

The Effect of Waterlogging at the Vegetative Stage on Shoot and Root Growth of Chickpea Cultivars (*Cicer arietinum* L.)

Leila Siahkamary¹, Mohammad Eghbal Ghobadi^{1,2*}, Mokhtar Ghobadi^{1,2}, Saeid Jalali Honarmand^{1,2}

Received: 20-10-2023
Revised: 22-01-2024
Accepted: 22-07-2024
Available Online: 00-00-2024

Cite this article:

Siahkamary, L., Ghobadi, M. E., Ghobadi, M., & Jalali Honarmand, S. (2024). The effect of waterlogging at the vegetative stage on shoot and root growth of chickpea cultivars (*Cicer arietinum* L.). *Iranian Journal of Pulses Research*, 15(2), (In Persian with English Abstract). <https://doi.org/10.22067/ijpr.2024.84854.1069>

Introduction

Chickpea (*Cicer arietinum* L.) is a plant from the legume family, which is usually cultivated under rain fed conditions. This crop is mostly cultivated in late winter or early spring. In these conditions, there is a high probability of heavy rains (short or long term) and there is a possibility of waterlogging in early spring and during the early growing stages of chickpea. In waterlogged conditions, due to the lack or absence of oxygen in the plant roots occur anaerobic conditions and greatly reduced the amount of energy production in the roots. In this case, the root does not have the necessary energy to transport materials from the cell membrane, and plants face ionic stress, reduced hydraulic conductivity, and reduced water absorption. With the reduction and disruption of root growth reduced shoot growth, absorption of water and nutrients, and as a result, grain yield. In general, the amount of oxygen deficiency damage depends on the plant type, variety, growth stage, soil type and environmental conditions. Therefore, the purpose of this experiment was to investigate the effects of waterlogging on chickpea cultivars (Desi and Kabuli), physiological characteristics, root growth and yield.

Materials and Methods

This experiment was carried out as factorial in based on completely randomized design (CRD) in three replications in the research farm via pot of the Campus of Agriculture and Natural Resources, Razi University, Kermanshah, Iran in 2013-2014. Factors included chickpea cultivars ILC482 and Azad (from Kabuli type) and Kaka and Pirooz (from Desi type) and duration of waterlogging including no waterlogging (control), 4, 8 and 12 days at 30 days after planting (vegetative stage). Physiological traits (relative water content, membrane stability and pigments) as well as total root length, root dry weight, number of nodes, main root length and root volume in a destructive way in the pod setting stage, as well as in the ripening stage, root traits, remobilization, relative water content, membrane stability, pigments, seed protein, biological yield, seed yield, 100-seed weight and plant height were investigated. Planting was done in the first year on March 11, 2013 and in the second year on March 15, 2014. The size of plastic pots were 30 x 30 cm. 30 days after planting were applied treatments. Compound analysis of data was done with SAS software and means comparisons were performed using the least significant difference (LSD) at the 5% level.

1- M.Sc., Department of Plant Production and Genetics, Razi University, Kermanshah, Iran.

2- Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Razi University, Kermanshah, Iran.

* Corresponding Author: e.ghobadi@razi.ac.ir



©2024 The author(s). This is an open access article distributed under [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source.

Results and Discussion

The results of compound analysis showed that there were significant differences between the two years of seed yield and the number of seeds per plant. In the second year, the seed yield and the number of seeds per plant compared to the first year increased by 16.9% and 12.1%, respectively. In the second year, the ambient temperature was lower. At a lower temperature, the waterlogging damage is more severe to plants. The total dry matter yield of chickpea cultivars in waterlogged conditions was significantly different and Kaka, Pirooz, ILC482 and Azad cultivars were 4.42, 3.19, 2.99 and 2.54 g.plant⁻¹, respectively. The highest damage to seed yield in waterlogging in 12 days was related to Azad variety (71% compared to the control). In waterlogged conditions, the seed yield was in Kaka (1.51 g.plant⁻¹), Pirooz (1.16 g.plant⁻¹), ILC482 (0.95 g.plant⁻¹) and Azad (0.97 g.plant⁻¹). There was a significant difference between Kabuli type and Desi type, however, grain yield in Desi type was 28.3% higher than Kabuli type. In the pod setting stage, the Pirooz cultivar in the control treatment had the highest total root length with 7741 cm (in the first year) and 7432 cm (in the second year), but the lowest was in the second year at the Kaka cultivar and 12 days with 440 cm. In general, with the increase of the duration of flooding in chickpea cultivars, the total root length decreased significantly and between 4 days, 48.4 to 60.4 percent, 8 days to 8.8 to 70.8 percent, and 1.12 days from 81 to 89.4 percent. In all treatments, the control treatment (without waterlogging) had the highest chlorophyll a, and the amount of chlorophyll a decreased in other treatments. However, no reduction was observed in Pirooz in 4, 8 and 12-day treatment. Chlorophyll b had a different response to waterlogging levels and cultivar. Chlorophyll b was the highest in ILC482 in control treatment, while in Azad, Kaka and Pirooz treatments, chlorophyll b increased with increasing duration of waterlogging. Pigment carotenoids in ILC482 and Azad significantly decreased with increasing duration of waterlogging, but it was not significant in Kaka and Pirooz cultivars. Overall, carotenoids were less fluctuating in the desi type.

Conclusions

Waterlogging in the vegetative stage even for 4 days with a decreasing effect on total root length, number of nitrogen fixing nodes, plant height, total dry matter, chlorophyll and carotenoids content, membrane stability index, relative leaf water content, biological yield, seed protein, the number of seeds per plant and the weight of 100 seeds and finally caused a decrease in seed yield. Among the components of seed yield, the amount of damage was higher on the number of seeds per plant. In general, the seed yield of ILC482 and Azad (Kabuli type) was lower than that of Kaka and Pirooz (Desi type). In the second year, due to the lower air temperature compared to the first year, the damage to the total root length and total dry matter decreased. This experiment provides valuable results on the response mechanisms of chickpea to waterlogging stress and can help develop strategies to improve its performance in waterlogged environments, which are expected to waterlogging increase due to climate change. However, more research is needed to investigate the response of different chickpea species to short-term and long-term waterlogging conditions.

Keywords: Photosynthetic pigments, Relative water content, Remobilization, Total root length

اثر مانداب در مرحله رویشی بر اندام هوایی و رشد ریشه ارقام نخود (*Cicer arietinum L.*)

لیلا سیاه‌کمری^۱، محمداقبال قبادی^{۱*}، مختار قبادی^{۱b}، سعید جلالی هنرمند^{۱b}

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۷/۲۸

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۰۵/۰۱

چکیده

رشد رویشی گیاه نخود در بهار همزمان با بارندگی‌های شدید (کوتاه‌مدت یا بلندمدت) است. در این شرایط ممکن است که مانداب رخ داده و ریشه‌های گیاه با کمبود اکسیژن مواجه شوند. درک رشد و واکنش‌های فیزیولوژیکی ارقام نخود به مدت‌های مانداب برای توسعه استراتژی‌هایی برای بهبود عملکرد محصول در محیط‌های پرآب بسیار مهم است. برای این منظور، آزمایشی به صورت فاکتوریل و در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی به مدت دو سال روی ارقام نخود ILC482 و آزاد (تیپ کابلی)، کاکا و پیروز (تیپ دسی) و در مدت‌های شامل شاهد، ۴، ۸ و ۱۲ روز مانداب در ۳۰ روز پس از کاشت انجام گرفت. نتایج نشان داد که در سال دوم، وزن خشک کل و طول کل ریشه نسبت به سال اول افزایش معنی‌داری داشتند. عملکرد دانه ارقام ILC482 و آزاد کمتر از واریته کاکا و پیروز بود. تمامی صفات با افزایش مدت مانداب به طور معنی‌داری کاهش یافتند. میزان تلفات در تنش ماندابی ۱۲ روزه در مقایسه با شاهد برای عملکرد بیولوژیک ۳۰ درصد، وزن ۱۰۰ دانه ۳۸ درصد، طول کل ریشه ۱۴/۲ درصد، وزن خشک ریشه ۳۸/۸ درصد، حجم ریشه ۲۰/۶ درصد و تعداد گره ۳۲/۸ درصد بودند. همچنین شاخص پایداری غشاء، کلروفیل a، b، کاروتنوئیدها، محتوای آب نسبی برگ، انتقال مجدد هیدرات کربن از ساقه به دانه و پروتئین دانه کاهش داشت. در کل، اگرچه ارقام تیپ دسی نسبت به نوع کابلی در برابر شرایط ماندابی مقاوم‌تر بودند، ولی حتی دوره مانداب چهار روزه خسارت معنی‌داری به رشد ریشه و شاخساره به ارقام نخود وارد کرد.

واژه‌های کلیدی: انتقال مجدد، رنگیزه‌های فتوسنتزی، طول کل ریشه، محتوای آب نسبی برگ

مقدمه^۱

نخود (*Cicer arietinum L.*) گیاهی از خانواده حبوبات است که معمولاً به صورت دیم کشت می‌شود. این محصول به دلیل هزینه بالای کنترل علف‌های هرز در کشت پاییزه، بیشتر در اواخر زمستان و یا اوایل بهار کشت می‌شود. در این شرایط، احتمال بارندگی‌های شدید (کوتاه‌مدت و یا بلندمدت) زیاد است و احتمال ماندابی در اوایل بهار و در طول مراحل رویشی اولیه نخود غیرمنتظره خواهد بود (Singh, 2017 ; Rahman & Shozib, 2021).

در شرایط مانداب، به دلیل کمبود یا نبود اکسیژن در ریشه گیاه، وضعیت بی‌هوازی رخ داده و میزان تولید ATP در ریشه به شدت کاهش می‌یابد (Shabala et al., 2014). در این حالت، ریشه انرژی لازم برای انتقال مواد از غشاء سلولی را ندارد و گیاهان با تنش

۱- دانش آموخته کارشناسی ارشد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

۲- دانشیار، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران.

(e.ghebadi@razi.ac.ir

*) نویسنده مسئول:

یونی، کاهش هدایت هیدرولیکی و کاهش جذب آب مواجه می‌شوند. با کاهش و اختلال در رشد ریشه، رشد اندام هوایی، جذب آب و مواد غذایی و در نتیجه، عملکرد دانه کاهش می‌یابد (Zhou et al., 2020; Ashraf, 2012; Valliyodan et al., 2017).

از نظر فیزیولوژیکی، در شرایط ماندابی غلظت دی‌اکسید کربن بین سلول‌های مزوفیل، جذب کربن، نسبت خالص فتوسنتز، محتوی کلروفیل و فتوسنتز خالص کاهش می‌یابد (Sharma et al., 2022). همچنین، باعث کاهش نیتروژن خاک از طریق رواناب، شستشو و نیترات‌زدایی نیز می‌شود (Kaur et al., 2020).

در آزمایشی روی نخود، ماندابی ۱۲ روزه در ۲۶ روز پس از کاشت باعث کاهش ۴۴ تا ۵۴ درصدی عملکرد دانه نسبت به شاهد داشته و با کاهش ریشه‌های جانبی، الگوی ریشه‌زایی تغییر کرد (Palta et al., 2010). گزارش‌های زیادی اثرات مخرب کوتاه‌مدت و بلندمدت ماندابی بر گیاهان زراعی وجود دارد. در بررسی ۲۸ ژنوتیپ شبدر زیرزمینی که در شرایط گلخانه، از روز ۲۱ تا ۲۸ سبز شدن به مدت یک هفته تیمار ماندابی اعمال و در ۴۹ روزگی برداشت انجام شده بود، نتایج نشان داد که تحمل به ماندابی همبستگی مثبت و بالایی با سرعت رشد ریشه، طول دمبرگ و اندازه برگ داشته و کاهش طول دمبرگ به‌عنوان یک صفت مهم در بررسی اثر ماندابی معرفی شد (Enkhat et al., 2022). در آزمایشی دیگر، ۱۱۹ ژنوتیپ کنگد از نظر تحمل به ماندابی (۱۲، ۲۴، ۴۸ و ۷۲ ساعت و شاهد) بعد از پنج روز از شروع جوانه‌زنی و در درون پتری دیش بررسی شد و نتایج نشان داد که ۱۳/۴۸، ۳۱/۹۳ و ۴۵/۳۸ درصد ژنوتیپ‌ها به ترتیب در ۴۸، ۲۴ و ۱۲ ساعت ماندابی، زنده ماندند (Habibullah et al., 2021).

در تحقیقی، تحمل ۱۰ ژنوتیپ ذرت به ماندابی مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که ژنوتیپ‌های متحمل، محتوای پروتئین و فعالیت متابولیسم بی‌هوازی بالاتری داشتند (Chugh et al., 2022). همچنین در ذرت، اثر مانداب در مراحل مختلف رشد و در چندین هیبرید نشان داد که خسارت به عملکرد دانه در شش روز ماندابی در مراحل اولیه رشد بین ۴ تا ۳۲ درصد بود (Ren et al., 2016). در پنبه، اثرات مانداب (۱۰ روزه) نشان داد که آسیب به ریشه بیشتر از اندام هوایی بوده و خسارت در مرحله تشکیل غوزه بیشتر از سایر مراحل بود (Liu et al., 2015). در گندم نیز اثرات مانداب در دوره‌های مختلف پس از طویل شدن ساقه نشان داد که بیشترین خسارت مربوط به تعداد دانه و وزن هزار دانه بوده است (Marti et al., 2015).

همچنین نتایج مطالعات نشان داد که بیشتر محصولات زراعی (به‌استثنای برنج) در غیاب اکسیژن نمی‌توانند در طولانی‌مدت زنده بمانند. گیاه برنج حتی در مراحل اولیه جوانه‌زنی با شرایط مانداب و بی‌هوازی سازگار بوده و این سازگاری بیشتر به تولید سریع اتیلن مربوط می‌شود (Loreti et al., 2016). اتیلن باعث تشکیل آترانشیم شده که مهم‌ترین سازوکار مقاومت در برابر مانداب است. در گیاهان خانواده حبوبات سازوکار تشکیل آترانشیم ضعیف عمل می‌کند (Sasidharan & Voesenek, 2015). بر این اساس، نخود یکی از حساس‌ترین گیاهان در مقایسه با سایر گونه‌های خانواده حبوبات به مانداب معرفی شده است (Soliman et al., 2007). در بررسی ۹۶۴ ژنوتیپ سویا برای تحمل بی‌هوازی در مرحله جوانه‌زنی در درون پتری دیش در مدت‌های سه، پنج، هفت و نه روز ماندابی، ملاحظه شده است که ۹۷ ژنوتیپ در مرحله جوانه‌زنی متحمل بوده‌اند (Rajendran et al., 2023)، که نشان‌دهنده تأثیر خصوصیات ژنوتیپ‌ها بر تحمل به مانداب است.

در کل، میزان آسیب کمبود اکسیژن به نوع گیاه (Rane et al., 2021; Zahra et al., 2021)، رقم (Manno & Oyanagi, 2009)، مرحله رشد (Tiryakioglu et al., 2015)، نوع خاک و شرایط محیطی (Zhang et al., 2011) بستگی دارد. در این میان، اگرچه راه‌حل‌های ترکیبی زراعی (زهکش مناسب، مدیریت کودی، تاریخ کاشت و غیره) و ژنتیکی (انتخاب رقم مقاوم) برای کاهش خسارت مانداب پیشنهاد شده است (Manik et al., 2019)، اما اطلاعات کمی در مورد اثرات تنش مانداب بر ارقام نخود در مراحل اولیه رشد وجود دارد. بنابراین، هدف از این آزمایش، بررسی اثرات مانداب بر ارقام نخود (نوع دسی و کابلی) مورد استفاده در منطقه، خصوصیات فیزیولوژیکی، رشد ریشه و عملکرد و اجزاء عملکرد دانه بود.

مواد و روش‌ها

این آزمایش به صورت گلدانی در مزرعه پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه رازی، کرمانشاه، طی سال‌های زراعی ۹۲-۱۳۹۱ و ۹۳-۱۳۹۲ انجام شد. مشخصات آب‌وهوای محل اجرای آزمایش در دو سال مورد بررسی در جدول ۱ آمده است.

جدول ۱- دما و بارندگی در طول فصلی رشد نخود در سال‌های ۹۲-۱۳۹۱ و ۹۳-۱۳۹۲

Table 1- Temperature and rainfall during 2012-2013 and 2013-2014

سال Year	پارامترها Parameters	اسفند Mar.	فروردین May	اردیبهشت Apr.	خرداد Jun	تیر July
۱۳۹۱-۱۳۹۲ 2013	بارندگی (میلی‌متر) Rainfall (mm)	47.3	31.0	11.8	7.8	0.0
	دمای حداکثر (درجه سانتی‌گراد) Maximum temperature (°C)	19.3	27.2	33.0	38.9	39.3
	دمای حداقل (درجه سانتی‌گراد) Minimum temperature (°C)	2.0	3.8	9.2	13.0	17.6
	دمای متوسط (درجه سانتی‌گراد) Average temperature (°C)	9.25	15.5	21.1	25.95	28.45
۱۳۹۲-۱۳۹۳ 2014	بارندگی (میلی‌متر) Rainfall (mm)	21.6	49.9	6.9	3.5	0.0
	دمای حداکثر (درجه سانتی‌گراد) Maximum temperature (°C)	14.8	19.7	28.4	35.2	38.6
	دمای حداقل (درجه سانتی‌گراد) Minimum temperature (°C)	-0.4	4.6	9.0	15.1	19.2
	دمای متوسط (درجه سانتی‌گراد) Average temperature (°C)	7.2	12.15	18.7	25.15	28.9

آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی (CRD) در سه تکرار انجام شد. فاکتورها شامل ارقام نخود ILC482 و آزاد (تیپ کابلی) و کاکا و پیروز (تیپ دسی) و مدت مانداب شامل بدون مانداب (شاهد)، ۴، ۸ و ۱۲ روز در ۳۰ روز پس از کاشت (مرحله رویشی) بودند.

از ۴۸ گلدان برای بررسی صفات فیزیولوژیکی (محتوای آب نسبی برگ، پایداری غشاء و رنگدانه‌ها) و همچنین کل طول ریشه، وزن خشک ریشه، تعداد گره‌های تثبیت‌کننده ازت، طول ریشه اصلی و حجم ریشه به صورت تخریبی در مرحله غلاف رفتن استفاده شد.

همچنین در مرحله رسیدن نیز از ۴۸ گلدان دیگر برای بررسی صفات ریشه، انتقال مجدد، محتوای ن آسبی برگ، پایداری غشاء، رنگدانه‌ها، پروتئین دانه، عملکرد بیولوژیکی، عملکرد دانه، وزن ۱۰۰ دانه و ارتفاع بوته استفاده گردید. کاشت در سال اول در ۲۱ اسفند ۱۳۹۱ و در سال دوم در ۲۴ اسفند ۱۳۹۲ انجام شد. اندازه گلدان‌های پلاستیکی ۳۰×۳۰ سانتی‌متر بودند. خاک گلدان‌ها از عمق ۰ تا ۳۰ سانتی‌متری سطح مزرعه استفاده شدند. مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک گلدان در جدول ۲ آمده است.

جدول ۲- برخی از خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک در گلدان
Table 2- Some physical and chemical characteristics of soil in pots

بافت Texture	رس (درصد) Clay (%)	سیلت (درصد) Silt (%)	شن (درصد) Sand (%)	پتاسیم (میلی‌گرم بر کیلوگرم) Potassium (mg.kg ⁻¹)	فسفر (میلی‌گرم بر کیلوگرم) Phosphorus (mg.kg ⁻¹)	نیتروژن (درصد) Nitrogen (%)	اسیدیته pH
Loam	22	35	43	173	5.3	0.09	7.6

مقدار ۵۰ کیلوگرم در هکتار نیتروژن به‌عنوان استارتر استفاده شد. تراکم بوته در هر گلدان پس از مرحله استقرار برای رسیدن به تراکم مطلوب (۴۰ بوته در مترمربع) به چهار بوته در هر گلدان تنک شدند. سی روز پس از کاشت و پس از استقرار، حوضچه‌ای پلاستیکی با ابعاد مورد نیاز ایجاد و گلدان‌ها مانداب شدند. ارتفاع آب داخل حوضچه تقریباً به اندازه خاک داخل گلدان بود و روزانه آب آن، بررسی می‌گردید. گلدان‌ها به مدت ۴، ۸ و ۱۲ روز در حوضچه نگهداری و پس از اعمال تیمارها خارج شدند. گلدان‌ها در تمام مراحل رشد هفته‌ای یک بار آبیاری شدند.

در دو مرحله غلاف‌دهی و رسیدگی فیزیولوژیکی، طول ریشه اصلی پس از استخراج ریشه از گلدان‌ها به‌صورت تخریبی با استفاده از خط‌کش اندازه‌گیری شد. حجم ریشه نیز توسط استوانه مدرج اندازه‌گیری شد. طول کل ریشه با استفاده از روش تخمینی خطوط شطرنجی برآورد شد (Tennant, 1975). ریشه‌ها در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت در اون خشک و وزن شدند.

به‌منظور بررسی میزان آب نسبی برگ‌ها، در مرحله غلاف رفتن، از معادله ۱ استفاده شد (Arndt et al., 2015; Barrs & Weatherley, 1962).

$$\text{معادله (۱)} \quad = [(W-DW) / (TW-DW)] \times 100 = \text{محتوای آب نسبی برگ (درصد)}$$

که در آن، W: وزن تازه نمونه، DW: وزن خشک نمونه و W: وزن اشباع نمونه است.

شاخص پایداری غشاء با اندازه‌گیری نشت الکترولیت‌های برگ در مرحله غلاف رفتن با استفاده از معادله ۲ ارزیابی شد (Sairam et al., 2002).

که در آن، C₁: هدایت الکتریکی ثانویه و C₂: هدایت الکتریکی اولیه به دسی زیمنس بر متر (dS.m⁻¹) است.

$$\text{معادله (۲)} \quad = [1 - (C_1 - C_2)] \times 100 = \text{شاخص پایداری غشاء (درصد)}$$

برای اندازه‌گیری رنگدانه‌های فتوسنتزی در مرحله غلاف رفتن نمونه‌برداری صورت گرفت، پس از استخراج رنگیزه‌ها در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر با دستگاه الیزا (Model Bio Tek Power Wave XS2.0)، کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها با معادله ۳، ۴ و ۵ قرائت شدند (Richardson et al., 2002).

$$\text{Chlorophyll}_a (\mu\text{g.ml}^{-1}) = (19.3 A_{663} - 0.86 A_{645}) V / 100W \quad \text{معادله (۳)}$$

$$\text{Chlorophyll}_b (\mu\text{g.ml}^{-1}) = (19.3 A_{645} - 3.6 A_{663}) V / 100W \quad \text{معادله (۴)}$$

$$\text{Carotenoids } (\mu\text{g.ml}^{-1}) = 100 (A_{470}) - 3.27 (\text{mg Chl. a}) - 104 (\text{mg Chl. b}) / 227 \quad \text{معادله (۵)}$$

که در آن‌ها، V: حجم محلول (محلول بالایی که با سانتریفیوژ به دست می‌آید)، A: جذب نور در ۶۶۳، ۶۴۵ و ۴۷۰ نانومتر، و W: وزن تازه (گرم) است.

برای اندازه‌گیری سهم انتقال مجده هیدرات‌های کربن از ساقه به دانه، گیاهان در دو مرحله شروع پر شدن دانه و رسیدن از سطح خاک برداشت و در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک شد و وزن خشک ساقه به دست آمد. توزیع و کارایی ساقه برای پر شدن دانه از طریق معادله‌های ۶ و ۷ محاسبه شد (Papakosta & Gagianas, 1991).

$$\text{معادله (۶)} \quad \text{وزن ساقه در زمان رسیدن (g)} - \text{وزن ساقه در زمان گل‌دهی (g)} = \text{میزان انتقال مجدد (g)}$$

$$\text{معادله (۷)} \quad 100 \times (\text{وزن دانه در گیاه} / \text{میزان انتقال مجدد}) = \text{کارایی انتقال مجدد (\%)}$$

برای به دست آوردن محتوای پروتئین دانه از روش کج‌دال (AOAC, 1990) توسط دستگاه کج‌دال (مدل Hanon, K9840) استفاده شد.

سپس براساس میزان اسید مصرفی، میزان نیتروژن و پروتئین کل محاسبه شد.

$$\text{معادله (۸)} \quad N (\%) = 2.5 \times 0.0041 \times V_{\text{H}_2\text{SO}_4} / 0.5 \times 100$$

$$\text{معادله (۹)} \quad \text{CP (\%)} = N (\%) \times 6.25$$

که در آن‌ها: N: نیتروژن کل و CP: پروتئین خام است.

برای بررسی عملکرد و اجزاء عملکرد دانه، پس از بلوغ فیزیولوژیکی و زرد شدن کامل، بوته‌ها از خاک خارج و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. وزن دانه در بوته پس از شمارش تعداد غلاف و تعداد دانه در بوته به دست آمد. شاخص برداشت با تقسیم عملکرد دانه هر بوته بر عملکرد بیولوژیکی ضربدر ۱۰۰ محاسبه شد.

تحلیل آماری تمام داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS، مقایسات میانگین‌ها با استفاده از آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح پنج درصد و شکل‌ها توسط نرم‌افزار Sigmaplot ترسیم شدند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مرکب نشان داد که عملکرد دانه و تعداد دانه در بوته بین دو سال تفاوت معنی‌داری داشتند. در سال دوم، عملکرد دانه و تعداد دانه در بوته نسبت به سال اول به ترتیب ۱۶/۹ درصد و ۱۲/۱ درصد افزایش یافت. در این آزمایش، افزایش تعداد دانه در بوته باعث افزایش عملکرد دانه شد (جدول ۳). در سال دوم، دمای محیط پایین‌تر بود. احتمالاً علت افزایش عملکرد دانه در این سال به دلیل اثر کمتر مانداب و افزایش تعداد دانه در بوته بوده است. در دمای بالاتر میزان خسارت مانداب بر گیاهان شدیدتر است (Adegoye et al., 2023).

جدول ۳- عملکرد دانه و تعداد دانه در بوته در ارقام نخود تحت تأثیر مدت‌های ماندابی در دو سال

Table 3- Comparison of grain yield and grain number per plant of chickpea cultivars under waterlogged in two-years

سال Year	عملکرد دانه (گرم در بوته) Grain yield (g.plant ⁻¹)	تعداد دانه در بوته Grain number per plant
اول First	1.06 ^b ± 0.21	6.63 ^b ± 1.23
دوم Second	1.24 ^a ± 0.17	7.43 ^a ± 1.17

* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

± خطای استاندارد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.

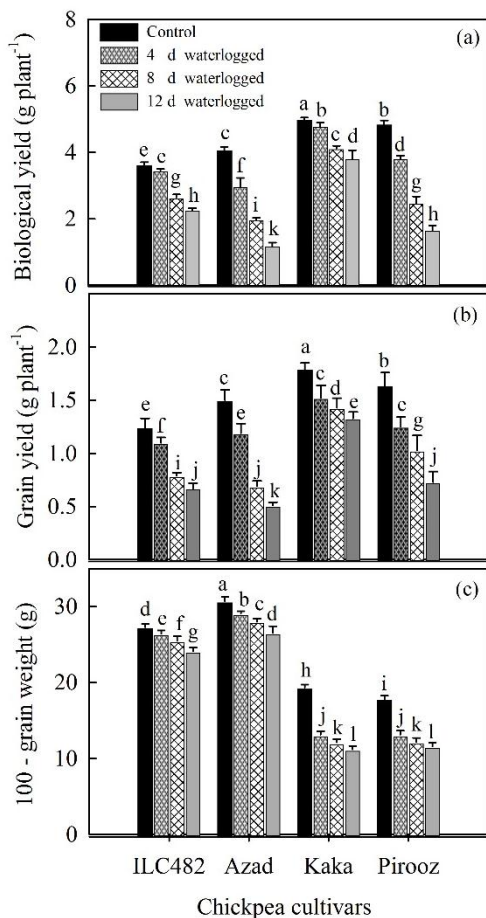
±: Standard Error

عملکرد ماده خشک کل ارقام نخود در شرایط مانداب تفاوت معنی‌داری داشت و این مقدار در تیپ کابلی و دسی به ترتیب ۲/۷۷ و ۳/۸۰ گرم در بوته بودند. بین ارقام اختلاف معنی‌داری وجود داشت و عملکرد بیولوژیکی رقم کاکا، پیروز، ILC482 و آزاد به ترتیب ۴/۴۲، ۳/۱۹، ۲/۹۹ و ۲/۵۴ گرم در بوته بودند (شکل ۱).

بیشترین خسارت به عملکرد دانه در ماندابی در ۱۲ روز، مربوط به رقم آزاد (۷۱ درصد نسبت به شاهد) برای تیپ کابلی بود. در شرایط ماندابی، بیشترین عملکرد دانه در کاکا (۱/۵۱ گرم در بوته) و پیروز (۱/۱۶ گرم در بوته) از نوع دسی و ILC482 (۰/۹۵ گرم در بوته) و آزاد (۰/۹۷ گرم در بوته) کمترین میزان بودند. بین تیپ کابلی و دسی تفاوت معنی‌داری وجود داشت، با این حال عملکرد دانه در تیپ دسی ۲۸/۳ درصد بیشتر از تیپ کابلی بود (شکل b۱).

نه تنها بین کاکا و پیروز از نظر تعداد دانه در بوته، بلکه بین ILC482 و آزاد نیز تفاوت معنی‌داری وجود داشت (شکل c۱). تعداد دانه در بوته در تیپ‌های دسی (کاکا و پیروز) نسبت به تیپ کابلی (ILC482 و آزاد) ۴۹ درصد کاهش داشت. با مقایسه شکل‌های ۱ (a, b و c) مشاهده می‌شود که تعداد دانه در بوته با وزن دانه در بوته و عملکرد دانه هم‌هنگ بود. واکنش ارقام به مدت‌های ماندابی نشان داد که با افزایش مدت، عملکردهای بیولوژیکی و دانه تمامی ارقام کاهش یافت. این کاهش در رقم آزاد نسبت به شاهد بسیار بیشتر بود و به ترتیب در ۱۲ روز ماندابی ۲۹ و ۳۴ درصد بودند (شکل a۱ و b۱).

اثرات مدت ماندابی در وزن ۱۰۰ دانه ارقام نشان داد که وزن ۱۰۰ دانه در ارقام کاکا و پیروز در ۴، ۸ و ۱۲ روز تفاوت معنی‌داری نداشت، اما نسبت به شاهد کمتر بود. در رقم آزاد، وزن ۱۰۰ دانه با افزایش مدت ماندابی کاهش یافت، اما برعکس، تفاوت زیادی بین سطوح ماندابی در ILC482 وجود نداشت (شکل c۱).



شکل ۱- مقایسه عملکرد بیولوژیکی (a)، عملکرد دانه (b) و وزن ۱۰۰ دانه (c) در مدت‌های مختلف ماندابی در ارقام نخود
Fig. 1- Comparison of biological yield (a), grain yield (b) and 100-grain weight (c) under duration of waterlogging of chickpea cultivars

در مرحله غلاف رفتن، اثرات متقابل ارقام نخود و مدت ماندابی در دو سال آزمایش بر ارتفاع بوته، طول کل ریشه، ماده خشک کل و نسبت اندام هوایی به ریشه معنی‌دار بود. بیشترین ارتفاع بوته در سال اول در کاکا و شاهد (۳۰/۷ سانتی‌متر) و کمترین آن در سال اول و در رقم ILC482 و ۱۲ روز ماندابی (۲۴/۵ سانتی‌متر) به‌دست آمد (جدول ۴).
رقم پیروز در شاهد بیشترین طول کل ریشه را به‌میزان ۷۷۴۱ سانتی‌متر (در سال اول) و ۷۴۳۲ سانتی‌متر (در سال دوم) داشت، اما کمترین آن در سال دوم مربوط به رقم کاکا و در ۱۲ روز با ۴۴۰ سانتی‌متر بود. به‌طور کلی، با افزایش مدت ماندابی در ارقام نخود، طول کل ریشه به‌طور معنی‌داری کاهش یافت و بین ۴ روز، ۴۸/۴ تا ۶۰/۴ درصد، ۸ روز ۸/۸ تا ۷۰/۸ درصد و ۱۲ روز ۸۱/۱ تا ۸۹/۴ درصد کاهش یافت (جدول ۴).

بیشترین ماده خشک کل در سال اول و دوم در تیمار بدون ماندابی و در رقم ILC482 و کمترین مقدار هم در رقم ILC482 در دو سال نسبت به شاهد به‌دست آمد و میزان خسارت در ماندابی ۱۲ روزه نسبت به شاهد حدود ۶۰ درصد بود. در کل، تلفات تنش ماندابی طولانی‌مدت در ILC482 بیشتر از سایر ارقام بود (جدول ۴). حداکثر نسبت ریشه به اندام هوایی در تمامی ارقام در مدت ماندابی ۱۲ روزه، در دو سال بود. تغییرات نسبت اندام هوایی به ریشه در کاکا در دو سال کمترین و در رقم پیروز در دو سال در مدت ۱۲ روز ماندابی بیشترین مقدار بود (جدول ۴).

جدول ۴- مقایسه میانگین ارتفاع بوته، طول کل ریشه، وزن خشک کل و نسبت اندام هوایی به ریشه در ارقام نخود در مدت‌های مانداب در مرحله غلاف رفتن

Table 4- Means comparison of plant height, total root length, total dry matter and shoot.root⁻¹ ratio of chickpea cultivars under different duration of waterlogging in pod setting

سال Year	رقم نخود Chickpea cultivars	مدت ماندابی (روز) Waterlogging duration (Day)	غلاف رفتن Pod setting			
			ارتفاع بوته (سانتی‌متر) Plant height (cm)	طول کل ریشه (سانتی‌متر) Total root length (cm)	وزن خشک کل (گرم در بوته) Total dry matter (g.plant ⁻¹)	نسبت اندام هوایی به ریشه Shoot.root ⁻¹ ratio
۱۳۹۲-۱۳۹۱ 2013	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	28.6 ^{b*} ±0.72	5925 ^b ±195	3.00 ^g ±0.06	2.12 ^g ±0.03
		4	25.6 ^c ±1.12	2838 ^d ±97	2.82 ^c ±0.07	2.30 ^f ±0.01
		8	23.3 ^d ±0.56	2253 ^d ±35	2.05 ^f ±0.01	1.79 ^h ±0.01
		12	23.3 ^d ±0.75	1094 ^e ±58	1.81 ^g ±0.06	2.01 ^g ±0.02
	آزاد Azad	Control	26.5 ^c ±0.75	3933 ^c ±19	2.95 ^c ±0.09	2.86 ^d ±0.06
		4	26.6 ^c ±0.45	2805 ^d ±43	2.36 ^e ±0.02	2.61 ^d ±0.07
		8	24.6 ^d ±0.17	1579 ^e ±20	1.62 ^g ±0.01	2.16 ^e ±0.03
		12	23.5 ^d ±0.62	756 ^f ±3.5	1.00 ^h ±0.10	1.47 ^h ±0.07
	کاکا Kaka	Control	30.7 ^a ±0.70	6352 ^b ±92	3.45 ^a ±0.10	2.97 ^d ±0.01
		4	28.3 ^b ±0.45	1357 ^e ±20	2.67 ^d ±0.05	3.46 ^c ±0.08
		8	28.5 ^b ±0.25	870 ^f ±31	2.16 ^f ±0.04	2.64 ^d ±0.05
		12	26.3 ^c ±0.32	480 ^f ±2.8	2.14 ^f ±0.02	3.47 ^c ±0.04
پیروز Pirooz	Control	25.1 ^c ±0.18	7741 ^a ±91	3.17 ^b ±0.04	2.75 ^d ±0.03	
	4	25.2 ^c ±0.85	1707 ^e ±66	2.71 ^d ±0.02	2.56 ^e ±0.02	
	8	24.6 ^d ±0.32	1418 ^e ±23	2.06 ^f ±0.05	2.95 ^d ±0.09	
	12	24.5 ^d ±0.09	854 ^f ±23	1.05 ^h ±0.03	2.04 ^g ±0.01	
۱۳۹۳-۱۳۹۲ 2014	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	27.1 ^c ±0.25	6071 ^b ±98	3.14 ^b ±0.02	2.20 ^f ±0.03
		4	27.5 ^c ±0.40	3059 ^c ±44	2.90 ^c ±0.02	2.33 ^f ±0.06
		8	25.9 ^c ±0.75	2219 ^d ±13	2.23 ^e ±0.02	2.00 ^g ±0.03
		12	24.5 ^d ±0.25	1146 ^e ±35	1.94 ^f ±0.02	2.70 ^d ±0.01
	آزاد Azad	Control	26.6 ^c ±0.14	3867 ^c ±13	3.00 ^c ±0.02	2.91 ^d ±0.07
		4	25.3 ^c ±0.25	2691 ^d ±52	2.26 ^e ±0.01	2.51 ^e ±0.06
		8	24.3 ^d ±0.30	1427 ^e ±23	1.86 ^f ±0.01	2.53 ^e ±0.06
		12	23.3 ^d ±0.17	568 ^f ±15	1.13 ^h ±0.02	1.88 ^g ±0.10
	کاکا Kaka	Control	28.9 ^b ±0.25	5682 ^b ±57	3.55 ^a ±0.01	4.10 ^a ±0.03
		4	28.0 ^b ±0.75	1284 ^e ±18	2.90 ^c ±0.01	3.93 ^a ±0.06
		8	26.6 ^c ±0.48	864 ^f ±12	2.53 ^d ±0.01	3.73 ^b ±0.01
		12	23.2 ^d ±0.31	440 ^f ±18	2.33 ^e ±0.02	3.81 ^b ±0.01
پیروز Pirooz	Control	26.2 ^c ±0.70	7432 ^a ±118	3.52 ^a ±0.04	2.82 ^d ±0.01	
	4	26.4 ^c ±0.38	1659 ^e ±26	2.90 ^c ±0.01	2.83 ^d ±0.01	
	8	25.7 ^c ±0.30	1398 ^e ±34	2.13 ^c ±0.02	3.38 ^c ±0.01	
	12	24.3 ^d ±0.17	787 ^f ±23	1.28 ^g ±0.01	2.48 ^e ±0.01	

* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

±: خطای استاندارد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.

±: Standard Error

ارتفاع بوته در مرحله رسیدن، در دو سال در کاکا و شاهد (۳۳ سانتی‌متر) بیشترین بود (جدول ۵). در دو سال با افزایش طول مدت ماندابی در تمامی ارقام، ارتفاع بوته کاهش معنی‌داری داشت. بین مدت‌های ماندابی از یک سانتی‌متر در ILC482 در سال اول و هشت

سانتی‌متر در رقم کاکا در سال دوم اختلاف وجود داشت. به‌طور کلی، کمترین اختلاف ارتفاع بوته در رقم ILC482 و بیشترین در رقم کاکا ثبت شد (جدول ۵).

عملکرد دانه و زیست‌توده در تیپ دسی (کاکا و پیروز) بیشتر از تیپ کابلی (ILC482 و آزاد) بود. تیپ دسی تعداد دانه‌های بیشتر، اما وزن ۱۰۰ دانه کمتری داشتند (شکل a1، b1 و c1). در شرایط تنش یا بدون تنش، با افزایش تعداد دانه در بوته، وزن ۱۰۰ دانه در اکثر محصولات زراعی به‌دلیل رقابت درون بوته کاهش یافته است (Ghobadi et al., 2017).

در این آزمایش، بیشترین کاهش میانگین عملکرد ماده خشک کل بوته در دو سال در شرایط ماندابی ۱۲ روزه برای رقم‌های ILC482 ۳۸ درصد، رقم آزاد ۵۲ درصد، کاکا ۳۳ درصد و رقم پیروز ۶۵ درصد بود. در گیاه لپه هندی (Pigeon pea)، تفاوت معنی‌داری بین رقم‌ها از نظر تحمل به ماندابی مشاهده شده است (Krishnamurthy et al., 2012). در بررسی ژنوتیپ‌های متحمل به ماندابی سویا در زمان پنج برگی تحت شرایط ۱۵ روز ماندابی، کاهش عملکرد دانه ۴۰/۶ تا ۶۱/۷ درصد و عملکرد ماده خشک کل ۱۷ تا ۴۴ درصد نسبت به شاهد بود (Hasani et al., 2019) که نشان می‌دهد میزان آسیب به عملکرد ماده خشک کل و دانه قابل توجه می‌باشد.

در آزمایش حاضر، با افزایش مدت ماندابی، ارتفاع بوته در مراحل غلاف‌دهی و رسیدن کاهش یافت. میزان کاهش در رقم‌های مختلف در دو سال متفاوت بود. پس از مرحله غلاف‌دهی، ارتفاع بوته در تیمارهای بدون ماندابی افزایش معنی‌داری نداشت، اما بر تیمارهای تحت ماندابی در سال اول تأثیر کاهشی داشت که به نظر می‌رسد به‌دلیل افزایش دمای محیط و به تبع آن دمای آب باشد. معمولاً در مرحله غلاف‌دهی، رشد به حداکثر رسیده و بعد از آن دوره پر شدن دانه و مراحل رسیدن است، اما در شرایط ماندابی در مرحله رویشی، چون مراحل اولیه رشد گیاه با تأخیر مواجه می‌شود، بین تیمارها تفاوت معنی‌داری از نظر صفات رشدونموی به‌وجود می‌آید. مثلاً در بررسی اثر ۱۰ روزه ماندابی در مرحله رشد گیاهچه بر ۳۰ ژنوتیپ لوبیا چشم‌بلبل مشاهده شده است که در اثر ماندابی، ارتفاع بوته و سایر صفات فیزیولوژیکی کاهش داشته است (Olorunwa et al., 2022) که با نتایج این آزمایش مطابقت دارد. در بررسی خسارت ماندابی در مرحله جوانه‌زنی (صفر، یک، دو، سه، چهار، پنج، شش، هفت و هشت روز) و گیاهچه (۰، ۲، ۴، ۸ و ۱۶ روز) بر ارقام ماش سیاه و سبز در شرایط گلخانه، نتایج نشان داد که میزان خسارت در مرحله جوانه‌زنی بیشتر از مرحله رشد گیاهچه بود. در ماش سبز در مدت‌های ۱۶-۸ روز بین ۶۵-۶۰ درصد وزن خشک اندام هوایی و ریشه و در ماش سیاه ۴۰ درصد نسبت به شاهد کاهش داشته است (Kyu et al., 2021)، که اهمیت خسارت مدت ماندابی را در مراحل مختلف رشد گیاهان نشان می‌دهد. در کل، تنش ماندابی باعث کاهش سرعت رشد ریشه و تولید ریشه‌های جانبی می‌شود که به اجتناب و تحمل به ماندابی کمک می‌کنند (Daniel & Hartman, 2023).

طول کل ریشه رقم پیروز ۷۵۰۰ سانتی‌متر در سال اول و ۸۱۰۰ سانتی‌متر در سال دوم به بیشترین میزان بود. طول ریشه با افزایش مدت زمان ماندابی در همه ارقام کاهش یافت و در ۱۲ روز ماندابی، کمترین مقدار داشت. بیشترین کاهش رشد ریشه در رقم پیروز و کمترین آن در ILC482 بود.

بیشترین میزان ماده خشک ذخیره شده در ساقه قبل از گرده‌افشانی و انتقال آن به بذر در رقم آزاد در سال دوم در شرایط بدون ماندابی ۰/۷۹ گرم در بوته و یا ۳۶/۲ درصد بود. کمترین مقدار نیز در رقم‌های کاکا و ILC482 در تیمارهای ماندابی ۸ و ۱۲ روزه به‌دست آمد. ذخیره کربوهیدرات با افزایش مدت ماندابی قبل از دوره گرده‌افشانی کاهش یافت و تفاوت معنی‌داری بین ۸ و ۱۲ روز در ارقام نخود در دو سال مشاهده نشد (جدول ۵). به‌طور کلی، مقدار کل ذخیره کربوهیدرات در رقم کاکا کمترین و رقم آزاد بیشترین مقدار در دو سال بود.

جدول ۵- مقایسه میانگین ارتفاع بوته، طول کل ریشه و انتقال مجدد در ارقام نخود در دوره‌های مختلف ماندابی در زمان رسیدن
Table 5- Means comparison of plant height, total root length and remobilization of chickpea cultivars under different duration of waterlogging at maturity stage

سال	ارقام نخود	مدت ماندابی (روز)	مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی			کارایی انتقال مجدد (درصد)
			Physiological maturity stage			
Year	Chickpea cultivars	waterlogging duration (day)	ارتفاع بوته	طول کل ریشه	سهم انتقال	Remobilization efficiency (%)
			(سانتی‌متر)	(سانتی‌متر)	مجدد (گرم در بوته)	
			Plant height (cm)	Total root length (cm)	Remobilization (g.plant ⁻¹)	
۱۳۹۱-۱۳۹۲ 2013	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	28.5 ^c ±0.50	6601 ^d ±347	0.51 ^d ±0.005	33.9 ^d ±1.10
		4	28.4 ^c ±0.29	4128 ^g ±152	0.21 ^h ±0.008	16.4 ⁱ ±1.05
		8	27.9 ^{de} ±0.50	2253 ⁱ ±35	0.10 ^j ±0.020	15.5 ⁱ ±1.93
		12	27.7 ^{de} ±0.40	1796 ^l ±104	0.08 ^k ±0.020	11.1 ^j ±1.93
	آزاد Azad	Control	31.1 ^b ±0.47	4559 ^f ±56	0.62 ^b ±0.020	37.3 ^b ±0.67
		4	30.5 ^b ±0.66	3229 ^h ±53	0.77 ^a ±0.015	35.7 ^c ±0.76
		8	28.2 ^c ±0.29	1832 ^j ±62	0.18 ⁱ ±0.003	15.3 ⁱ ±2.74
		12	26.4 ^e ±0.57	1533 ^j ±22	0.13 ^j ±0.028	14.8 ⁱ ±1.10
	کاکا Kaka	Control	31.9 ^b ±0.16	7178 ^c ±13	0.28 ^g ±0.006	25.1 ^f ±0.40
		4	26.8 ^b ±0.33	3060 ^h ±67	0.19 ⁱ ±0.003	15.2 ^j ±1.14
		8	26.8 ^e ±1.23	1809 ^j ±31	0.08 ^j ±0.003	10.3 ^j ±1.61
		12	24.4 ^f ±0.07	1314 ^j ±38	0.10 ^j ±0.006	8.0 ^k ±0.70
پیروز Pirooz	Control	28.5 ^c ±0.42	7905 ^b ±85	0.46 ^e ±0.025	31.1 ^e ±5.10	
	4	24.4 ^f ±0.15	3278 ^h ±119	0.45 ^e ±0.025	26.9 ^f ±5.48	
	8	23.9 ^f ±0.42	2020 ⁱ ±55	0.49 ^d ±0.020	21.8 ^g ±1.26	
	12	22.5 ^{fg} ±0.10	1284 ^j ±20	0.40 ^f ±0.003	18.0 ^h ±4.85	
۱۳۹۲-۱۳۹۳ 2014	ای ال سی ۴۸۲ ILC482	Control	30.8 ^b ±0.28	7944 ^b ±81	0.57 ^c ±0.018	40.9 ^a ±0.26
		4	28.6 ^c ±0.16	6098 ^e ±47	0.18 ⁱ ±0.015	14.1 ⁱ ±0.76
		8	28.4 ^c ±0.30	3771 ^h ±32	0.12 ^j ±0.003	16.9 ^j ±0.29
		12	28.1 ^c ±0.57	2399 ⁱ ±22	0.06 ^k ±0.003	13.2 ^j ±0.22
	آزاد Azad	Control	30.7 ^b ±0.43	4234 ^f ±46	0.79 ^a ±0.006	36.3 ^b ±2.17
		4	29.7 ^{cd} ±0.35	2730 ⁱ ±36	0.33 ^g ±0.001	26.2 ^f ±5.48
		8	27.4 ^{de} ±0.23	1453 ^j ±14	0.23 ^h ±0.005	24.1 ^f ±5.49
		12	25.9 ^e ±0.14	938 ^k ±7.0	0.19 ⁱ ±0.006	24.0 ^f ±1.82
	کاکا Kaka	Control	33.8 ^a ±0.20	6121 ^e ±42	0.30 ^g ±0.006	21.3 ^g ±0.35
		4	31.1 ^b ±0.92	2790 ⁱ ±29	0.24 ^h ±0.012	18.5 ^h ±1.00
		8	31.8 ^b ±0.45	2039 ⁱ ±12	0.10 ^j ±0.008	10.4 ^j ±0.88
		12	25.5 ^e ±0.55	1039 ^j ±26	0.12 ^j ±0.001	10.4 ^j ±0.35
پیروز Pirooz	Control	30.3 ^b ±0.35	8195 ^a ±122	0.49 ^d ±0.005	30.1 ^e ±0.39	
	4	28.5 ^d ±0.50	4552 ^f ±37	0.32 ^g ±0.005	20.0 ^g ±1.50	
	8	27.5 ^{de} ±0.15	1978 ^j ±32	0.32 ^g ±0.023	17.2 ^h ±3.50	
	12	27.5 ^{de} ±0.26	1189 ^j ±21	0.23 ^h ±0.020	15.2 ⁱ ±3.08	

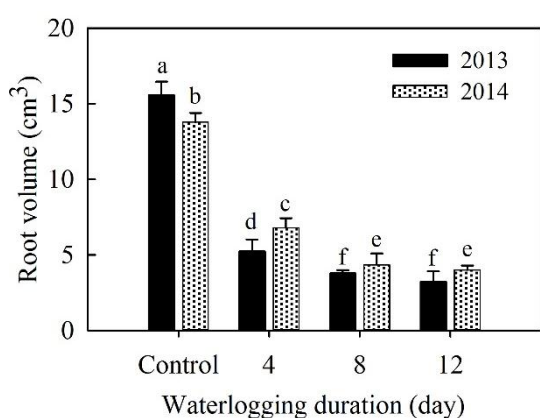
* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

± خطای استاندارد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.

±: Standard Error

در مرحله غلاف رفتن، حجم ریشه بین دو سال در دوره‌های مختلف ماندابی تفاوت معنی‌داری داشت. حجم ریشه در شاهد در سال اول و دوم معنی‌دار نبود، اما در سایر تیمارها، ۴، ۸ و ۱۲ روز در سال اول کمتر و در سال دوم مقدار بیشتری وجود داشت (شکل ۲). حجم ریشه در سال دوم در تیمار ۸ روزه و در کمترین مقدار و بین ۴ تا ۱۲ روز تفاوت معنی‌داری نداشت، بین ۴، ۸ و ۱۲ روز ماندابی در سال اول هم تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. حجم ریشه در سال اول و در مدت‌های ۴، ۸ و ۱۲ روز نسبت به شاهد به ترتیب ۶۶/۴، ۷۵/۴ و ۷۹/۳ درصد و در سال دوم ۵۱/۴، ۶۸/۸ و ۷۱/۰ درصد بود.



شکل ۲- مقایسه اثر مدت‌های ماندابی بر حجم ریشه در زمان غلاف رفتن در دو سال

Fig. 2- Comparison of the effect of waterlogging on root volume at pod setting in two years

طول ریشه در مرحله غلاف رفتن کمی کمتر از مرحله رسیدن بود. بین ارقام از نظر طول ریشه در این دو مرحله و بین مدت زمان ماندابی تفاوت معنی‌داری وجود داشت. پیروز در تیمار بدون ماندابی در مرحله غلاف رفتن ۳۶/۵ سانتی‌متر و در مرحله رسیدن بیشترین میزان آن ۳۶/۴ سانتی‌متر بود. بیشترین خسارت در رقم ILC482 (۵۵/۲ درصد) در شرایط ماندابی دیده شد. برعکس، کاکا کمترین خسارت (۲۰ درصد) متحمل شد (جدول ۶).

وزن خشک ریشه در دو مرحله غلاف رفتن و رسیدن تحت تأثیر رقم و مدت ماندابی قرار گرفت. رقم ILC482 دارای بیشترین وزن خشک ریشه در هر دو مرحله نسبت به سایر ارقام بود و با افزایش مدت ماندابی وزن خشک ریشه کاهش یافت. ماده خشک ریشه در رقم آزاد و بدون ماندابی در مقایسه با سایر ارقام کمتر بود (جدول ۶).

تفاوت معنی‌داری از نظر تعداد گره‌های تثبیت‌کننده ازت در ریشه بین ارقام و در سطوح ماندابی در مراحل غلاف‌دهی و رسیدن وجود داشت (جدول ۶). تعداد گره‌ها در مرحله غلاف‌دهی در همه ارقام و در تمام سطوح ماندابی بیشتر از مرحله رسیدن بود. کاهش تعداد گره‌ها با افزایش مدت ماندابی در مرحله غلاف‌دهی کمتر از زمان رسیدن بود. تعداد گره‌ها در این آزمایش بین ۱۹ تا ۵۷ در مرحله غلاف‌دهی و بین ۵/۲ تا ۴۲/۲ گره در مراحل رسیدن متغیر بود. تعداد گره‌ها در ارقام ILC482، پیروز، کاکا و آزاد در شاهد ۵۷/۹، ۵۱/۵، ۴۷/۵ و ۳۵/۷ و در ماندابی ۱۲ روزه به ترتیب ۳۳/۸، ۳۹/۶، ۳۶/۱ و ۱۹/۶ بود (جدول ۶).

حجم ریشه نیز تحت تأثیر مدت ماندابی و رقم در مرحله رسیدگی قرار گرفت. حجم ریشه با مانداب طولانی مدت به طور قابل توجهی کاهش یافت (جدول ۶). حجم ریشه در رقم ILC482 (۱۸ سانتی متر مکعب) و آزاد (۱۰/۸ سانتی متر مکعب) و بین شاهد تا چهار روز تفاوت معنی داری وجود نداشت، اما بین پیروز (۶۷ درصد) و کاکا (۵۳ درصد) تفاوت معنی داری وجود داشت. در ماندابی ۱۲ روزه نسبت به شاهد در ارقام نخود بین ۷۷ تا ۸۹ درصد خسارت وارد شد.

نسبت اندام هوایی به ریشه در ارقام نخود در سطوح ماندابی متفاوت بود. نسبت اندام هوایی به ریشه با افزایش در مدت ماندابی افزایش یافت، اما این افزایش در واریته‌های کاکا و پیروز بیشتر از ILC482 بود (جدول ۶). از آنجایی که اولین اندامی که در معرض ماندابی قرار می‌گیرد، ریشه است؛ براین اساس، ریشه‌ها بیشترین آسیب را از کمبود اکسیژن می‌بینند، در نتیجه عملکرد حیاتی ریشه‌ها مختل می‌شود. در این شرایط، ارقام مقاوم برای جبران آن، ریشه‌های نابجا را جایگزین ریشه‌های اصلی می‌کنند (Sauter et al., 2013). در آزمایش حاضر، طول کل ریشه ارقام نخود در شرایط ماندابی به شدت آسیب دید. در مرحله غلاف‌دهی، ارقام نخود در ۱۲ روز ماندابی از ۸۱/۵ تا ۹۲/۲ درصد نسبت به شاهد خسارت دیدند. طول کل ریشه پس از مراحل غلاف‌دهی و رسیدن افزایش یافت. تیمار بدون ماندابی از ۲/۱ درصد (رقم پیروز) به ۲۳/۵ درصد (ILC482) و در تیمار ۱۲ روز بین ۴۸/۹ تا ۱۷۳/۱ درصد (پیروز) افزایش یافت. در مرحله رسیدن و تیمار ۱۲ روزه ماندابی افزایش ریشه، معنی دار بود، ولی به طور کلی، نسبت به شاهد بسیار کمتر بود. تغییرات وزن خشک ریشه همبستگی بالایی با طول کل ریشه داشت. در مرحله غلاف رفتن، وزن خشک ریشه ۵۴ درصد (در رقم کاکا) کاهش یافت و به ۸۰ درصد (در رقم کاکا) رسید و بیشترین خسارت در مرحله رسیدن مشاهده شد. افزایش طول مدت مانداب باعث کاهش حجم ریشه گردید (شکل ۲).

تعداد گره‌های تثبیت‌کننده نیتروژن روی ریشه نیز با طولانی شدن مدت ماندابی کاهش یافتند و تعداد آن‌ها در مرحله رسیدن به شدت کاهش داشت. حداکثر کاهش در ۱۲ روز ماندابی در مرحله غلاف‌دهی ۴۶/۷ درصد و در مرحله رسیدن ۸۲/۳ درصد نسبت به شاهد بود (جدول ۵). در شرایط ماندابی علاوه بر رشد ریشه، تعداد گره‌ها نیز کاهش داشت.

در شرایط ماندابی، کمبود و یا نبود اکسیژن در ناحیه ریشه با کاهش تولید انرژی باعث کاهش جذب و انتقال آب و مواد محلول در ریشه شده است. این اثرات باعث کاهش هدایت روزنه‌ای در برگ‌ها، محتوای کلروفیل و فتوسنتز شده و در نهایت، رشد ریشه و اندام هوایی را کاهش داده است (Zhu et al., 2016). واریته‌های مختلف نیز عکس‌العمل‌های متفاوت داشته است ولی در کل، آسیب به شاخساره‌ها بسیار کمتر از ریشه بوده است (DI Bella et al., 2015). در آزمایشی روی ارقام ماش، پس از ۳۰ روز سبز شدن در مدت ماندابی سه، شش و نه روزه، رشد ریشه‌ها به ترتیب ۲۰، ۳۴ و ۵۲ درصد نسبت به شاهد، خسارت دیده‌اند (Kumar et al., 2013) که اثرات تنش ماندابی بر رشد ریشه در خانواده حبوبات را نشان می‌دهند.

جدول ۶- مقایسه میانگین طول ریشه اصلی، وزن خشک ریشه و تعداد گره (در مرحله غلاف رفتن) و طول ریشه، وزن خشک ریشه، حجم ریشه و تعداد گره (در مرحله رسیدن) تحت تأثیر مدت‌های ماندابی

Table 6- Means comparison of main root length, root dry weight and of nodule numbers (at the pod setting) and root length, root dry weight, root volume and nodule numbers (at the maturity stage) affected by durations of waterlogging

ارقام نخود	مدت ماندابی (روز)	مرحله غلاف رفتن Pod setting stage			مرحله رسیدگی فیزیولوژیکی Physiological maturity stage			
		طول ریشه اصلی (سانتی‌متر)	وزن خشک ریشه (گرم در بوته)	تعداد گره‌های تثبیت کننده	طول ریشه اصلی (سانتی‌متر)	وزن خشک ریشه (گرم در بوته)	حجم ریشه (سانتی مترمکعب)	تعداد گره‌های تثبیت کننده
Chickpea cultivars	Waterlogging duration (day)	Main root length (cm)	Root dry weight (g.plant ⁻¹)	Nodule numbers	Main root length (cm)	Root dry weight (g.plant ⁻¹)	Root volume (cm ³)	Nodule numbers
ای ال سی ۴۸۲	Control	28.64 ^{bc} ±1.21	1.40 ^a ±0.04	57.9 ^a ±0.08	29.74 ^c ±0.62	1.83 ^a ±0.005	12.2 ^a ±0.17	42.2 ^a ±0.2
ILC482	4	23.54 ^d ±0.33	1.21 ^b ±0.03	52.4 ^b ±0.65	26.43 ^d ±0.33	1.29 ^b ±0.06	10.0 ^c ±0.10	38.4 ^b ±0.2
	8	18.90 ^d ±0.36	1.11 ^b ±0.02	39.5 ^e ±0.17	20.78 ^e ±0.51	0.79 ^d ±0.04	5.2 ^c ±0.10	26.3 ^c ±0.32
	12	12.81 ^e ±0.32	0.90 ^c ±0.04	33.8 ^e ±0.54	14.67 ^f ±0.26	0.71 ^d ±0.01	2.2 ^f ±0.20	16.8 ^e ±0.18
آزاد Azad	Control	31.73 ^b ±0.27	1.00 ^a ±0.04	35.7 ^e ±0.16	33.62 ^b ±0.78	0.90 ^c ±0.05	10.1 ^c ±0.12	28.4 ^d ±0.52
	4	27.68 ^c ±0.27	0.89 ^c ±0.04	30.2 ^b ±0.08	28.26 ^c ±3.13	0.80 ^d ±0.11	9.0 ^d ±0.50	24.8 ^e ±0.50
	8	22.12 ^d ±2.13	0.75 ^d ±0.04	25.6 ^c ±0.50	22.04 ^d ±2.42	0.69 ^d ±0.03	5.4 ^e ±0.20	17.0 ^e ±0.32
	12	19.66 ^e ±0.04	0.68 ^d ±0.06	19.0 ^c ±0.54	21.33 ^f ±1.00	0.49 ^e ±0.04	2.3 ^f ±0.26	12.8 ^f ±0.17
کاکا Kaka	Control	23.65 ^d ±3.63	1.17 ^b ±0.04	47.5 ^c ±1.16	35.48 ^a ±0.45	1.25 ^b ±0.03	11.2 ^b ±0.11	27.7 ^c ±0.06
	4	24.73 ^d ±2.15	0.69 ^d ±0.04	43.1 ^d ±0.52	33.99 ^b ±1.03	0.59 ^d ±0.04	5.2 ^c ±0.50	25.7 ^d ±0.05
	8	18.24 ^e ±0.40	0.53 ^e ±0.03	38.0 ^c ±0.29	20.62 ^d ±0.40	0.44 ^e ±0.01	2.5 ^f ±0.40	14.3 ^h ±0.92
	12	17.74 ^e ±0.76	0.60 ^f ±0.03	36.1 ^f ±0.57	22.20 ^e ±0.62	0.25 ^e ±0.02	1.2 ^h ±0.20	9.7 ⁱ ±0.25
پیروز Pirooz	Control	36.59 ^a ±1.00	1.17 ^b ±0.04	51.5 ^b ±0.25	36.43 ^b ±1.35	1.21 ^b ±0.03	10.3 ^c ±0.20	30.0 ^c ±0.08
	4	21.96 ^d ±0.13	0.99 ^c ±0.03	44.9 ^d ±0.62	25.06 ^d ±0.05	0.91 ^c ±0.03	3.3 ^f ±0.19	22.0 ^f ±0.44
	8	18.89 ^e ±0.48	0.63 ^d ±0.01	41.0 ^e ±0.17	21.30 ^e ±0.24	0.41 ^e ±0.01	2.2 ^g ±0.45	13.8 ^h ±0.82
	12	17.66 ^e ±0.48	0.53 ^e ±0.01	39.6 ^e ±0.08	19.69 ^e ±0.76	0.25 ^e ±0.05	1.2 ^h ±0.30	5.29 ^k ±0.35

* میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون براساس آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد ندارند.

±: خطای استاندارد

* Means in each column followed by the same letters are not significantly different at 5% probability level using LSD test.

±: Standard Error

بین واریته‌ها و سطوح مختلف ماندابی، از نظر شاخص پایداری غشاء، محتوای آب نسبی برگ، کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها تفاوت معنی‌داری وجود داشت. در رقم‌های ILC482 و آزاد، شاخص پایداری غشاء با طولانی شدن مدت ماندابی به‌طور قابل توجهی کاهش یافتند، اما تفاوت معنی‌داری بین شاهد و سطوح ماندابی در رقم‌های کاکا و پیروز مشاهده نشد (شکل ۳).

محتوای آب نسبی برگ نیز در رقم‌های ILC482، آزاد و پیروز با طولانی شدن مدت ماندابی کاهش یافت و میزان کاهش متفاوت بود، اما هیچ تغییری در رقم کاکا بین تیمارهای شاهد و ماندابی مشاهده نگردید (شکل ۳b). پاسخ گونه‌های نخود به ماندابی طولانی مدت با محتوای آب نسبی برگ‌ها متفاوت بود و به‌طور کلی، کمتر از تیمار بدون ماندابی بود. نتایج این آزمایش با نتایج اثر تیمار ماندابی بر محتوای آب نسبی بر ارقام ماش مطابق بود (Kumar et al., 2013). اثر تنش‌های توأم مانداب و خشکی بر محتوای آب نسبی برگ‌های چهار رقم سوپا بررسی شده است. محتوای آب نسبی برگ در شرایط بدون تنش خشکی حدود ۸۰ درصد، تنش خشکی حدود ۵۰-۶۰ درصد و در شرایط ماندابی حدود ۷۰ درصد به‌دست آمده است (Mutava et al., 2015) که با آزمایش حاضر هم‌خوانی دارد.

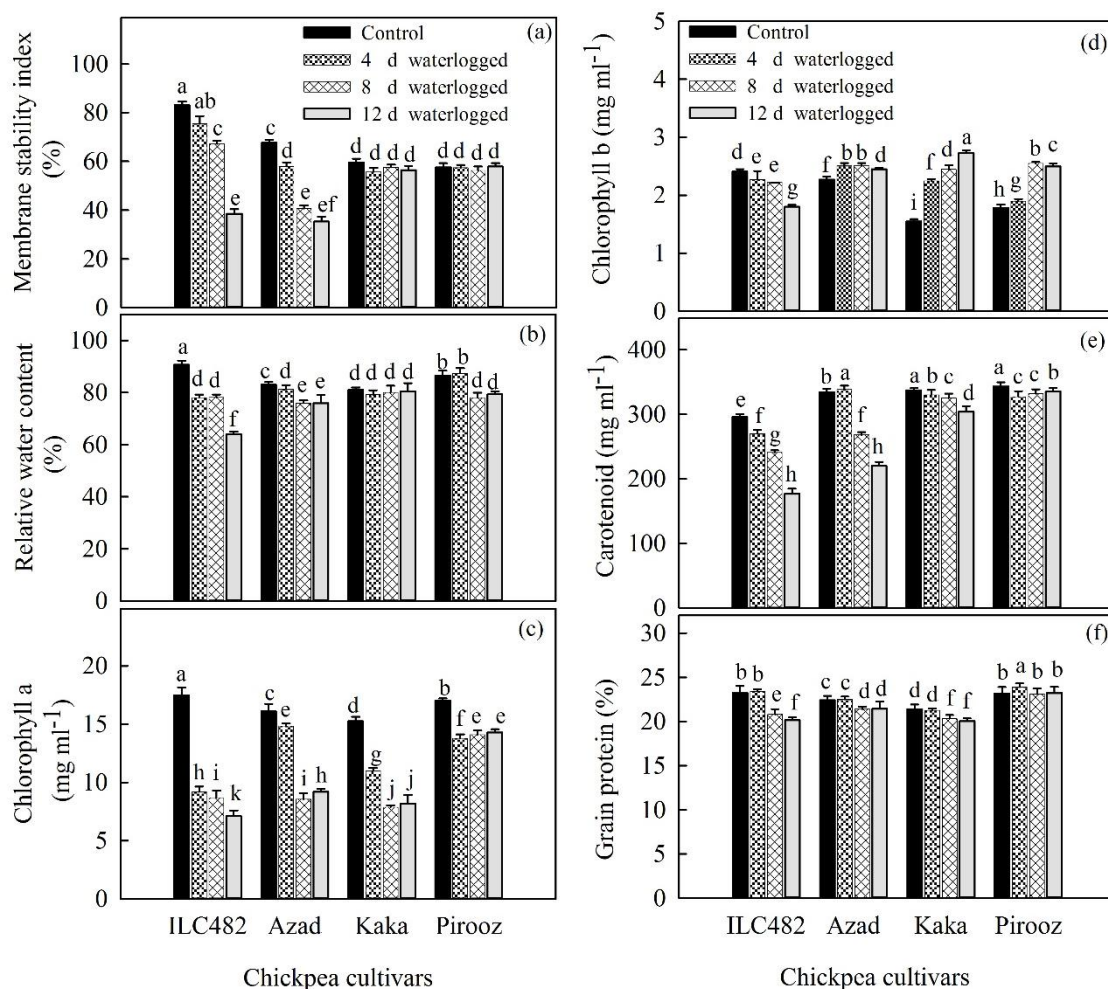
محتوای پروتئین دانه در ارقام نخود و در سطوح ماندابی بین ۲۰/۱ تا ۲۳/۹ درصد بود. در رقم‌های نخود تغییر معنی‌داری در میزان پروتئین دانه بین چهار روز و شاهد مشاهده نشد، اما در ILC482، آزاد و کاکا در روزهای ۸ و ۱۲ کاهش یافتند، اما در رقم پیروز تغییری مشاهده نگردید (شکل ۳).

کربوهیدرات‌های ذخیره شده در ساقه در عملکرد دانه قبل از شروع پر شدن دانه مؤثر است. مقدار ذخیره به شرایط محیطی و میزان فتوسنتز در طول رشد رویشی و نوع رقم بستگی دارد. در این آزمایش، با افزایش مدت زمان ماندابی، میزان انتقال مواد از ساقه به دانه و سهم آن در پر شدن دانه به‌طور قابل توجهی کاهش یافت و در ارقام مختلف متغیر بود.

تنش ماندابی شرایط پیچیده‌ای را برای گیاه فراهم می‌کند. از یک طرف، به دلیل کاهش شدید تولید انرژی ناشی از تنفس بی‌هوازی، هدایت هیدرولیکی ریشه دچار مشکل شده و انتقال آب و مواد غذایی محلول از طریق ریشه‌ها (با وجود آب فراوان در محیط ریشه) به حداقل می‌رسد. از طرف دیگر، با کاهش انتقال آب به اندام‌های هوایی، با افزایش تولید اسید آسبزیک و بسته شدن روزنه‌ها، فرآیند فتوسنتز را با محدودیت مواجه می‌کند (Bansal et al., 2015). همچنین، در شرایط ماندابی و دمای بالا، با تجمع هیدرات کربن محلول در برگ‌ها، انتقال مواد نشاسته‌ای به دانه و یا ساقه صورت نمی‌گیرد (Mutava et al., 2015; Jurczyk et al., 2016).

در تمامی تیمارها، شاهد (بدون ماندابی) بیشترین کلروفیل a را داشت و در سایر تیمارها میزان کلروفیل a کاهش داشت. اما، در رقم پیروز هیچ کاهشی در تیمار ۴، ۸ و ۱۲ روزه مشاهده نشد (شکل ۳c). کلروفیل b واکنش متفاوتی به سطوح ماندابی و رقم داشت. کلروفیل b در ILC482 در شاهد بیشترین مقدار را داشت، در نهایتی که، در تیمار آزاد، کاکا و پیروز، کلروفیل b با افزایش مدت زمان ماندابی افزایش یافت (شکل ۳d). کاروتنوئیدها در رقم‌های ILC482 و آزاد با افزایش طول مدت ماندابی به‌طور قابل توجهی کاهش یافت، اما در رقم‌های کاکا و پیروز معنی‌دار نبود. در کل، کاروتنوئیدها در نوع دسی، نوسان کمتری داشتند (شکل ۳e).

ماندابی باعث کاهش کلروفیل a و b در گیاه پنبه (Kuai et al., 2014)، کلروفیل و کاروتنوئیدها در عدس (Wiraguna et al., 2017)، پیاز (Yiu et al., 2008)، گندم (Wu et al., 2015; Li et al., 2011)، لوبیا (Pociecha, 2013) و کنجد (Anee et al., 2019) شده است. همچنین بررسی اثر ماندابی بر روی ۲۰ رقم جو نشان داده است که در ارقام متحمل حدود ۴۰ درصد و در ارقام حساس حدود ۶۵ درصد میزان کلروفیل کاهش داشته است (Huang et al., 2015).



شکل ۳- مقایسه میانگین صفات پایداری غشاء (a)، محتوای آب نسبی برگ (b)، کلروفیل a (c)، کلروفیل b (d) و کاروتنوئیدها در مرحله غلاف رفتن (e) و پروتئین دانه (f) در مدت‌های ماندابی

Fig. 3- Means comparison of the membrane stability (a), the relative water content of leaves (b), chlorophyll a (c), chlorophyll b (d) and carotenoids (e) in pod setting and protein (f) traits under the effect of waterlogging stress

در شرایط ماندابی، به دلیل کاهش شدید انرژی (ATP) در سلول‌های ریشه، مقدار جذب نیتروژن کاهش می‌یابد که به دنبال آن میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی و نیتروژن اندام هوایی و دانه کاهش می‌یابد. همچنین، نیتروژن دچار آشوبی شده و از محیط ریشه خارج می‌گردد. در آزمایش حاضر نیز مقادیر رنگدانه‌ها کاهش داشت. در آزمایشی، اثر ماندابی روی سویا باعث کاهش سنتز و تجمع پروتئین شده است (Oh & Komatsu, 2015) و در آزمایش دیگری روی همین محصول سویا، میزان پروتئین تغییری نداشته است (Sullivan et al., 2001). در بررسی اثر ماندابی بر آفتابگردان در مرحله رویشی تا ۱۲ روز کاهش کلروفیل a, b و کل حتی پس از سه روز ماندابی دیده شده است (Dalai & Sardar, 2021). در بررسی اثر ماندابی در مراحل مختلف رشد دو رقم لوبیا چشم بلبلی نشان داده است که بیشترین تأثیر ماندابی در مرحله رشد زایشی بوده است و سطح برگ و محتوای کلروفیل به ترتیب ۶۵ و ۳۹ درصد نسبت به شاهد کاهش داشته است (Olorunwa et al., 2023). همچنین، اثر ماندابی بر ۱۰۰ ژنوتیپ پیاز مورد بررسی قرار گرفته است. نتایج نشان داده است که تعداد ژنوتیپ‌های متحمل، متوسط و حساس به ماندابی به ترتیب ۱۹، ۲۷ و ۵۴ بوده‌اند و ژنوتیپ‌های مقاوم دارای ارتفاع بوته، تعداد برگ، سطح برگ، طول برگ، محتوای کلروفیل، شاخص پایداری غشاء و محتوای آنتی‌اکسیدان بیشتری

داشته‌اند (Gedam et al., 2022). این نتایج نشان می‌دهند که طیف وسیعی از ارقام و ژنوتیپ‌های محصولات از مقاوم تا حساس به ماندابی وجود دارند.

نتیجه‌گیری

به‌طور کلی، نتایج این آزمایش نشان داد که عملکرد دانه ارقام نخود عکس‌العمل متفاوتی به دوره‌های ماندابی داشتند. عملکرد دانه ارقام ILC482، آزاد، کاکا و پیروز در تیمار ۱۲ روز ماندابی به‌ترتیب به‌میزان ۴۵، ۶۶، ۲۵ و ۵۵ درصد نسبت به شاهد کاهش داشتند. کاهش عملکرد تحت تأثیر عوامل پیچیده از جمله خصوصیات ژنتیکی ارقام و مجموعه‌ای از خصوصیات فیزیولوژیکی، مورفولوژیکی و بیوشیمیایی است و لذا، نمی‌توان به یک یا دو عامل ارتباط داد؛ ولی آنچه مسلم بود این است که تنش ماندابی در مرحله رویشی، حتی به‌مدت چهار روز، عملکرد دانه، ماده خشک کل، تعداد دانه در بوته، وزن ۱۰۰ دانه، خصوصیات ریشه شامل طول کل ریشه و وزن خشک ریشه، سایر خصوصیات مثل محتوای کلروفیل و کاروتنوئیدها، شاخص پایداری غشاء، محتوای آب نسبی برگ و میزان پروتئین دانه ارقام نخود را کاهش داد. با این حال، تحقیقات بیشتری برای بررسی واکنش گونه‌های مختلف نخود به شرایط ماندابی کوتاه‌مدت و بلندمدت مورد نیاز است.

References

- Anee, T. I., Nahar, K., Rahman, A., Mahmud, J. A., Bhuiyan, T. F., Alam, M. U., Fujita, M., & Hasanuzzaman, M. (2019). Oxidative damage and antioxidant defense in *Sesamum indicum* after different waterlogging durations. *Plants*, 8, 196. <https://doi.org/10.3390/plants8070196>
- AOAC. (1990). Association of official analytical chemists. 15th Ed., Method No: 988.05, p. 70.
- Arndt, S. K., Irawan, A., & Sanders, G. J. (2015). Apoplastic water fraction and rehydration techniques introduce significant errors in measurements of relative water content and osmotic potential in plant leaves. *Physiologia Plantarum*, 155, 355-368. <https://doi.org/10.1111/ppl.12380>
- Ashraf, M. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 7(13), 1976-1981. <https://doi.org/10.5897/AJARX11.084>
- Bailey-Serres, J., & Colmer, T.D. 2014. Plant tolerance of flooding stress—recent advances. *Plant, Cell and Environment* 37: 2211-2215. <https://doi.org/10.1111/pce.12420>
- Bansal, R., & Srivastava, J. 2015. Effect of waterlogging on photosynthetic and biochemical parameters in pigeon pea. *Russian Journal of Plant Physiology* 62: 322-327. <https://doi.org/10.1134/S1021443715030036>
- Barrs, H., & Weatherley, P. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15: 413-428. <http://dx.doi.org/10.1071/B19620413>
- Chugh, V., Kaur, N., Gupta, A.K., & Rai, A. 2022. The seed biochemical signature as a potent marker for waterlogging tolerance in maize. *Plant Stress* 4, 100085. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2022.100085>
- Dalai, D., & Sardar, S.S. 2021. Tolerance response of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivar NSSH-1084 to waterlogging stress. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences* 10: 219-233. <https://doi.org/10.20546/ijemas.2021.1008.026>

- Daniel, K., & Hartman, S. 2023. How plant roots respond to waterlogging. *Journal of Experimental Botany* 332, <https://doi.org/10.1093/jxb/erad332>
- Di Bella, C.E., Grimoldi, A.A., Lopardo, M.S.R., Escaray, F.J., Ploschuk, E.L., & Striker, G.G. 2016. Differential growth of *Spartina densiflora* populations under saline flooding is related to adventitious root formation and innate root ion regulation. *Functional Plant Biology* 43: 52-61. <http://dx.doi.org/10.1071/fp15149>
- Enkhat, G., Ryan, M.H., Nichols, P.G., Foster, K.J., Inukai, Y., & Erskine, W., 2022. Petiole length reduction is an indicator of waterlogging stress for *Trifolium subterraneum* ssp. yanninicum. *Plant and Soil* 475: 645-667. <https://doi.org/10.1007/s11104-022-05404-6>
- Gedam, P.A., Shirsat, D.V., Arunachalam, T., Ghosh, S., Gawande, S.J., Mahajan, V., Gupta, A.J. & Singh, M. 2022. Screening of onion (*Allium cepa* L.) genotypes for waterlogging tolerance. *Frontiers in Plant Science* 12: 727262. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.727262>
- 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: 635-645. <https://doi.org/10.1007/s00484-016-1240-x>
- Habibullah, M., Sarkar, S., Islam, M.M., Ahmed, K.U., Rahman, M.Z., Awad, M.E., ElSayed, A.I., Mansour, E., & Hossain, M.S. 2021. Assessing the response of diverse sesame genotypes to waterlogging durations at different plant growth stages. *Plants* 10, 2294. <https://doi.org/10.3390/plants10112294>
- Hasani, S., Galeshi, S., Zeinali, E., Torabi, B., & Khadempir, M. 2019. Evaluation of tolerance and resistance to flooding stress in different soybean varieties. *Environmental Stresses in Crop Sciences* 12: 1323-1313. <https://doi.org/10.22077/escs.2019.1651.1369>
- Huang, X., Shabala, S., Shabala, L., Rengel, Z., Wu, X., Zhang, G., & Zhou, M. 2015. Linking waterlogging tolerance with Mn²⁺ toxicity: A case study for barley. *Plant Biology* 17: 26-33. <https://doi.org/10.1111/plb.12188>
- Jurczyk, B., Pocięcha, E., Kościelniak, J., & Rapacz, M. 2016. Different photosynthetic acclimation mechanisms are activated under waterlogging in two contrasting *Lolium perenne* genotypes. *Functional Plant Biology* 43: 931-938. <http://dx.doi.org/10.1071/fp15339>
- Kaur, G., Singh, G., Motavalli, P.P., Nelson, K.A., Orlowski, J.M., & Golden, B.R. 2020. Impacts and management strategies for crop production in waterlogged or flooded soils: A review. *Agronomy Journal* 112: 1475-1501. <https://doi.org/10.1002/agj2.20093>
- Krishnamurthy, L., Upadhyaya, H., Saxena, K., & Vadez, V. 2012. Variation for temporary waterlogging response within the mini core pigeonpea germplasm. *The Journal of Agricultural Science* 150: 357-364. <https://doi.org/10.1017/S0021859611000682>
- Kuai, J., Liu, Z., Wang, Y., Meng, Y., Chen, B., Zhao, W., Zhou, Z., & Oosterhuis, D.M. 2014. Waterlogging during flowering and boll forming stages affects sucrose metabolism in the leaves subtending the cotton boll and its relationship with boll weight. *Plant Science* 223: 79-98. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.03.010>
- Kumar, P., Pal, M., Joshi, R., & Sairam, R. 2013. Yield, growth and physiological responses of mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] genotypes to waterlogging at vegetative stage. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 19: 209-220. <https://doi.org/10.1007/s12298-012-0153-3>
- Kyu, K.L., Malik, A.I., Colmer, T.D., Siddique, K.H., & Erskine, W. 2021. Response of mungbean (cvs. Celera II-AU and Jade-AU) and blackgram (cv. Onyx-AU) to transient waterlogging. *Frontiers in Plant Science* 12, 709102. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.709102>

- 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: 672-678. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.01.009>
- Liu, R., Yang, C., Zhang, G., Zhang, L., Yang, F., & Guo, W. 2015. Root recovery development and activity of cotton plants after waterlogging. *Agronomy Journal* 107: 2038-2046. <https://doi.10.2134/agronj14.0567>
- Loreti, E., van Veen, H., & Perata, P. 2016. Plant responses to flooding stress. *Current Opinion in Plant Biology* 33: 64-71. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.005>
- Manik, S., Pengilley, G., Dean, G., Field, B., Shabala, S., & Zhou, M. 2019. Soil and crop management practices to minimize the impact of waterlogging on crop productivity. *Frontiers in Plant Science*, 140. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00140>
- Mano, Y., & Oyanagi, A. 2009. Trends of waterlogging tolerance studies in the Poaceae. *Japanese Journal of Crop Science* 78: 441-448. <https://doi.10.1626/jcs.78.441>
- Marti, J., Savin R., & Slafer, G. 2015. Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation. *Journal of Agronomy and Crop Science* 201: 473-486. <https://doi.10.1111/jac.12118>
- Mutava, R.N., Prince, S.J.K., Syed, N.H., Song, L., Valliyodan, B., Chen, W., & Nguyen, H.T. 2015. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 86: 109-120. <https://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.11.010>
- Oh, M., & Komatsu, S. 2015. Characterization of proteins in soybean roots under flooding and drought stresses. *Journal of Proteomics* 114: 161-181. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.11.008>
- Olorunwa, O.J., Adhikari, B., Brazel, S., Bheemanahalli, R., Barickman, T.C., & Reddy, K.R. 2023. Waterlogging stress reduces cowpea (*Vigna unguiculata* L.) genotypes growth, seed yield, and quality at different growth stages: Implications for developing tolerant cultivars under field conditions. *Agricultural Water Management* 284, 108336. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2023.108336>
- Olorunwa, O.J., Adhikari, B., Shi, A., & Barickman, T.C. 2022. Screening of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotypes for waterlogging tolerance using morpho-physiological traits at early growth stage. *Plant Science* 315, 111136. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2021.111136>
- Palta, J., Ganjeali, A., Turner, N., & Siddique, K. 2010. Effects of transient subsurface waterlogging on root growth, plant biomass and yield of chickpea. *Agricultural Water Management* 97: 1469-1476. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2010.05.001>
- Papakosta, D.K., & Gagianas, A. 1991. Nitrogen and dry matter accumulation, remobilization, and losses for Mediterranean wheat during grain filling. *Agronomy Journal* 83: 864-870. <http://doi.10.2134/agronj1991.00021962008300050018x>
- Pociecha, E. 2013. Different physiological reactions at vegetative and generative stage of development of field bean plants exposed to flooding and undergoing recovery. *Journal of Agronomy and Crop Science* 199:195-199. <https://doi.org/10.1111/jac.12009>
- Rahman, M.N., & Shozib, S.H. 2021. Seasonal variability of waterlogging in Rangpur city corporation using GIS and remote sensing techniques. *Geosfera Indonesia* 6: 143-156. <https://doi.org/10.19184/geosi.v6i2.21006>
- Rajendran, A., Lal, S.K., Raju, D., Mallikarjun, B.P., Ramlal, A., & Sharma, D. 2023. Waterlogging tolerance evaluation methods for soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) at the pregermination stage. *Genetic Resources and Crop Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01573-0>

- Rane, J., Singh, A.K., Kumar, M., Boraiah, K.M., Meena, K.K., Pradhan, A., & Prasad, P.V. 2021. The adaptation and tolerance of major cereals and legumes to important abiotic stresses. *International journal of Molecular Sciences* 22, 12970. <https://doi.org/10.3390/ijms222312970>
- Ren, B., Zhang, J., Dong, S., Liu, P., & Zhao, B. 2016. Effects of duration of waterlogging at different growth stages on grain growth of summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 202: 564-575. <https://doi.org/10.1111/jac.12183>
- Richardson, A.D., Duigan, S.P., & Berlyn, G.P. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist* 153:185-194. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00289.x>
- Sairam, R.K., Rao, K.V., & Srivastava, G. 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science* 163: 1037-1046. [http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00278-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00278-9)
- Sasidharan, R., & Voeselek, L.A. 2015. Ethylene-mediated acclimations to flooding stress. *Plant Physiology* 169: 3-12. <https://dx.doi.org/10.1104/pp.15.00387>
- Sauter, M. 2013. Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 282-286. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2013.03.013>
- Shabala, S., Shabala, L., Barcelo, J., & Poschenrieder, C. 2014. Membrane transporters mediating root signalling and adaptive responses to oxygen deprivation and soil flooding. *Plant, Cell and Environment* 37: 2216-2233. <https://doi.org/10.1111/pce.12339>
- Sharma, S., Bhatt, U., Sharma, J., Kalaji, H., Mojski, J., & Soni, V. 2022. Ultrastructure, adaptability, and alleviation mechanisms of photosynthetic apparatus in plants under waterlogging: A review. *Photosynthetica* 60: 430-444. <https://doi.org/10.32615/ps.2022.033>
- Singh, A. 2017. Waterlogging and salinity management for sustainable irrigated agriculture. I: Overview, implication, and plant response. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering* 143, 04017035. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)IR.1943-4774.0001226](https://doi.org/10.1061/(ASCE)IR.1943-4774.0001226)
- Solaiman, Z., Colmer, T., Loss, S., Thomson, B., & Siddique, K. 2007. Growth responses of cool-season grain legumes to transient waterlogging. *Australian Journal of Agricultural Research* 58: 406-412. <https://doi.org/10.1071/AR06330>
- Sullivan, M., VanToai, T., Fausey, N., Beuerlein, J., Parkinson, R., & Soboyejo, A. 2001. Evaluating on-farm flooding impacts on soybean. *Crop Science* 41: 93-100. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.41193x>
- Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersects method of estimating root length. *Journal of Ecology* 63(3): 995-1001. <https://doi.org/10.2307/2258617>
- Tiryakioglu, M., Karanlik, S., & Arslan, M. 2015. Response of bread-wheat seedlings to waterlogging stress. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 39: 807-816. <https://doi.org/10.3906/tar-1407-124>
- Valliyodan, B., Ye, H., Song, L., Murphy, M., Shannon, J.G., & Nguyen, H.T. 2017. Genetic diversity and genomic strategies for improving drought and waterlogging tolerance in soybeans. *Journal of Experimental Botany* 68: 1835-1849. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw433>
- Wiraguna, E., Malik, A.I., & Erskine, W. 2017. Waterlogging tolerance in lentil (*Lens culinaris* Medik. subsp. *culinaris*) germplasm associated with geographic origin. *Genetic Resources and Crop Evolution*: 64 (3): 579-586. <https://doi.org/10.1007/s10722-016-0385-0>
- 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. <http://dx.doi.org/10.1626/pp.s.18.284>

- Yiu, J.C., Liu, C.W., Kuo, C.T., Tseng, M.J., Lai, Y.S., & Lai, W.J. 2008. Changes in antioxidant properties and their relationship to paclobutrazol-induced flooding tolerance in Welsh onion. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 88: 1222-1230. <https://doi.10.1002/jsfa.3209>
- Zahra, N., Hafeez, M.B., Shaukat, K., Wahid, A., Hussain, S., Naseer, R., Raza, A., Iqbal, S., & Farooq, M., 2021. Hypoxia and anoxia stress: Plant responses and tolerance mechanisms. *Journal of Agronomy and Crop Science* 207: 249-284. <https://doi.org/10.1111/jac.12471>
- Zhang, X., Jiang, D., Zheng, C., Dai, T., & Cao, W. 2011. Post-anthesis salt and combination of salt and waterlogging affect distributions of sugars, amino acids, Na⁺ and K⁺ in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 31-39. <https://doi.10.1111/j.1439-037X.2010.00438.x>
- Zhou, W., Chen, F., Meng, Y., Chandrasekaran, U., Luo, X., Yang, W., & Shu, K. 2020. Plant waterlogging/flooding stress responses: From seed germination to maturation. *Plant Physiology and Biochemistry* 148: 228-236. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.01.020>
- Zhu, M., Li, F., & Shi, Z. 2016. Morphological and photosynthetic response of waxy corn inbred line to waterlogging. *Photosynthetica* 54: 636-640. <https://doi.10.1007/s11099-016-0203-0>