مقاله پژوهشی

مطالعه تغییرات فیزیولوژیکی پرتقال تامسون ناول در پاسخ به محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید تحت شرایط تنش خشکی

کتایون دلفانی[۱]، محمود اسدی[۱*]، بهروز گلعین[۲]، بابک باباخانی[۱] و رقیه رازقی جدید[۱]

[۱] گروه تخصصی علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، واحد تنکابن، دانشگاه آزاد اسلامی، تنکابن، ایران

[۲] پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه‌گرمسیری، مؤسسه تحقیقات علوم باغبانی، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، رامسر

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۸/۱۱، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۹/۰۹/۲۲)

چکیده

به‌منظور ارزیابی تأثیر غلظت‌های مختلف جاسمونیک اسید بر تغییرات فیزیولوژیکی پرتقال تامسون ناول تحت تنش خشکی آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل سه سطح تنش خشکی شامل ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی (به‌عنوان شاهد)، ۷۵ درصد ظرفیت زراعی (تنش خشکی ملایم) و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی (تنش خشکی شدید) و نیز سه سطح محلول‌پاشی صفر، ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید بودند. نتایج نشان داد که تنش خشکی به‌طور معنی‌داری محتوای نسبی آب، پتانسیل آب گیاه، شاخص سطح برگ، هدایت روزنه‌ای و کلروفیل کل برگ پرتقال تامسون ناول را کاهش داد، درحالی‌که میزان نشت یونی، مالون دی‌آلدهید، قندهای محلول، پرولین و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در شرایط تنش خشکی افزایش یافتند. همچنین مشخص شد که محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید توانست با حفظ بهتر وضعیت آبی برگ (محتوای نسبی آب برگ و پتانسیل آب گیاه)، افزایش شاخص سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، حفظ بهتر پایداری غشاء سلولی (با کاهش نشت یونی و مالون دی‌آلدهید)، حفظ کلروفیل کل در حد مطلوب، افزایش میزان محلول‌های سازگار (قندهای محلول و پرولین) و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز، اثرات منفی تنش خشکی را کاهش دهد. درنهایت، کاربرد محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید به‌ویژه در غلظت ۱۰۰ میکرومولار برای کاهش اثرات منفی تنش خشکی در پرتقال تامسون ناول پیشنهاد می‌گردد.

واژه‌های کلیدی: پایداری غشاء، پتانسیل آب، محلول‌های سازگار، کاتالاز، هدایت روزنه‌ای

مقدمه

براساس جدیدترین آمارنامه وزارت جهاد کشاورزی، در سال ۱۳۹۷ بیشترین میزان تولید از بین محصولات باغبانی مربوط به میوه پرتقال با تولید حدود ۳/۱ میلیون تن و سهم ۱۵/۱ درصد از کل میزان تولید محصولات باغبانی است (بی‌نام، ۱۳۹۷). کشورمان از نظر میزان تولید (۶۱۶۸۶۴ تن) دارای رتبه چهارم و از نظر عملکرد (۲۲۲۶۹۷ کیلوگرم در هکتار) در رده پنجم جهانی قرار دارد (FAO, 2020). در مجموع، مرکبات از جمله میوه‌هایی هستند که برای رشد و تولید اقتصادی نیاز به آب کافی دارند. در اثر کمبود آب، درختان مرکبات دچار تنش کم آبی می‌شوند که با کاهش رشد و تولید میوه همراه است. کمبود منابع آبی فقط مربوط به مناطق خشک و مستعد

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: mahmoudasadi2000@gmail.com

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

خشکسالی نیست بلکه در مناطق پرباران نیز وجود دارد. بالابودن بارش سالانه در شمال کشور چنین وانمود می‌کند که باغ‌های مرکبات آن نیاز به آبیاری ندارند ولی پراکنش زمانی بارش به گونه‌ای است که تنها حداکثر ۳۵ درصد آن در فصل تشکیل و رشد میوه رخ می‌دهد. این میزان بارش به استناد سند ملی آب کشور برای تأمین نیاز آبی درختان مرکبات کافی نیست و باغ‌ها برای داشتن عملکرد اقتصادی نیاز به آبیاری دارند، زیرا مرکبات در برخی از دوره رشد، به‌ویژه مراحل گلدهی و تشکیل میوه، به کم‌آبی حساس‌اند. همچنین به‌دلیل توزیع نامناسب مکانی منابع آب، ذخیره، تأمین و انتقال آب برای بسیاری از باغداران منطقه مذکور پرهزینه و غیرقابل اجرا است (عبادی و همکاران، ۱۳۹۴).

به‌طورکلی، تنش خشکی شایع‌ترین تنش محیطی و یکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده تولید محصولات کشاورزی در سرتاسر جهان است. تنش خشکی باعث کاهش محتویات آب، تضعیف پتانسیل آب برگ و نزول فشار آماس، انسداد روزنه و کاهش بزرگ‌شدن سلول و رشد آن می‌شود. همچنین تنش شدید آب می‌تواند توقف فتوسنتز (به‌دلیل کاهش سطح برگ و تخریب کلروفیل)، اختلال در فرآیندهای طبیعی متابولیسم سلولی و سرانجام مرگ گیاه را به‌دنبال داشته باشد. غشاء سلولی از نخستین اندام‌هایی است که تحت شرایط تنش، آسیب می‌بیند و تراوایی آن افزایش یافته و نشت یونی از سلول باعث مرگ آن می‌گردد. پایداری غشاء سلولی می‌تواند به‌عنوان معیاری از تحمل به تنش خشکی در نظر گرفته شود (Hasanuzzaman and Tanveer, 2020; Gupta *et al.*, 2020).

تنش خشکی باعث ایجاد اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیکی مانند انتقال آب و مواد غذایی، حرکت روزنه‌ای، تنفس و انتقال اسمولیت‌ها در گیاهان می‌شود. علاوه بر این، در اثر تنش کم‌آبی مقدار زیادی گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) در کلروپلاست و میتوکندری تجمع می‌یابند که موجب ایجاد تنش اکسیداتیو می‌شوند. این مولکول‌ها عموماً شامل رادیکال‌های آنیونی سوپراکسید، رادیکال‌های هیدروکسیل و پراکسید هیدروژن هستند. سلول‌های گیاهی جهت کاهش اثرات منفی انواع ROSهای تولیدشده در سلول از سازوکارهای ویژه‌ای از جمله سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی برخوردار هستند. سیستم آنتی‌اکسیدانی شامل عوامل آنزیمی و غیرآنزیمی است، از جمله آنزیم‌ها می‌توان کاتالاز (CAT)، پراکسیداز (POD)، آسکوربات پراکسیداز (APX) و سوپراکسید دیسموتاز (SOD) را نام برد (Kapoor *et al.*, 2020; Gupta *et al.*, 2020). درصورتی‌که شدت تنش بیش از حد تحمل گیاه باشد بین رادیکال‌های آزاد تولیدی و عوامل آنتی‌اکسیدانی عدم توازنی ایجاد می‌شود که منتج به افزایش اکسیداسیون پروتئین‌ها، لیپیدهای غشائی و بالا رفتن تولید مالون دی‌آلدهید (MDA) شده و درنهایت، پتانسیل فتوسنتزی گیاه تحت تأثیر قرار می‌گیرد. در شرایط تنش خشکی، گیاه به‌منظور حفظ تعادل اسمزی خود انواع خاصی از متابولیت‌های سازگار آلی نظیر پرولین و قندهای محلول را تولید کرده و در سیتوپلاسم تجمع می‌دهد. به این عمل تنظیم اسمزی گفته می‌شود که می‌تواند نقش مهمی در مقاومت و پایداری سلول در مقابل تنش خشکی ایفا کند (Kapoor *et al.*, 2020; Hasanuzzaman and Tanveer, 2020).

در بررسی صورت‌گرفته توسط Dos Santos و همکاران (۲۰۱۹) مشخص شد که اعمال تنش خشکی در مرکبات باعث کاهش رنگدانه‌های کلروپلاستی گردید که این امر خود باعث کاهش سرعت فتوسنتز گردید. آن‌ها همچنین نشان دادند که در این شرایط فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز افزایش پیدا کرد. در آزمایش دیگری رفیعی‌راد و همکاران (۱۳۹۷) گزارش نمودند که اعمال تنش خشکی باعث نشت یونی و میزان پرولین و همچنین کاهش میزان کلروفیل، محتوای نسبی آب برگ و پتانسیل آب برگ در نارنگی پیج گردید.

گیاهان پس از درک شرایط تنش، پیام‌هایی را به جریان‌های مختلف متابولیک سلولی می‌فرستند تا ژن‌های دفاعی فعال شوند. مولکول‌های زیادی از جمله جاسمونیک اسید به‌عنوان انتقال‌دهنده پیام در شرایط تنش معرفی شده‌اند. جاسمونیک اسید و متیل استر آن (متیل جاسمونات)، ژن‌های دخیل در عکس‌العمل گیاهان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی را القاء

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

می‌کنند. آن‌ها از طریق فعال‌کردن فرآیندهایی شامل بسته‌شدن روزنه‌ها، تنظیم هدایت آبی و تنظیم فرآیندهای توسعه‌ای مؤثر بر مقاومت به تنش درگیر هستند (Wang *et al.*, 2020; Gomi *et al.*, 2020).

پرهزینه بودن کارهای اصلاحی، وجود ارقام متنوع کم برای هر منطقه و شرایط آب‌وهوایی فرق می‌کند، دخالت ژن‌های متعدد و اثر افزایشی آن‌ها در پاسخ به تنش خشکی باعث می‌شود که اصلاح رقم برای مناطق خشک به کندی انجام شود. بنابراین، استفاده از روش‌های جایگزین مانند کاربرد تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی در شرایط بروز تنش‌های محیطی می‌تواند توجیه‌پذیر باشد (وهبی و همکاران، ۱۳۹۶). از طرف دیگر، امروزه استفاده از مواد طبیعی که مخاطرات محیطی کمتری نیز دارند در جهت افزایش مقاومت به انواع مختلف تنش‌های محیطی رو به افزایش است که یکی از این مواد طبیعی جاسمونیک اسید است. جاسمونیک اسید از جمله مواد تنظیم‌کننده رشد گیاهی است که از طریق افزایش ذخیره کلروفیل و درنتیجه افزایش مقدار فتوسنتز خالص، موجب تحمل به تنش خشکی در گیاه می‌شود. تحت شرایط تنش خشکی، جاسمونیک اسید باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ و نیز افزایش میزان اسید آبسیزیک و اسمولیت‌های داخلی گیاه می‌شود. این ترکیب همچنین در افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نظیر سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز، گلوتاتیون ردوکتاز، گلوتاتیون پراکسیداز و آسکوربات نقش دارد (خادمیان و همکاران، ۱۳۹۸؛ Wasternack *et al.*, 2014؛ Gomi *et al.*, 2020). در مطالعه صورت‌گرفته توسط Siddiqi و Husen (۲۰۱۹) نشان داده شده که تیمار جاسمونیک اسید در شرایط بروز تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی می‌تواند با حفظ بهتر پتانسیل آب گیاه (با تولید محلول‌های سازگار و تنظیم اسمزی)، حفظ بازدهی فتوسنتز در سطح بهینه (با جلوگیری از تجزیه رنگدانه‌های فتوسنتزی و تنظیم هدایت روزنه‌ای)، حفظ پایداری غشاء سلولی (با جلوگیری از پراکسیده‌شدن لیپیدها) و افزایش فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی سلولی (سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی) در گیاهان مختلف باعث رشد بهینه و عملکرد مناسب گیاهان مختلف گردد.

با توجه به مطالب عنوان‌شده، درک مکانیسم‌های مقاومت گیاهان نسبت به این تنش در سطوح مختلف فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی می‌تواند راهی در جهت افزایش عملکرد گیاهان در شرایط نامطلوب محیطی باشد. بنابراین در بررسی حاضر سعی شده است تا اثرات محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید بر تغییرات فیزیولوژیکی شامل تغییرات وضعیت آبی برگ (محتوای نسبی آب و پتانسیل آب)، سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، میزان پایداری غشاء سلولی (نشت یونی و مالون دی‌آلدهید)، کلروفیل کل، محلول‌های سازگار (قندهای محلول و پرولین) و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز) پرتقال تامسون ناول تحت شرایط تنش خشکی مورد ارزیابی قرار گیرد.

مواد و روش‌ها

محل انجام آزمایش و مواد گیاهی: پژوهش حاضر در پژوهشکده مرکبات و میوه‌های نیمه‌گرمسیری کشور در شهر رامسر به طول جغرافیایی ۵۰ درجه و ۴۰ دقیقه شرقی و عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۵۲ دقیقه شمالی با ارتفاع ۵ متر از سطح دریا و حداقل و حداکثر دمای آن به‌ترتیب ۲ و ۳۰ درجه سانتی‌گراد، در سال ۱۳۹۸ انجام شد. به این منظور ابتدا نهال‌های پنج ساله پرتقال تامسون ناول (*Citrus sinensis* cv. Thomson Navel) روی پایه سیترومِلو انتخاب و در داخل گلدان‌های پلی‌اتیلنی پرشده با خاک منطقه قرار داده خواهند شد. نهال‌های انتخاب‌شده به‌صورت یکنواخت و یکدست بوده و دارای ارتفاع متوسط ۱۰±۱۸۰ و قطر متوسط ۰/۲ ±۲ سانتی‌متر بودند. در تمام طول دوره آزمایش که مدت آن سه ماه (فروردین، اردیبهشت و خرداد) بود، گلدان‌ها در فضای آزاد و در شرایط طبیعی محیط (با میانگین دمای هوای بین ۲۰ تا ۳۲ درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۸۰ تا ۹۰ درصد) قرار داده شدند.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

اعمال تیمارها: در بررسی حاضر تیمارهای مورد مطالعه شامل جاسمونیک اسید در سه سطح (صفر، ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار) و تیمار تنش خشکی در سه سطح آبیاری در حد ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی (Field capacity, FC) (شاهد یا بدون تنش خشکی)، ۷۵ درصد ظرفیت زراعی (تنش خشکی ملایم) و ۵۰ درصد ظرفیت زراعی (تنش خشکی شدید) پس از رشد کافی گیاهان از اواخر خردادماه تا اواخر شهریور اعمال گردید. تعیین میزان رطوبت خاک در حد ظرفیت زراعی (رطوبت ظرفیت زراعی مقدار رطوبتی است که یک خاک اشباع‌شده پس از خارج‌شدن آب ثقلی در خود نگه می‌دارد، که تابعی از بافت و ساختمان خاک است) به روش زیر صورت گرفت:

تعدادی از گلدان‌های حاوی بستر مورد آزمایش، اشباع از آب گردید، به‌نحوی‌که آب از ته گلدان‌ها خارج شد. جهت جلوگیری از تبخیر، سطح گلدان‌ها با فویل آلومینیومی پوشانده شد و در فواصل زمانی ۲۴ ساعت از خاک گلدان‌ها نمونه‌هایی تهیه شد. ابتدا وزن تر (FW) نمونه‌ها یادداشت شد و سپس برای تعیین وزن خشک (DW)، نمونه‌ها به‌مدت ۴۸ ساعت در دمای ۱۰۵ الی ۱۱۰ درجه سانتی‌گراد در آون قرار داده شدند. درنهایت ظرفیت زراعی (FC) با رابطه زیر محاسبه شد:

$$FC = [(FW - DW) / DW] \times 100$$

برای محاسبه میزان آب مورد نیاز هر گلدان از روش توزین گلدان‌ها و تعیین میانگین آن به‌عنوان آب مصرفی تیمارها، استفاده گردید. در طول دوره رشد، هر روزه کلیه گلدان‌ها با توجه به تغییرات دمای هوا، با ترازوی دیجیتالی حساس توزین گردید و هر گلدان در وزن تیمار مربوط ثابت نگه داشته شد.

به‌منظور اعمال تیمار محلول‌پاشی جاسمونیک اسید، ابتدا جاسمونیک اسید (Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) در اتانول ۹۵ درصد حل شده و سپس براساس غلظت‌های مورد نظر در پژوهش، با آب‌مقطر مخلوط شده و توسط سم‌پاش پشتی ۲۰ لیتری، در چهار نوبت هر سه هفته یکبار روی برگ‌ها اسپری گردید. به‌منظور اینکه ترکیبات محلول‌پاشی‌شده به سطح برگ کاملاً بچسبد، در تمامی تیمارها از چند قطره توین ۲۰ (Tween 20) با غلظت ۰/۰۵ درصد به عنوان یک چسباننده آلی استفاده شد. در پایان آزمایش نمونه‌های برگی جمع‌آوری شده و برای اندازه‌گیری صفات مورد ارزیابی قرار گرفتند.

اندازه‌گیری صفات، محتوای نسبی آب برگ (Relative Water Content, RWC): برای این منظور همچون روش Wahbi و همکاران (۲۰۰۵) نمونه‌های برگی از جهت‌های مختلف هر نهال جدا و با پوشش پاکت پلاستیکی و استقرار آن در یک محفظه سرد به آزمایشگاه منتقل می‌شد. در آزمایشگاه پس از اندازه‌گیری وزن تر و استقرار آن‌ها به‌مدت ۲۴ ساعات در یک محفظه تاریک وزن آماس‌یافته (پلیده) اندازه‌گیری می‌شد. سپس برای رسیدن به وزن خشک، به‌مدت ۴۸ ساعت در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد در آون نگهداری و سرانجام محتوای نسبی آب از رابطه زیر تعیین شد:

$$RWC = (FW - DW) / (TW - DW)$$

که در آن FW، TW و DW به‌ترتیب وزن تر، پلیده و خشک برگ (گرم) است.

پتانسیل آب گیاه: برای اندازه‌گیری پتانسیل آب گیاه پس از انتخاب نمونه‌های برگی بر روی نهال‌ها، مطابق روش Turner (۱۹۸۱) و Ortuno و همکاران (۲۰۰۶)، نمونه‌ها با پاکت پلاستیکی مشکی کوچک با روکش ورق نازک آلومینیمی پوشیده می‌شد. یک تا دو ساعت بعد، برگ‌ها از نهال جدا و در مدت کمتر از ۲۰ ثانیه به محفظه دستگاه اتاقک فشار (Scholander pressure bomb, Soil Moisture Equipment Corp., USA) منتقل و پتانسیل آب گیاه اندازه‌گیری شد.

شاخص سطح برگ: شاخص سطح برگ طبق رابطه زیر تعیین گردید (Rasheed *et al.*, 2003):

$$LAI = LA / A$$

در این رابطه LA: مجموع مساحت برگ اندازه‌گیری‌شده با استفاده از دستگاه سطح‌سنج برگ (مدل Area meter AM300، BioScientific Ltd., ADC) و A: زمین اختصاص یافته به هر گیاه است.

هدایت روزنه‌ای: اندازه‌گیری هدایت روزنه‌ای چهار تا

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

هشت برگ بالغ از جهت‌های مختلف هر نهال با استفاده از دستگاه پرومتر (Leaf PorometerSC-1, Decagon Devices, Inc., USA) انجام شد.

کلروفیل کل: ابتدا نمونه برگی با استفاده از استون ۸۰ درصد استخراج شده سپس محلول رویی جداسازی گردید. میزان جذب نمونه‌ها با دستگاه اسپکتروفتومتر (NanoDrop® ND-1000 UV-Vis, USA) در طول‌موج‌های ۶۶۳ و ۶۴۵ خوانده و میزان کلروفیل کل طبق فرمول زیر محاسبه شد (Arnon, 1949):

$$\text{Total chl} = [20.2\ A_{645} + 8.02\ A_{663}] \times V/1000 \times W$$

که در این فرمول V حجم محلول فوقانی حاصل از سانتریفیوژ و W وزن تر نمونه برگ بر حسب گرم است.

پرولین: میزان پرولین برگ با استفاده از روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) اندازه‌گیری شد. ابتدا نمونه برگی استخراج شده با سولفوسالیسیلیک اسید با معرف ناین‌هیدرین و استیک اسید، مخلوط شده و پس از انتقال به حمام آب گرم، با اضافه-کردن تولوئن میزان جذب فاز رویی عصاره استخراج شده با اسپکتروفوتومتر در طول‌موج ۵۲۰ نانومتر خوانده شد.

قندهای محلول: برای تعیین میزان قندهای محلول در آب از روش فنل سولفوریک استفاده گردید. بعد از رسم منحنی استاندارد و اندازه‌گیری شدت جذب غلظت‌های مختلف گلوکز در طول‌موج ۶۲۵ نانومتر، میزان قندهای محلول برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر برگ محاسبه شد (Irigoyen *et al.*, 1992).

مالون دی‌آلدهید: برای اندازه‌گیری شاخص پراکسیداسیون لیپیدها، غلظت مالون دی‌آلدهید (محصول واکنش پراکسیداسیون لیپیدها) مورد ارزیابی قرار گرفت. مالون دی‌آلدهید در واکنش با تیوباربیتوریک اسید تشکیل کمپلکس رنگی داد که در طول‌موج ۵۳۲ نانومتر جذب آن ثبت و سپس جذب سایر رنگدانه‌های غیراختصاصی در ۶۰۰ نانومتر تعیین و از جذب ۵۳۲ نانومتر کسر گردید (Campos *et al.*, 2003).

نشت یونی: برای بررسی نشت یونی، قطعات یکسان برگی به ابعاد یک سانتی‌متر مربع (دو طرف رگبرگ اصلی) تهیه و در درون لوله آزمایش درپوش‌دار محتوی ۱۰ میلی‌لیتر آب‌مقطر قرار داده و پس از ۲۴ ساعت شیکر در دمای آزمایشگاه، میزان نشت یونی مرحله اول اندازه‌گیری شد (EL1). در ادامه جهت اندازه‌گیری نشت مرحله دوم (EL2) لوله‌های آزمایش محتوی آب‌مقطر و قطعات برگی بکار گرفته‌شده برای نشت مرحله اول اتوکلاو گردید (در دمای ۱۲۱ درجه سانتی گراد به‌مدت ۲۰ دقیقه). پس از خروج (از اتوکلاو) مجدداً لوله‌های آزمایش محتوی آب‌مقطر و قطعات برگی به‌مدت ۱۲ ساعت شیکر و سپس هدایت الکتریکی مرحله دوم ثبت و بر مبنای فرمول ارائه‌شده نشت یونی محاسبه شد (Sullivan and Ross, 1979):

$$\%EL = (EL1 / EL2) \times 100$$

آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی: به‌منظور استخراج و اندازه‌گیری آنزیم‌ها، برگ‌های فریزشده در هاون چینی ریخته و نیتروژن مایع به آن اضافه شد. سپس برگ‌ها به‌خوبی کوبیده شد تا کاملاً خرد شوند. ۰/۵ گرم از پودر برگ آسیاب‌شده به میکروتیوب‌های ۲ میلی‌لیتری منتقل شدند و یک میلی‌لیتر از بافر استخراج به آن اضافه و به‌مدت ۳۰ ثانیه ورتکس شدند. سپس به‌مدت ۱۵ دقیقه با ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد، سانتریفوژ شدند. پس از اتمام سانتریفوژ عصاره‌های رویی با استفاده از سمپلر برداشته شدند و به میکروتیوب‌های ۱/۵ میلی‌لیتری منتقل شدند و دوباره به‌مدت ۱۰ دقیقه با ۱۴۰۰۰ دور در دقیقه در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد، سانتریفوژ شدند. پس از اتمام سانتریفوژ، عصاره‌های رویی با استفاده از سمپلر برداشته و به میکروتیوب‌هایی با همان حجم منتقل شدند. میکروتیوب‌های حاوی عصاره‌ها در زمان سایش برگ‌ها و سانتریفوژ نمونه‌های دیگر در داخل ظرف یخ نگهداری شدند و در صورت عدم استفاده به فریزر۸۰- درجه سانتی‌گراد انتقال داده شدند (Beauchamp and Fridovich, 1971). از این عصاره‌ها برای فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسداز استفاده شد.

سوپراکسید دیسموتاز (SOD): برای ارزیابی فعالیت این آنزیم علاوه بر عصاره واکنش نمونه، به محلول بلانک و کنترل

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

نیز نیاز است که محتوی بلانک و کنترل مشابه عصاره واکنش نمونه بوده، با این تفاوت که محلول بلانک و کنترل فاقد سوپرناتانت آنزیمی بودند. تیوپ‌های حاوی عصاره واکنش نمونه و کنترل به‌مدت ۱۵ دقیقه درحالی‌که به آرامی تکان داده می‌شدند در معرض یک عدد لامپ فلورسانس با نور تولیدی ۴۰۰ لوکس (در دمای اتاق) قرار گرفتند. محلول بلانک نیز به مدت ۱۵ دقیقه در شرایط تاریک و دمای اتاق قرار داشت. در ادامه با صفرنمودن دستگاه اسپکتروفتومتر نانودراپ توسط بلانک، جذب نمونه و کنترل در طول‌موج ۵۶۰ نانومتر ثبت گردید. فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز بر مبنای واحد آنزیمی در میلی‌گرم وزن تر برگ بیان شد. هر واحد فعالیت سوپراکسید دیسموتاز عبارت است از مقداری از آنزیم که برای ۵۰ درصد مهار احیاء فتوشیمیایی نیتروبلو تترازولیوم، تحت شرایط سنجش مورد نیاز است (Sheng Wu *et al.*, 2006).

فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT): فعالیت آنزیم کاتالاز به دنبال کاهش جذب پراکسید هیدروژن با ضریب خاموشی ۳۹/۴ $mM\ cm^{-1}$ در مدت زمان ۲ دقیقه و در طول‌موج ۲۴۰ نانومتر ارزیابی شد. محلول واکنش برای تعیین فعالیت آنزیم کاتالاز به حجم یک میلی‌لیتر متشکل از پراکسید هیدروژن ۱۵ میلی‌مولار، بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار و عصاره آنزیمی با pH برابر با ۷ بود. برای هر نمونه سه قرائت بدون خطا ثبت گردید و فعالیت این آنزیم برحسب یک واحد آنزیمی در گرم وزن تر برگ بیان شد. هر واحد فعالیت آنزیم کاتالاز، به‌صورت مقداری از آنزیم که ۱ مایکرومولار پراکسید هیدروژن را در هر دقیقه در شرایط سنجش تجزیه می‌کند، قابل تعریف است (Cakmak and Horst, 1991).

فعالیت آنزیم پراکسیداز (POD): محلول واکنشی به حجم یک میلی‌لیتر متشکل از ۴۷۵ میکرولیتر گایاکول ۴۵ میلی‌مولار، ۴۷۵ میکرولیتر پراکسید هیدروژن ۱۰۰ میلی‌مولار و عصاره آنزیمی بود. میزان جذب با فاصله زمانی ۱۰ ثانیه یکبار در مدت زمان ۲ دقیقه در شرایط دمای اتاق در طول‌موج ۴۷۰ نانومتر با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر اندازه‌گیری و ثبت گردید. برای هر نمونه سه قرائت بدون خطاء ثبت شد. ضریب خاموشی این آنزیم معادل ۲۶/۶ $mM\ cm^{-1}$ بود که برای محاسبه فعالیت آنزیم بکار گرفته شد. فعالیت آنزیم براساس تغییر جذب کووت کوارتز محلول واکنش برعلیه کووت بلانک در طول مسیر یک سانتی‌متری بود. فعالیت این آنزیم برحسب یک واحد آنزیمی در گرم وزن تر برگ بیان شد. هر واحد آنزیمی، عبارت است از مقداری از آنزیم که سبب افزایش یک صدم درصد جذب در طول‌موج ۴۷۰ نانومتر (در هر دقیقه) گردد (Hegar *et al.*, 1996).

فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX): فعالیت این آنزیم از طریق اندازه‌گیری اکسیدشدن آسکوربات توسط اسپکتروفتومتر در طول‌موج ۲۹۰ نانومتر برای مدت زمان ۱ دقیقه انجام شد. ابتدا نمونه بلانک (با حجم نیم میلی‌لیتر) حاوی ۴۹۰ میکرولیتر از بافر شماره ۲ و ۱۰ میکرولیتر بافر فسفات، نمونه‌های عصاره (با حجم نیم میلی‌لیتر) حاوی ۴۹۰ میکرولیتر از بافر شماره ۲ و ۱۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی تهیه شد و پس از بهم‌زدن (با گذاشتن پارافیلم بر روی کووت) سرعت واکنش آنزیمی در طول‌موج ۲۹۰ نانومتر ثبت و فعالیت آنزیمی با ضریب خاموشی ۲/۸ $mM^{-1}cm^{-1}$ محاسبه شد (Nakano and Asada, 1981).

آزمایش حاضر به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شد. فاکتورهای مورد بررسی شامل تیمار تنش خشکی در سه سطح (۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی) و تیمار محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید در سه سطح (صفر، ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار) بودند. آنالیز آماری آزمایش با نرم‌افزار SAS (SAS Version 9.1 2002–2003, Institute, Cary, NC) و رسم نمودارها با نرم‌افزار Excel صورت گرفت. مقایسه میانگین داده‌ها نیز با آزمون حداقل اختلاف معنی‌داری (LSD) انجام شد. همچنین قبل از آنالیز آماری، داده‌ها از لحاظ‌نرمال بودن مورد بررسی قرار گرفتند.

نتایج و بحث

صفات روابط آبی، محتوای نسبی آب برگ: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات ساده تنش خشکی و

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی و محلول‌پاشی جاسمونیک اسید بر برخی صفات فیزیولوژیکی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی پرتقال تامشون ناول

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات						
		محتوای نسبی آب برگ	پتانسیل آب گیاه	شاخص سطح برگ	هدایت روزنه‌ای	کلروفیل کل	قندهای محلول	پرولین
خشکی	۲	۴۰۴۹/۷۶**	۱/۰۰۲**	۸۴/۰۶**	۰/۰۲۴۷**	۲۸/۰۳**	۷۹۳/۴۴**	۱۰۳۵/۴۹**
جاسمونیک اسید	۲	۲۱۹۲/۴۲**	۰/۰۸۰**	۸/۴۵**	۰/۰۸۶۳**	۶/۸۶**	۳۶۰/۱۱**	۳۱۶/۱۸**
خشکی × جاسمونیک اسید	۴	۱۰۰/۶۶**	۰/۰۱۹۹**	۱/۵۸*	۰/۰۰۷۹**	۰/۵۸*	۴۳/۸۹**	۱۰/۰۲^{ns}
خطای آزمایشی	۱۸	۷/۱۴	۰/۰۰۳	۰/۳۸	۰/۰۰۰۱	۰/۱۲	۹/۱۱	۱۷/۶۹
ضریب تغییرات	-	۸/۲۳	۱۰/۲۴	۲/۵۲	۲/۸۱	۸/۱۵	۳/۷۳	۱۱/۱۷

**، * و ^{ns} به‌ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد، پنج درصد و عدم معنی‌داری

ادامه جدول ۱-

منابع تغییر	درجه آزادی	میانگین مربعات				
		نشت الکترولیتی	مالون دی‌آلدهید	کاتالاز	سوپراکسید دیسموتاز	آسکوربات پراکسیداز	پراکسیداز
خشکی	۲	۲۴۹۰/۰۱**	۱/۷۷۲**	۰/۰۳۶۸**	۸۲۷/۰۵**	۱۵/۳۷**	۱۳۲۵/۲۵**
جاسمونیک اسید	۲	۱۳۷/۵۸**	۰/۵۰۷**	۰/۰۳۱۱۲**	۹۲/۵۷**	۲/۴۳**	۴۸۶/۱۳**
خشکی × جاسمونیک اسید	۴	۳۵/۸۶**	۰/۰۰۳^{ns}	۰/۰۰۰۷^{ns}	۳/۷۹*	۰/۳۹**	۳۲/۷۲^{ns}
خطای آزمایشی	۱۸	۲/۵۸	۰/۰۰۵	۰/۰۰۰۳	۱/۰۸	۰/۰۳	۱۷/۵۵
ضریب تغییرات	-	۳/۹۹	۴/۸۱	۴/۸۹	۲/۲۷	۸/۲۶	۱۰/۶۵

**، * و ^{ns} به‌ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد، پنج درصد و عدم معنی‌داری

محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید و نیز اثرات متقابل آن‌ها بر محتوای نسبی آب برگ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). مقایسه میانگین داده‌ها حاکی از آن است که به‌طورکلی با اعمال تنش خشکی محتوای نسبی آب برگ به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۲). همچنین مشخص شد که محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید به‌طور معنی‌داری باعث حفظ بیشتر محتوای نسبی آب برگ در تمامی سطح خشکی گردید که در این میان غلظت ۱۰۰ میکرومولار نسبت به غلظت ۲۰۰ میکرومولار مؤثرتر بود (جدول ۲).

پتانسیل آب گیاه: براساس جدول ۱ مشخص شد که پتانسیل آب گیاه به‌طور معنی‌دار و در سطح احتمال ۱ درصد تحت‌تأثیر اثرات ساده و اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت. نتایج نشان داد که تنش خشکی به‌طور معنی‌داری باعث کاهش میزان پتانسیل آب گیاه در گیاه گردید (جدول ۲). مشخص شد که گیاهانی که با جاسمونیک اسید محلول‌پاشی شده بودند در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی نشده از پتانسیل آب گیاه بالاتری برخوردار بودند که در این میان بین غلظت‌های مختلف جاسمونیک اسید از لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۲).

نتایج بررسی حاضر با یافته‌های رفیعی‌راد و همکاران (۱۳۹۷) مطابقت دارد که نشان دادند اعمال تنش خشکی در سطوح ۷۵ و ۵۰ درصد ظرفیت زارعی باعث کاهش محتوای نسبی آب برگ و پتانسیل آب برگ در نارنگی پیج [(*Citrus reticulata* cv. Blanco×*C. paradise*)×*C. reticulata*] گردید. محتوای آب نسبی منعکس‌کننده فعالیت متابولیک در

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

جدول ۲- مقایسه میانگین اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید بر برخی صفات برگ پرتقال تامسون ناول

خشکی	جاسمونیک اسید (میکرومولار)	محتوای نسبی آب (درصد)	پتانسیل آب گیاه (مگا پاسکال)	شاخص سطح برگ	هدایت روزنه‌ای (مول بر مترمربع بر ثانیه)	کلروفیل کل (میلی‌گرم بر گرم وزن تازه)
شاهد (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)	۰	۳۵/۴۷^{c}	−۰/۳۱۸^{de}	۲۸/۲۴^{a}	۰/۰۹۴^{e}	۵/۴۳^{c}
	۱۰۰	۶۸/۲۹^{a}	−۰/۲۲۲^{e}	۲۸/۴۷^{a}	۰/۱۹۰^{c}	۶/۶۳^{a}
	۲۰۰	۵۶/۱۷^{b}	−۰/۲۶۵^{e}	۲۷/۰۴^{a}	۰/۳۹۴^{a}	۶/۴۱^{ab}
ملایم (۷۵ درصد ظرفیت زراعی)	۰	۱۰/۲۳^{f}	−۰/۵۰۴^{c}	۲۴/۰۴^{bc}	۰/۰۹۱^{e}	۳/۳۶^{de}
	۱۰۰	۴۰/۲۱^{c}	−۰/۴۰۹^{cd}	۲۴/۸۹^{b}	۰/۱۵۷^{d}	۵/۶۷^{bc}
	۲۰۰	۲۱/۲۱^{de}	−۰/۴۳۴^{cd}	۲۴/۴۳^{b}	۰/۲۵۷^{b}	۳/۸۵^{d}
شدید (۵۰ درصد ظرفیت زراعی)	۰	۵/۸۹^{f}	−۱/۱۳۰^{a}	۱۹/۷۹^{d}	۰/۰۸۷^{e}	۱/۶۵^{f}
	۱۰۰	۲۶/۶۷^{d}	−۰/۷۷۶^{b}	۲۲/۹۲^{c}	۰/۰۸۶^{e}	۳/۳۸^{de}
	۲۰۰	۱۸/۱۹^{e}	−۰/۸۳۹^{b}	۲۲/۷۵^{c}	۰/۱۹۱^{c}	۲/۸۵^{e}

* **در هر ستون حروف مشترک نشان‌دهنده عدم معنی‌داری در سطوح متناظر با آزمون LSD است.**

بافت‌های گیاه بوده و به‌عنوان شاخصی مناسب به‌منظور شناسایی گیاهان در تحمل پسابیدگی استفاده می‌شود. گیاهان متحمل به خشکی با جذب آب از پروتوپلاست، آب بیشتری را در خود گیاهان عموماً نگهداری می‌کنند، بنابراین دارای مقدار بالاتری محتوای آب نسبی هستند. یکی از مهم‌ترین عوامل حفظ بقاء گیاه در شرایط تنش، توانایی گیاه در حفظ آب سلولی از طریق افزایش مقدار محتوای نسبی آب برگ و حفظ بهتر پتانسیل آب گیاه است. کاهش میزان محتوای نسبی آب گیاه در شرایط تنش خشکی، با کاهش میزان رطوبت خاک مرتبط است. افزایش مقاومت روزنه‌ای و به‌دنبال آن کاهش تعرق به‌دلیل تولید آبسزیک اسید در ریشه‌ها، افزایش جذب و انتقال آب و همچنین افزایش کشسانی دیواره سلول از علل مهم حفظ محتوای نسبی آب و پتانسیل آب در شرایط کم‌آبی است (Elsheery and Cao, 2008; Gupta *et al.*, 2020).

مزارعی و همکاران (۱۳۹۸) در بررسی اثر جاسمونیک اسید روی گیاه مریم‌گلی (*Salvia officinalis* L.) گزارش نمودند که محتوای نسبی آب برگ در پاسخ به تیمار جاسمونیک اسید افزایش یافت که با نتایج بررسی حاضر مطابقت دارد. همچنین خادمیان و همکاران (۱۳۹۸) گزارش نمودند که جاسمونیک اسید باعث افزایش محتوای آب برگ گیاه دارویی گلرنگ (*Carthamus tinctorius* L.) تحت تنش خشکی گردید. به‌نظر می‌رسد جاسمونیک اسید با بستن روزنه‌ها (به‌عنوان یک مکانسیم مقاومت به تنش) باعث کاهش تعرق و حفظ آب برگ در حد بهینه می‌شود (حقیقی و منصوری، ۱۳۹۷).

همچنین، این احتمال وجود دارد که جاسمونیک اسید به‌عنوان یک تنظیم‌کننده می‌تواند تولید مواد تنظیم‌کننده اسمزی به‌ویژه ساخت قندها و پرولین را در جهتی القاء کند که درنهایت موجب حفظ محتوای نسبی آب گیاه شود (Siddiqi and Husen, 2019; Gomi, 2020).

صفات برگ، شاخص سطح برگ: تجزیه واریانس داده‌ها (جدول ۱) نشان داد که اثرات ساده و همچنین اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید به‌طور معنی‌داری شاخص سطح برگ را تحت‌تأثیر قرار داد. مطابق جدول مقایسه میانگین اثرات متقابل (جدول ۲) مشخص شد که با افزایش شدت تنش خشکی شاخص سطح برگ پرتقال تامسون ناول به تدریج کاهش پیدا کرد. در سطوح ۱۰۰ و ۷۵ درصد ظرفیت زراعی بین گیاهان محلول‌پاشی‌شده با

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

جاسمونیک اسید و محلول‌پاشی‌نشده از لحاظ شاخص سطح برگ تفاوت معنی‌داری وجود نداشت اما در شراط تنش خشکی شدید (۵۰ درصد ظرفیت زراعی)، گیاهان محلول‌پاشی شده دارای شاخص سطح برگ بالاتری بودند (جدول ۲).

مطابق با نتایج بررسی حاضر راد و همکاران (۱۳۹۴) گزارش نمودند که سطح برگ درخت انار (*Punica granatum* L.) در پاسخ به تنش خشکی کاهش معنی‌داری را نشان داد. سطح برگ تعیین‌کننده میزان تشعشع جذب‌شده توسط گیاه و بنابراین تعرق و تولید ماده خشک است. به‌طورکلی، تنش خشکی سبب کاهش تعداد برگ و شاخص سطح برگ می‌گردد. به‌عنوان یک مکانیسم مقاومت به خشکی، تحت شرایط تنش خشکی برگ‌های کوچک و باریک در گیاه، شاخص سطح برگ کمتری را ایجاد کرده و بدین ترتیب میزان تعرق کاهش یافته و آب بیشتری در خاک ذخیره می‌شود. در شرایط بروز تنش خشکی، به محض آن‌که آب برگ کاهش می‌یابد فشار تورژسانس بافت برگ‌ها کاهش یافته و برگ‌ها شروع به پژمرده شدن می‌کنند. نبودن تورژسانس سلولی کاهش تقسیم سلولی و کاهش هدایت روزنه‌ای یا بسته‌شدن روزنه‌ها، کاهش فتوسنتز و رشد گیاه را به‌همراه دارد، که این‌ها از عوامل ثانویه کاهش سطح برگ قلمداد می‌شود. همچنین، کاهش سطح در زمان تنش خشکی می‌تواند به‌علت پیری زودرس، عاملی برای کاهش تعرق و رسیدگی زودتر گیاه باشد. از طرف دیگر، کاهش تقسیم سلولی در اثر افزایش میزان اسید آبسزیک، تأمین‌نشدن آسیمیلات مورد نیاز برای رشد برگ و درنتیجه کاهش فتوسنتز از عوامل دیگر کاهش شاخص سطح برگ بر اثر تنش خشکی ذکر شده‌اند (Hasanuzzaman and Tanveer, 2020; Gupta *et al.*, 2020; Nohong and Nompo, 2015).

وهبی و همکاران (۱۳۹۶) در بررسی خود در مورد اثر تیمار جاسمونیک اسید بر رشد گیاه گندم (*Triticum aestivum* L.) تحت تنش رطوبتی گزارش نمودند که جاسمونیک اسید باعث افزایش سطح برگ گیاه تحت شرایط تنش رطوبتی گردید که با نتایج بررسی حاضر هخوانی دارد. جاسمونیک اسید احتمالاً از طریق خنثی‌سازی ترکیبات اکسیدکننده مانند هیدروژن پراکسید از بسته‌شدن روزنه‌ها توسط هیدروژن پراکسید کاسته و همچنین از آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تجمع ROSها بر آنزیم‌های چرخه کالوین و رنگیزهای فتوسنتزی مانند کلروفیل می‌کاهد. بنابراین به‌نظر می‌رسد که این ترکیب آنتی‌اکسیدانی با بهبود وضعیت فتوسنتز و کاهش ترکیبات اکسیدکننده می‌تواند در افزایش توسعه سلولی، کاهش تنفس و درنهایت در افزایش سطح برگ نقش مؤثری داشته باشد (Wang *et al.*, 2020; Gomi *et al.*, 2020).

هدایت روزنه‌ای: مطابق جدول تجزیه واریانس (جدول ۱) مشخص شد که هدایت روزنه‌ای برگ پرتقال تامسون ناول به‌طور معنی‌دار و در سطح احتمال ۱ درصد تحت تأثیر اثرات ساده و اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت. مقایسه میانگین نشان داد که هدیت روزنه‌ای برگ در پاسخ به تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت (جدول ۲). در مجموع گیاهان محلول‌پاشی‌شده با جاسمونیک اسید از هدایت روزنه‌ای بالاتری در مقایسه با گیاهان تیمارنشده برخوردار بودند که در این میان غلظت ۲۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید مؤثرتر از غلظت ۱۰۰ میکرومولار بود (جدول ۲).

همراستا با نتایج بررسی حاضر حسنی‌مقدم و همکاران (۱۳۹۴) نشان دادند که هدایت روزنه‌ای ارقام مختلف انار (*Punica granatum* L.) در پاسخ به تنش خشکی به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. تجمع اسید آبسزیک در سلول‌های محافظ روزنه در اثر انتقال پیام از ریشه به برگ و کاهش محتوای نسبی برگ از مهم‌ترین دلایل بسته‌شدن روزنه در اثر تنش خشکی است. بسته‌شدن روزنه‌ها از اولین پاسخ‌های گیاه به تنش خشکی است و به‌نظر می‌رسد که علت اصلی اختلال فتوسنتز ناشی از خشکی است. بسته‌شدن روزنه‌ها مقدار دی‌اکسید کربن قابل دسترس برای سلول‌های مزوفیل را محدود می‌کند. همچنین، کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش دمای سایه‌انداز گیاهی در اثر کمبود آب نشان‌دهنده بسته‌شدن نسبی روزنه‌ها و کاهش تعرق که فرآیند خنک‌کننده گیاهان است است. از طرفی بسته‌شدن روزنه‌ها، ورود دی‌اکسید کربن

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

به برگ را مختل کرده و این امر باعث کاهش غلظت دی‌اکسید کربن در جایگاه آنزیم رابیسکو شده که نتیجه آن کاهش فتوسنتز و افزایش تنفس نوری و درنهایت کاهش ماده خشک تولیدی و متعاقب آن کاهش عملکرد خواهد بود (Hasanuzzaman and Tanveer, 2020; Gupta *et al.*, 2020; Kapoor *et al.*, 2020).

اخیراً محتشمی و تدین (۱۳۹۹) با مطالعه ژنوتیپ‌های گلرنگ (*Carthamus tinctorius* L.) تحت تیمارهای کم آبیاری نشان داند که جاسمونیک اسید بر هدایت روزنه‌ای دارای اثر معنی‌داری است. اسید جاسمونیک و متیل استر آن (متیل جاسمونات) می‌توانند ژن‌های دخیل در عکس‌العمل گیاهان به انواع مختلف تنش‌های زیستی و غیرزیستی را القاء کنند. آن‌ها از طریق فعال‌کردن فرآیندهایی شامل بسته‌شدن روزنه‌ها می‌توانند بر هدایت روزنه‌ای اثر مستقیمی داشته باشند (Siddiqi and Husen, 2019; Gomi *et al.*, 2020).

کلروفیل کل: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثرات ساده تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید و نیز اثرات متقابل آن‌ها بر میزان کلروفیل کل برگ پرتقال تامسون ناول معنی‌دار بود (جدول ۱). به‌طورکلی با اعمال تنش خشکی میزان کلروفیل کل برگ به‌طور معنی‌داری کاهش یافت که این کاهش در شرایط تنش خشکی شدید کاملاً مشهود بود (جدول ۲). همچنین مشخص شد که محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید به‌طور معنی‌داری باعث حفظ بیشتر میزان کلروفیل کل برگ در تمامی سطح خشکی گردید (جدول ۲).

کاهش میزان کلروفیل در پاسخ به تنش خشکی قبلاً هم توسط فیفائی و همکاران (۱۳۹۴) در پایه‌های تجاری مرکبات، فیفائی و همکاران (۱۳۹۵) در دانهال‌های مرکبات، رفیعی‌راد و همکاران (۱۳۹۷) در نارنگی پیج و فیفائی و همکاران (۱۳۹۸) در ژنوتیپ‌های طبیعی مرکبات گزارش شده است. میزان کلروفیل در گیاهان زنده یکی از فاکتورهای مهم حفظ ظرفیت فتوسنتزی است و حفظ غلظت کلروفیل تحت تنش خشکی به ثبات فتوسنتز در این شرایط کمک می‌کند. به‌نظر می‌رسد کاهش میزان کلروفیل تحت تنش شدید خشکی، به‌علت افزایش فعالیت آنزیم کلروفیلاز و پراکسیداز، تولید انواع مختلف رادیکال‌های آزاد اکسیژن و در نتیجه پراکسیداسیون و تجزیه کلروفیل و همچنین هیدرولیز پروتئین‌های تیلاکوئیدی باشد (Kapoor *et al.*, 2020; Gupta *et al.*, 2020).

نتایج بررسی حاضر با یافته‌های مزارعی و همکاران (۱۳۹۸) در مورد افزایش میزان کلروفیل برگ گیاه مریم‌گلی در اثر تیمار جاسمونیک اسید مطابقت دارد. جاسمونیک اسید و متیل جاسمونات با تشکیل آمینولوولینیک اسید سبب بیان ژن‌های آنزیم‌های کلیدی در بیوسنتز کلروفیل می‌شوند و از طریق میزان کلروفیل را افزایش می‌دهند (مزارعی و همکاران، ۱۳۹۸).

محلول‌های سازگار، قندهای محلول: براساس تجزیه واریانس (جدول ۱) مشخص شد که میزان قندهای محلول برگ به‌طور معنی‌دار و در سطح احتمال ۱ درصد تحت تأثیر اثرات ساده و اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت. نتایج نشان داد که میزان قندهای محلول برگ در پاسخ به تنش خشکی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۳). مشخص شد گیاهانی که با جاسمونیک اسید محلول‌پاشی شده بودند در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی نشده از قندهای محلول بیشتری برخوردار بودند که در این میان غلظت ۲۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید مؤثرتر بود (جدول ۳).

پرولین: میزان پرولین برگ پرتقال تامسون ناول فقط تحت تأثیرات اثرات ساده تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت (جدول ۱). همان طوری‌که در شکل ۱ مشخص است، با اعمال تنش خشکی میزان پرولین برگ به‌طور معنی‌داری افزایش یافت که این افزایش در تنش خشکی شدید (۵۰ درصد ظرفیت زراعی) کاملاً مشهود بود. هر دو تیمار ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید باعث افزایش میزان پرولین برگ گردیدند که البته بیشترین میزان پرولین برگ در تیمار ۱۰۰ میکرومولار مشاهده شد (شکل ۱).

مطابق با نتایج بررسی حاضر فیفائی و همکاران (۱۳۹۵) در

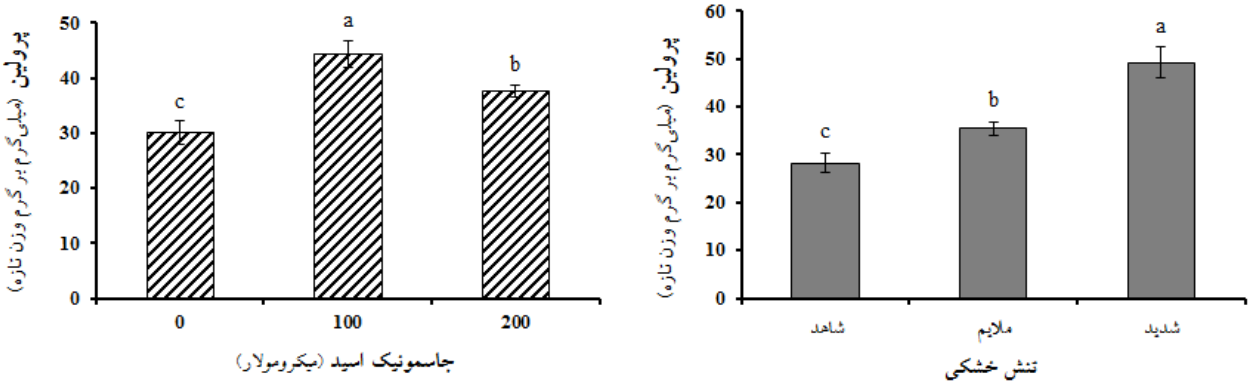
[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

جدول ۲- مقایسه میانگین اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید بر برخی صفات برگ پرتقال تامسون ناول

خشکی	جاسمونیک اسید (میکرومولار)	قندهای محلول (میلی‌گرم بر گرم وزن تازه)	نشت الکترولیتی (درصد)	سوپراکسید دیسموتاز (واحد بر میلی‌گرم وزن تاره)	آسکوربات پراکسیداز (واحد بر گرم وزن تاره)
شاهد (۱۰۰ درصد ظرفیت زراعی)	۰	۶۷/۱۳^{f}	۲۷/۴۵^{e}	۵۷/۱۵^{a}	۴/۴۵^{a}
	۱۰۰	۷۲/۰۰^{ef}	۱۶/۲۳^{f}	۵۳/۷۳^{b}	۳/۷۴^{b}
	۲۰۰	۷۵/۳۳^{de}	۲۲/۶۳^{e}	۵۱/۹۲^{b}	۲/۶۸^{c}
ملایم (۷۵ درصد ظرفیت زراعی)	۰	۷۵/۰۰^{de}	۴۹/۵۷^{b}	۵۱/۳۸^{bc}	۲/۴۷^{c}
	۱۰۰	۷۹/۳۳^{cd}	۳۶/۹۵^{d}	۴۹/۴۴^{c}	۱/۹۳^{d}
	۲۰۰	۸۸/۶۷^{b}	۴۴/۷۸^{c}	۴۳/۴۱^{d}	۱/۴۶^{e}
شدید (۵۰ درصد ظرفیت زراعی)	۰	۸۲/۶۶^{bc}	۶۰/۰۷^{a}	۳۸/۵۶^{e}	۱/۲۲^{ef}
	۱۰۰	۸۷/۶۷^{b}	۵۲/۷۰^{b}	۳۵/۲۷^{f}	۱/۰۵^{ef}
	۲۰۰	۱۰۰/۳۳^{a}	۵۶/۴۹^{a}	۳۲/۵۶^{g}	۰/۸۷^{f}

* در هر ستون حروف مشترک نشان‌دهنده عدم معنی‌داری در سطوح متناظر با آزمون LSD است.



شکل ۱- اثر ساده سطوح مختلف خشکی (سمت راست) و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید (سمت چپ) بر میزان پرولین برگ پرتقال تامسون ناول. حروف مشترک نشان‌دهنده عدم معنی‌داری در سطوح متناظر با آزمون LSD است. میله‌های هر سون نشان‌دهنده خطای استاندارد (Standard Error) می‌باشد.

دانهال‌های مرکبات و فیفائی و همکاران (۱۳۹۴) در پایه‌های تجاری مرکبات نشان دادند که اعمال تنش خشکی باعث افزایش معنی‌دار میزان قندهای محلول و پرولین گردید. مقاومت به تنش خشکی به توانایی گیاه برای ادامه حیات خود در شرایطی که پتانسیل آب بافت‌های گیاهی کاهش یابد، اطلاق می‌شود. سازوکارهای مقاومت به خشکی اغلب از راه حفظ تورم یاخته‌ای (با تجمع نمک‌های محلول داخل یاخته‌ای) و یا با تحمل خشکی (به‌وسیله مقاومت پروتوپلاسمی) صورت می‌گیرد. در این میان، یکی از مکانیسم‌های مؤثر گیاه در شرایط کم‌آبی، تنظیم اسمزی است. قندهای محلول و اسیدهای آمینه مانند پرولین و گلایسین بتائین از جمله ترکیبات مهمی هستند که در تنظیم اسمزی نقش اصلی دارند. پرولین یکی از اسیدهای آمینه فعال در پدیده تنظیم اسمزی است که در حفظ و ایجاد فشار اسمزی نقش بسیار زیادی دارد. این متابولیت‌ها با واکنش‌های بیوشیمیایی سلول‌ها تضادی ندارد و به‌عنوان حلال‌های سازگار نامیده می‌شوند. می‌توان بیان کرد که پرولین

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

از طریق تنظیم اسمزی، ممانعت از تخریب آنزیم‌ها و حذف رادیکال‌های هیدروکسیل، تحمل‌پذیری گیاه را در برابر تنش خشکی افزایش می‌دهد. در واقع پرولین به‌عنوان منبع نیتروژن و کربن برای گیاهان تحت تنش شدید عمل می‌کند و به گیاه کمک می‌کند که در دوره کوتاهی بعد از اعمال تنش خشکی، زنده بماند و بتواند بعد از رفع تنش، رشد خود را بازیابی کند (Hasanuzzaman and Tanveer, 2020; Gupta *et al.*, 2020; Kapoor *et al.*, 2020).

تجمع پرولین به‌دلیل تنش خشکی می‌تواند ناشی از تحریک سنتز آن یا جلوگیری از تجزیه آن و یا تجزیه پروتئین‌ها باشد (Gomes). مشخص شده که تجمع پرولین به موازات افزایش فعالیت آنزیم‌های شرکت‌کننده در سنتز پرولین از طریق مسیر گلوتامیت شامل γ-گلوتامین کینار، گلوتامیل فسفات ردوکتاز و دلتا- پیرولین -۵- کربوکسیلات رودکتاز است. همچنین تنش خشکی باعث می‌گردد فعالیت آنزیم تجزیه‌کننده پرولین (پرولین اکسیداز) کاهش پیدا کند. از این‌رو کاهش فعالیت آنزیم پرولین اکسیداز و افزایش فعالیت γ-گلوتامیل کینار می‌تواند دلیل تجمع پرولین در گیاهان تحت تنش خشکی باشد (Fujita *et al.*, 2003; Manivannan *et al.*, 2007; Gomes *et al.*, 2010).

تحقیقات متعددی در زمینه نقش کربوهیدرات‌های محلول و افزایش آن‌ها تحت شرایط تنش‌های گوناگون صورت پذیرفته است که همگی بر نقش ترکیبات مذکور در تنظیم اسمزی سلول دلالت دارند. به‌طورکلی، در شرایط تنش خشکی باوجود کاهش میزان تولید مواد نورساختی، محتوای قندهای محلول به‌دلیل تغییر شکل بیشتر نشاسته و یا دیگر شکل‌های ذخیره‌ای به قند، تجزیه پلی‌ساکاریدهای دیواره یاخته‌ای، تغییر در میزان انتقال قندها و یا مصرف کمتر کربوهیدرات‌ها توسط بافت‌ها افزایش می‌یابد (Maness, 2010). در مجموع افزایش قندهای محلول در طی تنش خشکی را می‌توان با توجه به مواردی توجیه کرد: ۱) تخریب کربوهیدرات‌های نامحلول که منجر به افزایش قندهای محلول می‌شود، ۲) سنتز این ترکیبات از مسیرهای غیرفتوسنتزی و ۳) متوقف‌شدن رشد. به‌نظر برخی از محققان کربوهیدرات‌هایی شناسایی شدند که سبب تعدیل اثر بازدارندگی خشکی بر روی نسخه‌برداری از ژن‌های فتوسنتیک می‌شوند؛ برای نمونه بیان ژن‌های کدکننده زیر واحدهای کوچک و بزرگ روبیسکو در طی خشکی، بیانگر مکانیسم کنترل‌شده‌ای است که این امر می‌تواند یکی از دلایل تجمع کربوهیدرات‌ها در برگ باشد (Koch, 1996; Gupta *et al.*, 2020; Kapoor *et al.*, 2020).

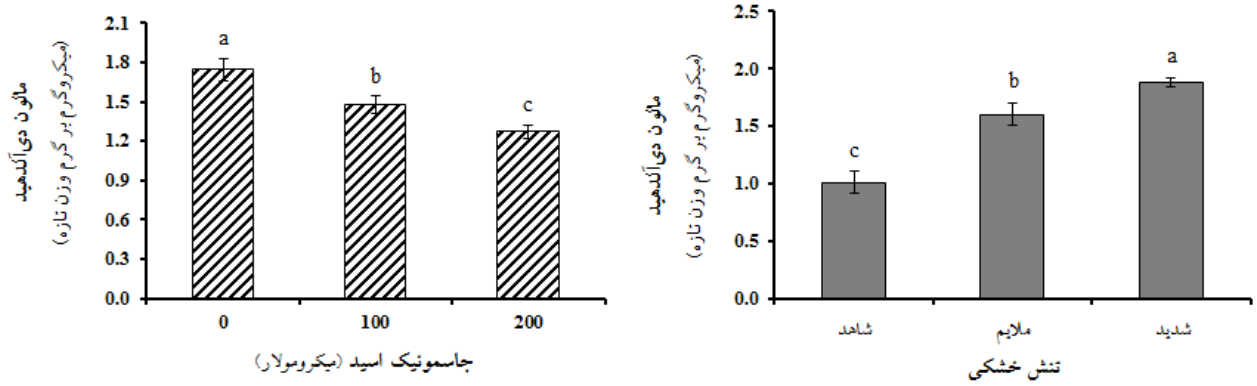
مطالعه El-Sayed و همکاران (۲۰۱۴) نشان داد که تیمار جاسمونیک اسید باعث افزایش میزان پرولین در برگ زیتون تحت شرایط تنش‌های محیطی گردید. در گزارش Guo و همکاران (۲۰۰۶) بیان شده است که تحت شرایط تنش‌های محیطی جاسمونیک اسید با تحریک سنتز بازدارنده پروتئیناز و بیان ژن آن، سبب پایداری پروتئین‌های گیاه برنج (*Oryza sativa*) می‌شود. به‌نظر می‌رسد جاسمونیک اسید با تنظیم افزایشی بیان ژن‌های پروتئین‌های بازدارنده به‌ویژه پرولین، سبب افزایش میزان این آمینواسید در گیاهان تحت شرایط تنش خشکی می‌شود (Wang *et al.*, 2009). در مطالعه Gupta و همکاران (۱۹۹۳) گزارش شد که متیل جاسمونات با القاء آنزیم سنتزکننده پرولین باعث افزایش تولید پرولین در گیاه نخود (*Cicer arietinum*) می‌شود، که با نتایج بررسی حاضر مطابقت دارد.

آسیب سلولی، نشت یونی: مطابق جدول جدول ۱ مشخص شد که نشت یونی برگ پرتقال تامسون ناول به‌طور معنی‌دار و در سطح احتمال ۱ درصد تحت تأثیر اثرات ساده و اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت. مقایسه میانگین نشان داد که نشت یونی برگ در پاسخ به تنش خشکی به‌طور معنی‌داری افزایش یافت (جدول ۳). در مجموع گیاهان محلول‌پاشی‌شده با غلظت ۱۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید از نشت یونی کمتری در مقایسه با گیاهان تیمار نشده برخوردار بودند (جدول ۲).

مالون دی‌آلدهید: مشخص شد که اثرات ساده تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید بر میزان مالون دی‌آلدهید برگ در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود و اثرات

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]



شکل ۲- اثر ساده سطوح مختلف خشکی (سمت راست) و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید (سمت چپ) بر میزان مالون دی‌آلدهید برگ پرتقال تامسون ناول. حروف مشترک نشان‌دهنده عدم معنی‌داری در سطوح متناظر با آزمون LSD است. میله‌های هر سون نشان‌دهنده خطای استاندارد (Standard Error) می‌باشد.

متقابل آن‌ها معنی‌دار نبود (جدول ۱). براساس شکل ۲، میزان مالون دی‌آلدهید برگ پرتقال تامسون ناول با اعمال تنش خشکی به‌طور معنی‌دار افزایش یافت به‌طوری‌که میزان آن از ۱/۰۱ میکروگرم بر گرم وزن تازه در شرایط بدون تنش به ۱/۸۸ میکروگرم بر گرم وزن تازه در شرایط تنش خشکی شدید افزایش یافت. محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید توانست به‌طور معنی‌داری از افزایش مالون دی‌آلدهید برگ جلوگیری نماید که در این میان غلظت ۲۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید مؤثرتر بود (شکل ۲).

افزایش میزان نشت یونی و مالون دی‌آلدهید در پاسخ به تنش خشکی قبلاً هم توسط فیفائی و همکاران (۱۳۹۴) در پایه‌های تجاری مرکبات، فیفائی و همکاران (۱۳۹۵) در دانهال‌های مرکبات، رفیعی‌راد و همکاران (۱۳۹۷) در نارنگی پیج و فیفائی و همکاران (۱۳۹۸) در ژنوتیپ‌های طبیعی مرکبات گزارش شده است.

تحت تنش خشکی، غشاء سلولی پایداری خود را از دست داده و در صورت قرارگرفتن برگ در یک محیط آبی مواد محلول از سلول‌های آن به بیرون تراوش می‌کند، لذا پایداری غشاء به‌وسیله ارزیابی تراوش یون‌ها از آن ارزیابی می‌شود. به‌نظر می‌رسد که پایداری غشاء سلولی در تنش‌ها با سنتز پروتئین‌های شوک گرمایی و ویژگی‌های سیستم فتوسنتزی، از جمله آنزیم‌های کلیدی و غشاءهای تیلاکوئیدی مرتبط است. افزایش شدت و مدت زمان تنش خشکی باعث ایجاد اختلال شدیدتر در فعالیت‌های بیولوژیک غشاء سلولی، کاهش سیالیت آن و غیرفعال‌سازی یا کاهش سرعت پمپ‌شدن یون‌های غشائی می‌شود، بنابراین بر میزان نشت یون‌ها نیز اضافه می‌شود. تنش خشکی یک سری تغییرات را در فسفولیپیدهای غشاء ایجاد می‌کند و اسیدهای چرب غیراشباع، افزایش می‌یابند. در تنش‌های شدید بعضی از قسمت‌های فسفولیپیدهای دو لایه‌ای غشاء، حالت هگزاگونال (شش وجهی) پیدا کرده و ساختار غشاء به ساختار منفذدار با مقاومت کم تبدیل شده و محتویات سلول به بیرون ریخته می‌شود در این شرایط مقدار ماده تری‌هالوز که وظیفه استحکام غشای سلولی را دارد، کاهش می‌یابد. به‌طورکلی تنش خشکی باعث افزایش پراکسیداسیون چربی‌ها و درنهایت کاهش شاخص پایداری غشای سلول در گیاهان مختلف می‌شود (Gupta *et al.*, 2020; Kapoor *et al.*, 2020).

محتوی مالون دی‌آلدهید شاخصی از میزان خسارت تنش اکسیداتیو است. تخریب غشاهای سلول یکی از پیامدهای مستقیم کمبود آب است. به عبارت دیگر بین میزان مالون دی‌آلدهید شدت تنش خشکی رابطه مستقیمی وجود دارد. افزایش مالون دی‌آلدهید در بافت برگ در شرایط تنش خشکی نشان می‌دهد که سازوکارهای ترمیم سلولی با سازوکارهای تخریب حاصل از کمبود آب که می‌توانند بر تجزیه و بازیابی

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

لیپیدهای غشاء تأثیر بگذارند، همگام نمی‌شوند؛ به‌ویژه در اثر تنش خشکی، پراکسیداسیون گلیکولیپیدهای تیلاکوئید کلروپلاستی و به‌دنبال آن تولید دی آسیل گلیسرول، تری آسیل گلسیرول و اسیدهای چرب آزاد اتفاق می‌افتد و درنتیجه میزان مالون دی‌آلدهید در بافت گیاهی افزایش می‌یابد (Smirnoff, 1993; Hasanuzzaman and Tanveer, 2020).

در بررسی صورت گرفته توسط خادمیان و همکاران (۱۳۹۸) مشخص شد که جاسمونیک اسید از افزایش میزان مالون دی‌آلدهید برگ گیاه گلرنگ تحت تنش خشکی جلوگیری نمود. بیان شده است که جاسمونات‌ها با بالا نگهداشتن سطح فعالیت آنتی‌اکسیداتیوی سلول (مانند افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی) مانع اثر ROSها حاصل از تنش خشکی بر غشاء سلولی گیاه توت‌فرنگی (*Fragaria* × *ananassa*) شده و درنتیجه از پراکسیده‌شدن لیپیدهای غشاء و نشت یونی جلوگیری می‌کنند (Wangm, 1999).

فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، کاتالاز: تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که میزان فعالیت آنزیم کاتالاز فقط تحت تأثیر اثرات ساده تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت (جدول ۱). میزان فعالیت آنزیم کاتالاز از ۰/۲۷۰ واحد بر گرم وزن تازه در شرایط بدون تنش، به ۰/۳۵۸ واحد بر گرم وزن تازه در شرایط تنش خشکی ملایم و ۰/۳۹۴ واحد بر گرم وزن تازه در شرایط تنش خشکی شدید افزایش یافت (شکل ۳). گیاهان محلول‌پاشی‌شده با جاسمونیک اسید به‌ترتیب با ۰/۳۷۰ و ۰/۴۰۱ واحد بر گرم وزن تازه دارای فعالیت آنزیم کاتالاز بیشتری در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی نشده (۰/۲۸۳ واحد بر گرم وزن تازه) بودند که البته از لحاظ آماری با یکدیگر اختلاف معنی‌داری نداشتند (شکل ۳).

سوپراکسید دیسموتاز: مطابق جدول ۱، اثرات ساده و اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز معنی‌دار بود. مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که تنش خشکی باعث افزایش میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز برگ پرتقال تامسون ناول گردید (جدول ۳). همچنین مشخص شد که محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید توانست میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را افزایش دهد که در این میزان غلظت ۱۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید مؤثرتر بود (جدول ۳).

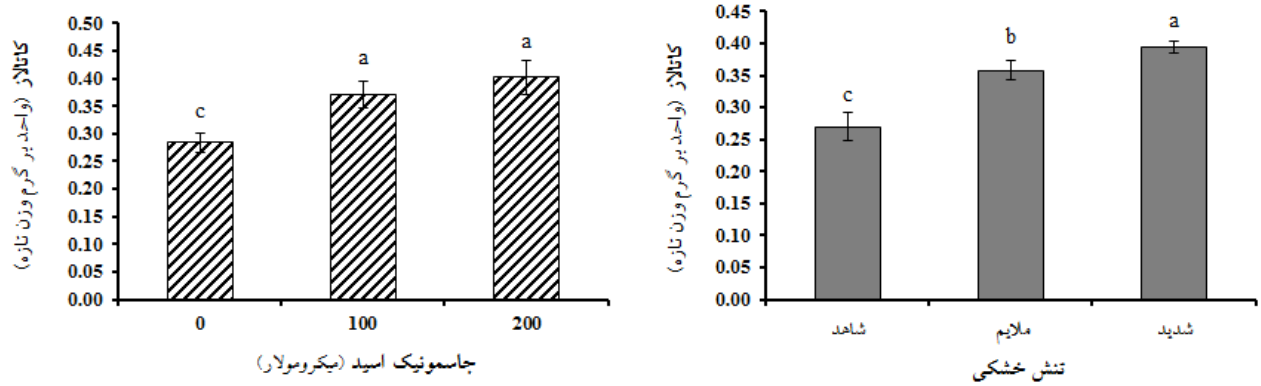
آسکوربات پراکسیداز: مشخص شد که فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز تحت تأثیر اثرات ساده و همچنین اثرات متقابل تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت (جدول ۱). براساس جدول ۳، میزان فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز برگ با اعمال تنش خشکی به‌طور معنی‌دار افزایش یافت. محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید توانست به‌طور معنی‌داری فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز را افزایش دهد که در این میان غلظت ۱۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید مؤثرتر بود (جدول ۳).

پراکسیداز: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز فقط تحت تأثیر اثرات ساده تنش خشکی و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید قرار گرفت (جدول ۱). میزان فعالیت آنزیم کاتالاز از ۲۷/۱۰ واحد بر گرم وزن تازه در شرایط بدون تنش، به ۳۹/۵۴ واحد بر گرم وزن تازه در شرایط تنش خشکی ملایم و ۵۱/۳۷ واحد بر گرم وزن تازه در شرایط تنش خشکی شدید افزایش یافت (شکل ۴). گیاهان محلول‌پاشی‌شده با غلظت ۱۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید با ۴۷/۵۷ واحد بر گرم وزن تازه دارای فعالیت آنزیم پراکسیداز بیشتری در مقایسه با گیاهان محلول‌پاشی‌شده با غلظت ۲۰۰ میکرومولار جاسمونیک اسید (۳۹/۰۶ واحد بر گرم وزن تازه) و گیاهان محلول‌پاشی‌نشده (۳۴/۲۰ واحد بر گرم وزن تازه) بودند (شکل ۴).

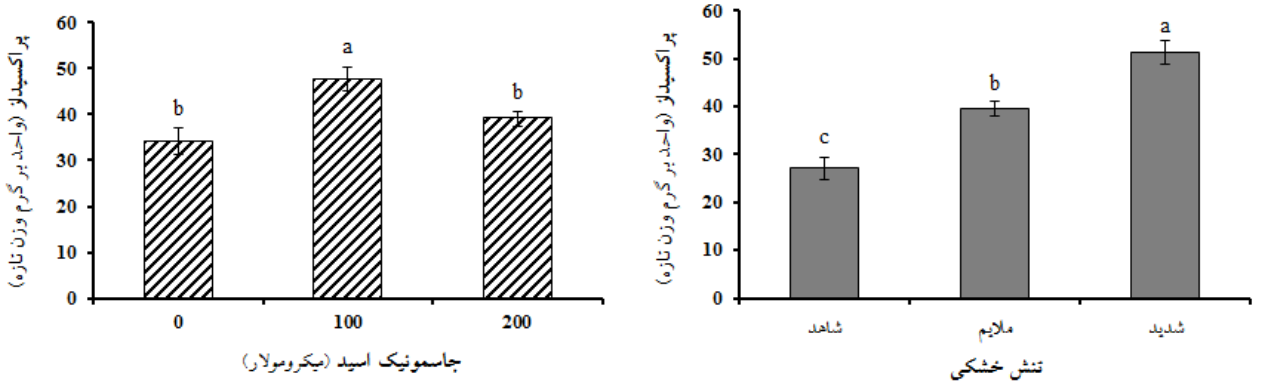
همراستا با نتایج بررسی حاضر Dos Santos و همکاران (۲۰۱۹) بیان نمودند که فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز در طول تنش خشکی در مرکبات افزایش پیدا کرد. تنش‌های محیطی تثبیت CO_2 را در گیاهان محدود می‌کند و به‌دنبال آن تولید $NADP^+$ توسط چرخه کلوین کاهش می‌یابد، درنتیجه به‌دلیل برانگیختگی زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی، رادیکال‌های اکسیژن تنها و سوپراکسید، تولید می‌شود (Dmitrieva *et al.*,

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]



شکل ۳- اثر ساده سطوح مختلف خشکی (سمت راست) و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید (سمت چپ) بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز برگ پرتقال تامسون ناول. حروف مشترک نشان‌دهنده عدم معنی‌داری در سطوح متناظر با آزمون LSD است. میله‌های هر سون نشان‌دهنده خطای استاندارد (Standard Error) می‌باشد.



شکل ۴- اثر ساده سطوح مختلف خشکی (سمت راست) و محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید (سمت چپ) بر میزان فعالیت آنزیم پراکسیداز برگ پرتقال تامسون ناول. حروف مشترک نشان‌دهنده عدم معنی‌داری در سطوح متناظر با آزمون LSD است. میله‌های هر سون نشان‌دهنده خطای استاندارد (Standard Error) می‌باشد.

2020). تنش خشکی موجب ایجاد ROSهایی مانند سوپراکسید هیدروژن، رادیکال هیدروکسید و اکسیژن می‌شود. این اکسیژن‌های فعال‌شده سیتوزولی، موجب اختلال در متابولیسم از طریق خسارت اکسیداتیو بر لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود و فعالیت آنزیم‌های اکسیدانت مانند کاتالاز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز را تحت تنش افزایش می‌دهد. سطح ROS، آغازگر پاسخ‌های سیگنالی مانند فعال‌سازی آنزیم‌ها، بیان ژن، مرگ برنامه‌ریزی‌شده سلول و آسیب‌های سلولی است. کاتالاز از آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مهم در پراکسی‌زوم‌ها می‌باشد که H_2O_2 را به آب تبدیل می‌کند (Mittler, 2002; Hasanuzzaman *et al.*, 2020). از آنجایی‌که کاتالاز H_2O_2 را بدون هیچ نیروی احیایی تجزیه می‌کند، آنزیم را برای حذف رادیکال H_2O_2 در گیاهان بسیار مناسب می‌سازد. کاتالاز، آسکوربات پراکسید از و سوپراکسید دیسموتاز کارآمدترین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان هستند. افزایش فعالیت این آنزیم‌ها باعث افزایش مقاومت به تنش‌ها از جمله تنش خشکی می‌شود (Unuofin and Lebelo, 2020).

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز اولین خط دفاعی در مقابل ROS و پالاینده اصلی رادیکال سوپراکسید است. این آنزیم نقش کلیدی در تنظیم غلظت رادیکال سوپراکسید و پراکسید دارد. تجمع رادیکال‌های آزاد به‌دلیل کاهش مکانیسم‌های

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

حذف‌کننده آن‌ها صورت می‌گیرد. آنزیم سوپراکسید دیسموتاز رادیکال‌های سوپراکسید را به پراکسید هیدروژن و اکسیژن تبدیل می‌کند و به این ترتیب غلظت سوپراکسید را در حد پایین نگه می‌دارد. افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در شرایط تنش‌های زیستی به‌علت افزایش تولید رادیکال سوپراکسید در این شرایط است که باعث فعال‌شدن مسیرهای انتقال پیام در سلول می‌شود و درنهایت بیان ژن‌های رمزکننده آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را افزایش می‌دهد (Mittler, 2002; Unuofin and Lebelo, 2020) بنابراین افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در شرایط تنش منجر به تعدیل قابل توجه رادیکال سوپراکسید می‌شود تا خسارت‌های ناشی از آن نیز کمتر شود (Gupta *et al.*, 2018) که با نتایج بدست آمده در تحقیق حاضر هم‌خوانی دارد.

پراکسیداز به‌همراه آسکوربات پراکسیداز، پراکسید هیدروژن (H_2O_2) را هم درون سلول و هم آپوپلاست خنثی می‌کند. H_2O_2 نسبتاً پایدار و از نظر بار الکتریکی خنثی است، اما از آنجا که می‌تواند از میان غشاء سلولی عبور کرده و وارد اجزای سلولی شود، بسیار خطرناک است. H_2O_2 در حضور رادیکال سوپراکسید، رادیکال هیدروکسیل را که بسیار فعال است تولید می‌کند. بنابراین خنثی‌کردن پراکسید هیدروژن برای بقای سلول اهمیت ویژه‌ای دارد. پراکسیدازها نسبت به سایر آنزیم‌ها، کمتر اختصاصی هستند و با بسیاری از پیش‌ماده‌ها به عنوان دهنده الکترون، واکنش می‌دهند (Gupta *et al.*, 2018; Hasanuzzaman *et al.*, 2020).

در آزمایش صورت گرفته توسط مزارعی و همکاران (۱۳۹۸) در گیاه مریم‌گلی مشخص شد که تیمار جاسمونیک اسید باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز، پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز گردید که با نتایج بررسی حاضر همخوانی دارد. همچنین، خادمیان و همکاران (۱۳۹۸) گزارش نمودند که فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گلوتاتیون پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز در اثر تیمار جاسمونیک اسید در گیاه گلرنگ تحت تنش خشکی افزایش یافت. براساس شواهد موجود جاسمونیک اسید به‌عنوان مولکول هشداردهنده در شرایط نامساعد محیطی فعالیت می‌کند و می‌تواند باعث بکار انداختن سیستم آنتی‌اکسیدانی در گیاه گردد (Memelink, 2009).

نتیجه‌گیری

در بررسی حاضر مشخص شد که تنش خشکی باعث کاهش محتوای نسبی آب، پتانسیل آب گیاه، شاخص سطح برگ، هدایت روزنه‌ای و کلروفیل کل برگ پرتقال تامسون ناول گردید. از طرف دیگر، میزان نشت یونی، مالون دی‌آلدهید، قندهای محلول، پرولین و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی به‌طور معنی‌داری در پاسخ به تنش خشکی افزایش یافت. در این میان، محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید توانست با حفظ بهتر وضعیت آبی برگ (محتوای نسبی آب برگ و پتانسیل آب گیاه)، افزایش شاخص سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، حفظ بهتر پایداری غشاء سلولی (با کاهش نشت یونی و مالون دی‌آلدهید)، حفظ کلروفیل کل در حد مطلوب، افزایش میزان محلول‌های سازگار (قندهای محلول و پرولین) و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (کاتالاز، سوپراکسید دیسموتاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز) پرتقال تامسون ناول تحت شرایط تنش خشکی، باعث کاهش تأثیرات منفی تنش خشکی شده و درنتیجه گیاه را مقاوم‌تر می‌سازد. بنابراین، با توجه به نتایج این پژوهش کاربرد محلول‌پاشی برگی جاسمونیک اسید به‌ویژه در غلظت ۱۰۰ میکرومولار (به‌دلیل اینکه در اکثر موارد یا با غلظت ۲۰۰ میکرومولار اختلاف معنی‌داری نداشت و یا حتی در مواردی بهتر و مؤثرتر عمل کرد) برای کاهش اثرات منفی تنش خشکی در پرتقال تامسون ناول پیشنهاد می‌گردد.

منابع

بی‌نام، (۱۳۹۷) آمارنامه کشاورزی. جلد سوم، محصولات باغبانی. وزارت جهاد کشاورزی، معاونت برنامه‌ریزی و اقتصادی، مرکز

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

فناوری اطلاعات و ارتباطات.

حسنی‌مقدم، ا.، اثنی‌عشری، م. و رضائی‌نژاد، ع. ح. (۱۳۹۴) اثر تنش خشکی روی برخی از خصوصیات فیزیولوژیکی شش رقم انار (*Punica granatum* L.) تجاری ایرانی. فناوری تولیدات گیاهی ۱۵: ۱۱-۱.

حقیقی، م. و منصوری، ف. (۱۳۹۷) تأثیر اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک بر تغییرات رشدی و فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری. علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای ۹: ۱۳-۱.

خادمیان، ر.، قربانی‌نهوجی، م. و اصغری، ب. (۱۳۹۸) اثر جاسمونیک اسید بر خصوصیات فیزیولوژیکی، فیتوشیمیایی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی گیاه دارویی گلرنگ (*Carthamus tinctorius* L.) تحت تنش خشکی. فصلنامه گیاهان دارویی ۱۸: ۱۳۴-۱۱۲.

راد، م. ه.، اصغری، م. ر. و عصاره، م. ح. (۱۳۹۴) اثر تنش خشکی بر رشد، عملکرد و کیفیت میوه انار (*Punica granatum* L.) رقم رباب نیریز در شرایط اقلیمی خشک. مجله به‌زراعی نهال و بذر ۳۱: ۹۰-۷۵.

رفیعی‌راد، ز.، گلچین، ا.، تاجور، ی. و فتاحی‌مقدم، ج. (۱۳۹۷) اثر سطوح سوپرجاذب آکوازورب بر رشد رویشی و زایشی نارنگی پیج تحت شرایط تنش خشکی. به‌زراعی کشاورزی ۲۰: ۷۳۵-۷۱۹.

عبادی، ه.، رائینی‌سرجاز، م. و غلامی سفیدکوهی، م. ع. (۱۳۹۴) تعیین عمق‌های آستانه‌ای آب آبیاری برای تولید مرکبات در مناطق مرطوب ایران. نشریه آبیاری و زهکشی ایران ۶: ۹۲۶-۹۱۸.

فیفائی، ر.، فتاحی‌مقدم، ج. و طاهری، ح. (۱۳۹۸) ارزیابی تغییر برخی ترکیبات حاصل از تنش خشکی در ژنوتیپ‌های طبیعی مرکبات. علوم باغبانی ایران ۵۰: ۴۲۰-۴۰۹.

فیفائی، ر.، فتوحی قزوینی، ر.، گلعین، ب. و حمیداوغلی، ی. (۱۳۹۴) اثر تنش خشکی بر مقدار پرولین، قندهای محلول، مالون دی‌آلدئید و رنگدانه‌ها در پایه‌های تجاری مرکبات شمال کشور. به‌زراعی کشاورزی ۱۷: ۹۵۲-۹۳۹.

فیفائی، ر.، فتوحی قزوینی، ر.، گلعین، ب. و حمیداوغلی، ی. (۱۳۹۵) بررسی تأثیر تنش آبی شدید بر برخی ویژگی‌های دانهال‌های مرکبات. علوم باغبانی ایران ۴۷: ۴۰۵-۳۹۷.

محتشمی، ف. و تدین، م. ر. (۱۳۹۹) ارزیابی اثر اسید آسکوربیک و اسید جاسمونیک بر برخی صفات مورفو فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های گلرنگ تحت تیمارهای کم آبیاری. فرآیند و کارکرد گیاهی ۹: ۵۵-۳۹.

مزارعی، ا.، موسوی‌نیک، س. م.، قنبری، ا. و فهمیده، ل. (۱۳۹۸) تأثیر محلول‌پاشی غلظت‌های مختلف جاسمونیک اسید و نانوذرات دی‌اکسید تیتانیوم بر برخی صفت‌های فیزیولوژیک و فعالیت آنزیم‌های مریم‌گلی (*Salvia officinalis* L.). زیست‌شناسی گیاهی ایران ۱۱: ۲۲-۱.

وهبی، ن.، امام، ی. و پیرسته انوشه، ه. (۱۳۹۶) بهبود رشد و عملکرد گندم با استفاده از کلرمکوات کلراید، سالیسیلیک اسید و جاسمونیک اسید در شرایط تنش رطوبتی. نشریه پژوهش‌های زراعی ایران ۱۵: ۱۳۵-۱۲۴.

Arnon, D. I. (1949) Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiology 24: 1-15.

Bates, L. S., Waldren, R. P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for waterstress studies. Plant and Soil 39: 205-207.

Beauchamp, C. O. and Fridovich, I. (1971) Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Annual Review of Biochemistry 44: 276-287.

Cakmak, I. and Horst, W. (1991) Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase and peroxidase activities in root tip of soybean (*Glysin max*). Plant Physiology 83: 463-468.

Campos, P. S., Quartin, V., Ramalho, J. C. and Nunes, M. A. (2003) Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. plants. Journal of Plant Physiology 160: 283-292.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

Dmitrieva, V. A., Tyutereva, E. V. and Voitsekhovskaja, O. V. (2020) Singlet oxygen in plants: Generation, detection, and signaling roles. International Journal of Molecular Sciences 21: 3237.

Dos Santos, I. C., de Almeida, A. A. F., Pirovani, C. P., Costa, M. G. C., da Conceicao, A. S., Filho, W. S. S., Filho, M. A. C. and Gesteira, A. S. (2019) Physiological, biochemical and molecular responses to drought conditions in field-grown grafted and ungrafted citrus plants. Environmental and Experimental Botany 162: 406-420

El-Sayed, O. M., El-Gammal, O. H. M. and Salama, A. S. M. (2014) Effect of ascorbic, proline and jasmonic acid foliar spraying on fruit set and yield of Manzanillo olive trees under salt stress. Scientia Horticulturae 176: 32-37

Elsheery, N. I. and Cao, K. F. (2008) Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. Acta Physiologiae Plantarum 30: 769-777.

FAO, (2020) Available online at http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC.

Fujita, T., Maggio, A., Rios, M. G., Stauffacher, C., Bressan, R. A. and Csonka, L. N. (2003) Identification of regions of the tomato - glutamyl kinase that are involved in allosteric regulation by proline. Journal of Biological Chemistry 278: 14203-14210.

Gomes, F. P., Oliva, M. A., Mielke, M. S., Almeida, A. A. F. and Aquino, L. A. (2010) Osmotic adjustment, proline accumulation and membrane stability in leaves of *Cocos nuciera* submitted to drought stress. Scientia Horticulturae 126: 379-384.

Gomi, K. (2020) Jasmonic Acid Pathway in Plants. Plant Genome and Resource Research Center, Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki, Kagawa, Japan.

Guo, Z., Ouw Lu, S. and Zhong, Q. (2006) Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity. Plant Physiology and Biochemistry 44: 828-836.

Gupta, A., Rico-Medina, A. and Cano-Delgado, A. I. (2020) The physiology of plant responses to drought. Science 368: 266-269

Gupta, A. K., Singh, J., Kaur, N. and Singh, R. (1993) Effect of polyethylene glycol induced water stress on uptake introversion and transport of sugars in chickpea seedling. Plant Physiology and Biochemistry 31: 743-747.

Gupta, D. K., Palma, J. M. and Corpas, F. J. (2018) Antioxidants and Antioxidant Enzymes in Higher Plants. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature.

Hasanuzzaman, M. and Tanveer, M. (2020) Salt and Drought Stress Tolerance in Plants, Signaling Networks and Adaptive Mechanisms. Springer International Publishing, Springer Nature Switzerland AG.

Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. B., Zulfiqar, F., Raza, A., Mohsin, S. M., Mahmud, J. A., Fujita, M. and Fotopoulos, V. (2020) Reactive oxygen species and antioxidant defense in plants under abiotic stress: Revisiting the crucial role of a universal defense regulator. Antioxidants 9: 681.

Hegar, H., Ueda, N. and Shal, S. V. (1996) Role of reactive oxygen metabolites in DNA damage and cell death in chemical hypoxic injury LLC-PK1 cells. American Journal of Physiology 271: 209-215.

Irigoyen, J. J., Emerich, D. W. and Sanchez-Diaz, M. (1992) Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa* L.) plants. Physiologia Plantarum 84: 55-60.

Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M. and Sharma, A. (2020) The impact of drought in plant metabolism: How to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. Applied Sciences 10: 5692.

Koch, K. E. (1996) Carbohydrate-modulated gene expression in plant. Annual Review of Plant Physiology 47: 509-515.

Maness, N. (2010) Extraction and analysis of soluble carbohydrates. In: Plant Stress Tolerance, Methods and Protocols (ed. Sunkar, R.) Pp. 341-370. Springer Science and Bussines Media (Hummana press).

Manivannan, P., Jaleel, C. A., Sankar, B., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Lakshmanan, G. M. A. and Panneerselvam, R. (2007) Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. Colloids Surf B Biointerfaces 59: 141-149.

Memelink, J. (2009) Regulation of gene expression by jasmonate hormones. Phytochemistry 70: 1560-1570.

Mittler, R. (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. Trends in Plant Science 7: 405-410.

Nakano, Y. and Asad, K. (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. Plant, Cell and Environment 22: 867-880.

Nohong, B. and Nompo, S. (2015) Effect of water stress on growth, yield, proline and soluble sugars contents of Signal grass and Napier grass species. American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture 9: 14-21.

Ortuno, M. F., Garcıa-Orellana, Y., Conejero, W., Ruiz-Sanchez, M. C., Mounzer, O., Alarcon, J. J. and Torrecillas, A. (2006) Relationships between climatic variables and sap flow, stem water potential and maximum daily trunk shrinkage in lemon trees. Plant and Soil 279: 229-242.

Rasheed, M., Hussain, A. and Mahnood, T. (2003) Growth analysis of hybrid maize as influenced by planting techniques and nutrient management. Journal of Agriculture Biology 5: 32-41.

Sheng Wu, Q., Ning Zou, Y. and Xue Xia, R. (2006) Effect of water stress and arbuscular mycorrhizal fungi on reactive oxygen metabolism and antioxidant production by citrus (*Citrus tangerine*) roots. Europian Journal of Soil Biology 42: 166-172.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

Siddiqi, K. S. and Husen, A. (2019) Plant response to jasmonates: Current developments and their role in changing environment. Bulletin of the National Research Centre 43: 153.

Smirnoff, N. (1993) The role of active oxygen in response of plants to water deficit and desiccation. New Phytologist 125: 27-58.

Sullivan, C. Y. and Ross, W. M. (1979) Selecting for drought and heat resistance in grain sorghum. In: Stress Physiology in Crop Plants (eds. Mussel, H. and Staples, R. C.) Pp. 263-281.Wiley Interscience, New York.

Turner, N. C. (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366.

Unuofin, J. O. and Lebelo, S. L. (2020) Antioxidant effects and mechanisms of medicinal plants and their bioactive compounds for the prevention and treatment of type 2 diabetes: An updated review. Oxidative Medicine and Cellular Longevity 2020.

Wahbi, S., Wakrim, R., Aganchich, B., Tahi, H. and Serraj, R. (2005) Effects of partial rootzone drying (PRD) on adult olive tree (*Olea europaea*) in field conditions under arid climate; I. Physiological and agronomic responses. Agriculture, Ecosystems and Environment 106: 289-301.

Wang, J., Song, L., Gong, X., Xu, J. and Li, M. (2020) Functions of jasmonic acid in plant regulation and response to abiotic stress. International Journal of Molecular Sciences 21: 1446.

Wang, W. B., Kim, Y. H., Lee, H. S., Kim, K. Y., Deng, X. P. and Kwak, S. (2009) Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. Plant Physiology and Biochemistry 47: 570-577.

Wangm, S. Y. (1999) Methyl jasmonate reduces water stress in strawberry. Journal of Plant Growth Regulation 18: 127-134.

Wasternack, C. (2014) Action of jasmonates in plant stress responses and development-Applied aspects. Biotechnology Advances 32: 31-39.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]

Study of the physiological changes of Thomson Navel orange in response to foliar application of jasmonic acid under droght stress conditions

Katayoun Delfani[1], Mahmoud Asadi[1*], Behrouz Golein[2], Babak Babakhani[1] and Roghayeh Razeghi Jadid[1]

[1] Department of Plant Sciences, Faculty of Biological Sciences, Tonekabon Branch, Islamic Azad University, Tonekabon, Iran
[2] Citrus and Subtropical Fruits Research Center, Horticultural Science Research Institute, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO), Ramsar, Iran
(Received: 01/11/2020, Accepted: 12/12/2020)

Abstract

In order to evaluate the effects of different concentrations of jasmonic acid on the physiological changes of Thomson Navel orange under drought stress conditions, a factorial experiment was conducted based on a completely randomized design with three replications. The treatments included three levels of drought stress 100% of field capacity (as control), 75% of field capacity (mild drought stress) and 50% of field capacity (severe drought stress) as well as three concentrations of jasmonic acid 0, 100 and 200 µM. The results showed that drought stress significantly reduced relative water content, plant water potential, leaf area index, stomatal conductance and total chlorophyll of Thomson Novel orange leaf, whereas ion leakage, malondialdehyde, soluble sugars, proline content and antioxidant enzyme activity increased under drought stress conditions. Also, it was found that foliar application of jasmonic acid was able to maintain the leaf water status (relative leaf water content and plant water potential), increase leaf area index, stomatal conductance, maintain cell membrane stability (by reducing ion and malondialdehyde leakage), maintain total chlorophyll at the optimal levels, increase the amount of compatible solutions (soluble sugars and proline) as well as increase the activity of catalase, superoxide dismutase, ascorbate peroxidase and peroxidase, and thus, reduce the negative effects of drought stress. Overall, the foliar application of jasmonic acid, especially at 100 µM concentration, is recommended to reduce the negative effects of drought stress on Thomson Novel oranges.

Keywords: Membrane stability, Water potential, Compatible solutions, Catalase, Stomatal conductance

Corresponding author, Email: mahmoudasadi2000@gmail.com

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-04-18]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1400.10.42.18.0]