



تحقیقات آب و خاک ایران | دوره ۵۲ | شماره ۱۱ | بهمن ۱۴۰۰ (ص ۲۷۸۸-۲۷۷۵)

<https://dx.doi.org/10.22059/ijswr.2021.329621.669060>

(مقاله علمی - پژوهشی)

## Study of Spatio-temporal Variation of Root Water Uptake of Corn and Canola under Drought Stress

MOHAMMAD HOSSEIN MOHAMMADI<sup>\*1</sup>, MAEDEH HOJJATI<sup>1</sup>, MOHSEN ZAREBANADKOUKI<sup>2</sup>, MOHSEN FARAHBAKHSH<sup>1</sup>, MAHDI SHORAFI<sup>1</sup>

1. Department of Soil Science, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran.

2. Department of Soil Science, University of Bayreuth, Bayreuth, Germany.

(Received: Aug. 31, 2021- Revised: Nov. 23, 2021- Accepted: Dec. 6, 2021)

### ABSTRACT

The purpose of this study was to investigate the spatio-temporal variation of plant water uptake under optimal moisture conditions and drought stress. Corn and rapeseed plants with two different root development patterns were planted in pots with 48 by 62 cm dimensions in four replications. The internal space of each pot was divided into 18 almost hydraulically isolated regions and then filled with sandy loam soil. The hydraulic isolation was performed by a layer of 2.5 cm of coarse sand. Matric suction of soil was buffered, and the water use was simultaneously measured using handmade tensiometers at suction 40cm. In the end, two pots from each culture were phased with drought stress by increasing the suction of the soil to 100cm. The results showed that both plants extract water from the first (0-10 cm) and the second layer (12.5-22.5 cm) rather than deeper soil under optimal moisture conditions, and tend to uptake more water from deeper and afar regions under drought stress. The water uptake pattern was attributed to the radial and axial hydraulic resistances of roots and soil hydraulic resistance. The hydraulic resistance of soil and root (radial component) becomes more than axial root resistance which results in the less decline of hydraulic potential xylems from proximal to distal regions. Then, the high potential gradient is transversally established across distal roots and promotes water uptake.

**Keywords:** Root Hydraulic Conductance, Drought, Transpiration.

---

\*Corresponding Author's Email: mhmohmad@ut.ac.ir

## بررسی الگوی مکانی و زمانی جذب آب توسط ریشه گیاه ذرت و کلزا تحت تنش کم آبی

محمد حسین محمدی<sup>۱\*</sup>، مائده حجتی<sup>۱</sup>، محسن زارع بنادکوکي<sup>۲</sup>، محسن فرحبخش<sup>۱</sup>، مهدی شرفا<sup>۱</sup>

۱. گروه علوم و مهندسی خاک، دانشکده‌گان کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران.

۲. گروه خاکشناسی دانشگاه بایروت، بایروت، آلمان.

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۶/۹ - تاریخ بازنگری: ۱۴۰۰/۹/۲ - تاریخ تصویب: ۱۴۰۰/۹/۱۵)

### چکیده

این پژوهش با هدف بررسی الگوی مکانی و زمانی جذب آب در شرایط رطوبتی بهینه و تنش کم آبی صورت گرفت. به این منظور، دو گیاه ذرت و کلزا با دو الگوی توسعه ریشه متفاوت در گلدان‌هایی با ابعاد ۴۸ در ۶۲ سانتی‌متر و در چهار تکرار کشت گردید. فضای داخلی هر گلدان به ۱۸ ناحیه تقریباً مساوی تقسیم گردید و سپس با خاکی با بافت لوم شنی که با استفاده از یک لایه ۲/۵ سانتی متری از شن درشت از یکدیگر جدا شده بوده‌اند پر گردید. این لایه شن درشت به منظور قطع هیدرولیکی ناحیه‌های مختلف استفاده گردید. سپس با استفاده از تانسیمترهای دست‌ساز، مکش ماتریک ثابت و برابر در همه بخش‌های خاک اعمال و نیز مقدار جذب آب از هر کدام از این بخش‌های خاک در طی زمان اندازه‌گیری شد. با توجه به تثبیت مکش ماتریک و در نتیجه رطوبت خاک و عدم زهکشی و تبخیر مقدار جذب آب معادل تعرق در نظر گرفته شد. در انتها دو گلدان از هر کشت با افزایش مکش ماتریک توده خاک تحت تنش کم آبی قرار گرفت. پس از استقرار کامل گیاهان، تعرق به صورت روزانه اندازه‌گیری شد. نتایج نشان داد که در هر دو گیاه بیشترین میزان جذب آب در شرایط بهینه رطوبتی از لایه اول (۰-۱۰ سانتی‌متر) و دوم (۵-۱۲/۵-۲۲ سانتی‌متر) صورت گرفت، اما با اعمال تنش خشکی، سهم لایه‌های تحتانی در تامین آب مورد نیاز تعرق نسبت به لایه سطحی بیشتر شد. تغییر الگوی جذب آب به وضعیت هیدرولیکی خاک و مقاومت‌های عرضی و طولی ریشه و خاک نسبت داده شد. در پی خشکی خاک با افزایش دو مقدار مقاومت هیدرولیکی خاک (افزایش ۳۰۰۰ حدود برابری مقاومت هیدرولیکی خاک) و مقاومت هیدرولیکی عرضی ریشه که به صورت سری قرار گرفته‌اند، افت پتانسیل هیدرولیکی آب درون آوندهای چوبی از طوقه تا نواحی نوک ریشه کاهش یافته و امکان برقراری شیب پتانسیل در عرض نواحی انتهایی ریشه فراهم شده و جذب آب در این بخش‌ها افزایش می‌یابد.

واژه‌های کلیدی: هدایت هیدرولیکی ریشه، تعرق، شیب هیدرولیکی.

### مقدمه

تنش خشکی یکی از شایع‌ترین و مخرب‌ترین تنش‌های غیر زنده می‌باشد که رشد گیاهان را در سراسر جهان و به ویژه در مناطق خشک و نیمه خشک محدود می‌کند (Wang et al., 2014). به‌طور کلی سرعت و مکان جذب آب توسط ریشه گیاهان در شرایط رطوبتی بهینه تحت کنترل ویژگی‌های هیدرولیکی ریشه‌ها و همچنین شرایط اتمسفری می‌باشد. در شرایط خشکی خاک، هدایت هیدرولیکی خاک بویژه در ناحیه ریزوسفری و در نزدیکی سطح ریشه‌ها بشدت کاهش می‌یابد که به دنبال آن پتانسیل ماتریک کل خاک و پتانسیل آب در آوندهای چوبی به سرعت و به طور غیر خطی کاهش پیدا می‌کنند (Carminati et al., 2017). در چنین شرایطی ویژگی‌های هیدرولیکی خاک عامل تعیین کننده سرعت و مکان جذب آب توسط ریشه گیاهان و همچنین روابط آبی در داخل گیاه می‌باشند (Draye et al 2010). در گیاهان با ریشه‌های افشان مانند ذرت، انواع ریشه‌ها

معمولاً به اصلی، بذری، هوایی و طوقه‌ای (ناججا) تقسیم می‌شوند. ریشه‌های اصلی و جانبی بذری بیشترین نقش را در جذب آب و به ویژه در هفته‌های اول رشد دارند (Ahmed et al., 2016; Hochholdinger, 2009). برخی پژوهشگران دریافته‌اند با افزایش سن گیاه ذرت، ریشه‌های بذری و انشعابات آن‌ها از بین نمی‌روند بلکه سهم آنها در جذب آب توسط ریشه ناچیز می‌شود (Ahmed et al., 2018). علاوه بر این، بررسی ریشه‌های اولیه و بذری ذرت در محیط‌های ائروپونیک بیانگر اهمیت آنها در جذب آب می‌باشد (Leitner et al., 2014; Robbins and Dinneny, 2015; Wang et al., 1991). به‌همین دلیل، مطالعات زیادی برای تعیین سهم سیستم‌های ریشه اصلی و طوقه‌ای در جذب آب، رشد و عملکرد انجام شده است (Rostamza et al., 2013). برخی پژوهشگران گزارش کرده‌اند با افزایش سن گیاه، ریشه‌های طوقه‌ای نیز در جذب آب و عناصر غذایی مشارکت می‌کنند (Ahmed et al., 2016; Ahmed et al., 2018; Lazarovitch et al., 2018).

(2013) و گرانش‌گرایی ریشه (Uga *et al.*, 2013) به سازگاری گیاهان در برابر عوامل مختلف محیطی کمک کرده و موجب بهبود جذب آب توسط گیاه می‌شوند.

ساختار سیستم ریشه، خود تحت تأثیر دمای خاک، عناصر غذایی و pH خاک و به ویژه تنش خشکی (Bao *et al.*, 2014; Robbins and Dinneny, 2015) و حتی برخی پلی ساکاریدهای مصرفی (Younas *et al.*, 2021) می‌باشد. ممکن است در شرایط تنش خشکی، جذب آب توسط ریشه‌ها به لایه‌های خاصی از خاک محدود شود (Wang *et al.*, 2014) و یا الگوی حداکثر جذب آب (در ذرت) به طرف ریشه‌های با تراکم کم‌تر (از طریق افزایش فعالیت آن‌ها) (Braud *et al.*, 2005) و یا به سوی لایه مرطوب اما عمیق‌تر (Zakerinia *et al.*, 2008; در یونجه، Aliyari 2010: در لوبیا) سوق پیدا کند. (Kang *et al.*, 2001) مشاهده کردند که در زمان پر شدن دانه‌های گندم، سه روز پس از آبیاری، حداکثر جذب از لایه‌های سطحی ۵۰-۰ سانتی‌متر، و ۲۰ روز پس از آبیاری از عمق بیش از ۴۰ سانتی‌متری خاک اتفاق افتاد. برخی پژوهشگران بر این باورند که بیشتر جذب آب در نزدیکی نوک ریشه و منطقه رشد صورت می‌گیرد (Havlin *et al.*, 2005). اما در برخی بررسی‌های تجربی مشاهده شده است که حداکثر جذب آب در عمق ۳۰-۲۰ سانتی‌متری از سطح خاک و نه در انتهای منطقه توسعه ریشه اتفاق می‌افتد (Sharifi *et al.* 2012). هر چند که برخی پژوهشگران معتقدند که جذب آب از خاک، بیشتر بستگی به تراکم ریشه دارد تا به فاصله آنها از طوقه گیاه (Tabatabaei *et al.*, 2012).

علیرغم تنوع مشاهدات و نظریات مرتبط با جذب آب توسط ریشه، تاکنون جذب آب از بخش‌های مختلف آن به ویژه در شرایط تنش کم‌آبی به صورت کمی اندازه‌گیری نشده است. مطالعه حاضر به منظور مطالعه الگوی توزیع مکانی و زمانی جذب آب توسط ریشه کلزا و ذرت انجام می‌گیرد. در آزمایش حاضر، جذب آب در شرایط بدون تنش و تنش خشکی کنترل شده در شرایط کشت گلخانه‌ای اندازه‌گیری شده و تأثیر کم‌آبیاری بر توزیع مکانی نواحی جذب و تغییرات زمانی آن نیز بررسی می‌گردد تا مشخص شود در شرایط تنش خشکی جذب آب از نواحی مختلف ریشه چه تغییری می‌کند.

## مواد و روش‌ها

### انتخاب خاک و نمونه برداری

یک نمونه خاک دست خورده با بافت سبک از منطقه تنکمان (اطراف کرج) با مختصات جغرافیایی (N 32° 53' 35° و 33' 50° E 41") برداشته شده و از الک ۴ میلی‌متر عبور داده شد. ویژگی

(al., 2018). جذب آب بیشتر، توسط ریشه‌های طوقه‌ای در مقایسه با ریشه‌های بذری به قابلیت هدایت هیدرولیکی بالاتر آنها در قسمت‌های فوقانی (پروکزیمال)-که در واقع آنها در بالاتر از ریشه‌های بذری به ساقه متصل شده‌اند و به انتشار آب به آوند چوبی در طول ریشه‌های طوقه‌ای کمک می‌کنند- نسبت داده شده است (Ahmed *et al.*, 2018). (Meunier *et al.*, 2018) نیز مشاهده کردند که هدایت هیدرولیکی ریشه‌های هوایی ذرت بیشتر از ریشه‌های بذری و طوقه‌ای است. ریشه‌های طوقه‌ای ممکن است توانایی متفاوتی در انتقال آب از گیاه داشته باشند، اما هنوز کارکرد هیدرولیکی آنها ناشناخته مانده است (Ahmed *et al.*, 2018). به همین دلیل مشخص کردن دقیق ویژگی‌های سیستم ریشه مانند توزیع تراکم و تغییرات کارکردهای بخش‌های مختلف ریشه نسبت به عمق خاک و فصل رشد، یکی از موضوعات بسیار مهم در درک فرآیند جذب آب توسط گیاه به ویژه در شرایط کم‌آبی است (Zhu *et al.*, 2018). توانایی گیاهان برای جذب آب از خاک به تعداد ریشه‌های موئین، تراکم طولی ریشه (Purushothaman *et al.*, 2017) سطح و عمق ریشه‌دوانی (Paez-Garcia *et al.*, 2015) هدایت هیدرولیکی ریشه‌های موئین و تنظیم اسمزی (Taiz *et al.*, 2015) بستگی دارد. انواع مختلف ریشه‌ها برای سازگاری در شرایط تنش خشکی و بهبود توانایی گیاه در جذب آب راهکارهایی مانند افزایش طول ریشه اولیه (Forde, 2014; López-Bucio *et al.*, 2003; Walch-Liu *et al.*, 2006)، طول و تعداد ریشه‌های جانبی (Walch-Liu *et al.*, 2006) و تعداد ریشه طوقه‌ای (Lynch, 2015) در پیش می‌گیرند. مطالعات متعددی اهمیت یک سیستم ریشه‌ای عمیق برای جذب آب از لایه‌های عمیق‌تر خاک در شرایط کم‌آبی در محصولات مختلفی مانند سورگوم (Steele *et al.*, 2013)، برنج (Henry *et al.*, 2012)، ذرت (Zhu *et al.*, 2010) و گندم (Pinto and Reynolds, 2015) را گزارش کرده‌اند. ریشه عمیق گیاه نه‌تنها در خاک‌های خشک، بلکه در رطوبت بالا نیز ارزش زیادی در جذب آب دارد (Lilley and Kirkegaard, 2007). از طرفی دیگر کارکرد سیستم ریشه‌ای قوی و نیرومند در افزایش عملکرد محصول نیز در گیاهانی مانند سویا (Fenta *et al.*, 2014)، لوبیا (Mohamed *et al.*, 2002)، نخود (Varshney *et al.*, 2011)، گندم (Pinto and Reynolds, 2015)، جو (Pfeifer, 2014) و ذرت (Zhao *et al.*, 2010) و حتی در تولید متفاوت عملکرد بین دو رقم بادام زمینی (Ding *et al.*, 2013) توسط پژوهشگران مختلف مشاهده شده است. همچنین گزارش شده است که عواملی مانند انعطاف پذیری مورفولوژیکی ریشه (Forde, 2009; Lynch, 2007)، قطر نوک ریشه (Haling *et al.*, )



شیمیایی در جدول (۱) و منحنی مشخصه آب خاک در شکل (۱) نشان داده شده است. از منحنی مشخصه آب خاک برای برآورد تخلخل تهویه‌ای، تعیین مکش ماتریک بهینه و مکش ماتریک موجد تنش خشکی و نیز برآورد هدایت هیدرولیکی غیر اشباع خاک در مکش ماتریک‌های اعمال شده در خاک استفاده شد.

های فیزیکی و شیمیایی نمونه خاک شامل درصد شن و رس و سیلت با روش هیدرومتر، مواد آلی با روش اکسیداسیون تر، کربنات کلسیم معادل با روش حجم سنجی گاز کربنیک، پتاسیم با روش عصاره گیری با استات آمونیوم، فسفر با روش اولسن و ازت با دستگاه کجلدال اندازه گیری گردید ( Sparks *et al.*, 2020; Dane *et al.*, 2020). برخی ویژگی های فیزیکی و

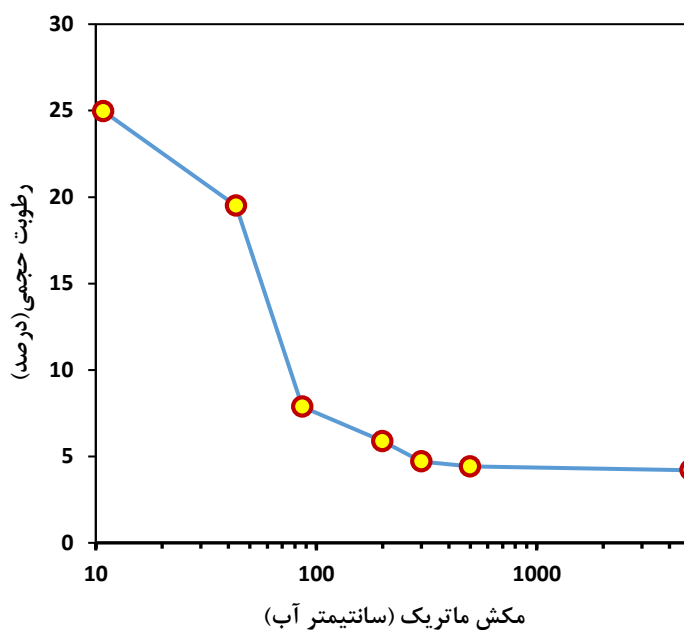
جدول ۱- نتایج تجزیه ویژگی‌های شیمیایی و فیزیکی خاک

ECe dS/m	pH	رس %	سیلت (۲۰-۲ μ) %	شن %	بافت	پتاسیم mg/kg	فسفر mg/kg	نیتروژن %	درصد اشباع %	جرم مخصوص ظاهر g/cm <sup>3</sup>	جرم مخصوص حقیقی g/cm <sup>3</sup>	کربنات کلسیم معادل %	ماده آلی %
۲/۰۷	۸/۲۳	۸/۵	۱۳/۸	۷۷/۷	لوم شنی	۲۷۴	۴/۶۹	۰/۰۴۸	۲۳/۲۱	۱/۶	۲/۶۳	۱۳/۵	۰/۸۴

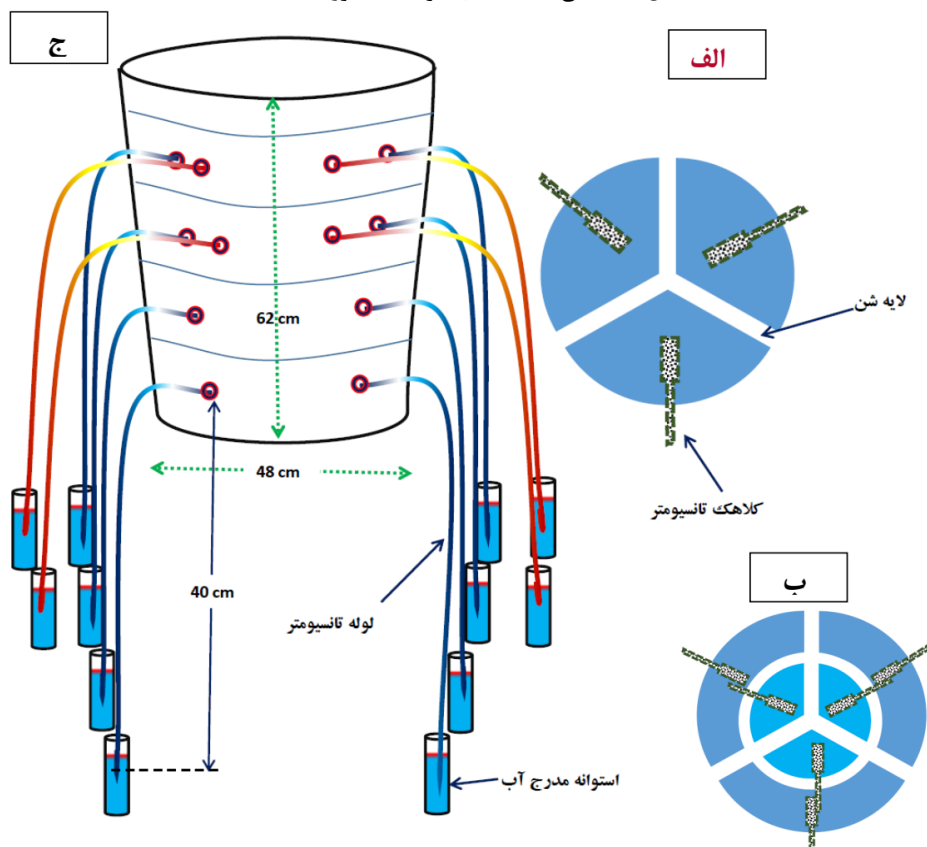
ایجاد چهار لایه مجزا ادامه پیدا کرد. به طوری که لایه اول (۰-۱۰ سانتی‌متر) و دوم (۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متر) خاک به شش ناحیه و لایه‌های سوم (۲۵-۳۵ سانتی‌متر) و چهارم (۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی‌متر) خاک به سه ناحیه مجزا تقسیم گردید (شکل ۲ب). به عبارت دیگر، لایه اول و دوم ابتدا به دو سیلندر متحد‌المرکز به نحوی تقسیم شد که سطح بین دو دایره برابر با سطح دایره داخلی شود و سپس برای هر کدام سه قطاع مجزا ایجاد گردید. به این ترتیب، خاک هر گلدان به ۱۸ ناحیه مستقل هیدرولیکی با حجم تقریباً برابر، جدا گردید. در هر کدام از این نواحی، یک تانسیومتر دست ساز و مجموعاً ۱۸ عدد به صورت افقی با زاویه کمی ( $\sim 30^\circ$ ) به طرف پایین تعبیه شد (شکل ۲ج). سطح فوقانی‌ترین لایه خاک نیز با استفاده از شن درشت پوشانده و روی آن یک لایه سنگریزه سفید قرار داده شد تا تبخیر از سطح خاک تا حد ممکن کم گردد (در ادامه، ضخامت لایه شنی سطحی جز عمق توسعه ریشه ذکر نمی‌شود). سپس عدم جریان آب ناشی از اختلاف پتانسیل هیدرولیکی بین ۱۸ بخش مختلف خاک (انزوای هیدرولیکی) مورد آزمون قرار گرفت. عدم جریان آب پس از ایجاد اختلاف مکش اعمال شده توسط تانسیومترهای مستقر در نواحی مختلف موید انزوای هیدرولیکی بود. مکش ماتریک همه بخش های گلدان با توجه به منحنی رطوبتی خاک (شکل ۱) در ۴۰ سانتی متری، معادل رطوبت حجمی حدود ۲۱٪ (شکل ۱) و هدایت هیدرولیکی بر آورد شده برابر با ۰/۳ سانتی متر بر روز (van Genuchten *et al.* 1991) تثبیت گردید (شکل ۲ج). تا پتانسیل ماتریک و در نتیجه مقدار رطوبت خاک در همه بخش ها برابر گردد.

### آماده‌سازی و تفکیک محیط رشد ریشه

به منظور بررسی نقل و انتقالات آبی و نگهداری مکش خاک در یک مقدار مشخص، از تانسیومترهای دست‌ساز استفاده شد. این تانسیومترها بر اساس ستون آب آویزان ساخته شده است به طوری که مکش درون کلاهک متخلخل برابر با ارتفاع ستون آب درون لوله بوده و در شرایطی که آب از کلاهک خارج شود، توسط آب درون لوله جایگزین می‌شود و اگر آبی به کلاهک اضافه شود توسط مکش حاکم بر لوله از کلاهک خارج می‌گردد. نحوه کارکرد آن‌ها به تفصیل در (Meskini-Vishkaei *et al.*, 2015) آمده است. کشت در گلدان‌هایی پلاستیکی با قطر تقریباً ۴۸ و ارتفاع ۶۲ سانتی‌متر انجام شد. برای بررسی توزیع مکانی جذب آب از نواحی مختلف ناحیه توسعه ریشه در خاک و مقایسه مقادیر جذب با مقدار تعرق کل، خاک درون گلدان به بخش‌های مختلفی تفکیک گردید. ابتدا یک لایه شن درشت (۱/۳ تا ۲/۳ میلی‌متر) به ضخامت حدود ۲/۵ سانتی‌متر در کف گلدان قرار داده شد. روی آن خاک زراعی به ضخامت حدود ۱۰ سانتی‌متر در سه قطاع تقریباً مساوی به نحوی ریخته شد که توسط یک زوج صفحه نازک با فاصله ۲/۵ سانتی‌متر از هم جدا باشند. فاصله بین صفحات جدا کننده سه قطاع خاک، توسط یک لایه شن درشت (۱/۳ تا ۲/۳ میلی‌متر) پر گردید. و سپس صفحات به آرامی از خاک بیرون کشیده شد. در میانه پر کردن خاک، کلاهک یک تانسیومتر به صورت افقی و در وسط هر قطاع قرار داده شد (شکل ۲ الف). سپس مجدداً مقدار دو و نیم سانتی‌متر از شن درشت بر روی آن قرار گرفت و این لایه بندی خاک تا ارتفاع ۴۷/۵ سانتی متری و



شکل ۱- منحنی مشخصه آب نمونه خاک مورد استفاده



شکل ۲- نمای کلی از یک گلدان و موقعیت تانسومترهای متصل به آن. الف) نمای فوقانی از عمق ۰-۱۰ سانتی متری و ب) نمای فوقانی از عمق ۲۷/۵-۴۷/۵ سانتی متری. ج) نمای روبرو. لوله تانسومترهای قطاع داخلی به رنگ قرمز و سایر تانسومترها به رنگ آبی نشان داده شده است. ۶ تانسومتر پشت گلدان ترسیم نشده است.

گلدان دیگر بذر کلزا (رقم دگلان) کشت شد. بعد از مرحله استقرار (حدود ۸-۱۲ روز پس از کشت)، گیاهان تنک شده و فقط یکی از بوته های مرکزی حفظ گردید. در گیاه ذرت بعد از اینکه گیاه به شش یا هفت برگگی (حدود ۱۸ روز بعد از استقرار) رسید و در

کاشت گیاه درگلدان ها. بعد از پر کردن گلدانها (۸ گلدان) و قبل از شروع اندازه گیریها، هر گلدان با پنج لیتر آب آبیاری گردید تا خاک تقریباً اشباع و زهکشی آغاز شود. سپس در درون ۴ گلدان، بذر ذرت (رقم سینگل کراس ۷۰۴) و در ۴

گردید. به این صورت که ابتدا مقادیر تجمعی آب جذب شده از ۱۸ ناحیه مختلف یک گلدان در طول زمان مورد مطالعه باهم جمع شده و مقدار کل محاسبه گردید و مقدار آب جذب شده از هر ناحیه به مقدار کل تقسیم شد و به صورت درصد (از کل) ارائه گردید. مقادیر جذب شده آب از هر عمق از مجموع آب جذب شده از سه قطاع هم عمق به دست آمد. در این آزمایش، به دلیل آبیاری زیر سطحی، خیسیدگی سطح خاک کم بوده به دلیل وجود سنگریزه سطحی، تبخیر از سطح نیز ناچیز فرض گردید. مکش ماتریک خاک با تانسیموتر تثبیت شده و در نتیجه رطوبت خاک ثابت است بنابراین مصرف آب برابر با تعرق در نظر گرفته شد.

### نتایج و بحث

جدول (۲) مقدار نسبی آب جذب شده از هر بخش خاک را در ۴ گلدان مختلف کشت شده با ذرت نشان می‌دهد. با وجود برخی تفاوت‌ها در الگوی جذب آب در ۴ گلدان مختلف، به‌طور میانگین حدود ۶۶٪ (از ۷۹٪ در گلدان ۱ تا ۵۹٪ در گلدان ۳) کل آب برداشت شده توسط گیاه ذرت از عمق ۰-۲۲/۵ سانتی‌متری می‌باشد. به استثنای گلدان شماره یک، مقدار جذب آب در سایر گلدان‌ها در عمق ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری بیش از لایه ۰-۱۰ سانتی‌متری است. مقدار جذب آب در لایه ۰-۱۰ سانتی‌متری نیز تقریباً مساوی یا بیشتر از جذب آب از لایه ۲۵-۳۵ یا ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی‌متری است. عموماً جذب آب از قطاع درونی (مرکزی) ۸-۱۰ درصد بیش از قطاع بیرونی (محیطی) انجام شده است.

گیاه کلزا بعد از استقرار کامل، اندازه‌گیری جذب آب از طریق تانسیموترها آغاز و تا مرحله برداشت ادامه یافت. تغییرات وزن یا حجم آب داخل بطری که نشان‌دهنده جذب و یا زهکشی خاک بود، روزانه راس ساعت مشخصی یادداشت گردید. در ابتدای دوره کشت به دلیل اشباع بودن خاک گلدان، آب از گلدان به بطری انتقال می‌یافت با سپری شدن زمان، محتوی آب اضافه گلدان تخلیه شد. دو گلدان از چهار گلدان هر کشت برای اعمال تنش خشکی انتخاب شدند و در گیاه ذرت در حدود ۶۴ روز بعد از کشت تنش اعمال شد. و در گیاه کلزا اعمال تنش برای گلدان سوم و چهارم در ۶۱ امین روز از کشت گیاه انجام شد و تا زمان برداشت ادامه یافت. اعمال تنش خشکی با افزایش مکش تانسیموتر به حدود ۸۰ سانتی‌متری که حدوداً متناظر با رطوبت حجمی ۸/۴ درصد (شکل ۱) و هدایت هیدرولیکی برآوردی ۰/۰۰۰۱ سانتی متر بر روز (van Genuchten *et al.* 1991) انجام گرفت. فرض شد شرایطی از خاک که نتواند کل آب مورد نیاز گیاه را تامین نماید منجر به تنش می‌گردد. جهت تأمین نیاز غذایی گیاه و جلوگیری از تنش تغذیه‌ای، کود دهی مداوم با استفاده از کود کامل آزمایشگاهی (N:(210ppm), P(31), K(235), Ca(160), Mg(49), S(64), Na:(0.5), Mn:(0.5), (Zn:(0.1), Mo:(0.02), Fe:(5), B:(0.1), Cl:(0.6), Cu: (0.02) به‌همراه کنترل آفات و بیماری‌ها انجام گرفت. برای مقایسه نتایج مقادیر جذب آب، کل آب برداشت شده از خاک محاسبه و سپس مقادیر جذب شده از هر بخش خاک به صورت نسبی محاسبه

جدول ۲- مقدار نسبی آب جذب شده (بر حسب درصد) از عمق‌ها و بخش‌های مختلف خاک ۴ گلدان کشت شده با ذرت در شرایط بدون تنش (مکش ماتریک برابر با ۴۰ سانتیمتر). طول دوره اندازه‌گیری ۵۳ روز بوده هر عدد از میانگین مقدار جذب آب سه تانسیموتر به دست آمده است.

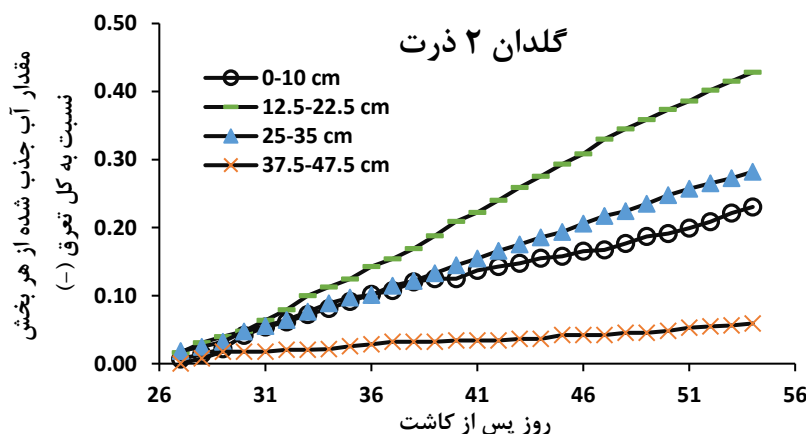
عمق (سانتیمتر)	۱۰-۰		۱۲/۵-۲۲/۵		شماره گلدان
	قطاع درونی	قطاع بیرونی	قطاع درونی	قطاع بیرونی	
۴۷/۵-۳۷/۵	۳۵-۲۵	۲۲/۵-۱۲/۵	۳۴	۴۵	۱
۱۳	۷	۶	۲۸	۱۵	۳۰
۶	۲۸	۱۸	۴۳	۲۳	۲
۲۱	۲۱	۱۷	۳۱	۲۶	۳
۲۱	۱۶	۱۲	۴۳	۲۰	۴
۱۵	۲۲	۱۵	۲۸	۱۱	۹
			۳۸	۲۸	میانگین
			۱۴	۱۸	

لایه ۰-۱۰ و ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری نشان می‌دهد تا حدود ۳۳-۳۶ روز پس از کاشت، مقدار جذب نسبی از دو لایه ۰-۱۰ و ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری تقریباً یکسان بوده است و یا به‌عبارت دیگر این دو منحنی تا حدودی موازی بوده و پس از آن شیب منحنی

تغییرات زمانی جذب آب از چهار عمق ۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی‌متری برای گلدان شماره ۲ ذرت در یک دوره حدوداً بیست روزه در شکل (۳) به‌عنوان نمونه آمده است. شیب دو منحنی جذب آب در مقابل زمان برای دو

است. به‌طوریکه با گذشت زمان، مقدار سهم نسبی این ناحیه در جذب آب از جذب آب از لایه سوم (۲۵-۳۵ سانتی‌متر) نیز کمتر می‌شود. تغییرات مقدار آب جذب شده در لایه سوم و چهارم در طی دوره رشد نیز احتمالا موید گسترش ریشه و در نتیجه نواحی جذب آب به اعماق خاک است (شکل ۳).

مربوط به عمق ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری افزایش می‌یابد. این افزایش می‌تواند به دلیل گسترش ریشه به لایه دوم و استقرار نواحی جذب حداکثری ریشه در آن عمق باشد. به دلیل آنکه مقدار و در نتیجه پتانسیل آب در همه بخش‌های خاک یکسان است، کاهش جذب آب نسبی از لایه سطحی نمی‌تواند به دلیل خشکی خاک باشد. بلکه ناشی از کاهش قابلیت جذب آب توسط ریشه مستقر در این لایه

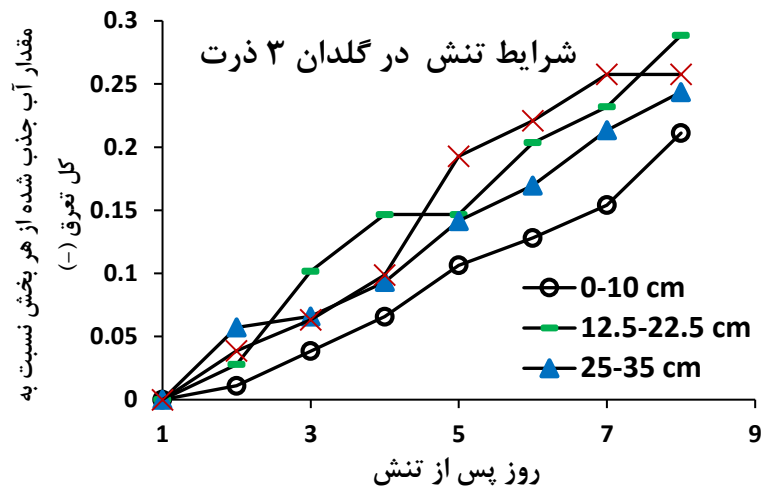


شکل ۳- تغییرات زمانی جذب آب در یک دوره بیست روزه از چهار عمق مختلف خاک (۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی‌متری) در گلدان شماره ۲ ذرت در شرایط بدون تنش. داده‌های قبل از روز ۲۶ نشان داده نشده است. اعداد محور عمودی بر حسب مقدار آب جذب شده تقسیم بر مقدار کل تعرق در انتهای دوره اندازه‌گیری محاسبه شده است.

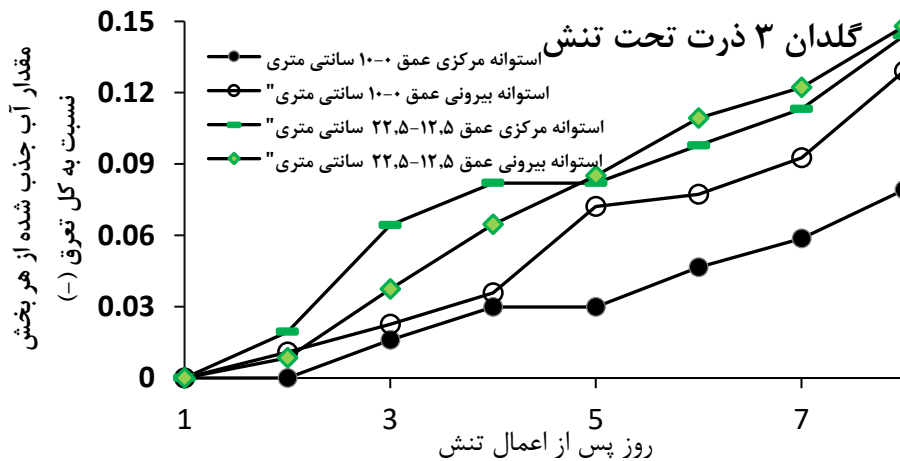
در شرایط بدون تنش، این نسبت عموماً بیش از ۱۰۰٪ است (جدول ۲).

جدول (۳) مقدار نسبی آب جذب شده از هر بخش خاک را در ۴ گلدان مختلف کشت شده با کلزا نشان می‌دهد. الگوی جذب آب در کلزا نیز تا حدودی مانند ذرت بوده در ۴ گلدان مختلف، حدود ۶۷٪ (از ۷۱٪ در گلدان ۴ تا ۶۱٪ در گلدان ۳) کل آب برداشت شده توسط گیاه از عمق ۰-۲۲/۵ سانتی‌متری است. حدود ۱۴-۱۶٪ از نیاز تعرقی گیاه نیز از هر یک لایه‌های ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ تامین شده است. به استثنای گلدان شماره ۴، مقدار جذب آب در سایر گلدان‌ها در عمق ۰-۱۰ سانتی‌متری کمی بیش از لایه ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری می‌باشد و نیز عموماً جذب آب از قطاع درونی بیش از قطاع بیرونی انجام شده است. تغییرات زمانی جذب آب از لایه ۰-۱۰ سانتی‌متری و ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری برای گلدان شماره ۳ در طول دوره رشد به‌عنوان نمونه در شکل (۶) آمده است. مقدار جذب آب نسبی از لایه ۰-۱۰ سانتی‌متری بیش از سایر عمق است هر چند که با گذشت زمان سهم نسبی آب جذب شده از عمق ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری اندکی افزایش می‌یابد. تغییرات دو منحنی جذب آب در مقابل زمان برای دو عمق ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی‌متری تا حدودی مشابه هم بوده و شیب آنها در طی زمان تقریباً ثابت است (شکل ۶).

شکل (۴) تغییرات زمانی جذب آب از چهار عمق ۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی‌متری برای گلدان شماره ۳ ذرت در طول دوره رشد تحت تنش به‌عنوان نمونه نشان می‌دهد. به‌صورت کلی می‌توان گفت که جذب آب از لایه‌های پایین به‌طور تقریباً یکسان (۲۹٪ لایه دوم ۲۴٪ لایه سوم و ۲۶٪ لایه چهارم) انجام می‌شود هر چند سهم نسبی لایه اول (۲۱٪) از سایر اعماق اندکی کمتر است. مقایسه این روند با شرایط بدون تنش موید آن است که با شروع تنش، مقدار جذب آب مقدار از لایه‌های پایین خاک افزایش می‌یابد. بنابراین این فرضیه مطرح می‌شود که احتمالاً در شرایط تنش کم‌آبی، نواحی انتهایی ریشه نقش مهمی را در جذب آب بر عهده می‌گیرند که می‌تواند ناشی از توانمندی آنها در جذب آب در شرایط تنش باشد. شکل (۵) تغییرات زمانی جذب آب از دو استوانه مرکزی و محیطی خاک اطراف ریشه در عمق‌های ۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متری برای گلدان شماره ۳ ذرت در طول دوره رشد تحت تنش به‌عنوان نمونه نشان می‌دهد. در افزایش زمان اعمال تنش، شیب منحنی مربوط به جذب آب در استوانه‌های مرکزی (درونی) کمتر و در استوانه محیطی بیشتر می‌گردد به‌طوری‌که در انتهای دوره تنش مقادیر نسبت جذب آب در استوانه خاک درونی به بیرونی در دو عمق ۰-۱۰ و ۱۲/۵-۲۲/۵ به‌ترتیب برابر با ۶۱٪ و ۹۷٪ می‌شود. در حالی که



شکل ۴- تغییرات زمانی جذب آب از چهار عمق مختلف خاک (۱۰-۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۲/۵-۳۷/۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی متری) در گلدان شماره ۳ در شرایط تنش کم آبی. داده های روز اول پس از تنش لحاظ نشده است. اعداد محور عمودی بر حسب مقدار آب جذب شده تقسیم بر مقدار کل تعرق در انتهای دوره اندازه گیری محاسبه شده است.

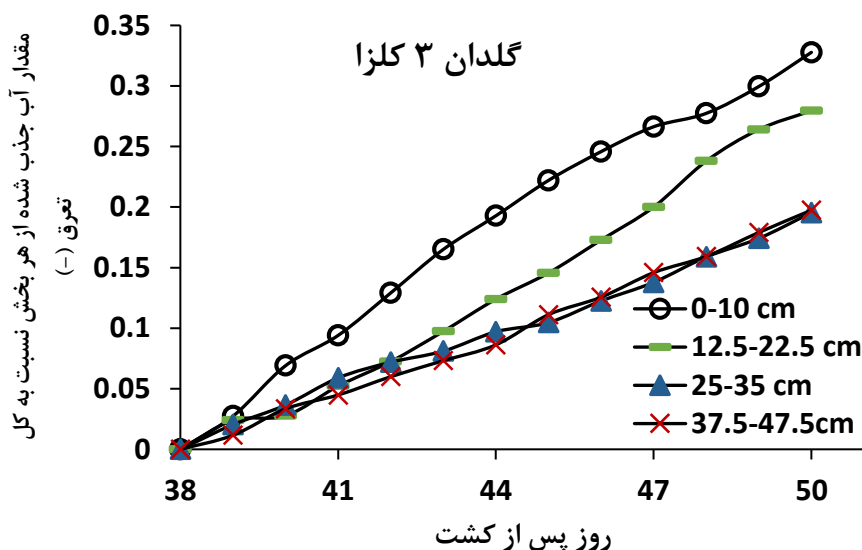


شکل ۵- تغییرات زمانی جذب آب از دو استوانه مرکزی و محیطی خاک اطراف ریشه در عمق های ۱۰-۰، ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی متری برای گلدان شماره ۳ در طول دوره رشد تحت تنش. داده های روز اول پس از تنش لحاظ نشده است. اعداد محور عمودی بر حسب مقدار آب جذب شده تقسیم بر مقدار کل تعرق در انتهای دوره اندازه گیری محاسبه شده است.

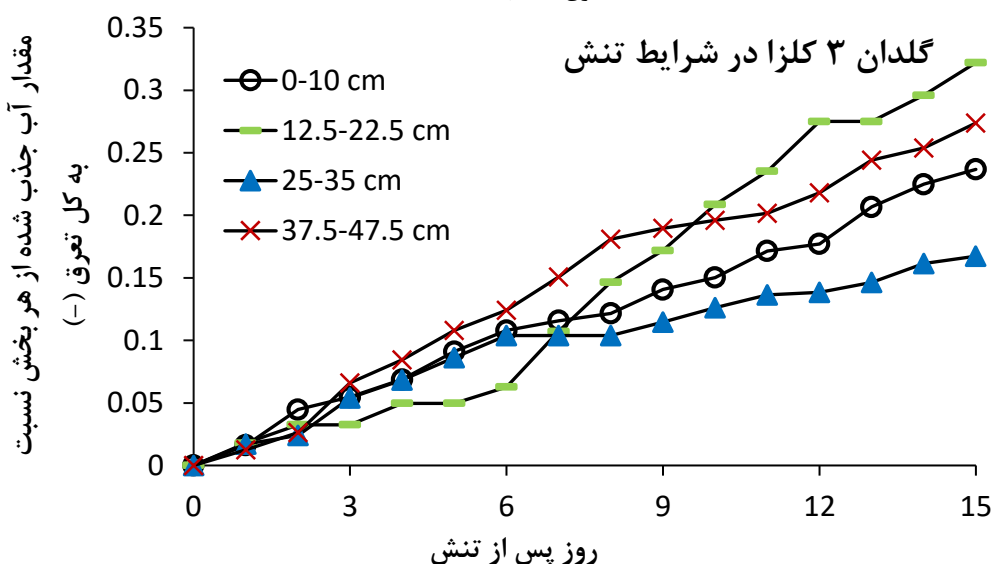
جدول ۳- مقدار نسبی آب جذب شده (بر حسب درصد) از عمق ها و بخشهای مختلف خاک ۴ گلدان کشت شده با کلزا در شرایط بدون تنش (مکش ماتریک برابر با ۴۰ سانتیمتر). طول دوره اندازه گیری برای گلدان اول ۳۵ روز برای گلدان دوم ۳۰ روز و برای گلدان سوم و چهارم به مدت ۴۷ روز بوده هر عدد از میانگین مقدار جذب آب سه تانسیموتر به دست آمده است.

عمق سانتی متری شماره گلدان	۱۰-۰		۲۲/۵-۱۲/۵		۳۵-۲۵	۴۷/۵-۳۷/۵
	قطاع درونی	قطاع بیرونی	قطاع درونی	قطاع بیرونی		
۱	۴۰	۳۱	۳۱	۲۲	۱۳	۱۶
۲	۳۵	۲۸	۳۳	۲۲	۱۷	۱۵
۳	۳۳	۲۱	۲۸	۱۲	۲۰	۱۹
۴	۳۳	۱۳	۲۸	۱۶	۱۳	۱۶
میانگین	۳۵/۵	۲۳	۳۲/۵	۱۸	۱۴	۱۶





شکل ۶- تغییرات زمانی جذب آب از چهار عمق مختلف خاک (۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی متری) در گلدان شماره ۳ کلزا در شرایط بدون تنش. داده های ۳۸ روز اول کشت لحاظ نشده است. اعداد محور عمودی بر حسب مقدار آب جذب شده تقسیم بر مقدار کل تعرق در انتهای دوره اندازه گیری محاسبه شده است.

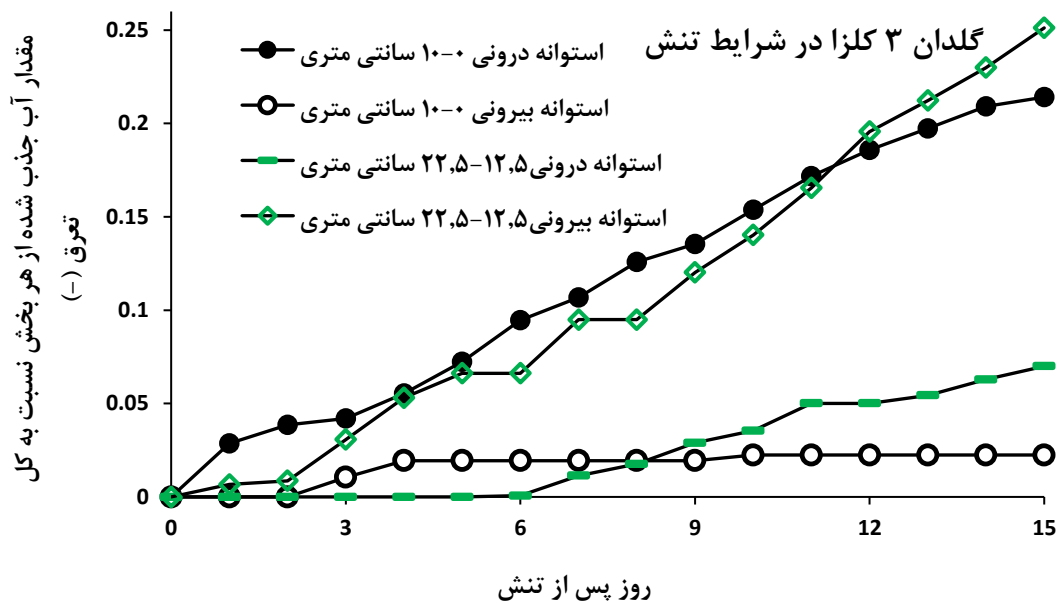


شکل ۷- تغییرات زمانی جذب آب از چهار عمق مختلف خاک (۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی متری) در گلدان شماره ۳ کلزا در شرایط تنش کم آبی. اعداد محور عمودی بر حسب مقدار آب جذب شده تقسیم بر مقدار کل تعرق در انتهای دوره اندازه گیری محاسبه شده است.

به ۳۳٪ و از ۱۹٪ به ۲۷٪ افزایش پیدا کرده است. به طور کلی می توان گفت در شرایط تنش، ریشه های عمقی تر و انتهایی نقش مهمی در تامین آب ایفا می کنند.

شکل (۸) تغییرات زمانی جذب آب از دو استوانه مرکزی و محیطی خاک اطراف ریشه در عمق های ۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی متری برای گلدان شماره ۳ در طول دوره رشد تحت تنش به عنوان نمونه نشان می دهد.

شکل (۷) تغییرات زمانی جذب آب از چهار عمق ۰-۱۰، ۱۲/۵-۲۲/۵، ۲۵-۳۵ و ۳۷/۵-۴۷/۵ سانتی متری برای گلدان شماره ۳ کلزا در طول دوره رشد تحت تنش به عنوان نمونه نشان می دهد. مقایسه این شکل با شکل (۶) بیانگر تغییر الگوی جذب آب در اثر تنش کم آبی است. به طوریکه مقدار جذب آب نسبی از لایه ۰-۱۰ سانتی متری از حدود ۳۳٪ در شرایط بدون تنش به حدود ۲۳٪ در شرایط تنش آبی رسیده است. در مقابل سهم نسبی دو لایه ۱۲/۵-۲۲/۵ و ۲۵-۳۵ سانتی متری به ترتیب از ۲۸٪



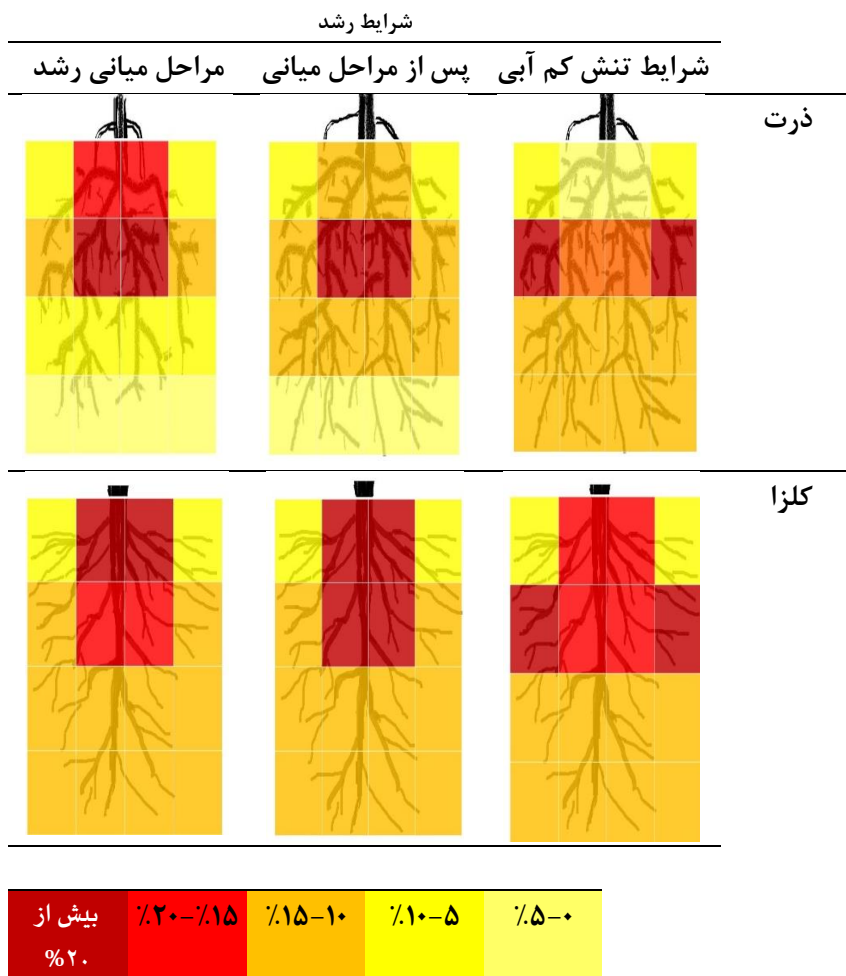
شکل ۸- تغییرات زمانی جذب آب از دو استوانه مرکزی و محیطی خاک اطراف ریشه در عمق های ۱۰-۰ و ۲۲/۵-۱۲/۵ سانتی متری برای گلدان شماره ۳ کلزا در طول دوره رشد تحت تنش.

پژوهش حاضر، مقدار رطوبت و مکش خاک در کل لایه‌ها و بخش‌های مختلف خاک یکسان بود. تغییرات احتمالی جذب آب در شرایط تنش را نمی‌توان به اختلاف رطوبت لایه‌های خاک و خشکی سطح خاک نسبت داد. علی یاری و همکاران (۱۳۸۹) نشان دادند که اعمال تنش رطوبتی (۸۰، ۶۰ و ۵۰ درصد تیمار شاهد (آبیاری کامل)) بر گیاه لوبیا، باعث تغییر در الگوی توزیع ریشه‌ها نمی‌شود ولی جذب آب توسط ریشه نیز در تیمارها بسته به شدت کم آبیاری کاهش می‌یابد و انطباق یا عدم انطباق الگوی جذب آب توسط گیاه بر الگوی توزیع وزنی و طولی ریشه در عمق خاک، بستگی به شدت و مدت تنش رطوبتی دارد. در تنش‌های شدید رطوبتی، حداکثر جذب آب از لایه‌های عمیق‌تر خاک انجام می‌شود. (Ahmed *et al.*, 2016) نقش قابل توجه ریشه‌های جانبی در جذب آب از خاک و ریشه‌های اولیه و بذری در انتقال آب به ساقه گیاه ذرت را نشان داده‌اند. در مقابل ریشه‌های اولیه که از قسمت‌های مشخصی (نزدیک نوک ریشه) آب را جذب می‌کنند، ریشه‌های طوقه‌ای از همه بخش‌ها و عمق‌ها قادر به جذب آب هستند. این ویژگی ریشه‌های طوقه‌ای مطمئناً در مناطق خشک که میزان تعرق بالا بوده و آب به طور عمده در زیر خاک موجود است، به گیاه برای مقابله با تنش خشکی کمک می‌کند. (Ahmed *et al.*, 2016). (Ahmed *et al.*, 2018) نشان دادند که ریشه‌های بذری و جانبی با این که محل اصلی جذب آب در گیاهان جوان بودند، اما در گیاهان ۵ هفته‌ای سهم جزئی در جذب آب داشتند.

شکل (۸) نشان می‌دهد جذب آب به ترتیب از استوانه بیرونی عمق ۲۲/۵-۱۲/۵ سانتی متری مساوی یا بیش از استوانه درونی عمق ۱۰-۰ سانتی متری و آن هم بیش از جذب آب استوانه درونی عمق ۲۲/۵-۱۲/۵ سانتی متری است. مقایسه جذب آب در دو عمق ۱۰-۰ و ۲۲/۵-۱۲/۵ سانتی متری در شرایط تنش و نیز مقایسه این نتیجه با اعداد جدول (۳) موید تاثیر مثبت تنش بر جذب بیشتر آب در نواحی انتهایی ریشه به ویژه در عمق دوم است. این نتیجه تا حدودی با آنچه برای ذرت مشاهده گردید، مشابه است.

جمع‌بندی نتایج تغییرات جذب آب دو گیاه ذرت و کلزا در قالب یک مدل مفهومی شماتیک در شکل (۹) نشان داده شده است. به نظر می‌رسد نواحی انتهایی ریشه چه آنهایی که در اعماق استقرار یافته‌اند و چه آنهایی که در فواصل افقی دورتر از محور گلدان گسترش پیدا کرده‌اند، در شرایط تنش کم‌آبی قابلیت هدایت آب بیشتری دارند و علیرغم دور بودن از طوقه و شیب هیدرولیکی کمتر آنها نسبت به ریشه‌های فوقانی، شدت جریان بیشتری را از خود عبور می‌دهند.

Zakerinia *et al.*, (2008) مشاهده کردند که در شرایط تنش خشکی نسبت جذب آب از لایه‌های پایین‌تر افزایش پیدا می‌کند. البته آن‌ها کاهش جذب آب در شرایط تنش را ناشی از خشکی لایه‌های فوقانی خاک می‌دانند. با توجه به اینکه در



شکل ۹- مدل شماتیک مفهومی مبین تغییرات جذب آب دو گیاه ذرت و کلزا در شرایط عمومی و تنش کم آبی. رنگ متناظر با هر مقدار جذب نسبی در زیر شکل نشان داده شده است.

### نتیجه‌گیری

دو گیاه ذرت و کلزا فرضیه توزیع عمقی جذب آب به صورت ۴-۲-۱ اختلاف قابل ملاحظه‌ای با داده‌های تجربی نشان می‌دهد. ضمن آنکه در شرایط عادی و تنش قادر به توضیح دوبردی جذب آب توسط ریشه نمی‌باشد. به نظر می‌رسد وضعیت چهار عامل الگوی زمانی و مکانی رشد ریشه، مقاومت هیدرولیکی خاک، مقاومت هیدرولیکی عرضی ریشه (از سطح خاک تا آوند چوبی ریشه) و مقاومت هیدرولیکی طولی ریشه (از ابتدای آوند چوبی نواحی نزدیک به نوک ریشه تا آوند چوبی طوقه) تعیین کننده الگوی زمانی و مکان جذب آب خواهند بود. عموماً گسترش ریشه، در دراز مدت (طول دوره رشد) منجر به توسعه نواحی جذب آب می‌شود و ممکن است با گذشت زمان سهم خاک نواحی نزدیک به طوقه در جذب آب کاهش یابد که این امر می‌تواند به دلیل کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه‌های پروکزیمال در اثر ترشح مواد چوب‌پنبه‌ای در ریشه باشد. در دوره‌های زمانی

نتایج بررسی الگوی جذب نسبی آب برای گیاهان ذرت و کلزا در شرایط عدم تنش خشکی و اعمال تنش نشان داد که در هر دو گیاه، بیشترین جذب آب در شرایط بدون تنش از لایه اول (۰-۱۰ سانتی‌متر) و دوم (۱۲/۵-۲۲/۵ سانتی‌متر) صورت گرفت. در شرایط رطوبتی مناسب، الگوی جذب آب توسط گیاه کلزا در دو عمق اول تا حدودی با فرضیه توزیع جذب آب به صورت ۴-۳-۲-۱ از اعماق خاک همخوانی دارد. اما توزیع نواحی جذب آب توسط ذرت با فرضیه ۴-۳-۲-۱ تفاوت زیادی را نشان می‌دهد. سهم خاک اطراف ریشه اصلی (و یا خاک حول خط قائم بر طوقه) در تامین آب در شرایط رطوبتی مناسب بیشتر از خاک اطراف است. با اعمال تنش خشکی، جذب نسبی آب از لایه‌های از لایه اول به‌طور قابل توجهی کاهش می‌یابد و سهم نسبی جذب آب از لایه‌های پایین‌تر افزایش می‌یابد. همینطور جذب آب به نواحی دورتر از ریشه محوری کشیده می‌شود. در شرایط تنش و در هر



عرضی ریشه (یا مجموع این دو مقاومت) زیاد است، افت پتانسیل آب آوردهای چوبی ریشه از محل طوقه تا نوک ریشه کم می‌باشد. بنابراین مکش اعمال شده برای جذب آب که در طوقه حاکم است تا حدودی در نواحی انتهایی ریشه نیز وجود خواهد داشت به این ترتیب امکان جذب آب از خاک نواحی دورتر از طوقه نیز فراهم خواهد شد.

جذب عناصر غذایی توسط ریشه با دو سازوکار فعال (توام با مصرف انرژی) و غیرفعال (همراه با جریان آب) انجام می‌شود. شناخت نواحی جذب عناصر غذایی و تغییرات آن نیز می‌تواند در تشریح و درک فرآیند جذب آب بسیار موثر باشد.

"هیچ‌گونه تعارض منافع بین نویسندگان وجود ندارد"

## REFERENCES

- Ahmed, M. A., Zarebanadkouki, M., Kaestner, A., and Carminati, A. (2016). Measurements of water uptake of maize roots: the key function of lateral roots. *Plant and Soil* 398, 59-77.
- Ahmed, M. A., Zarebanadkouki, M., Meunier, F., Javaux, M., Kaestner, A., and Carminati, A. (2018). Root type matters: measurement of water uptake by seminal, crown, and lateral roots in maize. *J Exp Bot* 69, 1199-1206.
- Aliyari, H. (2010). Effect of water stress on bean root development and water uptake. MSc Thesis. Sharekord. Iran.
- Bao, Y., Aggarwal, P., Robbins, N. E., Sturrock, C. J., Thompson, M. C., Tan, H. Q., ... & Dinneny, J. R. (2014). Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(25), 9319-9324.
- Braud, I., Varado, N., and Oliso, A. (2005). Comparison of root water uptake modules using either the surface energy balance or potential transpiration. *Journal of Hydrology* 301, 267-286.
- Carminati, A., Passioura, J. B., Zarebanadkouki, M., Ahmed, M. A., Ryan, P. R., Watt, M., and Delhaize, E. (2017). Root hairs enable high transpiration rates in drying soils. *New Phytol* 216, 771-781.
- Dane, J.H. and Topp, C.G. eds., 2020. *Methods of soil analysis, Part 4: Physical methods* (Vol. 20). John Wiley & Sons.
- Fenta, A. B., Beebe, E. S., Kunert, J. K., Burrige, D. J., Barlow, M. K., Lynch, P. J., and Foyer, H. C. (2014). Field Phenotyping of Soybean Roots for Drought Stress Tolerance. *Agronomy* 4.
- Forde, B. G. (2009). Is it good noise? The role of developmental instability in the shaping of a root system. *J Exp Bot* 60, 3989-4002.
- Forde, B. G. (2014). Nitrogen signalling pathways shaping root system architecture: an update. *Curr Opin Plant Biol* 21, 30-36.
- Haling, R. E., Brown, L. K., Bengough, A. G., Young, I. M., Hallett, P. D., White, P. J., and George, T. S. (2013). Root hairs improve root penetration, root-soil contact, and phosphorus acquisition in soils of different strength. *J Exp Bot* 64, 3711-21.
- Havlin, J. L., Tisdale, S. L., Nelson, W. L., and Beaton, J. D. (2005). *Soil Fertility and Fertilizers: An Introduction to Nutrient Management*, 7th Edition.
- Henry, A., Cal, A. J., Batoto, T. C., Torres, R. O., and Serraj, R. (2012). Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. *J Exp Bot* 63, 4751-63.
- Hochholdinger, F. (2009). The Maize Root System: Morphology, Anatomy, and Genetics. In "Handbook of Maize: Its Biology" (J. L. Bennetzen and S. C. Hake, eds.), pp. 145-160. Springer New York, New York, NY.
- Kalamartzis, I., Dordas, C., Georgiou, P. and Menexes, G., 2020. The use of appropriate cultivar of basil (*Ocimum basilicum*) can increase water use efficiency under water stress. *Agronomy*, 10(1), p.70.
- Kang, S., Zhang, F., and Zhang, J. (2001). A simulation model of water dynamics in winter wheat field and its application in a semiarid region. *Agricultural Water Management* 49, 115-129.
- Lazarovitch, N., Vanderborcht, J., Jin, Y., and van Genuchten, M. T. (2018). The Root Zone: Soil Physics and Beyond. *Vadose Zone Journal* 17.
- Leitner, D., Meunier, F., Bodner, G., Javaux, M., and Schnepf, A. (2014). Impact of contrasted maize root traits at flowering on water stress tolerance – A simulation study. *Field Crops Research* 165, 125-137.
- Lilley, J. M., and Kirkegaard, J. A. (2007). Seasonal variation in the value of subsoil water to wheat: simulation studies in southern New South Wales. *Australian Journal of Agricultural Research* 58, 1115-1128.
- López-Bucio, J., Cruz-Ramírez, A., and Herrera-Estrella, L. (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology* 6, 280-287.

- Lynch, J. P. (2000). (V)Roots of the Second Green Revolution. *Australian Journal of Botany* 55, 493-512.
- Lynch, J. P. (2015). Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. *Plant Cell Environ* 38, 1775-84.
- Meskini-Vishkaee, F., Mohammadi, M.H., Neyshabouri, M.R. and Shekari, F., 2015. Evaluation of canola chlorophyll index and leaf nitrogen under wide range of soil moisture. *International agrophysics*, 29(1).
- Meunier ,F., Zarebanadkouki, M., Ahmed, M. A., Carminati, A., Couvreur, V., and Javaux, M. (2018). Hydraulic conductivity of soil-grown lupine and maize unbranched roots and maize root-shoot junctions. *Journal of Plant Physiology* 227, 31-44.
- Mohamed, M. F., Keutgen, N., Tawfika, A. A., and Noga, G. (2002). Dehydration-avoidance responses of tepary bean lines differing in drought resistance. *Journal of Plant Physiology* 159, 31-38.
- Nazari, E., Besharat, S., Zeinalzadeh, K., & Mohammadi, A. (2021). Measurement and simulation of the water flow and root uptake in soil under subsurface drip irrigation of apple tree. *Agri Water Manag.* 255, 106972.
- Paez-Garcia, A., Motes, C.M., Scheible, W.R., Chen, R., Blancaflor, E.B. and Monteros, M.J., 2015. Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. *Plants*, 4(2), pp.334-355.
- Pfeifer, J. (2014). Spring barley shows dynamic compensatory root and shoot growth responses when exposed to localised soil compaction and fertilisation. *Functional plant biology* v. 41, pp. 581-597-2014 v.41 no.6.
- Pinto, R. S., and Reynolds, M. P. (2015). Common genetic basis for canopy temperature depression under heat and drought stress associated with optimized root distribution in bread wheat. *Theor Appl Genet* 128, 575-85.
- Purushothaman, R., Krishnamurthy, L., Upadhyaya, H. D., Vadez, V., and Varshney, R. K. (2017). Genotypic variation in soil water use and root distribution and their implications for drought tolerance in chickpea. *Functional Plant Biology* 44, 235-252.
- Robbins, N. E., 2nd, and Dinney, J. R. (2015). The divining root: moisture-driven responses of roots at the micro- and macro-scale. *J Exp Bot* 66, 2145-54.
- Rostamza, M ,Richards, R. A., and Watt, M. (2013). Response of millet and sorghum to a varying water supply around the primary and nodal roots. *Ann Bot* 112, 439-46.
- Sharifi,A., Rezaei,H., and Behmanesh J.(2012) Modelling the water flow in soil and water uptake by plant based on root form and development. 11th National Seminar on Irrigation and Evapotranspiration (2012) Shahid Bahonar University, Kerman ,Iran.
- Sparks, D.L., Page, A.L., Helmke, P.A. and Loeppert, R.H. eds., 2020. *Methods of soil analysis, part 3: Chemical methods* (Vol. 14). John Wiley & Sons.
- Steele, K. A., Price, A. H., Witcombe, J. R., Shrestha, R., Singh, B. N., Gibbons, J. M., and Virk, D .S. (2013). QTLs associated with root traits increase yield in upland rice when transferred through marker-assisted selection. *Theor Appl Genet* 126, 101-8.
- Tabatabaei, S., Nouriamzadehi, M., Aliyari, H., Mohammadkhani, A. (2012). Effect of deficit irrigation on Bean root water uptake in different depths. *Water and Irrigation Management*, 1(2), 1-15.
- Tai, H., Lu, X., Opitz, N., Marcon, C., Paschold, A., Lithio, A., Nettleton, D., and Hochholdinger ,F. (2016). Transcriptomic and anatomical complexity of primary, seminal, and crown roots highlight root type-specific functional diversity in maize (*Zea mays* L.). *J Exp Bot* 67, 1123-35.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I.M. and Murphy, A., 2015. *Plant physiology and development* (No. Ed. 6). Sinauer Associates Incorporated.
- Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N ,Kitomi, Y., Inukai, Y., Ono, K., Kanno, N., Inoue, H., Takehisa, H., Motoyama, R., Nagamura, Y., Wu, J., Matsumoto, T., Takai, T., Okuno, K., and Yano, M. (2013). Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nat Genet* 45, 1097-102.
- van Genuchten, M.V., Leij, F.J. and Yates, S.R., 1991. The RETC code for quantifying the hydraulic functions of unsaturated soils.
- Varshney, R. K., Pazhamala, L., Kashiwagi, J., Gaur, P. M., Krishnamurthy, L., and Hoisington, D. (2011). Genomics and Physiological Approaches for Root Trait Breeding to Improve Drought Tolerance in Chickpea (*Cicer arietinum* L.). In "Root Genomics" (A. Costa de Oliveira and R. K. Varshney, eds.), pp. 233-250. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.
- Walch-Liu, P., Ivanov, II, Filleur, S., Gan, Y., Remans, T., and Forde, B. G. (2006). Nitrogen regulation of root branching. *Ann Bot* 97, 875-81.
- Wang, X., Vignjevic, M., Jiang, D., Jacobsen, S., and Wollenweber, B. (2014). Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett. *J Exp Bot* 65, 644.۵۶-۱
- Wang, X. L., Canny, M. J., and McCully, M. E. (1991). The water status of the roots of soil-grown maize in relation to the maturity of their xylem. *Physiologia Plantarum* 82, 157-162.
- Younas, H. S., Abid, M., Ashraf, M., & Shaaban, M. (2021). Growth, yield and physiological characteristics of Maize (*Zea mays* L.) at two different soil moisture regimes by supplying silicon and chitosan. *Silicon*, 1-11.
- Zakerinia, M., & Sohrabi, T., & Shahabifar, M., & Abbasi, F., & Neyshabouri, M R. (2008). The role of water stress on water uptake in different root



depths. *Journal of Agricultural Sciences and Natural Resources*, 15(5), 166-178.  
<https://www.sid.ir/en/journal/viewpaper.aspx?id=139454>

- Zhan, A., and Lynch, J. P. (2015). Reduced frequency of lateral root branching improves N capture from low-N soils in maize. *J Exp Bot* 66, 2055-65.
- Zhao, Y., Peth, S., Horn, R., Krümmelbein, J., Ketzer, B., Gao, Y., Doerner, J., Bernhofer, C., and Peng, X. (2010). Modeling grazing effects on coupled water and heat fluxes in Inner Mongolia grassland.

*Soil and Tillage Research* 109, 75-86.

- Zhu, J., Brown, K. M., and Lynch, J. P. (2010). Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Environ* 33, 740-9.
- Zhu, Y., Ren, L., Horton, R., Lü, H., Wang, Z., and Yuan, F. (2018). Estimating the Contribution of Groundwater to the Root Zone of Winter Wheat Using Root Density Distribution Functions. *Vadose Zone Journal* 17.