

تحمل به تنش کم آبیاری نژادگان‌های بادام روی پایه GN15 بر اساس برخی

ویژگی‌های فیزیولوژیک و دمای برگ^۱

Tolerance of Almond Genotypes on GN15 Rootstock to Deficit Irrigation Stress According to Some Physiological Characteristics and Leaf Temperature

حسین فتحی، محمد اسماعیل امیری*، علی ایمانی، جعفر حاجیلو و جعفر نیکبخت^۲

چکیده

در این پژوهش رابطه‌های آبی، تبادل‌های گازی و دمای برگ در پنج رقم/ نژادگان بادام روی پایه GN15 در پاسخ به تنش کم آبیاری ارزیابی شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در طرح کامل تصادفی با پنج نژادگان (سهند، فرانیس، K13-40، H و K3-3-1) و سه سطح آبیاری (ظرفیت زراعی، ۷۰٪ و ۴۰٪ ظرفیت زراعی) با سه تکرار در ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند انجام شد. نتیجه‌ها نشان داد محتوای نسبی آب برگ (RWC) از ۲۱ تا ۳۲٪ و پتانسیل آب برگ (Ψ_{Leaf}) در نژادگان‌های حساس تا ۴/۸- مگا پاسکال کاهش یافت. نشت یونی (EL%) از ۵۳٪ تا ۵۹٪ در نژادگان‌های حساس (K3-3-1 و 13-40) افزایش یافت. در نژادگان‌های حساس، فتوسنتز (P_n) و هدایت روزنه‌ای برگ‌ها (g_s) در پاسخ به تنش کم آبی ملایم و شدید ۷۰ تا ۷۵٪ کاهش یافت. کارایی مصرف آب (WUE) در بادام‌های متحمل به تنش کم آبیاری، ۶ تا ۷ برابر افزایش یافت. اختلاف دمای برگ در اول صبح و وسط روز در نژادگان‌های متحمل به طور معنی‌داری کاهش یافت. همبستگی منفی معنی‌داری بین اختلاف دما (ΔT) و سرعت فتوسنتز مشاهده شد. کاهش هدایت روزنه‌ای و توانایی حفظ RWC در سازوکار تحمل به تنش خشکی در بادام نقش دارند. بر اساس رابطه‌های همبستگی پیشنهاد می‌شود که ΔT می‌تواند یک ویژگی ساده قابل اندازه‌گیری برای نشان دادن افزایش تنش کم آبی در بادام باشد و در مدیریت آبیاری باغ‌ها استفاده شود. در این پژوهش رقم فرانیس و نژادگان‌های ایرانی سهند و H روی پایه GN15 در تحمل به تنش شدید خشکی بهتر عمل کردند.

واژه‌های کلیدی: پتانسیل آب برگ، محتوای آب نسبی برگ، مقدار فتوسنتز، نشت الکترولیت‌ها، هدایت روزنه‌ای.

مقدمه

بادام (*Prunus dulcis* Mill.) بومی فلات ایران است و به دلیل صادراتی بودن نقش مهمی در اقتصاد کشاورزی منطقه‌های خشک و نیمه‌خشک مثل ایران دارد. تاکنون وجود ۲۲ گونه وحشی بادام در منطقه‌های مختلف ایران گزارش شده است (۴، ۳۰). ایران با داشتن ۱۷۱ هزار هکتار سطح زیر کشت رتبه چهارم و با تولید ۱۵۹ هزارتن رتبه سوم تولید جهانی بادام را دارد (۱). برخلاف این‌که آب از فراوان‌ترین ترکیب‌های روی کره زمین است، تغییر اقلیم جهانی، گرم شدن کره زمین و کاهش بارندگی یکی از دغدغه‌های مهم و محدودیت کلیدی

۱- تاریخ دریافت: ۹۵/۹/۲۲

تاریخ پذیرش: ۹۶/۹/۲۲

۲- به ترتیب دانشجوی دکتری، استاد گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان، دانشیار باغبانی، پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری، مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی، کرج، استاد گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز و دانشیار گروه مهندسی آب، دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان، زنجان.

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: (m-amiri@znu.ac.ir).

در تولید محصول‌های کشاورزی در بخش عمده‌ای از جهان محسوب می‌شود (۲۸). بادام در این شرایط بهتر رشد می‌کند و با مدیریت مصرف آب، رقم‌ها و پایه‌ها می‌توان عملکرد مناسبی از آن به دست آورد (۳۰). در منطقه‌هایی که بارندگی سالانه آن‌ها بیش از ۳۰۰ میلی‌متر با پراکنش مناسب باشد، می‌توان بادام را به‌صورت دیم هم کشت نمود که ویژگی‌های خشکی‌ریخت‌مانند توانایی تحمل تنش آبی شدید، محدود کردن سرعت تبخیر و تعرق و ریزش برگ‌ها را در طول تابستان‌های خشک از خود نشان می‌دهد (۱۹).

گیاهان سازوکارهای خاصی برای رویارویی با شرایط کم‌آبی و افزایش کارایی مصرف آب دارند. واکنش ابتدایی گیاه به تنش خشکی، بستن روزنه‌های برگ است که در نتیجه آن، هدایت روزنه‌ای (gs) و انتقال دی‌اکسیدکربن به بافت‌های مزوفیل برگ و کلروپلاست کاهش می‌یابد و باعث کاهش مقدار فتوسنتز (Pn) می‌شود (۱۳). بنابراین اندازه‌گیری تبادل‌های گازی در تنش خشکی و بررسی تأثیر آن بر تثبیت کربن در جریان فتوسنتز ضروری است. کاهش نفوذپذیری غشای یاخته‌ای، فتوسنتز، تعرق (E) و gs در پتانسیل پایین آب برگ (Ψ_{Leaf}) در گیاهان مختلف گزارش شده است (۱۲، ۱۵). کاهش رشد و عملکرد بادام زیر تنش خشکی ناشی از کاهش Pn است و کاهش gs، Pn و E در درختان بادام زیر تنش خشکی در پژوهش‌های زیادی گزارش شده است (۱۴، ۱۸، ۲۴، ۲۹). پژوهشگران از روش‌های مختلف برای ارزیابی تحمل به تنش خشکی استفاده کرده‌اند. کریمی و همکاران (۲۴) استفاده از پتانسیل آب و دمای برگ را شاخص‌های مهمی برای سنجش تنش آبی در بادام گزارش کرده‌اند. یکی از شاخص‌های مهم فیزیولوژیکی، مقدار نسبی آب برگ (RWC) است که همبستگی خوبی با تحمل به تنش خشکی نشان داده است و با افزایش شدت تنش خشکی مقدار RWC کاهش می‌یابد (۱۳، ۳۳). گیاهان مقدار آب بافت‌های خود را به‌وسیله سازوکارهای ریخت‌شناسی، فیزیولوژیکی و تشریحی برای کنترل کمبود و افزایش جذب آب تنظیم می‌نمایند. همچنین، گیاهان روش‌هایی برای محافظت از بزرگ‌مولکول‌های یاخته‌ای و غشا بدون آسیب رسیدن به آن‌ها را دارند (۲۱). اندازه‌گیری مقدار نشت الکترولیت‌ها از بافت‌های گیاهی مانند برگ‌ها روش مناسبی برای برآورد سلامت غشا پس از تنش‌های محیطی مانند خشکی است (۱۲).

در به‌نژادی درختان میوه، دوره نونهالی طولانی است و پیش‌غربالی^۲ اهمیت ویژه‌ای دارد. شناسایی نشانگرهای ریخت‌شناسی و فیزیولوژیک که با ویژگی‌های ارزشمند به‌نژادی ارتباط دارند به پیشرفت برنامه‌های به‌نژادی و گزینشی کمک زیادی می‌نماید (۹، ۳۵). تحمل به خشکی، نتیجه برهمکنش ویژگی‌های ریخت‌شناسی، فیزیولوژیک و زیست‌شیمیایی می‌باشد و چون هر یک از این ویژگی‌ها به تنهایی نمی‌تواند برآورد درستی از شدت و آسیب تنش خشکی در اختیار پژوهشگر قرار دهد، بررسی مجموعه‌ای از این ویژگی‌ها ضروری است. بر این اساس باید ویژگی‌هایی اندازه‌گیری شود که همبستگی نزدیکی با فرایندهای فیزیولوژیکی اساسی گیاه دارند و وضعیت واقعی آب در گیاه را نشان دهند، زیرا هر گیاهی در پتانسیل خاصی از آب خاک دچار تنش می‌شود (۴، ۶، ۳۵). پایه‌های دورگه GN (هلو × بادام) مانند پایه بذری، تحمل مناسبی به شرایط خشک نشان داده‌اند که کارایی جذب و نگهداری بالای آب در آن‌ها را نشان می‌دهد و برای خاک‌های خشک و فقیر مناسب می‌باشند (۱۶). از سوی دیگر تفاوت‌های بین نژادگان‌ها و رقم‌های بادام در تحمل به شرایط کم‌آبی، نقش اساسی در کاهش عامل‌های مورد اشاره (با توجه به فتوسنتز در برگ‌های بادام زیر تنش) بازی می‌کند و راهکاری مناسب برای صرفه‌جویی در منطقه‌های خشک و نیمه خشک است (۶، ۹). به‌کارگیری روش‌های نوین در گزینش زودهنگام ترکیب پیوندی متحمل در برابر تنش‌های غیرزنده مانند تنش خشکی در بادام راهبرد بسیار مناسبی به‌منظور کاهش پیامدهای تنش خشکی، هزینه نگهداری ماده‌های گیاهی، زمان و فضا می‌باشد. با توجه به اهمیت موضوع، هدف از انجام این پژوهش غربالگری پنج رقم/نژادگان پربار و دیرگل بادام روی پایه GN15 در مقابل سطح‌های

مختلف تنش کم آبی بر اساس برخی از نشانگرهای فیزیولوژیکی و دمای برگ بود تا شاخص هایی معتبر در غربال زود هنگام نژادگان های بادام معرفی شود.

مواد و روش ها

این پژوهش از سال ۱۳۹۳ تا ۱۳۹۵ به صورت فاکتوریل در قالب طرح کامل تصادفی در مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی آذربایجان شرقی (ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند) با مختصات جغرافیایی ۳۸ درجه و ۱۵ دقیقه شمالی و ۴۶ درجه و ۴۵ دقیقه شرقی و ارتفاع ۱۳۲۷ از سطح دریا به صورت گلدانی در سه تکرار انجام شد. فاکتور اول رقم/نژادگان و شامل دو رقم فرانیس و سهند و سه نژادگان دیر گل H، K3-3-1 و 13-40 پیوند شده روی پایه GN15 و فاکتور دوم کم آبیاری در ۳ سطح شاهد (آبیاری کامل)، ۷۰٪ (۸/۰- مگاپاسکال) و ۴۰٪ (۶/۱- مگاپاسکال) نیاز آبی گیاه بود. میانگین دمای محیط در طول آزمایش ۳۲ درجه سلسیوس در روز و ۲۱ درجه سلسیوس در شب بود. ابتدا پایه رویشی GN15 افزایش یافته با ریزافزایی، تهیه و هر پایه در ابتدای فروردین سال ۱۳۹۳ به گلدان پلاستیکی با قطر دهانه و ارتفاع ۴۰ دارای آمیخته گندزدایی شده کود دامی پوسیده، ماسه نرم و خاک باغ به نسبت وزنی (۱:۱:۱، جدول ۱) منتقل شد. بی درنگ پس از کشت، آبیاری و کوددهی انجام شد و گلدان ها در فضای باغ ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند قرار گرفتند. قبل از انتقال پایه به گلدان، ۴ سوراخ در ته گلدان ها ایجاد و در کف گلدان ها شن ریزه جهت زهکشی ریخته شد. از گلدان ها تا زمان پیوند در فضای بیرون مراقبت های لازم انجام شد تا پایه ها به خوبی رشد کنند.

جدول ۱- برخی ویژگی های مهم فیزیکی و شیمیایی آمیخته خاک مورد استفاده در گلدان ها.

Table 1. Some physical and chemical characteristics of used soil mixture.

عمق خاک	درصد رطوبت	شوری خاک	واکنش خاک	نیتروژن	کربن آلی	فسفر قابل جذب	پتاسیم قابل جذب	کلسیم محلول	بافت خاک
Depth of soil (cm)	Saturation percent (S.P)	Salinity EC (dS m ⁻¹)	Soil reaction (pH)	N (%)	Organic carbon (%)	Absorbable Phosphorus (ppm)	Absorbable K (ppm)	Soluable Ca (ppm)	Soil texture
0-40	29	2.02	7.6	0.16	1.54	68.9	854	1030	Sandy loam

پیوندک نژادگان ها و رقم های بادام از پژوهشکده میوه های معتدله و سردسیری مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی تهیه و روی پایه پیوند جوانه انجام شد. در اول فصل رویشی سال بعد، ۱۳۹۴، سربرداری نهال ها انجام شد و با اعمال مراقبت های لازم، رشد پیوندک ها بدون هیچ گونه تنش محیطی و غذایی به مدت ۳/۵ ماه ادامه یافت. تیمار کم آبیاری در مرحله فیزیولوژیکی پایان مرحله اول رشد نهال ها، در ۳ سطح بر اساس روش بیلان حجمی یا روش لایسیمتر زهکشی (رابطه ۱) اعمال شد (۸).

$$I - O = \Delta S \quad \text{رابطه ۱}$$

در این رابطه I: آب ورودی به گلدان، O: آب زهکش شده از انتهای گلدان و ΔS : جبران رطوبت خارج شده از خاک در فاصله بین دو آبیاری به علت تبخیر- تعرق گیاه می باشد. سطح های آبیاری بر اساس منابع علمی مورد بررسی (۹، ۳۵) و منحنی مشخصه رطوبتی خاک مورد استفاده (منحنی $\theta-P$) استخراج شد.

تیمارهای کم آبیاری از ۱۵ تیر ماه تا آخر مرداد ماه (به مدت ۴۵ روز) اعمال شدند. در هر نوبت آبیاری (دو روز)، از روش بیلان حجمی یا روش لایسیمتری (رابطه ۱) حجم آب آبیاری تیمار شاهد (ظرفیت زراعی) تعیین می شد. بدین ترتیب که حجم معینی آب به گلدان تیمار شاهد اضافه و حجم آب زهکشی در مدت یک ساعت

(براساس تجربه در شروع کار روی ده عدد گلدان) پس از آبیاری جمع‌آوری می‌شد. انتظار بیش از این مدت به دلیل وجود تبخیر- تعرق و کاهش آب پی‌درپی از گلدان و نیز خارج نشدن آب از انتهای گلدان موجب ایجاد خطا در اندازه‌گیری می‌شد. اختلاف مقدارهای بالا، حجم آب تبخیر- تعرق یافته در فاصله بین دو آبیاری (حجم آب آبیاری) بود. حجم آب لازم برای آبیاری گلدان‌های دیگر تیمارهای آبیاری، با توجه به سطح کم آبیاری و حجم آب آبیاری تعیین شده برای گلدان شاهد با استفاده از ظرف‌های مدرج اندازه‌گیری شد. جدول ۲ ویژگی‌های کیفی آب مورد استفاده را نشان می‌دهد.

جدول ۲- ویژگی‌های کیفی آب مورد استفاده برای آبیاری گلدان‌ها.

Table 2. Water qualitative characteristics used for irrigation.

کلسیم Cal (mg l ⁻¹)	کلر Ch (mg l ⁻¹)	بی کربنات HCO ⁻³ (mg l ⁻¹)	کربنات Carbonate (mg l ⁻¹)	واکنش آب Water reaction (pH)	شوری dS m ⁻¹
67	35	98	112	7.2	2.023

در طول اعمال و پس از اتمام تیمارها، ویژگی‌های مورد نظر به شرح زیر اندازه‌گیری شدند: پتانسیل آب برگ (Ψ_{leaf}) با روش ترنر (۳۴) هر هفته توسط محفظه فشار^۲ (SKPM 1400, Skye instruments, UK) در سه برگ کامل توسعه یافته در وسط شاخه درست قبل از آبیاری اندازه‌گیری شد. برای اندازه‌گیری مقدار نسبی آب برگ (RWC) با روش کیرناک و همکاران (۲۵)، ۴ برگ کامل از گره‌های میانی شاخه انتخاب و تکه‌هایی از قسمت میانی پهنک برش داده و وزن تر آن‌ها تعیین شد. وزن تکه‌های برگ پس از ۲۴ ساعت نیز تعیین شد. سپس وزن خشک برگ‌ها (۷۵ درجه سلسیوس به مدت ۲۴ ساعت) اندازه‌گیری و RWC (بر حسب درصد) از رابطه ۲ محاسبه شد:

$$RWC = (W_f - W_d / W_t - W_d) \times 100 \quad \text{رابطه ۲}$$

که در آن، W_f ، W_d و W_t به ترتیب وزن تر، وزن خشک و وزن برگ در حالت آماس کامل می‌باشند. درصد نشت الکترولیت‌ها (EL%) با استفاده از روش باجی و کاینت (۱۲) اندازه‌گیری شد. از هر برگ تازه، ۴ دیسک به قطر یک سانتی متر تهیه و در دمای اتاق در فالكون شامل ۱۰ میلی لیتر آب دوبار تقطیر روی شیکر قرار داده و پس از ۲۴ ساعت هدایت الکتریکی آب داخل ارلن اندازه‌گیری شد (L_t). سپس نمونه‌ها در اتوکلاو (۳۰ دقیقه در دمای ۱۲۰ درجه سلسیوس) قرار گرفتند و هدایت الکتریکی نمونه‌ها دوباره اندازه‌گیری شد (L_o). درصد نشت یونی براساس رابطه ۳ محاسبه شد.

$$EL\% = L_t / L_o \times 100 \quad \text{رابطه ۳}$$

دمای برگ در اول صبح (T_1)، وسط روز (T_2) و اختلاف دمای صبح و وسط روز (ΔT) با استفاده از دستگاه دماسنج لیزری پرتابل (مدل Quicktemp 825-T2) در سه برگ از هر گیاه اندازه‌گیری و اختلاف دمای صبح و وسط روز با استفاده از رابطه $\Delta T = T_2 - T_1$ محاسبه شد. سرعت فتوسنتز، سرعت تعرق، شاخص هدایت روزنه ای (g_s) با استفاده از دستگاه فتوسنتز متر (مدل LCA4) و کارایی مصرف آب (WUE) براساس رابطه $WUE = P_N / E$ اندازه‌گیری شد. داده‌های به دست آمده با استفاده از نرم‌افزار آماری MSTAT-C واکاوی و سپس مقایسه میانگین‌ها با کمک آزمون دانکن انجام شد.

نتایج و بحث

رابطه های آبی

بر اساس شکل ۱ در تنش ملایم (۷۰٪ رطوبت زراعی)، پتانسیل آب برگ در همه نژادگان ها کاهش یافت. این کاهش در هفته سوم و چهارم در نژادگان های 13-40، K3-3-1 و H نسبت به شاهد معنی دار بود. بیشترین کاهش در نژادگان های 13-40 و K3-3-1 (به ترتیب تا ۳/۱ - و ۳/۷ - مگاپاسکال) بود. کاهش پتانسیل آب برگ تا هفته چهارم ادامه یافت. از هفته پنج تا پایان تنش، همه نژادگان ها توانستند کاهش پتانسیل آب برگ را جبران نمایند.

زیر تنش شدید (۴۰٪ رطوبت زراعی)، کاهش ناگهانی پتانسیل آب برگ از هفته دوم و سوم (بسته به نژادگان) آغاز شد و در هفته دوم به غیر از رقم سهند در بقیه نژادگان ها نسبت به شاهد معنی دار شد و تا هفته سوم و چهارم ادامه یافت. بر اساس شکل ۱ در هفته چهارم و پنجم، به ترتیب در نژادگان های H، فرانیس، سهند و K3-3-1 پتانسیل آب برگ افزایش یافت و نژادگان های H، فرانیس، سهند کاهش پتانسیل آب برگ را جبران نمودند، ولی نژادگان 13-40 با وجود افزایش پتانسیل آب برگ از هفته چهارم و همین طور نژادگان K3-3-1، کاهش پتانسیل آب برگ را تا پایان آزمایش نتوانستند جبران کنند و پتانسیل آب برگ تا ۴/۴ - و ۴/۸ - مگاپاسکال به ترتیب در نژادگان های K3-3-1 و 13-40 کاهش یافت. پتانسیل آب برگ (Ψ_w) حساسیت بالایی به تنش خشکی دارد و بر اساس گزارش های موجود، معیار مناسبی برای مطالعه وضعیت آب برگ و نمایانگر مقدار رطوبت داخلی برگ می باشد (۶، ۲۰). به عقیده پژوهشگران گونه های با توانایی تحمل پتانسیل آب پایین تر، مقاومت به خشکی بالاتری دارند (۶، ۳۵). مطالعه وضعیت آب برگ درخت زیتون زیر تنش خشکی، نشان داد که رابطه نزدیکی بین Ψ_{Leaf} و درصد رطوبت خاک وجود دارد. درخت زیتون گیاهی است که با پایین نگاه داشتن پتانسیل آب برگ های خود می تواند در برابر خشکی مقاومت نماید (۲). بر اساس شکل ۱، روند کاهشی Ψ_{Leaf} در همه نژادگان ها و رابطه عکس بین شدت تنش و Ψ_{Leaf} مشاهده شد و با افزایش شدت تنش خشکی، Ψ_{Leaf} کاهش یافت. بر پایه نتیجه های به دست آمده، بین نژادگان های مورد بررسی، در مقدار Ψ_{Leaf} تفاوت زیادی وجود داشت که نشان می دهد نژادگان های مختلف بادام نسبت به تنش کم آبیاری واکنش متفاوتی نشان می دهند. نتیجه های این پژوهش با نتیجه های گزارش یدالهی و همکاران (۳۵) در بررسی تنش خشکی روی نژادگان های مختلف بادام همسو است. نژادگان سهند و به خصوص رقم فرانیس با کاهش شدید Ψ_{Leaf} (به ترتیب ۳/۴ - و ۳/۸ - مگاپاسکال) در شرایط تنش آبی، نسبت به دیگر نژادگان های بادام تحمل بیشتری به کم آبیاری نشان دادند (شکل ۱). این نتیجه ها نشان می دهند که سازوکار تنظیم اسمزی توسط بیشتر نژادگان های بادام به منظور تنظیم و نگهداری فشار آماس برگ^۱ و ثابت نگهداشتن فتوسنتز در مرحله های اولیه تنش خشکی به کار برده می شود. کریمی و همکاران (۲۳) نشان دادند که تجمع پرولین و کربوهیدرات های محلول در تنظیم اسمزی برگ های بادام نقش دارند. با توجه به تفاوت بودن پتانسیل آب برگ در تیمار شاهد نژادگان ها، ممکن است این مورد در ارتباط با عامل های روزنه ای و غیر روزنه ای مانند ضخامت کوتیکول، وزن ویژه برگ ها و سازگارکننده ها در برگ های آن ها باشد به طوری که تشکیل گونه های اکسیژن فعال در طول تنش خشکی و آب از دست دهی یاخته ها، سبب آسیب اکسایشی به غشای یاخته ای و اندام های فتوسنتز کننده شود (۱۱، ۳۲). در پژوهش حاضر بیشترین پتانسیل آب برگ (Ψ_w) در رقم سهند و H و کمترین آن در K3-3-1 مشاهده شد. تنش خشکی مقدار نسبی آب برگ (RWC) در نژادگان ها و رقم های بادام را کاهش داد، به طوری که بیشترین و کمترین RWC به ترتیب مربوط به تیمار شاهد و تیمار تنش شدید کم آبیاری (۴۰٪ رطوبت زراعی) بود. بیشترین مقدار نسبی آب مربوط به رقم فرانیس (۷۹/۳۵٪) و نژادگان

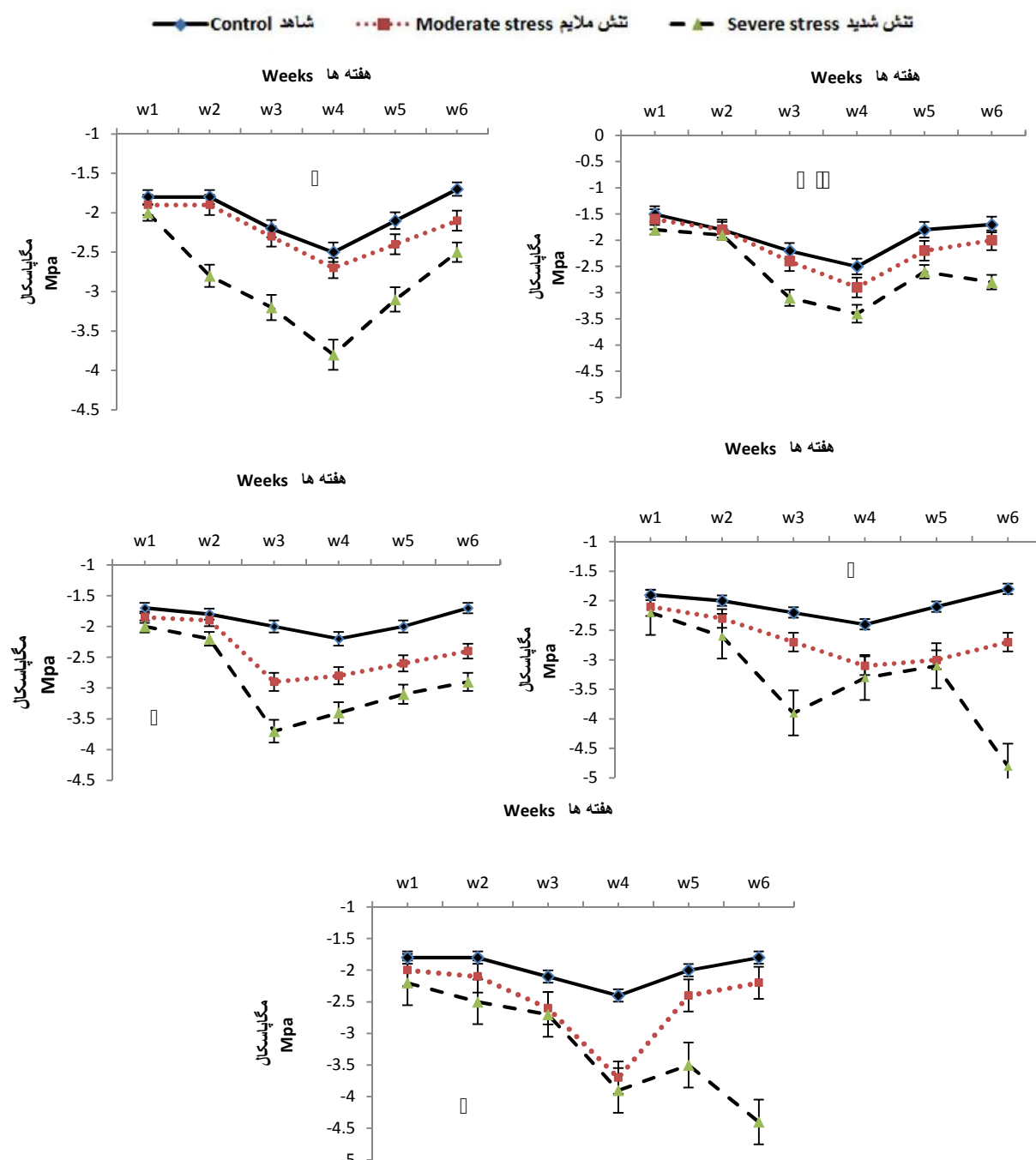


Fig. 1. Changes in leaf water potential (Ψ_{leaf}) in five almonds cultivar/genotype budding on GN15 rootstock under deficit irrigation. (A: Sahand, B: Ferragness, C:13-40, D:H and E: K3-3-1). Vertical bar indicates $\pm$ standard error (SE).

شکل ۱- تغییرهای پتانسیل آب برگ در وسط روز بر حسب مگاپاسکال (Mpa) در پنج نژادگان/ رقم بادام روی پایه GN15 زیر تنش کم آبیاری. (الف: سهند، ب: فرانیس، پ: ۱۳-۴۰، ت: H، ج: K3-3-1). نشانگرهای عمودی بیانگر استاندارد انحراف از میانگین.

H و سهند (به ترتیب ۷۴/۹۱٪ و ۷۴/۶۲٪) بود و تفاوت معنی داری با یکدیگر نداشتند. کمترین RWC مربوط به K3-3-1 و ۱۳-۴۰ بود. (شکل ۲-الف). بررسی برهمکنش‌ها نشان داد در تنش ملایم کاهش محتوای رطوبت نسبی (RWC) فقط در نژادگان K3-3-1 و ۱۳-۴۰ نسبت به دیگر رقم‌ها و تیمار شاهد معنی دار شد و در تنش شدید، همه رقم‌ها و نژادگان‌های بادام نسبت به یکدیگر و شاهد تفاوت معنی داری نشان دادند (شکل ۲-ب).

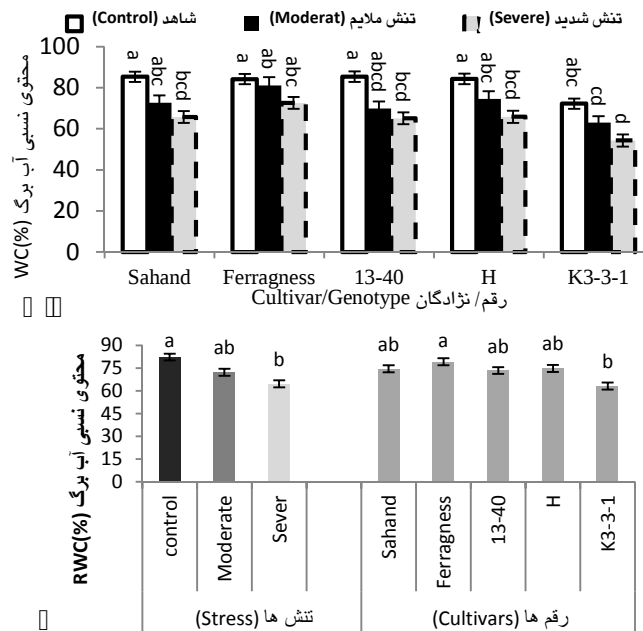


Fig. 2. Mean comparison of relative water content (RWC) A: in five almonds cultivar/genotype and deficit irrigation treatments B: Interaction effects of deficit irrigation with almond cultivars budding on GN15 rootstock.

شکل ۲- مقایسه میانگین مقدار نسبی آب برگ (RWC%) در الف: پنج نژادگان / رقم و سه سطح تیمار تنش کم آبیاری ب: برهمکنش تنش کم آبیاری و رقم های بادام روی پایه GN15.

RWC یکی از شاخص های مهم، قابل اطمینان و پرکاربرد در شناسایی رقم ها و نژادگان های متحمل یا حساس به تنش خشکی می باشد. بالا بودن مقدار نسبی آب به معنای توانایی برگ در حفظ مقدارهای بیشتر آب در شرایط تنش است. گونه های متحمل مقدار آب یاخته های خود را در حد بالاتری حفظ می کنند (۶). فلکساس و مدرانو (۱۷) گزارش کرده اند تا زمانی که گیاه در برابر تنش خشکی شدید قرار نگرفته است، مقدار نسبی آب به طور چشمگیری کاهش نمی یابد، بنابراین رقم هایی که زیر تنش خشکی بتوانند مقدار نسبی آب اندام های خود را در سطح بالاتری نگه دارند، می توانند به عنوان رقم های متحمل معرفی شوند. نتیجه های این پژوهش با گزارش یاد شده همسو است و در رقم های متحمل، RWC در سطح بالایی حفظ شد. در گزارش غلامی و همکاران (۱۸) روی انجیر خوراکی دیم، رقم هایی که متحمل به تنش خشکی شناخته شدند (اهواز و سبز استهبان)، مقدار نسبی آب بالاتری نسبت به رقم های حساس (سیاه و شاه انجیر) داشتند. ضخیم بودن کوتیکول یکی از عامل های مهم حفظ RWC است و رقم هایی که برگ های آنها از ضخامت کوتیکولی بیشتری برخوردار باشد، در شرایط خشکی مقدار آب بیشتری را در برگ های خود حفظ می کنند و در برابر خشکی مقاوم تر می باشند. مقدار نسبی آب بالاتر در برگ ها ممکن است از قابلیت تنظیم اسمزی و یا توانایی ریشه در جذب آب حاصل شود (۱۱). در پژوهش حاضر، RWC همبستگی منفی معنی داری با نشت الکترولیت ها ($R^2 = -0.63$) و همبستگی مثبت با سرعت فتوسنتز ($R^2 = 0.76$)، سرعت تعرق و gs داشت (جدول ۴). بین مقدار نسبی آب در گیاه و پتانسیل آب آن یک رابطه نزدیک وجود دارد، به این معنی که هرچه پتانسیل آب در گیاه کاهش یابد (بیشتر منفی شود)، مقدار نسبی آب نیز کم می شود (۳۵). نتیجه های این پژوهش بیانگر وجود همبستگی مثبت بین پتانسیل آب برگ و محتوای رطوبت نسبی برگ بود (جدول ۴). پایین ترین مقدارهای RWC و پتانسیل آب برگ (Ψ_w) در نژادگان های بادام K3-3-1 و نژادگان 13-40 و تا حدودی در نژادگان H در انتهای دوره تنش شدید کم آبی، با برگ های زرد، پژمرده و ریزش برگ ها در ارتباط بود. مقدار نسبی آب بالاتر در شرایط تنش خشکی که ممکن است از راه قابلیت تنظیم اسمزی و یا

توانایی بیشتر ریشه در جذب آب حاصل شود، به معنی توانایی برگ در حفظ مقادیرهای بیشتر آب است. نژادگان‌های با RWC بالا برای منطقه‌های خشک مناسب‌اند، زیرا می‌توانند بدون بستن روزنه‌های خود آب بیشتری حفظ نمایند (۶، ۱۱).

نشت الکترولیت‌ها

با اعمال تنش کم آبیاری، نشت الکترولیت در تنش ملایم ۴۲/۲٪ و در تنش شدید ۵۹/۷۱٪ افزایش یافت (شکل ۳). بین رقم‌ها و نژادگان‌های بادام هم تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. بیشترین درصد نشت الکترولیت‌ها در نژادگان‌های K3-3-1 و 13-40 و کمترین درصد نشت الکترولیت‌ها در رقم سهند و فرانیس سنجش شد و در نژادگان H در حد میانگین بود. در تنش خشکی شدید، مقدار نشت الکترولیت‌ها تا ۵۸٪ در نژادگان 13-40 و تا ۵۳٪ در نژادگان K3-3-1 کاهش یافت. نشت الکترولیت‌ها با حفظ و یکپارچگی غشای یاخته‌ای زیر تنش خشکی در ارتباط می‌باشد. افزایش معنی‌دار در نشت الکترولیت‌ها در نژادگان‌های بادام K3-3-1 و 13-40 در تنش ملایم، به احتمال در ارتباط با حساسیت بالای این نژادگان‌ها نسبت به کمبود آب و از دست دادن آب برگ‌ها باشد. در پژوهش‌های مشابه دیگر نیز گزارش شده است که حفظ و یکپارچگی غشاهای یاخته‌ای در برگ‌های گیاهان محتمل به تنش خشکی، بیشتر دیده می‌شود (۱۲).

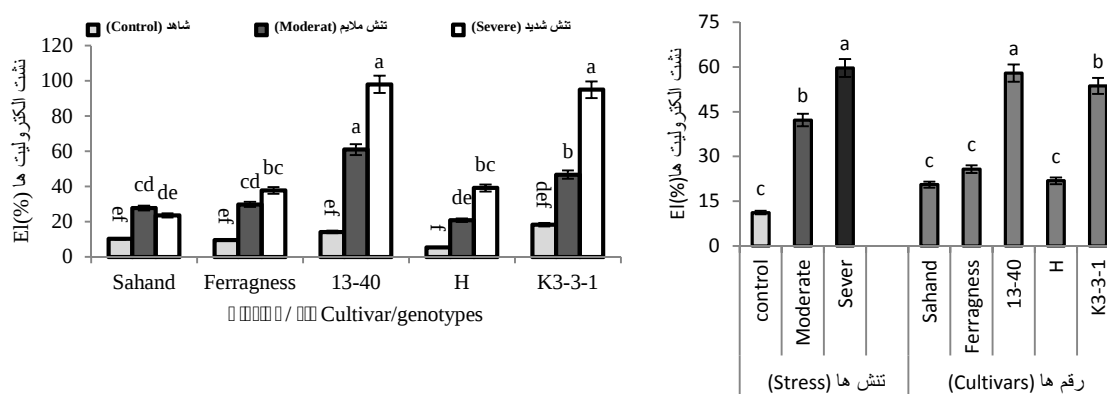


Fig. 3. Means comparison of electrolyte leakage (EL). A: in five almonds cultivar/genotype and deficit irrigation treatments B: Interaction effects of deficit irrigation with almond cultivars budding on GN15 rootstock.

شکل ۳- مقایسه میانگین درصد نشت الکترولیت‌ها (EL%). الف: پنج نژادگان/ رقم و سه سطح تیمار تنش کم آبیاری ب: برهمکنش تنش کم آبیاری و رقم‌های بادام روی پایه GN15.

حسنی مقدم و همکاران (۳) در بررسی تحمل رقم‌های انار گزارش کردند که با افزایش شدت تنش خشکی نشت الکترولیت‌ها از یاخته‌های برگ رقم‌های انار به طور معنی‌داری افزایش یافت و بین رقم‌های انار از این نظر تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. بر این اساس رقم‌هایی که نشت الکترولیت کمتری در برگ‌های خود داشتند، از تحمل بالاتری نسبت به تنش خشکی برخوردار بودند. در پژوهش حاضر نشت الکترولیت‌ها در برگ‌های درختان شاهد همه رقم‌ها و نژادگان‌ها خیلی پایین بود (پایین‌ترین در نژادگان H و بیشترین در K3-3-1). غشاهای یاخته‌ای به کم‌آبی خیلی حساس هستند و در درختانی که با تنش آبی مواجه می‌شوند، سریع آسیب می‌بینند و این آسیب‌دیدگی در نژادگان‌های مختلف با یکدیگر فرق می‌کند (۲۴). به طوری‌که از شکل ۳ مشخص است بیش‌ترین آسیب‌دیدگی در نژادگان K3-3-1 و 13-40 اتفاق افتاد و این نژادگان‌ها به تنش شدید کم‌آبیاری خیلی حساس بودند. کاهش شاخص پایداری غشا در برگ نژادگان‌های بادام هم‌زمان کاهش محتوای آب نسبی برگ و آبیاری یاخته در شرایط تنش خشکی رخ می‌دهد. پیش از این نیز کاهش شاخص پایداری غشا در اثر تنش خشکی در

جدول ۳- اثرهای متقابل تنش کم آبی و رقم/ نژادگان بر دمای اول صبح، ظهر، اختلاف دمای صبح و ظهر، هدایت روزنه ای و سرعت فتوسنتز در پنبه رقم/ نژادگان بادام پیوند شده روی پایه GN15.

Table 3. Interaction effects of water stress and cultivar/genotype on morning, midday, Difference between morning and mid day temperature, net photosynthetic rate and stomatal conductance in five almonds cultivar/genotype on GN15 rootstock.

فاکتور های اصلی Main factors	دمای اول صبح Morning temperature (°C)	دمای وسط روز Midday temperature (°C)	اختلاف دمای صبح و ظهر Difference between morning and mid day temperature (°C)	هدایت روزنه‌ای Stomatal conductance (μmol CO2 m ⁻² s ⁻¹)	فتوسنتز خالص Net photosynthesis (μmol (CO2) m ⁻² s ⁻¹)	
تیمار تنش Stress treatment						
شاهد Control	18.93 a [†]	41.73 b	22.8 b	0.118 a	12.30 a	
تنش ملایم Moderate stress	19.50 a	43.77 ab	24.27 a	0.015 b	10.55 a	
تنش شدید Severe stress	19.87 a	44.83 a	24.96 a	0.003 b	3.38 b	
رقم/نژادگان Cultivar/Genotype						
سهند Sahand	19.05 c	41.08 b	20.78 c	0.046 a	6.46 bc	
فرانیس Ferragness	19.12 c	40.21 bc	20.66 c	0.050 a	7.29 a	
13-40	20.5 a	42.50 a	24.79 ab	0.047 a	5.84 d	
H	19.25 b	41.30 b	22.32 bc	0.046 a	6.50 b	
K3-3-1	20.78 a	43.44 a	25.32 a	0.043 a	5.97 cd	
برهمکنش Interaction effects						
شاهد Control	سهند Sahand	18.83 b	40.50 d	21.57 de	0.115 a	12.20 b
	فرانیس Ferragness	19.50 ab	41.17 cd	20.57 de	0.127 a	13.20 a
	1340	19.17 b	42.50 bcd	23.47 bcd	0.117 a	11.83 b
	H	18.83 b	41.00 bcd	21.93 cde	0.117 a	12.23 b
	K3-3-1	18.33 b	43.50 a-d	24.90 b	0.116 a	12.03 b
تنش ملایم Moderate stress	سهند Sahand	20.67 a	41.33 cd	20.87 de	0.018 b	3.80 d
	فرانیس Ferragness	19.67 ab	40.33 d	21.53 de	0.019 b	4.30 c
	13-40	18.5 b	42.67 bcd	25.13 ab	0.012 b	2.97 ef
	H	19.67 ab	41.67 bcd	22.0 cde	0.013 b	3.60 d
	K3-3-1	19.0 b	43.83 a-d	24.67 abc	0.012 b	3.07 ef
تنش شدید Severe stress	سهند Sahand	20.67 a	40.83 d	19.90 e	0.004 b	3.37 de
	فرانیس Ferragness	20.67 a	41.67 cd	19.87 e	0.004 b	4.37 c
	13-40	19.67 ab	45.33 a	25.77 ab	0.002 b	2.73 f
	H	19.33 ab	41.33b c	23.03 bcd	0.004 b	3.67 d
	K3-3-1	19.0 b	45.00 a	26.40 a	0.002 b	2.80 f

[†] Similar letters in each column of each section represents the lack of significant differences in the level 0.01.

^{††} حرف های مشابه در هر ستون از هر بخش نشان دهنده نبود اختلاف آماری معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۱ می باشد.

بادام و گیلان توسط سیورته و همکاران (۳۲) و کریمی و همکاران (۲۴) گزارش شده است. نتیجه‌های این پژوهش با یافته‌های این پژوهشگران همسو است.

هدایت روزنه ای (gs) و فتوسنتز (Pn)

هدایت روزنه‌ای برگ زیر شرایط تنش کم‌آبیاری نسبت به شاهد، به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۳). هرچند که کاهش هدایت روزنه‌ای بین دو سطح تنش تفاوت معنی‌داری در سطح یک درصد نداشت، ولی بیشترین مقدار در تیمار شاهد و کمترین آن در تنش شدید مشاهده شد. در بین رقم‌ها و نژادگان‌ها نیز تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد، ولی بیشترین مقدار در رقم فرانیس و سهند مشاهده شد. کاهش gs، افزایش مقاومت روزنه‌ای و در پایان، کاهش تعرق زیر تنش آبی یک سازوکار سازگاری در این شرایط می‌باشد که توسط گیاهان برای کاهش از دست دادن آب استفاده می‌شود. نتیجه‌های حاصل از این پژوهش نشان داد که شرایط تنش ملایم هم، سبب کاهش معنی‌دار gs نسبت به شاهد شد که در ادامه باعث کاهش فتوسنتز (Pn) در برخی از نژادگان‌های بادام شد. کاهش شدید عملکرد فتوسنتزی و در پایان، کاهش رشد رویشی گیاه در پژوهش‌های مشابه در بررسی تحمل به خشکی برخی از رقم‌های انار و بادام نیز گزارش شده است (۳، ۲۴). براساس گزارش‌ها، کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش مقاومت روزنه‌ای از سازوکارهای مهم درخت انار، زیتون و بادام برای تحمل بیشتر به تنش خشکی است که در پایان سبب کاهش تعرق و کاهش هدر روی آب در شرایط تنش می‌شود (۲، ۳، ۲۴). تنش خشکی به‌طور معنی‌داری آهنگ فتوسنتز خالص (Pn) در رقم‌های بادام را کاهش داد. مقدار کاهش فتوسنتز بین تیمار شاهد و تنش ملایم به غیر از نژادگان K3-3-1 در بقیه نژادگان‌ها معنی‌دار نبود. ولی کمترین سرعت فتوسنتز در انتهای دوره تنش خشکی شدید مشاهده شد. کمترین مقدار فتوسنتز مربوط به نژادگان K3-3-1 و 13-40 و تا حدودی H بود و مقدار آن به کمتر از سه میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع در ثانیه رسید. (جدول ۳). کاهش Pn در برگ‌های K3-3-1 و 13-40 و تا حدودی در فرانیس در تنش ملایم، نشان دهنده حساسیت این نژادگان‌ها به تنش آبی می‌باشد. از سوی دیگر حفظ سرعت فتوسنتز در برگ‌های رقم فرانیس و سهند و تا حدودی H زیر شرایط تنش شدید، می‌تواند ناشی از آسیب دیدن کمتر دیواره‌های یاخته‌ای، سازگاری بیشتر با دمای بالا و قدرت تنظیم اسمزی بالا در این نژادگان‌ها باشد (۲۴). کاهش هدایت روزنه‌ای برگ باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش gs برای ورود دی‌اکسیدکربن به مزوفیل برگ می‌شود و در پایان عملکرد فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد (۲۶). همبستگی مثبت ($R^2 = 0.73$) بین RWC و هدایت روزنه‌ای این نتیجه‌ها را تأیید می‌کند (جدول ۴) و از این سو با نتیجه‌های پژوهش‌های لاولور و کورنیک (۲۶) همسو است.

سرعت تعرق (E)

سرعت تعرق (E) در برگ‌های رقم‌های بادام در شرایط تنش خشکی به‌صورت معنی‌داری افزایش یافت. در اندازه‌گیری‌های تنش خشکی ملایم، شدت تبخیر در برگ رقم سهند، فرانیس و H، با تیمار شاهد تفاوت معنی‌داری نداشت، ولی در دیگر رقم‌ها به‌صورت معنی‌داری کمتر از شاهد بود. کمترین شدت تعرق ۰/۳۳ تا ۰/۳۸ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه در پایان دوره تنش خشکی شدید مشاهده شد. سرعت تعرق (E) تابعی از وضعیت روزنه‌های برگ می‌باشد. کنترل روزنه‌ای باعث کاهش تعرق (E) و جلوگیری از گرم شدن زیاد دمای برگ می‌شود. براساس گزارش قادری و همکاران (۵) با افزایش تنش خشکی، Pn، gs و E در رقم‌های انگور کاهش ولی مقدار دی‌اکسیدکربن زیر روزنه ابتدا کاهش و سپس افزایش یافت. بایستی توجه داشت که رابطه نزدیک بین Pn و gs نشان می‌دهد که gs یکی از عامل‌های مهم در تعیین مقدار فتوسنتز است. در رقم‌های بادام مورد آزمایش، مقدار تعرق با افزایش شدت تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. به‌طور کلی، گیاهان در ابتدا سعی می‌کنند با بستن روزنه‌ها از خشکی دوری کنند. به‌طور معمول، کاهش هدایت روزنه‌ای با کاهش مقدار تعرق همراه می‌باشد، که این امر از کاهش بسیار آب برگ جلوگیری می‌کند و یکی از اولین پاسخ‌های گیاهان برای

جلوگیری از، از دست دادن آب می باشد. در طول زمان اعمال تنش کم آبیاری، مقدار تعرق بیش از جذب آب بود و در نتیجه با به هم خوردن تعادل آبی گیاه، RWC کاهش یافت. کاهش RWC موجب بسته شدن روزنه ها و کاهش هدایت روزنه ای برای ورود دی اکسید کربن به مزوفیل برگ در شرایط تنش خشکی می شود و در پایان عملکرد فتوسنتزی گیاه کاهش می یابد. نتیجه های این پژوهش از این دید با گزارش لاولور و کورنیک (۲۶) و حسنی مقدم و همکاران (۳) همسو است و همبستگی مثبت ($R^2 = 0.71$) بین RWC و سرعت تعرق (جدول ۴) این ارتباط را تأیید می کند.

جدول ۴- ضریب همبستگی خطی (r) بین برخی از ویژگی های مطالعه شده.

Table 4. The linear correlation coefficient (r) between some studied traits.

پتانسیل آب برگ Leaf water potential	نشست الکترولیت های برگ Leaf ion leakage	مقدار آب نسبی Relative water content	اختلاف دمای صبح و ظهر برگ Difference between morning and mid day temperature (°C)	هدایت روزنه ای Stomatal conductance	سرعت تعرق Evaporation rate	سرعت فتوسنتز Photosynthesis rate
1	-0.64**	0.88**	0.71**	0.76**	0.75**	0.79**
پتانسیل آب برگ Leaf water potential	1	-0.63**	-0.14 ^{ns}	-0.40**	-0.40**	-0.48**
نشست الکترولیت های برگ Leaf ion leakage	1	-0.63**	-0.14 ^{ns}	-0.40**	-0.40**	-0.48**
مقدار آب نسبی Relative water content	0.66**	1	0.73**	0.71**	0.76**	0.79**
اختلاف دمای صبح و ظهر برگ Difference between morning and mid day temperature (°C)	0.57**	0.63**	1	0.71**	0.76**	0.79**
هدایت روزنه ای Stomatal conductance	0.80**	0.71**	0.73**	1	0.76**	0.79**
سرعت تعرق Evaporation rate	0.77**	0.71**	0.73**	0.76**	1	0.79**
سرعت فتوسنتز Photosynthesis rate	0.71**	0.76**	0.73**	0.76**	0.75**	1

کارایی مصرف آب (WUE)

بر اساس شکل ۴ کارایی مصرف آب در برگ رقم های بادام زیر شرایط تنش خشکی به صورت معنی داری افزایش یافت و در رقم 13-40، تنش خشکی تفاوت معنی داری در کارایی مصرف آب ایجاد نکرد. مصرف آب برگ در دوره تنش خشکی ملایم با تیمار شاهد تفاوت معنی داری در سه رقم نداشت. ولی بیشترین مقدارهای کارایی مصرف آب در پایان دوره تنش خشکی مشاهده شد و در نژادگان H به ۱۱/۱۲ و رقم فرانسیس به ۱۱/۴۷ رسید که بیشتر از بقیه نژادگان ها بود. در رقم سهند این کارایی به ۸/۸۴ رسید که نسبت به بقیه رقم ها بالاتر بود.

حفظ سرعت فتوسنتز (P_n) در شرایط gs و E پایین در طول دوره تنش منجر به افزایش کارایی مصرف آب (WUE) می‌شود. بر اساس گزارش، کارایی مصرف آب (WUE) برای بقای درخت و عملکرد فراورده ضروری و بحرانی می‌باشد (۱۴). کارایی بالای مصرف آب زیر تنش خشکی، به احتمال ناشی از تنظیم مناسب تبادل‌های گازی می‌باشد. پارامتر E (تبخیر و تعرق) بیشتر از P_n (فتوسنتز) زیر تأثیر تنش کم آبی قرار گرفت. رقم‌های متحمل کارایی مصرف آب بالایی در طول دوره تنش آبی دارند که توانایی آن‌ها را در حفظ آب و حمایت از فعالیت‌های فیزیولوژیکی زیر شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد. نتیجه‌های گرفته شده از این پژوهش با نتیجه‌ها و گزارش‌های اسکالونا و همکاران (۱۵) همسو است. از سوی دیگر، WUE به نسبت بالا در رقم‌های حساس هم ممکن است مشاهده شود، که ممکن است به تشدید آب و تعرق خیلی پایین نسبت داده شود. با وجود این واقعیت که نسبت P_n/E ، افزایش در کارایی فتوسنتز در برگ‌های بادام زیر تنش خشکی را نشان می‌دهد، پیشنهاد می‌شود در گزینش به منظور تحمل به تنش کم‌آبیاری، برهمکنش‌های فیزیولوژیکی همراه با WUE صورت گیرد.

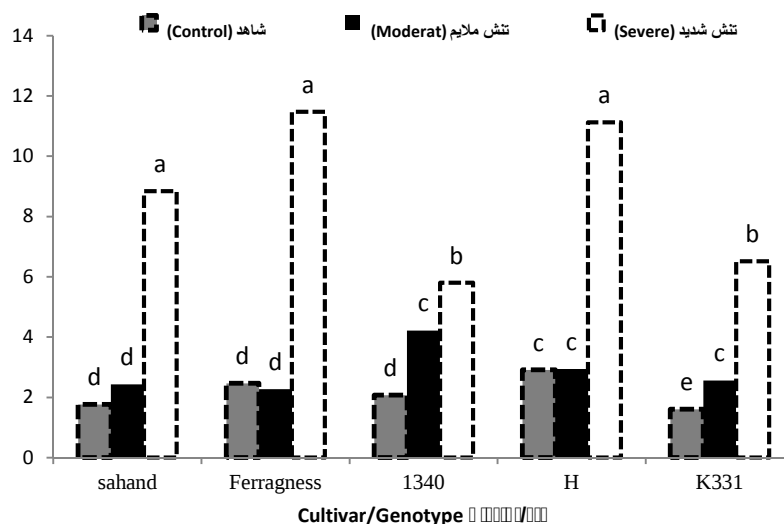


Fig. 4. Mean comparison of water use efficiency (WUE) in five almonds cultivar/genotype on GN15 rootstock under deficit irrigation stress treatments.

شکل ۴- مقایسه میانگین کارایی نسبی آب برگ (WUE) در پنج نژادگان / رقم بادام روی پایه GN15 زیر تنش کم آبیاری.

دمای برگ (T)

جدول ۳ دمای برگ در اول صبح، وسط روز و تفاوت دما در رقم‌های بادام را نشان می‌دهد. برگ‌های تیمار شاهد نسبت به تیمار تنش کم‌آبیاری در اول صبح تفاوت معنی‌داری نداشتند. تنش ملایم و شدید به صورت معنی‌داری باعث گرم شدن برگ‌ها در وسط روز شدند. در دمای وسط روز بین نژادگان تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. همبستگی منفی معنی‌داری بین اختلاف دمای صبح و وسط روز (ΔT)، P_n و gs مشاهده شد (شکل‌های ۵ و ۶).

کنترل روزنه‌ای E (تعرق)، باعث کاهش تعرق و جلوگیری از گرم شدن زیاد دمای برگ می‌شود. در این مطالعه اختلاف دمای برگ در اول صبح و وسط روز (ΔT) به طور معنی‌داری با افزایش تنش خشکی افزایش یافت.

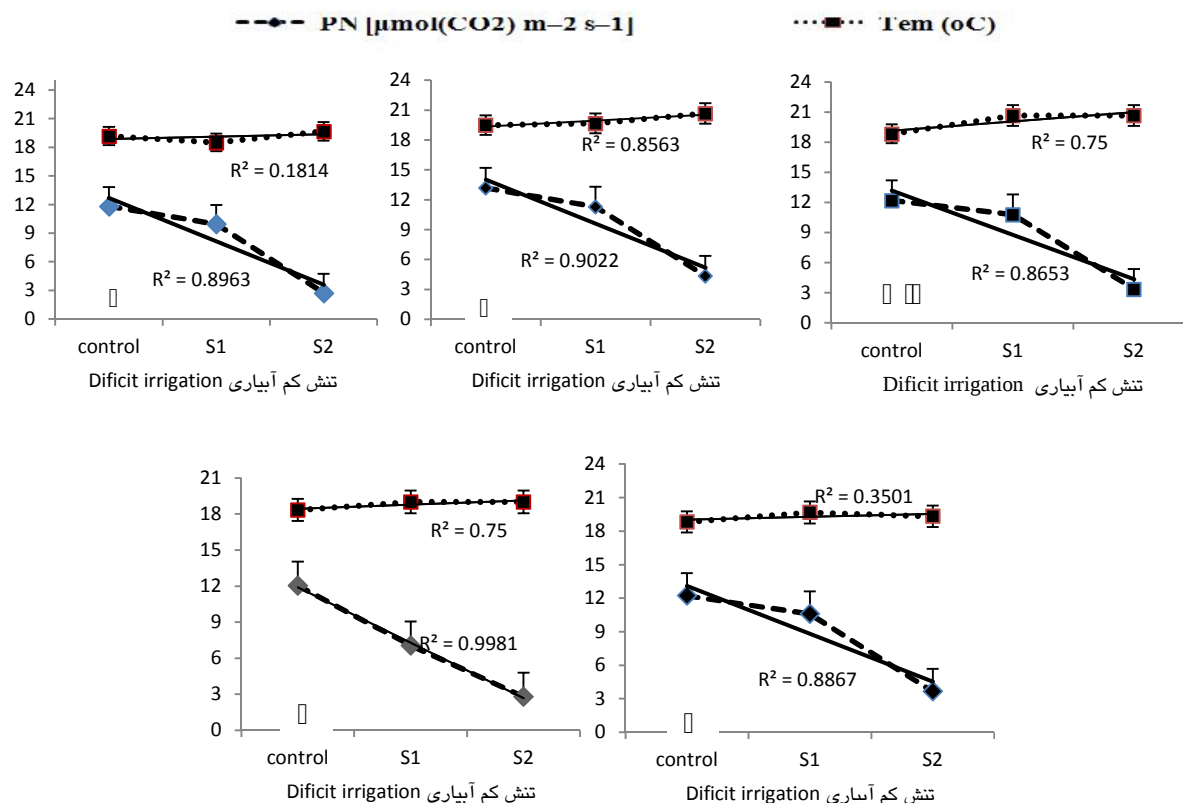


Fig. 5. Relationship between morning leaf temperature (Tem) with net photosynthesis (Pn) at leaves of 5 genotypes/ cultivars on GN15 rootstock. (S1: mild stress (70% Field capacity) and S2: Severe stress (40% Field capacity).

شکل ۵- ارتباط دمای برگ در صبح (Tem) با فتوسنتز خالص (P_n) در برگ پنج نژادگان/ رقم مورد بررسی روی پایه GN15. (الف: سهند ب: فرانسیس پ: 13-40 ت: E و ج: K3-3-1) Control: شاهد، S1: تنش ملایم (۷۰٪ رطوبت زراعی) و S2: تنش شدید (۴۰٪ رطوبت زراعی).

گستره اختلاف در ΔT بین ۲۰/۶۶ در رقم فرانسیس تا ۲۵/۳۲ در نژادگان K3-3-1 در انتهای تنش ثبت شد. همبستگی منفی بین ΔT و g_s (هدایت روزنه‌ای) وجود داشت (جدول ۴) که با کاهش g_s ، اختلاف دمای برگ افزایش یافت. در نژادگان‌های K3-3-1 و 13-40، ΔT نسبت به رقم‌های فرانسیس و سهند و H بالاتر بود (افزایش دما زیاد بود). با وجود تفاوت غیرمعنی‌دار در دمای اول صبح در بین نژادگان‌ها، دمای وسط روز در بین رقم‌ها و نژادگان‌ها تفاوت معنی‌داری در انتهای تنش شدید داشت که به احتمال می‌تواند ناشی از آبداردهی شدید برگ‌ها در رقم‌ها و نژادگان‌های K3-3-1 و 13-40 که حالت پژمرده داشتند، باشد. نتیجه‌های مشابهی در ارتباط با اختلاف دمای برگ و محیط پیرامون برگ توسط کریمی و همکاران (۲۴) گزارش شده است، که در آن گزارش، اختلاف دمای برگ و محیط اطراف همبستگی منفی با یکدیگر نشان دادند. نتیجه‌ها بیانگر این است که نژادگان‌های سهند و رقم فرانسیس و تا حدودی نژادگان H روی پایه GN15 توانایی حفظ فتوسنتز زیر دمای بالای برگ و کاهش (g_s) هدایت روزنه‌ای را دارند که به احتمال مرتبط با تحمل به تنش خشکی در آن‌ها باشد. گزارش شده است که فتوسنتز به دمای بالا خیلی حساس می‌باشد (۳، ۲۴).

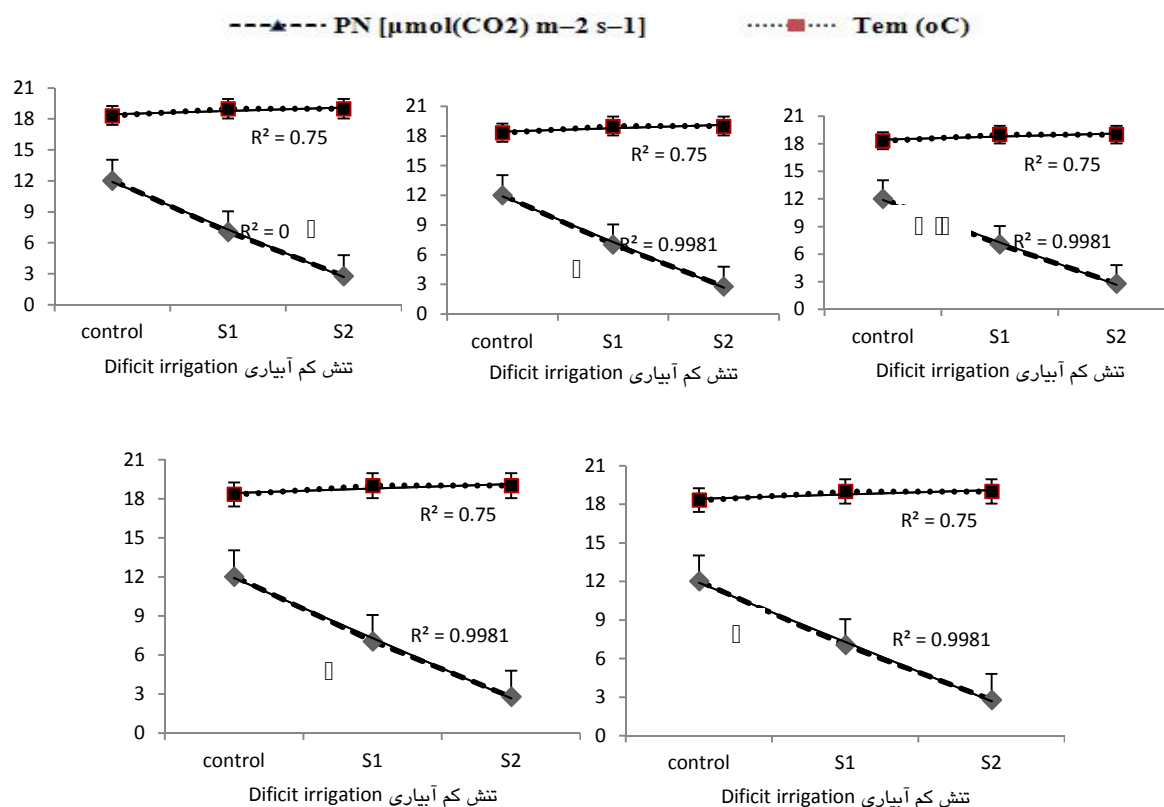


Fig. 6. Relationship between midday (Tmd) leaf temperature with net photosynthesis (Pn) at leaves of 5 genotypes/ cultivars on GN15 rootstock. (S1 and S2: moderate and severe stress (70% and 40% Field capacity).

شکل ۶- ارتباط دمای برگ در وسط روز با فتوسنتز (Pn) در پنج نژادگان/ رقم بادام روی پایه GN15. (الف: سه پ: فرانسیس پ: 13-40 ت: E و ج: K3-3-1) - Control: شاهد، S1: تنش ملایم (۷۰٪ رطوبت زراعی) و S2: تنش شدید (۴۰٪ رطوبت زراعی)

همبستگی منفی بین ΔT و Pn مشخص می‌کند که اتفاق افتادن تنش گرما در برگ‌ها، هم‌زمان یا متقارن با تنش شدید کم‌آبی در برگ‌های بادام بود. شاپندوک و همکاران (۳۱) نشان دادند که افزایش دمای برگ زیر تنش خشکی باعث کاهش کارایی کوانتومی می‌شود. ناهماهنگی و نبود تعادل بین فعالیت فتوشیمیایی فتوسیستم دو و نیاز الکترونی برای فتوسنتز، سبب بازدارندگی نوری در چنین شرایطی می‌شود (۱۳). افزایش دمای برگ و کاهش دریافتی فتوسنتز در بادام‌های زیر تنش خشکی، نشان می‌دهد که پدیده بازدارندگی نوری اتفاق افتاده است. اما از آنجایی که gs برگ مستقیم به وسیله تنش آبی کاهش می‌یابد، جداسازی اثرهای مستقیم تنش آبی از اثرهای افزایش دمای برگ‌ها در کاهش فتوسنتز دشوار است (۲۴). داده‌ها نشان داد که که محدودیت در Pn در طول مرحله‌های اول تنش خشکی (ملایم) ابتدا ناشی از بسته شدن روزنه‌ها است. افزون بر این، تجمع حرارت و آسیب‌های یاخته‌ای هم در کاهش Pn زیر تنش خشکی طولانی مدت نقش دارند و درگیر هستند، اگر چه نشان دادن این‌که کدام فاکتور یا عامل، دیگر عامل‌ها را زیر تأثیر قرار داده است، دشوار است. نتیجه‌ها نشان می‌دهد استفاده از ΔT یک روش اندازه‌گیری ساده و ارزان برای ارزیابی gs و E در بادام است. زمانی که ΔT به بیشتر از حدود دو برابر دمای صبح می‌رسد، ممکن است کاهش در Pn به بیش از ۵۰٪ و ۸۰٪ در gs برسد و این می‌تواند برای تعیین نقطه بحرانی در زمان آبیاری درختان بادام مفید باشد.

نتیجه گیری

نتیجه ها نشان داد که رقم های بادام متحمل به تنش کم آبیاری از یک سو توانایی نگهداری RWC را از راه تنظیم اسمزی و حفظ غشای یاخته ای (EL) دارند و از طرف دیگر ظرفیت بالای فتوسنتز، هدایت روزنه ای پایین با کارایی بالای مصرف آب و همچنین تحمل دمای به نسبت بالا در برگ را دارند. همبستگی بین اختلاف دمای صبح و وسط روز (ΔT)، هدایت روزنه ای (g_s) و فتوسنتز (P_n) در تیمارهای کم آبیاری ملایم و شدید برای نژادگان های بادام پیشنهاد می کند که ΔT یک عامل قابل اندازه گیری سریع و ساده ای است که برای نشان دادن فتوسنتز و مدیریت آبیاری باغ می تواند کاربردی باشد، ولی پژوهش های بیشتری به منظور اثبات و کاربردی نمودن این روش و یافته، لازم است.

سپاسگزاری

بدین وسیله از همکاران پژوهشکده میوه های معتدله و سردسیری به خاطر در اختیار گذاشتن پیوندک نژادگان ها و دکتر زارع نهدی مدیر گروه وقت گروه باغبانی دانشکده کشاورزی تبریز به خاطر همکاری در انجام کارهای آزمایشگاهی تشکر و قدردانی می نمایم.

References

منابع

۱. احمدی، ک.، ح. قلیزاده، ح. عبادزاده، ف. حاتمی، ر. حسین پور، ر. کاظمی فرد و ه. عبدشاه. ۱۳۹۵. آمارنامه کشاورزی ایران، جلد سوم (محصولات باغی). معاونت برنامه ریزی و اقتصادی، مرکز فناوری اطلاعات و ارتباطات. انتشارات وزارت جهاد کشاورزی، تهران، ۲۴۰ ص.
۲. ارجی، ع. و ک. ارزانی. ۱۳۸۲. بررسی پاسخ های رشدی و تجمع پرولین در سه رقم زیتون بومی ایران به تنش خشکی. مجله علوم کشاورزی و منابع طبیعی، ۱۰۰-۹۱: ۱۰.
۳. حسینی مقدم، ا.، م. اثنی عشری و ع. رضائی نژاد. ۱۳۹۴. اثر تنش خشکی روی برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی شش رقم انار (*Punica granatum* L.) تجاری ایرانی. فناوری تولیدات گیاهی، ۱۱-۱: ۱۰.
۴. زکائی خسروشاهی، م.، م. اثنی عشری، ا. ارشادی و ع. ایمانی. ۱۳۹۲. پاسخ فیزیولوژیکی پنج گونه بادام به تنش خشکی ناشی از پلی اتیلن گلیکول. فناوری تولیدات گیاهی، ۸۸-۱۳: ۷۳.
۵. قادری، ن.، ع. سی و سه مرده و س. ص. شاهویی. ۱۳۸۵. بررسی اثر تنش خشکی بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی در دو رقم انگور. مجله علوم کشاورزی ایران، ۵۵-۳۷: ۴۵.
۶. کافی، م.، ا. برزوئی، م. صالحی، ع. کمندی، ع. معصومی و ج. نباتی. ۱۳۸۸. فیزیولوژی تنش های محیطی در گیاهان. چاپ اول. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۵۰۲ ص.
۷. مشایخی، م.، م. امیری و ف. حبیبی. ۱۳۹۳. پاسخ های فیزیولوژیکی و زیست شیمیایی پایه GF677 (دورگه هلو بادام) به تنش خشکی درون شیشه ای. مجله علوم و فنون باغبانی ایران، ۳۷۰-۳۵۹: ۱۵.
۸. نیکبخت، ج.، م. خنده رویان، ا. توکلی و م. طاهری. ۱۳۹۲. اثر کم آبیاری با آب مغناطیسی بر عملکرد و بهره وری مصرف اب ذرت. نشریه پژوهش آب در کشاورزی، ۵۶۳-۵۵۱: ۲۷.

۹. یداللهی، ع.، ک. ارزانی و ع. عبادی. ۱۳۸۸. شناسایی نشانگرهای مورفولوژیک مرتبط با مقاومت به خشکی در بادام (*Prunus dulcis* Mill). مجله علوم باغبانی ایران، ۱۲-۴۰:۱-۱۲.
10. Alarcón, J.J., M.J. Sánchez-Blanco, E. Nicolás, J. Egea and F. Dicenta. 2002. Effects of drought on shoot water relations in 'Antoneta' and 'Marta' almond cultivars grafted on to 'Garrigues' and 'GF677' rootstocks. *Acta Hort.* 591:345-349.
11. Arve, L.E., S. Torre, J.E. Olsen and K.K. Tanino. 2011. Stomata responses to drought stress and air humidity. In: Shanker A and Venkateswarlu B (Eds) *Abiotic Stress in Plants- Mechanisms and Adaptations*. InTech Open Access Publisher, Vienna, Austria.
12. Bajji, M. and J.M.S. Kinet. 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance in durum wheat. *Plant Growth Regul.* 36:61-70.
13. Colom, M.R. and C. Vazzana. 2003. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping love grass plants. *Environ. Exp. Bot.* 49:135-144.
14. De Herralde, F., C. Biel and R. Save. 2003. Leaf photosynthesis of eight almond tree cultivars. *Biol. Plant.* 46:557-561.
15. Escalona, J.M., J. Flexas and H. Medrano. 1999. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Aust. J. Plant Physiol.* 26:421-433.
16. Felipe, A.J. 2009. 'Felinem', 'Garnem', and 'Monegro' almond × peach hybrid rootstocks. *HortScience*, 44:196-197.
17. Flexas, J. and H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non stomatal limitation revisited. *Annu. Bot.* 89:183-189.
18. Gholami, M., M. Rahemi and S. Rastegar. 2012. Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (*Ficus carica* L.). *Sci. Hort.* 143:7-14.
19. Gomes Laranjo, J., J.P. Coutinho, V. Galhano and V. Cordeiro. 2006. Responses of five almond cultivars to irrigation: Photosynthesis and leaf water potential. *Agr. Water Manage.* 83:261-265.
20. Isaakidis, A., T. Sotiropoulos, D. Almaliotis, I. Therios and D. Stylianidis. 2004. Response to severe water stress of the almond *Prunus amygdalus*. 'Ferragnes' grafted on eight rootstocks. *New Zealand J. Crop. Hort. Sci.* 32:355-362.

21. Jangpromma, N., S. Kitthaisong, K. Lomthaisong, S. Daduang, P. Jaisil and S. Thammasirirak. 2010. A proteomics analysis of drought stress-responsive proteins as biomarker for drought-tolerant sugarcane cultivars. *Amer. J. Biochem. Biotech.* 6:89-102.
22. Jiménez, S., J. Dridi, D. Gutiérrez, D. Moret, J.J. Irigoyen, M.A. Moreno and Y. Gogorcena. 2013. Physiological, biochemical and molecular responses in four *Prunus* rootstocks submitted to drought stress. *Tree Physiol.* 33:1061-75.
23. Karimi, S., A. Yadollahi, K. Arzani and A. Imani. 2013. Leaf pigments help almond explants tolerating osmotic stress. *Inter. J. Biol. Vet. Agr. Food Eng.* 7:167-170.
24. Karimi, S., A. Yadollahi, K. Arzani and A. Imani and M. Aghaalikhani. 2015. Gas- exchange response of almond genotypes to water stress. *Photosynthetica*, 53:29-34.
25. Kirnak, H., C. Kaya, I. Tas and D. Higgs. 2001. The influences of water deficit on vegetative growth, physiology, fruit yield and quality in eggplants. *Bulg. J. Plant Physiol.* 27:34-46.
26. Lawlor, D. W. and G. Cornic. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25:275-294.
27. Matos, M.C., A.A. Matos and A. Mantas. 1998. Photosynthesis and water relations of almond tree cultivars grafted on two rootstocks. *Photosynthetica*, 34:249-256.
28. Pray, C., L. Nagarajan, L. Li, J. Huang, R. Hu, K.N. Selvaraj, O. Napasintuwong and R.C. Babu. 2011. Potential impact of biotechnology on adaption of agriculture to climate change: the case of drought tolerant rice breeding in Asia. *Sustainability* 3:1723-1741.
29. Romero, P., J.M. Navarro, F. García and P.B. Ordaz. 2003. Effects of regulated deficit irrigation during the preharvest period on gas exchange, leaf development and crop yield of mature almond trees. *Tree Physiol.* 24:303-312.
30. Rouhi, V., R. Samson, R. Lemeur and P. Van Damme. 2007. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environ. Exp. Bot.* 59:117-129.
31. Schapendonk, A.H.C.M., C.J.T. Spitters and P.J. Groot. 1989. Effects of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of five potato cultivars. *Potato Res.* 32:17-32.
32. Sivritepe, N., N. Sivritepe, U. Erturk, C. Yerlikaya, I. Turkan, M. Bor and F. Ozdemir. 2008. Response of the cherry rootstock to water stress induced in vitro. *Biol. Plant.* 52:573-576.
33. Tang A.C., Y. Kawamitsu, M. Kanechi and J.S. Boyer. 2002. Photosynthetic oxygen evolution at low water potential in leaf discs lacking an epidermis. *Ann. Bot.* 89:861-870.

34. Turner, N.C. 1988. Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrig. Sci.* 9:289–308.
35. Yadollahi, A., K. Arzani, A. Ebadi, M. Wirthensohn and S. Karimi. 2011. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. *Sci. Hort.* 129:403–413.

Tolerance Almond Genotypes on GN15 Rootstock to Deficit Irrigation Stress on Some Physiological Characteristics and Leaf Temperature

H. Fathi, M. E. Amiri*, A. Imani, J. Hajilou and J. Nikbakht¹

In this research water relations, gas exchange and leaf temperature in five almond genotype/cultivars grafted on GN15 rootstock in response to deficit irrigation stress were studied. Factorial experiment was conducted in a completely randomized design with five cultivars (Sahand, Ferragness, 13-40, H and K3-3-1) and three levels of irrigation (available water, 70% and 40% available water) in Horticultural Research Station of Sahand. Results showed relative water content (RWC) decreased from 21% to 32%, leaf water potential (Ψ_{leaf}) dropped to -4.8 MPa and electrolyte leakage (EL%) increased from 53% to 59% in sensitive genotypes (K3-3-1 and 13-40). In sensitive genotypes photosynthesis and stomatal conductance decreased 70% till 75% in response to severe deficit stress. Water deficit stress promoted water use efficiency (WUE) up to 6 to 7 folds in drought tolerant genotypes. Leaf temperature difference in the morning and noon (ΔT) significantly decreased in drought tolerant genotypes. Reducing stomatal conductance and the ability to maintain RWC involved in almond genotypes in drought tolerance mechanisms. Negative significant correlation between leaf temperature difference and photosynthesis found. We suggested that ΔT could be used as a simple measurement for determining water stress in almond genotypes and monitoring water stress in the irrigation management of almond orchards. Finally, it was concluded that ferragness cultivar, Sahand and H genotypes on GN15 rootstock better act under severe stress tolerance.

Keywords: Leaf water potential, Relative water content, Photosynthesis rate, Electrolyte leakage, Stomatal conductance.

1. Ph.D. student, Professor, Department of Horticultural Science, College of Agriculture, University of Zanjan, Associate Professor, Iranian Horticultural Science Research Institute, Temperate Fruits Research Center, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Professor, Department of Horticultural Science, College of Agriculture, University of Tabriz, and Associate Professor, Department of Water Engineering, College of Agriculture, University of Zanjan, Zanjan, Iran.

* Corresponding author, Email (m-amiri@znu.ac.ir).