

پاسخ سیستم آنتی‌اکسیدانی انگور (*Vitis vinifera* L.) به شوری

نیر محمدخانی^۱ و ناصر عباسپور^{۲*}

دریافت: ۱۳۹۳/۱۲/۶ / پذیرش: ۱۳۹۴/۲/۲۱

^۱مرکز آموزش عالی باکری میان‌دوآب، دانشگاه ارومیه، ارومیه

^۲گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه ارومیه، ارومیه

*مسئول مکاتبات: n.abbaspour@urmia.ac.ir

چکیده. شوری یکی از عوامل مهم محیطی است که رشد گیاه و تولید محصول را محدود می‌کند. انگور جزو گیاهان نسبتاً حساس به شوری طبقه‌بندی شده است. هدف این مطالعه بررسی اثر شوری بر پراکسیداسیون لیپیدی غشا، اجزای آنتی‌اکسیدانی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو در چهار ژنوتیپ انگور *Vitis vinifera* L. (قره‌شانی، لعل‌بیدانه، ساچاق و شاهرودی) بود که عمدتاً در زمین‌های اطراف دریاچه ارومیه رشد می‌کنند. محتوای مالون‌دی‌آلدهید و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو در ریشه و برگ همه ژنوتیپ‌ها به‌طور معنی‌داری ($p < 0.05$) افزایش یافت. ژنوتیپ‌های قره‌شانی و لعل‌بیدانه بیشترین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و کمترین مقدار پراکسیداسیون لیپیدی غشا را نشان دادند. شوری اثر معنی‌داری هم بر انباشتگی فنل کل و فعالیت آنزیم فنیل‌آلانین آمونیا لایاز در همه ژنوتیپ‌ها داشت. ژنوتیپ قره‌شانی بیشترین مقدار فنل کل و فعالیت PAL را نشان داد. همبستگی مثبت معنی‌داری بین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، محتوای فنل کل و فعالیت PAL در برگ همه ژنوتیپ‌ها وجود داشت. به‌نظر می‌رسد ژنوتیپ‌های قره‌شانی و لعل‌بیدانه سیستم آنتی‌اکسیدانی بهتری در مقایسه با دیگر ژنوتیپ‌ها دارند و قابلیت بیشتری برای تحمل شوری نشان می‌دهند.

واژه‌های کلیدی. آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو، تنش غیرزیستی، فعالیت PAL

Responses of grape (*Vitis vinifera* L.) antioxidant system to salinity

Nayer Mohammadkhani¹ and Naser Abbaspour^{2*}

Received 25.02.2015/ Accepted 11.05.2015

¹Shahid Bakeri High Education Center of Miandoab, Urmia University, Urmia, Iran

²Department of Biology, Faculty of Science, Urmia University, Urmia, Iran

*Correspondent author: n.abbaspour@urmia.ac.ir

Abstract. Salinity is one of the important environmental factors that limit plant growth and product. Grapes are classified as salt sensitive plants. This paper attempts to evaluate the salinity effects on membrane lipid peroxidation, antioxidant components and antioxidative enzymes activity in four grape genotypes (*Vitis vinifera* L., Gharashani, LaaleBidaneh, Sachagh and Shahroodi) that commonly grow in the regions around Urmia Salt Lake. We came to the conclusion that malondialdehyde content and antioxidative enzymes activity increased significantly ($P < 0.05$) in roots and leaves of all these genotypes. Gharashani and LaaleBidaneh genotypes showed higher antioxidative enzymes activity and lower membrane lipid peroxidation. Also, salinity had a significant effect on the accumulation of total phenolics content and phenylalanine ammonia lyase activity in all genotypes. Gharashani genotype showed the highest total phenols and PAL activity. There was a significant positive correlation among antioxidant enzymes activity, total phenolics content and PAL activity in leaves of all genotypes. It seems that Gharashani and LaaleBidaneh genotypes have a better antioxidant system compared with others and show higher efficiency for salinity tolerance.

Keywords. antioxidative enzymes, abiotic stress, PAL activity

مقدمه

شوری یکی از تنش‌های محیطی مهم برای رشد گیاهان است (Ashraf & Fooland, 2007). تنش‌های غیرزیستی تولید محصول را در گیاه انگور محدود می‌کند. انگورهای گونه *Vitis vinifera* نسبتاً حساس به شوری هستند (Mass & Hoffman, 1977).

پراکسیداسیون لیپیدها باعث تخریب اجزای ساختاری اندامک‌ها می‌شوند و به تغییر در نفوذپذیری انتخابی غشاها و فعالیت آنزیم‌های متصل به غشاها می‌انجامد. بنابراین پایداری غشای سلولی معیار تحمل به تنش است (Liang et al., 2003). مالون‌دی‌آلدئید (MDA) یک محصول اصلی پراکسیداسیون لیپیدها است و به‌عنوان شاخص تولید ROS تحت تنش اکسیداتیو قلمداد می‌شود (Hong et al., 2000).

گیاهان برای بقا تحت تنش مجهز به آنزیم‌های ازین‌برنده ROS هستند، گیاهان مختلف سازوکارهای حفاظتی مختلفی برای حذف ROS دارند. این سازوکارها شامل آنتی اکسیدان‌های غیرآنزیمی (مثل ترکیبات فنلی) و آنزیمی مثل کاتالاز (CAT; EC 1.11.1.6) و آسکوربات‌پراکسیداز (APX; EC 1.11.1.11) است که اولین سد دفاعی را در برابر تنش ایجاد می‌کنند (Yahuban et al., 2009).

H_2O_2 یک ROS مهم است و می‌تواند لیپیدها و پروتئین‌های غشای پلاسمایی را تخریب کند. H_2O_2 اساساً به‌وسیله کاتالاز در پراکسیزوم‌ها و گلی‌اکسیزوم‌ها و به‌وسیله آسکوربات پراکسیداز در کلروپلاست‌ها، میتوکندری و پراکسیزوم‌ها از بین می‌رود (Shigeoka et al., 2002). گیاهانی که مقدار زیادی آنتی اکسیدان تولید می‌کنند، نسبت به گیاهانی که مقادیر کمتری آنتی اکسیدان دارند تحمل بیشتری به تنش شوری نشان می‌دهند. ترکیبات فنلی در انگور متابولیت‌های ثانویه مهمی هستند که در تعیین کیفیت انگور و مقاومت گیاه به تنش‌های غیرزیستی نقش

دارند. مسیر فنیل‌پروپانویید در متابولیسم ثانویه گیاه مهم است و ترکیبات فنلی مختلفی با عملکردهای دفاعی تولید می‌کند. فنیل-آلانین آمونیلایز (PAL; EC 4.3.1.5) یک آنزیم کلیدی در این مسیر است که تشکیل ترانس سینامیک اسید را میانجی‌گری می‌کند و به‌وسیله تنش‌های غیرزیستی القا می‌شود، که نتیجه آن انباشتگی ترکیبات فنلی است (Solecka & Kacperska, 2003). بنابراین آنزیم فنیل‌آلانین آمونیلایز احتمالاً از طریق تنظیم بیوستت ترکیبات فنلی مقاومت به تنش را القا می‌کند.

در این مطالعه چهار ژنوتیپ انگور که اغلب در زمین‌های اطراف دریاچه ارومیه رشد می‌کنند، از نظر پاسخ سیستم آنتی-اکسیدانی به شوری ارزیابی شده‌اند. به‌منظور مشاهده تغییرات القاشده تحت شوری سطح پراکسیداسیون لیپیدی (محتوای مالون‌دی‌آلدئید)، ترکیبات آنتی‌اکسیدانی (محتوای فنل کل و آنزیم فنیل‌آلانین آمونیلایز) و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز) مطالعه شد.

مواد و روش‌ها

شرایط رشد

قلمه‌های چهار ژنوتیپ انگور (قره‌شانی، لعل‌بیدانه، ساچاق و شاهرودی) از کلکسیون موجود در باغ کهریز (مرکز تحقیقات کشاورزی استان آذربایجان غربی) تهیه شد و به گلخانه انتقال یافت. قلمه‌ها بعد از ضدعفونی با بنومیل ۱/۵٪، با IBA (ایندول بوتیریک اسید) ۱۰۰ppm به مدت چند ثانیه تیمار شدند. سپس قلمه‌ها در محیط پرلیت و در سیستم بستر حرارتی (۲۸-۲۲°C) با رطوبت کافی (۸۰-۱۰۰٪) جهت ریشه‌زایی قرار داده شد. قلمه‌های ریشه‌دار به گلدان‌های حاوی محلول هوگلند تغییر یافته ویژه انگور ابتدا با غلظت $\frac{1}{4}$ و بعد $\frac{1}{2}$ دارای سیستم هوادهی انتقال یافتند (Abbaspour, 2008). محلول گلدان‌ها هر دو روز عوض شد و غلظت مواد غذایی و pH محلول‌ها (در محدوده

تحلیل آماری

تحلیل آماری با نرم‌افزار SPSS (Version 19.0) انجام گرفت و بعد آزمون توکی ($p < 0.05$) نیز انجام شد. داده‌ها میانگین \pm Standard Error را نشان می‌دهند. جهت مقایسه بین تیمارها و ژنوتیپ‌ها تحلیل Tukey و نیز GLM (General Linear Model) انجام شد. میزان همبستگی ($p < 0.05$) بین فاکتورهای مختلف در همه ژنوتیپ‌ها محاسبه شد.

نتایج

محتوای MDA

اثر شوری بر محتوای MDA در ژنوتیپ‌ها در شکل ۱ نشان داده شده‌است. محتوای مالون‌دی‌آلدهید در ریشه و برگ همه ژنوتیپ‌ها تحت شوری به‌طور معنی‌داری ($p < 0.05$) افزایش یافت، اما این افزایش در ریشه و برگ قره‌شانی کمتر از ژنوتیپ‌های دیگر و در ریشه همه ژنوتیپ‌ها بیشتر از برگ بود. ریشه شاهرودی و برگ ساچاق در مقایسه با دیگر ژنوتیپ‌ها محتوای MDA بیشتری نشان داد (شکل A1 و B). تحلیل GLM نشان داد که تفاوت محتوای MDA در ریشه لعل‌بیدانه و شاهرودی معنی‌دار ($p < 0.05$) نبود، تفاوت بین دیگر ژنوتیپ‌ها و تفاوت بین همه تیمارها در ریشه و برگ معنی‌دار بود.

روزانه کنترل شد. تیمار شوری در هوگلند حاوی غلظت‌های صفر، ۲۵، ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مول NaCl تحت هوادهی به مدت دو هفته اعمال شد. جهت ممانعت از شوک اسمزی NaCl به‌صورت تدریجی به محلول غذایی اضافه شد. بعد از برداشت نمونه‌ها در نیتروژن مایع پودر شدند و در فریزر 80°C قرار گرفتند.

سنجش محتوای MDA

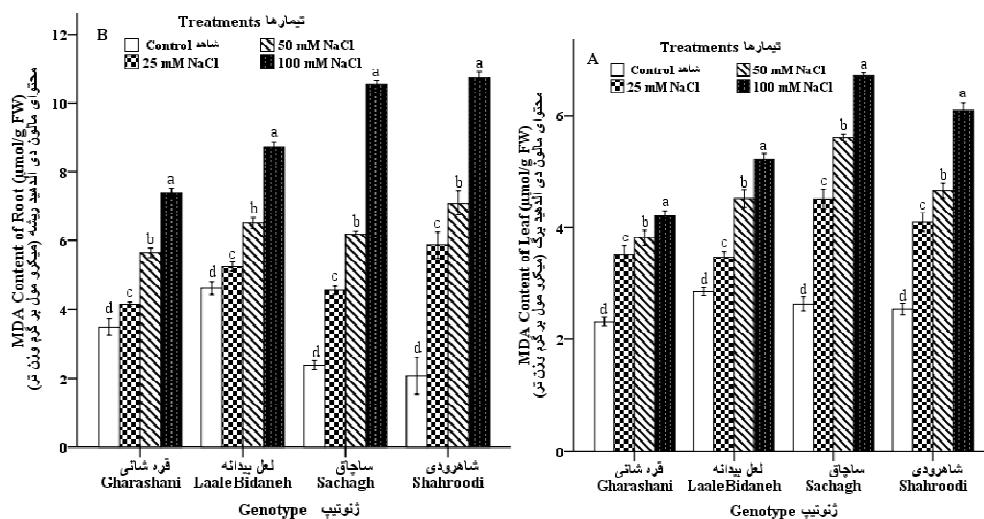
میزان مالون‌دی‌آلدهید (MDA) براساس واکنش با تیو-باربیتوریک‌اسید (TBA) به روش Heath و Packer اندازه‌گیری شد. ضریب خاموشی ($\text{extinction coefficient}$) mM^{-1} در نظر گرفته شد (Health & Packer, 1968).

سنجش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو

استخراج آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو به روش Garratt و همکاران انجام شد. فعالیت آسکوربات‌پراکسیداز (APX) با کاهش در جذب آسکوربات (ضریب خاموشی $\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ در مدت ۱ دقیقه در ۲۹۰ نانومتر اندازه‌گیری شد (Asada & Chen, 1989). فعالیت کاتالاز (CAT) نیز با کاهش در جذب H_2O_2 (ضریب خاموشی $\text{mM}^{-1}\text{cm}^{-1}$ ۰/۰۳۶) در مدت ۱ دقیقه در ۲۴۰ نانومتر اندازه‌گیری شد (Maehly & Chance, 1959).

سنجش محتوای فنل کل و فعالیت آنزیم PAL

میزان فنل کل با معرف فولین-سیوکالتو به روش Bonilla و همکاران اندازه‌گیری شد. فعالیت آنزیم فنیل‌آلانین‌آمونیلایز (PAL) به روش Kacperska و Solecka اندازه‌گیری شد.



شکل ۱- محتوای مالوندی آلدئید برگ (A) و ریشه (B) چهار ژنوتیپ انگور *Vitis vinifera* L. (قره‌شانی، لعل‌بیدانه، ساچاق و شاهرودی) در سطوح مختلف شوری (صفر، ۲۵، ۵۰، ۱۰۰ میلی‌مول NaCl). bar ها میانگین \pm خطای معیارا نشان می‌دهند. حروف مختلف روی هر ستون نشانه تفاوت معنی‌دار ($p < 0.05$) بین تیمارها در هر ژنوتیپ مطابق تست Tukey است.

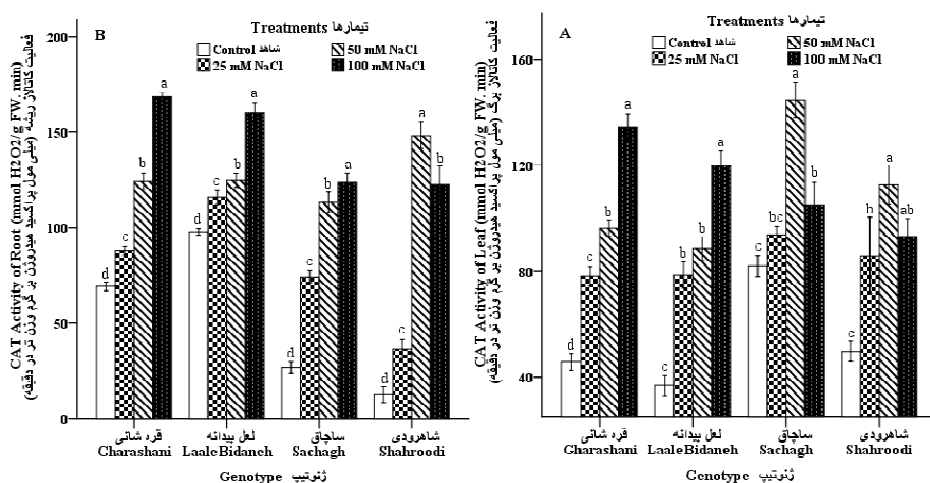
Fig. 1. MDA content in leaves (A) and roots (B) of four grapes *Vitis vinifera* L. (Gharashani, LaaleBidaneh, Sachagh and Shahroodi) at different salinity treatments (Control, 25, 50 and 100 mM NaCl). Bars are the means \pm standard Error. Different letters indicate significant difference ($p < 0.05$) between treatments in each genotype.

آزمی‌های آنتی‌اکسیداتیو

افزایش شوری افزایش یافت. به هر حال فعالیت آن در شوری شدید (۱۰۰ میلی‌مول) در برگ ژنوتیپ‌های ساچاق و شاهرودی کاهش یافت. ریشه شاهرودی نیز در شوری شدید کاهش فعالیت نشان داد. ریشه و برگ قره‌شانی نسبت به دیگر ژنوتیپ‌ها فعالیت آسکوربات‌پراکسیداز بیشتری در شوری شدید نشان داد. تحلیل GLM نشان داد که تفاوت فعالیت آسکوربات‌پراکسیداز در ریشه بین ژنوتیپ‌های قره‌شانی و شاهرودی و در برگ بین لعل‌بیدانه با ساچاق و قره‌شانی معنی‌دار ($p < 0.05$) نبود. تفاوت بین همه تیمارها در ریشه معنی‌دار بود، ولی در برگ تفاوت بین ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مول NaCl معنی‌دار نبود.

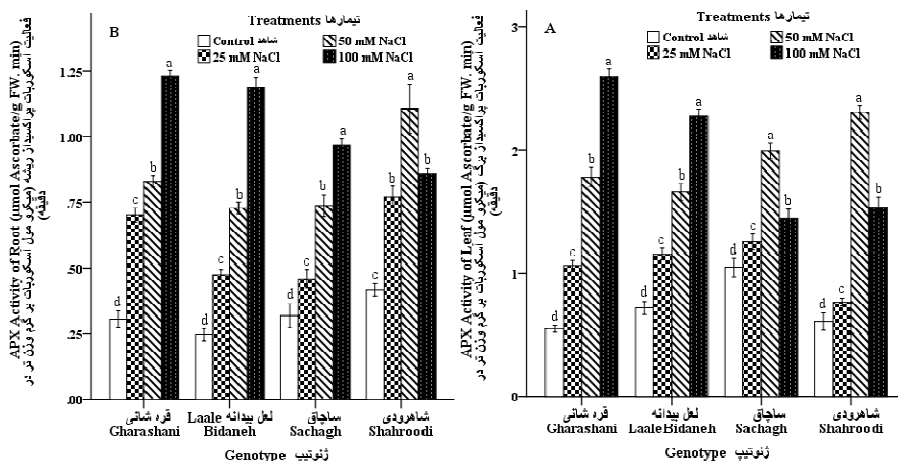
فعالیت کاتالاز (CAT) در ریشه و برگ همه ژنوتیپ‌ها به-خصوص در برگ قره‌شانی تحت شوری افزایش یافت (شکل ۲). تحت شوری ریشه شاهرودی افزایش بیشتری نسبت به شاهد در محتوای کاتالاز نشان داد ولی با بیشتر شدن غلظت شوری (۱۰۰ mM NaCl) کاهش معنی‌داری ($p < 0.05$) در محتوای آنزیم مشاهده شد. در هر صورت، فعالیت کاتالاز در ریشه و برگ شاهرودی و ساچاق در شوری زیاد کاهش یافت.

تحلیل GLM نشان داد که تفاوت فعالیت کاتالاز در ریشه بین همه تیمارها و همه ژنوتیپ‌ها معنی‌دار ($p < 0.05$) بود، اما در برگ تفاوت بین ژنوتیپ شاهرودی با لعل‌بیدانه و قره‌شانی و نیز تفاوت بین تیمارهای ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مول NaCl معنی‌دار نبود. تغییرات فعالیت آسکوربات‌پراکسیداز (APX) در پاسخ به تیمارهای شوری مشابه کاتالاز بود (شکل ۳). فعالیت APX با



شکل ۲- فعالیت کاتالاز (میلی مول پراکسید هیدروژن بر گرم وزن تر در دقیقه) برگ (A) و ریشه (B) چهار ژنوتیپ انگور *Vitis vinifera* L. (قره شانی، لعل بیدانه، ساچاق و شاهرودی) در سطوح مختلف شوری (صفر، ۲۵، ۵۰، ۱۰۰ میلی مول NaCl). bar ها میانگین \pm خطای معیار را نشان می دهند. حروف مختلف روی هر ستون نشانه تفاوت معنی دار ($p < 0.05$) بین تیمارها در هر ژنوتیپ مطابق آزمون Tukey است.

Fig. 2. Catalase activity in leaves (A) and roots (B) of four grapes *Vitis vinifera* L. (Gharashani, LaaleBidaneh, Sachagh and Shahroodi) at different salinity treatments (Control, 25, 50 and 100 mM NaCl). Bars are the means \pm standard Error. Different letters indicate significant difference ($p < 0.05$) between treatments in each genotype.



شکل ۳- فعالیت آسکوربات-پراکسیداز (میکرومول آسکوربات بر گرم وزن تر در دقیقه) برگ (A) و ریشه (B) چهار ژنوتیپ انگور *Vitis vinifera* L. (قره شانی، لعل بیدانه، ساچاق و شاهرودی) در سطوح مختلف شوری (صفر، ۲۵، ۵۰، ۱۰۰ میلی مول NaCl). bar ها میانگین \pm خطای معیار را نشان می دهند. حروف مختلف روی هر ستون نشانه تفاوت معنی دار ($p < 0.05$) بین تیمارها در هر ژنوتیپ مطابق آزمون Tukey است.

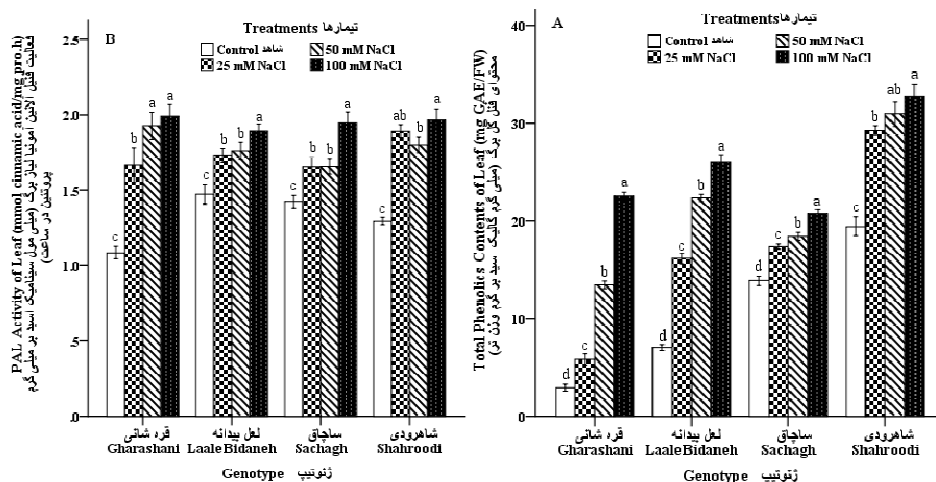
Fig. 3. Ascorbate peroxidase activity in leaves (A) and roots (B) of four grapes (*Vitis vinifera* L.; Gharashani, LaaleBidaneh, Sachagh and Shahroodi) at different salinity treatments (Control, 25, 50 and 100 mM NaCl). Bars are the means \pm standard Error. Different letters indicate significant difference ($p < 0.05$) between treatments in each genotype.

بود. در مورد تیمارهای شوری نیز تفاوت بین ۲۵ و ۵۰ میلی مول NaCl معنی دار نبود.

محتوای فنل کل و فعالیت PAL برگ

شوری اثر آشکاری بر انباشتگی ترکیبات فنلی در برگ همه ژنوتیپها داشت (شکل A۴). محتوای فنل کل تحت شوری افزایش یافت. ژنوتیپهای قره شانی و ساچاق بیشترین و کمترین (به ترتیب ۷/۷۷ و ۱/۵ برابر بیشتر از شاهد) افزایش در محتوای فنل کل برگ را نشان داد.

شوری فعالیت فنیل آلانین آمونیا لیاز (PAL) را در همه تیمارها و همه ژنوتیپها القا کرد (شکل B۴). بیشترین فعالیت در قره شانی تحت ۱۰۰ mM NaCl مشاهده شد (۸۴٪ بیشتر از شاهد). آنالیز GLM نشان داد که تفاوت محتوای فنل کل برگ بین ژنوتیپهای ساچاق و لعل بیدانه معنی دار ($p < 0.05$) نبود. تفاوت بین دیگر ژنوتیپها و تفاوت بین همه تیمارهای شوری معنی دار بود. در باب فعالیت آنزیم PAL تنها تفاوت بین شاهرودی با ژنوتیپهای ساچاق و قره شانی معنی دار ($p < 0.05$)



شکل ۴- محتوای فنل کل (میلی گرم گالیک اسید بر گرم وزن تر) برگ (A) و فعالیت فنیل آلانین آمونیا لیاز برگ (B) چهار ژنوتیپ انگور *Vitis vinifera* L. (قره شانی، لعل بیدانه، ساچاق و شاهرودی) در سطوح مختلف شوری (صفر، ۲۵، ۵۰ و ۱۰۰ میلی مول NaCl). باhar میانگین \pm خطای معیار را نشان می دهند. حروف مختلف روی هر ستون نشانه تفاوت معنی دار ($p < 0.05$) بین تیمارها در هر ژنوتیپ مطابق آزمون Tukey است.

Fig. 4. Total phenolics content (A) and phenylalanine ammonia lyase activity (B) in leaves of four grapes (*Vitis vinifera* L.; Gharashani, Laale Bidaneh, Sachagh and Shahroodi) at different salinity treatments (Control, 25, 50 and 100 mM NaCl). Bars are the means \pm standard Error. Different letters indicate significant difference ($p < 0.05$) between treatments in each genotype.

بحث

گیاه انگور نسبتاً به شوری حساس است (Walker *et al.*, 1981). پراکسیداسیون لیپیدی با آسیب اکسیداتیو تحت تنش-های غیرزیستی همبستگی دارد (Bor *et al.*, 2003). محتوای MDA به‌عنوان یک شاخص تنش اکسیداتیو مثل شوری استفاده می‌شود (Hernandez & Almansa, 2002). نتایج مطالعه حاضر افزایش معنی‌دار ($p < 0.05$) در محتوای مالون‌دی‌آلدئید ریشه و برگ گیاهان تحت تیمار شوری نشان داد که این افزایش در قره‌شانی و لعل‌بیدانه کمتر از دیگر ژنوتیپ‌ها بود. افزایش مالون‌دی‌آلدئید در ریشه همه ژنوتیپ‌ها بیشتر از برگ بود. از-طرفی محتوای آنزیم کاتالاز نیز در ریشه ژنوتیپ‌های تحت مطالعه بیشتر از برگ بود. به‌نظر می‌رسد چون ریشه ژنوتیپ‌های تحت مطالعه در محلول‌های هوگ‌لند حاوی نمک قرار داشتند و راه‌گزینی از شوری نداشتند، غشای ریشه آن‌ها بیشتر از برگ تخریب شده و درمقابل جهت محافظت غشای ریشه آنزیم آنتی‌اکسیداتیو کاتالاز نیز در ریشه بیشتر از برگ تولید شده-است. ازطرف دیگر، محافظت بهتر غشای قره‌شانی و لعل‌بیدانه درمقایسه با دو ژنوتیپ دیگر احتمالاً کارایی بیشتر آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو (کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز) را نشان می-دهد. مطالعات قبلی گزارش کردند پراکسیداسیون لیپیدی تحت شوری در گیاهان متحمل شوری مثل *Beta maritima* کمتر بود (Bor *et al.*, 2003).

تحمل شوری با آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهان مرتبط است (Shalata *et al.*, 2001). فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مثل کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز تحت تنش افزایش یافت و این با تحمل تنش مرتبط است.

در این مطالعه فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو در گیاهان تحت شوری درمقایسه با شاهد در همه ژنوتیپ‌ها بیشتر بود. عملکرد کاتالاز در بافت‌های گیاهی رفع سمیت پراکسید هیدروژن به

آب و اکسیژن است. فعالیت کاتالاز در تحمل شوری و تطابق با تنش شوری مهم است (Streb & Feierabend, 1996). فعالیت کاتالاز در پاسخ به شوری مشابه آسکوربات پراکسیداز است. کاهش فعالیت کاتالاز تحت شوری بالا ممکن است با القای مسیرهای سیگنال‌دهی H_2O_2 مرتبط باشد (De-Pinto *et al.*, 2002). برگ ژنوتیپ‌های قره‌شانی و لعل‌بیدانه از شاهد تا شوری شدید سیری صعودی نشان داد. این دو ژنوتیپ در ریشه نیز فعالیت کاتالاز بیشتری داشتند.

آسکوربات پراکسیداز در طول تنش، H_2O_2 را به آب و اکسیژن تبدیل می‌کند. به‌دلیل فعالیت بیشتر گونه‌های متحمل شوری، آسکوربات پراکسیداز نقشی اساسی در گیاهان برای تحمل شوری ایفا می‌کند (Sudha & Ravishankar, 2002). در مطالعه حاضر فعالیت آسکوربات پراکسیداز در برگ همه ژنوتیپ‌ها در پاسخ به شوری تا ۵۰ میلی‌مول NaCl افزایش یافت. در ژنوتیپ‌های قره‌شانی و لعل‌بیدانه فعالیت آسکوربات پراکسیداز در برگ‌ها با افزایش شوری تا ۱۰۰ میلی‌مول افزایش یافت. ژنوتیپ قره‌شانی بیشترین افزایش را در برگ و ریشه نشان داد. به‌نظر می‌رسد کاهش فعالیت کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز در برگ ژنوتیپ‌های ساچاق و شاهرودی در غلظت بالای شوری (۱۰۰ mM NaCl) نشان‌دهنده حساسیت بیشتر این ژنوتیپ‌ها به شوری می‌باشد، یعنی در شوری شدید گیاه قادر به افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو نیست.

همبستگی مثبت معنی‌داری ($p < 0.05$, $r^2 = 0.9$) بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو (آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز) ریشه و برگ و محتوای مالون‌دی‌آلدئید وجود داشت. این بدین معنی است که با افزایش شوری محتوای MDA و به دنبال آن فعالیت آنزیم-های آنتی‌اکسیدان نیز افزایش یافت.

آنزیم فنیل آلانین آمونیلایز (PAL, EC 4.3.1.5) فنیل آلانین را به سینامیک‌اسید، پیش‌ساز فنیل‌پروپانویدها مثل اسیدهای

محتوای فنل کل و فعالیت PAL در مقایسه با ژنوتیپ‌های قره-شانی و لعل‌بیدانه نشان داده‌اند. همبستگی مثبت معنی‌داری ($p < 0.05$, $r^2 > 0.85$) بین آنزیم‌های آنتی‌اکسیداتیو (گایاکول-پراکسیداز، آسکوربات‌پراکسیداز و کاتالاز)، محتوای فنل کل و فعالیت PAL در برگ همه ژنوتیپ‌ها وجود داشت. در مجموع، ژنوتیپ‌های قره‌شانی و لعل‌بیدانه به دلیل سیستم آنتی‌اکسیداتیو کارآمد در نتیجه فعالیت بالای آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات‌پراکسیداز آسیب‌غشایی کمتری داشتند. در این ژنوتیپ‌ها همبستگی مثبت معنی‌داری ($p < 0.01$, $r^2 > 0.95$) بین فعالیت آنزیمی و محتوای فنل کل وجود داشت. با توجه به نتایج به دست آمده در این مطالعه ژنوتیپ‌های قره‌شانی و لعل‌بیدانه کارآیی زیادی در سیستم آنتی‌اکسیداتیو نشان دادند و می‌توانند شوری را بهتر از دو ژنوتیپ دیگر تحمل کنند.

فنولیک، تبدیل می‌کند. PAL یک آنزیم کلیدی بین متابولیسم اولیه و ثانویه است و بیوسنتز ترکیبات فنلی را از فنیل‌آلانین تنظیم می‌کند. اسیدهای فنولیک در نتیجه افزایش فعالیت PAL تحت تنش انباشته می‌شود و گیاهان را در مقابل تنش‌های غیر-زیستی محافظت می‌کند (Dixon & Paiva, 1995). در مطالعه حاضر محتوای فنل کل و فعالیت PAL تحت شوری افزایش یافت، بنابراین یک سیر صعودی از شاهد تا شوری شدید در همه ژنوتیپ‌ها وجود داشت. در هر صورت، این فرایند در ژنوتیپ قره‌شانی بیشتر از دیگر ژنوتیپ‌ها بود، یعنی ژنوتیپ قره‌شانی فعالیت PAL بیشتری در برگ داشت و انباشتگی بیشتری نیز در محتوای فنل کل نشان داد. به نظر می‌رسد ژنوتیپ‌های ساچاق و شاه‌رودی با پراکسیداسیون لیپیدی غشایی بیشتر و فعالیت کمتر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، افزایش کمتری در

References

Abbaspour, N. 2008: A comparative study of Cl⁻ transport across the roots of two grapevine rootstocks, K 51-40 and Paulsen, differing in salt tolerance. – Ph.D thesis, University of Adelaide.

Asada, K. and Chen, G.X. 1989. Ascorbate peroxidase in Tea leaves: Occurrence of two isozymes and differences in their enzymatic and molecular properties. – *Plant and Cell Physiology* 30: 987-998.

Ashraf, M. and Fooland, M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. – *Environmental and Experimental Botany* 59: 206-216.

Bonilla, E.P., Akoh, C.C., Sellappan, S. and Krewer, G. 2003. Phenolic content and antioxidant capacity of Muscadine grapes. – *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51: 5497-5503.

Bor, M.F., Zdemir, Ü. and Turkan, I. 2003. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris*

L. and wild beet *Beta maritima* L. – *Plant Science* 164: 77-84.

De-Pinto, M.C., Tommasi, F. and De-Gara, L. 2002. Changes in antioxidant systems as part of the signaling pathway responsible for the programmed cell death activated by nitric oxide and reactive oxygen species in tobacco bright yellow 2 cells. – *Plant Physiology* 130: 698-708.

Dixon, R.A. and Paiva, N.L. 1995. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. – *Plant Cell* 7: 1085-1097.

Garratt, L.H., Janagoudar, B.S., Low, K.C., Power, J.B. and Davey, M.R. 2002. Salinity tolerance and antioxidant status in cotton cultures. – *Biol. Med.* 33: 502-511.

Heath, R.L. and Packer, L. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. – *Archives of Biochemistry and Biophysics* 125: 189-198.

Hernandez, J.A. and Almansa, M.S. 2002. Short-term effects of salt stress on antioxidant

systems and leaf water relations of leaves. – *Physiologia Plantarum* 115: 251-257.

Hernandez, J.A., Jimenez, A., Mullineaux, P. and Sevilla, F. 2000. Tolerance of pea to long term salt stress is associated with induction of antioxidant defenses. – *Plant, Cell and Environment* 23: 853-862.

Hong, Z., Lakkineni, K., Zhang, Z. and Verma, D.P.S. 2000. Removal of feedback inhibition of D1-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. – *Plant Physiology* 122: 1129-1136.

Liang, Y.C., Chen, Q., Liu, Q., Zhang, W. and Ding, R. 2003. Exogenous silicon (Si) increases antioxidant enzyme activities and reduced lipid peroxidation in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). – *Plant Physiology* 160: 1157-1164.

Maehly, A.C. and Chance, B. 1959. The assay of Catalase and Peroxidase. In: ClickD. (Ed.): *Methods of Biochemical Analysis*. – Interscience, New York. 357-425.

Maas, E.V. and Hoffman, G.J. 1977. Salt crop tolerance , current assessment. – *Journal of the Irrigation and Drainage Division* 6: 115-134.

Shalata, A., Mittova, V., Volokita, M., Guy, M. and Tal, M. 2001. Response of the cultivated tomato and its wild salt-tolerant relative *Lycopersicon pennellii* to salt-dependent oxidative Stress: The root antioxidant system. – *Physiologia Plantarum* 112: 487-494.

Shigeoka, S., Ishikawa, T., Tamoi, M., Miyagawa, Y., Takeda, T. and Yabuta, Y. 2002. Regulation and function of ascorbate peroxidase

isoenzymes. – *Journal of Experimental Botany* 53: 1305-1319.

Solecka, D. and Kacperska, A. 2003. Phenylpropanoid deficiency affects the course of plant acclimation to cold. – *Physiologia Plantarum* 119: 253-262.

Streb, P. and Feierabend, J. 1996. Oxidative stress response accompanying photo induction of catalase in NaCl-treated rye leaves. – *Botanica Acta* 109: 125-132.

Sudha, G. and Ravishankar, G.A. 2002. Involvement and interaction of various signaling compounds on the plant metabolic events during defense response, resistance to stress factors, formation of secondary metabolites and their molecular aspects. – *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 71: 181-212.

Walker, R.P., Torokfalvy, E., Scott, N.S. and Kriedemann, P.E. 1981. An analysis of photosynthetic response to salt treatment in *Vitis vinifera*. – *Australian Journal Plant Physiology* 8: 359-374.

Yahubyan, G., Gozmanova, M., Denev, I., Toneva, V. and Minkov, I. 2009. Prompt response of superoxide dismutase and peroxidase to dehydration and rehydration of the resurrection plant *Haber learhodopensis*. – *Plant Growth and Regulation* 57: 49-56.

Mohammadkhani, N. and Abbaspour, N. 2015. Responses of grape (*Vitis vinifera* L.) antioxidant system to salinity. – *Nova Biologica Reperta* 2: 64- 72.

محمدخانی، ن. و عباسپور، ن. ۱۳۹۴. پاسخ سیستم آنتی‌اکسیدانی انگور (*Vitis vinifera* L.) به شوری. – یافته‌های نوین در علوم زیستی ۲: ۶۴-۷۲.

