کارایی سازوکار پاداکسنده آنزیمی ترکیب‌های پیوندی پایه لیموی آب با پیوندک‌های خودی و غیرخودی در پاسخ به تنش خشکی و آبیاری مجدد

پدرام عصار*[۱،۲]، اختر شکافنده[۱]، لیلا تقی‌پور[۲]

[۱] گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

[۲*] گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه جهرم، صندوق پستی: ۱۱۱-۷۴۱۳۵، جهرم، ایران

*نویسنده مسئول:Pedramassar@jahromu.ac.ir

چکیده

کارایی کوانتومی فتوسیستم ۲ برگ‌ها و سازوکار پاداکسنده آنزیمی برگ‌ها و ریشه‌های دانهال‌های ۲۴ ماهه لیموی آب غیرپیوندی و پیوندی با پیوندک‌های خودی، نارنگی کینو و پرتقال واشنگتن ناول در پاسخ به تنش خشکی و پس از آبیاری مجدد در شرایط گلخانه‌ای ارزیابی شد. رژیم آبیاری به‌صورت ۸ روز قطع کامل آبیاری و سپس ۴ روز آبیاری در حد ظرفیت مزرعه بود. تنش، آسیب اکسایشی معنی‌داری به تشکیلات نورساخت همه دانهال‌های تحت مطالعه به‌جز نارنگی وارد نمود که برای دانهال‌های غیرپیوندی در انتهای دوره تنش و برای دانهال‌های پیوندی با پیوندک خودی و یا پرتقال در نیمه دوره تنش اتفاق افتاد. فقط دانهال‌های غیرپیوندی با آبیاری مجدد به‌طور کامل بهبود یافتند. بر اساس نتایج فعالیت‌های پاداکسنده آنزیمی، چنین نتیجه‌گیری شد که به‌احتمال ریشه‌ها نقشی کلیدی در خط مقدم پاسخ‌گویی گیاه به تنش دارند و کارایی مطلوب آن‌ها می‌تواند پیش‌نیاز سلامت و کارایی پیوندک باشد. افزون بر این، پیوندک و وضعیت فیزیولوژیک آن می‌تواند اثر مهمی بر کیفیت پاسخ‌گویی همه‌جانبه به تنش داشته باشد. از این منظر، ترکیب پیوندی با پیوندک نارنگی بیش‌ترین کارایی را داشت و ترکیب‌های پیوندی با پیوندک‌های لیمو و پرتقال در جایگاه‌های بعدی قرار داشتند. کارایی سازوکار آنزیمی ریشه‌های لیموی آب با پیوند پیوندک‌های خودی یا پرتقال کاهش یافت. محتمل است که تفاوت‌های فیزیولوژیک مرتبط با حضور محل پیوند و درنتیجه کاهش هدایت هیدرولیکی، دلیل کارایی ضعیف‌تر سازوکارهای برگی و ریشه‌ای تحمل تنش و نیز فقدان بهبودسازی کامل کارایی فتوشیمیایی برگ‌های دانهال‌های پیوندی لیمو با پیوندک خودی باشند. به‌هرحال، هردوی دانهال‌های غیرپیوندی و پیوندی لیمو با پیوندک خودی پاسخ‌های خوگیری به‌صورت تشدید فعالیت‌های آنزیمی پس از آبیاری مجدد را بروز دادند. تظاهر مناسب ترکیب پیوندی با پیوندک نارنگی، می‌تواند بیانگر ارزش لیموی آب به‌عنوان پایه برای تولید ترکیبات پیوندی برتر و مناسب مناطق دچار تنش آبی باشد.

واژه‌های کلیدی :تنش خشکی، لیموی آب، نارنگی کینو، ترکیب پیوندی، واشنگتن ناول.

مقدمه

بر طبق آمارنامه کشاورزی (احمدی و همکاران، ۱۳۹۷)، سهم سطح زیر کشت بارور و میزان تولید انواع مرکبات در استان فارس به ترتیب ۵۱۱۱۳ هکتار و ۱۴۰۶۰۴۲ تن می‌باشد. شایان‌ذکر است سهم سطح زیر کشت و میزان تولید دیم از مجموع سطح زیر کشت بارور و تولید مرکبات استان به ترتیب ۴ هکتار و ۳ تن می‌باشد و مبنای تولید انواع مرکبات بر پرورش آبی استوار است. لیموی آب (مکزیکن لایم، *Citrus aurantifolia* Swingle cv. Mexican Lime) دارای عملکرد بالا از محصول پر آب و بسیار اسیدی، پیوندکی محبوب و پایه غالب در ترکیبات پیوندی مرکبات مورداستفاده در مناطق جنوب کشور است. ازجمله ترکیبات پیوندی رایج این پایه در منطقه، ترکیب با پیوندک‌های خودی، پرتقال واشنگتن ناول (Washington navel) و نارنگی کینو (Kinnow) می‌باشد. میوه پرتقال واشنگتن ناول درشت به وزن حدود ۲۰۰ تا ۵۰۰ گرم و بسیار خوش‌خوراک و بازارپسند است. عملکرد نارنگی کینو بالا و محصول آن دیررس، دارای پوست چرمی و براق و گوشت زرد نارنجی پررنگ، پرآب، سفت و معطر است (فتوحی قزوینی و فتاحی مقدم، ۱۳۸۵). باتوجه‌به این‌که به‌واسطه خشک‌سالی‌های مستمر، صنعت پرورش مرکبات استان فارس با تهدید بالفعل و جدی مواجه است و باتوجه‌به نیاز این صنعت به رهیافت‌های حاصل از پژوهش‌های بومی، هدف از پژوهش حاضر ارزیابی پاسخ‌های فیزیولوژیک و سازوکار پاداکسنده برگ و ریشه دانهال غیرپیوندی لیموی آب و ترکیبات پیوندی پایه دانهالی لیموی آب با پیوندک خودی، نارنگی کینو و پرتقال واشنگتن ناول در شرایط تنش خشکی و پس از آبیاری مجدد بود.

مواد و روش‌ها

در این آزمایش، نهال‌های پیوندی لیموی آب، نارنگی کینو و پرتقال واشنگتن ناول روی پایه بذری لیموی آب و دانهال غیرپیوندی لیموی آب به‌عنوان مواد گیاهی استفاده شدند. نهال‌های ۱۸ ماهه از نهالستان تجاری تهیه شدند. نهال‌ها پس از انتقال به گلدان‌های پلاستیکی ۱۵ لیتری مناسب و فاقد زهکش، پرشده از مخلوط خاکی شامل ماسه‌بادی، خاک و خاک‌برگ پوسیده به نسبت حجمی مساوی (همراه با لایه‌ای از سنگریزه در کف گلدان)، برای استقرار کامل به مدت حدود ۶ ماه در گلخانه‌ای پلاستیکی نگهداری شدند. آبیاری گلدان‌ها به‌صورت مستمر و در حد ظرفیت مزرعه و کلیه مراقبت‌های باغبانی از قبیل کوددهی و مبارزه با آفات و بیماری‌ها برای همه نهال‌ها به‌صورت یکسان اجرا شد. شروع آزمایش با فلاش رشدی تابستانه در شهریورماه هم‌زمان بود. بر مبنای پیش تیمار، ۱۲ گیاه از هر نوع نهال با قطع کامل آبیاری در معرض تنش خشکی ۸ روزه (تا زمان مشاهده کاهش آشکار در شادابی و تورژسانس نهال‌ها و وقوع پژمردگی قسمت اعظم برگ‌ها) و سپس آبیاری مجدد ۴ روزه (در حد ظرفیت مزرعه تا زمان برطرف شدن علائم ظاهری یادشده) قرار گرفتند. در مورد نهال‌های شاهد نیز، با انجام آبیاری روزانه در حد ظرفیت مزرعه، وضعیت بهینه میزان آب در خاک در طول دوره اجرای آزمایش تأمین و حفظ شد. ارزیابی کارایی کوانتومی فتوسیستم ۲ در نیمه و پایان دوره تنش و پس از دوره آبیاری مجدد و ارزیابی فعالیت آنزیم‌های پاداکسنده در پایان دوره تنش و پس از دوره آبیاری مجدد انجام شد. برگ‌های جوان به‌طور کامل توسعه‌یافته مورد ارزیابی و نمونه‌گیری قرار گرفتند. فلورسانس کلروفیل با استفاده از دستگاه سنجش کننده آن (OS-30p hand held portable modulated chlorophyll fluorometer (Opti-Sciences, Inc., Hudson, NH, USA)) ارزیابی و شاخص حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم ۲ بر طبق دستورالعمل شرکت سازنده و از رابطه $F_v/F_m= (F_m–F_0)/F_m$ به دست آمد. دراین‌رابطه، F_m و F_0 به ترتیب معرف فلورسانس حداکثر و حداقل مربوط به برگ‌های سازش یافته به تاریکی و F_v معرف فلورسانس متغیر بود. بر اساس پروتکل‌های موجود، فرایند عصاره‌گیری و سنجش فعالیت آنزیم‌های سوپر اکسید دسموتاز (Beauchamp and Fridovich, 1971)، کاتالاز (Dhindsa *et al*., 1981)، گوایاکول پراکسیداز (Chance and Maehly, 1955) و آسکوربات پراکسیداز (Nakano and Asada, 1981) انجام شد. تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS 9.1.3 service pack 4 (SAS institute, Cary, NC, USA) انجام شد و به کمک آزمون LSD، تفاوت‌های موجود بین میانگین‌ها در سطح احتمال ۵ درصد تعیین شد.

نتایج و بحث

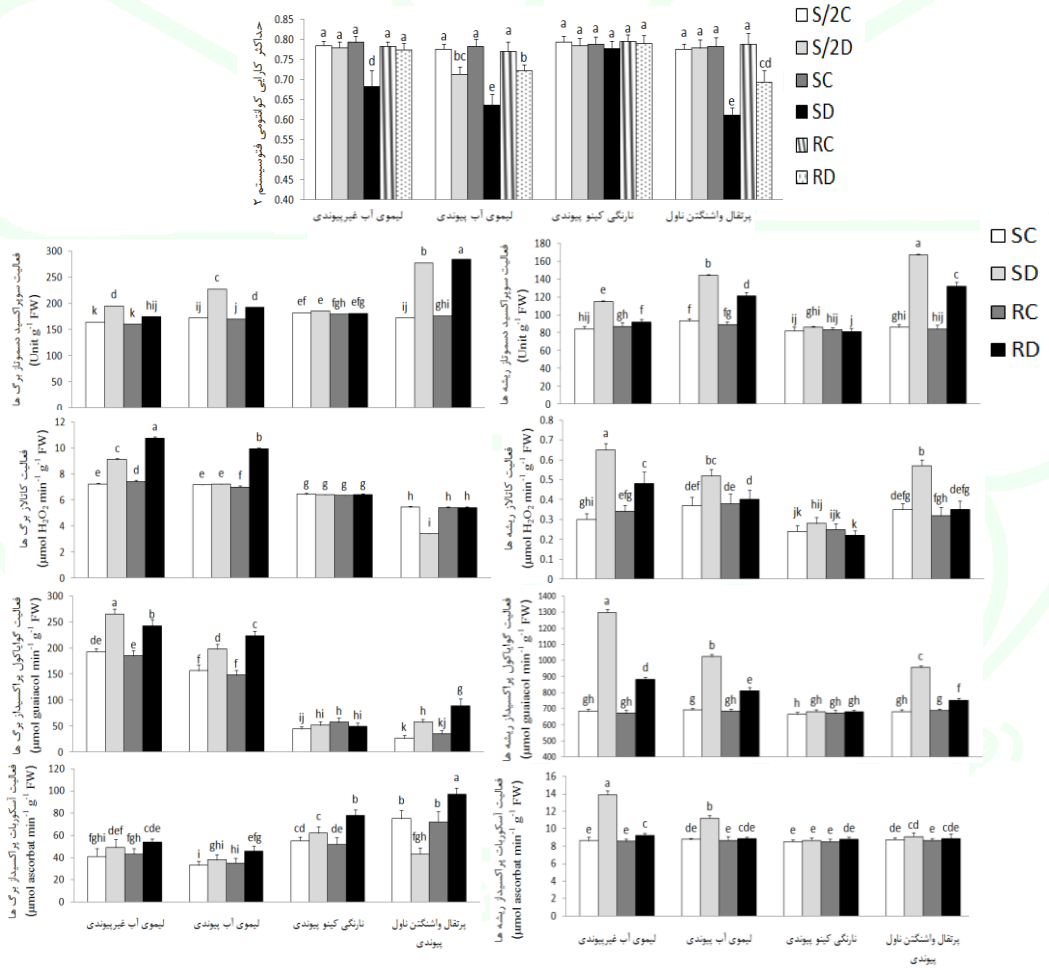
شاخص حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم ۲ (F_v/F_m) به‌طور گسترده‌ای به‌عنوان نشانگر زیستی قابل‌اعتماد ارزیابی میزان صدمات وارد شده به تشکیلات نورساخت (در اثر بروز تنش اکسیداتیو) در شرایط تنش‌های گوناگون مانند تنش خشکی مورداستفاده قرار می‌گیرد (Maxwell and Johnson, 2000). نتایج نشان داد که در روز چهارم از دوره تنش خشکی، فقط در نهال‌های پیوندی لیمو آب با پیوندک خودی کاهش معنی‌دار در شاخص مذکور اتفاق افتاد. در پایان دوره تنش خشکی، مقدار این شاخص به‌صورت معنی‌داری در تمام نهال‌های تیمار شده، به‌جز نارنگی کینو، کاهش یافت و کم‌ترین میزان آن به پرتقال واشنگتن ناول مربوط بود. از نظر آماری، در پایان دوره آبیاری مجدد، فقط نهال‌های تنش‌دیده لیمو آب غیرپیوندی قادر به بازیابی کامل این شاخص بودند و نهال‌های پیوندی لیمو آب و پرتقال واشنگتن ناول تنش دیده نسبت به شاهد خود همچنان کارایی فتوشیمیایی کم‌تری داشتند که اختلاف‌های موجود معنی‌دار بودند. به‌عبارت‌دیگر، به دنبال آبیاری مجدد، اثرات مخرب آسیب اکسیداتیو بر ساختار و تشکیلات نورساخت برگ نهال‌های پیوندی لیمو آب و پرتقال واشنگتن ناول به‌طور کامل برطرف نشد و قادر به بهبودی کامل نبودند (شکل ۱).

در همه گیاهان سازوکارهای گوناگونی برای پالایش گونه‌های اکسیژن فعال در شرایط تنش وجود دارند و بخشی از آن به‌واسطه فعالیت‌های پاداکسنده آنزیمی صورت می‌گیرد (Imahori *et al*., 2014). بر اساس نتایج فعالیت‌های آنزیمی برگی (شکل ۱)، در پایان دوره تنش خشکی میزان فعالیت آنزیم‌های سوپر اکسید دسموتاز و گوایاکول پراکسیداز در برگ‌های نهال‌های تنش دیده پرتقال واشنگتن ناول نسبت به شاهد به‌شدت افزایش یافت (به ترتیب حدود ۶۱/۰۵ و ۱۱۹/۲۳ درصد) که با افزایشی بیش‌تر و معنی‌دار در پایان دوره آبیاری مجدد (به ترتیب حدود ۲/۸۹ و ۵۶/۱۴ درصد) همراه بود که می‌تواند مؤید نقش‌آفرینی مؤثر آنزیم‌های مذکور به‌عنوان اعضای سیستم آنتی‌اکسیدانی آنزیمی، تحریک وقوع سازوکار خوگیری در پاسخ به آبیاری مجدد و نیز نیاز به پالایش رادیکال‌های سوپر اکسید

و پراکسید هیدروژن حتی در زمان آبیاری مجدد باشد (Imahori *et al*., 2014). البته فعالیت آنزیم‌های برگی کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز تحت تأثیر تنش خشکی به‌صورت معنی‌دار کاهش یافت (به ترتیب حدود ۳۷/۹۸ و ۴۲/۶۷ درصد) که پس از آبیاری مجدد، فعالیت کاتالاز به حد شاهد رسید و فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز نیز به‌صورت معنی‌داری (حدود ۳۴/۷۲ درصد) بیش‌تر از شاهد بود. یافته‌های اخیر بیانگر بی‌اهمیت بودن آنزیم کاتالاز و نیز ناکارآمدی نقش‌آفرینی آنزیم آسکوربات پراکسیداز در شرایط تنش شدید بود. در ضمن، افزایش میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در پاسخ به تحریک ناشی از آبیاری مجدد، می‌تواند مؤید تشدید و تقویت کارآمدی سیستم پاداکسنده آنزیمی در چنین شرایطی باشد. نتایج ارزیابی تغییرات فعالیت‌های پاداکسنده آنزیمی برگ‌های نارنگی کینو در شرایط تنش و آبیاری مجدد (شکل ۱) نشان داد که به‌طورکلی تفاوت معنی‌داری در فعالیت آنزیم‌های مورد ارزیابی اتفاق نیفتاد، به‌جز فعالیت آسکوربات پراکسیداز که در پاسخ به آبیاری مجدد با افزایش معنی‌دار در نهال‌های تنش دیده نسبت به شاهد (حدود ۵۰ درصد) همراه بود که می‌تواند در راستای فرایند خوگیری نهال‌های تنش دیده به شرایط تنش احتمالی در آینده باشد. همچنین نتایج (شکل ۱) نشان داد که در هر دو زمان نمونه‌گیری، مقدار فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز برگ‌های نهال‌های لیموی آب غیرپیوندی و پیوندی با پیوندک خودی به‌صورت معنی‌داری نسبت به شاهد افزایش یافت (به ترتیب حدود ۱۸/۹۰ و ۸/۷۵ درصد برای لیموی غیرپیوندی و ۳۱/۹۸ و ۱۲/۹۴ درصد برای لیموی پیوندی) که میزان فعالیت آنزیم فوق در مورد نهال پیوندی لیموی آب به‌صورت معنی‌داری بیش‌تر از لیموی آب غیرپیوندی بود. در پایان دوره تنش خشکی، میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در نهال‌های تنش دیده لیموی آب غیرپیوندی و پیوندی با پیوندک خودی به ترتیب به‌صورت افزایش معنی‌دار (حدود ۲۶ درصد) و عدم تغییر نسبت به شاهد ثبت شد. البته در پایان دوره آبیاری مجدد میزان این شاخص به‌صورت معنی‌داری در هر دو مورد افزایش یافت (به ترتیب حدود ۴۵/۲۸ و ۴۲/۱۴ درصد) که میزان آن در مورد نوع غیرپیوندی به‌طور معنی‌داری (حدود ۸/۳۴ درصد) بیش‌تر از نوع پیوندی بود. همچنین، میزان فعالیت آنزیم گوایاکول پراکسیداز نهال‌های تنش دیده لیموی غیرپیوندی و پیوندی با پیوندک خودی به‌صورت معنی‌داری در پاسخ به تنش (به ترتیب حدود ۳۷/۳۱ و ۲۶/۹۲ درصد) و آبیاری مجدد (به ترتیب حدود ۳۱/۳۵ و ۵۱/۳۵ درصد) افزایش یافت که میزان آن در نهال‌های پیوندی لیموی آب در پایان دوره آبیاری مجدد نسبت به پایان دوره تنش به‌صورت معنی‌داری (حدود ۱۳/۱۳ درصد) بیش‌تر بود. تفاوت موجود بین فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگی نهال‌های شاهد و تنش دیده لیموی آب غیرپیوندی و یا پیوندی با پیوندک خودی فقط در پایان دوره آزمایش معنی‌دار بود، به این صورت که در پاسخ به آبیاری مجدد، در نهال‌های تنش دیده افزایش یافت (به ترتیب حدود ۲۵/۵۸ و ۳۱/۴۳ درصد). آنچه از بررسی فعالیت آنزیم‌های پاداکسنده برگی نهال‌های مذکور استنباط می‌شود این است که افزایش فعالیت تمام آن‌ها در پاسخ به آبیاری مجدد، می‌تواند در بهبودسازی از صدمات ناشی از تنش و یا خوگیری به شرایط تنش احتمالی در آینده دارای نقش مثبت باشد.

بر اساس نتایج ارزیابی تغییرات فعالیت‌های پاداکسنده آنزیمی ریشه‌ها (شکل ۱)، در پایان دوره‌های تنش و آبیاری مجدد، افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم سوپر اکسید دسموتاز در ریشه‌های نهال‌های تیمار شده پرتقال واشنگتن ناول (به ترتیب حدود ۹۴/۱۹ و ۵۷/۱۴ درصد) و لیموی آب پیوندی (به ترتیب حدود ۵۴/۸۴ و ۳۵/۹۶ درصد) و غیرپیوندی (به ترتیب حدود ۳۶/۹۰ و ۵/۷۵ درصد) مشاهده شد. البته در هر دو زمان نمونه‌گیری، تفاوت معنی‌داری بین نهال‌های تنش دیده و شاهد نارنگی کینو وجود نداشت. مطلب فوق بیانگر وقوع معنی‌دار تنش اکسیداتیو و تولید رادیکال مخرب سوپر اکسید در ریشه‌های تمام نهال‌های آزمایشی به‌جز نارنگی کینو بود (Imahori *et al*., 2014) و باتوجه‌به شدت فعالیت آنزیمی مشخص شد که شدت تنش وارد شده به ریشه‌های نهال پرتقال واشنگتن ناول بیشینه بود و پس از آن، به ترتیب، نهال‌های لیموی آب پیوندی و غیرپیوندی در رتبه‌های بعدی بودند. همچنین مشخص شد که نهال‌های مذکور قادر به خوگیری در پاسخ به آبیاری مجدد بودند و به‌این‌ترتیب توانمندی تحمل شرایط تنش‌های احتمالی در آینده برای ریشه‌های لیموی آب غیرپیوندی حاصل شد و افزون بر آن، تلاش برای کسب بهبودسازی در ریشه‌های نهال‌های پیوندی لیموی آب و پرتقال واشنگتن ناول اتفاق افتاد. فعالیت آنزیم کاتالاز در ریشه‌های نهال‌های نارنگی کینو تحت تأثیر تیمارهای تنش خشکی و آبیاری مجدد قرار نگرفت اما تنش سبب افزایش معنی‌دار فعالیت این آنزیم در ریشه‌های نهال‌های پرتقال واشنگتن ناول (حدود ۶۲/۸۶ درصد)، لیموی آب پیوندی با پیوندک خودی (حدود ۴۰/۵۴ درصد) و لیموی آب غیرپیوندی (حدود ۱۱۶/۶۶ درصد) شد و پس از آبیاری مجدد نیز فقط نهال‌های تنش دیده لیموی آب غیرپیوندی نسبت به شاهد افزایش معنی‌دار (حدود ۴۱/۱۸ درصد) در فعالیت این آنزیم داشتند (شکل ۱). باتوجه‌به اختلاف معنی‌دار موجود بین فعالیت آنزیم کاتالاز ریشه‌های نهال‌های لیموی آب غیرپیوندی با نهال‌های پیوندی لیموی آب و پرتقال

واشنگتن ناول، عدم تفاوت معنی‌دار بین فعالیت آنزیمی ریشه‌های نهال‌های پیوندی لیموی آب و پرتقال واشنگتن ناول و نیز باتوجه‌به عدم افزایش فعالیت این آنزیم در برگ‌های نهال‌های پیوندی لیموی آب در شرایط تنش اعمال شده، به نظر می‌رسد درک اندام گیاهی از شرایط موجود به‌صورت تنشی شدیدتر با کاهش میزان فعالیت آنزیم مذکور همراه است. به بیان دیگر، با افزایش شدت تنش، کارایی و نقش‌آفرینی مثبت این آنزیم به‌عنوان یکی از اجزای سیستم پاداکسنده برگ‌ها یا ریشه‌ها کاهش می‌یابد. شاید دلیل افزایش معنی‌دار فعالیت کاتالاز در پاسخ به آبیاری مجدد در ریشه‌های نهال لیموی غیرپیوندی و عدم وقوع آن در نهال پیوندی لیمو نیز به همین دلیل باشد. در پایان دوره‌های تنش و آبیاری مجدد، افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم گوایاکول پراکسیداز در ریشه‌های نهال‌های تیمار شده پرتقال واشنگتن ناول (به ترتیب حدود ۴۰/۲۸ و ۸/۸۷ درصد)، لیموی آب پیوندی با پیوندک خودی (به ترتیب حدود ۴۷/۶۸ و ۱۸/۵۴ درصد) و لیموی آب غیرپیوندی (به ترتیب حدود ۸۹/۲۸ و ۳۱/۶۴ درصد) مشاهده شد. البته در هر دو زمان نمونه‌گیری، تفاوت معنی‌داری بین نهال‌های تنش دیده و شاهد نارنگی کینو وجود نداشت. الگوی تغییرات فعالیت این آنزیم در برگ‌ها و ریشه‌های نهال‌های آزمایشی مشابه بود. علی‌رغم وجود این تشابه، میزان مطلق عددی فعالیت این آنزیم در ریشه‌ها چندین برابر برگ‌ها بود (شکل ۱). در پایان دوره تنش، افزایش ثبت شده در فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز ریشه‌های نهال‌های تیمار شده فقط در مورد نهال‌های لیموی آب پیوندی و غیرپیوندی (به ترتیب حدود ۲۷/۴۸ و ۶۱/۰۷ درصد) معنی‌دار بود، ضمن این‌که پس از انجام آبیاری مجدد تنها نهال‌های تنش دیده لیموی آب غیرپیوندی نسبت به شاهد افزایش معنی‌دار (حدود ۸/۰۷ درصد) در فعالیت آنزیمی ریشه‌های خود داشتند و اختلاف آماری بین نهال‌های شاهد و تیمار شده در سایر موارد وجود نداشت (شکل ۱).



شکل ۱- حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم ۲ و فعالیت آنزیم‌های پاداکسنده برگ و ریشه نهال‌های مرکبات در شرایط تنش خشکی و پس از انجام آبیاری مجدد. لیموی آب، پایه مورداستفاده در ترکیب تمام نهال‌های پیوندی بود. نشانه‌های S/2، S، R، C و D به ترتیب معرف: نیمه دوره تنش خشکی، پایان دوره تنش خشکی، پایان دوره آبیاری مجدد، نهال‌های شاهد و تنش دیده هستند. بارهای عمودی انحراف معیار از میانگین‌ها را نشان می‌دهند. بر اساس آزمون LSD، ستون‌های دارای حروف مشابه فاقد تفاوت‌های معنی‌دار آماری در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

تشابه روند تغییرات فعالیت آنزیم‌های سوپر اکسید دسموتاز و گوایاکول پراکسیداز در برگ‌ها و ریشه‌های نهال‌های آزمایشی بیانگر این است که سیستم پاداکسنده ریشه‌ها هم‌ردیف سیستم برگی در پالایش رادیکال‌های آزاد و تخفیف اثرات مخرب تنش خشکی نقش دارند. با این‌که در پاسخ به تنش خشکی افزایشی جزئی در فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز در برگ‌های لیموهای پیوندی و غیرپیوندی و کاهشی معنی‌دار در فعالیت این آنزیم در برگ‌های پرتقال واشنگتن ناول اتفاق افتاد، اما فعالیت آن در ریشه‌های لیموهای پیوندی و غیرپیوندی به‌صورت معنی‌دار افزایش یافت و در مورد پرتقال واشنگتن ناول نیز سطح فعالیت ریشه‌ای این آنزیم حفظ شد. این مطلب به همراه بیش‌تر بودن میزان مطلق عددی فعالیت آنزیم گوایاکول پراکسیداز در ریشه‌ها نسبت به برگ‌ها (به میزان چندین برابر) می‌تواند بیانگر این باشد که شاید ریشه‌ها در خط مقدم مقابله گیاه با شرایط تنش خشکی قرار دارند و بنابراین، حفظ سلامت و کارکردهای حیاتی ریشه‌ها در شرایط تنش، پیش‌نیاز سلامت و عملکرد مناسب تاج درخت و پیوندک‌های پیوند شده باشد. چنین عنوان شده است که نحوه پاسخ‌گویی ریشه‌ها و شاخسارها به تنش کمبود آب متفاوت است و در مقایسه، میزان حساسیت سیستم ریشه‌ای به تنش کم‌تر است. به‌عنوان‌مثال، انگورها قادر هستند به‌وسیله آبی که از طریق سیستم ریشه‌ای خود در شب جذب می‌کنند ریشه‌های خشک خود را مجدداً آبگیری نمایند (Bauerle *et al*., 2008). افزون بر این، نشان‌داده‌شده است که رشد ریشه‌ها در شرایط تنش خشکی ملایم افزایش و در شرایط کمبودهای شدید آبی کاهش می‌یابد. تحمل نسبتاً بیش‌تر ریشه‌ها در مقایسه با شاخه‌ها را به چگونگی تنظیم اسمزی و تغییرات دیواره سلولی مرتبط دانسته‌اند. میزان این سازگاری‌ها بین بخش انتهایی و ابتدایی ریشه متفاوت است که با سازوکارهایی مانند افزایش در پروتئین‌های دیواره سلولی تحت عنوان اکسپنسین (Expansin) و تغییرات در ترکیب پلی‌ساکاریدی دیواره سلولی و بیان ژن‌ها مرتبط است که می‌توانند نوک ریشه را محافظت کنند و رشد ریشه را در زمان تنش خشکی ممکن سازند (Wu and Cosgrove, 2000).

منابع

احمدی، ک.، عبادزاده، ح.ر.، حاتمی، ف.، حسین‌پور، ربابه و عبدشاه، ه. ۱۳۹۷. آمارنامه کشاورزی سال ۱۳۹۷ جلد سوم: محصولات باغبانی. وزارت جهاد کشاورزی. ۱۵۹ صفحه.

فتوحی قزوینی، ر.، فتاحی مقدم، ج. ۱۳۸۵. پرورش مرکبات در ایران. انتشارات دانشگاه گیلان. ۳۰۵ ص.

Bauerle, T.L., Richards, J.H., Smart, D.R., Eissenstat, D.M. 2008. Importance of internal hydraulic redistribution for prolonging the lifespan of roots in dry soil. Plant, Cell and Environment, 31: 177–186.

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

Dhindsa, R.S., Plumb-Dhindsa, P., Thorpe, T.A. 1981. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. Journal of Experimental Botany, 32: 93–101.

Chance, B., Maehly, A.C. 1955. Assay of catalases and peroxidases. Methods in Enzymology, 2: 764–775.

Nakano, Y., Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. Plant and cell Physiology, 22: 867–880.

Maxwell, K., Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Journal of Experimental Botany, 51: 659–668.

Imahori, Y. 2014. Role of ascorbate peroxidase in postharvest treatments of horticultural crops. In: Ahmad P. (Ed.), Oxidative Damages to Plants. Elsevier Inc. Academic Press, Elsevier, USA. pp. 425-451.

Wu, Y., Cosgrove, D.J. 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. Journal of Experimental Botany, 51: 1543–1553.

The Efficiency of Enzymatic Antioxidative Mechanisms in Homograft and Heterografts of Mexican Lime Rootstock Under Drought Stress and Rewatering

Pedram Assar[1,2]*, Akhtar Shekafandeh[1], Leila Taghipour[2]
[1] Department of Horticultural Science, School of Agriculture, Shiraz University, Shiraz, Iran
[2*] Department of Horticultural Science, College of Agriculture, Jahrom University, PO BOX: 74135-111, Jahrom, Iran
Corresponding Author: Pedramassar@gmail.com; Pedramassar@jahromu.ac.ir

Abstract

In a greenhouse experiment, the quantum efficiency of photosystem II in the leaves and enzymatic antioxidative mechanisms in the leaves and roots of 24-month-old seedlings of Mexican limes, which were non-grafted, self-grafted, or grafted with Kinnow mandarin and Washington navel orange scions, were evaluated under water stress and rewatering. The watering regime was water withholding for eight days and then four days rewatering at field capacity. Stress caused severe oxidative damage to the photosynthetic apparatus of all seedlings studied, except mandarin grafted ones, and occurred at the end of the stress period for non-grafted seedlings and in the middle of the stress period self-grafted or orange grafted seedlings. Only non-grafted seedlings recovered completely after rewatering. According to the results of enzymatic antioxidant activities, it was concluded that the roots likely played a vital role in the first line of plant reactions to stress, and their proper efficiency could be a prerequisite for scion health and efficiency.

Furthermore, the scion and its physiological condition could significantly impact the quality of overall responses to stress. In this regard, the graft combination with mandarin scion had the highest efficiency, followed by graft combinations with Mexican lime and orange scions. With self-grafting or grafting with orange scions, the efficiency of the enzymatic mechanisms of Mexican lime roots was reduced. The physiological differences associated with the presence of a grafting site and, as a result, a reduction in hydraulic conductance were most likely the cause of lower efficiency of withstanding mechanisms in the leaves and roots of self-grafted Mexican lime seedlings, as well as the lack of full recovery in photochemical efficiency in the leaves. However, both the non-grafted and self-grafted Mexican lime seedlings showed acclimation responses in the form of increased enzymatic activities after rewatering. The good performance of the graft combination with mandarin scion could represent the value of Mexican lime as rootstock for the production of elite graft combinations suitable for water-stressed regions.

***Keywords*:** Drought stress, Mexican lime, Kinnow mandarin, Graft combination, Washington Navel.