مجله علوم باغبانی ایران
دوره ۴۲، شماره ۳، ۱۳۹۰ (۳۰۸-۳۰۱)

پاسخ‌های بیوشیمیایی دو رقم انگور ساهانی و بیدانه سفید به تغییرات پتانسیل آب خاک

علیرضا طلایی[۱]، ناصر قادری[۲]*، علی عبادی[۳] و حسین لسانی[۴]
۱،۳، ۴، استادان پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران ۲،استادیار دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان
(تاریخ دریافت: ۸۸/۶/۱۸ - تاریخ تصویب: ۸۹/۱/۲۹)

چکیده

به منظور بررسی اثر تغییرات پتانسیل آب خاک بر برخی تغییرات بیوشیمیایی دو رقم انگور (ساهانی و بیدانه سفید) آزمایشی با چهار تیمار شامل پتانسیل آب خاک در حد ۰/۲- مگاپاسکال (شاهد)، ۰/۶-، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال پتانسیل آب خاک (تیمارهای تنش) در سال ۱۳۸۷ به اجرا درآمد. در این آزمایش گیاهان دو ساله انگور در گلدان‌های ۱۸ لیتری محتوی خاک لومی کاشته شدند. هر تیمار شامل سه تکرار و هر تکرار با واحد آزمایشی شامل دو گلدان و هر گلدان دارای یک گیاه بود. زمانی که پتانسیل آب خاک به حد فوق‌الذکر رسید میزان کلروفیل، کربوهیدرات‌های محلول، پروتئین کل، فعالیت آنزیم پراکسیداز و نسبت وزن خشک برگ بر سطح آن (LMA) اندازه‌گیری شدند. بر اساس نتایج این پژوهش تیمارهای خشکی اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل برگ دو رقم انگور مورد مطالعه گذاشته و در دو تیمار ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال نسبت به شاهد به طور معنی‌داری کاهش یافت. رقم ساهانی دارای مقدار کلروفیل بیشتری در مقایسه با بیدانه سفید بود. نسبت وزن خشک برگ بر سطح آن در رقم بیدانه سفید تحت تیمار تنش شدید خشکی نسبت به تیمار شاهد کاهش یافت. میزان LMA در رقم ساهانی بالاتر از رقم بیدانه سفید بود. میزان پروتئین‌های محلول در اثر تنش خشکی در تیمارهای ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال نسبت به همدیگر و تیمارهای شاهد و ۰/۶- مگاپاسکال تفاوت معنی‌داری را نشان دادند. فعالیت آنزیم پراکسیداز تحت تأثیر تیمارهای تنش خشکی قرار گرفته و به طور معنی‌داری در تیمارهای ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال نسبت به تیمارهای شاهد و ۰/۶- مگاپاسکال افزایش یافت. در کل فعالیت این آنزیم در رقم بیدانه‌سفید بالاتر از رقم ساهانی بود. با افزایش شدت تنش خشکی افزایش فعالیت آنزیم در رقم ساهانی در مقایسه با رقم بیدانه‌سفید افزایش بیشتری را نشان داد. میزان کربوهیدرات‌های محلول تحت تأثیر تیمارهای تنش خشکی قرار گرفته و به طور معنی‌داری در هر سه تیمار ۰/۶-، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال در مقایسه با تیمار شاهد افزایش یافت. با توجه به یافته‌های پژوهش حاضر می‌توان گفت که رقم ساهانی دارای پتانسیل بالاتری برای مقابله با شرایط کم آبی در مقایسه با رقم بیدانه سفید می‌باشد.

واژه‌های کلیدی: خشکی، کلروفیل، پروتئین، پراکسیداز، کربوهیدرات‌های محلول.

* نویسنده مسئول: ناصر قادری تلفن: ۰۹۱۲-۱۲۷۲۷۰۴ E-mail: ghaderi.n@gmail.com

مقدمه

تنش خشکی اثرات مختلفی بر رشد و متابولیسم گیاهان گذاشته و مهمترین فاکتور محدود کننده رشد انگور در نواحی مدیترانه‌ای می‌باشد (Gomez del et al., 2000; Flexas et al., 2002). کمبود آب بر فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاه اثر می‌گذارد. با کاهش میزان آب در دسترس گیاه و محتوای نسبی آب برگ، کاهش میزان کلروفیل کل در نتیجه کاهش مقدار هر دو کلروفیل a و b در انگور گزارش شده است (Bertamini et al., 2006). کاهش آب باعث از بین رفتن غشاء کلروپلاستی شده و صفحات کلروپلاستی تغییر شکل می‌یابند (Kaiser et al., 1981). خشکی بر متابولیسم کربوهیدرات‌های محلول هم اثر گذاشته و مقدار آنها را افزایش می‌دهد (Smirnoff, 1993). البته کاهش کربوهیدرات‌های محلول در اثر کاهش فتوسنتز نیز گزارش شده است (Virgona & Barlow, 1991). در پاسخ‌های اسمزی گیاهان تجمع کربوهیدرات‌ها یکی از مواردی است که می‌تواند از اختلالات در غشاء سلولی جلوگیری نماید (Smirnoff & Pallanca, 1996).

از جمله موارد بیوشیمیایی که تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد پروتئین است. در اثر کمبود آب میزان پروتئین‌های کل کاهش یافته و اسید آمینه‌های آزاد افزایش می‌یابد (Van & Krüger, 2002). کاهش محتوای پروتئین تحت تنش خشکی با کاهش سنتز آن، افزایش تجزیه آن و تجمع اسیدآمینه‌های آزاد مرتبط می‌باشد. کاهش پروتئین کل در اثر تنش خشکی در انگور گزارش شده است (Bertamini et al., 2006). از جمله اثرات منفی تنش خشکی افزایش میزان رادیکال‌های آزاد و اکسیژن فعال (Reactive oxygen species) است که بر متابولیسم گیاه از راه‌های مختلف و تخریب غشاء سلولی اثر می‌گذارد (Ramachandr et al., 2004). وجود اکسیژن فعال در شرایط تنش می‌تواند به مولکول‌های بزرگ آسیب برساند. اکسیژن فعال و رادیکال‌های آزاد برای فرایندهای فتوسنتز و چرخه انتقال الکترون در تنفس سمی هستند و به آنها آسیب می‌رسانند (Sairam et al., 2005). برای محافظت در برابر این آسیب نقش آنزیم‌های محافظتی مانند کاتالاز و پراکسیداز برای غیر فعال کردن اکسیژن فعال مشخص می‌باشد (Polle, 2001; Sairam et al., 2002).

هدف این پژوهش مطالعه اثر تیمارهای کم‌آبی بر تغییرات بیوشیمیایی در برگ‌های دو رقم انگور ساهانی و بیدانه‌سفید بود. ارزیابی تغییرات پارامترهای بیوشیمیایی انتخاب شده در شرایط تنش ملایم، متوسط و شدید که می‌تواند در شرایط طبیعی اتفاق بیفتد صورت می‌گیرد.

مواد و روش‌ها

ابتدا قلمه‌های دو رقم انگور (ساهانی و بیدانه سفید) در فروردین سال ۱۳۸۶ انتخاب گردیده و ریشه‌دار گردیدند. بعد از ریشه‌دار شدن نهال‌ها به گلدان‌های پلاستیکی با حجم ۱۸ لیتر منتقل شدند. بافت خاک مورد استفاده گلدان‌ها لومی بود. این گیاهان به مدت یک سال رشد کرده و در بهار سال ۱۳۸۷ قبل از بیدار شدن گیاهان، خاک گلدان‌ها دوباره عوض شده و اجازه داده شد که گیاهان گلدانی در فضای آزاد تا خرداد ماه ۱۳۸۷ رشد کنند. گیاهان کاشته شده در سال ۱۳۸۷ سه بار با کود کامل (نیتروژن ۵٪، فسفر ۲٪، پتاسیم ۴٪، آهن ۰/۱٪، روی ۰/۰۵٪، مس ۰/۰۵٪ و بر ۰/۰۲٪) محلول‌پاشی شده و یک بار هم همراه با آبیاری، تغذیه با کود کامل برای آنها انجام شد. آزمایش با ۸ تیمار شامل دو رقم و چهار سطح آبیاری و سه تکرار به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی اجرا گردید. هر واحد آزمایشی شامل دو گلدان و هر گلدان حاوی یک گیاه بود. تنش آبی از ۱۰ خرداد ماه آغاز گردید و گیاهان در تیمارهای مختلف هنگامی آبیاری شدند که پتانسیل آب خاک گلدان آنها به ۰/۲- (شاهد)، ۰/۶- (S1)، ۱- (S2) و ۱/۵- (S3) مگاپاسکال رسید. میزان آب استفاده برای آبیاری گلدان‌ها یکسان بود. اندازه‌گیری‌های فیزیولوژیکی در زمان رسیدن آب خاک به حد مورد نظر انجام شد. این آزمایش سه بار در فاصله زمانی ۱۱ خرداد تا ۱۱تیر تکرار گردید. اندازه‌گیری پتانسیل آب خاک گلدان‌ها با جایگذاری بلوک‌های گچی در تمام تکرارها و همچنین با استفاده از دستگاه رطوبت‌سنج TDR، (Time Domain Reflectometry) انجام گرفت. برای اطمینان از نتایج به‌دست آمده از دو دستگاه ذکر شده از خاک گلدان‌ها نمونه گرفته شد و با پرشرپلیت در مقادیر مختلف آب خاک، مکش آن

محاسبه و با نتایج حاصل از بلوکهای گچی و TDR مقایسه گردید و در نهایت میزان پتانسیل آب خاک در روزهای آزمایشی به‌دست آمد.

نمونه‌های برگی جهت اندازه‌گیری پارامترهای بیوشیمیایی در وسط روز جمع‌آوری شده و بی‌درنگ در نیتروژن مایع قرار گرفتند. نمونه‌ها تا زمان اندازه‌گیری در فریزر ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند.

اندازه‌گیری میزان کلروفیل

کلروفیل بر اساس روش Lichtenthaler & Buschmann (2001) استخراج شد و میزان جذب نور توسط عصاره استخراج شده با اسپکتروفتومتر مدل Jenway در طول موج ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر تعیین و غلظت کلروفیل از طریق روابط زیر به‌دست آمد. در این روابط V حجم و W وزن تر نمونه استخراج شده است.

= میلی‌گرم کلروفیل a در هر گرم وزن تربرگ
(W×۱۰۰۰)/V × {(جذب در ۶۴۵ نانومتر) ۲/۰۴ – (جذب در ۶۶۲ نانومتر) ۱۱/۲۴}

= میلی‌گرم کلروفیل b در هر گرم وزن تربرگ
(W ×۱۰۰۰)/V × {(جذب در ۶۶۲ نانومتر) ۴/۱۹ – (جذب در ۶۴۵ نانومتر) ۲۰/۱۳}

اندازه‌گیری میزان کربوهیدرات‌های محلول

میزان کربوهیدرات‌های محلول از طریق حرارت دادن ۰/۵ گرم برگ تر در ۱۰ میلی‌لیتر اتانل ۹۵٪ در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۳۰ دقیقه استخراج شد. کربوهیدرات‌های محلول در آب نیز از طریق جوشاندن ماده خشک باقی‌مانده از فرآیند فوق در ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر در دمای ۹۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱ ساعت استخراج گردیدند. میزان کربوهیدراتهای محلول استخراج شده پس از سانتریفیوژ و اضافه کردن هیدروکسید باریم، سولفات روی و اسید سولفوریک با استفاده از اسپکتوفتومتر مدل Jenway در طول موج ۵۳۵ نانومتر قرائت شد (Khochert, 1987).

اندازه‌گیری نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ (LMA)

برای این کار از هر تیمار شش عدد برگ بالغ و سالم انتخاب شد، ابتدا توسط دستگاه اندازگیری و سطح برگ مدل OT، سطح برگ‌ها اندازه‌گیری و سپس برگ‌ها در۷۰ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. از تقسیم وزن خشک برگ به سطح برگ LMA محاسبه گردید (Galmes et al., 2007).

اندازه‌گیری پروتئین محلول کل

پروتئین محلول کل از طریق بافر استخراج شامل فسفات پتاسیم ۵۰ میلی‌مولار با pH =۷، سدیم متابای سولفیت یک میلی‌مولار و گلیسرول ۵۰٪ به همراه ۱۰۰ میلی گرم پلی‌وینیل پیرولیدون (PVP) به ازاء هر نمونه برگی (۱ گرم وزن تر) در حضور ازت مایع استخراج شد. نمونه‌های استخراج شده تا زمان استفاده در فریزر ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. به منظور سنجش غلظت پروتئین از روش Bradford (1976) استفاده گردید.

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم پراکسیداز

اندازه‌گیری فعالیت آنزیم پراکسیداز به روش Hemeda & Kelin (1990) انجام گرفت. اندازه‌گیری فعالیت آنزیم براساس تشکیل تتراگویاکول از گویاکول در حضور پراکسید هیدروژن و عصاره آنزیمی بود. مخلوط واکنش شامل بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار (pH=۶/۶)، گویاکول ۱٪، پراکسیدهیدروژن ۰/۳٪ و ۵۰ میکرولیتر عصاره استخراج شده بود. پس از اضافه کردن عصاره، بی‌درنگ افزایش جذب در طول موج ۴۷۰ نانومتر در مدت سه دقیقه قرائت گردید. میزان تتراگویاکول تشکیل شده با استفاده از ضریب خاموشی (ε =26.6 $mM^{-1}cm^{-1}$) محاسبه شد. فعالیت ویژه آنزیم به صورت میکرومول تتراگویاکول تشکیل شده در دقیقه در میلی‌گرم پروتئین بیان گردید.

اندازه‌گیری میزان فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای

میزان فتوسنتز (A) (میکرومول CO_2 بر مترمربع بر ثانیه) و هدایت روزنه‌ای (g_s) (میلی‌مول آب بر مترمربع بر ثانیه) با استفاده از دستگاه IRGA مدل LCA4 اندازه‌گیری شدند. تمام اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۱ تا ۱۲ صبح و در شدت نور بالای۱۰۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه صورت گرفت.

نتایج و بحث

بر اساس نتایج ارایه شده در جدول ۱ تیمارهای خشکی اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل برگ دو رقم

انگور مورد مطالعه داشتند. با افزایش شدت تنش خشکی میزان کلروفیل‌های a، b و ab کاهش یافت. کاهش کلروفیل‌های a و b و مجموع کلرفیل ab در تیمارهای S2 و S3 نسبت به همدیگر و تیمار شاهد معنی‌دار بود. رقم ساهانی در کل دارای میزان کلروفیل بیشتری نسبت به رقم بیدانه سفید بود. این نتایج نشان می‌دهد که تیمارهای خشکی با توجه به شدت تنش اثرات متفاوتی بر گیاه انگور می‌گذارند. در شرایط تنش ملایم (S1) میزان کلروفیل a و b تفاوت معنی‌داری با شرایط شاهد نداشتند ولی با افزایش شدت تنش میزان آنها کاهش یافت. بر اساس این نتایج رقم ساهانی مقاومت بالاتری در برابر تخریب کلروفیل در اثر تنش خشکی در مقایسه با رقم بیدانه سفید از خود نشان داد و تا رسیدن تنش به ۱- مگاپاسکال (S2) کاهشی در میزان کلروفیل این رقم مشاهده نشد. این در حالی است که کاهش کلروفیل در رقم بیدانه‌سفید از تیمار ملایم تنش خشکی (S1) آغاز گردید. از طرف دیگر میزان فتوسنتز در رقم ساهانی در شرایط تنش ملایم و متوسط بیشتر از رقم بیدانه سفید و بازیابی آن هم سریع‌تر بود (شکل ۱). این مسئله می‌تواند به دلیل مقاومت بالاتر رقم ساهانی در برابر تخریب کلروفیل و همچنین میزان بالاتر آن در این رقم در مقایسه با رقم بیدانه سفید باشد. میزان کلروفیل یکی از پارامترهای بیوشیمیایی است که ممکن است تحت تنش خشکی کاهش یابد. این صفت به عنوان یک نشانگر جهت ارزیابی مقاومت به تنش خشکی معرفی شده است (Yanbao et al., 2006). کاهش کلروفیل تحت تنش خشکی در انگور (Ghaderi et al., 2005) و سیب (Sircelj et al., 2007) گزارش شده است.

نتایج نشان می‌دهد که نسبت وزن خشک برگ بر سطح آن (LMA) در رقم ساهانی بالاتر از رقم بیدانه سفید بوده و تحت تأثیر تیمارهای تنش خشکی کاهش نیافته است. در رقم بیدانه‌سفید میزان آن در تیمارهای S2 و S3 نسبت به شاهد و S1 کاهش یافت. بر اساس این نتایج میزان LMA در شرایط تنش شدید (S3) تحت تأثیر قرار گرفته است و در مقابل تنش‌های ملایم تا متوسط در این دو رقم و در شرایط این آزمایش از خود مقاومت نشان داد. بالاتر بودن میزان کلروفیل و مقاومت بالاتر آن در مقابل تنش خشکی در رقم ساهانی در مقایسه با رقم بیدانه‌سفید می‌تواند به دلیل بالاتر بودن میزان LMA در رقم ساهانی باشد. گزارش‌های ارایه شده در این باره نشان می‌دهد که گیاهان با LMA بالاتر دارای مقاومت بیشتری در برابر تنش خشکی بوده و ظرفیت بالاتری برای فتوسنتز دارند (Niinemets, 2001).

تغییرات میزان پروتئین‌های محلول کل در اثر تنش خشکی در تیمارهای S2 و S3 نسبت به همدیگر و شاهد و تیمار S1 تفاوت معنی‌داری را نشان دادند. بین دو رقم از نظر میزان پروتئین‌های محلول تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۲). این نتایج نشان داد که میزان پروتئین‌های محلول در شرایط تنش‌های متوسط و شدید کاهش می‌یابد. پروتئین‌های محلول یکی از پارامترهای بیوشیمیایی است که در ارزیابی شرایط تنش خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرد. کاهش محتوای پروتئین کل تحت تنش خشکی با افزایش فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده پروتئین و نیز تجمع اسید آمینه پرولین گزارش شده است (Castrillo & Turajillo, 1994; Colmer, 1995). کاهش پروتئین‌های محلول در این آزمایش می‌تواند ناشی از تخریب پروتئین‌ها و همچنین کاهش سنتز آن باشد. کاهش پروتئین‌های محلول در انگور رقم Riesling مشابه با پژوهش حاضر گزارش شده است (Bertamini et al., 2006).

فعالیت آنزیم پراکسیداز تحت تأثیر تنش خشکی قرار گرفته و به طور معنی‌داری در تیمارهای S2 و S3 نسبت به شاهد و تیمار S1 افزایش یافته است. در کل فعالیت این آنزیم در رقم بیدانه‌سفید بالاتر از رقم ساهانی بود. با افزایش شدت تنش خشکی فعالیت آنزیم در رقم ساهانی در مقایسه با رقم بیدانه‌سفید افزایش بیشتری را نشان داد به طوری که در شرایط تنش شدید (S3) این میزان در هر دو رقم برابر بود. میزان افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در تیمار S2 نسبت به شاهد در رقم ساهانی ۷۲/۴۳٪ بود ولی در رقم بیدانه سفید نسبت به شاهد تغییر معنی‌داری مشاهده نشد. این در حالی است که میزان این آنزیم در شرایط تنش شدید (S3) نسبت به شاهد در رقم ساهانی به ۸۹/۱٪ افزایش یافت ولی در رقم بیدانه سفید تغییر معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۲). سوپراکسیداز، کاتالاز و پراکسیداز سه آنزیم

آنتی اکسیدان عمده هستند که اثر اکسیژن فعال حاصل از تنش را خنثی می‌نمایند (Liang et al., 2003). در آزمایش حاضر فعالیت بالاتر آنزیم پراکسیداز نسبت به شرایط شاهد در رقم ساهانی می‌تواند به پایداری بیشتر این رقم در مقابل پیشرفت تنش خشکی در مقایسه با رقم بیدانه سفید کمک کرده باشد. وجود اکسیژن فعال در شرایط تنش می‌تواند باعث آسیب رساندن به مولکول‌های بزرگ در گیاهان شود. برای محافظت در مقابل این آسیب‌ها نقش آنزیم‌های محافظتی مانند پراکسیداز برای خاموش کردن اکسیژن فعال مهم است (Polle, 2001; Sairam et al., 2002). اکسیژن فعال در شرایط تنش خشکی برای فعالیت فتوسنتز و چرخه انتقال الکترون سمیت ایجاد می‌نماید (Jain et al., 2006). به نظر می رسد بالاتر بودن افزایش فعالیت این آنزیم در رقم ساهانی به داشتن میزان فتوسنتز بیشتر در این رقم در شرایط تنش متوسط خشکی (شکل ۱) کمک کرده باشد. تغییر و افزایش فعالیت آنزیم پراکسیداز در اثر تنش حاصل از دمای بالا در برگ‌های انگور (Wang & Li, 2006) و در نخود در اثر تنش خشکی گزارش شده است (Jain et al., 2006).

میزان کربوهیدرات‌های محلول تحت تأثیر خشکی قرار گرفته و با افزایش شدت تنش خشکی به طور معنی‌داری در هر سه تیمار S1، S2 و S3 در مقایسه با شاهد افزایش یافت. این میزان در تیمار S3 بالاترین میزان بود. با توجه به اثر متقابل تیمارهای تنش خشکی و ارقام، رقم ساهانی در شرایط شاهد و تنش شدید میزان کربوهیدرات‌های محلول بیشتری در مقایسه با رقم بیدانه‌سفید داشت (جدول ۲). تنش خشکی از طریق کاهش فتوسنتز می‌تواند تولید کربوهیدرات‌های محلول را کاهش دهد، اما افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول در شرایط تنش به منظور تنظیم اسمزی و ادامه جذب آب توسط گیاه گزارش شده است (Pinheiro et al., 2004; Virgona & Barlow, 1991).

جدول ۱- تغییرات میزان کلروفیل a, b, ab و نسبت وزن خشک برگ بر سطح آن (LMA) تحت تیمارهای خشکی در انگور ساهانی و بیدانه‌سفید

	کلروفیل a (mg g^{-1} F. W.)	کلروفیل b (mg g^{-1} F. W.)	کلروفیل ab (mg g^{-1} F. W.)	LMA (mg cm^{-2})
تنش				
شاهد	۱/۱۰۲ ±۰/۰۶a	۰/۴۵۵ ± ۰/۰۱۱۲ a	۱/۵۵۷ ±۰/۰۵۹a	۶/۰۳۸ ± ۰/۴۴ a
S1	۱/۰۶۸ ±۰/۰۶۵a	۰/۴۲۵ ± ۰/۰۱۷ ab	۱/۴۹۳ ±۰/۰۸۲b	۵/۷۸۱ ± ۰/۴۷۹ ab
S2	۰/۹۸۳ ±۰/۰۷۴b	۰/۳۹۷ ± ۰/۰۱۳ bc	۱/۳۷۹ ±۰/۰۸ c	۵/۵۵۶ ± ۰/۵۳۴ ab
S3	۰/۹۰۵ ±۰/۰۳۷c	۰/۳۶۲ ± ۰/۰۰۸ c	۱/۲۶۷ ±۰/۰۴۴d	۵/۲۳۹ ± ۰/۴۳۱ b
رقم				
ساهانی	۱/۱۴۴ ±۰/۰۲۹a	۰/۴۲۳ ± ۰/۰۱۲۵ a	۱/۵۶۷ ±۰/۰۴a	۶/۶۲۳ ± ۰/۱۴۷ a
بیدانه سفید	۰/۸۸۴ ±۰/۰۲۲b	۰/۳۹۶ ± ۰/۰۱۳۴ b	۱/۲۸۱ ±۰/۰۳۳b	۴/۶۸۵ ± ۰/۱۶۴ b
رقم × تنش				
ساهانی				
شاهد	۱/۲۳۴ ±۰/۰۰۹۸a	۰/۴۴۸ ± ۰/۰۲۴ ab	۱/۶۸۲ ±۰/۰۳۳a	۶/۹۶ ± ۰/۳۴ a
S1	۱/۲۰۷ ±۰/۰۱۱۷a	۰/۴۶۲ ± ۰/۰۰۶ ab	۱/۶۶۹ ±۰/۰۱۵a	۶/۶۳ ± ۰/۳۷۴ a
S2	۱/۱۴۸ ±۰/۰۰۷۴b	۰/۴۰۷ ± ۰/۰۱۹ bc	۱/۵۵۵ ±۰/۰۲۵b	۶/۷۳۳ ± ۰/۱۶۲ a
S3	۰/۹۸۸ ±۰/۰۰۶۲c	۰/۳۷۵ ± ۰/۰۱۱ cd	۱/۳۶۳ ±۰/۰۰۶۲cd	۶/۱۶۲ ± ۰/۱۴۶ a
بیدانه سفید				
شاهد	۰/۹۶۹ ±۰/۰۱۶cd	۰/۴۶۳ ± ۰/۰۰۵ a	۱/۴۳۲ ±۰/۰۲۱c	۵/۱۲ ± ۰/۰۶۴ a
S1	۰/۹۲۹ ±۰/۰۳۹۱d	۰/۳۸۸ ± ۰/۰۰۷ cd	۱/۳۱۶ ±۰/۰۱۷d	۴/۹۲۷ ± ۰/۵۲۶ a
S2	۰/۸۱۷ ±۰/۰۱۸۵e	۰/۳۸۶ ± ۰/۰۱۹ cd	۱/۲۰۳ ±۰/۰۲۲e	۴/۳۸ ± ۰/۱۱۹ b
S3	۰/۸۲۳ ±۰/۰۱۲۴e	۰/۳۴۹ ± ۰/۰۰۷ d	۱/۱۷۱ ±۰/۰۱۹e	۴/۳۱۶ ± ۰/۲۳۹ b

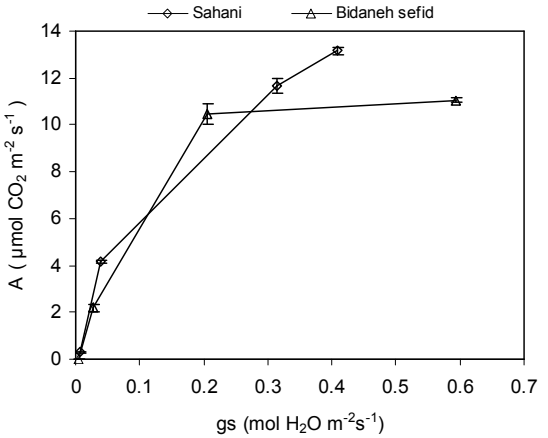
هر میانگین از محاسبه ۱۸ اندازه‌گیری به‌دست آمده است. S1، S2 و S3 به ترتیب نشان دهنده پتانسیل آب خاک به میزان ۰/۶-، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال می باشند.
در ستون‌ها مقادیری که دارای حروف متفاوت در گروه‌های تنش، رقم و تنش × رقم هستند بطور معنی‌داری در سطح $P \leq 0.05$ از همدیگر متفاوتند.

جدول ۲- تغییرات میزان پروتئین‌های محلول، فعالیت آنزیم پراکسیداز و میزان کربوهیدرات‌های محلول تحت تیمارهای خشکی در انگور ساهانی و بیدانه‌سفید

	پروتئین محلول (mg g^{-1} F. W.)	آنزیم پراکسیداز (µmol min^{-1} mg^{-1} protein)	کربوهیدرات‌های محلول (mg g^{-1} D. W.)
تنش			
شاهد	۱/۸۱۹ ±۰/۰۴۸۲a	۴۶۲/۸ ± ۷۱ b	۹/۸۲ ± ۱/۳۶۱ c
S1	۱/۹۷۴ ±۰/۰۴۳۲a	۴۳۵/۸ ± ۷۱/۸۳۳ b	۱۷/۵۰۳ ± ۰/۵۵۴۹ b
S2	۱/۵۸۶ ±۰/۰۹۴۹b	۶۲۸/۸۹ ± ۵۲/۸۱۲ a	۱۷/۹۲۵ ± ۰/۷۲۶۷ b
S3	۱/۰۹۷ ±۰/۰۴۸۷c	۵۸۸/۲۵ ± ۲۸/۰۱۲ a	۲۲/۵۶ ± ۱/۱۰۵ a
رقم			
ساهانی	۱/۶۷۹ ±۰/۱۱۳۲a	۴۲۹/۲۸۵ ± ۴۷/۳۶۸ b	۱۷/۶۳۲ ± ۱/۴۱۱ a
بیدانه سفید	۱/۵۵۹ ±۰/۱۰۰۴a	۶۲۸/۴۷۶ ± ۲۲/۲۸۲ a	۱۶/۲۷۲ ± ۱/۶۱۶ a
رقم × تنش			
ساهانی			
شاهد	۱/۹۱۹ ±۰/۰۲۶۸ab	۳۱۳/۷۵۳ ± ۴۴/۷۵۱ c	۱۲/۲۹۳ ± ۱/۷۶۹ d
S1	۲/۰۶۴ ±۰/۰۱۳۱۲a	۲۶۹/۱۰۷ ± ۱۰/۹۷ c	۱۶/۵۵۳ ± ۰/۷۶ c
S2	۱/۵۵۷ ±۰/۲۰۵۲۱c	۵۴۱/۰۰۳ ± ۷۷/۱۸۲ b	۱۷/۰۷ ± ۰/۷۹۷ c
S3	۱/۱۷۷ ±۰/۰۴۴۵d	۵۹۳/۲۷۷ ± ۴۵/۷۳۴ ab	۲۴/۶۱۳ ± ۰/۳۰۹ a
بیدانه سفید			
شاهد	۱/۷۲۰ ±۰/۰۳۰۳۱bc	۶۱۱/۷۹۰ ± ۳۱/۵۵۷ ab	۷/۳۴۷ ± ۰/۱۱۳ e
S1	۱/۸۸۵ ±۰/۰۳۲۹۱ab	۶۰۲/۱۱ ± ۴۹/۴۶۶ ab	۱۸/۴۵۳ ± ۰/۲۴۳ bc
S2	۱/۶۱۵ ±۰/۰۴۵۶c	۷۱۶/۷۸ ± ۱۶/۲۵۲ a	۱۸/۷۸ ± ۱/۱۲۹ bc
S3	۱/۰۱۸ ±۰/۰۵۹۸d	۵۸۳/۲۲۳ ± ۴۲/۵۰۳ ab	۲۰/۵۰۷ ± ۱/۳۳۹ b

هر میانگین از محاسبه ۱۲ اندازه‌گیری به‌دست آمده است. S1، S2 و S3 به ترتیب نشان دهنده پتانسیل آب خاک به میزان ۰/۶-، ۱- و ۱/۵- مگاپاسکال می باشند. در ستون‌ها مقادیری که دارای حروف متفاوت در گروه‌های تنش، رقم و تنش × رقم هستند بطور معنی‌داری در سطح $P\leq0.05$ از همدیگر متفاوتند.

با توجه به نتایج آزمایش حاضر به نظر می‌رسد که ترکیبات بیوشیمیایی که به عنوان نشانگر در شرایط تنش خشکی در گیاهان مورد استفاده قرار می‌گیرند (به استثناء کربوهیدرات‌های محلول) در انگور در شرایط تنش متوسط دارای تغییرات معنی‌دار می‌شوند. این در حالی است که با توجه به نتایج این پژوهش (شکل ۱) تغییرات اکوفیزیولوژیک مانند میزان فتوسنتز مرتبط با تغییرات محتوای آب خاک در شرایط تنش ملایم هم خود را نشان می‌دهند و در شرایط تنش شدید به طرف صفر نزدیک شده و عملاً تشخیص تفاوت بین ارقام در این شرایط با استفاده از این پارامترها مشکل می‌باشد. از برآیند نتایج پژوهش حاضر به نظر می‌رسد که رقم ساهانی دارای قابلیت بالاتری برای تحمل شرایط کم آبی در مقایسه با رقم بیدانه‌سفید باشد. از آنجایی که پژوهش حاضر در داخل گلدان انجام گرفته است انجام آزمایش‌های مزرعه‌ای برای ارزیابی‌های بیشتر ضروری به نظر می‌رسد.



شکل ۱- تغییرات میزان فتوسنتز دو رقم انگور ساهانی و بیدانه سفید با هدایت روزنه‌ای. میانگین‌های استفاده شده در این نمودار مربوط به ۱۸ اندازه‌گیری می‌باشند.

REFERENCES

1. Bertamini, M., Zulini, L., Muthuchelian, K. & Nedunchezhian, 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.
2. Bradford, M. M. A. (1976). Rapid sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-Dye Binding. *Analitical Biochimistry*, 72, 248-254.
3. Castrillo, M. & Turajillo, I. (1994). Ribulose-1, 5-biphosphate carboxilase activity and chlorophyll and protein content in two cultivares of French bean plants under water stress and rewatering. *Photosynthtica*, 30, 175-181.
4. Colmer, T. D., Epstein, E. & Vork, J. D. (1995). Different solute regulation in leaf blades of various ages in salt-sensitive wheat and salt tolerant wheat lophopyrum elongation (Host). *Plant Physiology*, 108, 1715-1724**.**
5. Flexas, J., Bota, J., Escalona, J. M., Sampol, B. & Medrano, H. (2002). Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*, 29, 461-471.
6. Galmes, J., Flexas, J. & Save, R. (2007). Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant Soil*, 290, 139-155.
7. Ghaderi, N., Siosemardeh, A. & Shahoei, S. (2005). The effect of water stress on some physiological characteristics in Rasheh and Khoshnave grape cultivars. *Acta Horticulture*, 754, 317-322.
8. Gomez del Campo, M., Baeza, P., Ruiz, C. & Lissarrague, J. R. (2000). Water stress induced physiological changes in leaves of four container-grown grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Vitis***,** 43, 99-105.
9. Hemeda, H. M. & Kelin, B. P. (1990). Effects of naturally occurring antioxidants on peroxidase activity of vegetables extracts. *Journal of Food Science*, 55, 184-185.
10. Kaiser, W. M., Kaiser, G., Schöner, S. & Neimanis, S. (1981). Photosynthesis under osmotic stress. Differential recovery of photosynthetic activities of stroma enzymes, intact chloroplasts, and leaf slices after exposure to high solute concentrations. *Planta*, 153, 430-435.
11. Khochert, G. (1987). Carbohydrate determination by phenol- solphoric acid methods. In the handbook of physiological methoods. In: J. A. Hellebust and J. S. Garigie (Eds). Cambridge University Press, pp. 96-97.
12. Jain, M., Nandaval, A. S., Kumar, B., Sheoran, I. S., Kumar, N., Manin, A. & Kukreja, S. (2006). Water relations, activities of antioxidants, ethylene and membrane integrity of pigeonpea roots as affected by soil moisture. *Biology. Planta*, 50(2), 303-306.
13. Liang, Y., Hu, F., Yang, M. & Yu, J. (2003). Antioxidative defenses and water deficit-induced oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) growing on non-flooded paddy soils with ground mulching. *Plant and Soil*, 257, 407-416.
14. Lichtenthaler, H. K. & Buschmann, C. (2001). Extraction of photosynthetic tissues: chlorophylls and carotenoids. *Food Analytical chemistry*. F4.3.1-F4.3.8.
15. Niinemets, U. (2001). Golbal-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 2390-2401.
16. Pinheiro, C., Passarinho, J. A. & Ricardo, C. P. (2004). Effect of drought and rewatering on the metabolism of Lupinus albus organs. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1203–10.
17. Polle, A. (2001). Dissecting the superoxide dismutase-ascorbate glutathione-pathway in chloroplasts by metabolic modeling. Computer simulations as a step towards flux analysis. *Plant Physiology*, 126, 443-426.
18. Ramachandra, R. A., Viswanatha C. K. & Vivekanandan, M. (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161, 1189-202.
19. Sairam, R. K., Veerabahadra R. K. & Srivasta, G. C. (2002). Differential responses of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*, 163, 1037-1046.
20. Sairam, R. K., Sirvastava, G. C., Agarwal, S. & Meena, R. C. (2005). Differences in antioxidant activity in response to salinity stress in tolerant and susceptible wheat genotypes. *Biologia Plantarum*, 49, 85-91.
21. Sircelj, H., Tausz, M., Grill, D. & Batic, F. (2007). Detecting different levels of drought stress in apple (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae*, 113, 362-369.
22. Smirnoff, N. (1993). The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125, 27-58.
23. Smirnoff, N. & Pallanca, J. E. (1996). Ascorbate metabolism in relation to oxidative stress. *Biochemical*

Society Transaction, 24, 472-478.
24. Van, H. P. D. & Krüger, G. H. J. (2002). Separately and simultaneously induced dark chilling and drought stress effects on photosynthesis, proline accumulation and antioxidant metabolism in soybean. *Journal of Plant Physiology*, 159, 1077-1086.
25. Virgona, J. M. & Barlow, E. W. R. (1991). Drought stress induces changes in the nonstructural carbohydrate composition of wheat stems. *Journal of Plant Physiology*, 18, 239-297.
26. Wang, L. J. & Li, S. H. (2006). Thermotolerance and related antioxidant enzyme induced by heat acclimation and salicylic acid in grape (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Plant growth Regulation*, 48, 137-144.
27. Yanbao, L., Chunying, Y. & Chunyang, L. (2006). Differences in some morphological, physiological and biochemical responses to drought stress in two contrasting population of *Populus przewalskii*. *Physiologia Plantarum*, 127, 182-191.