مجله به‌زراعی نهال و بذر
جلد ۲-۳۱، شماره ۱، سال ۱۳۹۴

اثر تنش خشکی بر رشد، عملکرد و کیفیت میوه انار (*Punica granatum* L.) رقم رباب نیریز در شرایط اقلیمی خشک

The Effects of Drought Stress on Growth, Yield and Fruit Quality of Pomegranate (*Punica granatum* L.) cv. Rababe Niriz Under Dry Climate Condition

محمدهادی راد[۱]، محمدرضا اصغری[۲] و محمدحسن عصاره[۳]

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی دکتری و دانشیار، گروه باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه
۳- استاد، مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، پیکان شهر، تهران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۱۰/۵ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۲/۲۳

چکیده

راد، م. ه.، اصغری، م. ر. و عصاره، م. ح. ۱۳۹۴. اثر تنش خشکی بر رشد، عملکرد و کیفیت میوه انار (*Punica granatum* L.) رقم رباب نیریز در شرایط اقلیمی خشک. **مجله به‌زراعی نهال و بذر ۲-۳۱: ۹۰ - ۷۵.** **10.22092/sppj.2017.110567**

انار (*Punica granatum* L.) یکی از مهم‌ترین محصولات باغی ایران است که بیشتر در مناطق خشک و نیمه خشک کشت می‌شود. درختان پرورش یافته در این مناطق به دلیل محدودیت منابع آب، همواره در معرض تنش خشکی قرار دارند. با هدف بررسی اثر تنش خشکی بر رشد، عملکرد و کیفیت میوه انار، این پژوهش در ایستگاه مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی یزد که از اقلیم خشک برخوردار است به اجرا درآمد. تیمارهای آبیاری شامل ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی (بدون تنش)، ۷۵ درصد ظرفیت زراعی (تنش ملایم) و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی (تنش شدید) بودند که در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در چهار تکرار مشتمل بر ۹ درخت در هر کرت و روی درختان جوان بارده رقم رباب نیریز اعمال شد. نتایج به دست آمده نشان داد که درختان انار با به کارگیری مکانیسم های متعدد از جمله افزایش تورژسانس سلولی با تجمع مواد اسمولیتی مثل قندهای محلول و اسیدهای آمینه‌ای چون پرولین و افزایش پتانسیل آب سلول برای دریافت آب بیشتر از خاک، حفظ رنگدانه‌های کلروفیل و کارتنوئید از طریق کنترل ظرفیت نسبی آب برگ (RWC)، کاهش سطح برگ و کاهش سطح برگ ویژه، با تنش خشکی مقابله می‌کنند. اثر تنش خشکی بر عملکرد و کیفیت میوه در مقایسه با شرایط شاخص‌های رشدی گیاه به مراتب بیشتر بود. تنش خشکی موجب کاهش عملکرد، کاهش اندازه میوه و کاهش میزان اجزای میوه از جمله آریل، هسته، پوست و آب میوه شد. تنش خشکی افزایش مواد جامد محلول (TSS)، اسیدیته قابل تیتراسیون (TA) و کاهش pH را به دنبال داشت. بر اساس نتایج این تحقیق، با توجه به مناسب کردن شرایط رویشی گیاه، عملکرد مناسب و بهبود بسیاری از عوامل کیفی میوه، برنامه‌ریزی آبیاری بر اساس رطوبت ۷۵ درصدی خاک در طول دوره رشد گیاه با به کارگیری سیستم آبیاری تحت فشار (بابلر) در باغ‌های انار توصیه می‌شود.

واژه‌های کلیدی: انار (*Punica granatum* L.)، تنش خشکی، رشد، عملکرد، کیفیت میوه.

نویسنده مسئول: asgharim.reza@yahoo.com تلفـــــن: ۰۴۴۳۲۷۵۲۷۴۱

مقدمه

یکی از مهم‌ترین عوامل محدود کننده رشد و نمو گیاهان، به ویژه درختان میوه در مناطق خشک و نیمه خشک، محدودیت منابع آب قابل استفاده است. گرم شدن کره زمین مزید بر علت بوده و اثر منفی تنش خشکی را تشدید کرده است (Xoconostle-Cazares *et al*., 2010). با این شرایط شناخت گیاهان مقاوم به خشکی به همراه آشنایی با مکانیسم‌های مقاومت به خشکی برای مقابله با اثر سوء تنش خشکی و استفاده بهینه از منابع آب، بسیار ضروری است. تنش خشکی زمانی حادث می‌شود که یا آب در دسترس ریشه محدود باشد و یا این که میزان تعرق گیاه تشدید شود (Cheruth *et al*., 2009).

گیاهان می‌توانند در سطوح گسترده و با به‌کارگیری مکانیسم‌های متعدد با تنش خشکی مقابله کنند. استراتژی مقابله با تنش خشکی از طریق افزایش پتانسیل آب سلولی و افزایش تورژسانس سلول‌ها بوده که در سطوح فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی اتفاق می‌افتد (Waseem *et al*., 2011؛ Yordanovand Velikova, 2003). میزان و چگونگی مقابله با تنش خشکی شامل فرار از خشکی، تحمل خشکی و سازگاری، از گونه‌ای به گونه دیگر و حتی از رقمی به رقم دیگر کاملاً متفاوت است (Cheruth *et al*., 2009).

رشد رویشی و عملکرد درختان میوه در شرایط تنش خشکی به وسیله تغییر در میزان فتوسنتز، تنفس، جابه‌جایی و یا انتقال مواد، دریافت یون‌های معدنی، کربوهیدرات‌ها، متابولیسم مواد غذایی و هورمون‌ها تحت تاثیر قرار می‌گیرد (Xoconostle-Cazares *et al*., 2010). کاهش در میزان فتوسنتز از طریق کاهش آب نسبی برگ، کاهش پتانسیل آب برگ، کاهش میزان جذب CO_2 از طریق کاهش میزان فعالیت آنزیم روبیسکو (Rubisco)، افزایش میزان رادیکال‌های آزاد اکسیژن و آسیب‌های ناشی از آن در کلروپلاست، از پیامدهای ناشی از تنش خشکی است. تغییر کمیت و کیفیت پروتئین‌ها با کاهش میزان آب سلولی و تغییر در بیان ژن‌ها اتفاق می‌افتد. با افزایش تنش خشکی در بسیاری از درختان میوه، میزان و نوع متابولیت‌های ثانویه تغییر می‌کند. به عنوان نمونه با افزایش سطح تنش خشکی، میزان پرولین سنتز شده در برگ‌ها افزایش می‌یابد که این عمل باعث اصلاح فرایند تثبیت کربن و در نهایت تعدیل فعالیت آنزیم روبیسکو می‌شود (Fendina *et al*., 1993).

اثر تنش خشکی بر کمیت و کیفیت میوه نیز در بسیاری از درختان میوه گزارش شده است. اثر منفی تنش خشکی بر اندازه میوه در گلابی (Lopez *et al*., 2011)، توت فرنگی (Bardonaba and Terry, 2010) و سیب (Mpelasoka *et al*., 2000) گزارش شده است. تنش خشکی موجب بهبود بسیاری از خواص کیفی از جمله مواد جامد محلول

(Total Soluble Solids)، اسیدیته قابل تیتراسیون (Titratable Acidity)، سفتی و رنگ و همچنین بهبود خاصیت انبارداری میوه آلو، پرتقال و زردآلو شده است (Garcia-Tejero *et al.*, 2010؛ Perez-Pastor *et al.*, 2007؛ Mpelasoka *et al.*, 2000). تنش خشکی موجب کاهش عملکرد میوه کیوی شد (Miller *et al*, 1998)، هرچند افزایش قابل توجهی در میزان کربوهیدرات میوه و برگ‌ها مشاهده شد. تاثیرپذیری میوه نسبت به سایر اندام‌های رویشی در پاسخ به تنش خشکی موضوعی است که نظر محققین زیادی را به خود جلب کرده است. تفاوت در ساختارهای مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در درختان میوه مختلف، باعث شده است تا این تاثیر پذیری کاملاً متفاوت باشد.

انار (*Punica granatum* L.) از مهم‌ترین محصولات باغی ایران است که به دلایل متعدد از جمله ویژگی‌های کم‌نظیر دارویی (Kaur *et al.*, 2006؛ Bagri *et al.*, 2009) و همچنین مطرح بودن آن به عنوان محصول پاک (مصرف حداقل سم و کود شیمیایی در باغ‌های انار) از جایگاه ویژه‌ای در بین محصولات باغی و به خصوص در طب سنتی برخوردار است. انار ازجمله گیاهانی است که قسمت‌های مختلف آن از قبیل میوه، برگ، گل، پوست، شاخه و ریشه دارای خواص دارویی متعددی است (Miguel *et al.*, 2010). تولید سالانه انار را در ایران بالغ بر ۶۶۵۰۰۰ تن گزارش کرده‌اند (Akbarpour *et al.*, 2010). انار تنوع بسیار گسترده‌ای از نظر ارقام دارد و یکی از مهم‌ترین ارقام انار در ایران رقم تجاری رباب است. اگرچه در سال‌های اخیر اطلاعات علمی قابل توجهی در زمینه‌های مختلف این میوه ارائه شده است، با این وجود به دلیل تنوع ارقام و تاثیرپذیری قابل توجه آن از شرایط مختلف محیطی بر لزوم انجام تحقیقات بیشتر در این زمینه تاکید می‌شود.

هدف از پژوهش حاضر بررسی سطوح مختلف آبیاری با اعمال تنش خشکی بر رشد رویشی، عملکرد و کیفیت میوه انار رقم رباب نیریز بود.

مواد و روش‌ها

محل اجرای پژوهش، مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان یزد بود که از نظر اقلیمی بر اساس روش دومارتن اصلاح شده، دارای اقلیم فرا خشک سرد است. میانگین بارندگی سالانه ۶۹ میلی‌متر، میانگین تبخیر سالانه ۳۰۹۰/۵ میلی‌متر، میانگین دمای سالانه ۲۰ درجه سانتی‌گراد و بیشینه و کمینه مطلق دمای سالانه به ترتیب ۴۴ و ۶/۵- درجه سانتی‌گراد اندازه‌گیری شده است. آزمایش روی درختان بارده چهار ساله انار رقم رباب نیریز که به فاصله ۴×۳ متر کشت شده‌اند، اجرا شد. درختان به وسیله سیستم آبیاری تحت فشار بابلر آبیاری شدند. آزمایش از تابستان ۱۳۹۱ با

انتخاب پایه‌های مناسب، اجرای نقشه طرح، تکمیل و آماده‌سازی سیستم آبیاری تحت فشار، تامین و اجرای وسایل اندازه‌گیری آب و رطوبت خاک، شروع و تا پایان سال ۱۳۹۲ ادامه یافت. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار و با در نظر گرفتن نه درخت در هر بلوک اجرا شد. تیمارهای رطوبتی شامل ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی (بدون تنش)، ۷۵ درصد ظرفیت زراعی (تنش ملایم) و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی (تنش شدید) بود. اعمال تیمارهای رطوبتی از طریق اندازه‌گیری رطوبت خاک به وسیله دستگاه رطوبت سنج (TDR مدل TRIM، ساخت شرکت IMKO کشور آلمان) تا عمق توسعه ریشه و در چهار عمق ۲۵-۰، ۵۰- ۲۵، ۷۵- ۵۰ و ۱۰۰-۷۵ سانتی‌متری و به صورت هفتگی، انجام شد. آبیاری تیمارهای ۷۵ و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی بر اساس درصدی از میزان آب مورد نیاز در شرایط ظرفیت زراعی انجام شد. میزان بارندگی در طول دوره آزمایش بسیار ناچیز بود و در محاسبات مربوطه لحاظ نشد. برای دستیابی به میزان آب مورد نیاز در حد ظرفیت زراعی، به همراه اندازه‌گیری‌های لازم در این خصوص شامل اندازه‌گیری رطوبت وزنی در اعماق مختلف، اندازه‌گیری وزن مخصوص ظاهری خاک و محاسبه درصد رطوبت حجمی و کالیبره کردن دستگاه TDR، عواملی چون میزان رطوبت اولیه خاک، عمق خالص آب آبیاری، مساحت خیس شده پای هر درخت، نیاز آب شویی و راندمان سیستم آبیاری نیز مد نظر قرار گرفت. میزان آب مصرف شده در هر دور آبیاری به وسیله کنتورهای نصب شده در محل ورودی لوله‌های سیستم آبیاری بابلر (با گنجایش تخلیه ۹۵ لیتر آب در هر ساعت برای هر درخت) کنترل و برای هر بلوک به طور مجزا منظور شد. تیمارهای رطوبتی از نیمه دوم اسفند ۱۳۹۱ لغایت پایان نیمه اول آبان ۱۳۹۲ اعمال شد. کلیه عملیات کوددهی، هرس و دفع علف‌های هرز در باغ بر اساس شرایط معمول انجام شد. اثر تیمارهای رطوبتی بر برخی شاخص‌های مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی اندام‌های رویشی و میوه مورد بررسی قرار گرفت.

اندازه‌گیری شاخص‌های رشد

- اندازه‌گیری رنگدانه‌های کلروفیل و کارتنوئید: مقدار ۰/۱ گرم برگ از هر درخت برداشت و پس از انتقال به آزمایشگاه، با استفاده از روش ارائه شده توسط استارنس و هادلی(Starnes and Hadley, 1965)، نمونه‌ها برای قرائت توسط اسپکتروفتومتر در طول موج های ۶۶۳، ۶۴۵، ۴۹۰ و ۳۳۸ نانومتر آماده شدند. پس از قرائت شدت جذب در طول موج‌های ذکر شده توسط دستگاه اسپکتروفتومتر مدل جن‌وی (Jenway) ساخت کشور انگلستان، مقادیر کلروفیل a، b، کل و کارتنوئید با استفاده از فرمول‌های ارائه شده توسط استارنس و هادلی (۱۹۶۵) محاسبه شد.

- اندازه‌گیری اسید آمینه پرولین: مقداری برگ سالم از هر یک از واحدهای آزمایشی تهیه و بلافاصله به آزمایشگاه منتقل و با توزین ۰/۵ گرم، مطابق روش ارائه شده توسط باتس و همکاران (Bates *et al*., 1973) نمونه‌ها برای قرائت شدت جذب در دستگاه اسپکتروفتومتر مدل جن‌وی و در طول موج ۵۲۰ نانومتر آماده شدند. در روش ارائه شده، برای کمی کردن تغییرات پرولین در نمونه‌های مورد آزمایش، منحنی استاندارد جذب بر اساس دامنه تغییر رنگ در نمونه‌هایی با مقادیر مشخص پرولین رسم شد. تولوئن خالص نیز به عنوان بلانک دستگاه مورد استفاده قرار گرفت.

- اندازه‌گیری قندهای محلول: پس از جمع‌آوری برگ از واحدهای آزمایشی و خشک کردن آن‌ها در شرایط آزمایشگاه، مقدار ۰/۵ گرم برگ خشک شده برداشته و مطابق روش ارائه شده توسط ایرگوین و همکاران (Irigoyen *et al*., 1992) جهت تعیین شدت جذب در طول موج ۶۲۵ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر مدل جن‌وی آماده شد. منحنی استاندارد نیز با قرائت شدت جذب غلظت های مختلف گلوکز در طول موج ذکر شده، رسم شد.

- اندازه‌گیری گنجایش نسبی آب برگ (RWC): با هدف مشخص کردن میزان سازگاری برگ ویا تطابق اسمزی به دمای محیط و تغییرات اتلاف آب در طول روز، ظرفیت نسبی آب برگ در دو مقطع زمانی قبل از طلوع آفتاب (Pry- Down) و اواسط روز (Mid-Day) از مطابق روش ارائه شده توسط بار و ودرلی (Barr and Weatherley, 1962) اندازه‌گیری شد.

- اندازه‌گیری درصد رطوبت برگ، سطح برگ و سطح برگ ویژه: با جمع‌آوری برگ از درختان تحت تیمار و توزین آن‌ها و سپس قرار دادن آن‌ها در آون با دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت و توزین مجدد نمونه‌ها، میزان رطوبت برگ در هر یک از تیمارهای رطوبتی اندازه‌گیری شد. سطح برگ نیز همزمان با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (Leaf Area Meter) مدل AM-200 ساخت کمپانی ADC انگلستان، با انتخاب سه برگ از بخش میانی سرشاخه‌های مربوط به هریک از درخت‌ها، اندازه‌گیری و از آن‌ها میانگین گرفته شد. با کسب اطلاعات لازم از میزان رطوبت برگ و همچنین سطح برگ، سطح برگ ویژه که عبارت است از سطحی از برگ که دارای یک گرم ماده خشک باشد، با استفاده از روش ارائه شده توسط کوتینی و همکاران (Cutini *et al*., 1998) محاسبه شد.

اندازه‌گیری شاخص‌های مربوط به میوه

- عملکرد: در اواخر مهرماه نسبت به برداشت میوه‌ها اقدام و با توزین آن‌ها، میزان عملکرد هر درخت مشخص شد.

- وزن میوه: پس از برداشت میوه‌های هر درخت و توزین و شمارش آن‌ها، متوسط وزن

میوه در هر یک از واحدهای آزمایشی، محاسبه شد.

- وزن آریل و وزن پوست: با انتخاب تصادفی یک میوه و توزین آن و سپس جدا کردن اجزای آن، وزن هر یک از اجزا شامل آریل و پوست و همچنین درصد هر یک اندازه‌گیری شد.

- ضخامت پوست: در سه بخش فوقانی، میانی و تحتانی میوه، ضخامت پوست به وسیله کولیس دیجیتال اندازه‌گیری و میانگین آن‌ها به عنوان شاخص ضخامت پوست منظور شد.

- درصد آب میوه: با جدا کردن آریل‌ها و له کردن آن‌ها و سپس گذراندن از صافی مناسب، میزان آب میوه نسبت به سایر اجزای میوه مشخص شد.

- وزن هسته: پس از خشک کردن هسته‌ها در شرایط آزمایشگاه، هر یک از نمونه‌ها به تفکیک توزین و وزن هسته‌ها و همچنین نسبت آن‌ها در برابر سایر اجزای میوه محاسبه شد.

- مواد جامد محلول (Total Soluble Solids): با استخراج آب میوه، بلافاصله مجموع مواد جامد محلول به وسیله دستگاه رفرکتومتر (Refractometer) مینی دیجیتال (Mini Digital) ساخت کشور تایوان اندازه‌گیری شد.

- اسیدیته قابل تیتراسیون (Titrable Acidity): مقداری از آب میوه نیز جهت تعیین میزان اسیدیته قابل تیتراسیون مورد استفاده قرار گرفت. برای این امر پس از رقیق سازی، نمونه‌ها با سود ۰/۱ نرمال تیتر و پس از رسیدن اسیدیته نمونه به ۸/۲، مقدار سود مصرفی براورد گردید. در ادامه به استناد فرمول ذیل، درصد اسیدیته قابل تیتراسیون بر اساس اسید غالب میوه انار یعنی اسید سیتریک بیان شد.

۱۰۰ × (وزن نمونه تیتر شده × ۱۰۰۰) / (سود مصرفی × نرمالیته سود × وزن اکی‌والان اسید غالب)= درصد اسیدیته قابل تیتراسیون

۶۴= وزن اکی والان اسید سیتریک

- نسبت مواد جامد قابل حل به اسیدیته قابل تیتراسیون (TSS/TA): با مشخص شدن میزان مواد جامد قابل حل و همچنین اسیدیته آب میوه، نسبت این دو که شاخص مناسبی برای تعیین میزان رسیدگی میوه است، محاسبه شد. این شاخص در ارقام مختلف انار از تنوع گسترده‌ای برخوردار است.

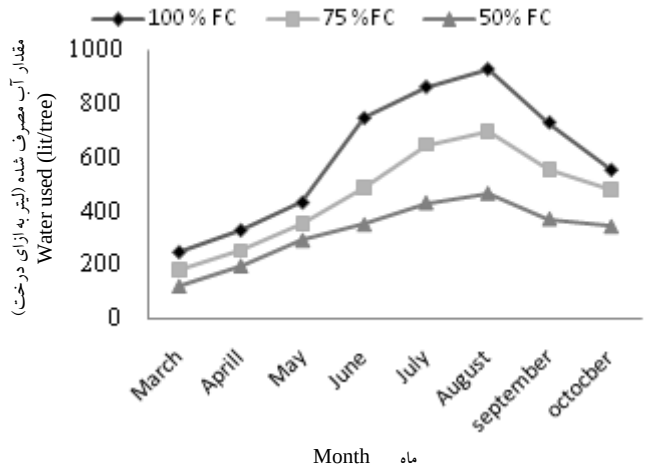
- اسیدیته (pH): جهت تعیین pH نمونه‌ها از دستگاه pH متر (مدل Metrohm-827)ساخت کشور سوئیس استفاده شد.

تجزیه واریانس و تجزیه و تحلیل داده‌ها و همچنین رسم نمودارها در محیط نرم‌افزاری SPSS و Excel انجام شد. مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

میزان آب مصرف شده در تیمارهای مختلف

شکل ۱ میزان آب مصرف شده هر درخت را در هر یک از تیمارها و در ماه‌های مختلف نشان می‌دهد.



شکل ۱- مقدار آب مصرف شده (تبخیر و تعرق) توسط انار (رقم رباب نیریز) در تیمارهای آبیاری مختلف

Fig. 1. The amount of water used by pomegranate (cv. Rababe Niriz) in different irrigation treatments

میزان آب مصرف شده (تبخیر و تعرق) در طول دوره آزمایش در تیمارهای رطوبتی ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب ۴۵۸۴، ۳۴۷۱ و ۲۴۴۴ لیتر به ازای هر درخت اندازه‌گیری شد. سطح سایه‌انداز درختان با اندازه‌گیری سطح تاج پوشش، معادل ۲۶ درصد محاسبه شد. با لحاظ کردن پوشش ۶۰ درصدی برای یک باغ انار و همچنین توجه به راندمان ۹۰ درصدی سیستم آبیاری مورد استفاده، میزان آب مصرف شده به ازای هر درخت در تیمارهای رطوبتی مورد اشاره به ترتیب ۱۰۵۷۸، ۸۰۱۰ و ۵۶۴۰ لیتر تعیین شد. به عبارتی میزان آب مصرف شده برای درختانی که دارای تاج پوشش کامل بوده و همچنین به فاصله ۴×۳ متر کاشته شده‌اند، در تیمارهای رطوبتی ۱۰۰، ۷۵ و ۵۰ درصد به ترتیب معادل ۸۸۱۲، ۶۷۵۶ و ۴۶۹۸ مترمکعب در هکتار محاسبه شد. لازم به ذکر است که در این بررسی به دلیل کمی نزولات جوی، باران موثر برای تامین بخشی از رطوبت خاک منظور نشد. نتایج به دست آمده نشان داد که مقادیر آب مصرف شده با توجه به نوع بافت خاک، شرایط اقلیمی، سیستم آبیاری و تراکم کاشت با مقادیر گزارش شده توسط ختاب و همکاران (Khattab *et al.*, 2011) که جهت اعمال سطوح مختلف آبیاری روی درختان بیست ساله انار انجام شده است، تا حدود بسیار

زیادی مطابقت دارد.

شاخص‌های رشد

جدول‌های ۱ و ۲ مقایسه میانگین هر یک از شاخص‌های رشد مورد بررسی را نشان می‌دهد. تاثیر تنش خشکی بر تغییرات رنگدانه‌های کلروفیل و کارتنوئید بسیار اندک بود، به گونه‌ای که در بسیاری از موارد، اختلاف معنی‌داری بین تیمارهای مختلف مشاهده نشد. در برخی از موارد مثل کلروفیلb با وجود تنش ملایم، افزایش مختصری در میزان آن اتفاق افتاد که منجر به افزایش میزان کلروفیل کل شد، به‌گونه‌ای که با سایر سطوح تیمار رطوبتی اختلاف معنی‌داری را نشان داد. در سایر موارد نیز برای کلروفیلa و کارتنوئید، حداکثر مقدار تولید شده مربوط به تیمار ۷۵ درصد ظرفیت زراعی بود. نتایج به دست آمده نشان داد که انار می‌تواند در شرایط تنش شدید خشکی با به کارگیری مکانیسم‌های مناسب در شرایط فتوسنتزی مطلوب به سر برده و از کاهش کلروفیل و سایر رنگدانه‌های موثر در فتوسنتز جلوگیری کند. یکی از این مکانیسم‌ها می‌تواند ناشی از بهبود پتانسیل آب و یا افزایش میزان ریشه در گیاه و برداشت کافی عناصر غذایی از جمله نیتروژن در شرایط کمی رطوبت از خاک باشد (Xoconostle-Cazares *et al*., 2010). در بسیاری از منابع به این نکته اشاره شده است که تنش خشکی تاثیر قابل توجهی بر کاهش غلظت رنگدانه‌های کلروفیل از جمله کلروفیلa، b و کارتنوئید دارد (Cheruth *et al*., 2009). کاهش میزان غلظت رنگدانه‌های کلروفیل و کارتنوئید ناشی از تنش خشکی در برگ‌های انار نیز گزارش شده است (Khattab *et al*., 2011).

تنش خشکی بر مواد اسمولیتی مثل پرولین و قندهای محلول تاثیر مثبت داشت و با افزایش میزان تنش مقدار هریک افزایش یافت. بالاترین مقادیر پرولین و قندهای محلول مربوط به تیمار ۵۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب ۲/۴۹ میلی‌مول بر گرم وزن تازه برگ و ۴۷/۵۶ میلی‌گرم بر گرم ماده خشک برگ بود (جدول۱). یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های مقاومت به خشکی در گیاهان، بهبود شرایط اسمولیتی سلول و به عبارتی افزایش پتانسیل اسمزی سلول‌ها و به تبع آن افزایش پتانسیل آب گیاه است (Waseem *et al*., 2011). این مکانیسم در گیاهان مقاوم به خشکی از کارامدترین مکانیسم‌ها برای برداشت آب از خاک در شرایط محدودیت رطوبت است. افزایش میزان قندهای محلول و همچنین اسیدهای آمینه از جمله پرولین، بیانگر مقاومت بالای انار به تنش خشکی و یکی از راه‌های دریافت آب از خاک بوده که از این طریق توانسته است غلظت کلروفیل و کارتنوئید خود را نیز در شرایط تنش حفظ کند. افزایش غلظت پرولین از ۰/۴۱ درصد به ۱/۰۸ درصد ناشی از تنش خشکی در انار گزارش شده است (Khattab *et al*., 2011). ردریگوز و همکاران

جدول ۱- تاثیر سطوح مختلف تنش خشکی بر رنگدانه‌های کلروفیل و کارتنویید، پرولین و قندهای محلول برگ در انار (رقم رباب نیریز)

Table 1. The effects of different drought stress levels on chlorophyll and carotenoid pigments, proline and soluble sugars of leaf in pomegranate (cv. Rabab Niriz)

تیمار آبیاری	کلروفیل a (میلی‌گرم/گرم بافت تازه)	کلروفیل b (میلی‌گرم/گرم بافت تازه)	کلروفیل کل (میلی‌گرم/گرم بافت تازه)	کارتنوئید (میلی‌گرم/گرم بافت تازه)	پرولین (میلی‌مول/ گرم بافت تازه)	قندهای محلول (میلی‌گرم/ گرم ماده خشک)
Irrigation treatment	Chlorophyll a ($mg\ g^{-1}fw$)	Chlorophyll b ($mg\ g^{-1}fw$)	Total Chlorophyll ($mg\ g^{-1}fw$)	Carotenoid ($mg\ g^{-1}fw$)	Proline ($mmol\ g^{-1}fw$)	Soluble sugars ($mg\ g^{-1}dw$)
100% FC	3.45a	0.87ab	4.33ab	0.49a	0.96c	29.22b
75% FC	3.77a	0.96a	4.73a	0.51a	1.62b	47.31a
75% FC	3.77a	0.96a	4.73a	0.51a	1.62b	47.31a

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means in each column followed by the same letter are not significantly different at the 5 % probability level, using Duncan' s multiple range test.

جدول ۲- تاثیر سطوح مختلف تنش خشکی بر رطوبت برگ، ظرفیت نسبی آب برگ (RWC)، سطح برگ و سطح برگ ویژه در انار رقم رباب نیریز

Table 2. The effects of different drought stress levels on leaf moisture, relative water contents, leaf area and specific leaf area in pomegranate (cv. Rababe Niriz)

تیمار آبیاری	رطوبت برگ	گنجایش نسبی آب صبحگاهان	گنجایش نسبی آب بعد از ظهر	سطح برگ	سطح برگ ویژه
Irrigation treatment	Leaf moisture (%)	RWC_p (%)	RWC_m (%)	Leaf area(cm^2)	Specific leaf area (cm^2g^{-1})
100% FC	88.03a	85.69a	75.23a	9.98a	50.13a
75% FC	87.68a	84.82a	74.98a	9.34a	46.82ab
75% FC	87.28a	84.78a	72.71a	8.30b	43.49b

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means in each column followed by the same letter are not significantly different at the 5 % probability level, using Duncan' s multiple range test.

(Rodriguez *et al.*, 2012) یکی از مهم‌ترین عامل‌های مقاومت به خشکی را در انار، بهبود شرایط اسمولیتی سلول‌ها و به عبارتی تطابق اسمزی (Osmotic adjustment) از طریق انباشت ترکیبات مناسب دانسته‌اند. آن‌ها انار را به عنوان یکی از گونه‌های سازگار به خشکی (Xeromophic) معرفی کرده‌اند. ال-کار و همکاران (El-Kar *et al.*, 2011) افزایش غلظت یون‌های سدیم (Na^+) و پتاسم (K^+) را در انار، عامل سازگاری آن به محیط‌های خشک دانسته‌اند. اگرچه تنش خشکی موجب کاهش میزان آب برگ و در نتیجه ظرفیت نسبی آب برگ شد، با این شرایط اختلاف معنی‌داری بین سطوح مختلف تیمارهای رطوبتی مشاهده نشد. در بهترین شرایط (قبل از طلوع آفتاب)، بیشینه میزان ظرفیت نسبی آب برگ، ۸۵/۶۹ درصد اندازه‌گیری شد. در شرایط نامساعد محیطی مثل تنش خشکی و همچنین گرمای شدید هوا (اواسط روز) این مقدار به ۷۲/۷۱ درصد کاهش یافت. اختلاف کم ظرفیت نسبی آب برگ در صبحگاهان با اواسط روز نشان دهنده به کارگیری مکانیسم‌های متعدد کاهش اتلاف آب از طریق تعرق است. ردریگوز و همکاران (Rodriguez *et al.*, 2012) این مکانیسم‌ها را شامل کاهش هدایت روزنه‌ای و کنترل اتلاف آب از طریق تعرق و حفظ تورژسانس برگ، بسته شدن کامل روزنه‌ها در شرایط تنش شدید، تطابق اسمزی از طریق تجمع مواد اسمولیتی در درون سلول‌ها و حفظ تورژسانس سلول‌ها، افزایش گنجایش نسبی آب اپوپلاستیک (Apoplastic Relative Water Content) و در نهایت افزایش پتانسیل آب سلول‌ها دانسته‌اند.

از مکانیسم‌های مهم در سازگاری گیاهان به تنش خشکی کاهش سطح برگ با هدف کاهش سطح تعرق است (Cheruth *et al.*, 2009). انار نیز از این مکانیسم برای کاهش تعرق استفاده نموده می‌کند، به گونه‌ای که در شرایط تنش شدید خشکی میزان آن از میانگین ۹/۹۸ سانتی متر مربع به ۸/۳۰ سانتی‌متر مربع کاهش یافت و اختلاف معنی‌داری را با سایر سطوح تیمار رطوبتی از خود نشان داد. سطح برگ ویژه با کاهش میزان رطوبت خاک کاهش یافت، به گونه‌ای که در تیمار ۵۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به سایر سطوح رطوبتی اختلاف معنی‌داری را نشان داد. کاهش سطح برگ ویژه، بیانگر افزایش کارایی برگ در شرایط تنش خشکی است. با کاهش سطح برگ، علی رغم کاهش تعرق، تولید و ذخیره مواد در برگ کمتر دستخوش تغییر گردیده شد (جدول ۲).

شاخص‌های مربوط به میوه

جدول‌های ۳ و ۴، مقایسه میانگین برخی از شاخص‌های اندازه‌گیری شده در میوه را نشان می‌دهند.

در این تحقیق برخی از صفات اندازه‌گیری

جدول ۳- تاثیر سطوح مختلف تنش خشکی بر عملکرد، وزن میوه، وزن آریل، وزن پوست، ضخامت پوست، وزن هسته و آب میوه انار (رقم رباب نیریز)

Table 3. The effects of different drought stress levels on yield, fruit weight, aril weight, peel weight, peel thickness, seed weight and fruit juice in pomegranate (cv. Rababe Niriz)

تیمار آبیاری Irrigation treatment	عملکرد Yield (kg tree^{-1})	وزن میوه Fruit weight (g)	وزن آریل Aril weight (g)	وزن پوست Peel weight (g)	ضخامت پوست peel thickness (mm)	وزن هسته Seed weight (g)	آب میوه Fruit juice (%)
100% FC	2.06a	269.42a	140.54a	124.51a	4.99a	16.61a	46.76a
75% FC	1.45b	213.37b	113.10b	100.27b	5.27a	14.72b	44.94b
75% FC	1.33c	204.82b	104.53b	100.29b	4.12b	14.52b	43.98b

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means in each column followed by the same letter are not significantly different at the 5 % probability level, using Duncan' s multiple range test.

جدول ۴- تاثیر سطوح مختلف تنش خشکی بر مواد جامد محلول (TSS)، اسیدیته قابل تیتراسیون (TA)، نسبت مواد جامد محلول به اسیدیته قابل تیتراسیون و pH در انار رقم رباب نیریز

Table 4. The effects of different drought stress levels on TSS, TA, TSS/TA and pH in pomegranate (cv. Rababe Niriz)

تیمار آبیاری Irrigation treatment	مواد جامد محلول TSS (^{o}B)	اسیدیته قابل تیتراسیون TA (%)	مجموع مواد جامد محلول TSS/TA	اسیدیته pH
100% FC	14.32b	3.75b	3.81a	3.51a
75% FC	15.30a	3.95b	3.87a	3.50a
75% FC	15.90a	5.61a	2.83b	3.36b

میانگین‌هایی که در هر ستون دارای حرف مشابه هستند، بر اساس آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال ۵٪ اختلاف معنی‌داری ندارند.

Means in each column followed by the same letter are not significantly different at the 5 % probability level, using Duncan' s multiple range test.

شده از جمله عملکرد هر درخت، وزن متوسط میوه و به دنبال آن وزن اجزای میوه مثل وزن آریل، وزن پوست و وزن هسته، با افزایش سطح تنش خشکی، کاهش یافت. تغییرات مربوط به ضخامت پوست میوه اندک بود، هرچند با اعمال تیمار شدید تنش خشکی، ضخامت پوست میوه کاهش یافت. بیشترین درصد آب میوه مربوط به تیمار ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی با مقدار ۴۶/۷۶درصد بود که با سایر سطوح تیمارهای رطوبتی اعمال شده اختلاف معنی‌داری را نشان داد (جدول ۳). ملیشو و همکاران (Mellisho *et al*., 2012) در تحقیقی نشان دادند که افزایش و یا کاهش اندازه و عملکرد میوه و همچنین تجمع مواد شیمیایی در میوه انار تحت تاثیر میزان و زمان تنش خشکی قرار می‌گیرد. تنش شدید خشکی به ویژه در زمان رشد سریع میوه، ضمن کاهش عملکرد موجب کاهش کیفیت میوه و از جمله اندازه میوه خواهد می‌شود. این موضوع در این پژوهش به خوبی مشخص شد. اعمال پیوسته تنش خشکی، اثر سوء بر عملکرد و اندازه میوه داشت، به گونه‌ای که عملکرد هر درخت از ۲/۰۶ کیلوگرم به ۱/۳۳ کیلوگرم و متوسط وزن میوه از ۲۶۹/۴۲ گرم به ۲۰۴/۸۲ گرم کاهش یافت.

ویژگی‌های مربوط به آب میوه، مثل مواد جامد محلول، اسیدیته قابل تیتراسیون و pH نیز تحت تاثیر تنش خشکی قرار گرفت. با افزایش تنش خشکی میزان مواد جامد محلول افزایش یافت، هرچند این افزایش اختلاف معنی‌داری را با تیمار تنش ملایم (۷۵ درصد ظرفیت زراعی) نشان نداد. درصد اسیدیته قابل تیتراسیون نیز با افزایش سطح تنش خشکی افزایش یافت. با افزایش اسیدیته قابل تیتراسیون در تیمار تنش شدید خشکی (۵۰ درصد ظرفیت زراعی)، pH آن کاهش و به ۳/۳۶ رسید. این عوامل موجب پایین آمدن شاخص رسیدگی میوه (نسبت مواد جامد محلول به درصد اسیدیته قابل تیتراسیون) در تیمار تنش شدید خشکی شد، به گونه‌ای که نسبت به سایر سطوح تیمار رطوبتی اختلاف معنی‌داری را نشان داد (جدول۴). اکبرپور و همکاران (Akbarpour *et al*., 2009) با جمع‌آوری ارقام مختلف انار از سراسر ایران و بررسی ویژگی‌های شیمیایی میوه، مقادیر مواد جامد محلول، درصد اسیدیته قابل تیتراسیون و pHآب میوه را برای رقم رباب به ترتیب ۱۹/۸۸، ۱/۴۹ و ۳/۰۹ گزارش کردند. تفاوت قابل توجهی در میزان مواد جامد محلول و درصد اسیدیته قابل تیتراسیون که در پژوهش فوق گزارش شده است با آنچه در تیمارهای مختلف رطوبتی اندازه‌گیری شده در این بررسی مشاهده می‌شود. پالئو و همکاران (Palou *et al*., 2013) گزارش کرده‌اند که با کاهش مصرف آب در حد ۲۵ درصد ET_C (Crop Evapotranspiration) در سیستم آبیاری قطره‌ای در انار، مقدار مواد جامد محلول (soluble solids content)، میزان آنتوسیانین و رنگ میوه‌ها بهبود یافت.

آن‌ها گزارش کرده‌اند که هرچند با کاهش مصرف آب، عملکرد درختان کاهش می‌یابد، با این وجود در صورت اعمال مدیریت صحیح آبیاری، ضمن کاهش مصرف آب، می‌توان کیفیت میوه را بهبود و زمان رسیدن میوه را نیز به تاخیر انداخت. ظرفیت آنتی اکسیدانی پوست و آب میوه به تغییرات مواد فنلی و همچنین تغییرات آنتوسیانین میوه‌ها وابسته است که می‌تواند با تغییرات شدید رطوبت خاک به ویژه در مرحله دوم رشد میوه دستخوش تغییر شود، ضمن این که آبیاری بیش از حد و یا عدم توجه به کاهش تنظیم شده آبیاری (RDI) در این مرحله از رشد میوه می‌تواند جذب بیش از حد کربن و سنتز متابولیت‌های اولیه را به دنبال داشته، ضمن افزایش رشد رویشی، گرایش گیاه را به سمت تولید متابولیت‌های ثانویه کاهش دهد که این خود می تواند عاملی برای کاهش کیفیت میوه‌ها باشد (Mellisho *et al*., 2012).

با توجه به نتایج به دست آمده از این پژوهش، بر مقاومت فوق‌العاده انار به خشکی از طریق به کارگیری مکانیسم‌های متعدد از جمله تطابق اسمزی و کنترل پتانسیل آب و در نتیجه بهبود ظرفیت نسبی آب برگ (RWC)، حفظ طولانی مدت رنگدانه‌های کلروفیل و کارتنوئید، کاهش تعرق از طریق کاهش سطح برگ و بهبود کارایی فتوسنتز، حفظ و همچنین کنترل رشد رویشی می‌توان تاکید کرد. با توجه به شکل ۱ می‌توان استنباط کرد که در صورت فراهم شدن شرایط (افزایش رطوبت خاک در حد ظرفیت زراعی) گیاه قادر است بدون تغییر قابل توجه در ویژگی‌های رویشی با برداشت آب از خاک، بخشی از آن‌را در میوه‌ها ذخیره و بخشی نیز از طریق تعرق، اتلاف کند. علی رغم مقاومت بالای انار به تنش خشکی، با رخداد تنش خشکی در طول مراحل رشد میوه، میوه‌ها به مراتب بیشتر از اندام‌های رویشی تحت تاثیر قرار می‌گیرند که اولین اثر را می‌توان در کاهش عملکرد و کاهش اندازه میوه‌ها و به دنبال آن کاهش وزن اجزای میوه مشاهده کرد. پایین آمدن درصد آب میوه و بالارفتن مواد جامد محلول و همچنین اسیدیته قابل تیتراسیون، عکس‌العملی است که گیاه در مقابله با تنش خشکی از خود نشان داد. افزایش مواد جامد محلول و کاهش pH آب میوه، تاثیر به سزایی در ماندگاری میوه پس از برداشت خواهد داشت. با هدف کاهش میزان مصرف آب و برخورداری از عملکرد مناسب همراه با بهبود نسبی کیفیت میوه، حفظ رطوبت خاک در حد ۷۵ درصد ظرفیت زراعی (تنش ملایم) در طول دوره رشد و باردهی درخت انار با استفاده از سیستم آبیاری تحت فشار بابلر پیشنهاد می‌شود. یکنواختی رطوبت خاک در طول این دوره به وسیله به کارگیری سیستم‌های آبیاری تحت فشار از جمله بابلر، تاثیر به سزایی در بهبود دیگر شاخص‌های کیفی میوه از جمله ترک خوردگی میوه نیز خواهد داشت. با هدف اعمال تیمار کم آبیاری تنظیم شده (RDI) می‌توان مطالعات انجام شده را تکمیل کرد.

سپاسگزاری

اعتبار مورد نیاز طرح پژوهشی که مقاله حاضر از آن استخراج شده است از معاونت علمی و فن آوری ریاست جمهوری تامین شده است که مراتب تشکر و قدردانی را از آن معاونت دارد.

References

Akbarpour, V., Hemmati, K., Sharifani, M., and Bashiri Sadr, Z. 2010. Multivariate analysis of physical and chemical characteristics in some pomegranate (*Punica granatum*) cultivars of Iran. Journal of Food, Agriculture and Environment 8(1): 244-248.

Bagri, P., Ali, M., Aeri, V., Bhowmik, M., and Sultana, S. 2009. Antidiabetic effect of *Punica granatum* flowers: Effect on hyper lipidemia pancreatic cells lipid peroxidation and antioxidant enzymes in experimental diabetes. Food and Chemical Toxicology 47: 50 -54.

Barr, H. D., and Weatherley, P. E. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. Australian Journal of Biological Science 15: 413-428.

Bates, L. S., Walden, R. P., and Teare, I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. Plant and Soil 39: 205- 207.

Bordonaba, J. G., and Terry, L. A. 2010. Manipulating the taste-related composition of strawberry fruits (*Fragaria*x *ananassa*) from different cultivars using deficit irrigation. Food Chemistry 122 (4): 1020-1026.

Cheruth, A. J., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, Somasundaram, H., and Panneerselvam, R. 2009. Drought stress in plants: A review on morphological characteristicsand pigments composition. International Journal of Agriculture and Biology. ISSN Print: 1560–8530; ISSN Online: 1814-9596.

Cutini, A., Matteucci, G., and Mugnozza, G. S. 1998. Estimation of leaf area index with the Li-cor LAI 2000 in desiduous forests. Forest Ecology and Management 105: 55-63.

El-Kar, C., Ferchichi, A., Attia, F., and Bouajila, J. 2011. Pomegranate (*Punica granatum*) Juices: Chemical composition, micronutrient cations, and antioxidant capacity. Journal of Food Science 76(6): 795-800.

Fendina, I. S., Tsonev, T., and Guleva, E. L. 1993. The effect of pretreatment with praline on the responses of (*Pisum sativum* L.) to salt stress. Photosynthetica 29: 521-527.

Garcia-Tejero, I., Jimenez-Bocanegra, J. A., Martinez, G., Romero, R., Duran-Zuazo, V. H., and Muriel-Fernandez, J. 2010. Positive impact of regulated deficit irrigation on yield and fruit quality in a commercial citrus orchard (*Citrus sinensis* L.) Osbeck, cv. Salustiano. Agricultural Water Management 97(5): 614-622.

Irigoyen, J. J., Emerich, D. W., and Sanchez-Diaz, M. 1992. Waterstress induced changes in concentrations of proline andtotal soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. Physiologia Plantarum 84: 55-60.

Kaur, G., Jabbar, Z., Athar, M., and Alam, M. S. 2006. *Punica granatum* (pomegranate) flower extract possesses potent antioxidant activity and abrogates Fe-NTA induced hepatotoxicity in mice. Food Chemistry and Toxicology 44: 984-993.

Khattab, M., Shaban, A. E., El-shrief, A. H., and El-Deen Mohamed, A. S. 2011. Growth and productivity of pomegranate trees under different irrigation levels. III: Leaf pigments, proline and mineral content. Journal of Horticultural Science & Ornamental Plants 3 (3): 265-269.

Lopez, G., Larrigaudiere, C., Girona, J., Behboudian, M. H., and Marsal, J. 2011. Fruit thinning in 'Conference' pear grown under deficit irrigation: Implications for fruit quality at harvest and after cold storage. Scientia Horticulturae 129 (1): 64-70.

Mellisho, C. D., Egea, I., Galindo, A., Rodríguez, P., Rodríguez, J., Conejero, W., Romojaro, F., and Torrecillas, A. 2012. Pomegranate (*Punica granatum* L.) fruit response to different deficit irrigation conditions, Agricultural Water Management 114: 30-36.

Miguel, M. G., Neves, M. A., and Antunes, M. D. 2010. Pomegranate (*Punica granatum* L.): A medicinal plant with myriad biological properties - A short review. Journal of Medicinal Plants Research 4(25): 2836-2847.

Miller, S. A., Smith, G. S., Boldingh, H. L., and Johansson, A. 1998. Effects of water stress on fruit quality attributes of kiwifruit. Annals of Botany 81(1): 73-81.

Mpelasoka, B. S., Behboudian, M. H., Dixon, J., Neal, S. M., and Caspari, H. W. 2000. Improvement of fruit quality and storage potential of 'Braeburn' apple through deficit irrigation. Journal of Horticultural Science and Biotechnology 75(5): 615-621.

Palou, L., Intrigliolo, D. S., Nortes, P. S., Rojas-Argudo, C., Taberner, V.,Bartual, J., and Pérez-Gago, M.B. 2013. Effect of sustained and regulated deficit irrigation on fruit quality of pomegranate cv. Mollar de Elche at harvest and during cold storage. Agricultural Water Management 125: 61-70.

Perez-Pastor, A., Ruiz-Sanchez, M. C., Martinez, J. A., Nortes, P. A., Artes, F., and Domingo, R. 2007. Effect of deficit irrigation on apricot fruit quality at harvest and during storage. Journal of the Science of Food and Agriculture 87(13): 2409-2415.

Rodriguez, P., Mellisho, C. D., Conejero, W., Cruz, Z. N., Ortuño, M. F., Galindo, A., and Torrecillas, A. 2012. Plant water relations of leaves of pomegranate trees under different irrigation conditions. Environment 77: 19-24.

Starnes, W. J., and Hadley H. H. 1965. Chlorophyll content of various strains of soybeans (*Glycine max* L.) Merr. Crop Science 5: 9-11.

Waseem, M., Asghar Ali, M., Tahir1, M. A., Nadeem, M., Ayub, A. T., Ahmad, R., and Hussain, M. 2011. Mechanism of drought tolerance in plant and its management through different methods. Continental Journal of Agricultural Science 5 (1): 10- 25.

Xoconostle-Cazares, B., Ramirez-Ortega, F. A., Flores-Elenes, L., and Ruiz-Medrano, R. 2010. Drought tolerance in crop plants. American Journal of Plant Physiology 5(5): 241-256.

Yordanov, V., and Velikova, T. T. 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. Bulgarin Journal of Plant Physiology Special Issue: 187-206.