

## واکنش فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی پنج رقم انگور تجاری (*Vitis vinifera* L.) به تنش خشکی

حامد رحمانی<sup>۱</sup>، ولی‌اله رسولی<sup>۲\*</sup>، وحید عبدوسی<sup>۳</sup> و مرضیه قنبری جهرمی<sup>۴</sup>

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۱/۱ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۲/۲۷)

### چکیده

یکی از تغییرات مهم اقلیمی حال حاضر، کاهش میزان نزولات آسمانی است. پژوهش حاضر به منظور تعیین واکنش فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برخی ارقام انگور تجاری به تنش خشکی انجام گرفت. مواد گیاهی آزمایش شامل ارقام تجاری انگور بلک‌سیدلس، فلیم سیدلس، ترکمنستان ۴، شاهانی، بیدانه‌سفید (به‌عنوان رقم غالب منطقه) و پایه متحمل به خشکی ژنوتیپ CH1 (به‌عنوان شاهد) بود. آزمایش به‌صورت آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار اجرا شد که تیمارها شامل فاکتور رقم در شش سطح و فاکتور تنش خشکی در دو سطح بود. تیمار تنش خشکی به‌صورت قطع آبیاری و آبیاری کامل اعمال گردید. نتایج نشان داد تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار نشت یونی (۳/۴ درصد)، فعالیت آنزیم کاتالاز (۶/۲۵ درصد)، پرولین (۳۱/۴ درصد)، فعالیت آسکوربات پراکسیداز (۲۴/۷ درصد)، فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز (۵۱/۶ درصد) و سدیم برگ (۱۶/۵ درصد) و کاهش معنی‌دار پایداری غشاء سلولی (۲۱/۴)، ظرفیت نسبی آب برگ (۶/۲۵ درصد)، پروتئین کل (۳/۳۳ درصد) و پتاسیم برگ (۱۰/۶ درصد) گردید. اثر رقم بر نشت یونی، پایداری غشاء سلولی، فعالیت آنزیم کاتالاز، پراکسید هیدروژن، پرولین، فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز، پروتئین کل و سدیم برگ معنی‌دار بوده ولی بر میزان پتاسیم برگ، ظرفیت نسبی آب برگ و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز اثر معنی‌دار نداشت. نتایج حاصل از این تحقیق نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز، پرولین، فعالیت آسکوربات پراکسیداز و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز و کاهش معنی‌دار پروتئین کل در ارقام مورد بررسی گردید. در میان ارقام مورد بررسی نیز رقم بیدانه‌سفید از نظر صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی تغییرات بیشتری نشان داده به‌طوری‌که در اثر تنش، فعالیت آنتی‌اکسیدانی افزایش یا کاهش شدیدی را نشان داد، درحالی‌که ژنوتیپ CH1 از تغییرات آنتی‌اکسیدانی کمتری برخوردار بود.

**کلمات کلیدی:** پایداری غشاء سلولی، پرولین، تحمل، تنش، کاتالاز

۱- دانشجوی دکتری تخصصی، گروه علوم باغبانی، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران.

۲- دانشیار پژوهشی، گروه فیزیولوژی و فناوری پس از برداشت، پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری، موسسه تحقیقات علوم باغبانی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران.

۳- دانشیار گروه علوم باغبانی، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران.

۴- استادیار گروه علوم باغبانی، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران.

\* پست الکترونیک: spiiqv@gmail.com

## مقدمه

انگور (*Vitis vinifera* L.) یکی محصولات راهبردی باغی ایران محسوب می‌شود که پس از پسته، سهم بالایی از صادرات غیر نفتی حوزه کشاورزی را به خود اختصاص داده است (رسولی و دولتی‌بانه، ۱۳۹۶). ایران یکی از کشورهای عمده تولید کننده انگور و کشمش است و با ۳/۰۲ میلیون تن تولید بعد از کشورهای چین، ایتالیا، ایالات متحده آمریکا، اسپانیا، فرانسه، ترکیه، هند، آرژانتین و شیلی در رتبه دهم دنیا قرار دارد (فائو<sup>۱</sup>، ۲۰۲۲).

ایران به‌عنوان یکی از مراکز پراکنش انگور در جهان از تنوع ژنتیکی بالایی برخوردار است. ارقام و ژنوتیپ‌های انگور ایرانی از نظر تحمل انواع تنش‌های زنده و غیرزنده بسیار متنوع هستند. پژوهش‌های انجام شده در جهت ارزیابی مقاومت به خشکی ارقام تجاری انگور ایران، نشان‌دهنده تنوع بالای مقاومت آن‌ها است. به همین دلیل استفاده از ارقام متحمل به خشکی جهت کاهش اثرات تنش خشکی از اهمیت بالاتری برخوردار است (رسولی<sup>۲</sup> و همکاران، ۲۰۱۵).

در بیشتر مناطق ایران مانند سایر نقاط جهان، خشکی، مهمترین عامل محیطی محدودکننده رشد، تکامل و عملکرد محصولات زراعی و باغی است (رسولی و همکاران، ۲۰۱۵). اگرچه تاک نسبتاً مقاوم به خشکی است اما کمبود بارندگی در فصل‌های بهار و تابستان سبب می‌شود تا چرخه فنولوژیک انگور تحت تأثیرات منفی دمای بالای هوا، افزایش میزان تبخیر و تعرق و در نهایت تنش خشکی قرار گیرد. از آنجایی که پاسخ به تنش خشکی با توجه به زمینه ژنتیکی گیاه متفاوت است، یکی از راهبردهای مناسب برای اصلاح درختان میوه در شرایط کم آبی استفاده از ارقام، ژنوتیپ‌ها و پایه‌های مقاوم به تنش خشکی است (لیو<sup>۳</sup> و همکاران، ۲۰۱۲؛ لویسلو<sup>۴</sup> و همکاران، ۲۰۱۰؛ کاتیولی<sup>۵</sup> و همکاران، ۲۰۰۸). در تاک می‌توان سازوکار تحمل به خشکی را در قالب پاسخ به خشکی مانند بسته شدن روزنه، کاهش رشد سلول و فتوسنتز، فعال شدن تنفس سلولی و تجمع اسمولیت‌ها و پروتئین‌ها یافت

(چاوز<sup>۶</sup> و همکاران، ۲۰۰۲؛ دوپیس<sup>۷</sup> و همکاران، ۲۰۱۱؛ سرا<sup>۸</sup> و همکاران، ۲۰۱۳).

بر اساس آزمایشات گلخانه‌ای و مزرعه‌ای و در ارقام مختلف، گزارش شده است که در تاک، میزان فتوسنتز در برابر تنش آبی نوسانات کمتری را نشان می‌دهد (فلکساس و مدرانو<sup>۹</sup>، ۲۰۰۲؛ سوزا و همکاران، ۲۰۰۴). به طور کلی در شرایط آب در دسترس پایین تا متوسط که در هنگام کم آبیاری رخ می‌دهد، ادامه فعالیت آنزیم‌های چرخه کالوین و حداکثر میزان کربوکسیلاسیون و انتقال الکترونی مشاهده شده است (سوزا<sup>۱۰</sup> و همکاران، ۲۰۰۱). با این حال، هنگامی که استرس خشکی تشدید می‌شود، کاهش در این عوامل مخصوصاً انتقال الکترون چشم‌گیرتر بوده که باعث کاهش تولید ATP خواهد شد (سوزا و همکاران، ۲۰۰۱).

یکی از سازگاری‌های مهم فیزیولوژیک گیاه برای مقاومت در برابر خشکی، تنظیم اسمزی سلول با استفاده از تجمع املاح مفید می‌باشد که این عامل باعث جذب آب از خاک و نگهداری آماس سلول، تبادل گازی و ادامه رشد و نمو در شرایط تنش خشکی می‌گردد (چاوز و همکاران، ۲۰۰۲). همراه با تجمیع املاح مفید و افزایش فعالیت آن‌تی‌اکسیدان‌ها، میزان پرولین در برگ‌های تاک افزایش می‌یابد (دوپیس و همکاران، ۲۰۱۱). این اسیدآمین در شرایط تنش خشکی نقش محافظتی در برابر تشکیل اشکال اکسیژن فعال<sup>۱۱</sup> دارد (دوپیس و همکاران، ۲۰۱۱).

فرایندهای دفاعی آن‌تی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی به منظور غلبه بر استرس اکسیداتیو و ضد اشکال اکسیژن فعال در گیاهان ایجاد و به تکامل رسیده است (احمد<sup>۱۲</sup> و همکاران، ۲۰۰۹). تنش خشکی معمولاً به دلیل بسته شدن روزنه باعث استرس اکسیداتیو می‌شود که منجر به کاهش بیش از حد زنجیره الکترونی فتوسنتزی و تشکیل بیشتر اشکال اکسیژن فعال در کلروپلاست‌ها و میتوکندری‌ها می‌شود (احمد و همکاران، ۲۰۰۹).

7. Doupis

8. Serra

9. Flexas and Medrano

10. Souza

11. Reactive Oxygen Species, ROS

12. Ahmed

1. Fao

2. Rasoli

3. Liu

4. Lovisolo

5. Cattivelli

6. Chaves

چفته) به عنوان شاهد بود (رسولی و گل‌محمدی، ۱۳۸۹). این آزمایش در شرایط گلخانه و داخل گلدان در چهار تکرار و دو قلمه چهار جوانه از هر رقم در هر گلدان به صورت آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شد که تیمارها شامل فاکتور رقم در شش سطح و فاکتور تنش خشکی در دو سطح بود هر واحد آزمایشی نیز شامل سه گلدان بود. در سال اول قلمه‌های هر کدام از ارقام به مدت یک ماه در خاک اره به صورت وارونه نگهداری شده تا کالوس و ریشه‌زایی با موفقیت بیشتر انجام گردد. بعد از ریشه‌دار شدن گلدان‌های پلاستیکی با ابعاد ۲۵ سانتی‌متر قطر دهانه و ۳۰ سانتی‌متر ارتفاع تهیه شده و داخل گلدان‌ها با مخلوطی از خاک زراعی، ماسه و کود حیوانی پوسیده به نسبت ۱:۱:۱ تا ارتفاع ۲۵ سانتی‌متری پر شدند (جدول ۱). اعمال تیمار تنش خشکی از سال دوم آغاز و به صورت قطع آبیاری به مدت ۱۵ روز (از ۱۵ تیرماه لغایت ۳۰ تیرماه) صورت گرفت (پارانیچان‌سکی و آنجلاکیس<sup>۳</sup>، ۲۰۰۸). میزان آب آبیاری بر اساس اندازه‌گیری ظرفیت مزرعه گلدان‌ها، تقریباً ۰/۸ لیتر برای هر گلدان بود. پرولین، کاتالاز، آسکوربیک‌پراکسیداز، گایاکول‌پراکسیداز، پراکسیدهیدروژن، پروتئین کل، میزان سدیم و پتاسیم، مقاومت دیواره سلولی و ظرفیت آب نسبی برگ به مدت دو سال ثبت گردید. پروژه به مدت سه سال اجرا گردید. تنش خشکی و قطع آبیاری در هر دو سال بر روی همان گلدان‌ها انجام گرفت.

افزایش شدت تنش خشکی در اکثر ارقام تجاری انگور باعث افزایش معنی‌دار میزان فعالیت آن‌تی‌اکسیدانی آسکوربیک پراکسیداز، پراکسیدازهیدروژن، پراکسیداز، پرولین، قند محلول و گایاکول‌پراکسیداز گردیده ولی باعث کاهش میزان فعالیت پروتئین کل می‌گردد (صیدی و همکاران، ۱۴۰۰). با این وجود ارقام از نظر فعالیت‌های آن‌تی‌اکسیدانی و بیوشیمیایی رفتارهای متفاوتی را از خود نشان می‌دهند (خندانی و همکاران، ۱۴۰۰؛ سروری و همکاران، ۱۴۰۱). شناخت پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام و ژنوتیپ‌های مختلف به تنش متوسط و شدید آب نه تنها برای تعیین آستانه سطح استرس بلکه برای شناسایی ارقام حساس و مقاوم در برابر تنش خشکی از موارد ضروری در برنامه‌های به‌نژادی انگور است. پژوهش حاضر نیز به منظور تعیین واکنش فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ارقام تجاری (بلک‌سیدلس<sup>۱</sup>، فلیم‌سیدلس<sup>۲</sup>، ترکمنستان<sup>۴</sup>، بیدانه سفید و شاهانی) به تنش خشکی انجام گرفت.

## مواد و روش‌ها

پژوهش حاضر به منظور مقایسه برخی ارقام به تنش خشکی در ایستگاه تحقیقات انگور تاکستان اجرا شد. مواد گیاهی آزمایش شامل ارقام تجاری انگور بلک‌سیدلس، فلیم‌سیدلس، ترکمنستان<sup>۴</sup>، شاهانی، بیدانه سفید (به عنوان رقم غالب منطقه) و پایه متحمل به خشکی ژنوتیپ CH1 (کلونی از رقم

جدول ۱- نتایج آزمون خاک گلدان‌ها

| بافت    | رس (%) | سیلت (%) | شن (%) | پتاسیم (mg/kg) | فسفر (mg/kg) | روی (mg/kg) | آهن (mg/kg) | کربن آلی (%) | اسیدیته (Mv) | شوری (Ms) |
|---------|--------|----------|--------|----------------|--------------|-------------|-------------|--------------|--------------|-----------|
| لوم رسی | ۳۵/۷۱  | ۳۸/۷۸    | ۲۵/۵۱  | ۳۸۰            | ۸/۱۶         | ۰/۳۷        | ۳/۱۸        | ۱/۳۳         | ۷/۴۸         | ۰/۵۰۴     |

شد (TW). پس از آن نمونه‌های برگ در دستگاه آون °C ۷۰ به مدت ۴۸ ساعت نگهداری شده تا کاملاً خشک شدند (DW). با استفاده از فرمول زیر ظرفیت نسبی آب برگ محاسبه گردید (داندا و سدی<sup>۴</sup>، ۱۹۹۸).

$$RWC = \left[ \frac{(FW - DW)}{(TW - DW)} \right] \times 100$$

برای تعیین ظرفیت نسبی آب برگ (RWC) در ارقام مورد آزمایش از هر رقم ۰/۵ گرم دیسک برگ (FW) برداشت نموده به مدت ۴ ساعت در آب مقطر به صورت غوطه‌ور نگهداری و بعد از گذشت ۴ ساعت و آبیگری کامل قطعات برگ با دستمال کاغذی به آرامی خشک نموده و دوباره وزن آن‌ها اندازه‌گیری

3. Paranychianakis and Angelakis

4. Dhanda and Sethi

1. Black seedless

2. Flame seedless

با توجه به گلخانه‌ای بودن آزمایش از میانگین داده‌های دوساله برای تحلیل داده استفاده شد. به منظور تعیین اثر تیمارهای آزمایشی در صفات مورد بررسی از تجزیه واریانس و مقایسه میانگین صفات در تیمارهای آزمایشی از روش مقایسه میانگین توکی استفاده شد. برای تعیین روابط درونی بین صفات مورد بررسی از تجزیه به عاملی براساس تجزیه به مؤلفه‌های اصلی و دوران واریامکس استفاده گردید. از همبستگی دوطرفه پیرسون برای تعیین روابط دوطرفه بین صفات استفاده شد. کلیه محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار آماری SPSS نسخه ۲۶ و افزونه XLSTAT تحت نرم‌افزار Excel انجام شد. ملاک قضاوت صحت نتایج بر اساس حداقل خطای ۵٪ انجام گرفت.

### نتایج و بحث

آماره‌های مربوط به میانگین، پراکندگی، چولگی و کشیدگی داده‌های حاصل از ارزیابی صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی در جدول ۲ نشان داده شده است. مقادیر آماره‌های مربوط به چولگی و کشیدگی صفات مورد بررسی در دامنه ۲ و ۲- قرار داشته که نشان‌دهنده توزیع نرمال داده‌های حاصل از ارزیابی این صفات بود.

برای اندازه‌گیری میزان نشت یونی (EL) و شاخص پایداری غشا (MSI)، ۰/۱ گرم برگ را داخل ۱۰ میلی‌لیتر آب دو بار تقطیر شده قرار داده سپس نمونه‌ها را به مدت ۳۰ دقیقه داخل آب °C ۴۰ دستگاه بن‌ماری قرار داده و میزان هدایت الکتریکی (EC) آن‌ها با کمک دستگاه EC متر قرائت گردید (C1). سپس نمونه‌ها به مدت ۱۵ دقیقه داخل حمام بن‌ماری با دمای °C ۱۰۰ قرار داده و برای بار دوم هدایت الکتریکی آن‌ها قرائت گردید (C2). بر اساس روابط زیر شاخص‌های مورد نظر محاسبه شدند (سایرام<sup>۱</sup>، ۱۹۹۴).

$$EL = C_1/C_2 \times 100$$

$$MSI = [1 - (C_1/C_2)] \times 100$$

برای تعیین غلظت پروتئین کل از روش برادفورد<sup>۲</sup> (۱۹۷۹)، غلظت پروتئین از روش بیتز<sup>۳</sup> و همکاران (۱۹۷۳)، اندازه‌گیری میزان پراکسید هیدروژن از روش آلکسیو<sup>۴</sup> و همکاران (۲۰۰۱)، اندازه‌گیری فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز از روش چانس و ماهلی<sup>۵</sup> (۱۹۹۵)، اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم آسکوربیک پراکسیداز از روش ناکانو و آساده<sup>۶</sup> (۱۹۸۱)، اندازه‌گیری میزان فعالیت آنزیم کاتالاز از روش دهیندزا<sup>۷</sup> و همکاران (۱۹۸۱)، اندازه‌گیری میزان سدیم و پتاسیم برگ به روش هامادا و النانی<sup>۸</sup> (۱۹۹۴) استفاده شد.

جدول ۲- آماره‌های مربوط به میانگین، پراکندگی و چولگی و کشیدگی داده‌های صفات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی مربوط به دو سال ثبت صفات در آزمایش گلدانی و شرایط گلخانه.

| صفات                             | کمینه | بیشینه | میانگین | انحراف معیار | چولگی  | کشیدگی |
|----------------------------------|-------|--------|---------|--------------|--------|--------|
| نشت یونی (%)                     | ۸۲/۵  | ۹۴/۷   | ۸۷/۹    | ۳/۱          | -۰/۱۴۱ | -۰/۶۵۳ |
| پایداری غشاء سلولی               | ۵/۳   | ۱۷/۵   | ۱۲/۱۲   | ۳/۱          | ۰/۱۴۱  | -۰/۶۵۳ |
| ظرفیت نسبی آب برگ                | ۷۵/۴  | ۹۵/۱   | ۸۸/۲    | ۴/۷          | -۰/۳۵۵ | -۰/۳۸۷ |
| کاتالاز (mM/min)                 | ۱/۵   | ۲/۶    | ۲/۱۷    | ۰/۲۲         | -۰/۹۷  | ۱/۱۹   |
| پراکسید هیدروژن (μM)             | ۰/۳۳  | ۱/۱    | ۰/۶۵    | ۰/۱۹         | ۰/۷۲   | -۰/۱۰۱ |
| پروتئین (μM/g)                   | ۰/۰۹  | ۰/۷۵۶  | ۰/۲۹    | ۰/۱۵         | ۱/۰۸۵  | ۱/۳۵۸  |
| اسید آسکوربیک پراکسیداز (mM/min) | ۰/۷۱  | ۲/۵۶۳  | ۱/۶     | ۰/۴۶         | ۰/۱۵۶  | -۰/۴۱۸ |
| گایاکول پراکسیداز (mM/min)       | ۰/۰۱  | ۰/۹۱۲  | ۰/۴۵۹   | ۰/۳۲         | ۰/۰۱   | ۱/۷۰۴  |
| پروتئین کل (μM/ml)               | ۱/۰۱  | ۱/۴۵۲  | ۱/۲     | ۰/۱۱         | ۰/۵۸۱  | -۰/۵۵  |
| سدیم (mg/kg)                     | ۲۰/۸  | ۴۳/۲   | ۳۱/۷    | ۵/۹          | ۰/۰۶۵  | -۰/۷۵۷ |
| پتاسیم (mg/kg)                   | ۸۱/۶  | ۱۲۹/۶  | ۹۶/۹    | ۱۳/۴۱        | ۱/۰۷۸  | ۰/۰۲۳  |

5. Chance and Maehly  
6. Nakano and Asada  
7. Dhindsa  
8. Hamada and Elenany

1. Sairam  
2. Bradford  
3. Bates  
4. Alexieva

## نتایج صفات فیزیولوژیکی

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفات فیزیولوژیک نشان داد اثر رقم بر نشت یونی، پایداری غشاء سلولی و سدیم برگ معنی‌دار بوده ولی بر میزان پتاسیم برگ و ظرفیت نسبی آب برگ اثر معنی‌داری نداشت. اثر تنش خشکی بر کلیه صفات فیزیولوژیک مورد بررسی اثر معنی‌داری داشت. اثر متقابل رقم در تنش خشکی در هیچکدام از صفات مورد بررسی معنی‌دار نبود (جدول ۳).

میزان نشت یونی در رقم بلک‌سیدلس (۹۱ درصد) بالاتر از سایر ارقام بوده و با نشت یونی رقم ترکمنستان ۴ (۸۹ درصد) فاقد اختلاف معنی‌دار بود. کمترین میزان نشت یونی در ارقام بیدانه سفید و شاهانی (۸۶ درصد) مشاهده شد. بیشترین میزان پایداری غشاء سلولی در ارقام بیدانه سفید و شاهانی (۱۴ درصد) و کمترین آن نیز در رقم بلک‌سیدلس ثبت گردید. بیشترین میزان سدیم برگ (۳۴ میلی گرم بر کیلوگرم) در رقم بیدانه سفید دیده شد که با میزان سدیم برگ ارقام فلیم‌سیدلس، ترکمنستان ۴، بلک‌سیدلس و شاهانی فاقد اختلاف معنی‌دار بود. کمترین میزان سدیم برگ (۲۵/۸ میلی گرم بر کیلوگرم) در ژنوتیپ CH1 دیده شد (جدول ۴). تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار نشت یونی و سدیم برگ و کاهش معنی‌دار پایداری غشاء سلولی، ظرفیت نسبی آب برگ و پتاسیم برگ گردید (جدول ۵).

## نتایج صفات بیوشیمیایی

نتایج حاصل از تجزیه واریانس صفات مورد بررسی نشان داد اثر رقم بر فعالیت آنزیم کاتالاز، پراکسید هیدروژن، پرولین، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز و پروتئین کل معنی‌دار بوده ولی بر فعالیت آنزیم گویاکول پراکسیداز اثر

معنی‌داری نداشت. اثر تنش خشکی به غیر از میزان پراکسید هیدروژن بر سایر صفات بیوشیمیایی اثر معنی‌دار داشت. اثر متقابل رقم در تنش خشکی در هیچکدام از صفات بیوشیمیایی مورد بررسی معنی‌دار نبود (جدول ۳).

بیشترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام ترکمنستان ۴ و بلک‌سیدلس (۲/۳ میلی مول بر دقیقه) بدست آمد که با میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در ارقام بیدانه سفید و فلیم‌سیدلس فاقد اختلاف معنی‌دار بودند. کمترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز (۱/۹ میلی مول بر دقیقه) در ژنوتیپ CH1 ثبت گردید. بیشترین میزان پراکسید هیدروژن در رقم بلک‌سیدلس (۰/۷۳ میلی مول بر دقیقه) بدست آمد که با میزان پراکسید هیدروژن در ارقام بیدانه سفید، فلیم‌سیدلس، ترکمنستان ۴ و شاهانی فاقد اختلاف معنی‌دار بودند. کمترین میزان پراکسید هیدروژن (۰/۴۴ میلی مول بر دقیقه) در ژنوتیپ CH1 ثبت گردید. بیشترین و کمترین میزان پرولین به ترتیب در رقم بلک سیدلس (۰/۴۵ میکرومول بر گرم) و ژنوتیپ CH1 (۰/۲۱ میکرومول بر گرم) ثبت گردید. بیشترین میزان فعالیت آنزیم اسیدآسکوربیک در رقم فلیم‌سیدلس (۱/۹۹ میلی مول بر دقیقه) و کمترین آن نیز در ژنوتیپ CH1 (۱/۲۶ میلی مول بر دقیقه) ثبت گردید. در ارزیابی میزان پروتئین کل، بیشترین و کمترین مقدار به ترتیب در ارقام بیدانه سفید (۱/۴ میکرومول بر میلی لیتر) و شاهانی (۱/۰۵ میکرومول بر میلی لیتر) مشاهده شد (جدول ۴).

تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز، پرولین، فعالیت اسید آسکوربیک پراکسیداز و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز و کاهش معنی‌دار پروتئین کل گردید (جدول ۴).

جدول ۳- مقادیر میانگین مربعات تجزیه واریانس اثر رقم و تنش خشکی بر صفات مورد بررسی بر اساس میانگین داده‌های ثبت شده در دو سال در آزمایش گلدانی و شرایط گلخانه.

| منبع تغییرات | درجه آزادی | نشت یونی            | پایداری غشاء سلولی | ظرفیت نسبی آب برگ  | کاتالاز             | پراکسید هیدروژن     | پرولین              | اسید آسکوربیک پراکسیداز | گایاکول پراکسیداز   | پروتئین             | سدیم               | پتاسیم               |
|--------------|------------|---------------------|--------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|---------------------|--------------------|----------------------|
| رقم          | ۵          | ۰/۰۰۲*              | ۱۸/۵*              | ۱۶/۵ <sup>ns</sup> | ۰/۱۹**              | ۰/۱۱۵**             | ۰/۱۱**              | ۰/۰۶**                  | ۰/۱۱ <sup>ns</sup>  | ۰/۱**               | ۷۳/۶**             | ۲۷۱/۶۷ <sup>ns</sup> |
| تنش          | ۱          | ۰/۰۰۸**             | ۸۳/۱**             | ۳۶۰**              | ۰/۲۳۶**             | ۰/۱ <sup>ns</sup>   | ۰/۲۱**              | ۳/۱**                   | ۱/۲**               | ۰/۲۷*               | ۳۹۷/۲**            | ۱۴۲۶/۱**             |
| تنش × رقم    | ۵          | ۰/۰۰۱ <sup>ns</sup> | ۸/۳ <sup>ns</sup>  | ۱۹/۷ <sup>ns</sup> | ۰/۰۱۹ <sup>ns</sup> | ۰/۰۳۶ <sup>ns</sup> | ۰/۰۲۷ <sup>ns</sup> | ۰/۱۸ <sup>ns</sup>      | ۰/۰۳۴ <sup>ns</sup> | ۰/۰۰۶ <sup>ns</sup> | ۴۵/۲ <sup>ns</sup> | ۱۵۸/۱ <sup>ns</sup>  |
| خطا          | ۳۶         | ۰/۰۰۱               | ۶/۵                | ۱۳/۱               | ۰/۰۲۷               | ۰/۰۲۸               | ۰/۰۱۴               | ۰/۰۹۵                   | ۰/۰۸۲               | ۰/۰۶۶               | ۱۸/۳               | ۱۳۵/۸                |

ns، \* و \*\* به ترتیب عدم اثر معنی‌دار، اثر معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد احتمال خطای تیمار بر صفت مربوطه.

## نتایج ارزیابی همبستگی صفات

نشت یونی با پایداری غشاء سلولی، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز، ظرفیت نسبی آب برگ و پروتئین کل همبستگی معنی دار معکوس و با سدیم و پتاسیم برگ همبستگی معنی دار مستقیم داشت. پایداری غشاء سلولی، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز و پروتئین کل همبستگی معنی دار مستقیم و با ظرفیت نسبی آب برگ، سدیم و پتاسیم برگ همبستگی معنی دار معکوس داشت. ظرفیت نسبی آب برگ با پروتئین کل، همبستگی معنی دار مستقیم و با پرولین، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز، فعالیت آنزیم گویاکول پراکسیداز، سدیم و پتاسیم برگ همبستگی معنی دار معکوس داشت (جدول ۵).

فعالیت آنزیم کاتالاز با میزان پراکسید هیدروژن، پرولین، اسید آسکوربیک پراکسیداز و همچنین با میزان سدیم برگ رابطه مستقیم و معنی دار نشان داد ولی با سایر صفات همبستگی معنی داری نداشت. میزان پراکسید هیدروژن با میزان فعالیت آنزیم کاتالاز، پرولین، اسید آسکوربیک پراکسیداز و سدیم برگ همبستگی مثبت و معنی دار نشان داده ولی با سایر صفات همبستگی معنی داری نداشت. میزان پرولین با ظرفیت نسبی آب برگ همبستگی معنی دار معکوس و با کاتالاز، پراکسید هیدروژن و سدیم برگ همبستگی معنی دار مستقیم داشت. فعالیت آنزیم گویاکول پراکسیداز با میزان پراکسید هیدروژن، پرولین، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز و سدیم برگ همبستگی معنی دار مستقیم داشت. میزان پروتئین کل با نشت یونی و ظرفیت نسبی آب برگ همبستگی معنی دار مستقیم و با پایداری غشاء سلولی، ظرفیت نسبی آب برگ، کاتالاز، پراکسید هیدروژن و سدیم برگ همبستگی معنی دار مستقیم نشان داد. فعالیت آنزیم گویاکول پراکسیداز با میزان پراکسید هیدروژن، پرولین، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز و سدیم برگ همبستگی معنی دار مستقیم داشت. میزان پروتئین کل با نشت یونی و ظرفیت نسبی آب برگ همبستگی معنی دار معکوس نشان داد. سدیم برگ با نشت یونی، کاتالاز، پراکسید هیدروژن، پرولین، اسید آسکوربیک پراکسیداز و گویاکول پراکسیداز همبستگی معنی دار مستقیم و با پایداری غشاء سلولی و ظرفیت نسبی آب برگ رابطه معنی دار معکوس نشان داد. پتاسیم برگ با نشت یونی و گویاکول پراکسیداز همبستگی معنی دار معکوس

و با پایداری غشاء سلولی و ظرفیت نسبی آب برگ همبستگی معنی دار مستقیم نشان داد (جدول ۵).

## نتایج تحلیل به عاملی

در تحلیل عاملی صفات مورد بررسی، عامل های اول، دوم و سوم بیشترین مقادیر ویژه را به خود اختصاص داده و به ترتیب ۳۷/۵۸، ۱۹/۲۷ و ۱۳/۳۳ درصد و در مجموع ۷۰/۱۸ درصد تغییرات صفات را تبیین نمودند (جدول ۶، شکل ۱).

بارهای عاملی صفات در هر عامل پس از چرخش وریماکس در جدول ۷ آورده شده است. نشت یونی، پایداری غشاء سلولی، ظرفیت نسبی آب برگ، پتاسیم برگ و پروتئین کل با عامل اول بیشترین ضریب همبستگی را نشان دادند. فعالیت آنزیم های کاتالاز، گویاکول پراکسیداز و آسکوربیک اسید پراکسیداز، پراکسید هیدروژن، پرولین و سدیم برگ با عامل دوم بیشترین ضریب همبستگی را نشان دادند. در شکل ۲ نیز ارتباط صفات مورد بررسی با عامل های اول و دوم آورده شده است. به عبارت دیگر در عامل اول صفات مربوط به فعالیت های فیزیولوژیک و پروتئین کل ارتباط درونی را با همدیگر نشان می دهند. در عامل دوم نیز صفات مرتبط با فعالیت آنزیمی و بیوشیمیایی ارتباط درونی را با همدیگر نشان می دهند. میزان آلفای کروناخ در عامل اول و دوم به ترتیب ۰/۹۲۴ و ۰/۱۸۸ برآورد گردید که بیانگر دقت بالای این دو عامل در نشان دادن همبستگی درونی صفات مورد بررسی بود.

با افزایش تنش خشکی، میزان نشت الکترولیت ها افزایش می یابد. نشت الکترولیت ها با حفظ و یکپارچگی غشای یاخته ای تحت تنش خشکی در ارتباط است. افزایش معنی دار در نشت الکترولیت ها در ارقام به احتمال زیاد در ارتباط با حساسیت بالای این ارقام نسبت به کمبود آب و از دست دادن آب برگ ها باشد. در پژوهش های مشابه دیگر نیز گزارش شده است که حفظ و یکپارچگی غشاهای یاخته ای در برگ های گیاهان متحمل به تنش خشکی، بیشتر دیده می شود (باجی و کینت<sup>۱</sup>، ۲۰۰۲). غشاهای یاخته ای به کم آبی خیلی حساس هستند و در درختانی که با تنش آبی مواجه می شوند، سریع آسیب می بینند و این آسیب دیدگی در ارقام با یکدیگر متفاوت است (کریمی<sup>۲</sup> و همکاران، ۲۰۱۵). تنش خشکی همانند سایر تنش های غیرزنده از طریق افزایش تشکیل گونه های فعال

**جدول ۴- مقایسه میانگین ( $\pm$  انحراف معیار) اثرات ساده ارقام و تنش خشکی بر صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مربوط به دو سال ثبت صفات در آزمایش گلدانی تحت شرایط گلخانه.**

| تیما        | نشت یونی (%) | پایداری غشاء سلولی (%) | ظرفیت نسبی آب برگ (%) | کاتالاز (mM/min) | پراکسید هیدروژن ( $\mu$ M) | پرولین ( $\mu$ M/g) | اسید آسکوربیک پراکسیداز (mM/min) | گایاکول پراکسیداز (mM/min) | پروتئین ( $\mu$ M/ml) | سدیم (mg/kg) | پتاسیم (mg/kg) |
|-------------|--------------|------------------------|-----------------------|------------------|----------------------------|---------------------|----------------------------------|----------------------------|-----------------------|--------------|----------------|
| شاهانی      | ۸۶±۰/۰۴b*    | ۱۴±۳/۵a                | ۸۷/۲±۲/۹a             | ۲/۳±۰/۱۳a        | ۰/۶±۰/۰۹ab                 | ۰/۲۹±۰/۱ab          | ۱/۴±۰/۴bc                        | ۰/۳۲±۰/۳a                  | ۱/۱±۰/۱c              | ۳۳/۷±۳/۴a    | ۹۰/۶±۴/۲a      |
| CHI         | ۸۷±۰/۰۲b     | ۱۳±۱/۷a                | ۹۰/۶±۴/۹a             | ۱/۹±۰/۲b         | ۰/۴۴±۰/۱b                  | ۰/۲۱±۰/۰۳b          | ۱/۲±۰/۳c                         | ۰/۳۴±۰/۴a                  | ۱/۱±۰/۰۴b             | ۲۵/۸±۴/۵b    | ۱۰۲±۱/۸a       |
| رقم         | ۸۶±۰/۰۳b     | ۱۴±۳/۱a                | ۸۸/۵±۴/۹a             | ۲/۲±۰/۱۴a        | ۰/۷۷±۰/۲۲a                 | ۰/۳۱±۰/۱۶ab         | ۱/۸۳±۰/۶ab                       | ۰/۵۸±۰/۳a                  | ۱/۴±۰/۱a              | ۳۴±۵/۸a      | ۱۰۲/۵±۱۵/۱a    |
| فلیم سیدلس  | ۸۷±۰/۱b      | ۱۳/۲±۲/۶a±             | ۸۹/۱±۳/۶a             | ۲/۲±۰/۱۶a        | ۰/۷۴±۰/۲۳a                 | ۰/۳۳±۰/۲ab          | ۲±۰/۳a                           | ۰/۵۱±۰/۳a                  | ۱/۲±۰/۱b              | ۳۲/۶±۷/۸a    | ۱۰۱±۱۷/۹a      |
| ترکمنستان ۴ | ۸۹±۰/۰۲ab    | ۱۱±۲/۹ab               | ۸۶/۷±۴/۹a             | ۲/۳±۰/۲a         | ۰/۶۹±۰/۱۱a                 | ۰/۲۱±۰/۱b           | ۱/۶±۰/۵abc                       | ۰/۳۸±۰/۳a                  | ۱/۲±۰/۱b              | ۳۱/۳±۶/۷ab   | ۸۸/۹±۵/۱a      |
| پلک سیدلس   | ۹۱±۰/۰۳a     | ۹±۲/۳b                 | ۶/۱۵±۶/۱۵a            | ۲/۳±۰/۲a         | ۰/۷۳±۰/۲a                  | ۰/۴۵±۰/۲a           | ۱/۵±۰/۴abc                       | ۰/۵۶±۰/۴a                  | ۱/۲±۰/۱b              | ۳۳/۲±۳/۶a    | ۹۸/۳±۱۰/۶a     |
| تنش خشکی    | ۸۹±۰/۰۳a     | ۱۱±۳/۱b                | ۸۵/۴±۳/۸b             | ۲/۲±۰/۲۱a        | ۰/۶۹±۰/۳a                  | ۰/۳۵±۰/۲a           | ۱/۸±۰/۴a                         | ۰/۶۲±۰/۳a                  | ۱/۱±۰/۱b              | ۳۴/۵±۴/۷a    | ۹۱/۵±۱۱/۴b     |
| بدون تنش    | ۸۶±۰/۰۳b     | ۱۴±۲/۷a                | ۹۱/۱±۳/۹a             | ۲/۱±۰/۲b         | ۰/۶۲±۰/۲a                  | ۰/۲۴±۰/۱b           | ۱/۴±۰/۴b                         | ۰/۳±۰/۰۱b                  | ۱/۳±۰/۱a              | ۲۸/۸±۵/۸b    | ۱۰۲/۳±۱۳/۲a    |

\*: وجود حداقل یک حرف مشترک در هر میانگین نشان دهنده عدم اختلاف معنی‌داری تیمارها در سطح احتمال خطای ۰/۰۵ در آن صفت است.

**جدول ۵- نتایج آنالیز همبستگی بین صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی مربوط به دو سال ثبت صفات در آزمایش گلدانی تحت شرایط گلخانه.**

| صفات                    | نشت یونی | پایداری غشاء سلولی | ظرفیت نسبی آب برگ | کاتالاز   | پراکسید هیدروژن | پرولین    | اسید آسکوربیک پراکسیداز | گایاکول پراکسیداز | پروتئین | سدیم     | پتاسیم |
|-------------------------|----------|--------------------|-------------------|-----------|-----------------|-----------|-------------------------|-------------------|---------|----------|--------|
| یونی                    | ۱        |                    |                   |           |                 |           |                         |                   |         |          |        |
| پایداری غشاء سلولی      | -۰/۰۱**  | ۱                  |                   |           |                 |           |                         |                   |         |          |        |
| ظرفیت نسبی آب برگ       | -۰/۰۵۱** | -۰/۰۵۱**           | ۱                 |           |                 |           |                         |                   |         |          |        |
| کاتالاز                 | -۰/۰۱۲۴  | -۰/۰۱۲۴            | -۰/۰۰۹۸           | ۱         |                 |           |                         |                   |         |          |        |
| پراکسید هیدروژن         | -۰/۰۲۵۱  | -۰/۰۲۵۱            | -۰/۰۰۲۴           | -۰/۰۵۴**  | ۱               |           |                         |                   |         |          |        |
| پرولین                  | -۰/۰۰۵۳  | -۰/۰۰۵۳            | -۰/۰۰۴۱**         | -۰/۰۴۴**  | -۰/۰۳۳۳*        | ۱         |                         |                   |         |          |        |
| اسید آسکوربیک پراکسیداز | -۰/۰۵۶** | -۰/۰۵۶**           | -۰/۰۳۱۷*          | -۰/۰۶۱**  | -۰/۰۶۹۲**       | -۰/۰۲۵۸   | ۱                       |                   |         |          |        |
| گایاکول پراکسیداز       | -۰/۰۱۸۶  | -۰/۰۱۸۶            | -۰/۰۰۵۱**         | -۰/۰۰۷۲   | -۰/۰۱۶۹         | -۰/۰۲۱۴   | -۰/۰۲۲۹                 | ۱                 |         |          |        |
| پروتئین                 | -۰/۰۳۷*  | -۰/۰۳۷*            | -۰/۰۰۳۶*          | -۰/۰۱۰۳   | -۰/۰۱۱          | -۰/۰۱۲    | -۰/۰۰۲۳                 | -۰/۰۱۳۲           | ۱       |          |        |
| سدیم                    | -۰/۰۳۲۳* | -۰/۰۳۲۳*           | -۰/۰۰۴۱**         | -۰/۰۰۴۷** | -۰/۰۰۶۳**       | -۰/۰۰۵۹** | -۰/۰۰۵۳**               | -۰/۰۰۳۲*          | -۰/۰۰۲۱ | ۱        |        |
| پتاسیم                  | -۰/۰۳۶۴* | -۰/۰۳۶۴*           | -۰/۰۰۴۶۲**        | -۰/۰۰۰۹   | -۰/۰۰۷۱         | -۰/۰۰۹۳   | -۰/۰۰۲۴۳                | -۰/۰۰۴۸**         | -۰/۰۰۱۸ | -۰/۰۰۲۳۲ | ۱      |

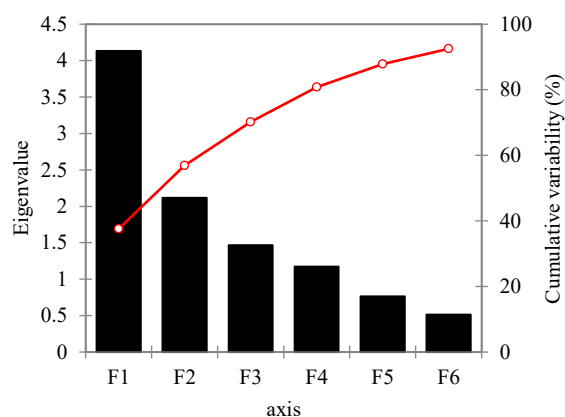
\* و \*\* به ترتیب همبستگی معنی‌دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

پیش از این نیز کاهش شاخص پایداری غشاء در اثر تنش خشکی در بادام و گیلاس توسط سیویرتپ<sup>۲</sup> و همکاران (۲۰۰۸) و کریمی و همکاران (۲۰۱۵) گزارش شده است. ظرفیت نسبی آب برگ یکی از شاخص‌های مهم، قابل اطمینان و کاربرد در شناسایی رقم‌های متحمل یا حساس به تنش خشکی می‌باشد. تاک با داشتن یک سیستم کنترل

اکسیژن منجر به ایجاد تنش ثانویه اکسیداتیو می‌شود. تجمع گونه‌های فعال اکسیژن منجر به پراکسیداسیون لیپیدهای غشایی، تخریب غشاء و دستگاه فتوسنتزی و در نهایت تجزیه کلروفیل می‌شود (ناکتار<sup>۱</sup> و همکاران، ۲۰۱۴). افزایش نشت یونی سلولی و یا کاهش شاخص پایداری غشاء در برگ ارقام بلک سیدلس و ترکمنستان ۴ همزمان با کاهش محتوای آب نسبی برگ و آبیگری یاخته در شرایط تنش خشکی رخ داد.

جدول ۶- مقادیر ویژه، درصد تغییرات و درصد تغییرات تجمعی عامل‌ها در تحلیل عاملی قبل و بعد از دوران وریماکس برای صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی برای شش رقم و ژنوتیپ انگور تحت آزمایش گلخانه‌ای.

| عامل‌ها | مقادیر ویژه اولیه |              |            | مجموع مربعات بارهای عاملی |              |            | مجموع مربعات بارهای عاملی پس از دوران |              |            |
|---------|-------------------|--------------|------------|---------------------------|--------------|------------|---------------------------------------|--------------|------------|
|         | کل                | درصد واریانس | درصد تجمعی | کل                        | درصد واریانس | درصد تجمعی | کل                                    | درصد واریانس | درصد تجمعی |
| ۱       | ۴/۱۳۵             | ۳۷/۵۹        | ۳۷/۵۹      | ۴/۱۳۵                     | ۳۷/۵۹        | ۳۷/۵۹      | ۲/۹۵۴                                 | ۲۶/۸۶        | ۲۶/۸۶      |
| ۲       | ۲/۱۱۹             | ۱۹/۲۶۷       | ۵۶/۸۵۴     | ۲/۱۱۹                     | ۱۹/۲۶۷       | ۵۶/۸۵۴     | ۲/۴۶۳                                 | ۲۲/۳۸۹       | ۴۹/۲۴۴     |
| ۳       | ۱/۴۶۶             | ۱۳/۳۲۹       | ۷۰/۱۸۳     | ۱/۴۶۶                     | ۱۳/۳۲۹       | ۷۰/۱۸۳     | ۲/۰۵۵                                 | ۱۸/۶۸۱       | ۶۷/۹۲۵     |
| ۴       | ۱/۱۷۴             | ۱۰/۶۷۶       | ۸۰/۵۸۹     | ۱/۱۷۴                     | ۱۰/۶۷۶       | ۸۰/۵۸۹     | ۱/۴۲۳                                 | ۱۲/۹۳۴       | ۸۰/۸۵۹     |
| ۵       | ۰/۷۶۶             | ۶/۹۶۶        | ۸۷/۸۲۶     |                           |              |            |                                       |              |            |
| ۶       | ۰/۵۱۴             | ۴/۶۶۹        | ۹۲/۴۹۵     |                           |              |            |                                       |              |            |
| ۷       | ۰/۳۴۹             | ۳/۱۷۲        | ۹۵/۶۶۷     |                           |              |            |                                       |              |            |
| ۸       | ۰/۲۴۲             | ۲/۲۰۳        | ۹۷/۸۷      |                           |              |            |                                       |              |            |
| ۹       | ۰/۱۵۴             | ۱/۳۹۹        | ۹۹/۲۶۹     |                           |              |            |                                       |              |            |
| ۱۰      | ۰/۰۸              | ۰/۷۳۱        | ۱۰۰        |                           |              |            |                                       |              |            |
| ۱۱      | ۰/۰۰۰۳            | ۰/۰۰۰۳       | ۱۰۰        |                           |              |            |                                       |              |            |

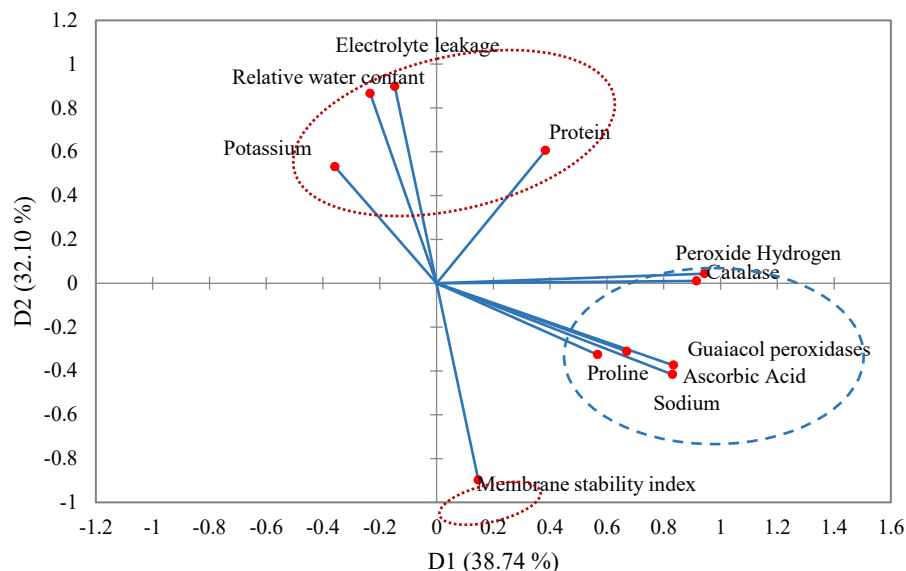


شکل ۱- اسکری پلات مقادیر ویژه (نمودارهای ستونی) و درصد تغییرات تجمعی عامل‌ها (هیستوگرام خطی)

جدول ۷- بارهای عاملی صفات در هر عامل پس از چرخش وریماکس.

| صفات                    | عامل اول | عامل دوم |
|-------------------------|----------|----------|
| نشت یونی                | -۰/۱۴۷   | ۰/۸۹۸    |
| پایداری غشاء سلولی      | ۰/۱۴۷    | -۰/۸۹۸   |
| ظرفیت نسبی آب برگ       | -۰/۲۳۴   | ۰/۸۶۶    |
| کاتالاز                 | ۰/۹۱۶    | ۰/۰۱۱    |
| پراکسید هیدروژن         | ۰/۹۴۴    | ۰/۰۴۴    |
| پروکلین                 | ۰/۶۷     | -۰/۳۱۱   |
| اسید آسکوربیک پراکسیداز | ۰/۸۳۱    | -۰/۴۱۷   |
| گویاکول پراکسیداز       | ۰/۵۶۷    | -۰/۳۲۶   |
| پروتئین                 | ۰/۳۸۴    | ۰/۶۰۶    |
| سدیم                    | ۰/۸۳۴    | -۰/۳۷۴   |
| پتاسیم                  | -۰/۳۵۸   | ۰/۵۳۲    |

مقادیر بار عاملی پررنگ شده هر یک از صفات نشان‌دهنده رابطه داخلی بالای آن صفات با همدیگر در آن عامل است.



شکل ۲- بای پلات همبستگی صفات با اولین و دومین عامل پس از چرخش وریماکس. صفات نشان داده شده با خط چین هم رنگ نشان‌دهنده رابطه داخلی بالای آن صفات با همدیگر در آن عامل است.

است و رقم‌هایی که برگ‌های آنها از ضخامت کوتیکولی بیشتری برخوردار باشد در شرایط خشکی مقدار آب بیشتری را در برگ‌های خود حفظ می‌کنند و در برابر خشکی متحمل‌تر هستند. مقدار نسبی آب برگ بالاتر در برگ‌ها ممکن است از قابلیت تنظیم اسمزی و یا توانایی ریشه در جذب آب حاصل شود (آرو<sup>۴</sup> و همکاران، ۲۰۱۱). مقدار نسبی آب بالاتر برگ در شرایط تنش خشکی که ممکن است از راه قابلیت تنظیم اسمزی و یا توانایی بیشتر ریشه در جذب آب حاصل شود به معنی توانایی برگ در حفظ مقدار بیشتر آب است. ارقام با ظرفیت نسبی آب برگ بالا برای مناطق خشک مناسب می‌باشند، زیرا می‌توانند بدون بستن روزنه‌های خود آب بیشتری حفظ نمایند (کافی و همکاران، ۱۳۸۸؛ آرو و همکاران، ۲۰۱۱). در یک تحقیق مشابه با بررسی یک دوره تنشی ۱۷ روزه بر روی سه رقم انگور، مشخص شد که ظرفیت نسبی آب در یک رقم بومی کره جنوبی نسبت به دو رقم تجاری، کمتر تحت تأثیر تنش قرار گرفت (چویی<sup>۵</sup> و همکاران، ۲۰۱۳).

در میان ارقام مورد بررسی، اختلاف معنی‌داری از نظر میزان

روزنه‌ای قوی در زمره گیاهان ایزوهیدریک<sup>۱</sup> قرار می‌گیرد. این گروه از گیاهان در مواجهه با محدودیت آب خاک به سرعت روزنه‌هایشان را می‌بندند و از کاهش بیشتر پتانسیل آب برگ جلوگیری می‌کنند (هوگالد و ویلا<sup>۲</sup>، ۲۰۱۴). مقادیر نسبتاً بالای ظرفیت نسبی آب برگ در رقم بیدانه سفید و ژنوتیپ CH1 را می‌توان به ماهیت ایزوهیدریک گیاه انگور نسبت داد، با این وجود اختلاف معنی‌داری بین ارقام مورد بررسی در این صفت مشاهده نگردید. بالا بودن مقدار نسبی آب به معنای توانایی برگ در حفظ مقدارهای بیشتر آب در شرایط تنش است (چاکرابورتی و پرادهان<sup>۳</sup>، ۲۰۱۲). ارقام متحمل مقدار آب یاخته‌های خود را در حد بالاتری حفظ می‌کنند (کافی و همکاران، ۱۳۸۸). فلوکساس و مدرانو (۲۰۰۲) گزارش کرده‌اند تا زمانی که گیاه در برابر تنش خشکی شدید قرار نگرفته است، مقدار نسبی آب برگ به طور چشم‌گیری کاهش نمی‌یابد، بنابراین رقم‌های تحت تنش خشکی که بتوانند مقدار نسبی آب اندام‌های خود را در سطح بالاتری نگه دارند، می‌توانند به عنوان رقم‌های متحمل معرفی شوند. ضخیم بودن کوتیکول یکی از عامل‌های مهم حفظ ظرفیت نسبی آب برگ

4. Arve  
5. Choi

1. Isohydric  
2. Hugalde and Vila  
3. Chakraborty and Pradhan

می‌کنند که در میان آنها کاتالاز و اسیدآسکوربیک پراکسیداز اهمیت بیشتری دارند (ناکتار و فویر<sup>۵</sup>، ۱۹۹۸). در تحقیق حاضر نیز همبستگی مستقیم فعالیت اسیدآسکوربیک پراکسیداز با پایداری غشاء سلولی بدست آمد. افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و اسیدآسکوربیک پراکسیداز می‌تواند به عنوان یک مکانیسم مهم برای مقابله با تنش اکسیداتیو حاصل از کمبود آب در شرایط تنش خشکی، عمل کند (چاکرابورتی و پراهان، ۲۰۱۱). پایداری بیشتر غشاء سلولی در رقم شاهانی در مقایسه با سایر ارقام را می‌توان به بالا بودن فعالیت آنزیم کاتالاز در هنگام تنش خشکی نسبت داد. فعالیت بیشتر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در ارقام متحمل به خشکی نسبت به ارقام حساس در انواع دیگری از تنش‌های محیطی از جمله سرما و شوری نیز گزارش شده است (یانگ<sup>۶</sup> و همکاران، ۲۰۰۸؛ وانگ و همکاران، ۲۰۰۹).

فعالیت عادی سوخت و ساز سلولی تحت شرایط رشد به طور منظم منجر به تولید رادیکال‌های فعال اکسیژن می‌شود. تنش‌های زنده و غیرزنده، موجب ایجاد عدم تعادل بین تولید و پاکسازی رادیکال‌های آزاد اکسیژن و در نتیجه افزایش غلظت آنها در سلول می‌شوند (کار<sup>۷</sup>، ۲۰۱۱). افزایش محتوای پراکسید هیدروژن در اثر خشکی به ویژه در ارقام و ژنوتیپ‌های حساس‌تر در مطالعات زیادی مورد تأیید قرار گرفته است (چاکرابورتی و پراهان، ۲۰۱۱؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). پایین بودن مقدار پراکسید هیدروژن می‌تواند در اثر کارایی بهتر سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی (آنزیم‌های CAT و POD) در ارقام مقاوم باشد.

با افزایش تنش خشکی میزان پرولین در گیاه انگور افزایش پیدا می‌کند. مواد محلول سازگار از جمله پرولین با واکنش‌های عادی بیوشیمیایی سلول تداخل ندارند و به عنوان محافظت‌کننده اسمزی در طی تنش اسمزی عمل می‌کنند. عمل فیزیولوژیک پرولین، قندها و سایر ترکیبات اسمزی که باعث حفظ پایداری غشاء سلولی می‌شود به دلیل اثر ممانعت‌کنندگی آنها از اتصال بین غشاهای مجاور در طول دوره تنش و نگهداری لیپیدها و پایداری پروتئین‌ها از طریق ایجاد

پتاسیم برگ مشاهد نگردید ولی میزان سدیم برگ اختلاف معنی‌داری را میان ارقام مورد بررسی نشان داد. همچنین تنش خشکی باعث افزایش میزان سدیم و کاهش پتاسیم برگ گردید. این امر پتانسیل کسب مواد معدنی خوب و مکانیسم‌های پیچیده توسعه یافته تاک را برای زنده ماندن در تنش آبی تأیید می‌کند. همبستگی مثبت پتاسیم و منفی سدیم برگ با ظرفیت نسبی آب برگ و پایداری غشاء سلولی نیز تأییدی بر تحمل بالای ارقام انگور در شرایط تنش خشکی است. این مورد توسط ترامونتینی<sup>۱</sup> و همکاران (۲۰۱۳) نیز گزارش گردیده است. اثرات گرم شدن و خشکسالی بر جذب عناصر مغذی تاک در چندین مطالعه مستقل از یکدیگر بررسی شده است در حالی که تعامل بین ژنوتیپ و کمبود آب کمتر شناخته شده است. مطالعات حاکی از آن است که جذب عناصر غذایی به منظور حفظ پتانسیل جذب آب توسط گیاه در مقاومت به خشکی و گرما برای بقای گیاه از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است (کوستر<sup>۲</sup> و همکاران، ۲۰۱۳). در این مطالعه، جذب نسبتاً بالاتر مواد معدنی در بیدانه سفید در مقایسه با سایر ارقام، ممکن است نشان‌دهنده استعداد جذب مواد معدنی رقابتی سدیم و پتاسیم در شرایط کمبود آب باشد.

افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانت‌ها در هنگام تنش خشکی، نشان از تحمل گیاه در برابر تنش خشکی است. القاء فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، یک راهبرد عمومی سازگاری است که گیاهان برای غلبه بر آسیب‌های ناشی از تنش‌های اکسیداتیو استفاده می‌کنند (ناکتار و همکاران، ۲۰۱۴). در تحقیق حاضر فعالیت آنزیم کویاکول پراکسیداز، کاتالاز و اسیدآسکوربیک پراکسیداز از جمله آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی هستند که تحت شرایط تنش خشکی افزایش یافتند. افزایش فعالیت این آنزیم‌ها در اثر تنش خشکی در گیاهان مختلف گزارش شده است (شارما و دوی<sup>۳</sup>، ۲۰۰۵؛ وانگ<sup>۴</sup> و همکاران، ۲۰۰۵). فعالیت هماهنگ این آنزیم‌ها ممکن است به عنوان دفاع مؤثر آنتی‌اکسیداتیو در برابر اثرات گونه‌های فعال اکسیژن در شرایط خشکی عمل کند. در گیاهان تعدادی از آنزیم‌ها، سطح درون سلولی پراکسید هیدروژن را تنظیم

5. Noctor and Foyer  
6. Yong  
7. Kar

1. Tramontini  
2. Kuster  
3. Sharma and Dubey  
4. Wang

### نتیجه‌گیری کلی

به طور کلی نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم کاتالاز، پرولین، فعالیت اسید آسکوربیک پراکسیداز و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز و کاهش معنی‌دار پروتئین کل در ارقام مورد بررسی گردید. همچنین ارقام مورد بررسی از نظر واکنش به تنش خشکی در نشت یونی، پایداری غشاء سلولی، فعالیت آنزیم کاتالاز، پراکسید هیدروژن، پرولین، فعالیت آنزیم اسید آسکوربیک پراکسیداز، پروتئین کل و سدیم برگ تفاوت معنی‌داری نشان داده ولی از نظر میزان پتاسیم برگ، ظرفیت نسبی آب برگ و فعالیت آنزیم گایاکول پراکسیداز تنوع معنی‌داری نشان ندادند. در بین ارقام مورد بررسی نیز رقم بیدانه سفید از نظر صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی از عکس‌العمل بیشتر و ژنوتیپ CH1 از عکس‌العمل کمتری نشان دادند. بر این اساس ژنوتیپ به احتمال زیاد از پایداری بالاتری در مواقع کم‌آبیاری و تنش خشکی در شرایط مزرعه از خود نشان خواهد داد.

### سپاسگزاری

بدین‌وسیله از ریاست محترم موسسه تحقیقات علوم باغبانی، مدیریت محترم مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان قزوین، ریاست و کارشناسان محترم ایستگاه تحقیقات انگور تاکستان و همچنین ریاست و کارشناسان پژوهشکده میوه‌های معتدله و سردسیری که در انجام این تحقیق نهایت همکاری و مساعدت را داشتند، کمال تشکر و قدردانی می‌گردد.

پیوندهای هیدروژنی با دنباله‌های خطی پروتئین‌ها و تنظیم ژن و تنظیم اسمزی می‌باشد (شریعت و عصاره، ۱۳۸۵). افزایش در مقدار پرولین با شدت یافتن تنش خشکی، علاوه بر پژوهش حاضر در مطالعات سایر پژوهشگران بر روی گیاهان مختلف از جمله آلبالو (سیورتهپ و همکاران، ۲۰۰۸)، ذرت (موسی و عبدالعزیز<sup>۱</sup>، ۲۰۰۸) و برنج (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹) نیز مشاهده شده است. پرولین در گیاهان به‌عنوان یک اسمولیت نقش تنظیم اسمزی را ایفا می‌کند. پرولین به ثبات ساختاری ریزیاخته‌ای، خنثی کردن رادیکال‌های آزاد و کاهش پتانسیل اکسیداسیون و احیای یاخته‌ای در شرایط تنش کمک می‌کند (کانتار<sup>۲</sup> و همکاران، ۲۰۱۱؛ کیشور<sup>۳</sup> و همکاران، ۲۰۰۵). پرولین در همه اندام‌ها افزایش می‌یابد ولی سریع‌ترین انباشت را در برگ‌ها دارد (کانتار و همکاران، ۲۰۱۱). تجمع پرولین ممکن است ناشی از ساخت پرولین، کاهش اکسید شدن پرولین به گلوتامات یا کاهش تبدیل پرولین به پروتئین‌ها و یا حتی افزایش تجزیه پروتئین‌ها باشد (خان<sup>۴</sup> و همکاران، ۲۰۰۷).

یکی از صفاتی که در گیاهان درگیر با تنش بررسی می‌شود، میزان محتوای پروتئین محلول است که با افزایش میزان تنش کاهش می‌یابد (گیل و توتیا<sup>۵</sup>، ۲۰۱۰). دلیل کاهش این محتوا، افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین‌ها مانند پروتئاز و تجمع اسیدآمین‌هایی مانند پرولین است. در رقم بیدانه سفید کاهش پروتئین کمتر بود که شاید به دلیل کاهش تغییرپذیری‌های پروتئین‌های پیچیده در اثر تنش باشد (برتامینی<sup>۶</sup> و همکاران، ۲۰۰۶) که نشان‌دهنده حساسیت کمتر این رقم نسبت به ارقام دیگر به شرایط تنش باشد.

### منابع

خندانی، ی.، ساریخانی، ح.، غلامی، م. و چهرگانی‌راد، ع. ۱۴۰۰. تأثیر تنش خشکی بر برخی ویژگی‌های ریخت‌شناسی بیست رقم انگور ایرانی و خارجی، دوازدهمین کنگره علوم باغبانی ایران، رفسنجان.  
رسولی، و. و دولتی‌بانه، ع. ۱۳۹۶. ارزیابی سازگاری ۵۰ رقم انگور روسی در ایران به روش بای‌پلات ژنوتیپ در محیط (GGE Biplot)، اکوفیزیولوژی گیاهی، ۹ (۳۰): ۹-۱.  
رسولی، و. و گل‌محمدی، م. ۱۳۸۹. ارزیابی تحمل به تنش خشکی ارقام انگور استان قزوین. مجله نهال و بذر، ۲۵ (۱): ۸۱-۸۹.

4. Khan  
5. Gill and Tuteja  
6. Bertamini

1. Moussa and Abdel- Aziz  
2. Kantar  
3. Kishor

- سروری، ش.، اصغرزاده، ا.، مرجانی، ع. و صمدی کاظمی، م. ۱۴۰۱. ارزیابی تحمل برخی از ارقام انگور نسبت به تنش خشکی با استفاده از مطالعات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی. نشریه علوم باغبانی، ۳۶(۲): ۳۷۳-۳۸۸.
- شریعت، ا. و عصاره، م. ح. ۱۳۸۵. اثر تنش خشکی بر رنگدانه‌ها، قندهای محلول و ویژگی‌های رشد چهار گونه اکالیپتوس. مجله پژوهش و سازندگی، ۷۸: ۱۳۹-۱۴۹.
- صیدی، آ.، سیفی، ا. و رسولی، و. ۱۴۰۰. ارزیابی برخی خصوصیات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی چند رقم انگور امیدبخش در شرایط کم‌آبیاری. پژوهش‌های میوه‌کاری، ۲(۲): ۹۵-۱۰۵.
- کافی، م.، برزویی، ا.، صالحی، م.، کمندی، ع.، معصومی، ع. و نباتی، ج. ۱۳۸۸. فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان. چاپ اول. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۵۰۲ ص.
- Ahmed, C.B., Rouina, B.B., Sensoy, S., Boukhris, M. and Abdallah, F.B. 2009. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 67(2): 345-352.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S. and Karanov, E. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell and Environment*, 24(12): 1337-1344.
- Arve, L.E., Torre, S., Olsen, J.E. and Tanino, K.K. 2011. Stomatal responses to drought stress and air humidity. *Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations*. InTech.
- Bajji, M., Kinet, J.M. and Lutts, S. 2002. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation*, 36(1): 61-70.
- Bates, L.S., Waldern, R.P. and Teave, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress standies. *Plant and Soil*, 39: 205-107.
- Bertamini, M.A.S.S.I.M.O., Zulini, L.U.C.A., Muthuchelian, K. and Nedunchezian, N. 2006. Effect of water deficit on photosynthetic and other physiological responses in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) plants. *Photosynthetica*, 44(1): 151-154.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1-2): 248-254.
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F.W., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A.M., Francia, E., Marè, C., Tondelli, A. and Stanca, A.M. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Research*, 105(1-2): 1-14.
- Chakraborty, U. and Pradhan, B. 2012. Drought stress-induced oxidative stress and antioxidative responses in four wheat (*Triticum aestivum* L.) varieties. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 58(6): 617-630.
- Chance, B. and Maehly, A.C. 1995. Assay of catalase and peroxidase. In: S.P. Culowic, and N.O. Kaplan (eds). *Methods in enzymology* Vol. 2. Academic Press. Inc. New York. pp: 764-765.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.L., Ricardo, C.P.P., Osório, M.L., Carvalho, I., Faria, T. and Pinheiro, C. 2002. How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(7): 907.
- Choi, Y.J., Hur, Y.Y., Jung, S.M., Kim, S.H., Noh, J.H., Park, S.J., Park, K.S. and Yun, H.K. 2013. Transcriptional analysis of Dehydrin1 genes responsive to dehydrating stress in grapevines. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 54(3): 272-279.
- Dhanda, S.S. and Sethi, G.S. 1998. Inheritance of excised-leaf water loss and relative water content in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Euphytica*, 104(1): 39-47.
- Dhindsa, R.S., Plumb-Dhindsa, P.A.M.E.L.A. and Thorpe, T.A. 1981. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 32(1): 93-101.
- Doupis, G., Chartzoulakis, K., Beis, A. and Patakas, A. 2011. Allometric and biochemical responses of grapevines subjected to drought and enhanced ultraviolet-B radiation. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 17(1): 36-42.
- FAOSTAT. 2022. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Rome: FAO.

- Flexas, J. and Medrano, H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2): 183-189.
- Gill, S.S. and Tuteja, N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48(12): 909-930.
- Hamada, A.M. and El-Enany, A.E. 1994. Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants. *Biologia Plantarum*, 36(1): 75-81.
- Moussa, H.R. and Abdel-Aziz, S.M. 2008. Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. *Australian Journal of Crop Science*, 1: 31-36.
- Hugalde, I.P. and Vila, H.F. 2014. Isohydric or anisohydric behaviour in grapevine..., a never-ending controversy. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 39(1): 1-7.
- Kantar, M., Lucas, S.J. and Budak, H. 2011. Drought stress: molecular genetics and genomics approaches. In *Advances in botanical research* (Vol. 57:445-493). Academic Press.
- Kar, R.K. 2011. Plant responses to water stress: role of reactive oxygen species. *Plant Signaling and Behavior*, 6(11): 1741-1745.
- Karimi, S., Yadollahi, A., Arzani, K., Imani, A. and Aghaalikhani, M. 2015. Gas-exchange response of almond genotypes to water stress. *Photosynthetica*, 53(1): 29-34.
- Kishor, P.K., Sangam, S., Amrutha, R.N., Laxmi, P.S., Naidu, K.R., Rao, K.S., Rao, S., Reddy, K.J., Theriappan, P. and 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.
- Kuster, T.M., Arend, M., Günthardt-Goerg, M.S. and Schulin, R. 2013. Root growth of different oak provenances in two soils under drought stress and air warming conditions. *Plant and Soil*, 369(1):61-71.
- Liu, B.H., Cheng, L., Liang, D., Zou, Y.J. and Ma, F.W. 2012. Growth, gas exchange, water-use efficiency, and carbon isotope composition of 'Gale Gala' apple trees grafted onto 9 wild Chinese rootstocks in response to drought stress. *Photosynthetica*, 50(3): 401-410.
- Lovisol, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H. and Schubert, A. 2010. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Functional Plant Biology*, 37(2): 98-116.
- Nakano, Y. and Asada, K. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22(5): 867-880.
- Khan, M.N., Siddiqui, M.H., Mohammad, F., Khan, M.M.A. and Naeem, M. 2007. Salinity induced changes in growth, enzyme activities, photosynthesis, proline accumulation and yield in linseed genotypes. *World Journal of Agricultural Sciences*, 3(5):685-695.
- Noctor, G. and Foyer, C.H. 1998. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Biology*, 49(1): 249-279.
- Noctor, G., Mhamdi, A. and Foyer, C.H. 2014. The roles of reactive oxygen metabolism in drought: not so cut and dried. *Plant Physiology*, 164(4): 1636-1648.
- Paranychanakis, N.V. and Angelakis, A.N. 2008. The effect of water stress and rootstock on the development of leaf injuries in grapevines irrigated with saline effluent. *Agricultural Water Management*, 95(4): 375-382.
- Rasoli, V., Farshadfar, E. and Ahmadi, J. 2015. Evaluation of Genotype× Environment Interaction of Grapevine Genotypes (*Vitis vinifera* L.) By Non Parametric Method. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 17(5): 1279-1289.
- Sairam, R.K. 1994. Effect of moisture stress on physiological activities of two contrasting wheat genotypes. *Indian Journal of Experimental Biology*, 32: 584-593.
- Serra, I., Strever, A., Myburgh, P.A. and Deloire, A. 2014. The interaction between rootstocks and cultivars (*Vitis vinifera* L.) to enhance drought tolerance in grapevine. *Australian Journal of grape and wine Research*, 20(1): 1-14.
- Sharma, P. and Dubey, R.S. 2005. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. *Plant Growth Regulation*, 46(3): 209-221.

- Sivritepe, N., Erturk, U., Yerlikaya, C., Turkan, I., Bor, M. and Ozdemir, F. 2008. Response of the cherry rootstock to water stress induced in vitro. *Biologia Plantarum*, 52(3): 573-576.
- Souza, C., Maroco, J.P., Chaves, M.M., Santos, T., Rodriguez, A.S., Lopes, C., Rodrigues, M.L. and Pereira, J.S. 2001. Effects of partial root drying on the physiology and production of grapevines. In *International Symposium on Irrigation and Water Relations in Grapevine and Fruit Trees* 646 (121-126).
- Tramontini, S., Van Leeuwen, C., Domec, J.C., Destrac-Irvine, A., Basteau, C., Vitali, M., Mosbach-Schulz, O. and Lovisolo, C. 2013. Impact of soil texture and water availability on the hydraulic control of plant and grape-berry development. *Plant and Soil*, 368(1): 215-230.
- Wang, F.Z., Wang, Q.B., Kwon, S.Y., Kwak, S.S. and Su, W.A. 2005. Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase. *Journal of Plant Physiology*, 162(4): 465-472.
- Wang, F., Zeng, B., Sun, Z. and Zhu, C. 2009. Relationship between proline and Hg<sup>2+</sup>-induced oxidative stress in a tolerant rice mutant. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 56(4): 723-731.
- Wang, S., Liang, D., Li, C., Hao, Y., Ma, F. and Shu, H. 2012. Influence of drought stress on the cellular ultrastructure and antioxidant system in leaves of drought-tolerant and drought-sensitive apple rootstocks. *Plant Physiology and Biochemistry*, 51: 81-89.
- Wang, W.B., Kim, Y.H., Lee, H.S., Kim, K.Y., Deng, X.P. and Kwak, S.S. 2009. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. *Plant physiology and Biochemistry*, 47(7): 570-577.
- Yong, Z., Hao-Ru, T. and Ya, L. 2008. Variation in antioxidant enzyme activities of two strawberry cultivars with short-term low temperature stress. *World Journal of Agricultural Sciences*, 4: 458-462.