

بررسی رشد ریشه، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش
غرقابی در مراحل مختلف رشد*

Study of Root Growth, Biological Yield and Grain Yield of Wheat
Genotypes Under Waterlogging Stress During Different Growth Stages

محمد اقبال قبادی، حبیب‌اله نادیان، عبدالمهدی بخشنده، قدرت‌اله فتحی،

محمد حسین قرینه و مختار قبادی

دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین

تاریخ دریافت: ۱۳۸۴/۳/۸

چکیده

قبادی، م. ا.، نادیان، ح.، بخشنده، ع.، فتحی، ق.، قرینه، م. ح.، و قبادی، م. ۱۳۸۵. بررسی رشد ریشه، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های گندم در شرایط تنش غرقابی در مراحل مختلف رشد. نهال و بذر ۲۲: ۵۱۳-۵۲۷.

به منظور بررسی اثر مدت‌های مختلف غرقابی (صفر، ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز) در سه مرحله رشدی، ZGS11، ZGS31 و ZGS13، بر روند رشد ریشه و عملکرد بیولوژیک و دانه سه ژنوتیپ گندم (چمران، ویریناک و یاواروس) آزمایشی به صورت فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در سال زراعی ۱۳۸۲-۸۳ در گلخانه پژوهشی دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین، به صورت گلدانی اجرا شد. نتایج حاصل از بررسی روند رشد طولی و وزن خشک ریشه نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها، مراحل شروع دوره غرقابی و سطوح مختلف غرقابی، واکنش‌های متفاوتی دیده شد، به گونه‌ای که حتی دوره غرقابی ۱۰ روزه در هر مرحله از رشد که اتفاق بیفتد، گیاه به هیچ وجه نمی‌تواند خسارت وارده را جبران کند. نتایج حاصل از تجزیه واریانس میانگین‌های طول و وزن خشک ریشه در مرحله گرده‌افشانی و مرحله رسیدن فیزیولوژیکی، اختلاف معنی‌دار بین سطوح تمام تیمارها را نشان داد. بیشترین مقدار ماده خشک و طول ریشه را ژنوتیپ ویریناک و کمترین مقدار را ژنوتیپ یاواروس به خود اختصاص داد. از نظر شروع دوره غرقابی، مرحله ZGS11 بیشترین حساسیت و ZGS31 کمترین حساسیت را نشان داد. بین سطوح مختلف غرقابی نیز اختلاف معنی‌دار مشاهده شد، به نحوی که در مرحله گرده‌افشانی، ماده خشک ریشه در ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز غرقابی نسبت به ترتیب ۳۷/۷۵، ۴۴/۳۱ و ۵۴/۰۱ درصد و برای طول ریشه به ترتیب ۲۵/۸۵، ۴۷/۰۲ و ۵۸/۸۸ درصد کاهش داشتند. بررسی آناتومیکی ریشه ژنوتیپ‌های گندم مورد بررسی نشان داد که در شرایط غرقابی، آثرانشیم به عنوان یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های تحمل تشکیل گردید.

واژه‌های کلیدی: گندم، تنش غرقابی، روند رشد ریشه، طول ریشه، ماده خشک ریشه، آثرانشیم.

* بخشی از پایان‌نامه دکتری نگارنده اول در گروه زراعت و اصلاح نباتات.

مقدمه

پروتون‌ها به تدریج از واکوئل به داخل سیتوپلاسم سلول نشت کرده و اسیدیته سیتوپلاسم افزایش یافته و ثبات طبیعی آن از بین می‌رود. این pH غیرطبیعی علاوه بر مختل نمودن متابولیسم در سیتوپلاسم باعث غالبیت تولید پیرووات دی کریوکسیلاز (PDC) نسبت به لاکتات دهیدوژناز (LDH) می‌شود که در نتیجه آن به ترتیب اتانول و لاکتات تولید می‌گردد. تولید و حضور این مواد برای گیاه سمی هستند (Huang et al., 1994؛ Dennis et al., 2000؛ Blokhina et al., 2003). این اختلال کاهش تولید انرژی در ریشه، جذب و انتقال آب و مواد غذایی را نیز با مشکل مواجه می‌سازد. بنابراین اگرچه در حالت غرقابی فقط ریشه گیاهان خشکی‌زی در معرض کمبود اکسیژن محیطی قرار می‌گیرند ولی به کل اندام‌های گیاه آسیب می‌رسد. از عوارض آن می‌توان به کاهش رشد ریشه و در نهایت کاهش رشد اندام هوایی و عملکرد و اجزاء عملکرد اشاره نمود (Huang et al., 1994؛ Malik et al., 2002). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که گیاه گندم به حالت غرقابی حساس است و میزان حساسیت بستگی به نوع رقم (Musgrave, 1994؛ Saqib et al., 2004؛ Musgrave and Ding, 1998)، مرحله رشدی و طول دوره غرقابی (Malik et al., 2002) دارد. غرقابی باعث کاهش در تعداد پنجه‌ها (لک زاده و همکاران، ۱۳۸۱)، تعداد دانه در

حدود ۱۲ درصد از اراضی قابل کشت در دنیا و تقریباً یک میلیون هکتار از اراضی زیر کشت ایران دارای مشکل غرقابی است. این پدیده به دلیل افزایش بارندگی، بالا بودن سطح سفره آب زیرزمینی، تهیه نامناسب زمین، آبیاری بیش از حد نیاز، سیلاب، نفوذپذیری پایین خاک و شیب کم به وجود می‌آید (Blokhina et al., 2003؛ Malik et al., 2002). در طول دوره غرقابی، تبادل گازی بین خاک و هوا تقریباً مختل می‌شود، چون انتشار گاز در آب ده هزار مرتبه کاهش می‌یابد. در این حالت اکسیژن موجود در خاک و ریزوسفر (محیط ریشه گیاه) به وسیله ریشه تخلیه شده و خاک دارای مشکل کاهش اکسیژن (Hypoxia) و یا فقدان اکسیژن (Anoxia) می‌شود. ریشه گیاهان غیرآبزی به لحاظ فیزیولوژیکی برای تنفس خود نیاز به اکسیژن موجود در خاک دارند و اکسیژن از مسیر انتقال آب به ریشه‌ها وارد سلول‌های ریشه می‌شوند. در شرایط بدون اکسیژن، فرآیند تنفس بافت‌های ریشه، چرخه کریس و چرخه انتقال الکترون مختل شده و همچنین مشکلاتی در عمل گلیکولیز ایجاد می‌شود که نهایتاً باعث تولید دو ملکول ATP (انرژی) به جای ۳۶ ملکول ATP در شرایط هوازی می‌شود (کافی و همکاران، ۱۳۷۶). در فقدان ATP کافی، تونوپلاست قادر نیست پروتون (H^+) را به صورت فعال به داخل واکوئل منتقل کند و

(Saqib *et al.*, 2005؛ Malik *et al.*, 2001). از طرف دیگر، با توجه به این که در داخل کشور اثر غرقابی بر روی رشد ریشه گندم بررسی نشده است، بر این اساس، این آزمایش با هدف بررسی روند رشد ریشه در دوره‌های مختلف غرقابی، تجزیه آماری رشد طولی و وزن خشک ریشه در مراحل مختلف رشد گیاه، تولید ماده خشک اندام هوایی و عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های گندم، اجرا شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش با هدف بررسی اثر مدت‌های مختلف غرقابی (صفر، ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز) در سه مرحله رشدی ZGS11 (Zodoks Growth Stage 11) مرحله یک برگگی، ZGS13 مرحله سه برگگی و ZGS31 مرحله شروع ساقه‌دهی (Tottman *et al.*, 1979)، بر روند رشد ریشه و عملکرد سه ژنوتیپ چمران، ویریناک (گندم نان) و یاواروس (گندم دوروم) به صورت آزمایش فاکتوریل و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در سال زراعی ۸۳-۱۳۸۲ در گلخانه پژوهشی دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین (ملاثانی) واقع در ۳۵ کیلومتری شمال شرقی اهواز انجام شد. گلدان‌ها از جنس پلاستیک (PVC)، با مساحت دهانه ۲۰۰ سانتی متر مربع، به ارتفاع ۶۰ سانتی متر و دارای زه کش مناسب بودند. خاک گلدان‌ها، از خاک مزرعه پژوهشی (دارای بافت رسی) و ماسه نرم (که از الک ۲ میلی متری عبور

سنبله (Gardner and Flood, 1993)، وزن دانه و در نهایت عملکرد دانه گندم می‌شود (Collaku and Harrison, 2002؛ Musgrave and Ding, 1998). مالک و همکاران (Malik *et al.*, 2001) نتیجه گرفتند که سرعت رشد نسبی ریشه گندم نسبت به اندام هوایی، در حالت غرقابی بیشتر کاهش می‌یابد. تامسون و همکاران (Thomson *et al.*, 1992) نیز گندم، تریتیکاله و برنج را در شرایط یکسان تنش غرقابی، مورد بررسی قرار دادند و به این نتیجه رسیدند که رشد اندام هوایی برنج، بیشتر از گندم و تریتیکاله است و بررسی‌های فیزیولوژیکی و آناتومیکی نشان داد که نسبت ریشه به اندام هوایی در گندم و تریتیکاله کمتر است و کاهش رشد ریشه در گیاه، رشد اندام هوایی را محدود می‌کند. تشکیل آثرانسیم و انتقال اکسیژن از اندام هوایی به ریشه‌ها در گیاه برنج از مکانیسم‌های تکامل یافته در شرایط غرقابی است، که گیاه برنج را در این شرایط در مقایسه با سایر گیاهان زراعی از جمله گندم مقاوم ساخته است. این در حالی است که در مطالعات انجام شده تشکیل ضعیف آثرانسیم در شرایط غرقابی در بعضی ارقام گندم و در مراحل اولیه از رشد گزارش شده است (Saqib *et al.*, 2005). در حال حاضر به جز چند مورد، بیشتر آزمایش‌ها، اثر غرقابی را روی رشد اندام هوایی گندم و یا عملکرد دانه مورد بررسی قرار داده‌اند (Huang and Johnson, 1995؛

به روش پیشنهادی Tennant بر حسب سانتی متر اندازه گیری شد و ریشه‌ها به مدت ۴۸ ساعت در آون در دمای ۶۵ درجه سانتی گراد خشک شدند (Tennant, 1975). اطلاعات جمع آوری شده از آزمایش بر اساس مدل‌های طرح آماری مورد استفاده و با بکارگیری نرم افزار آماری MSTATC مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفتند و میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن مقایسه شدند.

نتایج و بحث

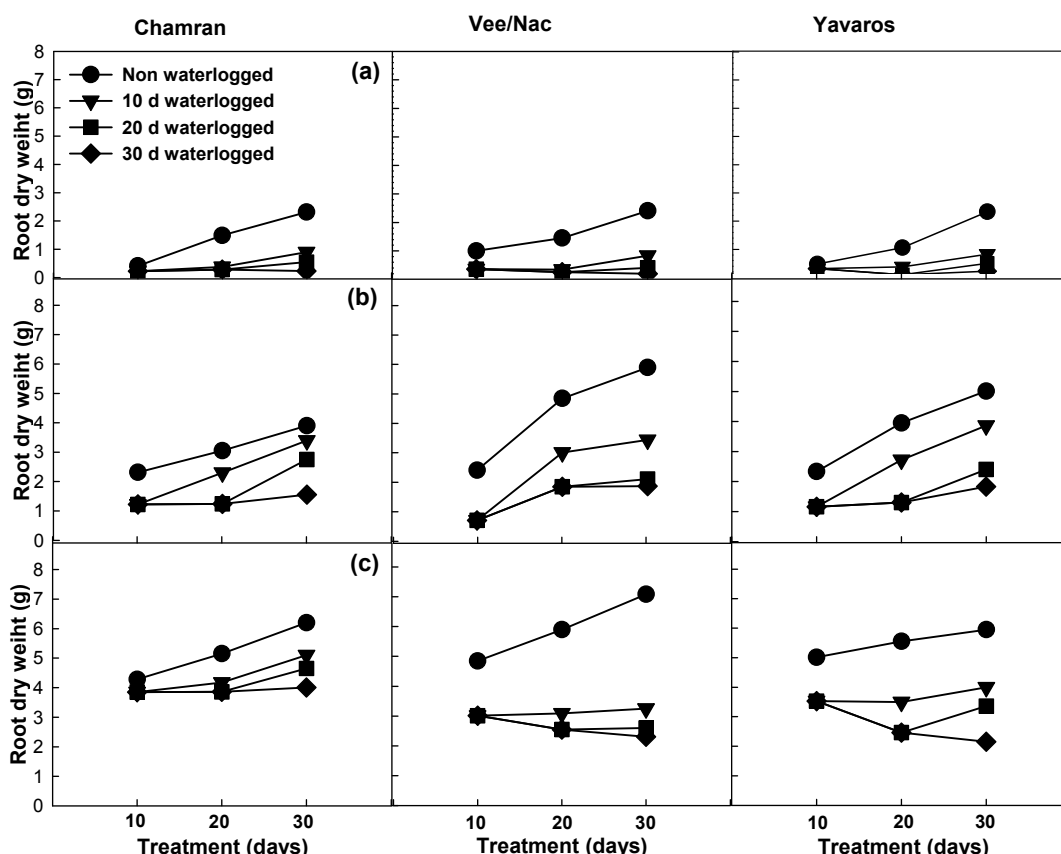
روند رشد ریشه

نتایج نشان داد که بین ارقام مختلف در مراحل رشدی ZGS11، ZGS13 و ZGS31 از نظر وزن خشک ریشه و طول ریشه، روند کاهشی مشابهی وجود داشت، به گونه‌ای که در تیمار شاهد بیشترین مقدار و در تیمارهای ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز غرقابی، به ترتیب مقادیر کمتری وزن خشک ریشه و طول ریشه را به خود اختصاص دادند (شکل‌های ۱ و ۲). از نظر وزن خشک ریشه و طول ریشه، رقم ویریناک دارای بیشترین مقدار و ژنوتیپ‌های چمران و یاواروس به ترتیب کمتر بودند. همچنین بیشترین اختلاف بین شاهد و تیمارهای غرقابی در ژنوتیپ ویریناک دیده شد. از نظر حساسیت به غرقابی، در دوره‌های مختلف رشدی، شروع غرقابی در مرحله یک برگگی، دارای بیشترین حساسیت و مرحله به ساقه رفتن کمترین حساسیت را نسبت به شاهد داشتند. نتایج حاصل از بررسی کلی اثر

داده شد) به نسبت ۴ به ۱ که کاملاً به صورت یکنواخت مخلوط شدند، استفاده گردید. در هر گلدان بیست عدد بذر گندم در تاریخ ۱۵ دی ماه سال ۱۳۸۲ کاشته شدند و پس از جوانه زدن و استقرار گیاهچه، با در نظر گرفتن تراکم مطلوب مزرعه (۴۰۰ بوته در مترمربع)، تعداد بوته‌ها در هر گلدان به هشت بوته تنک گردید. به منظور اعمال تیمارهای غرقابی، در زمین حوضچه‌ای به عمق ۶۰ سانتی متر حفر و بعد از پوشاندن داخل آن با پلاستیک، پر از آب شد. گلدان‌های مورد نظر، برای اعمال تیمار غرقابی، در زمان مشخص، در این حوضچه قرار گرفتند. در این حالت، خاک داخل گلدان‌ها از آب اشباع شد. در این آزمایش، روند رشد ریشه در سطوح مختلف غرقابی، در مراحل مختلف رشد و در ژنوتیپ‌های مختلف با بررسی طول ریشه و ماده خشک ریشه در پایان هر دوره غرقابی به صورت تخریبی بررسی شد. همچنین در مراحل گرده افشانی و رسیدن فیزیولوژیکی نیز، صفات طول و ماده خشک ریشه، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه در کلیه تیمارها اندازه گیری شدند. در این آزمایش از ۴۳۲ گلدان استفاده شد. برداشت نهایی رقم ویریناک در ۸۳/۲/۱۰ و ارقام چمران و یاواروس در ۸۳/۲/۱۵ انجام شد. برای اندازه گیری طول و ماده خشک ریشه، ابتدا گلدان‌ها به مدت ۱۲ ساعت درون حوضچه پر از آب قرار می گرفتند و سپس پلاستیک را شکافته و ریشه به طور دستی و با استفاده از الک نیم میلی متری از گل جدا شدند. طول ریشه‌ها

جبران نگردید و هر چه مدت غرقابی نیز بیشتر شد و یا تنش در مراحل اولیه رشد صورت گرفت، به همان اندازه شدت خسارت وارده به ریشه بیشتر بود (شکل ۳).

غرقابی در ژنوتیپ‌های گندم و در مراحل مختلف رشدی نشان داد که با شروع غرقابی، رشد ریشه تقریباً متوقف شده و این عقب‌ماندگی رشد ریشه تا پایان دوره رشد

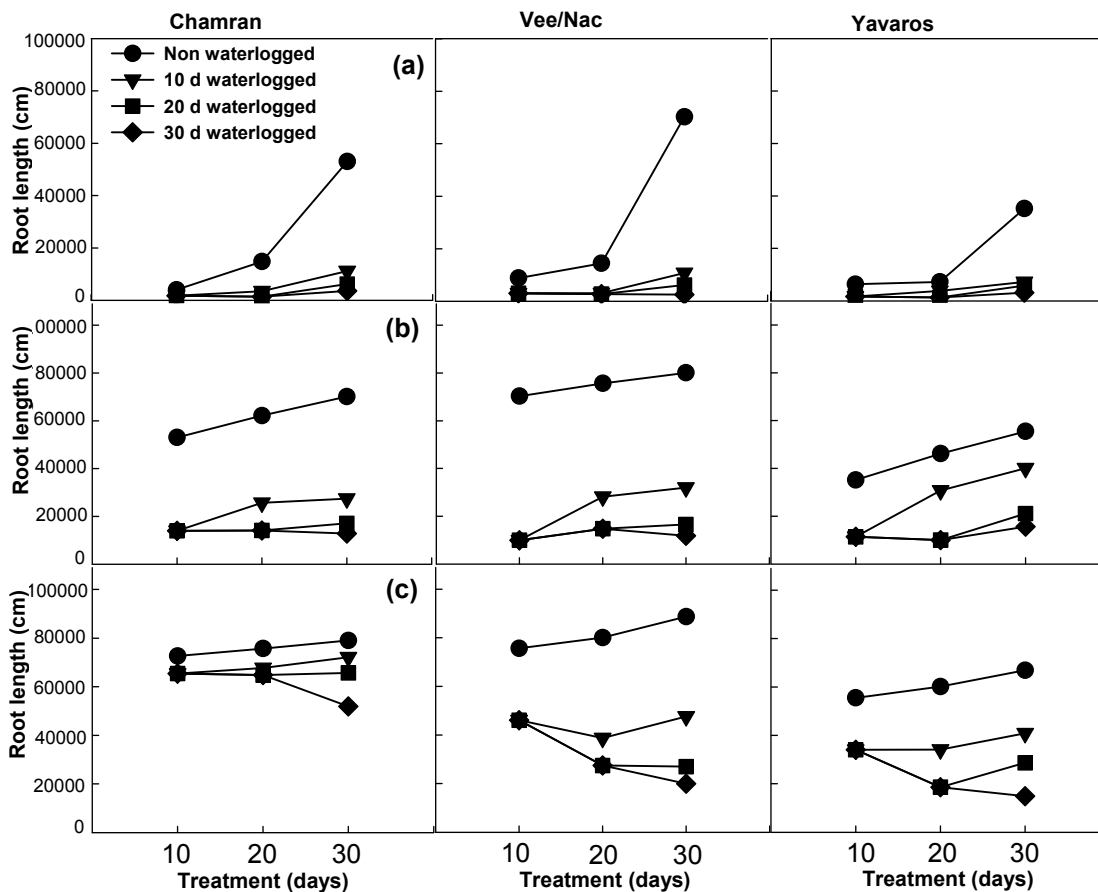


شکل ۱- اثر مدت‌های مختلف غرقابی در ارقام گندم در مراحل رشدی (a) SGS11، (b) ZGS13 و (c) ZGS31 بر وزن خشک ریشه در هر گلدان

Fig. 1. Effect of different waterlogging durations at different growth stages, a) ZGS11, b) ZGS13, and c) ZGS31 on root dry weight (g/pot) in different wheat genotypes

وزن خشک ریشه، بین ژنوتیپ‌ها اختلاف معنی‌داری به دست آمد و ژنوتیپ ویریناک دارای بیشترین وزن خشک ریشه (۴/۰۰۹ گرم در گلدان) و طول ریشه (۴۴۱۲۴ سانتی‌متر در گلدان) و ژنوتیپ یاواروس با وزن خشک ریشه

طول و ماده خشک ریشه در مرحله گرده‌افشانی نتایج تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌های طول و وزن خشک ریشه در هر گلدان در مرحله گرده‌افشانی در جدول‌های ۱ و ۲ ارائه شده است. در مرحله گرده‌افشانی، از نظر طول و

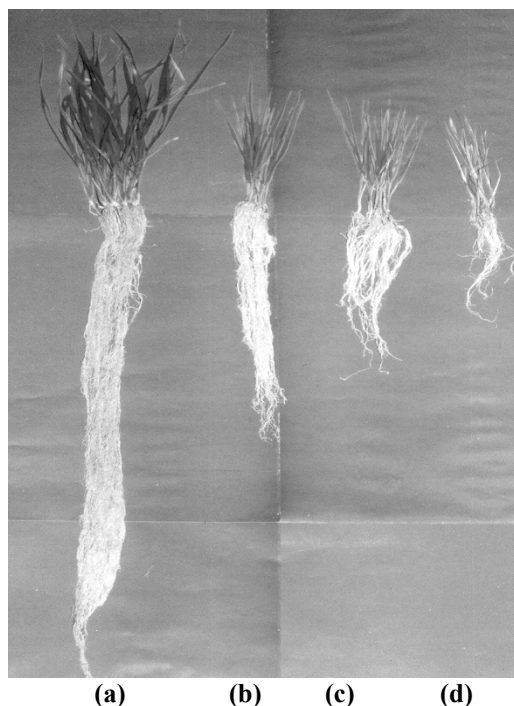


شکل ۲- اثر مدت‌های مختلف غرقابی در ارقام گندم در مراحل رشدی (a) SGS11، (b) ZGS13 و (c) ZGS31 بر طول ریشه (سانتی‌متر در هر گلدان)

Fig. 2. Effect of different waterlogging durations at different growth stages, a) ZGS11, b) ZGS13, and c) ZGS31 on root length (cm/pot) in different wheat genotypes

شکل ۳- مقایسه ریشه و اندام هوایی گندم ژنوتیپ چمران در مدت‌های مختلف غرقابی در مرحله ZGS13 (a) شاهد، (b) ۱۰ روز غرقابی، (c) ۲۰ روز غرقابی و (d) ۳۰ روز غرقابی

Fig. 3. Comparison of root and shoot of Chamran in different waterlogging durations at ZGS13 a) control, b) 10 days, c) 20 days and d) 30 days.



غرقابی و مدت غرقابی، از نظر طول و وزن خشک ریشه، اختلاف معنی داری وجود داشت. بر اساس نتایج به دست آمده، ژنوتیپ ویریناک دارای بیشترین وزن خشک ریشه (۲/۵۲۸ گرم در گلدان) و طول ریشه (۲۷۱۰۲ سانتی متر در گلدان) و ژنوتیپ یاواروس دارای کمترین مقدار بود. بین مراحل شروع دوره غرقابی نیز از این لحاظ، مرحله یک برگگی و به ساقه رفتن، به ترتیب دارای بیشترین و کمترین حساسیت بودند. سطوح مختلف غرقابی دارای بیشترین تأثیر بود، به نحوی که وزن خشک ریشه در دوره‌های مختلف غرقابی ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز نسبت به شاهد به ترتیب ۲۶/۵۴، ۳۵/۴۶ و ۴۵/۱۲ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت. این کاهش برای طول ریشه به ترتیب ۲۷/۶۵، ۴۳/۶۹ و ۵۵/۱۳ درصد به دست آمد. مقایسه میانگین اثر متقابل‌ها در شکل‌های ۳، ۴ و ۵ آمده است.

عملکرد بیولوژیک

از نظر عملکرد بیولوژیک (عملکرد اندام هوایی)، بین ژنوتیپ‌های گندم، مراحل شروع دوره غرقابی و سطوح مختلف غرقابی اختلاف معنی دار وجود داشت (جدول ۱). با توجه به نتایج مقایسه میانگین‌ها، ژنوتیپ چمران دارای بیشترین عملکرد بیولوژیک با ۲۳/۰۵ گرم در گلدان بود (جدول ۲). بین مراحل شروع دوره غرقابی، مرحله یک برگگی با تولید ۱۸/۱۳ گرم در گلدان کمترین، و مرحله به ساقه رفتن با ۲۴/۴۲ گرم در گلدان، بیشترین عملکرد

(۳/۶۷۳ گرم در گلدان) و طول ریشه (۳۹۰۹۰ سانتی متر در گلدان) دارای کمترین مقدار بودند. بین مراحل شروع غرقابی یک برگگی، سه برگگی و به ساقه رفتن، اختلاف معنی داری وجود داشت، به نحوی که تیمار تنش در مرحله به ساقه رفتن دارای بیشترین مقدار وزن خشک ریشه (۴/۱۷۳ گرم در گلدان) و طول ریشه (۶۱۹۹ سانتی متر در گلدان) و تیمار تنش در مرحله یک برگگی دارای کمترین مقدار وزن خشک ریشه (۳/۴۶۱ گرم در گلدان) و طول ریشه (۳۷۶۸۷ سانتی متر در گلدان) بودند. با افزایش طول مدت غرقابی، طول و وزن خشک ریشه به طور معنی داری کاهش یافت به طوری که در تیمارهای ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز غرقابی، وزن خشک ریشه به ترتیب ۳۷/۷۵، ۴۴/۳۱ و ۵۴/۰۱ درصد کاهش، و طول ریشه به ترتیب ۲۵/۸۵، ۴۷/۰۲ و ۵۸/۸۸ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت (جدول ۲). از نظر وزن خشک ریشه، به جز اثر متقابل ژنوتیپ در مدت غرقابی، سایر اثر متقابل‌ها معنی دار نشد. از نظر طول ریشه، اثر متقابل ژنوتیپ در زمان شروع غرقابی و زمان شروع غرقابی در مدت غرقابی معنی دار، ولی بقیه اثر متقابل‌ها معنی دار نبود. مقایسه میانگین اثر متقابل‌ها در جدول‌های ۳، ۴ و ۵ آمده است.

طول و ماده خشک ریشه در مرحله رسیدن فیزیولوژیکی

با توجه به تجزیه واریانس و مقایسه میانگین‌ها (جدول‌های ۱ و ۲)، بین ژنوتیپ‌ها، شروع دوره

جدول ۱- تجزیه واریانس وزن خشک ریشه و طول ریشه (در مراحل گرده افشانی و رسیدن فیزیولوژیکی)، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه و شاخص برداشت در هر گلدان

Table 1. Analysis of variance for root dry weight, root length (at anthesis and maturity stages), biological yield, grain yield and harvest index per pot

S. O. V.	منابع تغییرات	df.	Mean of squares میانگین مربعات						
			مرحله گرده افشانی Anthesis stage		مرحله رسیدن فیزیولوژی Physiological maturity stage		عملکرد بیولوژیک Biological yield	عملکرد دانه Grain yield	شاخص برداشت Harvest index
			وزن خشک ریشه Root dry weight	طول ریشه Root length	وزن خشک ریشه Root dry weight	طول ریشه Root length			
Replication	تکرار	2	0.111 ^{ns}	45302935 ^{ns}	0.159 ^{ns}	10331391 ^{ns}	2.685 ^{ns}	0.026 ^{ns}	12.017 ^{ns}
Genotype (G)	ژنوتیپ	2	1.053*	274273702**	0.635*	219227799**	92.001**	7.836**	806.310**
Growth stage (S)	مرحله رشد	2	4.568**	663095449**	1.615**	82338669**	355.291**	37.610**	194.450**
G × S	اثر متقابل مدت غرقابی	4	0.478 ^{ns}	31769992 ^{ns}	0.139 ^{ns}	31962788**	8.826**	3.617**	75.928*
Waterlogging duration (D)		3	50.620**	716820602**	10.748**	2016085540**	757.831**	152.000**	252.170**
G × D	اثر متقابل	6	1.249**	38121461 ^{ns}	0.212 ^{ns}	24172404**	4.144 ^{ns}	2.064 ^{ns}	96.910**
S × D	اثر متقابل	6	0.579 ^{ns}	119142353**	0.192 ^{ns}	16365076*	40.043**	5.120**	33.080**
G × S × D	اثر متقابل	12	0.102 ^{ns}	57282150 ^{ns}	0.052 ^{ns}	7519207 ^{ns}	1.601 ^{ns}	1.270 ^{ns}	26.500 ^{ns}
Error	خطای آزمایش	70	0.294	33173336	0.111	5432252	1.934	1.034	30.262
C.V. %		-	14.18	14.01	13.63	9.51	6.53	11.04	12.53

ns, * and **: به ترتیب عدم تفاوت معنی دار و معنی دار در سطح ۵ درصد و ۱ درصد احتمال. ns, * and **: Not significant, significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۲- مقایسه میانگین وزن خشک ریشه و طول ریشه (در مراحل گرده افشانی و رسیدن فیزیولوژیکی)، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه و شاخص برداشت در تیمارهای مختلف در هر گلدان

Table 2. Mean comparison of root dry weight, root length (at anthesis and physiological maturity stages), biological yield, grain yield and harvest index per pot

Treatments	تیمارها	مرحله گرده افشانی Anthesis stage		مرحله رسیدن فیزیولوژیکی Physiological maturity stage		عملکرد بیولوژیک Biological yield (g)	عملکرد دانه Grain yield (g)	شاخص برداشت Harvest index (%)
		وزن خشک ریشه Root dry weight (g)	طول ریشه Root length (cm)	وزن خشک ریشه Root dry weight (g)	طول ریشه Root Length (cm)			
Genotype	ژنوتیپ							
	Chamran	3.784 ab	43567 a	2.362 b	24224 b	23.05 a	8.98 b	38.54 b
	Vee/Nac	4.009 a	44124 a	2.528 a	27102 a	20.86 b	9.75 a	47.53 a
	Yavaros	3.673 b	39090 b	2.265 b	22191 c	19.94 c	8.90 b	45.61 a
Growth stage	مرحله رشد							
	ZGS11	3.461 c	37687 c	2.160 c	23009 c	18.13 c	8.06 c	45.09 a
	ZGS13	3.832 b	42896 b	2.414 b	24474 b	21.29 b	9.54 b	45.37 a
	ZGS31	4.173 a	46199 a	2.581 a	26033 a	24.42 a	10.03 a	41.21 b
Waterlogging duration (days)	مدت غرقابی							
	0	5.792 a	63013 a	3.256 a	36366 a	29.11 a	12.47 a	42.83 bc
	10	3.606 b	46727 b	2.392 b	24859 b	19.73 b	9.26 b	47.61 a
	20	3.226 c	33386 c	2.105 c	20477 c	18.75 c	8.19 c	44.74 ab
	30	2.664 d	25916 d	1.787 d	16320 d	17.54 d	6.92 d	40.38 c

حروف مشابه در هر گروه تیماری در یک ستون نشانگر عدم وجود تفاوت معنی دار در سطح ۵ درصد (آزمون دانکن).

Means in each group of treatments in each column followed by similar letter (s) are not significantly different at 5% probability level, using Duncan's Multiple Range Test.

جدول ۳- تأثیر غرقابی در مراحل مختلف رشد ژنوتیپ‌های گندم بر رشد ریشه (در مراحل گرده‌افشانی و رسیدن فیزیولوژیکی)، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه و شاخص برداشت (در هر گلدان)

Table 3. Effect of waterlogging in different growth stages on root growth (at anthesis and physiological maturity stages), biological yield, grain yield and harvest index (per pot) in different wheat genotypes

تیمارها		مرحله گرده‌افشانی		مرحله رسیدن فیزیولوژیکی		عملکرد	عملکرد	شاخص
Treatments		Anthesis stage		Physiological maturity stage				
Genotype	Growth stage	وزن خشک	طول	وزن خشک ریشه	طول	عملکرد	دانه	برداشت
		Root dry weight (g)	Root length (cm)	Root dry weight (g)	Root length (cm)	Biological yield (g)	Grain yield (g)	Harvest index (%)
چمران Chamran	ZGS11 یک برگگی	3.315 d	40234 cde	2.049	23197	19.16 d	7.36 e	37.33 cd
	ZGS13 سه برگگی	3.664 cd	44065 abc	2.463 ab	24884 bc	23.82 b	10.02 ab	42.16 b
	ZGS31 به ساقه‌رفتن	4.372 a	46406 ab	2.574 ab	24592 bc	26.18 a	9.57 bc	36.14 d
ویریناک Vee/Nac	ZGS11 یک برگگی	3.781 bc	37552 e	2.439 ab	24119 c	18.63 d	8.76 cd	48.16 a
	ZGS13 سه برگگی	3.978 abc	45946 ab	2.458 ab	26503 b	20.53 c	9.82 ab	48.58 a
	ZGS31 به ساقه‌رفتن	4.258 ab	48876 a	2.686 a	30686 a	23.42 b	10.67 a	45.84 ab
یاواروس Yavaros	ZGS11 یک برگگی	3.287 d	35275 e	1.992 c	21713 d	16.63 e	8.06 de	49.78 a
	ZGS13 سه برگگی	3.845 bc	38677 de	2.322 b	22037 d	19.54 cd	8.78 cd	45.38 ab
	ZGS31 به ساقه‌رفتن	3.888 bc	43318 bcd	2.482 ab	22824 cd	23.66 b	9.87 ab	41.67 bc
LSD		0.461	4690	0.271	1898	1.132	0.828	4.479

حروف مشابه در یک ستون نشانگر عدم وجود تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد (آزمون دانکن).

Means in each column followed by similar letter (s) are not significantly different at 5% probability level, using Duncan's Multiple Range Test.

وجود داشت و ژنوتیپ ویریناک (۹/۷۵ گرم در گلدان) برتری خود را نسبت به چمران و یاواروس نشان داد (جدول ۲). بین مراحل شروع غرقابی، مرحله یک برگگی و مرحله سه برگگی به ترتیب کمترین و بیشترین عملکرد دانه را داشتند. عملکرد دانه در دوره‌های غرقابی ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز، به ترتیب ۲۶/۶۹، ۳۴/۳۱ و ۴۴/۴۷ درصد نسبت به شاهد کاهش نشان دادند. اختلاف میانگین‌های اثر متقابل ژنوتیپ در زمان شروع غرقابی و زمان شروع غرقابی در مدت غرقابی معنی‌دار بود (جدول‌های ۲، ۳، ۴ و ۵).

بیولوژیک را داشتند. عملکرد بیولوژیک در مدت‌های غرقابی ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روز به ترتیب ۳۲/۲۴، ۳۵/۶ و ۳۹/۷ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت. از نظر عملکرد بیولوژیک، اختلاف میانگین‌های اثر متقابل ژنوتیپ در زمان شروع غرقابی و زمان شروع غرقابی در مدت غرقابی معنی‌دار ولی اختلاف میانگین‌های اثر متقابل ژنوتیپ در مدت غرقابی و اثر متقابل سه گانه معنی‌دار نبودند (جدول‌های ۳، ۴ و ۵).

عملکرد دانه

از نظر عملکرد دانه، بین ژنوتیپ‌ها، مراحل شروع غرقابی و مدت غرقابی اختلاف معنی‌دار

جدول ۴ - تأثیر مدت‌های مختلف غرقابی در ژنوتیپ‌های گندم بر رشد ریشه (در مراحل گرده‌افشانی و رسیدن فیزیولوژیکی)، عملکرد بیولوژیکی، عملکرد دانه و شاخص برداشت (در هر گلدان)

Table 4. Effect of different waterlogging durations on root growth (at anthesis and physiological maturity stages), biological yield, grain yield and harvest index (per pot) in different wheat genotypes

تیمارها Treatments	مرحله گرده‌افشانی Anthesis stage		مرحله رسیدن فیزیولوژیکی Physiological maturity stage				عملکرد دانه Grain yield (g)	عملکرد شاخص برداشت Harvest index (%)
	مدت غرقابی Waterlogging duration (days)	وزن خشک ریشه Root dry weight (g)	طول ریشه Root length (cm)	وزن خشک ریشه Root dry weight (g)	طول ریشه Root length (cm)	عملکرد بیولوژیک Biological yield (g)		
چمران Chamran	0	5.997 a	62455 a	2.978 b	33661 b	30.25 a	12.80 a	42.24 cd
	10	3.473 c	48354 b	2.432 cd	25177 d	21.29 c	9.17 b	43.23 c
	20	3.167 cde	35123 d	2.199 de	22112 e	20.75 c	7.61 d	37.04 d
	30	2.499 f	28340 ef	1.840 fg	15946 gh	19.92 cd	6.36 e	31.67 e
ویریناک Vee/Nac	0	6.367 a	64786 a	3.509 a	40117 a	28.57 b	12.51 a	43.85 bc
	10	3.698 c	51015 b	2.556 c	27818 c	19.10 de	9.52 b	50.28 a
	20	3.183 cde	34200 d	2.153 def	21838 e	18.31 efg	8.93 bc	49.07 a
	30	2.788 def	26498 ef	1.893 efg	18637 f	17.41 fg	8.04 cd	46.91 abc
یاواروس Yavaros	0	5.013 b	61800 a	3.281 ab	35320 b	28.53 b	12.12 a	42.41 cd
	10	3.647 c	40813 c	2.188 def	21583 e	18.8 def	9.10 b	49.33 ab
	20	3.329 cd	30836 de	1.962 efg	17483 fg	17.19 g	8.03 cd	48.12 abc
	30	2.704 ef	32911	1.629 g	14379 h	15.24 h	6.37 e	42.57 cd
LSD		0.509	5415	0.313	2191	1.308	0.956	5.172

حروف مشابه در یک ستون نشانگر عدم وجود تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد (آزمون دانکن).

Means in each column followed by similar letter (s) are not significantly different at 5% probability level, using Duncan's Multiple Range Test.

شاخص برداشت

(جدول ۲). بین مراحل شروع دوره غرقابی، شاخص برداشت در مرحله ZGS31 پایین‌تر از مراحل دیگر بود. از بررسی میانگین‌های عملکرد دانه و بیولوژیکی در مراحل مختلف رشد (جدول ۲)، بالا بودن عملکرد بیولوژیکی و دانه و تأثیر کمتر غرقابی در این مرحله نسبت به سایر مراحل اولیه رشد مشخص می‌شود. بین مدت‌های مختلف غرقابی، تیمار شاهد با بالاترین عملکرد دانه و بیولوژیکی دارای

از نظر شاخص برداشت، بین ژنوتیپ‌های گندم، مراحل شروع دوره غرقابی و سطوح غرقابی، اختلاف معنی‌دار وجود داشت (جدول ۱). با توجه به نتایج مقایسه میانگین‌ها، ژنوتیپ‌های ویریناک و یاواروس دارای شاخص برداشت بالاتری نسبت به رقم چمران بودند. رقم چمران دارای نسبت کاه و کلش به دانه بیشتری نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها بود

جدول ۵ - تأثیر مدت‌های مختلف غرقابی در مراحل مختلف رشد بر رشد ریشه (در مراحل گرده‌افشانی و

رسیدن فیزیولوژیکی)، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه و شاخص برداشت گندم در هر گلدان

Table 5. Effect of different waterlogging durations at different growth stages on root growth (at anthesis and physiological maturity stages), biological yield, grain yield and harvest index (per pot) in wheat

تیمارها		مرحله گرده‌افشانی		مرحله رسیدن فیزیولوژیکی		عملکرد بیولوژیک	عملکرد دانه	شاخص برداشت
Treatments		Anthesis stage		Physiological maturity stage				
مرحله رشد	مدت غرقابی	وزن خشک ریشه	طول ریشه	وزن خشک ریشه	طول ریشه	Biological yield (g)	Grain yield (g)	Harvest index (%)
Growth stage	Waterlogging duration (days)	Root dry weight (g)	Root length (cm)	Root dry weight (g)	Root length (cm)			
یک برگی ZGS11	0	5.689 a	63222 a	3.234 a	36476 a	29.12 a	12.58 a	43.23 bcd
	10	3.210 cd	38201 c	2.081 cde	22050 c	15.45 f	7.54 ef	49.39 a
	20	2.719 d	26424 ef	1.787 ef	19018 d	14.61 fg	6.78 f	47.25 abc
	30	2.122 e	23110 f	1.538 f	14494 e	13.38 g	5.35 g	40.49 de
سه برگی ZGS13	0	5.842 a	63803 a	3.268 a	36476 a	29.42 a	12.36 a	42.42 cd
	10	3.652 bc	49088 b	2.351 c	25894 b	20.13 d	9.77 bc	48.85 ab
	20	3.158 cd	35492 cd	2.184 cd	19464 d	18.52 e	8.48 de	46.16 abcd
	30	2.727 d	23991 f	1.854 def	16064 e	17.41 e	7.54 ef	44.03 abcd
ساقه‌رفتن ZGS31	0	5.892 a	64014 a	3.296 a	36145 a	29.25 a	12.47 a	42.82 cd
	10	3.956 b	52894 b	2.743 b	26634 b	23.62 b	10.49 b	44.60 abcd
	20	3.802 b	38243 c	2.343 c	22952 c	23.12 bc	9.31 cd	40.82 de
	30	3.142 cd	30648 de	1.970 de	18405 d	21.82 c	7.87 e	36.62 e
LSD		0.509	5415	0.313	2191	1.308	0.956	5.172

حروف مشابه در یک ستون نشانگر عدم وجود تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد (آزمون دانکن).

Means in each column followed by similar letter (s) are not significantly different at 5% probability level - Using Duncan's Multiple Range Test (DMRT).

ژنوتیپ‌ها و برتری ژنوتیپ ویریناک در بررسی روند طول و وزن خشک ریشه (شکل‌های ۱ و ۲)، نیز مشاهده شد. ژنوتیپ ویریناک نسبت به دو ژنوتیپ دیگر، زودرس‌تر بود. ژنوتیپ‌های زودرس مخصوصاً در تاریخ کاشت دیر هنگام، دارای سرعت رشد و توان تولید عملکرد بالاتر هستند (قبادی و بخشنده، ۱۳۷۸؛ Musgrave and Ding, 1998؛ Collaku and Harrison, 2002). در بررسی تنش غرقابی در مراحل مختلف رشد، بیشترین حساسیت در تیمار تنش در مرحله یک برگی (ZGS11) مشاهده شد. بخشنده (۱۳۷۷) نیز در بررسی اثر غرقابی در مراحل اولیه رشد گندم

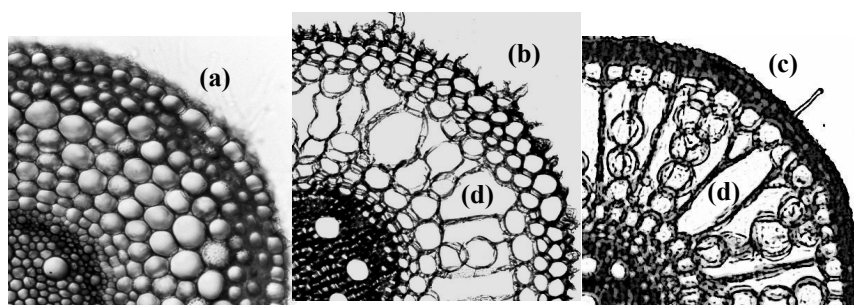
شاخص برداشت به میزان ۴۲/۸ درصد بود. در تیمار ۱۰ روز غرقابی، عملکرد دانه و بیولوژیک نسبت به شاهد کاهش داشت ولی به دلیل کاهش ۳۳ درصدی عملکرد بیولوژیک، میزان شاخص برداشت افزایش یافته بود هر چند که در مدت‌های ۲۰ و ۳۰ روز غرقابی میزان شاخص برداشت کاهش نشان می‌دادند. اثر متقابل تیمارهای مختلف بر شاخص برداشت در جدول‌های ۳، ۴ و ۵ آمده است.

به طور کلی بر اساس نتایج این آزمایش، ژنوتیپ ویریناک در شرایط تنش غرقابی دارای طول و وزن خشک ریشه و عملکرد دانه بیشتری نسبت به چمران و یاواروس بود. این تفاوت بین

در ریشه آن‌ها مورد بررسی قرار گرفت (شکل ۴). نتایج مشاهدات نشان داد که، ژنوتیپ‌های گندم در شرایط غرقابی، دارای توان تشکیل آئرانسیم متفاوت بودند و با تحمل خسارت، توانستند حتی مثل گیاه برنج، شرایط غرقابی را تا حدودی تحمل کنند و دوام و بقاء داشته باشند (Saqib *et al.*, 2005). در شرایط غرقابی، در ریشه اتیلن سنتز شده و از طریق مرگ سلول‌های پارانشیم پوست ریشه (Lyzogeny)، آئرانسیم تولید می‌شود (Drew *et al.*, 1994؛ Chung and Chin, 2001؛ Drew *et al.*, 2001). این سازگاری مرفولوژیکی باعث انتقال اکسیژن از اندام هوایی به ریشه می‌شود. مکانیسم تشکیل آئرانسیم در زمانی که ریشه توسعه بیشتری دارد، فعال تر دیده می‌شود این امر سبب می‌شود که میزان خسارت غرقابی، در مراحل پایانی رشد، کمتر باشد.

رقم Timmo، گزارش کرد که مراحل اولیه رشد گندم در مقایسه با مراحل بعدی، حساسیت بیشتری به غرقابی دارند. کوشوا و همکاران (Kushwah *et al.*, 2001) در بررسی اثر دوره چهار روزه غرقابی در مرحله کاشت، ۲۷/۲ درصد کاهش عملکرد دانه را گزارش کردند، بنابراین می‌توان استنباط کرد که هرچه سن گیاه کمتر باشد، حساسیت آن نسبت به تنش غرقابی بیشتر است. مدت غرقابی، نسبت به مرحله شروع غرقابی و ژنوتیپ، تأثیر بیشتری را بر صفات مورد بررسی بر جای گذاشت، به طوری که هر چه طول دوره غرقابی افزایش یافت، مقدار خسارت افزایش پیدا کرد ولی از شیب کاهش کمتری برخوردار بود (جدول ۶ و شکل ۳).

برای پی بردن به مکانیسم تحمل به تنش غرقابی، برش‌هایی از مقطع ریشه ژنوتیپ‌های گندم چمران، ویریناک، یاواروس و همچنین برنج تهیه، و تشکیل آئرانسیم (Aerenchyma)



شکل ۴- برش عرضی ریشه گندم رقم ویریناک در حالت (a) بدون غرقابی (شاهد) و (b) غرقابی و برنج رقم هویزه در حالت غرقابی (c) تشکیل آئرانسیم را نشان می‌دهد (d)

Fig. 4. Transverse section of root in Vee/Nac genotype, (a) grown in well-drained (control), (b) root from non-aerated waterlogged (non-drained), and rice (Hovaizeh cultivar) waterlogged (c) (d): Formation of aerenchyma

جدول ۶- اثر مدت‌های مختلف غرقابی بر صفات مختلف نسبت به شاهد (درصد)

Table 6. Effect of different waterlogging durations on the different traits compared to the control (%)

مدت غرقابی Waterlogging duration (days)	مرحله گرده‌افشانی Anthesis stage		مرحله رسیدن فیزیولوژیکی Physiological maturity stage		عملکرد بیولوژیک Biological yield (g)	عملکرد دانه Grain yield (g)
	وزن خشک ریشه Root dry weight (g)	طول ریشه Root length (cm)	وزن خشک ریشه Root dry weight (g)	طول ریشه Root length (cm)		
(Control) 0	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00	100.00
10	62.25	74.15	73.46	68.35	67.76	73.31
20	55.69	52.98	64.64	56.31	64.39	65.69
30	45.99	41.12	54.88	44.88	60.23	55.53

References

منابع مورد استفاده

- بخشده، ع. ۱۳۷۷. تأثیر دوره‌های مختلف آب‌ماندگی در مراحل اولیه نمو گندم بر روی جوانه‌زنی، رشد و نمو گندم رقم Timmo. چکیده مقالات پنجمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران. صفحه ۶۲۵-۶۲۶.
- کافی، م.، زند، ا.، کامکار، ب.، شریفی، ح. ر.، و گلدانی، م. ۱۳۷۶. فیزیولوژی گیاهی (ترجمه). جلد دوم. چاپ اول. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. ۳۷۹ صفحه.
- لک‌زاده، ا.، کاشانی، ع.، بخشده، ع.، و مامقانی، ر. ۱۳۸۱. بررسی تغییرات تعداد پنجه گندم رقم چمران تحت تأثیر دوره‌های ماندابی در مراحل مختلف نمو. چکیده مقالات هفتمین کنگره علوم زراعت ایران، کرج. ۲۶۵-۲۶۴.
- قبادی، م. ا.، و بخشده، ع. ۱۳۷۸. بررسی اثر تقسیط کود ازت بر مراحل نموی رأس ساقه دو رقم گندم. نهال و بذر ۱۵: ۲۳۰-۲۱۸.

Blokhina, O., Virolainen, E., and Fagerstedt, K. V. 2003. Antioxidant, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany* 91: 179-194.

Collaku, A., and Harrison, S. A. 2002. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science* 42: 444-450.

Chung, T. L., and Chin, H. L. 2001. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. *Proc. Natl. Count. ROC(B)*. 25(3): 148-157.

Dennis, E. S., Dolferus, R., Ellis, M., Rahman, M., Wu, Y., Hoeren, F. U., Grover, A., Ismond, K. P., Good, A. G., and Peacock, W. J. 2000. Molecular strategies for

- improving waterlogging tolerance in plant. *Journal of Experimental Botany* 51: 89-97.
- Drew, M. C., Cobb, B. G., Johnson, J. R., Andrews, D., Morgan, P.W., Jordan, W., and He, C. G. 1994.** Metabolic acclimation of root tips to oxygen deficiency. *Annals of Botany* 74: 281-286.
- Drew, M. C., Cobb, B. G., Johnson, J. R., Andrews, D., Morgan, P. W., Jordan, W., and He, C. G. 2000.** Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trend in Plant Science* 5: 123-127.
- Gardner, W. K., and Flood, R. G. 1993.** Less waterlogging damage with long season wheats. *Cereal Research Communication* 21: 337-343.
- Huang, B. R., and Johnson, J. W. 1995.** Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. *Annals of Botany* 75: 427-432.
- Huang, B. R., Johnson, J. W., Nesmith, D. S., and Bridges, D. C. 1994.** Growth, physiological and anatomical responses of 2 wheat genotypes to waterlogging and nutrient supplies. *Journal of Experimental Botany* 45: 193-202.
- Kushwah, S. S., Maurya, B. M., and Yadav, R. D. 2001.** Effect of submergence on growth and yield of wheat. *Crop Research (Hisar)* 22: 14-18.
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., and Schotemeyer, M. 2001.** Changes in physiological and morphological traits of roots and shoots of wheat in response to different depths of waterlogging. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 1121-1131.
- Malik, A. I., Colmer, T. D., Lambers, H., Setter, T. L., and Schotemeyer, M. 2002.** Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytol.* 153: 225-236.
- Musgrave, M. E. 1994.** Waterlogging effects on yield and photosynthesis in 8 winter wheat cultivars. *Crop Science* 34: 1314-1318.
- Musgrave, M. E., and Ding, N. 1998.** Evaluating wheat cultivars for waterlogging tolerance. *Crop Science* 34: 90-97.
- Saqib, M., Akhtar, J., and Qureshi, R. H. 2004.** Pot study on wheat growth in saline and waterlogged compacted soil. 1-Grain yield and yield components. *Soil and Tillage Research* 77(2): 169-177.

- Saqib, M., Akhtar, J., and Qureshi, R. H. 2005.** Na⁺ exclusion and salt resistances of wheat (*Triticum aestivum* L.) in saline-waterlogged conditions are improved by the development of adventitious nodal roots and cortical root aerenchyma. *Plant Science*. Article in press. Corrected proof. (Available online 18 March 2005).
- Tennant, D. 1975.** A test of a modified line intersects method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63: 995-1001.
- Thomson, C. Y., Colmer, T. D., Watkin, E. L. J., and Greenway, H. 1992.** Tolerance of wheat and triticale to waterlogging. *New Phytol.* 120: 335-344.
- Tottman, D. R., Makepeace, R. J., Broad, H. 1979.** An explanation of the decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Annals of Applied Biology* 93: 221-234.

آدرس نگارندگان:

محمد اقبال قبادی، حبیب اله نادیان، عبدالمهدی بخشنده، قدرت اله فتحی، محمد حسین قرینه و مختار قبادی - گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین، اهواز.