

## ارزیابی پاسخ به تنش کم آبی در اکوتیپ‌های مختلف آویشن دنايي (*Thymus daenensis* subsp. *daenensis*) با استفاده از شاخص‌های تحمل تنش

جلال خورشیدی<sup>۱</sup>، مجید شکرپور<sup>۲\*</sup> و وحیده ناظری<sup>۲</sup>

۱ و ۲. دانشجوی سابق دکتری فیزیولوژی و اصلاح گیاهان دارویی، استادیار و دانشیار گروه باغبانی،

پدیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۷/۱۶ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۳/۱۰/۷)

### چکیده

به منظور ارزیابی تحمل به تنش کم آبی آویشن دنايي (*Thymus daenensis* subsp. *daenensis*)، بذر هشت اکوتیپ جمع‌آوری شده از مناطق مختلف، پس از تولید نشا در گلخانه، در مزرعه پردیس کشاورزی دانشگاه تهران در شرایط مختلف آبی کشت شد. آزمایش به صورت طرح کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. عامل اصلی شامل سطوح مختلف آبیاری نرمال، قطع آبیاری در مرحله رویشی و قطع آبیاری در مرحله زایشی و عامل فرعی، هشت اکوتیپ مختلف (ملایر ۱، ملایر ۲، جوزان، اراک، خانه میران بالا، خانه میران پایین، زاغه و شازند) بود. برداشت گیاهان در مرحله تمام گل انجام گرفت و وزن خشک، درصد اسانس و شاخص‌های تحمل به تنش اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که اکوتیپ‌ها، تحت تیمارهای مختلف از لحاظ میزان اسانس، واکنش‌های متفاوتی نشان دادند. به طور کلی، افزایش شدت تنش موجب کاهش ماده خشک شد. همبستگی قوی بین عملکرد ماده خشک با شاخص‌های تنش مشاهده شد. شاخص‌های میانگین هندسی (GMP)، شاخص تحمل به تنش (STI)، میانگین حسابی (MP) و میانگین هارمونیک (HAM) مناسب‌ترین شاخص‌ها برای انتخاب اکوتیپ‌های متحمل و برتر شناخته شدند. براساس مجموع این شاخص‌ها، اکوتیپ‌های اراک، خانه میران بالا و خانه میران پایین اکوتیپ‌های برتر برای مطالعات آتی انتخاب شدند. به طور کلی، این گیاه تحمل بالایی به تنش کم آبی نشان می‌دهد و گزینه مناسبی برای کشت در شرایط کم آبی و دیم است.

**واژه‌های کلیدی:** آویشن دنايي، اسانس، تنش کم آبی، شاخص‌های تحمل.

### مقدمه

از عوامل مهم محدودکننده سطح زیر کشت، محدودیت منابع آبی است. از یک طرف کاهش منابع آبی زیرزمینی، کاهش بارندگی، گرم شدن روزافزون دمای هوا و از طرف دیگر برداشت بیش از حد آب‌های زیرزمینی، به محدودیت آب در اغلب مناطق کشور و صرف هزینه‌های فراوان در فراهم کردن آب برای آبیاری منجر شده است (Ansari et al., 2010).

یکی از راه‌های مقابله با این مشکل، توسعه کشت‌وکار گیاهانی است که ضمن برآورده کردن نیازهای اقتصادی، دارای حداقل نیاز آبی و حداکثر تولید در شرایط کم آبی باشند. گیاهان دارویی، به لحاظ ژنتیکی و نیز داشتن برخی متابولیت‌های ثانویه و خصوصیات مورفولوژیک، در مقایسه با سایر گیاهان، پتانسیل تحمل به تنش بیشتری دارند و گزینه‌های مناسبی برای کشت‌وکار در شرایط تنش‌زا به حساب

برای تشخیص و ارزیابی اکوتیپها از لحاظ میزان تحمل به شرایط واجد تنش، مانند کم‌آبی، شاخص‌هایی وجود دارد که براساس میزان عملکرد در شرایط تنش و بدون تنش‌اند. از جمله این شاخص‌ها می‌توان به TOL<sup>۱</sup> (شاخص تحمل)، SSI<sup>۲</sup> (شاخص حساسیت به تنش)، STI<sup>۳</sup> (شاخص تحمل به تنش)، YSI<sup>۴</sup> (شاخص پایداری عملکرد)، YI<sup>۵</sup> (شاخص عملکرد)، HAM<sup>۶</sup> (میانگین هارمونیک)، GMP<sup>۷</sup> (میانگین هندسی) و MP<sup>۸</sup> (میانگین حسابی) اشاره کرد:

$$TOL = Y_p - Y_s \quad (\text{Hossain et al., 1990}).$$

$$SSI = \frac{1 - (Y_s / Y_p)}{SI}, \quad SI = 1 - \left[ \frac{\bar{Y}_s}{\bar{Y}_p} \right] \quad (\text{Fischer and Maurer, 1978}).$$

$$STI = \left( \frac{Y_p}{\bar{Y}_p} \right) \left( \frac{Y_s}{\bar{Y}_s} \right) \left( \frac{\bar{Y}_s}{\bar{Y}_p} \right) = \frac{(Y_p)(Y_s)}{(\bar{Y}_p)^2} \quad (\text{Fernandez, 1992}).$$

$$YSI = \frac{Y_s}{Y_p} \quad (\text{Bousslama \& Schapaugh, 1984})$$

$$YI = \frac{Y_s}{\bar{Y}_s} \quad (\text{Gavuzzi et al., 1997})$$

$$HAM = \frac{\sqrt{Y_p \times Y_s}}{(Y_p + Y_s)} \quad (\text{Safari et al., 2007})$$

$$GMP = \sqrt{(y_s)(Y_p)} \quad (\text{Fernandez, 1992}).$$

$$MP = \frac{Y_s + Y_p}{2} \quad (\text{Hossain et al., 1990})$$

در این شاخص‌ها،  $Y_p$  عملکرد بالقوه هر ژنوتیپ در محیط بدون تنش،  $Y_s$  عملکرد بالقوه در محیط تنش،  $\bar{Y}_s$  میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط تنش و  $\bar{Y}_p$  میانگین عملکرد کلیه ژنوتیپ‌ها در محیط بدون تنش است. از مهم‌ترین این شاخص‌ها می‌توان به TOL، STI و SSI اشاره کرد. هرچه میزان TOL یک اکوتیپ کمتر باشد، حساسیت به تنش کمتر و

می‌آیند. از آنجا که گیاهان دارویی انحصاری طی سالیان زیاد با شرایط نامساعد محیطی سازگار شده‌اند و تحت این شرایط، تولید نسبتاً مناسبی نیز دارند و از طرف دیگر از لحاظ داشتن متابولیت‌های ثانویه نیز دست کمی از سایر گیاهان هم‌جنس و هم‌گونه خود ندارند و حتی در برخی موارد نیز بهترند، گزینه‌های مناسبی برای جانشینی سایر گیاهان زراعی با نیاز آبی زیادند (Omidbaigi, 2005; Lebaschi & Sharifi, 2004). گیاهان دارویی انحصاری به دلایل مختلفی همچون برداشت‌های بی‌رویه، در معرض خطر نابودی و انقراض قرار دارند، از این‌رو، اهلی کردن و توسعه کشت‌وکار آن‌ها به‌منزله یکی از راهکارهای مؤثر، دست‌کم در مورد برخی از گونه‌ها، اجتناب‌ناپذیر است.

آویشن دنايي ( *Thymus daenensis* subsp. *daenensis* ) از گیاهان دارویی انحصاری کشور است که ضمن کمیت و کیفیت اسانس بالا (درصد اسانس بالاتر و تیمول و کارواکرول بیشتر در مقایسه با سایر گونه‌های دیگر)، پراکنش نسبتاً وسیعی در کشور دارد که بیانگر سازگاری و متحمل بودن این گیاه با شرایط محیطی متفاوت است. اسانس ارزشمند این گیاه در صنایع مختلف دارویی، غذایی، آرایشی و بهداشتی کاربردهای فراوانی دارد (Nickavar et al., 2005). آویشن دنايي تنوع بسیار بالایی از لحاظ ژنتیکی، مورفولوژیک و فیتوشیمیایی دارد (Rustaie et al., 2009)، بنابراین نخستین گام در جهت اهلی‌سازی این گیاه، یافتن اکوتیپ‌هایی از این گیاه است که ضمن داشتن عملکرد ماده خشک و اسانس زیاد، تحمل بالایی به شرایط کم‌آبی داشته باشد. ارزیابی اکوتیپ‌ها در محل رویش آن‌ها نمی‌تواند نتایج مناسبی در جهت تشخیص برتری یک اکوتیپ از لحاظ میزان ماده خشک، میزان ماده مؤثره و تحمل به شرایط تنش در مقایسه با سایر اکوتیپ‌ها ارائه کند. شرایط محیطی مختلفی که اکوتیپ‌های مختلف در آن رویش دارند و اثر متقابل ژنتیک و محیط مانع دستیابی به این مهم می‌شود (Zabet et al., 2003). بنابراین، ارزیابی اکوتیپ‌ها در شرایط کشت یکسان امری ضروری به نظر می‌رسد.

1. Tolerance
2. Stress Susceptibility Index
3. Stress Tolerance Index
4. Yield Stability Index
5. Yield Index
6. Harmonic Mean
7. Geometric Mean Productivity
8. Mean Productivity

مطلوب‌تر است. گزینش براساس این شاخص سبب انتخاب ژنوتیپ‌هایی می‌شود که عملکرد آن‌ها در شرایط تنش کاهش کمتری داشته و حتی ممکن است عملکرد آن‌ها در شرایط تنش بیشتر از شرایط بدون تنش باشد (Hossain *et al.*, 1990). بیشتر بودن شاخص STI بیانگر تحمل بیشتر ژنوتیپ به شرایط تنش است؛ درحالی‌که، هرچه SSI کمتر باشد، میزان مقاومت به تنش بیشتر است (Fernandez, 1992). انتخاب براساس شاخص SSI به انتخاب ژنوتیپ‌هایی منجر می‌شود که در شرایط بدون تنش عملکرد پایین، ولی در شرایط تنش عملکرد بیشتری دارند (Fischer & Maurer, 1978).

### مواد و روش‌ها

جهت ارزیابی اکوتیپ‌های مختلف آویشن دناپی در شرایط تنش کم‌آبی، ابتدا به کمک منابع (Jamzad, 2010) مناطق پراکنش این گیاه شناسایی شد. سپس در بین این مناطق سه استان (مرکزی، همدان و لرستان) انتخاب و به کمک نرم‌افزارهای google earth، GIS و نقشه‌های Dem خصوصیات جغرافیایی هر منطقه استخراج شد. اوایل مرداد برای جمع‌آوری بذر به مناطق مورد نظر رجوع و بذر هشت اکوتیپ، که در جدول ۱ مشخصات مناطق آن‌ها آمده است، جمع‌آوری شد.

گزارش‌های مختلف نشان می‌دهد که بین شاخص‌های تحمل به تنش با خصوصیات مورفولوژیک و میزان عملکرد گیاه همبستگی وجود دارد. همبستگی مثبت و معناداری بین عملکرد در شرایط بدون تنش با شاخص‌های STI و TOL در گیاه دارویی همیشه‌بهار (*Calendula officinalis*) مشاهده شده است (Taherkhani, 2011). در زمینه استفاده از شاخص‌های تحمل به تنش برای گزینش ژنوتیپ‌ها در مورد گیاهان زراعی رایج مانند گندم (Golparvar *et al.*)

جدول ۱. خصوصیات جغرافیایی مناطق جمع‌آوری بذر اکوتیپ‌های مختلف آویشن دناپی

استان	منطقه جمع‌آوری	ارتفاع از سطح دریا (متر)	جهت شیب	درصد شیب	عرض جغرافیایی	طول جغرافیایی
ملایر ۱		۱۸۴۴	شمال شرقی	۱۶-۲۴	۳۴° ۱۵' ۰۰" N	۴۸° ۳۵' ۵۹" E
همدان ملایر ۲		۱۸۹۱	غربی	۹-۱۶	۳۴° ۱۴' ۴۹" N	۴۸° ۳۵' ۳۰" E
جوزان		۱۸۴۳	شمال شرقی	۱۶-۲۴	۳۴° ۱۵' ۰۵" N	۴۸° ۵۸' ۲۵" E
اراک		۲۰۳۲	شمالی	۱۹-۲۸	۳۳° ۵۹' ۳۵" N	۴۹° ۳۲' ۵۶" E
مرکزی خانه‌میران بالا		۲۸۶۵	غربی	۴۸-۶۱	۳۳° ۵۹' ۰۴" N	۴۹° ۳۴' ۰۴" E
مرکزی خانه‌میران پایین		۲۲۵۰	شمال غربی	۳۸-۴۸	۳۴° ۵۹' ۱۴" N	۴۹° ۳۴' ۰۵" E
شازند		۱۹۷۹	شمال غربی	۱۱-۱۹	۳۳° ۵۴' ۱۴" N	۴۹° ۲۳' ۴۸" E
لرستان زاغه		۱۸۲۵	جنوب شرقی	۱۹-۲۸	۳۳° ۴۵' ۰۳" N	۴۹° ۰۱' ۰۶" E

بذرهای جمع‌آوری شده برای تولید نشا در گلدان‌های یک‌بارمصرف و بستر کشت حاوی ۵۰ درصد ماسه بادی و ۵۰ درصد پیت کاشته شدند. گلخانه استفاده شده دارای دمای متوسط روزانه ۲۴ درجه سانتی‌گراد و شبانه ۱۵ درجه سانتی‌گراد بود. آبیاری گلدان‌ها به صورت مه‌پاش و به‌طور اتوماتیک هر روز به مدت ۴ دقیقه انجام گرفت. نشاهای تولیدشده پس از حدود ۴ ماه و پس از ۱۰ روز مقاوم‌سازی (کاهش آبیاری)، در اردیبهشت به مزرعه پردیس کشاورزی دانشگاه تهران انتقال داده شدند. آزمایش به صورت کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شد. فاصله بین بوته‌ها

بذرهای جمع‌آوری شده برای تولید نشا در گلدان‌های یک‌بارمصرف و بستر کشت حاوی ۵۰ درصد ماسه بادی و ۵۰ درصد پیت کاشته شدند. گلخانه استفاده شده دارای دمای متوسط روزانه ۲۴ درجه سانتی‌گراد و شبانه ۱۵ درجه سانتی‌گراد بود. آبیاری گلدان‌ها به صورت مه‌پاش و به‌طور اتوماتیک هر

کلونجر با روش تقطیر با آب به مدت ۳ ساعت استخراج و درصد حجمی اسانس محاسبه شد. تجزیه واریانس داده‌ها براساس طرح آزمایشی مربوطه صورت گرفت و روابط بین صفات و شاخص‌های تنش با استفاده از همبستگی پیرسون بررسی شد. تجزیه به عامل‌ها برای شاخص‌های تحمل و با استفاده از چرخش عامل‌ها به روش وریماکس انجام گرفت. کلیه تجزیه‌های آماری به کمک نرم‌افزار SPSS 21 انجام گرفت.

### نتایج و بحث

#### بررسی عملکرد ماده خشک و درصد اسانس

ارزیابی اکوتیپ‌ها و تجزیه واریانس عملکرد ماده خشک و درصد اسانس آن‌ها تحت سطوح مختلف آبیاری نشان داد که اکوتیپ‌ها از لحاظ عملکرد ماده خشک و درصد اسانس اختلاف معناداری داشتند، ولی اثر سطوح آبی تنها بر عملکرد ماده خشک و اثر متقابل اکوتیپ در سطوح آبی تنها بر درصد اسانس معنادار بود (جدول ۲).

روی ردیف و نیز بین ردیف‌ها ۵۰ سانتی‌متر و کرت‌ها در ابعاد ۴ در ۳ متر در نظر گرفته شد. وجین علف‌های هرز و آبیاری تا زمان اعمال تیمارهای مختلف، هر هفته به‌طور منظم انجام شد.

عامل اصلی شامل سطوح مختلف آبی به‌صورت آبیاری نرمال (آبیاری منظم تا زمان برداشت)، قطع آبیاری در مرحله اوایل گل‌دهی و قطع آبیاری در مرحله رویشی (زمانی که ارتفاع گیاهان به حدود ۸ تا ۱۲ سانتی‌متر رسید) و عامل فرعی شامل اکوتیپ‌های مختلف بود.

برداشت در زمان گل‌دهی کامل گیاهان انجام گرفت و گیاهان برداشت‌شده پس از انتقال به آزمایشگاه به مدت تقریبی یک هفته در سایه خشک و سپس برای تعیین عملکرد ماده خشک توزین شدند. مقادیر شاخص‌های YI، YSI، STI، SSI، TOL، HAM، GMP و MP از طریق عملکرد ماده خشک در شرایط تنش و بدون تنش به‌دست آمد.

به منظور اسانس‌گیری، ۱۰۰ گرم ماده خشک از هریک از تیمارها توزین و اسانس آن به کمک دستگاه

جدول ۲. تجزیه واریانس عملکرد ماده خشک و درصد اسانس اکوتیپ‌ها تحت تنش خشکی

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات درصد اسانس	میانگین مربعات ماده خشک
تکرار	۲	۰/۳۱۵ ns	۲۱/۳۶ ns
عامل اصلی (تنش خشکی)	۲	۰/۱۰۹ ns	۱۷۰/۴۷ *
خطای عامل اصلی (تیمار*تکرار)	۴	۰/۲۵۵ ns	۲۳/۸ ns
عامل فرعی (اکوتیپ)	۷	۱/۱۴ *	۱۳۲/۰۱ **
تنش خشکی × اکوتیپ	۱۴	۱/۳۶ **	۱۶/۷۵ ns
خطا	۲۸	۰/۳۰۸	۱۹/۵۱
ضریب تغییرات	-	۱۷/۶	۶۴/۵

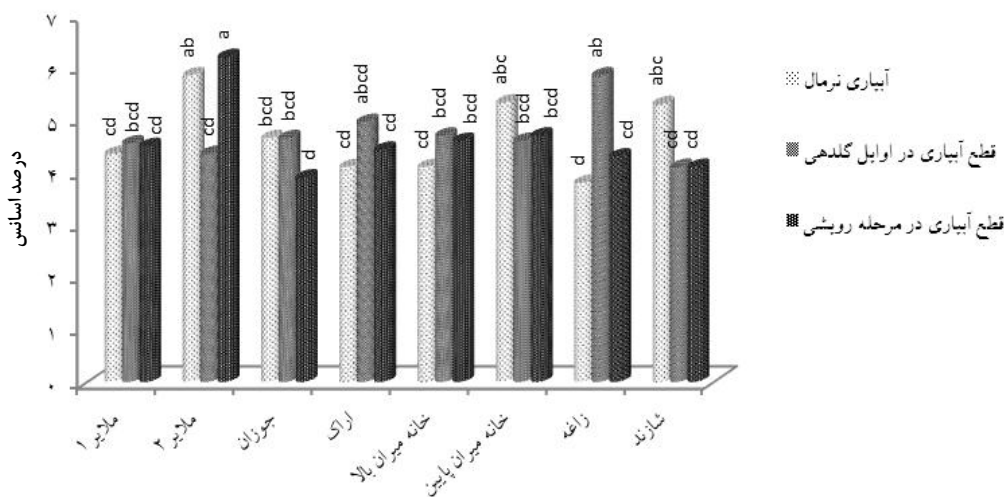
\*\*\*، \* و ns: به ترتیب بیانگر وجود اختلاف معنادار در سطح ۰/۰۱، ۰/۰۵ و عدم اختلاف معنادار است.

تنش از میزان عملکرد بذر کاسته شده است، ولی بیشترین درصد اسانس بذر با تنش ملایم به‌دست آمد (Laribi et al., 2009). در مطالعه‌ای که تأثیر دو رژیم آبیاری ۴۰-۳۵ درصد و ۶۰-۴۵ درصد ظرفیت زراعی روی عملکرد ماده خشک و درصد اسانس جعفری (*Petroselinum crispum*) بررسی شده، تنش شدیدتر آبی موجب کاهش عملکرد ماده خشک شده ولی بیشترین درصد اسانس با تنش آبی شدیدتر به‌دست

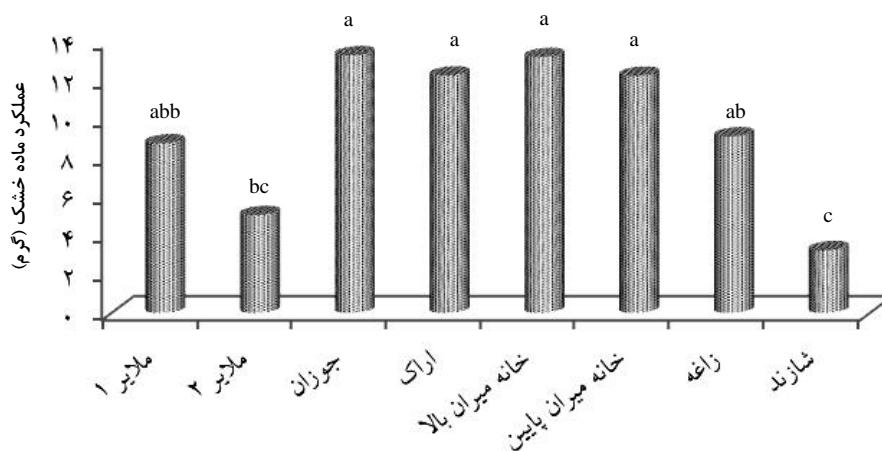
در برخی اکوتیپ‌ها، بیشترین درصد اسانس در شرایط آبیاری نرمال مشاهده شد؛ درحالی‌که در برخی دیگر در تیمار قطع آبیاری در مرحله اوایل گل‌دهی و در برخی دیگر در تیمار قطع آبیاری در مرحله رویشی بیشترین درصد اسانس به‌دست آمد (شکل ۱). در رابطه با عملکرد ماده خشک نیز به همین صورت بود. اعمال تنش خشکی خفیف، ملایم و شدید روی زیره سیاه (*Carum carvi* L.) نشان داد که با افزایش شدت

نرمال در اکوتیپ جوزان و کمترین عملکرد ماده خشک (۱/۶ گرم) مربوط به قطع آبیاری در مرحله اوایل گل‌دهی در اکوتیپ شازند بود. در همه اکوتیپ‌ها، بیشترین عملکرد ماده خشک مربوط به تیمار آبیاری نرمال بود، ولی در مورد دو تیمار دیگر، اکوتیپ‌های مختلف، واکنش‌های مختلفی نشان دادند. به‌طور کلی اکوتیپ شازند در بین همه اکوتیپ‌ها، کمترین عملکرد ماده خشک را در تمام تیمارها داشت. در مجموع سه تیمار، اکوتیپ‌های جوزان و خانه‌میران بالا بیشترین تولید ماده خشک و اکوتیپ‌های شازند و ملایر ۲ کمترین ماده خشک را داشتند (شکل ۲).

آمده است (Petropoulos *et al.*, 2008). در گزارشی که تأثیر سه تیمار تخلیه ۲۰، ۵۰ و ۷۰ درصد آب خاک بر روی آویشن دنايي ارزیابی شده است، نشان داده شده که افزایش شدت تنش خشکی موجب افزایش درصد اسانس و کاهش عملکرد ماده خشک شده است (Bahreininejad *et al.*, 2013). ولی آنچه واضح بود اینکه، بیشترین درصد اسانس (۶/۲) مربوط به قطع آبیاری در مرحله رویشی در اکوتیپ ملایر ۲ و کمترین درصد اسانس (۳/۸) مربوط به آبیاری نرمال در اکوتیپ زاغه بود (شکل ۱). همچنین، بیشترین عملکرد ماده خشک (۱۷/۴ گرم) مربوط به آبیاری



شکل ۱. میانگین درصد اسانس اکوتیپ‌های مختلف تحت تیمارهای مختلف آبیاری



شکل ۲. میانگین عملکرد ماده خشک اکوتیپ‌ها تحت هر سه تیمار

### ارزیابی شاخص‌های مقاومت به تنش در اکوتیپ‌ها و تیمارهای اعمال شده

مقادیر کمتر شاخص‌های SSI و TOL بیانگر تحمل بیشتر اکوتیپ مربوطه است. به عبارت دیگر، اختلاف کمتری بین عملکرد تحت شرایط تنش و بدون تنش وجود داشته است. درحالی‌که در مورد شاخص‌های STI و YSI مقادیر بیشتر مفهوم فوق را خواهند داشت. مقادیر بالای شاخص‌های HAM، GMP و MP نشان‌دهنده آن است که اکوتیپ بررسی شده (در مقایسه با سایر اکوتیپ‌ها) در مجموع هر دو شرایط تنش و غیرتنش دارای عملکرد بیشتری بوده است (Kargar *et al.*, 2004). بر این اساس و با توجه به

جدول ۳، اکوتیپ ملایر ۲ براساس شاخص‌های SSI و TOL با داشتن کمترین مقادیر این شاخص‌ها جزء متحمل‌ترین اکوتیپ در هر دو شرایط تنش کم‌آبی شناخته شد. براساس شاخص‌های STI و YSI نیز اکوتیپ ملایر ۲ به دلیل داشتن بیشترین مقادیر این شاخص‌ها، متحمل‌ترین اکوتیپ شناخته شد و اکوتیپ شازند تا حدودی حساس‌ترین اکوتیپ ارزیابی شد؛ اما براساس شاخص‌های HAM، GMP و MP، که جداکننده اکوتیپ‌هایی هستند که در مجموع هر دو شرایط تنش و غیرتنش بیشترین عملکرد را دارند، به‌طورکلی اکوتیپ خانه‌میران بالا متحمل‌ترین و اکوتیپ شازند حساس‌ترین اکوتیپ شناخته شدند.

جدول ۳. مقایسه میانگین عملکرد ماده خشک و شاخص‌های تحمل تنش در اکوتیپ‌های مختلف آویشن دناپی

شازند	زاغه	خانه میران پایین	خانه میران بالا	اراک	جوزان	ملایر ۲	ملایر ۱	
۴/۶ ab	۱۴/۲۳ ab	۱۷/۴۴ b	۱۶/۰۲ ab	۱۴/۶۲ ab	۱۷/۲۳ ab	۴/۰۵ a	۱۳/۲۵ ab	Yc
۱/۵۹ a	۶/۳۸ ab	۱۱/۱۲ b	۹/۴۱ ab	۱۳/۰۲ b	۱۱/۴۸ b	۶/۷ ab	۸/۰۱ ab	Yf
۳/۵ a	۶/۶۹ ab	۸/۱۱ abc	۱۴/۱۵ c	۹/۰۸ abc	۱۱/۱۴ bc	۴/۳۷ ab	۴/۹۷ ab	Yv
۳/۶۳ b	۲/۹۲ b	-۰/۳۵ ab	۲/۰۱ ab	-۰/۶ ab	۰/۴۹ ab	-۳/۲۸ a	۰/۶ ab	SSIf
۰/۴۱ ab	۱/۳۶ ab	۱/۴۱ ab	-۰/۲۸ ab	۰/۹۷ ab	۰/۵ ab	-۱/۰۸ a	۱/۵۴ b	SSIV
۳/۰۱ a	۷/۸۵ a	۶/۳۲ a	۶/۶۱ a	۱/۶ a	۵/۷۵ a	-۲/۶۴ a	۵/۲۴ a	TOLf
۱/۰۹ a	۷/۵۴ a	۹/۳۳ a	۱/۸۷ a	۵/۵۴ a	۶/۰۹ a	-۰/۳۲ a	۸/۲۸ a	TOLv
۰/۴۳ a	۰/۶۱ a	۱/۱۹ a	۱/۰۴ a	۱/۴۶ a	۱/۱۱ a	۰/۲۴ a	۰/۵۹ a	STIf
۰/۱ a	۰/۵۹ a	۰/۹ a	۱/۳۷ a	۰/۹۲ a	۱/۳۴ a	۰/۱۲ a	۰/۳۹ a	STIV
۰/۳۴ a	۰/۴۵ a	۰/۷۷ a	۰/۶۴ a	۰/۸۳ ab	۱/۰۷ ab	۱/۷۱ b	۰/۶۷ a	YSIf
۰/۷۵ a	۰/۵ a	۰/۴۶ a	۱/۰۲ a	۰/۶۲ a	۰/۷۶ a	۱/۳ a	۰/۴۴ a	YSIV
۰/۱۸ a	۰/۷۵ ab	۱/۳۱ b	۱/۱۱ ab	۱/۵۴ b	۱/۳۵ b	۰/۷۹ ab	۰/۹۴ ab	Yif
۰/۴۵ a	۰/۸۶ ab	۱/۰۵ abc	۱/۸۲ c	۱/۱۷ abc	۱/۴۳ bc	۰/۵۶ ab	۰/۶۴ ab	Yiv
۲/۲۸ a	۸/۷۷ abc	۱۲/۷۵ bc	۱۱/۵۵ bc	۱۳/۰۵ c	۱۲/۲۱ bc	۵/۰۲ ab	۸/۹۶ abc	HAMf
۳/۴۷ a	۸/۸۷ ab	۱۰/۷۳ ab	۱۴/۱۵ b	۱۱/۱۶ ab	۱۳/۲۹ b	۳/۸۱ a	۶/۹۱ ab	HAMv
۲/۶۴ a	۹/۵ abc	۱۳/۴۸ c	۱۲/۱۱ bc	۱۳/۴۳ c	۱۳/۲۲ c	۵/۱۹ ab	۹/۶۳ abc	GMPf
۳/۷ a	۹/۶۱ ab	۱۱/۶۸ ab	۱۴/۶۱ b	۱۱/۵ ab	۱۳/۷۳ b	۴/۰۱ a	۷/۹۱ ab	GMPv
۳/۱ a	۱۰/۳۱ abc	۱۴/۲۸ c	۱۲/۷۲ bc	۱۳/۸۲ bc	۱۴/۳۵ c	۵/۳۸ ab	۱۰/۶۳ abc	MPf
۴/۰۵ a	۱۰/۴۶ ab	۱۲/۷۸ ab	۱۵/۰۹ b	۱۱/۸۵ ab	۱۴/۱۸ b	۴/۲۱ a	۹/۱۲ ab	MPv

x: بیانگر آبیاری نرمال؛ f: بیانگر قطع آبیاری در مرحله گل‌دهی؛ v: بیانگر قطع آبیاری در مرحله رویشی

اعداد دارای حروف مشترک عدم اختلاف معنادار در سطح ۰/۰۵؛ x: آبیاری نرمال؛ f: قطع آبیاری در مرحله اوایل گل‌دهی؛ v: قطع آبیاری در مرحله رویشی

شاخص‌های TOL و SSI در تیمار قطع آبیاری در مرحله رویشی بیانگر آن است که مقادیر پایین‌تر این شاخص‌ها (عملکرد ماده خشک بیشتر تحت شرایط تنشی) به تولید

بررسی همبستگی عملکرد ماده خشک، درصد اسانس و شاخص‌های تحمل تنش

همبستگی منفی و معنادار بین درصد اسانس و

بیشتر اسانس منجر می‌شود. به عبارت دیگر اکوتیپ‌هایی مثل اکوتیپ ملایر ۲، که از لحاظ این دو شاخص نسبت به بقیه اکوتیپ‌ها مقادیر کمتری دارد (متحمل‌تر است)، درصد اسانس بیشتری نیز تحت شرایط تنشی تولید کرده است که شاید یکی از سازوکارهای تحمل به تنش بیشتر این اکوتیپ در مقایسه با سایرین، همین تولید اسانس بیشتر باشد. زیرا گفته می‌شود که اسانس‌ها ظرفیت گرمایی ویژه بالایی دارند و به گیاه در شرایط تنش خشکی (تولید گرما در گیاه) در ذخیره گرما و در نتیجه جلوگیری از آسیب دمایی به گیاه کمک می‌کنند (Fasina & Colley, 2008).

همبستگی مثبت و معناداری که بین شاخص STI و عملکرد تحت هر سه تیمار اعمال‌شده دیده می‌شود بیانگر آن است که اکوتیپ‌های با STI بیشتر کاهش عملکرد کمتری تحت شرایط کم‌آبی داشته‌اند و جزء اکوتیپ‌های متحمل به شرایط کم‌آبی هستند. شاخص‌های HAM، GMP، STI و MP که همبستگی بالا و یکسانی با  $Y_c$ ،  $Y_f$  و  $Y_v$  دارند، شاخص‌های مناسبی برای جداسازی و متمایز کردن اکوتیپ‌ها از لحاظ واکنش به تیمار کم‌آبی‌اند. شاخص تحمل به تنش STI همبستگی مثبت با شاخص TOL دارد که بیانگر این است که اکوتیپ‌هایی که در شرایط تنشی عملکرد بالایی داشته‌اند (STI بیشتر)، در شرایط بدون تنش نیز عملکرد بالایی داشته‌اند (TOL بیشتر) (جدول‌های ۴ و ۵). در گیاه سویا نیز، همبستگی قوی و مثبتی بین شاخص‌های SSI، STI، HAM و GMP با  $Y_p$  مشاهده شده است (Kargar *et al.*, 2004).

همبستگی بالا و مثبت شاخص TOL با عملکرد ماده خشک در شرایط آبیاری نرمال نشان از این است که اکوتیپ‌هایی که تحت تیمار آبیاری نرمال عملکرد ماده خشک بیشتری دارند (وزن پیکره هوایی بیشتری دارند)، شاخص TOL بالاتر دارند که بیانگر حساسیت بیشتر این اکوتیپ‌ها به شرایط تنش کم‌آبی است؛ یا به عبارتی دیگر در شرایط تنشی کاهش عملکرد بیشتری دیده می‌شود (هرچه مقدار شاخص TOL بالاتر باشد، گیاه به تنش حساس‌تر است). در ارتباط با همبستگی شاخص‌های تحمل به تنش خشکی، در گیاه همیشه‌بهار همبستگی منفی و معناداری بین شاخص SSI و عملکرد در شرایط بدون تنش ( $Y_p$ ) و همچنین همبستگی مثبت و معناداری بین شاخص‌های SSI،

جدول ۴. ضرایب همبستگی بین شاخص‌های تنش و عملکرد ماده خشک و درصد اسانس در تنش قطع آبیاری در مرحله گل‌دهی

	$Y_c$	$Y_f$	Oilc	Oilf	SSI	TOL	STI	YSI	$Y_i$	HAM	GMP	MP
$Y_c$	۱											
$Y_f$	۰/۷۷۴*	۱										
Oilc	-۰/۶۱۳	-۰/۳۱۱	۱									
Oilf	۰/۳۴۵	۰/۱۳۹	-۰/۷۸۷*	۱								
SSI	۰/۱۲۰	-۰/۴۶۱	-۰/۴۸۸	۰/۲۸۳	۱							
TOL	۰/۷۴۱*	۰/۱۴۸	-۰/۶۲۷	۰/۳۹۰	۰/۶۷۷	۱						
STI	۰/۸۵۸**	۰/۹۴۵**	-۰/۴۶۰	۰/۲۱۵	-۰/۱۸۵	۰/۳۳۷	۱					
YSI	-۰/۲۵۴	۰/۲۸۸	۰/۵۳۷	-۰/۲۴۵	-۰/۹۱۳**	-۰/۷۰۲	-۰/۰۰۵	۱				
$Y_i$	۰/۷۷۳*	۱/۰۰۰**	-۰/۳۱۱	۰/۱۳۷	-۰/۴۶۰	۰/۱۴۷	۰/۹۴۴**	۰/۲۸۸	۱			
HAM	۰/۹۳۴**	۰/۹۴۷**	-۰/۴۷۶	۰/۲۲۳	-۰/۱۸۷	۰/۴۵۴	۰/۹۶۲**	۰/۰۱۹	۰/۹۴۷**	۱		
GMP	۰/۹۴۹**	۰/۹۳۴**	-۰/۴۹۷	۰/۲۴۹	-۰/۱۵۷	۰/۴۹۱	۰/۹۵۵**	-۰/۰۰۷	۰/۹۳۴**	۰/۹۹۹**	۱	
MP	۰/۹۶۳**	۰/۹۱۷**	-۰/۵۲۰	۰/۲۷۷	-۰/۱۲۲	۰/۵۳۱	۰/۹۴۶**	-۰/۰۳۷	۰/۹۱۶**	۰/۹۹۵**	۰/۹۹۹**	۱

جدول ۵. ضرایب همبستگی بین شاخص‌های تنش و عملکرد ماده خشک و درصد اسانس در تنش قطع آبیاری در مرحله رویشی

	Yc	Yv	Oilc	Oilv	SSI	TOL	STI	YSI	Yi	HAM	GMP	MP
Yc	۱											
Yv	۰/۷۴۳*	۱										
Oilc	-۰/۶۱۳	-۰/۴۸۹	۱									
Oilv	-۰/۵۰۷	-۰/۲۹۴	۰/۵۷۲	۱								
SSI	۰/۵۵۲	-۰/۰۸۸	-۰/۴۷۶	-۰/۶۲۸	۱							
TOL	۰/۷۳۷*	۰/۰۹۵	-۰/۴۱۸	-۰/۴۵۷	۰/۹۱۱**	۱						
STI	۰/۸۵۸**	۰/۹۶۵**	-۰/۴۹۱	-۰/۴۲۱	۰/۱۰۱	۰/۳۰۱	۱					
YSI	-۰/۵۴۱	۰/۰۸۹	۰/۴۵۷	۰/۶۵۷	-۰/۹۹۸**	-۰/۸۹۶**	-۰/۱۰۱	۱				
Yi	۰/۷۴۴*	۱/۰۰۰**	-۰/۴۸۷	-۰/۲۹۵	-۰/۰۸۷	۰/۰۹۶	۰/۹۶۵**	۰/۰۸۸	۱			
HAM	۰/۸۹۱**	۰/۹۶۴**	-۰/۵۶۸	-۰/۴۱۷	۰/۱۶۱	۰/۳۵۱	۰/۹۹۱**	-۰/۱۵۷	۰/۹۶۵**	۱		
GMP	۰/۹۲۷**	۰/۹۳۹**	-۰/۵۸۶	-۰/۴۳۴	۰/۲۳۵	۰/۴۲۹	۰/۹۸۱**	-۰/۲۳۰	۰/۹۴۰**	۰/۹۹۶**	۱	
MP	۰/۹۵۷**	۰/۹۰۵**	-۰/۶۰۱	-۰/۴۵۰	۰/۳۱۳	۰/۵۰۹	۰/۹۶۳**	-۰/۳۰۵	۰/۹۰۵**	۰/۹۸۴**	۰/۹۹۶**	۱

تجزیه به عامل‌ها

قطع آبیاری در مرحله رویشی ۶۹/۰۷ درصد واریانس کل را توجیه کرد. بیشترین ضرایب عاملی در عامل اول در مجموع هر دو حالت تنش (قطع آبیاری در مرحله زایشی و رویشی)، مربوط به شاخص‌های GMP، STI، MP و HAM بود که بیانگر اهمیت زیاد این شاخص‌ها در تفکیک اکوتیپ‌ها تحت تنش است (جدول‌های ۶ و ۷).

تجزیه به عامل‌ها، عملکرد و شاخص‌های تحمل تنش ارزیابی شده را در دو عامل اصلی قرار داد که این دو عامل در تنش قطع آبیاری در مرحله زایشی ۹۶/۵ و در تنش قطع آبیاری در مرحله رویشی ۹۸/۵ درصد واریانس کل را توجیه می‌کردند. عامل اول در تنش قطع آبیاری در مرحله زایشی حدود ۶۸/۳۲ و در تنش

جدول ۶. مقادیر واریانس و ضرایب عاملی مربوط به عملکرد ماده خشک و شاخص‌های تحمل تنش ارزیابی شده در شرایط تنش قطع آبیاری در مرحله اوایل گل‌دهی

مؤلفه	مقدار واریانس (%)	واریانس تجمعی (%)	Yc	Yf	SSI	TOL	STI	YSI	Yi	HAM	GMP	MP
۱	۶۸/۳۲	۶۸/۳۲	۰/۹۲	۰/۹۶	-۰/۲۲	۰/۴۱	۰/۹۶	۰/۰۶	۰/۹۶	۰/۹۹	۰/۹۹	۰/۹۹
۲	۲۸/۱۸	۹۶/۵۰	۰/۳۶	-۰/۲۶	۰/۹۴	۰/۸۶	۰/۰۰۵	-۰/۹۴	-۰/۲۶	۰/۰۴	۰/۰۷	۰/۱۱

جدول ۷. مقادیر واریانس و ضرایب عاملی مربوط به عملکرد ماده خشک و شاخص‌های تحمل تنش ارزیابی شده در شرایط تنش قطع آبیاری در مرحله رویشی

مؤلفه	مقدار واریانس (%)	واریانس تجمعی (%)	Yc	Yv	SSI	TOL	STI	YSI	Yi	HAM	GMP	MP
۱	۶۹/۰۷	۶۹/۰۷	۰/۸۲	۰/۹۹	۰/۰۱	۰/۲۲	۰/۹۸	-۰/۰۱	۰/۹۹	۰/۹۸	۰/۹۷	۰/۹۵
۲	۲۹/۴۷	۹۸/۵۵	۰/۵۵	-۰/۱۱	۰/۹۹	۰/۹۴	۰/۰۸	-۰/۹۸	-۰/۱۱	۰/۱۴	۰/۲۲	۰/۳۰

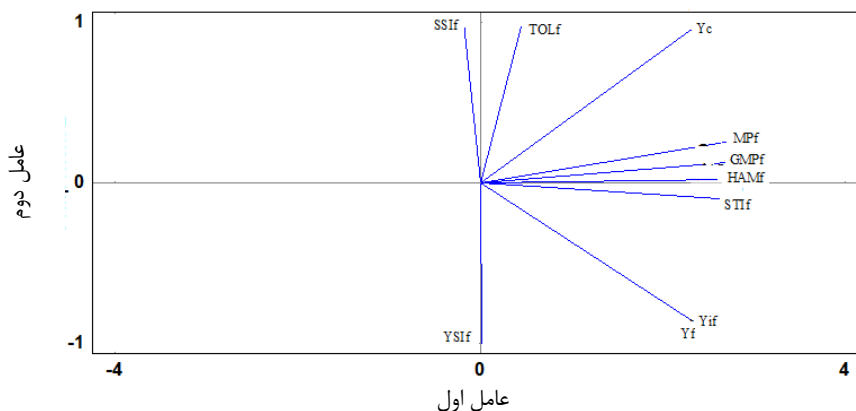
(*al.*, 2012)، بنابراین بر این اساس، اکوتیپ‌های خانه‌میران بالا و خانه‌میران پایین، اکوتیپ‌های برتر در شرایط تنش قطع آبیاری در مرحله گل‌دهی بوده و اکوتیپ‌های خانه‌میران پایین، اراک و زاغه اکوتیپ‌های برتر در شرایط تنش قطع آبیاری در مرحله رویشی بودند (شکل ۴). هر چند براساس شاخص‌های SSI و TOL، اکوتیپ ملایر ۲

با توجه به این نکته که عامل اول بیشترین میزان واریانس را توجیه می‌کند، از شاخص‌هایی که در این عامل بزرگ‌ترین ضریب عاملی را دارند و نیز ارتباط نزدیک‌تری با عملکرد در شرایط نرمال و شرایط تنش دارند (شکل ۳)، می‌توان برای انتخاب متحمل‌ترین اکوتیپ‌ها به تنش کم‌آبی استفاده کرد (Badr abadi *et* )

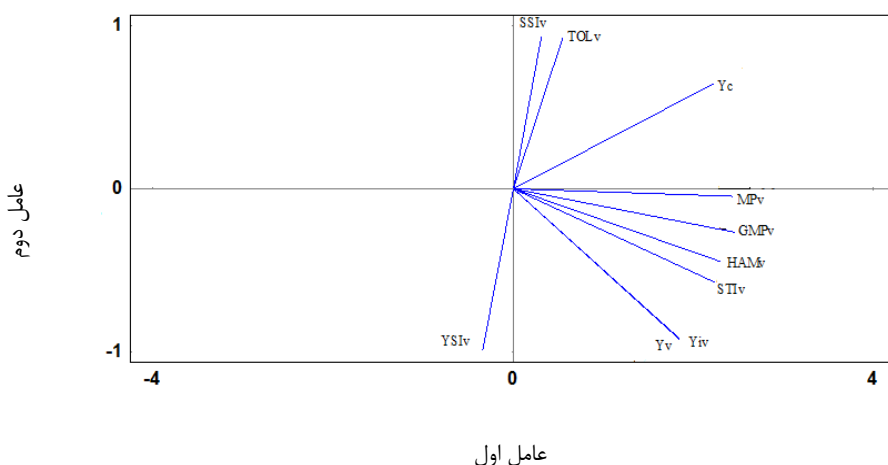


که به‌طور کل عملکرد این اکوتیپ بسیار پایین‌تر از سایر اکوتیپ‌ها بود، اکوتیپ مطلوبی به حساب نمی‌آید.

تحمل بالایی به تنش دارد و حتی براساس این شاخص‌ها عملکرد آن در شرایط تنشی نیز بالا رفته است، از آنجا



(الف)



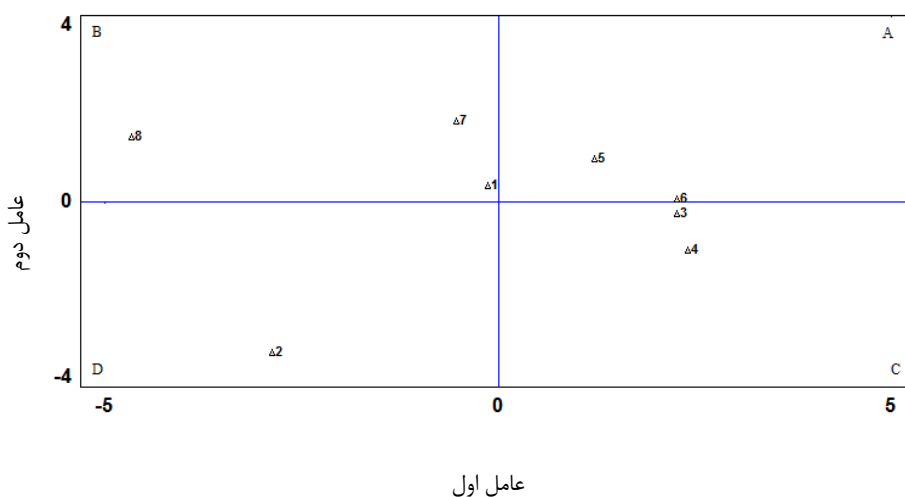
(ب)

شکل ۳. بای پلات شاخص‌های تحمل به خشکی براساس مؤلفه‌های اول و دوم، تنش قطع آبیاری در مرحلهٔ اوایل گل‌دهی (الف) و قطع آبیاری در مرحلهٔ رویشی (ب)

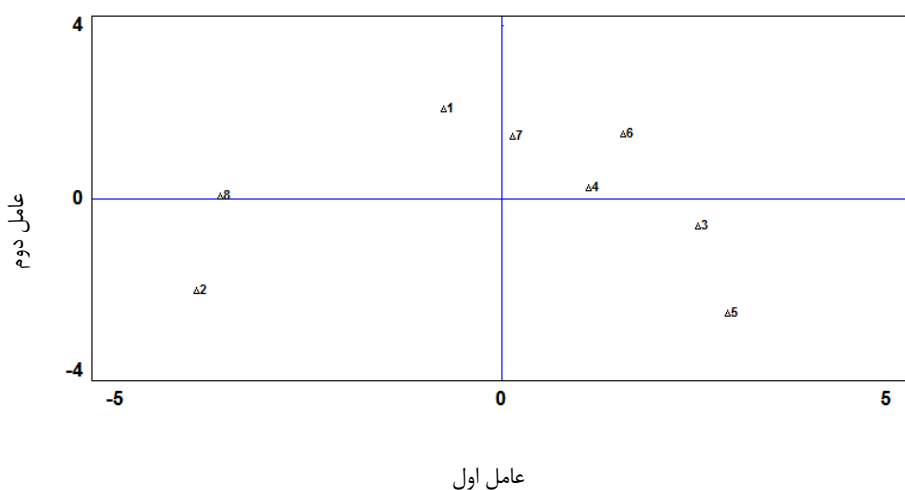
### نتیجه‌گیری کلی

شاخص‌ها، به‌طور کلی اکوتیپ‌های مربوط به استان مرکزی (اراک، خانه‌میران بالا و خانه‌میران پایین) اکوتیپ‌های با عملکرد بالا و متحمل شناخته شدند و گزینه‌های مناسبی برای تحقیقات آینده به‌شمار می‌روند. جمعیت ملایر ۲ تحمل بالایی به تنش کم آبی نشان داد، ولی به دلیل عملکرد اندک، نمی‌توان آن را برای کارهای آبی پیشنهاد داد. در مجموع، مطالعه حاضر حاکی از تنوع مناسب بین اکوتیپ‌های آویشن دناپی از نظر تحمل تنش کم آبی بود که می‌تواند در برنامه‌های گزینش ژنوتیپ‌های متحمل مفید واقع شود.

به‌طور کلی و براساس نتایج به‌دست‌آمده می‌توان اظهار داشت که گیاه آویشن دناپی تحمل درخور توجهی به تنش کم آبی دارد و هرچند تحت شرایط کم آبی دچار افت عملکرد می‌شود، می‌تواند چرخهٔ زندگی خود را تکمیل کند و به‌ویژه در شرایط دیم و در مناطقی که از حدود اردیبهشت‌ماه به بعد بارندگی وجود ندارد، می‌تواند گزینهٔ مناسبی برای کاشت دیم باشد. شاخص‌های  $GMP$ ،  $STI$ ،  $MP$  و  $HAM$  شاخص‌های مناسبی برای ارزیابی اکوتیپ‌ها تحت شرایط تنش بود و براساس این



(الف)



(ب)

شکل ۴. پراکنش اکوتیپ‌ها براساس مؤلفه‌های اول و دوم، تنش قطع آبیاری در مرحلهٔ اوایل گل‌دهی (الف) و قطع آبیاری در مرحلهٔ رویشی (ب). ۱: ملایر ۱، ۲: ملایر ۲، ۳: جوزان، ۴: اراک، ۵: خانه‌میران بالا، ۶: خانه‌میران پایین، ۷: زاغه، ۸: شازند

در اجرای این تحقیق کمک‌های فراوانی کردند، تشکر و قدردانی می‌گردد.

### سپاسگزاری

از آقایان دکتر فواد فاتحی و مهندس خسرو مفاخری، که

### REFERENCES

1. Ansari, H., Sharifian, H. & Davari, K. (2010). *Principles of general irrigation*. Academic Jahad.
2. BadrAbadi, M., Shokrpour, M., Asghari, A. & Esfandyari, A. O. (2012). Determining relationships among dry matter remobilization and some morphological traits in barley genotypes using factor analysis method under low water stress. *Journal of Crop Breeding*, 4(10), 109-122. (in Farsi)
3. Bahreininejad, B., Razmjoo, J. & Mirza, M. (2013). Influence of water stress on morpho-physiological and phytochemical traits in *Thymus daenensis*. *International Journal of Plant Production*, 7(1), 151-166.
4. Bouslama, M. & Schapaugh, J. (1984). Stress tolerance in soybeans. I. Evaluation of three Screening techniques for heat and drought tolerance. *Crop Science*, 24, 933-937.
5. Fasina, O.O. & Colley, Z. (2008). Viscosity and specific heat of vegetable oils as a function of temperature: 35°C to 180°C. *International Journal of Food Properties*, 11, 738-746.

6. Fernandez, G.C.J. (1992). Effective selection criteria for assessing plant stress tolerance. In *Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and Other Food Crops in Temperature and Water Stress*, 13-16 Aug., Taiwan, pp. 257-270.
7. Fischer, R.A. & Maurer, R. (1978). Drought resistance in spring wheat cultivars: I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agriculture Research*, 29, 897-912.
8. Gavuzzi, P., Rizza, F., Palumbo, M., Campalino, R.G., Ricciardi, G.L. & Borghi, B. (1997). Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals. *Canadian Journal of Plant Science*, 77, 523-531.
9. Golparvar, A., Ghannadha, M. R., Zali, A. A., Ahmadi, A., Majidi Harvan, E. & Ghasemi, A. (2006). Factor analysis of morphological and morpho-physiological traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under drought and non-drought stress conditions. *Research and Development*, 72(3), 52-59. (in Farsi)
10. Hossain, A.B.S., Sears, T.S. & Paulsen, G.M. (1990). Desiccation tolerance and its relationship to assimilate partitioning in winter wheat. *Journal of Crop Science*, 30, 622-627.
11. Jamzad, Z. (2010). Thymes and savorys of Iran. Research Institute of Forests and Rangelands.
12. Kargar, S. M. A., Ghannadha, M. R., Bozorgipour, R., Khaje ahmad attari, A. A. & Babaei, H. R. (2004). An investigation of drought tolerance indices in some soybean genotypes under restricted irrigation conditions. *Iranian Journal of Agricultural Science*, 35(1), 129-142. (in Farsi)
13. Laribi, B., Bettaieb, I., Kouki, K., Sahli, A., Mougou, A. & Marzouk, B. (2009). Water deficit effects on caraway (*Carum carvi* L.) growth, essential oil and fatty acid composition. *Industrial Crops and Products*, 30(3), 372-379.
14. Lebaschi, M. & Sharifi Ashour Abadi, A. (2004). Some of medicinal plants growth indexes in different drought stress conditions. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants*, 20(3), 249-261. (in Farsi)
15. Nickavar, B., Mojab, F. & Dolat-Abadi, R. (2005). Analysis of the essential oils of two *Thymus* species from Iran. *Food Chemistry*, 90, 609-611.
16. Omidbaigi, R. (2005). *Production and processing of medicinal plants*. Astane ghodse Razavi.
17. Petropoulos, S. A., Daferera, D., Polissiou, M. G. & Passam, H. C. (2008). The effect of water deficit stress on the growth, yield and composition of essential oil of parsley. *Scientia Horticulturae*, 115(4), 393-397.
18. Rustaie, A. (2009). *The effect of ecological conditions on morphologic and phytochemical properties in Thymus daenensis* Celak. M.Sc Thesis. Tehran University, Iran.
19. Sadeghi, S. H. R. & Rahimzadeh Holagh, N. (2007). Study on amount of transpiration in some of rangeland species. *Research and Development*, 76(3), 186-192. (in Farsi)
20. Safari, S., Dehghani, H. & Choukan, R. (2007). Evaluation of maize inbred lines for drought tolerance based on resistance indices and biplot method. *Iranian Journal of Agricultural Sciences*, 38(2), 215-228.
21. Taherkhani, T., Rahmani, N., Moradi Aghdam, A. & Zandi, P. (2011). Assessment of nitrogen levels on flower yield of calendula grown under different water deficit stresses using drought tolerant indices. *Journal of American Science*, 7(10), 591-598.
22. Zabet, M., Hoseinzade, A.H., Ahmadi, A. & Khialparast, F. (2003). Effect of water stress on different traits and determination of the best water stress index in mung bean (*Vigna radiata*). *Iranian Journal of Agricultural Science*, 34(4), 889-898. (in Farsi)

## Evaluation of response to water deficit stress in *Thymus daenensis* subsp. *daenensis* using stress tolerance indices

Jalal Khorshidi<sup>1</sup>, Majid Shokrpour<sup>2\*</sup> and Vahideh Nazeri<sup>3</sup>

1, 2, 3. Former Ph.D. Student, Assistant Professor and Associate Professor, University College of Agriculture & Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

(Received: Oct. 8, 2014 - Accepted: Dec. 28, 2014)

### ABSTRACT

In order to study water deficit tolerance in *Thymus daenensis* subsp. *daenensis* ecotypes, seeds of eight ecotypes were collected from different locations. Seedling are produced in greenhouse, and then transferred to field as an experiment of split plot design based on RCBD with three replicates. Three irrigation treatments (normal irrigation, prevention of irrigation at the start of flowering and at the vegetative stages) were considered as main plots. Sub plots were formed by the ecotypes. Plants were harvested at the full bloom stage and measured for dry matter, essential oil percentage and tolerance indices. Generally, results showed that sever stress led to reduction of dry matter yield. The ecotypes under different level of irrigation showed different responses for essential oil content. High correlation observed between dry matter yields and tolerance indices. Based on the results, GMP, STI, MP and HAM were the best indices for selecting the most tolerant and the best ecotypes. According to these indexes, the ecotypes of arak, khan- e- miran bala and khan- e -miran paien were appropriate options for future studies. Totally, this plant showed high tolerance to water deficit stress and may be a good choice for culturing in water deficit conditions.

**Keywords:** essential oil, *Thymus daenensis* subsp. *daenensis*, tolerance indices, water stress.