فرآیند و کارکرد گیاهی، جلد ۱۳، شماره ۵۹، فروردین و اردیبهشت‌ماه ۱۴۰۳ صفحه: ۲۸۹-۳۰۷
https://doi.org/10.22034/13.59.289

مقاله پژوهشی

اثر هورمون استریگولاکتون بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی و بیوشیمیایی آویشن دنایی تحت تنش خشکی

هدی‌سادات کیانی و منیژه سبکدست*

گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده‌های کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۰۵/۲۰، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۲/۰۷/۱۷)

چکیده

در مطالعه حاضر، تأثیر محلول‌پاشی برگی استریگلاکتون بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه آویشن دنایی، تحت تنش خشکی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج مورد بررسی قرار گرفتند. گیاهان تحت تنش خشکی کاهش قابل‌توجهی در رشد و نمو نشان دادند که توسط ویژگی‌های رشد اندام هوایی و رنگدانه‌های فتوسنتزی مشهود است. تنش خشکی منجر به افزایش شدید پراکسید هیدروژن (۲۱۲٪) و مالون دی‌آلدیئد (۱۵۱٪) شد که این تغییرات قویاً با تأخیر رشد مرتبط می‌باشند. کاربرد استریگولاکتون با بهبود روابط آب و میزان کلروفیل سبب بهبود ویژگی‌های رشدی گیاه شد. بیشترین مقدار فنل کل (۴۹/۵۶ mg GA.g^{-1} DW)، فلاونوئید (۲۴/۹۶ mg Q.g^{-1} DW)، پرولین (۷۴/۴ µmol g^{-1})، فعالیت آنزیم کاتالاز (۴۴/۵ unit mg^{-1}protein)، سوپراکسید دیسموتاز (۲۴/۲۶ unit mg^{-1} protein)، پراکسیداز (۲۶/۹ unit mg^{-1} protein)، میزان اسانس (۰/۴۸ درصد حجمی/ وزنی) و بیشترین میزان تیمول (۱/۹۳٪) در محلول‌پاشی ۱۰ میکرومولار استریگولاکتون تحت شرایط کم آبیاری ۳۰ درصد ظرفیت زراعی آویشن دنایی به دست آمد. در مجموع استریگولاکتون با کاهش اثرات منفی تنش خشکی بر متابولیت‌های ثانویه (فنل و فلاونوئید) و تنظیم‌کننده‌های اسمزی (پرولین) و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی که هموستاز گونه‌های فعال اکسیژن را تنظیم می‌کنند، سبب افزایش تحمل به تنش خشکی در گیاهچه‌های آویشن شد. با توجه به دانش ما، این اولین مطالعه در مورد نقش استریگولاکتون بر مکانیسم تحمل به تنش خشکی در آویشن است و کاربرد این محرک زیستی می‌تواند سبب افزایش عملکرد کمی و کیفی گیاه آویشن دنایی گردد و گامی موثر در تحقق اهداف کشاورزی پایدار است.

کلمات کلیدی: آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت، تنش‌های غیرزیستی، فنل و فلاونوئید، منتول

مقدمه

آویشن دنایی (*Thymus daenensis* Celak) از گیاهان دارویی بومی ایران و متعلق به تیره نعناعیان است که به‌صورت خودرو بیشتر در بخش‌های غربی و مرکزی ایران به‌ویژه رشته‌کوه‌های زاگرس می‌روید. اسانس آویشن از جمله اسانس‌های معروف است که جایگاه خاصی در تجارت جهانی دارد. تیمول، پاراسمین، گاماترپنین، متیل اتر، ۱ و ۸ سینوئل، بورنئول و کارواکرول از ترکیب‌های اصلی و عمده عصاره آویشن دنایی است (گلستانی و صحافی، ۱۳۹۹). اسانس فنلی آویشن دنایی جز ۱۰ اسانس مهم گزارش شده است که دارای خاصیت

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: sabokdast@ut.ac.ir

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

ضدباکتریایی، ضدقارچی، آنتی‌اکسیدانی و نگهدارندهِ طبیعی غذا است و این گیاه دارویی به لحاظ محتوی بالای تیمول موجود در اسانس، شایان توجه است (Ghasemi Pirbalouti *et al*., 2013; Nabavi *et al*., 2015).

در بین عوامل بازدارنده محیطی بر رشد و عملکرد گیاهان دارویی، تنش خشکی از مهم‌ترین عوامل محدودکننده در مناطق خشک و نیمه‌خشک به شمار می‌رود (Sepahvand *et al*., 2021). تنش خشکی با ایجاد اختلال در عمل روزنه‌ها و سیستم فتوسنتزی، تخریب پروتئین‌ها و آنزیم‌ها، توقف رشد ریشه و بخش هوایی و همچنین کاهش سطح برگ‌ها و در کل کاهش رشد و نمو گیاه سبب کاهش عملکرد گیاه می‌شود (Razavizadeh *et al*., 2018). سازگاری به تنش‌های محیطی از جمله خشکی تغییراتی را در همه سطوح فیزیولوژیک موجود زنده از سطح آناتومیک و مورفولوژیک تا سطح سلولی، متابولیک و مولکولی موجب می‌شود (Moradi, 2018; Amerian, 2022). تعدیل اسمزی با سنتز و تجمع مواد حل‌شونده مانند پرولین و قندهای محلول، سازگاری فیزیولوژیک و متابولیک مهمی برای گیاهان به جهت تحمل در برابر خشکی فراهم می‌کند. تجمع اسمولیت‌ها نه‌تنها می‌تواند به تنظیم اسمزی منجر شود بلکه از ساختار مولکول‌های زیستی و غشاها محافظت می‌کنند. همچنین اسمولیت‌ها جاروب کننده‌های رادیکال‌های آزاد هستند و مولکول‌های DNA را از آسیب‌های آن‌ها حفظ می‌کنند. تجمع این ترکیبات همگام با کاهش محتوای آب خاک و افزایش سطوح خشکی، افزایش می‌یابد. افزایش و تجمع قندهای محلول، حفظ فشار اسمزی را در سلول‌های برگ و در نتیجه، جذب آب از خاک‌های خشک را باعث می‌شود و بدین ترتیب، با حفظ فشار تورژسانس سلول، تبادلات گازی و رشد را در محیط‌های خشک ممکن می‌کند (امامی بیستگانی و همکاران، ۱۳۹۶).

از طرف دیگر در شرایط تنش خشکی میزان انواع اکسیژن فعال افزایش می‌یابد و سبب بروز تنش اکسیداتیو می‌شود و اگر پاک‌سازی نشوند ممکن است باعث آسیب‌های جدی اکسیداسیونی به ماکرومولکول‌ها شوند. گیاهان از سازوکارهای آنزیمی و غیرآنزیمی مختلف برای مقابله با این صدمات استفاده می‌کنند. آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی مانند سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیدازها و ترکیبات آنتی‌اکسیدانی غیرآنزیمی مانند کارتنوئید، توکوفرول و فلاونوئیدها از جمله ترکیباتی هستند که در برابر اثرات منفی رادیکال‌های اکسیژن از سلول‌های گیاه محافظت می‌کنند (آقایی و احمدخانی، ۱۴۰۰).

به‌منظور بهبود رشد کمّی و کیفی گیاهان دارویی، امروز از انواع تنظیم‌کننده‌های گیاهی استفاده می‌شود (Lymperopoulos *et al*., 2018). استریگولاکتون‌ها از دسته تنظیم کننده‌های رشد گیاهی هستند که اخیراً شناسایی شده‌اند و در تعداد زیادی از گیاهان در سلول‌های ریشه تولید می‌شود و به‌عنوان ماده‌ای شبه‌هورمونی، نقش مهمی در رشد و نمو گیاهان ایفا می‌کند (Dun *et al*., 2009). استریگولاکتون رشد و توسعه گیاه را به روش‌های مختلفی تحت تأثیر قرار داده و موجب بهبود تحمل تنش در گیاه می‌شوند. این ماده شبه‌هورمونی قادر هست که سامانه‌های دفاعی گیاه را در مقابل تنش‌های محیطی مانند خشکی و شوری افزایش دهد. نتایج پژوهش‌های Van Ha و همکاران (۲۰۱۴) نشان داد کاربرد استریگولاکتون به‌طور موفقیت‌آمیزی اثرات نامطلوب تنش شوری را در گیاهان کاهش می‌دهد. همچنین Ruiz-Lozano و همکاران (۲۰۱۶) نقش استریگولاکتون‌ها را در کاهو و گوجه‌فرنگی تحت تیمار خشکی مطالعه نمودند و بیان کردند که در تنش خشکی بیان ژن‌های این شبه‌هورمون بیشتر شده و منجر به افزایش هم‌زیستی گیاه با آربسکولار مایکوریزا و کاهش اثرات تنش خشکی می‌شود. مطالعات Ling و همکاران (۲۰۲۰) نشان داد درحالی‌که تنش شوری موجب تولید رادیکال‌های اکسیژن واکنش‌گر در برنج می‌شود، استریگولاکتون با افزایش فعالیت آنتی‌کسیدان‌های سلولی (سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی) و همچنین از طریق 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) باعث رشد بهینه

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

و عملکرد مناسب گیاه تحت تنش می‌گردد. مطالعات انجام‌شده توسط Shirani Bidabadi و Sharifi (۲۰۲۱) نشان دادند که تحت تنش خشکی استریگولاکتون سبب افزایش میزان اسانس در بادرنجوبه می‌گردد.

با توجه به اینکه تنش خشکی از عوامل محدودکننده در تولید محصولات کشاورزی محسوب می‌شود، بنابراین تحقیق بر روی سازوکارهای تحمل گیاهان به تنش خشکی حائز اهمیت است. در این میان استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی در بهبود و رفع آثار تنش خشکی بسیار سودمند است اگر چه آویشن یک گیاه دارویی ارزشمند است، اما بررسی‌ها نشان داد که تا به امروز هیچ پژوهشی درباره برهم‌کنش تیمار خشکی با استریگولاکتون در آویشن، انجام نشده است. بنابراین، این مطالعه به بررسی نتیجه هورمون‌پاشی استریگولاکتون بر روی آویشن دنایی تحت تنش خشکی و تأثیر آن بر تغییرات فیزیولوژیکی، ترکیبات پلی‌فنلی و تأثیر احتمالی این تغییرات بر فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی در گیاه می‌پردازد.

مواد و روش‌ها

به‌منظور بررسی اثر تنش خشکی و محلول‌پاشی استریگولاکتون بر رشد، رنگیزه‌های فتوسنتزی، پرولین، میزان پراکسیداسیون لیپیدی غشاء، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و میزان ترکیبات فنلی و فلاونوئیدی در گیاه آویشن دنایی آزمایشی در گلخانه تحقیقاتی گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران اجرا گردید. این آزمایش به‌صورت فاکتوریل دو عامل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار در شرایط گلخانه (دمای روز ۲۵-۲۲ درجه سانتی‌گراد، دمای شب ۲۲-۱۹ درجه سانتی‌گراد و میزان رطوبت ۲۰ ± ۶۰ درصد) انجام شد. فاکتور اول شامل سه سطح محلول‌پاشی استریگولاکتون (صفر، ۵ و ۱۰ میکرومولار) و فاکتور دوم شامل سه سطح تنش خشکی (۹۰ (شاهد)، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی (FC)) بودند. بذرها از پاکان بذر اصفهان تهیه شد. بذرها به‌منظور ضدعفونی شدن به مدت ۱۰ دقیقه در هیپوکلرید کلسیم پنج درصد قرار داده شد و پس از عبور از صافی، سه مرتبه با آب‌مقطر شستشو و در پتری‌دیش همراه با کاغذ صافی مرطوب قرار گرفتند. بعد از یک هفته سرمادهی بذرهای جوانه‌زده برای تهیه نشای مورد نیاز در گلدان‌های حاوی کوکوپیت و پرلایت به نسبت ۱ به ۳ کشت و به‌طور روزانه آبیاری شدند و سپس سه عدد نشاء به گلدان‌ها دو لیتری منتقل شدند. خاک گلدان دارای بافت سیلتی- رسی، شوری ۰/۴۳ دسی‌زیمنس بر متر و pH ۷/۶۲ بود. جهت استقرار کامل بوته‌ها در گلدان به مدت سه هفته بدون اعمال تنش رطوبتی آبیاری شدند. اعمال تیمارهای آبیاری پس از استقرار کامل گیاه آغاز و تا مرحله گلدهی انجام شد. به دلیل محتوای کم استریگولاکتون‌های طبیعی در بسیاری از گیاهان، یک سری آنالوگ‌های استریگولاکتون، از جمله GR5، GR7 و GR24 از نظر شیمیایی سنتز شده‌اند، که GR24 بیشترین فعالیت را دارا است (Koltai and Prandi, 2014). نحوه محلول‌پاشی به این صورت انجام گرفت که بر روی تمام قسمت‌های بوته قطرات محلول جاری شد به‌طوری‌که اندام‌های هوایی خیس شدند. گلدان‌های شاهد با همین میزان آب‌مقطر محلول‌پاشی شدند. برای حل‌کردن استریگولاکتون ابتدا میزان موردنیاز از GR24 به‌دقت توزین شده و در چند قطره استون ۸۰٪ کاملاً حل کرده و برای چسبندگی بهتر یک قطره tween20 به آن اضافه کرده، سپس با آب مقطر به حجم مورد نظر رسانده شد (Boyer *et al.*, 2014). برداشت بوته‌ها جهت بررسی صفات مورفولوژیکی و بیوشیمیایی ۲۴ ساعت پس از آخرین هورمون‌پاشی انجام شد.

اندازه‌گیری فاکتورهای رشدی شامل ارتفاع و وزن خشک اندام هوایی بود. ارتفاع گیاه توسط خط‌کش با دقت یک میلی‌متر اندازه‌گیری شد. قسمتی از اندام هوایی جداشده در یخزن ۸۰ درجه سانتی‌گراد برای بررسی ویژگی‌های بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی نگهداری شد و قسمتی برای تعیین وزن خشک اندام هوایی مورد ارزیابی قرار گرفت. گیاهان در آون با دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۷۲ ساعت قرار گرفتند و وزن خشک اندام هوایی توسط ترازوی دیجیتال بر حسب گرم محاسبه شد.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

میزان رطوبت نسبی برگ (RWC) از طریق فرمول زیر محاسبه شد (Schonfield *et al.*, 1998).

$$RWC = \frac{FW - DW}{TW - DW} \times 100$$

FW= وزن تر برگ، DW= وزن خشک برگ، TW= وزن اشباع برگ

میزان شاخص نشت یونی (ELI) براساس فرمول زیر محاسبه شد (Valentovic *et al.*, 2006).

$$ELI = \frac{EC1}{EC2} \times 100$$

ELI= میزان نشت یونی، EC1= هدایت الکتریکی اول، EC2= هدایت الکتریکی دوم

برای اندازه‌گیری محتوای کلروفیل و کاروتنوئید از روش (Lichtenthaler and Wellburn, 1983) استفاده شد. در نهایت میزان کلروفیل a، b و کاروتنوئیدها برحسب میلی‌گرم بر گرم وزن تر نمونه محاسبه شد.

اندازه‌گیری مالون دی‌آلدئید (پراکسیداسیون لیپیدهای غشا) برحسب نانومول در گرم وزن تر محاسبه شد (Heath and Packer, 1968). میزان پرولین موجود در نمونه‌ها براساس واحد نانومول پرولین بر گرم اندازه‌گیری شد (Bates *et al.*, 1973). برای اندازه‌گیری میزان پراکسید هیدروژن از روش (Alexieva *et al.*, 2001) استفاده شد.

برای تهیه عصاره آنزیمی به ۰/۱ گرم نمونه برگی پودر شده یک میلی‌لیتر بافر فسفات سرد با pH=۷/۶ حاوی EDTA ۰/۰۱ میلی‌مولار و PVP ۱٪ اضافه شد و به مدت ۲۰ ثانیه ورتکس شدند. نمونه‌ها سپس با دور g ۱۵۰۰۰ در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفیوژ و محلول رویی برای سنجش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان استفاده شد (Pagariya *et al.*, 2012).

فعالیت آنزیم کاتالاز طبق روش (Pereira *et al.*, 2002) و توسط دستگاه اسپکتروفتومتر در طول‌موج ۲۴۰ نانومتر اندازه‌گیری شد. برای تعیین فعالیت گایاکول پراکسیداز (GPOX) ابتدا ۲۰ میکرولیتر عصاره آنزیمی داخل پلیت ریدر ۹۶ خانه‌ای ریخته شد و به آن ۲۰۰ میکرولیتر بافر فسفات ۱۰۰ میلی‌مولار و ۲۰ میکرولیتر گایاکول ۲۰۰ میلی‌مولار اضافه شد سپس در اتاق تاریک، ۳۲ میکرولیتر H_2O_2 ۳۰٪ به آن‌ها اضافه شد. میزان جذب در طول‌موج ۴۷۰ نانومتر خوانده شد (Macadam *et al.*, 1992). فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز براساس بازدارندگی آنزیم سوپراکسیداز از احیای نوری نیتروبلوتترازولیوم (NBT) اندازه‌گیری شد. یک واحد فعالیت آنزیم مقداری از آنزیم است که موجب ۵۰ درصد ممانعت احیای NBT در ۵۶۰ نانومتر می‌شود. میزان فعالیت آنزیم بر حسب یک واحد در دقیقه به ازای میلی‌گرم پروتئین محاسبه گردید (Giannopolitis and Ries, 1977).

برای تهیه عصاره هیدروالکلی جهت سنجش فنل کل، فلاونوئید کل ابتدا سرشاخه‌های گیاه پس از ورود به فاز گلدهی برداشت شد و در شرایط دمای معمولی اتاق و سایه خشک و سپس به کمک آسیاب برقی پودر شد. عصاره متانولی از پودر شاخسارِ گل‌دار با روش ماسراسیون سرد و با نسبت ۱۰:۱ (حجمی/ وزنی) ماده خشک گیاهی و حلال متانول ۷۰٪ تهیه شد. از این عصاره متانولی برای سنجش میزان فنل کل و فلاونوئید کل استفاده شد (فیروزکوهی و همکاران، ۱۳۹۶).

محتوی فلاونوئید کل به روش Chang و همکاران (۲۰۰۲) انجام شد. از کوئرستین به‌عنوان استاندارد برای رسم منحنی کالیبراسیون استفاده شد. میزان فلاونوئید براساس میزان معادل میلی‌گرم کوئرستین در گرم وزن خشک گیاه ($mg\ QUE\ g^{-1}$ DW) گزارش گردید. مقدار فنل کل با استفاده از روش معرف فولین شیکالتو تعیین شد (Singleton and Rossi, 1965). مقدار فنل کل با استفاده از منحنی استاندارد اسید گالیک محاسبه شد.

اسانس‌گیری به روش تقطیر با آب به‌وسیله دستگاه کلونجر انجام شد و درصد اسانس براساس درصد حجمی/وزنی گزارش شد. اسانس‌ها با استفاده از دستگاه طیف‌سنج جرمی (GC/MS) تجزیه، شناسایی نوع و میزان ترکیب تیمول به کمک شاخص بازداری آن و مقایسه آن با شاخص‌های موجود در کتب مرجع و مقالات و با استفاده از طیف‌های جرمی ترکیبات استاندارد صورت گرفت.

در نهایت داده‌های حاصل با استفاده از نرم‌افزارهای آماری SAS ver 9.4 مورد تجزیه آماری قرار گرفت و مقایسه میانگین

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

از روش حداقل اختلاف معنی‌دار LSD در سطح احتمال ۵ درصد انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که اثرات همه صفات مورد بررسی بجز درصد اسانس و گایاکول پراکسیداز در سطح احتمال یک درصد از نظر آماری معنی‌دار بودند در حالی‌که گایاکول پراکسیداز تحت تأثیر اثرات ساده خشکی و هورمون و درصد اسانس تحت تأثیر خشکی در سطح ۵ درصد دارای تفاوت معنی‌داری بودند (جدول ۱).

نتایج مقایسه میانگین نشان داد که افزایش تنش خشکی باعث کاهش معنی‌داری در ارتفاع گیاه به ترتیب تحت تیمار خشکی ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی (۱۷ و ۴۱ درصدی) نسبت به شاهد شد. بااین‌حال، در هر دو سطح تنش خشکی، محلول‌پاشی برگی استریگولاکتون به‌طور معنی‌داری باعث بهبود ارتفاع گیاه شد و تحت غلظت بالای استریگولاکتون (۱۰ میکرومولار، ارتفاع گیاه افزایش بیشتری نشان داد (شکل 1A). وزن خشک کل گیاه آویشن تحت تنش خشکی ۳۰ و ۶۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به تیمار شاهد به ترتیب به ۲۱ و ۳۷ درصد کاهش یافت، درحالی‌که، استریگولاکتون به‌طور معنی‌داری باعث افزایش زیست‌توده گیاه در هر دو سطح تنش خشکی شد. بااین‌حال تفاوت معنی‌داری بین دو غلظت استریگولاکتون مشاهده نشد (شکل 1B).

کاهش میزان صفات موفولوژیک تحت شرایط تنش خشکی در آویشن دنایی با نتایج به دست آمده روی سایر گیاهان دارویی مانند بابونه (Baghalian *et al*., 2011) و رزماری (Hassan *et al*., 2013) همخوانی داشت.

اثر تنش خشکی بر کاهش رشد مانند ارتفاع را می‌توان در نتیجه کاهش فتوسنتز گیاه بیان کرد، بدین گونه که تنش خشکی از طریق بستن روزنه‌ها اختلال در ساختار غشاء تیلاکوئیدها، تأثیر بر فعالیت آنزیم روبیسکو، کاهش انتقال و ذخیره مواد فتوسنتزی موجب کاهش رشد و نمو می‌شود. همچنین بررسی‌های متعدد نشان می‌دهد که ارتفاع گیاه در اثر کمبود آب قابل‌استفاده، کاهش می‌یابد (Anjum *et al*., 2011). کاربرد استریگولاکتون با افزایش تقسیم سلولی در سلول‌های مریستمی (Yamada *et al*., 2019)، افزایش توان فتوسنتزی گیاه از طریق تأثیر مثبت بر فعالیت آنزیم روبیسکو (Lv *et al*., 2018)، کاهش تأثیرات منفی آبسزیک اسید در فرایند بسته‌شدن روزنه‌ها (haider *et al*., 2018) و همچنین سنتز پروتئین‌های خاصی به نام پروتئین کیناز که نقش مهمی در تنظیم تقسیم، تمایز سلول بر عهده دارند موجب بهبود صفات رشدی گیاه در شرایط تنش می‌شود.همچنین داده‌های حاصل از این بررسی با نتایج بر روی گندم (Sedaghat *et al*., 2021) و برنج (Ling *et al*., 2020) مطابقت دارد.

نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد با افزایش شدت تنش خشکی محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئید در تنش خشکی ملایم به ترتیب ۲۴، ۱۱ و ۱۹ درصد و در تنش شدید به ترتیب ۳۷، ۲۳ و ۳۵ درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش معنی‌داری یافت (شکل ۲). همچنین نتایج نشان داد که کاربرد استریگولاکتون در هر دو غلظت تحت تنش منجر به افزایش محتوای کلروفیل a، b و کاروتنوئید شد که میزان این افزایش در غلظت ۱۰ میکرومولار استریگولاکتون بیشتر بود به‌طوری‌که تحت تنش شدید در کلروفیل a، b و کاروتنوئید به ترتیب افزایش ۵۰، ۵۲ و ۷۸ درصدی را نسبت به شاهد تجربه کردند.

فتوسنتز یکی از مهم‌ترین فرآیندهای فیزیولوژیکی است که در گیاهان تحت تنش خشکی مهار می‌شود. اثر کمبود آب بر فتوسنتز به دلیل محدودیت فرآیندهای بیوشیمیایی و فیتوشیمیایی و نیز محدودیت هدایت روزنه‌ای در اثر بسته شدن و مقاومت روزنه‌ای گیاه به هنگام تنش کمبود آب است. در فرآیند فتوسنتز، کلروفیل به‌عنوان یکی از عناصر اصلی در نظر گرفته می‌شود و منعکس‌کننده ظرفیت فتوسنتزی گیاهان است (Li Yang *et al*., 2021). مطالعات نشان داده‌اند که این هورمون‌ها می‌توانند فعالیت آنزیم‌های تجزیه‌کننده کلروفیل را مهار، اتصال کلروفیل به پروتئین‌های غشایی را تنظیم، پایداری غشای تیلاکوئید کلروپلاست را حفظ و به‌طور مداوم ظرفیت فتوسنتزی را افزایش دهند (Li *et al*., 2022). استریگولاکتون‌ها

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

جدول ۱- نتایج تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه در آویشن دنابی تحت تنش خشکی و محلول‌پاشی با استریگولاکتون

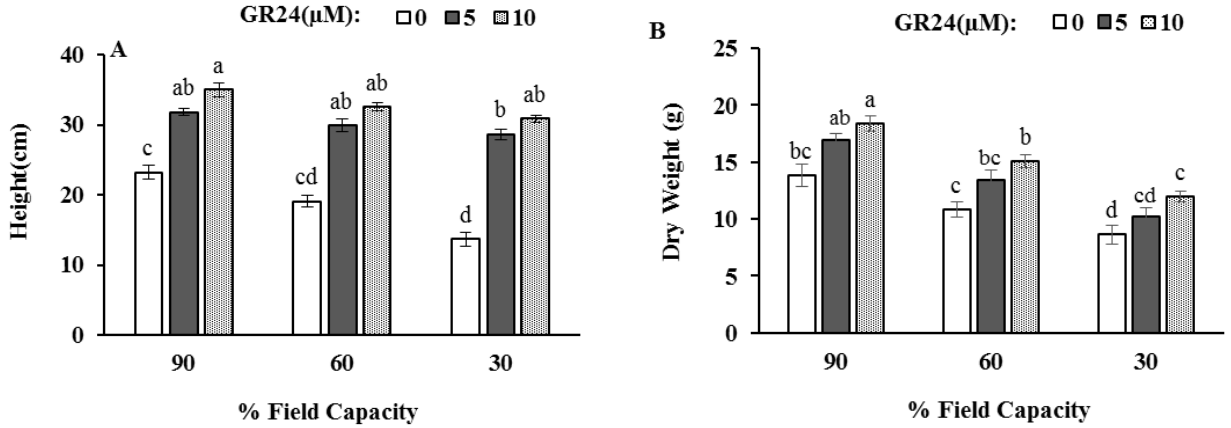
منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات							
		ارتفاع	وزن خشک	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئید	محتوای نسبی آب	نشت یونی	پرولین
خشکی	۲	۳۶۹**	۰/۷**	۰/۲۳**	۰/۰۲۵**	۰/۰۸۲**	۱۴۹۶**	۱۶۷۹**	۳۲۵**
هورمون	۲	۱۳**	۰/۰۸**	۰/۰۰۲**	۰/۰۰۴**	۰/۰۳**	۲/۲۷**	۳۷۹**	۴۷**
خشکی×هورمون	۴	۸**	۰/۰۹**	۰/۰۰۵**	۰/۰۰۰۹**	۰/۰۸**	۶۶**	۱۱۸**	۷**
خطا	۱۸	۰/۶	۰/۰۰۷	۰/۰۰۱	۰/۰۰۰۲	۵/۲۶	۳/۹۵	۳/۶۶	۰/۵۴
ضریب تغییرات		۳/۳	۹/۸	۴/۱	۴/۳۷	۵/۹۵	۳/۴۸	۳/۹۹	۴/۶۳

*، ** و ns: به‌ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطوح پنج و یک درصد و نبود تفاوت معنی‌دار

ادامه جدول ۱-

منابع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات							
		مالون دی‌آلدئید	آب اکسیژنه	فنل کل	فلاونوئید	سوپراکسید دسموتاز	کاتالاز	آسکوربات پراکسیداز	گایاکول پراکسیداز	درصد اسانس
خشکی	۲	۲۶/۳۴**	۱۰۶/۶۶**	۲۵۳/۲۳**	۴۸۷۰/۲۵**	۳۳۵/۰۰۲**	۲/۹۶**	۶۵۷/۱۲**	۰/۸۷*	۰/۰۰۲۱*
هورمون	۲	۳/۲۶**	۱۴۷/۰۷**	۱۷/۱۳**	۱۳۹/۷۴**	۴۷۷/۷۳**	۲/۲۷**	۶/۳۸**	۰/۸۱*	۰/۱۶۲**
خشکی×هورمون	۴	۲/۶۸**	۱۱۲/۱۶**	۵/۴۵**	۲۴۲/۴۱**	۲۲۸/۴۸**	۰/۱۷۲۰**	۸/۷۰**	۰/۱۴**	۰/۱۹۸۵**
خطا	۱۸	۰/۷۸	۰/۷۲	۰/۲	۱/۸۲	۳/۲۶	۰/۰۹۵	۰/۶۶	۰/۲۱۹	۰/۰۰۷۶
ضریب تغییرات		۴/۶۲	۴/۶۳	۶/۱	۴/۳۷	۶/۹۵	۱۳/۱۸	۷/۹۹	۱۱/۳۳	۳/۷۲

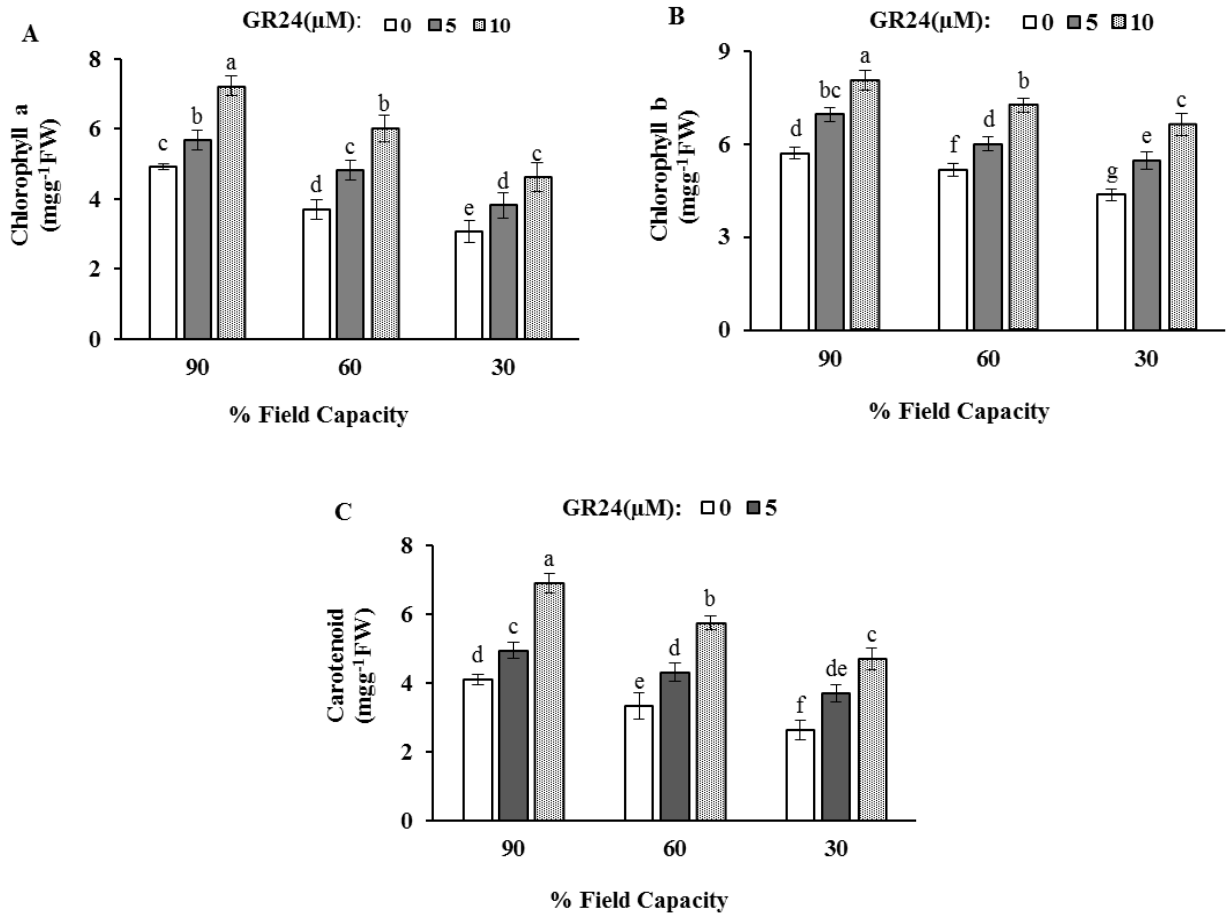
*، ** و ns: به‌ترتیب تفاوت معنی‌دار در سطوح پنج و یک درصد و نبود تفاوت معنی‌دار



شکل ۱- مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون (صفر، ۵ و ۱۰ میکرومولار) و تنش خشکی (۹۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی) بر ارتفاع بوته (A) و وزن خشک بوته (B) در آویشن دنایی. حروف لاتین متفاوت نیز در بالای نمودارها بیانگر اختلاف معنی‌دار بین تیمارها است.

همچنین می‌توانند رسانایی روزنه‌ای، سرعت تعرق و غلظت CO_2 بین سلولی گیاهان را در شرایط تنش افزایش دهند (Ling *et al.*, 2020). علاوه بر این، استریگولاکتون‌ها می‌توانند فرآیند فتوسنتز را با حفظ پایداری فتوسیستم II (PSII)، بهبود انتقال الکترون فتوسنتزی موردنیاز برای تولید ATP و NADPH در چرخه کالوین، و افزایش کارایی فتوسیستم تسهیل‌کننده در

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]



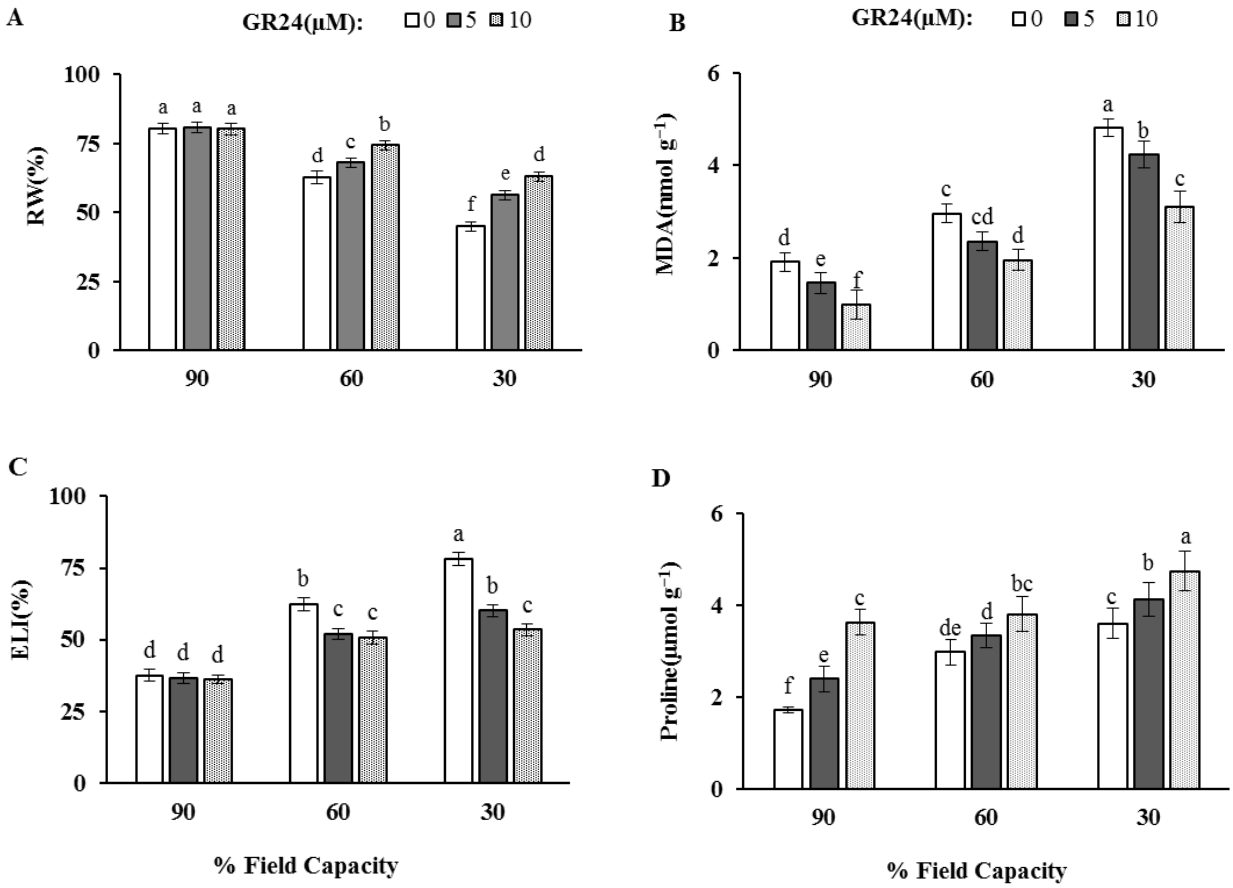
شکل ۲- مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون (صفر، ۵ و ۱۰ میکرومولار) و تنش خشکی (۹۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی) بر میزان کلروفیل a (A)، کلروفیل b (B) و میزان کارتنوئید (C) در آویشن دنایی. حروف لاتین متفاوت نیز در بالای نمودارها بیانگر اختلاف معنی‌دار بین تیمارها است.

نهایت باعث رشد و نمو گیاه می‌شوند (Min *et al.*, 2019).

محتوای نسبی آب برگ که منعکس‌کننده فعالیت متابولیکی در بافت‌ها است و به‌عنوان شاخصی اثرگذار برای تحمل خشکی مورد استفاده قرار می‌گیرد، تحت تنش خشکی ۳۰ و ۶۰ درصد زراعی به میزان قابل‌توجهی (۲۱ و ۴۴ درصد) کاهش یافت (شکل ۳A). کاربرد هورمون در شرایط تنش سبب افزایش محتوای آب نسبی شد. در تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی، ترکیب ۵ و ۱۰ میکرومولار هورمون استریگولاکتون سبب افزایش ۲۵ و ۴۰ درصدی نسبت به گیاهان شاهد شد. در صورتی‌که گیاهان تیمارشده با هورمون در شرایط کنترل تفاوت معنی‌داری ازلحاظ میزان محتوای نسبی آب نداشتند (شکل ۳A).

محتوای نسبی آب همراه با محتوای پرولین و مالون دی‌آلدهید، شاخص‌های اصلی فیزیولوژیک مرتبط با مقاومت به خشکی هستند. محتوای نسبی آب نشان‌دهنده توانایی حفظ آب برگ و وضعیت آب گیاه است. زیرا تعادل بین منبع آب و میزان تعرق را که به‌شدت تحت تأثیر تنش خشکی است را نشان می‌دهد (Tatrai *et al.*, 2016). کاهش پتانسیل آب مانع از تقسیم سلولی، رشد اندام‌ها، فتوسنتز خالص و سنتز پروتئین می‌شود و تعادل هورمونی بافت‌های اساسی گیاه را تغییر می‌دهد. به‌خوبی مشخص شده است که تحت شرایط تنش‌زا مانند تنش خشکی، محتوای آب نسبی، پتانسیل آب برگ و پتانسیل اسمزی سلول‌ها کاهش می‌یابد (Sepahvand *et al.*, 2021). نتایج تحقیق ما نیز نشان داد که کاربرد برگی

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]



شکل ۳- مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون (صفر، ۵ و ۱۰ میکرومولار) و تنش خشکی (۹۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی) بر میزان محتوای نسبی آب (A)، مالون دی‌آلدئید (B)، نشت یونی (C)، و پرولین (D) در آویشن دنایی. حروف لاتین متفاوت نیز در بالای نمودارها بیانگر اختلاف معنی‌دار بین تیمارها است.

استریگولاکتون باعث بهبود نشت یونی و پایداری غشا در برگ گیاه آویشن تحت تنش خشکی می‌شود که می‌تواند نشان‌دهنده نقش این هورمون گیاهی در افزایش یکپارچگی غشا و همچنین کاهش تنش اکسیداتیو القاشده توسط تنش خشکی باشد. اثر مثبت هورمون استریگولاکتون در تحمل به تنش در بسیاری از گیاهان زراعی از جمله گندم (Sedaghat *et al.*, 2017) و ذرت گزارش شده است (Gunes *et al.*, 2007). در مطالعه‌ای نتایج نشان داد که گیاهان آرابیدوپسیس موتانت استریگولاکتون max- نسبت به گیاهان حالت تیپ وحشی در شرایط تنش محتوی آب نسبی کمی داشتند. این نشان‌دهنده دخالت هورمون استریگولاکتون در تنظیم روابط آبی گیاه هست (Van Ha *et al.*, 2014). بهبود این صفت توسط هورمون استریگولاکتون در نتیجه تجمع بالای آبسیزیک اسید اتفاق می‌افتد که رابطه مستقیمی با میزان تعرق در گیاهان تحت تنش دارد (Liu *et al.*, 2015). به نظر می‌رسد تأثیر هورمون در مبادلات آبی از طریق افزایش رشد و یون‌های ضروری مثل K^+و Ca^{+2} هست. بر طبق گزارش‌های قبلی یون کلسیم و رادیکال‌های آزاد به‌عنوان مولکول‌های پیام‌رسان در تحریک فرایندهای متأثر از این هورمون در شرایط تنش عمل می‌کنند. همچنین میزان بالای تولید رادیکال‌های آزاد و یون کلسیم در رفتار روزنه‌ای گیاه که توسط هورمون فعال می‌شود تأثیر می‌گذارد (Zhang *et al.*, 2022).

براساس مقایسه میانگین داده‌ها، اثرات خشکی و هورمون همچنین اثر متقابل خشکی در هورمون بر میزان نشت یونی در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱). تحت تأثیر تنش خشکی ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نشت یونی به ترتیب

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

۶۰ و ۱۰۷/۶ درصد افزایش پیدا کرد. کاربرد استریگولاکتون در هر دو غلظت به‌طور معنی‌داری باعث کاهش نشت یونی در هر دو سطح خشکی شد (شکل B ۳).

نشت یونی به‌عنوان شاخصی از تخریب غشاء، بیانگر میزان آسیب تنش خشکی به گیاه است. تنش خشکی با کاهش هدایت روزنه‌ای در گیاهان منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژن و پراکسید هیدروژن می‌شود (کمالی و همکاران ۱۴۰۲). در مطالعه حاضر نیز افزایش هیدروژن پراکسید در شرایط تنش مشاهده شده است. رادیکال‌های آزاد به لیپیدهای غشایی حمله کرده و از طریق تخریب غشای سلول منجر به افزایش نشت الکترولیتی می‌شود (Bahreynejad *et al*., 2013). در مطالعه‌ای که بر روی گندم (Sedaghat *et al*., 2017) و گوجه‌فرنگی (Baltacier *et al*., 2023) انجام شد، نشان داده شد که کاربرد خارجی استریگولاکتون در شرایط تنش باعث کاهش نشت الکترولیتی شده است. Van Ha و همکاران (2014) نیز گزارش کردند که اثر مثبت استریگولاکتون در تحمل تنش در نتیجه اثر متقابل این هورمون با آبسیزیک اسید هست در واقع این دو هورمون از مشتقات لاکتونی ترپنوئیدی هستند و مسیر بیوسنتزی مشابهی دارند، می‌توان نتیجه گرفت که کاهش شاخص الکترولیتی در این شرایط از آثار افزایش محتوی آبسیزیک اسید است.

پراکسیداسیون لیپیدهای غشا یکی از شاخص‌های ارزیابی تنش هست که به‌صورت اندازه‌گیری محتوی مالون دی‌آلدئید بیان می‌شود. مقایسه میانگین‌ها (جدول ۱) نشان دادند که سطوح مختلف خشکی، هورمون و برهم‌کنش خشکی و هورمون بر میزان مالون دی‌آلدئید در سطح احتمال (P≤۰/۰۱) معنی‌دار بود. بیشترین افزایش مالون دی‌آلدئید در گیاهان تحت خشکی ۳۰ درصد ظرفیت زراعی (۱۵۱ درصد) بدون هورمون‌پاشی به دست آمد. محلول‌پاشی برگی استریگولاکتون در غلظت ۱۰ میکرومولار موجب کاهش ۳۳ و ۳۵ درصدی مالون دی‌آلدئید در گیاهان تحت تنش کم آبیاری ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به گیاهان شاهد شد (شکل C۳).

گسترش آسیب اکسیداتیو با کاهش شاخص پایداری غشا و افزایش محتوای مالون دی‌آلدئید که یکی از محصولات پراکسیداسیون لیپیدها است، مشخص می‌شود (پیمانی و همکاران، ۱۴۰۲). بر طبق گزارشات قبلی تنش خشکی می‌تواند میزان تولید گونه‌های فعال اکسیژن در سطح سلولی را بالا ببرد (Farooq *et al*., 2009). تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی مانند استریگولاکتون با جلوگیری از آسیب به اسیدهای چرب و کاهش نفوذپذیری غشاء و حفاظت از غشاء تیلاکوئیدی، موجب کاهش میزان مالون دی‌آلدئید می‌شوند (Ma *et al*., 2017). در پژوهشی بر روی جوانه‌زنی برنج تحت تنش شوری محققین نشان دادند که تیمار نمونه‌ها با استریگولاکتون در غلظت ۱ میلی‌مولار باعث کاهش قابل‌توجه میزان مالون دی‌آلدئید و افزایش فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز و پراکسیداز می‌شود (Ling *et al*., 2020). بنابراین علت کاهش پراکسیداسیون لیپیدها در آویشن را می‌توان در نتیجه فعالیت آن به‌عنوان یک آنتی‌اکسیدان غیرآنزیمی در حذف رادیکال‌های فعال اکسیژن دانست. نتایج این تحقیق با یافته‌های سایرین در گندم (Sedaghat *et al*., 2017)، آرابیدوبسیس (Van Ha *et al*., 2014) و بادرنجبویه (Bidabadi and Sharifi, 2021) مطابقت دارد. بنابراین می‌توان گفت که استریگولاکتون با بالا داشتن سطح فعالیت آنتی‌اکسیداتیوی سلول (مانند افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانتی) مانع اثر ROSهای حاصل از خشکی بر غشاء سلولی شده و در نتیجه از پراکسیده‌شدن لیپیدهای غشاء جلوگیری می‌کند (Sattar *et al*., 2022).

مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که مقدار پرولین تحت تنش خشکی افزایش می‌یابد. نتایج همچنین نشان داد که تحت تنش خشکی با محلول‌پاشی استریگولاکتون مقدار پروتئین برگ افزایش معنی‌داری نسبت به شاهد داشت. بیشترین میزان پرولین (۴/۷۴ میکروگرم بر وزن تر) مربوط به بوته‌های آویشن تحت محلول‌پاشی استریگولاکتون با غلظت ۱۰ میکرومولار در شرایط تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی بود (شکل D۳).

پرولین شناخته‌ترین محلول سازگار بوده که در فرایندهای سازگاری به خشکی در تنظیم اسمزی دخالت دارد و علاوه بر آن نقش، نقش‌های دیگری مثل اثر حفاظتی بر ساختارهای

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

سلول، عمل آنتی‌اکسیدانتی، انتقال انرژی، ذخیره کربن و نیتروژن که برای پایداری سلول لازم است می‌توان برای پرولین گزارش کرد (کاظم‌پور و همکاران، ۱۴۰۲). همچنین مطالعات نشان می‌دهد که کاربرد خارجی استریگولاکتون منجر به افزایش پرولین می‌شود. هورمون استریگولاکتون با تنظیم پاسخ روزنه در زمان تنش به حفظ آب سلول کمک کرده و پتانسیل اسمزی سلول را حفظ کرده و از این طریق نیز متابولیسم پرولین را در تنش تنظیم می‌کند (Sattar *et al*., 2022).

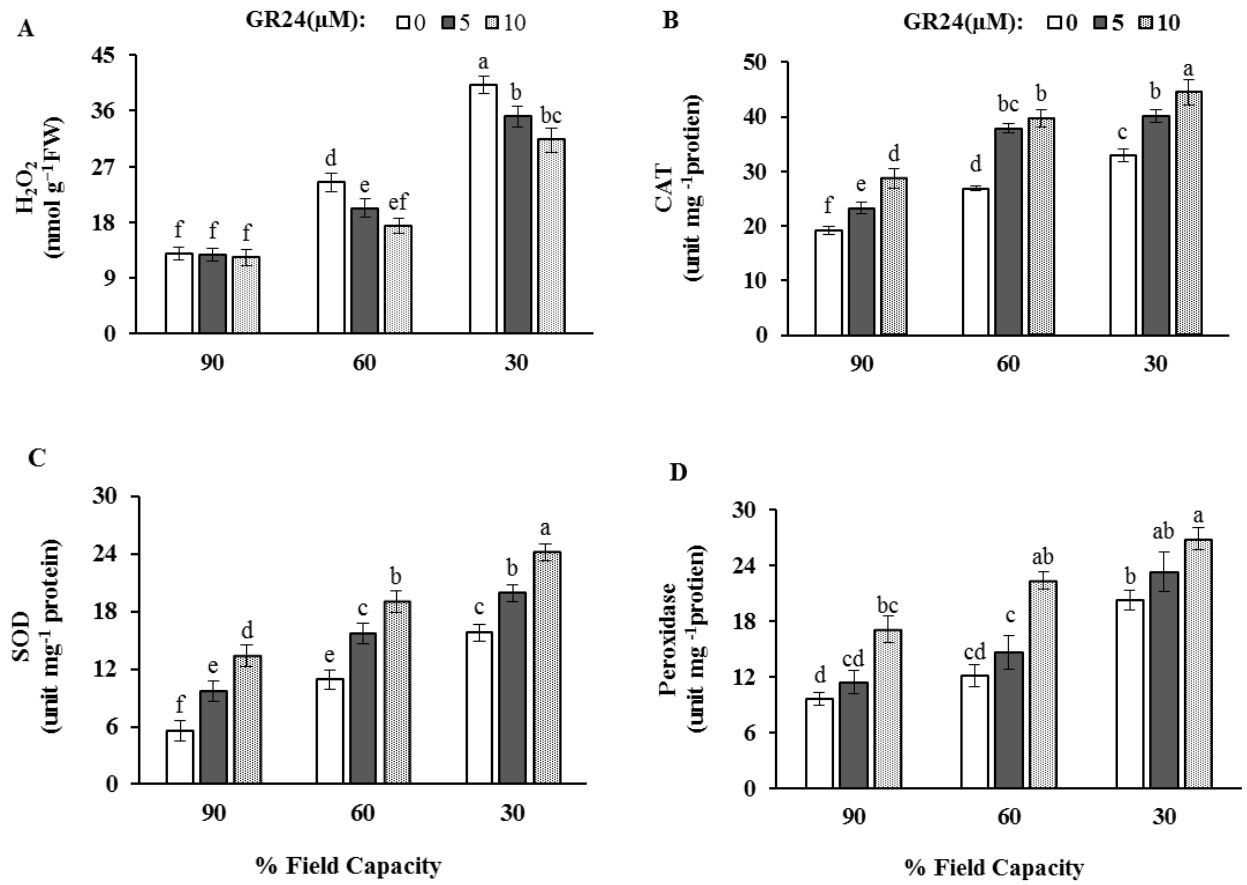
نتایج مقایسه میانگین‌ها نشان داد که تنش خشکی به‌طور معنی‌داری باعث افزایش محتوای پراکسید هیدروژن برگ گیاه نسبت به شرایط بدون تنش شد (شکل 4A) با این حال، محلول‌پاشی برگی استریگولاکتون در غلظت ۱۰ میکرومولار باعث کاهش ۲۸ و ۲۲ درصدی محتوای پراکسید هیدروژن برگ در گیاهان تحت تنش کم آبیاری ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به گیاهان شاهد شد (شکل 4A).

هیدروژن پراکسید یکی از فرم‌های فعال اکسیژن است که در شرایط عادی به‌عنوان محصول فرعی مسیرهای مختلف متابولیکی در مکان‌های مختلف سلول تولید می‌گردد (سبکدست و مرادی، ۱۴۰۱). هیدروژن پراکسید در غلظت‌های پایین به‌وسیله سیستم آنتی‌اکسیدان گیاه سم‌زدایی می‌شود و حتی به‌عنوان مولکول ناقل سیگنال در سیستم‌های دفاعی گیاهان در برابر تنش عمل می‌کند ولی زمانی که تعادل بین تولید و حذف پراکسید هیدروژن توسط عامل محیطی متخاصم مانند تنش برهم زده شود، میزان پراکسید هیدروژن درون‌سلولی به‌صورت ناگهانی افزایش یافته و ساختار و کارکردهای اصلی سلول دچار اختلال می‌گردد (Dermiral and Turkan, 2005). اخیراً در مطالعه‌ای اثر متقابل استریگولاکتون و هیدروژن پراکسید در تحمل به تنش شوری گزارش شده است این محققان نتیجه گرفتند که تحمل به تنش القاشده توسط شوری وابسته به تجمع استریگولاکتون در گیاه است (Zhang *et al*., 2022). در گیاه آرابیدوپسیس گزارش شده که کاربرد خارجی استریگولاکتون افزایش معنی‌داری را در میزان گلوتاتیون احیاشده در ریشه و برگ گیاه وحشی و گیاه موتانت Max3 داشته است (Marquez-Garcia *et al*., 2014). این نتایج نشان می‌دهد که در واقع نقش استریگولاکتون در تخفیف تنش از طریق تنظیم هموستازی واکنش‌های اکسیداسیون و احیا است. همچنین در بررسی صورت گرفته توسط Shirani Bidabadi و Sharifi (۲۰۲۱) مشخص شد که استریگولاکتون از افزایش میزان هیدروژن پراکسید برگ بادرنجبویه تحت تنش خشکی جلوگیری نمود. بیان شده است که کاهش محتوای پراکسید هیدروژن به‌واسطه کاربرد استریگولاکتون می‌تواند ناشی از تجمع بسیار زیاد ترکیبات فنلی مثل فلاونوئیدها و آنتوسیانین‌ها و یا از طریق افزایش سیستم پاک‌سازی به‌واسطه آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیرآنزیمی باشد.

بروز تنش اکسیداتیو بر اجزای مختلف سلول اثر می‌گذارد. آنزیم‌ها مهم‌ترین و حساس‌ترین ترکیباتی هستند که با تغییرات کمی و کیفی خود با تنش‌های مختلف مقابله می‌کنند. نتایج مقایسه میانگین نشان داد که تحت تنش خشکی ۳۰ درصد ظرفیت زراعی به ترتیب بیشترین فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز در محلول‌پاشی ۱۰ میکرومولار استریگولاکتون به دست آمد که نسبت به تیمار شاهد به ترتیب (۳۵، ۵۲ و ۳۳) افزایش نشان داد (شکل B-D ۴).

آنزیم سوپراکسید دیسموتاز، یکی از جاروب‌کننده‌های O_2^- است و عمل آنزیمی آن منجر به تولید H_2O_2 و O_2 می‌شود. H_2O_2 تولیدشده توسط سوپراکسید دیسموتاز که ترکیبی سمی و خطرناک برای سلول است، طی واکنشی که توسط کاتالاز انجام می‌شود به H_2O تبدیل می‌شود (مهدیه سمسارزاده و همکاران، ۱۴۰۲). کاتالاز یکی از انواع پراکسیدازها است که شکستن H_2O_2 را کاتالیز می‌کند. درحالی‌که دیگر پراکسیدازها H_2O_2 را با اکسید نمودن یک سوبسترای همراه نظیر ترکیبات فنلی یا سایر آنتی‌اکسیدان‌ها نظیر آسکوربات تجزیه می‌کنند (Parida and Das, 2005). بنابراین افزایش هم‌زمان ترکیبات فنلی و آنزیم پراکسیداز و کاتالاز منطقی به نظر می‌رسد. افزایش فعالیت کاتالاز یک پاسخ سازشی برای غلبه بر آسیب‌های ناشی از سطوح سمی و احیاکننده H_2O_2 است که طی متابولیسم طبیعی سلول نیز تولید می‌شود (داداشی جمایران

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]



شکل ۴- مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون (صفر، ۵ و ۱۰ میکرومولار) و تنش خشکی (۹۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی) بر میزان پراکسید هیدروژن (A)، فعالیت آنزیم کاتالاز (B)، سوپراکسید دیسموتاز (C)، و پراکسیداز (D) در آویشن دنایی. حروف لاتین متفاوت نیز در بالای نمودارها بیانگر اختلاف معنی‌دار بین تیمارها است.

و همکاران، ۱۳۹۹).

گزارش‌های مختلفی وجود دارد که بیان می‌کند فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت در شرایط تنش افزایش و یا کاهش یافته است. کاربرد فیتوهورمون‌ها در شرایط تنش منجر به افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت می‌شود. Ling و همکاران (۲۰۲۰) بیان داشتند درحالی‌که تنش شوری موجب تولید رادیکال‌های اکسیژن واکنش‌گر در برنج می‌شود، استریگولاکتون با افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌های سلولی (سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی) و همچنین از طریق 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 پراکسیده شدن لیپیدها) باعث رشد بهینه و عملکرد مناسب گیاه می‌گردد. در مطالعه‌ای که بر روی گیاه کلزا انجام شد. کاربرد استریگولاکتون در شرایط تنش شوری ۱۰۰ میلی‌مولار فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز را افزایش داد و در تنش شدید ۲۰۰ میلی‌مولار فعالیت این آنزیم‌ها به حداکثر میزان خود رسید (Ma *et al.*, 2017). همچنین براساس مطالعه‌هایی که بر روی ذرت انجام شد نتایج نشان داد که کاربرد هورمون اسید سالیسیلیک و متیل جاسمونات فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را افزایش داده است (Carvalho *et al.*, 2011). همچنین مطالعه‌ای که بر روی کلزا انجام شد نتایج نشان داد که کاربرد هورمون استریگولاکتون در شرایط تنش سرما منجر به بهبود تحمل گیاه نسبت به تنش سرما می‌شود

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

(Zhang *et al*., 2022).

در این پژوهش نیز تیمار با استریگولاکتون موجب افزایش فعالیت سیستم دفاع آنتی‌اکسیدان آنزیمی مثل سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز شد. فعالیت این آنزیم‌ها در ارتباط با یکدیگر است بنابراین افزایش فعالیت هم‌زمان آن‌ها در اثر تیمار منطقی به نظر می‌رسد. حضور تنش اکسایشی و آسیب غشایی گرچه با کاهش پارامترهای رشد در گروه تیمار همراه است ولی ممکن است منجر به القای پاسخ‌های آنتی‌اکسیدانی شود که سلول‌ها را از آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از تنش محافظت می‌نماید. هنگامی‌که استریگولاکتون به‌کاربرده می‌شود با تغییر فعالیت آنزیم‌هایی نظیر سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز یا NAD(P)H اکسیداز متصل به غشای سیتوپلاسمی (آنزیم‌های دخیل در تولید یا تجزیه H_2O_2) موجب افزایش موقت و جزیی در مقدار H_2O_2 (به‌عنوان پیامبر ثانویه) شده که منجر به القای ظرفیت آنتی‌اکسیدانی سلول می‌شود (Zhang *et al*., 2022). بنابراین نتایج این بررسی نشان داد که کاربرد استریگولاکتون با اعمال یک تنش اکسایشی ضعیف منجر به فعال کردن سیستم دفاع آنتی‌اکسیدان در گیاه شده است. بنابراین استفاده از آن می‌تواند مقاومت گیاه در برابر تنش اکسیداتیو ناشی از تنش‌های محیطی را بهبود بخشد، ضمن اینکه با افزایش محتوی مولکول‌های آنتی‌اکسیدان آنزیمی و غیرآنزیمی ارزش دارویی این گیاه افزایش می‌یابد.

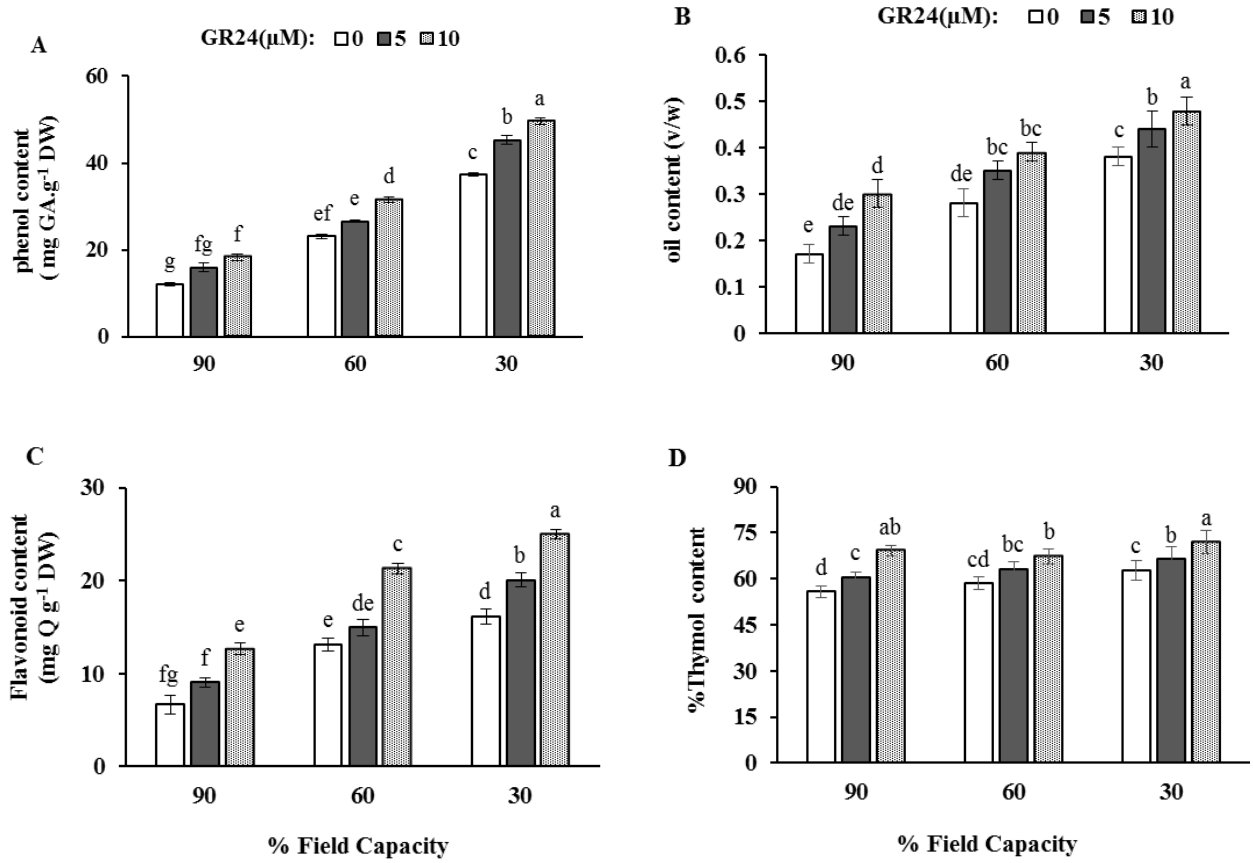
مقایسه میانگین نتایج نشان می‌دهد که غلظت‌های مختلف استریگولاکتون هم در شرایط تنش هم در شرایط بدون تنش سبب افزایش معنی‌داری در میزان فنل و فلاونوئید برگی شدند. تیمار ۱۰ میکرومولار استریگولاکتون سبب افزایش ۳۲ و ۲۰ درصدی به ترتیب در میزان فنل و فلاونوئید کل در گیاهان تیمارشده تحت تنش خشکی ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به گیاهان شاهد شد (شکل ۵ A-B).

ترکیبات فنولی از مشتقات مسیر فنیل پروپانوئید بوده و با توجه به نقش آن‌ها در کاهش و یا مهار پراکسیداسیون لیپیدها، جاروب کردن رادیکال‌های آزاد، از بین بردن گونه‌های فعال اکسیژن، به‌عنوان یکی از اجزای سیستم دفاع غیرآنزیمی و آنتی‌اکسیدانی سلول محسوب می‌شوند و در شرایط تنش علی‌رغم کاهش رشد گیاه به مانند سدی دفاعی، گیاه را در مقابل تنش‌های محیطی حمایت می‌کنند (Samec *et al*., 2021; Albergaria *et al*., 2020). محققان اذعان نمودند که در شرایط تنش، افزایش سنتز و فعالیت آنزیم‌های فنیل آلانین آمونیالاز و چالکون سنتتاز در افزایش سنتز ترکیبات فنولی مؤثر است (گلناز عرب و همکاران، ۱۴۰۲). در پژوهش حاضر تیمار استریگولاکتون منجر به افزایش ترکیبات فنولی شده که با سایر نتایج همخوانی دارد (Shirani Bidabadi and Sharifi, 2021; Huang *et al*., 2021) گزارش شده است که استریگولاکتون به‌عنوان یک جزء پیام‌رسان کلیدی در شرایط تنش، با افزایش فعالیت آنزیم فنیل‌آلانین آمونیالیاز، از طریق افزایش رونویسی mRNA خاص آن منجر به بیوسنتز و تجمع ترکیبات فنولی به‌منظور کاهش اثرات منفی تنش اکسیداتیو در گیاهان می‌شود (Omoarelojie *et al*., 2021).

مقایسه میانگین‌ها نشان داد هورمون استریگولاکتون در هر دو غلظت تحت شرایط تنش توانسته است افزایش قابل‌توجهی در میزان متابولیت‌های ثانویه (درصد اسانس و میزان تیمول) نسبت به حالتی که هورمون استفاده‌نشده، القا نماید. به‌طوری‌که در محلول‌پاشی ۱۰ میکروگرم در لیتر استریگولاکتون تحت تنش ۳۰ درصد ظرفیت زراعی نسبت به تیمار شاهد درصد اسانس از ۰/۳۸ به ۰/۴۸ درصد و میزان تیمول از ۶۲/۸۸ به ۷۱/۹۳ درصد رسید (شکل ۵C-D).

مطالعات نشان داده است که ویژگی‌های بیوشیمیایی و میزان اسانس گیاهان دارویی تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد. به‌طوری‌که تنش خشکی اثر معنی‌دار بر میزان اسانس آویشن داشت (Bistgani *et al*., 2019). زیرا تحت تنش خشکی دسترسی به عناصر غذایی کمتر شده و رشد گیاه بیش از فتوسنتز محدود می‌شود و طبق فرضیه موازنه رشد – تمایز هر کمبودی که رشد را بیش از فتوسنتز محدود کند، تولید متابولیت‌های ثانویه را افزایش می‌دهد (Herms and Mattson, 1992). تیمول و کارواکرول از جمله متابولیت‌های ثانویه هستند که به دلیل فعالیت بالای آنتی‌اکسیدانی می‌توانند نقش دفاعی و

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]



شکل ۵- مقایسه میانگین اثر متقابل هورمون (صفر، ۵ و ۱۰ میکرومولار) و تنش خشکی (۹۰، ۶۰ و ۳۰ درصد ظرفیت زراعی) بر میزان فنل کل (A)، درصد روغن (B)، فلاونوئید (C)، و درصد تیمول (D) در آویشن دنایی. حروف لاتین متفاوت نیز در بالای نمودارها بیانگر اختلاف معنی‌دار بین تیمارها است.

حفاظتی برای گیاهان داشته باشند.

از جمله عوامل دیگری که می‌تواند تشکیل اسانس و ترکیبات را تحت تأثیر قرار دهد الیسیتورها هستند به‌طورکلی الیسیتورها با تحریک سیگنال‌های سلولی و برهمکنش مولکولی میان گیرنده‌های گیاهی در سطح غشای سلولی یا سیتوپلاسمی موجب شناسایی آن‌ها می‌شوند. در نتیجه سیگنال دریافتیتوسط سلول‌های گیاهی، بیان ژن‌های مرتبط در مسیر را تحریک می‌کنند و موجب سنتز متابولیت‌های ثانویه در گیاهان می‌شوند. مطالعات متعددی نشان داده‌اند که سالسیلیک اسید، کیتوزان و متیل جاسمونات سبب افزایش میزان اسانس و متابولیت‌های ثانویه در گیاهان دارویی می‌شود (Mohkami and Bidarnamani, 2022; Kianersi *et al.*, 2021). در این مطالعه نیز تحت تنش خشکی، غلظت ۱۰ میکرومولار استریگولاکتون منجر به افزایش‌معنی‌داری در درصد اسانس و میزان تیمول در آویشن دنایی شد. نتایج تحقیقات انجام‌شده روی گیاه بادرنجبویه دنایی نشان داد که درصد اسانس و متابولیت‌های ثانویه این گیاه دارویی در اثر هورمون‌پاشی با استریگولاکتون و متیل جاسمونات تحت تنش خشکی افزایش چشمگیری یافت (Shirani Bidabadi and Sharifi, 2021).

نتیجه‌گیری

تحقیق حاضر نخستین گزارش در رابطه با اثر تنش خشکی و استریگولاکتون بر روی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی در گیاه آویشن دنایی است. نتایج نشان داد محلول‌پاشی برگی استریگولاکتون با افزایش تجمع پرولین و رشد اندام‌های رویشی (وزن خشک و ارتفاع بوته) تحت شرایط تنش موجب بهبود

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

صفات فیزیولوژیک شده همچنین از طریق افزایش فعالیت کمی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت، ترکیبات فنلی و فلاونوئیدها، درصد تولید متابولیت‌های ثانویه (اسانس و تیمول)، اثرات منفی تنش خشکی را بر تولید گیاه دارویی آویشن دنایی کاهش داده و باعث افزایش تحمل گیاه تحت تنش گردید. همچنین با توجه به اهمیت اقتصادی متابولیت‌های گیاهی و افزایش تقاضا برای آن‌ها، می‌توان از الیستورها به‌عنوان ابزاری برای افزایش اسانس‌ها و ترکیب‌های مفید دارویی در گیاهان استفاده نمود. بنابراین، براساس نتایج حاصل از این تحقیق می‌توان از استریگولاکتون به‌عنوان الیسیتور زیستی کارآمد که باعث بهبود بخشیدن بیوسنتز متابولیت‌های ثانوی خاص می‌شود، در بسیاری از گیاهان دارویی استفاده کرد و به نظر می‌رسد این گامی با ارزش در جهت مهندسی متابولیت و تولید داروهای گیاهی با ارزش باشد.

تشکر و قدرانی

از قطب گیاهان دارویی گروه علوم باغبانی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران جهت پرداخت بخشی از هزینه طرح تشکر و قدرانی می‌شود.

منابع

آقایی، کیوان، و احمدخانی، فاطمه (۱۴۰۰). اثر تنش خشکی بر فعالیت برخی آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و میزان پروتئین‌های محلول در گیاه آویشن (*Thymus vulgaris* L.). *مجله زیست‌فناوری گیاهان دارویی*، ۷، ۷-۱.

امامی بیستگانی، زهره، سیادت، سیدعطااله، بخشنده، عبدالمهدی، و قاسمی پیربلوطی، عبداله (۱۳۹۶). اثر تنش خشکی و الیسیتورکیتوزان بر رنگیزه‌های فتوسنتزی، پرولین، قندهای محلول و میزان پراکسیداسیون لیپیدی غشا در گیاه آویشن دنایی (*Thymus deanensis* Celak.) در شرایط آب و هوایی شهرکرد. *مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی*، ۲۰، ۱۰-۱۳ .SID https://sid.ir/paper/516261/fa

پیمانی مهسا، سرابی وحید، و هاشم‌پور، حسین (۱۴۰۲). پاسخ فیزیولوژیکی رازیانه (*Foeniculum vulgare* Mill.) نسبت به محلول‌پاشی متیل- جاسمونات، یونیکونازول و اسیدآمینه پرولین + تریتون ایکس ۱۰۰ تحت شرایط تنش کم‌آبی. *مجله فرآیند و کارکرد گیاهی*، ۱۲ (۵۴)،۳۷۱-۳۹۰. DOR:20.1001.1.23222727.1402.12.54.23.3

داداشی جمایران قمر، اصغری علی، عبادی اصغر، یوسفی، و آذرخانیان، معصومه (۱۳۹۹). ارزیابی برخی خصوصیات بیوشیمیایی و آنتی‌اکسیدانتی اکوتیپ‌های گیاه دارویی رازیانه (*Foeniculum vulgare* L.) تحت تأثیر تنش خشکی. پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی، ۱۲ (۳۳)، ۱۴۰-۱۴۹. DOR:20.1001.1.22286128.1399.12.33.14.5

داداشی، جمایران، قمر، اصغری، علی، عبادی، اصغر، یوسفی، و آذرخانیان، معصومه (۱۳۹۹). ارزیابی برخی خصوصیات بیوشیمیایی و آنتی‌اکسیدانتی اکوتیپ‌های گیاه دارویی رازیانه (*Foeniculum vulgare* L.) تحت تأثیر تنش خشکی. *پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی*، ۱۲ (۳۳)، ۱۴۰-۱۴۹.DOR:20.1001.1.22286128.1399.12.33.14.5

سبکدست، منیژه، و مرادی، جمشید (۱۴۰۱). مطالعه تغییرات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی ژنوتیپ‌های لوبیا در پاسخ به محلول‌پاشی برگی اسید سالسیلیک تحت شرایط تنش خشکی. *پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی*، ۱۴ (۴۲)، ۱۱۷-۱۲۶. DOR:20.1001.1.22286128.1401.14.42.12.5

فیروزکوهی، فروغ، اسمعیل‌زاده، بهابادی، صدیقه، محکمی، زینب، و یوسف‌زایی، فروغ (۱۳۹۶). بررسی تأثیر حلال‌های مختلف بر میزان فنل و فلاونوئید کل و فعالیت آنتی‌اکسیدانی اندام‌های مختلف گیاه (*Momordica charantia* L.) در منطقه سیستان. *اکوفیتوشیمی گیاهان دارویی*، ۵۴، ۷۴-۸۵. https://civilica.com/doc/1405786

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

کاظم‌پور، علی، شرقی، یونس، مدرس، ثانوی، سید علی، محمد، زاهدی، حسین، و سفیدکن، فاطمه (۱۴۰۲). اثر محلول‌پاشی اسیدهای آمینه بر خصوصیات مورفوفیزیولوژیک و اسانس آویشن دنایی تحت رژیم‌های مختلف آبیاری. *مجله فرآیند و کارکرد گیاهی*، ۱۲ (۵۳)، ۷۱-۹۰. DOR:20.1001.1.23222727.1402.12.53.5.3

کمالی، مهدیه، صمصام‌پور، داود، باقری، عبدالنبی، مهرآفرین، علی، و همایی، احمد (۱۴۰۲). تأثیر تنش کم آبی بر صفات مورفوفیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه دارویی مریم نخودی بلوچستانی (*Teucrium stocksianum* Boiss). *مجله فرآیند و کارکرد گیاهی*. ۱۲ (۵۴)، ۳۰۷-۳۲۴. DOR:20.1001.1.23222727.1402.12.54.19.9

گلستانی، مسعود، و صحافی، سیدرسول (۱۳۹۹). ارزیابی تحمل به خشکی اکوتیپ‌های آویشن دنایی (*Thymus daenensis* subsp. *daenensis*) *پژوهشنامه اصلاح گیاهان زراعی*، ۱۲(۳۳)، ۱۲۷-۱۳۹. SID. https://sid.ir/paper/181081/fa

عرب گلناز، گلکار پوراندخت، وهابی محمدرضا، عشقی‌زاده حمیدرضا (۱۴۰۲). اثرات تنش‌های مستقل و توأم خشکی و شوری بر صفات زراعی، متابولیت‌های ثانویه و فعالیت آنتی‌اکسیدانی گیاه خلال دندان (*Ammi visnaga* L.). *فرآیند و کارکرد گیاهی*، ۱۲ (۵۳)، ۲۷۱-۲۸۶. URL: http://jispp.iut.ac.ir/article-1-1747-fa.html

سمسارزاده، مهدیه، و سیف‌زاده، سعید، درویشی زیدآبادی، داوود، ذاکرین، حمیدرضا، و حدیدی ماسوله، اسماعیل (۱۴۰۲). تأثیر زئولیت بر خصوصیات بیوشیمیایی و فیزیولوژیکی گیاه گشنیز (*Coriandrum sativum* L.) در شرایط تنش کم آبی. *فرآیند و کارکرد گیاهی*، ۱۲(۵۳)، ۹۱-۱۰۶. https://civilica.com/doc/1685484

Sedaghat, M., Tahmasebi-Sarvestani, Z., Emam, Y., & Mokhtassi-Bidgoli, A. (2017). Physiological and antioxidant responses of winter wheat cultivars to strigolactone and salicylic acid in drought. *Plant Physiology and Biochemistry*, *119*, 59-69. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.08.015

Chang, C. C., Yang, M. H., Wen, H. M., & Chern, J. C. (2002). "Estimation of total flavonoid content in propolis by two complementary colometric methods". *Journal of Food and Drug Analysis*, *10*, 3. https://doi.org/10.38212/2224-6614.2748

Albergaria, E. T., Oliveira, A. F. M., & Albuquerque, U. P. (2020). The effect of water deficit stress on the composition of phenolic compounds in medicinal plants. *South African Journal of Botany*, *131*, 12-17. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.02.002

Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell and Environment*, *24*(12), 1337-1344. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00778.x

Amerian, M. R. (2022). Effect of salicylic acid on growth and phytochemical characteristics of *Thymus daenensis* under drought irrigation. *Journal of Plant Process and Function*, *11*(48), 195-210. [DOR:20.1001.1.23222727.1401.11.48.13.4]

Anjum, S. A., Wang, L. C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L. L., & Zou, C. M. (2011). Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *197*, 177-185. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.010

Baghalian, K., Abdoshah, S., Khalighi-Sigaroodi, F., & Paknejad, F. (2011). Physiological and phytochemical response to drought stress of German chamomile (*Matricaria recutita* L.). *Plant Physiology and Biochemistry*, *49*, 201-207. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.010

Baltacier, G., Donat, S., & Okan, A. C. A. R. (2023). The effects of exogenous salicylic acid and strigolactone applications on seedling growth and antioxidant activity in tomato seedlings under short-term drought stress. *Journal of the Institute of Science and Technology*, *13*(1), 89-101. https://doi.org/10.21597/jist.1179027

Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, *39*(1), 205-207. https://doi.org/10.1007/BF00018060

Bistgani, Z. E., Hashemi, M., DaCosta, M., Craker, L., Maggi, F., & Morshedloo, M. R. (2019). Effect of salinity stress on the physiological characteristics, phenolic compounds and antioxidant activity of *Thymus vulgaris* L. and *Thymus daenensis* Celak. *Industrial Crops and Products*, *135*, 311-320. https://doi.org/10.1007/BF00018060

Boyer, F. D., de Saint Germain, A., Pouvreau, J. B., Clave, G., Pillot, J. P., Roux, A., Rasmussen, A., Depuydt, S., Lauressergues, D., dit Frey, N. F., & Heugebaert, T. S. (2014). New strigolactone analogs as plant hormones with low activities in the rhizosphere. *Molecular Plant*, *7*(4), 675-690. https://doi.org/10.1093%2Fplphys%2Fkiab040

Carvalho, R. F., Piotto, F. A., Schmidt, D., Peters, L. P., Monteiro, C. C., & Azevedo, R. A. (2011). Seed priming with

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

hormones does not alleviate induced oxidative stress in maize seedlings subjected to salt stress. *Scientia Agricola*, *68*(5), 598-602. https://doi.org/10.1590/S0103-90162011000500014

Dermiral, T, & Turkan, I. (2005). Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense system and proline content in root of two rice cultivars differing in salt tolerance. *Environmental and Experimental Botany*, *53*(3), 247-257. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.03.017

Dun, E. A., Brewer, P. B., & Beveridge, C. A. (2009). Strigolactones: Discovery of the elusive shoot branching hormone. *Trends Plant Science*, *14*, 364-372. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.04.003

Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., & Basra, S. M. A. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, *29*, 185-212. https://doi.org/10.1007/978-90-

Ghasemi Pirbalouti, A., Hashemi, M., & Taherian Ghahfarokhi, F. (2013). Essential oil and chemical compositions of wild and cultivated (*Thymus daenensis* Celak.) and (*Thymus vulgaris* L.). *Industrial Crop Product*, *4*(8), 43-48. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.04.004

Giannopolitis, C, & Ries, S. (1997). Superoxide desmutase. I. Occurrence in higher plant. *Plant Physiology*, *59*, 309-314. https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309

Gunes, A., Inal, A., Alpaslan, M., Eraslan, F., Bagci, E. G., & 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*(6), 728-736. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.12.009

Haider, I., Andreo-Jimenez, B., Bruno, M., Bimbo, A., Flokova, K., Abuauf, H., Ntui, V. O., Guo, X., Charnikhova, T., Al-Babili, S., & Bouwmeester, H. J. (2018). The interaction of strigolactones with abscisic acid during the drought response in rice. *Journal of Experimental Botany*, *69*(9), 2403-2414. https://doi.org/10.1093/jxb/ery089

Hassan, F., Ali, E. F., & El-Zahrany, O. M. (2013). Effect of amino acids application and different water regimes on the growth and volatile oil of *Rosmarinus officinalis* L. plant under Taif region conditions. *European Journal of Scientific Research*, *101*, 346-359. DOR:20.1001.1.23222727.1402.12.53.5.3

Herms, D. A, & Mattson, W. J. (1992). The dilemma of plants: To grow or defend. The Quarterly Review of Biology, *67*(3), 283-335. https://doi.org/10.1086/417660

Heath, R. L, & Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, *125*(1), 189-198. https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1

Huang, D., Wang, Y., Zhang, D., Dong, Y., Meng, Q., Zhu, S., & Zhang, L. (2021). Strigolactone maintains strawberry quality by regulating phenylpropanoid, NO, and H_2S metabolism during storage. *Postharvest Biology and Technology*, *178*, 111546. https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2021.111546

Kianersi, F., Pour-Aboughadareh, A., Majdi, M., & Poczai, P. (2021). Effect of methyl jasmonate on thymol, carvacrol, phytochemical accumulation, and expression of key genes involved in thymol/carvacrol biosynthetic pathway in some Iranian Thyme species. *International Journal of Molecular Sciences*, *22*(20), 11124. https://doi.org/10.3390/ijms222011124.

Koltai, H, & Prandi, C. (2014). Strigolactones: Biosynthesis, synthesis and functions in plant growth and stress responses. *Phytohormones: A Window to Metabolism, Signaling and Biotechnological Applications*, 265-288. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-0491-4_9

Lichtenthaler, H. K, & Wellburn, A. R. (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, *603*, 591-592. https://doi.org/10.1042/bst0110591

Li, Y., Li, S., Feng, Q., Zhang, J., Han, X., Zhang, L., & Zhou, J. (2022). Effects of exogenous Strigolactone on the physiological and ecological characteristics of *Pennisetum purpureum* Schum. Seedlings under drought stress. *BMC Plant Biology*, *22*(1), 578. https://doi.org/10.1186/s12870-022-03978-y

Ling, F., Su, Q., Jiang, H., Cui, J., He, X., Wu, Z., Zhang, Z., Liu, J., & Zhao, Y. (2020). Effects of strigolactone on photosynthetic and physiological characteristics in salt-stressed rice seedlings. *Science Report*, *10*, 6183. https://doi.org/10.1038/s41598-020-63352-

Liu, J., He, H., Vitali, M., Visentin, I., Charnikhova, T., Haider, I., Schubert, A., Ruyter-Spira, C., Bouwmeester, H. J., Lovisolo, C., & Cardinale, F. (2015). Osmotic stress represses strigolactone biosynthesis in *Lotus japonicus* roots: Exploring the interaction between strigolactones and ABA under abiotic stress. *Planta*, *241*(6), 1435-1451. https://doi.org/10.1007/s00425-015-2266-8

LiYang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z., & Chen, S. (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulture*, *7*(3), 50. https://doi.org/10.1007/s11120-020-00810-2

Lv, S., Zhang, Y., Li, C., Liu, Z., Yang, N., Pan, L., Wu, J., Wang, J., Yang, J., Lv, Y., & Zhang, Y. (2018). Strigolactone-triggered stomatal closure requires hydrogen peroxide synthesis and nitric oxide production in an abscisic acid-independent manner. *New Phytologist*, *217*(1), 290-30. https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2020.10.074

Lymperopoulos, P., Msanne, J., & Rabara, R. (2018). Photochromic and phytohormones: working in tandem for plant growth and development. *Front Plant Science*, *9*, 1037. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01037

Ma, N., Hu, C., Wan, L., Hu, Q., Xiong, J., & Zhang, C. (2017). Strigolactones improve plant growth, photosynthesis,

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

and alleviate oxidative stress under salinity in rapeseed (*Brassica napus* L.) by regulating gene expression. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1671. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01671

Macadam, J. W., Sharp, R. E., & Nelson, C. J. (1992). Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tall fescue. II. Spatial distribution of apoplectic peroxidase activity in genotypes differing in length of the elongation zone. *Plant Physiology*, *99*, 879-885. https://doi.org/10.1104/pp.99.3.872

Marquez-Garcia, B. E. L. E. N., Njo, M., Beeckman, T. O. M., Goormachtig, S., & Foyer, C. H. (2014). A new role for glutathione in the regulation of root architecture linked to strigolactones. *Plant, Cell and Environment*, *37*(2), 488-498. https://doi.org/10.1111/pce.12172

Min, Z., Li, R., Chen, L., Zhang, Y., Li, Z., Liu, M., & Fang, Y. (2019). Alleviation of drought stress in grapevine by foliar-applied strigolactones. *Plant Physiology and Biochemistry*, *135*, 99-110. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.037

Mohkami, Z, & Bidarnamani, F. (2022). The effect of chitosan and salicylic acid elicitors on morphological and phytochemical properties of *Thymus daenensis* Celak. *Crop Science Research in Arid Regions*. https://doi.org/10.22034/csrar.2021.297351.1113

Moradi, P. (2018). The impact of drought stress on growth and hormone alterations in Thyme plant. *Journal of Plant Process and Function*, *6*(19), 311-322. DOR:20.1001.1.23222727.1396.6.19.11.9. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.10.042

Nabavi, S. M., Marchese, A., Izadi, M., Curti, V., Daglia, M., & Nabavi, S. F. (2015). Plants belonging to the genus Thymus as antibacterial agents: From farm to pharmacy. *Food Chemistry*, *173*, 339-347. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.10.042

Omoarelojie, L. O., Kulkarni, M. G., Finnie, J. F., & Van Staden, J. (2021). Strigolactone analog (rac-GR24) enhances chilling tolerance in mung bean seedlings. *South African Journal of Botany*, *140*, 173-181. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2021.03.044

Pagariya, M. C., Devarumath, R. M., & Kawar, P. G. (2012). Biochemical characterization and identification of differentially expressed candidate genes in salt stressed sugarcane. *Plant Science*, *184*, 1-13. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.12.002

Parida, A. K, & Das, A. B. (2005). Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology Environment Safe*, *60*(3), 324-49. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2004.06.010

Pereira, G. J. G., Molina, S. M. G., Lea, P. J., & Azevedo, R. A. D. (2002). Activity of antioxidant enzymes in response to cadmium in *Crotalaria juncea*. *Plant and Soil*, *239*(1), 123-132. https://doi.org/10.1023/A:1014951524286

Razavizadeh, R., Adab Avazeh, F., & Gaderi Samani, A. (2018). Investigation of defensive responses of *Thymus vulgaris* L. seedlings to drought stress under in vitro conditions. *Applied Biology*, *31*(2), 76-100. https://doi.org/10.22051/jab.2017.16603.1168

Ruiz-Lozano, J. M., Aroca, R., Zamarreno, A. M., Molina, S., Andreo-Jimenez, B., orcel, R., Garcia-Mina, J. M., Ruyter-Spira, C., & Lopez-Raez, J. A. (2016). Arbuscular mycorrhizal symbiosis induces strigolactone biosynthesis under drought and improves drought tolerance in lettuce and tomato. *Plant Cell Environment*, 39, 441-452. https://doi.org/10.1111/pce.12631

Samec, D., Karalija, E., Sola, I., Vujcic Bok, V., & Salopek-Sondi, B. (2021). The role of polyphenols in abiotic stress response: The influence of molecular structure. *Plants*, *10*, 118. https://doi.org/10.3390/plants10010118

Sattar, A., Ul-Allah, S., Ijaz, M., Sher, A., Butt, M., Abbas, T., & Alharbi, S. A. (2022). Exogenous application of strigolactone alleviates drought stress in maize seedlings by regulating the physiological and antioxidants defense mechanisms. *Cereal Research Communications*, *50*(2), 263-272. https://doi.org/10.1007/s42976-021-00171-z

Schonfield, M. P., Richard, C., Carver, B. P., & Mornhi, N. W. (1988). Water relations in winter wheat as drought resistance indicators. *Crop Science*, *28*, 526-531. https://doi.org/10.2135/cropsci1988.0011183X002800030021x

Sedaghat, M., Emam, Y., Mokhtassi-Bidgoli, A., Hazrati, S., Lovisolo, C., Visentin, I., Cardinale, F., & Tahmasebi-Sarvestani, Z. (2021). The potential of the synthetic strigolactone analogue GR24 for the maintenance of photosynthesis and yield in winter wheat under drought: Investigations on the mechanisms of action and delivery modes. *Plants*, *10*(6), 1223. https://doi.org/10.3390/plants10061223

Sepahvand, A., Jafari, A., Sefidkon, F., & Kalatejari, S. (2021). Effects of water stress on seedling growth and physiological traits in four Thyme species. *Journal of Rangeland Science*, *11*(1), 1-14.

Shirani Bidabadi, S, & Sharifi, P. (2021). Strigolactone and methyl jasmonate-induced antioxidant defense and the composition alterations of different active compounds in *Dracocephalum kotschyi* Boiss under drought stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, *40*(2), 878-889. https://doi.org/10.3329/bjb.v40i1.8001

Singleton, V. L, & Rossi, J. A. (1965). Calorimetry of total phenolic with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *American Journal of Enology and Viticulture*, *16*(3), 144-158. DOI: 10.5344/ajev.1965.16.3.144. https://doi.org/10.5344/ajev.1965.16.3.144

Tatrai, Z. A., Sanoubar, R., Pluhar, Z., Mancarella, S., Orsini, F., & Gianquinto, G. (2016). Morphological and physiological plant responses to drought stress in *Thymus citriodorus*. *International Journal of Agronomy*, 120-132.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

https://doi.org/10.1155/2016/4165750

Valentovic, P., Luxova, M., Kolarovic, L., & Gasparikova, O. (2006). Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant Soil and Environment*, *52*(4), 184. https://doi.org/10.17221/3364-PSE

Van Ha, C., Leyva-Gonzalez, M. A., Osakabe, Y., Tran, U. T., Nishiyama, R., Watanabe, Y., Tanaka, M., Seki, M., Yamaguchi, S., Van Dong, N., & Yamaguchi-Shinozaki, K. (2014). Positive regulatory role of strigolactone in plant responses to drought and salt stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(2), 851-856. https://doi.org/10.1073/pnas.1322135111

Yamada, Y., Otake, M., Furukawa, T., Shindo, M., Shimomura, K., Yamaguchi, S., & Umehara, M. (2019). Effects of strigolactones on grain yield and seed development in rice. *Journal. Plant Growth Regulation*, *38*, 753-764. https://doi.org/10.1073/pnas.1410801111

Zhang, X. H., Ma, C., Zhang, L., Su, M., Wang, J., Zheng, S., & Zhang, T. G. (2022). GR24-mediated enhancement of salt tolerance and roles of H_2O_2 and Ca^{2+} in regulating this enhancement in cucumber. *Journal of Plant Physiology*, *270*, 153640. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2022.153640

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]

The effect of strigolactone on the morphophysiological and biochemical characteristics of *Thymus daenensis* Celak.

Hoda Sadat Kiani and Manijeh Sabokdast Noudehi*

Department of Agriculture and Plant Breeding, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
(Received: 2023/08/11, Accepted: 2023/10/09)

Abstract

In the present study, the effect of foliar spraying of strigolactone (0, 5, and 10 µM) on the physiological and biochemical responses of *Thymus daenensis* Celak plant under drought stress (90, 60 and 30% of field capacity (FC)) was examined in a factorial experiment based on a completely randomized design with three replications in the Agriculture and Resources Campus Natural Sciences of Tehran University, Karaj. This study provided compelling evidence of increased drought stress tolerance in the *Thymus daenensis* Celak plant when treated with exogenous strigolactone at the flowering stage. Plants exposed to drought stress exhibited a significant decline in growth and development, as evidenced by shoot growth characteristics, photosynthetic pigments, and antioxidant enzyme activities. Drought stress led to a strong increase in hydrogen peroxide (212%) and malondialdehyde (151%), and these changes were strongly linked to growth retardation. The highest value of total phenol (56.49 mg GA.g^{-1} DW), flavonoid (96.24 mg Q.g^{-1} DW), proline (4.147 µmol g^{-1}), superoxide dismutase (24.26-unit mg-1 protein), catalase (44.5-unit mg^{-1} protein), and peroxidase (26.9 unit mg^{-1} protein) enzymes activity as well as the highest amount of essential oil (0.48% by volume/weight) and the highest amount of thymol (1.93%) in Foliar spraying of 10 micromolar strigolactones under irrigation conditions of 30% of the agricultural capacity of *Thymus daenensis* Celak were obtained with Foliar spraying of 10 micromolar strigolactones under deficit irrigation 30% EFTc. In conclusion, strigolactone reduced the negative effects of deficit irrigation on Thymus daenensis Celak by improving water relations, increasing photosynthetic pigments, increasing secondary metabolites, osmotic adjustment, and enhancing antioxidant enzymes activities that regulated the homeostasis of reactive oxygen species. To our knowledge, this is the first study on the role of strigolactone in the mechanism of tolerance to drought stress in *Thymus daenensis* Celak. Also, based on the results of this research, strigolactone can be used as an efficient biological elicitor to improve quantitative and qualitative yield in thyme. It is recommended that these compounds be used as the best option for achieving sustainable agricultural goals and reducing environmental risks.

Keywords: Antioxidant enzymes, Abiotic stresses, Phenol and flavonoid, Menthol

Corresponding author, Email: sabokdast@ut.ac.ir

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-16]