

## غربال گری برخی پایه‌های هیبرید انتخابی سیب برای تحمل به تنش خشکی بر اساس صفات مرتبط با فتوسنتز

داریوش آتشکار<sup>۱</sup>، احمد ارشادی<sup>۲\*</sup>، مهدی طاهری<sup>۳</sup> و حمید عبدالهی<sup>۴</sup>

۱ و ۲. دانشجوی سابق دکتری و دانشیار علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

۳. استادیار، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان زنجان، ایران

۴. دانشیار، مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۵/۲۱ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۱۰/۱۱)

### چکیده

به منظور ارزیابی تحمل به خشکی برخی پایه‌های هیبرید سیب، آزمایشی گلدانی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با ۱۱ ژنوتیپ حاصل از برنامه اصلاح پایه‌های سیب شامل AR1 تا AR11 به همراه پایه MM111 به عنوان شاهد متحمل در دو تیمار آبیاری ۴۰ و ۸۰ درصد ظرفیت زراعی اجرا شد. در این پژوهش فاکتورهای فیزیولوژیکی شامل: فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق، CO<sub>2</sub> زیرروزنه، کارایی مصرف آب، هدایت مزوفیلی، محتوی نسبی آب برگ، دمای سطح برگ و دمای بخش درونی تاج اندازه‌گیری شد. به طور کلی ژنوتیپ پایه‌های مورد مطالعه به لحاظ خصوصیات فیزیولوژیکی تفاوت معنی‌داری در سطح ۱٪ از خود نشان دادند. تحت تأثیر تنش خشکی، پارامترهای فیزیولوژیکی کاهش یافت و میزان کاهش آن در ژنوتیپ پایه‌های مختلف متفاوت بود. اگرچه ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR4، AR5 و AR7 در شرایط آبیاری بدون تنش، دارای بیشترین تبادلات روزنه‌ای و فتوسنتز بودند؛ ولی کمترین کاهش در تبادلات روزنه‌ای و فتوسنتز تحت تنش خشکی در ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR4، AR8، AR11 و بیشترین عکس‌العمل منفی به تنش در ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR6، AR7 و AR9 مشاهده شد که به عنوان دو گروه ژنوتیپ‌های متحمل و حساس به تنش خشکی، می‌توانند در بررسی‌های بعدی مورد توجه قرار گیرند. محتوی نسبی آب برگ در ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی، علی‌رغم داشتن تعرق بیشتر، به میزان کمتری کاهش یافت و همین امر میزان آماس برگ‌ها و شاخص‌های فتوسنتزی آن‌ها را بهبود داد. احتمالاً این ژنوتیپ‌ها با سیستم ریشه‌ای ویژه، توانایی جذب بیشتر آب از خاک را داشته و یا با تجمع اسمولیت‌های درون سلولی، قدرت جذب و نگهداری آب بیشتری دارند.

واژه‌های کلیدی: تبادل روزنه‌ای، تعرق، فتوسنتز، کارایی مصرف آب، کم‌آبی.

## Screening for drought tolerance in some hybrid apple rootstocks based on photosynthesis characteristics

Dariush Atashkar<sup>1</sup>, Ahmad Ershadi<sup>2\*</sup>, Mehdi Taheri<sup>3</sup> and Hamid Abdollahi<sup>4</sup>

1, 2. Former Ph.D. Student and Associated professor of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, University of Bu-Ali Sina, Hamedan, Iran

3. Assistant Professor, Zanjan Agricultural and natural resources research Center, Agricultural, Research, Education and Extension Organization, Iran

4. Associate Professor, Horticultural Science Research Institute, Agricultural, Research, Education and Extension Organization, Karaj, Iran

(Received: Aug. 12, 2017 - Accepted: Jan. 1, 2018)

### ABSTRACT

In order to evaluate the drought tolerance of some hybrid apple rootstocks, an experiment was conducted in a randomized complete block design with 11 genotypes from apple rootstock breeding program, AR1 to AR11, with MM111, as tolerant control, under two irrigation treatments of 40 and 80% field capacity. In this experiment, physiological parameters including photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, sub-stomatal CO<sub>2</sub>, water use efficiency, mesophyll conductance, leaf relative water content (RWC), leaf surface temperature, and internal temperature of the crown were measured. Generally, the studied genotypes showed significant differences in physiological characteristics at 1% level. Drought stress reduced the physiological parameters and its reduction varied among different genotypes. Genotypes AR3, AR4, AR5 and AR7 had the highest stomatal conductance and photosynthesis rate under normal irrigation (control), however, AR1, AR4, AR8, AR11 showed the least and AR3, AR6, AR7, AR9 revealed the most decrease in stomatal conductance and photosynthesis rate under drought stress which may be considered as drought tolerant and drought susceptible groups of genotypes for further studies. Despite higher transpiration of drought tolerant genotypes, they maintained their leaf relative water content under drought stress which, in turn resulted in retaining their leaf turgor pressure and photosynthesis parameters. These genotypes had more ability to absorb or keep water probably due to their special root system or higher osmolites accumulation in their cells.

**Keywords:** Stomatal conductance, transpiration, photosynthesis, water use efficiency, water shortage.

\* Corresponding author E-mail: Ershadi@basu.ac.ir

### مقدمه

جهت استفاده بهینه از منابع ارزشمند آب و خاک، احداث باغات متراکم و نیمه‌متراکم با استفاده از پایه‌های رویشی سیب، امری کاملاً ضروری برای کشور ایران است (Atashkar *et al.*, 2015). با توجه به شرایط خاک‌های عمدتاً آهکی و خشک مناطق پرورش سیب در ایران، استفاده از پایه‌های رویشی خارجی که در شرایط ویژه‌ای اصلاح و سلکسیون شده‌اند، در برخی مواقع مشکلاتی را به‌همراه خواهد داشت؛ لذا استفاده از ژنوتیپ‌های پاکوتاه بومی و یا نتاج حاصل از آن‌ها، می‌تواند سازگاری بهتری با این مناطق داشته باشد (Atashkar *et al.*, 2015). از معیارهای اصلی در اصلاح پایه‌های رویشی سیب، بهبود ویژگی‌های خزانه‌ای، باغی و تحمل به تنش‌های زنده و غیرزنده است (William, 1999; Jakubowski *et al.*, 1998) و بهترین استراتژی در خصوص خاک‌های خشک و آهکی استفاده از پایه‌های متحمل از جمله M1، M7، M13 و MM111 است (Tony, 2002). شناخت مکانیسم‌های مقاومت برای گزینش پایه‌های سیب متحمل به تنش خشکی اهمیت فراوانی دارد (Jie *et al.*, 2010). زیرا پایه‌های متحمل می‌توانند تحمل به تنش خشکی را به رقم پیوندک انتقال دهند (Fernandez *et al.*, 1997; Liu *et al.*, 2012). تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزنده است که گیاهان در طول دوران رشد و نمو با آن مواجهه می‌شوند (Shan *et al.*, 2014). کمبود آب، فاکتور عمده محدودکننده توسعه باغات به‌شمار می‌رود، در باغات متراکم سیب، با توجه به افزایش تراکم و عملکرد در واحد سطح، درختان ممکن است بیشتر دچار تنش خشکی شوند (Jones, 2004). تنش خشکی به‌واسطه کاهش فرایند فتوسنتز، کاهش سطح برگ و سبزینه آن و در نهایت کاهش تولید ماده خشک، عملکرد گیاه را به‌شدت کاهش می‌دهد (Wahid *et al.*, 2005). بررسی پاسخ گیاهان به تنش خشکی، با استفاده از شاخص‌های فیزیولوژیکی، در بسیاری از تحقیقات به اثبات رسیده است (Sircelj *et al.*, 2007). مقدار نسبی آب برگ، پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای، میزان تعرق و درجه حرارت تاج

ویژگی‌های مهمی هستند که تحت تأثیر روابط آبی قرار می‌گیرند. قراردادن مداوم گیاهان در معرض تنش خشکی باعث کاهش پتانسیل آب برگ، کاهش محتوی نسبی آب برگ، کاهش میزان تعرق و افزایش دمای برگ خواهد شد و کاهش مبادلات روزنه‌ای در زمان صرفه‌جویی آب برگ در گیاهان تحت تنش، باعث افزایش دمای برگ می‌شود (Siddique *et al.*, 2001). واژه مقاومت به تنش خشکی، اغلب با کارایی مصرف آب در گیاه اشتباه می‌شود، زیرا مقاومت به خشکی با جلوگیری از ایجاد تنش خشکی (حفظ رطوبت داخلی گیاه) و یا تحمل به خشکی (قابلیت زنده‌مانی در برابر تنش) تعیین می‌شود و بیانگر توانایی تولید محصول در یک ژنوتیپ در شرایط تنش خشکی نسبت به ژنوتیپ دیگر است. کارایی مصرف آب، تحت عنوان میزان فتوسنتز نسبت به آب ازدست‌رفته به‌صورت تعرق از طریق برگ تعبیر می‌شود. کارایی مصرف آب به تعداد و ویژگی‌های روزنه و کارایی آن‌ها، ارتباط مستقیم دارد. در گیاهان مقاوم به تنش خشکی، مقاومت الزاماً با کاهش تولید محصول همراه نیست، در صورتی‌که در کارایی مصرف آب، کاهش تعرق به‌واسطه بسته‌شدن روزنه‌ها، اغلب با کاهش فتوسنتز و کاهش پتانسیل محصول به‌خصوص در گیاهان C3 همراه است (Blum, 2005). داشتن ریشه‌های عمیق، تعداد و تراکم کرک‌ها در برگ، علاوه بر تأثیر بر کارایی مصرف آب، با میزان مقاومت به تنش خشکی گیاه نیز مرتبط است. تحت شرایط تنش خشکی، گیاهانی که کارایی مصرف آب بیشتری داشته باشند، متحمل‌تر هستند (Monclus *et al.*, 2006). کاهش هدایت روزنه‌ای به‌دلیل بسته‌شدن روزنه‌ها، به‌عنوان یک مکانیسم تحمل به خشکی، مانع از دست‌رفتن آب در گیاه می‌شود، این واکنش اگرچه باعث صرفه‌جویی در مصرف آب گیاه می‌شود ولی هم‌زمان باعث کاهش فتوسنتز و درنهایت کاهش تولید ماده خشک گیاه می‌شود (Blum, 2005). تنش خشکی باعث ایجاد تغییراتی در رنگ‌دانه‌ها و ترکیبات آن‌ها می‌شود (Anjum *et al.*, 2003). آزمایش‌های زیادی نشان داده‌اند که بستن روزنه‌ها در واکنش به کاهش پتانسیل آب خاک اتفاق می‌افتد و بیانگر این

پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری موسسه تحقیقات علوم باغبانی انجام گرفت. در این آزمایش از ۱۱ ژنوتیپ پایه هیبرید سیب شامل: AR1 تا AR11 و پایه رویشی MM111 به‌عنوان شاهد متحمل استفاده شد (جدول ۱). برای این منظور در دی‌ماه، قلمه‌هایی به‌طول ۲۵ سانتی‌متر از این پایه‌ها تهیه و پس از تیمار با هورمون IBA با غلظت ۳۰۰۰ قسمت در میلیون، در بستر پرلیت مجهز به پاگرم با دمای بستر ۲۱ درجه سانتی‌گراد ریشه‌دار شدند. قلمه‌های ریشه‌دار شده ۴۵ روز بعد به گلدان‌هایی با قطر دهانه ۳۰ سانتی‌متر حاوی بستر کاشت (خاک‌برگ، خاک، ماسه‌بادی و پیت‌ماس به نسبت ۱:۱:۱) انتقال یافت. پس از سه ماه رشد در شرایط نرمال، اعمال تنش خشکی روی گیاهان با دو تیمار ۴۰٪ (تنش شدید) و ۸۰٪ ظرفیت مزرعه (عدم تنش) شروع شد (Hosseini et al., 2014). بدین‌صورت که ابتدا در آزمایشگاه تحقیقات خاک و آب، درصد رطوبت خاک در شرایط ظرفیت مزرعه تعیین شده و وزن گلدان‌ها در شرایط ظرفیت مزرعه با توجه به وزن بافت خاک آنها مشخص شد. با محاسبه مقدار وزنی آب گلدان‌ها در شرایط ۴۰ و ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه، تیمارهای رطوبتی طراحی و وزن کل گلدان‌ها در هر یک از این تیمارها با ملاحظه وزن گلدان و نهال داخل آن تعیین شد. گلدان‌ها به‌صورت منظم توزین شده و منطبق با کاهش وزن آنها، مقدار آب لازم اضافه گردید تا محتوی آب در خاک گلدان‌ها در تیمارهای مختلف ثابت باقی بماند.

این پژوهش به‌مدت دو ماه انجام شد در طول مدت انجام این آزمایش، صفات فیزیولوژیکی فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق، فتوسنتز،  $CO_2$  زیر روزنه‌ای، کارایی مصرف آب، هدایت مزوفیلی (MC)، دمای سطح برگ، دمای درون تاج و محتوی نسبی آب برگ مطالعه و اندازه‌گیری‌های لازم انجام شد. فتوسنتز (A) بر حسب (میکرومول  $CO_2$  بر مترمربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای ( $g_s$ ) (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه)، تعرق (E) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه)،  $CO_2$  زیرروزنه‌ای (میلی‌مول) و دمای سطح برگ با استفاده از دستگاه فتوسنتز متر مدل LCI شرکت UK-ABC) در روزهای آفتابی (از ساعت ۱۰ تا ۱۲) اندازه‌گیری و محاسبه شد.

است که روزنه‌ها به علامت‌های شیمیایی مانند آبسزیک‌اسید تولیدشده توسط ریشه‌های تنش‌دیده پاسخ می‌دهند (Morgan, 1991). نتایج تحقیقات نشان داده است که با افزایش تنش خشکی، محتوی نسبی آب برگ، شاخص سبزی‌نگی و پایداری غشاء در پایه‌های رویشی M9 کاهش یافت (Bolat et al., 2014). بررسی مقاومت به تنش خشکی در سه پایه سیب نشان داد که پایه M9 EMLLA متحمل، پایه MM111 دارای تحمل متوسط و پایه مارک حساس به خشکی بود (Fernandez, 1997). مطالعه شاخص‌های فیزیولوژیکی در ۹ پایه رویشی سیب تحت تنش خشکی نشان داد که پایه‌های پررشد، دارای تبادلات روزنه‌ای بیشتری نسبت به پایه‌های پاکوتاه‌کننده بوده و با ادامه روند تنش، تبادل روزنه‌ای و پتانسیل آب برگ در تمام پایه‌ها به‌شدت کاهش یافت (Atkinson et al., 2000). مطالعه درختان دوساله سیب رقم "گیل‌گالا" پیوندشده بر روی دو گونه *Malus sieversii* و *Malus hupehensis* تحت تنش خشکی نشان داد که نسبت رشد، فتوسنتز، بیوماس کل، سطح برگ، میزان کلروفیل، محتوی نسبی آب برگ و کارایی مصرف آب در نهال‌های سیب پیوندشده بر روی پایه *Malus sieversii* بیشتر از گونه دیگر بود (Liu et al., 2012). نتایج حاصل از مطالعه پایه‌های سیب بومی ایران و تعدادی از پایه‌های رویشی تجارتهی تحت تنش خشکی با استفاده از شاخص‌های فیزیولوژیکی نشان داد که پایه بومی گمی‌آلماسی نسبت به سایر پایه‌ها نسبت به تنش خشکی مقاوم‌تر است (Alizadeh et al., 2011). این پژوهش در راستای برنامه اصلاح پایه‌های رویشی سیب در ایران و به‌منظور بررسی میزان مقاومت به خشکی تعدادی از نتایج امیدبخش حاصل از این برنامه انجام گرفت.

## مواد و روش‌ها

به‌منظور غربال‌گری تعدادی از پایه‌های هیبرید سیب حاصل از برنامه اصلاح پایه‌های رویشی سیب در ایران (Atashkar et al., 2015) و انتخاب پایه یا پایه‌های مقاوم یا متحمل به تنش خشکی، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار بر روی گیاهان گلدانی یک‌ساله در گلخانه و آزمایشگاه

جدول ۱. ژنوتیپ پایه‌های سیب مورد مطالعه و والدین آن‌ها

Rootstock genotype	Parents	Pedigree
AR1	AZ <sub>OP</sub>	open pollination of Azayesh genotype obtained from
AR2	AZ <sub>OP</sub>	open pollination of Azayesh genotype obtained from
AR3	M9 <sub>OP</sub>	open pollination of M9 rootstock obtained from
AR4	M9 <sub>OP</sub>	open pollination of M9 rootstock obtained from
AR5	AZ*M <sub>9</sub>	hybrid between Azayesh genotype and M9
AR6	AZ*M <sub>9</sub>	hybrid between Azayesh genotype and M9
AR7	AZ*B <sub>9</sub>	hybrid between Azayesh genotype and B9
AR8	AZ*B <sub>9</sub>	hybrid between Azayesh genotype and B9
AR9	AZ*M <sub>27</sub>	hybrid between Azayesh genotype and M27
AR10	AZ*M <sub>27</sub>	hybrid between Azayesh genotype and M27
AR11	Morabaei*M <sub>9</sub>	hybrid between Morabae genotype and M9
MM111	Northrn spy*Merton <sub>793</sub>	hybrid between Northrn spy and Merton793

AR5 و MM111 دارای بیشترین و ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR2، AR6 و AR7 دارای کمترین هدایت روزنه‌ای و تعرق بودند (نمودار A، B-1). اولین و مشهودترین واکنش نسبت به تنش خشکی بستن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای برگ و تعرق در بین پایه‌های مختلف بود؛ اما بعضی از ژنوتیپ پایه‌ها شامل AR1، AR8 و AR11 در شرایط تنش خشکی نیز روزنه‌های برگ خود را نسبتاً باز نگه داشتند و هدایت روزنه‌ای آن‌ها به ترتیب ۸/۲۷، ۴۲/۲۱ و ۶۲/۹۵- درصد و تعرق آن‌ها ۷/۳۶، ۴۴/۶۳ و ۴۳/۸۲- نسبت به تیمار آبیاری شاهد کاهش یافت؛ در حالی که بعضی ژنوتیپ‌ها شامل AR3، AR5 و AR9 روزنه‌های خود را در شرایط تنش خشکی به میزان بیشتری بسته و بیشترین کاهش در هدایت روزنه‌ای (به ترتیب ۹۰/۵۱، ۸۱/۳۱ و ۹۲/۷۶- درصد) نسبت به شرایط عدم تنش خشکی داشتند (جدول ۳). تنش خشکی موجب کاهش تبادلات گازی شد. در شرایط کمبود آب، پایه‌های سیب جهت کاهش هدرروی آب از راه تعرق، روزنه‌های خود را بسته و هدایت روزنه‌ای برگ را کاهش می‌دهند. این موضوع ورود CO<sub>2</sub> به درون برگ را محدود ساخته و فتوسنتز را کاهش می‌دهد (Chaves *et al.*, 2009). نحوه واکنش پایه‌های مختلف به کاهش پتانسیل آب برگ متفاوت است بعضی از آن‌ها با منفی‌شدن پتانسیل آب برگ واکنش سریعی نشان داده و روزنه‌های خود را می‌بندند؛ اما بعضی دیگر به‌طور تدریجی و به آهستگی واکنش نشان می‌دهند که تحت عنوان متحمل شناخته می‌شوند (Atkinson *et al.*, 2000).

کارایی مصرف آب با تقسیم فتوسنتز بر تعرق (A/E)، هدایت مزوفیلی (MC) از تقسیم مقدار فتوسنتز بر میزان CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای به دست آمد (Bassett, 2013). دمای درون تاج با استفاده از دماسنج فرورسرخ مدل 830-T1 با فاصله ۵۰ سانتی‌متری از سطح برگ و با قطر میدان اندازه‌گیری ۶۶ میلی‌متر اندازه‌گیری شد. محتوی نسبی آب برگ به روش Korkmaz *et al.* (2010) سنجیده شد. در پایان آزمایش، داده‌های ثبت‌شده مرتب و با نرم‌افزار SAS (9.1) تجزیه واریانس شدند. برای رسم نمودارها، از نرم‌افزار EXCEL استفاده شد و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ انجام گرفت.

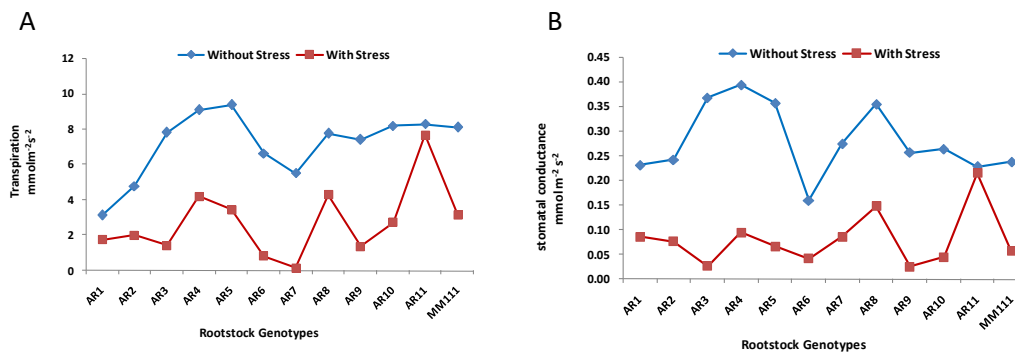
## نتایج و بحث

### صفات فیزیولوژیکی

بر اساس نتایج به دست آمده، صفات فیزیولوژیکی شامل: فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، تعرق، CO<sub>2</sub> زیرروزنه، کارایی مصرف آب، هدایت مزوفیلی، محتوی نسبی آب برگ، دمای بخش درونی تاج و دمای سطح برگ در ژنوتیپ‌های مورد پژوهش تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت. همچنین اثر متقابل ژنوتیپ پایه و تنش خشکی بر کلیه صفات به جز CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای، کارایی مصرف آب و دمای تاج در سطح ۱٪ معنی‌دار شد (جدول ۲).

### هدایت روزنه‌ای و تعرق

در شرایط آبیاری شاهد ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR4،



نمودار ۱. مقایسه تعرق (A)، هدایت روزنه‌ای (B) ژنوتیپ پایه‌های مختلف سیب در شرایط آبیاری شاهد و تنش خشکی  
Figure 1. Comparison of transpiration (A), stomatal conductance (B) in different apple rootstock genotypes under control and drought stress conditions

### دی‌اکسیدکربن زیر روزنه‌ای

دی‌اکسیدکربن زیر روزنه‌ای بیانگر تبادل گاز CO<sub>2</sub> از طریق روزنه‌ها و میزان هضم آن توسط آنزیم روبیسکو است که به‌عنوان یک شاخص فیزیولوژیکی تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد. در شرایط آبیاری شاهد ژنوتیپ‌های AR1، AR2، AR3، AR4 بیشترین و ژنوتیپ‌های AR6، AR7، AR11 و MM111 کمترین تجمع CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای را داشتند (نمودار B-۲). تنش خشکی باعث کاهش CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای نسبت به تیمار آبیاری شاهد گردید. در این شرایط، ژنوتیپ‌های AR1، AR7، AR8 و AR11 کمترین کاهش و ژنوتیپ‌های AR2، AR3، AR4 و AR9 بیشترین کاهش در تجمع CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای را نشان دادند (جدول ۳). از دلایل افزایش CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای در ژنوتیپ پایه‌های مانند AR1، AR8 و AR11 در شرایط تنش خشکی می‌تواند باز بودن روزنه‌ها و افزایش هدایت روزنه‌ای آن‌ها باشد (Carole *et al.*, 2013)، اما در ژنوتیپ AR7، تجمع CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای تحت شرایط تنش خشکی می‌تواند به‌دلیل کاهش فتوسنتز ناشی از آسیب به ساختارهای فتوسنتزکننده باشد زیرا این پایه دارای حداقل فتوسنتز، هدایت مزوفیلی و عدم مصرف CO<sub>2</sub> در شرایط تنش خشکی بود (نمودار A-۲). مطالعه دو رقم سیب جوناگلد و الستار بر روی پایه رویشی M9 سیب تحت تنش خشکی نشان داد که تنش خشکی به‌واسطه بسته‌شدن روزنه‌ها باعث کاهش هدایت روزنه‌ای، تعرق، CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای و درنهایت فتوسنتز شد (Sircelj *et al.*, 2007).

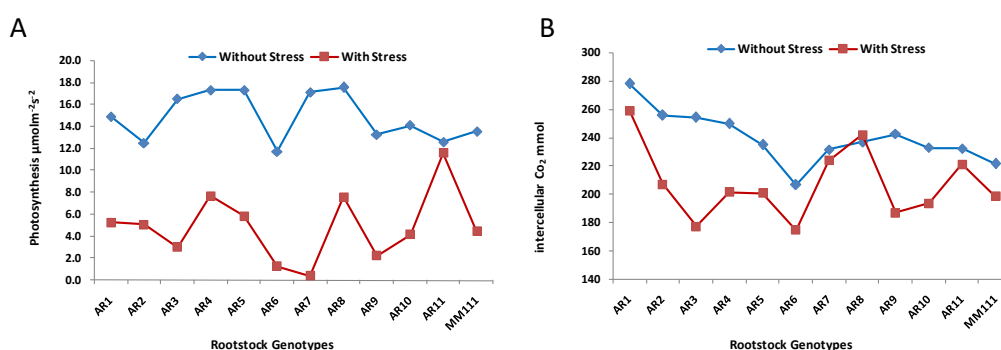
### فتوسنتز

میزان فتوسنتز به‌عنوان نتیجه نهایی فعالیت فیزیولوژیکی برگ‌ها تحت تأثیر خصوصیات ژنتیکی گیاه و تنش خشکی قرار گرفت. ژنوتیپ پایه‌های مورد مطالعه، میزان فتوسنتز متفاوتی داشتند، به‌طوری‌که در شرایط آبیاری شاهد ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR4، AR5، AR11 و MM111 بیشترین و ژنوتیپ پایه‌های AR2، AR6، AR10 و AR11 کمترین میزان فتوسنتز را نشان دادند. تنش خشکی در تمامی ژنوتیپ پایه‌های مورد مطالعه باعث کاهش فتوسنتز گردید (نمودار A-۲). در شرایط تنش خشکی، ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR4، AR8 و AR11 کمترین کاهش در فتوسنتز (۸/۲۷٪، ۵۶/۸۷٪، ۵۵/۷۰٪ و ۶۴/۵۶٪- درصد کمتر از تیمار آبیاری شاهد) را نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها داشتند که می‌تواند به‌دلیل باز نگه‌داشتن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی، افزایش تبادلات گازی و درنهایت افزایش فتوسنتز باشد؛ اما ژنوتیپ‌های AR3، AR6، AR7 و AR9 بیشترین کاهش فتوسنتز (۸۳/۲۱٪، ۹۷/۶۵٪، ۸۹/۱۷٪ و ۸۱/۸۶٪- درصد کمتر از شرایط آبیاری شاهد) نشان دادند (جدول ۳). تأثیر تنش خشکی بر سبب رقم گالا پیوندشده روی سه پایه رویشی سیب شامل MM111، M9 EMLLA و مارک نشان داد که تحت تأثیر تنش خشکی تبادلات روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز نسبت به تیمار آبیاری شاهد کاهش یافت، اما این کاهش در پایه M9 EMLLA کمتر و در پایه مارک بیشتر بود (Fernandez *et al.*, 1997).

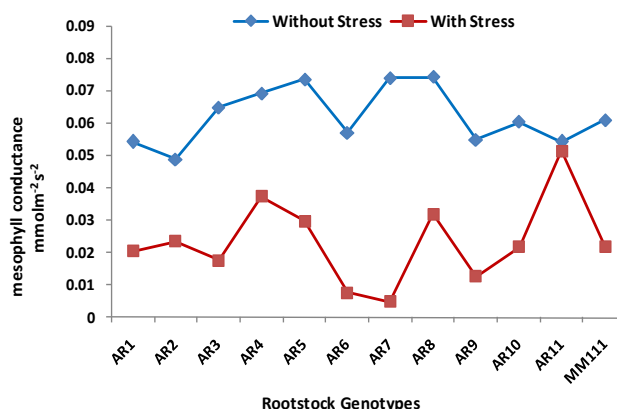
### هدایت مزوفیلی

هدایت مزوفیلی به‌عنوان یک صفت فیزیولوژیکی مهم، بیانگر حرکت گاز CO<sub>2</sub> در میان سلول‌های بافت مزوفیل بوده و از تقسیم میزان فتوسنتز بر CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای به‌دست می‌آید (Carol *et al.*, 2013). این ویژگی در ژنوتیپ‌های مختلف متفاوت بوده و بستگی به تبادلات گازی و مصرف دی‌اکسیدکربن در سلول‌های مزوفیل طی فرآیند فتوسنتز دارد. در شرایط آبیاری شاهد ژنوتیپ‌های AR5، AR7، AR8 و AR11 بیشترین هدایت مزوفیلی و ژنوتیپ‌های AR1، AR2، AR9 و AR11 کمترین هدایت مزوفیلی داشتند. تنش خشکی باعث کاهش هدایت مزوفیلی گردید، در این شرایط ژنوتیپ‌های AR4، AR5، AR8 و AR11 بیشترین و ژنوتیپ‌های AR6، AR7، AR9 و AR10 کمترین هدایت مزوفیلی را نشان دادند

(نمودار ۳). کاهش هدایت مزوفیلی نسبت به تیمار آبیاری شاهد، در ژنوتیپ پایه‌های مختلف متفاوت بود؛ به‌طوری‌که بیشترین کاهش مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR6 و AR7 (با ۹۳/۴۸-، ۸۶/۲۰- و ۷۲/۶۸-) درصد و کمترین کاهش مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR4، AR8 و AR11 (با ۴۹۹/۴-، ۵۶/۹۵- و ۴۵/۹۵-) درصد کاهش نسبت به تیمار آبیاری شاهد ثبت گردید (جدول ۳). کاهش هدایت مزوفیلی به‌دلیل کاهش فتوسنتز سلول‌های مزوفیل و کاهش انتشار CO<sub>2</sub> در میان بافت مزوفیل برگ تحت تنش خشکی اتفاق می‌افتد. تأثیر تنش خشکی بر ارقام گرانی‌اسمیت، گالا و گلدن‌دلشز روی پایه رویشی MM111 نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش تعرق، هدایت مزوفیلی و فتوسنتز در ارقام فوق گردید (AL-Abasi *et al.*, 2016).



نمودار ۲. مقایسه فتوسنتز (A)، تجمع CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای (B) ژنوتیپ پایه‌های مختلف سیب در شرایط آبیاری شاهد و تنش خشکی  
Figure 2. Comparison of photosynthesis (A), intercellular CO<sub>2</sub> (B) in different apple rootstock genotypes under control and drought stress conditions



نمودار ۳. مقایسه هدایت مزوفیلی ژنوتیپ پایه‌های مختلف سیب در شرایط آبیاری شاهد و تنش خشکی  
Figure 3. Comparison mesophyll conductance in different apple rootstock genotypes under control and drought stress conditions

### محتوای نسبی آب برگ

ژنوتیپ‌های مختلف محتوی نسبی آب برگ متفاوتی داشتند، به طوری که در شرایط آبیاری شاهد ژنوتیپ پایه‌های AR2، AR4، AR10 و AR11 بیشترین و ژنوتیپ پایه‌های AR5، AR8، AR9 و MM111 کمترین محتوی نسبی آب برگ را به خود اختصاص داده بودند. تحت شرایط تنش خشکی، محتوی نسبی آب برگ نسبت به تیمار آبیاری شاهد کاهش یافته و به دنبال آن معمولاً روزنه‌ها بسته می‌شوند و میزان تعرق نیز کاهش می‌یابد (نمودار ۴-۴). بررسی‌های انجام شده نشان داد که کاهش محتوای نسبی آب برگ در ژنوتیپ‌های مختلف، یکسان نمی‌باشد. ژنوتیپ‌های AR1، AR4، AR8 و AR11 به ترتیب (با ۱/۹۶-، ۵۲۱-، ۲/۶۰- و ۴/۵۱- درصد کاهش نسبت به تیمار آبیاری شاهد) کمترین کاهش و ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR6، AR7 و AR9 به ترتیب (با ۱۱/۲۷-، ۱۸/۲۷-، ۱۵/۷۷- و ۱۷/۲۴- درصد کاهش نسبت به تیمار آبیاری شاهد) بیشترین کاهش محتوی نسبی آب برگ در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها نشان دادند (جدول ۳). محتوی نسبی آب برگ در این ژنوتیپ‌ها علی‌رغم داشتن تعرق بیشتر، به میزان کمتری کاهش یافت و برگ‌ها آماس خود را حفظ کردند. احتمالاً این ژنوتیپ‌ها توانایی جذب آب بیشتری از خاک را داشته‌اند و یا اسمولیت‌های درون سلولی آن‌ها منجر به افزایش محتوی نسبی آب برگ بیشتر در آن‌ها شده است (Ghaderi et al., 2013). با مطالعه تنش خشکی بر روی سه رقم توت‌فرنگی کاماروسا، مرک و گاوپوتا نتیجه‌گیری کردند که تنش خشکی باعث کاهش محتوی نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز گردید؛ اما واکنش ارقام نسبت به تنش خشکی یکسان نبوده و رقم کاماروسا دارای بیشترین محتوی نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز نسبت به دو رقم دیگر بود.

### کارایی مصرف آب

کارایی مصرف آب به صورت ژنتیکی کنترل می‌شود؛ مقدار آن با سرعت فتوسنتز رابطه مستقیم و با میزان تعرق رابطه عکس دارد. افزایش کارایی مصرف آب

باعث افزایش بیوماس گیاه خواهد شد. به طور کلی کارایی مصرف آب بین ژنوتیپ پایه‌ها اختلاف معنی‌داری نشان داد (جدول ۲). میزان کارایی مصرف آب در شرایط آبیاری شاهد به دلیل افزایش میزان فتوسنتز بیشتر از شرایط تنش خشکی بود (نمودار ۴-۴). نتایج نشان داد که بیشترین کارایی مصرف آب در شرایط آبیاری شاهد مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR2، AR3، AR7 و کمترین آن مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR6، AR10، AR11 و MM111 بود. تحت تنش خشکی کمترین کاهش در کارایی مصرف آب مربوط به ژنوتیپ‌های AR3، AR4 و AR11 (با ۲/۵۶-، ۳/۶۴- و ۴/۸۶- درصد کاهش نسبت به تیمار آبیاری شاهد) و بیشترین کاهش مربوط به ژنوتیپ‌های AR1، AR7 و AR8 (با ۲۱/۵۳-، ۲۸/۲۱- و ۴۰/۹۳- درصد کاهش نسبت به تیمار آبیاری شاهد) بود (جدول ۳). در شرایط تنش خشکی، بعضی از ژنوتیپ پایه‌ها مانند AR3 با کاهش تعرق و افزایش کارایی مصرف آب، سازوکار مصرف آب محافظه کارانه‌ای به کار گرفتند و برخی مانند AR4 و AR11 با افزایش تعرق و فتوسنتز رفتار اسراف کارانه‌ای در مصرف آب داشتند و به تبع آن، به رشد و نمو در شرایط تنش ادامه دادند. Hosseini et al. (2014) در مورد زیتون تحت تنش خشکی، نتیجه گرفتند که بعضی از ارقام زیتون با افزایش کارایی مصرف آب در شرایط تنش خشکی، رفتار محافظه کارانه و بعضی دیگر به دلیل تعرق زیاد و کاهش کارایی مصرف آب، رفتار اسراف کارانه‌ای را در مصرف آب به کار گرفتند.

### درجه حرارت سطح برگ

درجه حرارت سطح برگ در ژنوتیپ‌های مختلف متفاوت بود. تحت شرایط آبیاری شاهد کمترین درجه حرارت سطح برگ، در ژنوتیپ‌های AR1، AR2، AR3 و AR7 و بالاترین درجه حرارت سطح برگ مربوط به ژنوتیپ‌های AR6، AR11 و MM111 مشاهده شد. کاهش مبادلات روزنه‌ای جهت صرفه‌جویی در مصرف آب برگ در گیاهان تحت تنش، باعث افزایش دمای برگ می‌شود. درجه حرارت سطح برگ به مورفولوژی برگ‌ها نیز بستگی دارد و با بررسی درجه حرارت برگ‌ها مشخص شده است برگ‌هایی که دارای پوشش

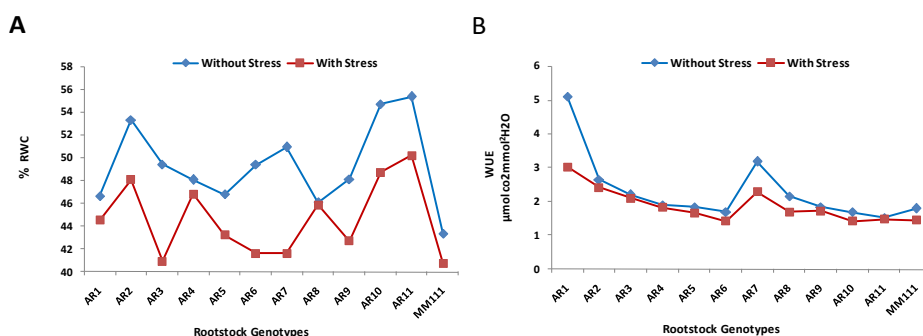
در ژنوتیپ‌های AR7، AR8، AR10 و AR11 ثبت گردید. تنش خشکی باعث افزایش دمای درونی تاج در تمام ژنوتیپ‌ها گردید و ژنوتیپ پایه‌های AR2، AR3 و AR5 به دلیل تعلق کمتر، بالاترین دما و ژنوتیپ پایه‌های AR4، AR8، AR9 و AR10 به دلیل تعلق بیشتر، کمترین دمای تاج را داشتند (نمودار B-5). میزان افزایش دمای بخش درونی تاج تحت تأثیر تنش خشکی در ژنوتیپ پایه‌های مختلف متفاوت بود، بیشترین افزایش دمای بخش درونی تاج در تیمار تنش خشکی نسبت به تیمار آبیاری شاهد مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR5، AR7 و AR11 با ۲۳/۴، ۲۰/۶ و ۱۵/۵ درصد و کمترین افزایش دما مربوط به ژنوتیپ‌های AR6، AR1 و AR4 با ۴/۳، ۱/۱، ۸/۶ درصد بود (جدول ۳).

به‌طور کلی نتایج به‌دست‌آمده نشان داد که صفات فیزیولوژیکی مرتبط با فتوسنتز تحت تنش خشکی در ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR4، AR8 و AR11 نسبت به تیمار آبیاری شاهد کمتر کاهش یافت و از ثبات فیزیولوژیکی مناسب‌تری تحت تنش برخوردار بودند، به‌عنوان ژنوتیپ‌های متحمل و ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR6، AR7 و AR9 با کاهش بیشتر در پارامترهای فیزیولوژیکی به‌عنوان ژنوتیپ‌های حساس به تنش خشکی گروه‌بندی می‌شوند. نتایج این پژوهش با سایر تحقیقات انجام‌گرفته در خصوص تأثیر تنش خشکی بر فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان مطابقت دارد. بررسی پاسخ گیاهان به تنش خشکی با استفاده از شاخص‌های فیزیولوژیکی در بسیاری از تحقیقات به اثبات رسیده است (Sircelj *et al.*, 2007).

واکس باشند ۵/۰ درجه خنک‌تر از سایر برگ‌ها می‌باشند (Siddique *et al.*, 2001). در شرایط تنش خشکی، کمترین درجه حرارت سطح برگ در ژنوتیپ‌های AR1، AR2، AR3، AR7 و بیشترین دمای سطح برگ در ژنوتیپ‌های AR6، AR11 و MM111 ثبت گردید (نمودار A-5). تحت تأثیر تنش خشکی، گیاه روزنه‌های خود را می‌بندد و تعلق را به حداقل می‌رساند و به‌همین دلیل دمای سطح برگ افزایش می‌یابد. میزان افزایش دمای سطح برگ تحت تأثیر تنش خشکی در ژنوتیپ پایه‌های مختلف متفاوت بود، بیشترین افزایش دمای سطح برگ در تیمار تنش خشکی مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR3 و AR7 با ۹/۵، ۸ و ۱۰/۸ درصد و کمترین افزایش دما مربوط به ژنوتیپ‌های AR8 و AR11 با ۴/۴ و ۱ درصد نسبت به تیمار آبیاری شاهد بود (جدول ۳). بررسی تطبیقی صفات نشان داد که افزایش دمای سطح برگ در ژنوتیپ پایه‌هایی که حداقل تعلق را در شرایط تنش خشکی داشتند (AR1، AR3 و AR7) بیشتر از ژنوتیپ‌های (AR8 و AR11) بود که میزان تعلق در آن‌ها بالاتر بود (نمودارهای A-1 و A-5).

#### دمای درون تاج گیاه

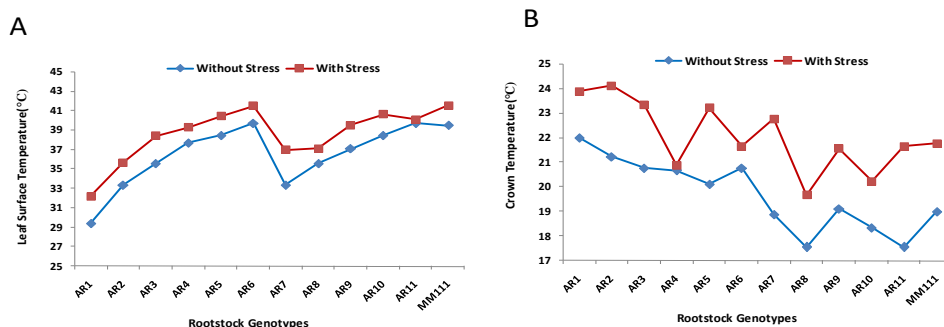
همان‌طوری که جدول تجزیه واریانس (جدول ۲) نشان می‌دهد دمای درونی تاج بین ژنوتیپ پایه و سطوح مختلف تنش تفاوت معنی‌داری داشت. بالاترین دمای درون تاج در تیمار آبیاری شاهد مربوط به ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR2، AR3، AR6 و پایین‌ترین دما



نمودار ۴. مقایسه محتوی نسبی آب برگ (A) و کارایی مصرف آب (B) ژنوتیپ پایه‌های مختلف سیب در شرایط آبیاری شاهد و تنش خشکی

Figure 4. Comparison of RWC (A) and WUE (B) in different apple rootstock genotypes under control and drought stress conditions





نمودار ۵. مقایسه دمای سطح برگ (A) و دمای تاج (B) ژنوتیپ پایه‌های مختلف سیب در شرایط آبیاری شاهد و تنش خشکی  
Figure 5. Comparison of leaf surface Temperature (A) and crown temperature (B) in different apple rootstock genotypes under control and drought stress conditions

### جدول ۲. تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیکی ژنوتیپ پایه‌های سیب در سطوح مختلف تنش خشکی

Table 2. Variance analysis of physiological characteristic of apple rootstocks genotypes in different drought stress levels

S.O.V	df	Photosynthesis	Stomatal conductance	Transpiration	Intercellular CO <sub>2</sub>	WUE	Mesophyll conductance	Leaf surface Temp	Crown Temp	RWC
Rootstock	11	45.22**	0.038**	34.01**	4275.9**	0.597**	0.0007**	102.9**	23**	214.5**
Stress	1	3596**	2.40**	701.67**	38187.6**	0.484*	0.054**	170.7**	207.8**	541.7**
Block	2	22.2 <sup>ns</sup>	0.006 <sup>ns</sup>	1.03 <sup>ns</sup>	2772.1 <sup>ns</sup>	0.026 <sup>ns</sup>	0.0002 <sup>ns</sup>	1.02 <sup>ns</sup>	14.4 <sup>ns</sup>	33.8 <sup>ns</sup>
Rootstock×stress	11	40.75**	0.031**	11.03**	1597.1 <sup>ns</sup>	0.078 <sup>ns</sup>	0.0007**	1.8**	5.7 <sup>ns</sup>	50.9**
Error	46	7.13	0.006	1.69	1425.9	0.036	0.0001	0.15	4.04	20.4
C.V.(%)	-	27	21.24	26.24	16.8	13.31	28.5	1.05	10.4	9.5

\*\*, \*, ns: Significant at the 1 and 5% of probability levels and non-significant, respectively.  
WUE: water use efficiency, RWC: leaf relative water content.

### جدول ۳. مقایسه درصد تغییرات صفات فیزیولوژیکی در پایه‌های سیب تحت تنش خشکی نسبت به تیمار آبیاری شاهد

Table 2. Comparison of physiological characteristics in apple rootstocks under severe drought stress than control irrigation treatment (%)

Rootstock genotype	Photosynthesis	Stomatal conductance	Transpiration	Intercellular CO <sub>2</sub>	WUE	Mesophyll conductance	RWC	Leaf surface Temperature	Crown Temperature
AR1	-64.56	-62.59	-43.82	-6.77	-40.93	-62.19	-4.51	9.5	8.6
AR2	-59.27	-68.27	-58.04	-19.09	-8.69	-51.83	-9.81	6.9	13.6
AR3	-81.86	-92.76	-81.82	-30.28	-4.86	-72.68	-17.24	8.0	12.3
AR4	-55.7	-75.85	-53.62	-19.41	-3.64	-45.95	-2.6	5.9	1.1
AR5	-66.27	-81.31	-63.01	-14.55	-9.74	-59.31	-7.61	5.1	15.5
AR6	-89.17	-73.96	-87.68	-15.56	-15.79	-86.2	-15.77	4.5	4.3
AR7	-97.65	-68.48	-97.13	-3.31	-28.21	-93.48	-18.27	10.8	20.6
AR8	-56.87	-42.21	-44.63	2.25	-21.53	-56.95	-0.52	4.4	12.0
AR9	-83.21	-90.51	-81.39	-22.89	-6.41	-60.62	-11.27	6.6	12.8
AR10	-70.36	-80.29	-66.5	-16.82	-15.78	-63.93	-10.94	5.6	10.3
AR11	-8.27	-5.84	-7.36	-4.8	-2.56	-4.99	-1.96	1.0	23.4
MM111	-67.12	-76.22	-61.09	-10.46	-19.25	-63.88	-5.94	5.3	14.6

WUE: water use efficiency, RWC: leaf relative water content.

سیب رقم گالا پیوندشده بر پایه پر رشد MM111 مقدار آب بیشتری نسبت به پایه کم‌رشد M9 مصرف می‌کنند، در نتیجه محتوی نسبی آب برگ، پتانسیل آب برگ و فتوسنتز در پایه‌های پر رشد کمتر از پایه‌های کم‌رشد بود (Tworowski *et al.*, 2016). مطالعه شاخص‌های فیزیولوژیکی در ۹ پایه رویشی سیب تحت تنش خشکی نشان داد که پایه‌های پر رشد دارای تبادلات روزنه‌ای بیشتری نسبت به پایه‌های پاکوتاه‌کننده بوده و با ادامه روند تنش، تبادل روزنه‌ای و پتانسیل آب برگ در تمام پایه‌ها کاهش

مقدار نسبی آب برگ، پتانسیل آب برگ، هدایت روزنه‌ای، میزان تعرق و درجه حرارت تاج ویژگی‌های مهمی هستند که تحت تأثیر روابط آبی قرار می‌گیرند. در شرایط یکسان آب موجود در خاک، ویژگی سطح تعرق‌کننده گیاه جهت حفظ محتوی نسبی آب برگ نقش بسیار مهمی دارد. هرچه سطح برگ بیشتر باشد به تبع آن میزان تعرق افزایش یافته و محتوی نسبی آب برگ و پتانسیل آب برگ کاهش می‌یابد، بررسی ارقام سیب گالا و فوجی روی دوپایه رویشی M9 و MM111 تحت شرایط تنش خشکی نشان داد درختان

رویشی تجارتهی تحت تنش خشکی با استفاده از شاخص‌های فیزیولوژیکی نشان داد که پایه بومی گمی‌آلماسی نسبت به سایر پایه‌ها نسبت به تنش خشکی مقاوم‌تر است (Alizadeh *et al.*, 2011).

مطالعه تنش خشکی روی سه رقم توت‌فرنگی کاماروسا، مرک و گاوپوتا نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش محتوی نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز گردید؛ اما واکنش ارقام نسبت به تنش خشکی یکسان نبوده و رقم کاماروسا دارای بیشترین محتوی نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز نسبت به دو رقم دیگر بود (Ghaderi *et al.*, 2013).

#### نتیجه‌گیری کلی

در این پژوهش، ویژگی‌های فیزیولوژیکی مرتبط با فتوسنتز تحت تأثیر خصوصیات ژنتیکی گیاه و تنش خشکی قرار گرفت. بدین‌صورت که ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR4، AR5 و AR8 در شرایط بدون تنش (آبیاری شاهد) دارای بیشترین و ژنوتیپ پایه‌های AR2، AR6، AR9 و AR11 دارای کمترین تبادلات روزنه‌ای و فتوسنتز بودند. تنش خشکی باعث کاهش محتوی نسبی آب برگ و پارامترهای فیزیولوژیکی مرتبط با فتوسنتز شامل: هدایت روزنه‌ای، تعرق،  $CO_2$  زیر روزنه، کارایی مصرف آب و هدایت مزوفیلی گردید؛ اما این کاهش در ژنوتیپ پایه‌های مختلف متفاوت بود. صفات فیزیولوژیکی فوق تحت تنش خشکی در ژنوتیپ پایه‌های AR1، AR4، AR8 و AR11 نسبت به تیمار آبیاری شاهد کمتر کاهش یافت و این گیاهان از ثبات فیزیولوژیکی مناسب‌تری تحت تنش برخوردار بودند و به‌عنوان ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی معرفی می‌شوند. ژنوتیپ پایه‌های AR3، AR6، AR7 و AR9 کاهش بیشتری در پارامترهای فیزیولوژیکی نشان‌داده و ژنوتیپ‌های حساس به تنش خشکی بودند. مطالعه سیستم ریشه‌ای و خصوصیات بیوشیمیایی ژنوتیپ پایه‌های متحمل و حساس به تنش خشکی و همین‌طور استفاده از آن‌ها به‌عنوان پایه و بررسی واکنش ترکیب‌های مختلف پایه و پیوندک در شرایط تنش خشکی اطلاعات بیشتری در زمینه نحوه تحمل این ژنوتیپ‌ها نسبت به تنش خشکی خواهد داد.

یافت، اما این کاهش در پایه‌های پر رشد نسبت به پایه‌های کم‌رشد بیشتر بود (Atkinson *et al.*, 2000). قرار دادن مداوم گیاهان در معرض تنش خشکی باعث کاهش پتانسیل آب برگ، کاهش محتوی نسبی آب برگ، کاهش میزان تعرق و افزایش دمای برگ خواهد شد و کاهش مبادلات روزنه‌ای جهت صرفه‌جویی آب برگ در گیاهان تحت تنش باعث افزایش دمای برگ می‌شود (Siddique *et al.*, 2001). کاهش هدایت روزنه‌ای به دلیل بسته‌شدن روزنه‌ها، به‌عنوان یک مکانیزم تحمل به خشکی، مانع از دست رفتن آب در گیاه می‌شود، این واکنش اگرچه باعث صرفه‌جویی در مصرف آب گیاه می‌شود، ولی هم‌زمان باعث کاهش فتوسنتز و درنهایت کاهش تولید ماده خشک گیاه می‌شود (Blum, 2005). با افزایش تنش خشکی، محتوی نسبی آب برگ، شاخص سبزیگی و پایداری غشاء در پایه رویشی M9 کاهش یافت (Bolat *et al.*, 2014). تأثیر تنش خشکی بر سیب رقم گالا پیوندشده روی سه پایه رویشی سیب شامل M9 EMLLA، MM111 و مارک نشان داد که تحت تأثیر تنش خشکی تبادلات روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز نسبت به تیمار آبیاری شاهد کاهش یافت، اما این کاهش در پایه M9 EMLLA کمتر و در پایه مارک بیشتر بود (Fernandez *et al.*, 1997). مطالعه درختان دوساله سیب رقم "گیل گالا" پیوندشده روی دو گونه *Malus Sieversii* و *Malus hupehensis* تحت تنش خشکی نشان داد که نسبت رشد، فتوسنتز، بیوماس کل، سطح برگ، میزان کلروفیل، محتوی نسبی آب برگ و کارایی مصرف آب در نهال‌های سیب پیوندشده روی پایه *Malus Sieversii* بیشتر از گونه دیگر بود (Liu *et al.*, 2012). تأثیر تنش خشکی بر نهال‌های گلدانی سیب رقم فوجی نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش محتوی نسبی آب برگ، هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز گردید (Ping *et al.*, 2015). تأثیر تنش خشکی بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی ۱۲ رقم زیتون نشان داد که تنش خشکی باعث کاهش تبادلات روزنه‌ای، تعرق و فتوسنتز در ارقام مختلف گردید (Hosseini *et al.*, 2014). نتایج حاصل از مطالعه پایه‌های سیب بومی ایران و تعدادی از پایه‌های

## REFERENCES

1. AL-Abbasi, K. M. & Archbold, D. (2016). Apple tree responses to deficit irrigation combined with periodic applications of particle film or abscisic acid. *Horticulturae*, 2(16), 2-12.
2. Alizadeh, A., Alizadeh, V., Nassery, L. & Eivazi, A. (2011). Effect of drought stress on apple dwarf rootstocks. *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences*, 1(3), 86-94.
3. Anjum, F., Yaseen, M., Asul, E., Wahid, A. & Anjum, S. (2003). Water stress in barley (*Hordeum vulgare* L.) effect on chemical composition and chlorophyll. *Pakistan Journal of Agriculture Science*, 40, 45-49.
4. Atashkar, D., Pirkhezri, M. & Taghizadeh, A. (2015). Production and Primary Evaluation of Apple (*Mallus domestica* Borkh.) Hybrid Rootstocks. *Iranian Journal of Horticultural Sciences*, 47(2), 329-335. (in Farsi)
5. 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.
6. Blum, A. (2005). Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential: are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Crop & Pasture Science*, 56(11), 1159-1168.
7. Bolat, E., Dikilitas, M., Ercisli, S., Ikinici, A. & Tonkaz, T. (2014). The effect of water stress on some morphological, physiological, and biochemical characteristics and bud success on apple and quince rootstocks. *Hindawi Publishing Corporation, The Scientific World Journal*, 1, 1-8.
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.
9. Chaves, M. M., Flexas, J. & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Journal of Integrative Plant Biology*, 103, 551-560.
10. Fernandez, R., Perry, T. & Flore, R. L. (1997). Drought response of young apple trees on three rootstocks: growth and development. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 122(1), 14-19.
11. Fernandez, R., Perry, T. & Flore, R. L. (1997). Drought response of young apple trees on three rootstocks.II.gas exchange, chlorophyll fluorescence, water relations, and leaf abscisic acid. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 122(6), 841-848.
12. Ghaderi, N. & Sivsemardeh, A. (2013). Effect of water stress on some physiological characteristics in three strawberry cultivars. *Iranian Journal of Horticultural Sciences*, 44(2), 129-136. (in Farsi)
13. Hosseini, S. Z., Soleimani, A., Taheri, M. & Tavakoli, A. (2014). Screening for drought stress tolerance in olive cultivars. *Iranian Journal of Horticultural Science and Technology*, 14(4), 491-500. (in Farsi)
14. Jones, H. G. (2004). Irrigation scheduling: advantages and pitfalls of plant-based methods. *Journal Express of Botanical*, 55, 2427-2436.
15. Jie, Z., Yun, K., Shaohui, W. & Yuncong, Y. (2010). Activities of some enzymes associated with oxygen metabolism, lipid peroxidation and cell permeability in dehydrated *Malus micromalus* seedlings. *African Journal of Biotechnology*, 9(17), 2521-2526.
16. Korkmaz, S., Swarup, L., Horman, M., Riley, D., Molenaar, K., Sobin, N. & Gransberg, D. (2010). Influence of Project Delivery Methods on Achieving 614 Sustainable High Performance Buildings Report on Case Studies. *The Charles 615 Pankow Foundation*.
17. Liu, B., Li, M., Chenj, 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. *Plant Growth Regulators*, 67, 247-256.
18. Khanizadeh, S., Groleau, Y., Granger, R., Cousineau, J. & Rousselle, G. L. (2000). New Hardy rootstock from the Quebec Apple Breeding Program. *Acta Horticulturae*, 538(2), 719-721.
19. Ma, P., Bai, T. H. & Ma, F. W. (2015). Effects of progressive drought on photosynthesis and partitioning of absorbed in apple trees. *Journal of Integrative Agriculture*, 14(4), 681-690.
20. Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F. M., Delay, D., Petit, J. M. & Barbaroux, C. (2006). Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoids*×*Populus nigra*. *New Phytologist*, 1, 765-777.
21. Morgan, P. W. (1990). *Effect of abiotic stresses on plant hormone systems, in: Stress Responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms*. Wiley-Liss, Inc., pp.113-146.
22. Sairam, R. K. (1994). Effect of moisture stress on physiological activities of two contrasting wheat genotypes. *Indian Journal of Experimental Biology*, 32, 594-597.
23. Sakalauskaite, J., Kviklys, D., Lanauskas, J. & Duchovskis, P. (2006). Biomass production, dry weight partitioning and leaf area of apple rootstocks under drought stress. *Scientific Works of the Lithuanian Institute of Horticulture and Lithuanian University of Agriculture. Sodinnikyste IR Darzininkyste*, 25(3), 283-291.

24. Schwarz, D., Roupael, Y., Colla, G. & Venema, J. H. (2010). Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: thermal stress, water stress and organic pollutants. *Scientia Horticulturae*, 127, 162-171.
25. Siddique, M. R. B., Hamid, A. & Islam, M. S. (2001). Drought effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 41, 35-39.
26. Shan, W., Liang, D. & Ma, F. (2014). Leaf micromorphology and sugar may contribute to differences in drought tolerance for two apple cultivars. *Plant Physiology and Biochemistry*, 80, 249-258.
27. Sircelj, H., Tausz, M., Grill, D. & Batic, F. (2007). Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae*, 113, 362-369.
28. Tony, W., Kento, B. & Evens, K. (2000). Breeding and evaluation of new rootstocks for apple, pear and sweet cherry. In: 43<sup>rd</sup> annual IDFTA conference, Newzeland. *The Compact Fruit*, volume 33, number 2, 2000.
29. Tworkoski, T., Fazio, G. & Michael, G. D. (2016). Apple rootstock resistance to drought. *Scientia Horticulturae*, 204, 70-78.
30. Rasul, E. (2005). Photosynthesis in leaf, stem, flower and fruit. in: Pessaraki, M(Ed.), *Handbook of Photosynthesis*, 2<sup>nd</sup> ed., CRC Press, Florida, pp. 479-497.
31. William, C. J. (2000). Methods and results of screening for disease and insect apple rootstocks. In: 43<sup>rd</sup> annual IDFTA conference, Newzeland. *The Compact Fruit*, volume 33, number 2, 2000.
32. Zagaja, S. W., Jakubowski, T., Piklo, A. & Prybyla, A. (1989). Preliminary evaluation of new clone's apple rootstocks. *Fruit Science*, 16, 205-213.