مجله علوم كشاورزي ايران
جلد ۳۷، شماره ۱، سال ۱۳۸۵ (۵۵-٤٥)

بررسي اثر تنش خشكي بر برخي خصوصيات فيزيولوژيكي در دو رقم انگور

ناصر قادري[۱]، عادل سي‌وسه مرده[۲] و سيد صابر شاهويي[۳]
۱، ۲، ۳، عضو هيئت علمي و استادياران دانشكده كشاورزي دانشگاه كردستان
تاريخ پذيرش مقاله ۸٤/۱/۲٤

خلاصه

بررسي اثر تنش خشكي بر خصوصيات فيزيولوژيك به شناسايي عوامل مؤثر در مقاومت به تنش كمك مي‌كند. به منظور بررسي اثر تنش خشكي بر ميزان فتوسنتز خالص(**Pn**)، تعرق(**E**)، هدايت روزنه‌اي(**gs**)، **CO2** زير روزنه‌اي(**Ci**)، ميزان كلروفيل، پرولين و كربوهيدراتهاي محلول در آب و الكل، نهالهاي سه ساله انگور انتخاب و در گلدان كاشته شدند. تنش از نهم تير ماه ۱۳۸۲ به مدت هفت روز اعمال گرديد. در طي اين هفت روز صفات مورد نظر اندازه‌گيري شدند. اندازه‌گيري‌ها در ساعت يازده صبح و در شدت نور ۱۲۰۰ تا ۱٤۰۰ ميكرو مول فوتون بر متر مربع بر ثانيه به عمل آمد. نتايج نشان داد كه تحت تاثير تنش ميزان فتوسنتز، تعرق و هدايت روزنه‌اي از روز آبياري تا پايان تنش بتدريج كاهش پيدا مي‌كند. ولي بعد از رفع تنش به حالت اوليه بازگشت مي‌نمايند. طي اين دوره ميزان دي‌اكسيد كربن زير روزنه‌اي ابتدا كاهش و بعد افزايش يافت. علت كاهش اوليه دي‌اكسيد كربن به دليل بسته بودن روزنه‌ها و افزايش بعدي آن به دليل عدم فرآوري دي‌اكسيد كربن بود. بنابراين تنش خشكي علاوه بر كاهش هدايت روزنه‌اي از طريق مكانيسم‌هاي دروني برگ از فرآوري دي‌اكسيد كربن موجود جلوگيري مي‌نمايد. سرعت فتوسنتز تحت تاثير تنش از ۷/۲۲ در رقم رشه و ۷/۲۱ ميكرومول **CO2** بر متر مربع بر ثانيه در رقم خوشناو در ششمين روز به صفر كاهش يافت. تعرق نيز از ٦/۵۸ در رقم رشه به ۰/٤۵ ميلي‌مول آب بر متر مربع بر ثانيه و در رقم خوشناو از ٦/۹۵ به ۰/۳۸ ميلي‌مول آب بر متر مربع بر ثانيه در روز پاياني تنش رسيد. ميزان كلروفيل در هر دو رقم كاهش يافت، اما ميزان كاهش كلروفيل در رقم خوشناو بيشتر بود. ميزان افزايش پرولين در هر دو رقم مشاهده شد ولي رقم رشه افزايش پرولين بيشتري را نشان داد. ميزان كربوهيدرات محلول در الكل در رقم رشه كاهش ولي در رقم خوشناو افزايش يافت. ميزان كربوهيدرات محلول در آب در رقم رشه تغييري نكرده ولي در رقم خوشناو كاهش يافته است. در كل با توجه به پارامترهاي تبادلات گازي و ميزان كلروفيل و پرولين به نظر مي‌رسد كه رقم رشه مقاومت بيشتري در مقابل خشكي داشته باشد.

واژه‌هاي كليدي: انگور، تنش خشكي، فتوسنتز، كلروفيل، پرولين

مقدمه

گزينش ارقام مقاوم به خشكي از طريق بررسي عملكرد تحت شرايط تنش امكان پذير است. اما از آنجاييكه عملكرد برآيند صفات فيزيولوژيكي گياه مي‌باشد، مي‌توان از اين صفات به عنوان يك ابزار جهت انتخاب گياهان مقاوم استفاده كرد (۳۵). به اين منظور ژنوتيپ‌هاي يك گونه گياهي از لحاظ صفات فيزيولوژيكي و ارتباط آن با مقاومت به خشكي مورد بررسي قرار مي‌گيرد (۳۰). رشد گياهان در شرايط تنش خشكي به دليل محدود شدن فتوسنتز كاهش مي‌يابد كه اين كاهش مي‌تواند به واسطه كاهش نفوذ CO_2 به داخل روزنه‌ها و فضاي بين سلولي

مكاتبه كننده: ناصر قادري e-mail: Ghaderi2n@yahoo.com

از طريق كاهش هدايت روزنه‌اي باشد (١، ١٦). از طرفي تحقيقات ظهور محدوديتهاي غير روزنه‌اي مؤثر در فتوسنتز همزمان با كاهش آب قابل استفاده برگ را نشان مي دهد(١٧). لانگ و همكاران(٢٠٠٤) گزارش كردند كه تنش خشكي در انگور باعث كاهش ميزان كلروفيل مي‌شود. دلورنزي و رانا (٢٠٠١) در مطالعه‌اي بر روي انگور بيان داشته‌اند كه افت كارايي استفاده از CO_2 ورودي به برگ تابعي از ميكرو كليما و آب قابل دسترس مي‌باشد. آنها بمدت ٦ روز در فاصله دو آبياري مشاهده كردند كه با كاهش محتواي آب خاك هدايت روزنه‌اي و تعرق كاهش پيدا كرد. استيون و كول(١٩٨٧) نيز دريافتند كه در انگور پتانسيل آب گياه تابعي از لگاريتم پتانسيل ماتريك خاك است. لاولور (٢٠٠٢) مشاهده كرد كه با كاهش محتواي نسبي آب برگ(RWC) ميزان هدايت روزنه‌اي، فتوسنتز و فرآوري CO_2 كاهش پيدا مي‌كند. تحقيقات ماركو وهمكاران (٢٠٠٢) در مورد انگور نشان مي‌دهد كه در اثر تنش آبي ميزان فتوسنتز، هدايت روزنه‌اي و فعاليت فتوسيستم II كاهش مي‌يابد. در يك تحقيق مشاهده شد كه كاهش آب قابل دسترس خاك در دو رقم انگور شاردوني و آيرن باعث كاهش فتوسنتز در هر دو رقم شد اما اين كاهش در رقم آيرن بيشتر بود(٢٠). دتوري (١٩٨٥) در مطالعه گلداني نهالهاي بادام در سطوح ٩٠، ٦٠ و ٣٠ درصد آب قابل استفاده خاك دريافت كه يك رابطه خطي بين هدايت روزنه‌اي و مقدار آب خاك وجود دارد. همچنين گزارش شده است كه تنش خشكي سرعت تعرق را در انگور از ١٦/٥ به ٤/١٠ گرم بر ساعت بر متر مربع كاهش داد(٢٨). جوربا و همكاران(١٩٨٥) نيز بيان داشته‌اند كه در زيتون پس از رفع تنش مقدار فتوسنتز و هدايت روزنه‌اي به محتواي نسبي آب برگ بستگي دارد. گزارش شده است كه در انگور با وجود ميزان هدايت روزنه‌اي پايين (٠/١ ميلي‌مول‌بر متر مربع بر ثانيه) بعد از آبياري مجدد بازسازي فتوسنتز صورت مي‌گيرد(١٥).

تنش خشكي علاوه بر تاثير بر فتوسنتز، خصوصيات بيوشيميايي گياه را نيز تحت تاثير قرار مي‌دهد. كاهش محتواي پروتئين تحت تنش خشكي با افزايش فعاليت آنزيم‌هاي تجزيه‌كننده پروتئين و نيز تجمع اسيد آمينه پرولين گزارش شده است (٢، ٨، ٩). خصوصيات بيوشيميايي مانند مقدار اسيد آمينه پرولين و پايداري كلروفيل مي‌تواند به عنوان معياري براي گزينش ارقام مقاوم به خشكي مورد استفاده قرار گيرد (٣١). از طرف ديگر تجمع پرولين به تنظيم اسمزي برگ كمك مي‌كند (١١، ٢٧). تنش خشكي از طريق كاهش فتوسنتز مي‌تواند توليد كربوهيدرات‌هاي محلول را كاهش دهد، اما افزايش غلظت كربوهيدرات‌هاي محلول در شرايط تنش به منظور تنظيم اسمزي و ادامه جذب آب توسط گياه گزارش شده است (٢، ٣٤). ويرگونا و بارلاو(١٩٩١) گزارش كردند كه در شرايط تنش خشكي ميزان كربوهيدرات‌هاي محلول در الكل كه داراي وزن مولكولي كم مي‌باشند، افزايش يافت در حاليكه مقدار كربوهيدرات‌هاي محلول در آب با وزن مولكولي زياد، كاهش نشان داد.

با توجه به شرايط كشت انگور بصورت ديم در استان كردستان، بررسي ارقام مورد استفاده و ارائه شاخص‌هاي مرتبط با مقاومت به خشكي در اين گياه حائز اهميت است. گزينش در جهت اين شاخص‌ها مي‌تواند به بهبود مقاومت به خشكي كمك كند. به اين منظور پارامترهايي نظير ميزان فتوسنتز، هدايت روزنه‌اي، تعرق، CO_2 زير روزنه‌اي، محتواي نسبي آب برگ(RWC)، ميزان كلروفيل، پرولين و قندهاي محلول در آب و الكل در برگهاي دو رقم انگور تجاري در استان كردستان مورد بررسي قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

در اين تحقيق كه بصورت گلداني انجام گرفت، بوته‌هاي سه ساله انگور در فروردين ماه ١٣٨٢ در گلدان‌هايي پلاستيكي حاوي ٩/٢٦٥ كيلوگرم خاك شامل٢ قسمت خاك رس+ ٣ قسمت ماسه+ ٣قسمت شن+٢قسمت كود حيواني، كشت شدند (١٠). آزمايش بصورت فاكتوريل در قالب طرح آزمايشي بلوكهاي كامل تصادفي با دو رژيم رطوبتي شامل آبياري هنگامي كه محتواي آب خاك به ٥٠% آب قابل استفاده رسيد(شاهد) و هنگامي كه محتواي آب خاك به ١٠% آب قابل استفاده كاهش يافت(تنش) و دو رقم انگور رشه و خوشناو در مجموع با ٤ تيمار و سه تكرار درفضاي آزاد دانشكده كشاورزي دانشگاه كردستان به اجرا گذاشته شد. هر واحد آزمايشي شامل

٥ گلدان بود. درصد آب قابل استفاده از طريق وزن كردن گلدان‌ها در ظرفيت مزرعه و در روزهاي بعد از آبياري و با توجه به محتواي آب خاك در نقطه پژمردگي و ظرفيت زراعي محاسبه گرديد. تنش خشكي در تيرماه كه مصادف با دوره تنش در استان كردستان است اعمال شد. بنابراين از زمان كشت تا نهم تير١٣٨٢ كه زمان شروع آزمايش بود، گلدان‌ها بطور يكسان آبياري شدند. در روز اول آزمايش گلدان‌هاي شاهد و تحت تنش بطور يكسان آبياري شدند. بعد از دو يا سه روز بسته به دماي محيط زماني كه محتواي آب خاك گلدان‌هاي شاهد به ٥٠% آب قابل استفاده خاك رسيد اين گلدان‌ها دوباره آبياري شدند(روزهاي اول، چهارم و ششم). گلدان‌هاي تيمار تنش شش روز پس از آبياري زماني كه محتواي آب قابل استفاده خاك به ١٠ % رسيد دوباره آبياري شدند. از روز آغاز آزمايش تا ٢ روز بعد از پايان تنش ميزان فتوسنتز(ميكرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانيه)، تعرق(ميلي مول آب بر متر مربع بر ثانيه)، هدايت روزنه‌اي(ميلي مول بر متر مربع بر ثانيه) و CO_2 زير روزنه‌اي(ميكرومول بر مول) با استفاده از دستگاه IRGA مدل LCA4 در ساعت ١١ تا ١٢ صبح و در شدت نور ١٤٠٠-١٢٠٠ ميكرومول فوتون بر متر مربع بر ثانيه اندازه‌گيري شدند. محتواي نسبي آب برگ(RWC) در هر روز اندازه‌گيري شد. به اين منظور وزن تر قطعاتي از برگ و سپس وزن تورژسانس آنها با قرار دادن اين قطعات به مدت ٤ ساعت در شدت نور كم در داخل آب مقطر اندازه‌گيري شده و به دنبال آن برگها در داي ٧٥ درجه سانتيگراد خشك شده و پس از تعيين وزن خشك آنها ميزان محتواي نسبي آب برگ(RWC) از رابطه زير محاسبه گرديد(٣٣).

% RWC= [(وزن خشك - وزن تورژسانس)/(وزن خشك - وزن تر)] *١٠٠

جهت اندازه‌گيري ميزان كلروفيل، پرولين و كربوهيدراتهاي محلول در آب و الكل، نمونه‌هاي برگ در شرايط شاهد(روز شروع آزمايش) و تنش خشكي(شش روز پس از اعمال تنش زماني كه محتواي آب خاك به ١٠% آب قابل استفاده خاك رسيد) تهيه گرديد. همچنين نمونه‌هايي از برگ در روز هشتم آزمايش(دو روز پس از آبياري مجدد تيمارهاي شاهد و تنش) در هر دو دسته بوته‌هايي كه قبلاً تحت تيمارهاي شاهد و تنش بودند برداشت گرديد و تا زمان استخراج و اندازه‌گيري تركيبات فوق در داخل فريزر نگهداري شدند(٣و ٦ و ٨).

روشهاي اندازه‌گيري ميزان كلروفيل، پرولين و كربوهيدرات‌هاي محلول در آب و الكل:

الف) كلروفيل: كلروفيل بر اساس روش آرنون استخراج شد و ميزان جذب نور توسط عصاره استخراج شده با اسپكتروفتومتر مدل(Jenway) در طول موج ٦٦٣ و ٦٤٥ نانومتر تعيين گرديد. غلظت كلروفيل از طريق روابط زير بدست آمد.

- (جذب در ٦٦٣ نانومتر)١٢/٧ }= ميلي‌گرم كلروفيل a در هر گرم وزن تر
(١٠٠٠* W)/V *{(جذب در ٦٤٥ نانومتر)٢/٦٩

– (جذب در ٦٤٥ نانومتر)٢٢/٩ }= ميلي‌گرم كلروفيل b در هر گرم وزن تر
(١٠٠٠* W)/V *{(جذب در ٦٦٣ نانومتر)٤/٦٩

(جذب‌در ٦٤٥ نانومتر)٢٠/٢ }= ميلي‌گرم كلروفيل a و b در هر گرم وزن تر
(١٠٠٠* W)/V*{(جذب در ٦٦٣ نانومتر)٨/٠٢+

در اين روابط V حجم نمونه استخراج شده و W وزن تر نمونه است (٨، ٤).

ب) پرولين: محتواي پرولين ٠/٥ گرم برگ انگور بر اساس روش بيتس در اسيد سولفوسالي‌سيليك استخراج شد و غلظت پرولين نمونه‌ها به كمك اسيد ناين هيدرين در تولوئن با استفاده از اسپكتروفتومتر به كمك غلظت‌هاي مشخص پرولين خالص بعنوان شاهد در طول موج ٥٢٠ نانومتر تعيين شد(٦).

ج) كربوهيدرات‌هاي محلول در آب و الكل: كربوهيدرات‌هاي محلول در الكل از طريق حرارت دادن ٠/٥ گرم برگ تر در ١٠ ميلي‌ليتر اتانل ٩٥% در داي ٨٠ درجه سانتيگراد به مدت ٣٠ دقيقه استخراج شد. كربوهيدرات‌هاي محلول در آب نيز از طريق جوشاندن ماده خشك باقي‌مانده از فرآيند فوق در ١٠ ميلي‌ليتر آب مقطر در داي ٩٥ درجه سانتيگراد به مدت ١ ساعت استخراج گرديد. كربوهيدرات‌هاي محلول استخراج شده پس از سانتريفوژ واضافه كردن هيدروكسيد باريم، سولفات روي و اسيد سولفوريك به روش فنل اسيد سولفوريك با استفاده از اسپكتروفتومتر مدل(Jenway) در طول موج ٥٣٥ نانومتر قرائت شد (٣، ٢٣).

نتايج و بحث

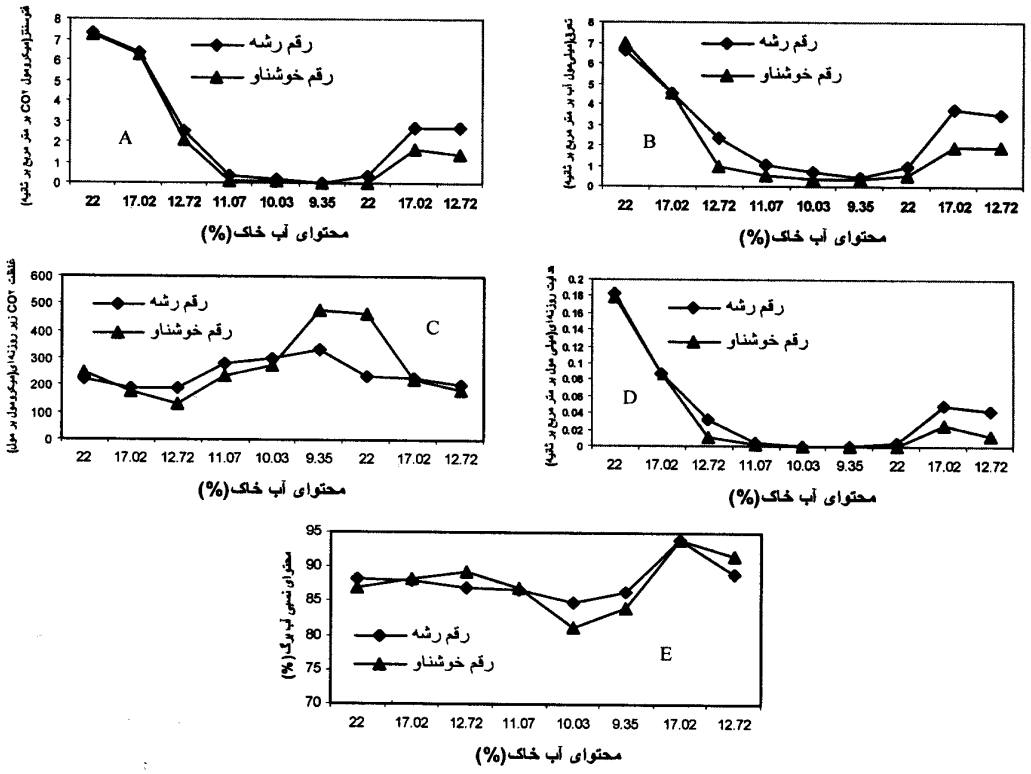
در اين آزمايش تنش خشكي در مقايسه با شاهد اثر معني‌داري بر پارامترهاي تبادلات گازي داشت(جدول۱). سرعت فتوسنتز در دو رقم رشه و خوشناو در شرايط شاهد به ترتيب ۷/۳۲ و ۷/۲۱ ميكرومول CO_2 بر متر مربع بر ثانيه بود و در شرايط تنش در هر دو رقم به نزديك صفر رسيد(شكل A :۱)، اما در طي كاهش محتواي آب خاك بويژه پس از رفع تنش رقم رشه به طور معني‌داري ميزان فتوسنتز بالاتري داشت(شكل A: ۱). بررسي ميزان هدايت روزنه‌اي نيز نشان مي‌دهد كه رقم رشه در اوايل دوره تنش و نيز پس از رفع تنش از هدايت روزنه‌اي بيشتري نسبت به رقم خوشناو برخوردار بوده است (شكل D:۱). بنابراين فتوسنتز بيشتر، در رقم رشه مي‌تواند به دليل هدايت روزنه‌اي بيشتر بوده و با نفوذ CO_2 به برگ مرتبط باشد. گرچه بسته شدن روزنه‌ها تحت تنش خشكي به منظور كاهش هدر رفت آب صورت مي‌گيرد، اما به دليل ممانعت از نفوذ CO_2 مي‌تواند فتوسنتز را به كمتر از نقطه جبراني CO_2 كاهش دهد(۱۹). در اين تحقيق هدايت روزنه‌اي كمتر در رقم خوشناو مصرف آب را در اين رقم كاهش مي‌دهد(شكل E :۱)، اما با كاهش فتوسنتز در شرايط تنش خشكي نيز همراه بوده و باعث حساسيت بيشتر به خشكي شده است. بنابراين هدايت روزنه‌اي كمتر(به عبارت ديگر اجتناب از خشكي) در اين گونه مرتبط با مقاومت به خشكي نمي‌باشد. به نظر مي‌رسد دو مكانيسم اجتناب و تحمل تنش در مقاومت به خشكي مؤثر هستند كه در رابطه با انگور با توجه به نتايج اين تحقيق اجتناب از اهميت كمتري برخوردار است. فلكساس(۲۰۰۲) گزارش كرده است كه روند افزايش و كاهش فتوسنتز به شدت تحت تاثير هدايت روزنه‌اي مي‌باشد. روند تغييرات تعرق حاكي از بيشتر بودن آن در رقم رشه نسبت به رقم خوشناو مي‌باشد كه به واسطه هدايت روزنه‌اي بيشتر در رقم رشه است (شكل B :۱). گزارش شده است كه در انگور تحت تنش خشكي مقدار تعرق به يك چهارم مقدار اوليه كاهش يافت(۲۸). تحت تنش شديد كه هدايت روزنه‌اي هر دو رقم برابر بود، رقم رشه محتواي نسبي آب برگ(RWC) بيشتري داشت كه البته از نظر آماري معني‌دار نبود. در مراحل پاياني تنش محتواي نسبي آب برگ (RWC) در رقم رشه ۳/۲۵ % نسبت به رقم خوشناو بيشتر بود(شكل E :۱). لذا با توجه به روند مشابه آبياري در هر دو رقم و تفاوتهاي مشاهده شده در سرعت تعرق، هدايت روزنه‌اي و محتواي نسبي آب برگ (RWC) چنين به نظر مي‌رسد كه رقم رشه توانايي جذب آب بيشتري از خاك داشته و توانسته است مقادير بالاتري آب را تحت تنش در خود نگه دارد. بنابراين مي‌توان گفت كه يكي از مكانيسم‌هاي مقاومت به خشكي در ارقام مقاوم انگور، قابليت بالاتر براي استخراج آب از خاك است. دلورنزي و رانا (۲۰۰۱) در مطالعه‌اي كه در زمينه توانايي مصرف آب توسط انگور انجام دادند، دريافتند كه با كاهش محتواي آب خاك، هدايت روزنه‌اي و تعرق كاهش پيدا مي‌كند. هماهنگ با نتايج آزمايش حاضر لاولور (۲۰۰۲) نيز گزارش كرد كه با كاهش محتواي نسبي آب برگ (RWC) ميزان هدايت روزنه‌اي، فتوسنتز و فرآوري CO_2 كاهش پيدا مي‌كند.

مشاهده روند تغييرات CO_2 زير روزنه‌اي نشان داد كه ميزان آن در طي دوره تنش در دو رقم ابتدا كاهش و بعد افزايش يافته است(شكل C :۱). دليل كاهش اوليه CO_2 بسته بودن روزنه‌ها و جلوگيري از انتشار CO_2 به درون روزنه‌ها مي‌باشد و افزايش بعدي آن به دليل عدم فرآوري CO_2 وارد شده بوسيله سلولهاي مزوفيل برگ تحت تاثير تنش مي‌باشد(۱). كاهش شديدتر غلظت CO_2 زير روزنه‌اي در رقم خوشناو در مراحل اوليه تنش بواسطه هدايت روزنه‌اي كمتر در اين رقم است. افزايش شديد غلظت CO_2 زير روزنه‌اي در رقم فوق در مراحل پاياني تنش نيز نشان مي‌دهد كه در اين رقم تنش شديد خشكي از فرآوري CO_2 جلوگيري كرده و باعث افزايش مقدار آن شده است. بنابراين مي‌توان گفت كه تحت تنش محدود خشكي هدايت روزنه‌اي عامل كاهش فتوسنتز است، در حاليكه در تنش شديد خشكي هدايت روزنه‌اي عامل محدود كننده فتوسنتز نيست بلكه كارايي برگ در استفاده از CO_2 فتوسنتز را محدود مي‌كند.

در اين تحقيق تنش خشكي اثر معني‌داري بر ميزان كلروفيل (جدول۲)، پرولين وقندهاي محلول در آب و الكل داشت (جدول۳). از جمله عوامل كاهنده فتوسنتز تحت تنش خشكي شديد كاهش ميزان كلروفيل است(۷). ميزان كلروفيل

برگ تحت تنش در هردو رقم كاهش يافت (شكل A,B :٢). كاهش كلروفيل در انگور و گندم تحت تنش خشكي گزارش شده است (٢، ٥، ٢٥، ١٨). در آزمايش حاضر رقم رشه تحت تنش ميزان كلروفيل a و b بيشتري در مقايسه با رقم خوشناو داشت(شكل A, B, C :٢) و به همين دليل توانايي بيشتري براي استفاده از CO_2 وارد شده به برگ را به نمايش گذاشت. بنابراين در كل مي‌توان گفت كه فتوسنتز بالاتر در رقم رشه بواسطه توانايي بيشتر اين رقم در انتشار CO_2 از طريق روزنه‌ها به برگ (هدايت روزنه‌اي) و نيز قابليت بالاي آن در استفاده از CO_2 وارد شده به برگ (هدايت مزوفيلي) است. لذا هر دو دسته عوامل روزنه‌اي و غير روزنه‌اي مي‌توانند تعيين كننده ميزان فتوسنتز در شرايط تنش و نهايتاً مقاومت به خشكي در انگور باشند. همانند نتايج اين آزمايش احمدي و بيكر (١٣٧٩)، الهافيد و همكاران (١٩٩٨) و فلكساس و همكاران (١٩٩٩، ٢٠٠٢ و ٢٠٠٤) بيان داشته‌اند كه عوامل روزنه‌اي در مراحل اوليه تنش و عوامل غير روزنه‌اي (مزوفيلي) از جمله غلظت كلروفيل برگ در مراحل پاياني تنش محدود كننده سرعت فتوسنتز تحت تنش خشكي هستند كه مشابه نتايج آزمايش حاضر است.

در اين آزمايش پس از برطرف شدن تنش بواسطه رفع اثرات تنش و امكان فرآوري CO_2 بوسيله برگ ميزان CO_2 زير روزنه‌اي كاهش پيدا كرد(شكل C :١). همچنين دو روز پس از رفع تنش ميزان هدايت روزنه‌اي در رقم رشه نسبت به خوشناو بيشتر بود(شكل D :١) كه نشان از قدرت برگشت سريعتر روزنه‌ها به حالت اوليه پس از رفع تنش در رقم رشه دارد. جوربا و همكاران (١٩٨٥) بيان داشته‌اند كه پس از رفع تنش مقدار فتوسنتز و هدايت روزنه‌اي به محتواي نسبي آب برگ بستگي دارد. در تحقيق حاضر مشاهده شد كه تعرق، فتوسنتز و ميزان كلروفيل نيز پس از رفع تنش در رقم رشه بيشتر از رقم خوشناو بود(شكل A, B :١ و A, C :٣). قابليت بيشتر رقم رشه براي بازيافت خصوصيات روزنه‌اي و فتوسنتز پس از رفع تنش ممكن است با مقاومت به خشكي آن مرتبط باشد.



شكل ١- تغييرات سرعت فتوسنتز، تعرق، هدايت روزنه‌اي، ميزان CO_2 زير روزنه‌اي و محتواي نسبي آب برگ تحت تنش خشكي در دو رقم انگور

جدول ۱- تجزيه واريانس مربوط به سرعت فتوسنتز ، ميزان تعرق ، هدايت روزنه‌اي و ميزان CO_2 زير روزنه‌اي در دو رقم انگور تحت تنش خشكي

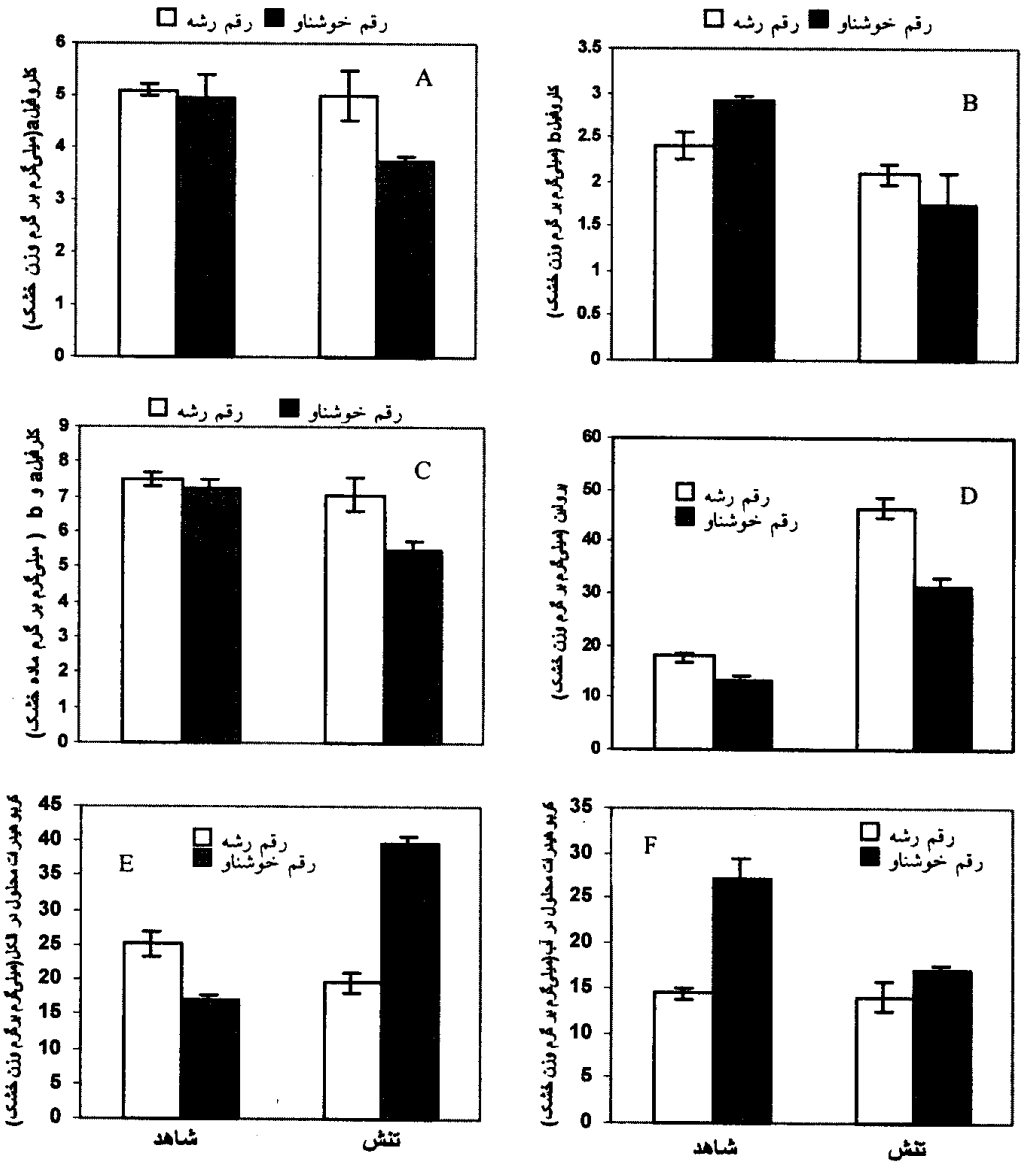
منبع تغييرات		درجه آزادي	روز اول	روز دوم	روز سوم	روز چهارم	روز پنجم	روز ششم	روز ششم دو ساعت بعد از آبياري	روز هفتم	روزهشتم
			ميانگين مربعات								
سرعت فتوسنتز	تكرار	۲	۰/۰۰۷ n.s	۳/۷ n.s	۱۶۱/۹ n.s	۲۴/۹ n.s	۱/۱ n.s	۰/۵۴۱ n.s	۱/۳ n.s	۳۵/۴ n.s	۱۲/۰۲ n.s
	رقم	۱	۱۶/۱۲ n.s	۵۸/۰۵ n.s	۶۸/۱ n.s	۱۳۴/۵ n.s	۱/۱۵ n.s	۱۰۰/۷ **	۴۷۸/۳ **	۵۷۵/۰۵ **	۳۳۶/۸ *
	تنش	۱	۰/۳۳ n.s	۱۱/۵۶ n.s	۴۱۹۵/۵ **	۱۲۶۶۴/۵ **	۱۶۶۱/۹ **	۱۸۹/۸ **	۴۳/۵ **	۱۵۶۰/۸ **	۱۲۸۴/۸ **
	رقم* تنش	۱	۲۷/۲ n.s	۷۵/۲ *	۲۰۹۴/۹ **	۵/۴ n.s	۱۱۹/۹ *	۱۰۰/۷ **	۰/۷ n.s	۳/۳ n.s	۱۷۷/۹ n.s
	خطا	۶	۸/۵۴	۱۵/۳	۸۶/۶	۲۴/۳	۵/۶	۰/۶	۰/۹۵	۳۵/۶	۳۵/۹
تعرق	تكرار	۲	۴/۳۴ n.s	۵/۵۷ n.s	۹/۸ n.s	۴۱/۶ n.s	۱۲/۵ n.s	۰/۰۴۷ n.s	۱۱/۹ n.s	۱۱/۵ n.s	۶/۸۴ n.s
	رقم	۱	۱۰/۱۵ n.s	۲/۵ n.s	۵۱۰/۶ **	۳۴۰/۲ *	۵۳۹/۵ **	۱۴/۱ **	۲۸۷/۶ **	۱۱۴۰/۸ **	۶۶۸/۹ **
	تنش	۱	۵/۹ n.s	۶/۸ n.s	۷۵۱/۷ **	۸۷۲۷/۹ **	۱۳۱۵/۱ **	۱۴/۸ **	۳۲/۷ n.s	۱۱۲۰/۵ **	۷۱/۱ n.s
	رقم* تنش	۱	۰/۴۷ n.s	۴/۵ n.s	۲۴۳/۷ *	۹/۵ n.s	۲۵/۲ n.s	۱۸/۶ **	۵/۱ n.s	۱۵/۶ n.s	۳۴/۶ n.s
	خطا	۶	۱۱/۹	۷/۴	۲۶/۷	۳۵/۸	۱۱/۴	۰/۵	۱۱/۸	۲۲/۷	۱۲/۹
CO2 زير روزنه‌اي	تكرار	۲	۲۰۶/۲ n.s	۵۱۱/۴ n.s	۲۶۰/۸ n.s	۱۷۲/۹ n.s	۳۲/۶ n.s	۸۴/۹ n.s	/۱ n.s ۱۷۴۳۴	۳۲۵۵/۵ n.s	۲۱/۱ n.s
	رقم	۱	۲۰۰/۴ n.s	۲۴۶۱/۲ n.s	۱۱۷۵/۳ n.s	۲۵۴۶/۳ n.s	۷۲۸/۷ **	۱۰۵۶۲۶/۳ **	۶۲۸۲۱/۵ **	۸۷۱/۶ n.s	۱۸/۵ n.s
	تنش	۱	۱۰۱/۵ n.s	۴۲/۳ n.s	۲۱۹۵/۱ *	۱۲۱۵۲/۷ *	۲۶۲۶۶/۹ **	۱۹۹۰/۷ **	۳۵۵۱۳/۴ **	۲۱۶۱/۹ n.s	۱۶۸۷/۷ **
	رقم* تنش	۱	۵۷۹/۱ n.s	۷۷۹/۰۲ n.s	۴۲۸۵/۰ *	۴۲۵/۵ n.s	۲۳۲/۶ n.s	۵۹۹۰/۷ **	۲۰۵۰۷/۱۲ *	۶۳۹/۶ n.s	۶۴۸/۱ *
	خطا	۶	۲۴۸/۶	۵۴۹	۳۲۵/۳	۱۸۹۹/۸	۴۴/۶	۶۶/۶	۲۰۰۷/۴	۱۴۰۳/۲	۵۹/۸
هدايت روزنه‌اي	تكرار	۲	۰/۵۹ n.s	۴/۸ n.s	۰/۰۹۶ n.s	۱/۹ n.s	۱/۲۶۷ n.s	-	۱۲۶/۷۱۲ n.s	۱۷/۱۹۹ n.s	۱/۰۱ n.s
	رقم	۱	۷/۹ n.s	۱/۸ n.s	۲/۶۸ **	۳۳/۱۴ **	۱۶/۰۷۷ *	-	۳۲/۰۴۸ n.s	۱۸۳/۰۰۶ *	۱۶۱/۱۵۷ **
	تنش	۱	۰/۰۰۷ n.s	۴/۴ n.s	۰/۲۸۶ *	۱۴۱۳/۵ **	۱۶۰/۷۹ **	-	۱۹۶/۱۰۵ *	۳۱۶/۳۷۶ **	۳۷/۷۸۷ **
	رقم* تنش	۱	۴/۱۴ n.s	۱/۸۴ n.s	۰/۰۱۳ n.s	۵/۱۱ n.s	۱۶/۰۷۷ *	-	۱۱/۹۲۹ n.s	۰/۰۴۳ n.s	۱۱/۸۵۲ *
	خطا	۶	۱/۷	۱/۷	۰/۰۵۲	۱/۶	۱/۵	-	۲۱/۳	۱۷/۰۸	۰/۴
RWC	تكرار	۲	۱۱/۸۵۱ n.s	۳/۷۹۷ n.s	۲۰/۳۶۲ n.s	۱۰/۰۶۸ n.s	۵/۹۸۷ n.s	۷/۶۹۶ n.s	-	۷/۳۲ n.s	۱۲/۲۹۱ n.s
	رقم	۱	۰/۹۶۹ n.s	۲/۵۳۹ n.s	۵/۴۹۵ n.s	۲/۴۴۸ n.s	۱۰/۴۳۵ n.s	۰/۱۳۷ n.s	-	۱۵/۱۸۷ n.s	۲/۴۳ n.s
	تنش	۱	۱۴/۷۱۹ n.s	۰/۵۱۳ n.s	۲/۶۵۱ n.s	۰/۶۸۲ n.s	۱/۴۲۴ n.s	۴۰/۰۴ *	-	۴/۴۴۱ n.s	۶/۱۶۳ n.s
	رقم* تنش	۱	۱/۲۶۱ n.s	۱/۷۱۸ n.s	۳/۰۶ n.s	۵/۰۹۶ n.s	۱۰/۳۶ n.s	۱۲/۶۴۹ n.s	-	۷/۵۲۱ n.s	۷/۰۵۲ n.s
	خطا	۶	۴/۹	۷/۸	۳/۳	۵/۵	۲۹/۵	۳/۹	-	۹/۱۵	۷/۷۵

*معني‌دار در سطح ۰/۰۵ ، **معني‌دار در سطح ۰/۰۱ ، n.s غير معني‌دار

تنش خشكي ميزان پرولين برگ را در رقم رشه از ۱۷/۹ به ۴۶/۵ و در رقم خوشناو از ۱۳ به ۳۱/۱ ميلي‌گرم بر گرم وزن خشك افزايش داد(شكل D :۲). افزايش پرولين تحت تنش خشكي در انگور گزارش شده است(۲). تحقيقات نشان مي‌دهد كه باز و بسته شدن روزنه‌ها تحت تاثير تنظيم اسمزي در سلولهاي روزنه صورت مي‌گيرد و پرولين نقش مهمي در تنظيم اسمزي دارد(۱۱، ۲۷). بنابراين پرولين بيشتر، تحت تنش در رقم رشه مي‌تواند به فرايند تنظيم اسمزي و افزايش هدايت

روزنه‌اي منتهي شود، كه در اين آزمايش چنين روندي محتمل به نظر مي‌رسد. افزايش هدايت روزنه‌اي باعث ورود CO_2 و افزايش فتوسنتز و نيز خروج آب از برگ و كاهش بار دمايي برگ و مقاومت به گرما در شرايط تنش خواهد شد(۳۰). براساس اين تحقيق دو روز بعد از رفع تنش ميزان پرولين در رقم رشه كاهش يافته است ولي بازيافت دوباره وكاهش پرولين در رقم خوشناو صورت نگرفته است كه اين مسئله احتمالاً نشان دهنده قدرت بازيافت بيشتر در رقم رشه از لحاظ استفاده از پرولين در سنتز مجدد پروتئينها مي‌باشد (شكل D :۳).

نتايج اين آزمايش نشان مي‌دهد كه تحت تنش ميزان كربوهيدرات محلول در الكل در رقم رشه كاهش يافته ولي در رقم خوشناو افزايش يافته است (شكل E :۲) به گونه‌اي كه در شرايط تنش ميزان كربوهيدرات‌ها در رقم خوشناو به ميزان دو برابر رقم رشه رسيده است. ميزان كربوهيدرات محلول در آب در رقم رشه تحت تنش تغييري نكرده ولي در رقم خوشناو كاهش يافته است(شكلF:۲). به نظر مي‌رسد كه افزايش غلظت كربوهيدرات محلول در الكل(كربوهيدرات‌هاي با وزن مولكولي پايين) در رقم خوشناو در شرايط تنش به واسطه كاهش غلظت و تجزيه كربوهيدرات‌هاي محلول در آب با وزن مولكولي بيشتر بوده است.



شكل ۲- ميزان كلروفيل، پرولين و كربوهيدرات‌هاي محلول در الكل و آب در دو رقم انگور تحت تنش خشكي

جدول ۲- تجزيه واريانس مربوط به كلروفيل در دو رقم انگور تحت تنش خشكي

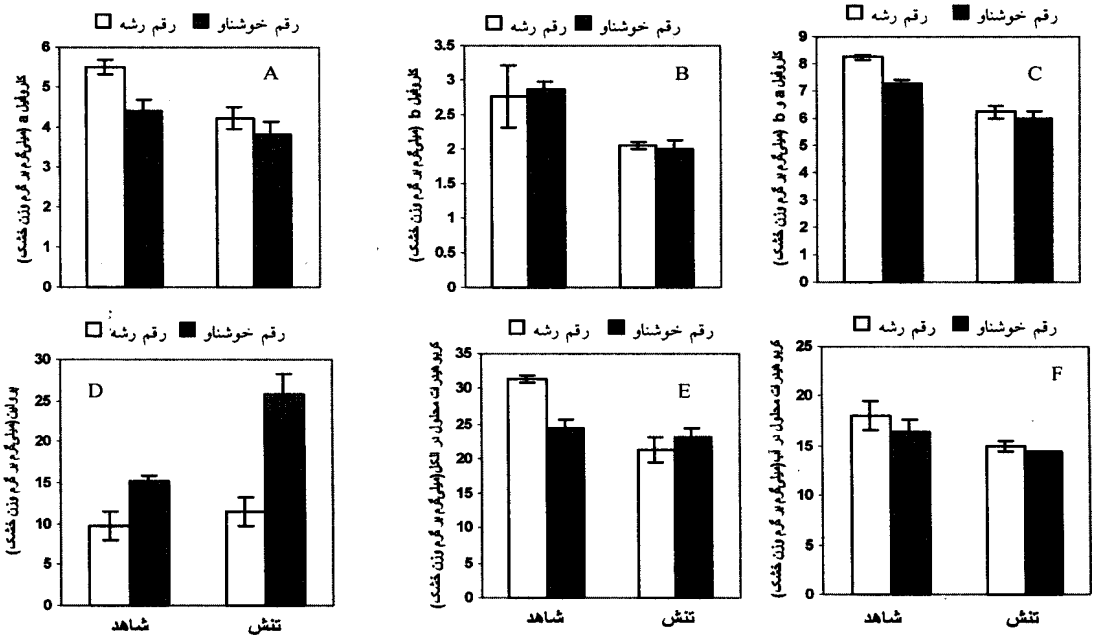
منبع تغييرات	درجه آزادي	ميانگين مربعات					
		كلروفيلa (تحت تنش)	كلرفيلa (بعد از تنش)	كلرفيلb (تحت تنش)	كلرفيلb (بعد از تنش)	كلرفيلa و b (تحت تنش)	كلرفيلa و b (بعد از تنش)
تكرار	۲	۰/۸ n.s	۰/۴۹ n.s	۰/۳ n.s	۰/۲۶ n.s	۰/۲ n.s	۰/۱۵ n.s
رقم	۱	۱/۵ n.s	۱/۷ **	۰/۲ n.s	۰/۰۰۵ n.s	۲/۶۷ *	۱/۲ **
تنش	۱	۱/ ۳ n.s	۲/۵ **	۰/۶ *	۱/۹ *	۳/۵ *	۷/۹ **
رقم* تنش	۱	۰/۹ n.s	۰/۴ n.s	۰/۰۴ n.s	۰/۰۲ n.s	۱/۳ n.s	۰/۴ n.s
خطا	۱۱	۰/۵	۰/۱۴	۰/۰۸	۰/۱۴	۰/۳۷	۰/۰۷

*معني‌دار در سطح ۰/۰۵ ، **معني‌دار در سطح ۰/۰۱ ، n.s غير معني‌دار

جدول ۳- تجزيه واريانس مربوط به پرولين، كربوهيدرات‌هاي محلول در الكل و آب در دو رقم انگور تحت تنش خشكي

منبع تغييرات	درجه آزادي	ميانگين مربعات					
		پرولين (تحت تنش)	پرولين (بعد از تنش)	كربوهيدرات محلول در الكل (تحت تنش)	كربوهيدرات محلول در الكل (بعد از تنش)	كربوهيدرات محلول در آب (تحت تنش)	كربوهيدرات محلول در آب (بعد از تنش)
تكرار	۲	۱/۰۱ n.s	۵/۳ n.s	۱۳/۸ n.s	۴/۴ n.s	۰/۷ n.s	۸/۲ n.s
رقم	۱	۳۰۸/۴ **	۲۹۲/۴ **	۱۰۵/۵ **	۲/۳۱ n.s	۱۸۱/۲ **	۴/۰۴ n.s
تنش	۱	۱۶۳۷/۳ **	۱۱۲/۵ *	۲۲۱/۲ **	۹۶/۱ **	۸۳/۰۵ *	۲۰/۰۳ **
رقم* تنش	۱	۸۳/۴ *	۵۵/۸ n.s	۶۰۰/۹ **	۵۶/۵ *	۷۱/۵ *	۰/۹ n.s
خطا	۱۱	۸/۹	۱۱/۰۴	۳/۰۵	۵/۲	۷/۸۷	۷/۸۷

*معني‌دار در سطح ۰/۰۵ ، **معني‌دار در سطح ۰/۰۱ ، n.s غير معني‌دار



شكل۳- ميزان كلروفيل، پرولين، كربوهيدرات‌هاي محلول در آب و الكل دو روز بعد از پايان تنش خشكي در دو رقم انگور

ويركونا و بارلاو (۱۹۹۱) نيز گزارش كردند كه در گندم تحت تنش خشكي نسبت كربوهيدرات‌هاي محلول در الكل به كربوهيدرات‌هاي محلول در آب افزايش يافت كه بواسطه تجزيه كربوهيدرات‌هاي با وزن مولكولي بالا بود كه به تنظيم اسمزي و ادامه جذب آب كمك مي‌كند. گزارش شده است كه در غلات كربوهيدرات‌هاي محلول جزء اصلي تنظيم‌كننده اسمزي تحت تنش مي‌باشند(۲۹)، اما در آزمايش حاضر با توجه به حساسيت بيشتر رقم خوشناو در مقايسه با رقم رشه و تجمع بيشتر كربوهيدرات در رقم خوشناو، به نظر مي‌رسد كه تجمع كربوهيدرات مكانيسم اصلي تنظيم كننده اسمزي در اين رقم نيست. از طرف ديگر افزايش شديدتر پرولين در رقم رشه دلالت بر آن دارد كه در انگور احتمالا تجمع پرولين در مقايسه با كربوهيدرات نقش بيشتري در تنظيم اسمزي دارد. تركيبات تنظيم كننده اسمزي مي‌توانند به حفظ تورژسانس برگ و ادامه جذب آب كمك كنند(۲۲). بويژه پس از رفع تنش مقدار كربوهيدرات‌هاي محلول در الكل با وزن مولكولي كم، در مقايسه با زمان تنش كاهش يافته است(شكل ۳: E)، كه نشان دهنده عدم نياز به اين كربوهيدرات‌ها براي تنظيم اسمزي پس از تنش مي‌باشد. در كل با توجه به پارامترهاي تبادلات گازي و ميزان كلروفيل و پرولين به نظر مي‌رسد كه رقم رشه مقاومت بيشتري در مقابل خشكي داشته باشد.

منابع مورد استفاده REFERENCES

۱. احمدي، ع و د.آ. بيكر. ۱۳۷۹. عوامل روزنه‌اي وغير روزنه‌اي محدود كنندة فتوسنتز در گندم در شرايط تنش خشكي. مجله علوم كشاورزي ايران. جلد ۳۱، شماره ٤ : ۸۲۵ –۸۱۳ .

۳. ربيعي، و. ۱۳۸۲. بررسي واكنشهاي فيزيولوژيكي و مرفولوژيكي برخي ارقام انگور به تنش خشكي. رساله دكتري رشته علوم باغباني دانشكده كشاورزي دانشگاه تهران.

۲. سي‌وسه‌مرده، ع. ۱۳۸۲. جنبه‌هاي فيزيولوژيكي رشد و عملكرد ارقام گندم در ارتباط با مقاومت به خشكي. رساله دكتري رشته زراعت دانشكده كشاورزي دانشگاه تهران.

4. Arnon, D.T. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in Beta vulgaris. plant physiol. 24: 1-15.

5. Ashraf, M.Y., A.R. Azani, A.H. Khan & S.A. Ala. 1994. Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat. Acta physiologia plantarum.16(3): 185-191.

6. Bates, I.S., R.p. Waldern & I.D. Teare. 1973. Rapid determination of free prolin for water stress studies. Plant and soil. 39: 905-207.

7. Behero, R.K., P.C. Mishra & N.K. Choadhury. 2002. High irradiance and water stress induce alteration in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leave. J. Plant phsiol. 159: 967-973.

8. Castrillo, M. & I. Turajillo. 1994. Ribulose-1,5-biphosphate carboxilase activity and chlorophyll and protein content in two cultivares of French bean plants under water stress and rewatering. Photosynthtica. 30: 175-181.

9. Colmer, T.D., E. Epstein & J.d. vork. 1995. Diffrentiae solute regulation in leaf blades of various ages in salt-sensitive wheat and salt tolerant wheat lophopyrum elongation(Host). Plant physiology. 108: 1715-1724.

10. Dahaler. P., K.J. Bradford & R.A. Jones. 1990. Effect of priming and endosperm integrity on seed germination rate of tomato genotypes. II. Germinated at reduced water potential. Jornal of experimental Botany. 41: 1441-1453.

11. Delaney, A.J. & D.P.S. Verma. 1993. Prolin biosynthesis and osmoregulation in plants. Plant journal, 4: 1-8.

12. De Lorenzi, F. & G. Rana. 2001. Sap flow transpiration measurments in a table grape vineyard growing in southern Italy. III International symposium on irrigation of horticultural crops. Acta horticulture. 537: 171-175.
13. Dettori, S. 1985. Leaf water potential, stomatal resistance and transpiration response to different watering in almond, peach and pixy plum. Iinternational symposium on irrigation of horticultural crops. Acta horticulture. 171: 253-258.
14. EL-Hofied, R., D.H. Smith., M. Karrou & K. Samir. 1998. Root and shoot growth, water use and water15. Flexas, J., J. M. Escalona. and H. Medrano. 1999. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. Plant, cell and environment. 22: 39-48.
15. Flaxas, J., J.M. Escalona & H. Medrano. 1999. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. Plant, cell and environment. 22: 39-48.
16. Flexas, J. & H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitation revisited. Annals of Botany. 89: 183-189.
17. Flexas, J., J. Bota., J. M.Escalona., B. Sampol & H. Medrano. 2002. Effect of drought on photosynthesis in grapevines under field condition: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. Functional Plant Biology. 29: 461-471.
18. Flexas, J., B. Josefina., C. Josep., M. E. Jose., G. Jeroni., G. Javier., L. EL-Kaderi., F. M . Sara., T. M. Maria., R. Miquel., R. Diego., S. Bartolome & M. Hipolito. 2004. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. Ann.appl. Biol. 144: 273-283.
19. Francisco, I.P., L.S. Endolz & J. Pardos. 1995. Constraints water stress on plant growth. In: M. Pessarkli(ed). Plant and crop stress. 247-260.
20. Gomez-del, C., M.C. Ruiz & J.R. Lissarrague. 2002. Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in Chardonnay and Airen grapevine. Am.J.Enol. Vitic. 53(2): 138-143.
21. Jorba, J., L. Tapia & D. Sant. 1985. Photosynthesis, leaf water potential, and stomatal conductance in *Olea europaea* under wet and drought conditions. I International symposium on irrigation of horticultural crops. Acta horticulture. 171: 236-241.
22. Judel. G.K. & K. Mengel. 1982. Effect of shading on nonstructural carbohydrates and their tarhover in culms and leaves during the grain filling period of spring wheat. Crop Science. 22: 957-962.
23. Khochert, G. 1987. Carbohydrate determination by phenol- solphoric acid methods. In the handbook of physiological methoods. J. A. Hellebust and J. S. Garigie(Eds) Cambridge University. Press. 96-97.
24. Lawlor, D.W. 2002. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP.Annals of botany. 89: 871-885.
25. Lang., S.N., G. Howell., W. Tammy & P. Jason. 2004. Site-specific management using remote sensing for detection of abiotic stress in grapes. Executive summary- research progress report. Michigan State University- Department of Horticulture – East lansing, Michigan.
26. Marco, J.P., E. Beria, F. Figueiredo., Vicent-Paulo., M.L. Rodrigues., C. Lopes & M.M. Chaves. 2000. Effect of drought stress on Leaf gas-exchange, Biochimistry and physiology of *Vitis vinifera* growing under field condition. 6 th int .Sympo. on grapevines physiol. and Biotechnology. Heraklion, Greece.
27. Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annu.Rev.Plant physiology. 35: 299-319.
28. Patakas, A. 1999. Durnal changes in gas exchange and water relation in field grown grapevines. I International symposium on irrigation of horticultural crops. Acta horticulture. 171: 281-286.
29. Pitman, M.G. 1989. Transport across the root and shoot/root itraction. In:Salinity tolerance in plants. Staples R.C. and G.H.Toenniessen, Eds. Jhon Wileg, New york. pp: 93-123.
30. Ritchie, S.W., H.T. Nguyen & A.S. Haloday. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Sci. 30: 105-111.

31. Sinbha, N.C. & B.D. Patil. 1986. Screening of barley varieties for drought resistance. Plant Breeding. 97: 13-19.
32. Stevens, R.M. & P. Cole. 1987. Grape must composition depends on irrigation management. In Proceedings of the Sixth Australian Wine Industry Technical Conference (Lee, T. ed). Australian Industrial Publishers, Adelaide. pp. 159-64.
33. Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and soil. 58: 339-366.
34. Virgona, J.M., & E.W.R. Barlow. 1991. Drought stress induces changes in the nonstructural carbohydrate composition of wheat stems. Avs. J. Plant physiol. 18: 239-297.
35. Winter, S.R., J.T. Musick & K.B. Porter. 1988. Evaluation of screening techniques for breeding drought resistant winter wheat. Crop Sci. 28: 512-516.