تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences
جلد پانزدهم، شماره سوم، پائیز ۱۴۰۱

http://dx.doi.org/10.22077/escs.2022.3084.1792

مقاله پژوهشی

ارزیابی صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک ارقام گندم (*Triticum aestivum* L.) در شرایط تنش غرقاب و رابطه آن با عملکرد دانه

لیلا فروغی[1*]، سرالله گالشی[2]

۱. دانشجوی دوره دکترا گروه زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

۲. استاد گروه زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

مشخصات مقاله

واژه‌های کلیدی:
سطح برگ
رقم
عدد کلروفیل متر
کلروفیل
وزن خشک ریشه

تاریخ دریافت:
۱۳۹۸/۱۰/۱۵

تاریخ پذیرش:
۱۴۰۰/۱۱/۰۴

تاریخ انتشار:
پائیز ۱۴۰۱

۱۵(۳): ۸۳۱-۸۴۶

چکیده

تنش غرقاب یکی از مهم‌ترین تنش‌ها در رابطه با گیاهان پاییزه به¬خصوص در مناطق شمال کشور است. باصرفه‌ترین و مطمئن‌ترین روش برای کاهش اثرات تنش‌های محیطی بر گیاهان زراعی انتخاب رقم مقاوم است، ازاین‌رو این آزمایش با هدف بررسی تحمل به تنش غرقاب در ژنوتیپ‌های گندم با استفاده از برخی ویژگی‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک و رابطه آن با عملکرد دانه انجام شد. این آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار و دو فاکتور (۱) تنش غرقاب (عدم غرقاب و ۱۵ روز غرقاب) و (۲) رقم (۲۰ رقم) در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال ۹۶-۱۳۹۵ به انجام شد. بر اساس نتایج به‌دست‌آمده از این آزمایش بیشترین عملکرد دانه در شرایط عدم تنش در رقم‌های N-80-19، N-87-20 و N-91-14 مشاهده گردید که به ترتیب برابر ۱/۹۵ و ۱/۸۸ گرم در بوته بود، در شرایط غرقاب بیشترین عملکرد دانه در رقم‌های N-80-19 (۱/۰۲ گرم در بوته) و کوهدشت (۰/۹۶ گرم در بوته) به دست آمد. نتایج این آزمایش نشان داد سطح برگ، وزن خشک برگ، کلروفیل a و b، حجم و وزن خشک ریشه، کارتنوئید و عدد کلروفیل متر تحت تأثیر، اثر مخرب تنش غرقاب قرار گرفتند و نسبت به شرایط عدم تنش افت شدیدی داشتند. سطح برگ بیشترین همبستگی (۰/۸۹) را با عملکرد دانه داشت، پس از سطح برگ، کلروفیل a (۰/۸۸) و عدد کلروفیل متر (۰/۷۵) بیشترین همبستگی را با عملکرد دانه نشان دادند. بر اساس نتایج این آزمایش می‌توان بیان کرد سطح برگ، رنگیزه‌های فتوسنتزی، عدد کلروفیل متر و حجم ریشه در ژنوتیپ‌های گندم دارای همبستگی بالایی تحت شرایط تنش غرقاب با عملکرد دانه گندم است. ازاین‌رو می‌توان ژنوتیپ‌های که دارای سطح برگ و رنگیزه‌های فتوسنتزی بیشتری در مرحله رویشی هستند را به‌عنوان ژنوتیپ‌های مقاوم گندم به تنش غرقاب معرفی کرد.

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) یکی از محصولات مهم و استراتژیک در ایران و جهان است، سطح زیر کشت گندم در جهان بیش از ۲۱۸ میلیون هکتار است که تولید آن بیش از ۷۱۳ میلیون تن در سال گزارش شده است (Arzani and Salehi, 2012). سطح زیر کشت این گیاه در ایران ۶/۵ میلیون هکتار است که از این میان ۴/۲ میلیون هکتار آن کشت دیم و ۲/۳ میلیون هکتار آن کشت آبی است و متوسط عملکرد آن در ایران بیش از ۲۰۰۰ کیلوگرم در هکتار تا سال ۱۳۹۶ گزارش شده است (Salary Nasab, 2016). بااین‌وجود متوسط عملکرد گندم در جهان بیشتر از ۳۰۰۰ کیلوگرم در هکتار گزارش شده است. افزایش عملکرد گندم با توجه به پتانسیل ژنتیکی این گیاه و واکنش آن به محیط نقش بسیار عمده‌ای در کاهش گرسنگی و افزایش تولید غذا در سطح جهانی دارد (Salary Nasab, 2016).

تولید گندم در جهان هرساله تحت تأثیر تنش‌های محیطی نظیر آلودگی‌های هوا، حرارت، خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک، رطوبت خاک (غرقابی و خشکی)، باد و شوری قرار می‌گیرد (Li et al., 2011). در این میان به دلیل کشت

* نگارنده پاسخگو: لیلا فروغی. پست الکترونیک: m.khadempir87@yahoo.com

معمول گندم در پاییز تنش غرقاب در مراحل رشد رویشی یکی از عوامل کاهش عملکرد در گندم گزارش شده است (Salary Nasab, 2016). تنش غرقاب یک عامل قوی تکامل تطبیقی است که منجر به طیف وسیعی از سازگاری‌های بیوشیمیایی، مولکولی، مورفولوژیکی در گیاهان تحت تنش غرقاب شده (Kafi et al., 2011). همچنین در سال‌های اخیر گرم شدن کره زمین باعث افزایش تنش غرقاب شده است که بر عملکرد اکثر گونه‌های گیاهی و توزیع اکوسیستم‌های طبیعی تأثیرگذار بوده است، درواقع با گرم شدن کره زمین و بالا آمدن آب رودخانه‌ها و دریاها مزارع نزدیک به سواحل بیشتر در معرض تنش غرقاب قرار می‌گیرند، همچنین گرم شدن کره زمین باعث افزایش طغیان رودخانه‌ها شده است که این امر باعث افزایش تنش غرقاب حتی در مزارع دورتر از ساحل این رودخانه‌ها نیز شده است (Voesenek et al., 2013).

غرقاب باعث اختلالات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی چندگانه در گیاهان شده و منجر به کاهش رشد گیاه و ظرفیت بقاء می‌شود (Dat et al., 2004; Bailey-Serres et al., 2012). نتیجه تمام تغییرات تحت تنش غرقاب کاهش رشد به‌واسطه تغییر در میزان کلروفیل، سطح برگ، سطح ریشه، کاهش سنتز مواد آلی، کاهش عملکرد و اجزای آن است. همچنین تنش غرقاب باعث سازگاری‌های مورفولوژیک (تشکیل بافت آئرانشیم) و متابولیکی (تنفس غیرهوازی و توسعه سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی) در گیاهان شده که درنهایت سبب کاهش اثرات تنش غرقاب بر عملکرد خواهد شد (Khadempir, 2013). ریشه‌ها اولین اندام گیاه هستند که با تنش غرقابی مواجه می‌شوند (Ahmad et al., 2002; Rocha and Licausi, 2010). مرگ ریشه‌ها به‌ویژه ریشه‌های بذری در شرایط تنش غرقابی در بسیاری از گیاهان ازجمله گندم، نخود و لپه هندی گزارش شده است (Kafi et al., 2009; Ganjali et al., 2008). در ماش تنش غرقابی سبب کاهش سریع در میزان فتوسنتز گردید (Ahmad et al., 2002). ایزاراکرازیلا و همکاران (Issarakraisila et al., 2007) گزارش کردند پس از اعمال تنش غرقابی در مراحل ابتدایی رشد در کلم‌پیچ تنش غرقابی سبب کاهش وزن تازه گیاه (۹۰٪)، سطح برگ (۸۶٪)، وزن خشک (۸۰٪) و تعداد برگ (۳۸٪) شد. قبادی و همکاران (Ghobadi et al., 2006) در گندم گزارش کردند که دوره‌های مختلف تنش غرقابی (۰، ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز) در سه مرحله رشدی (یک‌برگی، سه برگی و شروع ساقه رفتن) موجب کاهش طول ریشه و وزن خشک گیاه گردید. کاهش سرعت رشد درنتیجه کاهش فتوسنتز در شرایط تنش غرقاب سبب تقاضای کمتر تریوز فسفات برای بیوسنتز ساکارز شده و انتقال قندها در آوند آبکش نیز کندتر شده که نتیجه این کار تجمع نشاسته در کلروپلاست‌ها است، این امر منجر به بازخورد منفی بر روی فتوسنتز می‌شود. به‌علاوه پیری زودرس برگ و کاهش سطح برگ ممکن است منجر به افت تثبیت کربن در سطح گیاه شود (Striker, 2012). اشرف و همکاران (Ashraf et al., 2011) گزارش کردند که کاهش کلروفیل تحت شرایط آب ماندگی به‌طور مستقیم و غیرمستقیم بر ظرفیت فتوسنتزی گیاه تأثیر می‌گذارد.

محققان بیان کرده‌اند مناسب‌ترین راه برای مقابله با تنش‌های محیطی انتخاب و اصلاح ژنوتیپ‌های مقاوم است، زیرا این روش باصرفه‌ترین و مطمئن‌ترین روش برای کاهش اثرات مخرب تنش‌های محیطی بر گیاهان زراعی است (Ashyan et al., 2009). انتخاب بر اساس شاخص‌های تحمل و مقاومت به تنش و بر اساس عملکرد گیاه زراعی در محیط تنش و بدون تنش به دلیل زمان‌بر بودن و همچنین هزینه‌های زیاد کمتر موردتوجه محققان واقع شده است و انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش‌های محیطی بر اساس صفت‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک که همبستگی بالا با عملکرد دارند یکی از راه‌های پیشنهادی برای انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش‌های محیطی است (Hajimoradkhani, 2016). با توجه به اینکه در ایران مطالعات زیادی در رابطه با انتخاب ژنوتیپ یا ژنوتیپ‌های متحمل به تنش غرقاب انجام نشده است، این آزمایش با هدف بررسی تحمل به تنش غرقاب در ژنوتیپ‌های گندم جدید و قدیم با استفاده از برخی ویژگی‌های مورفولوژیک و فیزیولوژیک و رابطه آن با عملکرد دانه انجام شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان به‌صورت گلدانی با گلدان‌هایی با دهانه ۳۰ سانتی‌متر و ارتفاع ۳۳ سانتی‌متر در سال ۹۶-۱۳۹۵ انجام شد. آزمایش به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳ تکرار و دو فاکتور ۱- تنش غرقاب ۲- رقم انجام شد. فاکتور اول شامل دو سطح (۰ و ۱۵ روز غرقاب) و فاکتور دوم در ۲۰ سطح بر اساس جدول ۱ بود.

جدول ۱. ویژگی‌های ارقام گندم کشت‌شده از سال ۹۴-۱۳۴۷ در استان گلستان

Table 1. Characteristics of wheat cultivars cultivated in Golestan province from 1968-2015

شماره رقم No. of cultivar	Name of cultivar	نام رقم	Year of Introduced	سال معرفی	شماره رقم No. of cultivar	Name of cultivar	نام رقم	Year of Introduced	سال معرفی
1	Inia	اینیا	1968	۱۳۴۷	11	Morvarid	مروارید	2009	۱۳۸۸
2	Khazar1	خزر۱	1973	۱۳۵۲	12	Gonbad	گنبد	2011	۱۳۹۰
3	Naz	ناز	1978	۱۳۵۷	13	Karim	کریم	2011	۱۳۹۰
4	Falat	فلات	1990	۱۳۶۹	14	N-87-20	N-87-20	2013	۱۳۹۲
5	Atrak	اترک	1995	۱۳۷۴	15	N-90-7	N-90-7	2014	۱۳۹۳
6	Zagros	زاگرس	1995	۱۳۷۴	16	N-91-8	N-91-8	2015	۱۳۹۴
7	Tajan	تجن	1995	۱۳۷۴	17	N-91-9	N-91-9	2015	۱۳۹۴
8	Kohdasht	کوهدشت	2000	۱۳۷۹	18	N-91-10	N-91-10	2015	۱۳۹۴
9	N-80-19	N-80-19	2005	۱۳۸۴	19	N-91-14	N-91-14	2015	۱۳۹۴
10	Line17	لاین ۱۷	2006	۱۳۸۵	20	N-91-17	N-91-17	2015	۱۳۹۴

Adapted from Golestan Agricultural Research Center اقتباس از مرکز تحقیقات کشاورزی استان گلستان

در این آزمایش برای غرقاب کردن گلدان‌ها حوضچه‌ای تعبیه شد و در مرحله ۶ برگی (مرحله ۱۶ بر اساس کلید مراحل نموی زادوکس) بعد از وقوع پنجه‌زنی تنش غرقاب اعمال گردید (تعداد بوته‌های داخل هر گلدان ۱۱-۱۳ عدد بوته با فاصله‌های مساوی از یکدیگر بودند). گلدان‌های مربوط به تیمارهای مختلف درون حوضچه و خارج از حوضچه کاملاً به‌طور تصادفی چیده شده بود تا فرض تصادفی بودن آزمایش نیز رعایت شود. عناصر غذایی به‌صورت مطلوب به هر گلدان اضافه شد (۹/۲ گرم اوره در هر گلدان بر اساس ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار، ۶/۹ گرم در هر گلدان سوپر فسفات تریپل و سولفات پتاسیم بر اساس ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار)، کود اوره به‌صورت قسطی در سه مرحله هنگام کاشت، ساقه رفتن و گرده‌افشانی، به گلدان‌ها اضافه شد. در طول فصل رشد بر اساس میزان رطوبت گلدان‌ها آبیاری انجام شد. کنترل آفات و بیماری‌ها با سموم شیمیایی و علف‌های هرز به‌وسیله وجین دستی انجام گرفت. در جدول ۲ مشخصات خاک مورداستفاده در آزمایش آورده شده است.

در این آزمایش صفات سطح برگ، وزن خشک اندام هوایی، حجم ریشه، وزن خشک ریشه، ارتفاع بوته، عدد کلروفیل متر، کلروفیل a، کلروفیل b، کارتنوئید و عملکرد دانه اندازه‌گیری شد. در این آزمایش، قبل و پس از خروج بوته‌ها از شرایط

جدول ۲. مشخصات خاک موردمطالعه

Table 2. Characteristics of the studied soil

Characteristic	مشخصه	مقدار value
pH	**شاخص واکنش**	7.1
Electrical conductivity	**هدایت الکتریکی**	0.55 (dsm^{-1})
Total Nitrogen	**نیتروژن کل**	0.016 (%)
Saturation percentage	**درصد اشباع**	6.2 (S.P)
Available phosphorus	**فسفر قابل‌جذب**	14.2 (ppm)
Available potassium	**پتاسیم قابل‌جذب**	173.2 (ppm)

غرقاب صفات موردنظر اندازه‌گیری شد. پس‌ازآنتقال بوته‌ها به آزمایشگاه سطح برگ با استفاده از دستگاه سطح برگ سنج اندازه‌گیری شد. بوته‌ها همراه با برگ‌ها در آون در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت نگهداری شد و پس از ثابت شدن وزن، بوته‌ها خارج‌شده و با ترازو (دقت ۰/۰۰۱ گرم) توزین شدند. وزن ریشه همانند وزن خشک اندام هوایی اندازه‌گیری شد. حجم ریشه با استفاده از استوانه مدرج اندازه‌گیری شد. مقدار عدد کلروفیل متر با استفاده از دستگاه کلروفیل متر ثبت شد. اندازه‌گیری رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، b و کارتنوئید) با استفاده از روش آرنون و سایرام (Arnon and Sairam, 2002) انجام شد، میزان فعالیت کاتالاز به روش چنس و ماهلی (Chance and Maehly,

1955) انجام شد. در مرحله رسیدگی برداشت از ۱۰ بوته برای اندازه‌گیری عملکرد دانه استفاده شد، در این مرحله تنها سنبله بوته‌های گندم برداشت شد و پس‌ازآنتقال به آزمایشگاه دانه‌ها از پوسته جداشده و با ترازو توزین شدند. تجزیه‌وتحلیل اطلاعات (تجزیه واریانس، تجزیه کلاستر و تجزیه رگرسیون) با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹/۱ انجام شد و رسم نمودارها و اشکال با نرم‌افزار Excel انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد اثر تنش غرقاب، ژنوتیپ و برهمکنش تنش غرقاب و ژنوتیپ بر صفات سطح برگ، وزن خشک برگ، وزن خشک ریشه، حجم ریشه، عدد کلروفیل متر، کلروفیل a، کلروفیل b، کارتنوئید و عملکرد دانه معنی‌دار بود، در رابطه با صفات ارتفاع بوته و وزن ساقه تنها اثر رقم معنی‌دار بود (جدول ۳).

جدول ۳. تجزیه واریانس اثر تنش غرقاب و ژنوتیپ بر برخی صفات مورفولوژیک، فیزیولوژیک و عملکرد دانه گندم

Table 3. Analysis of variance flooding stress and cultivar on some morphological, physiological traits and wheat seed yield

منابع تغییر Source of variance	درجه آزادی Df	ارتفاع Plant height	وزن خشک ریشه Root dry weight	حجم ریشه Root mass	وزن خشک ساقه Stem dry weight	سطح برگ Leaf area	وزن خشک برگ Leaf dry weight
تنش غرقاب Flooding stress (F)	1	12.53^{ns}	0.033**	0.053**	0.002^{ns}	2440.0**	3.19**
ژنوتیپ Cultivar (C)	19	84.70**	0.005**	0.002**	0.011**	104.4**	0.06**
غرقاب *ژنوتیپ F × C	19	1.38^{ns}	0.007*	0.006*	0.0002^{ns}	12.6**	0.02**
خطا Error	80	7.69	0.004	0.0003	0.001	6.1	0.001
ضریب تغییرات CV(%)	-	*9.20*	*21.0*	*10.58*	*9.03*	*11.3*	*7.9*

جدول ۳. ادامه

Table 3. Continued

منابع تغییر Source of variance	درجه آزادی Df	عملکرد دانه Seed yield	کاتالاز Catalase	کارتنوئید Carotenoid	کلروفیل b Chlorophyll b	کلروفیل a Chlorophyll a	عدد کلروفیل‌متر SPAD
تنش غرقاب Flooding stress (F)	1	27.09**	12060**	384.9**	1794.4**	967.9**	8964.5**
ژنوتیپ Cultivar (C)	19	0.08**	41496**	3.1**	22.1**	21.3**	46.8**
غرقاب *ژنوتیپ F × C	19	0.02**	25442**	0.77*	3.4*	7.8**	6.5**
خطا Error	80	0.01	733	0.39	1.8	2.7	2.5
ضریب تغییرات CV(%)	-	*8.4*	*5.5*	*11.4*	*10.8*	*9.8*	*7.5*

ns و * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

n.s, * and ** Non significant and significant at levels probability 5 and 1%, respectively.

نتایج مقایسه میانگین برهمکنش تنش و رقم نشان داد در شرایط بهینه و بدون تنش غرقاب دامنه تغییرات حجم ریشه برابر ۹ سانتی‌متر مکعب در بوته است، بدین‌صورت که بیشترین حجم ریشه در شرایط بدون تنش در رقم کوهدشت و N-80-19 (۰/۳۴ سانتی‌متر مکعب در بوته) مشاهده شد و کمترین حجم ریشه در شرایط تنش در رقم فلات (۰/۲۵

سانتی‌متر مکعب در بوته) به دست آمد، هماهنگ با حجم ریشه بیشترین وزن خشک ریشه در رقم کوهدشت (۰/۲۵ گرم در بوته) به دست آمد و کمترین وزن خشک ریشه در رقم فلات (۰/۱۴ گرم در بوته) مشاهده شد (جدول ۳). در ۱۵ روز تنش غرقاب حجم ریشه و وزن خشک ریشه ارقام مختلف گندم افت شدیدی داشت، به‌طوری‌که در ۱۵ روز تنش غرقاب حجم ریشه ارقام مختلف گندم بین ۸ تا ۳۷ درصد کاهش پیدا کرد و وزن خشک ریشه بین ۵ تا ۳۹ درصد کاهش طی ۱۵ روز تنش غرقاب نشان داد (جدول ۴). بر اساس نتایج این آزمایش حجم و وزن خشک ریشه به‌شدت تحت تأثیر مخرب تنش غرقاب قرارگرفته‌اند، اما باید به این نکته توجه داشت که در ارقام مختلف گندم موردمطالعه تنش غرقاب اثرات متفاوتی گذاشته است و در بعضی از ارقام باعث کاهش شدیدتر در وزن خشک و حجم ریشه شده است، این بدان معناست که برخی از ارقام نتوانسته‌اند مقاومت خوبی نسبت به تنش غرقاب داشته باشند و این امر باعث شده است که سطح برگ و حجم ریشه برخی از ارقام به‌شدت کاهش پیدا کند، برای بیان این اتفاق محققان بیان کرده‌اند ریشه اولین عضوی از گیاه است که تنش غرقاب را درک می‌کند و اولین تغییرات سازگاری به تنش غرقاب نیز در ریشه اتفاق می‌افتد (Elzenga and Veen, 2010). تحقیقات گذشته نشان داده است در شرایط تنش غرقاب بیشتر وزن خشک ریشه به دلیل ریزش بخش زیادی از ریشه و کاهش مواد فتوسنتزی در دسترس ریشه کاهش می‌یابد (Palta et al., 2010). ازاین‌رو می‌توان بیان کرد ژنوتیپ‌هایی که تحت تنش غرقاب مقدار وزن خشک ریشه بیشتری را حفظ کنند می‌توانند در هنگام تنش غرقاب و بعد از تنش غرقاب بتوانند آب و عناصر غذایی را با کارایی بیشتری جذب کنند و باعث افزایش بیشتر وزن خشک اندام هوایی شوند (Striker, 2012; Jackson e al, 2009). نتایج این آزمایش نیز نشان داد ارقام کوهدشت و N-91-9 پس از تنش غرقاب دارای بیشترین حجم ریشه بودند و ارقام کوهدشت، N-80-19 و N-90-7 نیز پس از تنش غرقاب دارای بیشترین وزن خشک ریشه بودند (جدول ۴).

بر اساس نتایج مقایسه میانگین برهمکنش ژنوتیپ و تنش غرقاب در شرایط طبیعی (بدون تنش غرقاب) دامنه تغییرات سطح برگ در ارقام مختلف بین ۳۵/۸۴ الی ۱۹/۸ سانتی‌متر مربع متغیر بود، به‌طوری‌که کمترین سطح برگ در رقم فلات مشاهده شد و بیشترین سطح برگ در رقم N-80-19 به دست آمد، پس از رقم N-80-19 بیشترین سطح برگ در ارقام کوهدشت (۳۴/۴۸ سانتی‌متر مربع در بوته)، N-90-7 (۳۱/۰۶ سانتی‌متر مربع در بوته)، N-91-9 (۳۱/۳۹ سانتی‌متر مربع در بوته) به دست آمد (جدول ۴). بیشترین وزن خشک برگ نیز همانند سطح برگ در رقم N-80-19 (۱/۰۶ گرم در بوته) به دست آمد و رقم فلات (۰/۴۴ گرم در بوته) کمترین وزن خشک ساقه را داشت (جدول ۴). نتایج این آزمایش نشان داد در شرایط تنش غرقاب همچون وزن خشک ریشه، صفات سطح برگ، وزن خشک برگ به‌شدت کاهش پیدا کردند، در شرایط ۱۵ روز تنش غرقاب سطح برگ در ارقام مختلف بین ۱۴/۲۴ درصد الی ۵۶/۱ درصد کاهش پیدا کرد، بیشترین کاهش سطح برگ مربوط به رقم اترک بود و کمترین میزان کاهش سطح برگ طی ۱۵ روز تنش غرقاب در رقم N-91-14 مشاهده شد. بیشتر ارقام موردمطالعه در این آزمایش طی تنش غرقاب بین ۳۰ الی ۴۵ درصد کاهش سطح برگ نشان دادند (جدول ۴)، این امر بیان‌کننده این است که سطح برگ در ارقام مختلف گندم نسبت به تنش غرقاب بسیار حساس است و ازآنجاکه سطح برگ عامل اصلی فتوسنتز در گندم است کاهش سطح برگ می‌تواند عواقب جبران‌ناپذیر برای بوته‌های گندم داشته باشد. گرزسیک و همکاران (Grzesiak et al., 2007) بیان کردند هنگامی‌که رطوبت خاک بالا باشد (در حد اشباع) سطح سبز برگ باقلا کاهش می‌یابد و این امر باعث کاهش سرعت فتوسنتز در گیاه باقلا می‌شود.

وزن خشک برگ نیز همانند سطح برگ در ۱۵ روز تنش غرقاب نسبت به حالت طبیعی به‌شدت کاهش پیدا کرد، به‌طوری‌که در ارقام مختلف گندم بین ۲۵/۳ الی ۶۰ درصد کاهش پیدا کرد. بیشترین کاهش وزن خشک برگ در ۱۵ روز تنش غرقاب مربوط به رقم اترک بود و کمترین درصد کاهش وزن خشک برگ در رقم N-91-14 به دست آمد که به ترتیب وزن خشک برگ در ارقام اترک و N-91-14 در ۱۵ روز تنش غرقاب برابر ۰/۳۶ و ۰/۳۰ گرم در بوته بود (جدول ۴).

جدول ۴. مقایسه میانگین برهمکنش تنش غرقاب و رقم بر برخی صفات فیزیولوژیک، مورفولوژیک و عملکرد دانه ارقام گندم

Table 4. Mean comparison of flooding stress and cultivar on physiological, morphological traits and grain yield of wheat cultivars

تنش غرقاب Flooding stress	رقم Cultivar	سطح برگ Leaf area	وزن خشک برگ Leaf dry weight	حجم ریشه Root mass	وزن خشک ریشه Root dry weight
		$cm^2\ plant^{-1}$	$g\ plant^{-1}$	$cm^3\ plant^{-1}$	$g\ plant^{-1}$
صفر روز 0 days	Morvarid	30.72^{c}	0.73^{ed}	0.31^{bcd}	0.22^{bc}
	Gonbad	25.94^{d}	0.64^{f}	0.28^{edc}	0.20^{cbd}
	N-87-20	23.56^{ed}	0.53^{g}	0.29^{cde}	0.19^{ced}
	Naz	22.54^{edf}	0.48^{gh}	0.27^{ef}	0.18^{ed}
	Inia	22.87^{edf}	0.49^{gh}	0.28^{ef}	0.18^{ed}
	Kazar 1	23.56^{ed}	0.50^{hg}	0.28^{ed}	0.19^{cbde}
	Atrak	30.39^{c}	0.49^{gh}	0.32^{ab}	0.22^{b}
	Zagros	25.94^{d}	0.49^{gh}	0.29^{cde}	0.18^{ed}
	Falat	19.80^{f}	0.44^{h}	0.25^{f}	0.14^{f}
	N-80-19	35.84^{a}	1.06^{a}	0.34^{a}	0.26^{a}
	Tajan	25.94^{d}	0.60^{f}	0.30^{bcde}	0.20^{bcd}
	Line 17	21.85^{ef}	0.53^{g}	0.28^{e}	0.17^{ed}
	Kohdasht	34.48^{ab}	0.94^{b}	0.34^{a}	0.25^{ab}
	Karim	24.58^{ed}	0.72^{ed}	0.29^{cde}	0.20^{cbd}
	N-90-7	31.06^{bc}	0.83^{c}	0.31^{abc}	0.22^{cbd}
	N-91-8	25.25^{ed}	0.67^{ef}	0.29^{cde}	0.20^{cbd}
	N-91-9	31.39^{bc}	0.74^{d}	0.32^{ab}	0.22^{b}
	N-91-10	22.54^{edf}	0.64^{f}	0.29^{cde}	0.19^{cde}
	N-91-14	25.94^{d}	0.75^{d}	0.28^{cde}	0.21^{bcd}
	N-91-17	23.89^{ed}	0.62^{f}	0.28^{ed}	0.20^{bcd}
۱۵ روز 15 days	Morvarid	19.71^{bcde}	0.37^{ab}	0.27^{abc}	0.20^{abc}
	Gonbad	17.12^{defgh}	0.31^{cde}	0.27^{abc}	0.18^{bcd}
	N-87-20	14.71^{figh}	0.27^{ef}	0.22^{gh}	0.13^{g}
	Naz	13.08^{hi}	0.27^{ef}	0.22^{gh}	0.13^{gf}
	Inia	13.20^{igh}	0.28^{ef}	0.22^{fgh}	0.14^{efg}
	Kazar 1	13.59^{igh}	0.28^{e}	0.23^{efgh}	0.14^{efg}
	Atrak	13.33^{igh}	0.36^{b}	0.24^{defgh}	0.13^{gf}
	Zagros	13.65^{figh}	0.36^{bc}	0.23^{efgh}	0.12^{g}
	Falat	11.82^{i}	0.23^{f}	0.21^{h}	0.10^{g}
	N-80-19	29.43^{a}	0.42^{a}	0.26^{bcde}	0.21^{ab}
	Tajan	16.69^{defgh}	0.30^{e}	0.26^{bcde}	0.18^{bcd}
	Line 17	14.09^{figh}	0.28^{ef}	0.24^{cdefg}	0.16^{edf}
	Kohdasht	23.94^{b}	0.41^{ab}	0.29^{ab}	0.23^{a}
	Karim	17.58^{defg}	0.29^{e}	0.26^{abcd}	0.18^{bcd}
	N-90-7	20.66^{cbd}	0.38^{ab}	0.27^{abc}	0.21^{abc}
	N-91-8	18.09^{cdef}	0.29^{e}	0.26^{bcd}	0.19^{bcd}
	N-91-9	19.87^{bced}	0.36^{bcd}	0.30^{a}	0.18^{bcd}
	N-91-10	15.68^{efghi}	0.27^{ef}	0.27^{abcd}	0.18^{bcd}
	N-91-14	22.25^{cb}	0.30^{ed}	0.25^{cdef}	0.18^{bcd}
	N-91-17	19.22^{ced}	0.28^{ef}	0.26^{bcde}	0.17^{cde}

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشابه بر اساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال ۵٪تفاوت معنی‌دار ندارند

Means by the same letter in each column are not significantly different according to LSD range tests ($P<0.05$).

جدول ۴. ادامه

Table 4. Continued

تنش غرقاب Flooding stress	رقم Cultivar	کلروفیل a Chlorophyll a	کلروفیل b Chlorophyll b	کارتنوئید Carotenoid	کاتالاز Catalase	عدد کلروفیل‌متر SPAD	عملکرد دانه Seed yield
		---------- mg.g^{-1} FW ----------			Mmol.min^{-1} FW		g plant^{-1}
صفر روز 0 days	Morvarid	20.60^{abc}	16.94^{bcdefg}	7.44^{abcde}	423.07^{abc}	31.02^{bcdef}	1.82^{abc}
	Gonbad	21.35^{abc}	15.53^{cdefg}	7.02^{cde}	367.53^{ef}	27.93^{efg}	1.72^{bedc}
	N-87-20	20.15^{abc}	15.86^{cdefg}	6.64^{cde}	361.07^{ef}	27.17^{g}	1.88^{ab}
	Naz	20.24^{abc}	15.17 ^{defg}	7.38^{abcde}	335.37^{f}	27.03^{g}	1.67^{edc}
	Inia	19.12^{dc}	14.81^{efg}	7.13 ^{bcde}	417.23^{abcd}	28.73^{cdefg}	1.56^{ed}
	Kazar 1	19.05^{dc}	14.68^{g}	7.58^{abcd}	362.83^{ef}	27.67^{g}	1.67^{edc}
	Atrak	19.45^{bc}	17.20^{bcdef}	7.64^{abcd}	411.77^{abcd}	31.22^{bcde}	1.80^{abc}
	Zagros	18.79^{dc}	14.94^{defg}	6.65^{cde}	361.08^{ef}	27.53^{g}	1.58^{ed}
	Falat	16.58^{d}	14.76^{efg}	6.20^{e}	396.59^{abcd}	31.56^{bcd}	1.68^{edc}
	N-80-19	22.39^{a}	20.14^{a}	8.30^{ab}	427.56^{ab}	35.78^{a}	1.95^{a}
	Tajan	20.42^{abc}	17.22^{bcdef}	7.15^{bcde}	386.41^{cde}	29.69^{bcdefg}	1.75^{bcd}
	Line 17	19.07^{dc}	14.67^{g}	7.23^{abcde}	391.02^{bcde}	29.73^{bcdefg}	1.69^{bdec}
	Kohdasht	21.98^{ab}	19.36^{ab}	8.48^{a}	433.46^{a}	35.59^{a}	1.80^{abc}
	Karim	21.04^{abc}	16.96^{bcdefg}	7.06 ^{bcde}	382.86^{de}	28.93^{cdefg}	1.64^{edc}
	N-90-7	19.89^{abc}	17.01^{bcdefg}	7.58^{abcd}	423.00^{abc}	31.98^{bc}	1.80^{abc}
	N-91-8	18.74^{dc}	15.70^{cdefg}	6.98^{cde}	379.93^{de}	28.52^{defg}	1.74^{bdc}
	N-91-9	20.38^{abc}	17.81^{abc}	7.82^{abc}	426.50^{ab}	32.25^{b}	1.54^{e}
	N-91-10	19.02^{dc}	17.25^{bcde}	6.50^{ed}	368.00^{ef}	27.73^{fg}	1.66^{edc}
	N-91-14	19.10^{dc}	15.81^{cdefg}	7.31^{abcde}	393.02^{bcde}	29.49^{cdefg}	1.83^{abc}
	N-91-17	19.48^{bc}	17.40^{bcd}	7.38^{abcde}	385.24^{cde}	28.93^{cdefg}	1.66^{edc}
۱۵ روز 15 days	Morvarid	16.07^{b}	11.28^{ab}	4.34^{cdef}	551.31^{hgi}	14.29^{cd}	0.88^{abcd}
	Gonbad	12.91^{defg}	8.29^{def}	3.46^{ghi}	500.81^{kj}	12.27^{ef}	0.81^{bcdef}
	N-87-20	11.90^{efgh}	5.69^{ghi}	2.26^{jk}	482.69^{kj}	8.27^{i}	0.67^{fg}
	Naz	10.32^{gh}	4.88^{i}	2.03^{k}	370.55l	7.71^{i}	0.58^{gh}
	Inia	10.77^{fgh}	5.92^{ghi}	2.26^{jk}	450.53^{k}	7.81^{i}	0.49^{h}
	Kazar 1	11.57^{fgh}	6.83^{fghi}	3.09^{hi}	489.05^{kj}	10.29^{gh}	0.75^{fde}
	Atrak	16.17^{b}	8.86^{cde}	3.90^{cdefg}	609.32^{ed}	12.72^{edf}	0.70^{fge}
	Zagros	11.57^{fgh}	6.92^{efgh}	2.83^{ij}	504.80^{ijk}	8.98^{hi}	0.48^{h}
	Falat	10.19^{h}	4.98^{hi}	2.19^{jk}	456.52^{k}	8.78^{hi}	0.47^{h}
	N-80-19	19.46^{a}	13.28^{a}	5.46^{a}	973.96^{a}	19.70^{a}	1.02^{a}
	Tajan	13.33^{cdef}	8.20^{def}	3.66^{fgh}	602.48^{edf}	13.48^{ed}	0.85^{bdec}
	Line 17	12.07^{efgh}	7.59^{efg}	3.89^{defg}	522.91^{hji}	10.99^{gf}	0.87^{abcd}
	Kohdasht	19.23^{a}	11.86^{ab}	5.17^{ab}	855.62^{b}	18.50^{a}	0.96^{ab}
	Karim	14.55^{bcde}	10.38^{bc}	4.41^{cde}	621.83^{ed}	13.34^{ed}	0.80^{fdec}
	N-90-7	17.09^{ab}	12.02^{ab}	4.71^{bc}	728.41^{c}	15.67^{cb}	0.93^{abc}
	N-91-8	15.03^{bcd}	8.44^{cdef}	3.72^{efgh}	642.23^{ed}	13.65^{ed}	0.89^{abcd}
	N-91-9	17.22^{ab}	11.78^{ab}	4.58^{bcd}	725.72^{c}	16.21^{b}	0.81^{fbdec}
	N-91-10	12.98^{defg}	8.64^{cdef}	3.69^{fgh}	555.83^{fgh}	12.26^{ef}	0.76^{fde}
	N-91-14	15.85^{bc}	10.02^{bcd}	4.10	649.87^{d}	14.26^{cd}	0.93^{abc}
	N-91-17	14.98^{bcd}	8.67^{cdef}	4.06	599.21^{efg}	13.31^{ed}	0.80^{fdec}

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشابه بر اساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال ۵٪تفاوت معنی‌دار ندارند

Means by the same letter in each column are not significantly different according to LSD range tests (P<0.05).

ارتفاع بوته و وزن خشک ساقه تنها تحت تأثیر رقم قرار گرفتند (جدول ۳)، بر اساس مقایسه میانگین اثر رقم بر ارتفاع بوته بیشترین ارتفاع بوته در رقم کوهدشت مشاهده شد (۳۷/۳ سانتی‌متر) و کمترین ارتفاع بوته در رقم فلات (۲۱/۳ سانتی‌متر) به دست آمد، همانند ارتفاع بوته بیشترین وزن خشک ساقه در رقم کوهدشت (۰/۴۶۲ گرم در بوته) به دست آمد و کمترین وزن خشک ساقه در رقم فلات با ۰/۲۵۹ گرم در بوته مشاهده شد (جدول ۵). بیان شده است با طولانی شدن مدت غرقابی گیاه برای تعدیل کمبود انرژی ناشی از شرایط بی‌هوازی (غرقاب) هورمون‌های آبسیزیک اسید و اتیلن را تولید نموده که ریزش برگ‌ها و کاهش سطح برگ را در پی دارد (Rasoly, 2011). از طرف دیگر این هورمون‌ها از فعالیت هورمون‌های محرک رشد ازجمله اکسین و سایتوکنین جلوگیری می‌کنند که درنهایت رشد گیاه متوقف می‌شود (Henshaw et al., 2007). درواقع باید بیان کرد تنش غرقاب باعث کاهش شدیدی سطح برگ و وزن خشک اندام هوایی در گیاهان زراعی مختلف می‌شود، در این میان بوته‌هایی که بتوانند سطح برگ و وزن خشک بیشتری را در مواجه با تنش غرقاب حفظ کنند درنهایت باعث می‌توانند پس از تنش غرقاب با توان بیشتری به برطرف کردن اثرات مخرب غرقاب بپردازند.

کلیک و تورهان (Celik and Turhan, 2011) در تحقیق اثر تنش غرقاب را بر گیاهچه‌های لوبیا موردبررسی قرار دادند، آن‌ها بیان کردند در مرحله گیاهچه‌ای تنش غرقاب در ابتدا باعث کاهش سطح برگ و وزن خشک در گیاهچه‌ها شده و با ادامه تنش غرقاب گیاهچه‌ها از بین می‌روند. رسولی (Rasoly, 2011)، طهماسبی و همکاران (Tahmasebi et al., 2011) و یاموچی و همکاران (Yamauchi et al., 2013) نیز کاهش وزن خشک ساقه را با افزایش مدت تنش غرقابی نسبت به گیاهان شاهد به ترتیب در گیاه کلزا، پنبه و آفتابگردان گزارش کردند.

استودارد و همکاران (Stoddard et al., 2005) بیان کردند در گیاهان لگوم (نخود سبز، نخود، باقلا، عدس) یکی از تکنیک‌های مؤثر برای غربالگری ژنوتیپ‌های در برابر تنش‌های محیطی به‌خصوص غرقابی، شوری و خشکی استفاده از ویژگی‌های ظاهری گیاهان در مراحل مختلف است. بدین‌صورت که پس از وقوع تنش ژنوتیپ‌هایی که دارای سطح برگ و وزن خشک ساقه بالاتری می‌باشند ژنوتیپ‌های مناسب‌تری ازنظر تنش موردنظر می‌باشند. پالتا و همکاران (Palta et al., 2010) در بررسی رشد ریشه گیاه نخود طی تنش غرقاب بیان کردند با افزایش مدت تنش غرقاب حجم ریشه‌های نخود به‌شدت کاهش پیدا می‌کند به‌طوری‌که در تنش‌های غرقاب طولانی‌مدت نخود از دچار زوال در وزن خشک شده و درنهایت می‌میرد. آن‌ها بیان کردند ریشه‌های نابجای تشکیل‌شده روی ساقه نیز نمی‌توانند از مرگ بوته‌های نخود طی تنش غرقاب جلوگیری کنند. تورانی (Torani, 2013) در بررسی اثرات تنش غرقابی بر برخی خصوصیات مورفولوژیک گیاه سویا بیان داشتند که با افزایش مدت‌زمان غرقابی وزن خشک بوته‌های سویا کاهش پیدا می‌کند. آن‌ها بیان داشتند این کاهش وزن خشک گیاه در اثر افزایش مدت تنش غرقاب بیشتر مربوط به کاهش وزن برگ‌ها و ساقه گیاه سویا است.

جدول ۵. مقایسه میانگین برهمکنش تنش غرقاب و رقم بر ارتفاع و وزن خشک ساقه ارقام گندم

Table 5. Mean comparison of flooding stress and cultivar on plant height and dry shoot weight wheat cultivars

رقم Cultivar	ارتفاع بوته Plant height	وزن خشک ساقه Dry shoot weight
	cm	$g.plant^{-1}$
Morvarid	33.3^{ab}	0.406^{bcde}
Gonbad	29.3^{bcdef}	0.379^{cdef}
N-87-20	28.5^{def}	0.350^{fg}
Naz	26.8^{ef}	0.340^{fg}
Inia	26.8^{ef}	0.339^{fg}
Kazar 1	28.6^{cdef}	0.366^{ef}
Atrak	32.9^{abcd}	0.417^{abcd}
Zagros	28.4^{ef}	0.362^{efd}
Falat	21.3^{g}	0.259^{h}
N-80-19	36.9^{a}	0.434^{ab}
Tajan	30.3^{bcde}	0.367^{def}
Line 17	25.4^{fg}	0.315^{g}
Kohdasht	37.3^{a}	0.462^{a}
Karim	29.8^{bcde}	0.376^{cdef}
N-90-7	33.0^{abc}	0.406^{bcde}
N-91-8	29.6^{bcdef}	0.379^{cdef}
N-91-9	33.6^{ab}	0.422^{abc}
N-91-10	28.7^{cdef}	0.364^{efg}
N-91-14	30.4^{bcde}	0.389^{bcdef}
N-91-17	31.0^{bcde}	0.372^{def}

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشابه بر اساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال ۵٪تفاوت معنی‌دار ندارند

Means by the same letter in each column are not significantly different according to LSD range tests ($P<0.05$).

نتایج مقایسه میانگین برهمکنش رقم و تنش غرقاب نشان داد در شرایط بدون تنش غرقاب بیشترین کلروفیل a در رقم N-80-19 با مقدار ۲۲/۳۹ میلی‌گرم در گرم بافت تر به دست آمد و کمترین مقدار برای کلروفیل a در رقم فلات مشاهده شد که برابر ۱۶/۵۸ میلی‌گرم در گرم بافت تر بود، کلروفیل b نیز در حالت بدون تنش غرقاب در ارقام مختلف گندم بین ۱۴/۶۷ الی ۲۰/۱۴ میلی‌گرم در گرم بافت تر متغیر بود بیشترین مقدار کلروفیل b در رقم N-80-19 مشاهده شد و کمترین مقدار کلروفیل b در لاین ۱۷ به دست آمد (جدول ۳). در شرایط بدون تنش غرقاب بالاترین مقدار برای کارتنوئید در رقم کوهدشت (۸/۴۸ میلی‌گرم در گرم بافت تر) به دست آمد و کمترین مقدار برای کارتنوئید در رقم فلات (۶/۲ میلی‌گرم در گرم بافت تر) مشاهده شد، بیشتر ارقام موردمطالعه در این آزمایش مقدار کارتنوئید بالاتر از ۶/۵ میلی‌گرم در گرم بافت تر داشتند که این امر نشان می‌دهد ارقام گندم موردمطالعه اختلاف کمی ازنظر کارتنوئید دارند (جدول ۳). بیشترین مقدار برای عدد کلروفیل متر در شرایط بدون تنش غرقاب در رقم N-80-19 (۳۵/۷۸) به دست آمد و کمترین عدد کلروفیل متر در رقم ناز مشاهده شد که برابر ۲۷/۰۳ بود (جدول ۳). در ۱۵ روز تنش غرقاب بر اساس نتایج جدول مقایسه میانگین برهمکنش رقم و تنش رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a، کلروفیل b و کارتنوئید) به‌شدت کاهش پیدا کرد، به‌طوری‌که در رابطه با کلروفیل a در ۱۵ روز تنش غرقاب در ارقام مختلف گندم کلروفیل a بین ۱۲/۵ تا ۴۹ درصد کاهش نشان داد، بیشترین کلروفیل a در ۱۵ روز تنش غرقاب در رقم N-80-19 مشاهده شد (۱۹/۴۶ میلی‌گرم در گرم بافت تر) و کمترین کلروفیل a در رقم فلات (۱۰/۱۹ میلی‌گرم در گرم بافت تر) به دست آمد، باید به این نکته اشاره شود که ارقام کوهدشت، N-90-7 و N-91-9 در ۱۵ روز تنش غرقاب اختلاف معنی‌داری با رقم N-80-19 ازنظر کلروفیل a نداشتند (جدول ۳). کلروفیل b در ۱۵ روز تنش غرقاب در ارقام مختلف بین ۲۹ الی ۶۷ درصد کاهش پیدا کرد، احمد و همکاران (Ahmed et al., 2002) بیان کردند تنش غرقاب باعث تولید مقدار زیادی آنزیم آنتی‌اکسیدانت در برگ گیاه ماش شد. آن‌ها بیان کردند تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت برای مقابله با گونه‌های اکسیژن فعال است که باعث از بین رفتن کلروفیل‌ها شده و زردی برگ را در پی دارد، اشی و همکاران (Aschi et al., 2003) در گیاه شبدر بیان کردند بوته‌هایی که در معرض تنش غرقاب قرار می‌گیرند سریع‌تر از بوته‌های دیگر زرد می‌شوند که این امر نشان‌دهنده از بین رفتن رنگیزه‌های فتوسنتزی طی تنش غرقاب است. خادم‌پیر (Khadempir et al., 2013) نیز کاهش میزان کلروفیل a با افزایش طول دوره تنش غرقابی را گزارش نمودند. به نظر می‌رسد کاهش میزان کلروفیل‌ها و رنگیزه‌های دیگر طی تنش غرقاب به دلیل تخریب این کلروفیل‌ها توسط رادیکال‌های آزاد باشد. طی تنش غرقاب رادیکال‌های آزاد و گونه‌های اکسیژن فعال به دلیل اکسیداسیون نوری افزایش می‌یابند (Rasoli, 2011). این گونه‌های فعال اکسیژن منجر به تخریب غشاها و پروتئین‌ها می‌شوند.

نتایج جدول مقایسه میانگین برهمکنش رقم و تنش در ارقام مختلف گندم کلروفیل b حساسیت بیشتری به تنش غرقاب نسبت به کلروفیل a نشان داد، بدین‌صورت که به‌طور میانگین در ارقام مختلف در ۱۵ روز تنش غرقاب کلروفیل a ۲۸ درصد کاهش پیدا کرد، اما در کلروفیل b برای ارقام مختلف گندم موردمطالعه به‌طور میانگین در ۱۵ روز تنش غرقاب ۴۷ درصد کاهش مشاهده شد (جدول ۳). در این رابطه بسیاری از محققان بیان کرده‌اند کلروفیل b به دلیل نقش محافظتی که در سلول دارد بیشتر در معرض آسیب طی تنش‌های محیطی است و در طی تنش آسیب بیشتری نسبت به کلروفیل a می‌بینند (Khadempir et al., 2013). نتایج این تحقیق نیز ثابت کرد در ارقام مختلف گندم کلروفیل b بیشتر از کلروفیل a تخریب و از بین می‌رود (جدول ۳). سالاری نسب (Salary Nasab, 2016) و هانگ و ویلکسون (Huang and Wilkinson, 2000) در گندم، تورانی (Torani, 2013) در سویا و پاراسد و همکاران (Prasad et al., 2004) در ماش کاهش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی (کلروفیل a و b و کارتنوئید) را طی تنش غرقابی گزارش نمودند. نتایج این آزمایش نیز نشان داد تنش غرقاب (۱۵ روز) باعث افت شدید در مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی برگ در ژنوتیپ‌های مختلف گندم می‌شود.

بر اساس نتایج جدول مقایسه میانگین برهمکنش تنش و رقم میزان کارتنوئید در طی تنش غرقاب به‌شدت افت پیدا کرد و در ۱۵ روز تنش غرقاب در ارقام مختلف گندم میزان کارتنوئید برگ بین ۳۴ الی ۷۲ درصد کاهش نشان داد، بیشترین درصد کاهش کارتنوئید طی ۱۵ روز تنش غرقاب در رقم ناز مشاهده شد و کمترین درصد کاهش کارتنوئید در رقم N-80-19 به دست آمد، کارتنوئید نیز همانند کلروفیل b

نقش محافظتی در سلول‌های دارد و بر این اساس طی تنش غرقاب بسیار بیشتر از کلروفیل a در معرض آسیب بوده و کاهش بیشتری در ۱۵ روز تنش غرقاب نسبت به کلروفیل a داشت، درواقع به‌عبارت‌دیگر گونه‌های اکسیژن فعال تولیدشده در شرایط تنش در مرحله اول به رنگیزه‌های فتوسنتزی که نقش محافظتی دارند حمله کرده و این ترکیبات را از بین می‌برند، بنابراین انتظار می‌رود این ترکیبات در هنگام تنش بیشتر مورد تخریب قرار بگیرند، از طرف دیگر در چرخه گزانتوفیل در هنگام تنش‌های محیطی کارتنوییدها و کلروفیل b بسیار بیشتر در معرض آسیب قرار دارند (Torani, 2013). شاهکوه محلی (Shahkoohmahali, 2018) در تحقیق خود روی اثرات تنش غرقاب بر خصوصیات فیزیولوژیک ارقام گندم بیان کردند در هنگام تنش غرقاب نسبت کلروفیل a به b در ارقام مختلف گندم بسیار افزایش پیدا کرد که این امر نشان‌دهنده حساس‌تر بودن کلروفیل b به تنش غرقاب نسبت به کلروفیل a است. عدد کلروفیل متر که تخمینی از میزان کلروفیل در برگ است نیز هماهنگ با سایر رنگیزه‌های فتوسنتزی موردمطالعه در ۱۵ روز تنش غرقاب افت شدیدی را نشان داد به‌طوری‌که در ارقام مختلف گندم موردمطالعه طی ۱۵ روز تنش غرقاب بین ۴۴ الی ۷۳ درصد کاهش را نشان داد، بیشترین درصد کاهش عدد کلروفیل متر در رقم اینیا مشاهده شد و کمترین درصد کاهش عدد کلروفیل متر در رقم N-80-19 به دست آمد (جدول ۴).

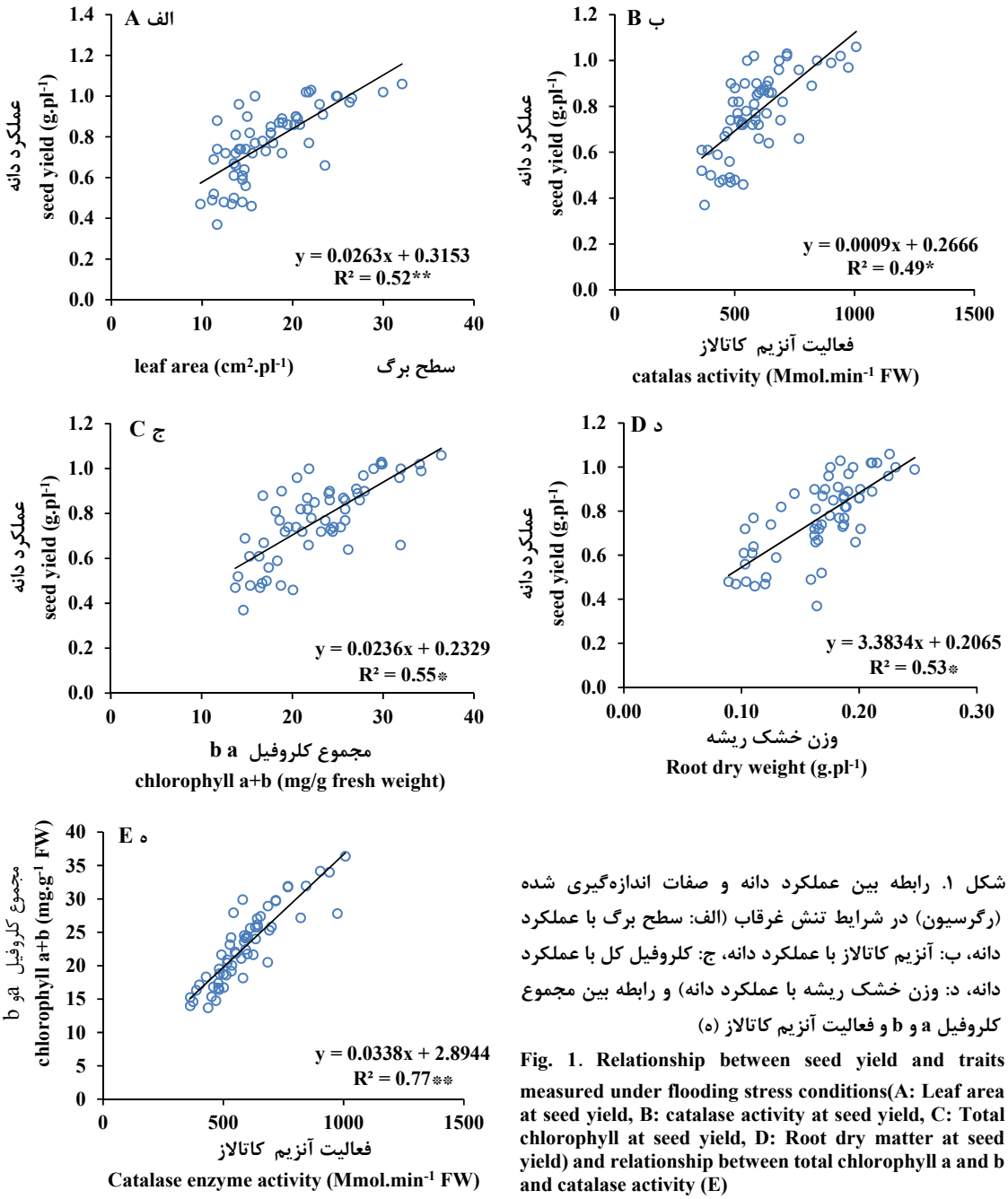
آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت یکی از مهم‌ترین عوامل محافظت از رنگیزه‌های فتوسنتزی طی تنش‌های محیطی می‌باشند که به گفته محققان تولید آن‌ها در شرایط تنش‌های محیطی یکی از راه‌های اصلی سلول‌های برگ برای ادامه فتوسنتز و تولید مواد فتوسنتزی است (Khadempir et al., 2013). بر اساس نتایج این آزمایش در شرایط بدون تنش غرقاب دامنه تغییرات میزان فعالیت آنزیم کاتالاز بین ۴۳۳/۴ الی ۳۳۵/۳ نانو مول بر دقیقه بر بافت تر متغیر بود، این امر نشان‌دهنده آن است که در شرایط طبیعی اختلاف چندانی بین ارقام مختلف گندم موردمطالعه ازنظر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز وجود ندارد، اما در ۱۵ روز تنش غرقاب میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام مختلف به‌شدت افزایش پیدا کرد، به‌طوری‌که در ارقام مختلف بین ۱۵ تا ۱۳۰ درصد افزایش در میزان فعالیت آنزیم کاتالاز طی ۱۵ روز تنش غرقاب نسبت به حالت بدون تنش غرقاب مشاهده شد (جدول ۳). در ۱۵ روز تنش غرقاب بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز مربوط به رقم N-80-19 بود که برابر ۹۷۳/۹۶ نانو مول بر دقیقه بر بافت تر بود و کمترین فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم ناز ۳۷۰/۵ نانو مول بر دقیقه بر بافت تر مشاهده شد، ارقام کوهدشت، ۹۰۷ و N-91-9 دارای فعالیت آنزیم کاتالاز بیشتر از ۷۰۰ نانو مول بر دقیقه بر بافت تر داشتند که نشان از سازوکار فعال در این ارقام برای مقابله با تنش غرقاب است (جدول ۳). لی و همکاران (Li et al., 2011) در تحقیق روی گندم گزارش کردند ژنوتیپ‌هایی که نشت یونی کمتری دارند، به شرایط سخت محیطی متحمل‌تر می‌باشند و براثر آسیب وارده بر غشا سیتوپلاسمی در اثر شرایط سخت محیطی باعث می‌شود که محتویات سلول به بیرون تراوش کند، که مقدار این آسیب را می‌توان با اندازه‌گیری مقدار نشت یونی تعیین نمود، آن‌ها دلیل اصلی نشت الکترولیت‌ها را فعالیت گونه‌های اکسیژن فعال بیان کردند که در صورت فعالیت مطلوب آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت آسیب به غشاها کاهش‌یافته و نشت الکترولیت نیز کاهش می‌یابد. همچنین علاوه بر این، مطالعات زیادی نشان داده است (Popova et al., 2009; Torani, 2013) که تنش‌های ازجمله تنش شوری و غرقاب به دلیل تولید گونه‌های اکسیژن فعال و متعاقب آن تخریب ساختار غشاء باعث افزایش مقدار نشت مواد از سلول‌ها می‌شوند که این امر کاهش مقدار فتوسنتز و درنهایت کاهش مقدار عملکرد را در گیاهان در پی دارد، در این رابطه گیاهانی موفق‌ترند که بتوانند به‌طور کارآمدتری با گونه‌های اکسیژن فعال به‌وسیله آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت مبارزه کنند.

نتایج این آزمایش نشان داد در شرایط بدون تنش بیشترین عملکرد دانه در ارقام مروارید، N-87-20، اترک، N-80-19، کوهدشت، N-90-7، N-91-14 به دست آمد که با یکدیگر اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد نداشتند، همچنین در شرایط بدون تنش غرقاب کمترین عملکرد دانه در ارقام گنبد، ناز، اینیا، خزر۱، زاگرس، فلات، لاین۱۷، کریم، N-91-9، N-91-10 و N-91-17 مشاهده شد (جدول ۴). دامنه تغییرات عملکرد دانه گندم در ارقام موردمطالعه در شرایط بدون تنش غرقاب برابر ۰/۴۱ گرم در بوته بود (جدول ۴). در شرایط ۱۵ روز تنش غرقاب در تمام ارقام موردمطالعه افت شدید عملکرد مشاهده شد، به‌طوری‌که بیشترین عملکرد دانه در ۱۵ روز تنش غرقاب در رقم ۲۱۰ با ۱/۰۲ گرم در بوته به دست آمد و کمترین عملکرد دانه در ۱۵ روز تنش غرقاب در رقم فلات مشاهده شد که برابر ۰/۴۷ گرم در بوته بود (جدول ۴). دامنه تغییرات عملکرد دانه در

۱۵ روز تنش غرقاب برابر ۰/۵۵ گرم در بوته بود. ارقام گندم موردمطالعه طی ۱۵ روز تنش غرقاب بین ۳۵ تا ۷۵ درصد افت عملکرد دانه داشتند که این امر نشان‌دهنده اثر مخرب شدید تنش غرقاب بر عملکرد دانه گندم است، اما دراین‌بین رقم کوهدشت با ۴۶/۷ درصد کاهش عملکرد کمترین آسیب را از تنش غرقاب دریافت کرد و رقم فلات با ۷۱/۸ درصد کاهش عملکرد دانه بیشترین آسیب را طی تنش غرقاب متحمل شد (جدول ۳). شاهکوه محلی (Shahkoohmahali, 2018) در بررسی اثر تنش غرقاب بر ارقام گندم بیان کردند دلیل اصلی کاهش عملکرد دانه در طی تنش غرقاب کاهش در سطح برگ و رنگیزه‌های فتوسنتزی گندم طی تنش غرقاب است که با کاهش در اجزای عملکرد دانه گندم در انتها باعث کاهش عملکرد دانه می‌شوند، درواقع پژوهشگران در رابطه با تنش غرقاب بیان کرده‌اند، غرقابی ازجمله تنش‌هایی است که بر گیاهان وحشی و زراعی اثرگذار بوده و محدودکننده رشد و عملکرد گیاهان زراعی به‌خصوص در نواحی مرطوب است (Wang and Jiang, 2007). خادم‌پیر (Khadempir, 2013) و تورانی (Torani, 2013) افت شدید عملکرد را در سویا ناشی از تنش غرقاب گزارش کردند. حاجی‌مراد خانی (Hajimoradkhani, 2016) با بررسی اثر تنش غرقاب بر عملکرد دانه و زیستی ژنوتیپ‌های مختلف سویا بیان کردند تنش غرقاب در تمام ژنوتیپ‌های موردمطالعه باعث کاهش عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک سویا شد. ایشان دلیل این امر در ابتدا کاهش اجزای عملکرد دانه سویا به‌خصوص تعداد غلاف در بوته بیان کردند. در گیاه لوبیا نیز، ماندابی باعث کاهش رشد، ماده خشک کل، فتوسنتز و تشکیل غلاف شد (Celik and Turhan, 2011). در نخود ماندابی ۱۲ روزه بعد از ۲۶ روز کاشت (مرحله رویشی) باعث کاهش عملکرد دانه برای ژنوتیپ کابلی ۵۴ درصد و ژنوتیپ دسی ۴۴ درصد شد (Romina et al., 2014). در ماش ماندابی ۹ روزه باعث کاهش فتوسنتز به میزان ۶۳ درصد و عملکرد دانه به مقدار ۵۲ درصد شد (Palta et al., 2010).

در شکل ۱ رابطه بین صفات اندازه‌گیری شده در این آزمایش و عملکرد دانه ارقام مختلف گندم نشان داده شده است بر اساس نتایج شکل ۱ در رابطه با صفات سطح برگ، وزن خشک ریشه، مجموع کلروفیل a و b و میزان فعالیت آنزیم کاتالاز با افزایش این صفات عملکرد دانه ارقام مختلف گندم در شرایط تنش غرقاب نیز افزایش پیدا کرد. درواقع می‌توان این گونه بیان کرد از میان ارقام گندم موردمطالعه در این آزمایش ارقامی که توانسته‌اند سطح برگ بیشتری را حفظ پس از تنش حفظ کنند درنهایت در انتهای فصل رشد عملکرد دانه بیشتری نیز داشته‌اند، به‌عبارت‌دیگر سطح برگ قبل از تنش معیار مناسبی برای انتخاب ارقام مقاوم به تنش نیست و سطح برگی که بعد از وقوع تنش توسط بوته‌ها حفظ می‌شود بسیار مهم است، زیرا ممکن است رقمی قبل از وقوع تنش دارای سطح برگ بالایی باشد اما پس از وقوع تنش به دلیل حساس بودن به تنش سطح برگ بیشتری ازدست‌داده و درنهایت عملکرد کمتری داشته باشد، در مورد سایر صفات نیز چنین امری بر اساس نتایج شکل ۱ صادق است، به‌طوری‌که ارقامی که توانسته‌اند وزن خشک ریشه بیشتر و مقدار رنگیزه فتوسنتزی بیشتری را پس از تنش غرقاب حفظ کنند درنهایت عملکرد دانه بیشتری نیز داشته‌اند (شکل ۱). در رابطه با میزان فعالیت آنزیم کاتالاز باید بیان کرد، بر اساس نظر محققان (Khadempir, 2013; Hajimoradkhani, 2016) افزایش در میزان فعالیت آنزیم کاتالاز به‌خودی‌خود باعث افزایش در عملکرد دانه نمی‌شود اما ازآنجاکه افزایش در میزان فعالیت آنزیم کاتالاز باعث حفظ بیشتر رنگیزه‌های فتوسنتزی می‌شود، این امر درنهایت می‌تواند افزایش در عملکرد دانه را در پی داشته باشد (شکل ۱). ارزانی و صالحی (Arzany and Salehy, 2012) اظهار داشت که محتوای آب نسبی برگ از شاخص‌های مرتبط با فتوسنتز در گیاهان زراعی است که با فتوسنتز و عملکرد بالا ارتباط قوی دارد، همچنین ایشان بیان کردند افزایش در فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت باعث کاهش خسارت به غشاهای سلول شده و درنهایت باعث افزایش در محتوی نسبی آب سلول می‌شود. لی و همکاران (Li et al., 2011) در واریته‌های گندم همبستگی مثبت بین محتوای آب نسبی برگ، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت و غلظت کلروفیل مشاهده کردند.

نتایج همبستگی بین عملکرد دانه و صفات اندازه‌گیری شده نشان داد بیشترین همبستگی عملکرد دانه با سطح برگ به دست آمد که برابر ۰/۸۹ بود، همچنین بر اساس نتایج جدول ضرایب همبستگی عملکرد دانه با تمام صفات سطح برگ، وزن خشک ریشه، حجم ریشه، عدد کلروفیل متر، کلروفیل a و فعالیت آنزیم کاتالاز همبستگی بالا و معنی‌دار دارد (جدول ۶). پس از سطح برگ بیشترین همبستگی عملکرد دانه با کلروفیل a و عدد کلروفیل متر مشاهده شد که به ترتیب برابر ۰/۸۸ و ۰/۷۵ بود (جدول ۶).



شکل ۱. رابطه بین عملکرد دانه و صفات اندازه‌گیری شده (رگرسیون) در شرایط تنش غرقاب (الف: سطح برگ با عملکرد دانه، ب: آنزیم کاتالاز با عملکرد دانه، ج: کلروفیل کل با عملکرد دانه، د: وزن خشک ریشه با عملکرد دانه) و رابطه بین مجموع کلروفیل a و b و فعالیت آنزیم کاتالاز (ه)

Fig. 1. Relationship between seed yield and traits measured under flooding stress conditions(A: Leaf area at seed yield, B: catalase activity at seed yield, C: Total chlorophyll at seed yield, D: Root dry matter at seed yield) and relationship between total chlorophyll a and b and catalase activity (E)

بر اساس نتایج جدول همبستگی (جدول ۶)، به دلیل همبستگی بالا بین سطح برگ و عملکرد دانه تجزیه کلاستر بر اساس سطح برگ ارقام مختلف در شرایط تنش غرقاب انجام شد، بر اساس نتایج تجزیه کلاستر در فاصله ۰/۸ متوسط کلاستر ارقام موردمطالعه در ۴ خوشه قرار گرفتند، رقم N-80-19 که دارای سطح برگ بیشتری نسبت به سایر ارقام در شرایط تنش غرقاب بود (جدول ۳) در یک گروه جداگانه قرار گرفت و ارقام کوهدشت و N-91-14 که پس از رقم N-80-19 دارای بیشترین سطح برگ در شرایط تنش غرقاب بودند نیز در یک گروه جداگانه قرار گرفتند، در خوشه بعدی ارقامی همانند N-87-20، لاین ۱۷، ناز، اینیا، اترک، خزر ۱، زاگرس و فلات که دارای کمترین سطح برگ در ۱۵ روز تنش غرقاب

بودند قرار گرفتند و درنهایت در خوشه چهارم در فاصله ۰/۸ متوسط کلاستری ارقام مروارید، N-91-9، ۹۱۱۷، ۹۰۷، گنبد، تجن، کریم، N-91-8 و N-91-10 قرار گرفتند (شکل ۲). به‌طورکلی می‌توان بر اساس نتایج تجزیه کلاستر بیان کرد، رقم N-80-19 و پس‌ازآن ارقام کوهدشت و N-91-14 مناسب‌ترین ارقام ازنظر سطح برگ در شرایط تنش غرقاب می‌باشند (شکل ۲).

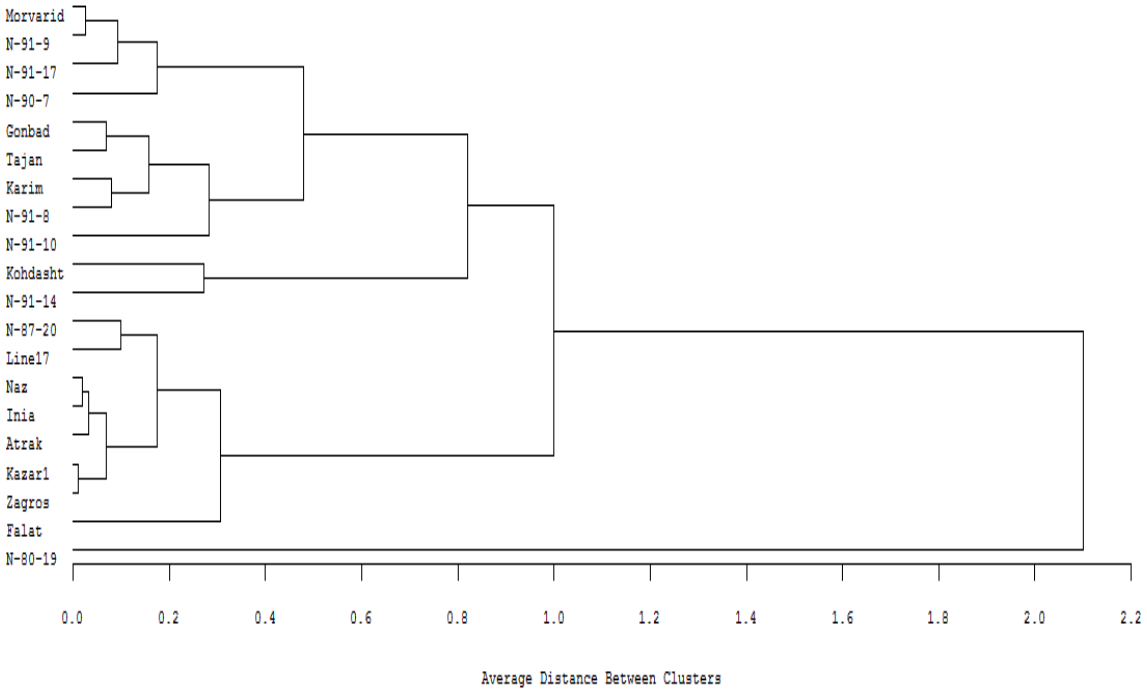
جدول ۶. ضرایب همبستگی بین صفات اندازه‌گیری شده و عملکرد دانه گندم

Table 6. Correlation coefficients between measured traits and wheat seed yield

			1	2	3	4	5	6	7
1	Leaf area	سطح برگ	1						
2	Root dry weight	وزن خشک ریشه	0.68**	1					
3	Root mass	حجم ریشه	0.59**	0.68**	1				
4	SPAD	عدد کلروفیل‌متر	0.53**	0.63**	0.69**	1			
5	Chlorophyll a	کلروفیلa	0.56**	0.55*	0.73**	0.87**	1		
6	Catalase enzyme activity	فعالیت آنزیم کاتالاز	0.63**	0.74**	0.59**	0.76**	0.69**	1	
7	Seed yield	عملکرد دانه	0.89**	0.71**	0.74**	0.75**	0.88**	0.64**	1

ns و * و ** به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

n.s, * and ** Non significant and significant at levels probability 5 and 1%, respectively.



شکل ۲. تجزیه کلاستر ارقام مختلف گندم ازنظر سطح برگ بوته در شرایط تنش غرقاب

Fig. 2. Cluster analysis of different varieties of wheat leaf area under flooding stress

نتیجه‌گیری کلی

به‌طورکلی نتایج این آزمایش نشان داد صفات سطح برگ، وزن خشک برگ، کلروفیل a و b، عملکرد دانه، حجم ریشه، وزن خشک ریشه، کارتنوئید، فعالیت آنزیم کاتالاز و عدد کلروفیل متر تحت تأثیر معنی‌دار تنش غرقاب قرار می‌گیرند. علاوه بر صفات یادشده عملکرد دانه نیز تحت تأثیر معنی‌دار تنش غرقاب قرار گرفت، بر این اساس بیشترین عملکرد دانه در شرایط عدم تنش در رقم‌های N-80-19، N-87-20 و N-

91-14 مشاهده شد که به ترتیب برابر ۱/۹۵ و ۱/۸۸ گرم در بوته بود، در شرایط تنش غرقاب بیشترین عملکرد دانه گندم در رقم‌های N-80-19 (۱/۰۲ گرم در بوته) و کوهدشت (۰/۹۶ گرم در بوته) به دست آمد. نتایج همبستگی نشان داد بیشترین همبستگی عملکرد دانه با سطح برگ، کلروفیل a، عدد کلروفیل متر و حجم ریشه بود، ازاین‌رو می‌توان بیان کرد بر اساس نتایج این آزمایش تنش غرقاب بر ارقام مختلف گندم اثر مخربی دارد، اما ارقامی که در مرحله رویشی دارای سطح برگ، محتوای کلروفیل و حجم ریشه بالاتری دارند می‌توانند آسیب کمتری از تنش غرقاب دیده و درنهایت عملکرد دانه بیشتری داشته باشند.

منابع

Ahmed, S., Nawata, E., Hosokawa, M., Domae, Y., Sakuratani, T., 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. Plant Science. 163, 117-123.

Ardakany, M., Nadoor, A., 2009. Principles and Practical Techniques for Plant Sciences Specialists (Translation). Tehran University Publishers. 144p. [In Persian].

Arnon, A., Sairam, R.K., 2002. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. Current Science. 82, 1227-1238.

Arzany, A., Salehi, M., 2012. Antioxidant activity and oxidative stress due to salinity in triticale and wheat lines in field condition. Plant Process and Function. 1(2), 3-7. [In Persian with English summary].

Aschi-Smiti, S., Chaïbi, W., Brouquisse, R., Ricard, B., Saglio, P., 2003. Assessment of enzyme induction and aerenchyma formation as mechanisms for flooding tolerance in *Trifolium subterraneum.* Annals of Botany. 91, 195–204.

Ashraf, M.A., Ahmad, M.S.A., Ashraf, M., Al-Qurainy, F., Ashraf, M.Y., 2011. Alleviation of waterlogging stress in upland cotton (*Gossypium hirsutum*L.) by exogenous application of potassium in soil and as a foliar spray. Crop and Pasture Science. 62(1), 25-38.

Ashraf, M.A., 2012. Waterlogging stress in plants: A review, African Journal of Agricultural Research. 7(13), 1976-1981.

Bailey-Serres, J., Fukao, T., Gibbs, D.J., Holdsworth, M.J., Lee, S.C., Licausi, F., Perata, P., Voesenek, L.A., van Dongen, J.T. 2012. Making sense of low oxygen sensing. Trends in Plant Science. 17,129-138.

Celik, G., Turhan, E., 2011. Genotypic variation in growth and physiological responses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seedlings to flooding. African Journal of Biotechnology. 10, 7372–7380.

Chance, B., Maehly, A.C., 1955. Assay of catalase and peroxidases. Methods in Enzymology. 2, 764-775.

Ashyan, J., Hady, H., Jonuby, P., 2009. Investigation of reaction of soybean cultivars and soybeans to dehydration at pod growth stage using sensitivity and stress tolerance indices. Environmental Stress in Crop Sciences. 1(2), 1-7. [In Persian with English summary].

Dat, J., Capelli, N., Folzer, H., Bourgeade, P., Badot, P.M., 2004. Sensing and signalling during plant flooding. Plant Physiology and Biochemistry. 42, 273–282.

Elzenga, J.T.M., Veen, H.V., 2010. Waterlogging and Plant Nutrient Uptake. In: Mancuso, S., Shabala, S.E. (eds.), Waterlogging Signalling and Tolerance in Plants: Springer Heidelberg Dordrecht London New York.

Galeshi, S., ModaresSanavi, A., and Tahmasbi, Z., 2000. Influence of flooding stress on nitrogen growth and stabilization in Groundwater Clover (*Trifolium subterraneum*). Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources. 7 (4), 107-112. [In Persian with English summary].

Ganjali, A., Palta, H., Terner, N. 2008. Effect of waterlogging stress on root and shoot growth of chickpea (*Cicer arietinum* L.) genotype. Journal of Agricultural Science and Natural Resources. 15(3), 343-353. [In Persian with English summary].

Ghasemy, M., 2016. Effect of flooding period on some physiological, morphological, yield and yield components of two bean cultivars. MSc

dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. 102p. [In Persian].

Ghobady, M.A., Nadyan, H., Bakhshandeh, A., Fahty, Gh., Gharyneh, M.H., 2006. Root growth, biological yield and grain yield in wheat genotypes under flood stress conditions at different stages of growth. Seed and Plants. 22(4), 513-525. [In Persian with English summary].

Grzesiak, S., Kościelniak, J., Filek, W., Augustyniak, G., 2007. Effect of soil drought in the generative phase of development of field bean (*Vicia faba* L. *var. minor*) on leaf water status photosynthesis rate and biomass growth. Journal of Agronomy and Crop Science.162, 241–247

Hajimoradkhani, P., 2016. Effect of flooding period on yield and yield components of soybean. MSc dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. 131p. [In Persian].

Henshaw. T. L., R. A. Gilbert, J. M. S. Scholberg, T. R. Sinclair., 2007. Soya Bean (*Glycine max* L. Merr.) Genotype Response to Early-season Flooding: II. Aboveground Growth and Biomass. Journal of Agronomy & Crop Science. 193, 189—197.

Huang, B., Wilkinson, R.E., 2000. Plant-Environment Interactions. 3rd edition. CRC Press; Manhattan, Kansas.

Issarakraisila, M., Ma, Q., Turner, D.W., 2007. Photosynthetic and growth responses of juvenile Chinese kale (*Brassica oleracea*var. alboglabra) and Caisin (*Brassica rapa*subsp. parachinensis) to waterlogging and water deficit. Scientia Horticulturae. 111(2), 107-113.

Jackson, M.B., Ishizawa, K. Ito, O., 2009. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. Annals of Botany. 103(2), 137-142.

Kafy, M., Borzoie, A., Salehy, M., Kamandy, A., Masoumy, A., Nabaty, J., 2009. Physiology of Environmental Stresses in Plants. Mashhad University Publishers. 598 p. [In Persian].

Karimi, G., Ghorbanli, M., Heidari, H.,Khavarinejad, R.A., Assareh, M.H., 2005. The effects of NaCl on growth, water relations, osmolytes and ion content in *Kochia prostrate*. Biologia Plantarum. 49, 301-304.

Khadempir, M., 2013. Effect of flooding period on reproductive stage on some anatomical physiological characteristics and soybean yield. MSc dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. 125 p. [In Persian].

Komatsu, S., Kobayashi, Y., Nishizawa, K., Nanjo, Y., Furukawa, K., 2010. Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in soybean cell wall during flooding stress. Amino acids. 39,1435-1449.

Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T. Cao, W., 2011. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after an thesis in wheatcultivars. Plant Scince. 180, 672-678.

Manceau, A.M., Pradier, E., Tremblin, G., 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress. Journal of Plant Physiology. 161, 25-33.

Palta, J.A., Ganjeali, A., Turner, N.C., and Siddique, K.H.M., 2010. Effects of transient subsurface waterlogging on root growth, biomass and yield of chickpea. Agricultural Water Management. 97, 1469-1476.

Popova, L.P., Maslenkova, L.T., Yordanova,R. Y., Ivanova, A.P., Krantev, A.P., Szalai, G., Janda, T., 2009. Exogenous treatment with salicylic acid attenuates cadmium toxicity in pea seedlings. Plant Physiology and Biochemistry. 47, 224-231.

Prasad, S., Ram, P.C., Uma, S., 2004. Effect of waterlogging duration on chlorophyll content, nitrate reductase activity, soluble sugar sand grain yield of maize. Annual Review of Plant Physiology. 18, 1-5.

Rasoly, F., 2011. Effect of Flooding Stress on Physiological Characteristics, Yield and Yield Components in canola (*Brassica napuse*). MSc dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. 119 p. (In Persian).

Ritchie, S.W., Nguyen, H.T., 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Science. 30, 105-111.

Ro.cha, M., Licausi, F., 2010. Glycolysis and tricarboxylic are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *Lotus japanicus* L. Plant Physiology. 152, 1501-1513.

Romina, P., Abeledo, L.G., Miralles, D.J., 2014. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley. Plant and Soil. 378, 265-277.

Salary Nasab, S., 2016. Effect of Flooding and Salinity on Some Morphological and Physiological Characteristics of Two Wheat Cultivars at Stemming. MSc dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. 127 p. [In Persian].

Shahkomahali, H., 2018. Effect of waterlogging stress in two growth stages on two wheat cultivars. PhD dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. 149 p. [In Persian].

Stoddard, F.L., Balko, C., Erskine, H.W., Khan, R., Sarker. A., 2005. Screening techniques and sources of resistance to abiotic stresses in cool-season food legumes. Euphytica. 147(1–2), 167–186.

Striker, G.G., 2012. Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses, Botany, Dr. John Mworia (Ed.), ISBN: 978-953-51-0355-4.

Striker, G.G., 2012, Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses. In: Mworia, J.K. (ed.), Botany, IntechOpen, London.

Striker, G.G., Insausti, P., Grimoldi, A.A., Ploschuk, E.L. Vasellati, V., 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus*L. and *Lotus glaber*Mill. Plant & Soil. 276, 301–311.

Tahmaseby, M., Galeshy, S., Sadeghy poor, H., 2011. Study of morphological and physiological characteristics of wheat in response to flooding and temperature effects. Proceedings of the First Specialized Conference on Strategies for Achieving Sustainable Agriculture. University of Ahvaz.1-7 p. [In Persian].

Tashakory, F., 2016. Evaluation of the effect of cross-fertilization of *Streptomyces* and *Brady Risobium Japonicum* on growth indices and soybean (*Glycine max* L.) phosphorus adsorption. MSc dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. [In Persian].

Torany, M., 2013. Investigation of the effect of waterlogging on vegetative growth stage on some physiological and anatomical characteristics of soybean yield. MSc dissertation, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. [In Persian].

Voesenek, L.A.C.J., Bailey-Serres, J., 2013. Flooding tolerance: O_2 sensing and survival strategies. Current Opinion in Plant Biology. 16, 647-653.

Wang, K., Jiang, Y., 2007. Waterlogging tolerance of Kentucky bluegrass cultivars. Hortscience. 42, 386–390.

Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazonoa, M., 2013. Aerenchyma formation in crop species: A review. Field Crops Research. 152, 8–16

Yan, B., Dai, Q., Liu, X., Huang, S. Wang, Z., 1996. Flooding induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. Plant and Soil. 179, 261-268.