نشریه علوم باغبانی(علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۳۱، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۶، ص.۴۲۴-۴۱۲
شاپا: ۴۷۳۰-۲۰۰۸

Journal of Horticultural Science
Vol. 31, No. 2, Summer 2017, P. 412-424
ISSN: 2008 - 4730

بررسی تمایزیابی جوانه‌ها در کیوی رقم‌های هایوارد و توموری

ابراهیم عابدی قشلاقی[1*]- ولی ربیعی[2]- مالک قاسمی[3]- جواد فتاحی مقدم[4]- فرهنگ رضوی[5]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۰۷/۱۰
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۵/۱۰/۰۱

چکیده

هدف این پژوهش مستندسازی زمان تمایزیابی گل‌ها و درک بهتر از تغییرات ریخت‌شناختی در جوانه‌های کیوی رقم‌های هایوارد و توموری بود. این آزمایش در پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه‌گرمسیری کشور (رامسر) رویتاک‌های هایوارد و توموری به‌مدت دو سال انجام شد. از اواسط اسفند تا اوایل خرداد ماه، جوانه‌های یکسان و هم قطر از جوانه ششم تا بیستم شاخه‌هاییک‌ساله با فاصله زمانی۵ تا ۷ روز انتخاب شدند. بررسی تمایزیابی جوانه‌ها با استفاده از میکروسکوپ استریوزوم انجام شد و مراحل مختلف تمایزیابی جوانه با مرحله ۵ رشد اصلی در مقیاس بی‌بی‌سی‌اچ[6]توصیف شد. نتایج نشان داد که در سال اول آزمایش اولین علائم سرآغازه‌های گل در رقم توموری دو روز قبل از مرحله تورم جوانه، حدود یک ماه قبل از شکفتن جوانه مشاهده شد. درحالیکه در رقم هایوارد اولین سرآغازه‌های گل ۹ روز بعد از آن مشاهده شد. روند تمایزیابی جوانه‌ها و سرآغازه‌های مختلف اندام‌های زایشی در سال دوم نیز همانند سال اول بود با این تفاوت که تمایزیابی آنها نسبت به سال قبل در هر دو رقم زودتر شروع شد. تمایزیابی سرآغازه‌ها در حدود دو ماه قبل از گلدهی و نزدیک مرحله شکفتن جوانه آغاز شد که با مشاهده ظاهری جوانه‌ها تا حدودی می‌توانمرحله نمو اندام‌های مختلف گل را برآورد کرد. شروع گل‌آغازی و دوره تمایزیابی گل‌ها با توجه به رقم و شرایط اقلیمی در سال‌های آزمایش متفاوت بود.

واژه‌های کلیدی: بی‌بی‌سی اچ، گل‌آغازی، فنولوژی، مریستم

مقدمه

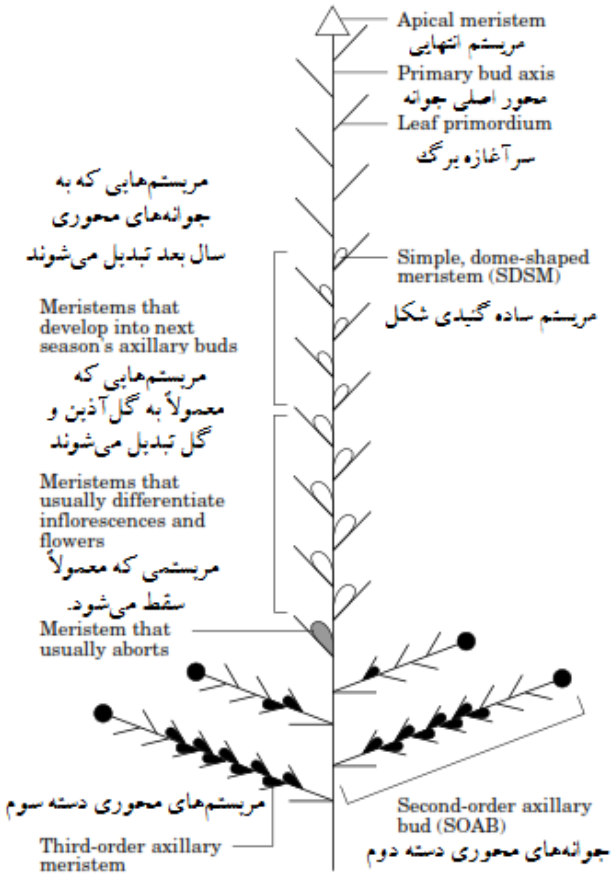
تغییرات از حالت رویشی به زایشی در یک جوانه و در یک بازه زمانی مشخص فقط وقتی ممکن است که یک پیام بیوشیمیایی آغازیدن جوانه گل را تحریک کند (۱۱). آغازیدن و تمایزیابی جوانه گل تحت تاثیر عوامل مختلف قرار دارد. اطلاعات مفیدی در ارتباط با اثر موقعیت جوانه روی تاک (۱۶)، اثر دمای‌های بالا (۳۵)، دسترسی به آب (۷)، سایه‌دهی (۲۸)، و افزایش طول روز (۲۹) در موقع تشکیل جوانه‌های گل وجود دارد. در بیشتر گیاهان چوبی تمایزیابی جوانه گل عمدتاً قبل از ورود به خفتگی زمستان تکمیل می‌شود. در مورد زمان گل‌انگیزی کیوی اختلاف‌نظر وجود دارد. بیشتر پژوهشگران دریافتند که گل‌انگیزی کیوی در تابستان و حداقل دو ماه قبل از ریزش برگ‌ها انجام می‌شود (۶، ۸، ۱۴و ۲۹). در کیوی شاخه‌های با پتانسیل گلدهی در طول تابستان دارای ساختمان تمایزیافته رویشی هستند و هیچ اثری از ساختمان تمایزیافته زایشی دیده نمی‌شود (۱۳ و ۲۰). تمایزیابی قابل مشاهده گل‌ها هم‌زمان با رشد شاخه‌های گل‌دهنده، در حدود ۱۰ روز بعد از ظهور شاخه‌هایسال جاری- با شش ماه تاخیر بین گل انگیزی و تمایزیابی گل- انجام می‌گیرد. در مقابل اسنوبال (۳۲) گزارش کرد که گل‌انگیزی کیوی در تابستان سال قبل اتفاق نمی‌افتد بلکه بلافاصله قبل از گل‌آغازی در بهار انجام می‌گیرد.

نمو گل در کیوی (*Actinidiadeliciosa*) در دو فصل جداگانه انجام می‌شود. هر جوانه محوری بالغ دسته اول[6]که دارای مریستم انتهایی رویشی است، درحدود ۲۳ فلس و سرآغازه برگ، و تقریباً ۱۶ ساختار جانبی دسته دوم دارد که چهار تا از آنها جوانه‌های محوری دسته دوم[7] و بقیه مریستم‌های ساده گنبدی شکل[8]هستند (شکل۱). جوانه محوری بالغ دسته اول در موقع نمو در اوایل بهار به شاخساره تبدیل خواهد شد و همزمان با نمو آن، تعدادی از مریستم‌های ساده گنبدی شکل نمو کرده و به گل یا گل‌آذین تبدیل می‌شوند (۲، ۲۵، ۳۶ و ۳۷). جوانه‌های محوری دسته دوم عموماً باز نمی‌شوند و در زیر

۱، ۲ و ۵-به ترتیب دانشجوی دکتری فیزیولوژی و اصلاح درختان میوه، دانشیار و استادیار گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه زنجان. ایران
(*- نویسنده مسئول: Email: eabedig@yahoo.com)
۳ و ۴- استادیاران موسسه تحقیقات علوم باغبانی، پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه‌گرمسیری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رامسر، ایران
DOI:10.22067/jhorts4.v0i0.58587

6 -First-order axillary buds (FOAB)
7 -Second-order axillarybuds (SOAB)
8 -Simple, dome-shapedmeristem (SDSM)

فلس‌های جوانه باقی می‌ماند مگر اینکه جوانه محوری بالغ دسته اول به هر دلیلی از بین برود (۲ و ۳۶).



شکل ۱- تصویر الگووار جوانه بالغ محوری دسته اول کیوی رقم هایوارد. تعداد ساختارها تصویری از میانگین هر جوانه است (۳۶)

Figure 1- Schematic picture of a Hayward mature first-order axillary bud. The numbers of structures depicted are mean numbers per bud (36)

در مرحله گل‌آغازی و تمایزیابی کیوی، کاسبرگ‌ها، گل‌برگ‌ها، پرچم‌ها، کلاله و تخمک‌ها بصورت متوالی متمایز شدند (۲). مریستم‌های زایشی در هایوارد ۱۲ روز قبل از شکفتن جوانه و ۵ روز دیرتر از رقم ماتوآ (*Actinidiadeliciosa*cv. Matua) آغازیده شده و سپس اندازه آن‌ها افزایش یافت. سرآغازه‌ی کاسبرگ‌ها قبل از شروع شکفتن جوانه نمایان می‌شوند. سرآغازه‌ی گلبرگ‌ها در زمان شکفتن آغازیده شده و گل‌های ماده در حدود یک هفته دیرتر از گل‌های نر شکفته شدند (۱۴). مریستم شاخه، بخش بسیار کوچک و تمایز نیافته‌ای از گیاه است که ساختاری ساده و عملکردی بسیار پیچیده دارد. در برخی از گیاهان مونوپود یال (رشد نامحدود)، مریستم شاخه این توانایی را دارد که رویشی بماند و با پدید آوردن بخش مریستم یدیگر، زمینه ساز آغازش اندام‌های زایشی گردد (۱۳).

اطلاع از مراحل مختلف آغازیدن جوانه گل و تغییرات نمو، جهت مدیریت بهتر باغ‌ها در مقابله با تنش‌هایی مانند رطوبت، تغذیه، هرس و غیره با هدف تنظیم میزان میوه‌دهی اهمیت زیادی دارد. هم‌چنین شناخت فنولوژی گل‌ها در کیوی برای برنامه‌های به‌نژادی و درک فرآیندهای تکاملی موثر در نمو اندام‌های گل اهمیت دارد (۱۹).

مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ'[1] سیستمی جدید برای کدگذاری یکنواخت و شرح مراحل رشد فنولوژیک مشابه در گونه‌های گیاهی است که برای کیوی هایوارد توسط سالینئورا و همکاران (۲۷) گزارش شده است. ۸ مرحله اصلی رشد کیوی در مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ' در جدول ۱ آمده است. هر کدام از این مراحل نیز دارای مراحل ثانویه است.

مرحله ۵ رشد اصلی در مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ' که مربوط به ظهور گل‌آذین است فقط به‌صورت طویل شدن دم‌گل و شکفتن کاسبرگ و گل‌برگ بیان شده است. در این پژوهش سعی شده است که علاوه بر ذکر مراحل مختلف نمو این مرحله که توسط براندل بررسی شده است (۱ و ۲)، زیر مرحله‌های مرحله ۵ رشد اصلی مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ' نیز برای نمو اندام‌هایی زایشی داخل هر گل ذکر شود. هدف اصلی از این پژوهش مستندسازی فنولوژی گل‌ها و درک بهتر از تغییرات

1- BBCH scale

ریخت‌شناختی در جوانه‌های کیوی رقم هایوارد و توموری در شرایط آب و هوایی رامسر بود.

جدول ۱- مراحل اصلی فنولوژی در مقیاس 'بی بی سی اچ' در درختان میوه
Table 1-Principal phenological stages in BBCH scale at fruit crops

مرحله Stage	شرح مرحله Stage description	مرحله Stage	شرح مرحله Stage description
0	نمو جوانه Bud development	6	گلدهی Flowering
1	نمو برگ Leaf development	7	نمو میوه Fruit development
2	نمو شاخه Shoot development	8	بلوغ میوه Maturity of fruit
5	ظهور گل‌آذین Inflorescence emergence	9	پیری، شروع خواب Senescence, Beginning of dormancy

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی: این آزمایش در یک باغ کیوی ۱۰ ساله کیوی در پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه‌گرمسیری کشور (رامسر) بر روی کیوی رقم ماده هایوارد و رقم نر توموری به مدت دو سال انجام شد. نهال‌های ارقام کیوی با فواصل ۶×۴ متر کشت شده و به فرم T تربیت شده‌اند. همه‌ی مراقبت‌های داشت شامل تغذیه، آبیاری، هرس و غیره برای همه درختان به طور یکسان انجام گرفت.

نمونه‌برداری: برای دو سال متوالی از اوایل اسفند تا اواخر فروردین ماه سال‌های ۹۴-۱۳۹۳ و ۹۵-۱۳۹۴، جوانه‌هاییکسان و هم قطر از جوانه ششم تا بیستم شاخه‌های یک‌ساله ارقام هایوارد و توموری (۳۳) با فاصله زمانی ۷ تا ۱۰ روز انتخاب و نمونه‌برداری شد. در هر مرحله نمونه‌گیری حداقل ۳۰ جوانه انتخاب و در محلول تثبیت کننده حاوی فرمالین، اتانول ۷۰ درجه، واسیداستیک گلاسیال (نسبت حجمی ۲:۵:۱) غوطه‌ور و تا زمان آزمایش داخل یخچال نگهداری شد (۱۴).

ارزیابی فنولوژی: کرک‌های بسیار متراکم داخل جوانه زیرمیکروسکوپ استریوزوم مدل Nikon SMZ645، بدون آسیب رساندن به سرآغازه‌های محوری گل‌ها، به صورت دستی حذف شدند. به این صورت که یک برش افقی به داخل و اطراف پایه پوشش جوانه ایجاد شد، به طوری‌که کل محتویات بالای جوانه همراه با کشیدن و پیچش آرام کرک‌ها برداشته شد، این فرآیند سبب شد که بیشتر سرآغازه‌های گل در محور پایه جوانه نمایان شود. باقی مانده کرک‌ها با استفاده از سوزن تشریح برداشته شد. در هر مرحله ۱۵ جوانه از لحاظ زمان تشکیل سرآغازه گل، سرآغازه براکته، سرآغازه کاسبرگ‌ها، سرآغازه گلبرگ‌ها، سرآغازه پرچم‌ها، آغازیدن کلاله و آغازیدن تخمک بررسی شدند. همه شکل‌های میکروسکوبی به غیر شکل A-۲ و شکل L-۴ با بزرگ‌نمایی ۵۰ عکس‌برداری شدند.

برای درک بهتر زمان تمایزیابی و نمو قسمت‌های مختلف گل و گل‌آذین در داخل جوانه، تغییرات میکروسکوپی سرآغازه‌های گل با مراحل فنولوژی جوانه (شکل ۲) بر اساس تقسیم بندی برانـدل (۱) و مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ' (۲۷) شرح داده شد.

نتایج و بحث

در بررسی جوانه تاک‌های رقم توموری، تا قبل از هفدهم اسفند ماه سال ۱۳۹۳ هیچ علائمی از گل‌آغازی مشاهده نشد (شکل B-۳). اولین علائم سرآغازه‌های گل ۲ روز قبل از مرحله ۰۱ نمو جوانه (تورم جوانه)، در بیست‌ویکم اسفندماه، حدود یک ماه قبل از شکفتن جوانه مشاهده شد. درحالیکه در رقم هایوارد اولین سرآغازه‌های گل در اول فروردین ماه ۱۳۹۴ (۹ روز دیرتر) مشاهده شد.

اولین نشانه بعد از تغییر شکل مریستم (شکل‌های C-۳ و D-۳) نمو گل با طویل شدن سرآغازه محوری و آغازیدن براکته‌های کناری همراه بود (شکل E-۳) که با مرحله فنولوژی پیشرفته تورم جوانه (مرحله ۰۳) هم‌زمان است (شکل ۲). با نمو بعدی جوانه، قسمت‌های مختلف گل به صورت آکروپتال از آغازیدن و نمو کاسبرگ‌ها تا نمو کلاله ادامه یافت. در مرحله شکفتن جوانه (مرحله ۰۷)، قبل از آغازیدن گل‌برگ‌ها (شکل G-۳)،سرآغازه گل‌های جانبی گل‌آذین تشکیل شد (شکلF-۳). در برخی موارد، در گل‌آذین کیوی رقم هایوارد گل‌های جانبی آغازیده می‌شود که ممکن است در مراحل مختلف نمو، این گل‌ها سقط شوند (۲ و ۲۵). در مرحله شکفتن پیشرفته جوانه (مرحله ۰۹) آغازیدن پرچم‌ها در ۲ ردیف در رقم هایوارد و در ۳ ردیف در رقم توموری تشکیل شد (شکل I-۳). در حدود ۲۴- ۲۵ روز بعد از مرحله تورم جوانه، همزمان با باز شدن خوشه (مرحله ۱۰)، کلاله آغازیده شد (شکل ۲). نتایج حاصل از این آزمایش در ارتباط با نحوه تمایزیابی اندام‌های گل و اختلاف زمانی در بین ارقام با آزمایشات دیگر انجام گرفته در مورد ارقام کیوی مطابقت داشت (۲ و ۲۵).

جدول ۲-پیشرفت تمایزیابی جوانه کیوی رقم 'توموری' در سال‌های ۹۴-۱۳۹۳ و ۹۵-۱۳۹۴

Table 2- Bud differentiation progression of*Actinidiadeliciosa*cv.'Tomuri' in 2015 and 2016.

مرحله فنولوژی Phenology stage	کد مرحله Stage	۱۳۹۳-۹۴ 2015	۱۳۹۴-۹۵ 2016
رکود Dormant	00*	Before 2015.3.14	Before 2016.3.11
تورم جوانه Bud swell	01	2015.3.14	2016.3.11
تورم پیشرفته جوانه Advanced bud swell	03	2015.3.22	2016.3.16
قبل از آغاز شکفتن Before of budburst	05	2015.3.29	2016.3.21
آغاز شکفتن جوانهBudburst	07	2015.4.3	2016.3.24
شکفتن پیشرفته جوانهAdvanced bud burst	09	2015.4.5	2016.3.26
باز شدن خوشهOpen cluster	10	2015.4.10	2016.3.28
باز شدن پیشرفته خوشهAdvanced open cluster	11	2015.4.12	2016.3.29
دکمه‌ای شدن جوانه گل Tight flower bud	51	2015.4.15	2016.4.5
ترکیدن کاسبرگ‌هاSepals begin to separate	55	2015.5.5	2016.5.4
بالونCorolla at balloon stage	57	2015.5.22	2016.5.10

*اعداد نشان دهنده مراحل فرعی رشد جوانه در مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ' است. *Numbers indicatesecondary stages of BBCH.

نمو جوانه‌ها و تمایزیابی سرآغازه‌های مختلف درون آن برای ارقام هایوارد و توموری در دو سال متوالییکسانبود، اما با توجه به شرایط اقلیمی در سال‌های مورد آزمایش،زمان شروع و طول دوره نمو و تمایزیابی سرآغازه‌ها و اندام‌های گل متفاوت بود که میانگین زمان هر مرحله فنولوژی برای سال ۹۴-۱۳۹۳ در جدول ۲ و برای سال ۹۵-۱۳۹۴ در جدول ۳ آمده است. در رقم توموری مرحله فنولوژی شکفتن پیشرفته جوانه (مرحله ۰۹) در سال اول آزمایش نسبت به سال دوم ۹ روز و مرحله بالون گل‌ها (مرحله ۵۷) ۱۲روز با تاخیر همراه بود (جدول ۲) که همین مراحل برای رقم هایوارد به ترتیب ۱۰ و ۱۰ روز بود (جدول ۳)

جدول ۳-پیشرفت تمایزیابی جوانه کیوی رقم هایوارد در سال‌های ۹۴-۱۳۹۳ و ۹۵-۱۳۹۴

Table 3- Bud differentiation progression of *Actinidiadeliciosa*cv. 'Hayward' in 2015 and 2016.

مرحله فنولوژی Phenology stage	کد مرحله Stage	۱۳۹۳-۹۴ 2015	۱۳۹۴-۹۴۹۵ 2016
رکود Dormant	00*	Before 2015.3.22	Before 2016.3.16
تورم جوانه Bud swell	01	2015.3.22	2016.3.16
تورم پیشرفته جوانه Advanced bud swell	03	2015.3.29	2016.3.21
قبل از آغاز شکفتن Before of budburst	05	2015.4.3	2016.3.26
آغاز شکفتن جوانهBudburst	07	2015.4.8	2016.3.30
شکفتن پیشرفته جوانهAdvanced bud burst	09	2015.4.13	2016.4.3
باز شدن خوشهOpen cluster	10	2015.4.15	2016.4.9
باز شدن پیشرفته خوشهAdvanced open cluster	11	2015.4.17	2016.4.13
دکمه‌ای شدن جوانه گل Tight flower bud	51	2015.4.25	2016.4.17
ترکیدن کاسبرگ‌هاSepals begin to separate	55	2015.5.22	2016.5.10
بالونCorolla at balloon stage	57	2015.5.24	2016.5.14

*اعداد نشان دهنده مراحل فرعی رشد جوانه در مقیاس 'بی‌بی‌سی‌اچ' است. *Numbers indicatesecondary stages of BBCH.

قبل از شروعتورم جوانه (مرحله ۰۱) در گل‌های هایوارد هیچ علائمی از سرآغازه‌های گل مشخص نبود درحالیکه در جوانه‌های رقم توموری در حدود ۸۰ درصد سرآغازه‌های گل قابل تشخیص بود. در این آزمایش، در حالیکه در رقم هایوارد در مرحله نمو تورم پیشرفته جوانه (مرحله ۰۳) هیچ علائمی از تشکیل کاسبرگ دیده نشد ولی در رقم هایوارد بررسی شده در غرب ترکیه، حدود ۵ درصد جوانه‌ها دارای سرآغازه کاسبرگ بودند (۱۴). از طرفی در مرحله شکفتن جوانه (مرحله ۰۷)، در رقم هایوارد حدود ۶۵درصد سرآغازه‌های گلبرگ‌ها

تشکیل شدند (جدول۳) اما در این مرحله و در همین رقم هیچ سرآغازه گلبرگی در غرب ترکیه تشکیل نشد (۱۴).

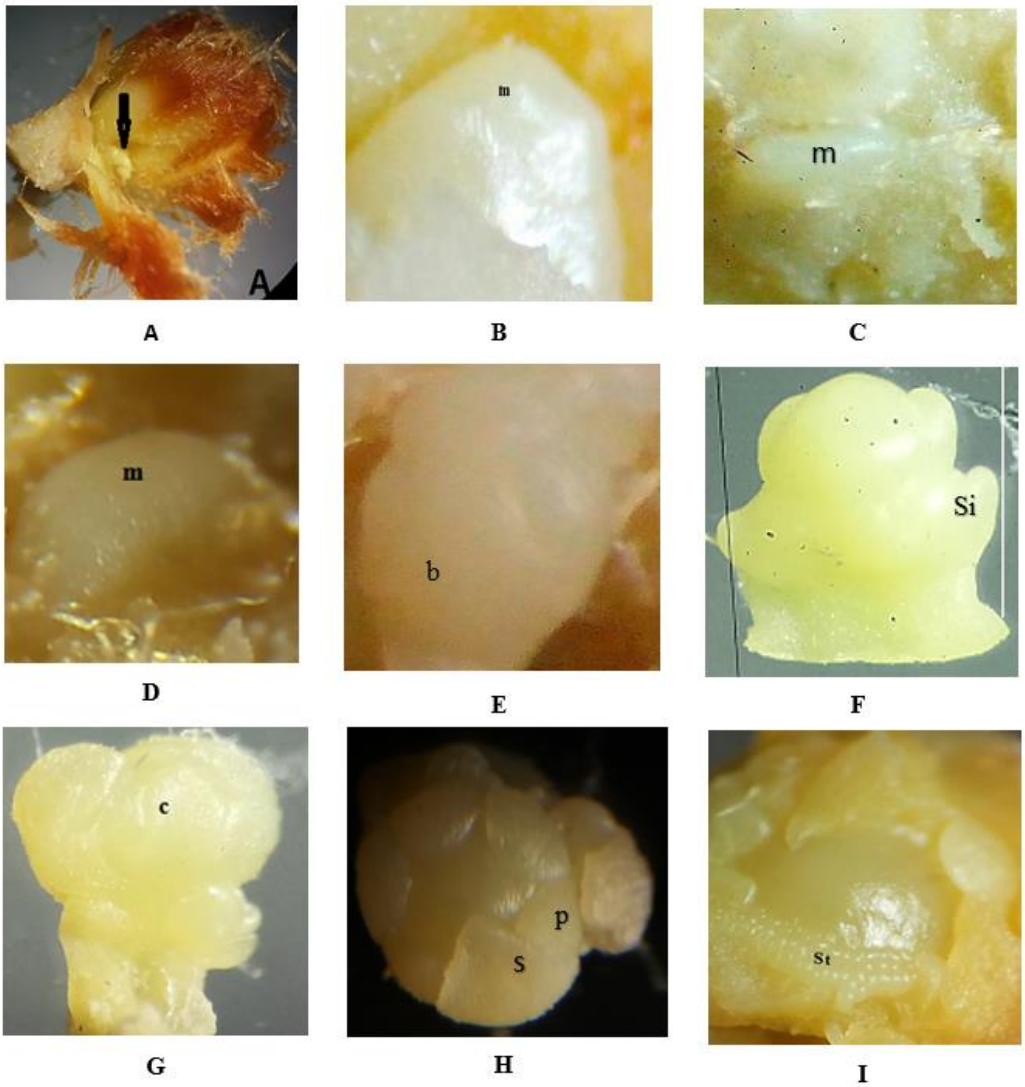
در این آزمایش علاوه بر اینکه فاصله زمانی بین برخی از مراحل نمو اندام‌های زایشی ارقام هایوارد و توموری در سال‌های آزمایش متفاوت بود (جدول ۲ و ۳)، با فاصله زمانی مراحل نمو در برخی از مناطق تفاوت داشت. فاصله زمانی بین تورم جوانه (مرحله ۰۱) و باز شدن پیشرفته جوانه (مرحله ۱۱) در سال اول برای رقم هایوارد ۲۵ روز و برای رقم توموری ۲۸روز و در سال دوم به ترتیب ۲۷ و ۱۸روز بود. فاصله زمانی بین تورم جوانه تا باز شدن پیشرفته خوشه (مرحله ۱۱) در ارقام هایوارد و ماتوا در ترکیه ۴۰ روز (۱۴)، در رقم هایوارد در نیوزلند ۲۵ روز و در رقم نر آلفا چند روز زودتر گزارش شد (۲).

شکل ۲- برخی از مراحل رشد فنولوژی کیوی رقم هایوارد بر اساس مقیاس'بی بی سی اچ'

Figure 2- Some phenological growth stages of Hayward kiwifruit according to BBCH scale

اگرچه زمان آغازیدن و تمایزیابی زایشی مریستم ژنتیکیاست و در ارقام مختلف متفاوت است، اما به‌وسیله عوامل محیطی مختلف به‌ویژه مدت و زمان دماهای سرد و گرم تحت تاثیر قرار می‌گیرد (۲۴ و ۲۰). یکی از دلایل این اختلاف نمو بین مراحل و ارقام مختلف می‌تواند ناشی از تامین نیاز سرمایی و تجمع نیاز گرمایی باشد (۴). تامین نیاز سرمایی تاک‌ها در زمستان درصد گلدهی را افزایش می‌دهد و باعث یکنواختیو کاهش دوره گلدهی می‌شود (۳۱). با تامین نیاز سرمایی، رکود جوانه‌ها شکسته شده و گل‌آغازی و تمایزیابی اندام‌های زایشی داخل جوانه‌ها شروع می‌شود. برای تامین نیاز سرمایی کیوی دماهای تا ۱۰ درجه سانتیگراد رضایت‌بخش گزارش شده است (۲۲). بررسی

دماهای ساعتی در پاییز-زمستان سال ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ نشان داد که دماهای موثر بر تامین نیاز سرمایی جوانه‌ها در سال ۱۳۹۳ نسبت به سال ۱۳۹۴ کم‌تر اتفاق افتاد. میزان سرمای تامین شده بر اساس مدل‌های یوتا و دینامیک (۱۸) از اوایل آبان ماه تا اواسط بهمن ماه سال‌های ۱۳۹۳ و ۱۳۹۴ به ترتیب ۱۱۳۴ و ۱۵۳۰ واحد ریچاردسون، و ۶۰ و ۶۸ بخش سرما برآورد شد. بنابراین به‌نظر می‌رسد یکی از دلایل تسریع گل‌آغازی و تمایزیابی اندام‌های زایشی در سال ۱۳۹۴ نسبت به سال ۱۳۹۳ (جدول ۲) نتیجه تامین زودتر نیاز سرمایی و پایان رکود آن‌ها باشد.

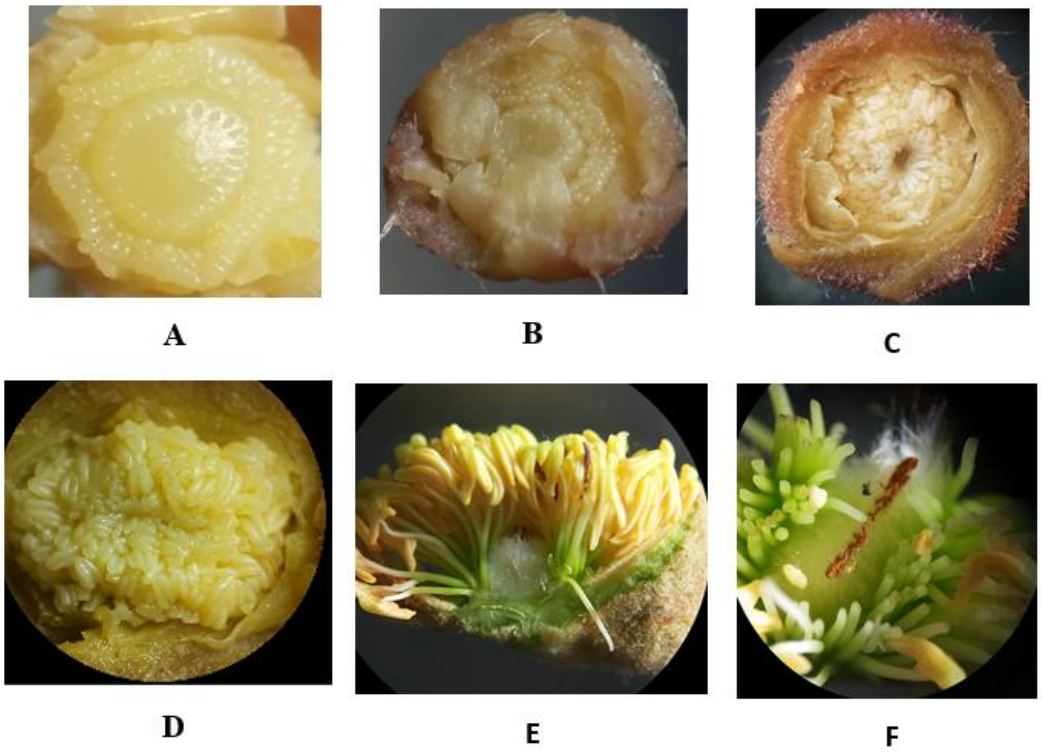


شکل۳- تغییرات نموی در موقع گل‌آغازی در کیوی ارقام 'هایوارد' و 'توموری'.A: مریستم‌های جانبی؛ B: مریستم رویشی؛ C: شروع تغییرات از مرحله رویشی به زایشی ؛D: مریستم زایشی، m مریستم گنبدی شکل ؛ E: آغازیدن براکته‌ها F:; آغازیدن گل‌های فرعی (Si)؛ G: آغازیدن کاسبرگ‌ها، c کاسبرگ؛ H: آغازیدن گلبرگ‌ها؛ I: آغازیدن پرچم‌ها

Figure 3- Developmental changes during flower initiation in kiwifruit cvs.'Hayward' and 'Tomuri'. A: axillary meristem, B: Vegetative meristem, C: Initial phase of change from vegetative to reproductive stage, D: Reproductive meristem, rounded meristem (m), E: Bracts initiation, F: Lateral flowers initiation (Si), G: Sepal (s) initiation, H: Petal (p) initiation, I: Stamen (st) initiation

با توجه به اثر تامین نیاز سرمایی در نمو جوانه‌ها (۳۱)، ممکن است هر عاملی که نیاز سرمایی جوانه‌ها را تحت تاثیر قرار دهد، به‌طور غیرمستقیم در تمایزیابی آنها موثر باشد. عوامل مختلفی بر نیاز سرمایی و به تبع آن بر زمان تمایزیابی جوانه‌ها موثر هستند. بارندگی باعث کاهش نیاز سرمایی جوانه‌ها می‌شود، ممکن استاثر آن به دلیل کاهش دمای جوانه و یا کاهش اکسیژن قابل دسترس جوانه (مانند اثر

سیانامید کلسیم) باشد (۹). واکنش سرمایی پیوندکبرای شکفتن جوانه می‌تواند بوسیله نیاز سرمایی پایه‌هانیز تحت تاثیر قرار گیرد (۳۸). پایه‌های پاکوتاه یا پایه‌های با رابطه خویشاوندی دور با پیوندک، می‌توانند باعث تسریع گلدهی و شکفتن زودتر جوانه‌ها شوند. این موضوع ممکن است به علت انتقال یک عنصر متحرک در آوند آبکش (یا یک پیام شیمیایی) باشد که در ریشه‌ها ساخته می‌شود. (۲۳). اثر پایه‌ها بر زمان تمایزیابی و شکفتن جوانه‌ها ممکن است از طریق سنتز هورمون سایتوکنین و تاثیر بر میزان و نحوه انتقال کربوهیدارت‌هادر شاخه‌های هوایی گیاهباشد (۱۱). از طرف دیگر، نمو گل کیوی ممکن است با عدم دسترسیبه ذخایر کربوئیدرات در بهار محدود شود. در یک پژوهش انجام شده (۳۹) غلظت کربوهیدرات در شاخساره تمام ترکیب‌های پیوندی مشابه بوده اما در ریشه پایه‌های تشدید کننده گلدهی بیشتر از پایه‌های دیگربرآورد شد. پایه‌های تشدید کننده گلدهی از طریق فراهم کردن ذخایر کربوئیدرات برای نمو گل‌ها، میزان سقط گل‌ها را در بهار کاهش می‌دهند.



شکل ٤- تغییرات نموی در زمان تمایزیابی اندام‌های گل کیوی رقم توموریA.: آغازیدن پرچم‌ها، B: نمو پرچم‌ها، C: تشکیل کیسه‌های گرده، D: طویل شدن میله پرچم‌ها، E: تشکیل دانه‌های گرده، F: میله‌های توپر پرچم‌ها و خامه و کلاله‌های نابالیده

Figure 4- Developmental changes during flower differentiation of kiwifruit cv. 'Tomuri'. A: Stamens initiation, B: Stamens differentiation, C: Pollen bags formation, D: Elongation of stamens filament. E: Pollen grains formation. F: Solid filaments and rudimentary stigma

ارقامی که نیاز گرمایی بیشتری دارند، تمایزیابی مریستم زایشی به اندام‌های گل در مدت زمان طولانی‌تری انجام خواهد شد و فاصله زمانی بین مراحل نیز طولانی‌تر خواهد بود (۴). نیاز گرمایی برایشکفتناولینجوانهدررقم 'گلدن دارگون'[1] ۹۵۰۰ ساعت،رقم 'گلدن سان شاین'[2] ۱۵۰۰۰ساعت، و رقم هایوارد ۱۳۰۰۰ ساعتگزارش شد (۳۳). در حدود ۲ هفته قبل از شکفتن طبیعی جوانه‌ها، با افزایش ۵ درجه‌ای دمای اطراف تاک‌های کیوی به مدت ۴۱ روز شکفتن جوانه و دوره گلدهی به ترتیب به مدت ۷ و ۱۴ روز نسبت به تاک‌های شاهد تسریعشد. با این وجود، این تیمار گرمایی درصد شکفتن جوانه یا تعداد گل در هر شاخه گل‌دهنده را تحت تاثیر قرار نداد (۳۰).

پژوهش‌ها نشان داد که زمان شکفتن جوانه‌های پیوندک از طریق فشار ریشه‌ای پایه تحت تاثیر قرار گرفت، به‌طوریکه در بررسی اثر ۸ پایه در شکفتن جوانه‌های کیوی هایوارد، گونه *A. hemsleyana* بیشترین و گونه *A. kolomikta* کمترین فشار ریشه را نشان داد، و *A. hemsleyana* فشار ریشه‌ای خود را زودتر از پایه‌های دیگر (با

1-Golden Dragon
2- Golden Sunshine

توجه به زمان شکفتن ۵۰ درصد جوانه‌ها) به پیوندک اعمال کـرد (۵). از آنجایی که زمان تمایزیابی مریستم‌هـا تحـت تـاثیر زمـان شـکفتن جوانه‌ها است، بنابراین تمایزیابی مریستم‌هـای زایشـی ممکـن اسـت تحت تاثیر پایه نیز قرار گیرد. اما در این آزمایش هر دو رقم هایوارد و توموری حاصل از قلمه‌های ریشـه‌دار شـده بودنـد و از هـیچ پایـه‌ای استفاده نشده بود.

شکل۵- تغییرات نموی در زمان تمایزیابی اندام‌های گل کیوی رقم 'هایوارد'

Figure 5- Developmental changes during flower differentiation of kiwifruit cv. 'Hayward'

تغییرات غلظت ساکاروز در مریستم‌های کیوی می‌تواند به عنـوان شاخص کلیدی در نمو فنولوژی جوانه‌های آن مورد استفاده قرار گیرد (۲۶). اختلاف مشاهده شده در تغییرات غلظت آن کـه نشـان دهنـده مرحله نمو جوانه‌هاست، تحت تاثیر طول روز و درجـه حـرارت محـل آزمـایش اسـت (۲۱ و ۲۶). در منـاطق سـردتر تغییـرات سـاکاروز بـه قندهای هگزوز زودتر از مناطق گـرم‌تـر انجـام شـده، در نتیجـه نمـو

جوانه‌ها زودتر شروع می‌شود.

تیمارهای محلول‌پاشی تاک‌های کیوی با سیانامید هیدروژن باعث بازشدن زودتر جوانه‌ها شده و مدت آن را کاهش داد (۲۱). القاء سریع‌تر و زودتر متابولیسم قندها در مریستم جوانه‌های تیمار شده با سیانامید هیدروژن، با اثرات مشاهده شده در شکفتن زودتر و کاهش دوره باز شدن آنها یکنواخت بود. انجینو همکاران (۱۴) گزارش کردند که محلول پاشی سیانامید هیدروژن آغازیدن، تمایزیابی و نمو جوانه‌های گل کیوی را تحت تاثیر قرار داد و باعث تسریع و تشدید تمایزیابی اندام‌های گل شد. آنها هم‌چنین گزارش کردند که اثر این تیمار شیمیایی بستگی به غلظت و زمان محلول‌پاشی داشت.

تمایزیابی گل‌های هایوارد و توموری تا مرحله آغازیدن پرچم‌ها در هر دو رقم شبیه هم است (شکل ۳). با پیشرفت تمایزیابی پرچم‌ها و شروع آغازیدن کلاله و مادگی، تمایزیابی گل‌های نر و ماده با همدیگر متفاوت است بطوریکه در رقم نر بیشتر به سمت نمو پرچم‌ها و تشکیل دانه گرده (شکل ۴) و در گل‌های ماده به سمت نمو کلاله، تخمدان و تخمک است (شکل ۵).

در مرحله ۵۳ جوانه‌های گل در حال رشد بوده و جوانه هنوز بسته است (شکل ۲)، دمگل مایل به قرمز در حال طویل شدن است. بساک پرچم‌ها نمو بیشتری کرده و زرد رنگ هستند (شکلC –۵). در قسمت مادگی کیسه‌های جنینی شروع به نمو می کنند (شکلD–۵).

در مرحله ۵۵ کاسبرگ‌ها شروع به جدا شدن می‌کنند (شکل ۲). جام گل سفید مایل به سبز به تدریج قابل مشاهده است. دمگل‌های مایل به قرمز همچنان به طویل شدن ادامه می‌دهند (شکلE–۵). در قسمت مادگی کیسه‌های جنینی نمو بیشتری کرده و در داخل کیسه‌های جنینی سلول تخمزا قدرت باروری دارد (شکلF–۵) بطوریکه گرده افشانی دستی باعث تشکیل میوه و بذر در داخل آن شد.

در مرحله ۵۶ کاسبرگ‌ها به جدا شدن ادامه می‌دهند و دمگل‌ها طویل و ضخیم می‌شوند. جام گل بلندتر از کاسه گل به وضوح قابل مشاهده است، تغییرات رنگ از سفید مایل به سبز به رنگ سفید است. در این مرحله کلاله تقریباً به اندازه نهایی خود رسیده است (شکلG–۵). بر روی تخمدان پرزهای سفید رنگ قابل مشاهده است و پوست و قسمت فرابر بیرونی تخمدان دارای رنگیزه قرمز می‌باشد (شکلH–۵ و I–۵).

در مرحله ۵۷ جام گل در مرحله بالون هستند و اولین گل‌هابا گلبرگ سفید تشکیل یک توپ توخالی می‌دهند (شکل ۲). یکی از گلبرگ‌ها از بقیه جدا می‌شود. در این مرحله کلاله و مادگی به اندازه نهایی خود رسیده است (شکلJ–۵).

در مرحله ۵۹ چند گلبرگ جدا می‌شود ولی مادگی هنوز هم قابل رویت نیست و زیر کلاله‌ها قرار دارد. میله پرچم در گل‌های ماده هایوارد توخالی است. کلاله‌ها ازحالت افقی به شکل برافراشته در حال تغییر هستند (شکلK–۵). در مرحله۶۰ گل‌باز شده (شکل ۲) وجام گل زنگوله‌ای شکل است (شکلL–۵).

نتیجه‌گیری کلی

دانستن جزئیات زمان گل‌آغازی و نمو گل برایپژوهش و مدیریت درختان میوه اهمیت زیادی دارد.با شناخت مراحل گل‌آغازی و تمایزیابی جوانه‌ها می‌توان مدیریت باغ و عملیات داشت را در زمان بحرانی بهینه کرد، و با برنامه‌ریزی مناسب در کارهای به‌نژادی، با توجه به مرحله مورد نظر، پژوهش‌های سودمندی انجام داد. نتایج این آزمایش نشان داد که گل‌آغازی و تمایزیابی گل‌ها همزمان با آغاز نمو جوانه و طویل شدن آن در اوایل بهار انجام شد و با توجه به نیاز سرمایی و گرمایی ارقام و شرایط اقلیمی در سال‌های آزمایش نوسان داشت. با مشاهده ظاهری جوانه‌ها تا حدودی می‌توانمرحله نمو اندام‌های مختلف گل را تشخیص داد.

منابع

1. Brundell D.J. 1975a. Flower development of the Chinese gooseberry (*Actinidiachinensis* Planch.) I. Development of the flowering shoot. New Zealand Journal of *Bot*any, 13: 473-483.
2. Brundell D.J. 1975b. Flower development of the Chinese gooseberry (*Actinidiachinensis* Planch.) II. Development of the flower bud. New Zealand Journal of *Bot*any, 13: 485-496.
3. Caldwell J. 1989. Kiwifruit performance in South Carolina and effect of winter chilling. Proceedings of Alabama Fruit and Vegetable Growers Association, 10:127-129.
4. Campoy J.A., Ruiz D., Cook N.G., Allderman L. and Egea J. 2011. High temperatures and time to budbreak in low chill apricot ‘Palsteyn’. Towards a better understanding of chill and heat requirements fulfillment. ScientiaHorticulturae, 129:649-655.
5. Clearwater M.J., Blattmann P., Luo Z. and Lowe R.G. 2007. Control of scion vigour by kiwifruit rootstocks is correlated with spring root pressure phenology. Journal of Experimental Botany, 58(7):1741-1751.
6. Davison R.M. 1977. Flowering and pollination in kiwifruit. *Citrus and Subtropical Seminar,* Waitangi, 1977. Ministry of Agriculture and Fisheries (Whangarei), New Zealand, 1-6.
7. Engin H. 2006. Scanning electron microscopy of floral initiation and developmental stages in 'Glohaven' peach

(Prunuspersica L.) under water deficit. Bangladesh Journal of Botany 35:163-168.
8. Engin H., Gökbayrak Z. and Dardeniz A. 2010. Effects of Hydrogen Cyanamide on the Floral Morphogenesis of Kiwifruit Buds. Chilean Journal of Agricultural Research 70(3):503-509.
9. Erez A. 2000. Bud dormancy; phenomenon, problems and solutions in the tropics and subtropics. p. 17-48. In: Temperate Fruit crops in Warm Climates. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands.
10. Fabbri A., Lisetii M. and Benelli C. 1991. Studies on flower induction in kiwifruit. *ActaHorticulturae*, 297: 217-222.
11. Faust M.1989. Physiology of temperate zone fruit trees. John Wiley & Sons, NewYork.
12. Ferguson A.R. 1984. Kiwifruit, A botanical review. Horticulture Review, 6:1-64.
13. Gerrath J.M. and Posluszny U. 2007. Shoot architecture in the vitaceae. Canadian Journal of Botany, 85: 691-700.
14. Gökbayrak Z., Soylemezoglu G., Engin H. and Dardeniz A. 2010. Examination of Flower Bud Differentiation and Development in Kiwifruit. Journal of Biology and Life Sciences, 1(1):1-4.
15. Hopping M.E. 1990. Floral biology, pollination, and fruit set. p. 71-96. In: Warrington, I. J. and Weston, G.C. (Eds). Kiwifruit: Science and management. Ray Richards, in association withthe New Zealand Society for Horticultural Science.
16. Lebon E., Pellegrino A., Tardieu F. and Lecoeurs J. 2004. Shoot development in grapevine (*Vitisvinifera*) is affected by the modular branching pattern of the stem and intra-and inter-shoot trophic competition. Annals of Botany, 93:263-274.
17. Linsley-Noakes G.C. and Allan P. 1987. Effects of Winter Temperatures on Flower Development in Two Clones of Kiwifruit (*Actinidiadeliciosa* (A. Chev.) C.F. Liang et A.R.Ferguson), ScientiaHorticulturae, 33:249-260.
18. Luedeling E. and Brown P.H. 2011. A global analysis of the comparability of winter chill models for fruit and nut trees. International Journal of Biometeorology, 55:411-421.
19. McNeilage M.A. 1991. Gender variation in *Actinidiadeliciosa*, the kiwifruit. Sexual Plant Reproduction 4:267-273.
20. McPherson H.G., Snelgar W.P., Manson P.J. and Snowball A.M. 1997. Bud respiration and dormancy of kiwifruit (*Actinidiadeliciosa*). Annuals of Botany, 80: 411-418.
21. McPherson H.G., Richardson A.C., Snelgar W.P. and Currie M.B. 2001. Effects of hydrogen cyanamide on budbreak and flowering in kiwifruit (Actinidiadeliciosa 'Hayward'). New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 29: 277-285.
22. McPherson H.G., Stanley C.J. and Warrenton I.J. 1995. The response of budbreak and flowering to cool winter temperatures in kiwifruit (*Actinidiadeliciosa*). Journal of Horticultural Science, 70: 737-47.
23. 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): 110-156.
24. Okie W.R. and Blackburn B. 2011. Increasing chilling reduces heat requirement for floral budbreak in peach. HortScience, 46:245-252.
25. Polito V.S. and Grant J.A. 1984. Initiation and development of pistillate flowers in *Actinidiachinensis*. ScientiaHorticulturae, 22: 365-371.
26. Richardson A.C., Walton E.F., Meekings J.S. and Boldingh H.L. 2010. Carbohydrate changes in kiwifruit buds during the onset and release from dormancy. ScientiaHorticulturae, 124: 463-468.
27. Salineroa M.C., Velaa P. and Sainzb M.J. 2009. Phenological growth stages of kiwifruit (*Actinidiadeliciosa* 'Hayward'). ScientiaHorticulturae, 121:27-31.
28. Snelgar W.P., and Manson P.J. 1992. Determination of the time of flower evocation in kiwifruit vines. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 20:439-447.
29. Snelgar W.P., Clearwater M.J., and Walton E.F. 2007. Flowering of kiwifruit (*Actinidiadeliciosa*) is reduced by long photoperiods. New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science, 35: 33-38.
30. Snelgar W.P., Bayley G.S. and Manson P.J. 1988. Temperature studies on kiwifruit vines using relocatable greenhouses, New Zealand Journal of Experimental Agriculture, 16: 329-339.
31. Snelgar W.P., Manson P.J. and McPherson H.G. 1997. Evaluating winter chilling of kiwifruit using excised canes. Journal of Horticultural Science, 72(2):305-315.
32. Snowball A.M. 1995. The seasonal of leaf, shoot and bud development in kiwifruit. Journal of Horticultural Science, 70: 787–797.
33. Wall C., Dozier W., Ebel R.C., Wilkins B., Woods F. and Foshee W. 2008. Vegetative and Floral Chilling Requirements of Four New Kiwi Cultivars of *Actinidiachinensis* and *A. deliciosa*. HortScience, 43(3): 644-647.
34. Walser, R.H., Walker, D.R. and Seeley, S.D. 1981. Effect of temperature, fall defoliation, and gibberellic Acid on the rest period of peach leaf buds. Journal of American Society for Horticultural Science, 106: 91-94.
35. Walton E.F. and Fowke P.J. 1993. Effect of hydrogen cyanamide on kiwifruit shoot flower number and position. Journal of Horticultural Science, 68: 529-534.
36. Walton E.F., Fowke P.J., Weis K. and McLeay P.L. 1997. Shoot axillary bud morphogenesis in kiwifruit

(*Actinidiadeliciosa*). Annals of Botany, 80: 13-21.
37. Watanabe K. and Takahashi B. 1984. Flower bud differentiation and development of Kiwi (*Actinidiachinensis* Planch.). Journal of the Japanese Society of Horticultural Science, 53:259-264.
38. Young E. and Werner D.J. 1985. Chill unit and growing degree hour requirements for vegetative bud break in six apple rootstocks. Journal of American Society for Horticultural Science, 110: 411-413.
39. Zhongyan W. 1992. Mechanism of rootstock effects on flowering in kiwifruit. Ph.D. Thesis.University of Auckland.

Journal of Horticultural Science
Vol. 31, No. 2, Summer 2017, P. 412-424
ISSN: 2008 - 4730

نشریه علوم باغبانی(علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۳۱، شماره ۲، تابستان ۱۳۹۶، ص. ۴۲۴-۴۱۲
شاپا: ۴۷۳۰-۲۰۰۸

Study of Bud Differentiation in Hayward and Tomuri Cultivars of Kiwifruit

E. Abedi Gheshlaghi[1*]- V. Rabiei[2]- M. Ghasemi[3]- J. Fattahi Moghaddam[4]- F. Razavi[5]

Received: 01-10-2016
Accepted: 21-12-2016

Introduction: It is important to understand the structural events associated with flower morphogenesis in horticultural plants, because it has many aspects of practical horticultural significance. Information about different stages of flower initiation and development is important for better management of the vineyardsand fruit set. Knowledge of floral ontogeny in kiwifruit is also important for the establishment of breeding programs and for the understanding of the evolutionary processes involved in the development of the floral organs. The main objective of this study was documentation of the differentiation stages of flower buds for better understanding of morphological and external changes in (*Actinidiadeliciosa* [A. Chev.] C.F. Liang &A.R. Ferguson var.*deliciosa*) cvs.Hayward (female) and Tomuri (male).

Materials and Methods: The experiment was carried out over two years in a mature 'Hayward' and 'Tomuri' kiwifruit vineyard at the Citrus and Subtropical Research Center of Iran (Ramsar city). Pistillate and staminate flowers development was followed from the stage of undifferentiated primordia, present in the axils of leaf primordia in dormant buds since mid-March to early June 2015 and 2016. Equally buds in diameter and size from sixth to twentieth buds on one-year old cane of Hayward and Tomuri selected at 5 to 7 days intervals. They were sampled and fixed in a solution of formalin, ethanol 70%, glacial acetic acid (2:5:1 FAA) then stored in refrigerator. Fifteen buds of each sample dissected under a Nikon SMZ645 stereo zoom microscope. The very dense pubescence within the buds was removed manually without damaging the axillary flower primordia. The remaining pubescence was removed using dissecting needles. Various stages of flower differentiation were explained with principal growth stage 5 of BBCH scale.

Results and Discussion: The first signs of the flower on Tomuri were observed 2 days before bud swelling stage (01), on the March 12th, about one month before bud break in 2015. While in the Hayward variety the first signs of the flower primordia were observed on the March 21th of 2015 (9 days later). At the beginning of bud swelling (01), flower primordia begin to differentiation and at advanced bud swelling stage (03), bracts and sepals initiated. As development proceeded, different parts of flowers initiated acropetally. Lateral flowers were formed in the bud break (07), before initiation of petals. In advanced budburst stage (09) stamen primordia appear almost immediately after petal initiation, as two whorls in 'Hayward' and as three whorls in the Tomuri cultivar. Stigma initiated in the open cluster stage (10) in Hayward cultivar about 24-25 days after bud swell stage. The process of differentiation of buds and reproductive organs in the second year was the same as the first year with the exception that differentiation began earlier than that in the first year. Climatic conditions were affected flower development and in the second year primordia differentiation began earlier two days in Tomuri and six days in Hayward than those in the first year. The advanced budburst stage (09) in Tomuri 9 days and in the Hayward 10 days was occurred earlier than that in the first year. Unlike other tree fruits, flower induction in the kiwifruit occurred about 6 months before flower initiation. Flower primordia differentiation initiated shortly before bud break stage and approximately two months before full bloom. Flower initiation and differentiation time may be partly estimated with external changes of buds development. According to cultivar, chilling and heat requirements and climatic conditions during the research, flower initiation and differentiation period have fluctuation. A reason for the difference between the development stages and different varieties can be caused by the chilling and heat requirements. The more heat requirement, the longer reproductive meristem differentiation period.

Conclusion: An understanding of the flower initiation and development is very important for the research and management of fruit trees. A knowing of flower initiation and differentiation can be developed corrective vineyard management and practices in crisis period and prepared breeding programs. Tomuri initiated and

1, 2, 5- Ph.D. Candidate in Physiology and Fruit Breeding, Associate Professor and Assistant Professor, Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, University of Zanjan, Zanjan, Iran
(*- Corresponding AuthorEmail: eabedig@yahoo.com)
3, 4-Assistant Professors of Horticulture Research Institute, Citrus and Subtropical Research Center, AREEO, Ramsar, Iran

developed their floral organs earlier than those in Hayward. Different external changes in the bud may be partly used to estimate of flower development status. The results showed that flower initiation and differentiation in buds coincided with the beginning of development and elongation of bud in the early of spring.

Keywords: BBCH, Flower initiation, Meristem, Phenology