بسم الله الرحمن الرحيم
إنه من سليمان وإنه

دانشگاه اصفهان
دانشکده علوم
گروه زیست شناسي

پایان نامه ی کارشناسی ارشد رشته ی زیست شناسي-گیاهي گرایش فیزیولوژي گیاهي

اثر تنش غرقابي کوتاه مدت بر میزان تخلخل ریشه در گیاه آفتابگردان (*Helianthus annus* L.)

استاد راهنما:
دکتر اکبر مستاجران

استاد مشاور:
دکتر فاطمه زرین کمر

پژوهشگر:
شیرین احمدي

مهر ماه ۱۳۸۸

کلیه حقوق مادي مترتب بر
نتایج مطالعات، ابتکارات و
نوآوري هاي ناشي از تحقیق
موضوع این پایان نامه
متعلق به دانشگاه اصفهان
است.

دانشگاه اصفهان
دانشکده علوم
گروه زیست شناسي.

پایان نامه ی کارشناسی ارشد رشته ی زیست شناسي گرایش فیزیولوژي گیاهي خانم شیرین احمدي تحت عنوان

اثر تنش غرقابي کوتاه مدت بر میزان تخلخل ریشه در گیاه آفتابگردان (***Helianthus annus* L.**)

در تاریخ ۱۳۸۸/۷/۲۷ توسط هیأت داوران زیر بررسی و با درجه عالی به تصویب نهایي رسید.

۱- استاد راهنمای پایان نامه دکتر اکبر مستاجران با مرتبه ی علمی استاد امضاء

۲- استاد مشاور پایان نامه دکتر فاطمه زرین کمر با مرتبه ی علمی استادیار امضاء

۳- استاد داور داخل گروه دکتر علی اکبر احسان پور با مرتبه ی علمی استاد امضاء

۴- استاد داور خارج از گروه دکتر ریحانه عموآقایی با مرتبه ی علمی استادیار امضاء

امضای مدیر گروه

چکیده

غرقابي زماني ايجاد مي‌شود كه در نتيجه بارش شديد و طولاني مدت باران، طغيان رودخانه‌ها، آبياري بيش از حد و يا افزايش سطح آب‌هاي زيرزميني ميزان آب موجود در خاك به حد اشباع برسد. ميزان كاهش عملترد محصولات كشاورزي در اين شرايط تا بيش از پنجاه درصد گزارش شده است. بيش از يك سوم مناطق تحت كشت آبي در دنيا تحت تاثير شرايط غرقابي قرار دارند و لذا اثرات مخرب غرقابي به صورت پراكنده براي همه گياهان در همه مناطق قابل مشاهده است. اثر مخرب غرقابي بر محصولات كشاورزي در آسياى جنوب شرقى و آسياى جنوبى (ويتنام، تايلند، بنگلادش، نپال، هند و پاكستان) و همچنين در جنوب ايالات متحده در حوزه رودخانه مى‌سى‌سى‌پى و نيز در استراليا گزارش شده است. غرقابي در ايران در مناطق شمالي مجاور درياي خزر، حاشيه رودخانه‌ها و همچنين محل‌هايي كه فزوني بارندگي منجر به افزايش سطح آب‌هاي زيرزميني مي‌شود گزارش شده است. بيشترين سطح زير كشت آفتابگردان به صورت ديم در نواحي حاشيه درياي خزر و استان‌هاي مازندران و گلستان قرار دارد كه وقوع تنش غرقابي در آن‌ها محتمل مي‌باشد. با توجه به مطالب فوق بررسي اثرات تنش غرقابي در ارقام مختلف آفتابگردان و توان بازيابي آن‌ها پس از قرار گيري در معرض تنش مي‌تواند به انتخاب رقم مقاوم‌تر جهت كشت در اين مناطق كمك نمايد.

به همين منظور بذر چهار رقم مختلف آفتابگردان (R-CMS51*14، CMS19*R-N_1-118، CMS14*R-864و Hysun33) پس از ضد عفوني و جوانه زني به ظرف‌هاي پلاستيكي مخصوص چهار ليتري حاوي محلول هوگلند منتقل و به مدت يك هفته به طور پيوسته هوادهي گرديد. زماني كه گياهان چهارده روز سن داشتند به صورت تصادفي به دو گروه تقسيم شدند. نيمي از گياهان (شاهد) از اكسيژن كافي برخوردار بودند در حالي كه محلول غذايي نيم ديگر گياهان (تحت تنش) با استفاده از گاز ازت، اكسيژن زدايي مي‌شد. سه روز بعد نيمي از گياهان شاهد و نيمي از گياهان تحت تنش براي اندازه‌گيري‌هاي لازم برداشت شدند و مابقي به منظور مطالعه توان بازيابي مورد استفاده قرار گرفتند. به همين منظور در محلول غذايي اين گياهان اكسيژن كافي پمپ مي‌شد. پس از بيست و يك روز همه گياهان برداشت شدند. در هر مرحله از برداشت از هر تيمار هشت گياه برداشت شد كه نيمي براي اندازه‌گيري ميزان تخلخل و نيم ديگر

براي ساير اندازه‌گيري‌ها مورد استفاده قرار گرفت. ميزان تخلخل ريشه به روش غوطه‌ور سازي بر مبناي قانون ارشميدس و نيز به روش برش‌گيري اندازه‌گيري گرديد. در روش اول قسمتي از ريشه بعد از غوطه‌ور شدن در آب توزين شده و سپس در معرض خلاء قرار گرفت و مجددا در آب توزين گرديد و سپس ميزان تخلخل با استفاده از رابطه پيشنهادي محاسبه شد. در روش برش‌گيري از چهل ميلي‌متري نوك ريشه مقطع گيري شد و مقاطع عرضي ريشه به ترتيب با محلول‌هاي كارمن و سبز متيل رنگ آميزي شد. براي محاسبه ميزان تراكم سلولي تعداد سلول‌هاي سالم و طبيعي موجود در فاصله بين استوانه مركزي و اپيدرم در برش ميكروسكوپي شمارش گرديد. تعداد ريشه‌هاي نابه‌جا، قطر هيپوكوتيل، وزن‌تر و خشك ريشه و بخش هوايي و مقدار كلروفيل نيز در نمونه‌هاي گياهي سالم اندازه‌گيري شد.

نتايج نشان داد كه در پايان اعمال سه روز تنش هيپوكسي اختلاف ميزان وزن‌تر ريشه و بخش هوايي و وزن خشك ريشه و بخش هوايي بين گياهان شاهد و تيمار ديده از نظر آماري معني دار نيست. ليكن تعداد ريشه نابه‌جا، قطر هيپوكوتيل، ميزان كلروفيلa، كلروفيلb و كلروفيل كل، ميزان تخلخل ريشه و تراكم سلولي بين گياهان شاهد و گياهان تنش ديده از اختلاف معني داري برخوردار است. پس از اتمام دوره بازيابي نتايج نشان داد كه اختلاف تعداد ريشه نابه‌جا، قطر هيپوكوتيل، مقدار وزن‌تر و خشك ريشه و بخش هوايي، غلظت كلروفيل، ميزان تخلخل و تراكم سلولي در ريشه بين گياهان شاهد و گياهان تنش ديده از نظر آماري معني دار است.

در پايان به دليل اين كه رقم CMS14*R-864 در پاسخ به تنش هيپوكسي نسبت به ساير ارقام رفتار سازگارانه‌تري از خود نشان داد به عنوان رقم مقاوم‌تر به غرقابي معرفي گرديد.

كلمات كليدي: هيپوكسي، آئرانشيم، غرقابي، تخلخل، آفتابگردان

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

فصل اول: مقدمه

۱-۱ غرقابي ۱
۲- مناطق مستعد غرقابي در دنيا ۲
۱-۳ سيگنال‌هاي غرقابي ۳
۱-۳-۱ تغيير ويژگي‌هاي شيميايي خاك ۳
۲-۳- تغييرات فيزيکی خاك ۵
۴- چگونگي درك غرقابي توسط گياه ۶
۱-۴- تغيير در هم‌ئوستازي گونه‌های فعال اکسيژن ۶
۲-۴- حسگرهای بالقوه ردوکس O_2 ..... ۶
۳-۴- هموگلوبين ۷
۴-۴- نيتريک اکسيد ۸
۵-۴- تغييرات pH ۸
۶-۴- تغيير کلسيم سيتوزول ۹
۷-۴- اتيلن ۹
۵- اثر تنش غرقابي بر ويژگی‌های فيزيولوژيك گياه ۱۰
۱-۵- هدايت روزنه‌ای ۱۰
۲-۵- هدايت هيدروليکی ريشه ۱۱
۱-۵-۳ ميزان کلروفيل برگ و فتوسنتز ۱۱
۱-۵-۴ تنفس ۱۱
۶- اثر تنش غرقابي برمورفولوژي و ويژگي‌هاي ظاهری گياه ۱۲
۱-۶-۱ اندام‌های هوايي ۱۲
۱-۶-۱-۱ هايپرتروفی ۱۲
۱-۶-۱-۲ اپي‌ناستی ۱۳
۱-۶-۱-۳ تغيير رشد اندام‌هاي هوايي و پيری و ريزش برگ‌ها ۱۳
۱-۶-۲ ريشه ۱۳
۱-۶-۲-۱ تغيير جهت رشد ريشه و مرگ آن ۱۳
۱-۶-۲-۲ تشکيل ريشه‌هاي نابه‌جا ۱۴

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

۳-۲-۶- تشکیل آئرانشیم ۱۶
۱-۳-۲-۶- انواع آئرانشیم ۱۹
۷- تخلخل ۲۱
۱-۷- روشهاي اندازه‌گيري تخلخل ۲۲
۱-۸ عوامل موثر در تعيين شدت آسيب‌هاي ناشي از غرقابي .. ۲۵
۱-۸-۱ شدت و تواتر غرقابي و مرحله نمو گياه ۲۵
۱-۸-۲ دما ۲۶
۱-۸-۳ نوع خاك ۲۶
۹- خصوصيات گياهي آفتابگردان ۲۶
۹-۱ سازگاري ۲۷
۹-۲ موارد استفاده ۲۸
۹-۳ آفتابگردان در ايران ۲۹
۹- اهداف ۲۹

فصل دوم: مواد و روشها

۱- تهيه و كاشت بذر ۳۱
۲- اعمال تيمار ۳۲
۳- اندازه‌گيري وزن‌تر و وزن خشك ۳۲
۴- برش‌گيري نمونه‌ها ۳۲
۲-۵ شمارش تعداد ريشه‌هاي نابه‌جا و اندازه‌گيري قطر هيپوكوتيل ۳۳
۲-۶ اندازه‌گيري تخلخل به روش ارشميدس ۳۳
۲-۷ اندازه‌گيري مقدار كلروفيل به روش (Arnon,1949) ۳۳
۲-۸ آناليز آماري ۳۴

فصل سوم: نتايج

۱- اندازه‌گيري وزن‌تر ريشه و بخش هوايي ۳۵
۱-۱ پس از اتمام ۳ روز تنش هيپوكسي ۳۵

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

۳-۱-۲ پس از بازیابي..... ۳۷
۳-۲ اندازه گيري وزن خشك ريشه و بخش هوايی..... ۳۹
۳-۲-۱ پس از اتمام ۳ روز تنش هيپوكسي..... ۳۹
۳-۲-۲ پس از بازيابي..... ۴۲
۳-۳: تاثير تنش غرقابي بر تعداد ريشه نابه‌جا و قطر هيپوكوتيل ۴۴
۳-۳-۱ پس از اتمام ۳ روز تنش هيپوكسي..... ۴۴
۳-۳-۲ پس از بازيابي..... ۴۷
۳-۴ تاثير تيمار غرقابي بر ميزان تخلخل محاسبه شده به روش ارشميدس در ريشه گياه آفتابگردان ۴۹
۳-۴-۱ پس از اتمام ۳ روز تنش غرقابي..... ۴۹
۳-۴-۲ پس از بازيابي..... ۵۱
۳-۵ بررسي ميزان تخلخل بر اساس تصاوير حاصل از برش گيري و رنگ آميزي مقاطع بافت ريشه..... ۵۳
۳-۵-۱ مقايسه بافت ريشه در ارقام آفتابگردان مورد مطالعه بر اساس تصاوير حاصل از برش‌گيري..... ۵۷
۳-۵-۲ تاثير تنش هيپوكسي بر ميزان تراكم سلول‌هاي بافت ريشه ۵۹
۳-۵-۲-۱ پس از اتمام سه روز تنش هيپوكسي..... ۵۹
۳-۵-۲-۲ پس از بازيابي..... ۶۱
۳-۶ مقايسه نتايج به دست آمده از روش برش‌گيري با روش ارشميدس..... ۶۲
۳-۷ تاثير تنش غرقابي بر ميزان كلروفيل برگ ۶۴
۳-۷-۱ پس از اتمام ۳ روز تنش هيپوكسي..... ۶۴
۳-۷-۲ پس از بازيابي..... ۶۶

فصل چهارم: بحث و نتيجه‌گيري

۴-۱ تغييرات وزن‌تر و خشك ريشه و بخش هوايي ۷۰
۴-۲ تغيير تعداد ريشه‌هاي نابه‌جا و قطر هيپوكوتيل ۷۱
۴-۳ اثر تنش غرقابي بر ميزان تخلخل ريشه ۷۲
۴-۴ مقايسه دو روش برش‌گيري و غوطه‌ور سازي براي اندازه‌گيري ميزان تخلخل در ريشه آفتابگردان ۷۶
۴-۵ جمع بندي و نتيجه‌گيري..... ۷۶

فهرست شکل ها

عنوان **صفحه**

شکل۳-۱ مقاطع رنگ آميزي شده ريشه گياه آفتابگردان رقم R-14 *CMS51. E: اپيدرم، S: استوانه مرکزي، D: تراکم سلولي، P: تخلخل، W: ديواره سلولي، I: بي‌نظمي شکل سلول..... ۵۴

شکل۳-۲ مقاطع رنگ آميزي شده ريشه گياه آفتابگردان رقم R-N_1-118 *CMS19. E: اپيدرم، S: استوانه مرکزي، D: تراکم سلولي، P: تخلخل، W: ديواره سلولي، I: بي‌نظمي شکل سلول، R: سلول سالم، A: آئرانشيم..... ۵۵

شکل۳-۳ مقاطع رنگ آميزي شده ريشه گياه آفتابگردان رقم R-CMS14*864. E: اپيدرم، S: استوانه مرکزي، D: تراکم سلولي، P: تخلخل، W: ديواره سلولي، R: سلول سالم، A: آئرانشيم..... ۵۶

شکل۳-۴ مقاطع رنگ آميزي شده ريشه گياه آفتابگردان رقم Hysun33. E: اپيدرم، S: استوانه مرکزي، D: تراکم سلولي، P: تخلخل، W: ديواره سلولي، R: سلول سالم و کروي شکل، A: آئرانشيم، I: بي‌نظمي شکل سلولي. ۵۷

شکل۳-۵ همبستگي ميان درصد تخلخل و تراکم سلول‌هاي کورتکس ريشه در ارقام مختلف آفتابگردان در شرايط ۳ روز هيپوکسي و عدم هيپوکسي. در اين زمان گياهان ۱۷ روز سن داشتند..... ۶۳

شکل۳-۶ همبستگي ميان درصد تخلخل و تراکم سلول‌هاي کورتکس ريشه در ارقام مختلف آفتابگردان در پايان دوره بازيابي. در اين زمان گياهان ۳۸ روز سن داشتند..... ۶۳

فهرست جداول

عنوان **صفحه**

جدول ۱-۱ توالي زماني تغييرات شيميايي كه پس از غرقاب شدن در خاك به وقوع مي‌پيوندد و پتانسيل ردوكس تقريبي كه هر كدام از اين تغييرات در آن پتانسيل ردوكس رخ مي‌دهند(Punnamperuma, 1984). ۴

جدول ۳-۱ جدول آناليز واريانس(مقادير F) مربوط به اثر تيمار هيپوكسي، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر يكديگر روي وزن‌تر ريشه و بخش هوايي. گياهان پس از اتمام دوره سه روزه تنش هيپوكسي ۱۷ روز سن داشتند. ۳۵

جدول ۳-۲ ميانگين وزن‌تر ريشه و بخش هوايي ($g\ plant^{-1}$) در ٤ رقم آفتابگردان تحت تيمار ۳ روز هيپوكسي وعدم هيپوكسي. گياهان درپايان ۳ روز تنش هيپوكسي ۱۷ روز سن داشتند. ۳۶

جدول ۳-۳ جدول آناليز واريانس(مقادير F) مربوط به اثر تيمار هيپوكسي، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر يكديگر روي وزن‌تر ريشه و بخش هوايي. گياهان در پايان دوره بازيابي ۳۸ روز سن داشتند. ۳۸

جدول ۳-۴ ميانگين وزن‌تر ريشه و بخش هوايي ($g\ plant^{-1}$) در ٤ رقم آفتابگردان پس از اتمام دوره بازيابي. گياهان در اين زمان ۳۸ روز سن داشتند. ۳۸

جدول ۳-۵ جدول آناليز واريانس (مقادير F) مربوط به اثر تيمار غرقابی، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر يكديگر روی وزن خشك ريشه و بخش هوايي. گياهان پس از اتمام دوره سه روزه هيپوكسي ۱۷ روز سن داشتند. ۴۰

جدول ۳-۶ ميانگين وزن خشك ريشه و بخش هوايی ($g\ plant^{-1}$) در ۴ رقم آفتابگردان تحت تيمار هيپوكسي و عدم هيپوكسي.

فهرست جداول

عنوان **صفحه**

گیاهان پس از اتمام ۳ روز تنش هیپوکسي ۱۷ روز سن داشتند. ۴۰

جدول ۳-۷ جدول آنالیز واریانس (مقادیر F) مربوط به اثر تیمار هیپوکسي، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر یکدیگر روی وزن خشک ریشه و بخش هوایي. گیاهان در پایان دوره بازیابي ۳۸ روز سن داشتند. ۴۲

جدول ۳-۸ وزن خشک ریشه و بخش هوایی ($g\ plant^{-1}$) در ٤ رقم آفتابگردان پس از اتمام دوره بازیابي. در این زمان گیاهان ۳۸ روز سن داشتند. ۴۳

جدول ۳-۹ جدول آنالیز واریانس(مقادیر F) مربوط به اثر تیمار هیپوکسي، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر یکدیگر روي تعداد ریشه‌هاي نابه‌جا و قطر هیپوکوتیل. گیاهان پس از اتمام ۳ روز تنش هیپوکسي ۱۷ روز سن داشتند. ۴۴

جدول ۳-۱۰ میانگین تعداد ریشه نابه‌جا و قطر هیپوکوتیل(mm) در ارقام مختلف آفتابگردان تحت تیمار ۳ روز هیپوکسي و عدم هیپوکسي. گیاهان در پایان سه روز تنش هیپوکسي ۱۷ روز سن داشتند. .. ۴۵

جدول۳-۱۱ جدول آنالیز واریانس(مقادیر F) مربوط به اثر تیمار هیپوکسي، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر یکدیگر روي تعداد ریشه‌هاي نابه‌جا و قطر هیپوکوتیل. گیاهان در پایان سه روز تنش هیپوکسي ۳۸ روز سن داشتند. ۴۷

فهرست جداول

عنوان **صفحه**

جدول ۳-۱۲ ميانگين تعداد ريشه نابه‌جا و قطر هيپوكوتيل (mm) در ارقام مختلف آفتابگردان پس از اتمام دوره بازيابي. در اين زمان گياهان ۳۸ روز سن داشتند. ۴۸

جدول ۳-۱۳ جدول آناليز واريانس(مقادير F) مربوط به اثر تيمار هيپوكسي، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر يكديگر روي ميزان تخلخل ريشه. گياهان پس از اتمام سه روز تنش هيپوكسي ۱۷ روز سن داشتند. ۵۰

جدول ۳-۱۴ ميانگين ميزان تخلخل ريشه (%) در ارقام مختلف آفتابگردان تحت تيمار ۳ روز هيپوكسي و عدم هيپوكسي. گياهان پس از اتمام سه روز تنش هيپوكسي ۱۷ روز سن داشتند. ۵۰

جدول ۳-۱۵ جدول آناليز واريانس(مقادير F) مربوط به اثر تيمار غرقابی، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر يكديگر روي ميزان تخلخل ريشه. در پايان دوره بازيابي گياهان ۳۸ روز سن داشتند. ۵۱

جدول ۳-۱۶ مقدار تخلخل ريشه (%) در ارقام مختلف آفتابگردان پس از اتمام ۲۱ روز دوره بازيابي. گياهان در اين زمان ۳۸ روز سن داشتند. ۵۲

جدول ۳-۱۷ جدول آناليز واريانس(مقادير F) مربوط به اثر تيمار غرقابی، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر يكديگر روي تعداد سلول‌هاي كورتكس ريشه ۶۰

جدول ۳-۱۸ تعداد متوسط سلول‌هاي كورتكس ريشه در ارقام مختلف آفتابگردان تحت تيمار ۳ روز هيپوكسي و عدم هيپوكسي. گياهان در پايان سه روز تنش هيپوكسي ۱۷ روز سن داشتند ۶۰

جدول ۳-۱۹ جدول آنالیز واریانس(مقادیر F) مربوط به اثر تیمار غرقابی، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر یکدیگر روي میزان تخلخل ریشه در گیاهان ۳۸ روزه..... ۶۱

جدول ۳-۲۰ میانگین میزان تراکم سلول‌هاي کورتکس ریشه در ارقام مختلف آفتابگردان پس از اتمام ۲۱ روز دوره بازیابي. گیاهان در این زمان ۳۸ روز سن داشتند..... ۶۲

جدول ۳-۲۱ جدول آنالیز واریانس(مقادیر F) مربوط به اثر تیمار غرقابی، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر یکدیگر روي میزان کلروفیلa، کلروفیلb، کلروفیل کل و نسبت Chl.a/Chl.b در برگ در گیاهان ۱۷ روزه..... ۶۵

جدول ۳-۲۲ میانگین میزان کلروفیلa، کلروفیلb، کلروفیل کل و نسبت Chl.a/Chl.b در برگ ٤ رقم آفتابگردان تحت تیمار ۳ روز هیپوکسي وعدم هیپوکسي. در پایان سه روز تنش هیپوکسي گیاهان ۱۷ روز سن داشتند..... ۶۵

جدول ۳-۲۳ جدول آنالیز واریانس(مقادیر F) مربوط به اثر تیمار غرقابی، رقم آفتابگردان و اثر متقابل آن‌ها بر یکدیگر روي میزان کلروفیلa، کلروفیلb، کلروفیل کل و نسبت Chl.a/Chl.b در برگ در گیاهان ۳۸ روزه..... ۶۷

جدول ۳-۲٤ میزان کلروفیلa، کلروفیلb، کلروفیل کل و نسبت Chl.a/Chl.b در برگ ٤ رقم آفتابگردان پس از اتمام دوره بازیابي ۶۸

فصل اول

مقدمه

۱-۱ غرقابی

اصطلاح "غرقاب شدن[1]" برای توصیف یک حالت فیزیکی در خاک (Ponnamperuma, 1972) و یا حالتی در گیاه به کار برده می‌شود. اصطلاحات "فرو رفتن خاک زیر آب[2]"و "غوطه ور شدن گیاه زیر آب[3]"نیز گاهی مترادف با واژه غرقاب شدن در نظر گرفته می‌شوند. در بسیاری از مناطق جهان، غرقابی یکی از مهمترین عوامل به خطر افتادن بقای گیاه به شمار می‌آید (Dat *et al*., 2004). غرقابی زمانی ایجاد می‌شود که میزان بارندگی یا آب آبیاری، بیش از قابلیت نفوذ آب به خاک باشد و در نتیجه آب برای مدتی در سطح خاک باقی بماند. این پدیده بیشتر در خاک‌های فشرده، کم عمق و دارای زهکشی ضعیف قابل رویت است. ساختن جاده‌ها، از بین بردن پوشش گیاهی، ایجاد کانال‌های آب و تغییر مسیر رودخانه‌ها از بسترهایشان عواملی است که فراوانی

---

۱ Waterlogging

۲ Flooding

۳ Submergence

غرقابی را در طبیعت افزایش می‌دهد (Dat *et al.*, 2004). گاهی نیز غرقابی به دلیل افزایش سطح آب‌های زیر زمینی ایجاد می‌گردد که در چنین حالتی احتمال شور شدن خاک هم افزایش می‌یابد. در مواردی هم خاک به صورت برنامه ریزی شده غرقاب می‌شود از جمله می‌توان به غرقاب کردن خاک شالیزارها برای کشت برنج اشاره نمود.

۱-۲ مناطق مستعد غرقابی در دنیا

بیش از یک سوم مناطق تحت کشت آبی در دنیا تحت تاثیر شرایط غرقابی قرار دارند. اثرات غرقابی بیش از همه در مناطق تحت آبیاری در آسیای جنوب شرقی و آسیای جنوبی (ویتنام، تایلند، بنگلادش، نپال، هند و پاکستان) و همچنین در جنوب ایالات متحده در حوزه رودخانه می‌سی‌سی‌پی گزارش شده است. یکی از علل غرقاب شدن مزارع در این کشورها، اعمال تناوب‌های گندم- برنج است. در کشت برنج، به منظور محدود کردن نفوذ آب، ساختمان خاک تخریب می‌شود تا شرایط غرقاب شدن برای کشت برنج فراهم شود. به همین علت، خاک برای گندم یا گیاه دیگری که پس از برنج کاشته می‌شود شرایط فیزیکی نامناسبی دارد. لایه سختی که در کشت برنج ایجاد می‌شود معمولا دست نخورده باقی می‌ماند و ممکن است بعد از برداشت برنج به دلیل جلوگیری از نفوذ آب، در زمان آبیاری یا بارندگی زیاد، سبب غرقاب شدن خاک شود (Samad *et al.*, 2001).

در استرالیا گندم در خاک‌هایی تولید می‌شود که در آن یک لایه شنی در بالای یک لایه نسبتا غیر قابل نفوذ رسی قرار دارد. بنابراین بارندگی ممکن است منجر به بالا آمدن سفره آب زیر زمینی در منطقه ریشه گردد. در غرب استرالیا دو میلیون هکتار از منطقه کمربند گندم، در معرض غرقابی و کاهش عملکرد قرار دارد. میزان کاهش عملکرد گندم متناسب است با میزان بارندگی و می‌تواند بین 10 تا 15 درصد و حتی گاهی تا بیش از 50 درصد متغیر باشد (Dennis *et al.*, 2000).

در استرالیا گیاه پنبه نیز از غرقاب شدن خاک آسیب می‌بیند. زیرا پنبه بیشتر در خاک‌های رسی با زهکشی ضعیف کشت می‌شود. به همین دلیل حدود 11 درصد عملکرد پنبه، به خاطر آسیب غرقابی از دست می‌رود و در

موارد بحرانی، کاهش عملکرد ممکن است تا 40 درصد نیز برسد که سبب خسارتی معادل 240 میلیون دلار استرالیا در سال به کشاورزان پنبه کار می‌شود (Dennis et al., 2000).

3-1 سیگنال‌های غرقابی

برای درک چگونگی پاسخ دهی و نیز نحوه سازگاری گیاهان با شرایط غرقابی، قسمتی از گیاه که باید بیشتر مورد توجه قرار گیرد، سیستم ریشه و محیط پیرامون آن است. از آن جایی که غرقابی، در ابتدا بخش‌های زیر زمین یک گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد، این تنش باید در ابتدا توسط ریشه‌ها درک گردد. نحوه درک شرایط غرقابی به وسیله گیاه هنوز به طور کامل مشخص نشده است. با این حال، کینتیک‌های زمانی- مکانی سیگنال(ها) با تغییراتی که در اثر غرقاب شدن خاک القاء می‌گردد، همبستگی دارد. به عبارت دیگر، باید غرقاب شدن خاک درک شود، تا یک مسیر هدایت سیگنال سلولی به راه افتد و در نهایت منجر به تغییرات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی گردد. در این مسیر، یک تنش فیزیکی (غرقابی) باید به یک پاسخ بیوشیمیایی تبدیل شود. تغییراتی که در اثر غرقابی در ویژگی‌های فیزیکی و یا شیمیایی ریزوسفر ایجاد می‌گردد قادر است به عنوان سیگنال غرقابی عمل کرده و یک آبشار هدایت سیگنال درون سلول ایجاد نماید (Dat et al., 2004). در زیر به تغییرات فیزیکی و شیمیایی که ممکن است منشاء این سیگنال‌ها باشد اشاره شده است.

1-3-1 تغییر ویژگی‌های شیمیایی خاک

در واقع اولین پدیده‌ای که طی غرقاب شدن خاک روی می‌دهد، افزایش آب خاک است. اشباع شدن خاک از آب، باعث غرقابی می‌شود. آیا سلول‌های ریشه می‌توانند تغییر در مقدار رطوبت محیط اطراف خود را حس کنند؟ یافته‌های جدید این احتمال را مطرح می‌کند که گرچه ممکن است سلول‌ها نتوانند مستقیماً تغییر میزان آب اطراف خود را حس کنند، اما این احتمال وجود دارد که همئوستاز آب به طور پیوسته توسط گیرنده‌های درون سلولی کنترل شود. این احتمال وجود دارد که سلول از چندین نشانگر سلولی به طور مثال تغییر در تورگر، حجم سلول، سطح غشاء، اتصالات غشاء پلاسمایی- دیواره سلولی و یا بر هم کنش پروتئین- لیگاند به عنوان عوامل بالقوه سیگنال دهی برای بررسی میزان در دسترس بودن آب استفاده کند(Dat et al., 2004). اشباع شدن خاک از آب می‌تواند پیامدهای چشمگیری روی فرآیند انتشار گازها داشته باشد، زیرا سرعت انتشار گازها در هوا نسبت به آب 10000 بار بیشتر است (Jackson et al., 1985) و به همین دلیل میزان اکسیژن در

شرایط غرقابی به عنوان یک عامل محدود کننده مطرح می‌شود. بر اساس میزان O2 اطراف ریشه، سه حالت زیر را می‌توان تعریف کرد:

الف) نرموکسی[1]: شرایطی که در آن متابولیسم و تنفس هوازی به صورت طبیعی انجام شده و بیشتر ATP از طریق فسفوریلاسیون اکسیداتیو تولید می‌شود و در این شرایط غلظت اکسیژن 0/21 مول بر لیتر است.

ب) هیپوکسی[2]: شرایطی که در آن کاهش میزان O2 به عنوان یک عامل محدود کننده برای تولید ATP از طریق فسفوریلاسیون اکسیداتیو عمل می‌کند و مقدار زیادی از ATP از مسیر گلیکولیز تولید می‌شود و غلظت اکسیژن در این شرایط حدود 0/003 مول بر لیتر است.

ج) آنوکسی[3]: شرایطی که در آن ATP تنها از طریق گلیکولیز تولید می‌شود، چون دیگر O2 در دسترس نیست. یکی از نتایج این شرایط، کاهش سنتز پروتئین و نیز اثرات وسیع دیگر روی تقسیم و طویل شدن سلول است (Drew, 1997).

وقتی خاک غرقاب می‌شود تغییرات شیمیایی عمده‌ای در آن رخ می‌دهد که هر یک از این تغییرات در پتانسیل ردوکس خاصی رخ می‌دهد. توالی به وقوع پیوستن این رویدادها و پتانسیل ردوکسی که هر یک از تغییرات در آن رخ می‌دهد در جدول 1-1 نشان داده شده است.

جدول 1-1: توالی زمانی تغییرات شیمیایی که پس از غرقاب شدن در خاک به وقوع می‌پیوندد و پتانسیل

رخداد شیمیایی	E0(mV)
از دسترس خارج شدن اکسیژن	+330
از دسترس خارج شدن نیترات	+220
پدیدار شدن یون‌های Mn4+	+200
پدیدار شدن یون‌های Fe3+	+120
از دسترس خارج شدن سولفات	-150
پدیدار شدن متان	-250

[1] Normoxia

[2] Hypoxia

[3] Anoxia

ردوکس تقریبی که هر کدام از این تغییرات در آن پتانسیل ردوکس رخ می‌دهند(Punnamperuma, 1984).

میزان دسترسی گیاه به مواد غذایی خاک به مقدار زیادی به میزان ردوکس خاک بستگی دارد. در میان تغییرات ویژگی‌های خاک که در زمان غرقاب شدن آن رخ می‌دهد، میزان عناصر قابل دسترس به سرعت دچار تغییر می‌گردد. گرچه توالی به وقوع پیوستن این رخدادها تقریبا ثابت است اما سرعت و شدت روی دادن آن‌ها به فاکتورهایی نظیر نوع خاک و دما وابسته است (McKee and McKevlin, 1993). کمبود و فقدان اکسیژن ملکولی در خاک سبب می‌شود بسیاری از باکتری‌های بی‌هوازی اختیاری و اجباری از پذیرنده‌های الکترونی غیر از اکسیژن به منظور اکسید کردن ترکیبات معدنی و آلی استفاده کنند (Laanbroek, 1990). از دسترس خارج شدن ترکیبات اکسیده و تجمع محصولات انتهایی احیاء شده که از تنفس میکروبی ایجاد می‌گردند منجر به کاهش پتانسیل ردوکس خاک می‌گردد به طوری که پتانسیل ردوکس در خاک‌های با تهویه عادی بین 800+ تا 300+ میلی‌ولت است اما در خاک‌های غرقاب شده میزان آن بین 200+ تا 400- میلی‌ولت است (Ponnamperuma, 1972). شرایط احیایی که در اثر غرقابی ایجاد می‌گردد سبب می‌شود تا آهن، منگنز و سولفات به میزان زیادی در دسترس گیاه قرار گیرند (Ernst, 1990).

به طور کلی، سرعت کم انتشار گازها در آب، تجمع محصولات فرعی متابولیسم بی‌هوازی نظیر اتانول، لاکتیک اسید، CO_2, N_2, H^+ و متان را که به طور بالقوه برای گیاه سمی هستند، افزایش می‌دهد. این ترکیبات ممکن است درون سلول تجمع یافته و یا به محلول خاک راه یابند و در نهایت ویژگی‌های شیمیایی خاک را تغییر دهند.

2-3-1 تغییرات فیزیکی خاک

یکی از نخستین وقایعی که بعد از غرقاب شدن خاک رخ می‌دهد، تغییر ویژگی‌های فیزیکو- شیمیایی خاک است. این تغییرات میزان دسترسی گیاه به آب و مواد غذایی را به طورمستقیم و غیر مستقیم تحت تاثیر قرار می‌دهد. با این وجود، مطالعات کمی در رابطه با اثر ویژگی‌های فیزیکی و مکانیکی خاک روی رشد و نمو گیاه انجام شده است. آزمایشی که توسط He و همکاران (1996) به منظور بررسی اثر امپدانس مکانیکی[1] ناشی از

[1] Mechanichal impedance