مجله علوم باغبانی ایران
دوره ۴۱، شماره ۲، ۱۳۸۹ (۱۸۸-۱۷۹)

تأثیر تنش خشکی و آبیاری مجدد بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی سه رقم انگور ساهانی، فرخی و بیدانه سفید

ناصر قادری[۱]*، علیرضا طلایی[۲]، علی عبادی[۳] و حسین لسانی[۴]
۱، عضو هیات علمی دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان و دانشجوی سابق دکتری پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
۲، ۳، ۴، استاد، دانشیار و استاد پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران
(تاریخ دریافت: ۸۷/۷/۱۵ - تاریخ تصویب: ۸۸/۶/۲۵)

چکیده

به منظور بررسی اثر تنش‌های مختلف آبی بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی سه رقم زراعی انگور (ساهانی، فرخی و بیدانه سفید) آزمایشی با چهار تیمار شامل پتانسیل آب خاک در حد ۰/۲- مگاپاسکال (شاهد)، ۰/۶-، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک (تیمارهای تنش) و سه تکرار در سال ۱۳۸۷ به اجرا درآمد. در این آزمایش گیاهان ۲ ساله انگور در گلدان‌های ۱۸ لیتری محتوی خاک لومی کاشته شدند. هر واحد آزمایشی شامل ۲ گلدان و هر گلدان دارای یک گیاه بود. آزمایش سه بار پشت سر هم تکرار گردید. زمانی که پتانسیل آب خاک به تیمارهای موردنظر رسید و همچنین یک و چهار روز بعد از آبیاری مجدد محتوای نسبی آب برگ (RWC)، پایداری نسبی غشاء سلولی (MSI)، فتوسنتز (A)، هدایت روزنه‌ای (gs)، تعرق (E)، میزان CO_2 زیر روزنه‌ای (Ci) و کارآیی مصرف آب (A/gs) اندازه‌گیری شدند. بر اساس نتایج بدست آمده در این پژوهش میزان RWC در تیمار ۱/۵- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک در ارقام ساهانی، فرخی و بیدانه‌سفید و میزان MSI در ارقام ساهانی و بیدانه سفید در همان تیمار نسبت به تیمار شاهد کاهش یافتند. همچنین تعداد برگ‌های تولید شده در طول دورهٔ تنش در هر سه رقم نسبت به تیمار شاهد کاهش نشان داد. میزان A، gs و E در هر سه رقم همراه با افزایش شدت تنش خشکی کاهش یافتند. رقم ساهانی از نظر تغییرات تبادلات گازی ثبات بیشتری نسبت به دو رقم دیگر به نمایش گذاشت. میزان Ci در هر سه رقم با افزایش شدت تنش ابتدا کاهش و سپس افزایش یافت. کارآیی مصرف آب (A/gs) در هر سه رقم با افزایش شدت تنش تا تیمار ۱- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک افزایش و سپس کاهش یافت. رابطه نزدیکی بین A و gs در هرسه رقم مشاهده شد. براساس نتایج این پژوهش در شرایط تنش کم و متوسط بازیابی تبادلات گازی نسبتاً سریع اتفاق می‌افتد ولی در شرایط تنش شدید حداقل به چهار روز جهت بازیابی کامل نیاز می‌باشد. با توجه به نتایج این پژوهش به نظر می‌رسد که رقم ساهانی برای کشت در شرایط کم آب مناسب‌تر از دو رقم دیگر می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: انگور، خشکی، فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، کارآیی مصرف آب.

* نویسنده مسئول: ناصر قادری
تلفن: ۰۹۱۸-۳۷۱۲۷۴۷
E-mail: ghaderi.n@gmail.com

Archive of SID
www.SID.ir

مقدمه

تنش خشکی یکی از مهمترین فاکتورهای محیطی بوده که باعث کاهش تولید گیاهان می‌شود. بسیاری از گیاهان دارای مکانیسم‌های خاصی جهت مقابله با شرایط کم آبی و افزایش کارآیی مصرف آب می‌باشند (Jones, 1983). مکانیسم‌هایی مانند پرهیز از خشکی بوسیله کاهش سطح برگ، ظرفیت بالای ذخیره آب، تراکم بالای روزنه‌ای و کاهش هدایت روزنه‌ای برای انگور مشاهده شده است. به علاوه تحمل خشکی بوسیله تنظیم اسمزی و به حداقل رساندن ذخیره آب در فضای بین سلولی برای حفظ فعالیت‌های متابولیسمی هم گزارش شده است (Gomez-del et al., 2002). از جمله فاکتورهای فیزیولوژیکی که در اثر خشکی تحت تأثیر قرار می‌گیرد می‌توان به بازدارندگی فتوسنتز و در نهایت کاهش تولید در نواحی مدیترانه‌ای اشاره نمود (Chaves et al., 2002). از ابتدایی‌ترین پاسخ‌های گیاهان به کمبود آب بسته شدن روزنه‌ها است که جریان CO_2 به کلروپلاست را محدود می‌کند. بنابراین اندازه‌گیری تبادلات گازی براساس ارزیابی محدودیت فرآوری CO_2 در گونه‌های مورد بررسی انجام می‌شود. محدودیت‌های غیرروزنه‌ای تحت شرایط خشکی شدید خاک، شامل تغییرات در سنتز کلروفیل، تغییرات ساختاری و کارکردی در کلروپلاست و همچنین آشفتگی در تجمع و پخش تولیدات ناشی از فتوسنتز است (Medrano et al., 2002). تنش خشکی نفوذپذیری غشاء سلولی را در گیاهان افزایش داده و کاهش فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای تحت پتانسیل پایین آب برگ گزارش شده است (Hura et al., 2007). همانطور که محتوای آب برگ در اثر تنش خشکی کاهش می‌یابد سلول‌ها چروک خورده و دیواره سلولی پایداری خود را از دست می‌دهد. در نتیجه سطح و تعداد برگ‌ها کاهش می‌یابد (Tiaz & Zeiger, 1998). در نهایت رشد رویشی گیاه هم در اثر کمبود آب کاهش پیدا می‌کند (Pereira & Chaves, 1995).

محدودیت‌های روزنه‌ای اغلب در طول دوره تنش کوتاه اتفاق می‌افتند در حالی که محدودیت‌های غیرروزنه‌ای معمولاً در دوره طولانی‌تر و تنش‌های شدیدتر ایجاد می‌شوند. البته بسیاری از پژوهشگران بر این باورند که کاهش فتوسنتز ایجاد شده در شرایط تنش کوتاه مدت تنها به دلیل محدودیت‌های روزنه‌ای نمی‌باشد (Ni & Pallardy, 1992; Ramanjulu et al., 1998; Yordanov et al., 2000) Flexas et al. (2004) گزارش کرده‌اند که هدایت روزنه‌ای شاخص مناسبی جهت ارزیابی کاهش فتوسنتز تحت شرایط کم‌آبی است. طبق گزارش Lowlor & Cornic (2002) دو الگوی مختلف پاسخ فتوسنتز به تنش آبی ممکن است در گیاهان اتفاق بیفتد. اساس این الگوها استفاده از RWC به عنوان یک شاخص شدت تنش در سطح برگ است در هر دو نوع این الگوها میزان فتوسنتز همراه با کاهش RWC کاهش می‌یابد. اما بر اساس نظرات Flexas et al. (2004) در بعضی گونه‌ها مانند انگور کاهش میزان فتوسنتز به طور پیشرونده همراه با افزایش شدت تنش خشکی با کاهش بسیار کم در میزان RWC همراه است.

گزارش شده است که بازیابی فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای بعد از رفع تنش نسبتاً سریع اتفاق می‌افتد. بنابر گزارش Flexas et al. (2004) ۶۰٪ بازیابی فتوسنتز تنها یک شب بعد از آبیاری مجدد در انگور اتفاق افتاده است. بازیابی هدایت روزنه‌ای و محتوای نسبی آب برگ هم به همان صورت بوده است. Lowlor & Cornic (2002) گزارش کرد که با کاهش محتوای نسبی آب برگ، میزان هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و فراوری CO_2 کاهش پیدا می‌کند. در حالیکه Flexas et al. (2004) گزارش کرده‌اند که کاهش هدایت روزنه‌ای در حد متوسط باعث کاهش فتوسنتز در اثر محدودیت ناشی از بسته شدن روزنه‌ها می‌شود و اضافه کرده‌اند که در شرایط تنش شدید و کاهش شدید هدایت روزنه‌ای به زیر ۰/۰۵ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه محدودیت‌های غیر روزنه‌ای فتوسنتز را کاهش داده و در نتیجه بازیابی فتوسنتز بعد از آبیاری مجدد به سختی اتفاق می‌افتد. زمانی که هدایت روزنه‌ای بیشتر از فتوسنتز بوسیله تنش آبی تحت تأثیر قرار می‌گیرد کارآیی مصرف آب تحت شرایط کم آبی افزایش می‌یابد که نشان‌دهنده بهینه‌سازی مصرف CO_2 در مقابل کمبود آب است (Raven, 2002). از طرفی بالاترین کارآیی مصرف آب (A/gs) در مرز بین محدودیت‌های روزنه‌ای و متابولیکی برای فتوسنتز اتفاق می‌افتد (Flexas et al., 2004). ژنوتیپ‌هایی که میزان بالای کارآیی مصرف آب

Archive of SID

www.SID.ir

تحت تنش را نشان می‌دهند مناسب برای تولید در مناطق خشک هستند (Bacelar et al., 2007).

هدف این آزمایش بررسی اثرات رژیم‌های مختلف کم آبی در سه رقم انگور ساهانی، فرخی و بیدانه سفید است که در نواحی مختلف استان کردستان کشت می‌شوند. از آنجایی که رقم ساهانی در نواحی دیم استان و فرخی و بیدانه سفید بیشتر در شرایط آبی کشت می‌شوند بررسی واکنش‌های فیزیولوژیکی آنها به مقادیر مختلف آب خاک می‌تواند برای انتخاب مناطق گسترش آن‌ها در استان کمک نماید.

مواد و روش‌ها

ابتدا قلمه‌های سه رقم زراعی انگور (ساهانی، فرخی و بیدانه سفید) در سال ۱۳۸۶ انتخاب گردیده و ریشه‌دار گردیدند بعد از ریشه‌دار شدن به گلدان‌های پلاستیکی با حجم ۱۸ لیتر منتقل شدند. بافت خاک مورد استفاده گلدان‌ها دارای بافت لومی بود. این گیاهان به مدت یک سال رشد کرده و در بهار سال ۱۳۸۷ قبل از بیدار شدن گیاهان، خاک گلدان‌ها دوباره عوض شده و اجازه داده شد که گیاهان گلدانی در فضای آزاد تا خرداد ماه ۱۳۸۷ رشد کنند. گیاهان کاشته شده در سال ۱۳۸۷ سه بار با کود کامل محلول‌پاشی شده و یک بار هم همراه با آبیاری کوددهی با کود کامل برای آنها انجام شد. آزمایش با ۱۲ تیمار شامل سه رقم و چهار تیمار آبیاری و سه تکرار به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی اجرا گردید. هر واحد آزمایشی شامل دو گلدان و هر گلدان حاوی یک گیاه بود. تنش آبی از ۱۰ خرداد ماه آغاز گردید و گیاهان در تیمارهای مختلف زمانی آبیاری شدند که پتانسیل آب خاک گلدان آنها به ۰/۲- (شاهد)، ۰/۶- (S1)، ۱- (S2) و ۱/۵- (S3) مگاپاسکال رسید. اندازه‌گیری‌های فیزیولوژیکی در زمان رسیدن آب خاک به حد مورد نظر انجام شد. در تیمار S1 یک روز (به دلیل اینکه در تکرار اول آزمایش بازیابی کامل صورت گرفت در این تیمار اندازه‌گیری روز چهارم بعد از تنش انجام نشد) و در تیمارهای S2 و S3 یک روز و چهار روز بعد از آبیاری مجدد اندازه‌گیری فاکتورهای مورد نظر انجام گرفت. این آزمایش سه بار در فاصله زمانی ۱۱ خرداد تا ۱۱ تیر تکرار گردید.

اندازه‌گیری پتانسیل آب خاک گلدان‌ها با جایگذاری بلوک‌های گچی در تمام تکرارها و همچنین با استفاده از دستگاه رطوبت‌سنج TDR [1] انجام گرفت. برای اطمینان از نتایج بدست آمده از دو دستگاه ذکر شده از خاک گلدان‌ها نمونه گرفته شده و با پرشرپلیت[2] در مقادیر مختلف آب خاک، مکش آن محاسبه و با نتایج حاصل از بلوک‌های گچی و TDR مقایسه شده و در نهایت میزان پتانسیل آب خاک در روزهای آزمایشی بدست آمد.

محتوای نسبی آب برگ (RWC) در هر روز پس از اندازه‌گیری صفات فوق اندازه‌گیری شد (Kirnak et al., 2001). به این منظور قطعاتی از برگ گیاهان انگور انتخاب و وزن تر آنها محاسبه گردید. به منظور تعیین وزن تورژسانس برگ، به مدت ۲۴ ساعت قطعات برگ‌ها در شدت نور کم و در دمای ۴ درجه سانتیگراد در داخل آب مقطر قرار گرفتند. پس از گرفتن خیسی سطح برگ با احتیاط کامل دوباره وزن شدند. سپس در دمای ۷۵ درجه سانتیگراد به مدت ۲۴ ساعت برگ‌ها خشک شده و وزن خشک آنها نیز اندازه‌گیری شد و میزان RWC از رابطه زیر بدست آمد:

$$\% \text{ RWC} = \frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}}{\text{وزن خشک} - \text{وزن تورژسانس}} \times ۱۰۰$$

جهت اندازه‌گیری پایداری غشاء سلولی ۶ سانتیمترمربع از برگ هر تیمار جدا شده و بصورت قطعات ۱ سانتیمترمربعی در ۱۰ میلی لیتر آب مقطر دو بار تقطیر قرارداده شد. بعد از آن لوله‌های آزمایش حاوی قطعات برگ و آب مقطر به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۴۰ درجه سانتیگراد در حمام آب گرم حرارت داده شدند. بعد از آن تا دمای اطاق سرد شده و EC آن با استفاده از یک هدایت سنج الکتریکی اندازه گیری شد (C_1). بعد دوباره لوله‌های حاوی برگ و آب مقطر در حمام آب ۱۰۰ درجه سانتیگراد به مدت ۱۰ دقیقه حرارت داده شده و با استفاده از هدایت سنج الکتریکی EC آن اندازه‌گیری شد (C_2). و از طریق فرمول زیر درصد پایداری غشاء سلولی بدست آمد (Sairam et al., 2001):

$$\text{MSI} = [1 - (C_1/C_2)] \times 100$$

1. Time Domain Reflectometry
2. Pressure plate

Archive of SID

www.SID.ir

میزان فتوسنتز (A) (میکرومول CO_2 بر مترمربع بر ثانیه)، تعرق (E) (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (**gs**) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه) و CO_2 زیر روزنه‌ای (Ci) (پی‌پی‌ام) با استفاده از دستگاه IRGA مدل LCA4 اندازه‌گیری شدند. تمام اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۱ تا ۱۲ صبح و در شدت نور بالای ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه صورت گرفت. کارآیی مصرف آب از تقسیم A بر gs بدست آمد.

در آغاز آزمایش شاخه گیاهان مورد آزمایش نشانه گزاری شده و در پایان سه دوره آزمایش تعداد برگ‌های تولید شده در تیمارهای مختلف شمارش گردید. تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزارهای MSTATC و EXCEL انجام گرفت.

نتایج و بحث

تحت تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ (RWC) در ارقام ساهانی و فرخی در تیمار S2 و در هر سه رقم در تیمار S۳ به طور معنی‌داری نسبت به شرایط شاهد کاهش یافت. در صورتیکه در سایر تیمارها تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (جدول۱). Lowlor & Cornic (2002) پیشنهاد کرده‌اند دو الگوی مختلف پاسخ فتوسنتزی به تنش آبی که در گیاهان ممکن است اتفاق بیفتد. بر اساس این الگوها از RWC به عنوان یک شاخص برای نشان دادن شدت تنش خشکی در سطح برگ استفاده می‌شود. ولی طبق تحلیل Flexas et al. (2004) هیچکدام از این الگوها برای انگور سازگار نیست. در واقع تا زمانی که گیاه انگور در معرض تنش شدید خشکی قرار نگیرد میزان RWC به طور چشمگیری کاهش نمی‌یابد که نتایج پژوهش حاضر با آن همخوانی دارد.

پایداری غشاء سلولی در دو رقم ساهانی و بیدانه سفید در تیمار S۳ به طور معنی‌داری نسبت به شرایط شاهد کاهش یافت. در حالیکه بین سایر تیمارها تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (جدول۱). همانطور که محتوای نسبی آب برگ در اثر تنش خشکی کاهش می‌یابد سلول‌ها چروک خورده و دیواره سلولی پایدرای خود را از دست می‌دهد (Tiaz & Zeiger, 1998). در نتیجه نفوذپذیری غشاء سلولی افزایش یافته و محتویات داخل سلول به بیرون آن نشت می‌نماید (Hura et al., 2007).

بر اساس نتایج پژوهش حاضر تعداد برگ‌های تولید شده در هر سه رقم مورد مطالعه در اثر افزایش شدت تنش کاهش یافت (جدول ۱). این در حالی است که گزارش شده که تنش خشکی نه تنها سطح برگ را بلکه تعداد برگ‌ها را هم کاهش داده (Tiaz & Zeiger, 1998) و در نهایت رشد رویشی را کاهش می‌دهد (Pereira & Chaves, 1995).

میزان فتوسنتز (A) تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفته و با افزایش شدت تنش خشکی میزان A در سه رقم کاهش یافت (جدول ۲). میزان A در رقم ساهانی در تمام تیمارهای مورد آزمایش به غیر از تیمار S۳ نسبت به دو رقم دیگر بیشتر بود. ولی در دو رقم فرخی و بیدانه سفید تحت تیمارهای مختلف به غیر از تیمار S۱ تفاوت معنی‌داری با همدیگر نداشتند. در حالیکه در تیمار S۱ میزان A در رقم بیدانه سفید بیشتر از

جدول ۱- مقایسه میانگین‌های محتوای نسبی آب برگ (RWC)، پایداری غشاء سلولی (MSI) و تعداد برگ‌های تولید شده در سه رقم انگور تحت رژیم‌های مختلف آبیاری

	تعداد برگ			MSI (٪)			RWC (٪)		
	بی‌دانه سفید	فرخی	ساهانی	بی‌دانه سفید	فرخی	ساهانی	بی‌دانه سفید	فرخی	ساهانی
CT	۷/۶۷^{c}	۹/۳۳^{b}	۱۰/۸۳^{a}	۷۷/۸۵^{ab}	۷۷/۸۷^{ab}	۷۷/۴۴^{ab}	۸۸/۵۹^{abcd}	۹۰/۸۴^{ab}	۹۱/۱۳^{a}
S1	۶^{d}	۷/۳۳^{c}	۹/۱۸^{b}	۷۹/۷۷^{a}	۷۵/۹۱^{b}	۷۶/۴۶^{b}	۸۸/۹۶^{abcd}	۹۰/۳۸^{abc}	۸۸/۹۳^{abcd}
S2	۵/۶۷^{d}	۵/۸۳^{d}	۷/۶۷^{c}	۷۵/۱۵^{bc}	۷۶/۶۷^{b}	۷۶/۹۵^{ab}	۸۶/۸۱^{def}	۸۷/۵۰^{cde}	۸۸/۰۸^{bcde}
S3	۳^{f}	۴/۳۳^{e}	۵/۶۷^{d}	۷۱/۷۳^{d}	۷۵/۹۴^{b}	۷۲/۵۸^{cd}	۸۵/۱۴^{ef}	۸۴/۲۸^{f}	۸۶/۹۷^{def}
LSD			۰/۹۵			۲/۹۲۷			۲/۹۴۴

هر عدد میانگین ۹ اندازه‌گیری می‌باشد. تنها داده‌های مربوط به تیمارهای تنش و شاهد قبل از بازیابی ارائه شده است. CT، S۱، S۲ و S۳ به ترتیب نشان‌دهنده شاهد (۰/۲-)، ۰/۶- ، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک می‌باشد. میانگین‌هایی که دارای حروف یکسان هستند در سطح ۵٪ آزمون LSD دارای تفاوت معنی‌داری نیستند.

Archive of SID

www.SID.ir

رقم فرخی بود. از طرفی میزان هدایت روزنه‌ای (gs) با افزایش شدت تنش خشکی به طور معنی‌داری در هر سه رقم نیز کاهش یافت. اما در تیمار شاهد رقم بیدانه‌سفید هدایت روزنه‌ای بیشتری نسبت به دو رقم دیگر داشت و در شرایط تیمار S۱ میزان هدایت روزنه‌ای در رقم ساهانی بالاتر از دو رقم دیگر بود. بالاخره در شرایط تیمارهای S۲ و S۳ تفاوت معنی‌داری بین سه رقم مشاهده نشد. بر اساس نتایج بدست آمده در این پژوهش می‌توان گفت که سه رقم انگور مورد بررسی در آزمایش حاضر کاهش تدریجی فتوسنتز را در مواجه با مقادیر مختلف کم آبی از خود نشان دادند. ولی رقم ساهانی به دلیل کاهش کمتر و نشان دادن پایداری بیشتر از این نظر نسبت به دو رقم دیگر تحمل بیشتری را از خود نشان داد. کاهش تدریجی فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای با افزایش شدت تنش خشکی حتی در شرایط سطح تنش کم از خصوصیات گیاهان سازگار شده به خشکی می‌باشد. طبق نظر Higgin et al. (1992) گونه‌هایی که میزان فتوسنتز بالایی در شرایط مساعد دارند و زمانی که در معرض تنش خشکی قرار گرفتند میزان فتوسنتز به سرعت کاهش می‌یابد، به عنوان گونه‌های ناموفق در مواجه با خشکی معرفی می‌گردند. از طرف دیگر آنهایی که دارای کاهش تدریجی فتوسنتز هستند از جمله ارقام تحمل‌کننده کم آبی قرار می‌گیرند.

همچنین نتایج مشابه در بادام گزارش شده است (Romero et al., 2004; Rouhi et al., 2007). باید توجه داشت که رابطه نزدیک بین فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای سه رقم مورد بررسی مخصوصاً در رقم ساهانی (شکل۱) نشان‌دهنده این مسئله است که هدایت روزنه‌ای یکی از عوامل مهم در تعیین میزان فتوسنتز در انگور می‌باشد. رابطه بالای بین فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای که در آزمایش حاضر مشاهده شده است از خصوصیات کلی گیاهان سازگار با شرایط کم‌آبی است (Chaves, 1991). محدودیت‌های روزنه‌ای اغلب در طول دوره طولانی‌تر و تنش‌های شدیدتر رخ می‌دهد. البته عده‌ای از پژوهشگران بر این عقیده‌اند که در شرایط تنش خشکی کوتاه مدت کاهش فتوسنتز تنها به دلیل محدودیت‌های روزنه‌ای نمی‌باشد (Ni & Pallardy, 1992; Ramanjulu et al., 1998; Yordanov et al., 2000). اهمیت نسبی روزنه‌ها و محدودیت‌های غیرروزنه‌ای به نظر می‌رسد به شدت و مدت تنش و همچنین میزان مقاومت گونه‌های مورد بررسی بستگی دارد. رابطه بالای بین فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای که در آزمایش حاضر مشاهده شد در بادام (Rouhi et al., 2007) و انگور (Escalona et al., 1999; Flexas et al., 2004) گزارش شده است.

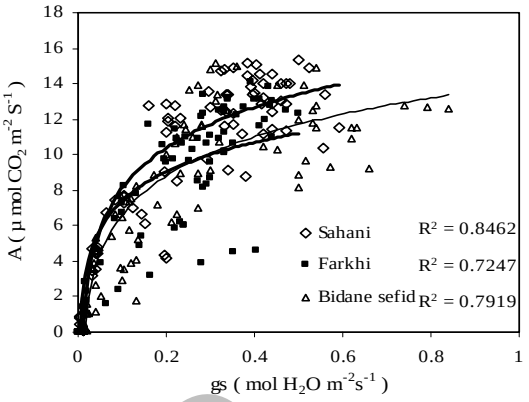
جدول ۲- مقایسه میانگین‌های فتوسنتز (A) و هدایت روزنه‌ای (gs) در سه رقم انگور تحت رژیم‌های مختلف آبیاری و بازیابی آنها بعد از آبیاری مجدد

	gs ($molH_2Om^{-2}s^{-1}$)			A ($\mu molCO_2m^{-2}s^{-1}$)		
	بی‌دانه سفید	فرخی	ساهانی	بی‌دانه سفید	فرخی	ساهانی
CT	۰/۵۹۳۳^{a}	۰/۳۷۳۳^{de}	۰/۴۱^{cd}	۱۱/۶^{efg}	۱۱/۲۸^{efgh}	۱۳/۱۵^{bc}
S1	۰/۲۰۵۶^{j}	۰/۲۳۱۱^{ij}	۰/۳۱۵^{fg}	۱۰/۴۵^{hi}	۹/۱۹۱^{j}	۱۱/۶۷^{efg}
S2	۰/۰۲۸۳^{m}	۰/۰۱۵۵^{m}	۰/۰۳۸۳^{m}	۲/۱۹۲^{n}	۱/۷۰۹^{n}	۴/۱۵۸^{m}
S3	۰/۰۰۴۱^{m}	۰/۰۰۴۴^{m}	۰/۰۰۸۳^{m}	۰/۰۲^{o}	۰/۰۵۱^{o}	۰/۲۹۷۳^{o}
S1 R1	۰/۳۵۶۱^{ef}	۰/۳۵۰۶^{efg}	۰/۴۱۳۹^{cd}	۱۲/۲^{cde}	۱۱/۲۲^{fgh}	۱۴/۰۵^{ab}
S2 R1	۰/۱۵۲۲^{k}	۰/۲۴^{ij}	۰/۲۶۱۷^{hi}	۵/۵۶۳^{l}	۷/۲۱^{k}	۱۰/۳۹^{hi}
S2 R2	۰/۴۸۸۳^{b}	۰/۳۴۱۷^{efg}	۰/۴۳۲۲^{c}	۱۲/۹۳^{cd}	۱۲/۷۸^{cd}	۱۴/۲۸^{a}
S3 R1	۰/۰۹۸۸^{l}	۰/۱۰۴۴^{kl}	۰/۱۴۷۲^{kl}	۴/۷۴۵^{lm}	۴/۶۲۸^{lm}	۶/۸۱۵^{k}
S3 R2	۰/۳۶۳۳^{def}	۰/۳۰۳۹^{gh}	۰/۳۳۳۹^{efg}	۹/۵۴۶^{ij}	۱۰/۷۴^{gh}	۱۱/۹۷^{def}
LSD			۰/۰۵۱۸			۰/۹۷۲۱

هر میانگین از ۱۸ اندازه‌گیری بدست آمده است. CT، S۱، S۲ و S۳ به ترتیب نشان‌دهنده شاهد (۰/۲-)، ۰/۶- ، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک می‌باشد. R۱ و R۲ به ترتیب نشان‌دهنده بازیابی بعد از یک روز و چهار روز از آبیاری مجدد می‌باشند. تمام اندازه‌گیری‌ها در شدت نور بالای ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام گرفته است. میانگین‌هایی که دارای حروف یکسان هستند در سطح ۵٪ آزمون LSD دارای تفاوت معنی داری نیستند.

Archive of SID

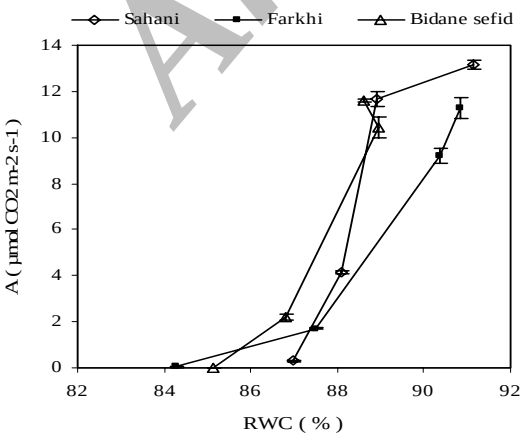
www.SID.ir



شکل ۱- رابطه بین فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در سه رقم انگور. خط بالایی مربوط به رقم ساهانی، خط وسط مربوط به رقم فرخی و خط پایین مربوط به رقم بیدانه سفید است. میانگین‌های استفاده شده مربوط به ۳ اندازه‌گیری می‌باشند. اندازه‌گیری‌ها در شدت نور بالای ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام گرفته است.

شکل ۲ رابطه بین فتوسنتز و RWC را نشان می‌دهد. بر اساس این نتایج تغییرات RWC در مقایسه با فتوسنتز بسیار پایین است و تازمانی که فتوسنتز بسیار کاهش نیافته در میزان RWC تغییر چندانی صورت نگرفته است. در شرایط که هر سه رقم دارای RWC مشابهی در شاهد و تیمارهای S۱ و S۲ بودند رقم ساهانی میزان فتوسنتز بیشتری نسبت به دو رقم دیگر داشت. کاهش فتوسنتز بدون کاهش چشمگیر در میزان RWC تحت تنش خشکی به این دلیل است که فتوسنتز بیشتر از طریق محدودیت‌های روزنه‌ای در شرایط تنش‌های کم و متوسط کاهش یافته است. پژوهش‌ها نشان داده که در انگور بعد از قرار گرفتن در معرض تنش میزان فتوسنتز کاهش می‌یابد و این در حالی است که کاهش مشاهده شده در RWC در همان زمان بسیار کم می‌باشد (Flexas et al., 2004). به نظر می‌رسد که فتوسنتز رابطه بالاتری با هدایت روزنه‌ای نسبت به RWC دارد و بهتر از آن می‌تواند شدت تنش وارده به گیاه را منعکس نماید (Medrano et al., 2002; Flexas et al., 2004).

نتایج این تحقیق نشان داد که یک روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان تحت تیمار S۱ میزان فتوسنتز در هر سه رقم به طور کامل بازیابی شد. ولی یک روز بعد در هیچ کدام از ارقام مورد آزمایش در تیمارهای S۲ و S۳ بازیابی کامل فتوسنتز صورت نگرفت که می‌تواند به دلیل ایجاد محدودیت‌های غیرروزنه‌ای برای فتوسنتز باشد. تحت این شرایط میزان فتوسنتز در رقم ساهانی بالاتر از دو رقم دیگر بود. همچنین در همین زمان میزان فتوسنتز در رقم فرخی بیشتر از رقم بیدانه سفید بود (جدول ۲). چهار روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان مربوط به تیمار S۲ بازیابی کامل فتوسنتز در هر سه رقم صورت گرفت ولی بازیابی کامل فتوسنتز چهار روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان تحت تیمار S۳ تنها در رقم فرخی به طور کامل دیده شد. به طور کلی این نتایج نشان داد که رقم ساهانی نسبت به دو رقم دیگر دارای ثبات بیشتری از نظر میزان فتوسنتز در مواجه با شرایط کم آبی می‌باشد. در انگور بازیابی کامل فتوسنتز یک شب بعد از آبیاری مجدد توسط Flexas et al. (1999) گزارش شده است. از طرفی تحت شرایط تنش شدید زمانی که هدایت روزنه‌ای به زیر ۰/۰۵ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه کاهش یابد عدم بازیابی کامل A بعد از یک روز گزارش شده است (Quick et al., 1992). با توجه به نتایج پژوهش حاضر به نظر می‌رسد که تحت شرایط تنش کم و متوسط بازیابی فتوسنتز در انگور سریع اتفاق می‌افتد. اما تحت شرایط تنش شدید بازیابی کامل فتوسنتز حداقل چهار روز زمان نیاز دارد. نتایج مشابه برای انگور (Flexas et al., 2004) و صنوبر (Marron et al., 2002) گزارش شده است.



شکل ۲- تغییرات فتوسنتز در رابطه با RWC در سه رقم انگور. میانگین‌های استفاده شده در فتوسنتز مربوط به ۱۸ اندازه‌گیری و در RWC مربوط به ۹ اندازه‌گیری می‌باشند.

Archive of SID

www.SID.ir

یک روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان در تیمار S۱ بازیابی کامل هدایت روزنه‌ای در ارقام ساهانی و فرخی انجام گرفت ولی در رقم بیدانه سفید بازیابی کامل روی نداد. یک روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان مربوط به تیمارهای S۲ و S۳ بازیابی کامل هدایت روزنه‌ای در هیچکدام از ارقام مشاهده نشد. ولی چهار روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان تیمار S۲ بازیابی کامل در ارقام ساهانی و فرخی صورت گرفت و در رقم بیدانه سفید صورت نگرفت. چهار روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان تیمار S۳ بازیابی کامل هدایت روزنه‌ای در هیچکدام از ارقام صورت نگرفت. این نتایج نشان می‌دهد که بازیابی کامل هدایت روزنه‌ای بعد از آبیاری مجدد در شرایط تنش کم و متوسط در انگور سریع اتفاق می‌افتد ولی در شرایط تنش شدید این مسئله کندتر صورت می‌گیرد و این نتایج مشابه نتایج بازیابی فتوسنتز است که با نتایج بدست آمده توسط Flexas et al. (2004) هماهنگی دارد. در این میان به نظر می‌رسد که رقم بیدانه سفید توانایی کمتری نسبت به دو رقم دیگر در بازیابی میزان هدایت روزنه‌ای را دارد.

میزان تعرق (E) با افزایش شدت تنش خشکی به طور معنی‌داری در ارقام مورد آزمایش کاهش یافت (جدول۳). در شرایط تیمار شاهد رقم بیدانه سفید به طور معنی‌داری E بیشتری نسبت به دو رقم دیگر داشت. تحت تیمارهای S۱، S۲ و S۳ تفاوت معنی‌داری بین سه رقم مشاهده نشد. گیاهان در ابتدا سعی می‌نمایند با بستن روزنه‌ها از خشکی پرهیز نمایند. کاهش هدایت روزنه‌ای همراه با کاهش میزان E می‌باشد که این امر از کاهش بسیار سریع آب برگ جلوگیری کرده و یکی از اولین پاسخ‌های گیاهان برای جلوگیری از دست دادن آب می‌باشد. کاهش تعرق تحت تنش خشکی در گیاهان زیتون (Bacelar et al., 2007) و در سیب (Sircelj et al., 2007) گزارش شده است. بازیابی کامل میزان تعرق هماهنگ با بازیابی فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای یک روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان تیمار S۱ در هر سه رقم صورت گرفت. ولی در تیمارهای S۲ و S۳ بازیابی کامل میزان تعرق صورت نگرفت. چهار روز بعد از آبیاری مجدد گیاهان تیمار S۲ بازیابی کامل میزان تعرق در هر سه رقم صورت گرفت ولی در تیمار S۳ تنها در ارقام ساهانی و فرخی صورت گرفت و در رقم بیدانه سفید صورت نگرفت که به دلیل بازیابی کمتر هدایت روزنه‌ای در رقم بیدانه‌سفید نسبت به دو رقم دیگر است. این نتایج نشان می‌دهد که به طورکلی بازیابی میزان تعرق در مقایسه با فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای سریع‌تر صورت می‌گیرد.

میزان CO_2 زیر روزنه‌ای (Ci) در سه رقم با افزایش شدت تنش ابتدا کاهش و سپس افزایش یافت (جدول۳). تحت شرایط تیمار شاهد و تیمار S۲ رقم بیدانه سفید میزان Ci بیشتری داشت. ولی در تیمار S۳

جدول ۳- مقایسه میانگین‌های تعرق (E) و CO_2 زیر روزنه‌ای (Ci) در سه رقم انگور تحت رژیم‌های مختلف آبیاری و بازیابی آنها بعد از آبیاری دوباره

	Ci (mmol m^{-2} S^{-1})			E (mmol $m^{-2}S^{-1}$)		
	ساهانی	فرخی	بی‌دانه سفید	ساهانی	فرخی	بی‌دانه سفید
CT	$۲۴۳/۳^{hijk}$	$۲۳۶/۸^{jklm}$	$۲۸۱/۶^{de}$	$۸/۶۳۲^{def}$	$۸/۳۱۵^{ef}$	$۱۰/۹^{a}$
S1	$۲۱۸/۸^{mn}$	$۲۲۲/۹^{lmn}$	$۲۳۷/۵^{jklm}$	$۷/۰۴۹^{gh}$	$۶/۳۷۱^{hi}$	$۶/۷۸۲^{h}$
S2	$۲۰۸/۴^{n}$	$۲۲۴/۲^{klmn}$	$۲۴۰/۱^{ijkl}$	$۲/۴۴۸^{k}$	$۱/۳۰۲^{kl}$	$۲/۲۲۷^{k}$
S3	$۰/۵۴۸۹^{l}$	$۰/۴۵۱۷^{l}$	$۰/۴۶_{l}$	$۳۲۳/۳^{c}$	$۴۸۴/۸^{a}$	۴۵۴^{b}
S1 R1	$۹/۶۰۳^{bcd}$	$۹/۱۸۶^{bcde}$	$۹/۹۸۴^{abcd}$	$۲۴۲/۳^{hijkl}$	$۲۵۳/۴^{ghij}$	$۲۷۶/۷^{def}$
S2 R1	$۷/۴۳۴^{fgh}$	$۶/۸۵^{h}$	$۶/۷۲۴^{h}$	$۲۳۵/۳^{jklm}$	$۲۴۲/۷^{hijkl}$	$۲۶۳/۱^{efg}$
S2 R2	$۸/۷۴۶^{cde}$	$۸/۳۸۷^{def}$	$۱۰/۱۰^{ab}$	$۲۴۸/۲^{ghij}$	$۲۶۰/۹^{fgh}$	$۲۹۳/۵^{d}$
S3 R1	$۶/۴۲۹^{hi}$	$۴/۹۶۲^{j}$	$۵/۳۴۷^{ij}$	$۲۳۷/۲^{jklm}$	$۲۴۵/۳^{ghij}$	۲۳۶^{jklm}
S3 R2	$۸/۱۵۷^{efg}$	$۸/۱۵۱^{efg}$	$۸/۰۹۹^{efg}$	$۲۵۹/۸^{fghi}$	$۲۷۳/۲^{ef}$	$۲۸۱/۳^{de}$
LSD	۱/۲۴۵			۱۹/۷۸		

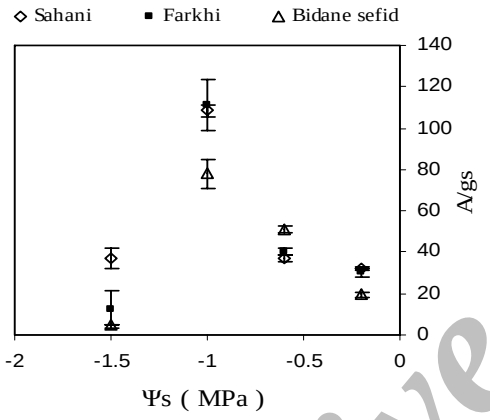
هر میانگین از ۱۸ اندازه‌گیری بدست آمده است. CT، S۱، S۲ و S۳ به ترتیب نشان‌دهنده شاهد (۰/۲-)، ۰/۶- ، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک می‌باشد. R۱ و R۲ به ترتیب نشان‌دهنده بازیابی بعد از یک روز و چهار روز از آبیاری مجدد می‌باشند. تمام اندازه‌گیری‌ها در شدت نور بالای ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام گرفته است. میانگین‌هایی که دارای حروف یکسان هستند در سطح ۵٪ آزمون LSD دارای تفاوت معنی داری نیستند.

Archive of SID

www.SID.ir

میزان Ci در رقم فرخی بالاتر از دو رقم دیگر بود و رقم ساهانی پایین‌ترین میزان Ci را داشت. کاهش میزان اولیه Ci مربوط به کاهش هدایت روزنه‌ای می‌باشد و افزایش بعدی آن به دلیل کاهش شدید فتوسنتز و عدم توانایی گیاه در فراوری CO_2 می‌باشد. در این رابطه به نظر می‌رسد که کاهش میزان فتوسنتز و افزایش Ci به دلیل محدودیت جریان CO_2 به داخل برگ نمی‌باشد بلکه می‌تواند ناشی از آسیب دیدن اندام‌های انجام‌دهنده فتوسنتز بوده و یا در اثر تنظیم کاهشی فتوسنتز در مواجه با خشکی شدید باشد (Sircelj et al., 2007). کاهش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای همراه با کاهش اولیه Ci و افزایش بعدی آن می‌باشد. این مسئله نشان داد که در مراحل اولیه تنش محدودیت روزنه‌ای علت کاهش فتوسنتز می‌باشد (Flexas et al., 2004). کاهش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای و بالا بودن Ci در تیمار S۳ در مقایسه با شاهد و سایر تیمارها در سه رقم انگور مورد مطالعه نشان داد که نبود CO_2 در دسترس که بوسیله بسته شدن روزنه‌ها ایجاد شده علت اصلی کاهش A نیست. بلکه نشان‌دهنده کاهش کارآیی فراوری CO_2 است. این به آن معنی است که عوامل غیرروزنه‌ای برای محدود کردن A غالب شده‌اند. روند کاهش و افزایش Ci در رقم ساهانی نشان داد که غالبیت این عوامل غیرروزنه‌ای کمتر از دو رقم دیگر است. نتایج مشابه با پژوهش حاضر در سیب گزارش شده است (Sircelj et al., 2007).

کارآیی مصرف آب (A/gs) در هر سه رقم با افزایش یافتن شدت تنش خشکی تا تیمار S۲ افزایش یافت و در این تیمار به حداکثر رسیده و بعد از آن با افزایش شدت تنش خشکی کاهش یافت (شکل ۳). تحت شرایط تنش خشکی متوسط (S۲) کارآیی مصرف آب ارقام ساهانی و فرخی به طور معنی‌داری نسبت به رقم بیدانه سفید بیشتر بود. همچنین تحت شرایط تنش شدید کارآیی مصرف آب در رقم ساهانی نسبت به دو رقم دیگر بالاتر بود. زمانی که هدایت روزنه‌ای بیشتر از فتوسنتز بوسیله تنش آبی تحت تأثیر قرار می‌گیرد کارآیی مصرف آب بالا می‌رود که نشان‌دهنده بهینه‌سازی مصرف CO_2 در مقابل کمبود آب است (Raven, 2002). ژنوتیپ‌هایی که کارآیی مصرف آب بیشتری دارند برای کشت در مناطق کم آب مناسب‌تر می‌باشند (Aniya & Herzog, 2004). افزایش کارآیی مصرف آب تحت تنش خشکی در بادام (Rouhi et al., 2007)، انگور (Poni et al., 2007) و زیتون (Bacelar et al., 2007) گزارش شده است.



شکل ۳- تغییرات کارآیی مصرف آب در رابطه با مقادیر مختلف پتانسیل آب خاک در سه رقم انگور. میانگین‌های استفاده شده مربوط به ۱۸ اندازه‌گیری می‌باشند. اندازه‌گیری‌ها در شدت نور بالای ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام گرفته است.

با توجه به نتایج بدست آمده در این پژوهش شامل ثبات بیشتر در تغییرات تبادلات گازی، همبستگی بالاتر بین فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای و داشتن کارآیی مصرف آب بیشتر و رشد رویشی بیشتر رقم ساهانی در شرایط تنش خشکی به نظر می‌رسد که این رقم برای کشت در شرایط کم آب مناسب‌تر از دو رقم دیگر باشد. البته طراحی و اجرای آزمایشات مزرعه‌ای جهت بدست آوردن نتایج کامل‌تر ضروری به نظر می‌رسد.

REFERENCES

1. Aniya, A. O. & Herzog, H. (2004). Water use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *Eur. J. Agron*, 20, 327-339.
2. Bacelar, E. A., Moutinho-pereira, J. M., Goncalves, B. C., Ferreira, H. F. & Correia, C. M. (2007). Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 183-192.

Archive of SID
www.SID.ir

3. Chaves, M. M. (1991). Effect of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1-16.
4. Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osorio, M. L., Carvalho, I., Faria, T. & Pinherio, C. (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annal of Botany*, 89, 907-916.
5. Escalona, J. M., Flexas, J. & Medrano, H. (1999). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown geapevines. *Australian Journal of Plant Phsiology*, 26 (5), 421-433.
6. Flexas, J., Escolana, J. M. & Medrano, H. (1999). Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulations in grapevines. *Plant, Cell and Environment*, 22, 39-48.
7. Flexas, J., Josefina, B., Josep, C., Jose, M. E., Jeroni, G., Javier, G., El-Kadri, L., Sara, F. M-C., Maria, T. M., Miquel, R-C., Diego, R., Bartolome, S. & Hipolito, M. (2004). Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiology tools for irrigation management. *Annal Applied Biology*, 144, 273-283.
8. Gomez-del, C., Ruiz, M. C. & Lissarrague, J. R. (2002). Effect water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in chardonnay and airen grape vine. *Am. J. Enol. Vitic*, 53 (2), 138-143.
9. Higgin, S. S., Larsen, E. E., Bendel, R. B., Radamaker, G. K., Bassman, J. H., Bidlake, W. R. & Alwir, A. (1992). Comparative gas-exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. *Scientia Horticulturae*, 52 (4), 313-329.
10. Hura, T., Hura, K., Grzesiak, M. & Rezepka, A. (2007). Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C_3 and C_4 plants. *Acta Physiol Plant*, 29, 103- 113.
11. Jones, H. G. (1983). Plant and microclimate: *A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge Univ. Press, U. K.
12. Kirnak, H., Kaya, C., Tas, I. & Higgs, D. (2001). The influences of water deficit on vegetative growth, physiology, fruit yield and quality in eggplants. *Bulg. J. Plant Physiol*, 27 (3-4), 34-46.
13. Lowlor, D. W. & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environ*, 25, 275-294.
14. Marron, N., Delay, D., Petit, J-M., Dreyer, E., Kahlem, G., Delmotte, F.M. & Brignolas, F. (2002). Physiological traits of two *Populus x euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp, during a water stress and re-watering cycle. *Tree Physiology*, 22, 849-858.
15. Medrano, H., Escolana, J. M., Bota, J., Gulias, J. & Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C_3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annual Botany*, 89, 895-905.
16. Ni, B. R. & Pallardy, S. G. (1992). Stomatal and non-stomatal limitations to net photosynthesis in seedling of woody angiosperms. *Plant Physiology*, 99, 1502-1508.
17. Pereira, J. S. & Chaves, M. M. (1995). Plant responses to drought under climate change in Mediterranean-type ecosystems. In: Moreno, J. M., Oechel, W. C. (Eds), *Global change and Mediterranean-type ecosystems, Ecology studies*, Vol. 117. Springer- veralge, Berlin, 140-160.
18. Poni, S., Bernizzoni, F. & Civardi, S. (2007). Response of "Sangiovese" grapevine to partial root-zone drying : gas-exchange, growth and grape composition. *Scientia Horticulturae*, 114, 96-103.
19. Quick, W. P., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M., Rodrigues, M. L., Passaharinho, J. A., Pereira, J. S., Adcock, M. D., Leegood, R. C. & Sitt, M. (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 15, 25-35.
20. Ramanjulu, S., Sreenivasulu, N. & Sudhakar, C. (1998). Effect of water stress on photosynthesis in two mulberry genotypes with different drought tolerance. *Photosynthetica*, 35 (2), 334-342.
21. Raven, J. A. (2002). Selection pressures on stomatal evolution. *New Phytol*. 153, 371-386.
22. Rouhi, V., Samson, R., Lemeur, R. & Van Damme, P. (2007). Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 59, 117-129.
23. Romero, P., Navarro, J. M., Garcia, F. & Ordaz, P. B. (2004). Effect of regulated deficit irrigation during the pre-harvest period on gas exchange, leaf development and crop yield of mature almond trees. *Tree Physiol*, 24, 303-312.
24. Sairam, R. K., Chandrasekhar, V. & Srivastava, G. C. (2001). Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their responses to water stress. *Biologia Plantarum*, 44 (1), 89-94.
25. Sircelj, H., Tausz, M., Grill, D. & Batic, F. (2007). Detecting different levels of drought stress in apple (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae*, 113, 362-369.
26. Tiaz, L. & Zeiger, E. (1998). *Plant Physiology*. (2^{nd}). Sinauer Associates Inc., Massachusetts.

Archive of SID

www.SID.ir

27. Yordanov, I., Velioka, V. & Tsonev, A. (2000). Plant responses to drought, acclimation and stress tolerance. *Photosynthetics*, 38 (2), 171-186.

Archive of SID

www.SID.ir