

## اثر تنش آب در مرحله رشد رویشی بر روابط آلومتريک، صفات مهم ریشه و اندام‌های هوایی ارقام زودرس و دیررس سیب زمینی (*Solanum tuberosum* L.) تحت شرایط کنترل شده

کوروش شجاعی نوفرست<sup>۱</sup>، حمید رضا خزاعی<sup>۲</sup>، محمد کافی<sup>۲</sup>، محسن خدادادی<sup>۲</sup>

۱. دانشجوی دوره دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشگاه فردوسی مشهد؛ ۲. استاد دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد؛  
۳. دانشیار موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر

تاریخ دریافت: ۹۲/۰۴/۲۳؛ تاریخ پذیرش: ۹۲/۱۰/۲۱

### چکیده

خشکی یکی از مهمترین تنش‌های محیطی است که تولید محصولات زراعی در ایران را تحت تاثیر قرار می‌دهد. سیب زمینی اغلب به عنوان محصولی حساس به خشکی در نظر گرفته شده که مواجهه با تنش آب حتی در دوره‌های کوتاه مدت از جوانه زنی تا رشد غده، می‌تواند باعث کاهش معنی‌دار عملکرد آن گردد. به منظور بررسی اثر تنش آب در مرحله رشد رویشی بر خصوصیات ریشه و روابط آلومتريک میان آن‌ها و اندام‌های هوایی در ارقام دیررس و زودرس سیب زمینی، این مطالعه با استفاده از طرح کرت‌های خرد شده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در سال ۱۳۹۰ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل آبیاری با دو سطح تنش خشکی و عدم تنش به عنوان عامل اصلی و ۲۰ رقم سیب زمینی در دو گروه دیررس و زودرس به عنوان عامل فرعی بودند. در تیمار تنش، آبیاری بر اساس ۶۰ درصد آب مورد نیاز جهت رسیدن به ظرفیت زراعی انجام شد. در تیمار عدم تنش آبیاری کامل گلدان‌ها به اندازه نیاز آبی بر مبنای میزان تخلیه از ظرفیت زراعی انجام شد. صفات مورد بررسی شامل عمق ریشه، وزن خشک ریشه، مجموع طول ریشه‌ها، سطح ریشه، قطر ریشه، نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی، نسبت وزن ریشه به وزن برگ و نسبت سطح ریشه به سطح برگ بودند. نتایج نشان داد که تمامی صفات مورد بررسی تحت تاثیر تیمار تنش آب قرار گرفتند. همچنین پاسخ ارقام مختلف در گروه‌های رسیدگی دیررس و زودرس به صفات فوق متفاوت بود. تنش آب سبب افزایش انتقال مواد فتوسنتزی به ریشه‌ها شد که خود باعث افزایش صفات ریشه نظیر وزن خشک ریشه، عمق ریشه، سطح و مجموع طول ریشه گردید.

واژه‌های کلیدی: تنش آب، سیب زمینی، ریشه، روابط آلومتريک.

### مقدمه

کشورهای در حال توسعه می‌باشد. در ایران نیز سطح زیرکشت سیب زمینی در طی دوره مورد نظر از ۳۰ هزار هکتار در سال ۱۹۶۱ به حدود ۲۱۰ هزار هکتار در سال- های اخیر افزایش یافته است (FAO, 2009) و بعد از گندم به عنوان دومین محصول زراعی مهم در سبد غذایی خانوار مطرح می‌باشد.

تنش خشکی یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی است که رشد و تولید محصولات زراعی را تحت تاثیر قرار می‌دهد. این تنش زمانی ایجاد می‌شود که میزان جذب آب

سیب زمینی با سطح زیر کشت حدود ۱۹ میلیون هکتار و با تولید سالانه حدود ۳۳۰ میلیون تن یکی از مهمترین محصولات زراعی جهان و دارای رتبه چهارم اهمیت بعد از گندم، برنج و ذرت می‌باشد (Anithakumari et al., 2011). سطح زیر کشت جهانی این محصول در طی ۵۰ سال گذشته با نوسانات قابل توجه در کشورهای مختلف مواجه بوده به طوری که در کشورهای پر جمعیت و در حال توسعه، سطح زیرکشت از افزایش بیشتری برخوردار بوده است که نشان دهنده اهمیت بیشتر این محصول در

زیرا بیشتر از ۸۵ درصد تراکم ریشه سیب زمینی در بالای ۳۰ سانتی‌متری پروفیل خاک قرار دارد (Fabeiro, 2001; Stalhamand Allen, 2001; Opena and Porter, 1999). اثر تنش آب بر گیاه بسته به زمان وقوع تنش، طول دوره تنش و شدت آن متفاوت است (Jefferies, 1994). گزارشات متفاوتی از چگونگی اثرپذیری سیستم ریشه‌ای سیب‌زمینی تحت اثر تنش آب منتشر شده است. تعدادی از گزارشات حاکی از افزایش طول ریشه تحت اثر تنش آب است (Joyce, 1979)، در حالی که برخی محققین کاهش طول ریشه در اثر تنش آب را گزارش کرده‌اند (Haverkort, 1992; MacKerron and Peng, 1990). تعدادی از آزمایشات نشان دهنده افزایش وزن خشک ریشه تحت اثر تنش آب می‌باشند (Tourneux et al., 2003a)، در حالی که آزمایشات دیگری نشان دهنده کاهش وزن خشک ریشه در شرایط تنش آب هستند (MacKerron, and Peng, 1990). به نظر می‌رسد این تفاوت‌ها ناشی از زمان وقوع تنش و نیز ارقام مورد استفاده باشد. گزارشات متعدد حاکی از تفاوت‌های ژنتیکی خصوصیات ریشه در ارقام مختلف سیب‌زمینی می‌باشد (MacKerron and Peng, 1990; Jefferies, 1993b; Tourneux et al., 2003a,b; Joyce et al., 1979). علاوه بر این نشان داده شده که ریشه‌های سیب‌زمینی قبل از کاهش تورژانس سلولی به خوبی تنش را حس کرده، و با تولید آبسپیک اسید در نوک ریشه‌ها و انتقال آنها از طریق آوندهای چوبی به برگ‌ها، قبل از دست رفتن محتوی آب و یا پتانسیل آب برگ، پیام بسته شدن روزنه‌ها را به برگ می‌دهد (Liu et al., 2005).

تمام مراحل نمو سیب زمینی از جوانه‌زنی تا آغازش، پرشدن و رشد غده‌ها، به خشکی حساس است. قرار گرفتن سیب‌زمینی در معرض تنش، حتی در دوره‌های کوتاه‌مدت سبب کاهش عملکرد می‌گردد، چرا که توسعه غده‌ها وابسته به کربوهیدرات‌های تامین شده در مرحله رشد رویشی بوده که تحت شرایط تنش به دلیل کاهش میزان فتوسنتز، خسارت می‌بینند (Jefferies et al., 1989). با وجود این حساسیت، در شرایط شدت‌هایی از تنش خشکی که سبب عدم ایجاد عملکرد دانه در محصولات دانه‌ای به خصوص در مراحل گلدهی و پرشدن دانه می‌گردد، سیب‌زمینی می‌تواند عملکرد قابل قبولی تولید کند (Schafleitner et al., 2007).

کمتر از تعرق باشد. صفات مرفولوژیکی مانند ساختار ریشه یا شکل برگ، پاسخ‌های بیوشیمیایی مانند تجمع اسمولایت‌ها، سم‌زدایی و یا سنتز ترکیبات حفاظت‌کننده و سازگاری‌های فیزیولوژیکی که نتیجه آن افزایش راندمان مصرف آب می‌باشد، ممکن است در تحمل محصول به تنش خشکی دخیل باشند (Kumar, 2005).

گرچه سطح زیرکشت جهانی مجموعه‌ای از ارقام سیب زمینی به آرامی در حال افزایش است، اما مناطق مستعد برای کشت سیب‌زمینی به دلیل حساسیت آن به خشکی، به مناطقی با بارندگی کافی و یا فاریاب محدود شده است (Deblonde and Ledent, 2001). بنابراین توسعه ژنوتیپ‌هایی از سیب زمینی که تحمل به خشکی داشته باشند، ضروری است. گرچه امروزه رقم‌های زودرس سیب زمینی در دسترس هستند که ممکن است به خاطر دوره رشد نسبتاً کوتاه خود بتوانند از فصل خشک فرار کنند، اما محصول اصلی و ارقام دیررس باید از سازوکارهای مقاومت به خشکی بر اساس اجتناب و یا تحمل بهره‌گیرند. متأسفانه به هر حال ژنوم‌هایی که پایه ارقام موجود سیب زمینی هستند، ممکن است جهت توسعه پاسخ‌های مناسب به تنش خشکی در تمامی شرایط رشد بسیار محدود باشند (Coleman, 2008). در مرکز بین‌المللی تحقیقات سیب زمینی در پرو<sup>۱</sup> از چگونگی توزیع آسیمیلات‌ها و کل وزن زنده تولید شده تحت شرایط تنش، برای غربال ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش استفاده شده است. تحقیقات آتی برای جهت‌دار کردن راهبردهای اصلاح نباتات برای دستیابی به ارقام مقاوم به خشکی، نیازمند توصیف سازوکارهای فیزیولوژیکی پاسخ به تنش در ژنوتیپ‌های سیب‌زمینی هستند (Coleman, 2008). خصوصیت مطلوب جهت بررسی پاسخ سیب‌زمینی به خشکی باید ویژه بوده و به وضوح صفات مقاومت به خشکی را تعریف کرده تا سریعاً قابل غربال باشد. به عنوان مثال توانایی بقاء در شرایط تنش شدید خشکی بدون از بین رفتن برگ‌ها ممکن است به عنوان یک خصوصیت تعیین‌کننده طی مرحله قبل از غده‌زایی و هنگامی که کانوبی گیاهی کامل شده باشد که یک عامل تعیین‌کننده مهم در عملکرد نهایی می‌باشد (Coleman, 2008). بسیاری از محققین دلیل حساسیت سیب‌زمینی به تنش آب را سیستم ریشه‌ای گیاه دانسته‌اند،

### مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۰ در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد اجرا شد. تیمارهای آزمایشی شامل آبیاری با دو سطح تنش خشکی و عدم تنش به عنوان عامل اصلی و ۲۰ رقم سیب زمینی از دو گروه دیررس و زودرس (جدول ۱) به عنوان عامل فرعی بودند. در تیمار تنش، آبیاری بر اساس ۶۰ درصد آب مورد نیاز جهت رسیدن به ظرفیت زراعی انجام شد. در تیمار عدم تنش آبیاری کامل گلدان‌ها به اندازه حجم آب تخلیه شده از ظرفیت زراعی انجام شد. تخلیه آب خاک به مقدار ۴۰ درصد حجم آب موجود در ظرفیت زراعی به عنوان مبنای شروع آبیاری در نظر گرفته شد که برای تعیین آن از روش تعیین درصد وزنی تخلیه رطوبت خاک استفاده شد.

از هر رقم دو گلدان پلاستیکی با قطر دهانه ۲۰ سانتی-متر و ارتفاع ۸۰ سانتی-متر هر یک حاوی یک غده کشت شدند. گلدان‌های پلاستیکی از مخلوط خاک و ماسه پر شده و کوددهی بر اساس آزمون خاک انجام شد. قبل از اجرای آزمایش بافت خاک، وزن مخصوص ظاهری خاک، مقدار عناصر پر مصرف و کم مصرف شامل نیتروژن، فسفر، پتاسیم، روی، آهن و منگنز و نیز pH و درصد ماده آلی خاک، از طریق آزمون خاک تعیین شد. همچنین منحنی رطوبتی خاک با استفاده از دستگاه صفحات فشاری تعیین شد.

به منظور ارزیابی وضعیت ریشه و پاسخ خصوصیات ریشه ارقام سیب زمینی به تنش آب در مرحله آغازش غده، گیاهان برداشت شده و خصوصیات ریشه شامل وزن خشک ریشه، عمق ریشه، مجموع طول ریشه، سطح ریشه و قطر متوسط تعیین شدند. به این منظور بوته‌ها در هر گلدان ابتدا از سطح خاک قطع شده و اندام‌های هوایی جهت اندازه‌گیری وزن خشک و سطح برگ به آزمایشگاه منتقل و اندازه‌گیری‌های مذکور انجام شدند. جهت اندازه‌گیری صفات ریشه، خاک داخل گلدان‌ها توسط فشار آب شستشو شده و ریشه‌ها جدا شدند، سپس پس از رنگ آمیزی با ماده شیمیایی متیلن بلو با استفاده از اسکنر کامپیوتری و نرم-افزار Delta T-scan سطح کل، طول تجمعی و قطر ریشه تعیین شد. وزن خشک ریشه‌ها نیز پس از قرار گرفتن آنها به مدت ۴ روز در آون تهویه‌دار با دمای ۷۵ درجه توسط ترازوی دیجیتال تعیین گردید.

مطالعات زیادی تایید کرده‌اند که عملکرد سیب‌زمینی در شرایط عدم تنش، متناسب با انرژی تشعشعی جذب شده توسط سایه‌انداز گیاهی است (Burstall and Harris, 1983; Schittenhelmet al., 2006). حداکثر تولید سیب‌زمینی زمانی اتفاق می‌افتد که رطوبت خاک در حد بهینه (درصد تخلیه آب ۳۰ درصد کل آب قابل دسترس) باشد (Ojala, at al., 1990). پاسخ سیب‌زمینی به تنش آب در ژنوتیپ‌های مختلف و در مراحل مختلف نمو متفاوت است. اسچافلینتر و همکاران (Schafleitner et al., 2007) گزارش کردند که عملکرد غده در کلون‌های متحمل به خشکی سیب‌زمینی ۲۶ تا ۲۸ درصد و در کلون-های حساس به خشکی ۵۵ تا ۷۴ درصد کاهش یافت، که این مقادیر در ارتباط با کلون‌های متحمل غیر معنی‌دار و در ارتباط با کلون‌های حساس معنی‌دار بود. خورشیدی بنام و همکاران (Khourshidi Benam et al., 2006) نیز اثرپذیری عملکرد ارقام مختلف سیب‌زمینی از خشکی را متفاوت گزارش کردند، ضمن این که زمان وقوع تنش نیز دارای اثرات معنی‌دار در عملکرد غده بود. شاک و همکاران (Shock et al., 1993) بیان داشتند که سیب‌زمینی در برخی از مراحل رشد بخصوص قبل از تشکیل غده‌ها نسبت به تنش آبی حساسیت کمتری دارد، به عبارت دیگر اعمال تنش آبی یا کم آبیاری در این مرحله از رشد ضمن افزایش کارایی مصرف آب، تاثیر اندکی در کاهش عملکرد دارد. خشکی‌های اول فصل و طولانی می‌تواند سبب کاهش تعداد غده آغازش یافته شده و در نتیجه اختصاص مواد فتوسنتزی به اندام‌های غیراقتصادی گیاه شده، سبب کاهش شاخص برداشت شود. اگر تا زمان آغازش غده‌ها تنش خشکی ایجاد نشود، اختصاص مواد فتوسنتزی به غده افزایش می‌یابد (Jefferies, 1994).

با توجه به اهمیت سیب‌زمینی در تامین غذای مردم و کمبود آب و تنش آب به عنوان یکی از اصلی‌ترین عوامل محدود کننده تولید محصولات کشاورزی در کشور و نیز همزمانی نیاز آبی سیب‌زمینی در مراحل ابتدایی رشد با آبیاری غلات در مراحل حساس رشد زایشی که سبب تداخل مدیریت آب در این دو محصول استراتژیک شده و با ایجاد تنش خشکی در هر دو محصول، عملکرد کمی و کیفی آنها را تحت تاثیر قرار می‌دهد، این آزمایش با هدف مطالعه پاسخ خصوصیات ریشه ارقام مختلف سیب‌زمینی به تنش آب در مرحله رشد رویشی به مرحله اجرا درآمد.

جدول ۱. ارقام سیب زمینی مورد استفاده در آزمایش

Table 1. Experimental potato cultivars

ارقام دیررس Late cultivars		ارقام زودرس Early cultivars	
1	Agria	11	Arinda
2	Savalan	12	Santé
3	Markies	13	Emeraude
4	Picasso	14	Almera
5	Marfona	15	Santana
6	Dimant	16	Daifla
7	Desiree	17	Milva
8	Bomba	18	Sinora
9	Fontane	19	Arnova
10	Jelly	20	Lady rosetta

طوری که تنش به ترتیب سبب افزایش ۳۴/۹ و ۲۷ درصدی عمق ریشه‌های این دو رقم شد. بخش عمده‌ای از رشد ریشه سیب‌زمینی در مرحله رشد رویشی (فاصله بین سبز شدن تا آغازش غده) انجام می‌گیرد (Haverkort, 1982)، از طرفی ارقام دیررس سطح بیشتری از اندام‌های هوایی در مرحله رشد رویشی ایجاد می‌کنند (Iwama, 2008)، لذا به نظر می‌رسد رقابت بین رشد اندام‌های هوایی با رشد ریشه در ارقام دیررس بیشتر از ارقام زودرس بوده، به نحوی که توانایی ارقام دیررس در افزایش رشد ریشه به منظور افزایش عمق آن، کمتر از ارقام زودرس است.

#### وزن خشک ریشه

بررسی وزن خشک ریشه تحت تاثیر تیمارهای آزمایشی نشان داد که تنش در مرحله رشد رویشی، سبب افزایش ۱/۷ و ۱/۹ برابری وزن خشک ریشه به ترتیب در ارقام دیررس و زودرس شد. افزایش وزن خشک ریشه تحت شرایط تنش به علت افزایش تسهیم ماده خشک به ریشه‌ها، در این شرایط می‌باشد (Liu et al., 2006; Anithakumari et al., 2011). زیون و همکاران (Xiong et al., 2006)، گزارش کردند که در شرایط تنش آب، گیاه جهت حفظ بقای خود سهم بیشتری از مواد فتوسنتزی را به ریشه‌ها به عنوان مهم‌ترین اندام‌های جذب آب، اختصاص می‌دهد.

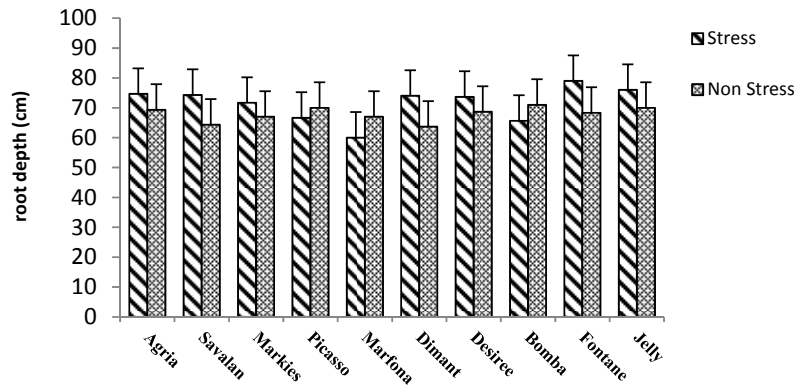
داده‌های حاصل از آزمایش در نهایت با استفاده از برنامه Excel مرتب شده و صفات محاسباتی شامل نسبت های وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام‌های هوایی، وزن خشک ریشه به وزن خشک برگ، و سطح ریشه به سطح برگ، محاسبه و توسط برنامه SAS مقایسه میانگین شدند.

#### نتایج و بحث

##### عمق ریشه

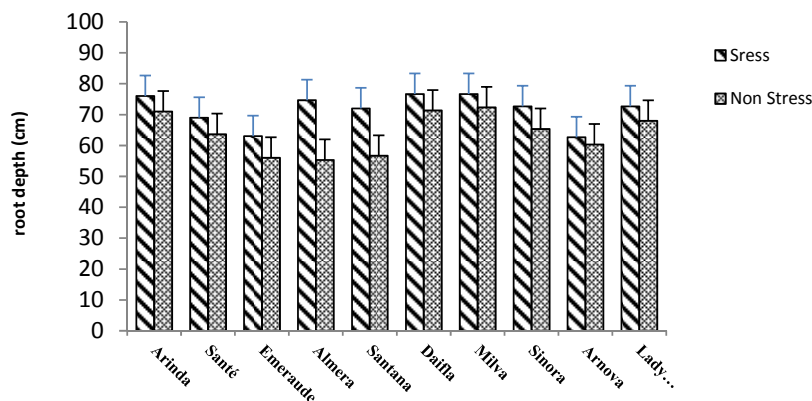
افزایش عمق ریشه‌دهی می‌تواند از طریق افزایش حجم خاک مورد جستجو برای آب، توانایی بقاء گیاه تحت شرایط تنش آب را افزایش دهد. نتایج آزمایش نشان داد که اعمال تنش آب در مرحله رشد رویشی سبب افزایش عمق ریشه-دهی در دو گروه ارقام دیررس و زودرس به ترتیب به مقدار ۵/۳ و ۱۱/۹ درصد شد. افزایش عمق ریشه‌دهی تحت شرایط تنش از طریق افزایش جذب آب می‌تواند سبب بهبود عملکرد سیب زمینی گردد (Jefferies, 1993b; Bowen, 2003; Lahlou and Ledent, 2005).

در گروه دیررس، ارقام دیامانت، فونتانه و ساوالان به طور معنی‌داری ریشه‌های عمیق‌تری در شرایط تنش نسبت به عدم تنش داشتند (شکل ۱)، به طوری که تنش به ترتیب سبب افزایش ۱۶/۲ و ۱۵/۶ و ۱۵/۵ درصدی عمق ریشه‌های دیامانت، فونتانه و ساوالان شد. در گروه زودرس، ارقام آلمرا و سانتانا به طور معنی‌داری ریشه‌های عمیق‌تری در شرایط تنش نسبت به عدم تنش داشتند (شکل ۲)، به



شکل ۱. برهم‌کنش رقم و تنش بر عمق ریشه رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 1. Interactions of experimental treatments on root depth at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.



شکل ۲. برهم‌کنش رقم و تنش بر عمق ریشه رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 2. Interactions of experimental treatments on root depth at early cultivars. Bar lines are the least significant difference.

آریندا بیشترین وزن خشک ریشه را تولید کرد (شکل ۴). افزایش وزن خشک ریشه تحت تاثیر تنش می‌تواند به علت افزایش اختصاص مواد فتوسنتزی به ریشه‌ها تحت شرایط محدودیت رطوبتی باشد. ایوما (Iwama, 2008)، نیز در مقایسه وزن خشک ریشه ارقام زودرس و دیررس سیب زمینی، گزارش کرد که ارقام دیررس در مرحله آغاز گلدهی و نیز مرحله حداکثر رشد اندام‌های هوایی، نسبت به ارقام زودرس وزن خشک ریشه بیشتری دارند. وی تفاوت در وزن خشک ریشه ارقام را به علت اختلاف در توزیع ماده خشک

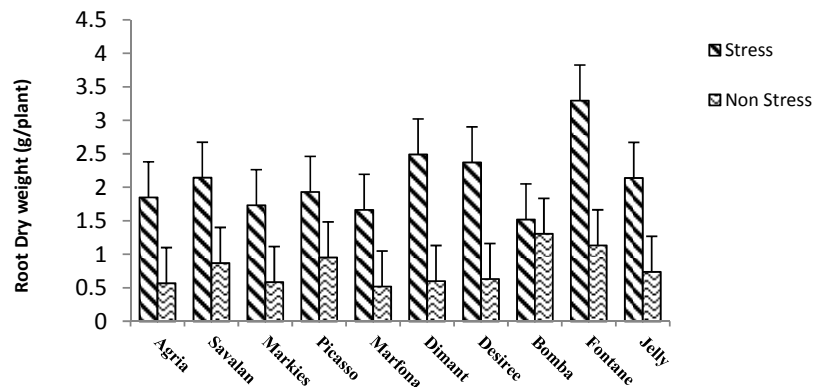
در گروه دیررس به جز رقم بامبا، در بقیه ارقام تنش آب سبب افزایش وزن خشک ریشه شد، که بیشترین و کمترین میزان افزایش معنی‌دار به ترتیب در ارقام دیامانت و پیکاسو به مقدار ۳/۱ و ۱ برابر مشاهده شد. در این گروه رقم فونتانه بیشترین وزن خشک ریشه را تولید کرد (شکل ۳). در گروه زودرس، وزن خشک ریشه تمامی ارقام تحت شرایط تنش آب افزایش داشت، که بیشترین افزایش در رقم آریندا به میزان ۴ برابر و کمترین افزایش در رقم سینورا به میزان ۳۰ درصد مشاهده شد. در این گروه رقم

در این گیاه می‌گردد. لذا انتخاب و اصلاح ارقامی با توان تولید ریشه‌های طولی‌تر تحت شرایط تنش، می‌تواند گامی موثر جهت بهبود تحمل به خشکی در ارقام سیب‌زمینی باشد. در این ارتباط اسپیترز و اسپچانتوک (Spitters and Schapendonk, 1990)، انتخاب ارقامی با ریشه‌های عمودی که توان بیشتر در نفوذ به لایه‌های عمیق خاک را دارند، جهت تحمل به خشکی توصیه کردند. نتایج آزمایش نشان داد که آبیاری تحت شرایط تنش آب سبب افزایش ۱۰۰ درصدی مجموع طول ریشه‌ها در هر دو گروه ارقام دیررس و زودرس شد.

در داخل گیاه و وجود همبستگی منفی وزن خشک ریشه با آغازش غده، دانست. بنابراین در ارقام زودرس، به علت آغازش زودتر غده و کوتاه‌تر بودن طول دوره رشد ریشه، نسبت به ارقام دیررس، سهم ریشه از ماده خشک منتقل شده کمتر، و در نتیجه وزن خشک آن کاهش می‌یابد.

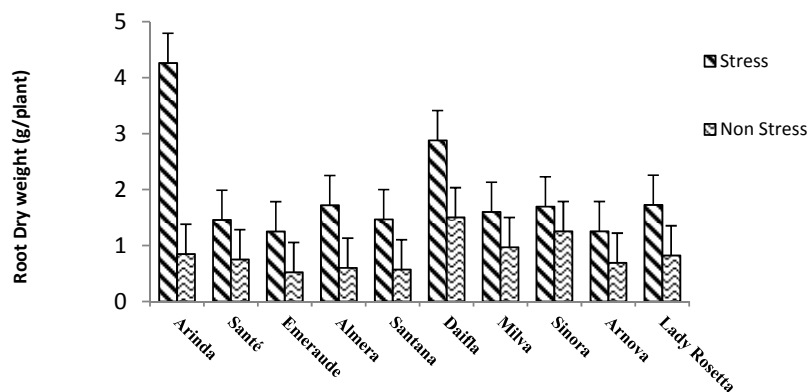
#### مجموع طول ریشه‌ها

یکی از دلایل اصلی حساسیت سیب زمینی به تنش آب کم بودن مجموع طول ریشه‌های آن است (Gregory and Simmonds, 1992)، که سبب کاهش حجم خاک مورد جستجو جهت جذب آب و در نتیجه کاهش توان جذب آب



شکل ۳. برهم‌کنش رقم و تنش بر وزن خشک ریشه رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 3. Interactions of experimental treatments on root dry weight at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.

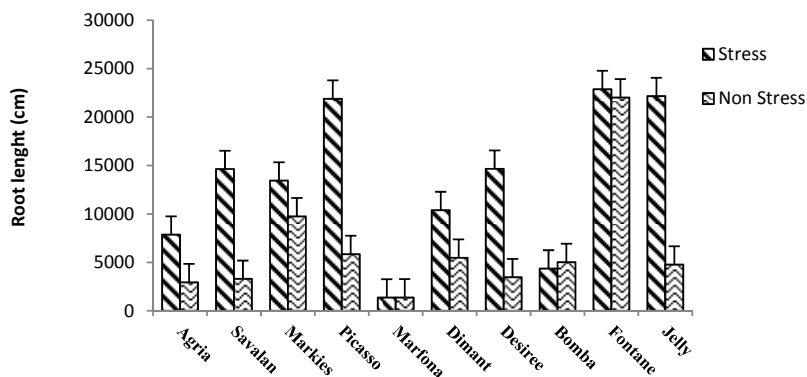


شکل ۴. برهم‌کنش رقم و تنش بر وزن خشک ریشه رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 4. Interactions of experimental treatments on root dry weight at early cultivars. (Bar lines are the least significant difference.)

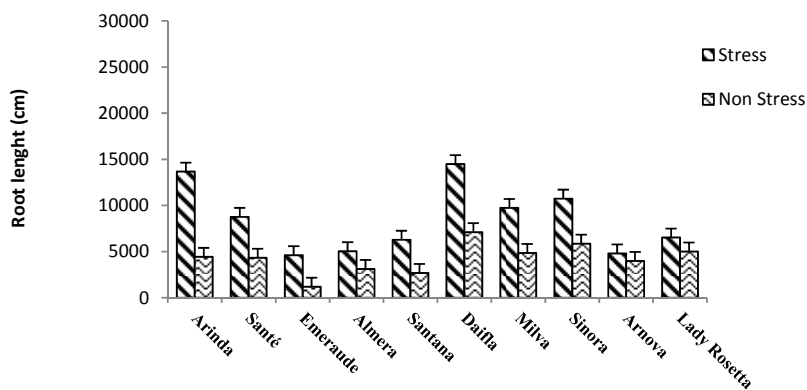
ولی به هر حال این رقم چه در شرایط تنش و چه در شرایط عدم تنش بیشترین مجموع طول ریشه‌ها را داشت (شکل ۵). در گروه زودرس، به جز آرنوا، در بقیه ارقام، تحت تاثیر تیمار تنش آب مجموع طول ریشه‌ها افزایش معنی‌دار یافت. در این گروه بیشترین افزایش در رقم امراد به مقدار ۲/۸ برابر و کمترین افزایش به مقدار ۳۰ درصد در رقم لیدی رزتا مشاهده شد. در این گروه دایفلا دارای بیشترین مجموع طول ریشه‌ها بود (شکل ۶).

در گروه دیرس به جز ارقام مارفونا، بامبا و فونتانه، اعمال تنش آب سبب افزایش معنی‌دار مجموع طول ریشه‌ها شد. بیشترین افزایش طول ریشه ناشی از اعمال تیمار تنش به میزان ۳/۶ برابر در رقم جلی و کمترین میزان افزایش در رقم مارکیز به میزان ۴۰ درصد مشاهده شد. قابل ذکر است که بیشترین مجموع طول ریشه‌ها در رقم فونتانه مشاهده شد، گرچه در این رقم میزان افزایش مجموع طول ریشه‌ها ناشی از اعمال تنش آب ناچیز بود



شکل ۵. برهم‌کنش رقم و تنش بر وزن طول ریشه رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. (خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد).

Fig. 5. Interactions of experimental treatments on root length at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.



شکل ۶. برهم‌کنش رقم و تنش بر طول ریشه رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. (خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد).

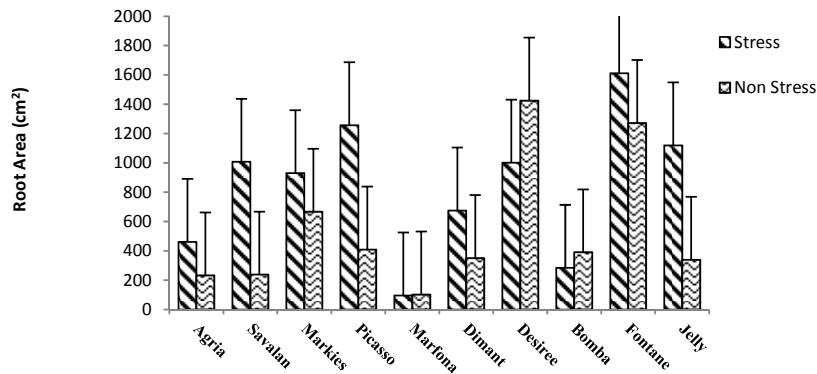
Fig. 6. Interactions of experimental treatments on root length at early cultivars. Bar lines are the least significant difference.

مقدار سطح ریشه را تولید کرده بود ( شکل ۷). در گروه ارقام زودرس به جز آرنوا و لیدی رزتا، بقیه ارقام تحت شرایط تنش، سطح ریشه بیشتری نسبت به شرایط عدم تنش تولید کرده بودند که بیشترین و کمترین میزان افزایش معنی‌دار به میزان ۱/۲ و ۰/۳ برابر به ترتیب در ارقام دایفلا و سینورا مشاهده شد. رقم دایفلا همچنین بیشترین مقدار سطح ریشه را بین ارقام زودرس، به خود اختصاص داد ( شکل ۸). افزایش سطح ریشه از طریق افزایش نقاط ورودی آب و عناصر غذایی و نیز افزایش سطح جذب می‌تواند کارآیی جذب آب و عناصر غذایی را افزایش دهد (Gangali et al., 2004).

### سطح ریشه

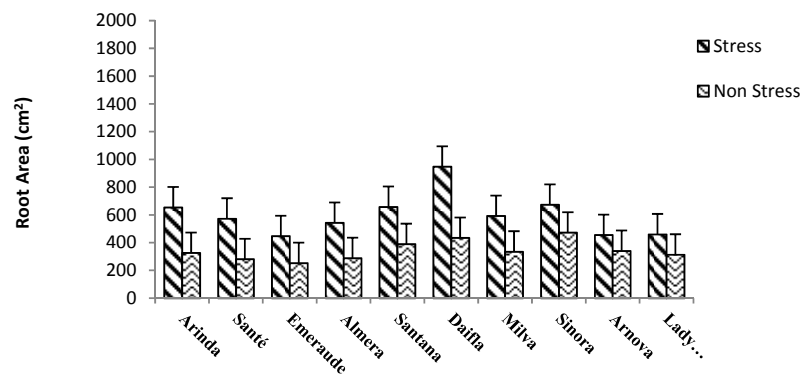
در گروه ارقام دیررس، اعمال تیمار تنش آب باعث افزایش ۵۵/۶ درصدی سطح ریشه نسبت به تیمار عدم تنش شد، در حالی که افزایش سطح ریشه ارقام زودرس تحت تاثیر تیمار تنش آب ۷۴/۷ درصد بود.

در میان ارقام دیررس، رقم‌های ساوالان، جلی و پیکاسو، به ترتیب ۳/۲، ۲/۳ و ۲/۱ برابر سطح ریشه بیشتری تحت شرایط تنش نسبت به شرایط عدم تنش تولید کردند و تفاوت سطح ریشه سایر ارقام تحت شرایط تنش و عدم تنش معنی‌دار نبود، گرچه مقدار افزایش سطح ریشه تحت شرایط تنش نسبت به شرایط عدم تنش در رقم فونتانه معنی‌دار نبود، ولی به هر حال این رقم بیشترین



شکل ۷. برهم‌کنش رقم و تنش بر سطح ریشه رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. (خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد).

**Fig. 7. Interactions of experimental treatments on root earea at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.**



شکل ۸. برهم‌کنش رقم و تنش بر سطح ریشه رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. (خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد).

**Fig. 8. Interactions of experimental treatments on root earea at early cultivars. Bar lines are the least significant difference.**



### قطر ریشه

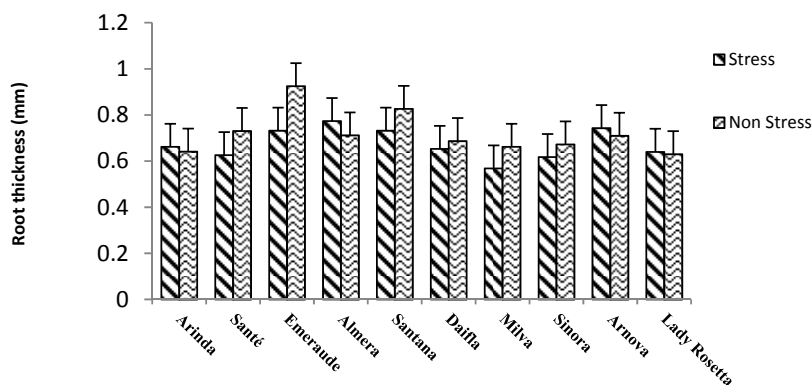
آبیاری تحت شرایط تنش سبب کاهش ۹/۸ و ۶/۳ درصدی قطر متوسط ریشه‌ها به ترتیب در گروه ارقام دیررس و زودرس شد. کاهش قطر ریشه سیب‌زمینی تحت شرایط تنش خشکی را توسط سایرین نیز گزارش شده است (Albiski et al., 2012).

در گروه ارقام دیررس به جز ساوالان، مارکیز، مارفونا و دیامانت، بقیه ارقام تحت شرایط تنش آب ریشه‌های نازک‌تری نسبت به شرایط عدم تنش ایجاد کردند، که ارقام جلی و آگریا به ترتیب با ۲۸ و ۲۶ درصد کاهش، بیشترین کاهش در قطر ریشه‌ها را تحت شرایط تنش آب داشتند. رقم جلی همچنین نازکترین ریشه‌ها را در این گروه تولید کرد (شکل ۹). در گروه ارقام زودرس تنها ریشه‌های دو رقم امراد و سانته تحت تاثیر تنش آب کاهش یافت و کاهش ریشه بقیه ارقام تحت تاثیر خشکی معنی‌دار نبود، گرچه رقم میلوا دارای نازکترین ریشه‌ها در گروه ارقام زودرس بود (شکل ۱۰). در وزن خشک ثابت، ریشه‌های نازک‌تر می‌توانند سطح جذب بیشتری را تولید کنند. بنابراین با توجه به ارزش وزن خشک تولید شده در گیاه به ویژه تحت شرایط تنش آب و رقابت میان ریشه و غده سیب

زمینی برای دریافت ماده خشک، با توجه به نزدیکی این دو مخزن به یکدیگر، به نظر می‌رسد ارقامی که توان تولید ریشه‌های نازک‌تری دارند، بتوانند تحت شرایط تنش آب عملکرد بهتری تولید کنند و لذا این صفت می‌تواند به عنوان شاخصی جهت گزینش ارقام جهت بهبود عملکرد تحت شرایط تنش آب مورد استفاده قرار گیرد. کاهش قطر ریشه تحت شرایط تنش آب و ارتباط میان آن و تحمل به تنش در آفتابگردان (Turhanand Baser, 2004)، برنج (Jeong et al., 2010)، و سیب‌زمینی (Albiski et al., 2012) مورد توجه قرار گرفته است.

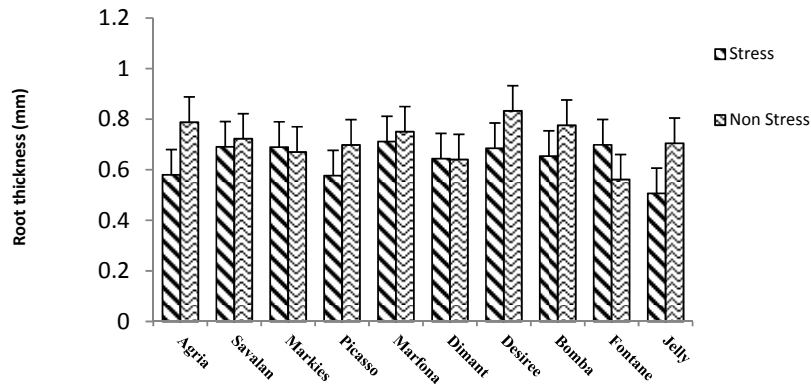
### نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی

نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی به عنوان شاخص مناسبی جهت بررسی تحمل به خشکی سیب زمینی مورد توجه قرار گرفته است (Jefferies, 1993b; Schafleitner, 2009). این نسبت در واقع شاخصی از توازن رشد میان اجزای ریشه و اندام‌های هوایی گیاه می‌باشد. آبیاری تحت شرایط تنش آب باعث افزایش نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی به میزان ۲/۵ و ۲ برابر، به ترتیب در ارقام دیررس و زودرس سیب زمینی شد.



شکل ۹. برهم‌کنش رقم و تنش بر ضخامت ریشه رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

**Fig. 9. Interactions of experimental treatments on root thickness at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.**

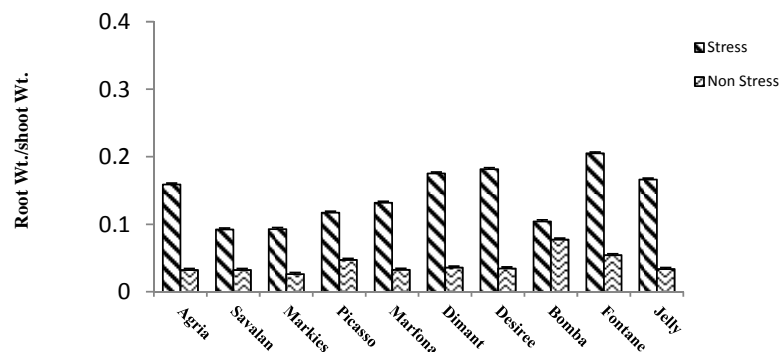


شکل ۱۰. برهم‌کنش رقم و تنش بر ضخامت ریشه رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

**Fig. 10. Interactions of experimental treatments on root thickness at early cultivars. Bar lines are the least significant difference.**

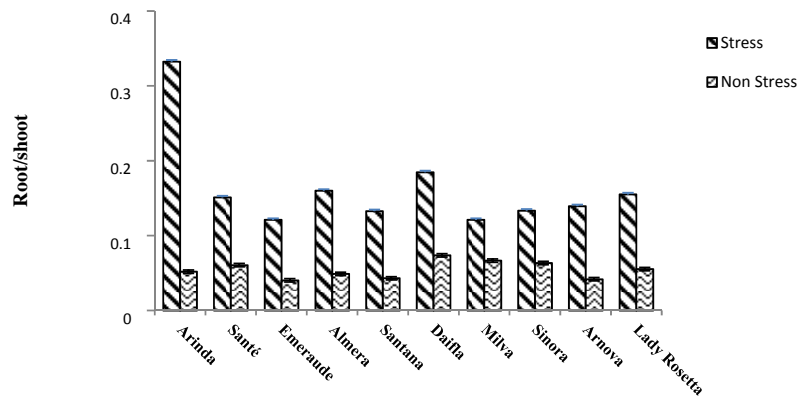
هوایی را به عنوان مهمترین شاخص ارزیابی تحمل به خشکی ارقام سیب زمینی معرفی کرد. افزایش نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی تحت تاثیر تنش آب در یک رقم، می‌تواند نشان دهنده توان آن رقم جهت انتقال و اختصاص مواد فتوسنتزی بیشتر به ریشه‌ها، به عنوان عضو اصلی تامین کننده آب در گیاه باشد، که خود می‌تواند تضمین کننده بقای گیاه در این شرایط باشد. اما با توجه به این که ریشه‌ها به عنوان نزدیک‌ترین اندام دریافت کننده مواد فتوسنتزی به غده‌ها می‌باشند، لذا به نظر می‌رسد که افزایش سهم ریشه‌ها از مواد فتوسنتزی، بتواند این عضو را به عنوان رقیبی مهم برای غده‌ها که تامین کننده عملکرد اقتصادی سیب‌زمینی می‌باشند، مطرح نماید.

در گروه دیررس در تمامی ارقام، تنش سبب افزایش نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی شد که بیشترین افزایش در رقم دزیره به میزان ۴/۲ برابر و کمترین افزایش در رقم بامبا به مقدار ۴۰ درصد اتفاق افتاد. در این گروه رقم فونتانه بیشترین نسبت وزنی ریشه به ساقه را داشت (شکل ۱۱). در گروه زودرس نیز نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی در تمامی ارقام تحت شرایط تنش آب افزایش یافت که بیشترین افزایش مربوط به رقم آریندا با ۵/۴ برابر و کمترین افزایش مربوط به رقم میلوا به مقدار ۸۰ درصد بود. در این گروه آریندا بیشترین نسبت وزن ریشه به اندام‌های هوایی را داشت (شکل ۱۲). آنیتا کوماری (Anithakumari, 2011) نسبت وزن ریشه به اندام‌های



شکل ۱۱. برهم‌کنش رقم و تنش بر نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام‌های هوایی رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

**Fig. 11. Interactions of experimental treatments on root weight/shoot weight at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.**



شکل ۱۲. برهم‌کنش رقم و تنش بر نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک اندام‌های هوایی رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان‌دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 12. Interactions of experimental treatments on root weight/shoot weight at early cultivars. Bar lines are the least significant difference.

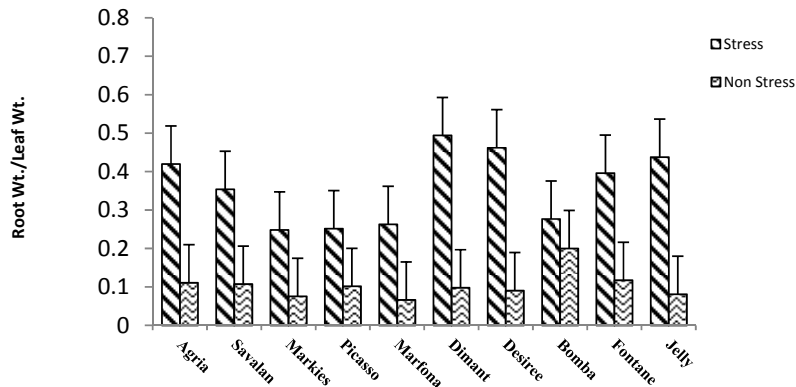
غالباً سبب کاهش اندازه سایه‌انداز گیاهی می‌شود (Deblonde and Ledent, 2001; Tourneau et al., 2003b)، که از سویی با کاهش میزان نیاز تبخیر و تعرق، سبب افزایش بقای گیاه تحت شرایط تنش گردیده و از سوی دیگر با کاهش سطح برگ سبب کاهش ماده خشک مورد نیاز جهت غده‌ها می‌گردد (Jefferies and MacKerron, 1993). بنابراین در انتخاب این صفت به عنوان معیاری جهت گزینش ارقام برای تحمل به خشکی باید به میزان محدودیت منابع فتوسنتزی جهت رشد مطلوب غده‌ها توجه داشت.

#### نسبت سطح ریشه به سطح برگ

کاهش اندازه برگ اولین نمود مورفولوژیکی تنش آب است (Jefferies and MacKerron, 1987) که با کاهش میزان نور جذب شده و در نتیجه کاهش مواد فتوسنتزی تولید شده جهت اندام‌های هوایی، ریشه‌ها و غده‌ها، ارتباط می‌یابد، بنابراین حفظ سطح فتوسنتز کننده در شرایط تنش آب بسیار مهم می‌باشد (van Loon, 1981; Jefferies and MacKerron, 1987; Jefferies, 1993a; Deblonde et al., 1999). بنابراین نسبت سطح ریشه به سطح برگ می‌تواند به عنوان نسبت سطح جذب کننده آب به سطح تعرق‌کننده آب در ارزیابی تحمل به خشکی ارقام مورد توجه قرار گیرد. تنش آب، سبب افزایش ۰/۵ و ۱/۵ برابری نسبت سطح ریشه به سطح برگ به ترتیب در ارقام دیررس و زودرس شد.

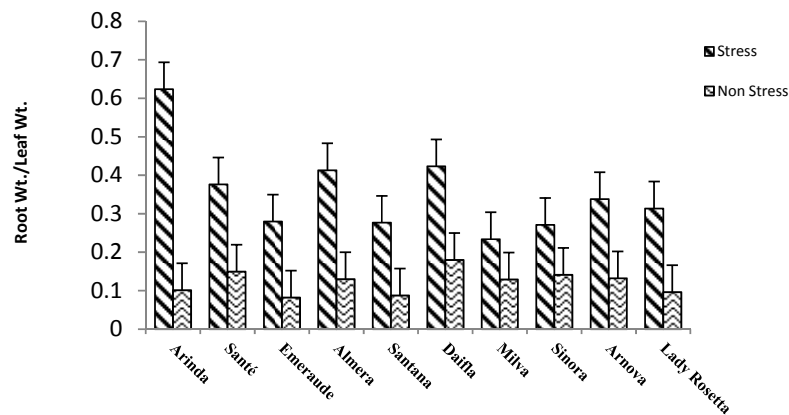
#### نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک برگ

این نسبت می‌تواند به عنوان شاخصی از سهم مواد فتوسنتزی اختصاص یافته به ریشه به عنوان عضو تامین کننده آب، در مقایسه با برگ به عنوان عضو تامین کننده مواد فتوسنتزی از یک سو و عضو تعرق کننده آب از سوی دیگر، مورد توجه قرار گیرد. آبیاری تحت شرایط تنش به ترتیب سبب افزایش ۲/۴ و ۱/۹ برابری نسبت وزن ریشه به وزن برگ، به ترتیب در ارقام دیررس و زودرس شد. نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک برگ در تمامی ارقام از هر دو گروه دیررس و زودرس در شرایط تنش آب نسبت به شرایط عدم تنش افزایش یافت. ارقام جلی و بامبا از گروه دیررس با ۴/۴ و ۰/۴ برابر افزایش در نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک برگ، تحت شرایط تنش نسبت به عدم تنش به ترتیب بیشترین و کمترین میزان افزایش را نشان دادند (شکل ۱۳). دیامانت و دزیره بیشترین میزان نسبت وزن خشک ریشه به برگ را در این گروه داشتند (شکل ۱۳). در گروه زودرس نیز آریندا و سینورا با ۵/۱ و ۰/۸ برابر به ترتیب بیشترین و کمترین میزان افزایش را نشان دادند، همچنین بیشترین نسبت وزن خشک ریشه به برگ در رقم آریندا مشاهده شد (شکل ۱۴). در واقع تولید ماده خشک در گیاه از طرفی وابسته به میزان تشعشع دریافتی توسط برگ‌ها و از سوی دیگر وابسته به میزان آب جذب شده توسط گیاه است (Allen and Scott, 1980). خشکی



شکل ۱۳. برهم‌کنش رقم و تنش بر نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک برگ رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان‌دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 13. Interactions of experimental treatments on root weight/leaf weight at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.



شکل ۱۴. برهم‌کنش رقم و تنش بر نسبت وزن خشک ریشه به وزن خشک برگ رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان‌دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 14. Interactions of experimental treatments on root weight/leaf weight at early cultivars. Bar lines are the least significant difference

شد. در این گروه نیز ارقام دایفلا و سانته بیشترین نسبت سطح ریشه به سطح برگ را داشتند (شکل ۱۶).

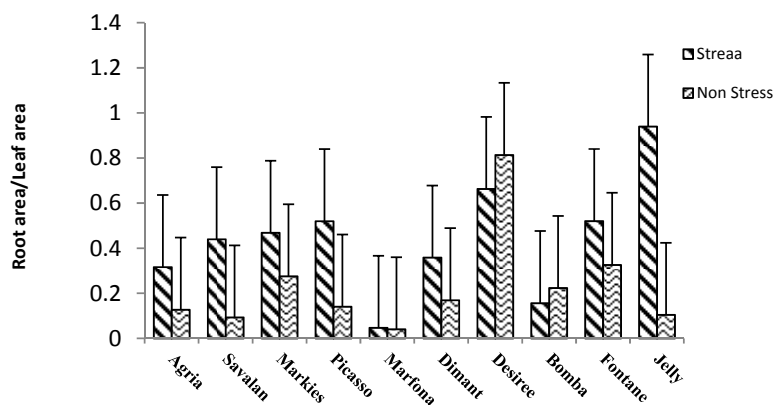
#### نتیجه‌گیری

به طور کلی نتایج نشان‌دهنده اثرات قابل توجه تنش آب در مرحله رشد رویشی بر صفات مورفولوژیکی ریشه و روابط آلومتریک ریشه و اندام‌های هوایی می‌باشند که میزان این اثرات وابسته به رقم و گروه رسیدگی آن است. بنابراین انتخاب و به‌کارگیری صفت مناسب جهت بررسی تحمل به

در گروه دیررس، ارقام جلی، ساوالان و پیکاسو به ترتیب به میزان ۲، ۱/۲ و ۰/۹ برابر نسبت سطح ریشه به سطح برگ بیشتری تحت شرایط تنش نسبت به شرایط عدم تنش تولید کرده بودند و رقم جلی بیشترین میزان نسبت سطح ریشه به سطح برگ را داشت (شکل ۱۵). در گروه زودرس در همه ارقام به جز امراد، نسبت سطح ریشه به سطح برگ، تحت تاثیر تنش آب افزایش یافت، که بیشترین افزایش در رقم سانته به میزان ۲/۵ برابر و کمترین افزایش در رقم میلوا به مقدار ۱/۴ برابر مشاهده

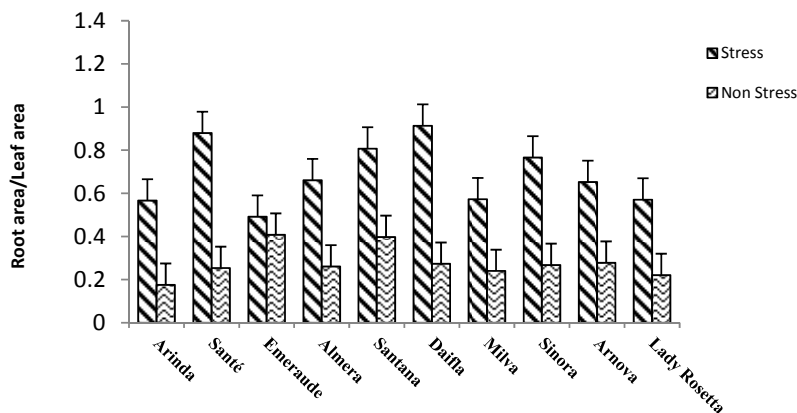
نیز کاهش قطر متوسط ریشه‌ها داشتند و گرچه درصد افزایش سطح ریشه‌ها در ارقام زودرس بیشتر از ارقام دیررس بود، اما ارقام دیررس در مجموع سطح بیشتری از ریشه‌ها را تولید کرده بودند که می‌تواند نشان دهنده توان بهتر این ارقام در استفاده از وزن خشک اختصاص داده شده به ریشه‌ها جهت جذب آب باشد. به هر حال به نظر می‌رسد در شرایطی که ذخیره آب بیشتر در سطح خاک است، مثلاً در سیستم آبیاری نوارهای تیپ، ارقام دیررس بتوانند با سرعت و کارایی بیشتری آب را جذب کنند.

تنش آب در مرحله رشد رویشی در سبب زمینی باید با توجه به طول دوره تنش آب و گروه رسیدگی رقم مورد نظر، انجام گیرد. نتایج این آزمایش نشان داد که ارقام زودرس توانایی بیشتری در افزایش عمق ریشه‌های خود تحت شرایط تنش آب دارند، بنابراین به نظر می‌رسد که در شرایط آبیاری فاریاب جوی و پشته‌ای که نفوذ آب به اعماق بیشتر است، ذخیره آب در اعماق بیشتر بوده و سیستم ریشه‌ای عمیق‌تر ارقام زودرس می‌تواند به عنوان سازوکاری موثر در تحمل به تنش کمبود آب مطرح باشد. از طرفی ارقام دیررس توانایی بهتری در افزایش وزن خشک ریشه و



شکل ۱۵. برهم‌کنش رقم و تنش بر نسبت سطح ریشه به سطح برگ رقم‌های دیررس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 15. Interactions of experimental treatments on root area/leaf area at late cultivars. Bar lines are the least significant difference.



شکل ۱۶. برهم‌کنش رقم و تنش بر نسبت سطح ریشه به سطح برگ رقم‌های زودرس سیب‌زمینی. خطوط بار روی ستون‌ها نشان دهنده حداقل اختلاف معنی‌دار می‌باشد.

Fig. 16. Interactions of experimental treatments on root area/leaf area at early cultivars. Bar lines are the least significant difference.

## منابع

- Albiski, F., Najla, S., Sanoubar, R., Alkabani, N., Murshed, R., 2012. In vitro screening of potato lines for drought tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 18(4), 315–321.
- Allen, E.J., Scott, R.K., 1980. An analysis of growth of the potato crop. *Journal of Agricultural Science*. 94, 583–606.
- Anithakumari, A.M., Dolstra, O., Vosman, B., Visser, R.G.F., van der Linden. C.G., 2011. In vitro screening and QTL analysis for drought tolerance in diploid potato. *Euphytica*. 181, 357–369.
- Bowen, T.W., 2003. Water Productivity and Potato Cultivation. In: Kijne, J.W., Barker, R., Molden, D. (eds.), *Water Productivity in Agriculture: Limits and Opportunities for Improvement*. CAB International. pp229–238.
- Burstall, L., Harris, P.M., 1983. The estimation of percentage light interception from leaf area index and percentage groundcover in potatoes. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 100, 241–244.
- Coleman, W.K., 2008. Evaluation of wild *Solanum* species for drought resistance 1. *Solanum gandarillasii* Cardenas. *Environmental and Experimental Botany*. 62, 221–230.
- Deblonde, P.M.K., Ledent, J.F., 2001. Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars. *European Journal of Agronomy*. 14, 31–41.
- Deblonde, P.M.K., Haverkort, A.J., Ledent, J.F., 1999. Responses of early and late potato cultivars to moderate drought conditions: I. Agronomic parameters and carbon isotope discrimination. *European Journal of Agronomy*. 11(2), 91–105.
- Fabeiro, C., de Santa Olalla, F.M., de Juan, J.A., 2001. Yield and size of deficit irrigated potatoes. *Agricultural Water Management*. 48, 255–266.
- Food and Agricultural Organization (FAO), 2009. FAOSTAT database for agriculture. Available online at: <http://faostat.fao.org/faostat/collection=agriculture>
- Gangali, A., Kafi, M., Bagheri, A.R., ShahriariAhmadi, F., 2004. Allometric relationships for root and shoot characteristics of chickpea seedlings (*Cicer arietinum* L.). *Journal of Agricultural Science and Technology*. 18(1), 67–80.
- Gregory, P.J., Simmonds, L.P., 1992. Water relations and growth of potatoes. pp. 214–246. In: Harris, P. (ed.), *The Potato Crop*. Chapman & Hall, London.
- Haverkort, A.J., 1982. Water management in potato production. Technical Information Bulletin Series. International Potato Center Publication. 22p.
- Haverkort, A.J., Groenwold, J., Van de Waart, M., 1992. The influence of drought and cyst nematodes on potato growth. 5. Effects on root distribution and nitrogen depletion in the soil profile. *Netherlands Journal of Plant Pathology*. 100, 381–394.
- Iwama, K., 2008. Physiology of the potato: new insights into root system and repercussions for crop management. *Potato Research*. 51, 333–353.
- Jefferies, R.A., MacKerron, D.K.L., 1989. Radiation interception and growth of irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum*). *Field Crops Research*. 22, 101–112.
- Jefferies, R.A., MacKerron, D.K.L., 1993. Responses of potato genotypes to drought. II. Leaf area index, growth and yield. *Annals of Applied Biology*. 122, 105–112.
- Jefferies, R.A. 1993. Cultivar responses to water stress in potato: effects of shoot and roots. *New Phytologists*. 123, 491–498.
- Jefferies, R.A., Heilbronn, T.D., MacKerron, D.K.L., 1989. Estimating tuber dry matter concentration from accumulated thermal time and soil moisture. *Potato Research*. 32(4), 411–417.
- Jefferies, R.A., 1993. Use of a simulation model to assess possible strategies of drought tolerance in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Agricultural Systems*. 41, 93–104.
- Jefferies, R.A., 1994. Physiology of crop response to drought. In: Haverkort, A.J., MacKerron, D.K.L. (eds.), *Potato Ecology and Modelling of Crops Under Conditions Limiting Growth*. Proceedings of the Second International Potato Modeling Conference,

- Wageningen, 17–19 May 1994. Kluwer Academic Publishers, pp. 61–74.
- Jefferies, R.A., MacKerron, D.K.L., 1987. Aspects of the physiological basis of cultivar differences in yield of potato under droughted and irrigated conditions. *Potato Research*. 30, 201–217.
- Jeong, J.S., Kim, Y.S., Baek, K.H., Jung, H., Ha, S., Choi, Y.D., Kim, M., Reuzeau, C., Kim, J., 2010. Root-specific expression of *osnac10* improves drought tolerance and grain yield in rice under field drought conditions. *Plant Physiology*. 153, 185–197.
- Joyce, R.A., Steckel, J.R., Gray, D., 1979. Drought tolerance in potatoes. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*, 92, 375–381.
- Khourshidi Benam, M.B., RahimzadehKhoei, F., Mirhadi, S.M.J., Noormohammadi, G., 2006. Study of drought stress effects in different growth stage on potato cultivars. *Iranian Journal of Crop Science*. 1, 48-58 [In Persian with English Summary].
- Kumar, D., 2005. Breeding for drought resistance. In: Ashraf, M., Harris, P.J.C. (eds.), *Abiotic Stresses*. Harworth Press, New York, pp. 145-165.
- Lahlou, O., Ledent, J.F., 2005. Root mass and depth, stolons and roots formed on stolons in four cultivars of potato under water stress. *European Journal of Agronomy*. 22, 159–173.
- Liu, F., Jensen, C.R., Shahanzari, A., Andersen M.N., Jacobsen, S., 2005. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*. 168, 831–836.
- Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M.N., Jacobsen, S., Jensen, C.R., 2006. Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato. *Scientia Horticulturae*. 109, 113–117.
- MacKerron, D.K.L., Peng, Z.Y., 1990. Relations between root and shoot growth: genotypic differences in response to water-stress. *Potato Research*. 33, 292–293.
- Ojala, J.C., Stark, J.C., Kleinkopf, G.E., 1990. Influence of irrigation and nitrogen management on potato yield and quality. *American Potato Journal*. 67, 29-43.
- Opena, G.B., Porter, G.A., 1999. Soil management and supplemental irrigation effects on potato. II. Root growth. *Agronomy Journal*. 91, 426-431.
- Schafleitner, R. 2009. Growing more potatoes with less water. *Tropical Plant Biology*. 2, 111–121.
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Espino, R., Gaudin, A., Pérez, J., Martínez, M., Domínguez, A., Tincopa, L., Alvarado C., 2007. Field Screening for variation of drought tolerance in *Solanum tuberosum* L. by agronomical physiological and genetic analysis. *Potato Research*. 50, 71–85.
- Schafleitner, R., Oscar, R., Rosales, G., Gaudin, A., Alvarado Aliaga, C., Martinez, G., TincopaMarca, L., Avila Bolivar, L., Mendiburu Delgado, F., Simon, R., Bonierbale, M., 2007. Capturing candidate drought tolerance traits in two native Andean potato clones by transcription profiling of field grown plants under water stress. *Plant Physiology and Biochemistry*. 45, 673-690.
- Schittenhelm, S., Sourell, H., Lopmeier, F.J., 2006. Drought resistance of potato cultivars with contrasting canopy architecture. *European Journal of Agronomy*. 24, 193–202.
- Shock, C.C., Holmes, Z.A., Stieber, T.D., Eldredge, E.P., Zhang, P., 1993. The effect of timed water stress on quality, total solids and reducing sugar content of potatoes. *American Potato Journal*. 70, 227-241.
- Spitters, C.J.T. Schapendonk, A.H.C.M., 1990. Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation. *Plant and Soil*. 123, 193-203.
- Stalham, M.A., Allen, E.J., 2001. Effect of variety, irrigation regime and planting date on depth, rate, duration and density of root growth in the potato (*Solanum tuberosum*) crop. *Journal of Agricultural Science*. 137, 251–270.
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M.R., Mamani, P., Ledent, J.F., 2003. Effects of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (I): morphological parameters growth and yield. *Agronomie*. 23, 169–179.

- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M.R., Mamani, P., Ledent, J.F., 2003. Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie* 23, 181-190.
- Turhan, H., Baser, I., 2004. In vitro and in vivo water stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Helia*. 27(40), 227-236.
- van Loon, C., 1981. The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *American Potato Journal*. 58, 51-69.
- Xiong, L.M., Wang, R.G., Mao, G.H., Koczan, J.M., 2006. Identification of drought tolerance determinants by genetic analysis of root response to drought stress and abscisic acid. *Plant Physiology*. 142, 1065-1074.