Plant Prod., 2023, 46(2), 279-292
https://plantproduction.scu.ac.ir/
ISSN (P): 2588-543X; **ISSN (E):** 2588-5979
Doi: 10.22055/ppd.2023.42792.2072
Received: 16 Januare 2023
Accepted: 10 July 2023

Plant Productions
Research Article

Effect of waterlogging stress at the three-leaf stage on the growth and some physiological characteristics of bread wheat (*Triticum aestivum* L.)

Seyed Bashir Fazeli[1]*, Moosa Meskarbashee[2], Afrasyab Rahnama Ghahfarokhi[3]

1. PhD Student, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran Universityof Ahvaz, Ahvaz, Iran.
2. Professor of Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran.
3. Associate Professor of Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran.

Citation: Fazeli, S.B, Meskarbashee, M., & Rahnama Ghahfarokhi, A. (2023). Effect of waterlogging stress at the three-leaf stage on the growth and some physiological characteristics of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Productions,* 46(2), 279-292.

Abstract

Introduction

Wheat is one of the most important crop plants in the world. Waterlogging stress causes serious damage to the wheat crop wheat crop worldwide annually, and it is likely that these damages are increasing with climate change. In many cases, waterlogging stress occurs for various reasons in the initial stages of the growth of this plant. There are many reports about the existence of differences in waterlogging stress tolerance in different cultivars and genotypes of wheat, but so far these differences have not been fully exploited. This research was designed and carried out to investigate the effect of waterlogging stress on the dry matter yield of shoot system, the concentration of photosynthetic pigments, the activity level of antioxidant enzymes, the concentration of malondialdehyde and carotenoid content.

Materials and Methods

Floods will increase as a result of climate change and in some areas will have a negative impact on wheat production. Plants are obligate aerobic organisms and they need to absorb oxygen from their surroundings to complete their life cycle, growth, reproduction and competition. With 215 million hectares, wheat has the largest area of cultivated plants in the world, waterlogging stress usually damages winter wheat during Seedling establishment and tillering. a field experiment in the form of a split plot design, based on randomized complete blocks in 3 replications accomplished. Stress was applied at the three-leaf stage and at

* **Corresponding Author:** Seyed Bashir Fazeli
E-mail: b.fazeli71@gmail.com

© 2023 The Author(s). Published by Shahid Chamran University of Ahvaz. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

three levels, control (no waterlogging stress), mild stress (48 hours) and severe stress (120 hours) as the main factors. Cultivars and genotypes were also included as secondary factors. Plants were cultivated in pots and grown in open space (outdoor), the water level was maintained about five centimeters above the soil level during the stress period.

Results and Discussion

Mild and severe waterlogging stress resulted in a decrease of 14.06 and 38.37 percent of shoot dry matter, respectively, which was significant in all cultivars and genotypes. Different cultivars and genotypes showed different responses to waterlogging stress. to better understand the reasons for these differences, among 11 cultivars and 10 genotypes, Mehrgan and Sarang cultivars and ms 93-16 and ms 93-6 genotypes were selected to study some physiological traits. Waterlogging stress led to a decrease photosynthetic pigments, an increase in the malondialdehydeconcentration and an increase in the antioxidant enzymes activity, and in these cases, the differences between these cultivars and genotypes were obvious. There were also differences between severe stress and mild stress, for example, in all studied cultivars, only severe stress could lead to a significant increase in peroxidase enzyme activity, but in the case of catalase, mild stress tolerant cultivars also led to a significant increase.

Conclusion

In general, cultivars that had a higher level of antioxidant enzyme activity when faced with waterlogging stress were able to pass through the stress period with less damage to the cell membrane structure (according to the concentration of malondialdehyde) and photosynthetic pigments and showed a lower percentage reduction in dry matter. Mehrgan cultivar had the highest dry matter yield compared to other cultivars and genotypes in all three stress levels, despite the severe decrease in shoot system dry matter yield**.**

Keywords: Antioxidant enzymes, Carotenoid, Chlorophyll, Malondialdehyde

تولیدات گیاهی، ۱۴۰۲، ۴۶(۲)، ۲۷۹-۲۹۲
https://plantproduction.scu.ac.ir/
ISSN (P): 2588-543X; **ISSN (E):** 2588-5979
Doi: 10.22055/ppd.2023.42792.2072
تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۱۰/۲۶
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۴/۱۹

تولیدات گیاهی

مقاله پژوهشی

اثر تنش غرقابی در مرحله سه برگی بر رشد و برخی ویژگی‌های فیزیولوژیکی گندم نان (*Triticum aestivum* L.)

سیدبشیر فاضلی[1*]، موسی مسکرباشی[2]، افراسیاب راهنماقهفرخی[3]

۱. دانشجوی دکترای زراعت گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران.
۲. استاد گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران.
۳. دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران.

چکیده

تنش غرقابی هر ساله باعث آسیب‌های جدی به محصول مهم و راهبردی گندم در سرتاسر جهان می‌شود و در بسیاری از موارد تنش غرقابی به علل گوناگون در مراحل ابتدایی رشد این گیاه رخ می‌دهد. گزارش‌های متعددی در مورد وجود تفاوت در میزان تحمل تنش غرقابی در ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف گندم وجود دارد، ولی تا کنون از این تفاوت‌ها به طور کامل بهره برداری نشده است. جهت بررسی اثر تنش غرقابی بر عملکرد ماده خشک اندام هوایی، غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی، میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان، غلظت مالون دی‌آلدئید و محتوی کارتنوئید، این پژوهش طراحی و اجرا شد. آزمایش به صورت کرت‌های خرد شده (اسپلیت پلات) در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار اجرا شد. اعمال تنش در مرحله سه برگی و در سه سطح شاهد (بدون تنش غرقابی)، تنش ملایم (۴۸ ساعت) و تنش شدید (۱۲۰ ساعت) به عنوان فاکتورهای اصلی در نظر گرفته شدند، ۱۱ رقم و ۱۰ ژنوتیپ نیز به عنوان فاکتورهای فرعی لحاظ شدند. کشت گیاهان به صورت گلدانی و در فضای باز بود، سطح آب در طی دوره اعمال تنش حدود پنج سانتی‌متر بالاتر از سطح خاک حفظ شد. تنش ملایم و شدید غرقابی به ترتیب منجر به کاهش ۱۴/۰۶ و ۳۸/۳۷ درصدی ماده خشک اندام هوایی شد، که در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها معنی‌دار بود. ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف پاسخ‌های متفاوتی به تنش غرقابی از خود بروز دادند، به منظور درک بهتر دلایل این تفاوت‌ها از بین ۲۱ رقم و ژنوتیپ، ارقام مهرگان و سارنگ و ژنوتیپ‌های ms 93-16 و ms 93-6 برای مطالعه برخی صفات فیزیولوژی انتخاب شدند. در مجموع تنش غرقابی منجر به کاهش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی، افزایش غلظت مالون دی آلدئید و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان شد که در این موارد نیز تفاوت-های بین این ارقام و ژنوتیپ‌ها آشکار بود. به طور کلی ارقامی که در مواجه با تنش غرقابی سطح بالاتری از فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان را داشتند، توانستند با آسیب کمتری به ساختار غشای سلولی (با توجه به میزان غلظت مالون دی‌آلدئید) و رنگدانه‌های فتوسنتزی از دوره تنش عبور کرده و درصد کاهش کمتری در ماده خشک را از خود نشان دادند. رقم مهرگان با وجود کاهش شدید عملکرد ماده خشک اندام هوایی در مواجه با تنش غرقابی، در هر سه سطح تنش به طور معنی‌داری دارای بیشترین عملکرد ماده خشک نسبت به سایر ارقام و ژنوتیپ‌ها بود. بین پاسخ فیزیولوژی به تنش شدید و تنش ملایم نیز تفاوت هایی وجود داشت، به عنوان مثال در همه ارقام مورد بررسی فقط تنش شدید توانست منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم پراکسیداز شود، ولی در مورد کاتالاز در ارقام متحمل تنش ملایم نیز منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز شد.

کلیدواژه‌ها: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، کارتنوئید، کلروفیل، مالون دی‌آلدئید

* **نویسنده مسئول:** سیدبشیر فاضلی
رایانامه: b.fazeli71@gmail.com

© 2023 The Author(s). Published by Shahid Chamran University of Ahvaz. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

مقدمه

گیاهان موجودات هوازی اجباری هستند و برای تکمیل چرخه زندگی، رشد، تکثیر و رقابت نیاز به جذب اکسیژن از محیط پیرامون خود دارند (Pierdomenico et al., 2011). گندم با ۲۱۵ ملیون هکتار دارای بیشترین سطح زیر کشت گیاهان زراعی در جهان می‌باشد، تنش غرقابی معمولاً در هنگام استقرار (گیاهچه) و پنجه‌زنی به گندم زمستانه آسیب می‌زند، در انگلستان حدود ۴۰ درصد از اراضی اختصاص یافته به کشت غلات دارای مشکلات غرقاب است (Jackson, 2004). انتظار می‌رود که سیل‌ها به عنوان یک نتیجه از تغییرات اقلیمی افزایش یابند و افزایش بارندگی در برخی مناطق تأثیر منفی بر تولید گندم خواهد گذاشت، تلاش بیشتری برای اصلاح ژنتیکی گندم نان برای سازگاری بهتر با عوامل تنش‌زا به عنوان مثال، خشکسالی یا آبگرفتگی برای پاسخگویی به نیازهای در حال افزایش جمعیت انسان مورد نیاز است (Trnka et al., 2014).

اختلاف ژنوتیپی در پاسخ به تنش غرقابی در گندم گزارش شده است و جهت تعیین ارقام و ژنوتیپ‌های متحمل و درک سازوکارهای تحمل باید مورد مطالعه قرار گیرند. تحقیقات در مورد تحمل تنش غرقابی در گندم، عمدتاً بر درک پاسخ‌های ساختاری، مورفولوژیکی، آناتومیکی، بیوشیمیایی و متابولیک به کمبود اکسیژن در بافت‌های گیاهی متمرکز شده است (Boru et al., 2001; Herzog et al., 2016). مکانیسم‌های فیزیولوژیکی متنوعی برای تحمل تنش غرقابی وجود دارد و می‌توان آن‌ها را به صفات فنولوژی، مورفولوژی، آناتومی، متابولیسم شامل کاتابولیسم بی‌هوازی و تحمل آنوکسی، تغذیه و باسازی و جبران آسیب پس از تنش غرقابی برای گندم دسته بندی کرد، تنوع ژنتیکی برای تحمل تنش غرقابی در گندم وجود دارد، اما به نظر می‌رسد هنوز از این پتانسیل به طور کامل استفاده نشده است (Setter and Waters, 2003). به طور سنتی، اصلاح گیاهان برای تحمل تنش غرقابی بر اساس ارزیابی میدانی طیف وسیعی از خصوصیات زراعی و مورفولوژیکی انجام شده است، حرکت به سمت رویکردهای فیزیولوژیکی با هدف قرار دادن مکانیسم‌های سلولی خاص از جمله تحمل گیاهان به فیتوتوکسین‌ها و پایداری ساختار و عملکرد غشای سلولی الزامی است (Shabala, 2011). گزارش‌های بسیاری در مورد آسیب ناشی از تنش غرقابی به گندم وجود دارد (Soltanzadeh et al., 2012).

با توجه به اهمیت راهبردی گندم در تأمین امنیت غذایی و داشتن بیشترین سطح کشت در ایران و جهان، و همچنین آسیب‌های ناشی از تنش غرقابی که هرساله به این محصول ارزشمند وارد می‌شود. علاوه بر استفاده از راه‌کارها و ابزارهای کاهش میزان تنش در مزارع، پی بردن به مکانسیم‌های آسیب تنش غرقابی به گندم و تعیین ارقام متحمل جهت توسعه کشت آن‌ها در مناطق مستعد این تنش، می‌تواند جهت افزایش بهره‌وری و پیشبرد اهداف کشاورزی پایدار مفید واقع گردد. این پژوهش به منظور شناسایی ارقام و ژنوتیپ‌های متحمل به تنش غرقابی در مرحله سه برگی، برای استفاده از ظرفیت این ارقام و درک برخی صفات مؤثر در ایجاد تحمل جهت کمک به فعالیت‌های به‌نژادی در آینده، طراحی و اجرا شد.

در یک مطالعه ده رقم گندم پاییزه ایرانی در مرحله جوانه زنی به مدت چهار روز تحت تنش غرقابی قرار داده شد و کاهش ۹۵ درصدی ریشه اولیه را مشاهده گردید، همچنین این ارقام را به مدت ۴ روز در اواخر پنجه زنی و اوایل ساقه دهی تحت تنش غرقابی قرار داده شد و گزارش گردید که محتوای کلروفیل a و b و طول ریشه کاهش می‌یابد، این آزمایش را در مرحله گلدهی (آنتسیس) نیز انجام و مشاهده شد که تنش غرقابی منجر به کاهش عملکرد دانه می‌شود ولی در بین ارقام تفاوت وجود داشت. در مجموع پاسخ این ارقام گندم زمستانه به تنش غرقابی در سه آزمایش متفاوت بود (Ghobadi, 2017). در پژوهش دیگری ۱۵ رقم گندم نان سه هفته قبل از گلدهی تحت تنش غرقابی قرار گرفتند و مشاهده شد در مورد صفات عملکرد، شاخص برداشت و پروتئین دانه در بین ارقام تفاوت وجود دارد (Uddin et al., 2019).

بروز چند دوره کوتاه غرقابی در طول رشد رویشی (در مرحله هفت برگی و نه برگی و شروع خوشه دهی) در گندم می‌تواند سبب القای تحمل به تنش غرقابی در طول دوره رشد زایشی (گلدهی و پس از آن) شود که عمدتا به دلیل افزایش سرعت فتوسنتز خالص، هدایت روزنه‌ای، تعرق و حفظ سطوح بالای عدد اسپد (کلروفیل) و افزایش کارآیی انرژی نور جذب شده در گیاهان تنش یافته و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان نظیر سوپر اکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز بود، که منجر به بهبود قابل توجهی در افزایش تجمع ماده خشک و عملکرد دانه می‌شود (Li et al., 2017).

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در مزرعه آزمایشی گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز به صورت اسپلیت پلات و در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار اجرا شد. اعمال تنش در مرحله سه برگی (هنگامی که حداقل در نیمی از بوته‌ها تشکیل لیگول در برگ سوم تکمیل شد) و در سه سطح شاهد (بدون تنش غرقابی)، تنش ملایم (تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت) و تنش شدید (تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت) به عنوان فاکتور اصلی در نظر گرفته شد. برای اعمال تنش غرقابی گلدان ها در هر کرت اصلی به وسیله پلاستیک‌های ضخیم ساختمانی و چسب‌های پنج سانتی متری به صورت کامل عایق شده و سطح آب در طی مدت زمان اعمال تنش حدود ۵ ساتی‌متر بالاتر از سطح خاک حفظ شد. ارقام و ژنوتیپ‌ها نیز به عنوان فاکتور فرعی لحاظ شدند. کشت به صورت گلدانی و در فضای باز درون گلدان های پلاستیکی با عمق ۴۰ سانتی‌متر، قطر ۲۲ سانتی متر، وزن نهایی حدود ۱۰ کیلوگرم و با محاسبه تراکم ۵۵۰ بوته در متر مربع (۲۱ بوته در هر گلدان) انجام شد. بذور از مرکز تحقیقات کشاورزی اهواز تهیه گردید. گلدان‌ها با خاک تشکیل شده از یک سوم شن، یک سوم خاک زراعی و یک سوم کود دامی پوسیده پر شدند. جهت اندازه‌گیری ماده خشک اندام هوایی دو هفته پس از اتمام تنش غرقابی بوته‌ها از هر واحد آزمایشی (گلدان) برداشت و به مدت ۴۸ ساعت درون آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد نگه‌داری شدند.

جهت اندازه‌گیری صفات غلظت کلرفیل a وb، محتوی کارتنوئید، غلظت مالون دی آلدئید، پروتئین محلول برگ و آنزیم‌های آنتی اکسیدان از جمله سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز نمونه برداری در ساعت پایانی تنش و از برگ سوم (آخرین برگ توسعه یافته) انجام شد. جهت اندازه-گیری میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی از روش Lichtenthaler, (1987) استفاده گردید. محاسبه فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدان به صورت فعالیت ویژه این آنزیم‌ها در واحد پروتئین محلول برگ بود، جهت اندازه‌گیری میزان پروتئین‌های محلول برگ پس از تهیه عصاره گیاهی (آنزیمی) از روش Lowry et al. (1951) استفاده شد. جهت تعیین فعالیت آنزیم کاتالاز از روش Beers and Sizer (1952)، آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز Lowry et al. (1951) و پراکسیداز از روش Nakano and Asada (1981) استفاده شد.

برای اندازه گیری غلظت مالون دی‌آلدئید نیز مطابق روش استاندارد ابتدا نیم گرم نمونه برگ با استفاده از نیتروژن مایع در هاون پودر شد و پس از افزودن پنج میلی لیتر بافر پتاسیم فسفات ۵۰ میلی مولار به مدت ۳۰ دقیقه و با سرعت ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفیوژ شد. سپس یک میلی لیتر از محلول جدا و یک میلی لیتر محلول نیم درصد اسید تیوباربیتوریک به آن افزوده و به مدت ۳۰ دقیقه در حمام آب داغ با دمای ۹۵ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد، پس از آن برای توقف واکنش به مدت ۳۰ دقیقه در حمام یخ با دمای درجه سانتی‌گراد نگه داری شد. سپس میزان جذب به وسیله دستگاه اسپکتروفتومتر UV-VIS در دو طول موج ۵۳۲ نانومتر و ۶۰۰ نانومتر اندازه گیری شد. جذب در طول موج دوم ناخالص می‌باشد که از جذب در طول موج اول کم شد، در محاسبه مقدار مالون‌دی-آلدئید ضریب خاموشی نیز $155\ mM^{-1}cm^{-1}$ لحاظ گردید (Valentovic et al., 2006).

آنالیز داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS و رسم نمودارها با استفاده از نرم‌افزار Excel انجام شد.

در این پژوهش از ۱۱ رقم و ۱۰ ژنوتیپ زودرس بهاره و مناسب برای کشت در شرایط آب و هوایی خوزستان استفاده شد. برای کشت سال اول بذور از مرکز تحقیقات کشاورزی اهواز تهیه شد، و برای کشت سال دوم نیز از دانه‌های برداشت شده از تیمار شاهد کشت سال اول استفاده گردید. نام ارقام و ژنوتیپ‌های مورد استفاده در این پژوهش به ترتیب عبارتند از: ۱- مهرگان، ۲- چمران، ۳- چمران۲، ۴- سیروان، ۵- سارنگ، ۶- تیرگان، ۷- ستاره، ۸- برات، ۹- نارین، ۱۰- افلاک، ۱۱- خلیل، ۱۲- dh 8618، ۱۳- ms 9015، ۱۴- ms 9114، ۱۵- ms 925، ۱۶- ms 928، ۱۷- ms 9219، ۱۸- ms 933، ۱۹- ms 936، ۲۰- ms 9314، ۲۱- ms 9316.

در دو دهه اخیر ارقام چمران و چمران ۲ در اکثر مزارع گندم استان خوزستان کشت می‌شدند ولی طی سالهای اخیر با رقم مهرگان جایگزین شده‌اند. در حال حاضر رقم مهرگان بیشترین سطح زیر کشت گندم در استان را به خود اختصاص داده است. از خصوصیات این رقم می‌توان به مقاومت نسبت به بیماری‌های قارچی، مقاومت به ریزش، تحمل بالا در برابر گرمای آخر فصل، مقاومت به خوابیدگی، پتانسیل بالای عملکرد، درصد پروتئین بالای دانه (۱۳/۸ درصد) و کیفیت

بالای نانوایی آرد حاصل از آن اشاره کرد. آمار دقیقی از سطح زیر کشت رقم مهرگان در استان وجود ندارد ولی احتمالا بیش از ۸۰ درصد می‌باشد.

رقم سیروان نیز یک رقم جدید به حساب می‌آید که در شرایط تنش خشکی از عملکرد بهتری نسبت به سایر ارقام برخورداراست و کیفیت نانوایی خوبی نیز دارد، این رقم برای کشت در مزارع مواجه با تنش رطوبتی آخر فصل توصیه می‌شود. ارقام سارنگ، نارین، تیرگان و ستاره نیز اخیرا معرفی شده‌اند.

ارقام برات، خلیل و افلاک نیز در سایر استان‌های جنوبی کشور در سطح وسیع کشت می‌شوند و برای کشت در استان خوزستان نیز مناسب به نظر می‌رسند. ژنوتیپ‌های مورد استفاده نیز اغلب حاصل آمیزش ارقام تجاری داخلی و خارجی، لاین‌های امید بخش خارجی و داخلی و ارقام بومی قدیمی می‌باشند، که چند مرحله انتخاب و خالص سازی روی آن‌ها اجرا شده است. نتایج آزمون خاک (جدول ۱) و شرایط آب و هوایی منطقه در دوره آزمایش (جدول ۲) در ادامه ارائه شده‌اند.

نتایج و بحث

ماده خشک

تنش غرقابی ملایم منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد ماده خشک اندام هوایی در تمامی ارقام و ژنوتیپ‌ها شد، تنش غرقابی شدید نیز باعث کاهش معنی‌دار ماده خشک در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها نسبت به شاهد و تنش ملایم شد، ولی این کاهش در ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف به یک میزان نبود. رقم افلاک و ژنوتیپ ms 93-14 کم‌ترین کاهش در ماده خشک را داشتند ولی عملکرد ماده خشک آن‌ها در شرایط بدون تنش در مقایسه با سایر ارقام بسیار پایین بود. ارقام و ژنوتیپ‌های دارای عملکرد بالا در شرایط بدون تنش، پس از اعمال تنش غرقابی دچار کاهش عملکرد ماده خشک بیشتری شدند، ولی به نظر می‌رسد این یک نکته منفی برای آن‌ها به حساب نمی‌آید، به عنوان مثال رقم مهرگان با وجود کاهش شدید عملکرد ماده خشک در مواجه با تنش غرقابی، در همه تیمارها به صورت معنی‌داری دارای عملکرد ماده خشک بیشتری نسبت به سایر ارقام و ژنوتیپ‌ها بود. ارقام سارنگ و نارین در شرایط تنش غرقابی به مدت ۴۸ ساعت دچار کاهش عملکرد ناچیزی شدند (به ترتیب با ۱۲ و ۸ درصد کاهش) و در شرایط بدون تنش هم دارای عملکرد ماده‌خشک قابل قبولی بودند (به ترتیب با ۶/۷ و ۸/۲ تن ماده‌خشک در هکتار)، ژنوتیپ ms 93-16 نیز شرایط مشابهی داشت. رقم چمران ۲ در کنار ژنوتیپ‌های ms 92-5 و ms 93-6 (با ۲/۷ تن در هکتار) دارای کم‌ترین عملکرد ماده خشک در شرایط تنش غرقابی به مدت ۱۲۰ ساعت بودند (شکل ۱).

کاهش معنی‌دار ماده خشک بر اثر تنش غرقابی در مرحله سه برگی در آزمایشات دیگری نیز مشاهده شده است. در یک آزمایش گلدانی بر روی دو رقم گندم نان ورییناک و چمران، و گندم دوروم یاواروس در اهواز، اعمال تنش غرقابی به مدت ده روز در مرحله سه برگی منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک اندام هوای شد، پس از رفع تنش نیز گیاهان نتوانستند آسیب‌های ناشی از این تنش را جبران کنند (Ghobadi et al., 2006). دوره کوتاه سه روزه تنش غرقابی نیز منجر به کاهش معنی‌دار ماده خشک در گیاهچه‌های سه هفته‌ای گندم شد (Malik, 2002).

Table 1. Selected physical and chemical properties of soil

Texture	K (ppm)	P (ppm)	N (%)	pH	EC ($ds\ m^{-1}$)
Sandy loam	44	17	0.111	7.5	2.54

Table 2. Metterological statics of Ahvaz Research Station during the experiment in 2020-2021

Month	December	January	February
Mean of max monthly temperatures (ºC)	20.7	20.3	22.4
Mean of min monthly temperatures (ºC)	11.7	6.2	8.2
Monthly precipitation (mm)	81.6	6.3	10.6
Minimum humidity (%)	65.7	47.6	36.1

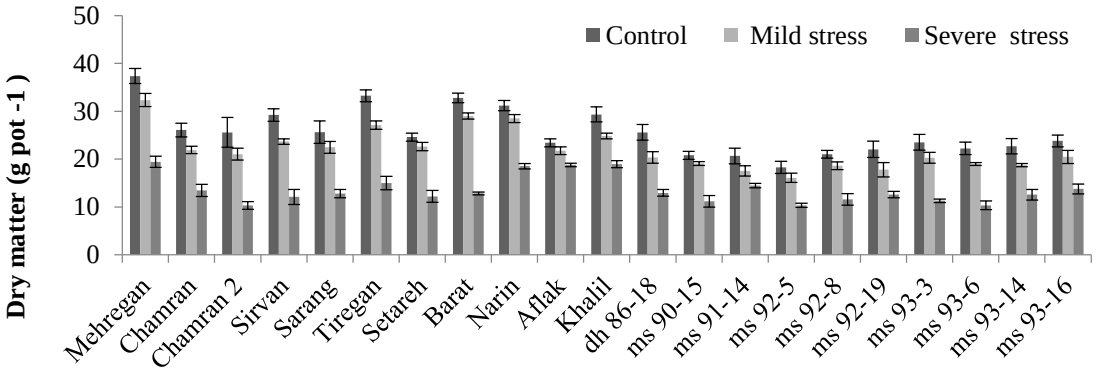


Figure 1. Effect of severe and mild waterlogging stress on Shoot system dry matter in 21 cultivars and genotypes of bread wheat at the three-leaf stage.

غلظت کلروفیل a و b

اعمال تنش غرقابی منجر به آسیب و کاهش غلظت کلروفیل a و b شد ولی این آسیب در مورد غلظت کلروفیل b بیش‌تر بود و تفاوت بین این دو در تنش غرقابی ملایم نمایان‌تر بود. بدین صورت که تنش غرقابی شدید منجر به کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل a و b نسبت به شرایط بدون تنش و تنش غرقابی ملایم، در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها شد. تنش غرقابی ملایم نیز فقط باعث کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل a در ژنوتیپ ms 93-6 شد، ولی تنش ملایم غرقابی منجر به کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل b در ارقام سارنگ و مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 گردید. ژنوتیپ ms 93-16 توانست تنش غرقابی ملایم را بدون کاهش معنی‌دار غلظت کلروفیل a و b، و تنش غرقابی شدید را با کم‌ترین کاهش نسبت به سایرین پشت سر بگذارد (شکل ۲ و ۳).

تعیین میزان سرعت فتوسنتز گیاهان بر عهده دارند و تنش غرقابی از طریق تنش اکسیداتیو می‌تواند منجر به کاهش غلظت این رنگدانه‌ها بشود. گیاهی که بتواند غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی خود را در طی وقوع تنش غرقابی بهتر حفظ کند، به احتمال زیاد از تحمل بیش‌تری نسبت به این تنش برخوردار خواهد بود. عوامل بسیاری به حفظ غلظت مناسب رنگدانه‌های فتوسنتزی کمک می‌کنند، که مهم‌ترین آن‌ها میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان است. در آزمایشات متعددی بر روی گندم و سایر گیاهان کاهش غلظت کلروفیل a و b بر اثر تنش غرقابی در مراحل مختلف رشدی گزارش شده است. از جمله آن‌ها می‌توان به کاهش غلظت کلروفیل a و b در ده رقم گندم بر اثر تنش غرقابی به مدت چهار روز در مرحله پنجه‌زنی اشاره کرد (Ghobadi, 2017).

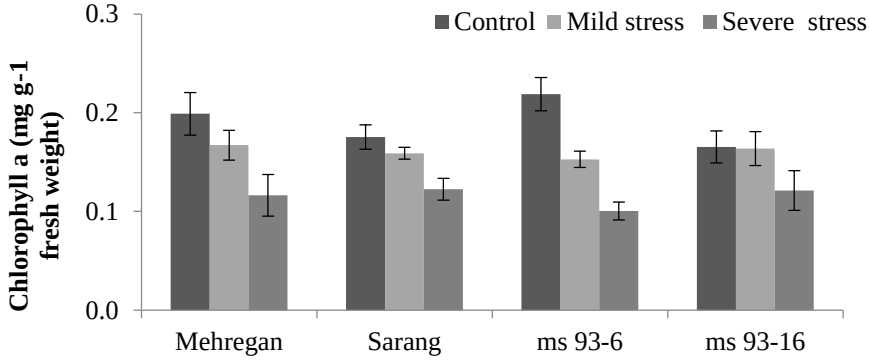


Figure 2. Effect of severe and mild waterlogging stress on concentration of chlorophyll a in bread wheat at the three-leaf stage.

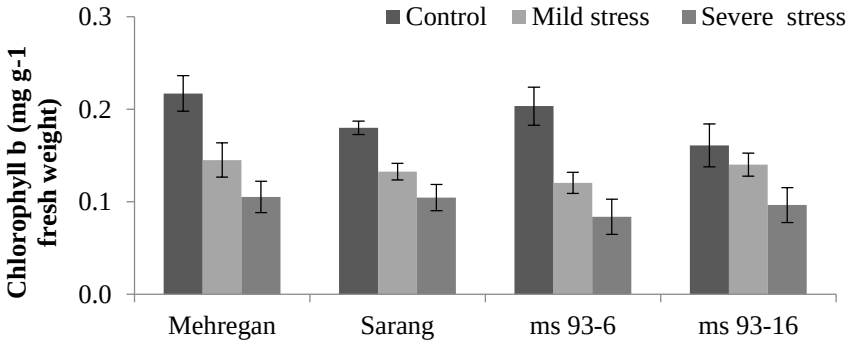


Figure 3. Effect of severe and mild waterlogging stress on concentration of chlorophyll b in bread wheat at the three-leaf stage.

محتوی کارتنوئید

تنش غرقابی در هر دو سطح منجر به کاهش معنی‌دار غلظت کارتنوئید نسبت به شرایط بدون تنش غرقابی شد، در ژنوتیپ ms 93-6 بین تنش شدید و ملایم غرقابی نیز اختلاف معنی‌دار مشاهده شد (شکل ۴). در آزمایشات دیگری نیز کاهش محتوی کارتنوئید در گندم، دیگر غلات ، ماش و سایر گیاهان زراعی بر اثر تنش غرقابی گزارش شده است (Fazeli et al., 2022). در پژوهشی ۲۴ رقم گندم نان با استفاده از روش تزریق گاز و در مرحله سه برگی و به مدت ۱۲۰ ساعت تحت تنش غرقابی (فقدان اکسیژن) قرار گرفتند، کاهش ۲۹ درصدی محتوی کارتنوئید، و به ترتیب کاهش ۱۳ و ۲۸ درصدی در غلظت کلروفیل a و b مشاهده شد، و حساسیت شدیدتر کلروفیل a نسبت به کلروفیل b در برابر تنش غرقابی نمایان گردید، تنش اکسیداتیو ناشی از تنش غرقابی مهم‌ترین دلیل آسیب به رنگدانه‌های فتوسنتزی است، بدین صورت که گونه‌های فعال اکسیژن باعث آسیب به این رنگدانه‌ها می‌شوند، بنابراین گیاهی که بتواند به شکل موثرتری از رنگدانه‌های فتوسنتزی در برابر این عوامل آسیب‌زا حفاظت نماید احتمالا از تحمل بهتری نسبت به تنش غرقابی برخوردار خواهد بود. در این پژوهش ماده خشک اندام هوایی و ریشه و سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای نیز به صورت معنی‌داری در اثر تنش غرقابی کاهش یافت، که نشان از در هم تنیدگی این صفات دارد (Tiryakioglu et al., 2015).

فعالیت ویژه آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز

تفاوت معنی‌داری بین شرایط بدون تنش غرقابی و تنش غرقابی ملایم وجود نداشت، ولی تنش غرقابی شدید منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت ویژه آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در ارقام سارنگ و مهرگان و ژنوتیپ ms 93-16، نسبت به تنش غرقابی ملایم و شرایط بدون تنش غرقابی شد ولی این افزایش در ژنوتیپ ms 93-6 معنی‌دار نبود. شاید یکی از دلایل حساسیت بیشتر این ژنوتیپ در برابر تنش غرقابی همین بوده باشد (شکل ۵).

تشکیل سریع گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر علاوه بر این‌که منجر به آسیب سلولی می‌شود باعث القای واکنش‌های حفاظتی نیز می‌گردد. سوپر اکسید یکی از این گونه‌های فعال اکسیژن است که پاک‌سازی آن توسط سوپر اکسید دیسموتاز که یک آنزیم بالا دستی به شمار می‌رود شروع می‌گردد، تبدیل سوپراکسید به پراکسید هیدروژن توسط آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز کاتالیز می‌شود و منجر به افزایش ده هزار برابری سرعت این واکنش نسبت به حالت خود به خودی می‌شود. این آنزیم در همه‌ی موجودات زنده هوازی و در تمام اجزای زیر سلولی حساس به تنش اکسیداتیو یافت می‌شود (Bowler et al., 1992).

گونه‌های متنوعی از آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در موجودات زنده مختلف شناسایی و ثبت شده است (Bannister et al., 1987)، بیان ژن‌های کد کننده انواع مختلف آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز پس از تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن در اثر تنش‌های محیطی تحریک شده و افزایش می‌یابد و بدین

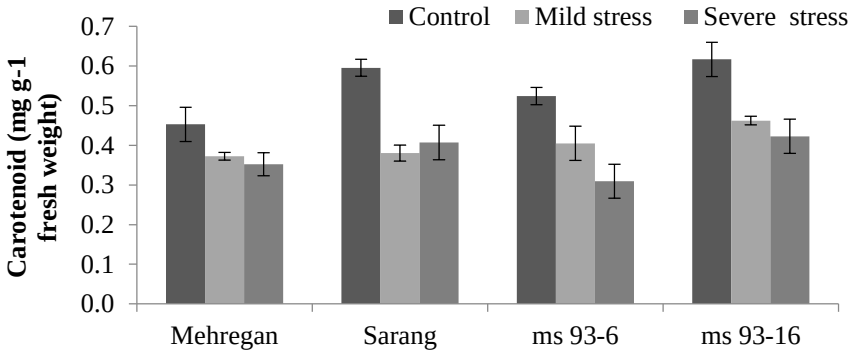


Figure 4. Effect of severe and mild waterlogging stress on concentration of carotenoid in bread wheat at the three-leaf stage.

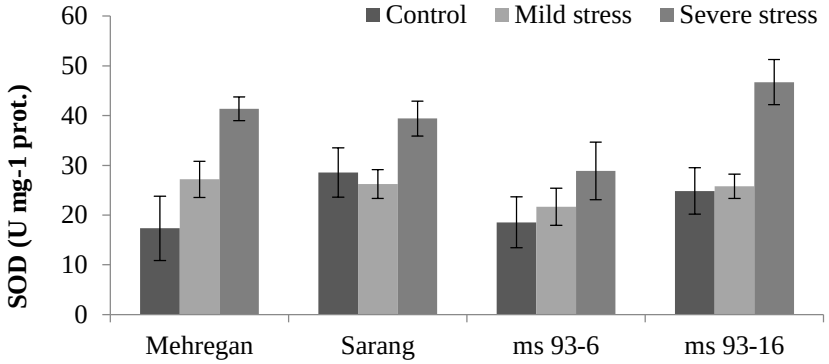


Figure 5. Effect of severe and mild waterlogging stress on superoxide dismutase enzyme specific activity of bread wheat at the three-leaf stage.

صورت واکنش مناسب به این تنش‌ها داده می‌شود، در پژوهشی بر روی گیاه ذرت افزایش قابل توجهی در بیان این ژن‌ها پس از اعمال هفت روز تنش غرقابی مشاهده شد که در پی افزایش پراکسید هیدروژن و سوپر اکسید در برگ‌های این گیاه بود، البته تجمع بیش از حد سوپر اکسید به علت کاهش فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز نیز گزارش شده است (Yan et al., 1996).

فعالیت ویژه آنزیم پراکسیداز

در همه ارقام و ژنوتیپ‌ها تنش شدید منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت ویژه آنزیم پراکسیداز نسبت به شرایط بدون تنش و تنش ملایم شد، ولی تفاوت معنی‌داری بین شرایط بدون تنش و تنش ملایم وجود نداشت (شکل ۶). سطح پراکسید هیدروژن درون سلول‌ها، توسط طیف گسترده‌ای از آنزیم‌ها کنترل می‌شود که مهمترین آن‌ها، آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز می‌باشند (Willekens et al., 1995). سازگاری به تنش غرقابی حداقل تا حدودی، به فعالیت آنزیم پراکسیداز وابسته است (Amora et al., 2000).

در همه ارقام مورد بررسی فقط تنش شدید توانست منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم پراکسیداز شود، ولی در مورد کاتالاز در ارقام متحمل تنش ملایم نیز منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز شد. بنابراین به نظر می‌رسد ارقام متحمل جهت حفظ انرژی و منابع پروتئینی خود در شرایط تنش غرقابی ملایم فقط فعالیت آنزیم کاتالاز را افزایش می‌دهند و در شرایط تنش شدید فعالیت هر دو آنزیم کاتالاز و پراکسیداز را در جهت مقابله بهتر با تنش اکسیداتیو در پیش می‌گیرند. دلیل دیگر این پدیده نیز می‌تواند این باشد که القا و بیان ژن‌های کد کننده آنزیم پراکسیداز به زمان بیش‌تر و سطوح بالاتر غلظت گونه‌های واکنشگر اکسیژن نیاز دارد.

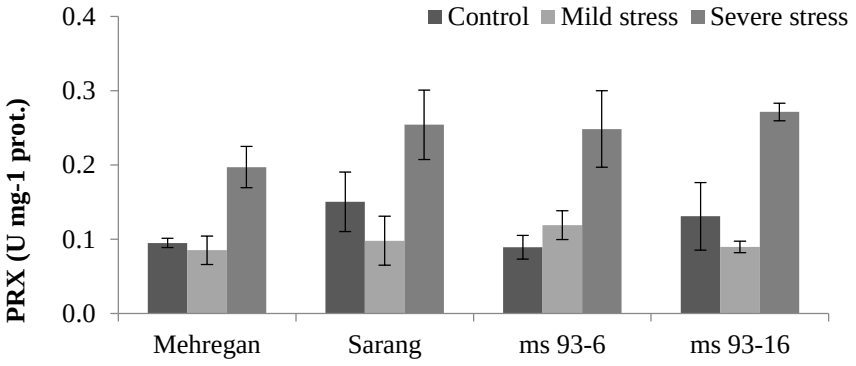


Figure 6. Effect of severe and mild waterlogging stress on peroxidase enzyme specific activity of bread wheat at the three-leaf stage.

فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز

در رقم مهرگان تنش شدید منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز شد گیاهان شاهد و تنش ملایم شد، ولی بین گیاهان شاهد و تنش ملایم تفاوت معنی داری وجود نداشت. در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-6 نیز هر دو سطح تنش باعث افزایش معنی‌دار فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز شد، ولی بین تنش شدید و ملایم تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. اختلاف بین گیاهان شاهد و گیاهان تحت تنش در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-6 بسیار بیش‌تر از رقم مهرگان بود. این امر می‌تواند یکی از دلایل تحمل بیش‌تر نسبت به تنش غرقابی باشد (شکل ۷).

در ژنوتیپ ms 93-6 هر چند تنش غرقابی منجر به افزایش فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز شد ولی این افزایش معنی‌دار نبود. به نظر می‌رسد این ژنوتیپ فاقد توان واکنش مناسب در برابر تنش غرقابی و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در برابر این تنش باشد، دلایل بسیار مختلفی برای این امر محتمل است، ولی شاید مهم‌ترین دلیل آن عدم وجود سیگنالینگ موثر در درک تنش غرقابی و پاسخ سریع و القای بیان ژن‌های کد کننده آنزیم کاتالاز و دیگرآنزیم‌های آنتی اکسیدان باشد. این امر در نهایت منجر به آسیب شدیدتر غشای سلولی و اندامک‌های سلول‌ها در برابر گونه‌های فعال اکسیژن خواهد شد. یکی از شاخص‌های سنجش میزان این آسیب‌ها محتوی مالون دی آدئید است که در ادامه به آن پرداخته خواهد شد. تنش غرقابی منجر به افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز شد، ولی این افزایش نتوانست مانع از کاهش عملکرد ماده خشک شود. البته افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 به صورت معنی‌داری بیش از رقم مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 بود که منجر به کاهش کم‌تر عملکرد ماده خشک رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 در مقایسه با رقم مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 شد.

همانطور که در مطالب گذشته ذکر گردید، میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان نقش عمده‌ای در تعیین میزان تحمل تنش غرقابی ایفا می‌نمایند، که از جمله می‌توان به حفظ غلظت مناسب رنگدانه‌های فتوسنتزی، اسیدهای نوکلئوتید، ساختار غشای سلولی و سایر اندام‌های سلولی اشاره کرد، که عمدتا به دلیل نقش این آنزیم‌ها در پاکسازی گونه‌های فعال اکسیژن مرتبط است، به صورتی که در اکثر موارد گیاهانی که میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در آن‌ها بیش‌تر باشد از تحمل بیش‌تری در برابر تنش غرقابی برخوردار خواهند بود. این پدیده در مورد سایر تنش‌ها در گیاهان مختلف نیز مشاهده شده و به طور ویژه در مورد تنش غرقابی در گندم نیز گزارش شده است، به صورتی که مشاهده شده است، چند دوره کوتاه غرقابی در طول دوره رشد رویشی، باعث القای تحمل به تنش غرقابی در طول دوره رشد زایشی از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان، از جمله سوپر اکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز شود، که در نهایت منجر به بهبود عملکرد ماده خشک و عملکرد دانه می‌شود در شرایط تنش غرقابی، نسبت به گیاهانی که چنین تیماری بر روی آن‌ها اعمال نشده شود. سلول‌ها همچنین ممکن است توسط گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) آسیب ببینند، بنابراین هنگامی که خاک در معرض غرقابی قرار دارد، به طور کلی حتی کمبود اکسیژن بدون سایر تغییرات شیمیایی خاک می‌تواند منجر به تنش شدید در ریشه گونه‌های خشکی‌زی، مانند

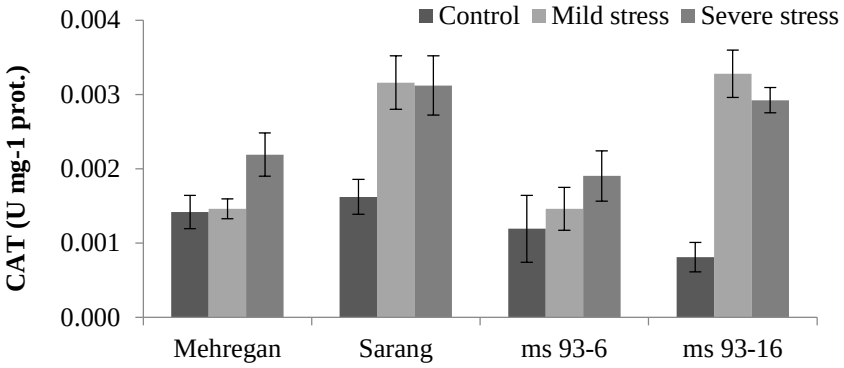


Figure 7. Effect of severe and mild waterlogging stress on catalase enzyme specific activity of bread wheat at the three-leaf stage.

گندم شود و برای اندام هوایی نیز آسیب‌زا خواهد بود (Blokhina et al., 2003).

محتوی مالون دی‌آلدئید

در ارقام سارنگ و مهرگان و ژنوتیپ ms 93-16 تفاوت معنی‌داری بین تنش ملایم و گیاهان شاهد وجود نداشت ولی تنش شدید منجر به افزایش معنی‌دار غلظت مالون دی آلدئید شد. در ژنوتیپ ms 93-6 تنش ملایم منجر به افزایش معنی‌دار غلظت مالون دی آلدئید نسبت به شرایط بدون تنش شد و تنش غرقابی شدید نیز باعث افزایش معنی‌دار غلظت مالون دی آلدئید نسبت به شرایط بدون تنش و تنش ملایم شد (شکل ۸). این نتایج بیانگر آسیب بسیار بیش‌تر تنش اکسیداتیو ناشی از تنش غرقابی به غشای سلولی ژنوتیپ ms 93-6 نسبت به ارقام سارنگ و مهرگان و ژنوتیپ ms 93-16 می‌باشد. با مقایسه فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در ارقام و ژنوتیپ‌های مورد بررسی مشاهده می‌شود، ژنوتیپ ms 93-6 از نظر فعالیت ویژه آنزیم‌های سوپر اکسید دیسموتاز و کاتالاز نسبت به بقیه در سطح پایین‌تری قرار داشت، این اطلاعات کمک شایانی به درک بهتر حساسیت بالای این ژنوتیپ نسبت به تنش غرقابی می‌کند. زیرا با وقوع تنش اکسیداتیو، سوپر اکسید (یکی از گونه‌های فعال اکسیژن) به وجود می‌آید، آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز این مولکول را تجزیه می‌کند، پراکسید هیدروژن یکی از محصولات فرعی این واکنش است، که توسط آنزیم کاتالاز (و دیگر آنزیم‌ها) به آب و اکسیژن تجزیه می‌شود.

به نظر می‌رسد این فرآیند به اندازه‌ای که مانع از آسیب به غشاهای سلولی شود نیست، و این امر در ژنوتیپ ms 93-6 به مراتب مشهودتر بود. آسیب به غشاهای سلولی منجر به اختلال در عملکرد سلول‌ها و در نهایت کاهش شدیدتر عملکرد ماده خشک شده است. البته گونه‌های فعال اکسیژن به دیگر اجزای سلولی از جمله رنگدانه‌های فتوسنتزی نیز خسارت وارد می‌سازد، و این خسارات نیز از دیگر دلایل کاهش عملکرد ماده خشک است، که با صفات غلظت کلروفیل‌های a و b هم‌خوانی داشت، زیرا در مورد این صفات نیز ژنوتیپ ms 93-6 کاهش بیش‌تری از خود نشان داد. تنش‌های غیر زیستی از جمله تنش غرقابی باعث ایجاد و تشدید تنش اکسیداتیو در گندم می‌شوند که منجر به آسیب‌های فراوانی می‌شود، البته این گیاه در برابر تنش بی دفاع نیست و عمدتاً با استفاده از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، تا حدودی توانایی مقابله با آن را دارد (Bali and Sidhu, 2019). مشاهده شده تنش غرقابی در مرحله گلدهی می‌تواند باعث افزایش معنی‌دار فعالیت طیف وسیعی از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گندم نان شود. افزایش فعالیت این آنزیم‌ها در پی افزایش بیان ژن‌های کد کننده این آنزیم‌ها رخ می‌دهد، که توسط میزان غلظت پراکسید هیدروژن، سوپر اکسید و مالون دی آلدئید کنترل می‌شود و هر چه میزان این مواد به ویژه پراکسید هیدروژن بیش‌تر شود بیان این ژن‌ها نیز افزایش می‌یابد (Li et al., 2011). البته مواد بسیار متنوعی از جمله نیتریک اکسید نیز توانایی القای بیان ژن‌های کد کننده آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان را دارند (Ozcubuknu et al., 2014).

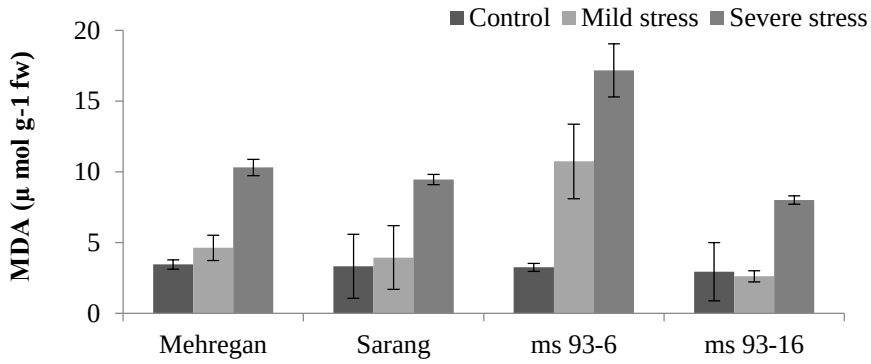


Figure 8. Effect of severe and mild waterlogging stress on concentration of malondialdehyde in bread wheat at the three-leaf stage.

نتیجه‌گیری

تنش غرقابی منجر به کاهش غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی شد و این کاهش در رقم مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 بیش‌تر بود، این تنش همچنین باعث افزایش غلظت مالون دی آلدئید شد که این افزایش نیز در رقم مهرگان و به ویژه ژنوتیپ ms 93-6 شدیدتر بود. تنش غرقابی منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان نیز گردید و این افزایش در رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 بیش‌تر بود. بنابراین رقم سارنگ و ژنوتیپ ms 93-16 به دلیل افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در اثر اعمال تنش غرقابی، با آسیب کمتری به رنگدانه‌های فتوسنتزی و ساختار غشای سلولی دوره تنش را پشت سر گذاشته و درصد کاهش پایین‌تری از ماده خشک اندام هوایی را نشان دادند، در مورد رقم مهرگان و ژنوتیپ ms 93-6 عکس این قضیه صادق بود. البته رقم مهرگان با وجود کاهش شدید ماده خشک اندام هوایی در مواجه با تنش غرقابی به دلیل پتانسیل عملکرد بالا، در هر سه سطح تنش دارای بیش‌ترین ماده خشک نسبت به سایر ارقام و ژنوتیپ‌ها بود.

سپاس‌گزاری

نویسندگان مقاله از مرکز تحقیقات کشاورزی اهواز بابت در اختیار قرار دادن بذور، از معاونت پژوهشی دانشگاه شهید چمران اهواز به جهت تأمین هزینه‌های آزمایش و همچنین تمامی کارکنان گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی تشکر و قدردانی می‌نمایند.

References

Amora, Y., Chevion, M., & Levine, A. (2000). Anoxia pretreatment protects soybean cells against H_2O-induced cell death: possible involvement of peroxidases and of alternative oxidase. *FEBS Letters*, 477, 175-180.

Bali, A.S., & Sidhu, G.P.S. (2019). Abiotic Stress-Induced Oxidative Stress in Wheat. *Wheat Production in Changing Environments*, 225-239.

Bannister, J.V., Bannister, W.H., & Rotilio, G. (1987). Aspects of the structure, function and applications of superoxide dismutase. *Critical Reviews in Biochemistry*, 22, 111–180.

Beers, R.F., & Sizer, I. (1952). A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen by catalase. *J. Biochem*, 195, 133-140.

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

Boru, G., van Ginkel, M., Kronstad, W.E., & Boersma, L. (2001). Expression and inheritance of tolerance to waterlogging stress in wheat. *Euphytica*, 117, 91-98.

Bowler, C., Van Montagu, M., & Inze, D. (1992). Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43, 83-116.

Fazeli, S.B., Rahnama, A., & Hassibi, P. (2022). Effect of waterlogging stress on yield and some physiological characteristics of two mungbean cultivars under Ahvaz climatic conditions. *Plant productions*, 45(1), 95-108.

Ghobadi, M.E., Ghobadi, M., & Zebarjadi, A. (2017). Effect of waterlogging at different growth stages on some morphological traits of wheat varieties. *International Journal of Biometeorology,* 61(4), 635-645.

Ghobadi, M.E., Nadian, H., Bakhshandeh, A., Fathi, G., & Ghobadi, M. (2006). Investigating root growth, biological and grain yield in wheat genotypes under waterlogging stress in different stages of growth. *Seed and Plant Journal*, 22(4), 513-27. [In Persian]

Herzog, M., Striker, G.G., Colmer, T.D., & Pedersen, O. (2016). Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat – a review of root and shoot physiology. *Plant, Cell and Environment*, 39, 1068-1086.

Jackson, M.B., & Colmer, T.D. (2005). Response and Adaptation by Plants to Flooding Stress. *Annals of Botany*, 96(4), 501-505.

Li, C., Jiang, D., Wollenweber, B., Li, Y., Dai, T., & Cao, W. (2011). Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. *Plant Science,* 180(5), 672-678.

Lichtenthaler, H.K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol*, 148, 350-382.

Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L., & Randall, R.J. (1951). Protein measurement with the Folin Phenol Reagent. *Journal of Biological Chemistry,* 193, 65-275.

Malik, A.I., Colmer, T.D., Lambers, H., Setter, T.L., & Schortemeyer, M. (2002). Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New Phytologist*, 153(2), 225-236.

Musgrave, M.E. (1994). Waterlogging effects on yield and photosynthesis in eight winter wheat cultivars. *Crop Science,* 34, 1314-1318.

Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22(5), 867-880.

Ozcubuknu, S., Ergun, N., & Ilhan, E. (2014). Waterlogging and nitric oxide induce gene expression and increase antioxidant enzyme activity in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Biologica Hungarica*, 65(1), 47-60.

Pierdomenico, P., William, A., Laurentius, A., & Voesenek, C.J. (2011). Plants and flooding stress. *New phytologist,* 190, 269-273.

Setter, T.L., & Waters, I. (2003). Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil,* 253, 1-34.

Shabala, S. (2011). Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. *New Phytologist*, 190, 289-298.

Soltanzadeh, M., Lak, S., Lakzadeh, I., & Ghohari, M. (2012). Evaluation of Waterlogging Tolerance of Wheat (Triticum aestivum L.) Genotypes in Stem Elongation Stage Using Waterlogging Stress Tolerance and Sensitive Indices. *Plant productions*, 35(1), 117-128.

Tiryakioglu, M., Karanlik, S., & Arslan, M. (2015). Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress. *Turkish Jornal of Agriculture and Forestry*, 39, 807-816.

Trnka, M., Rotter, R.P., Ruiz-Ramos, M., Kersebaum, K.C., Olesen, J.E., Zalud, Z., & Semenov M.A. (2014). Adverse weather conditions for Europeanwheat production will become more frequent with climate change. *Nature Climate Change*, 4, 637-643.

Uddin, S., Schilling, R.K., Xu, B., Tahmasbian, I., Napier, T., Dehaan, R., McDonald, G.K., & Tavakkoli, E. (2019). Comparing genotypic variation in wheat in response to transient waterlogging in alkaline sodic soils. *Agronomy Australia Conference*, 25-29.

Valentovic, P., Luxova, M., Kolarovi, L., & Gasparikora, O. (2006). Effect of osmotic stress on compatible solutes content, memberane stability and water relation in two maizes. *Plant, Soil and Environment*, 52, 186-191.

Willekens, H., Inzé, D., Van Montagu, M., & van Camp, W. (1995). Catalases in plants. *Molecular Breeding*, 1, 207–228.

Yan, B., Dai, Q., Liu, X., Huang, S., & Wang, Z. (1996). Flooding-induced membrane damage, lipid oxidation and activated oxygen generation in corn leaves. *Plant and Soil*, 179, 261-268.