بهبود رشد گیاهچه‌های توتون (*Nicotiana tabacum* L.) تحت تنش خشکی تحت تیمار متیل-جاسمونات

اکبر نورسته‌نیا * و گوهر یوسف زاده

دریافت: ۱۳۹۴/۱۲/۲۲/ پذیرش: ۱۳۹۵/۱۲/۰۷ / چاپ:

گروه زیست‌شناسی، دانشکدهٔ علوم‌پایه، دانشگاه گیلان، رشت، ایران
*مسئول مکاتبات: norasteh@guilan.ac.ir

چکیده. در تنش‌های محیطی کاربرد برخی ترکیبات از جمله تعدادی از هورمون‌های رشد گیاهی مانند متیل‌جاسمونات می‌تواند سبب افزایش مقاومت گیاه شود. در این مطالعه اثر غلظت‌های مختلف متیل‌جاسمونات (۱۰، ۲۰ و ۳۰ میکرومولار) بر افزایش مقاومت گیاه دربرابر تنش خشکی تحت بررسی قرار گرفت. بررسی‌ها در گیاه توتون طی تنش خشکی اعمال‌شده با پلی‌اتیلن گلایکول ۲۰درصد و طی دوره‌های زمانی ۳، ۶ و ۹ روزه انجام شد. نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که تنش اعمال‌شده به‌طور معنی‌داری موجب افزایش محتوای قندهای محلول، مالون دآلدهید و عوامل دفاعی غیرآنزیمی مانند آنتوسیانین و پرولین می‌شود. همچنین، تنش خشکی موجب کاهش مقادیر رنگیزه‌های فتوسنتزی، کاروتنوئید و فلاوونوئید در نمونه‌های تنش‌دیده شد. اما کاربرد متیل‌جاسمونات سبب کاهش مالون دی‌آلدهید به‌عنوان شاخص پراکسیداسیون لیپیدی و مقادیر مربوط به عوامل تنش‌زدا مثل پرولین، بتاکاروتن و مالون دی‌آلدهید و افزایش میزان قند محلول و رنگیزه‌های فتوسنتزی، آنتوسیانین، فلاونوئید و فلاونول شد. با توجه به کاهش هم‌زمان پراکسیداسیون لیپیدی و تعدادی از آنتی‌اکسیدان‌های تحت بررسی، به‌نظر می‌رسد استفادهٔ برون‌زاد متیل‌جاسمونات در تنش خشکی می‌تواند به این گیاه برای تحمل تنش کمک کند.

واژه‌های کلیدی. آنتی‌اکسیدان‌های غیر آنزیمی، تنش کم‌آبی، توتون، رنگیزه‌های فتوسنتزی، هورمون رشدگیاهی

Improving the growth of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) seedling by methyl jasmonate under drought stress

Akbar Norastehnia* & Gohar Yousefzadeh

Received 12.03.2016/ Accepted 25/02/2017 /Published

Department of Biology, Faculty of Science, University of Guilan, Rasht, Iran
*Correspondent author: norasteh@guilan.ac.ir

Abstract. Application of some chemical components including plant hormones such as methyl jasmonate causes resistance to increase in environmental stresses. In this study, the effect of metyl jasmonate in different concentrations (10, 20 and 30 uM) on the elevation of the plant resistance was investigated in drouht stress. Tobacco seedlings were studied under drought stress caused by polyethylene glycol (20%) during periods of 3, 6 and 9 days. The results revealed that the imposed stress significantly increased soluble sugar content, MDA and non-enzymatic defense factors such as anthocyanin and proline. In contrast, it is reduced the amount of photosynthetic pigments, carotenoids and flavonoids. On the other hand, the use of methyl jasmonate decreased malondialdehyde as a marker of lipid peroxidation and values of some detent factors such as proline, beta-carotene and MDA. Meanwhile, it increased the amount of soluble sugars and photosynthetic pigments, anthocyanins, flavonoids and flavonols. As a result of the simultaneous reduction of lipid peroxidation and some antioxidants, it seems that using exogenous methyl jasmonate can help the plant withstand against drought stress conditions.

Keywords. non-enzymatic antioxidants, plant hormone, photosynthetic pigments, tobacco, water stress

مقدمه

در تنش خشکی، گیاه جهت حفظ آب سلول اندام‌های مختلف، روزنه‌های خود را می‌بندد. درنتیجه، میزان فتوسنتز به‌دلیل کمبود میزان دی‌اکسیدکربن کاهش می‌یابد. در چنین وضعیتی میزان تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن به‌ویژه رادیکال سوپراکسید در کلروپلاست افزایش پیدا می‌کند (Parry *et al.*, 2002). رادیکال‌های آزاد باعث تخریب ماکرومولکول‌ها و پراکسیداسیون لیپیدهای غشا می‌شوند. بدین‌ترتیب تنش‌اکسیداتیو ناشی از وضعیت نامساعد خشکی به تسریع پیری در گیاهان منجر می‌شود (Sharma & Dubey, 2005). درمقابل، گیاهان ازطریق به‌کارگیری سازوکارهای دفاعی به تنش پاسخ می‌دهند. ترکیبات فنلی گروهی از متابولیت‌های ثانویه هستند که مانع عملکرد

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

رادیکال‌های آزاد می‌شوند و از تخریب سلول‌ها جلوگیری می‌کنند. کاروتنوئیدها آنتی‌اکسیدان‌های چربی‌دوست با وزن مولکولی کم در کلروپلاست هستند که غشاهای کلروپلاستی را در مقابل تنش اکسیداتیو محافظت می‌کنند (Munne-Bosch & Penuelas 2003). قندهای محلول نیز به منزلهٔ تنظیم‌کننده‌های اسمزی، ثبات‌دهندهٔ غشاهای سلولی و حفظ‌کنندهٔ تورژسانس سلول‌ها عمل می‌کنند. درواقع، در گیاهانی که قندهای محلول در پاسخ به تنش خشکی تجمع می‌یابند، تنظیم اسمزی بهتر صورت می‌گیرد (Slama *et al*, 2007). در میان رنگدانه‌های غیرفتوسنتزی، آنتوسیانین‌ها فعالیت آنتی‌اکسیداتیو فوق‌العاده قوی دارند و اغلب گونه‌های واکنش‌پذیر اکسیژن و نیتروژن را حذف یا غیرفعال می‌کنند (Sapers, 1998). پرولین نیز یکی از مهم‌ترین ترکیبات محافظت‌کنندهٔ گیاه دربرابر تنش‌های اکسیداتیو است که، علاوه‌بر تنظیم اسمزی به‌عنوان محافظ دربرابر تنش نیز عمل می‌کند و تحت تنش می‌تواند عملکردهای متفاوت دیگری مانند ایجاد تعادل اسمزی، حذف رادیکال‌های آزاد، تنظیم pH، حفاظت از ساختار پروتئینی و غشای سلول، بازسازی کلروفیل و فعال‌کردن چرخهٔ کربس داشته باشد (Molinari *et al*., 2004). بدین‌ترتیب، پرولین ترکیب شیمیایی فعال و تأثیرگذاری در فیزیولوژی حفاظتی تنش محسوب می‌شود (Koc *et al*., 2010). پروتئین، بتائین و قندهای محلول نیز از جمله ترکیباتی هستند که به حفظ تورژسانس سلول‌ها و فرایندهای وابسته به آن در پاسخ به پتانسیل‌های پایین آب در ریشه‌ها و اندام‌های هوایی کمک می‌کنند (Ahmad & Sharma, 2010).

جاسمونات‌ها یکی از انواع مولکول‌های علامت‌دهی است و نیز در جایگاه گروهی از انتقال‌دهندگان مهم پیام در دفاع از گیاه درمقابل آسیب‌های مکانیکی، حشره، حملهٔ پاتوژن‌ها، خشکی و غیره عمل می‌کنند (Memelink, 2009). جاسمونات‌ها همچنین، خسارات ناشی از کم‌آبی را کاهش می‌دهند و سبب افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها در گیاه و کاهش رادیکال‌های آزاد و ایجاد مقاومت دربرابر تنش کم‌آبی یا خشکی می‌شوند (Gupta, 1993). گزارش‌های متعدد از اثر غلظت‌های مختلف متیل‌جاسمونات بر گیاهان از جمله سویا نشان داده که متیل‌جاسمونات در غلظت‌های پایین با افزایش توان دفاع آنتی‌اکسیدانی و کاهش تنش اکسیداتیو سبب بهبود رشد و افزایش رنگیزه‌های فتوسنتزی و کاهش پراکسیداسیون لیپیدی می‌شود و برعکس در غلظت‌های بالا عکس این قضیه اتفاق می‌افتد (Moller, 2001). براین‌اساس در این مطالعه اثر استفاده از متیل‌جاسمونات به‌صورت برون‌زاد در سازوکار افزایش مقاومت و بهبود رشد گیاه توتون تحت تنش خشکی بررسی شده است.

مواد و روش‌ها

گیاهچه‌های ۵۰ روزهٔ توتون (رقم کوکر ۳۴۷) در محیط هیدروپونیک و با استفاده از محلول کامل هوگلند رشد کردند و سپس، تحت تنش خشکی قرار گرفتند. اعمال تنش خشکی با اضافه‌کردن پلی‌اتیلن گلایکول ۶۰۰۰ با غلظت ۲۰ درصد و به‌مدت ۴۸ ساعت صورت گرفت. پس‌از ۴۸ ساعت تنش خشکی، تیماردهی به گلدان‌ها به مدت ۹ روز انجام شد. به‌این‌صورت که به گلدان‌های شاهد محلول هوگلند و به دیگر گلدان‌ها محلول هوگلند حاوی متیل‌جاسمونات در سه غلظت ۱۰، ۲۰ و ۳۰ داده شد. اولین نمونه‌برداری قبل‌از اعمال تنش خشکی و به‌عنوان "شاهد تنش‌ندیده" (به‌منظور اطمینان از بهینه‌بودن وضعیت قبل‌از اعمال تنش) صورت گرفت که از این پس "شاهد ۱" نامیده می‌شود. پس‌از اتمام تنش، دومین نمونه‌برداری به‌عنوان "شاهد تنش‌دیده" (به‌منظور اندازه‌گیری تغییرات عوامل مورد اندازه‌گیری پس‌از ۴۸ ساعت تنش و قبل‌از اعمال تیمار متیل‌جاسمونات) انجام شد که پس‌از این "شاهد ۲" نامیده می‌شود. برای هریک از برداشت‌های روزهای سوم، ششم و نهم نیز یک نمونه "شاهد تیمارنشده با متیل جاسمونات" (برای مقایسهٔ پاسخ طبیعی گیاه با پاسخ گیاهان تیماریافته با متیل‌جاسمونات) برداشت شده و "شاهد۳" نامیده شد. نمونه‌برداری‌های دیگر پس‌از تنش و در انتهای روزهای سوم، ششم و نهم (که به‌ترتیب برداشت اول، برداشت دوم و برداشت سوم نامیده می‌شود) از هریک از تیمارهای ۱۰، ۲۰ و ۳۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات صورت گرفت. نمونه‌ها پس‌از منجمدشدن داخل ازت مایع، به فریزر ۷۰- درجهٔ سانتی‌گراد منتقل و تا زمان تحلیل نگهداری شدند.

سنجش قند محلول، پرولین و بتاکاروتن

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

برای سنجش قند محلول ابتدا عصارهٔ الکلی از نمونه‌های آزمایشی تهیه شد. برای این کار، ۰/۲گرم بافت منجمد در هاون کاملاً له شد و سپس، ۵ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد به آن افزوده شد. مخلوط حاصل به فالکون‌های ۲ میلی‌لیتری انتقال یافت و به مدت ۳۰ ثانیه ورتکس شد. سپس، نمونه‌ها به مدت ۵ دقیقه و در دمای ۴ درجهٔ سانتی‌گراد با دور ۳۰۰۰ rpm سانتریفوژ شدند. محلول رویی جدا و در فالکون درب‌دار با حجم ۱۰ میلی‌لیتر ریخته شد. به رسوب به‌جامانده ۵ میلی‌لیتر اتانول ۷۰ درصد اضافه شد و نمونه‌ها دوباره در وضعیت ذکرشده در مرحلهٔ قبل سانتریفوژ شدند. این کار دوبار انجام شد و در هر بار محلول رویی جدا و به لوله‌های آزمایشی که برای این منظور در نظر گرفته شده بود منتقل شد. برای اندازه گیری قندهای محلول، ۱۰۰ میکرولیتر از عصارهٔ الکلی به لوله‌های آزمایش منتقل شد. پس‌از آن، ۳ میلی‌لیتر محلول آنترون تازه‌تهیه‌شده (۱۵۰ میلی‌گرم آنترون در ۱۰۰ میلی‌لیتر اسید سولفوریک ۷۲ درصد) به لوله‌ها اضافه شد. لوله‌های آزمایش به‌مدت ۱۰ دقیقه در بن‌ماری با دمای ۱۰۰ درجه قرار داده شد و پس‌از سردشدن در حمام یخ، جذب نمونه‌ها در طول موج ۶۲۵ خوانده شد. بلانک شامل ۱ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد و ۱میلی‌لیتر اتانول ۷۰ درصد است. مقادیر قندهای محلول با استفاده از منحنی استاندارد گلوکز تعیین شد (Paquin *et al.*, 1979). برای اندازه‌گیری مقدار پرولین از روش بتس و همکاران (Bates *et al.*, 1973) استفاده شد. جذب عصارهٔ پرولین در طول موج ۵۲۰ نانومتر خوانده شد و مقدار پرولین با استفاده از منحنی استاندارد تعیین شد. برای سنجش بتاکاروتن، جذب نمونه‌ها در طول موج‌های ۴۵۳ و ۵۰۵ به‌ترتیب مربوط به رنگیزه‌های بتا-کاروتن و لیکوپن خوانده شد. سپس، غلظت بتاکاروتن هر نمونه برحسب میکروگرم بر میلی‌لیتر محاسبه شد (Nagata & Yamashita, 1992)

سنجش کمی میزان کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئید

نیم گرم برگ تر از هر تکرار توزین شد و توسط نیتروژن مایع در داخل هاون چینی آسیاب شد و به آن ۵ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد (^{cc} ۲۰ آب مقطر: ^{cc} ۸۰ استون) اضافه شد. مخلوط به‌دست آمده به‌مدت ۱۵ دقیقه با دور ۳۰۰۰ rpm در دمای ۴ درجهٔ سانتی‌گراد سانتریفوژ شد. درنهایت، عصارهٔ استونی شفاف جدا شد و حجم آن با استون خالص به ۵ میلی‌لیتر (حجم اولیه) رسانده شد. سپس، جذب محلول به‌دست‌آمده در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۴۶ و ۶۶۳ با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر (CamSpec M501 UV/Visible) در مقابل شاهد خوانده و مقدار کلروفیل و همچنین، کارتنوئید کل محاسبه شد (Lichtenthaler, 1987).

سنجش ترکیبات فنلی

به‌منظور استخراج عصارهٔ فنلی از متانول ۸۰ درصد استفاده شد. ابتدا، برگ‌های توتون به‌مدت ۴۸ ساعت در آون ۷۰ درجه خشک شد، سپس، ۰/۲گرم از هر نمونه در هاون چینی ریخته و با نیتروژن مایع به‌خوبی ساییده شد. به هر نمونه ۲ میلی‌لیتر متانول اسیدی ۸۰ درصد اضافه شد و نمونه‌ها به مدت ۲۴ ساعت در دمای ۲۵ درجه در دستگاه شیکر قرار داده شد. عصاره‌های به‌دست‌آمده صاف شدند و به مدت ۱۰ دقیقه در ۱۵۰۰ rpm سانتریفوژ شدند. محلول رویی با دقت برداشته شد و در دمای ۴ درجهٔ سانتی‌گراد نگهداری شدند. سنجش مقدار فنول کل با کمک معرف Folin-Ciocalteu انجام و جذب نمونه‌ها در طول موج ۷۶۵ نانومترخوانده شد (Gao *et al.*, 2000). منحنی استاندارد گالیک‌اسید برای محاسبهٔ غلظت فنول کل نمونه‌ها مورد استفاده قرار گرفت. میزان فلاونول کل با روش Venskutonis و Miliauskas (2004) و براساس رنگ‌سنجی کلرید آلومینیوم و با استفاده از منحنی استاندارد روتین اندازه‌گیری شد. برای سنجش فلاونوئید کل از روش Krizek و همکاران (2004) استفاده و سپس، میزان فلاونوئید بر حسب درصد محاسبه شد. همچنین، برای سنجش آنتوسیانین از روش Masukasu و همکاران (2003) استفاده شد. نتایج برحسب میکروگرم بر گرم وزن تر در طول موج ۵۵۰ نانومتر خوانده شد و برای محاسبهٔ غلظت آنتوسیانین از ضریب خاموشی $۳۳۰۰۰\ Cm^{-1}M^{-1}$ استفاده شد.

سنجش مالون‌دی‌آلدهید و پروتئین کل

برای سنجش مقدار مالون‌دی‌آلدهید از روش Heath و Packer (1968) استفاده شد. جذب نمونه‌ها در طول موج ۵۳۲ نانومتر قرائت شد. برای محاسبهٔ غلظت MDA از ضریب خاموشی $155\ mM^{-1}cm^{-1}$ استفاده شد و درنهایت، مقدار مالون‌دی‌آلدهید براساس نانومول در گرم وزن تر محاسبه شد.

جهت سنجش میزان پروتئین، ابتدا ۰/۵ گرم بافت منجمدشدهٔ برگ در هاون چینی با نیتروژن مایع ساییده شد. نمونهٔ پودر شده در میکروتیوپ ۱/۵ میلی‌لیتری ریخته و به میزان ۱ میلی‌لیتر به آن

بافر استات‌سدیم اضافه شد. نمونه‌ها در دمای ۴ درجهٔ سانتی‌گراد و با دور rpm ۱۴۰۰۰ به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفوژ شدند. محلول رویی به میکروتیوپ دیگری انتقال یافت و به مدت ۷ دقیقه مطابق مرحلهٔ قبل سانتریفوژ شد. نمونه‌های حاصل به فریزر ۷۰- درجهٔ سانتی‌گراد انتقال داده شدند. محتوای پروتئین کل به روش برادفورد (Bradford, 1976) و با استفاده از سرم آلبومین گاوی BSA به‌عنوان منحنی استاندارد در طول موج ۵۹۵ نانومتر توسط اسپکتروفتومتر مدل CamSpec M501 Single Beam UV/Visible اندازه‌گیری شد.

نتایج

قند محلول، پرولین و بتاکاروتن

براساس نتایج، مقدار قند در شاهد ۲ و ۳، افزایش معنی‌داری نسبت به شاهد ۱ نشان داد. اما در اثر تیمار با غلظت‌های مختلف متیل‌جاسمونات، قند محلول افزایش کمتری نشان داد. همان‌طور که در نمودار شکل ۱A دیده می‌شود، در برداشت سوم و پس‌از گذشت ۹ روز، مقادیر قند محلول به‌طور معنی‌داری در همهٔ نمونه‌های تحت تیمار نسبت به شاهد ۲ کاهش یافت. پرولین تحت تنش و در نمونه‌های تنش‌دیده به مقدار قابل توجهی افزایش یافت. ازطرف دیگر، پس‌از اعمال تنش خشکی، مقادیر پرولین نیز در نمونه‌های شاهد ۲ و شاهد ۳ به‌طور معنی‌دار افزایش یافت. تیمار ۱ متیل جاسمونات در اولین برداشت نتوانست تغییری در محتوای پرولین نسبت به نمونه‌های شاهد ۳ ایجاد کند، اما غلظت‌های بالاتر متیل‌جاسمونات در همین برداشت اول و در تیمارهای ۲ و۳ دارای اثر معنی‌دار بوده و مقدار پرولین را در مقادیر نزدیک به شاهد ۱ حفظ کرده‌اند. در برداشت سوم، مقدار پرولین در همهٔ نمونه‌های تیمارندیده (شاهد ۳) و تیماردیده (غلظت‌های ۱۰، ۲۰ و ۳۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات) به سطوح پایین‌تر از مقادیر مربوط به شاهد ۲ کاهش یافت (شکل B ۱). همچنین، تنش خشکی موجب کاهش معنی‌دار مقدار بتاکاروتن شاهد ۲ نسبت به شاهد ۱ شد (شکل C ۱). در برداشت اول، در هم، تیمارها، کاهش معنی‌دار مقدار بتاکاروتن مشاهده شد. با توجه به داده‌های شکل ۳ کاهش مقدار بتاکاروتن در نمونه‌های شاهد ۳ سیر نزولی داشت ولی تیمار با متیل‌جاسمونات توانست مقادیر بتاکاروتن را در سطوح بالاتری حفظ کند.

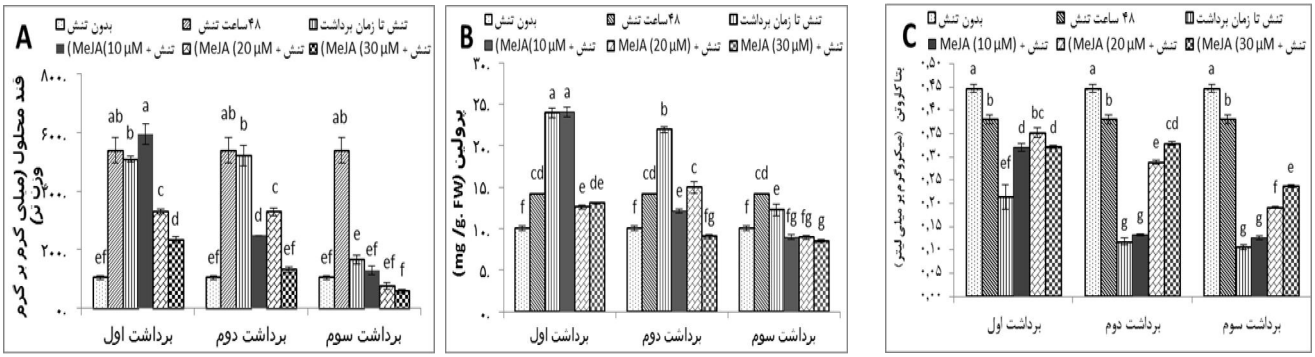
سنجش کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل

مقدار کلروفیل a در کلیهٔ نمونه‌های تحت تنش کاهش یافت. این کاهش در برداشت‌های اول و دوم در کلیهٔ نمونه‌های تیمارشده با متیل‌جاسمونات و نمونه‌های شاهد ۳ ادامه یافت و تنها در برداشت سوم کاهش سرعت تخریب و افزایش سنتز کلروفیل a اتفاق افتاد و موجب ارتقای مقدار آن در کلیهٔ نمونه‌ها شد (شکل A ۲). مقدار کلروفیل b نیز پس‌از اعمال تنش خشکی با پلی‌اتیلن گلایکول در نمونه‌های تنش‌دیده کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد تنش‌ندیده متحمل شده است. مشابه با کلروفیل a، این کاهش در برداشت‌های اول و دوم ادامه یافت و تنها در برداشت سوم، بازسازی رنگیزه‌ای کلروفیلی روندی سریع‌تر یافت و مقادیر کلروفیل b در کلیهٔ نمونه‌ها کمی افزایش نشان داد، اما در هیچ‌یک از تیمارها به سطح نمونه‌های شاهد ۱ نمی‌رسد (شکل B ۲). همان‌طور که در شکل C ۲ مشاهده می‌شود، مقدار کلروفیل کل متأثر از داده‌های مربوط به کلروفیل a و b پس‌از اعمال تنش خشکی کاهش معنی‌داری نسبت به شاهد ۱ نشان می‌دهد. در برداشت اول و دوم نیز کاهش در میزان کلروفیل کل در شاهد ۳ و نمونه‌های تیمارشده با متیل‌جاسمونات نسبت به شاهد ۲ کاملاً معنی‌دار است. همان‌طور که داده‌های شکل C ۲ نشان می‌دهد، تنها تیمار ۳ در برداشت سوم توانسته تا حدودی روند کاهش کلروفیل کل را جبران کند و مقدار کلروفیل را نسبت به نمونه‌های شاهد ۳، به سطحی نزدیک‌تر به نمونه‌های شاهد ۲ برساند. مقدار کاروتنوئید نیز در همهٔ نمونه‌ها تحت تنش کاهش یافت و در برداشت اول نیز همچنان نسبت به شاهد ۱ کاهش بیشتری نشان داد. با توجه به داده‌های شکل D ۲، از بین غلظت‌های مورد استفادهٔ متیل‌جاسمونات، فقط غلظت ۳۰ میکرومولار بود که توانست میزان کاروتنوئیدها را نسبت به شاهد ۳، به طور معنی‌داری افزایش دهد، به‌طوری‌که بیشترین مقدار کاروتنوئید در غلظت ۳ برداشت سوم دیده شد.

سنجش ترکیبات فنلی

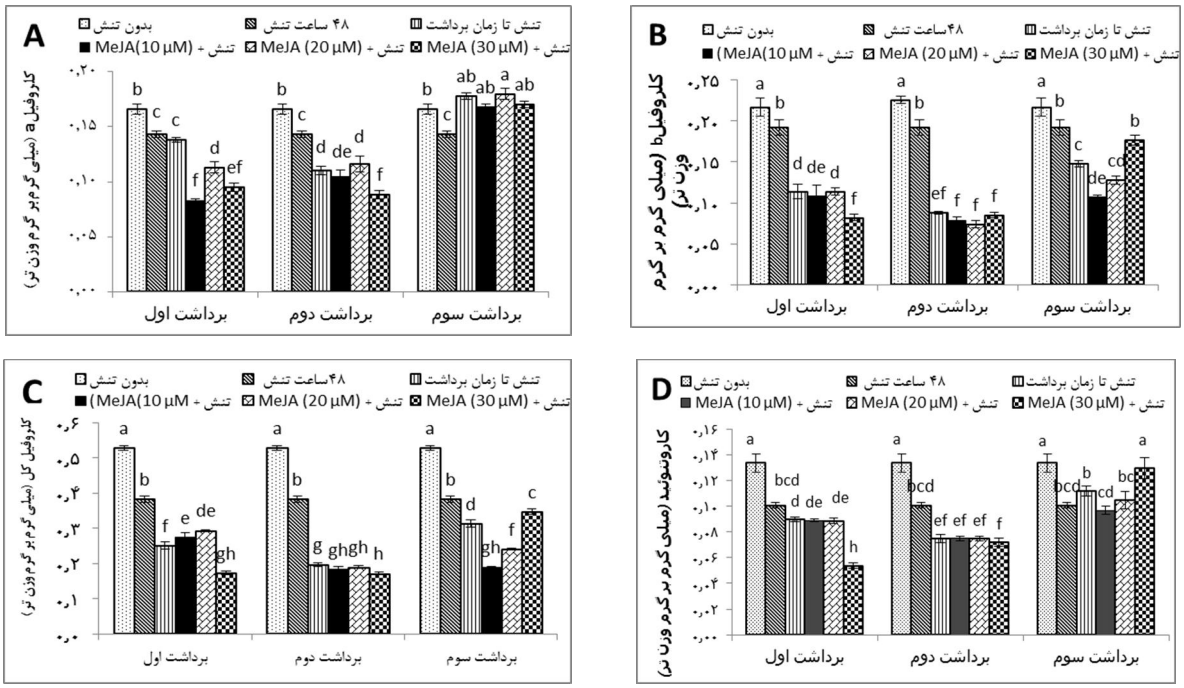
مقدار فلاونوئید تحت اثر تنش خشکی در نمونه‌های تنش‌دیده به‌شدت افزایش یافت. حذف تنش این افزایش مقدار فلاونوئیدها را تعدیل می‌کند و طی برداشت‌های سه‌گانهٔ اول، دوم و سوم روند

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]



شکل ۱- میانگین تغییرات مقادیر **A:** قند محلول، **B:** پرولین و **C:** بتا کاروتن در برداشت‌های اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسهٔ میانگین‌ها با آزمون دانکن در سطح احتمال $p<0.05$ است.

Fig. 1. Average changes in **A:** soluble sugars, **B:** proline and **C:** betacaroten in the first, second and third harvests. The data are the average of three replicates ± standard error (SE). Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

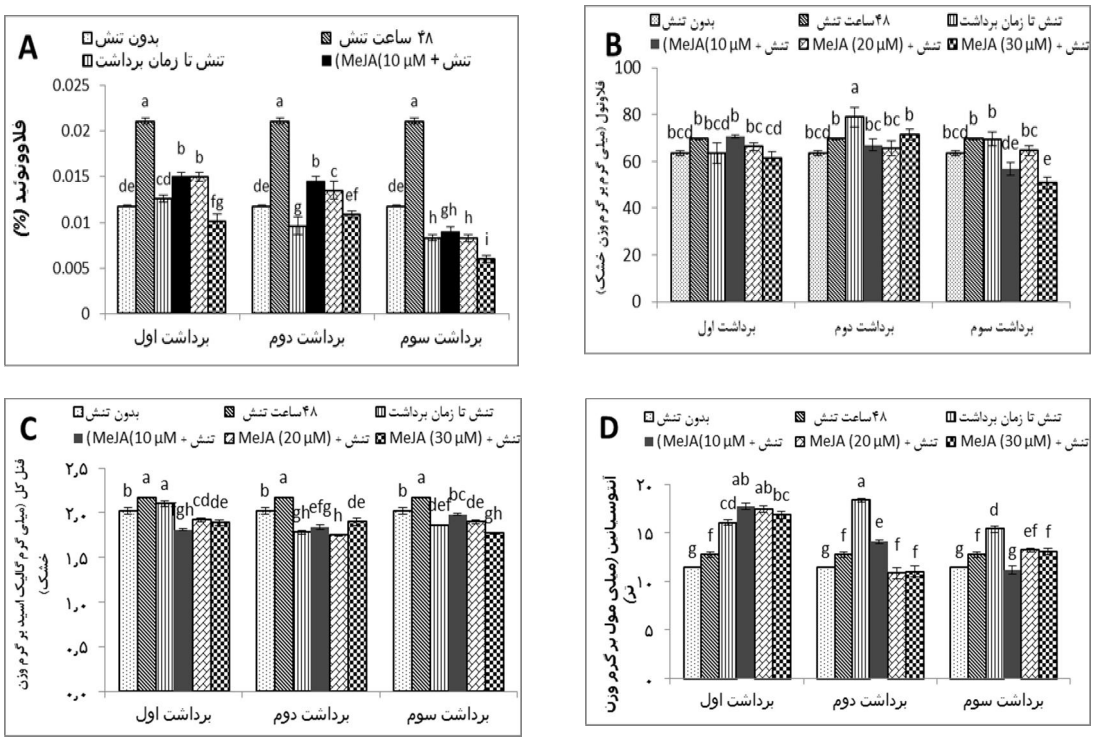


شکل ۲- میانگین تغییرات **A:** مقادیر کلروفیل a ، **B:** کلروفیل b، **C:** کلروفیل کل و **D:** کاروتنوئید در برداشت های اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسهٔ میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک مبین فقدان اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

Fig. 2. Average changes in **A:** chlorophyll a , **B:** chlorophyll b, **C:** chlorophyll total and **D:** betacaroten in the first, second and third harvests. The data are the average of three replicates ± standard error (SE). Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

نزولی آنها را موجب می‌شود. این کاهش مقادیر فلاونوئیدی در کلیهٔ نمونه‌های شاهد ۳ و تیماریافته‌ها به‌جز نمونه‌های تیمار ۳ متیل جاسمونات بدون تفاوت معنی‌دار اتفاق افتاد و نمونه‌های تیمار ۳ کاهش بیشتر فلاونوئید را نشان دادند (شکل A ۳). مقادیر فلاونول تغییرات درخورتوجهی تحت تنش و در برداشت اول نشان نداد (شکل B ۳)، اما در برداشت دوم نمونه‌های شاهد ۳ به‌طور قابل توجهی افزایش یافتند. تیمار با غلظت‌های مختلف متیل‌جاسمونات از این افزایش ممانعت کرد و حتی در برداشت سوم باعث کاهش

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]



شکل ۳- میانگین تغییرات مقادیر **A:** فلاونوئید، **B:** فلاونول، **C:** فنل کل و **D:** آنتوسیانین در برداشت‌های اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) است. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسهٔ میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک مبین فقدان اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

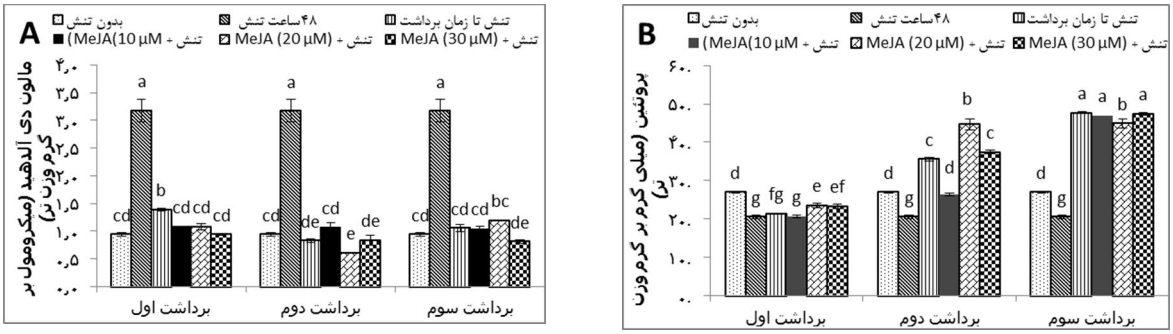
Fig. 3. Average changes in **A:** flavonoids, **B:** flavenols, **C:** total phenol and **D:** anthocyanins in the first, second and third harvests. The data are the average of three replicates ± standard error (SE). Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

معنی‌دار آن شد. با توجه به شکل C ۳، ابتدا تحت تنش افزایش مقدار فنل کل مشاهده شد، اما نمونه‌های تیمارشده با متیل-جاسمونات مقادیر کاهش‌یافتهٔ فنل را نشان دادند. اما در برداشت-های دوم و سوم این اختلاف بین نمونه‌های تیمارشده با متیل-جاسمونات و تیمارنشده تقلیل یافت و تفاوت‌ها به حداقل رسید، ولی درهرصورت کمتر از مقادیر فنل در نمونه‌های شاهد ۲ بود. مقادیر آنتوسیانین نیز تحت اثر تنش خشکی افزایش یافت. میانگین داده‌ها در شکل D ۳، افزایش دوباره مقدار آنتوسیانین را در تمام نمونه‌های مربوط به برداشت اول نسبت به شاهدهای ۱ و ۲ نشان داد. در برداشت دوم مقدار آنتوسیانین با افزایش زمان برداشت در نمونه‌های تیمار شده با متیل جاسمونات به طور قابل توجهی کاهش یافت و در برداشت سوم برای همهٔ غلظت‌های متیل-جاسمونات با کاهش بیشتری همراه شد.

سنجش پراکسیداسیون لیپیدی و پروتئین کل

اندازه‌گیری پراکسیداسیون لیپیدی تحت اثر تیمار خشکی، افزایش معنی‌دار مالون دآلدهید را در نمونه‌های شاهد ۲ نسبت به شاهد ۱ نشان داد. درمقابل، کلیهٔ نمونه‌های تیماریافته با محلول هوگلند فاقد متیل‌جاسمونات یا واجد غلظت‌های متفاوت آن، کاهش سریع پراکسیداسیون لیپیدی را پس‌از خارج شدن از تنش آشکار می‌سازند، باوجوداین کاهش MDA در تیماریافته‌های با متیل‌جاسمونات بیشتر و سریع‌تر اتفاق افتاد (شکل A ۴). همان-طور که در نمودار شکل B ۴ دیده می‌شود، تحت تنش خشکی ۴۸ ساعته و حتی با حذف تنش، طی برداشت اول مقدار پروتئین به‌طور محسوسی کاهش یافت. طی برداشت‌های دوم، مقدار پروتئین در همهٔ نمونه‌ها افزایش یافت، اما نمونه‌های تیماریافته با متیل‌جاسمونات از سرعت افزایش مقدار پروتئین بیشتری برخوردار بودند و در برداشت سوم، تعادلی نسبی در مقادیر پروتئین همهٔ نمونه‌ها حاصل شد.

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]



شکل ٤- میانگین تغییرات مقادیر **A:** مالون دی آلدهید و **B:** پروتئین در برداشت‌های اول، دوم و سوم. داده‌ها میانگین سه تکرار ± خطای معیار (SE) هستند. حروف متفاوت نشان‌دهندهٔ وجود اختلاف معنی‌دار میان تیمارها براساس مقایسهٔ میانگین‌ها با آزمون دانکن و حروف مشترک مبین فقدان اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال $p<0.05$ است.

Fig. 4. Average changes in **A:** malondealdehyds and **B:** proteins in the first, second and third harvests. The data are the average of three replicates ± standard error (SE). Different letters indicate significant differences among treatments according to Duncan's test with $p<0.05$.

بحث و نتیجه‌گیری

تیمار نمونه‌های تنش‌دیده با غلظت‌های پایین (۱۰ میکرومولار) متیل‌جاسمونات، افزایش معنی‌دار مقدار پرولین را نشان داد که مشابه با نمونه‌های شاهد تنش‌دیده بود. تحقیقات نشان می‌دهد استفاده از تنظیم‌کننده‌های رشد در افزایش مقدار پرولین تحت تنش خشکی بی‌تأثیر نیست. کاربرد متیل‌جاسمونات در هنگام تنش‌های مختلف از جمله خشکی، با القای آنزیم سنتزکنندهٔ پرولین، سبب افزایش سنتز پرولین در گیاهان می‌شود (Fedina & Benderliev, 2000)؛ اما در تحقیق حاضر، تیمار با غلظت‌های ۲۰ و ۳۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات در برداشت اول، مقدار پرولین را به سطحی نزدیک به شاهد تنش‌ندیده کاهش داد. این نتایج با داده‌های Tizhosh و همکاران (2014) دربارهٔ گیاه توتون تحت تنش اکسیداتیو مطابقت داشت. به‌نظر می‌رسد متیل‌جاسمونات پس‌از تحریک اولیهٔ سنتز پرولین و درپی کاهش شدت تنش، با مهار القای آنزیم‌های سنتزکننده پرولین، اثر کاهشی خود را القا می‌کند. تجزیه پرولین در طی کاهش تنش ممکن است خود تأمین‌کنندهٔ عوامل مورد نیاز فسفوریلاسیون اکسیداتیو میتوکندریایی و تولید ATP برای ترمیم صدمات ناشی از تنش باشد (Bates *et al.*, 1973). برطبق نتایج این تحقیق، مقدار بتاکاروتن تحت تنش خشکی کاهش یافت و این کاهش نسبت به نمونه‌های شاهد ۱ معنی‌دار بود. با آبیاری نمونه‌ها به مدت ۳، ۶ و ۹ روز پس‌از تنش نیز روند کاهشی بتاکاروتن در نمونه‌های شاهد ۳ همچنان ادامه داشت که نشان می‌دهد آسیب ناشی از تنش خشکی درخور توجه است و بازیابی وضعیت قبل‌از تنش برای گیاه به‌سختی و در زمان طولانی امکان‌پذیر است. آزمایش انجام‌شده دربارهٔ گیاهان دیگر: جو (Munne-Bosch *et al.*, 2003)، انیسون (Munne-Bosch *et al.*, 2004) و توتون (Norastehnia *et al.*, 2014) تأییدی بر این نتایج است. تحت تنش شدید خشکی با تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن ممکن است آسیب اکسیداتیو اتفاق بیفتد و بتاکاروتن نتواند نقش دفاعی خود را اعمال کند (Hernandez *et al.*, 2004). نتایج بررسی نقش متیل‌جاسمونات به‌عنوان هورمون افزایش‌دهندهٔ آنتی‌اکسیدان‌های غیرآنزیمی غالباً ترغیب سنتز و ارتقای مقادیر آنها از جمله بتاکاروتن را نشان می‌دهد (Abdelgawad *et al.*, 2014). افزایش آنتوسیانین تحت تنش، همان‌طور که در بارهٔ گیاه بگونیا پیشنهاد کرده‌اند (Zhang *et al.*, 2010)، می‌تواند به‌علت نقش حفاظتی آنتوسیانین به‌وسیلهٔ حذف مستقیم تنش اکسیداتیو باشد. در بررسی اثر متیل‌جاسمونات بر مقدار آنتوسیانین گزارش شده که کاربرد متیل‌جاسمونات با غلظت‌های ۱۰ و ۲۵ میکرومولار موجب افزایش مقدار آنتوسیانین، در آرابیدوپسیس می‌شود (Jung, 2004) که تأییدی بر نتایج تحقیق حاضر است. علت این افزایش، اثر متیل‌جاسمونات بر بیان برخی ژن‌های مؤثر در بیوسنتز آنتوسیانین‌ها پیشنهاد شده است (Shan *et al.*, 2009). کاهش معنی‌دار مقادیر کاروتنوئید تحت تنش خشکی به‌علت بسته‌شدن روزنه‌ها، کاهش میزان فتوسنتز و افزایش تشکیل رادیکال‌های فعال اکسیژن در کلروپلاست رخ می‌دهد. این امر سبب اکسیدشدن

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

کاروتنوئیدها توسط اکسیژن فعال و تخریب ساختار آنها می‌شود (Parry *et al.*, 2002; Sharma & Dubey, 2005). نتایج حاضر با بررسی‌های پیشین دربارهٔ گیاهان ازجمله زیتون (Ben Ahmad *et al.*, 2009) نیز مطابقت دارد. به نظر می‌رسد سازوکار دفاع نوری در تنش شدید خشکی به‌شدت آسیب دیده و نمی‌تواند کلروپلاست‌ها را درمقابل تنش اکسیداتیو محافظت کند. با کاهش میزان تنش، میزان تولید رنگیزه‌های کاروتنوئیدی افزایش می‌یابد. در این وضعیت، کاروتنوئیدها قادرند انرژی زیاد طول موج‌های کوتاه را بگیرند و با غیرفعال‌کردن رادیکال‌های آزاد اکسیژن از تشکیل اکسیژن یکتایی جلوگیری و دستگاه فتوسنتزی را در مقابل پراکسیداسیون لیپیدی محافظت کنند. نتایج به‌دست‌آمده روشن می‌کند که متیل‌جاسمونات طی تیمار کوتاه‌مدت نمی‌تواند نقش حفاظتی خود را بر فتوسنتز اعمال کند، اما با گذشت زمان و در غلظت‌های بالاتر، تا حدودی با افزایش مقدار کلروفیل به بهبود فتوسنتز کمک می‌کند. محققان پیشنهاد می‌کنند که متیل جاسمونات در بیان مجموعه‌ای از ژن‌های مربوط به آنزیم‌های کلیدی در بیوسنتز کلروفیل از طریق تشکیل آمینو لوولینیک اسید دخالت دارد (Ahmadi *et al.*, 2004). این نتایج موافق با نتایج به‌دست‌آمده در گیاه صنوبر (Babst *et al.*, 2005) و آرابیدوپسیس (Jung, 2004) است. تنش خشکی غلظت کلروفیل b را بیشتر از کلروفیل a کاهش می‌دهد و باعث افزایش نسبت کلروفیل a به b می‌شود (Ashraf *et al.*, 1994).

بررسی میزان فلاونوئید و فلاونول تحت تنش خشکی نشان داد که این عوامل به‌عنوان متابولیت ثانوی در گیاه افزایش می‌یابند (Myung-Min *et al.*, 2009). افزایش در میزان فلاونوئید و فلاونول برای نمونه‌های تحت تنش این پژوهش با تغییرات گزارش‌شده در گیاهان دیگری مانند گیاه انیسون برای فلاونوئید و بر روی Cistus clusii برای فلاونول مطابقت داشته و نشان‌دهندهٔ اثر محافظتی آنتی‌اکسیدان‌های فلاونوئیدی طی استرس خشکی است (Hernandez *et al.*, 2004). فلاونوئیدها بدلیل داشتن نقش آنتی‌اکسیدانی به‌طور مستقیم با واردشدن در واکنش‌های احیایی و یا به‌طور غیرمستقیم به‌وسیلهٔ کلاته‌کردن آهن مانع تنش اکسیداتیو می‌شوند. روند ثابت کاهش مقدار فلاونوئید و فلاونول با گذشت زمان و پس‌از حذف تنش این احتمال را مطرح می‌کند که محرک‌های لازم برای افزایش مقادیر آنها حذف شده و درنتیجه لزوم افزایش سنتز آنها را رفع کرده است. متیل‌جاسمونات با افزایش فعالیت پراکسیداز (Asghari & Hasanlooe 2015) و دیگر آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان (Shahabinejad *et al.*, 2014) سبب کاهش رادیکال‌های آزاد و تنش اکسیداتیو می‌شود و درنتیجه از مقدار ترکیبات فلاونوئیدی و فلاونول به‌عنوان عوامل آنتی‌اکسیدانی کاسته می‌شود. یکی دیگر از دلایل کاهش ترکیبات فنلی در حضور متیل‌جاسمونات، اثر منفی حضور متیل جاسمونات بر فعالیت آنزیم فنیل‌آلانین آمونیالیاز است (Cao *et al.*, 2009).

کاهش فنل تحت تأثیر تیمار با متیل‌جاسمونات می‌تواند به‌منزلهٔ تخفیف تنش محسوب شود. اصولاً، انباشتگی ترکیبات فنلی نوعی پاسخ دفاعی دربرابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی است. در غلظت‌های بالای ترکیبات فنلی، به‌دلیل افزایش تعداد گروه‌های هیدروکسیل موجود در محیط واکنش، احتمال اهدای هیدروژن به رادیکال‌های آزاد بیشتر می‌شود و به‌دنبال آن، قدرت مهارکنندگی عصاره افزایش می‌یابد (Manach *et al.*, 2004).

تغییرپذیری پروتئین‌ها واکنش اجتناب‌ناپذیر گیاهان به تنش محیطی است (Hieng *et al.*, 2004). تنش خشکی غلظت پروتئین محلول برگ را کاهش می‌دهد. این کاهش را می‌توان به کاهش سنتز پروتئین‌ها تحت تنش خشکی و یا تجزیهٔ پروتئین‌ها به‌علت افزایش فعالیت آنزیم‌های پروتئاز نسبت داد (Mafakheri *et al.*, 2010). بررسی‌های به‌عمل‌آمده در گیاهان ازجمله تنباکو (Parry *et al.*, 2002) نیز این کاهش را نشان می‌دهد. اگرچه Luo و همکاران (2010) گزارش کردند که تنش خشکی در گیاهانی مانند Setaria viridis و Digitalis سبب القای سنتز پروتئین‌های دهیدرین می‌شود، این پروتئین‌ها مانع از آن می‌شوند که گیاه آب بیشتری از دست بدهد. مطلب درخورتوجه در استفاده از متیل‌جاسمونات در این بخش این است که این هورمون توانسته در زمان کوتاه‌تری نسبت به نمونه‌های تیمارندیده (شاهد۳)، یعنی در برداشت دوم، ارتقای مؤثرتری از مقدار پروتئین را موجب شود که حاکی از جنبهٔ حمایتی این هورمون از گیاه تحت تنش است. افزایش میزان پروتئین‌ها تحت تیمار با متیل‌جاسمونات ممکن است به‌دلیل فعال‌شدن مسیر فنیل‌پروپانوئیدی و سنتز بیشتر آنزیم‌های

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

شرکت‌کننده در این مسیر و همین‌طور سنتز آنزیم‌های آنتی-کسیدانی باشد. تیمار نمونه‌های تحت تنش با غلظت‌های مختلف متیل‌جاسمونات کاهش مقدار MDA را در همهٔ نمونه‌ها و تحت همهٔ تیمارها سریع‌تر و مؤثرتر از نمونه‌های تیماردیده به‌همراه داشت، به‌طوری‌که با افزایش مدت‌زمان تیماردهی این کاهش در مقدار MDA همچنان ادامه یافت. این بدان معناست که متیل جاسمونات به‌طور مؤثری توانست سطح تنش را کاهش دهد. این نتایج مطابق با بررسی انجام‌شده در گیاهچه‌های ذرت است که کاربرد متیل‌جاسمونات در آنها باعث تخفیف اثر تنش شد و سطح مالون‌دآلدهید را کاهش داد. علت احتمالی این امر را می‌توان افزایش سطح آسکوربیک‌اسید (به‌عنوان یک واسطهٔ آنتی-اکسیدانی که در مسیر چرخهٔ Asada halliwell عمل می‌کند در حضور متیل‌جاسمونات بیان کرد (Li *et al.*, 1998).

سپاسگزاری

نگارندگان این مقاله از مرکز دخانیات استان گیلان بابت تأمین بذر توتون و از دانشگاه گیلان به دلیل حمایت مالی قدردانی می-کنند.

REFERENCES

Abdelgawad, Z.A., Khalafaallah, A.A. and Abdallah, M.M. 2014. Impact of methyl jasmonate on antioxidant activity and some biochemical aspects of maize plant grown under water stress condition. – Agri. Sci. 5: 1077-1088.

Ahmad, P. and Sharma, S. 2010. Physiobiochmical attributes in two cultivars of mulberry (*Morus alba* L.) under $NaHCO_3$ stress. – Int. J. Plant Prod. 4: 79-86.

Ahmadi, A. and Ceiocemardeh, A. 2004. Effect of drought stress on soluble carbohydrate, chlorophyll and proline in four adopted wheat cultivars with various climate of Iran. Iranian J. Agric. Sci. 35: 753-763.

Asghari, M. and Hasanlooe, A.R. 2015. Methyl jasmonate effectively enhanced some defense enzymes activity and Total Antioxidant content in harvested "Sabrosa" strawberry fruit. – Food Sci. Nutr. doi: 10.1002/fsn3.300

Ashraf, M. and Wu, L. 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. – Crit Rev Plant Sci. 13:17-42.

Babst, B.A., Ferrieri, R.A., Gray, D.W., Lerdau, M., Schlyer, D.J., Schueller, M., Thrope, M.R. and Orians, C.M. 2005. Jasmonic acid induces rapid changes in carbon transport and partitioning in Populus. – New Phytol. 167: 63-72.

Bates, L.S., Walderen, R.D. and Taere, I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. – Plant Soil. 39: 205-207.

Bradford, M.M. 1976. Rapid and sensitive method for the quantification of microgram qua the principle of protein-dye binding. – Anal. Biochem. 72: 248-254.

Ben Ahmad, C., Ben Rouin, B., Sensoyc, S., Boukhrisa, M. and Ben Abdallaha, F. 2009. Changes in gas exchange, proline accumulationand antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. – Environ. Exp. Bot. 345-352.

Cao, Sh., Zheng, Y., Wang, K., Rui, H. and Tang, Sh. 2009. Effect of methyl jasmonate on cell wall modification of loquat fruit in relation to chilling injury after harvest. – Food Chem. 118: 641-647.

Creelman, R.A., Mason, H.S., Bensen, R.J., Boyer, J.S. and Mullet, J.E. 1990. Water deficits and abscisic acid cause differential inhibition of shoot versus root growth in soybean seedlings. – Plant Physiol. 214: 92-105.

Creelman, R.A. and Mullet, I.E. 1997. Biosynthesis and action of jasmonate in plants. – Annu. Rev. Plant Physiol. 48: 355-381.

Fedina, I.S. and Benderliev, K.M. 2000. Response of secendesmus incrassatulus to salt stress as affected by methyl jasmonate. – Biol. Plant. 43: 625-627.

Gao, X., Ohlander, M., Jepsson, N., Bjork, L. and Trajkovski, V. 2000. Changes in antioxidamt effects and their relationship to phytonutrients in fruits of sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides* L.) during maturation. – J. Agric. Food Chem. 48: 1485-1490.

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

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

Heath, R.L. and Packer, L. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. – Arch. Biochem. Biophys. 125:189-198.

Hernandez, I., Alegre, L. and Munne-Bosch, S. 2004. Drought-induced changes in flavonoids and other low molecular weight antioxidants in *Cistus clusii* grown under Mediterranean field conditions. – Tree Physiol. 24: 1303-1311.

Hieng, B., Ugrinovoc, K., Sustar-Vozlic, J. and Kidric, M. 2004. Different classes of proteases are involved in the response to drought of *Phaseolus vulgaris* L. cultivars differing in sensitivity. – J. Plant Physiol. 161: 519-30.

Jung, S. 2004. Effect of chlorophyll reduction in Arabidopsis thaliana by methyl jasmonate or norflurazon on antioxidant systems. – Plant Physiol Biochem. 42: 231-255.

Koc, E., İslek, C. and Üstun, A.S. 2010. Effect of cold on protein, proline, phenolic compounds and chlorophyll content of two pepper (*Capsicum annuum* L.) varieties. – GU J Sci. 23: 1-6.

Krizek, D.T., Britz, S.J. and Mirecki, R.M. 1998. Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A andUV-B radiation on growth of cv. new red fire lettuce. – Physiol. Plant. 103: 1-7.

Lichthenthaler H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. – Methods Enzymol. 148: 350-382.

Li, L., Staden, J.V. and Jager, A.K. 1998. Effect of plant growth regulators on the antioxidant system in seedlings of two maize cultivars subjected to water stress. – J. Plant Growth Regul. 25: 81-87.

Luo Y., Zhao, X., Zhou, R., Zuo, X., Zhang, J. and Li, Y. 2010. Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering. - Acta Physiol. Plant. 33:79-91.

Mafakheri A., Siosemardeh A., Bahramnejad B., Struik P.C. and Sohrabi, Y. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. - Aust J Crop Sci. 4: 580-585.

Manach, C., Scalbert, A., Morand, C., Rémésy, C. and Jiménez, L. 2004. Polyphenols: food sources and bioavailability. – Am. J. Clin. Nutr. 79: 727-47.

Masukasu, H., Karin, O. and Kyoto, H. 2003. Enhancement of anthocyanin biosynthesis by sugar in radish (*Raphanus sativus*) hypocotyls. – Plant Sci. 164: 259-265.

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

Mittler, R. 2004. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. – Trends Plant Sci. 7: 405-410.

Molinari, H.B.C., Marur, C.J., Bespalhok, J.C., Kobayashi, A.K., Pileggi, M., Pereira, F.P.P. and Vieira, L.G.E. 2004. Osmotic adjustment in transgenic Citrus rootstocks (*Carrizo citrange*) overproducing proline. – Plant Sci. 167: 1375-1381.

Moller, I.M. 2001. Plant mitochondria and oxidative stress Electron transport, NADPH turn over and metabolism of reactive oxygen species. – Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52: 561-91.

Munne-Bosch S. and Penuelas J. 2003. Photo and antioxidant protection during summer leaf senescence in Pistscia lentiscus L. grown under Mediterranean field conditions. – Ann. Bot. 92: 385-391.

Munne-Bosch, S. and Penuelas, J. 2004. Drought induced oxidative stress in strawberry tree (*Arbutus unedo* L.) growing in Mediterranean field conditions. – Plant Sci. 166: 110.

Nagata, M. and Yamashita, I. 1992. Simple method for simultaneous determination of chlorophyll and carotenoids in tomato fruit. – J. Japanese Societ. Food Sci. Technol. 39: 925-928.

Norastehnia, A., Niazazari, M., Sarmad, J. and Rassa, M. 2014. Effects of chloride salinity on non-enzymatic antioxidant activity, prolin and malondealdialdehyde content in three flue-cured cultivars of tobacco. – J. Plant Develop. 21: 75-82.

Parry M.A.J., Andralojc P.J., Khan, S., Lea, P.J. and Keys, A.J. 2002. Rubisco activity: effects of drought stress. – Ann. Bot. 89: 833-839.

Paquin, R. and Lechasseur, P. 1979. Observations sur une methode dosage de la proline libre dans les extraits de plantes. – Can. J. Bot. 57: 1851-1854.

Myung-Min, H., Trick, H.N. and Rajasheka, E.B. 2009. Secondary metabolism and antioxidant are involved in environmental adaptation and stress tolerance in lettuce. – J. Plant Physiol. 166: 180-191.

Sapers, G.M. and Simmons, G. 1998. Hydrogen peroxide disinfection of minimally processed fruits and vegetables. – Food Tech. 52: 48-5.

Shahabinejad, M., Shojaaddini, M., Maserti, B., Arvin, M.J. and Seyedi, S.M. 2014. Exogenous application of methyl jasmonate and salicylic acid increases antioxidant activity in the leaves of pistachio (*Pistacia vera* L. cv. Fandoughi) trees and reduces the performance of the phloem-feeding psyllid *Agonoscena pistaciae*. – Arthropod-Plant Inte. 8: 525-530.

Shan, X., Zhang, Y., Peng, W., Wang, Z. and Xie, D. 2009. Molecular mechanism for jasmonate- induction of anthocyanin accumulation in Arabidopsis. – J. Exp. Bot. 60: 3849-3860.

Sharma, P. and Dubey, R.S. 2005. Drought induces oxidative stress and enhances the activities activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. – J. Plant Growth Regul. 46: 209-221.

Slama, I., Ghnaya, T., Hessini, K., Messedi, D., Savoure, A. and Abdelly, C. 2007. Comparative study of the effects of mannitol and PEG osmotic stress on growth and solute accumulation in Sesuvium portulacastrum. – Environ Exp. Bot. 61: 10-17.

Tizhoosh-Jalaly, M.R., Sarmad, J., Norastehnia, A., Zavareh, M. and Moshtaghi, M. 2014. The effect of methyl jasmonate and different chloride concentrations on photosynthetic pigments and proline content in *Nicotiana tabacum* L. cv. Cooker 347. – IJPB. 6: 51-62.

Turkan, I., Bor, M., Ozdemir, F. and Koca, H. 2005. Differential responses of lipid peroxidation and antiox-idants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethyle-

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]

ne glycol mediated water stress. – Plant Sci. 168: 223-231.

Venskutonis, P.R., Miliauskas, G. and van Beek, T.A. 2004. Screening of radical scavenging activity of some medicinal and aromatic plant extracts. – Food Chem. 85: 231-237.

Zhang, K.M., Yu, H.J., Shi, K., Zhou, Y.H., Yu, J.Q. and Xia, X.J. 2010. Photoprotective roles of anthocyanins in Begonia semperflorens. – Plant Sci. 179: 202-208.

*****

Akbar Norastehnia, A. and Yousefzadeh, G. XX. Improvement in growth of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) seedling by methyl jasmonate under drought stress. – Nova Biol. Rep. X:.....

اکبر نورسته‌نیا، ا. و یوسف‌زاده، گ.XXX بهبود رشد گیاهچه‌های توتون (*Nicotiana tabacum* L.) در شرایط تنش خشکی تحت تیمار متیل جاسمونات.– یافته‌های نوین در علوم زیستی X:.....

[Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2026-11-04]
[DOR: 20.1001.1.24236330.1395.3.4.5.5]
[DOI: 10.21859/acadpub.nbr.3.4.308]