

مقاله پژوهشی

عکس العمل برخی ویژگی‌های رویشی و فیزیولوژیک ارقام انگور ایرانی و خارجی به تنش خشکی

یاسر خندانی^۱، منصور غلامی^{۱*}، حسن ساریخانی^۱، عبدالکریم چهرگانی راد^۲

^۱ گروه علوم باگبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بولی سینا، همدان، ایران

^۲ گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه بولی سینا، همدان، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۱۰/۲۱، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۱/۰۲/۱۷)

چکیده

خشکی به عنوان مهم‌ترین تنش محیطی، رشد و نمو گیاهان را به شدت مختل و تولید و عملکرد را بیش از هر عامل محیطی دیگری محدود می‌کند. بررسی تأثیر تنش خشکی بر برخی ویژگی‌های رویشی و فیزیولوژیک گیاه ممکن است ابزاری برای درک تحمل به خشکی فراهم کند. به منظور بررسی تحمل به تنش خشکی ۲۰ رقم انگور ایرانی و خارجی، پژوهشی گلدانی با سه تکرار شامل ۱۵ رقم انگور ایرانی رشه، بیدانه سفید، بیدانه قرمز، یاقوتی، فخری، خلیلی سفید، فزل اوزوم، عسکری، گزندایی، گچی امجگی، تبرزه قرمز، تبرزه سفید، لعل، حسینی و شیرازی و پنج رقم خارجی بلک سیدلس، فلیم سیدلس، پرت، روبي سیدلس و ترکمن چهار اجرا شد. ارقام انگور ایرانی و خارجی یکسانه ریشه‌دار تحت دو تیمار ۹۰ (شاهد) و ۵۰ (تشخیص) درصد نیاز آبی قرار گرفتند. براساس تجزیه واریانس داده‌ها، پس از سه ماه اعمال تنش خشکی، برهمکنش اثر تیمارهای تنش خشکی و رقم برای ویژگی‌های تعداد برگ، سطح برگ، طول شاخه سال جاری، طول میانگره، طول ریشه، حجم ریشه، وزن تر ریشه و نشت یونی معنی دار بود ولی برای ویژگی‌های قطر ساقه، وزن خشک ریشه و محتوای نسبی آب معنی دار نبود. به طور کلی، با وجود افزایش میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتینوئید در برخی از ارقام، این ویژگی‌ها به ترتیب به میزان ۲۹/۴۳، ۲۰/۴۷ و ۲۲/۱۵ و ۲۷/۴۷ درصد در شرایط تنش خشکی، کاهش پیدا کردند. ویژگی‌های فیزیولوژیک مانند فتوستوز، تعرق، هدایت روزندهای و دی‌اکسید کربن زیر روزندهای نیز به صورت معنی داری تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفتند و تنش خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی باعث کاهش ۳۹/۱۱، ۴۲/۳۶، ۵۴/۹۸ و ۳۰/۳۳ درصدی آنها گردید. ارقام رشه، خلیلی سفید، یاقوتی و لعل تحمل خوبی در مواجهه با شرایط تنش خشکی از خود نشان دادند ولی ارقام فخری، شیرازی، بیدانه سفید، گزندایی و گچی امجگی به تنش خشکی حساس بودند.

واژه‌های کلیدی: تنش خشکی، کلروفیل، محتوای نسبی آب، نشت یونی، ویژگی‌های فیزیولوژیک

مقدمه

درصد از زمین‌های کشاورزی جهان شده است و با تأثیر بر ویژگی‌های مورفولوژیک، فیزیولوژیک، بیوشیمیایی و مولکولی، می‌تواند سبب کاهش شدید عملکرد و در مواردی سبب از بین رفتن کامل گیاه گردد (Fathi and Tari, 2016).

تشخیصی به عنوان محدودکننده‌ترین عامل محیطی برای رشد و عملکرد بسیاری از گونه‌های گیاهی در مناطق خشک و نیمه‌خشک شناخته شده که باعث کاهش تولید محصول در ۲۵

آب پاسخ می‌دهند. پاسخ‌ها شامل توسعه سیستم‌های ریشه، بستن روزنه‌ها، تغییر در هورمون‌های گیاهی، افزایش سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی و تولید اسمولیت‌های مولکولی مانند گلایسین بتائین، پرولین و سایر اسیدهای آمینه است (Sharma *et al.*, 2019). افزون بر این، گیاهان می‌توانند با تغییر ساختار برگ مانند کاهش نسبت سطح حجم برگ، افزایش جمع‌شدن برگ، داشتن روزنه‌های متراکم و کوچکتر، کاهش اندازه سلول‌های اپیدرم، افزایش خاصیت کششی دیواره سلولی، افزایش کوتیکول برگ، چوبی‌شدن و ترشحات سلولی نظیر موسیلاژ، نشاسته و کریستال‌ها، تنش‌های محیطی را مدیریت کنند (Kulkarni *et al.*, 2007; Patakas *et al.*, 2005). همچنین، تنش خشکی ممکن است با تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن باعث ایجاد تنش اکسیداتیو شود و یک سری واکنش‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی را در انگور ایجاد کند (Tzortzakis *et al.*, 2020).

پژوهش‌های مختلفی نقش ریشه‌ها را در پاسخ به تنش خشکی، که در درک تنش، سازگاری، پیامدهایی به قسمت هوایی گیاه و همچنین جذب و انتقال آب به سمت برگ‌ها نقش دارند، نشان داده‌اند (Lovisolo *et al.*, 2010). تأثیر تنش خشکی بر رشد ریشه در مقایسه با رشد شاخه کم‌تر است. در پژوهش‌های اخیر گزارش شده است که ریشه‌های انگور، نقشی اساسی در تحمل به تنش خشکی ایفا می‌کنند (Meggio *et al.*, 2014). تحمل به تنش خشکی ریشه، به توانایی آن در حفظ پتانسیل اسمزی سیمپلاستیک مناسب، ترکیب پروتئین دیواره سلول، متابولیسم کربوهیدرات و مسیرهای متابولیک درگیر در پاسخ تنش اکسیداتیو بستگی دارد (Wu and Cosgrove, 2000). درک واضح عکس‌العمل انگور به کمبود آب در رفع این نگرانی‌ها، بهویژه در افزایش کارآیی و انعطاف‌پذیری شیوه‌های کشت، پرورش و توسعه ارقام متتحمل به خشکی، بسیار مهم است (Gambetta *et al.*, 2020).

اگرچه پرورش انگور در اکثر مناطق ایران مرسوم است ولی بیشتر تاکستان‌های ایران در مناطق غرب، شمال غرب و جنوب غرب کشور قرار دارند که بیشتر آن‌ها مثل بیشتر

مختلفی مانند بهنژادی ارقام و پایه‌های متحمل (Oliveira *et al.*, 2020)، انتخاب ارقام متحمل (Zhang *et al.*, 2016)، استفاده از شیوه‌های جدید و مؤثر آبیاری (Solis *et al.*, 2018)، استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی (Burgel *et al.*, 2020) و همچنین مدیریت عناصر غذایی (Tariq *et al.*, 2019) برای مقابله با تنش خشکی توسعه پیدا کرده‌اند.

انگور یکی از مهم‌ترین میوه‌های مناطق معتدل کشور است که با تولید سالانه بیش از دو میلیون تن، بخش مهمی از تولید محصولات میوه‌ای کشور را به خود اختصاص داده است (FAO, 2021). در میان درختان میوه مناطق معتدل، گونه تجاری انگور با آب‌وهای خشک و نیمه‌خشک سازگاری خوبی دارد که تا حدی به دلیل آوندهای چوبی نسبتاً بزرگ آن در مقایسه با سایر درختان است که امکان بازیابی سریع رشد Comas *et al.*, (2010). در برخی مناطق جهان که میزان بارندگی مناسب است، امکان پرورش انگور بدون آبیاری وجود دارد. با این وجود به دلیل پراکنش نامطلوب بارندگی در طول سال و همچنین کم‌آبی و موقع دوره‌های طولانی مدت خشکی، یافتن ارقام مقاوم به خشکی ضرورتی اجتناب‌نپذیر است (Serra *et al.*, 2014). پاسخ به خشکی ارقام انگور به دلیل افزایش کمبود آب تحت تأثیر تغییر آب‌وهوا و محدودیت‌های آبیاری در تاکستان‌ها، برای کشت انگور مهم است. ارقام مختلف انگور واکنش‌های متفاوتی به شرایط خشکی دارند و ژنتیک می‌تواند بر تبادل گاز و وضعیت آب تأثیر بگذارد. همچنین نشان داده شده است که رقم‌های مختلف انگور ظرفیت‌های متفاوتی برای جذب آب از خاک دارند (Tsegay *et al.*, 2014).

خشکی بر رشد، عملکرد، یکپارچگی غشاها، محتوای رنگدانه، روابط آبی، تنظیم اسمزی و فعالیت فتوستنتزی تأثیر می‌گذارد (Praba *et al.*, 2009). حساسیت گیاهان به تنش خشکی وابسته به شدت تنش، ژنتیک، مرحله رشد و عوامل مختلف همراه تنش متفاوت است (Demirevska *et al.*, 2009). به طورکلی، گیاهان از طریق مکانیسم‌های مختلف از جمله سیستم‌های فیزیولوژیک، متابولیک و دفاعی به کمبود

بود و برای زهکشی بهتر خاک، یک کیلوگرم سنگریزه در کف گلدان‌ها ریخته شد. برخی ویژگی‌های شیمیایی خاک مورد استفاده در این پژوهش در جدول ۱ آمده است. برای کاهش تبخیر آب، یک کیلوگرم سنگریزه سیلیس روی خاک گلدان‌ها ریخته شد. افزون بر این، گلدان‌های پلاستیکی، با رنگ روغنی سفید، رنگ شدنده تا از گرم شدن ریشه‌ها بر اثر نور مستقیم خورشید کاسته شود. نهال‌ها در اوایل اردیبهشت‌ماه در داخل گلدان کشت شدند و پس از گذشت دو ماه و با رشد کافی آن‌ها (۳۰ سانتی‌متر)، به صورت تک شاخه هرس شدند. در تمامی دوره پژوهش، گلدان‌ها در زیر سایه‌بان با میزان سایه ۴۰ درصد نگهداری شدند (Maughan *et al.*, 2017).

بوته‌های ارقام مختلف انگور در تابستان به مدت سه ماه تحت تنش خشکی قرار گرفتند. تیمارهای خشکی شامل دو سطح ۹۰ (شاهد) و ۵۰ درصد آب قابل دسترس بودند. برای اعمال تیمارهای خشکی از روش وزنی Topp و Ferre (۲۰۰۲) استفاده گردید. برای هر یک از سطوح تنش رطوبتی، وزن نهایی گلدان در سطح تنش مذکور محاسبه شد. به منظور تعیین درصد رطوبت، نمونه‌ای از خاک در آون در دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴۸ ساعت خشک گردید و وزن ذرات جامد خاک ریخته شده در گلدان‌ها تعیین و جرم مخصوص ظاهری آن‌ها محاسبه شد. برای تعیین وزن گلدان در هر یک از سطوح تنش به ترتیب زیر عمل شد.

قبل از اعمال تنش خشکی، میزان رطوبت نمونه خاک در ظرفیت زراعی (FC) و نقطه پژمردگی دائم (Field Capacity) و نقطه پژمردگی اجزای دائم (Permanent Wilting Point) (PWP)، با استفاده از اجزای بافت خاک شامل رس، سیلت و شن و جرم مخصوص ظاهری از طریق نرم‌افزار Retc (نسخه ۶/۰۲) تعیین شد. سپس رطوبت وزنی نمونه خاک با استفاده از رابطه (۱) محاسبه گردید:

$$\theta_m = \frac{w_{s+w} - w_s}{w_s}$$

که در آن θ_m ، رطوبت وزنی خاک، w_s ، وزن خشک نمونه (گلدان)، w_{s+w} ، وزن تر نمونه است.

تاكستان‌های دنيا، آبياري نمي‌شوند. از لحظه ميزان بارندگي، ايران جز كشورهای خشك و نيمه‌خشک محسوب مي‌شود که به دلائل مختلفی از جمله تغيير آب‌وهوا و کاهش محدودیت‌های آبياري در بسياری از مناطق، احتمال مواجه با خشکی‌های طولاني مدت که توليد انگور را با کاهش چشمگيري مواجه کند در حال افزایش است. پژوهش‌های مختلفی به منظور بررسی تأثير تنش خشکی بر ارقام مختلف انگور و انتخاب ارقام متحمل انجام شده است (قادري و همکاران، ۱۳۸۹؛ آران و همکاران، ۱۳۹۶؛ دولتي‌بانه و همکاران، ۱۳۹۸؛ بحراني و همکاران، ۱۳۹۹). استفاده از ارقام يومي انگور به دليل سازگاري بيشتر با ميزان آب موجود در خاک هر منطقه، مورد توجه محققان قرار گرفته است. با توجه به تغييرات اقليمي و كمبود آب در كشور و اهميت بسيار زياد مديريت مصرف آب در بخش كشاورزي، شناسايي و معرفي ارقام متحمل انگور، به عنوان يكى از روش‌های مديريت توليد و کاهش مصرف آب، ضروري به نظر مى‌رسد. پژوهش حاضر، با هدف بررسی برخی ویژگی‌های رشدی و فیزیولوژيك ناشی از كمبود آب در ۲۰ رقم مختلف انگور تجاري ايراني و خارجي، جهت شناسايي ارقام متحمل به خشکي انجام شده است.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در تابستان سال ۱۳۹۹ در فضای باز گلخانه گروه علوم باگبانی دانشگاه بوعلی سينا در سه تكرار و به صورت گلدانی اجرا شد. تعداد ۲۰ رقم انگور ايراني و خارجي يك‌ساله ريشه‌دار شامل ۱۵ رقم انگور ايراني رشه، بيدانه سفید، بيدانه قرمز، ياقوتی، فخری، خلیلی سفید، قزل اوزوم، عسگری، گزندایي، گچی امجگی، تبرزه قرمز، تبرزه سفید، لعل، حسينی و شيرازی و پنج رقم خارجي شامل بلک سيدلس، فليم سيدلس، پرلت، روبي سيدلس و تركمن ۴ از نهالستان اشنو پژوهش تاک واقع در شهرستان اشنویه تهيه و در گلدان‌های پلاستيكي ۲۰ کيلوگرمی حاوي ۱۶ کيلوگرم مخلوط خاک باعچه، کود حيواني و ماسه به نسبت ۱:۱:۲ کشت شدند. بافت خاک شني لومي (شن ۶۵/۵٪، سيلت ۱۷٪ و رس ۱۷/۵٪)

جدول ۱- برخی ویژگی‌های شیمیایی خاک مورد استفاده

pH	EC (ds/m)	CEC (meq/100g)	CaCO ₃	OC (%)	OM
۷/۶۶	۰/۲۱	۲۸/۱۷	۲۲/۴۵	۲/۱۹	۳/۷۸

سال جاری اندازه‌گیری شد. پس از سه ماه اعمال تیمار خشکی، این ویژگی‌ها دوباره اندازه‌گیری شدند و از مقدار اولیه کم شدند. سطح برگ از طریق عکس‌برداری از برگ‌ها و آنالیز آن با استفاده از نرم‌افزار ImageJ (سانتی‌متر مربع) و قطر ساقه با استفاده از کولیس (میلی‌متر) اندازه‌گیری گردید. وزن تر خشک ریشه با ترازوی دیجیتالی با دقت ۰/۰۱ گرم اندازه‌گیری شد. نمونه‌های ریشه به مدت ۴۸ ساعت در آون در در اندازه‌گیری شد. حجم ریشه‌ها از طریق محاسبه اختلاف حجم پس از غوطه‌ور ساختن ریشه در آب در درون استوانه مدرج با حجم دو لیتر اندازه‌گیری گردید.

محتوای نسبی آب: محتوای نسبی آب برگ با روش Barrs و Weatherley (۱۹۶۲) اندازه‌گیری شد. برای این منظور، از هر واحد آزمایشی سه برگ بالغ جوان و از هر برگ دو دیسک به قطر یک سانتی‌متر (بدون رگبرگ) تهیه و با ترازوی دیجیتالی با دقت ۰/۰۰۱ گرم وزن شد (FW). نمونه برگ‌ها به مدت ۲۴ ساعت در داخل آب‌مقطر غوطه‌ور و در یخچال نگهداری شدند و دوباره وزن شدند (TW). درنهایت برگ‌ها به مدت ۴۸ ساعت در داخل آون در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند و مجدداً وزن آن‌ها تعیین گردید (DW). جهت محاسبه محتوای نسبی آب از رابطه زیر استفاده گردید:

$$\text{محتوای نسبی آب} = \frac{(FW - DW)}{(TW - DW)} \times 100$$

نشت یونی: برای تعیین میزان نشت یونی از روش Ozden و همکاران (۲۰۰۹) استفاده شد. بدین منظور، میزان ۰/۳ گرم برگ از هر نمونه وزن گردید و پس از تقسیم کردن به قسمت‌های مساوی، داخل ظروف شیشه‌ای حاوی ۴۰ میلی‌لیتر آب‌مقطر قرار داده شد. نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق نگهداری شدند و نشت آن‌ها با استفاده از دستگاه هدایت‌سنجه اندازه‌گیری گردید (EC1). در ادامه، نمونه‌ها

وزن خشک هر گلدان (Ws) با کمک رابطه (۲) محاسبه گردید:

رابطه (۲):

$$w_s = \frac{W_{s+w}}{\theta m + 1}$$

سپس آب قابل دسترس (AW) (Available Water) از تفاصل رطوبت وزنی خاک در FC و رطوبت وزنی خاک در PWP به دست آمد:

رابطه (۳):

$$AW = \frac{W_{s+w} - W_s}{W_{s+w}}$$

در ادامه برای تعیین رطوبت وزنی در هر یک از سطوح تنش از رابطه (۴) استفاده شد:

رابطه (۴):

$$T_a = PWP + (a \times AW)$$

که در آن a، معادل سطح تنش مورد نظر (در سطح تنش ۵۰ درصد به جای a عدد ۰/۵ قرار داده می‌شود) و Ta، رطوبت وزنی در هر یکی از سطوح تنش است.

رابطه (۵) نیز برای محاسبه وزن خاک مرطوب گلدان در هر یک از سطوح تنش مورد استفاده قرار گرفت:

رابطه (۵):

$$TSWa = W_s \times (T_a + 1)$$

در رابطه فوق، TSWa معادل وزن خاک مرطوب گلدان در سطح تنش رطوبتی a است. در انتها وزن نهایی گلدان برای هر یک از تنش‌های رطوبتی از رابطه (۶) به دست آمد:

رابطه (۶):

$$FSWa = \frac{W_s \times (T_a + 1)}{W_s + \frac{W_s}{\theta m + 1}}$$

وزن سنگ ریزه + وزن گلدان + وزن گیاه

$$FSWa = \frac{W_s \times (T_a + 1)}{W_s + \frac{W_s}{\theta m + 1}}$$

اندازه‌گیری ویژگی‌های رویشی و فیزیولوژیک: قبل از

اعمال تیمارها، ویژگی‌های رویشی تعداد برگ و طول شاخه

(نسخه ۹/۴) و مقایسه میانگین‌ها هم با استفاده از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد انجام شد.

نتایج و بحث

تعداد برگ: برهمکنش اثر تیمارهای تنفس خشکی و رقم بر تعداد برگ در سطح پنج درصد معنی‌دار بود. تنفس خشکی باعث کاهش ۳۲ درصدی تعداد برگ در مقایسه با شاهد گردید. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که پس از سه ماه اعمال در ارقام شیرازی و فخری (به ترتیب با ۶/۶۷ و ۷/۶) مشاهده شد (جدول ۲). کمترین میزان کاهش تعداد برگ به ترتیب مربوط به ارقام خلیلی سفید با ۱۱/۳۲ درصد و یاقوتی با ۱۱/۷۶ درصد بود. ارقام بیدانه قرمز و فخری در معرض تنفس خشکی بیشترین میزان کاهش تعداد برگ را داشتند.

در شرایط خشکی، برگ انگور تغییرات عمیقی را در سطوح مولکولی، بیوشیمیایی، فیزیولوژیک و ریخت‌شناسی نشان می‌دهد که برای بهبود کارآیی استفاده از آب از طریق Flexas *et al.*, (2010). افزون بر این، واضح است که راهکار اتخاذ شده در این شرایط نامساعد، افزون بر اینکه تحت تأثیر شرایط آب و هوایی قرار می‌گیرد، می‌تواند بین ارقام مختلف انگور (رفتارهای آب و هیدریک یا آب و هیدریک) تا حدی متفاوت باشد (Lovisolo *et al.*, 2010). راهکار گیاه این است که از حداقل آب در دسترس در شرایط تنفس خشکی برای زندمانی، بهره‌گیرد و با کاهش رشد رویشی، شرایط نامساعد را تحمل کند. تعداد برگ‌های تولید شده از شاخص‌های بسیار حساس به تنفس خشکی است (Pellegrino *et al.*, 2005). کاهش تعداد برگ در این پژوهش، افزون بر اینکه ارتباط نزدیکی با کاهش شاخص‌های رشدی و صفات مربوط به ریشه داشت به صورت چشمگیری تحت تأثیر رقم قرار گرفت، به طوری که با کاهش میزان آب در دسترس، تعداد برگ در همه ارقام انگور به صورت غیریکنواخت کاهش معنی‌داری پیدا کرد. قادری و

به مدت ۲۰ دقیقه در دمای ۱۲۰ درجه سانتی‌گراد اتوکلاو شدند و پس از سرد شدن، دوباره نشت آن‌ها اندازه‌گیری شد (EC2). محاسبه میزان نشت یونی نمونه از طریق رابطه زیر انجام پذیرفت:

$$\text{نشت الکتروولیت} = (\text{EC1}/\text{EC2}) \times 100$$

کلروفیل: برای اندازه‌گیری غلظت کلروفیل از روش Lichtenthaler (1987) استفاده شد. ابتدا، ۰/۱ گرم برگ تازه با پنج میلی‌لیتر استون ۸۰٪ ساییده شد. نمونه‌ها به مدت ۱۵ دقیقه با سرعت ۳۰۰۰ دور سانتریفیوژ شدند. محلول رویی هر نمونه جدا و با استون ۸۰ درصد به حجم ۱۰ میلی‌لیتر رسانده شد. سپس میزان جذب نمونه‌ها با استفاده از دستگاه طیف‌سنج مرئی - فرابنفش (مدل 1280 UV-Vis، Shimadzu، ژاپن) در طول موج‌های ۴۸۰، ۶۴۶ و ۶۶۳ نانومتر خوانده شد. با استفاده از رابطه‌های زیر میزان کلروفیل a, b، کل و کاروتینوئید براساس میلی‌گرم در گرم وزن تازه محاسبه گردید:

$$a = (2/25 \times A_{663}) - (2/55 \times A_{646})$$

$$b = (4/91 \times A_{646}) - (4/63 \times A_{663})$$

$$\text{کلروفیل کل} = (7/34 \times A_{663}) + (17/76 \times A_{646})$$

$$\text{Car} = (1000 \times A_{480}) - (1/82 \times \text{Ch}_a) - (85/02 \times \text{Ch}_b) / 198$$

ویژگی‌های فتوستتری: به منظور اندازه‌گیری ویژگی‌های فتوستتری، از دستگاه فتوستتر متر IRGA مدل (4) LCA ساعت ۹ تا ۱۱ صبح استفاده شد. به این صورت که برگ مورد نظر درون اتاقک اندازه‌گیری طوری قرار داده شد که سطح فوقانی برگچه به طرف بالا قرار گیرد، تا نور کافی دریافت کند. سپس ویژگی‌های فتوستتر براساس میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)، سرعت تعرق براساس میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ، هدایت روزنها) براساس مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) و دی‌اکسید کربن زیر روزنها براساس میکرومول دی‌اکسید کربن ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) اندازه‌گیری شد. پژوهش به صورت فاکتوریل در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی با دو تیمار آبیاری (دو سطح) و رقم (۲۰ رقم انگور) در سه تکرار اجرا شد. تجزیه و تحلیل داده‌ها با نرم‌افزار SAS

جدول ۲- مقایسه میانگین اثرهای برهمکنش تنش خشکی و رقم بر تعداد برگ، سطح برگ، طول شاخه سال جاری و طول میانگره

میانگین ٪۵۰	میانگین ٪۹۰	میانگین ٪۵۰	میانگین ٪۹۰	میانگین ٪۵۰	میانگین ٪۹۰	میانگین ٪۵۰	میانگین ٪۹۰	میانگین ٪۵۰	میانگین ٪۹۰	سطوح خشکی
										رقم
۳/۴۲ ^m	۵/۸ ^{d-j}	۳۱/۶۷ ^{m-o}	۶۷/۰۰ ^{f-l}	۱۷/۷۷ ^{l-p}	۲۷/۵۵ ^{b-e}	۱۲/۰ ^{g-i}	۱۳/۷ ^{c-h}	بلک سیدلیس		
۴/۹۳ ^{g-l}	۶/۵ ^{c-e}	۲۶/۰۰ ^o	۴۷/۳۳ ^{b-e}	۱۷/۲۴ ^{m-q}	۲۰/۹۵ ^{f-m}	۱۲/۰ ^{f-h}	۱۸/۷ ^{b-d}	گچی امچگی		
۵/۶۳ ^{d-j}	۸/۹ ^{ab}	۶۶/۶۷ ^{f-l}	۱۳۳/۰۰ ^a	۱۵/۳۳ ^{n-q}	۲۲/۵۴ ^{f-l}	۱۴/۰ ^{c-h}	۲۴/۰ ^a	گرندایی		
۴/۶۱ ^m	۵/۸ ^{d-j}	۵۸/۰۰ ^{h-m}	۸۸/۶۷ ^{b-e}	۲۴/۴۱ ^{c-i}	۳۱/۳۳ ^b	۱۲/۰ ^{g-i}	۱۸/۷ ^{b-d}	ترکمن ۴		
۴/۸۷ ^{g-m}	۶/۱ ^{d-h}	۲۹/۰۰ ^{no}	۷۷/۶۷ ^{c-f}	۲۲/۹۴ ^{e-k}	۲۹/۹۵ ^b	۶/۷ ^k	۱۳/۰ ^{f-h}	شیرازی		
۴/V ^{h-m}	۴/۹ ^{g-l}	۵۹/۰۰ ^{h-m}	۷۳/۰۰ ^{d-i}	۲۵/۰۰ ^{c-g}	۲۹/۰۲ ^{bc}	۱۴/۰ ^{d-h}	۱۵/۰ ^{bc}	حسینی		
۵/۴ ^{d-k}	۷/۶۷ ^{bc}	۵۳/۶۷ ^{l-o}	۱۰۰/۳۳ ^{bc}	۱۲/۹۰ ^{q-r}	۲۰/۰۴ ^{h-n}	۱۶/۳ ^{c-h}	۱۸/۷ ^{b-d}	بیدانه سفید		
۴/۴ ^{j-m}	۴/۹ ^{f-l}	۴۰/۳۳ ^{l-o}	۴۴/۶۷ ^{l-o}	۱۵/۴۰ ^{n-q}	۱۹/۲۱ ^{j-p}	۱۳/۳ ^{c-h}	۱۵/۷ ^{c-g}	تبرزه سفید		
۳/۸ ^{lm}	۶/۰ ^{d-i}	۵۵/۶۷ ^{h-n}	۵۹/۰۰ ^{h-m}	۲۱/۷۲ ^{f-m}	۲۵/۰۲ ^{c-g}	۱۲/۰ ^{c-h}	۱۳/۰ ^{b-f}	یاقوتی		
۳/۹ ^{lm}	۴/V ^{k-m}	۲۹/۶۷ ^{no}	۵۰/۶۷ ^{h-o}	۹/۴۸ ^r	۱۲/۸۰ ^{q-r}	۷/۰ ^{jk}	۱۵/۰ ^{c-h}	فخری		
۵/۸۷ ^{d-j}	۸/۲۷ ^{ab}	۴۸/۶۷ ^{i-o}	۱۰۹/۰۰ ^{ab}	۱۵/۲۸ ^{n-q}	۲۴/۵۳ ^{c-h}	۷/۰ ^{jk}	۱۴/۷ ^{c-h}	فلیم سیدلیس		
۵/۹۷ ^{d-i}	۹/۴ ^a	۷۲/۶۷ ^{d-j}	۱۱۳/۶۷ ^{ab}	۱۵/۰۴ ^{q-q}	۲۰/۳۸ ^{g-m}	۱۰/۰ ^{c-g}	۱۷/۷ ^{b-e}	خلیلی سفید		
۴/۶۷ ^{h-m}	۶/۴ ^{c-f}	۴۷/۶۷ ^{i-o}	۶۸/۰۰ ^{f-l}	۱۸/۲۲ ^{k-p}	۲۲/۰۹ ^{f-l}	۸/۰ ^{i-k}	۱۷/۷ ^{b-e}	بیدانه قرمز		
۵/۵۷ ^{d-j}	۶/۵ ^{c-e}	۵۳/۰۰ ^{h-o}	۶۸/۰۰ ^{f-l}	۱۷/۹۱ ^{l-p}	۲۴/۱۰ ^{d-i}	۱۱/۰ ^{h-j}	۱۳/۳ ^{e-h}	قرزل اوزوم		
۴/۴۰ ^{jm}	۶/۸ ^{cd}	۳۸/۰۰ ^{m-o}	۷۴/۶۷ ^{c-i}	۲۰/۰۱ ^{h-n}	۲۷/۶۱ ^{b-e}	۷/۰ ^{jk}	۱۴/۷ ^{c-h}	روبی		
۵/۲۰ ^{e-l}	۶/۷ ^{cd}	۵۰/۰۰ ^{h-o}	۸۹/۶۷ ^{b-f}	۲۳/۴۸ ^{e-j}	۳۵/۰۰ ^a	۱۲/۰ ^{g-i}	۱۷/۷ ^{b-e}	عسگری		
۳/۸۰ ^{lm}	۶/۵ ^{c-e}	۴۰/۶۷ ^{l-o}	۷۶/۰۰ ^{c-h}	۲۵/۲۵ ^{c-f}	۳۱/۱۵ ^b	۱۲/۰ ^{f-h}	۱۸/۷ ^{b-d}	تبرزه قرمز		
۴/۴۰ ^{j-m}	۶/۰ ^{d-i}	۶۷/۰۰ ^{f-l}	۱۱۱/۰۰ ^{ab}	۱۹/۸۰ ^{i-o}	۲۸/۳۶ ^{b-d}	۱۵/۷ ^{c-g}	۲۳/۰ ^a	لعل		
۵/۰۰ ^{f-l}	۶/۷ ^{Vcd}	۵۲/۰۰ ^{h-o}	۷۱/۶۷ ^{e-k}	۱۴/۷۹ ^{p-r}	۱۹/۹۱ ^{h-n}	۱۳/۰ ^{f-h}	۲۴/۰ ^a	پرلت		
۳/۸۰ ^{lm}	۶/۲۰ ^{d-g}	۶۹/۳۳ ^{f-k}	۹۹/۳۳ ^{b-d}	۲۲/۵۶ ^{f-l}	۲۳/۰۷ ^{e-j}	۱۷/۰ ^{b-e}	۲۱/۰ ^{ab}	رشه		

در هر ستون، میانگین‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

سطح برگ: نتایج پژوهش حاضر نشان داد که میزان سطح برگ در سطح پنج درصد تحت تأثیر برهمکنش تیمارهای خشکی و رقم قرار گرفت و به میزان ۲۴/۳۲ درصد کاهش یافت. بالاترین میزان سطح برگ در تیمار ۵۰ درصد نیاز آبی، مربوط به ارقام تبرزه قرمز (۲۵/۲۵ سانتی‌متر مربع) و حسینی (۲۵ سانتی‌متر مربع) بود درحالی‌که رقم فخری کمترین میزان سطح برگ (۹/۴۸ سانتی‌متر مربع) را داشت. ارقام رشه (۲/۲۱)

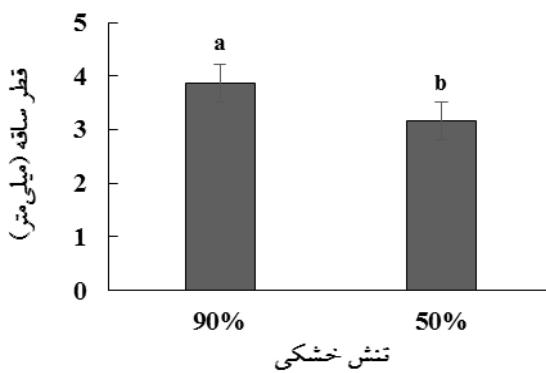
همکاران (۱۳۸۹) نیز گزارش دادند که در شرایط تنش خشکی در سه رقم انگور ساها نی، فرخی و بیدانه سفید، تعداد برگ کاهش یافت. افزون بر این، در پژوهشی که تأثیر تنش خشکی بر انگور بیدانه سفید مورد بررسی قرار گرفت، نتایج نشان داد که تعداد برگ در شرایط تنش خشکی کاهش پیدا کرد (Karami *et al.*, 2017) که نتایج پژوهش حاضر را تأیید می‌کند.

همکاران، ۱۳۹۸؛ Ghaderi *et al.*, 2005)، متحمل ترین ارقام انگور به تنفس خشکی در بین ۲۰ رقم انگور مورد مطالعه بودند. رقم یاقوتی با ۵/۶۴ درصد کاهش طول شاخه سال جاری، در مقایسه با سایر ارقام به میزان کمتری تحت تأثیر تنفس خشکی قرار گرفت. نتایج این پژوهش با یافته‌های Romero و همکاران (۲۰۱۳) در کاهش رشد طول شاخه جاری انگور در شرایط خشکی مشابه است. پژوهش‌ها نشان داده است که در انگور، اندازه تاج گیاه با سیستم ریشه تعادل است و تاج بزرگ‌تر گیاه نشان دهنده سیستم ریشه بزرگ‌تر است (Southey and Jooste, 1992). ارقام متحمل با داشتن رشد ریشه بهتر در شرایط تنفس، رشد شاخه بیشتری دارند. در پژوهش حاضر، بعد از رقم قزل اوزووم، رقم یاقوتی بالاترین وزن تر ریشه (۹۰/۷ گرم) را داشت و طول ریشه آن نیز تحت تأثیر تنفس خشکی افزایش پیدا کرد و احتمالاً به همین دلیل است که طول شاخه سال جاری این رقم در معرض تنفس خشکی کمترین کاهش را پیدا کرد. طول ریشه و حجم ریشه رقم خلیلی سفید نیز که بالاترین طول شاخه سال جاری را داشت، تحت تأثیر تنفس خشکی افزایش پیدا کرد. افزون بر این، رقم ریشه که بعد از رقم خلیلی سفید، بیشترین طول شاخه سال جاری را داشت، در مقایسه با سایر ارقام، طوبیل ترین ریشه را در شرایط تنفس خشکی داشت.

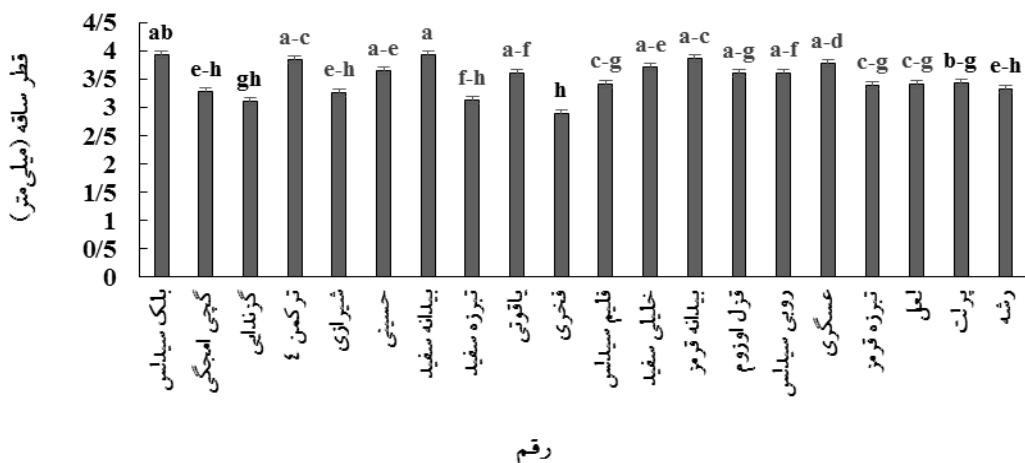
طول میانگره: نتایج پژوهش نشان داد که برهمکنش اثر تیمارهای تنفس خشکی و رقم بر طول میانگره در سطح یک درصد معنی‌دار بود. تحت تأثیر تنفس خشکی، طول میانگره در میزان ۲۷/۵ درصد کاهش پیدا کرد. بیشترین طول میانگره در تنفس خشکی مربوط به رقم خلیلی سفید (۵/۹۷) بود (جدول ۲). طول میانگره نشان‌دهنده رشد رویشی است و طول میانگره بیشتر یکی از دلایل رشد رویشی بیشتر است. براساس نتایج به دست آمده، رقم خلیلی سفید بیشترین رشد شاخه را در طول مدت تنفس خشکی داشت. یکی از دلایل این امر را می‌توان به رشد طولی سلول‌ها و درنتیجه رشد بیشتر طول میانگره نسبت داد که درنهایت منجر به رشد بیشتر طول شاخه سال جاری در مقایسه با سایر ارقام گردید. ارقام تبرزه

سانسی مترا مریع) و فلیم سیدلس (۳۷/۷۱ سانتی‌متر مریع) به ترتیب کم‌ترین و بیشترین میزان کاهش سطح برگ را در معرض تنفس خشکی داشتند (جدول ۲). سطح برگ یک ویژگی ژنتیکی است که تحت تأثیر شرایط محیطی، متحمل تغییر اندکی می‌شود (Gispert *et al.*, 2009). کاهش سطح برگ یکی از ترفندهای گیاهان جهت اجتناب از تنفس خشکی است (Yadollahi *et al.*, 2011). وضعیت آب انگور بستگی زیادی به سطح برگ و تبخیر و تعرق از آن دارد. تنفس آب، باعث آسیب‌زدن به سطح برگ می‌شود و از این طریق باعث کاهش میزان فتوسنتز و عملکرد می‌گردد (Van Leeuwen and Darriet, 2016). تفاوت سطح برگ بین ارقام مختلف انگور و کاهش آن در شرایط تنفس خشکی، نتیجه دور از انتظاری نیست. پژوهش‌های Pellegrino و همکاران (۲۰۰۵) نشان داد که سطح برگ به کمبود آب بسیار حساس است و کاهش سطح برگ در شرایط تنفس خشکی می‌تواند اولین پاسخ دفاعی گیاه به تنفس خشکی باشد (Taiz and Zeiger, 2006). همانگ با نتایج پژوهش حاضر، دولتی‌بانه و همکاران (۱۳۹۸) کاهش سطح برگ در همه ارقام انگور مورد مطالعه تحت تأثیر تنفس خشکی را گزارش دادند. همچنین، در پژوهشی که نتایج آن مشابه نتایج پژوهش حاضر بود، کاهش سطح برگ ارقام انگور در شرایط تنفس خشکی مشاهده گردید (Zsofi *et al.*, 2011).

طول شاخه سال جاری: نتایج مربوط به تأثیر تنفس خشکی و رقم بر طول شاخه سال جاری در جدول ۲ ارائه شده است که نشان می‌دهد تحت تنفس خشکی، طول شاخه سال جاری به میزان چشمگیری کاهش پیدا کرد (۴۰/۵۸ درصد). بیشترین کاهش طول شاخه سال جاری مربوط به رقم گچی امچگی با ۷۳/۲۹ درصد کاهش بود. یکی از ویژگی‌های مهم ارقام مقاوم به خشکی، حفظ بیشینه رشد رویشی در شرایط تنفس خشکی است که سرانجام می‌تواند منجر به عملکرد بالاتر گردد. در این پژوهش ارقام خلیلی سفید و رشیه بیشترین میزان طول شاخه سال جاری را در طول سه ماه تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی، در مقایسه با سایر ارقام داشتند (جدول ۲)، که درنهایت نیز مشخص شد، همانگ با پژوهش‌های قبلی (دولتی‌بانه و



شکل ۱- مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر قطر ساقه. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.



شکل ۲- مقایسه میانگین اثر رقم بر قطر ساقه. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

درصد نیاز آبی به میزان ۱۷/۹۵ درصد کاهش پیدا کرد (شکل ۱). رقم تبرزه قرمز با ۲۸/۷۲ درصد کاهش، بیش از سایر ارقام تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت. قطر ساقه رقم شیرازی تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت و رقم تبرزه سفید با ۸/۲۶ درصد، کمترین کاهش قطر ساقه را در تیمار ۵۰ درصد نیاز آبی در مقایسه با دیگر ارقام مورد مطالعه داشت. ارقام ترکمن ۴، بلک سیدلس و عسگری به ترتیب با ۳/۶۷، ۳/۶۳ و ۳/۴۷ میلی متر، بیشترین میزان قطر ساقه را در شرایط تنش خشکی داشتند (شکل ۲). به نظر می‌رسد که با کاهش قطر ساقه، تعداد آوندهای چوبی که مواد غذایی را به اندام‌های هوایی می‌رسانند کاهش می‌یابد و یکی از عوامل تأثیرگذار در

قرمز و بلک سیدلس بیشترین واکنش را به تنش خشکی داشتند و طول میانگره آن‌ها به ترتیب با ۴۱/۵۴ و ۴۰/۸۶ درصد کاهش، بیشترین میزان کاهش را در مقایسه با سایر ارقام داشت (جدول ۲). کاهش طول میانگره، در شرایط تنش خشکی در پژوهش‌های دیگری نیز گزارش شده است (حدادی‌نژاد و همکاران، ۱۳۹۲). همانگ با نتایج پژوهش حاضر، در پژوهشی دیگر کاهش طول میانگره در ارقام انگور تحت تأثیر تنش خشکی گزارش شد (Meggio *et al.*, 2014).

قطر ساقه: برهمکنش اثر تیمارهای تنش خشکی و رقم بر قطر ساقه معنی‌دار نبود ولی اثر ساده تنش و رقم در سطح یک درصد معنی‌دار بود. قطر ساقه در معرض تنش خشکی ۵۰

جدول ۳- مقایسه میانگین اثرهای برهمنکش تنش خشکی و رقم بر طول ریشه، حجم ریشه، وزن تر ریشه و نشت یونی

نشت یونی (%)	وزن تر ریشه (gr)	حجم ریشه (cm³)	طول ریشه (cm)	سطوح خشکی		رقم		
				%۵۰	%۹۰			
۳۳/۲۸ ^{b-d}	۲۰/۹۰g-k	۶۴/۹۸ ^{i-p}	۱۱۳/۶۰ ^{bc}	۶۱/۶۷ ^{d-j}	۹۲/۶۷ ^{bc}	۱۵/۰۰f-k	۲۰/۵۷ ^{a-d}	بلک سیدلنس
۳۸/۸۸ ^{a-c}	۱۶/۴۰jk	۶۳/۴۴j-p	۱۰۹/۹۶ ^{b-d}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۱۰/۳۳ ^{l-m}	۱۵/۰۰f-k	گچی امچگی
۴۲/۹۶ ^a	۱۹/۱۵ ^{h-k}	۴۶/۴۲ ^{n-p}	۸۸/۴۶ ^{d-i}	۲۰/۰۰ ^l	۷۰/۰۰ ^{c-i}	۸/۳۳ ^m	۱۴/۶۷ ^{f-k}	گرندایی
۳۷/۳۶ ^{a-c}	۱۵/۴۷ ^k	۴۷/۴۲ ^{m-p}	۹۹/۲۸ ^{c-e}	۴۵/۰۰ ^{i-k}	۷۴/۳۳ ^{c-g}	۱۷/۳۳ ^{d-h}	۲۴/۶۷ ^a	ترکمن ۴
۴۱/۶۰ ^{ab}	۲۳/۶۲ ^{f-k}	۸۳/۰۱ ^{e-k}	۱۳۰/۶۲ ^{ab}	۷۳/۳۳ ^{c-h}	۱۱۰/۰۰ ^{ab}	۱۶/۶۷ ^{d-i}	۱۶/۰۰ ^{e-j}	شیرازی
۴۱/۶۰ ^{ab}	۲۲/۵۲ ^{g-k}	۶۲/۰۷j-p	۹۸/۴۳ ^{c-f}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۸۲/۶۷ ^{c-e}	۱۲/۰۰j-m	۲۱/۶۷ ^{a-c}	حسینی
۳۶/۹۲ ^{a-c}	۲۵/۲۴ ^{e-i}	۶۳/۲۸ ^{j-p}	۷۳/۱۵ ^{h-l}	۵۳/۳۳ ^{f-j}	۷۱/۶۷ ^{c-h}	۱۹/۶۷ ^{b-e}	۲۰/۶۷ ^{a-d}	بیدانه سفید
۳۷/۶۴ ^{a-c}	۱۸/۵۱ ^{i-k}	۴۲/۸۶ ^p	۸۷/۷۳ ^{d-i}	۴۱/۶۷ ^{jk}	۷۳/۶۷ ^{c-h}	۱۳/۰۰ ^{h-l}	۱۹/۶۷ ^{b-e}	تبرزه سفید
۳۱/۱۵ ^{c-e}	۲۸/۲۸ ^{d-g}	۹۰/۷۰ ^{d-h}	۹۷/۷۲ ^{c-g}	۴۸/۳۳ ^{h-k}	۸۵/۰۰ ^{cd}	۱۷/۰۰ ^{d-i}	۱۵/۰۰ ^{e-j}	یاقوتی
۴۳/۵۲ ^a	۲۳/۷۰ ^{f-k}	۵۹/۴۲ ^{k-p}	۶۸/۸۶ ^{h-o}	۷۱/۶۷ ^{c-h}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۱۶/۶۷ ^{d-i}	۱۶/۶۷ ^{d-i}	فخری
۴۱/۶۹ ^{ab}	۲۵/۸۲ ^{e-i}	۶۲/۱۰ ^{k-p}	۸۰/۶۶ ^{e-l}	۵۱/۶۷ ^{g-k}	۵۵/۰۰ ^{f-j}	۱۴/۰۰ ^{g-l}	۱۵/۰۰ ^{e-j}	فلیم سیدلنس
۴۱/۳۹ ^{ab}	۲۰/۱۵ ^{g-k}	۶۰/۸۰ ^{j-p}	۶۹/۸۰ ^{h-n}	۷۳/۳۳ ^{c-h}	۷۰/۰۰ ^{c-i}	۱۵/۰۰ ^{f-k}	۱۳/۰۰ ^{h-l}	خلیلی سفید
۳۸/۹۹ ^{a-c}	۲۰/۶۴ ^{g-k}	۷۴/۴۵ ^{g-l}	۷۵/۶۶ ^{f-l}	۷۱/۶۷ ^{c-h}	۳۳/۹۳ ^{bc}	۱۹/۶۷ ^{b-e}	۱۹/۰۰ ^{c-f}	بیدانه قرمز
۳۷/۸۴ ^{a-c}	۲۰/۳۸ ^{g-k}	۱۱۵/۱۲ ^{bc}	۱۴۱/۸۸ ^a	۷۱/۶۷ ^{c-h}	۱۲۰/۰۰ ^a	۱۷/۰۰ ^{d-i}	۱۴/۱۷ ^{g-l}	قزل اوزوم
۴۲/۹ ^a	۲۳/۹۵ ^{f-k}	۸۵/۷۰ ^{e-j}	۹۰/۷۴ ^{d-h}	۷۶/۶۷ ^{c-g}	۹۲/۶۷ ^{bc}	۱۷/۳۳ ^{d-h}	۱۴/۶۷ ^{f-k}	روبی سیدلنس
۴۳/۱۲ ^a	۲۴/۸۴ ^{f-j}	۷۲/۶۰ ^{h-l}	۸۷/۸۰ ^{d-i}	۵۵/۰۰ ^{f-j}	۷۷/۶۷ ^{c-f}	۱۹/۰۰ ^{c-e}	۱۴/۸۳ ^{f-k}	عسگری
۳۸/۶۸ ^{a-c}	۲۷/۶۱ ^{d-h}	۵۸/۸۶ ^{l-p}	۶۲/۶۵ ^{j-p}	۵۸/۵۳ ^{e-j}	۵۵/۰۰ ^{f-j}	۱۶/۶۷ ^{e-j}	۱۳/۰۰ ^{h-l}	تبرزه قرمز
۴۰/۰۸ ^{ab}	۲۳/۶۹ ^{f-k}	۶۲/۱۷ ^{j-p}	۹۱/۴۱ ^{d-h}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۷۵/۰۰ ^{c-g}	۱۴/۸۳ ^{f-k}	۱۲/۶۷ ^{i-l}	لعل
۴۲/۰۶ ^a	۲۷/۸۶ ^{d-h}	۴۶/۱۰ ^{op}	۸۱/۷۳ ^{e-l}	۳۰/۰۰ ^{kl}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۱۱/۱۷ ^{k-m}	۱۸/۳۰ ^{c-g}	پرلت
۳۵/۵۴ ^{a-d}	۲۲/۴۶ ^{g-k}	۵۹/۸۱ ^{k-p}	۷۰/۱۸ ^{h-m}	۶۱/۶۷ ^{d-j}	۷۳/۳۳ ^{c-h}	۲۲/۱۷ ^{a-c}	۲۳/۸۳ ^{ab}	رشه

در هر ستون، میانگین‌های با حروف مشابه نشان دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد.

که قطر ساقه هر سه رقم انگور تحت تأثیر تنش خشکی به صورت معنی‌داری کاهش پیدا کرد (آران و همکاران، ۱۳۹۶).

طول ریشه: به طورکلی، تنش خشکی باعث کاهش طول ریشه به میزان ۹/۱۱ درصد گردید. نتایج به دست آمده نشان داد که تنش خشکی منجر به کاهش طول ریشه در ده رقم و افزایش طول ریشه در ۹ رقم شد و تأثیری بر طول ریشه رقم فخری نگذاشت (جدول ۳). شیرازی، یاقوتی، خلیلی سفید،

کاهش رشد رویشی گیاهان در شرایط تنش خشکی محسوب می‌شود. هر چه گیاه بتواند در شرایط تنش خشکی، رشد قطر ساقه بیشتری داشته باشد احتمال اینکه رشد رویشی بیشتری نیز داشته باشد بالاتر است. کاهش قطر ساقه ارقام انگور در شرایط تنش خشکی در پژوهش‌های دیگر نیز گزارش شده است. در پژوهشی اثر تنش خشکی بر سه رقم انگور یاقوتی، بیدانه سفید و عسگری مورد مطالعه قرار گرفت، مشاهده شد

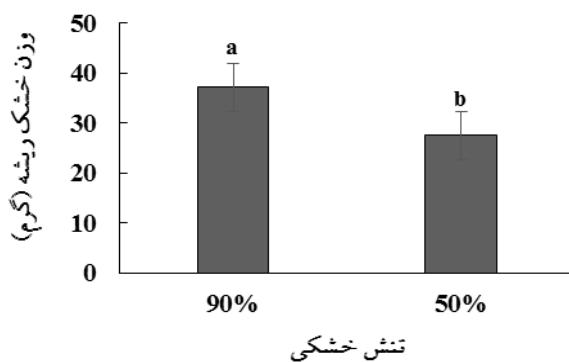
امجگی تحت تأثیر تنفس خشکی قرار نگرفت. رویی سیدلیس، شیرازی، خلیلی سفید و قزل اوزوم (به ترتیب با ۷۶/۶۷، ۷۳/۳۳ و ۷۱/۶۷ ۷۳/۳۳ سانتی متر مکعب) بیشترین حجم ریشه را در شرایط تنفس داشتند و کمترین میزان حجم ریشه به ترتیب در ارقام گزندایی، پرلت، تبرزه سفید و ترکمن ۴ (به ترتیب با ۲۰، ۳۰، ۴۱/۶۷ و ۴۵ سانتی متر مکعب) مشاهده شد (جدول ۳). ارقام دارای ریشه های عمیق و حجمی برای مقابله شرایط تنفس خشکی مناسب هستند و ارتباط مثبتی با سطوح آوند چوبی دارند، که برای هدایت آب از خاک به قسمت های فوقانی گیاه جهت تأمین تقاضای تبخیر، بسیار حیاتی هستند. سیستم ریشه ای بزرگ و پر تحرک و تولید مداوم ریشه های جدید برای پاسخ بیشتر به تأمین مواد غذی و شرایط مطلوب محیطی مورد نیاز است و این امر با تجمع ماده خشک درون شاخساره ارتباط مثبت دارد (Willumsen, 1992). کاهش معنی داری حجم ریشه انگور بیدانه سفید در شرایط تنفس خشکی گزارش شده است (Karami *et al.*, 2017) که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد.

وزن تر و خشک ریشه: بر همکنش اثر تیمارهای تنفس خشکی و رقم بر وزن تر ریشه در سطح یک درصد معنی دار بود. رقم ترکمن ۴ در شرایط تنفس خشکی با کاهش ۵۲/۲۴ درصدی مواجه شد که در مقایسه با سایر ارقام دچار بیشترین کاهش گردید. قزل اوزوم، یاقوتی و رویی (به ترتیب با ۱۱۵/۱۲، ۹۰/۷ و ۸۵/۷ گرم) بیشترین وزن تر ریشه را در شرایط تنفس خشکی داشتند و کمترین وزن تر ریشه به ترتیب در ارقام پرلت، تبرزه سفید، گزندایی و ترکمن ۴ (با ۴۶/۱، ۴۲/۸۶ و ۴۷/۴۲ گرم) مشاهده شد (جدول ۳).

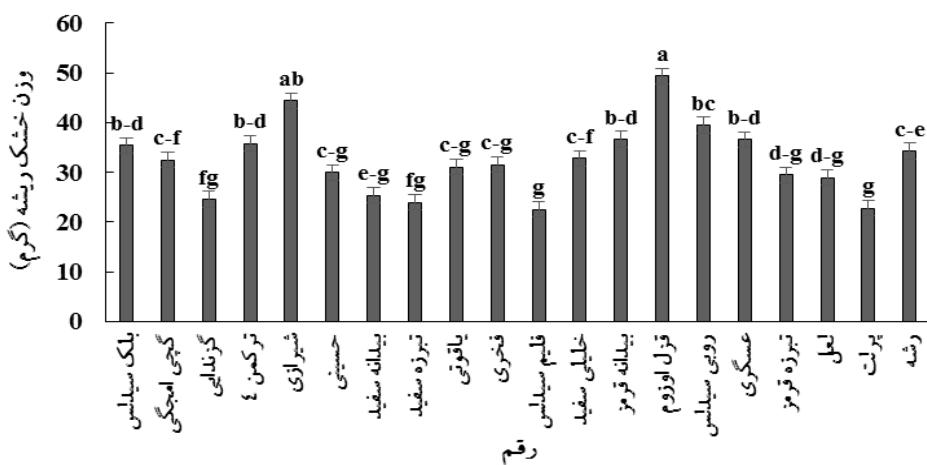
بر همکنش اثر تیمارهای تنفس خشکی و رقم بر وزن خشک ریشه معنی دار نبود ولی اثر ساده تنفس و رقم در سطح یک درصد معنی دار بود. تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی، وزن خشک ریشه را به میزان ۲۵/۹۹ درصد کاهش داد (شکل ۳). وزن خشک ریشه در ارقام عسگری و رویی سیدلیس در شرایط تنفس خشکی افزایش پیدا کرد. رویی سیدلیس، عسگری و شیرازی بیشترین وزن خشک ریشه را در شرایط تنفس خشکی

بیدانه قرمز، قزل اوزوم، رویی سیدلیس، عسگری، تبرزه قرمز و لعل ارقامی بودند که تحت تأثیر تنفس خشکی، با افزایش طول ریشه مواجه شدند. ویژگی های مربوط به ریشه از عوامل ضروری برای ارزیابی تحمل به خشکی در بیشتر گیاهان هستند. به عنوان مثال، طول ریشه نقش حیاتی در جذب آب از بخش های عمیق خاک ایفا می کند که به حفظ پتانسیل بالا و نسبتاً پایدار آب در بافت های آوند چوبی در شرایط تنفس خشکی کمک می کند. به طور کلی، تنفس خشکی از رشد ریشه گیاهان جلوگیری می کند ولی افزایش میزان طول ریشه در برخی گونه ها تحت شرایط تنفس خشکی نیز گزارش شده است (Robertson *et al.*, 1990). این رفتار متمایز سیستم ریشه گیاهان در عکس العمل به خشکی نه تنها در ارقام مختلف بررسی شده، بلکه با میزان و شدت تنفس خشکی اعمال شده نیز مرتبط است (Zolla *et al.*, 2010). در پژوهشی، سه رقم زیتون تحت تنفس خشکی قرار گرفتند و مشخص گردید که طول ریشه هر سه رقم به صورت معنی داری افزایش پیدا کرد (احمدی پور و همکاران، ۱۳۹۸). افزون بر این، بحرانی و همکاران (۱۳۹۹)، کاهش طول ریشه چهار رقم انگور در شرایط تنفس خشکی را گزارش دادند که نتایج پژوهش حاضر را تأیید می کنند. ارقام گزندایی (۸/۳۳) و گچی امجگی (۱۰/۳۳) کمترین طول ریشه را در ۵۰ درصد نیاز آبی داشتند (جدول ۳). با وجود اینکه رقم ریشه در تنفس خشکی با کاهش ۹/۹۶ درصدی طول ریشه مواجه شد ولی با ۲۲/۱۷ سانتی متر دارای طویل ترین ریشه در بین ارقام مطالعه بود و احتمالاً یکی از دلایل مهم رشد رویشی بیشتر این رقم در مقایسه با سایر ارقام، همین امر بوده باشد.

حجم ریشه: نتایج نشان داد که بر همکنش اثر تیمارهای تنفس خشکی و رقم بر حجم ریشه در سطح یک درصد معنی دار بود. تنفس خشکی باعث کاهش ۲۶/۱۸ درصدی حجم ریشه گردید. رقم گزندایی در شرایط تنفس خشکی با بیشترین کاهش حجم ریشه (۷۱/۴۳ درصد) مواجه شد. در ارقام خلیلی سفید، فخری و تبرزه قرمز، حجم ریشه تحت تأثیر تنفس خشکی افزایش پیدا کرد. افزون بر این، حجم ریشه رقم گچی



شکل ۳- مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر وزن خشک ریشه. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.



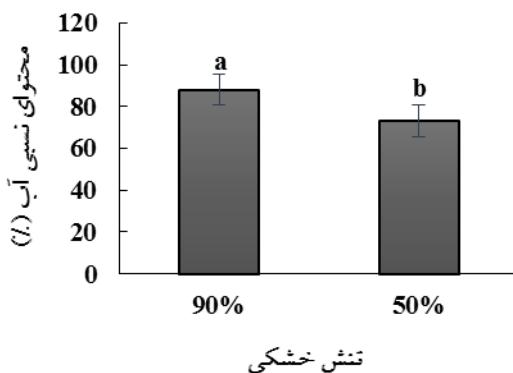
شکل ۴- مقایسه میانگین اثر رقم بر وزن خشک ریشه. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

است که عکسالعمل رشد ریشه به تنش خشکی به مدت زمان تنش و میزان تخصیص کربوهیدرات به ریشه بستگی دارد (Xu et al., 2015). پژوهش‌های Wissuwa و همکاران (2005) نشان داد که کاهش ماده خشک ریشه‌ها ممکن است مربوط به کاهش غلظت نشاسته باشد. ریشه‌های در معرض خشکی، به لایه‌های عمیق‌تر و مرطوب خاک رشد می‌کنند، درحالی که ریشه گیاهان آبیاری شده، بیش‌تر سطحی خواهند بود (Keller, 2005).

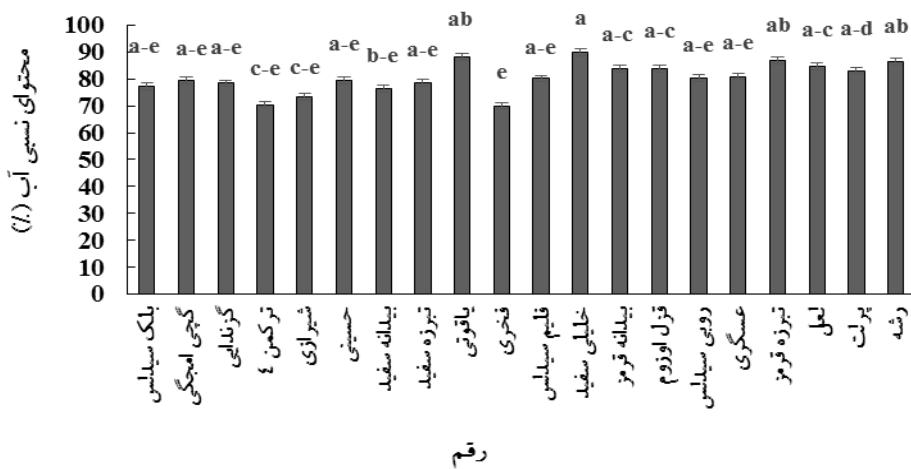
محتوای نسبی آب: محتوای نسبی آب برگ که منعکس‌کننده فعالیت متابولیکی در بافت‌ها است و به عنوان شاخصی اثرگذار برای تحمل خشکی مورد استفاده قرار

داشتند و کمترین میزان وزن خشک ریشه به ترتیب در ارقام پرلت، فلیم سیدلس، گزندایی و تبرزه سفید مشاهده گردید (شکل ۴).

در پژوهش حاضر، تنش خشکی ۵۰ درصد، باعث کاهش ۲۷/۴۱ درصدی وزن تر ریشه گردید که با نتایج پژوهش احمدی‌پور و همکاران، (۱۳۹۸) که کاهش وزن تر ریشه ارقام مختلف زیتون را در تنش خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی گزارش دادند، هماهنگی دارد. در پی کاهش وزن تر ریشه، کاهش وزن خشک ریشه در انگور (Karami et al., 2017) و بادام (Yadollahi et al., 2011) نیز گزارش شده است. اگرچه عوامل متعددی در رشد ریشه تأثیر دارند، پژوهش‌ها نشان داده



شکل ۵- مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر محتوای نسبی آب. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.



شکل ۶- مقایسه میانگین اثر رقم بر محتوای نسبی آب. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

محتوای نسبی آب همراه با محتوای پرولین و مالون دی‌آلدهید، شاخص‌های اصلی فیزیولوژیک مرتبط با مقاومت به خشکی هستند. محتوای نسبی آب نشان‌دهنده توانایی حفظ آب برگ و وضعیت آب گیاه است؛ زیرا تعادل بین منبع آب و آب برگ حاصل می‌شود. این اثربخشی می‌تواند تحت تأثیر تنش خشکی است را نشان می‌دهد (Cao *et al.*, 2013). کاهش وزن تازه گیاه یکی از مهم‌ترین اثرهای مخرب تنش کم آبی است (Akula and Ravishankar, 2011) و عمدها به دلیل کاهش فشار تورزسانس در بافت‌های گیاهی است. کرک‌دار بودن برگ‌های بالغ رقم رش، می‌تواند یکی از دلایل کاهش کم محتوای نسبی آب در این رسم در تنش خشکی و متتحمل‌تر بودن این رسم در مقایسه

می‌گیرد، تحت تنش خشکی به میزان قابل توجهی (۱۶/۸۹ درصد) کاهش یافت (شکل ۵). رقم رش کم‌ترین کاهش محتوای نسبی آب را با ۳/۰۷ درصد کاهش، داشت، درحالی‌که ارقام گزندایی و بیدانه سفید به ترتیب با ۳۷/۳۳ و ۳۴/۵۷ درصد کاهش، بیش‌ترین کاهش را در شرایط تنش خشکی داشتند. در پژوهش حاضر، بیش‌ترین میزان محتوای نسبی آب در شرایط تنش خشکی، در ارقام خلیلی سفید، یاقوتی، تبرزه قمز و رشه به ترتیب با ۸۹/۸۹، ۸۸/۰۴، ۸۶/۸۵ و ۸۶/۳۵ و کم‌ترین میزان محتوای نسبی آب نیز به ترتیب در ارقام فخری، ترکمن ۴، شیرازی و بیدانه سفید (۷۰/۰۱، ۷۰/۴۳، ۷۳/۲۹ و ۷۶/۴۶) مشاهده گردید (شکل ۶).

۲۷/۰۷ و ۲۲/۱۵ درصد کاهش پیدا کردند ولی میزان آن‌ها در برخی از ارقام مورد مطالعه افزایش پیدا کرد. میزان کلروفیل a در ارقام فلیم سیدلس، رشه، لعل و یاقوتی، میزان کلروفیل b در ارقام تبرزه سفید، فلیم سیدلس، رویی سیدلس، تبرزه قرمز، لعل، پرلت و رشه و همچنین میزان کلروفیل کل در ارقام فلیم سیدلس، لعل، پرلت و رشه افزایش پیدا کرد. ارقام فلیم سیدلس، پرلت و رشه (۱۱/۱۹، ۹/۷۵ و ۹/۴۹ میلی‌گرم در گرم وزن تازه) بیشترین میزان کلروفیل a، ارقام تبرزه قرمز، پرلت، رویی سیدلس و لعل (۴/۶۱، ۴/۳۱، ۳/۵۴ و ۳/۴۷ میلی‌گرم در گرم وزن تازه) بیشترین میزان کلروفیل b و ارقام پرلت، فلیم سیدلس، لعل و رشه (۱۴/۱، ۱۳، ۱۲/۹۲ و ۱۲/۵۱ میلی‌گرم در گرم وزن تازه) بیشترین میزان کلروفیل کل را در تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی، در بین ارقام مورد مطالعه داشتند (جدول ۴). در تیمار ۵۰ درصد تنفس خشکی، میزان کاروتینوئید در ارقام ترکمن ۴، یاقوتی، فلیم سیدلس، بیدانه قرمز، رویی سیدلس، تبرزه قرمز و رشه افزایش پیدا کرد. بیشترین میزان کاروتینوئید در رقم بیدانه قرمز (۲/۰۶ گرم در گرم وزن تازه) و کمترین میزان آن در رقم گچی امچگی (۰/۲۵ گرم در گرم وزن تازه) مشاهده گردید.

کلروفیل به تنفس‌های محیطی حساس است و درنتیجه بر عملکرد فتوستتر و رشد گیاه تأثیر می‌گذارد؛ زیرا رابطه مثبت بین محتوای کلروفیل و میزان فتوستتر وجود دارد (Vemmos *et al.*, 2013). انتظار می‌رود که محتوای کلروفیل در گیاهان تحت تنفس خشکی از طریق سرکوب آنزیم‌های کلیدی دخیل در سنتز آن یا افزایش فعالیت آنزیم‌های مؤثر در تخریب آن کاهش یابد (Bhusal *et al.*, 2018). کاهش کلروفیل در تیمارهای تنفس خشکی می‌تواند ناشی از تخریب کلروفیل با تولید آنزیم‌های پروتئولیتیک مانند کلروفیلاز و تغییر غشای سلولی مانند افزایش نفوذپذیری و نشت املال سلولی باشد که بر پایداری کلروفیل تأثیر می‌گذارد (Sampathkumar *et al.*, 2014). کاهش میزان کلروفیل تحت تنفس خشکی، در درختان میوه دیگر نظری پسته (Khoyerdi *et al.*, 2016) و سیب (Bhusal *et al.*, 2019) نیز گزارش شده است. افزون بر این،

با سایر ارقام مورد بررسی باشد (حدادی‌نژاد و همکاران، ۱۳۹۲). محتوای نسبی آب در برگ‌های انگور (Ju *et al.*, 2018) و دو رقم سیب گالا (Gala) و هانفو (Hanfu) نیز (Zhang *et al.*, 2015) تحت تنفس خشکی به صورت معنی‌داری کاهش پیدا کرد.

نشست یونی: براساس نتایج پژوهش، برهمکنش اثر تنفس خشکی و رقم بر میزان نشت یونی در سطح یک درصد معنی‌دار بود. تحت تأثیر تنفس خشکی، نشت یونی به میزان ۷۴/۳۸ درصد، افزایش پیدا کرد. ارقام فخری، عسگری، گزندایی و رویی سیدلس به ترتیب با ۴۲/۹۶، ۴۳/۱۲، ۴۳/۵۲ و ۴۲/۹۰ درصد، دارای بیشترین میزان نشت یونی در شرایط تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی بودند و ارقام یاقوتی و رشه نیز کمترین میزان نشت یونی (۳۱/۱۵ و ۳۵/۵۴ درصد) تحت تنفس خشکی را داشتند (جدول ۳). افزون بر این، رقم ترکمن ۴ با بیشترین و رقم یاقوتی با کمترین کاهش نشت یونی مواجه شدند. غشاها بیولوژیکی اولین هدف بسیاری از تنفس‌های غیرزنده هستند و به طورکلی پذیرفته شده است که حفظ یکپارچگی و ثبات غشاها تحت تنفس آبی، جز اصلی تحمل به خشکی در گیاهان است. مقدار کمتر نشت یونی در ارقام رشه و یاقوتی تحت تنفس خشکی در مقایسه با دیگر ارقام مورد مطالعه، می‌تواند نشان‌دهنده تحمل بیشتر این ارقام به تنفس خشکی باشد. نشت یونی از پارامترهایی است که به عنوان شاخصی از تخریب غشا اندازه‌گیری می‌شود که در اثر تخریب غشا سلولی و خروج یونها صورت می‌گیرد و میزان این صفت بیانگر میزان آسیب تنفس خشکی به گیاه است (Liu *et al.*, 2011). آران و همکاران (۱۳۹۶) نیز کاهش نشت یونی در سه رقم انگور یاقوتی، بیدانه سفید و عسگری در شرایط تنفس خشکی را گزارش کردند که نتایج پژوهش حاضر با آن هم خوانی دارد.

کلروفیل a، b، کل و کاروتینوئید: میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتینوئید به صورت معنی‌دار تحت تأثیر برهمکنش تنفس خشکی و رقم قرار گرفتند. اگرچه در کل، تحت تنفس خشکی، میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتینوئید به میزان ۲۰/۴۷، ۲۹/۴۳،

جدول ۴- مقایسه میانگین اثرهای برهمنکش تنش خشکی و رقم بر کلروفیل a، b، کل و کاروتونوئید بر حسب (mg/g FW)

رقم	سطوح خشکی	کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل	کاروتونوئید	کاروتونوئید
	%۹۰	%۹۰	%۹۰	%۹۰	%۹۰	%۹۰
بلک سیدلس	۶/۸۳ ^{e-k}	۲/۷۸ ^{b-i}	۴/۳۷ ^{i-m}	۵/۹۶ ^{i-k}	۱/۵۵ ^{d-j}	۰/۵۳ ^{h-k}
گچی امجگی	۱۱/۴۸ ^{a-c}	۴/۹۲ ^{h-m}	۲/۶۲ ^{b-i}	۷/۵۸ ^{g-j}	۱۵/۵۹ ^{ab}	۰/۲۵ ^k
گرنداپی	۷/۰۰ ^{e-j}	۶/۷۱ ^{e-k}	۲/۷۷ ^{a-c}	۸/۵۲ ^{f-j}	۹/۷۷ ^{d-i}	۰/۹۰ ^{f-k}
ترکمن ۴	۸/۴۶ ^{c-h}	۲/۸۶ ^{lm}	۳/۱۶ ^{a-f}	۱۱/۶۶ ^{b-g}	۲/۵۷ ^{b-i}	۱/۳۵ ^{b-j}
شیرازی	۶/۹۸ ^{e-k}	۳/۴۲ ^{j-m}	۳/۱۸ ^{a-f}	۱۰/۲۱ ^{d-i}	۱/۹۱ ^{a-f}	۰/۷۳ ^{g-k}
حسینی	۶/۷۳ ^{e-k}	۱/۹۷ ^m	۳/۰۶ ^{a-g}	۴/۶۰ ^{jk}	۲/۷۱ ^k	۱/۹۵ ^{a-e}
بیدانه سفید	۹/۱۷ ^{c-g}	۳/۲۲ ^{j-m}	۳/۴۳ ^{a-e}	۱۲/۶۲ ^{a-f}	۴/۳۵ ^{jk}	۰/۷۳ ^{ab}
تبرزه سفید	۱۰/۰۹ ^{a-e}	۷/۴۷ ^{d-i}	۳/۰۹ ^{a-g}	۱۰/۷۸ ^{c-h}	۱/۴۷ ^{b-i}	۱/۱۸ ^{d-k}
یاقوتی	۶/۴۶ ^{e-l}	۶/۵۸ ^{e-l}	۲/۹۳ ^{a-g}	۹/۴۳ ^{d-i}	۷/۷۱ ^{g-j}	۱/۶۸ ^{a-g}
فخری	۸/۹۷ ^{c-g}	۳/۲۱ ^{k-m}	۲/۵۱ ^{c-i}	۱۱/۵۲ ^{b-g}	۴/۳۱ ^{jk}	۰/۶۹ ^{g-k}
فلیم سیدلس	۴/۸۹ ^{h-m}	۱۱/۱۹ ^{a-d}	۱/۳۹ ^{g-j}	۶/۳۱ ^{h-k}	۱۳/۰۰ ^{a-f}	۱/۴۱ ^{b-j}
خلیلی سفید	۸/۹۲ ^{c-g}	۶/۶۴ ^{e-k}	۲/۸۱ ^{b-h}	۱۱/۷۱ ^{b-g}	۹/۴۶ ^{d-i}	۱/۱۵ ^{d-k}
بیدانه قرمز	۱۱/۴۸ ^{a-c}	۷/۴۰ ^{e-i}	۳/۸۲ ^{a-d}	۱۰/۰۹ ^{d-i}	۱/۲۹ ^{c-j}	۲/۰۶ ^{a-d}
قزل اوزوم	۹/۸۱ ^{a-f}	۶/۱۷ ^{f-l}	۳/۰۰ ^{a-g}	۱۲/۸۵ ^{a-f}	۸/۸۶ ^{e-j}	۱/۲۶ ^{c-k}
روبی سیدلس	۱۲/۲۴ ^a	۸/۸۸ ^{c-g}	۲/۸۸ ^{b-g}	۱۶/۱۶ ^{ab}	۱۲/۴۶ ^{a-f}	۱/۹۸ ^{a-e}
عسکری	۷/۵۹ ^{d-i}	۴/۹۵ ^{h-m}	۲/۷۰ ^{b-i}	۱۰/۳۳ ^{d-i}	۶/۵۷ ^{h-k}	۰/۷۳ ^{g-k}
تبرزه قرمز	۱۳/۰۷ ^{ab}	۵/۶۰ ^{g-m}	۳/۹۵ ^{a-c}	۱۰/۲۵ ^{d-i}	۱/۸۴ ^{a-f}	۱/۹۰ ^{a-f}
لعل	۸/۲۵ ^{c-h}	۹/۴۷ ^{b-g}	۲/۴۶ ^{c-l}	۱۰/۹۲ ^{a-f}	۱/۵۰ ^{a-h}	۱/۲۱ ^{c-k}
پرلت	۱۰/۰۸ ^{a-e}	۹/۷۵ ^{a-f}	۳/۴۷ ^{a-e}	۱۴/۱۰ ^{a-d}	۲/۱۱ ^{a-d}	۱/۴۵ ^{b-i}
رشه	۶/۵۵ ^{e-l}	۹/۴۹ ^{b-f}	۲/۱۱ ^{d-i}	۱۲/۵۱ ^{a-f}	۱/۰۰ ^{e-k}	۱/۴۹ ^{a-h}

در هر ستون، میانگین‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

میزان کلروفیل و کاروتونوئید در تنش خشکی می‌تواند به رقم، سن گیاه و شدت تنش خشکی بستگی داشته باشد (Tzortzakis *et al.*, 2020). افزایش میزان کلروفیل و کاروتونوئید در برخی از ارقام پژوهش حاضر، احتمالاً به دلیل ارقام مورد استفاده است و نشان‌دهنده تحمل بیشتر این ارقام به تنش خشکی است.

ویژگی‌های فتوستتری: به دلیل ارتباط مستقیم با بهره‌وری خالص گیاه، ویژگی‌های فتوستتری به عنوان شاخص مهم رشد

افزایش میزان کلروفیل تحت تنش خشکی در برخی پژوهش‌ها گزارش شده است. نتایج پژوهش Tzortzakis و همکاران (۲۰۲۰) نشان داد که مقدار کلروفیل در انگور رقم شاردونی و زینستری در شرایط تنش خشکی افزایش معنی‌داری پیدا کرد. نتایج پژوهشی که روی سه رقم سیب یکساله تحت تنش خشکی صورت گرفت، نشان داد که میزان کاروتونوئید در یکی از ارقام ابتدا افزایش پیدا کرد ولی در ادامه تفاوت معنی‌داری با شاهد نداشت (Mihaljevic *et al.*, 2021). افزایش یا حفظ

جدول ۵- مقایسه میانگین اثرهای برهمنکنن تنش خشکی و رقم بر فتوستز، تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای

رقم	سطوح خشکی							
	٪۵۰	٪۹۰	٪۵۰	٪۹۰	٪۵۰	٪۹۰	٪۵۰	٪۹۰
دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	هدایت روزنه‌ای (mol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	تعرق (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	فتوستز (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)					
بلک سیدلنس	۲۰۳/۶۷ ^{j-o}	۲۰۳/۶۷ ^{a-e}	۰/۱۳۲ ^{j-l}	۰/۱۳۲ ^{j-l}	۴/۸ ⁱ⁻ⁿ	۸/۳۷ ^{d-f}	۶/۶۴ ^{l-p}	۱۰/۰۴ ^{d-h}
گچی امچگی	۱۵۸/۶۷ ^{m-o}	۱۵۸/۶۷ ^{m-o}	۱۵۸/۶۷ ^{a-g}	۰/۱۳۰ ^{mn}	۴/۴۷ ^{l-n}	۹/۳۴ ^{b-e}	۵/۶۷ ^{m-p}	۱۱/۲۲ ^{b-h}
گرندايی	۱۵۵/۶۷ ^{m-o}	۱۵۵/۶۷ ^{b-j}	۰/۱۲۱ ^{mn}	۰/۱۲۱ ^{mn}	۳/۵۳ ⁿ	۷/۷۴ ^{e-g}	۴/۸۰ ^{op}	۹/۶۳ ^{hi}
ترکمن ۴	۲۳۶/۰۰ ^{f-n}	۲۳۶/۰۰ ^a	۰/۱۴۹ ^{k-m}	۰/۱۴۹ ^{k-m}	۵/۶۱ ^{h-l}	۹/۰۴ ^{b-e}	۷/۰۵ ^{j-m}	۱۱/۹۱ ^{a-f}
شیرازی	۱۴۶/۶۷ ^{no}	۱۴۶/۶۷ ^{a-h}	۰/۱۳۶ ⁿ	۰/۱۳۶ ⁿ	۴/۴۴ ^{l-n}	۸/۰۹ ^{c-f}	۵/۶۲ ^{m-p}	۹/۸۷ ^{g-i}
حسینی	۲۵۷/۰۰ ^{d-l}	۲۵۷/۰۰ ^{i-o}	۰/۱۷۰ ^{k-m}	۰/۱۷۰ ^{k-m}	۵/۷۹ ^{h-k}	۹/۵۵ ^{b-e}	۷/۴۱ ^{k-m}	۱۰/۰۴ ^{e-h}
بیدانه سفید	۱۷۵/۰۰ ^{l-o}	۱۷۵/۰۰ ^{a-f}	۰/۱۲۱ ⁿ	۰/۱۲۱ ⁿ	۴/۱۳ ^{l-n}	۱۰/۶۶ ^{ab}	۵/۲۱ ^{n-p}	۱۲/۶۵ ^{a-c}
تبرزه سفید	۱۴۷/۰۰ ^{n-o}	۱۴۷/۰۰ ^{k-o}	۰/۱۰۷ ^{k-m}	۰/۱۰۷ ^{k-m}	۳/۸۷ ^{l-n}	۹/۳۱ ^{b-e}	۴/۷۲ ^p	۱۰/۱۵ ^{f-i}
یاقوتی	۲۶۰/۰۰ ^{c-l}	۲۶۰/۰۰ ^{a-f}	۰/۱۸۱ ^{j-l}	۰/۱۸۱ ^{j-l}	۶/۰۹ ^{g-j}	۹/۱۲ ^{b-e}	۹/۳۴ ^{h-j}	۱۲/۴۶ ^{a-d}
فخری	۱۳۹/۶۷ ^o	۱۳۹/۶۷ ^{a-e}	۰/۱۲۱ ⁿ	۰/۱۲۱ ⁿ	۳/۵۹ ^{mn}	۸/۸۶ ^{b-f}	۴/۷۱ ^p	۱۱/۷۷ ^{a-g}
فلیم سیدلنس	۲۴۲/۶۷ ^{f-m}	۲۴۲/۶۷ ^{ab}	۰/۱۷۲ ^{k-m}	۰/۱۷۲ ^{k-m}	۴/۸۴ ⁱ⁻ⁿ	۱۰/۲۹ ^{bc}	۸/۳۳ ^{i-l}	۱۳/۳۲ ^a
خلیلی سفید	۲۷۵/۰۰ ^{b-k}	۲۷۵/۰۰ ^{a-f}	۰/۱۷۲ ^{j-l}	۰/۱۷۲ ^{j-l}	۶/۲۸ ^{g-j}	۱۰/۰۸ ^{b-d}	۹/۱۹ ^{h-k}	۱۲/۵۱ ^{a-d}
بیدانه قرمز	۲۲۶/۰۰ ^{h-o}	۲۲۶/۰۰ ^{a-f}	۰/۱۳۶ ^{mn}	۰/۱۳۶ ^{mn}	۴/۴۱ ^{l-n}	۹/۴۶ ^{b-e}	۶/۳۱ ^{m-p}	۱۱/۰۵ ^{c-h}
قرل اوزوم	۲۰۴/۳۳ ^{j-o}	۲۰۴/۳۳ ^{a-i}	۰/۱۲۴ ^{l-n}	۰/۱۲۴ ^{l-n}	۴/۳۹ ^{l-n}	۸/۹۴ ^{b-f}	۷/۰۶ ^{m-p}	۹/۶۵ ^{hi}
رویی سیدلنس	۲۸۶/۳۳ ^{a-j}	۲۸۶/۳۳ ^{a-f}	۰/۱۷۱ ^{l-n}	۰/۱۷۱ ^{l-n}	۵/۳۷ ⁱ⁻ⁿ	۱۲/۰۷ ^a	۷/۶۲ ^{j-m}	۱۳/۱۹ ^{ab}
عسگری	۲۵۲/۶۷ ^{e-l}	۲۵۲/۶۷ ^{a-h}	۰/۱۳۹ ^{l-n}	۰/۱۳۹ ^{l-n}	۵/۳۹ ^{i-m}	۹/۹۲ ^{b-d}	۷/۲۰ ^{lm}	۱۱/۸۴ ^{a-g}
تبرزه قرمز	۲۲۷/۶۷ ^{g-o}	۲۲۷/۶۷ ^{a-d}	۰/۱۴۵ ^{l-n}	۰/۱۴۵ ^{l-n}	۵/۴۷ ^{i-l}	۱۰/۶۷ ^{ab}	۷/۰۶ ^{l-n}	۱۲/۴۰ ^{a-e}
اعل	۲۸۶/۶۷ ^{a-j}	۲۸۶/۶۷ ^{a-g}	۰/۱۶۹ ^{j-m}	۰/۱۶۹ ^{j-m}	۶/۳۴ ^{g-i}	۹/۷۶ ^{b-d}	۹/۶ ^{hi}	۱۲/۲۹ ^{a-e}
پرلت	۲۵۹/۶۷ ^{c-l}	۲۵۹/۶۷ ^{a-h}	۰/۱۴۱ ^{l-n}	۰/۱۴۱ ^{l-n}	۵/۳۴ ⁱ⁻ⁿ	۸/۷۹ ^{c-f}	۶/۷۷ ^{l-o}	۱۰/۱۳ ^{f-i}
رشه	۳۰۷/۶۷ ^{a-h}	۳۰۷/۶۷ ^{a-c}	۰/۱۷۹ ^{i-k}	۰/۱۷۹ ^{i-k}	۷/۲۶ ^{f-h}	۱۰/۷۲ ^{ab}	۱۰/۱۷ ^{f-i}	۱۲/۶۶ ^{a-c}

در هر ستون، میانگین‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

فتوستز: همان‌طور که در جدول ۵ نشان داده شده است، پس از اعمال تنش خشکی، میزان فتوستز، در همه ارقام مورد مطالعه روند کاهشی را نشان داد. تنش خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی، میزان فتوستز را به میزان ۳۹/۱۱ درصد کاهش داد که بیشترین میزان کاهش به ترتیب در ارقام فخری، بیدانه سفید، گرندايی و گچی امچگی با ۵۹/۸۴، ۵۸/۸۱، ۵۰/۱۰ و ۴۹/۵۱

گیاه در نظر گرفته می‌شوند (Ashraf and Harris, 2013) براساس نتایج پژوهش، برهمنکنن اثر تیمارهای تنش خشکی و رقم برای ویژگی‌های فتوستز، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای در سطح یک درصد و برای تعرق در سطح پنج درصد معنی‌دار بود.

سیدللس به ترتیب با کاهش ۵۹/۴۸، ۶۱/۲۶ و ۵۵/۵۱ درصدی، متحمل بیشترین کاهش شدند. ارقام رشه، یاقوتی، لعل و ترکمن ۴ کمترین کاهش را در تنفس خشکی داشتند. افزون بر این، ارقام رشه، لعل، خلیلی سفید و یاقوتی به ترتیب با ۷/۲۶، ۶/۳۴، ۶/۲ و ۶۰/۹ میلی مول آب بر مترمربع بر ثانیه بالاترین میزان تعرق را در شرایط تنفس خشکی داشتند (جدول ۵).

هدایت روزنها: تنظیم هدایت روزنها برگ در شرایط تنفس خشکی یک رخداد کلیدی است که هم برای ممانعت از خشک شدن گیاه و هم برای جلوگیری از جذب دی اکسید کربن حائز اهمیت است (Medici *et al.*, 2007). در پژوهش حاضر، هدایت روزنها به صورت معنی داری تحت تأثیر تنفس خشکی و رقم قرار گرفت و به میزان ۵۴/۹۹ درصد کاهش پیدا کرد. ارقام رشه، بلک سیدللس، لعل و پرلت (به ترتیب با ۲۹/۷۳، ۶۸/۲۵ و ۳۸/۸۲ درصد کاهش) در مقایسه با سایر ارقام مورد مطالعه به میزان کمتری تحت تأثیر تنفس قرار گرفتند ولی ارقام بیدانه سفید، فخری، گچی امچگی و گزندایی به ترتیب با ۷۷/۷۲، ۷۷/۵۹، ۷۱/۶۲ و ۳۵/۴۲ درصد کاهش، به شدت تحت تأثیر تنفس ۵۰ درصد نیاز آبی قرار گرفتند. نتایج پژوهش حاضر نشان داد که ارقام رشه، یاقوتی، خلیلی سفید و لعل (به ترتیب با ۰/۳۱۲، ۰/۲۷۸، ۰/۲۷۸ و ۰/۲۴۹ مول دی اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بیشترین میزان هدایت روزنها را در شرایط تنفس داشتند (جدول ۵).

دی اکسید کربن زیر روزنها: میزان دی اکسید کربن زیر روزنها به دلیل نقش مستقیمی که در فتوستتر بر عهده دارد، نشانگر مهمی برای نشان دادن رشد گیاه است. تنفس خشکی، میزان دی اکسید کربن زیر روزنها را در مقایسه با شاهد به صورت معنی داری تحت تأثیر قرار داد، به طوری که میزان آن از ۳۱۸/۳۹ میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه در ۹۰ درصد نیاز آبی به ۲۲۱/۸۱ میکرومول CO_2 بر مترمربع بر ثانیه دارد. درصد نیاز آبی (۳۰/۳۳ درصد) کاهش پیدا کرد. ارقام لعل، رشه، روبی سیدللس و خلیلی سفید (به ترتیب با کاهش ۱۱/۶۱، ۱۳/۷۴، ۱۴/۱۹ و ۱۷/۱۹ درصدی) به میزان کمتری

درصد کاهش، مشاهده گردید. در مقابل، ارقام رشه، لعل، یاقوتی و خلیلی سفید (به ترتیب با ۱۹/۶۷، ۲۱/۸۹، ۲۱/۰۴ و ۲۶/۵۴ درصد کاهش) کمترین میزان کاهش را در تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی داشتند.

کاهش نرخ فتوستتر ناشی از عوامل روزنها و غیر روزنها است. هماهنگ با نتایج پژوهش حاضر، کاهش فتوستتر تحت تأثیر تنفس خشکی در کیوی (Liang *et al.*, 2019) و مرکبات (Mahdavian *et al.*, 2021) نیز گزارش شده است. در طول تنفس خشکی، کمبود آب در داخل بافت گیاه ایجاد می شود که منجر به مهار قابل توجه فتوستتر می گردد. بسته به میزان تنفس خشکی، ترکیبی از اثرهای روزنها و غیر روزنها بر فتوستتر وجود دارد (Yu *et al.*, 2009). مشخص شده است که تنفس خشکی از طریق کاهش عرضه ریبولوز-۱ و ۵ - بیس فسفات (RuBP) ناشی از سنتز کم ATP، فتوستتر را مهار می کند. بنابراین، کاهش سرعت فتوستتر در گیاهان تحت تنفس خشکی می تواند به دلیل بسته شدن روزنها (یعنی کاهش در دسترس بودن دی اکسید کربن) و / یا اختلال های فیتوشیمیایی (یعنی کاهش NADPH و تأمین ATP) و / یا بیوشیمیایی (یعنی کاهش باززایی RuBP و راندمان کربوکسیلاسیون) باشد (Tezara *et al.*, 1999). در پژوهش حاضر ارقام رشه، یاقوتی، خلیلی سفید و فلیم با ۹/۱۹، ۹/۳۴، ۱۰/۱۷ و ۸/۳۳ میکرومول دی اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه بیشترین میزان فتوستتر را در شرایط تنفس خشکی داشتند (جدول ۵) که احتمالاً به دلیل افزایش میزان کلروفیل در این ارقام است. به نظر می رسد که افزایش کلروفیل تأثیر زیادی در جلوگیری از کاهش زیاد فتوستتر در این ارقام در شرایط تنفس خشکی در مقایسه با شاهد داشت.

تعرق: یک راهکار اصلی که گیاهان برای افزایش مصرف آب استفاده می کنند، کاهش تعرق با بستن روزنها است که منجر به کاهش سرعت فتوستتر نیز می گردد؛ زیرا از ورود دی اکسید کربن به مزوفیل جلوگیری می شود (Bosabalidis and Kofidis, 2002). نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تحت تأثیر تنفس خشکی، میزان تعرق، به میزان ۴۲/۳۶ درصد کاهش پیدا کرد که ارقام بیدانه سفید، فخری، تبرزه سفید و روبی

یهتری در مقایسه با دیگر ارقام مورد مطالعه نشان دادند و به میزان کمتری دچار کاهش شدند. به نظر می‌رسد که یکی از دلایل رشد رویشی بیشتر ارقام رشه، خلیلی سفید و یاقوتی در شرایط تنفس خشکی، نرخ بالاتر فتوستز این ارقام تحت تنفس خشکی باشد. رشد رویشی پایین ارقام فخری، گچی امچگی و شیرازی و کاهش شدید رشد رویشی بیدانه سفید تحت تنفس خشکی نیز می‌تواند به دلیل پاسخ ضعیف ویژگی‌های فتوستزی این ارقام به تنفس خشکی باشد. کاهش میزان تعرق، هدایت روزنها و دی‌اکسید کربن زیر روزنها تحت تنفس خشکی در *Min et al.*, 2002 در پژوهش‌های دیگری نیز گزارش شده است (Flexas *et al.*, 2019; Flexas *et al.*, 2002) که نتایج پژوهش حاضر را تأیید می‌کنند.

نتیجه‌گیری

برای تولید پایدار و تجاری انگور در شرایط آب‌وهای خشک و نیمه‌خشک، استفاده از روش‌های نوین آبیاری و انتخاب ارقام مناسب، از اهمیت بالایی برخوردار هستند. در پژوهش حاضر، تنفس طولانی‌مدت خشکی منجر به تغییر رویشی و فیزیولوژیک در ارقام انگور مورد مطالعه گردید و مشخص شد که تفاوت معنی‌داری بین ارقام انگور از نظر سازگاری با شرایط خشکی وجود دارد. با در نظر گرفتن همه ویژگی‌های مورد مطالعه، رقم‌های رشه، خلیلی سفید، یاقوتی و لعل از نظر تحمل به شرایط خشک، تحمل بیشتری از خود نشان دادند. در مقابل، ارقام فخری، شیرازی، بیدانه سفید، گزندایی و گچی امچگی حساسیت زیادی به تنفس خشکی داشتند، بنابراین برای کشت در مناطقی که محدودیت آبی وجود دارد، توصیه نمی‌شوند. ارقام خارجی مورد بررسی از لحاظ تحمل به تنفس خشکی تحمل متوسطی را در مقایسه با ارقام ایرانی داشتند. در بین ارقام خارجی، ارقام روبی سیدلیس و ترکمن ۴ متتحمل‌تر از ارقام دیگر بودند و در بیشتر ویژگی‌های مورد مطالعه عملکرد بهتری داشتند. با وجود اینکه، در بین ارقام خارجی، رقم پرلت تعداد برگ و طول شاخه سال جاری خوبی داشت و از لحاظ صفات کلروفیل *b* و کل نیز با افزایش همراه بود، از لحاظ

تحت تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی کاهش پیدا کردند. در مقابل، ارقام فخری، شیرازی، گچی امچگی و بیدانه سفید به ترتیب با کاهش ۵۹/۵۲، ۵۳/۲۹، ۵۰/۸۸ و ۴۶/۷۶ درصدی، به شدت تحت تأثیر تنفس خشکی قرار گرفتند.

گیاهان قادر به کاهش میزان تعرق، هدایت روزنها و دی‌اکسید کربن زیر روزنها از طریق بسته‌شدن روزنها هستند، فرآیندی که تحت تأثیر مجموعه‌ای از عوامل محیطی (نظیر شدت نور)، هدایت آوندی (مانند هدایت هیدرولیکی) و داخلی (مانند هورمون‌ها) است. مهم‌ترین عامل داخلی گیاه که منجر به بسته‌شدن روزنها و کاهش تعرق، هدایت روزنها و دی‌اکسید کربن زیر روزنها می‌گردد. هورمون آبسایزیک اسید است که با القای از دست‌دادن تورژسانس در سلول‌های نگهبان باعث بسته‌شدن روزنها در شرایط تنفس خشکی می‌گردد (Buckley, 2019). بسته‌شدن روزنها یک رویداد فیزیولوژیک است که در پاسخ به کاهش دسترسی به آب رخ می‌دهد. افزون بر این، به طور معمول یک رابطه نزدیک بین هدایت روزنها و فتوستز وجود دارد. فرض بر این است که جذب دی‌اکسید کربن با بسته‌شدن روزنها در گیاهان تحت تنفس خشکی کاهش می‌یابد (Flexas *et al.*, 2004). ویژگی‌های فتوستزی ارتباط نزدیکی با هم‌دیگر دارند و تغییر هر یک از آنها بر دیگر ویژگی‌ها تأثیر مستقیم می‌گذارد. به عنوان مثال، پیشنهاد شده است که هدایت روزنها به عنوان نشان‌دهنده ارزیابی تفاوت بین کاهش روزنها و غیرروزنها فتوستز در شرایط تنفس خشکی مورد استفاده قرار گیرد (Yu *et al.*, 2008). افزون بر این، نشان داده شد که در انگور، فتوستز و دی‌اکسید کربن زیر روزنها ارتباط بسیار قوی با هدایت روزنها دارند. این ارتباط نزدیک منجر به این نظریه شد که تنظیم فتوستز به کربن دی‌اکسید داخل کلروپلاست بیش از پتانسل آب برگ بستگی دارد (Flexas *et al.*, 2002).

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تنفس خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی منجر به کاهش ویژگی‌های مربوط به فتوستز در همه ارقام مورد مطالعه گردید. ارقام رشه، خلیلی سفید، یاقوتی و لعل از لحاظ پاسخ‌های فتوستزی به تنفس خشکی عملکرد

که در تولید و بهره‌وری گیاه نقش مستقیم دارند در معرض تنفس خشکی به صورت معنی‌داری کاهش پیدا کردند ولی میزان این کاهش در ارقام رشد، خلیلی سفید، یاقوتی و لعل در مقایسه با ارقام دیگر کم‌تر بود که به نظر می‌رسد همین امر منجر به رشد بیشتر این ارقام در مقایسه با سایر ارقام مورد مطالعه تحت تنفس خشکی گردید.

صفات مربوط به ریشه، بیش از سایر ارقام خارجی، تحت تأثیر تنفس خشکی قرار گرفت. به طور کلی، ویژگی‌های رویشی طول ریشه و حجم ریشه و ویژگی‌های فیزیولوژیک کلروفیل a, b, کل و کاروتونوئید در شرایط تنفس خشکی روند کاهشی داشتند ولی نتایج پژوهش حاضر نشان داد که این ویژگی‌ها در برخی از ارقام افزایش پیدا کردند. افزایش این ویژگی‌ها در یک رقم ویژه تحت تنفس خشکی، می‌تواند نشان از تحمل بیش‌تر آن رقم به تنفس خشکی باشد. افروزن بر این، ویژگی‌های فتوستزی

منابع

- احمدی‌پور، ص.، ارجمند، ع.، عبادی، ع. و عبدالوسی، ع. (۱۳۹۸) تغییرات رمورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در گیاهان جوان سه رقم زیتون (Olea europaea L.) در شرایط تنفس خشکی. علوم باگبانی ایران ۵۰: ۲۷۵-۲۸۶.
- آران، م.، عابدی، ب.، تهرانی‌فر، ع. و پارسا، م. (۱۳۹۶) بررسی تأثیر تنفس خشکی بر برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی سه رقم انگور (Vitis vinifera L.). نشریه علوم باگبانی (علوم و صنایع کشاورزی) ۳۱: ۳۱۵-۳۲۶.
- بهرانی، پ.، عبادی، ع.، زمانی، ذ. و فتاحی مقدم، م. (۱۳۹۹) تأثیر سطوح مختلف خشکی بر برخی از صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی انگور به منظور انتخاب متحمل ترین پایه. پژوهش‌های تولید گیاهی (علوم کشاورزی و منابع طبیعی) ۲۷: ۴۱-۵۶.
- حدادی‌نژاد، م.، عبادی، ع.، فتاحی مقدم، م. ر. و نجاتیان، م. ع. (۱۳۹۲) غربالگری اولیه مورفولوژیکی ۶۹۸ ژنوتیپ انگور براساس تحمل به خشکی برای انتخاب پایه. علوم باگبانی ایران ۴۴: ۱۹۳-۲۰۷.
- دولتی‌بانه، ح.، احمدآلی، ج. و رسولی، م. (۱۳۹۸) تأثیر تنفس خشکی بر برخی صفات مورفو‌فیزیولوژیکی در تعدادی از ارقام تجاری داخلی و خارجی انگور. پژوهش‌های میوه‌کاری ۴: ۱۲۷-۱۴۲.
- قادری، ن.، طلایی، ع.، عبادی، ع. و لسانی، ح. (۱۳۸۹) تأثیر تنفس خشکی و آبیاری مجدد بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی سه رقم انگور ساهانی، فرنخی و بیدانه سفید. مجله علوم باگبانی ایران (علوم کشاورزی ایران) ۴۱: ۱۷۹-۱۸۸.
- Akula, R. and Ravishankar, G. A. (2011) Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling and Behavior* 6: 1720-1731.
- Ashraf, M. H. P. J. C. and Harris, P. J. (2013) Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* 51: 163-190.
- Barrs, H. D. and Weatherley, P. E. (1962) A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficits in leaves. *Australian Journal of Biological Sciences* 15: 413-428.
- Bhusal, N., Bhusal, S. J. and Yoon, T. M. (2018) Comparisons of physiological and anatomical characteristics between two cultivars in bi-leader apple trees (*Malus×domestica* Borkh.). *Scientia Horticulturae* 231: 73-81.
- Bhusal, N., Han, S. G. and Yoon, T. M. (2019) Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus× domestica* Borkh.). *Scientia Horticulturae* 246: 535-543.
- Bosabalidis, A. M. and Kofidis, G. (2002) Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science* 163: 375-379.
- Buckley, T. N. (2019) How do stomata respond to water status?. *New Phytologist* 224: 21-36.
- Burgel, L., Hartung, J., Schibano, D. and Graeff-Hönninger, S. (2020) Impact of different phytohormones on morphology, yield and cannabinoid content of *Cannabis sativa* L. *Plants* 9: 725.
- Cao, Z. H., Zhang, S. Z., Wang, R. K., Zhang, R. F. and Hao, Y. J. (2013) Genome wide analysis of the apple MYB transcription factor family allows the identification of MdoMYB121 gene conferring abiotic stress tolerance in plants. *PLoS One* 8: e69955.

- Comas, L. H., Bauerle, T. L. and Eissenstat, D. M. (2010) Biological and environmental factors controlling root dynamics and function: effects of root ageing and soil moisture. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16: 131-137.
- Demirevska, K., Zasheva, D., Dimitrov, R., Simova-Stoilova, L., Stamenova, M. and Feller, U. (2009) Drought stress effects on Rubisco in wheat: Changes in the Rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum* 31: 1129.
- F. A. O. (2021) FAO statistics. Retrieved from <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
- Fathi, A. and Tari, D. B. (2016) Effect of drought stress and its mechanism in plants. *International Journal of Life Sciences* 10: 1-6.
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J. M., Sampol, B. and Medrano, H. (2002) Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: An evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* 29: 461-471.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G. and Sharkey, T. D. (2004) Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology* 6: 269-279.
- Flexas, J., Galmes, J., Galle, A., Gulias, J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., Tomas, M. and Medrano, H. (2010) Improving water use efficiency in grapevines: Potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 16: 106-121.
- Gambetta, G. A., Herrera, J. C., Dayer, S., Feng, Q., Hochberg, U. and Castellarin, S. D. (2020) The physiology of drought stress in grapevine: Towards an integrative definition of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany* 71: 4658-4676.
- Ghaderi, N., Siosemardeh, A. and Shahoei, S. (2005) The effect of water stress on some physiological characteristics in 'Rashe' and 'Khoshnave' grape cultivars. *Acta Horticulturae* 754: 317-322.
- Gispert, J. R., Vargas, F. J., Miarnau, F. J. and Alegre, S. (2009) Assessment of drought tolerance in almond varieties. *Acta Horticulturae* 912: 121-127.
- Guo, R., Qiao, H., Zhao, J., Wang, X., Tu, M., Guo, C., Wan, R., Li, Z. and Wang, X. (2018) The grape VIWRKY3 gene promotes abiotic and biotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science* 9: 545.
- Ju, Y. L., Yue, X. F., Zhao, X. F., Zhao, H. and Fang, Y. L. (2018) Physiological, micro-morphological and metabolomic analysis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaf of plants under water stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 130: 501-510.
- Karami, L., Ghaderi, N. and Javadi, T. (2017) Morphological and physiological responses of grapevine (*Vitis vinifera* L.) to drought stress and dust pollution. *Folia Horticulturae* 29: 231.
- Keller, M. (2005) Deficit irrigation and vine mineral nutrition. *American Journal of Enology and Viticulture* 56: 267-283.
- Khoyerdi, F. F., Shamshiri, M. H. and Estaji, A. (2016) Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress. *Scientia Horticulturae* 198: 44-51.
- Kulkarni, M., Borse, T. and Chaphalkar, S. (2007) Anatomical variability in grape (*Vitis vinifera*) genotypes in relation to water use efficiency (WUE). *American Journal of Plant Physiology* 2: 36-43.
- Liang, D., Ni, Z., Xia, H., Xie, Y., Lv, X., Wang, J., Lin, L., Deng, Q. and Luo, X. (2019) Exogenous melatonin promotes biomass accumulation and photosynthesis of kiwifruit seedlings under drought stress. *Scientia Horticulturae* 246: 34-43.
- Lichtenthaler, H. K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology* 148: 350-382.
- Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, L. and Yang, R. (2011) Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany* 71: 174-183.
- Lovisolo, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H. and Schubert, A. (2010) Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: A physiological and molecular update. *Functional Plant Biology* 37: 16-98.
- Mahdavian, M., Sarikhani, H., Hadadinejad, M. and Dehestani, A. (2021) Exogenous application of putrescine positively enhances the drought stress response in two citrus rootstocks by increasing expression of stress-related genes. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 21: 1934-1948.
- Maughan, T., Drost, D., Black, B. and Day, S. (2017) Using Shade for Fruit and Vegetable Production. All Current Publications.
- Medici, L. O., Azevedo, R. A., Canellas, L. P., Machado, A. T. and Pimentel, C. (2007) Stomatal conductance of maize under water and nitrogen deficits. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 42: 599-601.
- Meggio, F., Prinsi, B., Negri, A. S., Simone Di Lorenzo, G., Lucchini, G., Pitacco, A., Cocucci, M. and Espen, L. (2014) Biochemical and physiological responses of two grapevine rootstock genotypes to drought and salt treatments. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 20: 310-323.

- Mihaljevic, I., Viljevac Vuletic, M., Simic, D., Tomas, V., Horvat, D., Josipovic, M., Zdunic, Z., Dugalic, K. and Vukovic, D. (2021) Comparative study of drought stress effects on traditional and modern apple cultivars. *Plants* 10: 561.
- Min, Z., Li, R., Chen, L., Zhang, Y., Li, Z., Liu, M., Ju, Y. and Fang, Y. (2019) Alleviation of drought stress in grapevine by foliar-applied strigolactones. *Plant Physiology and Biochemistry* 135: 99-110.
- Oliveira, I. C. M., Guilhen, J. H. S., de Oliveira Ribeiro, P. C., Gezan, S. A., Schaffert, R. E., Simeone, M. L. F., Damasceno, C. M. B., De Souza Carniero, J. E., Carniero, P. C. S., Da Costa Parrella, R. A. and Pastina, M. M. (2020) Genotype-by-environment interaction and yield stability analysis of biomass sorghum hybrids using factor analytic models and environmental covariates. *Field Crops Research* 257: 107929.
- Ozden, M., Demirel, U. and Kahraman, A. (2009) Effects of proline on antioxidant system in leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.) exposed to oxidative stress by H₂O₂. *Scientia Horticulturae* 119: 163-168.
- Patakas, A., Noitsakis, B. and Chouzouri, A. (2005) Optimization of irrigation water use in grapevines using the relationship between transpiration and plant water status. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 106: 253-259.
- Pellegrino, A., Lebon, E., Simonneau, T. and Wery, J. (2005) Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 11: 306-315.
- Praba, M. L., Cairns, J. E., Babu, R. C. and Lafitte, H. R. (2009) Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 195: 30-46.
- Robertson, J. M., Hubick, K. T., Yeung, E. C. and Reid, D. M. (1990) Developmental responses to drought and abscisic acid in sunflower roots: I. root growth, apical anatomy, osmotic adjustment. *Journal of Experimental Botany* 41: 325-327.
- Romero, P., Gil-Munoz, R., del Amor, F. M., Valdes, E., Fernandez, J. I. and Martinez-Cutillas, A. (2013) Regulated deficit irrigation based upon optimum water status improves phenolic composition in Monastrell grapes and wines. *Agricultural Water Management* 121: 85-101.
- Sampathkumar, T., Pandian, B. J., Jeyakumar, P. and Manickasundaram, P. (2014) Effect of deficit irrigation on yield, relative leaf water content, leaf proline accumulation and chlorophyll stability index of cotton-maize cropping sequence. *Experimental Agriculture* 50: 407-425.
- Serra, I., Strever, A., Myburgh, P. A. and Deloire, A. (2014) The interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 20: 1-14.
- Sharma, A., Shahzad, B., Kumar, V., Kohli, S. K., Sidhu, G. P. S., Bali, A. S., Handa, N., Kapoor, D., Bhardwaj, R. and Zheng, B. (2019) Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules* 9: 285.
- Solis, J., Gutierrez, A., Mangu, V., Sanchez, E., Bedre, R., Linscombe, S. and Baisakh, N. (2018) Genetic mapping of quantitative trait loci for grain yield under drought in rice under controlled greenhouse conditions. *Frontiers in Chemistry* 5: 129.
- Southey, J. M. and Jooste, J. H. (1992) Physiological response of *Vitis vinifera* L. (cv. Chenin Blanc) grafted onto different rootstocks on a relatively saline soil. *South African Journal of Enology and Viticulture* 13: 10-22.
- Taiz, L. and Zeiger, E. (2006) *Plant Physiology*. 4th Ed. Sinauer Associates: Sunderland, MA.
- Tariq, A., Pan, K., Olatunji, O. A., Graciano, C., Li, Z., Li, N., Song, D., Sun, F., Wu, X., Dakhil, M. A., Sun, X. and Zhang, L. (2019) Impact of phosphorus application on drought resistant responses of *Eucalyptus grandis* seedlings. *Physiologia Plantarum* 166: 894-908.
- Tezara, W. M. V. J., Mitchell, V. J., Driscoll, S. D. and Lawlor, D. W. (1999) Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914-917.
- Topp, G. C. and Ferre, P. A. (2002) The soil solution phase. *Methods of Soil Analysis* 4: 417-1074.
- Tsegay, D., Amsalem, D., Almeida, M. and Crandles, M. (2014) Responses of grapevine rootstocks to drought stress. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry* 6: 1-6.
- Tzortzakis, N., Chrysargyris, A. and Aziz, A. (2020) Adaptive response of a native mediterranean grapevine cultivar upon short-term exposure to drought and heat stress in the context of climate change. *Agronomy* 10: 249.
- Van Leeuwen, C. and Darriet, P. (2016) The impact of climate change on viticulture and wine quality. *Journal of Wine Economics* 11: 150.
- Vemmos, S. N., Petri, E. and Stournaras, V. (2013) Seasonal changes in photosynthetic activity and carbohydrate content in leaves and fruit of three fig cultivars (*Ficus carica* L.). *Scientia Horticulturae* 160: 198-207.
- Willumsen, J. (1992) Assessment of fluctuations in water and air contents of pot substrates during plant growth. *Acta Horticulturae* 342: 371-378.
- Wissuwa, M., Gamat, G. and Ismail, A. M. (2005) Is root growth under phosphorus deficiency affected by source or sink limitations? *Journal of Experimental Botany* 56: 1943-1950.
- Wu, Y. and Cosgrove, D. J. (2000) Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany* 51: 1543-1553.

- Xu, W., Cui, K., Xu, A., Nie, L., Huang, J. and Peng, S. (2015) Drought stress condition increases root to shoot ratio via alteration of carbohydrate partitioning and enzymatic activity in rice seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum* 37: 9.
- Yadollahi, A., Arzani, K., Ebadi, A., Wirthensohn, M. and Karimi, S. (2011) The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. *Scientia Horticulturae* 129: 403-413.
- Yu, D. J., Kim, S. J. and Lee, H. J. (2009) Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in field-grown grapevine cultivars. *Biologia Plantarum* 53: 133-137.
- Yu, H., Chen, X., Hong, Y. Y., Wang, Y., Xu, P., Ke, S. D., Liu, H. Y., Zhu, J. K., Oliver, D. J. and Xiang, C. B. (2008) Activated expression of an *Arabidopsis* HD-START protein confers drought tolerance with improved root system and reduced stomatal density. *The Plant Cell* 20: 1134-1151.
- Zhang, F., Xue, H., Lu, X., Zhang, B., Wang, F., Ma, Y. and Zhang, Z. (2015) Autotetraploidization enhances drought stress tolerance in two apple cultivars. *Trees* 29: 1773-1780.
- Zhang, L., Marguerit, E., Rossdeutsch, L., Ollat, N. and Gambetta, G. A. (2016) The influence of grapevine rootstocks on scion growth and drought resistance. *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 28: 143-157.
- Zolla, G., Heimer, Y. M. and Barak, S. (2010) Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots. *Journal of Experimental Botany* 61: 211-224.
- Zsofi, Z. S., Toth, E., Rusjan, D. and Balo, B. (2011) Terroir aspects of grape quality in a cool climate wine region: Relationship between water deficit, vegetative growth and berry sugar concentration. *Scientia Horticulturae* 127: 494-499.

Response of some vegetative and physiological traits of Iranian and foreign grape cultivars to drought stress

Yaser Khandani¹, Mansour Gholami^{1*}, Hassan Sarikhani¹, Abdolkarim Chehregani Rad²

¹ Department of Horticultural Science, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran

² Department of Biology, Faculty of Basic Sciences, Bu-Ali Sina University, Hamedan, Iran

(Received: 11/01/2022, Accepted: 07/05/2022)

Abstract

Drought stress, as the most important environmental stress, severely disrupts plant growth and limits production and yield more than any other environmental factor. Investigation of the role of drought stress conditions on plant morphological, physiological and photosynthesis characteristics may provide a tool to understand the basic drought resistance. To investigate the drought tolerance of Iranian and foreign grapevines (*Vitis vinifera* L.) cultivars, A pot experiment was conducted with 5 replications, and 20 Iranian and foreign rooted grape cultivars exposure with two treatments of 90 (control) and 50 (drought stress) water requirement. Iranian grape cultivars included Rashe, Bidane Sefid, Bidane Ghermez, Yaghoti, Fakhri, Khalili Sefid, Ghezel Ouzom, Asgari, Gazandai, Gachi Amjagi, Tabraze Ghermez, Tabraze Sefid, Laal, Hosseini and Shirazi and foreign cultivars including Black Seedless, Flame Seedless, Perlette, Ruby Seedless and Torkaman 4. Based on results, after three months of drought stress, the interaction of drought stress and cultivar was significant for leaf number, leaf area, current branch length, internode length, root length, root volume, root fresh weight and electrolyte leakage and not significant for stem diameter, root dry weight and relative water content. In general, despite the increase in chlorophyll a, b, total and carotenoids in some cultivars, these physiological characteristics decreased by 29.43, 20.47, 27.47 and 22.15%, respectively under drought stress. Photosynthetic traits such as photosynthesis, transpiration, stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration were also significantly affected by drought stress and reduced by 39.11, 42.36, 54.98 and 30.33% in drought conditions. Rashe, Khalili Sefid, Yaghoti and Laal cultivars showed good resistance to drought stress conditions, whereas Fakhri, Shirazi, Bidane Sefid, Gazandai and Gachi Amjagi cultivars were sensitive to drought stress.

Keywords: Chlorophyll, Drought stress, Electrolyte leakage, Physiological traits, Relative Water Content