

ارزیابی فتوسنتز و پاسخ روزنه‌ها در شرایط کم‌آبیاری و خشک کردن جزئی منطقه ریشه در سیب‌زمینی (*Solanum tuberosum* L.)

اعظم اسدی^۱، حمیدرضا خزاعی^{۲*} و جعفر نباتی^۳

۱ و ۲. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استاد، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

۳. استادیار، پژوهشکده علوم گیاهی دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۴/۳۱ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۶/۲۰)

چکیده

امروزه با توجه به کمبود منابع آبی، توجه بیشتری به استفاده از روش‌های ذخیره‌کننده آب می‌شود. به این منظور آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با پنج تکرار در شرایط کنترل‌شده در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه فردوسی مشهد اجرا شد. عوامل مورد بررسی شامل سه سطح آبیاری (آبیاری کامل (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)، کم‌آبیاری (۷۰ درصد ظرفیت زراعی)، خشک کردن جزئی منطقه ریشه (۷۰ درصد ظرفیت زراعی))، زمان اعمال تنش (دو هفته پس از کاشت و ۵۰ درصد گلدهی) و دو سطح کود فسفات (میزان مورد نیاز براساس آزمایش خاک و افزودن ۲۵ درصد بیشتر از میزان توصیه شده) بودند. در تیمارهای خشکی یک قسمت از گلدها دو هفته بعد از کاشت، تحت تنش خشکی قرار گرفت و قسمت دوم گلدها تا شروع گلدهی به طور کامل آبیاری شدند و در مرحله ۵۰ درصد گلدهی تیمارهای خشکی روی آن اعمال شد. نتایج نشان داد که تنش خشکی در هر دو مرحله گلدهی و ۲۱ روز بعد از گلدهی، سبب کاهش بیشتر صفات فیزیولوژیک شامل شاخص محتوای کلروفیل، سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق شد. با افزایش مدت زمان خشکی تراکم روزنه‌ها در سطح زیرین برگ افزایش یافت. با وجود کاهش میزان فتوسنتز و ماده خشک در گیاهانی که تحت تنش خشکی قرار گرفتند، مقدار زیست‌توده شاخساره در تیمار خشک کردن جزئی منطقه ریشه نسبت به تیمار کم‌آبیاری بیشتر بود. افزایش کود فسفر بر تراکم روزنه تأثیر معنی‌دار نداشت، اما ۲۱ روز پس از گلدهی باعث افزایش غلظت CO_2 اتاقک زیرروزنه، نرخ فتوسنتز، سرعت تعرق و کاهش هدایت روزنه‌ای شد و زیست‌توده شاخساره با افزایش فسفر رابطه مستقیم داشت.

واژه‌های کلیدی: تبخیر و تعرق، تراکم روزنه، خشکی، کم‌آبیاری.

Photosynthesis evaluation and Response of stomata in deficit irrigation and partial root zone drying in potato (*Solanum tuberosum* L.)

Azam Asadi¹, Hamid Reza Khazaie^{2*} and Jafar Nabati³

1, 2. Former M.Sc. Student and Professor, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

3. Assistant Professor, Research Center for Plant Sciences, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

(Received: Jul. 22, 2018 - Accepted: Sep. 11, 2018)

ABSTRACT

Today, due to limited of water resources, more attention is paid to the use of water storage methods. Thus, a factorial experiment was conducted in a completely randomized design with five replications in a controlled greenhouse in Ferdowsi University of Mashhad in 2017. The studied factors included three irrigation treatments (Full irrigation, deficit irrigation, partial root zone drying) and two levels of phosphate fertilizer (required amount based on soil analysis (25ppm) and adding 25% more than recommended (31ppm)). In partial root treatments, a part of the pots was under drought stress two weeks after planting, and the second part of the zone drying pots was irrigated until the beginning of flowering and 50% of flowering was applied to dry conditions. Results showed that drought stress in both flowering and 21 days after flowering caused a decrease in the physiological traits including chlorophyll content index, photosynthesis rate, stomatal conductance and transpiration rate. As the duration of drought increased, the density of stomata in the lower leaf area increased. In spite of decreasing photosynthesis and dry matter content in drought stressed plants, biomass content in partial root zone drying was higher than deficit irrigated treatment. Increased phosphorus had no significant effect on stomatal density, but at 21 days after flowering the substomatal CO_2 , photosynthesis rate, transpiration rate, reduced stomatal conductance, and biomass directly were related to increasing phosphorus.

Keywords: Deficit irrigation, drought, stomatal densities, transpiration rate.

* Corresponding author E-mail: h.khazaie@um.ac.ir

مقدمه

شناخت اثر تنش‌های مختلف محیطی روی فیزیولوژی گیاهان زراعی برای آگاهی از مکانیسم‌های تحمل و بقای گیاهان در برابر تنش ضرورت دارد. یکی از کارهای اساسی و لازم جهت کاهش تأثیر تنش، درک کامل و دقیق واکنش‌های فیزیولوژیکی و عکس‌العمل گیاهان در مقابل آن می‌باشد (Khorshidi *et al.*, 2006). یکی از مهم‌ترین عوامل محیطی که فتوسنتز و تولید را در مناطق خشک و نیمه خشک محدود می‌کند، کمبود منابع آب شیرین است. در سراسر جهان تحقیقات برای توسعه شیوه‌های صرفه‌جویی در مصرف آب با هدف "تولید محصول بیشتر در هر قطره" صورت می‌گیرد (Davies *et al.*, 2011). در دو دهه گذشته، راه‌کارهای آبیاری برای صرفه‌جویی آب بیولوژیکی مانند کم‌آب‌یاری و خشک‌شدن جزئی ریشه که از مکانیسم‌های انطباق گیاهان استفاده می‌کنند، توسعه یافته‌اند و پتانسیل بالایی برای افزایش کارایی مصرف آب دارند (Yan *et al.*, 2012).

روزنه‌ها دروازه حیاتی بین اتمسفر و گیاه است و نقش مهمی در پاسخ گیاه به شرایط محیطی دارد که از دیدگاه مولکولی، گیاه و بوم‌نظام در سطح جهانی بررسی شده است (Nilson & Assmann, 2007). مبنای فیزیولوژیکی بهبود کارایی مصرف آب در هر دو روش کم‌آب‌یاری و خشک‌شدن جزئی ریشه مبتنی بر سامانه پیام‌رسان اسید آبسزیک از ریشه به سمت شاخساره است که موجب کاهش هدایت روزه‌ای و در نتیجه کاهش سرعت تعرق در طی کمبود ملایم رطوبت است (Liu *et al.*, 2006; Yan *et al.*, 2012). شواهد نشان می‌دهد که استفاده از جایگزین و مرطوب کردن بخشی از ساختار ریشه (خشک‌شدن جزئی ریشه) موجب پیام‌رسانی بسیار بیشتر اسید آبسزیک نسبت به روش کم‌آب‌یاری می‌شود که ممکن است به تنظیم بیشتر روزه و کنترل بهینه آب مورد استفاده گیاه و در نتیجه افزایش کارایی مصرف آب منجر شود (Liu *et al.*, 2009).

مطالعاتی در ارتباط با پاسخ تراکم روزه‌ها به شرایط مختلف محیطی مانند غلظت دی‌اکسید کربن، تنش گرما، شوری، خشکی، تغییرات بارندگی و تراکم

کاشت گیاهان، انجام شده است (Zhenzhu, 2008). پژوهش‌ها نشان داده است که کمبود آب منجر به افزایش تراکم روزه‌ها (Zhang *et al.*, 2006) و کاهش اندازه روزه‌ها می‌شود (Zhenzhu, 2008) این امر ممکن است سازگاری گیاه با خشکی را افزایش دهد (Martinez *et al.*, 2007). صفات مورفولوژیکی برگ، از جمله تراکم و توزیع روزه‌ها و ویژگی‌های اپیدرمی، به‌طور قابل‌توجهی بر تبادل گازی تأثیر داشته و روابط آن‌ها با عوامل کلیدی محیطی مانند نور، وضعیت آب و میزان دی‌اکسیدکربن را تشریح می‌کند (Nilson & Assmann, 2007). میزان هدایت روزه‌ای غالباً توسط منفذ دهانه روزه و همچنین تراکم روزه‌ها در سطح برگ تعیین می‌شود. اندازه و تراکم روزه را می‌توان با فرمول‌های مبتنی بر فیزیک محاسبه کرد (Yan *et al.*, 2012). بنابراین دستکاری اندازه و تراکم روزه می‌تواند منجر به تغییرات در هدایت روزه‌ای و در نهایت افزایش کارایی مصرف آب شود (Wang *et al.*, 2007; Franks & Farquhar, 2007).

امروزه انجام تحقیقات بر مکانیسم‌هایی گرایش پیدا کرده است که از طریق استراتژی صرفه‌جویی در آب آبیاری مانند کم‌آب‌یاری و آبیاری متناوب کارایی مصرف آب گیاه را بهبود بخشند و عمدتاً بر اهمیت پیام‌رسانی ABA منتقل شده در آوند چوبی و تنظیم اندازه روزه و هدایت روزه‌ای در فاصله زمانی کوتاه، متمرکز شده است (Yan *et al.*, 2012). با این حال، توجه به انعطاف‌پذیری تراکم روزه در پاسخ به تیمارهای آبیاری و اهمیت آن در کنترل آب مورد استفاده گیاه در یک چشم‌انداز دراز مدت کمتر پرداخته شده است (Shimada *et al.*, 2011). اگرچه اندازه و تراکم روزه هر دو می‌توانند با عوامل محیطی تغییر کنند، اما پاسخ تراکم روزه به تغییرات محیطی کمتر است (Franks & Farquhar, 2007). بنابراین، تغییرات زمانی (چند دقیقه تا ساعت) برگ در شرایط تنش، عمدتاً به تغییر اندازه روزه می‌انجامد؛ درحالی‌که گیاهانی در معرض تنش در یک دوره طولانی (هفته‌ها تا ماه‌ها)، تغییرات در اندازه و تراکم روزه ممکن است که به تغییر هدایت روزه‌ای منجر شود.

گدهای سیبزمینی به وزن تقریبی ۵۰ گرم انتخاب و در گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۴ سانتی‌متر و ارتفاع ۱۳ سانتی‌متر حاوی کوکوپیت کشت شد. پس از ظهور گیاهچه و رسیدن به مرحله ۵-۷ برگی، گیاهچه‌های مذکور به گلدان‌هایی با قطر دهانه ۳۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۵۰ سانتی‌متر انتقال یافتند. برای اعمال تیمار کم آبیاری متناوب و کنترل رطوبت خاک در طرفین ریشه، وسط گلدان با استفاده از صفحات پلاستیکی به دو بخش مساوی تقسیم و آب‌بندی کامل صفحه جداکننده با بدنه گلدان انجام شده تا از نشت رطوبت به طرفین جلوگیری شود. سپس از وسط لبه بالایی صفحه جداکننده قطعه‌های به عمق ۱۰ سانتی‌متر جدا شده و گیاهچه به صورتی در این بخش قرار گرفت که ریشه گیاه در طرفین صفحه جدا کننده توسعه یابد. بافت خاک گلدان‌ها براساس آزمایش هیدرومتری، شنی- لومی تعیین شد. روش خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه به این نحو بود که یک قسمت از گلدان‌ها دو هفته بعد از کاشت تحت تنش خشکی قرار گرفت و قسمت دوم گلدان‌ها تا شروع گلدهی کامل آبیاری شد و بعد از این که ۵۰ درصد گیاهان وارد مرحله گلدهی شدند تنش خشکی روی آن اعمال شد. متوسط سطح رطوبت در گلدان توسط دستگاه رطوبت سنج خاک (Soil Moisture Meter مدل M0750) با نصب حسگر دستگاه در گلدان‌ها تحت نظر قرار گرفت. همچنین سنسورهای رطوبتی (TDR) به طول ۱۶ سانتی‌متر در عمق ۲۵ سانتی‌متری گلدان و در دو تکرار اندازه‌گیری شد. قبل از نصب، سنسورها براساس شرایط رطوبتی خاک گلدان واسنجی شدند و رابطه بین رطوبت حجمی خاک و عدد قرائت‌شده از سنسور استخراج شد. برای اعمال تیمار آبیاری، رطوبت خاک به صورت روزانه در ساعت ۸-۹ صبح با استفاده از سنسور رطوبتی قرائت شده و حجم آب لازم برای تأمین سطوح رطوبتی با استفاده از رابطه (۱) محاسبه گردید.

$$V = (\theta_1 - \theta_2) \times Z \times A \quad (1)$$

در رابطه: V حجم آب مورد نیاز برحسب مترمکعب، θ_1 رطوبت حجمی خاک در سطح تنش مورد نظر، θ_2 رطوبت حجمی قرائت شده خاک، Z

سیبزمینی از جمله محصولات است که نقش مهمی در سبد غذایی مردم جهان داشته و در رتبه چهارم بعد از گندم (*Triticum aestivum*)، برنج (*Oryza sativa*) و ذرت (*Zea mays*) قرار گرفته است (Roosta et al., 2010). شدت خشکی، زمان و مدت تنش خشکی در طول دوره‌های مختلف رشد سیبزمینی، عملکرد گیاه را تحت تأثیر قرار می‌دهد؛ ریشه‌های کم‌عمق و کم‌پشت سیبزمینی باعث می‌شود این گیاه به کمبود آب آسیب‌پذیر باشد (Liu et al., 2006; Shahnazari et al., 2007). تحقیقات بسیاری نشان داده که سیبزمینی از حساسیت بالایی نسبت به تنش خشکی در همه مراحل نمو به‌ویژه مرحله تشکیل غده برخوردار می‌باشد (Shock et al., 2013). اعمال هرگونه تنش، محتوای نسبی آب، کارایی مصرف آب، تعداد غده در بوته، درصد ماده خشک و عملکرد را کاهش می‌دهد (Khorshidi et al., 2002).

بنابراین با توجه به حساسیت سیبزمینی به تنش خشکی و به دنبال آن یافتن روشی جهت کاهش مصرف آب با حداقل خسارت به این گیاه، این مطالعه به منظور بررسی تراکم روزنه و هدایت روزنه‌ای تحت تأثیر شرایط کم‌آبیاری و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه روی فرایندها و کارکردهای گیاه سیبزمینی انجام شد.

مواد و روش‌ها

این مطالعه به‌صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با پنج تکرار در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد انجام شد. عوامل مورد مطالعه شامل سه سطح آبیاری (آبیاری کامل، کم‌آبیاری (۷۰ درصد ظرفیت زراعی) و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه (۷۰ درصد ظرفیت زراعی)، زمان اعمال تنش (دو هفته پس از کاشت و ۵۰ درصد گلدهی) و کاربرد کود فسفاته (سوپر فسفات تریپل $(\text{CaH}_4[\text{PO}_4]_2 \cdot \text{H}_2\text{O})$ در دو سطح (فسفات به میزان مورد نیاز بر اساس آزمایش خاک (۲۵ ppm) و ۲۵ درصد بیشتر از میزان توصیه شده (۳۱ ppm)) بود که در ابتدای دوره با خاک داخل گلدان مخلوط شد. رقم سیبزمینی مورد استفاده در این مطالعه فونتانه بود.

میکرو مترمربع شمارش شد. در انتهای مرحله رشد اندام هوایی برداشت و پس از خشک‌شدن در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد توزن شد. تجزیه و تحلیل داده با نرم‌افزار Minitab18 و مقایسه میانگین‌ها نیز براساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

نتایج و بحث

تراکم روزه

بررسی اثر تیمارهای مختلف تنش خشکی در کل دوره رشد روی تراکم روزه‌ها در سطح بالا و سطح پایین برگ نشان داد در زمان گلدهی تراکم روزه در سطح پایین برگ تحت تأثیر تیمار آبیاری قرار گرفت (جدول ۲). در سطح پایین برگ تراکم روزه در برگ‌های تحت تیمار خشک‌کردن جزئی ریشه با تیمار آبیاری کامل تفاوت آماری معنی‌داری نداشت ولی در تیمار کم‌آبیاری تراکم روزه ۱۵ درصد نسبت به آبیاری کامل کاهش یافت (جدول ۲). تراکم روزه در هر دو سطح برگ، ۲۱ روز پس از اعمال تیمار خشکی در مرحله گلدهی، تحت تأثیر تیمارهای آبیاری قرار گرفت (جدول ۲). در سطح بالای برگ تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد با آبیاری کامل تفاوت آماری معنی‌داری نداشت و تیمار کم‌آبیاری در زمان گلدهی و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه پس از گلدهی مشابه یکدیگر بوده و با تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه کل دوره رشد تفاوت آماری نداشتند. ولی تعداد روزه در سطح بالای برگ در تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد مقدار ۱۸۸ عدد در سانتی‌متر مربع بیشتر از خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه بود که با آن تفاوت معنی‌دار داشت (جدول ۲). نتایج این مطالعه نشان داد، از ابتدای کشت تا زمان گلدهی در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه چون همیشه یک قسمت ریشه آبیاری گردید، تراکم روزه در هر دو سطح برگ با آبیاری کامل تفاوت معنی‌داری نداشت.

عمق ریشه گیاه که برابر با نیم متر لحاظ شد و A، متوسط سطح مقطع گلدان بر حسب مترمربع بود. در تیمار آبیاری کامل رطوبت خاک همواره در حد ظرفیت زراعی ± 5 درصد حفظ شده و در تیمارهای کم‌آبیاری سنتی نیز رطوبت خاک همواره در سطح تنش مورد نظر (70% درصد ظرفیت زراعی) ± 5 درصد حفظ شد. در تیمارهای خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه، آبیاری در یک سمت ریشه انجام شده و رطوبت آن در سطح تنش مورد نظر ± 5 درصد کنترل گردید. پس از یک هفته و در شرایطی که $70-60\%$ درصد رطوبت موجود در بخش خشک ریشه مصرف شد، آبیاری جابه‌جا و این تناوب تا انتهای دوره رشد تکرار شد.

در ابتدای دوره رشد بر اساس آزمایش خاک علاوه بر کود سوپر فسفات تریپل، کود سولفات پتاسیم K_2SO_4 و در ادامه رشد در دو مرحله و کود اوره CH_4N_2O ، 46% درصد نیز با خاک اضافه شد (جدول ۱).

میزان فتوسنتز و دی‌اکسید کربن اتا فک زیر روزه و نرخ تبخیر و تعرق در مرحله 50% درصد گلدهی و ۲۱ روز بعد از آن از جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه یافته به‌وسیله دستگاه IRGA مدل LCA4 بین ساعت ۸ تا ۱۰ صبح اندازه‌گیری شد. هدایت روزه‌ای با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری هدایت روزه‌ای (Leaf Porometer, Inc. USA مدل SC-1) بین ساعت ۱۱-۱۲ ظهر و در جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه یافته اندازه‌گیری شد. در ادامه برای اندازه‌گیری تراکم روزه همان برگ از گیاه جدا شده و در محفظه حاوی یخ به آزمایشگاه منتقل و با استفاده از برق ناخن یک لایه از اپیدرم رویی و یک لایه از اپیدرم زیرین جدا شده و روی لام ثابت شد (Sun, et al., 2014). تصویربرداری با دوربین Nikon مدل ds-fi-3 نصب شده روی میکروسکوپ (Nikon, Japan) انجام و با استفاده از نرم‌افزار Nis-Elements-AR, Version 4.60 ثبت تصاویر روی کامپیوتر انجام شد، و با استفاده از نرم‌افزار پردازش‌گر تصویر Jmicrovision تراکم روزه‌ها در سطح $0/100$.

جدول ۱. مشخصات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده در آزمایش

Table 1. Physico-chemical characteristics of the soil used in the test

pH	EC ($dS.m^{-1}$)	Bulk Density ($g.cm^{-3}$)	Clay (%)	Sand (%)	Silt (%)	N (%)	P (ppm)	K (ppm)
7.9	1.15	1.4	12	59	29	0.026	1.5	80

دوره رشد و سطح ۲۵ میلی‌گرم در کیلوگرم کود فسفات به میزان ۲۳ درصد بیشتر از تیمار آبیاری کامل و ۲۵ پی‌پی‌ام کود فسفات بود اما بین تیمارهای خشکی جزئی منطقه ریشه با آبیاری کامل در سطوح مختلف کود فسفات اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد (جدول ۴). کاربرد ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم کود فسفات موجب شد تا تراکم روزه در سطح بالایی برگ، در تیمار کم‌آبیاری زمان گلدهی در کل دوره رشد نسبت به سایر تیمارهای آبیاری کاهش یابد (جدول ۴). اندازه‌گیری تراکم روزه در سطح بالایی برگ ۲۱ روز پس از گلدهی در تیمار ۲۵ میلی‌گرم در کیلوگرم کود فسفات و تیمار کم‌آبیاری در کل دوره رشد بیشتر از سایر تیمارها بود. افزایش مصرف کود فسفات در تمامی تیمارهای آبیاری به جز تیمار اعمال خشکی جزئی منطقه ریشه پس از گلدهی باعث کاهش تراکم روزه در سطح بالایی برگ گردید (جدول ۴).

با گذشت زمان میزان تراکم روزه از سطح بالای برگ کاهش یافته و این کاهش تعداد روزه در سطح بالای برگ در تیمارهای کم‌آبیاری نیز مشاهده شد. بیست و یک روز پس از گلدهی، تراکم روزه در سطح پایین برگ در تیمارهای مختلف آبیاری افزایش پیدا کرد و در تیمار کم‌آبیاری و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه که در کل دوره رشدی اعمال شده بود، مشابه آبیاری کامل بود. درحالی‌که با شروع تنش پس از گلدهی تراکم روزه در سطح پایین برگ در تیمارهای جدید نسبت به تیمارهایی که در کل دوره رشد اعمال شده بودند، کاهش پیدا کرد (جدول ۲). اعمال کود فسفات در هر دو مرحله رشدی، بر تراکم روزه در سطح بالا و پایین برگ تأثیری نداشت (جدول ۳). برهمکنش تیمار آبیاری و کود فسفات بر تراکم روزه در سطح بالای برگ در زمان گلدهی معنی‌دار بود (جدول ۴). تراکم روزه در تیمار کم‌آبیاری در کل

جدول ۲. اثر کم‌آبیاری و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه بر تراکم روزه در سطح بالا و پایین برگ، تبخیر و تعرق و هدایت روزه‌ای در سبب‌زمینی در مراحل مختلف رشد

Table 2. Effect of deficit irrigation and partial root zone drying on, adaxial stomatal side and abaxial stomatal side, evapotranspiration and stomatal conductance of potato at different growth stages

Stages	Irrigation	Adaxial stomatal side (No.cm ⁻²)	Abaxial stomatal side (No.cm ⁻²)	Evapotranspiration (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Stomatal conductance (mol.m ⁻² .s ⁻¹)
Flowering	Control	845 ^a	3831 ^a	1.070 ^a	28.5 ^a
	Deficit irrigation ₁	932 ^a	3247 ^b	0.484 ^c	16.4 ^c
	Partial root drying ₁	864 ^a	3882 ^a	0.658 ^b	21.0 ^b
21 days after flowering	Control	937 ^a	4434 ^a	1.840 ^a	75.0 ^c
	Deficit irrigation ₁	834 ^{ab}	4080 ^{bc}	0.444 ^b	127.0 ^{ab}
	Deficit irrigation ₂	732 ^{bc}	3808 ^c	0.430 ^b	119.0 ^{ab}
	Partial root drying ₁	646 ^c	4191 ^{ab}	0.370 ^b	132.0 ^a
	Partial root drying ₂	751 ^{bc}	3944 ^{bc}	0.374 ^b	106.0 ^b

در هر ستون، میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح احتمال پنج درصد، با یکدیگر تفاوت معنی‌داری ندارند. تیمارهایی که از ابتدای دوره رشد اعمال شدند با عدد ۱ و تیمارهایی که بیست و یک روز پس از گلدهی اعمال شدند با عدد ۲ نشان داده شدند.

In each column means followed by the same letters are not significantly different ($p \leq 0.05$), at 5% probability level based on LSD. Treatments that were applied from the beginning of the growth period with the number 1 and the treatments that were applied twenty-one days after flowering were indicated by the number 2.

جدول ۳. اثر کود فسفات بر تراکم روزه، تبخیر و تعرق و هدایت روزه‌ای در سطح بالا و پایین برگ‌های سبب‌زمینی در مراحل مختلف رشد

Table 3. Effect of phosphate fertilizer on stomatal density in adaxial side and abaxial side, evapotranspiration and stomatal conductance of potato leaves at different growth stages

Stages	Stomatal adaxial side (No.cm ⁻²)		Stomatal abaxial side (No.cm ⁻²)		Evapotranspiration (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)		Stomatal conductance (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	
	Triple superphosphate (ppm)							
	25	31	25	31	25	31	25	31
Flowering	914 ^a	846 ^a	3566 ^a	3741 ^a	0.735 ^a	0.650 ^a	22.8 ^a	21.2 ^a
21 days after flowering	834 ^a	725 ^a	4042 ^a	4140 ^a	0.668 ^b	0.807 ^a	127.0 ^a	97.0 ^b

در هر ستون، میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح احتمال پنج درصد، تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

In each column means followed by the same letters are not significantly different ($p \leq 0.05$), at 5% probability level based on LSD.

جدول ۴. اثر تیمارهای آبیاری و کود فسفات در مراحل مختلف رشدی بر تراکم روزه در سطح بالا و پایین برگ، تبخیر و تعرق و هدایت روزه‌های در سبب‌زمینی

Table 4. Effect of irrigation and phosphate fertilizer treatments at different growth stages on stomatal density in adaxial side and abaxial side of leaf, evapotranspiration and stomatal conductance in potato

Stages	Irrigation	Stomatal adaxial side (No.cm ⁻²)		Stomatal abaxial side (No.cm ⁻²)		Evapotranspiration (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)		Stomatal conductance (mol.m ⁻² .s ⁻¹)	
		Triple superphosphate (ppm)							
		25	31	25	31	25	31	25	31
Flowering	Control	820 ^b	870 ^b	3704 ^{ab}	3957 ^a	0.764 ^a	1.379 ^a	31.2 ^a	25.8 ^b
	Deficit irrigation ₁	1064 ^a	799 ^b	3368 ^b	3128 ^c	0.593 ^{ab}	0.374 ^c	14.7 ^e	18.2 ^d
	Partial root drying ₁	860 ^b	867 ^b	3627 ^{ac}	4137 ^a	0.648 ^a	0.668 ^b	22.4 ^c	19.6 ^d
21 days after flowering	Control	941 ^{ab}	933 ^{ab}	4284 ^{ac}	4583 ^a	2.060 ^a	1.620 ^b	82.0 ^e	68.5 ^e
	Deficit irrigation ₁	1053 ^a	615 ^c	4436 ^{ab}	3724 ^d	0.472 ^{cd}	0.416 ^{cd}	150.6 ^a	105.0 ^{bc}
	Deficit irrigation ₂	756 ^{bc}	708 ^{bc}	3694 ^d	3922 ^{bd}	0.260 ^{cd}	0.606 ^c	138.4 ^a	101.0 ^{bd}
	Partial root drying ₁	676 ^c	616 ^c	4041 ^{bd}	4341 ^{ab}	0.306 ^{cd}	0.434 ^{cd}	126.6 ^{ab}	139.0 ^a
	Partial root drying ₂	747 ^{bc}	755 ^{bc}	3755 ^{cd}	4132 ^{ad}	0.577 ^c	0.172 ^d	140.3 ^a	73.2 ^{bc}

در هر ستون، میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح احتمال پنج درصد، تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند. تیمارهایی که از ابتدای دوره رشد تنش خشکی اعمال شدند با عدد ۱ و تیمارهایی که بیست و یک روز پس از گلدهی تیمار خشکی اعمال شدند با عدد ۲ نشان داده شدند.

In each column means followed by the same letters are not significantly different ($p \leq 0.05$), at 5% probability level based on LSD. Treatments that were applied from the beginning of the growth period with the number 1 and the treatments that were applied twenty-one days after flowering were indicated by the number 2.

نهایت منجر به حفظ رطوبت بهتر آب خاک در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه شد (Spence *et al.*, 1986). بر اساس نتایج این مطالعه تعداد روزه‌ها در شرایط تنش آب کاهش یافت که با نتایج مطالعه حاضر مطابقت داشت. نتایج مطالعات محققان نشان داد که اندازه و تعداد روزه‌ها در برگ‌های سبب‌زمینی به‌طور قابل توجهی تحت تأثیر رژیم‌های آبیاری قرار گرفت و اندازه روزه‌ها در تیمار کم آبیاری و خشک‌کردن جزئی ریشه کاهش یافته اما تراکم روزه افزایش پیدا کرد (Yan *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2014). علاوه بر این، رابطه خطی بین تراکم روزه و محتوای آب خاک در تمام تیمارها نشان داد که کمبود آب خاک می‌تواند سبب افزایش تراکم روزه در برگ سبب‌زمینی شود (Yan *et al.*, 2012)، که افزایش تراکم روزه با یافته‌های این پژوهش مطابقت ندارد. همچنین عنوان شده است که به‌طور مشخص، تراکم روزه در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه نسبت به تیمار کم آبیاری بیشتر می‌باشد، هرچند این تفاوت‌ها همیشه قابل توجه نیست (Yan *et al.*, 2012) این مطلب در مورد تراکم روزه‌ها در زمان گلدهی در این مطالعه نیز مشاهده شد (جدول ۲). در سایر مطالعات نیز تغییر در تراکم و اندازه روزه در گیاهان تحت تأثیر تیمارهای آبیاری گزارش شده است، اما نتایج در بین گونه‌های گیاهی و در شرایط مختلف متفاوت می‌باشد (Yan *et al.*, 2012). تراکم روزه و اندازه سلول محافظ روزه ممکن است در پاسخ به محدوده وسیع‌تری از وضعیت

تراکم روزه در سطح پایین برگ نیز همانند تراکم روزه در سطح بالایی برگ تحت تأثیر تیمارهای آبیاری و کاربرد کود فسفات قرار گرفت. کمترین تعداد روزه در سطح پایین برگ در زمان گلدهی در تیمار کم آبیاری در کل دوره رشد و مصرف ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم کود فسفات حاصل شد (جدول ۴). اندازه‌گیری تراکم روزه در سطح پایین برگ ۲۱ پس از گلدهی نشان داد که اعمال تیمار کم آبیاری و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه پس از گلدهی در هر دو سطح کود فسفات و تیمار کم آبیاری در کل دوره رشد در ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم کود فسفات کمترین مقدار را دارا بودند (جدول ۴). بر خلاف تعداد روزه در سطح بالای برگ، تعداد روزه در سطح پایین برگ تحت تأثیر کاربرد کود فسفات کاهش پیدا نکرد، بلکه در تمام تیمارها به‌جز تیمار کم آبیاری در کل دوره رشد سایر تیمارها روند افزایشی نشان دادند (جدول ۴).

روزنه‌ها نقش مهمی در تعادل نرخ تبادل گازی (جذب دی اکسید کربن و از دست دادن آب) در سطح برگ دارند. به همین دلیل، گیاهان مجموعه‌ای از مکانیسم‌ها را برای تنظیم اندازه و تراکم روزه، به منظور مطابقت با شرایط محیطی غالب انجام می‌دهند (Shimada *et al.*, 2011). مقایسه تیمار کم آبیاری و تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه در گیاه سبب‌زمینی از طریق تعدیل مورفولوژی روزه‌ها با روزه‌های کوچک‌تر همراه با تراکم پایین باعث کنترل محافظه‌کارانه استفاده از آب در گیاهان شد که در

برهمکنش تیمارهای مختلف آبیاری و کود فسفاته در زمان گلدهی نشان داد هنگام کاربرد ۲۵ میلی گرم در کیلوگرم فسفر بین تیمارهای مختلف آبیاری تفاوت معنی داری وجود نداشت ولی با افزایش سطح فسفر اختلاف بین تیمارهای آبیاری از لحاظ آماری معنی دار بود به طوری که تیمار آبیاری کامل و کاربرد ۳۱ میلی گرم در کیلوگرم کود فسفاته بیشترین و تیمار کم آبیاری کل دوره رشد و کاربرد ۳۱ میلی گرم در کیلوگرم کود فسفاته با ۷۳ درصد کاهش کمترین مقدار تبخیر و تعرق را دارا بود (جدول ۴). اندازه گیری تبخیر و تعرق ۲۱ روز پس از گلدهی نشان داد که تیمار آبیاری کامل و ۲۵ میلی گرم در کیلوگرم کود فسفاته و تیمار خشک کردن جزئی منطقه ریشه و ۳۱ میلی گرم در کیلوگرم کود فسفاته با ۹۲ درصد تفاوت به ترتیب بیشترین و کمترین مقدار تبخیر و تعرق را دارا بودند (جدول ۴). در تیمارهای آبیاری کامل، کم آبیاری در کل دوره رشد و خشک کردن جزئی منطقه ریشه پس از گلدهی افزایش مصرف کود فسفاته به ترتیب موجب کاهش ۲۱، ۱۲ و ۷۰ درصدی تبخیر و تعرق گردید (جدول ۴). با افزایش سطح فسفر از ۲۵ میلی گرم در کیلوگرم به ۳۱ میلی گرم در کیلوگرم در تیمارهای آبیاری کامل، کم آبیاری کل دوره رشد و تیمار خشک کردن جزئی ریشه از زمان گلدهی میزان تبخیر و تعرق کاهش یافت (جدول ۴).

کاهش تبخیر و تعرق یکی از راهکارهای اساسی برای مقابله گیاه با تنش خشکی است و گیاه تمام تلاش خود را برای حفظ آماس سلولی و جلوگیری از هدر رفت آب انجام می دهد، روزه های کوچک همراه با تراکم پایین در گیاهان تحت تیمار خشک کردن جزئی منطقه ریشه می تواند به طور مؤثر کاهش سرعت تعرق گیاهان که منجر به حفظ رطوبت می گردد که با یافته های این مطالعه مطابقت دارد (Yan et al., 2012).

در گیاه پنبه (*Gossypium hirsutum*) خشک کردن جزئی منطقه ریشه باعث کاهش میزان تعرق افزایش عملکرد دانه و افزایش کارایی مصرف آب در مقایسه با سایر روش های آبیاری شد (Du et al., 2006). در سیب زمینی، آبیاری جزئی ناحیه ریشه به طور معنی داری ویژگی های مورفولوژیکی روزه را در مقایسه با آبیاری کامل بهبود داد (Yan et al., 2012). برگ های

آب، انعطاف پذیر باشند به طوری که در شرایط تنش خشکی ملایم، تراکم روزه افزایش ولی در شرایط خشکی شدید تراکم روزه کاهش پیدا می کند (Zhenzhu & Guangsheng, 2008).

نتایج سایر مطالعات نشان داده است، که اگر چه کود فسفاته به طور قابل ملاحظه ای بر محتوای فسفر برگ تأثیر می گذارد، اما تأثیری بر مورفولوژیکی روزه ها در برگ های سیب زمینی ایجاد نمی کند (Yano and Sekiya, 2008). همچنین محققان بیان کردند که تراکم روزه بر خلاف رژیم آبیاری تحت تأثیر فسفر قرار نمی گیرد (Sun et al, 2014). اخیراً گزارش شده است که استفاده از کود نیتروژنه، فسفاته و پتاسیم، طول و عرض روزه را افزایش می دهد، اما تأثیری بر تراکم روزه ندارند (Putra et al., 2012).

تبخیر و تعرق

نتایج مقایسه میانگین داده ها نشان داد در زمان گلدهی میزان تبخیر و تعرق در تیمار آبیاری کامل بیشتر از سایر تیمارها بود و تفاوت معنی داری با آن ها داشت (جدول ۲). تیمار کم آبیاری کل دوره رشد ۵۵ درصد و تیمار خشک کردن جزئی منطقه ریشه ۳۹ درصد تبخیر و تعرق کمتری نسبت به تیمار آبیاری کامل داشتند (جدول ۲). با توجه به نتایج قبل که تراکم روزه در سطح پایین برگ در تیمار کم آبیاری کل دوره رشدی کمترین تعداد را دارا بود، احتمالاً کاهش تبخیر و تعرق در این تیمار به دلیل کاهش تعداد روزه در سطح پایین برگ باشد. میزان تبخیر و تعرق در تمام تیمارهای کم آبیاری و خشک کردن جزئی منطقه ریشه در ۲۱ روز پس از گلدهی در مقایسه با تیمار آبیاری کامل کاهش معنی داری نشان دادند (جدول ۲). مجموع تعداد روزه در سطوح بالا و پایین برگ در تمام تیمارهای کم آبیاری و خشک کردن جزئی منطقه ریشه کمتر از تیمار آبیاری کامل بود (جدول ۲).

اثر سطوح مختلف کود فسفاته بر میزان تبخیر و تعرق معنی دار بود (جدول ۳). در اندازه گیری تبخیر و تعرق در مرحله گلدهی با افزایش میزان کاربرد کود فسفاته میزان تبخیر و تعرق کاهش ولی در ۲۱ روز پس از گلدهی افزایش یافت (جدول ۳).

برهمکنش تیمارهای آبیاری و کاربرد کود فسفات بر هدایت روزه‌های نشان داد در زمان گلدهی به‌جز تیمار کم‌آبیری در کل دوره رشد در سایر تیمارها مقدار هدایت روزه‌های در مقادیر بالای کود فسفات کاهش یافت اما در شرایط کم‌آبیری در کل طول دوره رشد با افزایش مصرف کود فسفات میزان هدایت روزه‌های افزایش یافت (جدول ۴). میزان هدایت روزه‌های ۲۱ روز پس از گلدهی در تمامی تیمارها به‌جز خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه در کل فصل رشد با افزایش مصرف کود فسفات کاهش یافت. بیشترین میزان کاهش هدایت روزه‌های با افزایش کاربرد کود فسفات در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه با ۴۸ درصد کاهش حاصل شد (جدول ۴).

مطالعات نشان داد که همبستگی بین هدایت روزه‌های با تراکم روزه در گیاهان مختلف متناقض است. نتایج مطالعه روی سیب‌زمینی نشان داده است که هدایت روزه‌های با اندازه روزه ارتباط مثبت و با تراکم روزه ارتباط منفی دارد (Sun *et al.*, 2014). از طرف دیگر بررسی گراس‌ها حاکی از همبستگی مثبت هدایت روزه‌های با تراکم روزه‌ها بود (Zhenzhu & Guangsheng, 2008). روزه‌های کوچک به سرعت تغییرات محیطی واکنش نشان می‌دهند، این امر به برگ اجازه می‌دهد تا در شرایط مطلوب هدایت روزه‌های به سرعت بالا رود، اما پس از شرایط نامطلوب هدایت روزه‌های سریعاً کاهش می‌یابد (Hetherington & Woodward, 2003). با توجه به اینکه فسفر یک عنصر غیر متحرک است و در خاک به‌کندی جابجا می‌شود و فسفر تمایل کمی برای اتصال محکم به ترکیبات خاک را دارد (Shahnazari & Anda, 2012) در زمان گلدهی فسفر اثر معنی‌داری بر میزان هدایت روزه‌های نشان نداده است ولی با گذشت زمان فسفر بیشتری در اختیار گیاه قرار گرفته و اثر آن بر هدایت روزه‌های پس از گلدهی بروز پیدا کرد و موجب کاهش آن گردید. اثر کاربرد کود فسفات بر هدایت روزه‌های نشان داد که گیاهانی که از کود فسفات استفاده کرده‌اند به‌طور قابل‌توجهی از هدایت روزه‌های پایین‌تری برخوردار بودند (Sun *et al.*, 2015). نتایج سایر محققان نیز نشان داد که کود فسفات به‌طور معنی‌داری تأثیر منفی بر هدایت روزه‌های و کارایی مصرف فسفر دارد (Rosen *et al.*, 2014).

سیب‌زمینی تحت آبیاری جزئی ناحیه‌ای ریشه سلول‌های محافظ روزه کوچک‌تر با تراکم روزه کمتر از برگ‌های تحت آبیاری معمولی داشتند، که منجر به کاهش تعرق از سطوح برگ (Cui *et al.*, 2009)، و افزایش فتوسنتز خالص شد (Chai *et al.*, 2016). با افزایش فسفر گسترش ریشه گیاه افزایش یافته و افزایش ریشه باعث می‌شود گیاه بتواند آب بیشتری جذب کند و نیاز کمتری به کاهش تبخیر و تعرق و کاهش کارکردهای فیزیولوژیک خود داشته باشد (Wang *et al.*, 2010). این‌که وضعیت آب خاک یکی از عوامل مؤثر بر قابلیت دسترسی فسفر در خاک است به‌خوبی شناخته شده است. به‌نظر می‌رسد که مدیریت آبیاری می‌تواند بر تبدیل فسفر معدنی به فسفر قابل دسترس گیاه در خاک تأثیر گذار باشد (Wang *et al.*, 2010).

هدایت روزه‌های

مقایسه میانگین‌ها حاکی از تفاوت معنی‌دار بین تیمارهای مختلف آبیاری در زمان گلدهی از نظر هدایت روزه‌های بود (جدول ۲). بیشترین و کمترین هدایت روزه‌های به ترتیب در آبیاری کامل و تیمار کم‌آبیری در کل دوره رشد مشاهده شد که ۴۲ درصد با یکدیگر تفاوت داشتند (جدول ۲). کاهش هدایت روزه‌های در تیمار کم‌آبیری در کل دوره رشد، می‌تواند کاهش تعداد روزه در واحد سطح برگ (جدول ۲) و همچنین بسته‌شدن روزه‌ها به‌دلیل اثرات ناشی طولانی‌مدت تنش کم‌آبی باشد.

میزان هدایت روزه‌های در تیمارهای مختلف کم‌آبیری، ۲۱ روز بعد از گلدهی سیب‌زمینی نشان داد که تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه در کل طول دوره رشد نسبت به تیمار آبیاری کامل، ۴۳ درصد هدایت روزه‌های بیشتری دارد. نکته قابل توجه در این مرحله اندازه‌گیری پایین بودن هدایت روزه‌های در تیمار آبیاری کامل نسبت به سایر تیمارهای کم‌آبیری بود (جدول ۲). هدایت روزه‌های در زمان گلدهی در هر دو تیمار کاربرد کود فسفات نسبت به ۲۱ روز پس از گلدهی کمتر بود (جدول ۳). با افزایش کاربرد کود فسفات از ۲۵ به ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم، ۲۱ روز پس از گلدهی ۲۴ درصد هدایت روزه‌های کاهش پیدا کرد (جدول ۳).

غلظت دی اکسید کربن اتاقک زیر روزنه

نتایج مقایسه میانگین‌ها حاکی از تفاوت معنی‌دار در میزان دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه در زمان گلدهی بین تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد و تیمار آبیاری خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه بود. غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه در تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد، نسبت به تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ۳/۶۸ درصد کمتر بوده است این درحالی است که میزان دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه هر دو تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد و آبیاری کامل اختلاف معنی‌داری نداشتند (جدول ۶). کاهش غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه در تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد، می‌تواند در اثر بسته شدن روزنه‌ها به دلیل تنش آب باشد چرا که میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای نیز در این تیمار به مراتب کمتر از سایر تیمارها بود (جدول ۲). در ۲۱ روز پس از گلدهی، غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه در تیمار

خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه از ابتدای دوره رشد و کم‌آبیاری از ابتدای دوره رشد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشتند و ۳۹ درصد کمتر از غلظت دی‌اکسید کربن اتاقک زیر روزنه تیمار آبیاری کامل بودند (جدول ۶). با توجه به عدم تفاوت آماری در میزان هدایت روزنه‌ای و میزان تعرق بین دو تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه و کم‌آبیاری در ۲۱ روز پس از گلدهی (جدول ۲)، به نظر می‌رسد موجب شده تا تغییرات مشابهی در غلظت دی اکسید کربن اتاقک زیر روزنه رخ دهد (جدول ۶).

نتایج نشان داد که، اثر سطوح مختلف کود فسفات در زمان گلدهی، بر میزان غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه معنی‌دار نبود در حالی که ۲۱ روز پس از گلدهی با افزایش کود فسفات از ۲۵ به ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم، غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقک زیر روزنه ۹/۲۷ درصد افزایش یافت و این افزایش از لحاظ آماری معنی‌دار بود (جدول ۵).

جدول ۵. اثر سطوح مختلف کود فسفات بر غلظت دی اکسید کربن اتاقک زیر روزنه، فتوسنتز و زیست‌توده گیاه سیب‌زمینی در دو مرحله رشدی

Table 5. Effects of different levels of phosphate fertilizer on carbon dioxide in substomatal cavity, photosynthesis and shoot dry weight in potato at two growth stages

Stages	CO ₂ substomatal (ppm)		Net photosynthesis (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)		Shoot dry weight (g.plant ⁻¹)	
	Triple superphosphate (ppm)					
	25	31	25	31	25	31
Flowering	374 ^a	373 ^a	8.52 ^a	8.35 ^a	10.8 ^b	12.6 ^a
21 days after flowering	352 ^b	388 ^a	9.86 ^b	14.60 ^a	10.8 ^b	12.6 ^a

در هر ستون، میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح احتمال ۵ درصد، تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند. In each column means followed by the same letters are not significantly different ($p \leq 0.05$), at 5% probability level based on LSD.

جدول ۶. تأثیر کم‌آبیاری و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه بر غلظت دی اکسید کربن اتاقک زیر روزنه، میزان فتوسنتز و زیست‌توده سیب‌زمینی در مراحل مختلف رشد.

Table 6. The effect of deficit irrigation and partial root zone drying on the carbon dioxide in substomatal cavity, the amount of photosynthesis and potato shoot dry matter in different stages of growth

Stage	Irrigation	Substomatal CO ₂ (ppm)	Net photosynthesis (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)	Shoot dry weight (g.plant ⁻¹)
Flowering	Control	375 ^{ab}	12.8 ^a	14.2 ^a
	Deficit irrigation ₁	366 ^b	5.71 ^b	9.9 ^b
	Partial root drying ₁	380 ^a	6.75 ^b	9.7 ^b
21 days after flowering	Control	506 ^a	20.8 ^a	14.6 ^a
	Deficit irrigation ₁	309 ^c	18.2 ^a	9.9 ^b
	Deficit irrigation ₂	362 ^b	10.1 ^b	10.6 ^b
	Partial root drying ₁	309 ^c	7.94 ^{bc}	9.73 ^b
	Partial root drying ₂	369 ^b	4.22 ^c	13.7 ^a

در هر ستون، میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح احتمال پنج درصد، تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند. تیمارهایی که از ابتدای دوره رشد تنش خشکی اعمال شدند با عدد ۱ و تیمارهایی که بیست و یک روز پس از گلدهی تیمار خشکی اعمال شدند با عدد ۲ نشان داده شدند. In each column means followed by the same letters are not significantly different ($p \leq 0.05$), at 5% probability level based on LSD. Treatments that were applied from the beginning of the growth period with the number 1 and the treatments that were applied twenty-one days after flowering were indicated by the number 2.

می‌کند (Zhenzhu & Guangsheng, 2008). این نتایج با مطالعه حاضر مطابقت دارد با تنش کم‌آبیاری حتی با افزایش سطح فسفر میزان تعرق کاهش یافت (جدول ۴) و غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقلک زیر روزنه نیز با کاهش همراه بود (جدول ۷). هدایت روزنه‌ای در تیمارهای کم‌آبیاری با افزایش سطح فسفر کاهش یافت ولی هدایت روزنه‌ای تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه کل دوره رشد با افزایش سطح فسفر تغییری نداشت (جدول ۴) به‌همین دلیل در غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقلک زیر روزنه این تیمار تغییر آماری حاصل نشد (جدول ۷). علاوه بر این، اثرات روزنه و کوتیکول بر مبادله گاز به میزان هدایت روزنه‌ای بستگی دارد، و برای برگ‌های با هدایت روزنه‌ای بیشتر، تمام تبادل گاز برگ با روزنه‌ها است (Zhenzhu & Guangsheng, 2008).

فتوسنتز

بررسی اثر تیمارهای مختلف آبیاری بر فتوسنتز گیاه سیب‌زمینی نشان داد تفاوت معنی‌داری بین تیمارهای تنش خشکی با آبیاری کامل وجود دارد. در زمان گلدهی، میزان فتوسنتز تیمار کم‌آبیاری کل دوره رشد ۵۵ درصد کمتر از تیمار آبیاری کامل بود و با تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه کل دوره رشد، تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۶).

برهمکنش تیمارهای آبیاری و کاربرد کود فسفات بر غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقلک زیر روزنه در زمان گلدهی با یکدیگر تفاوت معنی‌دار داشتند (جدول ۷). در تیمار آبیاری کامل با افزایش سطح فسفر غلظت دی‌اکسیدکربن افزایش یافت درحالی‌که در تیمار کم‌آبیاری با افزایش سطح فسفر، غلظت دی‌اکسیدکربن کاهش یافت و در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه افزایش سطح فسفر تأثیر معنی‌داری بر غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقلک زیر روزنه نداشت (جدول ۷).

اثبات شده، دی‌اکسید کربن در فضای بین سلولی یک ماده پایه‌ی فتوسنتز است و غلظت آن می‌تواند از طریق انتشار آب از طریق برگ محاسبه شود و بین ورود دی‌اکسیدکربن فتوسنتزی و بخار آب منتشر شده از طریق تعرق اثر متقابل وجود دارد (Zhenzhu & Guangsheng, 2008). روزنه برگ یک ورودی محوری است که مبادله دی‌اکسیدکربن و بخار آب را کنترل می‌کند، هرچند این فرآیند ممکن است توسط بسیاری از متغیرهای محیطی، از جمله وضعیت نور، آب، دما و غلظت دی‌اکسیدکربن محیط تحت تأثیر قرار گیرد (Zhenzhu & Guangsheng, 2008). افزایش اندازه روزنه می‌تواند ورود دی‌اکسیدکربن را به داخل برگ تسهیل کند و تنش آب متوسط همیشه فتوسنتز خالص را از طریق مقاومت روزنه‌ای و مهار کربوکسیلات محدود

جدول ۷. تأثیر سطوح مختلف کم‌آبیاری و کود فسفات بر غلظت دی‌اکسید کربن اتاقلک زیر روزنه، میزان فتوسنتز و زیست‌توده

سیب‌زمینی در مراحل مختلف رشد

Table 7. Effects of different levels of irrigation and phosphate fertilizer on carbon dioxide substomatal, photosynthesis and potato shoot dry matter in different stages of growth

Stages	Irrigation	Substomatal CO ₂ (ppm)		Net photosynthesis (μmol.m ⁻² .s ⁻¹)		Shoot dry weight (g.plant ⁻¹)	
		Triple superphosphate (ppm)					
		25	31	25	31	25	31
Flowering	Control	362 ^b	388 ^a	11.3 ^b	14.4 ^a	11.7 ^b	16.7 ^a
	Deficit irrigation ₁	383 ^a	350 ^b	6.47 ^{cd}	4.95 ^d	10.2 ^c	9.6 ^c
	Partial root drying ₁	377 ^a	382 ^a	7.82 ^c	5.69 ^d	9.7 ^c	10.2 ^c
21 days after flowering	Control	509 ^a	503 ^a	21.4 ^a	20.1 ^{ab}	12.3 ^c	17.1 ^a
	Deficit irrigation ₁	306 ^c	310 ^c	10.8 ^c	25.6 ^a	10.2 ^{de}	9.59 ^e
	Deficit irrigation ₂	329 ^c	395 ^b	6.66 ^{cd}	13.5 ^{bc}	9.66 ^e	11.6 ^{cd}
	Partial root drying ₁	211 ^d	406 ^b	8.47 ^{cd}	7.41 ^{cd}	9.68 ^e	9.79 ^e
	Partial root drying ₂	410 ^b	328 ^c	1.95 ^d	6.48 ^{cd}	12.4 ^c	15.0 ^b

در هر ستون، میانگین‌های دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح احتمال پنج درصد، تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند. تیمارهایی که از ابتدای دوره رشد تنش خشکی اعمال شدند با عدد ۱ و تیمارهایی که بیست و یک روز پس از گلدهی تیمار خشکی اعمال شدند با عدد ۲ نشان داده شدند.

In each column means followed by the same letters are not significantly different ($p \leq 0.05$), at 5% probability level based on LSD. Treatments that were applied from the beginning of the growth period with the number 1 and the treatments that were applied twenty-one days after flowering were indicated by the number 2.

می‌شود و فتوسنتز گیاهی عمدتاً توسط روزنه‌ها برای تبادل دی‌اکسیدکربن و آب و فعالیت‌های فتوسنتزی در سلول‌های مزوفیل کنترل می‌شود. تنش آب نه تنها واکنش‌های نور را تحت تأثیر قرار می‌دهد، بلکه کارایی جذب واکنش‌های تاریکی را نیز کاهش می‌دهد، بنابراین محتویات محصولات فتوسنتزی کاسته می‌شود (Fang & Xiong, 2015). کاهش میزان فتوسنتز در شرایط تنش خشکی می‌تواند ناشی از اثرات روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای باشد. به عبارتی فتوسنتز از دو طریق تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد، در ابتدا بسته شدن روزنه‌ها دسترسی کلروپلاست را به دی‌اکسید کربن محدود می‌کند، دوم، پایین بودن پتانسیل آب اثرات مستقیمی بر ساختمان اجزای دخیل در فتوسنتز دارد عموماً پذیرفته شده است که محدودیت روزنه‌ای عامل اصلی تعیین‌کننده کاهش فتوسنتز در شرایط تنش خشکی است (Heidary *et al.*, 2015). در زمان کمبود آب کم تا متوسط، بسته شدن روزنه‌ها از جمله پاسخ‌های اولیه گیاهی است که محدود کردن آب و کاهش جذب کربن که اثرات مستقیم بر متابولیسم فتوسنتز دارد، را به دنبال دارد (Lawlor & Tezara, 2009). با این حال، در مطالعات دیگر، تنش شدید آب باعث کاهش میزان فتوسنتز گیاهان شد (Romero *et al.*, 2012)، که با نتایج این مطالعه مطابقت دارد. گیاهان تحت تنش خفیف ناشی از کم‌آبایی اغلب سطوح مختلفی از واکنش در فتوسنتز و تنفس را بیان می‌کنند زیرا کم‌آبایی با شدت‌های مختلف و در مراحل مختلف رشد اجرا می‌شود. تعدادی از مطالعات نشان می‌دهد که معمولاً گیاهان تحت تنش جزئی آبیاری از ریشه می‌توانند تعرق برگ (Du *et al.*, 2006) و میزان فتوسنتز (Romero *et al.*, 2012) را بهبود بخشد. که این مطلب با یافته‌های مطالعه حاضر مطابقت ندارد. مقدار پاسخ فتوسنتزی به خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه ممکن است در گونه‌های مختلف گیاهی متفاوت باشد. در یک سطح کمبود آب، ماش (*Vigna radiata*) میزان فتوسنتز بیشتری را نسبت به لوبیا معمولی (*Phaseolus vulgaris*) با سطوح مشابه تعرق نشان داد (Bourgault *et al.*, 2010).

در ۲۱ روز پس از گلدهی میزان فتوسنتز تیمار کم‌آبایی کل دوره رشد با آبیاری کامل تفاوت معنی‌داری نداشت درحالی‌که بین دیگر تیمارها و آبیاری کامل با احتمال ۹۵ درصد اطمینان اختلاف معنی‌داری وجود دارد (جدول ۶). میزان تبخیر و تعرق در این تیمار از بقیه کمتر نشان داده شده بود و در برهمکنش با فسفر میزان هدایت روزنه‌ای بالایی داشت، به طوری‌که با تیمار آبیاری کامل تفاوت معنی‌داری نداشت. به طور کلی فرض بر این است که تنش خشکی به علت تأثیر در بسته شدن روزنه‌ها و در نتیجه کاهش دسترسی به دی‌اکسیدکربن در مزوفیل (به جای اثر مستقیم روی میزان فتوسنتز ظاهری) باعث کاهش فتوسنتز گیاه می‌شود. با توجه به نتایج مقایسه میانگین به دست آمده، در زمان گلدهی افزایش مصرف کود فسفاته تأثیر معنی‌داری بر میزان فتوسنتز نداشت. اما در ۲۱ روز پس از گلدهی با افزایش ۲۵ درصد کود فسفاته (۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم)، فتوسنتز حدود ۳۲ درصد افزایش یافت (جدول ۵). برهمکنش تیمار آبیاری و فسفر بر فتوسنتز گیاه سیب‌زمینی نشان داد، با افزایش کود فسفاته به ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم در تیمار آبیاری کامل میزان فتوسنتز گیاه به صورت معنی‌داری افزایش یافت. درحالی‌که در تیمارهای خشکی، با افزایش کود فسفاته نرخ فتوسنتز کاهش یافت (جدول ۷). در ۲۱ روز بعد از گلدهی، میزان فتوسنتز در تیمار آبیاری کامل با افزایش ۲۵ درصدی کود فسفاته، کاهش یافت ولی این کاهش از لحاظ آماری معنی‌دار نبود. در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه کل دوره رشد، کود فسفاته تأثیر معنی‌داری بر میزان فتوسنتز نداشت، در بقیه تیمارهای خشکی با افزایش کود فسفاته از ۲۵ میلی‌گرم در کیلوگرم به ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم میزان فتوسنتز به طور معنی‌داری افزایش یافت و این افزایش فتوسنتز در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه ۷۰ درصد بود و هنگامی‌که ۳۱ پی‌پی‌ام کود فسفاته استفاده شد، تیمار کم‌آبایی کل دوره بیشترین مقدار فتوسنتز را به خود اختصاص داد (جدول ۷).

تولید گیاهی به طور عمده توسط فتوسنتز تعیین

زیست‌توده

در زمان گلدهی میزان زیست‌توده گیاه در تیمارهای مختلف آبیاری تفاوت معنی‌داری با یکدیگر داشتند و آبیاری کامل بیشترین مقدار زیست‌توده را تولید و تیمارهای خشکی تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشتند و میزان فتوسنتز نیز در این دو تیمار از لحاظ آماری مشابه یکدیگر بود (جدول ۶). درحالی‌که ۲۱ روز پس از گلدهی تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه با تیمار آبیاری کامل تفاوت آماری نداشت. تیمارهای کم‌آب‌باری، کم‌آب‌باری کل دوره رشد و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه کل دوره رشد با یکدیگر تفاوت معنی‌داری نداشتند و در یک گروه آماری قرار گرفتند (جدول ۶). تیمار کم‌آب‌باری کل دوره رشد با وجود میزان فتوسنتز بالا ولی به دلیل کاهش غلظت دی‌اکسیدکربن اتا‌فک زیر روزه از میزان زیست‌توده کمی نسبت به آبیاری کامل برخوردار بود (جدول ۶). با افزایش کود فسفات از ۲۵ میلی‌گرم در کیلوگرم به ۳۱ میلی‌گرم در کیلوگرم میزان زیست‌توده گیاه به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۵). برهمکنش تیمارهای آبیاری و کاربرد کود فسفات بر میزان زیست‌توده سیب‌زمینی رقم فونتانه نشان داد که در تیمار آبیاری کامل با افزایش کود فسفات میزان زیست‌توده نیز افزایش یافت ولی در تیمارهای خشکی کاربرد کود فسفات اثر معنی‌داری بر زیست‌توده گیاه نداشت (جدول ۷). در ۲۱ روز بعد از گلدهی با افزایش کود فسفات از ۲۵ میلی‌گرم در کیلوگرم به مقدار ۳۱ میلی‌گرم در لیتر مقدار زیست‌توده، در تیمار آبیاری کامل و خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه افزایش یافت و بقیه تیمارهای خشکی با یکدیگر تفاوت معنی‌داری نداشتند (جدول ۷).

نتایج به‌دست‌آمده توسط محققان نشان داد بیشترین مقدار وزن خشک اندام هوایی گیاه سیب‌زمینی مربوط به تیمار آبیاری کامل است (Golestani Kermani *et al.*, 2014). در عین حال مقایسه نتایج حاصل از اعمال تیمارهای مختلف آبیاری نشان داد که روش خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه باعث کاهش کمتر وزن خشک سیب‌زمینی نسبت به کم‌آب‌باری می‌شود (Golestani Kermani *et al.*,

2014). کود فسفات به‌طور معنی‌داری باعث افزایش مقدار فسفر قابل دسترس گیاه در خاک و تأثیر مثبت روی برگ، غده و ماده خشک کل گیاه و افزایش کارایی مصرف آب در گیاه سیب‌زمینی شد. اهمیت تغذیه فسفر برای تولید غده به خوبی اثبات شده است (Rosen *et al.*, 2014). نتایج به‌دست آمده در تحقیق حاضر نیز با این یافته‌ها مطابقت دارد. حساسیت به کمبود آب نیز به نوع محصول و زمان وقوع کمبود آب بستگی دارد. تیمار کم‌آب‌باری در گیاه برنج (*Oryza sativa*) در مرحله پنجه‌زنی فعال به‌طور قابل‌توجهی تعداد پنجه، ساقه، خوشه و تعداد سنبلیچه را کاهش داد و در نهایت با کاهش عملکرد دانه همراه بود (Ashraf *et al.*, 2012). مدت زمان کوتاه کمبود آب در طی مراحل تاسل‌دهی ذرت (*Zea mays*) میزان ۳۰ درصد تولید زیست‌توده و ۴۰ درصد عملکرد دانه را کاهش داد (Cakir, 2004). در سویا تنش آب هنگامی‌که کم‌آب‌باری در زمان اوایل گلدهی و در مرحله پایان گلدهی اعمال شد به میزان ۹ تا ۱۳ درصد، در زمان توسعه غلاف ۴۵ درصد و در هنگام انتهای غلاف‌دهی ۴۶ درصد کاهش عملکرد را موجب گردید (Chai *et al.*, 2016). نتایج مطالعه‌ی دیگر نشان داد در گیاه سیب‌زمینی میان سه رژیم آبیاری، گیاهانی که تحت شرایط آبیاری کامل رشد می‌کنند، ماده خشک شاخساره و گیاهانی که تحت تنش خشکی جزئی منطقه ریشه رشد کرده بودند، ماده خشک ریشه به‌طور قابل‌توجهی بالاتر بود و پس از آن گیاهان تحت شرایط کم‌آب‌باری پایین‌ترین ماده خشک را تولید کردند (Sun *et al.*, 2015).

نتیجه‌گیری

امروزه با توجه به کمبود منابع آبی در بخش کشاورزی، استفاده از روش‌های ذخیره‌کننده آب به‌منظور افزایش میزان محصول تولیدی در ازای واحد آب مصرفی رو به افزایش است. با تجزیه و تحلیل نتایج به‌دست آمده مشخص شد که با افزایش مدت زمان تنش خشکی تراکم روزه‌ها در سطح زیرین برگ افزایش می‌یابد. که تراکم روزه‌ها و کاهش هدایت روزه‌ای می‌تواند به‌دلیل بسته‌شدن روزه‌ها در شرایط

هدایت روزنه‌ای بالاتری برخوردار است و با وجود کاهش میزان فتوسنتز و ماده خشک در تیمارهای تحت تنش خشکی، مقدار زیست‌توده گیاه در تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه نسبت به کم‌آبیاری بیشتر بود.

تنش خشکی باشد، تا از این طریق تلفات آب به حداقل برسد میزان تعرق در گیاهان تحت شرایط کم‌آبیاری کمتر از تیمارهای خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه می‌باشد و تیمار خشک‌کردن جزئی منطقه ریشه از

REFERENCES

1. Ashraf, M. A., Ashraf, M. & Shahbaz, M. (2012). Growth stage-based modulation in antioxidant defense system and proline accumulation in two hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in salinity tolerance. *Flora Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*, 207, 388-397.
2. Bader, M. A., El-Tohamy, W. A. & Zaghoul, A. M. (2012). Yield and water use efficiency of potato grown under different irrigation and nitrogen levels in an arid region. *Agricultural Water Management*, 110, 9-15.
3. Bourgault, M., Madramootoo, C. A., Webber, H. A., Stulina, G., Horst, M. G. & Smith, D. L. (2010). Effects of deficit irrigation and salinity stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) grown in a controlled environment. *Journal Agronomy Crop Science*, 196, 262-272.
4. Cakir, R. (2004). Effect of water stress at different development stages on vegetative and reproductive growth of corn. *Field Crops Research*, 89, 1-16.
5. Chai, Q., Gan, Y., Zhao, C., Xu, H. L., Waskom, R. M., Niu, Y. & Siddique, K. H. (2016). Regulated deficit irrigation for crop production under drought stress. A review. *Agronomy for sustainable development*, 36(1), p.3.
6. Cui, N., Du, T., Li, F., Tong, L., Kang, S., Wang, M., Liu, X. & Li, Z. (2009). Response of vegetative growth and fruit development to regulated deficit irrigation at different growth stages of pear-jujube tree. *Agriculture Water Management*, 96, 1237-1246.
7. Davies, W. J., Zhang, J., Yang, J. & Dodd, I. C. (2011). Novel crop science to improve yield and resource use efficiency in water-limited agriculture. *Journal of Agricultural Science*, 149, 123-131.
8. Du, T., Kang, S., Zhang, J., Li, F. & Hu, X. (2006). Yield and physiological responses of cotton to partial root-zone irrigation in the oasis field of northwest China. *Agriculture Water Management*, 84, 41-52.
9. Fang, Y. & Xiong, L. (2015). General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 72(4), 673-689.
10. Franks, P. J. & Farquhar, G. D. (2007). The mechanical diversity of stomata and its significance in gas-exchange control. *Plant Physiology*, 143, 78-87.
11. Golestani-Kermani, S., Nouri-Emamzadei, M. R., Shayannejad, M., Shahnazari, A. & Mohammadkhani, A. (2013). Effects of water stress on quantitative and qualitative properties of potato crop (*Agria c.v.*) in deficit irrigation and partial root zone drying techniques. *Science and Engineering Irrigation*, 37(3), 123-135. (in Farsi)
12. Hetherington, A. M. & Woodward, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908.
13. Khorshidi, B., Rahimzade, M. B., Mirhadi, M. J. & Normohammadi, G. H. (2006). Study of drought stress effects in Root dry weight of three potato varieties. *Agroecology Journal*, 3, 39-50. (in Farsi)
14. Khorshidi, B., Rahimzade, M. B., Mirhadi, M. J. & Normohammadi, G. H. (2002). Study of drought stress effects in different growth stages on potato cultivars. *Iranian Journal of crop Sciences*, 1(4), 48-59. (in Farsi)
15. Lawlor, D. W. & Tezara, W. (2009). Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany*, 103(4), 561-579.
16. Liu, F. L., Andersen, M. N. & Jensen, C. R. (2009). Capability of the 'Ball-Berry' model for predicting stomatal conductance and water use efficiency of potato leaves under different irrigation regimes. *Science Horticulture*, 122, 346-354.
17. Liu, F. L., Shahnazari, A., Andersen, M. N., Jacobsen, S. E. & Jensen, C. R. (2006). Physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to partial root-zone drying: ABA signaling, leaf gas exchange, and water use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 57 (14), 3727-3735.
18. Martinez, J. P., Silva, H., Ledent, J. F. & Pinto, M. (2007). Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European Journal of Agronomy*, 26, 30-38.

19. Nilson, S. E. & Assmann, S. M. (2007). The control of transpiration Insights from Arabidopsis. *Plant Physiology*, 143, 19-27.
20. Putra, E. T. S, Zakaria, W., Abdullah, N. A. P. & Saleh, G. B. (2012). Stomatal morphology, conductance and transpiration of Musa sp. cv. Rastali in relation to magnesium, boron and silicon availability. *American Journal of Plant Physiology*, 7, 84-96.
21. Romero, P., Dodd, I. C. & Martinez-Cutillas, A. (2012). Contrasting physiological effects of partial root zone drying in field-grown grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Monastrell) according to total soil water availability. *Journal Experimental Botany*, 63, 4071-4083.
22. Roosta, H.R., Nazari, F. & Shahnazari, A. (2010). Comparative effects of conventional irrigation (CI) and partial root zone drying (PRD), and various sources of nitrogen on growth and yield in potato under field condition. *Advances in Environmental Biology*, 4(1), 117-124.
23. Rosen, C. J., Kelling, K. A., Stark, J. C. & Porter, G. A. (2014). Optimizing phosphorus fertilizer management in potato production. *American Journal of Potato Research*, 91, 145-160.
24. Shahnazari, A., Liu, F. L., Andersen, M. N., Jacobsen, S. E. & Jensen, C. R. (2007). Effects of partial root-zone drying on yield, tuber size and water use efficiency in potato under field conditions. *Field Crops Research*, 100(1), 117-124.
25. Shamshuddin, J. & Anda, M. (2012). Enhancing the productivity of ultisols and oxisols in Malaysia using basalt and/or compost. *Pedologist*, 55, 382-391.
26. Shimada, T., Sugano, S. S. & Hara-Nishimura, I. (2011). Positive and negative peptide signals control stomatal density. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 68, 2081-2088.
27. Shock, C. C., Shock, B. M. & Welch, T. (2013). Strategies for Efficient Irrigation Water Use. Oregon State University. *Sustainable Agriculture Techniques*, EM8783, 1-7.
28. Spence, R. D., Wu, H., Sharpe, P. J. H. & Clark, K. G. (1986). Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. *Plant Cell Environ*, 9, 197-202.
29. Sun, Y., Cui, X. & Liu, F. (2015). Effect of irrigation regimes and phosphorus rates on water and phosphorus use efficiencies in potato. *Scientia Horticulturae*, 190, 64-69.
30. Sun, Y., Yan, F., Cui, X. & Liu, F. (2014). Plasticity in stomatal size and density of potato leaves under different irrigation and phosphorus regimes. *Journal of plant physiology*, 171(14), 1248-1255.
31. Wang, Y., Chen, X. & Xiang, C. B. (2007). Stomatal density and bio-water saving. *International Journal of Plant Biology*, 49, 1435-1444.
32. Wang, Y., Liu, F., de Neergaard, A., Jensen, L. S., Luxhoi, J. & Jensen, C. R. (2010). Alternate partial root zone irrigation induced dry/wet cycles of soils stimulate N mineralization and improve N nutrition in tomatoes. *Plant Soil*, 337, 167-177.
33. Yan, F., Sun, Y., Song, F. & Liu, F. (2012). Differential responses of stomatal morphology to partial root-zone drying and deficit irrigation in potato leaves under varied nitrogen rates. *Science Horticulture*, 145, 76-83.
34. Yano, K. & Sekiya, N. (2008). Stomatal density of cowpea correlates with carbon isotope discrimination in different phosphorus, water and CO₂ environments. *New Phytologist*, 179(3), 799-807.
35. Zhang, Y. P., Wang, Z. M., Wu, Y. C. & Zhang, X. (2006). Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes. *Acta Agronomic Science*, 32, 70-75.
36. Zhenzhu, X. & Guangsheng, Z. (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 59(12), 3317-3325.