

اثر کاربرد خارجی اسیدآبسیزیک بر برخی عوامل فیزیولوژیک، تبادلات گازی، کارایی مصرف آب گیاه اسطوخودوس (*Lavandula angustifolia* cv. Munstead Organic) در پاسخ به تنش خشکی

حسین گرگینی شبانکاره^{۱*}، سارا خراسانی نژاد^۱، حسن سلطانلو^۲، وحید شریعتی^۳

^۱گروه علوم باغبانی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

^۲گروه اصلاح و بیوتکنولوژی، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران

^۳گروه مهندسی ژنتیک و بیوانفورماتیک، مرکز ملی مهندسی ژنتیک و بیوتکنولوژی، تهران، ایران

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۵/۱۹ تاریخ پذیرش: ۹۸/۰۷/۲۵

چکیده

به منظور بررسی اثر رژیم آبیاری و محلول پاشی اسیدآبسیزیک بر برخی عوامل فیزیولوژیک و تبادلات گازی اسطوخودوس (*Lavandula angustifolia* cv. Munstead Organic) آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با سه تکرار در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان طی سال های زراعی ۹۷-۱۳۹۶ به اجرا درآمد. تیمارهای آزمایش در چهار سطح رژیم های آبیاری (شامل ۱۰۰-۹۰، ۸۰-۷۰، ۶۰-۵۰ و ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت زراعی) و سه سطح اسیدآبسیزیک (شامل صفر، ۱۵ و ۳۰ میکرومولار در لیتر) لحاظ گردید. نتایج نشان داد افزایش رژیم آبیاری سبب کاهش کلروفیل a، b و a+b، تبادلات گازی و محتوای آب نسبی برگ گردید. در حالی که کارایی مزوفیلی، کارایی مصرف آب و کارایی مصرف آب داخلی برگ افزایش یافت. اسیدآبسیزیک نیز بر تمامی صفات مورد بررسی به جز کاروتنوئیدها اثر معنی دار داشت و این اثر به جز برای صفات کارایی مصرف آب که در ۱۵ میکرومولار بیشترین بودند برای سایر صفات در ۳۰ میکرومولار لیتر به حداکثر خود رسید. همچنین اثر متقابل رژیم آبیاری و کاربرد اسیدآبسیزیک به جز برای صفت کلروفیل a+b برای سایر صفات مورد بررسی معنی دار بود و بیشترین این صفات از کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک مشاهده شد. محلول پاشی ۱۵ میلی گرم در لیتر اسیدآبسیزیک در شرایط رژیم آبیاری ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب موجب افزایش ۲۵/۰۴ و ۳۸/۷۵ درصدی کارایی مصرف آب داخلی برگ و کارایی مصرف آب نسبت به عدم کاربرد اسیدآبسیزیک در این سطح خشکی گردید. به طور کلی نتایج این آزمایش، کاربرد ۱۵ میکرومولار در لیتر اسیدآبسیزیک را در شرایط رژیم آبیاری ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت زراعی به عنوان بهترین تیمار جهت دریافت بیشترین کارایی مصرف آب معرفی می کند، زیرا با مصرف کمتر آب و کاربرد اسیدآبسیزیک در شرایط تنش، می توان به سطوح بالاتری از عملکرد اسیدآبسیزیک در القاء تحمل به خشکی دست یافت.

واژه های کلیدی: فتوسنتز خالص، کارایی مصرف آب، کاروتنوئیدها، کلروفیل، محتوی آب برگ.

مقدمه

رونوئوسی تنظیم‌کننده‌ها و بسته‌شدن روزنه‌ها که رشد سلولی را محدود می‌کند قرار دارد (Wilkinson & Davies, 2010; Yu et al., 2016). بررسی اثر کاربرد اسیدآبسیزیک بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی گیاه دارویی آرتیشو (*Cynara cardunculus* L. var. scolymus) در شرایط تنش خشکی نشان داد که خشکی سبب کاهش میزان محتوای آب نسبی برگ (RWC) گردید در حالی که کاربرد ۱۰۰۰ میلی‌گرم در لیتر اسیدآبسیزیک مقاومت گیاهان در معرض تنش و افزایش میزان RWC را به دنبال داشت (Shinohara and Leskovar, 2014).

سرده اسطوخودوس (*Lavandula*) از گیاهان گلدار متعلق به خانواده *Lamiaceae* بوده و به‌طور وحشی در نواحی مدیترانه، شبه‌جزیره عربستان، جزایر قناری و هند با میزان بارش بالا و تابستان طولانی می‌روید (Du and Rennenberg, 2018). تاکنون ۳۹ گونه از آن شناسایی شده است که پرکاربردترین گونه آن به لحاظ صنایع آرایشی-بهداشتی و دارویی اسطوخودوس انگلیسی (*Lavandula angustifolia* L.) می‌باشد (Upson and Andrews, 2004). باتوجه به پتانسیل بهره‌گیری اقتصادی و زینتی از آن در صنایع آرایشی-بهداشتی و دارویی این گیاه در سراسر جهان کشت می‌شود (Stanev et al., 2016).

با توجه به این که خشکی و کم‌آبی در ایران همواره از مهمترین مسائل و مشکلات کشاورزی است و از این پدیده طبیعی و غیرقابل تغییر راه فراری نیست و با عنایت به تأثیر منفی خشکی در محدود نمودن تولید محصولات، استفاده از نظام‌های کشاورزی پایدار و معرفی روش‌های مدیریتی نظیر کاربرد اسیدهای آلی از طریق چنین بررسی‌هایی ضروری است. بنابراین باتوجه خصوصیات دارویی منحصر به فرد گیاه اسطوخودوس و مقاومت بالای این گیاه به شرایط تنشی، برای اولین بار پژوهش حاضر،

تغییرات سریع آب و هوایی، رویدادهای شدید و گسترده خشکسالی که ناشی از کاهش بارش و افزایش تبخیر می‌باشد را به دنبال داشته است (Dai, 2013). به‌طورکلی، خشکی از این جهت به‌عنوان اصلی‌ترین عامل محیطی محسوب می‌شود که سبب اختلال در وضعیت آب و اثرگذاری بر فرآیندهای فیزیولوژیکی از قبیل کاهش سرعت و رشد فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و میزان آب درون سلول می‌گردد (Sun et al., 2018; Du and Rennenberg, 2018). تنش‌های زنده و غیرزنده در ارتباط مستقیم با فاکتورهایی به نام تنظیم‌کننده‌های رشد (فیتوهورمون‌ها) از قبیل اسیدآبسیزیک، اتیلن، جیبرلین، سائتوکینین و براسینواستروئیدها ترکیبات شیمیایی هستند که بسیاری از فعالیت‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی را در گیاهان کنترل می‌کنند و از این طریق سبب تغییر در رشد و توسعه گیاه می‌گردند (Arulbalachandran et al., 2016). گیاهان از این شبکه‌های تنظیم‌کننده فیتوهورمونی به‌عنوان یک مکانیسم بقاء در جهت کاهش اثرات سوء تنش‌های محیطی استفاده می‌برند. در پاسخ به استرس‌های محیطی، ABA نقش مهمی در راه‌اندازی و هماهنگی بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی دارد (Wang et al., 2016). اسیدآبسیزیک (ABA) یکی از مهمترین هورمون‌های گیاهی است که متعلق به ترپنوئیدها می‌باشد (شکل ۱)، که در بسیاری از فرآیندهای بیولوژیکی گیاه از جمله تنظیم رسیدگی بذور، خواب بذر، تقسیم سلولی، ریزش برگ‌ها، کنترل تحرکات روزنه‌ای و عکس‌العمل‌های تنشی گیاه دخالت می‌کند (Yu et al., 2016). اسیدآبسیزیک از طریق تشکیل یک سیستم هومئوستازی به شرایط تنش پاسخ می‌دهد، به طوری که این سیستم شامل تعامل با سیستم یوبی‌کیوتین-پروتئوزوم که سبب تغییر تخریب

به منظور ارزیابی اثر کاربرد اسیدآبسیزیک در جهت نیل به اهداف کشاورزی پایدار و تعیین نیاز آبی گیاه دارویی اسطوخودوس (*Lavandula angustifolia* cv. Munstead Organic) در شرایط رژیم‌های آبیاری و نقش این هورمون در ایجاد و القاء تحمل به خشکی اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال‌های زراعی ۹۷-۱۳۹۶ در دانشکده تولید گیاهی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان با عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۳۰ دقیقه شمالی، طول ۵۳ درجه و ۵۷ دقیقه شرقی و ارتفاع ۱۵۵ متری از سطح دریای آزاد اجراء شد. در این تحقیق اثرات دو عامل رژیم‌های آبیاری و اسیدآبسیزیک بر عملکرد، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و تبادلات گازی گیاه دارویی اسطوخودوس به صورت آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار (که هر تکرار شامل سه واحد آزمایشی بود) مورد بررسی قرار گرفت. رژیم آبیاری در چهار سطح آبیاری ۹۰-۱۰۰٪، ۷۰-۸۰٪، ۵۰-۶۰٪ و ۳۰-۴۰٪ ظرفیت زراعی و محلول‌پاشی اسیدآبسیزیک در سه غلظت، صفر، ۱۵ و ۳۰ میکرومولار در لیتر در نظر گرفته شدند.

بذر گیاه *L. angustifolia* cv. Munstead Organic از شرکت Strictly Medicinal Seeds® آمریکا تهیه شد. برای شکست خواب بذر، در اردیبهشت سال ۹۶ بذور به مدت سه هفته در محیط کاملاً مرطوب، در دمای چهار درجه سانتی‌گراد قرار داده شده و در خرداد ماه ۹۶ بذور در داخل سینی نشاء کشت شد. حدود سه ماه بعد از کشت در سینی نشاء (شهریور ۹۶) به منظور تهیه نشاء، تعداد یک بوته در داخل هر کدام از گلدان‌ها (گلدان‌هایی با ۶ سانتی‌متر قطر و ۱۰ سانتی‌متر ارتفاع) کشت گردید. پس از گذشت حدود

چهار ماه یعنی در دی ماه ۹۶ نشاءها در مرحله ده برگی به گلدان‌های اصلی (گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۳۰ و ارتفاع ۴۰ سانتی‌متر) منتقل شدند. در مجموع ۱۰۸ گلدان (با احتساب زیرواحدهای موجود در هر تکرار) برای کشت استفاده شد. پس از گذشت سه ماه و سازگار شدن نشاءها، گلدان‌ها در اواخر فروردین ماه سال ۹۷ به فضای آزاد منتقل شدند. بعد از سبز شدن بوته‌ها، وجین علف‌های هرز در واحدهای آزمایشی در سه نوبت (یک مرحله قبل از اعمال تیمارهای آبیاری، مرحله دوم در اواسط دوره رشدی گیاه و مرحله سوم قبل از دوره گل‌دهی) به صورت دستی صورت پذیرفت.

اعمال تیمارهای تنش خشکی، به روش وزنی بود. به طوری که ابتدا در کف هر کدام از گلدان‌ها به مقدار مساوی سنگ‌ریزه (جهت انجام زهکشی) ریخته شد و با استفاده از ترازو به صورت هم وزن از خاک پرس شدند (در داخل هر گلدان ۹ کیلوگرم خاک). سپس با افزودن آب، خاک هر گلدان را به درجه اشباع رسانده و به مدت ۴۸ ساعت روی سطح مشبک قرار داده شد تا هر گلدان پس از زهکشی آب اضافی به ظرفیت زراعی برسد. در این مرحله گلدان‌ها به سرعت وزن شده و خاک آنها در دمای ۱۰۵ درجه به مدت ۴۸ ساعت کاملاً خشک گردید. در ادامه پس از مشخص شدن درصد وزنی رطوبت خاک در ظرفیت زراعی مزرعه، میزان رطوبت موجود در خاک برای اعمال تیمارهای رطوبتی مختلف مشخص شده تا با توزین روزانه گلدان نمونه در هر بلوک، کسری آب محاسبه و مقدار آب مورد نیاز به گلدان‌ها اضافه گردید. برای کنترل وزن خشک بوته‌ها، هر تیمار رطوبتی دارای گلدان اضافی بود تا وزن خشک بوته‌ها به وزن خشک گلدان‌ها اضافه نشده و مقدار صحیحی از آب در زمان اعمال تیمارهای رطوبتی به هر گلدان اختصاص یابد.

تا دو ماه بعد از انتقال گلدان‌های اصلی به فضای آزاد، گلدان‌ها در رژیم‌های یکسان آبیاری گردیدند و از این مرحله به بعد، برای تعیین رژیم‌های آبیاری به‌طور روزانه رطوبت از هرکدام از گلدان‌ها اندازه‌گیری و رژیم‌هایی که درصد وزنی رطوبت خاک به درصد موردنظر رسیده بود آبیاری در هر تیمار انجام شد (Khorasaninejad et al., 2018). اسیدآبسیزیک جهت اعمال تیمار، از شرکت (Sigma Aldrich®) تهیه شد. محلول پاشی اسیدآبسیزیک در سه سطح (صفر، ۱۵ و ۳۰ میکرومولار در لیتر) در سه مرحله رشد (کامل شدن دوره رشد رویشی، شروع

گلدهی و گلدهی کامل) انجام گرفت. جهت تهیه محلول‌های مورد نظر، ابتدا اسیدآبسیزیک در ۰/۵ میلی‌لیتر محلول سود یک نرمال حل شده و با آب مقطر به حجم مورد نظر (با احتساب مقدار مورد نیاز برای هر سطح)، رسانده شدند، سپس محلول پاشی انجام گرفت. جهت شناسایی خصوصیات کمی و کیفی خاک محل آزمایش، نمونه خاک مورد استفاده، به آزمایشگاه منتقل و تجزیه شیمیایی و فیزیکی انجام گرفته که نتایج حاصل از تجزیه خاک در جدول ۱ آورده شده است.

جدول ۱: خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک

مشخصات نمونه	pH	هدایت الکتریکی EC*10	درصد مواد		درصد کربن آلی O.C %	فسفر قابل جذب P.P.M	پتاسیم قابل جذب P.P.M	رس %	لای %	ماسه %	بافت
			درصد اشیاع	درصد خثی شونده							
گرگان	۷/۳۴	۴/۰۷۶	۱۴۱/۸۶	۵/۵۹	۰/۹	۲۴/۸	۲۵۶	۱۲	۴۲	۴۲	سیلیسی-رسی

T.N.V: درصد کل مواد خثی شونده

حدود ۸ هفته پس از شروع تیمارهای رژیم آبی (زمانی که ۵۰٪ بوته‌ها در مرحله گلدهی کامل بودند)، اقدام به اندازه‌گیری ویژگی‌های فیزیولوژیکی (کاروتنوئیدها، کلروفیل a، b و a+b) و تبادلات گازی گردید به طوری که از هر تیمار، سه تکرار (از هر تکرار پنج برگ جوان بالغ جهت سنجش برداشت شد) انتخاب و اندازه‌گیری شد. پس از اعمال تیمارهای موردنظر، تبادلات گازی گیاه با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری تبادل گازی قابل حمل دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری (مدل GFS-3000-FL Walz ساخت آلمان) اندازه‌گیری شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۰ تا ۱۲ صبح و روی توسعه‌یافته‌ترین برگ بالایی (آفتابی) انجام شد. تبادلات گازی در یک روز با میزان تشعشعات فعال

فتوستتزی (PAR) ۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر متر در ثانیه انجام گرفت.

بعد از حذف ریشه، عصاره متانولی گیاه تهیه و پارامترهای متعددی نظیر کلروفیل a، b و a+b، کاروتنوئیدها، نرخ فتوستتز، هدایت روزنه، اختلاف فشار بخار بین برگ و هوا، میزان تعرق و غلظت CO₂ زیرروزنه‌ای یا درون اتاقک روزنه‌ای برای هر گلدان اندازه‌گیری شد.

همچنین برخی از پارامترها نیز مانند: هدایت مزوفیلی (مول در متر مربع بر ثانیه) (Fischer et al., 1998) بر اساس رابطه ۱، کارایی مزوفیلی (میکرومول در متر مربع بر ثانیه / مول در میلی‌مول آب) بر اساس رابطه ۲ (Sisakhtnejad and zolfeghari, 2014)، کارایی مصرف آب (WUE) (میکرومول

برای تعیین درصد محتوای نسبی آب برگ، از قسمت انتهایی ساقه سه برگ توسعه یافته از تمام واحدهای آزمایشی جدا کرده، قطعاتی یک سانتی متری برگ تهیه و وزن تر آن‌ها به کمک ترازو دیجیتالی اندازه‌گیری شد. برای تعیین وزن اشباع آن‌ها را به پتری‌دیش‌های درب‌دار حاوی آب مقطر منتقل کرده و به مدت ۲۴ ساعت در تاریکی و دمای ۴ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد. پس از خارج کردن قطعات از آب مقطر جهت حذف رطوبت اضافی سطح قطعات برگ آن‌ها را در بین دو لایه کاغذ صافی خشک نموده و سپس وزن آماس آن‌ها اندازه‌گیری شد. سپس وزن خشک با قرار دادن همان نمونه گیاهی در آن ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت تعیین گردید و در نهایت رطوبت نسبی آب برگ (RWC^1) با استفاده از رابطه ۲ محاسبه شد (Yamasaki, & Dillenburg, 1999). محتوای نسبی آب با استفاده از فرمول (رابطه ۸) محاسبه شد (Levitt, 1986):

رابطه (۸)

$$RWC = 100 \times \left[\frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن آماس}}{\text{وزن تر}} \right]$$

آنالیز داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS نسخه ۹ و مقایسه میانگین با استفاده از آزمون LSD انجام شد.

نتایج

محتوای نسبی آب برگ: محتوای نسبی آب تحت تأثیر رژیم آبیاری، اسیدآبسیزیک و اثر متقابل آن‌ها ($P < 0.01$) قرار گرفت (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ با میانگین ۷۰/۶۶ درصد مربوط به سطح اول رژیم آبیاری و کمترین آن با میانگین ۴۳/۴۰ درصد مربوط به سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد

دی‌اکسیدکربن بر مول آب) بر اساس رابطه ۳ (Ahmadi and Siusemardeh, 2005) و کارایی مصرف آب داخلی برگ (کارایی آب فتوسنتزی) (WUEL) (میکرومول دی‌اکسیدکربن در سانتی‌متر مربع/متر مربع بر ثانیه) بر اساس رابطه ۴ (Ahmadi and Siusemardeh, 2005) به صورت غیرمستقیم تعیین گردیدند.

رابطه (۱) $A/C_1 = \text{هدایت مزوفیلی}$

رابطه (۲) $C_1/g_s = \text{کارایی مزوفیلی}$

رابطه (۳) $A/E = \text{کارایی مصرف آب}$

رابطه (۴) $A/g_s = \text{کارایی مصرف آب برگ (کارایی آب فتوسنتزی)}$

سنجش کاروتنوئیدها به روش بیتز و به کمک دستگاه اسپکتوفتومتر در طیف جذبی ۴۷۰ نانومتر (رابطه ۵) خوانده و اندازه‌گیری شد (Bates et al., 1973). مقادیر کلروفیل a ، b و $a+b$ با استفاده از دستگاه اسپکتوفتومتر و روش آرنون تعیین گردید (Arnon, 1949). بدین منظور مقدار ۰/۲ گرم از بافت سبز برگ‌های جوان در ۱۰ میلی لیتر استون ۸۰ درصد سائیده، نمونه‌ها به مدت ۱۰ دقیقه و با سرعت ۱۶۰۰۰ دور سانتیفریوژ شدند. سپس اندازه‌گیری کلروفیل a ، b و $a+b$ به ترتیب از طول موج‌های ۶۴۵ و ۶۲۳ نانومتر انجام گردید. سپس اعداد به دست آمده در رابطه‌های ۶ و ۷ برای کلروفیل a و b جایگذاری شدند. همچنین قابل ذکر است که کلروفیل $a+b$ از مجموع کلروفیل a و b بدست آمد.

رابطه (۵) $Car (mg/g.F.w) = 7.6(A480) - 1.49(A510) \times V/1000 \times W$

رابطه (۶) $Chlo a (mg/g.F.w) = 12.7(A663) - 2.69(A645) \times V/1000 \times W$

رابطه (۷) $Chlo b (mg/g.F.w) = 22.9(A645) - 4.68(A663) \times V/1000 \times W$

که در این رابطه‌ها A : طول موج، V : حجم نهایی محلول و W : وزن نمونه می‌باشد.

ظرفیت زراعی) بود که باتوجه نوع گیاه منطقی به‌نظر می‌رسد (جدول ۳). کاربرد اسیدآبسیزیک در هر دو سطح (۱۵ و ۳۰ میکرومولار) موجب افزایش معنی‌دار این صفت نسبت به شاهد گردید. مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که در سطوح اول تا سوم محلول‌پاشی اسیدآبسیزیک به ترتیب مقادیر محتوای نسبی آب برگ برابر با ۴۷/۷، ۵۸/۴۵ و ۶۳/۴۰ درصد شد که نشان‌دهنده افزایش میزان این صفت با افزایش کاربرد اسیدآبسیزیک می‌باشد (جدول ۳). محلول‌پاشی اسیدآبسیزیک در شرایط اعمال رژیم آبیاری اثر معنی‌داری بر محتوای نسبی آب داشت. به‌طوری‌که کاربرد ۳۰ میکرومولار از این ماده در شرایط عدم اعمال خشکی (۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)، حداکثر مقدار این صفت (۷۸/۷۴ درصد) را به‌دنبال داشت (جدول ۵).

کلروفیل a, b, a+b و کاروتنوئیدها: نتایج تجزیه واریانس در جدول ۲ نشان می‌دهد که اثر رژیم‌های آبیاری برای کلروفیل a, b, a+b و کاروتنوئیدها معنی‌دار ($p \leq 0/01$) بود (جدول ۲). بیشترین میزان کلروفیل a با میانگین ۳/۵۰ میلی‌گرم بر گرم وزن تر از تیمار رژیم آبیاری در ۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی و کمترین آن با میانگین ۲/۱۹ میلی‌گرم در گرم وزن تر از سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) حاصل شد (جدول ۳). کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک با میانگین ۳/۱۶ میلی‌گرم در گرم وزن تر موجب افزایش ۱۸/۱ درصدی این صفت نسبت به شاهد گردید (جدول ۴). در شرایط چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) کاربرد هر دو سطح ۱۵ و ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک به‌ترتیب موجب کاهش ۱۸/۷۵ و ۳۹/۳۳ درصدی این صفت نسبت به عدم کاربرد اسیدآبسیزیک در شرایط ۳۰-۴۰ درصد رژیم آبیاری گردید (جدول ۵). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد در

سطح اول تا چهارم رژیم آبیاری به‌ترتیب مقادیر کلروفیل b برابر ۱/۴۳، ۱/۲۳، ۱/۰۳ و ۰/۸۷ میلی‌گرم در گرم وزن تر شد که نشان‌دهنده کاهش میزان کلروفیل b با افزایش سطح رژیم آبیاری می‌باشد (جدول ۳). سطوح ۵۰ و ۱۵ و ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک موجب کاهش به‌ترتیب ۱۷/۵۵ و ۲۱/۳۷ درصدی این صفت نسبت به شاهد گردید (جدول ۴). با افزایش رژیم آبیاری کلروفیل a+b به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۲). سطوح ۴۰-۳۰، ۶۰-۵۰ و ۸۰-۷۰ درصد ظرفیت زراعی با میانگین ۴/۴۲، ۳/۶۴ و ۳/۰۶ میلی‌گرم بر گرم وزن تر به‌ترتیب سبب کاهش ۹۳/۳۷، ۲۶/۱۶ و ۱۰/۳۴ درصدی در میزان کلروفیل a+b نسبت به شاهد گردید (جدول ۴). همچنین قابل‌ذکر است که از اثر متقابل کاربرد اسیدآبسیزیک در شرایط رژیم آبیاری اثر معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۲). کاروتنوئیدها به‌طور معنی‌داری ($p \leq 0/01$) تحت تأثیر تیمارهای رژیم‌های آبیاری قرار گرفت (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین میزان کاروتنوئیدها با میانگین ۰/۳۰۹ میلی‌گرم بر گرم مربوط به تیمار رژیم آبیاری در ۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی و کمترین آن با میانگین ۰/۱۶۸ میلی‌گرم بر گرم مربوط به سطح اول تیمار رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) بود (جدول ۳). کاربرد اسیدآبسیزیک به‌صورت جداگانه و توأم با شرایط رژیم آبیاری اثر معنی‌داری بر صفت کاروتنوئیدها نداشت (جدول ۲).

نرخ فتوسنتز، میزان تعرق و میزان CO₂ زیرروانه‌ای: نتایج تجزیه واریانس در جدول ۲ نشان می‌دهد که تیمار رژیم آبیاری، اسیدآبسیزیک و اثر متقابل آنها تأثیر معنی‌داری بر میزان نرخ فتوسنتز داشت (جدول ۲). بیشترین میزان نرخ فتوسنتز با میانگین ۷/۲۶ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر متر مربع در ثانیه از سطح آبیاری ۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت

زراعی و کمترین آن با میانگین ۱/۱۷ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر متر مربع در ثانیه از سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) حاصل شد (جدول ۳). کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک با میانگین ۴/۶۱ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع در ثانیه موجب کاهش ۲۱/۳۳ درصدی این صفت نسبت به شاهد گردید (جدول ۴). البته کاربرد ۱۵ میکرومولار اسیدآبسیزیک اثر معنی‌داری نداشت و با شاهد در یک گروه قرار گرفت. در تیمارهای ترکیبی با افزایش رژیم آبیاری تا ۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی و کاربرد اسیدآبسیزیک میزان نرخ فتوسنتز کاهش یافت به طوری که کمترین میزان نرخ فتوسنتز (۲/۸۳ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مترمربع در ثانیه) از برهمکنش ۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی و کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک حاصل شد (جدول ۵).

میزان تعرق به طور معنی‌داری ($p < 0.01$) تحت تأثیر رژیم‌های مختلف آبیاری قرار گرفت (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد در سطوح اول تا چهارم رژیم‌های آبیاری به ترتیب مقادیر تعرق برابر ۶/۴۷، ۴/۱۲، ۳/۲۳ و ۲/۴۱ میلی‌مول آب بر متر مربع در ثانیه شد که نشان‌دهنده کاهش میزان تعرق با افزایش سطح رژیم آبیاری می‌باشد (جدول ۳). محلول‌پاشی ۱۵ و ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک به ترتیب موجب کاهش ۱۵/۴ و ۴۱ درصدی این صفت نسبت به شاهد گردید. در تیمار ترکیبی محلول‌پاشی اسیدآبسیزیک و رژیم آبیاری بیشترین میزان تعرق (۷/۹۱ میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه) از عدم کاربرد اسیدآبسیزیک در شرایط عدم اعمال خشکی (شاهد) حاصل شد (جدول ۵).

صفات میزان CO_2 زیرروزنه‌ای به طور معنی‌داری ($p < 0.01$) تحت تأثیر تیمارهای رژیم آبیاری و محلول اسیدآبسیزیک قرار گرفتند (جدول ۲). مقایسه میانگین

داده‌ها نشان داد که بیشترین میزان CO_2 زیرروزنه‌ای با میانگین ۳۰۵/۷۶ میلی‌مول مربوط به سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) و کمترین آن با میانگین ۱۱۸/۸۶ میلی‌مول مربوط به سطح اول رژیم آبیاری (عدم تنش) بود (جدول ۳). کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک موجب افزایش معنی‌دار این صفت نسبت به شاهد گردید. البته کاربرد ۱۵ میکرومولار اسیدآبسیزیک نیز بهبود در این صفت را به عنوان صفت مثبت، نسبت به شاهد را به دنبال داشت (جدول ۴). محلول‌پاشی اسیدآبسیزیک توأم با رژیم آبیاری، افزایش میزان میزان CO_2 زیرروزنه‌ای را به دنبال داشت. به طوری که بیشترین میزان CO_2 زیرروزنه‌ای (۳۶۶/۴۷ میلی‌مول) از برهمکنش ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک و سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) حاصل شد (جدول ۵).

هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و کارایی مزوفیلی: صفات هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و کارایی مزوفیلی به طور معنی‌داری ($p < 0.01$) تحت تأثیر تیمارهای رژیم آبیاری و اسیدآبسیزیک قرار گرفتند (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای با میانگین ۰/۹۴ میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه مربوط به تیمار رژیم آبیاری در ۱۰۰-۹۰ درصد ظرفیت زراعی و کمترین آن با میانگین ۰/۳۶ میلی‌مول آب بر مترمربع در ثانیه مربوط به سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) بود (جدول ۳). کاربرد ۱۵ و ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک موجب کاهش این صفت نسبت به شاهد گردید (جدول ۴).

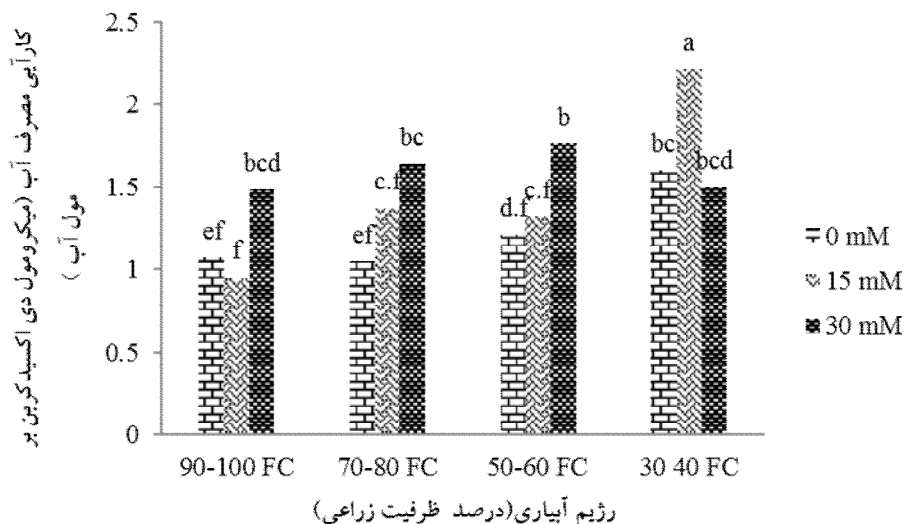
با کاهش سطح آبیاری، میزان هدایت مزوفیلی به طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۳). تیمارهای آبیاری ۸۰-۷۰، ۶۰-۵۰ و ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت زراعی با میانگین‌های ۰/۰۲۵، ۰/۰۱۸ و ۰/۰۱۴ مول

مقایسه میانگین‌ها نشان داد که بیشترین مقدار کارایی مزوفیلی ۱۱۱۵/۲۱ میکرومول در متر مربع در ثانیه از برهمکنش رژیم آبیاری در ۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی و کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک حاصل شد (جدول ۵).

کارایی مصرف آب و کارایی مصرف آب داخلی برگ: صفات کارایی مصرف آب و کارایی مصرف آب داخلی برگ به‌طور معنی‌داری ($p \leq 0/01$) تحت تأثیر تیمارهای دور آبیاری و اسیدآبسیزیک قرار گرفتند (جدول ۲). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که بیشترین میزان کارایی مصرف آب با میانگین ۱/۷۷ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مول آب مربوط به سطح چهارم رژیم آبیاری و کمترین آن با میانگین ۱/۱۷ میکرومول دی‌اکسیدکربن بر مول آب مربوط به سطح اول دور آبیاری (۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) است (جدول ۳). کاربرد ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک موجب افزایش معنی‌دار این صفت نسبت به شاهد گردید. البته کاربرد ۱۵ میکرومولار اسیدآبسیزیک نیز بهبود در این صفت را به‌عنوان صفت مثبت، نسبت به شاهد به‌دنبال داشت (جدول ۴).

در متر مربع در ثانیه به‌ترتیب باعث کاهش ۶۳/۷۶، ۷۳/۹۱ و ۷۹/۷۱ درصدی در میزان هدایت مزوفیلی نسبت به شاهد گردید (جدول ۳). کاربرد اسیدآبسیزیک سبب کاهش هدایت مزوفیلی گردید. در شرایط رژیم‌های آبیاری در هر دو سطح ۱۵ و ۳۰ میکرومولار، کاربرد اسیدآبسیزیک سبب کاهش میزان هدایت مزوفیلی گردید، به‌طوری‌که بیشترین میزان هدایت مزوفیلی (۰/۱۱۱ مول در متر مربع در ثانیه) از عدم کاربرد اسیدآبسیزیک در ترکیب تیماری ۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی حاصل شد (جدول ۵).

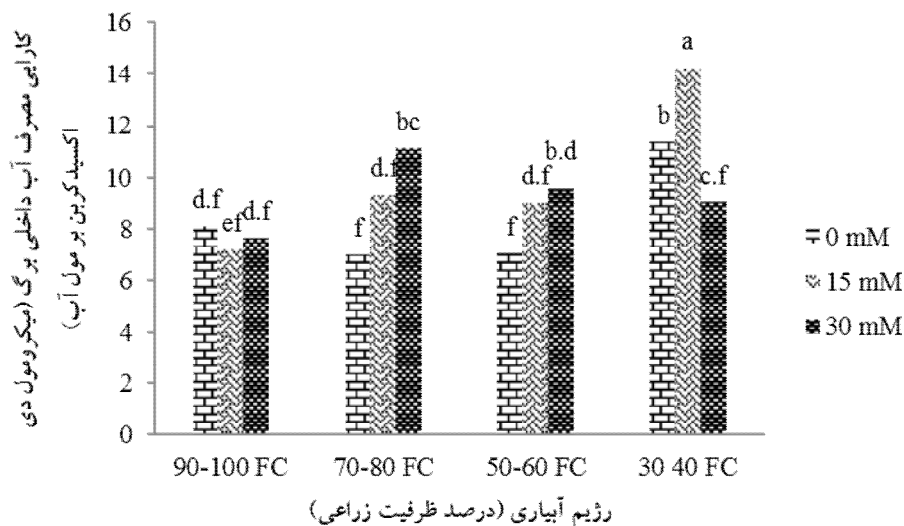
همان‌گونه‌که در جدول ۳ نشان داده می‌شود تیمارهای ۷۰-۸۰، ۵۰-۶۰ و ۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی با میانگین ۳۷۸/۱۳، ۵۲۲/۳۱ و ۸۷۵/۱۴ میکرومول در مترمربع در ثانیه باعث افزایش میزان کارایی مزوفیلی نسبت به شاهد شدند (جدول ۳). کاربرد اسیدآبسیزیک افزایش در میزان این صفت را به دنبال داشت. در شرایط سطح چهارم رژیم آبیاری (۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی) کاربرد هر دو سطح ۱۵ و ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک موجب افزایش این صفت نسبت به شاهد گردید (جدول ۵). نتایج



شکل ۱: اثر اسیدآبسیزیک و رژیم آبیاری بر میزان کارایی مصرف آب گیاه اسطوخودوس

شرایط خشکی برای صفات مورد بررسی اثر معنی داری مشاهده شد (جدول ۲). تیمار ترکیبی ۱۵ میکرومولار اسیدآبسیزیک در شرایط ۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی آبیاری بیشترین میزان کارایی مصرف آب (۲/۲۲ میکرومول دی اکسیدکربن بر مول آب) را به دنبال داشت (شکل ۱). در شرایط رژیم آبیاری (۳۰-۴۰) درصد ظرفیت زراعی رژیم آبیاری، کاربرد اسیدآبسیزیک توانست میزان کارایی مصرف آب داخلی برگ را افزایش دهد، به طوری که بیشترین میزان کارایی مصرف آب داخلی برگ (۱۴/۲۳) میکرومول دی اکسیدکربن بر مول آب) از کاربرد ۱۵ میکرومولار اسیدآبسیزیک در ترکیب با سطح ۴۰-۳۰ درصد ظرفیت زراعی حاصل شد (شکل ۲).

مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که در سطوح اول تا چهارم رژیم آبیاری میزان کارایی مصرف آب داخلی برگ برابر ۷/۶۴، ۹/۱۴، ۸/۵۴ و ۱۱/۵۵ میکرومول دی اکسیدکربن بر مول آب شد که نشان دهنده افزایش میزان کارایی مصرف آب داخلی برگ با افزایش رژیم آبیاری است (جدول ۳). سطوح ۱۵ و ۳۰ میکرومولار اسیدآبسیزیک موجب افزایش این صفت نسبت به شاهد گردید (جدول ۴). به طوری که محلول پاشی با ۱۵ و ۳۰ میکرومولار با میانگین‌های ۱/۴۷ و ۱/۶۰ در گیاه به ترتیب سبب افزایش ۱۹/۵۱ و ۳۰/۰۸ درصدی در میزان کارایی مصرف آب داخلی برگ نسبت به شاهد گردید (جدول ۴). همچنین از کاربرد اسیدآبسیزیک در



شکل ۲: اثر اسیدآبسیزیک و رژیم آبیاری بر میزان کارایی مصرف آب داخلی برگ گیاه اسطوخودوس

جدول ۲: تجزیه واریانس عوامل فیزیولوژیکی اسطوخودوس در پاسخ به رژیم‌های آبیاری (خشکی) و کاربرد اسیدآبسیزیک

منابع تغییرات	درجه آزادی	کاروتنوئیدها	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل a+b	محتوای آب نسبی برگ	نرخ فتوسنتز	میزان تعرق
تکرار	۲	۰/۰۰۳	۰/۰۰۳	۰/۰۱۳	۰/۰۱۳	۱۰/۲۸	۰/۷۰۵	۰/۵۸
خشکی	۳	۰/۰۳۶**	۳/۰۶۲**	۰/۵۴۴**	۶/۱۷**	۱۲۱۸/۹۲**	۱۷/۵۹**	۲۷/۷۲**
اسیدآبسیزیک	۲	۰/۰۰۱ ns	۰/۹۹۰**	۰/۲۶۶**	۲/۲۴**	۱۰۶۶/۱۲**	۴/۹۰**	۱۲/۷۹**
خشکی × اسیدآبسیزیک	۶	۰/۰۰۵ ns	۰/۰۸۹*	۰/۰۲۱*	۰/۰۷۳ ns	۱۰۰/۳۸**	۱/۱۳*	۰/۹۶**
خطا	۲۲	۰/۰۰۲	۰/۰۳۲	۰/۰۰۸	۰/۰۵۸	۱۴/۱۳	۰/۳۶	۰/۰۷۲
ضریب تغییرات		۲۰/۱۶	۶/۲۷	۷/۹۱	۶/۰۳	۶/۷۵	۱۱/۲۹	۶/۶۴

ادامه جدول ۲: تجزیه واریانس عوامل فیزیولوژیکی و تبدلات گازی اسطوخودوس در پاسخ به رژیم‌های آبیاری (خشکی) و کاربرد اسیدآبسیزیک

میانگین مربعات							
منبع تغییرات	درجه آزادی	هدایت روزنه‌ای	میزان CO ₂ زیر روزنه‌ای	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب داخلی برگ	کارایی مصرف آب
تکرار	۲	۰/۰۰۲	۳۹۰/۴۴	۰/۰۰۰۲۰	۱۸۵۱/۲۴	۳/۷۷	۰/۲۲۸
خشکی	۳	۰/۵۳۶**	۵۶۹۷۳/۴۷**	۰/۰۰۵۸**	۸۷۴۰۶۲/۱۳**	۲۵/۲۵**	۰/۵۷۳**
اسیدآبسیزیک	۲	۰/۱۴۱**	۳۱۳۳۹/۷۰**	۰/۰۰۲۲**	۴۲۸۰۰۹/۲۵**	۷/۵۱*	۰/۴۰۶**
خشکی × اسیدآبسیزیک	۶	۰/۰۰۷*	۹۵۰/۶۳**	۰/۰۰۰۷۱**	۳۸۷۸۷/۳۴**	۱۰/۵۰**	۰/۲۶۸**
خطا	۲۲	۰/۰۰۲	۲۵۳/۶۶	۰/۰۰۰۱۱	۴۰۷۰/۳۳	۱/۶۹	۰/۰۴۹
ضریب تغییرات		۷/۸۰	۷/۱۰	۳۳/۹۶	۱۳/۳۹	۱۴/۱۳	۱۵/۵۳

***، ** و * به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و عدم معنی‌دار بودن می‌باشد.

جدول ۳: مقایسه میانگین اثرات ساده رژیم‌های آبیاری بر عوامل فیزیولوژیکی اسطوخودوس

رژیم‌های آبیاری	کاروتنوئیدها (میلی‌گرم بر گرم)	کلروفیل a (میلی‌گرم بر گرم)	کلروفیل b (میلی‌گرم بر گرم)	کلروفیل a+b (میلی‌گرم بر گرم)	محتوای آب نسبی برگ (%)	نرخ فتوسنتز (%)
۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی	۰/۳۰۹ ^a	۳/۵۰ ^a	۱/۴۳ ^a	۴/۹۳ ^a	۷۰/۶۶ ^a	۷/۲۶ ^a
۷۰-۸۰ درصد ظرفیت زراعی	۰/۲۸۶ ^a	۳/۱۸ ^b	۱/۲۳ ^b	۴/۴۲ ^b	۵۸/۰۱ ^b	۵/۴۰ ^b
۵۰-۶۰ درصد ظرفیت زراعی	۰/۲۲۱ ^b	۲/۶۰ ^c	۱/۰۳ ^c	۳/۶۴ ^c	۵۰/۶۳ ^c	۴/۴۴ ^c
۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی	۰/۱۶۸ ^c	۲/۱۹ ^d	۰/۸۷ ^d	۳/۰۶ ^d	۴۳/۴۰ ^d	۴/۱۷ ^c

ادامه جدول ۳: مقایسه میانگین اثرات ساده رژیم‌های آبیاری بر عوامل فیزیولوژیکی و تبدلات گازی اسطوخودوس

رژیم‌های آبیاری	میزان تعرق روزنه‌ای	میزان هدایت روزنه‌ای	میزان CO ₂ زیر روزنه‌ای	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی مصرف آب داخلی برگ	کارایی مصرف آب
۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی	۶/۴۷ ^a	۰/۹۴ ^a	۱۱۸/۸۶ ^d	۰/۰۶۹ ^a	۱۲۹/۱۴ ^d	۷/۶۴ ^c	۱/۱۷ ^c
۷۰-۸۰ درصد ظرفیت زراعی	۴/۱۲ ^b	۰/۶۱ ^b	۲۱۳/۹۷ ^c	۰/۰۲۵ ^b	۳۷۸/۱۳ ^c	۹/۱۴ ^{bc}	۱/۳۶ ^b
۵۰-۶۰ درصد ظرفیت زراعی	۳/۲۳ ^c	۰/۵۳ ^c	۲۵۷/۹۴ ^b	۰/۰۱۸ ^{bc}	۵۲۲/۳۱ ^b	۸/۵۴ ^b	۱/۴۳ ^{bc}
۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی	۲/۴۱ ^d	۰/۳۶ ^d	۳۰۵/۷۶ ^a	۰/۰۱۴ ^c	۸۷۵/۱۴ ^a	۱۱/۵۵ ^a	۱/۷۷ ^a

جدول ۴: مقایسه میانگین اثرات ساده اسیدآبسیزیک بر عوامل فیزیولوژیکی اسطوخودوس

اسید آبسیزیک	کلروفیل a (میلی گرم بر گرم)	کلروفیل b (میلی گرم بر گرم)	کلروفیل a+b (میلی گرم بر گرم)	محتوای آب نسبی برگ (%)	نرخ فتوسنتز (%)
شاهد (عدم محلول پاشی)	۳/۱۶ ^a	۱/۳۱ ^a	۴/۴۸ ^a	۴۵/۱۷ ^c	۵/۸۶ ^a
۱۵ میکرو مولار اسیدآبسیزیک	۲/۸۵ ^b	۱/۰۸ ^b	۳/۹۴ ^b	۵۸/۴۵ ^b	۵/۴۷ ^a
۳۰ میکرو مولار اسیدآبسیزیک	۲/۵۹ ^c	۱/۰۳ ^b	۳/۶۲ ^c	۶۳/۴۰ ^a	۴/۶۱ ^b

ادامه جدول ۴: مقایسه میانگین اثرات ساده اسیدآبسیزیک بر عوامل فیزیولوژیکی و تبادلات گازی اسطوخودوس

اسید آبسیزیک	میزان تعرق	میزان هدایت روزنه‌ای	میزان CO ₂ زیرروزنه‌ای	میزان هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی	کارایی آب داخلی	کارایی مصرف آب
شاهد (عدم محلول پاشی)	۵/۰۰ ^a	۰/۷۳ ^a	۱۶۸/۸۴ ^c	۰/۰۴۷ ^a	۲۷۹/۷۶ ^c	۸/۳۷ ^b	۱/۲۳ ^b
۱۵ میکرو مولار اسیدآبسیزیک	۴/۲۳ ^b	۰/۶۰ ^b	۲۳۳/۹۲ ^b	۰/۰۲۸ ^b	۴۹۲/۳۴ ^b	۹/۹۴ ^a	۱/۴۷ ^a
۳۰ میکرو مولار اسیدآبسیزیک	۲/۹۵ ^c	۰/۵۱ ^c	۲۶۹/۶۴ ^a	۰/۰۲۰ ^b	۶۵۶/۴۴ ^a	۹/۳۴ ^{ab}	۱/۶۰ ^a

در هر ستون، میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معناداری ندارند.

جدول ۵: مقایسه میانگین اثرات متقابل اسیدآبسیزیک و رژیم‌های آبیاری بر عوامل فیزیولوژیکی و تبادلات گازی اسطوخودوس

رژیم کم‌آبی	اسیدآبسیزیک (ABA)	کلروفیل a (میلی گرم بر گرم)	کلروفیل b (میلی گرم بر گرم)	محتوای آب نسبی برگ (%)	نرخ فتوسنتز (%)	میزان تعرق	میزان هدایت روزنه‌ای	میزان CO ₂ زیرروزنه‌ای	هدایت مزوفیلی	کارایی مزوفیلی
عدم محلول پاشی	۳/۷۲ ^a	۱/۶۹ ^a	۶۳/۵۴ ^{bc}	۸/۴۱ ^a	۷/۹۱ ^a	۱/۰۳ ^a	۷۷/۴ ^j	۰/۱۱۱ ^a	۷۴/۹۸ ^h	۷۰-۸۰
۱۵ میکرو مولار ABA	۳/۴۱ ^b	۱/۳۶ ^{bc}	۶۹/۷۱ ^b	۶/۶۹ ^b	۷/۰۲ ^b	۰/۹۳ ^b	۱۱۷/۹۳ ⁱ	۰/۰۵۷ ^b	۱۲۷/۳۶ ^{gh}	۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی
۳۰ میکرو مولار ABA	۳/۳۶ ^b	۱/۲۵ ^{cd}	۷۸/۷۴ ^a	۶/۶۸ ^b	۴/۵۰ ^d	۰/۸۷ ^b	۱۶۱/۲۷ ^h	۰/۰۴۱ ^{bc}	۱۸۵/۰۷ ^{fg}	
عدم محلول پاشی	۳/۳۷ ^b	۱/۴۴ ^b	۵۴/۱۳ ^{de}	۵/۲۹ ^{cd}	۵/۰۳ ^c	۰/۷۶ ^c	۱۷۳/۳۹ ^{gh}	۰/۰۳۰ ^{cd}	۲۲۹/۴۳ ^{e.g}	۷۰-۸۰
۱۵ میکرو مولار ABA	۳/۲۱ ^{bc}	۱/۲۰ ^{c.e}	۵۵/۱۷ ^{de}	۵/۸۷ ^{bc}	۴/۲۷ ^{de}	۰/۶۳ ^d	۲۱۰/۸۰ ^{ef}	۰/۰۲۷ ^{cd}	۳۳۴/۷۰ ^e	درصد ظرفیت زراعی
۳۰ میکرو مولار ABA	۲/۹۷ ^{cd}	۱/۰۶ ^{d.f}	۶۴/۷۳ ^b	۵/۰۴ ^{cd}	۳/۰۷ ^f	۰/۴۵ ^{ef}	۲۵۷/۷۴ ^d	۰/۰۱۹ ^{de}	۵۷۰/۲۸ ^d	
عدم محلول پاشی	۲/۸۵ ^{de}	۱/۱۵ ^{d.f}	۳۶/۲۱ ^f	۴/۹۰ ^{c.e}	۴/۰۲ ^e	۰/۶۹ ^{cd}	۱۹۳/۲۷ ^{fg}	۰/۰۲۵ ^{c.e}	۲۷۷/۷۹ ^{ef}	۵۰-۶۰ درصد ظرفیت زراعی
۱۵ میکرو مولار ABA	۲/۵۹ ^{ef}	۰/۹۲ ^{g.i}	۵۸/۲۰ ^{cd}	۴/۵۱ ^{de}	۳/۴۴ ^f	۰/۵۰ ^e	۲۸۷/۴۸ ^c	۰/۰۱۵ ^{de}	۵۷۳/۹۲ ^d	
۳۰ میکرو مولار ABA	۲/۳۸ ^{fg}	۱/۰۲ ^{fg}	۵۷/۴۸ ^{cd}	۳/۹۱ ^e	۲/۲۳ ^g	۰/۴۱ ^{fg}	۲۹۳/۰۸ ^{bc}	۰/۰۱۳ ^{de}	۷۱۵/۲۲ ^c	
عدم محلول پاشی	۲/۷۲ ^{de}	۰/۹۶ ^{gh}	۲۶/۸۲ ^g	۴/۸۵ ^{c.e}	۳/۰۳ ^f	۰/۴۳ ^{ef}	۲۳۱/۳۴ ^{de}	۰/۰۲۱ ^{de}	۵۳۶/۸۶ ^d	۳۰-۴۰ درصد ظرفیت زراعی
۱۵ میکرو مولار ABA	۲/۲۱ ^g	۰/۸۶ ^{hi}	۵۰/۷۱ ^e	۴/۸۳ ^{de}	۲/۱۹ ^g	۰/۳۴ ^{gh}	۳۱۹/۴۸ ^b	۰/۰۱۵ ^{de}	۹۳۳/۳۷ ^b	
۳۰ میکرو مولار ABA	۱/۶۵ ^h	۰/۷۸ ⁱ	۵۲/۶۷ ^{de}	۲/۸۳ ^f	۲/۰۱ ^g	۰/۳۲ ^h	۳۶۶/۴۷ ^a	۰/۰۰۷ ^e	۱۱۱۵/۲۱ ^a	

در هر ستون، میانگین‌های دارای حروف مشترک در سطح احتمال ۱ درصد تفاوت معناداری ندارند.

بحث

نتایج این پژوهش نشان داد که تنش خشکی سبب کاهش عوامل فیزیولوژیک و تبادلات گازی اندازه‌گیری شده گردید، به طوری که بیشترین میزان کلروفیل a، b، کارتنوئید، محتوای آب نسبی برگ، نرخ فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و میزان تعرق از شرایط عدم اعمال رژیم آبیاری (۹۰-۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) مشاهده شد در حالی که در چنین شرایطی در شاهد، برخی صفات نظیر میزان کارایی مزوفیلی، کارایی مصرف آب گیاه، کارایی مصرف آب داخلی برگ افزایش یافت. به طور کلی، چنین به نظر می‌رسد که خشکی با ایجاد اختلال در وضعیت آب و اثر گذاری کلیدی بر فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند فتوسنتز، تنفس و جذب مواد مغذی معدنی سبب اختلال در میزان رشد و تکامل گیاه می‌گردد (Sun et al., 2018). در ابتدا خشکی با کاهش تبادلات گازی، منجر به تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژنی (ROS) و توسعه تنش اکسیداتیو در گیاه می‌گردد (Kar, 2011). سپس به دنبال کاهش میزان آب در گیاه، تقسیم سلولی، گسترش سطح برگ، رشد ساقه و تکثیر سلول‌های ریشه متوقف می‌گردد (Anjum et al., 2015). در مجموع همه این عوامل با هم به طور قابل توجهی سبب کاهش بهره‌وری گیاه شده و در اثر پایدار ماندن شرایط خشکی برای طولانی‌مدت، مرگ گیاه را به دنبال خواهد داشت (Gill and Tuteja, 2010). لازم به ذکر است که نه تنها کاهش میزان آب، بلکه طول مدت کاهش آب نیز می‌تواند بر ارگانسیم‌های گیاهی تاثیر بگذارد. تنش طولانی مدت رطوبتی بر تمام فرآیند های متابولیکی گیاه اثر می‌گذارد و اغلب موجب کاهش تولید گیاه می‌شود (Abedi and Pakniyat, 2010).

اثر تنش در کل سطح گیاه، معمولاً به صورت کاهش در فتوسنتز و رشد در نظر گرفته می‌شود. به طوری که فرض بر این است که تنش خشکی از طریق تأثیر در بسته شدن روزنه‌ها و در نتیجه کاهش دسترسی به CO₂ در مزوفیل (به جای اثر مستقیم روی میزان فتوسنتز ظاهری) باعث کاهش فتوسنتز گیاه می‌شود. به طور واضح بسته شدن روزنه‌ها یکی از پاسخ‌های اولیه به خشکی خاک است و کاهش موازی در فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای تحت استرس خشکی گزارش شده است (Rostamabadi et al., 2016). همچنین شواهد قوی‌تر حاکی از آن است که تنش خشکی متابولیسم مزوفیل را متأثر و از طریق کاهش سنتز RUBP و کاهش فعالیت روبیسکو و یا هر دو ظرفیت فتوسنتزی را کاهش می‌دهد (Zhen and Burnett, 2015). کاهش در میزان فتوسنتز خالص در واکنش به تنش خشکی برای گونه‌های مختلف گیاهی توسط محققین مختلف گزارش شده است (Afshar et al., 2014; Akhtar et al., 2016) که عمدتاً به محدودیت‌های روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای مربوط می‌شود (Alvarez and Sanchez-Blanco 2013). گیاهانی که با تنش مواجه می‌شوند قابلیت هدایت روزنه‌ای خود را کاهش می‌دهند تا مانع از تلفات اساسی رطوبت از طریق تعرق شوند که در نتیجه فتوسنتز خالص را محدود می‌کند و این واکنش ممکن است منجر به بهبود کارایی مصرف آب داخلی برگ و کل گیاه شود (Langroudi and Nura, 2018). در این تحقیق در شدیدترین حالت رژیم آبیاری میزان هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی به ترتیب ۰/۳۶ و ۰/۱۴ مول آب بر مترمربع در ثانیه بود که به نظر می‌رسد به اندازه کافی برای محدود کردن تعرق بالا بوده است در حالی که در مقابل وجود چنین شرایطی سطح رضایت بخشی از CO₂ داخلی را تامین می‌کند، که میزان فتوسنتز در

ABA به عنوان یک پیام رسان شیمیایی عمل می کند و از طریق فعال سازی و غیرفعال کردن کانال های یونی توسط پروتئین کیناز و فسفاتاز باعث بسته شدن دهان روزنه می گردد (Lim et al., 2015). همچنین ABA به عنوان یک سیگنال شیمیایی اولیه با راه اندازی پیام رسان های ثانویه نظیر گونه های فعال اکسیژنی (ROS)، اکسیدنیتریک و Ca^{2+} سبب بسته شدن دهانه روزنه، کاهش میزان تعرق و در مقابل افزایش میزان کارایی مصرف آب می گردد (Lim et al., 2015).

در مطالعه صورت گرفته روی گیاه دارویی نوروک (*Salvia leriifolia* Benth.) با کاهش میزان آب در دسترس تا ۱/۹۲- مگاپاسکال میزان سرعت فتوستتز خالص، تعرق و هدایت روزنه ای به ترتیب ۵۲، ۶۲ و ۷۵ درصد در مقایسه با شاهد کاهش یافت (Dashti et al., 2014).

با افزایش میزان تنش خشکی و به دنبال آن ABA، تخریب سامانه فتوستتزی، تخریب غشاء سلولی و کلروپلاستی که سبب کاهش مقدار رنگدانه های کلروفیل a و b شده و متعاقب آن سبب کاهش توانایی فتوستتز می گردد، رخ می دهد (Oukarroum et al., 2009). از دلایل دیگر کاهش کلروفیل می توان چنین بیان کرد که عوامل ایجادکننده تنش اکسیداتیو، مانند تنش خشکی ممکن است محتوای کلروفیل را به وسیله برهم زدن تعادل در بازگشت پروتئین های کمپلکس نوری ۲ (Photosystem II) کاهش دهند (Ponte et al., 2019;). از طرف دیگر افزایش رادیکال های آزاد در گیاه در اثر تنش خشکی منجر به پراکسیداسیون و در نتیجه تخریب ملکول های کلروفیل می گردد (Flexas and Medrano, 2008).

در مطالعه حاضر با کاربرد اسید آبسیزیک میزان کلروفیل a، b و a+b به ترتیب به میزان ۱۸/۰۳، ۲۱/۳۷ و ۱۹/۱۹ درصد نسبت به شرایط عدم محلول پاشی

سطح قابل قبولی باشد. بسته شدن روزنه نخستین پاسخ گیاه به تنش خشکی است، که به کاهش سرعت فتوستتز می انجامد. با بسته شدن روزنه برگ ها از CO_2 محروم شده و جذب کربن فتوستتزی به نفع تنفس نوری کاهش می یابد و در نتیجه فتوستتز خالص محدود می گردد (Anjum et al., 2015). در این تحقیق نیز با افزایش سطح خشکی میزان فتوستتز محدود و میزان کارایی مصرف آب افزایش یافت. همچنین محققین گزارش دادند که کارآمدترین مقادیر هدایت روزنه ای نزدیک به ۱۰۰ میلی مول بر متر مربع در ثانیه است زیرا مقادیر بالاتر، افزایش قابل توجهی در فتوستتز خالص نشان ندادند و به طور فزاینده ای کمتر کارآمد هستند (Alvarez and Sanchez-Blanco, 2013). از سوی دیگر اگر هدایت روزنه ای کمتر از ۱۰۰ میلی مول بر مترمربع در ثانیه برای مدت زمان طولانی باشد، محدودیت غیرروزنه ای می تواند تا حدی مسئول کاهش فتوستتز خالص باشد. بدین ترتیب می توان چنین اظهار داشت که کاهش در میزان فتوستتز خالص در برگ های گیاه اسطوخودوس به محدودیت روزنه ای مرتبط است.

از طرف دیگر کاهش آب سبب بهم خوردن هموستازی گیاه می گردد. در این حالت پاسخ گیاه به کمبود آب با افزایش درونی تولید تنظیم کننده های رشدی از قبیل ABA آغاز می شود که سبب افزایش بیان چندین واکنش ژنی و فعال شدن چرخه سیگنالینگ می گردد که منجر به کاهش فعالیت هایی مانند هدایت روزنه ای و میزان دی اکسیدکربن داخلی در دسترس برای فتوستتز می گردد (Osakabe et al., 2014). همچنین به دنبال کاهش در میزان CO_2 در دسترس، کاهش در فعالیت کربوکسیلاسیون ریبولوز ۱-۵ بی فسفات، آنزیم کربوکسیلاز و اکسیژناز رخ می دهد که در نتیجه آن فتوستتز کاهش می یابد (Xu et al., 2015). از طرف دیگر تحت شرایط خشکی،

مصرف آب، مقاومت بیشتری در برابر تنش خشکی از خود نشان دادند.

به‌طورکلی با افزایش رژیم آبیاری، میزان محتوای نسبی آب برگ کاهش یافت. محتوای نسبی آب گیاه، یکی از صفات مهمی است که رابطه مستقیم با محتوای آب خاک دارد و نشان‌دهنده وضعیت آبی خاک است. نتایج نشان داد که با افزایش میزان تنش، محتوای آب نسبی برگ کاهش یافت. در حالی که با کاربرد ABA میزان این صفت بهبود یافت. محتوای نسبی آب یکی از چندین روش اندازه‌گیری وضعیت آبی برگ دارد و به عنوان شاخص مهم در تنش خشکی در برگ‌ها گزارش شده است که می‌تواند توانایی گیاه را برای در امان بودن از شدت تنش تحت تأثیر قرار دهد و در نتیجه بر عملکرد و پایداری آن مؤثر باشد (Kuromori et al., 2018). گیاهانی که تحت تنش قرار می‌گیرند، فضای بین سلولی و میزان آب در پیکره خود را از طریق افزایش مواد اسمزی در درون بافت‌ها به‌حداقل می‌رسانند تا آب از بافت خاک با نیروی بیشتری وارد آن‌ها شود که این موضوع موجب کاهش میزان آب نسبی در شرایط تنش خشکی می‌گردد (Barzegar et al., 2018). تنش خشکی با کاهش RWC و پتانسیل کل آب سبب کاهش رشد گیاهان می‌شود. سازوکار تنظیم اسمزی در گیاهان متحمل به خشکی، سبب حفظ و بالا نگه داشتن RWC در گیاه می‌شود. تحقیقات صورت گرفته روی گیاه سویا (*Glycine max* L.) تحت تنش خشکی نشان داد که بیشترین میزان محتوای آب نسبی برگ با میانگین ۸۷/۸ درصد از شرایط بدون تنش مشاهده شد (Amraie et al., 2017).

در آزمایشی محققین روی گیاه بادرشبی (*Dracocephalum moldavica* L.) نشان دادند با افزایش شدت تنش آبی، میزان محتوای نسبی آب برگ کاهش یافت (Rahbarian et al., 2010). نتایج

کاهش یافت، نتایج این مطالعه با نتایج پژوهش انجام شده روی گیاه شاهدانه که در آن محلول‌پاشی ۱۰ میلی‌گرم ABA سبب کاهش رنگدانه‌های فتوسنتزی از قبیل a, b و گردیده است همخوانی دارد (Mansuri and Asrar, 2013). کاروتنوئیدها نقش آنتی‌اکسیدان را در تنش‌های گیاهی برعهده دارند. در واقع به عنوان رنگدانه‌های فتوسنتزی اختصاصاً وظیفه حفاظت از فتوسیستم‌های نوری را برعهده دارند و از طریق فروکش کردن سریع وضعیت برانگیخته کلروفیل، حفاظت نوری از آن را انجام می‌دهند (Rasoli, 2011). در واقع تنش خشکی و گرمای زیاد آن، از عوامل بازدارندگی نوری می‌باشند که موجب اختلال در وظایف فتوشیمیایی فتوسیستم II شده و از کارایی مهمترین فعالیت فیزیولوژیکی گیاه، یعنی فتوسنتز، به شدت می‌کاهد (Leu et al., 2002; Amraie et al., 2017). همچنین در شرایط تنش خشکی، جذب منیزیم و احتمالاً آهن نیز کاهش پیدا می‌کند و این موجب کاهش سنتز ملکول کلروفیل در گیاه می‌گردد (Keles and Oncel, 2004).

در تحقیق حاضر، کاهش آبیاری سبب کاهش فتوسنتز خالص، تعرق، هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی در تمام سطوح کاربرد اسیدآبسیزیک گردید. مطالعات نشان داده است که در طول تنش‌های غیرزیستی، گیاهان تحت تیمار ABA، اغلب میزان تبادلات گازی کمتری نسبت به گیاهان بدون تیمار اسیدآبسیزیک دارند (Lim et al., 2015). بر اساس این اصل چنین می‌توان بیان داشت که کاربرد خارجی ABA سبب می‌گردد که گیاه زودتر از حالت طبیعی به ABA دسترسی پیدا کند و متعاقب آن سریعتر هم واکنش‌های مقاومت در برابر تنش را راه‌اندازی کند. در این تحقیق نیز با کاربرد خارجی ABA، گیاهان اسطوخودوس از طریق محدود کردن تبادلات گازی و افزایش کارایی مزوفیلی و به‌دنبال افزایش کارایی

مشخص شد که با اعمال تنش در هردو گیاه، سبب کاهش محتوای نسبی آب از ۹۶ درصد در برگ‌های کاملاً آبدار به ۸ درصد در برگ‌های خشک رسید (Amirian et al., 2014). در واقع محتوای آب نسبی برگ گیاه اسطوخودوس با افزایش رژیم آبیاری کاهش یافت و کاهش محتوای آب نسبی برگ، از طریق تأثیر بر روی تنظیم اسمزی به تحمل گیاه در شرایط خشکی کمک می‌کند.

نتیجه‌گیری نهایی

با توجه به نتایج به‌دست آمده از مطالعه پیش‌رو می‌توان اظهار داشت که در راستای کاهش مصرف کودهای شیمیایی و نیل به اهداف کشاورزی پایدار می‌توان بخش زیادی از اثرات تنش خشکی بر گیاه اسطوخودوس را با کاربرد ABA تعدیل نمود. این امر بخوبی در بررسی میزان صفات اندازه‌گیری شده نمایان می‌باشد. به طوری‌که با افزایش سطح تنش خشکی، از مقدار کارتنوئید، محتوای آب نسبی برگ و تبادلات گازی کاسته شد و در مقابل، کارایی مزوفیلی، کارایی مصرف آب داخلی برگ و کارایی مصرف آب گیاه افزایش یافت که نوعی سازگاری گیاه با شرایط تنش محسوب می‌شود. اما ABA از طریق راه‌اندازی و هماهنگی بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی و تشکیل یک سیستم هومئوستازی، به شرایط تنش پاسخ می‌دهد. به طوری‌که کاربرد خارجی ABA گیاهان اسطوخودوس از طریق محدود کردن هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی و افزایش کارایی مزوفیلی و به دنبال افزایش کارایی مصرف آب، مقاومت بیشتری در برابر تنش خشکی از خود نشان دادند. به‌طورکلی در این مطالعه بررسی و سنجش فاکتورهای مختلف مؤثر در تحمل گیاه به خشکی، بر نقش اعمال ABA خارجی بر روی بسیاری از مکانیسم‌های القای تحمل خشکی در گیاه اسطوخودوس، تأکید دارد.

تحقیقات روی گیاه ارزن دم‌روباهی (*Setaria italic* L.) نشان داد که با کاهش میزان آبیاری، میانگین صفت محتوای آب نسبی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (Chehelgardi et al., 2014). در همین راستا گزارش شده که بالاترین RWC در گیاه لوبیا قرمز (*Phaseolous vulgaris* L.) از تیمار آبیاری کامل شاهد (۶۶/۱۰ درصد) مشاهده شده است (Sadat mohajraie et al., 2015). تنش خشکی، سبب کاهش RWC، پتانسیل کل آب و کاهش رشد گیاهان می‌شود. سازوکار تنظیم اسمزی در گیاهان متحمل به خشکی، سبب حفظ و بالا نگه‌داشتن RWC در گیاه می‌شود. در یک بررسی، تنش خشکی موجب کاهش محتوای نسبی آب گیاه مرزه (*Satureja khuzestanica* L. Gorgini Shabankareh & Khorasaninejad, 2017). بنابراین به‌نظر می‌رسد گیاه مقاوم اسطوخودوس با حفظ مقادیر زیاد RWC به‌نحوی از عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای با افزایش دسترسی آب، از شرایط تنش، فرار می‌کند. در شرایط رژیم‌های آبیاری در سطوح بالا، کاربرد اسیدآبسیزیک به‌خوبی توانست سبب حفظ بیشتر محتوای آب نسبی برگ شود. اسیدآبسیزیک در ادراک شرایط محیطی و نشان دادن عکس‌العمل‌های سازگاری در برابر تنش‌های زیستی به‌عنوان یک پیک درونی عمل می‌کند. این هورمون، تنظیم‌کننده اصلی وضعیت آبی گیاه می‌باشد که قادر است به‌صورت خاص سلول‌های محافظ را هدف قرار داده و روزنه‌ها را تنگ‌تر نماید و در کمبودهای آبی شدید با علامت‌دهی سیستماتیک شرایط تطبیق را فراهم کند و از این طریق سبب حفظ آب و مانع از کاهش میزان محتوای آب نسبی برگ گیاه گردد (Pessaraki, 2011). همچنین در بررسی اثر هورمون اسیدآبسیزیک بر افزایش تحمل خشکی گیاه علفی رستاخیزی (*Sporobolus stapfianus* L.) در مقایسه با گیاه علفی غیررستاخیزی (*Sporobolus pyramidalis* Beauv.)

References

- Abedi, T. and Pakniyat, H. (2010).** Antioxidant enzyme changes in response to drought stress in ten cultivars of oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 46: 27-34.
- Ahmadi, A. and Siosemardeh, A. (2005).** Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance and non stomatal limitation. *International journal of Agriculture and Biology*. 7, 807-811.
- Akhtar, S., Li, G., Andersen, M.N. and Liu, F. (2014).** Biochar enhances yield and quality of tomato under reduced irrigation. *Agricultural Water Management*. 138:37-44.
- Alvarez, S. and Sanchez-Blanco, M.J. (2013).** Changes in growth rate, root morphology and water use efficiency of potted *Callistemon citrinus* plants in response to different levels of water deficit. *Scientia Horticulture*. 156:54-62.
- Amraie, B., paknejad, F, Ebrahimi, M.A. and Sobhanian, H. (2017).** Effect of methanol spraying on some biochemical and physiological properties of soybean under drought stress. *Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research*. 45: 81-94.
- Amirian, H., Ghasempour H., Ghorbani, M., Vanaie, S. and Ghasemi, H.R. (2014).** Effect of Abscisic Acid on Increased Drought Tolerance of Resistant Herb (*Sporobolus stapfianus*) Compared to Non Resistant Herb (*Sporobolus pyramidalis*). *Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research*. 9: 1-11.
- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C. and Lei, W. (2015).** Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*. 32(11): 551-563.
- Arnon, D. I. 1949.** Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*. 24: 1-15.
- Arulbalachandran, D., Yasmin, K. and Jothimani, K. (2016).** Role of ABA on antioxidant mechanism under drought crops. *International Journal for Species*. 17, 48-55.
- Barzegar, T., Parkhideh, J., Nekounam, F. and Nikbakht, N. 2018.** Evaluation of growth, yield and physiological responses of some watermelon accessions to water deficit stress. *Iranian Journal of Plant Biology*. 10(2): 73-88.
- Bates S, Waldern, R.P. and Teare, E.D. (1973).** Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soli*. 39: 205-207.
- Chehelgard, A., Saffari, M. and abdolshahie, A. (2014).** The Effect of superabsorbent polymer, sulfatephasium and manure on physiological traits of *Setaria italica* in favorable irrigation and drought stress conditions. *Journal of Crop production publication*, 7: 43-60.
- Dai, A. (2013).** Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature*.
- Dashti, M., Kafi, M., Tavakoli, M. and Mirza, M. (2014).** Influence of water deficit stress on water relationships, photosynthesis and accumulation of osmolytes in *Salvia lerifolia*. *Iranian Journal of Field Crops Research*. 12: 813-821.
- Du, B. and Rennenberg, H. (2018).** Physiological responses of lavender (*Lavandula angustifolia* Mill.) to water deficit and recovery. *Journal Science African of Botony*. 119: 212-218.
- Fischer, R A., Rees, D., Sayre, K.D., Lu, Z.M., Candon, A.G. and Saaverda, A.L. (1998).** Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Science*. 38: 1467-1475.
- Flexas, J. and Medrano, H. (2008).** Drought-inhibition of photosynthesis in C3- plants: stomatal and nonstomatal limitation revisited. *Annals of Botany*. 183: 183-189.
- Gill, S.S. and Tuteja, N. (2010).** Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 48: 909-930.
- Gorgini Shabankareh, H., Khorasaninejad, S., Sadeghi, M. and Tabasi, A. (2018).** The Effect of irrigation interval and humic acid on morphophysiological and biochemical characteristics of thyme (*Thymus vulgaris* L.). *Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research*. 51: 67-82.
- Kar, R.K. (2011).** Plant responses to water stress: Role of reactive oxygen species. *Plant Signalling & Behavior*. 6: 1741-1745.
- Keles, Y. and Oncel, I. (2004).** Growth and solute composition on two wheat species experiencing combined influence of stress conditions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 51: 203- 208.
- Kuromori, T., Mitsunori Seo, M. and Shinozaki K. (2018).** ABA Transport and Plant Water Stress Responses. *Trends in Plant Science*. 23: 513-522.

- Langroudi, A.R and Nura, R. (2018).** Effect of various biochemical levels on the physiological traits of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) Under the stress of water scarcity. *Journal of Plant Environmental Physiology*. 13: 13-32.
- Lim, C.W., Baek, W., Jung, J., Kim, J. and Lee S.C., (2015).** Function of ABA in Stomatal Defense against Biotic and Drought Stresses. *International Journal of Molecular science*. 16: 15251-15270.
- Lu, Q., Lu, C., Zhang, J. and Kuang, T. (2002).** Photosynthesis and chlorophyll a fluorescence during flag leaf senescence of field-grown wheat plants. *Journal of Plant Physiology*. 159: 1173- 1178.
- Mansuri, H and Asrar, Z. (2013).** Effects ABA on pigments and delta 9 of cannabis tetrahydrocannabinol (*Cannabis sativa*) at flowering stage. *Iranian Journal of Biology*. 26 (1): 82-89.
- Osakabe, Y., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozak, K. and Tran, L. (2014).** Response of plants to water stress. *Iranian journal of biology*. 26 (1):82-89.
- Oukarroum, A., Schansker, G. and Strasser, R. (2009).** Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl *a* fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiologia Plantarum*. 137: 188-199.
- Pessaraki, M. (2011).** Hand book of Plant and Crop Stress, 3rd edn. Published by Taylor & Francis Group.
- Ponte, N. and Santos, R. (2019).** Morphological assessments evidence that higher number of pneumatophores improves tolerance to long-term waterlogging in oil palm (*Elaeis guineensis*) seedlings. *Flora*. 250: 52-58.
- Rasoli, F. (2011).** Investigate effects of flooding stress on physiological characteristics, yield and yield components in rapeseed (*Brassica napuse*). M.Sc. Thesis, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources.
- Rahbarian, P., Afsharmanesh, G. and Shirzadi, M.H. (2010).** Effects of drought stress and manure on relative water content and cell membrane stability in dragonhead (*Dracocephalum moldavica*). *Scientific Journal of Plant Ecophysiology*. 2(1): 13-19.
- Rostamabadi, A., Jalilvand H., Nematzadeh, Gh., Godarzi, M. and Sayad, A. (2016).** Parameters of gas exchange and chlorophyll fluorescence performance of seedlings under drought stress in the province of Golestan (*Quercus macranthera* F & M) Oak Ore. *Ecology of Iranian Forests*. 4:41-50.
- Sadat Mohaerani, SH., Alavi Fazel, M., Madani, H., Lak, SH. Madhaj, A. (2015).** Effects of water deficiency during growth stages on physiological and biochemical traits of red bean (*Phaseolous vulgaris* L.) genotypes. *Journal of Iranian Plant Ecophysiological Research*. 40: 41-50.
- Sah, S., Reddy, K. and Li, J. (2016).** Abscisic Acid and Abiotic Stress Tolerance in Crop Plant. *Frontiers in Plant Science*. 7: 1-26.
- Shinohara, T. and Leskovar, D. (2014).** Effects of ABA, antitranspirants, heat and drought stress on plant growth, physiology and water status of artichoke transplants. *Scientia Horticulturae*. 165: 225-234.
- Sisakhtnejad, M. and Zolfeghari, R. (2014).** Effect of Drought Stress on Gas Exchanges in Two Iranian Oak Species (*Quercus brantii*) and Vivel (*Quercus libani*). *Zagros Forests Research Journal*. 2: 15-30.
- Stanev, S., Zagorcheva, T. and Atanassiov, I. (2016).** Lavender cultivation in Bulgaria-21st century developments, breeding challenges and opportunities. *Bulgarian Journal Biologicula Agricultural of Science*. 22: 584-590.
- Sun, W., Zhao, X., Ling, Q., Li, H. and Gao, X. (2018).** Exotic shrub species (*Caragana korshinskii*) is more resistant to extreme natural drought than native species (*Artemisia gmelinii*) in a semiarid revegetated ecosystem. *Agriculture of Forest Meteorology*. 263: 207-216.
- Upson, T.M. & Andrews, S. (2004).** The Genus *Lavandula*, a Botanical Magazine Monograph. Kew: Royal Botanical Gardens, Kew, UK.
- Wang, F., Liu, J., Chen, M., Zhou, L., Li, Z., Zhao, Q., Pan, G., Zaidi, S.-H.-R. and Cheng, F. (2016).** Involvement of Abscisic Acid in PSII Photo damage and D1 Protein Turnover for Light-Induced Premature Senescence of Rice Flag Leaves. *PLOS ONE*. 11: e0161203.
- Wilkinson, S. and Davies, W.J. (2010).** Drought, ozone, ABA and ethylene: New insights from cell to plant to community. *Plant, cell & Environment*. 33: 510-525.
- Xu, ZZ. Jiang, YL. And Zhou, GS. (2015).** Response and adaptation of photosynthesis, respiration, and antioxidant systems to elevated CO₂ with environmental stress in plants. *Plant Science*. 6: 1-17.
- Yamasaki, S. and Dillenburg, L.R. (1999).** Measurements of leaf relative water content

- in *Araucaria angustifolia*. Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal. 11: 69-75.
- Yu, F., Wu, Y. and Xie, Q. (2016).** Ubiquitin-Proteasome System in ABA Signaling: From Perception to Action. Molecular Plant, 9, 21-33.
- Zhen, S. and Burnett, S. (2015).** Effects of Substrate Volumetric Water Content on English Lavender Morphology and Photosynthesis. Hortscience. 50(6):909-915.