

مطالعه مورفوژنز جوانه گل و تأثیر کاربرد جیبرلین در چگونگی رشد و نمو اجزای گل در دو رقم زردآلوی تجاری ایرانی

فاطمه نکونام^۱، محمدرضا فتاحی‌مقدم^{۱*}، ذبیح‌اله زمانی^۱ و مهدی مریدی^۲

^۱ کرج، دانشگاه تهران، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی

^۲ تهران، دانشگاه شهید بهشتی، پژوهشکده گیاهان دارویی

تاریخ دریافت: ۹۲/۴/۲۸ تاریخ پذیرش: ۹۲/۸/۲۸

چکیده

مورفوژنز گل در دو رقم زردآلوی تجاری نوری (رقم زودگل) و شاهرودی (رقم دیرگل) در شرایط آب و هوایی شهرستان کرج و تحت تیمار با جیبرلین به غلظت ۲۵۰ پی‌پی‌ام (در هفته اول مهر، هفته سوم مهر، هفته دوم آبان) مطالعه شد. به این ترتیب که بعد از نمونه‌گیری و آماده‌سازی نمونه‌ها، عکس‌برداری با میکروسکوپ الکترونی اسکینینگ انجام گردید. بر اساس نتایج به‌دست آمده در هر دو رقم، مراحل اولیه مورفوژنز گل کاملاً یکسان بود. به‌طوری‌که تا زمان شروع رکود در هفته اول آذر، اجزای گل با سرعت رشد نمودند، بساک‌ها بزرگتر شدند اما هنوز دانه‌های گرده تشکیل نشده بودند. مادگی نیز رشد نمود و حفره تخمدانی در اواسط آبان قابل مشاهده بود اما اثری از تخمک نبود. هر دو رقم، در مرحله دوم (هفته اول آذر تا هفته آخر دی) و سوم نمو جوانه گل (هفته آخر دی تا اواخر بهمن) با هم تفاوت داشتند، به‌طوری‌که رقم نوری که رقمی زودگل است مراحل نهایی نمو خود را یک هفته زودتر از رقم شاهرودی به اتمام رسانید. طی بررسی اثر کاربرد پاییزه جیبرلین، مشاهده شد که هر سه زمان کاربرد جیبرلین باعث تأخیر در نمو نهایی گل گردید. بر اساس نتایج به‌دست آمده به نظر می‌رسد کاربرد پاییزه جیبرلین سطح هورمون جیبرلین را در طول دوره رکود بالا برده و به این ترتیب باعث تأخیر گلدهی و در نتیجه اجتناب از برخورد با یخبندان دیرهنگام بهاره می‌شود. بنابراین می‌توان گفت که اختلاف بین ارقام دیرگل و زودگل می‌تواند مربوط به محتوای جیبرلین جوانه‌ها در طول دوره رکود باشد.

واژه‌های کلیدی: مورفوژنز جوانه گل؛ دوره رکود؛ جیبرلین؛ مادگی؛ بساک

* نویسنده مسئول، تلفن: ۰۲۶۱۲۲۴۸۷۲۱، پست الکترونیکی: fattahi@ut.ac.ir

مقدمه

در مناطق معتدله به علت وجود دوره سرمای زمستانه، درختان میوه از روشهایی برای حفظ اندام‌های زایشی و رویشی در طول زمستانهای سرد استفاده می‌کنند. جوانه‌های گل در اواسط تا اواخر تابستان آغازش می‌شود و ساختارهای اولیه گل قبل از شروع زمستان تشکیل و در بهار سال بعد شکوفا می‌شوند (۱۰). جوانه‌های گل تا زمان شکوفایی با سرعت‌های مختلف نمو می‌یابند (۱۴ و ۱۶). در اولین مرحله نمو، جوانه گل در حالت پارادورمانسی

(Paradormancy) است که در این مرحله آغازش اندام‌های گل و رشد بیشتر آنها به وقوع می‌پیوندد (۱۴). مراحل آغازش جوانه‌های گل در سبب ۸ مرحله، در گیلان ۷ مرحله (۱۱) و در زردآلو ۶ مرحله (۲۱) ذکر شده است. بعد از ریزش برگ‌ها گیاهان وارد اندودورمانسی (Endodormancy) (مرحله دوم نمو) یا استراحت می‌شوند که به وسیله فاکتورهای بیوشیمیایی و شرایط درونی جوانه‌ها کنترل می‌شود. در این مرحله فرایندهای متابولیکی

سبب بازگشت گل به حالت رویشی می‌گردد (۱۲ و ۱۷). کاربرد GA_3 بعد از برداشت محصول مانع نمو جوانه‌های زایشی در گونه‌های متعلق به جنس پرونوس (*Prunus*) می‌شود و این تنظیم‌کننده عامل کاهش تعداد میوه به وسیله کاهش گلدهی است (۵ و ۲۱). کاربرد جیبرلین در مرحله اکودورمانسی سبب تخریب کیسه جنینی می‌شود (۱).

گلدهی به وسیله مجموعه‌ای از عوامل محیطی و علائم بیوشیمیایی درونی کنترل می‌شود. آگاهی از چگونگی القاء و نمو جوانه گل در گونه‌ها و ارقام کشت شده در مناطق مختلف، برای انجام مناسب بسیاری از عملیات باغبانی و مدیریت نمو گل بمنظور افزایش امکان گلدهی، تنظیم میزان محصول و تأثیر در زمان گلدهی مهم است (۱۲ و ۲۷). با توجه به مطالب ذکر شده هدف از این پژوهش مطالعه مورفوژنز گل (از اواسط تابستان تا اواخر زمستان) در دو رقم زردآلوی تجاری ایرانی در شرایط آب و هوایی کرج و بررسی تأثیر کاربرد پاییزه جیبرلین بر چگونگی رشد و نمو اجزای گل و امکان تأخیر در باز شدن گل و مواجه نشدن با سرماهای دیرهنگام بهاره است.

مواد و روشها

این پژوهش در ایستگاه تحقیقات گروه علوم باغبانی دانشگاه تهران (واقع در کرج) روی دو رقم زردآلوی تجاری نوری (زودگل) و شاهرودی (دیرگل) در سال ۱۳۹۱ انجام شد که ارقام مورد نظر در شرایط آزمایشی مشابه کشت شده و روی پایه بذری تکثیر شده بودند.

تیمارهای شیمیایی: تنظیم‌کننده رشد جیبرلین (GA_3) در غلظت ۲۵۰ پی‌پی‌ام در سه زمان (هفته اول مهر ماه، هفته سوم مهر ماه و هفته دوم آبان ماه) به صورت محلول پاشی برگی به کار برده شد. به‌منظور اعمال تیمارها از هر رقم ۳ درخت و در هر درخت ۲ شاخه در قسمت میانی درخت علامت‌گذاری شدند. برای هر تیمار، شاهد جداگانه در نظر گرفته شد. به طور کلی آزمایش در قالب طرح بلوک کامل

در حداقل است (۱۴). در مرحله سوم نمو (اکودورمانسی) (*Ecodormancy*)، جوانه به طور کامل تحت تأثیر عوامل محیطی است (۱۴). Couvillon and Hendershott در سال ۱۹۷۴ متوجه شدند که در طول مرحله سوم نمو، یعنی زمانی که نمو سریع جوانه قبل از گلدهی در حال انجام است، جوانه‌های گل به افزایش دما پاسخ مثبت نشان دادند. در این دوره نمو نهایی اندام‌های زایشی گل به سرعت انجام می‌شود، به طوریکه به محض رفع نیاز سرمایی، بساک‌ها شروع به تکامل می‌نمایند، آوندهای چوبی توسعه می‌یابند و تا زمان شکوفایی کامل، مادگی مراحل نمو نهایی خود را تکمیل می‌کند (۱۹). تغییر مرحله جوانه از رویشی به زایشی و مورفوژنز جوانه گل فرایندی پیچیده است که به وسیله فاکتورهای متعددی کنترل می‌شود و به نظر می‌رسد با کاربرد خارجی تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی می‌توان آن را تحت تأثیر قرار داد. احتمالاً یکی از مواد مؤثر که از برگ‌ها به جوانه‌ها وارد شده و روی گل‌انگیزی تأثیر دارد، سایتوکینین (*Cytokinin*) است و در مقابل وجود جیبرلین در میوه و بذر مانع القاء می‌شود (۱۰). مطالعات روی نهاندانگان چوبی پیشنهاد می‌نماید که GA_{3+7} اثر منفی روی نمو جوانه گل دارد و تحقیقات دیگر نشان داده که GA_3 می‌تواند به طور مؤثری باعث تأخیر در شکوفایی جوانه گل شود. این یافته‌ها دلیل فیزیولوژیکی تأخیر در زمان گلدهی هلو با کاربرد پاییزه GA_3 است (۶). بالاترین مقدار جیبرلین در جوانه‌های گل در حال رکود دیده شد که با بر طرف شدن رکود و کاهش شدید جیبرلین، نمو نهایی جوانه گل انجام شد. در کل می‌توان گفت که غلظت‌های بالای جیبرلین در جوانه گل در مراحل اولیه سرعت رشد و توسعه سلولی کمتر است، دیده می‌شود (۶، ۱۸). کاربرد GA_3 در اکثر گونه‌های درختان میوه مانع گلدهی می‌شود و اثر بازدارنده آن با توجه به زمان کاربرد تغییر می‌نماید. کاربرد GA_3 قبل از تشکیل پریموردیای گل در انبه و زیتون، از گلدهی ممانعت می‌نماید. در پرتقال هنگامی که GA_3 قبل از تشکیل کاسبرگ به کار برده شود،

تصادفی در ۶ تکرار اجرا شد.

مطالعات بافت‌شناختی جوانه‌های گل: برای تعیین مراحل

تمایز گل، جوانه‌ها (حدود ۶۰ نمونه برای هر تیمار و در فواصل ۱۰ روزه) از اواسط تابستان تا اواخر زمستان در سال ۱۳۹۱ از بخش میانی شاخه‌های یکساله جمع‌آوری شدند و نمونه‌ها در محلول تثبیت‌کننده FAA (اتانول (۷۰٪)، اسید استیک گلاسیال، فرمالدهید (۴۰٪)) با نسبت ۷/۷:۱۸:۱ نگهداری شدند. برای مطالعات بافت‌شناختی، نمونه‌ها از محلول تثبیت‌کننده خارج شده و فلس‌ها، براکت‌ها و کرک‌های موجود روی مریستم حذف گردید تا اینکه بخش مریستمی جوانه گل کاملاً نمایان شد. نمونه‌ها بلافاصله در اتانول ۵۰ درصد قرار گرفتند تا از خشک و پلاسیده شدن آنها در خلال آماده‌سازی جلوگیری شود. در مرحله بعد آبیگری نمونه‌ها با نگهداری در اتانول در غلظت‌های ۵۰٪، ۷۰٪، ۹۶٪ و ۱۰۰٪ و هر کدام دو مرتبه به مدت ۱۰ دقیقه انجام شد. نمونه‌ها از اتانول خالص خارج و سه مرتبه هر بار ۳۰ دقیقه در الکل بوتیلیک ۱۰۰٪ قرار گرفتند. ظروف محتوای نمونه‌ها همراه با مقداری الکل بوتیلیک داخل محفظه خلاء، با نقطه بحرانی خشک گردید، به این ترتیب به مدت ۸ ساعت در این دستگاه قرار داده شدند تا کاملاً خشک و عاری از مایع شدند. نمونه‌ها بعد از خشک شدن داخل دسیکاتور روی ماده جاذب الرطوبه سیلیکاژل تا زمان عکس برداری نگهداری شدند. برای عکس برداری، نمونه‌ها که شامل طرح‌های اولیه گل و تکه کوچکی از چوب جوانه بود، توسط نوار چسب کربنی به

طور عمودی و روی پایه‌های آلومینیومی میکروسکوپ الکترونی اسکینینگ (SEM) نصب و در زیر بینوکولر تمام قسمتهای جوانه به غیر از پرموردیای گل‌آذین توسط لایه-ای از کربن پوشش‌دار شد. همچنین لازم به ذکر است که به‌منظور تعیین وضعیت مورفولوژیکی زمان تمایز تخمک و دانه‌های گرده و بررسی تغییرات طول مادگی از زمان آغازش تا زمان شکوفایی، نمونه‌هایی نیز با برش طولی آماده و به صورت افقی روی پایه‌های مربوطه قرار داده شدند. نمونه‌های مستقر روی پایه‌های آلومینیومی SEM، درون دستگاه پوشش‌دهنده طلا قرار گرفت و به این ترتیب طرح‌های اولیه گل با لایه‌ای از طلا به قطر ۴۰ تا ۶۰ نانومتر پوشش داده شد. در مرحله نهایی عکس برداری با میکروسکوپ الکترونی (SEM) ساخت شرکت هیتاچی (مدل ۰۲-۴۱۶۰) انجام شد. لازم به ذکر است در این روش نیازی به رنگ آمیزی نمونه‌ها نبوده و تصاویر بدست آمده به صورت سیاه و سفید حاصل می‌شوند و شکلهای مربوطه به صورت توصیفی مقایسه می‌شوند.

نتایج

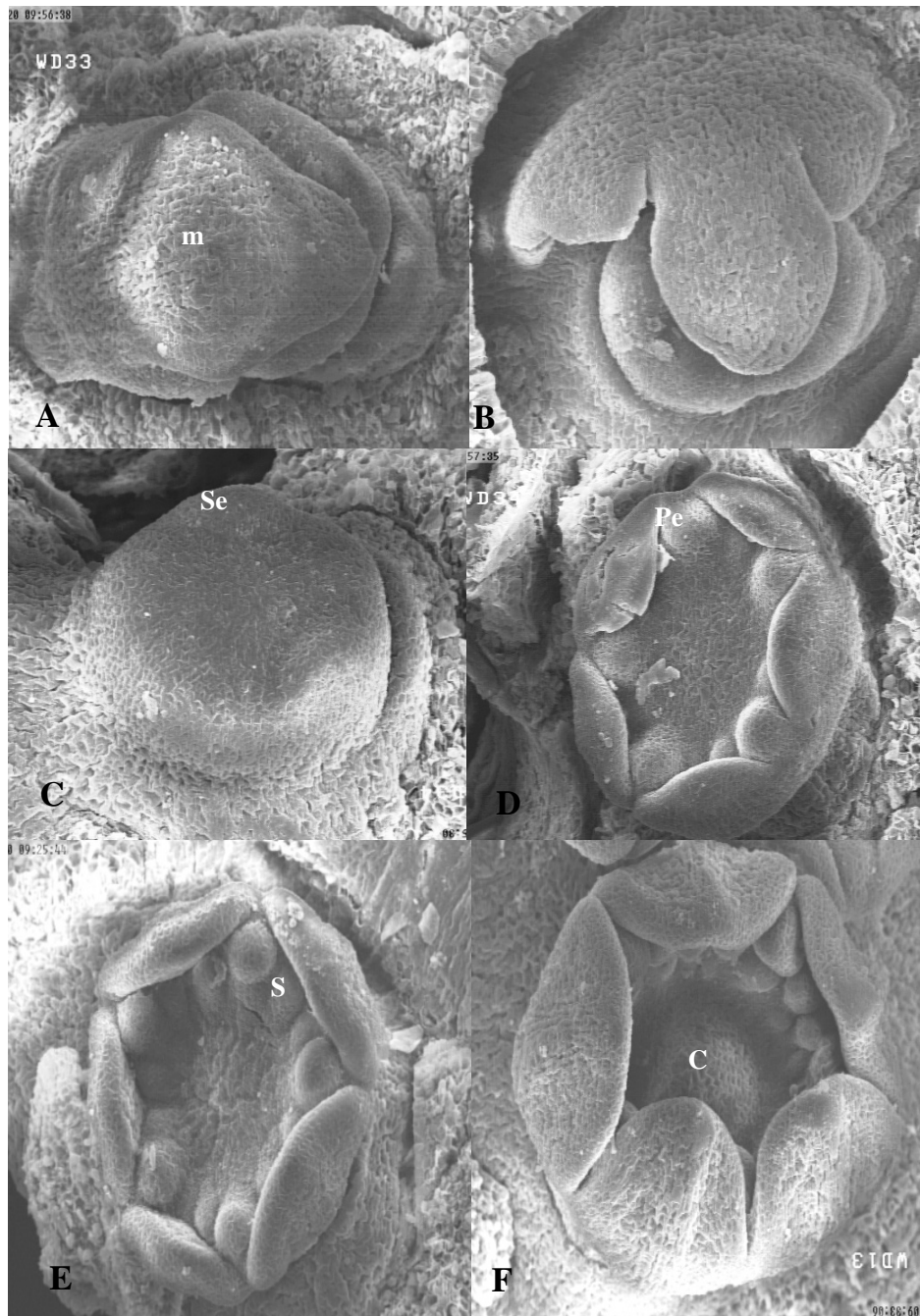
وضعیت مورفوژن جوانه گل در مرحله اول نمو جوانه گل: با توجه به مطالعات صورت گرفته و یافته‌های حاصل از تصاویر مریستم در مراحل مختلف از اواسط تابستان، ۷ مرحله توسعه‌ای برای مریستم بدست آمد. در جدول ۱ مراحل توسعه‌ای جوانه گل نشان داده شده است. به طوری که مرحله صفر مرحله قبل از آغازش گل است و در این مرحله، مریستم فلس‌های جوانه را تولید می‌نماید.

جدول ۱- مراحل نمو جوانه‌های گل زردآلو و زمان وقوع هر کدام از مراحل پر مبنای مشاهدات صورت گرفته در ارقام نوری و شاهرودی

مرحله	مرحله نمو	فرایند نمو	زمان
۰	مرحله رویشی (قبل از زایشی)	تولید فلس‌های جوانه	هفته دوم مرداد
۱	انتقال به مرحله زایشی	گسترده و گنبدی شدن سطح مریستم و حضور براکت در اطراف مریستم	هفته سوم مرداد
۲	آغازش گل	تخت شدن سطح مریستم	هفته چهارم مرداد
۳	تشکیل پرموردیای کاسبرگ	آغازش پرموردیای ۵ کاسبرگ	هفته اول شهریور
۴	تشکیل پرموردیای گلبرگ	آغازش پرموردیای ۵ گلبرگ	هفته اول شهریور
۵	توسعه پرچم	آغازش پرموردیای پرچمها	هفته دوم شهریور
۶	تشکیل آغازه مادگی	آغازش مادگی در مرکز مریستم	هفته چهارم شهریور

گنبدی شدن سطح مریستم مشاهده می‌شود که به وسیله ۲ براکته پوشانیده شده است (تصویر A- شکل ۱).

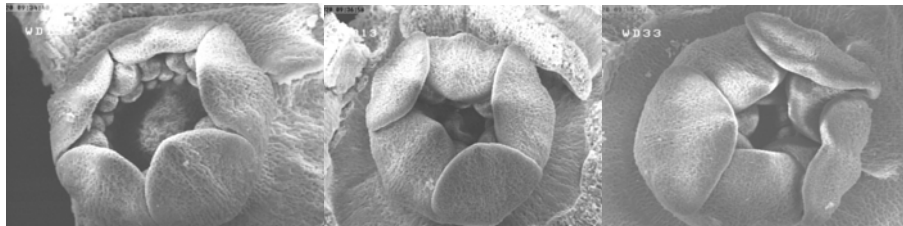
از هفته سوم مرداد ماه آغازش مریستم گل قابل مشاهده بود به طوری که در این زمان مرحله اول توسعه یعنی



شکل ۱: میکروگرافهای الکترونی از مریستم جوانه زردآلو، مراحل آغازش گل را نشان می‌دهد. (A) مرحله ۱: این عکس یک مریستم است که از حالت رویشی به زایشی تبدیل می‌شود به طوری که مریستم گسترده تر شده و حالت گنبدی گرفته است (B) (X ۳۵۰). مرحله ۲: انتقال به حالت زایشی کامل شده و سطح مریستم تخت می‌شود (C) (X ۳۰۰). مرحله ۳: ۵ آغازه کاسبرگ در اطراف مریستم گل در یک ترتیب مارپیچی (D) (X ۴۵۰). مرحله ۴: آغازه‌های گلبرگ در توالی آغازه‌های کاسبرگ (E) (X ۳۰۰). مرحله ۵: تشکیل آغازه‌های پرچم (F) (X ۳۵۰). مرحله ۶: ظهور آغازه مادگی در قسمت میانی مریستم گل (X ۳۰۰). (m=meristem, Se= Sepal, Pe= Petal, S=Stamen, C= Carpel).

آغازهای پرچم قابل مشاهده شدند (مرحله پنجم- تصویر E- شکل ۱) و در نهایت در هفته چهارم شهریور ماه آغاز مادگی در میانه مریستم مشاهده شد (مرحله ششم- تصویر F- شکل ۱). کل فرآیند آغازش حدود ۱/۵ ماه طول کشید. بعد از آغازش کامل جوانه گل، اجزای گل شروع به رشد بیشتر نموده و تا اواخر آبان ماه به حداکثر رشد در مرحله اول نمو یعنی در دوره پارادورمانسی رسیدند (شکل ۲).

مرحله دوم توسعه مریستم گل تخت شدن سطح مریستم است که در هفته چهارم مرداد ماه به وقوع پیوسته است (تصویر B- شکل ۱). در این مرحله جوانه گل آغازش یافته است و از این به بعد اجزای گل در سطح مریستم نمو می‌یابند. در مرحله سوم پنج کاسبرگ اولیه در هفته اول شهریور ماه در اطراف مریستم با یک ترتیب مارپیچی به وجود آمدند (تصویر C- شکل ۱) و به همین ترتیب در هفته دوم شهریور ماه پنج گلبرگ اولیه تشکیل شد (مرحله چهارم- تصویر D- شکل ۱). در هفته دوم و سوم شهریور ماه



شکل ۲- میکروگرافهای الکترونی از جوانه‌های گل زردآلوی رقم نوری، به ترتیب از چپ به راست مربوط به جوانه‌های گل از هفته اول مهر ماه، هفته اول آبان ماه و هفته آخر آبان ماه، بزرگنمایی عکسها معادل ۲۵۰ x است.

ثابت ماند. بسته به رقم و تیمار جیبرلین از هفته دوم تا چهارم دی ماه دوباره نمو گل با سرعت بیشتری صورت گرفت که این مرحله نمو نهایی مادگی است.

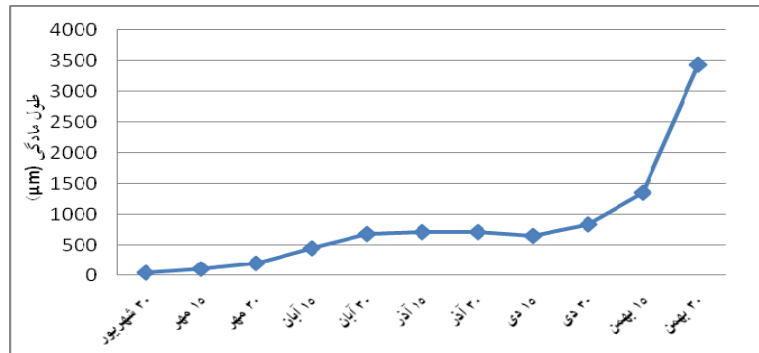
وضعیت مورفوژنز جوانه گل در مرحله سوم نمو جوانه گل: بر اساس مطالعه حاضر، در رقم نوری از اواسط دی ماه دو تخمک کوچک درون حفره تخمدانی قابل مشاهده بود. به عبارتی در اواسط آبان ماه حفره تخمدانی درون مادگی‌ها ایجاد شد اما اثری از تخمک‌ها نبود تا اینکه در هفته دوم دی ماه تخمک‌ها در مادگی‌های رقم نوری مشاهده شدند (تصاویر B و C- شکل ۴). تخمک‌ها از این زمان رشد خود را شروع نمودند تا در هفته آخر بهمن ماه (معادل مرحله فنولوژیکی تورم اولیه (First Swelling) جوانه‌های گل) حفره تخمدانی را پر نمودند (تصاویر D و E- شکل ۴). همچنین بساک‌ها در اواخر هفته اول تا اوایل

تاثیر جیبرلین خارجی روی مرحله اول نمو جوانه گل: کاربرد پاییزه جیبرلین در سه زمان هفته اول و سوم مهرماه و هفته دوم آبان نشان داد که جیبرلین در مرحله اول مورفوژنز جوانه گل تاثیری نداشت و تفاوتی در رشد مادگی و بساک جوانه گل تا زمان ورود به رکود بین تیمارهای جیبرلین (زمانهای مختلف کاربرد) و شاهد مشاهده نشد.

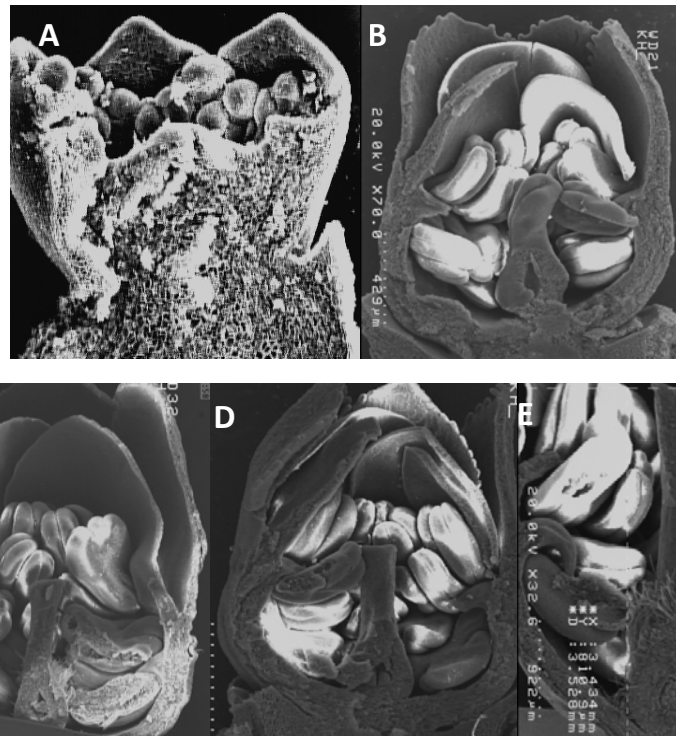
وضعیت مورفوژنز جوانه گل در مرحله دوم نمو جوانه گل: در ادامه مطالعه، تغییرات طول مادگی از هفته آخر شهریور ماه تا هفته آخر بهمن ماه بر اساس میکروگرافهای الکترونی بررسی شد که در قالب نمودار خطی ارائه شده است (شکل ۳). بر اساس نتایج مشاهده شد که در مرحله اول نمو که تا هفته آخر آبان ماه بود، نمو مادگی با سرعت انجام گردید و از هفته آخر آبان ماه تا هفته دوم دی ماه تغییری در طول مادگی مشاهده نشد و در این دوره تقریباً

دیرگل‌تر از رقم نوری بود اولین علائم تشکیل تخمک در هفته سوم دی ماه یعنی یک هفته دیرتر از رقم زودگل نوری بود. این مسئله همچنین در مورد توسعه بساک و دانه‌های گرده مشاهده شد.

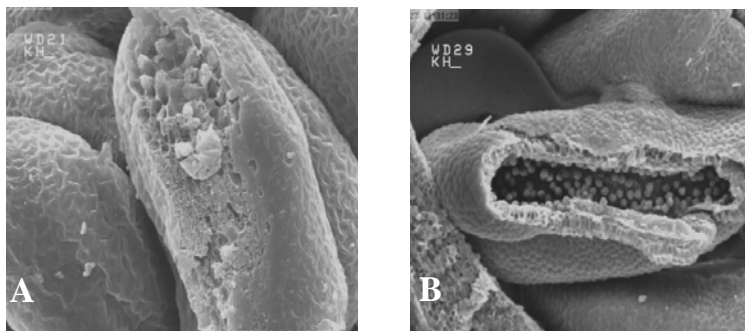
هفته دوم بهمن ماه تکامل یافتند و دانه‌های گرده در این مرحله قابل مشاهده بودند (تصویر B- شکل ۵). بین دو رقم زودگل و دیرگل زردآلو در مرحله سوم نمو اختلاف مشاهده شد به طوری که در رقم شاهرودی که



شکل ۳- تغییرات طول مادگی از ابتدای آغازش تا مرحله تورم اولیه جوانه گل در زردآلوی رقم نوری



شکل ۴- میکروگرافهای الکترونی تهیه شده از برش‌های طولی جوانه‌های گل زردآلوی رقم نوری (شاهد)، (A) جوانه‌های گل در هفته چهارم شهریور ماه، زمان تشکیل آغاز مادگی در میانه مریستم گل (X ۱۵۰). (B) جوانه گل در هفته سوم آبان ماه، مادگی رشد نموده و حفره تخمدانی تشکیل شده است اما هنوز اثری از تخمکها درون تخمدان نیست (X ۷۰). (C) جوانه گل در هفته دوم دی ماه، تخمکها درون تخمدان شروع به رشد نموده اند (X ۳۰). (D) جوانه گل در هفته اول بهمن ماه و تخمکهای در حال رشد درون تخمدان (X ۵۰). (E) جوانه‌های گل در هفته چهارم بهمن ماه و در مرحله تورم اولیه در این مرحله تقریباً تخمکها حفره داخل تخمدان را پر نموده اند (X ۳۵).



شکل ۵- میکروگرافهای الکترونی تهیه شده از بساک در جوانه های گل زردآلو رقم نوری. (A) بساک برش خورده از جوانه گل در هفته چهارم آبان ماه، بافت هموژنوس مادر گرده در مرحله ورود به رکود (x ۳۰۰). (B) بساک برش خورده از جوانه گل در هفته دوم بهمن ماه، تقسیم میوز انجام شده و دانه های گرده درون بساک تشکیل شده است (x ۱۱۰).

مورفوژنز جوانه گل زردآلوی رقم شصتمی یک در آذربایجان شرقی به این ترتیب نتیجه‌گیری نمودند که تخت شدن میستم در فاصله زمانی اواسط تا اواخر مرداد، تشکیل آغازه‌های کاسبرگ در اواخر مرداد تا اوایل شهریور، تشکیل آغازه‌های گلبرگ در اوایل تا اواسط شهریور، تشکیل آغازه‌های پرچم در اواسط تا اواخر شهریور، تکامل مادگی در اواخر شهریور تا اواسط مهر ماه صورت گرفت و به طور کلی تمام اندام‌های گل در اواسط آبان ماه تشکیل شده بودند. البته در مطالعه حاضر دامنه تغییرات اندام‌زایی گل یک هفته بود و به عبارتی سرعت توسعه گل‌ها زیاد بود که این مسئله نشان از شرایط مطلوب آبیاری برای این ارقام بوده است.

Albuquerque و همکاران (۲۰۰۳) بیان کردند که در شرایط تنش، احتمال طولانی شدن دوره نمو افزایش می‌یابد. وقتی که اثر دوره‌های تنش خشکی روی نمو جوانه‌های گل در زردآلوی رقم رویال مطالعه شد، ثابت گردید که با افزایش سطح تنش تعداد جوانه‌های گل کاهش یافته و زمان تکامل نیز به تأخیر افتاده و سرعت نمو کاهش می‌یابد. یافته‌های آنها نشان داد که کمبود آبیاری پاییزه سرعت توسعه جوانه گل را کاهش داد اما با انجام آبیاری کافی نمو جوانه گل افزایش یافت. با این حال آبیاری زمستانه تأثیری روی نمو جوانه گل نداشته است.

تأثیر جیبرلین خارجی روی مرحله دوم و سوم نمو جوانه گل: کاربرد جیبرلین در غلظت ۲۵۰ پی‌پی‌ام و در زمان‌های مختلف نشان داد که در جوانه‌های گل تیمار شده با جیبرلین طولی شدن مادگی، تشکیل تخمک درون تخمدان و تشکیل دانه گرده دیرتر از جوانه‌های تیمار نشده صورت گرفت. حتی زمانهای مختلف کاربرد جیبرلین در میزان تاخیر ایجاد شده تأثیر داشت. به طوری که در رقم نوری که زمان شروع نمو تخمک در هفته دوم دی ماه بود در تیمار جیبرلینی که در هفته اول مهر ماه روی برگ‌ها انجام شده بود تخمک‌ها از هفته سوم دی ماه مشاهده شدند. محلول پاشی در هفته سوم مهر ماه، تاخیر چندانی در تشکیل تخمک‌ها ایجاد نکرد. بیشترین تاخیر در نمو نهایی گل با محلول پاشی جیبرلین در هفته دوم آبان ماه ایجاد شد و اولین علامت حضور تخمک در هفته چهارم دی ماه مشاهده گردید. بر این اساس اعمال تیمار جیبرلین در اواسط آبان ماه بترتیب موثرتر از تیمار در اوایل و اواسط مهر ماه می‌باشد.

بحث

وضعیت مورفوژنز جوانه گل در مرحله اول نمو جوانه گل: نتایج بدست آمده از مطالعه مورفوژنز جوانه‌های گل در مرحله اول نمو جوانه گل با یافته‌های حاجی‌لو و همکاران (۱۳۸۰) مطابقت دارد. ایشان، در مطالعه‌ای روی

جیبرلین تأثیری روی تغییر زمان مورفوژنز گل نداشته است.

وضعیت مورفوژنز جوانه گل در مرحله دوم نمو جوانه

گل: تغییرات طول مادگی بر اساس میکروگرافهای الکترونی بررسی شد که در قالب نمودار خطی ارائه شده است (شکل ۳). در مرحله اول نمو مادگی با سرعت انجام گرفت و از آن زمان به بعد طول مادگی تغییر زیادی نشان نداد. این مرحله، دوره دوم نمو گل است که در اواسط زمستان است و تحت عنوان دوره اندودورمانسی شناخته می‌شود. در طول دوره دوم، نمو بسیار آهسته انجام می‌شود و در این مرحله فرآیندهای متابولیکی در حداقل است. رشد و نمو بخش‌های گل تقریباً متوقف شده و مقاومت به سرمای زمستانه در جوانه‌های گل افزایش می‌یابد. نتیجه حاضر با یافته‌های Lang (۱۹۸۷) و Julian و همکاران (۲۰۱۱) که سه دوره را برای نمو اندام‌های زایشی گل بیان نموده‌اند، مطابقت دارد.

وضعیت مورفوژنز جوانه گل در مرحله سوم نمو جوانه

گل: بعد از اتمام دوره اندودورمانسی و شروع مرحله سوم نمو گل، با بالا رفتن دما سرعت نمو جوانه گل افزایش می‌یابد و نمو نهایی پرچم و مادگی انجام می‌شود. یافته‌های حاضر با نتایج Julian و همکاران (۲۰۱۱) روی مورفوژنز جوانه‌های گل زردآلوی رقم 'Moniqui' تحت شرایط اقلیمی اسپانیا مطابقت دارد که بیان کردند جوانه‌های گل در مرداد شروع به تمایز می‌نمایند و تا زمان ریزش برگ‌ها تمام اندام‌های گل در پریموردیای گل ظاهر می‌شوند با این حال تمایز بافت‌ها در داخل پرچم و مادگی هنوز صورت نگرفته است. همچنین در ادامه بیان کردند که در این مرحله بساک‌های اولیه دارای سلول‌های مادر دانه کرده (Pollen mother cells) هستند اما در داخل مادگی هیچ اثری از تخمک و کیسه جنینی و سلول‌های زایشی نمی‌باشد. در زمستان جوانه‌های گل وارد رکود می‌شوند به

بین دو رقم مورد مطالعه از نظر زمان شروع آغازش گل و مراحل اندام‌زایی گل تفاوتی مشاهده نشد. نتیجه به دست آمده با یافته‌های Németh و همکاران (۲۰۰۸) مغایر است. ایشان با بررسی تمایز جوانه گل در ۳ رقم مختلف زردآلو از نظر زمان گلدهی در مجارستان، اختلاف معنی‌داری در ارقام آزمایشی پیدا کردند. آغازهای گل در زودگل‌ترین رقم 'Purple Ceglédi' در اوایل مرداد ماه تشکیل شد و همه اجزای گل در شروع شهریور کامل شده بود. تمایز جوانه گل در دیرگل‌ترین رقم 'Rozsa C.1406' در اواخر مرداد ماه شروع شد و همه بخش‌های گل در اواسط شهریور ایجاد شد و در رقم میان گل 'Gönci Hungarian' در اواسط مرداد ماه شروع شد. Nyújtó and Surányi (1981) نمو جوانه گل را در زردآلوی 'هونگاری' بررسی نمودند. در آزمایش آنها تمایز گل در رقم زودگل 'Purple Ceglédi' انتهای تیر شروع شده و تمایز رقم زردآلوی دیرگل 'Rozsa' در اوایل مرداد شروع شده است (۲۱). شاید بتوان علت عدم اختلاف در زمان آغازش گل در دو رقم حاضر در این مطالعه را فاصله بسیار کم این دو رقم از نظر زمان گلدهی ذکر نمود. اختلاف زمان گلدهی این دو رقم بسته به منطقه و شرایط دمایی در سال، حدود دو روز تا یک هفته است. در هر صورت در مرحله نموی اول بین دو رقم اختلافی مشاهده نشد.

تأثیر جیبرلین خارجی روی مرحله اول نمو جوانه گل:

تأثیر کاربرد پاییزه جیبرلین روی مرحله اول نمو گل بررسی شد. با توجه به اینکه زمان کاربرد جیبرلین در پاییز و بعد از آغازش اجزای گل بود روی اندام‌زایی تأثیری نداشتند. به طوری که آغازش تمام اندام‌های گل تا هفته آخر شهریور ماه تمام شد در حالیکه اولین محلول پاشی جیبرلین در هفته اول مهر ماه صورت گرفت. از طرفی رشد مادگی و بساک تا زمان ورود به رکود در تیمارهای جیبرلین (زمانهای مختلف کاربرد) و شاهد بررسی شد با این وجود تفاوتی مشاهده نشد. بنابراین در این مرحله

است. به این ترتیب زردآلوی رقم شاهرودی شانس بیشتری برای فرار از آسیب یخ زدگی نسبت به رقم نوری دارد.

تاثیر جیبرلین خارجی روی مرحله دوم و سوم نمو جوانه گل: بررسی تاثیر کاربرد جیبرلین در غلظت ۲۵۰ پی‌پی‌ام و در زمان‌های مختلف روی مورفونژن گل در مراحل آخر نمو در هر دو رقم مورد مطالعه حاکی از تاثیر آنها روی تاخیر نمو مادگی و بساک بود. نتایج حاضر با یافته‌های Basconsuelo و همکاران (۱۹۹۵) و Davenport (۲۰۰۰) همخوانی دارد که بیان داشتند کاربرد جیبرلین اثر بازدارنده روی تولید و نمو گل دارد. در پاییز سطوح بالایی از GA_3 به صورت آزاد و متصل به گلیکوزیدها در بافت پوست درختان هلو دیده می‌شود اما در این مرحله GA_3 در بافت جوانه‌های گل وجود ندارد. مطالعه روی نهان‌دنگان چوبی پیشنهاد می‌نماید که انواع GA از قبیل GA_{3+7} تاثیر منفی روی نمو جوانه گل دارند و مطالعات دیگر نشان داده که GA_3 می‌تواند به طور موثری شکوفایی جوانه را به تاخیر اندازد (۶ و ۱۰).

بر اساس اطلاعات مربوطه می‌توان گفت محلول پاشی پاییزه جیبرلین روی برگ‌ها به احتمال زیاد باعث افزایش سطح جیبرلین در جوانه‌های گل در طول دوره رکود شده است. به عبارتی کاربرد پاییزه جیبرلین باعث افزایش سطح این هورمون در برگ‌ها شده و متعاقباً پیری برگ‌ها را به تاخیر می‌اندازد و به این ترتیب باعث افزایش شدت و عمق رکود زمستانه می‌شود. Seeley و همکاران (۱۹۹۲) بیان کرده‌اند که برگ‌ها مواد اولیه را آماده می‌نمایند، علائم محرک فرایندهای مقاوم کننده را دریافت می‌کنند و توسعه مقاومت را در اواخر فصل رشد تحریک می‌کنند، در نتیجه ریزش زود هنگام برگ‌ها در درختان هلو مقاومت جوانه‌های گل و همچنین شدت و عمق اندودورمانسی را کاهش می‌دهد (۲۵) و به این ترتیب تیمارهای شیمیایی یا عملیات زراعی که پیری را در طول دوره مقاوم سازی پاییزه به

طوری که از نظر ظاهری رشد متوقف شده است. اطلاعات در مورد وقایع زیست‌شناختی در طول دوره رکود بسیار نادر است. بعد از دوره رکود جوانه‌های گل رشد و نمو را از سر می‌گیرند و به سمت شکوفایی جوانه حرکت می‌نمایند. در این مرحله پرچم اولین اندامی است که نمو خود را از سر می‌گیرد. بعد از رکود، تغییرات ظاهری اولیه شامل ایجاد سلولز و دیواره کالوسی در اطراف سلول‌های مادر دانه‌گرده است و سپس تقسیم میوز صورت می‌گیرد. نمو میکروسپورها و تغییرات در پرچم‌ها شامل نمو کامل بساک‌ها و بلوغ کامل دانه‌های گرده است که تا زمان شکوفایی کامل ادامه می‌یابد. جوانه‌ها در انتهای دوره رکود جوانه‌ها شروع به تورم و نمو تخمک می‌نمایند. در جوانه‌ها قبل از مرحله بالونی تمایز مگاسپور شروع می‌شود. در مرحله بالونی تخمک‌ها تخمدان را کاملاً پر می‌نمایند و در مرحله شکوفایی کامل کیسه جنینی کامل می‌شود. یافته‌های Luna و همکاران (۱۹۹۱) و Basconsuelo و همکاران (۱۹۹۵) نشان داد که در جوانه‌های زایشی هلو قسمتهای مربوط به پرچم در طول زمستان تکمیل می‌شود اما قسمتهای مربوط به مادگی بعد از رفع رکود تشکیل می‌شوند و بلوغ اندام جنسی در نزدیکی زمان شکوفایی کامل می‌شود.

Pimienta and Polita (۱۹۸۳) گزارش نمودند که تمایز سلولی و تشکیل کیسه جنینی در بادام رقم دیرگل 'Nanparial' دیرتر از رقم زودگل 'Touno' رخ داد. Yablonskii (۱۹۷۰) بیان کرد که در بادام، هلو و زردآلو وقتی نمو جوانه‌های گل با سرعت کندتری صورت گیرد مقاومت بیشتری به سرما نشان می‌دهند. Modtolovista (۱۹۷۳) بیان نمود که در آلو ارقامی که نمو سریعتر سلول‌های گرده را داشتند بیشتر از ارقام با نمو کندتر دانه‌گرده از سرما آسیب دیدند. بر این اساس می‌توان گفت، تاخیر در توسعه گل‌ها و دیرگلدی یک رقم راهی برای کاهش آسیب‌های یخ‌بندانهای دیر هنگام بهاره به وسیله اجتناب از قرار گرفتن در معرض یخبندان

تخصیص بیشتر جیبرلین و سایر فتوآسیمیلان‌های (Photo assimilates) ساخته شده توسط برگ‌ها به جوانه‌های گل شده و به این ترتیب شدت رکود را زیاد نموده است. البته باید توجه داشت که تفاوت‌ها بین مناطق و شرایط آب و هوایی، گونه‌ها و ارقام روی چگونگی تاثیر تنظیم‌کننده‌های رشد اثر می‌گذارند.

نتیجه‌گیری کلی

آزمایش حاضر بمنظور آگاهی از وضعیت القاء و نمو جوانه گل در دو رقم زودگل و دیرگل زردآلو و تعیین تأثیر تیمار پاییزه جیبرلین در نحوه رشد و نمو اندام گل انجام شد. بر اساس نتایج به دست آمده در هر دو رقم مورد مطالعه آغازش اجزای گل از اواسط مرداد ماه شروع و تا اواخر شهریور ماه خاتمه یافت و تا اواخر آبان ماه رشد بیشتر اجزای گل انجام شد تا اینکه جوانه‌های گل وارد رکود شدند. بعد از رفع رکود مرحله نهایی نمو اندام زایشی انجام گردید که زمان ورود به این مرحله بستگی به طول دوره رکود دارد. به طوری که با توجه به رقم، زمان شروع نمو نهایی متفاوت بود. نمو نهایی در رقم نوری که زودگلده‌تر است تقریباً یک هفته زودتر از رقم شاهرودی شروع شد. اعمال تیمار جیبرلین از اوایل مهر تا اواسط آبان تأثیری روی مرحله اول نمو جوانه گل نداشت اما باعث طولانی‌تر شدن دوره رکود و تأخیر در نمو نهایی اندام گل شد و به این ترتیب باعث تأخیر گلدهی شد. تیمار جیبرلین در اواسط آبان ماه باعث بیشترین تأخیر در نمو نهایی اجزای گل (دو هفته تأخیر در نمو نهایی) نسبت به تیمار در اوایل مهر و اواسط مهر ماه در هر دو رقم شد. بر این اساس می‌توان گفت که کاربرد پاییزه جیبرلین به وسیله تأخیر در ریزش برگ‌ها و افزایش سطح فتوآسیمیلان‌ها و جیبرلین در جوانه‌های در حال رکود باعث افزایش مقاومت زمستانه آنها به آسیب یخ زدگی و طولانی‌تر شدن رکود می‌شود. به طوری که با رکود طولانی‌تر و تأخیر در

تاخیر بیان‌دازند می‌توانند مقاومت زمستانه جوانه‌های گل را افزایش دهند و دوره رکود را گسترده‌تر نمایند. Ogasanovic و همکاران (۱۹۸۳) گزارش کرده‌اند که شاخه‌های سیب که برگ‌های خود را در پاییز حفظ می‌نمایند نیاز سرمایی بیشتری خواهند داشت. بر این اساس می‌توان گفت که به احتمال زیاد علت دیرگلدهی زردآلو رقم شاهرودی نسبت به رقم نوری نیز، سطوح بالاتر جیبرلین در اواسط دوره رکود در جوانه‌های گل است. به طوری که باعث طولانی‌تر شدن دوره رکود و تاخیر نمو مادگی و بساک نسبت به رقم نوری شده و به این ترتیب گلدهی را به تاخیر می‌اندازد.

همانطور که ذکر شد زمان‌های مختلف کاربرد جیبرلین، اثرات متفاوتی داشتند. محلول پاشی با جیبرلین (۲۵۰ پی‌پی‌ام) در اواسط آبان باعث تاخیر بیشتری در گلدهی نسبت به کاربرد در اوایل و اواسط مهر ماه شد. Stenbridge and Lame (۱۹۶۹) جیبرلیک اسید را در زمان‌های مختلف پس از تمایز جوانه‌های گل هلو به کار بردند و نتیجه گرفتند که کاربرد این ماده قبل از ریزش برگ بر حسب زمان و غلظت مورد استفاده باعث تاخیر در نمو جوانه گل می‌گردد. کاربرد جیبرلین در اواخر مرداد با غلظت ۳۰۰ پی‌پی‌ام موجب ۵ روز تاخیر نسبت به شاهد شد و در محلول‌پاشی اواخر شهریور با غلظت ۳۰۰ پی‌پی‌ام موجب ۱۰ روز تاخیر در گلدهی و از تاثیر بیشتری برخوردار بود. از طرفی Corgan and Widmoyer (۱۹۷۱) نشان دادند زمانی که جیبرلین در اوایل پاییز به میزان ۲۰۰ پی‌پی‌ام روی درختان هلو به کار برده شد، منجر به تاخیر در گلدهی و افزایش مقاومت به سرما گردید. آنها همچنین نشان دادند که کاربرد جیبرلیک اسید در اوایل پاییز نسبت به کاربرد دیرتر آن از تاثیر بیشتری برخوردار می‌باشد اما در نتایج بدست آمده در پژوهش حاضر مشاهده می‌شود که کاربرد دیرتر تاثیر بیشتری نسبت به کاربرد زودتر جیبرلین داشته است که می‌تواند نشانگر این باشد که محلول پاشی در نزدیکی زمان ورود به رکود باعث

های دیر هنگام بهاره نیز بیشتر می‌شود.

گلدھی، امکان اجتناب از قرارگیری در معرض سرمازدگی -

منابع

- 1- Albuquerque, N., Burgos, L. and Egea, J., 2002, Variability in the developmental stage of apricot ovules at anthesis and its relationship with fruit set. *Annals of Applied Biology*, 141:147-152.
- 2- Albuquerque, N., Burgos, L. and Egea, J., 2003, Apricot flower bud development and abscission related to chilling, irrigation and type of shoots. *Scientia Horticulturae*, 98:265-276.
- 3- Albuquerque, N., Egea, J., Burgos, L., Martinez-Romero, D., Valero, D. and Serrano, M., 2006, The influence of polyamines on apricot ovary development and fruit set. *Annals of Applied Biology*, 149:27-33.
- 4- Ali, A.M., Sarrwy, S.M.A. and Hassan, H.S.A., 2010, Improving Canino apricot trees productivity by foliar spraying with polyamines. *Journal of Applied Sciences Research*, 6: 1359-1365.
- 5- Andreini, L. and Bartolini, S., 2008, Morphological changes in the apex of *Prunus persica* L. during floral transition and effects of gibberellin on flower bud differentiation. *Journal of Applied Horticulture*, 10: 93-99.
- 6- Basconsuelo, S., Reinoso, H., Lorenzo, E. and Bottini, R., 1995, Dormancy in peach (*Prunus persica* L.) flower buds, IV Morphogenesis of excised buds as influenced by chilling and gibberellin A₃. *Plant Growth Regulation*. 16: 113-119.
- 7- Corgan, J.N. and Widmoyer, F.B., 1971, The effects of gibberellic acid on flower differentiation, date of bloom, and flower hardiness of peach. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 96:54-57.
- 8- Couvillon, G.A. and Hendershott, C.H., 1974, Acharacterization of the "after rest" period of flower buds of two peach cultivars of different chilling requirements. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 99: 23-26.
- 9- Crisosto, C.H., Lombard, P.B. and Fuchigami, L.H., 1989, Fall ethephon delays -bloom in 'Redhaven' peach by delaying flower differentiation and development during dormancy. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 114: 881-884.
- 10- Davenport, T.L., 2000, Processes Influencing floral initiation and bloom: The role of phytohormones in a conceptual flowering model. *HortTechnology* 10: 733-739.
- 11- Elek, L., 1982, Apple, sour cherry flower buds and organization development. PhD Thesis. College of Horticulture. Department of Pomology, (In Hungarian).
- 12- Fzernandez-Escobar R., Benlloch, M., Navarro, C. and Martin, G.C., 1992, The time of floral induction in the olive. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117:304-307.
- 13- Hajilu, J., Gergurian, V., Nazemie, A. and Valizade, M., 2001, Microscopic study of organogenesis in shastmi cultivar of apricot. *Journal of Agricultural Science*, 11, 39-46. (In Farsi)
- 14- Julian, C., Rodrigo, J. and Herrero, M., 2011, Stamen development and winter dormancy in apricot (*Prunus armeniaca*). *Annals of Botany*, 108: 617-625.
- 15- Lamp, B.M., Connell, J.H., Duncan, R.A., Viveros M. and Polito, V.S., 2001, Almond flower development: Floral initiation and organogenesis. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 126: 689-69.
- 16- Lang, G.A., Early, J.D., Martin, G.C. and Darnell, R.L., 1987, Endo, para, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Horticultural Science*, 22:371-377.
- 17- Lord, E.M. and Eckard, K.J., 1987, Shoot development in *Citrus sinensis* L. (Washington Navel orange). II. Alteration of developmental fate of flowering shoots after GA₃ treatment. *Botanical Gazette*, 148:17-22.
- 18- Luna, V., Lorenzo, E., Reinoso, H., Tordable, M.C., Abdala, G., Pharis, R.P. and Bottini, R., 1990, Dormancy in peach (*Prunus persica* L.) flower buds, floral morphogenesis and endogenous gibberellins at the end of the dormancy period, *Plant Physiology*, 93: 20-25.
- 19- Luna, V., Reinoso, H., Lorenzo, E., Bottini, R. and Abdala, G., 1991, Dormancy in peach (*Prunus persica* L.) flower buds, comparative morphology and phenology in floral and vegetative buds, and the effect of chilling and gibberellin A₃, *Trees*, 5: 244-246.
- 20- Modtlovitsa K.Y., 1973, Morphogenesis of plum flower buds in the Crimea, *Horticulture Abstract*, 43: 4290.

- 21- Németh, Sz., Szalay, L. and Reményi, M.L., 2008, Flower bud differentiation in apricot, *International Journal of Horticultural Science*, 14: 19-21.
- 22- Nyújtó, F. and Surányi, L., 1981, *Apricots*. Agricultural Publishing House, Budapest. (In Hungarian).
- 23- Ogasanovic, D., Paunovic S.A. and Plazinic, R., 1983, The effect of ALAR85, TIBA, TMBA, GA3 on the flowering time of the apricot cv. Hungarian Best, [growth regulators, Hungary]. *Acta Horticulturae*, 121: 111-114.
- 24- Pimienta, E. and Polito, V.S., 1982, Ovule abortion in 'Nonpareil' almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). *American Journal of Botany*, 69: 913-920.
- 25- Seeley, S.D., Damavandy, H. and Anderson, J.L., 1992, Autumn-applied growth regulators influence leaf retention, bud hardiness, bud and flower size and endodormancy in peach and cherry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117: 203-208.
- 26- Stembridge, G.E. and Lane, J.H., 1969, The effect of potassium gibberellate on flower bud development in Redskin peach. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 94:492-495.
- 27- Verslues, P.E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu J. and Zhu, J.K., 2006, Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal*, 45: 523-539.
- 28- Yablonskii, E.A., 1972, Growth rates of fruit buds and the winter hardiness of apricot, peach and almond varieties. *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo opytного Botanicheskogo*, 46: 50-61.

Flower bud morphogenesis and effects of exogenous GA₃ application on development of flower components in two Iranian commercial apricots

Nekounam F.¹, Fattahi Moghadam M. R.¹, Zamani Z.¹ and Moridi M.²

¹ University College of Agriculture & Natural Resources, University of Tehran, Karaj, I.R. of Iran

² Medicinal Plants and Drugs Research Institute, University of Shahid Beheshti, Tehran, I.R. of Iran

Abstract

Morphogenesis of flower buds of two commercial apricot cvs. 'Noori' (early blooming) and 'Shahroodi' (late blooming) were studied in Karaj climatic condition. The effect of foliar application of gibberellin (GA₃, 250 mgL⁻¹) on flower bud development of two cultivars was also studied. GA₃ was applied at three times during autumn (first week of October, third week of October and second week of November). Scanning electron microscope was used to study flower bud development. Based on results, the first stage of flower bud development in both cultivars showed the same growth pattern. Growth of floral parts was continued until the beginning of dormancy period. Stamens were developed, but no pollen grains were formed during the autumn. At this stage, pistil developed and ovarian cavity was observed in both cultivars in mid-November but no ovules were observed. Both cultivars were different in second and third stages of flower bud development. Final stage of flower bud development was earlier in 'Noori' in compare to 'Shahroodi'. The results showed that all three times of foliar application of GA₃, were delayed final stage of flower bud development and the longest delay was with exogenous application of GA₃ in mid-November. The results suggested that the application of GA₃ at autumn increased GA₃ levels at dormancy stage, thus the flowering was delayed that is a way to avoid to exposure from late spring frosts. So, the differences between both early and late blooming cultivars can relate to the content of gibberellin within flower buds during dormancy stage.

Key words: Flower Bud Morphogenesis; Dormancy; Gibberellin; Pistil; Stamen