

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 باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران

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

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

چکیده

خشکی به عنوان مهم‌ترین تنش محیطی، رشدونمو 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، قزل اوزوم، عسگری، گزندایی، گچی امجگی، تبرزه قرمز، تبرزه سفید، لعل، حسینی و شیرازی و پنج رقم خارجی بلک سیدلس، فلیم سیدلس، پرلت، روبی سیدلس و ترکمن چهار اجرا شد. ارقام انگور ایرانی و خارجی یکساله ریشه‌دار تحت دو تیمار ۹۰ (شاهد) و ۵۰ (تنش خشکی) 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 معنی‌دار بود ولی برای ویژگی‌های قطر ساقه، وزن خشک ریشه و محتوای نسبی آب معنی‌دار نبود. به طور کلی، با وجود افزایش میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئید در برخی از ارقام، این ویژگی‌ها به ترتیب به میزان ۲۹/۴۳، ۲۰/۴۷، ۲۷/۴۷ و ۲۲/۱۵ درصد در شرایط تنش خشکی، کاهش پیدا کردند. ویژگی‌های فیزیولوژیک مانند فتوسنتز، تفرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای نیز به صورت معنی‌داری 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). راهکارهای

تنش خشکی 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

* نویسنده مسؤول، نشانی پست الکترونیکی: mgholami@basu.ac.ir

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 گلیسین 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، پیام‌دهی 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 کارایی و انعطاف‌پذیری شیوه‌های کشت، پرورش و توسعه ارقام متحمل 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 معتدله 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 معتدله، گونه تجاری انگور با آب‌وهوای خشک و نیمه‌خشک سازگاری خوبی دارد که تا حدی به‌دلیل آوندهای چوبی نسبتاً بزرگ آن در مقایسه با سایر درختان است که امکان بازیابی سریع رشد در شرایط تنش خشکی را فراهم می‌کنند (Comas et al., 2010). در برخی مناطق جهان که میزان بارندگی مناسب است، امکان پرورش انگور بدون آبیاری وجود دارد. با این وجود به‌دلیل پراکنش نامطلوب بارندگی در طول سال و همچنین کم‌آبی و وقوع دوره‌های طولانی‌مدت خشکی، یافتن ارقام مقاوم به خشکی ضرورتی اجتناب‌ناپذیر است (Serra et al., 2014). پاسخ به خشکی ارقام انگور به‌دلیل 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 ژنوتیپ 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 فتوسنتزی تأثیر می‌گذارد (Praba et al., 2009). حساسیت گیاهان به تنش خشکی وابسته به شدت تنش، ژنوتیپ، مرحله رشد و عوامل مختلف همراه تنش متفاوت است (Demirevska et al., 2009). به‌طورکلی، گیاهان از طریق مکانیسم‌های مختلف از جمله سیستم‌های فیزیولوژیک، متابولیک و دفاعی به کمبود

تاکستان‌های دنیا، آبیاری نمی‌شوند. از لحاظ میزان بارندگی، ایران جز کشورهای خشک و نیمه‌خشک محسوب می‌شود که به دلایل مختلفی از جمله تغییر آب‌وهوا و کاهش محدودیت‌های آبیاری در بسیاری از مناطق، احتمال مواجهه با خشکی‌های طولانی‌مدت که تولید انگور را با کاهش چشمگیری مواجه کند در حال افزایش است. پژوهش‌های مختلفی به‌منظور بررسی تأثیر تنش خشکی بر ارقام مختلف انگور و انتخاب ارقام متحمل انجام شده است (قادری و همکاران، ۱۳۸۹؛ آران و همکاران، ۱۳۹۶؛ دولتی‌بانه و همکاران، ۱۳۹۸؛ بحرانی و همکاران، ۱۳۹۹). استفاده از ارقام بومی انگور به‌دلیل سازگاری بیش‌تر با میزان آب موجود در خاک هر منطقه، مورد توجه محققان قرار گرفته است. با توجه به تغییرات اقلیمی و کمبود آب در کشور و اهمیت بسیار زیاد مدیریت مصرف آب در بخش کشاورزی، شناسایی و معرفی ارقام متحمل انگور، به‌عنوان یکی از روش‌های مدیریت تولید و کاهش مصرف آب، ضروری به‌نظر می‌رسد. پژوهش حاضر، با هدف بررسی برخی ویژگی‌های رشدی و فیزیولوژیک ناشی از کمبود آب در ۲۰ رقم مختلف انگور تجاری ایرانی و خارجی، جهت شناسایی ارقام متحمل به خشکی انجام شده است.

مواد و روش‌ها

این پژوهش در تابستان سال ۱۳۹۹ در فضای باز گلخانه گروه علوم باغبانی دانشگاه بوعلی سینا در سه تکرار و به‌صورت گلدانی اجرا شد. تعداد ۲۰ رقم انگور ایرانی و خارجی یکساله ریشه‌دار شامل ۱۵ رقم انگور ایرانی رشه، بیدانه سفید، بیدانه قرمز، یاقوتی، فخری، خلیلی سفید، قزل اوزوم، عسگری، گزندایی، گچی امجگی، تبرزه قرمز، تبرزه سفید، لعل، حسینی و شیرازی و پنج رقم خارجی شامل بلک سیدلس، فلیم سیدلس، پرلت، روبی سیدلس و ترکمن ۴ از نهالستان اشنو پژوهش تاک واقع در شهرستان اشنویه تهیه و در گلدان‌های پلاستیکی ۲۰ کیلوگرمی حاوی ۱۶ کیلوگرم مخلوط خاک باغچه، کود حیوانی و ماسه به نسبت ۱:۱:۲ کشت شدند. بافت خاک شنی لومی (شن ۶۵/۵٪، سیلت ۱۷٪ و رس ۱۷/۵٪).

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 شدند تا از گرم‌شدن 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)، به‌صورت 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 به‌مدت سه ماه تحت تنش خشکی قرار گرفتند. تیمارهای خشکی شامل دو سطح ۹۰ (شاهد) و ۵۰ درصد آب قابل‌دسترس 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. به‌منظور تعیین درصد رطوبت، نمونه‌ای از خاک در آون در دمای ۱۰۵ درجه سانتی‌گراد به‌مدت 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 به‌ترتیب زیر عمل شد.

قبل از اعمال تنش خشکی، میزان رطوبت نمونه خاک در ظرفیت زراعی (FC) (Field Capacity) و نقطه پژمردگی دائم (PWP) (Permanent Wilting Point)، 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.

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	۲۴/۴۵	۲/۱۹	۳/۷۸

وزن خشک هر گلدان (W_s) 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 تفاضل رطوبت وزنی خاک در FC و رطوبت وزنی خاک در PWP به دست آمد:

رابطه (۳)

$$AW = \text{رطوبت وزنی خاک در FC} - \text{رطوبت وزنی خاک در PWP}$$

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 T_a ، 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)

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

در رابطه فوق، TSW_a 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)

$$FSW_a = \text{وزن خاک مرطوب گلدان در سطح تنش رطوبتی} + \text{وزن سنگ ریزه} + \text{وزن گلدان} + \text{وزن گیاه}$$

$$FSW_a = \text{وزن نهایی گلدان در سطح رطوبتی } a$$

اندازه‌گیری ویژگی‌های رویشی و فیزیولوژیک: قبل از

اعمال تیمارها، ویژگی‌های رویشی تعداد برگ و طول شاخه

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 عکس برداری از برگ‌ها و آنالیز آن با استفاده از نرم‌افزار ImageJ (سانتی متر مربع) و قطر ساقه با استفاده از کولیس (میلی متر) اندازه‌گیری گردید. وزن تر و خشک ریشه با ترازوی دیجیتال با دقت ۰/۰۱ گرم اندازه‌گیری شد. نمونه‌های ریشه به مدت ۴۸ ساعت در آون در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند و وزن خشک آن‌ها اندازه‌گیری گردید. 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 تراوی دیجیتال با دقت ۰/۰۰۱ گرم وزن شد (FW). نمونه برگ‌ها به مدت ۲۴ ساعت در داخل آب مقطر غوطه‌ور و در یخچال نگهداری شدند و دوباره وزن شدند (TW). در نهایت 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:

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

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 تقسیم‌کردن به قسمت‌های مساوی، داخل ظروف شیشه‌ای حاوی ۴۰ میلی‌لیتر آب مقطر قرار داده شد. نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای اتاق نگهداری شدند و نشت آن‌ها با استفاده از دستگاه هدایت‌سنج اندازه‌گیری گردید (EC1). در ادامه، نمونه‌ها

(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 تنش خشکی و رقم بر تعداد برگ در سطح پنج درصد معنی‌دار بود. تنش خشکی باعث کاهش ۳۲ درصدی تعداد برگ در مقایسه با شاهد گردید. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که پس از سه ماه اعمال تنش خشکی، رقم رشه (۱۷/۶۷) بیش‌ترین تعداد برگ را در میان ارقام انگور مورد مطالعه داشت و کم‌ترین تعداد برگ هم در ارقام شیرازی و فخری (به‌ترتیب با ۶/۶۷ و ۷) مشاهده شد (جدول ۲). کم‌ترین میزان کاهش تعداد برگ به‌ترتیب مربوط به ارقام خلیلی سفید با ۱۱/۳۲ درصد و یاقوتی با ۱۱/۷۶ درصد بود. ارقام پیدانه قرمز و فخری در معرض تنش 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 کارایی استفاده از آب از طریق فعال‌سازی عکس‌العمل‌های سازگار مفید است (Flexas et al., 2010). افزون بر این، واضح است که راهکار اتخاذشده در این شرایط نامساعد، افزون بر اینکه تحت تأثیر شرایط آب‌وهوایی قرار می‌گیرد، می‌تواند بین ارقام مختلف انگور (رفتارهای ایزوهیدریک یا آنیزوهیدریک) تا حدی متفاوت باشد (Lovisolo et al., 2010). راهکار گیاه این است که از حداقل آب در دسترس در شرایط تنش خشکی برای زنده‌مانی، بهره گیرد و با کاهش رشد رویشی، شرایط نامساعد را تحمل کند. تعداد برگ‌های تولیدشده از شاخص‌های بسیار حساس به تنش 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 به‌صورت چشمگیری تحت تأثیر رقم قرار گرفت، به‌طوری‌که با کاهش میزان آب در دسترس، تعداد برگ در همه ارقام انگور به‌صورت غیریکنواخت کاهش معنی‌داری پیدا کرد. قادری و

به‌مدت ۲۰ دقیقه در دمای ۱۲۰ درجه سانتی‌گراد اتوکلاو شدند و پس از سردشدن، دوباره نشت آن‌ها اندازه‌گیری شد (EC2). محاسبه میزان نشت یونی نمونه‌ها از طریق رابطه زیر انجام پذیرفت:

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

کلروفیل: برای اندازه‌گیری غلظت کلروفیل از روش Lichtenthaler (۱۹۸۷) استفاده شد. ابتدا، ۰/۱ گرم برگ تازه با پنج میلی‌لیتر استون ۸۰٪ ساییده شد. نمونه‌ها به‌مدت ۱۵ دقیقه با سرعت ۳۰۰۰ دور سانتیفریوژ 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 UV- 1280، شیمادزو، ژاپن) در طول‌موج‌های ۶۶۳، ۶۴۶ و ۴۸۰ نانومتر خوانده شد. با استفاده از رابطه‌های زیر میزان کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئید براساس میلی‌گرم در گرم وزن تازه محاسبه گردید:

$$a \text{ کلروفیل} = (12/25 \times A_{663}) - (2/55 \times A_{646})$$

$$b \text{ کلروفیل} = (20/13 \times A_{646}) - (4/91 \times A_{663})$$

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

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

ویژگی‌های فتوسنتزی: به‌منظور اندازه‌گیری ویژگی‌های

فتوسنتزی، از دستگاه فتوسنتز متر IRGA مدل (LCA 4) بین 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 فتوسنتز براساس میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)، سرعت تعرق براساس میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)، هدایت روزنه‌ای براساس مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه ($\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای براساس میکرومول دی‌اکسید کربن ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) اندازه‌گیری شد. پژوهش به‌صورت 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

تعداد برگ	سطح برگ (cm ²)	طول شاخه سال جاری (cm)		طول میان‌گره (cm)		رقم		سطوح خشکی
		%۵۰	%۹۰	%۵۰	%۹۰	%۵۰	%۹۰	
۱۳/۷ ^{c-h}	۱۲/۰ ^{g-i}	۲۷/۵۵ ^{b-e}	۱۷/۷۷ ^{l-p}	۶۷/۰۰ ^{f-l}	۳۱/۶۷ ^{m-o}	۵/۸ ^{d-j}	۳/۴۳ ^m	بلک سیدلس
۱۸/۷ ^{b-d}	۱۲/۷ ^{f-h}	۲۰/۹۵ ^{f-m}	۱۷/۲۴ ^{m-q}	۹۷/۳۳ ^{b-e}	۲۶/۰۰ ^o	۶/۵۷ ^{c-e}	۴/۹۳ ^{g-l}	گچی امجگی
۲۴/۰ ^a	۱۴/۷ ^{c-h}	۲۲/۵۴ ^{f-l}	۱۵/۳۳ ^{n-q}	۱۳۳/۰۰ ^a	۶۶/۶۷ ^{f-l}	۸/۹ ^{ab}	۵/۶۳ ^{d-j}	گزن‌دایی
۱۸/۷ ^{b-d}	۱۲/۰ ^{g-i}	۳۱/۳۳ ^b	۲۴/۴۱ ^{c-i}	۸۸/۶۷ ^{b-e}	۵۸/۰۰ ^{h-m}	۵/۸ ^{d-j}	۴/۶۱ ^{i-m}	ترکمن ۴
۱۳/۰ ^{f-h}	۶/۷ ^k	۲۹/۹۵ ^b	۲۲/۹۴ ^{e-k}	۷۷/۶۷ ^{c-f}	۲۹/۰۰ ^{no}	۶/۱ ^{d-h}	۴/۸۷ ^{g-m}	شیرازی
۱۵/۰ ^{bc}	۱۴/۳ ^{d-h}	۲۹/۰۲ ^{bc}	۲۵/۰۰ ^{c-g}	۷۳/۰۰ ^{d-i}	۵۹/۰۰ ^{h-m}	۴/۹ ^{g-l}	۴/۷ ^{h-m}	حسینی
۱۸/۷ ^{b-d}	۱۶/۳ ^{e-h}	۲۰/۰۴ ^{h-n}	۱۲/۹۰ ^{q-r}	۱۰۰/۳۳ ^{bc}	۵۳/۶۷ ^{l-o}	۷/۶۷ ^{bc}	۵/۴ ^{d-k}	بیدانه سفید
۱۵/۷ ^{c-g}	۱۳/۳ ^{e-h}	۱۹/۲۱ ^{j-p}	۱۵/۴۰ ^{n-q}	۴۴/۶۷ ^{l-o}	۴۰/۳۳ ^{l-o}	۴/۹۷ ^{f-l}	۴/۴ ^{j-m}	تبرزه سفید
۱۳/۰ ^{b-f}	۱۲/۰ ^{c-h}	۲۵/۰۲ ^{c-g}	۲۱/۷۳ ^{f-m}	۵۹/۰۰ ^{h-m}	۵۵/۶۷ ^{h-n}	۶/۰۰ ^{d-i}	۳/۸ ^{lm}	یاقوتی
۱۵/۰ ^{c-h}	۷/۰ ^{jk}	۱۲/۸۰ ^{q-r}	۹/۴۸ ^r	۵۰/۶۷ ^{h-o}	۲۹/۶۷ ^{no}	۴/۷ ^{k-m}	۳/۹ ^{lm}	فخری
۱۴/۷ ^{c-h}	۷/۷ ^{jk}	۲۴/۵۳ ^{c-h}	۱۵/۲۸ ^{n-q}	۱۰۹/۰۰ ^{ab}	۴۸/۶۷ ^{i-o}	۸/۲۷ ^{ab}	۵/۸۷ ^{d-j}	فلیم سیدلس
۱۷/۷ ^{b-e}	۱۰/۰ ^{c-g}	۲۰/۳۸ ^{g-m}	۱۵/۰۴ ^{o-q}	۱۱۳/۶۷ ^{ab}	۷۲/۶۷ ^{d-j}	۹/۴ ^a	۵/۹۷ ^{d-i}	خلیلی سفید
۱۷/۷ ^{b-e}	۸/۰ ^{i-k}	۲۲/۰۹ ^{f-l}	۱۸/۲۳ ^{k-p}	۶۸/۰۰ ^{f-l}	۴۷/۶۷ ^{i-o}	۶/۴ ^{c-f}	۴/۶۷ ^{h-m}	بیدانه قرمز
۱۳/۳ ^{e-h}	۱۱/۰ ^{h-j}	۲۴/۱۰ ^{d-i}	۱۷/۹۱ ^{l-p}	۶۸/۰۰ ^{f-l}	۵۳/۰۰ ^{h-o}	۶/۵ ^{c-e}	۵/۵۷ ^{d-j}	قرل اوزوم
۱۴/۷ ^{c-h}	۷/۷ ^{jk}	۲۷/۶۱ ^{b-e}	۲۰/۰۱ ^{h-n}	۷۴/۶۷ ^{c-i}	۳۸/۰۰ ^{m-o}	۶/۸ ^{cd}	۴/۴۰ ^{j-m}	روبی
۱۷/۷ ^{b-e}	۱۲/۰ ^{g-i}	۳۵/۵۰ ^a	۲۳/۴۸ ^{e-j}	۸۹/۶۷ ^{b-f}	۵۰/۰۰ ^{h-o}	۶/۷ ^{cd}	۵/۲۰ ^{e-l}	عسگری
۱۸/۷ ^{b-d}	۱۲/۷ ^{f-h}	۳۱/۱۵ ^b	۲۵/۲۵ ^{c-f}	۷۶/۰۰ ^{c-h}	۴۰/۶۷ ^{l-o}	۶/۵ ^{c-e}	۳/۸۰ ^{lm}	تبرزه قرمز
۲۳/۰ ^a	۱۵/۷ ^{c-g}	۲۸/۳۶ ^{b-d}	۱۹/۸۰ ^{i-o}	۱۱۱/۰۰ ^{ab}	۶۷/۰۰ ^{f-l}	۶/۰۰ ^{d-i}	۴/۴۰ ^{j-m}	لعل
۲۴/۰ ^a	۱۳/۰ ^{f-h}	۱۹/۹۱ ^{h-n}	۱۴/۷۹ ^{p-r}	۷۱/۶۷ ^{e-k}	۵۲/۰۰ ^{h-o}	۶/۷۷ ^{cd}	۵/۰۰ ^{f-l}	پرلت
۲۱/۰ ^{ab}	۱۷/۷ ^{b-e}	۲۳/۰۷ ^{e-j}	۲۲/۵۶ ^{f-l}	۹۹/۳۳ ^{b-d}	۶۹/۳۳ ^{f-k}	۶/۲۰ ^{d-g}	۳/۸۰ ^{lm}	رشه

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

همکاران (۱۳۸۹) نیز گزارش دادند که در شرایط تنش خشکی در سه رقم انگور ساهانی، 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.

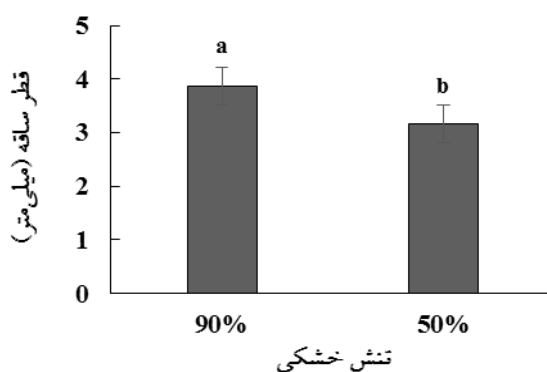
سطح برگ: نتایج پژوهش حاضر نشان داد که میزان سطح برگ در سطح پنج درصد تحت تأثیر برهمکنش تیمارهای خشکی و رقم قرار گرفت و به میزان ۲۴/۳۲ درصد کاهش یافت. بالاترین میزان سطح برگ در تیمار ۵۰ درصد نیاز آبی، مربوط به ارقام تبرزه قرمز (۲۵/۲۵ سانتی‌متر مربع) و حسینی (۲۵ سانتی‌متر مربع) بود درحالی‌که رقم فخری کم‌ترین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

سانتی‌متر مربع) و فلیم سیدلس (۳۷/۷۱ سانتی‌متر مربع) به ترتیب کم‌ترین و بیش‌ترین میزان کاهش سطح برگ را در معرض تنش 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 تنش خشکی است (Yadollahi et al., 2011). وضعیت آب انگور بستگی زیادی به سطح برگ و تبخیر و تعرق از آن دارد. تنش 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 تنش 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 تنش خشکی می‌تواند اولین پاسخ دفاعی گیاه به تنش خشکی باشد (Taiz and Zeiger, 2006). هماهنگ با نتایج پژوهش حاضر، دولتی‌بانه و همکاران (۱۳۹۸) کاهش سطح برگ در همه ارقام انگور مورد مطالعه تحت تأثیر تنش خشکی را گزارش دادند. همچنین، در پژوهشی که نتایج آن مشابه نتایج پژوهش حاضر بود، کاهش سطح برگ ارقام انگور در شرایط تنش خشکی مشاهده گردید (Zsofi et al., 2011).

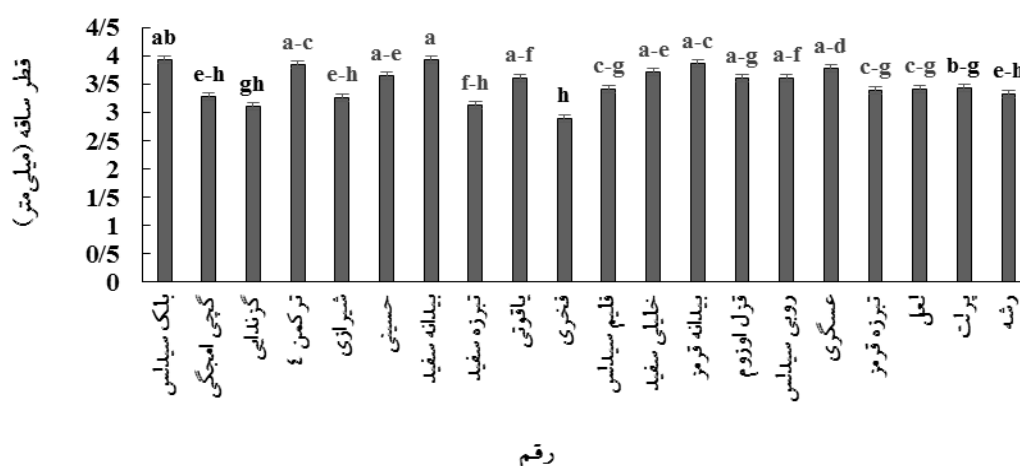
طول شاخه سال جاری: نتایج مربوط به تأثیر تنش خشکی و رقم بر طول شاخه سال جاری در جدول ۲ ارائه شده است که نشان می‌دهد تحت تنش خشکی، طول شاخه سال جاری به میزان چشمگیری کاهش پیدا کرد (۴۰/۵۸ درصد). بیش‌ترین کاهش طول شاخه سال جاری مربوط به رقم گچی امجگی با ۷۳/۲۹ درصد کاهش بود. یکی از ویژگی‌های مهم ارقام مقاوم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

همکاران، ۱۳۹۸; Ghaderi et al., 2005)، متحمل‌ترین ارقام انگور به تنش 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 تنش 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 در 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 تنش، رشد شاخه بیش‌تری دارند. در پژوهش حاضر، بعد از رقم قزل اوزوم، رقم یاقوتی بالاترین وزن تر ریشه (۹۰/۷ گرم) را داشت و طول ریشه آن نیز تحت تأثیر تنش خشکی افزایش پیدا کرد و احتمالاً به همین دلیل است که طول شاخه سال جاری این رقم در معرض تنش 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 تنش خشکی افزایش پیدا کرد. افزون بر این، رقم رشه که بعد از رقم خلیلی سفید، بیش‌ترین طول شاخه سال جاری را داشت، در مقایسه با سایر ارقام، طویل‌ترین ریشه را در شرایط تنش خشکی داشت.

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



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 ۳/۶۳، ۳/۶۷ و ۳/۴۷ میلی‌متر، 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). هماهنگ 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 برهمکنش تنش خشکی و رقم بر طول ریشه، حجم ریشه، وزن تر ریشه و نشت یونی

رقم	سطوح خشکی		طول ریشه		حجم ریشه		وزن تر ریشه		نشت یونی	
			(cm)		(cm ³)		(gr)		(/%)	
	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪
بلک سیدلس	۳۳/۲۸ ^{b-d}	۲۰/۹۰ ^{g-k}	۶۴/۹۸ ^{i-p}	۱۱۳/۶۰ ^{bc}	۶۱/۶۷ ^{d-j}	۹۲/۶۷ ^{bc}	۱۵/۰۰ ^{f-k}	۲۰/۵۷ ^{a-d}		
گچی امجگی	۳۸/۸۸ ^{a-c}	۱۶/۴۰ ^{jk}	۶۳/۴۴ ^{j-p}	۱۰۹/۹۶ ^{b-d}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۱۰/۳۳ ^{l-m}	۱۵/۰۰ ^{f-k}		
گزندایی	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}		
ترکمن ۴	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		
شیرازی	۴۱/۶۰ ^{ab}	۲۳/۶۴ ^{f-k}	۸۳/۰۱ ^{e-k}	۱۳۰/۶۲ ^{ab}	۷۳/۳۳ ^{c-h}	۱۱۰/۰۰ ^{ab}	۱۶/۶۷ ^{d-i}	۱۶/۰۰ ^{e-j}		
حسینی	۴۱/۶۰ ^{ab}	۲۲/۵۲ ^{g-k}	۶۲/۰۷ ^{j-p}	۹۸/۴۳ ^{c-f}	۶۰/۰۰ ^{d-j}	۸۲/۶۷ ^{c-e}	۱۲/۰۰ ^{j-m}	۲۱/۶۷ ^{a-c}		
بیدانه سفید	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}		
تبرزه سفید	۳۷/۶۴ ^{a-c}	۱۸/۵۱ ^{i-k}	۴۲/۸۶ ^p	۸۷/۷۳ ^{d-i}	۴۱/۶۷ ^{jk}	۷۳/۶۷ ^{c-h}	۱۳/۵۰ ^{h-l}	۱۹/۶۷ ^{b-e}		
یاقوتی	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}	۱۵/۵۰ ^{e-j}		
فخری	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}		
فلیم سیدلس	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}	۱۵/۵۰ ^{e-j}		
خلیلی سفید	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}	۱۳/۵۰ ^{h-l}		
بیدانه قرمز	۳۸/۹۴ ^{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}		
قزل اوزوم	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}		
روبی سیدلس	۴۲/۹۴ ^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}		
عسگری	۴۳/۱۲ ^a	۲۴/۸۴ ^{f-j}	۷۲/۶۰ ^{h-l}	۸۷/۸۰ ^{d-i}	۵۵/۰۰ ^{f-j}	۷۷/۶۷ ^{c-f}	۱۹/۵۰ ^{c-e}	۱۴/۸۳ ^{f-k}		
تبرزه قرمز	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}		
لعل	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}		
پرلت	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}		
رشه	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}		

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: به‌طورکلی، تنش خشکی باعث کاهش طول ریشه به میزان ۹/۱۱ درصد گردید. نتایج به‌دست 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، خللی 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

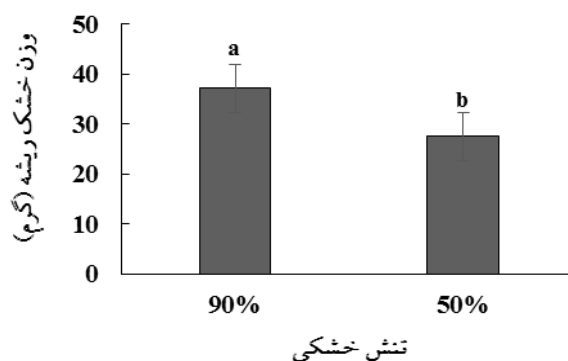
بیدانه قرمز، قزل اوزوم، روبی سیدلس، عسگری، تبرزه قرمز و لعل ارقامی بودند که تحت تأثیر تنش خشکی، با افزایش طول ریشه مواجه شدند. ویژگی‌های مربوط به ریشه از عوامل ضروری برای ارزیابی تحمل به خشکی در بیش‌تر گیاهان هستند. به‌عنوان مثال، طول ریشه نقش حیاتی در جذب آب از بخش‌های عمیق خاک ایفا می‌کند که به حفظ پتانسیل بالا و نسبتاً پایدار آب در بافت‌های آوند چوبی در شرایط تنش خشکی کمک می‌کند. به‌طور کلی، تنش خشکی از رشد ریشه گیاهان جلوگیری می‌کند ولی افزایش میزان طول ریشه در برخی گونه‌ها تحت شرایط تنش خشکی نیز گزارش شده است (Robertson et al., 1990). این رفتار متمایز سیستم ریشه گیاهان در عکس‌العمل به خشکی نه تنها در ارقام مختلف بررسی شده، بلکه با میزان و شدت تنش خشکی اعمال‌شده نیز مرتبط است (Zolla et al., 2010). در پژوهشی، سه رقم زیتون تحت تنش خشکی قرار گرفتند و مشخص گردید که طول ریشه هر سه رقم به‌صورت معنی‌داری افزایش پیدا کرد (احمدی‌پور و همکاران، ۱۳۹۸). افزون بر این، بحرانی و همکاران (۱۳۹۹)، کاهش طول ریشه چهار رقم انگور در شرایط تنش خشکی را گزارش دادند که نتایج پژوهش حاضر را تأیید می‌کنند. 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 رشه در تنش خشکی با کاهش ۹/۹۶ درصدی طول ریشه مواجه شد ولی با ۲۲/۱۷ سانتی‌متر دارای طول‌ترین ریشه در بین ارقام مورد 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 برهمکنش اثر تیمارهای تنش خشکی و رقم بر حجم ریشه در سطح یک درصد معنی‌دار بود. تنش خشکی باعث کاهش ۲۶/۱۸ درصدی حجم ریشه گردید. رقم گزندایی در شرایط تنش خشکی با بیش‌ترین کاهش حجم ریشه (۷۱/۴۳ درصد) مواجه شد. در ارقام خلیلی سفید، فخری و تبرزه قرمز، حجم ریشه تحت تأثیر تنش خشکی افزایش پیدا کرد. افزون بر این، حجم ریشه رقم گچی

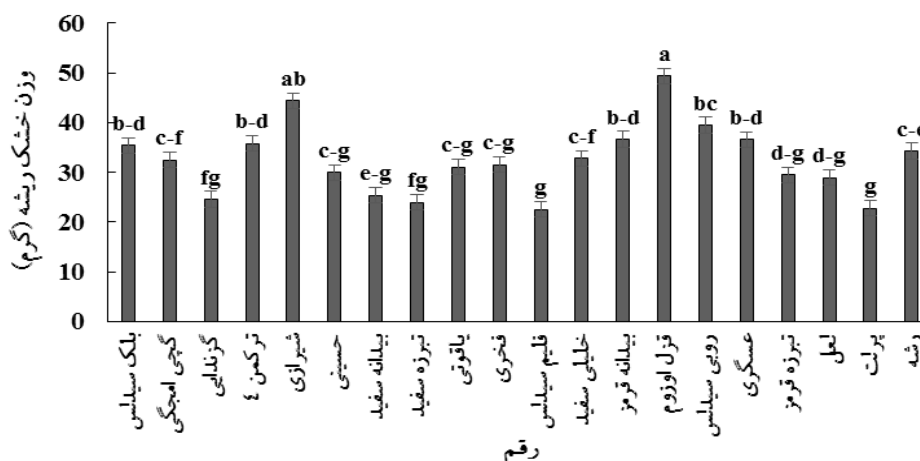
امجگی تحت تأثیر تنش خشکی قرار نگرفت. روبی سیدلس، شیرازی، خلیلی سفید و قزل اوزوم (به‌ترتیب با ۷۶/۶۷، ۷۳/۳۳، ۷۳/۳۳ و ۷۱/۶۷ سانتی‌متر مکعب) بیش‌ترین حجم ریشه را در شرایط تنش داشتند و کم‌ترین میزان حجم ریشه به‌ترتیب در ارقام گزندایی، پرلت، تبرزه سفید و ترکمن ۴ (به ترتیب با ۲۰، ۳۰، ۴۱/۶۷ و ۴۵ سانتی‌متر مکعب)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

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

برهمکنش اثر تیمارهای تنش خشکی و رقم بر وزن خشک ریشه معنی‌دار نبود ولی اثر ساده تنش و رقم در سطح یک درصد معنی‌دار بود. تنش 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 روبی سیدلس در شرایط تنش خشکی افزایش پیدا کرد. روبی سیدلس، عسگری و شیرازی بیش‌ترین وزن خشک ریشه را در شرایط تنش خشکی



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.



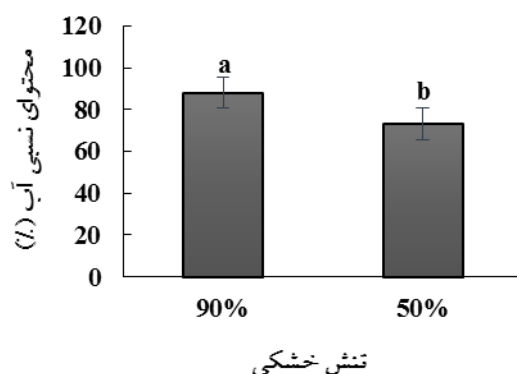
شکل ۴- مقایسه میانگین اثر رقم بر وزن خشک ریشه. ستون‌های با حروف مشابه نشان‌دهنده عدم وجود اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن است.

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 (۲۰۰۵) 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، درحالی‌که ریشه گیاهان آبیاری‌شده، بیش‌تر سطحی خواهند بود (Keller, 2005).

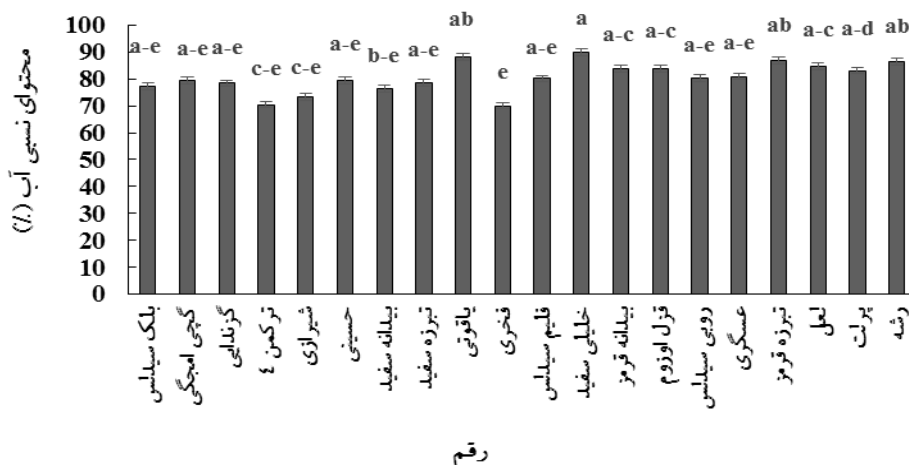
محتوای نسبی آب: محتوای نسبی آب برگ که منعکس‌کننده فعالیت متابولیکی در بافت‌ها است و به عنوان شاخصی اثرگذار برای تحمل خشکی مورد استفاده قرار

داشتند و کم‌ترین میزان وزن خشک ریشه به ترتیب در ارقام پرتل، 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، هم‌هنگی 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 دی‌آلدئید، 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 میزان تعرق را که به شدت 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 عمدتاً به دلیل کاهش فشار تورژسانس در بافت‌های گیاهی است. کرک‌دار بودن برگ‌های بالغ رقم رشه، می‌تواند یکی از دلایل کاهش کم محتوای نسبی آب در این رقم در تنش خشکی و متحمل‌تر بودن این رقم در مقایسه

می‌گیرد، تحت تنش خشکی به میزان قابل‌توجهی (۱۶/۸۹ درصد) کاهش یافت (شکل ۵). رقم رشه 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 قرمز 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).

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 تنش خشکی به‌صورت معنی‌داری کاهش پیدا کرد.

نشت یونی: براساس نتایج پژوهش، برهمکنش اثر تنش خشکی و رقم بر میزان نشت یونی در سطح یک درصد معنی‌دار بود. تحت تأثیر تنش خشکی، نشت یونی به میزان ۷۴/۳۸ درصد، افزایش پیدا کرد. ارقام فخری، عسگری، گزندایی و روبی سیدلس به‌ترتیب با ۴۳/۵۲، ۴۳/۱۲، ۴۲/۹۶ و ۴۲/۹۰ درصد، دارای بیش‌ترین میزان نشت یونی در شرایط تنش خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی بودند و ارقام یاقوتی و رشه نیز کم‌ترین میزان نشت یونی (۳۱/۱۵ و ۳۵/۵۴ درصد) تحت تنش خشکی را داشتند (جدول ۳). افزون بر این، رقم ترکمن ۴ با بیش‌ترین و رقم یاقوتی با کم‌ترین کاهش نشت یونی مواجه شدند. غشاهای بیولوژیکی اولین هدف بسیاری از تنش‌های غیرزنده هستند و به‌طورکلی پذیرفته شده است که حفظ یکپارچگی و ثبات غشاها تحت تنش آبی، جز اصلی تحمل به خشکی در گیاهان است. مقدار کم‌تر نشت یونی در ارقام رشه و یاقوتی تحت تنش خشکی در مقایسه با دیگر ارقام مورد مطالعه، می‌تواند نشان‌دهنده تحمل بیش‌تر این ارقام به تنش خشکی باشد. نشت یونی از پارامترهایی است که به عنوان شاخصی از تخریب غشا اندازه‌گیری می‌شود که در اثر تخریب غشای سلولی و خروج یون‌ها صورت می‌گیرد و میزان این صفت بیانگر میزان آسیب تنش 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 تنش خشکی را گزارش کردند که نتایج پژوهش حاضر با آن هم‌خوانی دارد.

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

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، روبی 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، روبی 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 تنش خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی، در بین ارقام مورد مطالعه داشتند (جدول ۴). در تیمار ۵۰ درصد تنش خشکی، میزان کاروتنوئید در ارقام ترکمن ۴، یاقوتی، فلیم سیدلس، بیدانه قرمز، روبی سیدلس، تبرزه قرمز و رشه افزایش پیدا کرد. بیش‌ترین میزان کاروتنوئید در رقم بیدانه قرمز (۲/۰۶ گرم در گرم وزن تازه) و کم‌ترین میزان آن در رقم گچی امجگی (۰/۲۵ گرم در گرم وزن تازه) مشاهده گردید.

کلروفیل به تنش‌های محیطی حساس است و در نتیجه بر عملکرد فتوسنتز و رشد گیاه تأثیر می‌گذارد؛ زیرا رابطه مثبت بین محتوای کلروفیل و میزان فتوسنتز وجود دارد (Vemmos et al., 2013). انتظار می‌رود که محتوای کلروفیل در گیاهان تحت تنش 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 تنش خشکی می‌تواند ناشی از تخریب کلروفیل با تولید آنزیم‌های پروتئولیتیک مانند کلروفیلز و تغییر غشای سلولی مانند افزایش نفوذپذیری و نشت املاح سلولی باشد که بر پایداری کلروفیل تأثیر می‌گذارد (Sampathkumar et al., 2014). کاهش میزان کلروفیل تحت تنش خشکی، در درختان میوه دیگر نظیر پسته (Khoyerdi et al., 2016) و سیب (Bhusal et al., 2019) نیز گزارش شده است. افزون بر این،

جدول ۴- مقایسه میانگین اثرهای برهمکنش تنش خشکی و رقم بر کلروفیل a، b، کل و کاروتنوئید برحسب (mg/g FW)

سطوح خشکی	کلروفیل a		کلروفیل b		کلروفیل کل		کاروتنوئید	
	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪	۹۰٪	۵۰٪
رقم								
بلک سیدلس	۶/۷۳ ^{e-k}	۴/۳۷ ^{i-m}	۲/۷۸ ^{b-i}	۱/۵۵ ^{g-j}	۹/۵۵ ^{d-i}	۵/۹۶ ^{i-k}	۱/۵۱ ^{a-h}	۰/۵۳ ^{h-k}
گچی امجگی	۱۱/۴۸ ^{a-c}	۴/۹۲ ^{h-m}	۴/۰۸ ^{a-c}	۲/۶۲ ^{b-i}	۱۵/۵۹ ^{ab}	۷/۵۸ ^{g-j}	۲/۱۸ ^{a-c}	۰/۲۵ ^k
گزندی	۷/۰۰ ^{e-j}	۶/۷۱ ^{e-k}	۲/۷۳ ^{a-c}	۱/۷۷ ^{e-j}	۹/۷۷ ^{d-i}	۸/۵۲ ^{f-j}	۱/۶۳ ^{a-g}	۰/۹۰ ^{f-k}
ترکمن ۴	۸/۴۶ ^{c-h}	۲/۸۶ ^{lm}	۳/۱۶ ^{a-f}	۲/۵۷ ^{b-i}	۱۱/۶۶ ^{b-g}	۵/۶۵ ^{i-k}	۰/۴۴ ^{i-k}	۱/۳۵ ^{b-j}
شیرازی	۶/۹۸ ^{e-k}	۳/۴۲ ^{j-m}	۳/۱۸ ^{a-f}	۱/۱۴ ^{h-j}	۱۰/۲۱ ^{d-i}	۴/۶۰ ^{jk}	۱/۹۱ ^{a-f}	۰/۷۳ ^{g-k}
حسینی	۶/۷۳ ^{e-k}	۱/۹۷ ^m	۳/۰۶ ^{a-g}	۰/۷ ^j	۹/۸۵ ^{d-i}	۲/۷۱ ^k	۱/۹۵ ^{a-e}	۰/۵۶ ^{h-k}
بیدانه سفید	۹/۱۷ ^{c-g}	۳/۲۲ ^{j-m}	۳/۴۳ ^{a-e}	۱/۰۹ ^{ij}	۱۲/۶۲ ^{a-f}	۴/۳۵ ^{jk}	۲/۳۶ ^{ab}	۰/۷۳ ^{g-k}
تبرزه سفید	۱۰/۰۹ ^{a-e}	۷/۴۷ ^{d-i}	۳/۰۹ ^{a-g}	۳/۲۶ ^{a-f}	۱۳/۲۲ ^{a-f}	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}	۱/۰۸ ^{ij}	۹/۴۳ ^{d-i}	۷/۷۱ ^{g-j}	۴/۰۰ ^{jk}	۱/۶۸ ^{a-g}
فخری	۸/۹۷ ^{c-g}	۳/۲۱ ^{k-m}	۲/۵۱ ^{c-i}	۱/۰۶ ^{ij}	۱۱/۵۲ ^{b-g}	۴/۳۱ ^{jk}	۲/۴۹ ^a	۰/۶۹ ^{g-k}
فلیم سیدلس	۴/۸۹ ^{h-m}	۱۱/۱۹ ^{a-d}	۱/۳۹ ^{g-j}	۱/۷۸ ^{e-j}	۶/۳۱ ^{h-k}	۱۳/۰۰ ^{a-f}	۰/۹۰ ^{f-k}	۱/۴۱ ^{b-j}
خلیلی سفید	۸/۹۲ ^{c-g}	۶/۶۴ ^{e-k}	۲/۸۱ ^{b-h}	۲/۷۸ ^{b-i}	۱۱/۷۱ ^{b-g}	۹/۴۶ ^{d-i}	۱/۲۱ ^{c-k}	۱/۱۵ ^{d-k}
بیدانه قرمز	۱۱/۴۸ ^{a-c}	۷/۴۰ ^{e-i}	۳/۸۲ ^{a-d}	۲/۶۶ ^{b-i}	۱۵/۳۵ ^{a-c}	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}	۲/۶۶ ^{b-i}	۱۲/۸۵ ^{a-f}	۸/۸۶ ^{e-j}	۱/۴۱ ^{b-j}	۱/۲۶ ^{c-k}
روبی سیدلس	۱۳/۲۴ ^a	۸/۸۸ ^{c-g}	۲/۸۸ ^{b-g}	۳/۵۴ ^{a-d}	۱۶/۱۶ ^{ab}	۱۲/۴۶ ^{a-f}	۱/۰۲ ^{e-k}	۱/۹۸ ^{a-e}
عسکری	۷/۵۹ ^{d-i}	۴/۹۵ ^{h-m}	۲/۷۰ ^{b-i}	۱/۵۸ ^{g-j}	۱۰/۳۳ ^{d-i}	۶/۵۷ ^{h-k}	۱/۲۳ ^{c-k}	۰/۷۳ ^{g-k}
تبرزه قرمز	۱۳/۰۷ ^{ab}	۵/۶۰ ^{g-m}	۳/۹۵ ^{a-c}	۴/۶۱ ^a	۱۷/۰۶ ^a	۱۰/۲۵ ^{d-i}	۱/۸۴ ^{a-f}	۱/۹۰ ^{a-f}
لعل	۸/۲۵ ^{c-h}	۹/۴۲ ^{b-g}	۲/۴۶ ^{c-l}	۳/۴۷ ^{a-e}	۱۰/۷۵ ^{c-h}	۱۲/۹۲ ^{a-f}	۱/۵۰ ^{a-h}	۱/۲۱ ^{c-k}
پرلت	۱۰/۰۸ ^{a-e}	۹/۷۵ ^{a-f}	۳/۴۷ ^{a-e}	۴/۳۱ ^{ab}	۱۳/۵۹ ^{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}	۲/۹۹ ^{a-g}	۸/۷۱ ^{f-j}	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 کاروتنوئید در تنش خشکی می‌تواند به رقم، سن گیاه و شدت تنش خشکی بستگی داشته باشد (Tzortzakis et al., 2020). افزایش میزان کلروفیل و کاروتنوئید در برخی از ارقام پژوهش حاضر، احتمالاً به دلیل ارقام مورد استفاده است و نشان‌دهنده تحمل بیش‌تر این ارقام به تنش خشکی است.

ویژگی‌های فتوسنتزی: به دلیل ارتباط مستقیم با بهره‌وری خالص گیاه، ویژگی‌های فتوسنتزی به‌عنوان 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 کاروتنوئید 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 برهمکنش تنش خشکی و رقم بر فتوستتز، تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای

دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		هدایت روزنه‌ای ($\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		تعرق ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		فتوستتز ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		سطوح خشکی رقم
%۵۰	%۹۰	%۵۰	%۹۰	%۵۰	%۹۰	%۵۰	%۹۰	
۲۰۳/۶۷ ^{j-o}	۲۰۳/۶۷ ^{a-e}	۰/۱۳۲ ^{j-l}	۰/۱۳۲ ^{j-l}	۴/۶ ⁱ⁻ⁿ	۸/۳۷ ^{d-f}	۶/۶۹ ^{l-p}	۱۰/۵۴ ^{d-h}	بلک سیدلس
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}	۱۱/۲۳ ^{b-h}	گچی امجگی
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}	گزندایی
۲۳۶/۰۰ ^{f-n}	۲۳۶/۰۰ ^a	۰/۱۴۹ ^{k-m}	۰/۱۴۹ ^{k-m}	۵/۶۱ ^{h-l}	۹/۰۴ ^{b-e}	۷/۵۷ ^{j-m}	۱۱/۹۱ ^{a-f}	ترکمن ۴
۱۴۶/۶۷ ^{no}	۱۴۶/۶۷ ^{a-h}	۰/۱۳۶ ⁿ	۰/۱۳۶ ⁿ	۴/۴۴ ^{l-n}	۸/۵۹ ^{c-f}	۵/۶۲ ^{m-p}	۹/۸۷ ^{g-i}	شیرازی
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}	۱۰/۴۴ ^{e-h}	حسینی
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}	بیدانه 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}	تبرزه سفید
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}	یاقوتی
۱۳۹/۶۷ ^o	۱۳۹/۶۷ ^{a-e}	۰/۱۲۱ ⁿ	۰/۱۲۱ ⁿ	۳/۵۹ ^{mn}	۸/۸۶ ^{b-f}	۴/۷۱ ^p	۱۱/۷۳ ^{a-g}	فخری
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	فلیم سیدلس
۲۷۵/۰۰ ^{b-k}	۲۷۵/۰۰ ^{a-f}	۰/۱۷۲ ^{j-l}	۰/۱۷۲ ^{j-l}	۶/۲۶ ^{g-j}	۱۰/۰۸ ^{b-d}	۹/۱۹ ^{h-k}	۱۲/۵۱ ^{a-d}	خلیلی سفید
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}	بیدانه قرمز
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}	قزل اوزوم
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}	روبی سیدلس
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}	عسگری
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}	تبرزه قرمز
۲۸۶/۶۷ ^{a-j}	۲۸۶/۶۷ ^{a-g}	۰/۱۶۹ ^{j-m}	۰/۱۶۹ ^{j-m}	۶/۳۴ ^{g-i}	۹/۷۶ ^{b-d}	۹/۶۰ ^{hi}	۱۲/۲۹ ^{a-e}	لعل
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}	پرلت
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}	رشه

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

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

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

درصد کاهش، مشاهده گردید. در مقابل، ارقام رشه، لعل، یاقوتی و خلیلی سفید (به ترتیب با ۱۹/۶۷، ۲۱/۸۹، ۲۵/۰۴ و ۲۶/۵۴ درصد کاهش) کمترین میزان کاهش را در تنش خشکی ۵۰ درصد نیاز آبی داشتند.

کاهش نرخ فتوسنتز ناشی از عوامل روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای است. هماهنگ با نتایج پژوهش حاضر، کاهش فتوسنتز تحت تأثیر تنش خشکی در کیوی (Liang et al., 2019) و مرکبات (Mahdavian et al., 2021) نیز گزارش شده است. در طول تنش خشکی، کمبود آب در داخل بافت گیاه ایجاد می‌شود که منجر به مهار قابل توجه فتوسنتز می‌گردد. بسته به میزان تنش خشکی، ترکیبی از اثرهای روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای بر فتوسنتز وجود دارد (Yu et al., 2009). مشخص شده است که تنش خشکی از طریق کاهش عرضه ریبولوز-۱ و ۵- بیس فسفات (RuBP) ناشی از سنتز کم ATP، فتوسنتز را مهار می‌کند. بنابراین، کاهش سرعت فتوسنتز در گیاهان تحت تنش خشکی می‌تواند به دلیل بسته شدن روزنه (یعنی کاهش در دسترس بودن دی‌اکسید کربن) و/ یا اختلال‌های 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 ۱۰/۱۷، ۹/۳۴، ۹/۱۹ و ۸/۳۳ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه بیشترین میزان فتوسنتز را در شرایط تنش خشکی داشتند (جدول ۵) که احتمالاً به دلیل افزایش میزان کلروفیل در این ارقام است. به نظر می‌رسد که افزایش کلروفیل تأثیر زیادی در جلوگیری از کاهش زیاد فتوسنتز در این ارقام در شرایط تنش خشکی در مقایسه با شاهد داشت.

تعرق: یک راهکار اصلی که گیاهان برای افزایش مصرف آب استفاده می‌کنند، کاهش تعرق با بستن روزنه‌ها است که منجر به کاهش سرعت فتوسنتز نیز می‌گردد؛ زیرا از ورود دی‌اکسید کربن به مزوفیل جلوگیری می‌شود (Bosabalidis and Kofidis, 2002). نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تحت تأثیر تنش خشکی، میزان تعرق، به میزان ۴۲/۳۶ درصد کاهش پیدا کرد که ارقام بیدانه سفید، فخری، تبرزه سفید و روبی

سیدلس به ترتیب با کاهش ۶۱/۲۶، ۵۹/۴۸، ۵۸/۴۳ و ۵۵/۵۱ درصدی، متحمل بیشترین کاهش شدند. ارقام رشه، یاقوتی، لعل و ترکمن ۴ کمترین کاهش را در تنش خشکی داشتند. افزون بر این، ارقام رشه، لعل، خلیلی سفید و یاقوتی به ترتیب با ۷/۲۶، ۶/۳۴، ۶/۲ و ۶/۰۹ میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه بالاترین میزان تعرق را در شرایط تنش خشکی داشتند (جدول ۵).

هدایت روزنه‌ای: تنظیم هدایت روزنه‌ای برگ در شرایط تنش خشکی یک رخداد کلیدی است که هم برای ممانعت از خشک شدن گیاه و هم برای جلوگیری از جذب دی‌اکسید کربن حائز اهمیت است (Medici et al., 2007). در پژوهش حاضر، هدایت روزنه‌ای به صورت معنی‌داری تحت تأثیر تنش خشکی و رقم قرار گرفت و به میزان ۵۴/۹۹ درصد کاهش پیدا کرد. ارقام رشه، بلک سیدلس، لعل و پرلت (به ترتیب با ۲۹/۷۳، ۳۵/۴۲، ۳۷/۹۱ و ۳۸/۸۲ درصد کاهش) در مقایسه با سایر ارقام مورد مطالعه به میزان کمتری تحت تأثیر تنش قرار گرفتند ولی ارقام بیدانه سفید، فخری، گچی امجگی و گزندایی به ترتیب با ۷۷/۷۲، ۷۷/۵۹، ۷۱/۶۲ و ۶۸/۲۵ درصد کاهش، به شدت تحت تأثیر تنش 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 دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای را در شرایط تنش داشتند (جدول ۵).

دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای: میزان دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای به دلیل نقش مستقیمی که در فتوسنتز بر عهده دارد، نشانگر مهمی برای نشان دادن رشد گیاه است. تنش خشکی، میزان دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای را در مقایسه با شاهد به صورت معنی‌داری تحت تأثیر قرار داد، به طوری که میزان آن از ۳۱۸/۳۹ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه در ۹۰ درصد نیاز آبی به ۲۲۱/۸۱ میکرومول CO₂ بر مترمربع بر ثانیه در ۵۰ درصد نیاز آبی (۳۰/۳۳ درصد) کاهش پیدا کرد. ارقام لعل، رشه، روبی سیدلس و خلیلی سفید (به ترتیب با کاهش ۱۱/۶۱، ۱۳/۷۴، ۱۴/۱۹ و ۱۷/۱۹ درصدی) به میزان کمتری

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

گیاهان قادر به کاهش میزان تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای از طریق بسته‌شدن روزنه‌ها 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 روزنه‌ها و کاهش تعرق، هدایت روزنه‌ای و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای می‌گردد. هورمون آبسازیک اسید است که با القای از دست‌دادن تورژسانس در سلول‌های نگهبان باعث بسته‌شدن روزنه‌ها در شرایط تنش خشکی می‌گردد (Buckley, 2019). بسته‌شدن روزنه یک رویداد فیزیولوژیک است که در پاسخ به کاهش دسترسی به آب رخ می‌دهد. افزون بر این، به‌طور معمول یک رابطه نزدیک بین هدایت روزنه‌ای و فتوستنز وجود دارد. فرض بر این است که جذب دی‌اکسید کربن با بسته‌شدن روزنه‌ها در گیاهان تحت تنش خشکی کاهش می‌یابد (Flexas et al., 2004). ویژگی‌های فتوستنزی ارتباط نزدیکی با همدیگر دارند و تغییر هر یک از آن‌ها بر دیگر ویژگی‌ها تأثیر مستقیم می‌گذارد. به‌عنوان مثال، پیشنهاد شده است که هدایت روزنه‌ای به‌عنوان نشان‌دهنده ارزیابی تفاوت بین کاهش روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای فتوستنز در شرایط تنش خشکی مورد استفاده قرار گیرد (Yu et al., 2008). افزون بر این، نشان داده شد که در انگور، فتوستنز و دی‌اکسید کربن زیر روزنه‌ای ارتباط بسیار قوی با هدایت روزنه‌ای دارند. این ارتباط نزدیک منجر به این نظریه شد که تنظیم فتوستنز به کربن دی‌اکسید داخل کلروپلاست بیش از پتانسل آب برگ بستگی دارد (Flexas et al., 2002).

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

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

نتیجه‌گیری

برای تولید پایدار و تجاری انگور در شرایط آب‌وهوایی خشک و نیمه‌خشک، استفاده از روش‌های نوین آبیاری و انتخاب ارقام مناسب، از اهمیت بالایی برخوردار هستند. در پژوهش حاضر، تنش طولانی مدت 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 امجگی حساسیت زیادی به تنش خشکی داشتند، بنابراین برای کشت در مناطقی که محدودیت آبی وجود دارد، توصیه نمی‌شوند. ارقام خارجی مورد بررسی از لحاظ تحمل به تنش خشکی تحمل متوسطی را در مقایسه با ارقام ایرانی داشتند. در بین ارقام خارجی، ارقام روبی سیدلس و ترکمن ۴ متحمل‌تر 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

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

صفات مربوط به ریشه، بیش از سایر ارقام خارجی، تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفت. به‌طور کلی، ویژگی‌های رویشی طول ریشه و حجم ریشه و ویژگی‌های فیزیولوژیک کلروفیل *a*، *b*، کل و کاروتنوئید در شرایط تنش 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 تنش خشکی، می‌تواند نشان از تحمل بیش‌تر آن رقم به تنش خشکی باشد. افزون بر این، ویژگی‌های فتوسنتزی

منابع

- احمدی‌پور، ص.، ارجی، ع.، عبادی، ع. و عبدوسی، و. (۱۳۹۸) تغییرات رمورفولوژیک، فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در گیاهان جوان سه رقم زیتون (*Olea europaea* L.) در شرایط تنش خشکی. علوم باغبانی ایران ۵۰: ۲۷۵-۲۸۶.
- آران، م.، عابدی، ب.، تهرانی‌فر، ع. و پارسا، م. (۱۳۹۶) بررسی تأثیر تنش خشکی بر برخی ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی سه رقم انگور (*Vitis vinifera* L.). نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی) ۳۱: ۳۱۵-۳۲۶.
- بحرانی، پ.، عبادی، ع.، زمانی، ذ. و فتاحی مقدم، م. (۱۳۹۹) تأثیر سطوح مختلف خشکی بر برخی از صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی انگور به‌منظور انتخاب متحمل‌ترین پایه. پژوهش‌های تولید گیاهی (علوم کشاورزی و منابع طبیعی) ۴۱: ۴۱-۵۶.
- حدادی‌نژاد، م.، عبادی، ع.، فتاحی مقدم، م. ر. و نجatian، م. ع. (۱۳۹۲) غربالگری اولیه مورفولوژیکی ۶۹۸ ژنوتیپ انگور براساس تحمل به خشکی برای انتخاب پایه. علوم باغبانی ایران ۴۴: ۱۹۳-۲۰۷.
- دولتی‌بانه، ح.، احمدآلی، ج. و رسولی، م. (۱۳۹۸) تأثیر تنش 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 تنش خشکی و آبیاری مجدد بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی سه رقم انگور ساهانی، فرخی و بیدانه سفید. مجله علوم باغبانی 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-Hönniger, 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.
- Khoyerd, 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 venifera*) 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

Corresponding author, Email: mgholami@basu.ac.ir