

Effect of waterlogging duration at different growth stages on some photosynthetic characteristics, antioxidant activity, and yield of safflower

Fatemeh Askari Foroshani¹, Afrasyab Rahnama^{2*}, Mousa Meskarbashee³ and Iman Kamranfar⁴

- 1- M.Sc. Graduate of Agrotechnology, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
- 2- ***Corresponding Author:** Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
(Email: a.rahnama@scu.ac.ir)
- 3- Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran
- 4- Assistant Professor, Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran

Introduction

Waterlogging is a complex environmental stress limiting crop productivity and yield stability. Waterlogging in crop plants remains a serious barrier to crop production around the globe in high-rainfall areas with heavy rainfall or poor drainage. Waterlogging duration and the growth stage during waterlogging can affect the physiological, biochemical and yield traits of safflower. However, the effects of waterlogging stress at different growth stages on photosynthesis processes and antioxidant defense systems of safflower under field conditions are not yet known. The aim of this study was to identify the most sensitive growth stage of the safflower crop for waterlogging stress to develop our understanding of complex mechanisms underlying waterlogging tolerance in safflower.

Materials and Methods

In order to study the influence of waterlogging duration at vegetative and reproductive stages on the yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of safflower, a field experiment was carried out during 2020-2021 growing season in a split-plot arrangement in randomized complete blocks design using three replicates per treatment. The research farm was located at Shahid Chamran University of Ahvaz, Iran. The plants were grown in the field to ensure the environmental conditions found in waterlogged and flooded soils. Three waterlogging treatments were applied to plants as main plots: Well-drained controls watered weekly, mild stress (waterlogged for 24 h) and severe stress (waterlogged for 48 h). Waterlogging treatments were implemented at stem elongation (vegetative stage), and full branching (reproductive stage) as sub plots. Seeds originated from the Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran. Before and after the end of waterlogging period, waterlogging treatments were watered with sufficient water (80% field capacity) until the end of the experiment. The data for stomatal conductance, photosynthetic rate, chlorophyll index, catalase, peroxidase and superoxide dismutase enzyme activities, biological yield, oil content, and seed and oil yield was recorded. Gas exchange characters were measured after waterlogging stress and then after 7 days of recovery.

Results and Discussion

The mild and severe waterlogging stress treatments at both vegetative and reproductive stages led to a significant reduction in stomatal conductance (24 and 35%, respectively), photosynthetic rate (49 and 60%, respectively), chlorophyll index (14 and 44%, respectively), biological yield (21 and 27%, respectively), seed (34

and 39%, respectively) and oil yield (16 and 32%, respectively) but increased catalase (7 and 51%, respectively), peroxidase (7 and 35%, respectively) and superoxide dismutase (9 and 17%, respectively) enzyme activities compared to well-drained controls. After 7 days of recovery, gas exchange measurements were recovered in mild and severe waterlogging stress treatments. Plant growth stage and stress duration played an important role in the response to waterlogging stress. In severe stress treatment, the activity of antioxidant enzymes; catalase, peroxidase and superoxide dismutase at the reproductive stage was higher than the vegetative stage (26, 17 and 9%, respectively). However, there was no significant difference between growth stages in terms of all traits except for catalase, peroxidase and superoxide dismutase activity. The mild and severe waterlogging stress at both growth stages led to a significant reduction in seed yield by 34 and 39%, and oil yield by 16 and 32% respectively, compared to control. In contrast to the results of antioxidant enzyme activities, the maximum decrease in seed yield was found when waterlogging occurred in severe stress treatment at the reproductive stage. The reduction was 43%, when compared to the control.

Conclusion

The results highlighted that waterlogging during the reproductive stage of oilseed safflower resulted in higher yield loss than during the vegetative stage and these findings emphasized that the impacts of waterlogging stress on oilseed crops are important and the management practices of safflower fields especially in the Khuzestan region must be strengthened during the winter season.

Acknowledgement

We gratefully acknowledge funding support from Shahid Chamran University of Ahvaz grant number SCU.AA99.96

Keywords: Catalase activity, Chlorophyll index, Peroxidase activity, Stomatal conductance

تأثیر مدت زمان تنش غرقاب در مراحل مختلف رشد بر برخی ویژگی‌های فتوسنتزی، فعالیت آنتی اکسیدانی و عملکرد گلرنگ زراعی

فاطمه عسکری فروشانی^۱، افراسیاب راهنما^{۲*}، موسی مسکرباشی^۳ و ایمان کامرانفر^۴

۱- دانش‌آموخته کارشناسی ارشد آگروتکنولوژی، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
۲- *نویسنده مسئول: دانشیار، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران (ایمیل: rahnama@scu.ac.ir)

۳- استاد، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران
۴- استادیار، گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران

چکیده

تنش غرقاب، یک تنش محیطی پیچیده و از عوامل اصلی محدودکننده بهره‌وری و پایداری محصول است. به منظور بررسی تأثیر مدت زمان تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر برخی ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان گلرنگ زراعی،

پژوهشی مزرعه‌ای به صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در دانشگاه شهید چمران اهواز اجرا شد. سه سطح تنش غرقاب شامل: شاهد، تنش غرقاب ملایم (۲۴ ساعت) و شدید (۴۸ ساعت) در کرت‌های اصلی و تنش در مرحله رویشی و زایشی در کرت‌های فرعی قرار داده شدند. نتایج نشان داد که تیمارهای تنش غرقاب باعث کاهش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای، سرعت فتوسنتز، شاخص کلروفیل و عملکرد دانه و روغن شد، ولی فعالیت آنزیم کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز افزایش یافت. در شرایط تنش غرقاب شدید فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در مرحله زایشی بیشتر از مرحله رویشی آن (به ترتیب ۲۶، ۱۷ و ۹ درصد بیشتر) بود. بیشترین عملکرد دانه و روغن (به ترتیب ۲۰۵۶ و ۴۶۹ کیلوگرم در هکتار) در شرایط آبیاری مطلوب و کمترین آن در تنش غرقاب شدید (به ترتیب ۱۲۵۶ و ۳۱۷ کیلوگرم در هکتار) حاصل شد. تنش غرقاب ملایم و شدید منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه به ترتیب به میزان ۳۴ و ۳۹ درصد و عملکرد روغن به میزان ۱۶ و ۳۲ درصد در مقایسه با آبیاری مطلوب شد. منطبق با نتایج فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان بیشترین تأثیر تنش بر عملکرد دانه مربوط به تنش شدید در مرحله زایشی بود، به گونه‌ای که سبب بیش‌ترین مقدار کاهش به میزان ۴۳* درصد در مقایسه با آبیاری مطلوب شد. به طور کلی، تنش غرقاب در مرحله زایشی گل‌رنگ نسبت به مرحله رویشی منجر به کاهش بیشتر عملکرد شد و این یافته‌ها بر اهمیت تنش غرقاب بر دانه‌های روغنی و زهکشی مزارع خوزستان در فصل زمستان جهت حذف آب اضافی پس از وقوع سیل و بارندگی‌های سنگین تأکید دارد.

واژه‌های کلیدی: شاخص کلروفیل، فعالیت پراکسیداز، فعالیت کاتالاز، هدایت روزنه‌ای

مقدمه

رشد گیاهان از طریق جذب هماهنگ آب توسط ریشه و تعرق از برگ انجام می‌شود و شرایط اشباع یا فوق اشباع خاک منجر به تنش غرقاب می‌شود. تنش غرقاب از عوامل اصلی محدودکننده بهره‌وری محصول است. مهار تنفس ریشه و تجمع مواد سمی در طی غرقاب اثرات نامطلوبی بر رشد رویشی و زایشی گیاه بر جای می‌گذارد و در نهایت منجر به کاهش عملکرد محصول یا مرگ گیاه زراعی می‌شود (Tian et al., 2021). پدیده رو به رشد گرمایش جهانی و پیش‌بینی بارندگی‌های مکرر یا سنگین، نیازمند مطالعه تحمل تنش غرقاب در گیاهان و سازوکارهای مرتبط با آن به منظور حفظ کشاورزی پایدار و ارتقای سازگاری مؤثر با تغییرات اقلیمی است (Bailey-Serres et al., 2012).

در خاک غرقاب دسترسی منافذ خاک به هوا و اکسیژن کاهش می‌یابد، و منجر به کاهش تنفس و فعالیت ریشه و کمبود انرژی می‌شود (Arbona et al., 2008). تداوم شرایط غرقاب و تنفس بی‌هوازی منجر به افزایش گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر و در نهایت مرگ سلول و پیری گیاه می‌شود (Zhang et al., 2017). اکثر گیاهان در هنگام غرقاب می‌توانند از طریق راهبردهای مختلف با آسیب ناشی از تنش غرقاب سازگار شوند (Yin et al., 2019).

در طی تنش غرقاب، روزنه‌های برگ بسته می‌شوند، و تخریب کلروفیل و پیری برگ، توانایی برگ‌ها برای جذب نور را کاهش می‌دهد و در نهایت منجر به کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود (Arbona et al., 2008; Yan et al., 2018). تنش غرقاب با تأثیر بر تبادلات گازی، انتشار دی‌اکسید کربن به برگ و تعرق و به دنبال آن جذب غیرفعال آب را کاهش می‌دهد. همچنین، محتوای کلروفیل برگ را کاهش و در

نتیجه تجمع ماده خشک را کاهش می‌دهد (Ashraf, 2012). در گیاهان، بسته‌شدن روزنه اولین واکنش به غرقاب بوده که منجر به کاهش تبادلات گازی و در نهایت فتوسنتز می‌شود (Zhang et al., 2019). در همین حال، اختلال در انتقال مواد فتوسنتزی، سبب کوتاه شدن دوره پر شدن دانه و در نهایت کاهش عملکرد دانه می‌شود (Grassini et al., 2007). در چنین شرایطی، گیاهان از طریق آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی میزان خسارت اکسیداتیو را کاهش می‌دهند (Hasanuzzaman et al., 2020). تنش غرقاب منجر به افزایش فعالیت کاتالاز، آسکوربات‌پراکسیداز، سوپراکسیددیسموتاز و پلی فنل اکسیداز می‌شود (Bansal and Srivastava, 2012).

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در شرایط غرقاب به‌طور متفاوتی عمل می‌نمایند. اعمال تنش غرقاب بر روی گیاهچه‌های کلزا سبب کاهش فعالیت کاتالاز ولی افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز شد (Lee et al., 2014). همچنین واکنش گیاهان به شرایط غرقاب بسته به گونه گیاهی، عمق و شدت و مدت زمان غرقاب و مرحله رشدی گیاه متفاوت است (Wu et al., 2015). شناخت مراحل حساس رشدی گیاه به تنش غرقاب از اهمیت خاصی برخوردار است. تنش غرقاب در مراحل مختلف رشدی گیاه می‌تواند صفات فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و عملکردی گیاهان مختلف زراعی مانند گندم و جو (Wu et al., 2015)، کلزا (Gutierrez Boem et al., 1996)، و ماش (Fazeli et al., 2023) را به‌طور متفاوتی تحت تأثیر قرار دهد.

سطح زیر کشت گلرنگ در ایران حدود ۳۸۴۲ هکتار و تولید آن ۵۲۳۳ تن است. همچنین سطح زیر کشت در استان خوزستان ۶۰ هکتار و تولید آن ۹۸ تن است (آمارنامه وزارت جهاد کشاورزی، ۱۴۰۱). نفوذ پذیری پایین خاک و عدم زهکشی مناسب همراه با تغییر اقلیم و الگوی بارندگی‌ها در این استان سبب تشدید شرایط غرقاب موقت و خسارات‌زا بر محصولات کشاورزی می‌شود. اطلاعات اندکی در مورد واکنش گیاه گلرنگ به مدت زمان اعمال تنش غرقاب و تأثیر آن در مراحل مختلف رشدی گیاه وجود دارد. گزارش شده که حساسیت این گیاه به شرایط ماندابی در مراحل زایشی بیشتر است و عملکرد دانه آن می‌تواند آسیب ببیند (Shahrokhnia and Sepaskhah., 2012).

امروزه پدیده تغییرات اقلیمی و پیامدهای آن به‌عنوان یکی از مهم‌ترین چالش‌ها در حفظ و پایداری امنیت غذایی محسوب گردیده و زمینه پژوهشی گسترده‌ای را پیش روی پژوهش‌گران قرار داده است. استان خوزستان دارای بافت خاک سنگین با نفوذ پذیری پایین است و به‌دلیل موقعیت جلگه‌ای و عدم زهکشی و پوشش گیاهی مناسب، احتمال وقوع تنش غرقاب در فصول با بارندگی سنگین در این استان بسیار زیاد است. از سوی دیگر با توجه به اهمیت کشت پاییزه گلرنگ در استان خوزستان، و احتمال وقوع شرایط غرقاب طی دوره رشد این گیاه، بررسی سازوکارهای فیزیولوژیک و دفاع آنتی‌اکسیدانی مرتبط با تحمل به شرایط غرقاب امری ضروری است. اگرچه مطالعات متعددی برای ارزیابی اثرات تنش غرقاب بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیک و عملکردی گیاهان زراعی مختلف انجام شده است، اما مطالعات اندکی در زمینه گیاه گلرنگ وجود دارد و بر همین اساس در پژوهش حاضر به بررسی برخی واکنش‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی این گیاه به مدت زمان غرقاب و اعمال آن در مراحل رشد رویشی و زایشی پرداخته خواهد شد.

مواد و روش‌ها

این پژوهش به صورت آزمایشی مزرعه‌ای در سال زراعی ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز به‌صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. سطوح تنش غرقاب شامل: آبیاری مطلوب (بدون غرقاب و آبیاری در ۸۰ درصد ظرفیت زراعی)، تنش غرقاب ملایم (غرقاب به مدت ۲۴ ساعت) و تنش غرقاب شدید (غرقاب به مدت ۴۸ ساعت) در

کرت‌های اصلی و دو مرحله رشدی رویشی و زایشی (به ترتیب مرحله ۳۷ و ۶۱ بر اساس مقیاس BBCH) در کرت‌های فرعی قرار داده شدند. از رقم گلدشت به عنوان رقم معرفی شده توسط مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج با تیپ رشدی بهاره، با میانگین عملکرد دانه ۲۵۰۰ کیلوگرم در هکتار در مناطق گرم، بدون خار، زودرس، متحمل به سرما در بین ارقام بهاره و مناسب کاشت در اقلیم‌های گرم در این پژوهش استفاده شد. پس از آبیاری زمین و گاورو شدن خاک، زمین توسط گاواهن برگردان دار شخم زده شد. به منظور خرد کردن کلوخه‌ها و تسطیح زمین از دیسک و ماله استفاده شد. جهت تعیین ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه، نمونه‌گیری از عمق صفر تا ۳۰ سانتی‌متری خاک مزرعه انجام شد. کاشت در سوم آذرماه انجام شد. بذرهای گلرنگ روی سه پشته سه متری با فاصله ردیف ۶۰ سانتی‌متر و به صورت دو ردیف کاشت روی هر پشته به صورت زیگزاگ و فاصله ۱۰ سانتی‌متر روی هر ردیف کاشت در عمق ۳ تا ۵ سانتی‌متری با تراکم حدود ۳۳۰ بوته در متر مربع کشت شد. با توجه به نتایج آزمون خاک (جدول ۱)، ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار فسفر از منبع سوپرفسفات معمولی و ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار پتاسیم قبل از کاشت و ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار نیتروژن خالص از منبع کود اوره به صورت کود پایه در زمان کاشت و کود سرک در اوایل گلدهی به خاک اضافه شد.

به منظور حفظ شرایط غرقاب ارتفاع پشته‌های حاشیه کرت‌ها احیا و تقویت شدند. سطح آب در طول مدت زمان اعمال تنش به طور دائم پایش و با حفظ شرایط طبیعی غرقاب در محیط مزرعه تا سطح پشته‌ها حفظ شد. به منظور اطمینان از عدم نشت رطوبت بین تیمارها،

فصله جدول ۱- نتایج تجزیه فیزیکی و شیمیایی خاک

بین

Table 1. The results of physical and chemical analysis of soil

سطوح	مواد آلی (درصد)	پتاسیم (میلی گرم در کیلوگرم)	فسفر (میلی گرم در کیلوگرم)	نیتروژن (درصد)	اسیدیته pH	هدایت الکتریکی (دسی‌زیمنس بر متر) EC (dSm ⁻¹)	بافت خاک Soil texture	غرقاب
و	O.M (%)	K (mg kg ⁻¹)	P (mg kg ⁻¹)	N (%)			لومی شنی Sandy loam	
	0.53	151	13	0.04	7.8	2.8		

همچنین بین مراحل رشدی در هر سطح دو متر در نظر گرفته شد. به منظور فراهم آوردن شرایط غرقاب از یک نهر اصلی برای رساندن آب به کرت‌های اصلی استفاده شد. در انتهای کرت‌های اصلی نیز یک نهر عمیق به عنوان زهکش تعبیه شد، به گونه‌ای که پس از مدت زمان اعمال تنش از تداوم شرایط غرقاب برای مدت طولانی‌تر جلوگیری گردد. سطح آب کرت‌ها به طور مداوم مورد بررسی قرار گرفت و در صورت مشاهده کاهش سطح آب، به آن‌ها آب اضافه شد. شرایط غرقاب به مدت ۱ و ۲ روز در دو مرحله رویشی (ساقه‌دهی) و زایشی (آغاز گلدهی) اعمال شد. شروع تیمارهای غرقاب در مرحله رویشی ۷۰ روز پس از کاشت و مرحله زایشی ۹۵ روز پس از کاشت انجام شد.

هدایت روزانه‌ای برگ با استفاده از دستگاه پرمتر (Delta-T AP4 Devices, UK) و سرعت فتوسنتز با استفاده از دستگاه تحلیل گر مادون قرمز (IRGA, model LCA4, ADC Bioscientific Ltd. Hoddeston, UK) بین ساعت ۹/۳۰ صبح تا ۱۲ ظهر پس از پایان دوره تنش و همچنین یک هفته پس از آن (دوره بازیابی) بر روی آخرین برگ‌های توسعه یافته اندازه‌گیری شد. شاخص کلروفیل با استفاده از

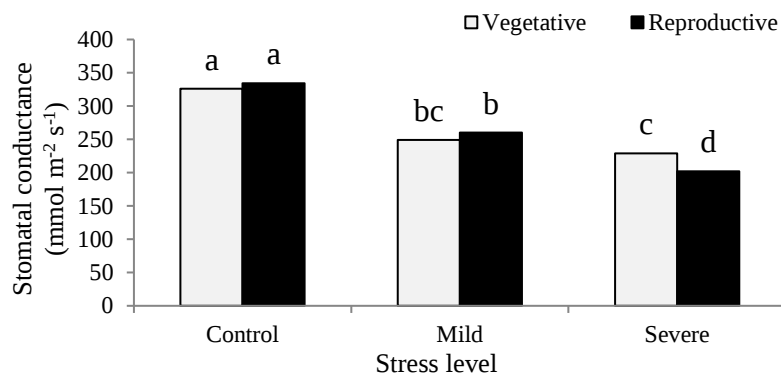
دستگاه کلروفیل متر (Monilota SPAD-502 Chlorophyll meter, Japan) بین ساعت ۱۰ صبح تا ۱۲ ظهر بر روی پنج نقطه از برگ‌های انتهایی انجام شد و میانگین مقادیر قرائت شده ثبت شد. جهت اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز یک هفته پس از اعمال تنش بر روی آخرین برگ‌های توسعه یافته نمونه برداری شد. نمونه‌ها تا زمان سنجش فعالیت آن‌تی اکسیدانی درون فریزر ۷۰- درجه سانتی گراد نگهداری شد. فعالیت آنزیم کاتالاز با استفاده از روش بیرز و سیزر (Bears & Sizer, 1952)، فعالیت آنزیم پراکسیداز با استفاده از روش ناکانو و آسادا (Nakano & Asada, 1981) و فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز به روش اسمیت و همکاران (Smith et al, 1988)، سنجش شد. در پایان فصل رشد و رسیدگی کامل دانه‌ها (اوایل خردادماه)، عملکرد دانه و عملکرد زیست توده پس از نمونه برداری از مساحت یک متر مربع برای هر واحد آزمایشی با رعایت اثر حاشیه محاسبه شد. محتوای روغن دانه با کمک حلال اتر و با روش سوکسله (FOSS, Model SOCCET 2050) تعیین گردید. عملکرد روغن در واحد سطح نیز از حاصل ضرب عملکرد دانه و محتوای روغن محاسبه شد. تجزیه و تحلیل داده‌های صفات مورد مطالعه با نرم افزار SAS نسخه ۹/۱ انجام شد و برای مقایسه میانگین از آزمون توکی در سطح احتمال پنج درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

هدایت روزه‌ای

هدایت روزه‌ای در زمان تنش و بازیابی پس از آن تنها تحت تأثیر سطوح تنش و برهم‌کنش مرحله رشدی و سطوح تنش قرار گرفت (جدول ۲). آبیاری مطلوب بیشترین (۳۳۰ میلی مول بر متر مربع بر ثانیه) و تنش غرقاب شدید کمترین (۲۱۵ میلی مول بر متر مربع بر ثانیه) مقدار هدایت روزه‌ای را به خود اختصاص داد و تفاوت چندانی با تنش ملایم نداشت. بین مراحل رشدی هم تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. تنش غرقاب منجر به کاهش معنی‌دار هدایت روزه‌ای در زمان اعمال تنش شد و میزان کاهش در تنش ملایم و شدید به ترتیب برابر با ۲۴ و ۳۵ درصد نسبت به شرایط آبیاری مطلوب بود. مقادیر این کاهش در زمان بازیابی پس از تنش به ترتیب برابر ۱۱ و ۱۸ درصد بود. هدایت روزه‌ای پس از بازیابی از تنش بهبود یافت، به گونه‌ای که میزان بهبود آن در دوران بازیابی در شرایط تنش ملایم و شدید به ترتیب به میزان ۱۹ و ۲۵ درصد در مقایسه با مقادیر آن در زمان تنش بود (جدول ۳). برهم‌کنش مرحله رشدی و سطوح تنش نیز نشان داد در شرایط تنش شدید، کاهش هدایت روزه‌ای بلافاصله پس از تنش در مرحله زایشی به مراتب بیشتر از مرحله رویشی بود (شکل ۱). تحمل به تنش در گیاهان در مجموع رفتار گیاه طی تنش و بازیابی پس از آن می‌باشد (Striker, 2012). احتمال می‌رود در هنگام تنش غرقاب، کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه (Parent et al., 2008) و نیز سنتز و انتقال هورمون اسید آبسازیک باعث بسته شدن روزه‌ها و کاهش هدایت روزه‌ای شود. بسته شدن روزه از اولین واکنش‌های گیاه به تنش بوده و عمده‌ترین دلیل کاهش فتوسنتز در شرایط تنش است (Rahnama et al., 2010). به نظر می‌رسد از دلایل رفتار گیاه در کاهش هدایت روزه‌ای در هنگام تنش، کاهش عملکرد ریشه در شرایط کم اکسیژنی و هورمون اسید آبسازیک باشد، به گونه‌ای که در زمان کمبود اکسیژن با بسته شدن روزه‌ها مانع از اتلاف آب و تعرق در گیاه شود و نیز تغییر رفتار گیاه پس از تبدیل شرایط بی‌هوایی به هوایی در محیط اطراف ریشه حاکی از آن است که با قرارگیری مجدد اکسیژن در معرض ریشه گیاه

می‌تواند هدایت روزنه‌ای خود را نسبت به دوران تنش تا حدودی بهبود بخشد و از آنجا که هدایت روزنه‌ای با فتوستنر رابطه‌ای مستقیم دارد بتواند مقداری از خسارات وارده بر گیاه را جبران نماید.



شکل ۱- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر هدایت روزنه‌ای گلرنگ. میانگین‌های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Figure 1- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on stomatal conductance of safflower. Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly.

هدایت روزنه‌ای در زمان تنش و بازیابی، دارای همبستگی مثبت و معنی‌داری به ترتیب با فتوستنر ($r=0.86^{**}$) و ($r=0.85^{**}$) و عملکرد دانه ($r=0.89^{**}$) و ($r=0.75^{**}$) بود (جدول ۴). هدایت روزنه‌ای با تأثیر مستقیم بر سرعت فتوستنر، عملکرد نهایی دانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این همبستگی مثبت بیانگر نقش هدایت روزنه‌ای در حفظ فتوستنر در شرایط عادی و تنش و در نتیجه دستیابی به عملکرد دانه بالاتر می‌باشد. تفاوت هدایت روزنه‌ای در تیمارهای تنش غرقاب، ناشی از واکنش سریع گیاه به تنش و بسته‌شدن روزنه‌های برگ به منظور جلوگیری از هدر روی آب است، به گونه‌ای که با کاهش هدایت روزنه‌ای ورود دی اکسید کربن به برگ کاهش یافته و در نتیجه سبب کاهش سرعت فتوستنر و به دنبال آن کاهش رشد و عملکرد زیست توده و دانه می‌شود.

سرعت فتوستنر

سرعت فتوستنر در زمان تنش و بازیابی پس از آن تنها تحت تأثیر سطوح تنش قرار گرفت (جدول ۲). فتوستنر، عامل اصلی تعیین کننده رشد و عملکرد گیاهان است و توانایی حفظ آن در شرایط تنش‌های محیطی برای حفظ ثبات عملکرد مهم است. تنش غرقاب از طریق بستن روزنه‌ها منجر به کاهش معنی‌دار سرعت فتوستنر در زمان اعمال تنش شد و میزان کاهش در تنش ملایم و شدید به ترتیب برابر با ۴۹ و ۶۰ درصد نسبت به شرایط آبیاری مطلوب بود. مقادیر این کاهش در زمان بازیابی پس از تنش به ترتیب برابر ۳۲ و ۴۰ درصد بود (جدول ۳). سرعت فتوستنر پس از بازیابی از تنش بهبود یافت به گونه‌ای که میزان بهبود آن در دوران بازیابی در شرایط تنش ملایم و شدید به ترتیب به میزان ۱۹ و ۳۳ درصد در مقایسه با مقادیر آن در زمان تنش بود (جدول ۳).

کاهش رشد گیاهان زراعی به واسطه محدود شدن فتوستنر صورت می‌گیرد. کاهش فتوستنر را می‌توان به کاهش هدایت روزنه‌ای نسبت داد که تحت تنش کاهش می‌یابد (Rahnama et al., 2010). در بسیاری از مطالعات، کاهش فتوستنر همزمان با کاهش هدایت روزنه‌ای در گیاهان در زمان تنش غرقاب مشاهده شده است (Malik et al., 2002) و از دیگر عوامل مؤثر در کاهش فتوستنر در زمان تنش،

می‌توان به کاهش میزان کلروفیل و تجمع کربوهیدرات‌ها در برگ به دلیل بسته بودن روزنه‌ها و عدم فتوسنتز اشاره کرد که خود بازخورد منفی روی فتوسنتز دارد و منجر به مهار آن می‌شود (Plaut et al., 1987). همچنین در دوران بازیابی، پیشنهاد شده که بهبود هدایت روزنه‌ای در این دوران با الگوی بهبود سرعت فتوسنتز مشابه است و این بازیابی در بهبود فتوسنتز مؤثر است و می‌توان اثر هدایت روزنه‌ای بر فتوسنتز را با محاسبه دی‌اکسیدکربن بین سلولی ارزیابی کرد (Malik et al., 2002). سرعت فتوسنتز در زمان تنش دارای همبستگی مثبت و معنی‌دار با عملکرد دانه ($r=0.90^{**}$) و ($r=0.87^*$) بود (جدول ۴).

شاخص کلروفیل

شاخص کلروفیل به طور معنی‌داری تحت تأثیر سطوح تنش و مرحله رشدی قرار گرفت (جدول ۲). بیشترین مقدار شاخص کلروفیل مربوط به آبیاری مطلوب بود که با تنش غرقاب ملایم تفاوت معنی‌داری نداشت ولی افزایش شدت تنش منجر به کاهش ۴۴ درصدی شاخص کلروفیل در مقایسه با آبیاری مطلوب شد (جدول ۳). شاخص کلروفیل برگ در مراحل مختلف رشدی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر داشت به گونه‌ای که اثر شرایط غرقاب بر شاخص کلروفیل در مرحله زایشی به دلیل زرد شدن برگ‌های گیاه در اواخر دوره رشد به مراتب بیشتر بود و میزان کلروفیل کمتری در مقایسه با مرحله رویشی داشت (جدول ۳). یکی از دلایل کاهش فتوسنتز در شرایط غرقاب، کاهش غلظت کلروفیل برگ است (Malik et al., 2002). به نظر می‌رسد در تنش ملایم تغییر شرایط بی‌هوازی به هوازی منجر به بهبود سیستم ریشه‌ای و جذب عناصر غذایی از خاک می‌شود و با جذب نیتروژن در نهایت منجر به بهبود سبزیگی برگ و کارایی گیاه می‌شود، ولی با افزایش شدت تنش این بهبود به میزان کمتر رخ می‌دهد و اثر آن در کاهش معنی‌دار شاخص کلروفیل به عنوان یکی از اجزای مهم دخیل در فتوسنتز گیاه نمایان می‌گردد. به هر حال، شاخص کلروفیل به عنوان یکی از مهم‌ترین شاخص‌های بیان‌کننده اثر تنش‌های محیطی وارد بر گیاه به طور معنی‌داری کاهش یافت و دلیل آن را تخریب یا کاهش سنتز این رنگدانه دانسته‌اند (Manvelian et al., 2021).

همبستگی مثبت و معنی‌دار شاخص کلروفیل با هدایت روزنه‌ای در زمان تنش و بازیابی ($r=0.73^{**}$) و ($r=0.72^{**}$)، فتوسنتز در زمان تنش و بازیابی به ترتیب ($r=0.46^{**}$) و ($r=0.58^*$)، عملکرد دانه ($r=0.69^{**}$)، و عملکرد روغن ($r=0.55^{**}$)، حاکی از نقش کلروفیل در تولید مواد فتوسنتزی بیشتر برای تولید ماده خشک و عملکرد دانه و روغن است. به هر روی، حفظ سبزیگی گیاه در شرایط تنش سبب تداوم فتوسنتز کافی و حفظ رشد گیاه و رسیدن به عملکرد مناسب گیاه می‌شود. از سوی دیگر، افزایش شدت تنش و کاهش شاخص کلروفیل، نشان دهنده تحمل پایین گیاه در مواجهه با شرایط غرقاب بود.

جدول ۲. میانگین مربعات عملکرد، ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آن‌تی اکسیدانی گلرنگ در شرایط تنش غرقاب در مراحل مختلف رشدی

Table 2. Mean square for yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of safflower under waterlogging stress condition at different groth stage

منابع تغییرات S.O.V.	درجه آزادی Df	هدایت روزنه‌ای		سرعت فتوسنتز		شاخص کلروفیل Chlorophyll e index	فعالیت کاتالاز Catalase activity	فعالیت پراکسیداز Peroxidase activity	فعالیت سوپراکسید دیسموتاز Superoxide dismutase activity	عملکرد دانه Seed yield	عملکرد زیست توده Biological yield	شاخص برداشت Harvest index	محتوای روغن Oil content	عملکرد روغن Oil yield
		Stomatal conductance		Photosynthetic rate										
		پس از تنش After stress	دورهٔ بازیابی Recovery	پس از تنش After stress	دورهٔ بازیابی Recovery									
Means of squares (MS)														
میانگین مربعات														
بلوک Block	2	173 ^{ns}	96 ^{ns}	66.5 ^{ns}	73 ^{ns}	81 ^{ns}	0.253 ^{ns}	0.003 ^{ns}	9.14 ^{ns}	17502 ^{ns}	45666 ^{ns}	2.2 ^{ns}	24.1 ^{ns}	8382 [*]
تنش غرقاب Waterlogging stress (WS)	2	12736 ^{**}	6047 ^{**}	4068 ^{**}	4625 ^{**}	1591 ^{**}	0.353 [*]	0.106 ^{**}	1432 ^{**}	1143005 ^{**}	11216985 ^{**}	42.9 ^{**}	41.9 [*]	34548 ^{**}
Ea	4	126	258	39.0	200	61.9	0.160	0.016	22.1	64986	5411668	1.57	13.5	1563
مرحلهٔ رشدی Growth stage (GS)	1	55.0 ^{ns}	668 ^{ns}	8.7 ^{ns}	217 ^{ns}	1136 ^{**}	1.08 ^{**}	0.040 [*]	234.2 ^{**}	22656 ^{ns}	6192630 ^{ns}	10.88 ^{ns}	0.20 ^{ns}	499 ^{ns}
WS × GS	2	368 [*]	307 ^{ns}	70.0 ^{ns}	226 ^{ns}	41.6 ^{ns}	0.158 [*]	0.191 ^{**}	99.5 ^{ns}	38686 [*]	4775709 ^{ns}	8.82 ^{ns}	0.095 ^{ns}	1450 ^{ns}
خطای فرعی Eb	6	91.5	356	24.0	274	31.1	0.030	0.009	34.4	12109	4053034	25.63	5.99	1472
ضریب تغییرات C.V (%)		12.7	6.1	13.6	17.1	9.5	14.01	12.24	10.5	7.44	25	25.83	9.39	9.75

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

ns: not significant; *and ** significant at 5% and 1% probability levels, respectively

جدول ۳. تأثیر تنش غرقاب در مراحل رشد رویشی و زایشی بر عملکرد، ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گلرنگ

Table 3. Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stage on yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of safflower

تیمارها Treatments	هدایت روزنه ای Stomatal conductance		سرعت فتوسنتز Photosynthetic rate		شاخص کلروفیل Chlorophyll index	فعالیت سوپراکسید دیسموتاز Superoxide dismutase activity	عملکرد زیست توده Biological yield	شاخص برداشت Harvest index	محتوای روغن Oil content	عملکرد روغن Oil yield
	پس از تنش	دورهٔ بازیابی	پس از تنش	دورهٔ بازیابی						
	mmol m ⁻² . s ⁻¹		mmol m ⁻² . s ⁻¹		-	(Units mg ⁻¹ protein)	kg ha ⁻¹	%	%	kg ha ⁻¹
تنش غرقاب										
Waterlogging stress										
شاهد	330 a	348 a	13.9 a	12.8 a	73 a	38.70 c	9590 a	22.2 a	24.0 b	469 a
Control										
تنش غرقاب (۲۴ ساعت)	254 b	308 b	8.1 b	8.7 b	63 a	42.09 bc	7586 b	19.7 b	28.9 a	393 b
Waterlogging stress (24h)										
تنش غرقاب (۴۸ ساعت)	215 b	285 b	6.1 b	7.6 b	41 b	46.31 a	6977 b	16.8 c	24.8 ab	317 c
Waterlogging stress (48h)										
مرحلهٔ رشدی										
Growth stage										
رشد رویشی	268 a	320 a	9.8 a	9.3 a	67 a	40.97 b	8638 a	18.8 a	25.9 a	412 a
Vegetative stage										
رشد زایشی	265 a	308 a	8.9 a	10.0 a	51 b	43.76 a	7465 a	20.3 a	26.1a	396 a
Reproductive stage										

* میانگین‌های دارای حروف مشترک برای هر صفت در هر ستون و هر فاکتور آزمایشی با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Means followed by the same letters for each trait in each column and each experimental factor using Tukey test at 5% probability level did not differ significantly.

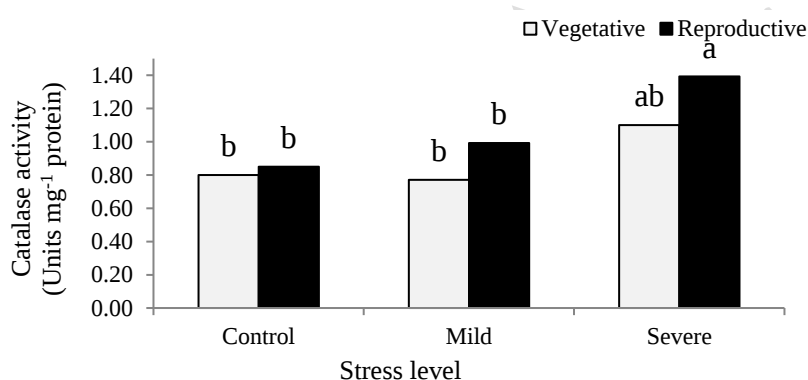
جدول ۴. ضرایب همبستگی بین صفات عملکردی، ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گلرنگ در شرایط غرقاب

Table 4. Correlation coefficient between yield traits, photosynthetic characteristics, and antioxidant activity of sufflower under waterlogging stress

ردیف Row	Traits	صفات	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Stomatal conductance	هدایت روزنه‌ای	1												
2	Stomatal conductance	هدایت روزنه‌ای بازیابی	0.850**	1											
3	Photosynthetic rate	سرعت فتوسنتز	0.866**	0.769**	1										
4	Photosynthetic rate	سرعت فتوسنتز بازیابی	0.845**	0.605**	0.833**	1									
5	Chlorophyll index	شاخص کلروفیل	0.715**	0.763**	0.637**	0.583**	1								
6	Catalase activity	فعالیت کاتالاز	-0.517*	-0.565*	-0.66**	-0.63**	-0.268 ^{ns}	1							
7	Peroxidase activity	فعالیت پراکسیداز	-0.204 ^{ns}	-0.575*	-0.247 ^{ns}	-0.495*	-0.267 ^{ns}	-0.267 ^{ns}	1						
8	Superoxide dismutase activity	فعالیت سوپراکسیددیسموتاز	-0.346 ^{ns}	-0.695**	-0.425 ^{ns}	-0.547*	-0.247 ^{ns}	-0.267 ^{ns}	-0.347 ^{ns}	1					
9	Seed yield	عملکرد دانه	0.896**	0.747**	0.905**	0.870**	0.685**	-0.247 ^{ns}	-0.379 ^{ns}	0.447 ^{ns}	1				
10	Biological yield	عملکرد زیست توده	0.447*	0.400*	0.442*	0.348 ^{ns}	-0.371 ^{ns}	-0.353 ^{ns}	-0.531*	-0.631*	0.621**	1			
11	Oil content	محتوای روغن	-0.232 ^{ns}	-0.114 ^{ns}	-0.179	-0.214*	-0.187 ^{ns}	0.161 ^{ns}	0.145 ^{ns}	0.185 ^{ns}	-0.355 ^{ns}	-0.365 ^{ns}	1		
12	Oil yield	عملکرد روغن	0.771**	0.696**	0.780**	0.753**	0.544**	-0.251 ^{ns}	0.290 ^{ns}	0.280 ^{ns}	0.790**	0.454*	0.258 ^{ns}	1	
13	Harvest index	شاخص برداشت	0.552*	0.392 ^{ns}	0.552*	0.622**	0.409 ^{ns}	0.152 ^{ns}	0.084 ^{ns}	0.380 ^{ns}	0.491*	-0.365 ^{ns}	-0.049 ^{ns}	0.408 ^{ns}	1

فعالیت آنزیم کاتالاز

فعالیت آنزیم کاتالاز به طور معنی داری تحت تأثیر سطوح تنش، مرحله رشدی و برهم کنش سطوح تنش و مرحله رشدی قرار گرفت (جدول ۲). کمترین مقدار فعالیت آنزیم کاتالاز مربوط به آبیاری مطلوب بود که با تیمار تنش غرقاب ملایم تفاوت معنی داری نداشت ولی در تیمار تنش غرقاب شدید منجر به افزایش ۵۱ درصدی فعالیت این آنزیم در مقایسه با آبیاری مطلوب شد (جدول ۳). فعالیت کاتالاز در مراحل مختلف رشدی تفاوت معنی داری با یکدیگر نشان داد به گونه ای که اثر شرایط غرقاب بر فعالیت این آنزیم در مرحله زایشی به مراتب بیشتر از مرحله رویشی (۲۲ درصد) بود (جدول ۳). تیمارهای تنش از نظر فعالیت کاتالاز واکنش متفاوتی نشان دادند به گونه ای که بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز نیز مربوط به تیمار تنش شدید در مرحله رشد زایشی بود (شکل ۲).



شکل ۲- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر فعالیت آنزیم کاتالاز گلرنگ. میانگین های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی دار نیستند.

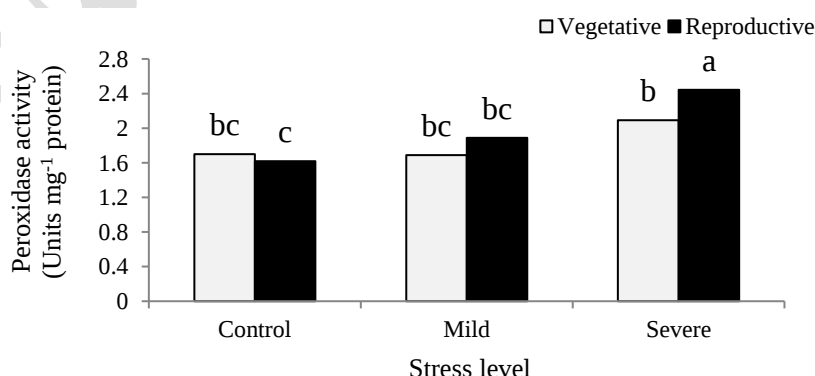
Figure 2- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on catalase activity of safflower. Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly.

به نظر می رسد میزان آسیب ناشی از تنش اکسیداتیو در مرحله زایشی بیشتر بوده و یکی از سازوکارهای گیاه برای کاهش این خسارت افزایش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان از جمله کاتالاز است. در شرایط تنش غرقاب، مقدار جذب و تثبیت دی اکسیدکربن به علت بسته شدن روزنه ها کاهش می یابد، در نتیجه انرژی حاصل از واکنش های نوری فتوسنتز تجمع می یابد و به دنبال آن افزایش گونه های اکسیژن واکنش گر رخ می دهد، این امر نیز سبب پراکسیداسیون لیپیدها و تغییر ساختار پروتئین ها می گردد و سنتز آنزیم هایی مانند کاتالاز در واکنش به تنش اکسیداتیو می باشد (Mittler et al., 2004). به نظر می رسد یکی از سازوکارهای تحمل به شرایط غرقاب شدید در هر دو مرحله رشدی، فعالیت بیشتر آنزیم کاتالاز باشد. کمبود اکسیژن در دسترس ریشه تحت شرایط غرقاب باعث مهار تنفس ریشه (Loreti et al., 2016)، و متابولیسم فرایند تخمیر در مقابل با تنفس هوازی منجر به تولید انرژی پایین می شود و طولانی تر شدن شرایط غرقاب منجر به تجمع متابولیت های سمی می شود (Zhang et al., 2017) و این ترکیبات سمی باعث مختل شدن متابولیسم گیاه و منجر به تولید گونه های اکسیژن واکنشگر و تنش اکسیداتیو می شود (Loreti et al., 2016). تنش غرقاب با افزایش فعالیت سیستم آنتی اکسیدانی تا حدی باعث کاهش آسیب وارده به گیاهان می شود. کاتالاز نیز به عنوان آنزیم آنتی اکسیدانی به طور فعال در کاهش پراکسید هیدروژن نقش دارد و روند افزایش پراکسید هیدروژن با روند افزایش شدت و مدت زمان تنش، تا حدی باعث کاهش فعالیت آنزیم

کاتالاز به عنوان یک مهار کننده پراکسید هیدروژن می باشد (Hasanuzzaman et al., 2012). به نظر می رسد مقدار اضافی پراکسید هیدروژن به آسانی در سلول غشا نفوذ می کند و به عنوان یک بخش جدا ناپذیر، با اکسید کردن گروه های تیول، آنزیم را غیر فعال می کند (Hasanuzzaman et al., 2012). همچنین گیاهان دارای سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی بالا در طی دوران بازیابی پس از تنش غرقاب، به احتمال زیاد آسیب کمتری را متحمل می شوند (Blokhina et al., 2003). فعالیت کاتالاز همبستگی منفی و معنی داری با هدایت روزنه ای در دوره بازیابی از تنش ($r = -0.57^{**}$) داشت (جدول ۴). این همبستگی منفی بر وقوع تنش اکسیداتیو ناشی از بسته شدن روزنه ها و افزایش فعالیت آنتی اکسیدانی کاتالاز تأکید دارد.

فعالیت آنزیم پراکسیداز

فعالیت آنزیم پراکسیداز به طور معنی داری تحت تأثیر سطوح تنش و برهم کنش سطوح تنش و مرحله رشدی قرار گرفت (جدول ۲). تیمار تنش غرقاب شدید منجر به افزایش ۳۶ درصدی فعالیت این آنزیم در مقایسه با آبیاری مطلوب شد، ولی بین آبیاری مطلوب و تنش غرقاب ملایم تفاوت معنی داری وجود نداشت (جدول ۳). فعالیت آنزیم پراکسیداز در سطوح تنش در هر دو مرحله رشدی روند متفاوتی را نشان داد به گونه ای که در مرحله زایشی فعالیت این آنزیم در تنش غرقاب شدید بیشتر از مرحله رویشی بود (شکل ۳). سلول های گیاهی برای محافظت خود در برابر تنش رطوبتی، مجهز به سیستم های حذف کننده رادیکال آزاد هستند و آنزیم های آنتی اکسیدانی مانند کاتالاز و پراکسیداز بخشی از این سیستم هستند (Gill & Tuteja, 2010). افزایش فعالیت این آنزیم ها در مواجهه با تنش بیانگر آن است که گیاه از مزایای سازوکار دفاعی آنتی اکسیدانی این آنزیم برای مقابله در برابر تنش غرقاب شدید بهره برده است. به هر حال، آنزیم های آنتی اکسیدان در شرایط غرقاب به طور متفاوتی عمل می نمایند. برای مثال اعمال تنش غرقاب بر روی گیاهچه های کلزا نشان داد که فعالیت کاتالاز کاهش، در حالی که فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش یافت (Lee et al., 2014). بسیاری از محققان فعالیت این آنزیم را به عنوان یک عامل کلیدی در سم زدایی پراکسید هیدروژن، حذف مالون دی آلدئید و حفظ پایداری دیواره سلولی جهت حفاظت گیاهان در مقابل تنش های محیطی عنوان کرده اند (Gill & Tuteja, 2010). افزایش فعالیت آنزیم های کاتالاز و پراکسیداز در گلرنگ تحت شرایط سایر تنش های محیطی مانند تنش خشکی نیز گزارش شده است (Manvelian et al., 2021).



شکل ۳- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر فعالیت آنزیم پراکسیداز گلرنگ. میانگین های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی دار نیستند.

Figure 3- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on peroxidase activity of safflower.

Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly.

فعالیت آنزیم‌ها و آنتی اکسیدان‌های مهارکننده برای حفاظت از گیاه در مقابل تنش اکسیداتیو ناشی از شرایط غرقاب تحریک می‌شود (Blokhina et al., 2003). گزارش شده که آنزیم‌های پراکسیداز و کاتالاز در شرایط غرقاب در مراحل اولیه رشدی افزایش یافتند و این افزایش به طور قابل توجهی در ارقام متحمل جو مشاهده شد در حالی که در ارقام حساس کاهش یافت (Zhang et al., 2007). در مطالعات پیشین افزایش بیان ژن پراکسیداز و کاهش بیان ژن کاتالاز، سوپر اکسید دیسموتاز و گلوکاتایون ردوکتاز تحت تنش غرقاب گزارش شده است (Qi et al., 2012). در این پژوهش افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز و پراکسیداز همزمان با افزایش شدت تنش در مرحله زایشی در دوران پس از تنش، تا حدودی حاکی از تحمل گیاه در برابر شرایط بی اکسیژنی و آسیب ناشی از تنش اکسیداتیو بود.

فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز

فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در سطوح مختلف تنش و در مراحل مختلف رشدی متفاوت بود (جدول ۲). روند تغییرات فعالیت این آنزیم در برخورد با تنش شدید غرقاب به صورت افزایشی بود. تنش غرقاب سبب افزایش معنی‌دار فعالیت این آنزیم شد، به گونه‌ای که سطح تنش شدید منجر به افزایش ۱۹ درصدی فعالیت این آنزیم در مقایسه با آبیاری مطلوب شد، در حالی که این افزایش برای سطح تنش ملایم تنها ۸ درصد بود که با آبیاری مطلوب تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۳). افزایش فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز در واکنش به تنش قبلاً نیز گزارش شده است (Lee et al., 2014). مراحل رشدی از نظر فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز واکنش متفاوتی نشان دادند به گونه‌ای که بیش‌ترین فعالیت این آنزیم مربوط به تیمار تنش در مرحله رشد زایشی (۴۳/۷۶ واحد بر میلی گرم پروتئین) در مقایسه با رشد رویشی (۴۰/۹۷ واحد بر میلی گرم پروتئین) بود (شکل جدول ۳).

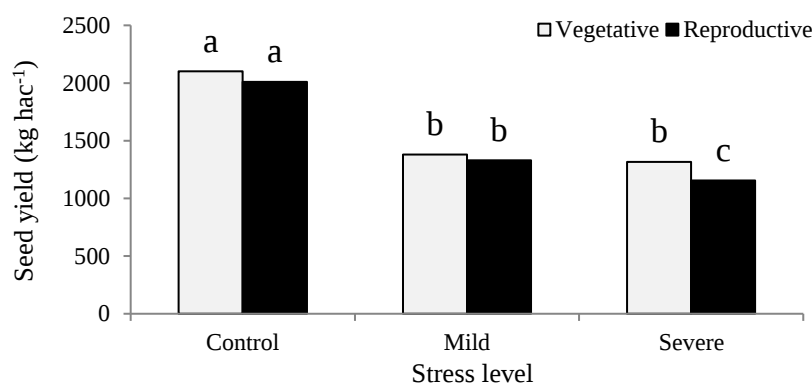
گفته شده که تنش غرقاب همانند سایر تنش‌های غیر زیستی از طریق اختلال در آنزیم‌ها و مسیرهای متابولیک باعث تجمع گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر می‌شود، که مسئول تنش اکسیداتیو هستند (Asada, 2006). افزایش فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز به موازات افزایش فعالیت کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پلی فنل اکسیداز در شرایط تنش غرقاب در سایر گیاهان از جمله کلزا (Lee et al., 2014)، نخود (Bansal and Srivastava, 2012) و سورگوم (Zhang et al., 2019) نیز قبلاً گزارش شده است.

همچنین واکنش متفاوت آنزیم کاتالاز و سوپر اکسید دیسموتاز در واکنش به تنش غرقاب در برخی مطالعات نیز گزارش شده است. برای مثال، مشخص شده که اعمال تنش غرقاب بر روی گیاهچه‌های کلزا سبب کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز شد، در حالی که فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز و پراکسیداز افزایش یافت (Lee et al., 2014). سوپر اکسید دیسموتاز و کاتالاز، سیستم‌های دفاعی آنتی اکسیدانی مهمی هستند که تقریباً در تمام سلول‌های زنده در معرض اکسیژن قرار دارند (Soengas et al., 2018).

عملکرد دانه

آبیاری مطلوب بیشترین و تنش غرقاب شدید کمترین عملکرد دانه را به خود اختصاص داد. تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی تفاوت معنی‌داری از نظر عملکرد دانه ایجاد نکرد، هرچند تأثیر نامطلوب تنش در مرحله زایشی تا حدودی بیشتر از مرحله رویشی بود (جدول ۳). تنش غرقاب

منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در هر دو مرحله رشدی شد، به گونه‌ای که میزان کاهش در تنش ملایم و شدید به ترتیب برابر با ۳۴ و ۴۰ درصد در مقایسه با آبیاری مطلوب بود (جدول ۳). میزان کاهش عملکرد دانه در سطوح مختلف تنش و مراحل رشدی متفاوت بود به گونه‌ای که بیشترین کاهش در مقایسه با آبیاری مطلوب (۴۳ درصد) در شرایط تنش شدید در مرحله رشد زایشی مشاهده شد (شکل ۴). به عبارتی، تنش غرقاب شدید در مراحل رویشی و زایشی عملکرد دانه را به‌طور متفاوتی کاهش داد.



شکل ۴- تأثیر تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی و زایشی بر عملکرد دانه گلرنگ. میانگین‌های دارای حروف مشترک با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۵ درصد دارای اختلاف معنی‌دار نیستند.

Figure 4- Effect of waterlogging stress at vegetative and reproductive stages on seed yield of safflower. Means followed by the same letters using Tukey's test at 5% probability level did not differ significantly.

میزان کاهش عملکرد بسته به عوامل مختلف مانند مدت زمان تنش، مراحل رشدی و عمق تنش غرقاب می‌تواند متفاوت باشد (Wu et al., 2015). مشخص شده عملکرد دانه در مرحله گل‌دهی در مقایسه با مراحل رویشی، به مقدار بیشتری کاهش می‌یابد و این کاهش به اهمیت عرضه مواد فتوسنتزی در آن مرحله و عوامل تأثیرگذار دیگر مانند تاریخ کاشت و دمای بالای هوا در انتهای فصل رشد نسبت داده شده است (De San et al., 2014).

مطابق با نتایج این پژوهش در سایر مطالعات نیز مشخص شده است که تنش غرقاب در مرحله رشد رویشی کلزا منجر به کاهش ۷۵ درصدی عملکرد دانه شد، در حالی که این کاهش در شرایط مواجهه با تنش در ابتدای مرحله زایشی به ۸۵ درصد رسید (Wollmer et al., 2018). از سایر عوامل تأثیرگذار بر کاهش عملکرد دانه می‌توان به تغییرات فیزیولوژیک و مورفولوژیک مانند اجزای عملکرد، وزن زیست توده و تخصیص مواد به دانه اشاره کرد. برای مثال، تغییر مقادیر عملکرد دانه در کلزا دارای ارتباط بالایی با تغییرات تجمع و توزیع مجدد مواد فتوسنتزی به دانه بود (Wang et al., 2016). در این پژوهش نیز تنش غرقاب از طریق تأثیر بر اجزای عملکرد از جمله تعداد طبق در بوته، تعداد دانه در طبق، تعداد دانه در بوته، وزن هزار دانه و همچنین کاهش تعداد شاخه‌های فرعی و فرعی سبب کاهش عملکرد دانه گردید (داده‌ها نشان داده نشده است). به هر جهت، کاهش معنی‌دار عملکرد دانه در شرایط غرقاب بیانگر ظرفیت بازیابی و تحمل پایین گیاه در برابر سطوح تنش اعمال شده بود.

عملکرد زیست توده

تنش غرقاب سبب کاهش معنی‌دار عملکرد زیست توده در هر دو سطح تنش ملایم و شدید گردید، اگرچه بین مراحل رشدی و برهم‌کنش تنش و مراحل رشدی تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲). آبیاری مطلوب بیشترین و تنش شدید کمترین عملکرد زیست‌توده را به خود اختصاص داد و بین سطوح تنش ملایم و شدید تفاوت معنی‌داری وجود نداشت. مقادیر درصد کاهش عملکرد زیست توده در شرایط تنش ناشی از تنش غرقاب ملایم و شدید در مقایسه با آبیاری مطلوب به ترتیب به میزان ۲۱ و ۲۷ درصد بود (جدول ۳).

زراعت گلرنگ ممکن است در کشت پاییزه بسیاری از مناطق خوزستان با شرایط تنش غرقاب روبرو شود، بر همین اساس، اجتناب از این شرایط در منطقه از اهمیت خاصی برخوردار است. در خاک‌های مستعد شرایط غرقاب، کاهش تنفس ریشه در اثر کمبود اکسیژن رشد گیاه را محدود می‌کند (Huang and Johnson, 1995). در چنین شرایطی، انتقال اکسیژن بین ریشه‌ها و اندام هوایی تحت تأثیر قرار گرفته و سبب سرکوب فرآیندهای وابسته به اکسیژن و مهار جذب کربن و فتوسنتز می‌شود و در نهایت، تغییرات در متابولیسم گیاه و جذب مواد مغذی تحت شرایط کمبود اکسیژن، باعث محدود شدن رشد و کاهش زیست توده و عملکرد دانه می‌شود (Gutierrez-Boem et al., 1996).

شاخص برداشت

تنش غرقاب سبب کاهش معنی‌دار شاخص برداشت در هر دو سطح تنش ملایم و شدید شد، ولی بین مراحل رشدی و برهم‌کنش تنش و مراحل رشدی تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲). بیشترین مقدار شاخص برداشت مربوط به تیمار آبیاری مطلوب و کمترین آن مربوط به تنش غرقاب شدید بود (جدول ۳).

مدت زمان تنش غرقاب و زمان وقوع آن از جمله عوامل تأثیرگذار بر عملکرد دانه و زیست توده است. به نظر می‌رسد در شرایط تنش ملایم به دلیل مواجه گیاه با شرایط غرقاب طی مدت زمان کمتر در مقایسه با تنش شدید، عملکرد دانه در مقایسه با عملکرد زیست توده کمتر تحت تأثیر تنش قرار گرفته است و همین امر سبب برتری مقادیر شاخص برداشت در مقایسه با تنش شدید شد (جدول ۳). به هر روی، نتایج سایر مطالعات در زمینه تأثیر تنش غرقاب در گندم نشان داد، تنش غرقاب قبل از مرحله گل‌دهی تأثیری بر وزن زیست توده و شاخص برداشت نداشت، در حالی که پس از گل‌دهی سبب کاهش وزن زیست توده و افزایش شاخص برداشت شد (Ding et al., 2020).

محتوای روغن

محتوای روغن تنها تحت تأثیر تنش قرار گرفت (جدول ۲). بر اساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، کمترین و بیشترین محتوای روغن به ترتیب از آبیاری مطلوب به میزان ۲۴ درصد و تنش غرقاب ملایم به میزان ۲۸/۹ درصد حاصل شد. در شرایط تنش شدید تفاوت معنی‌داری در درصد روغن در مقایسه با آبیاری مطلوب مشاهده نشد. به عبارتی با شروع تنش ملایم محتوای روغن افزایش یافت (جدول ۳). افزایش معنی‌دار محتوای روغن در شرایط تنش ملایم را می‌توان به تأثیرپذیری بیشتر ساخت کربوهیدرات‌ها از تنش غرقاب و در نتیجه کاهش بیشتر عملکرد دانه این ارقام نسبت داد، به عبارتی سهم کاهش ساخت کربوهیدرات‌ها بیشتر از سهم ساخت روغن بوده و این امر به صورت افزایش محتوای روغن نمایان شده است در حالی که به نظر می‌رسد در شرایط تنش شدید سهم این کاهش یکسان باشد (جدول ۳).

اطلاعات اندکی در زمینه تأثیر تنش غرقاب بر محتوای روغن دانه‌های روغنی وجود دارد. گفته می‌شود کاهش جذب نیتروژن در زمان غرقاب در مرحله طولی شدن ساقه، سبب کاهش محتوای پروتئین دانه می‌شود (Gutierrez-Boem et al., 1996) و از آنجایی که درصد پروتئین دانه رابطه‌ای عکس با محتوای روغن دارد، بنابراین هرچه درصد پروتئین بالا باشد، محتوای روغن کاهش می‌یابد و بالعکس (Brennan et al., 2000). در گیاه کلزا گزارش شده که در شرایط تنش غرقاب محتوای روغن از ۴۲ به ۴۵ درصد افزایش یافت (Wollmer et al., 2018). برخی پژوهشگران گزارش دادند که این صفت عمدتاً به ژنتیک گیاه بستگی دارد و تحت اثر محیط قرار نمی‌گیرد (Koutroubas et al., 2008)، از سوی دیگر، برخی معتقدند تفاوت محتوای روغن در بین ژنوتیپ‌ها نتیجه برهم‌کنش ژنوتیپ و محیط است و بیان ژن‌های کنترل‌کننده تولید روغن تابعی از شرایط محیطی است (Hussain et al., 2016). مشخص شده محتوای کربوهیدرات‌های محلول می‌تواند به دانه یعنی منبع اصلی کربن برای متابولیسم چربی دانه‌های کلزا منتقل شود (Khan et al., 2018). بنابراین، وضعیت فتوسنتز و سیستم ریشه‌ای در جذب مواد مغذی و مدت زمان تنش و مراحل رشدی می‌تواند بر محتوای روغن بذر موثر واقع شود. در زمان وقوع تنش، پویایی گیاه تغییر می‌کند و اولویت انتقال مواد فتوسنتزی برای رشد دانه‌ها ممکن است تغییر یابد، و کاهش دسترسی به آب ممکن است باعث افزایش جزئی محتوای روغن دانه‌ها شود (Zandi et al., 2023).

عملکرد روغن

عملکرد روغن در تنش ملایم و شدید در مقایسه با آبیاری مطلوب به طور معنی‌داری به ترتیب به میزان ۱۶ و ۳۲ درصد کاهش یافت و بین مراحل رشدی نیز تفاوت معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۲ و ۳). بیشترین عملکرد روغن در آبیاری مطلوب و کمترین مقدار آن در تنش شدید مشاهده شد (جدول ۳). عملکرد روغن به دو عامل عملکرد دانه و محتوای روغن بستگی دارد و دلیل کاهش عملکرد روغن در تنش ملایم و شدید علی‌رغم افزایش محتوای روغن، کاهش عملکرد دانه بود. بنابراین علی‌رغم افزایش محتوای روغن، عملکرد روغن کاهش یافت (Sheikh Mamo et al., 2023). در این پژوهش کمترین عملکرد روغن در تنش غرقاب شدید مشاهده شد که این امر به کاهش عملکرد دانه علی‌رغم تغییر در محتوای روغن نسبت داده می‌شود. وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین عملکرد روغن با عملکرد دانه ($r = +0.79^{**}$)، نیز بر نقش عملکرد دانه در تعیین عملکرد روغن تأکید دارد (جدول ۴).

نتیجه‌گیری

در این پژوهش تیمارهای مدت زمان غرقاب در مراحل مختلف رشد گل‌رنگ به‌طور متفاوتی ویژگی‌های فتوسنتزی و فعالیت آنتی اکسیدانی و همچنین عملکرد دانه و روغن این گیاه را تحت تأثیر قرار داد. مرحله رشدی و مدت زمان غرقاب نقش مهمی در واکنش به تنش داشت. تنش غرقاب در هر دو مرحله رشد رویشی و زایشی منجر به کاهش معنی‌دار عملکرد دانه شد، به گونه‌ای که میزان کاهش در تنش ملایم و شدید در مقایسه با آبیاری مطلوب به ترتیب برابر با ۳۴ و ۴۰ درصد بود. همچنین مقادیر کاهش در سطوح مختلف تنش و مراحل رشدی متفاوت بود به گونه‌ای که بیشترین کاهش عملکرد دانه در مقایسه با آبیاری مطلوب در شرایط تنش شدید در مرحله رشد زایشی (۴۳ درصد کاهش) مشاهده شد. افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز نقش مهمی در ایجاد انطباق گیاه با شرایط غرقاب داشتند. بر اساس این نتایج، به نظر می‌رسد تقویت شیوه‌های مدیریتی مزارع گل‌رنگ در منطقه خوزستان در فصل زمستان ضروری باشد و از آنجایی که تنش غرقاب غالباً پدیده‌ای

گذرا و موقتی است، لذا هنگام وقوع سیل بارندگی‌های سنگین، به منظور حذف آب مازاد و جلوگیری از کاهش خسارات اقتصادی گلرنگ بایستی زهکشی سطحی و زیرسطحی خاک در مزرعه انجام شود.

سپاسگزاری

بدین‌وسیله نویسندگان از حمایت‌های معاونت پژوهش و فناوری دانشگاه شهید چمران اهواز به شماره پژوهانه SCU.AA99.96 کمال قدردانی را دارند.

References

- Arbona, V., Hossain, Z., López-Climent, M.F., Pérez-Clemente, R.M, & Gómez-Cadenas A. (2008). Antioxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress tolerance in citrus. *Physiology Plantarum*, 132, 452-466. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01029.x>
- Ashraf, M.A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 7, 1976-1981. <https://doi.org/10.5897/AJARX11.084>
- Bailey-Serres, J., Lee, S.C., & Brinton, E. (2012). Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant Physiology*, 160(4), 1698-709. <https://doi.org/10.1104/pp.112.208173>.
- Bansal, R., & Srivastava, J.P. (2012). Antioxidative defense system in pigeonpea roots under waterlogging stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 34, 515-522. doi: 10.1007/s11738-011-0848-z
- Blokhina, O.B., Fagerstedt, K.V., & Chirkova, T.V. (1999). Relationships between lipid peroxidation and anoxia tolerance in a range of species during post-anoxic reoxygenation. *Physiologia Plantarum*, 105, 625-632.
- Brennan, R.F., Mason, M.G., & Walton, G.H. (2000). Effect of nitrogen fertilizer on the concentrations of oil and protein in canola (*Brassica napus* L.) seed. *Journal of Plant Nutrition*, 23(3), 339-348. <https://doi.org/10.1080/01904160009382020>
- De San Celedonio, R.P., Abeledo, L.G., & Brihet, J.M., Miralles, D.J. (2014). Waterlogging affects leaf and tillering dynamics in wheat and barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 202 (5), 409-420. <https://doi.org/10.1111/jac.12151>
- De San Celedonio, R.P., Abeledo, L.G., Mantese, A.I., & Miralles, D.J. (2017). Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering. *Plant and Soil*, 417(1-2), 481-498. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3274-1>
- Ding, J., Liang, P., Wu, P., Zhu, M., Li, C., Zhu, X., Gao, D., Chen, Y., & Guo, W. (2020). Effects of waterlogging on grain yield and associated traits of historic wheat cultivars in the middle and lower reaches of the Yangtze River, China. *Field Crops Research*, 264, 107695. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107695>
- Fazeli, S.B., Rahnama, A., & Hassibi, P. (2022). Effect of waterlogging stress on yield and yield components and photosynthetic characteristics of two Mung bean cultivars in Ahvaz conditions. *Plant Productions*, 45(1), 95-108. <https://doi.org/10.22055/ppd.2020.30538.1805>
- Gill, S.S., & Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology Biochemistry*, 48(12), 909-30. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016.
- Grassini, P., Indaco, G.V., Pereira, M.L., Hall, A.J., & Trápani, N. (2007). Responses to short-term waterlogging during grain filling in sunflower. *Field Crops Research*, 101, 352-363. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.12.009>

- Gutierrez Boem, F.H., Lavado, R.S., & Porcelli, C.A. (1996). Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rape seed. *Field Crops Research*, 47, 175-179. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(96\)00025-1](https://doi.org/10.1016/0378-4290(96)00025-1)
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S.M., Mahmud, J.A., Fujita, M., & Fotopoulos, V. (2020). Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: revisiting the crucial role of a universal defense regulator. *Antioxidants*, 9, 681. doi: 10.3390/antiox9080681
- Hasanuzzaman, M., Hossain, M.A., Teixeira da Silva, J.A., & Fujita, M. (2012). Plant responses and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In *Crop Stress and its Management: Perspectives and Strategies*; Bandi V. A.K. Shanker. C. Shanker. Mandapaka M. Eds.; Springer: Berlin, Germany. 261–316.
- Huang, B., & Johnson, J.W. (1995). Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia. *Annals of Botany*, 75, 423-427. <https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1041>
- Hussain, M.I., Lyra, D.A., Farooq, M., Nikoloudakis, N., & Khalid, N. (2016). Salt and drought stresses in safflower: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 36, 4. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0344-8>
- Khan, S., Anwar, S., Kuai, J., Noman, A., Shahid, M., Din, M., Ali, A., & Zhou, G. (2018). Alteration in yield and oil quality traits of winter rapeseed by lodging at different planting density and nitrogen rates. *Scientific Reports*, 8, 634. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18734-8>
- Koutroubas, S.D., Papakosta, D.K., & Doitsinis, A. (2008). Nitrogen utilization efficiency of safflower hybrids and open-pollinated varieties under Mediterranean conditions. *Field Crops Research*, 107 (1), 56-61. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.12.009>
- Lee, Y.H., Kim, K.S., Jang, Y.S., Hwang, J.H., Lee, D.H., & Choi, I.H. (2014). Global gene expression responses to waterlogging in leaves of rape seedlings. *Plant Cell Reports*, 33, 289-299. doi: 10.1007/s00299-013-1529-8
- Loreti, E., van Veen, H., & Perata, P. (2016) Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 33, 64-71.
- Malik, A.L., Colmer, D.T., 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, 225-236
- Parent, C., Capelli, N., Berger, A., Crèvecoeur, M., & Dat, J.F. (2008). An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress*, 2, 20-27.
- Plaut, Z., Mayoral, M.L., & Reinhold, L. (1987). Effect of altered sink:source ratio on photosynthetic metabolism in source leaves. *Plant Physiology*, 85, 786-791.
- Qi, X.H., Xu, X.W., Lin, X.J., Zhang, W.J., & Chen, X.H. (2012). Identification of differentially expressed genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.) root under waterlogging stress by digital gene expression profile. *Genomics*, 99, 160-168.
- Rahnama, A., Poustini, K., Munns, R., & James, R.A. (2010). Stomatal conductance as a screen for osmotic stress tolerance in durum wheat growing in saline soil. *Functional Plant Biology*, 37, 255-263. doi: <http://doi.org/10.1071/fp09148>.
- Shahrokhnia, M.H., & Sepaskhah, A.R. (2017). Physiologic and agronomic traits in safflower under various irrigation strategies, planting methods and nitrogen fertilization. *Industrial Crops and Products*, 95: 126-139. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.10.021>

- Sheikh Mamo, B., Rahnama, A., & Hassibi, P. (2023). The influence of terminal heat stress on physiological and yield characteristics of promising sunflower cultivars in Ahvaz climate condition. *Environmental Stresses in Crop Sciences*, 16 (3), 835-851. <https://doi.org/10.22077/escs.2023.4928.2107>
- Striker, G.G. (2012). Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*, 27, 983-987.
- Tian, L., Zhang, Y., Chen, P., Zhang, F., Li, J., Yan, F., Dong, Y., & Feng, B. (2021). How does the waterlogging regime affect crop yield? A global meta-analysis. *Frontiers in Plant Science*, 12, 634898. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634898>
- Wang, C., Hai, J., Yang, J., Tian, J., Chen, W., Chen, T., & Wang, H. (2016). Influence of leaf and silique photosynthesis on seeds yield and seeds oil quality of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *European Journal of Agronomy*, 74, 112-118. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.12.008>
- Wang, X., Deng, Z., Zhang, W., Meng, Z., Chang, X., & Lv, M. (2017). Effect of waterlogging duration at different growth stages on the growth, yield and quality of cotton. *PLoS ONE*, 12(1) e0169029. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169029>
- Wollmer, A.C., Pitann, B., & Muehling, K.H. (2018). Waterlogging events during stem elongation or flowering affect yield of oilseed rape (*Brassica napus* L.) but not seed quality. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 204, 165-174. <https://doi.org/10.1111/jac.12244>
- Wu, X., Tang, Y., Li, C., Wu, C., & Huang, G. (2015). Chlorophyll fluorescence and yield responses of winter wheat to waterlogging at different growth stages. *Plant Production Science*, 18, 284-294. <https://doi.org/10.1626/pps.18.284>
- Yin, D., Sun, D., Han, Z., Ni, D., Norris, A., & Jiang, C.Z. (2019). PhERF2, an ethylene-responsive element binding factor, plays an essential role in waterlogging tolerance of Petunia. *Horticulture Research*, 6, 1-11.
- Zandi, R., Rahnama, A., & Meskarbashi, M. (2023). Effect of deficit irrigation regimes on photosynthetic, morpho-physiological and yield traits of safflower (*Carthamus tinctorious* L.) in Ahvaz climate condition. *Crop Physiology Journal*, 15 (59), 19-40. <http://cpj.ahvaz.iau.ir/article-1-1614-en.html>
- Zhang, G., Tanakamaru, K., Abe, J., & Morita, S. (2007). Influence of waterlogging on some anti-oxidative enzymatic activities of two barley genotypes differing in anoxia tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 29, 171-176. doi: 10.1007/s11738-006-0022-1
- Zhang, Y., Song, X., Yang, G., Li, Z., Lu, H., Kong, X., Eneji, A.E., & Dong, H. (2015). Physiological and molecular adjustment of cotton to waterlogging at peak-flowering in relation to growth and yield. *Field Crops Research*, 179, 164-172. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.05.001>
- Zhang, P., Lyu, D., Jia, L., He, J., & Qin, S. (2017). Physiological and de novo transcriptome analysis of the fermentation mechanism of *Cerasus sachalinensis* roots in response to short-term waterlogging. *BMC Genomics*, 18, 649.
- Zhang, R., Zhou, Y., Yue, Z., Chen, X., & Xing, Y. (2019). The leaf-air temperature difference reflects the variation in water status and photosynthesis of sorghum under waterlogged conditions. *PLoS ONE*, 14(7) e0219209.
- Zhang, R., Zhou, Y., Yue, Z., Chen, X., Cao, X., Xu, X.X., Xing, Y.F., Jiang, B., Al, X.Y., & Huang, R.D. (2019). Changes in photosynthesis, chloroplast ultrastructure, and antioxidant metabolism in leaves of sorghum under waterlogging stress. *Photosynthetica*, 57, 1076–1083. doi: 10.32615/ps.2019.124