

مقاله پژوهشی:

## پاسخ‌های ریخت‌شناسی و فیزیولوژیکی نهال پیوندی انگور بیدانه سفید روی پایه ایرانی و خارجی در شرایط تنش خشکی

داریوش مددی<sup>۱</sup>، علی عبادی<sup>۲\*</sup>، حامد دولتی بانه<sup>۳</sup>، وحید عبدوسی<sup>۴</sup> و مهدی حدادی نژاد<sup>۵</sup>

۱ و ۴. دانشجوی دکتری و استادیار، دانشکده علوم کشاورزی و صنایع غذایی، واحد علوم و تحقیقات، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران

۲. استاد، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران

۳. دانشیار، بخش تحقیقات علوم زراعی-باغی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی آذربایجان غربی، سازمان تحقیقات،

آموزش و ترویج کشاورزی، ارومیه، ایران

۵. استادیار، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۴/۲۳ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۹/۴/۲)

### چکیده

تنش خشکی اثرات مختلفی بر رشد و متابولیسم گیاهان گذاشته و از مهمترین فاکتور محدود کننده رشد انگور می‌باشد. به منظور بررسی اثر تنش خشکی بر برخی صفات ریخت‌شناسی و تبادلات گازی، انگور بیدانه سفید به صورت خود ریشه و پیوند شده روی انگور رقم رشه و پایه 1103-P انتخاب شدند. این پژوهش به صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی در سه سطح تیمار تنش خشکی و با چهار تکرار در سالهای ۱۳۹۴-۱۳۹۵ اجرا گردید. تنش خشکی پس از رشد کافی نهال‌ها اعمال گردید. زمان رسیدن نهال‌ها به سطوح تنش متوسط و تنش شدید به روش وزنی-حجمی تعیین گردید. پایداری غشای سلولی (MSI)، محتوای نسبی آب برگ (RWC)، سطح برگ (LA)، نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ (LMA)، سطح ویژه برگ (SLA)، میزان کلروفیل a، b، شدت فتوسنتز (A)، هدایت روزنه‌ای (gs) و میزان تعرق (E) اندازه‌گیری گردید. نتایج نشان داد که تنش خشکی سبب کاهش معنی‌دار MSI و RWC گردید. LA و LMA بین سطوح مختلف تنش اختلاف معنی‌دار نشان داد. در شرایط تنش، مقدار SLA پیوندک روی پایه‌های پیوندی با حالت غیر پیوندی تفاوت معنی‌دار داشت. میزان کلروفیل، شدت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق با افزایش سطح تنش خشکی به طور معنی‌دار کاهش یافت. نتایج بررسی صفات مورد اندازه‌گیری بیانگر تأثیر مثبت پایه‌های مورد استفاده بر افزایش میزان تحمل انگور حساس بیدانه سفید پیوندی به شرایط خشکی در مقایسه با گیاهان غیر پیوندی بوده و بر اساس یافته‌های این پژوهش پایه ایرانی رشه همانند پایه مشهور 1103-P آمریکایی تحمل خوبی به شرایط تنش خشکی را در پیوندک انگور بیدانه سفید القا نمود.

واژه‌های کلیدی: پایه‌های انگور، تبادلات گازی، تنش خشکی، صفات برگ.

## Morphological and physiological responses of grafted Sultana grapevine on Iranian and American rootstocks to drought stress

Dariush Madadi<sup>1</sup>, Ali Ebadi<sup>2\*</sup>, Hamed Doulati Baneh<sup>3</sup>, Vahid Abdousi<sup>4</sup> and Mehdi Haddadinejad<sup>5</sup>

1, 4. Ph. D. Candidate and Assistant Professor, Faculty of Agricultural Science and Food Industries, Science and Research Branch, Islamic Azad University, Tehran, Iran

2. Professor, College of Agriculture & Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

3. Associate Professor, Department of Crop-Horticultural Research, Agricultural Research and Training Center and Natural Resources of West Azerbaijan, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Urmia, Iran

5. Assistant Professor, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University (SANRU), Sari, Iran

(Received: Jul. 14, 2018- Accepted: Jun. 22, 2020)

### ABSTRACT

Drought stress has different effects on plant growth and metabolism and is one of the most important factors limiting the growth of grapes. In order to investigate the effect of drought stress on some morphological traits and gas exchanges, own-rooted Sultana cultivar and grafted on Rasheh grape and 1103-P rootstocks were selected. This research was conducted by factorial arrangement in completely randomized design with three levels of drought stress and four replications at 2015-2016. Drought stress was applied after plants growth. The time of plants arrival to medium and severe stress levels was determined by weighted-volumetric method. Membrane stability index (MSI), leaf relative water content (RWC), leaf area (LA), leaf mass area (LMA), specific leaf area (SLA), chlorophyll a, chlorophyll b, photosynthesis rate (A), stomatal conductance (gs) and transpiration rate (E) were measured. The results showed that drought stress significantly decreased MSI and RWC. LA and LMA showed a significant difference between two levels of stress treatments. Under stress conditions, the SLA values of the non-grafted Sultana were significantly different. Chlorophyll a and chlorophyll b, gs and E decreased significantly by increasing drought stress. The results of measured traits of this study indicated the positive effect of the rootstocks used on increasing the resistance of susceptible Sultana grapes to drought conditions compared to non-grafted ones. Based on the findings of this research, Iranian grape variety (Rasheh) as the rootstock, as well as the famous American rootstock (1103), showed good tolerance to drought stress.

**Keywords:** Drought stress, gas exchange, grapevine rootstocks, leaf traits.

\* Corresponding author E-mail: aebadi@ut.ac.ir

## مقدمه

بر پایه آمارنامه محصولات باغبانی سال ۱۳۹۴ از ۲/۳ میلیون هکتار سطح باغ‌های بارور کشور، انگور با اختصاص دادن ۱۲/۱ درصد سطح بارور کشور (۲۰۷ هزار هکتار آبی و ۷۰ هزار هکتار دیمی)، پس از پسته در رتبه دوم قرار داشته و با تولید ۱۶/۳ درصد از ۱۹/۳۸ میلیون تن تولید محصولات باغبانی کشور پس از سیب رتبه دوم تولید را دارد (Ahmadi *et al.*, 2016). انگورها به‌طور کلی به آب و هوای خشک و نیمه خشک سازگاری خوبی دارند و به‌نظر می‌رسد که آنها عمدتاً به مکانیزم اجتناب از خشکی در شرایط تنش خشکی وابسته‌اند (Chaves *et al.*, 2010). تنش خشکی یکی از مهمترین فاکتورهای محیطی است که باعث کاهش تولید در گیاهان می‌شود (Jones, 1983). به‌دلیل افزایش کم آبی ناشی از تغییر اقلیم و محدودیت‌های آبیاری، تحقیق برای یافتن پایه‌های دارای تحمل بیشتر به خشکی به‌عنوان یک هدف کلی مورد توجه قرار دارد (Serra, 2013). ایران کشوری پهناور و عاری از شته فیلوکسرا با آب و هوایی متنوع است که عمدتاً شامل مناطق خشک و نیمه خشک بوده و مدتی است که برنامه به‌نژادی برای یافتن پایه‌های بومی متحمل به خشکی از طریق غربالگری ژرم پلاسما از ژنوتیپ‌ها و رقم‌های متنوع انگور ایران شروع شده است (Hadadinejad *et al.*, 2013). مطالعات زیادی در خصوص فعل و انفعالات پیچیده بین پایه و پیوندک و به‌ویژه اثرات پایه در القای قدرت رشد و کیفیت میوه انگور انجام یافته است (Ollat *et al.*, 2003; Tandonnet *et al.*, 2010) و نتایج تحقیقات اثرات پایه را بر وضعیت آبی و تغییرات گازی پیوندک انگور در شرایط گلدانی (Iacono *et al.*, 1998) و شرایط مزرعه‌ای اثبات کرده است (Candolfi-Vasconcelos *et al.*, 1994). یکی از راه‌های سازگار کردن بوته‌های انگور به تغییرات آب و هوایی، بخصوص دوره‌های طولانی مدت خشکی، اصلاح و گزینش پایه‌های متحمل به خشکی می‌باشد (Vandeleur *et al.*, 2009; Flexas *et al.*, 2010; Comas *et al.*, 2010). پایه‌ها قادرند سازگاری انگورها را به انواع شرایط نامساعد خاک‌ها از قبیل زهکشی نامناسب، شوری و کم یا زیاد بودن pH افزایش دهند و تحمل به خشکی بیشتری را در انگور القا کنند (Shaffer

2004, *et al.*). مطالعه روابط بین پایه و پیوندک در مواردی مانند تحمل به کمبود آب، تحمل شوری و تحمل در برابر آفات خاک مهم است. انتخاب مناسب پایه برای گونه معینی از پیوندک می‌تواند کارایی تعرق و در نتیجه استفاده از آب را بهبود بخشد (Soar, 2006). کمبود آب بخصوص در کشور پهناور ایران روز به روز جدی‌تر شده و لازم است نسبت به گزینش و استفاده از گیاهان متحمل و مقاوم به خشکی برنامه‌ریزی شود. نتایج تحقیقات قبلی در ارتباط با ارزیابی تحمل به خشکی در تعدادی از رقم‌های انگور ایرانی، منجر به معرفی رقم‌های چفته، ملایی و سیاه انگور از قزوین (Rasuli & Golmohamadi, 2009)، یاقوتی از فارس (Rabiei *et al.*, 2004) خوشناو از کردستان (Rabiei *et al.*, 2009; Ghaderi *et al.*, 2004; *al.*), فرخی، رشه (خوشناو) از آذربایجان شرقی و غربی (Azizi *et al.*, 2000; Hesabi esfahlan & Valizade, 2009), رشه و سرخک قوچان (یا همان یاقوتی) از استان خراسان شمالی، سیاه معمولی زرقان و قلاتی شیراز از استان فارس (Hadadinejad *et al.*, 2013) شده است. در صورت تجاری بودن، از این رقم‌های متحمل می‌توان به صورت مستقیم در شرایط دارای تنش خشکی یا به صورت دیم استفاده نمود و یا اینکه می‌توان سایر رقم‌های تجاری را روی آنها پیوند نمود و در مناطق با شرایط دیم و یا تنش خشکی کشت نمود. پایه P-1103 از تلاقی گونه‌های *Rupestris* و *Berlandieri* بدست آمده است. این پایه به شته فیلوکسرا مقاوم بوده و در عین حال پر رشد و متحمل به خشکی می‌باشد (Shaffer *et al.*, 2004). رقم‌های انگور را براساس پاسخ پتانسیل برگ آنها به تنش خشکی به دو دسته آنیزوهیدریک (تحمل به تنش با پتانسیل آبی برگ) و آنیزوهیدریک (تحمل نسبی به تنش با ایجاد تعادل اسمزی و انعطاف پذیری در غشای سلولی) تقسیم می‌کنند که رقم بیدانه سفید (سلطانا) نیز از جمله آنیزوهیدریک‌ها می‌باشد (Lovisolo *et al.*, 2010). در ایران مطالعه روی پایه‌های پیوند شده انگور و قابلیت‌ها و مزیت آنها اخیراً مورد توجه واقع شده است. هدف از این تحقیق، مطالعه اثر تیمارهای کم آبی بر برخی خصوصیات مورفولوژیکی و تبادلات گازی انگور بیدانه سفید به‌عنوان رقم حساس به کم آبی به‌عنوان

آوردن زمان تقریبی وقوع تنش اعمال گردید). با رسیدن میزان مکش به سطوح مورد نظر، اندازه‌گیری‌های مربوط به آزمایش تنش (مگاپاسکال تنش) در مردادماه و مصادف با گرم‌ترین و کم‌آب‌ترین ماه سال و بصورت روش پرهیز از آبیاری (Irrigation withholding) در سه مرتبه اعمال شد. آزمایش با سه پایه فوق و در سه تیمار با سطوح بدون تنش (۰/۱ MPa-)، تنش متوسط (MPa) ۱- و تنش شدید (۲ MPa-) بر اساس نظر Lovisolo *et al.* (2010) مبنی بر عدم بروز تنش خشکی (تولید حباب درآوند) در انگور در پتانسیل کمتر از ۱/۵- مگاپاسکال طرح ریزی گردید. آزمایش به‌صورت فاکتوریل بر پایه طرح کاملاً تصادفی در سه سطح تیمار تنش خشکی و با چهار تکرار تحت شرایط گلخانه‌ای با میانگین دمایی ۲۵ الی ۳۲ درجه سانتی‌گراد در روز و رطوبت نسبی ۴۵ تا ۷۰ درصد انجام شد. سطح برگ بوسیله دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (ADC Area Meter AM 200-UK) تعیین شد. وزن تر برگ توزین و وزن خشک برگ بعد از قراردادن آن در آون در دمای ۷۵ درجه سانتی‌گراد طی ۴۸ ساعت برآورد گردید. سطح ویژه برگ (Specific leaf area, cm<sup>2</sup>·g<sup>-1</sup>) به‌عنوان نسبت سطح برگ به وزن خشک برگ اندازه‌گیری شد (Koundouras *et al.*, 2008). جهت اندازه‌گیری نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ (Leaf mass area) از هر تیمار شش عدد برگ بالغ و سالم انتخاب شدند. ابتدا توسط دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ، سطح برگ‌ها اندازه‌گیری و سپس برگ‌ها در آون در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۴ ساعت خشک شدند. از تقسیم وزن خشک برگ به سطح برگ، نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ (LMA, mg.cm<sup>-2</sup>) محاسبه گردید (Ghaderi *et al.*, 2011). برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب (Relative water content) از برگ‌های نمونه‌گیری شده، شش تکه برگ عاری از گرد و غبار و آلودگی، هرکدام به مساحت یک سانتی‌متر مربع تهیه و سریعاً وزن تازه آنها تعیین گردید، سپس تکه‌های برگ در پتری‌های درب‌دار داخل آب مقطر در شرایط آزمایشگاه و نور کم به مدت ۲-۳ ساعت شناور گردیدند. پس از این مدت تکه‌های برگ از آب مقطر خارج و پس از گرفتن خیزی سطح برگ با احتیاط کامل، وزن تورژانس آنها تعیین گردید. سپس

شاهد به دو صورت پیوند نشده و پیوندی بر روی یک رقم ایرانی کاندید متحمل به خشکی (رشه) و یک پایه آمریکایی (1103-P) در سه سطح بدون تنش، تنش متوسط و تنش شدید بود.

## مواد و روش‌ها

جهت انجام پژوهش حاضر، پیوندک و قلمه از شاخه‌های یکساله انگور رقم‌های بیدانه سفید و رشه از ایستگاه تحقیقات باغبانی کهریز ارومیه و پایه 1103-Paulsen از ایستگاه تحقیقاتی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران واقع در کرج در دی ماه سال ۱۳۹۳ تهیه شدند. از دستگاه پیوندزن دستی برای پیوند امگا استفاده شد و بلافاصله ترکیب پیوندی به محیط ریشه‌زایی حاوی پیت و پرلایت (۴۰:۶۰) مرطوب منتقل شد و در دمای ۲۵°C به مدت ۲۰ روز ریشه‌دار گردیدند. جهت تسهیل در ریشه‌زایی از هورمون NAA با غلظت ۱۰۰ میلی‌گرم در لیتر (Yan *et al.*, 2014) استفاده شد و به‌منظور تشکیل کالوس در محل پیوند، بستر ریشه‌زایی هر روز آب‌پاشی گردید. قلمه‌های ریشه‌دار ابتدا در گلدان‌های ۲ لیتری پلاستیکی کاشته شده و بعد از رشد کافی در اوایل اردیبهشت به گلدان‌های اصلی با ظرفیت ۲۸ لیتر خاک لومی-شنی (۶۸ درصد شن، ۲۰ درصد سیلت و ۱۲ درصد رس) منتقل شده و در شرایط رشد در گلخانه نگهداری شدند. در اوایل اردیبهشت جهت برآورد ظرفیت مزرعه و پتانسیل آب خاک توسط سیلندرهای نمونه-برداری از خاک اطراف ریشه چندین گلدان نمونه‌گیری و در شرایط سایه و خنک داخل جعبه به آزمایشگاه خاکشناسی دانشگاه ارومیه منتقل شدند. بعد از قراردادی نمونه‌ها در دستگاه صفحه فشار (Pressure plate) و رسیدن به تعادل توسط نرم‌افزار RETC زمان رسیدن خاک گلدان‌ها به تنش‌های مورد نظر به روش وزنی - حجمی تعیین گردید. با در دست داشتن مقادیر رطوبت حجمی و منحنی رطوبت حجمی میزان مگاپاسکال مکش خاک محاسبه شد. بر این اساس پس از آخرین آبیاری بصورت روزانه از خاک نمونه‌گیری و میزان رطوبت اندازه‌گیری شد (با توجه به در نظر گرفتن شش گلدان کمکی حاوی رقم‌های مورد بررسی روند اعمال تنش یکبار انجام و اندازه‌گیری‌های مربوط به خاک برای بدست

زیر جهت تبدیل اعداد قرائت شده به میزان کلروفیل استفاده شد.

$$\text{Chl}_a = 0.0127 A_{663} - 0.00269 A_{645}$$

$$\text{Chl}_b = 0.0229 A_{645} - 0.00468 A_{663}$$

### نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس (جدول ۱) نشان داد تیمارهای خشکی و نوع پایه تأثیر معنی‌داری بر میزان پایداری غشای سلولی (MSI) در برگ انگور بیدانه سفید روی پایه‌های مورد بررسی داشتند (شکل ۱). در شرایط بدون تنش (تیمار شاهد) پایداری غشای سلولی در برگ انگور بیدانه سفید پیوندی روی پایه‌های 1103-P (۸۹/۶۳ درصد) و رشه ۸۹/۵۱ درصد) با انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۸۰/۹۵ درصد) تفاوت معنی‌داری داشت. در تنش متوسط و شدید نیز پایه‌های پیوندی عیناً نتایج بالا را نشان دادند. به طوری که در تنش متوسط انگور بیدانه سفید پیوندی بر روی پایه 1103-P (۸۳/۹۸ درصد) و رشه ۸۲/۶۳ درصد) با انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۷۷/۸۷ درصد) و در تنش شدید گیاهان پیوندی روی پایه 1103-P (۸۰/۰۷ درصد) و رشه ۷۹/۴۴ درصد) با انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۷۴/۹۱ درصد) تفاوت معنی‌دار داشتند. در حالی که این دو پایه تفاوت معنی‌داری در پایداری غشای سلولی در هیچ‌کدام از سطوح تنش با هم نداشتند. کاهش پایداری غشای سلولی با افزایش تنش خشکی توسط Pereria & Chaves (1995) گزارش شده است.

تکه‌های برگ به مدت ۲۴ ساعت در داخل آون ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد و در نهایت وزن خشک آنها مشخص گردید و با استفاده از رابطه زیر محتوای نسبی آب برگ (RWC) بدست آمد (Rabiei et al., 2004; Hadadinejad et al., 2013):

$$\text{RWC} = 100 \times (\text{WF} - \text{WD}) / (\text{WT} - \text{WD})$$

در رابطه فوق، RWC محتوای نسبی آب (درصد)، WF وزن تازه برگ، WD وزن خشک برگ، WT وزن برگ آماس شده می‌باشند. جهت اندازه‌گیری پایداری غشای سلولی (Membrane stability index) شش تکه برگ یک سانتی‌مترمربعی از برگ هر تیمار جدا شده و در لوله‌های آزمایش محتوی ۱۰ میلی‌لیتر آب مقطر دوبار تقطیر قرار داده شد. سپس لوله‌های آزمایش به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد در حمام آب گرم حرارت داده شدند. بعد از آن تا دمای اتاق سرد شده و EC آن با استفاده از هدایت سنج الکتریکی Euteck مدل EcoScan اندازه‌گیری شد (C<sub>1</sub>). بعد دوباره لوله‌های محتوی تکه‌های برگ و آب مقطر در حمام ۱۰۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۰ دقیقه حرارت داده شده و EC آن اندازه‌گیری شد (C<sub>2</sub>) و از طریق فرمول زیر درصد پایداری غشای سلولی بدست آمد (Ghaderi et al., 2010):

$$\text{MSI} = [1 - (C_1/C_2)] \times 100.$$

استخراج و اندازه‌گیری میزان کلروفیل به روش تغییر یافته Arnon (1949) انجام یافت و میزان جذب نور توسط عصاره استخراج شده شده با دستگاه اسپکتروفوتومتر مدل Cary 50 Scan در طول موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ نانومتر تعیین و از روابط

جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی و پایه بر صفات رویشی برگ و تبادلات گازی پیوندک انگور بیدانه سفید.

Table 1. Results of variance analysis effect of drought stress and rootstock on leaf vegetative traits and gas exchange of Sultana grapevine scion.

Sources of variation	df	Mean of squares				
		MSI	RWC	LA	LMA	SLA
Drought stress	2	223.05**	67.71**	31124.2**	109.89**	225503.2**
Rootstock	2	160.39**	30.78*	5108.63 <sup>ns</sup>	9.33**	76793.48**
Rootstock × drought stress	4	5.87**	2.57 <sup>ns</sup>	1414.64 <sup>ns</sup>	1.01*	31206.9**
Error	27	1.06	5.61	2342.65	0.26	1323.04
CV (%)	-	1.25	2.71	14.03	10.57	13.15

\*, \*\*, ns: به ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و نبود تفاوت معنی‌دار. MSI: پایداری غشای سلولی، RWC: مقدار نسبی آب برگ، LA: سطح برگ، LMA: نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ، SLA: سطح ویژه برگ، Chl a، Chl b: کلروفیل نوع a، b: کلروفیل نوع b،  $\sigma_s$ : هدایت زیر روزنه‌ای، E: تعرق.

\*, \*\*, ns: Significantly difference at 5% and 1% probability levels, and non-significantly difference, respectively. MSI: Membrane stability index, RWC: Relative water content, LA: Leaf area, LMA: Leaf mass area, SLA: Specific leaf area, Chl a: Chlorophyll a, Chl b: Chlorophyll b, A: Photosynthesis,  $\sigma_s$ : Stomatal conductance, E: Transpiration.

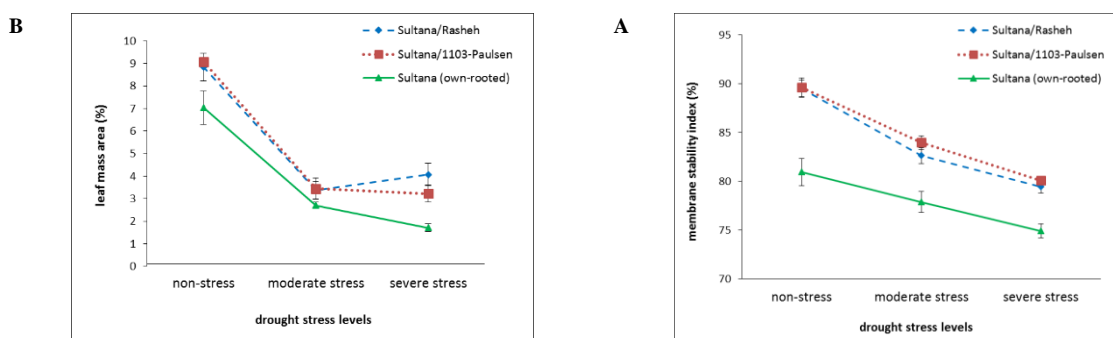
دامه جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی و پایه بر صفات رویشی برگ و تبادلات گازی پیوندک انگور بیدانه سفید.

Continued table 1. Results of variance analysis effect of drought stress and rootstock on leaf vegetative traits and gas exchange of Sultana grapevine scion.

Sources of variation	df	Mean of squares				
		Chl a	Chl b	A	gs	E
Drought stress	2	0.000094**	0.000056**	122.34**	1.02**	22.82**
Rootstock	2	0.000085**	0.000028**	5.75**	0.02**	2.7**
Rootstock × drought stress	4	0.000041 <sup>ns</sup>	0.000025 <sup>ns</sup>	1.16 <sup>ns</sup>	0.0034*	0.15 <sup>ns</sup>
Error	27	0.000002	0.000012	0.97	0.0012	0.26
CV (%)	-	9.15	7.34	16.77	9.4	16.51

\*, \*\*, ns: به ترتیب تفاوت معنی دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و نبود تفاوت معنی دار. MSI: پایداری غشای سلولی، RWC: مقدار نسبی آب برگ، LA: سطح برگ، LMA: نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ، SLA: سطح ویژه برگ، Chl a: کلروفیل نوع a، Chl b: کلروفیل نوع b، A: فتوسنتز، gs: هدایت زیر روزنه‌ای، E: تعرق.

\*, \*\*, ns: Significantly difference at 5% and 1% probability levels, and non-significantly difference, respectively. MSI: Membrane stability index, RWC: Relative water content, LA: Leaf area, LMA: Leaf mass area, SLA: Specific leaf area, Chl a: Chlorophyll a, Chl b: Chlorophyll b, A: Photosynthesis, gs: Stomatal conductance, E: Transpiration.



شکل ۱. مقایسه میانگین اثر متقابل تنش خشکی و پایه بر پایداری غشای سلولی (A) و وزن خشک برگ به سطح برگ (B) پیوندک انگور بیدانه سفید. نتایج بیانگر میانگین  $\pm$  خطای استاندارد (SE) چهار تکرار هستند.

Figure 1. Mean comparison interaction effect of drought stress and rootstock on membrane stability index (A) and leaf mass area (B) of Sultana grapevine scion. Results indicate  $\pm$ standard error (SE) of four replications.

برگ به سطح آن (LMA) در تنش متوسط (۳/۱۷ میلی گرم در سانتی‌مترمربع) و تنش شدید (۳/۰۰ میلی گرم در سانتی‌مترمربع) کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد (۸/۳۳ میلی گرم در سانتی‌متر مربع) داشت (شکل ۱). هر دو پایه پیوندی با انگور بیدانه سفید پیوند نشده در مقدار نسبت وزن خشک برگ به سطح تفاوت معنی‌دار داشتند. نسبت وزن خشک برگ به سطح انگور بیدانه سفید پیوندی بر روی پایه‌های 1103-P (۹/۰۸ میلی گرم در سانتی‌مترمربع) و رشه (۸/۸۵ میلی گرم در سانتی‌مترمربع) حتی در شرایط بدون تنش دارای تفاوت معنی‌داری با انگور بیدانه سفید پیوند نشده (۷/۰۴ میلی گرم در سانتی‌مترمربع) بودند و این روند در سطوح تنش متوسط و تنش شدید نیز مشاهده شد. این موضوع نشانگر تأثیر پایه بر روی پیوندک حتی در شرایط بدون تنش است. در تنش متوسط گیاه پیوندی روی پایه 1103-P (۳/۴۴

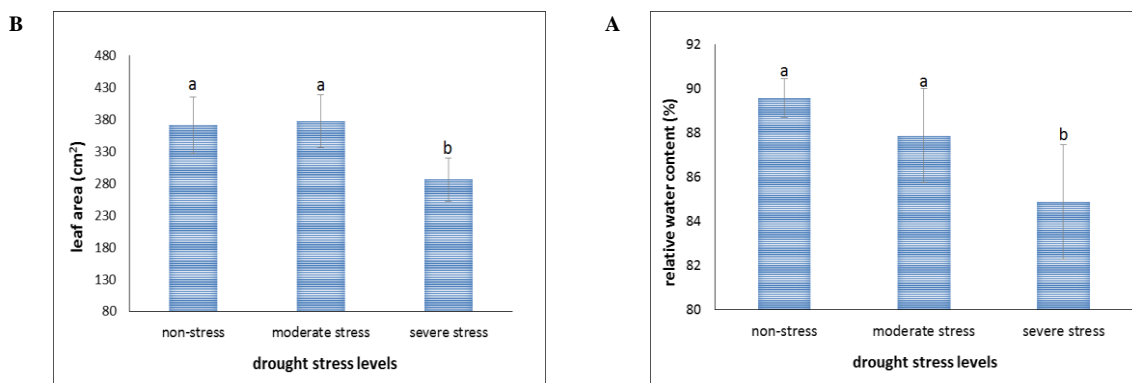
همچنین با کاهش محتوای نسبی آب برگ در اثر تنش خشکی، سلولها چروکیده شده و غشای سلولی پایداری خود را از دست می‌دهد (Tiaz & Zeiger, 1998) و بدین سبب نفوذپذیری غشای سلولی افزایش یافته و محتویات داخل سلول به خارج آن نشت می‌یابد (Hura et al., 2007). Dhanda et al. (2004) نشان دادند که پایداری غشای سلولی در برگ مهمترین ویژگی برای نمایش تحمل به خشکی ژرم پلاسماست. تغییر در پایداری غشاء سلولی، تنظیم روزنه‌ها و ظرفیت رشد ریشه با تنظیم اسمزی رابطه منفی دارد (Villar-Salvador et al., 2004). Ghaderi et al. (2011) اعلام داشتند تحت تیمارهای تنش متوسط و شدید خشکی، انگور رقم خوشناو دارای پایداری غشای سلولی بیشتری نسبت به انگور بیدانه سفید بود. نتایج این پژوهش نشان داد، نسبت وزن خشک

درصد باشد (Penuelas *et al.*, 1993). محتوای نسبی آب برگ، یکی از شاخص‌های شناسایی گونه‌های متحمل و حساس است. سویه‌های متحمل در مقابل تنش خشکی، میزان آب سلول‌هایشان را در سطوح بالاتر حفظ می‌کنند (Kafi & Mahdavi Damghani, 2009). علت کاهش محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش خشکی آن است که در طول زمان تنش میزان تعرق بیش از جذب آب گیاه بوده و در نتیجه با برهم خوردن تعادل آبی گیاه محتوای نسبی آب برگ گیاه کاهش می‌یابد. کاهش محتوای نسبی آب برگ باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش هدایت روزنه‌ای برای ورود دی‌اکسید کربن به مزوفیل برگ شده و در نهایت راندمان فتوسنتزی گیاه کاهش می‌یابد (Lawlor & Cornic, 2002). Flexas *et al.* (2002b) نشان دادند با افزایش تنش خشکی تغییرات در پارامترهای فتوسنتزی بیشتر وابسته به تغییرات هدایت روزنه‌ای نسبت به تغییرات در پارامترهای رایج وضعیت آبی از قبیل پتانسیل آب برگ یا محتوای نسبی آب برگ هستند. همچنین Iacono *et al.* (1998) در پژوهشی اعلام کردند اعمال تنش متوسط خشکی همانند کاهش محتوای نسبی آب برگ بصورت معنی‌داری باعث کاهش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای شده و تفاوت بین گیاهان پیوندی و غیرپیوندی تنها بعد از ۱۴ روز مشاهده شد. یافته‌های این تحقیق با نتایج Ghaderi *et al.* (2013) Hadadinejad *et al.* (2010) و Jie *et al.* (2009) محتوای نسبی آب برگ در شرایط تنش خشکی همخوانی دارد.

نتایج نشان داد سطح برگ در تنش متوسط (۳۷۷/۴۷ سانتی‌مترمربع) و شرایط بدون تنش (۳۷۰/۹۷ سانتی‌مترمربع) تفاوت معنی‌داری نداشت، ولی در تنش شدید (۲۸۶/۱۹ سانتی‌مترمربع) به شدت و معنی‌دار کاهش داشت (شکل ۲). با این حال پایه‌های مورد آزمایش تفاوت معنی‌داری در این صفت با هم نشان ندادند. بیشترین میزان سطح برگ مربوط به انگور بیدانه سفید بر روی پایه رشه در تنش متوسط (۳۸۶/۴۴ سانتی‌مترمربع) و کمترین میزان آن مربوط به انگور بیدانه سفید غیرپیوندی در شرایط تنش شدید (۲۴۴/۳۸ سانتی‌مترمربع) مشاهده شد.

میلی‌گرم در سانتی‌مترمربع) بیشترین نسبت وزن خشک برگ به سطح را داشت، درحالی‌که در تنش شدید پیوندک انگور بیدانه سفید پیوندی روی پایه رشه (۴/۰۷ میلی‌گرم در سانتی‌مترمربع) بیشترین مقدار نسبت وزن خشک برگ به سطح را نشان داد. Doupis *et al.* (2016) در پژوهشی گزارش کردند تیمارهای تنش خشکی موجب کاهش نسبت وزن خشک برگ به سطح گردید. LMA بدلیل تأثیر تنش خشکی بر گسترش سطح برگ، پیش از فعالیت‌های فتوسنتزی گسترش می‌یابد. به همین دلیل مقدار کربن به اندازه سطح برگ کاهش می‌یابد. همچنین مقادیر پایین نسبت وزن خشک برگ به سطح در شرایط تنش خشکی احتمالاً به دلیل کاهش میزان فتوسنتز و تخصیص کربن کمتر به برگ‌ها می‌باشد (Doupis *et al.*, 2016). Asadi *et al.* (2020) اعلام داشتند با افزایش سطوح تنش خشکی میزان LMA در نهال‌های بیدانه سفید خود ریشه، کاهش بیشتری نسبت به نهال‌های پیوندی با پایه خوشناو و سرخک قوچان داشت. نتایج این تحقیق با یافته‌های Ghaderi *et al.* (2009) درخصوص کاهش نسبت وزن خشک برگ به سطح در شرایط تنش خشکی همخوانی دارد.

نتایج تجزیه واریانس نشان دهنده تأثیر معنی‌دار تنش خشکی و پایه بر میزان محتوای نسبی آب برگ انگور بیدانه سفید روی پایه‌های مورد بررسی بود، ولی اثر متقابل پایه و تنش خشکی معنی‌دار نگردید (جدول ۱). براساس نتایج مقایسه میانگین‌ها، محتوای نسبی آب برگ (RWC) در شرایط تنش شدید (۸۴/۸۸ درصد) با تفاوت معنی‌داری نسبت به شاهد (۸۹/۵۶ درصد) و تنش متوسط (۸۷/۸۸ درصد) کاهش نشان داد (شکل ۲). همچنین انگور بیدانه سفید پیوندی بر روی پایه‌های رشه (۸۸/۶۵ درصد) و 1103-P (۸۸/۰۴ درصد) تفاوت معنی‌دار با بیدانه سفید غیرپیوندی (۸۵/۶۲ درصد) داشتند، ولی تفاوت معنی‌داری بین پایه‌های مورد آزمایش در سطوح مختلف تنش مشاهده نگردید. به نظر می‌رسد محتوای نسبی آب برگ یک ابزار بسیار امیدوار کننده برای ارزیابی تنش خشکی است ولی عیب اصلی آن این است که به دلیل تغییرات ساختاری مانند از دست دادن انعطاف پذیری غشای سلولی، تغییرات آنها زمانی ظاهر می‌شود که محتوای نسبی آب برگ کمتر از ۸۵



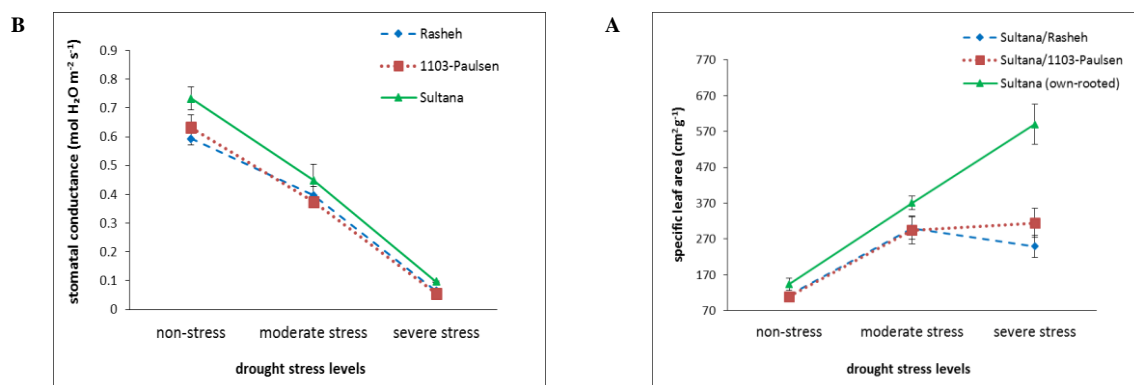
شکل ۲. مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر محتوای نسبی آب برگ (A) و سطح برگ (B) پیوندک انگور بیدانه سفید. نتایج بیانگر میانگین  $\pm$  خطای استاندارد (SE) چهار تکرار هستند.

Figure 2. Mean comparison effect of drought stress on relative water content (A) and leaf area (B) of Sultana gapevine scion. Results indicate  $\pm$  standard error (SE) of four replications.

می‌دهد که سطح ویژه برگ کاهش می‌یابد (Tardieu *et al.*, 1999). به نظر می‌رسد که سطح ویژه برگ کمتر در شرایط بدون تنش روی پایه پیوندی 1103-P می‌تواند نتیجه افزایش در اندازه تاج پوشش در مقایسه با تنش شدید همراه با میزان جذب بیشتر کل گیاه باشد. هنگامی که سطح برگ به اندازه نهایی خود رسید، مازاد فتوسنتز به‌عنوان توده خشک در سطح مزوفیل توزیع می‌گردد و در نتیجه سطح ویژه برگ کاهش می‌یابد (Koundouras *et al.*, 2008). پیش از این Gomez *et al.* (2013) گزارش داده‌اند که گسترش بیشتر سطح برگ با افزایش SLA همخوانی دارد. کاهش سطح ویژه برگ زمانی رخ می‌دهد که شرایط محیطی سبب تأثیر منفی روی میزان رشد نسبت به شدت فتوسنتز می‌گردد (Tardieu *et al.*, 1999). گیاهان استراتژی‌های بلند مدت و کوتاه مدت را برای مقابله با تنش خشکی مانند کاهش سطح برگ، اصلاح آناتومی برگ و هدایت عناصر غذایی ضروری ایجاد کرده‌اند. کاهش سطح برگ و سطح ویژه برگ پیوندک رقم ایتالیا بر روی پایه‌های 99R و 5BB در پاسخ به تنش خشکی در تصدیق استراتژی ذکر شده، نشان می‌دهد که محدودیت آب منجر به اصلاح در ساختار تاج پوشش شده است (Sabir *et al.*, 2016). با این حال در این صفت، پایه ایرانی رشه در تنش شدید نتیجه‌ای بهتر از پایه معروف 1103-P از خود نشان داد.

Gambetta *et al.* (2012) اعلام داشتند پایه‌های انگور می‌تواند بر سطح برگ و گسترش ریشه تأثیر داشته باشد. انگور گیاهی متحمل به خشکی است و تنش خفیف باعث کاهش رشد ساقه و گسترش برگ بدون تأثیر معنی‌دار بر شدت فتوسنتز می‌شود. اما چنانچه در اثر تنش شدید کاهش سطح/تعداد برگ رخ دهد، می‌تواند مضر باشد (Koundouras *et al.*, 2008). بر اساس گزارش‌های قبلی تنش خشکی باعث کاهش سطح برگ در انگور شده است (Winkel & Rambal, 2013; Hadadinejad *et al.*, 2013).

نتایج تجزیه واریانس بیانگر تأثیر معنی‌دار تنش خشکی و پایه و اثر متقابل آنها بر صفت سطح ویژه برگ (SLA) انگور بیدانه سفید بود (جدول ۱). نتایج این آزمایش نشان داد سطح ویژه برگ رقم انگور بیدانه سفید غیرپیوندی بیشترین مقادیر را در تنش شدید (۵۹۰/۳۵ سانتی‌مترمربع بر گرم) و تنش متوسط (۳۷۰/۹۶ سانتی‌مترمربع بر گرم) داشت (شکل ۳). سطح ویژه برگ هر سه پایه در شرایط بدون تنش و تنش متوسط تفاوت معنی‌داری نداشتند، اما در تنش شدید انگور بیدانه سفید پیوندی روی پایه 1103-P (۳۱۴/۳۸ سانتی‌مترمربع بر گرم) و رشه (۲۴۹/۶۹ سانتی‌مترمربع بر گرم) تفاوت معنی‌داری با انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۵۹۰/۳۵ سانتی‌مترمربع بر گرم) داشت. بیشترین تأثیر شرایط محیطی بر سرعت رشد در مقایسه با شدت فتوسنتز زمانی رخ



شکل ۳. مقایسه میانگین اثر متقابل تنش خشکی و پایه بر سطح ویژه برگ (A) و هدایت روزنه‌ای (B) پیوندک انگور بیدانه سفید روی پایه‌های مورد بررسی. نتایج بیانگر میانگین  $\pm$  خطای استاندارد (SE) چهار تکرار هستند.

Figure 3. Mean comparison interaction effect of drought stress and rootstock on specific leaf area (A) and stomatal conductance (B) of Sultana grapevine scion. Results indicate  $\pm$  standard error (SE) of four replications.

فیزیولوژیکی که به‌عنوان فعال‌کننده در انگور تحت شرایط کمبود آب شناخته می‌شود نیز به شرایط رشد و ویژگی‌های خاص ژنوتیپ بستگی دارد (Tomás *et al.*, 2012; Lovisolo *et al.*, 2010; Chaves *et al.*, 2010).

نتایج تجزیه واریانس نشان‌دهنده تأثیر معنی‌داری تنش خشکی و پایه بر میزان کلروفیل نوع a و b برگ انگور بیدانه سفید روی پایه‌های مورد بررسی بود، ولی اثر متقابل تنش خشکی و پایه معنی‌دار نگردید (جدول ۱). نتایج نشان داد میزان کلروفیل نوع a در تنش متوسط ۲۱ درصد نسبت به شرایط بدون تنش (۰/۰۱۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) کاهش معنی‌داری داشت که در تنش شدید نیز ۱۸ درصد کاهش معنی‌دار یافت. انگور بیدانه سفید پیوندی روی پایه 1103-P (۰/۰۱۸ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) با تفاوت معنی‌داری نسبت به سایر پایه‌ها بیشترین میزان کلروفیل نوع a را داشته و انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۰/۰۱۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) با تفاوت معنی‌دار کمترین میزان را داشت. میزان کلروفیل نوع b نیز با بروز تنش خشکی ۱۰ درصد کاهش معنی‌دار نسبت به شرایط بدون تنش (۰/۰۵۳ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) نشان داد و در تنش شدید نیز ۲۲ درصد کاهش معنی‌دار داشت. در این نوع کلروفیل، گیاهان پیوندی روی پایه‌های رشه (۰/۰۵۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) و 1103-P (۰/۰۱۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) تفاوت معنی‌داری با انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۰/۰۴۲ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) داشتند.

Koundouras *et al.* (2008) گزارش کرده‌اند.

خصوصیات سطح برگ تحت تأثیر معنی‌دار پایه قرار گرفتند. ایشان دریافتند انگورهای پیوندی روی پایه SO4 دارای سطح ویژه برگ پایین‌تری نسبت به پایه‌های پیوندی 1103-P داشتند. یافته‌های این پژوهش مشابه نتایج Hadadinejad *et al.* (2013) در زمینه مقایسه رقم‌های متحمل و حساس انگور به تنش خشکی می‌باشد.

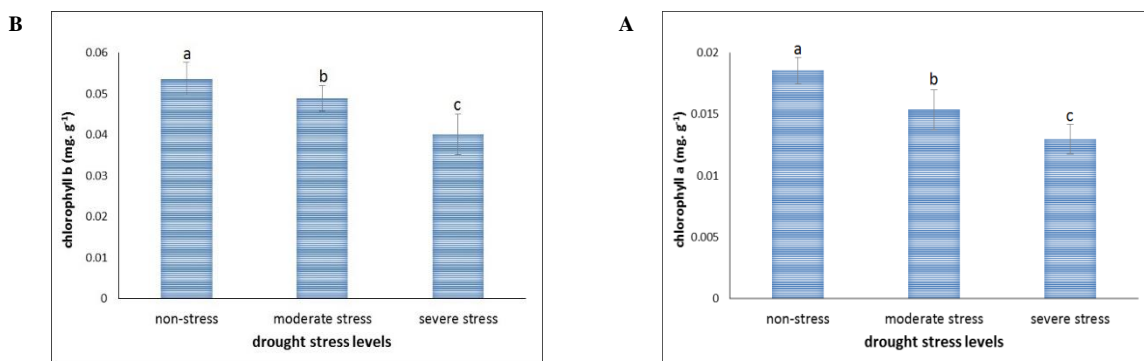
میزان هدایت روزنه‌ای ( $g_s$ ) با افزایش سطح تنش در هر سه تیمار به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۳). در تیمار شاهد رقم انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۰/۷۳ مول آب بر مترمربع بر ثانیه) با تفاوت معنی‌دار هدایت روزنه‌ای بیشتری نسبت به گیاهان پیوندی بر روی پایه‌های 1103-P (۰/۶۳ مول آب بر مترمربع بر ثانیه) و رشه (۰/۵۹ مول آب بر مترمربع بر ثانیه) داشت و در شرایط تنش متوسط و شدید تفاوت معنی‌داری بین پایه‌های مورد آزمایش وجود نداشت. نتایج بسیاری از تحقیقات نشان داد هدایت روزنه‌ای فاکتور تعیین‌کننده در پاسخ به خشکی می‌باشد (Tsegay, 2014). کاهش تدریجی شدت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای با افزایش سطح تنش خشکی حتی در شرایط سطح تنش کم از خصوصیات گیاهان سازگار شده به خشکی می‌باشد (Higgin *et al.*, 1992). بنظر می‌رسد شدت فتوسنتز رابطه نزدیکی با هدایت روزنه‌ای نسبت به وضعیت آب برگ دارد (Medrano *et al.*, 2002). کاهش هدایت روزنه‌ای ( $g_s$ ) و همچنین پاسخ‌های مولکولی و



نسبت به گیاهان پیوندی روی پایه 1103-P نشان داد. Ibacache & Sierra (2009) دریافتند که پایه‌های انگور Harmony و Salt Creek موجب افزایش بیان پروتئین Lhcb2 و کلروفیل برگ شدند و نیز باعث افزایش محتوای نیتروژن برگ‌های پیوندک Red Globe در مقایسه با گیاهان غیر پیوندی شدند.

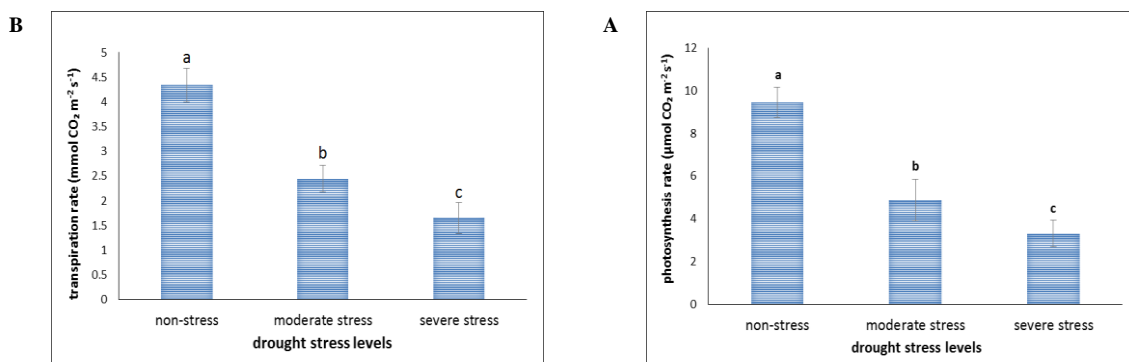
نتایج تجزیه واریانس نشان‌دهنده اثر معنی‌دار تنش و پایه بر شدت فتوسنتز (A) در سطح یک درصد بود (جدول ۱)، درحالی‌که اثر متقابل تنش و پایه بر این صفت معنی‌دار نگردید. با توجه به مقایسه میانگین‌ها شدت فتوسنتز در تنش شاهد (۹/۴۵ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) با تنش متوسط (۴/۸۷ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و تنش شدید (۳/۳۱ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) تفاوت معنی‌دار داشت (شکل ۵).

تنش خشکی می‌تواند با جلوگیری از بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان، رشد گیاه را به خطر اندازد. کلروفیل‌ها، رنگدانه‌های اصلی جذب کننده نور و اجزای اصلی فتوسنتز در گیاهان هستند. مطالعات فیزیولوژیکی روی برگ‌های انگور نشان داد که میزان کلروفیل در پاسخ به تنش خشکی به طور باورنکردنی کاهش یافته و موجب جلوگیری از فعالیت فتوسنتزی می‌شود (Haider et al., 2017; Zarco-Tejada et al., 2000). Kadam & Tambe (2004) اعلام کردند که میزان کلروفیل، معیار بسیار مناسبی برای ارزیابی مقاومت به خشکی پایه‌های انگور است. Bica et al. (2000) دریافتند که تأثیر پایه‌ها بر سطح برگ، میزان کلروفیل و هدایت زیر روزنه معنی‌دار است. انگورهای رقم Chardonnay پیوندی روی پایه SO4 شدت فتوسنتز، هدایت زیر روزنه و میزان کلروفیل کمتری



شکل ۴. مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر کلروفیل a (A) و کلروفیل b (B) پیوندک انگور بیدانه سفید. نتایج بیانگر میانگین  $\pm$  خطای استاندارد (SE) چهار تکرار هستند.

Figure 4. Mean comparison effect of drought stress on the chlorophyll a (A) and chlorophyll b (B) of Sultana grapevine scion. Results indicate  $\pm$  standard error (SE) of four replications.



شکل ۵. مقایسه میانگین اثر تنش خشکی بر میزان فتوسنتز (A) و میزان تعرق (B) برگ پیوندک انگور بیدانه سفید. نتایج بیانگر میانگین  $\pm$  خطای استاندارد (SE) چهار تکرار هستند.

Figure 5. Mean comparison effect of drought stress on photosynthesis rate (A) and leaf transpiration rate (B) of Sultana grapevine scion. Results indicate  $\pm$  standard error (SE) of four replications.

پیوندی رشه (۰/۲۷) میلی‌مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و 1103-P (۳/۸ میلی‌مول دی-اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) قرار داشت. در تیمار تنش متوسط نیز رقم انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۲/۸۶ میلی‌مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بیشترین میزان تعرق را نسبت به دو پایه دیگر داشت و در تنش شدید این روند ادامه داشت، به‌طوریکه باز هم رقم انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۲/۳۲ میلی‌مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بیشترین و گیاهان پیوندی بر روی رشه (۱/۴۳ میلی‌مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و 1103-P (۱/۲۱ میلی‌مول دی-اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) کمترین میزان تعرق را داشتند. کاهش هدایت روزنه‌ای همراه با کاهش میزان تعرق می‌باشد که این موضوع باعث جلوگیری از کاهش بسیار سریع آب برگ شده و یکی از نخستین پاسخ‌های گیاهان برای جلوگیری از هدررفت آب می‌باشد (Ghaderi et al., 2009). روزنه‌ها تعرق گیاه را طی تنش خشکی تنظیم می‌کنند تا پتانسیل آب برگ بیش از حد منفی نشود که می‌تواند باعث ایجاد خلأ در آوندها شده و سیستم آبرسانی را از بین ببرد (Schultz, 2003). ثابت شده است که پایه‌ها نقش مهمی را در تحمل به خشکی انگور بازی می‌کنند و این کار را با کنترل و تنظیم آب برای تقاضای تعرق شاخه‌ها انجام می‌دهند (Tramontinia, 2013). از این‌رو بالابودن RWC برگ‌های بیدانه سفید پیوندشده می‌تواند ناشی از پایین بودن میزان تعرق پیوندک روی پایه‌های پیوندی باشد.

#### همبستگی بین صفات

نتایج بررسی همبستگی بین صفات مورد مطالعه (جدول ۲) حاکی از آن بود که همبستگی مثبت و معنی‌دار بین پایداری غشای سلولی، محتوای نسبی آب برگ، سطح برگ، نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ، میزان کلروفیل نوع a و نوع b، شدت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای با هم در سطح درصد وجود داشت.

در تنش شاهد شدت فتوسنتز گیاهان پیوندی روی پایه‌های رشه (۱۰/۲۵ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و 1103-P (۹/۵۴ میکرومول دی-اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) با تفاوت غیرمعنی‌دار بیشتر از انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۸/۴۷ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بود. در تنش متوسط بیشترین شدت فتوسنتز مربوط به گیاه پیوندی روی پایه 1103-P (۵/۸۹ میکرومول دی-اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و کمترین آن مربوط به انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۴/۰۵ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بود و این روند در تنش شدید نیز ادامه یافت، به‌طوری‌که بیشترین شدت فتوسنتز مربوط به انگور پیوندی بر روی پایه 1103-P (۳/۶۱ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و سپس پایه رشه (۳/۵۸ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) و کمترین مقدار مربوط به انگور بیدانه سفید غیرپیوندی (۲/۷۲ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) بود. شدت فتوسنتز در تنش متوسط و شدید با تفاوت معنی‌دار کمتر از تیمار شاهد بود، ولی شدت فتوسنتز در تنش متوسط با تنش شدید تفاوت معنی‌داری نداشت. در شرایط تنش ملایم آبی، احتمال دارد که فتوسنتز انگور به‌طور انحصاری توسط بستن روزنه‌ها کاهش یابد که نشان‌دهنده افزایش بهره‌وری استفاده از آب است. این مورد احتمالاً یک ویژگی کلی برای اکثر گونه‌ها است (Chaves, 1991; Cornic, 2000; Flexas et al., 2004). آنچه که به‌عنوان مکانیسم‌های تنظیم کننده روابط آبی گیاه مطرح است، بسته شدن روزنه‌ها می‌باشد که جهت کنترل پاسخ‌های روزنه‌ای در انگور اتفاق می‌افتد. گرچه این مسأله می‌تواند بوسیله تنظیم اسمزی، هدایت هیدرولیکی آوندی و عوامل محیطی مانند رطوبت هوا متغیر باشد (Lovisolo et al., 2008).

نتایج نشان داد میزان تعرق (E) در سطوح مختلف تنش خشکی کاهش معنی‌داری داشت (شکل ۵). در شرایط بدون تنش رقم انگور بیدانه سفید (۴/۸۹ میلی‌مول دی‌اکسید کربن بر مترمربع بر ثانیه) با تفاوت غیرمعنی‌داری بالاتر از پایه‌های

جدول ۲. ضریب همبستگی خطی (r) بین صفات برگ پیوندک انگور بیدانه سفید در شرایط تنش خشکی.

Table 2. Linear correlation coefficient (r) between leaf traits of Sultana grapevine scion under drought stress condition.

	MSI	RWC	LA	LMA	SLA	Chl a	Chl b	A	g <sub>s</sub>	E
MSI	1									
RWC	0.673**	1								
LA	0.487**	0.561**	1							
LMA	0.818**	0.589**	0.417**	1						
SLA	-0.791**	-0.616**	-0.543**	-0.877**	1					
Chl a	0.826**	0.577**	0.580**	0.742**	-0.830**	1				
Chl b	0.808**	0.629**	0.605**	0.660**	-0.783**	0.805**	1			
A	0.802**	0.529**	0.426**	0.898**	-0.786**	0.749**	0.711**	1		
g <sub>s</sub>	0.608**	0.495**	0.526**	0.728**	-0.659**	0.575**	0.662**	0.830**	1	
E	0.445**	0.370*	0.336*	0.685**	-0.534**	0.405**	0.471**	0.761**	0.931**	1

\*, \*\* و ns به ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد و نبود تفاوت معنی‌دار. MSI: پایداری غشای سلولی، RWC: مقدار نسبی آب برگ، LA: سطح برگ، LMA: نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ، SLA: سطح ویژه برگ، Chl a: کلروفیل نوع a، Chl b: کلروفیل نوع b، فتوسنتز، E: تهرق. \* \*\*, ns: Significantly difference at 5% and 1% probability levels, and non-significantly difference, respectively. MSI: Membrane stability index, RWC: Relative water content, LA: Leaf area, LMA: Leaf mass area, SLA: Specific leaf area, Chl a: Chlorophyll a, Chl b: Chlorophyll b, A: Photosynthesis, g<sub>s</sub>: Stomatal conductance, E: Transpiration.

بیشتری بر نرخ رشد نسبت به فتوسنتز دارد، یعنی همان مقدار کربن جذب شده بر سطح برگ کمتری توزیع می شود (Tardieu *et al.*, 1999). مشخص شده‌است که بین محتوای نسبی آب برگ، شدت فتوسنتز و تهرق به‌عنوان نشانه‌ای از فعالیت متابولیک در بافت‌های انگور همبستگی مثبت وجود دارد (Satisha *et al.*, 2006).

#### نتیجه‌گیری کلی

واکنش پایه‌ها به تنش‌های محیطی بویژه خشکی بسیار مهم است. پاسخ پایه به شرایط تنش خشکی در صفات مورفولوژیکی و تبادلات گازی ارزیابی گردید و به‌طور واضح نشان دهنده نقش بسیار موثر پایه‌های مورد ارزیابی در القای تحمل به خشکی بر پیوندک رقم حساس انگور بیدانه سفید بود. تحمل به خشکی پایه 1103-Paulsen به‌خوبی در تحقیقات گسترده به اثبات رسیده است، لیکن رقم انگور رشه در کنار پایه معروف 1103-Paulsen در بررسی صفات مورفولوژیکی و تبادلات گازی مرتبط با سنجش تحمل به خشکی نتایج امیدوار کننده داشته که نشان دهنده قابلیت بالای این رقم جهت کاربرد به‌عنوان پایه برای رقم‌های حساس به خشکی از جمله انگور بیدانه سفید می‌باشد. از این سو پیشنهاد می‌گردد در تحقیقات آتی به استفاده از پایه‌های کاندید متحمل به خشکی توجه گردد. ضمناً اجرای آزمایش‌های مزرعه‌ای نیز جهت حصول نتایج دقیق ضروری به‌نظر می‌رسد.

درحالی‌که تمام صفات مورد مطالعه با سطح ویژه برگ همبستگی منفی و معنی‌دار در سطح ۱ درصد داشتند. همچنین میزان تهرق با صفات میزان کلروفیل نوع a و نوع b، سطح برگ، هدایت روزنه‌ای همبستگی مثبت و معنی‌دار در سطح ۱ درصد و با صفات محتوای نسبی آب برگ و سطح برگ همبستگی مثبت و معنی‌دار در سطح ۵ درصد نشان داد و با سطح ویژه برگ همبستگی منفی و معنی‌دار داشت. یک رابطه و همبستگی نزدیک بین هدایت روزنه‌ای (g<sub>s</sub>) و فتوسنتز (A) در اغلب گونه‌های انگور مشاهده شده است (Chaves *et al.*, 1987; During, 1987; Naor & Wample, 1994; Escalona *et al.*, 1999; Flexas *et al.*, 2002a). رابطه بین تبادلات گازی و برخی خصوصیات مورفولوژیکی برگ مانند نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ به‌خوبی شناخته شده است (Jurik, 1986; Reich *et al.*, 1991). همچنین تفاوت بین آناتومی برگ در میان گونه‌ها، مبنای نشان‌دادن رابطه بین سطح ویژه برگ در مقابل نسبت وزن خشک برگ به سطح برگ می‌باشد (Aranda *et al.*, 2002). Koundouras *et al.* (2008) گزارش کردند پاسخ فتوسنتزی پیوندک به شرایط آبی بوسیله پایه تغییر نکرد. تفاوت فتوسنتز در بین پایه‌ها فقط تحت تیمار تنش شدید اتفاق افتاد، در حالی‌که هیچ تفاوتی در وضعیت آبی یا تبادلات گازی در تیمارهای بدون تنش و تنش متوسط وجود نداشت. کاهش سطح ویژه برگ زمانی رخ می‌دهد که شرایط محیطی تأثیر منفی

## REFERENCES

1. Ahmadi, K., Gholizadeh, H., Ebadzadeh, H. R., Hatami, F., Hosseinpour, R., Kazemifard, R. & Abdoshah, H. (2016). *Agricultural Statistics 2015*. Volume 3. Publications Center of Information and Communication Technology in Ministry of Agriculture, Tehran. 253 pages. (In Farsi).
2. Aranda, I., Pardo, F., Gil, L., & Pardos, J. A. (2004). Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica*, 25(3), 187-195.
3. Arnon, D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24(1), 1-15.
4. Asadi, W., Rasouli, M., Gholami, M., & Maleki, M. (2020). Effect of some cultivars of native grapevine as rootstocks and triachenetanol on the physiology of 'Bidaneh Sefid' grapevine scion (*Vitis vinifera* L.), under drought stress. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 51(2), 413-428. (In Farsi).
5. Azizi, H., Jalilimarandi, R., Hasani, A. & Dolati bane, H. (2009). Effect of drought stress on some morphological and physiological characters of three grapevine cultivar. In: Proceedings of 6th Iranian Horticultural Science Congress. 12-15 July, University of Gilan, Rasht, Iran, pp 527. (In Farsi).
6. Bica, D., Gay, G., Morando, A., Soave, E. & Bravdo, B.A., 2000. Effects of rootstock and *Vitis vinifera* genotype on photosynthetic parameters. *Acta Horticulturae*, 526, 373-379.
7. Candolfi-Vasconcelos, M. Koblet, C., W., Howell, G. S., & Zweifel, W. (1994). Influence of defoliation, rootstock, training system, and leaf position on gas exchange of Pinot noir grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 45(2), 173-180.
8. Chaves, M. M. (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of experimental Botany*, 42(1), 1-16.
9. Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L. & Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89(7), 907-916.
10. Chaves, M. M., Harley, P. C., Tenhunen, J. D., & Lange, O. L. (1987). Gas exchange studies in two Portuguese grapevine cultivars. *Physiologia Plantarum*, 70(4), 639-647.
11. Chaves, M. M., Zarrouk, O., Francisco, R., Costa, J. M., Santos, T., Regalado, A. P., & Lopes, C. M. (2010). Grapevine under deficit irrigation: hints from physiological and molecular data. *Annals of Botany*, 105(5), 661-676.
12. Comas, L. H., Bauerle, T. L., & Eissenstat, D. M. (2010). Biological and environmental factors controlling root dynamics and function: effects of root ageing and soil moisture. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16(s1), 131-137.
13. Cornic, G. (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, 5(5), 187-188.
14. Dhanda, S. S., Sethi, G. S., & Behl, R. K. (2004). Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stages of plant growth. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 190(1), 6-12.
15. Düring, H. (1987). Stomatal responses to alterations of soil and air humidity in grapevines. *Vitis*, 26(9), 9-18.
16. Doupis, G., Bosabalidis, A. M., & Patakas, A. (2016). Comparative effects of water deficit and enhanced UV-B radiation on photosynthetic capacity and leaf anatomy traits of two grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 28(1), 131-141.
17. Escalona, J. M., Flexas, J., & Medrano, H. (2000). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Functional Plant Biology*, 27(1), 87-87.
18. Flexas, J., & Medrano, H. (2002a). Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2), 183-189.
19. Flexas, J., Bota, J., Escalona, J. M., Sampol, B., & Medrano, H. (2002b). Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*, 29(4), 461-471.
20. Flexas, J., Galmés, J., Gallé, A., Gulías, J., Pou, A., RIBAS-CARBO, M., & Medrano, H. (2010). Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16(s1), 106-121.
21. Gambetta, G. A., Manuck, C. M., Drucker, S. T., Shaghasi, T., Fort, K., Matthews, M. A., & McElrone, A. J. (2012). The relationship between root hydraulics and scion vigour across *Vitis* rootstocks: what role do root aquaporins play?. *Journal of Experimental Botany*, 63(18), 6445-6455.
22. Ghaderi, N., Talaei, A., Ebadi, A. & Lesani, H. (2009). *Effect of water stress on some physiological characters of five grapevine cultivars and evaluation of genetic diversity of them in Kurdistan province*. Ph.D. Thesis. Faculty of Horticulture. University of Tehran, Iran (In Farsi).

23. Ghaderi, N, Talaie, A., Ebadi, A., & Lesani, H. (2010). Study of some physiological characteristics in 'Sahani', 'Bidane-sefid' and 'Farkhii' grapes during drought stress and their subsequent recovery. *Iranian Journal of Horticultural Science*, 41(2), 179-188. (In Farsi).
24. Ghaderi, N., Talaie, A. R., Ebadi, A., & Lessani, H. (2011). The physiological response of three Iranian grape cultivars to progressive drought stress. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 13, 601-609.
25. Gómez-del-Campo, M., Ruiz, C., Baeza, P., & Lissarrague, J. R. (2003). Drought adaptation strategies of four grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.): modification of the properties of the leaf area. *OENO One*, 37(3), 131-143.
26. Granett, J., Walker, M. A., Kocsis, L., & Omer, A. D. (2001). Biology and management of grape phylloxera. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 387-412.
27. Hadadinejad, M., Ebadi, A., Fattahi, M.R., Musavi, A., & Nejatian, M.A. (2013). *Screening of some grapevine genotypes to find drought tolerance rootstocks with using morphological characteristics, genetic relationships and physiological*. Ph.D. Thesis. University of Tehran. College of Agriculture and Natural Resources, Iran. (In Farsi).
28. Hesabi esfahlan, P. & Valizade, M. (2000). *Effect of different level of drought stress and soil water on some grapevine (Vitis vinifera L.) cultivar growth*, M.Sc. Thesis. Faculty of Agriculture, Tabriz University, Iran (In Farsi).
29. Higgins, S. S., Larsen, F. E., Bendel, R. B., Radamaker, G. K., Bassman, J. H., Bidlake, W. R., & Al Wir, A. (1992). Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. *Scientia Horticulturae*, 52(4), 313-329.
30. Iacono, F., Buccella, A., & Peterlunger, E. (1998). Water stress and rootstock influence on leaf gas exchange of grafted and ungrafted grapevines1. *Scientia Horticulturae*, 75(1-2), 27-39.
31. Ibacache, A. G. & Sierra, C. B. (2009). Influence of rootstocks on nitrogen, phosphorus and potassium content in petioles of four table grape varieties. *Chilean Journal of Agricultural Research*, 69(4), 503-508.
32. Jie, Z., Yuncong, Y., Streeter, J. G., & Ferree, D. C. (2010). Influence of soil drought stress on photosynthesis, carbohydrates and the nitrogen and phosphorus absorb in different section of leaves and stem of Fuji/M. 9EML, a young apple seedling. *African Journal of Biotechnology*, 9(33), 5320-5325.
33. Jones, H. G. (2013). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press.
34. Jurik, T. W. (1986). Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *American Journal of Botany*, 73(8), 1083-1092.
35. Kadam, J.H. & Tambe, T.B. (2004). Investigation on various grape rootstocks for drought tolerance. In: *Proceedings of 28 th World Congress of Vine and Wine*, 4-9 July, Wien, Austria. p. 10.
36. Kafi, M. & Mahdavi Damghani, A. (2009). *Resistance mechanisms of plants to environmental stresses*. Ferdowsi University of Mashhad Publication, 476 p. (In Farsi).
37. Koundouras, S., Tsialtas, I. T., Zioziou, E., & Nikolaou, N. (2008). Rootstock effects on the adaptive strategies of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet-Sauvignon) under contrasting water status: leaf physiological and structural responses. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 128(1-2), 86-96.
38. Lawlor, D. W., & Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 275-294.
39. Lei, Y., Yin, C., & Li, C. (2006). Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. *Physiologia Plantarum*, 127(2), 182-191.
40. Lovisolo, C., Hartung, W., & Schubert, A. (2002). Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines. *Functional Plant Biology*, 29:11.1349-1356.
41. Lovisolo, C., Hartung, W., & Schubert, A. (2002). Whole-plant hydraulic conductance and root-to-shoot flow of abscisic acid are independently affected by water stress in grapevines. *Functional Plant Biology*, 29(11), 1349-1356.
42. Lovisolo, C., Perrone, I., Carra, A., Ferrandino, A., Flexas, J., Medrano, H., & 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.
43. Marchese, J. A., Ferreira, J. F., Rehder, V. L., & Rodrigues, O. (2010). Water deficit effect on the accumulation of biomass and artemisinin in annual wormwood (*Artemisia annua* L., Asteraceae). *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 22(1), 1-9.

44. Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulias, J., & Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89(7), 895-905.
45. Mouro-Pereira, J., Alves, B. G., BACeLAR, E., CUNHA, J. B., Couro, J., & Correia, C. M. (2009). Effects of elevated CO<sub>2</sub> on grapevine (*Vitis vinifera* L.): Physiological and yield attributes. *Vitis*, 48(4), 159-165.
46. Naor, A., & Wample, R. L. (1994). Gas exchange and water relations of field-grown Concord (*Vitis labruscana* Bailey) grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 45(3), 333-337.
47. Ollat, N., Tandonnet, J. P., Bordenave, L., Decroocq, S., Geny, L., Gaudillere, J. P., & Hamdi, S. (2003). Vigour conferred by rootstock: hypotheses and direction for research. *Bulletin de l'OIV*, 76, 581-595.
48. Pavlousek, P. (2011). Evaluation of drought tolerance of new grapevine rootstock hybrids. *Journal of Environmental Biology*, 32(5), 543.
49. Peñuelas, J., Filella, I., Biel, C., Serrano, L., & Save, R. (1993). The reflectance at the 950–970 nm region as an indicator of plant water status. *International Journal of Remote Sensing*, 14(10), 1887-1905.
50. Pereria, J. S. & Chaves, M. M. (1995). Plant Responses to Drought under Climate Change in Mediterranean-type Ecosystems. In: "*Global Change and Mediterranean-type Ecosystems, Ecology Studies*", Moreno, J. M. and Oechel, W. C. (Eds.). Vol. 117, Springer- Verlag, Berlin. PP. 140-160.
51. Rabiei, V., Talaei, A., Ebadi, A., Ahmadi, A. & Khosh Kholgh Sima, N.A. (2004). *Physiological and morphological response of some grapevine cultivars to water stress*. Ph.D. Thesis. University of Tehran, College of Agriculture and Natural Resources, Iran (In Farsi).
52. Rasuli, V. & Golmohamadi, M. (2009). Evaluation of drought stress tolerance in grapevine cultivars of Qazvin province. *Seed and Plant Improvement Journal*. 25:2.349-359. (In Farsi).
53. Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1991). Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 14(3), 251-259.
54. Sairam, R. K., Chandrasekhar, V. & Srivastava, G. C. (2001). Comparison of hexaploid and tetraploid wheat cultivars in their responses to water stress. *Biologia Plantarum*, 44(1), 89-94.
55. Satisha, J., Prakash, G. S., & Venugopalan, R. (2006). Statistical modeling of the effect of physio-biochemical parameters on water use efficiency of grape varieties, rootstocks and their stionic combinations under moisture stress conditions. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 30(4), 261-271.
56. Schultz, H. R. (2003). Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell & Environment*, 26(8), 1393-1405.
57. Serra, I., Strever, A., Myburgh, P. A., & 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.
58. Shaffer, R., Sampaio, T.L., Pinkertorn, J. and Vasconcelos, M. C. 2004. *Grapevine rootstocks for oregan vineyards*. Extension Service Oregon State University. pp.201-209
59. Soar, C. J., Dry, P. R., & Loveys, B. R. (2006). Scion photosynthesis and leaf gas exchange in *Vitis vinifera* L. cv. Shiraz: mediation of rootstock effects via xylem sap ABA. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 12(2), 82-96.
60. Tandonnet, J. P., Cookson, S. J., Vivin, P., & Ollat, N. (2010). Scion genotype controls biomass allocation and root development in grafted grapevine. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 16(2), 290-300.
61. Tardieu, F., Granier, C., & Muller, B. (1999). Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *The New Phytologist*, 143(1), 33-43.
62. Tiaz, L. & Zeiger, E. (1998). *Plant physiology*. (2<sup>nd</sup>) Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
63. Tomás, M., Medrano, H., Pou, A., Escalona, J. M., Martorell, S., Ribas-Carbó, M., & Flexas, J. (2012). Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, 18(2), 164-172.
64. Tramontini, S., Vitali, M., Centioni, L., Schubert, A., & Lovisolo, C. (2013). Rootstock control of scion response to water stress in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*, 93, 20-26.
65. Tsegay, D., Amsalem, D., Almeida, M., & Crandles, M. (2014). Responses of grapevine rootstocks to drought stress. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 6(1), 1-6.
66. Vandeleur, R. K., Mayo, G., Shelden, M. C., Gilliam, M., Kaiser, B. N., & Tyerman, S. D. (2009). The role of plasma membrane intrinsic protein aquaporins in water transport through roots: diurnal and drought stress responses reveal different strategies between isohydric and anisohydric cultivars of grapevine. *Plant Physiology*, 149(1), 445-460.

67. Villar-Salvador, P., Planelles, R., Oliet, J., Peñuelas-Rubira, J. L., Jacobs, D. F., & González, M. (2004). Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. *Tree Physiology*, 24(10), 1147-1155.
68. Winkel, T., & Rambal, S. (1993). Influence of water stress on grapevines growing in the field: from leaf to whole-plant response. *Functional Plant Biology*, 20(2), 143-157.
69. Yan, Y. H., Li, J. L., Zhang, X. Q., Yang, W. Y., Wan, Y., Ma, Y. M., & Huang, L. K. (2014). Effect of naphthalene acetic acid on adventitious root development and associated physiological changes in stem cutting of *Hemarthria compressa*. *PLoS One*, 9(3), e90700. from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090700>
70. Zarco-Tejada, P. J., Miller, J. R., Mohammed, G. H., Noland, T. L., & Sampson, P. H. (2000). Chlorophyll fluorescence effects on vegetation apparent reflectance: II. Laboratory and airborne canopy-level measurements with hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*, 74(3), 596-608.
71. Zulini, L., Rubinigg, M. I., Zorer, R., & Bertamini, M. (2005). Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence and photosynthetic pigments in grapevine leaves (*Vitis vinifera* cv. Sultana). In *International Workshop on Advances in Grapevine and Wine Research*, Venosa, Italy, 754 (pp. 289-294).