واکنش‌های زراعی- فیزیولوژیک ماش (رقم پرتو) به تنش‌های شدید و خفیف خشکی در مراحل رشد رویشی و زایشی

علی مرادی*، علی احمدی و عبدالهادی حسین‌زاده[۱]

(تاریخ دریافت: ۸۶/۱۲/۱۹ ؛ تاریخ پذیرش: ۸۷/۷/۲۳)

چکیده

تنش خشکی عمده‌ترین عامل محدود کننده رشد و نمو گیاهان زراعی از جمله ماش[*Vigna radiate* (L.) wilczek] در مناطق خشک و نیمه خشک جهان است. این تحقیق به منظور بررسی اثرات سطوح مختلف تنش خشکی در مراحل مختلف رشد ماش بر برخی پارامترهای فیزیولوژیک و ارتباط آن با عملکرد در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار، در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران (کرج) در سال زراعی ۸۳-۱۳۸۲ اجرا شد. تنش خشکی بر اساس درصد تخلیه آب قابل استفاده خاک در دو مرحله رویشی و زایشی و در دو سطح خفیف و شدید اعمال شد. اندازه‌گیری صفات فیزیولوژیک در انتهای مرحله رویشی و نیز در اواسط مرحله نیام‌دهی صورت گرفت. به‌طور کلی تنش خشکی در مراحل مختلف رشدی، میزان فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و محتوی نسبی آب برگ را کاهش داد. اثر تنش خشکی در مرحله زایشی روی صفات ذکر شده محسوس‌تر بود. اعمال تنش شدید در مرحله رویشی منجر به افزایش بازده مصرف آب فتوسنتزی گردید، ولی تنش در مرحله زایشی این صفت را کاهش داد. به هر حال، اثر تنش خشکی بر شاخص سطح برگ و ماده خشک کل در مرحله رویشی بیش از زایشی بود. تیمارهای رویشی اثر معنی‌داری بر شاخص برداشت نداشتند، این در حالی است که تیمارهای زایشی به میزان زیادی آن را کاهش دادند. تیمارهای تنش شدید رویشی و تنش شدید زایشی به ترتیب ۹ درصد و ۴۹ درصد عملکرد را نسبت به تیمار شاهد کاهش دادند. از این‌رو انجام آبیاری در مرحله زایشی عمدتاً به دلیل نیاز بالا به مواد فتوسنتزی ضروری است. می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که برای حصول عملکرد بهینه در مناطق خشک و نیمه خشک، می‌باید آبیاری در تمامی مراحل رشد، به ویژه در مرحله زایشی انجام شود.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، فتوسنتز خالص، شاخص سطح برگ، عملکرد

مقدمه

لگوم‌های دانه‌ای از عمده‌ترین منابع پروتئینی در مناطق خشک و نیمه‌خشک جهان محسوب شده و نقش عمده‌ای در اقتصاد این مناطق دارند (۲۹). ماش (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) یک لگوم دانه‌ریز، تابستانه و با طول دوره رشد کوتاه می‌باشد که به صورت دیم در نواحی مرکزی و جنوب شرقی آسیا کشت می‌شود (۱۳). کمبود آب خاک عمده‌ترین عاملی است که باعث کاهش رشد و عملکرد ماش در این نواحی می‌گردد. این مسأله به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک که بارندگی کافی وجود ندارد یک مشکل جدی است (۳۰). به هر حال، کاهش

۱. به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و دانشیاران زراعت، دانشکده علوم زراعی و دامی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران
* : مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: a_moradi@ yahoo.com

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

عملکرد این گیاه زراعی به شدت تنش و زمان وقوع تنش خشکی بستگی دارد. بنابراین به منظور بهبود عملکرد ماش از طریق اصلاح واریته‌های با عملکرد بالا و یا بهبود مدیریت زراعی، بررسی اثرات فیزیولوژیک تنش خشکی ضروری به‌نظر می‌رسد (۱۳).

بررسی اثرات تنش خشکی بر عملکرد دانه، به‌عنوان حاصل نهایی رشد و نمو، می‌تواند بیانگر عکس‌العمل کلی گیاه به تنش خشکی باشد (۲۵). اگر چه اطلاعات زیادی درباره اثرات تنش خشکی بر عملکرد دیگر لگوم‌های زراعی وجود دارد (۷، ۱۴ و ۲۹)، ولی مطالعات انجام شده در مورد ماش بسیار محدود است (۱۳، ۳۰ و ۳۱). عموماً گزارش شده است که تنش خشکی عملکرد ماش را از طریق کاهش وزن خشک کل گیاه و شاخص برداشت کاهش می‌دهد (۳۰). دی کاستا و همکاران (۱۳) در دو سال متوالی (۱۹۹۶-۱۹۹۵) در دو مکان مختلف مشاهده کردند که وقوع تنش خشکی در مراحل گل‌دهی و پرشدن نیام شاخص برداشت و در نتیجه عملکرد ماش را به‌وسیله کاهش نرخ نیام انگیزی و رشد نیام کاهش داد. آنها گزارش کردند که شاخص برداشت شاهد ۳۴ تا ۳۶ درصد، تیمارهایی که در مرحله رویشی با تنش خشکی مواجه شده بودند و در مرحله زایشی آب کافی دریافت نموده بودند ۳۷ درصد و برای تیمارهایی که در هیچ یک از مراحل رشدی خود آب دریافت نکرده بودند ۱۶ تا ۲۱ درصد بود. از طرف دیگر، دی کاستا و شانموگاتسان (۱۴) در آزمایشی روی سویا گزارش کردند که وقوع تنش خشکی در مرحله رویشی در مقایسه با مرحله زایشی عملکرد را به‌میزان بیشتری کاهش داد. آنها دلیل خود را این طور بیان کردند که عملکرد سویا حاصل زیست توده کل و شاخص برداشت است و داشتن یک زیست توده بالا در مرحله رویشی پیش نیاز رشد زایشی بهینه و عملکرد بالا می‌باشد. لذا وقوع تنش در مرحله رویشی از طریق کاهش زیست توده کل عملکرد را کاهش داد.

کاهش وزن خشک گیاه در اثر تنش خشکی عمدتاً ناشی از کاهش تشعشع جذب شده توسط سایه انداز گیاه (۲۹) و یا کاهش بازده استفاده از تابش و یا ترکیبی از این دو می‌باشد (۴ و ۲۰). افزایش یا کاهش این دو عامل تأثیر مستقیمی بر میزان رشد و عملکرد نهایی دارد. کاهش بازده استفاده از تابش عمدتاً با کاهش ظرفیت فتوسنتزی برگ همراه است (۱۰، ۱۶، ۲۸ و ۳۲). عمده‌ترین اثر تنش خشکی روی کاهش آسیمیلاسیون CO2 ناشی از بسته شدن روزنه می‌باشد (۱)، این در حالی است که دهیدراسیون ناشی از تنش خشکی از طریق ایجاد اختلال در واکنش‌های بیوشیمیایی فتوسنتزی نیز فتوسنتز را کاهش می‌دهد (۳ و ۲۶).

رابطه بین عملکرد و شاخص سطح برگ(Leaf Area Index) (LAI) در لگوم‌های زیادی به اثبات رسیده است (۲۹). لوپز و همکاران (۲۰) مشاهده کردند که در *Lupinus albus* عملکرد به طول دوره‌ای که LAI، حداکثر تشعشع را جذب می‌کند وابسته است. آنها دریافتند، اگرچه سطح برگ شاهد با زمان کاهش یافت، ولی کاهش LAI تیمار شاهد در مرحله زایشی تأثیر عمده‌ای روی عملکرد نهایی نداشت، زیرا با وجود ریزش برگ LAI بالاتر از سطح بحرانی باقی ماند. در مقابل با وقوع تنش در مرحله زایشی میزان LAI به زیر سطح بحرانی کاهش یافت که در نهایت منجر به کاهش عملکرد شد.

با توجه به واقع شدن ایران در مناطق خشک و نیمه خشک جهان و کمبود آب در این مناطق، احتمال وقوع تنش خشکی در تمامی مراحل رشدی گیاهان وجود دارد. کشت گیاهان با طول دوره رشد کوتاه، مانند ماش، می‌تواند در رابطه با مدیریت آب در این مناطق مفید باشد. با توجه به شدت بالای تشعشع در بسیاری از مناطق کشت ماش و محدودیت منابع آبیاری یا رطوبتی آخر فصل رشد، محدود کردن رشد رویشی می‌تواند بدون تأثیر بر رشد دانه و عملکرد نهایی، پتانسیل تبخیر و تعرق را کاهش داده و منجر به کاهش دریافت نور مازاد بر نیاز گیاه که اثرات نامطلوبی بر فیزیولوژی گیاه دارد، شود. از طرفی در دسترس بودن آب کافی در مرحله رویشی ممکن است منجر به افزایش رشد رویشی شود، که احتمال می‌رود از طریق افزایش زیست توده رویشی و در نتیجه مصرف آب بیشتر در دوره

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

زایشی در شکل‌گیری اندام‌های زایشی ایجاد مشکل کند. به هر حال، وقوع تنش در مرحله زایشی با محدود کردن میزان آسیمیلات در دسترس و تشکیل اندام‌های زایشی، می‌تواند روابط منبع- مخزن را مختل کرده و منجر به کاهش عملکرد شود. به همین دلیل در بررسی حاضر واکنش‌های زراعی- فیزیولوژیک رقم پرتو ماش به تنش‌های شدید و خفیف خشکی در دو مرحله متمایز رشدی ارزیابی شد.

مواد و روش‌ها

آزمایشی مزرعه‌ای در اردیبهشت ماه سال زراعی ۸۳- ۱۳۸۲ در مزرعه آموزشی- پژوهشی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران اجرا شد. رقم مورد استفاده، رقم زراعی پرتو بود که از ارقام اصلاح شده کلکسیون حبوبات پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران انتخاب شد. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در سه تکرار انجام گرفت. هر واحد آزمایشی شامل ۵ خط ۵ متری با فاصله ردیف ۵۰ سانتی متر و تراکم ۴۰ بوته در متر مربع بود. تیمارهای تنش رطوبتی استفاده شده در این آزمایش عبارت بودند از: (۱) شاهد؛ (۲) تنش خفیف در مرحله رویشی؛ (۳) تنش شدید در مرحله رویشی؛ (۴) تنش خفیف در کل دوره رشد؛ (۵) تنش خفیف در مرحله زایشی؛ و (۶) تنش شدید در مرحله زایشی. تیمارهای مرحله رویشی از ابتدای ظهور برگ چهارم (استقرار کامل گیاه) تا هنگام ظهور اولین گل بر روی گیاه ادامه داشت و با شروع گل‌دهی این تیمارها هم‌زمان با تیمار شاهد آبیاری شدند. تیمارهای زایشی از ابتدای گل‌دهی تا رسیدگی ۹۵ درصد غلاف‌ها اعمال شد.

آبیاری تیمار شاهد مطابق عرف منطقه و هر ۷ روز یک‌بار تا هنگام رسیدگی نیام‌ها ادامه داشت. درصد تخلیه رطوبت خاک اندازه‌گیری شده در این تیمار حدود ۴۲ تا ۴۵ رطوبت قابل استفاده خاک بود و تیمارهای تنش خفیف و شدید خشکی به‌ترتیب پس از تخلیه ۷۰ و ۱۰۰ درصد (معادل نقطه پژمردگی دائم) رطوبت قابل استفاده خاک آبیاری شدند. برای اعمال سطوح مختلف تنش با ظهور اولین علائم تنش خفیف در گیاه (تیره شدن برگ‌ها)، به فواصل زمانی کوتاه از عمق ۱۰ تا ۳۰ سانتی متری کرت‌ها نمونه خاک تهیه و به آزمایشگاه ارسال شد. در آزمایشگاه میزان رطوبت وزنی اندازه‌گیری و درصد آب قابل استفاده (D) بر اساس معادله ۱ (۲۲) تعیین و سپس با استفاده از معادله ۲ درصد تخلیه آب قابل استفاده محاسبه شد.

$$D(\%)= \frac{1}{n}\sum_{1}^{n} \frac{FCi-\theta i}{FCi-Wp}\times 100 \qquad [1]$$

n تعداد نمونه خاک گرفته شده از عمق موثر توسعه ریشه، FCi رطوبت خاک در ظرفیت مزرعه (پتانسیل رطوبتی معادل ۰/۳- مگاپاسکال) در نمونه i ام، θi رطوبت خاک در نمونه i ام و Wp رطوبت خاک در نقطه پژمردگی دائم (پتانسیل رطوبتی معادل ۱/۵- مگاپاسکال) می‌باشد.

D-۱۰۰= تخلیه آب قابل استفاده (٪) [۲]

لازم به‌ذکر است مبنای محاسبات نقطه پژمردگی دائم، پتانسیل رطوبتی ۱/۵- مگاپاسکال می‌باشد که قراردادی و معیار کلی مورد استفاده برای گیاهان زراعی است (۲)، در حالی که ممکن است گیاه ماش در مراحل مختلف رشدی در پتانسیل رطوبتی پایین تر از این پتانسیل نیز دچار پژمردگی دائم نشود. در این آزمایش منظور از تخلیه ۱۰۰ درصد آب قابل استفاده، میزان تخلیه رطوبت خاک در پتانسیل ماتریک ۱/۵- مگاپاسکال است.

تبادلات گازی دو بار در اواسط مرحله رویشی و دو بار در اواسط مرحله زایشی (یک بار پس از اعمال تنش خفیف و یک بار پس از اعمال تنش شدید) به فاصله یک روز قبل از انجام آبیاری تیمار تنش اندازه‌گیری شدند. به منظور اندازه‌گیری میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ (µmol CO2. m-2. s-1)، هدایت روزنه‌ای (mol H2O. m-2.s-1) و تعرق (H2O .m-2.s-1 mmol) از دستگاه IRGA مدل LCA4, ADC Biosentetic (LTD Hoddoson UK) استفاده شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۹ تا ۱۱ صبح در شدت نور معادل ۱۲۰۰ تا ۱۴۰۰ میکرومول فوتون بر متر مربع صورت گرفت، زیرا تبادلات گازی در این محدوده زمانی تغییرات قابل توجهی ندارد (۱۳).

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

بدین منظور در هر کرت ۳ بوته انتخاب و اندازه‌گیری‌ها از سومین برگ کاملاً توسعه یافته از بالای گیاه صورت گرفت. ابتدا قسمت میانی برگ در داخل محفظه دستگاه قرارگرفته و پس از یک دقیقه داده‌های دستگاه ثبت شد. بازده مصرف آب فتوسنتزی(Photosynthetic water use efficiency) (µmol CO2. mol-1 H2O)نیز با استفاده از فرمول زیر محاسبه شد.

$$PWUE= Pn/Tr \qquad [۳]$$

Pn و Tr به‌ترتیب سرعت فتوسنتز و تعرق می‌باشند.

برای اندازه‌گیری محتوی نسبی آب برگ(Leaf relative water content) (LRWC)، هم‌زمان با اندازه‌گیری تبادلات گازی، از هر کرت سه عدد برگ کاملاً رشد یافته انتخاب شد. برگ‌ها از بوته جدا شده، در درون نایلون فریزر برچسب گذاری، درون فلاسک یخ قرار گرفتند و به آزمایشگاه منتقل شدند. درون آزمایشگاه از هر برگ سه دیسک برگی به ابعاد ۱ سانتی‌متر مربع تهیه و پس از توزین (وزن تازه؛ FW) در داخل آب مقطر قرار گرفته و به مدت ۴ ساعت در دمای اتاق قرار داده شدند. سپس دیسک‌ها از داخل آب مقطر خارج و وزن اشباع دیسک‌ها اندازه‌گیری (وزن آماس؛ TW) و نمونه‌ها در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت درون آون قرار گرفتند و وزن خشک (DW) آنها نیز اندازه‌گیری و با استفاده از معادله ۴، LRWC محاسبه شد (۱۰).

$$LRWC\ (\%)= [(FW- DW) / (TW-DW)] \times 100 \qquad [۴]$$

به منظور تعیین شاخص سطح برگ(Leaf area index) و وزن خشک کل گیاه در دو نوبت یکی در انتهای مرحله رویشی و دیگری در اواسط نیام دهی با حذف اثرات حاشیه ۰/۲۵ متر مربع از هر کرت برداشت شد. ابتدا با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ مدل (DELTA–T)، شاخص سطح برگ (معادله ۵) و سطح ویژه برگ محاسبه(Specific leaf area) (معادله ۶)، سپس با قرار دادن نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت درون آون ۷۵ درجه سانتی‌گراد وزن خشک کل نیز اندازه‌گیری شد.

$$LAI=LA/Ga \qquad [۵]$$

$$SLA= LA/LW \qquad [۶]$$

LA سطح برگ اندازه‌گیری شده، Ga سطح زمینی که نمونه‌برداری از آن انجام شده و LW وزن برگ اندازه‌گیری شده می‌باشد.

در هنگام رسیدن ۹۵ درصد غلاف‌ها (رسیدگی فیزیولوژیک) یک متر مربع از مرکز هر کرت برداشت شد. پس از خشک شدن تعداد ۱۰ غلاف به طور تصادفی از میان غلاف‌ها جدا شد، طول و تعداد بذر در آنها اندازه‌گیری شدند. سپس غلاف‌ها را کوبیده، وزن بذور نیز اندازه‌گیری شدند و در نهایت شاخص برداشت به صورت نسبت بین مجموع وزن خشک بذر به وزن خشک کل گیاه به‌دست آمد.

داده‌های به‌دست آمده از تحقیق حاضر با استفاده از نرم افزار کامپیوتری Minitab نرمال و سپس با استفاده از نرم افزارهای MSTATC و SAS تجزیه واریانس شد. میانگین‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد مقایسه شدند.

نتایج و بحث

عملکرد و ماده خشک کل

تنش خفیف (تخلیه ۷۰ درصد آب قابل استفاده خاک) در مرحله رویشی اثر منفی محسوسی روی عملکرد نداشت، در حالی که تنش شدید (تخلیه ۱۰۰ درصد آب قابل استفاده) در این مرحله تولید دانه را به‌طور معنی‌داری کاهش داد (اگرچه میزان کاهش کمتر از تنش در مرحله زایشی بود) (جدول ۱). میزان کاهش عملکرد تنش شدید رویشی نسبت به شاهد حدود ۹ درصد بود که تقریباً برابر کاهش وزن خشک نهایی این تیمار نسبت به شاهد می‌باشد (جدول ۱). هم‌بستگی بالای مشاهده شده بین وزن خشک نهایی تیمارهای رویشی و عملکرد دانه (**r=۰/۸۴۹) نیز صحت این موضوع را تأیید می‌نماید. دی‌کاستا و شانموگاتسان (۱۴) نیز مشاهده کردند که وقوع تنش شدید در مرحله رویشی سویا، از طریق کاهش وزن خشک کل حدود ۲۰ تا ۲۶ درصد عملکرد دانه را کاهش داد. عمده عوامل احتمالی کاهش وزن خشک در انتهای مرحله رویشی شامل:

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

جدول ۱. مقایسه میانگین عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه ماش در تیمارهای مختلف رطوبتی. هر عدد میانگین ۳ تکرار است.

تیمار رطوبتی	عملکرد بیولوژیک (کیلوگرم در هکتار)		عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار)
	مرحله رویشی	مرحله زایشی	
شاهد	۲۶۲۳[a]	۳۹۰۱[a]	۱۰۴۰[a]
خفیف رویشی	۲۳۸۴[b]	۳۸۹۱[a]	۱۰۸۰a
شدید رویشی	۱۸۳۶[c]	۳۲۵۱[b]	۹۵۰[b]
خفیف سرتاسری	–	۲۷۱۲[d]	۷۵۰[c]
خفیف زایشی	–	۳۰۸۲c	۶۳۰[d]
شدید زایشی	–	۲۹۷۱[c]	۵۳۰[e]

میانگین‌ها با روش دانکن مقایسه شده و حروف مشترک هر ستون در سطح ۰/۰۵ تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

کاهش فتوسنتز حقیقی، کاهش شاخص سطح برگ (بعداً اشاره خواهد شد) گیاه بر اثر تنش (۱۶) بودند. هم‌بستگی مثبت و بالای مشاهده شده بین ماده خشک کل با فتوسنتز (r=۰/۸۷**) و شاخص سطح برگ (r= ۰/۹۲**) در مرحله رویشی نیز موید این موضوع است.

مقایسه میانگین عملکرد تیمارهای تنش در مرحله زایشی با شرایط شاهد نشان داد که وقوع تنش خشکی در مرحله زایشی، در مقایسه با مرحله رویشی، به میزان بیشتری عملکرد را کاهش داد (جدول ۱). در این مرحله تیمارهای خفیف و شدید زایشی، به‌ترتیب ۴۰ و ۴۹ درصد عملکرد را نسبت به تیمار شاهد کاهش دادند که منطبق با نتایج وبر و همکاران (۳۱) است. با توجه به این‌که تیمارهای شاهد و خفیف سرتاسری با میانگین عملکرد ماده خشک ۳۹۰۱ و ۲۷۱۲ کیلوگرم در هکتار به‌ترتیب بیشترین و کمترین تولید ماده خشک را در انتهای دوره رشد داشتند (جدول ۱)، اثر تنش خشکی در این مرحله بر وزن خشک کل کمتر از وزن دانه بود که نتیجه آن کاهش شاخص برداشت بود (بحث بعدی) که با نتایج تسفای و همکاران (۲۹) هم‌آهنگ است. این بدان معنی است که اثر تنش خشکی در مرحله زایشی بر بخش زایشی (دانه) بیشتر از بخش رویشی است و دلالت بر اهمیت فتوسنتز جاری در ماش در تعیین عملکرد دارد.

با وجود این‌که میزان ماده خشک نهایی تیمار تنش خفیف سرتاسری کمتر از تیمار تنش شدید زایشی بود، ولی عملکرد بیشتری نسبت به این تیمار تولید کرد (جدول ۱). تیمار تنش خفیف سرتاسری (با میانگین عملکرد ۷۵۰ کیلوگرم در هکتار) احتمالاً به‌دلیل مواجه بودن با تنش در مرحله رویشی اقدام به تعدیل منبع (کاهش شاخص سطح برگ؛ به مبحث شاخص سطح برگ مراجعه شود) و افزایش نسبت ریشه به اندام هوایی (۲۱) مطابق با آب در دسترس نموده است، بنابراین، گیاه تحت این شرایط در مرحله زایشی این توانایی را پیدا کرده است تا از آب در دسترس حداکثر استفاده را نموده و عملکرد دانه بیشتری تولید کند.

اجزای عملکرد و شاخص برداشت

از میان اجزای مختلف عملکرد تعداد نیام در بوته تنها صفتی بود که تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت (جدول ۲). تنش شدید در مرحله رویشی به‌میزان معنی‌داری تعداد نیام در بوته را کاهش داد (۱۲/۵ درصد نسبت به شاهد). از آنجایی که گیاه ظرفیت مخزن خود را متناسب با ظرفیت منبع تنظیم می‌نماید (۱۴)، احتمالاً بر اثر وقوع تنش شدید در مرحله رویشی ظرفیت منبع (رشدرویشی) کاهش یافته (۲۴) و گیاه برای این‌که بتواند بین منبع- مخزن تعادل برقرار کند تعداد گل‌ها و نیام‌های تولیدی خود را کاهش می‌دهد.

مشاهده شد که تیمارهای تنش رطوبت خفیف وشدید در

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

جدول ۲. مقایسه میانگین شاخص برداشت، تعداد نیام در بوته، تعداد بذر در نیام، طول نیام و وزن هزار دانه ماش در تیمارهای مختلف رطوبتی. هر عدد میانگین ۳ تکرار است.

تیمار رطوبتی	شاخص برداشت (٪)	تعداد نیام در بوته	تعداد بذر در نیام	طول نیام (سانتی‌متر)	وزن هزار دانه (گرم)
شاهد	۲۶/۵[a]	۴۰[a]	۱۱/۱۶[a]	۱۱/۱۳ [a]	۴۶/۲ [a]
خفیف رویشی	۲۸[a]	۴۲[a]	۱۰/۲۳[a]	۱۰/۷۵ [a]	۴۷/۱ [a]
شدید رویشی	۲۸/۲[a]	۳۵[b]	۱۰/۴[a]	۱۰/۰۵ [a]	۴۷ [a]
خفیف سرتاسری	۲۸/۱[a]	۲۰/۵[d]	۱۰/۲۲[a]	۱۰/۶۸ [a]	۴۹/۲ [a]
خفیف زایشی	۲۱[b]	۲۵[c]	۱۰/۷۱[a]	۱۱/۴۳ [a]	۵۰/۱ [a]
شدید زایشی	۱۸/۵[c]	۱۷[e]	۱۰/۵۳[a]	۱۱/۴۱ [a]	۵۰/۵ [a]

میانگین‌ها با روش دانکن مقایسه شده و حروف مشترک هر ستون در سطح ۰/۰۵ تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

مرحله زایشی به ترتیب ۲۳ درصد و ۵۸ درصد نیام کمتری نسبت به تیمار شاهد تولید کردند (جدول ۲). با توجه به این موضوع که در ابتدای مرحله زایشی رقابت زیادی بین مخازن در حال شکل‌گیری (گل‌ها و نیام‌های در حال رشد) برای آسیمیلات در دسترس وجود دارد، به‌نظر می‌رسد که کمبود آب در مرحله زایشی منجر به بروز عواملی مانند کاهش شدت فتوسنتز، افزایش میزان آبسسیک اسید و کاهش میزان بارگیری مواد پرورده (۱۰) شده و در نهایت باعث ریزش گل‌ها و نیام‌ها شده است. هم‌بستگی بالای مشاهده شده بین عملکرد و تعداد نیام در بوته (r=۰/۸۴۹*) نیز این موضوع را تأیید می‌نماید. دی‌کاستا و همکاران (۱۳) نیز به یک رابطه خطی بین آبیاری در مرحله زایشی و تعداد نیام در گیاه دست یافتند.

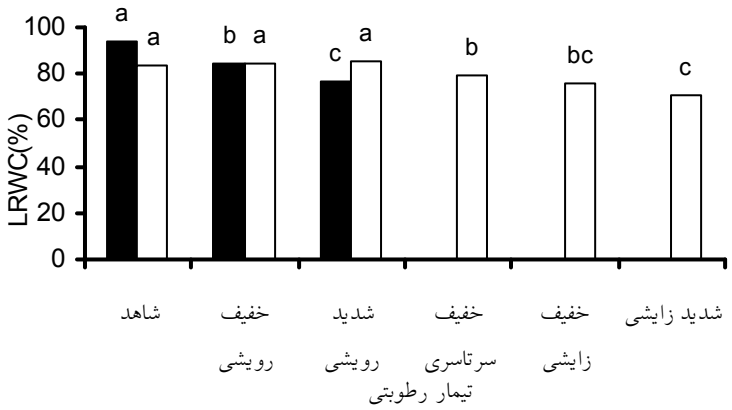
نتایج حاصل از این آزمایش (جدول ۲) نشان داد که اعمال تنش خشکی در مرحله رویشی تأثیر معنی‌داری بر شاخص برداشت (نسبت عملکرد اقتصادی به عملکرد بیولوژیک) ماش نداشت. در مقابل تیمارهای خفیف و شدید زایشی به‌ترتیب ۳۵ و ۴۴ درصد شاخص برداشت را نسبت به تیمار شاهد کاهش دادند (جدول ۲). با توجه به این‌که بخش عمده وزن خشک اندام رویشی تا این مرحله تشکیل شده است و فرآورده‌های فتوسنتزی در طی این مرحله عمدتاً صرف تولید و توسعه اندام‌های زایشی می‌شوند، لذا کاهش عرضه آسیمیلات در اثر تنش خشکی در مرحله زایشی در اندام‌های زایشی (تعداد نیام در بوته) منعکس و در نهایت شاخص برداشت کاهش یافت. در راستای این مطالعه توماس و همکاران (۳۰) مشاهده کردند که وقوع تنش خشکی در مرحله زایشی از طریق کاهش نرخ گل‌انگیزی و ریزش گل‌ها و غلاف‌ها منجر به کاهش ۳۷ درصدی شاخص برداشت شد.

محتوی نسبی آب برگ (LRWC)

تخلیه ۷۰ و ۱۰۰ درصد آب قابل استفاده خاک (۱۶ و ۲۴ روز پس از شروع تنش به‌ترتیب در تیمارهای تنش خفیف و شدید)، در اواسط مرحله رویشی به طور معنی‌داری LRWC را کاهش داد (شکل ۱). مقدار این شاخص برای تیمارهای شاهد، خفیف و شدید رویشی به ترتیب ۹۳، ۸۴ و ۷۷ درصد بود. با وقوع تنش در مرحله زایشی، تیمارهای شاهد و تنش شدید زایشی (۲۱ روز پس از قطع آبیاری از اوائل گل‌دهی) با میانگین ۸۴ و ۷۰ درصد به ترتیب بیشترین و کمترین LRWC را داشتند. این در حالی است که LRWC تیمارهای تنش دیده در مرحله رویشی، با رفع تنش در اوائل گل‌دهی، به‌طور کامل بازیابی شد. داماتا و همکاران (۱۲) گزارش کردند که با اعمال تنش در مراحل انتهایی رشد *Coffea conephora* گیاهان خیلی سریع پژمرده شدند. آنها دریافتند اگر که تنش خشکی قبل از مرحله گل‌دهی رخ دهد گیاهان این توانایی را دارند که با مرتفع شدن تنش پتانسیل آبی برگ خود را به سطح قبل از تنش برسانند،

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]



شکل ۱. مقایسه میانگین محتوی نسبی آب برگ (LRWC) در تیمارهای مختلف رطوبتی در مراحل رویشی (ستون‌های توپر) و زایشی (ستون‌های توخالی) ماش. هر ستون از میانگین ۳ تکرار تشکیل شده است. میانگین‌ها با روش دانکن مقایسه شده و ستون‌های با حروف مشترک در سطح ۰/۰۵ با هم تفاوت معنی‌داری ندارند. تیمار تنش خفیف سرتاسری از ابتدای مستقر شدن گیاهچه‌ها تا رسیدگی ۹۵ درصد غلاف‌ها ادامه داشت. تیمار کنترل به صورت هفتگی (هر هفت روز یک بار) و تیمارهای خفیف و شدید به ترتیب پس از تخلیه ۷۰ درصد و ۱۰۰ درصد آب قابل استفاده آبیاری شدند.

ولی در صورتی که تنش بعد از گل‌دهی رخ دهد این ترمیم کامل نخواهد بود و پتانسیل آب آنها به‌طور کامل بازیافت نمی‌شود.

هدایت روزنه‌ای

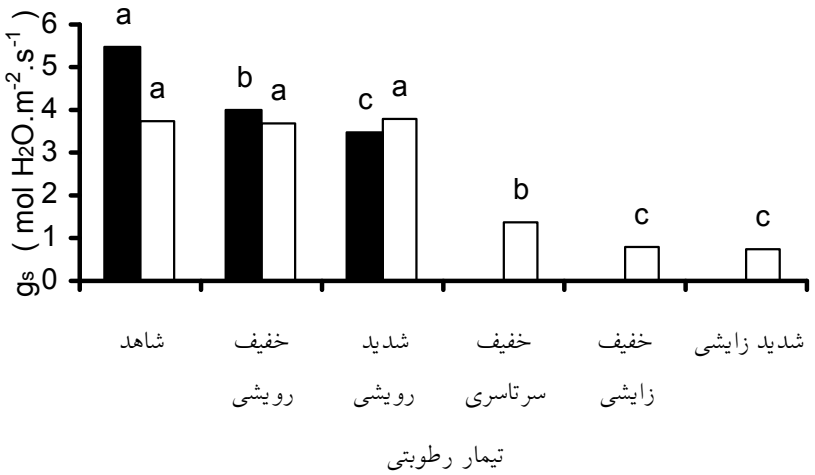
در مرحله رویشی تخلیه ۷۰ و ۱۰۰ درصد آب قابل استفاده خاک، پس از استقرار کامل گیاهچه، هدایت روزنه‌ای را به‌میزان زیادی کاهش داد (شکل ۲). تیمار شاهد با میانگین حدود ۵/۵ مول آب بر متر مربع بر ثانیه و تیمار تنش شدید با میانگین حدود ۳/۵ مول آب بر متر مربع بر ثانیه به‌ترتیب بیشترین و کمترین میزان هدایت روزنه‌ای را به خود اختصاص دادند (شکل ۲). کابوسلای و همکاران (۸) نیز به نتیجه مشابهی در برنج دست یافتند. تجمع اسید آبسسیک در سلول‌های محافظ روزنه در اثر ارسال سیگنال تنش از ریشه به برگ (۱۰) و کاهش محتوای نسبی آب برگ (۹ و ۲۷) از جمله مهم‌ترین دلایل بسته شدن روزنه در اثر تنش خشکی در مرحله رویشی می‌باشد. هم‌بستگی معنی‌دار بین محتوای نسبی آب برگ و هدایت روزنه‌ای (r=۰/۹۸۶**) در این مرحله رشدی نیز بر این موضوع دلالت دارد.

در مرحله زایشی، اعمال تیمارها از ابتدای گل‌دهی شروع و پس از تخلیه ۷۰ و ۱۰۰ درصد آب قابل استفاده (به‌ترتیب برای تیمارهای خفیف و شدید) تبادلات گازی ثبت شد. رژیم‌های رطوبتی خفیف و شدید در مرحله زایشی (۱۴ و ۲۱ روز پس از شروع تنش و در محتوای نسبی آب برگ ۷۵ و ۷۰ درصد به‌ترتیب در تیمارهای تنش خفیف و شدید) هدایت روزنه‌ای را به ترتیب ۷۹ و ۸۱ درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش دادند (شکل ۲). در این مرحله هدایت روزنه‌ای تیمارهای تنش رویشی به‌طور کامل ترمیم و به سطح تیمار شاهد رسیدند.هاشم و همکاران (۱۷) نیز به نتیجه مشابهی در کلزا دست یافتند. آنها پیشنهاد کردند که وقوع تنش در مرحله رویشی باعث ایجاد تغییراتی در آناتومی روزنه می‌گردد که منجر به ترمیم سریع هدایت روزنه‌ای پس از مرتفع شدن تنش می‌گردد.

مطابق نتایج به‌دست آمده از آزمایش حاضر و سایر محققین (۸ و ۱۷)، میزان هدایت روزنه‌ای تیمار شاهد در اواسط نیام دهی در مقایسه با اواخر دوره رویشی ۷۵ درصد کاهش یافت (شکل ۲). عوامل احتمالی تفاوت محسوس هدایت روزنه‌ای تیمارهای رویشی و زایشی عبارت‌اند از: (۱) –گرم‌تر شدن هوا با

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]



شکل۲. مقایسه میانگین هدایت روزنه‌ای (gs) در تیمارهای مختلف رطوبتی در مراحل رویشی (ستون‌های توپر) و زایشی (ستون‌های توخالی) ماش. (برای توضیح بیشتر به شکل ۱ مراجعه شود).

پیشروی فصل رشد و در نتیجه افزایش شیب بخار بین برگ و اتمسفر و از دست رفتن سریع‌تر آماس برگ در مرحله زایشی (به مبحث محتوی نسبی آب برگ مراجعه شود) و ؛(۲)- تضعیف اثر تنظیم اسمزی در مرحله زایشی، به دلیل کاهش میزان مواد اسمزی ناشی از کاهش فتوسنتز جاری (به مبحث فتوسنتز در مرحله زایشی رجوع شود). رژیم تنش رطوبتی خفیف سرتاسری، هدایت روزنه‌ای بیشتری نسبت به تیمارهای خفیف و شدید زایشی داشت. دلیل احتمالی بیشتر بودن هدایت روزنه‌ای این تیمار می‌تواند ناشی از این امر باشد، که براثر اعمال تنش خفیف در مرحله رویشی، گیاه اقدام به مقاوم سازی خود نموده است (۱۷)، در نتیجه هدایت روزنه‌ای آن، به وسیله تداوم تیمار تنش خفیف در مرحله زایشی، کمتر از خفیف و شدید زایشی تحت تأثیر قرار گرفت (شکل ۲).

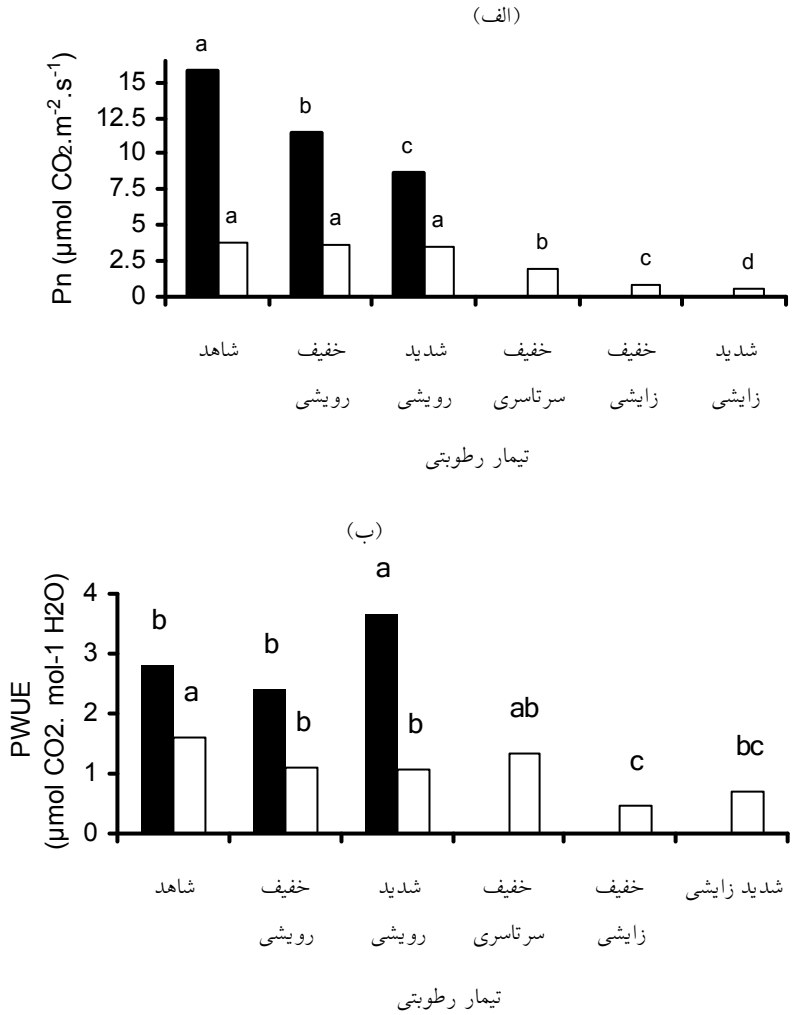
فتوسنتز خالص و بازده مصرف آب فتوسنتزی

در محصولات زراعی میزان عملکرد دانه و ماده خشک هم‌بستگی بالایی با میزان فتوسنتز دارد (۱۹). در این آزمایش با اعمال تیمارهای خفیف و شدید در مرحله رویشی سرعت فتوسنتز به‌ترتیب ۲۵ و ۵۰ درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش نشان داد (شکل ۳ الف). از آنجایی که در شرایط تنش خفیف رویشی مقادیر هدایت روزنه‌ای با فتوسنتز خالص هم‌بستگی بالایی (r=۰/۹۹**) را نشان داد، به‌نظر می‌رسد که بسته شدن روزنه عمده ترین علت کاهش سرعت فتوسنتز خالص در شرایط تنش خفیف باشد. زیرا در شرایط کمبود آب خفیف دستگاه فتوسنتزی آسیب نمی‌بیند و در چنین شرایطی می‌تواند سلامتی خود را حفظ کند (۱۱). این در حالی است که میزان کاهش مشاهده شده در فتوسنتز خالص تیمار شدید رویشی بیش از هدایت روزنه‌ای بود. هاشم و همکاران (۱۷) به نتیجه مشابهی در کلزا دست یافتند و مشاهده کردند که تنش شدید عمدتاً از طریق عوامل غیر روزنه‌ای مانند کاهش غلظت کلروفیل و کاهش هدایت مزوفیلی فتوسنتز را کاهش می‌دهد.

مقایسه میانگین تیمارهای مختلف تنش در مرحله رویشی نشان داد که تیمارهای خفیف و شدید رویشی به‌ترتیب ۱۷ و ۲۸ درصد بازده مصرف آب فتوسنتزی را نسبت به تیمار شاهد افزایش دادند (شکل ۳ ب). بیشتر بودن بازده مصرف آب فتوسنتزی تیمار شدید رویشی نسبت به تیمار شاهد می‌تواند به مقاومت اضافی در مقابل جریان بخار آب به بیرون برگ مرتبط باشد، زیرا که بسته شدن روزنه بیش از آنکه ورود دی اکسید کربن را به درون برگ محدود کند از تعرق جلوگیری می‌کند (۸، ۱۲ و ۳۱).

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]



شکل ۳. مقایسه میانگین فتوسنتز (الف؛ Pn) و بازده مصرف آب فتوسنتزی (ب؛ Tr) در تیمارهای مختلف رطوبتی در مراحل رویشی (ستون‌های توپر) و زایشی (ستون‌های توخالی) ماش. (برای توضیح بیشتر به شکل ۱ مراجعه شود).

با عبور از مرحله رویشی به زایشی، نه تنها اعمال تیمارهای تنش منجر به کاهش بیشتر فتوسنتز در مقایسه با مرحله رویشی شدند، بلکه با افزایش سن برگ فتوسنتز تیمار شاهد نیز حدود ۷۵ درصد کاهش یافت (شکل ۳ الف). دلایل احتمالی اثرگذاری بیشتر تنش خشکی در مرحله زایشی عبارتند از: انتقال مجدد نیتروژن و کربوهیدرات‌ها از برگ به دانه با افزایش سن برگ، تخریب ساختمان کلروفیل و کمپلکس‌های برداشت کننده نور (۲۳)، افزایش میزان مقاومت روزنه‌ای با افزایش سن برگ و کاهش فعالیت روبیسکو و احیای مجدد RuP2 (۸).

همانند تعرق و هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز در تیمارهای تنش رویشی که در این مرحله از رشد در شرایط مطلوب رطوبتی قرار گرفته بودند برابر فتوسنتز تیمار شاهد بود که حکایت از ترمیم کامل فتوسنتز در هر دو تیمار خفیف و شدید رویشی بود (شکل۳ الف)، که مشابه نتایج کلاول و همکاران (۱۰) می‌باشد. هم‌بستگی بسیار بالایی بین عملکرد دانه و نرخ فتوسنتز خالص(r=۰/۹۷۰**) و هدایت روزنه‌ای (r=۰/۹۶۳**) در اواسط نیام دهی مشاهده شد، بنابراین به نظر می‌رسد که تجمع بیشتر آسیمیلات‌ها در دانه به واسطه توان فتوسنتزی بیشتر برگ

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

می‌باشد. به‌عبارت دیگر تیماری که بتواند میزان فتوسنتز خود را در دوره نیام دهی حداکثر نگه دارد عملکرد بیشتری تولید می‌نماید.

برعکس آنچه که در مرحله رویشی مشاهده شد اعمال تنش در مرحله زایشی منجر به کاهش بازده مصرف آب فتوسنتزی شد (شکل ۳ ب). کاهش بازده مصرف آب فتوسنتزی در این مرحله می‌تواند ناشی از عدم هم‌آهنگی در کاهش تعرق و فتوسنتز باشد. زیرا برعکس مرحله رویشی، با افزایش شدت تنش نسبت فتوسنتز به تعرق بیشتر کاهش یافت که در نهایت منجر به کاهش بازده مصرف آب فتوسنتزی در تیمارهای تنش دیده در مرحله زایشی شد.

شاخص سطح برگ و سطح ویژه برگ

سطح برگ تعیین کننده میزان تشعشع جذب شده توسط گیاه و بنابراین تعرق و تولید ماده خشک می‌باشد (۲۹). تیمارهای خفیف و شدید خشکی در مرحله رویشی به‌ترتیب ۲۵ و ۷۸ درصد شاخص سطح برگ را نسبت به تیمار شاهد کاهش دادند (شکل ۴ الف). کاهش محتوای نسبی آب برگ (۱۶) (شکل ۱)، کاهش پتانسیل فشاری سلول‌های برگ، در نتیجه توقف رشد برگ (۶)، کاهش تقسیم سلولی در اثر افزایش میزان اسید آبسسیک (۴) و تأمین نشدن آسیمیلات مورد نیاز برای رشد برگ در نتیجه کاهش فتوسنتز (شکل۳ الف) (۱۵) از مهم‌ترین علل احتمالی کاهش شاخص سطح برگ بر اثر تنش خشکی ذکر شده‌اند.

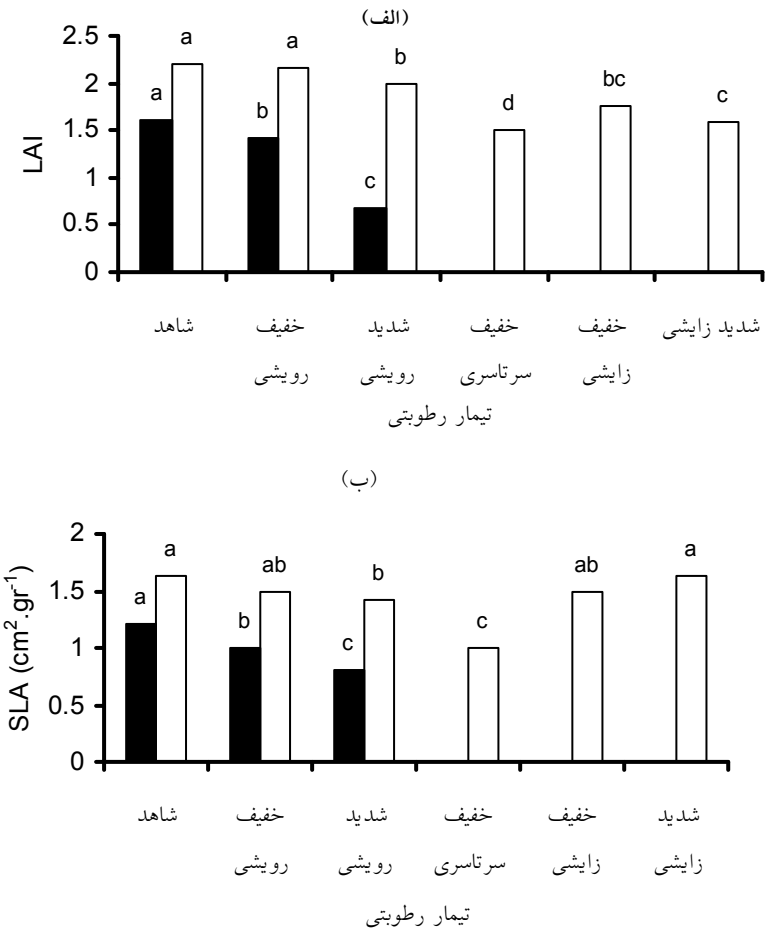
در اواخر مرحله رویشی مشاهده شد که تیمارهای شاهد و شدید رویشی با میانگین ۱/۲، ۰/۸۱ سانتی‌متر مربع بر گرم، به ترتیب بیشترین و کمترین سطح ویژه برگ را داشتند (شکل ۴ ب). عمده‌ترین دلیل این تفاوت می‌تواند ناشی از این واقعیت باشد که در شرایط کمبود رطوبت، گیاه به منظور حفظ آب برگ خود، اقدام به افزایش سهم بافت‌های حمایتی و آوندی برگ می‌نماید که در نهایت منجر به افزایش ضخامت برگ و کاهش سطح ویژه برگ می‌شود (۸ و ۲۱).

با رفع تنش از تیمارهای خفیف و شدید رویشی در ابتدای گل‌دهی، اگر چه شاخص سطح برگ تیمار خفیف رویشی در اواسط نیام دهی به طور کامل ترمیم شد، ولی میزان ترمیم برای تیمار شدید رویشی کم بود و لذا باعث شد تا شاخص سطح برگ این تیمار حتی در اواسط مرحله زایشی نیز تفاوت معنی‌داری با تیمار شاهد داشته باشد (شکل ۴ الف). از طرفی از آنجایی که در مرحله زایشی بخش عمده برگ‌ها به رشد نهایی رسیده‌اند، لذا از تنش خشکی در مرحله زایشی کمتر متأثر می‌شوند (۱۸). همان‌گونه که در شکل ۴ الف دیده می‌شود رژیم‌های رطوبتی خفیف و شدید در مرحله زایشی به‌ترتیب ۲۳ و ۳۰ درصد شاخص سطح برگ را نسبت به تیمار شاهد (در اواسط نیام دهی) کاهش دادند، این کاهش در مقایسه با کاهش سطح برگ در تیمار رویشی کمتر بود (حدود ۵۰ درصد کاهش تیمار تنش رویشی). عدم وجود رابطه معنی دار بین شاخص سطح برگ و عملکرد دانه (r=۰/۰۹۴ns) از یک طرف و رابطه معنی دار این شاخص با میزان تعرق (r=۰/۹۶۰**) در اواسط نیام دهی از طرف دیگر احتمالاً موید این فرضیه است که شاخص سطح برگ ممکن است نه تنها در تعیین عملکرد نهایی نقش نداشته باشد، بلکه منجر به هدر رفت آب نیز شود.

در مرحله زایشی نحوه واکنش سطح ویژه برگ به شدت تنش، در مقایسه با مرحله رویشی، متفاوت بود (شکل ۴ ب). در هر دو تیمار خفیف و شدید در مرحله زایشی سطح ویژه برگ افزایش یافت. همان گونه که ذکر شد در این بررسی تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار نرخ فتوسنتز خالص در مرحله زایشی شد، با توجه به نیاز بالای مخازن زایشی تشکیل شده به آسیمیلات در دسترس، این افزایش سطح ویژه برگ به نظر می‌رسد برایند کاهش معنی‌دار نرخ فتوسنتز خالص از یک طرف و در عین حال نیاز بالای مخازن زایشی به آسیمیلات در دسترس باشد. به‌عبارت دیگر با کاهش میزان فتوسنتز جاری، گیاه از طریق انتقال مجدد آسیمیلات‌های ذخیره شده در اندام رویشی (مانند کربوهیدرات‌ها، ترکیبات نیتروژنی و عناصر معدنی) می‌تواند تا حدودی نیاز دانه را تأمین کند (۵ و ۷) که منجر به

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]



شکل ۴. مقایسه میانگین شاخص سطح برگ (LAI) و سطح ویژه برگ (SLA) در تیمارهای مختلف رطوبتی در مراحل رویشی (ستون‌های توپر) و زایشی (ستون‌های توخالی) ماش. جهت توضیحات بیشتر به شکل ۱ مراجعه شود.

افزایش سطح به ازای وزن خشک برگ می‌شود.

نتیجه‌گیری

این مطالعه نشان داد که اگر چه تنش خشکی می‌تواند خصوصیات زراعی- فیزیولوژیک ماش را تحت تأثیر قرار دهد، ولی میزان تأثیرگذاری به مرحله وقوع تنش نیز بستگی دارد. به عنوان مثال اعمال تنش خشکی در مرحله رویشی بیش از مرحله زایشی بر شاخص سطح برگ و ماده خشک کل تأثیر گذاشت، در حالی که تیمارهای تنش در مرحله زایشی بیش از تیمارهای رویشی بر تبادلات گازی، شاخص برداشت، تعداد نیام در بوته و عملکرد دانه مؤثر بودند. به علاوه این مطالعه نشان داد که تیمار شدید رویشی با کاهش قدرت منبع و تیمارهای زایشی از طریق کاهش تعداد نیام، که به‌میزان زیادی با نرخ فتوسنز خالص در اواسط نیام دهی مرتبط بود، عملکرد دانه را کاهش دادند. به هر حال در شرایط کمبود آب، به ویژه در مراحل انتهای دوره رشد می‌توان تا حدی با اعمال تنش در مرحله رویشی، بدون این‌که بر عملکرد و پارامترهای مرتبط با آن تأثیر زیادی داشته باشد، رشد رویشی را محدود و رقابت بین اندام‌های رویشی و زایشی را بر سر آب در دسترس در انتهای دوره رشد کاهش داده و در نتیجه راندمان بهره‌وری از آب را افزایش داد.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

منابع مورد استفاده

۱. قادری، ن.، ع. سی و سه مرده و س. ص. شاهویی. ۱۳۸۵. بررسی اثر تنش خشکی بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی در دو رقم انگور. مجله علوم کشاورزی ایران ۳۷ (۱): ۵۵-۴۵.

۲. علیزاده، ا. ۱۳۸۰. *رابطه آب و خاک و گیاه*. انتشارات دانشگاه امام رضا، مشهد.

3. Ahmadi, A. and A. Siosemardeh. 2005. Investigation on physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance, and non-stomatal limitations. Int. J. Agric. and Biol. 7(5): 807-811.
4. Alves, A. A. C. and T. L. Setter. Response of cassava leaf expansion to water deficit: cell proliferation, cell expansion and delayed development. Ann. Bot. 94: 605-613.
5. Bajji, M., S. Lutts and J.M. Kinet. 2001. Water deficit effects on solute contribution to osmotic adjustment as a function of leaf ageing in three durum wheat (*Triticum durum* Desf.) cultivars performing differently in arid conditions. Plant Sci. 160: 669–681.
6. Banon, S., J.A. Fernandez, J.A. Franco, A. Torrecillas, J.J. Alarcon and M.J. Sanchez-Blanco. 2004. Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relation and anatomical change of Lotus creticus Plants. Sci. Hort. 101: 333-342.
7. Brevedan, R. E. and D. E. Egli. 2003. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence and yield of soybean .Crop Sci. 43: 2033-2088.
8. Cabuslay, G.S., O. Ito and A.A. Alejar. 2002. Physiological evaluation of responses of rice (*Oryza sativa* L.) to water deficit. Plant Sci. 163: 815-827.
9. Chartzoulakisa, K., A. Patakasb, G. Kofidisc, A. Bosabalidisc and A. Nastoub. 2002. Water stress affects on leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. Scientia Horticulturae 95: 39–50.
10. Clavel, D., N.K. Drame, H. Roy-Macauley, S. Braconnier and D. Laffray. 2005. Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars. Environ. and Experim. Bot. 54: 219–230.
11. Costa Franca, M. G., A.T.P. Thi, C. Pimentel, R.O. Pereira Rossiello, Y. Zuily–Fodil and D. Laffary. 2000. Differences in growth induced drought stress. Environ. and Experim. Bot. 43:227-237.
12. Da Matta, F.M., A.R.M. Chaves, H.A. Pinheira, C. Ducatti and M.E. Lureiro. 2003. Drought tolerance of two field grown clones of *Coffea conephora*. Plant Sci. 164: 111-117.
13. De Costa, W. A. T. M., K. N. Shanmugathsan and K. D. S. M. Joseph. 1999. Physiology of yield determination of mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) under various irrigation regimes in the dry and intermediate Zones of Sri lanka. Field Crops Res. 61: 1-12.
14. De Costa, W.A. M. and K.N. Shanmugathsan. 2002. Physiology of yield determination of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under different irrigation regimes in the sub humid zone of Sri Lanka. Field Crops Res. 75:23-35.
15. De Souza, P.I., D.B. Egli and W.P. Brucening. 1997. Water stress during seed filling and leaf senescence in soybean. Agron. J. 89: 807-812.
16. Diallo, A.T., P.I. Samb and H. Roy-Macauley. 2001. Water status and stomatal behaviour of cowpea, *Vigna unguiculata* (L.) Walp, plants inoculated with two Glomus species at low soil moisture levels. Eur. J. Soil Biol. 37: 187−196.
17. Hashem, A., M.N. Amin Mujadar, A. Hamid and M.M. Hossain. 1998. Drought stress effects on seed yield, yield attributes, growth, cell membrane stability of synthesized Brassica napus L. J. Agron. and Crop Sci. 180: 129-136.
18. Inman-Bamber, N.G. and D.M. Smith. 2005. Water relations in sugarcane and response to water deficits. Field Crops Res. 92: 185–202.
19. Liu, F., C.R. Jenson and M.N. Anderson. 2003. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and Pods during early reproductive development: its implication in altering Pod set. Field Crops Res. 86(1): 1-13.
20. Lopez, F.B., Y. S. Chauhan and C. Johansen. 1997. Effects of timing of drought stress on leaf area development and canopy light interception of short–duration Pigeon Pea. J. Agron. and Crop Sci. 178: 1-7.
21. Maroco, J. P., J.S. Pereira and M.M. Chaves. 2000. Growth, Photosynthesis and water use efficiency of two C4 sahelian grasses subjected to water deficits. J. Arid Environ. 45: 119-137.
22. Martin, D.L., E.C. Stegman and E. Freres. 1990. Irrigation scheduling principals. PP. 155–372. *In*: Hoffman, G.L., Howell, T.A, Solomon, K.H. (Eds.), Management of Farm Irrigation Systems. ASAE Monograph.
23. Miashita, K., S. Tankamura, T. Miatani and K. Kimura. 2004 .Recovery response of photosynthesis, transpiration

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]

and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Env. and Exp Bot. 53(2) : 205-214.
24. Mwanamwenge, J., S.P. Loss, K.H.M. Siddique and P. Cocks. 1999. Effect of water stress during floral initiation, flowering and podding on the growth and yield of faba bean (*Vicia faba* L.). European J. Agron. 11:1-11.
25. Pinheiro, C., J. A. Passarinhoa and C. P. Ricardo. 2004. Effect of drought and rewatering on the metabolism of Lupinus albus organs. J. Plant Physiol. 161: 1203–1210.
26. Plaut, Z., B.J. Butow, C.S. Blumenthal and C.W. Wrigley. 2004. Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. Field Crops Res. 86: 185–198.
27. Rosales-Serna, R., J. Kohashi-Shibata, J.A. Acosta-Gallegos, C. Trejo-Lopez, J. Ortiz-Cereceres and J.D. Kelly. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. Field Crops Res. 85: 203–211.
28. Siddique, M.R.B., A. Hamia and M. S. Islam. 1999. Drought stress effects on photosynthetic rate and leaf co2 exchange of wheat. Bot. Bull. Acad. Sin. 40: 141-145.
29. Tesfaye, K., S. Walker and M. Tsubo. 2006. Radiation interception and radiation use efficiency of three grain legumes under water deficit conditions in semi-arid conditions. Eur. J. Agron. 25: 60-70.
30. Thomas., M. J. Robertson, S. Fukai and M. B. Peoples. 2003. The effect of timing and severity of water deficit on growth development, yield accumulation and nitrogen fixation of mung bean. Field Crop Res. 86(1): 67-80.
31. Webber, H. A., C. A. Madramooto, M. Bougrault, M. G. Horst, G. Stulina and D. L. Smith. 2006. Water use efficiency of common bean and green gram grown using alternate furrow and deficit irrigation. Agric. Water Manag.86(3): 259-268.
32. Zanella, F., T.M. Watanabe, A. L. D. S. Lima and M.A. Schiavinato. 2004. Phosynthetis performance in Jack bean (*Canavalia ensiformis* L.). Aust. J. Res. 42: 471-484.

[Downloaded from jcpp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.22518517.1387.12.45.55.7]