مجله علوم باغبانی ایران
دوره ۴۲، شماره ۱، ۱۳۹۰ (۴۰-۳۱)

تأثیر سطوح مختلف رطوبت خاک بر خصوصیات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی سه رقم انگور (*Vitis vinifera* L.)

رسول جلیلی مرندی[1]*، عباس حسنی[2]، حامد دولتی بانه[3]، حسین عزیزی[4] و رامین حاجی تقی‌لو[5]
۱، ۲، ۳، ۴، ۵، دانشیار، استادیار، استادیار پژوهشی و دانشجویان سابق کارشناسی ارشد
دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه
(تاریخ دریافت: ۸۹/۱/۱۷ - تاریخ تصویب: ۹۰/۱/۲۸)

چکیده

در این تحقیق تحمل به خشکی سه رقم انگور غیرپیوندی (رشه، قزل‌ازوم و بیدانه قرمز) براساس آزمایش فاکتوریل در قالب طرح پایه بلوک‌های تصادفی در سه تکرار مورد ارزیابی قرار گرفت. تیمارهای تنش به صورت سطوح مختلف رطوبتی خاک (۴۰ ، ۶۰ ، ۸۰ و ۱۰۰ ظرفیت مزرعه) به مدت ۳ ماه اعمال گردید. نتایج نشان داد که، اثر رقم، سطوح رطوبتی خاک و اثر متقابل رقم × سطوح رطوبتی خاک بر صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود. اما دمای برگ بین ارقام معنی‌دار نبود. با کاهش رطوبت خاک، طول ساقه، تعداد برگ در هر بوته، سطح برگ، وزن تازه برگ، وزن خشک ساقه و ریشه، محتوای نسبی آب و میزان کلروفیل به طور معنی‌دار کاهش یافت. اما دمای برگ، میزان پرولین و قندهای محلول افزایش یافت. تمامی صفات مورد اندازه‌گیری به غیر از دمای برگ و قندهای محلول در رقم رشه بیشتر بود. اما میزان قندهای محلول در رقم قزل‌ازوم نسبت به دیگر ارقام بیشتر بود. بیشترین شاخص کلروفیل برگ‌ها در ۱۰۰، ۸۰ و ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه در رقم رشه بود و کمترین میزان کلروفیل در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه ارقام انگور قزل‌ازوم و بیدانه قرمز مشاهده گردید. در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه، دمای برگ رقم بیدانه قرمز، میزان پرولین رقم رشه و قندهای محلول قزل‌ازوم در مقایسه با ارقام دیگر بیشتر بود. براساس نتایج به دست آمده، رشه و بیدانه قرمز به ترتیب، ارقام متحمل و حساس به تنش خشکی بود.

واژه‌های کلیدی: **انگور، تنش خشکی، پرولین، محتوای نسبی آب، ظرفیت مزرعه.**

مقدمه

خشکی یکی از مهمترین عوامل محدودکننده تولید محصولات کشاورزی در دنیا است که همه ساله خسارت زیادی بر اثر خشکسالی به محصولات کشاورزی وارد می‌شود. متوسط بارندگی ایران کمتر از یک‌سوم متوسط بارندگی جهان می‌باشد و حدود ۶۵ درصد مساحت کشورمان را مناطق خشک و نیمه‌خشک تشکیل می‌دهد و مقدار متوسط بارندگی ۱۵۰میلی‌متر در سال می‌باشد (Heidari sharif Abad, 2001). از مکانیسم‌های تحمل به خشکی، حفظ اعمال حیاتی در محتوای نسبی آب کمتر برگ و دمای بالا می‌باشد(Taiz & Zeiger, 2002).

توانایی گیاه در مقابل کاهش محتوای نسبی آب و

* نویسنده مسئول: رسول جلیلی مرندی تلفن: ۰۹۱۴-۳۴۱۲۹۶۴ E-mail: rasuljalili@yahoo.com

افزایش دمای سلولی و بهبودی آن بعد از تنش، تنظیم اسمزی، جلوگیری از پلاسیده شدن و چروکیده شدن پروتوپلاسم از روش‌های دیگر تحمل به خشکی در گیاه می‌باشد (Basra & Basra, 1997; Kuznetsov & Shevyalova, 1999; Taiz & Zeiger, 2002; Flexas et al., 2009). علل محدودکننده فتوسنتز در شرایط تنش آبی به صورت عوامل محدودکننده روزنه‌ای است که منجر به کاهش انتشار دی‌اکسیدکربن به فضای بین سلولی، در اثر کاهش هدایت روزنه‌ای و یا عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای که به دلیل اثر مستقیم کمبود آب روی فرایندهای بیوشیمیایی می‌باشد (Lawlar, 1995; Bota et al., 2004; Flexas et al., 2009). تنش خشکی ملایم سبب افزایش وضعیت آبی دو رقم انگور "تمپرانیلو"[1] و "مانتونگرو"[2] گردیده است. اما تنش شدید موجب تنظیم نزولی فتوسنتز و تعرق در ارقام ذکر شده می‌شود (Medrano et al., 2003). رقم "اسکورساچ"[3] علیرغم مصرف آب کمتر، از اسیمیلاسیون کربن بالا برخوردار می‌باشد (Bota et al., 2001). این نوع مقاومت می‌تواند ناشی از کاهش هدایت روزنه‌ای در مقابل پتانسیل آب کمتر برگ‌ها باشد (Bota et al., 2001).

کاهش در میزان محتوای نسبی آب برگ[4] (RWC) می‌تواند دلیل دیگر تفاوت هدایت روزنه‌ای و تعرق بین رژیم‌های مختلف رطوبتی باشد (De Lorenzi & Rana, 2001). هدایت روزنه‌ای، پتانسیل آب برگ و هدایت هیدرولیکی گیاه از جمله عوامل مؤثر در سازگار شدن ارقام انگور به تنش آب می‌باشد (Winkel & Rambal, 1993). در ارقام حساس تنش رطوبتی سبب کاهش هدایت روزنه‌ای همچنین فتوسنتز گیاه می‌شود. در آزمایش‌های انجام داده شده کمبود آب موجب تقلیل فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در انگور "کونکورد" گردیده است (Poni et al., 1994). در اثر خشکی هدایت روزنه‌ای ۴ رقم انگور مورد آزمایش کاهش یافته و مقدار فتوسنتز در رقم "شاردونی" از ارقام دیگر کمتر بوده است (Gomez et al., 2002).

عکس‌العمل ارقام انگور نسبت به تنش خشکی متفاوت می‌باشد و به طور کلی کمبود آب موجب کاهش طول شاخه، ریشه و سطح برگ می‌گردد (Barkoki et al., 1997; Tooumi et al., 2007). در ارقام مقاوم انگور تنظیم هدایت هیدرولیکی با کاهش سطح برگ یا تنظیم روزنه‌ای انجام می‌گیرد (Winkel & Rambal, 1993). در رقم "کاریگنانه"[5] که بومی مناطق مدیترانه‌ای است، تحت تنش کمبود آب، تنظیم فیزیولوژیکی، با کنترل روزنه‌ای انجام می‌گیرد، اما در ارقام بومی مناطق مرطوب نظیر رقم شیراز تنظیم تنش آب با کاهش سطح برگ قابل کنترل است (Winkel & Rambal, 1993). عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای شامل عوامل زیست‌شیمیایی فتوسنتز نظیر مقدار کلروفیل، مقدار فعالیت آنزیم رابیسکو، انتقال الکترون فتوسنتزی، فتوفسفریلاسیون و مقدار متابولیت‌ها می‌باشد (Schultz et al., 1996).

در شرایط خشکی میزان کلروفیل کاهش می‌یابد. کلروفیل و پرولین هر دو از پیش ماده گلوتامات بوجود می‌آیند. بر اساس آزمایش انجام داده شده در دو رقم انگور خوشناو و رشه علاوه بر کاهش سرعت فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه‌ای در ضمن میزان کلروفیل در هر دو رقم مورد آزمایش کاهش نشان داده و میزان کاهش کلروفیل در رقم خوشناو بیشتر از رشه بوده است (Ghaderi et al., 2006). در شرایط خشکی میزان پرولین افزاش می‌یابد و شاید یکی از دلایل کاهش میزان کلروفیل، افزایش سنتز پرولین باشد (Matthews & Anderson, 1988).

قندهای محلول از اسمولیت‌ها[6] (تنظیم‌کننده‌های اسمزی) به شمار می‌آیند و در شرایط خشکی تجمع می‌یابند (Basra & Basra, 1997). تجمع قندهای محلول (ساکارز، گلوکز و فرکتوز) با مقاومت گیاهان به خشکی در ارتباط می‌باشد (Hokekstra & Buiting, 2001). انگور متحمل به خشکی بوده و در مناطقی که میانگین بارندگی سالانه بیشتر از ۳۰۰ میلی‌متر باشد، می‌توان به صورت دیم پرورش داد و کشورمان از مناطق عمده پرورش انگور در دنیا به شمار می‌آید (Jalili

1. Tempranillo
2. Manto Negro
3. Escursach
4. Relative Water Content (RWC)
5. Carignane
6. Osmolytes

(Marandi, 2007). لذا تحقیق در مورد مقاومت ارقام مختلف انگور به مناطق خشک و نیمه‌خشک موجب توسعه پرورش انگور و افزایش تولید این محصول در کشورمان خواهد شد. برای این منظور بررسی مقاومت به خشکی در انگور که می‌تواند به صورت اجتناب[1] و یا تحمل[2] باشد (Rasouli & Golmohammadi, 2009) ضروری به نظر می‌رسد. این تحقیق به منظور بررسی تحمل سه رقم انگور رشه (سیاه سردشت)، قزل‌ازوم و بیدانه قرمز به رژیم‌های مختلف رطوبتی پایه‌ریزی و به مرحله اجرا درآمده است.

مواد و روش‌ها

این تحقیق طی سال‌های ۸۷-۱۳۸۶ در گلخانه‌های مدیریت جهاد کشاورزی شهرستان مهاباد و آزمایشگاه‌های گروه باغبانی دانشگاه ارومیه انجام گرفت. در این بررسی نهال‌های غیرپیوندی یکساله سه رقم انگور (رشه، قزل‌ازوم و بیدانه قرمز) که حاوی سه جوانه و دارای ارتفاع تقریباً یکسان بودند، با چهار رژیم رطوبتی (۴۰، ۶۰، ۸۰، ۱۰۰درصد ظرفیت مزرعه) مورد آزمایش قرار گرفتند. ظرفیت مزرعه توسط روش صفحات تحت فشار تعیین گردید. برای اندازه‌گیری رطوبت ظرفیت مزرعه نمونه‌هایی دست نخورده از خاک با استوانه‌هایی به قطر ۷/۵ و ارتفاع ۰/۵ سانتی‌متر برداشته شد. سپس، با قرار دادن این نمونه‌ها به مدت دو روز در ظرفی که ارتفاع آب در آن تقریباً تا زیر لبه بالایی استوانه بود، خاک از آب اشباع شد. نمونه خاک اشباع تا رسیدن به تعادل هیدرولیکی در دستگاه صفحات فشاری تحت بار فشاری ۳۳۰- سانتی‌متر آب قرار گرفت و رطوبت باقیمانده در خاک به روش توزین تعیین و به عنوان رطوبت ظرفیت مزرعه در نظر گرفته شد (Khodaverdiloo et al., 2011).

برای کشت نهال‌ها از گلدان‌های پلاستیکی سیاه با قطر دهانه ۲۲ سانتی‌متر و ارتفاع ۲۵ سانتی‌متر استفاده گردید. گلدان‌ها حاوی مخلوطی از ماسه بادی، خاک برگ و خاک باغچه به نسبت مساوی بودند.

در طول آزمایش که طی فصل تابستان انجام گرفت، دمای حداقل گلخانه ۱۸/۵درجه سانتی‌گراد و دمای حداکثر ۳۴ درجه سانتی‌گراد بود و از تابش نور طبیعی استفاده گردید. نهال‌های تازه کاشته شده در گلدان‌ها به مدت ۲ ماه به طور یکسان آبیاری شدند. تعیین خصوصیات خاک در آزمایشگاه تجزیه خاک و آب گروه علوم خاک دانشگاه ارومیه انجام گرفت و درصد رطوبت ظرفیت مزرعه‌ای ۲۵/۴ درصد تعیین شد. تیمار رژیم‌های مختلف رطوبتی به مدت ۳ ماه انجام گرفت.

در پایان دوره آزمایش از هر واحد آزمایشی یک گلدان به طور تصادفی انتخاب و بوته‌های موجود در آن به همراه ریشه از خاک خارج شدند.پس از اندازه‌گیری ارتفاع بوته و قطر ساقه، هر بوته به سه جزء شامل برگ‌ها، ساقه و ریشه تقسیم‌بندی شد. برخی از صفات اندازه‌گیری شده بعد از اعمال رژیم‌های مختلف رطوبتی شامل طول ساقه، تعداد برگ، سطح برگ، وزن تر و خشک برگ، وزن خشک ساقه و ریشه، محتوای نسبی آب، میزان کلروفیل و قندهای محلول برگ‌ها بود.

ارتفاع ساقه توسط خط‌کش اندازه‌گیری شد. در محاسبه ارتفاع گیاه طول قاعده ساقه اصلی تا انتهای ساقه رشد یافته از بالاترین جوانه مورد ملاک قرار گرفت. پس از شمارش تعداد برگ‌ها، سطح برگ‌های کل بوته در خاتمه آزمایش توسط دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (مدل Area Meter AM 200) اندازه‌گیری شد. وزن تر برگ‌ها و همچنین وزن خشک برگ، ساقه و ریشه توسط ترازوی حساس توزین گردید. برای تعیین وزن خشک، نمونه‌های مورد نظر را به مدت ۷۲ ساعت در آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده و سپس توسط ترازوی حساس توزین گردید.

برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ‌ها از هر واحد آزمایش دو برگ کاملاً توسعه یافته (از گره چهارم و پنجم پایین شاخه‌ها) را جدا نموده و ۱۰ عدد دیسک برگی به قطر ۸ میلی‌متر از قسمت میانی پهنک‌ها تهیه گردید. دیسک‌های تهیه شده را بعد از توزین، داخل پتری‌دیش‌های درب‌دار که حاوی آب مقطر بودند، قرار داده و به مدت ۴ ساعت در سردخانه و در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد و شرایط تاریک نگهداری شدند. پس از خارج نمودن دیسک‌ها از آب مقطر برای حذف رطوبت اضافه،

1. Avoidance
2. Tolerance

دیسک‌ها را بین دو لایه کاغذ صافی خشک نموده و سپس وزن آماس آنها اندازه‌گیری شد. پس از تعیین وزن آماس، دیسک‌های برگی را به آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد منتقل نموده، بعد از ۴۸ ساعت وزن خشک آنها تعیین گردید. برای تعیین محتوای نسبی آب از رابطه زیر استفاده شد (Smart & Bingham, 1974):

$$RWC = \frac{\text{وزن خشک دیسک‌های برگی} - \text{وزن تر دیسک‌های برگی}}{\text{وزن خشک دیسک‌های برگی} - \text{وزن آماس دیسک‌های برگی}} \times ۱۰۰$$

دمای برگ توسط دماسنج مادون قرمز (Hi 99550 Hana) از فاصله ۴ سانتی‌متر قرائت و یادداشت گردید. برای این منظور در تمامی تیمارها، از هر واحد آزمایشی دو گلدان به تصادف انتخاب گردید (Anconelli & Battilani, 2000). شاخص کلروفیل برگ‌ها با استفاده از دستگاه کلروفیل‌متر (مدل SPAD-502-Minolta Osaka Japan) مورد اندازه‌گیری قرار گرفت. این دستگاه محتوای کلروفیل کل را به صورت شاخصی به نام SPAD اندازه‌گیری می‌کند که یک روش غیرتخریبی می‌باشد (Moutinho-Pereira et al., 2009).

اندازه‌گیری پرولین به روش Paquin & Leechsseur (1979) و میزان قندهای محلول به روش Irigoyen et al. (1992) اندازه‌گیری شد. تجزیه و تحلیل داده‌های آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام گرفت. هر واحد آزمایشی متشکل از سه گلدان بود. تجزیه آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار MSTATC انجام گرفت. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون دانکن استفاده گردید.

نتایج

جدول ۱ نتایج واریانس صفات اندازه‌گیری شده در سه رقم انگور را در سطوح مختلف رطوبتی نشان می‌دهد. تمامی صفات اندازه‌گیری شده به غیر از دمای برگ در ارقام مورد آزمایش در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود. اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی نیز در تمامی صفات اندازه‌گیری شده در سطح احتمال ۱ درصد و شاخص کلروفیل، در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود.

در جدول ۲ و شکل‌های ۱ تا ۴ اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی بر صفات اندازه‌گیری شده مشاهده می‌شود. براساس نتایج جدول ۲، به ترتیب بیشترین و کمترین میزان طول ساقه در ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه و ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه مربوط به انگور بیدانه قرمز بود. بیشترین تعداد برگ در هر بوته و سطح برگ، در ۱۰۰ درصد و ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه در انگور رشه و کمترین تعداد برگ و سطح برگ در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه و در انگور بیدانه قرمز مشاهده گردید و با کاهش تعداد برگ، سطح برگ نیز کاهش یافت. وزن تر برگ در تمامی ارقام مورد آزمایش و در ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه، بیشتر از بقیه رژیم‌های رطوبتی بود و کمترین وزن تر برگ در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه و در ارقام انگور قزل‌ازوم و بیدانه قرمز مشاهده گردید. رقم رشه در ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه، بیشترین وزن خشک ساقه را داشت و کمترین مقدار مربوط به بیدانه قرمز، در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه بود. وزن خشک برگ و ریشه و محتوای نسبی آب در رژیم رطوبتی ۱۰۰ درصد و ۸۰ درصد رشه بیشتر از بقیه تیمارهای رطوبتی، در ارقام مورد آزمایش بود. اما کمترین مقدار وزن خشک برگ و محتوای نسبی آب، در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه در رقم بیدانه قرمز مشاهده گردید (جدول ۲ و شکل ۱).

میزان کلروفیل برگ‌های رقم رشه در ۱۰۰، ۸۰ و ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه بیشتر از دیگر رژیم‌های رطوبتی در ارقام مورد آزمایش بود و کمترین میزان کلروفیل در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه ارقام انگور قزل‌ازوم و بیدانه قرمز مشاهده گردید (شکل ۲). حداکثر میزان پرولین در رقم رشه با رژیم رطوبتی ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه و حداقل میزان پرولین در ۱۰۰ و ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه رقم رشه و همچنین در ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه ارقام قزل‌ازوم و بیدانه قرمز به دست آمد (شکل۳).

رقم قزل‌ازوم در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه از قندهای محلول بیشتری نسبت به از بقیه تیمارهای رطوبتی اعمال شده در ارقام مورد آزمایش برخوردار بود و حداقل میزان قندهای محلول در رقم رشه در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه مشاهده گردید (شکل۴).

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات اندازه‌گیری شده در سه رقم انگور، تحت تأثیر سطوح مختلف رطوبتی خاک

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات						
		طول ساقه	تعداد برگ در هر بوته	سطح برگ	وزن تر برگ	وزن خشک برگ	وزن خشک ساقه	وزن خشک ریشه
بلوک	۲	۲۲/۳۳^{ns}	۶۰/۵۳*	۷۲۶۳۸/۶۳*	۱۵۰/۴۷^{ns}	۵۲/۵۱**	۸۹/۷*	۱۱۹/۷۷^{ns}
رقم	۲	۱۸۸۲/۶۵**	۲۱۹۰/۰۳**	۲۶۸۲۷۴۶/۴۱**	۹۸۲/۱۱**	۹۵۴/۵۶**	۳۰/۲۵**	۳۸۷۴/۸۵**
سطوح رطوبتی	۳	۸۳۰۲/۷۷**	۴۲۹۳/۳۷**	۵۴۰۶۸۷۰/۶۸**	۱۰۱۵۸/۸۸**	۱۶۹۴/۴۵**	۳۳۶/۷۶**	۱۳۵۹/۶۶**
اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی	۶	۳۷۲/۳۲**	۹۷/۷۳**	۱۳۳۶۲۴۸/۲۴**	۱۹۳/۴۷**	۲۶/۱۳**	۵/۷۵**	۱۱۶/۶۳**
خطای آزمایش	۲۲	۱۵/۳۵	۱۵/۷۴	۱۵۳۵۰۰/۹۳	۱۲۲/۸۸	۷۳/۴۴	۱/۳۸	۶۵/۶۹
ضریب تغییرات (٪)	-	۵/۱۰	۷/۴۹	۷/۱۲	۱۱/۹۸	۱۸/۴۵	۵/۸۸	۱۲/۳۴

*، ** و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال ۵ درصد، ۱ درصد و غیرمعنی‌دار.

ادامه جدول ۱-

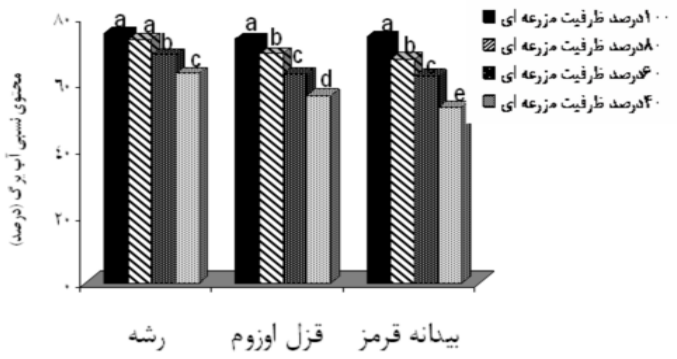
منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		دمای برگ	محتوای نسبی آب	شاخص کلروفیل	میزان پرولین	میزان قندهای محلول
بلوک	۲	۰/۲۱۴^{ns}	۲/۲۶^{ns}	۰/۵۵*	۱۷/۱۱^{ns}	۱۲/۰۸^{ns}
رقم	۲	۰/۱۹۳^{ns}	۱۱۴/۸۶**	۲/۹۳**	۷۷/۸۶**	۱۱۷۳۲/۰۶**
سطوح رطوبتی	۳	۱/۸۴**	۴۶۳/۸۷**	۰/۴۱۱**	۱۱۰۷/۵۶**	۱۷۸۲/۱۸**
اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی	۶	۰/۱۳۴**	۱۰/۴۱**	۰/۰۳۵**	۴۱/۳۸**	۲۵۱۳/۰۶**
خطای آزمایش	۲۲	۰/۰۶۷	۲/۶۸	۰/۰۱۳	۵/۸۲	۹۰/۲۶
ضریب تغییرات (٪)	-	۰/۸۵	۲/۴۷	۶/۶۰	۲۰/۴۹	۸/۹۱

*، ** و ns: به ترتیب معنی‌دار در سطح ۵ درصد، ۱ درصد و غیرمعنی‌دار.

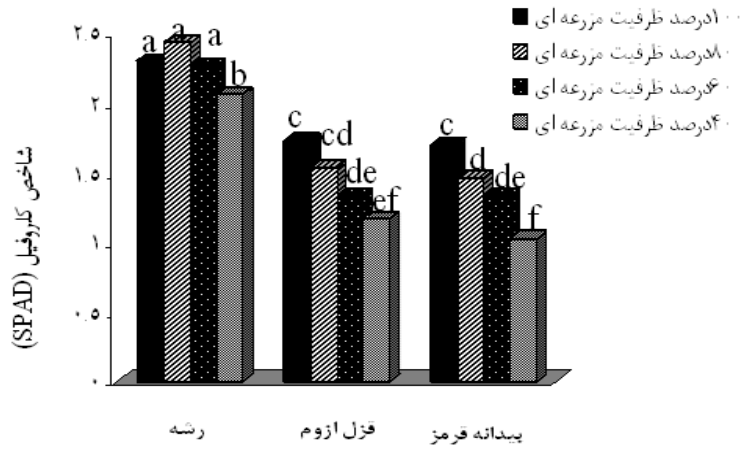
جدول ۲- اثر متقابل رقم انگور و سطوح مختلف رطوبتی خاک بر صفات اندازه‌گیری شده *.

صفات اندازه‌گیری شده / اثر متقابل	طول ساقه (سانتیمتر)	تعداد برگ در هر بوته	سطح برگ (سانتیمتر مربع)	وزن تر برگ (گرم)	وزن خشک برگ (گرم)	وزن خشک ساقه (گرم)	وزن خشک ریشه (گرم)	دمای برگ (سانتیگراد)
رشه × ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه	۱۱۰/۶b	۸۴/۰۰a	۸۶/۶۰a	۱۲۷/۰۰a	۲۸/۷۳a	۶۸/۲۲a	۹۲/۳۰a	۳۰/۲۰d
رشه × ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه	۱۰۹/۸b	۸۳/۰۰a	۸۷۱/۷۰a	۱۱۹/۱۰ab	۲۹/۰۳a	۳۱/۷۷ab	۹۰/۴۰a	۳۰/۴۳cd
رشه × ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه	۸۱/۷۳c	۶۵/۳۳cd	۶۹۱/۵۰b	۹۳/۲۷cd	۲۵/۳۰b	۵۲/۱۰bcd	۸۴/۷۰ab	۳۰/۵۳cd
رشه × ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه	۶۳/۱۰d	۳۹/۳۳f	۶۰۳/۴۰bc	۷۱/۶۰e	۱۷/۲۷e	۴۴/۰۷cde	۷۸/۲۰abc	۳۰/۸۳bc
قزل اوزوم × ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه	۱۰۷/۹b	۷۴/۰۰b	۸۸۹/۰۰a	۱۲۸/۱۰a	۲۵/۹۷b	۶۰/۲۳ab	۷۴/۸۴ab	۲۹/۶۵e
قزل اوزوم × ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه	۷۹/۳c	۶۰/۰۰d	۵۰۱/۶۰cd	۱۰۴/۰۰bc	۲۱/۸۸c	۵۰/۲۳bcde	۶۴/۱۷cd	۳۰/۵۰cd
قزل اوزوم × ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه	۵۶/۸de	۳۹/۰۰f	۳۸۶/۰۰def	۷۸/۳۰de	۱۷/۳۰e	۳۷/۷۰de	۴۴/۶۲efg	۳۰/۷۳bc
قزل اوزوم × ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه	۳۸/۴۰f	۲۴/۰۰g	۲۵۷/۰۰fg	۴۳/۲۷f	۱۰/۰۷g	۲۱/۷۸f	۳۹/۷۳fg	۳۱/۰۳ab
بیدانه قرمز × ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه	۱۲۱/۰۰a	۷۲/۰۰bc	۸۵۳/۸۰a	۱۲۴/۶۰a	۲۲/۸۴c	۵۴/۳۳abc	۷۲/۰۸bc	۳۰/۱۷d
بیدانه قرمز × ۸۰ درصد ظرفیت مزرعه	۷۵/۱۷c	۴۶/۶۷e	۴۷۹/۱۰cde	۱۰۴/۵۰bc	۱۹/۴۹d	۴۸/۲۳bcde	۵۷/۹۰de	۳۰/۴۷cd
بیدانه قرمز × ۶۰ درصد ظرفیت مزرعه	۵۰/۷۳e	۳۲/۳۳f	۳۴۱/۹۰efg	۷۸/۰۰de	۱۳/۹۳f	۳۵/۹۹e	۵۲/۷۸def	۳۰/۸۰bc
بیدانه قرمز × ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه	۲۸/۰۳g	۱۵/۶۷h	۲۰۳/۷۰g	۳۴/۸۷f	۷/۷۷h	۱۶/۴۱f	۳۳/۰۶g	۳۱/۴۰a

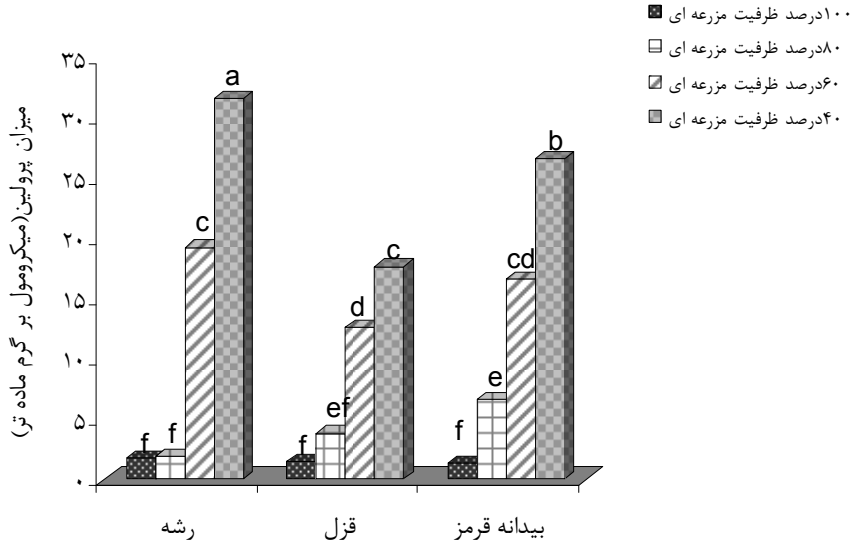
*: میانگین هر ستون که دارای حروف مشترک نمی‌باشند، با آزمون دانکن در سطح احتمال ۵ درصد معنی‌دار هستند.



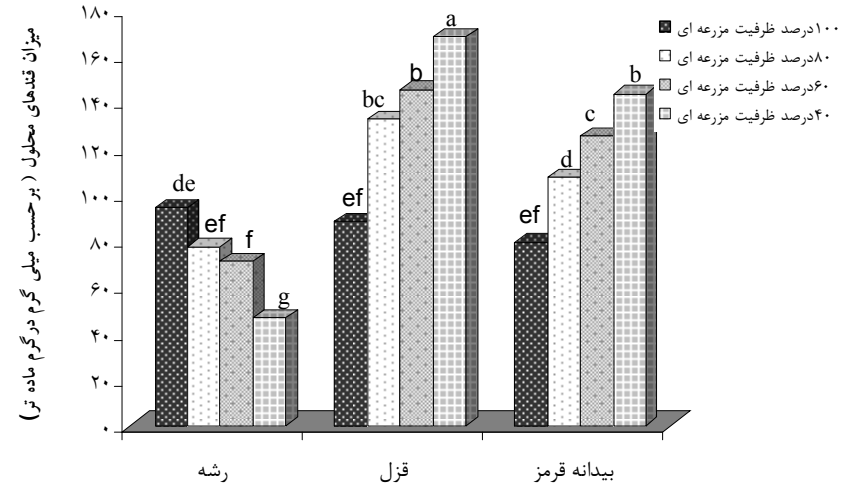
شکل ۱- اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی خاک بر محتوای نسبی آب برگ



شکل ۲- اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی خاک بر شاخص کلروفیل برگ



شکل ۳- اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی خاک بر میزان پرولین برگ



شکل ۴- اثر متقابل رقم و سطوح مختلف رطوبتی خاک بر میزان قندهای محلول برگ

بحث

در این تحقیق سطوح مختلف رطوبتی و تنش خشکی در تمامی صفات اندازه‌گیری شده اثر معنی‌دار نشان داد. در ضمن عکس‌العمل ارقام انگور مورد آزمایش نیز نسبت به سطوح مختلف رطوبتی متفاوت بود. بر اساس گزارش محققان در روی انگور و گیاهان مختلف، کمی رطوبت در بسیاری از شاخص‌های رشد، نظیر طول ساقه، تعداد برگ، سطح برگ، وزن تر و خشک برگ، ساقه و ریشه تأثیر منفی دارد و در این تحقیق نیز نتایج مشابه مشاهده گردید (Shackel et al., 1987; Barkoki et al., 1997; Janick, 2001; Tooumi et al., 2007; Chaves et al., 2010). زیرا در اثر تنش خشکی به دلیل کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش ورود دی‌اکسیدکربن به سلول‌های مزوفیل برگ، میزان مواد فتوسنتزی جهت مصرف در تشکیل و رشد اندام‌های مختلف گیاه تقلیل می‌یابد (Basra & Basra, 1997; Lamber et al., 1998). در آزمایش‌های انجام گرفته، در اثر خشکی، هدایت روزنه‌ای دو رقم انگور مورد آزمایش کاهش یافته که منجر به کاهش فتوسنتز گردیده است و میزان کاهش فتوسنتز در انگور شاردونی بیشتر از رقم "آیرن"[1] بوده است (Gomez-del et al., 2002).

همچنین تنش رطوبتی سبب کاهش هدایت روزنه‌ای و فتوسنتز در انگور "کونکورد" گردیده است (Poni et al., 1994). کاهش رشد طولی ساقه، تعداد و سطح برگ، وزن تر و خشک برگ از آثار ناشی از تنش خشکی می‌باشد (Barkoki et al., 1997; Gomez-del, 2002).

بر اساس تحقیقات انجام داده شده تنش خشکی موجب کاهش سطح برگ در رقم انگور شیراز گردیده است (Winkel & Rambal, 1993) که با نتایج این آزمایش هماهنگ می‌باشد. با کاهش ظرفیت مزرعه، شاخص‌های رشد کاهش یافت. براساس نتایج به دست آمده بیشترین میزان طول ساقه، وزن تر و خشک برگ و همچنین وزن خشک ساقه و ریشه در ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه، در انگور رشه و کمترین میزان صفات ذکر شده در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه و در ارقام انگور قزل‌ازوم و بیدانه قرمز به دست آمد. طبق اظهار پژوهشگران در شرایط کمبود آب، میزان جذب مواد غذایی کاهش یافته و ظرفیت فتوسنتز کل و رشد گیاه تقلیل می‌یابد و آثار آن به صورت کاهش وزن خشک ساقه و ریشه بروز می‌کند (Larry, 2000; Smithyman et al., 2001; Bota et al., 2004; Lebon et al., 2006).

کاهش تعداد و سطح برگ از علایم عمده تنش خشکی در انگور می‌باشد (Lebon et al., 2006). زیرا قابلیت توسعه دیواره سلولی[2] در شرایط تنش، به دلیل جلوگیری از انتقال پروتون از پروتوپلاسم به دیواره سلولی، کاهش می‌یابد (Janic, 2001; Taiz & Zeiger, 2002). چنان که نتایج این تحقیق نشان می‌دهند، بیشترین تعداد برگ و سطح برگ در ظرفیت ۱۰۰ درصد مزرعه و در انگور رشه حاصل گردید و کمترین مقدار آنها متعلق به انگور بیدانه قرمز بوده است.

در اثر تنش ملایم خشکی، ارقام انگور با مکانیسم‌های مختلف و حفظ پتانسیل اسمزی در مقابل کاهش آب تحمل نشان می‌دهند و براساس آزمایش‌های انجام شده مقاومت انگور "تمپرانیلو" نسبت به انگور "مانتونگرو" در مقابل تنش ملایم خشکی بیشتر می‌باشد (Medrano et al., 2003). در این تحقیق نیز، میزان طول ساقه، تعداد برگ، سطح برگ، وزن خشک ساقه و ریشه در بین رطوبت کامل ظرفیت مزرعه و ۸۰ درصد آن، در رقم انگور رشه اختلاف معنی‌دار نداشت.

بسته شدن روزنه‌ها به دلیل شرایط کمبود آب در خاک و در ضمن سنتز اسید آبسایزیک در ریشه و ارسال آن به روزنه‌ها می‌باشد. همچنین پسابیدگی سلول‌های مزوفیلی نیز موجب افزایش سنتز اسید آبسایزیک و انتقال آن به سلول‌های روزنه می‌گردد. در اثر این پدیده، هدایت روزنه‌ای کاهش و سبب افزایش دمای برگ می‌گردد. زیرا برگ‌ها با انجام عمل تعرق، حرارت بیش از حد را از خود دور می‌کنند (Shackel et al., 1987; Anconelli & Battilani, 2000; Taiz & Ziger, 2002). در این تحقیق گرچه دمای برگ بین ارقام مورد آزمایش اختلاف معنی‌دار نداشت اما سطوح مختلف رطوبت خاک تأثیر معنی‌داری در دمای برگ داشت و در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه، دمای ارقام مورد آزمایش بیشتر بود. بر

1. Airén

2. Cell wall extensibility

اساس اظهار پژوهشگران محتوای نسبی آب، وضعیت روزنه‌ها و تعرق برگ‌ها را بهتر منعکس می‌کند (Heidari sharif Abad, 2001). در انگور بین پتانسیل آب برگ و هدایت روزنه‌ای ارتباط مستقیم وجود دارد و در صورت کاهش پتانسیل آب برگ‌ها، میزان هدایت روزنه‌ای نیز کاهش می‌یابد (Bota et al., 2004).

تنظیم اسمزی از علایم پاسخ به خشکی می‌باشد و در شرایط خشک، پتانسیل اسمزی در برگ‌های انگور کاهش یافته و در نتیجه محتوای نسبی آب برگ‌ها کمتر می‌شود (Bota et al., 2004). این پدیده پاسخ غیرفعال در مقابل تنش خشکی می‌باشد (Rodrigues et al., 1993). نتایج حاصل از این آزمایش نیز نشان داد که در اثر کاهش رطوبت خاک میزان محتوای نسبی آب، برگ‌ها کاهش یافت. در محتوای نسبی آب بین ۷۰ الی ۱۰۰ درصد، کاهش فتوسنتز، ناشی از کاهش ساده پتانسیل تورژسانس و بسته‌شدن روزنه‌ها بوده و قابل برگشت می‌باشد. اما در محتوای نسبی آب بین ۳۰ الی ۷۰ درصد که به دلیل ممانعت نوری می‌باشد، با آبگیری دوباره ترمیم می‌گردد. در محتوای نسبی آب کمتر از ۳۰ درصد، به غشاء کلروپلاست آسیب می‌رسد و غیرقابل برگشت است (Basra & Basra, 1997). با توجه به موارد ذکر شده تیمارهای اعمال شده از لحاظ ظرفیت مزرعه در ارقام مورد آزمایش در حد آسیب رسیدن به اعمال حیاتی گیاه نبود و کمترین محتوای نسبی آب برگ‌ها ۵۲/۹ درصد بود. تنش ملایم خشکی (۸۰ درصد ظرفیت مزرعه) در رقم رشه همانند دیگر صفات رشدی تأثیر معنی‌دار با ظرفیت مزرعه ۱۰۰ درصد نداشت.

بین ارقام مختلف مورد آزمایش از لحاظ محتوای نسبی آب، اختلاف معنی‌دار بود و بیشترین محتوای نسبی آب در رقم رشه مشاهده گردید. قابلیت تنظیم اسمزی به رقم گیاهی و میزان کاهش پتانسیل آب بستگی دارد. ارقام متحمل، در شرایط تنش خشکی محتوای نسبی آب را بیشتر از بقیه ارقام حفظ می‌کنند (Basra & Basra, 1997). موارد فوق با نتایج این آزمایش مطابقت دارد. در ضمن میزان محتوای نسبی آب برگ، یکی از شاخص‌های شناسایی تحمل ارقام نسبت به خشکی می‌باشد (Basra & Basra, 1997; Heidari sharif Abad, 2001).

محتوای نسبی آب بیشتر، با سطح برگ، وزن خشک برگ، میزان کلروفیل و دیگر شاخص‌های رشد، همبستگی مثبت دارد (Basra & Basra, 1997; Flexas et al., 2009) و موارد ذکر شده در ارقام مورد آزمایش در این تحقیق، هماهنگ می‌باشد. با افزایش تنش خشکی شاخص کلروفیل برگ‌ها کاهش یافت. در ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه بیشترین شاخص کلروفیل برگ، در رقم رشه و کمترین شاخص کلروفیل در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه، در رقم بیدانه قرمز مشاهده گردید اما تنش ملایم و متوسط خشکی (ظرفیت مزرعه ۸۰ درصد و ۶۰ درصد) نیز از لحاظ شاخص کلروفیل در رقم انگور رشه اختلاف معنی‌دار با ۱۰۰ درصد ظرفیت مزرعه نداشت. در اثر تنش خشکی میزان کلروفیل کاهش می‌یابد که از دلایل آن می‌تواند رغبت مصرف بیشتر گلوتامات که ماده پیش ساخت کلروفیل و پرولین می‌باشد، در تولید پرولین باشد (Heidari Sharif Abad, 2001). در تنش خشکی و یا شوری فعالیت آنزیم گلوتامات لیگاز[1] برای سنتز کلروفیل کاهش یافته و در عوض آنزیم گلوتامین کیناز[2] برای تبدیل گلوتامین به پرولین فعال می‌گردد (Basra & Basra, 1997). علت دیگر کاهش کلروفیل به دلیل مصرف نیتروژن در سنتز پرولین می‌باشد. در اثر خشکی، تجمع پرولین در قسمت‌های مختلف گیاه و به ویژه در برگ‌ها افزایش می‌یابد (Basra & Basra, 1997). پرولین در حفظ فشار اسمزی، آنزیم‌های سیتوپلاسمی، نقش عمده دارد و با حذف رادیکال‌های آزاد، مانع آسیب رسیدن به غشا سلولی می‌شود (Kavi Kishore et al., 2005). مشخص نیست که افزایش پرولین ناشی از سازگاری با تنش می‌باشد و یا یک تغییر بیوشیمیایی به شمار می‌آید (Irigoyen et al., 1992). با توجه به موارد فوق در رقم رشه علیرغم حداقل کاهش کلروفیل به نظر می‌رسد این رقم از مکانیسم تجمع پرولین نیز برای غلبه بر کم آبی استفاده کرده است اما رقم بیدانه قرمز با وجود انباشت مقدار زیاد پرولین نتوانسته است که از این مکانیسم استفاده نماید. برای تجمع پرولین، به آستانه معین خشکی نیاز می‌باشد (Heidari sharif Abad, 2001).

1. Glutamate ligase
2. Glutamine kinase

طبق نتایج این تحقیق، تجمع پرولین در ارقام انگور رشه و بیدانه قرمز بیشتر از رقم قزل‌ازوم بود که ناشی از عکس‌العمل‌های مختلف ارقام انگور به تنش خشکی می‌باشد. اما در رقم انگور رشه تجمع پرولین در ۴۰ درصد ظرفیت مزرعه بیشتر از ارقام دیگر بود.

با کاهش ظرفیت مزرعه، میزان تجمع قندهای محلول در برگ‌های ارقام انگور مورد آزمایش افزایش یافت. طبق اظهار پژوهشگران، تنش خشکی موجب افزایش قندهای محلول نظیر ساکارز، گلوکز و فروکتوز در برگ‌ها می‌گردد (Patakas, 2000; Patakas et al., 2002). زیرا قندها از اسمولیت‌های سازگار به شمار می‌آیند که در تنظیم اسمزی، برای حفظ تورژسانس سلول‌ها و پایدار نمودن پروتئین و غشاء سلولی نقش عمده دارند (Rodrigues et al., 1993; Patakas, 2000). بیشترین میزان قندهای محلول در رقم انگور قزل‌ازوم و کمترین مقدار در رشه مشاهده گردید که طبق اظهار پژوهشگران از عکس‌العمل متفاوت ارقام انگور نسبت به تنش خشکی می‌باشد (Tooumi et al., 2007). همچنین حداکثر میزان قندهای محلول برگ‌ها، در ظرفیت مزرعه ۴۰ درصد و در رقم قزل‌ازوم به دست آمد. پرولین و قندهای محلول از مواد سازگارساز به شمار می‌آیند و یک نوع پاسخ فعال در مقابل تنش خشکی برای تنظیم اسمزی می‌باشد (Hokekstra & Buiting, 2001). با توجه به نتایج به دست آمده مشخص گردید که ارقام انگور مورد آزمایش، مکانیسم‌های مختلف در مقابله با تنش خشکی دارند. به نظر می‌رسد که رقم رشه با حفظ محتوای نسبی آب و تجمع پرولین در برگ‌ها در برابر خشکی تحمل نشان می‌دهد. رقم انگور قزل‌ازوم با افزایش قندهای محلول و تا حدودی حفظ محتوای نسبی آب تحمل بیشتری نسبت به رقم انگور بیدانه قرمز نشان داد. در رقم بیدانه قرمز گرچه در اثر تنش آبی میزان تجمع پرولین افزایش یافت اما از لحاظ دیگر صفات اندازه‌گیری شده نسبت به ارقام رشه و قزل‌ازوم در مقابل تنش خشکی حساس بود.

REFERENCES

1. Anconelli, S. & Battilani, A. (2000). Use of leaf temperature to evaluate grapevine (*Vitis vinifera* L.) yield and quality response to irrigation. *Acta Horticulturae*, 537, 407-413.
2. Barkoki, M., Hifnny, H. A. & Baghdad, G. A. (1997). Some effects of water stress on growth of grapevine (*Vitis vinifera*). *Acta Horticulturae*, 84, 199-214.
3. Basra, A. S. & Basra, R. K. (1997). Mechanisms of environmental stress resistance in plants. *Harwood Academic, Amesterdam. The Netherlands*. Pp.1-43.
4. Bota, J., Flexas, J. & Medrano, H. (2001). Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology*, 138, 353-361.
5. Bota, J., Stasyk, O., Flexas, J. & Medrano, H. (2004). Effect of water stress on partitioning of ^{14}C-labelled photosynthates in *Vitis vinifera*. *Plant Biology*, 31(7), 697–708.
6. Chaves, M. M., Zarrouk, O. Francisco, R., Costa, J. M. & Lopes, C. M. (2010). Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*, 105(5), 661-676.
7. De Lorenzi, F. & Rana, G. (2001). Sap flow transpiration measurments in a table grape vineyard growing in Southern Italy. *Acta Horticulturae*, 537,171-175.
8. Flexas, J., Baro´n, M., Bota, J., Ducruet, J. M., Galle´, A., Galme´s, J., Jime´nez, M., Pou, A., Ribas-Carbo´, M., Sajnan,C., Toma`s, M. & Medrano, H. (2009). Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted Vitis hybrid Richter-110 (*V.berlandieri* × *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2361–2377.
9. Ghaderi, N., Siosemardeh, A. & Shahoei, S. (2006). The effect of water stress on some physiological characterstics in Rashe and Khoshnove grape cultivars. *Acta Horticulturae*, 754, 317-322.
10. Gomez-del, C., Ruiz, M. C. & Lissarrague, J. R. (2002). Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in Chardonnay and Airen grapevine. *American Journal of Enology and Viticulture*, 53(2), 138-143.
11. Heidari Sharif Abad, H. (2001). *Plant aridity and drought*. Research Institute of Forests and Rangelands. Tahran. (In Farsi).
12. Hokekstra, F. A. & Buiting, J. (2001). Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends in Plant Science*, 9(6), 431-438.
13. Irigoyen, J. J., Emeric, D. W. & Sachez-Dioz, M. (1992). Water stress induced changes in concentration of proline and total soluble sugars in nodulated alfalafa (*Medicago sativa*) Plants. *Plant physiology.* 84(1), 55-60.

14. Jalili Marandi, R. (2007). *Small Fruits*. Jihad-e-Daneshgahi. Urmia. (In Farsi).
15. Janick, J. (2001). Water relation and irrigation scheduling in grapevine. *Horticultural Reviews*, 27, 190-360.
16. Kavi Kishore, P. B., Sangam, S., Amrutha, R. N., Laxmi, P. S., Naidu, K. R., Rao, K. R., Rao, S., Reddy, K. J., Theriappan, P. & Sreenivasulu, N. (2005). Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current. Science*, 88(3), 424–438.
17. Khodaverdiloo, H., Homaee, M., Genuchten, T. H., Van, M. & Ghorbani Dashtaki, S. (2011). Deriving and Validating Pedotransfer Functions for some Calcareous Soils. *Journal of Hydrology*, 399(1-2),93-99.
18. Kuznetsov, V. I. V. & Shevyalova, N. I. (1999). Proline under stress. Biological role, metabolism and regulation. *Russian Jouranal of Plant Physiology*, 46(2), 274-287.
19. Lambers, H., Chapin, F. S. & Pone.T. (1998). *Plant physiology ecology*. Springer-Verlog. New york.
20. Larry, E. W. (2000). *Grapevine water relations*. University of California. Agriculture and Natural *Resources*, 121-126.
21. Lawlar, D. W. (1995). The effect of water deficit on photosynthesis. In: N. Smirnoff, (Ed). *Environment and plant Metabolism. Flexibility and Aclimation Bios*. (pp. 129-160). Scientific Publishers. Oxford.
22. Lebon, E., Pellegrino, A. & Louarn, G. (2006). Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera* L.) growing in drying soil. *Annals of Botany*, 98(1), 175–185.
23. Matthews, M. A. & Anderson, M. M. (1988). Fruit ripening in *Vitis vinifera* L.: Responses to seasonal water deficits. *American Journal of Enology and Viticulture*, 39(4), 313-320.
24. Medrano, H., Escalona, J. M., Cifre, J., Bota, J. & Fleras, J. (2003). A ten-year study on the physiology of two spanish grapevine cultivars under field conditions: effect of water availability from leaf photosynthesis to grape yield and quality. *Functional Plant Biology*, 30(6), 607-619.
25. Moutinho-Pereira, J., Goncalves, B., Bacelar, E., Boaventura, C. J., Coutinho, J. & Correia, M. (2009). Effect of elevated CO_2 on grapevine (*Vitis vinifera* L.): physiological and yield attributes. *Vitis*, 48(4), 159-165.
26. Patakas, A. (2000). Changes in the solutes contributing to osmotic potential during leaf ontogeny in grapevine leaves. *American Journal of Enology and Viticulture*, 51(3), 223-226.
27. Patakas**,** A., Nikolaou**,** N., Zioziou, E., Radoglou, K. & Noitsakis, B. (2002). The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines. *Plant Science*, 163(2), 361-367.
28. Poni, S., Lakso, A. N., Turner, J. R. & Melious, R. E. (1994). Interaction of crop level and late season water stress on growth and physiological of field-grown Concord grapevine. *American Journal of Enology and Viticulture*, 45(2), 252-258.
29. Paquin, R. & Leechsseur, P. (1979). Observation ssue une methode de dosage de La proline Libre dans Les extraits de plantes. *Canadian Journal of Botany*, 75, 1851-1854. (In French).
30. Rasouli, V. A. & Golmohammadi, M. (2009). Evaluation of drought stress tolerance in grapevine cultivars of Qazvin province. *Seed and Plant Improvement Journal*, 25 (2), 349-359. (In Farsi).
31. Rodrigues, M. L., Chaves, M. M., Wendler, R., David, M. M., Quick, W. P., Leegood, R. C., Stitt, M. & Pereira, J. S. (1993). Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation. *Australian Journal of Plant Physiology*, 20(3), 309–321.
32. Smart, R. E. & Bingham, G. E. (1974). Rapid estimates of relative water content. *Plant Physiology*, 53, 256-260.
33. Smithyman, R. P., Wample, R. & Suzanne Lang, N. (2001). Water deficit and crop level influences on photosynthetic strain and Blackleaf symptom development in Concord grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 52(4), 364-375.
34. Schultz, H. R., Kifer, W. & Gruppe, W. (1996). Photosynthetic duration carboxylation efficiency and stomotal limitation of sun and shade leaves of different ages in field-grown grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Vitis*, 35, 169-176.
35. Shackel, K., Matthews, M. A. & Morrison, J. C. (1987). Dynamic relation between expansion and cellular turgor in growing grape (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Plant Physiology*, 84(4), 1166-1171.
36. Tooumi, I., M'Sehli, W., Bourgou, S., Jallouli, N., Bensalem-Fnayou, A., Ghorbel, A. & Mliki, A. (2007). Response of ungrafted and grafted grapevine cultivars and rootstocks (*Vitis* sp.) to water stress. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin*, 41(2), 85-93.
37. Taiz, L. & Zeiger, E. (2002). *Plant Physiology*. Sinauer Associates. Inc publishers. Sunderland Massachusetts. P.690.
38. Winkel, T. & Rambal, S. (1993). Influence of water stress on grapevine growing in field: from leaf to whole- plant response. *Australian Jounrnal of Plant Physiology*, 20, 143-57.