



دانشگاه گیلان، دانشکده باغبانی

نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی

جلد بیست و هفتم، شماره اول، ۱۳۹۹

۴۱-۵۶

<http://jopp.gau.ac.ir>

DOI: 10.22069/jopp.2020.15230.2369

تأثیر سطوح مختلف خشکی بر برخی از صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی انگور به منظور انتخاب متحمل‌ترین پایه

* پگاه بحرانی^۱، علی عبادی^۲، ذبیح‌اله زمانی^۲ و محمدرضا فتاحی مقدم^۲

^۱دانشجوی سابق کارشناسی ارشد فیزیولوژی و اصلاح درختان میوه دانشگاه تهران، کرج، ایران،

^۲استاد گروه مهندسی علوم باغبانی و فضای سبز، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۰۳/۲۲؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۸/۲۷

چکیده

سابقه و هدف: انگور به‌عنوان یکی از مهم‌ترین محصولات باغبانی در جهان و ایران است و تنش خشکی یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده رشد آن در مناطق مدیترانه‌ای می‌باشد. اعمال تیمار تنش خشکی در شرایط آزمایشگاهی و انتخاب ارقام بر اساس شرایط تنش، از جمله روش‌های انتخاب ارقام متحمل به تنش خشکی می‌باشد که توسط سایر پژوهشگران نیز پیشنهاد شده است. این پژوهش باهدف مقایسه پایه و ارقام متحمل معرفی‌شده توسط پژوهشگران، در شرایط تنش خشکی شدید و معرفی متحمل‌ترین رقم انجام شد.

مواد و روش‌ها: این آزمایش با ۱۵ تیمار شامل چهار رقم انگور غیر پیوندی (سمرقندی، یاقوتی، رطبی و چفته) و پایه پیوندی 110R که حاصل تلاقی (*V. berlandieri* * *V. rupestris*) و سه تیمار کم‌آبی (صفر) شاهد، ۲- مگا پاسکال (تنش شدید) و ۲/۵- مگا پاسکال (تنش خیلی شدید) به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در کرج اجرا شد. هر واحد آزمایشی شامل یک بوته دوساله انگور گلدانی بود. صفات اندازه‌گیری‌شده در این آزمایش شامل صفات ریخت‌شناسی (تعداد برگ سالم، طول شاخه اصلی و فرعی، سطح برگ، وزن تر و خشک ساقه و برگ) و صفات فیزیولوژی (کلروفیل کل، نشت یونی، محتوای نسبی آب برگ و میزان مالون دی‌آلدئید، فندهای محلول، فنل، گلاسیسین بتائین و اسیدآمین پرولین) بودند.

یافته‌ها: با افزایش شدت تنش خشکی اغلب صفات ریخت‌شناسی مرتبط با رشد ظاهری انگور (سطح برگ، تعداد کل برگ، طول ریشه و وزن تر و خشک ساقه و ریشه) کاهش یافتند. برخی صفات فیزیولوژی (فنل، میزان کلروفیل کل و محتوای نسبی آب برگ) در مقایسه با شاهد (بدون تنش) کاهش یافتند در مقابل میزان نشت یونی، قند محلول، اسیدآمین پرولین و گلاسیسین بتائین در شرایط تنش شدید و خیلی شدید افزایش یافتند. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثر تنش خشکی بر تمامی صفات اندازه‌گیری‌شده به‌جز وزن خشک‌ریشه و تاج و میزان مالون دی‌آلدئید در پایه و ارقام متحمل این آزمایش معنی‌دار بود.

* مسئول مکاتبه: pegah.bahrani@ut.ac.ir

نتیجه‌گیری: براساس مقایسه میانگین صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژی اندازه‌گیری‌شده پس از استانداردسازی، رقم چفته به‌عنوان متحمل‌ترین رقم در مقایسه با پایه و ارقام دیگر در شرایط تنش خشکی خیلی‌شدید معرفی می‌گردد و پس از آن به‌ترتیب ارقام رطبی، سمرقندی و یاقوتی قرار گرفتند. پایه 110R به‌دلیل عدم هم‌سوئی بین شاخص‌های تحمل به تنش خشکی (ریخت‌شناسی و فیزیولوژی) به‌عنوان ضعیف‌ترین پایه معرفی شد.

واژه‌های کلیدی: پرولین، سطح برگ، گلاسیسین بتائین، مالون‌دی‌آلدهید، نشت یونی

مقدمه

انگور اروپایی (*Vitis vinifera* L.) به‌عنوان مهم‌ترین گونه این جنس شناخته می‌شود (۳۸). طبق آمار فائو در سال ۲۰۱۴، کشور ایران از لحاظ سطح زیر کشت این‌گونه انگور در رتبه نهم قرار گرفته است. با توجه به پراکنده بودن بیش‌تر انگورکاری‌های ایران در مناطق خشک و نیمه‌خشک و هم‌چنین کشت و کار آن به‌صورت دیم در برخی استان‌ها از قبل کردستان، فارس و غیره، بونه‌های انگور در قسمتی از رشد سالانه خود، یعنی در تابستان به‌شدت تحت‌تأثیر تنش خشکی و کمبود آب قرار می‌گیرند که منجر به کاهش عملکرد و از بین رفتن آن‌ها می‌گردد (۱۱ و ۳۸).

کشور ایران با میانگین بارندگی ۲۴۰ میلی‌متری یکی از مناطق نسبتاً خشک در جهان می‌باشد (۲). با توجه به مقاومت انگور نسبت به سایر درختان باغی (۲) و (۳۸)، ضرورت مطالعه واکنش‌های متفاوت ارقام و پایه‌ها به شرایط گرم و خشک را ایجاب خواهد کرد. خشکسالی به‌عنوان جدی‌ترین عامل محدودکننده رشد و توسعه گیاهان در سراسر جهان مطرح است (۱۳ و ۴۲). از آنجایی‌که گیاهان غیرمتحرک هستند، باید به‌سرعت شرایط تنش خشکی را تشخیص داده و خود را سازگار کنند تا بتوانند رشد و بهره‌وری را حفظ کنند که خود شامل فعال شدن طیف گسترده‌ای از پاسخ‌های فیزیولوژیکی و زیست‌شیمیایی از جمله کاهش تلفات آب، حفظ آب درون‌سلولی و تولید

گونه‌های فعال اکسیژن^۱ که از اثرات ثانویه تنش خشکی می‌باشد. از اولین علائم تنش خشکی، تغییر در ظاهر گیاه انگور مانند خشک شدن و ریزش پیچک‌ها می‌باشد. هم‌چنین انتهای شاخه‌های انگور که موجب رشد سریع می‌باشند، نرم و زرد می‌شوند (۷). قابل‌ذکر است که تنش خشکی در صورت ملایم بودن، از زمان شروع رسیدن حبه، با افزایش میزان آنتوسیانین، کیفیت میوه را بهبود می‌بخشد (۱۲). از سوی دیگر تنش ملایم از زمان تشکیل تا زمان رسیدن حبه، سبب رسیدن شاخه‌های یک‌ساله نیز می‌شود و بدین‌ترتیب مقاومت به سرمای زمستان در شاخه‌ها افزایش می‌یابد (۷). از این‌رو انگور به‌عنوان گیاهی شاخص در زمینه تحمل به شرایط تنش خشکی محسوب می‌شود (۳۳). عکس‌العمل ارقام انگور نسبت به تنش خشکی یکسان نبوده (۴۱) و به‌طورکلی کمبود آب موجب کاهش طول شاخه، تعداد برگ، سطح برگ، وزن‌تر برگ، وزن خشک شاخه و ریشه، محتوای نسبی آب برگ و میزان کلروفیل در انگور می‌شود (۲۴). به دنبال کاهش محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش خشکی سلول‌ها چروکیده شده و دیواره سلولی، پایداری خود را از دست می‌دهند. در نتیجه سطح و تعداد برگ‌ها و به‌دنبال آن رشد رویشی کاهش پیدا می‌کند (۳۵). در شرایط تنش خشکی میزان کلروفیل نیز کاهش می‌یابد (۱۶). کاهش میزان کلروفیل کل در نتیجه کاهش مقدار هر دو کلروفیل a

1- Reactive oxygen species

به میزان پراکسیداسیون چربی‌ها پی برد و از آن به‌عنوان یک نشانگر برای اندازه‌گیری سطح تنش اکسیداتیو در یک موجود زنده استفاده نمود که البته میزان آن بسته به میزان آسیب متفاوت می‌باشد (۴۸). اعمال تیمار تنش خشکی و انتخاب مستقیم ارقام در شرایط تنش از جمله روش‌های انتخاب ارقام متحمل به تنش خشکی است (۹ و ۲۷). عبادی و همکاران (۲۰۱۴) شناسایی و ارزیابی پایه‌های مقاوم را به‌منظور استفاده از مزایای آن‌ها برای حل مشکلات ناشی از تنش خشکی و شوری اقتصادی دانسته و استفاده از صفات ریخت‌شناسی را به‌دلیل وجود همبستگی با مقاومت‌ها سودمند گزارش کردند (۹). نتایج پژوهش‌های قبلی در ارتباط با ارزیابی تحمل به خشکی در تعدادی از ارقام انگور ایرانی منجر به معرفی ارقام مقاوم یاقوتی از فارس (۳)، رقم رطبی از میان ۶۹۸ رقم انگور محلی موجود در کلکسیون ملی ایران (۲۰) و رقم چفته پس از ۵ سال مطالعه آزمایشگاهی و باغی از قزوین معرفی شدند (۳۷) و (۴۸). هدف از این بررسی مقایسه ارقام متحمل انگور تحت شرایط تنش آبی و معرفی متحمل‌ترین ارقام و پایه انگور به تنش خشکی از بین ارقام توصیه‌شده توسط پژوهشگران می‌باشد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش با ۱۵ تیمار شامل چهار رقم انگور غیر پیوندی (سمرقندی، چفته، رطبی، یاقوتی) و پایه پیوندی مقاوم به خشکی به نام 110R که حاصل تلاقی (*V. berlandieri* × *V. rupestris*) و سه تیمار کم‌آبی (صفر) شاهد، ۲- مگا پاسکال تنش شدید و ۲/۵- مگا پاسکال تنش خیلی شدید در سه تکرار به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی اجرا شد. هر واحد آزمایشی شامل یک بوته دوساله انگور گلدانی بود. در سال اول بوته‌های

و b در انگور گزارش شده است (۴۸). در بعضی از گونه‌ها مانند انگور کاهش میزان فتوسنتز در پی افزایش شدت تنش خشکی به همراه کاهش کم‌تری در میزان محتوای نسبی آب نیز دیده شده است (۱۴). در پاسخ‌های اسمزی گیاهان، تجمع قندهای محلول (ساکارز، گلوکز و فروکتوز) نیز یکی از مواردی است که در ارقام مقاوم در شرایط تنش خشکی دیده‌شده است (۴) و در زمان تنش بر محتوای این ترکیب‌ها در داخل سلول‌های گیاهی افزوده می‌شوند (۲۹). از جمله ویژگی‌های این مواد محلول عدم تداخل آن‌ها با واکنش‌های آنزیمی در شرایط تنش خشکی گزارش شده است (۳۲). افزایش غلظت پرولین، یکی از عمومی‌ترین واکنشی است که به دنبال تنش خشکی و اسمزی نه‌تنها در گیاهان بلکه در جلبک‌ها، باکتری‌های عالی، بی‌مهرگان دریایی و پروتوزوآها مشاهده شده است (۱۰). در شرایط مطلوب برای گیاه از لحاظ رطوبتی مقدار پرولین آزاد در گیاهان در حدود ۰/۶-۰/۲ میلی‌گرم در گرم ماده خشک است که در صورت بروز شرایط نامساعد رطوبتی به ۴۰ تا ۵۰ میلی‌گرم در گرم ماده خشک هم می‌رسد (۲۱). پژوهشگران گزارش کردند که گلاسیسین بتائین نقش حفاظت از پروتئین‌ها و غشاهای سلولی در مقابل دماهای زیاد و استرس‌های اسمزی درون گیاه را بر عهده دارد (۵۲). ترکیبات فنلی در شرایط مطلوب محیطی نیز در سلول‌های گیاهی تولید می‌شوند اما تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی مقدار آن‌ها را در سلول تغییر می‌دهند. در شرایط نامساعد تنش شوری و خشکی میزان این ترکیبات افزایش می‌یابد. این ترکیبات به کمک آنزیم پلی فنل اکسیداز سبب حذف رادیکال‌های آزاد می‌شوند (۲۸). میزان مالون دی‌آلدهید به‌عنوان محصول نهایی پر اکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع می‌باشد که با اندازه‌گیری میزان آن در نمونه‌های زیستی مختلف می‌توان

استفاده از داده‌های دستگاه صفحه فشار در مکش مای موردنظر و نرم‌افزار^۱ منحنی رطوبت خاک (مکش به سانتی‌متر نسبت به رطوبت حجمی بر اساس بافت خاک)، رسم گردید (۱۹ و ۴۹) (شکل ۱)، (۱ مگا پاسکال=۱۰۰۰۰۰ سانتی‌متر آب). سپس زمان رسیدن نهال‌ها به سطوح بدون تنش، تنش شدید و خیلی شدید به روش وزنی- حجمی تعیین گردید. بدین منظور ظروف استوانه‌ای با حجم مشخص تهیه و پس از توزین، ظروف خالی ضمن حفظ ساختار و بافت خاک گلدان با خاک محیط ریشه پر شدند و بلافاصله به آزمایشگاه منتقل شدند. پس از اندازه‌گیری وزن‌تر در آن قرار داده شد تا وزن خشک آن نیز به دست آید. سپس با استفاده از رابطه‌های ۱ و ۲ ابتدا درصد رطوبت وزنی محاسبه و سپس این مقدار به رطوبت حجمی تبدیل گشت.

$$(1) \quad 100 * (\text{وزن خاک تر} - \text{وزن خاک خشک}) =$$

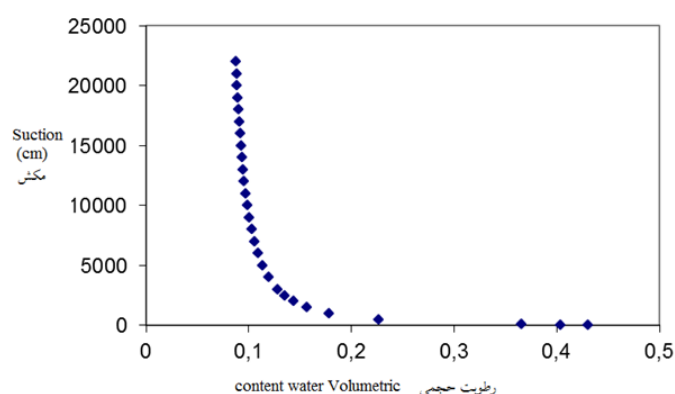
$$\text{درصد (وزن خشک - وزن ظرف)} = \text{رطوبت وزنی}$$

$$(2) \quad \text{درصد رطوبت وزنی} \times \text{وزن مخصوص ظاهری}$$

$$= \text{درصد رطوبت حجمی}$$

انگور در بستر خاک مزرعه، خاک‌برگ و ماسه به نسبت ۲:۱:۱ به‌طور مرتب به‌صورت دستی آبیاری شدند و تغذیه گیاهان با محلول غذایی به فرمول پیشنهادی کرامر و همکاران (۲۰۰۷) ابتدا هفته‌ای یک‌بار و از اواسط خردادماه ۱۳۹۵ هفته‌ای ۲ بار انجام شد (۸). در اسفندماه سال اول گیاهان دوساله یکنواخت انتخاب‌شده و به گلدان‌های ۱۵ لیتری حاوی خاک لومی شنی با نسبت ۱:۱ خاک مزرعه و ماسه منتقل گردیدند. جهت یکنواخت شدن رشد، بوته‌ها سه جوانه هرس شدند. پس از باز شدن جوانه‌ها آبیاری و تغذیه با محلول کرامر برای رشد بهتر قلمه‌ها هفته‌ای سه بار انجام گرفت. مکان اعمال تنش در فضای آزاد گلخانه‌های پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در کرج بود.

تعیین منحنی رطوبت حجمی خاک: برای مشخص کردن بافت خاک گلدان‌ها و رسم منحنی رطوبتی خاک جهت اعمال سطوح موردنظر تنش خشکی در اواخر اردیبهشت‌ماه ۱۳۹۶ زمانی که ساختار خاک گلدان‌ها به ثبات رسید از خاک گلدان‌ها نمونه‌گیری و بافت خاک به روش هیدرومتری مشخص گردید. با



شکل ۱- منحنی رطوبتی خاک.

Fig. 1. Soil moisture curve.

مدت وزن خشک اندام هوایی و زیرزمینی بوته‌ها تعیین گردید. مساحت سطح برگ با استفاده از دستگاه سطح برگ سنج مدل Delta-T انگلستان اندازه‌گیری شد. از هر بوته ۵ برگ بالغ جوان جهت انجام آزمایش‌های فیزیولوژیکی، داخل ازت مایع و سپس به فریز ۸۰- درجه سانتی‌گراد منتقل شد.

برای اندازه‌گیری محتوی نسبی آب برگ‌ها به روش ترنر و همکاران (۱۹۸۱)، ابتدا ۵ تا ۷ تکه به مساحت ۱ سانتی‌متر مربع تهیه و سریعاً وزن تازه آن‌ها تعیین گردید سپس به مدت ۲-۳ ساعت در دمای اتاق به صورت شناور درون پتری دیش حاوی آب مقطر به منظور تعیین وزن تورژسانس قرار گرفتند و سپس در آن با دمای ۸۰ درجه به مدت ۲۴ ساعت قرار گرفتند و وزن خشک به دست آمد. با استفاده از رابطه زیر محتوای نسبی آب برگ محاسبه گردید (۴۳).

$$RWC = [(W_F - W_D) / (W_T - W_D)] \times 100 \quad (3)$$

که در آن، RWC میزان محتوی نسبی آب برگ، W_F بیانگر وزن تر برگ، W_D وزن خشک برگ و W_T وزن آماس برگ می‌باشد.

میزان کلروفیل به روش لیچتنهارد (۱۹۸۷) قرائت گردید. در نهایت با استفاده از رابطه‌های زیر میزان کلروفیل a، b و کل برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر نمونه به دست آمد (۳۱).

میزان نشت یونی به روش سیرم و همکاران (۲۰۰۱) با استفاده از رابطه (۴) اندازه‌گیری شد (۴۵).

$$EL_{\%} = [EC_1 / EC_2] \times 10 \quad (4)$$

که در آن، $EL_{\%}$ درصد نشت یونی، EC_1 هدایت الکتریکی اولیه و EC_2 هدایت الکتریکی ثانویه می‌باشد.

با داشتن مقادیر رطوبت حجمی و منحنی رطوبت حجمی (شکل ۱) می‌توان به راحتی میزان مگاپاسکال مکش خاک را به دست آورد. برای تعیین رطوبت خاک پس از آخرین آبیاری در اوایل مردادماه، روزانه در ساعت مشخص توسط سه استوانه به صورت تصادفی از خاک گلدان‌ها نمونه‌گیری و وزن خاک یادداشت گردید و در آن قرار داده شد پس از گذشت ۲۴ ساعت مجدداً وزن خاک و با استفاده از روابط ذکر شده رطوبت حجمی محاسبه گردید. با رسیدن میزان مکش به سطوح موردنظر ۰، ۲- و ۲/۵- مگاپاسکال، نمونه‌گیری‌های مربوط به آزمایش تنش خشکی (مگاپاسکال) در اواسط مردادماه به صورت پرهیز از آبیاری اعمال شد. اندازه‌گیری‌های مربوط به سطح شاهد (بدون تنش) در همان روز بعد از قطع آبیاری انجام گرفت و سایر نمونه‌برداری‌ها برای انجام آزمایش‌های ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی در زمان رسیدن آب خاک انجام شد. تنش آبی در اوایل مردادماه ۱۳۹۶ آغاز گردید که با قطع آبیاری، روزانه پتانسیل آب خاک گلدان‌ها کاهش یافتند؛ در روز اول (بدون تنش) به عنوان شاهد، روز دهم به ۲- مگاپاسکال (تنش شدید)، روز دوازدهم به ۲/۵- مگاپاسکال (تنش خیلی شدید) آب خاک رسیدند. بر این اساس دوره اعمال تنش در یک مرحله طی ۱۲ روز مصادف با گرم‌ترین و کم‌آب‌ترین ماه سال انجام شد.

اندازه‌گیری صفات: اندازه‌گیری صفات ریخت‌شناسی در همان روز و ساعتی که نهال‌ها به تنش خشکی موردنظر رسیدند، انجام گرفت. طول ساقه و ریشه توسط متر فلزی در محل انجام آزمایش، وزن تر ساقه و ریشه توسط ترازو در آزمایشگاه ثبت گردید. پس از اندازه‌گیری طول شاخه وزن تر شاخه و ریشه و شمارش تعداد برگ، آن‌ها را قطعه‌قطعه و داخل پاکت قرار داده شد و به مدت ۴۸ ساعت در داخل آن با دمای ۸۰ درجه سانتی‌پایه گذاشته شدند. پس از این

(میلی گرم در لیتر)، D درجه دقت (در این روش ۲۵ می‌باشد)، V حجم نهایی عصاره و D_M وزن خشک نمونه خواهد بود.

سنجش میزان پرولین به روش بیتس و همکاران (۱۹۷۳) و با استفاده از رابطه زیر مقدار پرولین بر حسب میکرومول بر گرم وزن تر بیان گردید (۵).

سنجش مقدار قند محلول بر اساس روش شلیگل (۱۹۸۶) اندازه‌گیری شد و با استفاده از رابطه زیر بر حسب (میلی گرم در گرم وزن خشک) تعیین گردید (۴۶).

$$E\% = \frac{(C \times D \times V)}{D_M \times 10^6} \times 1000 \quad (5)$$

که در آن، $E_0\%$ میزان قند محلول بر حسب میلی گرم بر گرم وزن خشک، C غلظت قند محلول بر حسب

$$\mu\text{mol}/f F.W = \frac{\mu\text{g prolin } ml^{-1} \times ml \text{ Toluene}}{115.5 \mu\text{g } \mu\text{mol}^{-1}} \times \frac{5}{g \text{ sample}} \quad (6)$$

بر گرم وزن خشک) تعیین گردید (۱۸).

مقدار گلايسين بتائين به روش گريو و گراتن (۱۹۸۳) با استفاده از رابطه زیر بر حسب (میکرومول

$$\mu\text{mol}/g F.W = \frac{\mu\text{g GB } ml^{-1} \times ml \text{ Dichloroethane}}{102 \mu\text{g } \mu\text{mol}^{-1}} \times \frac{5}{g \text{ sample}} \quad (7)$$

بر حسب (نانومول بر گرم وزن تر) تعیین گردید (۵۰).

محاسبه میزان مالون دی‌آلدهید بر پایه روش استیورت و بیولی (۱۹۸۰) با استفاده از رابطه زیر

$$MDA = \left[\frac{A(532nm-600nm)}{QD \times QF} \right] \times DF \quad (8)$$

بدین صورت که ابتدا عدد بیشینه هر صفت شناسایی شد و این عدد بر ۱۰ تقسیم شد. در ادامه تمام داده‌های حاصل از آن صفت بر عدد حاصله تقسیم گردید تا بدین ترتیب دامنه همه اندازه‌گیری‌ها بین یک تا ۱۰ قرار بگیرد و اثر مقیاس‌های اندازه‌گیری بر طرف شود. صفات خاکستری رنگ صفاتی بودند که به دلیل نقش منفی که در تحمل به تنش داشتند، ضریب منفی دریافت نمودند.

تجزیه آماری: تجزیه و تحلیل داده‌های حاصل از این پژوهش توسط نرم‌افزار SAS و مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن و رسم نمودارها با نرم‌افزار EXCEL انجام گرفت.

که در آن، MDA میزان مالون دی‌آلدهید بر حسب نانومول بر گرم وزن تر، QD قطر کووت (۱ سانتی‌متر)، QF ضریب خاموشی (۱۵۵ میلی‌مولار بر سانتی‌متر) و DF فاکتور رقت (در این روش ۲۰ می‌باشد) اندازه‌گیری شد.

میزان فنل کل برگ انگور به روش فولین-سینگلتون (۱۹۶۵) و با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری شد. میزان فنل کل از روی میزان جذب نمونه و مقایسه آن با منحنی استاندارد بر حسب میلی‌گرم اسید گالیک در گرم وزن تر برگ بیان گردید (۴۷). در نهایت برای معرفی ارقام در صورت برتری به‌عنوان پایه، از روش استانداردسازی (۲۰)

نتایج و بحث

اثر عامل رقم نیز بر تمامی صفات به جز طول شاخه اصلی و فرعی معنی دار بود. اما اثر متقابل تنش خشکی در رقم تنها بر طول شاخه اصلی معنی دار بود.

تأثیر تنش خشکی بر برخی صفات ریخت‌شناسی در پایه و ارقام انگور: نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان می‌دهد که اثر تیمار تنش خشکی بر همه صفات به جز وزن خشک‌ریشه و ساقه معنی دار بود.

جدول ۱- تجزیه واریانس برخی صفات ریخت‌شناسی اندازه‌گیری شده در پایه و ارقام انگور تحت تنش خشکی.

Table 1. ANOVA of different measured morphological traits of rootstock and grapevine cultivars in response to drought stress.

طول شاخه فرعی Sub branch length	طول شاخه اصلی Main branch length	وزن خشک تاج Dry weight crown	وزن خشک ریشه Root dry weight	وزن تر تاج Fresh weight crown	وزن تر ریشه Root fresh weight	سطح برگ Average leaf area	تعداد برگ Leaf number	درجه آزادی df	منابع تغییرات S.O.V
58.4 ^{ns}	84.69 ^{ns}	15.10 ^{ns}	75.26 ^{ns}	17.87 ^{ns}	39.93 ^{ns}	4553 ^{ns}	56.68 ^{ns}	2	بلوک Block
308.52 ^{ns}	738.28 ^{ns}	108.26 [*]	354.80 [*]	712.75 [*]	147.77 ^{**}	9546 [*]	360.0 ^{**}	4	ارقام Cultivars
163.27 ^{**}	9940.8 [*]	26.34 ^{ns}	159.32 ^{ns}	162.28 ^{**}	213.90 ^{**}	2621 ^{**}	263.36 [*]	2	تنش آبی Water Stress
268.82 ^{ns}	821.13 ^{**}	33 ^{ns}	64.79 ^{ns}	193.83 ^{ns}	135.91 ^{ns}	5370 ^{ns}	142.19 ^{ns}	8	ارقام × تنش Cultivars*Stress
134.68	283.55	31.18	98.03	190.81	312.24	2103	72.83	28	خطا Error
19.97	22.12	20.40	16.97	22.29	21.31	15.24	19.14	-	ضریب تغییرات (%) CV (%)

*، ** و ^{ns} به ترتیب معنی دار در سطح احتمال پنج و یک درصد و عدم تفاوت معنی دار.

*، ** and ^{ns} are significant at 5 and 1% probability level and non-significant, respectively.

کاهش تعداد برگ در ارقام بی‌دانه سفید، چفته و یاقوتی (۴۹)، مرندی و همکاران (۲۰۱۱) کاهش تعداد برگ با افزایش شدت تنش کم‌آبی در ارقام بی‌دانه قرمز، رشه و قزل (۲۴)، قادری و همکاران (۲۰۱۰) کاهش تعداد برگ در اثر تنش خشکی را در ارقام ساهانی و فرخی و بی‌دانه سفید را گزارش کردند (۱۵).

نتایج مقایسه میانگین مربوط به اثر رقم بر تعداد برگ سالم (شکل ۲- الف) نشان داد که ارقام سمرقندی و چفته دارای بیش‌ترین تعداد برگ سالم در بوته بودند. پلجرینو و همکاران (۲۰۰۵) تعداد برگ‌های تولیدشده را از شاخص‌های بسیار حساس به شرایط تنش خشکی گزارش کردند (۳۴)، به نظر می‌رسد ارقام چفته و سمرقندی از این نظر حساسیت کم‌تری داشتند. سوخته‌سرای و همکاران (۲۰۱۴)

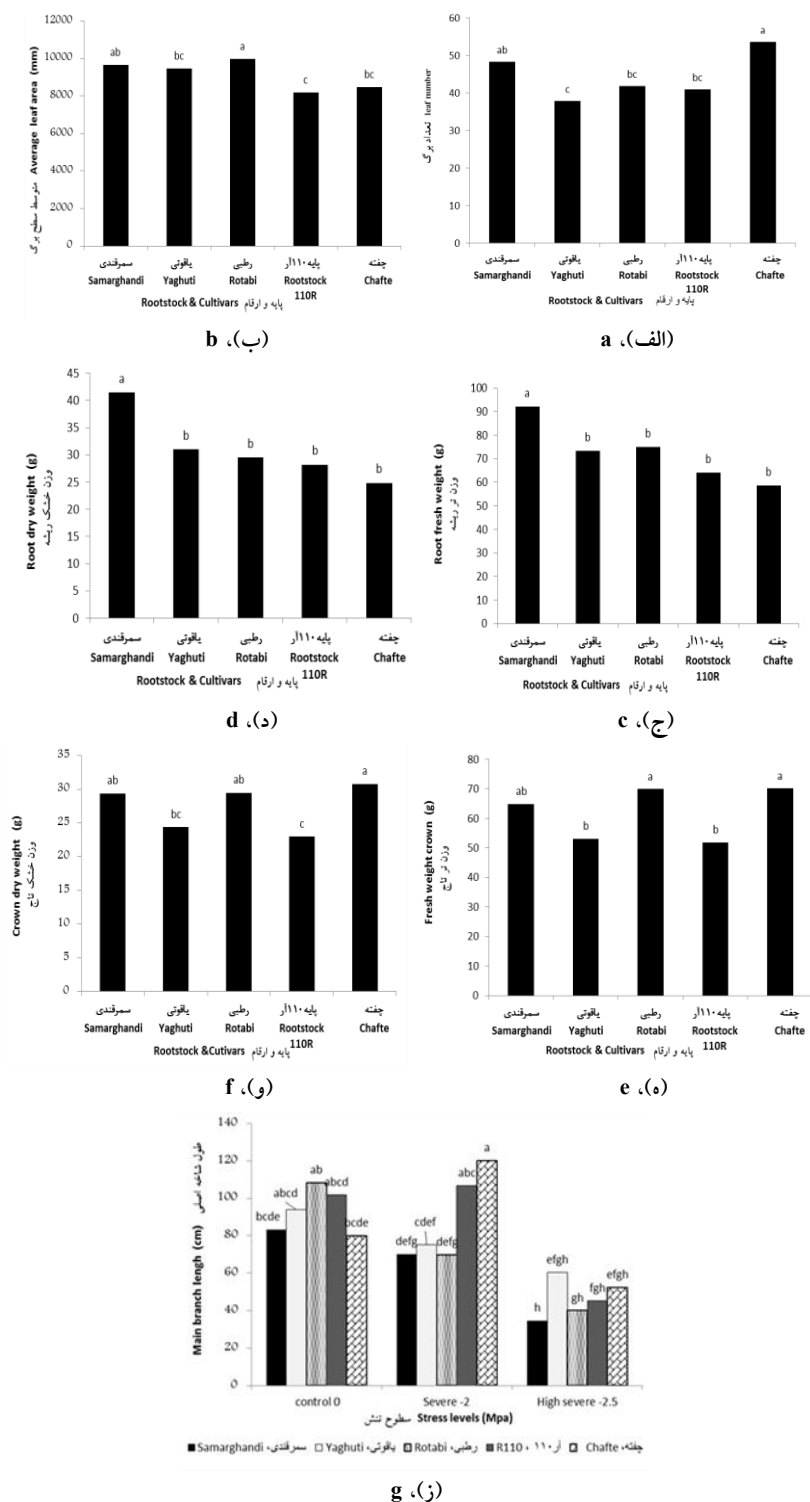
ریشه‌ها در رساندن آب و مواد غذایی به شاخه‌ها این موضوع نیز توجیه می‌گردد (۳۲).

با افزایش شدت تنش خشکی وزن تر اندام هوایی در تیمار ۲/۵- مگا پاسکال به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. نتایج مقایسه میانگین اثر رقم بر وزن تر (شکل ۲- ه) و خشک تاج (شکل ۲- و) نشان داد که بیش‌ترین وزن تر و خشک تاج در رقم چفته دیده شد. بین ارقام چفته، سمرقندی و رطبی که دارای بیش‌ترین وزن تر بودند. هم‌چنین در وزن خشک اندام هوایی، بین ارقام یاقوتی و پایه 110R با کم‌ترین میزان وزن خشک اختلاف معنی‌داری دیده نشد. بر اساس گزارش پژوهشگران روی انگور و گیاهان مختلف، تأثیر منفی کمبود رطوبت در بسیاری از شاخص‌های رشد مانند طول ساقه، تعداد برگ، سطح برگ، وزن تر و خشک برگ، ساقه و ریشه گزارش شده است (۲۵ و ۴۱). در این پژوهش نیز نتایج مشابه بود.

طول شاخه اصلی در همه ارقام با افزایش شدت تنش کاهش یافت. بیش‌ترین طول شاخه مربوط به رقم چفته بود که نشان‌دهنده سازگاری رقم چفته به شرایط تنش و ادامه رشد آن رقم بود (شکل ۲- ز). مرنندی و همکاران (۲۰۱۱) کاهش طول ریشه در اثر تنش شدید در ارقام بی‌دانه قرمز (رقم حساس) را گزارش کردند (۲۴). با توجه به واکنش‌های متنوع ارقام مختلف انگور به تنش خشکی، به‌طور کلی در اثر کمبود آب طول شاخه، ریشه و سطح برگ کاهش می‌یابد (۴۰).

نتایج حاصل از مقایسه میانگین اثر رقم بر میزان سطح برگ (شکل ۲- ب) نشان داد که رقم رطبی دارای بالاترین میزان سطح برگ در مقایسه با ارقام یاقوتی و چفته، پایه 110R بود. پایین‌ترین میزان سطح برگ در پایه 110R دیده شد که اختلاف معنی‌داری با ارقام یاقوتی و چفته نداشت. سوخته‌سرایبی و همکاران (۲۰۱۴) کاهش معنی‌دار سطح برگ ارقام چفته و یاقوتی را در مقایسه با رقم حساس بی‌دانه سفید گزارش کردند (۴۹). بر اساس پژوهش‌های انجام‌شده تنش خشکی موجب کاهش سطح برگ در انگور رقم شیراز گردیده است (۵۱) که با نتایج این آزمایش هماهنگ می‌باشد. عدم تعادل در وضعیت آب گیاه موجب کاهش فشار تورژسانس شده و رشد رویشی کاهش پیدا می‌کند و در صورت شدید بودن کم‌آبی رشد متوقف می‌شود (۶، ۳۹ و ۴۴) کاهش سطح برگ، تنظیم اسمزی و حداقل ذخیره آب در فضای بین سلولی برای حفظ فعالیت‌های سوخت و سازی در ارقام انگور گزارش شده است (۱۷).

نتایج مقایسه میانگین اثر رقم بر وزن تر (شکل ۲- ج) و خشک (شکل ۲- د) ریشه نشان داد که بیش‌ترین میزان وزن تر و خشک ریشه به رقم سمرقندی تعلق داشته و با سایر ارقام اختلاف معنی‌داری داشته است. کم‌ترین میزان وزن تر و خشک ریشه به رقم چفته تعلق داشت. با افزایش شدت تنش خشکی رشد ریشه و شاخه کاهش پیدا می‌کند اما میزان کاهش رشد در شاخه‌ها و برگ بیش‌تر از ریشه گزارش شده است. با توجه به نقش



شکل ۲- مقایسه میانگین اثر رقم بر (الف) تعداد برگ سالم، (ب) متوسط سطح برگ، (ج) وزن تر ریشه، (د) وزن خشک ریشه (ه)، وزن تر تاج و (و) وزن خشک تاج، (ز) اثر متقابل رقم و تنش خشکی بر طول شاخه اصلی در پایه و ارقام انگور (حروف مشترک بیانگر عدم وجود اختلاف معنی دار بر اساس آزمون دانکن در سطح $P < 0.05$ می باشد).

Fig. 2. Mean comparison of the cultivars on the A) Leaf number, B) Average leaf area, C) Root fresh weight, D) Root dry weight, E) Fresh weight crown, F) Crown dry weight and G) interaction effect of drought stress × cultivar on the main branch length in the rootstock and grapevine cultivars. (The same letters in each column represent no significant differences between treatments by Duncan test is 0.05 level).

معنی‌دار بود. بین ارقام در نشت یونی و محتوای نسبی آب برگ اختلاف معنی‌داری دیده نشد. اثر متقابل تیمار تنش خشکی در رقم بر میزان کلروفیل کل و پرولین معنی‌دار بود.

تأثیر تنش خشکی بر برخی صفات فیزیولوژی در پایه و ارقام انگور متحمل به تنش خشکی: با توجه به نتایج تجزیه واریانس (جدول ۲)، اثر تیمار تنش خشکی بر همه صفات به جز میزان مالون دی‌آلدئید

جدول ۲- تجزیه واریانس برخی صفات فیزیولوژی اندازه‌گیری شده در پایه و ارقام انگور تحت تنش خشکی.

Table 2. ANOVA of different measured physiological traits of rootstock and grapevine cultivars in response to drought stress.

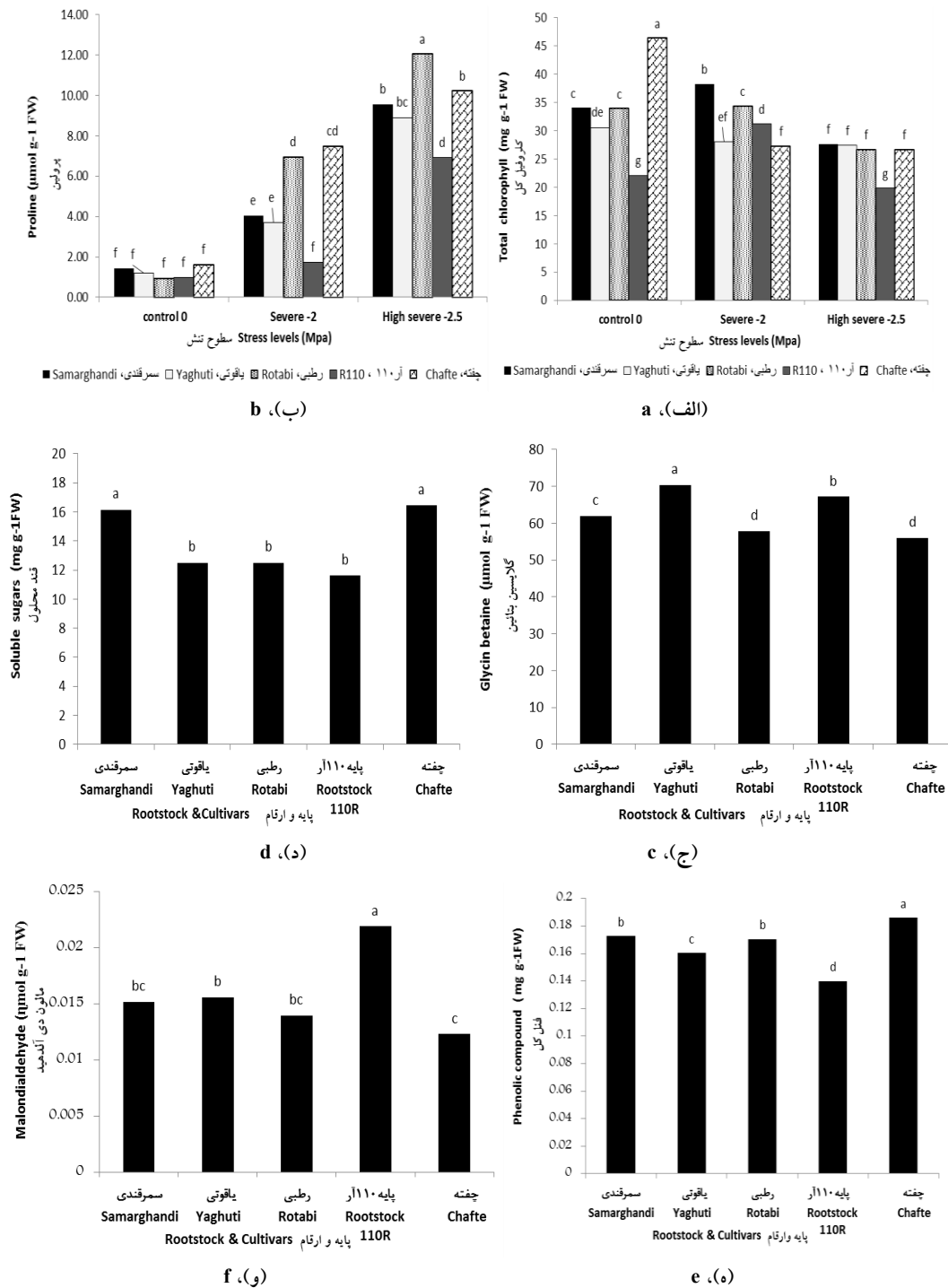
قند محلول Soluble sugars	فنل Phenol	مالوی دی آلدئید Malone dialdehyde	گلایسین بتائین Glycine betaine	پرولین Proline	کلروفیل کل Total chlorophyll	نشت یونی Ion leakage	محتوی نسبی آب برگ Relative humidity content	درجه آزادی df	منابع تغییرات S.O.V
4.96 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.000003 ^{ns}	7.29 ^{ns}	1.04 ^{ns}	13.04 ^{ns}	5.37 ^{ns}	42.93 ^{ns}	2	بلوک Block
33.54 ^{**}	0.002 [*]	0.0001 ^{**}	330.18 [*]	17.84 ^{**}	131.52 ^{**}	213.70 ^{ns}	254.53 ^{ns}	4	ارقام Cultivars
23.94 [*]	0.004 [*]	0.00002 ^{ns}	151.33 ^{**}	259.96 ^{**}	252.02 ^{**}	828.72 ^{**}	1840.46 ^{**}	2	تنش خشکی Drought Stress
16.09 ^{ns}	0.001 ^{ns}	0.00001 ^{ns}	437.82 ^{ns}	5.06 ^{**}	96.29 ^{**}	151.65 ^{ns}	296.19 ^{ns}	8	ارقام × تنش Cultivars*Stress
7.11	0.008	0.00004	6.51	1.03	7.49	112.55	289.35	28	خطا Error
19.34	17.46	21.35	14.06	19.55	9.03	21.96	22.77	-	ضریب تغییرات (%) CV (%)

*، ** و^{ns} به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد و عدم تفاوت معنی‌دار.

*، ** and^{ns} are significant at 5 and 1% probability level and non-significant, respectively.

یا قوتی کم‌تر از بی‌دانه سفید گزارش کردند (۴۹). ارقام چفته و یا قوتی در این پژوهش نتایج مشابه داشتند. بر اساس نتایج به دست آمده در این پژوهش می‌توان گفت که ارقام و پایه انگور مورد بررسی کاهش تدریجی کلروفیل که خود از عوامل اصلی کاهش فتوسنتز محسوب می‌شود در مواجهه با مقادیر مختلف کم‌آبی نشان دادند (۲۲). با این فرض ارقام چفته، سمرقندی، رطبی به دلیل کاهش کم‌تر و نشان دادن پایداری بیش‌تر از این نظر نسبت به سایر ارقام تحمل بیش‌تری را از خود نشان دادند. در پژوهش‌های پیشین نیز محتوای نسبی آب برگ بالایی برای ارقام مقاوم نسبت به ارقام حساس گزارش کردند (۲۴ و ۴۹).

نتایج اثر متقابل تنش خشکی و رقم بر میزان کلروفیل کل در (شکل ۳- الف) نشان می‌دهد که در تمامی ارقام با افزایش تنش خشکی میزان کلروفیل کل کاهش یافته است. بیش‌ترین میزان کلروفیل آ در رقم سمرقندی و بیش‌ترین میزان کلروفیل ب در رقم رطبی دیده شد و کلروفیل کل در رقم چفته بیش‌ترین بود. در سطح تنش ۲/۵- مگا پاسکال کم‌ترین میزان کلروفیل کل به پایه 110R تعلق داشت و بقیه ارقام اختلاف معنی‌داری با یکدیگر نداشتند. در سطح شاهد بدون تنش بیش‌ترین میزان کلروفیل کل در رقم رطبی و کم‌ترین آن در پایه 110R دیده شد. سوخته‌سرایي و همکاران (۲۰۱۴) کاهش میزان کلروفیل آ، ب و کل را در شرایط تنش متوسط و شدید برای رقم چفته و



شکل ۳- مقایسه میانگین اثر متقابل تنش × رقم بر میزان (الف) کلروفیل و (ب) پرولین، مقایسه میانگین اثر رقم بر میزان (ج) گلایسین بتائین (د) قند محلول، (ه) فنل کل و (و) مالون دی آلدئید در پایه و ارقام انگور (حروف مشترک بیانگر عدم وجود اختلاف معنی دار بر اساس آزمون دانکن در سطح $P < 0.05$ می باشد).

Fig. 3. Mean comparison of interaction effect of drought stress × cultivars on the A) Total chlorophyll and B) Proline, mean comparison of the cultivars on the C) Glycin betaine, D) Soluble sugars, E) Phenolic compound and F) Malondialdehyde in the rootstock & grapevine cultivars (The same letters in each column represent no significant differences between treatments by Duncan test is 0.05 level).

و یاقوتی در مقابل رقم حساس بی‌دانه سفید گزارش کردند (۴۹). در پژوهش حاضر ارقام چفته و رطبی علی‌رغم داشتن بالاترین میزان پرولین داری سطح پایینی از مالون دی‌آلدهید نسبت به سایر ارقام این آزمایش بودند که پیرو مشاهدات در ارقام مقاوم می‌باشد.

بر اساس نتایج مقایسه میانگین (شکل ۳-ه) بیش‌ترین میزان تجمع فنل در رقم چفته با اختلاف معنی‌داری از سایر ارقام بود، پس از آن ارقام رطبی و سمرقندی با اختلاف معنی‌داری از یاقوتی، چفته و پایه 110R قرار گرفتند. کم‌ترین میزان تجمع فنل در پایه 110R قرار گرفت که با اختلاف معنی‌دار از سایر ارقام دیده شد. ترکیبات فنلی در شرایط مطلوب محیطی نیز در سلول‌های گیاهی سنتز می‌شوند اما تنش‌های محیطی مختلف مقدار آن‌ها را در سلول تغییر می‌دهند (۲۸). این ترکیبات از جمله شواهد فیزیولوژیکی ارزشمند در تعیین اختلاف رقم‌های مختلف به‌شمار می‌روند و استفاده از روش‌های زیست‌شیمیایی در تشخیص تفاوت ژنتیکی ارقام، نقش کلیدی این ترکیبات را در اثر متقابل گیاه و محیط نشان می‌دهد (۴۰).

نتایج مقایسه میانگین نشان داد که بیش‌ترین میزان قند محلول در ارقام چفته و سمرقندی دیده شد که با یکدیگر اختلاف معنی‌داری نداشتند. میزان متوسط آن در ارقام یاقوتی و رطبی که بین آن‌ها اختلاف معنی‌داری نیز دیده نشد و کم‌ترین میزان آن در پایه 110R دیده شد که با دو رقم یاقوتی و رطبی اختلاف معنی‌داری نداشت ولی با چفته و سمرقندی اختلاف معنی‌داری داشت (شکل ۷-د). افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول در شرایط تنش برای تنظیم اسمزی و توانایی جذب آب توسط گیاه گزارش شده است (۳۶). در مجموع افزایش قندهای محلول در طی تنش خشکی (به‌ویژه تنش شدید) را می‌توان به دلایل زیر توجه کرد: ۱) تخریب کربوهیدرات‌های نامحلول که منجر به افزایش قندهای محلول می‌شود، ۲) سنتز

نتایج مقایسه میانگین اثر متقابل تنش خشکی و رقم (شکل ۳-ب) بر میزان پرولین نشان داد که همه ارقام در تیمار شاهد کم‌ترین میزان پرولین را بدون اختلاف معنی‌داری از یکدیگر داشتند. در سطح تنش شدید (۲- مگا پاسکال) بین ارقام سمرقندی و یاقوتی و بین ارقام چفته و رطبی اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. در سطح تنش خیلی‌شدید (۲/۵- مگا پاسکال) رقم رطبی دارای بیش‌ترین میزان پرولین و کم‌ترین میزان به پایه 110R تعلق داشت. از جمله راهکارهای گیاه در شرایط تنش، تنظیم اسمزی می‌باشد. این تنظیم از طریق تولید مواد آلی مانند پرولین، گلیسین بتائین و قندهای محلول در ریشه‌ها و اندام‌های هوایی صورت می‌گیرد (۱ و ۲۶). باید به این نکته توجه نمود که تجمع پرولین در اثر تنش خشکی در بعضی گیاهان مانند نارگیل فقط می‌تواند نشان‌دهنده رسیدن به سطح اعمال تنش در گیاه باشد (۱۷).

نتایج مقایسه میانگین اثر رقم بر میزان گلیسین بتائین (شکل ۳-ج) نشان می‌دهد که بیش‌ترین میزان گلیسین بتائین در رقم یاقوتی بود. میزان کم‌تری از آن در ارقام چفته و رطبی دیده شد. سوخته‌سرایبی و همکاران (۲۰۱۴) نیز میزان بالای بتائین گلیسین را در رقم یاقوتی در شرایط تنش شدید خشکی گزارش کردند (۴۹). در برخی از گونه‌های گیاهی، غلظت پرولین و گلیسین بتائین برای تنظیم اسمزی کافی نیست و این یکی از دلایل کم بودن مقاومت گیاهان در مقابل تنش خشکی است (۳۰).

مطابق نتایج مقایسه میانگین (شکل ۳-د) میزان بالای مالون دی‌آلدهید در پایه 110R با اختلاف معنی‌داری از سایر ارقام بود. بین ارقام یاقوتی و چفته با کم‌ترین میزان مالون دی‌آلدهید اختلاف معنی‌داری وجود داشت و میزان آن در رقم چفته کم‌تر بود. بین ارقام یاقوتی، سمرقندی و رطبی اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. سوخته‌سرایبی و همکاران (۲۰۱۴) میزان پایین مالون دی‌آلدهید را برای ارقام مقاوم چفته

در مقایسه به ارقام انگور ایرانی ضعیف‌تر عمل نمود. عدم تعادل بین شاخص‌های ارزیابی تحمل به خشکی مانند، گلايسين بتائين و قند محلول در مقابل میزان پرولين و فنل در پایه 110R، سبب کاهش کارایی راهبردهای مقاومت به خشکی در این پایه شد. بر این اساس پیش‌بینی می‌شود که با طولانی شدن دوره تنش خشکی این پایه مقاومت خود را از دست خواهد داد. بنابراین به‌جای استفاده از این پایه می‌توان سایر ارقام مقاوم را به توجه به مناطق انگور کاری به‌عنوان پایه پیشنهاد نمود. در مقابل رقم چفته با داشتن بهترین خصوصیات مختص گیاهان متحمل به تنش خشکی به‌عنوان بهترین رقم متحمل در این پژوهش معرفی می‌شود و پس از آن به‌ترتیب ارقام رطبی، سمرقندی و یاقوتی قرار داشتند (جدول ۳).

این ترکیبات از مسیرهای غیر فتوسنتزی، (۳) متوقف شدن رشد (۲۳).

نتیجه‌گیری کلی

نتایج حاصل از این آزمایش، عکس‌العمل هر یک از پایه و ارقام انگورمتحمل در مواجهه با افزایش شدت تنش خشکی به ۲/۵- مگاپاسکال را نشان داد. تحمل به خشکی از لحاظ کنترل ژنتیکی یک صفت ساده نیست و برآیند صفات ریخت‌شناسی و فیزیولوژی در یک گیاه می‌باشد و به‌طور مثال با میزان نشت یونی، کلروفیل، پرولين، گلايسين بتائين، وزن تر و خشک ریشه و ساقه، قطر تنه، سطح برگ و تعداد برگ در ارتباط است. پایه پیوندی 110R که به‌عنوان یکی از پایه‌های خارجی مقاوم به خشکی محسوب می‌گردد

جدول ۳- مقادیر میانگین صفات اندازه‌گیری شده در آزمایش برای معرفی بهتر ارقام انگور تحت تنش خشکی.

Table 3. The average of measured indices in the experiment for better introduction of grape varieties under drought stress.

چفته	پایه 110R	رطبی	یاقوتی	سمرقندی	Cultivars and rootstock	ارقام و پایه
Chafte	Rootstock	Rotabi	Yaghuti	Samarghandi		Varieties and rootstocks
					Traits	صفات
-6.79	-8.05	-7.22	-7.69	-9.38	Average leaf area	متوسط سطح برگ
7.77	6.83	7.61	6.33	8.63	Leaf number	تعداد برگ
6.47	6.50	6.05	7.65	6.60	Main branch length	طول شاخه اصلی
6.06	6.34	7.59	6.35	5.73	Sub branch length	طول شاخه فرعی
5.16	7.38	7.32	6.37	7.13	Relative humidity content	محتوای رطوبت نسبی
-0.033	-7.38	-6.51	-7.54	-7.26	Ion leakage	نشت یونی
6.39	8.43	7.49	6.21	8.38	Root fresh weight	وزن تر ریشه
8.118	8.32	5.93	6.46	7.79	Crown fresh weight	وزن تر تاج
6.68	8.04	5.88	6.18	6.98	Root dry weight	وزن خشک ریشه
8.34	7.88	8.11	8.29	7.93	Crown dry weight	وزن خشک تاج
6.72	7.50	8.21	9.26	8.27	Total Chlorophyll	کلروفیل کل
5.68	3.92	5.07	4.62	4.99	Proline	پرولين
7.75	7.23	8.78	۷/۹۸	8.81	Glycine betaine	بتائين گلايسين
-6.82	-7.29	-6.95	-6.94	-7.58	Malonedialdehyde	مالون دی‌آلدهید
8.52	0.86	7.76	7.41	7.85	Phenol	فنل
8.71	8.48	7.64	5.91	6.98	Soluble sugars	قند محلول
78.99	64.99	73.21	66.85	71.85	Total	مجموع صفات مثبت و منفی

* صفات خاکستری رنگ صفاتی هستند که به دلیل نقش منفی که در تحمل به تنش داشتند، ضریب منفی دریافت نمودند.

* Gray traits that have negative coefficients due to their negative role in stress tolerance.

منابع

1. Ahmad, P. and Sharma, S. 2010. Physiobiochemical attributes in two cultivars of mulberry (*Morus alba* L.) under NaHCO₃ stress. *Int. J. Plant Prod.* 4: 79-86.
2. Alizadeh, A. 2004. Collection and preliminary identification of local grapevine cultivars in west Azarbaijan. *Plant Seed.* 20: 1. 1-21. (In Persian)
3. Aran, M., Abedi, B., Tehranifar, A. and Parsa, M. 2017. Effects of drought stress on some morphological and physiological properties of three grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *J. Hort. Sci.* 31: 2. 315-326. (In Persian)
4. Basra, A.S. and Basra, R.K. 1997. Mechanisms of environmental stress resistance in plants. Harwood Academic, Amsterdam. The Netherlands. Pp: 1-43.
5. Bates, L.S., Waldren, R.P. and Teare, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil.* 39: 1. 205-207.
6. Bradford, K.J. and Hsiao, T.C. 1982. Physiological responses to moderate water stress. In *Physiological plant ecology II*. Springer Berlin Heidelberg, Pp: 263-324.
7. Coggan, M. 2002. Water measurement in soil and vines, *Vineyard and Winery Management*. May/June, Pp: 43-53.
8. Cramer, G.R., Ergul, A., Grimplet, J., Tillett, R.L., Tattersall, E.A., Bohlman, M.C. and Quilici, D. 2007. Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Fun. Interg. Genomic.* 7: 2. 111-134.
9. Chalmers, Y.M., Kelly, G. and Krstic, M.P. 2003. Partial rootzone drying of *Vitis vinifera* cv. 'Shiraz' winegrapes in a semi-arid climate. In *IV International Symposium on Irrigation of Horticultural Crops.* 664: 133-138.
10. Delauney, A.J. and Verma, D.P.S. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant. J.* 4: 2. 215-223.
11. Ebadi, A. and Hadadinejad, M. 2014. Physiology-breeding and grape production. Tehran Univ. Press, 384p. (In Persian)
12. Esteban, M.A., Villanueva, M.J. and Lissarrague, J.R. 2001. Effect of irrigation on changes in the anthocyanin composition of the skin of cv Tempranillo (*Vitis vinifera* L) grape berries during ripening. *J. Sci. Food Agric.* 81: 4. 409-420.
13. Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A. and Siddique, K.H.M. 2012. Drought stress in plants: an overview. In *Plant responses to drought stress*. Springer Berlin Heidelberg, Pp: 1-33.
14. Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G. and Sharkey, T.D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biol.* 6: 3. 269-279.
15. Ghaderi, N., Talaei, A.R., Ebadi, A. and Lesani, H. 2010. The effect of drought stress and irrigation on some physiological characteristics in Sahani, Farokhi and Bidaneh white grape cultivars. *Iran. J. Hort. Sci.* 41: 2. 179-188. (In Persian)
16. Ghaderi, N., Siosemardeh, A. and Shahoei, S. 2005. The effect of water stress on some physiological characteristics in Rasheh and Khoshnave grape cultivars In *International Workshop on Advances in Grapevine and Wine Research.* 754: 317-322.
17. Gómez-del-Campo, M., Ruiz, C. and Lissarrague, J.R. 2002. Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in Chardonnay and Airén grapevines. *Am. J. Enol. Viticult.* 53: 2. 138-143.
18. Grieve, C.M. and Grattan, S.R. 1983. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant Soil.* 70: 2. 303-307.
19. Hadadinejad, M., Ebadi, A., Fatahi, R., Mousavi, A., Santesteban, L.G. and Nejatianc, M.A. 2013. The Effect of Drought Stress on Photosynthetic Traits and the Expression of Some Genes for a Few Iranian Grapevine Candidate Rootstocks. In *VI International Phylloxera Symposium.* 1045: 133-138.

20. Hadadinejad, M., Ebadi, A., Fatahi Moghadam, M.R. and Nejatitan, M.A. 2013. Primary Morphological Screening of 698 Grapevine Genotypes to Select Drought Tolerant Rootstocks. *Iran. J. Hort. Sci.* 42: 2. 193-207. (In Persian)
21. Heuer, B. 2003. Influence of exogenous application of proline and glycinebetaine on growth of salt-stressed tomato plants. *Plant Sci.* 165: 4. 693-699.
22. Higgins, S.S., Larsen, F.E., Bendel, R.B., Radamaker, G.K., Bassman, J.H., Bidlake, W.R. and Al Wir, A. 1992. Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. *Sci. Hortic.* 52: 4. 313-329.
23. Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24: 1. 519-570.
24. Jalil Marandi, R., Hassani, A., Dolati Baneh, H. and Haji Taghiloo, R. 2011. Effect of Different Levels of Soil Moisture on the Morphological and Physiological Characteristics of Three Grape Cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Iran. J. Hort. Sci.* 42: 1. 31-40. (In Persian)
25. Janick, J. 2001. Water relation and irrigation scheduling in grapevine. *Horticultural-Reviews*, 27: 190-360.
26. Johari-Pireivatlou, M. 2010. Effect of soil water stress on yield and proline content of four wheat lines. *Afr. J. Biotechnol.* 9: 1. 036-040.
27. Kadam, J.H., Tambe, T.B. and Tumbare, A.D. 2005. Effect of Irrigation Regimes on Grape Rootstocks for their Drought Tolerance. *J. Maharashtra Agri Univ.* 30: 1. 18-21.
28. Kliebenstein, D.J. 2004. Secondary metabolites and plant/environment interactions: a view through Arabidopsis thaliana tinted glasses. *Plant Cell Environ.* 27: 6. 675-684.
29. Kowitcharoen, L., Wongs-Aree, C., Setha, S., Komkhuntod, R., Srilaong, V. and Kondo, S. 2015. Changes in abscisic acid and antioxidant activity in sugar apples under drought conditions. *Sci. Hortic.* 193: 1-6.
30. Kumar, N., Pal, M., Singh, A., SaiRam, R.K. and Srivastava, G.C. 2010. Exogenous proline alleviates oxidative stress and increase vase life in rose (*Rosa hybrida* L. 'Grand Gala'). *Sci. Hortic.* 127: 1. 79-85.
31. Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*, 148: 350-382.
32. Lotfii, M., Abbaszadeh, B. and Mirza, A. 2014. The effect of drought stress on morphology, proline content and soluble carbohydrates of tarragon (*Artemisia dracuncululus* L.). *Iranian J. Med. Aroma Plant.* 30: 1. 19-29. (In Persian)
33. Lovisolo, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H. and Schubert, A. 2010. Drought-induced changes in development and function of grapevine (*Vitis* spp.) organs and in their hydraulic and non-hydraulic interactions at the whole-plant level: a physiological and molecular update. *Fun Plant Biol.* 37: 2. 98-116.
34. Pellegrino, A., Lebon, E., Simmonneau, T. and Wery, J. 2005. Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth component. *Aust. J. Grape Wine R.* 11: 3. 306-315.
35. Pereira, J.S. and Chaves, M.M. 1995. Plant responses to drought under climate change in Mediterranean-type ecosystems. In *Global change and Mediterranean-type ecosystems*, Vol. 117. Springer Berlin.
36. Pinheiro, C., Passarinho, J.A. and Ricardo, C.P. 2004. Effect of drought and rewatering on the metabolism of *Lupinus albus* organs. *J. Plant Physiol.* 161: 11. 1203-1210.
37. Rasouli, V. and Golmohammadi, M. 2009. Evaluation of drought stress tolerance in grapevine cultivars of Qazvin province. *Seed Plant.* 25: 1. 349-359.
38. Tafazali, A., Hekmati, J. and Firuzeh, P. 1992. *Grape*. Shiraz University Press, 343p. (In Persian)

39. Tardieu, F. 1996. Drought perception by plants Do cells of droughted plants experience water stress?. *Plant Growth Reg.*, 202: 93-104.
40. Tattini, M., Remorini, D., Pinelli, P., Agati, G., Sarasini, E., Traversi, M.L. and Massai, R. 2006. Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustment in response to ozone salinity stress and high solar radiation in two Mediterranean evergreen shrubs, *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus*. *New Phytol.* 170: 779-794.
41. Toumi, I., M sehli, W., Bourgou, S., Jallouli, N., Bensalem-Fnayou, A., Ghorbel, A., and Mliki, A. 2007. Response of ungrafted and grafted grapevine cultivars and rootstocks (*Vitis* sp.) to water stress. *J. Int. Sci. Vigne Vin.* 41: 2. 85-93.
42. Tu, M., Wang, X., Feng, T., Sun, X., Wang, Y., Huang, L., Gao, M., Wang, Y. and Wang, X. 2016. Expression of a grape (*Vitis vinifera*) bZIP transcription factor, VlbZIP36, in *Arabidopsis thaliana* confers tolerance of drought stress during seed germination and seedling establishment. *Plant Sci.* 252: 311-323.
43. Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil.* 58: 1-3. 339-366.
44. Saab, I.N. and Sharp, R.E. 1989. Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta.* 179: 4. 466-474.
45. Sairam, R.K., Chandrasekhar, V. and Srivastava, G.C. 2001. Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their responses to water stress. *Biol Plantarum.* 44: 1. 89-94.
46. Sheligl, H.Q. 1986. Die verwertung orgngischer souren durch chlorella lincht. *Planta.* Pp: 47-51.
47. Singleton, V.L. and Rossi, J.A. 1965. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *Am. J. Enol Viticult.* 16: 3. 144-158.
48. Sofo, A., Dichio, B., Xiloyannis, C. and Masia, A. 2004. Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Sci.* 166: 2. 293-302.
49. Sokhtsarai, R., Ebadi, A., Salami, S.A.R. and Lesani, H. 2014. Analysis of morphological, physiological and molecular in Some grape varieties under drought stress. M.Sc. Thesis, College of Agriculture, University of Tehran, Iran, 140p. (In Persian)
50. Stewart, R.R. and Bewley, J.D. 1980. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes. *Plant Physiol.* 65: 2. 245-248.
51. Winkel, T. and Rambal, S. 1993. Influence of water stress on grapevines growing in the field: from leaf to whole-plant response. *Fun. Plant Biol.* 20: 2. 143-157.
52. Yordanov, I., Velikova, V. and Tsonev, T. 2000. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica.* 38: 2. 171-186.