

پتانسیل مقاومت به استرس غرقابی در ژرمپلاسم گلابی وحشی (*Pyrus boissieriana* Buhse)

- ❖ علی ستاریان؛ دانشیار گروه جنگل‌داری، دانشگاه گنبد کاووس، گنبد کاووس، ایران
- ❖ قاسم‌علی پاراد؛ دانشجوی دکتری جنگل‌داری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
- ❖ مهرداد زرافشار*؛ دکتری جنگل‌داری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
- ❖ مسلم اکبری‌نیا؛ دانشیار گروه جنگل‌داری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران
- ❖ سید فرید غفاری دهکردی؛ کارشناس ارشد جنگل‌داری، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، نور، ایران

چکیده

ژرمپلاسم وحشی گونه‌های گیاهی به‌واسطه اکتساب سازگاری در سطح ژن تا خصوصیات ظاهری، سازگاری مقبولی به انواع تنش‌های محیطی نشان می‌دهند که استفاده از آن‌ها در جنگل‌کاری‌ها، کشاورزی، و باغداری مورد توجه قرار می‌گیرد. در این پژوهش، با تکیه بر مطالعه زنده‌مانی، رشد، زیست‌توده، و تغییرات فیزیولوژیکی نهال‌های گلابی وحشی، پتانسیل این گونه، به‌عنوان پایک در باغ‌هایی که به‌طور متناوب تحت تأثیر شرایط غرقابی قرار می‌گیرند، بررسی شد. بدین ترتیب نهال‌های گلابی در طرحی کاملاً تصادفی و دو سطح غرقابی (۱۵ روز غرقاب و به دنبال آن ۱۵ روز زهکشی) و شاهد به مدت ۳۰ روز بررسی شدند. نتایج نشان داد که غرقابی باعث کاهش زنده‌مانی و رویش قطری و ارتفاعی نهال‌ها شده است. همچنین مشخص شد که غرقابی پس از ۷ روز باعث کاهش شدید پارامترهای فیزیولوژیک از جمله هدایت روزنه‌ای، فتوستتوز، و میزان تعرق شده است و این روند کاهشی تا ۱۵ روز بعد از شرایط غرقاب ادامه داشت تا اینکه بعد از زهکشی، مشخصه‌های فیزیولوژی شروع به بازیابی کردند. همچنین غرقابی باعث کاهش زیست‌توده قسمت‌های گوناگون نهال شده است. ثبت مقادیر ناچیز پارامترهای فتوستتوز در روز پانزدهم از تنش، حاکی از آن است که ژرمپلاسم وحشی گلابی می‌تواند در باغ‌هایی که به‌طور متناوب ۱۵ روز تحت شرایط غرقاب هستند مورد توجه قرار بگیرد. در صورت ادامه شرایط غرقاب بیش از ۱۵ روز مرگ گیاه حتمی است.

واژگان کلیدی: رویش ارتفاعی، زنده‌مانی، زیست‌توده، فتوستتوز، هدایت روزنه‌ای.

مقدمه

و ماندابی، از تنش‌های غیرزیستی در کنار کمبود آب، شوری، و حداقل و حداکثر دماست که از اصلی‌ترین عوامل کاهش عملکرد گونه‌ها به‌شمار می‌آید [۷، ۸]. پاسخ گیاهان چوبی به غرقابی بسته به نوع گونه‌ها و ژنوتیپ‌ها، زمان و دوره غرقابی، سن گیاه، و شرایط سیلاب متفاوت است [۹]. تنش غرقابی، بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی را در گیاهان مختل می‌کند که از این تغییرات می‌توان به کاهش ظرفیت فتوسنتزی، کاهش هدایت روزنه‌ای، کاهش میزان جذب آب و مواد معدنی، میزان تعرق، کلروفیل a و b، و تغییر در تعادل هورمونی اشاره کرد [۱۰، ۱۱]. نتایج تحقیقات دیو و همکاران [۱۲] بر نهال‌های گونه‌های جنگلی *Populus deltoides* و *P. simonii*، ژینتولین و همکاران [۱۱] بر نهال‌های *Distylium chinense* و فارمر و پزشکی [۱۳] بر نهال‌های *Quercus nuttallii* نشان داد که غرقابی باعث کاهش رویش ارتفاعی و زنده‌مانی نهال‌ها می‌شود. همچنین مطالعات انجام‌شده در زمینه غرقابی دوره‌ای (۵ روز غرقاب و ۵ روز زهکشی) از سوی آندرسون و پزشکی [۱۴] پس از ۳۰ روز نشان داد که زنده‌مانی نهال‌های *Quercus distichum* و *Quercus nuttallii* ۱۰۰ درصد و زنده‌مانی نهال‌های *Quercus michauxii* ۹۶ درصد بوده است. همچنین در غرقابی تناوبی رویش ارتفاعی، سطح برگ، زیست‌توده برگ، زیست‌توده کل نهال‌های دو گونه *Q. nuttallii* و *Q. michauxii* کاهش یافته بود. مطالعات انجام‌شده در زمینه مقاومت به غرقابی گونه‌های باغی از جمله پژوهش‌های دومینگو و همکاران [۱۵] بر نهال‌های زردآلو (*Prunus armeniaca* L.)، شفر و پلوتز [۳] بر نهال‌های آوکادو (*Persea americana* Mill.)، سیورستان و همکاران [۱۶] بر نهال‌های *Citrus jambhiri* Lush. و *Citrus aurantium* L.، و کنیپلینگ [۱۷] بر نهال‌های لیمو (*Citrus limon* L.)

مطالعات دیرینه‌شناسی حاکی از آن است که جنس گلابی (*Pyrus*) از خانواده Rosaceae از مناطق کوهستانی چین سرچشمه گرفته است [۱]. با وجود این ایران با دارابودن بیش از ۱۰ گونه از این جنس، جایگاه ویژه‌ای را از لحاظ تنوع ژنتیکی گلابی در دنیا به خود اختصاص داده است [۲]. گونه‌هایی از قبیل گلابی گرگانی یا تلکا (*Pyrus boissieriana* Bushe.)، خج (*P. communis* L.)، گلابی تالشی (*P. grossheimii* Fedor.)، گلابی خزری (*P. hircana* Fedor.)، گلابی کندوانی (*P. kandavanica*) (انحصاری ایران)، گلابی مازندرانی (*P. mazanderanica* Schoenbeck-)، گلابی بیدی یا داغ (Temesy) (انحصاری ایران)، گلابی برگ بیدی یا داغ آرموت (*P. salicifolia* Pall.) و گلابی ترکمنی (*P. turcomanica* Maleev) از جمله گونه‌های وحشی و ارزشمند گلابی در البرز شمالی و جنوبی به‌خصوص اکوسیستم‌های ارزشمند خزری است [۲]. بنابراین جنگل‌های شمال ایران دارای ژرم‌پلاسم غنی و متنوعی از گلابی وحشی است (Sabeti, 2006). پژوهشگران معتقدند که ژرم‌پلاسم‌های گلابی وحشی منابع ارزشمندی‌اند که به‌رغم تولید میوه‌های نامقبول می‌توانند در شرایط سخت محیطی (خشکی، شوری، غرقابی، و سرما) به‌عنوان پایک (Rootstock) در باغداری مورد توجه قرار گیرند [۳]. تنش‌های محیطی از مهم‌ترین عوامل در کاهش عملکرد گیاهان به‌شمار می‌آیند [۴]. در طبیعت، گیاهان در برابر نوسانات محیطی گوناگونی از جمله خشکی، شوری [۵]، و غرقابی قرار دارند که رشد آن‌ها را محدود می‌کند [۶]. بی‌تردید شناخت جنبه‌های گوناگون عوامل تنش‌زای محیطی بر رشد و نمو، و فرایندهای فیزیولوژیکی و بازتاب‌هایی که در روند حیاتی گیاهان برجا می‌گذارند ضروری است. شرایط غرقابی

آزمایش به صورت فاکتوریل در پایه طرح کاملاً تصادفی در ۲ تیمار و ۴ تکرار ۵ تایی انجام شد. فاکتور شرایط غرقابی در دو سطح شاهد و غرقابی (۱۵ روز غرقاب و به دنبال آن ۱۵ روز زهکشی) در یک بازه زمانی ۳۰ روزه انجام شد. برای اعمال سطوح غرقابی، حوضچه‌ای با سازه بتونی به ابعاد ۵×۵ متر ایجاد و سطوح جانبی داخلی آن با پلاستیک پوشیده شد. سپس نهال‌های گلدانی تیمار غرقاب در داخل آن قرار داده شد. نهال‌ها در رژیم غرقابی به اندازه ۱ سانتی متر بالای سطح خاک غرقاب شدند و بعد از قرار گرفتن نهال‌ها به مدت ۱۵ روز در شرایط غرقاب، برای زهکشی کامل، نهال‌ها از محیط غرقاب بیرون آورده شدند و همانند تیمار شاهد (فاقد غرقابی) در شرایط ظرفیت زراعی خاک، نگهداری شدند [۲۰]. شایان ذکر است هر زمان که میزان آب حوضچه از حد مورد نظر کمتر می‌شد آبدهی تا رسیدن به سطح مورد نظر صورت می‌گرفت. در طول دوره آزمایش وجین علف‌های هرز هم صورت گرفت. در این تحقیق، در ابتدای دوره (اواسط فروردین) و انتهای دوره (اواسط اردیبهشت) ویژگی‌های مورفولوژی نهال‌ها از جمله قطر، با استفاده از کولیس دیجیتالی (با دقت ۰/۰۱ میلی‌متر)، ارتفاع با استفاده از خط‌کش مدرج (با دقت ۰/۱ متر) اندازه‌گیری شد و رویش‌های قطری و ارتفاعی از تفاضل میزان رشد در آخر و اول دوره محاسبه شدند. میزان زنده‌مانی هم از طریق تقسیم تعداد نهال‌های زنده در هر تکرار به تعداد کل نهال‌های هر تکرار محاسبه شد. آن گاه سه برگ کاملاً توسعه یافته از بالاترین قسمت هر نهال تهیه و با استفاده از دستگاه Leaf Area Meter سطح هر برگ مشخص شد [۲۱]. همچنین برای هر تیمار از هر تکرار یک نهال از خاک خارج و پس از شست‌وشوی خاک اطراف ریشه، طول ریشه اندازه‌گیری شد. سپس هر یک از نهال‌ها به

Burm.) حاکی از آثار منفی تنش غرقابی بر فرایند تبادلات گازی و زیست‌توده گیاه است. در پژوهشی دیگر پزشکی و همکاران [۱۸] نتایج مشابهی را در رابطه با بید سیاه (*Salix nigra*) گزارش کرده‌اند. مرور منابع و بانک‌های اطلاعاتی حاکی از آن است که تاکنون پتانسیل ژرم پلاسما گلابی وحشی به‌عنوان پایک در باغ‌هایی که به صورت متناوب در معرض آب‌گرفتگی قرار می‌گیرند، مورد توجه قرار نگرفته است. در این شرایط، با تأکید بر مطالعه پارامترهای مورفولوژیک و فیزیولوژیک نهال‌های ۳ ماهه گلابی وحشی در پاسخ به شرایط غرقابی، برای اولین بار میزان مقاومت به غرقابی این گونه بررسی شد.

مواد و روش‌ها

میوه ژنوتیپ وحشی گونه *Pyrus boissieriana* در پاییز ۱۳۹۰ از ۸ پایه درخت مادری (از هر درخت ۱۰ بذر) از جنگل‌های شمال ایران جمع‌آوری شد. پس از انتقال میوه به گلخانه، بذور آن از داخل میوه خارج شدند. بذر گلابی وحشی به‌علت نقش بازدارنده اسید آبسزیک دارای رکود رویان است، بنابراین سرمادهی مرطوب برای حذف این هورمون افزایش جوانه‌زنی الزامی است و بدین ترتیب بذور تازه یک روز در آب خیسانده شدند و سپس به مدت ۳ ماه در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد و به صورت لایه‌گذاری با ماسه مرطوب (Cold Stratification) نگهداری شدند [۱۹]. با ظهور اولین نشانه‌های جوانه‌زنی، بذرها در گلدان‌های پلاستیکی کاشته شد و به گلخانه انتقال یافت تا در محیط گلخانه با دما و رطوبت بالا و معین شرایط بهار القا شود و رشد گیاهچه با سرعت بیشتری صورت بگیرد. پس از سه ماه نگهداری نهال‌ها در شرایط گلخانه‌ای، تعداد ۴۰ اصله نهال همگن که دارای $12 \pm 1/9$ سانتی‌متر ارتفاع و $3/3 \pm 0/5$ میلی‌متر قطر بودند انتخاب شدند.

مقایسه بین تیمارها با استفاده از آزمون توکی بررسی شد. برای آنالیز پارامترهای رویشی از آزمون تی (test-t) و برای این هدف ابتدا نرمال بودن داده‌ها با استفاده از آزمون Kolmogorov-smirnov و همگنی واریانس‌ها با استفاده از آزمون Levene بررسی شد.

نتایج

پاسخ مورفولوژی گیاه

نتایج مورفولوژی نشان داد که غرقابی باعث سیاه شدن ریشه و تغییر رنگ برگ نهال‌ها شد. همچنین مشاهده شد که ریشه‌های نابه‌جا و منافذ هایپرتروفی تقریباً ۷ روز پس از شرایط غرقاب در رژیم غرقابی تشکیل شدند و در پایان آزمایش، که در واقع نهال‌ها در شرایط زهکشی کامل قرار گرفتند، ناپدید شدند. نتایج آنالیز داده‌ها نشان داد که در رژیم مورد مطالعه همه پارامترهای اندازه‌گیری شده، جز زیست‌توده ساقه ($P > 0/05$)، اختلاف معنی‌داری ($P < 0/05$) داشتند (جدول ۱).

نتایج حاصل از مقایسه میانگین‌ها نشان داد که غرقابی باعث کاهش شدید در میزان رویش ارتفاعی و نرخ زنده‌مانی نهال‌ها شد؛ به‌طوری که میزان زنده‌مانی نهال‌ها پس از ۱۵ روز تحمل شرایط غرقابی و به دنبال آن ۱۵ روز زهکشی کامل ۳۰ درصد و رویش ارتفاعی به میزان ۷۹ درصد کاهش یافت. رویش قطری و سطح برگ نهال‌ها هم تحت شرایط غرقابی به ترتیب ۴۵ درصد و ۲۵ درصد کاهش یافته است. همچنین نتایج نشان می‌دهد که غرقابی در مقایسه با تیمار شاهد، باعث کاهش زیست‌توده قسمت‌های گوناگون گیاه شده است، به‌طوری که زیست‌توده ریشه، زیست‌توده برگ، زیست‌توده ساقه، و زیست‌توده کل تیمار غرقابی در مقایسه با تیمار شاهد به ترتیب ۶۵ درصد، ۴۹ درصد، ۱۸ درصد، و ۴۸ درصد کاهش یافت. طول ریشه هم تحت شرایط غرقابی کاهش ۳۰ درصد را نشان داد (شکل ۱).

سه قسمت ریشه، ساقه، و برگ تقسیم شدند و بعد از قرارگرفتن در آون (دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت) با ترازوی دیجیتالی (با دقت ۰/۰۰۱ گرم) توزین شدند. آن گاه زیست‌توده‌های ریشه، ساقه، برگ، و زیست‌توده کل (مجموع زیست‌توده ساقه، ریشه، و برگ) تعیین و نسبت زیست‌توده ریشه به اندام هوایی (ساقه و برگ)، نسبت زیست‌توده ریشه به کل، و همچنین نسبت طول ریشه به ساقه محاسبه شد. شایان ذکر است که ظهور منافذ هایپرتروفی روی ساقه غرقاب‌شده از نخستین روز آزمایش تنش به‌صورت روزانه کنترل می‌شد. همچنین در انتهای دوره، تعداد ریشه نابه‌جا (تشکیل شده روی ریشه اصلی و ساقه واقع در آب) شمارش و در محاسبه زیست‌توده ریشه دخالت داده شدند. برای اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژی نهال‌ها از جمله نرخ فتوسنتز خالص (A)، نرخ تعرق (E)، هدایت روزنه‌ای (Gs)، و پتانسیل آبی (Ψ) در روزهای سوم، هفتم، پانزدهم، و سی‌ام در هوای آزاد، تحت شرایط طبیعی دما، نور و رطوبت نسبی هوا (ساعت ۹:۳۰ تا ۱۱) اندازه‌گیری شدند. برای اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژی فتوسنتز، تعرق، و هدایت روزنه‌ای از دستگاه اندازه‌گیری تبادلات گازی (Model LCpro+, ADC BioScientific Ltd., Hertfordshire, UK) قابل حمل، استفاده شد. بدین سبب از هر تکرار ۳-۶ برگ از بالغ‌ترین و توسعه‌یافته‌ترین برگ از قسمت‌های بالای نهال انتخاب شدند [۱۱].

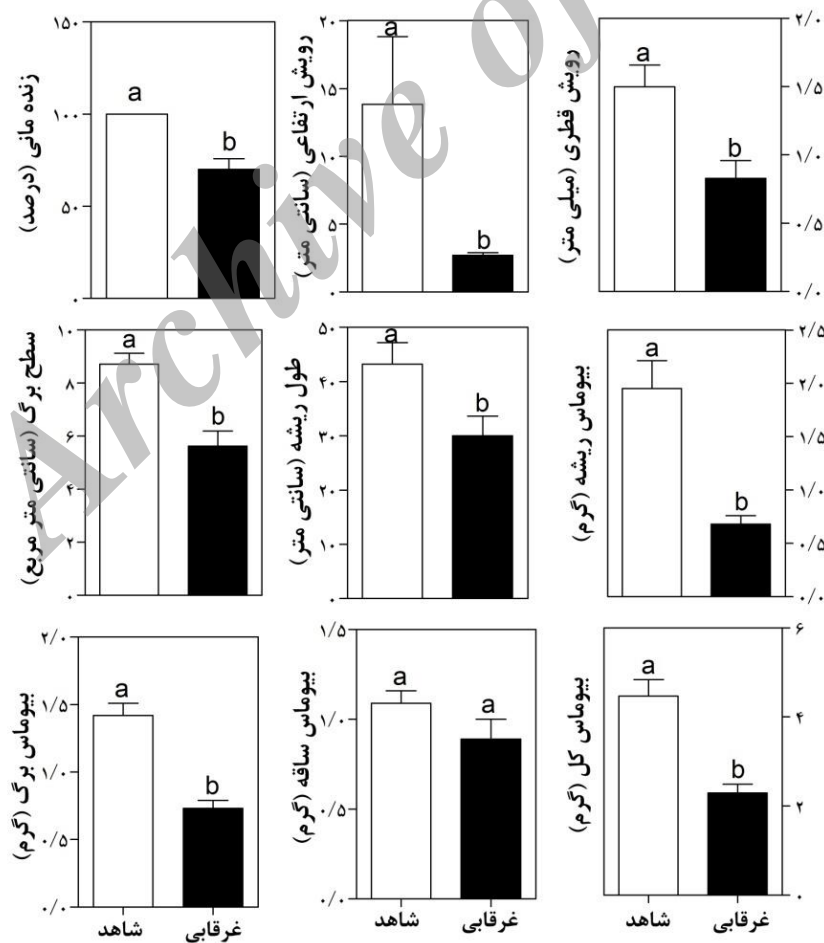
روش تجزیه و تحلیل داده‌ها

آنالیز آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخه ۱۷ و ترسیم نمودارها با استفاده از نرم‌افزار Graph Pad Prism 5 انجام شد. پارامترهای فیزیولوژی فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، و تعرق با استفاده از آزمون مکرر در زمان (Repeated measures ANOVA) انجام شد و

جدول ۱. نتایج تأثیر شرایط غرقابی بر صفات رویشی و فیزیولوژی نهال‌های گلابی وحشی (آزمون t)

صفات	d.f.	Sig.	T-value
زنده‌مانی (درصد)	۶	۰/۰۰۲*	۵/۱۹۶
رویش قطری (میلی‌متر)	۳۸	۰/۰۳۱*	۲/۲۳۴
رویش ارتفاعی (سانتی‌متر)	۳۸	۰/۰۰۲*	۳/۴۱۵
طول ریشه (سانتی‌متر)	۶	۰/۰۴۸*	۲/۴۷۹
زیست‌توده خشک ریشه (گرم)	۶	۰/۰۱۲*	۴/۷۰۵
زیست‌توده خشک ساقه (گرم)	۶	۰/۱۶۳ ^{ns}	۱/۵۹۲
زیست‌توده برگ (گرم)	۶	۰/۰۰۱*	۶/۵۸۸
زیست‌توده کل (گرم)	۶	۰/۰۰۲*	۲/۴۱۶
سطح برگ (سانتی‌متر مربع)	۶	۰/۰۰۵*	۴/۳۹۹

** معنی‌داری در سطح ۰/۰۱؛ * معنی‌داری در سطح ۰/۰۵؛ ns: عدم تفاوت معنی‌دار



شکل ۱. مقایسه میانگین صفات اندازه‌گیری شده تحت شرایط غرقاب

پاسخ فیزیولوژیکی گیاه

نتایج آزمون مکرر در زمان (Repeated measures ANOVA) نشان داد که غرقابی تأثیر معنی‌داری ($P < 0/05$) بر نرخ فتوستتز، هدایت روزنه‌ای، و میزان تعرق نهال‌های گلابی داشته است. همچنین اثر زمان در طول آزمایش معنی‌دار شد ($P < 0/05$) که می‌توان علت آن را به تغییرات فشار بخار در هوا در روزهای اندازه‌گیری پارامترها نسبت داد. (داده‌ها نشان داده نشده است). اثر متقابل تیمار در زمان هم فقط در پارامتر هدایت روزنه‌ای معنی‌دار شد ($P > 0/05$)، که در واقع نشان‌دهنده آثار منفی غرقابی در طول زمان است (جدول ۲).

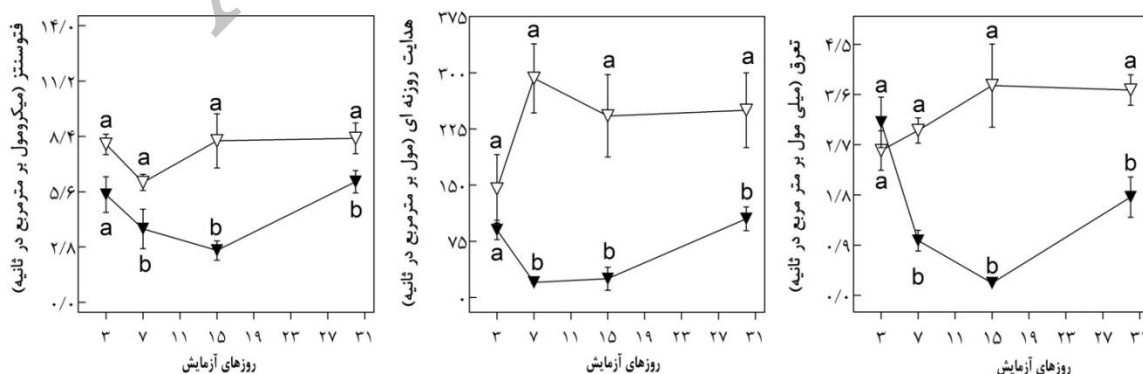
نتایج به‌دست‌آمده از این تحقیق نشان داد که

غرقابی پس از ۷ روز باعث کاهش هدایت روزنه‌ای، تعرق، و نرخ فتوستتز شد ($P < 0/05$) و این روند کاهش‌ی تا روز پانزدهم ادامه یافت. اما بعد از زهکشی نهال‌ها هدایت روزنه‌ای گیاه کمی بازیابی شد و به تبع آن تعرق و نرخ فتوستتز هم تا حدی احیا شدند (شکل ۲). اطلاعات به‌دست‌آمده از آزمون مکرر در زمان نشان می‌دهد که بسته‌بودن روزنه نهال‌ها بر اثر شرایط غرقابی تا روز پانزدهم، منجر به کاهش در نرخ تعرق و فتوستتز نهال‌ها شده است تا اینکه با حذف شرایط غرقابی (زهکشی نهال‌ها) روزنه‌ها کم‌کم باز و میزان تعرق و نرخ فتوستتز افزایش یافت (شکل ۲).

جدول ۲. نتایج تأثیر شرایط غرقابی بر صفات فیزیولوژیکی نهال‌های گلابی با استفاده از آزمون مکرر در زمان

فتوستتز ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			هدایت روزنه‌ای ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			تعرق ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)			منابع تغییرات
F	MS	df	F	MS	df	F	MS	df	
بین گروه‌ها									
۶۰/۸۵۴*	۰/۷۳۸	۱	۱۸/۸۲۳*	۰/۱۲۶	۱	۱۷/۳۱۷*	۲۸۱۲۵۰/۰۰	۱	تیمار
داخل گروه‌ها									
۳/۴۲۰*	۰/۱۱۰	۳	۴/۳۴۸*	۰/۰۱۸	۳	۰/۴۶۱ns	۱۱۲۴۲/۷۸	۱/۱۲۷	زمان
۱/۸۱۹ns	۰/۰۵۹	۳	۹/۵۸۹*	۰/۰۴۰	۳	۱/۸۸۷ns	۴۵۹۶۸/۹۹	۱/۱۲۷	زمان×تیمار

ns و * به ترتیب نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد



شکل ۲. مقایسه میانگین صفات فیزیولوژیکی نهال‌های گلابی تحت شرایط غرقابی با استفاده از آزمون مکرر در زمان (∇ نشان‌دهنده تیمار شاهد و ▽ نشان‌دهنده تیمار غرقابی است).

بحث و نتیجه گیری

تنش غرقابی از استرس‌های زیست‌محیطی رایج در مناطقی با میزان بارش نسبتاً بالا، زهکشی ضعیف خاک، و مناطق مرطوب است که اثر زیادی بر فیزیولوژی و مورفولوژی گیاهان این نواحی دارد [۲۲]. وضعیت رشد و زنده‌مانی از مهم‌ترین شاخص‌های مقاومت به غرقابی گیاهان در این مناطق به‌شمار می‌آید [۲۳، ۲۴]؛ به‌طوری که غرقابی آثار مضر بر رشد اندام هوایی بسیاری از گیاهان این نواحی می‌گذارد و باعث جلوگیری از تشکیل و توسعه برگ‌ها و جوانه‌ها، پیری زودرس برگ‌ها، ریزش برگ‌ها، پژمردگی، و در شدت‌های بالاتر باعث مرگ گیاه می‌شود [۶]. در این مطالعه مشخص شد که میزان زنده‌مانی نهال‌ها پس از ۱۵ روز تحمل شرایط غرقابی و به دنبال آن ۱۵ روز زهکشی کامل ۳۰ درصد، و رویش ارتفاعی، رویش قطری، و سطح برگ نهال‌ها هم به ترتیب ۷۹ درصد، ۴۵ درصد، و ۳۵ درصد کاهش یافته است. در واقع نهال‌ها تحت شرایط غرقابی به‌شدت تحت تأثیر شرایط احیایی و محدودیت اکسیژن قرار گرفته‌اند که در این شرایط با اختلال در جذب آب و عناصر غذایی و همچنین پدیدهٔ دنیتریفیکاسیون، رشد قطری و ارتفاعی آن‌ها کاهش می‌یابد [۲۵]. در تأیید این مطالب، نتایج تحقیق نیکوم و همکاران [۲۶] بر نهال‌های *Pouteria sapota* پس از ۶۶ روز، دومینگو و همکاران [۱۵] بر نهال‌های *Prunus armeniaca* L. ناش و کاروس [۲۷] بر نهال‌های *Asimina acer rubrum* L. و *triloba* و *Nyssa sylvatica* Marsh. نشان داد که غرقابی باعث کاهش زنده‌مانی، رویش ارتفاعی، و رویش قطری و سطح برگ نهال‌ها شده است که با نتایج به‌دست‌آمده در این تحقیق همخوانی دارد. همچنین نتایج مطالعات قنبری و همکاران [۲۸] و ساداتی و همکاران [۲۹] بر گونه‌های جنگلی صنوبر

دلتوئیدس (*Populus deltoides*) و سفید پلت (*Populus caspica*) نشان داد که غرقابی باعث کاهش زنده‌مانی، رویش ارتفاعی، و رویش قطری و سطح برگ نهال‌ها شده است. همچنین شرایط غرقابی و ماندابی باعث کاهش در وزن خشک سیستم ریشه‌ای نهال‌ها می‌شود؛ حتی اگر ریشه‌های نابه‌جا تشکیل شده باشد [۳۰]. نتایج سایر مطالعات همانند نتایج این پژوهش حاکی از آن است که غرقابی باعث کاهش زیست‌تودهٔ ریشه و زیست‌تودهٔ کل [۳۱]، زیست‌تودهٔ برگ، طول ریشه‌دوانی و سطح برگ [۲۸]، و همچنین زیست‌تودهٔ ساقه می‌شود [۳۲]. در واقع تنش غرقابی از طریق ممانعت از تشکیل ریشه، رشد ریشه‌های موجود، و میکوریز و پوسیدگی ریشه، باعث کاهش رشد ریشه می‌شود. قارچ‌های میکوریز به‌شدت هوایی بوده و میزان آن تحت شرایط غرقابی، که باعث آزادسازی ترکیبات سمی نظیر آلدئیدها، استالوئیدها، کتون‌ها، دی‌آمین‌ها، متان، اتانول، اسیدهای چرب، و اسیدهای غیراشباع در خاک می‌شود، در اطراف ریشهٔ درختان کاهش می‌یابد و از تشکیل میکوریزهای جدید هم ممانعت می‌کند [۶]. در این مطالعه نیز همانند نتایج قنبری و همکاران [۲۸] بر گونهٔ صنوبر دلتوئیدس و قنبری و همکاران [۳۳] بر نهال‌های توسکای بیلاقی (*Alnus subcordata*) میزان طول ریشه در شرایط غرقاب کاهش یافت.

نتایج به‌دست‌آمده از این تحقیق نشان داد که غرقابی پس از ۷ روز باعث کاهش هدایت روزنه‌ای، تعرق، و نرخ فتوسنتز شده است و این روند کاهشی تا روز پانزدهم ادامه یافت، اما بعد از زهکشی نهال‌ها هدایت روزنه‌ای گیاه کمی بازیابی شده و به تبع آن تعرق و نرخ فتوسنتز هم تا حدی احیا شده‌اند (شکل ۳). در همین راستا نتایج اسماعیل و نور [۳۴] بر گونهٔ *Averrhoa carambola* L. نشان داد که غرقابی پس

انجام نمی‌شود که این امر منجر به تجمع استالوئید و اتانول، و افزایش تولید اسید آبسزیک [۲۵] و اتیلن و بسته‌شدن جزئی روزنه‌ها و اغلب ریزش برگ‌ها و گل‌ها می‌شود [۳۷]. باز و بسته‌شدن روزنه‌ها در واقع به سبب کمبود آب در برگ اتفاق نمی‌افتد، بلکه بر اثر تغییر توازن هورمونی است [۶]. تحت شرایط غرقابی میزان آبسزیک اسید در گیاه افزایش می‌یابد و اثر بازدارنده‌ای بر ساخت و جابه‌جایی هورمون سیتوکینین و ژیریلین دارد. بنابراین با افزایش میزان هورمون اسید آبسزیک و کاهش در میزان هورمون سیتوکینین و ژیریلین، توازن هورمونی گیاه به هم می‌خورد و باعث بسته‌شدن روزنه‌ها و کاهش جذب دی‌اکسیدکربن و در نهایت کاهش فتوسنتز و تعرق می‌شود [۹]. در این پژوهش نیز هدایت روزنه‌ای گیاه بر اثر شرایط غرقابی پس از ۷ روز کاهش معنی‌داری داشته است که احتمالاً یکی از عوامل این کاهش، به هم خوردن توازن هورمونی گیاه است.

با توجه به شرایط آب و هوایی شمال کشور و مسئله هیدرولوژی، به‌خصوص در مناطق هموار و جلگه‌ای، شناخت تأثیر شرایط غرقابی بر ویژگی‌های نهال‌های گلابی وحشی که به‌عنوان پایک در باغات این مناطق استفاده می‌شود، ضروری است. در این مطالعه ژرم‌پلاسم وحشی ۳ ماهه گلابی سازگاری مناسبی از لحاظ ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در پاسخ به شرایط غرقابی نشان داده است و به‌عنوان پایک در این مناطق مورد توجه قرار می‌گیرد.

از گذشت ۷ روز باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و نرخ فتوسنتز نهال‌ها شد، اما پس از زهکشی به مدت ۴ روز میزان هدایت روزنه‌ای و نرخ فتوسنتز نهال‌ها افزایش یافت و به میزان آن در شرایط کنترل نزدیک شد. همانند نتایج به‌دست‌آمده از این تحقیق نتایج نیکوم و همکاران [۲۶] بر نهال‌های باغی *Pouteria sapota* نشان داد که غرقابی پس از ۴ روز باعث کاهش هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز، و نرخ تعرق شده است. در بررسی‌های انجام‌شده این محققان آشکار شد که در یک فاصله زمانی ۱۵ روزه (۳ روز غرقابی و پس از آن ۳ روز زهکشی کامل) و همچنین در حالتی که ۶ روز غرقاب و ۶ روز زهکشی کامل انجام شده بود، میزان نرخ فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، و میزان تعرق نهال‌ها در پایان زهکشی در نهال‌های تحت تنش تفاوت معنی‌داری با نهال‌های تیمار کنترل نداشته است. نتایج به‌دست‌آمده از پژوهش‌های نونز - الیزا [۳۵] بر مقاومت به غرقابی *Annona glabra* نیز همانند نتایج این تحقیق نشان داد که غرقابی دوره‌ای پس از ۵۰ روز (۱۰ روز غرقابی و ۱۰ روز زهکشی) باعث کاهش نرخ فتوسنتز نهال‌ها شده است، ولی این میزان در پایان زهکشی نهال‌ها تفاوت چندانی با نهال‌های شاهد نداشته است. مطالعات بکمن و همکاران [۳۶] بر گونه *Prunus cerasus* L. cv. Montmorency نیز نشان داد که غرقابی باعث کاهش نرخ فتوسنتز نهال‌ها پس از ۵ روز شده است.

فرایندهای فیزیولوژیک در شرایط کمبود کامل اکسیژن باعث می‌شود که تنفس به‌صورت بی‌هوازی درآید. در چنین شرایطی اکسیداسیون نهایی تنفس

References

- [1]. Rubstov, G.A. (1944). Geographical distribution of the genus *Pyrus* and trends and factors in its evolution. *The American Naturalist*, 78(777): 358–366.
- [2]. Sabeti, H. (2006). *Trees and Shrubs Species of Iran*. 2th Ed., Yazd University Press, Iran.
- [3]. Schaffer, B., and Ploetz, R.C. (1989). Net gas exchange as a damage indicator for phytophthora root rot of flooded and nonflooded *Avocado*. *HortScience*, 24(4): 653-655.
- [4]. Basra, A. S., and Basra, R. K. (1999). *Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants*, 2th Ed., Cambridge University Press, Cambridge, pp 10-101.
- [5]. Bohnert, H.J., Nelson, D.E., and Jensen, R.G. (1995). Adaptation to environmental stresses. *Plant Cell*, 7: 1099-1111.
- [6] Kozłowski, T.T. (1997). *Responses of Woody Plants to Flooding and Salinity*. Tree Physiology Monograph. Heron Publishing, Victoria, Canada.
- [7] Visser, E.J.W., Voesenek, L.A.C.J., Vartapetation, B.B., and Jackson, M.B. (2003). Flooding and Plant Growth. *Annals of Botany*, 91(2). 107-109.
- [8] Higa, M., Moriyama, T., and Ishikawa, S. (2011). Effects of complete submergence on seedling growth and survival of five riparian tree species in the warm-temperate regions of Japan. *Journal of Forest Research*, 17(2): 129-136.
- [9] Kozłowski, T.T., and Pallardy, S.G. (2002). Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*, 68(2): 270-334.
- [10] Bacanamwo, M., and Purcell, L.C. (1999). *Soybean* root morphological and anatomical traits associated with acclimation to flooding. *Crop science*, 39(1): 143-149.
- [11] Xiaoling, L., Ning, L., Jin, Y., Fuzhou, Y., Faju, C., and Fangqing, C. (2011). Morphological and photosynthetic responses of riparian plant *Distylium chinense* seedlings to simulated autumn and winter flooding in three Gorges reservoir region of the Yangtze River, China. *Acta Ecologica Sinica*, 31(1): 31-39.
- [12] Du, K., Xu, L., Wu, H., Tu, B., and Zheng, B. (2012). Ecophysiological and morphological adaption to soil flooding of two poplar clones differing in flood-tolerance. *Flora*, 207(2): 69-106.
- [13] Parad, G.A., Tabari, M. and Sadati, S.E. 2013. Survival, growth and biomass allocation in seedling of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) as affected by flooding stress. *Journal of applied biology*. Vol. 26(1). 12pp.
- [14] Anderson, P.H., and Pezeshki, S.R. (1999). The effect of intermittent flooding on seedling of three forest species. *Photosynthetica*, 37(4): 543-552.
- [15] Domingo, R., Perez-Poster, A., and Ruiz-Sanchez, M.C. (2002). Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. *Journal of Plant Physiology*, 159(7): 725-732.
- [16] Syvertsen, J.P., Zablutowicz, R.M., and Jr.Smith, M.L. (1983). Soil temperature and flooding effects on two species of *citrus*. I. Plant growth and hydraulic conductivity. *Plant and Soil*, 72(1): 3-12.
- [17] Phung, J.T., and Knipling, E.B. (1976). Photosynthesis and transpiration of *citrus* seedlings under flooded conditions. *Hortscience*, 11(2). 131-133.
- [18] Pezeshki, S.R., Anderson, P.H., and Jr Shields, F.D. (1998). Effects of soil moisture regimes on growth and survival of black willow (*Salix nigra*) posts (cuttings). *Wetlands*, 18(3): 460-470.
- [19] Akbari Mousavi, Z., and Saadat, Y. A. (2006). Breaking dormancy and germination of wild pear (*Pyrus* spp) seeds. *Iranian Journal of Rangelands Forests Plant Breeding and Genetic Research*, 14(2): 92-104

- [20] Li, S., Martin, L.T., Pezeshki, S.R., and Jr Shields, F.D. (2005). Responses of black willow (*Salix nigra*) cuttings to simulated herbivory and flooding. *Acta Ecologica*, 28(2): 173-180.
- [21] Yang, Y., Liu, Q., Han, C., Qiao, Y.Z., Yao, X.Q., and Yin, H.J. (2007). Influence of water stress and low irradiance on morphological and physiological characteristics of *Picea asperata* seedlings. *Photosynthetica*, 45(4): 613-619.
- [22] Kozłowski, T.T. (2002). Physiological ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands*, 22(3): 550-561.
- [23] Vreugdenhil, S.J., Kramer, K., and Pelsma, T. (2006). Effects of flooding duration, frequency and depth on the presence of saplings of six woody species in north-west Europe. *Forest Ecology and Management*, 236(1): 47-55.
- [24] Mommer, L., Lenssen, J.P.M., Huber, H., Visser, E.J.W., and Kroon, H.A. (2006). Ecophysiological determinants of plant performance under flooding: a comparative study of seven plant families. *Journal of Ecology*, 94(6): 1117-1129.
- [25] Glenz, C., Schlaepfer, R., Iorgulescu, I., and Kienast, F. (2006). Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management*, 235: 1-13.
- [26] Nickum, M.T., Crane, J.H., Schaffer, B., and Davies, F.S. (2010). Responses of mamey sapote (*Pouteria sapota*) trees to continuous and cyclical flooding in calcareous soil. *Scientia Horticulturae*, 123: 402-411.
- [27] Nash, L.J., and Graves, W.R. (1993). Drought and flood stress effects on plant development and leaf water relations of five taxa of trees native to bottomland habitats. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 118: 845-850.
- [28] Ghanbary, E., Tabari, M., and Sadati, E. (2011). Growth characteristics of *Populus deltoides* seedlings under flood stress. *Journal of Plant Biology*, 3(10): 47-47.
- [29] Parad, G.A., Tabari, M. and Sadati, S.E. 2014. Effect of permanent and periodic flooding treatments on growth, morphological and physiological characteristics of one-year old potted seedlings of *Quercus castaneifolia* in Noor lowland. *Journal of Wood and Forest Science and Technology*. Vol. 20(4). 16pp (In Persian).
- [30] Yamamoto, F., Sakata, T., and Terazawa, K. (1995). Physiological, morphological and anatomical responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to flooding. *Tree Physiology*, 15(11): 713-719.
- [31] Iwanaga, F., and Yamamoto, F. (2007). Growth, morphology and photosynthetic activity in flooded *Alnus japonica* seedlings. *Journal of Forest Research*, 12(3): 243-246.
- [32] Gimeno, V., Syvertsen, J.P., Simon, I., Nieves, M., Diaz-Lopez, L., Martinez, V., and Garsia-Sanchez, F. (2012). Physiological and morphological responses to flooding with fresh or saline water in *Jatropha curcas*. *Environmental and Experimental Botany*, 78(1): 47-55.
- [33] Ghanbary, E., Tabari, M., González, E., and Zarafshar, M. (2012). Morphophysiological responses of *Alnus subcordata* (L.) seedlings to permanent flooding and partial submersion. *Journal of Environmental Science*, 4(3): 1211-1222.
- [34] Ismail, M.R., and Noor, K.M. (1996). Growth and physiological processes of young starfruit (*Averrhoa carambola* L.) plants under soil flooding. *Scientia Horticulturae*, 65(4): 229-238.
- [35] Nunez-Elisea, R., Schaffer, B., Fisher, J.B., Colls, A.M., and Crane, J.H. (1999). Influence of flooding on Net CO₂ assimilation, growth and stem anatomy of *Annona* species. *Annals of Botany*, 84(1): 771-780.
- [36] Beckman, C., Perry, R.L., and Flore, J.A. (1992). Short-term flooding affects gas exchange characteristics of containerized sour cherry trees. *Hortscience*, 27(12): 1297-1301.
- [37] Hasanzadeh Gorttapeh, A., and Ghiyasi, M. (2008). *Waterlogging and that's Effect on Plant Ecophysiology*. 1th Ed., Jahad University of Orumieh Press, 113 p.