پاسخ‌های رشدی و بیوشیمیایی برخی ژنوتیپ‌های بادام روی پایه GN_{15} به تنش کم‌آبیاری

حسین فتحی[۱]، علی ایمانی*[۲]، محمد اسماعیل امیری[۱]، جعفر حاجیلو[۳] و جعفر نیکبخت[٤]

[۱]گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان، [۲]عضوهیئت علمی پژوهشکده میوه های معتدله و سرد سیری، مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران، [۳]گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، تبریز، [٤]گروه مهندسی آب، دانشکده کشاورزی دانشگاه زنجان، زنجان.

(تاریخ دریافت: ۱۳۹٦/۰۲/۰۲، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹٦/۰۹/۲۱)

چکیده

انتخاب ارقام مناسب بادام در مناطق کم آب برای عملکرد بالا اهمیت زیادی دارد. بدین منظور آزمایشی به صورت فاکتوریل دو عاملی (رقم در پنج سطح: سهند، فرانیس، K13-40، H و K3-3-1 و آبیاری در سه سطح شامل: آبیاری در حد ظرفیت زراعی، ۷۰ درصد و ٤۰ درصد ظرفیت زراعی) با سه تکرار در ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند روی پایه GN15 انجام شد. نتایج نشان داد با افزایش تنش، پرولین در رقم سهند و H (به ترتیب با ۸۳/۱۳ و ۸٤/۲ میکرومول) و ژنوتیپ K13-40 با ۵۳/٦۵ میکرو مول دارای بیشترین و کمترین غلظت بودند. رقم فرانیس دارای ۱٦/۲۸و K13-40دارای ۱۱/٤۸ میلی گرم پروتئین کل در برگ بودند. فنل کل در ارقام از ٦۹۸ در تیمار شاهد به ۹٤۸ واحد در تیمار تنش شدید رسید و رقم سهند با ۹۱۲/۵ واحد فنل بیشترین فعالیت فنلی را داشت. درصد نشت الکترولیت ها از ۱۱/۵۹ تا ۵۹٪ در تنش شدید خشکی افزایش یافت. میزان فلورسانس حداقل افزایش و فلورسانس حداکثر کاهش یافت و نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس حداکثر (Fv/Fm) از ۰/۸۳ در تیمار شاهد به ۰/۷٦ در برگ رقم سهند و از ۰/۸۱ به ۰/۷۷ در برگ رقم فرانیس کاهش یافت و باعث کاهش صفات رویشی و افزایش وزن ویژه برگ شد. رشد طولی شاخه ها با کاهش میانگره ها کاهش یافت. آنزیم کاتالاز و سوپر اکسید دیسموتاز به ترتیب با ۵/۸۳ و ۱۸۸/۸ واحد در رقم فرانیس دارای بشترین و در ژنوتیپ‌های K3-3-1 و K13-40 دارای کمترین فعالیت بودند. رقم سهند و فرانیس با تحمل بالا و ژنوتیپ H با تحمل متوسط و K3-3-1 و K13-40 با ریزش ۸۰ درصد برگ ها به عنوان حساس ترین ژنوتیپ به تنش شدید مشخص شدند.

واژه های کلیدی: پرولین، پروتئین ، رشد رویشی، فلورسنس، کم آبیاری، نشت یونی

مقدمه

تنش خشکی شایع‌ترین تنش محیطی و یکی از مهم ترین عوامل محدود کننده تولید محصولات کشاورزی در سرتاسر جهان است. تنش خشکی تقریباً تولید ۲۵ درصد زمین‌های کشاورزی جهان را محدود نموده و به تنهایی مسبّب ٤۵ درصد از کاهش عملکرد محصولات بوده است (علیزاده، ۱۳۸۷ و کافی و همکاران، ۱۳۸۸). می‌توان گفت که بیش از ۹۰ درصد سطح کشورکمتر از ۵۰۰ میلی‌متر بارندگی داشته و با تنش خشکی مواجه هست (کافی و همکاران، ۱۳۸۸). تنش اسمزی که بوسیله خشکی، شوری و سرما ایجاد می‌شود یک تنش فراگیر محسوب می‌شود (Zang *et al.*, 2007) که به طورمستقیم یا غیرمستقیم سبب تولید گونه های اکسیژن فعال (ROS) شده و باعث خسارت اکسیداتیو در گیاهان می‌شود. بنابراین درک پاسخ گیاهی به تنش اسمزی دارای اهمیت زیادی

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: imani_a45@yahoo.com

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

است و یک ضرورت برای اصلاح گیاهان متحمل به تنش محسوب می‌شود (Liu *et al.*, 2011). تنش آب باعث تغییرات شیمیایی در درون سلول ها می‌شود. ترکیبات سازگار کننده و برخی پروتئین های ویژه به سرعت در درون سلول جمع می‌یابند. این ترکیبات ساختار ماکرومولکول‌های مهم را حفظ کرده و این مواد پتانسیل داخل سلول را پایین می آورند تا جذب آب تسهیل شده و غلظت نمک داخل سلولی به حالت اولیه خود برگردد (Petridis *et al.*, 2012). آنچه مسلم است استفاده از درختان مقاوم به کم‌آبی نظیر بادام یکی از راهکار-های مهم و پایدار در توسعه باغبانی می‌باشد (Cirio, 1997) و ژنوتیپ‌های بومی متحمل به کم‌آبی اهمیت ویژه ای تحت این شرایط دارند (Sorkheh *et al.*, 2009). در بین ژنوتیپ‌ها، ارقام و گونه های بادام، تحمل متفاوتی به تنش خشکی، شوری، سرما، فتوسنتز و pH بالا گزارش شده است (Alarcón *et al.*, 2002; Arzani *et al.*, 2010; Barzegar *et al.*, 2012; Zokaee *et al.*, 2013). رقم سوپرنووا و ژنوتیپ‌های ایرانی '8-6' و 'B-124' به عنوان ژنوتیپ‌های متحمل به تنش خشکی معرفی شده‌اند (Karimi *et al.*, 2015). Isaakidis و همکاران (۲۰۰٤) عادت‌های رشدی و فیزیولوژیکی بادام رقم فرانیس روی ۸ پایه را بررسی و رقم فرانیس روی پایه GN22 را از لحاظ رشد، پتانسیل آب برگ و ریزش برگ متحمل به تنش خشکی گزارش کردند. طبق این گزارش پایه GN22 از لحاظ بیشتر خصوصیات با پایه‌های GN15، GF677 و Derepanto اختلاف معنی‌دار نداشته است.بر پایهٔ این گزارش تنش خشکی باعث ایجاد تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، تنظیم و تطابق اسمزی از طریق سنتز ترکیبات سازگار کننده در مواجهه با تنش خشکی شده است. همچنین یک پایه متحمل سازگار به تنش خشکی از لحاظ جذب عناصر غذایی بهتر عمل می‌کند. گیاهان همچنین برای کاهش آسیب ناشی از تنش اکسیداتیو بر سلول‌ها به انواع مکانیسم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدان (آنزیمی و غیرآنزیمی) نیز مجهز هستند (Liu *et al.*, 2011). تحت شرایط تنش خشکی غلظت برخی از یون‌ها مانند پتاسیم، سدیم، کلسیم، نیترات و کلر در واکوئل و برخی متابولیت‌ها نظیر اسیدهای آمینه (بخصوص پرولین)، قندها (به ویژه مونوساکاریدها)، پلی‌اول‌ها (polyols) (قندهای الکلی مثل سوربیتول و مانیتول)، پلی‌آمین‌ها، ترکیبات آمونیومی چهارتایی (خصوصاً گلایسین بتائین)، پروتئین‌های خاص و اسیدهای آلی (عمدتاً مالات و سیترات) در سیتوزول افزایش یافته و ادامه فعالیت‌های فیزیولوژیکی گیاه را ممکن می‌سازند (Petridis *et al.*, 2012). پرولین پایدارترین اسیدآمینه بوده و در ایجاد و حفظ فشار اسمزی درون گیاه نقش به سزایی دارد، به همین دلیل، در شرایط نامساعد تجمع آن از سایراسیدهای آمینه بیشتر بوده و نقش ذخیره کربن و ازت را بازی می‌کند. افزایش سنتز پرولین در شرایط تنش خشکی منجر به کاهش سنتز کلروفیل می‌شود (Sofo *et al.*, 2005). دلیل تجمع پرولین در شرایط تنش خشکی افزایش سنتز این اسید آمینه در اثر کاهش اکسیداسیون گلوتامات و نیز کاهش مصرف آن برای سنتز پروتئین‌ها به خاطر توقف رشد گیاه می‌دانند (Larher *et al.*, 2009). ایران خاستگاه اصلی بادام بوده و دارای ژرم‌پلاسم غنی بادام می‌باشد که این ژنوتیپ‌ها به عنوان درختان متحمل در شرایط خشک و نیمه‌خشک مطرح می‌باشند و علی رغم ارزیابی و اثبات دیرگل بودن برخی از این ژنوتیپ ها در خصوص تحمل آنها به تنش کم آبیاری روی پایه های رویشی متحمل به تنش خشکی (مانند GN15) که یکی از مسائل مهم در صنعت میوه کاری می‌باشد، تحقیقاتی صورت نگرفته است. هدف از این تحقیق مقایسه تحمل به تنش کم آبیاری چند ژنوتیپ امید بخش، پربار و دیر گل و یک رقم تجاری بادام و تعیین متحمل ترین آنها از روی الگوی تجمع پرولین، پروتئین، فنل کل، فلورسنس کلروفیل و فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان کاتالاز و سوپراکسید دیسموتاز در واکنش به تنش خشکی ملایم و شدید به منظور بررسی و برآورد پتانسیل تحمل آنها روی پایه GN15 به عنوان یک پایه مناسب برای بادام می‌باشد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق از سال۱۳۹۳ تا ۱۳۹۵ به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با دو فاکتور رقم/ ژنوتیپ شامل دو رقم

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

جدول ۱- برخی خصوصیات مهم فیزیکی و شیمیایی مخلوط خاک مورد استفاده در گلدان‌ها

عمق خاک (cm)	درصد رطوبت اشباع (S.P)	شوری خاک dSm-1(EC)	واکنش خاک (pH)	نیتروژن (٪)	کربن آلی (٪O.C)	فسفر قابل جذب (ppm)	پتاسیم قابل جذب (ppm)	کلسیم محلول (ppm)	بافت
۰-۴۰	۲۹	۲/۰۲	۷/۶	۰/۱۶	۱/۵۴	۶۸/۹	۸۵۴	۱۰۳۰	لوم شنی

جدول ۲- خصوصیات آب مورد استفاده برای آبیاری گلدان‌ها

شوری (زیمنس بر متر)	واکنش آب (pH)	کربنات (میلی گرم بر لیتر)	بی کربنات (میلی گرم بر لیتر)	کلر (میلی گرم بر لیتر)	کلسیم (میلی اکی والان بر لیتر)
۲/۰۲۳	۷/۲	۱۱۲	۹۸	۳۵	۶۷

فرانیس و سهند، سه ژنوتیپ دیر گل H، K3-3-1 و K13-40 پیوند شده روی پایه GN15 و تیمار آبیاری در ۳ سطح شامل: آبیاری کامل یا ظرفیت زراعی (شاهد)، تنش ملایم:۷۰ درصد (۰/۸- مگاپاسکال) و تنش شدید:۴۰ درصد (۱/۶- مگاپاسکال) ظرفیت زراعی در ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی آذربایجان شرقی با مختصات جغرافیایی ۳۸ درجه و ۱۵دقیقه عرض شمالی و۴۶ درجه و ۴۵ دقیقه طول شرقی وارتفاع ۱۳۲۷ از سطح دریا به صورت گلدانی در سه تکرار و سه اصله نهال در هر تکرار انجام شد. میانگین دمای محیط ۳۲ درجه سانتی‌گراد در روز و ۲۱ درجه سانتی‌گراد در شب بود. به منظور انجام این تحقیق، پایه رویشی GN15 تکثیر شده از طریق ریزازدیادی تهیه و هر پایه در اوایل فروردین سال ۱۳۹۳به گلدان پلاستیکی با قطر دهانه ۴۰ و ارتفاع ۴۰ سانتی‌متر حاوی مخلوط کود دامی پوسیده، ماسه نرم و خاک باغ به نسبت وزنی (۱:۱:۱) پس از ضد عفونی کردن خاک (جدول ۱) با قارچ کش بنومیل منتقل و بلافاصله پس از کشت، آبیاری (جدول ۲) و در فضای باغ ایستگاه تحقیقات باغبانی سهند قرار گرفتند. قبل از انتقال پایه به گلدان، ۴ سوراخ از ته گلدان‌ها ایجاد و درکف گلدان‌ها شن‌ریزه جهت زهکشی ریخته شد. ازگلدان‌ها در فضای بیرون مراقبت های لازم انجام شد تا پایه‌ها به خوبی رشد نمودند و در هفته اول شهریور ماه پیوندک ژنوتیپ ها و ارقام بادام از بخش تحقیقات باغبانی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه و روی پایه ها پیوند جوانه انجام گرفت.

در ابتدای فصل رویشی سال بعد (۱۳۹۴)، سربرداری نهال‌ها انجام و با اعمال مراقبت های لازم، رشد پیوندک‌ها بدون هیچ گونه تنش محیطی و غذائی به مدت ۳/۵ ماه ادامه یافت. تیمار کم آبیاری در مرحله فیزیولوژیکی پایان فاز اول رشد (۱۵ تیر ماه) نهال ها در ۳ سطح بر اساس روش بیلان حجمی یا روش لایسیمتر زهکشی (رابطه ی۱) اعمال شد.

$$I - O = \Delta S$$ رابطه ۱

دراین رابطه I : آب ورودی به گلدان، O: آب زهکش شده از انتهای گلدان و ΔS: جبران رطوبت خارج شده از خاک درفاصله بین دو آبیاری به علت تبخیر- تعرق گیاه می باشد. لازم به توضیح است که سطوح آبیاری بر اساس منابع علمی مورد بررسی (Yadollahi *et al.*, 2011) و منحنی مشخصه رطوبتی خاک مورد استفاده (منحنی θ-P) استخراج شد.

تیمارهای کم آبیاری از ۱۵ تیر ماه تا آخر مرداد ماه (به مدت ۴۵ روز) اعمال گردید. دور آبیاری قبل از ماه‌های گرم دو روز و از اول تا آخر مرداد ماه آبیاری به صورت روزانه انجام شد. در انتهای آزمایش و ۲۴ ساعت پس از اعمال تیمار های تنش کم آبیاری، برخی صفات رویشی و برخی فاکتور های مهم بیوشیمیایی در برگ ها سنجش و مورد بررسی قرار گرفتند.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

شاخص‌های رویشی: طول کل شاخساره: طول کل شاخساره های هر نهال در انتهای تیمار تنش کم‌آبیاری اندازه-گیری و مجموع طول شاخساره‌ها بر حسب سانتی‌متر برای هر گیاه محاسبه و بیان شد.

تعداد یا تراکم میانگره: در هر بلوک سه نهال و از هر نهال سه شاخه انتخاب شد و تعداد میانگره در واحد مشخصی از شاخساره شمارش گردید.

وزن کل خشک برگ (TLDW): در انتهای آزمایش برگ‌ها در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲٤ ساعت در آون خشک شده و وزن خشک آنها به‌وسیله ترازوی دیجیتالی اندازه‌گیری گردید.

وزن ویژه برگ (Specific leaf weight): شاخصی از ضخامت برگ می‌باشد (ماده خشک برگ در واحد سطح آن)، پهنک برگ‌ها پس از اندازه‌گیری سطح آنها، خشک شده و با یک ترازوی دیجیتال وزن شدند. وزن ویژه برگ بر حسب میلی‌گرم بر سانتی‌مترمربع بیان گردید.

اندازه برگ طبق گزارش بانی‌نسب و راحمی (۲۰۰۷)، از میانگین اندازه‌های مربوط به سه برگ از قاعده انشعابات جانبی هر بوته به کمک نرم‌افزار آنالایزر تصویر (ImageJ، نسخه 1.32j) و از طریق عکس‌برداری از برگ‌ها اندازه‌گیری شد.

ریزش برگ: به منظور اندازه گیری میزان ریزش برگ، در طول مدت آزمایش، تعداد برگ های ریزش یافته تا پایان آزمایش یادداشت برداری شد. تعداد برگ های سبز گیاه از طریق تفاضل تعداد کل برگ ها از برگ های ریزش یافته محاسبه شد (Rahmani *et al.*, 2003).

شاخص های بیوشیمیایی: به منظور سنجش صفات بیوشیمیایی، برگ های تازه و کاملاً توسعه یافته گیاه جمع آوری و بلافاصله در ازت مایع فریز و تا زمان استفاده درفریزر ۸۰- درجه نگهداری شدند.

غلظت پرولین آزاد برگ به روش بیتس و همکاران (Bates *et al.*, 1973) به روش کلری متریک با استفاده از اسید نین هیدرین توسط دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل UV-2100 Spectrometer ساخت کشور چین) در طول موج ۵۲۰ نانومتر قرائت شد. پرولین نمونه‌های برگ بر حسب میکرومول در گرم وزن تر برگ محاسبه گردید.

برای سنجش غلظت پروتئین کل برگ از روش برادفورد (Bradford, 1976) استفاده شد. برای تعیین غلظت پروتئین یک میلی لیتر از محلول برادفورد و ۵۰ میکرو لیتر از عصاره گیاهی به آن اضافه کرده و جذب در طول موج ۵۹۵ نانو متر قرائت گردید. منحنی استاندارد پروتئین با استفاده از سرم آلبومین گاوی (BSA) با غلظت های ۱۵، ۳۰، ٦۰، ۹۰ و ۱۲۰ میلی گرم در لیتر تهیه و استفاده شد.

مقدار کل ترکیبات فنولی موجود در عصاره برگ توسط رنگ سنجی به روش فولین- سیوکالته (Folin-Ciocalteu) و جذب محلول توسط دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موج ۷۵۰ نانومتر مورد سنجش قرار گرفت و به صورت میلی‌گرم در گرم نمونه خشک بیان شد. کاروتنوئید کل برگ طبق روش دره و همکاران (Dere *et al.*, 1998) در۴۷۰ نانومتر (حداکثر جذب نور کاروتنوئیدها) توسط دستگاه اسپکتروفتومتر، با استفاده از استون ۸۰٪ به عنوان بلانک قرائت شد.

درصد نشت یونی (EL%)، طبق روش باجی و همکاران (Bajji *et al.*, 2002) با استفاده از رابطه ۲ محاسبه شد.

رابطه ۲: $EL\% = Lt/Lo \times ۱۰۰$ که دراین رابطه Lt : هدایت الکتریکی دیسک های برگی پس از ۲٤ ساعت و Lo: هدایت الکتریکی نمونه‌ها پس از اتوکلاو در ۱۲۰ درجه به مدت یک ساعت. برای اندازه گیری فلورسانس کلروفیل در هر گیاه، ابتدا گیره های دستگاه اندازه گیری کلروفیل Opti-Sciences (ساخت شرکت Hansatech Instrument انگلستان) به برگ ها وصل شد و قسمتی از برگ مورد نظر به مدت ۳۰ دقیقه در تاریکی قرار گرفت. پس از قرار گرفتن برگ در مقابل نور، پارامتر های فلورسنس کلروفیل شامل: Fo و Fm بدست آمد و سپس $Fv=F_m-F_O$ محاسبه شد و در نهایت حداکثر کارآیی کوآنتومی فتوسیستم II (نسبت Fv/Fm) که تبدیل نور جذب شده به انرژی شیمیایی را نشان می دهد محاسبه گردید. فعالیت آنزیم کاتالاز طبق روش اسپکتروفتومتری ارائه شده توسط (Aebi, 1984) و بر اساس میزان ناپدید شدن آب

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

اکسیژنه (H_2O_2) در طول موج ۲٤۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز(SOD) به روش اسپکتروفتومتری و براساس قابلیت بازدارندگی آن از احیای فتوشیمیایی نیترو بلو تترازولیوم (nitrobluetetrazolium) در طول موج ٥٦۰ نانومتر اندازه‌گیری گردید (Beauchamp and Fridovich, 1971). در نهایت داده‌های به‌دست آمده با استفاده از نرم افزار آماری SAS تجزیه (SAS Institute, 2000) و سپس مقایسه میانگین ها با کمک آزمون Duncan انجام شد.

نتایج و بحث

جدول ۳ اثرات متقابل کم آبیاری و رقم های بادام بر غلظت پروتئین، پرولین، فنل، کاتنوئید های کل و درصد نشت الکترولیت ها را نشان می‌دهد. از لحاظ غلظت پرولین و پروتئین کل بین سطوح تنش خشکی اختلاف معنی دار (۰/۰۱ ≥ P) مشاهده شد. مقایسه میانگین غلظت پرولین نشان داد که در تیمار شاهد، رقم فرانیس با ۲۳/۰٦ میلی گرم پرولین دارای کمترین و رقم سهند با ٤۸/۱۱ میکرومول بر گرم پرولین بودند. با اعمال تنش کم آبیاری ملایم و شدید غلظت پرولین افزایش یافت و در تنش کم آبیاری شدید به بیشترین مقدار خود رسید و رقم سهند و ژنوتیپ H به ترتیب با ۱۵۰/۱ و ۱٤۳/۳ میکرو مول دارای بیشترین و ژنوتیپ K13-40 با ۸٦/۱۷ میکرو مول کمترین غلظت پرولین را داشتند. فرانیس با ۱۱۵/۸ میکرو مول دارای غلظت حد واسط بود و با دو رقم سهند و ژنوتیپ H تحمل مناسبی به تنش کم آبی نشان دادند. گزارش شده است که پرولین توسط گیاهان به عنوان یک مکانیسم تحمل در مقابله و تحمل به تنش خشکی تجمع یافته (Garcia-Sanchez *et al.*, 2007; Bandurska *et al.*, 2009; Krasensky and Jonak, 2012) و افزایش پرولین همراه سایر سازگارکننده‌ها از قبیل رافینوز و سوربیتول در برگ و ریشه درختان جنس پرونوس گزارش شده است (Jiménez *et al.*, 2013; Gholami *et al.*, 2012).

پرولین به عنوان جاروب‌گرگونه های اکسیژن فعال (ROS) و نگهبان مولکولی عمل می‌نماید که ساختار های پروتئینی را تثبیت می‌کند (Krasensky and Jonak, 2012). تجمع پرولین همچنین یک واکنش سازگاری به تنش کم آبی است و یک تغییر بیوشیمیایی حاصل از آسیب تنش می‌باشد. گزارش شده است که به دلیل نقش مثبت سوربیتول، رافینوز و پرولین به عنوان آنتی اکسیدان، می‌توانند اثرات زیان آور تنش اکسیداتیو ناشی از خشکی را بوسیله محافظت از غشاهای سلولی و آنزیم ها بهبود بخشیده و کاهش دهند. همچنین این اسموپروتکتانت ها ممکن است به عنوان متابولیت های سازگار کننده به پایه های متحمل به تنش (مانند GF677 و Rootpac R) منتقل شود تا بتوانند اثرات مفیدی را هم در پایه ها و هم در پیوندک اعمال نموده و تنظیم اسمزی را در برگ ها فراهم نمایند. در واقع تغییرات فیزیولوژیکی مرتبط با تغییرات بیوشیمیایی در این گیاهان است (De Campos *et al.*, 2011; Krasensky and Jonak, 2012). در تحقیق حاضر اثرات تجمع پرولین در تحمل به تنش خشکی به وضوح نشان داده شد. به طوری که رقم سهند که بیشترین تحمل به تنش خشکی را نشان داد مقدار پرولین بیشتری در تنش کم آبیاری شدید (۱۵۰/۱ میکرومول برگرم) نسبت به سایر ارقام مورد بررسی داشت و ژنوتیپ H با ۱٤۳/۳ میکرومول برگرم پرولین تحمل مناسبی به تنش شدید خشکی نشان داد هر چند که سایر پارامتر های بیوشیمیایی و مورفولوژیکی در این تحمل دخیل هستند. تحت تنش شدید آسیب به غشاهای سلولی و مقدار ریزش برگ ها در ژنوتیپ های متحمل کمتر بود (جدول ۳). زمانی و همکاران (Zamani *et al.*, 2002) نیز در آزمایشی روی بادام گزارش کردند که وقتی تنش خشکی به اندازه کافی شدید باشد، تجمع پرولین بیشتر می‌شود. با این وجود سیرکلج و همکاران (Sircelj *et al.*, 2007) الگوی ثابتی را در میزان پرولین در ارقام سیب تحت تنش خشکی مشاهده نکردند که احتمالاً بیانگر مکانیزم متفاوت در تحمل به تنش در گونه های مختلف می‌باشد. دجیبل و همکاران (Djibil *et al.*, 2005) نیز افزایش معنی دار پرولین در ارقام مقاوم را گزارش کرده اند که با افزایش میزان تنش خشکی در دانهال های خرما در ارتباط بود.

بررسی اثرات متقابل تنش کم آبیاری با رقم‌های بادام نشان داد پروتئین کل با تشدید تنش خشکی به طور معنی‌داری

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

جدول ۳ – مقایسه میانگین اثرات متقابل کم آبیاری و رقم بر غلظت پروتئین، پرولین، فنل، کاتنوئیدهای کل و درصد نشت الکترولیت‌ها

تیمارکم آبیاری/ رقم	پروتئین (mgg^{-1})	پرولین ($\mu molg^{-1}$)	نشت الکترولیت ها (EL%)	کارتنوئید کل ($mg\ g^{-1}$)	فنل کل ($mg\ g^{-1}$)
بدون تنش (شاهد با ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)					
سهند	۱۱/۹۲ c	٤٨/١١ f	۱۰/۳۳ef	۰/۱٤۰ de	۷۹۹/۷de
فرانیس	۱۱/٥٤cd	۲۳/۰٦ h	۹/٥٨ef	۰/۱٤۳de	٦۷۰/۳f
K13-40	٦/۸۰ e	۳۲/٥۰ gh	۱۲/۲۸ef	۰/۰۳۳e	۷۱۲f
H	۱٥/۸۲ b	٤۲/۱۷ fg	٥/٤۲f	۰/۱٤۳de	۷۰۰f
K3-3-1	۱۱/۰۰ cd	۳۳/۸۹ gh	۱۸/۳٤def	۰/۱۲de	٦۱۲/۳g
تنش ملایم (کم آبیاری ۷۰ درصد ظرفیت زراعی)					
سهند	۱٦/۱۱ab	٥۱/۲۲ f	۲۷/۷٤cd	۰/۳٦٤abc	۹٤۱ab
فرانیس	۱۸/۰۰ab	۳٥/۲۲ g	۲۹/۸٦cd	۰/۲۷٥bcd	۹۰۲/۷bc
K13-40	۸/٥۲ de	٤۲/۲۸ fg	۸۸/۷٦a	۰/۱۲٥de	۸٤۹/۳cd
H	۱۷/۷۸ ab	٦۲/۱۱ e	۲۰/۸۷de	۰/۱٤۰de	۸۰٦/۷de
K3-3-1	۱۸/٤۳ ab	٦٤/۸٤ e	٤۳/۷٥b	۰/۲۰۸cde	۷۷۷e
تنش شدید (کم آبیاری ٤۰ درصد ظرفیت زراعی)					
سهند	۱۹/۳٥ a	۱٥۰/۱ a	۲۳/٦۳de	۰/٥۲۹a	۹۹۷a
فرانیس	۱۹/۲۹ ab	۱۱٥/۸ b	۳۷/۷٥bc	۰/۲۲٥cd	۹۸۳/۳a
K13-40	۱۹/۱۱ ab	۸٦/۱۷ d	۹۹/۱۳a	۰/۱۲۰de	۹۸۳/۳a
H	۱٥/۹۷ ab	۱٤۳/۳ a	۳۹/۱۹bc	۰/٤۱٦ab	۸۷٤/۳c
K3-3-1	۱۸/۷۸ ab	۹۸/٥٦ c	۹۸/۸٤a	۰/۱۹۹cde	۹۰٥bc

حروف مشابه در هر ستون از هر بخش نشان دهنده عدم اختلاف آماری معنی‌دار در سطح احتمال ۱٪ یا ۰/۰۵ می‌باشد.

افزایش یافته است (جدول ۳). کمترین مقدار پروتئین کل در تیمار شاهد با غلظت ۱۱/٤۲ میلی گرم و بیشترین مقدار آن با غلظت ۱۸/۵ میلی گرم در تنش شدید مشاهده شد. بین ژنوتیپ ها و ارقام بادام نیز از لحاظ مقدار پروتئین کل در سطح ۵ درصد اختلاف معنی‌دار شد. کمترین مقدار ٦/۸ میلی گرم در تیمار شاهد و در ژنوتیپ K13-40 و بیشترین مقدار آن در ۱۹/۳۵ و ۱۹/۲۹ میلی‌گرم در رقم سهند و فرانیس در تنش شدید سنجش شد. هر چند که اختلاف معنی‌داری بین ارقام و ژنوتیپ‌ها از لحاظ غلظت پروتئین در تنش شدید مشاهده نشد. بر اساس گزارش های موجود پروتئین کل علامت مهمی از وضعیت بیوشیمیایی گیاهان است (Doganlar *et al.*, 2010) و افزایش تجمع پروتئین ها، موجب سازگاری فیزیولوژیکی در شرایط تنش خشکی می‌شود (Hayat and Ahmad, 2007). تنش‌های محیطی سبب تغییر در بیان ژن و نهایتاً به شکل تولید پروتئین‌هایی مشخص می‌شود که قبل از القاء تنش وجود نداشتند. این پروتئین‌ها به رشد گیاه در شرایط تنش کمک نموده و سبب پایداری غشا می‌شوند (Bartels and Salamini, 2001). در واقع، سنتز پروتئین فرایند سوخت وساز اساسی است که موجب بهبود تحمل به خشکی گیاه می شود. در ارقام بادام با افزایش سطوح تنش مقدار پروتئین کل حفظ شده یا افزایش یافت که احتمال می رود این افزایش یکی دیگر از ساز وکارهای مهم تحمل به تنش خشکی باشد که به سازگاری آن تحت این شرایط کمک می‌کند، زیرا بسیاری از پروتئین‌ها از سلول در مقابل آثار زیان بار خشکی محافظت می‌کنند. بر

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

اساس گزارش پتریدیس و همکاران (Petridis *et al.*, 2012) گیاهان در مواجهه با تنش خشکی پروتئین‌های خاص و اسیدهای آلی (عمدتاً مالات و سیترات) و برخی متابولیت‌ها نظیر اسیدهای آمینه (به خصوص پرولین)، قندها (به ویژه مونوساکاریدها)، پلی‌اول‌ها (polyols) (قندهای الکلی مثل سوربیتول و مانیتول)، پلی‌آمین‌ها، ترکیبات آمونیومی چهارتایی (خصوصاً گلایسین بتائین) را در سیتوزول خود افزایش می‌دهند. ژنوتیپ H، سهند و رقم فرانیس با توجه به حفظ و افزایش غلظت پروتئین کل از تحمل بالایی به تنش خشکی برخوردار بودند.

تنش خشکی به صورت معنی‌داری ($P \leq ۰/۰۱$) تجمع فنل ها در برگ ارقام بادام را تحریک نمود (جدول ۳). بیشترین مقدار فنل در برگ ارقام بادام در تنش شدید خشکی استخراج گردید. تنها در ارقام فرانیس و ژنوتیپ K13-40 مقدار فنل برگ در تنش شدید معنی‌دار نبود. در انتهای دوره تنش شدید، بیشترین مقدار فنل کل در برگ ارقام سهند و فرانیس و کمترین مقدار در برگ ژنوتیپ K3-3-1 استخراج شد. آبیاری نهال‌های شاهد در همه ارقام بادام به غیر از سهند و ژنوتیپ K13-40 باعث کاهش معنی‌دار مقدار فنل کل در برگ‌ها شده بود. در تحقیقات مشابه نیز اثر تنش خشکی بر بالا رفتن محتوای مواد فنلی برگ گزارش شده است (Chen *et al.*, 2011; Petridis *et al.*, 2012). Hura و همکاران (۲۰۰۹) نشان دادند عامل تنش می‌تواند محرک تجمع فنل در گیاه باشد. تجمع کربوهیدرات‌ها در برگ تحت شرایط تنش خشکی، نظیر شرایطی که در خصوص ارقام بادام مشاهده شد می‌تواند در تجمع ترکیبات فنلی در برگ در شرایط تنش خشکی موثر باشد (Hale *et al.*, 2005) وگیاه در تولید چنین موادی با کاهش بیوماس مواجه می‌گردد. فنل‌ها ضمن این که سلول را از آسیب های اکسیداتیو محافظت می نمایند باعث پایداری غشاء سلولی می‌شوند. افزایش محتوای فنل‌ها در تیمار تنش شدید خشکی در همه ارقام و ژنوتیپ های بادام مشاهده شد که این امر نشان می‌دهد سیگنال های محرک تولید و تجمع این متابولیت های ثانویه در گیاه القا شده است. تجمع مقادیر زیاد فنل‌ها با پایداری بیشتر غشا و مقادیر کمتر مالون دی آلدهید در برگ ارقام بادام در ارتباط است که این مورد در ژنوتیپ سهند و H و رقم فرانیس به وضوح مشاهده گردید (جدول ۳). گزارشاتی نیز وجود دارند که به روشنی نشان دادند که ترکیبات فنلی فعالیت های آنتی اکسیدانی بالاتری نسبت به ویتامین E، C و کاروتن دارند (Wang *et al.*, 2011; Kahkonen *et al.*, 1999). فعالیت آنتی اکسیدانی ترکیبات فنلی به علت ویژگی احیاء کنندگی آنها می باشد که به آنها اجازه می‌دهد به عنوان یک عامل احیاء، دهنده هیدروژن و کلات کننده فلزات به ویژه مس و آهن که در واکنش فنتون (Fenton) موجب تولید رادیکال‌های هیدروکسیل از پراکسید هیدروژن می گردند، عمل نمایند. نقش ترکیبات فنلی در از بین بردن گونه های اکسیژن واکنش پذیر طی سیستم فنول/آ سکوربیک اسید/ پراکسیداز به اثبات رسیده است (Michalak, 2006). به طورکلی در ارقام و ژنوتیپ‌های متحمل مقادیر فنل کل نسبت به ژنوتیپ‌های حساس غلظت بالاتری نشان دادند (جدول ۳). با وجود اینکه در ژنوتیپ K13-40 مقدار فنل کل در برگ ها بیشتر بود ولی تحمل این ژنوتیپ به تنش خشکی پایین بوده و حساس مشاهده و ارزیابی گردید. می‌توان گفت علت عدم تحمل به تنش خشکی و زردی و ریزش برگ ها در این ژنوتیپ بیشتر به دلایل مورفولوژیک بوده باشد.

گیاهان علاوه بر سیستم غیرآنزیمی دارای سیستم دفاعی آنتی اکسیدانی آنزیمی نیز می‌باشند که می توانند رادیکال‌های آزاد را از بین برده و یا خنثی نمایند. این سیستم دفاعی شامل چندین آنزیم آنتی اکسیدان می باشد که سوپراکسید دیسموتاز (Superoxide dismutase) و کاتالاز مهم ترین آنزیم‌های آنتی اکسیدان موجود در سلول‌های گیاهان می‌باشند (Xu *et al.*, 2008). فعالیت آنزیم‌های سوپر اکسید دیسموتاز و کاتالاز با افزایش تنش کم آبیاری و در ارقام بادام معنی دار($P \leq ۰/۰۱$) بود. بیشترین مقدار فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان در تنش شدید کم آبیاری (٤٠ درصد ظرفیت زراعی) مشاهده شد (جدول ٤). بیشترین فعالیت آنزیم کاتالاز(CAT) در رقم فرانیس و K13-40، و بیشترین فعالیت آنزیم سوپر

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

جدول٤-مقایسه میانگین اثرات متقابل تنش کم آبیاری با رقم بر میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و سوپر اکسید دیسموتاز در پنج رقم/ ژنوتیپ بادام روی پایهGN15.

سطوح تنش	رقم/ژنوتیپ	کاتالاز (میلی گرم بر گرم)	سوپراکسید دیسموتاز (میلی گرم بر گرم)
شاهد (۱۰۰ ٪ ظرفیت زراعی)	سهند	٤/٦٦ d	٥٦/٨ de
	فرانیس	٦/٢٤ a-d	١٣٨/٥ b
	K13-40	٥/٢٨ cd	١٨/٢ f
	H	٥/٠٢ d	٤٨/٧ de
	K3-3-1	٥/٢٢ d	١٧/٢ f
تنش کم آبیاری ملایم (۷۰ ٪ ظرفیت زراعی)	سهند	٦/٠٧ bcd	٦٧/٩ cd
	فرانیس	٧/٤٨ ab	٢١٠/٧ a
	K13-40	٦/٤٤ a-d	٢١/٥ f
	H	٥/٧٦ bcd	٥٦/٦ de
	K3-3-1	٧/١٤ abc	٤٠/٣ ef
تنش کم آبیاری شدید (٤٠ ٪ ظرفیت زراعی)	سهند	٦/٢٢ a-d	٨٦/٥ c
	فرانیس	٧/٨٦ a	٢١٦/٧ a
	K13-40	٥/٨٦ bcd	٣٦/٤ ef
	H	٥/٨٥ bcd	٦٠/٠ de
	K3-3-1	٨/٠١ a	٥١/٧ de

حروف مشابه در هر ستون از هر بخش نشان دهنده عدم اختلاف آماری معنی‌دار در سطح احتمال۱٪ یا ۰/۰۵ می‌باشد.

اکسید دیسموتاز (SOD) در فرانیس و سهند مشاهده گردید. بررسی اثرات متقابل کم آبیاری × رقم نشان داد فعالیت آنزیم کاتالاز در تقابل رقم سهند، فرانیس و ژنوتیپ H با تنش کم آبیاری بیشتر از بقیه ارقام بود. در ژنوتیپ K-3-3-1 هم فعالیت آنزیم کاتالاز بیشتر از بقیه ارقام و ژنوتیپ ها بود و این مسئله نشان داد که احتمالاً بالا بودن فعالیت این آنزیم ارتباطی با تحمل به تنش خشکی نداشته باشد چون که این ژنوتیپ در انتهای تنش شدید خشکی بیشتر برگ های خود را ریزش داد. اثرات متقابل رقم و تنش روی فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز هم نشان داد که رقم سهند و فرانیس دارای فعالیت بالای این آنزیم در طی تنش کم آبیاری بودند. نتایج همچنین نشان داد که تحمل به تنش خشکی تنها در ارتباط با بالا بودن فعالیت سیستم آنتی اکسیدانی نبوده بلکه توأم با این موضوع ارتباط با سایر عوامل از جمله صفات مورفولوژیکی و سایر عوامل فیزیولوژیکی ارقام و ژنوتیپ ها دارد. تحقیقات نشان داده است که یک ارتباط قوی بین تحمل به تنش های اکسیداتیو که به دلیل تنش های محیطی ایجاد می شود و افزایش در غلظت آنزیم های آنتی اکسیدان در گیاهان فتوسنتز کننده وجود دارد (Sairam and Srivastava, 2002). محققین نشان داده اند که غلظت آنزیم های آنتی اکسیدان در شرایط تنش دو برابر شده و لذا باعث افزایش مقاومت به تنش های اکسیداتیو می شوند و از طرفی تنش خشکی نیز میزان فعالیت آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز و سوپر اکسید دیسموتاز را افزایش داده است (Lascano *et al.*, 2005). در شرایط تنش آبی ملایم، افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز گزارش شده است، اما کارآیی این آنزیم ها با شدیدتر شدن تنش خشکی

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

کاهش یافته است (Baisak *et al.*, 1994). در طی این تحقیق نیز فعالیت سوپر اکسید دیسموتاز با شروع تنش ملایم افزایش یافت و نسبت به شاهد معنی‌دار شد و با افزایش تنش افزایش یافت. به طورکلی اثرات متقابل تنش با رقم حاکی از افزایش فعالیت نسبت به تنش ملایم بود ولی فعالیت آنزیم کاتالاز تا حدودی ثابت مانده و با سطح قبلی معنی‌دار نگردید. در حالت کلی در ارقام و ژنوتیپ های متحمل مقادیر این آنزیم ها نسبت به ژنوتیپ‌های حساس فعالیت بالاتری نشان دادند (جدول ٤). با وجود اینکه در ژنوتیپ K13-40 فعالیت کاتالاز بیشتر بود ولی فعالیت آنزیم سوپر اکسید دیسموتاز پایین بود. می‌توان گفت علت عدم تحمل به تنش خشکی و زردی و ریزش برگ ها در این ژنوتیپ بیشتر به دلایل فیزیولوژیک و مورفولوژیک بوده باشد.

افزایش درصد نشت الکترولیت ها تحت تنش کم آبیاری (از شاهد به تنش ملایم و تنش شدید) و بین ارقام بادام معنی دار ($P \leq$ ۰/۰۱) بود. بررسی اثرات متقابل کم آبیاری × رقم نشان داد تحت تنش ملایم و شدید کم آبیاری (۷۰٪ و ٤۰ ٪ ظرفیت زراعی) بیشترین درصد نشت الکترولیت ها (به ترتیب ۸۸/۷٦ و ۹۹ درصد) در ژنوتیپ K13-40 و کمترین مقدار آن در رقم سهند (۲۳ درصد) و ژنوتیپ H (۲۰ و ۳۹ درصد) اندازه گیری شد. شیب کاهش شاخص پایداری غشا در K3-3-1 و K13-40 بیشتر و در رقم سهند کمتر و ژنوتیپ H درحد متوسط بود. در تحقیقات پیشین نیز کاهش شاخص پایداری غشا در اثر تنش خشکی گزارش شده است و کاهش شاخص پایداری غشا در برگ ژنوتیپ های بادام به موازات کاهش محتوای نسبی آب برگ و آبگیری سلول در شرایط تنش خشکی رخ می‌دهد (Sivritepe *et al.*, 2008; Karimi *et al.*, 2015). نشت الکترولیت‌ها در ارتباط با حفظ و یکپارچگی غشای سلولی تحت تنش خشکی می‌باشد. در حالی که نشت الکترولیت‌ها در برگ‌های درختان شاهد همه ارقام و ژنوتیپ‌ها خیلی پایین بود افزایش معنی‌دار در نشت الکترولیت‌ها در ژنوتیپ‌های بادام K3-3-1 و K13-40 در تنش ملایم احتمالا در ارتباط با حساسیت بالای این ژنوتیپ‌ها نسبت به کمبود آب و از دست دادن آب برگ‌ها باشد. این تحقیق و تحقیقات مشابه دیگر نشان داد که حفظ و یکپارچگی غشاهای سلولی در برگ های گیاهان متحمل به تنش خشکی بیشتر است (Bukhov *et al.*, 1990; Bajji *et al.*, 2002) و برگ درختان حساس که با تنش آبی مواجه می‌شوند به سرعت آسیب می بینند و این آسیب دیدگی در ژنوتیپ‌های مختلف با یکدیگر فرق می‌کنند (Karimi *et al.*, 2015). به طوریکه از جدول ۳ مشخص است بیشترین آسیب دیدگی در ژنوتیپ K3-3-1 و K13-40 اتفاق افتاد و این ژنوتیپ ها خیلی حساس به تنش شدید کم آبی(۱/٦– مگاپاسکال) ظاهر شدند.

میانگین غلظت کاروتنوئیدها در برگ ارقام و ژنوتیپ های بادام در انتهای دوره تنش ملایم و شدید کم آبیاری نسبت به شاهد به صورت معنی داری افزایش یافت (جدول ۳). در تنش کم آبیاری ملایم بیشترین مقدار کاروتنوئیدها از برگ ارقام سهند، فرانیس و ژنوتیپ K3-3-1 استخراج شد. ژنوتیپ‌های H و K13-40 کمترین مقدار غلظت کاروتنوئید را نشان دادند. بررسی‌های انتهای دوره تنش شدید نیز نشان از افزایش غلظت کاروتنوئیدهای برگ نسبت به شاهد و تنش ملایم در ژنوتیپ های سهند و H داشت و در ژنوتیپ‌های K13-40 و K3-3-1 مقدار آن نسبت به تنش ملایم معنی‌دار نبود.

کاروتنوئیدها آنتی اکسیدان‌های محلول در چربی هستند که سه نقش عمده در گیاه ایفا می‌کنند. این ترکیبات نور را در طول موج بین ٤۰۰ و ۵۵۰ نانومتر جذب نوده و به کلروفیل منتقل می‌کنند (نقش کمک به جذب نور).

همچنین با پاکسازی اکسیژن فعال شده و سایر رادیکال های آزاد مضر که به طور طبیعی طی فتوسنتز تولید می‌شوند (از دستگاه فتوسنتزی گیاه حفاظت می‌کنند (نقش آنتی اکسیداتیو) و در حفظ فتوسیستم I ثبات پروتئین های دریافت کننده نور و همین طور غشای تیلاکوئید حائز اهمیت هستند (نقش ساختاری) (Niyogi *et al.*, 2001; Collins, 2001). از آنجا که کارتنوئیدها مسئول پراکنش انرژی اضافه و پاک‌سازی اکسیژن فعال هستند، بنابراین افزایش در میزان کارتنوئیدها باعث کاهش در سطوح اکسیژن فعال و یا فعالیت سوپراکسید دیسموتاز می

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

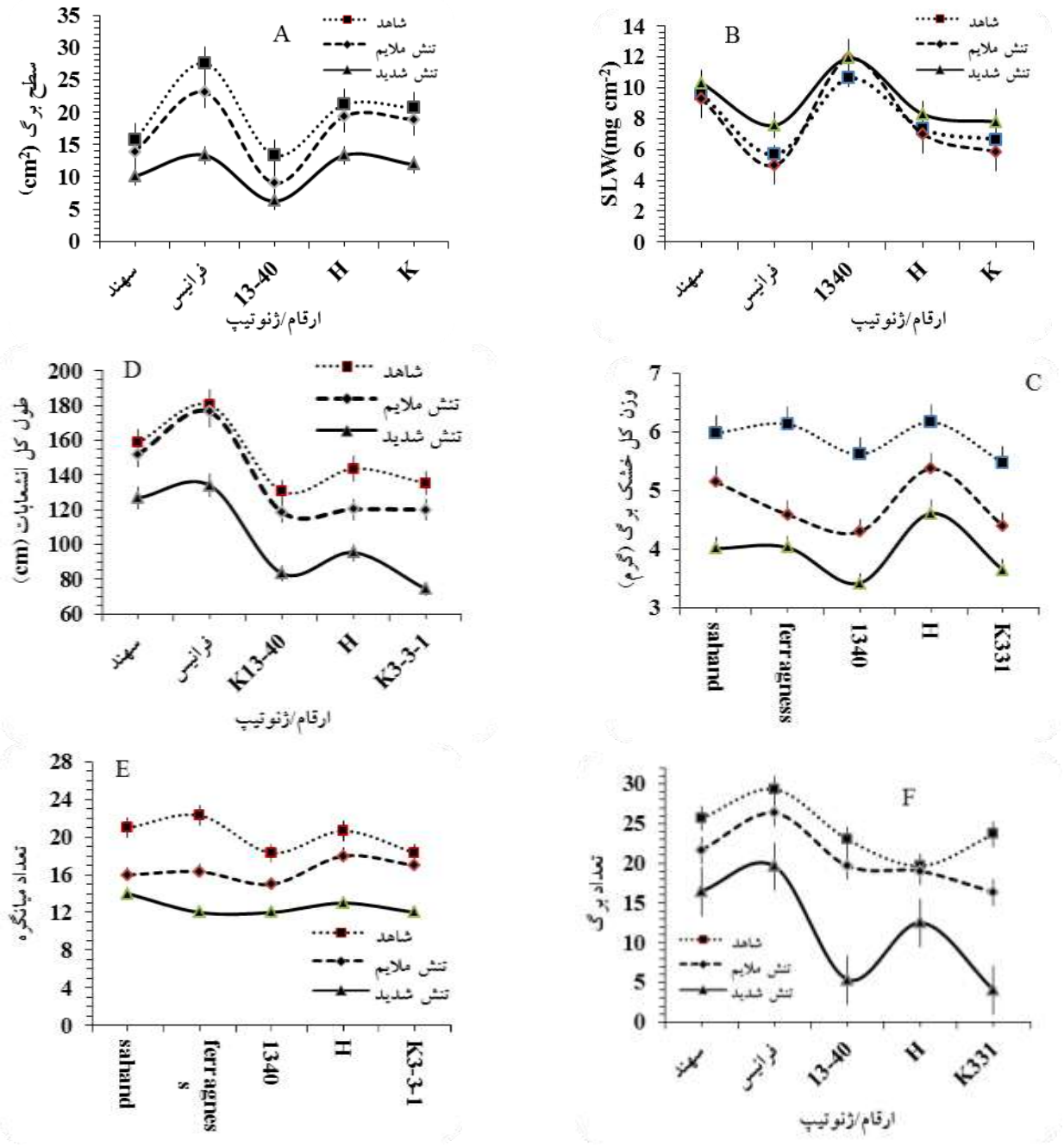
[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

شود (Pompelli *et al.*, 2010). نتایج این تحقیق نشان داد مقدار کاروتنوئیدها در انتهای دوره تنش خشکی به صورت معنی‌داری نسبت به تیمار شاهد افزایش یافت. افزایش مقدار کاروتنوئیدها در تنش ملایم کم آبیاری، در ژنوتیپ حساس K3-3-1 به صورت قابل ملاحظه ای بیشتر از سایر ارقام بود. این در حالی بود که با افزایش تنش غلظت کاروتنوئیدها در ارقام حساس نسبت به ارقام متحمل کاهش پیدا نمود. از این رو شاید بتوان چنین نتیجه گیری نمود که در شرایط تنش خشکی در محیط بیرون، احتمالا کاروتنوئید ها نقش مهمی در سیستم دفاعی بادام و بخصوص در حمایت از کلروفیل ها نداشته باشند. گیاهان برای مقابله با تنش اکسیداتیو ایجاد شده، دارای سیستم دفاعی با کارائی بالائی هستند که می تواند رادیکال های آزاد را از بین برده و یا خنثی کنند. این سیستم دفاعی علاوه بر سیستم آنتی اکسیدانی آنزیمی شامل سیستم غیر آنزیمی اسکوربات، توکوفرول، کاروتنوئیدها و ترکیبات متفرقه (از جمله فلاونوئیدها، مانیتول ها و پلی فنل ها) می‌باشد (Blokhin *et al.*, 2003). کثرت سیستم های دفاعی به این خاطر است که انواع اکسیژن های واکنش زا (ROS) در سلول ها و بخش های زیر سلولی مختلف تولید می‌شوند و هم چنین در خاصیت هائی چون توانائی انتشار، حلالیت و گرایش به وارد واکنش شدن با مولکول های بیولوژیک مختلف، متفاوت هستند. بنابراین به مجموعه ای بهم پیوسته از مولکول های دفاعی برای عمل در هر دو مرحله آلی و غشائی در تمام بخش های سلول برای غیر فعال کردن رادیکال ها به همان سرعتی که آن ها شکل می‌گیرند، نیازاست. گزارش شده که آنتوسیانین‌ها با توجه به جذبی که در طول موج های بین ٤٠٠ و ٦٠٠ نانومتر دارند قادرند کلروپلاست را از تشعشعات شدید محافظت نمایند، هرچند که کاروتنوئیدها نقش پررنگ‌تری داشته باشند (Gould *et al.*, 2000). مقایسه نتایج آزمایش‌های درون شیشه ای و درون بافتی نشان داده که تجمع آنتوسیانین ها در برگ ارقام بادام به صورت عمده تحت شرایط نور شدید صورت می‌گیرد (Karimi *et al.*, 2015). این یافته ها نشان می‌دهد که آنتوسیانین ها احتمالاً در شرایط تنش خشکی به عنوان عامل محافظت نوری در برگ عمل می‌نمایند. پژوهش های پیشین نیز این یافته ها را تایید نموده است (Gould *et al.*, 2000; Close and Beadle, 2003; Merzlyak *et al.*, 2008).

وضعیت رشدی نهال‌ها: اندازه برگ در هر دو سطح تنش کم آبیاری در همه ژنوتیپ‌ها کاهش یافت که در رقم فرانیس، سهند و ژنوتیپ H کاهش سطح برگ تحت تنش ملایم با شاهد معنی‌دار نبود ولی تحت تنش شدید با شاهد اختلاف معنی‌داری نشان داد (شکل ۱A). وزن ویژه برگ (SLW) در تنش ملایم به استثناء ژنوتیپ K13-40 کاهش یافت و با تنش شدید افزایش یافت (شکل ۱B). وزن کل خشک برگ (TLDW) در هر دو سطح تنش کاهش یافت. در تنش ملایم رقم سهند و H دارای بیشترین و ژنوتیپ‌های K3-3-1 و K13-40 دارای کمترین مقدار TLDW بودند. در تنش شدید رقم فرانیس و H دارای بیشترین TLDW بودند (شکل ۱C). طول کل شاخساره در هر دو سطح تنش کاهش یافت ولی در رقم فرانیس، سهند و K13-40 در تنش ملایم کاهش رشد با شاهد معنی دار نبود و در ژنوتیپ‌های K3-3-1 و K13-40 کاهش بیشتر از بقیه ارقام بود (شکل ۱D). نهال های یکساله بادام روی پایه GN15 در مواجهه با تنش ملایم و شدید فاصله میانگره‌های خود را کاهش داده و برگ های خود را ریزش دادند. ریزش برگ در دو ژنوتیپ K13-40 و K3-3-1 تحت تنش شدید بیش از ۸۰ درصد بود (شکل ۱ E و F). با توجه به این که چرخه رشد درختان طولانی مدت است پیش غربال کردن نهال ها در برنامه های اصلاحی درختان میوه حائز اهمیت است. مکانیسم درختان برای مقابله با تنش کم آبی عموما شامل اجتناب بافت‌ها از تنش کم‌آبی است. اجتناب از تنش کم‌آبی شامل بستن روزنه‌ها، تغییر در سطح برگ و همچنین می‌توان به سایر مکانیسم‌ها مانند طول و تراکم ریشه-ها، وزن خشک ریشه و نسبت ریشه به ساقه، افزایش هدایت هیدرولیکی و همچنین عادت ریشه‌دهی عمقی در گیاهان تحت تنش اشاره کرد (Yadollahi *et al.*, 2011). در مطالعه حاضر تفاوت های معنی‌داری مابین ژنوتیپ و ارقام از لحاظ سطح برگ، میزان رشد رویشی ریزش برگ تحت اثرات تنش

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]



شکل ۱- تغییرات پارامتر های رشدی نهال‌های یکساله بادام روی پایه GN15 در پاسخ به تنش ملایم (۰/۸- مگاپاسکال) و شدید خشکی (۱/۶- مگاپاسکال). (A): اندازه برگ (B): وزن ویژه برگ (C): وزن خشک کل برگ (D): تعداد برگ (E): تعداد میانگره (F): طول کلی انشعابات. هر نقطه بیانگر ۳ تکرار می باشد و نشانگرهای عمودی بیانگر انحراف از میانگین استاندارد (±SEM).

خشکی مشاهده گردید (شکل ۱F). سطح برگ یک ویژگی ژنتیکی می‌باشد که تغییرات اندک را در نتیجه شرایط محیطی تحمل می‌کند (Gispert and Vargas, 2011). عکس العمل رشدی گیاهان به رطوبت پایین خاک به ژنوتیپ گیاه وابسته است و به نظر می‌رسد ژنوتیپ‌ها و ارقام اهلی بادام می‌توانند برگ‌های خود را در طول دوره تنش حفظ کنند و با تشدید تنش، برگ‌ها زرد و ریزش می‌کنند اما این نوع ارقام اهلی بادام اثرات تنش را با مکانیزم های ساختاری و تغییرات فیزیولوژیکی تنظیم و جبران می‌کنند (Levitt, 1980). براساس گزارش Rouhi و همکاران (۲۰۰۷) ژنوتیپ‌های وحشی بادام

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

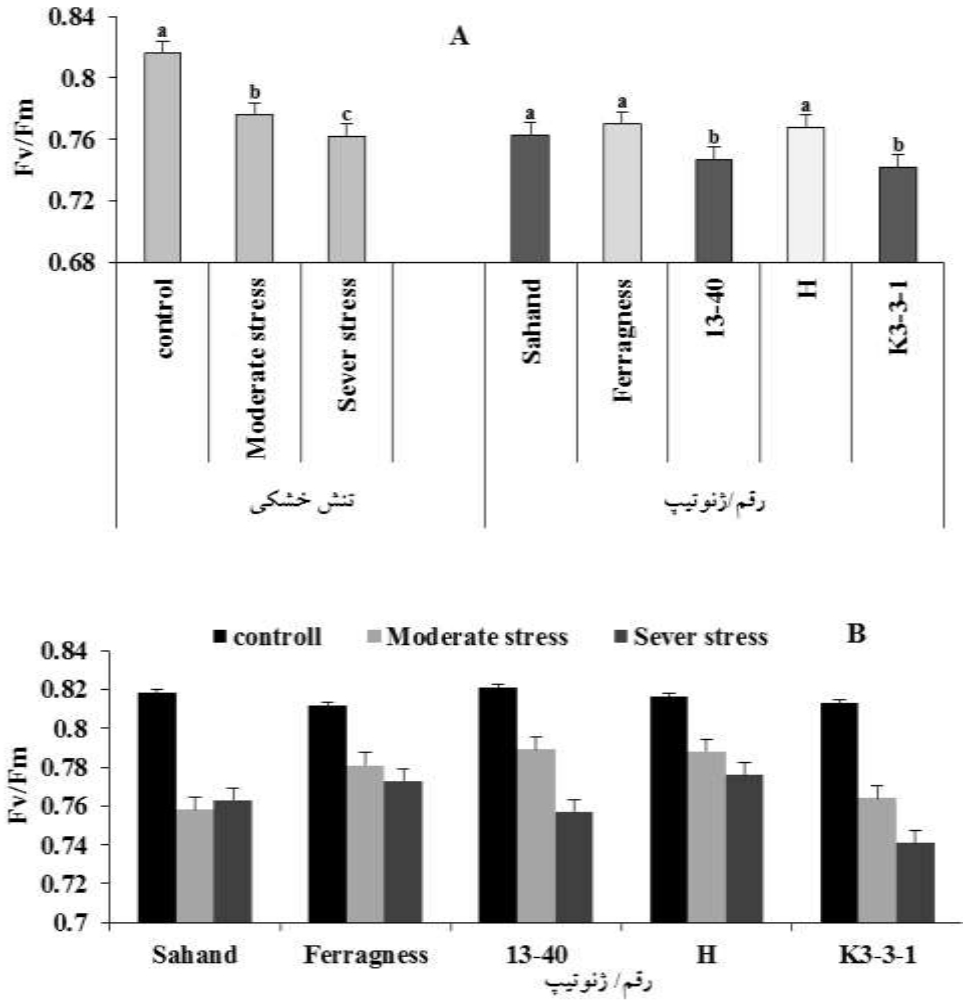
در طول دوره تنش سطح برگ ها ی خود را کاهش داده اند (مکانیسم اجتناب از تنش خشکی). مشاهده شده است که وزن ویژه برگ (SLW) تحت اثر تنش خشکی افزایش پیدا کرد (Bacelar *et al.*, 2006). در این تحقیق بالاترین وزن ویژه برگ در تیمارهای تنش کم آبی مشاهده شد. روند تغییرات وزن ویژه برگ تحت تأثیر سطوح مختلف تنش کم آبیاری در همه ارقام مشابه بود. در رقم های K13-40 و K3-3-1 تحت تأثیر تنش شدید کم آبی SLW افزایش یافت. این صفت هم به ضخامت برگ وهم به تراکم بافت برگ بستگی دارد و تفاوت در SLW ممکن است هماهنگ با تراکم برگ نباشد. در صورتی که محتوای آب برگ افزایش یابد تراکم بافت برگ کاهش می یابد و محتوای آب برگ در تعیین SLW خیلی مهم است. وزن ویژه برگ در واقع بیانگر میزان ماده خشک برگ در واحد سطح آن می‌باشد. به عقیده Ali و همکاران (۲۰۱۱)، وزن ویژه برگ یکی از صفات مهم در گیاهان بوده و به عنوان یک نشانگر مورفو-فیزیولوژیکی قابل اطمینان برای مطالعه تحمل خشکی در بسیاری از گیاهان مورد استفاده قرار گرفته است. تقریباً در تمامی مطالعات انجام شده روی این گیاهان، تنش رطوبتی باعث افزایش وزن ویژه برگ شده است. افزایش وزن ویژه برگ تحت شرایط تنش خشکی در محصولات باغبانی از جمله درختان هلو (Martinez, 2010) نیز گزارش شده است. Xu و Zhou (۲۰۰۵) نیز اظهار داشتند که تغییرات وزن ویژه برگ در شرایط تنش ممکن است به دلیل تغییرات مقدار کربوهیدرات‌ها از جمله نشاسته باشد. در تحقیق حاضر SLW تحت تنش ملایم (۰/۸- مگا پاسکال) در رقم K3-3-1 افزایش یافت که می‌تواند ناشی از کاهش در پتانسیل آب برگ (Ψw) باشد. رقم K3-3-1 کمترین SLW را در میان ژنوتیپ ها و ارقام مورد بررسی داشت و در بررسی نهایی مشخص شد که این رقم حساسیت بیشتری به تنش دارد. اگرچه SLW عموما در ژنوتیپ‌ها یا گونه های سازگار شده به شرایط کم آبی پایین تر است (Rieger *et al.*, 2003). نتایج این تحقیق با نتایج محققین دیگر مطابقت دارد و همه ژنوتیپ‌های تحت مطالعه در این تحقیق رقم های اهلی بودند وSLW پایین با مقاومت کمتر به تنش آبی در بادام های اهلی در ارتباط می‌باشد.

فلوروسانس کلروفیل: با توجه به شکل ۲ همه ارقام در تیمار شاهد مقدار Fv/Fm مشابه و نزدیک به هم داشتند (۰/۸۱۲ تا ۰/۸۲۱)، در تنش ملایم کاهش Fv/Fm بین ارقام معنی دار شد و بیشترین کاهش مربوط به ژنوتیپ K3-3-1 و سهند بود (از ۰/۸۱۳ به ۰/۷٦٤). تحت تنش شدید کم آبیاری در هر پنج ژنوتیپ ورقم در مقایسه با تنش ملایم وشاهد کاهش شدید Fv/Fm مشاهده گردید (شکل۲B). به طور کلی از طریق اندازه گیری عملکرد فلورسانس کلروفیل می‌توان اطلاعاتی در مورد تغییرات کارآیی فتوشیمیایی به دست آورد. تنش های غیرزنده مانند تنش کم آبی از طریق آسیب به فتوسیستم II و سایر اجزای انتقال الکترون سبب بازدارندگی یا کاهش شدید انتقال الکترون فتوسنتزی شده که در این صورت سهم بیشتری از انرژی نورانی جذبی، به صورت گرما و فلورسانس هدر خواهد رفت (Maxwell and Johnson, 2000). در این تحقیق کاهش در Fv/Fm در ارتباط با تغییرات بیوشیمیایی در ارقام بادام بود. چنین تغییراتی در پارامترهای فلورسنس برای گیاهان یکساله و چند ساله که در معرض تنش خشکی و یا شوری قرارداشتند توسط سایر پژوهشگران نیزگزارش شده است (Yadollahi *et al.*, 2011; Ranjbarferdoee *et al.*, 2006). بر اساس پژوهش‌های انجام شده جریان الکترون در فتوسنتز شاخصی برای میزان کلی فتوسنتز می‌باشد به طوریکه اندازه گیری فلورسانس کلروفیل تخمین میزان جریان الکترون و نحوهٔ عمل فتوسنتز را امکان پذیر می‌سازد (Yuan *et al.*, 2005). گزارشات دیگر نشان می دهد وقتی که Fv/Fm در حد ۰/۸۳ باشد، به این معنی است که تنشی برگیاه وارد نشده و مقادیر کمتر از این مقدار، حاکی از وجود تنش در گیاهان است (Maxwell and Johnson, 2000). در این تحقیق با توجه به مقادیر Fv/Fm در ژنوتیپ‌ها و ارقام، پاسخ‌های متفاوتی به تنش خشکی در بین ارقام مشاهده شد:

در رقم فرانیس، ژنوتیپ H و K13-40 کاهش F_V/F_m تحت تنش ملایم نسبت به بقیه کمتر بود. در تنش شدید این کاهش در رقم فرانیس، سهند و تا حدودی H با تنش ملایم

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]



شکل ۲- اثر رقم/ژنوتیپ و تنش خشکی (A) و اثر متقابل رقم و تیمار تنش خشکی (B) بر میزان فلورسانس متغیر به حداکثر در برگ های ژنوتیپ و ارقام بادام. حروف مشابه در هر ستون از هر بخش نشان دهنده عدم اختلاف آماری معنی‌دار در سطح احتمال۱ ۰/۰۵ می‌باشد

معنی دار نبود. این ژنوتیپ‌ها در شرایط تنش شدید خودشان را حفظ نمودند. ژنوتیپ K13-40 و K3-3-1 کاهش سریع F_V/F_m در تنش شدید نشان دادند و با وجود کاهش F_V/F_m در ژنوتیپ H ، نهایتا این ژنوتیپ با شرایط تنش سازگاری نشان داد و این وضعیت با وضعیت پتانسیل آب برگ ($w\Psi$) و RWC ژنوتیپ ها در ارتباط بود (دیتا نشان داده نشده است). در حالی‌که ژنوتیپ K3-3-1 و K13-40 نتوانستند تنش شدید را تا انتهای هفته ششم تحمل نمایند و بیش از ۸۰ و ۹۸ درصد برگ های خود را ریزش داد (شکل D ۱). اثر تنش خشکی روی کاهش F_V/F_m در درختان سیب، Cashew، قهوه، پاپایا و سیب زمینی نیز نشان داده شده است (Baker and Rosenqvist, 2004). ارتباط بین پارامترهای کلروفیل فلورسنس و کارآیی فتوسنتزی در برگ ها می‌تواند با استفاده از سنجش کلروفیل فلورسنس در برنامه های غربال‌گری به منظور یافتن ژنوتیپ های متحمل در پاسخ به تنش خشکی از روی تعیین کارآیی فتوسنتزی گیاه اصلاح شده برای این منظور استفاده شود (Baker and Rosenqvist, 2004). بر اساس مشاهدات Romero و همکاران (۲۰۰۳) برگ های بادام در مقایسه با سایر گونه های جنس پرونوس دارای نقطه اشباع نوری بالایی بوده و کارآیی فتوسنتزی بالایی دارند. بنابراین تحت برخی شرایط و تنش محیطی مانند تنش آبی، نور شدید فتوسنتز را زیاد محدود نمی‌کند (Ranjbarferdoee *et al.*, 2006). تمام ژنوتیپ ها روی پایه GN15 به تنش متوسط (۷۰٪ ظرفیت زراعی) تحمل نشان دادند اما تنش شدید (٤۰٪ ظرفیت زراعی) F_V/F_m را

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

کاهش داد. ژنوتیپ سهند و رقم فرانیس در هفته آخر کاهش معنی‌داری در مقدار Fv/Fm در میان تیمارهای کم آبی نشان ندادند بنابراین این ژنوتیپ‌ها ممکن است مکانیسم های کارآمدتر نسبت به سایر ژنوتیپ‌ها در مواجهه با تنش خشکی داشته باشند.

نتیجه‌گیری کلی

نهال‌های بادام روی پایه GN15 تنش ملایم (w = -0.8 MpaΨ) را توانستند تحمل کنند، اما تنش شدید (w = -1.6 MpaΨ) به مدت طولانی رشد نهال‌های جوان را محدود نمود. تغییرات در رشد شاخساره در پاسخ یه تنش خشکی در همه ژنوتیپ ها متفاوت بود. عملکرد و کارآیی برگ (فلورسنس کلروفیل) یک معیار بهتری برای تعین اثر تنش خشکی در بادام است. نهال های بادام سهند و فرانیس روی پایه GN15 در مقایسه با سایر ژنوتیپ ها تحمل بالایی به تنش خشکی داشتند و می‌توانند به عنوان رقم مناسب تحت این شرایط استفاده شوند. ژنوتیپ H در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها از مقاومت نسبی برخوردار بود. تحمل به تنش خشکی در ژنوتیپ های K13-40 و K3-3-1 در مقایسه با آنها ضعیف بود. بالا بودن وزن ویژه برگ (SLW) می‌تواند بطور بالقوه نشانگرخوبی برای تحمل به تنش خشکی در نهال های بادام باشند.

منابع

علیزاده، امین. (۱۳۸۷) رابطه آب و خاک و گیاه. چاپ هشتم. انتشارات دانشگاه امام رضا (ع)، مشهد، شماره ۷۵، ٤٨٤ صفحه.

کـافی، م.، بـرزوئی، ا.، صالحی، م.، کمندی، ع.، معصومی، ع و نبـاتی، ج. (۱۳۸۸) فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان. چاپ اول. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. شماره ۳۹٤، ۵۰۲ صفحه.

Aebi, H. (1984) Catalase in vitro. In: Methods in Enzymology (Eds. Colowickand, S. P. and Kaplan, N. O.). Pp. 121-126. New York Academic Press,

Arzani, K., Yadollahi, A., Ebadi, A.and Wirthensohn, M. (2010) The relationship between bitterness and drought resistance of almond (*Prunus dulcis* Mill.). African Journal of Agricultural Research 5: 861-866.

Alarcón, J. J., Sánchez-Blanco, M. J., Nicolás, E., Egea, J. and Dicenta, F. (2002) Effects of drought on shoot water relations in 'Antoneta' and 'Marta' almond cultivars grafted onto 'Garrigues' and 'GF677' rootstocks. Acta Horticulturae 591:345-349.

Ali, M. A., Jabran, K., Awan, S. I., Abbas, A., Zulkiffal, E. M., Acet, T., Farooq, J. and Rehman, A. (2011) Morpho-physiological diversity and its implications for improving drought tolerance in grain sorghum at different growth stages. Australian Journal of Crop Science 5:311-320.

Bacelar, E. A., Santos, D. L., Jose, M. M. P., Goncalves, B. C., Ferreira, H. F. and Correia, C. M. (2006) Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. Plant Science 170: 596–605.

Bajji, M., Kinet J. M. and Lutts, S. (2002) The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance in durum wheat. Plant Growth Regulation 36: 61-70.

Baker, N. R and Rosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence canimprove crop production strategies: an examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany 55: 1607–1621.

Baninasab, B. and Rahemi, M. (2007) Evaluation of three wild species of almond on the basis of their morphological characters. Journal of Plant Science 2:61-67.

Bartels, D and Salamini, F. (2001) Desiccation tolerance in resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. A contribution to the study of drought tolerance at the molecular level. Plant Physiology 127: 1346-1353

Barzegar, K., Yadollahi, A., Imani, A. and Ahmadi, N. (2012) Response to drought stress of almond cultivars and genotypes grown under field conditions. International Journal of Agriculture: Research and Review 2: 205-210.

Bates, L. S., Waldren, R. P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil 39:205-207.

Baisak, R., Rana, D., Acharya, P. B. B. and Kar, M. (1994) Alterations in the activities of active oxygen scavenging enzymes of wheat leaves subjected to eater stress. Plant Cell Physiology 35: 489-495.

Beauchamp, C. and Fridovich, I. (1971) Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry 44:276-287.

Blokhin , O., Virolainen, E. and Fagerstedt, K. (2003) Antioxidant oxidative damage and oxygen deprivation stress. Annual Review of Botany 91:179-194.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

Bradford, M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantization of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, 72: 248-254.

Bukhov N. G., Sabat S. C., Mohanty P. (1990) Analysis of chlorophyll a fluorescence changes in weak light in heat treated Amaranthus chloroplasts. Photosynthesis Research 23: 81-87.

Chen, Y., Guo, Q., Liu, L., Liao,L. and Zhu, Z. (2011) Influence of fertilization and drought stress on the growth and production of secondary metabolites in Prunella vulgaris L. Journal of medicinal plant research 5: 1749-1755.

Cirio, U. (1997) Agrochemicals and environmental impact in olives farming. Olivea 65:32-39.

Close, D. C., Beadle, C. L., Holz, G. K. and Brown, P. H. (2002) Effect of shadecloth tree shelters on cold induced photoinhibition, foliar anthocyanin and growth of Eucalyptus globules and E. nitens seedlings during establishment. Australian Journal of Botany 50:15–20.

Collins, A. R. (2001) Carotenoids and genomics stability. Mutant Research 475: 1-28.

Djibril, S., Mohamed, O.K., Diaga, D., Diégane, D., Abaye, B.F., Maurice, S. and Alain, B. (2005) Growth and development of date palm (*Phœnix dactylifera* L.) seedlings under drought and salinity stresses. African Journal of Biotechnology 4: 968–972.

De Campos, M. K. F., De Carvalho, K., De Souza, F. S., Marur, C. J., Pereira, L. F. P., Filho, J. C. B. and Vieira, L. G. E. (2011) Drought tolerance and antioxidant enzymatic activity in transgenic "Swingle" citrumelo plants over-accumulating proline. Environmental and Experimental Botany 72:242-250.

Dere, S., Gunes, T. and Sivaci, R. (1998) Spectrophotometric determination of chlorophyll- A, B and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. Turkish Journal of Botany 22:13-

Doganlar, Z., Demir, B. K., Basak, H. and Gul, I. (2010) Effects of salt stress on pigment and total soluble protein contents of three different tomato cultivars. African Journal Agriculture Research 5: 2056-2065.

Garcia-Sanchez F., Syvertsen J. P., Martinez V. and Melgar J. C. (2006) Salinity tolerance of "Valencia " orange trees on rootstocks with contrasting salt tolerance is not improved by moderate shade. Journal of Experimental Botany 121:1-10.

Gispert, J. R. and Vargas, F. J. (2011) "Assessment of drought tolerance in almond varieties." Acta Horticulture 912:121-127.

Gholami, M., Rahemi, M. and Rastegar S. (2012) Use of rapid screening methods for detecting drought tolerant cultivars of fig (*Ficus carica* L.). Scithia Horticulturae 143: 7-14.

Gould, K. S, Markham, K. R, Smith, R. H. and Goris, J. J. (2000) Functional role of anthocyanins in the leaves of Quintinia serrata A. Cunn. Journal of Experimental Botany 51: 1107–1115.

Hayat, S. and Ahmad, A. (2007) Salicylic Acid: A Plant Hormone. Springer. Pp: 97-99.

Hale, B. K., Herms, D. A., Hansen, R. C., Clausen,T. P. and Arnold, D. (2005). Effects of drought stress and nutrient availability on dry matter allocation, phenolic glycosides and rapid induced resistance of poplar to two lymantriid defoliators. Journal of Chemistry and Ecology 31: 2601-2620.

Hura, T., Hura, K. and Grzesiak, S. (2009) Possible contribution of cell-wall- bound ferulic acid in drought resistance and recovery in triticale seedlings. Journal of Plant Physiology 166:1720- 1733.

Isaakidis, A., Sotiropoulos, T., Almaliotis, D., Therios, I. and Stylianidis, D. (2004) Response to severe water stress of the almond Prunus amygdalus. 'Ferragnes' grafted on eight rootstocks. New Zealand Journal Crop and Horticultural Science 32:355-362.

Jiménez, S., Dridi, J., Gutiérrez, D., Moret, D., Irigoyen, J.J., Moreno, M. A., Gogorcena, Y. (2013) Physiological, biochemical and molecular responses in four Prunus rootstocks submitted to drought stress. Tree Physiology 33:1061-75.

Karimi, S., Yadollahi, A., Arzani, K., Imani, A. and Aghaalikhani, M. (2015) Gas- exchange response of almond genotypes to water stress. Photosynthetica 53: 29-34.

Kahkonen, M. P., Hopia, A. I., Vuorela, H. J., Rauha, J. P., Pihlaja, K., Kujala, T. S. and Heinonen, M. (1999) Antioxidant activity of plant extracts containing phenolic compounds. Journal of Agricutural Food and Chemistry 47: 3954–3962.

Krasensky, J. and Jonak, C.(2012) Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. Journal of Experimental Botany 63:1593-1608.

Larher, F. R., Lugan, R., Gagneul, D., Guyot, S., Monnier, C., Lespinasse, Y. and Bouchereau, A. (2009) A reassessment of the prevalent organic solutes constitutively accumulated and potentially involved in osmotic adjustment in pear leaves. Environmental and Experimental Botany 66:230-241.

Lascano, H. R., Antonicelli, G. E., Luna , C. M., Melchiorre, M. N., Gomez, L. D., Racca, R. W., Trippi, V. S. and Casano, L. M. (2005) Antioxidant system response of different wheat cultivars under drought: field and in vitro studies. Australian Journal of Plant Physiology 28:1095-1102.

Levitt, J. (1980) Responses of plants to environmental stresses, Volume II: Water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, New York, 479 p.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]

Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, L. and Yang, R. (2011) Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in Karst habitats of southwestern China. Environmental and Experimental Botany 71:174-183.

Martinez, X. D. (2010) Effects of irrigation and nitrogen application on vegetative growth, yield and fruit quality in peaches (*Prunus persica* L. Batsch cv. Andross) for processing.PhD thesis, Lleida University, Spain, 136 p.

Maxwell, K. and Johnson, G. N. (2000) Chlorophyll fluorescence- A practical Guide.Experimenta. Botany 51: 659-668.

Merzlyak, M. N., Chivkunova, O. B., Solovchenko, A. E. and Naqvi K. R. (2008) Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves. Journal of Experimental Botany 59: 3903–3911.

Michalak, A. (2006) Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress. Polish Journal of Environment Study 15: 523-530.

Niyogi, K. K., Shih, C., Chow, W. S., Pogson, B. J., DellaPenna, D. and Bjorkman, O. (2001) Photoprotection in a zeaxanthin-and lutein-deficient double mutant of Arabidopsis. Photosynthetic Research 67: 139-145.

Petridis, A., Therios, I., Samouris, G., Koundouras, S. and Giannakoula, A. (2012) Effect of water deficit on leaf phenolic composition, gas exchange, oxidative damage and antioxidant activity of four Greek olive (*Olea europaea* L.) cultivars. Plant Physiology and Biochemistry 60:1-11.

Pompelli, M. F., Barata-Luís, R., Vitorino, H. S., Gonçalves, E. R., Rolim, E. V., Santos, M. G., Almeida-Cortez, J. S., Ferreira, V. M., Lemos, E. E. and Endres, L. (2010) Photosynthesis, Photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. Biomass Bioenerg 34:1207-1215.

Rahmani, A., Daneshvar, H. A. and Sardabi, H. (2003) Effect of salinity on growth of two wild almond species and two genotypes of the cultivated almond species (*P. dulcis*). Iranian Journal of Forest and Poplar Research, 11: 202-208.

Ranjbarfardooei, A., Samson R. and Van Damme, P. (2006) Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond [*Prunus dulcis* (Miller) D. Webb] in response to salinity stress induced by NaCl. Photosynthetica 44: 513-522.

Rouhi, V., Samson, R., Lemeur R. and 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.

Romero, P., Navarro, J., Garcia, F. and Ordaz, P. (2003) Effects of regulated deficit irrigationduring the preharvest period on gas exchange, leaf development and crop yieldof mature almond trees. Tree Physiology 24: 303–312.

Rieger, M., Lo Bianco, R. and Okie, W. R. (2003) Response of *Prunus ferganensis*, *Prunus persica* and two interspecific hybrids to moderate drought stress. Tree Physiology 23:51-58.

Sairam, R. K. and Srivastava, G. C. (2002) Changes in antioxidant activity in sub-cellular fractions of tolerant and susceptible wheat genotypes in response to long term salt stress. Plant Science 162: 897-904.

SAS Institute (2000) SAS/STAT User's Guide. SAS Institute, Cary, NC, USA.

Sircelj, H., Tausz, M., Grill, D. and 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.

Sivritepe, N. N., Erturk, U.,Yerlikaya, C.,Turkan, I., Bor, M. and Ozdemir, F. (2008) Response ofthe cherry rootstock to water stress induced in vitro. Biologia Plantarum 52: 573–576.

Sofo, A., Tuzio, A. C., Dichio, B. and Xiloyannis, C. (2005) Influence of water deficit and rewatering on the components of the ascorbate-glutathione cycle in four interspecific *Prunus* hybrids. Plant Science 169:403-412.

Sorkheh, K., Shiran, B., Rouhi, V., Asadi, E., Jahanbazi, H., Moradi, H., Gradziel, T. M. and Martinez-Gomez, P. (2009) Phenotypic diversity within native Iranian almond (Prunus spp.) species and their breeding potential. Genetic Resources and Crop Evolution 56:947-961.

Wang, Y., Ma, F., Li, M., Liang, D. and Zou, J. (2011) Physiological responses of kiwifruit plants to exogenous ABA under drought conditions. Plant Growth Regulation 64:63-74.

Xu, Z. Z. and Zhou, G. S. (2005) Effects of water stress and high nocturnal temperature on photosynthesis and nitrogen level of a perennial grass Leymus chinensis. Plant and Soil 269:131-139.

Yadollahi, A., Arzani, K., Ebadi, A., Wirthensohn, M. and 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.

Yuan, S., Liu, W. L., Zhang, N. H., Wang, M. B., Liang, H. G. and Lin, H. H. (2005) Effects of water stress on major photosystem II gene expression and protein metabolism in barley leaves. Physiologia Plantarum 125: 464-473.

Zamani, Z., Taheri, A., Vezaei, A. and Poustini, K. (2002) Proline content and stomatal resistance of almond seedlings as affected bye irrigation intervals. Acta Horticulturae 591: 411-416.

Zokaee-Khosroshahi, M., Esna-Ashari, M., Ershadi, A. and Imani, A. (2013) Investigation of drought tolerance in five Iranian almond species based on the important morphological and physiological markers Ph.D. Thesis. Department of Horticultural Sciences, Bu-Ali Sina University, Hamadan, Iran.

Zang, X. and Setsuko, K. (2007) A proteomics approach for identifying osmotic-stress-related proteins in rice. Phytochemistry 68:426–437.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1398.8.29.8.0]