

تأثیر باکتری‌های محرک رشد *Pseudomonas putida* و *Curtobacterium sp. Strain wlu* بر رشد و اسانس گیاه نعناع فلفلی (*Mentha piperita L.*) تحت شرایط تنش کم آبیاری

مریم کریمی سرناوی^۱، عبدالحسین رضایی نژاد^{۱*}، صادق موسوی فرد^۲، حسین میرزایی نجفقلی^۳ و

فرهاد بیرانوند^۱

^۱ گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران

^۲ گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهرکرد، چهارمحال بختیاری، ایران

^۳ گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۲/۱۰/۱۳، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۳/۰۲/۲۵)

چکیده

به منظور ارزیابی واکنش گیاه نعناع فلفلی (*Mentha × piperita L.*) به تنش کم آبیاری و کاربرد باکتری‌های محرک رشد، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار در گلخانه‌های پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان در سال ۱۴۰۱ انجام شد. فاکتور اول شامل تنش کم آبیاری (۸۰، ۵۰ و ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک) و فاکتور دوم شامل باکتری‌های محرک رشد (بدون کاربرد باکتری (شاهد)، سویه *Pseudomonas putida* و *Curtobacterium sp. Strain wlu*) بود. نتایج پژوهش حاضر نشان داد تنش کم آبیاری تأثیر معنی‌داری روی شاخص‌های مورفوفیزیولوژیکی و بیوشیمیایی به همراه داشت، به طوری که در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک باعث افزایش نشت الکتrolیت (۲۱۹ درصد)، غلظت مالون دی‌آلدئید (۵۰ درصد) و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی از جمله کاتالاز (۱۱۷۴ درصد)، پراکسیداز (۳۰۸ درصد) و آسکوربات پراکسیداز (۸۲/۷ درصد) در مقایسه با تیمار شاهد شد، اما مؤلفه‌های رشدی مثل ارتفاع بوته، تعداد ساقه، وزن تر و خشک کل (به ترتیب ۲۹/۳، ۳۷/۲، ۵۶/۱ و ۵۵/۵ درصد) و محتوای نسبی آب برگ (۳۶/۱ درصد)، درصد و عملکرد اسانس (به ترتیب ۳۸/۸ و ۷۱/۶ درصد) را نسبت به تیمار شاهد کاهش داد. سرعت فتوسنتز، غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی، هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی نیز در شرایط تنش کم آبیاری ۲۰ درصد آب قابل دسترس به ترتیب ۷۶/۵، ۶۱/۸، ۴۰ و ۳۸/۵ درصد کاهش پیدا کردند. کاربرد باکتری‌های محرک رشد در شرایط تنش و غیرتنش با افزایش جذب آب از طریق رشد ریشه، افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و افزایش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای باعث بهبود مؤلفه‌های رشد شد. همچنین درصد اسانس و عملکرد اسانس نیز تحت تأثیر کاربرد باکتری‌های محرک رشد افزایش نشان داد. در کل نتایج نشان داد تیمار باکتری‌های محرک رشد به خصوص سویه *Pseudomonas putida* با بهبود تعادل آبی از طریق افزایش جذب آب، افزایش زیست‌توده به علت افزایش میزان فتوسنتز و همچنین افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی اثرات منفی تنش کم آبیاری را در نعناع فلفلی کاهش دهد.

کلمات کلیدی: آسکوربات پراکسیداز، تنش کم آبیاری، عملکرد اسانس، هدایت مزوفیلی

مقدمه

کمبود منابع آبی یکی از عوامل اصلی محدودکننده تولید در سیستم‌های کشاورزی مناطق خشک و نیمه‌خشک است که تأمین سایر منابع را نیز محدود می‌کند و کارایی مصرف آنها را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد. کمبود آب یا تنش کم‌آبایی به دلیل تأثیر مستقیم بر تمام جنبه‌های رشد و نمو گیاه، باعث کاهش شدیدی در عملکرد محصول می‌شود (Yang et al., 2021). در درازمدت، تنش کم‌آبایی با انسداد روزنه‌ها و کاهش سرعت فتوسنتز سبب کاهش واکنش‌های چرخه کالوین و در نتیجه مصرف کمتر ATP و NADPH می‌شود که سبب عدم بازسازی پذیرنده‌های الکترون و انتقال الکترون‌ها از زنجیره‌ای انتقال الکترون به اکسیژن را به همراه دارد (Gupta et al., 2020) که در نتیجه منجر به تولید بیشتر گونه‌های فعال اکسیژن (Kapoor et al., 2020) و آسیب به ساختارهای پروتئینی، مهار آنزیم‌ها، پراکسیداسیون غشای سلولی و خسارت به DNA و در نهایت مرگ سلول می‌شود (Yang et al., 2021). در چنین شرایطی، گیاهان برای مقابله با آسیب رادیکال‌های آزاد از سیستم آنتی‌اکسیدانی آنزیمی و غیرآنزیمی استفاده می‌کنند هر چند تحت شرایط تنش شدید، خسارت قابل توجهی می‌بینند (Kapoor et al., 2020). لذا امروزه معرفی نهاده‌هایی که بتوانند از طریق بهبود وضعیت فیزیولوژیکی در گیاه سبب ارتقای سطح مقاومت به تنش کم آبی شوند، از جمله ضرورت‌های پژوهشی هستند. یکی از این راه‌ها برای دستیابی به کشاورزی پایدار، استفاده از روش‌های بیولوژیک از جمله باکتری‌های محرک رشد است که از اولویت بیشتری برخوردار هستند (Vimal et al., 2019).

کاربرد باکتری‌های محرک رشد گیاه (باکتری‌های تنظیم‌کننده رشد (Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR)) برای افزایش تحمل به کم‌آبایی در گیاهان گزینه‌ای ارزان و محتمل است. مطالعات متعددی نشان داده‌اند که PGPB می‌توانند باعث بهبود رشدونمو گیاهان در شرایط نامساعد محیطی شود (Gupta et al., 2022). ریزوباکتری‌های محرک رشد گیاه به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم در توسعه و

ارتقاء رشد گیاه مؤثرند و تولید اکسین توسط باکتری‌ها، یکی از مهمترین دلایل بهبود عملکرد رشد گیاهان است (Yang et al., 2021). علاوه‌براین گزارش شده که PGPR (باسیلوس (*Bacillus*) و پسودوموناس (*Pseudomonas*) از طریق ارتباط ریزوسفری به سطح ریشه گیاه متصل شده و جذب آب و مواد غذایی را افزایش می‌دهند (Vimal et al., 2019). در واقع باسیلوس و پسودوموناس با تبدیل فسفر نامحلول خاک به شکل محلول (Khan et al., 2019)، توانایی تولید ACC دی‌آمیناز اتین (کاهش تنش در ریشه و ساقه) و هورمون‌هایی مثل اکسین، جیبرلین و سیتوکینین رشد گیاهان را افزایش می‌دهند (Gupta et al., 2021a). در سال‌های اخیر گزارش شده است که PGPR می‌توانند با تولید آگروپلی‌ساکاریدها، افزایش سطوح تنظیم‌کننده‌های اسمزی و آنتی‌اکسیدان‌ها، تنظیم ژن‌های حساس به تنش و ایجاد تغییرات در سیستم ریشه‌ای گیاهان، تحمل به کم‌آبایی را در گیاهان افزایش دهند (Khan et al., 2019).

نعناع فلفلی با نام علمی *Mentha piperita* از خانواده نعناعیان (Lamiaceae)، یکی از گیاهان دارویی مهم و دورگه بین گونه‌های *Mentha aquatica* و *Mentha spicata* است که به‌صورت گسترده در سراسر جهان کشت‌وکار می‌شود (Hokmalipour, 2017). براساس مطالعات انجام‌شده ماده مؤثره اصلی نعناع فلفلی متول (۳۰ تا ۵۰ درصد) است از دیگر ترکیبات آن می‌توان به متیل استات، منتون، پلی‌گن، متوفوران، لیمونن و لیمون اشاره کرد (Hokmalipour, 2017). از این مواد به‌عنوان ضداکسیدان، ضدتنج، ضدتب و ضدویروس استفاده می‌شود (Kong et al., 2022). با این‌حال، میزان تولید متابولیت‌های ثانویه تحت تأثیر بافت‌های مختلف گیاهی، مراحل مختلف رشد، فصل برداشت، اسیدیته و تنش خاک قرار می‌گیرد (Kong et al., 2022). لذا با توجه به اهمیت گیاه نعناع فلفلی و کاربرد روش‌های مناسب جهت کاهش اثرات مخرب تنش کم‌آبایی، هدف از انجام تحقیق حاضر، بررسی تأثیر باکتری‌های محرک رشد پسودوموناس پوتیدا (*Pseudomonas putida*) و کورتوباکتریوم (*Curtobacterium sp. Strain wlu*)

بر کاهش اثرات منفی تنش کم‌آبایی با بررسی ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نعنای فلفلی بود.

مواد و روش‌ها

محل انجام آزمایش: پژوهش حاضر در گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه لرستان (با دمای روزانه ۲۸-۲۰، شبانه ۲۰-۱۵ درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۷۰-۶۰ درصد و شدت نور ۵۰۰-۴۰۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) در بهار و تابستان ۱۴۰۱ انجام شد.

طرح آزمایشی: آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با دو فاکتور و چهار تکرار انجام شد. فاکتور اول شامل تنش کم‌آبایی در سه سطح ۸۰ (شاهد)، ۵۰ و ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک و فاکتور دوم شامل استفاده از باکتری‌های محرک رشد در سه سطح (عدم کاربرد باکتری (شاهد)، سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu و *Pseudomonas putida*) بود.

شرایط آزمایش: ساقه‌های زیرزمینی (ریزوم) ریشه‌دار گیاه نعنای فلفلی در گلخانه دانشکده تهیه شد، سپس در گلدان‌های دو کیلوگرمی حاوی خاک زراعی، کود دامی و کوکوپیت به نسبت ۱:۱:۲ (با بافت خاک لومی رسی-شنی، ظرفیت زراعی ۲۳/۲۲ درصد، نقطه پژمردگی ۱۷/۶۶ درصد، حاوی ۰/۰۸۳ درصد نیتروژن، فسفر قابل جذب، پتاسیم، منیزیم و آهن نیز به ترتیب ۱/۸۶، ۰/۲۲، ۰/۴۵۲ و ۰/۰۲۲ میلی‌گرم در کیلوگرم) بعد از تلقیح ریشه گیاهان با باکتری‌های محرک رشد کشت شدند. بعد از استقرار ساقه‌های زیرزمینی در گلدان، جهت اطمینان از تلقیح به صورت مجدد محلول حاوی باکتری با استفاده از آب آبیاری به گلدان‌ها اضافه گردید. تنش خشکی با کمک دستگاه صفحات فشاری و روش وزنی اعمال شد.

اندازه‌گیری‌ها، ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی: دو ماه بعد از اعمال تنش کم‌آبایی ویژگی‌های ارتفاع گیاه، قطر ساقه، تعداد ساقه، تعداد برگ، سطح برگ، سطح برگ مخصوص (سانتی‌متر مربع بر گرم) (نسبت سطح برگ به وزن تر برگ × ۱۰۰) (Starman and Lombardini, 2006)، وزن تر و خشک

ساقه، برگ و اندام زیرزمینی (توسط ترازوی دیجیتال با دقت ۰/۰۰۱ گرم)، طول، حجم و قطر اندام زیرزمینی و شاخص مقاومت به تنش خشکی (وزن خشک کل به وزن خشک تیمار شاهد) (Fischer and Maurer, 1998) اندازه‌گیری شدند. برای ارزیابی اندام زیرزمینی بعد از قطع گیاه از سطح خاک، اندام زیرزمینی به آرامی با آب شستشو داده شد. طول (با استفاده از خطکش بر حسب سانتی‌متر) و قطر اندام زیرزمینی (با استفاده از دستگاه دیجیتالی کولیس بر حسب میلی‌متر) محاسبه شدند. سپس برای اندازه‌گیری حجم اندام زیرزمینی از طریق اختلاف حجم ایجادشده پس از قرارگرفتن اندام زیرزمینی در حجم مشخصی از آب براساس قانون ارشمیدوس بر حسب سانتی‌متر مکعب محاسبه شد و برای تعیین وزن خشک نیز نمونه‌ها به آون با دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۷۲ ساعت انتقال داده شدند. تبدلات گازی شامل سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق و غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی، توسط دستگاه پورتابل سنجش فتوسنتز مدل LCA4 (ADC Bioscientific, Ltd., Hoddesdon, England) اندازه‌گیری شدند. کارایی کربوکسیلاسیون (هدایت مزوفیلی) نیز از تقسیم میزان فتوسنتز به دی‌اکسید کربن درون سلولی به دست آمد (Tiwari et al., 1998). کارایی مصرف آب درون سلولی (فتوسنتزی) از طریق تقسیم مقدار فتوسنتز خالص بر تعرق محاسبه شد (Ritchie et al., 1990).

ویژگی‌های بیوشیمیایی: برای اندازه‌گیری محتوای نسبی آب برگ گیاه به روش Ritchie و همکاران (۱۹۹۰)، نشت الکترولیت از روش Lutts و همکاران (۱۹۹۶) و میزان مالون دی‌آلدئید نیز براساس روش Wang و همکاران (۲۰۰۹) اندازه‌گیری شد. همچنین میزان فعالیت کاتالاز (Chance and Maehly, 1955)، پراکسیداز (MacAdam et al., 1992) و آسکوربات پراکسیداز (Nakano and Asada, 1981) نیز اندازه‌گیری شد. همچنین با استفاده از روش تقطیر با آب و توسط دستگاه کلونجر استخراج اسانس گیاه نعنای فلفلی صورت گرفت.

برآورد اسانس: استخراج اسانس به روش تقطیر با آب و

در بوته) نشان داد و در بین تیمارهای مختلف، کمترین تعداد ساقه را نشان داد. اما کاربرد باکتری‌های محرک رشد، تعداد ساقه در گیاه نعنای فلفلی را تحت شرایط تنش و غیرتنش افزایش داد و در بین تیمارهای مختلف نیز باکتری *Curtobacterium sp. Strain wlu* در سطح آبیاری ۸۰ درصد آب قابل دسترس بیشترین تعداد ساقه (۸/۸ عدد در بوته) (۴۶/۶ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد) را نشان داد (جدول ۳). تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد اثر متقابل تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر وزن تر و خشک ساقه‌ها، اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) دارند (جدول ۱).

مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد وزن تر و خشک ساقه‌ها تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری به شدت کاهش یافت و در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک، کمترین وزن تر (۱/۲۵ گرم در بوته) و خشک (۰/۶۳ گرم در بوته) ساقه‌ها (به ترتیب ۶۱/۵۳ و ۵۱/۸۰ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد) را نشان داد. با این وجود، کاربرد باکتری‌های محرک رشد در شرایط تنش و غیرتنش سبب افزایش قابل توجهی در مقدار شاخص‌های مذکور شد. در سطح ۸۰ درصد آب قابل دسترس در خاک سویه *Pseudomonas putida* بیشترین مقدار وزن تر (۴/۴۳ گرم در بوته) و خشک (۱/۸۹ گرم در بوته) ساقه‌ها (به ترتیب ۳۵/۴۱ و ۴۲/۷۶ درصد افزایش در مقایسه با تیمار شاهد) در بین تمامی تیمارها ثبت کرد. اما در سطوح تنش کم آبیاری اختلاف معنی‌داری بین باکتری‌های محرک رشد مشاهده نشد (جدول ۳).

تأثیر منفی تنش کم‌آبیاری در کاهش شاخص‌های رشدی گیاهان (از جمله ارتفاع، تعداد و سطح برگ، وزن تر و خشک) در تحقیقات گذشته (Zhang et al., 2022; Zomorodi et al., 2020; Ostadi et al., 2023) نیز نشان داده شده است که با نتایج پژوهش حاضر همخوانی دارد. عدم دسترسی به آب کافی برای گیاه باعث کاهش فشار تورژسانس سلول‌ها شده و با تأثیر بر تقسیم سلولی و ابعاد سلول‌ها، ویژگی‌های رشدی گیاه (از جمله ارتفاع بوته، قطر ساقه، طول میانگره و تعداد گره) را به شدت کاهش می‌دهد (Zhang et al., 2022; Kapoor et al., 2022).

توسط دستگاه کلونجر صورت گرفت. به منظور استخراج اسانس، حدود ۵۰ گرم از برگ‌ها و ساقه‌های خشک شده به خوبی خرد و در بالن کلونجر به مدت سه ساعت حرارت داده شدند. اسانس به دست آمده توسط سولفات سدیم خشک، آب‌گیری شد و به دقت توزین و درصد و عملکرد اسانس بر اساس فرمول‌های زیر محاسبه شدند (Adams, 2007):

درصد اسانس = وزن استخراج شده (mg) / وزن خشک سرشاخه‌ها (mg) × ۱۰۰
عملکرد اسانس (گرم در بوته) = (وزن خشک بوته × درصد اسانس) / ۱۰۰

تجزیه و تحلیل داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS (نسخه ۹/۴) و Minitab19 و مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد محاسبه شد.

نتایج و بحث

ارتفاع گیاه، تعداد ساقه و وزن تر و خشک ساقه‌ها: تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد روی ارتفاع بوته و تعداد ساقه گیاه نعنای فلفلی اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) داشتند. اثر متقابل تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر تعداد ساقه گیاه ($P < 0/05$) معنی‌دار بود اما بر دیگر ارتفاع بوته معنی‌دار نبود (جدول ۱). نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد ارتفاع گیاه (۲۲/۶ سانتی‌متر)، تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری کاهش پیدا کرد و در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک کاهش ۲۹/۳۳ درصدی در مقایسه با تیمار شاهد نشان داد (جدول ۲). کاربرد باکتری‌های محرک رشد باعث افزایش ارتفاع بوته در گیاه نعنای فلفلی شد به طوری که باکتری *Curtobacterium sp. Strain wlu* بیشترین ارتفاع بوته (۲۸/۵ سانتی‌متر) (۱۵/۴۷ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد) را نشان داد (جدول ۲). همچنین نتایج نشان داد تعداد ساقه گیاه، تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری کاهش پیدا کرد و در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک کاهش ۴۱/۶ درصدی (۳/۵ عدد در گیاه) در مقایسه با تیمار شاهد (۶ عدد

جدول ۱- تجزیه واریانس اثر باکتری‌های محرک رشد بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی نعنای فلفلی تحت تنش کم آبیاری

منابع تغییرات	درجه آزادی	ارتفاع گیاه	تعداد ساقه	وزن تر ساقه‌ها	وزن خشک ساقه‌ها	وزن تر برگ	وزن خشک برگ	وزن تر خشک برگ	وزن خشک مخصوص برگ	سطح برگ
کم آبیاری (A)	۲	۲۸۸/۵۸**	۲۳/۵۸**	۱۰/۲۰**	۲/۷۴**	۷۸۸/۷۸**	۲۰۶۷۸۲*	۱۹/۰۴**	۱۲/۸۴**	۵۲۹۵/۷**
باکتری‌های محرک رشد (B)	۲	۴۴/۳۳**	۱۶/۷۵**	۲/۰۲**	۰/۲۷**	۱۱۲/۱۱*	۳۱۹۵۱**	۲/۱۲**	۰/۸۵**	۲۸۸۱/۳**
(B) × (A)	۴	۷/۰۴ ^{ns}	۰/۴۵*	۰/۵۰**	۰/۱۴**	۱۷/۱۱ ^{ns}	۴۷۷*	۰/۳۸**	۰/۲۴**	۱۲۸/۶**
خطای آزمایشی	۲۷	۶/۳۲۴	۰/۱۵۷	۰/۰۵۶	۰/۰۰۰۸	۲۴/۶۷	۱۳۸	۰/۰۰۷	۰/۰۰۳	۲۶/۰۴
ضریب تغییرات	-	۹/۴۵	۷/۱۰	۸/۶۴	۲/۶۷	۱۳/۱۴	۲/۳۹	۲/۷۷	۳/۱۹	۳/۱۲

ns, * و **: به ترتیب عدم وجود اختلاف معنی دار و اختلاف معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

جدول ۲- تأثیر جداگانه تنش کم آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر برخی ویژگی‌های گیاه نعنای فلفلی

تیمارهای آزمایشی	تعداد برگ (در گیاه)	ارتفاع گیاه (سانتی متر)
تنش کم آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)		
۸۰	۴۵/۵ ^a	۳۲/۰۸ ^a
۵۰	۳۸/۵ ^b	۲۵/۰۰ ^b
۲۰	۲۹/۳ ^c	۲۲/۶۷ ^c
Control	۳۴/۳ ^b	۲۴/۷۵ ^b
باکتری‌های محرک رشد		
Curtobacterium sp. Strain wlu	۴۰/۲ ^a	۲۸/۵۸ ^a
<i>Pseudomonas putida</i>	۳۸/۸ ^a	۲۶/۴۲ ^b

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

جدول ۳- تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی گیاه نعنای فلفلی در شرایط تنش کم آبیاری

تنش کم آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	باکتری‌های محرک رشد	تعداد ساقه (در بوته)	وزن خشک ساقه‌ها		سطح برگ (میلی متر مربع)
			وزن تر ساقه‌ها (گرم در بوته)	وزن خشک ساقه‌ها	
۸۰	Control	۶/۰ ^c	۳/۲۷۳ ^b	۱/۳۲۶ ^c	۵۸۶ ^c
	Curtobacterium sp. Strain wlu	۸/۸ ^a	۳/۴۰۲ ^b	۱/۶۶۱ ^b	۶۹۹ ^a
	<i>Pseudomonas putida</i>	۶/۸ ^b	۴/۴۳۲ ^a	۱/۸۹۳ ^a	۶۲۷ ^b
۵۰	Control	۴/۵ ^{de}	۲/۳۴۷ ^d	۰/۸۳۹ ^e	۴۱۰ ^f
	Curtobacterium sp. Strain wlu	۶/۰ ^c	۲/۸۶۴ ^c	۱/۲۸۴ ^c	۵۱۰ ^d
	<i>Pseudomonas putida</i>	۴/۸ ^d	۲/۷۷۱ ^c	۰/۹۱۱ ^d	۴۳۴ ^e
۲۰	Control	۳/۵ ^f	۱/۲۵۹ ^e	۰/۶۳۹ ^g	۳۳۵ ^h
	Curtobacterium sp. Strain wlu	۶/۰ ^c	۲/۲۳۳ ^d	۰/۷۲۱ ^f	۴۲۸ ^e
	<i>Pseudomonas putida</i>	۴/۰ ^{ef}	۲/۰۹۸ ^d	۰/۶۹۶ ^f	۳۸۸ ^g

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

ادامه جدول ۳-

تنش کم آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	بakterی‌های محرک رشد	وزن تر	وزن خشک	سطح مخصوص برگ (میلی متر مربع در گرم)
		برگ	برگ	(گرم در بوته)
۸۰	Control	۳/۸۲۴ ^c	۲/۳۲۳ ^c	۱۵۴ ^c
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۴/۴۷۴ ^b	۳/۰۷۵ ^b	۱۵۶ ^c
	<i>Pseudomonas putida</i>	۵/۲۹۳ ^a	۳/۲۱۰ ^a	۱۱۹ ^d
۵۰	Control	۲/۴۳۳ ^f	۱/۱۹۶ ^f	۱۶۹ ^b
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۳/۰۴۱ ^d	۱/۷۶۲ ^d	۱۶۸ ^b
	<i>Pseudomonas putida</i>	۲/۸۸۷ ^e	۱/۲۷۶ ^e	۱۵۰ ^c
۲۰	Control	۱/۷۶۱ ^h	۰/۷۲۹ ^h	۱۹۰ ^a
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۲/۱۷۵ ^g	۰/۹۵۰ ^g	۱۹۷ ^a
	<i>Pseudomonas putida</i>	۲/۳۱۵ ^f	۰/۹۲۷ ^g	۱۶۸ ^b

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

آگزوپلی ساکاریدها (EPS) را تولید می‌کنند. این ترکیبات کربوهیدراتی با وزن مولکولی بالا، نقش مهمی در تحریک رشد گیاهان از طریق تشکیل زیست‌لایه‌های آبدوست (Hydrophilic biofilms) (زیست‌لایه باکتریایی، فضایی محصور به دور میکروبیوم‌هاست که باعث افزایش اتصال به سطوح بیولوژیکی و غیربیولوژیکی و ایجاد شرایطی مبهم از وضعیت رشد آنها می‌شود) دارند که یک شرایط محیطی کوچکی (میکروکلیم) را فراهم می‌کنند که به حفظ آب کمک کرده و باعث کاهش سرعت خشک شدن خاک اطراف ریزوسفر می‌شود، در نتیجه گیاهان را از خشک شدن محافظت می‌کنند (Forni et al., 2017). در واقع، تولید آگزوپلی ساکارید میکروبی، ویژگی‌های رشدی گیاه از جمله تثبیت نیتروژن، حلالیت فسفر و ترشح هورمون را تنظیم می‌کند، در نتیجه تحمل به تنش کم آبیاری گیاهان را بهبود می‌بخشد (Mukherjee et al., 2019). گزارش کردند که سویه‌های تولیدکننده آگزوپلی ساکاریدها، نسبت خاک چسبیده به ریشه به کل ریشه و ثبات خاکدانه‌های بزرگ را افزایش می‌دهند که باعث افزایش جذب آب و مواد غذایی می‌شود (Kaushal, 2019). تجمع (تجمیع) بهتر خاکدانه می‌تواند به جذب بیشتر

(2020). همچنین کاهش ارتفاع گیاه به موازات کاهش رطوبت موجود در خاک را می‌توان به اختلال در فتوسنتز به واسطه تنش کم آبی و کاهش تولید مواد فتوسنتزی جهت رشد اندام‌های گیاهی نسبت داد (Ostadi et al., 2023). استفاده از باکتری‌های محرک رشد یک جایگزین سازگار با محیط زیست برای کشاورزی است که باعث افزایش پتانسیل عملکرد محصول در شرایط تنش و غیرتنش می‌شود. علاوه بر این استفاده از باکتری‌های محرک رشد باعث کاهش کاربرد محصولات شیمیایی و کاهش اثرات زیست‌محیطی می‌شود و با تأثیر بر کشاورزی (به عنوان مثال، فرسایش خاک) و افزایش تنوع میکروبی و عملکرد خاک‌های کشاورزی با تولید غذاهای سالم و ایمن همراه است (Menendez and Paco, 2020). تأثیر باکتری‌های محرک رشد از جمله سویه‌های *پسودوموناس* و کوردوباکتریوم بر بهبود رشد و تحمل به تنش کم آبیاری در گونه‌های گیاهی مختلف از جمله ذرت (Sandhya et al., 2017)، کاهو (Kohler et al., 2006, 2009) و گندم (Timmusk et al., 2014) نشان داده شده که با داده‌های پژوهش حاضر همخوانی دارد. مطالعات نشان داده است که تحت شرایط تنش کم آبیاری، باکتری‌های محرک رشد،

کل سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، بیشترین سطح برگ ((۶۹۹ میلی‌متر مربع) ۱۹/۲۸ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد (۵۸۶ میلی‌متر مربع)) را داشت. تیمار ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک بدون باکتری محرک رشد نیز کمترین مقدار شاخص مربوطه را نشان داد (جدول ۳).

نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد با افزایش سطح تنش کم‌آبایی به‌شدت از مقدار وزن تر و خشک برگ کاسته شد، به‌طوری‌که در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک به‌ترتیب باعث کاهش ۵۳/۹۴ و ۶۸/۶۱ درصدی در وزن تر و خشک برگ شد. استفاده از باکتری‌های محرک رشد تحت شرایط تنش و غیرتنش باعث افزایش وزن تر و خشک برگ شد. در کل، تیمار باکتری *Pseudomonas putida* در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، بیشترین وزن تر و خشک برگ (به‌ترتیب ۳۸/۴۱ و ۳۸/۱۸ درصد افزایش در مقایسه با تیمار شاهد) را نشان داد. با این وجود، در سطوح تنش کم آبیاری سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu تأثیر بهتری در بهبود شاخص‌های مورد نظر نشان داد. تنش شدید بدون باکتری محرک رشد نیز کمترین وزن تر و خشک برگ را ثبت کرد (جدول ۳). نتایج نشان داد سطح برگ مخصوص تحت تأثیر تنش کم‌آبایی افزایش یافت و در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، افزایش ۲۳/۳۷ درصدی در مقایسه با تیمار شاهد نشان داد. کاربرد باکتری‌های محرک رشد تأثیر متفاوتی نشان دادند، به‌طوری‌که سویه *Pseudomonas putida* در سطوح مختلف تنش کم‌آبایی باعث کاهش شاخص مذکور شد، اما سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu در سطوح ۸۰ و ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، باعث افزایش سطح برگ مخصوص شد، هر چند با تیمار شاهد (بدون باکتری) در همان سطوح اختلاف معنی‌داری نداشت، به‌طوری‌که، در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، بیشترین مقدار سطح برگ مخصوص (۲۷/۹۲ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد) را نشان داد. کمترین مقدار شاخص مربوطه (۱۵۴ میلی‌متر مربع در گرم) نیز در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در

آب و مواد غذایی از ریزوسفر در گیاهان کمک کند و خسارت ناشی از تنش خشکی را کاهش دهد. علاوه‌براین، تأثیر آگزوپلی‌ساکاریدها روی حفظ پتانسیل آب بیشتر و کاهش خسارت خشکی به گیاهان، به‌طور عمده به ترکیب، ساختار و تولید آنها بر می‌گردد (Moshabaki Isfahani et al., 2018; Tahir et al., 2019; Mukherjee et al., 2019). این عوامل بسته به گونه باکتری، مرحله رشد و شرایط تنش متفاوت است (Costa et al., 2018).

تعداد برگ، سطح برگ، وزن تر و خشک برگ، سطح مخصوص برگ: جدول تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد اثر تنش کم‌آبایی ($P < 0/01$) و باکتری‌های محرک رشد ($P < 0/05$) روی تعداد برگ معنی‌دار بود، اما اثر متقابل آنها معنی‌دار نبود. با این حال، اثر متقابل تنش کم‌آبایی \times باکتری‌های محرک رشد بر سطح برگ و وزن تر و خشک برگ و سطح برگ مخصوص گیاه نعنای فلفلی معنی‌دار ($P < 0/01$) بود (جدول ۱). بررسی مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد تحت تأثیر تنش کم‌آبایی از تعداد برگ (۲۹/۳ عدد در بوته) گیاه نعنای فلفلی کاسته و در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، کاهش ۳۵/۶۰ درصدی در مقایسه با تیمار شاهد (۴۵/۵ عدد در بوته) نشان داد. کاربرد باکتری‌های محرک رشد باعث افزایش قابل‌توجهی در تعداد برگ شد و باکتری *Curtobacterium* sp. Strain wlu عملکرد بهتری در افزایش شاخص مذکور (۴۰/۲ برگ در بوته) (۶۵/۴۳ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد) نشان داد، هر چند اختلاف معنی‌داری با سویه *Pseudomonas putida* نداشت (جدول ۳). نتایج نشان داد سطح برگ گیاه نعنای فلفلی نیز با اعمال تنش کم‌آبایی کاهش پیدا کرد و در بین سطوح مختلف تنش، سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، کمترین سطح برگ (۳۳۵ میلی‌متر مربع) (۴۲/۸۳ درصد کاهش در مقایسه با تیمار شاهد) را نشان داد. استفاده از باکتری‌های محرک رشد در سطح تنش و غیرتنش باعث افزایش قابل‌توجهی در شاخص مذکور شد. در بین باکتری‌های استفاده‌شده نیز سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu تأثیر بهتری در افزایش سطح برگ نشان داد. در

دی‌آمیناز (اگروباکتریوم آنتروپی (*Ochrobactrum anthropi*) (DPC9)، پسودوموناس پالرونیانا (*P. palleroniana*) DPB13 و DPB16 (DPB13 and DPB16) و پسودوموناس فلورسنس DPB15 نشان داد رشد گیاه و سطوح مواد غذایی در برگ‌ها افزایش یافت. همچنین مقادیر بالایی از تنظیم‌کننده‌های اسمزی مانند پرولین و فنل، کلروفیل برگ در گیاهان بعد از تلقیح با RAA3 و باکتری‌های تولیدکننده دی‌آمیناز مشاهده شد (Chandra et al., 2020). Chain و همکاران (۲۰۲۰) نیز در بررسی اثر پسودوموناس (*P. sp. M25 and N33*) بر ویژگی‌های رشدی اکالیپتوس (*Eucalyptus grandis*) گزارش کردند گیاهان تلقیح‌شده با سویه M25 در معرض تنش کم آبی به‌طور قابل توجهی محتوای نسبی آب و قابلیت ارتجاعی دیواره سلولی افزایش یافت. شرایط کمبود آب سریع باعث ریزش برگ در غیاب باکتری‌ها شد اما هر دو سویه باکتری باعث تحریک تشکیل برگ‌های جدید شد. تلقیح با M25 منجر به کاهش نسبت نسخه‌بردای شد و تلقیح همزمان با هر دو سویه رشد و فعالیت فتوسنتزی را افزایش داد.

ویژگی‌های اندام زیرزمینی (قطر، حجم، طول و وزن تر و خشک اندام زیرزمینی): تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد تنش کم آبیاری × باکتری‌های محرک رشد اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) بر طول، حجم، وزن تر و خشک و نسبت اندام زیرزمینی به اندام هوایی و همچنین قطر اندام زیرزمینی ($P < 0/05$) دارند (جدول ۴). بررسی مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد تنش کم آبیاری باعث کاهش در طول و حجم اندام زیرزمینی شد و در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، کمترین مقادیر طول (۲۴/۴ سانتی‌متر) و حجم (۷/۴ سانتی‌متر مکعب) اندام زیرزمینی (به‌ترتیب ۱۷/۸۴ و ۷۸/۰۷ درصد در مقایسه با تیمار شاهد) را نشان داد. کاربرد باکتری‌های محرک رشد در سطوح تنش و غیرتنش باعث افزایش شاخص‌های فوق شد (بجز تیمار *Pseudomonas putida* در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک که کمترین طول اندام زیرزمینی (۲۷/۲۷) درصد کاهش در مقایسه با تیمار شاهد) را ثبت کرد. تیمار هر دو باکتری (*Pseudomonas putida* و

خاک و سویه *Pseudomonas putida* به‌دست آمد (جدول ۳). کاهش سطح برگ تحت شرایط تنش کم آبیاری پاسخی رایج در گیاهان است که به‌دلیل کاهش در اندازه و همچنین تعداد سلول‌ها اتفاق می‌افتد. همچنین کاهش سطح برگ باعث کاهش سطح تعرق‌شده و در تعادل آبی گیاهان در شرایط تنش نقش به‌سزایی دارد (Yang et al., 2021; Kapoor et al., 2020). با این وجود، کاربرد باکتری‌های محرک رشد *Curtobacterium sp. Strain wlu* و *Pseudomonas putida* منجر به افزایش ویژگی‌های فوق شد. مطابق نتایج پژوهش حاضر نیز تأثیر تنش کم آبیاری بر کاهش ویژگی‌های برگ در گیاهان نعنای فلفلی (Ostadi et al., 2023)، پروانش (Zomorodi et al., 2022)، اسطوخودوس (Chrysargyris et al., 2016)، گل حنا (Safari et al., 2020) و Grapefruit mint (*Mentha suaveolens* × *M. piperita*) (Akbarzadeh et al., 2023) گزارش شده است. با کاهش رشد سلول، اندازه اندام‌های گیاهی محدود می‌شود، به همین دلیل، اولین اثر محسوس کم آبی بر گیاهان را می‌توان از روی اندازه کوچک‌تر برگ‌ها تشخیص داد (Kapoor et al., 2020). به‌طور معمول، گیاهان در مواجهه با تنش، سطح برگ‌های خود را برای کاهش تعرق، کم می‌کنند هر چند شاخص سطح برگ، دوره رسیدن محصول و میزان جذب نور توسط گیاه را کاهش می‌دهد (Gupta et al., 2020). با این حال، کاهش سطح برگ و تعداد برگ در اثر افزایش تنش کم آبیاری، سبب کاهش اتلاف آب تعرقی و متعاقب آن، افزایش مقاومت گیاهان در برابر کم آبیاری می‌شود که یک سازش مورفولوژیک و عاملی برای انتشار مجدد مواد غذایی در گیاه است (Yang et al., 2021).

تحقیقات مختلف نشان داده که استفاده از باکتری‌های محرک رشد باعث بهبود ویژگی‌های برگ (تعداد، سطح، وزن تر و خشک) شده است (Zhang et al., 2020; Chandra et al., 2022; Zhang et al., 2022) که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. مطالعات Chandra و همکاران (۲۰۲۰) نشان داد تلقیح گیاهان *Eleusine coracana* با واریووراکس پارادوکسوس (*V. p. RAA3*) و باکتری‌های تولیدکننده

جدول ۴- تجزیه واریانس اثر باکتری‌های محرک بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی نعناع فلفلی تحت تنش کم‌آبیاری

منابع تغییرات	درجه آزادی	ویژگی‌های اندام زیرزمینی (ریشه و ساقه زیرزمینی)							شاخص	
		طول	حجم	قطر	وزن تر	وزن خشک	اندام زیرزمینی / اندام هوایی	وزن کل		خشک کل
(A)	۲	۱۸۳/۰۵**	۲۸۵۷/۳۳**	۱۲/۴۶**	۶۸/۰۲**	۲/۰۳**	۰/۰۵۸**	۲۴۶/۱۷**	۴۴/۲۸**	۲۰۸۸/۴**
(B)	۲	۱۲/۷۶**	۸۰/۴۵**	۲/۷۰**	۳/۱۴**	۰/۴۲**	۰/۰۱۰**	۲۱/۷۵**	۴/۰۸**	۱۹۲۴/۵**
(B) × (A)	۴	۲۲/۴۷**	۴۸/۰۰**	۰/۶۲*	۳/۸۳**	۰/۳۳**	۰/۰۱۰**	۸/۶۲**	۱/۹۵**	۹۲۰/۹**
خطای آزمایشی	۲۷	۱/۶۱	۲/۸۹	۰/۱۴	۰/۱۳	۰/۰۰۰۶	۰/۰۰۰۱	۰/۱۰۴	۰/۰۱۱	۱۱/۲
ضریب تغییرات	-	۴/۶۳	۸/۸۴	۱۲/۶۷	۷/۸۴	۲/۵۳	۲/۸۸	۳/۰۷	۲/۸۲	۴/۰۰

ns, * و **: به ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

(A): کم‌آبیاری، (B): باکتری‌های محرک رشد

۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک باعث افزایش مقدار شاخص مذکور شد، اما در سطوح تنش کم‌آبیاری باعث کاهش در شاخص مربوطه شدند. در مجموع تیمار شاهد و تیمار ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک بدون باکتری به ترتیب کمترین (۰/۲۶۲ گرم در گرم) و بیشترین (۰/۴۹۳ گرم در گرم) مقدار نسبت اندام زیرزمینی به اندام هوایی را نشان دادند (جدول ۵).

تحقیقات زیادی تأثیر منفی و مخرب تنش کم‌آبیاری را بر کاهش رشد ریشه و اندام زیرزمینی گیاهان (وزن تر و خشک، قطر، حجم) بیان کرده‌اند، هر چند شاخص طول ریشه در گیاهان مختلف، واکنش به نسبت متفاوتی به تنش کم‌آبیاری دارد و در اکثر موارد تحت تأثیر تنش مورد نظر افزایش نشان می‌دهد (Ostadi et al., 2023). بارگیری بیشتر مواد تولیدشده در شرایط تنش کم‌آبیاری به سمت ریشه‌ها و اندام‌های زیرزمینی باعث افزایش نسبت اندام زیرزمینی به ساقه در گیاهان می‌شود. هر چند برخی شاخص‌های ریشه مانند سیستم ریشه‌ای بلندتر و وزن خشک ریشه بیشتر می‌تواند به‌عنوان معیاری برای انتخاب گونه‌های متحمل به کم‌آبیاری در نظر گرفته شود (Gupta and Pandey, 2019). در زمان بروز تنش، گیاهان از استراتژی اجتناب از تنش استفاده می‌کنند بدین صورت که جذب مواد غذایی را از طریق جلوگیری از رشد ساقه تحریک می‌کنند، درحالی‌که، طول و وزن خشک ریشه را بهبود می‌بخشند (Kapoor et al., 2020; Gupta and Pandey,)

Curtobacterium sp. Strain wlu در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک نیز بیشترین طول اندام زیرزمینی (۳۲/۷ و ۳۳/۳ سانتی‌متر) (به ترتیب ۱۲/۱۲ و ۱۰/۱۰ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد) را ثبت کردند (جدول ۵). همچنین مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد قطر و وزن تر و خشک اندام زیرزمینی با افزایش سطح تنش کم‌آبیاری به شدت کاهش پیدا کردند به طوری که در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک به ترتیب کاهش ۵۱/۷۱ و ۵۶/۳۵ و ۲۹/۱۸ درصدی در قطر (۱/۶۶ گرم در بوته) و وزن تر (۲/۵۱ گرم در بوته) و خشک (۰/۶۷ گرم در بوته) اندام زیرزمینی گیاه نعناع فلفلی به دست آمد. استفاده از باکتری‌های محرک رشد در سطوح تنش و غیرتنش باعث افزایش قابل توجهی در ویژگی‌های فوق شد. در مجموع بیشترین قطر (۵/۱۱ میلی‌متر) و وزن تر (۸/۸۸ گرم در بوته) و خشک (۱/۹۹ گرم در بوته) اندام زیرزمینی در تیمار *Pseudomonas putida* در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک (به ترتیب افزایش ۴۸/۵۴، ۵۴/۱۵ و ۱۰۸ درصد نسبت به تیمار شاهد) به دست آمد. کمترین مقدار شاخص‌های فوق نیز در تیمار ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک (بدون باکتری) ثبت شد (جدول ۵).

نسبت اندام زیرزمینی به اندام هوایی تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری به شدت افزایش یافت و در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، افزایش ۸۸/۱۶ درصدی در مقایسه با تیمار شاهد نشان داد. کاربرد باکتری‌های محرک رشد در سطح

جدول ۵- تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر ویژگی‌های مورفوفیزیولوژیکی گیاه نعنای فلفلی در شرایط تنش کم‌آبیاری

تنش کم‌آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	تنش کم‌آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	باکتری‌های محرک رشد	طول اندام	حجم زیرزمینی	قطر	وزن تر	وزن خشک
			زیرزمینی (سانتی‌متر)	(سانتی‌متر) مکعب)	زیرزمینی (میلی‌متر)	زیرزمینی (گرم در بوته)	زیرزمینی (گرم در بوته)
۸۰	Control		۲۹/۷ ^b	۳۳/۳ ^b	۳/۴۴ ^b	۵/۷۶۵ ^c	۰/۹۵۶ ^c
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu		۳۲/۷ ^a	۴۳/۵ ^a	۳/۹۴ ^b	۷/۳۰۵ ^b	۱/۵۱۶ ^b
	<i>Pseudomonas putida</i>		۳۳/۳ ^a	۳۴/۰ ^b	۵/۱۱ ^a	۸/۸۸۷ ^a	۱/۹۹۵ ^a
۵۰	Control		۲۵/۵ ^{de}	۸/۷ ^{ef}	۲/۴۷ ^c	۳/۲۱۵ ^d	۰/۸۲۹ ^{ef}
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu		۲۵/۰ ^{de}	۱۲/۷ ^{cd}	۲/۸۴ ^c	۴/۰۴۱ ^c	۰/۹۲۱ ^d
	<i>Pseudomonas putida</i>		۲۶/۵ ^{cd}	۱۴/۷ ^c	۲/۸۳ ^c	۳/۶۸۸ ^d	۰/۸۴۲ ^{de}
۲۰	Control		۲۴/۴ ^e	۷/۳ ^f	۱/۶۶ ^d	۲/۵۱۶ ^e	۰/۶۷۷ ^f
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu		۲۸/۰ ^{bc}	۸/۵ ^{ef}	۲/۴۷ ^c	۲/۹۲۱ ^{ef}	۰/۷۱۳ ^{fg}
	<i>Pseudomonas putida</i>		۲۱/۶ ^f	۱۰/۴ ^{de}	۲/۴۶ ^c	۳/۱۳۴ ^f	۰/۷۴۳ ^g

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

ادامه جدول ۵-

تنش کم‌آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	تنش کم‌آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	باکتری‌های محرک رشد	نسبت اندام	وزن تر کل	وزن خشک	شاخص
			زیرزمینی به اندام هوایی (گرم در گرم)	(گرم در بوته)	کل (گرم در بوته)	مقاومت به تنش (درصد)
۸۰	Control		۰/۲۶۲ ^h	۱۲/۸۶۲ ^c	۴/۶۰۵ ^c	۱۰۰ ^c
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu		۰/۳۲۲ ^f	۱۵/۱۸۱ ^b	۶/۲۴۸ ^b	۱۳۶ ^b
	<i>Pseudomonas putida</i>		۰/۳۸۹ ^e	۱۸/۶۱۱ ^a	۷/۰۹۸ ^a	۱۵۴ ^a
۵۰	Control		۰/۴۰۷ ^d	۷/۹۹۵ ^f	۲/۸۶۶ ^f	۶۲ ^e
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu		۰/۳۰۲ ^g	۹/۹۴۶ ^d	۳/۹۶۷ ^d	۸۶ ^d
	<i>Pseudomonas putida</i>		۰/۳۸۵ ^e	۹/۳۴۵ ^e	۳/۰۲۸ ^e	۶۶ ^e
۲۰	Control		۰/۴۹۳ ^a	۶/۱۵۳ ^h	۲/۰۴۷ ^h	۴۴ ^g
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu		۰/۴۲۸ ^c	۷/۳۷۹ ^g	۲/۳۸۴ ^g	۵۲ ^f
	<i>Pseudomonas putida</i>		۰/۴۵۸ ^b	۶/۹۲۹ ^g	۲/۳۶۵ ^g	۵۱ ^f

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

غیرزنده انجام گرفته که با پژوهش حاضر همخوانی دارد (Gupta et al., 2022; 2021a, b; Khanghahi et al., 2021). تأثیر مثبت باکتری‌های محرک رشد از جمله کورتوباکتریوم (Gupta et al., 2022; Vimal et al., 2019) و پسودوموناس

(2019)، در نتیجه نسبت ریشه به اندام هوایی افزایش پیدا می‌کند، که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد.

مطالعات مختلفی نیز در زمینه تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر بهبود رشد ریشه گیاهان در شرایط تنش‌های زنده و

(Sandhya et al., 2017; Niu et al., 2018) بر تحریک رشد ریشه گیاهان تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری نشان داده شده است. تحقیقات نشان داده است ایندول استیک اسید تولیدشده به‌وسیله باکتری‌های محرک رشد ممکن است باعث افزایش زی‌توده ریشه و شاخساره تحت تنش خشکی شود (Gupta et al., 2021a). باکتری‌های ریزوسفری تولیدکننده آمینوسیکلوپروپان-۱-کربوکسیلات دی‌آمیناز (ACCD) از جمله پسدوموناس و کوردوباکتریوم از مسیر سیگنال‌دهی اتیلن جلوگیری می‌کنند و از این طریق مقاومت ریشه به خشکی را افزایش می‌دهند (Gupta et al., 2022). در واقع، تولید بیش از حد اتیلن در گیاهان، آسیب‌های واردشده به گیاه توسط کمبود آب را بدون تحت تأثیر قراردادن محتوای نسبی آب، افزایش می‌دهد. در صورتی که ACCD به‌طور مؤثری (مثبتی) از تولید بیش از حد اتیلن جلوگیری می‌کند (Jochum et al., 2019). تحت شرایط تنش، باکتری‌های محرک رشد ممکن است مقدار ایندول استیک اسید را در گیاهان تنظیم کنند که این می‌تواند ساختار ریشه را تغییر داده و ریشه‌های جانبی را تغییر دهد. این عوامل منجر به بهبود جذب آب و مواد غذایی کافی برای گیاهان می‌شود (Jochum et al., 2019). همچنین تجمع ایندول استیک اسید می‌تواند متابولیسم گونه‌های فعال اکسیژن و هموستازی متابولیکی را تغییر دهد (Sharma et al., 2018).

وزن تر و خشک کل و شاخص مقاومت به تنش: تجزیه

واریانس داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر وزن تر و خشک کل و شاخص مقاومت به تنش در گیاه نعنای فلفلی اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) داشتند (جدول ۴). بررسی مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد با افزایش سطح تنش کم‌آبیاری از میزان وزن تر و خشک گیاه کاسته شد و در سطح تنش ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک به‌ترتیب ۵۲/۱۶ و ۵۵/۵۴ درصد از وزن تر (۶/۱۵ گرم در بوته) و خشک (۲/۰۴ گرم در بوته) گیاهان کاسته شد. اما استفاده از باکتری‌های محرک رشد سبب افزایش قابل‌توجهی در مقدار وزن تر و خشک کل شد. به‌طوری‌که سویه *Pseudomonas putida* در

سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک بیشترین تأثیر مثبت را بر افزایش وزن تر (۱۸/۶۱ گرم در بوته) و خشک (۷/۰۹ گرم در بوته) کل گیاه (افزایش ۴۴/۶۹ و ۵۴/۱۳ درصد در مقایسه با تیمار شاهد) نشان داد. اما در سطوح تنش سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu تأثیر بهتری در شاخص‌های مذکور به همراه داشت، هر چند در برخی تیمارها اختلاف معنی‌داری با سویه *Pseudomonas putida* نداشت. در مجموع تیمار *Pseudomonas putida* در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، بیشترین مقدار وزن تر و خشک کل را ثبت کرد. در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک بدون باکتری محرک رشد نیز کمترین مقدار وزن تر و خشک کل به‌دست آمد (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیاری باعث کاهش شاخص مقاومت به تنش در گیاهان نعنای فلفلی شد و در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، ۵۶ درصد کاهش در مقایسه با تیمار شاهد نشان داد. با این وجود، کاربرد باکتری‌های محرک رشد در شرایط تنش و غیرتنش باعث افزایش شاخص مقاومت به تنش در گیاهان شد. در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، سویه *Pseudomonas putida* تأثیر بیشتری در افزایش شاخص مقاومت به تنش نشان داد و در بین تمام تیمارهای آزمایشی بیشترین مقدار (۱۵۴ درصد) را ثبت کرد. اما در سطوح تنش کم‌آبیاری سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu تأثیر بهتری در پی داشت (جدول ۵). افزایش تولید ماده خشک تابع وجود آب قابل‌وصول در محیط ریشه و در نتیجه انتقال عناصر غذایی لازم از ریشه به برگ‌ها و در نهایت بهبود فتوسنتز در شرایط بهینه است. یکی از اثرات تنش کم‌آبیاری، محدودیت میزان توسعه برگ و کاهش میزان رشد برگ‌ها به دلیل کم‌شدن میزان تقسیم سلولی و یا کاهش طویل‌شدن سلول‌هاست که می‌تواند تجمع ماده خشک و عملکرد گیاه را تحت تأثیر قرار دهد (Gorgini Shabankareh et al., 2021; Kapoor et al., 2020). پژوهش‌های گذشته روی گیاهان پروانش (Zomorodi et al., 2022) و گل حنا (Safari et al., 2020) نشان داده‌اند با افزایش تنش کم‌آبیاری از میزان ماده خشک گیاهی کاسته شد، اما

تأثیر معنی داری ($P < 0/01$) داشتند (جدول ۶).

بررسی مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد با افزایش تنش کم‌آبیاری از سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای کاسته شد، به طوری که در تنش ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک سرعت فتوسنتز ($3/80$ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) و هدایت روزنه‌ای (90 میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه) به ترتیب کاهش $76/54$ و 40 درصدی در مقایسه با تیمار شاهد نشان داد. هر چند سرعت تعرق به نسبت کمی افزایش یافت، با این حال، اختلاف معنی داری بین سطوح مختلف تنش کم‌آبیاری مشاهده نشد. استفاده از باکتری‌های محرک رشد در سطوح مختلف تنش کم‌آبیاری باعث افزایش قابل‌توجهی در سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق شد. در بین سویه‌های باکتری نیز *Curtobacterium* sp. Strain wlu تأثیر بهتری در بهبود شاخص‌های فوق به همراه داشت، به طوری که در سطح 80 درصد آب قابل‌دسترس در خاک، بیشترین سرعت فتوسنتز ($16/60$ میکرومول بر مترمربع در ثانیه)، هدایت روزنه‌ای (303 میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه) و سرعت تعرق ($2/85$ میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه) (به ترتیب $2/46$ ، $35/33$ و 147 درصد افزایش در مقایسه با تیمار شاهد) را ثبت کرد. تیمار 20 درصد آب قابل‌دسترس در خاک بدون باکتری محرک رشد نیز کمترین مقادیر پارامترهای مذکور را نشان داد (جدول ۷). غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی با افزایش تنش کم‌آبیاری کاهش پیدا کرد و در سطح 20 درصد آب قابل‌دسترس در خاک، کاهش $61/81$ درصدی نسبت به تیمار شاهد نشان داد. اعمال باکتری‌های محرک رشد در هر سه سطح تنش کم‌آبیاری، غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی را کاهش داد. در مجموع تیمار شاهد و سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu در سطح 20 درصد آب قابل‌دسترس در خاک بدون باکتری محرک رشد نیز به ترتیب بیشترین (529 میکرومول بر مول) و کمترین (169 میکرومول بر مول) غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی به دست آمد (جدول ۷).

همچنین بررسی مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که تنش کم‌آبیاری باعث کاهش هدایت مزوفیلی و کارایی مصرف آب

شاخص مقاومت گیاه به تنش کم‌آبیاری افزایش پیدا کرد. تنش خشکی با کاهش فشار تورژسانس و محتوای نسبی آب برگ، منجر به کاهش رشد اندام هوایی گیاهان می‌شود، که این به نوبه خود سبب کاهش منابع تبخیر و تعرق می‌شود، هر چند کاهش وزن خشک گیاه را نیز به همراه دارد (Gorgini, Shabankareh et al., 2021).

مطالعات روی گیاهان نشان داده است که کاربرد باکتری‌های محرک رشد با افزایش جذب آب و مواد غذایی از ریزوسفر خاک (Kaushal, 2019; Mukherjee et al., 2019; Forni et al., 2017; Vives-Peris et al., 2019; Jochum et al., 2019; Zubair et al., 2018)، مقاومت گیاهان به تنش کم‌آبیاری را افزایش می‌دهند. بررسی تأثیر تلقیح پseudomonas لینی (*P. lini*) و سراتیا پلی‌موتیکا (*Serratia plymuthica*) روی گیاهان عناب (Zhang et al., 2020) و باسیلوس، پseudomonas، استنتوترافوموناس، میکروباکتریوم و کورتوباکتریوم روی گیاه سیب‌زمینی نشان داد باکتری‌های محرک رشد تأثیرات سیستماتیکی شامل تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی را در گیاهان به‌منظور بهبود رشد آنها تحت شرایط تنش کم‌آبیاری، تحریک می‌کنند (Khamwan et al., 2018)، که با نتایج پژوهش حاضر همخوانی دارد. همچنین افزایش خصوصیات رشدی و تغییرات فیزیولوژیکی گیاهان ممکن است به دلیل کاهش اتیلن و دیگر ویژگی‌های باکتری همزیست باشد (Sarkar et al., 2018a). تحقیقات Kohler و همکاران (2006 و 2009) در بررسی تأثیر باکتری *Pseudomonas mendocina* بر رشد گیاهان کاهو نشان دادند باکتری‌های محرک رشد علاوه بر افزایش جذب آب و مواد غذایی می‌توانند با کمک غنی‌سازی خاک و ثبات خاکدانه‌ها، افزایش رشد گیاهان را به همراه داشته باشند.

تبادلات گازی: تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی، هدایت مزوفیلی و کارایی مصرف آب درون سلولی

جدول ۶- تجزیه واریانس اثر باکتری‌های محرک رشد بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نعناع فلفلی تحت تنش کم‌آبیاری

منابع تغییرات	درجه آزادی	سرعت فتوسنتز	هدایت روزنه‌ای	سرعت تعرق	دی‌اکسید کربن درون سلولی	کارآیی مصرف آب فتوسنتزی	هدایت مزوفیلی
کم‌آبیاری (A)	۲	۳۸۲/۴۰**	۷۰۵۳/۸**	۰/۱۸۱**	۱۵۴۶۰۰**	۱۵۹/۴۴**	۰/۰۰۰۵۲۵**
باکتری‌های محرک رشد (B)	۲	۲۱/۵۶**	۱۶۵۰۶/۸**	۶/۰۱۰**	۳۲۵۳۰**	۲۷/۳۰**	۰/۰۰۱۳۴۵**
(B) × (A)	۴	۶/۶۶**	۶۷۰۵/۸**	۰/۱۹۷**	۱۲۶۰۴**	۱۸/۴۶**	۰/۰۰۰۱۶۴**
خطای آزمایشی	۲۷	۰/۲۵۹	۲۴/۹	۰/۰۰۹	۶۹	۰/۱۱۲	۰/۰۰۰۰۱
ضریب تغییرات	-	۴/۹۳	۳/۱۳	۵/۴۱	۲/۸۴	۵/۵۲	۹/۲۰

ns، * و **: به ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

جدول ۷- تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر تبادلات گازی گیاه نعناع فلفلی در شرایط تنش کم‌آبیاری

تنش کم‌آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	باکتری‌های محرک رشد	سرعت فتوسنتز	هدایت	سرعت
		میکرومول بر مترمربع در ثانیه	روزنه‌ای	تعرق
		میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه		
۸۰	Control	۱۶/۲۰ ^a	۱۵۰ ^c	۱/۱۵ ^g
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۱۶/۶۰ ^a	۳۰۳ ^a	۲/۸۵ ^a
	<i>Pseudomonas putida</i>	۱۶/۲۰ ^a	۲۸۶ ^b	۱/۸۰ ^d
۵۰	Control	۱۰/۲۵ ^d	۱۱۳ ^e	۱/۱۸ ^g
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۱۱/۷۵ ^b	۱۴۸ ^c	۲/۵۵ ^b
	<i>Pseudomonas putida</i>	۱۰/۲۵ ^d	۱۳۵ ^d	۱/۶۵ ^e
۲۰	Control	۳/۸۰ ^f	۹۰ ^g	۱/۲۵ ^g
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۵/۹۵ ^{de}	۱۰۹ ^{ef}	۲/۳۰ ^c
	<i>Pseudomonas putida</i>	۵/۶۵ ^d	۱۰۳ ^f	۱/۳۰ ^f

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

تنش سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu باعث افزایش هدایت مزوفیلی شد. در بین تیمارهای آزمایشی، تیمار *Pseudomonas putida* در سطح ۸۰ درصد آب قابل دسترس در خاک و تیمار تنش ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک بدون کاربرد باکتری‌های محرک رشد به ترتیب بیشترین (۷۰/۵۸) درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد) و کمترین مقدار پارامترهای فوق را نشان دادند. همچنین استفاده از باکتری‌های محرک رشد در سطح ۸۰ درصد آب قابل دسترس در خاک باعث کاهش در کارآیی مصرف آب درون سلولی شد. در سطح تنش واکنش متفاوتی داشتند به طوری که سویه

درون سلولی (فتوسنتزی) شد و در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک، کمترین مقادیر هدایت مزوفیلی (۰/۱۸۸ میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه) و کارآیی مصرف آب درون سلولی (۳/۰۵ میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب) (به ترتیب ۳۸/۵۶ و ۷۸/۳۵ درصد کاهش در مقایسه با تیمار شاهد) به دست آمد. کاربرد باکتری‌های محرک رشد منجر به افزایش هدایت مزوفیلی در سطوح مختلف تنش کم‌آبیاری شد و بسته به سطح تنش واکنش متفاوتی بین سویه‌ها مشاهده شد به طوری که در سطح غیر تنش *Pseudomonas putida* تأثیر بیشتری در افزایش هدایت مزوفیلی نشان داد. اما در سطوح

ادامه جدول ۷-۷

تنش کم آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	بakterی‌های محرک رشد	دی‌اکسید کربن	هدایت مزوفیلی	کارآیی مصرف آب
		درون سلولی میکرومول بر مول	میلی‌مول بر مترمربع در ثانیه	درون سلولی میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب
۸۰	Control	۵۲۹ ^a	۰/۰۳۰۶ ^d	۱۴/۰۹ ^a
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۳۸۸ ^b	۰/۰۴۲۹ ^b	۷/۲۳ ^d
	<i>Pseudomonas putida</i>	۳۱۳ ^c	۰/۰۵۲۲ ^a	۹/۰۳ ^b
۵۰	Control	۳۲۳ ^c	۰/۰۲۰۲ ^e	۵/۵۱ ^e
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۲۳۵ ^e	۰/۰۵۰۲ ^a	۴/۶۱ ^f
	<i>Pseudomonas putida</i>	۲۸۶ ^d	۰/۰۳۵۸ ^c	۷/۹۲ ^c
۲۰	Control	۲۰۲ ^f	۰/۰۱۸۸ ^e	۳/۰۵ ^g
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۱۶۹ ^g	۰/۰۳۵۵ ^{cd}	۲/۰۸ ^h
	<i>Pseudomonas putida</i>	۱۷۹ ^g	۰/۰۳۱۶ ^{cd}	۳/۴۱ ^g

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

مصرف آب فتوستتزی افزایش می‌یابد (Yang et al., 2021). با این تفاسیر باید در نظر داشت که کاهش فتوستتزی در سطوح پایین تنش کم آبیاری یا در مراحل اولیه، به علت انسداد روزه‌ها و در سطوح بالای کم آبیاری و همچنین ادامه تنش به دلیل واکنش‌های تخریبی و بیوشیمیایی است (Yang et al., 2021; Wang et al., 2020). همکاران (۲۰۱۸) اظهار داشتند که کاهش بازده مصرف آب در شرایط تنش رطوبتی ناشی از کاهش بیشتر فتوستتزی در مقایسه با تنفس گیاه است که می‌تواند باعث ایجاد خسارت به مزوفیل برگ در اثر تنش رطوبتی شود. همچنین تنش خشکی از طریق تجمع آبسیزیک اسید باعث بسته شدن روزه‌ها در گیاهان شده و سرعت تبخیر و تعرق را کاهش می‌دهد، در نتیجه کارآیی مصرف آب و توانایی گیاهان در حفظ فشار آماس سلولی را افزایش می‌دهد (Yang et al., 2021).

تحقیقات نشان داده است که باکتری‌های محرک رشد با تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی، تحمل گیاهان به تنش کم آبیاری را بهبود می‌بخشند (Khanghahi et al., 2021). مطالعه تأثیر باکتری‌های محرک رشد پseudomonas (Cho et al., 2018;)

Curtobacterium sp. Strain wlu باعث کاهش در شاخص مربوطه شد. اما سویه *Pseudomonas putida* کارآیی مصرف آب درون سلولی را افزایش داد. در مجموع تیمار شاهد و سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک به ترتیب بیشترین (۱۴/۰۹) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب و کمترین (۲/۰۸) میکرومول دی‌اکسید کربن بر مول آب) مقدار شاخص مذکور را ثبت کردند (جدول ۷).

تحت شرایط تنش کم آبیاری، فتوستتزی گیاه توسط عوامل محدودکننده روزه‌ای (انسداد روزه و کاهش غلظت دی‌اکسید کربن) و غیرروزنه‌ای (کاهش رنگدانه‌های فتوستتزی و مهار فعالیت آنزیم روبیسکو) محدود می‌شود (Kapoor et al., 2020). گیاهان با بستن روزه‌ها جهت کاهش اتلاف آب، هدایت روزه‌ای و سرعت تعرق را کم کرده و از طریق تأثیر بر مکانیسم‌های درونی برگ از انتشار دی‌اکسید کربن به فضای بین سلولی جلوگیری می‌کنند، که در نتیجه مقدار دی‌اکسید کربن داخلی و سرعت فتوستتزی را نیز کاهش می‌دهند. هر چند دمای برگ با کاهش سرعت تعرق، افزایش می‌یابد، اما کارآیی

برگ را کاهش داد. به طوری که در بین تیمارهای مختلف، سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک بدون باکتری محرک رشد، بیشترین درصد نشت الکترولیت (۶۷ درصد) و غلظت مالون دی‌آلدئید (۱/۳۲۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (به ترتیب ۲۱۹ و ۵۰ درصد افزایش در مقایسه با تیمار شاهد) را نشان داد و باعث کاهش ۳۶/۱۴ درصدی در محتوای نسبی آب برگ (۵۳ درصد) نسبت به تیمار شاهد شد.

کاربرد باکتری‌های محرک رشد در سطوح تنش و غیرتنش منجر به افزایش محتوای نسبی آب برگ و کاهش نشت الکترولیت و غلظت مالون دی‌آلدئید شد. در بین باکتری‌های مورد استفاده نیز سویه *Curtobacterium sp. Strain wlu* عملکرد بهتری به دنبال داشت هر چند با دیگر سویه استفاده شده اختلاف معنی‌داری نشان نداد. در بین تیمارهای آزمایشی نیز تیمار *Curtobacterium sp. Strain wlu* در سطح ۸۰ درصد آب قابل دسترس در خاک، بیشترین محتوای نسبی آب برگ (۹۲ درصد) (۱۰/۸۴ افزایش نسبت به تیمار شاهد) و کمترین نشت الکترولیت (۱۸ درصد) و مالون دی‌آلدئید (۰/۸۰۷ میلی‌گرم در گرم وزن تر) (به ترتیب ۱۴/۲۸ و ۸/۶ درصد کاهش در مقایسه با تیمار شاهد) را ثبت کرد (جدول ۹).

تحقیقات مختلف روی گیاهان نعناع فلفلی (Ostadi et al., 2023)، پروانش (Zomorodi et al., 2022)، گل حنا (Safari et al., 2020) و Grapefruit mint (*Mentha suaveolens* × *M. piperita*) (Akbarzadeh et al., 2023) در شرایط تنش کم‌آبیری نیز افزایش نشت الکترولیت و مالون دی‌آلدئید و کاهش محتوای نسبی آب برگ را نشان داده‌اند که با پژوهش حاضر همخوانی دارد. در بین اجزا گیاهی، غشای سلولی، اولین قسمتی از سلول است که در مواجهه با تنش کم‌آبیری آسیب می‌بیند. تنش کم‌آبیری با ایجاد تنش اکسیداتیو و تولید گونه‌های فعال اکسیژن در سلول‌های گیاهی، منجر به اکسیداسیون اسیدهای چرب دیواره سلولی شده که در نتیجه با تخریب غشای سلولی و افزایش نفوذپذیری یونها در اثر افزایش حلالیت و پراکسیداسیون چربی‌های غشا، نشت

(Zhang et al., 2020) و کورتوباکتریوم (Khanghahi et al., 2021; Zubair et al., 2019) روی گیاهان مختلف افزایش هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز را نشان داده است که با داده‌های پژوهش حاضر همخوانی دارد. البته باید در نظر داشت کاهش غلظت دی‌اکسید کربن درون سلولی با کاربرد باکتری‌های محرک رشد بیشتر به دلیل افزایش هدایت روزنه‌ای است که افزایش هدایت روزنه‌ای و سرعت فتوسنتز نیز حاکی از این است. تحقیقات بسیاری نشان داده است که میکروب‌های مفید می‌توانند تولید هورمون‌های گیاهی از جمله ایندول استیک اسید و آبسزیک اسید در گیاهان تحت تنش را تغییر دهند (Vives-Peris et al., 2018; Zubair et al., 2019; Jochum et al., 2019). کاهش هدایت روزنه‌ای ممکن است برای گیاهان به منظور کاهش تعرق مفید باشد و در نتیجه تنش خشکی را کاهش دهد. در چنین شرایطی، مطالعات پیشین نشان داده است که باکتری‌های تولیدکننده ACC دی‌آمیناز می‌توانند از تولید اتیلن جلوگیری کنند. مقدار اتیلن نیز با سطوح آبسزیک اسید ارتباط مستقیمی دارد. بنابراین، کاهش اتیلن منجر به کاهش در سطح آبسزیک اسید در گیاهان می‌شود (Vives-Peris et al., 2018). تحقیقات Zhang و همکاران (۲۰۲۰) در شناسایی و بررسی تلقیح باکتری‌های محرک رشد در تحمل به کم‌آبیری گیاهان عناب (*Ziziphus jujuba*) نشان داد باکتری‌های پسودوموناس، باسیلوس و سراتیا با تولید ACC دی‌آمیناز باعث تجمع خاکدانه شده و در نتیجه، محتوای نسبی آب و سطح ایندول استیک اسید را افزایش و محتوای آبسزیک اسید را کاهش می‌دهند.

ویژگی‌های فیزیولوژیکی و فیتوبیوشیمیایی، محتوای نسبی آب، نشت الکترولیت و غلظت مالون دی‌آلدئید: نتایج جدول تجزیه وریانس داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیری و باکتری‌های محرک رشد بر محتوای نسبی آب برگ، نشت الکترولیت و غلظت مالون دی‌آلدئید اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) داشتند (جدول ۸). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد که اعمال تنش کم‌آبیری باعث افزایش قابل توجهی در نشت الکترولیت و غلظت مالون دی‌آلدئید شد، در مقابل محتوای نسبی آب

جدول ۸- تجزیه واریانس اثر باکتری‌های محرک رشد بر ویژگی‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نعنای فلفلی تحت تنش کم آبیاری

منابع تغییرات	درجه آزادی	محتوای نسبی آب برگ	نشست الکتروولت	مالون دی‌آلدئید	کاتالاز	پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز	درصد اسانس	عملکرد اسانس
(A)	۲	۲۱۱۸/۵**	۳۰۶۲/۳**	۰/۵۱۷۵**	۴/۱۴۸۱**	۰/۰۰۰۴۶**	۱۹۹/۴۰**	۲/۲۵۱**	۰/۰۱۸۸۴**
(B)	۲	۳۴۹/۴**	۲۰۴/۷**	۰/۰۰۸۷**	۰/۰۱۹۳**	۰/۰۰۰۰۲**	۱/۷۱**	۰/۸۹۲**	۰/۰۰۲۵۲**
(B) × (A)	۴	۳۲/۰**	۱۵۸/۷**	۰/۰۱۹۹**	۰/۰۱۰۲**	۰/۰۰۰۰۲**	۰/۹۱**	۰/۰۷۰**	۰/۰۰۰۰۷۹**
خطای آزمایشی	۲۷	۵/۳۸	۴/۰۶	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۰۰۱	۰/۱۸۴	۰/۰۰۰۰۶	۰/۰۰۰۰۰۴
ضریب تغییرات	-	۳/۱۵	۵/۵۳	۲/۰۶	۴/۹۵	۴/۸۳	۳/۳۶	۰/۵۰	۴/۰۶

ns، * و **: به ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار و اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱

(A): کم آبیاری، (B): باکتری‌های محرک رشد

جدول ۹- تأثیر باکتری‌های محرک رشد بر برخی خصوصیات فیزیولوژیکی و فیتوبیوشیمیایی گیاه نعنای فلفلی در شرایط تنش کم آبیاری

درصد اسانس	مالون دی‌آلدئید (میلی‌گرم در گرم وزن تر)	نشست الکتروولت		محتوای نسبی آب برگ (درصد)	تنش کم آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)
		بakterی‌های محرک رشد	تنش کم آبیاری		
۰/۸۱۷ ^d	۰/۸۸۳ ^e	۲۱ ^e	۸۳ ^b	Control	۸۰
۱/۱۳۱ ^b	۰/۸۰۷ ^f	۱۸ ^f	۹۲ ^a	Curtobacterium sp. Strain wlu	
۱/۱۴۳ ^a	۰/۹۲۱ ^d	۲۰ ^{ef}	۹۰ ^a	Pseudomonas putida	
۰/۵۰۸ ⁱ	۱/۲۵۷ ^b	۴۹ ^b	۶۷ ^e	Control	۵۰
۰/۵۹۱ ^h	۱/۱۱۵ ^c	۳۴ ^d	۷۴ ^c	Curtobacterium sp. Strain wlu	
۰/۷۴۵ ^e	۱/۱۲۲ ^c	۳۱ ^d	۷۱ ^{cd}	Pseudomonas putida	
۰/۶۰۵ ^g	۱/۳۲۵ ^a	۶۷ ^a	۵۳ ^g	Control	۲۰
۰/۶۹۷ ^f	۱/۲۳۰ ^b	۴۴ ^c	۷۰ ^{de}	Curtobacterium sp. Strain wlu	
۰/۸۵۴ ^c	۱/۲۵۹ ^b	۴۴ ^c	۶۴ ^f	Pseudomonas putida	

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

گیاهان *Eleusine coracana* با واریوراکس پارادوکسوس (RAA3) و باکتری‌های تولیدکننده دی‌آمیناز (اگر باکتریوم آنتروپی DPC9، پسودوموناس پالرونیا DPB13 و DPB16 و پسودوموناس فلورسنس DPB15) نشان داد مقادیر بالای از تنظیم‌کننده‌های اسمزی، کلروفیل برگ و سطح پایین پراکسید هیدورژن و مالون دی‌آلدئید در گیاهان بعد از تلقیح با RAA3 و باکتری‌های تولیدکننده دی‌آمیناز مشاهده شد (Chandra et al., 2020). در گیاهان *Vigna mungo* و نخود فرنگی (*Pisum sativum*)، تنش کم آبیاری باعث افزایش سطوح گونه‌های فعال

الکتروولت و محتوای مالون دی‌آلدئید را افزایش و محتوای نسبی آب در گیاهان را کاهش می‌دهد (Sharma et al., 2018).

مطالعات بسیاری گزارش کردند که استفاده از باکتری‌های محرک رشد با افزایش جذب آب از محیط ریزوسفر باعث افزایش محتوای نسبی آب برگ و کاهش در نشست الکتروولت و محتوای مالون دی‌آلدئید می‌شود (Zhang et al., 2020; Chandra et al., 2020; Silambarasan et al., 2019; Ali et al., 2017)، که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. تلقیح

ادامه جدول ۹-

تنش کم‌آبیاری (درصد آب قابل دسترس در خاک)	باکتری‌های محرک رشد	کاتالاز	پراکسیداز	آسکوربات پراکسیداز	عملکرد اسانس
		(میکرومول بر دقیقه بر گرم وزن تر)			(گرم در بوته)
۸۰	Control	۰/۰۰۸۰ ^e	۰/۰۰۳۵ ^g	۸/۴۰۱۷ ^e	۰/۰۳۰ ^c
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۰/۰۱۰۰ ^e	۰/۰۰۲۳ ^h	۸/۲۸۹۴ ^e	۰/۰۵۴ ^b
	<i>Pseudomonas putida</i>	۰/۰۱۰۰ ^e	۰/۰۰۲۳ ^h	۸/۲۱۴۴ ^e	۰/۰۵۸ ^a
۵۰	Control	۰/۰۲۵۰ ^e	۰/۰۰۴۳ ^f	۱۳/۱۵۵۴ ^d	۰/۰۱۰ ^g
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۰/۰۶۸۴ ^d	۰/۰۱۰۹ ^e	۱۳/۶۱۰۲ ^{cd}	۰/۰۱۸ ^d
	<i>Pseudomonas putida</i>	۰/۰۶۲۸ ^d	۰/۰۱۲۲ ^d	۱۳/۹۹۰۵ ^c	۰/۰۱۶ ^e
۲۰	Control	۰/۹۴۷۲ ^c	۰/۰۱۴۳ ^c	۱۵/۳۵۲۶ ^b	۰/۰۰۸ ^h
	<i>Curtobacterium</i> sp. Strain wlu	۱/۱۴۰۳ ^a	۰/۰۱۵۰ ^b	۱۶/۸۱۶۸ ^a	۰/۰۱۲ ^g
	<i>Pseudomonas putida</i>	۱/۰۵۷۷ ^b	۰/۰۱۶۱ ^a	۱۶/۷۹۳۴ ^a	۰/۰۱۴ ^f

اعدادی در هر ستون که دارای حروف مشترک هستند در یک گروه آماری قرار دارند.

از باکتری‌های محرک رشد نیز باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز شد. با این حال، تأثیر باکتری‌ها در مقایسه با هم متفاوت بود، به طوری که در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک، بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و پراکسیداز به ترتیب با سویه *Pseudomonas putida* و *Curtobacterium* sp. Strain wlu (۱/۱۴۰۳ و ۰/۰۱۶۱ میکرومول بر دقیقه بر گرم وزن تر) (به ترتیب ۱۴۱۵ و ۳۶۰ درصد افزایش فعالیت آنزیم نسبت به تیمار شاهد) به دست آمد. فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز نیز در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک، تحت تأثیر هر دو سویه (۱۰۰ و ۹۹/۸۸ درصد افزایش فعالیت آنزیم در مقایسه با تیمار شاهد به ترتیب در سویه *Curtobacterium* sp. Strain wlu و *Pseudomonas putida*) افزایش چشمگیری نشان داد (جدول ۹). به طور معمول، تنش خشکی با تولید بیش از حد گونه‌های فعال اکسیژن از طریق خسارت به پروتئین‌های غشا، DNA و لیپیدها باعث خسارت به متابولیسم عادی سلول‌ها می‌شود (Gupta et al., 2020). سلول‌های گیاهی برای مقابله با آثار مخرب انواع اکسیژن فعال، از یکسری سازوکارهای دفاعی برخوردارند که آنها را قادر می‌سازد تا با

اکسیژن و کاهش غلظت کلروفیل شد. با این حال، استفاده از پseudomonas سبب افزایش غلظت کلروفیل، تنظیم‌کننده‌های سلولی و محتوای نسبی آب شد (Saikia et al., 2018). در واقع باکتری‌های محرک رشد با ترشح آگروپلی‌ساکاریدها باعث تجمع خاکدانه‌ها شده و با افزایش جذب آب و مواد غذایی از ریزوسفر، خسارت ناشی از تنش خشکی را کاهش می‌دهد (Moshabaki Isfahani et al., 2018; Tahir et al., 2019; Mukherjee et al., 2019).

فعالیت آنتی‌اکسیدانی آنزیمی: بررسی نتایج تجزیه

ورایانس داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) دارند (جدول ۸). مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری به شدت افزایش یافت و در سطح ۲۰ درصد آب قابل دسترس در خاک، بیشترین میزان فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز (۰/۹۴۷۲، ۰/۰۱۴۳ و ۱۵/۳۵۲ میکرومول بر دقیقه بر گرم وزن تر) (به ترتیب ۱۱۷۴، ۳۰۸ و ۸۲/۷۳ درصد افزایش در مقایسه با تیمار شاهد) را نشان داد. استفاده

تحمل به کم‌آبیاری گیاهان عتاب گزارش کردند باکتری‌های پسودوموناس، باسیلوس و سراتیا، ACC دی‌آمیناز را تولید می‌کنند. تحت شرایط تنش کم‌آبیاری پسودوموناس لینی و سراتیا پلی‌موتیکا، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی (پراکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز) افزایش یافت. تلقیح با باکتری‌های محرک رشد باعث افزایش بیان ژن‌های آنتی‌اکسیدانت شده و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی را بهبود می‌بخشد (Sukweenadhi et al., 2018)، که منجر به حفاظت کلروپلاست در برابر گونه‌های فعال اکسیژن شده و سوپراکسیدها را حذف می‌کنند (Sarkar et al., 2018a, b).

ویژگی‌های فیتوشیمیایی (درصد و عملکرد اسانس):

نتایج جدول تجزیه و رایانس داده‌ها نشان داد تنش کم‌آبیاری و باکتری‌های محرک رشد بر درصد و عملکرد اسانس گیاه نعنای فلفلی اثر معنی‌داری ($P < 0/01$) دارند (جدول ۸). بررسی مقایسه میانگین داده‌ها نشان داد درصد اسانس و عملکرد اسانس گیاه نعنای فلفلی تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری کاهش پیدا کرد. هر چند در سطح تنش متوسط (۵۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک) درصد اسانس به‌شدت کاهش یافت به طوری که کمترین مقدار (۰/۶۰۵ درصد) (۳۸/۸۲ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد) را در بین تیمارها ثبت کرد، اما تنش شدید (۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک) باعث افزایش نسبی در مقدار شاخص مورد نظر شد. با این وجود، عملکرد اسانس با افزایش سطح تنش کم‌آبیاری، کاهش نشان داد و در سطح ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، کمترین مقدار آن (۰/۰۰۸ گرم در بوته) (۷۳/۳۳ درصد کاهش در مقایسه با تیمار شاهد) به‌دست آمد. کاربرد باکتری‌های محرک رشد تحت شرایط تنش و غیرتنش باعث افزایش قابل‌توجهی در درصد و عملکرد اسانس شد و سویه *Pseudomonas putida* در مقایسه با دیگر سویه مورد استفاده، عملکرد بهتری در افزایش درصد اسانس و عملکرد اسانس داشت (بجز عملکرد اسانس در سطح ۵۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک)، به طوری که در سطح ۸۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، بیشترین درصد اسانس (۱/۱۴۳) و عملکرد اسانس

غربال انواع اکسیژن فعال از آسیب به ساختارهای اساسی سلول پیشگیری کنند (Yang et al., 2021). سازوکارهای دفاعی سلول شامل آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی (آسکوربات، گلوتاتیون، توکروفول و کارتنوئیدها) و آنزیمی (سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز) است (Gupta et al., 2020). تحقیقات گذشته نیز روی نعنای فلفلی تحت تأثیر تنش کم‌آبیاری، افزایش فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، پراکسیداز و سوپراکسیداز دیسموتاز را نشان داده است (Ostadi et al., 2023; Akbarzadeh et al., 2023). آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نقش مهمی در غربال گونه‌های فعال اکسیژن و کاهش پراکسیداسیون لیپید داشته و باعث بهبود ساختار سلول و رشد گیاه می‌شوند (Akbarzadeh et al., 2023). کاتالاز یکی از مهمترین آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان است که نقش مهمی در سمیت‌زدایی پراکسید هیدروژن ایفا می‌کند (Gupta et al., 2020). مقدار افزایش در فعالیت آنزیم کاتالاز علاوه بر مرحله رشد گیاه، به رقم، نوع بافت گیاهی، شرایط آزمایش، شدت تنش اعمال شده و غیره بستگی دارد، با این حال، برخی پژوهشگران نیز گزارش کردند که فعالیت کاتالاز در شرایط تنش نسبت به شرایط بدون تنش افزایش بیشتری دارد (Zomorodi et al., 2022) که با نتایج پژوهش حاضر همخوانی دارد. پراکسیداز آنزیم شناخته‌شده دیگری است که در گیاهان عالی در تعدادی از فرآیندهای سلولی زیادی مانند سازوکار دفاعی میزبان، اتصال عرضی مونومرهای گلیکوپروتئین‌های غنی از هیدروکسی پرولین موجود در دیواره سلولی، اتصال عرضی پلی‌ساکاریدهای پکتیکی به وسیله اسیدهای فنولیک در دیواره سلولی و عمل چوبی‌شدن و همچنین چوب پنبه‌ای شدن شرکت دارد (Liu et al., 2019).

سازوکار غربال گونه‌های فعال اکسیژن به وسیله باکتری‌های محرک رشد از جمله پسودوموناس (*P. simiae* WCS417r) روی نعنای فلفلی (Chiappero et al., 2022) و پسودوموناس آزوتوفورمانس (*P. azotoformans*) روی گندم (Timmusk et al., 2014) نیز گزارش شده است. نتایج Zhang و همکاران (۲۰۲۰) در شناسایی بررسی تلقیح باکتری‌های محرک رشد در

آلمانی (*Matricaria chamomilla*) (Delfine et al., 2005) و پونه کوهی (*Origanum vulgare*) (Morshedloo et al., 2017) نیز کاهش متابولیت‌های ثانویه تحت تنش شدید خشک را گزارش شده است. با این حال، تولید اسانس در گیاهان دارویی و آروماتیک‌دار به عوامل زیادی شامل زمان برداشت، مرحله فنولوژیکی، اعمال کشاورزی و تنش‌های زیستی و غیرزیستی بستگی دارد (Morshedloo et al., 2015). در حقیقت، براساس شدت تنش و گونه گیاهی، مقدار اسانس می‌تواند افزایش، کاهش یا ثابت باقی بماند، اما عملکرد آنها کاهش پیدا می‌کند (Akbarzadeh et al., 2023).

تأثیر مثبت باکتری‌های محرک رشد روی درصد و عملکرد اسانس در گیاهان دارویی مختلف (Chiappero et al., 2022; Gupta et al., 2022; Khan et al., 2019) است که با نتایج پژوهش حاضر مطابقت دارد. نتایج پژوهش Chiappero و همکاران (۲۰۲۲) در بررسی تأثیر تنش خشکی و تلقیح باکتری‌های محرک رشد بر عملکرد اسانس و ترکیبات فرار در نعناع فلفلی نشان داد تلقیح با باکتری‌های محرک رشد *Bacillus* *amyloliquefaciens* GB03 (P. s. WCS417r) و باسیلوس در گیاهان تحت تنش کم‌آبیاری (۱۰۰، ۵۰ و ۳۵ درصد ظرفیت زراعی)، تأثیرات مشابهی روی تراکم کرک، اجزای اصلی اسانس و عملکرد کل داشت و افزایش آنها را به همراه داشت. اما انتشار ترکیبات فرار از گیاهان تنش‌دیده با گیاهان شاهد اختلاف زیادی نشان نداد. رشدونمو گیاه به‌طور مشخصی تحت تأثیر باکتری‌های محرک رشد است. علاوه بر تأمین عناصر کم‌مصرف برای گیاهان میزبان، می‌توانند دسترسی به محرک‌های رشد شیمیایی را نیز افزایش دهند (Gupta et al., 2022). سالیسیلیک اسید یک ترکیب فنلی شناخته شده است که به‌وسیله میکروارگانیزم‌ها ترشح می‌شود که برای رشدونمو گیاه ضروری است و از طریق بیان ژن‌های پروتئین‌های شوک حرارتی، آنتی‌اکسیدان‌ها و متابولیت‌های ثانویه مقاومت گیاهان به تنش کم‌آبیاری را افزایش می‌دهد (Khan et al., 2019). همچنین مطالعات نشان داده است گیاهان تحت شرایط تنش کم‌آبیاری ممکن است

(۰/۰۵۸ گرم در بوته) (به‌ترتیب ۳۹/۹ و ۹۳/۳۳ درصد افزایش در مقایسه با تیمار شاهد) را ثبت کرد (جدول ۹). تحقیقات زیادی افزایش (Ostadi et al., 2023; Akbarzadeh et al., 2023) و کاهش (صالحی ساردویی، ۱۳۹۹؛ خیری و همکاران، ۱۳۹۶؛ فتاحی سیاه کمری و همکاران، ۱۳۹۹) درصد اسانس و عملکرد اسانس نعناع فلفلی را در شرایط تنش کم‌آبیاری، گزارش کرده‌اند. به‌طور معمول در شرایط تنش کم‌آبیاری، بسته‌شدن روزنه‌ها باعث کاهش جذب دی‌اکسید کربن و سرعت فتوسنتز در گیاهان می‌شود و غلظت $NADPH+H^+$ به‌طور قابل‌توجهی در سلول‌های گیاهی در مقایسه با $NADP^+$ افزایش می‌یابد که می‌تواند به‌عنوان یک بازدارنده فتوسنتز عمل کند. در این حالت، شرایط تولید اجزا اسانس از طریق استفاده از $NADPH+H^+$ ، کارایی گیاهان تحت تنش کم‌آبیاری را افزایش می‌دهد (Amani Machiani et al., 2021). هر چند پژوهش Akbarzadeh و همکاران (۲۰۲۳) روی *Grapefruit* *mint* (*Mentha suaveolens* × *M. piperita*) نشان داد در تنش کم‌آبی ملایم و متوسط، محتوای اسانس گیاه افزایش یافت که این ممکن است به دلیل افزایش تراکم کرک‌های غده‌ای (*Glandular trichomes*) باشد، به‌طوری‌که با کاهش در سطح برگ، افزایش می‌یابد. در واقع، برگ و بلوغ غدد روغن (اسانس) و دامنه شرایط تنش، محتوای کل ترکیبات منوترپن را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Islam et al., 2020; Lange and Ahkami, 2013). مطالعات دیگری نشان داده است همواره با افزایش شدت تنش، میزان اسانس افزایش نمی‌یابد، زیرا در تنش‌های شدید، گیاه بیشتر مواد فتوسنتزی خود را صرف تولید ترکیب‌های تنظیم‌کننده اسمزی از جمله پرولین، گلیسین، بتائین و ترکیب‌های قندی مانند ساکارز، فروکتوز و فروکتان‌ها می‌کند تا شرایط لازم برای حیات آن فراهم شود (Gupta et al., 2020). در شرایط تنش شدید به‌دلیل بسته‌شدن روزنه‌ها، سرعت جذب دی‌اکسید کربن و متعاقب آن سرعت فتوسنتز در گیاهان کاهش می‌یابد که منجر به کاهش در تولید متابولیت‌های ثانویه می‌شود (Gupta et al., 2022). نتایج دیگری روی گیاهان دارویی و آروماتیک‌دار از جمله بابونه

نتیجه‌گیری

نتایج آزمایش نشان داد تنش کم‌آبیاری باعث کاهش مؤلفه‌های رشد (ارتفاع بوته، سطح برگ، وزن خشک برگ و کل بوته) و درصد و عملکرد اسانس گیاهان نعنای فلفلی شد. با این وجود استفاده از باکتری‌های محرک رشد (*Curtobacterium sp.*) و *Strain wlu* و *Pseudomonas putida*) تحت شرایط تنش و غیر تنش تأثیر مثبتی روی شاخص‌های مذکور داشت و در سطوح تنش کم آبیاری ۵۰ و ۲۰ درصد آب قابل‌دسترس در خاک، باعث افزایش جذب آب و در نتیجه افزایش محتوای نسبی آب برگ، سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای و مزوفیلی و همچنین افزایش سیستم دفاع آنتی‌اکسیدانی آنزیمی (شامل آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و آسکوربات پراکسیداز) و درصد و عملکرد اسانس در گیاهان تحت تیمار شد، در مقابل نشت الکترولیت و محتوای مالون دی‌آلدئید را کاهش داد که برآیند آن‌ها منجر به افزایش مؤلفه‌های رشدی در گیاهان شد. در بین باکتری‌های محرک رشد استفاده شده نیز سویه *Pseudomonas putida* به‌مراتب تأثیر بهتری در بهبود رشد گیاهان نعنای فلفلی تحت شرایط تنش کم آبیاری به همراه داشت.

توسط بسیاری از میکروب‌ها با تنظیم متابولیسم‌شان و مسیرهای مولکولی، برنامه‌ریزی مجدد شوند. تحقیقات نشان داده است برخی از متابولیت‌ها از جمله پیروویک اسید، سوکسینیک اسید، تیامین پیروفسفات، اوریدین دی‌فسفات و دی‌هیدروکسی استون به‌طور قابل‌توجهی در گیاهان تحت تنش کم‌آبیاری کاهش پیدا کردند. درحالی‌که، تیمار ازتوباکتر (*Azotobacter brasilense*) و باسیلوس، تجمع قند محلول، پروتئین‌ها، فنل‌ها، فلاونوئیدها، آبسزیک اسید و منوترپن‌های اکسیژنه را در گیاهان تحت تنش کم‌آبیاری و شوری افزایش داد (Gupta et al., 2021a,b; Asghari et al., 2020). عوامل کنترل زیستی و سوبستراهای محرک رشد گیاهان توسط میکروب‌های ریزوسفری تولید می‌شوند که در اطراف گیاهان زندگی می‌کنند (Gupta et al., 2021a). علاوه‌براین، این موجودات باعث افزایش دسترسی به مواد غذایی شده و ساختار خاک، اسیدیته، باروری و دسترسی به اکسیژن را تحت‌تأثیر قرار می‌دهند. از طریق منافذ زیادی در ریزوسفر و فیلوسفر، نیز توانایی گیاهان به تحمل خشکی و شوری را افزایش داده و رشد آنها را تحریک می‌کنند (Gupta et al., 2022).

منابع

خیری، عزیزاله، توری، هانیه، و مرتضوی، نجم‌الدین (۱۳۹۶). تأثیر تنش خشکی و جاسمونیک اسید روی صفات مورفولوژیکی و فیتوشیمیایی نعنای فلفلی. *تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران*، ۳۳(۲)، ۲۸۰-۲۶۸. 10.22092/IJMAPR.2017.106481.1783

صالحی ساردویی، علی (۱۳۹۹). بررسی اثرات تنش خشکی و سالیسیلیک اسید بر برخی صفات رشدی، رنگیزه‌های فتوسنتزی و عملکرد اسانس نعنای فلفلی (*Mentha piperita* L.). *یافته‌های نوین کشاورزی*، ۱۱(۲)، ۱۲۵-۱۳۷.

فتاحی سیاه‌کمری، سعید، آزاد قوجه بیگلو، حمیده، صالحی ساردویی، علی، فلاح‌ایمانی، افشار، و بابایی، خیرالله (۱۳۹۹). بررسی تأثیر تنش کمبود آب و اسید سالیسیلیک بر برخی صفات رشدی، رنگیزه‌های فتوسنتزی و عملکرد اسانس نعنای فلفلی. *فصلنامه گیاه و زیست فناوری ایران*، ۱۵(۲)، ۳۹-۵۱.

Adams, R. P. (2007). Identification of Essential Oil Components by Gas Chromatography/ Quadrupole Mass Spectroscopy. Allured Publishing Corporation, Carol Stream, IL.

Akbarzadeh, S., Morshedloo, M. R., Behtash, F., Mumivand, H., & Maggi, F. (2023). Exogenous β -aminobutyric acid (BABA) improves the growth, essential oil content, and composition of grapefruit mint (*Mentha suaveolens* \times *piperita*) under water deficit stress conditions. *Horticulturae*, 9, 354. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030354>

Ali, L., Khalid, M., Asghar, H. N., & Asgher, M. (2017). Scrutinizing of rhizobacterial isolates for improving drought resilience in maize (*Zea mays*). *International Journal of Agriculture Biology*, 19, 1054-1064. DOI: 10.17957/IJAB/15.0387

Amani Machiani, M., Javanmard, A., Morshedloo, M. R., Aghaee, A., & Maggi, F. (2021). Funneliformis mosseae inoculation under water deficit stress improves the yield and phytochemical characteristics of thyme in intercropping with soybean. *Scientific Reports*, 11, 15279. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-94681-9>

- Asghari, B., Khademian, R., & Sedaghati, B. (2020). Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) confer drought resistance and stimulate biosynthesis of secondary metabolites in pennyroyal (*Mentha pulegium* L.) under water shortage condition. *Scientia Horticulturae*, 263, 109132. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.109132>
- Chain, J. M., Tubert, E., Graciano, C., Castagno, L. N., Recchi, M., Pieckenstain, F. L., Estrella, M. J., Gudesblat, G., Amodeo, G., & Baroli, I. (2020). Growth promotion and protection from drought in *Eucalyptus grandis* seedlings inoculated with beneficial bacteria embedded in a superabsorbent polymer. *Scientific Reports*, 26, 18221. <https://doi.org/10.1038/s41598-020>
- Chance, B. & Maehly, A. C. (1955). Assay of catalase and peroxidase. In: *Methods in Enzymology*. (eds. Colowick, S. P. and Kaplan, N. D.) Pp. 764-775. Academic Press, New York.
- Chandra, D., Srivastava, R., Glick, B. R., & Sharma, A. K. (2020). Rhizobacteria producing ACC deaminase mitigate water-stress response in finger millet (*Eleusine coracana* (L.) Gaertn.). *Biotech*, 10(65), 1-15. <https://doi.org/10.1007/s13205-019-2046-4>
- Chiappero, J., Cappellari, L. D. R., Palermo, T. B., Giordano, W., & Banchio, E. (2022). Influence of drought stress and PGPR inoculation on essential oil yield and volatile organic compound emissions in *Mentha piperita*. *Horticulturae*, 8, 1120. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8121120>
- Cho, S. M., Anderson, A. J., & Kim, Y. C. (2018). Extracellular polymeric substances of *Pseudomonas chlororaphis* O6 induce systemic drought tolerance in plants. *Research Plant Disease*, 24, 242-247. <https://doi.org/10.5423/RPD.2018.24.3.242>
- Costa, O. Y. A., Raaijmakers, J. M., & Kuramae, E. E. (2018). Microbial extracellular polymeric substances: Ecological function and impact on soil aggregation. *Frontiers in Microbiology*, 9, 1-14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01636>
- Delfine, S., Loreto, F., Pinelli, P., Tognetti, R., & Alvino, A. (2005). Isoprenoids content and photosynthetic limitations in rosemary and spearmint plants under water stress. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106, 243-252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.012>
- Fischer, R. A. & Maurer, R. (1998). Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29, 897-912. <https://doi.org/10.1071/AR9780897>
- Forni, C., Duca, D., & Glick, B. R. (2017). Mechanisms of plant response to salt and drought stress and their alteration by rhizobacteria. *Plant and Soil*, 410, 335-356. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3007-x>
- Gorgini Shabankareh, H., Khorasaninejad, S., & Soltanloo, H. (2021). Physiological response and secondary metabolites of three lavender genotypes under water deficit. *Scientific Reports*, 11(1), 19164. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98750-x>
- Gupta, A., Mishra, R., Rai, S., Bano, A., Pathak, N., Fujita, M., Kumar, M., & Hasanuzzaman, M. (2022). Mechanistic insights of plant growth promoting bacteria mediated drought and salt stress tolerance in plants for sustainable agriculture. *International Journal of Molecular Sciences*, 23, 3741. <https://doi.org/10.3390/ijms23073741>
- Gupta, A., Bano, A., Rai, S., Kumar, M., Ali, J., & Sharma, S. (2021a). ACC deaminase producing plant growth promoting rhizobacteria enhance salinity stress tolerance in *Pisum sativum*. *Biotechnology*, 11, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s13205-021-03047-5>
- Gupta, A., Rai, S., Bano, A., Khanam, A., Sharma, S., & Pathak, N. (2021b). Comparative evaluation of different salt-tolerant plant growthpromoting bacterial isolates in mitigating the induced adverse effect of salinity in *Pisum sativum*. *Biointerface Reseach in Applied Chemistry*, 11, 13141-13154. <https://doi.org/10.33263/BRIAC115.1314113154>
- Gupta, A., Rico-Medina, A., & Cano-Delgado, A. I. (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368(6488), 266-269. DOI: 10.1126/science.aaz7614
- Gupta, S. & Pandey, S. (2019). ACC deaminase producing bacteria with multifarious plant growth promoting traits alleviates salinity stress in French bean (*Phaseolus vulgaris*) plants. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1-17. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01506>
- Hokmalipour, S. (2017). Evaluate the effect of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) and nitrogen fertilizer on yield and some agronomic and physiological traits of medicinal plant of Peppermint (*Mentha piperita* L.). *Plant Ecophysiology*, 133-144. 10.17660/ActaHortic.2012.964.15
- Islam, S. & Mohammad, F. (2020). Triacantanol as a dynamic growth regulator for plants under diverse environmental conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 26, 871-883. <https://doi.org/10.1007/s12298-020-00815-0>
- Chrysargyris, A., Laoutari, S., Litskas, V. D., Stavrinides, M. C., & Tzortzakis, N. (2016). Effects of water stress on lavender and sage biomass production, essential oil composition and biocidal properties against *Tetranychus urticae* (Koch). *Scientia Horticulturae*, 213, 96-103. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.10.024>
- Jochum, M. D., McWilliams, K. L., Borrego, E. J., Kolomiets, M. V., Niu, G. H., Pierson, E. A., & Jo, Y. K. (2019). Bioprospecting plant growthpromoting rhizobacteria that mitigate drought stress in grasses. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1-9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02106>
- Kapoor, D., Bhardwaj, S., Landi, M., Sharma, A., Ramakrishnan, M., & Sharma, A. (2020). The impact of drought in

- plant metabolism: how to exploit tolerance mechanisms to increase crop production. *Applied Sciences*, 10, 5692. <https://doi.org/10.3390/app10165692>
- Kaushal, M. (2019). Microbes in cahoots with plants: MIST to hit the Jackpot of agriculture productivity during drought. *International Journal of Molecular Sciences*, 20, 1769. <https://doi.org/10.3390/ijms20071769>
- Khamwan, S., Boonlue, S., Jogloy, S., & Mongkolthanaruk, W. (2018). Characterization of endophytic bacteria and their response to plant growth promotion in *Helianthus tuberosus* L. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 13, 153-159. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2017.12.007>
- Khan, N., Asghari B., Atikur Rahman, M., Jia G., Zhiyu K., & Babar, M. (2019). Comparative physiological and metabolic analysis reveals a complex mechanism involved in drought tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) induced by PGPR and PGRs. *Scientific Reports*, 9(1), 1-19. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-38702-8>
- Khanghahi, M. Y., Crecchio, C., & Verbruggen, E. (2021). Shifts in the rhizosphere and endosphere colonizing bacterial communities under drought and salinity stress as affected by a biofertilizer consortium. *Microbial Ecology*, 1-13. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01856-y>
- Kohler, J., Caravaca, F., Carrasco, L., & Roldan, A. (2006). Contribution of *Pseudomonas mendocina* and *Glomus intraradices* to aggregate stabilization and promotion of biological fertility in rhizosphere soil of lettuce plants under field conditions. *Soil Use and Management*, 22, 298-304. <https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2006.00041.x>
- Kohler, J., Caravaca, F., & Roldan, A. (2009). Effect of drought on the stability of rhizosphere soil aggregates of *Lactuca sativa* grown in a degraded soil inoculated with PGPR and AM fungi. *Applied Soil Ecology*, 42, 160-165. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.03.007>
- Kong, I., Pascal, D., & Liew Phing, P. (2022). Polysaccharide-based edible films incorporated with essential oil nanoemulsions: Physico-chemical, mechanical properties and its application in food preservation; A review. *Foods*, 11(4), 555. <https://doi.org/10.3390/foods11040555>
- Lange, B. M. & Ahkami, A. (2013). Metabolic engineering of plant monoterpenes, sesquiterpenes and diterpenes-current status and future opportunities. *Plant Biotechnology Journal*, 11, 169-196. <https://doi.org/10.1111/pbi.12022>
- Liu, J., Hasanuzzaman, M., Wen, H. L., Zhang, J., Peng, T., Sun, H. W., & Zhao, Q. Z. (2019). High temperature and drought stress cause abscisic acid and reactive oxygen species accumulation and suppress seed germination growth in rice. *Protoplasma*, 256, 1217-1227. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01354-6>
- Lutts, S., Kinet J. M., & Jules, B. (1996). NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. *Annals of Botany*, 78(3), 389-398. <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0134>
- MacAdam, J. W., Curtis, J. N., & Robert, E. S. (1992). Peroxidase activity in the leaf elongation zone of tall fescue: I. Spatial distribution of ionically bound peroxidase activity in genotypes differing in length of the elongation zone. *Plant Physiology*, 99(3), 872-878. <https://doi.org/10.1104/pp.99.3.872>
- Menendez, E. & Paco, A. (2020). Is the application of plant probiotic bacterial consortia always beneficial for plants? Exploring synergies between rhizobial and non-rhizobial bacteria and their effects on agro-economically valuable crops. *Life*, 10(3), 24. <https://doi.org/10.3390/life10030024>
- Morshedloo, M. R., Craker, L. E., Salami, A., Nazeri, V., Sang, H., & Maggi, F. (2017). Effect of prolonged water stress on essential oil content, compositions and gene expression patterns of mono-and sesquiterpene synthesis in two Oregano (*Origanum vulgare* L.) subspecies. *Plant Physiology and Biochemistry*, 111, 119-128. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.11.023>
- Morshedloo, M. R., Ebadi, A., Maggi, F., Fattahi, R., Yazdani, D., & Jafari, M. (2015). Chemical characterization of the essential oil compositions from Iranian populations of *Hypericum perforatum* L. *Industrial Crops and Products*, 76, 565-573. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2015.07.033>
- Moshabaki Isfahani, F., Tahmourespour, A., Hoodaji, M., Ataabadi, M., & Mohammadi, A. (2018). Characterizing the new bacterial isolates of high yielding exopolysaccharides under hypersaline conditions. *Journal of Cleaner Production*, 185, 922-928. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2018.03.030>
- Mukherjee, P., Mitra, A., & Roy, M. (2019). Halomonas rhizobacteria of *Avicennia marina* of India Sundarbans promote rice growth under saline and heavy metal stresses through exopolysaccharide production. *Frontiers in Microbiology*, 10, 1-18. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01207>
- Nakano, Y. & Kozi, A. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22(5), 867-880. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232>
- Niu, X., Song, L., Xiao, Y., & Ge, W. (2018). Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid and their potential in alleviating drought stress. *Frontiers in Microbiology*, 8, 2580. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02580>
- Ostadi, A., Javanmard, A., Amani Machiani, M., & Kakaie, K. (2023). Optimizing antioxidant activity and phytochemical properties of peppermint (*Mentha piperita* L.) by integrative application of aiofertilizer and atress-modulating nanoparticles under drought stress conditions. *Plants*, 12, 151. <https://doi.org/10.3390/plants12010151>
- Ritchie, S., Henry, W., Nguyen, T., & Scott Holaday, A. (1990). Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Science*, 30(1), 105-111.

- <https://doi.org/10.2135/cropsci1990.0011183X003000010025x>
- Safari, M., Mousavi-Fard, S., Rezaei Nejad, A., Sorkheh, K., & Sofo, A. (2020). Exogenous salicylic acid positively affects morpho-physiological and molecular responses of *Impatiens walleriana* plants grown under drought stress. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 19, 969-984. <https://doi.org/10.1007/s13762-020-03092-2>
- Saikia, J., Sarma, R. K., Dhandia, R., Yadav, A., Bharali, R., Gupta, V. K., & Saikia, R. (2018). Alleviation of drought stress in pulse crops with ACC deaminase producing rhizobacteria isolated from acidic soil of Northeast India. *Scientific Reports*, 23, 3560. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21921-w>
- Sandhya, V., Shrivastava, M., Ali, S. Z., & Sai Shiva Krishna Prasad, V. (2017). Endophytes from maize with plant growth promotion and biocontrol activity under drought stress. *Russian Agricultural Sciences*, 43, 22-34. <https://doi.org/10.3103/S1068367417010165>
- Sarkar, A., Ghosh, P. K., Pramanik, K., Mitra, S., Soren, T., Pandey, S., Mondal, M. H., & Maiti, T. K. (2018a). A halotolerant *Enterobacter* sp. displaying ACC deaminase activity promotes rice seedling growth under salt stress. *Research in Microbiology*, 169, 20-32. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2017.08.005>
- Sarkar, J., Chakraborty, B., & Chakraborty, U. (2018b). Plant growth promoting rhizobacteria protect wheat plants against temperature stress through antioxidant signaling and reducing chloroplast and membrane injury. *Journal of Plant Growth Regulation*, 37, 1396-1412. <https://doi.org/10.1007/s00344-018-9789-8>
- Sharma, L., Dalal, M., Verma, R. K., Kumar, S. V. V., Yadav, S. K., Pushkar, S., Kushwaha, S. R., & Bhowmik, A. (2018). Chinnusamy V auxin protects spikelet fertility and grain yield under drought and heat stresses in rice. *Environmental and Experimental Botany*, 150, 9-24. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.02.013>
- Silambarasan, S., Logeswari, P., Valentine, A., & Cornejo, P. (2019). Role of *Curtobacterium herbarum* strain CAH5 on aluminum bioaccumulation and enhancement of *Lactuca sativa* growth under aluminum and drought stresses. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 183, 109573. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109573>
- Starman, T. & Lombardini, L. (2006). Growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence of four ornamental herbaceous perennials during water deficit conditions. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 131(4), 475. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.131.4.469>
- Sukweenadhi, J., Balusamy, S. R., Kim, Y. J., Lee, Ch., Kim, Y. J., Koh, S. C., & Yang, D. C. (2018). A growth-promoting bacteria, *Paenibacillus yonginensis* DCY 84T enhanced salt stress tolerance by activating defense-related systems in *Panax ginseng*. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1-17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00813>
- Tahir, M., Khalid, U., Khan, M. B., Shahid, M., Ahmad, I., Akram, M., Ijaz, M., Hussain, M., Farooq, A., Naeem, M. A., & Ahmad, N. (2019). Auxin and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase activity exhibiting rhizobacteria improved maize quality and productivity under drought conditions. *International Journal of Agriculture Biology*, 21, 943-954. DOI: 10.17957/IJAB/15.0979
- Timmusk, S., Abd El-Daim, I. A., Copolovici, L., Tanilas, T., Kannaste, A., Behers, L., Nevo, E., Seisenbaeva, G., Stenstrom, E., & Niinemets, U. (2014). Drought-tolerance of wheat improved by rhizosphere bacteria from harsh environments: Enhanced biomass production and reduced emissions of stress volatiles. *Plos One*, 9, e96086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096086>
- Tiwari, H., Agarwal, R., & Bhatt, P. (1998). Photosynthesis, stomata resistance and related characteristics as influenced by potassium under normal water supply and water stress condition in rice. *Indian Plant Physiology*, 3, 314-316.
- Vimal, S. R., Patel, V. K., & Singh, J. S. (2019). Plant growth promoting *Curtobacterium albidum* strain SRV4: An agriculturally important microbe to alleviate salinity stress in paddy plants. *Ecological Indicators*, 105, 553-562. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.014>
- Vives-Peris, V., Gomez-Cadenas, A., & Perez-Clemente, R. M. (2018). Salt stress alleviation in citrus plants by plant growthpromoting rhizobacteria *Pseudomonas putida* and *Novosphingobium* sp. *Plant Cell Reports*, 37, 1557-1569. <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2328-z>
- Wang, F. Z. B., Sun, Z., & Zhu, C. (2009). Relationship between proline and Hg²⁺-induced oxidative stress in a tolerant rice mutant. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 56, 723-731. <https://doi.org/10.1007/s00244-008-9226-2>
- Wang, L., Donge, S., Liu, L., Ma, Y., Li, S., & Wei, L. (2018). Transcriptome profiling reveals PEG-simulated drought, heat and combined stress response mechanisms in soybean. *Comput Biology Chemistry*, 77, 413-419. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2018.09.012>
- Yang, X., Lu, M., Wang, Y., Wang, Y., Liu, Z., & Chen, S. (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, 7(3), 50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>
- Zhang, H., Sun, X., & Dai, M. (2022). Improving crop drought resistance with plant growth regulators and rhizobacteria: Mechanisms, applications, and perspectives. *Plant Commun*, 3, 100228. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100228>
- Zhang, M., Yang, L., Hao, R., Bai, X., Wang, Y., & Yu, X. (2020). Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria isolated from jujube (*Ziziphus jujuba*) and their potential to enhance drought tolerance. *Plant and Soil*,

452, 423-440. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04582-5>

Zomorodi, N., Rezaei Nejad, A., Mousavi-Fard, S., Feizi, H., Tsaniklidis, G., & Fanourakis, D. (2022). Potency of titanium dioxide nanoparticles, sodium hydrogen sulfide and salicylic acid in ameliorating the depressive effects of water deficit on periwinkle ornamental quality. *Horticulturae*, 8(8), 675. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8080675>

Zubair, M., Hanif, A., Farzand, A., Sheikh, T. M. M., Khan, A. R., Suleman, M., Ayaz, M., & Gao, X. W. (2019). Genetic screening and expression analysis of psychrophilic *Bacillus* spp. reveal their potential to alleviate cold stress and modulate phytohormones in wheat. *Microorganisms*, 7, 1-26. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7090337>

Effect of growth promoting bacteria *Pseudomonas putida* and *Curtobacterium* sp. strain WLU on the growth and essential oil of Peppermint plants (*Mentha piperita* L.) under water deficit stress conditions

Maryam Karimi Sernawi¹, Abdolhossein Rezaei Nejad^{1*}, Sadegh Mousavi-Fard², Hossein Mirzai Najafgholi³, and Farhad Beiranvand¹

¹ Department of Horticultural Sciences, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran

² Department of Horticultural Sciences, Faculty of Agriculture, Shahrekord University, Chaharmahal Bakhtiari, Iran

³ Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Lorestan University, Khorramabad, Iran
(Received: 2024/01/03, Accepted: 2024/05/14)

Abstract

In order to evaluate the reaction of the peppermint plant (*Mentha piperita* L.) to water deficit stress and the use of growth-promoting bacteria, a factorial experiment was conducted in the form of a completely randomized design with four replications in the research greenhouses of the Faculty of Agriculture of Lorestan University in 2022. The first factor included water deficit stress (80, 50, and 20% available water content (AWC)), and the second factor included growth-promoting bacteria (without the use of bacteria (control), *Pseudomonas putida* strain, and *Curtobacterium* sp. strain wlu). The results of the present experiment show the water deficit stress had a significant effect on the morphophysiological and biochemical indicators, so that at the level of 20% AWC, it increased electrolyte leakage (219%), malondialdehyde concentration (50%) and the activity of antioxidant enzymes such as catalase (1174%), peroxidase (308%) and ascorbate peroxidase (82.7%) compared to the control treatment, but growth components such as plant height, stem number, total fresh and dry weight (29.3%, 37.2%, 56.1% and 55.5%, respectively), relative leaf water content (36.1%), essential oil percentage and yield (38.8% and 71.6%, respectively) decreased compared to the control treatment. Photosynthesis rate, intracellular carbon dioxide concentration, stomatal conductance, and mesophyll conductance also decreased by 76.5%, 61.8%, 40%, and 38.5%, respectively, under water deficit stress conditions of 20% AWC. The application of growth-promoting bacteria in stress and non-stress conditions improved the growth components by increasing water absorption through root growth, increasing the activity of antioxidant enzymes, and increasing the rate of photosynthesis and stomatal conductance. Also, the percentage of essential oil and the yield of essential oil increased under the influence of the use of growth-promoting bacteria. In general, the results showed that the treatment of growth-promoting bacteria, especially the *Pseudomonas putida* strain, improved the water balance through increasing water absorption, increased biomass due to increasing the rate of photosynthesis, and also increased the activity of antioxidant enzymes to reduce the negative effects of water deficit stress in peppermint.

Keywords: Ascorbate peroxidase, Essential oil yield, Mesophyll conductance, Water deficit stress

Corresponding author, Email: rezaeinejad.h@lu.ac.ir