

شناخت مکانیسم رفتار فیزیولوژیکی درختان میوه در شرایط تنش غرقابی

محمد فضلی^۱، زهرا پورامان^۲

چکیده

امروزه به دلیل تغییرات اقلیمی جهانی، توجه به انواع تنش‌های غیر زیستی گریزناپذیر است. تنش غرقابی یکی از مهم‌ترین و متداول‌ترین تنش‌های غیر زیستی در جهان است که می‌تواند به طور مستقیم و غیر مستقیم رشد و عملکرد گیاهان را محدود کند. پایه‌های درختان در معرض این تنش‌ها هستند و حساسیت آن‌ها به شرایط غرقابی، می‌تواند منجر به کاهش عملکرد شود. تنش غرقابی اثرات منفی خود را بر رشد و عملکرد گیاهان از راه‌های گوناگونی اعمال می‌کند که افزایش تولید گونه‌های فعال‌تر اکسیژن و تولید سیانید هیدروژن از مهم‌ترین این راه‌ها است. در طبیعت گیاهانی وجود دارند، که به تنش غرقابی مقاومت نسبی از خود نشان می‌دهند که مطالعه این مکانیسم‌های سازگاری به درک بهتر و در نتیجه انتخاب مطلوب‌تر پایه برای باغات و همچنین در کارهای اصلاحی می‌شود.

واژگان کلیدی: پایه درختان میوه، تنفس ریشه، تنش غرقابی

مقدمه

آمار اقلیمی مشاهده شده است. (Kuhn Klumb et al., 2019) شرایط آب و هوایی اغلب نقاط ایران اگرچه خشک و نیمه‌خشک است، اما تنش غرقابی به دلایل متعدد از جمله بارندگی زیاد، شیب کم زمین، رسی بودن خاک، بالا بودن سطح سفره آب زیرزمینی و عدم زهکشی مناسب اتفاق می‌افتد (Collaku and Harison, 2002) که برخی از این عوامل می‌تواند به صورت کوتاه‌مدت اتفاق افتاده و ایجاد مشکل کند. آمارهای بسیاری حاکی از این است که در سالیان اخیر حداقل یک دهم زمین‌های زراعی در دنیا در کشورهای در حال توسعه، به دلیل سیل بهره‌وری خود را از دست داده‌اند که این عدد معادل ۱۲ میلیون هکتار است. شرایط غرقابی موجب کاهش مقادیر اکسیژن در دسترس ریشه‌ها می‌شود که علاوه بر تأثیر بر روی رشد و عملکرد، می‌تواند زندگانی و بقا گیاه را نیز به خطر اندازد. کمبود اکسیژن در خاک منجر به تشدید رقابت بین میکروارگانیسم‌ها و گیاه برای جذب اکسیژن در خاک می‌شود که موجب کاهش فراهمی برخی عناصر مثل نیترات به دلیل

غرقاب به شرایطی گفته می‌شود که خاک به طور کامل اشباع از آب باشد و این حالت موجب تنش غرقابی در گیاه می‌شود. خاک غرقاب به طور طبیعی در بسیاری از اکوسیستم‌ها وجود دارد. بسیاری از گونه‌های وحشی وجود دارند که به چنین شرایطی سازگاری دارند. علاوه بر وجود مناطق بسیار با مشکلات زهکشی و غرقابی، در دنیا گرایش به سمت افزایش توجه به برخی حوادث مثل سیلاب و شرایط غرقابی است که ممکن است اتفاق بیافتد (Morales-olmedo et al., 2015). در طول دهه گذشته، شرایط بی‌سابقه‌ای از تنش‌های خشکسالی، گرما و سیل در اکثر نقاط جهان تجربه شده است. سیل‌های متناوب بیش از هر رویداد آب و هوایی دیگری در جهان رو به افزایش است، که طبق آمار فائو (۲۰۱۸) در طول ۲۵ سال گذشته حدود ۶۵ درصد در جهان افزایش داشته است. در این شرایط بسیاری از اکوسیستم‌های جهان آسیب‌پذیر هستند. به عنوان مثال می‌توان گفت در سالیان اخیر در اروپا باران‌های شدید و سیلابی به مقدار ۶۳ بار بیش‌تر از متوسط

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۹/۱۴ تاریخ انتشار: ۱۴۰۲/۰۳/۱۵ ویراستار ترویجی: سعیده اجاقی

۱. دانشجوی دکتری علوم و مهندسی باغبانی، فیزیولوژی تولید و پس از برداشت، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران. رایانامه: fazlimd@hotmail.com

۲. کارشناسی ارشد بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشگاه آزاد اسلامی آستارا، ایران. zahlaporaman@gmail.com

انجام شده است. نبود اکسیژن در خاک موجب فعال شدن سلسله‌ای از تغییرات فیزیکی و شیمیایی خاک خواهد شد. بسیاری از این تغییرات موجب تولید و تجمع یون‌های فلزی و اسیدهای آلی و فرار خواهند شد، که پتانسیل آسیب‌زایی به ریشه گیاه را دارند؛ اگرچه تجمع آن‌ها تا غلظت سموم گیاهی نیاز به زمان دارد (Morales-olmedo et al., 2015).

◀ ویژگی‌های خاک غرقاب

ترکیب گازها در خاک، مشابه گازهای اتمسفر است. اما تفاوت در مقادیر اکسیژن، کربن دی‌اکساید و بخار آب وجود دارد. این تفاوت بسته به عمق خاک و شرایط تهویه آن متغیر است. علت این تفاوت غلظت، به دلایل مصرف اکسیژن و تولید کربن دی‌اکساید در تنفس ریشه، فعالیت میکروارگانیسم‌ها واکنش‌های شیمیایی است (Klumb et al., 2020). به طور معمول هنگامی که بیش از ۹۰ درصد فضای منافذ خاک توسط آب اشغال شده باشد، مشکل تهویه ریشه وجود خواهد داشت. هنگامی که منافذ خاک با آب اشباع می‌شوند، یک‌سری تغییرات شیمیایی نیز رخ می‌دهد. تغییراتی مثل تغییر pH و تجمع مواد سمی برای ریشه‌ها. این مواد شامل یون‌های فلزی، اسیدهای آلی و فرار و گونه‌های فعال تر اکسیژن است (Klumb et al., 2020).



کاهش نیتریفیکاسیون^۱ می‌شود (Kuhn Klumb et al., 2019). یکی از مهم‌ترین نقش‌های خاک برای گیاه، مهیا کردن محیط رشدی مناسب برای رشد گیاه است. بنابراین توجه به این بخش از کشاورزی و بهینه کردن ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک، از فاکتورهای مهم موثر در رشد و وزن خشک ریشه و به دنبال آن رشد اندام هوایی خواهد بود. در بحث ویژگی‌های فیزیکی، خاک باید ویژگی‌های مناسب و کافی را برای نگهداری آب و هوا داشته باشد و تعادلی بین این دو برقرار کند. بهترین نسبت، ۵۰ درصد فضای قسمت جامد و ۵۰ درصد قسمت منافذ است. در این منافذ نیز بهترین نسبت، ۵۰ درصد آب و ۵۰ درصد گاز است. این تعادل می‌تواند توسط عوامل مختلفی تغییر یابد؛ عواملی مثل عوامل طبیعی، مدیریت خاک، سیلاب، ساختمان و بافت خاک و یا ترکیبی از این موارد. به عنوان مثال خاک‌های با بافت رسی بیش‌تر در معرض خطر غرقاب شدن هستند (Morales-olmedo et al., 2015).

تنش غرقابی، یک فاکتور مهم بر روی رشد، توسعه و بقا و زندگانی گیاه است که موجب محدودیت در کشاورزی پایدار می‌شود. غرقاب به شرایطی گفته می‌شود که خاک به طور کامل اشباع از آب باشد و این حالت موجب تنش غرقابی در گیاه می‌شود. این شرایط می‌تواند گذرا و کوتاه‌مدت باشد مثلاً بارندگی شدید و ایجاد روان آب. و یا طولانی‌مدت باشد مثلاً در مناطقی با بالا بودن سطح آب زیرزمینی. ضعیف بودن زهکشی خاک این عوامل را تشدید خواهد کرد. در این شرایط انتشار اکسیژن به سمت ریشه‌ها محدود شده و نیازهای رشدی بهینه گیاه تامین نمی‌شود که نتیجه آن کاهش رشد و عملکرد و در نهایت مرگ گیاه است (Morales-olmedo et al., 2015).

این‌گونه گزارش شده است که غلظت اکسیژن موردنیاز در خاک باید بالای ۰/۱ لیتر بر هر لیتر خاک باشد (غلظت اکسیژن در اتمسفر حدود ۰/۲۱ لیتر بر لیتر هوا است). شرایطی با غلظت اکسیژن کم‌تر از ۱۰٪ حجم خاک، شاخصی است که بیان می‌کند برای رشد ریشه مناسب نیست. از آنجایی که اولین تأثیر تنش غرقابی، کاهش اکسیژن در محیط ریشه است، در بیش‌تر مطالعات انجام شده در تنش غرقابی به کمبود اکسیژن پرداخته شده است. این مطالعات اغلب در شرایط آزمایشگاهی کشت هیدروپونیک و یا بسترهای خنثی^۲

1. Nitrification

2. Inert



◀ پاسخ‌های گیاه به تنش غرقابی

مانند هر فرایند دیگری، پاسخ به شرایط تنش‌ها در گونه‌های گیاهی، با مکانیسم‌های مولکولی همراه است. براساس اصل central dogma، مولکول mRNA از روی مولکول DNA ساخته می‌شود و پس از تولید پروتئین از روی آن، اصطلاحاً گفته می‌شود که ژن بیان شده است؛ بیان شدن یا غیر فعال شدن ژن‌های بی‌شماری که به گیاه اجازه می‌دهد با شرایط محیطی سازگاری نسبی ایجاد کند (Kuhn Klumb et al., 2019). پاسخ گیاه به شرایط کمبود اکسیژن، بستگی به گونه، ژنوتیپ، سن و مدت زمان در معرض شرایط غرقابی دارد. به‌طور کلی می‌توان گفت درختان میوه برای رشد بهینه نیازمند خاک با زهکشی مناسب هستند و آب بیش از ظرفیت زراعی خاک موجب آسیب به گیاه می‌شود. آسیب تنش غرقابی در شرایط دمای بالا و افزایش مدت در معرض تنش، افزایش خواهد یافت. در این شرایط جذب آب و تعرق کاهش پیدا می‌کند که به دنبال آن کاهش جذب مواد غذایی اتفاق می‌افتد (Schiavo, 2014). شرایط کمبود و یا نبود اکسیژن^۱ در خاک منجر به فعالیت غیرهوازی ارگانیک و میکروارگانیک می‌شود که یکی از اثرات آن، تجمع متابولیت‌های سمی شامل H_2S ، N_2 ، Mn^{2+} و Fe^{2+} و همچنین افزایش تجمع گونه‌های فعال‌تر اکسیژن است که این موارد نیز موجب ایجاد تنش‌های ثانویه خواهند شد (Ruperti et al., 2019).

مهم‌ترین ویژگی کاهش رشد اندام هوایی به‌منظور کاهش سطح تبخیر و تعرق است، در دسته‌ی LOES مهم‌ترین ویژگی افزایش رشد اندام هوایی به‌منظور جذب بخار آب از هوا است (Ruperti et al., 2019).

شرایط غرقابی با ایجاد غلظت اندک اکسیژن در خاک شرایط بی‌هوازی را برای سیستم ریشه فراهم می‌کند که می‌تواند اثرات منفی بر روی عملکرد، رشد و نمو ریشه و شاخه داشته باشد. به دلیل پذیرنده نهایی بودن در زنجیره انتقال الکترون و نقش مهم اکسیژن در متابولیسم انرژی در موجود هوازی، کمبود اکسیژن برای سلول‌ها می‌تواند منجر به بحران کمبود انرژی در بافت‌های محلی شود. پاسخ‌های گیاه به این شرایط می‌تواند شامل کاهش عملکرد، کاهش کیفیت محصول و حتی مرگ گیاه باشد، که بسته به درجه تحمل یا حساسیت گونه متفاوت است. در بسیاری از درختان میوه مثل هسته‌داران و دانه‌داران، از روش تکثیری پیوند استفاده می‌شود؛ بنابراین تحمل به شرایط کمبود اکسیژن می‌تواند به عنوان یکی از مهم‌ترین فاکتورهای کیفی برای پایه‌ها تعریف شود (Kuhn Klumb et al., 2019). در شرایط کمبود اکسیژن، هدایت هیدرولیکی ریشه کاهش پیدا می‌کند؛ این کاهش به دلیل تغییر عملکرد پروتئین‌های غشایی است که ورود و خروج آب به سلول را کنترل می‌کنند؛ در شرایط غرقابی انتقال آب از غشا سلول محدود می‌شود. این محدودیت موجب تغییر پتانسیل آب برگ خواهد شد (Ho et al., 2020).

ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز-اکسیژناز (Rubisco) یک آنزیم کلیدی در فتوسنتز است که تثبیت کربن دی‌اکسید را کاتالیز می‌کند. روبیسکو در همه‌ی موجودات فتوسنتز کننده وجود دارد و به عنوان فراوان‌ترین پروتئین روی زمین شناخته می‌شود. در فعالیت این آنزیم حامل‌های انرژی ATP و NADPH نقش احیا کنندگی دارند و در نبود این حامل‌ها، فعالیت روبیسکو مختل می‌شود. در شرایط کمبود اکسیژن این حامل‌های انرژی کاهش می‌یابد. پاسخ‌های سازگاری گیاه به شرایط غرقابی را می‌توان به دو دسته کلی تقسیم‌بندی کرد: Low Oxygen Quiescence Syndrome (LOQS) و Low Oxygen Escape Syndrome (LOES). در دسته

1. Hypoxia or Anoxia

می‌افتند و یا کاملاً مهار می‌شود. بنابراین ATP نمی‌تواند از راه هوازی تولید شود و سلول‌ها دچار بحران انرژی می‌شوند. در این شرایط انتخاب پاسخ‌های سازگاری از جمله تنفس بی‌هوازی، برای گیاه اجتناب‌ناپذیر است (Ho et al., 2020).

◀ مکانیسم مقاومت به شرایط غرقابی، انتخاب پایه مناسب

برخی از مکانیسم‌های مقابله با تنش غرقابی، با سایر تنش‌ها مشابه است. به عنوان مثال گیاه در صورت دارا بودن پتانسیل مقابله مطلوب با گونه‌های فعال تر اکسیژن، در برابر همه تنش‌ها مقاومت نسبی دارند. این سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی شامل آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی مثل کاتالاز، پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز و آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی مثل فلاونوئیدها است. مثلاً در مرکبات گزارش شده است که تنش غرقابی، موجب تولید مقادیر فراوان گونه‌های فعال تر اکسیژن می‌شود. در این مناطق کشت مرکبات، میزان آنتی‌اکسیدان‌ها و تحمل خسارت اکسیداتیو، با تحمل به شرایط غرقابی رابطه مستقیم را نشان داده است. همچنین در درخت سیب مقدار تحمل به تنش غرقابی در ارقام مختلف، با مقادیر سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز همبستگی دارد. اگرچه گزارشات متناقضی نیز در این زمینه وجود دارد. به عنوان مثال در انگور این ارتباط معنی‌دار نیست. این تناقض‌ها بیانگر این مهم است که نیاز به بررسی‌های عمیق‌تر و دقیق‌تری در این حوزه وجود دارد (Morales-olmedo et al., 2015).

سنجش مقاومت پایه‌ها به شرایط غرقابی، به طور سنتی غربال‌گری براساس داده‌های تجربی است؛ پایه‌هایی که در شرایط تنش غرقابی طبیعی مقاومت بیش‌تری از خود نشان دهند. روش دیگر ارزیابی مقاومت پایه‌ها، ایجاد تنش غرقابی کنترل شده و مصنوعی است که با نگهدارنده‌های آب انجام می‌شود (Schiavo, 2014). یکی از جدیدترین روش‌های ارزیابی و انتخاب پایه مقاوم به شرایط تنش غرقابی، روش ارزیابی سرعت بازیابی پایه پس از شرایط غرقابی با کمک جریان شیره گیاهی^۲ است. بررسی

شرایط غرقابی خاک از سه راه باعث کاهش اکسیژن در خاک می‌شود؛ نخست اینکه با ورود آب به منافذ خاک، اکسیژن موجود در این منافذ خارج می‌شود. دوم اینکه میزان انتشار اکسیژن در آب، ۱۰ هزار بار کم‌تر از میزان انتشار آن در هوا است. سوم اینکه در این شرایط گیاه و میکروارگانیسم‌های خاک برای جبران انرژی، مقادیر باقی‌مانده اکسیژن در خاک را مصرف می‌کنند و به سرعت اکسیژن خاک پایان می‌پذیرد. بسته شدن روزنه‌ها در پاسخ به تنش غرقابی، به دلیل کاهش فشار آماس برگ‌ها، سیگنال‌های شیمیایی از مقصد ریشه و یا کسر فشار بخار آب^۱ است. این پاسخ در ابتدا به عنوان پاسخ سازگاری گیاه تلقی می‌شود که با این مکانیسم اتلاف آب گیاه کاهش می‌یابد. با ادامه شدت تنش، کاهش هدایت روزنه‌های ادامه می‌یابد که باعث اختلال فتوسنتز می‌شود. این اختلال به این دلیل است که روبیسکو برای فعالیت نیازمند مقادیر کافی از CO_2 است و کمبود آن باعث می‌شود استفاده از انرژی نور برای تولید ATP و NA^- DPH2 غیرممکن شود. در این شرایط به دلیل آزاد شدن CO_2 در تنفس، روبیسکو می‌تواند وارد فعالیت تنفس نوری شود (Klumb et al., 2020).

غرقابی بودن خاک می‌تواند فشار زیادی به زندگی طبیعی گیاه وارد کند. دلیل اصلی این است که شرایط غرقابی باعث می‌شود جذب O_2 و انتشار CO_2 در گیاه محدود شود. این عوامل خود می‌تواند موجب محدود شدن انتشار اتیلن در اندام غرقاب شده شود (Sasidharan and Voesenek, 2015). شرایط غرقابی علاوه بر اثرات فیزیولوژیک، می‌تواند موجب تغییر سرعت اسیمیلاسیون کربن در گیاه، کاهش هدایت استوماتی گیاه، کاهش تعرق و تغییر الگوی فتوسنتزی در گیاه شود. همچنین کاهش سریع مقدار اکسیژن در محلول خاک می‌تواند اثرات عمیقی در عملکرد سلولی گیاه داشته باشد؛ این شرایط موجب تغییر بیان ژن، تغییر در تولید و مصرف انرژی گیاه، متابولیسم سلولی و در نهایت رشد و نمو گیاه می‌شود (Tewari and Mishra, 2018).

در شرایط کمبود اکسیژن، تنفس میتوکندریایی به تاخیر

2. Sap flow

1. Vapor pressure deficit (VPD)



شرایط نبود زهکشی مناسب ضعف نشان خواهد داد. درختان پیوند شده بر روی پایه M26 نیز در شرایط غرقابی، رشد ضعیف و نامطلوبی خواهند داشت. این ویژگی‌ها باعث شده است مطالعات بیش تری بر روی درختان پاکوتاه کننده انجام شود که علاوه بر دارا بودن خصوصیات پاکوتاه کنندگی و زودرسی، مقاومت مناسبی به شرایط غرقابی نیز داشته باشند (Klumb et al., 2020). امروزه پایه‌هایی از سیب معرفی شده است که علاوه بر دارا بودن ویژگی‌های مطلوب، می‌توانند مقاومت بیش تری به شرایط تنش غرقابی را نیز از خود نشان دهند. برخی از این پایه‌ها شامل پایه‌های سری G و CG هستند (Ho et al., 2020). در جنس *Prunus* می‌توان گفت گونه‌های هلو، بادام و زردآلو به عنوان گونه‌های شاخص شناخته می‌شوند که نسبت به سایر گونه‌های این جنس تحمل آن‌ها به شرایط غرقابی اندک است. گزارش شده است که این تفاوت به دلیل تفاوت در متابولیسم سیانوزنیک گلوکوزاید و پروناسین است. در شرایط بی‌هوازی، پروناسین به سیانید هیدروژن هیدرولیز می‌شود که اثرات سمی برای گیاه خواهد داشت. گزارش شده است که تفاوت در حساسیت به تنش غرقابی بین گونه‌های هلو، زردآلو و آلو، ارتباط نزدیکی با توانایی آن‌ها در هیدرولیز پروناسین دارد (Schiavo, 2014). در بین گونه‌های مختلف جنس *Prunus*، آلو، میروبالان و آلو اروپایی به عنوان گونه‌های مقاوم به تنش غرقابی شناخته می‌شوند. همچنین گونه‌های ماریانا ۲۶۲۴، میروبالان و ماریانا جی اف ۸،۱ به عنوان مقاوم‌ترین گونه‌های این جنس هستند که می‌توانند تا ۱۲۵ روز تنش غرقابی را تحمل کنند (Schiavo, 2014).

از لحاظ تعریف آگرونومیک، پایه‌ای مقاوم به تنش غرقابی است که با مکانیسم‌هایی مثل فرار از شرایط بی‌هوازی و یا خواب و یا رشد کندتر، تنش را پشت سر می‌گذارند. در برنامه‌های اصلاحی برای معرفی پایه، طبیعتاً ویژگی‌هایی مثل عملکرد اهمیتی ندارند و در مقابل ویژگی‌های مختلف تحمل به شرایط مختلف خاک دارای اهمیت است (Morales-olmedo et al., 2015).

معیارهای انتخاب پایه مناسب برای شرایط غرقابی، شامل مواردی است که به ترتیب اهمیت شامل: حفظ زندگی و

جریان شیره گیاهی بر پایه گرما^۱ از مهم‌ترین روش‌هایی است که با کمک گرما برای ردیابی سرعت عبور جریان شیره در داخل آوند چوب در گیاه، مقاومت پایه به تنش غرقابی را بررسی می‌کند (Schiavo, 2014).



بیش تر مطالعات اثرات خاک‌های غرقابی بر روی رشد گیاهان، بر روی گونه‌های یک ساله مثل برنج، ذرت و یونجه است. تعداد کمی از مطالعات نیز بر روی گیاهان چوبی انجام شده است که در میان آن‌ها برخی مطالعات در مورد درختان میوه است. در باغ‌های درختان میوه جدید، معمولاً درختان بر روی پایه پیوند زده می‌شوند. انتخاب پیوندک بر اساس ویژگی‌های تجاری و مدیریت تولید است اما انتخاب پایه بر اساس معیارهای دیگری است که مهم‌ترین آن‌ها مقاومت به انواع تنش‌ها است؛ تنش‌هایی مثل تنش غرقابی (Morales-olmedo et al., 2015).

سیب یکی از گونه‌های گیاهی است که در برابر تنش غرقابی کوتاه‌مدت مقاومت نسبی خوبی دارد. با این وجود به دلیل اثرات منفی غرقابی بر تولید محصول و عملکرد گیاه، انتخاب پایه مناسب برای شرایط غرقابی دارای اهمیت است. از مهم‌ترین پایه‌های سیب در جهان می‌توان به پایه‌های پاکوتاه کننده M9 و M26 اشاره کرد که به طور گسترده در باغ‌های متراکم استفاده می‌شوند. این پایه‌ها در کنار مزیت‌هایی که دارند، دارای ضعف‌هایی نیز هستند؛ درختان پیوند زده شده بر روی پایه M9 دارای حساسیت زیاد به بیماری‌های باز کشت درخت، تنش سرمایی و تنش غرقابی هستند. این پایه در

1. Thermodynamically-based sap flow

1- Collaku, A. and Harison, S.A., 2002. Losses in wheat due to waterlogging. *Crop Science*, 42: 444-450.

2- Ho, B., Narayan, C., Woo, B., Jeong, T., Hee, I., Su, P., Han, G., Myung, T., 2020. Waterlogging tolerance in apple trees grafted on rootstocks from G, CG, and M series. *Hortic. Environ. Biotechnol.* <https://doi.org/10.1007/s13580-020-00258-2>

3- Klumb, E.K., Braga, E.J.B., Bianchi, V.J., 2020. Differential expression of genes involved in the response of *Prunus* spp. rootstocks under soil flooding. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 261. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109038>

4- Kuhn Klumb, E., Neutzling Rickes, L., Bolacel Braga, E.J., Bianchi, V.J., 2019. Evaluation of stability and validation of reference genes for real time PCR expression studies in leaves and roots of *Prunus* spp. rootstocks under flooding. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 247, 310–319. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.12.036>

5- Morales-olmedo, M., Ortiz, M., Sellés, G., 2015. Effects of transient soil waterlogging and its importance for rootstock selection 75, 45–56. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392015000300006>

6- Ruperti, B., Botton, A., Populin, F., Eccher, G., Brillì, M., Quaggiotti, S., Trevisan, S., Cainelli, N., Guarracino, P., Schievano, E., Meggio, F., 2019. Flooding responses on grapevine: A physiological, transcriptional, and metabolic perspective. *Front. Plant Sci.* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00339>

7- Sasidharan, R., Voeselek, L.A.C.J., 2015. Ethylene-mediated acclimations to flooding stress. *Plant Physiol.* 169, 3–12

8- Schiavo, 2014. SELECTION OF FLOOD – TOLERANT PRUNUS ROOTSTOCKS USING SAP FLOW Title 60, 111–117.

9- Tewari, S., Mishra, A., 2018. Flooding stress in plants and approaches to overcome. In: Ahmad, P., Ahanger, M.A., Singh, V.P., Tripathi, D.K., Pravej Alam, P., Alyemeni, M.N. (Eds.), *Plant Metabolites and Regulation under Environmental Stress*. Academic Press, Cambridge, pp. 356–366

تولید انرژی در شرایط غرقابی، تحمل به بافت خاک، استقرار مناسب در خاک و در نهایت مقاومت به ترکیبات سمی تولید شده در شرایط بی‌هوایی است. بر اساس دیدگاهی دیگر، معیار انتخاب پایه باید بر اساس تعداد روزهای تحمل غرقابی و کوتاه‌مدت یا بلندمدت بودن تنش باشد. همه این معیارها باعث می‌شود انتخاب پایه مناسب برای شرایط غرقابی با دشواری انجام شود (Morales-olmedo et al., 2015).



نتیجه‌گیری

انتخاب پایه یک امر پیچیده است. مخصوصاً اگر شرایطی مثل وجود تنش‌های مختلف در محیط، انتخاب را محدودتر کند. عوامل خاکی با ریشه‌ها ارتباط برقرار می‌کنند و به همین دلیل برخی نتایج آزمایش‌های مختلف قابل مقایسه باهم نیستند. در واقع برخی نتایج حاصل یک فاکتور خاص نبوده، بلکه حاصل اثرات متقابل و برهمکنش عوامل مختلف است. به همین دلیل است که آزمایش‌های مختلف، نتایج متناقضی را نشان داده‌اند. باید شرایط کاملاً یکسان برای تمام گونه‌ها و ارقام مورد مطالعه فراهم کرد و با انجام بررسی‌های دقیق، کار مقایسه را انجام داد.