنه‌ها به غلظت دی‌اکسیدکربن اتمسفر، اختلاف فشار بخار آب برگ و دسترسی به آب وابسته است. هنگامی‌که اختلاف فشار بخار آب برگ و اتمسفر افزایش می‌یابد، سلول‌های محافظ روزنه منقبض و بسته می‌شوند و افزایش اختلاف فشار بخار آب روزنه‌ها سبب بسته شدن غیرفعال هیدرولیکی روزنه‌ها می‌شود. این فرآیند جهت کاهش اتلاف آب و جلوگیری از خشک شدن برگ‌ها در تعرق بالا رخ می‌دهد (۲۹). هم‌چنین، نتایج مطالعات وی و همکاران (۲۰۱۸) در گیاه آرابیدوپسیس نشان داد که ملاتونین با واسطه هیدروژن پراکساید و سیگنال انتقال آبشاری کلسیم، بسته شدن روزنه‌ها را تنظیم می‌کند (۳۰). با بررسی ژنوتیپ‌های مختلف ذرت در تنش خشکی، مشخص شد که کاهش تعرق در پاسخ به افزایش اختلاف فشار، راندمان مصرف آب را افزایش می‌دهد (۳۱). رسانایی روزنه‌ای در اثر میزان باز شدن منفذ روزنه، تراکم روزنه و بازخورد پتانسیل آب برگ (به‌عنوان شاخص وضعیت آب گیاه) تغییر می‌کند (۳۲). گابا می‌تواند با تغییر اندازه روزنه برای تسهیل جذب دی‌اکسیدکربن و تحرک بهتر آب به واکنش‌های فتوسنتز کمک کند (۳۳).

جذب دی‌اکسیدکربن برای متابولیسم گیاه اهمیت اساسی دارد، زیرا گیاهان کربن را تثبیت می‌کند. این واکنش‌ها نشان‌دهنده کسب انرژی شیمیایی ذخیره شده است که در نهایت اسکلت کربنی ساختار گیاهان را فراهم می‌کنند. در شرایط تنش، مانند غرقاب، کاهش جذب دی‌اکسیدکربن می‌تواند تأثیر منفی بر زیست‌توده داشته باشد (۳٤)، همان‌طور که در این مطالعه نشان داده شده است، در گیاهان تحت تنش میزان جذب دی‌اکسیدکربن تحت‌تأثیر قرار گرفت. پژوهش‌های زیادی بیانگر کاهش ظرفیت فتوسنتزی گیاهان تحت تنش غرقاب هستند که این کاهش نرخ فتوسنتز و کاهش هدایت روزنه‌ای در پایه کلئوپاترا تحت تنش غرقاب مشاهده شده است (۳۵). گیاهان تحت شرایط نامساعد نیاز بالایی به جذب دی‌اکسیدکربن برای تولید زیست‌توده دارند (۳٦). بسته شدن روزنه، با محدود کردن دسترسی به دی‌اکسیدکربن بر تبادل گاز و سرعت فتوسنتز نیز تأثیر می‌گذارد، بااین‌حال توانایی در حفظ سرعت فتوسنتز علی‌رغم کاهش رسانایی روزنه‌ای احتمالاً به دلیل فعال شدن روبیسکو است. در یک مطالعه در مرکبات، نهال‌های ماکروفیلا و فورنر توانستند سرعت فتوسنتز خود را در طول غرقاب حفظ کنند؛ اما در پایه حساس کلئوپاترا سیستم فتوسنتزی ناکارآمد بیانگر آسیب‌پذیری این پایه در برابر شرایط غرقاب بود (۲۸).

جدول ٤- اثر متقابل تیمار آبی و القاگر بر صفات فتوسنتزی و تبادلات گازی نارنج.

Table 4. The interaction effect of water treatment and elicitor on the photosynthetic and gas exchanges traits of sour orange.

تیمار آبی Water treatment	القاگر Elicitor	اختلاف فشار بخار Vapor pressure deficit ($Pa\ kPa^{-1}$)	رسانایی روزنه Stomatal conductance (G_{H2O2}) ($mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$)	جذب دی‌اکسیدکربن CO_2 assimilation rate (A_{CO2}) ($\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$)	کارایی مصرف آب Water use efficiency ($\mu mol\ CO_2/mmol\ H_2O$)
		P<0.001	P<0.001	P=0.043	P<0.001
ظرفیت زراعی Field capacity	شاهد Control	51.97 cde	106.47 d	3.14 abc	0.57 ef
	گابا ۵ GABA5	47.97 ef	228.8 b	3.34 ab	0.30 gh
	گابا ۱۰ GABA10	52.40 cde	185.58 c	3.88 a	0.43 fg
	ملاتونین ۵۰ Melatonin 50	50.52 def	178.64 c	1.99 ef	0.22 h
	ملاتونین ۱۰۰ Melatonin 100	55.84 bc	87.05 e	3.31 abc	0.68 de
	فسفیت پتاسیم ۲ Kphi 2	54.15 cd	51.30 f	2.77 bcd	0.96 bc
	فسفیت پتاسیم ۳ Kphi 3	46.44 f	248.28 a	3.74 a	0.35 gh
غرقاب Waterlogging stress	شاهد Control	55.98 bc	48.15 fg	0.91 g	0.34 gh
	گابا ۵ GABA5	59.43 b	22.02 hi	2.56 cd	1.04 b
	گابا ۱۰ GABA10	64.23 a	9.95 i	1.86 ef	2.26 a
	ملاتونین ۵۰ Melatonin 50	65.89 a	18.69 i	0.98 g	0.80 cd
	ملاتونین ۱۰۰ Melatonin 100	68.51 a	11.08 i	2.04 def	2.37 a
	فسفیت پتاسیم ۲ Kphi 2	55.32 bc	44.97 fg	1.29 fg	0.31 gh
	فسفیت پتاسیم ۳ Kphi 3	55.02 bc	35.80 gh	1.43 fg	0.76 cde

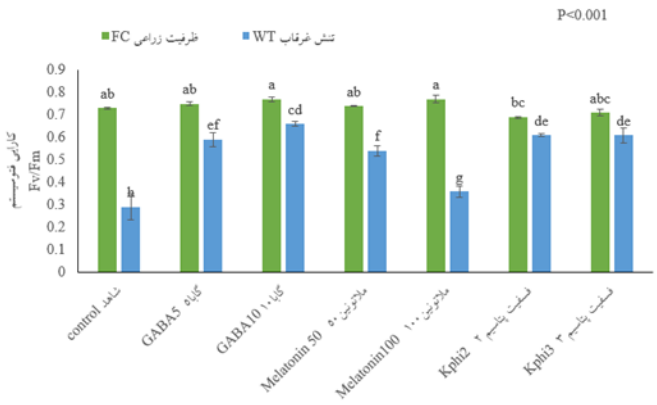
در هر ستون، حروف مختلف تفاوت معنی‌دار (در سطح احتمال ۵ درصد، LSD) را نشان می‌دهند

In each column, different letters indicate significant difference (at 5% probability level, LSD). Abbreviations: GABA (Gamma-aminobutyric acid), Kphi (Potassium phosphite)

در نارنج نیز کاهش جذب دی‌اکسید کربن در اثر تنش غرقاب گزارش شده است (۳۷). یکی از پاسخ‌های گیاه به غرقاب بسته شدن روزنه‌ها و سپس کاهش تبادل گازی گیاه است که به دنبال آن کاهش تعرق و افزایش کارایی مصرف آب و در نتیجه جلوگیری از کم‌آبی گیاه روی می‌دهد، این پدیده در مرکبات نیز تحت تنش غرقاب مشاهده شده است (۲۸). کاهش کارایی مصرف آب تحت تنش احتمالاً به دلیل کاهش فرآیند فتوسنتزی و تولید کربوهیدرات است، درحالی‌که اتلاف آب از طریق باز ماندن روزنه و تعرق ادامه می‌یابد. این کاهش کارایی آب تحت غرقاب در گیاه خیار نیز مشاهده شد (۳٤). مطالعه

رودریگز و همکاران (۲۰۱۱) روی نهال یک‌ساله سیترنج تحت تنش غرقاب به مدت ۳۵ روز، کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای و تعرق را نشان داد و علت بسته شدن سریع روزنه‌ها را با انتقال سریع هورمون ابسیزیک اسید از برگ‌های بالغ به برگ‌های جوان مرتبط دانست (۸). نتایج صلاح و همکاران (۲۰۱۹) نشان داد که کاربرد گابا خارجی، اندازه کلروپلاست و تعداد گرانوم‌های کلروپلاست را در مقایسه با تیمار غرقاب در ذرت افزایش داد. این امر می‌تواند ظرفیت جذب فتوسنتز را افزایش دهد که به دلیل کاهش تخریب و حفظ ساختار کلروپلاست است (۳۸).

نتایج نشان داد که کارایی فتوسیستم تحت تنش کاهش پیدا کرد. بالاترین کارایی فتوسیستم در ملاتونین ۱۰۰ و گابا ۱۰ در ظرفیت زراعی (۰/۷۷) مشاهده شد، اما در تنش غرقاب کاربرد فسفیت پتاسیم در هر دو غلظت (۰/٦۱) و گابا ۱۰ (۰/٦٦) بیش‌ترین افزایش را نسبت به شاهد غرقاب نشان دادند (شکل ۲). نسبت کارایی فتوسیستم (Fv/Fm) به‌عنوان شاخص سلامت و تحمل به شرایط نامطلوب در گیاهان بیان می‌شود و حداکثر بازده واکنش فیتوشیمیایی با تبدیل نور به انرژی شیمیایی مرتبط است (۳۹). در پژوهش حاضر، با استفاده از القاگر گابا ۱۰ و ملاتونین ۱۰۰ در ظرفیت زراعی به حداکثر میزان یعنی ۰/۷۷ رسید. هنگامی که گیاهان در معرض تنش قرار می‌گیرند، پیام فیزیولوژیکی به روش‌های مختلفی تغییر می‌کند. در گیاهان تحت تنش، غیرفعال شدن مراکز واکنش فتوسیستم دو (PSII) می‌تواند به آسیب اکسیداتیو کلروپلاست منجر شود که معمولاً با اتلاف حرارت و کاهش کارایی فتوسیستم همراه است (٤۰). به‌عنوان مثال، هنگامی‌که پایه‌های کاریزو، ترویر و سی تی ۳۳ مرکبات، تحت تنش غرقاب قرار گرفتند، بیشترین کاهش کارایی فتوسیستم، در دمای بالای ۳۵ درجه سانتی‌گراد مشاهده شد، اما پایه ترویر میزان دی‌اکسیدکربن خود را در سطح پایین حفظ کرد (٤۱). کاهش کارایی فتوسیستم، حساسیت دستگاه فتوسنتزی را به تنش غرقاب و ناتوانی گیاهان در احیای روبیسکو در شرایط نامطلوب نشان می‌دهد (٤۲). یک مطالعه دیگر در ذرت نشان داد که راندمان کارایی فتوسیستم تحت سمیت کادمیوم کاهش یافت. بااین‌حال، استفاده از گابا باعث افزایش بازده فتوسیستم گیاهان تحت تنش شد و این افزایش بازده از طریق تنظیم جذب کادمیوم، کاهش گونه‌های اکسیژن فعال و متابولیسم پلی‌آمین ایجاد گردید (٤۳).

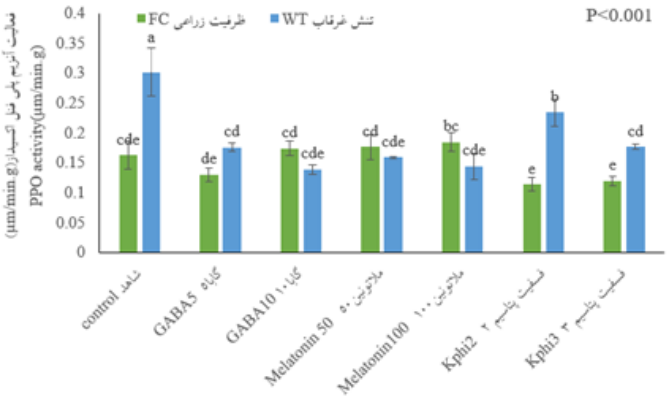


شکل ۲- اثر متقابل تیمار آبی و القاگر بر کارایی فتوسیستم نارنج.

حروف مختلف تفاوت معنی‌دار (در سطح احتمال ۵ درصد، LSD) را نشان می‌دهند.

Fig. 2. The interaction effect of water treatment and elicitor on the photosystem efficiency of sour orange. Different letters indicate significant difference (at 5% probability level, LSD). Abbreviations: GABA (Gamma-aminobutyric acid), Kphi (Potassium phosphite).

طبق نتایج حاصل، داده‌های فعالیت آنزیمی پلی‌فنل اکسیداز، تیمارآبی و القاگرها سبب تغییر معنی‌دار فعالیت آنزیمی شد (شکل ۳). بالاترین میزان فعالیت در شاهد غرقاب و پس از آن در فسفیت پتاسیم ۲ تحت تنش بود. در سایر تیمارها تحت تنش اختلاف معنی‌داری با شاهد ظرفیت زراعی مشاهده نشد. تحت ظرفیت زراعی نیز فسفیت پتاسیم در هر دو غلظت میزان فعالیت پایین‌تری نسبت به شاهد نشان داد.



شکل ۳- اثر متقابل تیمار آبی و القاگر بر فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز برگ نارنج.

حروف مختلف تفاوت معنی‌دار (در سطح احتمال ۵ درصد، LSD) را نشان می‌دهند.

Fig. 3. The interaction effect of water treatment and elicitor on the activity of polyphenol oxidase enzyme in sour orange leaves.

Different letters indicate significant difference (at 5% probability level, LSD). Abbreviations: GABA (Gamma-aminobutyric acid), Kphi (Potassium phosphite).

پلی‌فنل اکسیدازها آنزیم‌های حاوی مس هستند که اکسیداسیون مونوفنول‌ها را به O-quinones کاتالیز می‌کنند. مطالعات اخیر، پروتئین پلی‌فنل اکسیداز را در کلروپلاست گیاه نیز شناسایی کرده است (٤٤). تاکنون چندین نقش پلی‌فنل اکسیداز که می‌توانند مستقیماً بر فتوسنتز تأثیر بگذارند، از جمله عملکرد آن به‌عنوان یک بافر اکسیژن، تعدیل‌کننده چرخه پراکسیداز و تأثیر آن در چرخه آب، گزارش شده است (٤٥). هنگامی که در گیاه تحت تنش تقاضای انرژی برای فرآیندهای متابولیک کلروپلاست و سیتوزولی بسیار کاهش می‌یابد، پلی‌فنل اکسیداز در حفظ تعادل ROS مورد نیاز برای عملکرد سلولی سالم شرکت می‌کند، بنابراین پلی‌فنل اکسیداز با کاهش آسیب‌های فتواکسیداتیو در شرایط تنش غیرزیستی، به بهبود عملکرد فتوسنتزی گیاه کمک کند (٤٤). به نظر می‌رسد که در این پژوهش نیز افزایش پلی‌فنل اکسیداز در شاهد غرقاب و تیمار فسفیت پتاسیم ناشی از کنترل تنش اکسیداتیو باشد. بررسی صفات فتوسنتزی در برگ‌های شبدر وحشی و جهش‌یافته تحت شرایط شاهد و تحت تیمار با تنش نور زیاد و سرما نشان داد که آسیب اکسیداتیو پروتئین در گونه جهش‌یافته نسبت به انواع وحشی بیش‌تر است (٤٤).

نتیجه‌گیری کلی

نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که تنش غرقاب اثر نامطلوبی بر زیست‌توده گیاه نارنج داشته است. هم‌چنین مشخص شد که کاربرد القاگرها می‌تواند سبب بهبود این صفات شود. از طرفی القاگرها با تغییر

رفتار روزنه منجر به پاسخ سریع روزنه‌ها و بسته شدن آن‌ها شده‌اند که در این میان القاگر گابا ۱۰ و ملاتونین ۱۰۰ بیش‌ترین تأثیر را داشته‌اند. ازاین‌رو افزایش سرعت‌العمل روزنه‌ها در بسته شدن و حفظ فرآیند فتوسنتزی گیاه تحت تنش سبب افزایش کارایی مصرف آب در گیاه شده است. به‌نظر می‌رسد که القاگرها از جمله گابا ۱۰ و ملاتونین ۱۰۰ می‌توانند با تغییر واکنش گیاه تحمل آن را به تنش غرقاب بهبود بخشند.

منابع

1. Food and Agriculture Organization. (2019). Statistics division (FAOSTAT). **https://www.fao.org/statistics/en.**
2. Yang, J., Zhang, C., Wang, Z., Sun, S., Zhan, R., Zhao, Y., & Li, M. (2019). Melatonin-mediated sugar accumulation and growth inhibition in apple plants involves down-regulation of fructokinase 2 expression and activity. *Frontiers in Plant Science*, 10, 150. **https://doi.org/ 10.3389/fpls.2019.00150.**
3. Arbona, V., Hossain, Z., Lopez-Climent, M., Pérez-Clemente, R. M., & Gómez-Cadenas, A. (2008). Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiologia Plantarum*, 132(4), 452-466. **https:// doi.org/ 10.1111/ j.1399-3054. 2008.01046.x.**
4. Bailey-Serres, J., Fukao, T., Gibbs, D. J., Holdsworth, M. J., Lee, S. C., Licausi, F., Perata, P., Voesenek, L., & van Dongen, J. T. (2012). Making sense of low oxygen sensing. *Trends in Plant Science*, 17(3), 129-138. **https://doi.org/10.1016/ j.tplants.2011.12.016.**
5. Hossain, Z., López-Climent, M. F., Arbona, V., Pérez-Clemente, R. M., & Gómez-Cadenas, A. (2009). Modulation of the antioxidant system in citrus under waterlogging and subsequent drainage. *Journal of Plant Physiology*, 166(13), 1391-1404. **https://doi.org/10. 1016/j.jplph.2009.02.018.**
6. Arbona, V., & Gómez-Cadenas, A. (2008). Hormonal modulation of citrus responses to flooding. *Journal of Plant Growth Regulation*, 27(3), 241-250. **https://doi. org/10.1007/s00344-008-9059-x.**
7. Posso, D. A., Borella, J., Reissig, G. N., & Bacarin, M. A. (2018). Root flooding-induced changes in the dynamic dissipation of the photosynthetic energy of common bean plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40(12), 21-22. **https:// doi.org/ 10.1007/ s11738-018-2785-1.**
8. Rodriguez-Gamir, J., Ancillo, G., Gonzalez-Mas, M., Primo-Millo, E., Iglesias, D., & Forner-Giner, M. (2011). Root signaling and modulation of stomatal closure in flooded citrus seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49, 636-645. **https://doi. org/10.1016/j.plaphy.2011.01.021.**
9. Martínez-Alcántara, B., Jover, S., Quinones, A., Forner-Giner, M. Á., Rodríguez-Gamir, J., Legaz, F., & Iglesias, D. J. (2012). Flooding affects uptake and distribution of carbon and nitrogen in citrus seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 169(12), 1150-1157. **https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.04. 008.**
10. Linkemer, G., Board, J. E., & Musgrave, M. E. (1998). Waterlogging effects on growth and yield components in late-planted soybean. *Crop Science*, 38(6), 1576-1584. **https://doi.org/10.2135/ cropsci1998.0011183X003800060034x.**
11. López, A., García, J. A., Escames, G., Venegas, C., Ortiz, F., & López, L. C. (2009). Melatonin protects the mitochondria from oxidative damage reducing oxygen consumption, membrane potential, and superoxide anion production. *Journal of Pineal Research*, 46(2), 188-198. **https://doi.org/10.1111/ j.1600-079X.2008.00647.x.**

12. Zheng, X., Zhou, J., Tan, D., Wang, N., Wang, L., Shan, D., & Kong, J. (2017). Melatonin improves waterlogging tolerance of *Malus baccata* L. Borkh. seedlings by maintaining aerobic respiration, photosynthesis and ROS migration. *Frontiers in Plant Science*, 5(8), 483. **https://doi.org/ 10.3389/ fpls.2017.00483.**
13. Shi, S. Q., Shi, Z., Jiang, Z. P., Qi, L. W., Sun, X. M., Li, C. X., Liu, J. F., Xiao, W. F., & Zhang, S. G. (2010). Effects of exogenous GABA on gene expression of *Caragana intermedia* roots under NaCl stress: Regulatory roles for H_2O_2 and ethylene production. *Plant, Cell & Environment*, 33(2), 149-166. **https://doi.org/10.1111/ j.1365-3040.2009.02066.x.**
14. Salvatierra, A., Toro, G., Mateluna, P., Opazo, I., Ortiz, M., & Pimentel, P. (2020). Keep calm and survive: Adaptation strategies to energy crisis in fruit trees under root hypoxia. *Plants*, 9(9), 1108. **https://doi.org/10.3390/ plants9091108.**
15. Gomez-Merino, F. C., & Trejo-Tellez, L. I. (2015). Biostimulant activity of phosphite in horticulture. *Scientia Horticulturae*, 196, 82-90. **https://doi. org/10.1016/j.scienta.2015.09.021.**
16. Mohammadi, M. A., Cheng, Y., Aslam, M., Jakada, B. H., Wai, M. H., Ye, K., & Qin, Y. (2021). ROS and oxidative response systems in plants under biotic and abiotic stresses: Revisiting the crucial role of phosphite triggered plant defense response. *Frontiers in Microbiology*, 12, 631318. **https://doi. org/10.3389/fmicb.2021.631318.**
17. Bowman, K. D., McCollum, G., & Albrecht, U. (2021). SuperSour: A new strategy for breeding superior citrus rootstocks. *Frontiers in Plant Science*, 12, 741009. **https://doi.org/10.3389/ fpls.2021.741009.**
18. Partiya, R., Fotouhi Ghazvini, R., Fifaei, R., & Ghasemnezhad, M. (2018). Response of different citrus genotypes to continuous flooding conditions. *International Journal of Horticultural Science and Technology*, 5(2), 253-263. **https://doi.org/10.22059/ijhst.2018.253 274.237.**
19. Arbona, V., Zandalinas, S. I., Manzi, M., González-Guzmán, M., Rodriguez, P. L., & Gómez-Cadenas, A. (2017). Depletion of abscisic acid levels in roots of flooded Carrizo citrange (*Poncirus trifoliata* L. Raf. × *Citrus sinensis* L. Osb.) plants is a stress-specific response associated to the differential expression of PYR/PYL/RCAR receptors. Plant Molecular Biology, 93, 623-640.
20. Mayer, A. M., Harel, E., & Ben-Shaul, R. (1966). Assay of catechol oxidase-a critical comparison of methods. *Phytochemistry*, 5, 783-789. **https://doi. org/10.1016/S0031-9422(00)86438-X.**
21. Pang, Y. X., Sharmin, N., Wu, T., & Pang, C. H. (2023). An investigation on plant cell walls during biomass pyrolysis: A histochemical perspective on engineering applications. *Applied Energy*, 343, 121055. **https://doi.org/ 10.1016/j.apenergy.2023.121055.**
22. Trought, M. C. T., & Drew, M. C. (1980). Development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L): I. Shoot and root growth in relation to changes in the concentrations of dissolved gases and solutes in the soil solution. *Plant and Soil*, 54, 77-94. **https://doi.org/10.1007/BF02182001.**
23. Mahmood, U., Hussain, S., Hussain, S., Ali, B., Ashraf, U., Zamir, S., Asir, S., Alzahrani, F. O., & Hano, C. (2021). Morpho-physio-biochemical and molecular responses of maize hybrids to salinity and waterlogging during stress and recovery phase. *Plants*, 10(7), 1345. **https://doi.org/10.3390/plants10071345.**
24. Dat, J., Folzer, H., Parent, C., Badot, P. M., & Capelli, N. (2006). Hypoxia stress: Current understanding and perspectives. *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: Advances and Topical Issues*, 3, 664-674.
25. Wu, Q. S., Zou, Y. N., & Huang, Y. M. (2013). The arbuscular mycorrhizal

fungus *Diversispora spurca* ameliorates effects of waterlogging on growth, root system architecture and antioxidant enzyme activities of citrus seedlings. *Fungal Ecology*, 6(1), 37-43. **https://doi.org/10.1016/j.funeco.2012.10.006.**

26. Kage, H., Kochler, M., & Stützel, H. (2004). Root growth and dry matter partitioning of cauliflower under drought stress conditions: Measurement and simulation. *European Journal of Agronomy*, 20(4), 379-394. **https://doi.org/10.1016/j.eja.2003.09.008.**
27. Bashir, R., Riaz, H. N., Anwar, S., Parveen, N., Khalilzadeh, R., Hussain, I., & Mahmood, S. (2021). Morpho-physiological changes in carrots by foliar γ-aminobutyric acid under drought stress. *Brazilian Journal of Botany*, 44, 57-68. **https://doi.org/10.1007/s40415-020-00676-7.**
28. Pérez-Jiménez, M., & Pérez-Tornero, O. (2021). Short-term waterlogging in citrus rootstocks. *Plants*, 10(12), 2772. **https://doi.org/10.3390/plants10122772.**
29. Nikinmaa, E., Hölttä, T., Hari, P., Kolari, P., Mäkelä, A., Sevanto, S., & Vesala, T. (2013). Assimilate transport in phloem sets conditions for leaf gas exchange. *Plant, Cell & Environment*, 36(3), 655-669. **https://doi.org/10.1111/pce.12012.**
30. Wei, J., Li, D. X., Zhang, J. R., Shan, C., Rengel, Z., Song, Z. B., & Chen, Q. (2018). Phytomelatonin receptor PMTR1-mediated signaling regulates stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Pineal Research*. **https://doi.org/10.1111/jpi.12514.**
31. Messina, C. D., Sinclair, T. R., Hammer, G. L., Curan, D., Thompson, J., Oler, Z., Gho, C., & Cooper, M. (2015). Limited-transpiration trait may increase maize drought tolerance in the US Corn Belt. *Agronomy Journal*, 107(6), 1978-1986. **https://doi.org/10.2134/agronj15.0005.**
32. Zhu, X., Cao, Q., Sun, L., Yang, X., Yang, W., & Zhang, H. (2018). Stomatal conductance and morphology of arbuscular mycorrhizal wheat plants response to elevated CO_2 and NaCl stress. *Frontiers in Plant Science*, 9, 410525. **https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01363**
33. Shomali, A., Aliniaeifard, S., Didaran, F., Lotfi, M., Mohammadian, M., Seif, M., Strobel, W. R., Sierka, E., & Kalaji, H. M. (2021). Synergistic effects of melatonin and gamma-aminobutyric acid on protection of photosynthesis system in response to multiple abiotic stressors. *Cells*, 10(7), 1631. **https://doi.org/10.3390/cells10071631.**
34. Barickman, T. C., Simpson, C. R., & Sams, C. E. (2019). Waterlogging causes early modification in the physiological performance, carotenoids, chlorophylls, proline, and soluble sugars of cucumber plants. *Plants*, 8(6), 160. **https://doi.org/10.3390/plants8060160.**
35. Pérez-Jiménez, M., Pérez-Tornero, O. 2021. Short-term waterlogging in citrus rootstocks. *Plants*. 10(12), 2772. **https://doi.org/10.3390/plants10122772.**
36. Joshi, R., Singla-Pareek, S. L., & Pareek, A. (2018). Engineering abiotic stress response in plants for biomass production. *Journal of Biological Chemistry*, 293(14), 5035-5043. **https://doi.org/10.1074/jbc.R117.809723.**
37. Martinez-Cuenca, M., Quinones, A., Primo-Millo, E., & Forner-Giner, M. (2015). Flooding impairs Fe uptake and distribution in citrus due to the strong down-regulation of genes involved in strategy I responses to Fe deficiency in roots. *PLOS ONE*, 10, e123644. **https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123644.**
38. Salah, A., Zhan, M., Cao, C., Han, Y., Ling, L., Liu, Z., Li, P., Ye, M., & Jiang, Y. (2019). γ-Aminobutyric acid promotes chloroplast ultrastructure, antioxidant capacity, and growth of waterlogged maize seedlings. *Scientific Reports*, 9, 17160. **https://doi.org/10.1038/s41598-019-53517-y.**
39. Hassannejad, S., & Porheidar Ghafarbi, S. (2018). Assessment of some chlorophyll a fluorescence parameters of different corn cultivars in response to

clodinafop-propargyl herbicide and salicylic acid. *Journal of Plant Physiology and Breeding*, 8(1), 47-57.

40. Murchie, E. H., & Lawson, T. (2013). Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany*, 64(13), 3983–3998. **https://doi.org/10.1093/jxb/ert208.**
41. Otero, A., Goñi, C., & Syvertsen, J. P. (2015). Flooding and soil temperature affect water relations and photosynthesis of citrus rootstock leaves. *Acta Horticulturae*, 1065, 1399-1406. **https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2015.1065.170.**
42. Smethurst, C. F., Garnett, T., & Shabala, S. (2005). Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil*, 270, 31-45. **https://doi.org/10.1007/s11104-004-1022-9.**
43. Seifikalhor, M., Aliniaeifard, S., Bernard, F., Seif, M., Latifi, M., Hassani, B., Didaran, F., Bosacchi, M., Rezadoost, H., & Li, T. (2020). γ-Aminobutyric acid confers cadmium tolerance in maize plants by concerted regulation of polyamine metabolism and antioxidant defense systems. *Scientific Reports*, 10(1), 1-18. **https://doi.org/10.1038/s41598-020-74307-0.**
44. Boeckx, T., Webster, R., Winters, A. L., Webb, K. J., Gay, A., & Kingston-Smith, A. H. (2015). Polyphenol oxidase-mediated protection against oxidative stress is not associated with enhanced photosynthetic efficiency. *Annals of Botany*, 116(4), 529-540. **https://doi.org/10.1093/aob/mcv111.**
45. Boeckx, A. L., Winters, K. J., Webb, A. H., & Kingston-Smith, A. H. (2015). Polyphenol oxidase in leaves: Is there any significance to the chloroplastic localization? *Journal of Experimental Botany*, 12, 3571-357.