



بررسی اثر تنش غرقاب در مراحل مختلف نموی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، رنگیزه‌های فتوسنتزی و عملکرد گندم

حسین شاهکومحلی^۱، سرالله گالشی^{۲*}، افشین سلطانی^۲، ابراهیم زینلی^۳

^۱دانش‌آموخته دکتری در رشته زراعت، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

^۲استاد، گروه زراعت، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

^۳دانشیار، گروه زراعت، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۱۱/۰۵ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۰۲/۲۲

چکیده

سابقه و هدف: تنش‌های محیطی همواره یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش‌دهنده عملکرد و تولید گیاهان زراعی به شمار می‌روند. زمانی که گیاهان با تنش غرقابی مواجه می‌شوند، غلظت گونه‌های اکسیژن فعال در آن‌ها افزایش می‌یابد. افزایش این ترکیبات می‌تواند به چندین هدف سلولی مثل یکپارچگی غشا، فتوسنتز و کارایی فتوسیستم II، خسارت وارد نمایند. به دنبال این رویدادها، پیری زودرس برگ و کاهش سطح برگ ممکن است منجر به افت تثبیت کربن در گیاه شود. گیاهان برای مقابله با گونه‌های اکسیژن فعال به تولید آنتی‌اکسیدان‌ها می‌پردازند که منجر به تخفیف اثرات تنش می‌شود. بر این اساس، این پژوهش به منظور بررسی اثرات تنش غرقابی در مراحل پنجه‌زنی و ساقه‌رفتن گندم در دو رقم مروارید و کوه‌دشت بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی و ارتباط آن‌ها با عملکرد دانه انجام شد.

مواد و روش‌ها: برای انجام این پژوهش، یک آزمایش گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در طی سال‌های ۱۳۹۴ و ۱۳۹۵ اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل طول دوره تنش در پنج سطح (۰، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز) به عنوان عامل اول، زمان اعمال غرقاب بر اساس مرحله نمو گندم (پنجه‌زنی و ساقه رفتن) به عنوان عامل دوم و رقم (ارقام مروارید و کوه‌دشت) به عنوان عامل سوم در نظر گرفته شد. به منظور اعمال تنش غرقاب، گلدان‌های مربوط به هر تیمار به نحوی درون یک حوضچه پر از آب قرار داده شدند که تا ارتفاع ۲ سانتی‌متر از ساقه‌ها در زیر آب بود. پس از اعمال تیمارهای تنش‌زا صفاتی مانند فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز، مقدار آسکوربیک اسید، کلروفیل a، کلروفیل b، کارتنوئید و عملکرد دانه اندازه‌گیری شدند. همچنین، برای توصیف روابط موجود میان صفات مورد اندازه‌گیری و طول دوره غرقاب از توابع خطی استفاده شد.

یافته‌ها: نتایج این تحقیق نشان داد که خسارت تنش غرقاب در گندم به مدت زمان قرارگیری بوته‌ها در معرض تنش، مرحله نموی که تنش همگام با آن رخ می‌دهد و نیز نوع رقم مورد استفاده بستگی داشت. به طور کلی، در این پژوهش با افزایش طول دوره غرقاب، صفاتی مثل فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز و نیز محتوای آسکوربیک اسید، به طور معنی‌داری افزایش یافت (به صورت خطی)، ولی میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی به طور معنی‌داری کاهش یافت (به صورت خطی). از طرف دیگر، میزان افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در رقم کوه‌دشت بیش‌تر از رقم مروارید بود. همچنین،

*مسئول مکاتبه: sgaleshi@yahoo.com

میزان کاهش کلروفیل a و b در رقم مروارید بیش تر از رقم کوهدشت بود، اما میزان کارتنوئید در رقم کوهدشت کاهش بیش تری نسبت به رقم مروارید داشت. در نهایت، عملکرد دانه گندم به ازای هر روز آب ماندگی در رقم کوهدشت و مروارید به ترتیب ۳/۱۶ و ۳/۲۰ درصد کاهش یافت. در هر دو رقم اعمال تنش غرقاب در مرحله ساقه رفتن عملکرد دانه را به طور معنی داری بیش از مرحله پنجه زنی کاهش داد.

نتیجه گیری: تنش غرقاب نقش بسیار مهمی در کاهش عملکرد دانه گندم داشت. در این راستا، طول دوره تنش مهم ترین عامل موثر بر عملکرد بود و پس از آن مرحله نموی که تنش در آن رخ داد و رقم به ترتیب در درجه دوم و سوم اهمیت قرار گرفتند. افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز با کاهش عملکرد دانه همراه بود، زیرا این آنزیم ها در پاسخ به تولید گونه های اکسیژن فعال (تنش اکسیداتیو) در تنش غرقاب صورت می گیرد. کاهش محتوای رنگیزه های فتوستتزی نیز به معنای کاهش ظرفیت فتوستتزی گیاه در طی تنش غرقاب بود. مجموع این تغییرات باعث کاهش خطی عملکرد دانه در هر دو رقم و هر دو مرحله نموی شد. کاهش شدیدتر عملکرد دانه در شرایطی که غرقاب در مرحله ساقه رفتن رخ داد، نشان دهنده حساسیت بیش تر این مرحله نموی به تنش بود.

واژه های کلیدی: آنتی اکسیدان، رنگیزه، فتوستتز، عملکرد.

مقدمه

صدمات مهم تنش غرقابی در گیاه گندم، کاهش رشد در اثر کاهش سریع فتوستتز به دلیل کاهش فعالیت آنزیم های فتوستتزی و کاهش هدایت روزنه ای، کاهش پتانسیل آب برگ و تورژسانس بافت، تولید اتیلن و آبسزیک اسید می باشد (۲، ۳۰). گیاهان تحت تنش آب ماندگی از مسیر جایگزین برای تولید انرژی استفاده می کنند. در این شرایط مسیرهای گلیکولیز و نیز تخمیر فعال می شوند که نتیجه آن بالا رفتن تجمع اتانول می باشد. در تخمیر، کربوهیدرات ورودی بالا است ولی تولید ATP پایین است، زیرا در تخمیر به ازای هر گلوکز ۲-۴ ATP تولید می شود. این در حالی است که در فسفوریلاسیون اکسیداتیو به ازای هر گلوکز ۳۶ عدد ATP تولید می شود (۸). در طی تنش غرقاب انتشار اکسیژن در آب نسبت به هوا کندتر است. در نتیجه سازگاری بیوشیمیایی در گیاهان سبب تبدیل تنفس هوازی به غیرهوازی می شود (۳۴). زمانی که گیاهان با تنش های محیطی مثل آب ماندگی برخورد می کنند، غلظت گونه های اکسیژن فعال بالا می رود و به سطحی می رسد که می تواند به چندین واکنش متابولیک سلولی مثل فتوستتز و کارایی

گندم مهم ترین گیاه زراعی است که تامین کننده ۷۰ درصد از غذای مردم کره زمین و ۵۰ درصد پروتئین مورد نیاز آنان می باشد. بنابر آمار سازمان خوار و بار جهانی در سال ۲۰۱۶ میلادی، سطح کشت گندم در جهان و ایران به ترتیب ۲۲۰/۱ و ۵/۶۸ میلیون هکتار و تولید گندم جهان و ایران به ترتیب ۷۴۴/۹۰ و ۱۱/۰۹ میلیون تن و عملکرد در واحد سطح در جهان و ایران به ترتیب ۳۵۸۶ و ۱۹۵۳ کیلوگرم در هکتار بود (۱۱). سهم ایران از سطح زیر کشت جهانی ۲/۵۸ درصد و از تولید ۱/۴۹ درصد بود. استان گلستان در سال ۱۳۹۶ با سطح زیر کشت ۳۷۱۳۶۳ هکتار و تولید ۱۴۰۰۰۰۰ تن دانه گندم رتبه دوم را در تولید این محصول مهم بعد از استان فارس در کشور داشت. گندم تنوع زیادی از نظر ارقام داشته و طیف وسیعی از لحاظ سازگاری های اقلیمی - خاکی دارد، اما میزان تولید آن تحت تاثیر تنش های غیرزنده از جمله، تنش دمایی، اسیدی یا قلیایی بودن خاک، کمبود مواد غذایی و آب قرار می گیرد (۱۶). تقریباً تمامی گیاهان زراعی از جمله گندم به غرقاب غیر متحمل هستند. از

فیزیولوژیک و رشدی گندم شده که نتیجه تمام این تغییرات کاهش رشد به واسطه تغییر در میزان کلروفیل و کاهش سنتز مواد آلی، کاهش عملکرد و اجزای آن می‌باشد. بنابراین، این پژوهش با هدف بررسی تاثیر طول دوره تنش غرقابی در هر یک از مراحل پنجه‌زنی و ساقه رفتن بر عملکرد دانه و اجزای آن در دو رقم گندم مروارید و کوه‌دشت انجام شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در سه تکرار در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال‌های زراعی ۱۳۹۴ و ۱۳۹۵ انجام شد. تیمارهای آزمایشی شامل طول دوره غرقاب در پنج سطح (۰، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز) به عنوان عامل اول، زمان اعمال غرقاب در دو سطح (پنجه‌زنی و ساقه رفتن) به عنوان عامل دوم و رقم در دو سطح (ارقام مروارید و کوه‌دشت) به عنوان عامل سوم بود. کشت ارقام گندم در گلدان‌های پلاستیکی با قطر ۲۵ سانتی‌متر و نیز ارتفاع ۲۵ سانتی‌متر در هوای آزاد انجام شد. داخل هر گلدان ۹ کیلوگرم خاک مناسب (مخلوط خاک زراعی با ماسه با نسبت ۴ به ۱) ریخته شد. کشت بذرها در هر دو سال انجام آزمایش در نیمه اول آذر به تعداد ۲۰-۱۵ بذر در هر گلدان انجام شد. پس از استقرار کامل بوته‌ها تعداد آن‌ها به ۱۰ بوته در هر گلدان کاهش یافت. لازم به ذکر است که برای محاسبه میزان کود برای هر گلدان، عمق خاک مزرعه ۲۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. وزن مخصوص ظاهری خاک ۱/۳ گرم بر سانتی‌متر مکعب بود. محاسبه مقدار کود مورد نیاز بر اساس آزمون خاک (جدول ۱) انجام شد. بر اساس آزمون خاک، ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره در چهار مرحله به صورت تقسیط استفاده شد و کود فسفر و پتاسیم مورد نیاز نبود.

فتوسیستم II، خسارت وارد نمایند. همچنین، گونه‌های اکسیژن فعال بر یکپارچگی غشا تاثیر گذاشته و سبب خسارت به کارایی فتوسیستم II و کم شدن عملکرد کوانتومی در فتوسیستم II مخصوصاً در گیاهچه‌های جوان می‌شود که از این طریق بر کارایی خالص فتوسنتز اثر می‌گذارد. در نتیجه پیری زودرس برگ و کاهش سطح برگ ممکن است منجر به افت تثبیت کربن در سطح گیاه شود. آب گرفتگی باعث کاهش کلروفیل a و b در برگ‌ها می‌شود. بعد از غرقاب فتوسنتز شدیداً کاهش یافته که همبستگی مثبتی با کاهش هدایت روزنه‌ای دارد (۸). بر اساس نتایج این آزمایش می‌توان نتیجه گرفت که تنش غرقاب باعث کاهش و خسارت فراوان به فرایندهای فیزیولوژیک گیاه گندم می‌شود و در نتیجه اثر مخربی بر صفات ظاهری، عملکرد و اجزای عملکرد گذاشت. اما از طرف دیگر، فعالیت سیستم‌های پالایند اکسیژن (کاتالاز، آسکوربیک اسید و سوپراکسید دیسموتاز)، افزایش هورمون‌های اتیلن و آبسزیک اسید و تشکیل آثرانسیم و ریشه‌های نابجا می‌تواند تا حدی اثر مخرب تنش غرقاب را تعدیل نمایند. زیرا سیستم آنتی‌اکسیدان در پاسخ به تولید گونه‌های اکسیژن فعال (تنش اکسیداتیو) در تنش غرقاب فعال می‌شود که تاییدکننده بروز تنش ثانویه اکسیداتیو در نتیجه تنش غرقاب است که منجر به کاهش عملکرد و اجزای عملکرد دانه می‌شود.

استان گلستان با بیش از ۳۸۰ هزار هکتار اراضی زیر کشت گندم یکی از مهم‌ترین مناطق کشت گندم در کشور می‌باشد. وقوع تنش غرقاب در سال‌های پر باران می‌تواند به بیش از ۵ هزار هکتار از این مزارع خسارت وارد نماید. خسارت بیش‌تر در بهمن و اسفند ماه که بارندگی‌ها زیاد است و مزارع اکثراً در مرحله پنجه‌زنی و ساقه‌رفتن می‌باشند، اتفاق می‌افتد. تنش غرقاب سبب تغییرات زیادی در خصوصیات

جدول ۱- مشخصات خاک مورد استفاده برای آزمایش.

Table 1- Soil properties that used for experiment.

پتاسیم قابل جذب (قسمت در میلیون) Absorbable K (ppm)	فسفر قابل جذب (قسمت در میلیون) Absorbable P (ppm)	نیتروژن کل (قسمت در میلیون) Total N (ppm)	هدایت الکتریکی (دسی زیمنس بر متر) Electrical conductivity (dsm-1)	اسیدیته Acidity	بافت Texture
340	12.5	0.13	1.2	7.9	لوم رسی سیلتی Silty clay loam

که در این روابط V حجم عصاره مصرف شده، W وزن نمونه و Chl_a ، Chl_b و C به ترتیب غلظت کلروفیل a ، b و کارتنوئید بر حسب (میلی گرم بر گرم وزن تر) می باشد. تجزیه و تحلیل داده های به دست آمده از آزمایش به کمک نرم افزار SAS انجام شد. برای رسم نمودارها نیز از برنامه Excel استفاده شد. همچنین، برای توصیف روابط موجود میان صفات مورد اندازه گیری و طول دوره غرقاب از توابع خطی استفاده شد (روابط ۴ و ۵).

$$y = ax + b$$

رابطه ۴:

$$y_1 = ax_0 + b \quad \text{if } x \leq x_0$$

رابطه ۵:

$$y_2 = -ax + b \quad \text{if } x > x_0$$

که در این معادلات y صفت مورد بررسی، x طول دوره غرقاب بر حسب روز، x_0 نقطه چرخش منحنی و a و b ضرایب معادله هستند.

نتایج و بحث

تجزیه واریانس: با توجه به نتایج این پژوهش، طول دوره غرقاب اثر معنی داری بر صفات بیوشیمیایی مثل فعالیت آنزیم کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، مقدار آسکوربیک اسید، کلروفیل a ، کلروفیل b و کارتنوئید داشت. همچنین، اثر مرحله نموی بر صفاتی مثل فعالیت آنزیم کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز، مقدار آسکوربیک اسید، کلروفیل a ، b و کارتنوئید معنی دار بود. رقم نیز بر صفاتی مثل آنزیم کاتالاز، آسکوربیک اسید، میزان کلروفیل a ، b و کارتنوئید معنی دار بود.

به منظور اعمال تیمارهای غرقابی، حوضچه ای به عمق ۴۰ سانتی متر و به ابعاد $2 \times 3/5$ متر در محل اجرای آزمایش حفر گردید و تمام گلدان های مربوط به تیمارهای مختلف درون حوضچه قرار گرفتند، به طوری که تا ارتفاع ۲ سانتی متر از ساقه بوته ها را آب فراگرفت. بعد از طی دوره های زمانی غرقاب، گلدان ها از درون آب خارج شده و بعد از نمونه گیری، بقیه گلدان ها تا پایان دوره رشدی خود در شرایط مطلوب برای رشد قرار گرفتند. در این مطالعه صفاتی نظیر فعالیت آنزیم های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، مقدار آسکوربیک اسید، محتوای کلروفیل a ، b و کارتنوئید، و عملکرد دانه اندازه گیری شد. برای اندازه گیری فعالیت آنزیم کاتالاز از روش دیزی و همکاران (۲۰۰۸)، اندازه گیری مقدار آسکوربیک اسید از روش ژانگ و همکاران (۲۰۰۹)، و اندازه گیری فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز از روش گیانوپولیتیس و ریس (۱۹۷۷) استفاده شد (۱۲، ۱۷، ۴۳). جهت سنجش میزان رنگیزه های فتوسنتزی از روش آرنون (۲۰۰۲) و اردکانی و نادور (۱۳۸۸) استفاده شد (۴، ۵). میزان کلروفیل a ، b و کارتنوئید به ترتیب با استفاده از روابط ۱، ۲ و ۳ محاسبه شدند.

$$\text{Chl}_a = \frac{12}{7}(A_{663}) - \frac{2}{69}(A_{645}) \times \frac{V}{1000 \times W}$$

$$\text{Chl}_b = \frac{22}{9}(A_{645}) - \frac{4}{68}(A_{663}) \times \frac{V}{1000 \times W}$$

$$\bar{A} = \frac{V}{6}(A_{480}) - \frac{1}{49}(A_{510}) \times \frac{V}{1000 \times W}$$

همچنین، نتایج نشان داد که اثر متقابل تیمارهای آزمایشی تنها در چند مورد معنی‌دار شد که شامل اثر متقابل طول دوره غرقاب × مرحله نمو بر میزان کلروفیل b، و کارتنوئید، اثر متقابل طول دوره غرقاب × رقم بر فعالیت آنزیم کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز و مقدار کلروفیل b و اثر متقابل مرحله نمو × رقم فقط بر میزان کلروفیل b معنی‌دار بود (جدول ۲).

اثر تنش غرقاب بر فعالیت آنزیم کاتالاز: با افزایش طول دوره غرقاب در هر دو سال انجام آزمایش و در هر دو رقم مورد بررسی، فعالیت آنزیم کاتالاز هم در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و هم در مرحله ساقه رفتن به صورت خطی افزایش پیدا کرد (شکل ۱).

در رقم کوهدشت در مرحله پنجه‌زنی، فعالیت آنزیم کاتالاز در سال اول از ۵۵۳/۳۳ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار شاهد به ۱۱۵۸/۶۷ میکرومول بر دقیقه وزن تر (۱۰۹/۴۰ درصد افزایش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۵۴۰/۰۰ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار شاهد به ۹۹۱ میکرومول بر دقیقه وزن تر (۸۳/۵۲ درصد افزایش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب افزایش پیدا کرد. همچنین، در مرحله ساقه رفتن مقدار افزایش در سال اول از ۵۴۸ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار شاهد به ۱۰۵۱/۶۷ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۹۱/۹۱ درصد افزایش) و در سال دوم از ۵۵۷ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار شاهد به ۸۶۳/۶۷ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۵۵/۰۶ درصد افزایش) بود (شکل ۱).

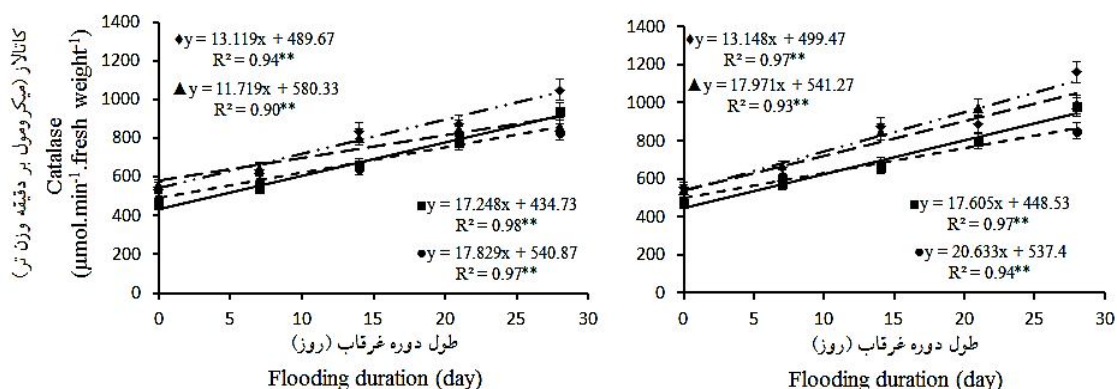
در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی، فعالیت آنزیم کاتالاز در سال اول از ۴۷۱ میکرومول بر دقیقه وزن تر در تیمار شاهد به ۹۷۶ میکرومول بر دقیقه وزن تر

به‌طور کلی، تنش غرقاب باعث بسته شدن روزنه‌ها، کاهش فراهمی CO₂ و کاهش ظرفیت مصرف فوتون‌های فتوسنتزی به وسیله گیاه می‌شود که در نهایت، تجمع گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) را در کلروپلاست‌ها به دنبال دارد (۳۸). این تجمع ROSها باعث فعال شدن سازوکارهای دفاعی از جمله تولید آنزیم‌های حذف‌کننده ROS مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیدازها در سلول شده تا سلول بتواند تا حدی اثرات مخرب ROSها را کاهش دهد (۳۴). این موضوع می‌تواند افزایش فعالیت کاتالاز را در این مطالعه توجیه نماید. بین اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن در هر یک از دو رقم مورد بررسی اختلاف قابل توجهی از لحاظ فعالیت کاتالاز مشاهده نشد. از طرفی، رقم کوهدشت در سطوح مختلف غرقاب از فعالیت کاتالاز بیش‌تری برخوردار بود (شکل ۱) که نشان‌دهنده سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی قوی‌تر در آن نسبت به رقم مروارید می‌باشد. افزایش مقدار آنزیم کاتالاز با افزایش طول دوره غرقاب در مطالعات پیشین نیز نشان داده شده است (۲۲، ۲۸، ۲۹).

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس برای آنزیم‌های کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز، آسکوربیک اسید، کاروفیل b، کارنوتینید و عملکرد دانه.
Table 2- Analysis of variance for catalase, superoxide dismutase, ascorbic acid, chlorophyll a, b, Carotenoid and grain yield.

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	میانگین مربعیات Mean squares							عملکرد دانه Grain yield
		کاتالاز Catalase	سوپر اکسید دیسموتاز Superoxide dismutase	اسکوربیک اسید Ascorbic acid	کلروفیل a Chlorophyll a	کلروفیل b Chlorophyll b	کارنوتینید Carotenoid		
سال	1	3505 ns	0.04 ns	0.20 ns	62.866**	25.594**	48.724**	0.816**	
خطا (سال)	2	1841	0.17	1.10	0.799	0.571	0.591	0.176	
غرقاب	4	770518**	11.37 ns	528.49**	196.527**	140.0228**	45.274**	15.1103**	
مرحله نمو	1	24055**	0.14**	8.58**	12.096**	155.705**	71.308**	3.179**	
رقم	1	340161**	0.62 ns	46.75**	125.8700**	109.921**	35.730**	3.814**	
سال×غرقاب	4	30228**	0.04 ns	0.60 ns	0.217 ns	0.0919 ns	11.928**	0.0278ns	
سال×مرحله نمو	1	31 ^{ns}	0.04ns	3.71**	0.546 ns	0.0042 ns	7.132**	0.0362ns	
سال×رقم	1	7954 ns	0.13 ns	0.30 ns	0.330 ns	0.0131 ns	4.783*	0.0703ns	
غرقاب×مرحله نمو	4	4547 ns	0.007 ns	0.55 ns	0.706 ns	2.774**	2.806**	0.0074ns	
غرقاب×رقم	4	13077**	0.096*	0.74 ns	1.583 ns	2.904**	1.125 ns	0.1044ns	
مرحله نمو×رقم	1	5727 ns	0.0031 ns	0.09 ns	1.102 ns	12.256**	4.077 ns	0.0184ns	
سال×غرقاب×مرحله نمو	4	1078 ns	0.0036 ns	0.40 ns	0.217 ns	0.0919 ns	0.595 ns	0.0334ns	
سال×غرقاب×رقم	4	1183 ns	0.025 ns	0.17 ns	0.286 ns	0.0353 ns	1.940*	0.00378ns	
سال×مرحله نمو×رقم	1	848 ns	0.012 ns	0.006 ns	0.330 ns	0.1313 ns	5.825**	0.0659ns	
غرقاب×مرحله نمو×رقم	4	4258*	0.009 ns	0.24 ns	0.354 ns	0.9461 ns	0.563 ns	0.972ns	
سال×غرقاب×مرحله نمو×رقم	4	2321 ns	0.005 ns	0.05 ns	0.286 ns	0.0353 ns	0.687 ns	0.0102ns	
خطا	78	1539	0.034	0.41	1.03	0.560	0.763	0.058	
ضریب تغییرات (درصد)	CV (%)	5.3	12.5	5.0	5.2	4.5	11.08	15.4	

** : significant at probability level of 1%, * : significant at probability level of 5%, and ns: non-significant.
* : معنی دار در سطح احتمال پنج درصد، * : معنی دار در سطح احتمال پنج درصد و ns: غیر معنی دار.



شکل ۱- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر روند فعالیت آنزیم کاتالاز در دو رقم کوه‌دشت و مروارید (لوژی: رقم کوه‌دشت در سال اول، مثلث: رقم کوه‌دشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می‌باشند).

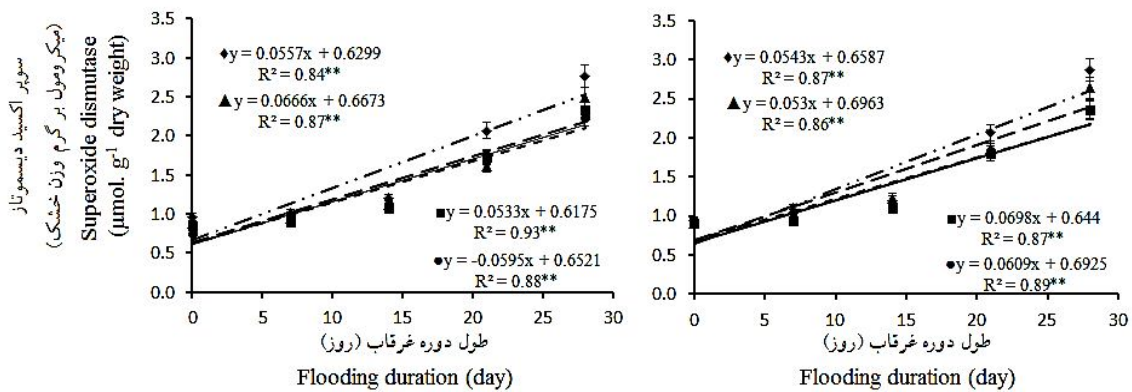
Figure 1- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the of catalase enzyme activity in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

میکرومول بر گرم وزن خشک افزایش یافت. با توجه به مطالب ارائه شده، میزان افزایش این آنزیم در رقم کوه‌دشت (۱/۹۹ برابر) بیش‌تر از رقم مروارید (۱/۸۷ برابر) بود (شکل ۲).

به‌طورکلی، آنتی‌اکسیدان‌ها به دو گروه آنزیمی و غیرآنزیمی طبقه‌بندی می‌شوند. آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی شامل آسکوربات پراکسیداز، سوپر اکسید دیسموتاز، کاتالاز، و گلوکاتایون ردکتاز و غیر آنزیمی شامل آسکوربیک اسید، گلوکاتایون، توکوفرول‌ها و کارتنوئیدها می‌باشند (۱۵). سوپر اکسید دیسموتاز اولین پالایند گونه‌های اکسیژن فعال (ROS) می‌باشد که باعث تبدیل O_2^0 به H_2O_2 شده و پراکسید تولیدی توسط آنزیم کاتالاز زوده می‌شود (۱۳). مولر و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که سطوح بالای آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز و کاتالاز برای زنده ماندن گیاه توتون در شرایط غرقابی ضروری است (۲۹). به نظر می‌رسد افزایش هورمون آبسزیک اسید در شرایط غرقاب، مانع انتقال جیبرلین در گیاه می‌شود (۲۸). کاهش انتقال جیبرلین در گیاه سبب افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها (کاتالاز و سوپر اکسید دیسموتاز) می‌شود.

اثر تنش غرقاب بر فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز: با افزایش طول دوره غرقاب فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در هر دو رقم به صورت خطی افزایش یافت، اما اختلاف قابل توجهی بین دو رقم مورد بررسی و نیز بین دو مرحله نموی اعمال تنش و یا سال انجام آزمایش مشاهده نشد (شکل ۲).

در رقم کوه‌دشت در مرحله پنجه‌زنی، میزان سوپر اکسید دیسموتاز به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در سال اول و دوم به ترتیب به میزان 0.054 و 0.053 میکرومول بر گرم وزن خشک افزایش یافت. همچنین، در مرحله ساقه رفتن در سال اول و دوم، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب میزان سوپر اکسید دیسموتاز به ترتیب 0.055 و 0.066 میکرومول بر گرم وزن خشک افزایش یافت (شکل ۲). در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی، میزان سوپر اکسید دیسموتاز به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در سال اول و دوم به ترتیب به میزان 0.069 و 0.061 میکرومول بر گرم وزن خشک افزایش یافت. همچنین، در مرحله ساقه رفتن در سال اول و دوم، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب میزان سوپر اکسید دیسموتاز به میزان 0.053 و 0.059



شکل ۲- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در گندم در دو رقم کوه‌دشت و مروارید (لوزی: رقم کوه‌دشت در سال اول، مثلث: رقم کوه‌دشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می‌باشند).

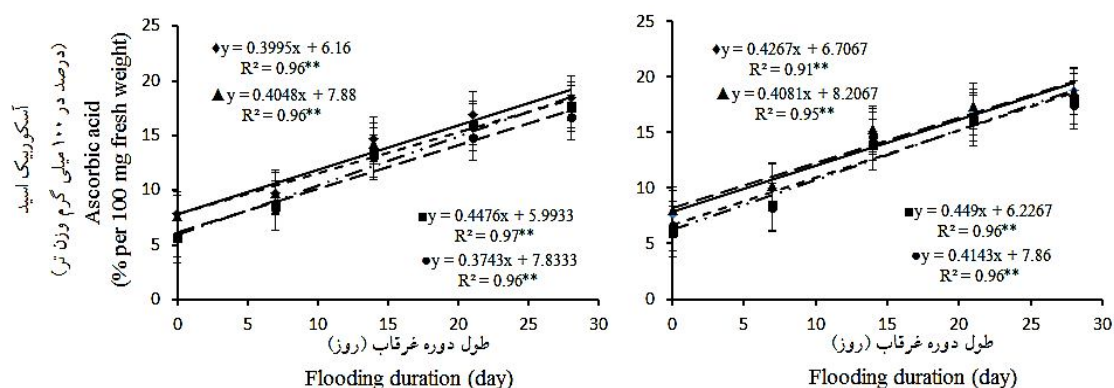
Figure 2- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the superoxide dismutase enzyme activity in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

آسکوربیک اسید به میزان ۰/۴۴۷ و ۰/۳۷۴ درصد در ۱۰۰ میلی‌گرم بافت تر افزایش یافت (شکل ۳).

اثر تنش غرقاب بر مقدار کلروفیل a: مقدار کلروفیل a در هر دو رقم و در هر دو سال انجام آزمایش با افزایش طول دوره غرقاب چه در مرحله پنجه‌زنی و چه در مرحله ساقه رفتن به صورت خطی کاهش یافت. در رقم کوه‌دشت در مرحله پنجه‌زنی، مقدار کلروفیل a در سال اول از ۲۲/۳۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۴/۷۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۴/۱۳ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۲۵/۷۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۸/۱۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۲۹/۶۲ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. همچنین، در مرحله ساقه رفتن مقدار کاهش در سال اول از ۲۱/۵۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۴/۲۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۳۳/۹۵ درصد کاهش) و در سال دوم از ۲۳/۷۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۷/۴۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۲۶/۴۴ درصد کاهش) بود (شکل ۴).

اثر تنش غرقاب بر مقدار آسکوربیک اسید: به‌طور کلی، با افزایش طول دوره غرقاب مقدار آسکوربیک اسید در هر دو رقم به طور خطی افزایش یافت. ضمن اینکه اختلاف قابل توجهی بین دو رقم مورد بررسی و نیز بین دو مرحله نموی اعمال تنش و یا سال انجام آزمایش مشاهده نشد (شکل ۳). در رقم کوه‌دشت در مرحله پنجه‌زنی، میزان آسکوربیک اسید به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در سال اول و دوم به ترتیب به میزان ۰/۴۲۶ و ۰/۴۰۸ درصد در ۱۰۰ میلی‌گرم بافت تر افزایش یافت. همچنین، در مرحله ساقه رفتن در سال اول و دوم، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب میزان آسکوربیک اسید به ترتیب ۰/۳۹۹ و ۰/۴۰۵ درصد در ۱۰۰ میلی‌گرم بافت‌تر افزایش یافت (شکل ۳).

در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی، میزان آسکوربیک اسید به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در سال اول و دوم به ترتیب به میزان ۰/۴۹۹ و ۰/۴۱۴ درصد در ۱۰۰ میلی‌گرم بافت تر افزایش یافت. همچنین، در مرحله ساقه رفتن در سال اول و دوم، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب میزان



شکل ۳- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر درصد آسکوربیک اسید در گندم در دو رقم کوه‌دشت و مروارید (لوزی: رقم کوه‌دشت در سال اول، مثلث: رقم کوه‌دشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می‌باشند).

Figure 3- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the amount of ascorbic acid enzyme in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

مروارید کاهش بیش‌تری در مقایسه با رقم کوه‌دشت داشت (شکل ۴).

سیف‌لد و همکاران (۲۰۰۲) و ژانگ و همکاران (۲۰۱۰) نیز به کاهش مقدار کلروفیل با افزایش طول دوره غرقاب اشاره کردند (۳۲، ۴۳). مرعشی (۲۰۱۴) گزارش کرد که پایین‌ترین مقدار کلروفیل a و b در ۲۱ روز پس از تنش غرقاب مشاهده شد (۲۷). کولاکو و همکاران (۲۰۰۲) با بررسی نه ژنوتیپ گندم دریافتند که افزایش طول دوره غرقاب تا ۳۰ روز باعث کاهش ۳۰ درصدی محتوای کلروفیل شد (۱۰). تیریاکیوگلو و همکاران (۲۰۱۴) بیان کردند که کاهش فتوسنتز در مرحله گیاهچه‌ای گندم در شرایط بی‌هوایی با کاهش محتوای کلروفیل و کارتنوئید ارتباط دارد (۳۸).

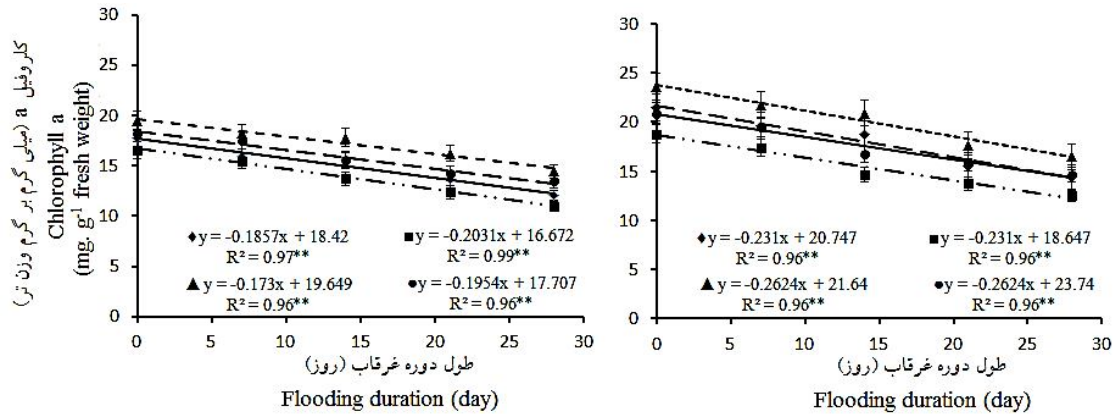
اثر تنش غرقاب بر مقدار کلروفیل b: مقدار کلروفیل b در هر دو رقم و در هر دو سال انجام آزمایش با افزایش طول دوره غرقاب چه در مرحله پنجه‌زنی و چه در مرحله ساقه رفتن به‌صورت خطی کاهش یافت. در رقم کوه‌دشت در مرحله پنجه‌زنی، مقدار کلروفیل b در سال اول از ۲۱/۵۰ میلی‌گرم در گرم

در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی، مقدار کلروفیل a در سال اول از ۲۰/۴۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۳/۰۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۶/۱۱ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۲۳/۸۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۶/۴۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۰/۹۵ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. در مرحله ساقه رفتن مقدار کاهش در سال اول از ۱۹/۷۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۲/۹۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۳۴/۵۲ درصد کاهش) و در سال دوم از ۲۲/۵۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۶/۴۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۲۷/۳۳ درصد کاهش) بود (شکل ۴).

با توجه به مطالب ارائه شده، میزان کاهش کلروفیل a در هر دو رقم در مرحله پنجه‌زنی به‌طور معنی‌داری بیشتر از مرحله ساقه رفتن بود. در نتیجه، اعمال تنش غرقاب در مرحله پنجه‌زنی خسارت بیش‌تری بر میزان کلروفیل a وارد می‌کند. همچنین، میزان کلروفیل a در شرایط اعمال تنش در هر دو مرحله نمودی در رقم

گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۲ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۳۲/۲۹ درصد کاهش) و در سال دوم از ۱۹/۵۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۴/۴۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۲۶/۰۲ درصد کاهش) بود (شکل ۵).

بافت تر در تیمار شاهد به ۱۴/۳۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۳/۱۸ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۲۳/۶۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۶/۴۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۰/۲۳ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. همچنین، در مرحله ساقه رفتن مقدار کاهش در سال اول از ۱۷/۷۲ میلی‌گرم در



شکل ۴- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر محتوای کلروفیل a در گندم در دو رقم کوهدشت و مروارید (لوزی: رقم کوهدشت در سال اول، مثلث: رقم کوهدشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می‌باشند).

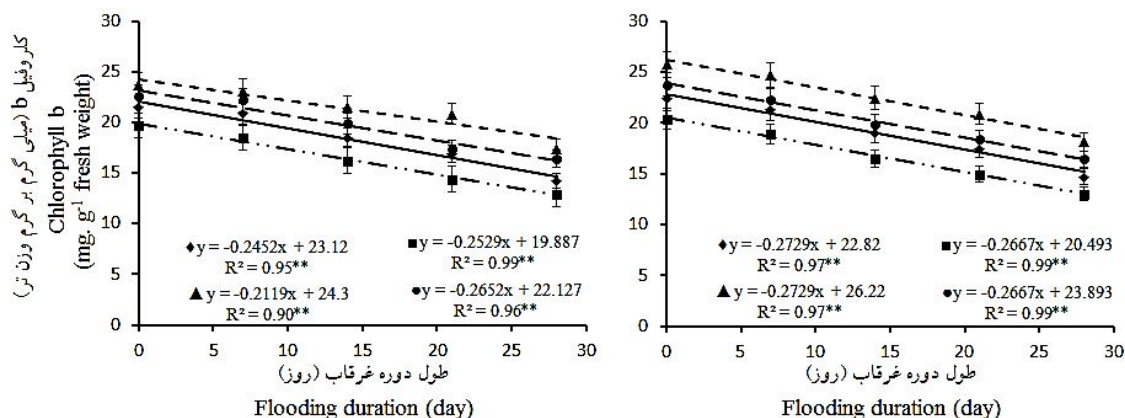
Figure 4- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the amount of chlorophyll a enzyme in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

شاهد به ۱۳/۴۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۲۶/۴۱ درصد کاهش) بود (شکل ۵). با توجه به مطالب ارائه شده، با افزایش طول دوره غرقاب میزان کاهش کلروفیل b در هر دو رقم در مرحله پنجه‌زنی به طور معنی‌داری بیش‌تر از مرحله ساقه رفتن بود. در نتیجه، اعمال تنش غرقاب در مرحله پنجه‌زنی خسارت بیش‌تری بر میزان کلروفیل b وارد کرد. همچنین، میزان کلروفیل b در شرایط اعمال تنش در هر دو مرحله نمودی در رقم مروارید به طور جزئی کاهش بیش‌تری در مقایسه با رقم کوهدشت داشت (شکل ۵). افزایش طول دوره غرقاب باعث تخریب کلروفیل b که یکی از اجزای

در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی، مقدار کلروفیل b در سال اول از ۱۸/۸۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۲/۵۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۳/۳۳ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۲۰/۹۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۴/۶۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۲۹/۹۸ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. در مرحله ساقه رفتن مقدار کاهش در سال اول از ۱۶/۵۴ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۱۱/۰۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۳۳/۵۱ درصد کاهش) و در سال دوم از ۱۸/۳۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار

رحمان (۲۰۰۵) و ملک‌محمدی و همکاران (۲۰۰۵) نیز گزارش کردند که با افزایش طول دوره غرقاب در فلفل میزان کلروفیل b کاهش می‌یابد (۷، ۲۶، ۳۱، ۴۰).

کمپلکس دریافت کننده نور می‌باشد، شد. کاهش کلروفیل b تحت شرایط غرقابی تحت تاثیر کمپلکس LHCII که حاوی کلروفیل b در غشای تیلاکوئید می‌باشد، قرار دارد (۲۸). سایرام و همکاران (۲۰۰۹) در ماش، یوردانو و همکاران (۲۰۰۳) اشرف و



شکل ۵- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر محتوای کلروفیل b در گندم در دو رقم کوهدشت و مروارید (لوزی: رقم کوهدشت در سال اول، مثلث: رقم کوهدشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می‌باشند).

Figure 5- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the amount of chlorophyll b enzyme in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

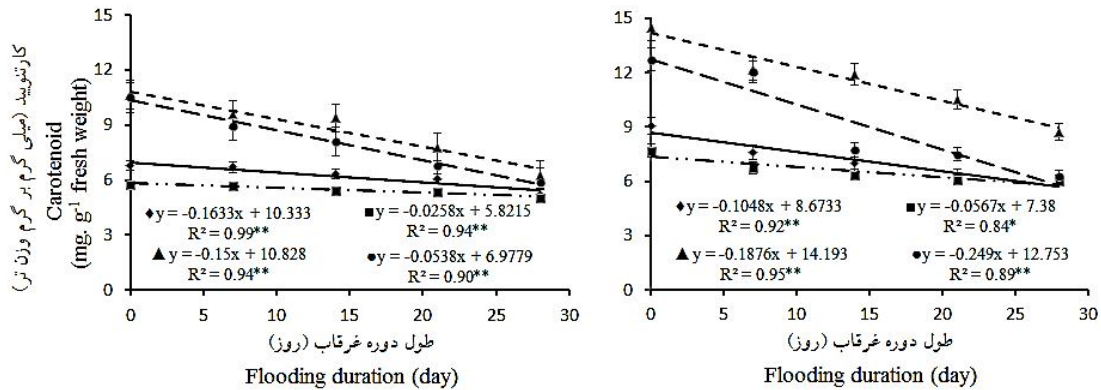
کاهش) و در سال دوم از ۱۰/۶۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۶/۲۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۴۱/۰۱ درصد کاهش) بود (شکل ۶).

در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی، مقدار کارتنوئید در سال اول از ۷/۷۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۶/۰۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۲۱/۶۹ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۱۲/۷۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۶/۳۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۵۱/۷۳ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. در مرحله ساقه رفتن مقدار کاهش در سال اول از ۵/۷۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۵/۰۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۱۲/۸۲ درصد کاهش) و در سال دوم از ۱۰/۵۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به

اثر تنش غرقاب بر مقدار کارتنوئید: طول دوره غرقاب اثر معنی‌داری بر محتوای رنگیزه کارتنوئید در هر دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن داشت، به طوری که مقدار کارتنوئید در هر دو رقم و در هر دو سال انجام آزمایش با افزایش طول دوره غرقاب به صورت خطی کاهش یافت. در رقم کوهدشت در مرحله پنجه‌زنی، مقدار کارتنوئید در سال اول از ۹/۰۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۶/۰۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۵۰/۴۱ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۱۴/۴۷ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۸/۷۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر (۳۹/۶۷ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. در مرحله ساقه رفتن مقدار کاهش در سال اول از ۶/۸۰ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار شاهد به ۵/۲۳ میلی‌گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۲۳/۰۹ درصد

کارتنویید به طور معنی داری بیش تر از مرحله ساقه رفتن بود. همچنین، میزان کاهش کارتنویید در شرایط اعمال تنش در رقم کوهدشت بیش تر از رقم مروارید بود.

۵/۸۷ میلی گرم در گرم بافت تر در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۴۴/۰۹ درصد کاهش) بود (شکل ۶). روند تغییرات میزان کارتنویید برگ طی تنش غرقاب نشان داد که در هر دو رقم در مرحله پنجه زنی میزان کاهش



شکل ۶- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر محتوای کارتنویید در گندم در دو رقم کوهدشت و مروارید (لوزی: رقم کوهدشت در سال اول، مثلث: رقم کوهدشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می باشند).

Figure 6- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the amount of carotenoid enzyme in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

۰/۰۸۰ و ۰/۰۶۲ گرم در بوته کاهش یافت. مقدار کاهش در سال اول از ۲/۵۶ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۲۹ گرم در بوته در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۸۸/۵۶ درصد کاهش) و در سال دوم از ۳/۰۵ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۸۳ گرم در بوته در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۷۲/۶۸ درصد کاهش) بود (شکل ۸). در رقم مروارید در مرحله پنجه زنی، عملکرد دانه به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در سال اول و دوم به ترتیب به میزان ۰/۰۶۹ و ۰/۰۷۱ گرم در بوته کاهش یافت. عملکرد دانه در سال اول از ۲/۳۴ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۳۶ گرم در بوته (۸۴/۶۲ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۳/۰۴ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۹۶ گرم در بوته (۶۸/۵۰ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. همچنین، در مرحله ساقه رفتن در سال اول و دوم، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب عملکرد دانه به ترتیب به میزان

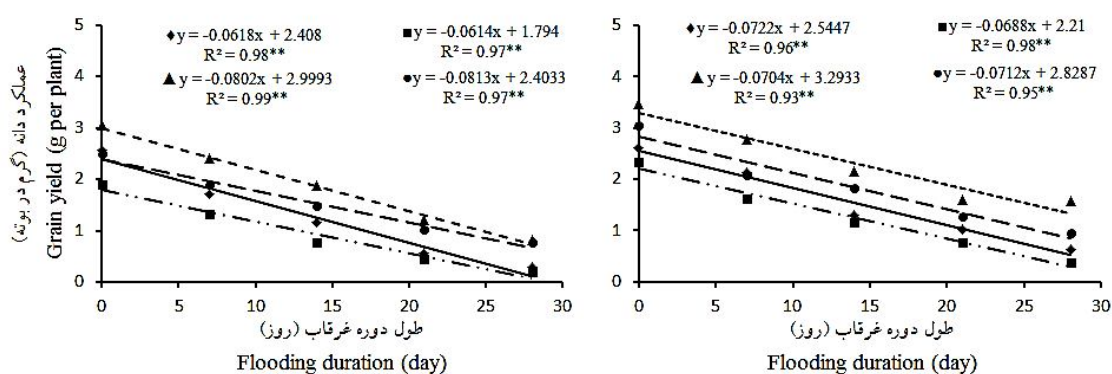
اثر تنش غرقاب بر عملکرد دانه: طول دوره غرقاب اثر معنی داری بر عملکرد دانه در هر دو رقم مورد بررسی داشت، به طوری که در هر دو سال انجام آزمایش و در هر دو مرحله پنجه زنی و ساقه رفتن با افزایش طول دوره غرقاب عملکرد دانه به صورت خطی کاهش یافت.

در رقم کوهدشت در مرحله پنجه زنی، عملکرد دانه به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در سال اول و دوم به ترتیب به میزان ۰/۰۷۰ و ۰/۰۷۲ گرم در بوته کاهش یافت. عملکرد دانه در سال اول از ۲/۶۰ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۶۳ گرم در بوته (۷۵/۹۰ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب و در سال دوم از ۳/۴۶ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۱/۵۸ گرم در بوته (۵۴/۳۴ درصد کاهش) در تیمار ۲۸ روز غرقاب کاهش پیدا کرد. همچنین، در مرحله ساقه رفتن در سال اول و دوم، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب عملکرد دانه به ترتیب

بود که منجر به تولید بیش تر آنزیم های کاتالاز (شکل ۱)، سوپراکسید دیسموتاز (شکل ۲) و آسکوربیک اسید (شکل ۳) شد. از طرف دیگر، مشخص شد که در رقم مروارید به ازای هر روز تنش غرقاب در دو مرحله پنجه زنی و ساقه رفتن به ترتیب ۱/۲۹، ۱/۲۳ درصد و در رقم کوهدشت به ترتیب ۱/۲۲، ۱/۲۱ درصد میزان کلروفیل a کاهش یافت. میزان کاهش غلظت کلروفیل در هنگام مواجهه گیاه با تنش غرقاب بر اثر تولید گونه های اکسیژن فعال و تخریب کلروفیل بود، که در رقم کوهدشت به علت سیستم دفاع آنتی اکسیدانی قوی تر، درصد کاهش میزان کلروفیل کم تر از رقم مروارید بود که می تواند عملکرد بالاتر این رقم را توجیه نماید. همچنین روند تغییرات میزان کارتنوئید برگ طی تنش غرقاب نشان داد که میزان کاهش کارتنوئید در شرایط اعمال تنش در رقم کوهدشت بیش تر از رقم مروارید بود. افزایش فعالیت آنزیم های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و مقدار آسکوربیک اسید با افزایش طول دوره غرقاب در سویا و پنبه نیز نشان داده شده است (۲۲، ۲۸، ۲۹، ۱۳، ۲۷).

۰/۰۶۱ و ۰/۰۸۱ گرم در بوته کاهش یافت. مقدار کاهش عملکرد دانه در سال اول از ۱/۹۱ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۲۰ گرم در بوته در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۸۹/۷۰ درصد کاهش) و در سال دوم از ۲/۵۱ گرم در بوته در تیمار شاهد به ۰/۷۸ گرم در بوته در سنبله در تیمار ۲۸ روز غرقاب (۶۸/۸۸ درصد کاهش) بود (شکل ۸). در این مطالعه مشخص شد که در هر دو رقم، اعمال تنش غرقاب در مرحله ساقه رفتن عملکرد دانه را به میزان بیش تری نسبت به مرحله پنجه زنی کاهش داد.

روند تغییرات عملکرد دانه با افزایش طول دوره غرقاب و مرحله نموی گندم در زمان غرقاب نشان داد که در هر دو رقم اعمال تنش غرقاب در مرحله ساقه رفتن عملکرد دانه را به طور معنی داری بیش از مرحله پنجه زنی کاهش داد. بیش ترین کاهش عملکرد دانه در رقم کوهدشت و مروارید به ترتیب ۸۸/۵۶ و ۸۹/۷۰ درصد بود. براساس این یافته ها، عملکرد گندم به ازای هر روز آب ماندگی در رقم کوهدشت و مروارید ۳/۱۶ و ۳/۲۰ درصد کاهش یافت. ثبات عملکرد بالاتر در رقم کوهدشت از یک طرف، به علت سیستم دفاع آنتی اکسیدانی قوی تر در این رقم



شکل ۸- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه زنی (راست) و ساقه رفتن (چپ) بر عملکرد دانه گندم در دو رقم کوهدشت و مروارید (لوزی: رقم کوهدشت در سال اول، مثلث: رقم کوهدشت در سال دوم، مربع: رقم مروارید در سال اول و دایره: رقم مروارید در سال دوم می باشد).

Figure 8- Effect of flooding stress during two tillering (right) and stem elongation (left) stages on the amount of grain yield enzyme in two Koohdasht and Morvarid cultivars (Rootstock: Koohdasht cultivar in the first year, triangle: Koohdasht cultivar in the second year, Square: Morvarid cultivar in the first year and the circle: Morvarid cultivar in the second year).

نتیجه‌گیری کلی

به‌طور کلی، نتایج این تحقیق نشان داد که میزان خسارت وارده به گیاه تحت کنترل عوامل مختلفی نظیر مدت زمانی که بوته‌ها در معرض تنش قرار می‌گیرند، مرحله نمو گیاه و نوع رقم مورد استفاده قرار دارد. تنش غرقاب به‌طور معنی‌داری سبب افزایش میزان آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربیک اسید شد. افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز با کاهش عملکرد دانه همراه بود، زیرا این آنزیم‌ها در پاسخ به تولید گونه‌های

اکسیژن فعال (تنش اکسیداتیو) در تنش غرقاب صورت می‌گیرد و این نشان دهنده بروز تنش ثانویه اکسیداتیو در گیاه است. میزان افزایش آنزیم‌های کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در رقم کوهدشت بیش‌تر از رقم مروارید بود. همچنین، میزان رنگیزه‌های فتوستتزی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. از طرفی، بیش‌ترین خسارت تنش غرقاب به اکثر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و رنگیزه‌های فتوستتزی زمانی رخ داد که تنش غرقاب در مرحله پنجه‌زنی اعمال شد.

References

- Ahmed, S., Nawata, E., Hosokawa, M., Domae, Y., and Sakuratani, T. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. *Plant Sci.* 163: 1. 117-123.
- Akhtar, I., and Nazir, N. 2013. Effect of waterlogging and drought stress in plants. *Int J. Water Resour. Environ Sci.* 2: 2. 34-40.
- Amri, M., Elouni, M.H., and Salem, M.B. 2014. Waterlogging affect the development, yield and components, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence of six bread wheat genotypes (*Triticum aestivum* L.). *Bulg J. Agric Sci.* 20: 3. 647-657.
- Ardakani, M., Nadur, A. 2009. Principles and techniques for plant scientists. Tehran University Press. 270 p. (Translated in Persian).
- Arnon, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24: 1. 1-24
- Aroca, R., Porcel, R., and Ruiz-Lozano, J.M. 2012. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J. Exp Bot.* 63: 1. 43-57.
- Ashraf, M., and Rehman, H. 2005. Interactive effects of nitrate and long-term waterlogging on growth, water relations, and gaseous exchange properties of maize (*Zea mays* L.). *Plant Sci.* 144: 1. 35-43.
- Ashraf, M.A., Ahmad, M.S.A., Ashraf, M., Al-Qurainy, F., and 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 Pasture Sci.* 62: 1. 25-38.
- Ashraf, M.A. 2012. Waterlogging stress in plants: A review. *Afr J. Agric Res.* 7: 13. 1976-1981.
- Collaku, A., and Harrison, S.A. 2002. Losses in Wheat Due to Waterlogging. *Crop Sci.* 42: 2. 444-450.
- Colmer, T.D., and Voesenek, L.A.C.J. 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Funct Plant Biol.* 36: 8. 665-681.
- Dazy, M., Jung, V., Ferard, J.F., Masfarau, J.F. 2008. Ecological recovery of vegetation on a coke-factory soil: role of plant antioxidant enzymes and possible implication in site restoration. *Chemosphere.* 74: 1. 57-63.
- FAO. 2018. Food and Agriculture Organization of United Nation.
- Fukao, T., Kennedy, R.A., Yamasue, Y., and Rumpho, M.E. 2003. Genetic and biochemical analysis of anaerobically induced enzymes during seed germination of *Echinochloa crus-galli* varieties tolerant and intolerant of anoxia. *J. Exp Bot.* 54: 386. 1421-1429.
- Galeshi, S., Torabi, B., Resam, G.H., Rahemi Karizaki, A., and Barzegar, A. 2009. Stress management in plants. Gorgan University of Agricultural

- Sciences and Natural Resources Press. 307 p. (In Persian)
16. Ghobadi, M.E., Ghobadi, M., and Zebarjadi, A. 2011. The response of winter wheat to flooding. *Int J. Biol. Food. Vet Agric Eng.* 5: 6. 38-40.
 17. Giannopolitis, C.N., and Ries, S.K. 1977. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol.* 59: 2. 309-14.
 18. Gupta, K.J., Stoimenova, M., and Kaiser, W.M. 2005. In higher plants, only root mitochondria, but not leaf mitochondria reduce nitrite to NO, *in vitro* and *in situ*. *J. Exp Bot.* 56: 420. 2601-2609
 19. Hossain, A., and Uddin, S.N. 2011. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat: Morphological and metabolic adaptations under hypoxia or anoxia. *Aust. J. Crop Sci.* 5: 9. 1094-1101
 20. Jackson, M.B., and Colmer, T.D. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Ann. Bot.* 96: 4. 501-505
 21. Jiang, D., Fan, X., Dai, T., and Cao, W. 2008. Nitrogen fertiliser rate and post-anthesis waterlogging effects on carbohydrate and nitrogen dynamics in wheat. *Plant Soil.* 304: 301-314.
 22. Jiang, Z., Song, X.F., Zhou, Z.Q., Wang, L.K., Li, J.W., Deng, X.Y., Fan, H.Y. 2010. Aerenchyma formation: programmed cell death in adventitious roots of winter wheat (*Triticum aestivum*) under waterlogging. *Funct Plant Biol.* 37: 8. 748-755.
 23. Kafi, M., Borzoe, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masoumi, A., Nabati, J. 2010. *Physiology of Environmental Stresses in Plants*. JDM Press, 504 p. (In Persian)
 24. Kar, M., and Mishra, D. 1976. Catalase, peroxidase and polyphenol oxidase activities during rice leaf senescence. *Plant Physiol.* 57: 2. 315-319.
 25. Khadempir, M., Galeshi, S., Soltani, A., Ghaderifar, F., and Mazlum, M. 2014. Effect of temperature and flooding on growth and physiological activities of canola seedling. *Crop Physiol. J.* 6: 22. 69-88.
 26. Malekmohammadi, F., Manuchehri kiantari, K.H., and Torkzade, M. 2005. Flooding effects on the induction of oxidative stress concentrations in pepper plants (*Capsicum annum* L.). *J. Biol. Ir.* 18: 2. 110-119. (In Persian)
 27. Marashi, S.k. 2014. A comparative study of grain yield and yield components of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to waterlogging condition. *J. Biodivers. Environ Sci.* 5: 3. 347-353.
 28. Mauchamp, A., and Methy, M. 2004. Submergence-induced damage of photosynthetic apparatus in phragmite australis. *Environ. Bot.* 51: 227-235.
 29. Moller, I.M., Jensen, P.E., and Hansson, A. 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Ann Rev. Plant Biol.* 58: 459-481.
 30. Rasoli, F., Galeshi, S., Pirdashti, H., and Zeinali, E. 2011. Physiological reaction to the reaction of rapeseed (*Brassica napus* L.) to be flooded. Proceedings of the First Conference of strategies to achieve sustainable agriculture. Ahvaz.
 31. Sairam, R.K., Kumutha, D., Chinnusamy, V., and Meena, R.C. 2009. Waterlogging-induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in the roots of mung bean (*Vigna radiata*). *J. Plant Physiol.* 166: 6. 602- 616.
 32. Seefeldt, S.S., Kidwell, K.K., and Waller, J.E. 2002. Base growth temperatures, germination rates and growth response of contemporary spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars from the US Pacific Northwest. *Field Crop Res.* 75: 47-52.
 33. Setter, T.L., and Waters, I. 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant Soil.* 253: 1-34.
 34. Shabala, S. 2010. Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. *New Phytol.* 190: 2. 289-298.
 35. Sheikh, F., Arabi, M.K., Soghi, H., Bazi, M.T., and Abroudi, A.M. 2008. The effect of water logging stress at filling stage on yield and yield components of

- wheat (*Triticum aestivum*). Electron J. Plant Prod. 1: 1. 38-53. (In Persian)
36. Shewry, P.R. 2009. Wheat. J. Exp Bot. 60: 6. 1537-1553.
37. Tanou, G., Molassiotis, A., and Diamantidis, G. 2009. Induction of reactive oxygen species and necrotic death-like destruction in strawberry leaves by salinity. Environ. Exp Bot. 65: 2-3. 270-281.
38. Tiryakioglu, M., Karanlik, S., and Arslan, M. 2014. Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress. Turk J. Agric. Forest. 39: 5. 807-816.
39. Yavas, I., Unay, A., and Aydin, M. 2012. The waterlogging tolerance of wheat varieties in western of turkey. The Sci World J. 2: 1-7.
40. Yordanova, R., Christork, K., and popora, L.P. 2003. Antioxidative oenzymes in barley plants subjected to soil flooding. Environ. Exp Bot. 51: 2. 93-101.
41. Yordanova, R.Y. and Popova, L.P. 2011. Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. Photosynthetica. 39: 4. 515-520.
42. Yordanova, R.Y., Christov, K.N., and Popova, L.P. 2014. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. Environ. Exp Bot. 51: 2. 93-101.
43. Zhang, H., Jing, L., Kui, W., Xinzheng, D., and Quanmin, L. 2009. A simple and sensitive assay for ascorbate using potassium ferricyanide as spectroscopic probe reagent. Anall Biochem. 388: 1. 40-46.