

ارزیابی برخی از پاسخ‌های فیزیولوژیکی پایه‌های پیوندشده و غیر پیوندی بادام به تنش خشکی

حسین مرادی^۱، محمود اثنی عشری^{۲*} و احمد ارشادی^۳

۱. دانشجوی دکتری، گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران؛ و مربی پژوهشی بخش تحقیقات علوم زراعی-باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان چهارمحال و بختیاری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، شهرکرد، ایران

۲ و ۳. استاد و دانشیار، گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۹/۹ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۱۲/۵)

چکیده

این پژوهش به منظور بررسی اثر تنش خشکی روی برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیکی پنج پایه پیوندشده و غیر پیوندی بادام انجام گرفت. پایه‌های رویشی GF677، گارنم و یک هیبرید بادام×هلو محلی، به علاوه پایه‌های بذری بادام (رقم فرانس) و هلو (ژنوتیپ محلی) در حالت پیوندشده و بدون پیوند تحت تنش خشکی قرار داده شدند. رقم پیوندک فرانس و تیمارهای تنش شامل نگهداری پتانسیل ماتریکس خاک در حد ۰/۳- مگاپاسکال (شاهد)، ۰/۹- مگاپاسکال (تنش متوسط) و ۱/۵- مگاپاسکال (تنش شدید) بودند. بررسی به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار به صورت گیاهان گلدانی انجام گرفت. سطح تنش به مدت چهار هفته در گیاهان اعمال شد. ویژگی‌های فلورسانس سبزینه، غلظت رنگیزه‌های برگ، محتوای نسبی آب برگ، شاخص پایداری غشاء و پرولین آزاد برگ اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که تنش خشکی منجر به کاهش معنی‌دار محتوای نسبی آب برگ، شاخص Fv/Fm، میزان سبزینه‌های a، b و کل و افزایش معنی‌دار F₀، نشت یونی و پرولین آزاد برگ شد. نتایج حاصل از ارزیابی صفات بیانگر اثر منفی کمتر تنش خشکی بر پایه‌های پیوندشده در مقایسه با پایه‌های غیر پیوندی بود. به‌طور کلی تأثیر تنش خشکی روی پایه‌های بذری، هیبرید محلی و GF677 نسبتاً مشابه بود و پایه‌های مذکور به‌طور معنی‌داری کمتر از پایه گارنم تحت تأثیر خشکی قرار گرفتند. پایه هلو بذری تحت تنش، بیشترین کاهش در ویژگی‌های اندازه‌گیری شده را نشان داد. بر اساس نتایج این بررسی، فلورسانس سبزینه به‌عنوان شاخصی ساده برای ارزیابی تحمل به خشکی پایه‌های بادام در شرایط تنش شدید خشکی پیشنهاد می‌شود.

واژه‌های کلیدی: پایه بذری، پایه رویشی، پرولین، فلورسانس سبزینه، محتوای نسبی آب برگ.

Evaluation of some physiological responses to drought stress in grafted and ungrafted almond rootstocks

Hossein Moradi¹, Mahmood Esna-Ashari^{2*} and Ahmad Ershadi³

1. Ph.D. Candidate, Department of Horticultural Sciences, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran; and Instructor of Agronomic and Horticultural Crops Research Department, Chaharmahal and Bakhtiari Agricultural and Natural Resources Research and Education Center, Shahrekord, Iran

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

(Received: Nov. 30, 2017 - Accepted: Feb. 24, 2018)

ABSTRACT

The effect of drought stress were studied on some physiological aspects of five grafted and ungrafted rootstocks including GF677, Garnem, peach seedlings, almond seedlings and a selected local almond ×peach hybrid (LAP), with Ferragnes cultivar as scion. Three different drought stress levels including moderate ($\Psi_{soil} = -0.9$ Mpa) sever ($\Psi_{soil} = -1.5$ Mpa) and a control ($\Psi_{soil} = -0.3$ Mpa) were applied in a randomized complete block design as factorial with three replications in pot plants during four weeks. Physiological traits including chlorophyll (Chl) fluorescence indices, leaf relative water contents (RWC), membrane stability index (MSI), free proline and concentrations of leaf pigments were recorded. Results showed that photochemical efficiency of photosystem II (Fv/Fm), RWC, Chl a, Chl b and total Chl were reduced significantly under drought stress while minimum fluorescence (F₀), MSI and Free proline were increased noticeably. Drought stress affected significantly on evaluated traits in ungrafted rootstocks compared to grafted ones. According to results, almond seedlings, GF677 and local LAP almost showed similar responses to drought stress and had more tolerance than Garnem rootstock. Peach seedlings were affected significantly by drought stress more than the other rootstocks. Present study suggests chlorophyll fluorescence index as a simple trait for evaluation of almond rootstocks exposed to sever drought stress.

Keywords: Chlorophyll fluorescence, clonal rootstock, proline, relative water contents, seedling rootstock.

* Corresponding author E-mail: m.esnaashari@basu.ac.ir

مقدمه

محدودیت دسترسی به منابع آب از مسائل اساسی کشاورزی در ایران است. بخش عمده مساحت کشور جزء مناطق خشک و نیمه‌خشک است و کمبود آب، مواجهه با تنش خشکی را اجتناب‌ناپذیر می‌کند (Kafi *et al.*, 2009). خشکی از مخرب‌ترین تنش‌های محیطی است که تولید محصولات کشاورزی را بیش از هر تنش دیگری تحت تأثیر قرار می‌دهد (Lambert *et al.*, 2008). در بین درختان میوه سردسیری، بادام به دلیل ویژگی‌های مرفولوژیکی و فیزیولوژیکی به عنوان یک گونه متحمل به خشکی تلقی می‌شود (Isaakidis *et al.*, 2004; Yadollahi *et al.*, 2011). از سوی دیگر بادام به عنوان گونه‌ای سازگار با خاک‌های سنگلاخی، آهکی و خشک برای احداث باغ در زمین‌های شیبدار کشور بسیار مورد توجه است (Yadollahi *et al.*, 2009). تحمل به تنش خشکی در بادام به واکنش‌های سازگارکننده برگ و ریشه شامل تنظیم اسمزی با ساخت مواد سازگارکننده، کاهش هدایت روزانه‌ای، ریزش برگ‌ها، کاهش سطح برگ، کاهش تعرق، افزایش تراکم و عمق ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی وابسته است (Isaakidis *et al.*, 2004; Yadollahi *et al.*, 2011; Torrecillas *et al.*, 1996). پایه بذری بادام بهتر از پایه بذری هلو خشکی را تحمل می‌کند؛ به‌ویژه وقتی که رطوبت خاک به نقطه پژمردگی دائم نزدیک می‌شود، پایه GF677 با خاک‌های آهکی و خشک سازگاری خوبی دارد و در اروپا برای کشت دیم توصیه شده است (Kester & Grasselly, 1987). در گیاهان تحت تنش خشکی محتوای نسبی آب^۱ بیشتر در برگ به معنی قابلیت برگ در حفظ مقادیر بیشتر آب می‌باشد. ژنوتیپ‌های با محتوای نسبی آب بیشتر برای مناطق خشک مناسب‌اند (Kafi *et al.*, 2009). از مهمترین پیامدهای کم‌آبی در گیاهان، ایجاد محدودیت در فتوسنتز است (Sayed, 2003). عملکرد کوانتومی فتوسیستم II با اندازه‌گیری فلورسانس سبزینه^۲ قابل ارزیابی است، به‌همین دلیل از فلورسانس سبزینه برای بررسی توانایی گیاهان در

تحمل استرس‌های محیطی و تأثیر این استرس‌ها بر فتوسنتز استفاده می‌شود (Maxwell & Johnson, 2000). همچنین پایداری در محتوای سبزینه برگ به‌عنوان یک معیار مقاومت به خشکی پیشنهاد شده است. کاروتنوئیدها نه‌تنها در فتوسنتز نقش دارند بلکه با نقش آنتی‌اکسیدانی خود در شرایط تنش به‌عنوان محافظین سبزینه عمل می‌کنند (Sircelj *et al.*, 2007). میزان پایداری غشای سلولی هم به‌عنوان شاخصی برای ارزیابی تحمل به تنش خشکی در گونه‌ها و ارقام بادام استفاده شده است (Rouhi *et al.*, 2007; Sorkheh *et al.*, 2012; Yadollahi *et al.*, 2011). بروز تنش خشکی، تولید و انباشت پرولین افزایش یافته و گیاه فشار اسمزی شیره سلولی را برای مقابله با تنش بالا می‌برد (Kuznetsov & Shevyakova, 1999). بادام (*Prunus dalcis* (Miller) D. webb) اهمیت اقتصادی ویژه‌ای در ایران دارد؛ به‌طوری‌که با ۱۹۶ هزار هکتار رتبه سوم سطح زیر کشت درختان میوه سرسیری را در اختیار دارد. ۵۳٪ باغات بادام ایران آبی و بقیه دیم است. ۸۷٪ سطح زیر کشت بادام به باغ‌های بارور با تولیدی افزون بر ۱۵۹ هزار تن تعلق دارد (Ahmadi *et al.*, 2016). به‌علت محدودیت دسترسی به آب از یک‌سو و بروز مسائل مدیریتی از سوی دیگر، مواجهه با تنش خشکی اجتناب‌ناپذیر بوده است (Kafi *et al.*, 2009) و تأثیرپذیری کمی و کیفی محصول بادام در اثر تنش خشکی قابل توجه می‌باشد (Torrecillas *et al.*, 1996). هدف از این پژوهش بررسی برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیکی پنج پایه بادام به‌منظور ارزیابی تحمل آنها به خشکی و بررسی این پایه‌ها در حالت پیوندشده (با بادام) و غیرپیوندی بوده است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق به‌صورت گلدانی در فضای آزاد به‌صورت یک آزمایش فاکتوریل دارای سه عامل (پایه در پنج سطح، تنش خشکی در سه سطح و پیوند در دو سطح) و در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار و دو نهال در هر واحد آزمایشی در سال ۱۳۹۵ در دانشگاه بوعلی‌سینا، همدان به مرحله اجرا گذاشته شد. در این بررسی، نهال‌های دو ساله دو پایه رویشی تجاری بادام

1. Relative water content (RWC)

2. Chlorophyll fluorescence

هفته تحت تنش قرار داده شدند. شاخص‌های فلورسانس سبزینه، چهار هفته پس از شروع تیمارها و قبل از آبیاری مجدد در بین ساعات ۱۱ تا ۱۳ روی برگ‌های کاملاً توسعه‌یافته با استفاده از دستگاه فلوری‌متر او اس-۳۰ پی (ساخت آمریکا)^۵ قرائت و ثبت شد. محتوای نسبی آب برگ (نیمروزی) در قطعات برگ بدون دم‌برگ با استفاده از روش Kirnak *et al.* (2001) محاسبه شد. مقادیر پرولین با استفاده از روش ناین‌هیدرین^۶ (Bates *et al.*, 1973) و میزان نشت یونی با اندازه‌گیری هدایت الکتریکی ارزیابی گردید (Zhao *et al.*, 1992). میزان سبزینه‌های a، b و کل (a+b) و نیز کاروتنوئید کل، پس از عصاره‌گیری و سانتیفریوژ، به روش طیف‌سنجی (اسپکتروفتومتر) قرائت و نهایتاً برحسب میلی‌گرم در گرم برگ تر برآورد گردید (Wellburn, 1994).

نتایج و بحث

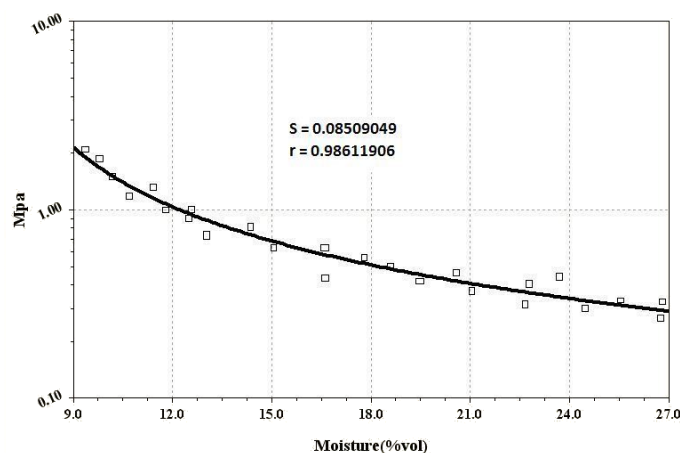
محتوای نسبی آب برگ (RWC)

عوامل تحت بررسی شامل تنش خشکی، پایه و نوع تاج (پیوندی یا غیرپیوندی بودن) در سطح احتمال ۰/۱ بر RWC برگ معنی‌دار بودند. اثرات متقابل تنش و پایه، تنش و پیوند و نیز پایه و پیوند در میزان محتوای نسبی آب برگ تأثیر معنی‌داری داشتند (جدول ۱). تنش خشکی در سطوح متوسط و شدید منجر به کاهش معنی‌دار آب برگ نسبت به شرایط بدون تنش شد. در بین پایه‌ها میزان محتوای نسبی آب برگ در پایه هلوی بذری به‌طور معنی‌داری کمتر از سایر پایه‌ها بود. میانگین محتوای نسبی آب برگ در پایه‌های غیر پیوندی به‌طور معنی‌داری کمتر از میزان آن در برگ گیاهان پیوندی بود (شکل ۱). اثر برهمکنش تنش خشکی و پایه بر این صفت نشان داد که در شرایط بدون تنش، هر پنج پایه محتوای نسبی آب برگ مشابهی داشتند، درحالی‌که تحت تنش متوسط و شدید به‌جز پایه هیبرید محلی سایر پایه‌ها کاهش معنی‌داری در محتوای نسبی آب برگ نشان دادند. تحت این تیمارها هلوی بذری و پس از آن گارنم کمترین میزان محتوای نسبی آب برگ را نشان دادند (شکل ۲-a).

شامل GF677 و گارنم^۱ (GN15) و همچنین یک هیبرید گزینش‌شده محلی بادام هلو (هیبرید محلی از شهرکرد) که هر سه از طریق قلمه تکثیر شدند، به‌علاوه یک پایه بذری هلو (ژنوتیپ محلی شهرکرد) و یک پایه بذری بادام (رقم فرانسوی)^۲، مورد استفاده قرار گرفتند. پایه‌ها در حالت غیر پیوندی و نیز پیوندشده با رقم فرانسوی بررسی شدند. پس از یکنواخت‌کردن ظاهری نهال‌ها با هرس ریشه و ساقه، گیاهان به گلدان‌های ۱۳ لیتری حاوی ترکیبی یکنواخت از خاک زراعی، مواد آلی و ماسه با نسبت حجمی به‌ترتیب ۲، ۱، ۱ انتقال داده شدند. خاک مورد استفاده دارای ۳۸/۵ درصد رس، ۳۲ درصد لوم، ۲۹/۵ درصد شن، pH ۷/۴، EC ۱/۱ دسی‌زیمنس بر متر، ماده آلی ۱/۷۲ درصد، نیتروژن ۰/۱۹ درصد، فسفر قابل جذب، پتاسیم قابل جذب، روی، منگنز، آهن و مس به‌ترتیب ۶/۲، ۱۹۹، ۰/۶۱، ۱۱، ۴/۹ و ۰/۹۲ میلی‌گرم در کیلوگرم بود.

پس از استقرار، گیاهان به تدریج برای اعمال تنش خشکی آماده گردیدند. عامل تنش شامل سه سطح بود که بر اساس پتانسیل آب خاک (Ψ_{soil}) تعیین شدند؛ به‌طوری‌که پتانسیل آب خاک معادل ۰/۳- مگا پاسکال به‌عنوان شاهد، ۰/۹- و ۱/۵- مگا پاسکال به‌ترتیب به‌عنوان تنش متوسط و تنش شدید در نظر گرفته شدند. برای رسیدن به سطوح تنش مورد نظر پس از قطع آبیاری درصد رطوبت حجمی خاک گلدان‌ها با استفاده از دستگاه تی‌دی‌آر^۳ به‌صورت روزانه قرائت شد. همچنین با نمونه‌برداری خاک (از گلدان‌های اضافی فراهم‌شده) پتانسیل ماتریکس خاک در رطوبت حجمی قرائت‌شده با صفحه فشار^۴ تعیین و نهایتاً رابطه بین رطوبت حجمی و پتانسیل آب خاک تعیین و نمودار آن (شکل ۱) ترسیم شد (Talaei *et al.*, 2011). به این ترتیب از طریق عدد قرائت‌شده با تی‌دی‌آر میزان پتانسیل آب خاک مشخص شد. پس از رسیدن به پتانسیل مورد نظر وزن تک‌تک گلدان‌ها در این نقطه تعیین شد. با توزین هر دو روز یک‌بار گلدان‌ها معادل وزن کم‌شده آب به گلدان داده می‌شد (Yadollahi *et al.*, 2009). گیاهان به‌مدت چهار

1. Garnem
2. Ferragnes
3. Time Domain Reflectometry (TDR)
4. Pressure plate



شکل ۱. همبستگی بین درصد رطوبت حجمی و پتانسیل ماتریکس در خاک مورد استفاده در آزمایش
Figure 1. Correlation between moisture percent (vol%) and soil matrix potential in soil used in this study

میزان بالای محتوای نسبی آب برگ در گیاهان شاهد اعم از پیوندی و غیر پیوندی (شکل ۱) نشان‌دهنده دسترسی نهال‌ها به آب کافی است، درحالی‌که گیاهان تحت تنش خشکی به دلیل وجود میزان آب کمتر در خاک، از لحاظ این صفت کاهش قابل توجهی را نشان دادند. میزان آب برگ اساساً وابسته به میزان رطوبت در خاک است (Torrecillas *et al.*, 1996).

کاهش محتوای نسبی یا پتانسیل آب برگ تحت تنش خشکی عکس‌العملی طبیعی است که در بسیاری از گیاهان از جمله گونه‌های بادام (Zokaee *et al.*, 2012; Sorkheh *et al.*, 2014) ارقام بادام (Torrecillas *et al.*, 1996; Yadollahi *et al.*, 2011) و پایه‌های بادام (Karimi *et al.*, 2013; Isaakidis *et al.*, 2004)، گزارش شده است.

مقایسه میانگین اثرات متقابل تنش و پیوند نشان داد که تحت تنش خشکی و صرف‌نظر از شدت آن گیاهان پیوندشده به‌طور معنی‌داری محتوای نسبی آب برگ بالاتری داشتند (شکل ۲-b). مقایسه میانگین اثرات متقابل پایه و پیوند نشان داد که گیاهان پیوندی در مقایسه با پایه‌های غیر پیوندی همواره RWC بالاتری داشتند. با وجود پایه‌های متفاوت میزان نسبی آب برگ در گیاهان پیوندی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشت. در بین پایه‌های پیوندشده، بادام بذری با ۷۶٪ بیشترین و گارنم با ۷۲٪ پایین‌ترین میزان محتوای نسبی آب برگ را داشتند؛ در صورتی‌که در بین پایه‌های غیر پیوندی، هلو با ۶۲٪ کمترین و هیبرید محلی با ۷۵٪ بیشترین میزان را از لحاظ این صفت به خود اختصاص دادند (شکل ۲-c).

جدول ۱. تجزیه واریانس محتوای نسبی آب برگ (RWC)، شاخص‌های فلورسانس سبزینه (CF)، پرولین، شاخص پایداری غشا (MSI)، سبزینه a، b و کل و کاروتنوئید (Cart.) در پایه‌های پیوندشده و غیر پیوندی بادام تحت تنش خشکی

Table 1. Analysis of variance for relative water content (RWC), chlorophyll fluorescence (CF) indices, proline, membrane stability index (MSI), chlorophyll (Chl) a, Chl b, total (T) Chl and crotenoid (Cart) in grafted and ungrafted almond rootstocks exposed to drought stress

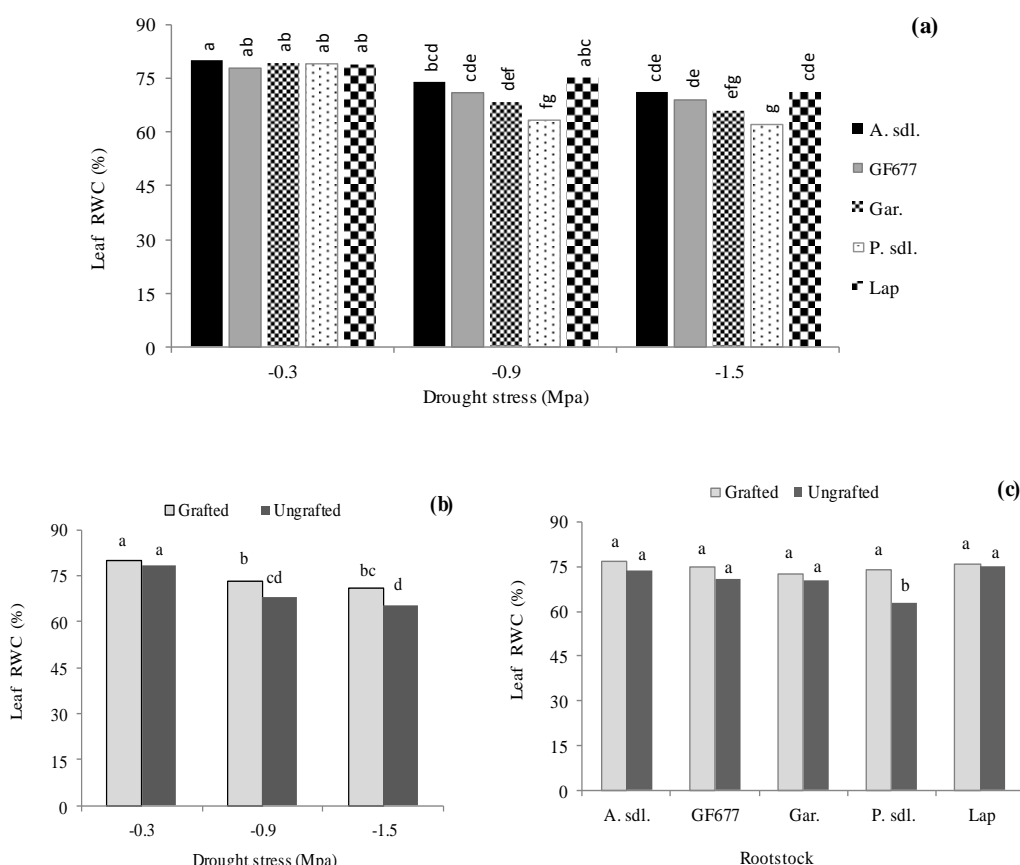
Source of variation	df	Means of squares									
		RWC	F ₀	F _m	F _v /F _m	proline	MSI	Cart.	T Chl	Chl a	Chl b
Block	2	253 ^{***}	56 ^{ns}	1800 ^{ns}	0.0004 ^{ns}	9.5 ^{ns}	47.5 ^{ns}	0.018 ^{**}	0.125 ^{ns}	0.049 ^{ns}	0.017 [*]
D. Stress (DS)	2	1017 ^{**}	2121 ^{**}	5200 ^{ns}	0.022 ^{**}	286 ^{**}	1053 ^{**}	0.004 ^{ns}	3.4 ^{**}	1.77 ^{**}	0.29 ^{**}
Rootstock (RS)	4	153 ^{**}	1047 ^{**}	6814 [*]	0.017 ^{**}	21 ^{**}	246 ^{**}	0.011 [*]	0.15 [*]	0.069 [*]	0.015 [*]
Grafting (G)	1	383 ^{**}	4665 ^{**}	1596 ^{ns}	0.04 ^{**}	22.7 [*]	226 [*]	0.022 [*]	0.14 ^{ns}	0.074 ^{ns}	0.011 ^{ns}
R × DS	8	48 [*]	297 ^{**}	2486 ^{ns}	0.0038 ^{**}	7.5 ^{ns}	75 ^{ns}	0.005 ^{ns}	0.07 ^{ns}	0.052 [*]	0.005 ^{ns}
G × DS	2	68 [*]	427 ^{**}	2473 ^{ns}	0.01 ^{**}	3.6 ^{ns}	102 ^{ns}	0.004 ^{ns}	0.017 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.0006 ^{ns}
G × RS	4	75 ^{**}	1137 ^{**}	6425 [*]	0.02 ^{**}	14.7 ^{ns}	69 ^{ns}	0.004 ^{ns}	0.068 ^{ns}	0.039 ^{ns}	0.004 ^{ns}
G × RS × DS	8	26 ^{ns}	244 ^{**}	5819 [*]	0.006 ^{**}	7.5 ^{ns}	24 ^{ns}	0.003 ^{ns}	0.025 ^{ns}	0.014 ^{ns}	0.002 ^{ns}
Error	58	20.3	71	2519	0.001	5.5	43	0.003	0.43	0.021	0.005 ^{ns}
C.V. %		6.2	7.47	10.17	4.23	16.8	27	15.9	14.7	13.9	20

ns و **: بدون تفاوت معنی‌دار، تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

ns, *, **: non-significant and significant at 5 and 1% probability levels, respectively.

دارد. در این بررسی پایه‌های پیوندشده با بادام در مقایسه با پایه‌های غیر پیوندی محتوی نسبی آب بیشتری داشتند، درحالی‌که در پایه‌های هیبرید هلو×بادام پیوندشده با هلو نتایج عکس بوده است به‌نحوی‌که گیاهان پیوندی در مقایسه با پایه‌های پیوندنشده پتانسیل آب برگ بیشتر و جریان شیره خام ضعیف‌تری داشتند (Massai & Gucci, 1997). اختلافات در پتانسیل آب برگ، میزان جریان شیره در ساقه و تعرق به خصوصیات سیستم ریشه و روابط تاج/ریشه در ترکیب پیوندی نسبت داده شده است (Massai & Gucci, 1997). به‌نظر می‌رسد پیوندک بادام به‌عنوان گونه متحمل به خشکی با به‌کارگیری سازوکارهای تحمل، منجر به حفظ آب بیشتر در گیاهان پیوندی شده است.

هرچند میزان محتوی نسبی آب برگ در گیاهان تحت تنش ۱/۵- مگاپاسکال پایین‌تر از نهال‌های تحت تنش متوسط (۰/۹- مگاپاسکال) بود ولی تفاوت معنی‌دار بین آنها وجود نداشت. افت فشار تورژانس که ناشی از کاهش محتوای آب برگ است منجر به آغاز سازوکارهای محافظت‌کننده در برابر خشکی می‌شود. کاهش هدایت روزنه‌ای یکی از اولین کارکردهای شناخته‌شده است. افت ناگهانی پتانسیل آب برگ در مراحل اولیه تنش و سپس ادامه افت با شیب ملایم‌تر در مراحل پیشرفته تنش در برگ‌های دو رقم بادام گزارش شده است (Torrecillas *et al.*, 1996). روند افت پتانسیل آب برگ در گونه‌های بادام (Zokaei *et al.*, 2014, Sorkheh *et al.*, 2012) و ارقام بادام (Yadollahi *et al.*, 2011; Karimi *et al.*, 2013) تحت سطوح مختلف خشکی با نتایج این بررسی مطابقت



شکل ۲. اثرات متقابل تنش خشکی و پایه (a)، تنش و پیوند (b) و پایه و پیوند (c) بر محتوی نسبی آب برگ (RWC) در پایه‌های پیوندشده و غیر پیوندی بادام. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵٪ آزمون دانکن است.

Figure 2. Interaction between drought stress and rootstock (a), drought stress and grafting (b) and rootstock and grafting (c) on relative water content (RWC) of grafted and ungrafted almond rootstocks. Almond seedling (A. sdl.), Garnem (Gar.), peach seedling (P. Sdl.) and Local almond peach hybrid (Lap). Similar letters represented no significant difference between means by DMRT test at $P < 0.05$.

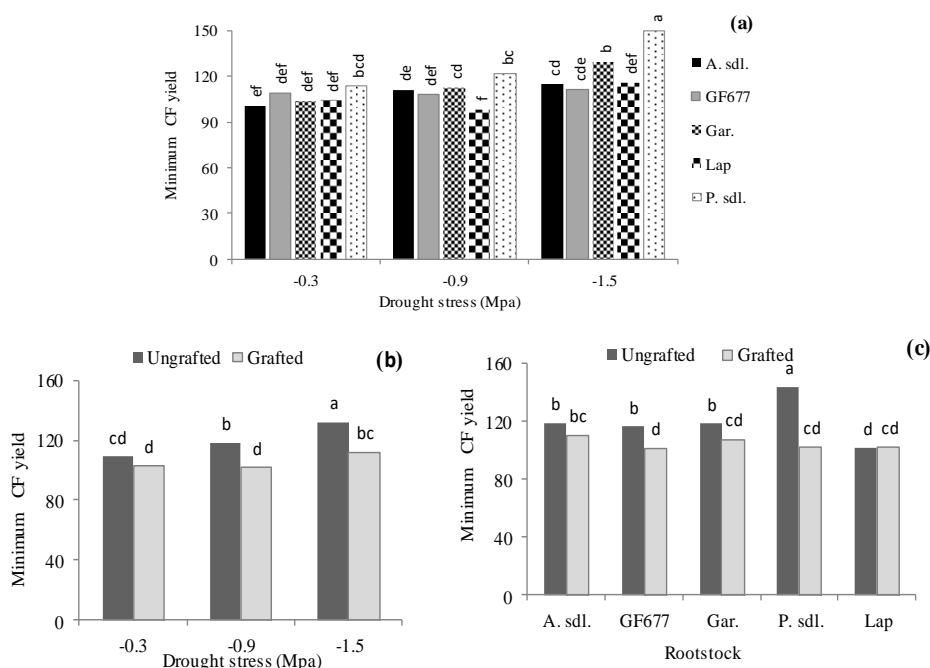
شاخص‌های فلورسانس سبزینه

فلورسانس حداقل (F_0)

هر سه عامل آزمایش بر میزان فلورسانس حداقل تأثیر معنی‌داری داشتند (جدول ۱). بیشترین مقدار فلورسانس حداقل در حالت تنش شدید و کمترین آن در شاهد دیده شد. در بین پایه‌های تحت بررسی هلو بذر و هیبرید محلی به ترتیب بیشترین و کمترین میزان فلورسانس حداقل را داشتند. فلورسانس حداقل پایه‌های پیوندی به‌طور معنی‌داری کمتر از پایه‌های غیر پیوندی بود (جدول ۲). اثرات متقابل تنش خشکی و پایه بر میزان فلورسانس حداقل معنی‌دار بود (جدول ۱) به‌طوری‌که افزایش معنی‌دار F_0 در یک پایه مشخص تنها در تنش شدید خشکی و در پایه‌های هلو بذر، بادام بذر و گارنم مشاهده شد. پایه‌های هیبرید محلی و GF677 با افزایش شدت تنش خشکی افزایش معنی‌داری در میزان F_0 نشان ندادند (شکل ۳-a). اثرات متقابل پیوند و تنش نیز بر میزان فلورسانس حداقل معنی‌دار بود، به‌نحوی که همسو با افزایش شدت تنش خشکی میزان F_0 نیز در

پایه‌های غیر پیوندی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت، درحالی‌که در گیاهان پیوندی تفاوت معنی‌داری بین میزان F_0 در سطوح مختلف تنش خشکی دیده نشد (شکل ۳-b). اثرات متقابل پایه و پیوند نشان داد که در بین پایه‌های تحت بررسی هلو بذر پیوندشده بیشترین و پایه پیوند شده GF677 کمترین میزان F_0 را داشتند. در پایه‌های بادام بذر و هیبرید محلی عامل پیوند در میزان فلورسانس حداقل سبزینه تفاوت معنی‌داری را موجب نگردید؛ در صورتی‌که در سه پایه دیگر گیاهان پیوندشده نسبت به گیاهان غیر پیوندی همان پایه به‌طور معنی‌داری F_0 کمتری داشتند (شکل ۳-c).

اثرات متقابل تنش خشکی و پایه و پیوند نیز بر میزان F_0 معنی‌دار بود (جدول ۱). مقایسه میانگین اثر متقابل این عوامل (جدول ۳) نشان داد که هلو بذر غیر پیوندی تحت تنش شدید ۱/۵ Mpa بالاترین فلورسانس حداقل را داشت، درحالی‌که هیبرید محلی و GF677 پیوندشده در مواجهه با تنش متوسط کمترین مقدار را بروز دادند.



شکل ۳. اثرات متقابل تنش خشکی و پایه (a)، تنش و پیوند (b) و پایه و پیوند (c) بر میزان حداقل فلورسانس سبزینه (CF) در پایه‌های پیوند شده و غیر پیوندی بادام. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵٪ با آزمون دانکن است.

Figure 3. Interaction between drought stress and rootstock (a), drought stress and grafting (b) and rootstock and grafting (c) on minimum chlorophyll fluorescence (CF) yield of grafted and ungrafted almond rootstock. Almond seedling (A. s.d.), garnem (Gar.), peach seedling (P. S.d.) and local almond peach hybrid (Lap). Similar letters represented no significant difference between means by DMRT test at $P < 0.05$.

به تدریج با احیاشدن مولکول‌های کوئینون (گیرنده الکترون فتوسیستم دو)، فلورسانس افزایش می‌یابد. این روند تا احیای کامل مولکول‌ها ادامه می‌یابد، در چنین حالتی مرکز فتوسیستم دارای بیشترین فلورسانس (Fm) است. هرچه سیستم دیرتر بسته شود یعنی قادر باشد تعداد الکترون‌های بیشتری را بپذیرد، آن بالاتر خواهد بود (Maxwell & Johnson, 2000). در این مطالعه مشاهده گردید که هیبریدهای بین‌گونه‌ای فلورسانس سبزینه حداکثر بالاتری نسبت به هلوی بذری و بادام بذری داشتند. Fm بیشتر بیانگر کارایی بالاتر فتوسنتز است (Maxwell & Johnson, 2000). به‌طور کلی هیبریدهای بین‌گونه‌ای در مقایسه با بادام و هلوی بذری پر رشدتر و قوی‌تر هستند (Kester & Grasselly, 1987). کارایی بالاتر فتوسنتز را می‌توان حداقل به‌عنوان یکی از دلایل این امر در نظر گرفت. در بررسی حاضر کاهش در Fm در نتیجه تنش خشکی مشاهده شد. کاهش در فلورسانس حداکثر در نتیجه تنش خشکی در پسته (Gasemi *et al.*, 2014) و در بادام تحت تنش شوری (Momenpour *et al.*, 2015) و تنش حاصل از اشعه ماورابنفش (Ranjbarfordoei & VanDamme, 2010) گزارش شده است.

شاخص Fv/Fm

گیاهان تحت تنش شدید کاهش معنی‌داری را در نسبت Fv/Fm در مقایسه با شاهد و تنش متوسط نشان دادند (جدول ۲). نوع پایه نیز بر نسبت Fv/Fm تأثیر معنی‌داری داشت، هیبریدهای بین‌گونه‌ای با عدم تفاوت معنی‌دار نسبت به بادام بذری دارای کارایی فتوسنتز بالاتری بودند و هلوی بذری به‌تنهایی پایین‌ترین کمیت را داشت. میانگین نسبت Fv/Fm در گیاهان پیوندی به‌طور معنی‌داری بیش از میانگین این نسبت در پایه‌های غیرپیوندی بود (جدول ۲). برهمکنش اثر تنش خشکی و پایه بر نسبت Fv/Fm نشان داد که گارنم و بادام بذری فقط تحت تنش شدید خشکی کاهش معنی‌داری را در مقایسه با شاهد و تنش متوسط از خود بروز دادند؛ درحالی‌که

در برگ سازگار شده به تاریکی به محض تابش نور واکنش‌های فتوشیمیایی فتوسنتز آغاز می‌شود. در این حالت سیستم دارای کمترین فلورسانس است. F_0 کمتر به معنی کارایی بیشتر سیستم در تثبیت کربن یا به‌عبارتی انتقال الکترون است. در این بررسی پایه‌ها تحت تنش خشکی افزایش معنی‌دار در F_0 را نشان دادند (در هیبرید محلی و GF677 افزایش معنی‌دار نبود). افزایش در F_0 به دلیل بازدارندگی فتوسنتزی در نتیجه تنش خشکی گزارش شده است (Maxwell & Johnson, 2000). نتایج مشابهی در بادام تحت تنش شوری (Momenpour *et al.*, 2015) و تنش حاصل از اشعه ماورابنفش (Ranjbarfordoei & VanDamme, 2010) و در چند گونه چوبی تحت تنش خشکی (Percival & Sheriffs, 2002) گزارش شده است.

حداکثر فلورسانس سبزینه (Fm)

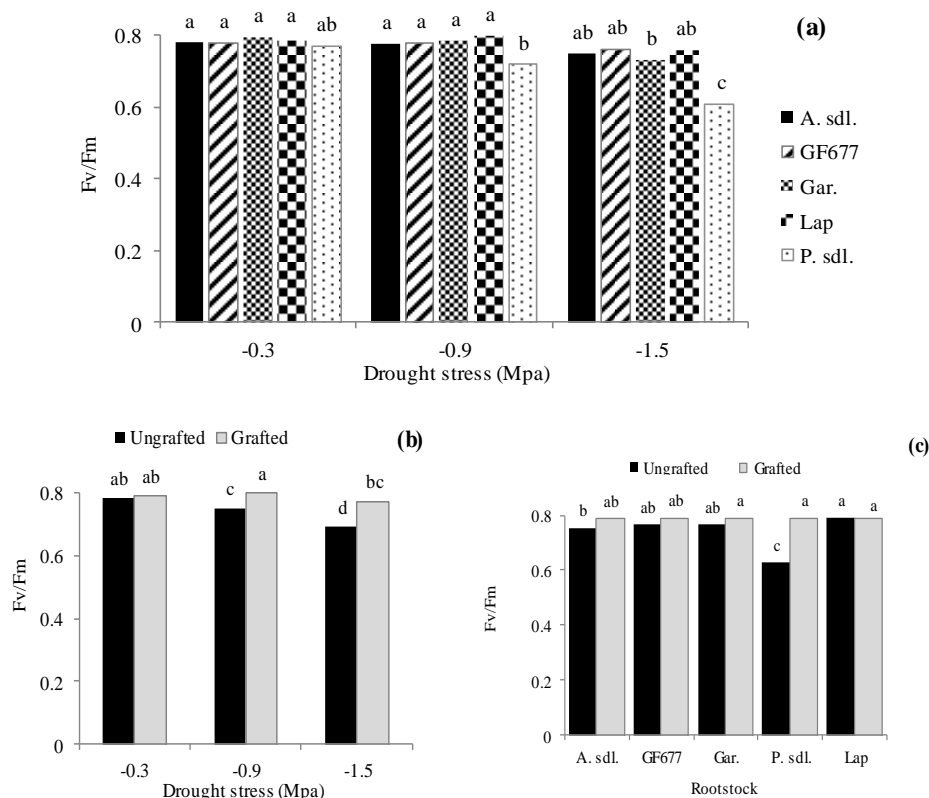
میزان حداکثر فلورسانس سبزینه تحت تأثیر تنش خشکی و عامل پیوند قرار نگرفت، درحالی‌که اثر پایه و اثرات متقابل پایه و پیوند و همچنین تنش و پایه و پیوند بر این صفت در سطح پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). در بین پایه‌ها بالاترین Fm مربوط به هیبریدهای بین‌گونه‌ای و بدون تفاوت معنی‌دار در بین آنها بود. کمترین مقادیر Fm مربوط به پایه هلوی بذری و بادام بذری بود.

مقایسه میانگین اثر متقابل پایه و پیوند نشان داد که فقط در پایه هلوی بذری فلورسانس حداکثر بین نهال‌های پیوندشده و پیوندنشده دارای تفاوت معنی‌دار بود؛ به‌نحوی که نهال‌های غیرپیوندی Fm کمتری داشتند. هرچند تنش خشکی بر فلورسانس حداکثر اثر معنی‌داری نداشت، اما به‌طور کلی با افزایش شدت تنش Fm کاهش یافت. این روند به‌خوبی در میانگین حاصل از اثرات متقابل تنش و پایه و پیوند (جدول ۳) دیده می‌شود. در بین همه تیمارها فقط هلوی بذری غیر پیوندی تحت سطوح مختلف تنش خشکی تفاوت‌های معنی‌داری را در فلورسانس حداکثر نشان داد.

در برگ سازگار شده به تاریکی پس از تابش نور

ناشی از میانگین تحمل به خشکی بیشتر بادام (پیوندک) در مقایسه با هلو و هیبریدهای بین‌گونه‌ای باشد. حفظ محتوی نسبی آب بیشتر در بادام از طریق تجمع اسمولیت‌هایی مانند پرولین، قندها و پروتئین محلول (نتایج منتشرنشده) در سلول (Kuznetsov & Shevyakova, 1999) همچنین حفظ مقادیر بیشتر رنگیزه کاروتنوئید (Sircelj *et al.*, 2007) و نشت یونی کمتر (Sorkkeh *et al.*, 2012) را می‌توان به‌عنوان دلیل تحمل‌پذیری بیشتر گیاهان پیوندی در نظر گرفت. مقایسه میانگین اثرات متقابل پایه و پیوند نشان داد که به‌جز هیبرید محلی، سایر پایه‌ها در حالت پیوندشده نسبت Fv/Fm بالاتری داشتند اما فقط در پایه‌های هلو بذری پیوندشده با بادام در مقایسه با حالت غیرپیوندی تفاوت معنی‌دار در نسبت Fv/Fm مشاهده گردید (شکل ۴-۳).

هلوی بذری در هر دو سطح تنش، کاهش معنی‌داری را در کارایی فتوسنتز داشت. هیبرید محلی و GF677 همسو با افزایش شدت تنش کاهش در نسبت Fv/Fm را نشان دادند، لیکن تفاوت‌ها معنی‌دار نبود (شکل ۴-۳). مقایسه میانگین اثر متقابل تنش خشکی و پیوند نشان داد که پایه‌های غیرپیوندی با افزایش تنش خشکی در مقایسه با شاهد کاهش معنی‌داری را در نسبت Fv/Fm در هر دو سطح تنش خشکی از خود بروز دادند، درحالی‌که در پایه‌های پیوندی فقط در تنش شدید کاهش معنی‌دار کارایی فتوسنتز مشاهده شد. به‌طورکلی پایه‌های پیوندشده با بادام میانگین نسبت Fv/Fm بالاتری از گیاهان غیرپیوندی داشتند؛ لذا عامل پیوند باعث گردید که گیاهان پیوندشده از لحاظ کارایی فتوسنتز کمتر تحت تأثیر تنش خشکی قرار بگیرند (شکل ۴-۳). به‌نظر می‌رسد این نتیجه به‌طورکلی



شکل ۴. اثرات متقابل تنش خشکی و پایه (a)، تنش و پیوند (b) و پایه و پیوند (c) بر نسبت Fv/Fm در پایه‌های پیوندشده و غیر پیوندی بادام. حروف مشابه نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵٪ با آزمون دانکن است.

Figure 4. Interaction between drought stress and rootstock (a), drought stress and grafting (b) and rootstock and grafting (c) on Fv/Fm ratio of grafted and ungrafted almond rootstock. Almond seedling (A. s.d.l.), garnem (Gar.), peach seedling (P. Sdl.) and local almond peach hybrid (Lap). Similar letters represented no significant difference between means by DMRT test at $P < 0.05$.

رنگیزه‌های برگ

تجزیه واریانس داده‌های مربوط به غلظت کاروتنوئیدها، سبزینه a، سبزینه b، و کل در بین تیمارهای مختلف نشان داد که تنش خشکی به‌جز کاروتنوئیدها به‌طور معنی‌داری روی سایر صفات مؤثر بود (جدول ۱). اثر نوع پایه نیز در سطح ۵٪ روی غلظت رنگیزه‌ها مؤثر واقع شد. اثر پیوند در غلظت کاروتنوئیدها در سطح ۵٪ معنی‌دار بود؛ اما بر غلظت سبزینه‌ها اثر معنی‌دار نداشت. اثرات متقابل تیمارهای مختلف اعم از تنش و پایه، تنش و پیوند و همچنین پایه و پیوند روی غلظت رنگیزه‌های برگ فاقد تفاوت معنی‌دار بود (جدول ۱). میزان سبزینه‌های a، b و کل به‌شدت تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت و سطوح تنش خشکی تأثیر معنی‌داری روی غلظت آنها در برگ داشت. پایه بادام بذری بیشترین و پایه GF677 کمترین میزان سبزینه‌های a، b و کل را با تفاوت معنی‌دار داشتند؛ سایر پایه‌ها بدون تفاوت معنی‌دار بین این دو قرار گرفتند (جدول ۲). در بین پایه‌های مختلف، بادام بذری بیشترین میزان کاروتنوئید را داشت؛ اما با هلوی بذری و هیبرید بادام هلوی محلی تفاوت معنی‌دار نشان نداد. میزان کاروتنوئید برگ در GF677 و گارنم به‌طور معنی‌داری کمتر از سه پایه دیگر بود، اما با پایه‌های هلوی بذری و هیبرید محلی تفاوت معنی‌دار نداشتند. میزان کاروتنوئیدها در برگ گیاهان پیوندشده به‌طور معنی‌داری بالاتر از پایه‌های غیرپیوندی بود (جدول ۲). تنش خشکی منجر به کاهش غلظت رنگیزه‌های برگ گردید، میزان کاهش ناشی از تنش خشکی در مورد رنگیزه کلروفیل شدیدتر از کاروتنوئید بود. کاهش در میزان رنگیزه‌های برگ در نتیجه تنش خشکی در گونه‌های گیاهی زیادی گزارش شده است (Isaakidis *et al.*, 2004; Kirnak *et al.*, 2001; Sircelj *et al.*, 2007) و ویژگی در گونه‌ها (Zokaee *et al.*, 2014; Sorkheh *et al.*, 2012) و ارقام بادام (Karimi *et al.*, 2013) نیز مشاهده شده است. غلظت رنگیزه‌های فتوسنتزی به‌عنوان شاخصی مهم در ارزیابی میزان تحمل به تنش خشکی مطرح است (Isaakidis *et al.*, 2004; Sorkheh *et al.*, 2012).

مقایسه میانگین اثرات متقابل تنش و پایه و پیوند بر نسبت Fv/Fm نشان داد که در شرایط بدون تنش تمامی پایه‌های پیوندی و غیرپیوندی نسبت Fv/Fm نسبتاً مشابهی داشتند. پایه هلوی غیرپیوندی تحت تنش متوسط از لحاظ کارایی فتوسنتز کاهش معنی‌دار نسبت به سایر گیاهان نشان داد. در تنش شدید، پایه‌های غیرپیوندی بادام بذری و گارنم کاهش معنی‌داری را در این شاخص نسبت به شرایط آبیاری مناسب بروز دادند، درحالی‌که هلوی غیرپیوندی در تمامی سطوح تنش از این نظر دارای تفاوت‌های معنی‌دار بود. پنج پایه پیوندشده به‌علاوه GF677 و هیبرید محلی پیوندشده تفاوت معنی‌داری در نسبت Fv/Fm نشان ندادند (جدول ۲).

گیاهان تحت تنش در نتیجه اختلال در مراکز فتوشیمیایی فتوسنتز تغییراتی را در حداکثر کارایی فتوسیستم II یا نسبت Fv/Fm نشان می‌دهند. تنش‌های محیطی با تحریک فرآیندهای احیایی و خسارت نوری به مراکز واکنش فتوسیستم II سبب کاهش این نسبت می‌شوند (Yamasaki *et al.*, 2002). در بررسی حاضر به‌طور کلی نسبت Fv/Fm در نتیجه تنش خشکی در نهال‌ها کاهش معنی‌داری را نشان داد. این کاهش در پایه هلو و گارنم به‌ویژه در حالت غیرپیوندی شدیدتر از سایر گیاهان بود. نتایج مشابهی در پسته (Gasemi *et al.*, 2014)، بادام (Yadollahi *et al.*, 2009) و چندین گونه درختی مثمر و غیرمثمر در نتیجه تنش خشکی مشاهده شده است (Percival & Momenpour *et al.*, 2002). تنش شوری (Sheriffs, 2015)، تنش حاصل از اشعه ماورابنفش (Ranjbarfordoei & VanDamme, 2010) و تنش سرما (Kodad *et al.*, 2010) نیز در بادام منجر به کاهش نسبت Fv/Fm شده‌اند. در بررسی حاضر صرف‌نظر از پایه هلوی بذری در سایر پایه‌ها کاهش در کارایی فتوسنتز فقط تحت تنش شدید خشکی مشاهده شد. نتایج مشابهی در بین ژنوتیپ‌های حساس و مقاوم (به خشکی) مشاهده شده است؛ به‌نحوی که ژنوتیپ‌های مقاوم منحصراً تحت تنش‌های شدید خشکی نسبت Fv/Fm بالاتری را داشتند (Sayed, 2003).

بدون تنش در پایه‌های بادام بذری، GF677، گارنم و هیبرید محلی افزایش نشان داد. برهمکنش تنش خشکی و پیوند بر میزان پرولین حاکی از انباشت بیشتر این ماده در برگ گیاهان پیوندی بود (جدول ۳).

در این بررسی میانگین میزان پرولین در برگ نهال‌های تحت تنش خشکی نسبت به شاهد افزایش قابل توجه و بسیار معنی‌داری را نشان داد. افزایش میزان پرولین در ارقام زیتون تحت تنش خشکی و کاهش آن متعاقب آبیاری گزارش شده است (Arzi & Arzani, 2003). همچنین نتایج بررسی حاضر در مورد پرولین در توافق با نتایج مشاهده‌شده در گونه‌ها (Zokaee et al., 2014; Sorkheh et al., 2012) و ارقام بادام (Karimi et al., 2013; Yadollahi et al., 2011) است. انباشت پرولین به‌عنوان واکنشی رایج در گیاهان تحت تنش خشکی شناخته شده است. از مهمترین اثرات فیزیولوژیکی پرولین تنظیم فشار اسمزی، حفاظت از ساختار غشای سلولی و کاهش هدررفت آب و حفظ آماس سلول است (Kafi et al., 2009). علت تجمع پرولین در شرایط کم‌آبی افزایش ساخت و نیز کاهش مصرف آن برای ساخت سایر پروتئین‌ها به‌دلیل توقف رشد است (Zokaee et al., 2014).

کاهش میزان آب در برگ نه تنها از ساخته‌شدن کلروفیل جلوگیری می‌کند، بلکه منجر به تجزیه رنگیزه‌های برگ نیز می‌شود. کلروفیل و پرولین هر دو از پیش‌ماده گلوتامات ساخته می‌شوند، تحت شرایط تنش خشکی میزان پرولین افزایش می‌یابد و کاهش سبزینه را شاید بتوان نتیجه طبیعی این فرایند قلمداد نمود (Zokaee et al., 2014).

پرولین آزاد

مقایسه میانگین اثر تیمارها روی پرولین آزاد برگ نشان داد که همسو با افزایش شدت تنش خشکی، میزان این ماده نیز به‌طور معنی‌داری افزایش یافت به‌نحوی که بین هر سه سطح تنش تفاوت‌های معنی‌داری از این نظر ملاحظه شد (جدول ۲). پنج پایه تحت بررسی نیز دارای اختلافات معنی‌داری در میزان پرولین برگ بودند، به‌طوری که بادام بذری بیشترین و گارنم کمترین میزان پرولین را در برگ داشتند و سایر پایه‌ها بین این دو واقع شدند (جدول ۲). میزان پرولین در گیاهان پیوندشده و غیرپیوندی نیز در سطح ۵٪ دارای اختلاف معنی‌دار بود. هیچ‌یک از اثرات متقابل تیمارها از نظر آماری بر میزان پرولین برگ تأثیر معنی‌داری نداشتند؛ اما غلظت این ماده تحت تنش شدید خشکی نسبت به شرایط

جدول ۲. اثر اصلی سطوح تنش خشکی (DS)، پایه (RS) و پیوند (Graf) بر درصد محتوای نسبی آب برگ (RWC)، شاخص‌های فلورسانس سبزینه (CF)، پرولین، شاخص پایداری غشا (MSI)، سبزینه a، b، کل و کاروتنوئید (Cart)

Table 2. Main effect of drought stress (DS), rootstock (RS) and grafting (Graf) levels on relative water content (RWC), chlorophyll fluorescence (CF) indices, proline, membrane stability index (MSI) و chlorophyll (Chl) a, chl b, total (T) chl and carotenoid (Cart)

Factor	Level	RWC (%)	F ₀	F _m	F _v /F _m	Proline μmolg ⁻¹ fw	MSI	Pigment mg g ⁻¹ fw			
								Cart	T. Chl	Chl a	Chl b
DS (Mpa)	-0.3	79.2 ^a	106 ^b	497 ^a	0.78 ^a	11.1 ^c	18.7 ^b	0.37 ^a	1.78 ^a	1.31 ^a	0.47 ^a
	-0.9	70.5 ^b	110 ^b	503 ^a	0.77 ^a	13.5 ^b	22.1 ^b	0.341 ^a	1.36 ^b	1.03 ^b	0.32 ^b
	-1.5	68.1 ^b	122 ^a	478 ^a	0.73 ^b	17.2 ^a	30.4 ^a	0.346 ^a	1.1 ^c	0.83 ^c	0.28 ^b
RS	A. seedl.	75.1 ^a	115 ^b	483 ^b	0.76 ^b	15.2 ^a	25.4 ^a	0.39 ^a	1.54 ^a	1.15 ^a	0.39 ^a
	GF677	72.9 ^a	109 ^b	494 ^{ab}	0.77 ^{ab}	14.37 ^{ab}	27.7 ^a	0.33 ^b	1.35 ^b	1.02 ^b	0.33 ^b
	Garnem	71.4 ^{ab}	113 ^b	520 ^a	0.77 ^{ab}	12.34 ^b	23.1 ^{ab}	0.335 ^b	1.31 ^{ab}	0.98 ^{ab}	0.32 ^{ab}
	P. seedl.	68.3 ^b	123 ^a	468 ^b	0.79 ^a	13.6 ^{ab}	25.5 ^b	0.35 ^{ab}	1.41 ^{ab}	1.05 ^{ab}	0.36 ^{ab}
	Lap*	75.4 ^a	102 ^c	499 ^{ab}	0.71 ^c	14.32 ^{ab}	18 ^a	0.35 ^{ab}	1.46 ^{ab}	1.08 ^{ab}	0.37 ^{ab}
Graf	Ungraf.	70.5 ^b	120 ^a	497 ^a	0.742 ^a	13.48 ^b	25.2 ^a	0.336 ^a	1.37 ^a	1.03 ^a	0.37 ^a
	Graf.	74.7 ^a	105 ^b	489 ^a	0.784 ^b	14.5 ^a	22.7 ^a	0.368 ^a	1.45 ^a	1.08 ^a	0.347 ^a

حروف مشابه نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵٪ در آزمون چند دامنه‌ای دانکن است.

Values followed by the same letters were not significantly different at 5% level (DMRT).

* Local almond peach hybrid

جدول ۳. مقایسه میانگین اثرات متقابل تنش خشکی، پایه و پیوند بر محتوی نسبی آب برگ، شاخص‌های فلورسانس سبزینه، شاخص پایداری غشا و پرولین آزاد برگ

Table 3. Mean comparisons of drought stress (DS), rootstock (RS) and grafting interactions on relative water content (RWC), chlorophyll fluorescence indices, proline and membrane stability index (MSI)

DS (Mpa)	RS	Grafting	RWC (%)	F ₀	F _m	F _v /F _m	Proline $\mu\text{molg}^{-1}\text{fw}$	MSI	
-0.3	A. seedl.	Ungraf.	80.8	98.8 ^{hi}	465.8 ^{abc}	0.78 ^{a-d}	11.6	28.4	
		Graf.	79.3	101 ^{hi}	490 ^{abc}	0.79 ^{a-c}	11.86	19.7	
	GF677	Ungraf.	75.4	113 ^{d-h}	516 ^{ab}	0.778 ^{a-d}	10.7	22.8	
		Graf.	80.6	104 ^{fi}	492 ^{abc}	0.785 ^{a-d}	10.73	23.2	
	Garnem	Ungraf.	78.4	104 ^{fi}	527 ^{ab}	0.8 ^{ab}	10.67	26.3	
		Graf.	80.5	103 ^{fi}	510 ^{ab}	0.792 ^{abc}	11.58	19	
	P. seedl.	Ungraf.	78	123 ^{b-e}	536 ^a	0.768 ^{a-e}	11	27.4	
		Graf.	80	103 ^{fi}	496 ^{abc}	0.77 ^{a-d}	11.1	20.8	
	Lap*	Ungraf.	78.7	105 ^{fi}	478 ^{abc}	0.786 ^{a-d}	11	12	
		Graf.	80	102.8 ^{fi}	517 ^{ab}	0.797 ^{ab}	10.65	12.9	
	-0.9	A. seedl.	Ungraf.	72.4	119 ^{c-f}	514 ^{ab}	0.765	16	28.27
			Graf.	75.5	103 ^{fi}	490 ^{abc}	0.787 ^{a-d}	15.3	22.17
GF677		Ungraf.	69	113 ^{e-i}	512 ^{ab}	0.77 ^{a-d}	10.7	21.6	
		Graf.	73.5	104 ^{fi}	492 ^{abc}	0.78 ^{a-d}	12	19.5	
Garnem		Ungraf.	66.6	122 ^{c-e}	544 ^a	0.77 ^{a-d}	10.84	19.8	
		Graf.	70.4	103 ^{fi}	512 ^{ab}	0.8 ^{ab}	13.22	13.3	
P. seedl.		Ungraf.	56.6	138.6 ^b	408 ^{cd}	0.63 ^f	12.68	27	
		Graf.	70.4	104.8 ^{fi}	553 ^a	0.8 ^{ab}	13.9	11.8	
Lap		Ungraf.	75.2	99.6 ^{hi}	520 ^{ab}	0.8 ^{ab}	13.28	18	
		Graf.	75.7	96.3	490 ^{abc}	0.8 ^a	17.2	15	
-1.5		A. seedl.	Ungraf.	68	128 ^{bcd}	485 ^{abc}	0.736 ^{cde}	18.3	27.8
			Graf.	74.6	101.8 ^{hi}	459 ^{abc}	0.77 ^{a-d}	18.24	26.4
	GF677	Ungraf.	68.5	122.8 ^{cde}	481 ^{abc}	0.74 ^{b-e}	15.9	31	
		Graf.	70.3	99 ^{hi}	472 ^{abc}	0.786 ^{a-d}	17.5	26.35	
	Garnem	Ungraf.	66	129 ^{bcd}	489 ^{abc}	0.736 ^{c-e}	16.46	32.1	
		Graf.	66.2	130 ^{bc}	485 ^{abc}	0.73 ^{c-e}	19.17	33.9	
	P. seedl.	Ungraf.	53.4	170 ^a	350 ^d	0.49 ^g	15	33.25	
		Graf.	71.2	132 ^{bc}	484 ^{abc}	0.727 ^{de}	16.3	29.75	
	Lap	Ungraf.	71	120 ^{cde}	480 ^{abc}	0.75 ^{b-e}	17.1	24.33	
		Graf.	71.8	111 ^{e-i}	484 ^{abc}	0.768 ^{a-e}	18.5	23.5	

حروف مشابه نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵٪ در آزمون چند دامنه‌ای دانکن است.

Values followed by the same letters were not significantly different at 5% level (DMRT).

* Local almond peach hybrid

وضعیت مناسب‌تری را بروز دادند و افزایش نسبی

کمتری در نشت یونی داشتند.

در این بررسی میزان نشت یونی برگ تحت تنش شدید خشکی در مقایسه با شاهد افزایشی معنی‌دار نشان داد. در شرایط تنش خشکی غشای سلول به‌واسطه پراکسیداسیون لیپیدها در نتیجه تجمع انواع اکسیژن واکنش‌گر^۱ دچار صدمات ساختاری می‌شود (Sorkheh *et al.*, 2012) کاهش پایداری غشای سلولی در نتیجه تنش خشکی در گونه‌های بادام وحشی و ارقام بادام گزارش شده است (Rouhi *et al.*, 2007; Yadollahi *et al.*, 2011). میزان نشت الکترولیت‌ها در تنش خشکی اعمال‌شده در شرایط درون‌شیشه‌ای در برخی از ارقام بادام و پایه GF677 نیز گزارش شده است (Karimi *et al.*, 2013).

نشت یونی

نتایج مقایسه میانگین میزان نشت یونی نشان داد که این ویژگی تنها در گیاهان تحت تنش خشکی شدید، به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. ارزیابی پایه‌ها نیز نشان داد که پایه هیبرید محلی دارای کمترین میزان نشت یونی بود و صرف‌نظر از هلوی بذری، با سایر پایه‌ها تفاوت معنی‌دار نداشت. تأثیر عامل پیوند بر میزان نشت یونی در سطح ۵٪ معنی‌دار بود و گیاهان پیوندنشده نسبت به پایه‌های پیوندی دارای نشت یونی بیشتری بودند (جدول ۲). اثرات متقابل تیمارها بر این صفت معنی‌دار نشد، اما نشت یونی در پایه‌های تحت تنش خشکی شدید نسبت به پایه‌های خوب آبیاری‌شده بیشتر بود و در این رابطه تحت تنش شدید خشکی گارنم بالاترین میزان نشت یونی را نشان داد و پس از آن هیبرید محلی و هلوی بذری قرار گرفتند. پایه‌های GF677 و بادام بذری از این نظر

پیوندشده در مقایسه با پایه‌های پیوندنشده کمتر تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفتند؛ به‌نحوی که محتوای آب نسبی و تجمع پرولین در برگ نهال‌های پیوندی بیشتر از نهال‌های غیرپیوندی بود. درحالی‌که نهال‌های غیرپیوندی همان پایه‌ها تحت تنش خشکی نشت یونی و کاهش کلروفیل بیشتری را نسبت به نهال‌های پیوندی بروز دادند. شاخص‌های فلورسانس سبزینه نیز در پایه‌های پیوندی کمتر تحت تأثیر خشکی قرار گرفت. در پایه‌های پیوندشده در مقایسه با پایه‌های غیرپیوندی میانگین صفات ارزیابی‌شده به‌هم نزدیک‌تر و داده‌ها از واریانس کمتری برخوردار بودند. به‌نظر می‌رسد در شرایط گلدانی به‌دلیل محدودیت‌هایی که برای رشد و بروز توان ریشه وجود دارد، خصوصیات تاج بر عملکرد گیاه در مواجهه با تنش خشکی بیشتر مؤثر واقع شده است. بروز این وضعیت به‌دلیل تغییر الگوی آبیاری به شیوه قطره‌ای و کاهش میزان و الگوی بارندگی‌ها که منجر به محدودیت شدید در حجم سیستم ریشه می‌شود، به‌نظر نمی‌رسد چندان دور از واقعیت باشد. با توجه به نتایج به‌نظر می‌رسد پایه‌های بادام بذری، GF677 و هیبرید محلی در مقایسه با گارنم و به‌خصوص هلوی بذری تحمل‌پذیری بهتری نسبت به تنش خشکی داشته باشند.

با توجه به نتایج به‌نظر می‌رسد پایه‌های بادام بذری، GF677 و هیبرید محلی به‌دلیل افت کمتر شاخص Fv/Fm و میزان کلروفیل، تجمع بیشتر پرولین و RWC بیشتر و نشت یونی کمتر در مقایسه با گارنم و به‌خصوص هلوی بذری تحمل‌پذیری بهتری نسبت به تنش خشکی داشته باشند. نتایج مشابهی مبنی بر این‌که پایه‌های بادام بذری و GF677 نسبت به هلوی بذری تحمل به خشکی بیشتری دارند گزارش شده است (Kester & Grasselly, 1987). همچنین گزارش شده است که پایه گارنم در مقایسه با فلنم و GF677 تحمل به خشکی کمتری را در رقم پیوندک القاء نموده است (Isaakidis *et al.*, 2004). تحمل به خشکی در بادام پیوندشده روی پایه هلوی بذری کمتر از پایه بادام تلخ گزارش شده است (Yadollahi *et al.*, 2011). دانه‌های هلوی بذری (به‌عنوان پایه نسبتاً حساس به خشکی ذکر شده‌اند) (Kester & Grasselly, 1987). در بررسی درون‌شیشه‌ای، رقم فرانسیس و GF677 تحت تنش شدید خشکی پاسخ‌های مشابهی را بروز داده‌اند (Karimi *et al.*, 2013).

نتیجه‌گیری کلی

بر اساس نتایج حاصل از این بررسی نهال‌های

REFERENCES

- Ahmadi, K., Golizade, H., Ebadzade, H., Hatami, F., Hosseinpour, R., Kazemi, R. & Abdeshah, H. (2016). *Agricultural Statistics in 2015, Vol 3 Horticultural Crops*. Iran Ministry of Agriculture –Jahad, From <http://www.amar.maj.ir/Index.aspx?page=form&lang=1&sub=65&tempname=amar&PageID=11583>
- Arji, I. & Arzani, K. (2003). Evaluation of the growth responses and proline accumulation of three Iranian native olive cultivars under drought stress. *Journal of Agricultural Science and Natural Resources*, 10(2), 91-101. (in Farsi)
- Bates, L. S., Waldren, R. P. & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- Gasemi, M., Arzani, K., Yadollahi, A. & Hokmabadi, H. (2014). Effect of drought stress on fluorescence, content and chlorophyll indices on four pistasio seedling rootstock. *Journal of Water Research in Agriculture B*, 27(4), 475-485. (in Farsi)
- Isaakidis, A., Sotiropoulos, T., Almaliotis, D., Therios, I. & Stylianidis, D. (2004). Response to severe water stress of the almond (*Prunus amygdalus*) 'Ferragnes' grafted on eight rootstocks. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 32, 355-36.
- Kafi, M., Borzooe, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masoumi, A. & Nabati, J. (2009). *Physiology of Environmental Stress in Plants*. Academic Center for Education, Culture and Research. (in Farsi)
- Karimi, S., Yadollahi, A. & Arzani, K. (2013). Responses of almond genotypes to osmotic stress induced in vitro. *Journal of Nuts*, 4(4), 1-7.
- Kester, D. E. & Grasselly, C. (1987). Almond rootstocks. In: R.C. Rom and R.F. Carlson (Eds), *Rootstocks for Fruit Crops*. (pp. 265-293.) John Wiley and Sons.

9. Kirnak, H., Kaya, C., Tas, I. & Higgs, D. (2001). The influences of water deficit on vegetative growth, physiology, fruit yield and quality in eggplants. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 27(3-4), 34-46.
10. Kodad, O., Socias i Company, R. & Morales, F. (2010) Evaluation of almond flower tolerance to frosts by chlorophyll fluorescence. In: Zakyntinos G. (ed.). *XIV GREMPA Meeting on Pistachios and Almonds*. Zaragoza: CIHEAM/ FAO/ AUA/ TEI Kalamatas / NAGREF, p. 141 -145
11. Kuznetsov, V. V. & Shevyakova, N. I. (1999). Proline under stress: Biological role, metabolism and regulation. *Russian Journal of Plant Physiology*, 46, 274-286.
12. Lambers, H., Chapin, F. S. & Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology* (2nd Ed.). Springer, New York, 629p.
13. Massai, R., & Gucci, R. (1996, September). Transpiration and water relations in three peach X almond hybrid rootstocks. In: *II International Symposium on Irrigation of Horticultural Crops 449*. (pp. 99-106).
14. Maxwell, K. & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence, a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668.
15. Momenpour, A., Imani, A., Bakhshi, D. & Rezaei, H. (2015). Evaluation of salinity tolerance in some almond genotypes grafted on GF677 rootstock base on morphological characteristic and chlorophyll fluorescence. *Journal of Plant Process and Function*, 3(10), 9-28. (in Farsi)
16. Percival, G. C. & Sheriffs, C. N. (2002). Identification of drought tolerant in woody perennials using chlorophyll fluorescence. *Journal of Arboriculture*, 28(5), 215-223
17. Ranjbarfordoei, A. & VanDamme, P. (2010). Photosynthesis performance in sweet almond (*Prunus dulcis* (Miller) Webb) exposed to supplemental UV- B radiation. *Electronic Journal of Environmental Agricultural and food Chemistry*, 9(11), 1784-1791.
18. 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.
19. Sayed, O. H. (2003). Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal research. *Photosynthetica*, 3, 321-330.
20. 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.
21. Sorkheh, K., Shiran, B., Khodambshi, M., Rouhi, V. & Ercisli, S. (2012). In vitro assay of native Iranian almond species (*Prunus* L. spp.) for drought tolerance. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 105(3), 395-404.
22. Talaie, A., Ghaderi, N., Ebadi, A. & Lesani, H. (2011). Biochemical responses of grape cvs Sahani and Bidane-Sefid, subjected to progressive drought. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 42(3), 301-308. (in Farsi)
23. Torrecillas, A., Alarcon, J. J., Domingo, R., Planesa, J. & Sanchez-Blanco, M. J. (1996). Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science*, 118, 135-143.
24. Wellburn, A. R. (1994). The spectral determination of chlorophyll a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolutions. *Journal of Plant Physiology*, 144, 307-313.
25. Yadollahi, A., Arzani, K. & Ebadi, A. (2009). An evaluation of morphological markers linked to drought resistance in cultivated almond seedlings (*Prunus dulcis* Mill.). *Iranian Journal of Horticultural Science*, 40(1), 1-12. (in Farsi)
26. Yadollahi, A., Arzani, K., Ebadi, A., Wirthensohn, M. & Karimi, S. (2011). The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. *Scientia Horticulturae*, 129, 403-413.
27. Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satohand, K. & Katoh, S. (2002). Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiology*, 128, 1087-1097.
28. Zhao, Y., Aspinall, D. & Paleg, L. G. (1992). Protection of membrane integrity in *Medicago saliva* L. by glycinebetaine against the effects of freezing. *Journal of Plant Physiology*, 140, 541-543.
29. Zokaee, K. M. R., Esna Ashari, M., Ershadi, A. & Imani, A. (2014). Physiological responses of five almond species to PEG-induced drought stress. *Plant Production Technology*, 5(2), 73-88. (in Farsi)