



جمهوری اسلامی ایران

وزارت جهاد کشاورزی

زمان تحلیلات، آموزش و ترویج کشاورزی

مؤسسه تحلیلات علوم باغبانی

پژوهشگاه میوه های معتدله و سردسیری

شماره نشریه: ۹۸/۷ ف

نقش پایه و رقم در بروز کلروز آهن ناشی

از آهک در درختان میوه مناطق معتدله



نگارنده: محسن پیرمادیان

عضو هیئت علمی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی اصفهان

نشانی: کرج - ابتدای جاده ماهدشت - بعد از

شهرک نهال و بذر

کد پستی ۳۱۸۳۹۶۵۶۳۷

سندوز پستی: ۷۵۵۷۱-۳۱۵۷۸

پژوهشگاه میوه های معتدله و سردسیری

تلفن: ۰۲۶-۳۶۷۰۲۵۴۱

دورنگار ۰۲۶-۳۶۷۰۰۹۰۸

شناسنامه نشریه فنی

وزارت جهاد کشاورزی

سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی

پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری

عنوان نشریه: نقش پایه و رقم در بروز کلروز آهن ناشی از آهک در درختان میوه مناطق معتدله

نگارنده: محسن پیرمردیان

شماره نشریه: ۹۸/۷/ف

نوع اثر: نشریه فنی

نام و نام خانوادگی ویراستاران: میترا میرعبدالباقی و عبدالحمید محبی

ناشر: مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی، پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری

شمارگان (تیراژ): ۱۵ نسخه

تاریخ انتشار: ۱۳۹۸

این نشریه با شماره ۵۶۳۲۳ مورخ ۹۸/۷/۲۲ از مرکز فناوری اطلاعات و اطلاع رسانی کشاورزی به ثبت رسیده است.

مسئولیت درستی مطالب با نویسنده/ نویسندگان است.

فهرست مطالب

صفحه	عنوان
۱	۱- اهمیت آهن به عنوان یک عنصر غذایی
۱	۱-۱- مقدمه
۲	۱-۲- تغذیه آهن و میزان نیاز درختان میوه به آهن
۳	۱-۳- برآورد اقتصادی خسارت ناشی از کمبود آهن در گیاهان
۴	۱-۴- اهمیت و نقش آهن در درختان میوه
۵	۱-۵- وضعیت آهن در خاک و مشکل جذب آن توسط گیاه
۸	۲- عوامل موثر در ایجاد کلروز آهن در درختان میوه
۸	۲-۱- عوامل مرتبط با خاک
۸	۲-۱-۱- مقادیر آهنک
۹	۲-۱-۲- مقادیر بیکربنات
۹	۲-۱-۳- مواد آلی
۹	۲-۲- اثر متقابل عناصر غذایی
۱۰	۲-۳- عوامل اقلیمی
۱۰	۲-۳-۱- درجه حرارت
۱۱	۲-۳-۲- رطوبت خاک
۱۱	۲-۴- عامل گیاهی
۱۲	۲-۵- علائم کلروز آهن در درختان میوه
۱۵	۳- نقش عامل گیاهی و سازوکارهای سازشی آنها در پاسخ به تنش آهن
۱۶	۳-۱- واکنش های مرفولوژیک و فیزیولوژیک گیاهان در برابر تنش آهن
۱۶	۳-۱-۱- تغییرات مرفولوژیک ریشه در اثر کمبود آهن

۱۷	۳-۱-۲- واکنش های فیزیولوژیک
۱۷	۳-۱-۲-۱- افزایش فعالیت آنزیم فریک کلیلت ردوکتاز (FCR) ریشه
۱۹	۳-۱-۲-۲- تراوش پروتون ریشه
۲۱	۳-۱-۲-۳- تولید آنزیم های دفاعی در برابر تنشهای اکسایشی
۲۱	۳-۱-۲-۴- آزاد شدن ترکیبات عالی با وزن مولکولی کم
۲۳	۴- نقش ارقام و پایه ها در مواجهه با تنش آهن در درختان میوه
۲۵	۴-۱- زمان حداکثر جذب آهن در درختان میوه
۲۶	۴-۲- دخالت اکسین در تنظیم سیگنال دریافت کننده تنش آهن
۲۷	۴-۳- تحقیقات انجام شده در زمینه واکنش پایه و رقم به کلروز آهن در درختان میوه در ایران
۲۹	۵- نتیجه گیری
۳۱	۶- منابع مورد استفاده

۱- اهمیت آهن به عنوان یک عنصر غذایی

۱-۱- مقدمه

درختان میوه مانند سایر گیاهان جهت رشد و نمو و باردهی خود نیاز به تعدادی عنصر غذایی ضروری دارند که بدون وجود هریک از آنها بدون شک رشد و نمو گیاه دچار اختلال می شود. از بین این عناصر غذایی ضروری کربن، اکسیژن و هیدروژن از آب و هوا تامین می شود. سایر عناصر ضروری برحسب میزان نیاز گیاه به آنها، به دو گروه پر مصرف و کم مصرف تقسیم می شوند. نیتروژن، فسفر، پتاسیم، کلسیم، منیزیم و گوگرد را عناصر پر مصرف و آهن، روی، منگنز، بر و مولیبدن را عناصر کم مصرف می نامند. البته عناصری هم وجود دارند که توسط برخی گیاهان بطور ویژه مورد استفاده قرار می گیرند مانند سیلیسیم که در گیاهان خانواده غلات وجود دارد ولی در درختان میوه همان تعداد عنصر غذایی، ضروری شناخته شده اند (Olsen, 2001). لازم به ذکر است که این عناصر غذایی با وجود اینکه از لحاظ میزان نیاز گیاه به آنها، متفاوت هستند ولی از نظر اهمیت و ضرورت تامین هر یک تفاوتی بین آنها وجود ندارد به عبارت دیگر هر یک از این عناصر غذایی نقش ویژه- ای در گیاه بعهدہ دارند که با جایگزینی سایر عناصر غذایی نمی توان کمبود آنها را مرتفع ساخت یعنی در صورت کمبود یک عنصر در گیاه فقط با تامین همان عنصر می توان نسبت به رفع کمبود اقدام نمود. بنابراین در باغداری تجارتي به لحاظ اینکه هر ساله مقادیر متناهی عناصر غذایی توسط برگ، شاخه و میوه از خاک خارج می شود در صورت عدم جایگزینی طی چند سال، خاک دچار فقر مواد غذایی شده، نه تنها محصول مورد انتظار حاصل نخواهد شد بلکه درخت نیز دچار تنش شده عمر آن کاهش می یابد.

به دلیل مشکلات زیاد در جذب آهن در باغات میوه کشور تغذیه آهن از اهمیت خاصی برخوردار است این عنصر با وجود کم بودن میزان نیاز درختان میوه (۲-۱ کیلوگرم در هکتار) به آن در شرایط حاد منجر به سوختگی شدید برگ شده فتوستنز و تولید محصول را مختل می سازد (Abadia et al., 2004). کلروز آهن یکی از عوارض فیزیولوژیک مهم درختان میوه می باشد که در مناطق با خاک آهکی سبب بروز خسارات فراوان به کمیت و کیفیت محصول می گردد. خاکهای آهکی بطور میانگین بیش از ۳۰ درصد از سطح خشکی- های زمین را می پوشانند این رقم در کشور ما بیش از ۶۰٪ می باشد (میرعبدالباقی، ۱۳۸۸). وجود آهک یا کربنات کلسیم در خاک تاثیر عمیقی بر ویژگی های شیمیایی خاک بر جای می گذارد که نهایتاً منجر به کاهش جذب برخی از عناصر غذایی از جمله آهن می گردد. مرور نتایج تحقیقات و تلاش تولید کنندگان حاکی از آن است که همواره سعی گردیده از کودها و روشهای شیمیایی برای مقابله با کلروز آهن ناشی از آهک استفاده شود در

حالی که نقش رقم و پایه در بروز حساسیت یا مقاومت به این عارضه حائز اهمیت فراوان می باشد. در نشریه حاضر سعی گردیده تا ضمن بیان اهمیت آهن در فیزیولوژی درختان میوه به نقش ژنوتیپ پایه و رقم در حساسیت یا مقاومت به کلروز آهن ناشی از آهک پرداخته شود.

۱-۲- تغذیه آهن و میزان نیاز درختان میوه به آهن

آهن یکی از عناصر غذایی ضروری برای گیاهان، انسان و جانوران می باشد. آهن بعد از آلومینیوم فراوان ترین عنصر شناخته شده در پوسته زمین می باشد و برآورد گردیده ۲۰٪ پوسته زمین از آهن تشکیل شده است در حالی که نیاز یک هکتار باغ میوه یا تاکستان در سال به این عنصر غذایی حدود ۲-۱ کیلوگرم در هکتار تخمین زده شده است (Gartel, 1993). سوال اینجاست که با وجود فراوانی آهن و نیاز ناچیز گیاه به این عنصر چرا درختان میوه در کشور ما از نظر تغذیه این عنصر غذایی دچار مشکل می شوند. بین گونه ها و ارقام درختان میوه از لحاظ تحمل به pH بالا و خاکهای آهکی اختلافاتی وجود دارد برای مثال درختان بادام، آلبالو، گردو کمتر تحت تاثیر این عارضه قرار می گیرند اما علائم کلروز آهن معمولا در به، گلابی و سیب، درختان هسته دار مانند آلو، هلو، مو، و کیوی مشهودتر است. کلروز آهن ناشی از آهک خاک در درختان میوه باعث کاهش رشد رویشی و عملکرد، و افت کیفیت و بازارپسندی میوه می گردد.

کلروز ناشی از کمبود آهن در سال ۱۸۴۴ برای اولین بار شناسایی شده و اولین کمبود یک عنصر غذایی است که در گیاهان مورد تحقیق قرار گرفته است (Vose, 2008). برای پیشگیری یا مقابله با این عارضه در باغها و اراضی زراعی از روشهای گوناگونی استفاده می شود، کاربرد خاکی و برگی ترکیبات معدنی آهن مثل سولفات و سترات آهن، همچنین تزریق ترکیبات معدنی آهن به داخل تنه درختان، کاربرد خاکی یا محلول پاشی کلات های آهن، افزودن اسید سولفوریک به خاک به منظور کاهش pH (Shamiriet al, 2017,) و افزایش قابلیت جذب آهن، همگی از روشهای است که برای برطرف کردن این مشکل تغذیه ای معمولا مورد استفاده قرار می گیرند. هر کدام از این روشها دارای محاسن و معایبی می باشند از جمله عوارض این روشها خطر سوختگی برگ و ایجاد لکه روی میوه، در اثر محلولپاشی، کاهش استحکام تنه درختان در روش تزریق می باشد، از بین روشهای فوق مصرف خاکی برخی کلات های آهن بسیار موثر می باشند. علی رغم اثر بخشی بسیار خوب این ترکیبات، قیمت بسیار زیاد و پتانسیل آسیب رسانی به محیط زیست، از محدودیت هایی است که مصرف آنها را توجیه ناپذیر می سازد. در صورت پیش بینی بروز اختلال در تغذیه آهن، استفاده از ارقام یا پایه های مقاوم به کلروز آهن به عنوان یک روش پیشگیرانه و کم هزینه سازگار با

ملاحظات زیست محیطی، می توان ضمن برخورداری از درختانی سالم، از مشکلات ناشی از مصرف زیاد کودهای حاوی آهن جلوگیری نمود (Tagliavini, et al. 2001).

درختان میوه ای که بیشتر تحت تاثیر آهن قرار می گیرند شامل به، گلابی، سیب، هلو، گیلاس، مرکبات، انگور، کیوی و مرکبات می باشد (Marschner, 1995). تقاضا برای آهن در باغات یا تاکستانهای بالغ سالانه بین ۶۵۰ تا ۱۱۰۰ گرم در هکتار می باشد. مقادیر آهن در اسکلت دائمی درخت با یک بیوماس نسبتا ثابت، از یک سال به سال دیگر تفاوت معنی داری ندارد بنابراین میزان خالص برداشت آهن عمدتا به وسیله میزان محصول و چوب هرس شده تعیین می شود، در صورتی که بقایای شاخه های هرس شده با خرد شدن به زمین بر نگردد مقادیر مشخصی آهن از زمین خارج می شود، برای مثال در مورد کیوی تخمین زده شده که غلظت Fe میوه ۳۳ میکروگرم در گرم ماده خشک است که با این غلظت کل برداشت Fe با تولید ۳۰ تن میوه در هکتار برابر ۱۶۰ گرم آهن در هر هکتار می باشد. برای چند نوع میوه تازه خوری خروج آهن موجود در بافت میوه ۱۰-۱ گرم به ازاء هر تن میوه برداشت شده می باشد. Fe برداشت شده به وسیله هرس سالیانه شاخه ها در شمال اسپانیا برای هلو ۱۵۰ گرم Fe در هکتار، و مقدار Fe که پس از ریزش و پوسیدن برگ به خاک بر می گردد هم در همین حد محاسبه گردیده است (Abadia et al., 2004).

۱-۳- برآورد اقتصادی خسارت ناشی از کمبود آهن در گیاهان

در ایران متاسفانه برآورد دقیقی از میزان خسارت کلروز آهن وجود ندارد ولی با توجه به پراکندگی زیاد خاکهای آهکی در کشور، این خسارت احتمالا بالا است. در برخی منابع خسارت ۷۰ درصدی به محصول درختان سیب در شرایط خاک آهکی در کشور گزارش شده است. در ایالات متحده وارد شدن بیش از ۲۵٪ خسارت به درختان میوه شامل مرکبات، انگور، گلابی و سیب در اثر کلروز آهن گزارش شده است (Prasad, 2003). در جنوب اروپا هزینه مصرف کلات های آهن در باغات حدود ۶۰٪ هزینه سایر کود ها گزارش شده است. خسارت کلروز آهن در درختان میوه اسپانیا سالیانه ۴۵ میلیون یورو و در حوزه مدیترانه ۱۰۰-۸۰ میلیون یورو برآورد گردیده است (Alvarez-Fernandez et al., 2003).



شکل ۱-۱- نمایشی از وضعیت کلروز آهن در باغ سیب در یک خاک آهنی (سمیرم، ۱۳۹۴، نگارنده)

۱-۴- اهمیت و نقش آهن در درختان میوه

هدف اصلی از کاشت و پرورش درختان میوه تولید و عرضه میوه می باشد یک درخت میوه وقتی می تواند میوه با کیفیت تولید نماید که از بافت رویشی به ویژه برگهای سالم، سبز و شاداب برخوردار باشد. سبزی و شادابی برگ بستگی به تعادل در تغذیه، آبیاری، نور و هرس متعادل، بطور کلی تامین کلیه احتیاجات مورد نیاز درخت دارد. این عوامل بر سنتز و حفظ کلروفیل بسیار موثرند، آهن از جمله عناصری است که به همراه نیتروژن و منیزیم در ساخت رنگدانه های سبز کلروفیل نقش اساسی دارد بنابراین توجه به تغذیه آهن برای تولید بسیار موثر است. گفته شده تا ۸۰ درصد آهن موجود در گیاه در کلروپلاستهای برگ ذخیره می شود و در صورتیکه شرایط مناسب باشد در فرایند فتوسنتز و تولید محصول نقش خود را ایفا می کند. علاوه بر کمبود مطلق آهن در محیط ریشه، در صورتیکه pH اپوپلاست ریشه و برگ افزایش یابد و تهویه مناسب ریشه مختل گردد فعالیت آهن در برگ کاهش یافته منجر به زرد برگی یا کلروز می شود. همیشه ارتباط مستقیمی بین میزان آهن کل و زردی برگ وجود ندارد این عدم ارتباط تشخیص کمبود آهن با استفاده از اندازه گیری آهن کل برگ را با اشکال مواجه می سازد. در برخی شرایط برگهای دچار علائم کمبود آهن ممکن است غلظت آهن معادل یا حتی بیشتر از برگ های سبز و سالم داشته باشند که به این پدیده پارادوکس^۱ کلروز آهن (Morales,)

1 Iron Paradox

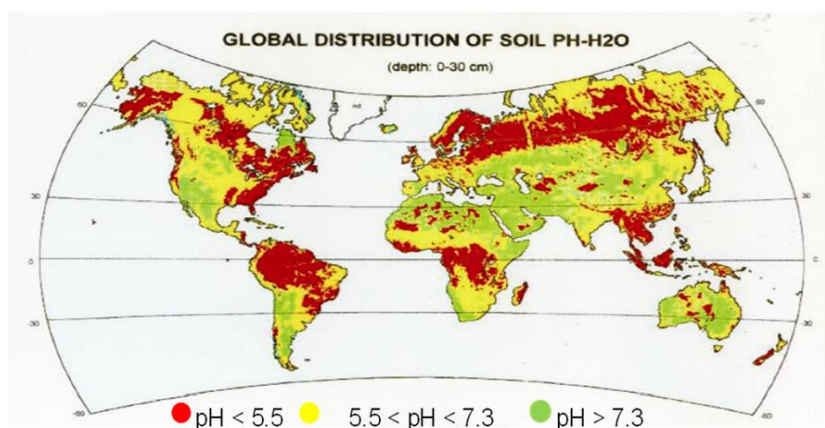
Fe²⁺ بر گ به جای آهن کل یا Fe³⁺ در ارزیابی وضعیت آهن گیاه سودمند خواهد بود. در برگ‌های دچار کمبود آهن در هلو (Jimenez, 2009) مشخص گردیده آهن بیشتر در رگبرگ اصلی و فرعی تجمع می‌یابد و غلظت آهن به طور محسوسی در سطح مزوفیل پائین تر است.

Mengel (۱۹۹۴) این مسئله را اینطور توجیه نمود که در برگهای کلروزه ذخیره آهن موجود در بعضی شرایط به شکل غیر فعال در می‌آید. این تئوری به وسیله سایر محققین تأیید شده که بخشی از Fe که از ریشه دریافت می‌شود از غشاء پلاسمایی برگ نمی‌گذرد و از آپوپلاست عبور می‌کند Mengel و همکاران (۱۹۹۴) اشاره کردند که کلروز ناشی از بی‌کربنات در اثر انتقال بی‌کربنات به داخل استوانه مرکزی ریشه رخ می‌دهد، ورود بیکربنات منجر به قلیایی شدن شیره خام و آپوپلاست برگ می‌شود. محققین مختلفی فرضیه Mengel را با اندازه‌گیری اثرات بی‌کربنات روی pH شیره خام مورد آزمون قرار دادند، مشخص کردند که بی‌کربنات باعث قلیایی شدن شیره خام می‌گردد این آزمایشات فرضیه Mengel را تأیید می‌کنند. در مقابل این فرضیه، Romheld (۲۰۰۰) معتقد است، غیر فعال شدن آهن در برگ یک اثر ثانویه است که بعد از بروز کلروز آهن در برگ رخ می‌دهد یعنی غلظت بالای HCO₃⁻ در خاک منجر به کاهش جذب و دسترسی آهن کافی برای رشد تاج درخت و کاهش یا توقف رشد می‌گردد و مشاهده غلظت زیادتر آهن در برگهای کلروزه، حاصل کاهش رشد اتفاق افتاده به وسیله بی‌کربنات می‌باشد. همچنین کوچکتر بودن اندازه برگهای کلروزه در نتیجه محدود شدن قابلیت استفاده آهن می‌باشد و این مسئله آهن را در بافت برگهای کلروزه بیشتر از برگهای سبز نشان می‌دهد.

۱-۵- وضعیت آهن در خاک و مشکل جذب آن توسط گیاه

خاک اکثر مناطق خاورمیانه حاوی مقادیر متناهی کربنات کلسیم می‌باشد. تخمین زده می‌شود که ۲۰-۵۰ درصد درختان میوه در این منطقه از کمبود آهن رنج می‌برند. عامل اصلی کمبود آهن در این مناطق غلظت بالای کلسیم و بی‌کربنات (شکل ۱-۲) و متعاقب آن pH بالا در خاک، و نه کمبود مطلق آهن می‌باشد. در ایران بیش از ۶۰ درصد خاکها آهکی گزارش شده است. وجود آهک یا کربنات کلسیم تاثیر عمیقی بر ویژگی‌های شیمیایی خاک بر جای می‌گذارد. حلالیت نسبتا زیاد و واکنش قلیایی، دو ویژگی مهم کربناتها می‌باشد. کربنات کلسیم در آب حل شده و بی‌کربنات حاصل می‌شود. مقدار بی‌کربنات حاصل از این طریق چندان زیاد نیست و نمی‌تواند مشکل زیادی از نظر تغذیه آهن برای گیاه ایجاد کند اما با افزایش مقدار رطوبت خاک،

تهویه مختل شده و دی اکسید کربن آزاد شده در خاک، که عمدتاً حاصل تنفس ریشه گیاهان و معدنی شدن کربن آلی خاک می باشد در هوای خاک تجمع یافته و در ترکیب با آب تولید اسید کربنیک و در نهایت بی-کربنات می کند این بی کربنات می تواند pH



شکل ۱-۲- وضعیت pH خاک در لایه سطحی (عمق ۰-۳۰ سانتی متر) در مناطق خشک و نیمه خشک دنیا، خاکهای آهکی با رنگ سبز نمایش داده شده است (Schenkeveld, 2010)

خاک را به ۸ برساند. pH و مقدار CaCO_3 بالا، سطوح پائین مواد آلی و برخی دیگر از فاکتورهای خاکی مسئول پائین بودن قابلیت استفاده از آهن برای گیاه به حساب می آیند. میزان آهک خاک در منطقه سمیرم بر اساس مطالعات شهابی در محدوده ۶۰-۲۵ درصد و بطور میانگین ۴۵ درصد بیان شده است. این میزان آهک بالا، متناسب با وجود سایر عوامل مانند تهویه، رطوبت و غیره منجر به افزایش غلظت بی کربنات در محلول خاک شده و متعاقب آن افزایش pH منجر به کمبود آهن و روی و سایر اختلالات تغذیه ای می گردد.



عامل اصلی تعیین کننده غلظت بی کربنات در محلول خاک، فشار جزئی CO_2 است. آبیاری با آبهای بی-کربناته، شرایط نامناسب تهویه، فعالیت بالای میکروارگانیسمها و تنفس ریشه گیاهان، با افزایش فشار جزئی CO_2 ، باعث بالارفتن غلظت بی کربنات در محلول خاک می شوند. بی کربنات تولید شده خاصیت بافری دارد و با جلوگیری از کاهش pH در اطراف ریشه از حلالیت ترکیبات آهن و قابلیت جذب آن می کاهد.

حلالیت یونهای Fe^{2+} و Fe^{3+} با افزایش pH به شدت کاهش می یابند غلظت تعادلی Fe^{3+} در محلول خاک در pH ۸/۳ معادل 10^{-19} میلی مول می باشد که این غلظت، کمبود آهن قابل توجه در گیاه را بوجود می آورد

بنابراین گیاهان در حال رشد در خاک های آهنی دچار کلروز ناشی از آهن می شوند نه کلروز ناشی از کمبود مطلق آهن. کمبود آهن ممکن است در اثر منگنز و مس اضافی نیز رخ دهد. اکثر عناصر می توانند به عنوان مواد اکسید کننده برای تبدیل Fe^{2+} به یونهای با حلالیت کمتر Fe^{3+} عمل کنند و منگنز اضافی در خاک اسیدی می تواند باعث بروز کمبود آهن شود (Thompson, 2005).

۲- عوامل موثر در ایجاد کلروز آهن در درختان میوه

معمولا در صورتی که خاک کمبودی از لحاظ میزان آهن نداشته باشد عامل اصلی موثر بر جذب آهن به وسیله گیاه کمبود آهن قابل جذب می باشد که در خاکهای آهکی معمولا در نتیجه تبدیل آن کربنات کلسیم به بیکربنات باعث افزایش pH بستر رویش گردیده و سبب اختلال در جذب آهن می گردد با وجود این، سایر عوامل موثر بر جذب آهن، هم نقش خود را از طریق تغییر مستقیم یا غیر مستقیم pH اعمال می کنند. عوامل ایجاد کننده کمبود آهن در گیاه (اختلال جذب) شامل عوامل مرتبط با خاک، اقلیم و عوامل مربوط به گیاه می باشد:

۲-۱- عوامل مرتبط با خاک

قابلیت استفاده Fe برای گیاهان به اندازه زیادی به فاکتورهای خاک شامل pH، آهک و بیکربنات، مواد آلی، و غلظت سایر عناصر معدنی خاک بستگی دارد. pH خاک قابلیت استفاده و جذب عناصر غذایی توسط گیاهان را تحت تاثیر قرار می دهد. pH مناسب برای رشد اکثر درختان میوه ۷-۵/۵ می باشد. حلالیت Fe به اندازه زیادی به pH محلول خاک وابسته است، حلالیت Fe^{2+} و Fe^{3+} با هر واحد افزایش pH، به ترتیب ۱۰۰ و ۱۰۰۰ برابر کاهش می یابد. در شرایط قلیایی Fe^{2+} به Fe^{3+} اکسید می شود که برای گیاه غیر قابل استفاده است زیرا به صورت اکسید فریک که ترکیبی است با حلالیت بسیار کم، رسوب می کند.

۲-۱-۱- مقادیر آهک: در خاکهای آهکی که حاوی غلظت بالای آهک (کربنات کلسیم) هستند قابلیت استفاده آهن پائین می آید. در حضور آب و دی اکسید کربن آهک حل شده منجر به تجمع بیکربنات و کلسیم می شود:



در خاکهایی که بیش از ۲۰٪ کربنات کلسیم یا بیش از ۱۰٪ آهک فعال دارند کلروز آهن به شدت در گیاهان حساس ظاهر می شود. کلروز ایجاد شده در اثر آهک به نام کلروز ناشی از آهک نامیده می شود.

۲-۱-۲- مقادیر بیکربنات

بیکربنات (HCO_3^-) در خاک و آب مهمترین عامل ایجاد کلروز است. یونهای بیکربنات می توانند در خاکهای آهنکی به وسیله واکنش CO_2 و آب تشکیل شود. افزایش همزمان رطوبت خاک و تجمع CO_2 تولید شده به وسیله ریشه، و تنفس میکربی، می تواند غلظت HCO_3^- را در ریزوسفر تا ۵۰۰-۴۰۰ ppm افزایش دهد. غلظت بالای HCO_3^- از رشد ریشه جلوگیری می کند، بنابر این باعث کاهش خروج سیتوکینین به سمت شاخه-ها می شود، سیتوکینین برای ساختن پروتئین و توسعه کلروپلاست و ادامه رشد اندامها ضروری است، این اختلال باعث ظهور علائم کلروز می شود.

۲-۱-۳- مواد آلی

بر طبق منابع موجود میزان مناسب مواد آلی خاک ۶-۵ درصد می باشد در حالیکه این رقم در اکثر خاکهای آهنکی کشور ما معمولاً زیر ۱ درصد است. البته در شرایط مصرف مرتب سالانه کودهای دامی در باغ و رشد علفهای هرز پای درختان در صورتیکه به خاک برگردانده شوند این رقم تا ۲ درصد یا بیشتر هم ممکن است برسد. Fe قابل استفاده برای ریشه اساساً بخشی از کمپلکس آلی موجود در خاک است. مواد آلی خاک تاثیر زیادی در قابلیت دسترسی Fe دارند. تشکیل کمپلکس آهن محلول در خاک به وسیله کلاتها، بطور طبیعی حلالیت آهن را افزایش می دهد. کود دامی سنگین در خاکهای آهنکی قابلیت استفاده از Fe را به خاطر جذب آهن به وسیله مواد آلی موقتاً کاهش می دهد ولی در اثر پوسیده شدن مواد آلی، آهن به آهستگی در اختیار گیاه قرار می گیرد. در مدیریت حاصلخیزی خاک یکی از دلایل توصیه مصرف مواد آلی پوسیده در بستر درختان به جای مواد آلی نپوسیده همین وقفه موقت در بازیابی عناصر غذایی به ویژه آهن می باشد. از طرف دیگر در مناطق معتدله و سرد به علت پائین بودن دمای خاک سرعت تجزیه مواد آلی کم است و بهتر است این مواد بعد از پوسیدن به خاک اضافه شوند. حضور مواد آلی خاک، در عین حال که فعالیت میکروبی را هم افزایش می دهند، بطور موقت مواد کثیف کننده آهن را در خود محبوس می نمایند ولی به تدریج این آهن آزاد شده قابلیت استفاده از آن افزایش یافته و در اختیار گیاه قرار می گیرد.

۲-۲- اثر متقابل عناصر غذایی

کمبود آهن می تواند به وسیله اثر متقابل آهن با سایر عناصر غذایی مانند N, P, K, Ca, Mg, and Zn بروز نماید. این اثر متقابل می تواند در اثر غلظت و یا در مواردی فرم ترکیب موجود در خاک اعمال شود. غلظت

بالای عناصر Cu، Zn و Mn می تواند کلروز آهن را به وسیله جانشینی آهن در کلات‌ها و سیدروفورهای خاک تشدید نمایند و از بروز پاسخ های ریشه به کمبود آهن جلوگیری کنند. در مورد عنصر N، فرم نیتروژن بکار رفته می تواند قابلیت استفاده از آهن را تحت تاثیر خود قرار دهد. افزایش جذب $\text{NO}_3\text{-N}$ (نیتروژن نیتراتی) می تواند باعث اختلال در جذب آهن شود این شکل از نیتروژن همزمان با جذب یون نترات سبب به هم خوردن نسبت آنیونی، کاتیونی شده منجر به خروج HCO_3^- به داخل ریزوسفر شود، این یونهای بیکربنات باعث قلیایی شدن منطقه ریشه شده با افزایش pH در این ناحیه حلالیت آهن، و در نتیجه قابلیت استفاده آن را کاهش می-یابد. علاوه بر ریزوسفر و ریشه، تغذیه نترات می تواند pH آپوپلاست برگ را هم افزایش داده سبب اختلال در انتقال آهن به اندامهای بالایی و به ویژه سلولهای برگ شود. در مقابل کودهای آمونیمی ($\text{NH}_4\text{-N}$) خاصیت اسید زایی دارند و سبب کاهش pH ریزوسفر می شوند و قابلیت جذب و انتقال آهن را افزایش می دهند.

فسفر زیاد در خاک با آهن خاصیت آنتاگونیستی دارد و قابلیت استفاده آن برای گیاه به خاطر تشکیل فسفات آهن غیر محلول کاهش می یابد. همچنین غلظت بالای P سبب غیر متحرک شدن آهن شده، کلروز آهن را تشدید می کند. بررسی ها نشان داده اند پتاسیم رابطه سینرژستی با آهن نشان می دهد و برخی از گیاهان کارآمد از نظر جذب آهن، در عدم حضور پتاسیم قادر به پاسخ دهی به تنش آهن نمی باشند. بنظر می رسد پتاسیم نقش ویژه ای در گیاه برای حداکثر کردن جذب آهن از طریق افزایش تولید پروتون و فیتوسیدروفورها دارد.

۲-۳- عوامل اقلیمی

از جمله عوامل اقلیمی که عمدتاً سبب وقوع کمبود آهن در گیاه تحت شرایط مزرعهای می شود، درجه حرارت و رطوبت نسبی است.

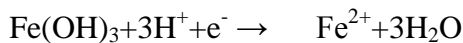
۲-۳-۱- درجه حرارت

از آنجائیکه جذب و انتقال Fe از ریشه به شاخه یک فرآیند فعال می باشد، درجه حرارت می تواند ظهور کمبود آهن را تحت تاثیر قرار دهد. درجه حرارت می تواند شدت کمبود آهن را در گیاه از راه های زیر تحت تاثیر قرار دهد: (۱) دمای پائین خاک رشد و فعالیت متابولیکی ریشه را کاهش داده بنابراین جذب آهن کاهش می یابد. (۲) دمای پائین خاک می تواند تولید فیتوسیدروفورها را کاهش داده بنابراین تحرک و جذب آهن در خاک کاهش می یابد. (۳) دمای پائین خاک می تواند حلالیت CO_2 را در خاک افزایش داده منجر به افزایش

غلظت HCO_3^- در خاک شود و شدت کلروز را تشدید نماید. ۴) دمای بالای خاک می تواند با افزایش فعالیت میکروبی و تولید CO_2 بیشتر سطح HCO_3^- ، و کلروز آهن ظاهر سازد.

۲-۳-۲- رطوبت خاک

رطوبت زیاد خاک با تاثیر بر متابولیسم گیاه، اثرات عمیقی بر کلروز آهن دارد. بررسی های مختلف نشان داده اند که آبیاری زیاد و یا دوره خیس شدن طولانی در خاکهای آهکی به خاطر تولید بی کربنات می تواند منجر به بروز کلروز آهن شود. بعلاوه بی کربنات زیاد، pH بالا و مقادیر آهن پائین، در خاکهای با تهویه ضعیف منجر به پوسیدن ریشه های باریک شده ظرفیت جذب کل سیستم ریشه ای را کاهش می دهد و کلروز آهن را تشدید می کند. بنابراین در شرایط غرقاب و زهکشی ضعیف، آهن به شکل Fe^{3+} ، به وسیله باکتریهای بی هوازی که Fe^{3+} را به عنوان گیرنده الکترون طی تنفس مورد استفاده قرار می دهند به Fe^{2+} احیاء می شود و منجر به افزایش حلالیت این یون شده و سبب مسمومیت آهن ($>50 \text{ mg kg}^{-1}$) می شود.

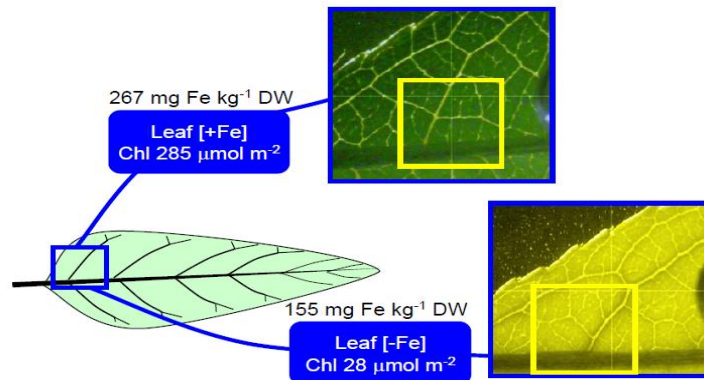


۲-۴- عامل گیاهی

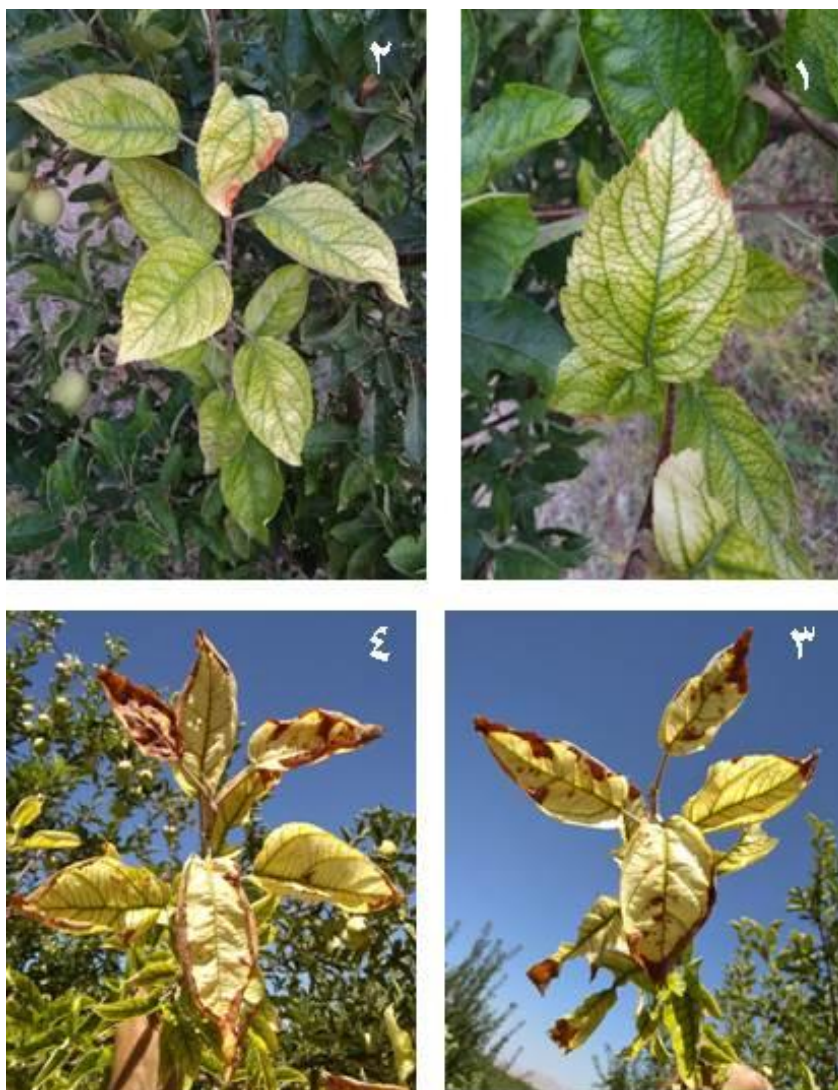
گونه های مختلف حتی کولتیوار های داخل یک گونه در حساسیت به کمبود آهن متفاوت عمل می کنند. وجود یا فقدان توانایی در جذب و انتقال آهن در بسیاری از گونه های گیاهی مشاهده شده است. بعضی از گونه ها یا ارقام به کمبود آهن به وسیله تحریک پاسخهای بیوشیمیایی یا فیزیولوژیکی که قابلیت استفاده آهن را برای جذب به وسیله ریشه افزایش می دهد واکنش می دهند. این گیاهان در دسته گیاهان کارآمد قرار می گیرند. از جمله گونه های کارآمد درختان میوه می توان پایه های بادام، زالزالک، آلبالو تلخ یا محلب و از بین پایه های رویشی متحمل سیب پایه های M7، M9 پایه هلو بادام GF677 و Gisela5 برای آلبالو گیلان را نام برد. گیاهانی که قادر به انجام چنین فرآیندی نمی باشند در دسته ناکارآمد قرار می گیرند. گونه های آهن کارا دارای تمایل بیشتری برای کاهش pH ریزوسفر به خاطر توانایی آنها در خروج پروتون (H^+) و تجمع ترکیبات فنلی دارند. این واکنش گونه های آهن کارا را قادر به جذب سریع و بیشتر آهن می سازد. بعضی از گونه ها نیز تمایل به تشکیل ریشه های موئین بیشتر و توسعه سلولهای افزایش دهنده ظرفیت احیاء Fe^{3+} را در ریشه خود دارند. اثر متقابل بین عوامل محیطی، خاکی و مدیریتی و ژنوتیپ گیاهی نیز در تغییرات کلروز موثر است.

۲-۵- علائم کلروز آهن در درختان میوه

میزان فتوسنتز و در نتیجه میزان تولید گیاه به نوعی وابسته به غلظت کلروفیل در برگ است. رنگدانه های کلروفیل در کلروپلاستها قرار دارند مقدار کلروفیل در گیاه تحت تأثیر تنشهای مختلف قرار می گیرد (Onwurahet al., 2007). از مهمترین این تنشها کمبود و یا اختلال در جذب آهن است. همانطور که قبلاً نیز اشاره گردید تا ۸۵٪ حجم آهن موجود در گیاه در کلروپلاستهای برگ متمرکز شده اند. در نتیجه کمبود یا اختلال در تحرک آهن کلروپلاستها که حاوی کلروفیل هستند تخریب شده و ساخت کلروفیل مختل می گردد (شکل ۱-۲). با اختلال در بیوسنتز کلروفیل زردی بین رگبرگ برگهای جوان از شاخص ترین علائم ظهور کمبود یا اختلال در تغذیه آهن در گیاهان می باشد که کلروز برگ نام دارد. علائم کلروز در درختان میوه در این شرایط، ابتدا بین رگبرگها در برگهای جوان انتهایی شاخه های سال دیده می شود این برگها زرد و رنگ پریده شده در مراحل پیشرفته تر پهنک برگ کاملاً سفید شده حاشیه آنها قهوه ای، دچار سوختگی و نکروز می شوند (شکل ۱-۲). در اثر اختلال در فتوسنتز ناشی از کاهش سبزینگی برگ، کاهش رشد رویشی و ماده خشک برگ درختان، افت عملکرد و کیفیت میوه و کاهش عمر درختان رخ می دهد.



شکل ۱-۲- کاهش میزان کلروفیل در برگهای دچار کمبود آهن



شکل ۲-۲- علائم و مراحل پیشرفت کلروز آهن در برگ سیب (عکس از نگارنده)

علائم کلروز آهن همیشه روی تمامی شاخه های یک درخت واحد، یکسان نیست حتی ممکن است روی یک درخت، بخشهای کلروزه همزمان با شاخه های سبز وجود داشته باشند. در منابع برای توضیح این پدیده توجه کمتری صورت گرفته اما فرضیه های مختلفی برای بیان آن می توان ارائه نمود. (۱) سیستم ریشه ای با

حجم زیادی خاک با ویژگیهای غیر همگون در تماس است، برخی از این ریشه ها در حفره های ریز خاک که برای جذب آهن مناسب هستند توسعه پیدا می کنند در حالی که سایر ریشه ها ممکن است با خاک فقیر در تماس باشند. ۲) به خاطر تحرک کم آهن، توزیع مجدد آن در آوندهای آبکشی از برگهای سبز تاج به بخشهای کلروزه غیر محتمل می باشد ۳) از آنجائیکه آهن عمدتاً بصورت غیر یونی در آوندهای چوبی انتقال می یابد، انتقال آن به جریان تبخیر تعرق بستگی دارد که احتمالاً غیر یکنواخت است. گزارش شده در یک درخت یا تاک کلروز آهن برگ اغلب در شاخه های ثانویه یا درجه سه نسبت به شاخه هایی که مستقیماً از تنه منشعب می شوند شدید تر است. برخی موارد مشکل انتقال آهن ممکن است ناشی از ناسازگاری پایه و پیوندک باشد برای مثال برخی گونه ها مانند گلایی دارای درجات معینی از ناسازگاری پایه- پیوندک (معمولاً روی پایه به) باشند که این در بعضی موارد مفید است و می تواند اندازه درخت را کنترل کند. ناسازگاری پایه پیوندک حرکت رو به بالای شیره خام توسط آوندهای چوبی و حرکت رو به پائین کربوهیدرات در آوند های آبکشی و رسیدن آن به ریشه را محدود می سازد. در این شرایط واکنش ریشه به کمبود آهن، مانند افزایش فعالیت احیاء آهن و تراوش پروتون از ریشه ممکن آسیب دیده و واکنش مناسبی صورت نگیرد.

۳- نقش عامل گیاهی و سازوکارهای سازشی آنها در پاسخ به تنش آهن

گیاهان را از نظر واکنش به تنش آهن به دو دسته تقسیم می کنند:

- گیاهان با راهبرد I (استراتژی I) شامل گیاهان دو لپه و تک لپه ایهای غیر گرامینه ای
- گیاهان با راهبرد II (استراتژی II) شامل تک لپه ایهای گرامینه ای

گیاهان با راهبرد I (استراتژی I) شامل دولپه ایها و تک لپه ایهای گرامینه ای که درختان میوه نیز جزء آنها هستند در پاسخ به محدودیت آهن حداقل از چهار سازوکار استفاده می کنند (Martinez, 2013, Krohling, 2016):

۱- تغییر در مرفولوژی ریشه مانند تورم انتهای ریشه های موئین و تشکیل سلول های انتقال دهنده ریزودرمی.

۲- افزایش فعالیت آنزیم فریک کلیلت ردوکتاز (FCR)^۲ ریشه و متعاقب آن احیاء آهن سه ظرفیتی و افزایش جذب بیشتر آهن دو ظرفیتی.

۳- آزادسازی یون هیدروژن، (کاهش pH) که باعث افزایش انحلال و احیاء آهن سه ظرفیتی به دو ظرفیتی می شود.

۴- رهاسازی ترکیبات احیاء کننده یا کلیلت کننده ها مانند فنولها.

معمولا کمبود آهن در گیاهان چوبی چند ساله مانند انگور، گلابی و سیب در خاک غیر آهنکی اتفاق نمی افتد. برای بعضی گیاهان مانند آفتاب گردان کمبود آهن حتی در خاکهای آهنکی هم غیر معمول می باشد. به طور کلی گیاهان با راهبرد I حساسیت بالایی در پاسخ به غلظت بالای بی کربنات و pH بالای خاک، رطوبت زیاد و تهویه ضعیف، مواد آلی کم، غلظت زیاد فلزات سنگین و دمای پائین خاک نشان می دهند (Romheld and Marschner, 1986). گیاهان با راهبرد II حساسیت کمی به فاکتورهای فوق نشان می دهند ولی در مقابل، حساسیت زیادی به فسفات خاک دارند. با توجه به اینکه درختان میوه از نظر استراتژی های جذب آهن، جزء گیاهان استراتژی I محسوب می شوند در اینجا به تغییرات مرفولوژیک و فیزیولوژیک ناشی از کمبود آهن که منجر به مقاومت ارقام یا پایه های مقاوم می شود پرداخته می شود.

² Ferric chelate reductase

۳-۱- واکنش های مرفولوژیک و فیزیولوژیک گیاهان در برابر تنش آهن

۳-۱-۱- تغییرات مرفولوژیک ریشه در اثر کمبود آهن

تغییرات مورفولوژیکی معمول در نتیجه کمبود آهن، شامل تقسیمات سلولی اضافی در سلولهای ریزودرمی، تسریع تشکیل ریشه‌های موئین و ریشه‌های کوتاه جانبی با انتهای متورم می‌باشد. این تغییرات باعث می‌شود که آب و مواد غذایی از محیط ریشه با افزایش سطح ریشه بیشتر جذب شوند.

ریشه‌های نازک (کمتر از ۲ میلی‌متر قطر) نقش مهمی را در رشد و نمو درختان میوه دارند. این ریشه‌ها مهمترین عامل برای جذب آب و مواد غذایی از محلول خاک هستند. تولید مداوم حجم بزرگی از ریشه‌های نازک نمایانگر این است که بخش بزرگی از فرایندهای مرتبط با فتوسنتز در زیر زمین اتفاق می‌افتد. ریشه‌های نازک عمر کوتاهی دارند و تجدید آنها ممکن است کاربوهیدرات بیشتری حتی در مقایسه با ریزش برگ در قسمت هوایی گیاه مصرف نماید. وقتی شرایط محیطی زیر نقطه ایتیمم می‌باشد، گیاهان با کاهش رشد و تغییر آرایش سیستم ریشه‌ای به این استرس‌ها، واکنشهای مورفولوژیک می‌دهند. قابلیت دسترسی به عناصر غذایی می‌تواند با تغییر تعداد، طول، زاویه، و قطر ریشه‌ها و تارهای کشنده اثرات عمیقی روی آرایش سیستم ریشه‌ای داشته باشد. گیاهان با تخصیص جریان شیره پرورده، رشد جهت‌دار ریشه در درون خاک را تسهیل ساخته، به توزیع ناموزون عناصر غذایی در خاک با انعطاف و سرعت زیاد پاسخ می‌دهند. مشخص گردیده است که آهن اضافی، باعث توقف رشد ریشه‌های اولیه (Primary Root)، از طریق کاهش تقسیم سلولی و بزرگ شدن سلولها می‌شود و بدین وسیله از رشد جانبی ریشه‌های جدید جلوگیری می‌نماید. در لایه‌های پائین خاک، یعنی جائیکه pH پائین، و غلظت اکسیژن کم است جذب Fe^{2+} یعنی معمول‌ترین شکل سمی آهن افزایش می‌یابد. وقتی نوک ریشه در معرض آهن اضافی قرار می‌گیرد، زمین‌گرایی ریشه سریعاً می‌تواند میزان رشد و جهت رشد ریشه را به سمت دوری از تنش سوق دهد (Zou et al., 2013 ; Li et al., 2015a).

در مقابل، برای فائق آمدن بر کمبود آهن، گیاهان می‌توانند سطح سیستم ریشه‌ای را طوری تغییر دهند که ظرفیت جستجوی ریشه افزایش یابد. کاهش غلظت Fe قابل استفاده گیاه در سطح ریشه، تشکیل ریشه‌های موئین را در جهاتی تحریک می‌کند که از تارهای کشنده کمتری برخوردارند و منجر به دو شاخه‌ای شدن و تورم انتهای تارهای کشنده می‌شود. این تغییر فنوتیپی نقش مهمی در جذب Fe به وسیله افزایش سطح جذب ریشه دارد. تشکیل ریشه‌های موئین و متورم شدن انتهای آنها طی مدتی که کمبود Fe هنوز به صورت نهان می‌باشد و علائم کاهش رشد هنوز قابل رویت نشده، رخ می‌دهد. تغییر آرایش سیستم ریشه‌ای ناشی از محدودیت

آهن در محیط ریزوسفر، را با تنظیم اکسین منتقل شده به انتهای ریشه انجام می شود و منجر به تسریع تولید شدن ریشه های اولیه در جهت مناطق غنی از آهن می گردد.

در شرایط کمبود شدید Fe، واکنش سازگاری گیاه ابتدا از طریق مسیر مرتبط با رشد اعمال می شود یعنی در کوتاه مدت، افزایش رشد طولی و تعداد ریشه متوقف می شود تا تقاضا نسبت به عناصر غذایی را کاهش دهد. سپس با دریافت سیگنالهای بیشتر کمبود آهن، توسط گیاه، ریشه های موئین علاوه بر کمبود آهن تحت تاثیر وارسته و عوامل محیطی از قبیل، کاهش اکسیژن، فسفر، تنشهای مکانیکی نیز قرار می گیرد. تورم انتهای ریشه تحت تنش آهن در تعداد زیادی از گونه ها مشاهده شده است (Seguela et al., 2008). ازدیاد قطر ریشه در اثر بزرگ شدن سلولهای کورتکس و تقسیم در ریزودرم و هیپودرم است که منجر به افزایش تعداد سلولها در این لایه می شود. نقش تنش آهن در متورم ساختن انتهای ریشه نتیجه همکاری خوب تقسیم سلولی طی دوره توقف رشد طولی سلول رخ می دهد. آزمایشات زیادی نشان داده اند که نوک ریشه نقش مهمی در پاسخ به تنش آهن به وسیله پروتون یا اسیدهای آلی تراوش شده دارند.

۳-۱-۲- واکنش های فیزیولوژیک

۳-۱-۲-۱- افزایش فعالیت آنزیم فریک کیلیت ردوکتاز (FCR) ریشه

از مهمترین واکنش های فیزیولوژیک افزایش فعالیت آنزیم فریک کیلیت ردوکتاز (FCR) ریشه و متعاقب آن افزایش ظرفیت احیاء آهن سه ظرفیتی به دو ظرفیتی است. احیاء آهن سه ظرفیتی به آهن دو ظرفیتی به عنوان واکنش کلیدی در جذب آهن به شمار می رود. در مراحل تکامل گیاهان، وقتی اکسیژن اتمسفری در نتیجه فتوسنتز افزایش پیدا کرد، برخی از گیاهان وادار به یافتن استراتژی شدند که جذب آهن آنها را افزایش می داد این سازوکار باعث افزایش حلالیت آهن غیر محلول می گردید. به وسیله این مکانیزم کلات های فریک با آنزیم ردوکتاز متصل به غشاء احیاء می گردند. احیاء Fe^{3+} پایداری کیلیت را تضعیف کرده، Fe^{2+} آزاد می کند این - Fe^{2+} به وسیله حامل های آهن گرفته می شوند. یک اشکال این راهبرد این است که در شرایط خاک کمی اسیدی خوب عمل می کند ولی در pH بالا آسیب می بیند. وضعیت pH بالا می تواند به وسیله یک نوع H^+ ATPase که pH مناسبی را در سطح ریزوسفر فراهم می سازد، خنثی شود. به استثناء گراسها، سایر گیاهان از این

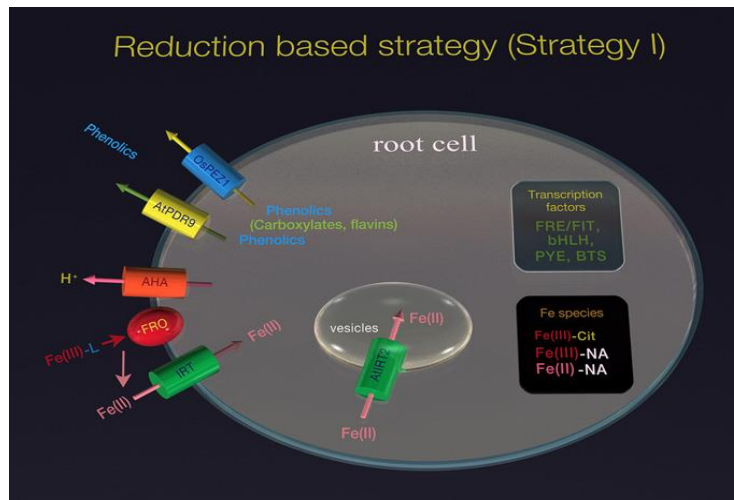
سیستم مرتبط با احیاء استفاده می کنند، pH بالای خاک در گیاهان حساس می تواند اثرات مخربی بر آن داشته باشد و منجر به کلروز شدید برگ شده، محصول را کاهش دهد.

با توجه به اینکه این آنزیم در مواجهه با تنش آهن در گیاهان متحمل افزایش می یابد می توان از آن به عنوان یک حسگر مناسب برای تفکیک ارقام مقاوم از ارقام حساس به کلروز آهن استفاده نمود زیرا محققین عقیده دارند بر اساس قابلیت یا عدم توانایی ارقام در افزایش FCR ریشه در شرایط تنش آهن ارقام یا پایه ها را می توان به دو دسته آهن کارا و آهن ناکارا تقسیم نمود. با این حال بر اساس یافته های Alcatra (۲۰۰۰)، توصیه می شود در استفاده از فعالیت FCR، به عنوان مارکری برای انتخاب پایه های متحمل به کلروز آهن باید احتیاط نمود و توجه شود که همیشه فعالیت ریشه در احیاء آهن Fe^{3+} با مقاومت به کلروز آهن ارتباط ندارد. حداقل سه عامل باید در ارزیابی تفاوت بین ژنوتیپها از لحاظ تحمل به کلروز آهن در نظر گرفته شود: (۱) دوره تغییرات فعالیت FCR بعد از تنش آهن که بستگی به گونه گیاه دارد (۲) توانایی حفظ حالت احیاء به مدت نسبتاً طولانی، البته تحقیقات نشان داده که وقتی گیاه به مدت طولانی در معرض کمبود آهن قرار گیرد حتی در ژنوتیپهای متحمل هم توانایی احیاء آهن کاهش می یابد (Tagliavini et al., 1995a) (۳) در روشهای مطالعه و مقایسه تحمل ژنوتیپها همانطور که Alcantara و همکاران (۲۰۰۰) در مورد پایه GF677 نشان داده اند به احتمال زیاد فعالیت FCR به وسیله غلظت های بسیار پائین آهن تحریک می شود نه با عدم حضور مطلق آن در محلول غذایی.

مکانیزم جذب در گیاهان با راهبرد I شامل تغییرات متابولیکی و فیزیولوژیکی است. اجزای اصلی مکانیزم احیایی^۳ شامل یک آنزیم فریک کیلیت ردوکتاز و یک پروتئین IRT^۳ (حامل Fe^{2+}) می باشد (شکل ۳-۱). از دیگر عناصر وابسته به مکانیزم احیایی، تراوش پروتون و ترکیبات آلی شامل کربوکسیلات ها، فنول ها و فلاونوئید ها در ریزوسفر که قابلیت استفاده آهن را مستقیم یا غیر مستقیم تحت تاثیر قرار می دهند. آنزیم Fe reductase (III) می تواند با ترکیب های مختلف Fe^{3+} (Fe(III)-compounds) تشکیل کمپلکس داده (Fe(III)-) L، یک لیگاند آلی است که قدرت ترکیب پذیری بالایی با Fe دارد و منجر به انتقال Fe^{2+} به وسیله ترانسپورتر IRT می شود.

³. Reduction -based

³Iron Regulated Transporter



شکل ۳-۱- جذب Fe مبتنی بر احیاء (راهبردی) در پاسخ به کمبود آهن (Abadía *et al.*, 2011).

سپس Fe^{2+} می تواند به وزیکولها موجود در سلول های اپیدرمی ریشه توسط ترانسپورترهای دیگر Fe^{2+} وارد شود. یک $ATPase$ (AHA) پروتون را به داخل آپوپلاست تراش می کند و ترانسپورترهای مختلف ($AtPDR9$ and $OsPEZ1$) ترکیب های فنلی، کاربوکسیلات ها^۵ و سایر ترکیب ها را ترشح می کنند. سیستم به وسیله چندین عامل نسخه برداری (FRE/FIT , $bHLHs$, PYE , BTS) تنظیم می شود. بعلاوه چندین نوع کمپلکس Fe ممکن است در سیتوپلاسم تشکیل شود شامل $Fe(III)-NA^5$ ، $Fe(II)-NA$ و $Fe(III)-citrate$ که احتمال وقوع سترات آهن از همه کمتر است.

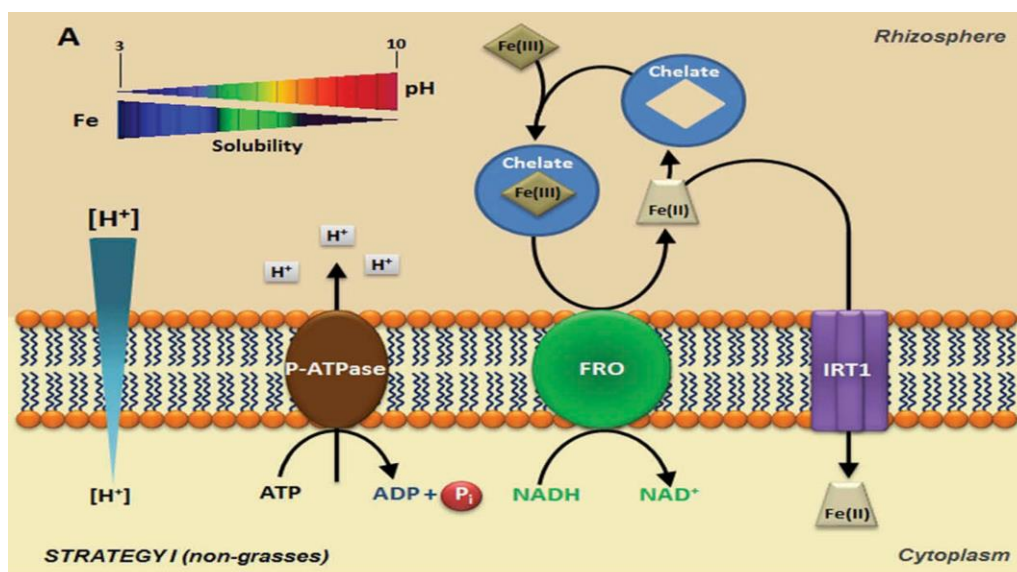
۳-۱-۲-۲- تراوش پروتون ریشه

از دیگر پاسخ های گیاهان با راهبردی I به کمبود آهن، خروج H^+ حاصل از $ATPase$ است که منجر به اسیدی شدن ریزوسفر می شود (شکل ۳-۲). pH ریزوسفر اثرات مهمی روی تحرک عناصر معدنی و فعالیت میکروارگانیسمها دارد. کاهش pH در محیط ریشه سبب افزایش فعالیت آنزیم فریک کیلیت ردوکتاز ریشه و احیاء Fe^{3+} به Fe^{2+} می گردد. بسته به وضعیت تغذیه ای گیاه، ظرفیت بافری خاک و سن و نوع ژنوتیپ گیاه، pH ریزوسفر ممکن است تا دو واحد نسبت به pH خاک اختلاف نشان دهد. اسیدی شدن سطح مشترک خاک- ریشه فرآیند تحریک شده به وسیله کمبود آهن است که بر پمپ پروتونی خانواده AHA (Arabidopsis H^+ - $ATPase$) استوار است و pH بستر کشت را پائین آورده حلالیت آهن معدنی را افزایش

⁵ Nicotinamid

می دهد. تشکیل ناقل ها و تراوش ترکیبات آلی و نقش آنها هنوز مشخص نشده است. نتایج تحقیقات متعدد تأیید می کنند که در ریشه های دچار کمبود آهن هم فعالیت FCR و هم تراوش پروتون در مقایسه با ریشه های که در تماس با آهن کافی هستند بیشتر است.

اسیدی شدن ریزوسفر به وسیله H^+ -ATPase مرتبط با غشاء پلاسمایی حلالت Fe^{3+} را در ریزوسفر افزایش داده و Fe^{3+} توسط FCR به Fe^{2+} احیاء شده، جذب Fe^{2+} به وسیله حامل IRT1 موجود در اپیدرم ریشه تنظیم می شود (Krohling *et al.*, 2016). آزاد شدن پروتون می تواند به اندازه زیادی میزان حل شدن اکسید-های آهن کم محلول را به وسیله ضعیف کردن پیوند Fe-O و جدا شدن فلز از آنیون تحت تاثیر قرار دهد، مهمترین عملکرد تسریع کنندگی جریان H^+ در تغذیه آهن دیده می شود. نقش دیگر خروج H^+ ناشی از تنش آهن، در تحریک فعالیت FCR می باشد. تسریع جریان H^+ احتمالاً با افزایش فعالیت H^+ -ATPase غشاء پلاسمایی افزایش می یابد.



شکل ۳-۲ - مکانیزم اسیدی شدن ریزوسفر به وسیله H^+ -ATPase مرتبط با غشاء پلاسمایی

(Krohling *et al.*, 2016)

۳-۲-۱-۳- تولید آنزیم های دفاعی در برابر تنشهای اکسایشی

گونه های فعال اکسیژن (ROS) هم در سلول های تحت تنش و هم در سلول های بدون تنش تولید می شوند. سیستم های دفاعی در مقابل ROS در گیاهان با یک ساز و کار طبیعی، بخوبی توسعه یافته که باعث محدود ساختن و حذف ROS می گردند. در شرایط عاری از تنش، تشکیل و حذف ROS با هم در تعادل هستند ولی در مواجه با تنش ROS تولیدی، توسط سیستم دفاعی گیاه از بین می رود. سیستم دفاعی گیاه قادر است با افزایش تولید آنتی اکسیدان های آنزیمی و غیر آنزیمی با تنش مقابله کند. کاتالاز (CAT) و پراکسیداز (POD) از جمله آنزیم هایی هستند که نقش بسیار مهمی در پاسخ به تنش هاش غیر زیستی دارند. گزارش شده فعالیت پراکسیداز و کاتالاز به ترتیب ۵۰ درصد و ۶۰ درصد در شرایط تنش آهن کاهش می یابد. کاتالاز یک آنتی اکسیدان آنزیمی است که در ارگانیزمهای هوازی وجود دارد. کاتالاز H_2O_2 را به آب و اکسیژن در سلول های در معرض تنش های محیطی تجزیه می کند. کاتالاز در تمام سایت های بزرگ تولید H_2O_2 در فضای سلولی (مانند پروکسی زوم ها، میتوکندری ها، سیتوزول و کلروپلاست) گیاهان عالی حضور دارد. شکل مولکولی پیچیده کاتالاز نشان می دهد که در سیستم های گیاهی نقش های متنوعی دارد. کمبود کاتالاز در گیاهان ناهنجاری هایی نظیر کلروز و حساسیت به تنفس نوری را افزایش می دهد. به خاطر نقش آهن در واکنش های تولید و مصرف اکسیژن و نقش آن در فعالیت برخی از متالوآنزیم ها (از جمله کاتالاز) برای تشخیص تنش آهن در گیاهان از این آنزیمها استفاده می کنند. از جمله مهمترین این آنزیم ها پراکسیداز، کاتالاز می باشند.

۳-۲-۱-۴- آزاد شدن ترکیبات عالی با وزن مولکولی کم

مواد آلی مختلفی به صورت فعال یا غیر فعال به وسیله ریشه های گیاه آزاد می شوند. اجزاء اصلی این مواد عبارتند از ترکیبات فنلی، قندهای احیاء کننده، آمینواسیدها، و اسیدهای آلی. اگرچه الگوی خروج مواد مترشحه به صورت ژنتیکی تعیین می شود، فاکتورهای محیطی نیز ممکن است اثرات زیادی حتی بیشتر از تفاوت های بین گونه ای، روی تراوش مواد آلی داشته باشند. مقادیر آزاد شده این ترکیب ها می تواند تا ۲۰ درصد کرین اسیمیله شده برسد. هم میزان خروجی و هم ترکیب مواد تراوش شده به خواص مکانیکی سوپسترا، pH، نوع خاک، شدت نور، درجه حرارت خاک، وضعیت تغذیه ای گیاه و حضور میکروارگانیزمها بستگی دارد. بعلاوه تراوش ریشه به وسیله سن، و آلودگی مایکوریزایی گیاه نیز تحت تاثیر قرار می گیرد. تراوش ترکیبات با وزن مولکولی

⁶ Reactive Oxygen Species

سبک به وسیله کمبود مواد غذایی به ویژه فسفر و آهن افزایش می‌یابد. در طی گرسنگی آهن مقادیری فنول، ریوفلاوین و اسیدهای آلی به وسیله ریشه آزاد می‌گردند. تراوشات ریشه علاوه بر داشتن اثرات مستقیم روی فعالیت میکروبی، قابلیت استفاده از عناصر غذایی میکرو را نیز با اسیدی کردن ریزوسفر، و تشکیل کیلیت و یا احیاء Fe^{3+} تحت تاثیر قرار می‌دهد. ترکیبات فنولی (مانند کافئیک و کلوروژنیک اسید) اشاره شده که منبع بزرگی از الکترون‌ها را برای احیاء Fe(III) تامین کنند.

۴- نقش ارقام و پایه ها در مواجهه با تنش آهن در درختان میوه

بطور معمول درختان میوه‌ای که از طریق پیوند ازدیاد می‌شوند از دو ژنوتیپ جداگانه تشکیل می‌شوند:

رقم، برای عملکرد باردهی و کیفیت محصول و پایه (معمولا از همان گونه یا سطح گیاه شناسی مرتبط) که برای سیستم ریشه و مقاومت‌های آن در جذب آب، مواد غذایی و استقرار در خاک انتخاب می‌شوند. در درختان میوه اثرات پایه و رقم بر مقاومت به آهن امری پذیرفته شده است.

در خاک‌های آهنی که معمولا pH آنها بیشتر از ۷/۵ است، آهن در فاز جامد (فرم شیمیایی) دارای حلالیت کمتر از 10^{-10} مول می‌باشد. مشخص شده است که به ازاء هر واحد افزایش pH، غلظت آهن (Fe^{3+}) در محلول خاک ۱۰۰۰ برابر کاهش می‌یابد. در محلول خاک، گیاهان برای تکمیل فرایند رشد اپتیمم به میزان آهن در محدوده غلظت $M 10^{-9}$ تا 10^{-6} نیاز دارند. در pH برابر ۵ مقدار آهن 10^{-6} مرتبه کمتر از حد مناسب است. تغذیه آهن در گیاه، و قابلیت استفاده از آن در خاک بسیار پیچیده می‌باشد، براساس قوانین حاکم بر شیمی محلول‌ها، با توجه به محدوده غلظت اشاره شده برای جذب، انتظار می‌رود تمام گیاهان در خاک‌های با pH بالاتر از ۴ دچار کمبود آهن شوند، ولی در عمل می‌بینیم که چنین نیست، پس به راستی در pH های بالای ۷ آهن چگونه جذب می‌شود؟ این مسئله صرفا از طریق واکنشهای شیمیایی محض که در خاک رخ می‌دهد قابل توجیه نمی‌باشد و علاوه بر واکنشهای شیمیایی، فرآیند های بیولوژیک و بیوشیمیایی، قابلیت ذاتی ریشه گیاهان در تغییر و مناسب سازی محیط ریشه در جهت افزایش جذب آهن عامل کلیدی است. ریشه بعضی گیاهان این قابلیت را دارند که با تراوش آنزیمها، اسیدها، فنلها و سایر ترکیبات آلی از ریشه و یا با تغییرات مرفولوژیک، آهن را حتی در شرایط نامساعد خاک جذب نمایند. گیاهانی که دارای این قابلیت هستند را گیاهان آهن کارا و گیاهانی که فاقد این توانایی هستند را آهن ناکارا می‌نامند. بنابراین با توجه به وجود پتانسیل مواد گیاهی در بروز پاسخ‌های سازشی به کمبود آهن، استفاده از ژنوتیپها و پایه های متحمل یا مقاوم به کلروز آهن روش بسیار کم هزینه و کارآمد در پیشگیری از کلروز آهن می‌باشد. اکثر محققین بر استفاده از ارقام و پایه های مقاوم به کلروز به عنوان یک راه حل منطقی، کم هزینه و موافق با محیط زیست اتفاق نظر دارند.

مکانیزم پایه برای تأثیر بر رشد درخت، با در نظر گرفتن این مفهوم که رشد یک درخت پیوندی، نتیجه‌ی رشد اجزاء تشکیل دهنده (پایه و پیوندک) و مجموعه اثرات متقابل آن ها قابل توجیه است. ریشه ها شاخه ها را از نظر آب، مواد غذایی و تنظیم کننده های رشد تامین نموده و شاخه ها نیز ریشه را از نظر مواد فتوسنتزی و

تنظیم کننده های رشد تأمین می کنند بنابراین ریشه و شاخه هر یک نقش تخصصی در تولید مواد رشدی دارند که در کنترل فعالیتهای گیاه مشارکت دارند.

جدول ۴-۱- میزان حساسیت پایه های مختلف درختان میوه نسبت به کلروز آهن

حساس	نیمه متحمل	متحمل	
M26	M106	M7	پایه های سیب
Mazzard F12/1	پایه های بذری گیلاس	Mahaleb	پایه های گیلاس
Colt	-	Mahaleb	آلبالو
<i>Pyrus serotina</i> BA 29	<i>Pyrus betulafolia</i>	OH×F 51, OH×F 69,	پایه های گلابی
Lovell, Missouri, S. Julien	-	GF 677, Adesoto Nemaguard	پایه های هلو
Ishtara	St. Julien)	پایه بذری زرد الو، Marianna, Myrobalan	پایه های زرد الو
<i>Vitis. riparia</i>	-	140 Ruggeri	مو
<i>Juglans regia</i>	Paradox		گردو
Ishtara	-	Myrobalan Seedlings, Myrobalan B, Myrobalan 29 C	آلو
<i>Citrus sinensis</i> (sweet orange) <i>P.trifoliata</i> (trifoliate orange)	<i>Citrus aurantium</i> (sour orange)	-	مرکبات
Kiwifruit, Hayward, Bruno	-	-	کیوی

مجموعه پیوندی و بافتهای هادی پایه ممکن است رشد را از طریق اثر روی حرکت آنها از ریشه به شاخه و از شاخه به ریشه تحت تأثیر قرار دهند. تحت شرایط باغ تأمین مواد غذایی معمولاً برای رشد محدود کننده نیست و به وسیله تقاضای پیوندک کنترل می شود و درختان روی پایه های مختلف ممکن است مقادیر عناصر غذایی برگ شان متفاوت باشد و این تفاوت منحصر و وابسته به قدرت رشدی پایه به تنهایی نمی باشد بلکه به اثر

متقابل پایه و پیوندک مربوط می‌شود زیرا پیوندک هم علاوه بر فتواسیمیلات با تولید اکسین و حرکت قطبی آن به سمت بخشهای پائینی درخت می‌تواند برخی فرایندها را تنظیم نماید.

بررسی‌های Tagliavini و همکاران (1992) نشان داد که تفاوت در جذب و انتقال عناصر غذایی در درختان میوه پیوندی، به رشد رقم پیوندک و غلظت عناصر غذایی موجود در شیره خام بستگی دارد که حاصل ترکیب سیستم ریشه‌ای و قسمت‌های هوایی درخت می‌باشد. Ruiz و همکاران (۱۹۹۷) مشخص ساختند که نوع پایه می‌تواند محتویات عناصر معین به ویژه N شاخه و برگ را تغییر دهد. بررسی‌هایی که فهم ارتباط بین پایه و پیوندک را افزایش می‌دهند می‌توانند به شناسایی مکانیزم مقاومت سیستم ریشه‌ای در برابر کمبودها و مسمومیت‌های عناصر غذایی در برنامه‌های پیشرفته کوددهی ترکیب‌های خاص پایه و پیوندک کمک نماید.

Prado and Alcantara (۲۰۱۱) مقاومت نهالهای بذری غیر پیوندی به و گلابی، و نهالهای پیوند شده روی پایه‌های به کشت شده در گلدان‌های حاوی خاک آهکی در محیط گلخانه را مقایسه کردند. نتایج آنها نشان داد که نهال‌های پیوندی گلابی روی پایه به مقاومت بیشتری به کمبود آهن نشان داده‌اند نسبت به نهالهای غیر پیوندی به. نهال‌های غیر پیوندی به وقتی در معرض محلول غذایی عاری از آهن قرار می‌گیرند این نهال‌ها شاخص SPAD کمتری داشتند و نهال‌های آنها حاوی مقادیر آهن برگ، و ماده خشک کمتری بودند بنابراین ساقه آنها رشد کمتری را نشان داد.

۴-۱- زمان حداکثر جذب آهن در درختان میوه

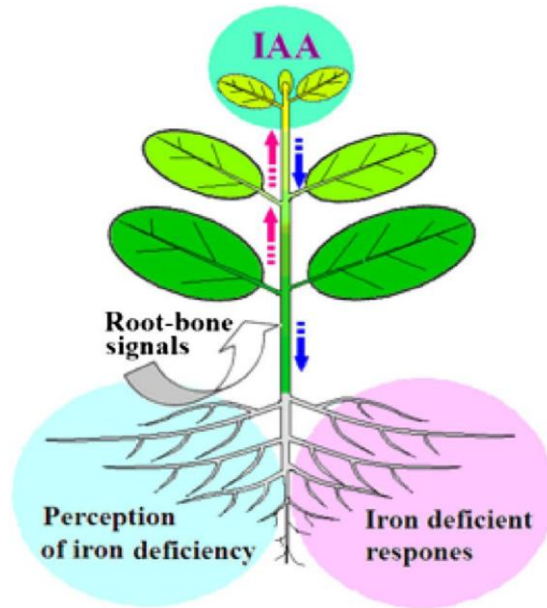
در درختان میوه‌ی خزان دار و تاک معمولاً فعالیت چرخه باروری با تشکیل جوانه‌ها آغاز می‌شود و با گلدهی و تشکیل میوه و بلوغ میوه در سال بعد پایان می‌یابد. شدت کلروز در باغات معمولاً وقتی در یک سال (سال آور) باردهی زیادی داشته باشند در سال بعد بیشتر است. زیرا میوه سینک قوی برای کربوهیدرات‌هایی است که در ریشه ذخیره شده و ممکن است برای رشد مجدد ریشه در اول بهار کافی نباشد. در این شرایط که آهن معمولاً باید از طریق نوکهای ریشه جذب شود تعداد نوکهای ریشه تولید شده به وسیله یک پایه در اول بهار می‌تواند بر میزان جذب آهن تاثیر بگذارد. همچنین شدت کلروز آهن در اول بهار وقتی بارندگی باعث افزایش غلظت بیکربنات در دوره حداکثر تقاضا برای آهن می‌شود افزایش می‌یابد. در این حالت اگر شرایط خاک بهبود یابد برگهای جدید سبز هستند ولی احتمال اینکه برگهایی که قبلاً زرد شده‌اند مجدداً سبز شود کم است. کاهش محصول ناشی از کلروز برگ بستگی به درجه و دوره توسعه کلروز متفاوت است. دوره بحرانی همزمان با گلدهی و تشکیل میوه: در این دوره بر تشکیل میوه موثر است مثلاً در گلابی یا کیوی که اندازه نهایی

میوه به تعداد بذر موجود در آن بستگی دارد روی تعداد بذر تاثیر می‌گذارد. کلروز نسبتاً کم در سایر فازهای رشدی به ویژه در بخشهایی از تاج درخت که صرفاً رویشی هستند و جوانه باروری وجود ندارد معمولاً قابل قبول است. علائم کلروزه همچنین از سالی به سال دیگر در اثر متغیرهای محیطی و مربوط به درخت مانند میزان محصول، درجه حرارت، بارندگی متفاوت است.

۴-۲- دخالت اکسین در تنظیم سیگنال دریافت کننده تنش آهن

واکنشهای گیاه به تنش آهن معمولاً در سطح ریشه اتفاق می‌افتد در حالیکه اندامهای هوایی نیز در بروز چنین پاسخهایی نقش دارند. نتایج بررسی‌های مختلف بر اساس آزمایشاتی که در آنها ریشه یا ساقه به دو بخش تقسیم شده و تیمارهای تنش آهن روی یکی از بخشهای گیاه اعمال گردیده، مشخص نموده‌اند که در گیاهان با راهبرد I سیگنال‌های سیستمیک در تنظیم پاسخ به تنش کمبود آهن (مثل افزایش فعالیت فریک ردوکتاز و اسیدی شدن ریزوسفر) دخالت دارند. تا کنون طبیعت این سیگنال یا سیگنال‌ها شناخته نشده است ولی تعدادی از محققین هورمون‌های گیاهی و یا پیش ماده‌های آنها را به عنوان شرکت کننده در این سیگنال‌ها پیشنهاد نموده‌اند. مکانیزم پاسخ به کمبود آهن در گیاهان چوبی پیچیده است. یافته‌های محققین شواهد قوی را ارائه می‌دهد مبنی بر این که درک اولیه سیگنال کمبود آهن به وسیله خود ریشه انجام می‌شود (شکل ۴-۱) و اکسین به عنوان یک سیگنال سیستمیک برای انتقال پیام اولیه به فاصله دورتر عمل می‌کند تا تنظیم فعالیت Fe(III) ردوکتاز و تراوش پروتون از ریشه انجام شود. ریشه ابتدا کمبود آهن را دریافت می‌کند سپس واکنش اولیه برای ارسال سیگنال‌های لازم به شاخه و تسریع بیوستز IAA در انتهای شاخه انجام می‌شود و حرکت قطبی IAA از شاخه به سمت ریشه جریان یافته و پاسخ‌های مربوطه در آنجا بروز می‌کند.

غلظت اکسین در ریشه گیاهان دچار کمبود آهن افزایش می‌یابد و پاسخ‌های مورفولوژیک شاخصی مانند تورم انتهای ریشه، تشکیل ریشه‌های جانبی و توسعه تارهای کشنده را در پی دارد که این تغییرات مورفولوژیک را می‌توان با استفاده از IAA یا 2,4-D نیز شبیه سازی کرد. انجام این تغییرات در سطح ریشه، که در اثر اکسین ساخته شده در انتهای شاخه‌ها رخ می‌دهد مربوط به نوع رقم می‌باشد. بنابراین قابلیت رقم و پایه در واکنش به اختلال آهن تعیین کننده می‌باشد. به همین دلیل در یک ترکیب پیوندی مقاومت یا حساسیت به تنش آهن را نمی‌توان به پایه یا رقم به تنهایی نسبت داد.



شکل ۴-۱ - مدل شماتیک سیگنال سیستمیک IAA تحت شرایط کمبود آهن.

۴-۳- تحقیقات انجام شده در زمینه واکنش پایه و رقم به کلروز آهن در درختان میوه در

ایران

به منظور تعیین غلظت های مختلف بی کربنات در بروز کلروز آهن در سیب شهابی (۱۳۸۰) با اعمال تیمار های بی کربنات آمونیم با غلظت های صفر، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۳۰ میلی مول بر لیتر نهال های پیوندی سیب گلدن دلشز، رد دلشز و گلاب کهنز روی پایه های بذری نتیجه گیری نمود که قبل از اعمال تیمار، رقم گلدن دلشز با بیشترین میزان سبزیگی برگ از ارقام رد دلشز و گلاب کهنز متمایز گردید ولی تفاوت معنی داری نشان ندادند. با گذشت ۴۰ روز از اعمال تیمار با بی کربنات بین ارقام از نظر شدت سبزیگی تفاوت معنی داری مشاهده شد. پس از اعمال این تیمارهای بی کربنات رقم گلدن دلشس بیشترین سبزیگی، گلاب کهنز در گروه دوم و رد دلشس با بیشترین علائم کلروز در گروه سوم قرار گرفت.

در قالب پروژه دستیابی به پایه سیب متحمل به کلروز (زینانو ۱۳۸۷) بذره های سیب ژنوتیپ های مناطق مختلف کشور جمع آوری گردید. پس از کاشت بذور از نظر وجود عارضه زرد برگی با اندازه گیری غلظت کلروفیل برگ در مرحله رشد سریع نهال انجام شد. نتایج این تحقیق نشان داد بیشترین مقدار میانگین شاخص

کلروفیل (SPAD) مربوط به ژنوتیپ مربائی شماره ۵۹ با مقدار ۴۵/۹۰ و کمترین آن در ژنوتیپ عباسی شماره ۱۸۶ با مقدار ۱۲/۷۹ بود.

میر عبدالباقی (۱۳۸۸) با اعمال تیمار سطوح مختلف آهک با خاک مزرعه روی پایه های M9، M26، B9 و MM106 نشان داد که سطوح مختلف آهک در خاک و نوع پایه و اثر متقابل آنها اثر معنی دار بر روی پارامترهای مختلف برگی داشته است. تعیین ارتباط بین کلروفیل برگ و میزان آهک بستر نشان داد که با افزایش میزان آهک، مقدار غلظت کلروفیل در برگهای جوان پایه های MM106 و M26 (در سال اول) و M9 و B9 (در سال دوم) کاهش می یابد.

عبداللهی و همکاران (۱۳۸۹) با بررسی ۱۳ ژنوتیپ به منطقه مرکزی کشور روی پایه های به، زالزالک و گلابی از نظر حساسیت به کلروز با ارزیابی میزان کلروفیل برگ نشان دادند که سه ژنوتیپ روی اغلب پایه کلروز کمتری نشان دادند، دو ژنوتیپ روی اغلب پایه حساسیت نسبتا زیاد تا زیاد بروز دادند، وقتی ژنوتیپ (KVD1) روی پایه به پیوند گردید حساسیت به کلروز آهن افزایش یافت اما وقتی روی پایه های زالزالک و گلابی بذری پیوند شدند این رقم کاهش قابل توجهی در حساسیت به کلروز آهن نشان دادند. در ژنوتیپ KM1 پایه زالزالک و در ژنوتیپ ET1 دو پایه گلابی و زالزالک سبب افزایش حساسیت به کلروز این ژنوتیپ شدند. سایر ژنوتیپ ها رفتار متغیری نشان دادند.

محمدی و همکاران (۱۳۹۲) در تحقیقی واکنش پایه های رویشی به (*Cydonia oblonga*) شامل PQBA29 و QC و QB در دو غلظت آهن ۳ و ۵۰ میکرو مول در محلول غذایی را در حضور و عدم حضور بی کربنات بررسی نمودند. نتایج آنها نشان داد که پایه PQBA29 از نظر محتوای کلروفیل نسبی، غلظت آهن فعال برگ، سطح برگ و فعالیت آنزیم کاتالاز نسبت به سایر پایه های مورد آزمایش کمتر تحت تاثیر غلظت پائین آهن یا وجود بی کربنات در محلول غذایی قرار گرفتند. پایه بذری به (*Cydonia oblonga*) در این شرایط به شدت علائم کلروز آهن نشان دادند. همچنین پایه QC سازگاری بهتری نسبت به پایه QB در شرایط کمبود آهن نشان داد.

در یک تحقیق برای تعیین میزان تحمل پایه های هلو، بادام تلخ، GF677 و GN15، رستمی و همکاران (۱۳۹۲) با اعمال تیمار غلظت های مختلف آهن و بی کربنات در محلول غذایی، غلظت کلروفیل، آهن کل و فعال، وزن تر اندام هوایی و ریشه را مورد اندازه گیری قرار دادند نتایج آنها نشان داد که در هر چهار پایه بیشترین میزان رشد، غلظت کلروفیل برگ، آهن کل و آهن فعال مربوط به تیمار شاهد است. پایه ها در

تیمارهای غذایی حاوی یونهای بی کربنات و فاقد آهن تفاوت معنی داری از نظر میزان آهن نشان ندادند. میزان آهن کل برگ پایه های بادام، GF677 و GN15 در محلول غذایی حاوی یون های بی کربنات با تیمار شاهد تفاوت معنی داری نشان نداد. پایه هلو بیشترین میزان کاهش رشد، کلروفیل، آهن کل، و فعال را در تیمارهای غذایی فاقد آهن و حاوی یون های بی کربنات نسبت به شاهد نشان دادند. بیشترین تحمل به محلول غذایی فاقد آهن مربوط به GF677 بود. در حضور یونهای بی کربنات بادام تلخ و GF677 تحمل بیشتری نشان دادند.

در تحقیقی دیگر پیرمردیان و همکاران (۱۳۹۶) در دو آزمایش جداگانه در یکی ۶ نوع پایه رویشی سیب شامل M9، M26، M7، M25، MM106 و MM111 و در آزمایش دوم همین ۶ پایه در ترکیب با ارقام گلاب کهنز، گلدن و رد دلشس، واکنش آنها را در مقابل کمبود آهن (-Fe) و تیمار بیکربنات سدیم مورد بررسی قرار دادند. در این آزمایشها علاوه بر اینکه صفات متداول فیزیولوژیک مورد ارزیابی قرار گرفت سایر صفات بیوشیمیایی شامل فعالیت آنزیم فریک کیلیت ردوکتاز ریشه، میزان اکسین ریشه و شاخه و همچنین توانایی پایه ها در کاهش pH ریزوسفر نیز به عنوان واکنش های پایه ها و ارقام سیب در تنش آهن برای تمایز پایه ها و ارقام حساس از مقاوم مورد اندازه گیری قرار گرفت. نتایج این آزمایشات پایه ها را به سه گروه شامل پایه های M9 و M7 به عنوان پایه های متحمل به کلروز آهن و پایه های MM111 و M26 به عنوان پایه های حساس و پایه های MM106 و M25 را به عنوان پایه های با حساسیت متوسط گروه بندی نمود. همینطور در بین ارقام، گلاب کهنز به عنوان رقم مقاوم گلدن دلشس به عنوان رقم حساس و رد دلشس با حساسیت بینابین ارزیابی گردید. البته در آزمایش دوم که ترکیب پیوندی ارقام با پایه های رویشی مورد بررسی قرار گرفت تشدید اثرات حساسیت یا مقاومت پایه ها با ارقام مشهود بود به عنوان مثال رقم گلاب کهنز که مقاومت بالایی در برابر تیمارهای تنش آهن نشان داده بود در ترکیب با پایه های M9 و M7 که آنها نیز در گروه پایه های مقاوم قرار گرفته بودند از ترکیبهای موفق در برابر تنش آهن بودند و برعکس ترکیب رقم گلدن دلشس با پایه های حساس MM111 و M26 حساسیت بیشتر ترکیبهای پیوندی نسبت به تیمارهای تنش آهن را به همراه داشت.

۵- نتیجه گیری

در پایان به عنوان یک نتیجه گیری کلی باید خاطر نشان کرد که در بررسی تغذیه آهن اگر فرایندهای جذب و استفاده از این عنصر توسط گیاه را به دو بخش کلی خلاصه کنیم **الف**) فرایندهای شیمیایی، که به شیمی آهن در خاک مرتبط است یکی از مهمترین ویژگیهای آهن پتانسیل تغییر ظرفیت ($Fe^{2+} \rightleftharpoons Fe^{3+} + e^-$) آن است، این قابلیت آهن یک ویژگی ذاتی و مهم این عنصر برای انجام وظایف آن در گیاه به شمار می رود

عوامل مختلفی بر شیمی آهن در خاک تاثیر می‌گذارند ولی چیزی که حائز اهمیت می‌باشد، همه این عوامل در تعامل با گیاه (پایه و رقم) تاثیر نهایی خود را در وضعیت تغذیه آهن درختان میوه می‌گذارند. (ب) فرآیندهای بیولوژیک، یعنی واکنش‌هایی که توسط گیاه برای استفاده از این عنصر انجام می‌گیرد این واکنشها که منجر به آزاد شدن ترکیبات بیوشیمیایی و یا تغییر در مرفولوژی در ریشه می‌شوند و نهایتا در ژنوتیپ های کارآمد سبب جذب و استفاده بیشتر آهن می‌گردد. در مجموع شاید بدون اغراق بتوان گفت که وزن تاثیر گذاری عوامل بیولوژیک در جذب و استفاده از آهن از عوامل شیمیایی بیشتر است، به ویژه در خاکهای آهکی با pH بالا همانطور که در بحث حلالیت آهن نیز به آن پرداخته شد اگر فرآیند جذب را صرفا از لحاظ شیمیایی بخواهیم بررسی نمائیم از نظر تئوریک جذب آهن در خاکهای آهکی مطلقا امکان پذیر نیست آن چیزی که در چنین شرایطی جذب آهن را ممکن می‌سازد عامل بیولوژیک است که همان قابلیت ژنوتیپ‌ها و مشخصا در درختان میوه پایه و رقم در استفاده از آهن بسیار تعیین کننده است. اهمیت این قضیه در درختان میوه به ویژه درختان پیوندی بسیار بیشتر است زیرا همانطور که نتایج تحقیقات ذکر شده نیز اشاره داشتند، پایه و رقم ممکن است واکنشهای متفاوتی به اختلال آهن نشان دهند. بنابراین انتخاب نوع مقاوم رقم و پایه در خاکهای آهکی می‌تواند در کاهش هزینه‌های تغذیه آهن و افزایش کمیت و کیفیت محصول بسیار موثر باشد. لذا پیشنهاد می‌شود اولاً تحقیقات بیشتری در ارتباط با تعیین مقاومت به کلروز در تمامی ارقام و پایه های درختان میوه مهم در کشور جهت تکمیل شناسنامه آنها صورت پذیرد تا باغدار با چشم باز و قدرت انتخاب بیشتری نسبت به گزینش پایه و رقم مناسب شرایط خود اقدام نماید ثانيا در اصلاح درختان میوه که در کشور ما نیز خوشبختانه در چند سال اخیر آغاز گردیده است با توجه به آهکی بودن خاک و پتانسیل گیاهی برای مقابله با این عارضه طبیعی، یکی از اهداف مهم و اصلی مقاومت به آهک در نظر گرفته شود.

۶- منابع

- اسدی، ک.ش.، ۱۳۹۴. شاخص کلروز و آهن فعال برای ارزیابی مقاومت به آهک خاک. مجله علوم خاک ایران، ۳: ۲۸۴-۲۶۹. بابالار، م و پیرمردیان، م. ۱۳۸۵. تغذیه درختان میوه. (ترجمه) انتشارات دانشگاه تهران.
- پیرمردیان، م.، ناصری، لطفعلی.، عبداللهی حمید و شهابی علی اصغر (۱۳۹۶). فعالیت آنزیم فریک کیلیت ردوکتاز ریشه روشی برای ارزیابی تحمل به سبزی ناشی از کمبود آهن در پایه های سیب (*Malus domestica Borkh.*) مجله علوم باغبانی ایران. دوره ۴۸، شماره ۳، ص ۶۶۸-۶۵۵.
- پیرمردیان، م.، ناصری، لطفعلی.، عبداللهی حمید و شهابی علی اصغر (۱۳۹۷). مقایسه روشهای ارزیابی مقاومت به کلروز آهن در ترکیبهای پیوندی سیب مجله علوم باغبانی ایران. دوره ۵۰، شماره ۲، ص ۴۰۷-۳۹۳.
- پیرمردیان، م.، فیزیولوژی و چگونگی جذب عناصر غذایی از طریق برگ. ۱۳۷۷. انتشارات ترویج سازمان جهاد کشاورزی استان اصفهان.
- رستمی، ر.، ارشادی، ا.، و ساری خانی، ح.، ۱۳۹۲. ارزیابی تحمل به کلروز آهن در چهار پایه هلو، بادام تلخ، GF677 و GN15. هشتمین کنگره علوم باغبانی ایران. دانشگاه بوعلی سینا همدان.
- سمر، س. م.، سعادت س.، تدین م.، رضایی ح.، طهرانی م. م.، سبحان ا.، بشارتی ح و فلاح ع. ۱۳۸۹. آهن در خاک و گیاه. نشر آموزش کشاورزی.
- شهابی، ع. ا.، ۱۳۸۱. شناخت ناهنجاریهای تغذیه ای و ارائه راهکارهای مدیریتی مصرف بهینه کودبرای ارتقاء عملکرد کمی و کیفی درختان سیب در منطقه سمیرم. رساله دکتری، دانشگاه تربیت مدرس.
- شهابی، ع. ا.، ملکوتی، م. ج.، ۱۳۸۱. نقش بی کربنات در بروز ناهنجاریهای تغذیه ای در درختان میوه. انتشارات ثنا.
- میرعبدالباقی، م.، ۱۳۸۸. ارزیابی مقاومت پایه های رویشی سیب به کلروز آهن ناشی از آهکی بودن خاک. ششمین کنگره علوم باغبانی ایران - رشت.
- عبداللهی، حمید.، قاسمی، ایوبعلی و مهربانی پور، س. ۱۳۸۹. اثر متقابل پایه و ژنوتیپ بر تحمی به کلروز ناشی از کمبود آهن در برخی ژنوتیپ های به (*Cydonia oblonga Mill.*) منطقه مرکزی ایران. مجله به نژادی نهال و بذر جلد ۱-۲۶ شماره ۱.
- Abadía, J., Álvarez-Fernández, A., Rombolaà, A.D., Sanz, M., Tagliavini, M. and Abadía, A., (2004). Technologies for the diagnosis and remediation of Fe deficiency. *Soil Science and Plant Nutrition*, 50(7): 965-971.
- Alscher, R.G., Donahue, J.L. and Cramer, C.L., 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells. *Physiologia Plantarum*, 100(2),224-233.
- Alscher RG, Hess, J.L., (1993). *Antioxidants in Higher Plants*, Boca Raton: CRC Press.
- Álvarez-Fernández, A., Abadía, J. and Abadía, A., (2006). Iron deficiency, fruit yield and fruit quality. In *Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms* Springer Netherlands : 85-101.

- Atkinson, C. and Else, M., (2001). Understanding how rootstocks dwarf fruit trees. *Compact Fruit Tree*, 34(2):46-49.
- Bavaresco, L., Fregoni, M. and Frascini, P., (1991). Investigations on iron uptake and reduction by excised roots of different grapevine rootstocks and a *V. vinifera* cultivar. *Plant and Soil*, 130(1-2):109-113.
- Boxma, R., (1972). Bicarbonate as the most important soil factor in lime-induced chlorosis in the Netherlands. *Plant and Soil*, 37(2):233-243.
- Byrne, D.H. and Rouse, R.E., (1994). Greenhouse Screening of citrus rootstock for tolerance to bicarbonate-induced iron chlorosis. *HortScience*, 29(2):113-116.
- Chouliaras, V., Dimassi, K., Therios, I., Molassiotis, A. and Diamantidis, G., (2004). Root-reducing capacity, rhizosphere acidification, peroxidase and catalase activities and nutrient levels of *Citrus taiwanica* and *C. volkameriana* seedlings, under Fe deprivation conditions. *Agronomie*, 24(1): 1-6.
- Eide, D., Broderius, M., Fett, J. and Guerinot, M.L., (1996). A novel iron-regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(11):5624-5628.
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Yanai, R.D. and Whitbeck, J.L., 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 147(1):33-42.
- Ferree, D.C. and Knee, M., (1997). Influence of Root Pruning and Rootstock on Growth and Performance of Golden Delicious' Apple. *HortScience*, 32(4):645-648.
- Forner-Giner, M.A. and Ancillo, G., (2011). Iron stress in citrus. INTECH Open Access Publisher.
- FORNER-GINER, M.A., 2009. The citrus rootstocks Cleopatra mandarin, *Poncirus trifoliata*,
- Garcia-Villanueva, E., Costes, E. and Jourdan, C., (2002). June. Comparing root and aerial growth dynamics of two apple hybrids ownrooted and grafted on M. 9. In I International Symposium on Rootstocks for Deciduous Fruit Tree Species 658:(1-67).
- Giehl, R.F., Gruber, B.D. and von Wirén, N., (2014). It's time to make changes: modulation of root system architecture by nutrient signals. *Journal of Experimental Botany*, 65(3):769-778.
- Giehl, R.F., Lima, J.E. and von Wirén, N., (2012a). Localized iron supply triggers lateral root elongation in *Arabidopsis* by altering the AUX1-mediated auxin distribution. *The Plant Cell*, 24(1):33-49.
- Giehl, R.F., Lima, J.E. and von Wirén, N., (2012b). Regulatory components involved in altering lateral root development in response to localized iron: evidence for natural genetic variation. *Plant Signaling and Behavior*, 7(7):711-713.
- Gupta, M., Kumar, A. and Gautam, R., (2011). Iron Essentiality; In relation to morphology and physiology of roots. *Indian J. Applied and Pure Bio*. Vol, 26(1):91-105.
- Head, G.C., (1966). Estimating seasonal changes in the quantity of white unsuberized root on fruit trees. *Journal of Horticultural Science*, 41(2):197-206.
- Jackson, R., Mooney, H.A. and Schulze, E.D., (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(14):7362-7366.
- Jaegger B, Goldbach H, Sommer K .(2000). Release from lime-induced iron chlorosis by cultan in fruit trees and its characterisation by analysis. In II ISHS Conference on Fruit Production in the Tropics and Subtropics 531:107-114.
- Julian, G., Cameron, H.J. and Olsen, R.A., (1983). Role of chelation by ortho dihydroxy phenols in iron absorption by plant roots. *Journal of Plant Nutrition*, 6(2):163-175.

- Kim, S.A. and Guerinot, M.L., (2007). Mining iron: iron uptake and transport in plants. *FEBS letters*, 581(12):2273-2280.
- Krohling, C.A., Eutrópico, F.J., Bertolazi, A.A., Dobbss, L.B., Campostrini, E., Dias, T. and Ramos, A.C., (2016). Ecophysiology of iron homeostasis in plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 62(1):39-47.
- Ksouri, R., Gharsalli, M. and Lachaal, M., (2005). Physiological responses of Tunisian grapevine varieties to bicarbonate-induced iron deficiency. *Journal of Plant Physiology*, 162(3):335-341.
- Landsberg, E.C., (1996). Hormonal regulation of iron-stress response in sunflower roots: a morphological and cytological investigation. *Protoplasma*, 194(1-2):69-80.
- Li, G., Kronzucker, H.J. and Shi, W., (2016). The response of the root apex in plant adaptation to iron heterogeneity in soil. *Frontiers in Plant Science*, 7.
- Li, G., Song, H., Li, B., Kronzucker, H.J. and Shi, W., (2015a). Auxin resistant1 and PIN-FORMED2 protect lateral root formation in Arabidopsis under iron stress. *Plant Physiology*, 169(4):2608-2623.
- Marschner, H., Römheld, V. and Kissel, M., (1986). Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron. *Journal of Plant Nutrition*, 9(3-7):695-713.
- Mengel, K., Planker, R. and Hoffmann, B., (1994). Relationship between leaf apoplast pH and iron chlorosis of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Plant Nutrition*, 17(6):1053-1065.
- Moog, P.R. and Janiesch, P., 1990. Root growth and morphology of *Carex* species as influenced by oxygen deficiency. *Functional Ecology*:201-208.
- Neilsen, G.H., Parchomchuk, P., Berard, R. and Neilsen, D., (1997). Irrigation frequency and quantity affect root and top growth of fertigated 'McIntosh' apple on M. 9, M. 26 and M. 7 rootstock. *Canadian journal of Plant Science*, 77(1):133-139.
- Pereira, W.E., de Siqueira, D.L., Martínez, C.A. and Puiatti, M., (2000). Gas exchange and chlorophyll fluorescence in four citrus rootstocks under aluminium stress. *Journal of Plant Physiology*, 157(5):513-520.
- Perur, N.G., Smith, R.L. and Wiebe, H.H., 1961. Effect of iron chlorosis on protein fractions of corn leaf tissue. *Plant Physiology*, 36(6):736.
- Pestana, M., Correia, P.J., David, M., Abadía, A., Abadía, J. and de Varennes, A., (2011). Response of five citrus rootstocks to iron deficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 174(5):837-846.
- Psarras, G., Merwin, I.A., Lakso, A.N. and Ray, J.A., (2000). Root Growth Phenology, Root Longevity, and Rhizosphere Respiration of Field Grown Mutsu' Apple Trees on Malling 9' Rootstock. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 125(5):596-602.
- Robinson, N.J., Procter, C.M., Connolly, E.L. and Guerinot, M.L., (1999). A ferric-chelate reductase for iron uptake from soils. *Nature*, 397(6721):694-697.
- Rom, R.C. and Carlson, R.F., (1987). *Rootstocks for fruit crops*. John Wiley and Sons.
- Rombolà, A.D. and Tagliavini, M., (2006). Iron nutrition of fruit tree crops. Springer Netherlands. In *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Microorganisms* :61-83.
- Romera, F.J., Alcántara, E. and De La Guardia, M.D., (1991). Characterization of the tolerance to iron chlorosis in different peach rootstocks grown in nutrient solution. *Plant and Soil*, 130(1-2):121-125.
- Römheld, V. and Marschner, H., (1981). Iron deficiency stress induced morphological and physiological changes in root tips of sunflower. *Physiologia Plantarum*, 53(3):354-360.

Römheld, V. and Marschner, H., (1986). Evidence for a specific uptake system for iron phytosiderophores in roots of grasses. *Plant Physiology*, 80(1):175-180.

Römheld, V. and Marschner, H., (1986). Mobilization of iron in the rhizosphere of different plant species. *Advances in Plant Nutrition (USA)*.

Römheld, V., (2000). The chlorosis paradox: Fe inactivation as a secondary event in chlorotic leaves of grapevine. *Journal of Plant Nutrition*, 23:1629-1643.

Roriz, M., Carvalho, S.M. and Vasconcelos, M.W., 2014. High relative air humidity influences mineral accumulation and growth in iron deficient soybean plants. *Frontiers in Plant Science*, 5:726.

Santi, S. and Schmidt, W., (2009). Dissecting iron deficiency-induced proton extrusion in Arabidopsis roots. *New Phytologist*, 183(4):1072-1084.

Schmidt, W., (2006). Iron stress responses in roots of strategy I plants. Springer Netherlands. In *Iron Nutrition in Plants and Rhizospheric Microorganisms* :229-250.

Tyler G, Olsen T. (2001). Plant uptake of major and minor mineral elements as influence by soil acidity and liming. *Plant and Soil* 230: 307-321.

Vogt, K.A., Grier, C.C. and Vogt, D.J., (1986). Production, turnover, and nutrient dynamics of above-and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15:303-377.

Wegner, L.H. and Zimmermann, U., (2004). Bicarbonate-induced alkalization of the xylem sap in intact maize seedlings as measured in situ with a novel xylem pH probe. *Plant Physiology*, 136(3):3469-3477.

Wu, H., Li, L., Du, J., Yuan, Y., Cheng, X. and Ling, H.Q., (2005). Molecular and biochemical characterization of the Fe (III) chelate reductase gene family in Arabidopsis thaliana. *Plant and Cell Physiology*, 46(9):1505-1514.

Gartel, W., (1993). Grapes. In: Bennett, J. (Ed.), *Nutrient Deficiencies and Toxicity*. ASP Press, St. Paul, Minnesota, USA, pp. 177-183.

Massimo Tagliavini, Adamo Domenico Rombola()Iron deficiency and chlorosis in orchard and vineyard. ecosystems. *European Journal of Agronomy* (15) 71-92.

Abadia j, Alvarez-Fernandez A, Rombola A.D., Sanz M., Tagliavini M., and Abadia A. (2004). Technologies for the diagnosis and remediation of Fe deficiency. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 50 (7), 965-971.

Onwurah, I., Ogugua, V., Onyike, N., Ochonogor, A., Otitoju, O. 2007. Crude oil spills in the environment, effects and some innovative clean-up biotechnologies. *International Journal of Environmental Research*. 1(4) 307-320.

Krohling ca, Eutrópico F.J., Bertolazi A.A., (2016) Ecophysiology of iron homeostasis in plants. *Soil Science and Plant Nutrition*, 62, 1 39-47.

Shamiri sh., Ebadi A., Samar, S. M. Khalighi A. (2017). *Applied ecology and environmental research* 16(1): 267-279.

Horneck, D, Hart J. Stevens R, Petrie S, and Altland J. (2004) Acidifyng soil for crop production west of the Cascade mountains. Oregon State university.