تأثیر اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک بر تغییرات رشدی و فیزیولوژیک گیاه گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری

مریم حقیقی[1*] و فاطمه منصوری[1]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۳/۱۲؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۵/۲۷)

چکیده

اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک به‌عنوان انتقال‌دهنده پیام در عکس‌العمل گیاهان به تنش‌های زنده و غیرزنده، از جمله شوری، عمل می‌کنند. به‌منظور بررسی اثر سطوح مختلف تنش شوری و کاربرد اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک بر رشد و فتوسنتز گیاه گوجه‌فرنگی، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل سطوح مختلف شوری (S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰ و S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار) و سطوح مختلف اسید جاسمونیک (JA۱ شاهد، JA۲ یک و JA۳ دو میلی‌مولار) و اسید سالیسیلیک (SA۱ شاهد و SA۲ ۱۰ میلی‌مولار) با سه تکرار، برنامه‌ریزی شدند. نتایج نشان داد که اسید سالیسیلیک باعث کاهش وزن تر و خشک شاخساره در شوری S۰ و افزایش این شاخص‌ها در شوری S۳ شد. در شوری‌های S۱ و S۲، اسید جاسمونیک در غلظت زیاد (JA۳) باعث کاهش وزن تر شاخساره شد. میزان فعالیت آنتی‌اکسیدانی در S۰ و S۱ با افزودن اسید جاسمونیک روند افزایشی و در S۲ روند نزولی داشت. فعالیت آنتی‌اکسیدانی و میزان پرولین در غلظت‌های کم شوری تحت تأثیر اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک افزایش یافت، اما در غلظت‌های زیاد شوری مؤثر نبود. به‌طور کلی، به‌نظر می‌رسد استفاده از هورمون‌های مذکور در سطوح کم شوری با تغییر در میزان فتوسنتز و کلروفیل بر میزان رشد و کاهش آن تحت تنش شوری مؤثرتر از غلظت‌های زیاد شوری است. همچنین، اسید جاسمونیک در غلظت‌های کمتر، مؤثرتر از غلظت‌های زیاد آن عمل کرد.

کلمات کلیدی: فتوسنتز، فعالیت روزنه‌ای، تنظیم‌کننده‌های رشد

مقدمه

تنش‌های محیطی از عوامل محدود کننده تولیدات زراعی هستند که با مختل ساختن متابولیسم طبیعی گیاه، رشد آن را محدودکرده و در نهایت، محصول را کاهش می‌دهند (۴). در اکثر مناطق دنیا، پس از تنش خشکی، تنش شوری عمده‌ترین تنش محیطی است که از طریق کاهش پتانسیل اسمزی و اختلال در جذب برخی عناصر غذایی، رشد و عملکرد محصولات را محدود می‌کند. گیاهانی که در خاک‌های شور رشد می‌کنند، به‌دلیل خواص

۱. گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان

*مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: mhaghighi@cc.iut.ac.ir

اسمزی، علاوه‌بر تنش شوری، با تنش کم‌آبی مواجه شده، که این عامل سبب کاهش سرعت رشد گیاه می‌شود. این امر موجب اختلال در تقسیم سلولی و بزرگ شدن سلول‌ها شده و تمام واکنش‌های متابولیک گیاه تحت تأثیر قرار می‌گیرد. همچنین، افزایش یون‌های سدیم و کلر موجب کاهش جذب یون‌های ضروری، از جمله پتاسیم، کلسیم، آمونیم و نیترات شده و از فعالیت آنزیم‌ها کاسته و ساختار غشاء را برهم می‌زند (۱۲). جدا از اثرهای سمی و اسمزی شوری، غلظت زیاد کلرید سدیم باعث افزایش تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن می‌شود. گونه‌های فعال اکسیژن به‌شدت فعال بوده و در صورت عدم حضور هرگونه مکانیزم کلات‌کنندگی باعث تحریک تغییرات زیاد در متابولیسم طبیعی از طریق اکسیداسیون چربی‌ها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک می‌شود (۷).

رشد گیاهان نتیجه تلفیق و تنظیم فرایندهای فیزیولوژیک است. محدودیت رشد گیاهان نمی‌تواند به یک فرایند فیزیولوژیک نسبت داده شود. فرایند غالب فیزیولوژیک، فتوسنتز است. اولین تأثیر تنش شوری و خشکی روی فتوسنتز است (۶). شواهدی وجود دارد که به‌دلیل کاهش سنتز و یا تخریب رنگدانه‌های موجود در گیاه (کلروفیل و کاروتنویید‌ها) در اثر شوری، فتوسنتز گیاه به‌شدت دچار کاهش می‌شود (۱۸).

گیاهان پس از درک شرایط تنش، پیام‌هایی را به جریان‌های مختلف متابولیک سلولی می‌فرستند تا ژن‌های دفاعی فعال شوند. مولکول‌های زیادی از جمله اسید جاسمونیک، اتیلن واسید سالیسیلیک به‌عنوان انتقال‌دهنده پیام در شرایط تنش معرفی شده‌اند (۱۷). اسید جاسمونیک و متیل استر آن (متیل‌جاسمونات)، ژن‌های دخیل در عکس‌العمل گیاهان به تنش‌های زنده و غیرزنده را القا می‌کنند (۱۷). آنها از طریق فعال کردن فرایندهایی شامل بسته شدن روزنه‌ها، تنظیم هدایت آبی و تنظیم فرایندهای توسعه-ای مؤثر بر مقاومت به تنش، مانند پیری و ریزش، درگیر هستند (۹). اسید سالیسیلیک یا ارتوهیدروکسی بنزوئیک اسید و ترکیبات مربوطه، به گروهی از ترکیبات فنولی تعلق دارند (۹) که از سلول‌های ریشه تولید می‌شوند و نقش محوری در تنظیم فرایندهای فیزیولوژیک مختلف مثل رشد و نمو گیاه، جذب یون‌ها، فتوسنتز و جوانه‌زنی ایفا می‌کنند (۱۷). اسید سالیسیلیک بسته به غلظت، زمان و گیاه مورد استفاده، دارای آثار دوگانه است. اما در غلظت‌های مناسب، با کاهش تخریب رنگیزه کلروفیل، افزایش توان آنتی‌اکسیدانی سلول و سنتز پروتئین‌های جدید، از دستگاه فتوسنتزی حمایت می‌کند (۱۵). پاپاوا و همکاران (۱۵) بیان کردند که اسید سالیسیلیک باعث تأخیر در کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی در شرایط تنش شوری شده است. طبق گزارش‌های خودری (۱۳)، اسید سالیسیلیک به‌علت تعدیل در کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی و احتمالاً با حفظ ساختار و فعالیت روبیسکو باعث افزایش مقدار قندها می‌شود. گزارش شده که تیمار بذری و محلول‌پاشی برگی بوته لوبیا با اسید سالیسیلیک تحت تنش شوری باعث افزایش طول شاخساره، تعداد و سطح برگ در بوته، وزن تازه بوته، راندمان مصرف آب، محتوای کلروفیل و کاروتنوئید، پرولین، آسکوربیک اسید و غلظت نیتروژن، فسفر، پتاسیم و کلسیم شد (۱۱). رحیمی تشی و همکاران (۳) هم گزارش کردند که در گندم، پیش‌تیمار بذرها با اسید سالیسیلیک، در شرایط تنش، پارامترهای رشد، رنگیزه‌های فتوسنتزی و محتوای پروتئین کل را افزایش و اثرات مخرب تنش شوری در گیاه گندم را تا حدی بهبود داد.

اسید جاسمونیک به‌عنوان گروه جدید از تنظیم‌کننده‌های رشد درون‌زا در بسیاری از گونه‌های گیاهی شناخته شده است که بسیاری از پاسخ‌های فیزیولوژیک و محیطی را تنظیم می‌کند. اسید جاسمونیک عضوی از رده جاسمونات‌های هورمون گیاهی است. اسید جاسمونیک ابتدا در کلروپلاست و در ادامه در پراکسی‌زوم‌ها از اسید لینولئیک ساخته می‌شود. بزرگترین وظیفه اسید جاسمونیک تنظیم کردن رشد گیاه است که شامل ممانعت از رشد، پیری و ریزش برگ گیاه است. این اسید، همچنین در به‌وجود آمدن جوانه در سیب‌زمینی، سیب‌زمینی هندی و پیاز نقش دارد. این اسید نقش مهمی در پیچ‌خوردگی در گیاهان و همچنین مقاومت سیستماتیک آنان دارد. هنگامی که گیاهان توسط حشره‌ها مورد حمله قرار می‌گیرند، گیاهان با آزاد کردن

اسید جاسمونیک، واکنش نشان می‌دهند. این عمل، از هضم کردن پروتئین توسط حشره ممانعت به‌عمل می‌آورد. تیمار درختان زیتون تحت تنش شوری با اسید جاسمونیک باعث افزایش مقاومت درختان به شوری و در نتیجه افزایش تشکیل میوه، مقدار محصول و ویژگی‌های کیفی میوه شد (۸).

با توجه به اینکه بخش وسیعی از کشور ایران را مناطق شور و یا مناطق با محدودیت آبی تشکیل می‌دهد، لذا اتخاذ فنون مناسب با هدف افزایش تحمل گیاهان به شرایط تنش‌زا، ضروری به‌نظر می‌رسد. بنابراین، هدف این مطالعه، بررسی اثر اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک بر ویژگی‌های رشد، فاکتورهای فتوسنتزی، فعالیت آنتی‌اکسیدانی و پاسخ‌های گیاه گوجه‌فرنگی به تنش شوری به‌منظور درک بیشتر مکانیزم‌های مقاومت در این گیاهان است.

مواد و روش‌ها

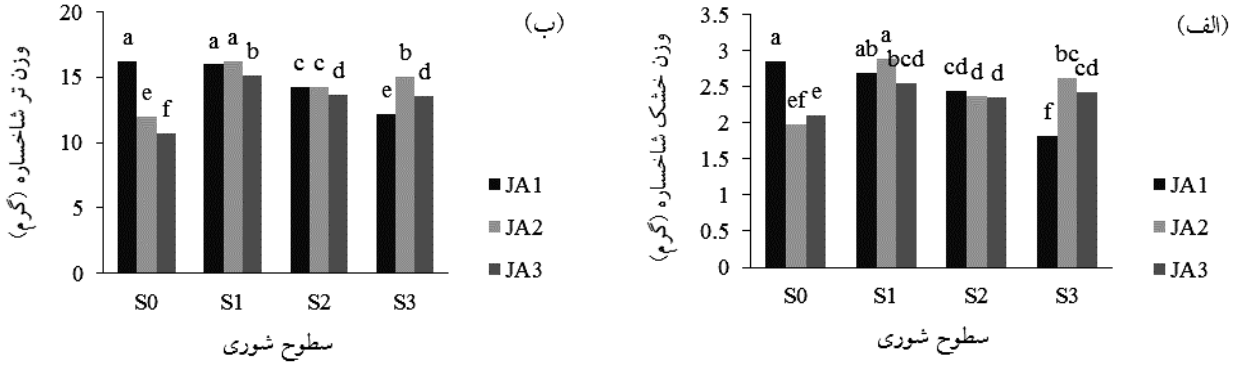
به‌منظور بررسی اثر سطوح مختلف شوری، اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک بر خصوصیات رویشی، فتوسنتزی و فنول گیاه گوجه‌فرنگی (*Solanum lycopersicum* L.)، آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه صنعتی اصفهان انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل سطوح مختلف شوری (S0 شاهد، S1 شوری ۱۰۰، S2 شوری ۱۵۰ و S3 شوری ۲۰۰ میلی‌مولار) و سطوح مختلف اسید جاسمونیک (JA۱ شاهد، JA۲ یک و JA۳ دو میلی‌مولار) و اسید سالیسیلیک (SA۱ شاهد و SA۲ ۱۰ میلی‌مولار) با سه تکرار بود. پس از استقرار کامل نشاهای انتقال یافته به گلدان‌ها (یک هفته بعد از انتقال نشاها) تیمارها اعمال شد. بدین منظور، تیمارهای شوری طی سه مرحله در سه روز متوالی به‌صورت آبیاری به گیاهان داده شد تا به غلظت مورد نظر رسید. پس از گذشت یک هفته از اعمال تیمار شوری، اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک به‌صورت هفتگی روی گیاهان محلول‌پاشی شدند. سپس فاکتورهای فتوسنتزی، میزان پرولین، فعالیت‌های آنتی‌اکسیدانی و میزان فنول، ۱۰ روز پس از اعمال تیمار شوری و وزن تر و خشک شاخساره و ریشه در پایان آزمایش (یک ماه پس از اعمال تیمارها) اندازه‌گیری شدند.

به‌منظور اندازه‌گیری وزن تر شاخساره و ریشه، شاخساره و ریشه از محل طوقه از هم جدا و با کمک ترازوی دیجیتال وزن شد و برای اندازه گیری وزن خشک در آون دمای ۷۰ درجه سلسیوس به‌مدت ۴۸ ساعت قرار داده شد و مجدداً با کمک ترازو وزن شد.

شاخص کلروفیل برگ، که نمایانگر میزان کلروفیل برگ است، توسط دستگاه کلروفیل‌سنج (SPAD) (مدل ۵۰۲ ساخت شرکت مینولتا، ژاپن) اندازه‌گیری شد.

به‌منظور اندازه‌گیری میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ (میکرومول CO_2 بر مترمربع بر ثانیه)، مقاومت روزنه‌ای (مترمربع در ثانیه در مول)، میزان تعرق (میلی‌مول بر مترمربع بر ثانیه) و غلظت CO_2 درون روزنه‌ای (میکرومول بر مول) از دستگاه پرتابل سنجش فتوسنتز (LI, 6100 شرکت لای‌کور، ایالات متحده آمریکا) استفاده شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها در ساعت ۱۱ صبح و در شدت نور معادل ۱۲۰۰–۱۴۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه انجام شد. در هر تیمار، صفات مورد نظر از برگ‌های میانی کاملاً توسعه‌یافته با ۳ تکرار اندازه‌گیری شد. داده‌ها ۳۰ ثانیه پس از قرار دادن برگ در داخل محفظه دستگاه ثبت شدند (۱۰). هدایت مزوفیلی (میلی‌مول CO_2 در مترمربع در ثانیه) از تقسیم کردن فتوسنتز به غلظت CO_2 درون روزنه‌ای به‌دست آمد (۱۰). به‌منظور تعیین کارایی مصرف آب فتوسنتزی (میکرومول CO_2 بر مول H_2O) میزان فتوسنتز به هدایت روزنه‌ای تقسیم شده است. کارایی مصرف آب فتوسنتزی شاخصی است که میزان فتوسنتز به ازای هر واحد هدایت روزنه‌ای و تعرق را نشان می‌دهد.

اندازه‌گیری میزان فنول کل شاخساره با استفاده از فولین کالتیو بر اساس روش مک دونالد و همکاران (۵) بر پایه میزان گالیک اسید در هر گرم وزن تازه شاخساره با استفاده از اسپکتروفتومتر (V-530, JASCO, Japan) با طول موج ۷۶۵ نانومتر انجام شد. به‌منظور اندازه‌گیری میزان فنول مترشحه ریشه (Root exudates) بدین صورت عمل شد که ریشه گیاه



شکل ۱. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) وزن خشک شاخساره و ب) وزن تر شاخساره.
ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.
(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار اسید جاسمونیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار)

به‌مدت ۴ ساعت در آب مقطر قرار داده شده و هوادهی در آن صورت گرفت. پس از خروج عصاره ریشه، میزان فنول در آن اندازه‌گیری شد.

برای اندازه‌گیری فعالیت آنتی‌اکسیدانی برگ‌های گیاه گوجه‌فرنگی، به ۰/۲ گرم از بافت تازه ۱۰ میلی‌لیتر متانول اضافه شد، سپس سانتریفیوژ شد و به ۵۰ میکرولیتر عصاره متانولی به ۹۵۰ میکرولیتر محلول DPPH اضافه شده و سپس در دمای اتاق به‌مدت ۱۵ دقیقه در شرایط تاریکی نگه داری و سرانجام کاهش در جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۱۵ نانومتر تعیین شد:

$$DPPH_{sc} = ((A_{cont} - A_{samp})/ A_{cont}) \times 100 \quad [۱]$$

که $DPPH_{sc}$ درصد بازدارندگی، A_{samp} میزان جذب (نمونه+DPPH) و A_{cont} میزان جذب DPPH است.

تجزیه و تحلیل آماری با برنامه آماری Statestix8 انجام و مقایسه میانگین داده‌ها به کمک آزمون LSD در سطح احتمال ۵٪ محاسبه شد.

نتایج

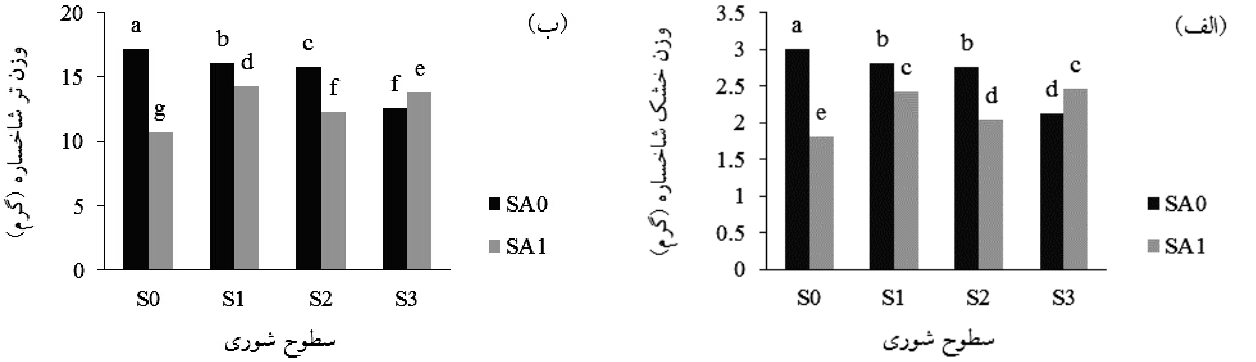
اسید سالیسیلیک در شوری S۰ باعث کاهش و در شوری S۳ موجب افزایش وزن تر و خشک شاخساره شد. در شوری‌های S۱ و S۲ اسید جاسمونیک در غلظت زیاد (JA۳) باعث کاهش وزن تر شاخساره شد و وزن خشک شاخساره تفاوت معنی‌داری در دو غلظت شوری S۱ و S۲ نسبت به زمانی که اسید جاسمونیک استفاده نشده بود نداشت (شکل ۱- الف و ب).

وزن تر و خشک شاخساره با افزایش شوری از سطح S۰ تا S۲ کاهش یافته، ولی افزودن اسید سالیسیلیک در S۳، تحت تأثیر افزودن SA۱، باعث افزایش وزن شاخساره شده است (شکل ۲- الف و ب).

وزن تر و خشک ریشه با افزودن اسید جاسمونیک در سطح شوری شاهد کاهش یافت. وزن تر ریشه با افزایش غلظت اسید جاسمونیک در S۱ افزایش یافت. JA۲ و JA۳ باعث افزایش وزن تر در S۲ و وزن خشک در S۱، S۲ و S۳ شدند. اما این دو غلظت اسید جاسمونیک تفاوت معنی‌داری نداشتند (شکل ۳- الف و ب).

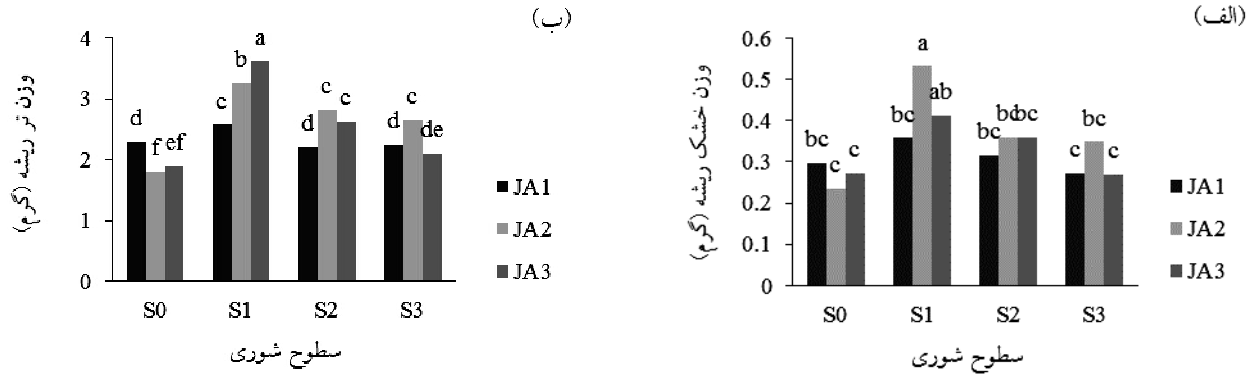
وزن تر ریشه در سطح شوری شاهد، در هر دو غلظت اسید سالیسیلیک کمترین مقدار را داشت و در بین این دو تیمار کمترین مقدار در S۰ و SA۱ مشاهده شد و بیشترین وزن خشک ریشه در SA۱ و S۱ و کمترین مقدار در S۰ و SA۱ بود (شکل ۴- الف و ب).

سرعت فتوسنتز در JA۲ در کلیه سطوح شوری افزایش و در JA۱ و JA۳ کاهش یافت و بیشترین سطح فتوسنتز در S۰ و JA۲ دیده شد. میزان تعرق با افزودن اسید جاسمونیک در سطوح S۱، S۲ و S۳ کاهش یافت. بیشترین تعرق در JA۱ و S۱ دیده شد (شکل ۵).



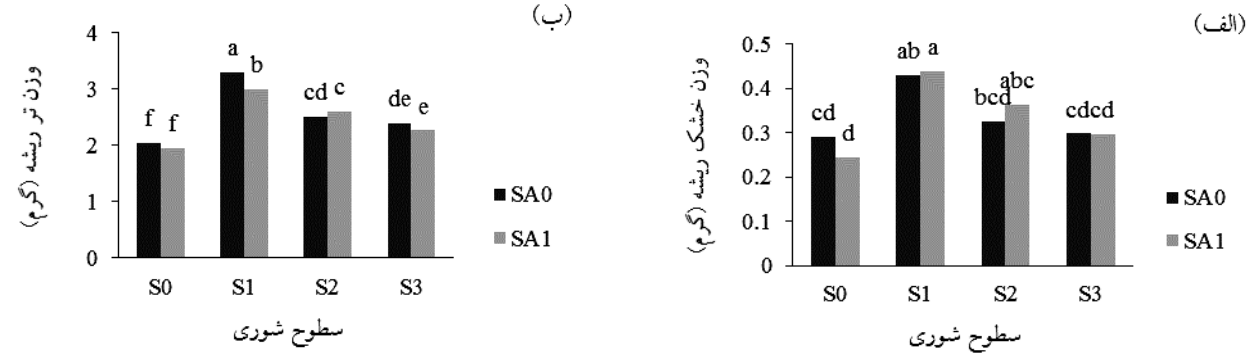
شکل ۲. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) وزن خشک شاخساره و ب) و وزن تر شاخساره. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(SA۱ شاهد، SA۲ ۱۰میلی‌مولار سالیسیلیک‌اسید، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



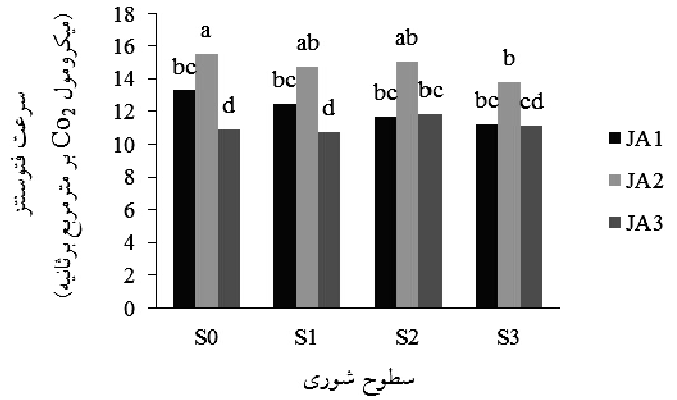
شکل ۳. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) وزن خشک ریشه و ب) و وزن تر ریشه. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار جاسمونیک‌اسید، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



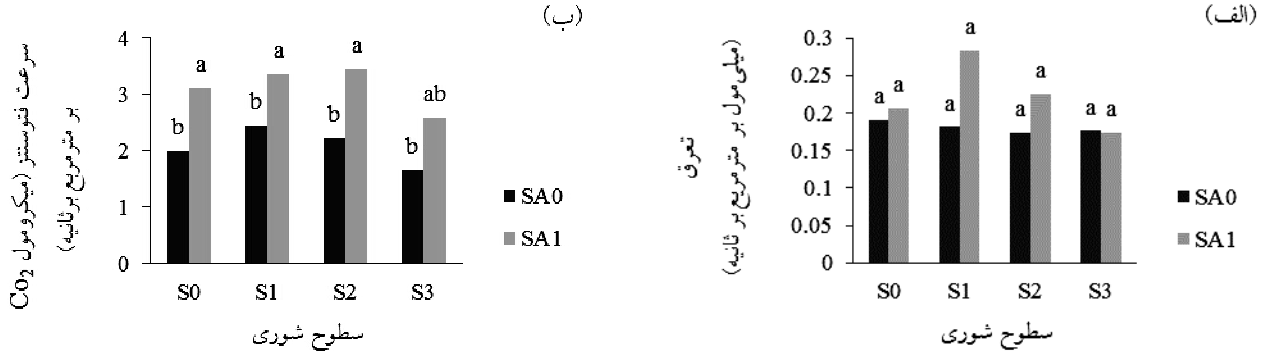
شکل ۴. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید سالیسیلیک بر الف) وزن خشک ریشه و ب) و وزن تر ریشه. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(SA۱ شاهد، SA۲ ۱۰ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک، S۰ شاهد،S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



شکل ۵. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر سرعت فتوسنتز. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار اسید جاسمونیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S2 شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



شکل ۶. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید سالیسیلیک بر الف) تعرق و ب) و سرعت فتوسنتز. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(SA۱ شاهد، SA۲ ۱۰ میلی‌مولار سالیسیلیک‌اسید، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).

سرعت فتوسنتز با افزودن SA۱ در کلیه سطوح شوری افزایش یافت (شکل ۶) و تعرق گیاهان در تیمارهای مختلف تفاوت معنی‌داری نداشت (داده‌ها نشان داده نشده است).

هدایت روزنه‌ای با افزودن اسید جاسمونیک در کلیه سطوح شوری کاهش یافت و این کاهش در سطح شوری شاهد در هر دو سطح JA۱ JA۲ و S۱ و JA۳ JA۲ و S۳ نسبت به عدم استفاده از اسید جاسمونیک در آن سطح شوری کاهش معنی‌داری داشت. بیشترین هدایت روزنه‌ای در S۰ و JA۱ دیده شد. کارایی مصرف آب فتوسنتز در تمامی سطوح شوری با کاربرد سطح سوم اسید جاسمونیک افزایش یافت. کارایی مصرف آب فتوسنتزی در JA۳ در کلیه سطوح شوری افزایش یافت (شکل ۷- الف و ب).

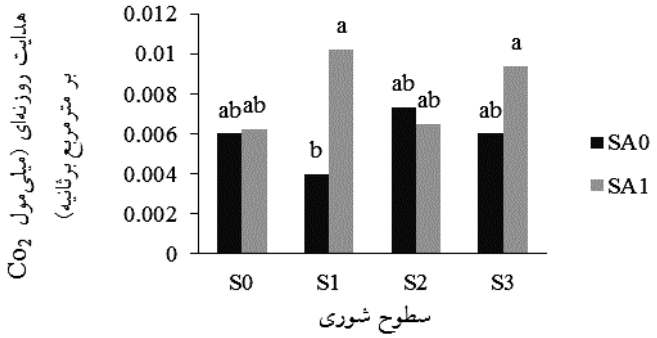
هدایت روزنه‌ای در SA۱ در شوری S۱ و S۳ افزایش داشت (شکل ۸). کارایی مصرف آب فتوسنتزی با افزودن اسید سالیسیلیک تفاوت معنی‌داری نداشت (داده‌ها نشان داده نشده است).

هدایت مزوفیلی روند مشخصی در سطوح شوری نداشت و بیشترین مقدار را در S۱ و JA۲ داشت. میزان فعالیت آنتی‌اکسیدانی در S۰ و S۱ با افزودن اسید جاسمونیک روند افزایشی و در S۲ روند نزولی داشت و در S۳ تغییر معنی‌داری



شکل ۷. اثرمتقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) کارایی آب مصرفی فتوسنتز و ب) هدایت روزنه‌ای. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار اسید جاسمونیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



شکل ۸. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید سالیسیلیک بر هدایت روزنه‌ای. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(SA۱ شاهد، SA۲ ۱۰ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).

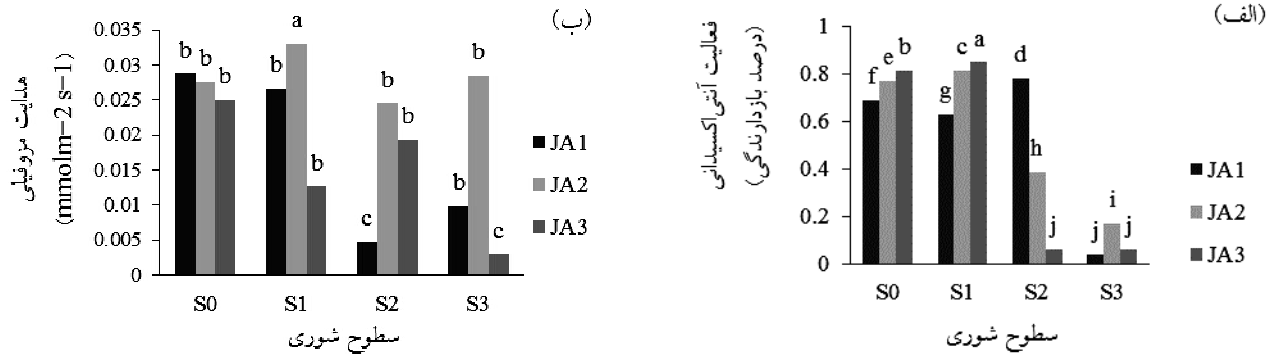
دیده نشد. بیشترین فعالیت آنتی‌اکسیدانی در S۱ و JA۳ دیده شد (شکل ۹- الف و ب).

هدایت مزوفیلی با افزودن SA۱ در S۱ و S۳ افزایش یافت. آنتی‌اکسیدان در S۰ و S۱ با افزودن SA۱ افزایش و در S۲ و S۳ کاهش یافت (شکل ۱۰- الف و ب).

میزان پرولین با افزودن JA۱ و JA۲ در سطح شوری شاهد و S۱ افزایش و در S۲ ابتدا افزایش و سپس کاهش یافت و در S۳ بالعکس بود. بیشترین میزان پرولین در S۲ و JA۳ دیده شد. شاخص کلروفیل با افزودن اسید جاسمونیک در S۰ و S۱ افزایش یافت. در S۲ و S۳ روند منظمی نداشت. بیشترین کلروفیل در S۱ و JA۲ دیده شد (شکل ۱۱- الف وب).

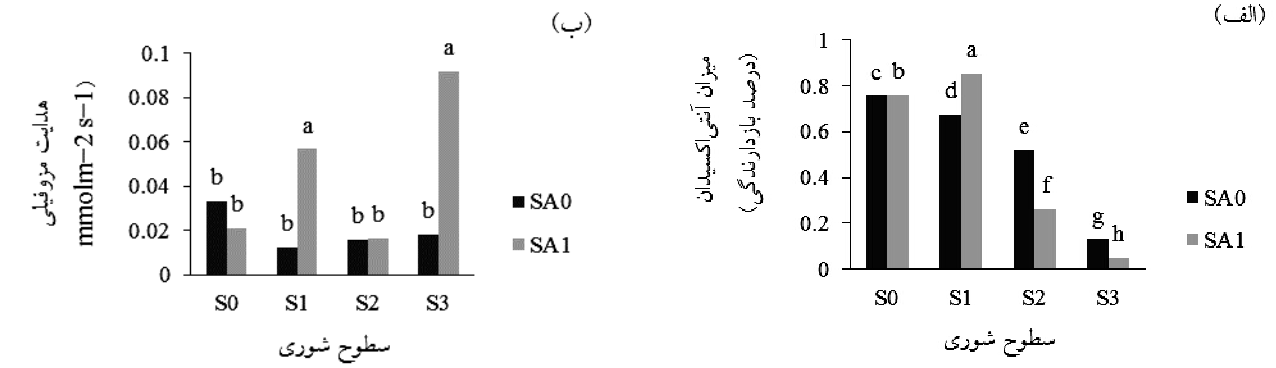
میزان کلروفیل در کلیه سطوح شوری به‌جز S۳ با افزودن SA۱ کاهش یافت و در S۳ تفاوت معنی‌داری نداشت. میزان پرولین در SA۱ در شوری S۰ و S۱ کاهش و در S۲ و S۳ افزایش یافت (شکل ۱۲- الف و ب).

کلروفیل فلورسانسی در S۱ با افزودن اسید جاسمونیک افزایش یافت و در سایر سطوح تفاوت معنی‌داری نداشت. اما تحت تأثیر تیمار اسید سالیسیلیک در S۰ و S۳ افزایش یافت و در سایر سطوح شوری تغییر معنی‌داری نداشت (شکل ۱۳- الف و ب).



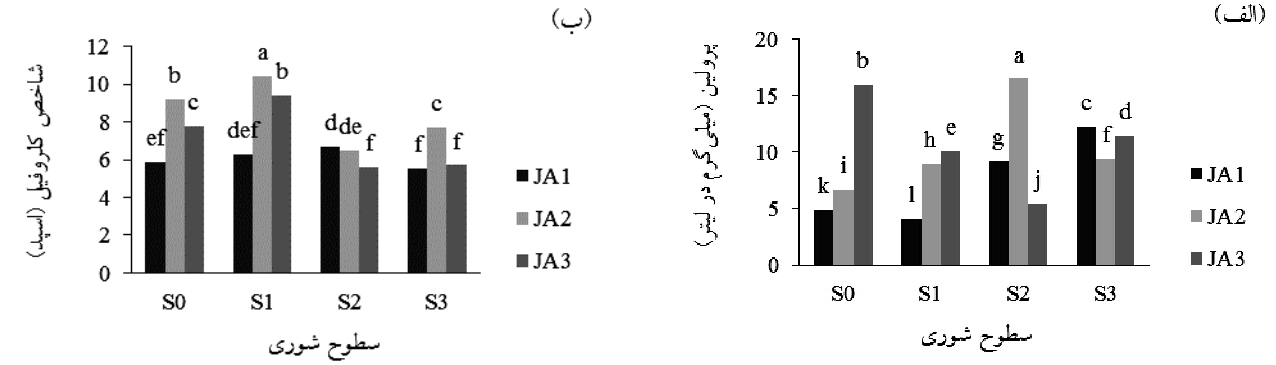
شکل ۹. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) هدایت مزوفیلی و ب) فعالیت آنتی‌اکسیدانی. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار اسید جاسمونیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



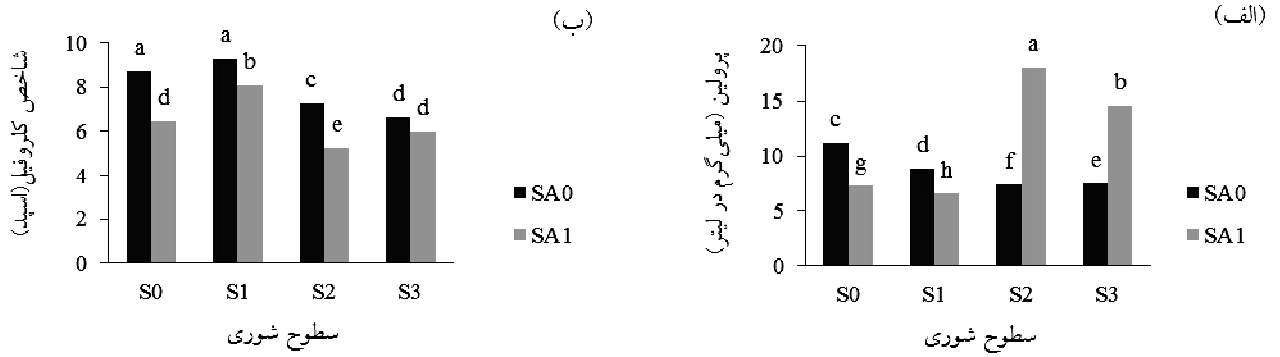
شکل ۱۰. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر هدایت مزوفیلی (الف) و فعالیت آنتی‌اکسیدانی (ب). ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(SA۱ شاهد، SA۲ ۱۰ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



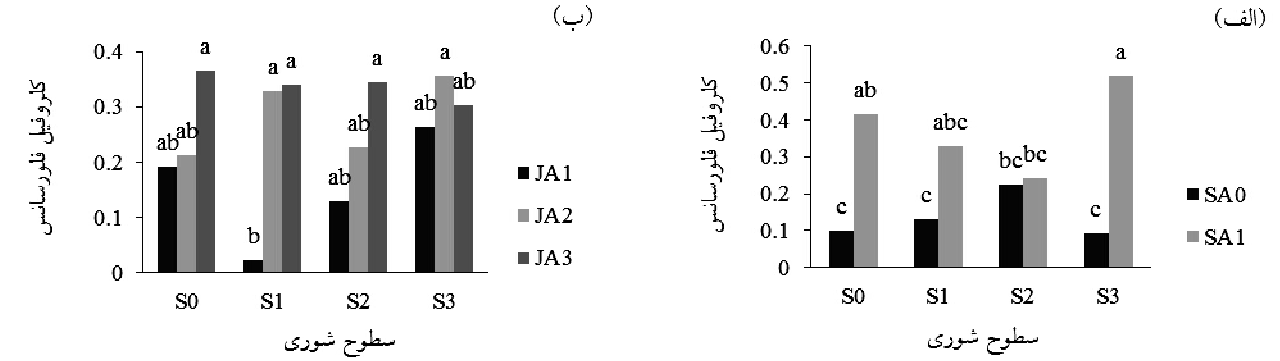
شکل ۱۱. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) پرولین و ب) و شاخص کلروفیل. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار اسید جاسمونیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



شکل ۱۲. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک بر الف) پرولین و ب) و شاخص کلروفیل. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(SA۱ شاهد، SA۲ ۱۰ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).



شکل ۱۳. اثر متقابل سطوح شوری و غلظت‌های مختلف اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک بر کلروفیل فلورسانس. ستون‌هایی که در یک حرف مشترک هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح ۵٪ بر اساس آزمون LSD ندارند.

(JA۱ شاهد، JA۲ یک، JA۳ دو میلی‌مولار اسید جاسمونیک، S۰ شاهد، S۱ شوری ۱۰۰، S۲ شوری ۱۵۰، S۳ شوری ۲۰۰ میلی‌مولار).

بحث

وزن تر و خشک

در حالی‌که عبدل لاتف و هی (۵) گزارش کردند که اعمال تیمار تنش شوری با غلظت‌های ۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار باعث کاهش وزن خشک ریشه، ساقه، برگ و سطح برگ بوته‌های گوجه‌فرنگی تحت تیمار شد، نتایج آزمایش حاضر نشان داد که تیمار بوته‌های تحت تنش شوری با اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک اثر مطلوبی بر وزن تر و خشک شاخساره بوته‌های تحت تنش شوری داشت، با توجه به این که تیمارهای هورمونی مورد بررسی باعث افزایش سرعت فتوسنتز شده، می‌توان اینگونه نتیجه‌گیری کرد که با افزایش فتوسنتز، وزن تر و خشک شاخساره بهبود یافته است. ال ساید و همکاران (۸) گزارش کردند که تیمار درختان زیتون تحت تنش شوری با ۱۵۰ میلی‌گرم اسید جاسمونیک باعث افزایش سطح برگ آنها شد. رادی و محمد (۱۶) گزارش کردند که تیمار بذرها و شاخساره لوبیا با اسید سالیسیلیک تحت تنش شوری باعث افزایش پارامترهای مربوط به رشد رویشی شد. همچنین، بیات و همکاران (۱) گزارش کردند که تنش شوری ۳۰۰ میلی‌مولار، میزان ارتفاع و وزن زیست‌توده اطلسی ایرانی را به‌ترتیب به‌میزان ۵۲ و ۵۹ درصد نسبت به شاهد کاهش داد و کاربرد

اسید سالیسیلیک با غلظت ۲ میلی‌مولار باعث افزایش ارتفاع به‌میزان ۴۰ درصد نسبت به شاهد تحت شرایط بدون تنش شد. نتایج گزارش شده با نتایج پژوهش حاضر همسو است.

نتایج نشان داد که اعمال تیمار شوری، وزن تر و خشک ریشه را افزایش داد. این افزایش ممکن است در اثر افزایش رشد ریشه به دلیل تنش خشکی ایجاد شده ناشی از شوری باشد تا ریشه‌ها سطح جذب آب را افزایش دهند. برخلاف بی‌اثر بودن تیمارهای اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک بر وزن تر شاخساره، برخی از غلظت‌های این دو هورمون باعث افزایش وزن تر و خشک ریشه شد. اسید سالیسیلیک در سنتز پروتئین‌های خاصی به نام کیناز نقش دارد. این پروتئین‌ها نقش مهمی در تنظیم تقسیم، تمایز و ریخت‌زایی سلول بازی می‌کنند (۳).

شاخص‌های فتوسنتز

نتایج نشان داد که سرعت فتوسنتز گیاهان تحت تنش شوری به‌میزان معنی‌داری کاهش نیافت. احتمالاً عدم کاهش وزن خشک و تر شاخساره که خود سطح فتوسنتز کننده گیاه را تعیین می‌کند، دلیلی بر عدم کاهش سرعت فتوسنتز در این آزمایش است. تیمار یک میلی‌مولار اسید جاسمونیک و تیمار بوته‌های گوجه‌فرنگی با اسید سالیسیلیک، سرعت فتوسنتز را افزایش داد. از طرفی، به‌نظر می‌رسد اسید جاسمونیک با بستن روزنه‌ها باعث کاهش تعرق، هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی خصوصاً در غلظت زیاد JA۳ شده است و به‌دنبال آن میزان فتوسنتز کاسته شده است. کاهش میزان فتوسنتز تحت تأثیر عوامل روزنه‌ای است، نه میزان کلروفیل، زیرا میزان کلروفیل در راستای فتوسنتز کاهش نیافته است. از طرفی، اسید جاسمونیک با بستن روزنه‌ها و کاهش تعرق کمک به حفظ پتانسیل آب گیاه و جلوگیری از کاهش وزن، خصوصاً ریشه، کرده است و با حفظ رشد ریشه و به‌دنبال آن حفظ جذب آب و عناصر غذایی، وزن خشک شاخساره و ریشه نیز کمتر تحت تأثیر شوری قرار گرفته است. با بسته شدن روزنه‌ها و حفظ آب در فضای بین سلولی برگ‌ها، کارایی مصرف آب فتوسنتزی، خصوصاً در JA۳، افزایش یافته و فتوسنتز در سطح بهینه ادامه می‌یابد.

نظر و همکاران (۱۴) گزارش کردند که افزایش در فتوسنتز لوبیا با اعمال تیمار ۰/۵ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک تحت تنش شوری همزمان با افزایش هدایت روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای فتوسنتز است. احتمالاً تیمار بوته‌های تحت تنش شوری با اسید سالیسیلیک باعث کاهش محتوای یون‌های سدیم، کلر و القای فعالیت ATP–سولفوریلاز و نیترات ردوکتاز و در نتیجه افزایش محتوای نیتروژن و گوگرد با هم شرکت در متابولیسم گروه نیول پروتئین‌ها (سیستئین) به سرعت گلوتاتیون را متابولیزه کرده، گلوتاتیون حاصل نقش مهمی در متابولیسم سلولی و مقاومت به تنش در مقابل رادیکال‌های آزاد بازی می‌کند (۱۱).

اعمال تیمار شوری اثر چندانی بر میزان تعرق بوته‌ها نداشت. تیمار بوته‌ها با اسید جاسمونیک، میزان تعرق بوته‌ها را کاهش داد. در حالی‌که اسید سالیسیلیک اثر معنی‌داری در کاهش تعرق بوته‌ها نداشت. احتمالاً اسید جاسمونیک میزان انتقال اسیدآبسیزیک از ریشه به برگ یا تولید اسیدآبسیزیک در برگ‌ها را افزایش داده و به این ترتیب باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش مقدار تعرق از آنها شده است. اثر ضدتعرقی اسید جاسمونیک در برخی از غلظت‌های مورد آزمایش باعث کاهش هدایت روزنه‌ای و در نتیجه کاهش غلظت دی‌اکسید کربن بین سلولی و کاهش فتوسنتز شده است. افزایش میزان اسید آبسیزیک در اثر تیمار اسید سالیسیلیک توسط رادی و محمد (۱۶) گزارش شده است که با توجه به بی‌اثر بودن اسید سالیسیلیک در کاهش تعرق در پژوهش حاضر، با نتایج این آزمایش همسو نیست. همچنین، افزایش هدایت روزنه‌ای بوته‌های تحت تنش در اثر تیمار با اسید سالیسیلیک بر عدم تأثیر سالیسیلیک بر کاهش تعرق تأکید دارد.

تیمار بوته‌های تحت تنش با اسید جاسمونیک یک میلی‌مولار، کارایی مصرف آب فتوسنتزی را افزایش داد. در حقیقت می‌توان اینگونه بیان کرد که تیمار گیاهان تحت تنش با

اسید جاسمونیک باعث صرف سهم زیادی از آب در فرایند فتوسنتز و از دست رفتن سهم کمتری از آن در اثر تعرق می‌شود. داده‌های مربوط به میزان تعرق نیز بر این موضوع تأکید دارد. تیمار بوته‌های تحت تنش با اسید سالیسیلیک باعث افزایش میزان هدایت مزوفیلی و در نتیجه بهبود جذب دی‌اکسید کربن توسط این تیمارها شد که به‌دنبال آن افزایش فتوسنتز در گیاهان تحت تنش تیمار شده با اسید سالیسیلیک اتفاق افتاد.

تنش شوری باعث افزایش میزان آنتی‌اکسیدان‌ها در برخی سطوح شد. با توجه به اینکه تنش شوری باعث القای تنش اکسیداتیو می‌شود، گیاه از طریق فعالیت آنتی‌اکسیدانی با این تنش مقابله می‌کند. نتایج نشان داد که در این سطح شوری، تیمار اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک میزان فعالیت آنتی‌اکسیدانی را افزایش داد. البته این افزایش در سطوح کم شوری بود و با افزایش سطح شوری به‌نظر می‌رسد مکانیزم آنتی‌اکسیدان گیاه در حضور اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک مؤثر واقع نشد و کاهش یافت. نظر و همکاران (۱۴) نیز گزارش کردند که تیمار اسید سالیسیلیک ۰/۵ میلی‌مولار بر بوته‌های تحت تنش شوری باعث افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدانی آنها شد و در نتیجه اثرات منفی کلرید سدیم را بر فتوسنتز تقلیل داد. نتایج پژوهش حاضر نشان داد که در برخی از سطوح شوری، تیمار اسید سالیسیلیک اثر معکوس ایجاد کرده که احتمالاً به‌دلیل اثر بازدارنده غلظت زیاد هورمون است.

نتایج نشان داد که شوری باعث کاهش شاخص کلروفیل در سطوح S۲ و S۳ حتی با وجود اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک شد که احتمالاً به‌دلیل توقف آنزیم‌های خاص مسئول سنتز پیگمان‌های فتوسنتزی است. گزارش شده که کاهش جذب مواد معدنی، از جمله منیزیم، مورد نیاز برای بیوسنتز کلروفیل همچنین باعث کاهش غلظت کلروفیل در برگ‌ها می‌شود (۵). نتایج نشان داد که تیمار اسید جاسمونیک و اسید سالیسیلیک باعث ممانعت از کاهش بیش از حد شاخص کلروفیل گیاهان گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری شدند. ال ساید و همکاران (۸) گزارش کردند که اسید جاسمونیک اثر مثبت بر محتوای کلروفیل برگ زیتون داشت. نتایج این آزمایش با نتایج پژوهش حاضر همسو است. احتمالاً اسید سالیسیلیک پیری برگ‌ها را به تأخیر انداخته و کلروفیل آنها را تحت شرایط تنش حفظ کرده است. ممکن است این تغییرات در اثر القای بیوسنتز سایتوکنین باشد.

پرولین

پرولین به‌عنوان یک ماده حفاظت کننده غیرسمی جهت تنظیم اسمزی در شرایط شوری و سایر تنش‌های محیطی مطرح است. همچنین، پرولین تجمع یافته در گیاهان رادیکال‌های آزاد هیدروکسل را خنثی می‌کند. بنابراین، به‌نظر می‌رسد که تجمع پرولین به‌عنوان سازوکاری مؤثر جهت کاهش فعالیت رادیکال‌های آزاد و حفظ محتوای آب یاخته‌ای گیاه، تحت تنش شوری مطرح باشد (۳). نتایج نشان داد که در برخی از سطوح تنش شوری، اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک میزان پرولین را در غلظت‌های زیاد شوری و اسید جاسمونیک و غلظت‌های کم اسید سالیسیلیک و شوری افزایش داد. احتمالاً اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های درگیر در سنتز پرولین باعث افزایش سطح پرولین شدند. تجمع پرولین دارای نقش تنظیم اسمزی، حفظ پایداری غشا و پروتئین است و موجب ذخیره کربن، نیتروژن و انرژی می‌شود (۱۲). ال ساید و همکاران (۸) نیز گزارش کردند که تیمار اسید جاسمونیک دارای اثر مثبت بر محتوای پرولین برگ زیتون تحت تنش شوری بود. حاج‌باقری و همکاران (۲) نیز گزارش کردند که پیش‌تیمار گیاهان ریحان با غلظت ۰/۲ میلی‌مولار اسید سالیسیلیک، مقدار پرولین را در اندام هوایی و ریشه افزایش داد؛ که با نتایج پژوهش حاضر همسو است.

کلروفیل فلورسانس

نتایج نشان داد که تیمار بوته‌های تحت تنش با اسید سالیسیلیک و اسید جاسمونیک میزان کلروفیل فلورسانس (Fv/Fm) را

افزایش داد. با توجه به این که این شاخص کارایی مصرف نوری فتوسیستم دو را مشخص می‌کند می‌توان اینگونه نتیجه‌گیری کرد که اعمال تیمارهای تعریف شده در این آزمایش، کارایی مصرف نوری این فتوسیستم را افزایش داده و از این طریق می‌توان افزایش سرعت فتوسنتز خالص را در برخی سطوح شوری توجیه کرد. در حالی که تاری و همکاران (۱۹) گزارش کردند که تیمار بوته‌های گوجه‌فرنگی تحت تنش شوری با اسید سالیسیلیک اثر معنی‌داری بر میزان کلروفیل فلورسانس آنها نداشت.

نتیجه‌گیری

به‌نظر می‌رسد در شرایط تنش ملایم شوری، تیمار اسید جاسمونیک و در همه سطوح شوری، اسید سالیسیلیک در برخی صفات باعث کاهش اثرهای منفی شوری می‌شود. لذا، در مجموع، استفاده از هر دو این مواد در مقادیر کم شوری باعث بهبود رشد می‌گردد. این اثرهای مفید هورمون‌ها از طریق تغییرات روزنه‌ای و فتوسنتزی و تغییر در میزان کلروفیل حاصل شد که به‌دنبال آن رشد بیشتر ریشه و شاخساره را به‌همراه داشت. بوته‌ای که در مراحل اولیه رشد توان مقابله بهتری با تنش داشته باشد به‌نظر می‌رسد تا پایان دوره، رشد و عملکرد بیشتری نیز خواهد داشت اما قبل از توصیه و کاربرد تجاری آن، بررسی استفاده از سالیسیلیک و اسید جاسمونیک در مراحل رشد زایشی و میزان عملکرد اقتصادی ضروری است.

منابع مورد استفاده

۱. بیات،ح.، س. ح. نعمتی، ع. تهرانی‌فر، ن. وحدتی و ی. سلاح‌ورزی. ۱۳۹۱. تأثیر سالیسیلیک‌اسید بر رشد و ویژگی‌های زیتتی اطلسی ایرانی تحت شرایط تنش شوری. مجله علوم و فنون کشت‌های گلخانه‌ای ۱۱: ۴۳-۵۰.

۲. حاج‌باقری، س.، ش. انتشاری و ف. میرزایان. ۱۳۹۱. نقش مایکوریز *Glomus mosseae* و اسید سالیسیلیک بر خصوصیات بیوشیمیایی گیاه دارویی ریحان سبز در شرایط تنش شوری. همایش ملی فرآورده‌های طبیعی و گیاهان دارویی. بجنورد، دانشگاه علوم پزشکی خراسان شمالی، ۵-۶ مهرماه.

۳. رحیمی تشی، ط. و و. نیکنام. ۱۳۹۴. بررسی تأثیر پیش‌تیمار اسید سالیسیلیک بر برخی پاسخ‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گندم (*Triticum aestivum* L.) به تنش شوری. مجله پژوهش‌های گیاهی ۲۸: ۲۹۷-۳۰۶.

۴. کافی، م.، ا. برزوئی، م. صالحی، ع. کمندی، ع. معصومی و ج. نباتی. ۱۳۸۸. فیزیولوژی تنش‌های محیطی در گیاهان. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد.

5. Abdel Latef, A.A.H. and C.X. He. 2011. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth, mineral nutrition, antioxidant enzymes activity and fruit yield of tomato grown under salinity stress. Sci. Hort. 127: 228-233.
6. Bader, B., F. Aissaoui, I. Kmicha, A. Ben Salem, H. Chehab, K. Gargouri, D. Boujnah and M. Chaieb. 2015. Effects of salinity stress on water desalination, olive tree (*Olea europaea* L. cvs. 'Picholine', 'Meski' and 'Ascolana') growth and ion accumulation. Desalination 364: 46-52.
7. Ellouzi, H., K.B. Hamed, J.Cela, S. Munne-Bosch and C. Abdelly. 2011. Early effects of salt stress on the physiological and oxidative status of Cakile maritime (halophyte) and Arabidopsis thaliana (glycophyte). Physiol. Plant. 142: 128-143.
8. El-Sayed, O.M., O.H.M. El-Gammal and A.S.M. Salama. 2014. Effect of ascorbic acid, proline and jasmonic acid foliar sprying onfruit set and yield of Manzanillo olive trees under salt stress. Sci Hort. 176: 32-37.
9. El-Tayeb, M. A. 2005. Response of barley gains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. Plant Growth Regul. 45: 215-225.
10. Fisher, R., D. Rees, K. Sayre, Z. Lu, A. Candon and A. Saavedra. 1998. Wheat yield progress associated with higher stomata conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. Crop Sci. 38: 1467-1475.
11. Fernandez-Crespo, E., G. Camanes and P. Garcia-Agustin. 2012. Ammonium enhances resistance to salinity stress

in citrus plants. J. Plant Physiol. 169: 1183-1191.

12. Kaya, M.D., G. Okci, M. Atak, Y. Cikili and O. Kolsarici. 2006. Seed treatment to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Eur. J. Agron. 24: 291-295.
13. Khodary, S.E.A. 2004. Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt-stressed maize plants. IJAB. 6: 5-8.
14. Nazar, R., N. Iqbal, S. Syeed and N.A. Khan. 2011. Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitrogen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars. J. Plant Physiol. 168: 807-815.
15. Popova, L., V. Ananieva, V. Hristova, K. Christov, K. Geovgieva, V. Alexieva and Z. Stoinova. 2003. Salicylic acid and methyl jasmonate-induced protection on photosynthesis to paraquat oxidative stress. Bulg. J. Plant Physiol. 133-152.
16. Rady, M.M. and G.F. Mohamed. 2015. Modulation of salt stress effects on the growth, physio-chemical attributes and yields of *Phaseolus vulgaris* L. plants by the combined application of salicylic acid and Moringa oleifera leaf extract. Sci. Hort. 193: 105-113.
17. Raskin, I. 1992. Role of salicylic acid in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 43: 439-463.
18. Salimi, F., F. Shekari, M.R. Azimi and E. Zangani. 2012. Role of methyl jasmonate on improving salt resistance through some physiological characters in German chamomile (*Matricaria chamomilla* L.). Iran. J. Med. Arom. Plants 27(4): 700-711.
19. Tari, T., J. Csiszar, G. Szalai, F. Horvath, A. Pecsvaradi, G. Kiss, A. Szepesi, M. Szabo and L. Erdei. 2002. Acclimation of tomato plants to salinity stress after a salicylic acid pre-treatment. Proceeding of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology, pp. 26-64.