

تأثیر میزان تجمع سرمایی و گرمایی بر شکوفایی جوانه‌ها و گل‌دهی کیوی فروت

رقم هایوارد (*Actinidia deliciosa* cv. Hayward)^۱

The Influence of Chilling and Heat Accumulation on Bud Break and Flowering in Kiwifruit (*Actinidia deliciosa* cv. Hayward)

مریم میر ارضگر، محمود قاسم نژاد*، رضا فتوحی قزوینی

گروه علوم باغبانی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران.

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: (Ghasemnezhad@guilan.ac.ir).

تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۴/۱۷، تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۶/۱۳

چکیده

میزان سرمای دریافتی و تجمع گرمایی که از عوامل اصلی و تأثیرگذار در گل‌دهی و تولید محصول در درختان میوه مناطق معتدله هستند، تحت تأثیر تغییرات اقلیمی و نوسانات دمایی قرار دارند. در این پژوهش نیاز سرمایی جوانه‌های گل در کیوی فروت رقم هایوارد بر اساس مدل‌های دینامیک و ساعت سرمایی و نیاز گرمایی بر اساس مدل درجه ساعت رشد (GDH) بررسی شد. نتایج نشان داد که وقوع دمای بالا در مرحله تورم جوانه و یا پنبه‌زنی مراحل فنولوژی جوانه‌ها را نسبت به شاهد تسریع کرد. همچنین کاهش سرما و برطرف نشدن کامل نیاز سرمایی منجر به تأخیر مراحل فنولوژی جوانه شد. به‌علاوه یک ارتباط خطی و معنادار بین نیاز گرمایی و سرمایی برای شکفتن جوانه‌ها وجود دارد. بنابراین، در کیوی فروت رقم هایوارد زمان گل‌دهی به‌طور معناداری تحت تأثیر برهمکنش سرمای دریافتی و تجمع گرمایی قرار گرفت. در قلمه‌هایی که ۹۵۴ و ۱۱۹۴ ساعت سرما دریافت کردند، نیاز گرمایی برای شکفتن جوانه‌های رویشی به‌ترتیب GDH ۱۰۵۴۳ و GDH ۸۲۵۱ بود. با تداوم دریافت سرما در جوانه‌ها، نیاز گرمایی برای شکفتن آن‌ها کاهش یافت و گل‌دهی در دوره‌های کوتاه‌تری انجام شد. همچنین نتایج نشان داد مقدار تأمین نیاز سرمایی بر درصد شکفتن جوانه‌ها و تعداد گل تشکیل شده مؤثر است. در کیوی فروت رقم هایوارد نیاز سرمایی برای شکفتن حداکثری جوانه‌های رویشی حدود ۷۲۵ ساعت سرما و برای حداکثر گل‌دهی بیش از ۹۵۴ ساعت سرما بود.

واژه‌های کلیدی: شکوفایی جوانه، نیاز سرمایی، مدل دینامیک، سقط گل‌ها.

مقدمه

کیوی فروت گیاهی است دوپایه دارای جوانه‌های رویشی و مخلوط که گل‌های گریزن آن در محورهای برگ‌ی تشکیل می‌شود (Wall et al., 2008). هر جوانه زمستانه کیوی فروت تعدادی فلس و برگ آغازه دارد که در قاعده محور فلس‌ها و برگ آغازه‌ها، مریستم‌های ثانویه تشکیل می‌شوند. مریستم‌های ثانویه تحتانی که در گره‌های ۱ تا ۴ تشکیل شدند به جوانه‌های دست دومی تمایز می‌یابند که معمولاً رشد بیشتری نمی‌کنند، در حالی که سایر مریستم‌ها بدون تمایز باقی می‌مانند. در فصل بهار با رشد جوانه اولیه به شاخساره، مریستم‌هایی که در گره‌های ۵ تا ۱۲ قرار دارند به گل و گل آذین تمایز می‌یابند و مریستم‌هایی که در گره‌های ۱۳ به بالا قرار دارند به جوانه‌های محوری جدیدی تبدیل می‌شوند که چرخه را تکرار می‌کنند (Salinero et al., 2009). در سال‌های اخیر کیوی فروت به دلیل سازگاری گسترده آب و هوایی، ویژگی‌های منحصر به فرد و ارزش غذایی بالا مورد توجه قرار گرفته است. عمده کشت تجاری کیوی مربوط به *Actinidia deliciosa* می‌باشد که ۹۰ درصد تولید کیوی جهان را به خود اختصاص داده است (Huang., 2016). کشت کیوی رقم هایوارد در سال ۱۳۶۸ به‌صورت تجاری در ایران آغاز شد (Abedi

(Gheshlaghi *et al.*, 2019). این میوه در استان‌های مازندران، گیلان، گلستان و اراضی مناسب کشت شده و هر ساله بر سطح زیر کشت آن افزوده می‌شود. کیوی فروت یکی از میوه‌های صادراتی کشور است که هر ساله مقادیر زیادی از آن به خارج از کشور صادر می‌شود. بر طبق آمار سازمان خواربار و کشاورزی ملل متحد، ایران با تولید سالانه ۲۸۹۶۰۸ تن میوه کیوی، بعد از کشور چین، نیوزیلند، ایتالیا و یونان در رتبه پنجم جهان قرار دارد (FAO., 2019).

گل‌انگیزی در کیوی رقم هایوارد از اواخر مرداد ماه آغاز می‌شود و تا اواخر تابستان ادامه دارد (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2019). جوانه‌های کیوی فروت که برای شکفتن و گل‌دهی حداکثر به تعداد ساعات حداقلی از سرمای زمستان نیاز دارند، در روزهای کوتاه و خنک پاییز وارد دوره خفتگی می‌شوند (Wall *et al.*, 2008). توقف رشد انتهایی و تشکیل جوانه از نشانه‌های اولیه آغاز خفتگی هستند (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018). در گیاهان چند ساله خزانداز مرحله خفتگی یکی از مکانیسم‌های کنترل‌کننده زنده‌مانی گیاه، جهت سازگاری با دمای سرد و تغییرات محیطی است و زمستان به‌عنوان یک استراتژی تطبیقی برای محافظت از بافت حساس در حال رشد محسوب می‌شود (Guo *et al.*, 2014). خفتگی فرایندهای زایشی مانند تشکیل گل و میوه را ترغیب کرده و بقاء و رشد زایشی گیاهان را تضمین می‌کند (Campoy *et al.*, 2011). یکنواختی و تراکم گل‌ها به‌طور مستقیم به مقدار سرمای دریافتی در زمستان بستگی دارد. دمای نزدیک به ۵ درجه سلسیوس برای تأمین نیاز سرمایی بیشتر گیاهان چند ساله مناسب است (Zhao *et al.*, 2017). با این حال، مقدار نیاز سرمایی برای شکستن خفتگی به‌طور قابل توجهی بین گونه‌ها و درون گونه‌ها متفاوت است (Wall *et al.*, 2008). پایان رکود معمولاً تحت تأثیر سرمای زمستان قرار دارد (Zhao *et al.*, 2017). اثرات منفی ناشی از تجمع ناکافی یا بیش از حد سرما می‌تواند منجر به کاهش جوانه زدن یا گل‌دهی زودرس شود که کشت و تجاری سازی محصولات چند ساله را تهدید می‌کند. از طرفی گیاهان برای شروع شکفتن و رشد جوانه‌ها در بهار به تجمع گرمای کافی نیاز دارند. به‌طور کلی فرض بر این است که خفتگی از یک خواب درونی^۱ و به‌دنبال آن خواب اکولوژیکی^۲ تشکیل شده باشد (Guo *et al.*, 2014). ژن‌های دخیل در تقسیم و تمایز سلولی در دوره خفتگی اکولوژیکی فعال می‌شوند و رشد را تحریک می‌کنند. بنابراین برهمکنشی از نیازهای سرمایی و گرمایی به‌عنوان عوامل محرک اصلی در شکستن هر دو مرحله خواب در نظر گرفته می‌شوند و سرمای زمستان و گرمای بهار به‌عنوان دو مکانیسم اصلی برای تعیین فنولوژی گیاه در فصل بهار شناخته می‌شوند (Guo *et al.*, 2014).

دمای بالا بر شرایط فیزیولوژیکی گیاهان، مراحل بیوشیمیایی و مسیرهای تنظیمی ژن‌ها تأثیر می‌گذارد و باعث تغییرات مورفواناتومیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان می‌شود. پژوهش‌های قبلی نشان داده است که تغییرات آب و هوا و گرمایش زمین بر فنولوژی گیاه به‌ویژه فرآیند گل‌دهی درختان میوه اثر می‌گذارد که منجر به از دست دادن کارایی اقتصادی و کاهش بهره‌وری می‌شود (Hemantaranjan *et al.*, 2014). مراحل فنولوژیکی بهاره تاک‌های کیوی شامل باز شدن جوانه، باز شدن برگ و گل‌دهی در پاسخ به تغییرات دما متفاوت است (Allstadt *et al.*, 2015). دمای بالا در اوایل بهار منجر به تسریع مراحل فنولوژی جوانه می‌شود (Campoy *et al.*, 2011) و برعکس، زمستان گرم به‌دلیل جلوگیری از تأمین سرمای کافی، فنولوژی بهاره جوانه‌ها را به تأخیر می‌اندازد (Guo *et al.*, 2014). دما نقش مهمی در سرعت رشد گیاه و پاسخ‌های گل‌دهی دارد. با توجه به موقعیت ژنتیکی مختلف گیاهان، دمای بهینه برای گل‌دهی و تولید میوه بسته به رقم و گونه متفاوت است. اثر نامطلوب دما در درختان میوه زمانی رخ می‌دهد که از حد مجاز و بهینه فراتر رود (Hatfield and Prueger., 2015). مراحل مختلف تمایز گل، درصد گل‌دهی و حتی رشد مراحل مختلف گل تحت تأثیر دمای غالب محیط است و دما مهم‌ترین عامل در کنترل فنولوژی جوانه‌ها محسوب می‌شود (Allstadt *et al.*, 2015, Delpierre *et al.*, 2016).

پژوهشگران باغبانی چندین مدل برای کمی کردن نیاز سرمایی و گرمایی درختان که بر اساس گونه، رقم و منطقه متفاوت است را مطرح کرده‌اند (Guo *et al.*, 2014). مدل درجه ساعت رشد^۳ یک ابزار معتبر برای اندازه‌گیری تجمع گرمایی است و به‌طور گسترده به‌عنوان یک الگوی مؤثر استفاده می‌شود (Luedeling *et al.*, 2009, Guo *et al.*, 2014). همچنین برای اندازه‌گیری نیاز سرمایی، نخستین مدل، استفاده از تعداد ساعات زیر ۷/۲ درجه سلسیوس بود که به‌علت عدم تأثیر دمای یخبندان در تجمع سرمای زمستان، محدوده ۰ تا ۷/۲ درجه را در مدل سرمایی محاسبه کردند (Fishman *et al.*, 1986). در میان بسیاری

از رویکردهای مورد استفاده برای تعیین کمیت سرما مدل دینامیک تقریباً همیشه به‌عنوان قوی‌ترین مدل سرمایی مورد توجه بوده است (Campoy *et al.*, 2011). این مدل برای مناطقی که گاهی افزایش دما در زمستان اتفاق می‌افتد، مناسب است (Fishman *et al.*, 1986, Campoy *et al.*, 2011). در مدل دینامیک سرمای زمستانه طی فرایندی دو مرحله‌ای تجمع می‌یابد. دمای سرد در ابتدا موجب تولید ماده حدواسط می‌شود که توسط دمای گرم تخریب می‌شود به محض اینکه مقدار مشخصی از این ماده تجمع یافت، تبدیل به بخش سرما^۱ می‌شود که دیگر تخریب نمی‌شود (Fishman *et al.*, 1986). مقدار نیاز سرمایی برای شکستن خفتگی به گونه، رقم، نوع جوانه و نحوه تأمین سرما بستگی دارد. در منطقه غرب مازندران نیاز سرمایی برای شکستن جوانه‌های نژادگان طلایی ماده و توموری به ترتیب ۴۸۰ و ۶۹۲ ساعت گزارش شد (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018). همچنین نیاز سرمایی برای شکستن جوانه‌های رویشی کیوی فروت رقم هابوارد ۴۸ بخش سرما و برای گل‌دهی ۶۴ بخش سرما برآورد شد (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018). سرمای ناکافی موجب طولانی شدن و تأخیر در مراحل فنولوژی جوانه می‌شود. با اینحال افزایش دما در دوره تجمع گرمایی می‌تواند سرمای ناکافی را جبران کند (Guo *et al.*, 2014). با توجه به تغییرات اقلیمی و گرمایش زمین و مسئله اهمیت نیاز سرمایی و گرمایی در گل‌دهی، هدف این پژوهش بررسی چگونگی برهمکنش تجمع سرمایی و گرمایی در وقوع مراحل مختلف فنولوژی جوانه و گل‌دهی بود.

مواد و روش

اثر تأمین نیاز سرمایی و گرمایی بر گل‌دهی

برای انجام این پژوهش قلمه‌های مورد نیاز از تاک‌های هایوارد در دو زمان مختلف پاییز و زمستان سال ۱۳۹۷ از یک تاکستان تجاری در شهرستان رشت (۳۷.۲۶۸۲ درجه شمالی، ۴۹.۵۸۹۱ درجه شرقی) تهیه شدند. بخش اول آزمایش اول جهت بررسی اهمیت سرمای دریافتی بر شکوفایی جوانه‌ها و گل‌دهی و همچنین چگونگی رفتار جوانه‌ها با دریافت حداقل ساعت سرمایی طراحی شد. قلمه‌های مورد نیاز در ۲۰ آبان ماه (آغاز دوره خفتگی) با اطمینان از وضعیت خفتگی تاک (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018) با بررسی جوانه‌ها جمع‌آوری شدند و جهت اطمینان از دریافت حداقل ساعت سرما، ۵ روز در سردخانه نگهداری شدند. قطعات شاخه یکساله از جوانه ششم تا بیستم با قطر تقریبی ۸-۱۰ میلی‌متر انتخاب و به آزمایشگاه منتقل شدند. پنجاه قلمه تک جوانه به طول ۲۵ سانتی‌متر برش زده شده و با قارچ‌کش بنومیل در غلظت ۴ در هزار و به مدت ۱۵ دقیقه ضد عفونی شده و سپس با آب استریل دو نوبت شستشو داده شدند. قلمه‌های ضد عفونی شده در کیسه‌های پلاستیکی زیپ‌دار در دمای ۴ درجه سلسیوس برای سرمادهی ذخیره شدند. قلمه‌ها پس از پنج روز نگهداری در سردخانه به اتاقک رشد در فتوپریود طبیعی با دمای شب و روز (۱۷/۲۴ درجه سلسیوس)، چگالی شار فوتون فتوسنتزی حدود ۶۸ میکرومول بر مترمربع بر ثانیه، با رطوبت نسبی ۷۰ درصد منتقل شدند. انتهای قلمه‌ها در داخل شیشه حاوی ۷۰ میلی‌لیتر آب مقطر قرار داده شد. هر دو روز یکبار انتهای قلمه‌ها برای جلوگیری از مسدود شدن مجدداً برش زده شد و آب درون گلدان‌ها نیز تعویض شد.

در بخش دوم آزمایش اول جمع‌آوری قلمه‌های سری دوم در ۲۷ بهمن همان سال زمانی که جوانه‌ها در خفتگی کامل بودند انجام شد. قلمه‌ها بلافاصله به آزمایشگاه منتقل شده و در سردخانه نگهداری شدند. آزمایش بر اساس الگوبرداری ازداده‌های طبیعی سال‌های گذشته و پیش‌آزمایش انجام شده طراحی شد. قلمه‌ها به ترتیب بعد از ۴، ۲۱، ۳۱، ۳۶ و ۴۴ روز سرمادهی از سردخانه به اتاقک رشد با شرایط ذکر شده منتقل شدند. این آزمایش به صورت طرح کاملاً تصادفی با ۵ تیمار که مقادیر مختلفی سرما دریافت کردند با ۲۵۰ قلمه و ۵۰ قلمه برای هر تیمار (۱۰ شیشه و هر شیشه شامل ۵ قلمه) انجام شده است. میزان سرمای دریافتی محاسبه شده شامل مجموع سرمای دریافتی محیط (از ۱۵ آبان تا زمان جمع‌آوری) و سردخانه بود. میزان ساعات سرمایی تأمین شده کیوی فروت رقم هایوارد بر اساس مدل‌های صفر تا ۷/۲ درجه سلسیوس (ساعت سرما) و مدل دینامیک (بخش سرما) با اطلاعات هواشناسی تهیه شده از مؤسسه مرکز تحقیقات برنج کشور محاسبه شد.

در این پژوهش نیاز گرمایی بر اساس مدل درجه ساعت رشد محاسبه شد. مقدار گرما یا زمان حرارتی مورد نیاز برای رسیدن به مرحله خاصی از تکامل فنولوژیکی را می‌توان برحسب درجه ساعت رشد بیان کرد که به صورت مجموع ساعات دمایی در آستانه تعیین شده یا بالاتر از آن محاسبه می‌شود.

مدل درجه ساعت رشد فرض می‌کند که گرما زمانی انباشته می‌شود که دمای ساعتی (T_i) بین دمای پایه (T_b) و دمای بحرانی (T_c)، با حداکثر تجمع گرما در دمای بهینه (T_u) باشد. دمای پایه، بحرانی و بهینه به ترتیب ۴، ۳۶ و ۲۵ درجه سلسیوس برای کبوی فروت در نظر گرفته می‌شود (Guo et al., 2014). فاکتور تنش است که برای درختان میوه به طور معمول ۱ در نظر گرفته می‌شود. درجه ساعت رشد برای شکفتن ۷۰ درصد از جوانه‌ها با استفاده از دمای پایه ۴ درجه سلسیوس و حداکثر دمای ۲۵ درجه سلسیوس محاسبه شد (Luedeling et al., 2009).

$$GDH = \begin{cases} F \left(\frac{T_u - T_b}{2} \right) \left(1 + \cos \left(\pi + \pi \frac{T_i - T_b}{T_u - T_b} \right) \right) & T_u \geq T_i \geq T_b \\ F(T_u - T_b) \left(1 + \cos \left(\frac{\pi}{2} + \frac{\pi T_i - T_u}{2 T_c - T_u} \right) \right) & T_c \geq T_i \geq T_u \\ 0 & T_i > T_c \text{ یا } T_i < T_b \end{cases}$$

برای ارزیابی صفات در این آزمایش، ابتدا مراحل مختلف فنولوژی جوانه‌ها شامل دوره‌های خفتگی، تورم جوانه^۱، پنبه‌زنی^۲، شکفتن جوانه^۳، ظهور شاخساره^۴ و ظهور جوانه گل در مقیاس بی بی سی اچ (سیستم کدگذاری مراحل رشد فنولوژی) مورد بررسی و عکس برداری قرار گرفت (Salinero et al., 2009). همچنین اثر تعداد ساعت سرمای دریافتی بر درصد شکوفایی جوانه، درصد شاخساره بارور و میانگین تعداد گل تشکیل شده به ازای هر جوانه زمستانه بررسی شد. جهت تعیین سرمای لازم برای شکفتن جوانه‌ها از میانگین زمان لازم برای شکفتن ۵۰ تا ۷۰ درصد جوانه‌ها استفاده شد. برای تعیین سرمای لازم در گل‌دهی از بالاترین میانگین تعداد گل تشکیل شده به ازای هر جوانه زمستانه استفاده شد (Wall et al., 2008).

به‌علاوه اثر تأمین مقادیر مختلف نیاز سرمایی بر تاریخ وقوع مراحل مختلف فنولوژی جوانه شامل شکفتن جوانه‌ها، ظهور شاخساره و ظهور جوانه گل روی شاخه‌های سال جاری ثبت شد. در ادامه مقدار تجمع گرمایی لازم برای وقوع هر یک از مراحل فنولوژی ذکر شده با توجه به مقدار سرمای دریافتی محاسبه شد. تعیین نیاز گرمایی قلمه‌ها از آغاز دوره تجمع گرمایی تا زمان شکفتن ۵۰ تا ۷۰ درصد از جوانه‌های رویشی، ظهور ۵۰ تا ۷۰ درصد شاخساره و جوانه‌های گل با استفاده از دمای اتاقک، به صورت درجه ساعت رشد انجام شد.

در نهایت برهمکنش بین تجمع سرمایی و گرمایی بر گل‌دهی مورد بررسی قرار گرفت. برای محاسبه ساعت سرما، بخش سرما و درجه ساعت رشد از بسته کتابخانه‌ای ChillR در نسخه ۴.۰.۳ نرم افزار R استفاده شد. داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS 9.1 واکاوی شدند. مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون توکی بررسی شد و سطح معناداری آن‌ها با استفاده از نرم افزار SAS 9.1 تعیین شد. همچنین ارتباط بین تجمع گرمایی و سرمایی با استفاده از خط رگرسیون ارزیابی شد.

تعیین اثر دمای بالای دوره تجمع گرمایی بر شکوفایی جوانه‌ها و گل‌دهی

در آزمایش دوم اثر دمای بالا در دوره تجمع گرمایی بر رفتار جوانه‌ها بررسی شد. به این منظور ۳۵۰ قلمه همانند آزمایش اول ابتدا استریل شدند و بعد از دریافت حدود ۱۲۰۰ ساعت سرما به اتاقک رشد با میانگین دمای 1 ± 21 درجه سلسیوس منتقل شدند. شرایط نگهداری قلمه‌ها در اتاقک رشد مانند آزمایش اول بود. گروه اول قلمه‌ها به تعداد ۱۵۰ قلمه بعد از رسیدن به مرحله تورم در معرض دمای بالای غیرمعمول با میانگین 1 ± 28 درجه سلسیوس به مدت ۱، ۲ و ۳ روز قرار گرفتند (۵۰ قلمه برای هر تیمار). قلمه‌های تیمار شده دوباره به دما با میانگین ۲۱ درجه سلسیوس برگردانده شدند و تا زمان گل‌دهی در اتاقک رشد نگهداری شدند. گروه دوم قلمه‌ها (۱۵۰ قلمه) پس از رسیدن جوانه‌ها به مرحله پنبه‌زنی به مدت ۱، ۲ و ۳ روز در معرض دمای بالا با میانگین 1 ± 28 درجه سلسیوس قرار گرفتند (۵۰ قلمه برای هر تیمار). قلمه‌های تیمار شده به اتاقک رشد بازگردانده

Shoot Visible -۴

Bud Break-۳

Woolly Bud -۲

Bud Swell -۱

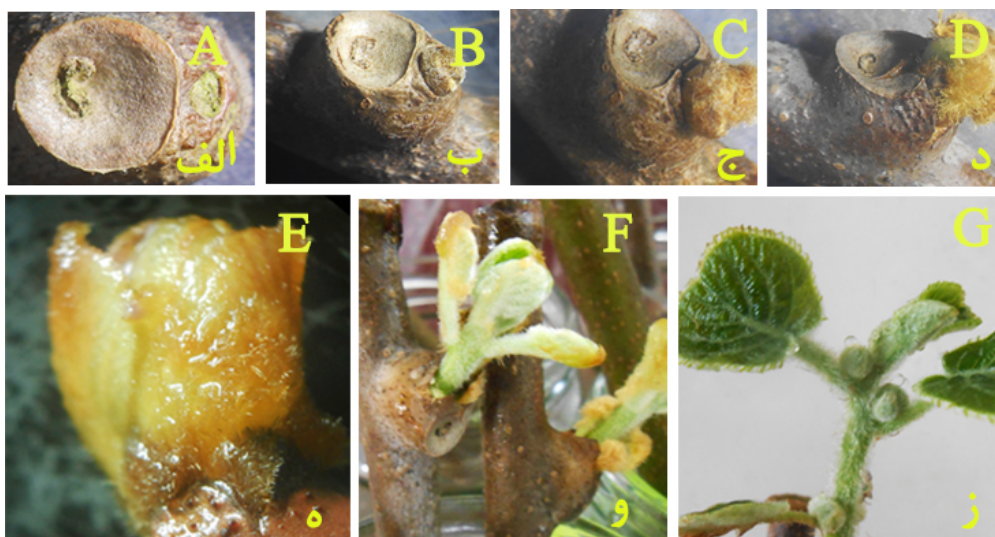
شدند و تا زمان گل‌دهی در اتاقک رشد نگهداری شدند. ۵۰ قلمه شاهد از آغاز دوره تجمع گرمایی تا زمان گل‌دهی در اتاقک رشد با میانگین دمای 21 ± 1 درجه سلسیوس نگهداری شدند.

خصوصیاتی مانند مدت زمان لازم برای شکفتن ۵۰ تا ۷۰ درصد شکفتن جوانه‌ها، ظهور شاخساره و ظهور جوانه گل در قلمه‌های شاهد و قلمه‌های تحت تیمار گرما بررسی شد. همچنین درصد جوانه‌های گل سقط شده در حالت شاهد و تحت دمای بالا در دو مرحله تورم و پنبه زنی جوانه ثبت شد و رشد طولی شاخساره (cm) و مساحت برگ (cm^2) در تیمارهای تحت دمای بالا و شاهد اندازه‌گیری شد. مساحت برگ از فرمول $[0.28 - (طول \times عرض) \times 0.82]$ محاسبه شد (Gyves *et al.*, 2007). داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS 9.1 تجزیه و تحلیل شدند. مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون توکی بررسی شد و سطح معناداری آن‌ها با استفاده از نرم افزار SAS 9.1 تعیین شد.

نتایج و بحث

مراحل فنولوژی جوانه‌های کیوی فروت

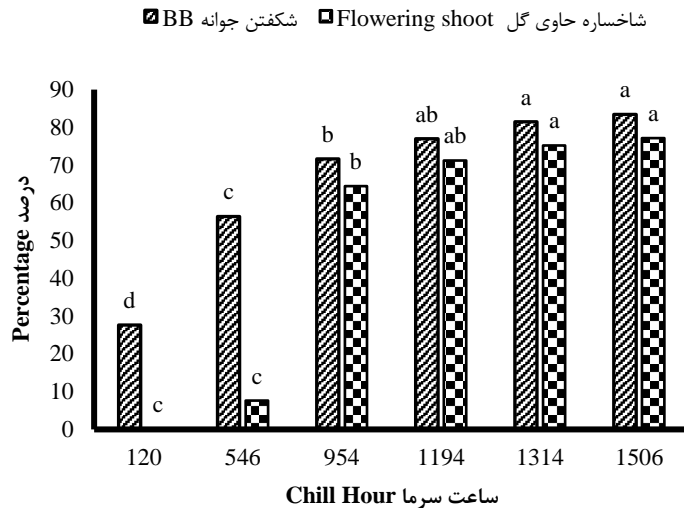
در این پژوهش ابتدا مراحل فنولوژیکی جوانه‌های کیوی فروت به صورت زیر تعیین گردید. در مرحله خواب، منفذ جوانه‌ها به طور کامل بسته است (شکل ۱-الف). اولین نشانه انتقال جوانه از فاز رکود فیزیولوژیکی به رکود اکولوژیکی شروع تورم جوانه است (شکل ۱-ب). مراحل دیگر فنولوژی جوانه شامل پنبه‌زنی (شکل ۱-ج)، آغاز شکفتن (شکل ۱-د)، باز شدن برگ (شکل ۱-ه)، ظهور شاخساره (شکل ۱-و)، رشد شاخساره و ظهور جوانه گل (شکل ۱-ز) شناسایی شد.



شکل ۱- مراحل فنولوژی جوانه‌ها: (الف) رکود، (ب) تورم جوانه، (ج) پنبه‌زنی جوانه، (د) شکفتن جوانه، (ه) باز شدن برگ، (و) ظهور شاخساره، (ز) ظهور جوانه گل روی شاخساره.

Fig. 1. Different stages of bud phenology: (A) dormant, (B) bud swell, (C) woolly bud, (D) bud break, (E) leaf open, (F) shoot visible (Sh. v), (G) emerging flower bud on the shoot.

تأمین کامل نیاز سرمایی برای از سرگیری رشد در جوانه‌های در حال خفتگی ضروری است. بعد از تأمین نیاز سرمایی، جوانه‌ها برای آغاز فعالیت رشدی خود نیاز به دمای بهینه دارند که با وجود نور و رطوبت مناسب، تقسیم و رشد سلول‌های جوانه انجام شده و جوانه‌ها وارد مرحله شکفتن و گل‌دهی می‌شوند. در پژوهش‌های قبلی رشد جوانه‌های کیوی در مقیاس بی بی سی اچ به مراحل مختلف رکود، تورم جوانه، تورم پیشرفته جوانه، شروع شکفتن جوانه و شکفتن پیشرفته جوانه تقسیم بندی شدند (Salinero *et al.*, 2009). دما یک عامل مهم محیطی است که بر پاسخ‌های گل‌دهی اثر دارد. دمای بهینه بر حسب نوع گونه متفاوت است. در کیوی فروت دمای بهینه برای دریافت پاسخ‌های گل‌دهی حدود ۲۵ درجه سلسیوس گزارش شده است (Wall *et al.*, 2008). دما در زمان وقوع هر یک از مراحل فنولوژی مانند شکفتن جوانه و گل‌دهی اثر گذار می‌باشد.

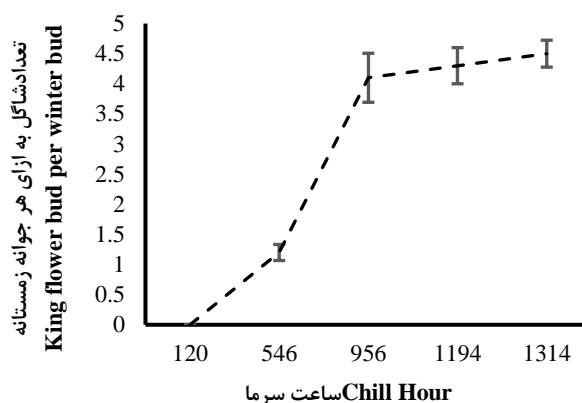


شکل ۲- اثر تعداد ساعت سرمای دریافتی بر درصد شکفتن جوانه‌ها و ظهور جوانه‌های گل در قلمه‌های کیوی فروت رقم هایوارد.
 Fig. 2. Effect of received chilling hours on the percentage of breaking bud and emerging flower buds in Hayward[®] kiwifruit.

اثر مقادیر مختلف تجمع سرمایی بر شکوفایی جوانه‌ها و گل‌دهی

در این پژوهش اثر سرمای دریافت شده بر شکوفایی جوانه‌ها و گل‌دهی که به‌عنوان دو مرحله مهم در فنولوژی کیوی فروت مطرح هستند مورد بررسی قرار گرفت. شکفتن جوانه مرحله‌ای بود که برگ‌های تازه‌های سبز زیر فلس‌های جوانه مشاهده شد و طول جوانه‌ها حدود ۱۰ میلی‌متر بود (Wall *et al.*, 2008). نتایج نشان داد بین ساعت سرمای دریافتی و درصد شکفتن جوانه همبستگی بالا و معنادار ($r=0.99$) وجود دارد (شکل ۲). در قلمه‌های هایوارد، که ۹۵۴ ساعت سرما دریافت کردند، شکفتن ۷۱ درصد از جوانه‌ها پس از ۲۱ روز تجمع گرمایی اتفاق افتاد (شکل ۲). در قلمه‌ها با دریافت ۵۴۶ ساعت سرما میزان شکفتن جوانه‌ها پس از ۳۰ روز به ۵۶ درصد رسید. در اینحالت تنها ۷ درصد از جوانه‌های شکفته شده حاوی گل بودند و در همان ۷ درصد تنها یک گل به ازای هر جوانه شکفته شده تشکیل شد (شکل ۲ و ۳). در قلمه‌ها با دریافت ۱۲۰ ساعت سرما افزایش طولانی مدت دوره سرما درصد جوانه‌های رویشی را افزایش داد ولی نگهداری طولانی‌تر قلمه‌ها در اتاقک رشد اثری بر تشکیل گل نداشت و هیچ‌یک از قلمه‌ها بارده نبودند (شکل ۲ و ۳). در کیوی فروت تأمین نیاز سرمایی به مقدار کافی، درصد شکفتن جوانه و تعداد گل‌ها را در هر گره افزایش می‌دهد، در صورتی‌که تأمین نشدن نیاز سرمایی در دوره رکود منجر به عدم تمایز بخش‌های مختلف گل می‌شود و آغازهای گل تمایز نیافته سقط می‌شوند یا عملکردشان متوقف می‌شود (Zhao *et al.*, 2017).

برای تعیین سرمای لازم در گل‌دهی از بالاترین میانگین تعداد گل تشکیل شده به ازای هر جوانه زمستانه استفاده شد (شکل ۳). در قلمه‌ها با دریافت حدود ۹۵۴ ساعت سرما میانگین تعداد گل به ازای هر جوانه زمستانه اختلاف آماری معناداری نسبت به قلمه‌ها با دریافت ساعات سرمای کمتر داشت (شکل ۲ و ۳). با افزایش ساعت سرما بر میانگین تعداد گل تشکیل شده افزوده شد ولی اختلاف معنادار نبود (شکل ۲ و ۳). پیشنهاد شده برای افزایش عملکرد کیوی فروت رقم هایوارد بهتر است کشت این رقم در مکان‌هایی از شمال کشور گسترش یابد که حداقل ۱۴۰۰ ساعت سرما تأمین شود (Gheshlaghi *et al.*, 2018). البته این تعداد ساعت در شرایط شمال ایران و با توجه وضعیت اقلیمی خاص شمال ایران برآورد شده و ممکن است در موطن اصلی با توجه به شرایطی مانند زمان خزان و یا تغییرات دمایی متفاوت باشد.



شکل ۳- اثر سرمای دریافتی بر تعداد گل تشکیل شده به ازای هر جوانه زمستانه در کیوی فروت رقم هایوارد.

Fig. 3. Effect of received chilling hours on the number of flower bud per winter bud in "Hayward" kiwifruit.

در پژوهش‌هایی با استفاده از قلمه‌های تک گره، افزایش تجمع سرمایی درصد شکوفایی جوانه‌ها را به‌طور معناداری افزایش داد. سرمای زمستانه منجر به یکنواختی شکوفایی جوانه‌ها می‌شود و تعداد گل‌های نمو یافته را افزایش می‌دهد (Sibley *et al.*, 2005).

تعداد ساعات سرمای دریافتی علاوه بر درصد در زمان شکفتن جوانه هم اثر می‌گذارد. سرمای لازم برای شکفتن جوانه‌ها از طریق پیش‌رس کردن قلمه‌ها در اتاقک رشد تعیین شد که طی آن ۵۰ درصد جوانه‌ها پس از ۲۵ روز دوره گرما شکفته شدند (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018). با توجه به نتایج (شکل ۲ و ۴)، سرمای لازم برای شکفتن ۵۰ تا ۷۰ درصد جوانه‌های رویشی بعد از ۲۵ روز گرمادهی با استفاده از داده‌های استخراج شده از منحنی به‌دست آمده روش رگرسیون ۷۲۵ ساعت برآورد شد. درباره نیاز سرمایی کیوی فروت رقم هایوارد گزارش‌های متفاوتی وجود دارد که بنظر می‌رسد این تفاوت به‌دلیل تغییرات فیزیولوژی درخت، تغییرات دمایی، مکان آزمایش، بارندگی و روش‌های اندازه‌گیری متفاوت باشد (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018). نیاز سرمایی برای شکفتن جوانه‌های رویشی کیوی فروت رقم هایوارد ۶۹۲ ساعت دمای ۴ درجه سلسیوس (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018) و ۷۰۰-۹۵۰ ساعت دمای صفر تا ۷ درجه سلسیوس (Wall *et al.*, 2008) گزارش شد. همچنین نیاز سرمایی لازم برای حداکثر گلدهی ۹۶۶ ساعت دمای ۴ درجه سلسیوس (Abedi Gheshlaghi *et al.*, 2018) و ۹۵۰-۱۱۵۰ ساعت دمای صفر تا ۷ درجه سلسیوس (Wall *et al.*, 2008) گزارش شده است.

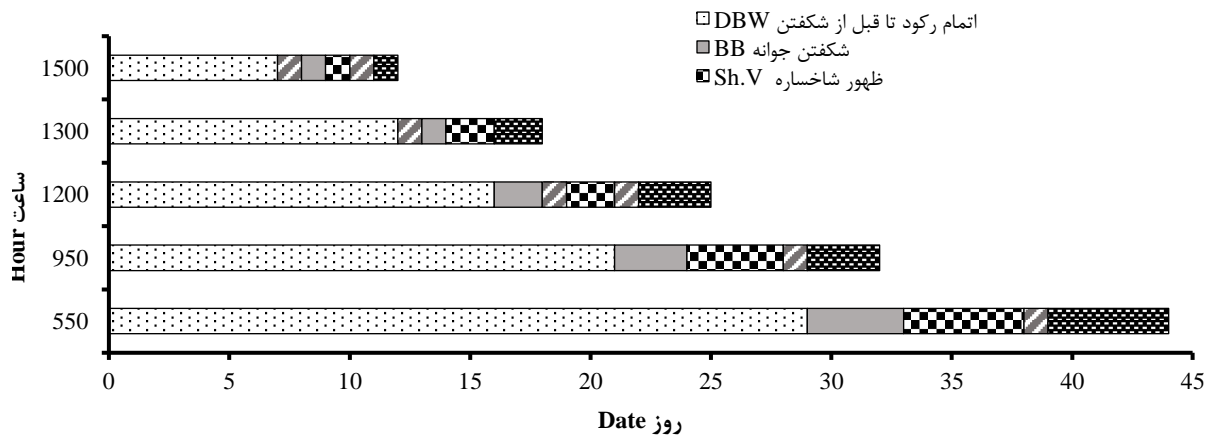
عدم تأمین نیاز سرمایی در کیوی فروت موجب الگوی غیرطبیعی در شکفتن جوانه‌ها و نمو آن‌ها می‌شود (Wall *et al.*, 2008). از طرفی برای اثر گذاری تجمع گرمایی، حداقل نیاز سرمایی جوانه‌ها باید تأمین شود (Guo *et al.*, 2014). در گزارش‌های قبلی با استفاده از تغییرات میزان کربوهیدرات‌ها در طول خواب جوانه‌ها مشخص شد که برای شکوفایی جوانه‌ها، باید حداقل نیاز سرمایی قبل از تجمع گرمایی برآورده شود. در جوانه‌های هلو که به اندازه کافی در دوره رکود سرما دریافت نکردند، ورود کربوهیدرات به جوانه‌ها دچار اختلال می‌شود و شکفتن جوانه رخ نمی‌دهد (Richardson *et al.*, 2010). عدم تأمین نیاز سرمایی موجب کاهش کیفیت گل‌ها، افزایش ریزش و سقط گل‌ها، طولانی شدن دوره شکوفایی و در نتیجه کاهش کیفیت میوه می‌شود.

اثر تجمع سرمایی بر زمان وقوع هر یک از مراحل فنولوژی جوانه‌ها

همانطور که گفته شد تعداد ساعات سرمای دریافتی علاوه بر درصد شکفتن جوانه‌ها، در سرعت شکفتن آن‌ها و تاریخ گل‌دهی هم مؤثر است. با تداوم مدت زمان سرمای دریافتی در طی دوره رکود، مراحل مختلف فنولوژی جوانه از جمله شکفتن جوانه‌ها، ظهور شاخساره و ظهور جوانه گل‌ها تسریع شد (شکل ۴). قلمه‌ها با دریافت ۵۴۶ ساعت سرما پس از ۳۰ روز تجمع گرمایی شکفته شدند. همچنین مرحله ظهور جوانه گل‌ها در این قلمه‌ها در روز ۳۸ از آغاز دوره گرمایی اتفاق افتاد. قلمه‌هایی که در دوره رکود حدود ۱۲۰۰ ساعت سرما دریافت کردند، برای شکفته شدن جوانه‌ها، ظهور شاخساره و ظهور جوانه گل به‌ترتیب به ۱۶، ۱۹ و ۲۱ روز دمای گرم نیاز داشتند (شکل ۴).

تأمین نیاز سرمایی اثر مهمی بر زمان گل‌دهی دارد، به طوری که حتی پس از مدت سرمایی که شکفتن حداکثری جوانه‌ها در شرایط بهینه رخ می‌دهد، افزایش سرمادهی و تداوم سرما موجب کوتاه شدن مراحل فنولوژی جوانه و تسریع در گل‌دهی می‌شود. نتایج نشان داد قلمه‌هایی که ۱۳۱۴ ساعت سرما دریافت کردند ۱۴ روز بعد از آغاز دوره گرما وارد مرحله رشد و تمایز جوانه شدند (شکل ۴). با تداوم و افزایش سرمای دریافتی در فصل رکود میزان تجمع گرمایی برای وقوع هر یک از مراحل فنولوژیکی جوانه‌های کیوی کاهش یافت.

زمان گل‌دهی به شدت به مقدار تجمع سرمای دریافتی در حین رکود فیزیولوژیکی بستگی دارد، که این مقدار با میانگین دمای روزانه و تعداد روزهای سرد که بر اساس نوع گونه متفاوت است، تعیین می‌شود (Melke., 2015). مطالعات قبلی نشان داد که در رقم هایوارد زمان شکوفایی جوانه‌ها با افزایش دوره سرمادهی تسریع می‌شود (Abedi Gheshlaghi et al., 2018). تأمین نیاز سرمایی اثر مهمی بر درصد شکوفایی جوانه‌ها و تاریخ گل‌دهی دارد. همانطور که گفته شد قلمه‌هایی که تعداد ساعت سرمای بیشتری دریافت کرده بودند به تعداد روزهای گرم کمتری برای شکوفایی جوانه‌ها و گل‌دهی نیاز داشتند.



شکل ۴- اثر تعداد ساعت تجمع سرمایی بر وقوع مراحل مختلف فنولوژی جوانه‌ها کیوی رقم هایوارد. آغاز رکود اکولوژیکی تا شکوفایی جوانه (DBW)، شکوفایی جوانه (BB)، ظهور شاخساره (Sh.v) و ظهور جوانه گل (FB). هاشور تداخل زمانی را نشان می‌دهد. نوارهای طوسی همپوشانی بین مراحل را نشان می‌دهند.

Fig. 4. Effect of chilling hours received on the date of different stages of bud phenology. The date from the start of heat accumulation until bud break (BB), emerging shoot (Sh. v), emerging flower bud (FB). Gray bars are overlapped regions between stages.

برهمکنش تجمع سرمایی و تجمع گرمایی بر مراحل فنولوژی جوانه‌ها

مرحله شکوفایی جوانه‌ها و ظهور جوانه‌های گل را به‌عنوان دو مرحله مهم فنولوژیکی برای بررسی اثرات تجمع سرمایی و گرمایی در نظر می‌گیرند. به‌طور کلی، زمان وقوع هر یک از مراحل فنولوژی جوانه در دوره اکودورمانسی به تعادل بین میزان تجمع سرمای دریافتی و تجمع گرمایی بستگی دارد. تأمین نیاز سرمایی قلمه‌ها به مدت ۹۵۴ ساعت معادل ۶۰ بخش سرما است که همراه با تجمع گرمایی GDH ۱۰۵۴۳ پتانسل حداکثری را برای شکفتن جوانه در کیوی فروت رقم هایوارد ایجاد کرد (جدول ۱). تأمین نیاز سرمایی قلمه‌ها به مدت ۱۱۹۴ ساعت معادل ۶۷ بخش سرما است که همراه با تجمع گرمایی GDH ۸۲۵۱ پتانسیل حداکثری را برای شکفتن جوانه در کیوی فروت رقم هایوارد ایجاد کرد (جدول ۱). با افزایش تجمع سرمایی، نیاز گرمایی جوانه‌ها کاهش می‌یابد (Guo et al., 2014). تأمین نیاز سرمایی قلمه‌ها به مدت ۱۳۱۴ ساعت همراه با تأمین نیاز گرمایی GDH ۵۹۵۹ پتانسیل حداکثری را برای شکفتن جوانه‌ها فراهم کرد (جدول ۱). بنابراین، با افزایش طول دوره سرما در زمان رکود، گرمای مورد

نیاز برای مراحل مختلف فنولوژی جوانه کاهش می‌یابد. بالعکس با کاهش میزان سرمای دریافتی در دوره رکود نیاز گرمایی افزایش می‌یابد. درحقیقت، برهمکنش بین نیاز سرمایی و تجمع گرمایی، تاریخ شکفتن جوانه و گل‌دهی را در کیوی رقم هایوارد تعیین می‌کند (Richardson *et al.*, 2010). در قلمه‌هایی که ۹۵۴ ساعت معادل ۶۰ بخش سرما دریافت کردند، نیاز گرمایی برای ظهور جوانه‌های گل ۱۴۲۱۰ GDH بود (جدول ۱). نیاز گرمایی برای شکفتن نخستین جوانه‌های کیوی رقم هایوارد ۱۳۰۰۰ ساعت در دمای بالای ۴/۴ درجه سلسیوس گزارش شد (Wall *et al.*, 2008). در پژوهشی، Harrington و همکاران (۲۰۱۰) گزارش دادند تجمع گرمای بیشتر می‌تواند سرمای ناکافی را جبران کند (Guo *et al.*, 2014). نتایج ما نشان داد که درصدی از کمبود نیاز سرمایی می‌تواند با تأمین گرمای اضافه، یعنی قرار گرفتن قلمه‌ها در دوره‌های طولانی‌تر دمای گرم، تأمین شود. به‌طوری‌که در قلمه‌هایی که ۵۴۶ ساعت سرما دریافت کردند، با تداوم گرمادهی بمدت ۳۰ روز ۵۶ درصد از جوانه‌ها شکفته شدند. البته در این شرایط که گرمادهی به مقدار ۱۸۷۹۴ GDH انجام شد تنها ۷ درصد از شاخساره‌ها حاوی گل بودند و تداوم تجمع گرمایی منجر به گل‌دهی بیشتر نشد (شکل ۲ و جدول ۱). همچنین در قلمه‌هایی که ۱۲۰ ساعت سرما دریافت کردند تداوم تجمع گرمایی هیچ اثری در تشکیل جوانه گل نداشت و در هیچ یک از قلمه‌ها جوانه گل تشکیل نشد. بنابراین در قلمه‌هایی که تعداد ساعت سرمای دریافتی حداقل بود، حتی با تداوم گرمادهی گل‌دهی بهینه انجام نشد. تغییرات کربوهیدرات جوانه‌ها در طی رکود نشان می‌دهد قبل از تجمع گرمایی باید حداقلی از سرما تأمین شود تا جوانه را قادر به گل‌دهی کند. مطالعات ژنتیکی دوره رکود نشان می‌دهد که قبل از اینکه تجمع گرما بتواند ژن‌های DAM را برای گل‌دهی القاء کند، باید حداقل سرما دریافت شده باشد (Leida *et al.*, 2012).

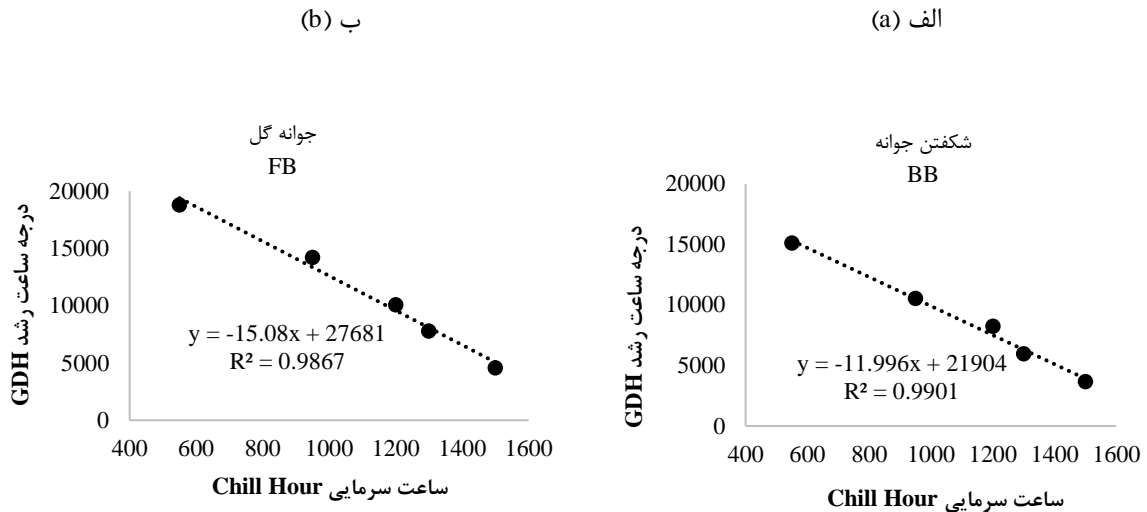
جدول ۱- برهمکنش تجمع سرمایی و گرمایی بر شکوفایی جوانه و ظهور جوانه گل در کیوی رقم هایوارد با استفاده از مدل دینامیک (CP) و مدل درجه ساعت رشد (GDH).

Table 1. The interaction of chill and heat requirements on breaking bud and emerging flower bud in kiwifruit cultivar Hayward using dynamic model (CP) and growth degree model (GDH).

بخش سرما	ساعت سرما	درجه ساعت رشد	درجه ساعت رشد	درجه ساعت رشد
Chill Portion	Chilling Hours	(شکفتن جوانه) GDH (BB)	(ظهور شاخساره) GDH (Sh.v)	(جوانه گل) GDH (FB)
47	546	15127	16502	18794
60	954	10543	11914.4	14210
67	1194	8251.2	9168	10084
70	1314	5959.2	6876	7792.8
76	1506	3667	4125.6	4584

گیاهان برای گذر از مرحله خواب فیزیولوژیکی به یک تجمع سرمایی ویژه و برای شروع شکفتن جوانه به تجمع گرمایی ویژه نیاز دارند. همانطور که گفته شد در این پژوهش، نیاز سرمایی جوانه‌های کیوی فروت رقم هایوارد بر اساس مدل دینامیک محاسبه شد. مدل دینامیک تقریباً همیشه به‌عنوان قوی‌ترین مدل به دلیل ساختار نظری دقیق و همچنین توانایی آن در توضیح مشاهدات فنولوژیکی، اغلب به‌عنوان مدل مطلوب در نظر گرفته می‌شود. خواب فیزیولوژیکی توسط عوامل درونی جوانه کنترل می‌شود و گیاهان برای رهایی از خواب درونی زمستانه نیاز به تأمین سرمای کافی در دوره رکود دارند. خواب اکولوژیکی به دمای پس از برآورده شدن نیاز سرمایی بستگی دارد و گیاهان برای آغاز شکفتن جوانه و رشد نیاز به تجمع گرمایی کافی دارند (Yang *et al.*, 2020). با وجود اینکه بنظر می‌رسد این دو مرحله مستقل از هم هستند، اما مدارکی مبنی بر ارتباط بین تجمع نیاز سرمایی و گرمایی و برهمکنش بین آن‌ها برای رسیدن به شکفتن جوانه وجود دارد (Guo *et al.*, 2014).

زمان گل‌دهی تحت کنترل هر دو عامل تجمع سرمای زمستان و تجمع گرما در فصل بهار قرار دارد. نتایج همبستگی صفات نشان داد که با طولانی شدن دوره سرمای دریافتی، نیاز گرمایی کاهش یافت و بالعکس نیاز گرمایی با کاهش مقدار سرمای دریافتی افزایش یافت (شکل ۵). بنابراین بین ساعت دریافت سرما و درجه ساعت رشد رابطه معکوس وجود دارد. ارتباط منطقی بین نیاز سرمایی و تجمع گرمایی با یک رگرسیون خطی به‌دست آمد (شکل ۵) که نشان می‌دهد بین نیاز سرمایی و تجمع گرمایی همبستگی معنادار، منفی و بسیار بالا وجود دارد.



شکل ۵- رگرسیون خطی بین نیاز سرمایی و تجمع گرمایی. (الف) شکفتن جوانه رویشی، (ب) ظهور جوانه گل در کیوی فروت رقم هایوارد.
 Fig. 5. Linear regression between chilling requirement and heat accumulation of (a) breaking vegetative bud, (b) emerging flower bud in Kiwifruit "Hayward" cultivar.

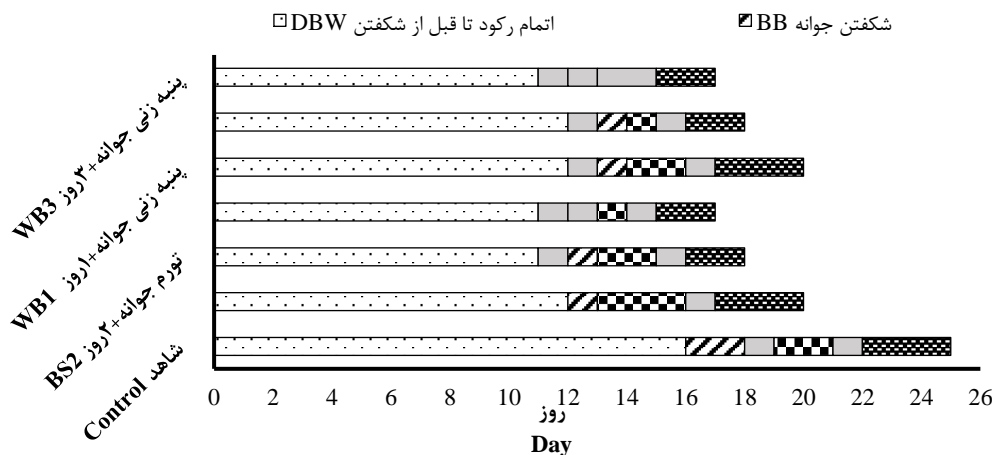
اثر افزایش دما در مراحل رشد جوانه‌ها

مدت زمان شکفتن ۵۰ تا ۷۰ درصد از جوانه‌های شاهد با میانگین دمای ۲۱ درجه سلسیوس در روزهای ۱۶ تا ۱۸ از آغاز دوره گرما ثابت شد (شکل ۶). در حالی که در قلمه‌هایی که به مدت ۱ روز در مرحله شروع تورم جوانه تحت تیمار دمای بالا (میانگین ۲۸ درجه سلسیوس) قرار گرفتند، شکفتن جوانه‌ها در روز دوازدهم از آغاز تجمع گرمایی ثابت شد. بنابراین، دمای بالا در مراحل اولیه رشد، آغاز شکوفایی جوانه‌ها و به دنبال آن سایر مراحل فنولوژی جوانه‌ها را نسبت به شاهد تسریع کرد. همچنین تداوم دمای بالا، تعداد روزهای منتهی به گل‌دهی را کاهش داد. به طوری که در قلمه‌هایی که به مدت ۲ روز در مرحله شروع تورم در معرض دمای بالا قرار گرفتند، شکفتن جوانه‌ها، ۱۱ روز پس از آغاز تجمع گرمایی اتفاق افتاد و ظهور جوانه‌های گل در روز شانزدهم از آغاز دوره تجمع گرمایی ثابت شد. در قلمه‌هایی که به مدت ۳ روز در مرحله شروع تورم جوانه در معرض دمای بالا قرار گرفتند، جوانه‌های شکفته شده به سرعت رشد می‌کنند و ظهور شاخساره بلافاصله بعد از شکفتن جوانه رخ می‌دهد. بر اساس نتایج به دست آمده مراحل فنولوژی جوانه از جمله شکفتن جوانه، رشد شاخساره و ظهور جوانه گل در قلمه‌هایی که در معرض تیمار دمای بالا قرار گرفتند نسبت به قلمه‌های شاهد تسریع شد (شکل ۶).

نتایج نشان می‌دهد، در صورتی که نیاز سرمایی به طور کامل تأمین شود، مدت زمان تجمع گرمایی نقش مهمی در تاریخ شکفتن جوانه‌ها و گل‌دهی دارد. در انگور دمای بالای قبل از شکفتن جوانه‌ها باعث پیشرفت مراحل رشد فنولوژیکی جوانه، تسریع رشد ساقه و تحریک رشد جوانه‌های محوری در طول فصل رشد می‌شود، در حالی که دمای پایین اثر معکوس ایجاد می‌کند. در اغلب درختان میوه، دمای بالا تعداد روزهای مورد نیاز برای گل‌دهی را کاهش و دمای پایین، تعداد روزهای مورد نیاز برای گل‌دهی را افزایش می‌دهد (Keller and Tarara., 2010). دما مهم‌ترین عامل محیطی است که فنولوژی گیاه را کنترل می‌کند (Delpierre *et al.*, 2016). مطالعات قبلی نشان داد که مراحل مختلف فنولوژی جوانه مانند شکفتن جوانه، باز شدن برگ، ظهور جوانه و گل‌دهی با تغییرات دما تغییر می‌کند (Allstadt *et al.*, 2015).

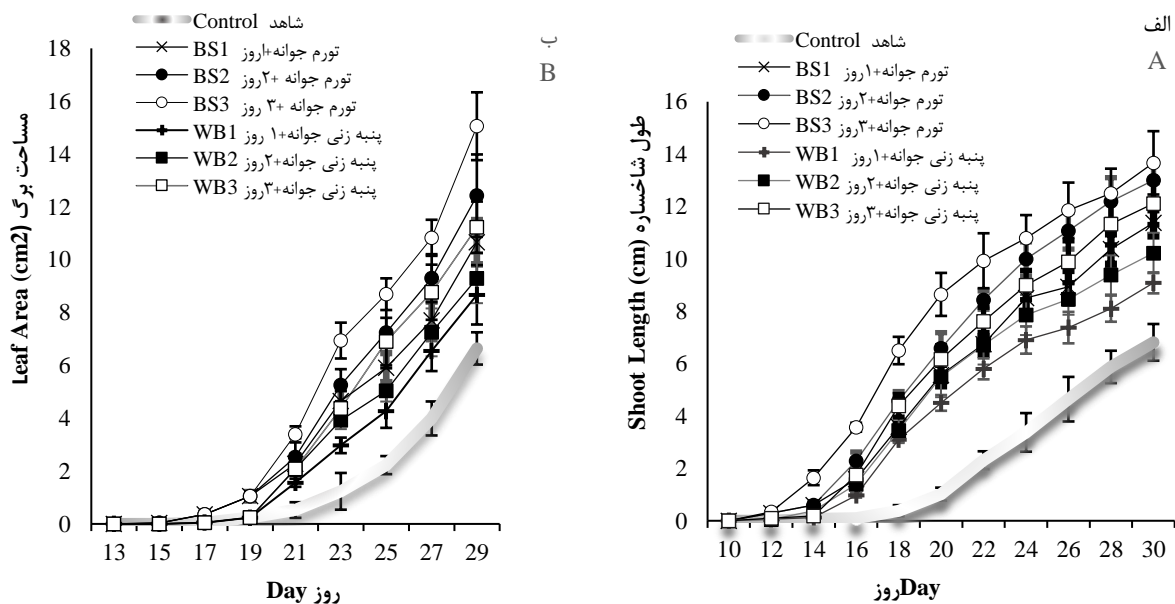
نتایج نشان داد رشد طولی شاخساره و مساحت سطح برگ با افزایش دما افزایش می‌یابد (شکل ۷). تیمارها با تداوم و افزایش تعداد روزهای گرم، رشد رویشی بیشتری نسبت به شاهد داشتند. رشد رویشی در جوانه‌هایی که به مدت ۳ روز در مرحله تورم جوانه در معرض دمای بالا قرار گرفتند، بیش از رشد رویشی در جوانه‌های شاهد و جوانه‌هایی که به مدت ۱ و ۲ روز در معرض دمای بالا بودند، ثابت شد (شکل ۷). جوانه‌هایی که در مرحله تورم در معرض دمای بالا قرار گرفتند، بعد از ۱۰ تا ۱۲ روز شکفته شدند. از آنجا که مرحله تورم جوانه اولین مرحله رشدی پس از رکود است، تجمع زود هنگام دمای بالا به مدت ۳ روز در جوانه‌های

مرحله تورم منجر به حرکت رشدی سریع‌تر ساقه و برگ در این تیمار نسبت به بقیه جوانه‌های تیمار شده و جوانه شاهد شد (شکل ۷).



شکل ۶- زمان بندی مراحل مختلف فنولوژی از آغاز دوره تجمع گرما در قلمه‌های شاهد (میانگین دمای ۲۱ درجه سلسیوس) و قلمه‌هایی که در مراحل تورم و پنبه‌زنی جوانه به مدت ۱ تا ۳ روز در معرض دمای بالا (میانگین دمای ۲۸ درجه سلسیوس) قرار گرفتند. اعداد ۱ تا ۳ نشان دهنده تعداد روزها هستند. نوارهای طوسی همپوشانی بین مراحل را نشان می‌دهند.

Fig. 6. Timing of different phenological stages from the beginning of the heat accumulation period in control cuttings (mean temperature 21°C) and cuttings that were exposed to high temperature (mean temperature 28°C) at the stages of bud swelling (BS) and woolly bud (WB) for 1 to 3 days. The digits of 1 to 3 show the number of heat days. Gray bars are overlapped regions between stages.

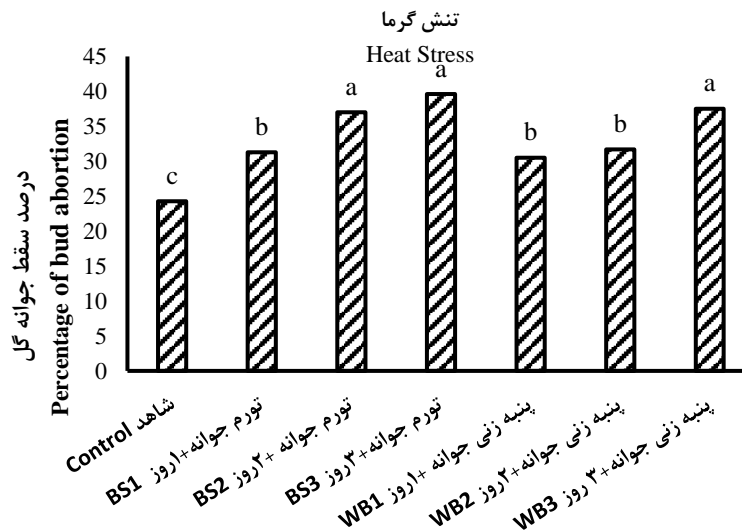


شکل ۷- اثر دمای بالا به مدت ۱ تا ۳ روز در مراحل تورم جوانه و پنبه‌زنی جوانه در مقایسه با تیمار شاهد بر رشد طولی ساقه (الف) و مساحت سطح برگ (ب). اعداد ۱ تا ۳ تعداد روزهای گرم را نشان می‌دهد.

Fig. 7. (A) Effect of high temperature for 1 to 3 days in the stages of bud swelling and woolly bud on the longitudinal growth of the stem compared to the control bud (B) and leaf surface area. The digits of 1 to 3 indicate the number of high temperature days.

همانطور که ذکر شد افزایش دمای گرم در ابتدای رشد جوانه‌ها و همزمان با آغاز تجمع گرمایی رشد رویشی را تسریع می‌کند و موجب پیشرفت مراحل فنولوژی جوانه‌ها می‌شود. در اینحالت همزمان با رشد متناوب برگ‌آغازها در نتیجه افزایش دما، نیاز به انرژی برای حمایت از جوانه‌های گل در حال رشد نیز افزایش می‌یابد. افزایش رشد رویشی منجر به کاهش تأمین کربوهیدرات مورد نیاز برای بافت‌های زایشی در حال تشکیل می‌شود. بنابراین، دمای بالا در آغاز رشد رویشی تأثیر نامطلوبی بر گل‌دهی می‌گذارد و می‌تواند منجر به ریزش جوانه‌های گل شود (شکل ۸ و ۹). همچنین افزایش تعداد روزهای گرم منجر به افزایش سقط جوانه‌های گل می‌شود (شکل ۸ و ۹).

نتایج نشان داد که پاسخ جوانه‌های گل به دمای بالای غیرفصلی کاملاً به مرحله فنولوژیکی جوانه بستگی دارد. میزان سقط جوانه‌های گل در قلمه‌های شاهد ۲۴ درصد بود. سقط جوانه‌های گل در همه جوانه‌های تیمار شده اختلاف آماری معنادار با جوانه‌های شاهد داشت (شکل ۸). دمای بالا اثرات منفی شدیدی در مراحل اولیه گل‌دهی دارد. افزایش دما رشد رویشی را تسریع می‌کند. جوانه‌های مرحله تورم که به مدت ۳ روز در معرض دمای گرم قرار گرفتند رشد رویشی بیشتری نسبت به سایر تیمارها نشان دادند (شکل ۷). بیشترین میزان سقط جوانه گل در قلمه‌هایی که در مرحله تورم به مدت ۳ روز در معرض دمای بالا قرار گرفتند مشاهده شد و کمترین سقط در جوانه‌های مرحله پنبه‌زنی مشاهده شد که به مدت ۱ روز در معرض دمای بالا قرار گرفتند که البته بیش از شاهد بود (شکل ۸).



شکل ۸- اثر دمای بالا (میانگین دمای ۲۸ درجه سلسیوس) در جوانه‌های مرحله تورم و پنبه‌زنی بر درصد جوانه‌های گل سقط شده.
 Fig. 8. The effect of high temperature (mean temperature 28°C) during the swelling (BS) and woolly bud (WB) stages on the percentage of aborted flower buds.



شکل ۹- (الف) رشد رویشی جوانه شاهد، (ب) رشد رویشی جوانه‌هایی که در مرحله تورم به مدت ۳ روز در معرض دمای بالا (میانگین دمای ۲۸ درجه سلسیوس) قرار گرفتند.

Fig. 9. (A) Vegetative growth in control buds (B) vegetative growth of buds that were exposed to high temperature (mean temperature 28°C) for 3 days in the swelling stage.

به‌طور کلی، هر عاملی که رشد را در جوانه‌های رویشی افزایش می‌دهد از رشد جوانه‌های زایشی و آغاز گل‌گیری می‌کند (Richardson and Wagga., 2014). مطالعات قبلی نشان داد که دمای بالا در ابتدای مورفونژ گل در انگور، سیب و کیوی می‌تواند منجر به سقط گل‌ها شود. رقابت شدیدی بین جوانه‌های رویشی و زایشی برای کربوهیدرات وجود دارد. در این حالت سقط گل‌ها تحت استرس گرمایی به دلیل کاهش کربوهیدرات در بافت‌های زایشی رخ می‌دهد (Richardson and Wagga., 2014).

از دیگر مشکلاتی که دماهای بالای بهاره ایجاد می‌کند این است که به دلیل شکفتن زودرس جوانه‌های بهاری، امکان سرمازدگی را افزایش می‌دهد. جوانه‌ها در مرحله رکود به سرما مقاوم هستند، ولی این مقاومت در اوایل بهار و با کامل شدن تأمین سرما کاهش می‌یابد (Vyse et al., 2019).

نتیجه گیری

نیاز سرمایی و گرمایی برای هر رقم یک صفت ژنتیکی است که زمان‌بندی مراحل مختلف فنولوژی جوانه را تحت تأثیر قرار می‌دهد. برهمکنش تجمع سرمایی و گرمایی نقش مهمی در تعیین زمان شکفتن جوانه و گل‌دهی دارد. تأمین نیاز سرمایی در واحدهای کمتر موجب کاهش گل‌دهی می‌شود که تا حدی بوسیله تجمع گرمایی قابل جبران است. این جبران سرمایی ناکافی در صورتی اتفاق می‌افتد که حداقل نیاز سرمایی که بر حسب نوع گونه متفاوت است فراهم شود. برای گل‌دهی حداکثری در کیوی رقم هایوارد پیشنهاد می‌شود بیش از ۹۵۴ ساعت معادل ۶۰ بخش سرما (cp) در دوره خفتگی دریافت شود. از طرفی گل‌دهی با افزایش میانگین دمایی در طی دوره تجمع گرمایی تسریع می‌شود. تغییرات دمایی و افزایش دما در دوره‌های مختلف، اعم از گرمایش قبل از خفتگی و عدم تأمین نیاز سرمایی و همچنین دمای بالا قبل از شکفتن جوانه منجر به تغییر در زمان بندی مراحل فنولوژی جوانه می‌شود. بنابراین با بررسی اثر دماهای سرد و گرم بر عملکرد جوانه‌ها می‌توان شیوه‌های مدیریت اصلاحی و عملیات به‌باغی مناسب را توسعه داد.

References

منابع

- Abedi Gheshlaghi, E. , Rabiee, V. A. L. I., Ghasemi, M., Razavi, F., & Moghaddam, J. F. (2018). Assessment of chilling and heat requirements in some commercial cultivars and genotypes of kiwifruit in the west of Mazandaran. *Journal of Crops Improvement*, 20(1) 85-100. DOI: 10.22059/JCI.2017.60471 (In persian)
- Abedi Gheshlaghi, E., Ghasemi, M., Fattahi Moghaddam, J., & Dadashzadeh, B. (2019). Study of Flower Induction Time in Kiwifruit *Actinidia deliciosa* cvs Hayward and Tomuri. *Iranian Journal of Horticultural Science and Technology*, 20(3), 309-320. (In Persian)
- Allstadt, A. J., Vavrus, S. J., Heglund, P. J., Pidgeon, A. M., Thogmartin, W. E., & Radeloff, V. C. (2015). Spring plant phenology and false springs in the conterminous US during the 21st century. *Environmental Research Letters*, 10(10), 1-24. DOI 10.1088/1748-9326/10/10/104008
- Campoy, J. A., Ruiz, D., Cook, N., Allderman, L., & Egea, J. (2011). High temperatures and time to budbreak in low chill apricot 'Palsteyn'. Towards a better understanding of chill and heat requirements fulfilment. *Scientia Horticulturae*, 129(4), 649-655.
- Delpierre, N., Vitasse, Y., Chuine, I., Guillemot, J., Bazot, S., Rutishauser, T., & Rathgeber, C. B. (2016). Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models. *Annals of Forest Science*, 73, 5-25.
- FAO. (2019). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Countries by Commodity.
- Fishman, S., Erez, A., & Couvillon, G. A. (1987). The temperature dependence of dormancy breaking in plants: mathematical analysis of a two-step model involving a cooperative transition. *Journal of Theoretical Biology*, 124(4), 473-483.
- Guo, L., Dai, J., Ranjitkar, S., Yu, H., Xu, J., & Luedeling, E. (2014). Chilling and heat requirements for flowering in temperate fruit trees. *International Journal of Biometeorology*, 58, 1195-1206.
- Gyves, E., Roupael, Y., Cristofori, V., & Mira, F. R. (2007). A non-destructive, simple and accurate model for estimating the individual leaf area of kiwi (*Actinidia deliciosa*). *Fruits*, 62(3), 171-176.
- Hatfield, J. L., & Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather and Climate Extremes*, 10, 4-10.
- Hemantaranjan, A., Bhanu, A. N., Singh, M. N., Yadav, D. K., Patel, P. K., Singh, R., & Katiyar, D. J. A. P. A. R. (2014). Heat stress responses and thermotolerance. *Advances in Plants and Agricultural Research*, 1(3), 1-10.
- Huang, H. (2016). *Kiwifruit: the genus Actinidia*. Academic Press.

- Keller, M., & Tarara, J. M. (2010). Warm spring temperatures induce persistent season-long changes in shoot development in grapevines. *Annals of Botany*, 106(1), 131-141.
- Leida, C., Conesa, A., Llácer, G., Badenes, M. L., & Ríos, G. (2012). Histone modifications and expression of DAM6 gene in peach are modulated during bud dormancy release in a cultivar-dependent manner. *New Phytologist*, 193(1), 67-80.
- Luedeling, E., Zhang, M., McGranahan, G., & Leslie, C. (2009). Validation of winter chill models using historic records of walnut phenology. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(11), 1854-1864.
- Melke, A. (2015). The physiology of chilling temperature requirements for dormancy release and bud-break in temperate fruit trees grown at mild winter tropical climate. *Journal of Plant Studies*, 4(2).
- Richardson, A. C., Walton, E. F., Meekings, J. S., & Boldingh, H. L. (2010). Carbohydrate changes in kiwifruit buds during the onset and release from dormancy. *Scientia Horticulturae*, 124(4), 463-468.
- Richardson, A. C., & Wagga, W. (2014). *How does carbohydrate supply limit flower development in grape and kiwifruit vines* (Doctoral dissertation, PhD, Thesis, School of Agricultural and Wine Sciences, Charles Sturt University, Australia, 339p).
- Salinero, M. C., Vela, P., & Sainz, M. J. (2009). Phenological growth stages of kiwifruit (*Actinidia deliciosa* 'Hayward'). *Scientia Horticulturae*, 121(1), 27-31.
- Sibley, J. L., Dozier Jr, W. A., Pitts, J. A., Caylor, A. W., Himelrick, D. G., & Ebel, R. C. (2005). Kiwifruit cultivars differ in response to winter chilling. *Small Fruits Review*, 4(4), 19-29.
- Vyse, K., Pagter, M., Zuther, E., & Hinch, D. K. (2019). Deacclimation after cold acclimation—a crucial, but widely neglected part of plant winter survival. *Journal of Experimental Botany*, 70(18), 4595-4604.
- Wall, C., Dozier, W., Ebel, R. C., Wilkins, B., Woods, F., & Foshee, W. (2008). Vegetative and floral chilling requirements of four new kiwi cultivars of *Actinidia chinensis* and *A. deliciosa*. *HortScience*, 43(3), 644-647.
- Yang, Y., Wu, Z., Guo, L., He, H. S., Ling, Y., Wang, L., ... & Li, M. H. (2020). Effects of winter chilling vs. spring forcing on the spring phenology of trees in a cold region and a warmer reference region. *Science of the Total Environment*, 725, 138323.
- Zhao, T., Li, D., Li, L., Han, F., Liu, X., Zhang, P., ... & Zhong, C. (2017). The differentiation of chilling requirements of kiwifruit cultivars related to ploidy variation. *HortScience*, 52(12), 1676-1679.

The Influence of Chilling and Heat Accumulation on Bud Break and Flowering in Kiwifruit (*Actinidia deliciosa* cv. Hayward)

Maryam Mirarzgar, Mahmood Ghasemnezhad*, Reza Fotouhi Ghazvini

Department of Horticultural sciences, University of Guilan, Rasht, Iran, respectively.

* Corresponding author, Email: (Ghasemnezhad@guilan.ac.ir).

Climate change has affected the rates of chilling and heat accumulation, which are vital for flowering and production in temperate fruit trees. In this study, the chilling requirement of kiwifruit was analyzed by using the dynamic (CP) and chilling hours (CH) model, and the heat requirement was analyzed by using the growing degree Hours (GDH) model. The results shown that high temperatures at bud swell or woolly bud phase led to the acceleration of the different stages of bud phenology. Also, reduction of chilling requirement delays the events of bud phenology. In addition, a linear and significant relation was observed between chilling requirement and heat accumulation. So, the flowering time of kiwifruit cultivar “Hayward” was significantly affected by the timing and interaction of received chilling and heat accumulation. In the cuttings that received 954 and 1194 chilling hours, the heat requirement for breaking vegetative buds was 10543 GDH and 8251 GDH respectively. With cold-continuing, the heat requirement for breaking buds decreased, and flowering was done in shorter periods. The obtained results showed that the amount of chill received is effective in the percentage of bud break, and the number of flower buds formed. Also, the chilling requirements for maximum bud breaking were about 725 CH, and the chilling requirements for maximum flowering were above 954 CH in Hayward cultivar.

Keyword: Bud, Chilling Requirement, Dynamic Models, Flowers Abortion.