مجله علوم باغباني ايران
دوره ۴۰، شماره ۱، ۱۳۸۸ (۱۲-۱)

# شناسايي نشانگرهاي مورفولوژيک مرتبط با مقاومت به خشکي در بادام (***Prunus dulcis* Mill**)

عباس يداللهي[۱]، کاظم ارزاني[۲]* و علي عبادي[۳]
۱، ۲، دانش‌آموخته دوره دکتري، دانشيار، دانشگاه تربيت مدرس
۳، دانشيار، پرديس کشاورزي و منابع طبيعي دانشگاه تهران
(تاريخ دريافت: ۸۶/۵/۷- تاريخ تصويب: ۸۶/۸/۲۳)

## چکيده

به منظور تعيين نشانگرهاي مورفولوژيک جهت غربالگري ژنوتيپ‌هاي بادام در برنامه هاي اصلاحي آينده، اثر تنش خشکي بر روي دانهال‌هاي حاصل از بذور شش رقم بادام با ژنوتيپ مشخص (از نظرتلخي وشيريني) مطالعه شد. ژنوتيپ ها شامل هموزيگوت شيرين (بيوت)، هموزيگوت تلخ (ژنوتيپ تلخ) و هتروزيگوت شيرين (شاهرود ۱۸، شاهرود ۱۲، شاهرود ۲۱ و سفيد) و تيمارها شامل آبياري کامل **Ψs = -۰/۳۳MPa** و تنش خشکي **Ψs =-۱/۸MPa** به صورت آزمايش فاکتوريل در قالب طرح بلوک‌هاي کامل تصادفي با ۲ فاکتور آبياري، ٦ فاکتور ژنوتيپ و ۳ تکرار بودند. صفات مورفولوژيک و فيزيولوژيک مانند پتانسيل آب برگ (**Ψw**) و مقدار نسبي آب برگ(**RWC**)، فلورسنس کلروفيل، تراکم و اندازه روزنه ها، وزن خشک اندامها و مقدار نيتروژن برگ و ريشه اندازه‌گيري شد. نتايج نشان داد که درجه مقاومت به خشکي در بين ژنوتيپ‌ها متفاوت بود. صفات مورفولوژيک برگ نسبت به صفات ريشه و شاخه به تنهايي با تنش خشکي همبستگي بهتري داشتند. تجزيه صفات مورفولوژيک برگ و روابط آبي گياه نشان داد که ژنوتيپ‌هاي مختلف استراتژي هاي مختلفي را در مواجهه با تنش خشکي به کار مي‌برند. همه ژنوتيپ‌ها قادر به حفظ برگها در شرايط تنش بودند، هر چند برگ‌هاي جديد اندازه کوچک‌تري از شاهد داشتند. اندازه برگ، رشد شاخه‌ها، وزن خشک شاخه‌ها، وزن خشک برگ‌ها وتراکم روزنه‌ها معيارمناسبي براي تشخيص مقاومت به خشکي در بادام نيستند. نسبت وزن خشک ريشه به سطح برگ (**RDW /LA**) در ژنوتيپ سفيد با افزايش تنش افزايش يافت در حالي که اين ژنوتيپ نسبت به تنش خشکي مقاومت بيشتري از بقيه نشان داد. سطح ويژه برگ (**SLA**) واندازه روزنه ها در ژنوتيپ بيوت از بقيه کمتر بود در حالي که اين ژنوتيپ نسبت به تنش خشکي حساسيت بيشتري داشت.

واژه‌هاي کليدي: پتانسيل آب برگ، فلورسنس کلروفيل، روزنه، نشانگرهاي مورفولوژيک، بادام (***Prunus dulcis* Mill**).

## مقدمه

پيش غربالگري[۱] در برنامه‌هاي اصلاحي درختان ميوه به دليل دوره نونهالي طولاني بسيار مهم و شناسايي نشانگرهاي مورفولوژيک که با صفات اصلاحي خاص در ارتباط باشند به پيشرفت برنامه‌هاي اصلاحگران کمک شاياني مي کند. بادام (*Prunus dulcis* Mill) يک گونه مقاوم به خشکي است و نسبت به دامنه وسيعي از رطوبت در دسترس خاک سازگار شده است (Alarcon et al., 2002; Dettori, 1987; Isaakidis et al., 2004).

1. Pre Screening

* نويسنده مسئول: کاظم ارزاني تلفن: ۳-۴۴۱۹۶۵۲۲-۰۲۱ E-mail: kazem.arzani@yahoo.com

بادامستان‌هاي ايران اغلب در زمين‌هاي شيبدار و دامنه‌هاي داراي خاک کم عمق احداث شده‌اند و پتانسيل احداث باغ‌هاي جديد در اين گونه اراضي بسيار مساعد است (Bacelar et al., 2006; Ranjbarfordoei et al., 2006). از طرفي کاربرد سيستم ريشه حاصل از دانهال‌ها با توجه به قوي‌تر و عميق‌تر بودن ريشه نسبت به سيستم ريشه حاصل از پايه‌هاي رويشي (قلمه‌ها)، باعث بهبود استقرار درخت در محل اصلي مي‌شود (Rom & Carlson, 1987). گياهان مکانيسم‌هاي مختلفي را در مواجه با تنش خشکي به کار مي‌برند. اين مکانيسم‌ها عمدتاً شامل اجتناب و يا مقابله است (Kramer & Broyer, 1995). درک مکانيسم مقاومت به خشکي در گياه موجب سهولت تصميم‌گيري در مديريت آبياري و بهبود کارايي استفاده از ژنوتيپ‌هاي کارآمد نسبت به تنش خشکي مي‌شود (Domingo et al., 1996).

دليل مقاومت به خشکي در بادام ممکن است به علت وجود مکانيسم‌هاي سازگار کننده در برگها ويا ريشه‌هاي گياه ويا هر دو باشد. تطابق اسمزي از طريق سنتز ترکيبات سازگار کننده، ريزش برگ‌ها، کاهش اندازه برگ و سطح فتوسنتزي، کاهش تعرق روزنه‌اي و تغيير نسبت ريشه به شاخهها برخي از مکانيسم‌هايي هستند که ممکن است در مواجه با تنش خشکي مورد استفاده گياه قرار گيرند (Fereres et al., 1979; Isaakidis et al., 2004; Torrecillas et al., 1996). اعمال تنش خشکي در دوره هاي کوتاه چند هفته اي بر روي گياهان نونهال امکان مطالعه تغييرات فيزيولوژيک و مورفولوژيک گياه مانند تراکم و اندازه روزنه‌ها و متعاقباً هدايت روزنه اي، شاخص-هاي فتوسنتزي و روابط آبي را فراهم مي کند. در دوره تنش غلظت عناصر غذايي و فشار اسمزي خاک افزايش يافته و در نتيجه قدرت جذب عناصر غذايي مانند نيتروژن کاهش مي‌يابد و بنابراين قدرت جذب عناصر غذايي بيشتر در شرايط تنش مي تواند به عنوان يک نشانگر مرتبط با مقاومت به خشکي در گياه مورد محاسبه قرار گيرد(Holevas et al., 1985; Isaakidis et al., 2004). در مقايسه بين بادام تلخ و هلوي وحشي که به عنوان پايه براي رقم نانپاريل[1] به کار رفته بودند در مطالعه‌اي که بر روي اثر تنش خشکي در سطوح ۰/۵-، ۲/۵-، ۵- و ۱۰- بار مکش خاک صورت گرفته، نتايج حاکي از آن بوده است که گياهان پيوند شده بر روي بادام تلخ داراي ميزان بالاتري از فتوسنتز، کلروفيل، پتاسيم، پرولين، آبسايسيک اسيد و محتواي کربوهيدرات و نيز سطح برگ کمتر خصوصاً در مکش‌هاي خاک ۵- و۱۰- بار بودند در حالي که گياهان پيوند شده بر روي دانهال هلوي وحشي داراي سطح برگ بيشتر، محتواي کلروفيل، پتاسيم، کربوئيدرات و فتوسنتز پائين تري بودند. همچنين سطح برگ در گياهان پيوند شده بر روي بادام تلخ کمتر تحت تاثير قرار گرفته و به همين دليل مقاومت به خشکي در اين پايه بيشتر از هلو گزارش شده است (Sharma & Joolka, 2004). شکي نيست که اندازه گيري فلورسنس کلروفيل مي تواند اطلاعات ارزشمندي را در خصوص روند فتوسنتز در اثر تنش ارائه دهد زيرا اين روش غير مخرب و سريع بوده و همبستگي بسيار بالايي بين پارامترهاي فلورسنس کلروفيل و توقف يا ادامه فتوسنتز در شرايط تنش خشکي گزارش شده است (Bacelar, et al., 2006). مطالعه پاسخ چند گونه از جنس پرونوس به تنش خشکي نشان داد که سطح ويژه برگ (SLA) مي‌تواند به عنوان يک نشانگر مورفولوژيک براي ارزيابي گونه‌هاي مقاوم به خشکي مورد محاسبه قرار گيرد. همچنين نسبت وزن خشک ريشه بر سطح برگ و نيز طول ريشه بر واحد سطح برگ همبستگي بالايي با ميزان مقاومت به خشکي نشان داده است (Ranney et al., 1991; Rieger & Dummel, 1992). اين تحقيق به منظور شناسايي نشانگرهاي مورفولوژيک براي استفاده آسان در پيش غربالگري ژنوتيپ هاي بادام مقاوم به تنش خشکي و نيز مطالعه اثر تنش خشکي برروي ژنوتيپ‌هاي مختلف بادام و تعيين مقاوم‌ترين ژنوتيپ براي استفاده در برنامه‌هاي تحقيقاتي آينده، طراحي و اجرا شد.

## مواد و روش‌ها

مواد گياهي شامل بذور بادام حاصل از گرده افشاني کنترل شده (از طريق حذف جام گل و پوشاندن شاخه با پاکت ايزولاتور مخصوص در فروردين۱۳۸۳) با والدين مشخص و داراي ژنوتيپ: ۱) هموزيگوت تلخ (ژنوتيپ تلخ[2])؛ ۲) هتروزيگوت شيرين، شاهرود ۱۲، شاهرود ۱۸ و شاهرود ۲۱ (از ارقام تجاري ايران) و سفيد (رقم بومي

1. Nonpareil

2. Bitter Genotype

استان چهار محال و بختياري داراي رنگ بذر تقريباً روشن)؛ ۳) هموزيگوت شيرين (بيوت[1] از دانشگاه كاليفرنيا آمريكا) بود. بذرها ابتدا به مدت ۳۰ روز چينه سرمايي[2] شده و در گلدان‌هاي پلاستيكي محتواي خاک يكنواختي از سيلت، ماسه و خاكبرگ كاشته شدند. خاک مورد استفاده داراي ۸-۵ درصد سيلت، ۲۰-۴۰ درصد رس، ۵۰-۷۵ درصد ماسه، pH ۷/۳-۷/۵، منيزيم ۳۶۰/۹ ميلي‌گرم در ليتر، كلسيم ۴۹۵/۹ ميلي‌گرم در ليتر، پتاسيم ۵۴۰ ميلي‌گرم در ليتر، آهن ۲۰۰ قسمت در ميليون و روي۱۷۴ قسمت در ميليون بود.

به دليل نمونه برداري مخرب (مانند RWC در طول فصل) و نياز به شمارش برگ‌ها، دو سري يكسان از گلدان‌ها كاشته شدند (۷۲ گلدان). گلدان‌ها در گلخانه دانشكده كشاورزي دانشگاه تربيت مدرس در دماي روز ۳۵-۲۵+ و دماي شب۲۵-۱۵+ درجه سانتيگراد با آبياري و تغذيه كامل نگهداري شدند تا گياهان به ارتفاع ۲۰ سانتيمتر رسيدند و سپس بر اساس منحني رطوبتي خاک تهيه شده از موسسه تحقيقات آب و خاک ايران (نمودار۳-H) و وزن گلدانها در تاريخ ۱۴ شهريور ۸۴ تنش خشكي بر روي گياهان اعمال شد. گياهان بطور روزانه وزن شده و مقدار آب مورد نياز براي هر تيمار در اختيار گياه قرار داده شد. شروع ثبت داده ها از ۴ روز پس از شروع اعمال تنش بود تا گياهان به سطح تنش مورد نظر برسند. پس از پايان آزمايش (۲۱ مهر ۸۴) گياهان برداشت شده و آناليز كمي و كيفي آنها انجام شد. مقدار فلورسنس كلروفيل توسط دستگاه تنش‌سنج يا فلوئوريمتر اندازه‌گيري شد. دستگاه مورد استفاده در اين آزمايش، مدل PSM Biomonitor S.C.I. AB, Umea, Sweden بوده كه فلورسنس كلروفيل نوع a برگها را در طول موج ۶۹۵nm و شدت نور ۶۰۰µ mol $m^{-2}s^{-1}$ اندازه‌گيري نمود. حداكثر واكنش فتوشيميايي (Fv/Fm) در فتوسيستمII به عنوان فلورسنس كلروفيل ثبت شد (Bolhar & Quist, 1993). پتانسيل آب برگ ($\Psi w$) در هر هفته توسط محفظه فشار (Wescor Inc., Logan, UT) از دو برگ بالغ در هر تيمار و تكرار در ساعت ۱۱/۳۰ الي۱۲/۳۰ درست قبل از آبياري اندازه‌گيري و ميانگين آن به عنوان يک تكرار در نظر گرفته شد (Turner, 1988). آب نسبي برگ (RWC) با اندازه گيري وزن تر، تورژسانس و وزن خشک برگ‌ها اندازه گيري شد (Higgins et al., 1992). فاكتور هاي رشد در آخر آزمايش با اندازه‌گيري طول شاخه، وزن خشک ريشه‌ها، شاخه ها و برگ‌ها[3] (TLDW) پس از ۴۸ ساعت خشک كردن در آون ۷۵ درجه)، سطح برگ[4] (TLA) با دستگاه اندازه‌گيري دستگاه سطح برگ سنج مدل دلتا تي[5]، اندازه برگها از طريق تقسيم سطح برگ بر تعداد برگ، سطح مخصوص برگ[6](SLA) با تقسيم TLA بر TLDW محاسبه شدند. تراكم و اندازه روزنه‌ها (طول و عرض) با استفاده از ميكروسكوپ الكتروني و تهيه برش‌هاي ۵ ميليمتر مربع از برگ‌هاي جديد و كاملا گسترده شده به ترتيب در بزرگنمايي ۷۵X و ۴۰۰۰X انجام شد(Michael et al., 2004). نيتروژن برگ، ريشه و بذر بر اساس هضم گياهي و با دستگاه كجلدال اتو آنالايزر انجام شد (Emami, 1997). اين آزمايش به صورت فاكتوريل در قالب طرح بلوكهاي كامل تصادفي با ۲ فاكتور آبياري، (آبياري كامل[7] يا شاهد با حفظ پتانسيل آب خاک در $\Psi s$ = -۰/۳۳ MPa و تنش خشكي[8] $\Psi s$=-۱/۸ MPa) و فاكتور ژنوتيپ (۶ ژنوتيپ) در ۳ تكرار انجام گرفت. تجزيه آماري و رسم نمودارها با استفاده از نرم‌افزار GraphPad Prism5 انجام شد.

## نتايج

### روابط آبي گياه

تمامي ژنوتيپ‌ها $\Psi w$ يكساني را درابتداي آزمايش نشان دادند (شكل۱). رفتار ژنوتيپ‌هاي مختلف درم واجه با تنش خشكي متفاوت بود. $\Psi w$ درهمه ژنوتيپ‌ها در هفته سوم و چهارم به پايين‌ترين مقدار خود رسيد. به طوريكه در بيوت و شاهرود۲۱ به ترتيب MPa ۳/۹۱- و۳/۹۰- شد. ولي از هفته چهارم اكثر ژنوتيپ ها توانستند كه اثر تنش خشكي را به طور فعالانه جبران كنند و در هفته آخر مقدار $\Psi w$در همه ژنوتيپ‌ها افزايش چشمگيري

1. Butte
2. Stratification

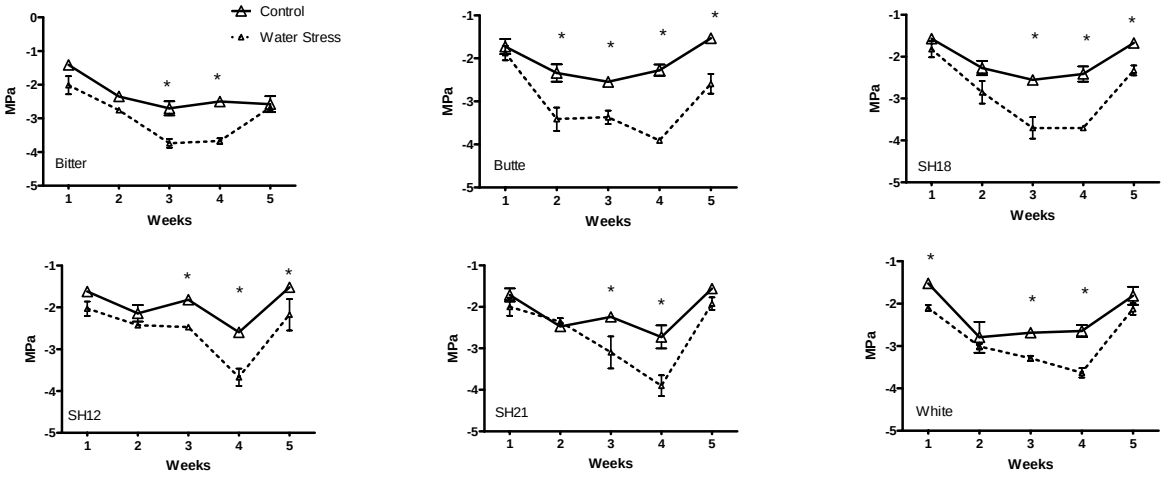
3. Total Dry Weight Leaves
4. Total Leaf Area
5. Delta – T
6. Specific Leaf Area
7. Well Irrigated
8. Drought Stress

را نشان داد. $\Psi w$ در بيوت، شاهرود۱۸ و شاهرود۱۲ در آخر آزمايش كاهش معني‌داري نسبت به شاهد داشت در حالي كه اين كاهش در سفيد و تلخ ديده نشد.

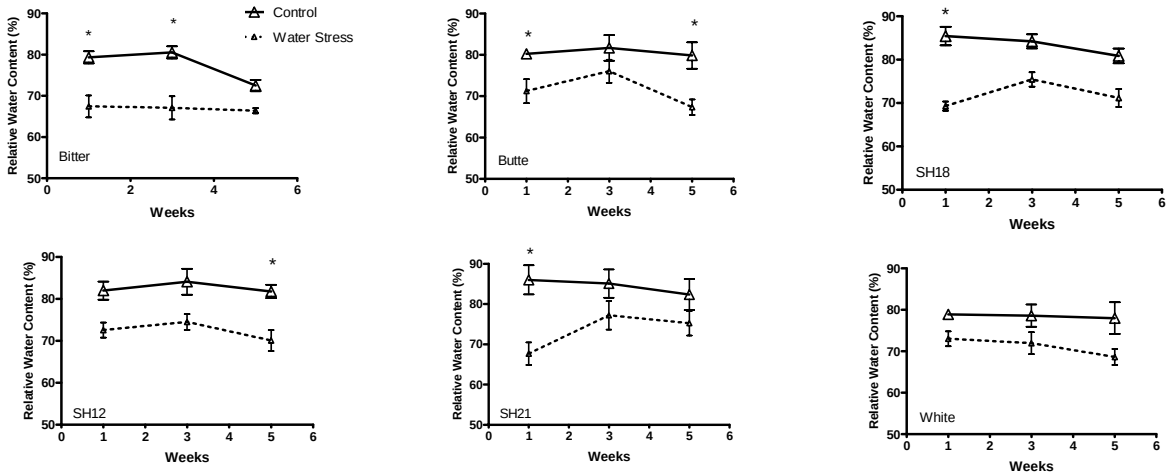
همه ژنوتيپ‌ها در شاهد RWC بالايي را در برگ نشان دادند در حالي كه گياهان تحت تنش از RWC كمتري برخوردار بودند هر چند كه اين تفاوت هميشه معني‌دار نبود. اندازه‌گيري RWC در هفته اول نشان داد كه تنش خشكي در همه ژنوتيپ‌ها به جز سفيد و شاهرود۱۲ باعث كاهش آب نسبي برگ شد. در هفته سوم آزمايش فقط ژنوتيپ تلخ داراي RWC پائين‌تري نسبت به شاهد بود و در پايان آزمايش نيز فقط بيوت و شاهرود۱۲ كاهش معني‌دار نشان دادند در حالي كه در بقيه ژنوتيپ‌ها تفاوت معني‌داري نسبت به شاهد ديده نشد (شكل۲).

رشد گياه

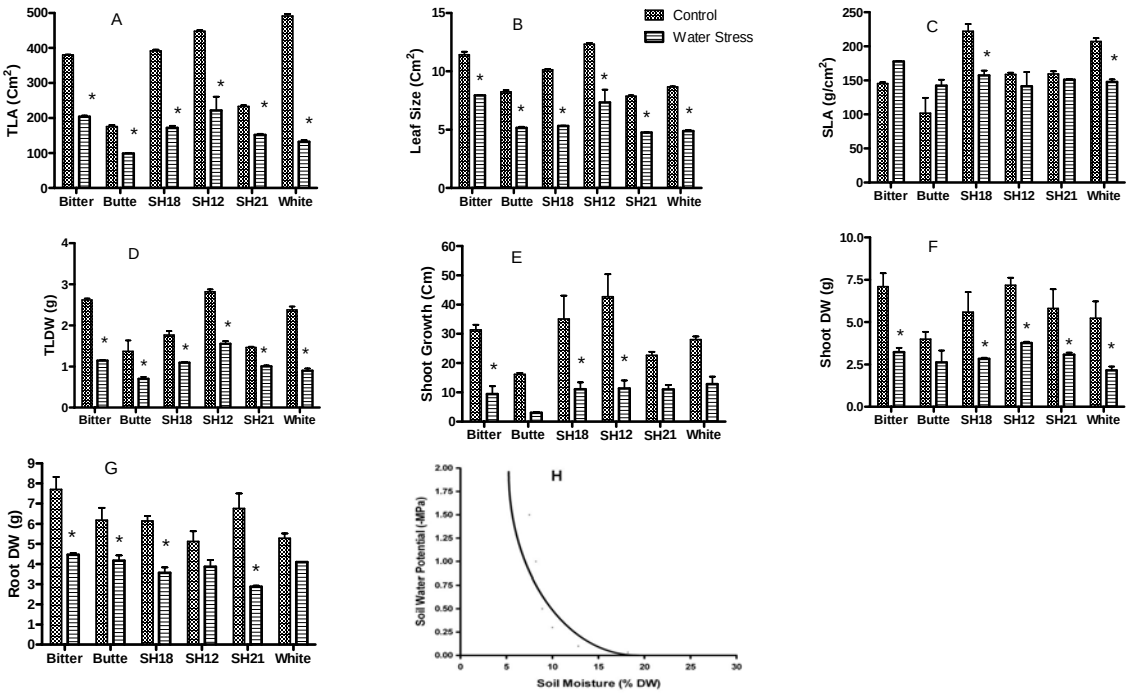
ويژگي هاي آناتوميكي گياهان در نمودار ۳ نشان داده شده است. اندازه برگ، تعداد برگ‌ها در گياه، سطح برگ و وزن خشک برگ‌ها در گياهان تحت تنش كمتر از گياهان شاهد بود. در گياهان شاهد، سطح برگ در شاهرود۱۲ و سفيد و در گياهان تحت تنش در شاهرود۱۲ بيشترين بود (شكل ۳-A). اندازه برگ به طور كلي در همه ژنوتيپ‌ها با تنش خشكي كاهش يافت (شكل ۳-B). در گياهان شاهد شاهرود ۱۸ و بيوت به ترتيب بيشترين و كمترين SLA را داشتند. تنش خشكي باعث كاهش SLA در شاهرود ۱۸و سفيد شد. در حالي كه SLA در بيوت، شاهرود ۲۱ تحت تاثير قرار نگرفت (شكل ۳-C).




شكل ۱- پتانسيل آب نيمروزي برگ($\Psi w$) بر حسب مگاپاسكال درمطالعه اثر تنش خشكي بر روي ۶ ژنوتيپ مختلف بادام. خط ممتد شاهد و خط چين تنش خشكي را نشان مي دهد، وجود علامت ستاره به معني اختلاف معني دار با شاهد است. هر نقطه نشانگر ۳ اندازه‌گيري مي‌باشد.

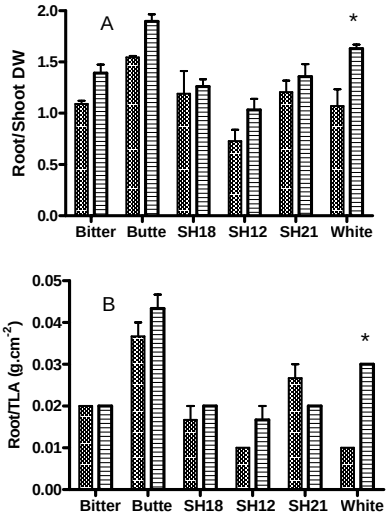



شكل ۲- آب نسبي نيمروزي برگ (RWC) درمطالعه اثر تنش خشكي بر روي ۶ ژنوتيپ مختلف بادام. خط ممتد شاهد و خط چين تنش خشكي را نشان مي دهد، وجود علامت ستاره به معني اختلاف معني دار با شاهد است. هر نقطه نشانگر ۳ اندازه گيري مي باشد.




شكل ۳- الف) تغيراتA) سطح برگ‌ها. B) اندازه برگ (مساحت يک برگ). C) سطح مخصوص برگ. D) وزن خشك برگ‌ها. E) رشد شاخه‌ها F) وزن خشک شاخه‌ها. G) وزن خشک ريشه ها. H) منحني رطوبتي خاک. درمطالعه اثر تنش خشكي بر روي ۶ ژنوتيپ مختلف بادام. وجود علامت ستاره به معني اختلاف معني دار با شاهد است.

تقريبا در همه ژنوتيپ‌ها تنش خشكي باعث كاهش معني‌دار وزن خشک برگ‌ها شد. هم در شاهد و هم در گياهان تحت تنش شاهرود۱۲ و بيوت بيشترين وكمترين وزن خشک برگ‌ها را داشتند (شكل۳-D). نسبت به گياهان شاهد شاهرود۱۲ و بيوت به ترتيب بيشترين و كمترين رشد شاخه را داشتند (شكل۳-E)، تنش خشكي باعث كاهش رشد شاخه ها در تلخ، شاهرود ۱۸ و شاهرود ۱۲ شد، در حالي كه در بيوت، شاهرود ۲۱ و سفيد بين رشد شاخه‌هاي شاهد و تنش خشكي تفاوت معني‌داري ديده نشد. به جز در بيوت، تنش خشكي در بقيه ژنوتيپ‌ها باعث كاهش معني‌دار وزن خشک شاخه ها شد. بيوت كمترين و تلخ و شاهرود ۱۲ بيشترين ماده خشک را در شاخه‌هاي گياهان تحت آزمايش توليد كردند (شكل۳-F). به جز در شاهرود۱۲ و سفيد، در بقيه ژنوتيپ ها تنش خشكي باعث كاهش وزن خشک ريشه شددر گياهان شاهد ژنوتيپ تلخ بيشترين و شاهرود۱۲ كمترين مقدار وزن خشک ريشه را داشتند. در حالي كه تلخ و شاهرود۲۱ بيشترين و كمترين وزن خشک ريشه را در گياهان تحت تنش داشتند (شكل۳-G). در همه ژنوتيپ ها به جز سفيد نسبت وزن خشک ريشه به وزن خشک شاخه و نيز وزن خشک ريشه به سطح برگ تغيير معني‌داري در اثر تنش خشكي نداشت در حالي كه در ژنوتيپ سفيد اين نسبت به طور معني‌دار با تنش خشكي افزايش يافت (شكل ۴- A و ۴-B).



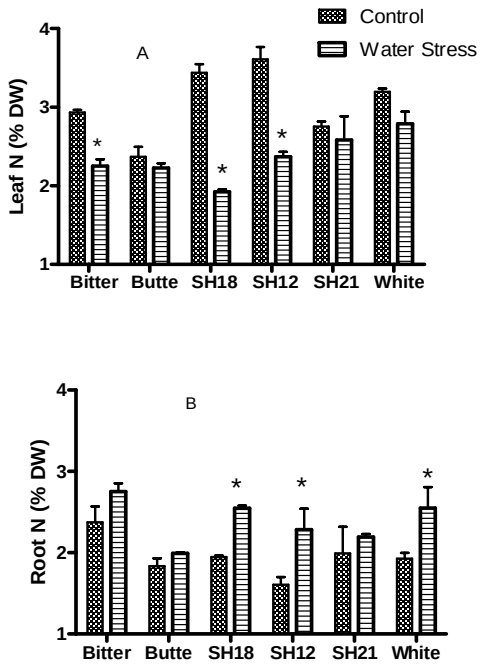

شكل ۴- تغيرات A) نسبت وزن خشک ريشه به وزن خشک شاخه. B) نسبت وزن خشک ريشه به سطح برگ در مطالعه اثر تنش خشكي بر روي ۶ ژنوتيپ مختلف بادام. وجود علامت ستاره به معني اختلاف معني دار با شاهد است.

روزنه‌ها

همه ژنوتيپ‌ها (به جز در شاهرود۱۲ که کمترين تعداد روزنه را در واحد سطح داشت) داراي تعداد يکساني روزنه در سطح زيرين برگ گياهان شاهد بودند و تراکم روزنه‌ها تحت تاثير تنش خشکي قرار نگرفت. طول و عرض روزنه‌ها نيز تحت تاثير تنش خشکي قرار نگرفت ولي گياهان شاهد، بيوت (۳/۹۸ mm)کوچکترين عرض روزنه را داشت در حالي که ساير ژنوتيپ‌ها از اين نظر تفاوت معني‌داري نداشتند (اطلاعات ارائه نشده).

نيتروژن ريشه و برگ

گياهان شاهد، شاهرود۱۲ و بيوت بيشترين و کمترين مقدار نيتروژن برگ‌ها را داشتند. اين صفت در بيوت، شاهرود۲۱ و سفيد تحت تاثير تنش خشکي قرار نگرفت، در حالي که تنش خشکي باعث کاهش نيتروژن در تلخ، شاهرود۱۲ و شاهرود۱۸ شد (شکل ۵-A). گياهان شاهد، تلخ و شاهرود۱۲ داراي بيشترين و کمترين نيتروژن در ريشه بودند. تنش خشکي به طور کلي باعث افزايش نيتروژن ريشه گرديد، هر چند که اين افزايش فقط در شاهرود۱۸، شاهرود۱۲ و سفيد معني‌دار شد (شکل ۵-B).



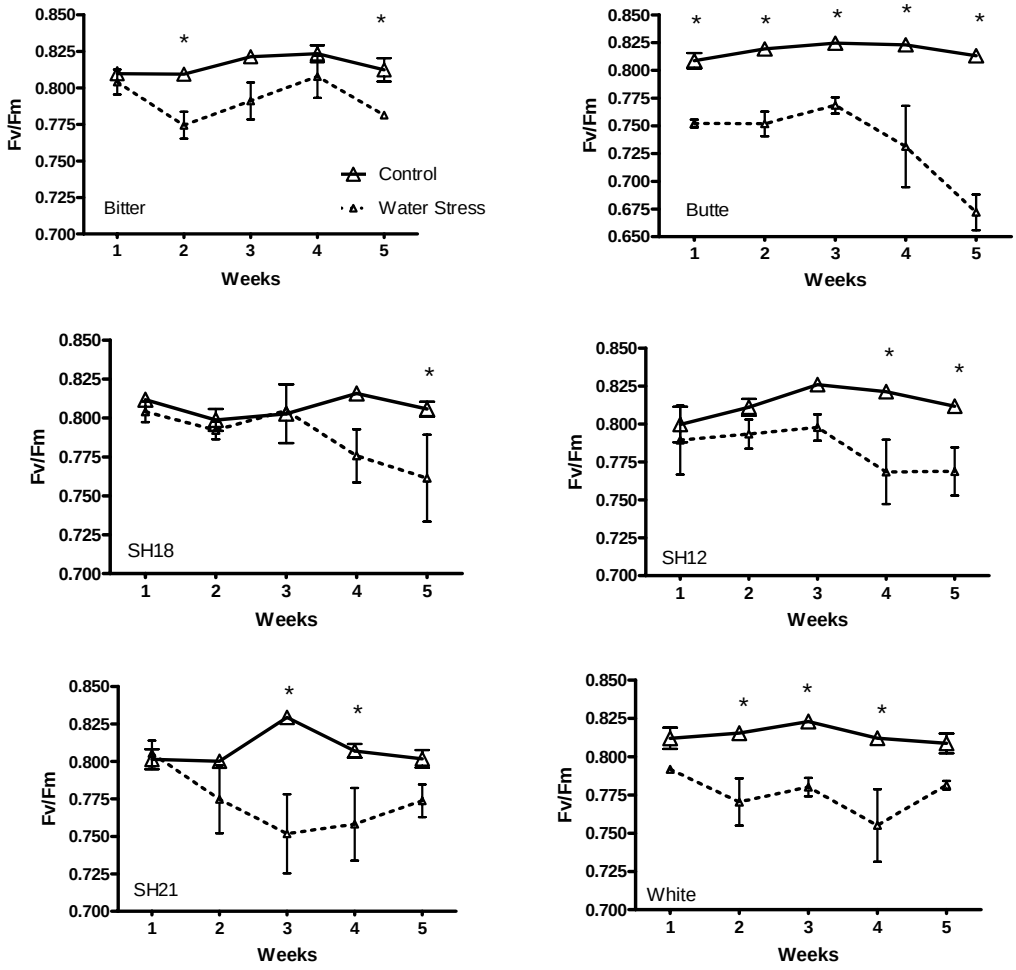

شکل ۵- محتواي نيتروژن A) برگ، B) ريشه درمطالعه اثر تنش خشکي بر روي ۶ ژنوتيپ مختلف بادام. وجود علامت ستاره به معني اختلاف معني‌دار با شاهد است. هر نقطه نشانگر ۳ اندازه‌گيري مي‌باشد.

فلورسنس کلروفيل

فلورسنس کلروفيل نيز پاسخ متفاوت گياهان را به تنش خشکي نشان داد. در هفته اول گياهان شاهد و تحت تنش در همه ژنوتيپ‌ها (به جز بيوت) مقدار يکساني را از فلورسنس کلروفيل نشان دادند. بيوت حساسيت زيادي به تنش خشکي نشان داد در حالي که در هفته سوم و چهارم شاهرود ۲۱ کمترين مقدار فلورسنس کلروفيل را بين ژنوتيپ‌ها نشان داد، در پايان آزمايش بيوت کمترين مقدار را در اين صفت نشان داد در حالي که در شاهرود ۲۱ و سفيد تفاوت معني‌داري بين تيمار خشکي و شاهد ديده نشد (شکل ۶).

## بحث

مقادير نسبتاً مناسب و بالاي $\Psi w$ و نيز RWC در گياهان شاهد در طول آزمايش بيانگر اين است که گياهان شاهد به خوبي آبياري شده‌اند. کاهش تدريجي $\Psi w$ نشانگر کاهش آب موجود در خاک است. عموماً اندازه‌گيري پتانسيل آب برگ قبل از طلوع آفتاب با مقدارآب گياه همبستگي بالايي دارد و در بادام اندازه گيري پتانسيل آب برگ در ظهر نيز به عنوان شاخص مناسبي در برآورد وضعيت آبي گياه ذکر شده است (Dettori, 1987). با توجه به $\Psi w$ در شروع آزمايش، همه ژنوتيپ‌ها به جز سفيد، تلاش در مقابله با تنش خشکي داشتند. در حالي که سفيد با وجود کاهش $\Psi w$ در هفته-هاي بعدي، مقادير بالايي از RWC را نشان داد که بيانگر مکانيسم هاي قوي مقابله با تنش خشکي در آن است. در طول آزمايش $\Psi w$ تدريجا در همه ژنوتيپ ها کاهش يافت. ولي با رسيدن به نقطه حداقل در هفته سوم و چهارم بعد از اعمال تنش خشکي (۳- MPa تا ۴-) گياهان با به کاربردن مکانيسم هاي محافظتي مانند تنظيم اسمزي به صورت فعال سعي در جبران اثر تنش داشتند به طوريکه در پايان آزمايش در بسياري از گياهان تحت تنش مقدار RWC و يا $\Psi w$ دوباره افزايش چشمگيري داشت. با توجه به روند تغييرات RWC، شش ژنوتيپ بادام پاسخ هاي متفاوتي به تنش خشکي نشان دادند. بيوت، تلخ، شاهرود ۱۸، شاهرود ۲۱، بلا فاصله پس از اعمال تنش کاهش معني‌داري در RWC نشان دادند، در حالي که هيچکدام از آنها در هفته اول در $\Psi w$ کاهش نشان ندادند.




شكل ۶- تغييرات حداكثر واكنش فتوشيميايي در فتوسيستم II (Fv/Fm) يا فلورسانس كلروفيل در مطالعه اثر تنش خشكي بر روي ۶ ژنوتيپ مختلف بادام. خط ممتد شاهد و خط‌چين تنش خشكي را نشان مي‌دهد. وجود علامت ستاره به معني اختلاف معني‌دار با شاهد است. هر نقطه نشانگر ۳ اندازه گيري مي باشد.

در ژنوتيپ ها كاهشRWC ممكن است منجر به فعال شدن مكانيسم‌هاي فعال محافظت‌كننده گياه باشد. در اواسط آزمايش تمام ژنوتيپ‌ها به جز تلخ RWC يكساني را در تنش خشكي و شاهد نشان دادند. اگر چه ژنوتيپ تلخ در هفته آخر كاهش معني داري در RWC نشان نداد ولي اين ممكن است به دليل كاهش RWC در گياهان شاهد باشد زيرا تمامي گلدانها در طول آزمايش با مقدار آب يكساني آبياري مي شدند و در هفته آخر به دليل رشد گياه نياز آبي آن بالاتر بود. با توجه به منحني RWC در هفته سوم با وجود اينكه بيوت درجاتي از مقاومت به تنش خشكي را نشان داد اين ژنوتيپ كاهش سريع RWC را در اول و آخر آزمايش نشان داد. توقف رشد گياه و نيز منحني فلورسنس كلروفيل نشان داد كه اين ژنوتيپ حساسيت بالاتري نسبت به تنش خشكي در بين تمام ژنوتيپ‌هاي مورد آزمايش دارد. در شاهرود ۱۲ و سفيد كاهش RWC در هفته اول ديده نشد. به نظر مي رسد اين دو ژنوتيپ پاسخ سريعي را (مانند كاهش سريع $\Psi w$) به تنش خشكي دادند به طوري كه مانع از دست رفتن سريع آب برگ شده است. با وجود اينكه سرانجام RWC در شاهرود ۱۲ در هفته آخر كاهش يافت ولي در سفيد اين كاهش ديده نشد كه نشان دهنده توانايي زياد اين ژنوتيپ در حفظ شادابي برگ ها با وجود دسترسي به آب بود. مقايسه منحني هاي ۱، ۲ و ۶ نشان مي دهد كه در هفته سوم پس از شروع تنش با وجود كاهش تدريجي آب در دسترس گياه به علت وجود مكانيسم‌هاي تدافعي مختلف در همه ژنوتيپ‌هاي بادام برگ‌هاي آنها شادابي نسبي خود را بدست آوردند. با

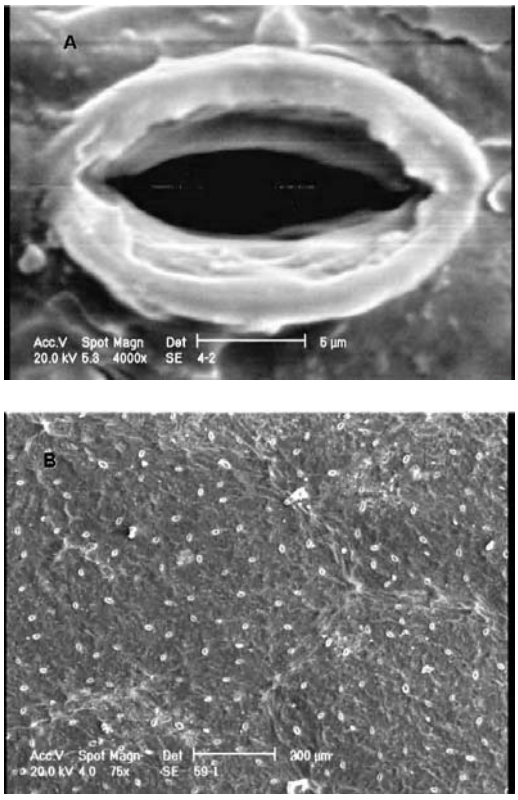
وجود کاهش RWC در هفته سوم ژنوتيپ تلخ، منحني کلروفيل فلورسنس نشان داد که توقف فتوسنتز در آن صورت نگرفته است. بازگشت نسبتا سريع $\Psi w$ در پاسخ به تنش خشکي در گياه مي تواند به عنوان يک معيار مناسب جهت ارزيابي ميزان مقاومت به خشکي مد نظر قرار گيرد. کاهش نسبتا سريع $\Psi w$ در اثر تنش خشکي ممکن است به دليل وجود مکانيسم‌هاي فعال مقابله با تنش در گياه مانند تطابق اسمزي و افزايش فعال مواد محلول شيره سلولي براي جذب بيشترآب باشد (Fereres et al., 1991). اين رفتار در مقابله با تنش خشکي در ساير گياهان نيز گزارش شده است (Rieger et al., 2003). اين مکانيسم‌ها مجموعا باعث بازنگهداشتن فعال روزنه ها در شرايط تنش و در نتيجه ادامه فتوسنتز و نيز جذب فعال آب از ريشه ها مي شود (Massai & Gucci, 1997). کاهش فعالانه $\Psi w$ ممکن است به علت ارسال سيگنال‌هاي بيوشيميايي از ريشه به برگ ها در جهت افزايش شيب منفي حرکت آب از خاک به ريشه و برگ باشد. اين مکانيسم نهايتا باعث شاداب نگهداشتن برگ حتي در شرايط کمبود آب در خاک مي شود. معمولاً پتانسيل آب برگ در گياهان گلداني که در گلخانه نگهداري مي شوند پايين تر از گياهان در فضاي باز است (Higgins et al., 1992)، علاوه بر اين حجم محدود فضاي ريشه در گلدان هاي پلاستيکي مورد استفاده نيز يکي از دلايل کم بودن سطح $\Psi w$ در گياهان مورد آزمايش مي باشد.

تنش خشکي باعث کاهش وزن خشک برگ‌ها شد. درختان ميوه عموما از دو مکانيسم اجتناب و مقابله در تنش خشکي استفاده مي کنند. اجتناب معمولاً شامل بسته نگهداشتن روزنه ها، تغيير در سطح برگ و کاهش رشد شاخه‌ها است (Ruiz et al., 1997). در پژوهش حاضر ريزش برگ‌ها در هيچکدام از ژنوتيپ‌ها در اثر تنش معني-دار نشد (اطلاعات ارائه نشده) پس تفاوت ايجاد شده در سطح برگ‌ها در اثر کاهش اندازه برگ‌هاي جديد در دوره تنش بوده است (مکانيسم اجتناب)، و بنابراين تمامي ژنوتيپ هاي بادام قدرت حفظ برگ ها را در شرايط تنش خشکي داشته اند ولي آنها اثر تنش خشکي را با تغييرات ساختاري و فيزيولوژيک (مکانيسم مقابله) جبران نموده‌اند. Rouhi et al. (2007) گزارش کردند اکوتيپ‌هاي وحشي بادام در مقابله با تنش خشکي شديد برگ‌هاي خود را از دست دادند و ادامه فتوسنتز در آنها ممکن است از طريق ساقه سبز رنگ صورت گيرد. در صورتي که به نظر مي‌رسد در ژنوتيپ‌هاي کاشته شده و اهلي (رقم) مکانيسم مقابله با خشکي متفاوت است زيرا تمامي ژنوتيپ‌ها برگ خود را حفظ کردند. گزارش شده است که SLA در اثر تنش خشکي کاهش مي‌يابد (Bacelar et al., 2006) در حالي که در پژوهش حاضر فقط در شاهرود ۱۸ و سفيد دراثر تنش اين مشخصه کاهش يافت. SLA هم به ضخامت برگ و هم به تراکم بافت بستگي دارد. بنابراين تفاوت در SLA ممکن است فقط ناشي از تغيير در ضخامت نباشد. تراکم بافت وقتي که مقدار آب درون بافتي افزايش پيدا کند کم مي‌شود. بنابراين محتواي آب بافت يک فاکتور مهم در مقدار SLA است (Meziane & Shipley, 2001). بيوت کمترين مقدار SLA را نشان داد در صورتيکه اين ژنوتيپ کمترين مقاومت به خشکي را نشان داد. با وجود اين گزارش شده است که SLA در گونه‌هاي پرونوس بومي مناطق خشک‌تر، پايين‌تر است (Rieger & Dummel, 1992) در حالي که ژنوتيپ‌هاي مورد مطالعه همگي ارقام کشت شده هستند و همچنين بادام به طور کلي از بقيه گونه‌هاي پرونوس به خشکي مقاوم‌تر است (Dettori, 1987; Yadollahi & Rahemi, 2005) بنابراين مي‌توان SLA کمتر را يک شاخص مرتبط با حساسيت به خشکي در بادام هاي اهلي به حساب آورد. تغييرات رشد در ريشه و شاخه در پاسخ به تنش خشکي در همه ژنوتيپ ها يکسان نبود و به نظر مي رسد که ارزيابي اثر تنش خشکي بر اساس خصو صيات مورفولوژيک برگ و يا استفاده همزمان از آنها مفيدتر باشد.

در مطالعه پنج ژنوتيپ *P. dulcis* و دو اکوتيپ از *Amygdalus scoparia* گزارش شده است که تغييرات وزن خشک ريشه نسبت به تغييرات وزن خشک شاخه‌ها بسيار گسترده‌تر بود و اکوتيپ‌ها و ژنوتيپ‌هايي که توانايي توليد ريشه بيشتر را داشتند نسبت به تنش خشکي مقاوم‌تر بودند (Sardabi et al., 2005). با اين وجود گزارش شده است که مطالعه خصوصيات ريشه به تنهايي همبستگي ضعيفي با مقاومت به خشکي در گونه‌هاي جنس پرونوس دارد (Rieger & Dummel, 1992). به جز در شاهرود ۱۲ و سفيد در همه ژنوتيپ‌ها وزن خشک ريشه در اثر تنش کاهش يافت. به نظر مي‌رسد اين دو ژنوتيپ توانايي ارسال مواد فتوسنتزي به ريشه‌ها را در پاسخ به تنش خشکي دارند زيرا تشکيل ريشه‌هاي جديد نقش مهمي را در جذب

موثر آب دارند. در ژنوتيپ سفيد با وجود تنش خشكي در رشد شاخه‌ها اثر كاهشي معني دار نداشت و وزن خشک ريشه به شاخه در گياهان تحت تنش در اين ژنوتيپ حدود ۱/۵ بود كه به طور معني‌داري با شاهد تفاوت داشت بنابراين گياه قادر به تغيير مسير مواد فتوسنتزي در پاسخ به تنش خشكي در جهت توليد ريشه بيشتر بوده است. در ژنوتيپ بيوت احتمالا پتانسيل رشد ضعيف گياه باعث عدم بروز اختلاف معني‌دار بين گياهان شاهد و تحت تنش در اين ويژگي شده است.

در برخي موارد اگر نسبت وزن خشک ريشه در ارتباط با واحد سطح برگ محاسبه شود ممكن است شاخص مناسبي براي مقايسه گياهان مقاوم تر به خشكي بدست آيد (Rieger & Dummel, 1992) در حالي كه فقط در ژنوتيپ سفيد در اثر تنش اين نسبت معني دار شد. در گياهان شاهد سفيد و شاهرود ۱۲ كمترين اين مقدار را داشتند، در حالي كه اين دو ژنوتيپ با توجه به نمودار وضعيت آبي گياه مقاومت بالاتري را نسبت به خشكي نشان دادند. بنابراين در دانهال‌هاي بادام نسبت وزن خشک ريشه بر سطح برگ مي‌تواند به عنوان يک نشانگر مورفولوژيک مرتبط با مقاومت به خشكي بيان شود بطوريكه در دانهال‌هايي كه اين نسبت پايين تر است احتمالاً به خشكي مقاومت بالاتري دارند. به طور سنتي در ايران دانهال‌هاي حاصل از بادام‌هاي تلخ به دليل مقاومت بيشتر به نماتد و محافظت از حمله خرگوش به عنوان پايه به كار مي‌روند (Bacelar et al., 2006) در حالي كه در پژوهش حاضر مشخص شد كه بر اساس شاخص‌هاي مورفولوژيک و فيزيولوژيک دانهال‌هاي فوق از نظر مقاومت به خشكي ارجحيتي بر ساير دانهال‌ها ندارند و سازگاري دانهال‌هاي ژنوتيپ سفيد (و بعد از آن شاهرود ۱۲) بهتر از تلخ است. به نظر مي‌رسد كاربرد ژنوتيپ تلخ به دليل جوانه‌زني سريع‌تر و يكنواخت تر بذرها (Yadollahi & Rahemi, 2005; Rahemi & Yadollahi, 2005) و سيستم ريشه بهتر، در شرايط آبياري بهتر از شرايط تنش خشكي است. هر چند آزمايش‌هاي گسترده تر با كاربرد چندين ژنوتيپ مختلف به عنوان پايه براي اثبات اين فرضيه ضروري به نظر مي‌رسد. اندازه (طول و عرض) و تراكم روزنه‌ها تحت تاثير تنش خشكي قرار نگرفت و با وجود كاهش اندازه برگ‌ها در اثر تنش خشكي تراكم اندازه آنها تغيير معني‌داري نداشت. كاهش اندازه برگ لزوماً با كاهش اندازه سلول‌هاي روزنه همراه نيست(Michael et al., 2004). در گياهان شاهد اندازه روزنه ها در بيوت از بقيه كمتر بود در حالي كه اين ژنوتيپ مقاومت كمتري نسبت به تنش خشكي داشت و ممكن است بتوان اندازه كوچكتر روزنه‌ها را نيز به عنوان يک نشانگر مرتبط با تنش خشكي به‌حساب آورد (شكل۷).




شكل ۷- اندازه روزنه ها (A) و تراكم آنها (B) (به ترتيب در بزرگنمايي ۴۰۰۰ و ۷۵ تهيه شده توسط ميكروسكوپ الكتروني) در سطح زيرين برگهاي بادام

به طور كلي نيتروژن برگ‌ها در حد كافي و محدوده مجاز از نظر ميزان عناصر غذايي برگ بادام بود (۲/۵ -۲/۲ درصد وزن خشک) (Isaakidis et al., 2004). توانايي جذب و انتقال نيتروژن خصوصا در زمان تنش در گياه مي‌تواند به عنوان يک شاخص مناسب جهت شناسايي گياهان مقاوم به خشكي به كار رود (Isaakidis et al., 2004). گياهان تحت تنش نسبت به شاهد داراي نيتروژن كمتر در برگها و نيتروژن بالاتري در ريشه‌ها بودند هر چند كه اين تفاوت‌ها در همه ژنوتيپ‌ها معني‌دار نبود. محتواي نيتروژن و متابوليسم گياه در

برخي شرايط تنش، همبستگي بالايي با فتوسنتز دارد (Woodrow et al., 2002). هر چند در اين پژوهش رابطه‌اي بين مقدار نيتروژن گياه و فعاليت فتوسنتزي ژنوتيپ‌هاي مختلف يافت نشد. در گياهان شاهد بيوت (هموزيگوت شيرين) داراي كمترين مقدار نيتروژن در برگها بود در حالي كه ژنوتيپ تلخ (هموزيگوت تلخ) داراي بيشترين مقدار نيتروژن در ريشه بود. كه اين مساله ممكن است به دليل توانايي ژنوتيپ تلخ در سنتز تركيبات سيانوژنيک نيتروژن‌دار (مانند پرونازين) باشد (Dicenta et al., 2002).

به طور كلي در طول پژوهش، كاهش فلورسنس كلروفيل با $\Psi w$ رابطه مستقيم داشت. فلورسنس كلروفيل به طور گسترده‌اي براي ارزيابي فتوسنتز در مقابله با تنش هايي نظير تنش خشكي بكار رفته است (Ranjbarfordoei et al., 2006; Filella et al., 1998). رابطه بين كلروفيل فلورسنس و ارزيابي فتوسنتز برگ مي‌تواند به عنوان معياري براي غربالگري ژنوتيپ هاي مقاوم به تنش خشكي در پرونوس‌ها به كار رود (Baker & Rosenqvist, 2004). با توجه به منحني فلورسنس كلروفيل ژنوتيپ ها سه واكنش مختلف را در برابر تنش نشان دادند:

۱. تلخ، شاهرود۱۲ و شاهرود۱۸: كاهش دير هنگام را در فلورسنس كلروفيل نشان دادند در حالي كه بطور همزمان آب نسبي برگ در آنها كاهش يافت (هر چند در تلخ و شاهرود۱۲ اين كاهش معني دار نبود و دليل آن كاهش RWC در گياهان شاهد در هفته پنجم بود كه عليرغم رشد مقدار آب يكسان با هفته اول را دريافت مي‌كردند). در اين ژنوتيپ ها با وجود مقاومت نسبي به تنش خشكي و با توجه به مقدار نيتروژن برگ، نهايتاً فعاليت در هفته آخر كاهش يافت.
۲. شاهرود۲۱ و سفيد كاهش سريع در فلورسنس كلروفيل را نشان دادند ولي نهايتاً با توجه به منحني RWC و $\Psi w$ در هفته آخر برگ‌ها با تنش سازگار شدند.
۳. بيوت كه فقط در هفته سوم تا حدودي افزايش نشان داد و نهايتا برگ‌ها به سمت توقف فتو سنتز پيش رفتند.

در مجموع مي‌توان گفت با توجه به نتايج اين پژوهش، تنش آب تاثيري در تراكم و اندازه روزنه ها در دانهالهاي بادام ندارد. ويژگي هاي شاخه و ريشه به تنهايي نمي تواند معيار مناسبي براي بررسي اثر تنش خشكي در بادام باشند زيرا رفتار ژنوتيپ‌ها در آنها يكسان نبود. ارزيابي خصوصيات برگ و نسبت وزن خشک ريشه به سطح برگ و يا وزن خشک شاخه مي‌تواند معيار مناسبي براي ارزيابي اثر تنش خشكي در بادام‌هاي كشت شده باشد. بيوت كمترين مقاومت و سفيد بيشترين مقاومت را به خشكي داشتند و بقيه ژنوتيپ ها بينابين بودند. اندازه برگ، رشد شاخه، وزن خشک شاخه، ريشه و برگ به تنهايي معيار مناسبي براي ارزيابي اثر تنش خشكي نيستند. اندازه كوچكتر روزنه و SLA كمتر ممكن است به عنوان نشانگرهاي مورفولوژيک مرتبط با مقاومت به خشكي در بادام مورد استفاده قرار گيرند.

## سپاسگزاري

از دكتر توماس مايكل گردزيل به خاطر در اختيار گذاشتن برخي مواد گياهي، كريستوفر فورد، برايان لويز و تريشيا فرانكس به خاطر راهنمايي‌هاي ارزنده علمي، از آقاي مهندس علي توكلي و مهندس فريبرز زارع نهندي به خاطر كمک‌هاي آزمايشگاهي و كمک در تجزيه آماري تشكر و قدرداني و براي روح استاد فقيد دكتر علي وزوايي به خاطر نظرات ارزشمند در شروع اين پژوهش، آرزوي رحمت و طلب علو درجات‌مي‌شود.

## REFERENCES

1. Alarcón, J., Sánchez-Blanco, M., Nicolás, E., Egea, J. & Dicenta, F. (2002). Effects of drought on shoot water relations in ‘Antoneta’ and ‘Marta’ almond cultivars grafted onto ‘Garrigues’ and ‘GF 677’ rootstocks. *Acta Horticulturae*, 591, 345–349.
2. Bacelar, E. A., Santos, D. L., Jose, M. M. P., Goncalves, B. C., Ferreira, H. F. & Correia. C. M. (2006). Immediate responses and adaptative strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: Changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 170, 596–605.
3. Baker,N.R & Rosenqvist. E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Exprimental Botany* 55, 403, 1607–1621.

4. Bolhar-Nordenkampf, H. R. & Quist, G. (1993). Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: *D.O., Scurlock, H.R., Bolhar-Nordenkampf, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. Eds., Photosynthesis and Production in a Changing Environment*. Chapman and Hall, London. pp. 193–206.
5. Dicenta, F., Martinez-Gomez, P., Grane, N., Martin, M. L., Leon, A., Canovas, J. A. & Berenguer, V. (2002). Relationship between cyanogenic compounds in kernels, leaves, and roots of sweet and bitter kernelled almonds. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 50, 2149-2152.
6. Dettori, S. (1987). Leaf water potential, stomatal conductance and transpiration response to different watering in almond, peach and 'pixy' plum. *Acta Horticulturae*, 171, 181–186.
7. Domingo, R., Ruiz-Sánchez, M. C., Sánchez-Blanco, M. J. & Torrecillas. A. (1996). Water relations, growth and yield of Fino lemon trees under regulated deficit irrigation. *Irrigation Science*, 16, 115–123.
8. Emami, A. (1997). *Plant minerals analysis manual*. Volume 1, monograph no. 982, Institute of Soil and Water Research (ISWR). Pp 128. (In Farsi).
9. Fereres, E., Cruz-Romero, G., Hoffman, G. J. & Rawlings, S. L. (1979). Recovery of orange trees following severe water stress. *Journal of Applied Ecology*, 16, 833-842.
10. Fereres, E., Aldrich, T. M., Schulbach, H. & Martinich, D. A. (1991). Responses of young almond trees to late-season drought. *Cal Agric*, 1, l-12.
11. Filella, I., Llusia, J., Pin, J. O. & Pen. J. U. (1998). Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia, Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environmental and Exprimental Botany* 39:213–220.
12. Higgins, S. S., Larsen, F. 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 Horticturae* 52 4: 313–329.
13. Holevas, C., Stylianidis D. & Michailidis. Z. (1985). Nutrient element variability in the leaves of almond trees in relation to variety, rootstock and the vegetative part of the tree. *Options IAMZ*, 85/1, 111–120.
14. Isaakidis, A., Sotiropoulos, T., Almaliotis, D., Therios I. & Stylianidis, D. (2004). Response to severe water stress of the almond *Prunus amygdalus*. 'Ferragnès' grafted on eight rootstocks. *New Zealand Journal Crop and Hortic Sci*, 32, 355–362.
15. Kramer, P. & Broyer. J. (1995). *Water relations of plants and soils*. New York, Academic Press.
16. Massai, R. & Gucci R. (1997). Transpiration and water relations in three peach X almond hybrid rootstocks. *Acta Horticulturae*, 449, 99–106.
17. Meziane, M. & Shipley. B. (2001). Direct and indirect relationships between Specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annual Botany*, 88, 915-927.
18. Michael, R. N., David, D., Mark, A. H., Paul R. & Peter. D. (2004). Physiological responses to water stress in *Eucalyptus cloeziana* and *E. argophloia seedlings Trees*, 18, 381–389.
19. Rahemi, A. & Yadollahi. A. (2005). Rain fed almond orchards in Iran, ancient and new methods and the value of water harvesting techniques. *Acta Horticulturae*, (726) 449-453.
20. Ranjbarfordoei, A., Samson R. & Van Damme. P. (2006). Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond [*Prunus dulcis* Miller. D. Webb] in response to salinity stress induced by NaCl. *Photosynthetica*, 44, 513-522.
21. Ranney, T. G., Bassuk, N. L. & Whitlow. A. (1991). Influence of rootstock, scion and water deficit on growth of "Colt" and "Meteor" cherry trees. *HortScience*, 26, 1204- 1207.
22. Rieger, M. & Dummel, M.J. (1992). Comparison of drought resistance among *Prunus* species from divergent habitats. *Tree Physioogyl*, 11, 369- 380.
23. Rieger, M., Lo Bianco, R. & Okie. W. (2003). Responses of *Prunus ferganensis*, *Prunus persica* and two interspecific hybrids to moderate drought stress. *Tree Physiology*, 23, 51–58.
24. Rom, R.C. & Carlson R. F. (1987). Rootstocks for fruit crops. *John Wiley and Sons. New York.*
25. 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 Exprimental Botany*, 59, 117-129.
26. Ruiz-Sánchez, M. C., Domingo, R., Save, R., Biel C. & Torrecillas. A. (1997). Effect of water deficit and rewatering of leaf water relations of Fino lemon plant. *Biol Plant*, 39, 623-631.
27. Sardabi, H., Daneshvar, H.A., Rahmani A. & Assareh. M. H. (2005). Responses of cultivated and wild almond to water stress. *Acta Horticulturae*, (726), 311-316.
28. Sharma, M. K. & Joolka N. K. (2004). Screening of almond rootstocks for drought tolerance. *Horticultural Journal*, 17(3), 191-197.
29. Torrecillas, A., Alarcón, J. J., Domingo, R., Planesa J. & Sánchez-Blanco, M. J. (1996). Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Science*, 118, 135-143.
30. Turner, N.C. (1988). Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science*, 9, 289–308.

31. Woodrow, I.E., Damian, J. S. & Gleadow, R. M. (2002). Influence of water stress on cyanogenic capacity in *Eucalyptus cladocalyx*. *Functional Plant Biology*, 29, 103–110.
32. Yadollahi, A. & Rahemi, A. (2005). *Establishment and maintenance of almond orchards under rainfed condition*. Sana publisher, Ministry of Jahad Agriculture. Pp 103. (In Farsi).