



## به‌زرعی کشاورزی

دوره ۲۳ ■ شماره ۴ ■ زمستان ۱۴۰۰

صفحه‌های ۹۵۳-۹۶۶

DOI: 10.22059/jci.2021.299252.2360

مقاله پژوهشی:

### بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی پایه‌های هسته‌دار کادامن و GF677 به تنش خشکی

سمیه امرایی تبار<sup>۱</sup>، احمد ارشادی<sup>۲\*</sup>

۱. دانشجوی دکتری، گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران.

۲. دانشیار، گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران.

تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۹/۰۹/۰۸

تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۹۹/۰۳/۲۱

#### چکیده

در این پژوهش آستانه تحمل به خشکی و رابطه بین برخی پاسخ‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی دو پایه هسته‌دار کادامن و GF677 بررسی گردید. به همین منظور آزمایشی گلدانی در گلخانه به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. نهال‌های ریشه‌دار شده یک‌ساله این دو پایه با افزودن مقادیر متفاوتی از پلی‌اتیلن گلیکول-۶۰۰۰ به محلول غذایی هوگلدن در معرض تنش خشکی (۰/۱- (شاهد)، ۰/۶-، ۱/۱- و ۱/۶- مگاپاسکال) قرار گرفت. افزایش معنی‌دار نشت یونی و کاهش محتوای نسبی آب برگ در پایه‌های کادامن و GF677 به‌ترتیب در تنش خشکی ۰/۶- و ۱/۱- مگاپاسکال اتفاق افتاد. غلظت رنگیزه‌های فتوسنتزی و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (FV/FM) حساسیت کمتری به تنش داشته و در پایه‌های کادامن و GF677 به‌ترتیب در تنش خشکی ۱/۱- و ۱/۶- مگاپاسکال دچار کاهش معنی‌دار شد. کاهش در فتوستتز، تعرق، CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای و هدایت روزنه‌ای در تنش خشکی شدید در پایه کادامن بسیار چشم‌گیرتر از GF677 بود. در تنش ۱/۶- مگاپاسکال، پایه GF677 با وجود کاهش قابل‌توجه در تعرق، فتوستتز خود را چندان کاهش نداد، درحالی‌که در پایه کادامن کاهش نسبی در فتوستتز در تنش ۱/۶- مگاپاسکال به‌مراتب بیش‌تر از کاهش نسبی تعرق و CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای بود و همین منجر به کاهش کارایی نسبی مصرف آب و هدایت مزوفیلی کادامن در مقایسه با GF677 شد. به‌نظر می‌رسد کاهش شدید فتوستتز در پایه کادامن در کنار محدودیت‌های روزنه‌ای تا حد زیادی ناشی از محدودیت‌های غیر روزنه‌ای مانند آسیب به غشای سلولی و کاهش کلروفیل، کاروتنوئیدها و فلورسانس کلروفیل در این پایه است. یافته‌های این پژوهش نشان داد که پایه GF677 تحمل بالاتری به تنش خشکی شدید نسبت به کادامن دارد.

**کلیدواژه‌ها:** تعرق، فتوستتز، فلورسانس کلروفیل، محتوای نسبی آب، نشت یونی.

## Investigation of Physiological and Biochemical Responses of Cadaman and GF677 Stone Fruit Rootstocks under Drought Stress

Somayeh Amraee Tabar<sup>1</sup>, Ahmad Ershadi<sup>2\*</sup>

1. Ph.D. Candidate, Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran.

2. Associate Professor, Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran.

Received: June 10, 2020

Accepted: November 28, 2020

#### Abstract

In this study, the drought tolerance threshold and relationships between some biochemical and physiological responses of two stone fruit rootstocks, Cadaman and GF677, have been investigated. For this purpose, a pot experiment has been carried out in a greenhouse using factorial trial based on a completely randomized design with three replications. One-year-old rooted cuttings of two rootstocks are exposed to drought stress (-0.1 (control), -0.6, -1.1, -1.6 MPa) by adding different amounts of polyethylene glycol-6000 to Hoagland nutrient solution. Significant increase in electrolyte leakage and decrease in leaf relative water content of Cadaman and GF677 rootstocks has occurred at -0.6 and -1.1 MPa, respectively. Concentration of photosynthetic pigments and quantum yield of photosystem II (FV/FM) are less affected by drought stress, decreasing significantly in Cadaman and GF677 rootstocks at -1.1 and -1.6 MPa, respectively. Under severe drought stress, photosynthesis, transpiration, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, and stomatal conductance in Cadaman rootstock decline more considerably, compared to GF677. Moreover, at drought stress of -1.6 MPa, GF677 does not significantly reduce its photosynthesis, despite a substantial decrease in transpiration; however, the relative decrease in photosynthesis of Cadaman at -1.6 MPa has been much greater than the relative decrease in its transpiration and intercellular CO<sub>2</sub> concentration, which, in turn, results in a drop in water use efficiency and mesophilic conductance of Cadaman leaves, compared to GF677. It seems that considerable reduction in photosynthesis in Cadaman rootstock, along with stomatal limitations, is largely due to non-stomatal constraints such as loss of cell membrane intact and reduction of chlorophyll, carotenoids and chlorophyll fluorescence. Results show that GF677 rootstock has higher tolerance to severe drought stress, compared to cadaman.

**Keywords:** Chlorophyll fluorescence, electrolyte leakage, photosynthesis, relative water content, transpiration.

## ۱. مقدمه

تنش خشکی یکی از محدودیت‌های عمده برای کشاورزی در سراسر جهان است (Waraich *et al.*, 2011). شناسایی راهبردهای مناسب برای بهبود تولید محصول در شرایط محدودیت آب از چالش‌های مهم علوم گیاهی و کشاورزی است. توسعه مداوم نواحی خشک و نیمه‌خشک جهان به‌ویژه در کشورهای درحال توسعه یکی از مشکلات و خطرهای بزرگ در تولید پایدار محصول است. علاوه بر این، پیش‌بینی‌ها نشان‌دهنده تشدید شرایط خشک سالی در سال‌های آتی است (Nawaz *et al.*, 2012). کمبود آب بر فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاه اثر می‌گذارد و به دنبال کاهش میزان آب در دسترس گیاه، محتوای نسبی آب و کلروفیل برگ نیز کاهش می‌یابد (Bertamini *et al.*, 2006). کاهش محتوای کلروفیل تحت تنش خشکی یک علامت معمول از تنش اکسایشی در نظر گرفته شده است و ممکن است نتیجه اکسیداسیون نوری رنگ‌دانه‌ها و تجزیه کلروفیل باشد (Farooq *et al.*, 2009). فلورسانس کلروفیل (FV/FM) یک شاخص تهییج انرژی در ساختارهای فتوسنتزی برگ و سیستم تشخیصی سریع و غیر مخرب برای تعیین تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی است (Percival & Henderson, 2009). برخی از پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاهان در زمان مواجه شدن با تنش آبی شامل کاهش پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای، غلظت CO<sub>2</sub> داخلی، فتوسنتز خالص و سرعت رشد است (Shao *et al.*, 2008).

ازجمله عوامل محدودکننده فتوسنتز تحت تنش خشکی می‌توان به محدودیت‌های روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای اشاره کرد که محدودیت‌های روزنه‌ای در پاسخ به تنش‌های خفیف و کوتاه‌مدت اتفاق می‌افتد، درحالی‌که محدودیت‌های غیر روزنه‌ای معمولاً در تنش‌های شدید و

طولانی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (Ghaderi *et al.*, 2011). تحت تنش خشکی عوامل محدودکننده روزنه‌ای از طریق بستن روزنه‌ها، غلظت CO<sub>2</sub> داخل برگ و انتقال آن به کلروپلاست را کاهش می‌دهند و از این طریق فتوسنتز را محدود می‌کنند. عوامل محدودکننده غیر روزنه‌ای شامل غلظت کلروفیل، مقدار و فعالیت آنزیم روبیسکو، انتقال الکترون فتوسنتزی، فتوفسفوریلاسیون و مقدار متابولیت‌ها است (Seraa *et al.*, 2013).

Shan *et al.* (2014) تأثیر تنش خشکی را بر دو رقم سیب متحمل به خشکی کین‌گوان (QinGuan) و حساس به خشکی ناگانوفوجی (Naganofuji) بررسی نمودند. نتایج نشان داد که تبادلات روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی، فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل در رقم حساس نسبت به رقم متحمل به خشکی کم‌تر بوده است. اعمال تنش خشکی در درختان دو ساله سیب رقم "گیل‌گالا" پیوندشده روی دو گونه سیب *Malus sieversii* و *Malus hupehensis* نشان داد که محتوای نسبی آب برگ، میزان کلروفیل، فتوسنتز، بیوماس کل و کارایی مصرف آب در نهال‌های پیوندشده روی گونه مقاوم *Malus Sieversii* بیش از گونه حساس *Malus hupehensis* بود (Liu *et al.*, 2012).

بررسی تأثیر تنش خشکی بر هدایت روزنه‌ای و پتانسیل آب برگ تعدادی از پایه‌های رویشی سیب نشان داد که تحت شرایط تنش پتانسیل آب برگ و هدایت روزنه‌ای در تمامی پایه‌های تحت آزمایش کاهش یافت، اما پایه‌های پر رشد دارای پتانسیل آب برگ منفی‌تری نسبت به پایه‌های پاکوتاه‌کننده بودند (Atkinson *et al.*, 2000).

امروزه استفاده از پایه‌های رویشی برای درختان هسته‌دار به‌ویژه بادام دارای اهمیتی روزافزون است. هیبریدهای هلو بادام GF677 برای کشت در خاک‌های آهکی و فقیر مناسب بوده و دارای سازگاری بیشتری با ارقام هلو و بادام می‌باشند. این پایه عملکرد امیدوارکننده‌ای هم در شرایط دیم

فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با دو فاکتور و در سه تکرار، در گروه علوم باغبانی دانشگاه بوعلی سینا انجام گرفت. فاکتور اول نوع پایه ۱- پایه GF677، ۲- پایه کادامن و فاکتور دوم تنش خشکی براساس پتانسیل اسمزی محلول غذایی (ΨS) شامل ۰/۱- (شاهد)، ۰/۶-، ۱/۱- و ۱/۶- مگاپاسکال بود که با افزودن مقادیر متفاوتی از پلی‌اتیلن گلیکول-۶۰۰۰ (PEG-6000) به محلول غذایی اعمال شد. نهال‌های ریشه‌دار یک‌ساله پایه‌های GF677 و کادامن از شرکت ایتا‌صدرا شیراز تهیه و در گلدان‌های ۱۰ لیتری حاوی کوکوپیت و پرلایت به نسبت ۱:۱ کاشته شدند. پس از کشت، نهال‌ها به مدت ۱۰ هفته با محلول غذایی هوگلند با نصف غلظت تغذیه شدند. این عمل روزانه انجام شده و در هر نوبت بنا بر مرحله رشدی گیاه مقدار ۳۰۰ تا ۵۰۰ میلی‌لیتر محلول غذایی برای هر گلدان استفاده شد. پس از رسیدن گیاهان به مرحله رشدی مناسب، تنش خشکی در اوایل مردادماه به مدت یک ماه اعمال شد. برگ‌های سالم و بالغ هر نهال از گره سوم تا ششم از رأس ساقه اصلی انتخاب و فلورسانس کلروفیل (FV/FM) و صفات فتوسنتزی شامل فتوستتزر، تعرق، CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای، هدایت روزنه‌ای، کارایی مصرف آب و هدایت مزوفیلی آن‌ها ارزیابی شد، هم‌چنین از این برگ‌ها جهت اندازه‌گیری درصد نشت یونی، محتوای نسبی آب و غلظت کلروفیل کل و کاروتنوئیدها استفاده شد.

## ۲.۱. اندازه‌گیری نشت یونی

درصد نشت یونی با روش *Lutts et al.* (1995) اندازه‌گیری شد. ابتدا شش عدد دیسک به قطر یک سانتی‌متر از برگ‌ها تهیه شده و در لوله‌های آزمایش حاوی ۴۰ میلی‌لیتر آب دو بار تقطیر به مدت ۲۴ ساعت روی شیکر قرار داده شدند. سپس هدایت الکتریکی اولیه محلول‌ها (EC1) با استفاده از دستگاه هدایت‌سنج (مدل

و هم آبی نشان داده است، هیبریدهای مختلف جنس پرونوس مانند کادامن به‌عنوان پایه برای بادام استفاده می‌شوند و دارای مزایای ویژه‌ای مانند سهولت تکثیر، تحمل به بیماری‌ها و شرایط نامساعد خاک هستند (Zrig *et al.*, 2011). گزارش‌های مختلفی در مورد تحمل به خشکی بالای پایه هیبرید هلو بادام GF677 در مقایسه با پایه‌های هلو و هیبریدهای آلو بادام (Jiménez *et al.*, 2013) و سایر هیبریدهای هلو بادام (Isaakidis *et al.*, 2004; Ranjbar *et al.*, 2019) وجود دارد.

*Solari et al.* (2006) طی بررسی اثر تنش خشکی بر سه پایه هسته‌دار K146-43 Nemaguard, Hiawatha, گزارش کردند که بین کاهش پتانسیل آب پایه‌ها و کاهش در تعرق، تبادلات گازی، فتوستتزر و کاهش رشد گیاه در شرایط تنش خشکی یک رابطه مستقیم وجود دارد. در شرایط کمبود آب، پایه GF677 از طریق حفظ محتوای آب در ساقه و برگ‌ها (Jiménez *et al.*, 2013)، حفظ کلروفیل برگ و عملکرد بالای کوانتومی فتوسیستم II (Ranjbar *et al.*, 2019)، سطح بالای تبادلات روزنه‌ای و فتوستتزر (Isaakidis *et al.*, 2004) و فعالیت بالای سیستم آنتی‌اکسیدانی و تجمع ترکیبات تنظیم‌کننده اسمزی (Mashayekhi *et al.*, 2014) تحمل خود را به خشکی افزایش داده و رشد نسبی بهتری در این شرایط دارد.

یکی از سیاست‌های مهم وزارت کشاورزی توسعه استفاده از پایه‌های رویشی برای درختان هسته‌دار مانند بادام است. پژوهش حاضر با هدف بررسی برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی دو پایه هسته‌دار GF677 و کادامن در شرایط تنش خشکی و ارتباط بین روند تغییرات در این شاخص‌ها و تحمل به خشکی این پایه‌ها انجام شد.

## ۲. مواد و روش‌ها

این پژوهش در سال ۱۳۹۶ با استفاده از یک آزمایش

طول موج‌ها ۶۴۵، ۶۶۴ و ۴۷۰ نانومتر به ترتیب برای کلروفیل کل و کاروتنوئیدها با استفاده از دستگاه اسپکتروفوتومتر (واریان، استرالیا) اندازه‌گیری شد. غلظت کلروفیل کل و کاروتنوئیدها بر اساس میلی‌گرم در لیتر محاسبه شد.

#### ۲.۴. فلورسانس کلروفیل (FV/FM)

در یک روز با هوای کاملاً صاف و آفتابی، ابتدا سطح برگ‌ها با فویل آلومینیومی به مدت نیم ساعت پوشانیده شد. سپس میزان فلورسانس کلروفیل مبدأ (F0)، فلورسانس ماکزیمم (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv = Fm - F0) و شاخص فلورسانس کلروفیل (FV/FM)، با استفاده از دستگاه فلوریمتر (مدل OS-30P، آمریکا) از ساعت ۹ تا ۱۱ صبح اندازه‌گیری شد.

#### ۲.۵. صفات فتوسنتزی

صفات فیزیولوژیکی شامل فتوستت (A) (میکرومول CO<sub>2</sub> بر مترمربع بر ثانیه)، تعرق (E) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (gs) (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) در روزهای آفتابی (از ساعت ۱۰ تا ۱۲) با استفاده از دستگاه فتوستت‌تر (مدل LCI، انگلستان) اندازه‌گیری و محاسبه شدند. همچنین دو صفت کارایی مصرف آب با تقسیم فتوستت بر تعرق (A/E) و هدایت مزوفیلی (MC) از تقسیم مقدار فتوستت بر میزان CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای محاسبه شد (Carole, 2013).

تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از برنامه آماری SAS (نسخه ۹/۴) و مقایسه میانگین‌ها با کمک آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

### ۳. نتایج و بحث

#### ۳.۱. نشت یونی

درصد نشت یونی به‌طور معنی‌داری ( $P \leq 0.01$ ) تحت تأثیر نوع پایه، تنش خشکی و اثر متقابل پایه و تنش خشکی قرار

پس از آن لوله‌های WTW CC-501 (آلمان) قرائت شد. پس از آن لوله‌های آزمایش به مدت ۲۰ دقیقه در اتوکلاو با دمای ۱۲۱ درجه سلسیوس قرار داده شدند. بعد از خارج کردن لوله‌ها از اتوکلاو و هم‌دماشدن با محیط، هدایت الکتریکی محلول‌ها (EC2) دوباره قرائت شد. در نهایت درصد نشت یونی برگ با استفاده از رابطه (۱) تعیین شد.

$$(1) \quad \text{درصد نشت یونی} = EC1 \div EC2 \times 100$$

#### ۲.۲. محتوای نسبی آب

محتوای نسبی آب برگ‌ها با استفاده از روش Barrs & Weatherley (1962) اندازه‌گیری شد. از هر واحد آزمایشی شش عدد دیسک یک سانتی‌متری از برگ نهال توزین شد (وزن تر FW). سپس نمونه‌های برگ در لوله‌های آزمایش حاوی ۴۰ میلی‌لیتر آب دو بار تقطیر قرار گرفته و به مدت ۲۴ ساعت در شرایط تاریکی در دمای چهار درجه سلسیوس قرار داده شدند و پس از گرفتن آب سطح برگ‌ها، دوباره توزین شدند (وزن اشباع TW). برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سلسیوس در آن قرار داده شده و سپس وزن آن‌ها تعیین شد (وزن خشک DW). درصد رطوبت نسبی برگ با استفاده از رابطه (۲) محاسبه شد:

$$(2) \quad \text{محتوای نسبی آب} = \frac{(FW - DW)}{(TW - DW)} \times 100$$

#### ۲.۳. رنگیزه‌های فتوسنتزی

برای اندازه‌گیری غلظت کلروفیل از روش Porra (2002) استفاده شد. مقدار ۰/۲۵ گرم نمونه برگ تازه در هاون چینی با استفاده از نیتروژن مایع پودر شد و با ۵ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد کاملاً ساییده شد. عصاره حاصل به مدت پنج دقیقه با دور ۱۵۰۰ سانتریفیوژ شد، محلول رویی نگه‌داشته و رسوب آن دور ریخته شد. حجم نهایی عصاره گیاه با استون ۸۰ درصد به ۱۰ میلی‌لیتر رسانده شد. سپس جذب نمونه‌ها در

### ۲.۳. محتوای نسبی آب

اثر نوع پایه، تنش خشکی و اثر متقابل پایه و تنش بر محتوای نسبی آب برگ معنی‌دار ( $P \leq 0.01$ ) شد (جدول ۱). محتوای نسبی آب برگ‌های هر دو پایه تحت تنش خشکی کاهش یافت، اما عکس‌العمل پایه‌ها باهم تفاوت چشم‌گیری داشت. در شرایط عدم تنش، تفاوت در محتوای نسبی آب پایه‌ها غیر معنی‌دار بود. تنش  $0.16$ - مگاپاسکال تأثیر معنی‌داری بر محتوای نسبی آب در پایه GF677 نداشت، درحالی‌که این سطح تنش باعث کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب در پایه کادامن شد. تنش خشکی  $0.16$ - مگاپاسکال باعث کاهش محتوای نسبی آب برگ‌های کادامن و GF677 به ترتیب به میزان ۴۱ و ۲۲ درصد شد (جدول ۲).

تحت تنش خشکی، محتوای نسبی آب یکی از مهم‌ترین و قابل‌اطمینان‌ترین شاخص‌های فیزیولوژیکی است که با استفاده از آن می‌توان میزان تحمل به خشکی گیاهان مختلف را ارزیابی کرد (Hasheminasab et al., 2014). داشتن محتوای نسبی آب بالاتر در شرایط تنش خشکی ممکن است منعکس‌کننده استحکام بیشتر دیواره‌های سلولی و توانایی آن‌ها برای تحمل تخریب و آسیب‌های مکانیکی ناشی از اتلاف آب بافت‌ها باشد (Ramanjulius et al., 1998).

گرفت (جدول ۱). تحت شرایط عدم تنش درصد نشت یونی پایه‌ها تفاوت جزئی و غیر معنی‌دار داشت. عکس‌العمل پایه‌ها به تنش خشکی متفاوت بود. تنش  $0.16$ - مگاپاسکال باعث افزایش جزئی و غیر معنی‌دار درصد نشت یونی در پایه GF677 شد، درحالی‌که این سطح تنش باعث افزایش معنی‌دار درصد نشت یونی در پایه کادامن شد (جدول ۲). تنش خشکی در سطوح  $0.16$ - و  $0.1$ - مگاپاسکال به ترتیب باعث افزایش نشت یونی برگ‌های کادامن به میزان ۱۱۱ درصد و  $143$  درصد نسبت به عدم تنش شد، درحالی‌که در این شرایط نشت یونی در پایه GF677 به ترتیب  $16$  درصد و  $76$  درصد افزایش یافت (جدول ۲).

درصد نشت یونی شاخص فیزیولوژیکی مناسبی است که به‌طور گسترده‌ای برای ارزیابی تحمل به خشکی به‌کار می‌رود (Premachandra et al., 1991). تنش کم‌آبی باعث افزایش نشت الکترولیت‌ها در برگ ارقام و گونه‌های بادام شد و ارقام اهلی بادام نسبت به گونه‌های وحشی مانند *Prunus crococcum* نشت یونی بیشتری نشان دادند (Rouhi et al., 2007). تحت تنش کم‌آبی پایه کادامن افزایش به‌مراتب بیشتری در نشت یونی در مقایسه با پایه GF677 نشان داد. نشت یونی کم در ارقام متحمل می‌تواند به دلیل پایداری بیشتر فیزیکی و شیمیایی غشای پلاسمایی باشد (Turner et al., 1993).

جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر نشت یونی، محتوای نسبی آب، کلروفیل کل، کاروتنوئید و فلورسانس کلروفیل در پایه‌های GF677 و کادامن

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات			
		نشت یونی	محتوای نسبی آب	کلروفیل کل	کاروتنوئید
پایه	۱	۱۲۳۷/۳۴**	۹۱۲/۱۵**	۷/۱۲**	۰/۱۴۹**
تنش خشکی	۳	۵۳۳/۸۳**	۱۱۲۶/۰۱**	۴/۶۵**	۰/۰۴۶**
پایه × تنش خشکی	۳	۹۹/۷۱**	۹۲/۷۴**	۰/۸۸**	۰/۰۱۲*
خطای آزمایشی	۱۶	۱۷/۹۱	۱۴/۸۸	۰/۱۳۹	۰/۰۰۳۷
ضریب تغییرات (%)	-	۱۴/۷۰	۴/۷۷	۱۳/۰۰	۱۹/۳۹
فلورسانس کلروفیل					۰/۰۴۶**

\* و \*\* به ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطح پنج و یک درصد.

جدول ۲. مقایسه میانگین اثرات متقابل پایه و تنش خشکی بر نشی یونی، محتوای نسبی آب، رنگی‌های فتوستتزی و شاخص فلورسانس کلروفیل در دو پایه GF677 و کادامن

تیمارها	نشی یونی (%)	محتوای نسبی آب (%)	کلروفیل کل (mg/g)	کاروتنوئید (mg/g)	فلورسانس کلروفیل (FV/FM)
R1D1	۱۵/۴۰e	۹۵/۷۰a	۳/۹۲a	۰/۴۴a	۰/۸۲a
R1D2	۱۹/۱۳ed	۹۳/۵۰a	۳/۷۵a	۰/۴۲a	۰/۸۰a
R1D3	۲۴/۵۳bcd	۸۵/۸۵b	۳/۲۳ab	۰/۳۷ab	۰/۷۶ab
R1D4	۲۷/۳۵bc	۷۲/۵۸c	۲/۷۵b	۰/۳۴ab	۰/۷۱b
R2D1	۲۰/۶۹cde	۹۳/۳۸a	۳/۷۷a	۰/۴۰ab	۰/۸۱a
R2D2	۲۹/۰۹b	۸۳/۶۴b	۲/۹۶b	۰/۲۹b	۰/۷۶ab
R2D3	۴۳/۷۴a	۶۶/۴۶c	۱/۴۲c	۰/۱۴c	۰/۶۲c
R2D4	۵۰/۳۳a	۵۴/۸۳d	۱/۱۴c	۰/۱۱c	۰/۵۴d

R<sub>1</sub> = GF677، R<sub>2</sub> = کادامن، D1 = تنش خشکی ۰/۱ - مگاپاسکال، D2 = تنش خشکی ۱/۱ - مگاپاسکال، D3 = تنش خشکی ۱/۱ - مگاپاسکال، D4 = تنش خشکی ۱/۶ - مگاپاسکال. حروف مشابه در هر ستون نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

آبی، پایه GF677 از طریق حفظ محتوای آب ساقه و برگ‌ها رشد بهتری در مقایسه با پایه‌های آلو و هیبرید گوجه بادام (*Prunus cerasifera* × *Prunus dulcis*) داشت (Jiménez et al., 2013).

### ۳.۳. رنگی‌های فتوستتزی

غلظت کلروفیل کل و کاروتنوئیدها به‌طور معنی‌داری ( $P \leq 0/01$ ) تحت تأثیر نوع پایه و تنش خشکی قرار گرفت. اثر متقابل پایه و تنش خشکی بر کلروفیل کل در سطح یک درصد و بر کاروتنوئیدها در سطح پنج درصد معنی‌دار شد (جدول ۱). در شرایط عدم تنش غلظت کلروفیل کل و کاروتنوئیدها در برگ هر دو پایه فاقد اختلاف معنی‌دار بود. تحت تنش خشکی غلظت رنگی‌های فتوستتزی در هر دو پایه کاهش یافت. پایه کادامن در تنش ۱/۱ - مگاپاسکال دچار یک کاهش شدید در غلظت کلروفیل کل و کاروتنوئیدها شد، اما روند کاهش در رنگی‌های فتوستتزی در GF677 در این شرایط ملایم‌تر بود (جدول ۲).

بین پتانسیل آب گیاه و محتوای نسبی آب برگ همبستگی مثبت و بالایی وجود دارد و گیاهانی که در پایان دوره تنش بتوانند محتوای نسبی آب برگ بالاتری را حفظ کنند به لحاظ مقاومت به تنش نیز برتر خواهند بود. کاهش محتوای نسبی آب برگ باعث می‌شود که هدایت روزنه‌ای، فتوستتز و آسیمیلایون دی‌اکسید کربن کاهش پیدا کند (Joshi et al., 2007).

در پژوهشی روی برخی ارقام تاک مشخص شد که در تنش خشکی ملایم (۰/۶ - مگاپاسکال) محتوای نسبی آب برگ در رقم عسکری کم‌تر از ارقام خوشناو و بیدانه سفید بود اما در شرایط تنش شدید (۱/۵ - مگاپاسکال) محتوای نسبی آب برگ در هر سه رقم کاهش یافت (Ghaderi et al., 2011). تحت تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ در دو پایه سیب متحمل (*Malus prunifolia*) و حساس به خشکی (*Malus hupehensis*) به ترتیب ۳۱/۷ و ۴۰/۹ درصد کاهش یافت و پایه سیب متحمل به خشکی ظرفیت بیش‌تری برای حفظ آب در این شرایط داشت (Wang et al., 2012). در شرایط کم

خشکی موجب تولید گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر در تیلاکوئیدها شده و تراکم کلروفیل و کاروتنوئیدها را کاهش می‌دهد (Kiani *et al.*, 2008). در این پژوهش با افزایش شدت تنش خشکی غلظت کاروتنوئیدها کاهش یافت که با نتایج Boughalleb & Hajlaoui (2011) روی زیتون، Khattab & Shaban (2011) روی انار مطابقت دارد.

### ۳.۴. فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm)

اثر تنش خشکی، نوع پایه و اثر متقابل تنش خشکی و پایه روی فلورسانس کلروفیل (Fv/Fm) در سطح یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۱). تحت شرایط عدم تنش تفاوت در فلورسانس کلروفیل هر دو پایه غیر معنی‌دار بود. در پایه GF677 فلورسانس کلروفیل تا سطح تنش ۱/۱- مگاپاسکال کاهش جزئی و غیر معنی‌دار یافت ولی تنش در سطح ۱/۶- مگاپاسکال باعث کاهش نسبت Fv/Fm در برگ این پایه به ۰/۷۱ شد (جدول ۲). در پایه کادامن تنش ۱/۱- مگاپاسکال باعث کاهش قابل توجه فلورسانس کلروفیل شد و نسبت Fv/Fm در این پایه در شرایط تنش ۱/۱- و ۱/۶- مگاپاسکال به ترتیب ۰/۶۲ و ۰/۵۴ بود (جدول ۲).

بررسی اثر تنش خشکی بر فلورسانس کلروفیل دو پایه هیبرید هلو بادام نشان داد که عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در پایه GF677 بالاتر از پایه GN22 بود (Ranjbar *et al.*, 2019). استفاده از فلورسانس کلروفیل یک روش قابل اعتماد و غیر مخرب برای نشان دادن وقایع فتوستزی گیاه و ارزیابی در مورد وضعیت فیزیولوژیکی گیاه در طول و بعد از تنش محیطی است (Kocheva *et al.*, 2004). شاخص فلورسانس نشان‌دهنده سلامت غشای تیلاکوئیدی و عملکرد نسبی انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I است (Sayar *et al.*, 2008). با قرارگرفتن گیاه در معرض تنش خشکی تغییرات ناشی از فرایندهای فتوبیولوژیکی صورت می‌گیرد که در نتیجه آن

غلظت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد و این پارامتر به‌عنوان یک نشان‌گر جهت ارزیابی تحمل به تنش خشکی معرفی شده است (Yanbao *et al.*, 2006). بنا به نظر Ghaderi *et al.* (2011)، کاهش کلروفیل در شرایط تنش خشکی به دو شکل مستقیم و غیرمستقیم ایجاد می‌شود. در روش مستقیم، تنش خشکی سبب تخریب کلروپلاست و کاهش در غلظت کلروفیل می‌شود و در شیوه غیرمستقیم، تنش سبب بسته‌شدن روزنه‌ها شده در نتیجه جذب دی‌اکسیدکربن برای فعالیت کلروپلاست کاهش می‌یابد. کاهش کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی نتیجه آسیب به کلروپلاست است که ناشی از فعالیت گونه‌های اکسیژن واکنش‌گر است (Smirnoff, 1998) و این کاهش به ژنوتیپ گیاه بستگی دارد (Colom & Vazzana, 2001). رادیکال‌های آزاد تولیدشده در شرایط تنش نقش به‌سزایی در تخریب و کاهش مقدار کلروفیل برگ دارند (Smirnoff, 1993).

بنا به گزارش Ghaderi *et al.* (2006) تنش خشکی میزان کلروفیل هر دو رقم تاک رشه و خوشناو را کاهش داد، اما کاهش غلظت کلروفیل در رقم رشه نسبت به رقم خوشناو کم‌تر بود که می‌تواند به دلیل کارایی فتوستز بهتر رقم رشه تحت شرایط تنش خشکی باشد. غلظت رنگیزه‌های فتوستزی در پایه GF677 نسبت به کادامن تحت تنش خشکی کاهش کمتری یافت که احتمالاً دلیل آن قابلیت بالاتر این پایه برای استفاده از CO<sub>2</sub> واردشده به برگ بوده که به‌نوبه خود ممکن است به افزایش کارایی یا میزان فتوستز در شرایط تنش منجر شود (Rezaee *et al.*, 2008).

میزان کاروتنوئیدها با مکانیسم‌های محافظت نوری در ارتباط است. کاروتنوئیدها علاوه بر نقش‌های ساختاری در فعالیت ضد اکسیدانی، جلوگیری از پراکسیداسیون لیپیدها و تثبیت غشا در کمپلکس برداشت و پراکنش نوری نیز نقش ضروری دارند (Munne-Bosch & Alegre, 2004). تنش

تنش خشکی شدید اثر بیش‌تری بر کاهش تعرق در پایه کادامن نسبت به GF677 داشت، به‌طوری‌که تعرق در تنش ۱/۶- مگاپاسکال در برگ‌های کادامن و GF677 به‌ترتیب ۶۱ و ۲۴ درصد کاهش یافت (شکل ۱-۲).

غلظت CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای به‌طور معنی‌داری ( $P \leq 0/01$ ) تحت تأثیر پایه، تنش خشکی و اثر متقابل تنش خشکی و پایه قرار گرفت (جدول ۳). تنش خشکی ۱/۶- مگاپاسکال باعث کاهش غیر معنی‌دار CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای در هر دو پایه شد، درحالی‌که در تنش ۱/۱- مگاپاسکال غلظت CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای به‌ویژه در کادامن کاهش قابل‌توجهی یافت (شکل ۱-۳). تحت تنش ۱/۶- مگاپاسکال غلظت CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای در پایه‌های کادامن و GF677 به‌ترتیب ۴۱ و ۲۴ درصد کاهش یافت (شکل ۱-۳).

هدایت روزنه‌ای به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر نوع پایه و تنش خشکی ( $P \leq 0/01$ )، و اثر متقابل پایه و تنش خشکی ( $P \leq 0/05$ ) قرار گرفت (جدول ۳). کاهش در هدایت روزنه‌ای برگ‌ها در پایه GF677 تا تنش ۱/۱- مگاپاسکال غیر معنی‌دار بود و در تنش ۱/۶- مگاپاسکال نسبت به شاهد ۲۵ درصد کاهش یافت (شکل ۴). هدایت روزنه‌ای برگ در پایه کادامن در تنش ۱/۱- مگاپاسکال به‌شدت کاهش یافت و در تنش ۱/۶- مگاپاسکال به میزان ۶۷ درصد کم‌تر از شرایط عدم تنش بود (شکل ۴).

محدودیت‌های روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای ایجادشده و با صدمه به مراکز واکنش فتوسیستم‌های I و II موجب می‌شود کارایی فتوستنتز به خطر افتد (Angelopoulos *et al.*, 1996). نسبت Fv/Fm برای اکثر گونه‌های گیاهی در شرایط معمولی محیطی حدود ۰/۸۳ می‌باشد و در شرایط تنش خشکی کاهش می‌یابد که نشان‌دهنده وجود پدیده ممانعت نوری است (Maxwell & Johnson, 2000).

### ۳.۵. صفات فتوستنتزی

میزان فتوستنتز به‌طور معنی‌داری ( $P \leq 0/01$ ) تحت تأثیر ژنوتیپ پایه، تنش خشکی و اثر متقابل نوع پایه و تنش خشکی قرار گرفت (جدول ۳). در شرایط عدم تنش تفاوت در میزان فتوستنتز دو پایه غیر معنی‌دار بود. تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی کاهش در میزان فتوستنتز پایه GF677 جزئی و غیر معنی‌دار بود، اما در پایه کادامن میزان فتوستنتز در تنش ۱/۱- مگاپاسکال به‌طور چشم‌گیری کاهش یافت. میزان فتوستنتز در پایه کادامن و GF677 در تنش ۱/۶- مگاپاسکال به‌ترتیب ۷۳ و ۱۵ درصد کاهش نشان داد (شکل ۱-۱).

تعرق برگ به‌طور معنی‌داری ( $P \leq 0/01$ ) تحت تأثیر نوع پایه، تنش خشکی و اثر متقابل پایه و تنش خشکی قرار گرفت (جدول ۳). تنش خشکی ۱/۶- مگاپاسکال باعث کاهش غیر معنی‌دار تعرق در هر دو پایه شد (شکل ۱-۲).

جدول ۳. نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر فتوستنتز، تعرق، CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای، هدایت روزنه‌ای، کارایی مصرف آب و

#### هدایت مزوفیلی در پایه‌های GF677 و کادامن

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات			
		فتوستنتز	تعرق	CO <sub>2</sub> زیر روزنه‌ای	هدایت روزنه‌ای
پایه	۱	۴۹/۴۷**	۱۱/۶۶**	۱۰۷۵۲/۶۶**	۰/۰۰۶۵**
تنش خشکی	۳	۱۶/۸۲**	۱۲/۰۵**	۱۰۲۹۶/۹۴**	۰/۰۰۳۵**
پایه × تنش خشکی	۳	۶/۴۰**	۱/۹۸**	۱۸۴۱/۰۰**	۰/۰۰۰۷*
خطای آزمایشی	۱۶	۱/۲۰	۰/۳۶۹	۳۳۹/۳۳	۰/۰۰۰۲
ضریب تغییرات (%)	-	۱۶/۳۱	۱۱/۲۶	۷/۱۸	۱۶/۹۷
کارایی مصرف آب					۴/۸۱
هدایت مزوفیلی					۰/۰۰۰۰۴۴**

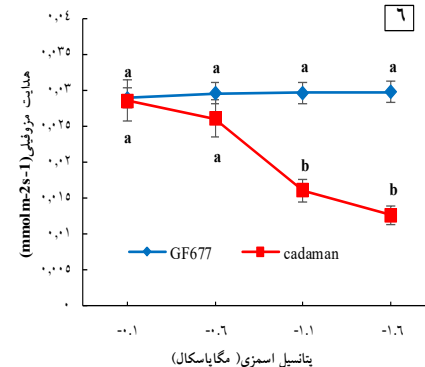
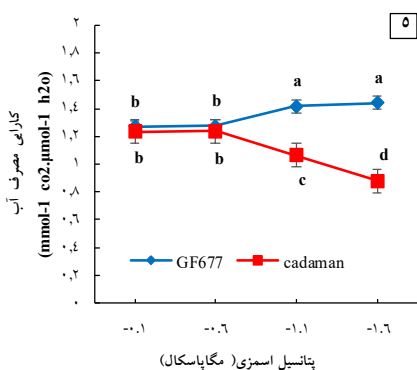
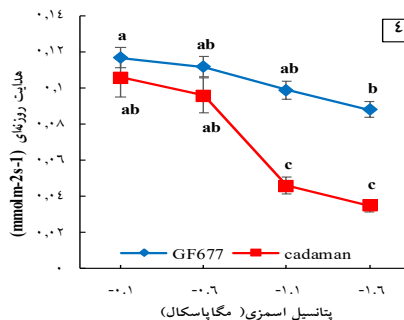
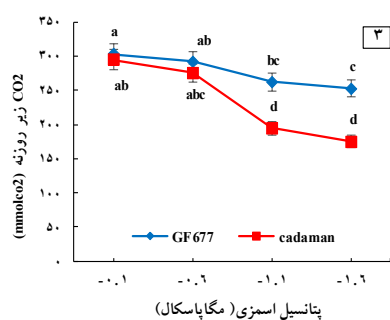
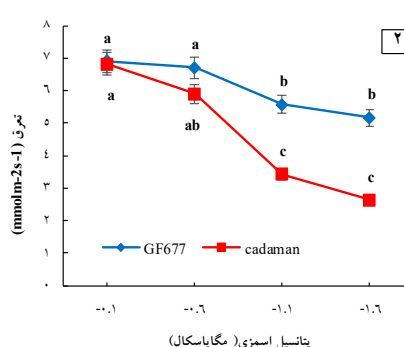
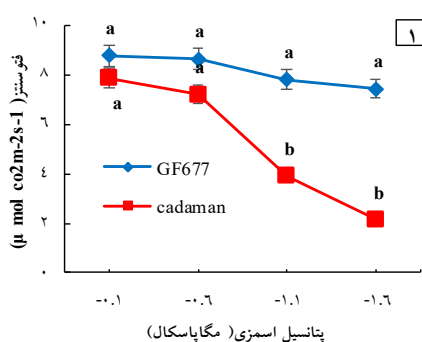
\* و \*\* به‌ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطح پنج و یک درصد.



بررسی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی پایه‌های هسته‌دار کادامن و GF677 به تنش خشکی

معنی‌داری ( $P \leq 0.01$ ) تحت تأثیر نوع پایه، تنش خشکی و اثر متقابل آن‌ها قرار گرفت (جدول ۳). هدایت مزوفیلی در پایه GF677 تحت تأثیر تنش خشکی تغییر معنی‌داری نداشت، اما در پایه کادامن تنش ۱/۱- مگاپاسکال باعث کاهش شدید هدایت مزوفیلی شد. هدایت مزوفیلی برگ پایه کادامن در تنش ۱/۶- مگاپاسکال نسبت به عدم تنش ۵۶ درصد کاهش یافت (جدول ۱-۶).

اثر تنش خشکی بر کارایی مصرف آب در سطح پنج درصد و اثر پایه و تأثیر متقابل پایه و تنش در سطح یک درصد معنی‌دار شد (جدول ۳). عکس‌العمل پایه‌ها نسبت به تنش خشکی کاملاً متفاوت بود. در مقایسه کارایی مصرف آب در شرایط عدم تنش و تنش ۱/۶- مگاپاسکال، کارایی مصرف آب در GF677 ۱۳ درصد افزایش ولی در کادامن ۲۸ درصد کاهش یافت (شکل ۵-۱).



شکل ۱. میزان فتوسنتز (۱)، تعرق (۲)، CO<sub>2</sub> زیر روزنه (۳)، هدایت روزنه‌ای (۴)، کارایی مصرف آب (۵) و هدایت مزوفیلی (۶) در دو پایه کادامن و GF677 تحت تأثیر سطوح مختلف تنش خشکی (حروف مشابه بیانگر عدم وجود اختلاف معنی‌دار در آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد می‌باشد).

GN22 دارای بالاترین میزان هدایت روزنه‌ای، فتوستتزی و کارایی مصرف آب بودند (Isaakidis et al., 2004). علت افزایش معنی‌دار کارایی مصرف آب طی تنش خشکی در پایه GF677 را می‌توان این‌گونه توجیه کرد که این پایه با وجود افزایش نسبی تعرق، فتوستتزی خود را کاهش قابل‌توجهی نداده است و لذا توانست کارایی مصرف آب خود در سطح بالاتری حفظ کند (Romero et al., 2004). درحالی‌که در پایه کادامن کاهش نسبی در تعرق در شرایط تنش خشکی همراه با کاهش شدید در فتوستتزی بود که در نهایت به کارایی پایین مصرف آب در این پایه در شرایط تنش خشکی شدید منجر شد. پایه‌های متحمل به خشکی در به حداقل رساندن اثرات کمبود آب با استفاده از بهبود کارایی جذب و انتقال آب، کنترل تبخیر و تعریق گیاهان از طریق سیگنال‌های شیمیایی و هیدرولیکی کمک می‌کنند. تحت تنش خشکی رقم سیب متحمل کوبین گوان کارایی مصرف آب بالاتری در مقایسه با رقم حساس ناگانوفوجی داشت (Shan et al., 2014).

در این پژوهش یک همبستگی منفی و معنی‌داری بین درصد نشت یونی با غلظت کلروفیل کل ( $P \leq 0/01$ ،  $r = -0/90$ ) و با میزان فتوستتزی ( $P \leq 0/01$ ،  $r = -0/86$ )، و یک همبستگی مثبت و معنی‌دار بین کلروفیل کل و فتوستتزی ( $P \leq 0/01$ ،  $r = 0/85$ ) مشاهده شد. در واقع هرچه قدر نشت یونی برگ‌ها افزایش پیدا کرد، غلظت کلروفیل و فتوستتزی نیز کاهش یافت. از طرفی کاهش در کلروفیل برگ در شرایط تنش خشکی منجر به کاهش فتوستتزی شد. کاهش فتوستتزی در پایه کادامن تحت تنش احتمالاً علاوه بر محدودیت‌های روزنه‌ای ناشی از محدودیت‌های غیر روزنه‌ای مانند کاهش در غلظت رنگیزه‌های فتوستتزی و عملکرد کواتومی فتوسیستم دو است. تنش خشکی ملایم فتوستتزی را به‌طور عمده از طریق عوامل قابل‌برگشت روزنه‌ای کاهش می‌دهد، اما در شرایط تنش شدیدتر یا در

از اولین عکس‌العمل‌های گیاهان به تنش خشکی بسته‌شدن روزنه‌ها و به‌دنبال آن کاهش هدایت روزنه‌ای برگ‌ها است که در نهایت منجر به کاهش فتوستتزی می‌شود (Farooq et al., 2009). واکنش گیاهان به تنش خشکی متفاوت است، برخی سریعاً واکنش نشان داده و روزنه‌های خود را می‌بندند، اما بعضی به‌صورت تدریجی واکنش نشان می‌دهند که تحت عنوان متحمل شناخته می‌شوند (Atkinson et al., 2000). اثر تنش آبی بر سه گونه‌ی بادام *Prunus dulcis lycioides* و *Prunus scoparia* نشان داد که افزایش تنش سبب کاهش پتانسیل آب برگ در هر سه گونه شده و فتوستتزی و هدایت روزنه‌ای را کاهش داد (Rouhi et al., 2007). درختان سیب رقم گیل‌گالا پیوندشده روی پایه متحمل *M. sieversii* دارای کلروفیل و نرخ فتوستتزی بالاتری تحت شرایط آبیاری و تنش خشکی نسبت به پایه حساس *M. hupehensis* بودند (Liu et al., 2012). به‌نظر می‌رسد یکی از اثرات پایه‌های متحمل به خشکی افزایش ظرفیت فتوستتزی در رقم پیوندک تحت تنش خشکی باشد.

روزنه‌ها نقش مهمی در تنظیم وضعیت آبی به‌وسیله کنترل تبخیر و تعرق ایفا می‌کنند. بسته‌شدن روزنه‌ها طی تنش خشکی ممکن است باعث افزایش کارایی مصرف آب شود مشروط بر این‌که میزان فتوستتزی را خیلی کاهش ندهد. پایه‌های متحمل به خشکی ممکن است تراکم روزنه‌ای کمتری در برگ‌های خود در مقایسه با پایه‌های حساس به خشکی داشته باشند (Seraa et al., 2013). میزان تلفات آب می‌تواند به‌وسیله محدودکردن تعرق از طریق تنظیم هدایت روزنه کاهش پیدا کند. تحت تنش خشکی پایه‌های حساس هدایت روزنه‌ای کمتری دارند که باعث کاهش نسبت جذب کربن فتوستتزی در مقایسه با پایه‌های متحمل می‌شوند (Seraa et al., 2013).

مقایسه شش پایه هیبرید هلو بادام و دو پایه وحشی بادام در شرایط تنش خشکی نشان داد که دو هیبرید GF677 و

در برگ‌های پایه کادامن شد، درحالی‌که پایه GF677 در تنش نسبتاً شدید ۱/۱- مگاپاسکال شروع به واکنش محسوس به خشکی نمود. نشت یونی بالاتر از ۵۰ درصد و کاهش ۴۱ درصدی محتوای نسبی آب در پایه کادامن در تنش ۱/۶- مگاپاسکال نشان داد که این پایه قادر به تحمل تنش خشکی شدید نیست. در هیچ‌کدام از دو پایه عملکرد کوانتومی فتوسیستم II در تنش خشکی ملایم تحت تأثیر قرار نگرفت و در پایه کادامن و GF677 به ترتیب تنش خشکی ۱/۱- و ۱/۶- مگاپاسکال تأثیر قابل‌توجهی بر فلورسانس کلروفیل داشت. کاهش در فتوستتز، تعرق،  $CO_2$  زیر روزنه- ای و هدایت روزنه‌ای در تنش خشکی شدید در پایه کادامن بسیار چشم‌گیرتر از GF677 بود. پایه GF677 علی‌رغم کاهش در تعرق، میزان فتوستتز خود را در شرایط تنش شدید چندان کاهش نداد، درحالی‌که در پایه کادامن کاهش نسبی در فتوستتز در تنش شدید به مراتب بیش‌تر از کاهش نسبی در تعرق و  $CO_2$  زیر روزنه‌ای بود که منجر به کاهش کارایی نسبی مصرف آب و هدایت مزوفیلی این پایه در تنش ۱/۶- مگاپاسکال در مقایسه با GF677 شد. به‌نظر می‌رسد در پایه حساس به خشکی کادامن در کنار محدودیت‌های روزنه‌ای کاهش شدید در فتوستتز تا حد زیادی ناشی از محدودیت‌های غیر روزنه‌ای مانند کاهش قابل‌توجه غلظت کلروفیل، کاروتنوئیدها، فلورسانس کلروفیل و آسیب به غشاءهای سلولی است. یافته‌های این پژوهش نشان داد که پایه GF677 تحمل بالاتری به تنش خشکی شدید نسبت به کادامن دارد.

#### ۵. تشکر و قدردانی

از معاونت پژوهشی دانشگاه بوعلی سینا به‌خاطر تأمین هزینه انجام این پژوهش در قالب رساله دکتری و همچنین از گروه علوم باغبانی دانشکده کشاورزی به‌خاطر همکاری در انجام این پژوهش، تشکر و قدردانی می‌گردد.

تنش‌های طولانی‌مدت، عوامل غیر روزنه‌ای نیز مزید بر علت می‌شوند (Smirnoff, 1993).

ژنوتیپ‌های که تحت تنش خشکی کارایی مصرف آب (نسبت فتوستتز به تعرق) بالاتری دارند برای تولید در مناطق خشک مناسب هستند. در واقع طی تنش ژنوتیپ‌های متحمل یا با کاهش تلفات آب و یا حفظ نرخ فتوستتز، کارایی مصرف آب خود را حفظ می‌کنند (Anjum et al., 2011). پایه‌های متحمل اثرات منفی ناشی از کم‌آبی را از طریق بهبود کارایی جذب و انتقال آب و کنترل تبخیر و تعرق گیاهان از طریق سیگنال‌های شیمیایی و هیدرولیکی محدود می‌کنند (Seraa et al., 2013). کارایی مصرف آب زیتون رقم لسینو تحت تنش خشکی بیش‌تر از رقم فرانتویو بود و تفاوت در کارایی مصرف آب بین ارقام هم‌زمان وابسته به تفاوت در هدایت روزنه‌ای و حداکثر میزان فتوستتز در این شرایط بود (Tognetti et al., 2002).

هدایت مزوفیلی که از تقسیم فتوستتز بر  $CO_2$  زیر روزنه‌ای به‌دست می‌آید در واقع بیانگر هدایت گاز  $CO_2$  در میان سلول‌های بافت مزوفیل است که به‌دنبال آن میزان فتوستتز افزایش می‌یابد (Carole, 2013). با توجه به نتایجی که از تجمع  $CO_2$  زیر روزنه در هر دو پایه مشاهده شد می‌توان عنوان نمود که کاهش هدایت مزوفیلی در شرایط تنش خشکی در پایه کادامن به‌طور عمده به‌دلیل کاهش شدت فتوستتز بود تا تغییر در غلظت  $CO_2$  زیر روزنه‌ای، درحالی‌که در پایه GF677 الگوی کاهش در میزان فتوستتز و  $CO_2$  زیر روزنه در شرایط تنش خشکی مشابه بود و همین به عدم تغییرات محسوس در هدایت مزوفیلی منجر شد (شکل ۱-۶).

#### ۴. نتیجه‌گیری

تنش خشکی ملایم ۰/۶- مگاپاسکال باعث کاهش قابل توجه محتوای نسبی آب و افزایش درصد نشت یونی

- of *Acta Physiologiae Plantarum*, 31,937-945.  
<https://doi.org/10.1007/s11738-009-0307-2>
- Ghaderi, N., Sioseh Mardeh, A., & Shahoei, S. S. (2006). A study of the effect of water stress on some physiological characteristics in two grape cultivars. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 37(1), 45-55. (In Persian)
- Ghaderi, N., Talaie, A. R., Ebadi, A., & Lessani, H. (2011). The physiological response of three Iranian grape cultivars to progressive drought stress. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 13, 601-610.
- Hasheminasab, H., Aliakbari, A., & Baniasadi, R. (2014). Optimizing the relative waterprotection (RWP) as novel approach for monitoring drought tolerance in Iranian pistachio cultivars using graphical analysis. *International Journal of Biosciences*, 4, 194-203.
- Isaakidis, A., Sotiropoulos, T., Almaliotis, D., Therios, I., & Stylianidis, D. (2004). Response to severe water stress of the almond (*Prunus amygdalus*) 'Ferragnès' grafted on eight rootstocks. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 32, 355-362.  
<https://doi.org/10.1080/01140671.2004.9514316>
- Jiménez, S., Dridi, J., Gutiérrez, D., Moret, D., Irigoyen, J. J., Moreno1, M. A., & Gogorcena, Y. (2013). Physiological, biochemical and molecular responses in four *Prunus* rootstocks submitted to drought stress. *Tree Physiology*, 33, 1061-1075.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt074>
- Joshi, S. C., Chandra, S., & Palni, L. M. S. (2007). Differences in photosynthetic characteristics and accumulation of osmoprotectants in saplings of evergreen plants grown inside and outside a glasshouse during the winter season. *Journal of Photosynthetic*, 45(4), 594-600.  
<https://doi.org/10.1007/s11099-007-0102-5>
- Khatab, M. M., & Shaban, A. E. (2011). Growth and productivity of pomegranate trees under different irrigation levels. III: leaf pigments, proline and mineral content. *Journal of Horticultural Science and Ornamental Plants*, 3(3), 265-269.
- Kiani, S. P., Maury, P., Sarrafi, A., & Grieu, P. (2008). QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Journal of Plant Science*, 175, 565-573.  
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2008.06.002>
- Kocheva, K., Lambrev, P., Georgiev, G., Goltsev, V., & Karabaliev, M. (2004). Evaluation of chlorophyll fluorescence and membrane injury in the leaves of barley cultivars under osmotic stress. *Journal of Bioelectrochemistry*, 63, 121-124.  
<https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2003.09.020>
- ۶. تعارض منافع**  
 هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان وجود ندارد.
- ۷. منابع**
- Angelopoulos, K., Dichio, B., & Xiloyannis, C. (1996). Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*, 47 (301), 1093-110.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/47.8.1093>
- Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6, 2026-2032.  
<https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>
- Atkinson, C. J., Policarpo, M., Webster, A. D., & Kingswell, G. (2000). Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. *Tree Physiology*, 20, 557-563.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/20.8.557>
- Barrs, H. D., & Weatherley, P. E. (1962). A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences*, 15 (3), 413-428. <https://doi.org/10.1071/BI9620413>
- Bertamini, M., Zulini, L., Muthuchelian, K., & Nedunchezian, N. (2006). Effect of water deficit on photosynthetic and other physiological responses in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling). *plants Photosynthetic*, 44(1), 151-154.  
<https://doi.org/10.1007/s11099-005-0173-0>
- Boughalleb, F., & Hajlaoui, H. (2011). Physiological and anatomical changes induced by drought in two olive cultivars (cv Zalmati and Chemlali). *Journal of Acta Physiologia Plantarum*, 33, 53-65.  
<https://doi.org/10.1007/s11738-010-0516-8>
- Carole, L. B. (2013). Abiotic stress-plant responses and applications in agriculture. *Water Use and Drought Response in Cultivated and Wild Apples*, pp, 249-275.
- Colom, M. R., & Vazzana, C. (2001). Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula* Photosynthesis and water relations. *Journal of Plant Growth Regulation*, 34, 195-20S2.  
<https://doi.org/10.1023/A:1013392421117>
- Farooq, M., Wahid, A., & Lee, D.J. (2009). Exogenously applied polyamines increase drought tolerance of rice by improving leaf water status, photosynthesis and membrane properties. *Journal*

- Liu, B., Li, M., Cheg, L., Liang, D., Zou, Y., & Ma, F. (2012). Influence of rootstock on antioxidant system in leaves and roots of young apple trees in response to drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 67, 247-256. <https://doi.org/10.1007/s10725-012-9683-5>
- Lutts, S., Kinet, J., & Bouharmont, J. (1995). Changes in plant response to NaCl during development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties differing in salinity resistance. *Journal of Experimental Botany*, 46(12), 1843-1852. <https://doi.org/10.1093/jxb/46.12.1843>
- Mashayekhi, M., Habibi, F. & Amiri, E. (2014). Mechanism of drought stress tolerance of GF677 rootstock (peach and almond hybrid) under in vitro condition. *Journal of Crops Improvement*, 16, 707-716. <https://doi.org/10.22059/jci.2014.53269>
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Munne-Bosch, S., & Alegre, L. (2004). Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Journal of Functional Plant Biology*, 31, 203-216. <https://doi.org/10.1071/FP03236>
- Nawaz, F., Ahmad, R. W., Araich, E. A., Naeem, M. S., & Shabbir, R. N. (2012). Nutrient uptake, physiological responses, and yield attributes of wheat (*Triticum aestivum* L.) exposed to early and late drought stress. *Journal of plant nutrition*, 35(6), 961-974. <https://doi.org/10.1080/01904167.2012.663637>
- Percival, G.C., & Henderson, A. (2003). An assessment of freezing tolerance of urban trees using chlorophyll fluorescence. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 78, 254-60. <https://doi.org/10.1080/14620316.2003.11511614>
- Porra, R. J. (2002). The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophylls a and b. *Journal of Photosynthesis Research*, 73(1-3), 149-156. <https://doi.org/10.1023/A:1020470224740>
- Premachandra, G. S., Saneoka, H., Kanaya, M., & Ogata, S. (1991). Cell membrane stability and leaf surface wax content as affected by increasing water deficits in maize. *Journal Express of Botanical*, 42, 167-171. <https://doi.org/10.1093/jxb/42.2.167>
- Ramanjulus, S., Sreenivasulu, N., & Sudhakar, C. (1998). Effect of water stress on photosynthesis in two mulberry genotypes with different drought tolerance. *Journal of Photosynthetic*, 35, 279-283. <https://doi.org/10.1023/A:1006979327921>
- Ranjbar, A., Imani, A., Piri Piraivt lou, S., & Abdoosi, V. (2019). Effects of Drought Stress on Almond Cultivar's Responses Grafted on Different Rootstocks. *Journal of Nuts*, 10, 9-24. <https://doi.org/10.22034/jon.2019.664206>
- Rezaee, T., Gholami, M., Eeshadi, A., & Mosaddeghi, M. R. (2008). The effect of water deficit stress on some growth and physiological characteristics of five grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Agricultural Research*, 7(4), 199-210. (In Persian).
- Romero, P., Navarro, J. M., Garcia, F., & Ordaz, P. B. (2004). Effects of regulated deficit irrigation during the pre-harvest period on gas exchange, leaf development and crop yield of mature almond trees. *Tree Physiology*, 24, 303-312. DOI: 10.1093/treephys/24.3.303
- Rouhi, V., Samson, R., Lemeur, R., & Van Damme, P. (2007). Photosynthetic Gas Exchange Characteristics in Three Different Almond Species during Drought Stress and Subsequent Recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 59, 117-129. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.10.001>
- Sayar, R., Khemira, H., Kameli, A., & Mosbahi, M. (2008). Physiological tests as predictive appreciation for drought tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Journal of Agronomy Resorse*, 6(1), 79-90.
- Seraa, I., Strever, A., Myburgh, P. A., & Deloire, A. (2013). the interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 20, 1-14. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12054>
- Shan, W., Liang, D., & Ma, F. (2014). Leaf micromorphology and suger may contribute to differences in drought tolerance for two apple cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 80, 249-258. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.04.012>
- Shao, H. B., Chu, L.Y., Lu, Z. H., & Kang, C.M. (2008). Main antioxidants and redox signaling in higher plant cells. *Internationa Journal of Biology Sciences*, 44, 12-18.
- Smirnoff, N. (1998). Plant resistance to environmental stress. *Journal of Current Opinion Biotechnology*, 9, 214-219. [https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(98\)80118-3](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(98)80118-3)
- Smirnoff, N. (1993). The role active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *Journal of New Phytologist*, 125, 27-28. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb03863.x>
- Solari, L. I., Johnson, S., & Dejong, T. M. (2006). Relationship of water status to vegetative growth and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks. *Tree Physiology*, 26, 1333-1341. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.10.1333>

- Tognetti, R., Costagli, G., Minnocci, A., & Gucci, R. (2002). Stomatal behaviour and water use efficiency in two cultivars of *Olea europaea* L. *International Journal of Medical Sciences*, 132, 90-97.
- Turner, J., Tanino, K., & Stushnoff, C. (1993). Evaluation of low temperature hardiness of strawberry plants under field and controlled conditions. *Canadian Journal of Plant Science*, 73(4), 1123-1125. <https://doi.org/10.4141/cjps93-151>
- Wang, Sh., Liang, D., Li, Ch., Hao, Y., Ma, F., & Shu, H. (2012). Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks. *Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 51, 81-89. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.10.014>
- Waraich, E. A., Ahmad, R., & Ashra, F. M. Y. (2011). Role of mineral nutrition in alleviation of drought stress in plants. *Australian Journal of Crop Science*, 5(6), 764
- Yanbao, L., Chunying, Y., & Chunyang, L. (2006). Differences in some morphological, physiological and biochemical responses to drought stress in two contrasting population of *Populus przewalskii*. *Journal of Physiologia Plantarum*, 127, 182-191. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00638>
- Zrig, A., Tounekti, T., Vadel, A., Ben Mohamed, H., Valero, D., Serrano, M., Chtara, C., & Khemira, H. (2011). Possible involvement of polyphenols and polyamines in salt tolerance of almond rootstocks. *Plant Physiology and Biochemistry*, 49, 1313-1322. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2011.08.009>