



بررسی اثر تنش غرقاب روی خصوصیات اکولوژیک و فیزیولوژیک گیاه

Schoenoplectus triqueter (L.) Palla

عبدالخالق قوجق دردی^۱، مجید محمداسمعیلی^{۱*}، علی ستاریان^۲، علی راحمی کاریزکی^۳

^۱ گروه مرتع و آبخیزداری، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس

^۲ گروه جنگلداری، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس

^۳ گروه تولیدات گیاهی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه گنبد کاووس

نوع مقاله:

چکیده

پژوهشی

تاریخچه مقاله:

دریافت: ۹۳/۱۲/۰۵

اصلاح: ۹۴/۱۲/۰۴

پذیرش: ۹۴/۱۲/۱۴

کلمات کلیدی:

دوره غرقاب

کلروفیل

مرفولوژی

آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۶ تکرار در گلخانه دانشگاه گنبد کاووس در سال ۱۳۹۱-۱۳۹۲ بر روی گونه *Schoenoplectus triqueter* اجرا شد. تیمارهای آزمایش شامل، ارتفاع غرقاب در چهار سطح (شاهد، هم سطح آب، ۱۰ سانتی‌متر زیر سطح آب و ۲۰ سانتی‌متر زیر سطح آب) و دوره غرقاب در سه سطح (۱۰ روزه، ۲۰ روزه و ۳۰ روزه) بود. در این تحقیق صفات مرفولوژیک (طول و حجم ریشه، تعداد ریزوم، طول ریزوم، تعداد میان‌گره، وزن خشک ریشه، وزن خشک ریزوم، تعداد ساقه‌های هوایی و وزن خشک اندام هوایی) و صفات فیزیولوژیک (میزان پرولین و کلروفیل) مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. نتایج نشان داد که اثر متقابل دوره غرقاب در ارتفاع غرقاب روی تمام صفات مورد مطالعه به غیر از صفت حجم ریشه در سطح یک درصد معنی‌دار بود. همچنین بیشترین طول ریشه و وزن خشک ریشه، تعداد ریزوم، طول ریزوم، تعداد میان‌گره، وزن خشک ریزوم و تعداد ساقه‌های هوایی در تمام دوره‌های غرقاب در تیمار ۱۰ سانتی‌متر غرقاب مشاهده شد. همچنین بیشترین میزان پرولین و کلروفیل به ترتیب در تیمارهای شاهد و ۱۰ سانتی‌متر غرقاب مشاهده گردید. بنابراین می‌توان این گونه را به عنوان یک گونه مقاوم به غرقاب معرفی کرد.

مقدمه

غرقاب^۱ به شرایطی گفته می‌شود که قسمتی از ساقه گیاه در زیر سطح آب باشد، اما در صورتی که فقط منافذ بزرگ خاک اشباع از آب باشد آب‌ماندگی^۲ اتفاق می‌افتد. غرقابی تنشی است که بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیک و بیوشیمیایی را در گیاهان مختل می‌کند (Ashraf, 2003). این تنش زمانی ایجاد می‌شود که خاک با یک دوره طولانی آبیاری یا بارندگی بیش از حد و یا زهکشی

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: Ma_456@yahoo.com

^۱ Flooding

^۲ Waterlogging

ضعیف روبه رو شده باشد (Kafi and Mahdavi Damghani, 2001). معمول‌ترین مانع برای انتشار گاز، آب است که محیط ریشه را اشباع می‌کند. در خاک‌های غرقاب فضای مخصوص هوا از آب پر شده و چون انتشار گاز در آب ده‌هزار مرتبه کاهش می‌یابد، در این حالت اکسیژن موجود در ریزوسفر توسط ریشه تخلیه شده و خاک دارای مشکل کاهش اکسیژن^۳ و یا فقدان اکسیژن^۴ می‌شود. تخلیه‌ی اکسیژن محلول در خاک‌های غرقاب بسته به دما، فعالیت تنفسی گیاهان و میکروارگانیسم‌ها و نیز فراوانی و تداوم اشباع بودن خاک منجر به کاهش یا عدم وجود اکسیژن طی چند ساعت الی چند روز می‌شود (Galeshi *et al.*, 2009). تخلیه اکسیژن در خاک‌های غرقاب به عواملی چون دما مربوط است. فعالیت‌های زیستی و متابولیسمی به شدت تحت تاثیر دما می‌باشند. به طوری که اگر دمای هوا و محیط خاک کم باشد، به تبع آن شدت فرآیندهای زیستی خاک از جمله فعالیت میکروارگانیسم‌ها کاهش یافته و در نتیجه نیاز به اکسیژن به میزان قابل ملاحظه‌ای کاهش خواهد یافت اما با افزایش دما و شدت یافتن تنفس هوازی ریشه و میکروارگانیسم‌های زنده خاک عمل تخلیه اکسیژن را با شدت بیشتری ادامه خواهند داد. برای مثال زمانی که دمای خاک فراتر از ۲۰ درجه سانتی‌گراد باشد در کمتر از ۲۴ ساعت کل اکسیژن موجود در خاک تخلیه شده و تنها موجوداتی قادر به ادامه زیست خواهند بود که امکان تنفس بی‌هوازی را دارا باشند. در نتیجه عاملی که به دنبال ایجاد غرقاب باعث تنش در گیاهان می‌شود تخلیه اکسیژن در اثر عواملی همچون افزایش دما است (Hasanzadeh Gorttpeh, 2009).

به طور کلی، غرقاب شدن خاک از طرق مختلف بر رشد گیاه اثر می‌گذارد که عبارت‌اند از: ۱) اثر بر قابلیت جذب و انتقال عناصر غذایی به اندام‌های هوایی، برای مثال کاهش قابلیت جذب نیتروژن برای گیاه در خاک به دلیل هدر رفتن آن از طریق فرآیند نیترات زدایی و بروز کمبود نیتروژن در گیاه، ۲) تولید اتانول و متابولیت‌های سمی برای گیاه پس از غرقاب شدن خاک. بر اثر کمبود اکسیژن، در ریشه‌های گیاه متابولیسم بی‌هوازی (فرآیند تخمیر) انجام می‌شود و سبب تشکیل و انباشته شدن اتانول و لاکتات می‌گردد که به رشد گیاه آسیب می‌زند، ۳) در متابولیسم بی‌هوازی (فرآیند تخمیر) انرژی کمتری تولید می‌شود که سبب مختل شدن وظایف سلول‌های گیاه می‌گردد، ۴) کاهش تولید کلروفیل یا تجزیه آن سبب کاهش شدت فتوسنتز و بروز کمبود کربوهیدرات‌ها در گیاه می‌گردد که رشد گیاه را کم می‌کند و غرقاب شدن خاک از ساخت و انتقال هورمون‌های سیتوکینین و جیبرلین به اندام‌های هوایی جلوگیری می‌کند؛ در نتیجه رشد گیاه کاهش می‌یابد (Bernardino and Carvalho, 2000). میزان تحمل یا سازگاری گیاهان به شرایط غرقاب به نوع گیاه، اندام گیاه، مرحله رشد گیاه، مدت غرقاب شدن خاک و ویژگی‌های خاک نظیر اسیدیته، مواد آلی و دما بستگی دارد (Malik *et al.*, 2002). کمبود مواد غذایی و ظهور علائم سمیت برخی عناصر، عامل اصلی کاهش رشد گیاهان در خاک‌های غرقاب محسوب می‌شود (Steffens *et al.*, 2005).

کمبود اکسیژن هوا در خاک در شرایط غرقابی باعث عدم دسترسی گیاه به اکسیژن کافی برای رشد ریشه می‌شود بنابراین سیستم ریشه‌ای دچار اختلال شده و گیاه نمی‌تواند آب را به خوبی جذب کند و در نتیجه باعث پژمردگی و کاهش نرخ فتوسنتز گیاه می‌شود (Acosta *et al.*, 2005). در حالت غرقابی اگرچه 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، عملکرد و اجزای عملکردی اشاره نمود (Ghobadi *et al.*, 2006). فرآیندهای فیزیولوژیک در شرایط کمبود کامل اکسیژن باعث می‌شود که تنفس به صورت بی‌هوازی درآید. اکسیداسیون نهایی تنفس در چنین شرایطی انجام نمی‌شود که این عمل منجر به تجمع استالددید و اتانول، افزایش تولید اسید آسزیک (Li *et al.*, 2004) و اتیلن، بسته شدن جزئی روزنه‌ها و اغلب ریزش برگ‌ها و گل‌ها می‌شود (Li *et al.*, 2004; Kochehi *et al.*, 2007).

³ Hypoxia

⁴ Anoxia

گیاه *Schoenoplectus triqueter* چندساله با ریزوم خزنده از خانواده Cypraceae است که در حوالی برکه‌ها و آبگیرها رویش دارد همچنین این گیاه نقش حفاظتی برای خاک و نقش تغذیه‌ای برای دام‌ها تا قبل از خشبی شدن دارد. اکثر مطالعات موجود روی گیاهان مربوط به عکس‌العمل‌های این گیاهان به نور، مواد غذایی، خشکی و شوری و چرا می‌باشد اما در زمینه‌ی غرقاب و اثرات آن بر روی این گیاهان مطالعات کمی صورت گرفته است. همچنین با توجه به اینکه در مواقعی از سال سطح آب رویشگاه این گیاه بالا و پایین می‌آید این مسئله (افزایش یا کاهش سطح آب) بر روی رشد و پراکنش این گیاهان تاثیر داشته و می‌تواند باعث کاهش رشد اندام‌های هوایی و زیرزمینی و در نتیجه کاهش زیست‌توده و پراکنش آنها شود. این آزمایش با هدف تعیین تحمل این گونه گیاهی نسبت به شرایط غرقاب (ارتفاع و طول دوره غرقاب) روی خصوصیات اکولوژیک و فیزیولوژیک آن انجام گرفت.

مواد و روش‌ها

مشخصات منطقه جمع‌آوری گونه

اینچه برون در شمال استان گلستان و در مرز بین ایران و ترکمنستان قرار دارد. وسعت این منطقه ۴۹۰۲ کیلومتر مربع می‌باشد و زمین‌های اطراف اینچه برون بیشتر شوره‌زار است. اینچه برون در مختصات جغرافیایی ۳۷ درجه، ۷ دقیقه عرض شمالی و ۵۴ درجه، ۲۹ دقیقه طول شرقی واقع شده و ارتفاع آن از سطح دریای آزاد ۱۰ متر است. بارندگی متوسط سالیانه منطقه حدود ۳۰۰ میلی‌متر است. اقلیم منطقه به روش آمبرژه، نیمه بیابانی است. بافت خاک از متوسط تا نسبتاً سنگین تغییر نموده و قابلیت نفوذ خاک متوسط است. همچنین خاک این مرکز دارای شوری و قلیابیت خیلی زیاد است. پوشش گیاهی اراضی منطقه به عنوان مرتع طبیعی با پوشش نباتات شور روی و شورپسند و گراس‌های یکساله می‌باشد. تیپ غالب مراتع منطقه *Halocnemum-Salicornia* می‌باشد (Eteraf et al., 2012).

آزمایشی به منظور بررسی اثر سطوح ارتفاعی و دوره غرقابی بر روی خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک گونه *S. triqueter* انجام پذیرفت. تیمارهای آزمایش شامل ارتفاع غرقاب در چهار سطح (شاهد، هم سطح، ۱۰ سانتی‌متر زیر سطح آب و ۲۰ سانتی‌متر زیر سطح آب) و دوره غرقاب در سه سطح (۱۰ روزه، ۲۰ روزه و ۳۰ روزه) بود. سطوح غرقابی آزمایش با توجه به نوسانات سطح آب رویشگاه گیاه مورد نظر و شبیه‌سازی این شرایط در گلخانه انتخاب و اجرا شد. آزمایش به صورت فاکتوریل و در قالب طرح کاملاً تصادفی در ۶ تکرار در سال ۹۳-۱۳۹۲ در گلخانه دانشگاه گنبد کاووس با عرض جغرافیایی ۳۷ درجه و ۲۶ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۵ درجه و ۲۱ دقیقه شرقی از نصف‌النهار گرینویچ به صورت گلدانی اجرا شد و در طول دوره آزمایش یک سری اندازه‌گیری‌ها بر روی صفات اکولوژیک و فیزیولوژیک انجام شد. گیاه *S. triqueter* در اوایل مرحله رشد رویشی در تاریخ (۱۳۹۲/۲/۱) از منطقه اینچه برون جمع‌آوری شد. گلدان‌ها از جنس پلاستیک، با قطر دهانه ۲۰ سانتی‌متر، به ارتفاع ۲۲ سانتی‌متر و دارای زهکش مناسب بودند. خاک مورد استفاده در گلدان‌ها از خاک مزرعه پژوهشی دانشگاه گنبد کاووس دارای بافت سیلتی، رسی، لوم بود. درون هر گلدان دو سوم خاک زراعی مزرعه و یک سوم کود حیوانی استفاده شد و تمام ارتفاع گلدان از خاک پر شد و در داخل هر گلدان یک عدد پایه سالم از این گیاه کاشته شد.

گیاهان بعد از کاشته شدن جهت سازگاری به مدت یک ماه تحت شرایط مناسب نور، درجه حرارت و رطوبت کافی قرار گرفتند. به منظور اعمال تیمارهای غرقاب، حوضچه‌ای به عمق ۶۰ سانتی‌متر و عرض ۱۵۰ سانتی‌متر و طول ۴۰۰ سانتی‌متر ایجاد شد. داخل حوضچه به منظور عدم نفوذ آب با پلاستیک عایق گردید و گودال از آب پر شد. گلدان‌های مورد نظر، برای اعمال تیمار غرقابی، در زمان مشخص، در چهار سطح (شاهد، بیرون از آب، تیمار هم سطح آب (غرقاب تا سطح طوقه گیاه)، ۱۰ سانتی‌متر و ۲۰ سانتی‌متر زیر سطح آب حوضچه قرار گرفتند و در این حالت خاک گلدان‌ها از آب اشباع شد. تیمار شاهد در بیرون از گودال و به دور از تنش غرقاب قرار گرفت و روزانه یک بار آبیاری می‌شد. بعد از اتمام هر دوره غرقاب، گلدان‌ها از گودال خارج شدند (گلدان‌های دوره اول،

دوم و سوم به ترتیب؛ پس از ۲۰، ۱۰ و ۳۰ روز غرقابی). سپس برای انجام اندازه‌گیری‌ها، گیاه با خاک از داخل گلدان بیرون آورده شد و پس از شستشو، ریشه‌ها جدا و اندازه‌گیری‌های مربوطه انجام شد.

نحوه اندازه‌گیری صفات مورد بررسی

در این بررسی صفات وزن تر، تعداد ساقه‌های هوایی، میزان کلروفیل، میزان پرولین، طول ریشه اصلی، حجم ریشه، تعداد ریزوم، طول ریزوم، تعداد میانگره، وزن خشک اندام هوایی، وزن خشک ریشه، وزن خشک ریزوم پس از پایان هر دوره، در تیمارهای مورد نظر مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. اندازه‌گیری‌ها به شرح زیر می‌باشد:

طول ریشه اصلی و طول ریزوم با استفاده از خط‌کش میلی‌متری مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. حجم ریشه با قرار دادن ریشه‌ها در یک استوانه مدرج با حجم مشخص و اختلاف حجم آب قبل و بعد از قرار دادن ریشه اندازه‌گیری شد. تعداد جوانه‌های جانبی، تعداد میانگره و تعداد ریزوم نیز به طور دقیق شمارش شد. وزن خشک اندام هوایی، وزن خشک ریشه و وزن خشک ریزوم به طور دقیق با ترازوی ۰/۰۰۱ اندازه‌گیری شد. برای سنجش پرولین از روش Battes و همکاران (۱۹۷۳) استفاده شد. میزان کلروفیل این گیاه به صورت غیرمستقیم با استفاده از دستگاه کلروفیل متر، Hansatech Instruments مدل CL-01 اندازه‌گیری شد. به این ترتیب که با استفاده از گیره‌های این دستگاه میزان کلروفیل را از سه قسمت فوقانی، میانی و تحتانی اندام هوایی اندازه‌گیری و میانگین این سه عدد به عنوان عدد جذب قرائت گردید.

داده‌های به دست آمده حاصل از اندازه‌گیری‌ها و آزمایشات مختلف در محیط Excel پردازش شده و سپس در محیط نرم افزار SAS^۵ و با رویه GLM^۶ مورد تجزیه و تحلیل آماری قرار گرفت. در صورت مشاهده تفاوت معنی‌دار بین مشاهدات، مقایسه میانگین‌ها با روش آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD)^۷ و در سطح احتمال ۵ درصد آنالیز شد.

نتایج

ارزیابی صفات مرفولوژی گونه *S. triqueter*

با توجه به نتایج جدول (۱) اثر متقابل دوره غرقاب در ارتفاع غرقاب روی تمام صفات (طول ریشه اصلی، تعداد ریزوم، طول ریزوم، تعداد میانگره، تعداد ساقه‌های هوایی، وزن خشک ریشه، وزن خشک ریزوم و وزن خشک اندام هوایی) به غیر از حجم ریشه در سطح یک درصد معنی‌دار بودند. اثر متقابل دوره غرقاب در ارتفاع غرقاب روی حجم ریشه اثر معنی‌داری از خود نشان نداد اما ارتفاع غرقاب بر روی این صفت معنی‌دار بود. جدول (۱) نشان می‌دهد که صفت حجم ریشه تحت تاثیر دوره غرقاب و اثر متقابل دوره در ارتفاع قرار نگرفته است. طول ریشه اصلی و وزن خشک ریشه، در دوره‌های ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روزه بیشترین میزان خود را در تیمار ۱۰ سانتی‌متر و کمترین را در تیمار شاهد نشان می‌دهد (جدول ۲). تعداد ریزوم، طول ریزوم، تعداد میانگره و وزن خشک ریزوم در تیمارهای ۱۰ سانتی‌متر و ۲۰ سانتی‌متر به ترتیب بیشترین و کمترین مقادیر را به خود اختصاص داده‌اند. این روند در دوره‌های غرقابی ۲۰ و ۳۰ روزه نیز قابل مشاهده است.

اختلاف قابل ملاحظه‌ای در روند افزایش یا کاهش صفات ریشه و ریزوم در دوره‌های غرقابی، در تیمارهای هم سطح آب، ۱۰ سانتی‌متر و ۲۰ سانتی‌متر زیر سطح آب مشاهده نشد. نتایج نشان می‌دهد که در سه دوره غرقابی ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روزه، تیمار ۱۰ سانتی‌متر زیر سطح آب، دارای بیشترین ساقه هوایی و تیمار ۲۰ سانتی‌متر زیر سطح آب دارای کمترین تعداد ساقه هوایی است. بیشترین تعداد ساقه هوایی نیز در این سه دوره در تیمار ۱۰ سانتی‌متر زیر سطح آب (با میانگین ۱۵/۸۳) پس از ۳۰ روز تنش غرقاب مشاهده شد. وزن خشک اندام هوایی جدول (۲) نشان می‌دهد که در دوره‌های غرقابی ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روزه بیشترین میزان وزن خشک اندام هوایی در تیمار هم سطح آب و کمترین آن در تیمار شاهد مشاهده شد.

⁵ Statistical Analysis System

⁶ GLM Procedure

⁷ Least Significant Difference

جدول ۱. تجزیه واریانس صفات ریشه، ریزوم، تعداد ساقه هوایی و وزن خشک اندام هوایی در گونه *S. triqueter*

میانگین مربعات										
وزن خشک اندام هوایی (گرم)	وزن خشک ریزوم (گرم)	در پایه گیاه (وزن خشک ریشه گرم)	تعداد ساقه هوایی (تعداد در پایه گیاه)	تعداد میانگره (در پایه گیاه)	طول ریزوم (سانتی متر)	تعداد ریزوم (در پایه گیاه)	حجم ریشه (سانتی متر مکعب)	طول ریشه اصلی (سانتی متر)	درجه آزادی	منابع تغییر
۲۷/۲۹**	۰/۰۰۹**	۰/۰۳۴**	۲۶/۶۳۵**	۳۲/۰۴**	۷۹/۹۳۵۳**	۴۳/۶۲**	۰/۴۸ ^{ns}	۱/۹۳**	۲	دوره غرقاب
								۳۰۳		
۱۳/۱۸**	۰/۰۱۱**	۰/۰۱۸**	۵۳/۳۸**	۵۴/۱۶**	۵۵/۴۵**	۱۸/۳۱**	۰/۶۲**	۱/۲۵**	۳	ارتفاع غرقاب
								۲۱۲		
۲۰/۷۴**	۰/۰۳۹**	۰/۰۰۹**	۶۹/۵۷**	۶۲/۴۸**	۵۰/۰۱**	۱۴/۸۸**	۰/۶۹ ^{ns}	۲۸۱/۶۲**	۶	دوره × ارتفاع
۰/۱۶۸	۰/۰۰۰۵۴	۰/۰۰۱۶	۳/۳۹	۵/۲۷	۶۱/۷۵	۱/۱۳	۰/۴۲۵	۱۹/۲۲	۵۵	خطا
۲۹/۶۲	۲۴/۶۳	۲۵/۱۸	۳۵/۷۷	۲۷/۸۴	۲۵/۹۴	۲۹/۷۸	۲۴/۸۴	۲۶/۹۳		ضریب تغییرات

ns، و ** به ترتیب بیانگر عدم تفاوت معنی دار در سطح احتمال ۱ درصد می باشد.

جدول ۲. مقایسه میانگین صفات ریشه، ریزوم، تعداد ساقه هوایی و وزن خشک اندام هوایی در گونه *S. triqueter*

وزن خشک اندام هوایی (گرم)	وزن خشک ریزوم (گرم)	تعداد ساقه هوایی (تعداد در پایه گیاه)	تعداد میانگره (تعداد در پایه گیاه)	طول ریزوم (سانتی متر)	تعداد ریزوم (تعداد در پایه گیاه)	وزن خشک ریشه (گرم)	طول ریشه اصلی (سانتی متر)	تیمار
								دوره
								ارتفاع غرقاب
a ۰/۴۸۱	a ۰/۰۲۷	ab ۱/۳	a ۵/۵	a ۸	ab ۲/۱۶	b ۰/۰۲	b ۱۲/۵۰	هم سطح
ab ۰/۳۴۵	a ۰/۰۳۱	a ۲	a ۶/۱۶	a ۹/۱۶	a ۲/۸۳	a ۰/۰۴	a ۱۹/۸۳	۱۰ روز
cb ۰/۲۸۳	b ۰/۰۱۸	b ۱	b ۱/۸۳	a ۶/۱۶	b ۱/۵	b ۰/۰۲۴	b ۱۲/۳۳	۲۰ سانتی متر
c ۰/۱۱۷	b ۰/۰۲	b ۱/۱۶	b ۲/۶۶	a ۷	b ۱/۶۶	b ۰/۰۲۲	b ۱۱/۱۶	شاهد
۰/۱۷۳	۰/۰۰۵۷	۰/۸۲۸	۱/۴۳	۴/۳۲	۰/۷۶۴	۰/۰۰۷۶	۴/۰۷	Lsd
a ۱/۹۴	ab ۰/۱۱۵	ab ۵/۱۶	b ۱/۱۵	b ۴۷	b ۴/۵	ab ۰/۲۳	a ۱۸/۵	هم سطح
a ۱/۸۹	a ۰/۱۱۷	a ۶/۳۳	a ۱۶	a ۶۲/۵	a ۸	a ۰/۲۴۸	a ۲۰/۸۳	۲۰ روز
b ۰/۹۱۵	c ۰/۰۷۱	c ۳/۵	d ۶	d ۱۱/۸۳	c ۲/۸۳	b ۰/۱۸۸	b ۱۰/۵	۲۰ سانتی متر
b ۰/۷۶	b ۰/۱۲۵	bc ۴/۶۶	c ۸/۸۳	c ۳۸/۳۳	c ۲/۸۳	c ۰/۱	b ۸/۱۶	شاهد
۰/۳۸۹	۰/۰۴	۱/۶۴	۲/۴۱	۷/۱۱	۱/۴۸	۰/۰۵۴	۳/۷۹	Lsd
a ۳/۱۸	ab ۰/۱۴۳	b ۱/۱۱۶	ab ۱۲/۳۳	a ۴۸/۶۶	ab ۵	a ۰/۲۸۵	ab ۲۲/۶۶	هم سطح
ab ۲/۵۶	a ۰/۱۶۸	a ۱۵/۸۳	a ۱۲/۵	a ۵۰/۵	a ۵/۵	a ۰/۲۸۸	a ۲۷/۸۳	۳۰ روز
cb ۲/۳۵	c ۰/۰۸	c ۳/۱۶	c ۷/۱۶	b ۳۱/۶۶	c ۲/۶۶	a ۰/۲۶۶	cb ۱۸/۶۶	۲۰ سانتی متر
c ۱/۷	b ۰/۱۳۵	c ۶/۵	cb ۸/۵	ab ۴۲/۶۶	cb ۳/۵	b ۰/۱۹۱	c ۱۲/۳۳	شاهد
۰/۷۷۱	۰/۰۲۷	۳/۶۶	۳/۹۵	۱۵/۱۶	۱/۵۲	۰/۰۷۱	۷/۷۲	Lsd

حروف مشابه نشانگر عدم تفاوت معنی دار می باشد. آزمون Lsd در سطح پنج درصد می باشد.

ارزیابی صفات فیزیولوژیک گونه *S. triqueter*

نتایج تحقیقات بر روی صفات فیزیولوژیک میزان پرولین و میزان کلروفیل نشان دهنده این موضوع است که این دو صفت کاملاً تحت تاثیر متقابل دوره در ارتفاع غرقاب در سطح یک درصد قرار گرفته‌اند.

جدول ۳. تجزیه واریانس صفات میزان پرولین و میزان کلروفیل گونه *S. triqueter*

میانگین مربعات		درجه آزادی	منابع تغییر
میزان کلروفیل (عدد جذب)	میزان پرولین (میلی گرم بر گرم)		
۰/۰۰۰۶۵ ^{ns}	۰/۰۱۲۵ ^{**}	۲	دوره غرقاب
۰/۰۰۰۵۶ ^{**}	۰/۰۱۱۵ ^{**}	۳	ارتفاع غرقاب
۰/۰۰۰۴۱ ^{**}	۰/۰۰۰۳ ^{**}	۶	دوره در ارتفاع غرقاب
۰/۰۰۰۴۵	۰/۰۰۰۱۵	۵۵	خطا
۲۹/۶۹	۲۰/۳۳		ضریب تغییرات

ns, ** به ترتیب بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد می‌باشد.

جدول (۴) نشان می‌دهد در سه دوره غرقابی، بیشترین میزان پرولین در تیمار شاهد و کمترین در تیمار ۲۰ سانتی‌متر می‌باشد و میزان پرولین از تیمار شاهد به ۲۰ سانتی‌متر یک روند کاهشی را از خود نشان می‌دهد. در دوره‌های ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روزه غرقابی تیمار هم سطح آب بیشترین میزان کلروفیل را به خود اختصاص داده است و کمترین میزان کلروفیل نیز مربوط به تیمار ۲۰ سانتی‌متر زیر سطح آب است.

جدول ۴. مقایسه میانگین صفات میزان پرولین و میزان کلروفیل گونه *S. triqueter*

تیمار	میزان پرولین (میلی گرم بر گرم)	میزان کلروفیل (عدد جذب)
دوره غرقاب		
ارتفاع غرقاب هم سطح	b ۱۲/۳۳	a ۰/۱۲۶
۱۰ روز	b ۱۲/۰۱	b ۰/۰۸۱
۲۰ سانتی‌متر	c ۸/۴۵	c ۰/۰۵۵
۲۰ سانتی‌متر شاهد	a ۱۹/۵۶	c ۰/۰۵۵
LSD	۲۰/۶۸	۰/۰۲۵
۲۰ روز		
هم سطح	b ۱۰/۴۸	a ۰/۱۱
۱۰ سانتی‌متر	b ۹/۹	b ۰/۰۷
۲۰ سانتی‌متر	c ۷/۸۷	c ۰/۰۲۳
شاهد	a ۱۵/۵۴	b ۰/۰۷۳
LSD	۱۳/۵۴	۰/۰۲
۳۰ روز		
هم سطح	b ۸/۵۹	a ۰/۱
۱۰ سانتی‌متر	b ۸/۲۵	b ۰/۰۵۶
۲۰ سانتی‌متر	c ۳/۴۲	c ۰/۰۲۳
شاهد	a ۱۴/۳۵	b ۰/۰۴
LSD	۱۰/۵	۰/۰۲۷

حروف مشابه نشانگر عدم تفاوت معنی‌دار می‌باشد. Lsd در سطح پنج درصد می‌باشد.

بحث

تحلیل صفات اکولوژیک گونه *S. triqueter*

با توجه به نتایج به دست آمده در سطوح مختلف آماری در این تحقیق می‌توان به موارد زیر اشاره نمود:

۱- طول ریشه اصلی و وزن خشک ریشه

نتایج نشان می‌دهد که اثرات متقابل طول ریشه اصلی و وزن خشک ریشه کاملاً معنی‌دار است و بیشترین طول ریشه اصلی و وزن خشک آن در تیمار ۱۰ سانتی‌متر زیر سطح آب در دوره‌های ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روزه غرقاب مشاهده می‌گردد. این امر نشان دهنده آن است که سیستم ریشه‌ای این گیاه به دلیل دارا بودن آثرانثیم قادر به رشد و رویش در این سطح از آب است و کارایی سیستم ریشه‌ای آن به دلیل دارا بودن آثرانثیم با این سطح از آب سازگار شده است و در این سطح از آب بالاترین کارایی را دارد. افزایش عمق غرقاب و همچنین در تیمار بیرون غرقاب می‌تواند رشد و عملکرد این گیاه را کاهش دهد. نتایج این تحقیق نشان می‌دهد که تیمار شاهد کمترین میزان طول و وزن خشک ریشه را دارا است، لذا این گیاه برای رشد مطلوب و حداکثری نیازمند آن است در محیط مغروق با عمق آب ۱۰ سانتی‌متری قرار داشته باشد.

Davies و همکاران (۲۰۰۰)، در بررسی اثر تنش غرقابی بر گونه‌های مختلف بیان کردند که وزن خشک و طول ریشه نسبت به وزن خشک اندام هوایی کاهش بیشتری یافت و در تیمار شاهد، نسبت وزن خشک ریشه به ذی‌توده گیاه معادل ۰/۴ بود، در حالی که این نسبت در شرایط تنش غرقابی، ۴۰ درصد کاهش یافت. Visser و Voesenek (۲۰۰۴)، بیان نمودند که در شرایط تنش غرقابی تولید کربوهیدرات در برگ و انتقال آن به ریشه کاهش می‌یابد، در این شرایط وزن ریشه به شدت کاهش و در صورت تداوم دوره تنش ممکن است ریشه کاملاً از بین برود. در آزمایشی که Alikhani و Esfahani (۲۰۱۰)، بر روی تأثیر مصرف تری‌سیکل‌ازول بر روی گیاهچه‌های کلزا در شرایط تنش غرقابی انجام دادند نشان داده شد که کلیه صفات چگالی سطح ریشه (در سطح ۱ درصد) و طول ریشه، سطح ریشه، حجم ریشه، وزن خشک ریشه و قطر ریشه (در سطح ۵ درصد) تفاوت معنی‌داری با یکدیگر دارند و اعمال تنش غرقابی باعث کاهش کلیه صفات ریشه در گیاهچه‌های کلزا گردید. نتایج به دست آمده از این تحقیق با یافته‌های آنان مطابقت نداشت.

در شرایط غرقابی، در ریشه اتیلن سنتز شده و از طریق مرگ سلول‌های پارانثیم پوست ریشه، آثرانثیم تولید می‌شود (Drew *et al.*, 1979). این سازگاری مورفولوژیکی باعث انتقال اکسیژن از اندام هوایی به ریشه می‌شود. مکانیسم تشکیل آثرانثیم در زمانی که ریشه توسعه بیشتری دارد، فعال‌تر دیده می‌شود این امر سبب می‌شود که میزان خسارت غرقابی، در مراحل پایانی رشد، کمتر باشد. یکی از راه‌های مقابله گیاهان در برابر تنش غرقابی تشکیل ریشه‌های نابه‌جا و آثرانثیم در ریشه و ساقه می‌باشد. Ghobadi (۲۰۰۷)، در بررسی ژنوتیپ‌های گندم به این نتیجه رسیدند که در شرایط غرقابی، آثرانثیم به عنوان یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های تحمل تنش می‌باشد. Farhangian Kashani و Malek Ahmadi (۲۰۱۰)، در بررسی اثر تنش غرقابی بر روی برخی از پارامترهای مورفولوژیکی گیاه فلفل بیان نمودند که در ساقه نمونه‌های تحت تیمار ۵ و ۷ روزه غرقابی آثرانثیم تشکیل شده است.

۲- صفات ریزوم (تعداد ریزوم، طول ریزوم، تعداد میانگره و وزن خشک ریزوم)

بنا به نتایج به دست آمده برای صفت ریزوم در گونه *S. triqueter* طی دوره‌های غرقابی ۱۰، ۲۰ و ۳۰ روزه تیمار ۱۰ سانتی‌متر بیشترین مقدار را در چهار صفت مربوط به ریزوم به خود اختصاص داد و همچنین کمترین مقادیر نیز برای تیمار ۲۰ سانتی‌متر مشاهده شد در تیمار ۱۰ سانتی‌متر ریزوم این گیاه به دلیل افزایش تعداد میانگره که دارای قدرت جوانه‌زنی هستند تعداد بیشتری جوانه‌جانی تحت شرایط تنش تولید نموده است که باعث پایداری هر چه بیشتر گیاه در این سطح از آب شده است. همچنین هنگامی که گیاه مادر در شرایط تنش قرار می‌گیرد، ریزوم‌ها به جای نقش ذخیره‌سازی می‌توانند در درجه اول عملکرد رویشی برای گیاه داشته باشند.

در این راستا Stoyan و همکاران (2013)، بیان می‌کنند که بیشترین جوانه‌زنی جوانه‌های جانبی در ریزوم‌هایی اتفاق می‌افتد که بالاترین تعداد میان‌گره را دارا می‌باشند. هم چنین در تحقیقی که Stoyan و همکاران (2013)، بر روی گونه‌های شن‌دوست و ساحلی *Racemosus sub sp. sabulosus* و *Ammophila arenaria* انجام دادند به این نتیجه رسیدند که گونه‌های مورد نظر با داشتن ریزوم‌های طویل که میانگره‌های آنها از قدرت جوانه زنی بالایی در شرایط بالا و پایین آمدن آب دریا و طوفان‌های ساحلی برخوردارند می‌توانند به عنوان گونه کلیدی برای تثبیت تپه‌های ماسه‌ای و شنی به کار روند که با نتایج این تحقیق هم‌خوانی دارد. Mony و همکاران (2010)، گزارش دادند که در همه گونه‌های مورد آزمایش (*Ranunculus sardous*)، (*Ranunculus*)، (*ophioglossifolius*)، (*Juncus articulatus*)، (*Glyceria fluitans*)، (*Agrostis stolonifera*) به جز گونه *Eleocharis palustris* طی تنش غرقاب طول و تعداد ریزوم‌ها حفظ شد که نشان دهنده مقاومت گیاهان چند ساله به تنش غرقاب است. به نظر می‌رسد تنش غرقابی هر دو نوع تولید مثل جنسی و غیرجنسی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تکثیر غیرجنسی تحت شرایط تنش غرقابی می‌تواند در گیاهان صورت بگیرد اما به عنوان یک استراتژی کارآمد جهت تحمل شرایط غرقابی محسوب نمی‌شود (Mony et al., 2011). Benot و همکاران (2011)، در بررسی راه‌کارهای رشد گونه‌های کلونال تحت تنش غرقاب موجود در چراگاه‌های حاشیه اقیانوس اطلس به این نتیجه رسیدند که تحمل پوشش گیاهی نسبت به چرا در درجه اول تحت تأثیر تنش غرقابی است.

۳- تعداد ساقه‌های هوایی

تعداد ساقه‌های هوایی در سه دوره غرقابی بیشترین میزان را در تیمار ۱۰ سانتی‌متر به خود اختصاص داد و با افزایش طول دوره، گیاه تعداد ساقه‌های هوایی بیشتری تولید کرد. تولید ریشه‌ها و جوانه‌های جانبی یکی از مکانیسم‌های سازشی گیاهان غرقابی است که برای جایگزینی ریشه‌ای که از بین رفته است تشکیل می‌شود و تولید این جوانه‌های جانبی در بسیاری از گونه‌ها تحت شرایط غرقابی افزایش می‌یابد (Chen and Qulls, 2003). Malek Ahmadi و Farhangian Kashani (۲۰۱۰)، بیان نمودند که در گیاه فلفل تحت دوره‌های ۵ و ۷ روزه تنش غرقابی ریشه‌های نابه‌جا ایجاد شد. زمانی که ریشه‌های گیاهان غرقاب از بین بروند، در گیاهان ریزوم‌دار از طریق میانگره‌های ریزوم جوانه‌های جانبی ایجاد می‌شود (Kozłowski, 1997) که نتایج حاصل از پژوهش حاضر نیز با آن مطابقت دارد. با افزایش عمق آب تعداد ساقه‌های هوایی کمتر شد که این‌که تیمار ۲۰ سانتی‌متر کمترین تعداد ساقه‌های هوایی را به خود اختصاص داده است این امر نشان می‌دهد که بالاتر از یک سطح معین تولید ساقه‌های هوایی بر اثر غرقابی متوقف می‌شود. Lakzadeh و همکاران (۲۰۰۳)، بیان کردند افزایش سطوح غرقابی باعث کاهش در تعداد پنجه‌های گیاه گندم شد که نشان‌دهنده تایید مطلب فوق می‌باشد.

۴- وزن خشک اندام هوایی

در هر سه دوره غرقابی بیشترین میزان وزن خشک اندام هوایی برای گونه *S. triqueter* در تیمار هم سطح مشاهده شد. در این گیاه به دلیل اینکه تجزیه کلروفیل و کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی در تیمار هم سطح اتفاق نیافتاده است، فرآیند فتوسنتز به خوبی رخ می‌دهد و برگ‌ها و ساقه‌های این گیاه یا به طور کلی اندام هوایی بالاترین کارایی را در این سطح داشته است. تیمار شاهد در هر سه دوره کمترین میزان وزن خشک اندام هوایی را به خود اختصاص داده است این امر نشان می‌دهد که اگر سطح آب پایین‌تر بیاید و گیاه در معرض خشکی قرار بگیرد به دلیل نیاز آبی این گیاه وزن خشک اندام هوایی کاهش می‌یابد. Zhou و Lin (1995)، گزارش کردند که بروز تنش غرقابی به مدت ۳ هفته، منجر به کاهش وزن خشک کل اندام هوایی گیاهچه‌های کلزای زمستانه شد. هم چنین در تحقیقی Issarakraisila و همکاران (2007)، گزارش کردند که غرقابی سطح برگ‌ها، تعداد برگ و وزن خشک کل اندام هوایی را در کلم معمولی کاهش داد که نتایج فوق با نتایج حاصل از این تحقیق مطابقت نداشت.

تحلیل صفات فیزیولوژیک گونه *S. triqueter*

۱- میزان پرولین

در گیاه *S. triqueter* اثرات متقابل دوره در ارتفاع برای میزان پرولین معنی‌دار شد و در سه دوره غرقابی بیشترین میزان پرولین در تیمار شاهد به دست آمد. این نتیجه نشان دهنده این موضوع است که افزایش سطوح غرقابی تأثیری بر روی میزان پرولین در این گونه ندارد و همانطور که مشاهده می‌شود فقط در تیمار بیرون از آب (شاهد) که گیاه روزانه یک بار آبیاری می‌شد و گیاه در معرض خشکی بیشتری بود بیشترین میزان پرولین به دست آمد. افزایش پرولین در تیمار شاهد نشان دهنده نقش این اسید آمینه در تنظیم فشاراسمزی می‌باشد. تنظیم اسمزی در گیاهان مکانیسم عمده اجتناب از تنش‌های کم آبی در محیط‌های خشک و شور است و به طور کلی به کاهش پتانسیل اسمزی در اثر تجمع مواد محلول در شرایط تنش‌های خشکی و شوری اطلاق می‌گردد و شدت انجام آن به سرعت و میزان توسعه تنش، نوع و سن اندام گیاهی و تنوع ژنتیکی درون و بین گونه‌ای بستگی دارد (Bajji *et al.*, 2001). علاوه بر تنظیم اسمزی، پرولین به عنوان یک محافظ در برابر تنش عمل می‌کند به این ترتیب که به طور مستقیم با ماکرومولکول‌ها اثر متقابل داشته و از این طریق به حفظ شکل و ساختار طبیعی آن‌ها تحت شرایط تنش کمک می‌کند (Kuznetsov and Shevyakova, 1999).

Shvaleva و همکاران (2005)، به بررسی عکس‌العمل متابولیکی دو کلون *Eucalyptus globulus* در مقابل کمبود آب پرداختند. آن‌ها نشان دادند که با افزایش تنش خشکی، قندهای محلول و پرولین در برگ‌ها و در ریشه افزایش یافت. Abbaszadeh و همکاران (۲۰۰۸)، گزارش دادند که گیاه باد رنجبویه تحت شرایط تنش خشکی جهت مقاومت به خشکی مقدار پرولین و قندهای محلول را افزایش می‌دهد.

۲- میزان کلروفیل

در هر سه دوره غرقاب در تیمار هم سطح بیشترین میزان کلروفیل در مقایسه با سایر سطوح مشاهده شد، این نتیجه نشان دهنده این موضوع است که در برگ‌های این گیاه روند شکسته شدن و تخریب سریع رنگیزه‌های کلروفیلی دیر اتفاق می‌افتد همین امر باعث می‌شود که فرآیند فتوسنتز در این سطح از آب دچار اختلال نشود و به طبع آن کربوهیدرات‌ها نیز به خوبی تامین شود، تا گیاه کارایی خود را حفظ کند. هم چنین به هنگام وقوع تنش در ریشه‌های این گیاه اثرانشیم تشکیل می‌شود که همین امر باعث می‌شود کربوهیدرات‌ها به خوبی برای گیاه تامین و گیاه در این شرایط خود را حفظ کند. ولی نتایج زیر نشان می‌دهد که تنش غرقابی میزان کلروفیل را کاهش می‌دهد. بررسی‌های انجام شده در گیاه ذرت نشان داده است که تنش غرقابی مقدار کلروفیل a و b، به ویژه کلروفیل b را کاهش می‌دهد (Yordanova *et al.*, 2003).

Sairam و همکاران (2009)، در ماش تحت تنش غرقابی مشاهده نمودند که نسبت کلروفیل a به b در این گیاه کاهش می‌یابد. مطالعه بر روی گیاهان مختلف از جمله ژنوتیپ‌های مختلف ذرت نشان می‌دهد که کلروفیل b نسبت به کلروفیل a حساسیت بیشتری نسبت به تنش غرقابی دارد (Ashraf, 2003; Zaidi *et al.*, 2003). تیمار ۲۰ سانتی‌متر کمترین میزان کلروفیل را به خود اختصاص داده است، این امر به این دلیل است که میزان کلروفیل در این سطح از آب به شدت کاهش یافته است. که این نتیجه با تحقیقات بالا هم‌خوانی دارد.

به طور کلی می‌توان نتیجه گرفت که گونه *S. triqueter* به دلیل مقاوم بودن ریشه و ریزوم‌هایش نسبت به شرایط غرقابی تا ارتفاع ۱۰ سانتی‌متر می‌تواند به عنوان یک گونه مهم جهت حفاظت خاک و رویشگاه در این سطح از آب انتخاب شود چرا که رشد و توسعه و پراکنش این گیاه تحت این شرایط دچار اختلال نمی‌شود.

منابع

- Abbaszadeh, B., Sharifi ashourabadi, E., Lebaschi, M.H, Naderi hajibagher Kandy, M., Moghadami, F. 2008. The effect of drought stress on proline contents, soluble sugars, chlorophyll and relative water contents of balm (*Melissa officinalis* L.). Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants. 23(4): 504-513. (in Persian).
- Acosta, D., Alvarado, J., Vargas, H. 2005. Monitoring ethylene and oxygen emission during water stress of *Populus alba* leaves. Édition Diffusion Presse Sciences Science. 30(3): 468-47.
- Alikhani Fard, H., Esfahani, M. 2010. The effect of application of Tricyclazole on water logging damage alleviation in canola seedling. Journal of Crop Production. 3(1): 73-88.
- Ashraf, M. 2003. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blu panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. Plant Science. 165: 69-75.
- Bajji, M., Lutts, S., Kinet, J.M. 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. Plant Science. 160: 669-681.
- Bates, L. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant & Soil. 39: 205-207.
- Benot, M.L., Mony, C., Merlin, A., Marion, B., Bouzillé, J.B., Bonis, A. 2011. Clonal growth strategies along flooding and grazing gradients in Atlantic coastal meadows. Folia geobotanica. 46(2-3): 219-235.
- Bernardino, D.F.M., Carvalho, C.J.R. 2000. Physiological and morphological responses of *Barchiaria* spp. to flooding. Pesquisa Agropecuaria Brasileira. 35: 1954-1966.
- Chen, H., Qualls, R.G. 2003. Anaerobic metabolism in the roots of seedlings of the invasive exotic *Lepidium latifolium*. Environmental & experimental Botany. 50: 29-40.
- Davies, C.L., Turner, D.W., Dracup, M. 2000. Yellow lupin (*Lupinus luteus*) tolerates water logging better than narrow - leafed lupin I. Shoot and root growth in a controlled environment. Australian Journal of Agricultural Research. 55: 701-709.
- Drew, M.C., Jackson, M.B., Giffard, S. 1979. Ethylen-prom adventitious rooting and development of cortical air spaces (Aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L. Planta. 147(1): 83-88.
- Eteraf, H., Javadi, M.R., Hosseini, S.A. 2012. Effects of livestock grazing on rangeland vegetation in saline and alkali. Journal of Conservation and Utilization of Natural Resources. 1(3): 91-110. (in Persian).
- Galeshi, S., Torabi, B., Resam, G.H., RahemiKarizaki, A., Barzegar, A. 2009. Stress management in plants. Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources press. 307 p.
- Ghobadi, M. 2007. The effect of waterlogging on yield and root system of wheat cultivar. PhD thesis. Agronomy department. Ramin University of Ahvaz. 135 p. (in Persian).
- Ghobadi, M.E., Nadian, H., Bakhshandeh, A., Fathi, Gh., Gharineh, M.H., 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 Improvement Journal. 22(4): 513-527.
- Hasanzadeh Gorttpeh, A. 2009. Waterlogging and that's effect on plant ecophysiology. 133 p. (in Persian).
- Issarakraisila, M., Ma, Q., Turner, D.W. 2007. Photosynthetic and growth responses of juvenile Chinese kale (*Brassica oleracea* var. alboglabra) and Caisin (*Brassica rapa* subsp. parachinensis) to waterlogging and water deficit. Scientia Horticulturae. 111(2): 107-113.
- Kafi, M., Mahdavi Damghani, A. 2001. Mechanisms of environmental stress resistance in plants. Ferdowsi University of Mashhad Publication. 236 p. (in Persian).
- Kocheiki, A., Zand, A., Banayan Aval, M., Rezvani Moghaddam, P., Mahdavi Damghani, A., Jamiolahmadi, M., Vesal, S. 2007. Plant Ecophysiology. 938 p. (in Persian).
- Kozlowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph. 1: 1-29.
- Kuznetsov, V.V., Shev yakova, N.I. 1999. Prolin under stress: biological role, metabolism and regulation. Russian Journal of Plant Physiology. 46: 274-287.

- Lakzadeh, A., Kashani, A., Bakhshandeh, A., Mamaghani, R. 2003. The study of number tiller changes of wheat Chamran cultivar under waterlogging periods in different developmental stages. Abstract book of the 7th Iranian crop science congress, Karaj. 264-265. (in Persian).
- Li, Ch., Yin, Ch., Liu, Sh. 2004. Different responses of two contrasting *Populus davidiana* populations to exogenous abscisic acid application. *Environmental and Experimental Botany*. 51(3): 237-246.
- Malek Ahmadi, F., Farhangian Kashani, S. 2010. The effect of different treatments of flooding stress on some of the morphological parameters in pepper *Capsicum annuum* L. plant. *Journal of Plants and Ecosystems*. 5(19): 2-16. (in Persian).
- Malik, A.I., Colmer, T.D., Lamber, H. 2002. Short-term waterlogging has long-term effect on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*. 153: 225-235.
- Mony, C., Mercier, E., Bonis, A., Bouzillé, J.B. 2010. Reproductive strategies may explain plant tolerance to flooding: a mesocosm experiment using six marsh species. *Aquatic Botany*. 92(2): 99-104.
- Mony, C., Puijalón, S., Bornette, G. 2011. Resprouting response of aquatic clonal plants to cutting may explain their resistance to spate flooding. *Folia Geobotanica*. 46(2-3): 155-164.
- Sairam, R.K., Dharmar, K., Chinnusamy, V., Meena, R. 2009. Waterlogging induced increase in sugar mobilization, fermentation, and related gene expression in the roots of mungbean (*Vigna radiata*). *Journal of Plant Physiology*. 166: 602-616.
- Shvaleva, A.L., Costa, F., Silva, E., Breia, E., Jouve, J., Hausman, J.F., Almeida, M.H., Maroco, J.P., Rodrigues, M.L., Pereira, J.S., Chaves, M.M. 2005. Metabolic response to water deficit in two *Eucalyptus globulus* clones with contrasting drought sensitivity. *Tree Physiology*. 26: 239-248.
- Steffens, D., Hütsch, B.W., Eschholz, T., Lošák, T., Schubert, S. 2005. Water logging may inhibit plant growth primarily by nutrient deficiency rather than nutrient toxicity com. *Plant Soil and Environment*. 51: 545-552.
- Stoyan, V., Filipova, M., Trifonova, E., Kotsev, I., Pavlov, D. 2013. The impact of sea water immersion on the viability of psammophilous species *leymus racemosus* subsp. *Sabulosus* and *ammophila arenaria*. *Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences*. 66(2): 211-216.
- Visser, E.J.W., Voeselek, L.A.C.K. 2004. Acclimation to soil flooding - sensing and signal-transduction. *Plant and Soil*. 244: 197-214.
- Yordanova, R., Christork, K., Popora, L.P. 2003. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*. 51: 93- 101.
- Zaidi, P., Rafique, S., Singh, N. 2003. Response of Maize (*Zea mays* L.) genotypes to excess soil moisture stress: Morpho-Physiological effects and basis of tolerance. *European Journal of Agronomy*. 19: 383-399.
- Zhou, W., Lin, X. 1995. Effects of waterlogging at different growth stages on physiological characteristics and seed yield of winter rape (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research*. 44: 103-110.