نشریه تولید گیاهان زراعی
جلد سیزدهم، شماره دوم، تابستان ۹۹
۱-۱۶
http://ejcp.gau.ac.ir
DOI: 10.22069/ejcp.2020.15226.2135

اثر تنش غرقابی در دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن بر عملکرد و اجزای عملکرد دانه دو رقم گندم (*Triticum aestivum* L.)

حسین شاهکومحلی[۱*]، سراله گالشی[۲]، افشین سلطانی[۲]، ابراهیم زینلی[۳]

[۱]دانشجوی دکتری زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران
[۲]استاد گروه زراعت دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران
[۳]دانشیار گروه زراعت دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۰۳/۲۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۰۸/۱۳

چکیده

سابقه و هدف: تقریبا ۱۰ درصد از زمین‌های جهان تحت تأثیر تنش غرقاب قرار دارند و تعداد عمده گیاهان زراعی از جمله گندم به غرقاب حساس هستند. وقوع تنش غرقاب در گندم باعث محدود شدن رشد ریشه، کاهش تجمع ماده خشک، پیر شدن برگ‌ها قبل از بلوغ، کاهش پنجه‌زنی، تولید گلچه‌های عقیم، کاهش ارتفاع، کاهش تعداد سنبله و تعداد دانه در سنبله، کاهش زیست‌توده، کاهش وزن دانه و در نهایت کاهش عملکرد دانه می‌شود. بر این اساس، این پژوهش به‌منظور بررسی اثرات تنش غرقاب بر عملکرد دانه و اجزای آن در مراحل پنجه‌زنی و ساقه رفتن گندم در دو رقم مروارید و کوهدشت انجام شد.

مواد و روش‌ها: برای انجام این پژوهش، یک آزمایش گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال ۱۳۹۴ اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل طول دوره تنش غرقابی 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 (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 دو سانتی‌متر از ساقه‌ها در زیر آب بود. پس از اعمال تیمارهای تنش صفاتی مانند سطح برگ، وزن خشک اندام هوایی (ساقه و برگ)، وزن خشک ریشه، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، زیست‌توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت اندازه‌گیری شد. همچنین، برای توصیف روابط موجود میان صفات مورد اندازه‌گیری و طول دوره غرقاب از توابع خطی و غیرخطی استفاده شد.

یافته‌ها: 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. در این پژوهش با افزایش طول دوره غرقاب، صفاتی مثل سطح برگ، وزن خشک اندام هوایی (برگ و ساقه)، وزن خشک ریشه، تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزاردانه، عملکرد دانه، زیست‌توده و شاخص برداشت به طور معنی‌داری کاهش یافتند. در برخی از صفات نظیر سطح برگ در رقم کوهدشت، تعداد دانه در سنبله در هر دو رقم، وزن هزاردانه در رقم مروارید و زیست‌توده در هر دو رقم روند تغییرات از یک منحنی دوتکه‌ای تبعیت کرد. به‌طوری که در مراحل ابتدایی با افزایش طول دوره غرقاب هر یک از این صفات ثابت و بدون تغییر بود، اما با افزایش طول دوره غرقاب به بیش از یک حد معین برای هر صفت، مقدار آن به صورت خطی کاهش یافت. در سایر موارد با

*مسئول مکاتبه: shahkoomahalihosein@gmail.com

افزایش طول دوره غرقاب صفت مورد نظر از همان ابتدا به صورت خطی کاهش پیدا کرد. از طرف دیگر، تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه، زیست‌توده و شاخص برداشت در رقم کوهدشت در تیمارهای مختلف غرقاب، همواره بیشتر از رقم مروارید بود. همچنین، عملکرد دانه در شرایط اعمال تنش در مرحله ساقه رفتن همواره کمتر از زمانی بود که تنش در مرحله پنجه‌زنی رخ داد. با این وجود پس از ۲۸ روز اعمال غرقاب اختلاف معنی‌داری بین عملکرد دانه در دو مرحله اعمال تنش وجود نداشت. میزان کاهش عملکرد دانه پس از ۲۸ روز غرقاب در رقم مروارید در دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به ترتیب برابر ۸۸/۵۶ و ۸۹/۷۰ درصد در مقایسه با شاهد بود و در رقم کوهدشت در دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به ترتیب برابر ۷۵/۹۰ و ۸۴/۶۲ درصد در مقایسه با شاهد بود. بنابراین، درصد کاهش عملکرد در زمان اعمال تنش در مرحله ساقه رفتن بیشتر از مرحله پنجه‌زنی بود. عملکرد دانه در رقم کوهدشت در طول دوره تنش همواره بیشتر از رقم مروارید بود.

نتیجه‌گیری: طول دوره تنش مهم‌ترین عامل موثر بر عملکرد گندم بود. با توجه به اینکه عملکرد دانه گندم با افزایش طول دوره غرقاب از همان ابتدا شروع به کاهش کرد (با شیب ۰/۰۸ – ۰/۰۶ گرم در بوته به ازای هر روز)، حساسیت این گیاه نسبت به تنش غرقاب بسیار زیاد است. بنابراین، با توجه به مستعد بودن استان گلستان برای وقوع تنش غرقاب در مراحل پنجه‌زنی و ساقه رفتن گندم انجام اقدامات لازم مانند ایجاد زهکش در مزارع و یا هدایت رواناب‌ها به منظور جلوگیری از آب‌ماندگی در مزارع و در نتیجه جلوگیری از تلفات عملکرد بسیار ضروری می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: زیست‌توده، سطح برگ، طول دوره غرقاب، مرحله نمو.

مقدمه

گندم مهم‌ترین گیاه زراعی است که تأمین کننده ۷۰ درصد از غذای مردم کره زمین و ۵۰ درصد پروتئین مورد نیاز آنان می‌باشد (۱۳). گندم تنوع زیادی از نظر ارقام داشته و طیف وسیعی از لحاظ سازگاری اقلیمی– خاکی دارد، اما میزان تولید آن تحت تأثیر تنش‌های غیرزنده از جمله تنش غرقاب قرار می‌گیرد (۱۰). تقریبا ۱۰ درصد از زمین‌های جهان تحت تأثیر تنش آب ماندگی قرار دارند (۳۴). از این مقدار حدود ۲۰ درصد آن (معادل ۱۵–۱۰ میلیون هکتار) زیر کشت گندم قرار دارد (۲۲، ۲۵). در ایران یک میلیون هکتار از زمین‌های زیر کشت، تحت تأثیر آب ماندگی قرار دارند (۲۸).

غرقاب به شرایطی گفته می‌شود که قسمتی از ساقه گیاه در زیر سطح آب باشد (غرقاب جزیی[1]) و یا گیاه کاملا در زیر آب قرار گیرد (غرقاب کامل[2]) (۱۵، ۳۷). آب ماندگی در خاک زمانی اتفاق می‌افتد که منافذ بزرگ خاک از آب اشباع شود (۱۲). عوامل متعددی مثل سیلاب‌های بهاره و بارندگی‌های شدید، طغیان رودخانه‌ها، آبیاری زیاد، نفوذپذیری کم و وجود لایه‌های رسی غیر قابل نفوذ در خاک و زهکشی ضعیف همگی از عواملی هستند که باعث تجمع آب به بیش از ظرفیت زراعی و در نتیجه بالا آمدن سطح آب در منطقه ریشه و بروز شرایط غرقابی می‌شود. یکی از مهم‌ترین اثرات تنش غرقابی محدودیت اکسیژن است که به دو شکل شرایط محدودیت اکسیژن[3] و شرایط فقدان اکسیژن[4] دیده می‌شود (۱۹). اثر اصلی تنش غرقاب کاهش انتشار گازهای اکسیژن، دی‌اکسید کربن و اتیلن است، زیرا انتشار این گازها در آب 10^4 بار کمتر از هوا است (۴). غرقاب باعث اختلالات فیزیولوژیکی چندگانه در گیاهان شده و منجر به کاهش رشد گیاه و ظرفیت

1. Partial Submergence
2. Complete Submergence
3. Hypoxia
4. Anoxia

بقای آن می‌شود (۸). غرقاب کامل می‌تواند سبب بحران شدید انرژی و کربوهیدرات شده که بقای گیاه را تهدید می‌کند. محدودیت اکسیژن محلول در خاک‌های غرقاب بسته به دما، فعالیت تنفسی گیاهان و ریزجانداران را محدود نموده و تداوم آن منجر به عدم دسترسی به اکسیژن طی چند ساعت الی چند روز می‌شود (۱۷، ۱۸).

تنش غرقابی سبب کاهش نیتروژن در خاک از طریق آبشویی و دنیتریفیکاسیون و یا کاهش جذب نیتروژن می‌شود (۲). کمبود نیتروژن باعث کاهش میزان کلروفیل کل شده و اگر زمان غرقاب تداوم داشته باشد، کاهش ظرفیت فتوسنتزی سلول‌های مزوفیل منجر به کاهش بیشتر فتوسنتز می‌شود (۳۶). غرقاب سبب کلروز برگ، تغییر روابط تنظیم کننده‌های رشد، تخریب غشای سلول، بسته شدن روزنه‌ها، پژمرده شدن برگ و اپیناستی برگ‌ها می‌شود (۳۹). اپی‌ناستی برگ احتمالا یک سازوکار سازشی در برابر تنش غرقاب است، زیرا در اثر بروز این پدیده افزایش رشد سطح رویی دمبرگ نسبت به سطح زیرین آن باعث افزایش زاویه برگ از ساقه و کاهش بار حرارتی برگ شده که به نوبه خود منجر به کاهش تبخیر و تعرق از سطوح گیاه می‌شود (۲۷).

بررسی‌های انجام شده روی گیاهان مختلف نشان داده است که اثرات تنش غرقابی در گیاهان مختلف متفاوت بوده و این تفاوت‌ها به گونه گیاهی، سن گیاه، شرایط فیزیولوژیک و نوع خاک مربوط می‌شود. تنش غرقابی موقت باعث کاهش سطح برگ، زیست‌توده اندام هوایی و ریشه می‌شود. تنفس بی‌هوازی و مصرف سریع کربوهیدارت‌های موجود در ساقه و ریشه، زرد شدن و ریزش برگ‌ها در شرایط غرقابی احتمالا از مهم‌ترین دلایل کاهش زیست‌توده اندام هوایی می‌باشند (۱۶). با طولانی شدن طول دوره غرقاب، کاهش زیست‌توده اندام هوایی و ریشه بیشتر می‌شود (۱۶). تقریباً تمامی گیاهان زراعی از جمله گندم به غرقاب غیرمتحمل هستند. از صدمات مهم تنش غرقابی در گیاه گندم، کاهش رشد در اثر کاهش سریع فتوسنتز به دلیل کاهش غلظت آنزیم‌های فتوسنتزی و کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش پتانسیل آب برگ و تورژسانس بافت، تولید اتیلن و آبسیزیک اسید می‌باشد (۲، ۳۸). همچنین، وقوع تنش غرقاب در گندم باعث محدود شدن رشد ریشه، کاهش تجمع ماده خشک، پیر شدن برگ‌ها قبل از بلوغ، کاهش پنجه‌زنی و طول نهایی برگ، تولید گلچه‌های عقیم، کاهش ارتفاع، کاهش تعداد سنبله و تعداد دانه در سنبله، کاهش زیست‌توده، کاهش وزن دانه و در نهایت کاهش عملکرد دانه می‌شود (۹، ۱۰، ۱۴، ۱۶، ۲۰، ۲۸).

در استان گلستان گندم به عنوان محصولی پاییزه کشت می‌شود. تاریخ کاشت مناسب آن در گرگان نیمه اول آذر ماه می‌باشد، اما گاهی کشت آن با تأخیر مواجه می‌شود. از مهم‌ترین دلایل تأخیر در کشت گندم در استان گلستان می‌توان به مواردی مثل تأخیر در برداشت محصولات تابستانه مخصوصا سویا (*Glycine max* L.)، بارندگی‌های متوالی در ماه‌های آبان و آذر، سنگینی بافت خاک و عدم نفوذ آب به داخل خاک و ایجاد شرایط آب ماندگی اشاره نمود. استان گلستان با بیش از ۳۸۰ هزار هکتار اراضی زیر کشت گندم یکی از مهم‌ترین مناطق کشت گندم در کشور می‌باشد که مجموع عوامل بالا در سال‌های پرباران می‌تواند به بیش از ۵ هزار هکتار از این مزارع گندم خسارت وارد نماید. خسارت بیشتر در بهمن و اسفند ماه که بارندگی‌ها زیاد است و مزارع اکثرا در مرحله پنجه‌زنی و ساقه‌رفتن می‌باشند، اتفاق می‌افتد. تنش غرقاب سبب تغییرات زیادی در خصوصیات 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 تأثیر 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 کاملا تصادفی در سه تکرار در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال زراعی ۱۳۹۴ 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 ارتفاع ۲۵ سانتی‌متر در هوای آزاد انجام شد. داخل هر گلدان ۸/۵ الی ۹ کیلوگرم خاک مناسب (مخلوط خاک زراعی با ماسه با نسبت ۴ به ۱) ریخته شد. در هر گلدان تعداد ۲۰–۱۵ عدد بذر از هر رقم به تفکیک کشت شد. 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 بود. محاسبه مقدار کود مورد نیاز بر اساس آزمون خاک (جدول ۱) انجام شد.

جدول ۱- مشخصات خاک مورد استفاده در آزمایش.

Table 1- Soil properties that used in experiment.

بافت Texture	اسیدیته Acidity	هدایت الکتریکی (دسی‌زیمنس بر متر) Electrical conductivity ($dS.m^{-1}$)	نیتروژن کل (قسمت در میلیون) Total N (ppm)	فسفر قابل جذب (قسمت در میلیون) Absorbable P (ppm)	پتاسیم قابل جذب (قسمت در میلیون) Absorbable K (ppm)
لوم رسی سیلتی Silty clay loam	7.9	1.2	0.13	12.5	340

بر اساس آزمون خاک، ۲۵۰ کیلوگرم در هکتار کود اوره در مرحله چهار برگی به‌صورت تقسیط استفاده شده است و کود فسفر و پتاسیم مورد استفاده قرار نگرفت. در تاریخ ۶ آذر ۹۴ نسبت به کشت بذر اقدام شد و پس از استقرار کامل بوته‌ها تعداد آن‌ها به ۱۰ بوته در هر گلدان کاهش داده شد.

به‌منظور اعمال تیمارهای غرقابی، حوضچه‌ای به عمق ۴۰ سانتی‌متر و به ابعاد ۲×۳/۵ متر در محل اجرای آزمایش حفر گردید و تمام گلدان‌های مربوط به تیمارهای مختلف درون حوضچه قرار داده شدند، به طوری که تا ارتفاع سانتی‌متر از ساقه بوته‌ها در زیر آب فرا گرفت. بعد از طی دوره‌های زمانی غرقاب (۰، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸ روز) گلدان‌ها از درون آب خارج شدند. اندازه‌گیری سطح برگ (با استفاده از دستگاه سطح برگ‌سنج Delta-T)، وزن خشک ریشه و وزن خشک اندام هوایی شامل ساقه و برگ همزمان با شروع مرحله گلدهی انجام شد. در پایان دوره رشد نیز صفاتی از قبیل تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد زیست‌توده، عملکرد دانه و شاخص برداشت اندازه‌گیری شدند.

تجزیه و تحلیل داده‌های به دست آمده از آزمایش به کمک نرم افزار SAS نسخه 9.1.3 انجام شد. برای رسم نمودارها نیز از برنامه Excel 2010 استفاده شد. همچنین، برای توصیف روابط موجود میان صفات

مورد اندازه‌گیری و طول دوره غرقاب از توابع خطی و غیر خطی (رویه‌های proc reg و proc nlin) استفاده شد (روابط ۱ و ۲).

رابطه (۱): $y = ax + b$

رابطه (۲):

$$y_2 = -ax + b \quad \text{if} \quad x > x_0 \quad \text{and} \quad y_1 = ax_0 + b \quad \text{if} \quad x \leq x_0$$

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

نتایج و بحث

سطح برگ: بر اساس نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها، اثرات طول دوره غرقاب، رقم و مرحله نمو و نیز اثر متقابل طول دوره غرقاب در رقم بر سطح برگ معنی‌دار بود (جدول ۲). در رقم مروارید، با افزایش طول دوره غرقاب (در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن) سطح برگ به صورت خطی کاهش یافت (شکل ۱، الف). در این رقم به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن سطح برگ به‌ترتیب به میزان ۱/۸۰ و ۱/۰۸ سانتی‌متر مربع کاهش یافت.

در رقم کوهدشت، با افزایش طول دوره غرقاب در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن، کاهش سطح برگ از یک روند دو تکه ای تبعیت کرد (شکل ۱، ب). بر این اساس در شرایط وقوع تنش در مرحله پنجه‌زنی، سطح برگ تا ۸/۲۷ روز پس از آغاز اعمال تنش غرقاب ثابت بود، ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت، به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، سطح برگ به میزان ۰/۵۲ سانتی‌متر مربع کاهش یافت (شکل ۱، ب). در مرحله ساقه رفتن، سطح برگ تا ۵/۵۶ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب ثابت بود، ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت، به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، سطح برگ به میزان ۰/۴۱ سانتی متر مربع کاهش یافت. بنابراین، باتوجه به نتایج حاصل وقوع تنش غرقاب در مرحله پنجه‌زنی تأثیر بیشتری در کاهش سطح برگ نسبت به مرحله ساقه رفتن داشت.

علت اصلی کاهش سطح برگ در این مطالعه کاهش طول برگ‌ها، زرد شدن و در نهایت ریزش برگ‌ها بود. مشخص شده است که تنش غرقاب از طریق کاهش طول نهایی برگ باعث کاهش سطح آن می‌شود (۲۰). همچنین، ریزش برگ‌ها در طی تنش غرقاب به عنوان یک عامل مهم در کاهش سطح برگ شناخته شد (۱۸، ۲۶، ۳۲). بر اساس مطالعات پیشین، یکی از اولین آثار وقوع تنش غرقاب بسته شدن روزنه‌ها و به دنبال آن کاهش فتوسنتز می‌باشد (۳۲). در پی این رویدادها، کاهش در جذب عناصر غذایی به خصوص عناصر غذایی پر مصرف، انتقال مواد غذایی اندک جذب شده به برگ‌های جوان و همچنین انتقال مجدد عناصر در گیاه باعث تشدید زرد شدن برگ‌های پایینی گیاه می‌شود (۲۹). با طولانی شدن مدت زمان وقوع تنش غرقاب، گیاه برای تعدیل کمبود انرژی ناشی از شرایط بی‌هوازی، هورمون‌های آبسیزیک اسید و اتیلن تولید نموده که ریزش برگ‌ها و کاهش سطح برگ را در پی دارد (۵، ۳۱).

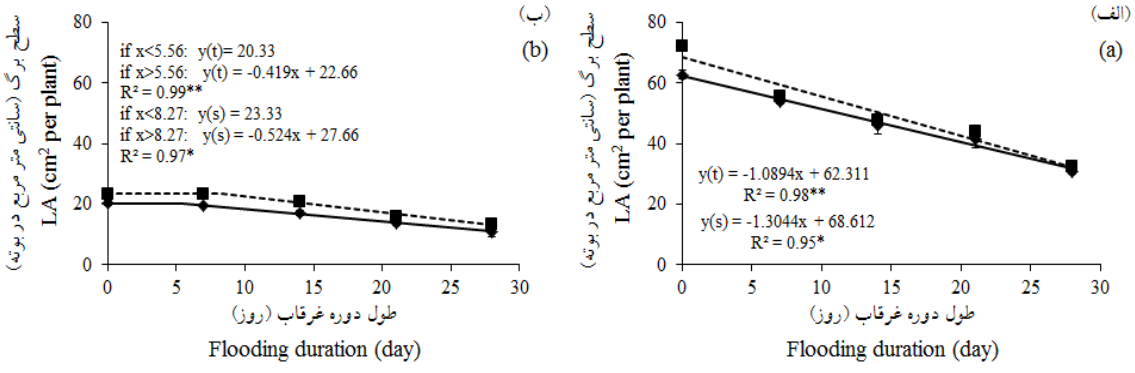
جدول ۲- منابع تغییر درجه آزادی و میانگین مربعات تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد دانه، زیست‌توده، شاخص برداشت و سطح برگ در گندم.

Table 2- analysis of variance degree of freedom mean square of number of spike per plant, number of grain per spike, 1000 grain weight, grain yield, biological yield, harvest index and leaf area in wheat.

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی (df)	سطح برگ Leaf area	وزن خشک اندام هوایی Areal dry weight	وزن خشک ریشه Root dry weight	تعداد سنبله در بوته Number of spikes per plant	تعداد دانه در سنبله Number of Grain per spike	وزن هزار دانه 1000Grain weight	عملکرد دانه Grain yield	زیست‌توده Biological yield	شاخص برداشت Harvest index
غرقاب (الف) Flood (a)	4	909.70**	0.29**	0.11**	4.29**	69.2**	956.61**	7.55**	13.34**	0.04**
رقم (ب) Cultivar (c)	1	14295.00**	8.67**	0.19**	1.07^{ns}	45.00**	135.00**	1.26**	0.21ns	0.05**
مرحله نمو (پ) Developmen t Stage (b)	1	148.00**	0.15**	0.01^{ns}	0.07^{ns}	264.60**	48.62**	1.42**	12.67**	0.006*
الف×ب a×b	4	279.00**	0.02**	0.06**	0.11^{ns}	0.98^{ns}	0.00 ^{ns}	0.01^{ns}	0.00^{ns}	0.005*
الف×پ a×c	4	9.00^{ns}	0.00^{ns}	0.05**	0.19^{ns}	3.68^{ns}	3.10^{ns}	0.05**	0.62**	0.006**
ب×پ b×c	1	0.30^{ns}	0.00^{ns}	0.06*	0.00^{ns}	0.60^{ns}	0.00^{ns}	0.00^{ns}	0.00^{ns}	0.00^{ns}
الف×ب×پ a×b×c	4	9.40^{ns}	0.00^{ns}	0.04*	0.04^{ns}	1.26 ^{ns}	0.00^{ns}	0.05^{ns}	0.00^{ns}	0.001^{ns}
خطا Error	40	5.25	0.003	0.01	0.31	1.56	3.30	0.07	0.10	0.00
درصد ضریب تغییرات CV%		6.80	5.01	29.05	5.20	5.21	6.53	11.82	12.70	12.33

**: معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد، *: معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد و ns: غیر معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد.

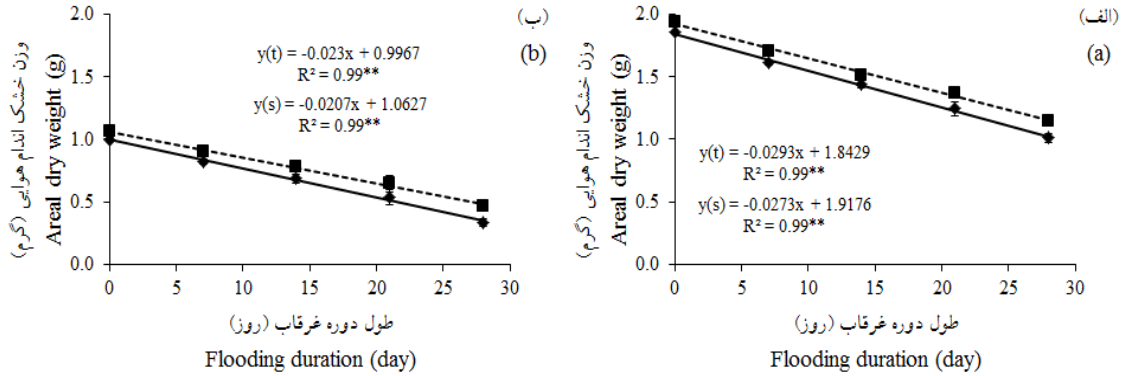
**: significant at probability level of 1%, *: significant at probability level of 5%, and ns: non-significant at probability level of 5%.



شکل ۱- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر سطح برگ گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب سطح برگ در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 1- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on leaf area of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are leaf area under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

وزن خشک اندام هـوایی: نتـایج حاصـل از تجزیـه واریانس داده‌ها نشان داد که اثـر طـول دوره غرقـاب، رقم و مرحله نمو و نیز اثر متقابل طول دوره غرقـاب در رقم بـر وزن خشـک انـدام هـوایی معنـی‌دار بـود (جدول ۲). با افزایش طـول دوره غرقـاب در هـر دو رقم و در هر دو مرحله پنجه‌زنـی و سـاقه رفـتن وزن خشک اندام هوایی به صـورت خطـی کـاهش یافـت (شکل ۲، الف و ب). به طوری کـه بـه ازای هـر روز افزایش طول دوره غرقاب وزن خشک اندام هوایی در رقم مروارید در دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفـتن بـه ترتیب به میزان ۰/۰۲۹ و ۰/۰۲۷ گرم (شکل ۲، الف) و در رقم کوهدشـت بـه ترتیـب بـه میـزان ۰/۰۲۳ و ۰/۰۲۰ گرم کاهش یافت (شکل ۲، ب). همچنین، رقم مروارید در تیمار شـاهد و سـطوح مختلـف غرقـاب همواره از وزن خشک بیشتری در بخش هوایی نسبت به رقم کوهدشت برخوردار بود (شکل ۲، الف و ب). کاهش وزن خشـک انـدام هـوایی در ایـن مطالعـه را می‌توان به کاهش سطح برگ (شکل ۱، الف و ب) یـا سطح فتوسنتز کننده گندم در اثر وقوع تنش و کـاهش تجمع ماده خشک نسبت داد. غرقـاب تعـداد بـرگ را کاهش می‌دهد و اثرات طولانی بر توسعه ارتفاع تـاج پوشش گیاه داشـته و وزن خشـک را بـه طـور قابـل ملاحظه‌ای در زمان بلوغ گیاه کـاهش مـی‌دهـد (۱۹). کاهش وزن خشک اندام هوایی با افزایش طـول دوره غرقـاب در گیاهـان مختلـف در سـایر مطالعـات نیـز گزارش شده است (۱۸، ۲۱، ۳۹).

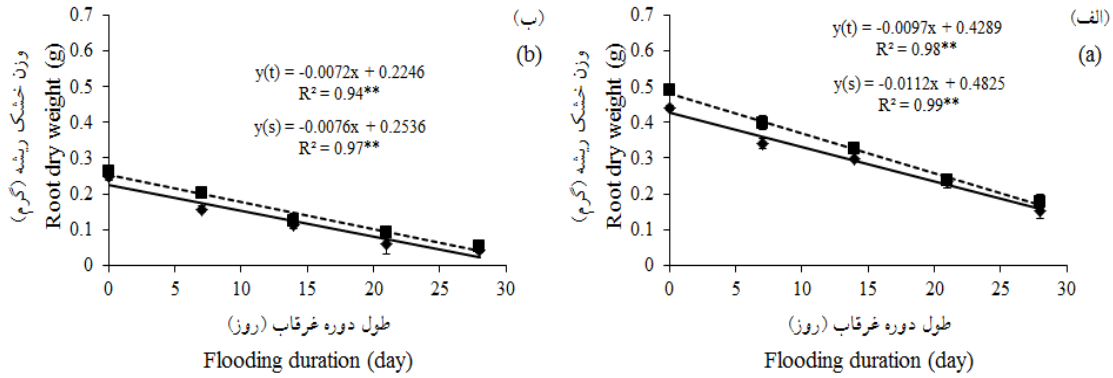


شکل ۲- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر وزن خشک اندام هوایی گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب وزن خشک اندام هوایی در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 2- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on areal dry weight of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are areal dry weight under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

وزن خشک ریشه: طول دوره غرقاب و رقم هر یک اثر معنی‌داری بر وزن خشک ریشه گنـدم داشـتند، در حالی که مرحله نمو اثـر معنـی‌داری بـر وزن خشـک ریشه نداشت. از طرفی، کلیه اثرات متقابـل دوگانـه و سه‌گانه بر وزن خشـک ریشـه گنـدم معنـی‌دار بودنـد (جدول ۲). هماننـد وزن خشـک انـدام هـوایی، وزن خشک ریشه نیز از یک رگرسیون ساده خطی تبعیـت کرد، به طوری که به ازای هر روز افزایش طـول دوره غرقـاب وزن خشـک ریشـه در رقـم مروارید در دو مرحله پنجه‌زنی و سـاقه رفـتن بـه ترتیـب بـه میـزان ۰/۰۰۹۷ و ۰/۰۱۱۲ گرم (شـکل ۳، الـف) و در رقـم کوهدشت به ترتیب به میزان ۰/۰۰۷۲ و ۰/۰۰۷۶ گرم

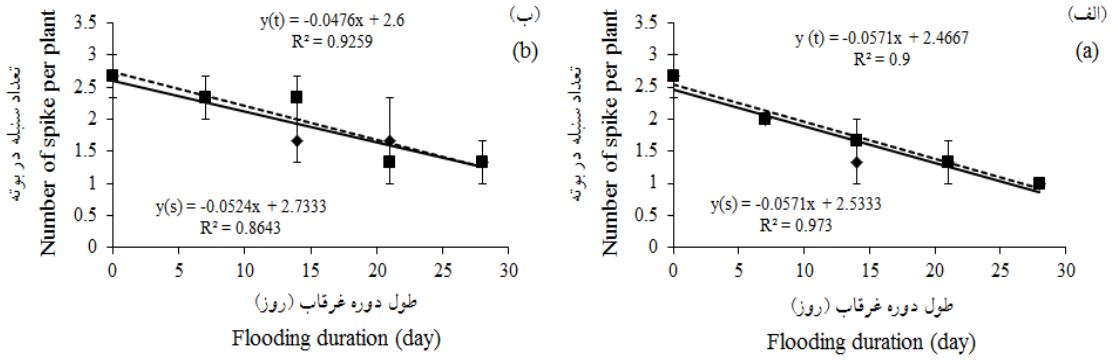
کاهش یافت (شکل ۳، ب). همچنین، در تیمارهای مختلف غرقاب رقم مروارید همواره از وزن خشک ریشه بیشتری در مقایسه با رقم کوهدشت برخوردار بود (شکل ۳، الف و ب). به نظر می‌رسد که قرار گرفتن ریشه در شرایط بی‌هوازی منجر به کاهش تنفس ریشه و محدود شدن رشد آن شد. به‌طور معمول، در اثر بروز تنش غرقاب اولین واکنشی که در گیاه رخ می‌دهد کاهش تنفس ریشه می‌باشد (۱). تغییرات محسوس در ریشه‌های تحت تنش غرقاب تقریبا ۴۸ ساعت بعد از غرقاب ظاهر می‌شود و پس از ۷۲ ساعت غرقاب، رشد ریشه‌های گندم محدود می‌شود (۱۱). در شرایط غرقاب سرعت رشد ریشه گندم دو برابر اندام هوایی کاهش می‌یابد (۲۰). همچنین، گزارش شده است که وقوع ۲۰ روز تنش غرقاب باعث توقف رشد ریشه در ارقام مختلف گندم شد (۱۴).



شکل ۳- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر وزن خشک ریشه گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به‌ترتیب وزن خشک ریشه در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 3- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on root dry weight of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are root dry weight under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

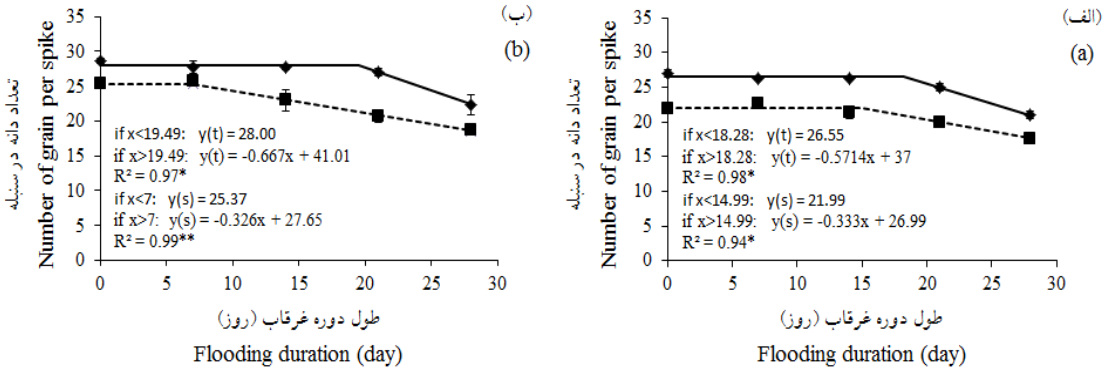
تعداد سنبله در بوته: با توجه به نتایج تجزیه واریانس، تعداد سنبله در بوته تنها تحت تأثیر طول دوره غرقاب قرار گرفت و سایر تیمارها اثر معنی‌داری بر آن نداشتند (جدول ۲). در هر دو رقم با افزایش طول دوره غرقاب در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن، تعداد سنبله در بوته به صورت خطی و با شیب ۰/۰۵ سنبله در بوته کاهش یافت و اختلاف قابل توجهی از لحاظ تعداد سنبله در بوته بین مراحل نموی وقوع تنش و یا دو رقم مشاهده نشد (شکل ۴، الف و ب). کاهش تعداد سنبله در بوته را می‌توان به کاهش سطح برگ (شکل ۱) ارتباط داد، زیرا پیری زودرس برگ و کاهش سطح برگ در شرایط تنش غرقاب منجر به افت تثبیت کربن در سطح گیاه می‌شود (۳۷). افت تثبیت کربن می‌تواند روی فتوسنتز گیاه تأثیر منفی بگذارد و سبب کاهش تعداد پنجه‌ها تا ۵۰ درصد و یا تاخیر در تشکیل پنجه شود که این به معنی کاهش تعداد سنبله در بوته می‌باشد (۶، ۳۰). از طرف دیگر، از بین رفتن پنجه‌های اولیه و عدم توانایی گیاه در تولید پنجه جدید نیز باعث کاهش تعداد سنبله در بوته می‌شود (۷).



شکل ۴- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر تعداد سنبله در بوته گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ **در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب تعداد سنبله در بوته در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.**

Figure 4- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on the number of spike per plant of of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are number of spike per plant under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

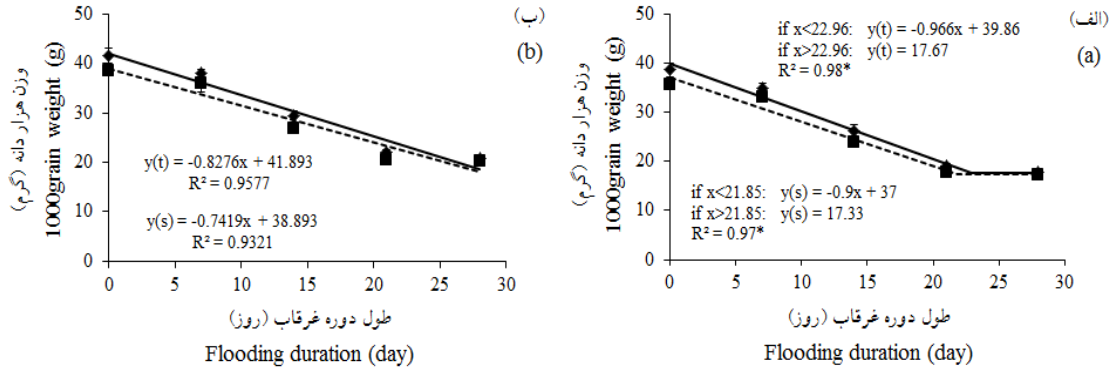
تعداد دانه در سنبله: طول دوره غرقاب، رقم و مرحله نموی وقوع تنش هر یک اثر معنی‌داری بر تعداد دانه در سنبله گندم داشتند (جدول ۲). در هر دو رقم با افزایش طول دوره غرقاب (در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن)، تعداد دانه در سنبله از یک روند دو تکه‌ای تبعیت کرد (شکل ۵). بر این اساس در رقم مروارید در مرحله پنجه‌زنی تا ۱۸/۲۸ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب، تعداد دانه در سنبله ثابت بود، ولی پس از آن تعداد دانه در سنبله به صورت خطی و به میزان ۰/۵۷ دانه در هر سنبله به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب کاهش یافت (شکل ۵، الف). در مرحله ساقه رفتن تا ۱۴/۹۹ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب، تعداد دانه در سنبله ثابت بود، ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت، به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب تعداد دانه در سنبله به میزان ۰/۳۳ دانه در هر سنبله کاهش پیدا کرد (شکل ۵، الف). در رقم کوهدشت در مرحله پنجه‌زنی تا ۱۹/۴۹ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب، تعداد دانه در سنبله ثابت بود، ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت، به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب تعداد دانه در سنبله به میزان ۰/۶۶ دانه در هر سنبله کاهش یافت (شکل ۵، ب). در مرحله ساقه رفتن تا هفت روز از آغاز اعمال تنش غرقاب، تعداد دانه در سنبله ثابت بود ولی پس از آن به صورت خطی و به میزان ۰/۳۲ دانه در هر سنبله به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب کاهش یافت (شکل ۵، ب). از طرف دیگر، تعداد دانه در سنبله در رقم کوهدشت در طول دوره تنش اندکی بیشتر از رقم مروارید بود. همچنین، تعداد دانه در سنبله در هر دو رقم، زمانی که تنش در مرحله ساقه رفتن رخ داد کمتر بود (شکل ۵، الف و ب). تعداد دانه در سنبله با افزایش طول دوره غرقاب در مرحله ساقه رفتن زودتر از مرحله پنجه‌زنی شروع به کاهش کرد که نشان‌دهنده حساسیت بیشتر مرحله ساقه رفتن به تنش غرقاب از لحاظ تولید تعداد دانه می‌باشد. به نظر می‌رسد که کاهش سطح برگ از طریق کاهش مقدار مواد فتوسنتزی تولید شده و نیز کاهش وزن خشک ریشه از طریق کاهش جذب و انتقال مواد باعث کاهش ظرفیت تولید دانه شد. این یافته‌ها با نتایج سایر مطالعات در گندم مطابقت داشت (۲، ۲۴).



شکل ۵- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر تعداد دانه در سنبله گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب تعداد دانه در سنبله در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 5- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on the number of grain per spike of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are number of grain per spike under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

وزن هزار دانه: بررسی اثر تیمارهای آزمایشی بر وزن هزاردانه گندم نیز نشان داد که طول دوره غرقاب، رقم و مرحله نموی وقوع تنش هر یک اثر معنی‌داری بر آن داشتند (جدول ۲). در رقم مروارید، تغییرات وزن هزار دانه در مقابل طول دوره غرقاب از یک روند دوتکه‌ای تبعیت کرد (شکل ۶، الف). بر این اساس، در مرحله پنجه‌زنی تا ۲۲/۹۶ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب وزن هزار دانه به صورت خطی کاهش یافت، به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب تا دوره زمانی ذکر شده وزن هزاردانه به میزان ۰/۹۶گرم کاهش یافت و از روز ۲۲/۹۶ به بعد ثابت شد. در مرحله ساقه رفتن نیز وزن هزاردانه تا ۲۱/۸۵ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب به صورت خطی کاهش یافت، به‌طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب تا مدت زمان ذکر شده وزن هزاردانه به میزان ۰/۹ گرم کاهش یافت و بعد از سپری شدن دوره زمانی ذکر شده ثابت شد (شکل ۶، الف). در رقم کوهدشت، با افزایش طول دوره غرقاب (در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن)، وزن هزاردانه به صورت خطی کاهش یافت (شکل ۶، ب). در این رقم به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، وزن هزار دانه در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به ترتیب به میزان ۰/۸۲ و ۰/۷۴ گرم کاهش یافت (شکل ۶، ب). از طرف دیگر، اختلاف قابل توجهی از لحاظ وزن هزاردانه بین دو رقم و دو مرحله نموی وقوع تنش مشاهده نشد (شکل ۶، الف و ب). کاهش وزن هزاردانه را نیز همانند کاهش تعداد دانه در هر سنبله می‌توان به کاهش تولید مواد فتوسنتزی به دلیل کاهش سطح برگ (شکل ۱) نسبت داد. همچنین، کاهش وزن خشک اندام هوایی (شکل ۲) به منزله کاهش ظرفیت انتقال مجدد به دانه‌ها می‌باشد که این موضوع نیز باعث تشدید کاهش وزن هزاردانه گندم شد. نتایج حاصل از سایر مطالعات نیز حاکی از کاهش تولید و انتقال مواد فتوسنتزی از اندام‌های فتوسنتز کننده به دانه‌ها با افزایش طول دوره غرقاب در گندم بودند که کاهش وزن دانه را در مناطق مختلف در پی داشت (۱۲، ۲۱، ۳۰، ۳۵، ۴۱).



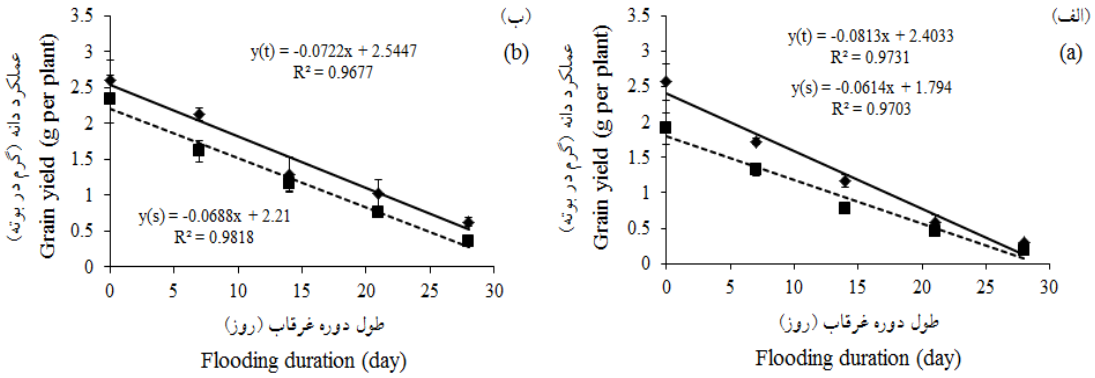
شکل ٦- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر وزن هزاردانه گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب تعداد دانه در سنبله در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 6- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on 1000 grain weight of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are 1000 grain weight under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

عملکرد دانه: با توجه به نتایج به‌دست آمده، اثر طول دوره غرقاب، رقم، مرحله نمو و اثر متقابل طول دوره غرقاب × مرحله نمو بر عملکرد دانه گندم معنی‌دار بود (جدول ۲). در هر دو رقم با افزایش طول دوره غرقاب (در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن) عملکرد دانه به‌صورت خطی کاهش یافت (شکل ۷، الف و ب). در رقم مروارید، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، عملکرد دانه در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به‌ترتیب به میزان ۰/۰۸ و ۰/۰۶ گرم در بوته کاهش یافت (شکل ۷، الف). در رقم کوهدشت، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، عملکرد دانه در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به‌ترتیب به میزان ۰/۰۷ و ۰/۰۶ گرم در بوته کاهش یافت (شکل ۷، ب). میزان کاهش عملکرد دانه پس از ۲۸ روز غرقاب در رقم مروارید در دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به‌ترتیب برابر ۸۸/۵۶ و ۸۹/۷۰ درصد در مقایسه با شاهد بود و در رقم کوهدشت در دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن به ترتیب برابر ۷۵/۹۰ و ۸۴/۶۲ درصد در مقایسه با شاهد بود. بنابراین، درصد کاهش عملکرد در زمان اعمال تنش در مرحله ساقه رفتن بیشتر از مرحله پنجه‌زنی بود. عملکرد دانه در رقم کوهدشت در طول دوره تنش همواره بیشتر از رقم مروارید بود (شکل ۷، الف و ب).

در این مطالعه، با افزایش طول دوره غرقاب در هر دو رقم و در هر دو مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن سطح برگ، وزن خشک ریشه و اندام هوایی و به دنبال آن‌ها تعداد سنبله (پنجه بارور) در بوته، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه کاهش یافتند (شکل‌های ۱ الی ۶). تمامی این عوامل در تولید عملکرد دانه موثر هستند و از این‌رو، کاهش آن‌ها درنهایت منجر به کاهش عملکرد دانه گندم شد. روبرتسون و همکاران (۲۰۰۹) نشان دادند که خروج پنجه‌های جدید به‌واسطه آب ماندگی در گندم تا ۹ روز به تاخیر افتاد و وزن خشک ساقه‌ها ۳۷ درصد و عملکرد دانه ۳۲ درصد کمتر از شاهد بود (۳۰). سایر محققان از جمله ژانگ و همکاران (۲۰۰۶)، امری و همکاران (۲۰۱۴) و مرعشی (۲۰۱۴) میزان کاهش عملکرد گندم را در اثر وقوع تنش غرقاب به ترتیب ۵۰-۲۰، ۵۵/۹ و ۶۸/۱ درصد گزارش نمودند (۲، ۲۱، ۴۱). همچنین رسایی و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند

که عملکرد دانه در گندم به ازای هر روز آب ماندگی ۱/۵ درصد کاهش یافت (۲۸). مک‌دونالد و همکاران (۲۰۰۶) نیز نشان دادند که در شرایط تنش غرقاب در گندم عملکرد بین ۱۵ تا ۲۵ درصد کاهش یافت (۲۳). کولاکو و هریسون (۲۰۰۲) نشان دادند که با وقوع ۳۰ روز غرقاب در گندم، عملکرد حدود ۶۰ درصد کاهش یافت (۶). علت تفاوت‌هایی که در میزان کاهش عملکرد برآورد شده توسط محققان مختلف وجود دارد ناشی از تفاوت در طول دوره غرقاب اعمال شده، خصوصیات رقم و شرایط محیطی انجام آزمون می‌باشد.



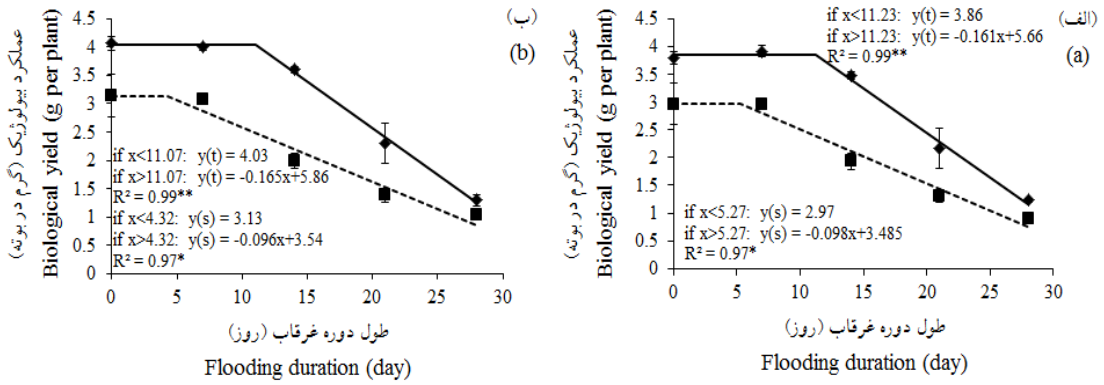
شکل ۷- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر عملکرد دانه گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب عملکرد دانه در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 7- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on grain yield of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are grain yield under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

زیست‌توده: نتایج تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر طول دوره غرقاب، رقم، مرحله نمو و اثر متقابل طول دوره غرقاب در مرحله نمو بر مقدار زیست‌توده گندم معنی‌دار بود (جدول ۲). در هر دو رقم با افزایش طول دوره غرقاب (در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن) زیست‌توده از یک روند دوتکه‌ای تبعیت کرد (شکل ۸ الف و ب). بر این اساس، در رقم مروارید، در مرحله پنجه‌زنی تا ۱۱/۲۳ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب زیست‌توده ثابت بود، ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، زیست‌توده به میزان ۰/۰۹ گرم در بوته کاهش یافت (شکل ۸ الف).

در رقم کوهدشت، در مرحله پنجه‌زنی تا ۱۱/۰۷ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب زیست‌توده ثابت بود، ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت. به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، زیست‌توده به میزان ۰/۱۶ گرم در بوته کاهش یافت (شکل ۸ ب). در مرحله ساقه رفتن زیست‌توده تا ۴/۳۲ روز از آغاز اعمال تنش غرقاب ثابت بود ولی پس از آن به صورت خطی کاهش یافت. به طوری که به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب، زیست‌توده به میزان ۰/۰۹ گرم دربوته کاهش یافت (شکل ۸ ب). زیست‌توده در رقم کوهدشت در طول دوره تنش همواره بیشتر از رقم مروارید بود. همچنین، زیست‌توده در هر دو رقم، زمانی که تنش در مرحله ساقه رفتن رخ داد به طور قابل توجهی کمتر از زمانی بود که تنش در مرحله پنجه‌زنی اتفاق افتاد (شکل ۸ الف و ب). کاهش سطح برگ و وزن خشک اندام‌های هوایی شامل برگ و ساقه، عامل اصلی کاهش عملکرد زیست‌توده در این مطالعه بود. سایر تحقیقات نیز

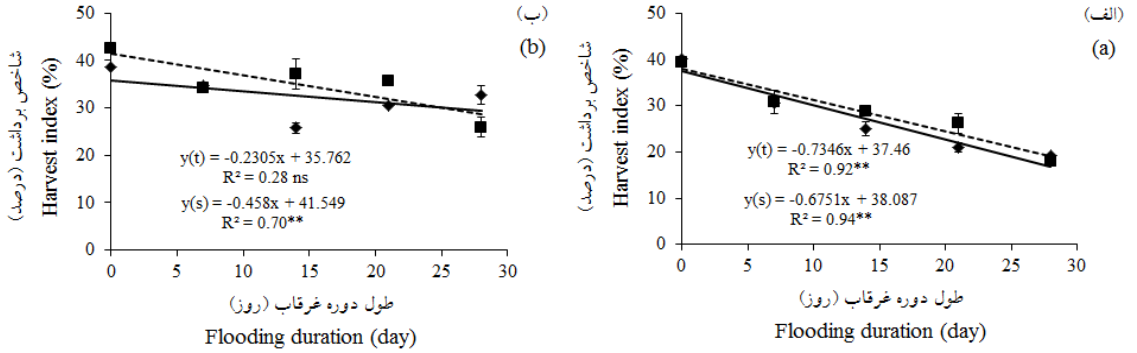
کاهش ظرفیت فتوسنتزی به دنبال کاهش سطح بـرگ و کاهش جذب عناصر غذایی که به دلیل محـدودیت رشد ریشه‌ها در شرایط غرقاب رخ می‌دهـد را عامـل کاهش زیست توده گیاهی معرفـی نمودنـد (۲۰، ۲۹، ۳۲).



شکل ۸- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر زیست‌توده گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب زیست‌توده در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 8- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stem elongation (dotted lines with square points) stages on biological yield of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are biological yield under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

شاخص برداشت: بر اساس نتایج تجزیه واریانس داده‌ها، اثرات ساده طول دوره غرقاب، رقم، مرحله نمو و اثرات متقابل طول دوره غرقاب × رقم و طول دوره غرقاب در مرحله نمو بر شاخص برداشت گندم معنی‌دار بودند (جدول ۲). در هر دو رقم با افزایش طول دوره غرقاب (در هر دو زمان پنجه‌زنی و ساقه رفتن)، شاخص برداشت به صورت خطی کاهش یافت (شکل ۹، الف و ب). در رقم مروارید، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن شاخص برداشت به ترتیب به میزان ۰/۷۳ و ۰/۶۷ درصد کاهش یافت (شکل ۹، الف). در رقم کوهدشت، به ازای هر روز افزایش طول دوره غرقاب در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن شاخص برداشت به ترتیب ۰/۲۳ و ۰/۴۵ درصد کاهش یافت (شکل۹، ب). به طور کلی، محدودیت فتوسنتز در گندم از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای که در شرایط ماندابی ایجاد می‌شود، باعث محدود شدن تجمع آسیمیلات‌های در دسترس برای پرشدن دانه شده و این موضوع سبب کاهش قابل توجهی در عملکرد اقتصادی می‌شود (۳). کاهش عملکرد اقتصادی، می‌تواند سبب کاهش بیشتر شاخص برداشت شود. قبادی و همکاران (۲۰۰۶) و شیخ و همکاران (۲۰۰۸) نیز نشان دادند که با افزایش طول دوره تنش غرقاب، شاخص برداشت کاهش یافت (۱۲، ۳۵).



شکل ۹- اثر طول دوره تنش غرقاب در دو مرحله پنجه‌زنی (خط ممتد با نقاط لوزی) و ساقه رفتن (خط نقطه‌چین با نقاط مربع) بر شاخص برداشت گندم در دو رقم مروارید (الف) و کوهدشت (ب)؛ در این شکل y(t) و y(s) به ترتیب شاخص برداشت در شرایط اعمال تنش در مرحله پنجه‌زنی و ساقه رفتن می‌باشند.

Figure 9- Effect of flooding duration in tillering (continuous line with lozenge points) and stemming (dotted lines with square points) stages on harvest index of Morvarid (a) and Kohdasht (b) wheat cultivars; In this figure, y(t) and y(s) are harvest index under stress conditions in tillering and stem elongation stages, respectively.

نتیجه‌گیری کلی

به‌طورکلی، نتایج این تحقیق نشان داد که میزان خسارت وارده به گیاه در شرایط غرقاب تحت کنترل عوامل مختلفی نظیر مدت زمانی که بوته‌ها در معرض تنش قرار می‌گیرند، مرحله نموی گیاه و نوع رقم مورد استفاده، قرار داشت. به طور خلاصه، افزایش طول دوره غرقاب در نهایت منجر به کاهش عملکرد دانه و اجزای آن شامل تعداد سنبله در بوته، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه، زیست‌توده و شاخص برداشت شد، هر چند که در مورد برخی از صفات طی چند روز پس از اعمال تنش تغییری مشاهده نشد. سطح برگ، وزن خشک اندام هوایی و ریشه، تعداد دانه در سنبله و وزن هزاردانه حساسیت زیادی به وقوع تنش غرقاب نشان دادند و بنابراین، نقش مهمی در کاهش عملکرد دانه ایفا نمودند. این درحالی بود که تعداد دانه در سنبله حساسیت کمتری به تنش غرقاب نشان داد. همچنین، بیشترین خسارت تنش غرقاب به سطح برگ، تعداد دانه در سنبله، وزن هزاردانه، عملکرد دانه و زیست‌توده، زمانی رخ داد که تنش در مرحله ساقه رفتن اعمال شد. از این‌رو، مرحله ساقه رفتن حساسیت بیشتری نسبت به وقوع تنش غرقاب داشت. از طرف دیگر، با وجود اینکه رقم مروارید از وزن خشک بیشتری در بخش هوایی و ریشه در تیمار شاهد و سطوح مختلف غرقاب برخوردار بود، اما تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه، زیست‌توده و شاخص برداشت در رقم کوهدشت در تیمارهای مختلف غرقاب، همواره بیشتر از رقم مروارید بود. بنابراین، رقم کوهدشت نسبت به وقوع تنش غرقاب از تحمل بالاتری در مقایسه با رقم مروارید برخوردار بود و برای کشت در مناطق مستعد وقوع غرقاب مناسب‌تر است.

منابع

1. Akhtar, I., and Nazir, N. 2013. Effect of Waterlogging and Drought Stress in Plants. Intern J. Water Res. Env. Sci. 2: 2. 34-40.
2. 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 genotyoes (*Triticum aestivum* L.). Bulgar J. Agri. Sci. 20: 3. 647-657.
3. 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.

4. Bailey-Serres, J., Fukao, T., Gibbs, D.J., Holdsworth, M.J., Lee, S.C., Licausi, F., Perata, P., Voesenek, L.A.C.J., and van Dongen, J.T. 2012. Making sense of low oxygen sensing. Trends Plant Sci. 17: 3. 129-138.
5. Bakhtenko, E.Y., Skorbogatova, I.V., and Karsunkina, N.P. 2007. The role of hormonal balance in plant adaption to flooding. Izv Akad Nauk Ser. Biol. 34: 6. 569-576.
6. Collaku, A., and Harrison, S.A. 2002. Losses in wheat due to waterlogging. Crop Sci. 42: 2. 444-450.
7. Condon, A.G., and Giunta, F. 2003. Yield response of restricted tillering wheat to transient waterlogging on duplex soil. Aust. J. Agri. Res. 54: 10. 957-967.
8. Dat, J., Capelli, N., Folzer, H., Bourgeade, P., and Badot, P.M. 2004. Sensing and signaling during plant flooding. Plant Physiol. Biochem. 42: 4. 273-282.
9. Dickin, E., and Wright, D. 2008. The effects of winter waterlogging and summer drought on the growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). Europ J. Agron. 28: 3. 234-244.
10. Dickin, E., Bennet, S., and Wright, D. 2009. Growth and yield responses of UK wheat cultivars to winter waterlogging. J. Agri. Sci. 147: 2. 127-140.
11. Emel'yanov, V.V., Kirchikhina, N.A., Lastochkin, V.V., and Chirkova,T.V. 2003. Hormonal status in wheat and rice seedlings under anoxia. Russ J. Plant Physiol. 50: 827-834.
12. Ghobadi, M.E., Nadian, H., Bakhshandeh, A., Fathi, G., Gharineh, M.H., and Ghobadi, M. 2006. Study of root growth, biological yield and grain yield of wheat genotypes under waterlogging stress during different growth stages. Seed and Plant Improv. J. 22: 4. 513-527. (In Persian)
13. 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 Botan. 56: 420. 2601-2609.
14. 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.
15. Jackson, M.B., and Colmer, T.D. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. Ann. Bot. 96: 4. 501-505.
16. Kafi, M., Borzoee, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masoumi, A., and Nabati, J. 2010. Physiology of environmental stresses in plants. JDM Press, 504 p. (In Persian)
17. 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. (In Persian)
18. Khadempir, M., Galeshi, S., Soltani, A., and Ghaderifar, F. 2015. Effect of flooding in the reproductive stage and fertilization methods on growth and biological nitrogen fixation in soybeans. J. Plant Ecophysiol. 7: 23. 45-63. (In Persian)
19. Komatsu, S., Kobayashi, Y., Nishizawa, K., Nanjo, Y., and Furukawa, K. 2010. Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in soybean cell wall during flooding stress. Amino Acids. 39: 5. 1435-1449.
20. Malik, A.I., Colmer, T.D., Lambers, H., Setter, T.L., and Schortemeyer, M.T. 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. New Phytol. 153: 2. 225–236.
21. Marashi, S.k. 2014. A comparative study of grain yield and yield components of wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to waterlogging condition. J. Biodiv. Env Sci. 5: 3. 347-353.
22. Maryam, A., and Nasreen, S. 2012. A review: water logging effects on morphological, anatomical, physiological and biochemical attributes of food and cash crops. Int. J. Water Res. Env Sci. 1: 4. 113-120.
23. McDonald, G., Setter, T.L.,Waters, I., and Tugwell, R. 2006. Screening for waterlogging tolerance of wheat in the field in Western Australia. Proceedings of the 13th Australian Society of Agronomy Conference, 10-14 September, Perth, Western Australia.

24. Olgun, M.A., Kumlaly, M., Adiguzel, M.C., and Caglar, A. 2008. The effect of waterlogging in wheat (*Triticum aestivum* L.). Acta Agri Scan. 58: 3. 193-198.
25. Oyanagi, A. 2008. Relationship of growth variability, with ground level and soil water content in a large paddy field in Inashiki-city, Ibaraki-prefecture in 2007-Wet injury of wheat. Jpn. J. Crop Sci. 77: 4. 511-515.
26. Pociecha, E., Janusz, K., and Filek, W. 2008. Effects of root flooding and stage of development on the growth and photosynthesis of field bean (*Vicia faba* L. *minor*). Acta Physiol. Planta, 30: 4. 529-535.
27. Prasad, M.N.V. 1997. Plant ecophysiology. John Wil. Son. ISBN: 0-471-13157-1. 153-171 p.
28. Rasaei, A., Ghobadi, M.E., Jalali-Honarmand, S., Ghobadi, M., and Saeidi, M. 2012. Impacts of waterlogging on shoot apex development and recovery effects of nitrogen on grain yield of wheat. Europ. J. Exp Biol. 2: 4. 1000-1007.
29. Rasoli. S.F. 2012. Effect of flooding stress on physiological characteristics, yield and yield Components of Rapeseed (*Brassica napus* L.). M.Sc. Thesis. Gorgan Univ. of Agricultural Science and Natural Resources. (In Persian)
30. Robertson, D., Zhang, H., Palta, J.A., Colmer, T., and Turner, N.C. 2009. Waterlogging affects the growth, development of tillers, and yield of wheat through a severe, but transient, N deficiency. Crop. Past. Sci. 60: 6. 578-586.
31. RoCha, M., and Licausi, F. 2010. Glycolysis and ticarboxylic are linked by alanine aminotransferase during hypoxia induced by waterlogging of *lotus Japanicus* L. Plant physiol. 152: 3. 1501-1513.
32. Salamati, N., Galeshi, S., Soltani, A., and Sadeghipour, H.R. 2012. Waterlogging period duration and temperature effects on vegetative properties and glycolytic-fermentative enzymes activity in cotton seedling (*Gossypium hirsutum* L.). Electronic J. Plant Product. 5: 3. 145-156. (In Persian)
33. Samad, A., Meisner, C.A., Saifuzzaman, M., and Van Ginkel, M. 2001. Waterlogging tolerance. P 136-144. In: M.P. Reynolds, J.I. Ortiz-Monasterio and M.Sc. Nab (eds), Application of physiology in wheat breeding. CIMMYT- Mexico.
34. 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. 1-34.
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*). Electronic J. Plant Product. 1: 1. 38-53. (In Persian)
36. Shimamura, S., Mochizuki, T., Nada, Y., and Fukuyama, M. 2003. Formation and function of secondary aerenchyma in hypocotyl, roots and nodules of soybean (*Glycine max*) under flooded conditions. Plant. Soil. 251: 351-359.
37. Striker, G.G. 2012. Flooding stress on plants: anatomical, morphological and physiological responses, botany, J. Mworia (eds.), ISBN: 978-953-51-0355-4.
38. Taliao, C., and Holin, C. 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. Proc. Natl. Sci. Counc. 25: 3. 148-157.
39. Tiryakioglu, M., Karanlik, S., and Arsalan, M. 2015. Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress. Turk J. Agri. Forest. 39: 1-9.
40. Xiao, Y.P., Wei, K., Chen, J.X., Zhou, M., and Zhang, G.P. 2007. Genotypic difference in growth inhibition and yield loss in barley under waterlogging stress. J. Zhejiang Univ. (Agri. Life. Sci.). 33: 525-532.
41. Zhang, H., Turner, N.C., Poole, M.L., and Simpson, N. 2006. Crop production in the high rainfall zones of southern Australia - potential, constraints and opportunities. Aust. J. Exp. Agri. 46: 8. 1035-1049.