

اثر کاربرد برگ‌های متیل جاسمونات بر تحمل گیاه فیسالیس (*Physalis peruviana* L.) به تنش خشکی

نرگس حاجی‌لو، مهناز وفادار، زهره طغرانگار*، الهه وطن‌خواه

گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه زنجان، زنجان، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۴/۱۲، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۱/۰۶/۰۸)

چکیده

تنش خشکی نامطلوب‌ترین عامل محیطی است که رشد و عملکرد گیاهان را به شدت می‌کاهد. جاسمونات‌ها به‌عنوان تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی و مؤثر در فرآیندهای فیزیولوژیکی، تحمل گیاهان به شرایط تنشی را افزایش می‌دهند. فیسالیس گیاه دارویی از خانواده بادمجانیان است. به‌منظور بررسی اثر پیش‌تیمار متیل جاسمونات (MeJA) و تنش خشکی بر پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی فیسالیس، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل با ترکیب دو فاکتور سطوح رطوبتی [۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت‌زراعی (FC)] و سطوح MeJA (صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار) با چهار تکرار انجام شد. گیاهان ۲۴ ساعت پس از آخرین محلول‌پاشی با MeJA، به‌مدت دو ماه تحت سطوح مختلف رطوبتی قرار گرفتند. نتایج نشان داد پیش‌تیمار گیاهان با MeJA منجر به افزایش سطح برگ، RWC، وزن خشک کل گیاه، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها به‌ترتیب ۳۶/۴۸، ۳۱/۰۷، ۱۷۸/۵۳، ۳۷/۱۱ و ۴۹/۷۳٪ درصد طی تنش خشکی شد. در این تحقیق کاربرد MeJA به‌ویژه ۱۰۰ میکرومولار با افزایش محتوای قندهای محلول (۱۲/۱۳ و ۱۶/۶۹٪)، پرولین (۲۲/۸۴ و ۴۵/۸۶٪)، فلاونوئید (۱۴/۰۱ و ۲۱/۶۹٪)، پروتئین (۱۶/۵۳ و ۲۰/۹۸٪) و فعالیت آنزیم SOD (۲۲/۰۹ و ۱۳/۹۶٪) و کاهش فعالیت POD (۱۲/۸۲ و ۳۹/۰۶٪)، APX (۲۰/۸۵ و ۱۷/۳۳٪) و PPO (۱۴/۸۳ و ۱۸/۶۸٪) در بخش هوایی و زیرزمینی موجب تعدیل اثرات منفی تنش خشکی به‌خصوص در ۳۰٪FC شد. همچنین MeJA تغییراتی را در انباشتگی و توزیع مواد غذایی معدنی در گیاهان تحت تنش ایجاد کرد. نتایج تحقیق نشان داد کاربرد برگ‌های MeJA با بهبود شاخص‌های رشدی و فتوسنتزی، سیستم آنتی‌اکسیدانی و وضعیت تغذیه‌ای می‌تواند راهکاری مناسب برای افزایش تحمل گیاه فیسالیس نسبت به تنش خشکی باشد.

کلمات کلیدی: تنش کم‌آبی، تنظیم‌کننده رشد گیاهی، سیستم آنتی‌اکسیدان، شاخص‌های رشدی، عناصر غذایی، فیسالیس

مقدمه

کشاورزی را به شدت کاهش می‌دهد (Smaeili et al., 2022). با توجه به محیط زندگی گیاه در دو بستر خاک و هوا، تنش خشکی یا ناشی از خشک بودن هوا به دلیل پایین بودن رطوبت است که اغلب با بادهای گرم و خشک همراه می‌باشد و حتی امکان دارد در خاک‌هایی با رطوبت نسبتاً بالا نیز رخ دهد

خشکی یکی از موثرترین عوامل محدودکننده رشد و نمو گیاهان در سرتاسر دنیا و از متداول‌ترین تنش‌های محیطی است. در کشور ایران نیز به دلیل خشک و نیمه خشک بودن اغلب نقاط آن، کمبود آب رشد و عملکرد محصولات

افزایش توانایی گیاهان در مقابل انواع تنش‌های محیطی ایفاء می‌کنند (Ali and Baek, 2020; Taheri et al., 2020; Kamińska, 2021). اسید جاسمونیک (JA) و متیل استر آن، متیل جاسمونات (MeJA)، به‌عنوان القاء‌کننده ژن‌های دخیل در پاسخ گیاهان به تنش‌های زیستی و غیرزیستی معرفی شده‌اند، که موجب کاهش خسارات ناشی از کم‌آبی، شوری، سرما و نیز حمله حشرات و عوامل بیماری‌زا می‌گردند (Memelink, 2009; Wasternack and Hause, 2013; Kamińska, 2021). مطالعات نشان داده است که MeJA در تنظیم فرآیند رشد و نمو جنین و نشاء، جوانه زنی بذر، رشد و زمین‌گرایی ریشه، تشکیل کرک و غده، حرکت برگ، رسیدن میوه، پیری برگ و ریخت‌زایی گیاهان نقش مهمی ایفاء می‌نماید، همچنین MeJA با افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه و مهار رادیکال‌های آزاد و ایجاد مقاومت در برابر تنش خشکی، صدمات ناشی از کم‌آبی را می‌کاهد و هم‌زمان موجب افزایش تقسیم سلولی و طولیل شدن سلول‌ها می‌شود (Wasternack, 2014; Gumerova et al., 2015; Yu et al., 2019). تحت شرایط تنش، این تنظیم‌کننده تجمع ترکیبات فعال را القاء می‌نماید و با تاثیر بر روی سطوح هورمون‌های داخلی و دیگر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان از جمله تجمع ترکیبات فنلی که جزء قوی‌ترین آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی هستند، رشد گیاه را بهبود می‌بخشد (Yu et al., 2019).

Miranshahi و Sayyari (۲۰۱۶) گزارش کردند که در شرایط کم‌آبی، MeJA ابتدا سنتز پرولین را تحریک می‌کند، سپس طی کاهش شدت تنش آنزیم‌های سنتزکننده پرولین را مهار می‌نماید. همچنین با تجزیه پرولین می‌تواند عوامل مورد نیاز فسفوریلاسیون اکسیداتیو میتوکندریایی و تولید ATP را فراهم نماید و خسارات ناشی از تنش خشکی را ترمیم کند. تحقیقات نشان می‌دهد که کاربرد MeJA به‌شکل برون‌زاد در شرایط تنش خشکی توان دفاع آنتی‌اکسیدانی گیاه را افزایش می‌دهد و با کاهش تنش اکسیداتیو، موجب بهبود رشد و افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی و نیز کاهش پراکسیداسیون لیپیدی و مقدار مالون دی‌آلدئید می‌گردد (Pazirandeh et al., 2013; Abdelgawad et al., 2014; Ghasemlou et al.,

Seleiman et al., 2021) و یا دلیل آن خشکی خاک است که در این شرایط میزان رطوبت خاک کمتر از تلفات آن توسط تبخیر و تعرق می‌باشد. بنابراین شرایط نامناسب خاک یا هوا یا هر دو مانع دسترسی گیاه به آب مورد نیاز برای انجام فعالیت‌های حیاتی می‌شود و تداوم آن در نهایت منجر به از دست دادن آب بافت‌های گیاه می‌گردد که به آن تنش خشکی گفته می‌شود (Hojati et al., 2011; Liu et al., 2020). اثر تنش خشکی به‌مدت، شدت و زمان وقوع آن و نیز ژنوتیپ گیاه بستگی دارد (Bandurska, 2022). تنش خشکی بر طیف وسیعی از عملکردهای گیاهی نظیر تقسیم و طولیل شدن سلول، سیستم ریشه‌ای، فتوسنتز و تنفس، محتوای نسبی آب، یکپارچگی غشاء، پتانسیل اسمزی، حرکت روزنه‌ای، تخصیص مواد فتوسنتزی، متابولیسم آنتی‌اکسیدانی و نیز فعالیت آنزیم‌ها، محتوای مواد مغذی و هورمون‌های گیاهی و همچنین سطوح رونویسی ژن‌های تنظیمی و عملکردی تاثیر می‌گذارد (Qian et al., 2018; Sadeghipour, 2018). به‌طور معمول، مخرب‌ترین اثر تنش خشکی بر گیاهان، تجمع گسترده گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) است که موجب آسیب غشای سلولی می‌گردد (He et al., 2020). در این وضعیت، سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی برای حذف ROS اضافی، جهت کاهش آسیب غشای سلولی ناشی از پراکسیداسیون لیپیدی غشاء تحت شرایط تنش، به‌طور موثری فعال می‌شود (Zhang et al., 2020). در نهایت گیاهان با تغییرات ریخت-شناختی، بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی مختلف به تنش خشکی واکنش نشان می‌دهند و با شرایط سازگار می‌شوند (Liu et al., 2020).

گیاهان تحت شرایط تنش، جهت فعال شدن سازوکارهای دفاعی خود، توسط مولکول‌های انتقال‌دهنده پیام از جمله اسید جاسمونیک، اتیلن و اسید سالیسیلیک پیام‌هایی را به مسیرهای مختلف متابولیسمی سلول ارسال می‌کنند (Senaratna et al., 2000; Yang et al., 2019). جاسمونات‌ها از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی جدید و متعلق به اکسی‌لیپین‌ها، از اسید لینولنیک طی مسیر اکتادکانوئید سنتز می‌شوند و نقش مهمی را در

درمان سرطان و لوسمی استفاده می‌شود، بسیار حائز اهمیت بوده و مورد توجه صنایع دارویی و غذایی قرار گرفته‌اند (Pellizzaro et al., 2019; Roveda-Hoyos and Moreno-) (Fonseca, 2019).

با درک اهمیت روزافزون گیاه دارویی فیسالیس در بازار بین‌المللی و احتمال رو به رشد مشکل کمبود آب در مناطق تولید کننده این محصول و با توجه به اثرات مثبت کاربرد خارجی MeJA بر روی بهبود رشد و عملکرد گیاهان، این مطالعه جهت ارزیابی آستانه تحمل گیاه فیسالیس و همچنین بررسی پاسخ‌های ریخت‌شناختی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی این گیاه با کاربرد برون زاد MeJA تحت سطوح مختلف تنش کم‌آبی انجام شد و فرضیه کاهش اثرات سوء تنش کم‌آبی در گیاه فیسالیس با کاربرد برگی MeJA مورد بررسی قرار گرفت. بر اساس گزارشات پیشین، این پژوهش اولین مطالعه کاربرد برون زاد MeJA در گیاه فیسالیس تحت تنش کم‌آبی می‌باشد.

مواد و روش‌ها

این تحقیق جهت بررسی اثر MeJA و سطوح مختلف خشکی روی گیاه فیسالیس، به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی با ۴ تکرار در آزمایشگاه تحقیقاتی گروه زیست‌شناسی دانشگاه زنجان در سال ۱۳۹۸ انجام شد. بذره‌های گیاه فیسالیس (*Physalis peruviana* L.) (تهیه شده از شرکت زرین گیاه ارومیه) بعد از ضدعفونی سطحی با هیپوکلریت سدیم ۵ درصد به مدت ۱۵ دقیقه و شستشوی مکرر با آب مقطر استریل (Amanifar and Toghranegar, 2020; Taheri et al., 2020)، در عمق ۱/۵ سانتی‌متری خاک گلدان‌های آماده (جدول ۱) در شرایط کنترل شده (شرایط نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی، دمای 25 ± 2 °C) در تاریخ ۱۵ دی ۱۳۹۸ کشت شدند و با آب مقطر در حد ظرفیت زراعی (۷۶۰ میلی‌لیتر) آبیاری شدند، در این مدت هر ماه یک بار به گلدان‌ها در زمان آبیاری محلول غذایی لانگ اشتون (Hewitt, 1953) اضافه شد و حدود دو ماه بعد در تاریخ ۲۵ اسفند ۱۳۹۸ در مرحله ۴ برگی، گیاهان برای تیمار با خشکی و MeJA آماده

(2019). یافته‌های به دست آمده از بررسی تاثیر MeJA بر آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی، کاهش ترکیبات فنلی و فلاونوئیدی در برخی گیاهان را نشان می‌دهد که دلایل آن مهار ROSها با دخالت مستقیم این تنظیم کننده، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و نیز اثر منفی MeJA بر فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیلایز گزارش شده است (Cao et al., 2009; Shahabinejad et al., 2014; Shirani Bidabadi and Sharifi, 2021). همچنین Luo و همکاران (۲۰۱۰) اظهار داشتند که میزان پروتئین با محلول پاشی MeJA، با القای سنتز آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و دیگر آنزیم‌های سایر مسیرهای متابولیسمی افزایش می‌یابد. نورسته‌نیا و یوسف‌زاده (۱۳۹۵) در مطالعه روی گیاهچه‌های توتون تحت شرایط خشکی نشان دادند که کاربرد خارجی MeJA با کاهش مقادیر مالون دی‌آلدئید، پرولین و بتاکاروتن و افزایش قندهای محلول، رنگیزه‌های فتوسنتزی، آنتوسیانین، فلاونوئید و فلاونول این گیاه همراه است. گزارشاتی نیز مبنی بر تاثیر MeJA بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاه گل ماهور (*Verbascum nudicuale*) (Ghasemlou et al., 2019) و زرد آلو (*Prunus armeniaca*) (Cavusoglu et al., 2021) ارائه شده است.

گیاه عروسک پشت پرده، فیسالیس، با نام علمی *Physalis peruviana* L. از خانواده بادمجانیان یا سیب‌زمینی (Solanaceae) است که بومی منطقه آند در آمریکای جنوبی بوده و در کشورهای آکوادور، کنیا، زیمبابوه، مالزی، برزیل و کلمبیا و نیز در سایر نقاط جهان کشت می‌شود (Reyes et al., 2019). میوه این گیاه به دلیل داشتن ارزش غذایی بالا، علاوه بر تازه‌خوری به صورت اشکال مختلف فرآوری شده نیز مصرف می‌شود، این ویژگی‌ها موجب تبدیل این گیاه به یک محصول مهم در بازار ملی و بین‌المللی شده است (Chaves-Gómez et al., 2020). میوه‌های این گیاه گرد، نارنجی روشن و به دلیل منشا گرمسیری آن‌ها دارای طعمی مطبوع و خاص هستند و با داشتن اسید آسکوربیک فراوان، ویتامین A، فسفر، آهن و انواع آنتی‌اکسیدان‌ها نظیر فلاونوئیدها، آلکالوئیدها، فیتواستروئیدها و کاروتنوئیدها، پروتئین، و نیز ترکیبات فعال زیستی از جمله ویتانوئیدها، گلیکوزیدها و فیزالین‌ها که در طب سنتی برای

جدول ۱- برخی خصوصیات فیزیکی و شیمیایی خاک مورد استفاده

N	K	P	SP	OC	FC	EC _e	pH	Texture
%	ppm	ppm	%	%	%	dS m ⁻¹		
۰/۱۱۴	۳۷۰	۵/۴	۲۸	۱/۱۴	۱۹	۲/۲۲	۷/۸	لومی شنی

شده و شاخص‌های زیر در آن‌ها مورد بررسی و سنجش قرار گرفت.

اندازه گیری شاخص‌های رشد: ابتدا گیاهان را از گلدان خارج کرده و پس از شستشو و جداسازی بخش هوایی از بخش زیرزمینی شاخص‌های رشد سه بوته از گیاه در هر گلدان نظیر وزن تر و خشک بخش هوایی و زیرزمینی و همچنین طول آن‌ها، سطح برگ و محتوای نسبی آب برگ (RWC) اندازه گیری شد. وزن خشک بخش هوایی و زیرزمینی نمونه‌ها بعد از قرار دادن آن‌ها در آن با دمای ۷۰ °C به مدت ۴۸ ساعت اندازه‌گیری شد. به منظور اندازه-گیری سطح برگ، با استفاده از کاغذ شطرنجی و تهیه کپی کاغذی از برگ‌های بوته‌های انتخابی، مساحت برگ‌ها با شمارش مربعات کوچک بر حسب میلی‌متر مربع محاسبه شد.

برای اندازه‌گیری RWC، از هر برگ سه دیسک با قطر ۱ سانتی‌متر تهیه و با ترازو اندازه‌گیری شد (FW). برای محاسبه وزن حالت تورژسانس کامل (TW)، دیسک‌ها به مدت ۲۴ ساعت در ظروف پتری‌دیش حاوی آب مقطر شناور و دوباره وزن شدند. جهت محاسبه وزن خشک (DW)، دیسک‌ها به مدت ۴۸ ساعت در انکوباتور در دمای ۷۰ °C خشک و سپس توزین شدند. RWC برگ از رابطه‌ی زیر محاسبه شد (Wheatherley, 1950).

$$RWC (\%) = [(FW-DW)/(TW-DW)] \times 100$$

سنجش رنگی‌های فتوسنتزی: برای استخراج رنگی‌های

فتوسنتزی، ۰/۱ گرم بافت تر گیاه در استن ۸۰ درصد سائیده شد و محلول حاصل صاف گردید. سپس جذب محلول‌ها در طول موج‌های ۶۶۳ نانومتر (کلروفیل a)، ۶۴۷ نانومتر (کلروفیل b) و ۴۷۰ نانومتر (کاروتنوئیدها) یادداشت و با استفاده از روابط زیر، میزان رنگی‌ها بر حسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر نمونه محاسبه شد (Lichtenthaler and Buschmann, 2001).

$$Chl a (\mu g/mL) = (12/25A_{663} - 2/79A_{647})$$

شدند. در این پژوهش بافت خاک مورد استفاده لوم شنی (Gee and Bauder, 1986) and با pH ۷/۸ (در گل اشباع) و قابلیت هدایت الکتریکی آن در عصاره گل اشباع (EC_e) ۲/۲۲ دسی‌زیمنس بر متر (Rhoades and Oster, 1986) بود. همچنین رطوبت وزنی ظرفیت زراعی (FC) خاک با استفاده از دستگاه صفحه‌های فشار (در مکش معادل ۱۰ کیلوپاسکال) تعیین شد (Klute, 1986) که برابر ۱۹ درصد وزنی بود (جدول ۱).

جهت تیمار گیاهان با MeJA، ابتدا استوک ۰/۱ مولار از MeJA (Sigma-Aldrich) تهیه شد، از آن‌جایی که MeJA حلالیت کمی در آب دارد، مقدار معین از این ماده در اتانول حل گردید و با آب مقطر به حجم مورد نظر رسانده شد (Taheri et al., 2020). سپس غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA (نظریان سیرزار و همکاران، ۱۳۹۷) تهیه شد (حجم مورد نظر از استوک را برداشته و با آب مقطر به حجم رسانده شد). سپس برگ‌های گیاه با این محلول‌ها اسپری شدند، گیاهان شاهد نیز با همان حجم آب مقطر حاوی چند قطره اتانول اسپری شدند. حجم محلول MeJA که هر بار بر روی برگ‌ها اسپری می‌شد ۲۰۰ میلی‌لیتر بود. محلول پاشی برگی گیاهان ۳ بار و به صورت یک روز در میان در تاریکی و موقع عصر انجام شد و ۲۴ ساعت بعد از آخرین محلول پاشی، گیاهان در معرض سطوح مختلف رطوبتی قرار گرفتند (نظریان سیرزار و همکاران، ۱۳۹۷). سطوح رطوبتی به کار برده شده در طی مرحله رویشی گیاه شامل سه سطح ۱۰۰ درصد (شاهد)، ۵۰ درصد و ۳۰ درصد FC بود (Rugeles Reyes et al., 2019)، که با توزین روزانه گلدان‌ها میزان تخلیه‌ی رطوبتی خاک کنترل گردید و در صورت نیاز گیاهان آبیاری شدند. یک ماه بعد از اعمال تنش، در تاریخ اول اردیبهشت ۱۳۹۹ گیاهان برداشت

(ترکیبات فلاوونوئیدی) برای سنجش مورد استفاده قرار گرفت. محتوای فنلی کل عصاره آبی با استفاده از معرف فولین-سیوکالتو در طول موج ۷۶۵ نانومتر اندازه‌گیری شد و مقدار فنل با استفاده از منحنی استاندارد اسید گالیک (GAE) و به‌صورت معادل میلی‌گرم GAE بر گرم وزن خشک نمونه محاسبه شد (Pourmorad *et al.*, 2006).

برای تعیین فلاوونوئید از روش کلرید آلومینیوم (Chang *et al.*, 2002) در طول موج ۴۱۵ نانومتر استفاده شد. مقدار فلاوونوئید با استفاده از منحنی استاندارد کوئرستین محاسبه و به‌صورت معادل میلی‌گرم کوئرستین در گرم وزن خشک نمونه گزارش شد.

سنجش مالون دی‌آلدئید (MDA): مقدار MDA بر اساس روش Heath و Packer (۱۹۶۸) تعیین شد. بافت‌های تر در ۵ میلی‌لیتر اسید تری کلرواستیک (TCA) ۰/۱ درصد به‌خوبی سائیده شد. عصاره‌ی حاصل به‌مدت ۵ دقیقه با سرعت $10000 \times g$ سانتریفیوژ شد. سپس ۱ میلی‌لیتر از محلول روشن‌آور با ۴ میلی‌لیتر TCA ۲۰ درصد (W/V) که حاوی ۰/۵ درصد (W/V) اسید تیوباربیتریک (TBA) بود، مخلوط شد و به‌مدت ۳۰ دقیقه در دمای $95^{\circ}C$ حرارت داده شد و بلافاصله سرد گردید. جذب محلول رویی، پس از سانتریفیوژ با سرعت $10000 \times g$ به‌مدت ۱۰ دقیقه، در طول موج ۵۳۲ نانومتر قرائت شد. ماده مورد نظر برای جذب در این طول موج کمپلکس قرمز (MDA-TBA) است. جذب بقیه رنگیزه‌های غیر اختصاصی در ۶۰۰ نانومتر تعیین گردید و از میزان جذب در ۵۳۲ نانومتر کسر شد. غلظت MDA با استفاده از ضریب خاموشی معادل $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ محاسبه شد و در نهایت مقدار MDA براساس میکرومول بر گرم وزن تر محاسبه شد.

سنجش عناصر معدنی (فسفر، کلسیم، منیزیم و پتاسیم): بدین منظور ۰/۱ گرم از پودر خشک بخش هوایی و زیرزمینی گیاه در ۴ میلی‌لیتر اسید نیتریک غلیظ به‌مدت ۲۴ ساعت در جای تاریک و در دمای محیط حل شد. سپس محلول حاصل جهت خروج بخارات اسیدی گرم شد. بعد از خارج شدن بخارات اسید نیتریک با استفاده از آب مقطر به حجم ۵۰ میلی-

$$\text{Chl b } (\mu\text{g/mL}) = (21/50 \cdot A_{647} - 5/10 \cdot A_{663})$$

$$\text{Total Chl} = \text{Chl a} + \text{Chl b}$$

$$\text{Total Carotenoids } (\mu\text{g/mL}) = (1000 \cdot A_{470} - 1/82 \cdot \text{Chl a} - 85/02 \cdot \text{Chl b})/198$$

در این روابط: A جذب نور در طول موج‌های مورد نظر می‌باشد.

سنجش قندهای محلول: محتوای قندهای محلول نمونه‌ها با استفاده از معرف آنترون و بر اساس روش Roe (۱۹۵۵) تعیین شد. ابتدا بافت‌های تر در اتانول ۸۰ درصد به‌مدت ۶۰ دقیقه در بن ماری ($95^{\circ}C$) قرار گرفت. پس از صاف کردن عصاره، الکل آن تبخیر و رسوب حاصل در آب مقطر حل شد. سپس ۲۰۰ میکرولیتر عصاره با ۵ میلی‌لیتر معرف آنترون مخلوط شد و داخل بن ماری ($90^{\circ}C$) به‌مدت ۱۷ دقیقه قرار گرفت. پس از سرد شدن، جذب نمونه‌ها در طول موج ۶۲۵ نانومتر قرائت گردید و مقدار قند محلول نمونه‌ها با استفاده از منحنی استاندارد گلوکز بر اساس میلی‌گرم بر گرم وزن تر محاسبه شد.

سنجش پرولین: اندازه‌گیری سطح پرولین با استفاده از روش Bates و همکاران (۱۹۷۳) انجام شد. ابتدا بافت‌های تر در اسید سولفوسالسیلیک ۳ درصد به‌خوبی سائیده و صاف شد. ۲ میلی‌لیتر از عصاره با ۲ میلی‌لیتر معرف نین هیدرین و ۲ میلی‌لیتر اسید استیک گلاسیسیال مخلوط شد و به‌مدت یک ساعت در حمام آب گرم ($100^{\circ}C$) قرار داده شد. جهت قطع انجام کلیه واکنش‌ها، بلافاصله لوله‌ها در حمام یخ قرار داده شدند، بعد از افزودن ۴ میلی‌لیتر تولوئن به‌خوبی مخلوط شدند و دو لایه مجزا در آن‌ها تشکیل شد. برای اندازه‌گیری غلظت پرولین، جذب فاز فوقانی در طول موج ۵۲۰ نانومتر تعیین و مقدار پرولین هر نمونه با استفاده از منحنی استاندارد پرولین بر حسب میکرومول بر گرم وزن تر محاسبه گردید.

سنجش مقدار فنل کل و فلاوونوئیدها: محتوای فنل کل و فلاوونوئیدها با استفاده از متانول خالص در دمای اطاق به‌مدت ۴۸ ساعت استخراج شد. پس از صاف کردن عصاره و تبخیر الکل، رسوب حاصل در ۴ میلی‌لیتر آب مقطر یا متانول خالص حل شد. عصاره آبی (محتوای فنلی کل) و عصاره متانولی

سنجش فعالیت آنزیم پراکسیداز (POD): سنجش فعالیت

آنزیم POD (EC 1.11.1.7) بر اساس روش Sariri و همکاران (۲۰۰۶) با استفاده از فنل آمینوآنتی پیرین ۰/۰۰۲۵ مولار و پراکسید هیدروژن ۰/۰۰۱۷ مولار که هر دو در محلول بافر فسفات ۰/۲ مولار با pH=۷ تهیه شدند، انجام گردید. برای سنجش فعالیت این آنزیم، ۴۷۵ میکرولیتر H_2O_2 و ۴۷۵ میکرولیتر فنل آمینوآنتی پیرین و سپس ۵۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی به عنوان مخلوط واکنش استفاده شد و تغییرات جذب بر زمان در طول موج ۵۱۰ نانومتر در مدت زمان ۱۲۰ ثانیه قرائت گردید. فعالیت این آنزیم به صورت میکرومولار آب اکسیژنه تجزیه شده در دقیقه در میلی گرم پروتئین گزارش شد.

سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX):

سنجش فعالیت آنزیم APX (EC 1.11.1.11) بر اساس روش Nakano و Asada (۱۹۸۷) با استفاده از بافر فسفات ۵۰ میلی مولار با pH=۷ حاوی EDTA ۰/۱ میلی مولار و آسکوربات ۰/۵ میلی مولار و همچنین H_2O_2 ۱ میلی مولار انجام شد. برای سنجش فعالیت این آنزیم، ۹۳۰ میکرولیتر بافر فسفات، ۵۰ میکرولیتر H_2O_2 و ۲۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی به عنوان مخلوط واکنش استفاده شد و تغییرات جذب بر زمان در طول موج ۲۹۰ نانومتر در مدت زمان ۱۲۰ ثانیه اندازه گیری و ثبت گردید. برای محاسبه فعالیت آنزیم APX از ضریب خاموشی $2/8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ برای آسکوربات احیاء شده استفاده شد و فعالیت آنزیم به صورت میکرومول آسکوربات در دقیقه در میلی گرم پروتئین گزارش گردید.

سنجش فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز (PPO): سنجش

فعالیت آنزیم PPO (EC 1.10.3.1) بر اساس روش Raymond و همکاران (۱۹۹۳) با استفاده از بافر فسفات ۰/۲ مولار با pH=۶/۸ و پیروگالل ۰/۰۲ مولار انجام شد. برای سنجش فعالیت این آنزیم، ۲/۵ میلی لیتر بافر فسفات، ۰/۲ میلی لیتر پیروگالل و ۲۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی به عنوان مخلوط واکنش استفاده شد و تغییرات جذب بر زمان در طول موج ۴۳۰ نانومتر در مدت زمان ۱۸۰ ثانیه توسط اسپکتروفتومتر

لیتر رسانده و با استفاده از کاغذ صافی صاف گردید. از محلول به دست آمده جهت اندازه گیری عناصر استفاده شد. غلظت کلسیم، منیزیم و پتاسیم با استفاده از دستگاه طیف سنجی پلاسمای جفت شده القایی (ICP-OES) اندازه گیری شد. غلظت فسفر به روش اسپکتروفتومتری با استفاده از روش رنگ سنجی وانادات- مولیبدات در طول موج ۴۳۰ نانومتر تعیین گردید (Cottenie et al., 1980) و غلظت عناصر بر حسب میلی گرم بر گرم وزن خشک محاسبه شد.

سنجش پروتئین: به منظور استخراج پروتئین محلول و

همچنین آنزیم ها، مقدار ۰/۱ گرم از بافت تر بخش هوایی و زیرزمینی گیاه در داخل هاون به کمک نیتروژن مایع به خوبی سائیده شد. سپس به مقدار ۱ میلی لیتر بافر استخراج (بافر فسفات ۵۰ میلی مولار با pH=۶/۸ حاوی Na-EDTA ۱ میلی مولار) به آن افزوده شد. سپس در دمای $4^{\circ}C$ ، به مدت ۲۰ دقیقه با سرعت $13000 \times g$ سانتریفیوژ و محلول رویی جدا و از آن برای سنجش پروتئین و آنزیم ها استفاده شد. سنجش محتوای پروتئین با استفاده از روش Bradford (۱۹۷۶) در طول موج ۵۹۵ نانومتر انجام شد و با استفاده از منحنی استاندارد آلبومین سرم گاوی، مقدار پروتئین بر حسب میلی گرم برگرم وزن تر محاسبه گردید.

سنجش فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان، سنجش

فعالیت آنزیم کاتالاز (CAT): سنجش فعالیت آنزیم CAT (EC 1.11.1.6) بر اساس کاهش جذب آب اکسیژنه در طول موج ۲۴۰ نانومتر صورت گرفت (Aebi, 1984). برای سنجش فعالیت این آنزیم، ۹۵۰ میکرولیتر از بافر فسفات ۵۰ میلی مولار با pH=۷ حاوی Na-EDTA ۰/۱ میلی مولار و H_2O_2 ۱۰ میلی مولار و همچنین ۵۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی به عنوان مخلوط واکنش استفاده شد و تغییرات جذب بر زمان در طول موج ۲۴۰ نانومتر در مدت زمان ۱۲۰ ثانیه قرائت شد. برای محاسبه فعالیت آنزیم CAT از ضریب خاموشی آب اکسیژنه (240 nm) $40 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ استفاده شد و فعالیت آنزیم به صورت میلی مول آب اکسیژنه در دقیقه در میلی گرم پروتئین گزارش گردید.

و زیرزمینی بر همه شاخص‌های رشد با احتمال ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲).

اثر متقابل تنش کم‌آبی و پیش تیمار MeJA بر وزن تر و خشک بخش هوایی و زیرزمینی در گیاه فیسالیس نشان داد که محلول‌پاشی برگی هر دو غلظت MeJA در شرایط تنش اثر مثبتی بر وزن تر و خشک بخش هوایی و زیرزمینی داشت و موجب افزایش آن‌ها گردید، البته این افزایش در شرایط تنش ۳۰٪FC برای شاخص وزن خشک بخش هوایی با کاربرد غلظت ۵۰ میکرومولار MeJA و نیز وزن تر بخش زیرزمینی در هر دو سطح ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA نسبت به شاهد مربوطه معنی‌دار نبود (جدول ۳). در شرایط تنش، بیشترین مقدار این شاخص‌ها به استثنای وزن تر بخش هوایی، در سطح رطوبتی ۵۰٪FC و غلظت ۱۰۰ میکرومولار MeJA مشاهده شد (جدول ۳).

کاربرد برگی هر دو غلظت MeJA در همه سطوح رطوبتی مقدار R/S و وزن خشک کل گیاهان را افزایش داد و بیشترین وزن خشک گیاه در سطوح تنشی با کاربرد برگی ۱۰۰ میکرومولار MeJA مشاهده شد و میزان آن در سطح ۵۰٪FC و ۳۰٪FC به ترتیب ۱۷۶/۵۰ و ۱۷۸/۵۲ درصد در مقایسه با شاهد مربوطه بیشتر بود. همچنین افزایش مقدار R/S با کاربرد برگی ۱۰۰ میکرومولار MeJA تنها در سطح ۵۰٪FC مشاهده گردید درحالی‌که تفاوت معنی‌داری بین دو غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA در سطح ۳۰٪FC یافت نشد (جدول ۳).

هم‌چنین برهم‌کنش تنش کم‌آبی و پیش تیمار MeJA بر طول بخش هوایی و زیرزمینی این گیاه نشان داد که هر دو سطح تنش رطوبتی متوسط و شدید طول بخش هوایی و زیرزمینی گیاهان بدون پیش تیمار MeJA را کاهش داد، البته این کاهش برای طول بخش هوایی در سطح ۳۰٪FC و طول بخش زیرزمینی در سطح ۵۰٪FC معنی‌دار بود (جدول ۳). محلول‌پاشی MeJA در دو سطح تنش، طول بخش هوایی و زیرزمینی را افزایش داد، البته این افزایش فقط برای تیمار ۱۰۰ میکرومولار MeJA در سطح ۵۰٪FC برای طول بخش زیرزمینی معنی‌دار بود (جدول ۳).

قرائت شد. فعالیت آنزیم PPO به صورت تغییرات جذب در دقیقه در میلی‌گرم پروتئین گزارش گردید.

سنجش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز (SOD):

سنجش فعالیت آنزیم SOD (EC 1.15.1.1) بر اساس روش Giannopolitis و Ries (۱۹۷۷) با استفاده از بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار با $\text{pH}=7/5$ که حاوی متیونین ۱۳ میلی‌مولار، نیترو بلو تترازولیوم (NBT) ۷۵ میکرومولار، ریپوللوین ۷۵ میکرومولار و EDTA ۰/۱ میلی‌مولار بود، انجام شد. برای سنجش فعالیت این آنزیم، ۳ میلی‌لیتر بافر فسفات مخلوط تهیه شده و ۱۰۰ میکرولیتر از عصاره آنزیمی به‌عنوان مخلوط واکنش استفاده شد و به مدت ۱۲ دقیقه در زیر نور فلورسنت قرار گرفت و میزان جذب آن در طول موج ۵۶۰ نانومتر قرائت گردید. یک واحد آنزیمی برابر است با مقداری آنزیمی که احیای نوری NBT را به میزان ۵۰٪ بازدارندگی کند. بنابراین فعالیت این آنزیم براساس واحد آنزیم به ازای هر میلی‌گرم پروتئین محاسبه گردید.

این پژوهش در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۴ تکرار انجام شد. آزمون نرمال بودن توزیع داده‌ها و برابری واریانس‌ها با استفاده از آزمون کولموگوروف-اسمیرنوف (Kolmogorov-Smirnov Test) و آزمون لون (Levene's Test) و سپس تحلیل واریانس و مقایسه میانگین‌ها آن‌ها توسط آزمون دانکن در سطح احتمال $p \leq 0/05$ با استفاده نرم افزار SPSS نسخه ۱۷ انجام شد. همچنین رسم نمودارها با نرم افزار Excel نسخه ۲۰۱۳ انجام گردید.

نتایج و بحث

صفات رشدی و RWC: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تنش کم‌آبی بر همه شاخص‌های رشد، به‌جز وزن خشک بخش هوایی در سطح احتمال ۱ و ۵ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). همچنین اثر پیش تیمار MeJA بر کلیه شاخص‌های رشد به استثنای طول بخش زیرزمینی در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود. اثر متقابل کم‌آبی و محلول‌پاشی MeJA نیز به‌غیر از وزن تر بخش هوایی و طول بخش هوایی

جدول ۲- تجزیه واریانس (میانگین مربعات) اثر متیل جاسمونات بر برخی شاخص‌های رشدی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه فیسالیس تحت تنش کم‌آبی

منابع تغییرات	Df	FW _S	DW _S	FW _R	DW _R	R/S	TDW	L _S	L _R	LA	RWC
Stress (S)	۲	۱۳۳/۱۱**	۰/۲۰ ^{ns}	۰/۷۴**	۰/۰۵**	۰/۰۰۹**	۰/۵۰۴**	۳۴۶/۴۶**	۱۰۵/۰۸*	۵۸۳/۸۰**	۶۸۹/۷۳**
MeJA (M)	۲	۵۳/۸۷**	۱/۳۶**	۰/۴۸**	۰/۲۰**	۰/۰۰۵**	۲/۵۸۵**	۱۳۶/۲۵**	۵۹/۵۶ ^{ns}	۲۲۰/۹۹**	۴۴۴/۱۹**
S×M	۴	۷/۰۸ ^{ns}	۰/۴۰**	۰/۱۲**	۰/۰۰۳**	۰/۰۰۱**	۰/۴۱۲**	۳۲/۴۱ ^{ns}	۴۴/۹۲ ^{ns}	۳۰۰/۷۹**	۲۵/۸۹**
اشتباه آزمایشی	۲۷	۴/۴۲	۰/۰۸	۰/۰۲	۱/۸۹×۱۰ ^{-۴}	۴/۴۱×۱۰ ^{-۵}	۰/۰۴۴	۱۹/۶۹	۲۰/۵۲	۱۶/۷۲	۳/۰۶
ضریب تغییرات	-	۱۵/۱۶	۲۰/۷۹	۱۹/۴۹	۱۲/۶۷	۷/۹۸	۱۴/۲۲	۶/۶۴	۲۳/۷۷	۵/۷۱	۲/۷۹

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. FW_S: وزن تر بخش هوایی، DW_S: وزن خشک بخش هوایی، FW_R: وزن تر بخش زیرزمینی، DW_R: وزن خشک بخش زیرزمینی، R/S: نسبت وزن خشک بخش زیرزمینی به هوایی، TDW: وزن خشک کل گیاه، L_S: طول بخش هوایی، L_R: طول بخش زیرزمینی، LA: سطح برگ، RWC: محتوای نسبی آب برگ

ادامه جدول ۲-

منابع تغییرات	Df	Chl a	Chl b	TChl	Car	SS _S	SS _R	Pr _S	Pr _R	PC _S	PC _R	Flas	Fla _R
Stress (S)	۲	۰/۳۲**	۰/۰۵**	۰/۶۷**	۰/۰۱*	۰/۶۹۰**	۰/۴۹**	۹۴/۵۱**	۴۸/۱۱**	۱۰/۶۳**	۰/۴۷۵**	۰/۲۱۹**	۰/۱۰۴**
MeJA (M)	۲	۰/۲۷**	۰/۰۹**	۰/۶۸**	۰/۰۲*	۰/۳۱۴**	۰/۴۸**	۲۹/۸۵**	۱۶/۲۴**	۷۱/۷۶**	۰/۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۰/۰۰۸**
S×M	۴	۰/۰۳**	۰/۰۱**	۰/۰۴**	۰/۰۰۳ ^{ns}	۰/۰۲۴*	۰/۰۶**	۲/۱۷ ^{ns}	۳/۱۳**	۱۲/۸۸**	۰/۴۰۳**	۰/۰۰۶**	۰/۰۱۲**
اشتباه آزمایشی	۱۸	۰/۰۰۴	۰/۰۰۲	۰/۰۰۳	۰/۰۰۳	۰/۰۰۷	۰/۰۱	۱/۴۴	۰/۵۷	۰/۰۷	۰/۰۰۴	۰/۰۰۱	۰/۰۰۱
ضریب تغییرات	-	۴/۴۳	۴/۹۴	۲/۳۴	۱۸/۵۰	۴/۲۳	۳/۸۷	۸/۹۰	۷/۱۶	۵/۴۸	۲/۹۴	۱/۵۴	۴/۱۱

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. Chl a، Chl b: کلروفیل، TChl: کلروفیل کل، Car: کاروتنوئید، SS_S: قند محلول بخش هوایی، SS_R: قند محلول بخش زیرزمینی، Pr_S: پرولین بخش هوایی، Pr_R: پرولین بخش زیرزمینی، PC_S: فنل بخش هوایی، PC_R: فنل بخش زیرزمینی، Fla_R: فلاونوئید بخش هوایی، Fla_S: فلاونوئید بخش زیرزمینی

ادامه جدول ۲-

منابع تغییرات	Df	MDA _S	MDA _R	Pros	Pro _R	CAT _S	CAT _R	POD _S	POD _R	APX _S	APX _R	PPO _S	PPO _R
Stress (S)	۲	۱/۰۸×۱۰ ^{-۶**}	۴/۶۷×۱۰ ^{-۷**}	۳/۲۹**	۷/۰۳**	۱/۶۳×۱۰ ^{-۵**}	۳/۷۱×۱۰ ^{-۲**}	۰/۰۰۲**	۰/۰۰۱**	۰/۰۱۷**	۰/۰۲۰**	۰/۰۳۱**	۰/۰۵۳*
MeJA (M)	۲	۴/۶۹×۱۰ ^{-۶**}	۲/۰۰×۱۰ ^{-۶**}	۱/۲۲**	۰/۲۵**	۲/۰۱×۱۰ ^{-۶**}	۱/۴۷×۱۰ ^{-۵**}	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۱**	۰/۰۰۵**	۰/۰۰۸**	۰/۰۴۷**	۰/۰۶۹**
S×M	۴	۸/۷۱×۱۰ ^{-۷**}	۱/۰۶×۱۰ ^{-۷**}	۰/۴۴**	۰/۱۴*	۲/۸۷×۱۰ ^{-۷^{ns}}	۳/۳۸×۱۰ ^{-۵**}	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۰۲**	۰/۰۰۱**	۰/۰۰۲*	۰/۰۲۵**	۰/۰۱۵ ^{ns}
اشتباه آزمایشی	۱۸	۱/۵۴×۱۰ ^{-۸}	۵/۷۰×۱۰ ^{-۹}	۰/۰۳	۰/۰۳	۴/۵۴×۱۰ ^{-۷}	۵/۱۹×۱۰ ^{-۷}	۲/۲۳×۱۰ ^{-۵}	۳/۱۴×۱۰ ^{-۵}	۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۱	۰/۰۰۳	۰/۰۱۱
ضریب تغییرات	-	۷/۶۷	۴/۸۲	۲/۷۰	۶/۰۹	۸/۴۲	۸/۰۴	۹/۴۸	۹/۹۳	۶/۵۵	۸/۱۱	۵/۳۰	۱۲/۹۰

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. MDA_S: مالون دی‌آلدید بخش هوایی، MDA_R: مالون دی‌آلدید بخش زیرزمینی، Pros: پروتئین بخش هوایی، Pro_R: پروتئین بخش زیرزمینی، CAT_S: کاتالاز بخش هوایی، CAT_R: کاتالاز بخش زیرزمینی، POD_S: پراکسیداز بخش هوایی، POD_R: پراکسیداز بخش زیرزمینی، APX_S: آسکوربات پراکسیداز بخش هوایی، APX_R: آسکوربات پراکسیداز بخش زیرزمینی، PPO_S: پلی فنل اکسیداز بخش هوایی، PPO_R: پلی فنل اکسیداز بخش زیرزمینی

کاهش ارتفاع بوته، وزن تر و خشک بخش هوایی و زیرزمینی و طول ریشه گیاهان آویشن (Babae et al., 2010) و عدس (Tong و همکاران (۲۰۱۷) در تحقیقی روی گیاه (Biju et al., 2017) طی تنش خشکی گزارش شده است.

ادامه جدول ۲-

منابع تغییرات	Df	SOD _R	Ps	Pr	Cas	Car	Mgs	Mgr	Ks	K _R
Stress (S)	۲	۰/۱۶۳**	۰/۰۷۱**	۰/۹۵۴**	۰/۴۶۶**	۵/۶۵**	۵/۸۷**	۷/۴۷**	۳/۳۶**	۵۸/۳۵**
MeJA (M)	۲	۰/۰۱۰ ^{NS}	۰/۰۲۲**	۰/۰۷۷**	۰/۰۳۱**	۳۲/۲۹**	۰/۹۴**	۲/۲۲**	۱/۶۷**	۲۱۷/۸۶**
S×M	۴	۰/۰۰۶ ^{NS}	۰/۰۰۶**	۰/۰۴۰**	۰/۰۰۶**	۱۰/۸۶**	۳/۷۰**	۱/۲۶**	۰/۵۴**	۱۲۳/۲۰**
اشتباه آزمایشی	۱۸	۰/۰۰۴	۰/۰۰۱	۰/۰۰۲	۰/۰۰۱	۰/۰۴	۰/۰۱	۰/۰۳	۰/۰۲	۰/۵۷
ضریب تغییرات	-	۱۱/۳۱	۲/۹۶	۲/۷۹	۲/۰۲	۳/۴۸	۲/۲۲	۴/۱۹	۵/۱۶	۲/۷۰

ns, * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. SOD_S: سوپر اکسید دیسموتاز بخش هوایی، SOD_R: سوپر اکسید دیسموتاز بخش زیرزمینی، Ps: فسفر بخش هوایی، Pr: فسفر بخش زیرزمینی، Cas: کلسیم بخش هوایی، Car: کلسیم بخش زیرزمینی، Mgs: منیزیم بخش هوایی، Mgr: منیزیم بخش زیرزمینی، Ks: پتاسیم بخش هوایی، K_R: پتاسیم بخش زیرزمینی

میکرومولار MeJA بود (جدول ۳). اما شاخص سطح برگ تنها در شرایط تنش با کاربرد برگی هر دو غلظت این تنظیم‌کننده افزایش معنی‌دار نشان داد، البته تفاوت‌ها در دو سطح MeJA از نظر آماری معنی‌دار نبود (جدول ۳).

نتایج به دست آمده از این مطالعه نشان داد که کاربرد خارجی MeJA منجر به افزایش سطح برگ و RWC در طی تنش شد. Shinde و Bhosal (۲۰۱۱) در مطالعه‌ای روی گیاه زنجبیل گزارش کردند زمانی که RWC، اندازه سلول‌ها و تقسیمات سلولی تحت شرایط کمبود آب کاهش یابد، این امر کندی رشد برگ، کاهش سطح برگ و تولید آن، تسریع پیری برگ و ریزش آن را در پی خواهد داشت. البته به نظر می‌رسد کاهش تعداد و سطح برگ در گیاهان تحت تنش خشکی می‌تواند یکی از شاخص‌های انطباق گیاه با شرایط نامناسب محیطی باشد که با کاهش سطح اندام تعرق‌کننده به دلیل کاهش سرعت تقسیم سلولی مانع از دست رفتن رطوبت گیاه می‌شود، در نتیجه با کاهش سطح فتوسنتز کننده، ظرفیت فتوسنتزی نیز تقلیل می‌یابد (Bangar et al., 2019).

Fugate و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند کاهش درصد پسابش گیاهان چغندر قند تحت پیش تیمار MeJA در شرایط کمبود آب را می‌توان به اثرات تنظیمی احتمالی MeJA در بسته شدن روزنه‌ها نسبت داد که باعث افزایش توانایی بافت‌ها برای نگهداری آب گیاه می‌شود (Rohwer and Erwin, 2008). همچنین به طور مشابه، Anjum و همکاران (۲۰۱۱) اظهار داشتند که کاربرد MeJA به حفظ محتوای نسبی آب در گیاهان

آراییدوپسیس اظهار داشتند که تنش خشکی با کاهش توسعه و تقسیمات یاخته‌ای و تورژسانس منجر به کاهش ارتفاع و رشد رویشی گیاه شده است. در پژوهش حاضر کاربرد خارجی هر دو غلظت MeJA به ویژه غلظت ۱۰۰ میکرومولار در هر دو سطح تنش کم‌آبی به ویژه سطح متوسط توانایی این گیاه را برای مواجهه با شرایط تنش بهبود بخشید و با تاثیر مثبت بر شاخص‌های رشدی موجب کاهش آسیب ناشی از تنش کم‌آبی در گیاه فیسالیس شد. در مطالعه‌ای بر گیاه سویا تحت تنش خشکی مشاهده شد که MeJA می‌تواند آسیب ناشی از کمبود آب را با تغییر فیتوهورمون‌های درون‌زا، پلی آمین‌ها و الگوهای باند پروتئینی کاهش دهد (Hassanein et al., 2009) و کاربرد این تنظیم‌کننده می‌تواند طیف وسیعی از پاسخ‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی به تنش‌های محیطی را برانگیزد (Ghasem et al., 2012). Miranshahi و Sayyari (۲۰۱۶) در مطالعه‌ای بر روی گیاه مرزه بیان کردند که پیش تیمار MeJA تحت شرایط تنش، منجر به بهبود شاخص‌های رشدی از جمله ارتفاع گیاه، تعداد شاخه‌ها، قطر ساقه و وزن تر و خشک گیاه و برگ می‌گردد. این محققان پیشنهاد دادند تنش، بیان ژن‌های پاسخگر به MeJA را القاء می‌نماید و موجب مقاومت گیاهان در برابر تنش می‌شود، نتایج به دست آمده از این تحقیق با نتایج مطالعات انجام شده مطابقت داشت.

در مطالعه حاضر، همچنین افشانه MeJA در تمام سطوح رطوبتی RWC برگ را به صورت معنی‌داری افزایش داد که بیشترین مقدار این شاخص مربوط به تیمارهای ۱۰۰

جدول ۳- اثر متقابل متیل جاسمونات و سطوح مختلف رطوبتی بر شاخص‌های رشدی گیاه فیسالیس تحت تنش کم‌آبی

طول بخش هوایی (cm)	وزن خشک بخش		وزن تر بخش		سطوح کم آبی	سطوح MeJA
	زیرزمینی	زیرزمینی	هوایی	هوایی		
۶۵/۸±۲/۳ ^{bcd}	۰/۱۱±۰/۰۰۷ ^c	۰/۶۸±۰/۰۰۳ ^{de}	۱/۴۰±۰/۰۰۹ ^b	۱۶/۷۳±۱/۲۴ ^{abc}	S0	
۶۴/۵±۲/۶ ^{cde}	۰/۰۶±۰/۰۰۵ ^d	۰/۴۵±۰/۰۰۴ ^f	۰/۶۶±۰/۰۰۷ ^d	۹/۸۷±۰/۵۶ ^{ef}	S1	M0
۵۸/۵±۱/۶ ^e	۰/۰۳±۰/۰۰۴ ^e	۰/۳۲±۰/۰۰۳ ^f	۰/۸۱±۰/۰۰۶ ^{cd}	۷/۸۲±۱/۰۴ ^f	S2	
۷۷/۹۵±۱/۷۵ ^a	۰/۱۲±۰/۰۰۷ ^{bc}	۱/۲۲±۰/۱۵ ^a	۱/۵۳±۰/۲۰ ^{ab}	۱۷/۲۴±۱/۵۳ ^{ab}	S0	
۶۸/۸±۳/۲۸ ^{bc}	۰/۱۱±۰/۰۰۴ ^c	۰/۹۳±۰/۰۰۳ ^{bc}	۱/۵۲±۰/۰۰۹ ^{ab}	۱۴/۵۴±۰/۶ ^{bcd}	S1	M1
۶۱/۰۹±۱/۳۸ ^{de}	۰/۱۰±۰/۰۰۳ ^c	۰/۴۵±۰/۰۰۶ ^f	۱/۱۷±۰/۱۲ ^{bc}	۱۲/۱۲±۰/۳۹ ^{de}	S2	
۷۲/۳۵±۱/۵۴ ^{ab}	۰/۱۴±۰/۰۰۷ ^b	۰/۸۰±۰/۰۰۶ ^{cd}	۱/۴۰±۰/۱۲ ^b	۱۸/۸۷±۱/۷۶ ^a	S0	
۶۷/۷۴±۲/۱ ^{bcd}	۰/۱۹±۰/۰۰۱ ^a	۱/۰۱±۰/۰۰۸ ^b	۱/۸۸±۰/۲۲ ^a	۱۳/۸۹±۰/۵۹ ^{cd}	S1	M2
۶۴/۲۶±۱/۵ ^{cde}	۰/۱۲±۰/۰۰۱ ^{bc}	۰/۵۱±۰/۰۰۲ ^{ef}	۱/۵۷±۰/۱۷ ^{ab}	۱۳/۷۵±۰/۸۵ ^{cd}	S2	

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی‌دار می‌باشد (آزمون دانکن، $P < 0.05$). (S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA

MeJA ثبت شد (جدول ۴). نتایج نشان‌دهنده این است که غلظت ۱۰۰ میکرومولار MeJA در افزایش محتوای رنگیزه‌ها در سطوح تنشی بیشتر مؤثر بود.

از جمله شاخص‌های فیزیولوژیکی مقاومت به تنش در شرایط تنش، حفظ کلروفیل برگ و دوام فتوسنتز می‌باشد (Moraga et al., 2022). کمبود آب با تولید گونه‌های فعال اکسیژن منجر به آسیب دستگاه فتوسنتزی و تخریب کلروفیل به دلیل پراکسیداسیون لیپیدی می‌شود (Sachdev et al., 2021; Bandurska, 2022).

در مطالعه حاضر کاربرد MeJA موجب افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی گیاه فیسالیس تحت تنش کم‌آبی شد. همچنین نتایج مطالعه Abdelgawad و همکاران (۲۰۱۴) در گیاه ذرت نشان داد که تیمار گیاهان با MeJA منجر به افزایش رنگدانه‌های فتوسنتزی در تمام سطوح تنش خشکی در مقایسه با گیاهان شاهد مربوطه گردید. Ueda و Saniewski (۲۰۰۶) اظهار داشتند که MeJA در بیان یکسری از ژن‌های آنزیم‌های کلیدی بیوسنتز کلروفیل از طریق تشکیل آمینولولینیک اسید دخالت

سویا تحت تنش کم‌آبی کمک می‌نماید که این یافته‌ها با نتایج مطالعه حاضر مطابقت داشت.

رنگیزه‌های فتوسنتزی: مطابق نتایج جدول ۲، اثرهای اصلی تنش و MeJA، برهم‌کنش آن‌ها بر میزان کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. درحالی‌که میزان کاروتنوئیدها به‌طور معنی‌داری ($P \leq 0.05$) تحت تاثیر اثرهای اصلی تنش و MeJA قرار گرفت. نتایج نشان داد کاربرد خارجی MeJA در دو سطح تنش متوسط و شدید، محتوای کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها را افزایش داد و بیشترین محتوای آنها در تمام سطوح رطوبتی در تیمارهای ۱۰۰ میکرومولار MeJA مشاهده شد. افزایش محتوای کلروفیل a با کاربرد برگی غلظت ۱۰۰ میکرومولار MeJA در سطوح تنش رطوبتی شاهد، متوسط و شدید به ترتیب ۱۳/۰۳، ۳۷/۴۶، ۳۵/۸۶ درصد، کلروفیل b به ترتیب ۱۳/۶۰، ۴۲/۸۴ و ۱۹/۸۹ درصد، کلروفیل کل به ترتیب ۱۵/۸۲، ۳۷/۱۱ و ۲۹/۲۱ درصد و کاروتنوئیدها به ترتیب ۱۹/۲۸، ۳۹/۱۱ و ۵۰/۵۴ درصد نسبت به شاهد بدون

ادامه جدول ۳-

وزن خشک کل گیاه (g pot ⁻¹)	نسبت وزن خشک بخش زیرزمینی به بخش هوایی	سطح برگ (mm ²)	محتوای نسبی آب برگ (%)	طول بخش زیرزمینی (cm)	سطوح کم آبی	سطوح MeJA
۱/۴۷±۰/۱۱ ^{cd}	۰/۰۸±۰/۰۰۲ ^d	۸۲/۷۹±۲/۸۷ ^a	۶۷/۴۸±۰/۶۹ ^b	۲۱/۳۳±۱/۴ ^{ab}	S0	
۰/۷۲±۰/۰۷ ^e	۰/۰۸±۰/۰۰۳ ^d	۶۶/۸۵±۳/۱۶ ^d	۵۱/۸۸±۰/۹۴ ^e	۱۳/۶۳±۰/۸۰ ^c	S1	M0
۰/۶۸±۰/۰۶ ^e	۰/۰۴±۰/۰۰۲ ^f	۵۱/۱۵±۰/۷۰ ^e	۴۹/۶۱±۰/۷۵ ^e	۱۴/۶۰±۰/۵۲ ^{bc}	S2	
۱/۹۳±۰/۰۷ ^{ab}	۰/۱۰±۰/۰۰۵ ^c	۸۰/۴۳±۱/۲۱ ^{ab}	۷۱/۹۳±۱/۱۴ ^a	۲۴/۰۰±۴/۰۸ ^a	S0	
۱/۶۳±۰/۰۹ ^{bc}	۰/۰۸±۰/۰۰۴ ^d	۷۴/۳۰±۰/۸۰ ^{bc}	۶۱/۶۹±۰/۵۸ ^c	۱۸/۰۸±۱/۶۱ ^{abc}	S1	M1
۱/۲۸±۰/۱۰ ^d	۰/۰۶±۰/۰۰۲ ^e	۷۱/۱۹±۱/۴۷ ^{cd}	۵۶/۴۸±۰/۳۸ ^d	۲۰/۰۲±۲/۰۱ ^{abc}	S2	
۱/۶۷±۰/۰۶ ^{abc}	۰/۱۴±۰/۰۰۴ ^a	۷۰/۰۲±۱/۷۳ ^{cd}	۷۴/۰۲±۰/۶۹ ^a	۲۱/۴۷±۱/۴۱ ^{ab}	S0	
۲/۰۰±۰/۲۲ ^a	۰/۱۱±۰/۰۰۳ ^b	۷۸/۳۹±۲/۶۱ ^{ab}	۶۷/۱۰±۰/۸۹ ^b	۲۳/۷۰±۴/۱۹ ^a	S1	M2
۱/۸۹±۰/۰۶ ^{ab}	۰/۰۶±۰/۰۰۳ ^e	۶۹/۸۱±۳/۵۱ ^{cd}	۶۳/۳۱±۱/۳۸ ^c	۱۴/۶۸±۰/۶۵ ^{bc}	S2	

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی‌دار می‌باشد (آزمون دانکن، $p < 0.05$). S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA.

جدول ۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و سطوح مختلف رطوبتی بر میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی برگ، ترکیبات فنلی کل، فلاونوئیدها و مالون دی‌آلدئید بخش هوایی و زیرزمینی گیاه فیسالیس تحت تنش کم‌آبی

فنل بخش هوایی (mg g ⁻¹ DW)	کاروتنوئید	کلروفیل کل (mg g ⁻¹ FW)			سطوح کم آبی	سطوح MeJA
		کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل کل		
۷/۷۹±۰/۱۷ ^b	۰/۳۱±۰/۰۰۸ ^{ab}	۲/۴۱±۰/۰۱۳ ^c	۰/۹۱±۰/۰۰۱ ^c	۱/۵۰±۰/۰۱۳ ^c	S0	
۶/۹۳±۰/۲۳ ^c	۰/۲۵±۰/۰۰۲ ^b	۱/۹۹±۰/۰۱۶ ^e	۰/۷۵±۰/۰۲۶ ^d	۱/۲۴±۰/۰۴۲ ^c	S1	M0
۸/۵۹±۰/۲۲ ^a	۰/۱۹±۰/۰۱۳ ^c	۱/۸۱±۰/۰۱۵ ^f	۰/۷۵±۰/۰۱۴ ^d	۱/۰۶±۰/۰۰۱ ^c	S2	
۸/۰۹±۰/۱۲ ^b	۰/۳۶±۰/۰۱۷ ^a	۲/۶۶±۰/۰۱۲ ^b	۰/۹۹±۰/۰۱۰ ^b	۱/۶۷±۰/۰۰۱ ^c	S0	
۲/۰۱±۰/۰۹ ^e	۰/۳۰±۰/۰۱۲ ^{ab}	۲/۲۱±۰/۰۰۸ ^d	۰/۸۸±۰/۰۰۶ ^c	۱/۳۳±۰/۰۰۹ ^c	S1	M1
۲/۵۳±۰/۰۷ ^d	۰/۲۵±۰/۰۲۵ ^b	۲/۰۸±۰/۰۴۲ ^e	۰/۸۶±۰/۰۴۸ ^c	۱/۲۳±۰/۰۱۴ ^c	S2	
۱/۹۲±۰/۰۲ ^e	۰/۳۷±۰/۰۲۱ ^a	۲/۷۹±۰/۰۴۸ ^a	۱/۰۴±۰/۰۱۲ ^{ab}	۱/۶۹±۰/۰۷۱ ^c	S0	
۲/۵۵±۰/۱۴ ^d	۰/۳۵±۰/۰۳۱ ^a	۲/۷۳±۰/۰۳۵ ^{ab}	۱/۰۷±۰/۰۰۸ ^a	۱/۷۱±۰/۰۵۵ ^c	S1	M2
۲/۱۰±۰/۱۰ ^{de}	۰/۲۸±۰/۰۳۱ ^b	۲/۳۴±۰/۰۰۶ ^c	۰/۹۰±۰/۰۳۷ ^c	۱/۴۴±۰/۰۲۴ ^c	S2	

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی‌دار می‌باشد (آزمون دانکن، $p < 0.05$). S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA.

ادامه جدول ۴-

سطوح کم آبی	سطوح MeJA	فلاونونوئید		مالون دی آلدهید بخش	
		بخش هوایی	بخش زیرزمینی	هوایی	بخش زیرزمینی
		(mg g ⁻¹ DW)		(μmol g ⁻¹ FW)	
S0		۱/۸۷±۰/۰۰۳ ^e	۰/۶۳±۰/۰۰۹ ^f	۰/۰۰۱۳۸±۰/۰۰۰۰۴ ^c	۰/۰۰۱۶۲±۰/۰۰۰۰۴ ^c
S1	M0	۱/۹۶±۰/۰۰۳ ^d	۰/۷۸±۰/۰۰۵ ^{cd}	۰/۰۰۲۶۷±۰/۰۰۰۰۱ ^b	۰/۰۰۲۱۷±۰/۰۰۰۰۳ ^b
S2		۲/۳۴±۰/۰۰۲ ^a	۰/۸۱±۰/۰۰۷ ^{bc}	۰/۰۰۳۲۷±۰/۰۰۰۰۱ ^a	۰/۰۰۲۵۰±۰/۰۰۰۰۴ ^a
S0		۱/۹۱±۰/۰۰۳ ^{de}	۰/۷۱±۰/۰۰۱ ^e	۰/۰۰۱۲۶±۰/۰۰۰۰۳ ^{cde}	۰/۰۰۱۲۶±۰/۰۰۰۰۴ ^f
S1	M1	۲/۲۴±۰/۰۰۲ ^b	۰/۷۹±۰/۰۰۳ ^{cd}	۰/۰۰۱۳۴±۰/۰۰۰۰۶ ^{cd}	۰/۰۰۱۴۲±۰/۰۰۰۰۲ ^{de}
S2		۲/۵۳±۰/۰۰۴ ^a	۰/۸۴±۰/۰۰۱ ^b	۰/۰۰۱۳۷±۰/۰۰۰۰۳ ^c	۰/۰۰۱۵۳±۰/۰۰۰۰۱ ^{cd}
S0		۱/۹۰±۰/۰۰۵ ^d	۰/۶۵±۰/۰۰۱ ^f	۰/۰۰۱۰۹±۰/۰۰۰۰۷ ^{ef}	۰/۰۰۱۰۸±۰/۰۰۰۰۳ ^g
S1	M2	۲/۵۵±۰/۰۰۴ ^a	۰/۷۵±۰/۰۰۱ ^{de}	۰/۰۰۱۰۲±۰/۰۰۰۰۵ ^f	۰/۰۰۱۲۲±۰/۰۰۰۰۳ ^f
S2		۲/۰۸±۰/۰۰۱ ^b	۰/۹۸±۰/۰۰۳ ^a	۰/۰۰۱۱۴±۰/۰۰۰۰۵ ^{def}	۰/۰۰۱۲۹±۰/۰۰۰۰۹ ^{ef}

ns، * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی دار و معنی دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی دار می باشد (آزمون دانکن، $p < 0.05$). S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA.

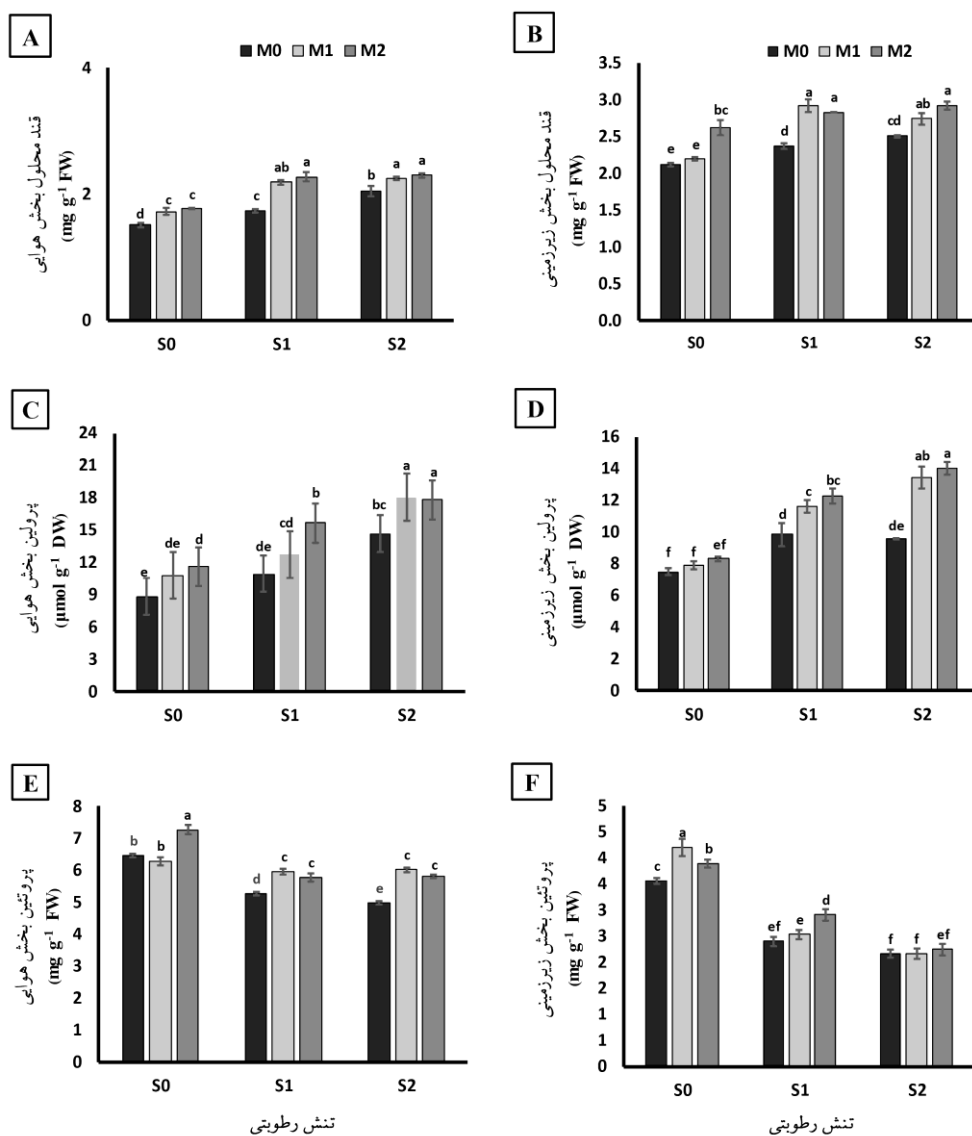
بدون محلول پاشی MeJA همان سطح رطوبتی شد که تنها افزایش میزان قندهای محلول بخش زیرزمینی با تیمار ۵۰ میکرومولار MeJA در سطح رطوبتی شاهد معنی دار نبود. همچنین تغییرات میزان قندهای محلول بخش هوایی و زیرزمینی بین دو سطح ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA در سطوح مختلف رطوبتی به جز تیمار ذکر شده در فوق از نظر آماری معنی دار نبود (شکل A و B).

Bandurska (۲۰۲۲) بیان کردند که تحت شرایط کم آبی و با کاهش پتانسیل آب خاک، گیاهان قادرند از طریق سازوکار تنظیم اسمزی، پتانسیل آب درونی خود را کاهش داده و توانایی جذب و انتقال آب از بافت خاک به ریشه‌ها را حفظ نمایند. همچنین Sharma و همکاران (۲۰۱۹) اظهار داشتند که کاربرد MeJA موجب القای تجمع محلول‌های سازگارکننده از جمله قندهای محلول، پلی‌ساکاریدها و کربوهیدرات‌های کل در گیاهان تحت تنش می‌شود که با یافته‌های حاصل از این پژوهش همسو است. بنابراین انباشتگی قند تحت تاثیر MeJA از طریق تنظیم فشار اسمزی، ذخیره کربن و حذف

دارد. به نظر می‌رسد در این تحقیق کاربرد MeJA باعث افزایش تولید و نیز حفاظت از رنگیزهای فتوسنتزی شد و با افزایش ظرفیت فتوسنتزی، رشد و عملکرد گیاه را افزایش داد که همسو با نتایج این تحقیق می‌باشد. با توجه به یافته‌های این پژوهش احتمال می‌رود MeJA، با افزایش محتوای کاروتنوئیدها، کاهش رادیکال‌های آزاد و نیز بالا نگه داشتن RWC، موجب حفاظت از کلروفیل‌ها و نیز حفظ عملکردهای متابولیکی گیاه شده و نقش موثری در تعدیل اثرات منفی تنش داشته است.

قندهای محلول و پرولین: با توجه به نتایج جدول تجزیه واریانس، اثرهای اصلی تنش و MeJA بر محتوای قندهای محلول بخش هوایی و زیرزمینی در سطح احتمال ۱ درصد و اثر برهم‌کنش این دو عامل در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد به ترتیب بر این شاخص‌ها معنی دار بود (جدول ۲).

در این پژوهش پیش تیمار MeJA با غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار در تمام سطوح رطوبتی موجب افزایش محتوای قندهای محلول بخش هوایی و زیرزمینی نسبت به گیاهان



شکل ۱- اثر متقابل قارچ و تنش کم‌آبی بر محتوای قند محلول بخش هوایی (A)، محتوای قند محلول بخش زیرزمینی (B)، محتوای پرولین بخش هوایی (C)، محتوای پرولین بخش زیرزمینی (D)، محتوای پروتئین بخش هوایی (E)، محتوای پروتئین بخش زیرزمینی (F)، S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۹۵٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات می‌باشند. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد.

کاربرد هر دو غلظت MeJA، در بخش زیرزمینی در دو سطح تنش متوسط و شدید و در بخش هوایی در سطح تنش شدید بر میزان پرولین، موثر بود (شکل D و C). بیشترین میزان پرولین بخش هوایی و زیرزمینی در سطح تنش رطوبتی ۳۰٪ FC و هر دو سطح ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA مشاهده گردید (شکل D و C).

رادیکال‌های آزاد موجب تحمل گیاهان به شرایط تنشی می‌شود (Sheteawi, 2007; Yu *et al.*, 2019).

محتوای پرولین بخش هوایی و زیرزمینی با تنش خشکی افزایش یافت که این افزایش تنها در سطح تنش شدید در بخش هوایی و سطوح تنش متوسط و شدید در بخش زیرزمینی نسبت به شاهد رطوبتی معنی‌دار بود (شکل D و C).

شواهد زیادی نقش مفید پرولین را در مقابله با تنش خشکی نشان می‌دهند. این اسمولیت علاوه بر تنظیم اسمزی، در حفاظت و ثبات غشاهای سلولی و پروتئین‌ها، در افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی و خنثی‌سازی رادیکال‌های آزاد هیدروکسیل، تنظیم pH سلولی و تنظیم نسبت NADP/NADPH (Kavi and Sreenivasulu, 2014; Elewa et al., 2017)، همچنین به‌عنوان ذخیره کربن، نیتروژن و انرژی و یک مولکول علامت‌دهی در پاسخ‌های دفاعی گیاه (Amini et al., 2015; Bandurska, 2022)، نقش مهمی را در شرایط تنشی ایفا می‌نماید. نتایج حاصل از مطالعه Miranshahi و Sayyari (۲۰۱۶) نشان داد که هر دو عامل MeJA و تنش خشکی به‌طور موثری میزان پرولین را افزایش می‌دهند.

Benderliev و Fedina (۲۰۰۰) گزارش کردند که ممکن است MeJA در شرایط تنش از جمله خشکی از طریق القای فعالیت آنزیم سنتز کننده پرولین، دلتا-۱- پرولین ۵- کربوکسیلات سنتتاز (P5CR)، از دو مسیر گلوتامات و آرژنین/اورنیتین میزان آن را در بافت‌های گیاهی افزایش دهد و یا با ممانعت از فعالیت آنزیم اکسیدکننده پرولین از جمله پرولین دهیدروژناز (PDH) موجب تجمع پرولین در گیاه شود. مطابق نتایج حاصل از این تحقیق پیش‌تیمار MeJA با افزایش تجمع پرولین تحمل گیاه فیسالیس تحت شرایط کم‌آبی را بهبود بخشید.

پروتئین: همان‌طور که در جدول ۲ مشهود است، اثرهای اصلی تنش، MeJA و برهم‌کنش آن‌ها بر محتوای پروتئین بخش هوایی و زیرزمینی معنی‌دار بود. برهم‌کنش دو عامل تنش خشکی و کاربرد MeJA نشان داد که کاربرد برگی هر دو غلظت MeJA در سطوح خشکی متوسط و شدید بر مقدار پروتئین بخش هوایی اثر مثبت معنی‌داری داشت، ولی تفاوت‌ها بین دو غلظت MeJA معنی‌دار نبود اما کاربرد تنها غلظت ۱۰۰ میکرومولار در سطح خشکی متوسط، محتوای پروتئین بخش زیرزمینی را افزایش داد (شکل F و E).

تغییرات کمی و کیفی در پروتئین‌های گیاهی یکی از پاسخ‌های سازشی گیاهان در مواجهه با تنش‌های محیطی از

جمله تنش خشکی است (Hieng et al., 2004). کاهش مقدار پروتئین‌های محلول موجود در برگ اغلب گیاهان می‌تواند به‌دلیل کاهش سنتز پروتئین‌ها، تجزیه آن‌ها به‌دنبال افزایش فعالیت آنزیم‌های پروتئاز، کاهش میزان اسیدهای آمینه فراهم و نیز واسرشت آنزیم‌های سنتزکننده پروتئین تحت تنش خشکی باشد (Mafakheri et al., 2010). تحقیقات نشان داده است که محلول‌پاشی اسیدجاسمونیک باعث افزایش قابل توجه میزان اسیدهای آمینه آزاد، پروتئین‌ها و محتوای پرولین می‌شود (Abdelgawad et al. 2014; Manan et al. 2016; Ahmad et al. 2018). Pakar و همکاران (۲۰۱۶) گزارش کردند که اسید جاسمونیک تولید پروتئین‌های دفاعی را در گیاه القاء می‌نماید و موجب محافظت از گیاه در مقابله با تنش خشکی و شوری می‌شود. در این تحقیق نیز اثر مثبت MeJA محتوای پروتئین بخش هوایی و زیرزمینی مشاهده شد که همسو با نتایج تحقیقات انجام شده است.

فنل کل و فلاوونوئید: نتایج نشان داد که اثر تنش کم‌آبی بر محتوای فنل کل و فلاوونوئیدهای بخش هوایی و زیرزمینی در سطح یک درصد معنی‌دار بود. در حالی‌که اثر MeJA تنها بر محتوای فنل بخش هوایی و فلاوونوئید بخش زیرزمینی در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار شد، همچنین برهم‌کنش دو عامل تنش و MeJA نیز اثر معنی‌داری ($p \leq 0.01$) بر همه این شاخص‌ها داشتند (جدول ۲).

نتایج ارائه شده در جدول ۴ نشان داد که محلول پاشی MeJA در دو سطح تنشی، مقدار فنل بخش هوایی را به‌طور معنی‌داری کاهش داد. همچنین کاهش مقدار فنل بخش زیرزمینی در سطح تنش شدید با کاربرد غلظت ۱۰۰ میکرومولار نسبت به تیمار بدون MeJA مربوطه کاهش معنی‌داری نشان داد، در حالی‌که در سطح تنش متوسط، هر دو غلظت MeJA موجب افزایش معنی‌دار این شاخص شد که بیشترین مقدار در غلظت ۱۰۰ میکرومولار مشاهده گردید (جدول ۴).

ترکیبات فنلی، گروه بزرگی از متابولیت‌های ثانویه در گیاهان هستند که به‌دلیل توانایی آنتی‌اکسیدانی و مهار

ترکیبات فنلی در تعدیل تنش، کارآمد بوده و در تنش شدید روی این ترکیبات تأثیری نداشت.

در این تحقیق کاربرد برگی MeJA، محتوای فلاونوئید بخش هوایی در سطوح بدون تنش و تنش متوسط و در بخش زیرزمینی در سطوح بدون تنش و تنش شدید را افزایش داد (جدول ۴).

فلاونوئیدها نیز یکی از متنوع‌ترین ترکیبات طبیعی هستند که سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه را تقویت می‌نمایند و با مهار ROSها موجب حفظ سیالیت و یکپارچگی غشاء می‌گردند (Michalak, 2006). MeJA به‌عنوان سیستور می‌تواند موجب افزایش توان سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه با افزایش سنتز متابولیت‌های ثانویه زیستی نظیر ترکیبات فنلی و فلاونوئیدها شود (Horbowicz et al., 2011) که در تحقیق حاضر نیز افزایش محتوای فلاونوئید تحت تأثیر MeJA مشاهده شد. محققین در پژوهشی بر روی گیاه سیب‌زمینی شیرین تحت تنش خشکی گزارش کردند که گیاهان محلول‌پاشی شده با MeJA فعالیت PAL بیشتری نشان دادند و تولید آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی مانند ترکیبات فنلی، فلاونوئیدها، آنتوسیانین‌ها و β کاروتن به‌خصوص در گیاهان تحت تنش بیشتر بود (Ghasemzadeh et al. 2016; Yoshida et al. 2020). افزایش فلاونوئیدهای کل در گیاهانی که روی آن‌ها MeJA افشانه شده است، نشان می‌دهد که ممکن است محتوای این ترکیبات توسط MeJA تعدیل و کنترل شود (Baatour et al., 2012).

مالون دی‌آلدئید: اثرهای اصلی تنش، MeJA و برهم‌کنش آن‌ها بر محتوای MDA بخش هوایی و زیرزمینی با سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). کاربرد هر دو غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA در همه سطوح رطوبتی میزان MDA بخش هوایی و زیرزمینی را نسبت به شاهد بدون MeJA در همان سطح رطوبتی کاهش داد و گیاهانی که روی آن‌ها، غلظت ۱۰۰ میکرومولار MeJA افشانه شده بود کم‌ترین مقدار این شاخص را دارا بودند (جدول ۴).

سطح MDA، به‌عنوان محصول پراکسیداسیون اسیدهای

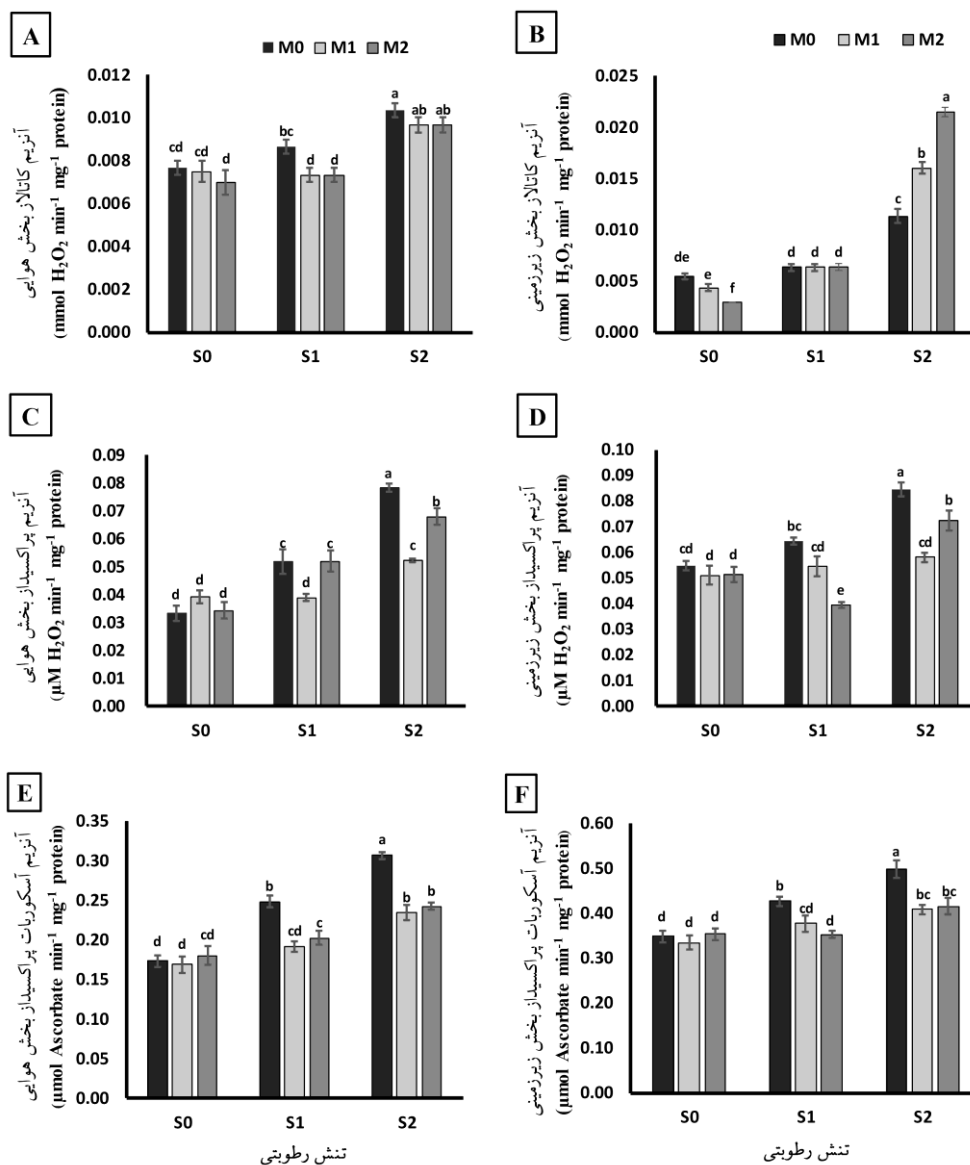
رادیکال‌های آزاد مورد توجه قرار گرفته‌اند (Alipieva et al., 2014). Shirani Bidabadi و Sharifi (۲۰۲۱) در مطالعه‌ای روی گیاه *Dracocephalum kotschy* در شرایط تنش خشکی بیان کردند که برای روبشگری ROSها مانند H_2O_2 ، گیاه با افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی کل و ترکیبات فنلی کل، سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی خود را برای مقابله با تنش محیطی تقویت می‌نماید. در مطالعه حاضر، افزایش محتوای فنل کل در بخش هوایی و زیرزمینی تحت تنش خشکی شدید با نتایج به‌دست آمده از این تحقیقات هم‌خوانی دارد که می‌تواند با افزایش بیان ژن‌های فنیل آلانین آمونیلایز (PAL) و چالکون سنتاز همراه باشد (Sharma et al. 2016). در تحقیقی کاهش ترکیبات آنتی‌اکسیدانی مانند فنل و فلاونوئیدها را مداخله مستقیم MeJA و استریگولاکتون در پاکروبی ROSهای تولید شده از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان می‌دانند (Shahabinejad et al., 2014; Shirani Bidabadi and Sharifi, 2021) که موافق با نتایج به‌دست آمده از پژوهش حاضر می‌باشد. همچنین کاهش ترکیبات فنلی تحت تأثیر پیش‌تیمار MeJA می‌تواند به‌دلیل تأثیر منفی حضور این تنظیم‌کننده بر فعالیت آنزیم PAL، به‌عنوان اولین آنزیم مسیر بیوسنتز فنل‌ها، باشد (Cao et al., 2009). از طرفی کاربرد برگی MeJA بر میزان ترکیبات فنلی گیاهان تحت تنش به سطح تنش نیز بستگی دارد به‌طوری که Sheyhakinia و همکاران (۲۰۲۰) نشان دادند کاربرد برگی اسیدجاسمونیک روی نهال‌های گل‌سرخ تنها در شرایط بدون تنش و نیز در سطح پایین شوری تأثیر مثبت بر توان سیستم آنتی‌اکسیدانی غیرآنزیمی و تولید و تجمع ترکیبات فنلی داشت و در سطوح شوری متوسط و بالا برای نهال‌های تیمار شده با اسیدجاسمونیک این ترکیب آنتی‌اکسیدانی، به‌عنوان سیستم اصلی مهار ROSها عمل نکرد. در پژوهش حاضر کاربرد MeJA تنها موجب افزایش محتوای فنل کل در بخش زیرزمینی گیاه فیسالیس تحت تنش خشکی متوسط شد که با نتیجه تحقیق Sheyhakinia و همکاران (۲۰۲۰) مطابقت دارد. بنابراین MeJA در پاسخ سازشی به تنش خشکی تنها در شرایط تنش متوسط از طریق انباشتگی

به‌طور معنی‌داری کاهش داد (شکل D و C۳). پیش تیمار MeJA میزان فعالیت آنزیم‌های POD، APX و PPO بخش هوایی و زیرزمینی را در هر دو سطح تنش رطوبتی به‌طور معنی‌داری کاهش داد (شکل F-C۲ و شکل B و A۳). همچنین کاربرد خارجی MeJA موجب کاهش معنی‌دار میزان فعالیت CAT بخش هوایی تنها در سطح تنش متوسط شد (شکل A۲). درحالی‌که کاربرد این تنظیم‌کننده به‌طور معنی‌داری منجر به افزایش میزان فعالیت CAT بخش زیرزمینی در سطح تنش شدید (شکل B۲) و همچنین آنزیم SOD بخش هوایی در سطح تنش متوسط و بخش زیرزمینی در هر دو سطح تنش گردید (شکل D و C۳). نتایج ارائه شده در شکل‌های F-A۲ و D-A۳ نشان می‌دهد که در تغییرات فعالیت اغلب آنزیم‌های مورد مطالعه در تحقیق حاضر هم در بخش هوایی و هم در بخش زیرزمینی هر دو غلظت MeJA به‌ویژه غلظت ۱۰۰ میکرومولار موثر بوده است.

در گیاهان سیستم‌های آنتی‌اکسیدان که تضمین کننده عملکرد طبیعی سلول هستند و آسیب‌های ناشی از تنش اکسیداتیو را به حداقل می‌رسانند، به دو گروه آنزیمی و غیرآنزیمی تقسیم می‌شوند. آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی نظیر POD، CAT، APX، SOD، PPO و GR (گلوکاتیون ردوکتاز) و آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی شامل آسکوربات، گلوکاتیون، کاروتنوئیدها، ترکیبات فنلی و آنتوسیانین‌ها می‌باشند (Chien et al., 2001). تعادل بین تولید ROS و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان تعیین‌کننده وقوع علامت‌رسانی و یا آسیب اکسیداتیو در سلول‌ها خواهد بود (Moller et al., 2007). Abdul Jaleel و همکاران (۲۰۰۷) اظهار داشتند که پیامد مهم تنش‌های غیرزیستی از جمله خشکی در گیاهان، تولید بیش از حد انواع ROS به‌ویژه در کلروپلاست و میتوکندری می‌باشد. این ROSها، با ایجاد یک واکنش زنجیره‌ای، باعث آسیب سریع سلول‌ها می‌شوند. گیاهان برای ادامه حیات در شرایط تنش به سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدان مجهز می‌شوند و تخریب کارآمد ROSها در سلول‌های گیاهی نیاز به عملکرد هماهنگ آنتی‌اکسیدان‌ها دارد.

چرب غیراشباع فسفولیپیدهای غشایی ناشی از افزایش ROSها، اغلب به‌عنوان یک شاخص برای آسیب اکسیداتیو و میزان تخریب و نفوذپذیری غشاء سلول‌ها در شرایط تنش در نظر گرفته می‌شود (Antoniou et al., 2017). افزایش سطح MDA طی تنش خشکی در گیاهان مختلف گزارش شده است (Gunes et al., 2007; Xiong et al., 2022) که موافق با نتایج این پژوهش می‌باشد. در مطالعه حاضر، محلول پاشی گیاهان تحت تنش با هر دو غلظت MeJA موجب کاهش محتوای MDA شد. این نتایج مطابق با تحقیق انجام‌شده روی گیاهچه‌های ذرت تحت تنش کم‌آبی است که در این بررسی محلول پاشی MeJA روی گیاهچه‌ها با افزایش تولید و فعالیت آنزیم‌های دفاعی آنتی‌اکسیدانی نظیر POD، CAT و SOD و خشی‌سازی ROSها منجر به کاهش اثر تنش و سطح MDA شد (Tayyab et al., 2020). همچنین در مطالعه‌ای روی گیاه توت فرنگی گزارش شد که کاربرد MeJA، نسبت اسیدهای چرب غشاء سلولی را تغییر داد و با کاهش میزان سوبسترا برای رادیکال‌های آزاد، موجب تنزل پراکسیداسیون لیپیدی گردید (Wang, 1999; Wang et al., 2020).

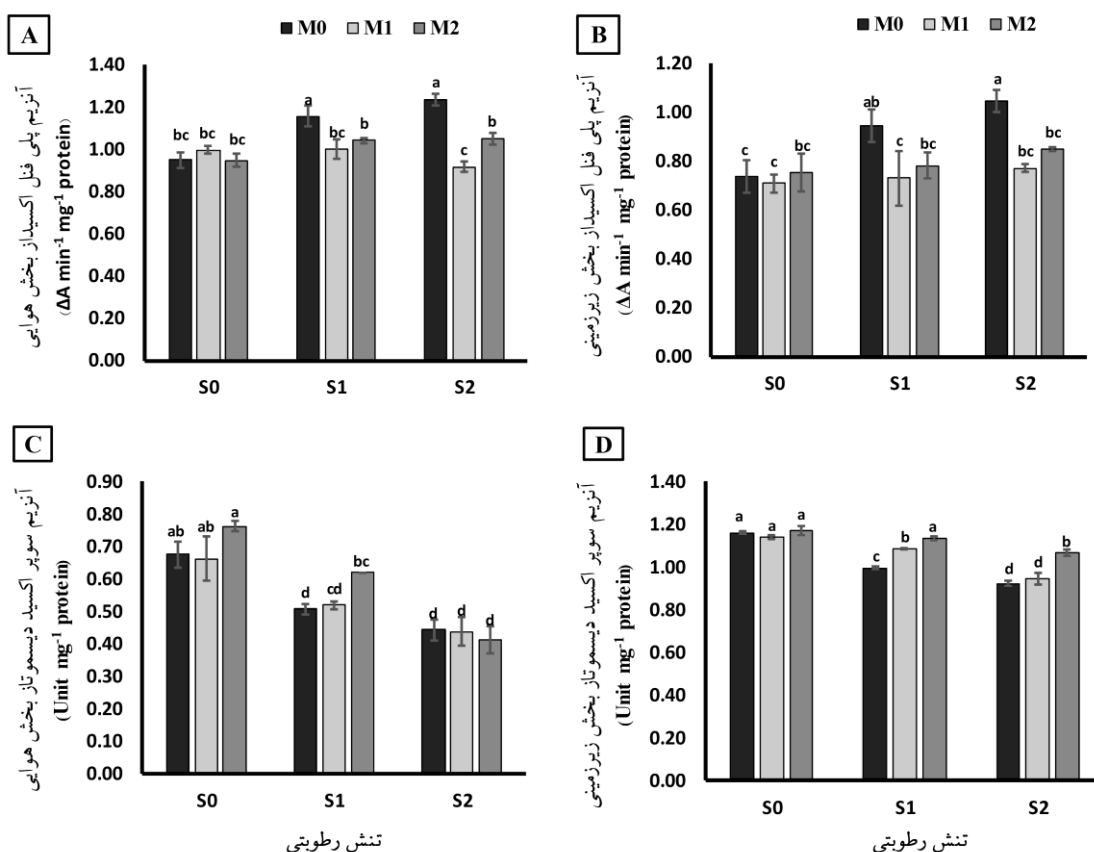
فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (CAT، POD، APX، PPO و SOD): اثرات اصلی تنش و MeJA بر میزان فعالیت آنزیم‌های CAT، POD، APX و PPO بخش هوایی و زیرزمینی معنی‌دار بود و تنها اثر MeJA بر فعالیت آنزیم SOD با اطمینان ۹۵ درصد معنی‌دار نبود. برهم‌کنش این دو عامل نیز بر فعالیت این آنزیم‌ها به‌جزء CAT و SOD بخش هوایی و نیز PPO بخش زیرزمینی، اثر معنی‌داری را نشان داد (جدول ۲). اعمال تنش کم‌آبی موجب افزایش میزان فعالیت آنزیم‌های CAT، POD، APX و PPO بخش هوایی و زیرزمینی در گیاهان بدون تیمار MeJA در هر دو سطح تنش رطوبتی نسبت به شاهد بدون تنش مربوطه گردید، ولی این افزایش تنها برای فعالیت CAT بخش هوایی و زیرزمینی و نیز POD بخش زیرزمینی در سطح تنش متوسط از نظر آماری معنی‌دار نبود (شکل ۲ و ۳). اما برخلاف این آنزیم‌های ذکر شده، تنش کم-آبی، میزان فعالیت آنزیم SOD بخش هوایی و زیرزمینی را



شکل ۲- اثر متقابل قارچ و تنش کم‌آبی بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز بخش هوایی (A)، کاتالاز بخش زیرزمینی (B)، پراکسیداز بخش هوایی (C)، پراکسیداز بخش زیرزمینی (D)، آسکوربات پراکسیداز بخش هوایی (E)، آسکوربات پراکسیداز بخش زیرزمینی (F)، S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات می‌باشند. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد.

Dumlupinar, 2011) و به بهبود اثرات مخرب تنش اکسیداتیو کمک می‌نمایند. حفظ میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در سطوح بالا، موجب افزایش توانایی گیاه برای غلبه بر آسیب‌های ناشی از تنش اکسیداتیو القاء شده توسط تنش‌ها از جمله خشکی می‌گردد (Sharma and Dubey, 2005; Dar et al., 2015). در مطالعه حاضر نیز افزایش آنزیم‌های POD

آنزیم SOD به‌عنوان اولین خط دفاعی در برابر ROSها، آنیون سوپراکسید را در کلروپلاست، میتوکندری، سیتوپلاسم و پراکسی‌زوم به H_2O_2 تبدیل می‌نماید، سپس آنزیم‌های POD، APX، CAT و GPX (گاباکول پراکسیداز) نقش مهمی در مهار H_2O_2 تولید شده توسط آنزیم SOD دارند و آن را به H_2O و اکسیژن تبدیل می‌کنند (Anjum et al., 2011; Erdal and



شکل ۳- اثر متقابل قارچ و تنش کم آبی بر فعالیت آنزیم‌های پلی فنل اکسیداز بخش هوایی (A)، پلی فنل اکسیداز بخش زیرزمینی (B)، سوپراکسید دیسموتاز بخش هوایی (C)، سوپراکسید دیسموتاز بخش زیرزمینی (D)، S0، S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0، M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار متیل جاسمونات می‌باشند. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد با استفاده از آزمون دانکن می‌باشد.

فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به شدت و مدت زمان کم آبی، وضعیت متابولیکی و رشد و نمو گیاه و نیز گونه گیاهی بستگی دارد (Amini *et al.*, 2013).

MeJA با ایجاد تنش گذرا و القای تولید ROS و همچنین افزایش سیستم آنتی‌اکسیدانی در گیاهان در شرایط تنشی و غیرتنشی، منجر به حفظ عملکردهای متابولیکی گیاه می‌گردد. این ترکیب قادر است از طریق افزایش سطح رونوشت و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و کاهش رادیکال‌های آزاد در گیاهان تحت تنش کم آبی موثر باشد (Ghasem *et al.*, 2012; Popova, 2013; Miranshahi and Sayyari, 2016). در مطالعه حاضر نیز کاربرد MeJA موجب افزایش فعالیت آنزیم CAT در بخش زیرزمینی و فعالیت آنزیم SOD بخش هوایی و زیرزمینی

APX، CAT و PPO در شرایط تنش خشکی در گیاه فیسالیس مشاهده شد که با یافته‌های مطالعات قبلی مطابقت دارد، اما برعکس در این گیاه میزان فعالیت آنزیم SOD تحت تنش خشکی کاهش یافت. هم‌سو با تحقیق حاضر، افشار محمدیان و همکاران (۱۳۹۵) در مطالعه‌ای روی گیاه پونه معطر گزارش کردند که تنش خشکی موجب افزایش فعالیت آنزیم CAT در اندام هوایی و ریشه و کاهش فعالیت آنزیم SOD در اندام هوایی این گیاه گردید. احتمال می‌رود با انباشت انواع ROSها و نیز هدف‌گیری نقاط کلیدی متابولیسم و سازوکارهای دفاعی سلول‌های گیاهی، به دلیل آسیب و بهم خوردن تعادل این اجزا، عملکرد آنزیم SOD تضعیف شده است (Hassanpour *et al.*, 2015). همچنین مطالعات نشان می‌دهد تفاوت در میزان

جدول ۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و سطوح مختلف رطوبتی بر غلظت فسفر، پتاسیم، کلسیم و منیزیم بخش هوایی و زیرزمینی گیاه فیسالیس تحت تنش کم‌آبی.

سطوح کم آبی	سطوح MeJA		
	S0	S1	S2
۱/۹۷±۰/۰۲۷ ^b	۱/۴۶±۰/۰۰۷ ^c	۱/۱۳±۰/۰۱۴ ^g	۱/۹۷±۰/۰۲۷ ^b
۲/۰۷±۰/۰۳۷ ^a	۱/۶۷±۰/۰۳۱ ^d	۱/۳۸±۰/۰۱۷ ^f	۲/۰۷±۰/۰۳۷ ^a
۱/۷۸±۰/۰۰۳ ^c	۱/۶۳±۰/۰۲۴ ^d	۱/۳۵±۰/۰۳۷ ^f	۱/۷۸±۰/۰۰۳ ^c
۱/۷۹±۰/۰۰۳ ^a	۱/۴۱±۰/۰۱۰ ^d	۱/۲۹±۰/۰۲۰ ^e	۱/۷۹±۰/۰۰۳ ^a
۱/۵۳±۰/۰۲۴ ^c	۱/۵۹±۰/۰۱۴ ^b	۱/۴۰±۰/۰۲۱ ^d	۱/۵۳±۰/۰۲۴ ^c
۱/۸۵±۰/۰۲۹ ^a	۱/۸۰±۰/۰۱۰ ^a	۱/۸۰±۰/۰۱۰ ^a	۱/۸۵±۰/۰۲۹ ^a
۱/۴۱±۰/۰۱۰ ^d	۱/۵۹±۰/۰۱۴ ^b	۱/۴۰±۰/۰۲۱ ^d	۱/۴۱±۰/۰۱۰ ^d
۱/۹۷±۰/۰۲۷ ^b	۱/۴۶±۰/۰۰۷ ^c	۱/۱۳±۰/۰۱۴ ^g	۱/۹۷±۰/۰۲۷ ^b
۲/۰۷±۰/۰۳۷ ^a	۱/۶۷±۰/۰۳۱ ^d	۱/۳۸±۰/۰۱۷ ^f	۲/۰۷±۰/۰۳۷ ^a
۱/۷۸±۰/۰۰۳ ^c	۱/۶۳±۰/۰۲۴ ^d	۱/۳۵±۰/۰۳۷ ^f	۱/۷۸±۰/۰۰۳ ^c
۱/۷۹±۰/۰۰۳ ^a	۱/۴۱±۰/۰۱۰ ^d	۱/۲۹±۰/۰۲۰ ^e	۱/۷۹±۰/۰۰۳ ^a
۱/۵۳±۰/۰۲۴ ^c	۱/۵۹±۰/۰۱۴ ^b	۱/۴۰±۰/۰۲۱ ^d	۱/۵۳±۰/۰۲۴ ^c
۱/۸۵±۰/۰۲۹ ^a	۱/۸۰±۰/۰۱۰ ^a	۱/۸۰±۰/۰۱۰ ^a	۱/۸۵±۰/۰۲۹ ^a

ns, * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی‌دار می‌باشد (آزمون دانکن، $p < 0.05$). S0, S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0, M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA.

ادامه جدول ۵-

سطوح کم آبی	سطوح MeJA		
	S0	S1	S2
۳/۳۸±۰/۰۸۵ ^f	۳/۱۹±۰/۱۲۰ ^f	۴/۳۱±۰/۱۷۹ ^e	۳/۳۸±۰/۰۸۵ ^f
۸/۱۶±۰/۱۰۴ ^a	۶/۵۷±۰/۱۶۹ ^b	۵/۹۹±۰/۳۰۱ ^c	۸/۱۶±۰/۱۰۴ ^a
۸/۱۷±۰/۱۰۳ ^a	۵/۴۸±۰/۰۹۵ ^d	۸/۴۵±۰/۰۶۲ ^a	۸/۱۷±۰/۱۰۳ ^a
۳/۴۳±۰/۰۹۳ ^e	۳/۹۲±۰/۰۱۸ ^d	۵/۱۵±۰/۰۷۴ ^c	۳/۴۳±۰/۰۹۳ ^e
۳/۷۳±۰/۰۸۹ ^{cd}	۳/۳۳±۰/۰۹۵ ^e	۵/۶۲±۰/۱۳۰ ^a	۳/۷۳±۰/۰۸۹ ^{cd}
۵/۱۳±۰/۱۱۰ ^c	۵/۱۶±۰/۱۵۰ ^c	۵/۹۹±۰/۰۶۸ ^a	۵/۱۳±۰/۱۱۰ ^c
۴/۰۴±۰/۰۴۷ ^d	۵/۲۸±۰/۰۳۶ ^c	۵/۷۲±۰/۰۶۲ ^b	۴/۰۴±۰/۰۴۷ ^d
۳/۱۳±۰/۰۶۹ ^b	۲/۱۵±۰/۰۴۷ ^{cd}	۳/۷۲±۰/۱۰۱ ^a	۳/۱۳±۰/۰۶۹ ^b
۳/۰۶±۰/۰۹۹ ^b	۲/۱۹±۰/۰۷۴ ^{cd}	۲/۰۸±۰/۰۴۰ ^d	۳/۰۶±۰/۰۹۹ ^b
۵/۴۳±۰/۱۰۱ ^a	۳/۴۵±۰/۰۹۴ ^{de}	۵/۶۲±۰/۱۳۰ ^a	۵/۴۳±۰/۱۰۱ ^a
۵/۱۳±۰/۱۱۰ ^c	۵/۱۶±۰/۱۵۰ ^c	۵/۹۹±۰/۰۶۸ ^a	۵/۱۳±۰/۱۱۰ ^c
۴/۰۴±۰/۰۴۷ ^d	۵/۲۸±۰/۰۳۶ ^c	۵/۷۲±۰/۰۶۲ ^b	۴/۰۴±۰/۰۴۷ ^d
۳/۷۳±۰/۰۸۹ ^{cd}	۳/۳۳±۰/۰۹۵ ^e	۵/۶۲±۰/۱۳۰ ^a	۳/۷۳±۰/۰۸۹ ^{cd}
۵/۱۳±۰/۱۱۰ ^c	۵/۱۶±۰/۱۵۰ ^c	۵/۹۹±۰/۰۶۸ ^a	۵/۱۳±۰/۱۱۰ ^c
۴/۰۴±۰/۰۴۷ ^d	۵/۲۸±۰/۰۳۶ ^c	۵/۷۲±۰/۰۶۲ ^b	۴/۰۴±۰/۰۴۷ ^d

ns, * و ** به ترتیب عبارتند از غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح ۵ و ۱ درصد. حروف لاتین غیر مشابه در هر ستون بیانگر تفاوت معنی‌دار می‌باشد (آزمون دانکن، $p < 0.05$). S0, S1 و S2 به ترتیب عبارتند از سطوح رطوبتی ۱۰۰٪ (شاهد)، ۵۰٪ و ۳۰٪ ظرفیت زراعی. M0, M1 و M2 به ترتیب عبارتند از سطوح صفر، ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار MeJA.

گردید. برخی مطالعات روی گیاه خیار نشان داده است که H_2O_2 ، توانایی مقاومت گیاه در برابر تنش را القاء می‌نماید و تیمار با MeJA از طریق تنظیم مقادیر آنیون سوپراکسید و هم‌چنین با افزایش فعالیت آنزیم SOD موجب کاهش تجمع

عنصر فسفر در فرآیندهای مرتبط با ذخیره و انتقال انرژی، فتوسنتز، تنظیم فعالیت آنزیم‌ها و انتقال کربوهیدرات‌ها نقش مهمی ایفاء می‌کند. از این رو، مقدار مناسب و کافی فسفر فرآیندهای متابولیکی مانند تنفس، فتوسنتز، تقسیم و گسترش سلولی و نیز جذب سایر مواد معدنی را افزایش می‌دهد (Warraich *et al.*, 2011; Kulczycki *et al.*, 2022). دلیل اصلی کاهش انباشتگی فسفر در بافت برگ‌ها در تنش‌های کم‌آبی، عدم تحرک فسفر در اسیدپته بالا و تثبیت آن می‌باشد (Devau *et al.*, 2009).

در گیاه پیاز سرعت انتقال عنصر پتاسیم از خاک به سطح ریشه و جریان آن در طول ریشه گیاه در سطوح پایین رطوبت خاک، کاهش نشان داد (Kuchenbuch *et al.*, 1986; Rouphael *et al.*, 2012). نتایج تحقیقی روی گیاه انبه تحت شرایط تنش، افزایش غلظت منیزیم در بخش هوایی و کاهش غلظت این عنصر در ریشه را نشان داد (Zuazo *et al.*, 2004; Zuazo *et al.*, 2021). یافته‌های مطالعه حاضر با یافته‌های پژوهش روی گیاه انبه مطابقت دارد. همچنین گزارشات مبنی بر افزایش میزان عناصر غذایی در گیاهان تحت تنش خشکی وجود دارد. نتایج مطالعه بر روی گیاه یونجه افزایش غلظت منیزیم، کلسیم، فسفر و روی را در شرایط کم‌آبی نشان داد (Kidambi *et al.*, 1990). کلسیم نقش تنظیم‌کنندگی کلیدی در بسیاری از فرآیندهای فیزیولوژیکی گیاهان دارد و در پاسخ به تنش‌های محیطی می‌تواند موثر باشد (Xu *et al.*, 2013). به نظر می‌رسد افزایش غلظت کلسیم در بخش زیرزمینی و هوایی گیاه فیسالیس با افزایش شدت تنش خشکی، به دلیل کاهش رشد این اندام‌ها و نیز اثر تغلیظ باشد (Marschner, 1995; Hussain *et al.*, 2018). در شرایط کمبود آب سرعت جذب و انتقال عنصر کلسیم در مقایسه با رشد اندام‌ها بیشتر می‌باشد، در نتیجه غلظت این عنصر در اندام‌ها افزایش نشان می‌دهد (نظریان سیرزار و همکاران، ۱۳۹۷).

Abdelgawad و همکاران (۲۰۱۴) نشان دادند که تنش خشکی در ۶۵٪AW منجر به افزایش اندک پتاسیم و فسفر می‌شود، در حالی که تنش خشکی ۴۵٪AW منجر به افزایش

رادیکال‌های آزاد می‌شود (Gao *et al.*, Li *et al.*, 2012). که با یافته‌های این تحقیق مطابقت دارد. احتمال می‌رود به دلیل سنتز مجدد پروتئین‌های آنزیمی و القای بیان ژن‌های رمز کننده آنزیم SOD، فعالیت این آنزیم با تیمار MeJA افزایش یافته است (Verma and Dubey, 2003). از سوی دیگر مطالعه روی گیاه تاتوره نشان داد که MeJA بر فعالیت آنزیم POD اثر معنی‌داری ندارد (Hare and Walling, 2006). همچنین گزارش شده است که تیمار گیاه با MeJA در شرایط تنش مقدار فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر آنزیم POD را در گیاه خیار (Li *et al.*, 2012) و نیز در گیاه آفتابگردان (Gujarathi and Linden, 2005) کاهش داده است. محققان اظهار داشتند که کاربرد MeJA از طریق تحریک تولید پلی‌آمین در بافت‌های گیاهی، فعالیت آنزیم‌ها را در شرایط طبیعی و تنش تعدیل می‌کند (Martin-Tanguy, 2000). در مجموع نتایج این تحقیق نشان داد کاربرد MeJA با تعدیل آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان منجر به تحمل به خشکی در گیاه فیسالیس گردید.

عناصر معدنی: نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که اثر تنش کم‌آبی، MeJA و اثر متقابل این دو عامل بر غلظت عناصر فسفر، پتاسیم، کلسیم و منیزیم بخش هوایی و زیرزمینی در سطح احتمال ۱ درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). مطابق نتایج ارائه شده در جدول ۵، کاربرد برگ‌ها هر دو غلظت MeJA در سطوح تنش متوسط و شدید غلظت فسفر بخش هوایی و زیرزمینی را به‌طور معنی‌داری افزایش داد، ولی تفاوت‌ها بین دو غلظت ۵۰ و ۱۰۰ میکرومولار، تنها در بخش زیرزمینی تحت تنش متوسط از نظر آماری معنی‌داری بود. نتایج نشان داد کاربرد برگ‌ها هر دو غلظت MeJA در تمام سطوح رطوبتی غلظت کلسیم بخش زیرزمینی و هوایی را به‌طور معنی‌داری افزایش داد (جدول ۵). کاربرد MeJA در دو سطح تنش موجب افزایش غلظت منیزیم بخش زیرزمینی و پتاسیم بخش هوایی گردید در حالی که اثر آن بر غلظت منیزیم بخش هوایی و پتاسیم بخش زیرزمینی معکوس و کاهش‌ی بود (جدول ۵).

کلروفیل‌ها، کاروتنوئیدها، پروتئین، غلظت فسفر و منیزیم ریشه و نیز فعالیت آنزیم SOD به‌طور معنی‌داری کاهش یافت. درحالی‌که میزان قند محلول، پرولین، فنل، فلاوونوئید، MDA، فعالیت آنزیم‌های CAT، POD، APX و PPO و نیز غلظت کلسیم، پتاسیم و منیزیم بخش هوایی به‌طور معنی‌داری افزایش نشان داد. در واقع تغییرات در ویژگی‌های رشدی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نوعی تطابق گیاه در برابر شرایط تنش محسوب می‌شود و گیاه فیسالیس تا حدودی با اثرات مضر کمبود آب مقابله می‌نماید.

در این پژوهش کاربرد برگی با MeJA (به‌ویژه در غلظت $100\mu\text{M}$) منجر به افزایش سطح برگ، RWC، وزن‌های تر و خشک گیاه، رنگیزه‌های فتوسنتزی، محتوای قندهای محلول، پرولین، فلاوونوئید، پروتئین، فعالیت آنزیم SOD، غلظت فسفر و کلسیم و نیز منیزیم ریشه و پتاسیم بخش هوایی و کاهش فعالیت آنزیم‌های POD، APX و PPO و محتوای MDA گردید. بنابراین محلول‌پاشی MeJA (به‌ویژه در غلظت $100\mu\text{M}$) با تعدیل اثرات سوء تنش موجب افزایش تحمل خشکی گیاه فیسالیس به‌ویژه در شرایط تنش شدید گردید.

تشکر و قدردانی

نویسندگان از دانشگاه زنجان به‌دلیل حمایت مالی و فراهم نمودن امکانات لازم برای انجام این کار تحقیقاتی قدردانی و تشکر می‌نمایند.

قابل توجهی در میزان پتاسیم نسبت به گیاه شاهد می‌گردد. در مطالعه حاضر غلظت پتاسیم در بخش زیرزمینی و هوایی در سطح تنش شدید افزایش یافت، که با یافته‌های مطالعات قبلی همخوانی دارد. بالا نگه داشتن غلظت پتاسیم، جهت تنظیم پتانسیل اسمزی و پایداری فرآیند فتوسنتز گیاه در شرایط تنش بسیار حائز اهمیت است، این کاتیون در تعدیل اثرات تنش خشکی در گیاهان بسیار موثر بوده و مسئول حرکت روزنه‌ها در پاسخ به تغییرات حجم آب برگ می‌باشد (Morte *et al.*, 2000). نتایج مطالعه بر روی گیاه برنج تحت شرایط تنش نشان داد که محلول پاشی MeJA منجر به افزایش سطوح کلسیم و منیزیم و نیز افزایش مقدار کمی در سطح پتاسیم گیاهان می‌گردد (Kang *et al.*, 2005; Ghassemi-Golezani and Farhangi- Abriz, 2018). افزایش غلظت فسفر و کلسیم بخش هوایی و زیرزمینی، پتاسیم بخش هوایی و منیزیم بخش زیرزمینی با کاربرد MeJA، را می‌توان به افزایش میزان تبخیر و تعرق نسبت داد. همچنین احتمال می‌رود کاهش غلظت منیزیم بخش هوایی و پتاسیم بخش زیرزمینی در تیمارهای تحت کاربرد MeJA نسبت به عدم کاربرد این تنظیم‌کننده، به خاطر اثر رقت باشد (نظریان سیرزار و همکاران، ۱۳۹۷). در مجموع، MeJA با تغییر در انباشتگی و توزیع مواد غذایی معدنی در گیاه منجر به افزایش تحمل گیاه فیسالیس نسبت به تنش خشکی شد.

نتیجه‌گیری

در تحقیق حاضر، تحت تنش خشکی، وزن تر و خشک، ارتفاع گیاه، R/S، وزن خشک کل گیاه، سطح برگ، RWC، محتوای

منابع

- افشار محمدیان، م.، قناتی، ف.، احمدیانی، س. و صدر زمانی، ک. (۱۳۹۵) اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و میزان قندهای محلول پونه معطر (*Mentha pulegium L.*). یافته‌های نوین در علوم زیستی ۳: ۲۲۸-۲۳۷.
- نظریان سیرزار، ر.، وطن خواه، ا.، امانی‌فر، س. و وفادار م. (۱۳۹۷) اثر متیل جاسمونات بر برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه شیرین بیان (*Glycyrrhiza glabra L.*) تحت سطوح مختلف شوری. مجله فرآیند و کارکرد گیاهی ۷: ۷۴-۵۹.
- نورسته‌نیا، ا. و یوسف‌زاده، گ. (۱۳۹۵) بهبود رشد گیاهچه توتون (*Nicotiana tabacum L.*) در شرایط تنش خشکی تحت تیمار متیل جاسمونات. یافته‌های نوین در علوم زیستی ۳: ۳۱۸-۳۰۸.

- Abdelgawad, Z. A., Khalafaallah, A. A. and Abdallah, M. M. (2014) Impact of methyl jasmonate on antioxidant activity and some biochemical aspects of maize plant grown under water stress condition. *Agri Sciences* 5: 1077-1088.
- Abdul Jaleel, C., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundaram, R. and Panneerselvam, R. (2007) Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces* 59:150-157.
- Aebi, H. (1984) Catalase in vitro. *Methods Enzymol* 105: 121-126.
- Ahmad, P., Alyemini, M. N., Ahanger, M. A., Wijaya, L., Alam, P., Kumar, A. and Ashraf, M. (2018) Up-regulation of antioxidant and glyoxalase systems mitigates NaCl stress in *Brassica juncea* by supplementation of zinc and calcium. *Journal of Plant Growth Regulation* 13:151-162.
- Ali, M. S. and Baek, K. H. (2020) Jasmonic acid signaling pathway in response to abiotic stresses in plants. *International Journal of Molecular Sciences* 21:621.
- Alipieva, K. I., Orhan, I. E., Cankaya, I., Kostadinova, E. P. and Georgiev, M. I. (2014) Treasure from garden: chemical profiling, pharmacology and biotechnology of mulleins. *Phytochemistry reviews* 13: 417-444.
- Amanifar, S. and Toghranegar, Z. (2020) The efficiency of arbuscular mycorrhiza for improving tolerance of *Valeriana officinalis* L. and enhancing valerianic acid accumulation under salinity stress. *Industrial Crops and Products* 147: 1-13.
- Amini, H., Arzani, A. and Bahrami, F. (2013) Seed yield and some physiological traits of safflower as affected by water deficit stress. *International Journal of Plant Production* 7: 597-614.
- Amini, S., Ghobadi, C. and Yamchi, A. (2015) Proline accumulation and osmotic stress: an overview of P5CS gene in plants. *Journal of Plant Molecular Breeding* 3: 44-55.
- Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C. and Lei, W. (2011) Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* 6: 2026-2032.
- Antoniou, C., Chatzimichail, G., Xenofontos, R., Pavlou, J. J., Panagiotou, E., Christou, A. and Fotopoulos, V. (2017) Melatonin systemically ameliorates drought stress-induced damage in *Medicago sativa* plants by modulating nitro-oxidative homeostasis and proline metabolism. *Journal of Pineal Research* 62:124-129.
- Baatour, O., Mahmoudi, H., Tarchoun, I., Nasri, N., Kaddour, R., Zaghoudi, M., Wissal, A., Hamdaoui, G., Lachaal, M. and Marzouk, B. (2012) Salt effect on phenolics and antioxidant activities of Tunisian and Canadian sweet marjoram (*Origanum majorana* L.) shoots. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 93:134-141.
- Babae, K., Amini Dehaghi, M., Modares Sanavi, S. A. M. and Jabbari, R. (2010) Water deficit effect on morphology, proline content and thymol percentage of Thyme (*Thymus vulgaris* L.). *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic Plants* 26: 239-251.
- Bandurska, H. (2022) Drought stress responses: coping strategy and resistance. *Plants (Basel)* 11: 922.
- Bangar, P., Chaudhury, A., Tiwari, B., Kumar, S., Kumari, R. and Bhat, K. V. (2019) Morphophysiological and biochemical response of mungbean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] varieties at different developmental stages under drought stress. *Turkish Journal of Biology* 43: 58-69.
- Bates, L. S., Waldern, R. P. and Teare, I. D. (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and soil* 39: 205-207.
- Biju, S., Fuentes, S. and Gupta, D. (2017) Silicon improves seed germination and alleviates drought stress in lentil crops by regulating osmolytes, hydrolytic enzymes and antioxidant defense system. *Plant Physiology and Biochemistry* 119: 250-264.
- Bhosal, K. S. and Shinde. B. P. (2011) Influence of arbuscular mycorrhizal fungi on proline and chlorophyll content in *Zingiber Officinale* rosc grown under water stress. *Indian journal of fundamental and applied life sciences* 3: 172-176.
- Bradford, M. M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Cao, Sh., Zheng, Y., Wang, K., Rui, H. and Tang, Sh. (2009) Effect of methyl jasmonate on cell wall modification of loquat fruit in relation to chilling injury after harvest. *Food Chemistry* 118: 641-647.
- Cavusoglu, S., Yilmaz, N., Islek, F., Tekin, O., Sagbas, H. I., Ercisli, S., Rampácková, E. and Nečas, T. (2021) Effect of Methyl jasmonate, cytokinin, and lavender oil on antioxidant enzyme system of apricot fruit (*Prunus armeniaca* L.). *Sustainability* 13: 1-10.
- Chang, C., Yang, M., Wen, H., and Chern, J. (2002) Estimation of total flavonoid content in *Propolis* by two complementary colorimetric methods. *Journal of Food Drug Analysis* 10: 178-182.
- Chaves-Gómez, J. L., Chavez-Arias, C. C., Cotes Prado, A. M., Gómez-Caro, S. and Restrepo-Díaz, H. (2020) Physiological response of cape gooseberry seedlings to three biological control agents under *Fusarium oxysporum* f. sp. *physali* Infection. *Plant Disease* 104: 388-397.
- Chien, H. F., Wang, J. W., Lin, C. C. and Kao, C. H. (2001) Cadmium toxicity of rice leaves is mediated through lipid peroxidation. *Journal of Plant Growth Regulation* 33: 205-213.

- Cottenie, A., Camerlynck, R., Verloo, M. and Dhaese, A. (1980) Fractionation and determination of trace elements in plants, soils and sediments. *Pure and Applied Chemistry* 52: 45-53.
- Dar, T. A., Uddin, M., Khan, M. M. A., Hakeem, K. R. and Jaleel, H. (2015) Jasmonates counter plant stress: A review. *Environmental and Experimental Botany* 115: 49-57.
- Devau, N., Le Cadre, E., Hinsinger, P., Jaillard, B. and Gérard, F. (2009) Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modeling approaches. *Applied Geochemistry* 24: 2163-2174.
- Elewa, T., Sadak, M. and Saad, A. (2017) Proline treatment improves physiological responses in quinoa plants under drought stress. *Bioscience Research* 14: 21-33.
- Erdal, S. and Dumlupinar, R. (2011) Mammalian sex hormones stimulate antioxidant system and enhance growth of chickpea plants. *Acta Physiologiae Plantarum* 33: 1011-1017.
- Fedina, I. S. and Benderliev, K. M. (2000) Response of *Scenedesmus incrassatulus* to salt stress as affected by methyl jasmonate. *Biologia Plantarum* 43: 625-627.
- Fugate, K. K., Lafta, A. M., Eide, J. D., Li, G., Lulai, E. C., Olson, L. L., Deckard, E., Khan, M. and Finger, F. L. (2018) Methyl jasmonate alleviates drought stress in young sugar beet (*Beta vulgaris* L.) plants. *Journal of Agronomy and Crop Science* 204: 1-13.
- Gao, Y., Guo, Y. K., Lin, S. H., Fang, Y. Y. and Bai, J. G. (2010). Hydrogen peroxide pretreatment alters the activity of antioxidant enzymes and protects chloroplast ultrastructure in heat-stressed cucumber leaves. *Scientia Horticulturae* 126: 20-26.
- Gee, G. W. and Bauder, J. W. (1986) Particle-size analysis. In: *Methods of Soil Analysis, Part 1—Physical and Mineralogical Methods* (ed. Klute, A.) Pp. 383-411. Lewis Publishers, Madison.
- Ghasem, F., Poustini, K., Besharati, F., Mohammadi, H. V. A., Abooei Mehrizi, F. and Goettfert, M. (2012) Pre-incubation of *Sinorhizobium meliloti* with luteolin, methyl jasmonate and genistein affecting alfalfa (*Medicago sativa* L.) growth, nodulation and nitrogen fixation under Salt Stress Conditions. *Journal of Agricultural Science and Technology* 14: 1255-1264.
- Ghassemi-Golezani, K. and Farhangi-Abriz, S. (2018) Foliar sprays of salicylic acid and jasmonic acid stimulate H⁺-ATPase activity of tonoplast, nutrient uptake and salt tolerance of soybean. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 166:18-25.
- Ghasemlou, F., Amiri, H., Karamian, R. and Mirzaie-asl, A. (2019) Alleviation of the effects of on drought stress *Verbascum nudicaule* by methyl jasmonate and titanium dioxide nanoparticles. *Iranian Journal of Plant Physiology* 9: 2911-2920.
- Ghasemzadeh, A., Talei, D., Jaafar, H. Z. E., Juraimi, A. S., Mohamed, M. T. M., Puteh, A. and Halim, M. R. A. (2016) Plant-growth regulators alter phytochemical constituents and pharmaceutical quality in Sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *BMC Complementary and Alternative Medicine* 16: 152.
- Giannopolitis, C. N. and Ries, S. K. (1997) Superoxide dismutase: II. Purification and qualitative relationship with water soluble protein in seedlings. *Plant Physiology* 59: 315-318.
- Gujarathi, N. P. and Linden, J. C. (2005) Oxytetracycline inactivation by putative reactive oxygen species released to nutrient medium of *Helianthus annuus* hairy root cultures. *Biotechnology and Bioengineering* 92: 393-402.
- Gumerova, E. A., Akulov, A. N. and Rummyantseva, N. I. (2015) Effect of methyl jasmonate on growth characteristics and accumulation of phenolic compounds in suspension culture of tartary buckwheat. *Russian Journal of Plant Physiology: a Comprehensive. Russian Journal on Modern Phytophysiology* 62: 195-203.
- Gunes, A., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Bagci, E. G. and Cicek, N. (2007) Salicylic acid induced changes on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. *Journal of Plant Physiology* 164: 728-736.
- Hare, J. D. and Walling, L. L. (2006) Constitutive and jasmonate-inducible traits of *Datura wrightii*. *Journal of Chemical Ecology* 32: 29-45.
- Hassanein, R. A., Hassanein, A. A., El-Din, A. B., Salama, M. and Hashem, H. A. (2009) Role of jasmonic acid and abscisic acid treatments in alleviating the adverse effects of drought stress and regulating trypsin inhibitor production in soybean plant. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences* 3: 904-919.
- Hassanpour Lescokelaye, K., Ahmadi, J., Daneshian, J. and Hatami, S. (2015) changes in chlorophyll, protein and antioxidant enzymes on durum wheat under drought stress. *Journal of Crop Breeding* 7: 76-87.
- He, J. D., Zou, Y. N., Wu, Q. S. and Kuča, K. (2020) Mycorrhizas enhance drought tolerance of trifoliolate orange by enhancing activities and gene expression of antioxidant enzymes. *Scientia Horticulturae* 262: 108745.
- Heath, R. L. and Packer, L. (1968) Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives in Biochemistry and Biophysics* 125: 189-198.
- Hewitt, E. J. (1953) Sand and culture Methods used in the Study of plant Nutrition. *Soil Science* 75: 84.

- Hieng, B., Ugrinovoc, K., Sustar-Vozlic, J. and Kidric, M. (2004) Different classes of proteases are involved in the response to drought of *Phaseolus vulgaris* L. cultivars differing in sensitivity. *Journal of Plant Physiology* 161: 519-530.
- Hojati, M., Modarres-Sanavy, S.A.M., Karimi, M. and Ghanati, F. (2011) Responses of growth and antioxidant systems in *Carthamus tinctorius* L. under water deficit stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 33: 105-112.
- Horbowicz, M., Chrzanowski, G., Koczkodaj, D. and Mitrus, J. (2011) The effect of methyl jasmonate vapors on concentration of phenolic compounds in seedlings of common buckwheat (*Fagopyrum sculentum* Moench). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 80: 5-9.
- Hussain, H. A., Hussain, S., Khaliq, A., Ashraf, U., Anjum, S. A., Men, S. and Wang, L. (2018) Chilling and drought stresses in crop plants: Implications, cross talk, and potential management opportunities. *Frontiers in Plant Science* 9: 393.
- Kamińska, M. (2021) Role and activity of jasmonates in plants under in vitro conditions. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)* 146: 425-447.
- Kang, D. J., Seo, Y. J., Lee, J. D., Ishii, R., Kim, K. U., Shin, D. H., Park, S. K., Jang, S. W., and Lee, I. J. (2005) Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191: 273-282.
- Kavi Kishor, P. B. and Sreenivasulu, N. (2014) Is proline accumulation per se correlated with stress tolerance or is proline homeostasis a more critical issue?. *Plant Cell Environ* 37: 300-311.
- Kidambi, P. S., Krieg, D. R. and Rosenow, D. T. (1990) Genetic variation for gas exchange rates in grain sorghum. *Plant Physiology* 92: 1211-1214.
- Klute, A. (1986) Water retention: Laboratory methods. In: *Methods of Soil Analysis. Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. 2nd Ed. (ed. Klute, A.) Pp. 635-686. American Society of Agronomy and Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Kulczycki, G., Sacała, E., Chohura, P. and Załuska, J. (2022) Maize and wheat response to drought stress under varied sulphur fertilisation. *Agronomy* 12: 1076.
- Kuchenbuch, R., Claassen, N. and Jungk, A. (1986) Potassium availability in relation to soil-moisture. Effect of soil-moisture on potassium diffusion, root-growth and potassium uptake of onion plants. *Plant Soil* 95: 221-231.
- Li, D. M., Guo, Y. K., Li, Q., Zhang, J., Wang, X. J. and Bai, J. G. (2012) The pretreatment of cucumber with methyl jasmonate regulates antioxidant enzyme activities and protects chloroplast and mitochondrial ultrastructure in chilling-stressed leaves. *Scientia Horticulturae* 143: 135-143.
- Lichtenthaler, H. K. and Buschmann, C. (2001) Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical unit F4*. 3.1-F4. 3.8. 1-8.
- Liu, C., Wang, Y., WU, Q., Yang, T. and Kuča, K. (2020) Arbuscular mycorrhizal fungi improve the antioxidant capacity of tea (*Camellia sinensis*) seedlings under drought stress. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 48: 1993-2005.
- Luo, Y., Zhao, X., Zhou, R., Zuo, X., Zhang, J. and Li, Y. (2010) Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering. *Acta Physiologiae Plantarum* 33: 79-91.
- Mafakheri, A., Siosemardeh, A., Bahramnejad, B., Struik, P. C. and Sohrabi, Y. (2010). Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian Journal of Crop Science* 4: 580-585.
- Manan, A. C. M., Pervez, M. A. and Ahmad, R. (2016) Methyl jasmonate brings about resistance against salinity stressed tomato plants by altering biochemical and physiological processes. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* 53: 35-41.
- Marschner, H. (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. second edition. London: Academic Press. 889: 527-528.
- Martin-Tanguy, J. (2000) Metabolism and function of polyamines in plants: recent development (new approaches). *Plant Growth Regulation* 34: 135-148.
- Memelink, J. (2009) Regulation of gene expression by jasmonate hormones. *Phytochemistry* 70: 1560-1570.
- Michalak, A. (2006) Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress. *Polish Journal of Environmental Studies* 15: 523-530.
- Miranshahi, B. and Sayyari, M. (2016) Methyl jasmonate mitigates drought stress injuries and affects essential oil of Summer savory. *Journal of Agricultural Science and Technology* 18: 1635-1645.
- Moller, I. M., Jensen, P. E. and Hansson, A. (2007) Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology* 58: 459-481.
- Moraga, F., Alcaíno, M., Matus, I., Castillo, D., del Pozo, A. (2022) Leaf and canopy Traits associated with stay-green expression are closely related to yield components of wheat genotypes with contrasting tolerance to water stress. *Plants* 11: 292.
- Morte, A., Lovisolo, C. and Schubert, A. (2000) Effect of drought stress on growth and water relations of the mycorrhizal association *Helianthemum almeriense*-*Terfezia claveryi*. *Mycorrhiza* 10: 115-119.

- Nakano, Y. and Asada, K. (1987) Purification of ascorbate peroxidase in spinach chloroplasts; its inactivation in ascorbate-depleted medium and reactivation by monodehydroascorbate radical. *Plant and Cell Physiology* 28: 131-40.
- Pakar, N., Pirasteh-Anosheh, H., Emam, Y. and Pesarakli, M. (2016) Barley growth, yield, antioxidant enzymes and ion accumulation as affected by PGRs under salinity stress conditions. *Journal of Plant Nutrition* 39: 1372-1379.
- Pazirandeh, M. S., Hasanloo, T., Niknam, V., Shahbazi, M., Ebrahimzadeh Mabood, H. and Ghaffari, A. (2013) Effects of drought and methyl jasmonate on antioxidant activities of selected barley genotypes. *Journal of Agrobiology* 30: 71-82.
- Pellizzaro, V., Omura, M. S., Marinke, L. S., Furlan, F. F. and Takahashi, L. S. A. (2019) Physiological potential of seeds of *Fisalis* in function of the plant conduction system and the coloring of the capribble. *Agricultural Research & Technology* 22: 556208.
- Pourmorad, F., Hosseinimehr, S. J. and Shahabimaid, N. (2006) Antioxidant activity, phenol and flavonoid contents of some selected Iranian medicinal plants. *African Journal of Biotechnology* 5: 1142-1145.
- Popova, L. (2013) Recent Advances and Future Prospects on Practical Use of Salicylic Acid. In *Salicylic Acid Plant Growth and Development* (eds. Hayat, S., Ahmad, A. and Nasser, M.) Pp. 357-385. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Qian, W., Hu, J., Zhang, X., Zhao, L., Wang, Y. and Ding, Z. (2018) Response of tea plants to drought stress. In: *Stress Physiology of Tea in The Face of Climate Change*, (ed. Han, W. Y.) Pp. 63-81. Springer, Singapore.
- Raymond, J., Rakariyatham, N. and Azanza, J. L. (1993) Purification and some properties of polyphenoloxidase from sunflower seeds. *Phytochemistry* 34: 927-931.
- Rugeles Reyes, S., Hoyos, G., Júnior, D., Filho, A. and Fonseca, L. (2019) Physiological response of *Physalis peruviana* L. seedlings inoculated with *Funneliformis mosseae* under drought stress. *Revista de Ciencias Agrarias* 42: 175-183.
- Rhoades, J. and Oster, J. (1986) Solute content. In *Methods of Soil Analysis, Part 1: Physical and Mineralogical Methods* (ed. Klute, A.) Pp. 985-1006. American Society of Agronomy, Madison.
- Roe, J. H. (1955) The determination of sugar in blood and spinal fluid with anthrone reagent. *Journal of Biological Chemistry* 212: 335-343.
- Rouphael, Y., Cardarelli, M., Schwarz, D., Franken, Ph. and Colla, G. (2012) Plant responses to drought stress 10: 171-195.
- Rohwer, C. L. and Erwin, J. E. (2008) Horticultural applications of jasmonates: A Review. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 83: 283-304.
- Roveda-Hoyos, G. and Moreno-Fonseca, L. (2019) Physiological and antioxidant responses of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.) seedlings to phosphorus deficiency. *Agronomía Colombiana* 37: 3-11.
- Sachdev, S., Ansari, S. A., Ansari, M. I., Fujita, M. and Hasanuzzaman, M. (2021) Abiotic stress and reactive oxygen species: Generation, signaling, and defense mechanisms. *Antioxidants* 10: 277.
- Sadeghipour, O. (2018) Drought tolerance of cowpea enhanced by exogenous application of methyl jasmonate. *International Journal of Modern Agriculture* 7: 51-57.
- Sariri, R., Sajedi, R. and Jafarian, V. (2006) Inhibition of horseradish peroxidase activity by thiol type inhibitors. *Journal of Molecular Liquids* 123: 20-23.
- Seleiman, M. F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H. H., and Battaglia, M. L. (2021) Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants* 10: 1-25.
- Senaratna, T. D., Touchell, E. B. and Dixon, K. (2000) Acetyl salicylic acid (aspirin and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plant. *Plant Growth Regulation* 30: 157-161.
- Shahabinejad, M., Shojaaddini, M., Maserti, B., Arvin, M. J. and Seyedi, S. M. (2014) Exogenous application of methyl jasmonate and salicylic acid increases antioxidant activity in the leaves of pistachio (*Pistacia vera* L. cv. *Fandoughi*) trees and reduces the performance of the phloem-feeding psyllid *Agonoscaena pistaciae*. *Arthropod-Plant Interactions* 8: 525-530.
- Sharma, P., Dubey, R. S. (2005) Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzyme in growing rice seedling. *Plant Growth Regul* 46: 209-221.
- Sharma, A., Kumar, V., Thukral, A. K. and Bhardwaj, R. (2016) Epibrassinolide-imidacloprid interaction enhances non-enzymatic antioxidants in *Brassica juncea* L. *Indian Journal of Plant Physiology* 21: 70-75.
- Sharma, A., Shahzad, B., Kumar, V., Kohli, S. K., Sidhu, G., Bali, A. S., Handa, N., Kapoor, D., Bhardwaj, R. and Zheng, B. (2019) Phytohormones regulate accumulation of osmolytes under abiotic stress. *Biomolecules* 9: 285.
- Sheteawi, S. A. (2007) Improving growth and yield of salt-stressed soybean by exogenous application of jasmonic acid and ascobin. *International Journal of Agriculture and Biology* 9: 473-478.

- Sheyhakinia, S., Bamary, Z., Einali, A. and Valizadeh, J. (2020) The induction of salt stress tolerance by jasmonic acid treatment in roselle (*Hibiscus sabdariffa* L.) seedlings through enhancing antioxidant enzymes activity and metabolic changes. *Biologia* 75: 681-692.
- Shirani Bidabadi, S. and Sharifi, P. (2021) Strigolactone and methyl jasmonate-induced antioxidant defense and the composition alterations of different active compounds in *Dracocephalum kotschy* boiss under drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation* 40: 878-889.
- Smaeili, M., Madani, H., Nassiri, M. B., Sajedi, N. A. and Chavoshi, S. (2022) Study of water deficiency levels on ecophysiological characteristics of sunflower cultivars in Isfahan, Iran. *Applied Water Science* 12: 1-12.
- Taheri, Z., Vatankhah, E. and Jafarian, V. (2020) Methyl jasmonates improves physiological and biochemical responses of *Anchusa italic* under salinity stress. *South African Journal of Botany* 130: 375-382.
- Tayyab, N., Naz, R., Yasmin, H., Nosheen, A., Keyani, R., Sajjad, M., Hassan, M. N. and Roberts, T. H. (2020) Combined seed and foliar pre-treatments with exogenous methyl jasmonate and salicylic acid mitigate drought-induced stress in maize. *PLoS One* 15: 1-18.
- Tong, S. M., Xi, H. X., Ai, K. J. and Hou, H. S. (2017) Overexpression of wheat *TaNCED* gene in *Arabidopsis* enhances tolerance to drought stress and delays seed germination. *Biologia Plantarum* 61: 64-72.
- Ueda, J. and Saniewski, M. (2006) Methyl jasmonate-induced Stimulation of chlorophyll formation in the basal part of tulip bulbs kept under natural light conditions. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 14: 199-210.
- Verma, S. and Dubey, R. S. (2003) Lead toxicity induces lipid peroxidation and alters the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants. *Plant Science* 164: 645-655.
- Wang, S. Y. (1999). Methyl jasmonate reduces water stress in strawberry. *Journal of plant growth regulation*. 18: 127-134.
- 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.
- Warraich, E., Ahmed, R. and Ashraf, M. (2011) Role of Mineral Nutrition in Alleviation of Drought Stress in Plants. *Australian Journal of Crop Science* 5: 764-777.
- Wasternack, C. and Hause, B. (2013) Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*, *Annals of Botany* 111: 1021-1058.
- Wasternack, C. (2014) Action of jasmonates in plant stress responses and development-applied aspects. *Biotechnology Advances* 32: 31-39.
- Weatherley, P. (1950) Studies in the water relations of the cotton plant. *New Phytologist* 49: 81-97.
- Xiong, S., Wang, Y., Chen, Y., Gao, M., Zhao, Y. and Wu, L. (2022) Effects of drought stress and rehydration on physiological and biochemical properties of four oak species in China. *Plants* 11: 679.
- Xu, C., Li, X. and Zhang, L. (2013) The effect of calcium chloride on growth, photosynthesis, and antioxidant responses of *Zoysia japonica* under drought conditions. *PloS one* 8: 1-10.
- Yang, J., Duan, G., Li, C., Liu, L., Han, G., Zhang, Y. and Wang, C. (2019) The crosstalks between jasmonic acid and other plant hormone signaling highlight the involvement of jasmonic acid as a core component in plant response to biotic and abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science* 18:1349.
- Yoshida, C., Pacheco, A., Lapaz, A., Gorni, P., Vítolo, H. and Bertoli, S. (2020) Methyl jasmonate modulation reduces photosynthesis and induces synthesis of phenolic compounds in sweet potatoes subjected to drought. *Bragantia* 79: 319-334.
- Yu, X., Zhang, W., Zhang, Y., Zhang, X., Lang, D. and Zhang, X. (2019) The roles of methyl jasmonate to stress in plants. *Functional Plant Biology* 46: 197-212.
- Zhang, F., Zou, Y. N., Wu, Q. S. and Kuča, K. (2020) Arbuscular mycorrhizas modulate root polyamine metabolism to enhance drought tolerance of trifoliolate orange. *Environmental and Experimental Botany* 171: 103962.
- Zuazo, V. H. D., Martínez-Raya, A., Aguilar Ruiz, J. and Tarifa, F. (2004) Impact of salinity on macro- and micro nutrient uptake in of mango (*Mangifera indica* L. cv. 'Osteen') with different rootstocks. *Spanish Journal of Agricultural Research* 1: 121-134.
- Zuazo, V. H. D., García-Tejero, I. F., Rodríguez, B. C., Tarifa, D. F., Ruiz, B. G. and Sacristán, P. C. (2021) Deficit irrigation strategies for subtropical mango farming. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 41: 1-23.

Effect of foliar application of methyl jasmonate on tolerance of *Physalis peruviana* L. to drought stress

Narges Hajiloo, Mahnaz Vafadar, Zohreh Toghranegar*, Elaheh Vatankhah

Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Zanjan, Zanjan, Iran
(Received: 03/07/2022, Accepted: 30/08/2022)

Abstract

Drought stress is the most unfavorable environmental factor that severely reduces plant growth and production. Jasmonates, as the plant growth regulators, and effective in physiological processes, increase plant tolerance to stressful conditions. *Physalis* is a medicinal plant belonging to *Solanaceae* family. In order to investigate the effect of methyl jasmonate (MeJA) pretreatment and drought stress on the physiological and biochemical responses of *Physalis* a factorial experiment was conducted with the combination of two factors, moisture levels [100% (control), 50%, and 30% of field capacity (FC)] and MeJA levels (0, 50, and 100 μ M). Plants were exposed to different levels of moisture for two months, 24h after foliar application of MeJA. The results showed that pretreatment of plants with MeJA increased leaf area, RWC, total plant dry weight, total chlorophyll, and carotenoids by 36.48, 31.07, 178.53, 37.11, and 49.73%, respectively during drought stress. In this research, application of MeJA, especially concentration of 100 μ M, by increasing the contents of soluble sugars (12.13 and 16.69%), proline (22.84 and 45.86%), flavonoids (14.01 and 21.69%), protein (16.53 and 20.98%) and activity of SOD enzyme (22.09 and 13.96%) and decreasing the activities of POD (12.82 and 39.06%), APX (20.85 and 17.33%) and PPO (14.83 and 18.68%) enzymes in the shoot and root, moderated the negative effects of drought stress especially at 30% FC level. Also, MeJA induced changes in the accumulation and distribution of mineral nutrients in the stressed plants. The results of this research showed that the foliar application of MeJA by improving the growth and photosynthetic properties, antioxidant system and nutritional status could be an appropriate solution to increase the tolerance of *Physalis* plant to drought.

Keywords: Drought stress, Plant growth regulators, Antioxidant system, Growth parameters, Mineral elements, *Physalis*

Corresponding author, Email: Ztoghranegar@znu.ac.ir