

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ



دانشگاه صنعتی شاهرود

دانشکده کشاورزی

رساله دکتری مهندسی زراعت

ارزیابی همزیستی قارچ شبه میکوریزای *Piriformospora indica* و کاربرد متیل جاسمونات در نعناع
فلفلی (*Mentha piperita L.*) تحت تنش شوری

نگارنده: معصومه خالوندی

اساتید راهنما

دکتر محمدرضا عامریان

دکتر همت‌اله پیردشتی

اساتید مشاور

دکتر مهدی برادران فیروزآبادی

دکتر احمد غلامی

تیر ۱۳۹۶

شماره: ۱۳۹۶ / ۷۶ - ۵
تاریخ:
ویرایش:

باسمه تعالی



مدیریت تحصیلات تکمیلی

پیوست شماره ۲

دانشکده: کشاورزی
گروه: زراعت

رساله دکتری خاتم معصومه خالوندی
تحت عنوان: ارزیابی همزیستی قارچ شبهمیکوریزای *Piriformospora indica* و کاربرد متیل جاسمونات در تنوع فلفلی (*Mentha piperita* L) تحت تنش شوری
در تاریخ ۹۶۱۰۴۱۱۳ توسط کمیته تخصصی زیر جهت اخذ مدرک رساله دکتری ارزیابی گردید و با درجه عالی مورد پذیرش قرار گرفت.

اعضا	اساتید مشاور	اعضا	اساتید راهنما
	نام و نام خانوادگی: دکتر مهدی برادران فیروزآبادی		نام و نام خانوادگی: دکتر محمدرضا عامریان
	نام و نام خانوادگی: دکتر احمد غلامی		نام و نام خانوادگی: دکتر همت اله بیردشتی

اعضا	نماینده تحصیلات تکمیلی	اعضا	اساتید داور
	نام و نام خانوادگی: دکتر حسن مکاریان		نام و نام خانوادگی: دکتر حمیدرضا اصغری
			نام و نام خانوادگی: دکتر مصطفی حیدری
			نام و نام خانوادگی: دکتر خدایار همتی

۹۶۱۳۱۳

تقدیم بہ

مادر عزیزم کہ عطر نفس ہا نشان صفا بخش محفل کرم خانوادہ است

پاسکوزاری

به پیمان رساندن این پیمان نامه بدون مساعدت بزرگوارانی که بی پنج چشم داشتی مرایاری نمودند مقدور نبود که در این راستا خود را ملزم می دانم مراتب سپاس و تشکر صمیمانه خود را از اساتید

راهبهای فرزندانم جناب آقای دکتر محمد رضا عامریان و جناب آقای دکتر بهت اله سپردشتی که در تمامی مراحل انجام، تدوین و نگارش این تحقیق همواره یاری ام رسانند و از محضر علم

ایشان بهره‌های فراوان بردم، اعلام نمایم. به راستی این تحقیق نتیجه تلاشهای بیوفته این بزرگواران است.

جناب آقای دکتر مهدی برادران فیروز آبادی و جناب آقای دکتر احمد غلامی، اساتید مشاور ارجمندم که در تمامی مراحل پژوهش مانند اسنادی و لسوز از راهبهایهای بسیار مفید و ارزنده

ایشان استفاده نمودم.

و تمامی کسانی که به نوعی مراد اجزای این پیمان نامه یاری کردند به خصوص دوستان عزیزم خانم دکتر سارا کرامتی و خانم دکتر پریا جمشیدی تشکر و قدردانی می کنم.

مصومه خالوندی

تعهد نامه

اینجانب معصومه خالوندی دانشجوی دوره دکتری رشته زراعت دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی شاهرود نویسنده رساله ارزیابی تاثیر همزیستی قارچ شبه میکوریزای *Piriformospora indica* و کاربرد متیل جاسمونات در نعنای فلفلی (*Mentha piperita* L) تحت تنش شوری تحت راهنمایی جناب آقای دکتر محمدرضا عامریان متعهد می شوم.

- تحقیقات در این رساله توسط اینجانب انجام شده است و از صحت و اصالت برخوردار است.
- در استفاده از نتایج پژوهشهای محققان دیگر به مرجع مورد استفاده استناد شده است.
- مطالب مندرج در رساله تاکنون توسط خود یا فرد دیگری برای دریافت هیچ نوع مدرک یا امتیازی در هیچ جا ارائه نشده است.
- کلیه حقوق معنوی این اثر متعلق به دانشگاه صنعتی شاهرود می باشد و مقالات مستخرج با نام « دانشگاه صنعتی شاهرود » و یا *Shahrood University of Technology* چاپ خواهد رسید.
- حقوق معنوی تمام افرادی که در به دست آمدن نتایج اصلی پایان نامه تأثیرگذار بوده اند در مقالات مستخرج از رساله رعایت می گردد.
- در کلیه مراحل انجام این پایان نامه ، در مواردی که از موجود زنده (یا بافتهای آنها) استفاده شده است ضوابط و اصول اخلاقی رعایت شده است.
- در کلیه مراحل انجام این پایان نامه، در مواردی که به حوزه اطلاعات شخصی افراد دسترسی یافته یا استفاده شده است اصل رازداری ، ضوابط و اصول اخلاق انسانی رعایت شده است

تاریخ

امضای دانشجو

مالکیت نتایج و حق نشر

- کلیه حقوق معنوی این اثر و محصولات آن (مقالات مستخرج، کتاب، برنامه های رایانه ای، نرم افزار ها و تجهیزات ساخته شده است) متعلق به دانشگاه صنعتی شاهرود می باشد. این مطلب باید به نحو مقتضی در تولیدات علمی مربوطه ذکر شود.
- استفاده از اطلاعات و نتایج موجود در رساله بدون ذکر مرجع مجاز نمی باشد.

لیست مقالات مستخرج از رساله

- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. ۱۳۹۶. اثر همزیستی قارچ *Piriformospora indica* بر کمیت اسانس و برخی صفات فیزیولوژیک گیاه دارویی نعناع فلفلی در تنش شوری، مجله زیست شناسی گیاهی ایران، شماره ۳۲، ص ۱-۲۰.
- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. مطالعه خصوصیات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاه دارویی نعناع فلفلی (*Mentha piperita* L) در واکنش به تنش شوری تحت تاثیر همزیستی با قارچ *Piriformospora indica*، مجله پژوهشهای تولید گیاهی.
- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. اثر متیل جاسمونات بر برخی پارامترهای فتوسنتزی گیاه دارویی نعناع فلفلی (*Mentha piperita*) در شرایط شور، در پایگاه فرآیند و کارکرد گیاهی.
- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. برهمکنش قارچ *Piriformospora indica* با گیاه نعناع فلفلی (*Mentha piperita*) بر کمیت و کیفیت اسانس و برخی پارامترهای فیزیولوژیک تحت تنش شوری، در پایگاه فرآیند و کارکرد گیاهی.
- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. ۱۳۹۴. تأثیر همزیستی قارچ *Piriformospora indica* بر صفات رویشی گیاه دارویی نعناع فلفلی (*Mentha piperita*) به آبیاری با آب دریای خزر، چهارمین کنفرانس ملی فیزیولوژی گیاهی ایران، دانشگاه تربیت مدرس.
- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. ۱۳۹۵. اثر همزیستی قارچ *Piriformospora indica* بر میزان اسانس و تجمع فلاونوئید نعناع فلفلی (*Mentha piperita*) تحت تنش شوری، دومین همایش ملی گیاهان دارویی و داروهای گیاهی، دانشگاه شهید بهشتی.
- خالوندی، م.، عامریان، م. ر.، پیردشتی، ه.، برادران فیروزآبادی، م. و غلامی، ا. ۱۳۹۵. اثر متیل جاسمونات و همزیستی قارچ *Piriformospora indica* بر کمیت و کیفیت اسانس نعناع فلفلی (*Mentha piperita*)، همایش ملی گیاهان دارویی، دانشگاه صنعتی شاهرود.

چکیده

با توجه به افزایش تقاضای جهانی برای استفاده از گیاهان دارویی از جمله نعناع فلفلی، امروزه استفاده از جانداران ریز همزیست با گیاه و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی یکی از راهبردهای نوین برای بهبود و افزایش عملکرد گیاهان در شرایط نامطلوب محیطی مانند شوری آب و خاک است. پژوهش حاضر با هدف ارزیابی تأثیر همزیستی قارچ شبه‌میکوریز *Piriformospora indica* و محلول‌پاشی متیل-جاسمونات بر بهبود رشد گیاه دارویی نعناع فلفلی (*Mentha piperita*) در واکنش به تنش شوری، به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه و مزرعه اجرا شد. فاکتور اول: همزیستی با قارچ پیریفورموسپورا/ ایندیکا (شاهد و تلقیح با قارچ)، فاکتور دوم محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات در شرایط گلخانه‌ای (صفر، ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار) و در شرایط مزرعه‌ای (صفر و ۷۵ میکرومولار) و فاکتور سوم شوری (آبیاری با آب شور در چهار سطح صفر، سه، شش و نه دسی‌زیمنس بر متر) بود. نتایج نشان داد که در تنش شوری، میزان کلونیزاسیون قارچ، رشد گیاه، محتوای اسانس، محتوای نسبی آب برگ، میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، پارامترهای فلورسانس (به جز خاموشی غیر-فتوشیمیایی (NPQ)) و میزان فلورسانس حداقل (Fo)، هدایت‌روزنه ای و تعرق، تجمع عناصر معدنی فسفر و پتاسیم در برگ گیاه کاهش یافت و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان، میزان مالون دی‌آلدئید و نشت الکتروولیت از غشاء، کربوهیدرات محلول و تجمع سدیم در برگ، افزایش معنی‌داری نشان داد. در آزمایش‌های گلخانه‌ای و مزرعه‌ای، بیشترین اثرات منفی در شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد. حضور قارچ *P. indica* تأثیر مثبتی بر کاهش تجمع سدیم در برگ گیاه، حفظ کلروفیل، افزایش محتوا و ترکیبات اسانس، افزایش محتوای فنل و آنتوسیانین و مهار رادیکال DPPH، کاهش پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء، بهبود رشد و جذب عناصر معدنی و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی-اکسیدان در شرایط تنش شوری داشت. در آزمایش‌های گلخانه‌ای، کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل-جاسمونات سبب افزایش اثرات مخرب شوری بر میزان کلونیزاسیون قارچ، محتوای نسبی آب برگ، پراکسیداسیون لیپید، تخریب کلروفیل و کاهش انتقال الکترون (ETR) شد. در مقایسه کاربرد متیل-

جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار موجب کاهش اثرات منفی شوری در هردو آزمایش گلدانی و مزرعه‌ای و همچنین موجب افزایش محتوای اسانس و میزان منتول در شرایط بدون تنش گردید. ترکیب تیماری تلقیح قارچ و محلول پاشی متیل جاسمونات (۷۵ میکرومولار) بیشترین اثر افزایش را در آزمایش گلدانی، بر میزان منتول، محتوای فنل کل، فعالیت آنزیم کاتالاز، تجمع فسفر در برگ (بدون تنش) و نیز کاهش نشت الکترولیت‌های غشاء (تنش شوری) داشت. بنابراین به نظر می‌رسد تلقیح قارچ و محلول پاشی متیل جاسمونات (۷۵ میکرومولار) به وسیله بهبود واکنش‌های فیزیولوژیکی و رشدی گیاه موجب کاهش اثرات منفی شوری شد و به بیان دیگر منجر به مقاومت گیاه دارویی نعناع فلفلی به تنش شوری گردید.

کلمات کلیدی: اسانس، شوری، قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا، متیل جاسمونات، نعناع فلفلی، همزیستی.

فهرست

عنوان.....	صفحه.....
فصل اول: مقدمه	۱
۱-۱- اهمیت گیاه دارویی	۲
۲-۱- تنش شوری	۳
۳-۱- پارامترهای فلورسانس کلروفیل	۳
۴-۱- نحوه تشکیل گونه های فعال اکسیژن	۵
۵-۱- قارچ شبه میکوریز <i>Piriformospora indica</i>	۷
۶-۱- متیل جاسمونات	۹
فصل دوم: بررسی منابع	۱۱
۱-۲- نعناع فلفلی	۱۲
۱-۱-۲- گیاه شناسی نعناع فلفلی	۱۲
۲-۱-۲- کاشت و رشد و نمو نعناع فلفلی	۱۲
۳-۱-۲- خواص دارویی و درمانی گیاه نعناع فلفلی	۱۳
۲-۲- تنش شوری	۱۴
۱-۲-۲- تأثیر تنش شوری بر گیاهان	۱۵
۳-۲- فلورسانس کلروفیل	۱۷
۴-۲- نقش آنتی اکسیدان در کاهش خسارت اکسیداتیوی	۱۸
۵-۲- اثر قارچ شبه میکوریز <i>P. indica</i> بر گیاه	۲۱
۱-۵-۲- اثر قارچ شبه میکوریز بر ویژگی های رشدی گیاه	۲۱
۲-۵-۲- اثر قارچ شبه میکوریز بر مواد موثره گیاه	۲۳
۳-۵-۲- اثر قارچ شبه میکوریز بر مقاومت به تنش های محیطی در گیاه	۲۴
۶-۲- اثر متیل جاسمونات در گیاهان	۲۴
فصل سوم: مواد و روش ها	۲۷
۱-۳- مشخصات محل اجرای آزمایش	۲۸
۲-۳- مشخصات طرح آزمایشی	۲۹
۳-۳- کاشت در گلخانه	۲۹
۴-۳- کاشت در مزرعه	۳۰
۵-۳- اعمال تیمارها	۳۰
۱-۵-۳- تهیه ایزوله قارچ <i>P. indica</i> و تلقیح ریزوم های نعناع فلفلی با قارچ <i>P. indica</i>	۳۰
۲-۵-۳- محلول پاشی متیل جاسمونات	۳۰
۳-۵-۳- اعمال تیمار شوری	۳۱

۳۱	۳-۶- نمونه برداری در مزرعه و گلخانه
۳۱	۳-۷- اندازه گیری صفات مورد بررسی
۳۱	۳-۷-۱- مطالعه همزیستی
۳۲	۳-۷-۲- اندازه گیری صفات زراعی و مورفولوژیک
۳۲	۳-۷-۳- اندازه گیری صفات فیزیولوژیک و کیفی
۳۲	۳-۷-۳-۱- استخراج و آنالیز اسانس نعناع فلفلی
۳۳	۳-۷-۳-۲- اندازه گیری کربوهیدرات محلول
۳۳	۳-۷-۳-۳- سنجش میزان آنتوسیانین در برگ
۳۴	۳-۷-۳-۴- سنجش میزان فلاونوئید در برگ
۳۴	۳-۷-۳-۵- سنجش میزان فنل کل در برگ
۳۴	۳-۷-۳-۶- ظرفیت مهار رادیکال DPPH
۳۵	۳-۷-۳-۷- سنجش میزان رنگیزه های فتوسنتزی (کلروفیل و کاروتنوئید)
۳۵	۳-۷-۳-۸- فلورسانس کلروفیل
۳۷	۳-۷-۳-۹- استخراج آنزیم
۳۷	۳-۷-۳-۱-۹- عصاره آنزیمی
۳۷	۳-۷-۳-۲-۹- فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز
۳۷	۳-۷-۳-۳-۹- فعالیت آنزیم کاتالاز
۳۸	۳-۷-۳-۴-۹- فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز
۳۸	۳-۷-۳-۵-۹- پروتئین محلول برگ
۳۸	۳-۷-۳-۱۰- سنجش میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء
۳۹	۳-۷-۳-۱۱- سنجش میزان پراکسید هیدروژن
۳۹	۳-۷-۳-۱۲- اندازه گیری هدایت روزنه ای برگ
۳۹	۳-۷-۳-۱۳- نشت الکترولیت
۴۰	۳-۷-۳-۱۴- محتوای نسبی آب برگ (RWC)
۴۰	۳-۷-۳-۱۵- اندازه گیری یون سدیم و پتاسیم برگ
۴۰	۳-۸- تجزیه و تحلیل داده ها
۴۱	فصل چهارم: نتایج و بحث
۴۲	۴-۱- بررسی همزیستی ریشه نعناع فلفلی و قارچ <i>Piriformospora indica</i>
۴۵	۴-۲- صفات رویشی
۵۰	۴-۳- طول ریشه
۵۴	۴-۴- محتوا و عملکرد اسانس نعناع فلفلی
۵۹	۴-۵- ترکیبات اسانس نعناع فلفلی
۶۴	۴-۶- کلروفیل برگ

۷۱ کاروتنوئید ۱-۶-۴
۷۳ آنتوسیانین ۷-۴
۷۷ فلاونوئید ۸-۴
۸۱ فنل کل ۹-۴
۸۷ DPPH آزاد رادیکال ۱۰-۴
۹۲ فلورسانس کلروفیل ۱۱-۴
۱۰۳ هدایت روزنه‌ای و تعرق ۱۲-۴
۱۱۰ پروتئین محلول برگ ۱۳-۴
۱۱۱ آنزیم‌های آنتی اکسیدان ۱۳-۴
۱۱۱ سوپراکسید دیسموتاز ۱-۱۳-۴
۱۱۵ کاتالاز ۲-۱۳-۴
۱۲۰ پلی فنل اکسیداز (PPO) ۳-۱۳-۴
۱۲۴ مالون دی‌آلدهید (MDA) ۱۴-۴
۱۲۹ نشت الکترولیت ۱۵-۴
۱۳۵ پراکسید هیدروژن ۱۶-۴
۱۳۸ کربوهیدرات محلول ۱۷-۴
۱۴۱ محتوای نسبی آب برگ (RWC) ۱۸-۴
۱۴۴ میزان یون‌های پتاسیم، فسفر، سدیم، K/Na برگ ۱۹-۴
۱۵۳ نتیجه‌گیری ۱۵۳
۱۵۴ پیشنهادها ۱۵۴
۱۵۵ پیوست ۱۵۵
۱۶۶ منابع ۱۶۶

فهرست اشکال

شکل	صفحه
شکل ۳-۱- دستگاه گاز کروماتوگرافی Agilent Technologies 7890	۳۲
شکل ۳-۲- منحنی استاندارد کربوهیدرات	۳۳
شکل ۴-۱- کلأمیدوسپور <i>Piriformospora indica</i> در کورتکس ریشه	۴۲
شکل ۴-۲- ریشه و اسپوره‌های قارچ <i>Piriformospora indica</i> تشکیل شده بر سطح خارجی ریشه	۴۲
شکل ۴-۳- مقایسه میانگین کلونیزاسیون ریشه تحت تأثیر ترکیبات تیماری حاصل از شوری و متیل جاسمونات در آزمایش گلدانی	۴۳
شکل ۴-۴- مقایسه میانگین کلونیزاسیون ریشه تحت تأثیر ترکیبات تیماری حاصل از شوری و متیل جاسمونات در آزمایش مزرعه‌ای	۴۴
شکل ۴-۵- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و شوری بر میزان وزن خشک ساقه در آزمایش مزرعه‌ای	۵۰
شکل ۴-۶- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان طول ریشه در آزمایش گلدانی	۵۲
شکل ۴-۷- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و شوری بر میزان وزن طول ریشه در آزمایش گلدانی	۵۲
شکل ۴-۸- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و تلقیح قارچ بر میزان طول ریشه در آزمایش گلدانی	۵۲
شکل ۴-۹- اثر متقابل سه گانه همزیستی قارچ، کاربرد متیل جاسمونات و سطوح شوری بر میزان طول ریشه گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی	۵۳
شکل ۴-۱۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی	۵۵
شکل ۴-۱۱- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی	۵۵
شکل ۴-۱۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی	۵۵
شکل ۴-۱۳- اثر متقابل سه گانه همزیستی قارچ، کاربرد متیل جاسمونات و سطوح شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی	۵۶
شکل ۴-۱۴- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۵۷
شکل ۴-۱۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۵۷
شکل ۴-۱۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۵۸

- شکل ۴-۱۷- اثر تنش شوری بر میزان کلروفیل b در آزمایش گلدانی ۶۵
- شکل ۴-۱۸- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان کلروفیل a و کلروفیل کل در آزمایش گلدانی ۶۵
- شکل ۴-۱۹- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کلروفیل a, b و کلروفیل کل در آزمایش گلدانی ۶۶
- شکل ۴-۲۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان کلروفیل a در آزمایش مزرعه‌ای ۶۷
- شکل ۴-۲۱- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان کلروفیل a در آزمایش مزرعه‌ای ۶۸
- شکل ۴-۲۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کلروفیل a و کلروفیل کل در آزمایش مزرعه‌ای ۶۸
- شکل ۴-۲۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی ۷۴
- شکل ۴-۲۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی ۷۴
- شکل ۴-۲۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی ۷۴
- شکل ۴-۲۶- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی ۷۵
- شکل ۴-۲۷- اثر تنش شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش مزرعه‌ای ۷۶
- شکل ۴-۲۸- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان آنتوسیانین در آزمایش مزرعه‌ای ۷۶
- شکل ۴-۲۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی ۷۸
- شکل ۴-۳۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی ۷۹
- شکل ۴-۳۱- اثر تنش شوری بر میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی ۸۰
- شکل ۴-۳۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فلاونوئید در آزمایش مزرعه‌ای ۸۰
- شکل ۴-۳۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش گلدانی ۸۲
- شکل ۴-۳۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش گلدانی ۸۲
- شکل ۴-۳۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و تنش شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای ۸۳
- شکل ۴-۳۶- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش گلدانی ۸۳
- شکل ۴-۳۷- اثر متقابل قارچ و تنش شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای ۸۴
- شکل ۴-۳۸- اثر متقابل متیل جاسمونات و تنش شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای ۸۴
- شکل ۴-۳۹- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای ۸۵
- شکل ۴-۴۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی ۸۸

شکل ۴-۴۱- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۸۸
شکل ۴-۴۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۸۸
شکل ۴-۴۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۸۹
شکل ۴-۴۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۹۰
شکل ۴-۴۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۹۰
شکل ۴-۴۶- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۹۰
شکل ۴-۴۷- رابطه بین مالون‌دی‌آلدئید و ظرفیت مهار رادیکال DPPH کل در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۹۱
شکل ۴-۴۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان ETR، Y(II) و NPQ برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۹۴
شکل ۴-۴۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان ETR برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۹۵
شکل ۴-۵۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان پارامترهای فلورسانس برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۹۵
شکل ۴-۵۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان fm و fv و fm/fv برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۹۷
شکل ۴-۵۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان fm و fv و fm/fv برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۹۸
شکل ۴-۵۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۱۰۴
شکل ۴-۵۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۱۰۴
شکل ۴-۵۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۱۰۵
شکل ۴-۵۶- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان تعرق برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۱۰۵
شکل ۴-۵۷- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان تعرق برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۱۰۶

- شکل ۴-۵۸- اثر محلول پاشی متیل جاسمونات بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۰۷
- شکل ۴-۵۹- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۰۷
- شکل ۴-۶۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان تعرق برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۰۷
- شکل ۴-۶۱- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان تعرق برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۰۸
- شکل ۴-۶۲- رابطه بین هدایت روزنه‌ای و میزان پتاسیم در برگ نعناع فلفلی. ۱۰۸
- شکل ۴-۶۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۲
- شکل ۴-۶۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۲
- شکل ۴-۶۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۳
- شکل ۴-۶۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۱۴
- شکل ۴-۶۷- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۶
- شکل ۴-۶۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۷
- شکل ۴-۶۹- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۷
- شکل ۴-۷۰- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۱۷
- شکل ۴-۷۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۱۸
- شکل ۴-۷۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. ۱۱۹
- شکل ۴-۷۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۲۱
- شکل ۴-۷۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. ۱۲۱

- شکل ۴-۷۵- اثر قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعناع
 فلفلی آزمایش گلدانی ۱۲۱
- شکل ۴-۷۶- اثر متقابل سه گانه قارچ و متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل
 اکسیداز در برگ نعناع فلفلی آزمایش گلدانی ۱۲۲
- شکل ۴-۷۷- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ
 نعناع فلفلی آزمایش مزرعه‌ای ۱۲۳
- شکل ۴-۷۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی در آزمایش
 گلدانی ۱۲۵
- شکل ۴-۷۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی
 در آزمایش گلدانی ۱۲۵
- شکل ۴-۸۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی در
 آزمایش گلدانی ۱۲۶
- شکل ۴-۸۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی در آزمایش
 مزرعه‌ای ۱۲۷
- شکل ۴-۸۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی در
 آزمایش مزرعه‌ای ۱۲۷
- شکل ۴-۸۳- رابطه بین مالون دی آلدئید و فعایت آنتی اکسیدانی سوپراکسید دیسموتاز در برگ
 نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۲۸
- شکل ۴-۸۴- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع فلفلی در آزمایش
 گلدانی ۱۳۰
- شکل ۴-۸۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع فلفلی در
 آزمایش گلدانی ۱۳۱
- شکل ۴-۸۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع فلفلی در
 آزمایش گلدانی ۱۳۱
- شکل ۴-۸۷- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ
 نعناع در آزمایش گلدانی ۱۳۲
- شکل ۴-۸۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع فلفلی در آزمایش
 مزرعه‌ای ۱۳۳
- شکل ۴-۸۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع فلفلی در
 آزمایش مزرعه‌ای ۱۳۳
- شکل ۴-۹۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع فلفلی در
 آزمایش مزرعه‌ای ۱۳۳

- شکل ۴-۹۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان پراکسید هیدروژن در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۳۶
- شکل ۴-۹۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان پراکسید هیدروژن در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۳۷
- شکل ۴-۹۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان کربوهیدرات در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۰
- شکل ۴-۹۴- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کربوهیدرات در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۰
- شکل ۴-۹۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۴۲
- شکل ۴-۹۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۴۲
- شکل ۴-۹۷- اثر متقابل قارچ و شوری بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۳
- شکل ۴-۹۸- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۳
- شکل ۴-۹۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری در میزان سدیم در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۴۶
- شکل ۴-۱۰۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات در میزان عناصر سدیم، پتاسیم و فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۴۶
- شکل ۴-۱۰۱- اثر متقابل قارچ و شوری در میزان سدیم و فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۸
- شکل ۴-۱۰۲- اثر متقابل قارچ و شوری در میزان فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۸
- شکل ۴-۱۰۳- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات در میزان عناصر سدیم، پتاسیم و فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای ۱۴۹
- شکل ۴-۱۰۴- اثر متقابل قارچ و شوری در میزان نسبت پتاسیم به سدیم در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۵۰
- شکل ۴-۱۰۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات در میزان نسبت پتاسیم به سدیم در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۵۰

فهرست جداول

جدول	صفحه
جدول ۱-۳- تجزیه شیمیایی آب دریا	۲۸
جدول ۲-۳- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک آزمایشی (کشت گلخانه)	۲۸
جدول ۳-۳- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه آزمایشی	۲۹
جدول ۴-۳- مؤلفه‌های بیوفیزیکی اندازه‌گیری شده فلورسانس کلروفیل و معادلات مربوط به آنها	۳۶
جدول ۱-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات و تنش شوری بر وزن تر و خشک نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۴۷
جدول ۲-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات و تنش شوری بر وزن تر و خشک نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۵۰
جدول ۳-۴- تاثیر تلقیح قارچ و محلول پاشی متیل جاسمونات (MJ) بر ترکیبات اسانس نعنای فلفلی در شرایط بدون تنش شوری (آزمایش گلدانی)	۶۰
جدول ۴-۴- تاثیر تلقیح قارچ و محلول پاشی متیل جاسمونات بر ترکیبات اسانس نعنای فلفلی در شرایط بدون تنش و تنش شوری (آزمایش مزرعه‌ای)	۶۱
جدول ۵-۴- تاثیر قارچ و تنش شوری بر میزان کاروتنوئید در برگ نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی)	۷۱
جدول ۶-۴- تاثیر قارچ و تنش شوری بر میزان کاروتنوئید در برگ نعنای فلفلی (در آزمایش مزرعه‌ای)	۷۲
جدول ۷-۴- تاثیر تنش شوری بر شاخص‌های فلورسانس نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۹۳
جدول ۸-۴- تاثیر متیل جاسمونات بر شاخص‌های فلورسانس YII و NPQ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۹۴
جدول ۹-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات و تنش شوری بر شاخص‌های فلورسانس نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۹۷
جدول ۱۰-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات بر میزان پروتئین محلول در برگ نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی)	۱۱۰
جدول ۱۱-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات بر میزان پروتئین محلول در برگ نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای)	۱۱۱
جدول ۱۲-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات و تنش شوری بر میزان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای	۱۱۳
جدول ۱۳-۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات و تنش شوری بر میزان پراکسید هیدروژن برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی	۱۳۵

- جدول ۴-۱۴- تاثیر قارچ، متیل جاسمونات و تنش شوری بر میزان کربوهیدرات برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی ۱۳۹
- جدول ۴-۱۵- تاثیر تنش شوری بر میزان عناصر فسفر و پتاسیم برگ نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی) ۱۴۵
- جدول ۴-۱۶- تاثیر قارچ همزیست و تنش شوری بر میزان نسبت پتاسیم به سدیم برگ (K/Na) نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای) ۱۵۱
- جدول ۱- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات رشدی نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی) ۱۵۵
- جدول ۲- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات رشدی نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای) ۱۵۶
- جدول ۳- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات فلورسانس و هدایت روزنه-ای نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی) ۱۵۷
- جدول ۴- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات فلورسانس و هدایت روزنه-ای نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای) ۱۵۸
- جدول ۵- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات کلروفیل و فنولیک نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی) ۱۵۹
- جدول ۶- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات کلروفیل و فنولیک نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای) ۱۶۰
- جدول ۷- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات آنتی‌اکسیدانی و فیزیولوژیکی نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی) ۱۶۱
- جدول ۸- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات آنتی‌اکسیدانی و فیزیولوژیکی نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای) ۱۶۲
- جدول ۹- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر کلونیزاسیون، پروتئین محلول، محتوای عناصر (فسفر، پتاسیم و سدیم) نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی) ۱۶۳
- جدول ۱۰- میانگین مربعات اثر شوری، تلقیح قارچی و متیل جاسمونات بر کلونیزاسیون، پروتئین محلول، محتوای فسفر، پتاسیم و سدیم نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای) ۱۶۴
- جدول ۱۱- همبستگی بین صفات مورد بررسی (آزمایش گلدانی) ۱۶۵

فصل اول: مقدمه

۱-۱- اهمیت گیاهان دارویی

گیاهان دارویی یکی از مهمترین منابع دارویی است که از هزاران سال پیش کاربرد داشته‌اند. سازمان بهداشت جهانی تخمین زده است که بیش از ۸۰ درصد از مردم به صورت سنتی و یا مدرن از گیاهان دارویی استفاده می‌کنند. به علاوه بسیاری از داروهای شیمیایی نیز با الگوبرداری از مواد گیاهی ساخته شده‌اند که با پیشرفت علم و صنعت داروسازی و مصرف روزافزون داروهای شیمیایی و مقاومت عوامل بیماری‌زا به برخی از داروها موجب شده است که رویکرد مردم به مصرف گیاهان دارویی بیش از پیش افزایش پیدا کند. ضرورت بازنگری در استفاده از گیاهان دارویی از آنجا نشأت می‌گیرد که عوارض جانبی داروهای شیمیایی و تمایل بشر به استفاده هرچه بیشتر از محصولات طبیعی به منظور حفظ و سلامت خویش و همچنین مشکلات سیستم دارویی مدرن مانند هزینه‌های بالا و ناتوانی بشر برای ساخت برخی از مواد دارویی که به‌طور طبیعی در گیاهان وجود دارد و اهمیت مواد موثره گیاهان دارویی برای بهبود طعم، رنگ و بوی محصولات در صنایع غذایی، آرایشی و بهداشتی باعث توجه هر چه بیشتر به گیاهان دارویی شده است (تریپاتی و تریپاتی، ۲۰۰۳، حضرتی‌بادکوری، ۱۳۹۴).

کشت گیاهان دارویی و معطر از دیرباز بخش عمده‌ای از طب سنتی ایران را تشکیل می‌دهد. این گیاهان یکی از منابع غنی کشور بوده که امکان صادرات آن وجود دارد و ایران از لحاظ آب و هوایی و موقعیت جغرافیایی در زمینه رشد این گیاهان یکی از بهترین مناطق رشد جهان محسوب می‌گردد. در بین گیاهان دارویی گیاه نعناع فلفلی (*Mentha piperita*) یکی از مهمترین و اقتصادی‌ترین گیاهان دارویی در بسیاری از کشورهای دنیاست که مقدار مصرف سالانه اسانس آن در جهان به حدود ۷۰۰۰ تن می‌رسد. اسانس این گیاه دارای ماده‌ای بنام منتول می‌باشد که موجب ایجاد احساس خنکی در دهان می‌شود. از این رو از اسانس نعناع فلفلی به‌عنوان طعم‌دهنده و معطرکننده در صنایع غذایی، داروسازی، دندانپزشکی و عطرسازی استفاده می‌شود (قهرمان، ۱۳۷۳؛ فوستر، ۱۹۹۰).

۱-۲- تنش شوری

عوامل محیطی مختلف در رشد و نمو گیاهان نقش داشته و میزان رشد و عملکرد گیاهان تابعی از عوامل محیطی و اثرات متقابل آنها می‌باشد (شانون، ۱۹۷۷). شوری به یک مشکل جدی در جهان تبدیل شده است (اشرف و هریس، ۲۰۰۴) و به عنوان یکی از این عوامل مهم محدودکننده تولید محصول، بالغ بر ۳۲ میلیون هکتار از مساحت خاک‌های ایران را تحت تأثیر قرار داده‌است که نزدیک به ۲۰ درصد از سطح کل کشور و ۵۵ درصد اراضی قابل کشت را شامل می‌شود (فضالی و همکاران، ۱۳۸۹). این مسئله منجر به کاهش میزان تولید محصول از طریق کاهش رشد گیاه و کاهش توسعه فعالیت‌های فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی می‌شود (هاجر و همکاران، ۲۰۰۶). با این وجود، بشر برای تأمین امنیت غذایی خود مجبور به استفاده از منابع آبی با کیفیت پایین و شور مانند آب دریا و رودخانه‌های شور در کشاورزی می‌باشد (سپهری و همکاران، ۱۳۸۸). در تعریف تنش شوری گفته شده است که اگر غلظت نمک به میزانی باشد که باعث کاهش پتانسیل آب به اندازه $-0/05$ تا $-0/1$ - مگا پاسکال گردد به آن تنش ناشی از نمک گفته می‌شود (لویت، ۱۹۸۰) یا غلظت املاح محلول در خاک به قدری باشد که عملکرد گیاه را کاهش دهد (همایی، ۱۳۸۱). همچنین اگر هدایت الکتریکی عصاره اشباع خاک چهار دسی زیمنس بر متر یا بیشتر باشد به عنوان خاک شور تعریف می‌شود. افزایش یون‌های معدنی مانند یون سدیم، کلسیم، منیزیم، پتاسیم، بیکربنات، سولفات و یون کلر در خاک و یا آب آبیاری علل ایجاد شوری هستند (جین و همکاران، ۲۰۰۷).

۱-۳- پارامترهای فلورسانس کلروفیل

پارامترهای متعددی در خصوص فلورسانس کلروفیل در منابع مختلف بررسی شده است. هنگامی که یک برگ سازگار شده به تاریکی در معرض نور قرار می‌گیرد تغییرات فلورسانس وسیعی در آن اتفاق می‌افتد. بلافاصله بعد از القاء نور، فلورسانس به سطح حداقل خود می‌رسد که به آن F_0 یا فلورسانس حداقل می‌گویند. این حالت زمانی اتفاق می‌افتد که همه مراکز واکنش II باز می‌باشند یعنی زمانی که پلاستوکوئینون A به‌طور کامل اکسید شده است. بعد از این مرحله، فلورسانس به یک سطح ناپایدار

می‌رسد که به آن F_i می‌گویند. سپس فلورسانس افزایش یافته و به اوج خود می‌رسد که به آن فلورسانس حداکثر یا F_p گفته می‌شود. این زمانی است که همه مراکز واکنش II بسته شده و پلاستوکوئینون A در حداکثر مقدار کاهش خود یا احیاء کامل قرار دارد. زمانی که از نور القائی توسط فلورومتر استفاده شود به جای F_p از F_m^1 استفاده می‌کنند (بیکر و روزنکوویست، ۲۰۰۴). اختلاف بین F_m و F_o به صورت F_v^2 تعریف می‌شود که بیانگر تغییرات فلورسانس می‌باشد. بعد از رسیدن فلورسانس به حداکثر از مقدار آن کاسته شده تا به یک سطح ثابتی می‌رسد که به این پدیده خاموشی (Quenching) می‌گویند. اختلاف در مقدار خاموشی ابزار مفیدی برای تعیین واکنش‌های گیاهی به تنش‌های محیطی محسوب می‌شود (فلاجلا و همکاران، ۱۹۹۶). امروزه با وجود تکنیک‌های لازم برای محاسبه خاموشی‌های فتوشیمیایی و غیرفتوشیمیایی گام مهمی برای تشخیص عملکرد فتوسنتزی گونه‌های گیاهی مختلف برداشته شده است. نسبت F_v/F_m برآورد مناسبی از حداکثر کارایی کوانتومی فتوشیمیایی فتوسیستم II می‌باشد که امروزه به‌طور گسترده‌ای برای تشخیص اختلال در دستگاه فتوسنتزی به کار می‌رود (بیکر و روزنکوویست، ۲۰۰۴). از این رو کاهش در مقدار F_v/F_m ناشی از کاهش در مقدار خاموشی و تخریب نوری (Photodamaged) فتوسیستم II است که هر دو موجب کاهش حداکثر کارایی کوانتوم فتوشیمیایی فتوسیستم II می‌شوند. وقتی یک برگ سازگار شده به نور در معرض یک پالس خیلی قوی از دستگاه فلورومتر قرار می‌گیرد مقادیر حداقل، حداکثر و تغییرات فلورسانس به ترتیب به صورت F_o' ، F_m' ، F_q' تغییر می‌یابد. پالس اشباع شده نور سبب می‌شود تا همه مراکز واکنش بسته شده و بنابراین تمامی خاموشی‌های فتوشیمیایی که توسط پاره‌ای از مراکز باز صورت می‌گرفت، از بین خواهند رفت (بیکر و روزنکوویست، ۲۰۰۴). در یک برگ سالم مقدار F_m' ناشی از یک پالس نوری اشباع شده کمتر از مقدار F_m ناشی از همان پالس در یک برگ سازگار شده به تاریکی است. این اختلاف به دلیل وجود خاموشی‌های غیر فتوشیمیایی در طی القاء فتوسنتز در همان برگ می‌باشد. نسبت F_q'/F_m' نیز یک برآورد صحیح از مقدار کارایی کوانتومی

1 - $F_m = F_{max}$

2 - $FV = F_m - F_o$

فتوسیستم II را در هر سطح نوری نشان می‌دهد (جنتی و همکاران، ۱۹۸۹). این نسبت امروزه به‌طور گسترده‌ای برای برآورد کارایی عملکرد کوانتومی انتقال الکترون در فتوسیستم II ($PSII\Phi$) به کار برده می‌شود. این مولفه برآوردی است از کارایی نور جذب شده توسط گیرنده‌های موجود در فتوسیستم II که برای احیاء پلاستوکوئینون A به کار گرفته می‌شود. بنابراین در یک شدت نور مشخص این مولفه کارایی انتقال خطی الکترون را از میان فتوسیستم II به ما نشان می‌دهد که قبلاً از آن به‌صورت $PSII\Phi$ یاد می‌شد. در واقع این مولفه به‌طور مستقیم شاخصی از مقدار CO_2 جذب شده می‌باشد (سبیکه و همکاران، ۱۹۹۷). آن قسمت از انرژی که به صورت حرارت از بین می‌رود NPQ^1 نامیده می‌شود (اتلاف حرارت مربوط به چرخه گزانتوفیل بوده که محافظت از دستگاه فتوسنتزی در برابر نور زیاد را برعهده دارد)، با بررسی میزان NPQ می‌توان به فعالیت گزانتوفیل پی برد (رلف و گیدمن، ۲۰۰۵). NPQ در همه گیاهان معمولاً اتفاق می‌افتد و به تنظیم فتوسنتز در شرایط محیطی مختلف کمک می‌کند. در شرایط تنش NPQ و qP به گیاه برای تولید حداقل اکسیژن فعال در گیرنده‌های فتوسیستم دو کمک می‌کند (مولر و همکاران، ۲۰۰۱). qP خاموشی فتوشیمیایی می‌باشد، پارامتر مهم دیگری که نشان دهنده باز بودن مرکز واکنش $PSII$ یا انرژی مورد استفاده در فتوسنتز است (مکسول و جانسون، ۲۰۰۰).

۱-۴- نحوه تشکیل گونه‌های فعال اکسیژن

تحمل گیاهان به شوری عموماً در ارتباط با راه‌کارهای تنظیمی بر تعادل یونی و اسمزی مورد مطالعه قرار گرفته‌اند. علاوه بر دو جزء اسمزی و یونی، تنش شوری نظیر سایر تنش‌های غیرزنده، سبب تنش اکسیداتیو و افزایش گونه‌های فعال اکسیژن می‌گردد (میتز، ۲۰۰۹). اگر چه اکسیژن برای حیات ضروری است اما این مولکول در شرایطی احیا شده و گونه‌های فعال اکسیژن را تولید نماید که می‌توانند به راحتی سبب بی‌نظمی و اختلال در فرآیندهای متابولیک سلول در داخل گیاه شوند (اشرف، ۲۰۰۹). اشرف و فولاد (۲۰۰۷) اثرات مضر تنش شوری بر گیاهان را به شرح زیر بیان کردند:

¹ - Non-photochemical quenching

اثر یونی، اثر اسمزی، عدم تعادل عناصر غذایی، عدم تعادل هورمونی، تولید گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) که به‌طور معمول به ترتیب از انتقال یک، دو و سه الکترون از اکسیژن برای تشکیل سوپراکسید، پراکسید هیدروژن و رادیکال هیدروکسیل نتیجه می‌شود (اسفندیاری و همکاران، ۲۰۰۷).

کلروپلاست، میتوکندری و پراکسیزوم‌ها در سلول‌های گیاهی مهم‌ترین مکان‌های تولیدکننده گونه‌های فعال اکسیژن می‌باشند (کوزلوا و همکاران، ۲۰۱۱؛ میتلر، ۲۰۰۲). مراکز واکنش فتوسیستم ۱ و ۲ زنجیره انتقال الکترون غشای تیلاکوئید مهمترین منبع تولید گونه‌های فعال اکسیژن هستند. فتوسیستم یک (PSI) می‌تواند اکسیژن را به‌وسیله‌ی واکنش مهلر (در انتقال الکترون فتوسنتزی، جذب اکسیژن در ارتباط با احیاء نوری O₂ به سوپراکسید) احیاء کند که سازوکار مهم اکسیژن فعال در کلروپلاست می‌باشد. این رادیکال در شرایط کمبود NADP تشکیل می‌گردد. بسته شدن روزنه‌ها در نتیجه تنش اسمزی، باعث محدودیت فرآهمی دی اکسید کربن برای انجام فتوسنتز و اسیمیلاسیون کربن می‌شود که در نتیجه آن، واکنش‌های تاریکی فتوسنتز مختل شده و محصولات حاصل از واکنش‌های روشنایی، که شامل ATP و NADPH است، مصرف نمی‌شود. در چنین شرایطی به دلیل عدم اکسیدشدن مولکول NADPH، مقدار NADP⁺ جهت دریافت الکترون کاهش می‌یابد، بنابراین مولکول اکسیژن در مسیر زنجیره انتقال الکترون به عنوان پذیرنده جانشین الکترون عمل می‌کند و منجر به شکل‌گیری تولید گونه‌های فعال اکسیژن از قبیل رادیکال سوپراکسید (O₂⁻)، رادیکال پراکسید، اکسیژن سینگلت و رادیکال هیدروکسیل (OH⁻) می‌گردد (باها‌تاچارجی، ۲۰۰۵؛ میتلر، ۲۰۰۲). در کلروفیل نیز فوتون‌ها به جای انتقال به مرکز واکنش، باعث برانگیختن اکسیژن و شکل رادیکال آن می‌شوند، اما این حالت در شرایطی که روزنه‌ها بسته شوند اتفاق می‌افتد. در PSII نیز در صورت اختلال در تجزیه آب و انتقال الکترون آن به فتوسیستم، ROS ها تشکیل می‌شوند (باها‌تاچارجی، ۲۰۰۵؛ کوزلوا و همکاران، ۲۰۱۱). در میتوکندری در غیاب NADH پراکسید هیدروژن و سوپراکسید تولید می‌شود. ولی در شرایط نرمال در روز رادیکال‌های کمتری در

میتوکندری نسبت به کلروپلاست و پراکسیزوم تولید می‌شود (باهاتاچارجی، ۲۰۰۵). در شرایط تنش‌های محیطی که تولید گونه‌های فعال اکسیژن افزایش می‌یابد، فعالیت‌هایی نظیر تنفس نوری و چرخه زانتوفیل در هر دو فتوسیستم ۱ و ۲ و همچنین گرادیان پروتون در طول غشاء تیلاکوئیدها در فتوسیستم ۲ سبب کاهش تولید گونه‌های فعال اکسیژن می‌شوند. زدودن سریع گونه‌های فعال اکسیژن تولیدی در تیلاکوئیدها، قبل از انتشار آن‌ها از محل تولید، برای حفاظت از مولکول‌های هدف موجود در استروما، بسیار ضروری است (کوزلوا و همکاران، ۲۰۱۱).

این گونه‌های فعال اکسیژن بسیار فعال بوده و قادرند با بسیاری از مولکول‌های درون‌سلولی مانند لیپیدها، پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، کروموزوم‌ها، رنگ‌دانه‌ها و غیره واکنش داده و سلسله‌ای از فرآیندهای تخریبی اکسیداتیو همانند: پراکسیداسیون لیپید، تجزیه کلروفیل، دناتوره شدن پروتئین، جهش در DNA و آسیب به اسیدهای نوکلئیک و مختل شدن متابولیسم طبیعی گیاه را به وجود می‌آورند (اشرف و علی، ۲۰۰۸؛ اشرف، ۲۰۰۹). اولین محصول احیاء شدن اکسیژن، که همان آنیون سوپراکسید است می‌تواند سبب بازدارندگی نوری یا اکسیداسیون نوری شود. سوپراکسید به عنوان بازدارنده پراکسیدازها و ریبونوکلوئوتید رداکتاز شناخته می‌شود اما می‌تواند به صورت غیرمستقیم و از طریق تسریع تجمع و تولید پراکسید هیدروژن و رادیکال هیدروکسیل، ایجاد مسمومیت کند (کوزلوا و همکاران، ۲۰۱۱). برسوگم و همکاران (۲۰۰۱) اکسید نمودن اسیدهای آمینه مهمی نظیر تریپتوفان، هیستیدین و متیونین را ناشی از اثرات مخرب رادیکال سوپراکسید دانستند. همچنین پراکسید هیدروژن رادیکال دیگری است که دلیل سمیت بیولوژیک آن را به اکسید نمودن گروه‌های تیول و سایر آنزیم‌های مهم در چرخه کالوین و ممانعت از تثبیت کربن توسط فتوسنتز نسبت می‌دهند (یامازاکی و همکاران، ۲۰۰۳).

۱-۵- قارچ شبه میکوریز *Piriformospora indica*

استفاده از روش‌های زیستی مبتنی بر استفاده از پتانسیل ریزجانداران مفید خاکزی در برقراری روابط همزیستی با گیاهان، به عنوان راهکاری مؤثر در افزایش تحمل گیاه به تنش‌های محیطی عنوان شده

است (رای و وارما، ۲۰۰۵). در این زمینه می‌توان به قارچ‌های میکوریز اشاره کرد که علاوه بر قارچ‌های میکوریزا آربوسکولار، بعضی از قارچ‌های خانواده *Sebacinaceae* نیز می‌توانند نقش میکوریزا را برای گیاه بازی کرده و موجب افزایش رشد گیاه شوند (پیردشتی و همکاران، ۲۰۱۲). قارچ اندوفیت (درون-زی) *Piriformospora indica* متعلق به خانواده *Sebacinaceae* رده *Hymenomycetes* و شاخه بازیدیومایکوتا است که با ریشه طیف گسترده‌ای از گونه‌های گیاهی کلونیزاسیون تشکیل می‌دهد. برای اولین بار توسط وارما و همکاران (۲۰۱۲) از خاک ریزوسفر گیاه کهور در بیابان‌های هندوستان به عنوان عامل افزایش دهنده رشد گیاهان شناسایی شد. رشد و توسعه این قارچ مشابه قارچ میکوریزای آربوسکولار است و همانند آن، طیف وسیعی از گیاهان (بیش از ۱۴۵ گونه همزیستی‌شان مورد بررسی و ثابت شده است) اعم از دولپه‌ای و تک‌لپه‌ای میزبان این قارچ هستند (پسکان برگوفر و همکاران، ۲۰۰۴). علاوه بر این، در مقایسه با قارچ‌های میکوریزا که همراه با میزبان رشد می‌کنند، این قارچ مزیت‌های دیگری از جمله توانایی رشد در غیاب میزبان در محیط کشت و قابلیت کشت در محیط درون شیشه‌ای را دارد (کرمی و زارع، ۲۰۰۴). این قارچ با توان بالا در اشغال ناحیه کورتکس (Cortex) ریشه‌ی گیاه میزبان، ریشه‌های خود را به سطح سلول‌های ریشه می‌رساند. ریشه‌های قارچ پس از برخورد با سلول‌های سطح ریشه منشعب شده و از انتهای هر انشعاب، پس از تشکیل ساختار آپورسوریوم (approsorium) (اندامی متورم روی لوله تندش یا هیف جهت تماس با میزبان در مرحله اولیه آلودگی) روی سطح ریشه، ریشه نازکی به درون ریشه نفوذ پیدا می‌کند (اوتلمولر و همکاران، ۲۰۰۹). نتایج تحقیقات مختلف نشان می‌دهد که این ریزجانداران با ایجاد تغییرات فیزیولوژیک و بوم-شناختی در گیاهان میزبان، اثر مثبت بر تولید زیست‌توده و عملکرد آن‌ها را در واحد سطح دارد. همچنین منجر به بروز آثار فیزیولوژیک متعددی مانند افزایش گلدهی، افزایش عملکرد، بهبود تغذیه-ای گیاه و ایجاد تغییرات سیستمیکی (آمادگی دفاعی) وابسته به فعالیت آنتی‌اکسیدانی می‌شود و امکان توسعه کشت آنها را در خاک‌های شور، خشک یا اقلیم‌های مواجه با تنش‌های زیستی و غیرزیستی فراهم می‌کنند (دشموخ و همکاران، ۲۰۰۹؛ دراگ و همکاران، ۲۰۰۴). با این وجود،

پژوهش‌ها و دستاوردها در زمینه فواید قارچ *P. indica* که کمی بیشتر یک دهه از کشف آن می‌گذرد هنوز در ابتدای راه خود می‌باشد.

۱-۶- متیل جاسمونات

در کنار عوامل زیستی، امروزه، استفاده از ترکیبات شیمیایی القاءکننده مقاومت به تنش در گیاهان رو به افزایش است. جاسمونیک اسید و متیل استر آن (متیل جاسمونات) ترکیب‌هایی سیکلوپنتان از مشتقات اسید لینولنیک می‌باشند که از طریق مسیر اکتادکانوئید ساخته می‌شوند و در گیاهان عالی توزیع وسیعی دارند. این ترکیب‌ها فرایندهای فیزیولوژیکی متعددی نظیر رسیدن میوه، رشد ریشه، پیری، واکنش‌های دفاعی در برابر عوامل بیماری‌زا و حمله حشرات و واکنش گیاه به زخم و تنش‌های غیرزیستی را تحت تأثیر قرار می‌دهند، شواهدی وجود دارد که جاسمونیک اسید و متیل جاسمونات به عنوان مولکول‌های سیگنال فعالیت می‌کنند، و در برخی از مسیرهای انتقال پیام که القاکننده آنزیم‌های خاص کاتالیزکننده واکنش‌های بیوسنتزی برای تشکیل ترکیب‌های دفاعی مثل پلی‌فنل‌ها، آلکالوئیدها یا پروتئین‌های مربوط به عوامل بیماری‌زا هستند، دخالت می‌کنند به عنوان کدکننده‌ی ژن‌های پروتئین‌های بازدارنده نظیر پروتئین‌های تئوئین، اسموتین، هیدروکسی پرولین و پرولین و همچنین آنزیم‌های دخیل در بیوسنتز فلاونوئید، منجر به القای واکنش‌های دفاعی می‌شوند. معلوم شده است که وقتی این مولکول‌های سیگنال به صورت خارجی به کار برده می‌شوند به صورت سیستمیک در گیاه حرکت کرده و منجر به بیان یک سری از ژن‌های دفاعی می‌گردند (فان و همکاران، ۱۹۹۷؛ گو و همکاران، ۲۰۰۴). متیل جاسمونات می‌تواند با سایر فیتوهورمون‌ها میان‌کنش داشته باشد. جاسمونیک اسید روی ژن‌هایی که اسید آبسزیک را کد می‌کند تأثیر می‌گذارد؛ این ماده یک حالت هم‌افزایی با آبسزیک اسید دارد همچنین با افزایش میزان آنزیم‌های ACC-Synthase و ACC-Oxidas و افزایش تراوش S-Adenosyl-methionine (SAM) سبب افزایش سنتز اتیلن می‌شود. جاسمونات‌ها یک اثر آنتاگونیسم با سایتوکینین‌ها دارند و علایم پیری القا شده به وسیله متیل-جاسمونات می‌تواند به راحتی به وسیله هورمون سیتوکینین بازگردانده شود (گنزالس-آگویلار و

همکاران، ۲۰۰۶). طبق گزارشاتی که توسط تیم تحقیقاتی ادونل (۱۹۹۶) ارائه شد، مشخص گردید که متیل جاسمونات و اتیلن روی تراکم و غلظت دیگر بافت‌های گیاهی تأثیر می‌گذارند و به همراه هم به منظور تنظیم بیان ژن‌های القا شده به وسیله زخم عمل می‌کنند. سایر برنامه‌های دفاعی هدایت شده به وسیله جاسمونیک اسید، بیوسنتز آنتوسیانین و الیگولیگنول‌ها، سنتز پروتئین‌های مربوط به عوامل بیماری‌زا و سازمان‌یابی دوباره دیواره سلولی می‌باشد (پائولس و همکاران، ۲۰۰۸). پژوهش‌ها نشان می‌دهد که جاسمونات فعالیت‌های زیستی گوناگونی دارد که از آن جمله می‌توان بازدارندگی رویش و جوانه‌زنی دانه و دانه‌گرده و مهار رشد ریشه و دستگاه‌های فتوسنتزی را نام برد. جاسمونات‌ها در کشت سلولی گیاهی به منظور فعال کردن متابولیسم ثانویه مورد استفاده قرار می‌گیرد (فایس و همکاران، ۱۹۹۴).

بر اساس آنچه گفته شد و با توجه به اینکه کشور ما از نظر اقلیمی در منطقه خشک و نیمه‌خشک دنیا قرار دارد، و شوری خاک و آب آبیاری یکی از مشکلات عمده پیش روی زراعت کشور است. استفاده از فناوری‌های مختلف کشت و کار در راستای افزایش راندمان و بهبود عملکرد گیاهان و استفاده از آب شور، برای آبیاری می‌تواند یک مدیریت ایده‌آل جهت پاسخگویی به افزایش تقاضا برای مواد غذایی و فراورده‌های گیاهان دارویی باشد. تا به امروز، مطالعه همزمان قارچ شبه میکوریزای *P. indica* و کاربرد متیل جاسمونات و مقایسه تأثیر آنها بر مقاومت به تنش شوری در گیاه نعنای فلفلی تاکنون مورد بررسی قرار نگرفته است، بنابراین انجام پژوهش حاضر با اهداف زیر به اجرا درآمد.

- ۱- بررسی تأثیر قارچ شبه میکوریز بر نعنای فلفلی در شرایط تنش شوری
- ۲- ارزیابی توانایی استفاده از آب شور در کشت نعنای فلفلی.
- ۳- بررسی تأثیر همزیستی قارچ شبه میکوریز بر اسانس برگ نعنای فلفلی در شرایط شوری.
- ۴- تأثیر کاربرد متیل جاسمونات بر نعنای فلفلی در شرایط همزیست و غیرهمزیست با قارچ
- ۵- بررسی تأثیر کاربرد متیل جاسمونات بر شاخص‌های موفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی نعنای فلفلی در بین گیاهان همزیست شده و غیرهمزیست با قارچ در شرایط تنش شوری

فصل دوم: بررسی منابع

۲-۱- نعنای فلفلی

۲-۱-۱ گیاهشناسی نعنای فلفلی

گیاه نعنای فلفلی با نام علمی *Mentha piperita* و نام رایج Peppermint از خانواده نعنائیان گونه‌ای هیبرید است که از تلاقی دو گونه *M. viridis* و *M. aquatic* حاصل شده است، این گیاه علفی و چندساله دارای ساقه‌های خزنده (استولون) و ساقه‌های زیر زمینی (ریزوم) است. ساقه نعنای فلفلی چهارگوش به رنگ قرمز ارغوانی به طول ۴۰ تا ۸۰ سانتی‌متر که برگ‌های بیضوی شکلی به صورت متقابل روی آن قرار می‌گیرند. برگ‌ها به طول ۲/۵ تا پنج سانتی‌متر به رنگ سبز، بسیار معطر، کمی پوشیده از کرک و حاشیه‌ی آنها دنداندار است. گل‌های ارغوانی صورتی در گل آذین‌های خوشه‌ای مارپیچی در فصل تابستان ظاهر می‌شود و میوه آن کپسولی شکل و به رنگ قرمز است که دارای بذوری بدون قوه‌ی رویشی می‌باشد. بصره ساقه و برگ آن‌ها، اغلب پوشیده از کرک‌های ترش‌چی و غیرترش‌چی است. همچنین کرک‌های ترش‌چی اسانس دارای پایه یک یا چند سلولی منتهی به یک برجستگی چهار تا هشت سلولی و حتی بیشتر است (قهرمان، ۱۳۷۳؛ فوستر، ۱۹۹۰).

۲-۱-۲ کاشت و رشد و نمو نعنای فلفلی

در بین گونه‌های نعنای فلفلی، گونه نعنای فلفلی به شرایط آب و هوایی گسترده‌تری سازگار است هرچند بیشینه انتشار آن در منطقه مدیترانه است. نعنای فلفلی می‌تواند در آب و هوای معتدل مرطوب و حتی در نقاط مرطوب با آب و هوای استپی به راحتی بروید و خود را با آب و هوا و تغییرات آن به خوبی سازگار کند. در مناطقی که آب و هوای خشک دارند عطر و طعم گیاه تندتر می‌شود. ولی به صورت تجاری در مناطق معتدل جهان به‌ویژه در آمریکا، کانادا و چین کشت می‌شود. نعنای فلفلی از طریق تقسیم ساقه‌های زیرزمینی تکثیر می‌شود. این گیاه گیاهی سریع‌الرشد بوده و پس از استقرار در زمین به سرعت پخش شده و در شرایط روز بلند و رطوبت بالا و دمای ۱۸ تا ۲۰ درجه دارای بهترین عملکرد کمی و کیفی است. به دلیل داشتن ریشه‌های سطحی بایستی در فواصل کوتاه و به مقدار نسبتاً زیاد آبیاری شود و خاک‌های لوم‌شنی با مقدار هوموس بالا و اسیدیته ۵ الی ۸ را می‌پسندد. از

نظر شرایط خاک، ریشه‌های نابه‌جای نعناع در خاک‌های مرطوب و حاصلخیز هوموسی بهتر تشکیل شده و گیاه در چنین شرایطی بهتری روید. قسمت‌های مورد استفاده این گیاه گل‌ها و برگ‌ها هستند که با شروع باز شدن گل‌ها برداشت انجام می‌شود. دوران گلدهی نعناع فلفلی از تیر تا شهریورماه، زمان برداشت برگ‌ها از تیر تا شهریورماه و زمان برداشت سرشاخه‌ها از خرداد تا شهریورماه می‌باشد. اسانس این گیاه از ابتدای رشد در اندام‌های رویشی ساخته و در غده‌های کرکی ذخیره می‌شود. تعداد غده در برگ‌های کوچک کمتر و در برگ‌های طویل بیشتر می‌باشد. ساقه‌ها معمولا دارای اسانس بسیار کمی هستند (قهرمان، ۱۳۷۳؛ فوستر، ۱۹۹۰).

۲-۱-۳- خواص دارویی و درمانی گیاه نعناع فلفلی

از دو هزار سال قبل تا کنون از گونه‌های مختلف نعناع به عنوان ادویه و دارو استفاده می‌شود. و در یونان باستان از این گیاه برای رفع مشکلات گوارشی، علائم سرماخوردگی و سرفه بهره می‌بردند. امروزه مصرف این گیاه در اشکال مختلف دارویی، غذایی و بهداشتی سبب برتری این گیاه نسبت به سایر گیاهان دارویی شده است. نعناع فلفلی مقادیر بالایی از منتول و ایزومرهای آن (ایزومنتول، نئومنتول و نئو ایزومنتول) دارد و اسانس آن از نظر اقتصادی با اهمیت است. عرق نعناع با غلظت بالایی از منتول، آن را به یک محصول با ارزش از نظر تجاری، صنعتی و همچنین کسب و کار بین-المللی تبدیل نموده است. علاوه بر این، روغن بدست آمده از آن دارای منتون، استرهای منتیل و به خصوص استات منتیل است. روغن نعناع فلفلی دارای ترکیبات دیگری مانند لیمونین، پولگون، کاربوفیلین و پینن است. علاوه بر این، نعناع فلفلی دارای فلاونوئیدهایی مانند اریسیتین، هسپریدین و کامپفرول است. از نعناع فلفلی در شیرینی پزی، آدامس، خمیردندان، شامپوها، صابون‌های مختلف و محصولات مراقبت پوستی استفاده می‌شود. نعناع فلفلی با فعال نمودن گیرنده حساس به سرما به نام TRPM8 موجب ایجاد احساس خنکی در هنگام استفاده موضعی می‌شود (زرگری، ۱۳۷۱؛ درویشی، ۱۳۷۴). از مصارف دارویی آن می‌توان به تسکین دردهای سندرم روده تحریک پذیر، درمان حالت تهوع، دردهای شکمی، سوءهاضمه، التهاب روده، اثر بر تنفس و درمان سیاه سرفه، ضد باکتریایی، ضد

قارچی، ضد عفونی کنندگی مخاط گلو و دهان، درمان کننده ناراحتی‌های حاصل از سوختگی‌های سطحی، ضد خارش، کاهش دردهای عصبی و عضلانی، سوزش و گزیدگی حشرات و یک داروی معطر ضد نفخ اشاره نمود (امید بیگی، ۱۳۸۸؛ زرگری، ۱۳۷۱؛ درویشی، ۱۳۷۴).

۲-۲- تنش شوری

شوری خاک از راه‌هایی چند بر فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه تاثیر می‌گذارد، ولی نشانه‌های آسیب-دیدگی ناشی از وجود شوری معمولا هنگامی در گیاه آشکار می‌شود که غلظت املاح محلول در خاک بسیار بالا باشد (همایی، ۱۳۸۱). به طور کلی اثرات سوء شوری بر رشد گیاه به واسطه پایین بودن پتانسیل اسمزی محلول خاک، عدم تعادل تغذیه‌ای، اثر یون‌های خاص، یا ترکیبی از این عوامل می‌باشد (جین و همکاران، ۲۰۰۷). تنش اسمزی اولین اثر ناشی از تنش شوری است (مانس، ۲۰۰۲). افزایش شوری (غلظت نمک) باعث بالا رفتن فشار اسمزی محلول خاک می‌شود و در چنین شرایطی ریشه‌های گیاه به سختی قادر خواهند بود که آب مورد نیاز خود را از محلول خاک جذب نمایند (شانون، ۱۹۹۷). در چنین شرایطی پتانسیل اسمزی داخل سلول بر اثر کاهش ورود آب افزایش می‌یابد، جمع شدن پروتوپلاست سلولی و جدا شدن غشای پلاسمایی از دیواره سلولی (پلاسمولیز سلولی) به وقوع می‌پیوندد. گیاهان برای مقابله با این مشکل اقدام به تجمع املاح و یا سنتز ترکیبات آلی مانند قندها و اسیدهای آلی می‌کنند. این فرآیند نیازمند مصرف انرژی است که این انرژی می‌توانست صرف رشد گیاه گردد (مونس، ۲۰۰۲؛ جین و همکاران، ۲۰۰۸). بخش عمده کاهش رشد ناشی از شوری در نتیجه زیادی سدیم در خاک و گیاه و سمیت آن می‌باشد (مونس، ۲۰۰۲؛ اشرف و همکاران، ۲۰۰۴؛ شانون، ۱۹۹۸). سمیت متابولیک Na^+ به توانایی آن در رقابت با K^+ برای نواحی که برای فعالیت‌های سلولی ضروری است، وابسته می‌باشد. فراوانی سدیم در خاک سبب لطمه به جذب پتاسیم توسط گیاه می‌شود (توران و همکاران، ۲۰۰۲). بیش از ۵۰ آنزیم به وسیله K^+ فعال سازی می‌شوند که Na^+ نمی‌تواند این نقش را ایفاء کند. بنابراین فراوانی Na^+ یا نسبت بالای Na^+/K^+ می‌تواند به فرآیندهای آنزیمی مختلف در سیتوپلاسم آسیب برساند. از مهم‌ترین وظایف K^+ ، سنتز

پروتئین‌ها است که نیازمند غلظت بالای K^+ برای پیوند tRNA در ریبوزم‌ها می‌باشد. بنابراین افزایش غلظت Na^+ می‌تواند موجب اختلال در سنتز پروتئین‌ها شود (تستر و دونپورت، ۲۰۰۳). علاوه بر این افزایش Na^+ و Cl^- سبب کاهش عناصر ضروری گیاه مانند یون‌های Ca^{2+} ، K^+ (عناصر ضروری برای تراوایی و عمل غشاءهای سلولی) و Mg^{2+} در بافت‌های گیاهی می‌شود (پریدا و داس، ۲۰۰۵؛ سومارات و همکاران، ۲۰۱۰؛ اشرف و همکاران، ۲۰۰۴).

۲-۲-۱- تأثیر تنش شوری بر گیاهان

امروزه شوری آب و خاک یکی از موانع و محدودیت‌های استفاده از منابع در تولید بهینه محصولات کشاورزی است. بر اساس یافته‌های مختلف علمی، شوری سبب بروز تغییرات مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی متعددی در گیاهان می‌شود (سایرم و اسریواستاوا، ۲۰۰۱). این تغییرات به صورت کاهش جوانه‌زنی، کاهش درصد سبز، کاهش استقرار گیاه، کلروزه شدن، تغییر رنگ و سوختگی برگ‌ها و خشک شدن حاشیه برگ، پیری و کاهش رشد نسبی و مطلق گیاه می‌شود که در نهایت منجر به کاهش عملکرد می‌شوند (مانس و تستر، ۲۰۰۸؛ ملکوتی و همکاران، ۱۳۸۱).

از اثرات شوری می‌توان به تخریب غشاء سلولی، افزایش تولید گونه‌های فعال اکسیژن و تولید متابولیت‌های سمی اشاره کرد. میزان تاثیر هر یک از این عوامل بر رشد گیاه به ژنوتیپ گیاه و شرایط محیطی بستگی دارد (جین و همکاران، ۲۰۰۷). کاهش رشد گیاهان در شرایط تنش شوری احتمالاً به علت تغییر در تسهیم انرژی متابولیک است. زیرا در شرایط تنش انرژی لازم برای برآوردن نیاز فرآیندهای طبیعی رشد گیاهان، صرف مقابله با تنش می‌شود. به طوری که گیاهان با سنتز و انباشتن محلول‌های آبی (محلول‌های سازگار) پتانسیل اسمزی را کاهش داده و فشار تورگر را برای حفظ رشد فراهم می‌کنند. این محلول‌ها می‌توانند شامل قندها (ترکیبات کربن دار، ساکارز، فرکتانت، اونونیتول، رافینوز، مالتوز، مانیتول، ترهالوز)، اسیدهای آلی (مالات و اگزالات)، آمینواسیدها (پرولین، گلیسین، بتائین) و مشتقات N متیله شده آنها باشد (اشرف، ۱۹۹۴). در صورت استمرار شوری، خسارت مورفولوژیک و فیزیولوژیک بیشتری به گیاه وارد می‌شود و در نهایت مرگ گیاه را به دنبال دارد (مقصودی و مقصودی، ۲۰۰۸).

تنش شوری می‌تواند بر فرآیندهای فیزیولوژیکی، از جوانه‌زنی تا تکوین گیاه تاثیرگذار باشد. آبسیزیک اسید تولید شده در واکنش به شوری سبب بسته شدن روزنه‌ها شده و ورود دی‌اکسیدکربن را به گیاه محدود می‌کند. و فتوسنتز که یک مسیر کلیدی در فیزیولوژی گیاهان است به شدت تحت تاثیر شوری قرار می‌گیرد. وقتی گیاهان در شرایط تنش قرار می‌گیرند، گونه‌های فعال اکسیژن تولید می‌شود. این گونه‌های سمی اکسیژن بسیار واکنش‌پذیر هستند و در غیاب سازوکارهای محافظتی، می‌تواند به‌طور خطرناکی از طریق اکسید کردن لیپیدها، پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک، متابولیسم طبیعی گیاه را مختل کنند (تونا و همکاران، ۲۰۰۸). بر اساس پژوهش‌های انجام شده، شوری بر فعالیت زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی و فتوسیستم‌ها به خصوص فتوسیستم II (پروتئین D₁) و در نتیجه میزان گونه‌های فعال اکسیژن، آناتومی و سطح برگ و اجزای کلروپلاستی (پریدا و داس، ۲۰۰۵)، آنزیم‌های دخیل در مراحل گلیکولیز، آنزیم‌های تنفسی، زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی و در نتیجه متابولیسم کربن، میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، میزان فراهمی CO₂ به علت بسته شدن روزنه‌ها (کاهش هدایت روزنه‌ای)، هدایت مزوفیلی (به علت کاهش نفوذپذیری غشاء به CO₂ به علت دهیدراته شدن غشاهای سلولی) و فعالیت آنزیم‌ها به علت تغییرات در ساختار سیتوپلاسمی (آنزیم‌های روبیسکو و چرخه کلوین) تأثیر می‌گذارد (پریدا و داس، ۲۰۰۵؛ لازر، ۱۹۹۹؛ عشقی‌زاده و همکاران، ۱۳۸۸). پژوهش‌های گسترده‌ای در رابطه با اثر تنش شوری بر کاهش رشد، تغییر بیوسنتز متابولیت‌های ثانویه در گیاهان، عملکرد اسانس و زیست‌توده گیاهان دارویی وجود دارد (غریب و همکاران، ۲۰۱۴؛ اشرف و همکاران، ۲۰۰۴؛ رحیمی و همکاران، ۲۰۱۲)، برخی از محققان در بررسی اثرات تنش شوری بر نعناع و پونه (عزیز و همکاران، ۲۰۰۸)، بابونه (رزمجو و همکاران، ۲۰۰۸) و علف هرز اسقف (اشرف و همکاران، ۲۰۰۴)، کاهش اسانس را گزارش کردند. رودباری و همکاران (۲۰۱۳) در بررسی تاثیر شوری بر روی صفات رشد و درصد اسانس گیاه نعناع فلفلی گزارش کردند که تنش شوری به‌طور قابل‌توجه‌ای طول ساقه، طول ریشه، وزن تر ساقه، وزن تر ریشه و وزن خشک گیاه، وزن خشک ریشه، طول میان‌گره، زیست توده و درصد اسانس را کاهش داد.

۲-۳- فلورسانس کلروفیل

یکی از بارزترین واکنش‌های گیاهان به عوامل تنش‌زای محیطی افت فتوسنتز ناشی از بسته شدن روزنه‌ها و کاهش دی‌اکسیدکربن قابل دسترس می‌باشد (عشقی‌زاده و همکاران، ۱۳۸۸). در چنین شرایطی، به دنبال کاهش فتوسنتز و کاهش مصرف فرآورده‌های انتقال الکترون یعنی ATP و NADPH در چرخه کالوین، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II کاهش پیدا می‌کند (مکسول و جانسون، ۲۰۰۵). یکی از روش‌های مطالعه این فرآیند، بررسی فلورسانس کلروفیل است. مقدار فلورسانس کلروفیل، سالم بودن غشای تیلاکوئید و کارایی زنجیره انتقال الکترون را از فتوسیستم II به فتوسیستم I نشان می‌دهد. همچنین با استفاده از تکنیک فلورسانس کلروفیل می‌توان عدم توازن بین فرآیند متابولیسم و تولید را بررسی نمود (دیپ و همکاران، ۱۹۹۴)، چرا که جریان الکترون در فتوسیستم شاخصی برای میزان کلی فتوسنتز می‌باشد و اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل تخمینی از نحوه عمل فتوسنتز را برای ما امکان‌پذیر می‌سازد (مکسول و جانسون، ۲۰۰۵). انرژی نوری جذب شده بوسیله مولکول‌های کلروفیل در یک برگ به یکی از صورت‌های زیر تبدیل می‌شود: می‌تواند برای پیشبرد فتوسنتز استفاده شود (خاموشی فتوشیمیایی)، انرژی مازاد می‌تواند به صورت حرارت پراکنده شود (خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ)) و یا می‌تواند به صورت نور با طول موج بلند (فلورسانس کلروفیل) ساطع شود (بیکر، ۲۰۰۸). از آنجایی که این سه فرآیند به صورت رقابتی رخ می‌دهند، می‌توان از طریق اندازه‌گیری عملکرد فلورسانس کلروفیل، اطلاعاتی را در مورد تغییرات کارایی فتوشیمیایی و هدررفت گرمایی به‌دست آورد (لازر، ۱۹۹۹). تاکنون از فلورسانس کلروفیل برای مطالعه واکنش گیاهان در شرایط تنش‌های مختلف از جمله خشکی (زلاتیف، ۲۰۰۹) و شوری (بو و همکاران، ۲۰۰۱۲) استفاده گردیده است. فتوسیستم II بسیار حساس به عوامل بازدارنده محیطی بوده و تنش شوری موجب خسارت به مرکز واکنش آن می‌شود (گرفتس و سالوسی، ۲۰۰۲). در این خصوص می‌توان به مطالعات رویز و همکاران (۲۰۱۱) در گیاه برنج و زلاتو و همکاران (۲۰۰۴) در گیاه لوبیا تحت تنش خشکی اشاره کرد. در همین رابطه پژوهش‌ها نشان داد که تنش شوری در گیاه

برنج (مرادی و اسماعیلی، ۲۰۰۷)، سورگوم (ماسوجیدک و همکاران، ۱۹۹۱) و ارقام مختلف گندم (چایوم و همکاران، ۲۰۰۹)، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را کاهش و خاموشی غیرفتوشیمیایی را افزایش داد. یامان و همکاران (۲۰۰۸) نیز کاهش فلورسانس حداکثر (Fm) را در گیاه برنج تحت تنش شوری گزارش کردند. نتایج مشابهی مبنی بر کاهش میزان Fm در اثر تنش خشکی در گیاهچه گندم زمستانه (زلاتو، ۲۰۰۹) و تنش شوری در کلزا (اطلسی و همکاران، ۲۰۰۹) نیز گزارش شده است. ربیعی و همکاران (۱۳۹۱) نیز نتایج مشابهی را در خصوص تأثیر تنش شوری بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل در گیاه گشنیز ارائه کردند.

۳۲-۴- نقش آنتی‌اکسیدان در کاهش خسارت اکسیداتیو

گیاهان سازوکارهای دفاعی متفاوتی برای دفاع از خود در برابر تنش‌های اکسیداتیو دارند که شامل ترکیبات آنتی‌اکسیدان آنزیمی نظیر سوپر اکسید دیسموتاز، کاتالاز، گلوتاتیون رداکتاز، پلی‌فنول اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز و غیرآنزیمی مانند کاروتنوئید و آلفا توکوفرول، مشتقات مختلف فنیل پروپانوئید (ترکیبات فنولی) مثل فلاونوئیدها، لیگنان‌ها، تانن‌ها و لیگنین‌ها است. این ترکیبات موجب حذف گونه‌های فعال اکسیژن و اثر سمی آن‌ها می‌شوند (ملونی و همکاران، ۲۰۰۳).

سوپراکسید دیسموتاز اصلی‌ترین زداینده مولکول سوپراکسید است و نتیجه فعالیت آنزیمی آن، تشکیل پراکسید هیدروژن و اکسیژن است. کاتالاز آنتی‌اکسیدان مهم دیگری است که پراکسید هیدروژن را به آب و اکسیژن تبدیل می‌کند (میتلر، ۲۰۰۶؛ یامازاکی و همکاران، ۲۰۰۳). مطالعات مختلف نشان داده‌اند که بین فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و تحمل گیاه به تنش‌های غیرزنده مانند تنش سرما، شوری و خشکی همبستگی وجود دارد (گائو و همکاران، ۲۰۰۶). گیاهانی که از سطوح بالاتری از آنتی‌اکسیدان‌ها برخوردار هستند، مقاومت بیشتری به آسیب‌های اکسیداتیو نشان می‌دهند (کوزلوا و همکاران، ۲۰۱۱؛ یامازاکی و همکاران، ۲۰۰۳). برای موفقیت در زدودن گونه‌های فعال اکسیژن نیاز است که آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت با همدیگر همکاری نزدیکی داشته باشند. به طوری که در طی تنش شوری ازدیاد آنزیم سوپراکسید دیسموتاز به تنهایی نمی‌تواند از گیاه در برابر

مسمومیت اکسیژن محافظت کند. افزایش آنزیم‌های درگیر (کاتالاز و پراکسیداز) نیز در مسمومیت زدایی پراکسید هیدروژن ضروری است. در بررسی که توسط محققین صورت گرفت مشاهده شد که بین میزان فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و گلوکاتایون رداکتاز با مالون دی‌آلدهید برگ، رابطه منفی وجود داشت (کندان و تارهان، ۲۰۰۳؛ شاو و همکاران، ۲۰۰۵). به طوریکه در تحقیقی که روی گندم صورت گرفت بیشترین رابطه منفی بین میزان مالون دی‌آلدهید با فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز وجود داشت. این مطلب نشان می‌دهد که فعالیت بیشتر این آنزیم باعث زدایش گونه‌های فعال اکسیژن با کارایی بالا می‌شود. تنش شوری هم از طریق افزایش و تسریع تولید رادیکال‌های آزاد اکسیژن و هم از طریق غیرفعال کردن آنزیم‌های مؤثر در زدایش پراکسید هیدروژن، سبب تنش اکسیداتیو در سلول‌های گیاهی می‌شود (اسفندیاری و همکاران، ۲۰۰۷). همچنین تجمع یون سدیم تحت تأثیر تنش شوری در برگ ارقام گندم منجر به افزایش تخریب غشاءهای سلول و فعال شدن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان جهت کاهش اثرات تنش شوری سبب کاهش خسارت تنش شوری و حفظ وزن خشک گیاه شد (قربانلی و همکاران، ۱۳۸۲) Ashraf and Ali. اشرف و علی (۲۰۰۸) گزارش نمودند که در ارقام متحمل به شوری کلزا با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نشت-پذیری نسبی غشاءها کاهش یافت. آن‌ها نتیجه گرفتند که پایداری غشاءها و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به نحو بسیار مؤثری می‌تواند در تفکیک و شناسایی ارقام کلزای متحمل به شوری عمل کند. شرایط تنش شوری میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نظیر پراکسیداز، سوپراکسید دیسموتاز و کاتالاز در برگ و ریشه ذرت و ریحان توسط محققین دیگر گزارش شده است (کیم و همکاران، ۲۰۰۵؛ آزدو-نتو و همکاران، ۲۰۰۶).

آنزیم دیگر پلی‌فنول اکسیداز است که تبدیل مونوفنول‌ها را به دی‌فنول‌ها و همچنین اکسیداسیون دی‌فنول‌ها را به کوئینون‌ها، که در پلی‌مریزاسیون رنگدانه نقش دارند، کاتالیز می‌کند این آنزیم در تنظیم چرخه الکترون و یا O_2 در واکنش مهملر نقش دارد. در بعضی مطالعات گزارش شده که افزایش فعالیت این آنزیم‌ها در پاسخ به انواع تنش مانع پراکسیداسیون لیپید و تولید مالون دی‌آلدئید و در

نتیجه محافظت سلول‌های گیاهان از آسیب تنش می‌شود (بروسگوم و همکاران، ۲۰۰۱).

نتایج تحقیقات نشان داده که ترکیب‌های فنلی نظیر ترپنوئیدها، فلاونوئیدها و توکوفرول‌ها دارای فعالیت آنتی‌اکسیدانی قوی بوده و در مقادیر زیاد در اسانس گونه‌های گیاهان خانواده نعنائیان یافت می‌شود (اکونمو و همکاران، ۱۹۹۱). فعالیت آنتی‌اکسیدانی ترکیب‌های فنلی اساساً به دلیل ویژگی اکسیداسیون- احیاء آنها بوده که می‌توانند نقش مهمی در خنثی سازی رادیکال‌های آزاد و از بین بردن پراکسیدها یا سایر گونه‌های اکسیژن فعال بازی کنند. انباشتگی انواع ترکیبات فنلی در شرایط تنشی می‌تواند به عنوان یک علامت موجب راه‌اندازی زنجیره‌ای از واکنش‌های دیگر و در نهایت به افزایش تحمل تنش منجر می‌شوند (اساوا، ۱۹۹۴). فلاونوئیدها بزرگترین گروه از فنیل پروپانوئیدها هستند نقش حفاظت کلیدی در برابر تنش اکسیداتیو دارند زیرا به‌عنوان گیرنده رادیکال‌های آزاد عمل می‌کنند و قادرند تولید آن‌ها را مهار کنند. همچنین به‌دلیل داشتن نقش آنتی‌اکسیدانی بطور مستقیم با وارد شدن در واکنش‌های احیایی و یا به‌طور غیرمستقیم به‌وسیله کلاته کردن آهن مانع تنش اکسیداتیو می‌شوند (آگاتی و تاتینی، ۲۰۱۰). این ترکیبات ازجمله ترکیبات فیتوشیمیایی برای دفاع و مقابله با شرایط نامساعد محیطی و همچنین کاهش آسیب در برخی گیاهان ساخته شده و در واقع این ترکیبات در پایداری غشاء زیستی نقش دارند (نوری و همکاران، ۲۰۰۹).

فرضیه‌های مختلفی در مورد نقش آنتوسیانین در گیاهان وجود دارد: ۱- تغییر در میزان و کیفیت نور دریافتی ۲- محافظت برگ گیاهان از نور ماوراء بنفش ۳- جلوگیری از تخریب نوری برگ‌ها (آلبرت و همکاران، ۲۰۰۹). محققین گزارش کردند غلظت رنگدانه‌های آنتوسیانین و کاروتنوئید تحت شرایط نامطلوب محیطی به منظور حفاظت از کلروپلاست افزایش می‌یابد (آلبرت و همکاران، ۲۰۰۹). در بررسی‌های انجام شده بر تاثیر شوری بر میزان پلی‌فنل‌ها در ریشه‌های ذرت و ساقه‌های *Casuarina equisetifolia* منجر به تجمع آنتوسیانین شده است (کالیامورتی و راو، ۱۹۹۴). افزایش ترکیبات فنلی، فلاونوئید و آنزیم‌های اکسیداتیو در نهال‌های جو تحت تنش به دلیل فرایندهای متابولیکی القا شده از کاهش جوانه‌زنی و رشد مربوط به اختلالات شوری بوده است (آیاز و همکاران، ۲۰۰۰).

۲-۵- اثر قارچ شبه میکوریز *P. indica* بر گیاه

۲-۵-۱- اثر قارچ شبه میکوریز بر ویژگی‌های رشدی گیاه

در پژوهش‌های گوناگون بر قابلیت قارچ شبه میکوریز *P. indica* در افزایش رشد رویشی و عملکرد زیست‌توده و دانه در گیاهان گوناگون تاکید شده است. رای و وارما (۲۰۰۵) نیز در تحقیقات خود نشان داد که قارچ *P. indica* باعث افزایش رشد و عملکرد گیاه دارویی کنگر (*Adhatoda vasica*) شد. همچنين سيلويا و ويليامز (۱۹۹۲) در آزمایشی روی آفتابگردان نشان دادند که همزیستی قارچ شبه میکوریز در گیاهان به دلیل اینکه عناصر غذایی و آب بیشتری از خاک جذب می‌نمایند، سبب افزایش رشد گیاه، عملکرد و مقاومت بیشتر در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی می‌شود. همزیستی قارچ‌های شبه میکوریز *P. indica* و *S. vermifera* با دو گیاه دارویی نعناع (*Mentha piperita*) و آویشن (*Thymus vulgaris*) سبب افزایش زیست توده آنها شد. هرچند گیاهان تلقیح شده با *S. vermifera* دارای بیشترین ارتفاع و گیاهان تلقیح شده با *P. indica* دارای بیشترین وزن خشک بودند. تعداد گره در نعناع و تعداد شاخه در آویشن نیز به‌طور قابل‌توجهی افزایش یافت (کاری دولت‌آبادی و همکاران، ۱۳۹۱). در تحقیق دیگری همزیستی این قارچ با گیاه جو در شرایط نرمال و هم در شرایط تنش شوری موجب افزایش شاخص سطح برگ، فتوسنتز، ارتفاع بوته و زیست‌توده گیاهی شد (والر و همکاران، ۲۰۰۵). رشد بهتر و بیشتر گیاه میزبان در همزیستی با قارچ شبه میکوریز *P. indica* به دلیل کارآمدی رابطه میکوریزی در گیاهان در جذب بهتر مواد غذایی از خاک به دلیل نفوذ بهتر هیف‌ها در خاک نسبت به ریشه‌های موئین است. *P. indica* حاوی مقدار قابل‌توجهی اسید فسفاتاز است که موجب محلول‌سازی فسفر به‌صورت فرم قابل جذب برای گیاه می‌شود (مالا و همکاران، ۲۰۰۴). علاوه بر این از طریق تغییر در مسیرهای بیوشیمیایی درگیر در تولید هورمون‌های رشد و افزایش تولید این هورمون‌ها موجب افزایش رشد گیاه می‌شود (آشوری و همکاران، ۲۰۱۵؛ اوئلمولر و همکاران، ۲۰۰۹).

در همزیستی گیاهان با *P. indica* اثرات مشابهی گزارش شده است. به عنوان مثال بهبود رشد گیاهچه و جذب بهتر فسفر در آراییدوبسیس (*Arabidopsis thaliana*) (شاهولاری و همکاران، ۲۰۰۵)، افزایش رشد و عملکرد گیاه دارویی جینسینگ هندی (*Whithania somnifera*) (رای و همکاران، ۲۰۰۱)، بهبود رشد و افزایش زیست‌توده در رازیانه (*Foeniculum vulgare*) (جمشیدی و همکاران، ۱۳۹۲)، کدو (*Brassica oleracea*) (کوماری و همکاران، ۲۰۰۳) و گندم (یعقوبیان و همکاران، ۲۰۱۴) نیز در تلقیح با این قارچ شبه‌میکوریزی گزارش شده است.

۲-۵-۲- اثر قارچ شبه‌میکوریز بر مواد موثره گیاه

تحقیقات انجام شده نشان می‌دهد که متابولیت‌های ثانویه از جمله فنل‌ها نقش مهمی در تعامل مختلف بین گیاهان و محیط طبیعی بازی می‌کنند. این قارچ با ایجاد تغییرات قابل توجه‌ای در فعالیت‌های آنزیمی و سازوکارهای فیزیولوژیک درگیر، منجر به تجمع متابولیت‌های ثانویه مانند کاروتنوئیدها و پلی‌فنل‌ها در گیاهان میزبان می‌شود (باقری و همکاران، ۲۰۱۴). در همین رابطه پژوهش‌ها نشان داد که تلقیح قارچ شبه‌میکوریز *P. indica* و حضور آن در ریزوسفر گیاهان، مانند ریحان (ذولفقاری و همکاران، ۲۰۱۳) و رازیانه (دولت آبادی و همکاران، ۲۰۱۱) می‌تواند میزان اسانس را افزایش دهد. به طور مشابه‌ای مقدار مانول، تیمول و کارواکرول در گیاهان مریم‌گلی، آویشن و پونه کوهی (طارف و همکاران، ۲۰۱۳) و میزان کافئیک اسید در برگ‌های کنگر فرنگی (قاسم‌نژاد و بابایی‌زاد، ۱۳۹۰) به طور قابل توجهی بیشتر شد. نتایج برخی مطالعات نیز نشان داده است که همزیستی میکوریزی موجب افزایش میزان لیمونن و کارون در گیاه شوید و ژرانیول و لینالوا در گشنیز (کاپور و همکاران، ۲۰۰۲) و تجمع لینالول و متیل‌کاوایکول در ریحان (ذولفقاری و همکاران، ۲۰۱۳) و افزایش ظرفیت آنتی-اکسیدانی غیرآنزیمی گیاه مارچوبه (ناهیان و همکاران، ۲۰۱۲) و افزایش معنی‌دار رشد و تجمع آنتوسیانین در گیاه دارویی ریحان (لی و همکاران، ۲۰۰۹)، و نعنای (باقری و همکاران، ۲۰۱۴) و افزایش تولید متابولیت‌های ثانویه مانند فلاونوئیدها (اسچارف و همکاران، ۱۹۹۷) و فنولئیک (لاروز و همکاران، ۲۰۰۲) در گیاهان میزبان شده است. در آزمایشی روی ریحان، همزیستی سه گونه قارچ

میکوریز بر میزان اسانس ریحان مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که همزیستی موجب افزایش معنی دار تعداد غده‌های تریکوم تولید کننده اسانس و به دنبال آن افزایش قابل توجه مقدار کل اسانس ریحان شد (کوپتا و همکاران، ۲۰۰۶). همچنین همزیستی میکوریز با گیاه درمنه موجب افزایش تعداد غده‌های کرکی برگ‌ها و به دنبال آن افزایش میزان تولید اسانس و افزایش درصد اسانس این گیاه شد (کاپور و همکاران، ۲۰۰۷). در مقیاس وسیع افزایش جزئی متابولیت‌های ثانویه در گیاهان در نهایت منجر به افزایش عملکرد اسانس در گیاهان می‌شود که از نظر اقتصادی می‌تواند حائز اهمیت بسیاری باشد (خائوسعاد و همکاران، ۲۰۰۶). یکی از عوامل افزایش متابولیت‌های ثانویه در اثر همزیستی میکوریزی در گیاهان، افزایش جذب عناصر غذایی به‌ویژه عناصر غیرمتحرک مانند فسفر و روی می‌باشد (رای و همکاران، ۲۰۰۱).

۲-۵-۳- اثر قارچ شبه‌میکوریز بر مقاومت به تنش‌های محیطی در گیاه

پژوهش‌های گوناگون نشان دادند قارچ *P. indica* از راه‌های مختلف نظیر افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، اسمولیت‌ها (به‌ویژه پرولین)، حفظ رنگیزه‌های کلروفیلی (زارع و همکاران، ۲۰۱۲؛ بوو و همکاران، ۲۰۱۲)، وضعیت آبی بهتر و کاهش پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء (باقری و همکاران، ۲۰۱۴؛ یعقوبیان و همکاران، ۲۰۱۴) باعث افزایش مقاومت گیاه به تنش‌های محیطی زنده و غیرزنده از قبیل بیماری‌ها (قهفرخی و گل تپه، ۲۰۱۰)، عناصر سنگین (فقیه‌عبداللهی و همکاران، ۱۳۹۴)، خشکی (سان و همکاران، ۲۰۱۰) و شوری (بالتروشات و همکاران، ۲۰۰۸) می‌شود.

در پژوهشی روی گیاه جو، همزیستی با *P. indica* سبب افزایش زیست‌توده اندام‌های هوایی و ریشه‌ی گیاهان تلقیح شده نسبت به گیاهان شاهد در شرایط شور شد (سپهری و همکاران، ۱۳۸۸). در گندم‌های تحت تنش خشکی، تلقیح با قارچ *P. indica* موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و پراکسیداز و محتوای کلروفیل شد درحالی‌که میزان پراکسیداسیون لیپید و پراکسید هیدروژن کاهش یافت. به این ترتیب، تیمار قارچی موجب بهبود چشمگیر رشد رویشی، سازوکارهای دفاعی و به دنبال آن افزایش مقاومت به تنش در گیاه گندم شد

(یعقوبیان و همکاران، ۲۰۱۴). در پژوهشی مشابه روی گیاه برنج تحت تنش شوری، همزیستی با *P. indica* موجب افزایش زیست توده اندام هوایی، پروتئین محلول کل، محتوای نسبی آب برگ، محتوای پرولین و افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی و کاهش میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء و در نتیجه بهبود رشد گیاه شد (باقری و همکاران، ۲۰۱۳). در پژوهشی دیگر، تلقیح گندم‌های تحت تنش شوری با قارچ *P. indica* موجب بهبود وضعیت آبی گیاه، افزایش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی و پرولین شد که بهبود رشد و مقاومت گیاه در برابر تنش را به دنبال داشت (زارع و همکاران، ۲۰۱۲). همچنین پژوهش‌های مختلف دیگری در زمینه همزیستی قارچ شبه میکوریزای *P. indica* و گیاهان دیگر نشان داد که همزیستی با این قارچ، بهبود رشد و افزایش مقاومت به تنش شوری را در گیاه جو (والر و همکاران، ۲۰۰۵؛ بالتروشات و همکاران، ۲۰۰۸) گندم (حاجی‌نیا و همکاران، ۱۳۹۰)؛ یونجه (کریمی و زارع، ۱۳۹۳)؛ برنج (باقری و همکاران، ۲۰۱۳) و توتون (بارزانی و همکاران، ۲۰۰۵) به همراه داشت.

۲-۶- اثر متیل‌جاسمونات در گیاهان

اثر متیل‌جاسمونات بر رشد رویشی گیاهان در پژوهش‌های گوناگونی مورد بررسی قرار گرفت. برای مثال کاربرد متیل‌جاسمونات با افزایش اندیس روزنه، افزایش وزن خشک و تر اندام هوایی، کاهش طول و عرض سلول‌های پارانشیم و تغییر در تعداد سلول‌های پارانشیم سبب بالا بردن توان تحمل به تنش در گیاه گاو زبان دارویی شد (آقامحمدرفیع و همکاران، ۱۳۹۰). همچنین موجب افزایش پیگمان‌های فتوسنتزی و پروتئین در گیاه توتون (جمال امید و همکاران، ۲۰۱۳)، و افزایش معنی‌دار طول پیاز، قطر پیاز، وزن سیرچه، درجه بریکس، عملکرد پیاز و محتوای آل‌سین در گیاه سیر تحت تنش خشکی شد (آروین و همکاران، ۱۳۹۰). در پژوهش‌های دیگری تیمار بذر با متیل‌جاسمونات به‌طور معنی‌داری موجب بهبود صفات درصد جوانه‌زنی، سرعت جوانه‌زنی، طول ریشه‌چه و ساقه‌چه بذر در گوجه‌فرنگی (ناصرعلوی و همکاران، ۱۳۸۸)، تعداد غده در بوته و عملکرد بوته در سیب زمینی شد (دیلمی معزی و برمکی، ۱۳۹۰). سلیمی و همکاران (۱۳۹۰) نیز در بررسی گل‌بابونه

آلمانی تحت تنش شوری، افزایش سرعت فتوسنتز، مقدار کلروفیل a و b و کلروفیل کل و وزن خشک گل و کاهش اثرات سوء تنش شوری در گیاهان اسپری شده با غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات را گزارش کردند. در تحقیق دیگری نیز گزارش شده است که جاسمونات‌ها در غلظت ۰/۱ میکرومولار باعث ترمیم پیگمان‌های فتوسنتزی از جمله کلروفیل a و کارتنوئیدها در نوعی عدسک آبی گردیده است (پیوتروسکا و همکاران، ۲۰۰۹). متیل جاسمونات با فعال کردن مسیرهای عبور سیگنال موجب القای مولکول‌ها و ژن‌های درگیر در پاسخ به محرک‌های خارجی از قبیل کدگذاری پروتئاز، تنظیم پروتئین‌های دیواره سلولی (PRP) در حمله قارچی و تنظیم بیوسنتز پوترسین و پرولین به‌ویژه در پاسخ به تنش شوری می‌شود (گو و همکاران، ۲۰۰۴). علاوه بر این، کاربرد خارجی جاسمونات‌ها سبب افزایش تجمع آنتوسیانین‌ها، فنل‌ها و متابولیت‌های ثانویه گیاهی شد (کوندو و همکاران، ۲۰۰۱). به طور مثال تیمار شیرین بیان با متیل جاسمونات در کشت درون شیشه‌ای موجب القاء افزایش فعالیت آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز، ترکیبات فنولیک کل، فلاونوئیدها و فعالیت آنزیم کلیدی مسیر فنیل پروپانویید و فنیل‌آلانین‌آمونیا لیز در اندام هوایی گیاهچه‌ها شد (شبان‌ی و احسان‌پور ۱۳۸۸). همچنین کاربرد جاسمونیک اسید با غلظت ۱۰۰ میکرومولار باعث افزایش محتوای آنتوسیانین در سلول‌های اپیدرمی برگ‌های گیاهان آرابیدوپسیس (جانگ، ۲۰۰۴) و تجمع آنتوسیانین و افزایش عملکرد ۶۰ درصدی غده سیب‌زمینی (ریس و سیسنروس-زوالو، ۲۰۰۳)، افزایش فعالیت آنزیم‌های متابولیسمی از قبیل فنیل‌آلانین‌آمونیا لیز و آنزیم ۴-کومارات کوالیگاز در گیاه دارویی آگاستاکه (رئوف فرد و همکاران ۱۳۹۳) و افزایش و یا کاهش برخی متابولیت‌های ثانویه به‌ویژه ترکیبات فنلی مهم در اسانس آویشن دنیایی شد. به طوری که بیشترین درصد تیمول، کارواکرول و کاریوفیلین در کاربرد غلظت ۱۰۰ میکرومول اسید جاسمونیک و کمترین میزان ۱ و ۸ سینئول در غلظت ۴۰۰ میکرومول اسید جاسمونیک در مقایسه با سایر تیمارهای مورد مطالعه مشاهده شد (اشرافی و همکاران ۱۳۹۱).

گزارشات ارائه شده نشان داده است که جاسمونیک اسید با تأثیر بر افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در کاهش رادیکال‌های آزاد در گیاهان نقش دارد. به طور مثال در گیاهچه بادام‌زمینی، متیل‌جاسمونات باعث افزایش محتوای پروتئین و افزایش فعالیت آنزیم‌های سوپراکسید دیسموتاز، کاتالاز و پراکسیداز گردیده است (کوماری و همکاران، ۲۰۰۶). پارالوباتو و همکاران (۲۰۰۹) گزارش کردند که متیل-جاسمونات باعث افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانند گایاکول پراکسیداز، آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز در آپوپلاست و سیمپلاست ریشه‌های آفتابگردان شده است. در همین زمینه، نشان داده شده است که در شرایط تنش آبی، جاسمونات باعث افزایش فعالیت سوپراکسید دیسموتاز و آسکوربات پراکسیداز در گیاهان ذرت مقاوم به تنش گردیده است (لی و همکاران، ۱۹۹۸). گفته شده متیل‌جاسمونات با بالا نگه‌داشتن سطح فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان مانع اثر مخرب رادیکال‌های آزاد حاصل از تنش، به غشاء می‌شود (وانگ، ۱۹۹۹).

فصل سوم: مواد و روش‌ها

۱-۳- مشخصات محل اجرای آزمایش

بخش گلدانی، در گلخانه پژوهشی پژوهشکده ژنتیک و زیست فناوری کشاورزی طبرستان واقع در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری در سال ۱۳۹۳ اجرا شد. مزرعه تحقیقاتی در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری در شهرستان ساری، کیلومتر نه جاده دریا با عرض جغرافیایی ۳۶ درجه و ۳۹ دقیقه شمالی و طول جغرافیایی ۵۳ درجه و ۴ دقیقه شرقی از نصف‌النهار گرینویچ قرار داشت. ارتفاع آن ۱۶- متر از سطح دریای آزاد می‌باشد. نتایج تجزیه فیزیکی و شیمیایی آب دریا و خاک گلدان و خاک مزرعه در جداول ۱-۳، ۲-۳ و ۳-۳ نشان داده شده است.

جدول ۱-۳- تجزیه شیمیایی آب دریا

پارامتر	مقدار	واحد
هدایت الکتریکی (EC)	۱۵	دسی‌زیمنس بر متر
اسیدیته (pH)	۸/۲	-
سدیم	۳۷۶۸/۴۸	میلی گرم در لیتر
پتاسیم	۷۷/۱۱	میلی گرم در لیتر
کلسیم	۱۷	میلی گرم در لیتر
منیزیم	۵۴/۵	میلی گرم در لیتر

جدول ۲-۳- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک گلدان

بافت	pH	هدایت الکتریکی	کربن آلی	فسفر قابل	پتاسیم قابل	نیتروژن کل
	خاک	(دسی‌زیمنس بر متر)	(درصد)	جذب	جذب	(درصد)
				(میلی گرم در کیلوگرم)		
لوم-شنی	۷/۴	۰/۸۶	۲/۱۷	۹/۸۰	۲۵۱	۰/۲۱

جدول ۳-۳- برخی ویژگی‌های فیزیکی و شیمیایی خاک مزرعه

نیترژن کل (درصد)	پتاسیم قابل جذب (میلی گرم در کیلوگرم)	فسفر قابل جذب	کربن آلی (درصد)	هدایت الکتریکی (دسی‌زیمنس بر متر)	pH خاک	بافت
۰/۲۱	۲۷۰	۱۴/۵	۲/۰۹	۰/۶۲	۷/۲۶	لوم-شنی

۳-۲- مشخصات طرح آزمایشی

آزمایش به دو روش مزرعه‌ای و گلدانی اجرا شد. تیمارها در قالب آزمایش فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار سازماندهی شد. در آزمایش مزرعه‌ای، فاکتور اول شامل همزیستی با قارچ (تلقیح با قارچ و بدون تلقیح)، فاکتور دوم محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات در دو غلظت (۰، ۷۵ میکرومولار) و فاکتور سوم شوری در چهار سطح (۰، ۳، ۶ و ۹ دسی‌زیمنس بر متر) بودند. در آزمایش گلدانی، فاکتور اول شامل همزیستی با قارچ (تلقیح با قارچ و بدون تلقیح)، فاکتور دوم محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات در سه غلظت (۰، ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار) و فاکتور سوم شوری در چهار سطح (۰، ۳، ۶ و ۹ دسی‌زیمنس بر متر) بودند.

۳-۳- کاشت در گلخانه

خاک مورد استفاده برای گلدان‌ها از خاک مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری تهیه و پس از الک کردن با نسبت ۱:۲ با ماسه مخلوط گردید. به منظور افزایش دقت آزمایش و بررسی دقیق‌تر اثر قارچ شبه‌میکوریز *P. indica*، خاک مورد استفاده درون کیسه‌های پارچه‌ای در اتوکلاو با دمای ۱۲۱ درجه سانتی‌گراد و به مدت یک ساعت استریل شد. گلدان‌های مورد استفاده به قطر ۲۵ سانتی‌متر و ارتفاع ۳۰ سانتی‌متر ابتدا با آب و صابون شسته و سپس با هیپوکلریت سدیم دو درصد به مدت ۳۰ دقیقه ضدعفونی و سپس خاک به گلدان‌ها اضافه شد. ریزوم‌های نعنای فلفلی با

طول تقریبی ده سانتی متر (دارای سه جوانه) به دو دسته (تلقیح و عدم تلقیح با قارچ) تقسیم شدند و در گلدان‌ها (یک ریزوم در هر گلدان) کاشته شدند.

۳-۴- کاشت در مزرعه

پس از آماده سازی بستر زمین جهت کاشت، زمین کرت‌بندی و عملیات کاشت در تاریخ اردیبهشت ماه ۱۳۹۴ به صورت دستی انجام شد. کرت‌ها به طول ۲ متر و عرض ۲ متر و فاصله کرت‌ها از یکدیگر ۵۰ سانتی متر و فاصله بلوک‌ها ۱/۵ متر در نظر گرفته شد، ریزوم‌های نعنای فلفلی با طول تقریبی ده سانتی متر و سه جوانه به دو دسته (تلقیح و عدم تلقیح با قارچ) تقسیم شدند و در کرت‌ها کاشته شدند. مبارزه با علف‌های هرز با ۳ بار وجین کامل دستی انجام شد.

۳-۵- اعمال تیمارها

۳-۵-۱- تهیه ایزوله قارچ *P. indica* و تلقیح ریزوم‌های نعنای فلفلی با قارچ *P. indica*

سویه قارچ شبه‌میکوریز *P. indica* اهدایی پروفیسور کوگل مدیر موسسه ایپاز در دانشگاه گیسن آلمان (IPAZ Institute, University of Giessen, Germany) از آزمایشگاه قارچ‌شناسی گروه گیاه پزشکی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری تهیه شد و پس از کشت در محیط کشت جامد کفر (کفر، ۱۹۷۷)، مایع کفر تهیه و به مقدار ۲۵ میلی‌لیتر در ارلن‌هایی با گنجایش ۵۰ میلی‌لیتر توزیع شد. ریزوم‌های تیمارهای قارچی به منظور تلقیح پس از سه ساعت قرار گرفتن داخل سوسپانسیون قارچی در گلدان و مزرعه کشت شدند.

۳-۵-۲- محلول پاشی متیل جاسمونات

محلول پاشی متیل جاسمونات در مرحله‌ی چهار برگی، روی گیاهچه‌های نعنای فلفلی اسپری شد (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۰). برای تیمار شاهد (غلظت صفر متیل جاسمونات) به منظور یکسان‌سازی شرایط تیماری از آب مقطر استفاده شد.

۳-۵-۳- اعمال تیمار شوری

آبیاری گیاهچه‌ها تا مرحله شش برگگی با آب مقطر انجام شد. تیمار شوری با افزودن آب شور دریای خزر (جدول ۳-۱) به آب آبیاری برای رسیدن به شوری مورد نظر، تهیه گردید. پس از استقرار گیاه، یک هفته پس از محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات، تیمار شوری به وسیله‌ی آب آبیاری آغاز شد. برای گیاهان شاهد، از آب مقطر استفاده شد.

۳-۶- نمونه‌برداری در مزرعه و گلخانه

در آزمایش‌های گلدانی و مزرعه، پس از اعمال تیمارها در اوایل گلدهی (حداکثر میزان اسانس برای اسانس‌گیری) اقدام به نمونه‌برداری از بوته‌ها یا برگ‌های جوان و کاملاً توسعه یافته گردید و صفات زراعی و فیزیولوژیکی اندازه‌گیری شد. در مزرعه با در نظر گرفتن حاشیه، از ۵ بوته نمونه‌برداری انجام گرفت. شایان ذکر است که برای ارزیابی صفات خاص فیزیولوژیکی نمونه‌ها بلافاصله در نیتروژن مایع غوطه‌ور گشتند و پس از انتقال به آزمایشگاه تا زمان اندازه‌گیری پارامترهای فیزیولوژیکی در دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند. کلیه پارامترهای اندازه‌گیری شده در آزمایش‌های گلدانی، در آزمایش مزرعه‌ای نیز تکرار شد.

۳-۷- اندازه‌گیری صفات مورد بررسی

۳-۷-۱- مطالعه همزیستی

به منظور مطالعه همزیستی ریشه نعنای فلفلی با قارچ شبه‌میکوریز، رنگ‌آمیزی ریشه صورت گرفت، قطعات یک سانتی‌متری از ریشه نعنای فلفلی با KOH ده درصد به مدت پنج دقیقه در روی شعله قرار گرفتند و رنگ‌بری شد و سپس با آب مقطر شستشو شدند و در ادامه با استفاده از محلول پنج درصد جوهر و سرکه به مدت پنج دقیقه روی شعله قرار گرفت تا بافت‌ها رنگی گردد پس از آن از اسید استیک و آب مقطر به مدت چهار دقیقه به منظور شستشوی رنگ استفاده شد (ویرهیلیگ و همکاران، ۱۹۹۸) و درصد کلونیزاسیون به روش خطوط متقاطع تعیین شد (جیوانتی و موسه، ۱۹۸۰).

۳-۷-۲- اندازه گیری صفات زراعی و مورفولوژیک

بوته‌های برداشت شده (در زمان گلدهی) در هر نمونه برداری به بخش‌های برگ، ساقه و ریشه تفکیک و به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی گراد خشک شدند (بخرد و همکاران، ۱۳۹۴). به وسیله ترازو با دقت ۰/۰۰۱ (ANDHR-100, Japan)، وزن تر و خشک برگ، ساقه و ریشه تعیین شد. طول ریشه‌ها فقط در بخش گلدانی مورد اندازه‌گیری قرار گرفت.

۳-۷-۳- اندازه گیری صفات فیزیولوژیک و کیفی

۳-۷-۳-۱- استخراج و آنالیز اسانس نعناع فلفلی

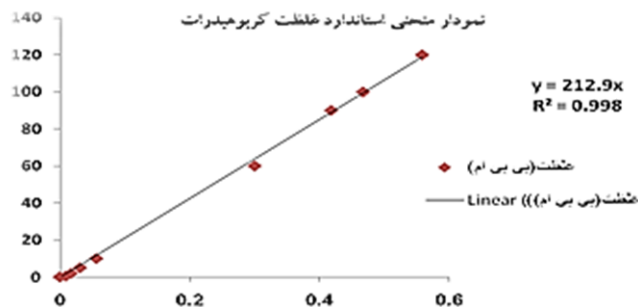
قسمت‌های هوایی گیاه نعناع فلفلی در شروع مرحله گلدهی برداشت شد، و پس از خشک شدن در سایه، برگ‌های آن جمع‌آوری شد. با استفاده از روش تقطیر با بخار آب، مقدار ۵۰ گرم از هر نمونه برگ خشک شده با ۵۰۰ میلی لیتر آب مقطر مخلوط و روی هیتر، به دستگاه کلونجر متصل گردید. اسانس نهایی پس از سه ساعت جمع‌آوری شد. اسانس گیاه نعناع فلفلی پس از آماده سازی (در هر تیمار اسانس حاصل از سه تکرار با هم مخلوط شد)، به دستگاه کروماتوگرافی گازی (Agilent Technologies 7890) تزریق گردید (شکل ۳-۱) تا نوع ترکیبات تشکیل دهنده آن مشخص شود. شناسایی طیف‌ها با استفاده از طیف‌های جرمی ترکیبات استاندارد و استفاده از اطلاعات موجود در کتابخانه کامپیوتری صورت گرفت (آدامز، ۲۰۰۷).



شکل ۳-۱- دستگاه گاز کروماتوگرافی Agilent Technologies 7890

۳-۷-۲- اندازه گیری کربوهیدرات محلول

برای اندازه گیری کربوهیدرات محلول از روش فنل اسید سولفوریک (کوچرت، ۱۹۷۸) استفاده گردید که مبتنی بر هیدرولیز اسیدی قندهای محلول و ایجاد ترکیب فورفورال است که با فنل تولید کمپلکس رنگی می کند. در این روش ۰/۱ گرم نمونه با الکل ۷۰ درصد به حجم ۱۰ میلی لیتر رسانده شد و مخلوط حاصل یک هفته در یخچال نگهداری و هر روز بهم زده شد پس از یک هفته ۱ میلی لیتر از محلول رویی نمونه ها برداشته و حجم آنها با آب مقطر به ۲ میلی لیتر رسانده شد و با یک میلی لیتر فنل ۵ درصد به خوبی مخلوط شد. سپس ۵ میلی لیتر اسید سولفوریک غلیظ (۸۰ درصد) افزوده شد. جذب محلول ها در طول موج ۴۸۵ نانومتر قرائت گردید. برای اندازه گیری مقدار قند از منحنی استاندارد تهیه شده از گلوکز (شکل ۳-۲) استفاده شد.



شکل ۳-۲- منحنی استاندارد کربوهیدرات

۳-۷-۳- سنجش میزان آنتوسیانین در برگ

برای سنجش میزان آنتوسیانین از روش کریزک و همکاران (۱۹۹۸)، استفاده شد. به این منظور، ۰/۱ گرم از بافت تازه برگ در هاون چینی با ۱۰ میلی لیتر متانول اسیدی (متانول و اسید کلریدریک خالص با نسبت حجمی (۱:۹۹)) کاملاً ساییده شد و به مدت ۲۴ ساعت در تاریکی و دمای ۲۵ درجه سانتی گراد قرار گرفت. سپس به مدت ۱۰ دقیقه با سرعت ۴۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفوژ شد و سپس جذب محلول بالای در طول موج ۵۵۰ نانومتر اندازه گیری شد. محاسبه غلظت با استفاده از ضریب خاموشی $33000 \text{ mol}^{-1} \text{ m}^{-1}$ انجام و نتایج بر اساس میکرومول بر گرم وزن تر بیان شد.

۳-۷-۳-۴- سنجش میزان فلاونوئید در برگ

برای اندازه‌گیری میزان فلاونوئید مقدار ۰/۲ گرم از بافت تازه برگ‌گی در هاون چینی با پنج میلی‌لیتر اتانول اسیدی (اتیل الکل و استیک اسید خالص با نسبت حجمی ۱:۹۹) کاملاً ساییده و پس از سانتریفیوژ، محلول روئی به مدت ده دقیقه در حمام آب گرم ۸۰ درجه سانتیگراد قرار داده شد. نمونه‌ها پس از سرد شدن در سه طول موج ۲۷۰، ۳۰۰ و ۳۳۰ نانومتر قرائت و برای محاسبه غلظت از ضریب خاموشی ($\epsilon = 33000 \text{ mol}^{-2} \text{ cm}^{-1}$) استفاده شد (کریزک و همکاران، ۱۹۹۸).

۳-۷-۳-۵- ارزیابی فنل کل

سنجش فنل کل با روش Folin-Ciocalteu انجام گرفت (میرز و همکاران، ۲۰۰۳). در این روش ۲۰۰ میکرولیتر عصاره متانولی (۱۰۰ میلی‌گرم از نمونه خشک‌شده در ۱/۵ میلی‌لیتر متانول ۸۰ درصد) استخراج شده با ۱۲۵ میکرولیتر معرف فولین (ده درصد) مخلوط و پس از پنج دقیقه در دمای ۳۵ درجه سانتیگراد، ۱۰۰ میکرولیتر محلول هفت درصد بیکربنات سدیم به آن اضافه شد. مقدار جذب مخلوط واکنش، پس از ۱۲۰ دقیقه نگهداری در شرایط تاریک در طول موج ۷۶۵ نانومتر با دستگاه اسپکتروفوتومتر خوانده شد. مقدار فنل کل از روی منحنی استاندارد گالیک اسید بر حسب میلی‌گرم گالیک اسید در گرم بافت تازه بیان شد.

۳-۷-۳-۶- ظرفیت مهار رادیکال DPPH

برای اندازه‌گیری ظرفیت تخریب رادیکال‌های فعال برطبق روش ابی و همکاران (۱۹۹۸) مقدار ۱۰۰ میکرولیتر از اسانس به ۴ میلی‌لیتر محلول ۰/۰۰۰۴ درصد DPPH (1-Diphenyl- 2- Picryl) (Hydrazyl) در متانول مخلوط و میزان جذب پس از ۳۰ دقیقه تاریکی در طول موج ۵۱۷ نانومتر قرائت گردید. ظرفیت تخریب رادیکال‌های فعال با استفاده از فرمول زیر محاسبه شد:

$$\text{رابطه (۳-۱)} \quad \text{درصد مهار رادیکال DPPH} = ((A - B) / B) \times 100$$

در این رابطه، $A =$ جذب نمونه مورد ارزیابی و $B =$ جذب نمونه شاهد می باشد.

۷-۳-۷-۳- سنجش میزان رنگیزه های فتوسنتزی (کلروفیل و کاروتنوئید)

محاسبه غلظت کلروفیل ها و کاروتنوئید با استفاده از روش لیچتن تالر و ولبرن (۱۹۹۴) انجام شد. در این روش ابتدا مقدار ۰/۱ گرم بافت تازه با استفاده از ۵ میلی لیتر آب مقطر در هاون چینی کاملاً ساییده گردید، تا توده یکنواختی حاصل شود. سپس ۰/۵ میلی لیتر از عصاره نمونه برداشته و با استون ۸۰ درصد مخلوط گردید و محلول حاصل به مدت ۱۰ دقیقه در ۳۰۰۰ دور بر دقیقه سانتریفیوژ گردید. پس از سانتریفیوژ، محلول رویی برداشته شد و میزان جذب نمونه ها در طول موج های ۴۷۰ و ۶۴۶/۸ و ۶۶۳/۲ با استفاده از دستگاه اسپکتروفتومتر خوانده شد. غلظت این رنگیزه ها با استفاده از روابط موجود و بر اساس مقدار گرم بافت برگی استفاده شده محاسبه گردید.

$$\text{رابطه (۲-۳)} \quad (\text{Chl.a}) \text{ mg.ml}^{-1} = (12.25 A_{663.2} - 2.79 A_{646.8})$$

$$\text{رابطه (۳-۳)} \quad (\text{Chl.b}) \text{ mg .ml}^{-1} = (21.51 A_{646.8} - 5.1 A_{663.2})$$

$$\text{رابطه (۴-۳)} \quad (\text{Car}) \text{ mg.ml}^{-1} = (1000A_{470} - 1.8\text{cha} - 85.02\text{chb}) / 198$$

پس از جایگزین کردن داده ها در فرمول، اعداد به دست آمده را در V/w ضرب می کنیم تا اعداد بر حسب میلی گرم بر گرم به دست آید. V حجم محلول کلروفیلی بر حسب میلی لیتر و W وزن برگ بر حسب گرم می باشد.

۷-۳-۸- فلورسانس کلروفیل

اندازه گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل در آخرین برگ توسعه یافته با استفاده از دستگاه فلورومتر (PAM 2500-Walz, Germany) و بر اساس روش جنتی و همکاران (۱۹۸۹) صورت گرفت. بدین منظور، برگ ها با استفاده از گیره های مخصوص برگ (2030-B, Walz) به مدت ۳۰ دقیقه در تاریکی قرار گرفتند. فلورسانس حداقل (F_0) با همهی مراکز واکنشی باز فتوسیستم II، توسط نور مدوله شده ای با شدت پائین ($0.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) و فلورسانس حداکثر (F_m) با تابش پالس اشباع نوری ($8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) به مدت یک ثانیه در برگ های سازگار به تاریکی تعیین شد. در مرحله بعد نور مرئی سفید رنگ ($685 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) به صورت متوالی

به برگ تابانیده و بعد از آن میزان فلورسانس پایدار (Ft) ثبت و مجدداً پالس اشباع نوری ($8000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) اعمال و میزان فلورسانس حداکثر (Fm') در برگ‌های سازگار به روشنایی تعیین شد. سپس پرتوی نور مرئی قطع و با تابش نور قرمز دور فلورسانس حداقل در مرحله روشنایی (Fo') ثبت گردید. فرکانس نوری برای اندازه‌گیری Fo و Fo' ، ۶۰۰ هرتز و برای Fm و Fm' ، ۲۰ کیلوهرتز بود. با استفاده از پارامترهای تعیین شده در برگ‌های سازگار به تاریکی و روشنایی، میزان فلورسانس متغیر (Fv)، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm)، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II $[Y(II)]$ ، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II $[Y(NPQ)]$ ، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II $[Y(NO)]$ و خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) بر اساس جدول ۳-۴ محاسبه گردید.

جدول ۳-۴ - مؤلفه‌های بیوفیزیکی اندازه‌گیری شده فلورسانس کلروفیل و معادلات مربوط به آنها (مکسول و جانسون، ۲۰۰۰)

معادله	شناسه	مؤلفه	مؤلفه
Fm-Fo	Fv	Variable fluorescence	فلورسانس متغیر
(Fm-Fo)/Fm	Fv/Fm	Maximum photochemical quantum yield of photosystem II	حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II
(Fm-Ft)/Fm'	Y(II)	Effective photochemical quantum yield of photosystem II	کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II
(Ft/Fm') - (Ft/Fm)	Y(NPQ)	Quantum yield of regulated non-photochemical	کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II
Ft/Fm	Y(NO)	Quantum yield of non-regulated non-photochemical	کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II
Fm-Fm'/Fm'	NPQ	Non-photochemical quenching	خاموشی غیرفتوشیمیایی
(Fm' - Fs')/(Fm' - Fo')	qP	Photochemical quenching	خاموشی فتوشیمیایی

۳-۷-۳-۹- استخراج آنزیم

۳-۷-۳-۹-۱- عصاره آنزیمی

به منظور استخراج عصاره آنزیمی جهت اندازه‌گیری فعالیت آنزیم‌ها، ۱ گرم از نمونه برگی در بافر فسفات پتاسیم ۰/۰۵ مولار با اسیدیته ۷/۸، پلی وینیل پیرولیدون ۲٪ و EDTA ۱ میلی‌مولار همگن شدند. همگنای حاصل در $13000 \times g$ به مدت ۲۰ دقیقه سانتریفیوژ گردید و بخش رویی برای سنجش آنزیم‌های مورد نظر برداشته شد (بور و همکاران، ۲۰۰۳).

۳-۷-۳-۹-۲- فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز

مخلوط واکنش برای سنجش فعالیت آنزیم شامل بافر فسفات ۵۰ میلی‌مولار، متیونین ۰/۰۱۳ مولار، EDTA ۰/۱ میکرومولار و ریبولوین دو میکرومولار در تاریکی کامل نگهداری شد. بلافاصله پس از اضافه کردن ریبولوین، سه میلی‌لیتر از آن درون لوله آزمایش ریخته و به هر لوله ۱۰۰ میکرولیتر نمونه عصاره آنزیمی اضافه شد. لوله‌های آزمایش به مدت ۱۶ دقیقه در فاصله ۳۰ سانتی‌متری از منبع نور قرار گرفتند و در این فاصله دستگاه اسپکتروفوتومتر در طول موج ۵۶۰ نانومتر و توسط محلول تاریکی به عنوان شاهد تنظیم شد. پس از ۱۶ دقیقه جذب نمونه‌ها در طول موج مذکور خوانده شد (فهیمی راد و همکاران، ۲۰۱۳).

۳-۷-۳-۹-۳- فعالیت آنزیم کاتالاز

فعالیت این آنزیم طبق روش (فهیمی راد و همکاران، ۲۰۱۳)، اندازه‌گیری شد. کمپلکس واکنشی شامل ۱/۵ میلی‌لیتر بافر فسفات پتاسیم ۱۰۰ میلی‌مولار (pH=۷)، پراکسید هیدروژن ۷/۵ میلی‌مولار و ۵۰ میکرولیتر از محلول آنزیمی می‌باشد. تغییرات در جذب نمونه‌ها در طول موج ۲۴۰ نانومتر در مدت یک دقیقه ثبت گردید. فعالیت آنزیمی با استفاده از ضریب خاموشی $36/6 \text{ mmol}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ محاسبه شد.

۳-۷-۳-۹-۴- فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز

سنجش فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز از روش الکساندر (۱۹۶۴) استفاده شد. ابتدا تعدادی لوله آزمایش در حمامی با دمای ۴۰ درجه سانتی گراد گذاشته شد. سپس بافر فسفات ۰/۲ مولار با pH=۶ و پیروگالل ۰/۰۲ مولار به هر یک از لوله‌ها افزوده شد. پس از رسیدن دمای لوله‌ها دقیقاً به ۴۰ درجه به هر لوله ۰/۲ میلی لیتر عصاره افزوده شد و تغییرات جذب در ۴۳۰ نانومتر در مدت یک دقیقه ثبت گردید.

۳-۷-۳-۹-۵- پروتئین محلول برگ

میزان پروتئین موجود از نمونه‌های آنزیمی استخراج شده به روش برادفورد (۱۹۷۶) اندازه‌گیری شد. کمپلکس واکنش شامل ۱۰۰ میکرولیتر محلول آنزیمی استخراج شده، ۲۰۰ میکرولیتر معرف بردفورد بود و جذب آن‌ها در طول موج ۵۳۵ نانومتر یادداشت شد.

۳-۷-۳-۱۰- سنجش میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء

سنجش میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء طبق روش هیس و پیکر (۱۹۶۸)، براساس تشکیل کمپلکس مالون دآلدئید در اثر پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء با استفاده از تیوباربیتوریک اسید انجام شد. ۱ گرم از بافت تازه برگ با ۲ میلی لیتر تری کلرواستیک اسید ۱۰ درصد در هاون چینی ساییده شد. عصاره به دست آمده به مدت ۲۰ دقیقه در ۱۵۰۰ g سانتریفوژ گردید. به ۱ میلی لیتر از محلول شفاف روئی، ۴ میلی لیتر تری کلرواستیک اسید ۲۰ درصد که حاوی تیوباربیتوریک اسید ۰/۵ درصد بود افزوده شد. مخلوط به دست آمده به مدت ۳۰ دقیقه در دمای ۹۶ درجه سانتی گراد قرار گرفت و بلافاصله لوله‌های آزمایش در یخ خرد شده قرار داده شد. محتوی لوله‌ها مجدداً به مدت ۵ دقیقه سانتریفوژ شد و سپس جذب در طول موج ۵۳۲ نانومتر براساس تشکیل کمپلکس تیوباربیتوریک اسید مالون دآلدئید خوانده شد. با اندازه‌گیری جذب در طول موج های ۵۳۲ و ۶۰۰ نانومتر و با استفاده از ضریب خاموشی $\epsilon=155 \text{ cm}^{-1}\text{mM}^{-1}$ غلظت کمپلکس مالون دآلدئید محاسبه شد.

۳-۷-۳-۱۱- سنجش میزان پراکسید هیدروژن

به نیم گرم نمونه برگي هموزن، پنج ميلي ليتر از محلول ۱/۰٪ تری کلرواستیک اسید (وزنی- حجمی) اضافه و در $g \times 12000$ به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ گردید. سپس کمپلکس واکنش حاوی نیم ميلي ليتر از روشناور، نیم ميلي ليتر بافر فسفات ده ميلي مولار (pH=۷) و یک ميلي ليتر KI یک مولار تهیه و میزان جذب آنها در طول موج ۳۹۰ نانومتر سنجش شد. میزان پراکسید هیدروژن با استفاده از منحنی استاندارد به دست آمد (سرگیو و همکاران، ۱۹۹۷).

۳-۷-۳-۱۲- اندازه گیری هدایت روزنه‌ای و تعرق برگ

هدایت روزنه‌ای و تعرق (میلی مول CO₂ در متر مربع در ثانیه)، بعد از اعمال تنش به وسیله دستگاه Prometer (مدل KOREA TECH, KR1301) در آخرین برگ‌های جوان توسعه یافته بین ساعت ۱۲ تا ۲ بعد از ظهر در یک روز صاف و آفتابی اندازه گیری شد (باربیری و همکاران، ۲۰۱۲).

۳-۷-۳-۱۳- نشت الکترولیت

برای اندازه گیری میزان نشت الکترولیت در پی آسیب دیدگی سلول‌ها در اثر تنش شوری، از برگ‌های جوان توسعه یافته هر بوته نمونه برداری و در لوله‌های آزمایش حاوی ۴۰ میلی لیتر آب دوبار تقطیر شده قرار داده شد. پس از گذشت ۲۴ ساعت با استفاده از دستگاه EC متر (مدل Jenway) هدایت الکتریکی اندازه گیری شد. سپس به منظور تعیین میزان نشت الکترولیت سلول‌ها، لوله‌های آزمایش در دستگاه بن ماری با دمای ۷۵ درجه به مدت ۹۰ دقیقه نگهداری و پس از ۲۴ ساعت مجدداً هدایت الکتریکی ثبت و درصد نشت الکترولیت با استفاده از رابطه ۳-۵ محاسبه شد (تئوتونیکا و همکاران، ۱۹۹۳):

$$EC=(C1/C2)\times 100$$

(رابطه ۳-۵)

در این رابطه، C₁ هدایت الکتریکی اولیه و C₂ هدایت الکتریکی ثانویه می‌باشد.

۳-۷-۳-۱۴- محتوای نسبی آب برگ (RWC)

به منظور تعیین مقدار نسبی آب برگ، نمونه‌برداری از آخرین برگ توسعه یافته تمامی تیمارهای آزمایشی انجام شد. وزن تر نمونه‌ها بلافاصله در آزمایشگاه با ترازوی دقیق اندازه‌گیری شده و سپس تمامی نمونه‌ها در آب مقطر قرار گرفته و به مدت ۲۴ ساعت در یخچال و در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد قرار داده شد. پس از ۲۴ ساعت وزن اشباع برگی اندازه‌گیری شد و برگ‌ها دوباره به مدت ۲۴ ساعت در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد در آون قرار داده شدند و وزن خشک هر نمونه به‌دست آمد. مقدار نسبی آب برگ با استفاده از رابطه ۳-۶ محاسبه شد.

$$\text{RWC} = \left\{ \frac{\text{وزن خشک} - \text{وزن تر}}{\text{وزن خشک}} \right\} \times 100 \quad (\text{رابطه ۳-۶})$$

۳-۷-۳-۱۵- اندازه‌گیری یون سدیم، پتاسیم و فسفر برگ

میزان فسفر با استفاده از روش رنگ سنجی (رنگ زرد مولیبدات وانادات) و با کمک دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۴۷۰ نانومتر اندازه‌گیری شد (چپمن و پرات، ۱۹۶۱) و میزان سدیم و پتاسیم برگ از روش خاکسترگیری خشک و با استفاده از دستگاه فلیم فتومتر (JENWAY) flame PFP7 Photometer صورت گرفت (هامادا و النای، ۱۹۹۴).

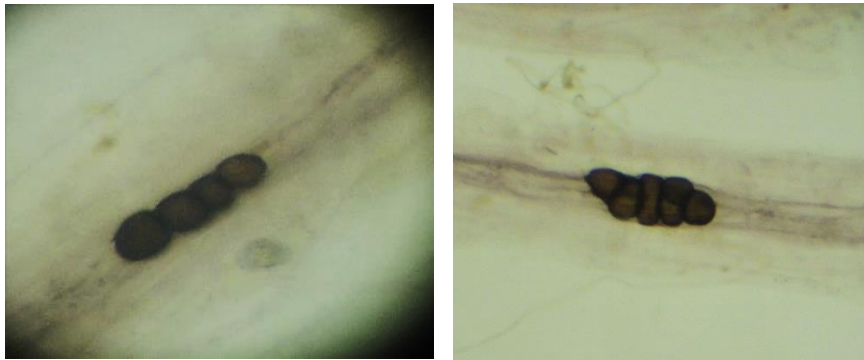
۳-۸- تجزیه و تحلیل داده‌ها

برای اطمینان از نرمال بودن داده‌ها، تست نرمال به روش کولموگروف-اسمیرنوف انجام شد و سپس با نرم‌افزار آماری SAS تجزیه و تحلیل شدند. میانگین‌ها نیز با آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) در سطح پنج درصد مورد مقایسه قرار گرفتند. و رسم شکل‌ها با نرم‌افزار Excel انجام شد.

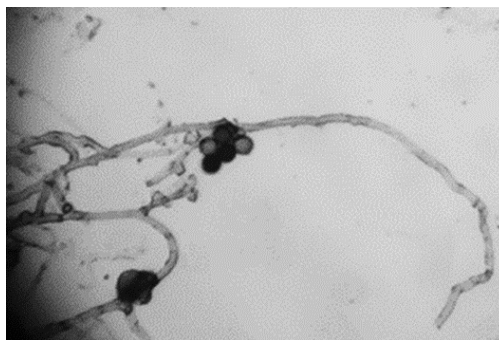
چهارم: نتایج و بحث

۱-۴- بررسی همزیستی ریشه نعناع فلفلی و قارچ *Piriformospora indica*

تصاویر به دست آمده از بررسی میکروسکوپی ریشه‌های نعناع فلفلی در گلخانه و مزرعه نشان داد که قارچ *P. indica* قابلیت جوانه‌زنی و فعالیت در ریشه نعناع فلفلی را دارد. براساس مشاهدات این آزمایش، میسلیوم قارچ در اپیدرم و سلول‌های قشر ریشه نفوذ کرده و اجسام کروی شکل نیز در ناحیه کورتکس ریشه همراه با شبکه گسترده‌ای از هیف‌ها و اسپور آن در اطراف ریشه مشاهده شد (اشکال ۱-۴ و ۲-۴).



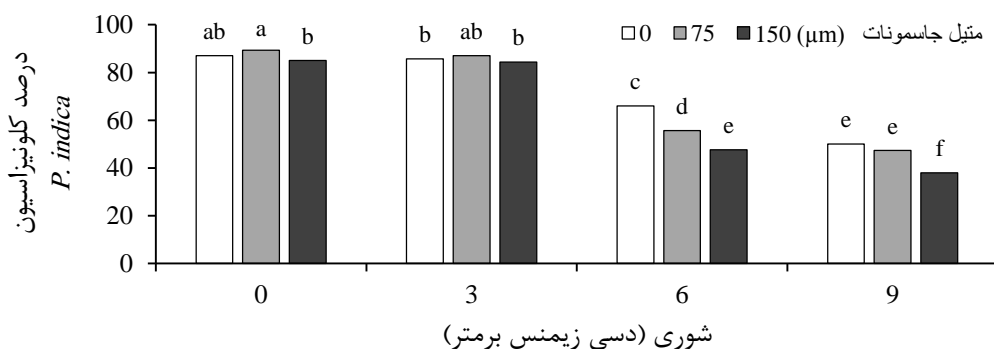
شکل ۱-۴- کلامیدوسپور *P. indica* در کورتکس ریشه



شکل ۲-۴- ریشه و اسپورهای قارچ *P. indica* تشکیل شده بر سطح خارجی ریشه

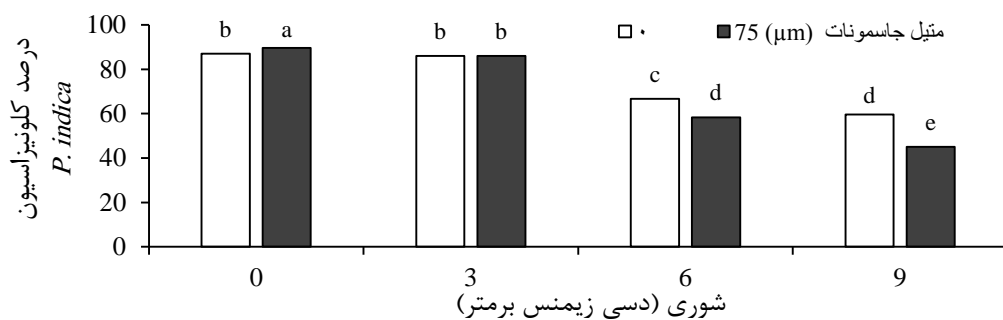
در آزمایش گلدانی، بررسی آماری نتایج حاصل از میزان کلونیزاسیون قارچ نشان‌دهنده تأثیر معنی‌دار ($P < 0.01$) اثرات متیل‌جاسمونات، شوری و اثر متقابل متیل‌جاسمونات و شوری است (جدول ۹). مقایسه میانگین اثر محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات همراه با شوری بر میزان کلونیزاسیون قارچ

(شکل ۴-۳) نشان داد که با افزایش شوری میزان همزیستی ریشه به طور معنی داری در کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات کاهش یافت. بیشترین میزان کلونیزاسیون قارچ معادل ۸۹/۳۳ درصد از ترکیب تیماری شوری شاهد (صفر دسی زیمنس برمتر) و مصرف غلظت ۷۵ میکرومولار متیل-جاسمونات حاصل شد. کاربرد غلظت‌های مختلف متیل جاسمونات در سطوح شوری صفر و سه دسی زیمنس برمتر در مقایسه با شاهد (عدم مصرف متیل جاسمونات و شوری صفر دسی زیمنس برمتر) تأثیر معنی داری بر میزان کلونیزاسیون قارچ نداشت و هنگامی که سطوح شوری افزایش می‌یابد و به شش دسی زیمنس برمتر می‌رسد گیاهانی که با غلظت‌های ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات محلول پاشی شده بودند کاهش قابل توجهی در میزان کلونیزاسیون قارچ داشته‌اند، همچنین غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات در مقایسه با غلظت ۷۵ میکرومولار آن، اثر کاهشی بیشتری بر میزان کلونیزاسیون قارچ داشت. تأثیر بالاترین مقدار شوری در غلظت‌های مختلف متیل جاسمونات بر درصد کلونیزاسیون نسبت به شاهد (عدم مصرف متیل جاسمونات و شوری صفر دسی زیمنس برمتر) معنی دار بود. در سطح شوری نه دسی زیمنس برمتر، بین سطوح کاربرد متیل جاسمونات نیز اختلاف معنی داری مشاهده شد. کمترین میزان کلونیزاسیون قارچ در ترکیب تیماری متیل جاسمونات با غلظت ۱۵۰ میکرومولار در شوری نه دسی زیمنس برمتر مشاهده شد.



شکل ۴-۳- مقایسه میانگین درصد کلونیزاسیون ریشه تحت تأثیر شوری و متیل جاسمونات در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه‌ای، میزان کلونیزاسیون قارچ به‌طور معنی‌داری ($p < 0.01$) تحت تأثیر شوری و متیل‌جاسمون‌ات قرار گرفت، اثر متقابل شوری در متیل‌جاسمون‌ات نیز بر این صفت در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۱۰). میزان کلونیزاسیون ریشه با افزایش شوری در کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمون‌ات روند کاهشی نشان داد (شکل ۴-۴). کاربرد متیل‌جاسمون‌ات در شرایط تنش و عدم تنش اثرات متفاوتی بر میزان کلونیزاسیون ریشه نعنای فلفلی داشت. در شرایط شوری صفر دسی زیمنس برمتر میزان کلونیزاسیون ریشه را افزایش داد. در حالی که در شوری شش و نه دسی‌زیمنس برمتر میزان کلونیزاسیون ریشه با مصرف متیل‌جاسمون‌ات کاهش یافت. به‌طور کلی، کمترین و بیشترین میزان کلونیزاسیون در شرایط کاربرد متیل‌جاسمون‌ات و به ترتیب در شوری صفر و نه دسی زیمنس برمتر مشاهده شد.



شکل ۴-۴- مقایسه میانگین کلونیزاسیون ریشه تحت تأثیر شوری و متیل‌جاسمون‌ات در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در مطالعه حاضر در شرایط گلدانی و مزرعه، شبکه قارچ در اپیدرم سلول‌های ریشه تشکیل شد. کاست و رکسر (۲۰۱۳) گزارش کردند که کلامیدوسپوره‌های گلابی شکل به صورت گروهی و خوشه‌ای، از هیف‌های متورم شده در اطراف اولین اسپور جوانه زده، و یا در انتهای شاخه کوتاه هیف توسعه می‌یابند. نتایج پژوهش حاضر نشان داد که درصد کلونیزاسیون *P. indica* با ریشه گیاه دارویی نعنای فلفلی در هر دو شرایط گلدانی و مزرعه یکسان بود. کاهش میزان توسعه *P. indica* با افزایش میزان شوری را می‌توان به اثر منفی شوری بر میزان فتوسنتز و کاهش فراهمی کربن به قارچ و همچنین به

اثر بازدارندگی سدیم و کلر بر رشد ریشه‌های قارچ نسبت داد (انتشاری و حاج باقری، ۲۰۱۱)، در پژوهش‌های قبلی نیز کاهش همزیستی قارچ شبه‌میکوریز در برنج (پیردشتی و همکاران، ۲۰۱۲)، ریحان (انتشاری و حاج باقری، ۲۰۱۱) و کاهش کلونیزاسیون با کاهش اسپور و رشد هیف و آربسکول در باقلا و لوتوس (سانازارو و همکاران، ۲۰۰۵؛ رابیا و المادینی، ۲۰۰۵) در شرایط بروز تنش شوری گزارش شده است.

در این پژوهش محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات با کنترل میزان کلونیزاسیون ریشه نقش متفاوتی در سطوح تنش شوری در گیاه نشان داد. مشابه نتایج این پژوهش در شرایط نرمال افزایش میزان کلونیزاسیون به‌وسیله افزایش شکل‌گیری وزیکول و آربسکول در کاربرد جاسمونیک اسید در گیاه سیر و متیل‌جاسمونات در کدو گزارش شده است (کایرس و همکاران، ۲۰۱۰؛ رگوار و همکاران، ۱۹۹۶). از طرفی در شرایط تنش که میزان فتوسنتز گیاه کاهش می‌یابد و ممکن است کلونیزاسیون برای گیاه پر هزینه باشد متیل‌جاسمونات با تنظیم میزان کلونیزاسیون قارچی موجب کاهش فراهمی کربن به قارچ همزیست می‌شود (کایرس و همکاران، ۲۰۱۰). نکته‌ای که وجود دارد این است که متیل‌جاسمونات باعث تحریک مقاومت القایی سیستمیک از طریق افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی می‌شود مشابه همان کاری که قارچ انجام می‌دهد و احتمالاً وقتی محلول‌پاشی شود گیاه دیگر تمایل چندانی در برقراری رابطه همزیستی و فرستادن کربن به قارچ ندارد. پس هرچه بیشتر متیل‌جاسمونات استفاده شود همزیستی کمتر خواهد بود.

۴-۲- اثر تیمارها بر صفات رویشی

نتایج این پژوهش نشان داد که در آزمایش گلدانی، صفات رویشی مورد بررسی به‌طور معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد تحت تاثیر اثر اصلی شوری، متیل‌جاسمونات و همزیستی با قارچ قرار گرفتند تنها وزن خشک برگ از اثر اصلی متیل‌جاسمونات در سطح احتمال پنج درصد تاثیر پذیرفت و اثرات متقابل بین متیل‌جاسمونات و قارچ نیز بر وزن تر و خشک برگ، ساقه و بوته معنی‌دار شد (جدول ۱). بر اساس یافته‌ها، به هنگام تنش صفات رویشی در نعنای‌های تحت تنش شوری به‌طور چشمگیری

کمتر از گیاهان شاهد بود. به طوری که با افزایش شوری از صفر تا نه دسی زیمنس بر متر وزن تر و خشک برگ، ساقه و بوته به ترتیب ۵۳/۵۶ و ۵۲، ۵۱ و ۵۳/۷۵، ۴۹/۲۹ و ۵۶/۴۵ درصد کاهش یافت (جدول ۱-۴ الف).

نتایج اثر متقابل قارچ و شوری (جدول ۱-۴ ب) نشان داد، کمترین میزان وزن خشک برگ در تیمار شاهد (عدم حضور قارچ، عدم مصرف متیل جاسمونات) مشاهده شد. در عدم حضور قارچ، هر دو غلظت ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات موجب افزایش وزن خشک برگ نسبت به شاهد شد. اما در حضور قارچ تفاوت معنی داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد. در شرایط عدم مصرف متیل جاسمونات، تیمار قارچ نیز موجب افزایش وزن خشک برگ شد. کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات در گیاهان همزیست میزان وزن تر برگ این گیاهان را کاهش داد. در گیاهان شاهد بدون قارچ غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات تأثیر معنی داری بر میزان وزن تر برگ داشت و موجب افزایش این صفت شد. بیشترین میزان وزن تر و خشک ساقه و بوته از ترکیب تیماری حضور قارچ و عدم کاربرد متیل جاسمونات حاصل شد. کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار به تنهایی نیز توانست وزن تر و خشک ساقه و بوته را نسبت به شاهد افزایش دهد. در حضور قارچ، کاربرد متیل جاسمونات در غلظت ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار تأثیر معنی داری بر کاهش وزن تر و خشک ساقه و بوته داشت و این کاهش در کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار بیشتر بود (جدول ۱-۴ ب).

جدول ۴-۱- تاثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات و تنش شوری بر وزن تر و خشک نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی.

(الف)						
تیمار	وزن خشک (گرم در گلدان)			وزن تر (گرم در گلدان)		
	برگ	ساقه	بوته	برگ	ساقه	بوته
شوری (دسی زیمنس بر متر)						
۰	۳/۰۳ ^a	۴/۱۳ ^a	۱۰/۶۱ ^a	۹/۴۱ ^a	۸/۶۵ ^a	۲۸/۳۲ ^a
۳	۲/۶۷ ^b	۳/۰۶ ^b	۸/۱ ^b	۸/۲۹ ^b	۷/۰۵ ^b	۲۳/۹۳ ^b
۶	۲/۱۶ ^c	۲/۱۹ ^c	۶/۱۷ ^c	۵/۹۳ ^c	۴/۹۴ ^c	۱۷/۷۸ ^c
۹	۱/۴۵ ^d	۱/۹۱ ^c	۴/۶۲ ^d	۴/۳۷ ^d	۴/۲۳ ^c	۱۴/۳۶ ^d
(ب)						
متیل جاسمونات (میکرومولار)	همزیستی قارچی	برگ	ساقه	بوته	برگ	ساقه
۰	شاهد	۱/۹۱ ^c	۲/۵۲ ^{cd}	۶/۰۹ ^c	۶/۰۶ ^d	۱۸/۹ ^{de}
	<i>P.indica</i>	۲/۵۵ ^a	۴/۴۶ ^a	۱۰/۴۹ ^a	۷/۸ ^{ab}	۲۵/۲۴ ^a
۷۵	شاهد	۲/۴۱ ^{ab}	۳/۱۲ ^b	۷/۴۴ ^b	۷/۱۴ ^{bc}	۲۱/۹۶ ^c
	<i>P.indica</i>	۲/۴۹ ^a	۲/۷ ^c	۷/۶۹ ^b	۸/۰۹ ^a	۲۳/۰۶ ^b
۱۵۰	شاهد	۲/۱۸ ^b	۲ ^e	۶/۰۳ ^c	۶/۱۹ ^d	۱۸/۰۷ ^e
	<i>P.indica</i>	۲/۴۲ ^{ab}	۲/۱۵ ^{de}	۶/۴۹ ^c	۶/۷۱ ^{dc}	۱۹/۳۳ ^d

در آزمایش مزرعه‌ای نیز شوری وزن تر و خشک برگ و اندام هوایی را کاهش داد. در غلظت نه دسی- زیمنس بر متر تأثیر سوء بیشتری بر این گیاهان داشت و وزن خشک برگ و اندام هوایی به ترتیب به میزان ۶۵/۶ و ۶۲/۹۷ درصد کاهش نسبت به شاهد شد (جدول ۴-۲ الف).

اثر متقابل کاربرد متیل جاسمونات و شوری تنها بر میزان وزن خشک ساقه تأثیر معنی‌داری ($P < 0.01$) داشت به طوری که با افزایش شوری وزن خشک ساقه در کاربرد و عدم کاربرد متیل- جاسمونات کاهش یافت. کاربرد متیل جاسمونات در تمام سطوح تنش (بجز سطح صفر) توانست اثرات مخرب شوری بر وزن خشک ساقه را کاهش دهد (شکل ۴-۵).

در شرایط عدم کاربرد متیل جاسمونات، همزیستی با قارچ *P. indica* تأثیر معنی‌داری بر میزان وزن تر و خشک برگ، ساقه و بوته داشت و میزان این صفات را افزایش داد تنها میزان وزن خشک ساقه در حضور قارچ نسبت به شاهد کاهش معنی‌داری داشت (جدول ۴-۲ ب). وزن خشک برگ و اندام هوایی

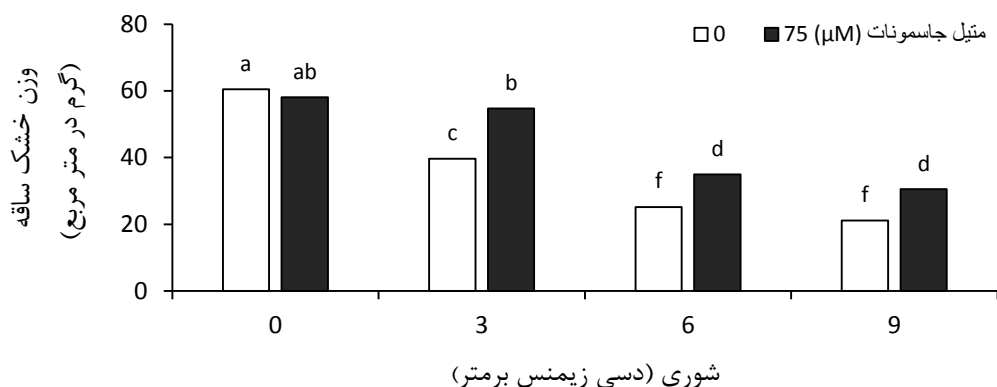
با کاربرد متیل جاسمونات در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت و بیشترین مقدار این صفات در ترکیب تیماری کاربرد متیل جاسمونات در حضور قارچ به دست آمد. همان طور که در جدول ۲-۴ ب مشاهده می شود، متیل جاسمونات تنها در حضور قارچ بر میزان وزن خشک ساقه مؤثر واقع شد و میزان آن را افزایش داد.

کاربرد متیل جاسمونات، در عدم حضور قارچ موجب افزایش وزن تر برگ، ساقه و اندام هوایی شد. اما کاربرد متیل جاسمونات در حضور قارچ، میزان وزن تر ساقه و اندام هوایی را کاهش داد و تأثیر معنی داری بر میزان وزن تر برگ در این گیاهان نداشت. بیشترین میزان وزن تر ساقه و اندام هوایی در حضور قارچ (عدم کاربرد متیل جاسمونات) مشاهده شد (جدول ۲-۴ ب).

بر اساس نتایج، افزایش شوری چه در شرایط گلخانه‌ای و چه شرایط مزرعه‌ای سبب کاهش وزن خشک گیاه نعنای فلفلی شد. اعمال تنش شوری به مقدار نه دسی‌زیمنس بر متر تأثیر سوء بیشتری بر این گیاهان داشت. این نتایج با کاهش وزن خشک برگ و بوته در گیاه برنج (پیردشتی و همکاران، ۲۰۱۲) در تنش شوری همخوانی داشت. رشد کمتر در شرایط شور می‌تواند به دلیل کاهش ذخایر انرژی گیاه باشد که این امر در اثر اختلال در جذب مواد معدنی، کاهش فتوسنتز، سنتز پروتئین و متابولیسم کربوهیدرات ایجاد می‌شود. همچنین، تنش شوری از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای و جلوگیری از فرآیندهای بیوشیمیایی و سنتز ساکاروز، موجب تقلیل وزن خشک گیاه می‌شود. علاوه بر این، پراکسیداسیون غشاء کلروپلاست و نفوذپذیری تیلاکوئید با برهم زدن شیب pH غشاء، فتوسنتز را مختل و منجر به کاهش تولید در گیاه می‌شود (ژانگ و کایرکام، ۱۹۹۶).

افزایش وزن خشک گیاه تلقیح شده با قارچ پیریفورموسپورا ممکن است با افزایش جذب آب مرتبط باشد. همچنین می‌تواند به دلیل جذب بهتر و بیشتر عناصر غذایی (رای و همکاران، ۲۰۰۱)، افزایش میزان محتوای کلروفیل برگ و نقش فعال تر واکنش نوری (کرمی و زارع، ۱۳۹۳) و یا به دلیل افزایش سنتز هورمون‌های رشد در شرایط تلقیح باشد. به طوری که در آزمایش گلدانی این تحقیق همبستگی مثبت و معنی‌داری بین وزن خشک بوته و فسفر ($r=۸۹^{**}$)، پتاسیم ($r=۸۴^{**}$) و کلروفیل

کل ($r=94^{**}$) مشاهده شد. هیف‌های قارچ می‌توانند باعث تحریک تولید محرک‌های رشد و انتقال آنها به نقاط مختلف گیاه شود. این عمل افزایش تولید تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی و ویتامین‌ها و در نهایت افزایش رشد گیاه را در پی دارد (آشوری و همکاران، ۲۰۱۵). در شرایط شور قارچ پیریفورموسپورا احتمالاً از طریق سازوکارهای ناشناخته فیزیولوژیکی یا مولکولی موجب تجمع یون‌های سدیم در ریشه‌ها و جلوگیری از ورود آنها به اندام‌های هوایی شده و به این ترتیب موجب تخفیف و بهبود اثرات منفی ناشی از شوری می‌شود (سپهری و همکاران، ۱۳۸۸). افزایش رشد و نمو در اثر همزیستی ریشه‌ی گیاه با قارچ شبه‌میکوریز در گیاهان دیگر نیز گزارش شده است (رای و همکاران، ۲۰۰۱؛ وارما و همکاران، ۲۰۱۲؛ سینگ و همکاران، ۲۰۰۰؛ مالا و همکاران، ۲۰۰۲). در آزمایش حاضر مشاهده شد که کاربرد خارجی متیل‌جاسمونات روی صفات رویشی اندازه‌گیری شده در نعنای فلفلی بسیار تاثیر گذار است. این نتایج بیان می‌کند که هورمون متیل‌جاسمونات در غلظت‌های پایین‌تر موثرتر بوده و به‌طور ویژه موجب افزایش وزن خشک برگ شد. این حالت را می‌توان به توانایی متیل‌جاسمونات در ارتباط با تعادل آبی سلول و افزایش تورژسانس سلول‌ها (تنوری و همکاران، ۱۳۹۳) و در نهایت افزایش رشد برگ مرتبط دانست. کاربرد متیل‌جاسمونات از طریق افزایش رشد برگ و دریافت نور بیشتر و حفظ میزان کلروفیل موجب افزایش فتوسنتز و افزایش وزن خشک می‌شود. در پژوهش‌های گذشته، افزایش وزن تر و خشک اندام هوایی گاوزبان دارویی (آقا محمد رفیع و همکاران ۱۳۹۰) و وزن خشک گل در بابونه (سلیمی و همکاران ۱۳۹۰) در کاربرد متیل‌جاسمونات گزارش شده است.



شکل ۴-۵- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و شوری بر میزان وزن خشک ساقه در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

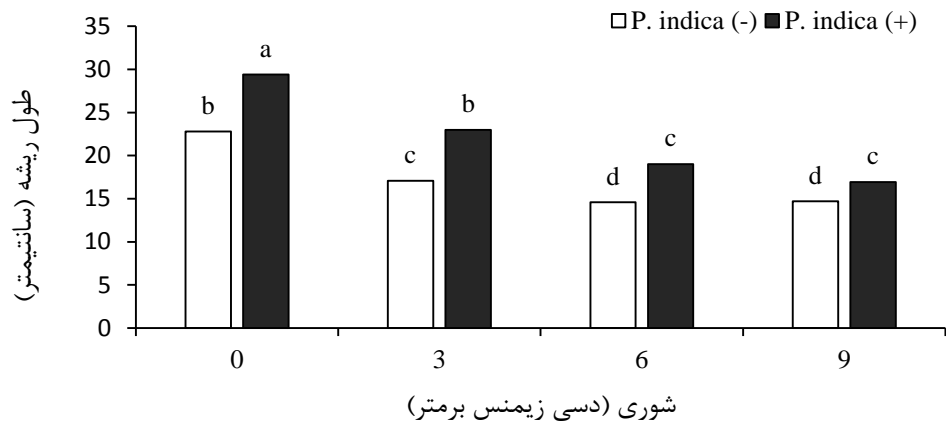
جدول ۴-۲- تاثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات و تنش شوری بر وزن تر و خشک نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه-ای

(الف)					
وزن خشک (گرم در متر مربع)			وزن تر (گرم در متر مربع)		
اندام هوایی	ساقه	برگ	اندام هوایی	ساقه	برگ
شوری (دسی زیمنس برمتر)					
۱۶۸/۱۵ ^a	۵۹/۲۸ ^a	۱۰۸/۷۶ ^a	۴۲۳/۲۷ ^a	۱۹۵/۵۹ ^a	۲۲۷/۶۷ ^a
۱۳۲ ^b	۴۷/۲ ^b	۸۴/۷۹ ^b	۳۷۴/۱ ^b	۱۶۸/۷۲ ^b	۲۰۵/۳۷ ^b
۸۹/۰۳ ^c	۳۰/۰۶ ^c	۵۸/۹۶ ^c	۳۱۳/۲۱ ^c	۱۴۱/۶۳ ^c	۱۷۱/۵۷ ^c
۶۲/۲۵ ^d	۲۲/۸۶ ^d	۳۶/۴۱ ^d	۲۶۸/۱۴ ^d	۱۲۸/۲۲ ^d	۱۳۹/۹۲ ^d
(ب)					
متیل جاسمونات (میکرومولار)					
همزیستی قارچی					
۸۹/۸ ^d	۴۲/۷۶ ^a	۴۷/۷۵ ^c	۲۹۷/۶ ^c	۱۳۹/۹۷ ^c	۱۵۷/۶۲ ^b
۱۰۷/۸۲ ^c	۳۱/۱۹ ^b	۷۶/۶۳ ^b	۳۶۹/۷۸ ^a	۱۷۴/۹۷ ^a	۱۹۴/۸۱ ^a
۱۲۲/۲۴ ^b	۴۵/۸۳ ^a	۷۹/۴۷ ^b	۳۵۷/۰۵ ^{ab}	۱۶۱/۹۸ ^b	۱۹۵/۰۷ ^a
۱۳۱/۵ ^a	۴۶/۳۶ ^a	۸۵/۲۰ ^a	۳۵۴/۲۸ ^b	۱۵۷/۲۴ ^b	۱۹۷/۰۴ ^a

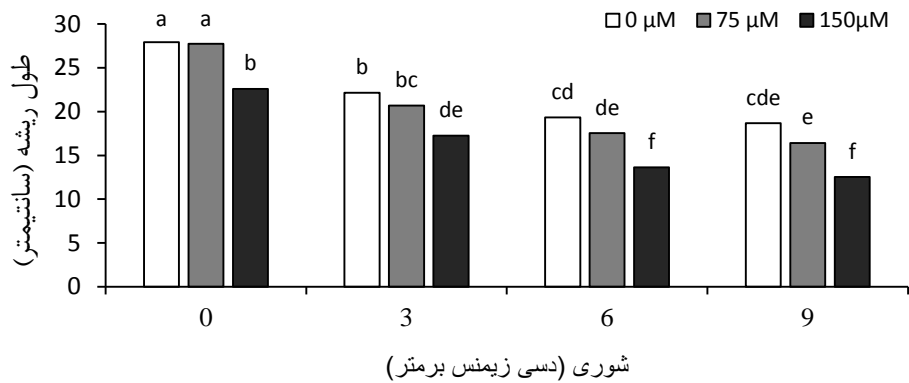
۴-۳- اثر تیمارها بر طول ریشه

در آزمایش گلدانی، نتایج تجزیه واریانس داده‌های پژوهش حاضر نشان داد اثرات اصلی و اثرات دوگانه و سه‌گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر طول ریشه معنی‌دار بود (جدول پیوست ۱). با افزایش

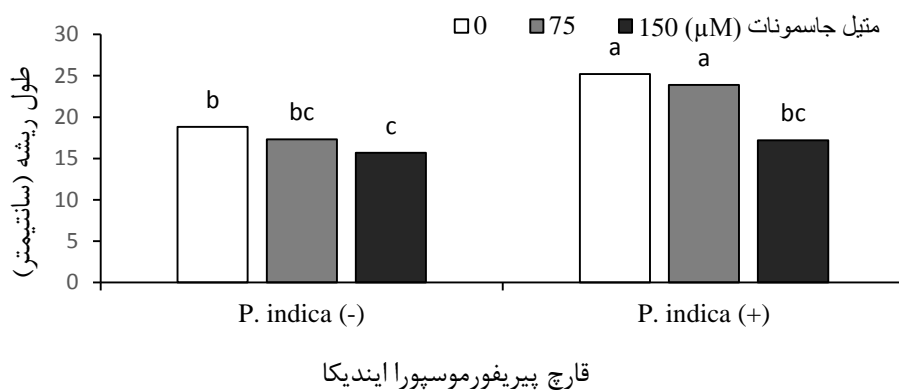
شدت تنش شوری طول ریشه کاهش نشان داد (شکل ۴-۶). اثر متقابل قارچ و شوری (شکل ۴-۶) نشان داد که در کلیه سطوح شوری طول ریشه در گیاهان تلقیح شده با قارچ نسبت به عدم حضور قارچ افزایش معنی‌دار داشت. هرچند اختلاف معنی‌دار در طول ریشه در سطوح شش و نه دسی زیمنس برمتر در حضور قارچ مشاهده نشد. براساس نتایج این آزمایش (شکل ۴-۷) در شرایط تنش و عدم تنش کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات اثرات کاهشی بر میزان طول ریشه داشت به طور مثال در شدیدترین سطح شوری (نه دسی زیمنس برمتر) با کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات طول ریشه به میزان ۳۲/۸۵ درصد نسبت به عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در این سطح شوری کاهش یافت. اما بین غلظت ۷۵ میکرومولار و عدم مصرف متیل‌جاسمونات اختلاف معنی‌داری در هر سطح شوری مشاهده نشد. همچنین نتایج این تحقیق نشان داد (شکل ۴-۸) که تیمار قارچ تأثیر مثبت معنی‌داری در مقایسه با سطوح متیل‌جاسمونات در افزایش میزان طول ریشه داشت. در حضور و عدم حضور قارچ اختلاف معنی‌داری بین سطوح متیل‌جاسمونات مشاهده شد. در هر دو شرایط تلقیح و عدم تلقیح قارچ، میزان طول ریشه در کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل-جاسمونات کاهش یافت اما با کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار هم در گیاهان همزیست و هم فاقد قارچ تفاوت معنی‌داری در میزان طول ریشه مشاهده نشد. بر اساس نتایج مقایسه میانگین (جدول ۴-۹)، بیشترین میزان طول ریشه در ترکیب تیماری، تلقیح قارچ در شرایط بدون تنش (غلظت صفر و ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات) مشاهده شد و کمترین طول ریشه در شرایط شوری نه دسی زیمنس برمتر با کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات در حضور و عدم حضور قارچ بدست آمد (شکل ۴-۹).



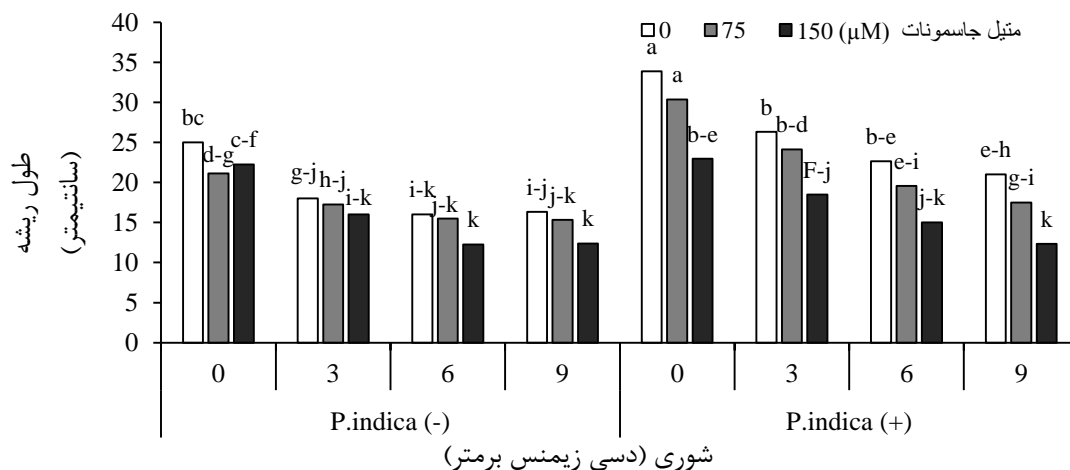
شکل ۴-۶- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان طول ریشه در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی-دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۷- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و شوری بر میزان وزن طول ریشه در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی-دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۸- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و تلقیح قارچ بر میزان طول ریشه در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی-دار در سطح پنج درصد است.



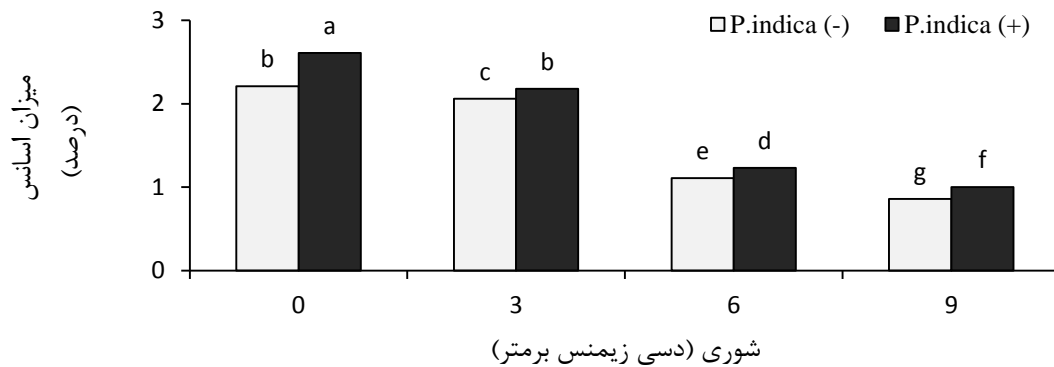
شکل ۴-۹- اثر متقابل سه گانه قارچ همزیست، کاربرد متیل جاسمونات و سطوح شوری بر میزان طول ریشه گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

تأثیر منفی تنش شوری در تولید ریشه می‌تواند به دلیل اثرات سمی سطوح بالای شوری در افزایش اتیلن و عنصر سدیم باشد که از طریق کاهش تقسیم سلولی و طول ریشه باعث کاهش رشد گیاه می‌شوند. همچنین، این عناصر موجب جذب نامتعادل مواد غذایی و کاهش جذب آب برای تنظیم اسمزی می‌شوند (هو و همکاران، ۲۰۰۱). با توجه به نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۶)، همزیستی قارچ موجب افزایش طول ریشه شد. افزایش طول ریشه در همزیستی با قارچ در ریحان (حاج باقری و انتشاری، ۲۰۱۱)، نعناع فلفلی و آویشن (دولت آبادی و همکاران، ۲۰۱۲) نیز گزارش شده‌است. اثربخشی مثبت قارچ احتمالاً مربوط به تهویه مناسب خاک در نتیجه توسعه شبکه هیف است که با اتصال به ذرات خاک موجب گسترش ریشه در عمق خاک می‌شود (تارک و همکاران، ۲۰۰۶). علاوه بر این مطالعات نشان داده، این قارچ با تولید اکسین باعث افزایش طول ریشه و جذب بیشتر عناصر غذایی و در نتیجه بهبود رشد گیاه می‌شود. هورمون سیتوکینین تولید شده توسط قارچ نیز موجب رشد جوانه‌های جانبی و به دنبال آن افزایش وزن تر و خشک اندام هوایی می‌شود (دولت آبادی و همکاران، ۲۰۱۲). از طرفی، نتایج بیان می‌کند که هورمون متیل جاسمونات در غلظت‌های بالا به طور ویژه سیستم ریشه نعناع فلفلی را کاهش داده و اثر بازدارندگی آن بر رشد طولی ریشه در شرایط تنش شوری افزایش می‌یابد. نتایج این تحقیق، با یافته‌های حاصل از پژوهش انجام گرفته در خصوص اثر

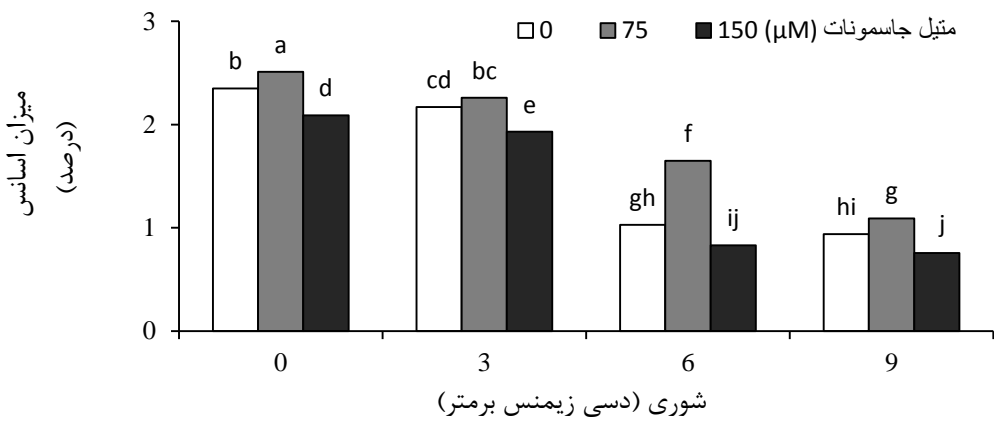
متیل جاسمونات بر کاهش رشد طولی ریشه در گیاه بابونه آلمانی (*Matricaria chamomilia*. L) (سلیمی و شکاری، ۱۳۹۱)، گوجه فرنگی (*Lycopersicon esculentum* Miller) (فرزانه و همکاران، ۱۳۹۲) در شرایط تنش شوری و در آرابیدوپسیس تالیا (*Arabidopsis thaliana*) (استاسویک و همکاران، ۱۹۹۲) را تأیید می‌کند. برخلاف نتایج این تحقیق رگوار و همکاران (۱۹۹۶) گزارش کردند که استفاده از جاسمونیک اسید در گیاهان میکوریزایی، طول ریشه را افزایش می‌دهد.

۴-۴- محتوا و عملکرد اسانس نعنای فلفلی

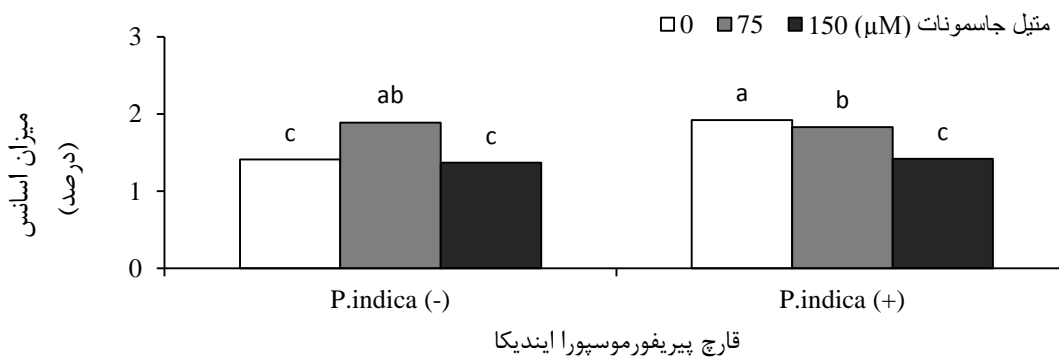
در آزمایش گلدانی، بر اساس نتایج تجزیه واریانس (جدول ۷)، اثر هر سه تیمار آزمایش و اثرات متقابل دوگانه و اثر سه جانبه بر محتوای اسانس گیاه نعنای فلفلی معنی‌دار بود. در بررسی آثار سه جانبه تیمارها مشخص گردید که بیشترین میزان اسانس معادل ۱/۹۸ درصد از ترکیب تیماری تلقیح قارچ (عدم مصرف متیل جاسمونات و شوری صفر) حاصل شد و کمترین میزان آن در عدم حضور قارچ و شوری نه دسی‌زیمنس بر متر و افزایش سطح متیل جاسمونات (۱۵۰ میکرومولار) به دست آمد. نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۱۰) نشان داد که همزیستی با قارچ اثرات منفی شوری را بر میزان اسانس کاهش داد و در تمام سطوح تنش شوری سبب افزایش محتوای اسانس برگ گردید، تأثیر تیمار قارچی بر گیاهانی که در معرض شوری قرار نگرفتند نیز قابل توجه بود (شکل ۴-۱۰). تأثیر شوری در غلظت‌های مختلف متیل جاسمونات بر محتوای اسانس نسبت به شاهد معنی‌دار بود بین سطوح کاربرد متیل جاسمونات هم اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. استفاده از متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار اثر مثبت قابل توجهی بر میزان اسانس برگ در تمام سطوح شوری داشت. در مقایسه غلظت ۱۵۰ میکرومولار در تمام سطوح شوری اثر نامطلوبی بر میزان اسانس برگ داشت و در هر سطح تنش موجب کاهش میزان اسانس در مقایسه با عدم کاربرد متیل جاسمونات شد (شکل ۴-۱۱). با این وجود کاربرد متیل جاسمونات با هر دو غلظت ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار میزان اسانس گیاهان همزیست را کاهش داد اما در عدم حضور قارچ تنها غلظت ۷۵ میکرومولار آن تأثیر معنی‌داری بر میزان اسانس داشت و موجب افزایش میزان آن شد (شکل ۴-۱۲).



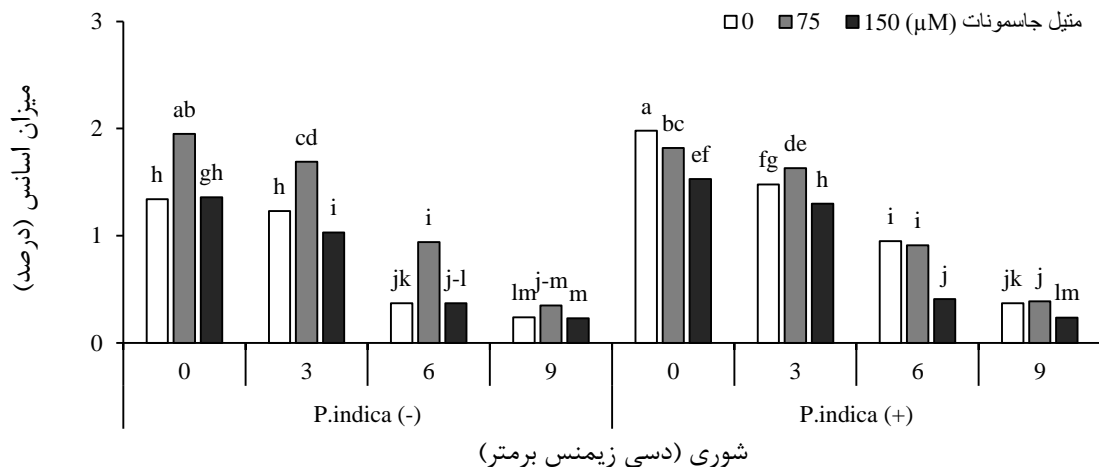
شکل ۴-۱۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۱۱- اثر متقابل محلول پاشی متیل جاسمونات و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۱۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

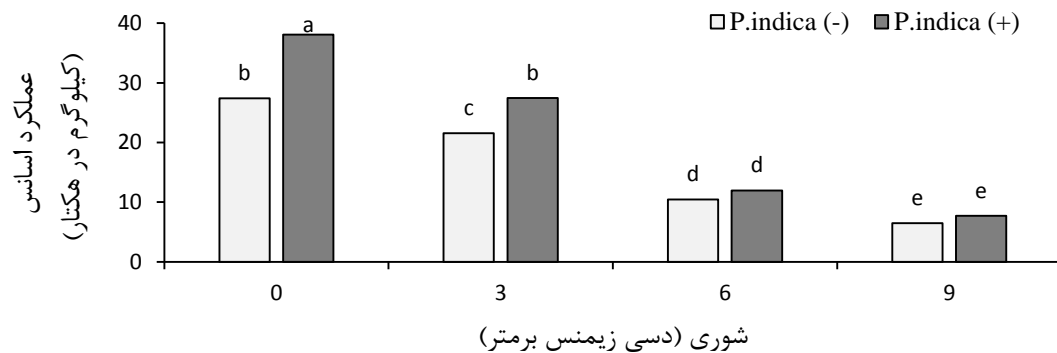


شکل ۴-۱۳- اثر متقابل سه گانه قارچ همزیست، کاربرد متیل جاسمونات و سطوح شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

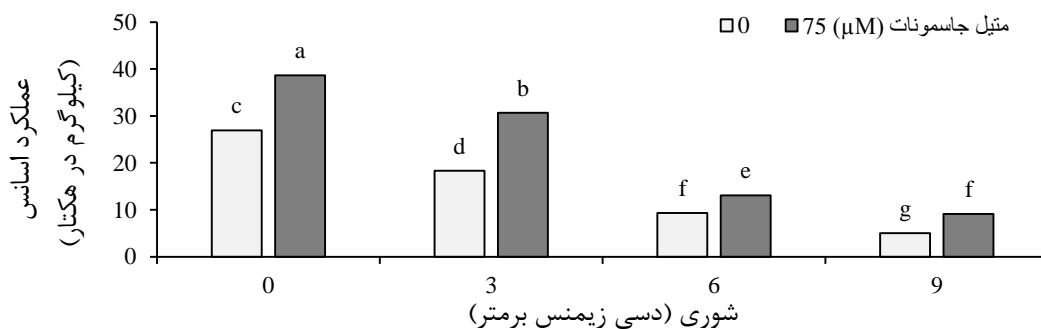
در آزمایش مزرعه‌ای همه منابع تغییر به جز اثر سه جانبه تأثیر معنی‌داری بر میزان اسانس داشتند (جدول ۸). شکل ۴-۱۴ و ۴-۱۵ تأثیر منفی شوری بر میزان اسانس و آثار مثبت تلقیح قارچی و محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات را بر این صفت نشان می‌دهد و این نتایج به نوعی نتایج گلدانی را تأیید نمود. همان‌طور که نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۱۴) نشان می‌دهد، در شرایط شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر تفاوت معنی‌داری بین حضور قارچ و عدم حضور آن بر میزان اسانس مشاهده نشد. ولی در شرایط بدون تنش و شوری کم همزیستی قارچ افزایش معنی‌دار در میزان اسانس نشان داد. در مجموع بیشترین میزان اسانس در شرایط بدون تنش و در حضور قارچ *P.indica* با افزایش ۲۸ درصدی نسبت به شاهد (بدون قارچ و بدون تنش) و کمترین میزان اسانس معادل ۶/۴۶ کیلوگرم در هکتار مربوط به شوری نه دسی‌زیمنس بر متر در عدم حضور قارچ شبه میکوریز بود که نسبت به تیمار شاهد (بدون قارچ و بدون تنش) ۷۶/۴۴ درصد کاهش داشت.

از سوی دیگر، نتایج مقایسه میانگین‌ها (شکل ۴-۱۵) نشان می‌دهد که در کلیه سطوح شوری (به عبارتی در هر سطح شوری) کاربرد متیل‌جاسمونات نسبت به عدم کاربرد متیل‌جاسمونات، میزان اسانس افزایش معنی‌دار داشت. به‌طوری‌که در بالاترین سطح تنش شوری (نه دسی‌زیمنس بر متر) میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی حدود ۴۵ درصد بیشتر از عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در همین سطح

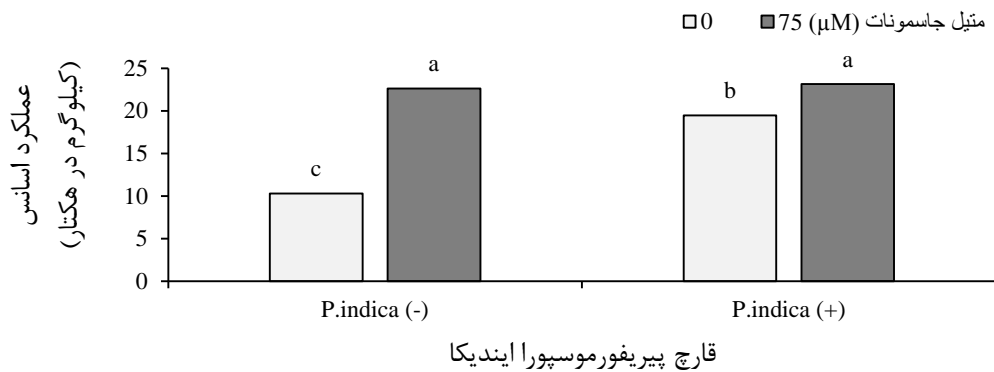
تنش بود (شکل ۴-۱۵). کاربرد متیل جاسمونات هم در حضور قارچ و هم در گیاهان شاهد بدون قارچ موجب افزایش میزان اسانس (نسبت به شرایط بدون کاربرد متیل جاسمونات) شد. کمترین میزان اسانس در شرایط فاقد قارچ و بدون کاربرد متیل جاسمونات مشاهده شد (شکل ۴-۱۶).



شکل ۴-۱۴- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد بر اساس آزمون LSD است.



کل ۴-۱۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان اسانس گیاه نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد بر اساس آزمون LSD است.



کل ۴-۱۶ اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان اسانس گیاه نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

بر اساس یافته‌ها شوری محتوای اسانس نعنای فلفلی را کاهش داد (شکل ۴-۱۳). این کاهش اسانس در تیمار شوری، به علت کاهش شدید عملکرد ماده خشک و رشد کم بوته‌های نعنای فلفلی تحت این تیمار می‌باشد. محققین دیگری نیز در نتایج تحقیقات خود در رازیانه (اشرف و همکاران، ۲۰۰۴) و زنیان (اشرف و ارجلو، ۲۰۰۶) به وجود چنین رابطه‌ای اشاره نموده‌اند. بر اساس منابع میزان اسانس با رشد گیاه (مقدار زیست توده) رابطه مستقیم دارد (چانگ و همکاران، ۲۰۰۸). بنابراین کم بودن وزن خشک برگ در بوته‌های به گل رفته می‌تواند توضیحی برای پایین بودن درصد اسانس در بوته‌های تحت تیمار تنش شوری شدید باشد. نتایج این پژوهش همچنین حاکی از افزایش محسوس محتوی و به دنبال آن عملکرد اسانس در نعنای فلفلی‌های تلقیح شده با قارچ شبه‌میکوریز بود. اسانس‌ها ترپنوئیدهایی بر پایه واحدهای انتگرال (isoprenoid) C5 و مشتقات فعال (از نظر بیولوژیکی) ایزوپرن، isopentenyl pyrophosphate (IPP) و dimethylallyl pyrophosphate (DMAPP) می‌باشند. ایزوپرنوئیدهای فعال از نظر بیولوژیکی برای سنتز شدن به استیل کوآنزیم A، ATP و NADPH نیاز دارند. از این رو بیوسنتز اسانس به محتوای فسفر غیرآلی در گیاه وابسته است (دولت آبادی و همکاران، ۲۰۱۱). افزایش جذب عناصر معدنی به ویژه فسفر (شکل ۴-۱۰۲) از مهمترین سودمندی‌های قارچ‌های اندوفیت برای گیاه میزبان می‌باشد (رای و همکاران، ۲۰۰۱؛ واداسری و همکاران، ۲۰۰۸). افزایش میزان اسانس گیاه نعنای فلفلی در تیمارهای تلقیح شده با قارچ

پیریفورموسپورا همچنان می‌تواند به دلیل افزایش تعداد غدد ترش‌حی اسانس باشد (کوپتا و همکاران، ۲۰۰۶). تعداد بیشتر غدد ترش‌حی نیز به تغییرات هورمونی این گیاهان همزیست مربوط است بطوریکه سطوح بالاتر اکسین، سیتوکینین و جیبرلین در گیاهان تیمار تلقیح قارچی گزارش شده - است (الن و همکاران، ۱۹۸۲).

در تحقیق حاضر نشان داده شد که محلول پاشی متیل‌جاسمونات می‌تواند به عنوان محرک عمل نموده، و متابولیسم ثانویه را با القای افزایش تولید اسانس تغییر دهد (شکل ۴-۱۱ و ۴-۱۵). براساس نتایج به دست آمده از مطالعات محققین احتمالاً متیل‌جاسمونات از طریق افزایش شکل‌گیری کرک‌های غده‌ای سپروار (مرکز بیوسنتز اسانس) (کنستابل و همکاران، ۱۹۹۵)، بیان ژن‌های دخیل در بیوسنتز ترپنوئیدها و تنظیم بیان فنیل آلانین آمونیالیاز (PAL) (گوندلاچ و همکاران، ۱۹۹۲؛ جاسیندا و همکاران، ۲۹۱۳) موجب افزایش بیوسنتز اسانس نعنای فلفلی شده است. به نظر می‌رسد این محرک صرفاً فقط از طریق آثار فیزیکی یا شیمیایی روی سلول‌ها باعث افزایش تولید اسانس نشده‌اند، بلکه القای واکنش‌های دفاعی سلولی نیز مزید بر علت بوده‌است (شکل ۴-۴۱ و ۴-۷۴). لی و همکاران (۲۰۰۴) گزارش کردند رابطه مثبتی بین PPO و تراکم کرک‌های ترش‌حی در گیاه گوجه فرنگی مشاهده شد.

۴-۵- ترکیبات اسانس نعنای فلفلی

در آزمایش گلدانی و مزرعه‌ای (جدول ۴-۳ و ۴-۴۴) ترکیبات اسانس برگ تحت تأثیر تیمارهای آزمایشی مورد بررسی قرار گرفت. در هر دو آزمایش گلدانی و مزرعه‌ای بررسی ترکیبات اسانس استخراج شده از برگ نعنای نشان داد که منتول بیشترین ترکیب در اسانس بود، و ترکیبات منتون، ۸۱ سینئول و منتوفوران به ترتیب رتبه بعدی را در اسانس استخراج شده داشتند. ترکیبات اسانس نعنای فلفلی در شرایط بدون تنش شوری در آزمایش گلدانی، نشان داد (جدول ۴-۳) کمترین میزان منتول در تیمار شاهد (عدم حضور قارچ و متیل‌جاسمونات) مشاهده شد. بررسی ما نشان داد با افزایش غلظت متیل‌جاسمونات، میزان منتول نیز افزایش می‌یابد به طوری که میزان منتول در غلظت

۱۵۰ میکرومولار بیشتر از سایر سطوح بود. تأثیر همزیستی قارچ بر میزان منتول نیز نسبت به شاهد کاملاً مشهود است. غلظت ۷۵ میکرومولار آن اثر افزایشی بر میزان منتول در حضور قارچ داشت به طوری که بیشترین میزان منتول در شرایط حضور قارچ و کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل-جاسمونات مشاهده شد.

در بین تیمارها بیشترین میزان منتون مربوط به کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات (عدم حضور قارچ) بود در حالی که کمترین میزان منتون در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل-جاسمونات (عدم حضور قارچ) بدست آمد. میزان منتون نیز در اثر تلقیح قارچ افزایش نشان داد. اما کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار در حضور قارچ به ترتیب موجب افزایش و کاهش میزان منتون شد. تیمارهای تلقیح قارچ و کاربرد متیل جاسمونات به تنهایی موجب افزایش میزان ۸۱ سینئول شدند. اما کاربرد متیل جاسمونات (هر دو غلظت ۷۵ و ۱۵۰) در گیاهان همزیست میزان این ترکیب اسانس را کاهش داد. بیشترین میزان ۸۱ سینئول در حضور قارچ (عدم کاربرد متیل جاسمونات) مشاهده شد. نتایج بدست آمده از منتوفوران عکس نتایج ۸۱ سینئول بود. کمترین و بیشترین میزان منتوفوران به ترتیب در تیمار قارچ و شاهد (بدون قارچ و عدم مصرف متیل-جاسمونات) مشاهده شد. در گیاهان همزیست و در گیاهان محلول پاشی شده با متیل جاسمونات میزان منتوفوران کمتر از شاهد بود. (جدول ۴-۳).

جدول ۴-۳- تأثیر تلقیح قارچ و محلول پاشی متیل جاسمونات (MJ) بر ترکیبات اسانس نعناع فلفلی در شرایط بدون تنش شوری (آزمایش گلدانی)

No	Compound	RT (min)	Concentration (%)					
			control	MJ (μ M)		P.indica	MJ (μ M) + P.indica	
				(75)	(150)		(75)	(150)
1	8-Cineole	9.78	3.76	9.27	7.17	9.31	9.07	7.80
2	lenthone	15.58	20.27	19.64	22.02	20.78	20.18	21.06
3	lenthofuran	15.78	5.7	4.98	5.25	4.95	5.23	5.58
4	lenthol	16.44	35.74	37.82	38.09	39.34	39.46	35.80

جدول ۴-۴- تأثیر تلقیح قارچ و محلول پاشی متیل جاسمونات بر ترکیبات اسانس نعناع فلفلی در شرایط بدون تنش و تنش شوری (آزمایش مزرعه‌ای)

No	Compound	RT (min)	Concentration (%)							
			بدون تنش شوری				تنش شوری			
			Control		MJ		Control		MJ	
					P. indica	+ p.indica			P. indica	+ .indica
1	1,8-Cineole	9.78	8.72	7.79	9.5	10.28	10.19	10.58	10.62	10.76
2	Menthone	15.58	15.27	17.14	18.2	19.06	21.48	25.31	21.71	22.08
3	Menthofuran	15.78	6.11	6.02	5.32	5.74	5.23	4.7	4.63	6.03
4	Menthol	16.44	32.09	36.21	38.23	38.42	38.47	43.92	44.17	39.26

در آزمایش مزرعه‌ای (جدول ۴-۴) در سطوح شوری (صفر و نه دسی زیمنس برمتر)، تیمارهای متیل-جاسمونات و تلقیح قارچ میزان منتول را نسبت به تیمار شاهد افزایش دادند. استفاده از محلول پاشی متیل جاسمونات تنها در شرایط عدم تنش اثرات افزایشی قابل توجهی بر میزان منتول گیاهان همزیست داشت و بیشترین مقدار منتول در این ترکیب تیماری به دست آمد. اما کاربرد آن در شرایط تنش شوری و حضور قارچ اثر کاهشی بر میزان منتول داشت. کمترین میزان منتول و منتون در اسانس برگ گیاهانی مشاهده شد که تیمارهای شوری، متیل جاسمونات و قارچ را دریافت نکرده بودند (شاهد). میزان منتون در هر دو سطح تنش، با کاربرد متیل جاسمونات در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت و این افزایش در شوری نه دسی زیمنس برمتر و کاربرد متیل جاسمونات در گیاهان غیر همزیست بیشتر از سایر ترکیبات تیماری بود. کمترین میزان ۸۱ سینئول در شرایط شوری صفر دسی زیمنس برمتر و با کاربرد متیل جاسمونات (عدم حضور قارچ) به دست آمد. تیمار قارچ (عدم کاربرد متیل جاسمونات) در هر دو سطح تنش میزان ۸۱ سینئول را نسبت به شاهد افزایش داد. محلول پاشی متیل جاسمونات در گیاهان همزیست هم در شرایط تنش و هم غیر تنش اثر افزایشی بر میزان ۸۱ سینئول داشت و بیشترین میزان ۸۱ سینئول در این گیاهان مشاهده شد. بیشترین میزان منتوفوران در تیمار شاهد مشاهده شد. در شرایط تنش و عدم تنش، میزان منتوفوران با کاربرد

تیمارهای قارچ و متیل جاسمونات کاهش نشان داد. به طوری که کمترین میزان منتوفوران در حضور قارچ (عدم کاربرد متیل جاسمونات) و در شوری نه دسی زیمنس بر متر مشاهده شد. در هر دو شرایط تنش شوری، کاربرد متیل جاسمونات میزان منتوفوران را در حضور قارچ افزایش داد.

یافته‌های این پژوهش نشان داد، شوری موجب تغییراتی در ترکیبات مختلف اسانس نعنای فلفلی شد (جدول ۴-۴). به طوری که نعنای‌های تحت تنش شوری نه دسی زیمنس برمتر، بالاترین مقادیر منتوفوران (شاهد)، منتول (حضور قارچ)، منتون، Bourbonene - β (کاربرد متیل جاسمونات) - α ، Pinene، β - Pinene، β - Terpinene، β - Terpinene، cis- Ocimene، γ - Terpinene، ساینین، منتوفوران، نئومنتول، نئوایزومنتول، α و β سینئول، پولگون، پیریتول و متیل استات (کاربرد متیل جاسمونات در حضور قارچ) در اسانس گیاه نعنای فلفلی نسبت به شرایط بدون تنش دارا بودند (جدول ۴-۴).

اساس یافته‌ها، شوری ترکیبات اسانس برگ نعنای فلفلی را تحت تاثیر قرار داد (جدول ۴-۴). علت افزایش یا کاهش برخی از ترکیبات در گیاه تحت تنش شوری ممکن است به دلیل تغییرات ایجاد شده در برخی از آنزیم‌های مربوط به مسیرهای بیوسنتزی و یا تجزیه‌ای دخیل در متابولیسم متابولیت‌های ثانویه باشد که ممکن است حتی در سطح بیان برخی از ژن‌ها نیز چنین تغییراتی رخ دهد (آقایی و همکاران، ۱۳۹۳). بطور کلی افزایش میزان ترکیبات اسانس در گیاه در اثر تنش را می‌توان به پاسخ-های گیاه به شرایط تنش دانست به طوری که نتایج تحقیقات دیگر محققین نیز مبین افزایش سطوح متابولیت‌های ثانویه در گیاه دارویی مریم گلی (بتائیب و همکاران، ۲۰۰۹) و نعنای (تیمپریو و همکاران، ۲۰۰۸) در شرایط تنش می‌باشد.

نتایج این پژوهش همچنین حاکی از تغییر محسوس ترکیبات اسانس در نعنای فلفلی‌های تلقیح شده با قارچ شبه میکوریز بود. همچنین تغییر ایجاد شده در سنتز اسانس‌ها می‌تواند به عنوان پاسخی دفاعی به کلونیزاسیون قارچی در نظر گرفته شود. با توجه به این نکته که خاصیت قارچ کشی بسیاری از اسانس‌ها ثابت شده است (ووس و همکاران، ۲۰۱۴). به عنوان مثال در این تحقیق با توجه به خواص قارچ کش برخی از روغن‌های ضروری مانند منتول و منتون، ترپینین، α ، β - سینئول، سیترال، لینالول،

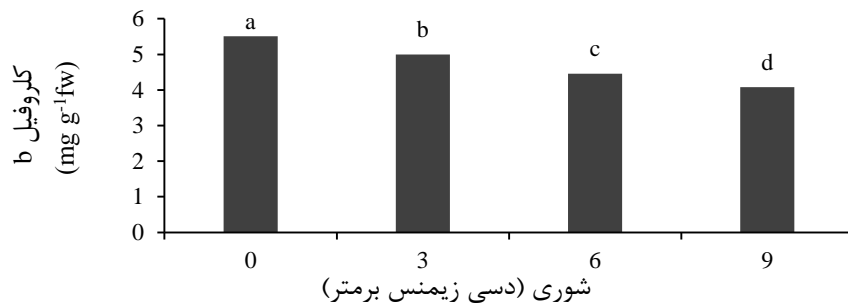
کاریوفیلین، ترپینولن و بتا- میرسن (دوک، ۲۰۰۲)، در همزیستی قارچ، بیوسنتز این ترکیبات افزایش یافت. یافته‌های این پژوهش همچنین حاکی از تغییر درصد ترکیبات اسانس نعنای فلفلی در تیمار متیل‌جاسمونات نسبت به تیمار شاهد بود (جدول ۴-۳ و ۴-۴). نتایج این تحقیق با یافته‌های حاصل از پژوهش انجام گرفته در خصوص اثر اسید جاسمونیک بر افزایش میزان هیپرسیسین در گل راعی (حامدی و همکاران، ۲۰۱۲) ماده موثره گیاه جینگ‌سینگ به نام جینسنوزید در کشت سلولی (یو و همکاران، ۲۰۰۲) و بیوسنتز کامفور، تیمول و کارواکرول در سالویا (یادگاری و شاکریان، ۲۰۱۴) همخوانی داشت. همچنین متیل‌جاسمونات سبب تحریک سیلی مارین در گیاه خارمریم در کشت سوسپانسیون سلولی (سانچز سامپدرو و همکاران، ۲۰۰۵) و افزایش منوترین‌ها از قبیل α - β -pinene و limonene و غده‌های رزین در گیاه *Picea abies* شد (اربیگلین و همکاران، ۲۰۰۶). تیمار متیل-جاسمونات باعث افزایش متابولیت‌های ثانویه با تاثیر بر ژن‌های ابتدای مسیر MEP از طریق فرآیند-های سیگنالی شده و باعث افزایش بیان ژن‌های دخیل در ساخت متابولیت‌های ثانویه این مسیر می-گردد. به‌طوری‌که در مطالعات انجام شده روی گیاه گونه سلوی (*Salvia miltiorrhiza*) و گیاه جینسنگ هندی (*Withania somnifera*) بیان ژن آنزیم ۱-دیاکسی دیزیلوز ۵-فسفات ردوکتوایزومراز (DXR) پس از اعمال تیمار متیل‌جاسمونات افزایش یافت (یانگ و همکاران، ۲۰۱۲؛ گوپتا و همکاران، ۲۰۱۳). فتحی و همکاران (۱۳۹۵) گزارش کردند می‌توان تیمار متیل‌جاسمونات را برای افزایش بیان ژن‌ها و آنزیم‌های درگیر در مسیر بیوسنتزی ترپین‌ها و القای تغییر در مسیر بیوسنتزی ترکیبات ترپنوییدی پیشنهاد کرد زیرا بر اساس مطالعات مختلف میزان تولید ترکیبات ترپنی با میزان رونوشت ژن‌های کلیدی دخیل در مسیر بیوسنتزی آنها ارتباط مستقیم دارد.

احتمالاً قارچ شبه‌میکوریز و متیل‌جاسمونات با تأثیر ناهمسازی (آنتاگونیستی) و هم‌افزایی (سینرژیستی)، در تنظیم ژن‌های وابسته به تنش و افزایش تولید نقش دارند. به‌طوری‌که در کشت گلدانی، محلول پاشی متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) بر گیاهان همزیست میزان منتول را نسبت به کاربرد جداگانه این تیمارها افزایش داد (جدول ۴-۳) در حالی که در مزرعه تحت تنش شوری محلول

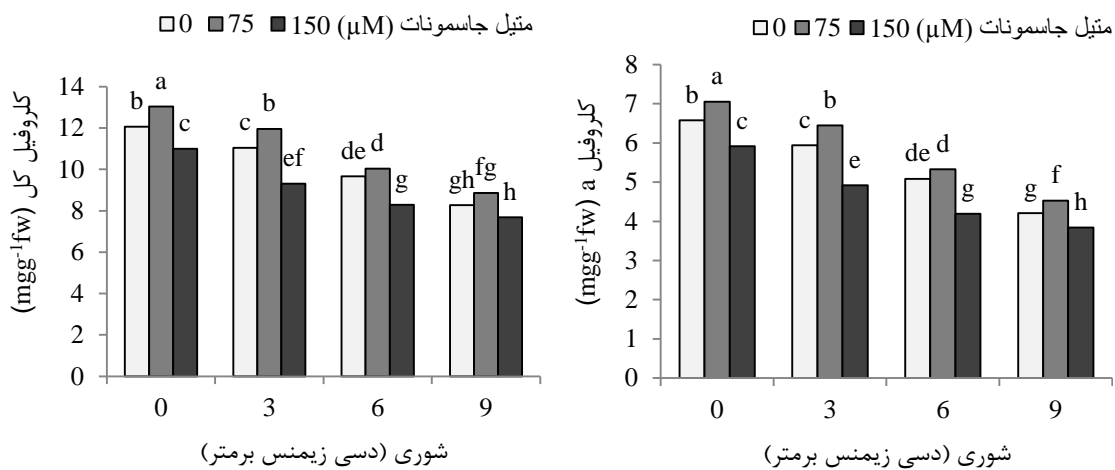
پاشی متیل جاسمونات در گیاهان همزیست، میزان منتول را نسبت به کاربرد جداگانه این تیمارها کاهش داد (جدول ۴-۴).

۴-۶- کلروفیل برگ

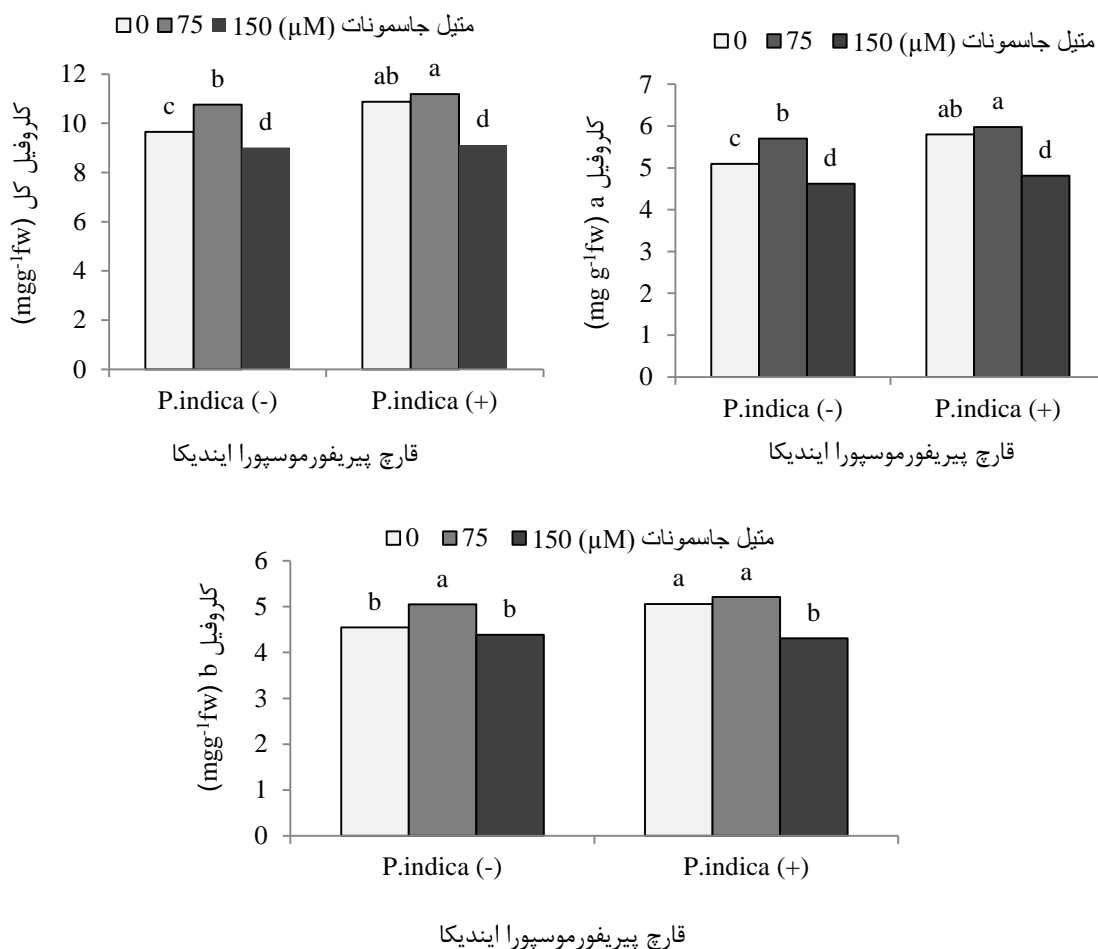
در آزمایش گلدانی، نتایج تجزیه واریانس (جدول ۵) نشان داد که تأثیر تیمارهای تلقیح قارچ، محلول-پاشی متیل جاسمونات و نیز تنش شوری بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی معنی‌دار بود و در بین تیمارهای مورد آزمایش، اثرات متقابل شوری و متیل جاسمونات بر میزان کلروفیل a و کلروفیل کل و نیز اثرات متقابل تلقیح قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کلروفیل a، b و کلروفیل کل از لحاظ آماری معنی‌دار بود. افزایش شوری میزان کلروفیل b را کاهش داد و کمترین میزان آن در شوری نه دسی زیمنس بر متر مشاهده شد (شکل ۴-۱۷). در شکل ۴-۱۸ نیز مشاهده می‌شود که افزایش شوری در غلظت‌های مختلف متیل جاسمونات موجب کاهش محتوای کلروفیل a و کلروفیل کل گردید، بین سطوح کاربرد متیل جاسمونات هم اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. میزان کلروفیل a و کلروفیل کل در هر سطح شوری در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات بیشترین میزان را نسبت به شاهد و متیل جاسمونات با غلظت ۱۵۰ میکرومولار نشان داد (شکل ۴-۱۸). در حالی که با دو برابر شدن غلظت متیل جاسمونات (۱۵۰ میکرومولار) در تمام سطوح شوری میزان کلروفیل a و کلروفیل کل نسبت به عدم کاربرد متیل جاسمونات به طور معنی‌داری کاهش یافت. کمترین مقدار در شدیدترین میزان شوری همراه با کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۱۵۰ میکرومولار به دست آمد (شکل ۴-۱۸). شکل ۴-۱۹ نشان می‌دهد که نه تنها متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار تمام صفات کلروفیل را به طور معنی‌داری بهبود می‌بخشد، بلکه با کاربرد آن در حضور قارچ بیشترین میزان کلروفیل a و کلروفیل کل به دست آمد. در مقایسه، میزان این صفات در کاربرد با غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن در حضور و عدم حضور قارچ کاهش یافت. با این وجود تفاوت معنی‌داری بین گیاهان محلول‌پاشی شده با غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات (همزیست با قارچ و شاهد) مشاهده نشد (شکل ۴-۱۹).



شکل ۴-۱۷- اثر تنش شوری بر میزان کلروفیل b در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



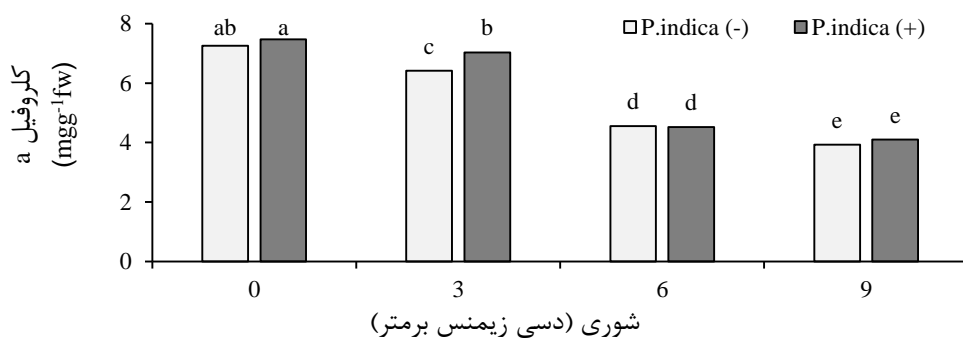
شکل ۴-۱۸- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان کلروفیل a و کلروفیل کل در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



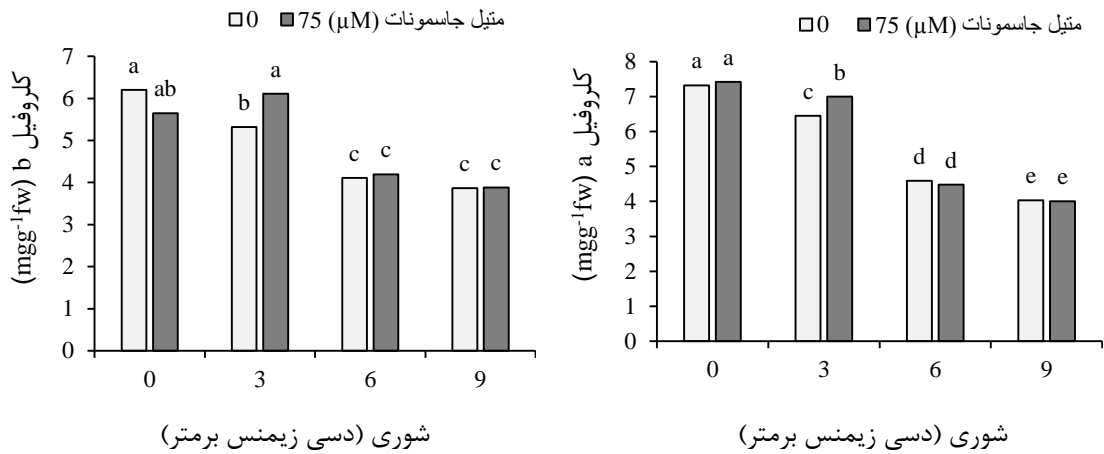
شکل ۴-۱۹- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کلروفیل a، b و کلروفیل کل در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه‌ای، رنگیزه‌های فتوسنتزی به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر اثر اصلی شوری و اثر متقابل شوری در متیل جاسمونات قرار گرفتند. اثر اصلی متیل جاسمونات و اثر متقابل شوری در قارچ تنها بر میزان کلروفیل a و اثر اصلی قارچ و اثرات متقابل قارچ در متیل جاسمونات نیز بر کلروفیل a و کلروفیل کل معنی‌دار بود (جدول پیوست ۶). در هر دو شکل ۴-۲۰ و ۴-۲۱ مشاهده می‌شود که در تمام ترکیبات تیماری، روند پاسخ صفات کلروفیل مورد بررسی در آزمایش مزرعه‌ای نسبت به افزایش تنش شوری مشابه شرایط گلخانه‌ای کاهشی بوده و بیشترین کاهش در تیمار شوری نه دسی‌زیمنس-برمتر بدست آمد. تنها در شوری سه دسی‌زیمنس برمتر، همزیستی قارچ موجب افزایش معنی‌دار میزان کلروفیل a شد و در دیگر سطوح شوری بین حضور و عدم حضور قارچ تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (شکل ۴-۲۰). همچنین محلول‌پاشی متیل جاسمونات نیز همانند تیمار قارچ (شکل ۵-

۲۱) تنها در شوری سه دسی زیمنس بر متر بر صفات کلروفیل a، b و کلروفیل کل مؤثر واقع شد اما در سطوح دیگر شوری تفاوت معنی داری با عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۲۱). نتایج مقایسه میانگین داده‌ها (شکل ۴-۲۲) نشان داد که کمترین میزان کلروفیل کل در حالت عدم کاربرد متیل جاسمونات و بدون حضور قارچ مشاهده شد. همین شرایط در مورد کلروفیل a نیز مصداق داشت. در حضور قارچ بین میزان کلروفیل کل در شرایط عدم کاربرد متیل جاسمونات و کاربرد آن اختلاف معنی داری مشاهده نشد ولی در خصوص کلروفیل a در زمان حضور قارچ بیشترین میزان آن در شرایط عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده شد (شکل ۴-۲۲).

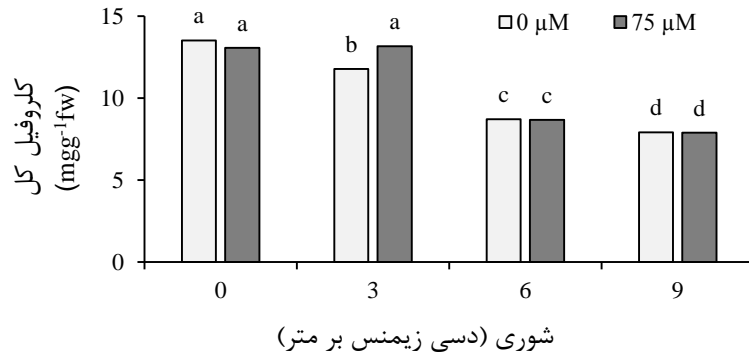


شکل ۴-۲۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان کلروفیل a در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



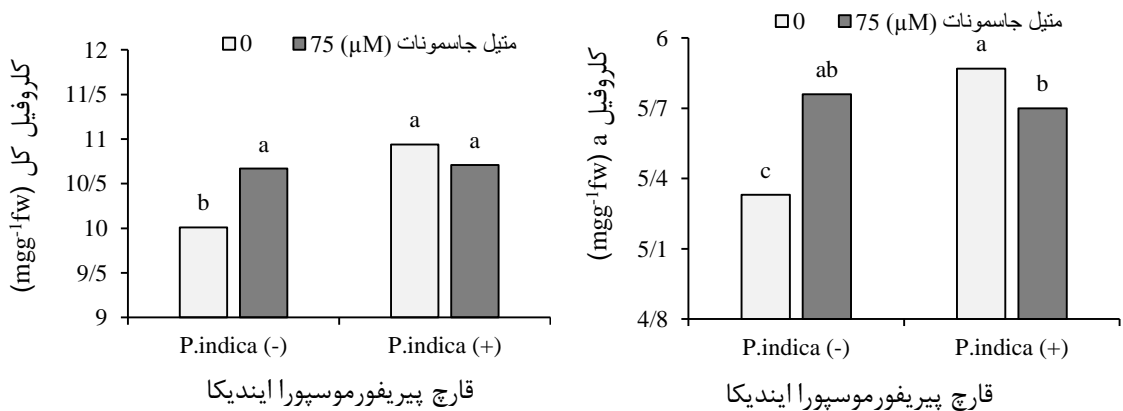
شوری (دسی زیمنس بر متر)

شوری (دسی زیمنس بر متر)



شوری (دسی زیمنس بر متر)

شکل ۴-۲۱- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان کلروفیل a، b و کلروفیل کل در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۲۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کلروفیل a و کلروفیل کل در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

با توجه به نقش مستقیم کلروفیل در فرآیند فتوسنتز و میزان تولید، بررسی این صفت اثرگذار، مهم می‌باشد. تولید گونه‌های اکسیژن فعال به دنبال تنش‌های محیطی، باعث ناپایداری غشای تیلاکوئیدی و در نتیجه آسیب به کلروفیل می‌شوند (عموآقایی و نیکاندیش، ۱۳۹۴). کاهش مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی در شرایط شوری می‌تواند عمدتاً به دلیل تخریب ساختمان کلروپلاست و دستگاه فتوسنتزی، فتواکسیداسیون کلروفیل‌ها و ممانعت از بیوسنتز کلروفیل‌های جدید باشد (سولتانا و همکاران، ۱۹۹۹). کاهش میزان کلروفیل در شرایط تنش شوری، همچنین، به دلیل کاهش فعالیت آنزیم‌های موثر در سنتز کلروفیل (ALA-دهیدروژناز) (ویرا سانتو و همکاران، ۲۰۰۴)، و همچنین فعالیت بیشتر آنزیم کلروفیل‌لاز گزارش شده است (ردی و وورا، ۲۰۰۵). افزایش تولید پرولین تحت شرایط تنش موجب می‌شود تا گلوتامات که پیش‌ماده ساخت کلروفیل و پرولین است کمتر در مسیر بیوسنتز کلروفیل شرکت داشته باشد (دراز کیویکز، ۱۹۹۴). علاوه بر موارد گفته شده تنش اکسیداتیو ناشی از افزایش گونه‌های فعال اکسیژن نیز بر ساختار کلروپلاست آسیب رسانده و موجب کاهش غلظت کلروفیل می‌شود (دزینگ و کاناگراج، ۲۰۰۷). همبستگی مثبت و معنی‌دار ($r=0/92^{**}$) بین کلروفیل a و کلروفیل b در این تحقیق به این دلیل است که کلروفیل b به عنوان رنگدانه کمکی و حفاظتی از کلروفیل a، در فتوسیستم‌های کلروپلاست عمل کرده و در جذب و انتقال انرژی نوری دریافتی به کلروفیل a نقش موثری دارد (آذری و همکاران، ۱۳۹۱). در همین راستا، پژوهشگران در پنبه (صالح، ۲۰۱۲)، کلزا (آذری و همکاران، ۱۳۹۱) و توتون (حاجی بلند و ابراهیمی، ۱۳۹۰) به کاهش کلروفیل a و b تحت شرایط شور اشاره کردند. به نظر می‌رسد تیمار قارچی نقش به‌سزایی در حفاظت رنگدانه‌های فتوسنتزی کلروفیل a و b در شرایط تنش داشته است. در پژوهش‌های گذشته، مکانیسم‌های گوناگونی برای توضیح چگونگی بهبود اثرات سوء تنش شوری توسط قارچ میکوریز و شبه‌میکوریز بیان شده است. به‌عنوان مثال، تلقیح قارچی می‌تواند با تاثیر بر سیستم دفاعی آنتی‌اکسیدانی به جمع‌آوری بهتر گونه‌های اکسیژن فعال در گیاه برای مواجهه با بازدارندگی نوری و تخریب نوری کمک کرده (ابوقلیا و خلف‌اله، ۲۰۰۸) و سنتز کلروفیل را افزایش دهد (سان و همکاران،

۲۰۱۰). همچنین با کمک به گیاه در جذب هرچه بیشتر آب اثر مخرب تنش را بر کلروفیل و سایر رنگیزه‌ها کاهش می‌دهد (یعقوبیان و همکاران، ۲۰۱۴). افزایش میزان کلروفیل برگ‌ها در اثر همزیستی شبه میکوریزایی می‌تواند به دلیل افزایش جذب فسفر (شکل ۴-۱۰۲) و عناصر ضروری در بیوسنتز کلروفیل (منیزیم و آهن) از خاک توسط این قارچ‌ها باشد (آقا بابایی و همکاران، ۱۳۹۰؛ رحمت زاده و همکاران، ۱۳۹۱). گمان می‌رود میسلیم‌های برون ریشه‌ای با ترشح اسیدهای آلی حل‌کننده فسفات‌های نامحلول نظیر اسید مالیک به ریزوسفر، جذب فسفر گیاه را افزایش می‌دهد (آیوگ و همکاران، ۲۰۰۱). نتایج این آزمایش با نتایج محققان دیگر در گیاه لوبیا و برنج مبنی بر افزایش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی کلروفیل a و b در اثر همزیستی میکوریزایی و قارچ *P. indica* مطابقت دارد (پارسا مطلق و همکاران، ۱۳۹۰؛ جکوات و همکاران، ۲۰۱۳). در همین زمینه، زارعی و همکاران (۲۰۱۲) بیان کردند که بالا بودن میزان کلروفیل در گیاهان تلقیح شده با قارچ می‌تواند به علت وجود رابطه مثبت بین غلظت فسفر و مقدار کلروفیل در گیاهان تلقیح شده باشد. همچنین، سپهری و همکاران (۱۳۸۸) نیز گزارش کرد که قارچ اندوفیت *P. indica* با تأثیر بر پروتئین‌های مهم درگیر در فرایند فتوسنتز و چرخه کالوین و افزایش بیان آن‌ها، نقش مؤثری در حفظ و پایداری فتوسنتز ایفا می‌کند. همچنین افزایش میزان کلروفیل a و b در کاربرد متیل جاسمونات به وسیله محققان دیگر در گیاه تربچه (دستجردی و همکاران، ۱۳۹۳)، بابونه آلمانی (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۳) و توتون (جمال امیدی و همکاران، ۲۰۱۳) گزارش شده است. در شرایط شوری بالا، کاهش میزان کلروفیل یک سازوکار تطبیقی برای مقابله با تنش شوری است، چرا که منجر به کاهش بیشتر انتقال الکترون فتوسنتزی و کاهش تولید گونه‌های اکسیژن فعال شود. این امر باعث کاهش فتوسنتز و آسیمیلایون CO₂ می‌شود (عیسی و همکاران، ۲۰۱۲). در واقع به نظر می‌رسد متیل جاسمونات با ممانعت از جذب سدیم و کلر توسط ریشه مانع انتقال سدیم به اندام هوایی شده و از آسیب این یون بر اندام هوایی ممانعت می‌کند (فدینا و دیمووا، ۲۰۰۰؛ کنگ و همکاران، ۲۰۰۵)، و با بیان ژن آنزیم‌های کلیدی دخیل در بیوسنتز کلروفیل موجب تحریک تشکیل ۵- آمینو لوولنیک (دستجردی و همکاران،

۱۳۹۳) و تجمع رنگدانه‌های کلروفیل می‌شوند. اما در سطوح بالای متیل جاسمونات اثر بازدارندگی آن بر میزان کلروفیل مشاهده شد. سطوح بالای جاسمونات با بالابردن سطح اسید آبسزیک برگ و در نهایت کاهش آنزیم روبیسکو و کلروفیل باعث اختلال در فتوسنتز می‌شود (صفاری و همکاران، ۱۳۹۱). جانگ (۲۰۰۴)، در گیاه آرابیدوپسیس نشان داد که هفت روز پس از کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۱۰۰ میکرومولار میزان کلروفیل a و b کاهش یافته و میزان انتقال الکترون از فتوسیستم II نیز تحت تأثیر قرار گرفته است. ویدهاسه و همکاران (۱۹۸۷) نیز کاهش محتوای کلروفیل و کاهش روبیسکو را در برگ های جو تحت تیمار با سطوح بالای متیل جاسمونات گزارش کردند.

۴-۶-۲- کاروتنوئید

در آزمایش گلدانی فقط اثر اصلی شوری و قارچ در این صفت معنی‌دار بود (جدول ۵)، افزایش میزان شوری موجب کاهش معنی‌دار ($P < 0.01$) مقدار کاروتنوئید در نعنای فلفلی شد و میزان کاروتنوئید از ۰/۵۶ به ۰/۳ (میلی گرم بر گرم وزن تر) با افزایش سطح شوری از صفر به نه دسی زیمنس بر متر کاهش یافت. از سوی دیگر، نتایج بررسی‌ها نشان داد که میزان کاروتنوئید برگ‌های نعنای فلفلی در کاربرد قارچ شبه میکوریز به صورت قابل ملاحظه‌ای ۴۰/۷۴ درصد بیشتر از شاهد بود (جدول ۴-۵). اثرات متقابل در این صفت معنی‌دار نشد.

جدول ۴-۵- تاثیر قارچ همزیست و تنش شوری بر میزان کاروتنوئید در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی

تیمار	کاروتنوئید ($\text{mg g}^{-1} \text{fw}$)
شوری (دسی زیمنس بر متر)	
۰	۰/۵۶ ^a
۳	۰/۴۶ ^b
۶	۰/۴ ^b
۹	۰/۳ ^c
همزیستی قارچ	
شاهد	۰/۳۲ ^b
<i>P.indica</i>	۰/۵۴ ^a

نتایج به دست آمده از آزمایش مزرعه‌ای نیز بیانگر آن است که افزایش شوری سبب کاهش کاروتنوئید برگ نعنای فلفلی شد. بررسی آماری نتایج حاصل از اندازه‌گیری محتوای کاروتنوئید نشان دهنده کاهش ۶۷/۷۹ درصدی در شوری نه دسی زیمنس بر متر نسبت به شاهد بود (جدول ۴-۶). فقط در آزمایش گلدانی، تیمار قارچی با اثر معنی‌دار موجب افزایش کاروتنوئید برگ شد (جدول ۴-۶).

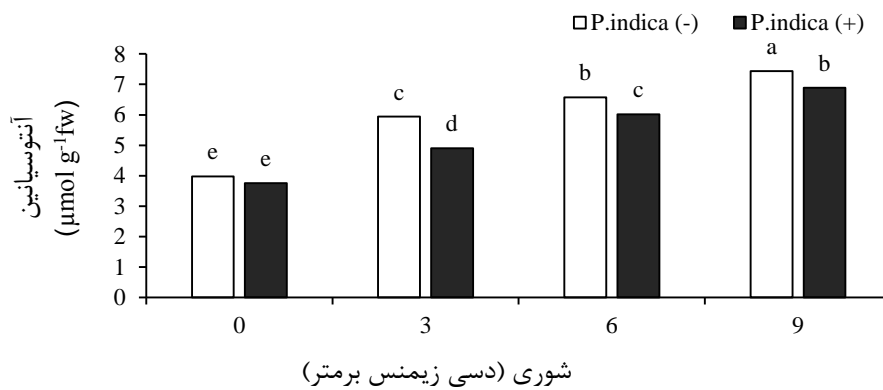
جدول ۴-۶- تاثیر قارچ همزیست و تنش شوری بر میزان کاروتنوئید در برگ نعنای فلفلی آزمایش مزرعه‌ای

تیمار	کاروتنوئید (mg g ⁻¹ fw)
شوری (دسی زیمنس بر متر)	
۰	۰/۵۹ ^a
۳	۰/۴۳ ^b
۶	۰/۱۹ ^c
۹	۰/۱۹ ^c
همزیستی قارچ	
شاهد	۰/۳۳ ^a
<i>P.indica</i>	۰/۳۷ ^a

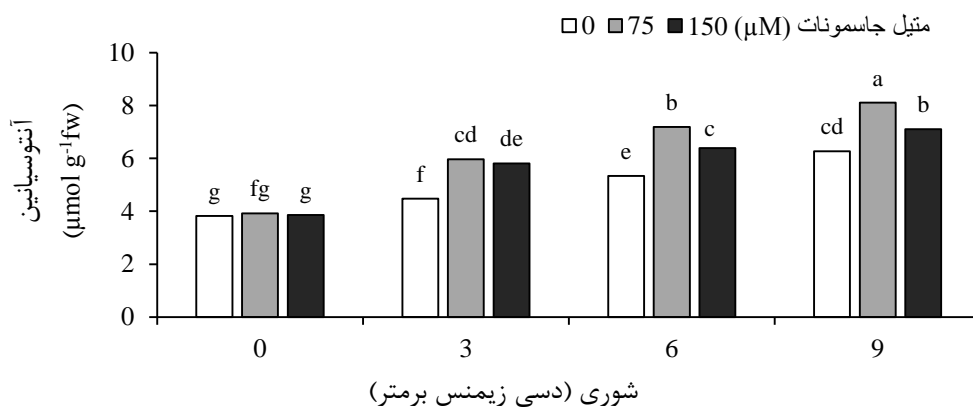
کاروتنوئیدها به‌عنوان رنگ‌دانه‌های کمکی و حفاظتی از کلروفیل a، واقع در مراکز فتوسیستم‌های کلروپلاست عمل کرده و در جذب و انتقال انرژی نورانی دریافتی به کلروفیل a نقش موثری دارند. کاروتنوئیدها نور را در طول موج‌هایی که کلروفیل قابلیت جذب نور را دارا نیست، جذب کرده و به مراکز فتوشیمیایی برای تولید انرژی ارسال می‌نمایند (استرزالکا و همکاران، ۲۰۰۳). علاوه بر این کاروتنوئیدها می‌توانند سیستم دستگاه فتوسنتزی را از گزند اکسیژن‌های فعال حفاظت کنند. کاروتنوئیدها از طریق دفع انرژی به صورت گرما یا واکنش‌های شیمیایی بی‌ضرر از فتوسیستم (I) و (II) موجب حفظ غشاهای کلروپلاستی شده، و از طریق چرخه گزانتوفیل باعث مصرف NADPH و حفاظت از کلروفیل در مقابل فتواکسیداسیون می‌شوند (دانشمند و همکاران، ۱۳۹۳). بنابراین به‌نظر می‌رسد افزایش آن در این مطالعه به دنبال تلقیح قارچی راهکاری در جهت مقاومت به تنش باشد.

۴-۷- آنتوسیانین

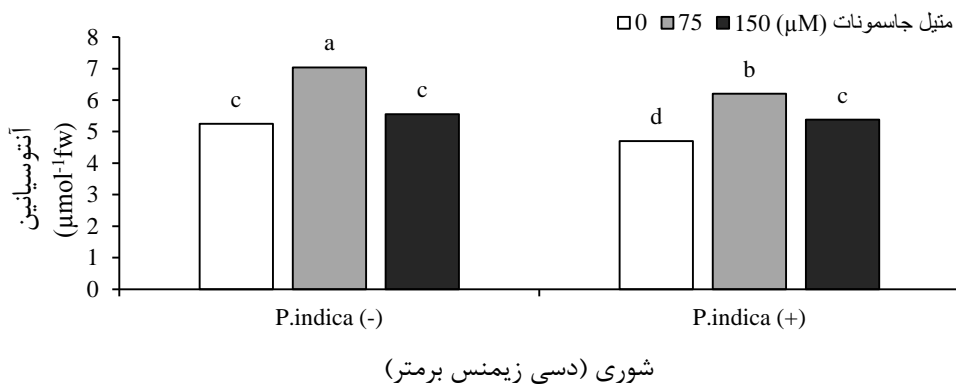
در آزمایش گلدانی علاوه بر معنی داری هر سه اثر اصلی، اثرات متقابل دو جانبه و سه جانبه شوری با قارچ و متیل جاسمونات نیز معنی دار شد (جدول ۵). در شکل ۴-۲۳ مشاهده می شود که، در حضور و عدم حضور قارچ در نتیجه افزایش سطح شوری میزان آنتوسیانین افزایش یافت، اما این افزایش در گیاهان فاقد قارچ بیشتر از گیاهان همزیست بود. در شرایط عدم تنش شوری تفاوت معنی داری بین گیاهان همزیست با قارچ و شاهد بدون قارچ مشاهده نشد (شکل ۴-۲۳). بین سطوح متیل جاسمونات اختلاف معنی داری مشاهده شد (شکل ۴-۲۴). با افزایش شوری میزان آنتوسیانین در کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات افزایش یافت. در شرایط تنش شوری، این افزایش در شرایط کاربرد غلظت های ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات به خوبی در مقایسه میانگین ها قابل مشاهده است اما میزان این افزایش در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار بیشتر بود. نتایج نشان داد (شکل ۴-۲۵) که عمدتاً در حضور قارچ، تیمار متیل جاسمونات مقادیر بیشتری از آنتوسیانین را نسبت به عدم کاربرد متیل-جاسمونات نشان داد. کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات میزان آنتوسیانین گیاهان شاهد بدون قارچ را نیز افزایش داد (شکل ۴-۲۵). نتایج مقایسه میانگین ها به خوبی در شکل (۴-۲۶) نشان می دهد بیشترین میزان آنتوسیانین در ترکیب تیماری تلقیح قارچ، در شوری نه دسی زیمنس برمتر و کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات مشاهده شد که با میزان آنتوسیانین در شرایط عدم حضور قارچ و کاربرد غلظت ۷۵ (شوری نه دسی زیمنس برمتر) و ۱۵۰ میکرومولار (شوری شش و نه دسی زیمنس برمتر) متیل جاسمونات در یک گروه آماری قرار گرفت.



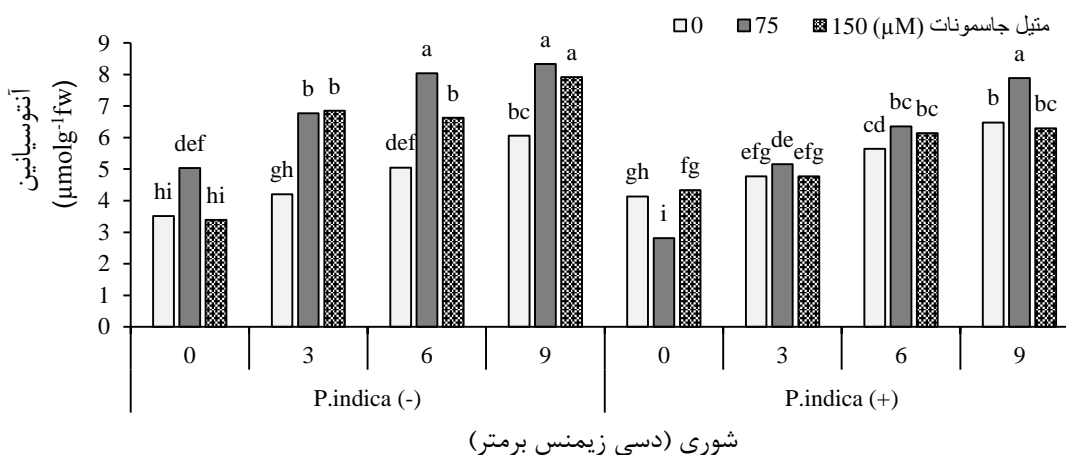
شکل ۴-۲۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۲۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

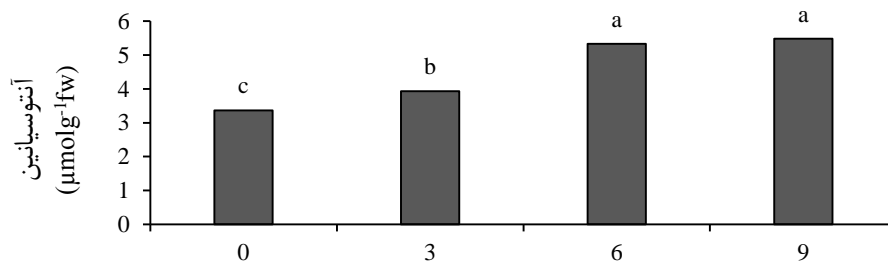


شکل ۴-۲۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



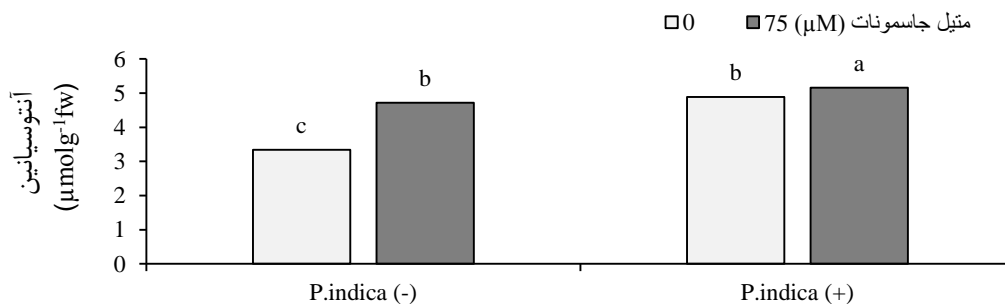
شکل ۴-۲۶- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

برخلاف آزمایش گلدانی، در آزمایش مزرعه‌ای اثر متقابل سه گانه معنی دار نشد و تنها اثرات اصلی و اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان آنتوسیانین گیاه نعنای فلفلی معنی دار شد (جدول ۶). با توجه به نتایج به دست آمده از آزمایش مزرعه‌ای، با افزایش سطوح شوری میزان آنتوسیانین به طور معنی داری افزایش یافت. براساس یافته‌ها، بالاترین میزان آنتوسیانین (۳۸/۵ درصد افزایش نسبت به شاهد) در سطح شوری نه دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد (شکل ۴-۲۷). کاربرد متیل جاسمونات هم در گیاهان همزیست و هم در شرایط عدم حضور قارچ موجب افزایش میزان آنتوسیانین شد. در شرایط عدم مصرف متیل جاسمونات، حضور قارچ نیز موجب افزایش میزان آنتوسیانین در مقایسه با شاهد (عدم کاربرد متیل جاسمونات، عدم حضور قارچ) شد. بیشترین میزان آنتوسیانین در شرایط کاربرد متیل جاسمونات و حضور قارچ و کمترین میزان آنتوسیانین در شرایط عدم کاربرد متیل جاسمونات و عدم همزیستی قارچی مشاهده شد (شکل ۴-۲۸).



شوری (دسی زمینس بر متر)

شکل ۴-۲۷- اثر تنش شوری بر میزان آنتوسیانین در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا

شکل ۴-۲۸- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان آنتوسیانین در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در نتایج حاصل از مزرعه مشاهده شد که قارچ شبه میکوریز و متیل جاسمونات با تأثیر هم‌افزایی، میزان آنتوسیانین را نسبت به کاربرد جداگانه این تیمارها افزایش داد (شکل ۴-۲۸). افزایش آنتوسیانین‌ها بیانگر افزایش مسیر اصلی تولید فلاونوئید است که در یک نقطه پایانی در مسیر بیوسنتز فلاونوئیدها سنتز می‌شوند. آنتوسیانین‌ها با خاصیت آنتی‌اکسیدانی از گیاه در برابر گونه‌های فعال اکسیژن حفاظت می‌کنند (قناتی و همکاران، ۱۳۸۹). این ترکیبات در شرایط تنش شوری به‌عنوان یک محلول سازگار-کننده اسمزی عمل می‌کنند (چاپارزاده و زرنندی میاندوآب، ۱۳۹۰) و از طریق تنظیم اسمزی از کلروپلاست در برابر اثرات سوء شوری محافظت می‌کنند (هی و همکاران، ۲۰۱۰). همچنین، این

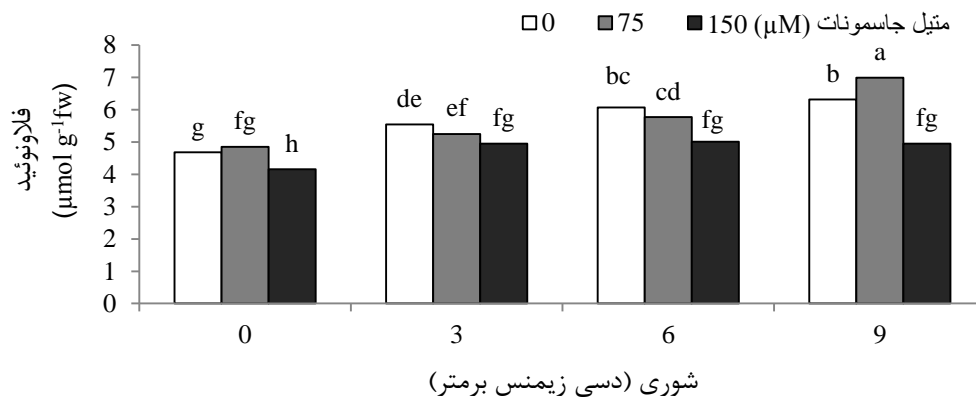
رنگدانه از انتقال الکترون زیادی و اتلاف انرژی جلوگیری می‌کند. در پژوهش‌های قبلی نیز، انباشتگی آنتوسیانین طی دهیدراتاسیون در برگ گیاه *Craterostigma* (هوکسترا و همکاران، ۲۰۰۱) و تجمع آن در ریشه‌های ذرت (کالیامورتی و راو، ۱۹۹۴)، آرابیدوپسیس (میتا و همکاران، ۱۹۹۷) و عشقه (مورای، ۱۹۹۴) در تنش شوری گزارش شده است. طبق گزارشات مختلف که قارچ شبه‌میکوریز از طریق مسیرهای متابولیک ثانویه مانند، افزایش فنیل آلانین آمونیاک لیاژ (PAL) و رونویسی کالکون سنتاز (CHS) (هریسون و همکاران، ۱۹۹۴) و تجمع سیانیدین ۳-گلوکوزید (کاستلانو-مورالس و همکاران، ۲۰۱۰) سنتز آنتوسیانین را تحت تاثیر قرار می‌دهد. نتایج مشابهی مبنی بر افزایش تجمع آنتوسیانین در کاربرد قارچ میکوریز در گیاه ریحان (لی و اسکاگل، ۲۰۰۹) و نعنای (باقری و همکاران، ۲۰۱۴) نیز گزارش شده است. این نتایج بیانگر بهبود تحمل بیشتر گیاهان تلقیح شده با قارچ نسبت به تنش شوری در مقایسه با گیاهان تلقیح نشده است.

علاوه بر این افزایش سنتز آنتوسیانین در گیاهان محلول پاشی شده با متیل جاسمونات می‌تواند به علت افزایش در مسیر فنیل پروپانوئید و القای فعالیت PAL باشد (لی و همکاران ۲۰۰۷). مطالعات پیشین نشان می‌دهد که متیل جاسمونات موجب تحریک بیوسنتز آنتوسیانین در گیاهچه سویا، آرابیدوپسیس و سلول‌های کشت باقلا شده است (سجاونکی و همکاران، ۲۰۰۴). طاهری و همکاران (۱۳۸۸) گزارش کردند که محلول پاشی متیل جاسمونات در گل سوسن شرقی رقم سوربون بر سنتز رنگریزه آنتوسیانین و ارتباط آن با کیفیت و ماندگاری گل اثرات مطلوبی داشته است.

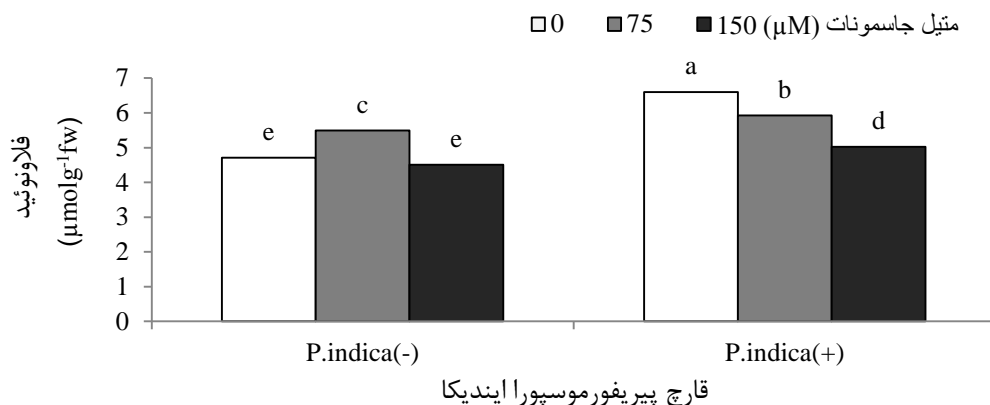
۴-۸- فلاونوئید

در آزمایش گلدانی، علاوه بر اثرات اصلی شوری، متیل جاسمونات و قارچ، اثر متقابل دوگانه متیل-جاسمونات و شوری و همچنین قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فلاونوئید معنی‌دار شد (جدول ۵). بررسی میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی نشان داد (شکل ۴-۲۹) که در نتیجه افزایش شوری بین سطوح کاربرد متیل جاسمونات اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. به طوری که بیشترین میزان فلاونوئید

در ترکیب تیماری کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات در شوری نه دسی زیمنس بر متر مشاهده شد. در دیگر سطوح شوری اختلاف معنی داری بین کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل-جاسمونات با عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد. اما افزایش غلظت متیل جاسمونات (۱۵۰ میکرومولار) اثر بازدارندگی آن بر میزان فلاونوئید مشاهده شد. با توجه به شکل ۴-۳۰، در حضور قارچ، محلول پاشی متیل جاسمونات، میزان فلاونوئید را کاهش داد. این کاهش در کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات بیشتر بود. با این وجود تأثیر همزیستی قارچی (عدم کاربرد متیل-جاسمونات) در افزایش فلاونوئید از کاربرد متیل جاسمونات (عدم حضور قارچ) بیشتر بود به طوری که بیشترین میزان فلاونوئید در شرایط حضور قارچ و بدون کاربرد متیل جاسمونات دیده شد (شکل ۴-۳۰).

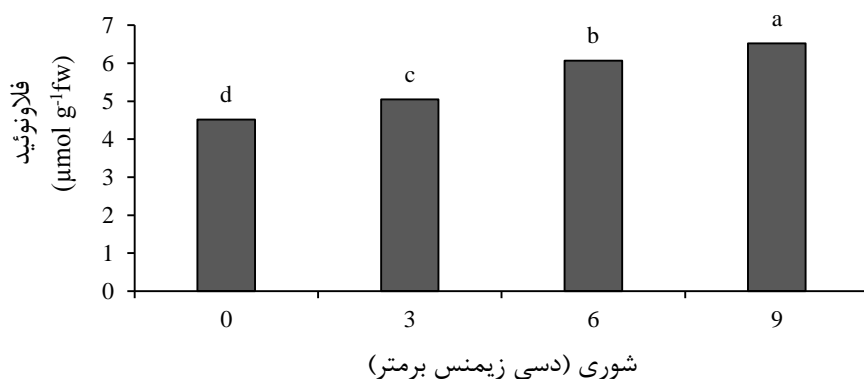


شکل ۴-۲۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

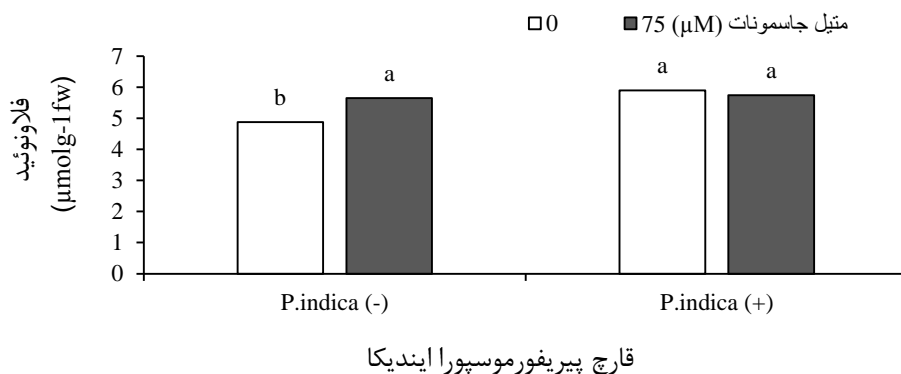


شکل ۴-۳۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه‌ای، میزان فلاونوئید در برگ از اثرات اصلی و نیز محلول‌پاشی متیل جاسمونات و تلقیح قارچ در سطح احتمال یک درصد تأثیر پذیرفت (جدول ۶). با توجه به نتایج به‌دست آمده (شکل ۴-۳۱)، با افزایش سطوح شوری میزان فلاونوئید به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. به‌طوری‌که، بالاترین میزان فلاونوئید (با حدود ۴۴ درصد افزایش نسبت به شاهد) در سطح شوری نه دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد. نتایج به‌دست آمده بیانگر آن است (شکل ۴-۳۲) که گیاهان تلقیح شده با قارچ شبه-میکوریز از میزان فلاونوئید بالاتری نسبت به گیاهان شاهد بدون قارچ برخوردار بودند. همچنین، میزان فلاونوئید نیز در کاربرد متیل جاسمونات به‌صورت معنی‌داری (حدود ۵ درصد) نسبت به شاهد افزایش یافت. اما در حضور قارچ تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد.



شکل ۴-۳۱- اثر تنش شوری بر میزان فلاونوئید در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۳۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فلاونوئید در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

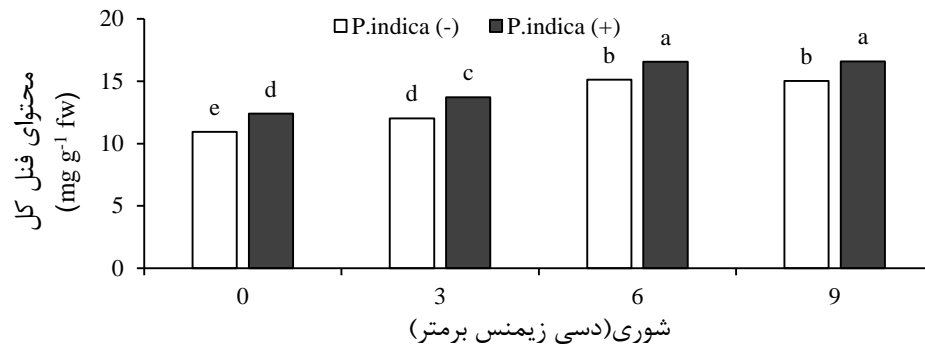
فلاونوئیدها ترکیبات پلی فنولیک و از مهم ترین ترکیبات ثانویه گیاهان می باشند که با تغییر دادن پراکسیداسیون سیننتیک به وسیله تغییر دستور تراکم لیپید و کاهش سیالیت غشاء موجب افزایش فعالیت آنتی اکسیداتیو می شوند (آرورا و همکاران، ۲۰۰۲). این ترکیبات به عنوان گیرنده رادیکال های آزاد در پاسخ به تنش های محیطی عمل می کنند و گیاهان را در برابر تنش های محیطی محافظت می کنند (اسچالر و کایبر، ۲۰۰۲). فلاونوئیدها جزو فعالی از گیاهان دارویی بوده و به عنوان یک ترکیب مهم نقش فعالی در مقاومت به تنش ها ایفا می کنند (تاتینی و همکاران، ۲۰۰۴). به نظر می رسد گیاه نعناع فلفلی در همزیستی قارچی به عنوان یک واکنش دفاعی مناسب نسبت به افزایش شوری، مقدار

فلاونوئید بیشتری را نسبت به شرایط بدون تنش تولید می‌کند. از سوی دیگر، تسای و فیلیپس (۱۹۹۱) بیان کردند که سنتز فلاونوئید اثر مثبتی بر میزان همزیستی میکوریزا در ریشه، رشد و شاخه‌دهی هیف، جوانه‌زنی و شکل‌گیری اسپور دارد. همچنین، محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات موجب افزایش میزان فلاونوئید شد. نتایج به‌دست آمده با یافته‌های وانگ و همکاران (۲۰۰۹) مبنی بر افزایش میزان آنتوسیانین، کاروتنوئید، فلاونوئید و فنول در گیاه *Chinese Bayberries* در محلول‌پاشی متیل-جاسمونات مطابقت داشت. این محققین بیان کردند که افزایش این متابولیت‌های ثانویه احتمالاً به دلیل تاثیر متیل‌جاسمونات در افزایش فعالیت PAL (phenylalanine ammonia-lyase) بوده است. همچنین در مطالعات دیگری محققین نشان دادند که تیمار متیل‌جاسمونات باعث القای چالکون سنتاز که پیش‌ساز فلاونوئیدها را تولید می‌کند، می‌شود (باسیلیو و همکاران، ۲۰۰۹).

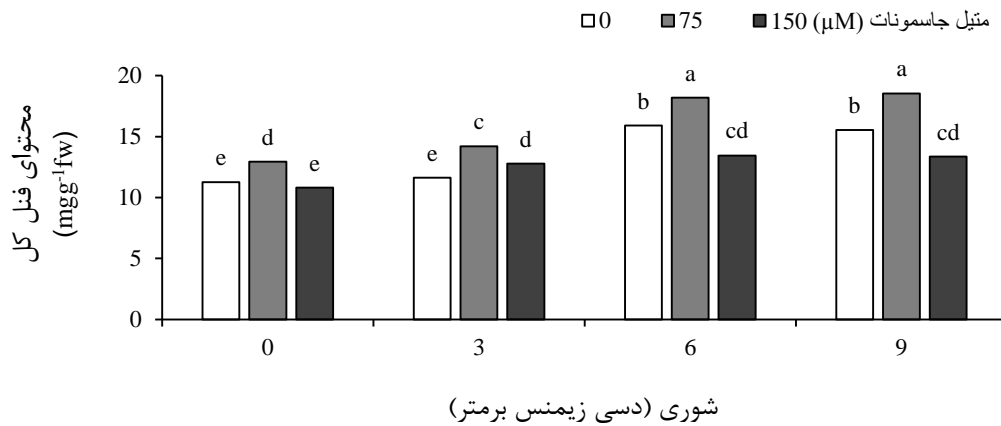
۹-۴- فنل کل

در آزمایش‌های گلدانی اثرات اصلی و اثرات متقابل دو جانبه (شوری در متیل‌جاسمونات و متیل-جاسمونات در قارچ) و سه جانبه تأثیر معنی‌داری بر میزان فنل کل داشتند (جدول ۵). نتایج مقایسه میانگین نشان داد (شکل ۴-۳۶) بیشترین میزان فنل کل در ترکیب تیماری کاربرد متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) در سطوح شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر (به ترتیب حدود ۱۸/۳ و ۱۹/۰۱ میلی‌گرم بر گرم وزن تر) در گیاهان بدون قارچ مشاهده شد. بررسی اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فنل کل نشان داد (شکل ۴-۳۳) که با افزایش شوری، فنل کل در گیاهان تلقیح شده و شاهد افزایش یافت و این افزایش به ویژه در حضور قارچ در تمام سطوح شوری بیشتر از عدم حضور قارچ بود، ولی این اثر مثبت قارچ در سطوح شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر یکسان بود. در نتیجه افزایش شوری و کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات میزان فنل کل در تمام سطوح شوری افزایش یافت. در مقایسه غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن در سطوح بالای شوری (شش و نه دسی‌زیمنس بر متر) میزان فنل کل را به طور معنی‌داری نسبت به عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در این سطوح شوری کاهش داد (شکل ۴-۳۴). همچنین با توجه به نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۳۵) غلظت ۱۵۰

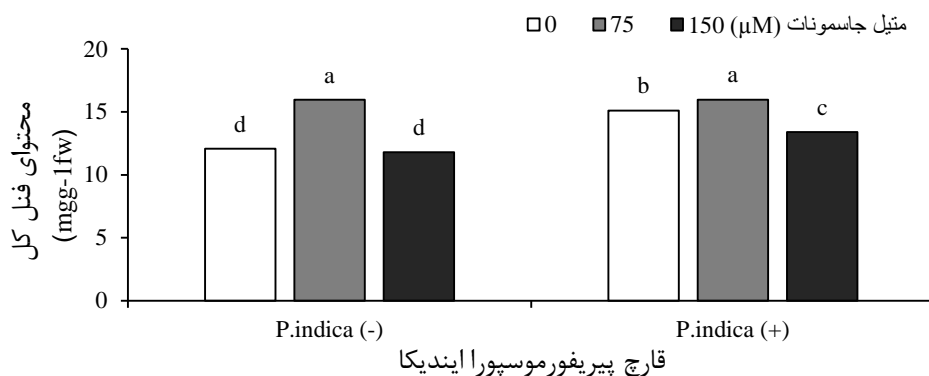
میکرومولار متیل جاسمونات، موجب کاهش میزان فنل کل در گیاهان همزیست شد در حالی که غلظت ۷۵ میکرومولار آن، در حضور و عدم حضور قارچ موجب افزایش معنی‌دار میزان فنل کل برگ شد.



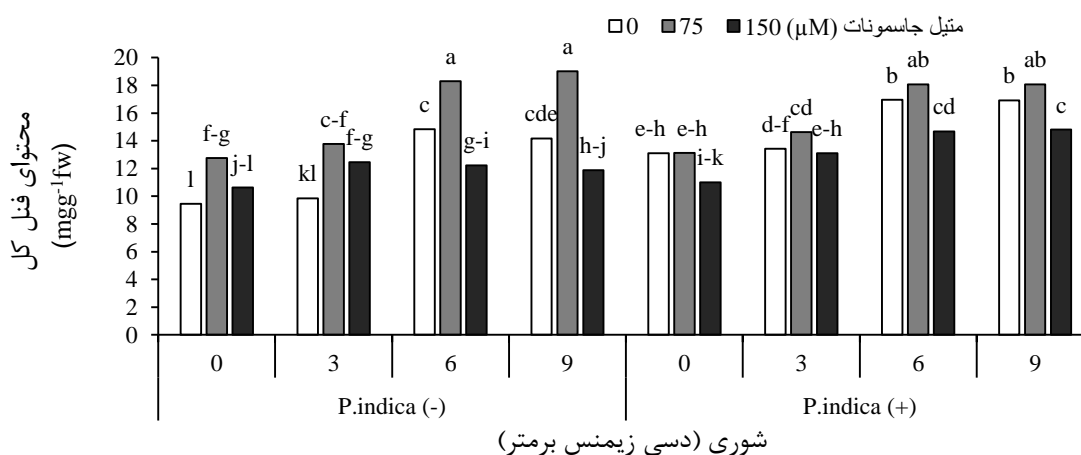
شکل ۴-۳۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۳۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



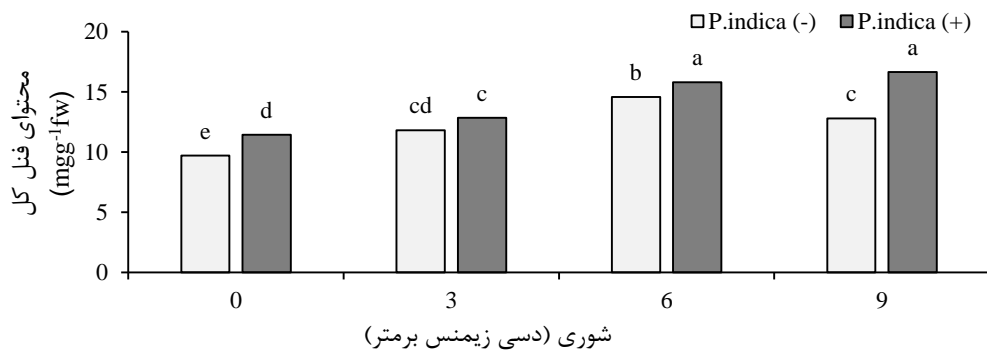
شکل ۴-۳۵- اثر متقابل جاسمونات و تنش شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



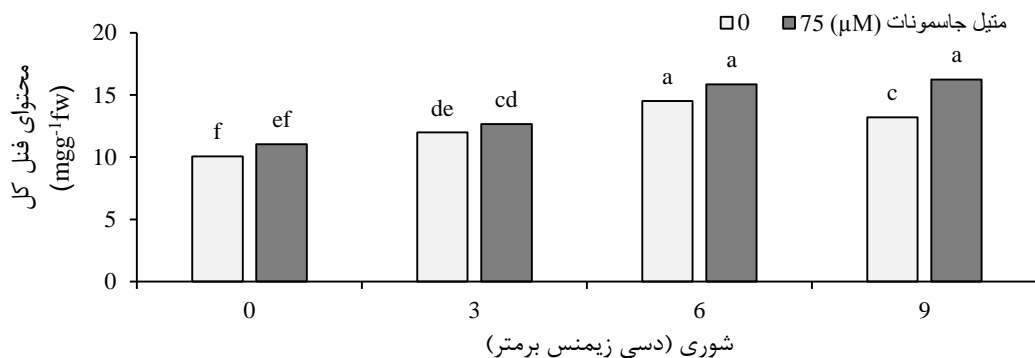
شکل ۴-۳۶- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش گلخانه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

آبررسی میزان فنل کل برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای نشان داد که در هر دو شرایط با قارچ و بدون قارچ با افزایش شوری از صفر تا شش دسی‌زیمنس بر متر، محتوای فنل افزایش یافت، ولی در شرایط حضور قارچ افزایش فنل کل تا سطح نه دسی‌زیمنس بر متر اضافه شد. افزایش میزان فنل کل به هنگام تنش، به‌طور چشمگیری در گیاهان تیمار همزیستی قارچی بیشتر از تیمار بدون قارچ بود. اثر مثبت قارچ بر محتوای فنل در سطح شوری نه دسی‌زیمنس بر متر نسبت به گیاهان تلقیح نشده ۲۳/۱۹ درصد افزایش نشان داد (شکل ۴-۳۷).

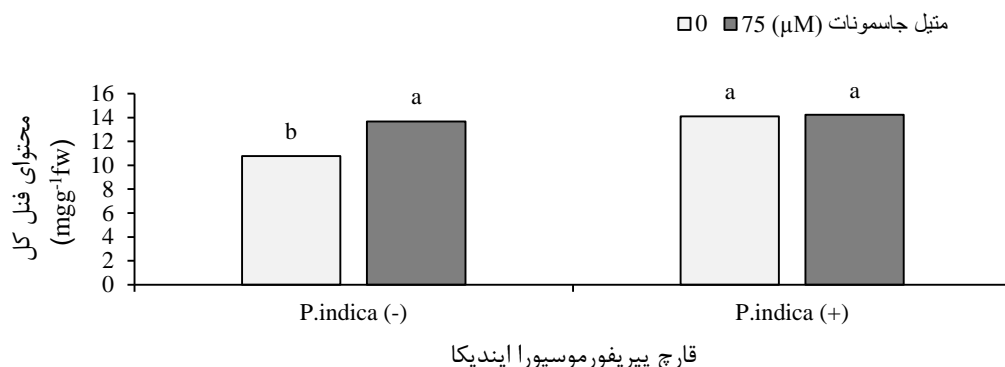
کاربرد متیل جاسمونات نیز توانست در تمام سطوح شوری میزان فنل کل را افزایش دهد. ولی تفاوت معنی‌دار بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات فقط در سطح شوری نه دسی‌زیمنس بر متر (۱۸/۲۴ درصد بالاتر از شاهد) مشاهده شد (شکل ۴-۳۸). همچنین بررسی اثر متقابل قارچ و متیل-جاسمونات نشان داد کاربرد متیل جاسمونات فقط در عدم حضور قارچ موجب افزایش معنی‌دار میزان فنل کل در گیاهان شاهد شد اما محتوای فنل کل در گیاهان همزیست با قارچ تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۳۹).



شکل ۴-۳۷- اثر متقابل قارچ و تنش شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۳۸- اثر متقابل متیل جاسمونات و تنش شوری بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۳۹- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر محتوای فنل کل در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

فنل‌ها از اجزای مهم محافظ سلول‌های گیاهی هستند و ساختار شیمیایی مناسبی برای حذف رادیکال‌های آزاد فعال دارند. این ترکیبات فعالیت آنتی‌اکسیدانی موثرتری از آسکوربات و توکوفرول دارند که ناشی از فعالیت بالای هیدروژن یا الکترون‌دهندگی آن‌ها می‌باشد (جوانکا و همکاران، ۲۰۱۳؛ کیارستمی و همکاران، ۲۰۱۰، رایس اوانس و همکاران، ۱۹۹۷). علاوه بر این، در این تحقیق با توجه به همبستگی فعالیت آنتی‌اکسیدانی با میزان فنل ($r = 0.79^{**}$) می‌توان گفت که ظرفیت آنتی‌اکسیدانی نعنای فلفلی تا حدودی از ترکیب‌های پیچیده فنلی ناشی می‌شود. به این دلیل که به عنوان سوبسترای آنزیم‌های پراکسیداز نقش آنتی‌اکسیدانی خود را ایفا می‌کند. همچنین با اهدا سریع هیدروژن به رادیکال‌های لیپید از ادامه زنجیره پراکسیداسیون ممانعت می‌کند (جوانکا و همکاران، ۲۰۱۳؛ کیارستمی و همکاران، ۲۰۱۰؛ رایس اوانس و همکاران، ۱۹۹۷). براین اساس، گیاهانی که ترکیبات فنلی بالاتری داشتند، فعالیت ضد رادیکال‌های آزاد بالاتری نشان دادند. در بررسی‌های انجام شده بر تأثیر شوری بر میزان پلی‌فنل‌ها در گیاه رزماری نیز با افزایش سطح شوری از ۵۰ به ۱۵۰ میلی‌مولار محتوای پلی‌فنل‌ها بیشتر شد (کیارستمی و همکاران، ۲۰۱۰). افزایش میزان ترکیبات فنلی در برگ‌های ذرت، ارزن پادزهری و نخود در شرایط بروز تنش شوری بسیار بالاتر از گیاهانی بود که در شرایط بدون تنش قرار داشتند (جوانکا و همکاران، ۲۰۱۳؛ عشقی زاده و احسان زاده، ۱۳۸۸؛ هایچم و همکاران، ۲۰۰۹).

در این پژوهش ترکیبات فنولیک در همزیستی بین گیاهان و قارچ‌ها بیشتر شد. به نظر می‌رسد قارچ با ایجاد تغییرات قابل توجه در فعالیت‌های آنزیمی و سازوکارهای فیزیولوژیک درگیر، منجر به تجمع متابولیت‌های ثانویه مانند کاروتنوئیدها و پلی‌فنل‌ها در گیاهان میزبان می‌شود (باقری و همکاران، ۲۰۱۴). افزایش ترکیبات فنلی در همزیستی قارچ به طور عمده با عواملی مانند: انباشتگی فنول‌ها در گیاهان میکوریزای مرتبط است. این انباشتگی می‌تواند از یک سو دلیلی بر دخالت این ترکیبات در ایجاد همزیستی و از سوی دیگر نشان‌دهنده تحریک تولید آنها توسط قارچ باشد (شریفی و همکاران، ۲۰۱۱). به طوری که افزایش جذب مواد مغذی معدنی به ویژه فسفر با گسترش هیف‌های قارچی در سیستم ریشه (واداسری و همکاران، ۲۰۰۸؛ رای و همکاران، ۲۰۰۱)، و شکل‌گیری کرک‌های غده‌ای سپروار (محل بیوسنتز اسانس) در نتیجه همزیستی قارچی (کوپتا و همکاران، ۲۰۰۶)، افزایش فعالیت آنزیمی PAL و DXR و پلی‌فنول‌اکسیداز و افزایش ویژه شار متابولیکی مسیر MEP در بافت‌های گیاهی به دنبال کلونیزاسیون با قارچ‌های اندوفیت منجر به ترکیب‌های فنلی نظیر ترپنوئیدها، فلاونوئیدها و توکوفرول‌ها می‌شود (وانگ و همکاران، ۲۰۰۶). در این تحقیق همبستگی مثبت (**۰/۸۱) بین انباشتگی فنل کل و فعالیت آنزیم پلی‌فنول‌اکسیداز موید این موضوع است.

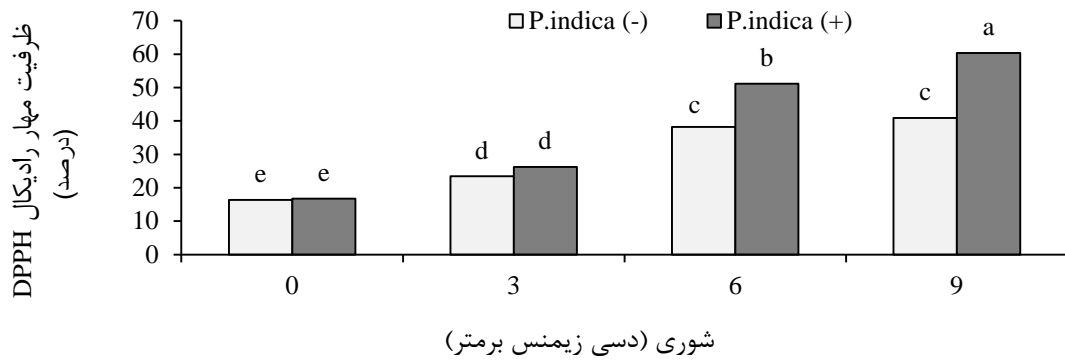
در پژوهش حاضر محتوای فنل کل نعنای فلفلی با کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار افزایش یافت (شکل ۴-۲۲ و ۴-۲۴). آنالیزهای سیتوشیمیایی نشان داد فعالیت آنزیمی PAL به دنبال کاربرد متیل-جاسمونات افزایش می‌یابد. به نظر می‌رسد برگ پاشی متیل‌جاسمونات ممکن است به افزایش ویژه شار متابولیکی مسیر فنیل پروپانوئید در گیاهان منجر شود (لی و همکاران، ۲۰۰۷). به عنوان مثال متیل‌جاسمونات با تغییر در آنزیم‌های سنتزکننده فنولیک موجب افزایش ترکیبات فنولیک در ریشه جینسینگ شد (علی و همکاران، ۲۰۰۷). در مطالعه‌ای افزایش اثر متیل‌جاسمونات بر متابولیت‌های ثانویه، محتوای فنول کل و دو ترکیب فنلی روزمارینیک اسید و کافئیک اسید که به عنوان ترکیبات آنتی‌اکسیدانی قوی در ریحان شناخته شده‌اند مشاهده شد (کیم و همکاران، ۲۰۰۵). همچنین موسوی (۱۳۹۰) گزارش کرد که محلول‌پاشی با اسید جاسمونیک اثرات مطلوبی بر میزان ترکیبات موثره

کاروتنوئید، پلی فنل، فلاونوئید و خاصیت آنتی‌اکسیدانی به روش DPPH را در عصاره گل همیشه بهار داشته است. افزایش فنل‌ها به دنبال تلقیح قارچ و کاربرد متیل‌جاسمونات می‌تواند در کنار سایر اکسیدان‌ها به افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی نعناع فلفلی به هنگام تنش شوری کمک کرده باشد.

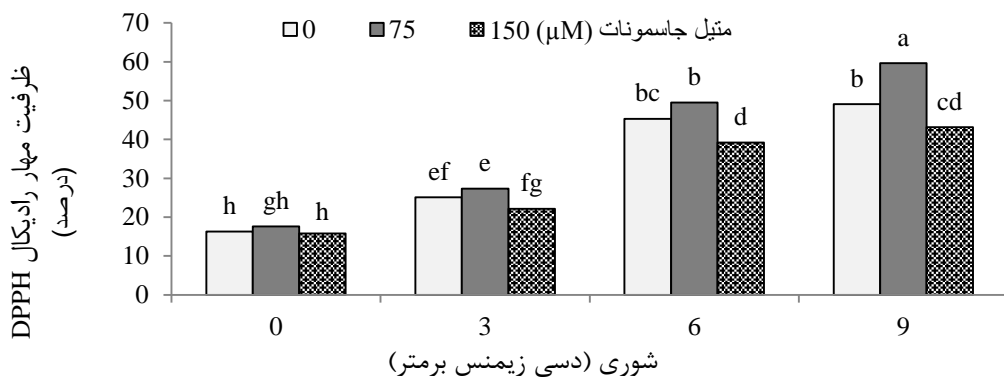
۴-۱۰- مهار رادیکال آزاد DPPH^۱

نتایج بخش گلخانه‌ای این پژوهش نشان داد اثرات اصلی شوری، تلقیح قارچی و کاربرد متیل-جاسمونات و همچنین اثر متقابل دوگانه بین آن‌ها بر مهار رادیکال آزاد DPPH معنی‌دار بود (جدول ۵). اثر متقابل قارچ و شوری نشان داد که با افزایش شوری ظرفیت مهار رادیکال آزاد DPPH در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت. ولی فقط در سطح شوری شش و نه دسی زیمنس برمتر بود که تفاوت معنی‌داری بین توان مهار رادیکالی گیاهان همزیست و غیر همزیست مشاهده شد (شکل ۴-۴۰). یافته‌های این پژوهش همچنین نشان داد وقتی این گیاهان محلول‌پاشی شده با متیل-جاسمونات در معرض تنش شوری قرار گرفتند میزان توان مهار رادیکال DPPH متفاوت بود. بیشترین میزان ظرفیت مهار رادیکال DPPH در شرایط کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات و شوری نه دسی زیمنس برمتر مشاهده شد و موجب افزایش ۱۷/۶۵ درصدی مهار رادیکال DPPH نسبت به گیاهان بدون کاربرد متیل‌جاسمونات شد (شکل ۴-۴۱). همچنین مقایسه میانگین اثر قارچ و متیل-جاسمونات، نشان داد که عمدتاً همزیستی قارچ در سطوح مختلف کاربرد متیل‌جاسمونات درصد بالاتری از ظرفیت مهار رادیکال DPPH نشان می‌دهد (شکل ۴-۴۲).

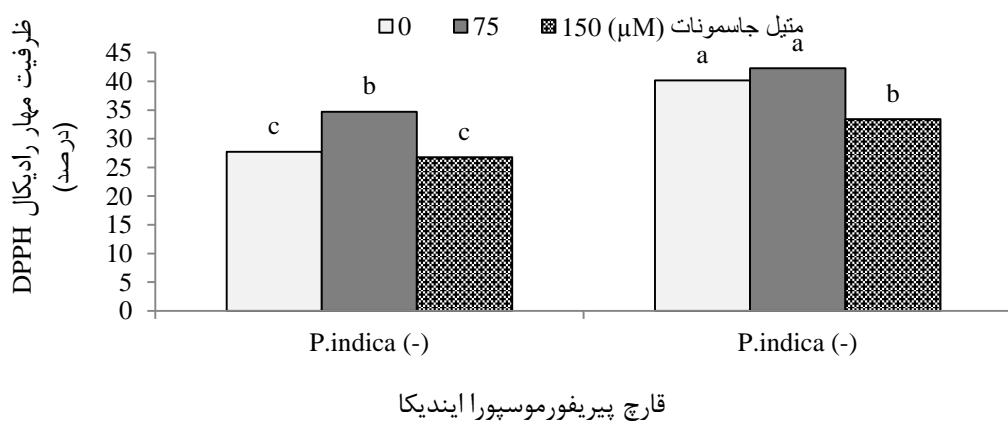
¹ - 1-Diphenyl- 2- Picryl Hydrazyl



شکل ۴۰-۴ اثر متقابل قارچ و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

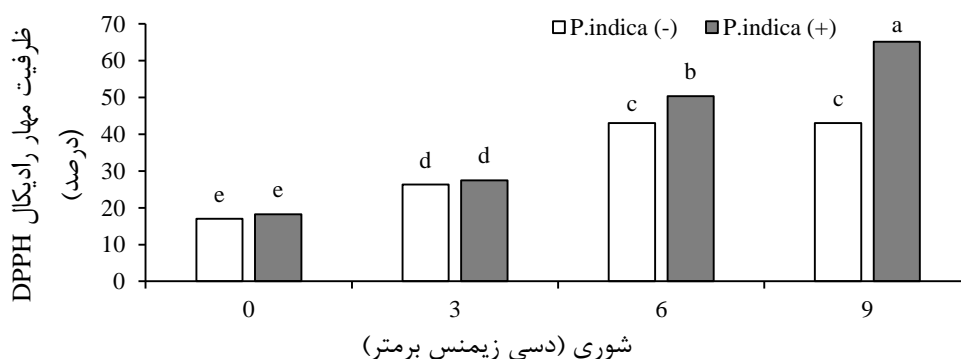


شکل ۴۱-۴ اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

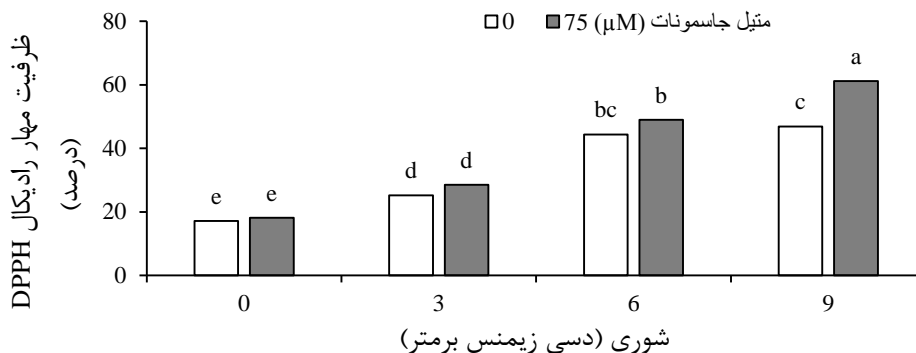


شکل ۴۲-۴ اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

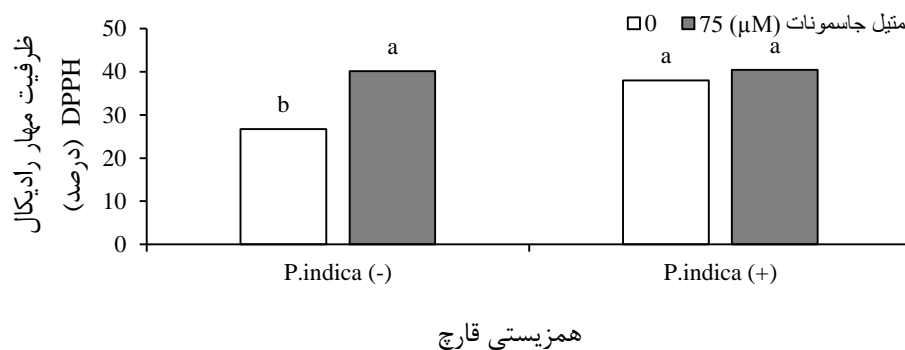
در آزمایش مزرعه‌ای، بررسی آماری نتایج حاصل از ظرفیت مهار رادیکال DPPH نشان‌دهنده تأثیر معنی‌دار اثرات اصلی، دوگانه و سه‌گانه تلقیح قارچی، کاربرد متیل‌جاسمونات و شوری است (جدول ۶). براساس نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۴۳) با افزایش شوری ظرفیت مهار رادیکال DPPH در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت. اگرچه این افزایش در شرایط تنش شوری در حضور قارچ به خوبی در مقایسه میانگین‌ها قابل مشاهده است اما تفاوت معنی‌داری بین گیاهان همزیست و فاقد قارچ در سطوح پایین و بدون تنش مشاهده نشد. اثر متقابل متیل‌جاسمونات و شوری (شکل ۴-۴۴) نشان داد با افزایش شوری ظرفیت مهار رادیکال DPPH در کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات افزایش یافت. تنها در سطح شوری نه دسی زیمنس بر متر اختلاف معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات مشاهده شد و بیشترین میزان ظرفیت مهار رادیکال DPPH در این سطح شوری و با کاربرد متیل‌جاسمونات مشاهده شد. نتایج نشان داد (شکل ۴-۴۵) اثر مثبت متیل‌جاسمونات تنها در شرایط عدم حضور قارچ مشاهده شد و در حضور قارچ تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۴۵). همچنین در نتایج حاصل از مقایسه میانگین سه جانبه (شکل ۴-۴۶) بیشترین میزان ظرفیت مهار رادیکال DPPH در ترکیب تیماری شوری نه دسی زیمنس بر متر و در حضور قارچ و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات مشاهده شد (شکل ۴-۴۶).



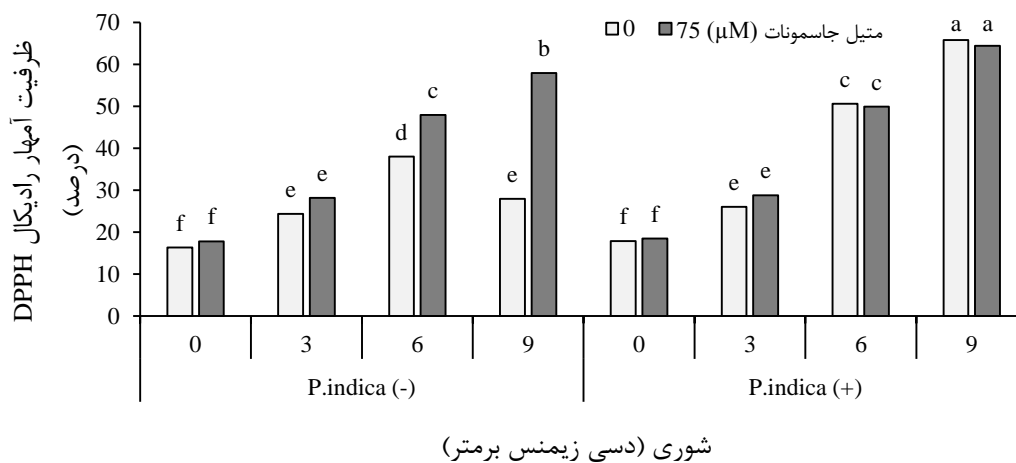
شکل ۴-۴۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۴۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

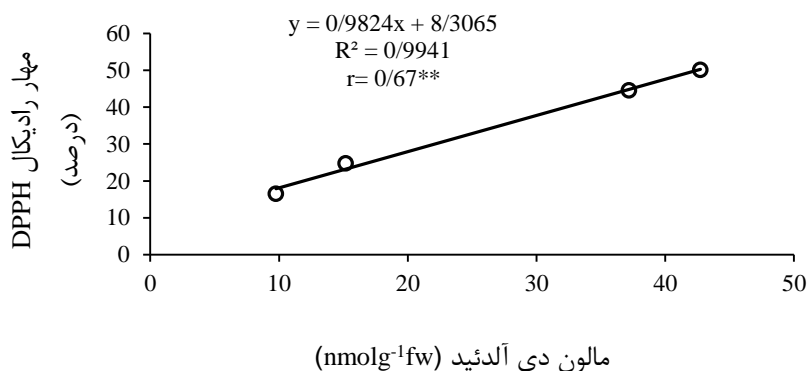


شکل ۴-۴۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۴۶- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر مهار رادیکال DPPH برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

مهار رادیکال آزاد DPPH به عنوان یک روش متداول برای اندازه‌گیری فعالیت آنتی‌اکسیدانی در گیاهان دارویی و معطر استفاده می‌شود و ظرفیت گیاهان را برای مقابله با تنش نشان می‌دهد (جوانکا و همکاران، ۲۰۱۳). در بررسی‌های محققین دیگر مشاهده شد که تنش شوری باعث القاء فعالیت مهار رادیکال DPPH و ترکیبات فنولیک در ذرت و سه رقم نخود شد (جوانکا و همکاران، ۲۰۱۳؛ هیچم و همکاران، ۲۰۰۹). همچنین، در بررسی‌های انجام شده در زمینه تأثیر شوری بر میزان فعالیت مهار رادیکال DPPH در مقاومت به فوزاریوم در گیاه مارچوبه مشخص شد که همزیستی میکوریزایی موجب افزایش ظرفیت آنتی‌اکسیدانی گیاه شد (ناهیان و ماتسوبارا، ۲۰۱۲). در بررسی روابط رگرسیونی بین میزان پراکسیداسیون لیپید با ظرفیت مهار رادیکال DPPH با افزایش شوری رابطه خطی و مثبت بالایی مشاهده شد. به طوری که در پاسخ به شوری با افزایش پراکسیداسیون لیپید، میزان ظرفیت آنتی‌اکسیدانی افزایش یافت. با هر واحد افزایش پراکسیداسیون لیپید، میزان ظرفیت آنتی‌اکسیدانی به میزان ۰/۹۸ واحد افزایش یافت (شکل ۴-۴۷). افزایش تولید رادیکال‌های فعال اکسیژن در سلول و پراکسیداسیون لیپیدهای غشا و افزایش نشت یونی موجب افزایش فعالیت مهار رادیکال DPPH می‌شود. با این حال همزیستی قارچی اثر مثبت بر میزان ظرفیت آنتی‌اکسیدانی داشت.



کل ۴-۴۷- رابطه بین مالون دی‌آلدئید و ظرفیت مهار رادیکال DPPH کل در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی

در آزمایش حاضر فعالیت مهار رادیکال DPPH با کاربرد متیل جاسمونات در شرایط تنش افزایش یافت. افزایش فعالیت مهار رادیکال DPPH به دنبال تیمار متیل جاسمونات همچنین در گیاه Chinese

Bayberries (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹) و گل همیشه بهار (موسوی، ۱۳۹۰) نیز گزارش شده است. ترکیبات فنولیک، آنتوسیانین و فلاونوئید در برگ‌پاشی متیل‌جاسمونات افزایش می‌یابد که این امر دلیل افزایش فعالیت مهار رادیکال DPPH می‌باشد.

۴-۱۱- فلورسانس کلروفیل

در آزمایش گلدانی، اثرات اصلی بر تمام صفات فلورسانس مورد بررسی معنی‌دار شد. اثر متقابل قارچ و شوری نیز بر صفات ETR^1 ، $Y(II)^2$ و NPQ^3 و اثر متقابل متیل‌جاسمونات و شوری تنها در صفت ETR معنی‌دار شد (جدول ۳). نتایج حاکی از روند کاهشی در پارامترهای Fv/Fm ، Fv و Fm در سطوح مختلف شوری بود (جدول ۴-۷). با بررسی جدول ۴-۶ می‌توان مشاهده کرد که افزایش میزان شوری تا سطح نه دسی زیمنس بر متر، پارامترهای حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، فلورسانس متغیر و فلورسانس حداکثر به ترتیب ۲۵، ۵۰/۱۷ و ۳۴ درصد کاهش یافت. از طرفی افزایش سطوح شوری موجب افزایش معنی‌دار میزان حداقل فلورسانس (F_0) شد.

نتایج مقایسه میانگین داده‌های اثر متقابل قارچ و شوری نشان داد که در حضور و عدم حضور قارچ، افزایش سطوح شوری موجب کاهش میزان ETR و $Y(II)$ در سطح احتمال پنج درصد شد. اما همزیستی قارچی موجب کاهش اثر مخرب شوری بر میزان ETR و $Y(II)$ شد. به طوری که موجب بهبود سرعت انتقال الکترون در شوری نه دسی زیمنس بر متر به میزان ۲۶ درصد نسبت به گیاهان غیر همزیست شد (شکل ۴-۴۸). در نتیجه افزایش شوری میزان NPQ در گیاهان همزیست و غیر همزیست با قارچ افزایش یافت که بین حضور و عدم حضور قارچ در سطح شش و نه دسی زیمنس بر متر اختلاف معنی‌داری مشاهده شد و قارچ به طور معنی‌داری میزان NPQ را در این سطوح شوری نسبت به گیاهان بدون قارچ افزایش داد.

1 - Electron transport rate

2 - Effective photochemical quantum yield of photosystem II

3 - Non-photochemical quenching

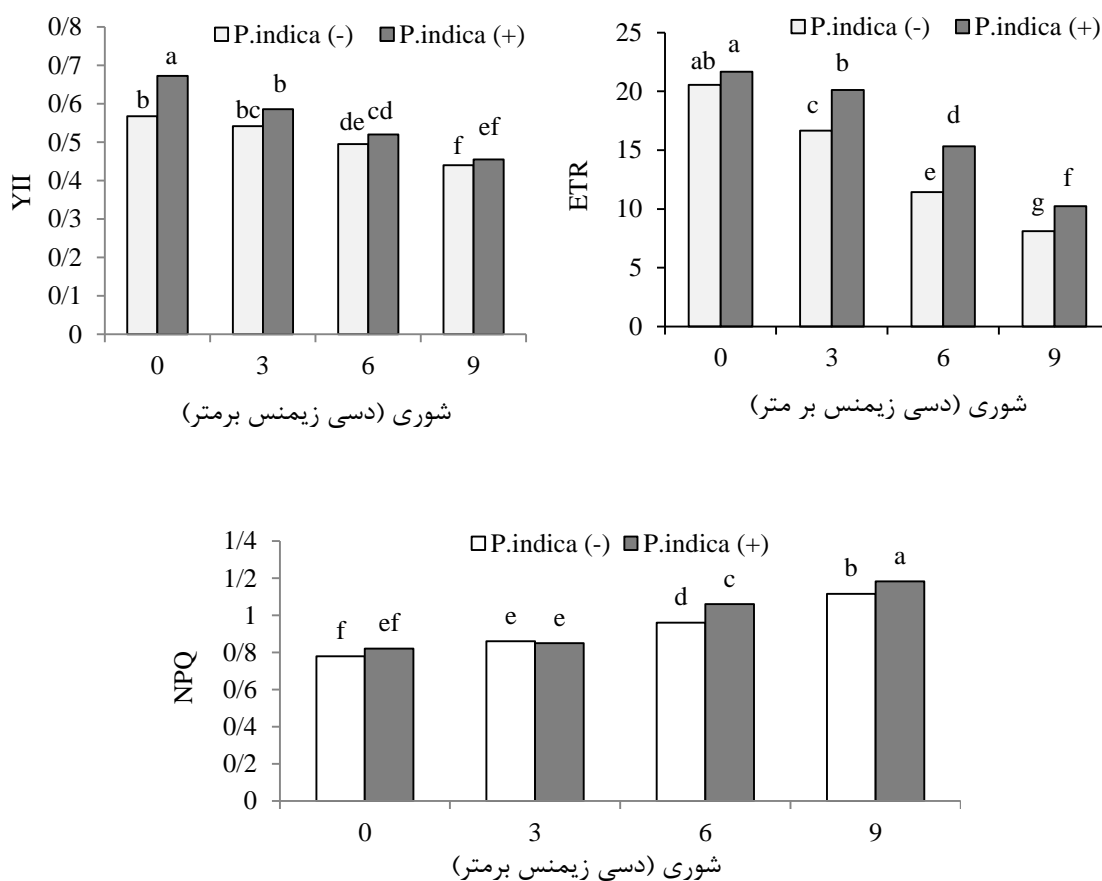
اختلاف معنی‌داری بین سطوح کاربرد متیل‌جاسمونات بر میزان Y(II) مشاهده شد. غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات میزان Y(II) را نسبت به شاهد افزایش داد. در مقایسه کاهش معنی‌داری در میزان Y(II) با کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات با شاهد مشاهده شد (جدول ۴-۸). همچنین محلول‌پاشی گیاهان با متیل‌جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار موجب بهبود اثر منفی تنش بر سرعت انتقال الکترون بویژه در شوری سه و شش دسی‌زیمنس بر متر (به ترتیب ۱۷/۹۵ و ۱۲/۲۲ درصد افزایش نسبت به عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در این سطوح شوری) شد. اما افزایش غلظت متیل‌جاسمونات تا ۱۵۰ میکرومولار موجب افزایش اثر منفی شوری در سطوح شش و نه دسی‌زیمنس بر متر شد به طوری که کمترین میزان ETR در ترکیب تیماری شوری نه دسی‌زیمنس بر متر و کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات بدست آمد (شکل ۴-۴۹). محلول‌پاشی غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات در گیاهان شاهد بدون قارچ موجب افزایش پارامترهای F_v ، F_v/F_m ، F_m و کاهش F_o شد در مقایسه کاربرد این غلظت از متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) در گیاهان همزیست تنها در میزان F_v/F_m تاثیر معنی‌داری داشت و موجب کاهش معنی‌دار این صفت شد. کاربرد متیل‌جاسمونات با غلظت ۱۵۰ میکرومولار در گیاهان شاهد بدون قارچ موجب کاهش پارامترهای F_v/F_m و افزایش F_o شد. در حضور قارچ در پارامترهای F_m ، F_v/F_m ، F_v و F_o بین کاربرد غلظت‌های ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (شکل ۴-۵۰).

جدول ۴-۷- تاثیر تنش شوری بر شاخص‌های فلورسانس نئناع فلفلی در آزمایش گلدانی

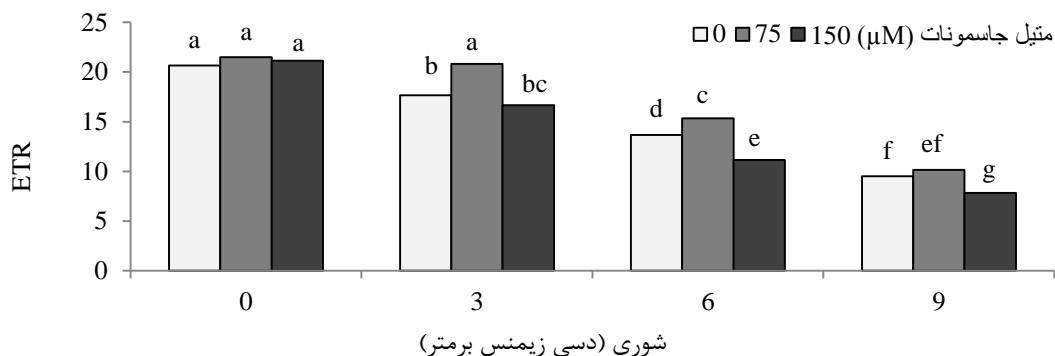
تیمار	F_o	F_m	F_v	F_m/F_v
شوری (دسی‌زیمنس بر متر)				
۰	۱/۰۵ ^d	۶/۸۲ ^a	۵/۷۶ ^a	۰/۸۴ ^a
۳	۱/۳ ^c	۶/۲ ^b	۴/۹ ^b	۰/۷۸ ^b
۶	۱/۴۷ ^b	۵/۰۸ ^c	۳/۶۱ ^c	۰/۷ ^c
۹	۱/۶۳ ^a	۴/۵ ^d	۲/۸۷ ^d	۰/۶۳ ^d

جدول ۴-۸- تاثیر متیل جاسمونات بر شاخص‌های فلورسانس YII و NPQ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی

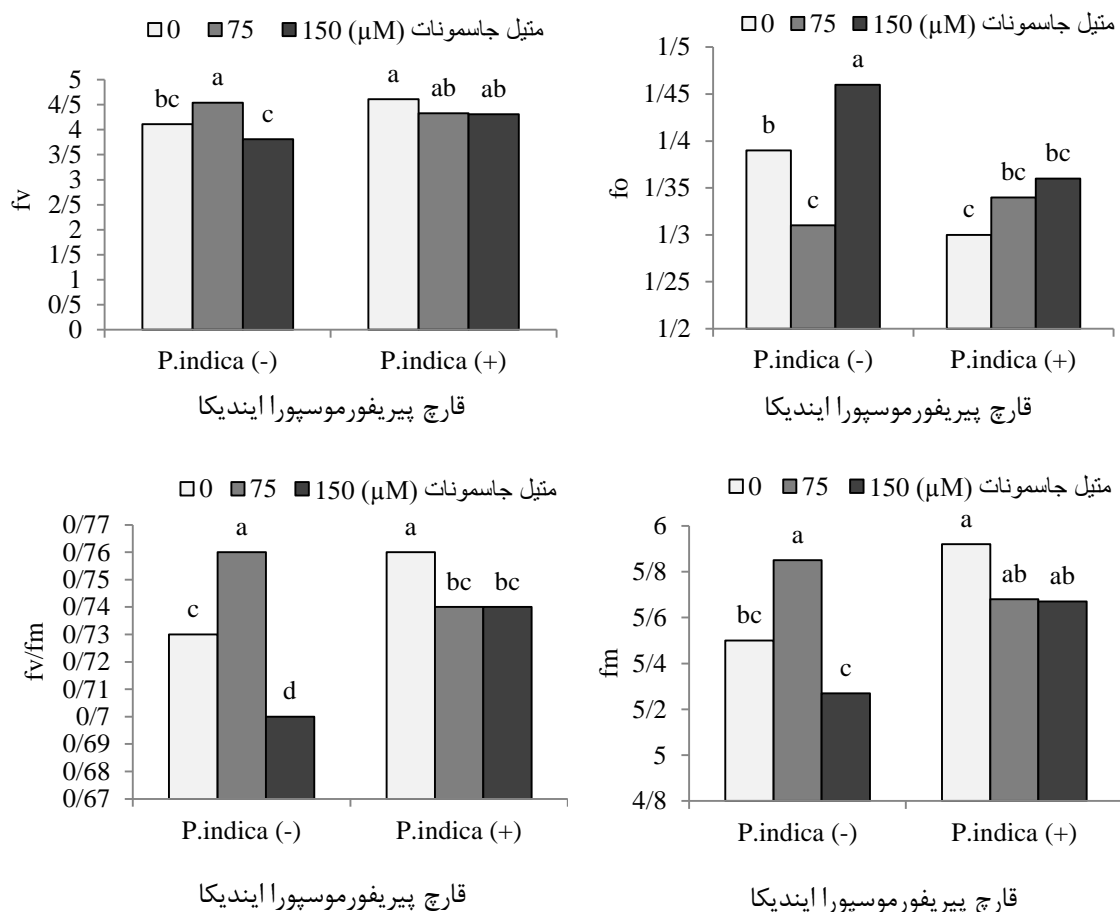
تیمار	NPQ	Y(II)
متیل جاسمونات (میکرومولار)		
۰	۰/۹۵ ^{ab}	۰/۵۵ ^b
۷۵	۰/۹۳ ^b	۰/۵۷ ^a
۱۵۰	۰/۹۸ ^a	۰/۴۹ ^c



شکل ۴-۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان ETR, Y(II) و NPQ برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۴۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان ETR برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



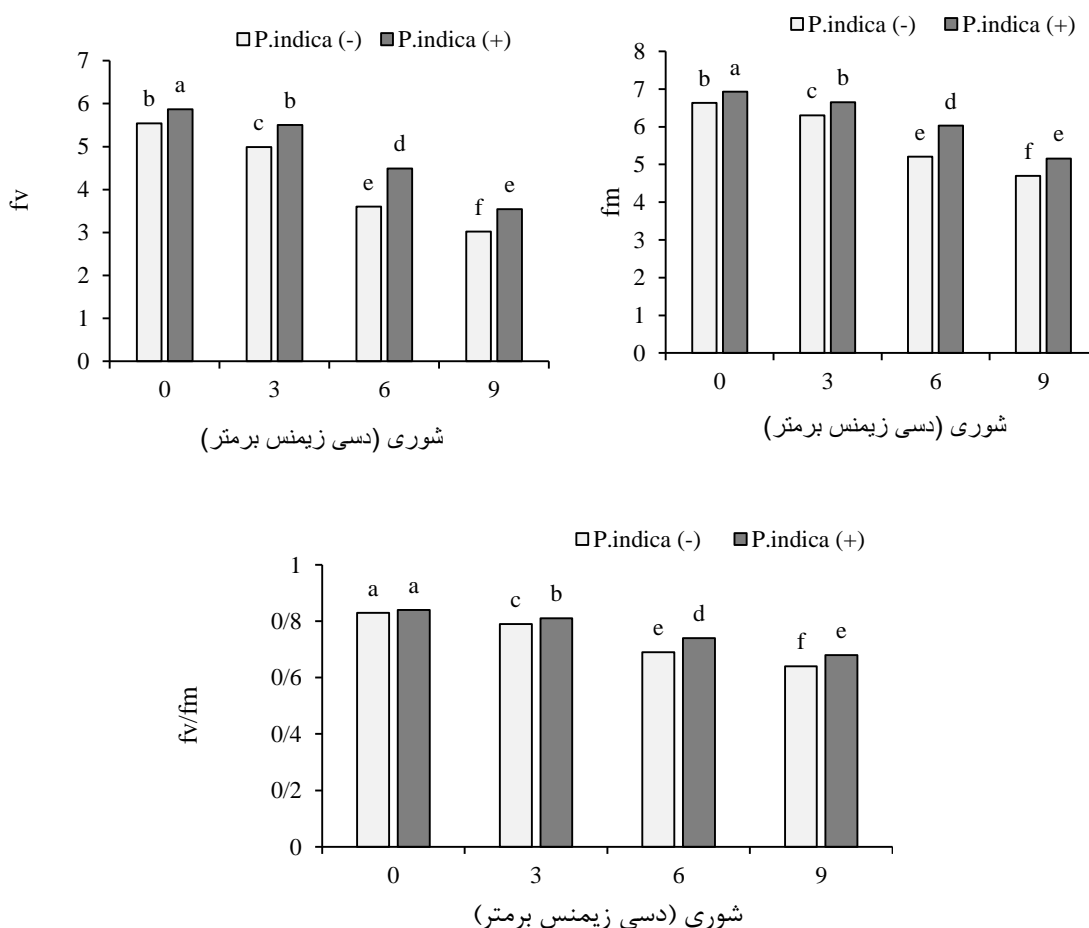
شکل ۴-۵۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان پارامترهای فلورسانس برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه‌ای، (شکل ۴-۵۱)، Fv/Fm و Fv, Fm در پاسخ به افزایش تنش شوری در حضور و عدم حضور قارچ کاهش یافت و بیشترین کاهش آن در سطح شوری نه دسی‌زیمنس بر متر در عدم

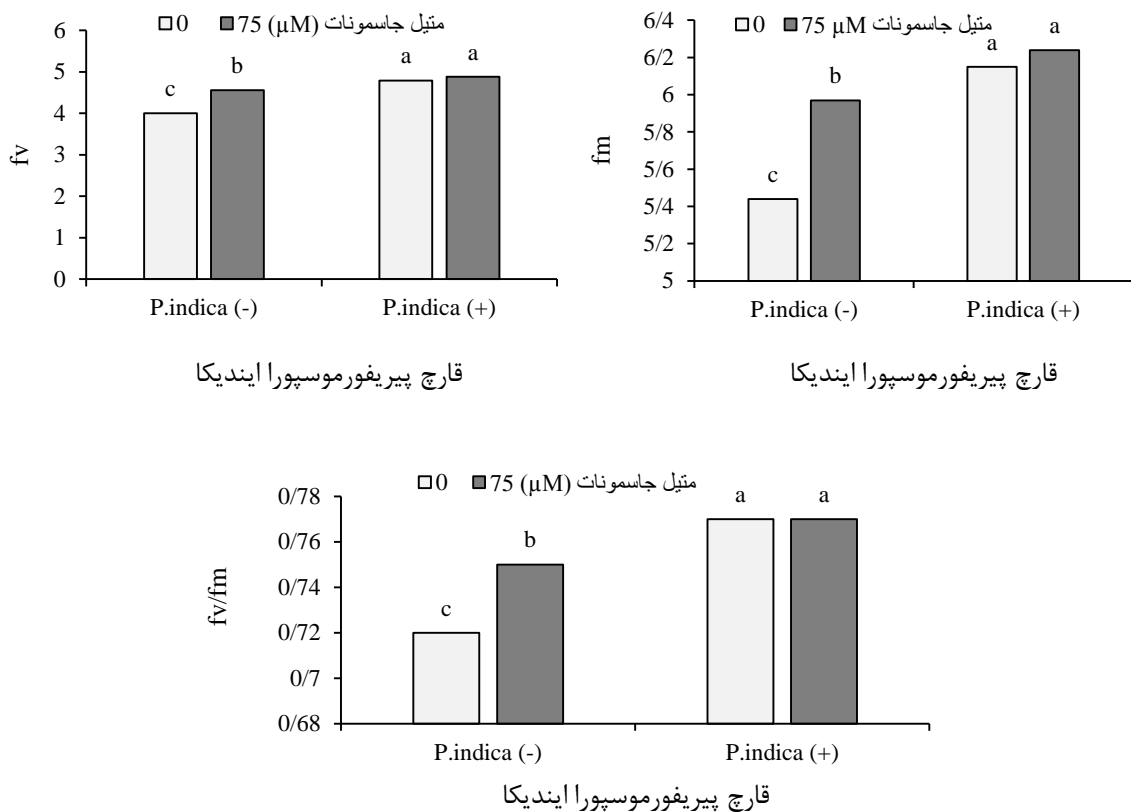
حضور قارچ مشاهده شد. در مقابل مقایسه میانگین نشان داد قارچ توانست فلورسانس حداکثر F_m را به‌طور چشمگیری به هنگام تنش افزایش دهد (۸/۹ درصد افزایش نسبت به شاهد در سطح نه دسی‌زیمنس بر متر). به این ترتیب F_v و به‌دنبال آن F_v/F_m نیز در این تیمارها به‌طرز قابل‌توجهی (به ترتیب ۱۴/۶۸ و ۵/۸۸ درصد افزایش نسبت به شاهد در سطح نه دسی‌زیمنس بر متر) افزایش یافت. نتایج (جدول ۴-۹) نشان می‌دهد که اثر متیل‌جاسمونات بر فلورسانس حداکثر F_m موجب افزایش این پارامتر شد و به این ترتیب همچون تیمار تلقیح قارچ، کاربرد متیل‌جاسمونات نیز F_v و به‌دنبال آن F_v/F_m را افزایش داد (جدول ۴-۹). همان‌طور که نتایج (جدول ۴-۹) نشان می‌دهد صفات F_o و NPQ با افزایش تنش شوری افزایش قابل‌توجهی نشان داد به‌طوری‌که با افزایش سطوح شوری تا نه دسی‌زیمنس بر متر به بالاترین میزان خود (به ترتیب با حدود ۵۳/۲۷ و ۳۸ درصد افزایش نسبت به شاهد) رسید. افزایش در F_o نشان‌دهنده آسیب شدید ناشی از تنش می‌باشد (جدول ۴-۹). یافته‌های این پژوهش همچنین نشان داد همزیستی نعنای فلفلی با قارچ شبه میکوریز توانست میزان NPQ را به طرز قابل‌توجهی (۱۱/۸۲ درصد نسبت به شاهد) کاهش دهد. گرچه تفاوت معنی‌داری در میزان F_o در همزیستی قارچی مشاهده نشد (جدول ۴-۹). در این پژوهش تنش شوری موجب کاهش $Y(II)$ و ETR شد (جدول ۴-۹) اما تیمار زیستی و متیل‌جاسمونات به‌طور معنی‌داری $Y(II)$ و ETR را افزایش دادند (جدول ۴-۹). همچنین، کاربرد متیل‌جاسمونات موجب افزایش معنی‌دار پارامترهای F_v ، F_m و F_v/F_m در گیاهان شاهد بدون قارچ شد ولی این تاثیر مثبت متیل‌جاسمونات در هر سه صفت فقط در شرایطی که قارچ حضور نداشت دیده شد و در حضور قارچ بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات تفاوت معنی‌داری مشاهده نمی‌شود (شکل ۴-۵۲).

جدول ۴-۹- تاثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات و تنش شوری بر شاخص های فلورسانس نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه ای

NPQ	ETR	Y(II)	Fo	تیمار
شوری (دسی زیمنس برمتر)				
۰/۸۴ ^c	۲۳/۲۵ ^a	۰/۷۷ ^a	۱/۶۴ ^a	۰
۰/۹۴ ^b	۱۹/۲۵ ^b	۰/۷۵ ^a	۱/۵۷ ^b	۳
۱ ^b	۱۴/۲۵ ^c	۰/۷۲ ^b	۱/۲۵ ^c	۶
۱/۱۶ ^a	۹/۱۶ ^d	۰/۷۱ ^b	۱/۰۷ ^d	۹
متیل جاسمونات (میکرومولار)				
۱ ^a	۱۵/۵۸ ^b	۰/۷۳ ^b	۱/۳۹ ^a	۰
۰/۹۷ ^b	۱۷/۳۷ ^a	۰/۷۵ ^a	۱/۳۸ ^a	۷۵
قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا				
۱/۰۴ ^a	۱۵/۲۹ ^b	۰/۷۳ ^b	۱/۳۵ ^a	شاهد
۰/۹۳ ^b	۱۷/۶۶ ^a	۰/۷۵ ^a	۱/۴۱ ^b	<i>P.indica</i>



شکل ۴-۵۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان f_m و f_v و f_m/f_v برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۵۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان fv و fm/fv برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

میزان فلورسانس کلروفیل می‌تواند توانایی گیاه در تحمل به تنش‌های محیطی و میزان خسارتی که تنش به گیاه وارد می‌کند را به خوبی نشان دهد. در مطالعه حاضر، میزان F_0 با افزایش سطح شوری افزایش یافت (جدول ۴-۹). که این امر بیانگر افزایش بازدارندگی نوری فتوسیستم II (جوادی پور و همکاران، ۱۳۹۲) و آسیب زنجیره انتقال الکترون فتوسیستم II در اثر کاهش در مقدار گیرنده‌های الکترونی پلاستوکوئینون A (QA) و عدم اکسیداسیون کامل آن به دلیل جریان کند الکترون در طول مسیر فتوسیستم II و جدایی کمپلکس‌های پروتئینی برداشت کننده نور در کلروفیل a/b اطراف هسته‌های اولیه موجود در فتوسیستم II (اشرف و هریس، ۲۰۱۳؛ بیکر، ۲۰۰۸) و در مجموع غیرفعال شدن فتوسیستم II می‌باشد (زلاتیف و یوردانو، ۲۰۰۴). مقدار F_0 با محتوای کلروفیل برگ‌ها تعیین می‌شود (فو و همکاران، ۲۰۱۲). افزایش F_0 در اثر تنش شوری در آفتابگردان (حیدری و همکاران، ۱۳۸۹) و کلزا (صفاری و همکاران، ۱۳۹۲) نیز گزارش شده است.

در این پژوهش میزان فلورسانس حداقل (F_0) در اثر تلقیح بوته‌های نعنای فلفلی با قارچ پیریفورموسپورا کاهش نشان داد (جدول ۴-۹). که این امر موجب حفاظت مراکز فتوسیستم II شده - است. کاهش میزان فلورسانس حداقل بدین معناست که تثبیت کربن یا به عبارتی انتقال الکترون سریع‌تر آغاز شده است (آندرس و همکاران، ۱۹۹۵).

فلورسانس حداکثر (F_m) در اثر تابش فوتون‌های نوری و احیای همه ناقل‌های الکترون و بسته بودن همه مراکز واکنش ایجاد می‌شود (مهتا و همکاران، ۲۰۱۲). نتایج ارائه شده در پژوهش حاضر در خصوص فلورسانس حداکثر نشان می‌دهد که افزایش سطوح شوری موجب افت میزان F_m شد (جدول ۴-۹). این کاهش F_m می‌تواند به دلیل غیرفعال شدن ترکیبات پروتئینی کلروفیل باشد. همبستگی مثبت و معنی‌دار F_m با میزان کلروفیل کل ($R^2 = 0.99^{**}$; $r = 0.82^{**}$; $P < 0.01$) موید این امر است. نتایج مشابهی مبنی بر کاهش میزان F_m در اثر تنش خشکی در گیاهچه گندم زمستانه (زلاتو، ۲۰۰۹) و تنش شوری در کلزا (پاک و همکاران، ۲۰۰۹) و برنج (یامان و همکاران، ۲۰۰۸) نیز گزارش شده است. افت F_m ممکن است با کاهش فعالیت کمپلکس آنزیم تجزیه‌کننده آب و همچنین چرخه انتقال الکترون در درون یا اطراف فتوسیستم II مرتبط باشد (چاوز و همکاران، ۲۰۰۹).

نتایج نشان داد که تنش شوری، کاهش مقدار فلورسانس متغیر را به دنبال داشت (جدول ۴-۹). می‌توان گفت آبیاری با سطوح بالای آب دریا از طریق آسیب به زنجیره انتقال الکترون منجر به اختلال و کاهش ظرفیت پذیرش و انتقال الکترون شده و فلورسانس متغیر را کاهش دهد. دیپ و همکاران (۱۹۹۴) گزارش کردند که تنش‌های محیطی مقدار F_v را به علت ممانعت از فتواکسیداسیون فتوسیستم II کاهش می‌دهند. از آنجایی که فلورسانس متغیر نشانگر احیای کامل پذیرنده الکترون (Q) می‌باشد، بنابراین می‌توان استنباط نمود که تنش شوری در انتقال الکترون به فتوسیستم I اختلال ایجاد می‌کند (صفاری و همکاران، ۱۳۹۲). کاهش میزان فلورسانس متغیر تحت تنش پیش‌تر توسط پژوهشگران گزارش شده بود (زلاتیف، ۲۰۰۹؛ یاماساکی و همکاران، ۲۰۰۲).

پایین تر بودن نسبت F_v/F_m در افزایش سطوح شوری حاکی از کارایی کمتر فتوسیستم II و کاهش آن می‌تواند به دلیل افزایش در میزان F_0 یا کاهش F_m و یا هر دو می‌باشد (قاسمی و همکاران، ۱۳۹۲). نتایج این پژوهش نیز نشان داد کاهش این نسبت ناشی از افزایش فلورسانس حداقل و کاهش فلورسانس حداکثر بود. کاهش در این نسبت می‌تواند به دلیل توسعه آهسته فرایندهای خاموشی فتوشیمیایی و آسیب نوری به مراکز واکنش باشد که هر دوی آن‌ها حداکثر کارایی کوانتومی فتوشیمیایی فتوسیستم دو را کاهش می‌دهند (بیکر و روزنکوئیست، ۲۰۰۴؛ لی و همکاران، ۲۰۰۸). همچنین به دلیل معنی‌دار بودن اثر تنش شوری بر کارایی فتوسنتز است. در همین رابطه پژوهش‌ها نشان داد که تنش شوری در گیاه برنج (مرادی و اسماعیلی، ۲۰۰۷) و ارقام مختلف گندم (چایوم و همکاران، ۲۰۰۹) عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را کاهش داد. به‌طور کلی به نظر می‌رسد گیاهی که در سطوح بالای شوری نسبت F_v/F_m بیشتری داشته باشد، توانایی انجام محافظت نوری در شرایط تنش را خواهد داشت. نتایج حاصل از این پژوهش نیز حاکی از کاهش F_v/F_m در اثر تنش شوری و افزایش آن به دنبال تلقیح قارچی و محلول‌پاشی با متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) می‌باشد (جدول ۴-۹ و شکل ۴-۵۲). همچنین، نتایج پژوهش حاضر حاکی از اثر مثبت تلقیح قارچ بر کارایی کوانتومی فتوسیستم II از طریق افزایش معنی‌دار میزان فلورسانس حداکثر است. مطابق گزارش گیتلسون و همکاران (۱۹۹۹)، به تدریج و با افزایش احیای شدن مولکول‌های کوئینون (گیرنده الکترون فتوسیستم II)، فلورسانس افزایش می‌یابد. این روند تا احیای کامل مولکول‌های آن ادامه یافته و در چنین حالتی مرکز فتوسیستم در حالت احیای کامل بوده و دارای بیش‌ترین میزان فلورسانس حداکثر می‌باشد. آن‌ها گزارش کردند که هرچه سیستم دیرتر بسته شود، یعنی قادر باشد تعداد الکترون‌های بیشتری را بپذیرد، فلورسانس حداکثر آن بالاتر و سیستم کارا تر خواهد بود. به‌عبارتی، تحت تنش شوری، تیمار همزیستی شبه‌میکوریزا توانسته اثر مثبتی بر میزان فلورسانس متغیر و در نتیجه کارایی کوانتومی فتوسیستم II بر جای گذارد (زلاتیف، ۲۰۰۹؛ یاماساکی و همکاران، ۲۰۰۲). از سوی دیگر، یعقوبیان و همکاران (۱۳۹۱) در گیاه گندم گزارش کردند که همزیستی میکوریزا می‌تواند اثرات مضر تنش

خشکی بر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را کاهش دهد و در نتیجه باعث القای مقاومت به خشکی در گیاه شود. همچنین، پژوهشگران نیز گزارش کردند که در گیاهان بدون همزیستی میکوریزا، تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار کارایی کوانتومی فتوسیستم II از ۸۳ به ۶۱ درصد شد ولی در گیاهان تلقیح‌شده با قارچ *P. indica* کاهش معنی‌داری مشاهده نشد (سان و همکاران، ۲۰۱۰). در پژوهشی دیگر گزارش شد که تلقیح قارچ گلوموس موسه کارایی کوانتومی فتوسیستم II را در شرایط تنش خشکی بیشتر از شرایط مطلوب افزایش می‌دهد و در واقع از کاهش بیشتر این شاخص در اثر تنش خشکی جلوگیری می‌کند (ایتونجی و همکاران، ۲۰۰۷).

تنش شوری، یون‌ها از طریق تخریب لایه لیپید یا ترکیب لیپید- پروتئین روی غشای تیلاکوئید تأثیر گذاشته و از طریق آسیب به فتوسیستم II و سایر اجزای زنجیره انتقال الکترون موجب اختلال یا کاهش شدید انتقال الکترون فتوسنتزی می‌شود (کنوال و همکاران، ۲۰۱۳). نتایجی نیز مبنی بر کاهش انتقال الکترون در فتوسیستم II در آرابیدوپسیس (استپین و جانسون، ۲۰۰۹) و آفتابگردان (قاسمی و حسین زاده، ۲۰۱۵) در پاسخ به تنش شوری گزارش شده است. از طرفی، نتایج پژوهش حاضر حاکی از اثر مثبت تیمار متیل‌جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار بر میزان ETR است. به طور مشابهی قاسمی و حسین‌زاده (۲۰۱۵) گزارش کردند که کاربرد جاسمونیک اسید منجر به افزایش ETR در گیاه آفتابگردان تحت تنش شوری شد. احتمالاً در شرایط شور کاهش بیشتر ETR در کاربرد سطوح بالای متیل‌جاسمونات به دلیل بسته شدن روزنه‌ها و کاهش جذب CO₂ می‌باشد. همچنین همبستگی مثبت بین سرعت انتقال الکترون با حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II ($r=0.90^{***}$) شاید به این دلیل باشد که نسبت بالای Fv/Fm توانایی گیاه را در محافظت نوری در شرایط تنش افزایش می‌دهد. هرگاه شرایط لازم برای انتقال الکترون از فتوسیستم II مهیا باشد ظرفیت انتقال الکترون فتوسیستم II بالا خواهد رفت و سرعت انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون کلروپلاستی افزایش می‌یابد. در مطالعه حاضر، به نظر می‌رسد که اثر متیل‌جاسمونات و تلقیح قارچی روی گیاه در سطوح تنش شوری با تخفیف تنش و بهبود سرعت انتقال الکترون بوده است.

افزایش NPQ به دنبال افزایش سطوح شوری در این مطالعه نشان‌دهنده تأثیر تنش وارد شده به گیاه می‌باشد. تنش‌های محیطی باعث اشباع زنجیره انتقال الکترون و تجمع پروتون‌ها شده که منجر به کاهش pH لومن و در نهایت منجر به افزایش NPQ می‌شود (پرکارکستل، ۲۰۱۴). افزایش این شاخص تحت تنش در ذرت (مومنی و همکاران، ۱۳۹۱)، چغندر قند (اسدی‌نسب و همکاران، ۱۳۹۳)، کلزا (اطلسی و همکاران، ۲۰۰۹) و گندم (عبدالشاهین و همکاران، ۲۰۱۰) نیز گزارش شده بود. رابطه منفی بین پارامتر خاموشی غیرفتوشیمیایی و حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II ($r = -0.82^{**}$) بیانگر این است که افزایش NPQ (اتلاف انرژی به صورت گرما) برای مصرف انرژی مازاد و حفظ اکسیداسیون پذیرنده‌های الکترون فتوسیستم II ناکافی بوده (اورت و بیکر، ۲۰۰۲). این امر می‌تواند علت کاهش حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II را در شرایط تنش شوری در گیاه نعنای فلفلی توضیح دهد. در واقع، با افزایش بیشتر سطوح تنش، خاموشی غیرفتوشیمیایی نتوانست مازاد انرژی را دفع نماید و در نتیجه مولکول اکسیژن به‌عنوان پذیرنده الکترون عمل نموده و تولید رادیکال‌های آزاد می‌کند که این امر خسارت اکسیداتیو به غشاهای فیزیولوژیک را در پی دارد (اسدی‌نسب و همکاران، ۱۳۹۳). به نظر می‌رسد در این تحقیق تیمار تلقیح قارچی و محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات، با افزایش فعالیت چرخه گزانتوفیل سبب افزایش اتلاف انرژی به صورت گرما و افزایش NPQ می‌شود (چاوز و همکاران، ۲۰۰۹). این پارامتر از بیش برانگیختگی فتوسیستم II و خسارت به دستگاه فتوسنتزی ممانعت به عمل می‌آورد (مکسول و جانسون، ۲۰۰۰).

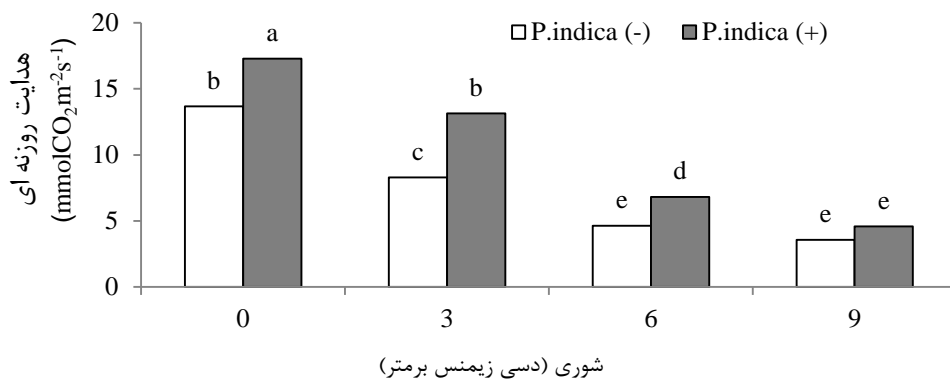
در آزمایش حاضر، اعمال تنش شوری کاهش میزان Y(II) را به‌همراه داشت (جدول ۴-۹). از آنجایی که Y(II) نسبت نور استفاده شده در فرآیند فتوسنتز به کل نور جذب شده به وسیله کلروفیل مربوط به فتوسیستم II بوده و مستقیماً با سرعت آسیمیلایسیون CO₂ در برگ ارتباط دارد (جنتی و همکاران، ۱۹۹۸). کاهش این پارامتر احتمالاً بیانگر کاهش فرآیند فتوسنتزی و آسیمیلایسیون CO₂ در اثر تنش شوری می‌باشد. در همین راستا، حسنی و همکاران (۱۳۹۲) کاهش پارامتر Y(II) در شرایط تنش سرما در ژنوتیپ‌های گیاه برنج را گزارش کردند. یافته‌های پژوهش‌های گذشته نشان داد کاربرد

قارچ‌های میکوریز و شبه‌میکوریز تحت تنش‌های محیطی از جمله تنش شوری و خشکی می‌تواند کارایی کوانتومی فتوسیستم II را افزایش دهد. در این خصوص می‌توان به مطالعات رویزسانچز و همکاران (۲۰۱۱) در گیاه برنج و ژو و همکاران (۲۰۱۲) در گیاه ذرت تحت تنش خشکی اشاره نمود. در مجموع با توجه به اینکه در پژوهش حاضر تأثیر تلقیح با قارچ پیریفورموسپورا/ ایندیکا و کاربرد متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل اندازه‌گیری شده تأثیر مثبت قابل توجهی نسبت به تیمار شاهد داشته است، بنابراین به‌نظر می‌رسد همزیستی با قارچ و محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) می‌تواند اثرات مضر تنش شوری بر میزان رنگیزه‌های برگ و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را از طریق کاهش آسیب به مراکز واکنشی فتوسیستم کاهش داده و در نتیجه باعث افزایش مقاومت به تنش در گیاه شود.

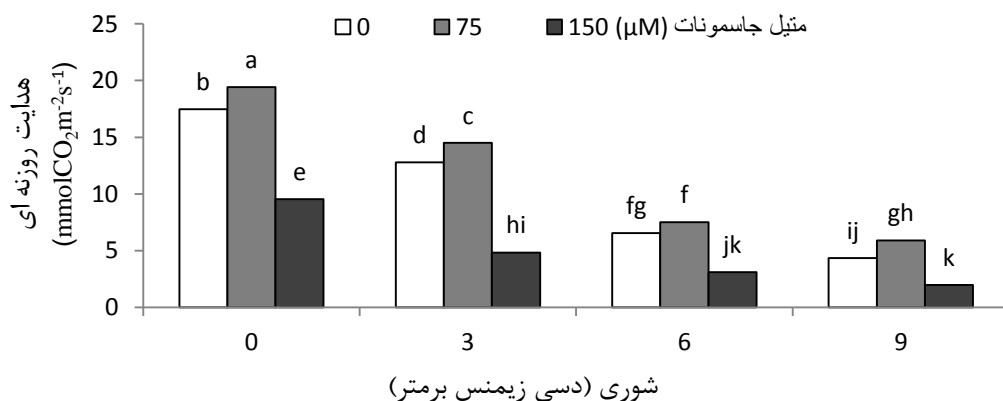
۴-۱۲- هدایت روزنه‌ای و تعرق

نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد اثرات اصلی قارچ، متیل‌جاسمونات و شوری و اثرات دوگانه آن‌ها نیز بر هدایت روزنه‌ای معنی‌دار شد (جدول ۳). یافته‌ها نشان داد در شرایط حضور و عدم حضور قارچ با افزایش سطوح شوری از سطح صفر تا سطح نه دسی‌زیمنس بر متر میزان هدایت روزنه‌ای کاهش یافت. در عین حال، اثر مثبت قارچ در هدایت روزنه‌ای برگ نعنای همزیست در مقایسه با شرایط بدون قارچ در تمام سطوح شوری به غیر از نه دسی‌زیمنس بر متر مشهود است و حضور قارچ موجب بهبود هدایت روزنه‌ای شد. به طوری که بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای در ترکیب تیماری تلقیح قارچ در شرایط بدون تنش بدست آمد (شکل ۴-۵۳). در سطوح شوری صفر و نه دسی‌زیمنس بر متر، محلول‌پاشی متیل‌جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار توانست هدایت روزنه‌ای را به ترتیب به میزان ۹/۹۸ و ۲۲/۲۶ درصد افزایش دهد اما غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن در شرایط بدون تنش و تنش شوری موجب کاهش هدایت روزنه‌ای برگ نعنای فلفلی شد (شکل ۴-۵۴). نتایج (شکل ۴-۵۵) نشان می‌دهد که تیمار متیل‌جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار تنها در گیاهان شاهد موجب افزایش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای شد و کاربرد آن در گیاهان همزیست تغییری در میزان هدایت روزنه‌ای ایجاد

نکرد. با این وجود کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات هم در گیاهان همزیست شده و هم در گیاهان شاهد هدایت روزنه‌ای برگ را کاهش داد به طوری که کمترین میزان هدایت روزنه‌ای در ترکیب تیماری، عدم حضور قارچ و کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات مشاهده شد. تیمار تلقیح قارچ (عدم کاربرد متیل جاسمونات) در مقایسه با کاربرد متیل جاسمونات (بدون حضور قارچ) تاثیر بیشتری بر افزایش معنی‌دار هدایت روزنه‌ای در برگ‌های نعنای فلفلی داشت (شکل ۴-۵۵).



شکل ۴-۵۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

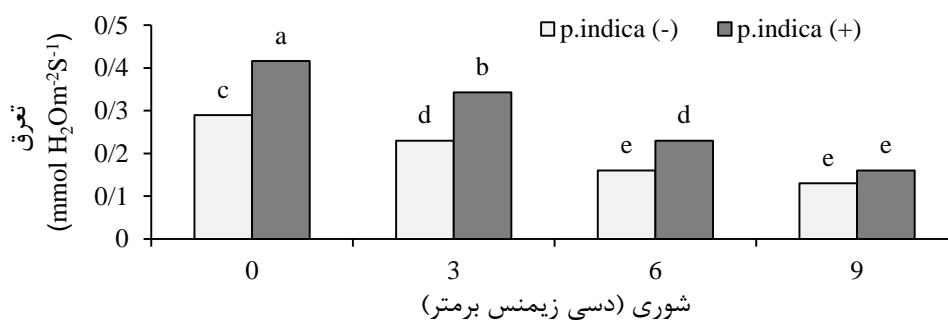


شکل ۴-۵۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان هدایت روزنه‌ای برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

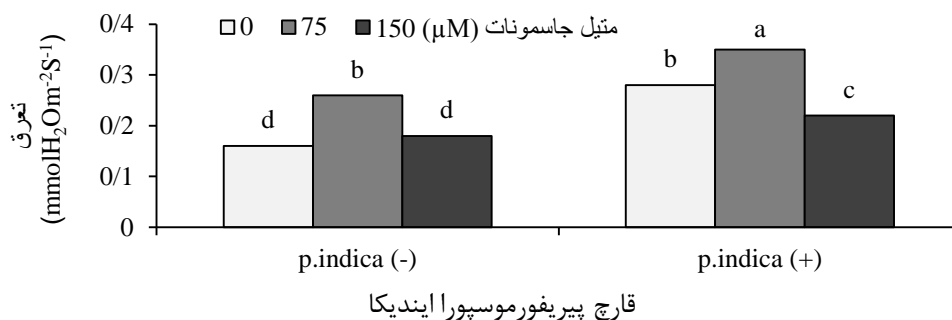


شکل ۴-۵۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان هدایت روزانه‌ای برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش گلدانی، تعرق نیز از الگوی هدایت روزانه‌ای تبعیت کرده است. کاهش میزان تعرق نیز در هر دو گروه تیمار قارچی در تمام سطوح شوری به غیر از نه دسی زیمنس برمتر مشهود بود، بیشترین تعرق در غلظت صفر شوری در گیاهان همزیست با قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۵۶). از سوی دیگر، محلول‌پاشی غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات (شکل ۴-۵۷) که موجب افزایش تعرق نعنای فلفلی شده بود، به هنگام کاربرد آن بر گیاهان تیمار قارچی موجب افزایش اثر همزیستی قارچ بر میزان تعرق شد. در حالی که غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن در گیاهان تلقیح با قارچ میزان تعرق را کاهش داد. به طوری که بیشترین میزان تعرق در حضور قارچ و کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار مشاهده شد و کمترین میزان آن در گیاهان شاهد (بدون تیمار) بود که با کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات در یک گروه تیماری قرار گرفت (شکل ۴-۵۷).



شکل ۴-۵۶- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان تعرق برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

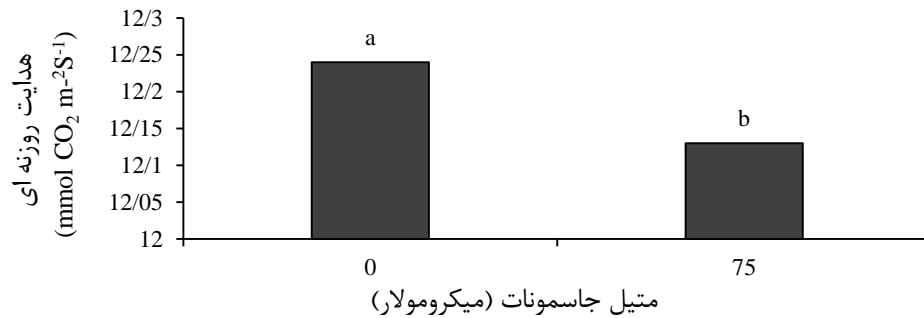


شکل ۴-۵۷- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان تعرق برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

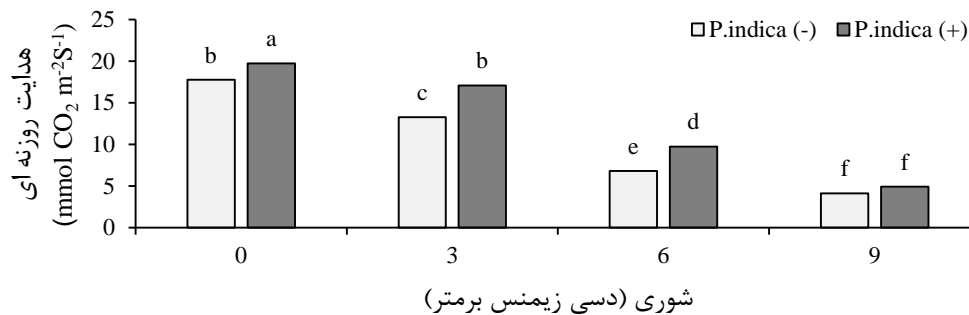
در آزمایش مزرعه‌ای، نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد که علاوه بر اثرات اصلی تنها اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان هدایت روزنه‌ای معنی‌دار شد. در صفت تعرق نیز اثرات اصلی قارچ و شوری و نیز اثرات متقابل بین آن‌ها و همچنین اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری معنی‌دار شد (جدول ۴). در حضور و عدم حضور قارچ، شوری هدایت روزنه‌ای و تعرق برگ نعناع فلفلی را به طور معنی‌داری کاهش داد. در عدم حضور قارچ، با افزایش سطوح شوری از سطح صفر تا سطح نه دسی‌زیمنس بر متر میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق به ترتیب ۷۶/۹۱ و ۶۰ درصد کاهش یافت. این در حالی بود که هدایت روزنه‌ای و تعرق برگ نعناع‌های همزیست با قارچ به هنگام تنش و عدم تنش شوری، افزایش قابل توجهی داشتند به طوری که در سطح شش دسی‌زیمنس بر متر افزایش ۳۰/۲۵ درصدی هدایت روزنه‌ای در مقایسه با شاهد بدون قارچ (شوری شش دسی‌زیمنس بر متر) مشاهده شد. افزایش شوری در نه دسی‌زیمنس بر متر بین گیاهان همزیست و غیر همزیست تفاوتی در میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای برگ مشاهده نشد. بیشترین میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق در شرایط بدون تنش و در حضور قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۵۹ و ۴-۶۰).

محلول‌پاشی متیل جاسمونات اما تنها در شرایط بدون تنش بر هدایت روزنه‌ای (شکل ۴-۵۸) و در شرایط عدم تنش و تنش شوری بر تعرق برگ نعناع فلفلی تأثیر معنی‌دار داشت (شکل ۴-۶۱). کاربرد متیل جاسمونات در شرایط عدم تنش و در شوری نه دسی‌زیمنس بر متر موجب افزایش تعرق برگ

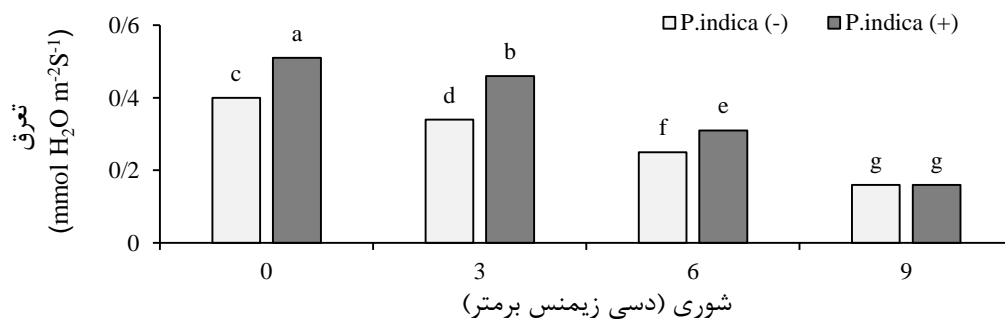
نعناع فلفلی در مقایسه با شاهد (بدون کاربرد متیل جاسمونات) شد، اما به هنگام تنش ملایم و متوسط تفاوت معنی داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۶۱).



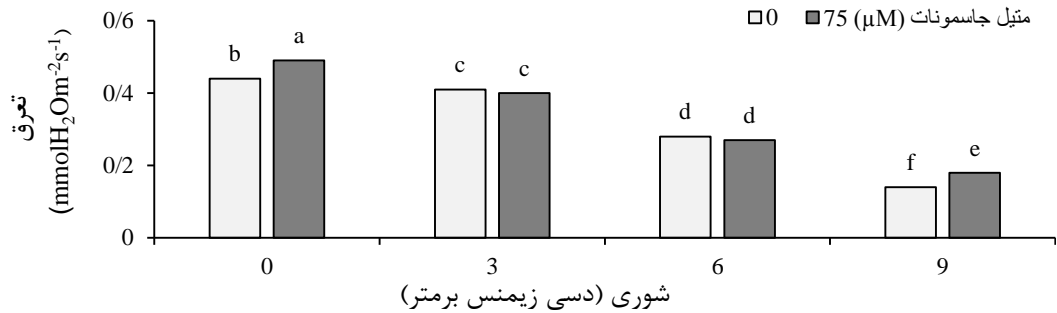
شکل ۴-۵۸- اثر محلول پاشی متیل جاسمونات بر میزان هدایت روزانه ای برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۵۹- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان هدایت روزانه ای برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

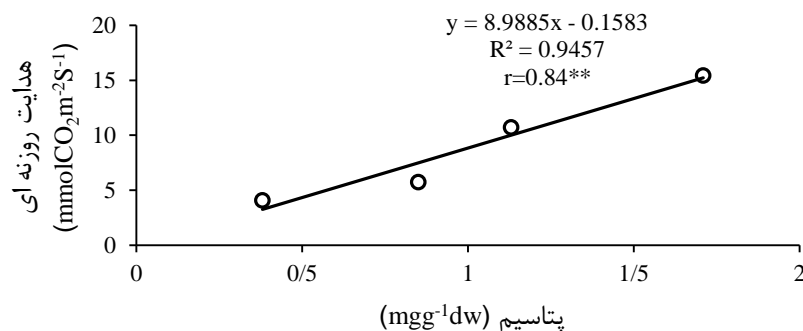


شکل ۴-۶۰- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان تعرق برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۶۱- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان تعرق برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

افزایش تنش شوری میزان هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق برگ را کاهش داد (شکل ۴-۵۴ و ۴-۵۶). به نظر می‌رسد، کاهش پتانسیل آب ناشی از افزایش فشار اسمزی محلول اطراف ریشه موجب کاهش جذب آب توسط ریشه و القای پاسخ‌های روزنه‌ای می‌شود که می‌تواند بیان‌کننده این نکته باشد که با افزایش میزان شوری، گیاه جهت کاهش اثرات تنش شوری و حفظ تعادل آب برگ، اقدام به بستن روزنه‌ها و کاهش خروج آب از گیاه به صورت تعرق نموده است. کاهش هدایت روزنه‌ای در شرایط شور در گیاهان دیگر مانند آفتابگردان (شهباز و همکاران، ۲۰۱۱) و کلزا (قاسیم و همکاران، ۲۰۰۳) نیز گزارش شد. همچنین رابطه‌ی خطی مثبت و بالایی ($R^2 = 0.94$; $r = 0.84^{**}$; $P < 0.01$) بین هدایت روزنه‌ای و محتوای پتاسیم مشاهده شد به طوری که به ازای هر یک واحد افزایش میزان پتاسیم برگ، هدایت روزنه‌ای برگ ۸/۹۸ واحد افزایش یافت (شکل ۴-۶۲). از طرفی میزان هدایت روزنه‌ای و تعرق در گیاهان همزیست با قارچ شبه‌میکوریز بهبود یافت که علت آن را می‌توان به توانایی این قارچ در افزایش جذب پتاسیم نسبت داد.



شکل ۴-۶۲- رابطه بین هدایت روزنه‌ای و میزان پتاسیم در برگ نعنای فلفلی

همچنین می‌تواند به دلیل جذب بیشتر آب به وسیله گسترش سیستم ریشه‌ای توسط شبکه قارچی باشد که منجر به ایجاد تغییراتی در سرعت حرکت آب به داخل، سراسر و یا خارج گیاه میزبان می‌گردد و با تأثیر بر آبیگری بافت و فعالیت‌های فیزیولوژیکی برگ (عامریان و استوارت، ۲۰۰۱) موجب تغییر در مقاومت روزنه‌ای برگ می‌شود. نتایج مشابهی توسط پژوهشگران دیگر مانند ناوارو و همکاران (۲۰۰۹) در گیاه *Arbutus unedo*، بو و همکاران (۲۰۱۲) در گیاه برنج و منافی و همکاران (۱۳۹۱) در گیاه گوجه فرنگی نیز گزارش شده است.

در پژوهش حاضر، تحت تأثیر غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات، هدایت روزنه‌ای گیاهان تیمار شده با آب شور افزایش یافت و اثرات مخرب شوری در نعنای فلفلی بر هدایت روزنه‌ای به طور معنی‌داری کمتر بود (شکل ۴-۵۴). این یافته‌ها با گزارش پسیپسیلوا (۲۰۰۳) گیاه جو مبنی بر کاهش اثر بازدارندگی NaCl بر هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق پس از کاربرد جاسمونیک اسید مطابقت دارد. افزایش تعرق تحت تأثیر غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات، را می‌توان به تأثیر متیل‌جاسمونات در روابط آبی و توان افزایش فشار اسمزی سلول‌ها و در نتیجه جذب آب از محیط مرتبط دانست (تنوری و همکاران، ۱۳۹۳). به نظر می‌رسد با شدت یافتن تنش، متیل‌جاسمونات در جهت کاستن اثرات مضر شوری، باعث القای بسته‌شدن روزنه‌ها می‌گردد (سلیمی و همکاران ۱۳۹۳). سازوکار احتمالی فعالیت متیل‌جاسمونات در باز کردن روزنه احتمالاً شبیه به آبسزیک اسید در جلوگیری از خروج H^+ و نفوذ K^+ است (پسیپسیلوا، ۲۰۰۳). همبستگی مثبت و معنی‌دار بین هدایت روزنه‌ای و کارایی فتوسیستم II ($r=0/80^{**}$)، محتوای نسبی آب برگ ($r=0/79^{**}$) گیاه نعنای فلفلی می‌تواند به این دلیل باشد که گیاه با مساعدت متیل‌جاسمونات از سازوکارهای نظیر جلوگیری از ورود نمک و جذب ترجیحی K^+ در شوری‌های ملایم بهره گرفته باشد (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۰) و با بهبود روابط آبی گیاه و افزایش هدایت روزنه‌ای، سرعت انتقال الکترون و کارایی فتوسیستم II افزایش می‌یابد در نتیجه میزان فتوسنتز بیشتر می‌شود.

۴-۱۳- پروتئین محلول برگ

نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد در آزمایش گلدانی تنها اثر اصلی متیل جاسمونات بر پروتئین محلول برگ معنی دار شد (جدول ۹). کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۱۵۰ میکرومولار میزان پروتئین برگ را نسبت به شاهد کاهش داد اما بین غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات و شاهد تفاوت معنی داری مشاهده نشد (جدول ۴-۱۰). در شرایط مزرعه تنها اثر اصلی تلقیح قارچ تأثیر معنی داری بر میزان پروتئین محلول برگ داشت (جدول ۱۰) و میزان پروتئین را نسبت به شاهد افزایش داد (جدول ۴-۱۱).

قارچ‌های میکوریز از طریق جذب ترکیبات آلی حاوی نیتروژن و تحویل آن به گیاه و یا از طریق افزایش سطح جذب در خاک موجب افزایش جذب نیتروژن برای گیاه می‌گردد (زارعی و همکاران، ۲۰۱۳). همچنین چن و همکاران (۲۰۱۱) نشان دادند که در گیاهان تیمار شده با متیل جاسمونات، پروتئین‌هایی تولید می‌شوند که در فرایندهای فیزیولوژیکی مختلفی نقش دارند. و ممکن است توسط بیان ژن و تحریک سنتز بازدارنده پروتیناز مانع تجزیه پروتئین‌های محلول در برگ گشته و بدین طریق منجر به پایداری پروتئین‌های گیاه گردد.

جدول ۴-۱۰- تأثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات بر میزان پروتئین محلول در برگ نعناع
فلفلی در آزمایش گلدانی

پروتئین محلول برگ (mgg ⁻¹ fw)	تیمار
	متیل جاسمونات (میکرومولار)
۲/۵۱ ^a	۰
۲/۶ ^a	۷۵
۲/۶ ^b	۱۵۰

جدول ۴-۱۱- تاثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات بر میزان پروتئین محلول در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای

تیمار	پروتئین محلول برگ (mgg ⁻¹ fw)
قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا	
شاهد	۲/۳۲ ^b
<i>P.indica</i>	۲/۴۹ ^a

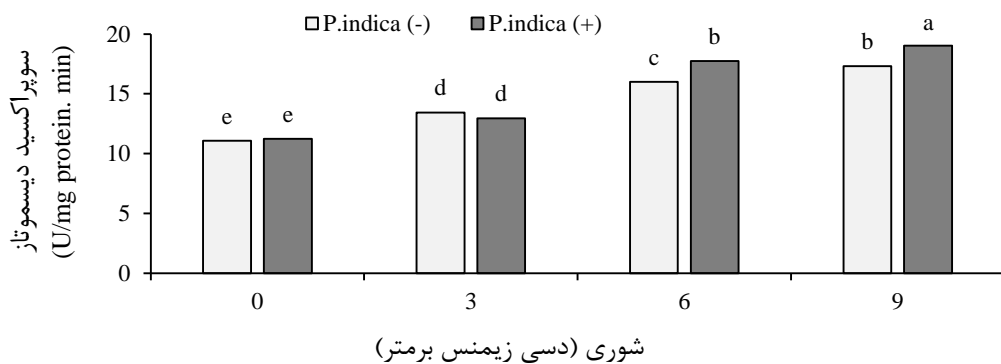
۴-۱۳- آنزیم‌های آنتی اکسیدان

۴-۱۳-۱- سوپراکسید دیسموتاز

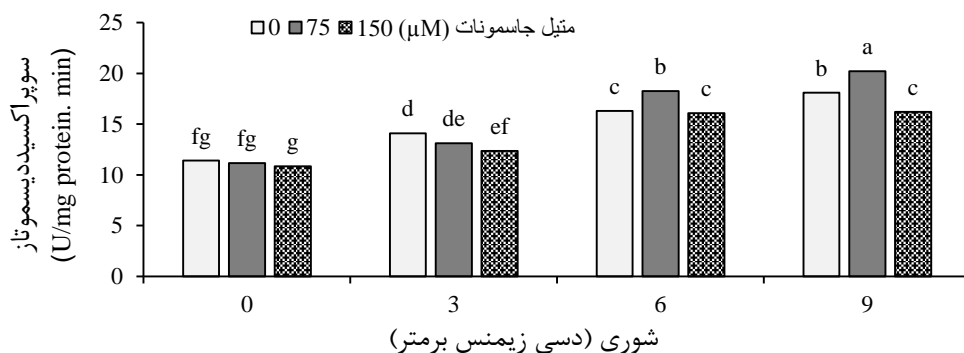
نتایج بخش گلخانه‌ای این پژوهش نشان داد اثرات اصلی شوری، قارچ و متیل جاسمونات و اثرات متقابل دوجانبه بین آن‌ها بر فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز معنی‌دار بود (جدول ۷). براساس نتایج این آزمایش، در هر دو گروه تیمار قارچی و بدون قارچ افزایش تنش شوری، سبب افزایش میزان آنزیم سوپراکسید دیسموتاز گردید. در هر دو گروه تیمار قارچی، بیشترین فعالیت آنزیم در سطوح بالای تنش مشاهده گردید که می‌تواند نشان‌دهنده اثر این آنزیم در کاهش خسارت تنش اکسیداتیو حاصل از تنش شوری باشد. اثر مثبت قارچ بر میزان این آنزیم در سطوح شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر نسبت به عدم حضور قارچ مشاهده شد. در حالی که در سطح شوری صفر و سه دسی‌زیمنس بر متر تفاوت معنی‌داری با گیاهان تلقیح نشده مشاهده نشد (شکل ۴-۶۳).

محلول‌پاشی متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار موجب اختلاف معنی‌داری در فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز برگ نعنای فلفلی به هنگام تنش متوسط و شدید (شش و نه دسی‌زیمنس بر متر) با سایر سطوح شد، به طوری که توانست میزان آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را در سطوح شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر به ترتیب به میزان ۱۰/۷۳ و ۱۰/۵۳ درصد نسبت به عدم کاربرد متیل-جاسمونات (در سطوح شوری شش و نه دسی‌زیمنس بر متر) افزایش دهد. کمترین میزان سوپراکسید دیسموتاز در سطح شوری صفر مشاهده شد که در این سطح شوری اختلاف معنی‌داری در کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۶۴). نتایج مقایسه میانگین قارچ و متیل-

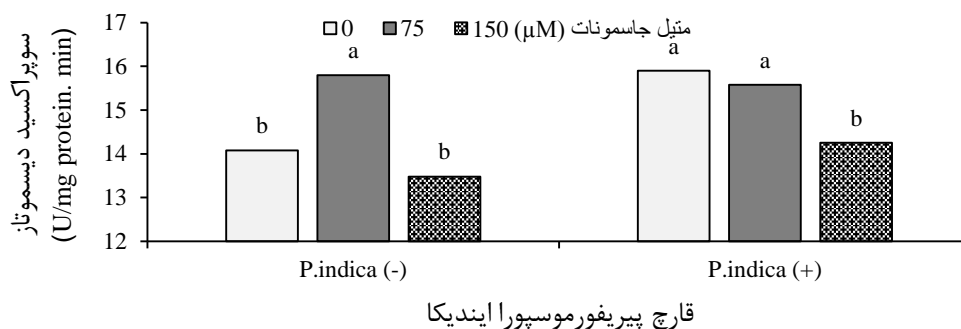
جاسمونات نشان داد محلول پاشی غلظت ۷۵ میکرومولار تنها در گیاهان شاهد میزان آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را افزایش داد و در مقایسه در گیاهان همزیست تفاوت معنی داری بین کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد. در حالی که غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن موجب کاهش میزان فعالیت سوپراکسید دیسموتاز در گیاهان همزیست با قارچ شد (شکل ۴-۶۵).



شکل ۴-۶۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۶۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

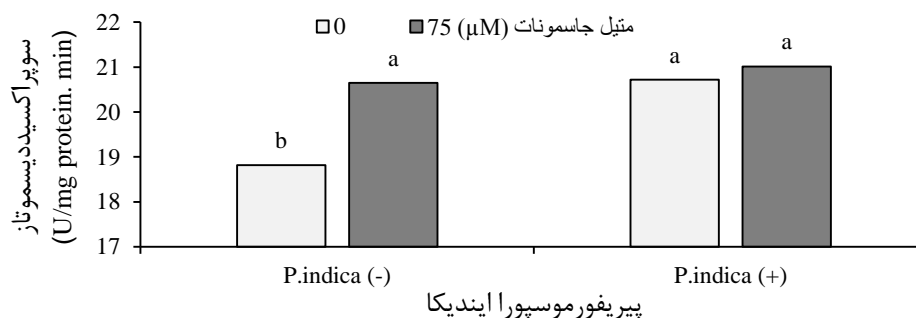


شکل ۴-۶۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

نتایج بخش مزرعهای این پژوهش نشان داد که اثرات اصلی شوری، قارچ و متیل جاسمونات و اثر متقابل بین قارچ و متیل جاسمونات بر فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز معنی دار بود (جدول ۸). بر اساس یافته‌های این پژوهش، گیاه نعنای فلفلی تحت شرایط تنش شوری تجمع میزان آنزیم سوپراکسید دیسموتاز را در برگ‌های خود به‌طور چشمگیری افزایش داد (جدول ۴-۱۲). کاربرد تیمار قارچی و متیل جاسمونات به‌طور جداگانه نقش موثری در افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز داشتند و از نظر آماری در یک گروه قرار گرفتند. اما در حضور قارچ بین کاربرد و عدم کاربرد متیل-جاسمونات تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد. کمترین میزان فعالیت این آنزیم در گیاهان شاهد (بدون تیمار) مشاهده شد (شکل ۴-۶۶).

جدول ۴-۱۲- تاثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات و تنش شوری بر میزان آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعهای

پلی فنل اکسیداز	سوپراکسید دیسموتاز (U mg ⁻¹ protein)	تیمار
		شوری (دسی زیمنس بر متر)
۰/۳۶ ^d	۱۳ ^d	۰
۰/۴۴ ^c	۱۴/۸۶ ^c	۳
۰/۷۹ ^b	۲۶/۸۶ ^b	۶
۰/۸۹ ^a	۳۰/۴۵ ^a	۹



شکل ۴-۶۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسوماتاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در شرایط طبیعی زمانی که تعادل فعال بین تولید و حذف گونه‌های فعال اکسیژن در گیاه وجود دارد، گیاهان همزیست با قارچ، ظرفیت آنتی‌اکسیدانی بالاتر از گیاهان بدون قارچ از خود نشان نمی‌دهند (لیو و وو، ۲۰۱۴). در همین راستا، رویز لوزانو و همکاران (۲۰۰۱) گزارش کردند که در شرایط مطلوب، همزیستی میکوریزایی با *G. mosseae* و *G. intraradices*، موجب تنظیم پایین بیان الگوی ژن کلون شده Fe-SOD، Mn-SOD I و Mn-SOD II در گیاه کاهو شد، در حالی که در شرایط تنش خشکی همزیستی میکوریزایی به‌طور قابل توجهی بیان ژن Mn-SOD II را افزایش داد. در پژوهش حاضر نیز با افزایش شوری، *P. indica* سیستم دفاعی را تعدیل و به‌منظور جبران خسارت به فتوسنتز و جلوگیری از آسیب اکسیداتیو ناشی از تنش، در متابولیسم گیاه تغییراتی ایجاد کرد. به عبارت دیگر، گیاه تلقیح‌شده تا حدودی توانست از طریق افزایش فعالیت آنزیمی از آثار سوء اکسیداسیون سلولی مصون بماند. از طرفی گزارش شده است که قارچ شبه‌میکوریز می‌تواند با تجمع H_2O_2 در سیتوزول قارچی، سطح هیف، اسپور و دیواره هیف و آریسکول، در حذف گونه‌های فعال اکسیژن به گیاه کمک کند. افزایش فعالیت آنزیم SOD، موجب افزایش سمیت‌زدایی یون سوپراکسید و کاهش آسیب اکسیداتیو به سلول از طریق تبدیل یون سوپراکسید به H_2O_2 و اکسیژن مولکولی شود (فستر و هاس، ۲۰۰۵). همچنین، ویو و همکاران (۲۰۱۰) نشان دادند که در شرایط تنش شوری تیمار ریشه گیاه نارنج سه برگ با قارچ میکوریزا در افزایش فعالیت آنزیم SOD در اندام هوایی گیاه موثر بود. نتایج مشابهی نیز در مطالعه روی گیاه ذرت تحت تنش خشکی (ژو و همکاران، ۲۰۱۱) گزارش شده است.

در شرایط تنش شوری محلول پاشی متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار منجر به افزایش فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز و غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن میزان فعالیت این آنزیم را کاهش داد. به نظر می‌رسد که متیل جاسمونات نقش مهمی در مسیر انتقال سیگنال در تنش اکسیداتیو با افزایش فعالیت CAT، SOD و POX بازی می‌کند. همچنین، گزارش شده است که انتقال سیگنال توسط متیل جاسمونات در حدود ۵۰ میکرو مول رخ می‌دهد و در غلظت بالاتر از ۱۰۰ میکرومول موجب اثر بازدارندگی می‌شود. گزارش شده است که متیل جاسمونات موجب کاهش اثرات ROS در توت‌فرنگی تحت تنش خشکی و در ذرت در معرض پاراکوات شده است. در برگ توت‌فرنگی، متیل جاسمونات نسبت اسیدهای چرب غشاء، که کمتر هدف رادیکال‌های آزاد بودند را تغییر داد. همچنین به منظور ترمیم آسیب آغاز شده توسط ROS، با تاثیر بر فعالیت و تجمع آنزیم‌های آنتی اکسیدان، موجب کاهش تنش اکسیداتیو شد (نورسته‌نیا و نوجوان اصغری، ۲۰۰۶؛ کرامت و همکاران، ۲۰۰۹).

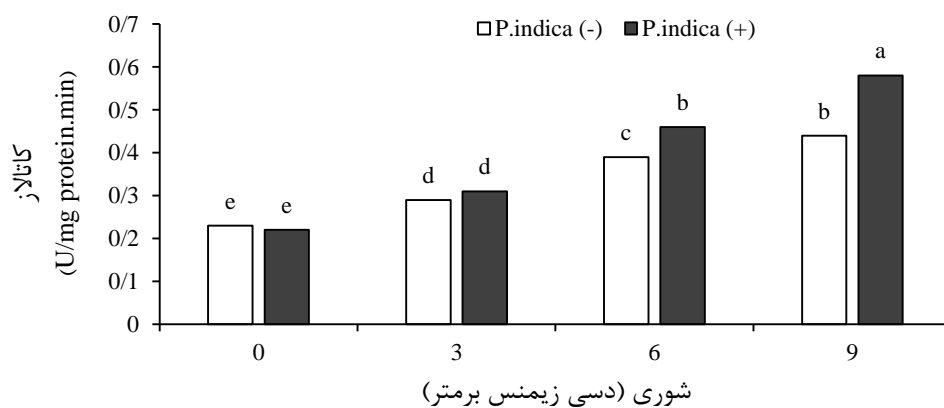
بنابراین، به نظر می‌رسد قارچ *P. indica* و محلول پاشی متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار می‌تواند بر بازدارندگی اثر شوری بر فعالیت متابولیکی برگ غلبه کند. به این ترتیب، افزایش مقاومت به تنش شوری در گیاهان همزیست با قارچ شبه‌میکوریز و محلول پاشی شده با متیل جاسمونات (۷۵ میکرومولار) می‌تواند با فعالیت متابولیکی بالاتر در این گیاهان مرتبط باشد.

۴-۱۳-۲- کاتالاز

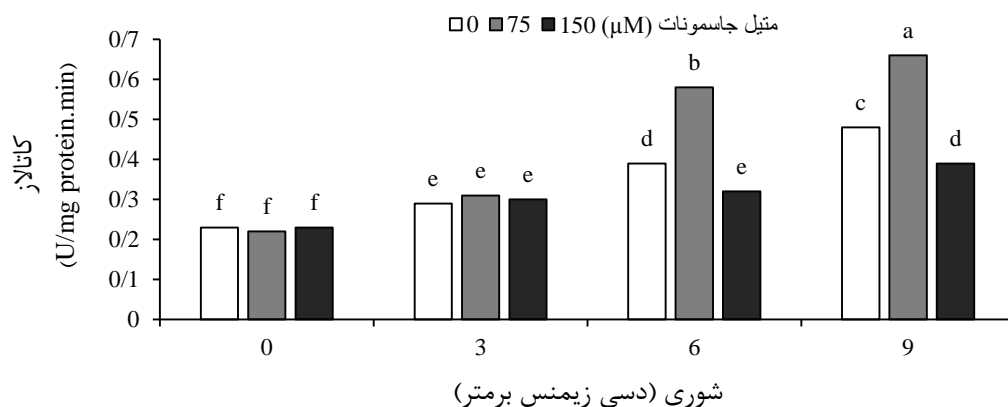
در آزمایش گلدانی، نتایج جدول تجزیه واریانس (جدول ۷) نشان داد اثرات اصلی، اثرات دوگانه و سه‌گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز برگ معنی‌دار بود (جدول ۷). نتایج مقایسه میانگین قارچ و شوری نشان داد (شکل ۴-۶۷) که با افزایش شوری فعالیت آنزیم کاتالاز در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت اما فقط در شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر اختلاف معنی‌داری بین گیاهان همزیست و فاقد قارچ مشاهده شد و اثر مثبت قارچ در این دوسطح شوری (شش و نه دسی زیمنس بر متر) به خوبی مشهود است. همچنین نتایج نشان داد (شکل ۴-۶۸) که با افزایش شوری بین سطوح متیل جاسمونات اختلاف معنی‌داری مشاهده شد به طوری که در

سطوح شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ و ۱۵۰ میکرومولار به ترتیب موجب افزایش و کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز نسبت به عدم کاربرد متیل جاسمونات (شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر) شد. همچنین نتایج (شکل ۴-۶۹) به وضوح افزایش میزان فعالیت آنزیم کاتالاز را در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات در حضور قارچ را نشان می‌دهد در مقایسه با افزایش غلظت متیل جاسمونات (۱۵۰ میکرومولار) اثرات نامطلوب بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز مشاهده شد.

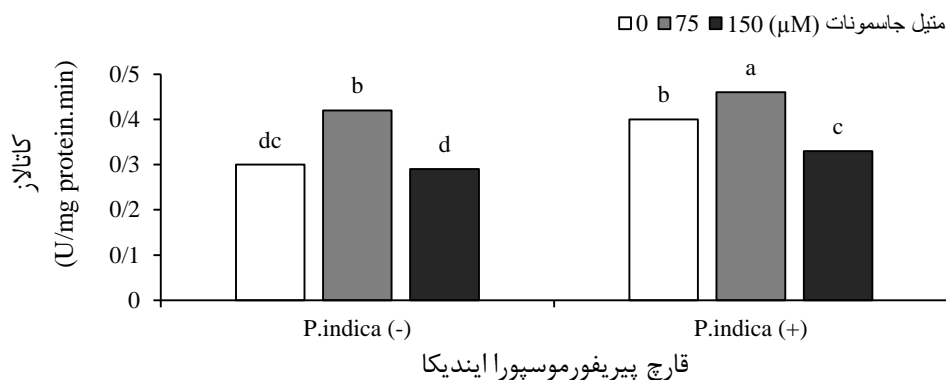
اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری نشان داد (شکل ۴-۷۰) که بیشترین میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در شرایط افزایش شوری و با کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات، در حضور قارچ (شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر) و عدم حضور قارچ (شوری نه دسی زیمنس بر متر) مشاهده شد (شکل ۴-۷۰).



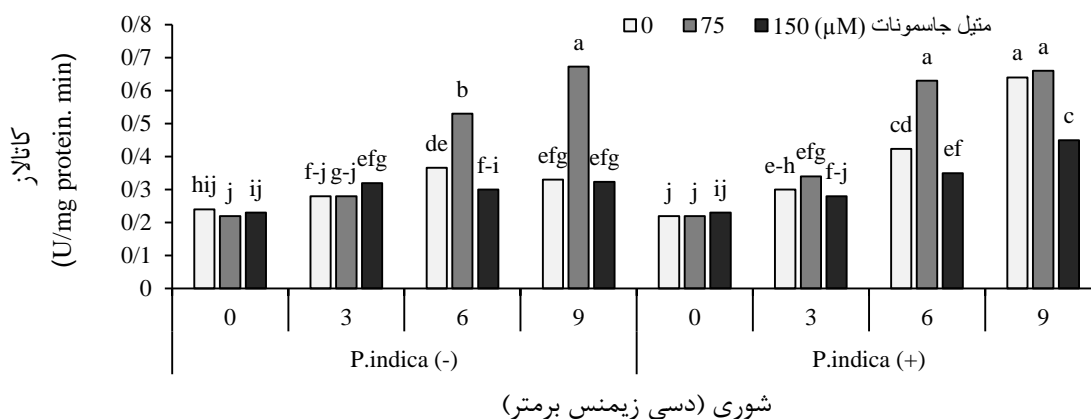
شکل ۴-۶۷- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۶۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

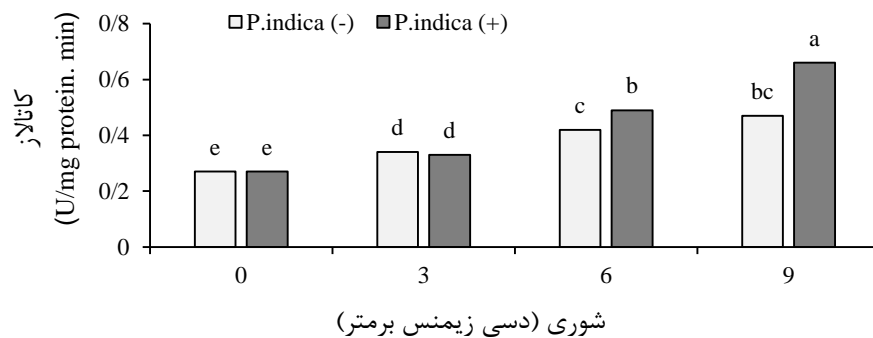


شکل ۴-۶۹- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

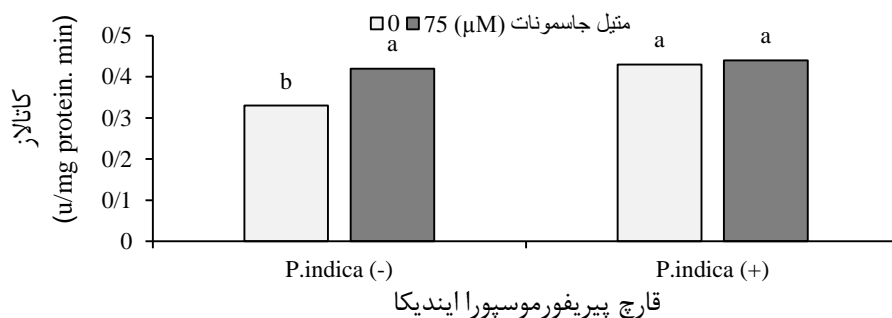


شکل ۴-۷۰- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه‌ای، علاوه بر معنی‌داری هر سه اثر اصلی، اثرات متقابل دوگانه قارچ با شوری و نیز قارچ و متیل‌جاسمونات معنی‌دار شد (جدول ۸). اثر متقابل قارچ و شوری نشان داد (شکل ۴-۷۱) که میزان فعالیت آنزیم کاتالاز با افزایش سطوح شوری در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت ولی فقط در سطح شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر بود که تفاوت معنی‌داری بین فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاهان همزیست و غیر همزیست مشاهده شد. بیشترین میزان فعالیت این آنزیم در حضور قارچ و در سطح نه دسی‌زیمنس بر متر (۲۸/۷۸ درصد افزایش نسبت به عدم حضور قارچ) مشاهده شد. نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۷۲) نشان می‌دهد که کاربرد هریک از تیمارهای قارچی و متیل-جاسمونات به طور جداگانه نقش موثری در افزایش فعالیت آنزیم کاتالاز داشتند و از نظر آماری در یک گروه قرار گرفتند. در حضور قارچ تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات مشاهده نشد. کمترین میزان فعالیت این آنزیم در شرایط عدم کاربرد متیل‌جاسمونات و بدون حضور قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۷۲).



شکل ۴-۷۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. مقادیر حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۲۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم کاتالاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه- ای. مقادیر حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

آنزیم کاتالاز نقش مهمی در جمع آوری پراکسید هیدروژن و کاهش اثرات تخریبی آن در پراکسی زوم و گلی اکسی زوم ایفا می نماید (سکین و همکاران، ۲۰۱۰). کاهش میزان کاتالاز در شوری نه دسی زیمنس برتر می تواند به دلیل فروپاشی پراکسی زوم مرتبط با پروتئازها (دییستفانو و همکاران، ۱۹۹۹)، بازدارندگی نوری (استرب و همکاران، ۱۹۹۸)، و وجود رادیکال های آزاد اکسیژن در شرایط تنش شوری و حمله آن ها به آنزیم های آنتی اکسیدان و ایجاد آسیب های اکسیداتیو باشد. با کاهش فعالیت آنزیم کاتالاز، تجمع H_2O_2 افزایش می یابد که این فرآیند نیز باعث کاهش آنزیم های کاتالاز و پراکسیداز می گردد. این امر، سبب آسیب به غشاهای بیولوژیک و پراکسیداسیون آن ها می شود (دل ریو و همکاران، ۱۹۹۸).

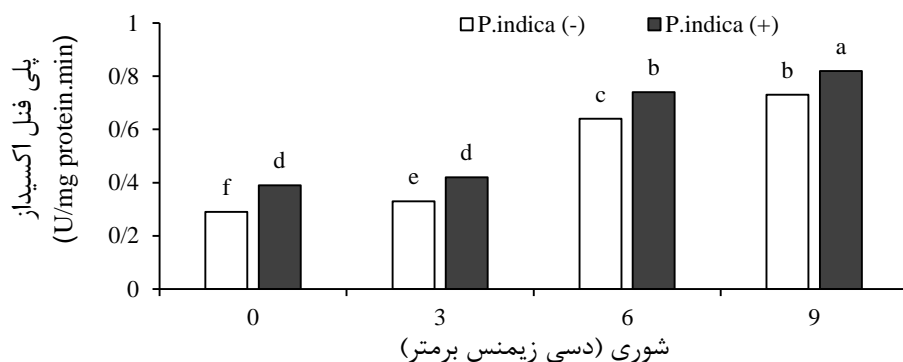
یافته های سایر محققین نشان داد فعالیت آنزیم کاتالاز در گیاهان همزیست با قارچ *P. indica* افزایش چشمگیری داشت. در این راستا، نشان داده شده است که در شرایط تنش شوری تیمار قارچ میکوریزا، فعالیت آنزیم کاتالاز را در اندام هوایی گیاه نارنج سه برگ افزایش داد (ژانگ و کایرکام، ۱۹۹۶). ژو و همکاران (۲۰۱۱) در مطالعه اثر تنش خشکی روی گیاه ذرت دریافتند که قارچ میکوریزا با افزایش معنی دار کاتالاز و تقویت سیستم آنتی اکسیدان تاثیر منفی تنش خشکی را در این گیاهچه ها کاهش داد. محلول پاشی متیل جاسمونات منجر به افزایش مقاومت به تنش به واسطه کاهش خسارت رادیکال های آزاد و افزایش ظرفیت آنتی اکسیدانی از جمله فعالیت کاتالاز می شود (کرامت و همکاران، ۲۰۰۹). در مطالعه حاضر، مالون دی آلدئید با افزایش فعالیت کاتالاز کاهش یافته که با نتایج گزارش

شده توسط فاروق و عثمان (۲۰۱۲) در مطالعه روی حبوبات و کرامت و همکاران (۲۰۰۹) در گیاه سویا مطابقت داشت.

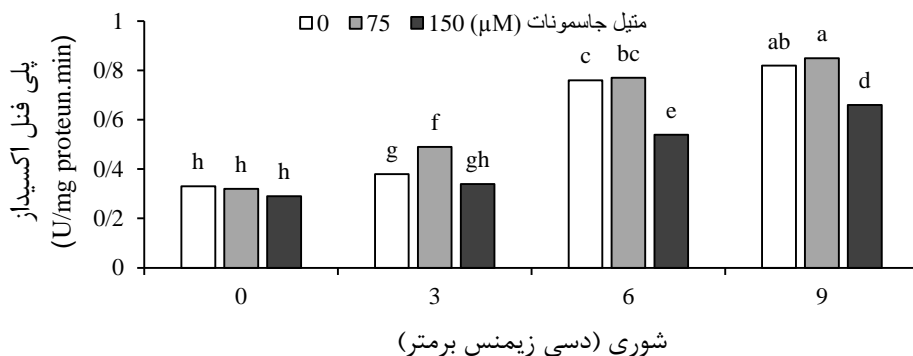
۴-۱۳-۳- پلی فنل اکسیداز (PPO)

در آزمایش گلدانی، نتایج نشان داد اثرات اصلی، اثرات متقابل دوگانه و سه‌گانه تلقیح قارچ، متیل-جاسمونات و شوری بر فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز معنی‌دار بود (جدول ۷). نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۷۳) نشان داد افزایش شوری موجب افزایش فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در حضور و عدم حضور قارچ شد و این افزایش در هر سطح شوری در شرایط حضور قارچ *P. indica* در مقایسه با عدم حضور قارچ به خوبی قابل مشاهده است، بیشترین میزان فعالیت این آنزیم در شوری نه دسی زیمنس برمتر و در حضور قارچ مشاهده شد. همچنین اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری نشان داد (شکل ۴-۷۴) که در شرایط تنش شوری اختلاف معنی‌داری بین غلظت‌های متیل جاسمونات وجود داشت و با افزایش شوری میزان فعالیت این آنزیم افزایش یافت. اما در سطح شوری شش و نه دسی زیمنس برمتر، با کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات در مقایسه با دو غلظت دیگر متیل جاسمونات (صفر و ۷۵ میکرومولار) میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز کاهش یافت.

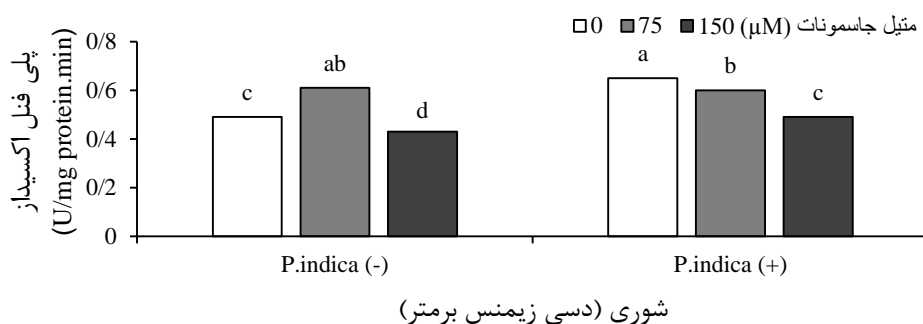
اثر متقابل سه‌گانه نشان داد (شکل ۴-۷۶) که بیشترین فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در ترکیب تیماری عدم کاربرد متیل جاسمونات، در شوری نه دسی زیمنس بر متر و در حضور قارچ (تا بیش از ۲۱ درصد افزایش نسبت به شاهد بدون قارچ) مشاهده شد. اما رفتار و برهمکنش قارچ و متیل جاسمونات در سطوح شوری متفاوت بود. به طوری با افزایش شوری (شش و نه دسی زیمنس برمتر) و کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات در حضور و عدم حضور قارچ فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز به طور معنی‌داری کاهش یافت.



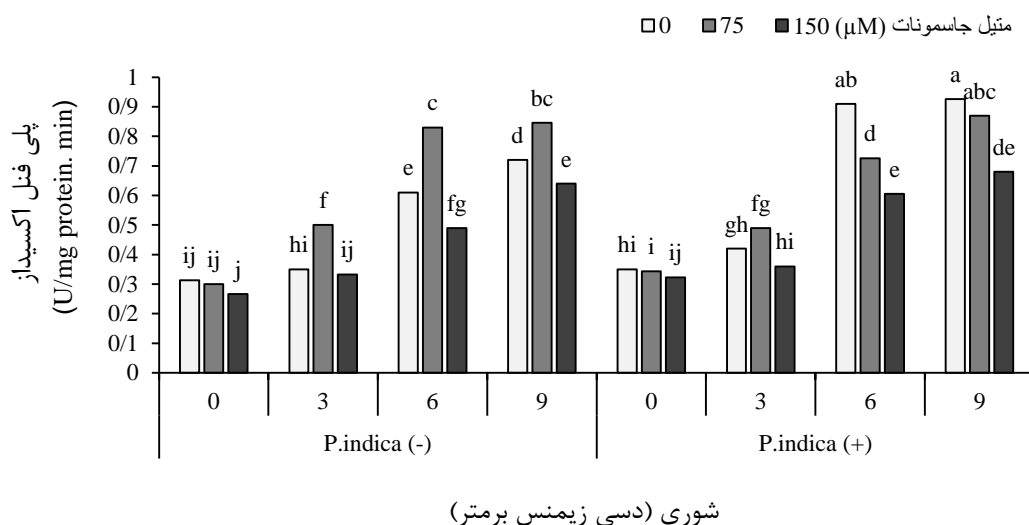
شکل ۴-۷۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعنای فلفلی آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۷۴- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعنای فلفلی آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

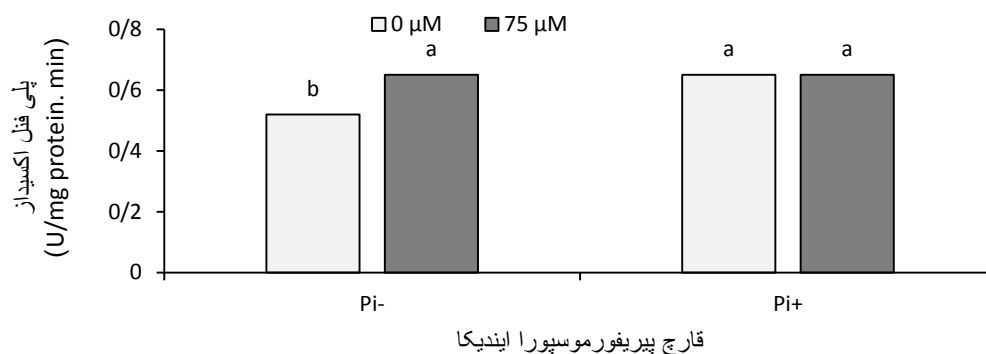


شکل ۴-۷۵- اثر قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعنای فلفلی آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۷۶- اثر متقابل سه گانه قارچ و متیل جاسمونات و شوری بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعناع فلفلی آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

نتایج بخش مزرعه‌ای، علاوه بر اثرات اصلی، برهمکنش قارچ و متیل جاسمونات نیز تأثیر معنی داری بر فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز داشت (جدول ۸). تنش ناشی از شوری میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز را در برگ‌های گیاه نعناع فلفلی به‌طور معنی داری افزایش داد و بیشترین فعالیت این آنزیم در شوری نه دسی زیمنس بر متر (حدود ۶۰ درصد افزایش نسبت به شاهد) به‌دست آمد (جدول ۴-۱۲). نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۷۷) نشان می‌دهد که کاربرد تیمار قارچی و متیل جاسمونات به‌طور جداگانه نقش موثری در افزایش فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز داشتند و از نظر آماری در یک گروه قرار گرفتند. در حضور قارچ تفاوت معنی داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد. کمترین میزان فعالیت این آنزیم در شرایط عدم کاربرد متیل جاسمونات و بدون حضور قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۷۷).



شکل ۴-۷۷- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان فعالیت آنزیم پلی فنل اکسیداز در برگ نعنای فلفلی آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

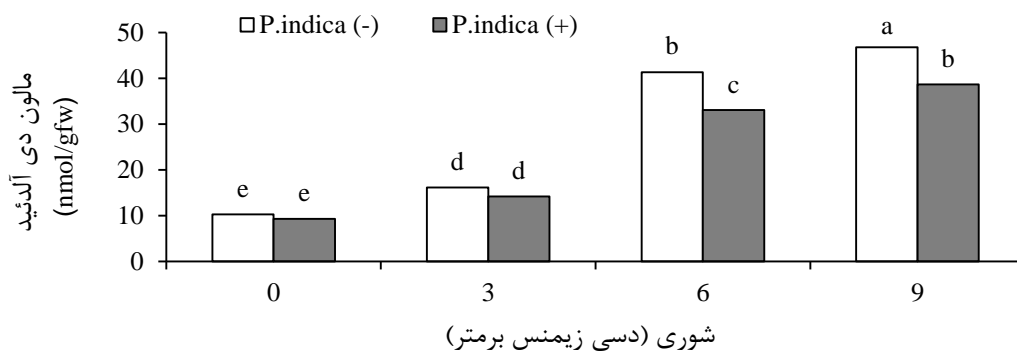
در آزمایش حاضر، مقایسه میزان فعالیت PPO در گیاهان شاهد نشان داد که در حالت طبیعی، مقدار قابل توجهی آنزیم PPO جهت انجام روند طبیعی فیزیولوژیک تولید می‌شود. افزایش فعالیت این آنزیم در گیاه در پاسخ به افزایش شوری نشان می‌دهد که گیاهان مورد مطالعه به‌منظور مقاومت در برابر تنش از یک سازوکار دفاعی آنتی‌اکسیدانی استفاده می‌کنند. در بررسی‌های انجام شده در زمینه‌ی تأثیر شوری بر میزان فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز در گیاه جو مشخص شد که با افزایش سطح شوری از ۲۵ به ۲۰۰ میلی‌مولار میزان این آنزیم افزایش یافت. با کاربرد میکوریزا در سطح شوری ۲۰۰ میلی‌مولار نیز افزایش معنی‌داری در میزان این آنزیم نسبت به سطوح دیگر شوری مشاهده شد (ترابی و فرزنامی سپهر، ۱۳۹۴). افزایش فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز احتمالاً در توسعه و رشد گیاهان تحت تنش در برابر تخریب اکسیداتیو نوری و بازدارندگی نوری، نقش موثری دارد (تارک و همکاران، ۲۰۰۶). نتایج آزمون همبستگی نشان داد بین فعالیت آنزیم پلی‌فنل‌اکسیداز و مقدار پرکسیداسیون لیپید (**۰/۷۰) همبستگی مثبت و معنی‌داری وجود دارد. در تیمار تلقیح با قارچ نسبت به عدم تلقیح، با افزایش فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز میزان خسارت به غشاء کاهش یافت و این آنزیم توانست در مقاومت به شوری مؤثر باشد. همچنین علت افزایش فعالیت پلی‌فنل‌اکسیداز در گیاهان محلول‌پاشی شده با متیل-جاسمونات می‌تواند ناشی از بیان ژن‌های دفاعی مربوط به سنتز متابولیت‌های ثانویه مانند PPO در

پاسخ به تنش اکسیداتیو باشد (فاروک و همکاران، ۲۰۱۶) این عمل باعث کاهش اثرات مخرب شوری در گیاه نعناع فلفلی و جمع‌آوری بهتر گونه‌های اکسیژن فعال شده است.

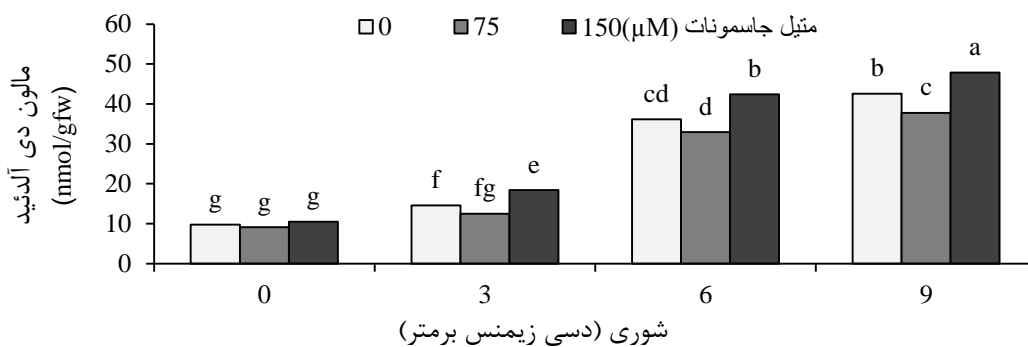
۴-۱۴- مالون دی‌آلدئید (MDA)

نتایج بخش گلدانی این پژوهش نشان داد اثرات اصلی شوری، تلقیح قارچ و متیل‌جاسمونات و اثرات متقابل دوگانه بین آن‌ها بر فعالیت آنزیم پلی‌فنل اکسیداز معنی‌دار بود (جدول ۷). میزان مالون-دی‌آلدئید (MDA) با افزایش سطوح شوری در حضور و عدم حضور قارچ افزایش یافت. ولی فقط در سطح شش و نه دسی‌زیمنس بر متر بود که تفاوت معنی‌داری بین گیاهان همزیست و غیر همزیست مشاهده شد. همزیستی نعناع فلفلی با قارچ شبه میکوریز به گیاه امکان مقاومت بهتر در برابر آسیب‌های وارده به لیپیدهای غشایی ناشی از تنش شوری را داد به طوری که میزان مالون دی‌آلدئید در گیاهان همزیست با *P. indica* در سطح شش و نه دسی‌زیمنس کاهش چشمگیری داشت (شکل ۴-۷۸). بررسی اثر متقابل متیل‌جاسمونات و شوری نشان داد که در شرایط تنش شوری، اختلاف معنی‌داری بین غلظت‌های متیل‌جاسمونات مشاهده شد. کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل-جاسمونات موجب کاهش میزان مالون دی‌آلدئید نسبت به عدم کاربرد متیل‌جاسمونات شد و این کاهش تنها در سطح نه دسی‌زیمنس بر متر (کاهش ۱۱/۳۳ درصدی نسبت به عدم کاربرد متیل-جاسمونات در سطح شوری نه دسی‌زیمنس بر متر) مشاهده شد و در دیگر سطوح تنش تفاوت معنی-داری با عدم کاربرد متیل‌جاسمونات نداشت. اما در شرایط تنش، غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن موجب افزایش میزان مالون دی‌آلدئید نسبت به عدم کاربرد متیل‌جاسمونات شد. به طوری که، بیشترین میزان مالون دی‌آلدئید در شرایط شوری نه دسی‌زیمنس بر متر و کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات مشاهده شد (شکل ۴-۷۹). نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۸۰) نشان می‌دهد که کاربرد تیمار قارچی و متیل‌جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار به طور جداگانه نقش موثری در کاهش میزان مالون دی‌آلدئید داشتند. اما کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات در حضور

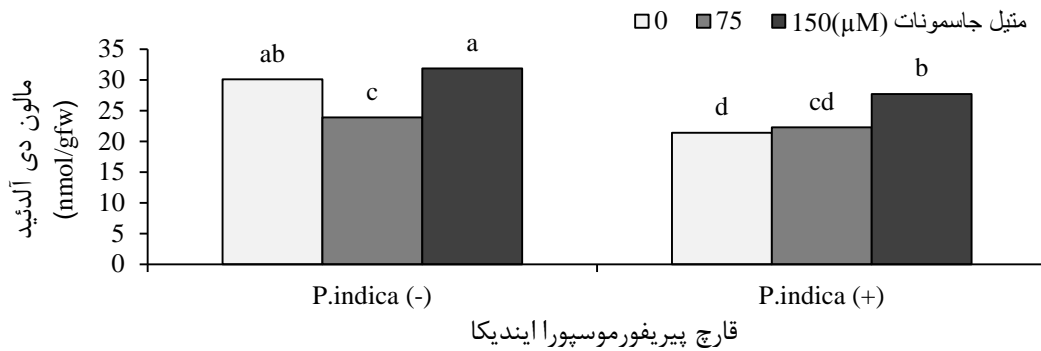
قارچ تفاوت معنی داری در میزان این صفت مشاهده نشد. محلول پاشی غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل-جاسمونات موجب افزایش معنی دار مالون دی آلدئید در حضور قارچ شد (شکل ۴-۸۰).



شکل ۴-۷۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

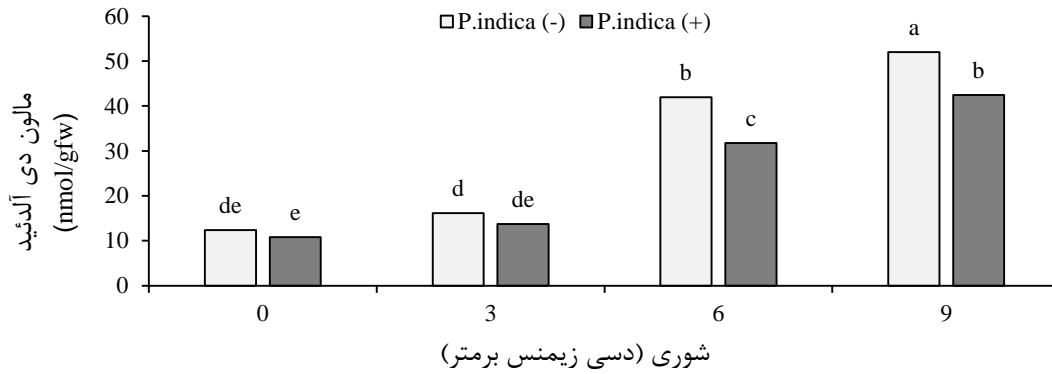


شکل ۴-۷۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

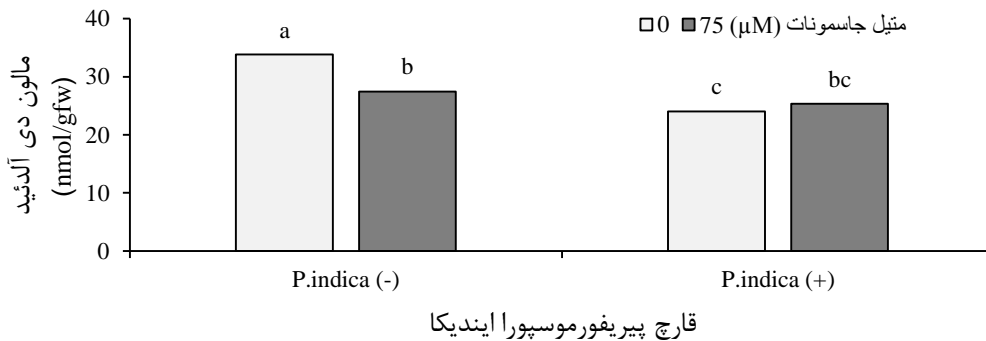


شکل ۴-۸۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

بر اساس نتایج آزمایش مزرعه‌ای، علاوه بر اثرات اصلی، اثرات متقابل دوگانه شوری با قارچ همچنین قارچ و متیل جاسمونات معنی‌دار شدند (جدول ۷)، نتایج به‌دست آمده از اثر متقابل قارچ و شوری در گلدان توسط آزمایش مزرعه‌ای تأیید شد، به طوری که با افزایش شوری تجمع میزان مالون دی‌آلدئید در حضور و عدم حضور قارچ به‌طور معنی‌داری افزایش یافت. این افزایش میزان مالون دی‌آلدئید در حضور قارچ کمتر از گیاهان شاهد بدون قارچ بود و این کاهش فقط در سطح شوری شش و نه دسی زیمنس برمتر مشاهده شد و در سطوح پایین و بدون تنش تفاوت معنی‌داری بین حضور و عدم حضور قارچ در این صفت مشاهده نشد (شکل ۴-۸۱). طبق شکل ۴-۸۲، در گیاهان شاهد، محلول‌پاشی متیل جاسمونات موجب کاهش معنی‌دار مالون دی‌آلدئید شد. اما تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات در گیاهان همزیست مشاهده نشد. افزودن قارچ به تنهایی موجب کاهش ۲۹ درصدی مالون دی‌آلدئید شد که نشان‌دهنده تأثیرگذاری بیشتر قارچ نسبت به متیل جاسمونات بود (شکل ۴-۸۲).



شکل ۴-۸۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعهای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

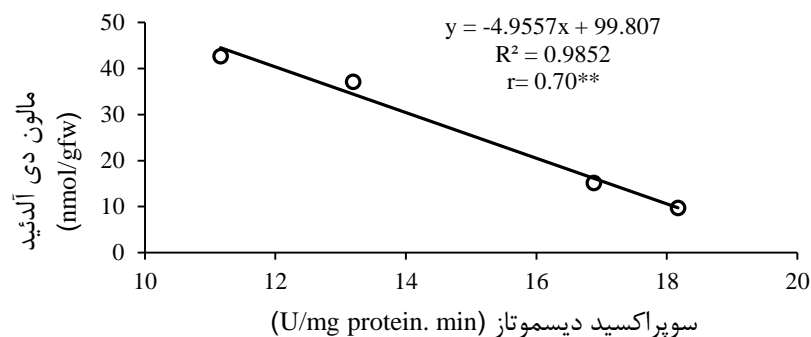


شکل ۴-۸۲- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان مالون دی آلدئید در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعهای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

با توجه به نقش کلیدی غشاها در تنظیم متابولیسم سلول و اندامک‌ها، از میزان پراکسیداسیون لیپیدی به عنوان معیار ارزیابی آسیب به غشاهای زیستی و به عنوان شاخص افزایش تنش اکسیداتیو مطرح می‌شود (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۹۲) پراکسیداسیون لیپید یک فرایند وابسته به رادیکال‌های آزاد است. رادیکال‌های آزاد اکسیژن و آنیون‌های سوپراکسید به اسیدهای چرب غیراشباع حمله کرده و موجب تغییر ساختار و عمل غشا و در نهایت شکل‌گیری تولیدات سنتزی مانند آلدئیدها می‌شود (بالتروشات و همکاران، ۲۰۰۸). افزایش پراکسیداسیون لیپید در گیاهان تحت تنش شوری ناتوانی سازوکار تحمل گیاه به تنش‌های اکسیداتیو را نشان می‌دهد و کاهش در مقدار آن در

تیمارهای قارچی و متیل جاسمونات (شکل ۴-۷۸ و ۴-۷۹) نشان دهنده استحکام چنین سازوکارهایی در گیاه می باشد.

نتایج این پژوهش نشان داد که همزیستی نعناع فلفلی با قارچ شبه میکوریز به گیاه امکان مقاومت بهتر در برابر آسیب‌های وارده به لیپیدهای غشایی ناشی از تنش شوری را داد به طوری که میزان MDA در گیاهان همزیست با *P. indica* به ویژه در سطوح شوری بالا کاهش چشمگیری داشت. در این پژوهش با افزایش سطح شوری، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و حذف کننده مناسب ROS، از قبیل کاتالاز، پلی‌فنل‌اکسیداز و سوپراکسید دیسموتاز افزایش یافت و این امر مانع از پراکسیداسیون چربی‌های غشا شد و با کاهش اثرات تخریبی این ترکیب مقدار مالون‌دی‌آلدئید که حاصل فعالیت پراکسیداسیون است کاهش پیدا کرد. رابطه خطی منفی و معنی‌دار MDA با میزان فعالیت سوپراکسید دیسموتاز ($R^2 = 0.98^{**}$; $P < 0.01$) موید این امر است (شکل ۴-۸۳). بدین ترتیب، تیمار با قارچ از طریق فعالیت بیشتر آنزیم‌ها، MDA کمتر و پایداری لیپید بیشتری داشتند. نتایج به دست آمده با یافته‌های محققان دیگر در همزیستی میکوریزا در گیاهان مختلف از قبیل فلفل (کایا و همکاران، ۲۰۰۹) مبنی بر کاهش نشت الکترولیت غشا تحت شرایط تنش شوری و کاهش میزان MDA و نشت الکترولیت غشا تحت تنش خشکی در ذرت (ژو و همکاران، ۲۰۱۱) مطابقت داشت.



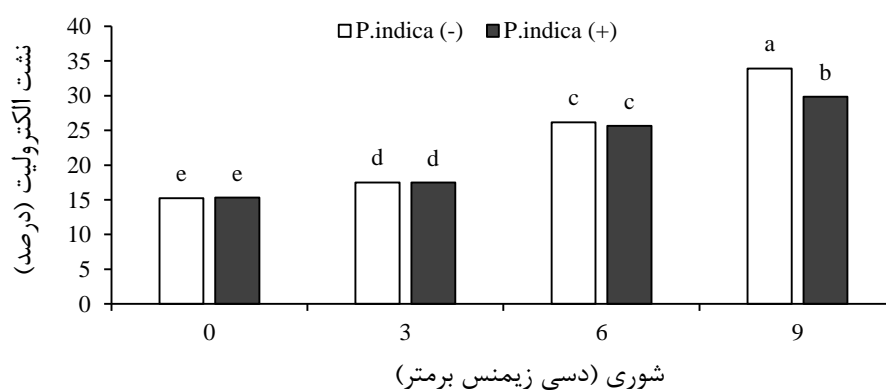
شکل ۴-۸۳- رابطه بین مالون‌دی‌آلدئید و فعالیت آنتی‌اکسیدانی سوپراکسید دیسموتاز در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی.

نتایج این مطالعه نشان داد که غلظت کم متیل جاسمونات (۷۵ میکرومولار) موجب کاهش پراکسیداسیون لیپید و تشکیل مالون دی‌آلدئید و غلظت بالای آن موجب افزایش مالون دی‌آلدئید شد. مشابه نتایج این تحقیق در بادام زمینی گزارش شده است که متیل جاسمونات در غلظت‌های ۱۰۰ و ۲۵۰ میکرومولار باعث افزایش معنی‌دار مالون دی‌آلدئید در برگ و ریشه گیاه شد (کوماری و همکاران، ۲۰۰۶). همچنین در گیاه گوجه فرنگی بعضی غلظت‌های متیل جاسمونات با القای NADP اکسیداز (مسئول تولید سریع پراکسید هیدروژن) موجب تنش اکسیداتیو در گیاه شده است (اروزکو-کاردناس و همکاران، ۲۰۰۱). در حالی که وانگ (۱۹۹۹) در بررسی تأثیر متیل جاسمونات روی توت فرنگی گزارش کرد که متیل جاسمونات، میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء و احیاء آنها را کاهش داد. همچنین حسینی و همکاران (۱۳۸۷) در بررسی تأثیر متیل جاسمونات و اتیلن روی کلزا گزارش کردند که اتیلن باعث افزایش پراکسیداسیون لیپید گردیده در حالی که متیل جاسمونات پراکسیداسیون لیپید را به طور معنی‌داری کاهش داد که نشان‌دهنده کاهش خسارت اکسیداتیو به موجب استفاده از متیل جاسمونات می‌باشد. همچنین در گزارشی کاهش میزان مالون دی‌آلدئید در گیاه ذرت به دلیل افزایش سطح اسید آسکوربیک در حضور متیل جاسمونات بیان شده است (لی و همکاران، ۱۹۹۸).

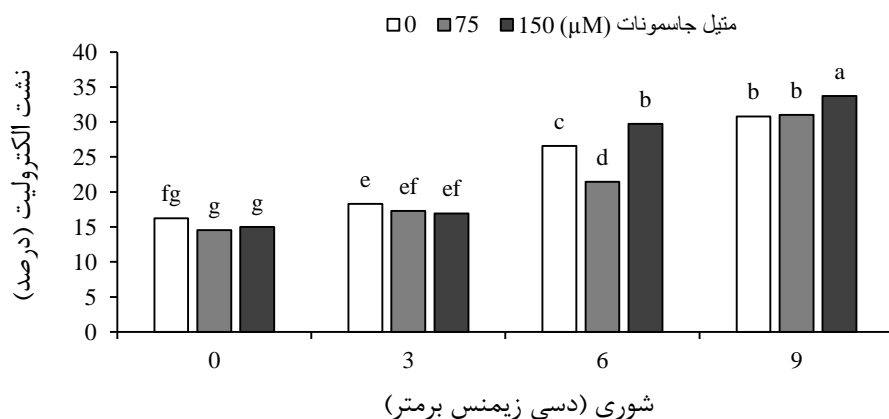
۴-۱۵- نشت الکترولیت

در آزمایش گلدانی، نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد که اثرات اصلی و اثرات متقابل دوگانه و سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان نشت الکترولیت برگ نعنای فلفلی معنی‌دار شد (جدول ۷). طبق نتایج مقایسه میانگین قارچ و شوری (شکل ۴-۸۴) با افزایش شوری میزان نشت الکترولیت در حضور و عدم حضور قارچ به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای افزایش یافت. اثر مثبت قارچ بر کاهش نشت الکترولیت تنها در سطح نه دسی زیمنس برمتر مشاهده شد و در دیگر سطوح شوری اختلاف معنی‌دار در حضور و عدم حضور قارچ در میزان نشت الکترولیت مشاهده نشد. براساس نتایج این آزمایش (شکل ۴-۸۵) تنش شوری باعث افزایش معنی‌دار درصد نشت الکترولیت از غشاء برگ در شرایط

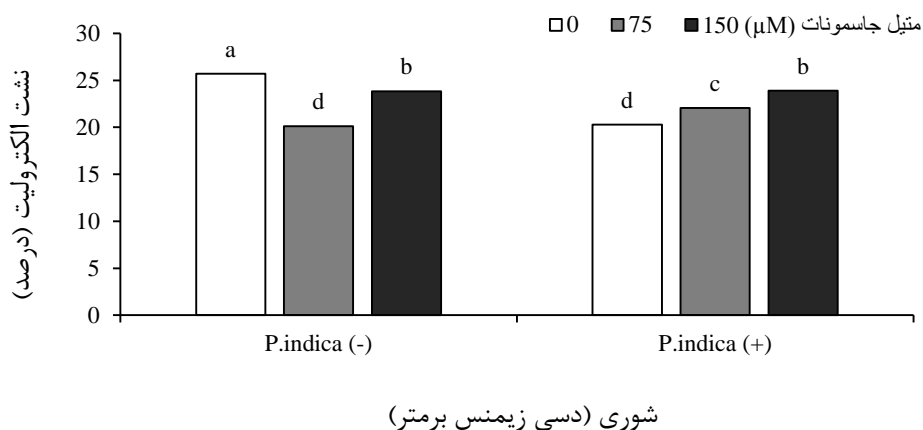
کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات شد. با افزایش شوری تفاوت معنی داری بین غلظت‌های متیل- جاسمونات مشاهده شد. در سطوح شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۱۵۰ میکرومولار به طور معنی داری میزان نشت الکترولیت در برگ را افزایش داد. اما اثر مثبت غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات در کاهش میزان نشت الکترولیت در شوری شش دسی زیمنس بر متر مشاهده شد. نتایج مقایسه میانگین قارچ و متیل جاسمونات نیز نشان داد (شکل ۴-۸۶) که میزان نشت الکترولیت در کاربرد متیل جاسمونات و تلقیح قارچ کمتر از شاهد بود اما کاربرد متیل- جاسمونات در حضور قارچ میزان نشت الکترولیت را افزایش داد. اثر متقابل سه گانه نشان داد (شکل ۴-۸۷) که بیشترین میزان نشت الکترولیت در ترکیب تیماری، شوری نه دسی زیمنس در عدم حضور قارچ و کاربرد غلظت‌های صفر و ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات مشاهده شد. اما رفتار و برهمکنش قارچ و متیل جاسمونات در سطوح شوری متفاوت بود. به طوری که در حضور قارچ کاربرد متیل- جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار در شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر به طور معنی داری میزان نشت الکترولیت را کاهش یافت.



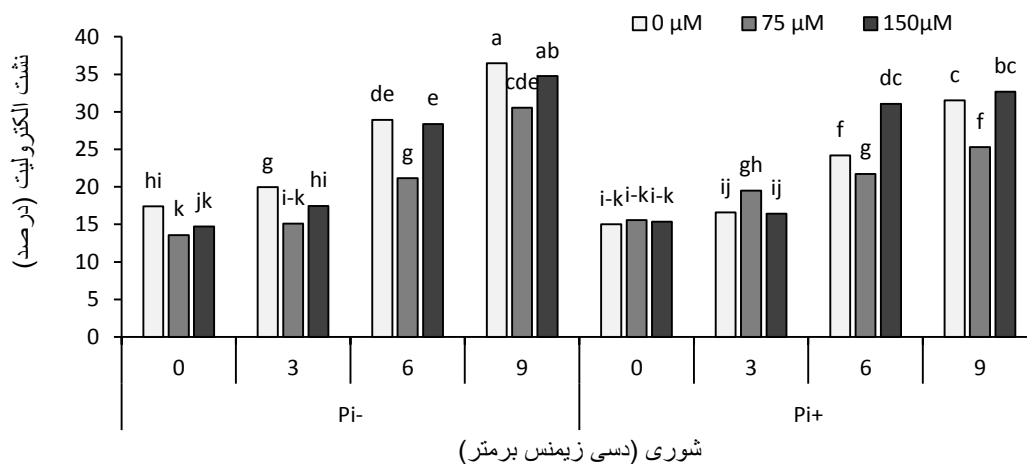
شکل ۴-۸۶- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۸۵- اثر متقابل جاسمونات و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

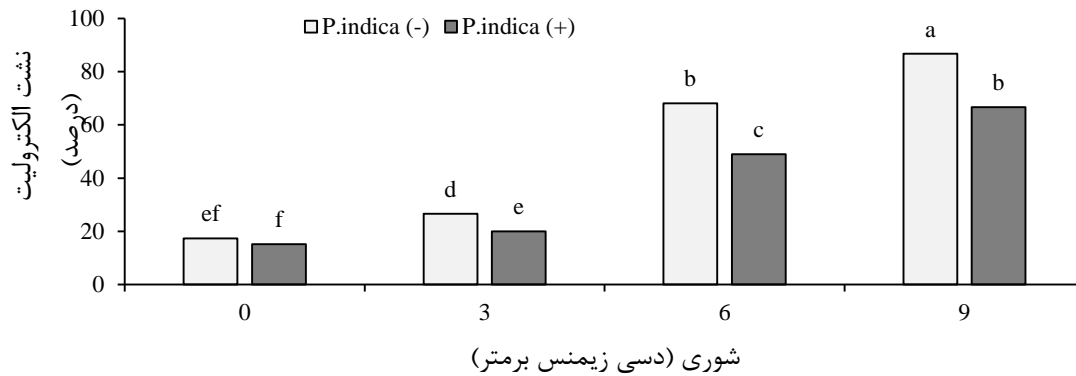


شکل ۴-۸۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

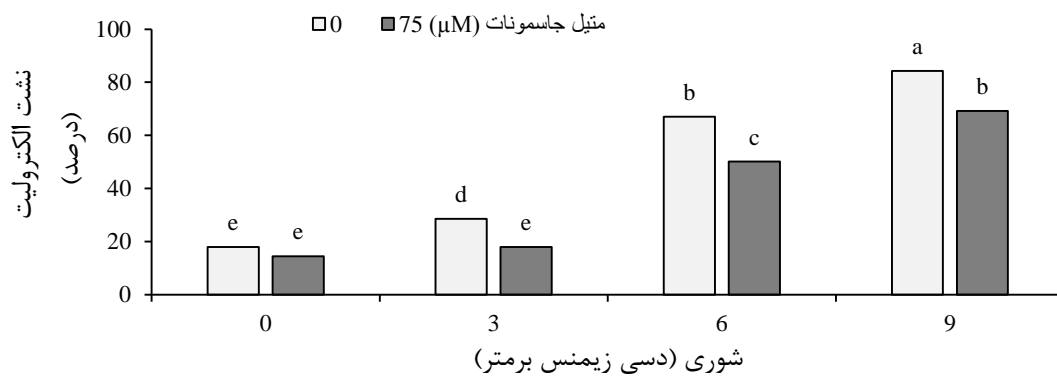


شکل ۴-۸۷- اثر متقابل سه گانه قارچ، متیل جاسمونات و شوری بر میزان نشت الکترولیت در برگ نعناع در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

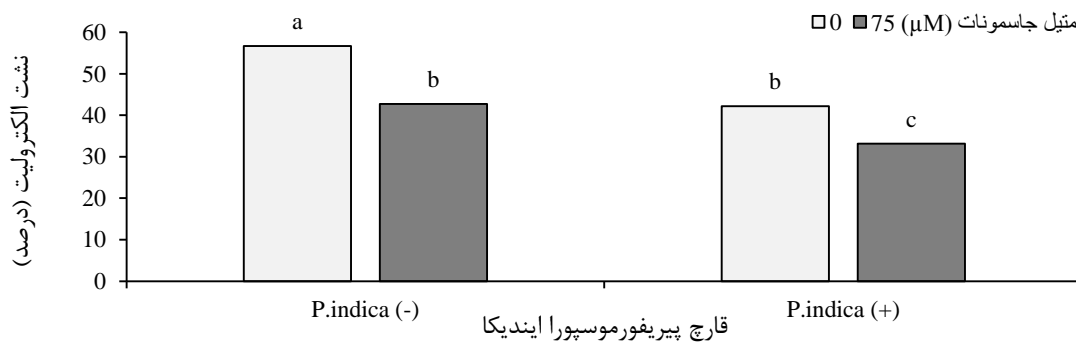
در آزمایش مزرعه‌ای، نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد اثرات اصلی قارچ، متیل جاسمونات و شوری و اثرات متقابل بین آن‌ها میزان نشت الکترولیت برگ گیاه نعناع فلفلی را به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار داد (جدول ۸). در هر دو شکل ۴-۸۸ و ۴-۸۹ مشاهده می‌شود که تنش شوری و افزایش غلظت آن در تیمارهای مورد بررسی به شکل معنی‌دار میزان نشت الکترولیت در برگ را افزایش داد. بیشترین مقادیر نشت الکترولیت در شوری نه دسی زیمنس بر متر و در برگ گیاهانی ثبت شد که قارچ و متیل جاسمونات دریافت نکرده بودند. بر اساس نتایج اثر متقابل شکل ۴-۸۸ همزیستی با قارچ *P. indica* توانست تا حد زیادی اثرات منفی شوری بر افزایش نشت الکترولیت غشاء برگ را تقلیل دهد (شکل ۴-۸۸). در شرایط تنش شوری محلول‌پاشی متیل جاسمونات نیز تأثیر مثبتی بر کاهش نشت الکترولیت در برگ داشت (شکل ۴-۸۹). کاربرد متیل جاسمونات در حضور و عدم حضور قارچ موجب کاهش میزان نشت الکترولیت شد ولی بیشترین اثر مثبت متیل جاسمونات در کاهش نشت الکترولیت، (۴۱/۵۱ درصد کمتر از شاهد بدون قارچ) در شرایطی که قارچ حضور داشت مشاهده شد (شکل ۴-۹۰).



شکل ۴-۸۸- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان نشست الکترولیت در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۸۹- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر میزان نشست الکترولیت در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۹۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان نشست الکترولیت در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

پایداری غشاء از جمله ویژگی‌های فیزیولوژیک است که تحت تأثیر تنش‌های محیطی قرار می‌گیرد. تنش‌های محیطی از طریق ایجاد گونه‌های فعال اکسیژن در داخل سلول موجب کاهش پایداری غشاء و نشت مواد سیتوپلاسمی از آن شده و این امر افزایش نسبت هدایت الکتریکی را به دنبال دارد. نشت الکتروولت به عنوان شاخص پایداری غشاء تحت تنش شوری افزایش می‌یابد (مانچاندا و جرج، ۲۰۰۸). بین درصد نشت الکتروولت و میزان پراکسیداسیون لیپیدهای غشا در شرایط مزرعه رابطه‌ی خطی و مثبت ($R^2 = 0.99^{**}$; $P < 0.01$) وجود داشت. چراکه افزایش نشت الکتروولتی غشا ناشی از رادیکال‌های اکسیژن فعال تولیدشده در تنش اکسیداتیو است که بر لیپیدهای موجود در غشای سلول و اندامک‌های درون سلولی تأثیر گذاشته و موجب اختلال در کارکرد و ساختار غشاهای سلولی شده و میزان نشت مواد سیتوپلاسمی و هدایت الکتریکی سلولی را افزایش می‌دهد. به‌هم‌ریختگی غشا در پاسخ به افزایش شوری به صورت افزایش در نشت یونی توسط محققین دیگر نیز گزارش شده است (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۹۰؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۱). اشرف و علی (۲۰۰۸) گزارش کردند که افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان نشت‌پذیری نسبی غشاءها را کاهش داد. آن‌ها نتیجه گرفتند که پایداری غشاءها و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان به نحو بسیار مؤثری می‌تواند در تفکیک و شناسایی ارقام کلزای متحمل به شوری عمل کند. نتایج این مطالعه حاکی از کاهش قابل توجه نشت الکتروولت در برگ‌های نعنای فلفلی تحت تنش به دنبال تلقیح قارچی و کاربرد متیل‌جاسمونات بود (شکل ۴-۸۸ و شکل ۴-۸۹). احتمالاً کاهش میزان نشت یونی در تیمار با قارچ مورد مطالعه می‌تواند ناشی از آسیب کمتر به غشا بر اثر تنش شوری باشد که بیانگر عملکرد خوب سازوکارهای دفاعی فعال در سیتوسول است (اسفندیاری و همکاران، ۱۳۹۰). نتایج به‌دست آمده با یافته‌های محققان دیگر در همزیستی میکوریزا در گیاهان مختلف از قبیل فلفل (کایا و همکاران، ۲۰۰۹) مبنی بر کاهش نشت الکتروولت غشا تحت شرایط تنش شوری و کاهش میزان MDA و نشت الکتروولت غشا تحت تنش خشکی در ذرت (ژو و همکاران، ۲۰۱۱) مطابقت داشت.

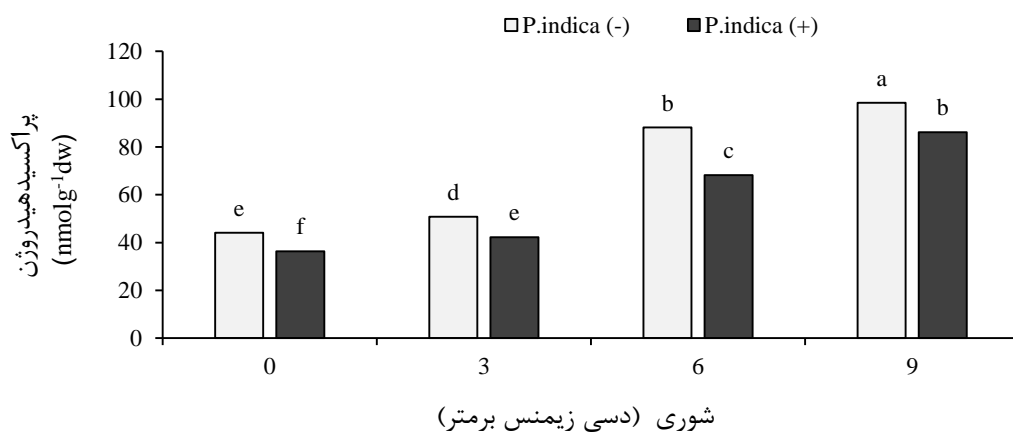
۴-۱۶- پراکسید هیدروژن

یافته‌های پژوهش آزمایش گلدانی، نشان داد تنها اثرات اصلی شوری، تلقیح با قارچ شبه میکوریز و محلول پاشی با متیل جاسمونات تأثیر معنی داری بر میزان پراکسید هیدروژن داشتند (جدول ۷). بر اساس نتایج میزان پراکسید هیدروژن با افزایش سطوح شوری به طرز چشمگیری (در سطح نه دسی‌زیمنس بر متر با ۴۴/۴۷ درصد نسبت به شاهد) افزایش یافت. همزیستی قارچ میزان پراکسید هیدروژن را کاهش داد. اما در کاربرد متیل جاسمونات تنها غلظت ۱۵۰ میکرومولار تأثیر معنی داری بر میزان پراکسید هیدروژن نسبت به شاهد داشت و میزان این صفت را ۷/۵۸ درصد نسبت به شاهد افزایش داد (جدول ۴-۱۳).

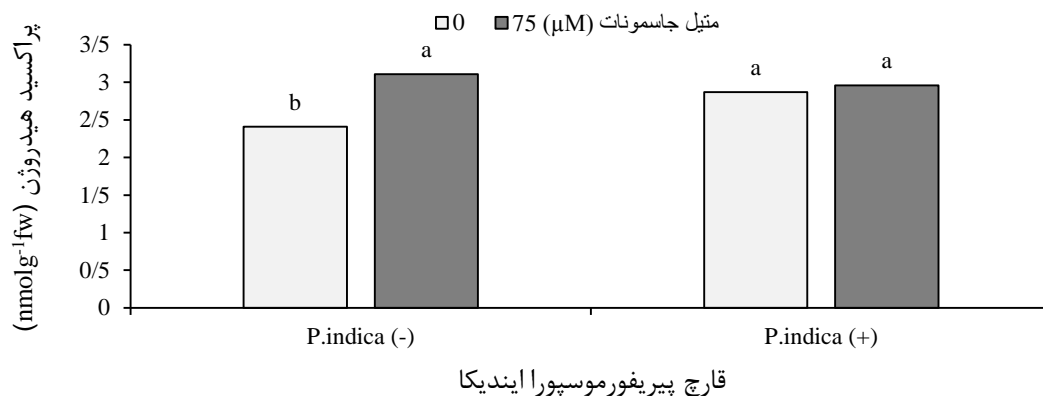
جدول ۴-۱۳- تأثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات و تنش شوری بر میزان پراکسید هیدروژن برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی

پراکسید هیدروژن (nmol g ⁻¹ dw)	تیمار
	شوری (دسی‌زیمنس بر متر)
۱/۸۶ ^d	۰
۲/۱۴ ^c	۳
۳/۰۱ ^b	۶
۳/۳۵ ^a	۹
	متیل جاسمونات (میکرومولار)
۲/۵۶ ^b	۰
۲/۴۱ ^b	۷۵
۲/۷۷ ^a	۱۵۰
	قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا
۲/۶۹ ^a	شاهد
۲/۴۹ ^b	<i>P.indica</i>

در آزمایش مزرعه‌ای، اثرات اصلی شوری و متیل‌جاسمونات و اثر متقابل قارچ و شوری، همچنین قارچ و متیل‌جاسمونات تأثیر معنی‌داری بر میزان پراکسید هیدروژن داشت. با افزایش شوری میزان پراکسید هیدروژن در حضور و عدم حضور قارچ به‌طور قابل‌ملاحظه‌ای افزایش یافت. در تمام سطوح شوری حضور قارچ در گیاه موجب کاهش میزان پراکسید هیدروژن شد. بیشترین میزان پراکسید هیدروژن در شوری نه دسی‌زیمنس بر متر در گیاهان بدون قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۹۱). طبق شکل ۴-۹۲، کاربرد متیل‌جاسمونات در گیاهان شاهد بدون قارچ میزان پراکسید هیدروژن را افزایش داد اما در حضور قارچ تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۹۲).



شکل ۴-۹۱- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان پراکسید هیدروژن در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



کل ۴-۹۲ اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان پراکسید هیدروژن در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

پژوهش‌های گوناگون نشان داد میزان بالای پراکسید هیدروژن باید به بهترین نحو جاروب شود، در غیر اینصورت موجب آسیب مولکول‌های زیستی و غشا سلولی و در نهایت پراکسیداسیون چربی‌ها می‌شود (یعقوبیان و همکاران، ۲۰۱۴). شواهد حاکی از آن است که H₂O₂ می‌تواند به عنوان مولکول سیگنالی‌نگ و پیام رسان ثانویه در گیاهان عمل کند (کوان و همکاران، ۲۰۰۸). اخیراً پژوهشگران بسیاری گزارش کرده‌اند که تجمع H₂O₂ به هنگام تنش شوری به عنوان سیگنالی برای پاسخ سازگاری به تنش عمل می‌کند و بنابراین کنترل دقیق میزان غلظت آن برای هموستازی سلول حیاتی می‌باشد (رجیناتو و همکاران، ۲۰۱۴). مطالعات گذشته نشان داد قارچ *P. indica* تجمع آسکوربات در سلول‌های ریشه گیاه میزبان را تحریک می‌کند. اسید آسکوربیک به عنوان ماده اولیه در چرخه آسکوربات گلوکاتینون برای سم‌زدایی H₂O₂ عمل می‌کند. به علاوه، به طور مستقیم رادیکال‌های آزاد اکسیژن را خنثی می‌کند (بالتروشات و همکاران، ۲۰۰۸). به این ترتیب، با افزایش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی گیاهان همزیست با قارچ در دفع H₂O₂ تولید شده در اثر تنش بهتر عمل کرده و میزان پراکسیداسیون چربی‌ها پایین می‌آید. در این تحقیق میزان پراکسید هیدروژن در کاربرد متیل-جاسمونات افزایش یافت. القاء تنش اکسیداتیو در گیاهان تحت تیمار متیل جاسمونات گزارش شده است (چونگ و همکاران، ۲۰۰۵). همچنین در برخی مطالعات گزارش شده است که بعضی از غلظت-های متیل جاسمونات ممکن است NADPH اکسیداز، که مسئول تولید سریع پراکسید هیدروژن در

زمان تنش می باشد، را القاء کند (آسادا و تاکاهاشی، ۱۹۸۷). تولید سریع پراکسید هیدروژن، همچنین، در گیاهان گوجه فرنگی در طی سه دقیقه بعد از تیمار با متیل جاسمونات مشاهده شده - است (اروزکو-کارداناس و همکاران، ۲۰۰۱). بین فعالیت کاتالاز و میزان پراکسید هیدروژن همبستگی مثبتی ($r = 0.78^{**}$; $P < 0.01$) وجود داشت. از آنجا که پراکسید هیدروژن سوبسترای آنزیم‌های کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز می‌باشد می‌توان فرض کرد که فعالیت افزایش یافته کاتالاز ممکن است در بخشی نتیجه‌ای از تولید پراکسید هیدروژن در گیاهچه‌های تیمار شده با متیل جاسمونات در مقایسه با شاهد باشد.

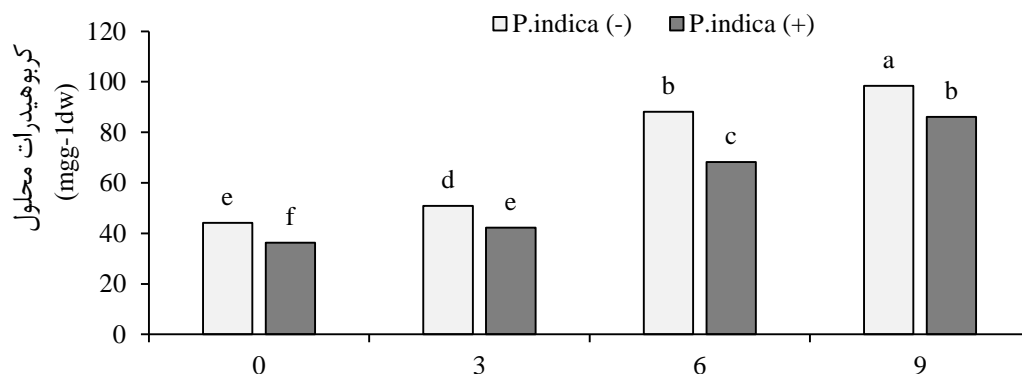
۴-۱۷- کربوهیدرات محلول

در آزمایش گلدانی، تنش ناشی از شوری، اثرات اصلی تلقیح قارچ و کاربرد متیل جاسمونات در گیاه نعناع فلفلی اثر معنی‌داری بر میزان کربوهیدرات محلول برگ داشتند، در حالی که اثرات متقابل آنها از لحاظ آماری معنی‌دار نبود (جدول ۷). همان‌طور که نتایج مقایسه میانگین (جدول ۴-۱۴) نشان می‌دهد با افزایش میزان شوری میزان کربوهیدرات محلول برگ افزایش یافت. این افزایش در سطح نه‌دسی‌زیمنس بر متر با ۴۴/۲۵ درصد افزایش نسبت به شاهد به حداکثر میزان خود رسید. نتایج، همچنین، حاکی از تأثیر معنی‌دار تیمار قارچ بر میزان کربوهیدرات محلول برگ نعناع فلفلی (۸/۲۷ درصد کاهش نسبت به شاهد) بود. علاوه بر این در پژوهش حاضر میزان کربوهیدرات محلول در برگ‌های محلول‌پاشی شده تنها تحت تأثیر غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل جاسمونات قرار گرفت، و میزان کربوهیدرات محلول برگ را به طور معنی‌داری (۲۲/۱۹ درصد نسبت به شاهد) افزایش داد (جدول ۴-۱۲).

جدول ۴-۱۴- تاثیر قارچ همزیست، متیل جاسمونات و تنش شوری بر میزان کربوهیدرات برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی

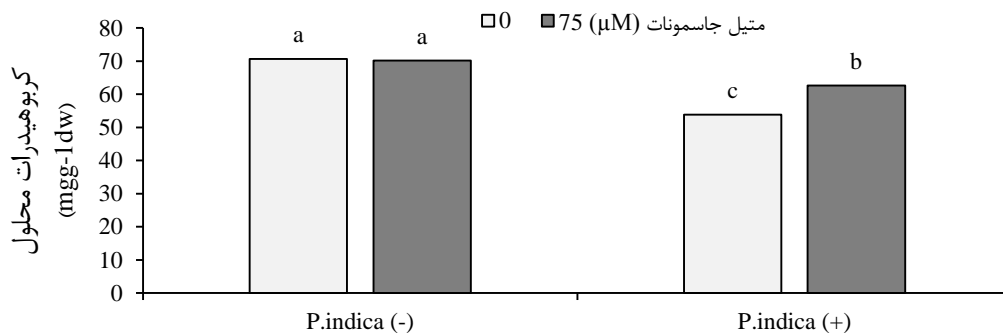
کربوهیدرات (mgg ⁻¹ dw)	تیمار
	شوری (دسی زیمنس برمتر)
۴۸ ^d	۰
۵۱/۱۶ ^c	۳
۶۵/۸۸ ^b	۶
۸۶/۱۱ ^a	۹
	متیل جاسمونات (میکرومولار)
۵۶/۴۱ ^b	۰
۵۹/۴۵ ^b	۷۵
۷۲/۵ ^a	۱۵۰
	قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا
۶۵/۵ ^a	شاهد
۶۰/۰۸ ^b	<i>P.indica</i>

نتایج بخش مزرعه‌ای این پژوهش نشان داد علاوه بر معنی‌داری هر سه اثر اصلی، اثرات متقابل قارچ با شوری و قارچ با متیل جاسمونات نیز معنی‌دار شد (جدول ۸). در حضور و عدم حضور قارچ میزان کربوهیدرات محلول در برگ با افزایش سطوح شوری افزایش یافت. بیشترین میزان کربوهیدرات محلول در بالاترین سطح شوری و در عدم حضور قارچ مشاهده شد. تلقیح با قارچ شبه‌میکوریز موجب کاهش معنی‌دار کربوهیدرات محلول در تمام سطوح تنش شوری شد (شکل ۴-۹۳). نتایج مقایسه میانگین نشان داد (شکل ۴-۹۴) کمترین میزان کربوهیدرات برگ در حضور قارچ و عدم کاربرد متیل-جاسمونات مشاهده شد. محلول‌پاشی متیل جاسمونات در گیاهان همزیست با قارچ موجب افزایش معنی‌دار میزان کربوهیدرات برگ این گیاهان شد. اما در گیاهان شاهد بدون قارچ تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات مشاهده نشد (شکل ۴-۹۴).



شوری (دسی زیمنس بر متر)

شکل ۴-۹۳- اثر متقابل قارچ و شوری بر میزان کربوهیدرات در برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



قارچ پیریفور موسپورا ایندیکا

شکل ۴-۹۴- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر میزان کربوهیدرات در برگ نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

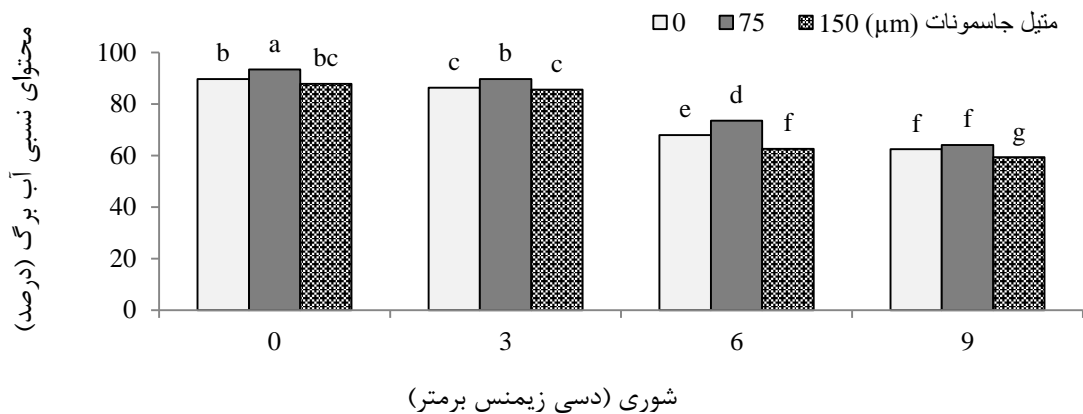
در این تحقیق میزان کربوهیدرات محلول در تیمار تلقیح قارچی کاهش یافت. با وجود این که افزایش غلظت کربوهیدرات‌های محلول در برگ‌ها موجب حفظ تعادل اسمزی در تنش شوری می‌شوند اما از طرف دیگر تجمع قندها در اندام‌های هوایی موجب مختل شدن فتوسنتز شده و تولید را کاهش می‌دهند (کافی و همکاران، ۱۳۸۹). با توجه به نتایج بدست آمده از این تحقیق و سایر محققین احتمالاً قارچ با بهبود سیستم دفاعی از قبیل آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیمی از پراکسیداسیون غشاء جلوگیری کرده و با افزایش میزان جذب آب و عناصر غذایی از طریق ریشه‌های خود باعث بهبود

روابط آبی گیاه و پایداری غشاء سلول و تیلاکوئید به حفاظت از کلروفیل کمک کرده موجب افزایش عملکرد فتوسنتزی، افزایش سرعت رشد و تخصیص مواد فتوسنتزی بین ساقه و ریشه شده و از افزایش بیشتر قند در برگ‌ها جلوگیری می‌کند. نتایج این مطالعه حاکی از افزایش قابل توجه میزان کربوهیدرات محلول در برگ‌های نعنای فلفلی به دنبال کاربرد متیل‌جاسمونات بود. نتایج به‌دست آمده با یافته‌های محققان دیگر در چغندر قند، نخود و زیره سیاه (خلیل، ۲۰۰۱؛ چرکی و همکاران، ۲۰۰۲؛ موراگوزی، ۲۰۰۳) مطابقت داشت.

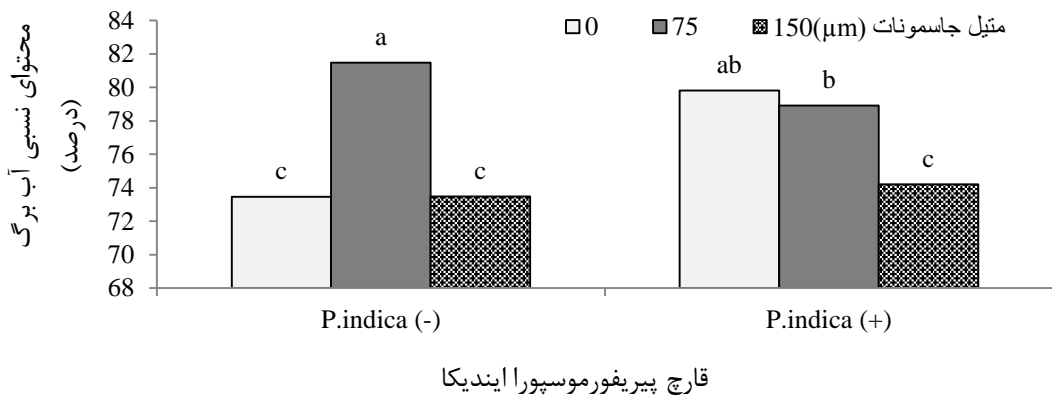
۴-۱۸- محتوای نسبی آب برگ (RWC)

در آزمایش گلدانی، محتوای نسبی آب برگ به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر اثرات اصلی قارچ، متیل-جاسمونات، شوری و اثرات متقابل متیل‌جاسمونات با شوری و متیل‌جاسمونات با قارچ قرار گرفت (جدول ۷). نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۹۵) اثر متقابل متیل‌جاسمونات و شوری نشان داد با افزایش شوری محتوای نسبی آب برگ در کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات کاهش یافت. در تمام سطوح شوری اختلاف معنی‌داری بین سطوح متیل‌جاسمونات مشاهده شد. به طوری که از سطح صفر تا شش دسی‌زیمنس بر متر غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات موجب افزایش محتوای نسبی آب برگ شد. اما غلظت ۱۵۰ میکرومولار آن در سطوح شش و نه دسی‌زیمنس بر متر موجب کاهش معنی‌دار محتوای آب نسبی برگ در مقایسه با عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در این سطوح شوری گردید، به طوری که بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ در شرایط بدون تنش و کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات و کمترین میزان این صفت در شرایط کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار متیل‌جاسمونات در شوری نه دسی‌زیمنس بر متر مشاهده شد (شکل ۴-۹۵). محلول‌پاشی متیل-جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار تنها در گیاهان شاهد بدون قارچ تأثیر معنی‌داری داشت و موجب افزایش (۹/۸۳ درصد) محتوای نسبی آب برگ در این گیاهان شد که با تیمار قارچ (بدون متیل-جاسمونات) در یک گروه تیماری قرار گرفت. همچنین کاربرد غلظت ۱۵۰ میکرومولار محتوای نسبی آب برگ گیاهان همزیست را کاهش داد اما با کاربرد آن در گیاهان شاهد تفاوت معنی‌داری مشاهده

نشد. بیشترین میزان محتوای نسبی آب برگ در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات در گیاهان شاهد مشاهده شد (شکل ۴-۹۶).



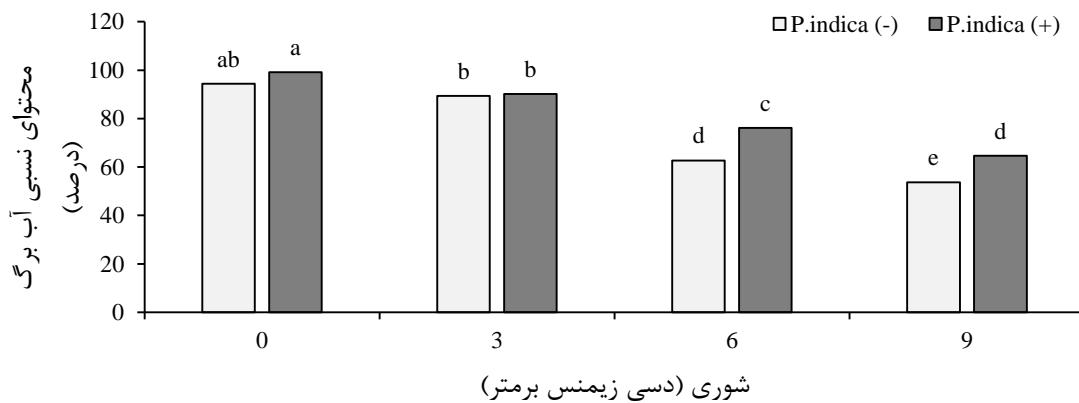
شکل ۴-۹۵- اثر متقابل متیل جاسمونات و شوری بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



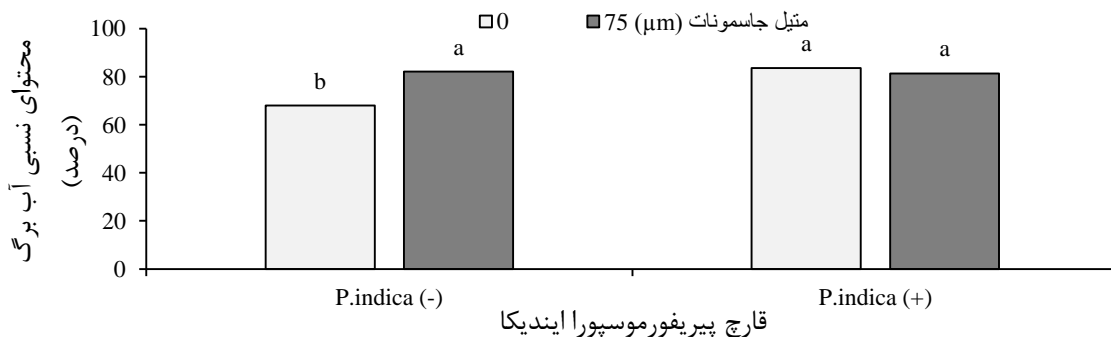
شکل ۴-۹۶- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه‌ای، نتایج حاصل از تجزیه واریانس نشان داد علاوه بر اثرات اصلی برهمکنش شوری با قارچ و همچنین متیل جاسمونات با قارچ، محتوای نسبی آب برگ را به طور معنی داری تحت تاثیر قرار داد (جدول ۸). افزایش شوری محتوای نسبی آب برگ گیاه نعناع فلفلی را در حضور و عدم

حضور قارچ به طور معنی داری کاهش داد. همزیستی قارچ موجب بهبود میزان محتوای نسبی آب برگ را در گیاه شد به طوری که در شدیدترین سطح شوری (نه دسی زیمنس برمتر) میزان آن ۱۶ درصد نسبت به عدم حضور قارچ در این سطح شوری افزایش یافت (شکل ۴-۹۷). محلول پاشی متیل-جاسمونات تاثیر مثبتی بر میزان محتوای نسبی آب برگ به میزان ۱۷ درصد نسبت به شاهد بدون قارچ داشت. از نظر آماری تفاوت معنی داری بین سه تیمار (تلقیح قارچی، متیل جاسمونات، کاربرد توام آنها) مشاهده نشد اما هر سه آنها موجب افزایش معنی دار محتوای نسبی آب برگ نسبت به شاهد شدند (شکل ۴-۹۸).



شکل ۴-۹۷- اثر متقابل قارچ و شوری بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۹۸- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات بر محتوای نسبی آب برگ در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح پنج درصد است.

نتایج نشان داد با افزایش شوری محتوای نسبی آب برگ کاهش معنی‌داری در همه تیمارهای اعمال شده در گیاه نعنای فلفلی داشت. این کاهش به طور عمده در ارتباط با کاهش میزان هدایت روزنه‌ای است و به دنبال آن، با بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق، منجر به کاهش جذب آب از ریشه‌ها می‌شود. شواهدی وجود دارد مبنی بر اینکه تقویت کارایی مصرف آب در روابط همزیستی قارچ با گیاه عامل مهمی در افزایش مقاومت به تنش شوری و خشکی از طریق تنظیم اسمزی و تنظیمات روزنه‌ای می‌باشد (وو و ژیا، ۲۰۰۶). به نظر می‌رسد افزایش محتوای نسبی آب برگ در همزیستی با قارچ شبه‌میکوریز به دلیل بهبود روابط آبی در این نوع همزیستی باشد چرا که احتمال می‌رود قارچ از طریق تغییر در مورفولوژی ریشه و طولیل کردن سیستم ریشه‌ای گیاه میزبان موجب افزایش سطح جذب از طریق ریشه‌های خود شده در نتیجه آب بیشتری توسط گیاه جذب و موجب بهبود روابط آبی گیاه میزبان می‌گردد (سیرنبرگ و همکاران، ۲۰۰۷). از طرفی دیگر این بهبود محتوای نسبی آب برگ در تیمار متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) را می‌توان به تأثیر آ در روابط آبی و توان افزایش فشار اسمزی سلول‌ها و در نتیجه جذب آب از محیط مرتبط دانست (تنوری و همکاران، ۱۳۹۳). همچنین در نتیجه سازوکارهایی نظیر جلوگیری از ورود نمک و جذب ترجیحی پتاسیم در شوری‌های ملایم باشد (سلیمی و همکاران، ۱۳۹۰). به این ترتیب، غلظت ۷۵ میکرومولار متیل‌جاسمونات در سطوح شوری مختلف عملکرد بهتری در مقایسه با غلظت‌های دیگر این هورمون از خود نشان داد و از طریق حفظ محتوای نسبی آب برگ موجب تداوم رشد گیاه می‌شود.

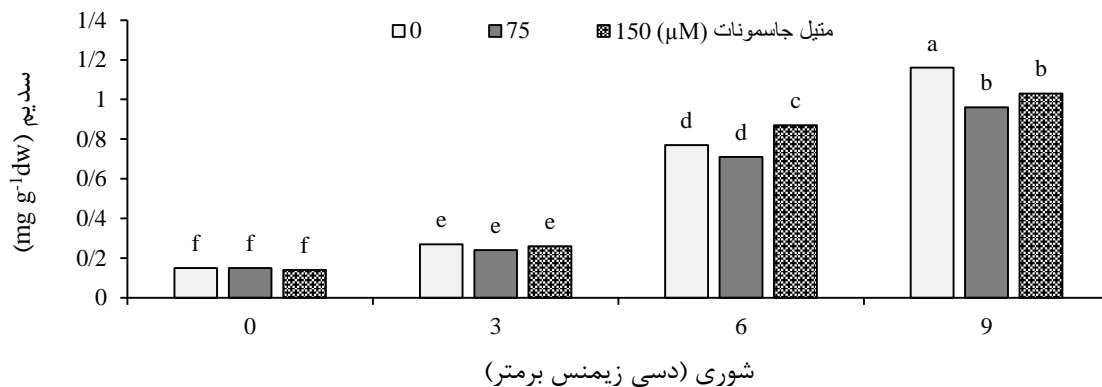
۴-۱۹- میزان یون‌های پتاسیم، فسفر و سدیم برگ

یافته‌های پژوهش گلدانی نشان داد علاوه بر اثرات اصلی اثرات متقابل دوگانه قارچ و متیل‌جاسمونات در صفات سدیم، پتاسیم و فسفر برگ معنی‌دار شد همچنین اثر متقابل متیل‌جاسمونات در شوری بر میزان سدیم برگ تأثیر معنی‌داری داشت (جدول ۹). میزان پتاسیم و فسفر برگ نعنای فلفلی به هنگام تنش شوری به شدت کاهش یافت و با رسیدن به سطح نه دسی‌زیمنس بر متر به کمترین میزان خود (به ترتیب ۷۷/۷۷ و ۴۸/۸۳ درصد کاهش نسبت به شاهد) رسید (جدول ۴-۱۵).

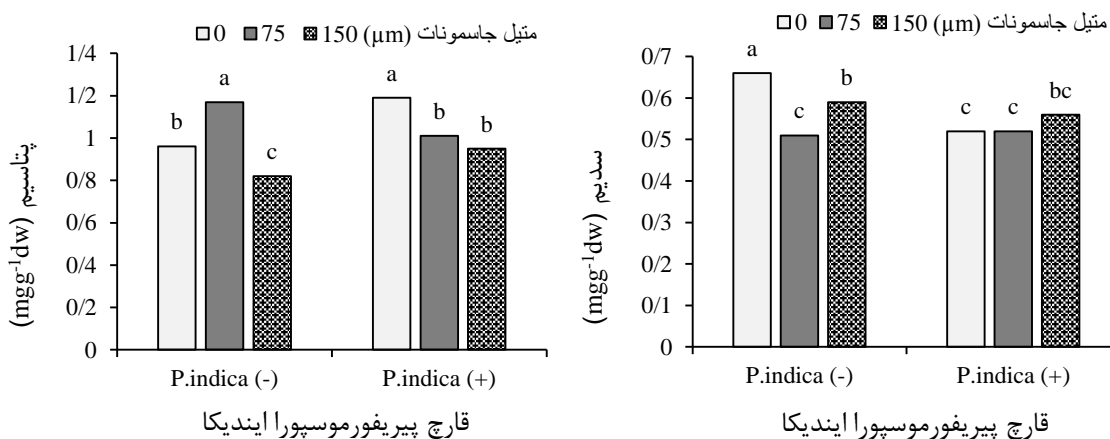
اثر متقابل شوری و متیل جاسمونات نشان داد که افزایش شوری میزان سدیم برگ را در کاربرد و عدم کاربرد متیل جاسمونات افزایش داد. تنها در سطوح شش و نه دسی زیمنس برمتر محلول پاشی متیل- جاسمونات نسبت به عدم کاربرد متیل جاسمونات تأثیر معنی داری بر محتوای سدیم برگ داشت. در تنش شدید هر دو غلظت متیل جاسمونات موجب کاهش سدیم برگ شدند که از نظر آماری در یک گروه قرار داشتند (شکل ۴-۹۹). نتایج مقایسه میانگین (شکل ۴-۱۰۰) نشان داد که تلقیح قارچ توانست محتوای فسفر را در گیاه نعنای فلفلی بهبود ببخشد. کاربرد متیل جاسمونات با هر دو غلظت میزان فسفر برگ را افزایش داد ولی بیشترین مقدار در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار ثبت گردید. در حضور قارچ نیز این غلظت از متیل جاسمونات موجب افزایش معنی دار محتوای فسفر شد به طوری که بیشترین فسفر در برگ این گیاهان (غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات در گیاهان همزیست) بدست آمد. در گیاهان شاهد بدون قارچ، کاربرد متیل جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار موجب افزایش میزان پتاسیم شد. در حالی که کاربرد آن در گیاهان همزیست موجب کاهش معنی دار محتوای پتاسیم برگ شد. همچنین غلظت ۱۵۰ میکرومولار در شرایط حضور و عدم حضور قارچ میزان پتاسیم برگ را کاهش داد. تجمع سدیم در برگ گیاهان همزیست با قارچ به طور معنی داری کمتر از شاهد بود. کاربرد متیل جاسمونات با هر دو غلظت بر کاهش میزان سدیم برگ مفید بود ولی کمترین مقدار در کاربرد غلظت ۷۵ میکرومولار ثبت گردید. در حضور قارچ، بین کاربرد و عدم کاربرد متیل- جاسمونات تفاوت معنی داری در میزان سدیم برگ مشاهده نشد (شکل ۴-۱۰۰).

جدول ۴-۱۵- تاثیر تنش شوری بر میزان عناصر فسفر و پتاسیم برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی

پتاسیم (mg/g dw)	فسفر (mg/g dw)	تیمار
		شوری (دسی زیمنس برمتر)
۱/۷۱ ^a	۰/۴۳ ^a	۰
۱/۱۳ ^b	۰/۳۸ ^b	۳
۰/۸۵ ^c	۰/۲۷ ^c	۶
۰/۳۸ ^d	۰/۲۲ ^d	۹

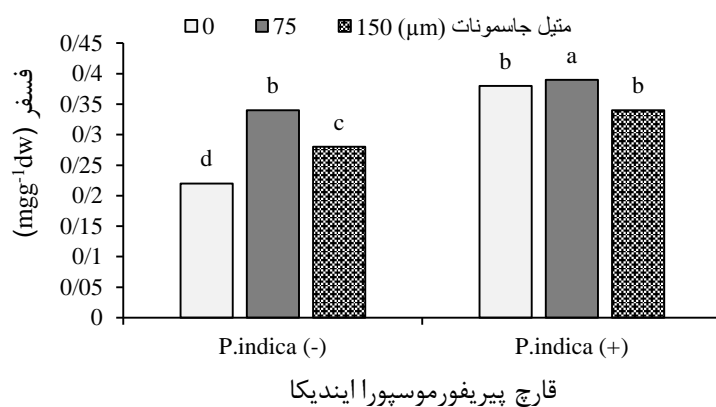


شکل ۴-۹۹- اثر متقابل جاسمونات و شوری در میزان سدیم در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ($P \leq 0.05$) بر اساس آزمون LSD است.



قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا

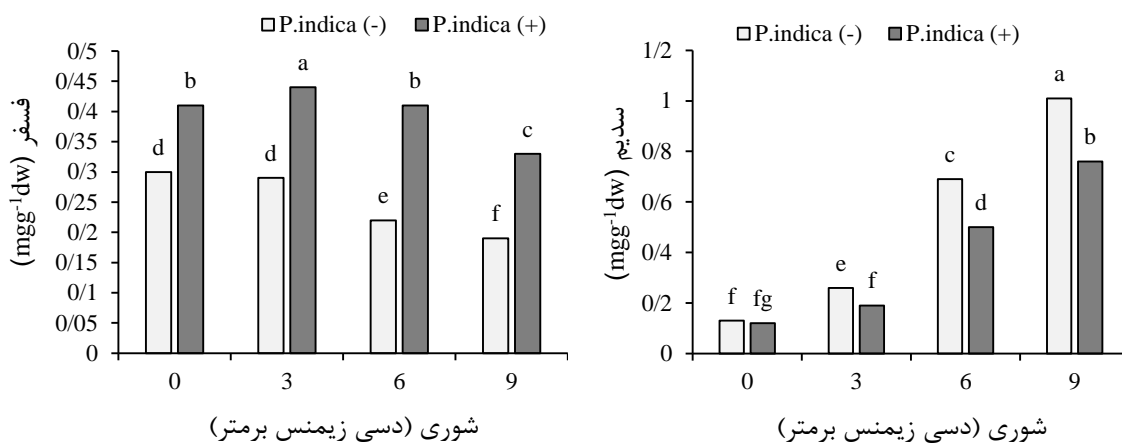
قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا



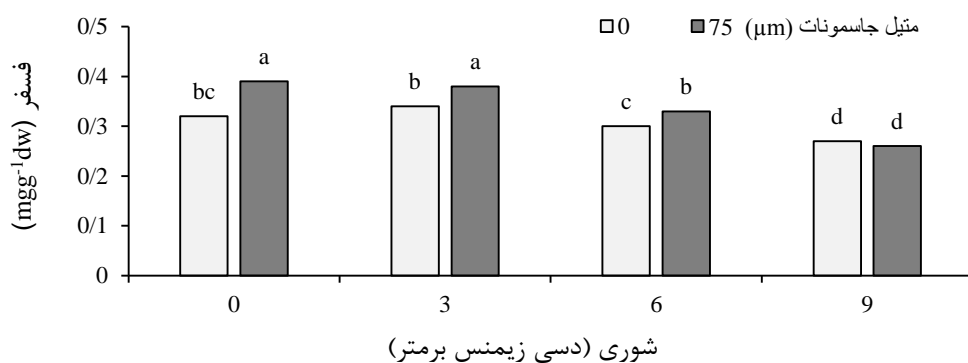
قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا

شکل ۴-۱۰۰- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات در میزان عناصر سدیم، پتاسیم و فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

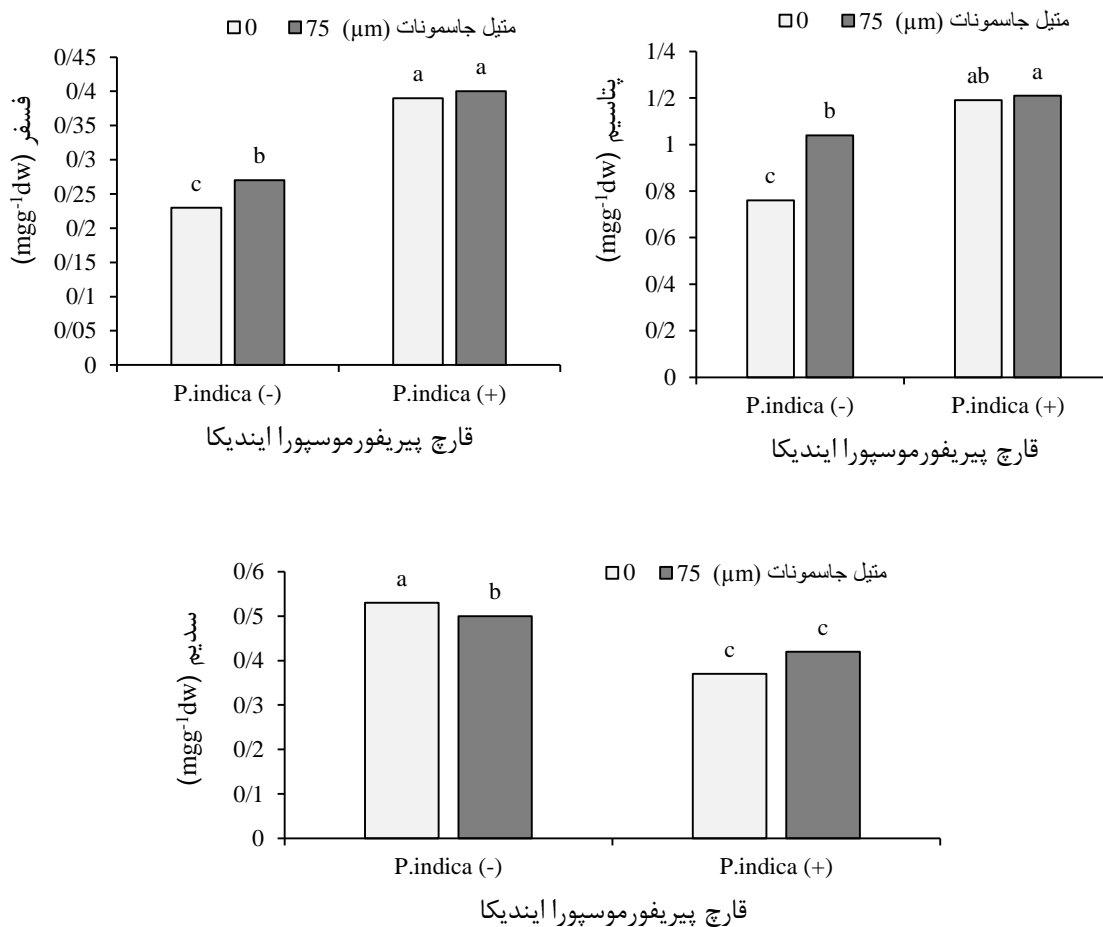
در نتایج بخش مزرعه‌ای، اثر معنی‌دار تنش شوری و قارچ و اثر متقابل آن‌ها بر محتوای فسفر و سدیم، همچنین متیل‌جاسمونات و اثر متقابل آن با شوری بر محتوای فسفر و اثر متقابل متیل‌جاسمونات و قارچ بر محتوای فسفر، پتاسیم و سدیم در برگ نعنای فلفلی مشاهده شد (جدول ۱۰). نتایج نشان داد با افزایش سطح شوری محتوای فسفر برگ در هر دو گروه تیمار قارچ کاهش یافت، هرچند، افزایش کمی (۶ درصد در مقایسه با سطح صفر و حضور قارچ) در میزان فسفر گیاه در تیمار شوری ملایم (سه دسی زیمنس بر متر) مشاهده شد. اما با افزایش سطح شوری و زمانی‌که شوری به نه دسی زیمنس بر متر رسید این کاهش بسیار قابل توجه بود. همزیستی قارچ هم در حضور و هم در عدم حضور شوری موجب افزایش محتوای فسفر برگ نسبت به شاهد (بدون قارچ) شد (شکل ۴-۱۰۱). علاوه بر این تیمار قارچی موجب کاهش میزان سدیم در برگ نعنای فلفلی در شرایط تنش شوری شد. بیشترین در تمام سطوح شوری میزان سدیم در گیاهان بدون قارچ بیشتر از گیاهان همزیست بود و بیشترین میزان آن در شدیدترین سطح شوری و در عدم حضور قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۱۰۲). کاربرد متیل-جاسمونات نیز موجب در سطوح صفر تا شش دسی زیمنس بر متر موجب افزایش میزان فسفر برگ نسبت به شاهد (بدون کاربرد متیل‌جاسمونات) شد ولی در بالاترین سطح تنش تفاوت معنی‌داری بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در میزان فسفر مشاهده نشد (شکل ۴-۱۰۲). نتایج نشان می‌دهد (شکل ۴-۱۰۳) که تیمار قارچ و متیل‌جاسمونات به طور معنی‌داری موجب افزایش فسفر، پتاسیم و کاهش سدیم شدند. ولی این تأثیر مثبت متیل‌جاسمونات در هر سه صفت فقط در شرایطی که قارچ حضور نداشت مشاهده شد. در حضور قارچ بین کاربرد و عدم کاربرد متیل‌جاسمونات در محتوای فسفر، پتاسیم و سدیم تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد (۴-۱۰۳).



شکل ۴-۱۰-۱- اثر متقابل قارچ و شوری در میزان سدیم و فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



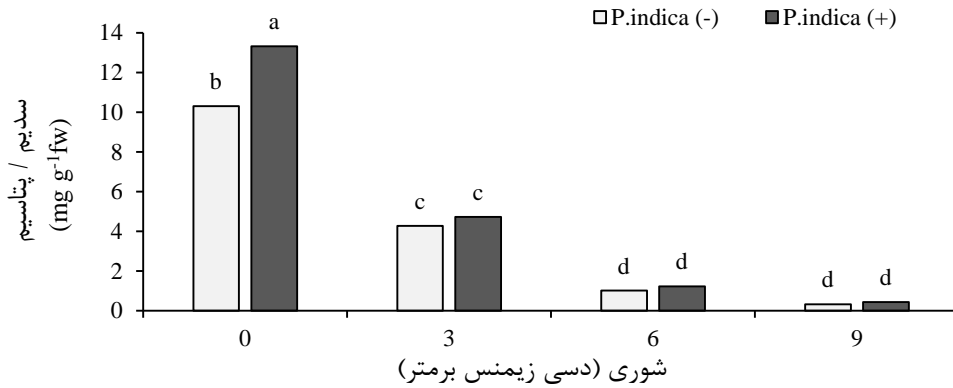
شکل ۴-۱۰-۲- اثر متقابل قارچ و شوری در میزان فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



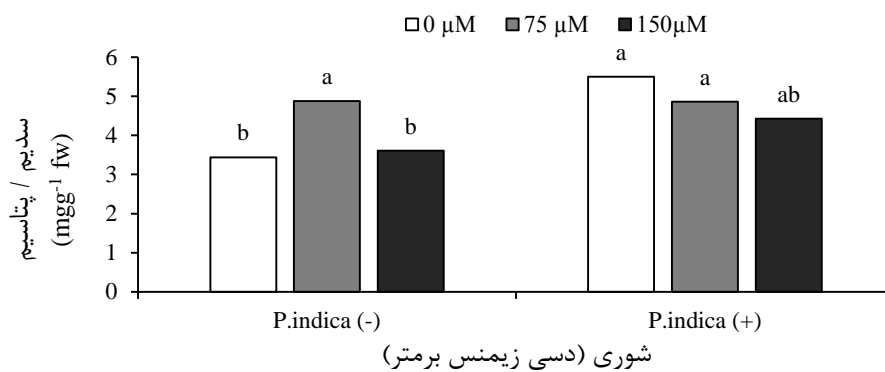
شکل ۴-۱۰۳- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات در میزان عناصر سدیم، پتاسیم و فسفر در برگ نعنای فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش گلدانی، نتایج جدول تجزیه واریانس نشان داد که در صفت نسبت پتاسیم به سدیم برگ (K/Na) نیز اثرات اصلی قارچ و شوری و نیز اثرات متقابل بین آن‌ها و همچنین اثر متقابل قارچ متیل جاسمونات معنی‌دار شد (جدول ۹). در حضور و عدم حضور قارچ، شوری K/Na برگ نعنای فلفلی را به طور معنی‌داری کاهش داد. در شرایط تنش شوری (سه، شش و نه دسی زیمنس برمتر) بین گیاهان همزیست و غیر همزیست تفاوتی در میزان K/Na برگ مشاهده نشد. بیشترین میزان K/Na در شرایط بدون تنش و در حضور قارچ مشاهده شد (شکل ۴-۱۰۴). از سوی دیگر، محلول‌پاشی غلظت ۷۵ میکرومولار متیل جاسمونات (شکل ۴-۱۰۵) هم در گیاهان همزیست و هم در شرایط حضور قارچ

موجب افزایش میزان K/Na برگ شد. با این وجود تفاوت معنی‌داری بین گیاهان محلول‌پاشی شده با غلظت ۱۵۰ میکرومولار (در حضور و عدم حضور قارچ) مشاهده نشد.



شکل ۴-۱۰۴- اثر متقابل قارچ و شوری در میزان نسبت پتاسیم به سدیم در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.



شکل ۴-۱۰۵- اثر متقابل قارچ و متیل جاسمونات در میزان نسبت پتاسیم به سدیم در برگ نعناع فلفلی در آزمایش گلدانی. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح پنج درصد است.

در آزمایش مزرعه، تنها اثرات اصلی شوری و تلقیح با قارچ شبه‌میکوریز تأثیر معنی‌داری بر میزان نسبت پتاسیم به سدیم داشتند (جدول ۱۰). بر اساس نتایج نسبت پتاسیم به سدیم با افزایش سطوح شوری کاهش یافت. اما همزیستی قارچ میزان این صفت را ۲۸/۵۴ درصد نسبت به شاهد افزایش داد (جدول ۴-۱۶).

جدول ۴-۱۶- تاثیر قارچ همزیست و تنش شوری بر میزان نسبت پتاسیم به سدیم برگ
(K/Na) نعناع فلفلی در آزمایش مزرعه‌ای

(mgg ⁻¹ dw) K/Na	تیمار
	شوری (دسی زیمنس برمتر)
۱۴/۲۳ ^a	۰
۶/۲۷ ^b	۳
۱/۲۸ ^c	۶
۰/۴۲ ^c	۹
	قارچ پیریفورموسپورا ایندیکا
۴/۶۳ ^b	شاهد
۶/۴۸ ^a	<i>P.indica</i>

در آزمایش حاضر، اعمال تنش شوری کاهش میزان فسفر، پتاسیم و به دنبال آن افزایش محتوای سدیم برگ را به همراه داشت. یک رابطه منفی و معنی‌داری بین تجمع سدیم در برگ و کاهش محتوای فسفر ($I^2=0/78^{**}$) و پتاسیم ($I^2=0/86^{**}$) مشاهده شد. در طی تنش شوری به علت جذب بالای یون‌های سدیم و کلر و اثر آن‌ها بر فرایندهایی مانند سنتز دیواره سلولی، نفوذپذیری سلول-های غشای ریشه کاهش یافته و در جذب مواد غذایی از جمله پتاسیم اختلال ایجاد می‌شود (مونس، ۲۰۰۲؛ حکیم و همکاران، ۲۰۱۴؛ کایا و همکاران، ۲۰۰۱). علاوه بر این شوری با دخالت در عمل ناقل‌ها و کانال‌های یونی در ریشه مانند کانال‌های انتخابی پتاسیم (رقابت سدیم با پتاسیم) و یا با تاثیر سدیم بر ساختار خاک موجب کاهش جذب آب و مواد معدنی می‌گردد از طرف دیگر جایگزینی سدیم با کلسیم در فضای آپوپلاستی، منجر به دیپلاریزاسیون غشا و اختلال در جذب انتخابی برخی از یون‌ها و عدم تعادل یونی در گیاه می‌شود (ماهاجان و توتجا، ۲۰۰۵؛ پریدا و داس، ۲۰۰۵؛ ملاسیتوتیس و همکاران، ۲۰۰۶). جایگزینی سدیم به جای پتاسیم می‌تواند آنزیم‌های کلیدی در فتوسنتز و تنفس و حفظ یکپارچگی سیستم فتوسنتزی، سنتز ATP، را غیر فعال کند و کاهش رشد و یا حتی مرگ سلول یا گیاه را به همراه داشته باشد (وو و همکاران، ۲۰۰۸؛ ماهاجان و توتجا، ۲۰۰۵). همزیستی قارچی با کاهش تجمع سدیم و اثرات منفی ناشی از آن در سلول و تغییر نسبت سدیم به پتاسیم در

سیتوپلاسم موجب بهبود جذب فسفر و پتاسیم و فرآیندهای بیوانرژتیک در گیاه شد. قارچ *P. indica* احتمالاً باعث تجمع یون‌های سدیم در ریشه و مانع ورود آن‌ها به بخش‌های هوایی گیاهان از طریق فعال سازی سازوکارهای فیزیولوژیک یا مولکولی ناشناخته شده، که منجر به کاهش اثرات منفی تنش شوری بر گیاه می‌شود (سپهری و همکاران، ۱۳۸۸). فنگ و همکاران (۲۰۰۲) در ذرت گزارش کردند که گیاهان میکوریزایی با بهبود پایداری غشاء، کاهش نشت الکترولیت و تنظیم اسمزی، غلظت الکترولیت‌ها از جمله فسفر را افزایش دادند و مقاومت این گیاه در برابر تنش افزایش یافت. از طرفی در گیاه همزیست با قارچ، کاهش محتوای فسفر در شوری نه دسی‌زیمنس بر متر می‌تواند به دلیل کاهش فعالیت فتوسنتزی و انتقال کربوهیدرات به قارچ باشد که این موجب کاهش جذب فسفر توسط قارچ و تغییر تخصیص فسفر در قسمت‌های مختلف سلول قارچی و کاهش انتقال فسفر به گیاه باشد به طوری که محتوای فسفر سیتوپلاسمیک در هیف برعکس شبکه هارتینگ^۱ افزایش می‌یابد (باکینگ و هیسر، ۲۰۰۵).

ر آزمایشی روی گیاه برنج تاثیر جاسمونیک اسید بر میزان عناصر ماکرو Na^+ و K^+ در برگ گیاه تحت تنش شوری مورد بررسی قرار گرفت و نتایج نشان داد که کاربرد جاسمونیک اسید سبب کاهش جذب Na^+ به ویژه در رقم حساس به شوری گردید درحالی که جذب Mg^{+2} و K^+ را بهبود بخشید (کنگ و همکاران، ۲۰۰۵). فدینا و دیمووا (۲۰۰۰) نیز در بررسی تأثیر متیل جاسمونات در شرایط شوری روی نخودفرنگی، گزارش کردند که گیاهان تیمار شده با متیل جاسمونات دارای محتوای Na^+ ، Cl^- کمتری نسبت به گیاهان شاهد بودند.

¹ - Harting net

نتیجه‌گیری

نتایج به دست آمده نشان داد که تنش شوری در ایجاد اثرات نامطلوب بر رشد، عملکرد، رفتارهای فیزیولوژیک، توان آنتی‌اکسیدانی و کیفیت گیاه نعناع فلفلی تأثیر دارد. در آزمایش گلدانی و مزرعه‌ای گیاهانی که سطوح شوری شش و نه دسی زیمنس بر متر را دریافت کرده بودند، میزان خسارت بر رشد و تولید گیاه در مقایسه با سایر تیمارها بیشتر بود. تنش شوری منجر به پراکسیداسیون لیپیدهای غشاء، کاهش تجمع ماده خشک و سنتز کلروفیل در گیاه شد، در نهایت محتوای اسانس به میزان قابل توجهی کاهش یافت. در شرایط تنش شوری تلقیح گیاه نعناع فلفلی با قارچ شبه‌میکوریز توانست نقش مؤثری در حفظ ساختار غشا سلولی و حفاظت از مراکز فتوسیستم II، داشته باشد که با توجه به برخی از ویژگی‌های فیزیولوژیکی مورد سنجش در این پژوهش، این تأثیرگذاری همراه با تخفیف اثرات تنش و کاهش جذب و انتقال یون سدیم بود که موجب افزایش مقاومت و بهبود محتوای اسانس تولیدی در گیاه نعناع فلفلی گردید. متیل‌جاسمونات در غلظت ۷۵ میکرومولار نسبت به غلظت ۱۵۰ میکرومولار به طور مؤثری توانست اثرات نامطلوب تنش شوری بر گیاه دارویی نعناع فلفلی را تا حد زیادی خنثی کند. کاربرد متیل‌جاسمونات با غلظت ۷۵ میکرومولار و همچنین تلقیح قارچ توانست از طریق بهبود سیستم دفاعی گیاه، سبب بقای گیاه شود. این تخفیف و بهبود اثرات منفی تنش شوری به دنبال تیمار قارچ و کاربرد متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) در بیشتر صفات اندازه‌گیری شده مشاهده شد. و مقادیر بالای آنتی‌اکسیدان‌های آنزیمی و غیر آنزیم در تیمارهای اعمال شده شوری این امر را تأیید می‌کند که تیمار قارچ و کاربرد متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) با فعال کردن سیستم آنزیمی قدرتمند و تولید در سطوح بالا گونه‌های فعال اکسیژن را از بین برده و شرایط ادامه حیات را فراهم می‌کند. در هر دو شرایط گلدانی و مزرعه، ترکیبات مهم اسانس مانند منتول به طور چشمگیری تحت تأثیر اثر مثبت تیمار قارچ و کاربرد متیل‌جاسمونات (۷۵ میکرومولار) و کاربرد توأم آن‌ها قرار گرفت. با توجه به نتایج هر دو آزمایش گلدانی و مزرعه‌ای که تأییدکننده یکدیگر بودند می‌توان اذعان داشت که به‌طور کلی، در مناطق تحت تنش شوری، کاربرد سطوح پایین متیل‌جاسمونات و حضور

قارچ شبه میکوریز می‌تواند آسیب‌های وارده به گیاه را کاهش دهد و به عنوان راهکاری برای حفظ رشد و تولید گیاه نعناع فلفلی در نظر گرفته شود. در این پژوهش با این وجود، شناخت ساز و کار چگونگی ایفای این نقش به پژوهش‌های بیشتری نیازمند است.

پیشنهادات:

- تکرار آزمایش در مکان‌های دیگر با شرایط آب و هوایی و خاک متفاوت
- کار بر روی سایر گیاهان دارویی
- بررسی اثر سایر تنش‌ها و همچنین ترکیب چند تنش محیطی
- بررسی سازوکار دقیق اثر بخشی قارچ شبه میکوریز بر بهبود اثرات منفی شوری و بررسی بیان ژن‌های دخیل در این امر
- بررسی بیان ژن‌های موثر بر ترکیبات اسانس نعناع فلفلی

جدول ۱- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات رشدی نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی)

منابع تغییر	df	طول ریشه	وزن تر برگ	وزن تر ساقه	وزن تر بوته	وزن خشک برگ	وزن خشک ساقه	وزن خشک بوته
تکرار	۲	۰/۲۱۸	۰/۴۰۴۴	۲/۱۹۲	۸/۸۲	۰/۰۱۷۷	۰/۰۷۶۲	۲/۰۷۹۲
شوری (S)	۳	۳۸۶/۱۰۸ **	۵۲/۴۲۸ **	۴۷/۲۲۹ **	۴۹۸/۸۴ **	۸/۴۵۱۴ **	۱۸/۲۰۲ **	۱۲۰/۴۱۰۱ **
قارچ (F)	۲۱	۴۱۷/۵۵ **	۱۰/۱۷۱ **	۱۰/۲۴۴ **	۱۱۸/۹۱ **	۱/۰۸۰۰۵ **	۵/۰۵۳ **	۵۲/۲۱۹ **
متیل جاسمونات (M)	۱۲	۲۹۹/۵۶ **	۵/۶۷۲ **	۲۴/۸۱۱ **	۹۴/۳۶ **	۰/۲۲۹۷ *	۱۲/۸۱۷۱ **	۲۵/۳۴۷ **
S*F	۶۳	۱۶/۶۴ *	۰/۱۰۵۹ ns	۰/۳۸۵ ns	۱/۱۰۶ ns	۰/۰۰۹۷ ns	۰/۰۲۹۱ ns	۰/۶۱۴ ns
S*M	۳۶	۱/۶۴ ns	۰/۹۳۸۳ ns	۰/۴۹۳ ns	۱/۸۲۱ ns	۰/۲۱۴۸ ns	۰/۰۳۱۸ ns	۰/۷۹۱ ns
F*M	۲	۵۰/۳۶ **	۲/۵۷۵۷ ns	۱۳/۲۷۴ **	۶۰/۷۴ **	۰/۰۵۰۶ **	۰/۰۱۸۱ **	۳۲/۰۷۵ **
S*F*M	۶	۱۲/۴۹ *	۰/۴۲۰۲ ns	۰/۴۲۴ ns	۰/۶۲۲ ns	۰/۰۱۶۹ ns	۰/۰۵۰۹ ns	۰/۰۴۷۴ ns
خطا	۴۶	۵/۳۹	۶/۸۳	۶/۸۳	۱/۴۹۷	n۰/۰۹۱	۰/۰۲۵۱	۰/۰۴۹۶
CV (%)	-	۱۱/۷	۷/۸۱	۷/۸۱	۶/۰۸	۱۲/۲۹	۱۷/۱۷	۹/۱۵

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

جدول ۲- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات رشدی نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای)

منابع تغییر	df	وزن تر برگ	وزن تر ساقه	وزن تر بوته	وزن خشک برگ	وزن خشک ساقه	وزن خشک بوته
تکرار	۲	۳۲/۴۸۵۶ ns	۵۵۸/۱۹۷	۸۵۴/۸۶	۵۰/۱۳	۳/۰۷۴	۳۲/۸۲
شوری (S)	۳	۱۷۷۷۱/۴۲۹ **	۱۰۷۲۸/۳۰۱ **	۵۵۵۵۸/۴۳ **	۱۱۸۲۸/۴۶ **	۲۸۸۸/۲۶۶ **	۲۶۲۰۷/۹۲ **
قارچ (F)	۱	۴۶۰۰/۱۴۹ **	۲۷۴۵/۹۷ **	۱۴۴۵۴/۳۷ **	۳۵۹۲/۶۸ **	۱۵۷/۰۸۵ **	۲۲۴۴/۳۸ **
متیل جاسمونات (M)	۱	۴۷۲۱/۶۷۹ **	۵۴/۵۹۴ ns	۵۷۹۵/۴۸ **	۴۸۷۲/۰۴ **	۷۵۸/۸۰۳ **	۹۴۷۳/۶۱ **
S*F	۳	۷/۱۸۸ ns	۷۱/۱۱۶ ns	۱۲۱/۲۶ ns	۹۹/۵۶ **	۵/۰۹۷ ns	۱۰۴/۹۸ ns
S*M	۳	۲۵۵/۹۱۸ **	۸۴/۴۴۶ ns	۲۴۹/۳۳ ns	۱۵۲/۱۱ ns	۱۶۲/۰۳۵ **	۱۵۴/۶۱ ns
F*M	۱	۳۷۱۸/۹۱ **	۴۷۳۶/۶۹۸ **	۱۶۸۵۰/۲۸ **	۱۶۰۶/۷۲ **	۶۲۷/۰۳۲ **	۲۲۶/۱۲ **
S*F*M	۳	۹۱/۴۳۹ ns	۱۰۶/۲۳۵ ns	۱۶۸۵۰/۲۸ ns	۸۲/۱۶ ns	۱۳/۰۴۸ ns	۶۴/۲۹ ns
خطا	۳۰	۲۴۷/۸۹۳	۶۱/۱۷۶	۳۱۷/۴۱۹	۵۸/۱۷	۱۲/۰۲۶	۵۲/۴۲
CV (%)	-	۸/۸۴	۴/۶۹	۵/۸۱	۱۰/۵	۸/۱۶	۶/۴

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۳- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات فلورسانس و هدایت روزنه‌ای نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی)

منابع تغییر	df	Fo	Fm	Fv	Fv/Fm	ETR	YII	NPQ	هدایت روزنه‌ای	تعرق
تکرار	۲	۰/۰۰۷	۰/۷۵۱	۰/۴۹۱۳۱	۰/۱۰۰۲	۴/۵۷۶	۰/۰۰۰۲	۰/۰۰۲	۰/۰۱۵۷	۰/۰۰۲
شوری (S)	۳	۱/۰۰۸ **	۱۹/۸۵ **	۳۰/۴۰۶ *	۰/۳۱۴۹ **	۵۰۶/۳۸ **	۰/۴۰۹۸ **	۰/۴۲۹ **	۴۷۸/۴۶۶ **	۰/۱۵۳ **
قارچ (F)	۱	۰/۰۴۶ **	۰/۸۱۹ *	۱/۱۲۵۶ *	۰/۹۰۶۵ **	۱۲۵/۷۳۴ **	۰/۰۳۸ **	۰/۰۴۴ **	۱۵۳/۰۲۴۱ **	۰/۱۲۶ **
متیل جاسمونات (M)	۲	۰/۴۲۸ **	۰/۵۸۳ *	۰/۶۹۴۲ *	۰/۵۰۶۱ **	۴۵/۳۷۲ **	۰/۲۳۶ **	۰/۰۱۸ **	۳۲۰/۲۹۲ **	۰/۰۶۸ **
S*F	۳	۰/۰۱ ns	۰/۰۰۸ ns	۰/۱۰۲ n	۰/۱۰۰۰۴۲ ns	۷/۲۲۳ **	۰/۰۰۰۷۵ *	۰/۰۰۹۵ *	۱۲/۰۳۴ **	۰/۰۰۷۸ **
S*M	۶	۰/۰۱ ns	۰/۰۹۶ ns	۰/۹۰۷ n	۰/۴۰۰۰۵ ns	۶/۵۲۵ **	۰/۰۰۲۴ ns	۰/۰۰۳۲ ns	۱۹/۰۳۹ **	۰/۰۰۲۲ **
F*M	۲	۰/۰۳۱ *	۰/۶۹۲ *	۱/۵۰۱۶ *	۰/۶۰۰۵۶ **	۲/۵۸۸ ns	۰/۰۰۰۴۵ ns	۰/۰۰۰۵ ns	۱۳/۰۶۶ **	۰/۰۰۹۴ ns
S*F*M	۶	۰/۰۱۲ ns	۰/۱۱۶ ns	۰/۴۰۱۰۱	۰/۲۰۰۰۶ ns	۲/۰۱۶ ns	۰/۰۰۱۵ ns	۰/۰۰۲۱ ns	۳/۰۲۴ ns	۰/۰۰۱۶ **
خطا	۴۶	۰/۰۰۶	۰/۱۵	۰/۸۱۶	۰/۱۰۰۰۵	۱/۴۴۸	ns/۰۰۰۲	ns/۰۰۰۲	۱/۰۵۱	۰/۰۰۱ ns
CV (%)	-	۵/۷	۶/۹	۹/۸۵	۳/۶۲	۷/۸	۸/۲۸	۳/۳	۱۳/۱۶	۱۲/۸

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

جدول ۴- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات فلورسانس و هدایت روزنه‌ای نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای)

منابع تغییر	df	Fo	Fm	Fv	Fv/Fm	ETR	YII	NPQ	هدایت روزنه‌ای	تعرق
تکرار	۲	۰/۰۰۳۲	۰/۰۰۲۸	۰/۴۰۰۰۰۱	۰/۱۰۰۰۰۱	۱/۵۰۸۳	۰/۰۰۰۳	۰/۰۰۱۹	۱/۰۷۸۷	۰/۰۰۱۳
شوری (S)	۳	۰/۸۷۷ **	۸/۴۵ **	۱۴/۴۵۹ **	۰/۳۰۷۹ **	۴۴۷/۳۸۵ **	۰/۴۰۰۸۶ **	۰/۲۲۱۶ **	۵۰۱/۴۷۱ **	۰/۲۱۶ **
قارچ (F)	۱	۰/۰۴۴ **	۲/۸۴ **	۳/۱۶۰۵ **	۰/۰۱۳۷ **	۶۷/۷۶۸ **	۰/۰۰۵۳ *	۰/۰۱۲۸ **	۶۸/۰۶۵۳ **	۰/۰۵۷ **
متیل جاسمونات (M)	۱	۰/۰۰۰۴ ns	۱/۱۲ **	۱/۱۶۷ **	۰/۵۰۰۲۳ **	۳۵/۳۵۲ **	۰/۲۰۰۳۶ *	۰/۸۰۰۹۳ ns	۹/۲۴۰۱ **	۰/۰۰۲۵ ns
S*F	۳	۰/۰۰۲۳ ns	۰/۱۶۶ *	۰/۱۱۸ *	۰/۱۰۰۱۱ **	۰/۲۴۰۹ ns	۰/۰۰۰۲۸ ns	۰/۰۰۱۰۳ ns	۴/۰۸۳ ns	۰/۰۰۸ **
S*M	۳	۰/۰۰۱۶۹ ns	۰/۱۳۲ ns	۰/۹۱۱ ns	۰/۴۰۰۰۱۸ ns	۰/۵۴۶۵ ns	۰/۲۰۰۰۲۳ ns	۰/۰۰۰۹۲ ns	۲/۰۴۵۶ ns	۰/۰۰۲۹ *
F*M	۱	۰/۰۰۰۰۱۷ ns	۰/۵۹۷ **	۰/۵۵۹ **	۰/۶۰۰۱۲ **	۰/۵۱۸۷ ns	۰/۰۰۰۲۰۱ ns	۰/۰۰۲۰۷ ns	۲/۰۰۴۲ ns	۰/۰۰۲۵ ns
S*F*M	۳	۰/۰۰۰۲۱ ns	۰/۰۱۸۹ ns	۰/۴۰۱۹ ns	۰/۲۰۰۰۱۱ ns	۰/۰۴۶۵ ns	۰/۰۰۰۰۲۴ ns	۰/۰۰۱۴۳ ns	۲/۰۴۶۹ ns	۰/۰۰۱۷ ns
خطا	۳۰	۰/۰۰۱۲	۰/۰۴۶	۰/۸۰۴۷	۰/۱۰۰۰۲	۱/۴۵۹۴	n۰/۰۰۰۷۲	۰/۰۰۰۹	۰۴	۰/۰۰۰۷
CV (%)	-	۲/۵	۳/۶	۴/۸۷	۱/۶۸	۷/۸۶	۳/۲۶	۹/۱۹	۸/۱۷	۸

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪.

جدول ۵- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات کلروفیل و فنولیک نعناع فلفلی (آزمایش گلدانی)

مهار رادیکال DPPH	فنل کل	فلاونوئید	آنتوسیانین	کاروتنوئید	کلروفیل				df	منابع تغییر
					a/b	a+b	b	a		
۸/۵۲	۰/۰۰۶۳	۰/۰۲۳۱	۰/۰۰۹۰۴	۰/۵۹۸	۰/۱۳۳	۱/۴۸۴	۰/۵۴۷	۰/۳۹	۲	تکرار
۴۶۶۲/۸۹ **	۸۰/۴۲۲ **	۷/۴۳۸ **	۳۵/۴۶۸ **	۰/۳۲۰۵ **	۰/۳۰۸۴ **	۴۸/۴۵۷ **	۷/۰۳ **	۱۸/۶۵ **	۳	شوری (S)
۱۴۲۸/۰۰۵ **	۴۳/۰۰۵ **	۱۶/۱۷۸ *	۶/۰۱۳۶ **	۰/۷۹۰۷ **	۰/۹۰۲۰۵ ns	۶/۱۲۷ **	۰/۷۱۷ *	۲/۷۴ **	۱	قارچ (F)
۴۲۶/۹۰۷ **	۷۲/۲۰۱۴ **	۶/۷۳۷ **	۱۰/۶۲ **	۰/۳۱۱ ns	۰/۵۰۲۱ *	۲۲/۶۲۴ **	۳/۷۰۵ **	۷/۸۰۸ **	۲	متیل جاسمونات (M)
۳۶۱/۰۳ **	۰/۰۰۶ ns	۰/۰۳۱۹ ns	۰/۰۵۱ ns	۰/۲۰۰۷ ns	۰/۱۰۰۳۳ ns	۰/۱۱۶۱ **	۰/۰۹۷ ns	۰/۰۳۳ ns	۳	S*F
۶۵/۵۲ **	۶/۰۶۳۹ **	۰/۹۴۷ **	۱/۲۲۱ **	۰/۵۰۱۱۳ ns	۰/۴۰۰۲۶ ns	۰/۹۶۹۲ ns	۰/۱۵۳ ns	۰/۲۱۵ *	۶	S*M
۵۸/۲۴ *	۱۳/۰۶۹ **	۴/۰۴۸ **	۶/۰۴۹ **	۰/۵۰۲۶۸ ns	۰/۶۰۰۳ ns	۱/۵۹۷۹ **	۰/۵۴۵ *	۰/۴۶۴ **	۲	F*M
۳۴/۴۵۳ ns	۲/۰۰۵۵ *	۰/۲۲۵ ns	۱/۰۵۳ **	۰/۱۰۸ ns	۰/۲۰۰۰۳ ns	۰/۴۰۹۲ ns	۰/۰۲۹ ns	۰/۰۲۱ ns	۶	S*F*M
۱۶/۴۳	۰/۰۶۵۳	۰/۱۲۸	۰/۲۴n	۱۵/۴۹	۰/۱۰۰۵	۰/۸۲۶	۰/۱۱۱	۰/۷	۴۶	خطا
۱۱/۸	۵/۱۷	۶/۶۵	۸/۲۷	۱۱/۸۶	۶/۶۴	۸۵	۷	۵	-	CV (%)

احتمال ۵٪ و ۱٪ سطح در معنی‌دار و غیرمعنی‌دار ترتیب به **، * و ns

جدول ۶- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات کلروفیل و فنولیک نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای)

مهار رادیکال DPPH	فنل کل	فلاونوئید	آنتوسیانین	کاروتنوئید	کلروفیل				df	منابع تغییر
					a/b	a+b	b	a		
۱۳/۴۰۷	۰/۰۰۵۴	۰/۲۷۷	۰/۰۳۴۲	۰/۵۰۶۱۷	۰/۱۰۰۹	۰/۴۷۰۸	۰/۳۴۸	۰/۰۷۰۹	۲	تکرار
۳۴۴۱/۶۹ **	۵۵/۴۸۳ **	۱۰/۰۶۰۳ **	۱۲/۴۹۸۵ **	۰/۳۴۷۱ **	۰/۳۱۱ **	۸۶/۴۵۰۷ **	۱۳/۳۰۵ **	۳۲/۰۴۴ **	۳	شوری (S)
۷۵۱/۹۲ **	۴۶/۰۰۶ **	۳/۷۲۲ **	۱۱/۰۸۸ **	۰/۷۰۱۴۵ ns	۰/۹۰۰۴۱ ns	۲/۱۸۰۵ **	۰/۷۰۵ ns	۰/۶۹۷ **	۱	قارچ (F)
۴۰۶/۱۱ **	۲۷/۲۴۳ **	۱/۱۲۹ **	۸/۲۲۵ **	۰/۳۰۰۱ ns	۰/۵۰۰۱۲ ns	۶۵۲۹ ns	۰/۰۷۹۲ ns	۰/۱۹۸ *	۱	متیل جاسمونات (M)
۲۹۵/۸۵ **	۵/۰۰۷ **	۰/۰۵۴ ns	۰/۰۰۹۱ ns	۰/۲۰۰۹۳ ns	۰/۱۰۱۲۸ ns	۰/۱۲۸۶ ns	۰/۰۸۹۸ ns	۰/۲۲۲ **	۳	S*F
۱۰۳/۰۵ **	۳/۰۳۴۷ *	۰/۱۸۷ ns	۰/۲۰۵۵ ns	۰/۵۰۳۳۷ ns	۰/۴۰۳۱۶ ns	۱/۹۸۰۸ **	۰/۸۹۹ *	۰/۲۵۷ **	۳	S*M
۳۶۰/۳۶ **	۲۳/۰۱ **	۲/۵۶۵ **	۳/۰۶۶ **	۰/۵۰۲ ns	۰/۶۰۲۱۷ ns	۲/۵۳۸۵ *	۰/۲۴۸ ns	۱/۰۹ **	۱	F*M
۱۵۴/۲۵ **	۱/۰۱۳۳ ns	۰/۰۷۹ ns	۰/۰۲۴ ns	۰/۰۰۵۷ ns	۰/۲۰۱۲۲ ns	۰/۴۵۰۷ ns	۰/۲۷۲ ns	۰/۰۷۷۸ ns	۳	S*F*M
۸/۷۲	۰/۰۹	۰/۱۳۳	n۰/۰۹	۰/۴۰۲۱	۰/۱۰۱۳	۰/۸۳۶۷	۰/۲۵۴	۰/۰۳۹	۳۰	خطا
۸/۱۳	۷/۱	۶/۵۹	۶/۲۶	۸۱۴	۹/۶۹	۵/۸۷	۱۰/۲	۳/۴	-	CV (%)

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪.

جدول ۷- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات آنتی اکسیدانی و فیزیولوژیکی نعنای فلفلی (آزمایش گلدانی)

منابع تغییر	df	کانالاز	سوپراکسید دیسموتاز	پلی فنل اکسیداز	پراکسید هیدروژن	مالون دی آلدئید	نشت الکترولیت	محتوای نسبی آب برگ	کربوهیدرات	محتوای اسانس
تکرار	۲	۰/۰۰۳	۰/۵۳	۰/۰۰۲	۰/۸۳	۱۳/۴۳	۶/۰۰۱	۳۱/۰۷	۵۳/۷۹	۰/۰۱
شوری (S)	۳	۰/۲۹۱ **	۱۸۸/۹۴ **	۰/۸۹۳ **	۰/۹۸۷ **	۴۷۱۲/۳۲ **	۱۰۵۹/۱۵ **	۳۵۲۹/۲۱ **	۵۴۴/۹۳ **	۲۱/۶۶ **
قارچ (F)	۱	۰/۰۵۲ **	۱۱/۲۰۲ **	۰/۰۸۱ **	۰/۷۲ **	۴۲۰/۵ **	۲۳/۰۹ **	۴۱/۱۴ *	۵۲۸/۱۲ *	۰/۴۵۱ **
متیل جاسمونات (M)	۲	۰/۱۰۷ **	۲۰/۳۹ **	۰/۱۴۷ **	۰/۷۰۱ **	۲۷۳/۶۶ **	۴۷/۸۸ **	۴۸۶/۶۴ **	۱۷/۵۲ **	۱/۹۳ **
S*F	۳	۰/۰۲۰۲ **	۵/۵۷۳ **	۰/۰۰۵ *	۰/۲۰۳ ns	۶۹/۲۳ **	۱۷/۸۲ **	۴۴/۰۸ ns	۱۴۳/۱۶ ns	۰/۰۷۲ *
S*M	۶	۰/۰۳۷ **	۵/۹۷۶ **	۰/۰۱۸ **	۰/۰۴۸ ns	۲۵/۱۶ *	۲۶/۴۱ **	۱۰۰/۰۶ *	۹۵/۲۴ ns	۰/۳۱ **
F*M	۲	۰/۰۰۵۵ *	۶/۲۱ **	۰/۰۴۱ **	۰/۲۵۲ ns	۷۷/۱۷ **	۸۷/۷۸ **	۲۴۳/۰۱ **	۱۶۵/۳۷ ns	۰/۶۱۷ **
S*F*M	۶	۰/۰۱۳۹ **	۲/۰۴۵ ns	۰/۰۱۲ **	۰/۰۲۳ ns	۱۹/۶۶ ns	۸/۳۳ **	۸۶/۱۵ ns	۷۶/۱۳ ns	۰/۲۹۱ **
خطا	۴۶	۰/۰۰۶	۱۸	۰/۰۰۲	۰/۱۸	۹/۰۸	۲/۲۶	۶/۵۴	۵۵/۷۷	۰/۰۰۶
CV (%)	-	۸/۱	۷/۳	۸/۲	۱۳/۲	۱۱/۴	۶/۶۴	۳/۳	۱۱/۸	۸/۱

ns، * و ** به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

جدول ۸- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر صفات آنتی‌اکسیدانی و فیزیولوژیکی نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای)

منابع تغییر	df	کانالاز	سوپراکسیدید سموتاز	پلی فنل اکسیداز	پراکسید هیدروژن	مالون دی آلدئید	نشت الکترولیت	محتوای نسبی آب برگ	کربوهیدرات	عملکرد اسانس
تکرار	۲	۰/۰۰۰۵	۰/۰۰۱۳	۰/۹۳	۳/۱۹	۱۷/۵	۴/۵۴	۲۳/۷۳	۵۶/۲۴	۶/۱۱
شوری (S)	۳	۰/۲۰۸ **	۰/۸۱۷ **	۷۷۲/۲۵ **	۵/۴۰۹ **	۳۵۵۵/۲۴ **	۹۹۲۶/۱۱ **	۳۶۶۹/۲۷ **	۷۴۷۶/۱۹ **	۱۶۹۰/۳۲ **
قارچ (F)	۱	۰/۰۴۷۷ **	۰/۰۴۸ **	۱۵/۳۹ *	۰/۲۸۱ ns	۴۲۴/۳۷ **	۱۷۳۳/۴۱ **	۶۶۹/۳۲ **	۱۷۷۰/۶۱ **	۲۸۱/۲۲ **
متیل جاسمونات (M)	۱	۰/۰۲۸۳ **	۰/۰۴۹ **	۱۳/۴۸ *	۱/۸۹۴ **	۷۷/۸۵ *	۱۵۸۹/۶۱ **	۴۲۶/۴۹ **	۲۰۲/۵۸ **	۷۶۶/۲۴ **
S*F	۳	۰/۰۲۷۳ **	۰/۰۰۲۸ ns	۲/۰۳ ns	۰/۰۰۶ ns	۶۲/۹۳ *	۲۴۱/۱۰۱ **	۱۰۱/۰۵ **	۹۰/۷۱ **	۵۸/۸۸۷ **
S*M	۳	۰/۰۰۱۶ ns	۰/۰۰۳ ns	۱/۴۴ ns	۰/۰۲۷ ns	۳۹/۰۴ ns	۱۰۷/۴۹۵ **	۲۸/۵۸ ns	۱۷/۰۱ ns	۶۶/۲۴۲ **
F*M	۱	۰/۰۱۸ **	۰/۰۴۳ **	۷/۰۳ ns	۱/۰۸۸ **	۱۸۰/۳۵ **	۷۰/۶۳ *	۸۰۵/۳۳ **	۲۵۹/۷۹ **	۲۲۴/۷۵۴ **
S*F*M	۳	۰/۰۰۴۳ ns	۰/۰۰۷۵ ns	۲/۴۱۹ ns	۱/۰۱۵۳ ns	۲۲/۶۵ ns	۵/۲۰۳ ns	۲۷/۸۸ ns	۳۲/۷۶ ns	۵/۱۰۹ ns
خطا	۳۰	۰/۰۰۲	۲/۷۷	۰/۰۰۳	۰/۱۱۸	۱۶/۱۳	۱۴/۵۲	۲۰/۵۱	۱۶/۲۳	۳/۴۴۸
CV (%)	-	۱۱/۷	۸/۲	۹/۶	۱۲/۱	۱۴/۵	۸/۷	۵/۷۴	۶/۲	۹/۸

ns، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

جدول ۹- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر کلونیزاسیون، پروتئین محلول، محتوای عناصر (فسفر، پتاسیم و سدیم) نعناع فلفلی (آزمایش گلدانی)

K/Na	کلونیزاسیون	پروتئین	سدیم (Na)	پتاسیم (K)	فسفر (P)	df	منابع تغییر
۲/۴۵	۱۸/۲۹	۰/۰۱۴	۰/۰۰۸	۰/۰۱	۰/۰۰۱	۲	تکرار
۴۹۱/۵۹ **	۲۰۰۰/۱۲ **	۰/۲۶۳ ^{ns}	۳/۳۳ **	۵/۵۳ **	۰/۱۶ **	۳	شوری (S)
۱۶/۲۷ **	۸۴۶۶۶/۱۲ **	۰/۲۹۲ ^{ns}	۰/۰۶۲ **	۰/۰۷۱ *	۰/۱۵ **	۱	قارچ (F)
۴/۳۳ ^{ns}	۱۱۳/۲۹ **	۰/۹۴۳ **	۰/۰۳۹ **	۰/۳۲ **	۰/۰۲ **	۲	متیل جاسمونات (M)
۸/۵۷ **	۲۰۰۰/۱۲ **	۰/۶۲۰ ^{ns}	۰/۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۴۶ ^{ns}	۰/۰۰۱ ^{ns}	۳	S*F
۰/۷۶ ^{ns}	۲۷/۵۶ **	۰/۲۲۳ ^{ns}	۰/۰۲۲ **	۰/۲۱ ^{ns}	۰/۰۰۲ ^{ns}	۶	S*M
۶/۶۰۳ **	۱۱۳/۲۹ **	۰/۲۹۸ ^{ns}	۰/۰۳۹ **	۰/۲۴ **	۰/۰۲ **	۲	F*M
۱/۲۱ ^{ns}	۲۷/۵۶ ^{ns}	۰/۱۵۵ ^{ns}	۰/۰۰۸۴ ^{ns}	۰/۰۲۶ ^{ns}	۰/۱۸ ^{ns}	۶	S*F*M
۱/۸۶	۳/۹۸	۰/۱۰۵	۰/۰۰۴	۰/۰۱۷	۰/۰۱	۴۶	خطا
۱۶/۲	۵/۸	۱۳/۲	۱۱/۷۶	۱۲/۹	۱۲/۷	-	CV (%)

^{ns}، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

جدول ۱۰- میانگین مربعات اثر شوری، قارچ و متیل جاسمونات بر کلونیزاسیون، پروتئین محلول، محتوای فسفر، پتاسیم و سدیم نعنای فلفلی (آزمایش مزرعه‌ای)

منابع تغییر	df	فسفر	پتاسیم	سدیم	پروتئین	کلونیزاسیون	K/Na
تکرار	۲	۰/۰۰۰۳۳	۰/۰۱۱	۰/۰۰۱	۰/۰۶	۰/۵۸	۰/۱۷۷
شوری (S)	۳	۰/۰۲۴ **	۴/۹۱۶ **	۱/۴۴۵ **	۰/۰۱۲ ^{ns}	۹۳۹/۴۶ **	۴۸۱/۶۶ **
قارچ (F)	۱	۰/۲۴۷ **	۱/۰۶۱۵ **	۰/۱۹۴ **	۰/۳۶۳ **	۶۲۷۱۳/۰۲ **	۴۱/۰۹ **
متیل جاسمونات (M)	۱	۰/۰۱۱۶ **	۰/۰۲۶ *	۰/۰۰۰۲ ^{ns}	۰/۰۱۲ ^{ns}	۷۷/۵۲ **	۰/۰۰۱ ^{ns}
S*F	۳	۰/۰۰۳۲۳*	۰/۰۸۹۸ ^{ns}	۰/۰۳۵۶**	۰/۲۰۲ ^{ns}	۹۳۹/۴۶ **	۶/۰۳ ^{ns}
S*M	۳	۰/۰۰۳۱۱ **	۰/۰۲۱۳ ^{ns}	۰/۰۰۴ ^{ns}	۰/۰۴۵ ^{ns}	۴۷/۰۷ **	۰/۶۲۱ ^{ns}
F*M	۱	۰/۰۰۲۲۵ *	۰/۲۲۱۱ *	۰/۰۲۷ **	۰/۱۰۴ ^{ns}	۷۷/۵۲ **	۱۴/۰۴ ^{ns}
S*F*M	۳	۰/۰۰۰۴۳ ^{ns}	۰/۰۸۷۷ ^{ns}	۰/۰۰۷۸ ^{ns}	۰/۱۶۴ ^{ns}	۴۷/۰۷ **	۱۰/۱۷ ^{ns}
خطا	۳	۰/۰۰۰۵۱	۰/۰۳۶۰۱	۰/۰۰۲۹	۰/۰۷۶	۲/۱۱	۵/۴۲
CV (%)	-	۶/۸	۱۷/۹	۱۱/۷	۱۱/۵	۴	۱۹/۳

^{ns}، * و ** به ترتیب غیرمعنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۰.۵٪ و ۰.۱٪

جدول پیوست ۱۱- همبستگی بین صفات مورد بررسی (آزمایش گلدانی)

مالون دی آلدئید	کاتالاز	محتوای نسبی آب برگ	Fv/Fm	فنل کل	کلروفیل a	
-۰/۷۹ **	-۰/۳۸ *	۰/۷۹ **	۰/۷۸ **	-۰/۲۴ *	۰/۹۲ **	کلروفیل b
-۰/۶۴ **	-۰/۴۳ **	۰/۸۵ **	۰/۹۰ **	-۰/۲۶ **	۰/۷۱ **	کلروفیل کل
۰/۶۷ **	۰/۸۷ **	-۰/۷۰ **	-۰/۷۲ **	۰/۷۹ **	-۰/۵۶ *	ظرفیت مهار رادیکال DPPH
۰/۷۰ **	۰/۸۳ **	-۰/۷۱ **	-۰/۷۴ **	۰/۸۱ **	-۰/۵۵ **	پلی فنل اکسیداز
-۰/۹۲ **	-۰/۵۱ **	۰/۸۹ **	۰/۹۰ **	-۰/۳۵ **	۰/۹۰ **	ETR
-۰/۹۲ **	-۰/۸۲ **	-۰/۸۰ **	-۰/۸۲ **	-۰/۷۲ **	-۰/۶۵ **	NPQ
-۰/۷۹ **	-۰/۴۱ **	۰/۷۹ **	۰/۸۰ **	-۰/۲۲ **	۰/۹۱ **	هدایت روزنه‌ای
۰/۸۵ **	۰/۷۸ **	-۰/۸۷ **	-۰/۸۵ **	۰/۴۰ **	-۰/۸۳ **	پراکسید هیدروژن

ادامه جدول پیوست ۱۱- همبستگی بین عناصر (آزمایش گلدانی)

سدیم	
-۰/۷۶ **	پتاسیم
-۰/۷۸ **	فسفر

منابع

اسفندیاری ع.، جوادی ا. و شکرپور د.، (۱۳۹۲) "ارزیابی برخی صفات بیوشیمیایی و فیزیولوژیک ارقام گندم در پاسخ به تنش شوری در مرحله گیاهچه ای" *مجله به زراعی کشاورزی*، دوره ۵، شماره ۱، ص ۲۷-۳۸.

اشرافی م.، قاسمی پیربلوطی ع.، رحیم ملک م. و حامدی ب.، (۱۳۹۱) "اثر محلول پاشی اسید جاسمونیک بر درصد و ترکیبات اسانس (*Thymus daenensis Celak*) آویشن دناهی" *داروهای گیاهی*، شماره ۲، ص ۷۵-۸۰.

امید بیگی ر.، (۱۳۸۸) "تولید و فرآوری گیایان دارویی" *جلد دوم*. چاپ پنجم، انتشارات آستان قدس رضوی، ص ۱۷۰-۲۳۴.

آقایی ک.، طایی ن.، کنعانی م. ر. و یزدانی م.، (۱۳۹۳) "اثر تنش شوری بر برخی صفات فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی دو گونه مریم گلی (*Saliva*) فرآیند و کارکرد گیاهی، شماره ۹، ص ۹۶-۸۵۸. آذری آ.، مدرس ثانوی س. ع. م.، عسکری ح.، قناتی ف.، ناجی، ا. م. و علیزاده ب.، (۱۳۹۱) "اثر تنش شوری بر صفات مورفولوژیک و فیزیولوژیک دو گونه کلزا و شلغم روغنی (*Brassica napus and B. Rapa*)" *مجله علوم زراعی ایران*، شماره ۲، ص ۱۲۱-۱۳۵.

آروین م ج.، بیدمشکی ا.، کرامت ب. و ک مقصودی.، (۱۳۹۰) "مطالعه اثر متقابل تنش خشکی و متیل جاسمونات بر رشد، عملکرد سوخ و آلیسین در سیر" *هفتمین کنگره علوم باغبانی ایران*، دانشگاه صنعتی اصفهان.

آقا محمد رفیع ن.، انتشاری ش. و یوسفی م.، (۱۳۹۰) "بررسی تاثیر متیل جاسمونات در بالا بردن توان تحمل شوری از طریق تغییر برخی صفات مورفولوژی و آناتومیکی در گیاه گاوزبان دارویی (*Boragoofficinalic L.*)" *ششمین همایش ملی ایده های نو در کشاورزی*، ص ۴.

آقابابائی ف. و رئیسی ف.، (۱۳۹۰) "اثر همزیستی میکوریزایی بر میزان کلروفیل، فتوسنتز و راندمان مصرف آب در چهار ژنوتیپ بادام در استان چهارمحال و بختیاری" *مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی، علوم آب و خاک*، شماره ۵۶، ص ۹۱-۱۰۱.

بخرد ح.، مهدوی ه. و رحیمی ا. (۱۳۹۴) "اثر پرایمینگ بذر بر رشد رویشی و برخی ویژگی های فیزیولوژیکی گیاه کنجد (*Sesamum indicum L*) در شرایط شوری حاصل از نمک های قلیایی" *نشریه پژوهش های زراعی ایران*، شماره ۴، ص ۸۱۰-۸۲۲.

پارسا مطلق ب.، محمودی س.، سیاری زهان م. ح. و نقی زاده، م. (۱۳۹۰) "تأثیر قارچ میکوریزا و کود فسفر بر غلظت رنگیزه های فتوسنتزی و عناصر غذایی لوبیا (*Phaseolus vulgaris L*) در شرایط تنش شوری" *نشریه بوم شناسی کشاورزی*، شماره ۲، ص ۲۳۳-۲۴۴.

ترابی ا. و فرزنامی سپهر م.، (۱۳۹۴) "اثر پیش تیمار قارچ *Glomus fasciculatum* بر القاء مقاومت به شوری گیاهان جو" *مجله فیزیولوژی گیاهی ایران*، شماره ۵، دوره ۲، ص ۱۳۲۳-۱۳۳۱.

تنوری آ.، قاسم نژاد ع. و علیزاده، م.، (۱۳۹۳) "تأثیر متیل جاسمونات و اسید سالیسیلیک بر صفات مورفولوژیکی و رنگدانه های درونی کالوس کنگر فرنگی" *به زراعی کشاورزی*، شماره ۱۶، ۴، ۸۵۷-۸۶۹.

جمشیدی ا.، قلاوند ا.، سفیدکن ف. و محمدی گل تپه ا.، (۱۳۹۲) "اثر مثبت قارچ پیریفورموسپورا/ایندیکا بر عملکرد و اجزای عملکرد رازیانه تحت تأثیر مواد آلی" *ویژه نامه نشریه دانش کشاورزی و تولید پایدار*، ص ۱۴۳-۱۵۶.

جعفری م.، (۱۳۷۹) "سیمای شوری در ایران" مؤسسه تحقیقات جنگل ها و مراتع، نشریه شماره ۹۵. تهران. ایران.

چاپارزاده ن. و زرندی میاندوآب ل.، (۱۳۹۰) "اثر شوری بر محتوای رنگدان های و رشد دو رقم گیاه کلزا (*Brassica napus*)" *زیست شناسی گیاهی*، شماره ۹، ص ۱۳-۲۶.

حاجی بلند ر. و ابراهیمی ن. (۱۳۹۰) "تأثیر پلی آمین‌های اگزوزن بر رشد، فتوسنتز و متابولیسم فنل‌ها در گیاه توتون تحت تنش شوری" زیست‌شناسی گیاهی، شماره ۸، ص ۱۳-۲۶.

حاجی‌نیا، س.، زارع، م.ج.، محمدی گل‌تپه، ا. و رجال، ف. ۱۳۹۰. بررسی سودمندی قارچ اندوفیت *Piriformospora indica* و باکتری *Azospirillum Sp.* در افزایش تحمل گندم رقم سرداری (*Triticum aestivum*) به تنش شوری، مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی ۴: ۳۱-۲۱.

حسینی ز.، پیردشتی ه. ا.، یعقوبیان ی. و نوری، م. ز. (۱۳۹۲) "کاربرد تکنیک فلورسانس کلروفیل برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به سرمای هوا و آب در گیاه برنج (*Oryza sativa L.*)" مجله سلول و بافت، شماره ۵، دوره ۲، ص ۱۹۵-۲۰۶.

حسیبی ن.، منوچهری کلانتری خ.، مظاهری، م. و احمدی موسوی ع. (۱۳۸۷) "اثر متیل‌جاسمونات و برهم‌کنش آنها بر جوانه‌زنی بذر و برخی عامل‌های بیوشیمیایی دانه رست‌های کلزا (*Brassica napus*)" زیست‌شناسی ایران، شماره ۲۱، دوره ۲، ص ۲۰۶-۲۱۵.

حق‌نیا غ. (۱۳۶۸) "راهنمای تحمل گیاهان نسبت به شوری" انتشارات دانشگاه فردوسی مشهد، ص ۲۳-۴۵.

دانشمند ف.، آروین م. ج. و کرامت ب. (۱۳۹۳) "تغییرات ایجاد شده توسط سالیسیلیک اسید در گیاهان گلرنگ *Carthamus tinctorius L.* تحت تنش شوری" مجله پژوهش‌های گیاهی (مجله زیست‌شناسی ایران)، شماره ۲، ص ۲۰۴-۲۱۵.

درویشی ش. (۱۳۷۴) "استخراج اسانس نعنای تبریز و مقایسه آن با ترکیبات شیمیایی اسپرمیت و پرمینت" پایان‌نامه دکترای داروسازی. دانشگاه علوم پزشکی تبریز، دانشکده داروسازی. ص ۹۸.

دستجردی ز.، صفی‌پور افشار ا. و سعید نعمت‌پور ف. (۱۳۹۴) "اثر متیل‌جاسمونات بر جذب و تجمع سرب در گیاه تربچه (*Raphanus sativus. L.*)" فرآیند و کارکرد گیاهی، شماره ۱۱، ص ۵۹-۶۵.

دیلمی معزی، ا. و م، برمکی، (۱۳۹۰) "تأثیر متیل جاسمونات و اسید سالیسیلیک بر عملکرد و صفات مورفولوژیکی مینی تیوبر در سیب زمینی" اولین همایش ملی راهبردهای دستیابی به کشاورزی پایدار، دانشگاه پیام نور اهواز.

ربیعی ز، پیردشتی ه. ا، راهداری پ،، حسینی ج. و یعقوبی م، (۱۳۹۱) "تأثیر باکتری‌های محرک رشد در پارامترهای فلورسانس کلروفیل در گیاه گشنیز (*Coriandrum sativum*) تحت تنش شوری" اولین همایش ملی تنش‌های محیطی. دانشگاه اصفهان. ایران. ص ۱۹۱-۱۸۶.

رحمت زاده س، خارا ج. و کاظمی تبار س. ک، (۱۳۹۱) "تأثیر قارچ‌های میکوریز آربوسکولار بر بهبود رشد و شاخص‌های بیوشیمیایی گیاهان پروانش باززایی شده تحت تیمار تریپتوفان طی فرآیند سازگاری" زیست‌شناسی گیاهی، شماره ۱۶، ص ۲۷-۴۰.

رؤف فرد ف،، شریفی م، امیدبیگی ر، سفیدکن ف،، بهمنش م و احمدی ن، (۱۳۹۳) "اثر متیل-جاسمونات بر آنزیم‌های متابولیسمی و مواد فنلی در گیاه دارویی آگاستاکه (*Agastache foeniculum* [Pursh] Kuntze). دوماهنامه علمی-پژوهشی تحقیقات گیاهان دارویی و معطر ایران، شماره ۳، ص ۳۶۹-۳۶۱.

زرگری ع، (۱۳۷۱) "گیاهان دارویی" انتشارات دانشگاه تهران، ص ۱۴-۵. سپهری م، صالح راستین ن. حسینی سالکده ق. خیام نکویی م، (۱۳۸۸) "بررسی تأثیر قارچ اندوفیت *Piriformospora indica* بر بهبود رشد و افزایش مقاومت گیاه جو (*Hordeum vulgare* L) به تنش شوری، مجله علمی پژوهشی مرتع، شماره ۳، ص ۵۰۸-۵۱۸.

سلیمی ف،، شکاری ف،، عظیمی م. ح. و زنگانی ا، (۱۳۹۰) "نقش متیل جاسمونات در بهبود مقاومت به شوری از طریق تأثیر بر برخی خصوصیات فیزیولوژیک در گیاه بابونه آلمانی (*Matricaria chamomilla* L)" شماره ۴، ص ۷۱۱-۷۰۰.

سلیمی ف.، شکاری ف. و حمزهئی ج.، (۱۳۹۳) تاثیر تنش شوری و محلول پاشی متیل جاسمونات بر سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه ای، کارائی مصرف آب و عملکرد بابونه آلمانی، نشریه پژوهش های زراعی ایران، شماره ۲، ص ۳۲۸ - ۳۳۴.

شبانلی ل. و احسان پور ع ا.، (۱۳۸۸) "القاء آنزیم های آنتی اکسیدان، ترکیبات فنولیک و فلاونوئید در کشت در شیشه شیرین بیان (*Glycyrrhiza glabra L.*) با استفاده از متیل جاسمونات و سالیسیلیک اسید، مجله زیست شناسی ایران، شماره ۴، ص ۶۹۱ - ۷۰۳.

عشقی زاده ج. ر. و احسان زاده پ.، (۱۳۸۸) "تاثیر رژیم های مختلف آبیاری بر چند ژنوتیپ ذرت: I فلورسانس کلروفیل، خصوصیات رشد و عملکرد دانه "علوم گیاهان زراعی ایران، شماره ۴۰، دوره ۲، ص ۱۴۴-۱۳۵.

صفاری ر.، مقصودی مود ع. ا. و صفاری و. ر.، (۱۳۹۲) "اثر تنش شوری بر فلورسانس کلروفیل و عملکرد دانه برخی ارقام آفتابگردان (*Helianthus annus L.*)" مجله به زراعی نهال و بذر، شماره ۹، دوره ۱، ص ۱۳۰-۱۰۹.

صفاری غ.، اله دادی ا. و آروین س. م. ج.، (۱۳۹۱) "تأثیر برخی تنظیم کننده های رشد بر خصوصیات جوانه زنی و رشد اولیه گیاهچه کلزا (*Brassica napus L.*)، نشریه علوم و فناوری بذر ایران، شماره ۲، ص ۱۸۵ - ۱۹۲.

عموآقایی ر. و نیک اندیش ف.، (۱۳۹۴)، "اثر تلقیح ریشه دو رقم یونجه (*Medicago sativa*) با جدایه های از گونه های سینوریزوبیوم و باسیلوس بر رشد، مقدار کلروفیل و تمامیت غشای سلول در شرایط تنش شوری" مجله پژوهش های گیاهی (مجله زیست شناسی ایران) شماره ۱، ص ۱۵۲-۱۴۰.

فتحی ا.، مجدی م. معروفی ا.، (۱۳۹۵) " بررسی بیان ژن های کلیدی مسیر بیوسنتزی ترپن ها تحت تیمار متیل جاسمونات در بومادران (*Millefolium subsp. Millefolium Achillea*)" دویست و چهاردهمین کنگره بین المللی و کنگره ژنتیک ایران، ص ۱-۵.

فضائلی ع.، بشارتی ح. و پیرولی بیرانوند ن.، (۱۳۸۹) "تأثیر شوری بر کارایی همزیستی سینوریزوبیومملیلوتی با ارقام مختلف یونجه" مجله پژوهش‌های خاک (علوم خاک و آب)، شماره ۳، ص ۲۵۳-۲۶۳.

فقیه عبدالهی ل.، پیردشتی ه.، یعقوبیان ی. و علوی س. م.، (۱۳۹۴) "پیامد کاربرد قارچ‌های *Piriformospora indica* و *Trichoderma tomentosum* بر رشد گیاه دارویی ریحان (*Ocimum basilicum* L.) در سطوح مختلف نیترات مس. نشریه مدیریت خاک و تولید پایدار، شماره ۵، دوره ۱، ص ۱۱۳-۱۲۷.

قاسم نژاد ع. و بابایی‌زاد و.، (۱۳۹۰) "رشد رویشی و میزان کافئیک اسید برگ کنگر فرنگی (*Cynara scolymus* L.) تحت تأثیر قارچ میکوریز *Piriformospora indica*" مجله پژوهش‌های تولید گیاهی، دوره ۱، ص ۱۳۳-۱۴۰.

قربانلی م.، ساطعی آ. و مقیسه آ.، (۱۳۸۲) "تأثیر مقادیر متفاوت شوری بر فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، پراکسیداز و نیترات رد کتاز در ریشه و برگ‌های ارقام کلزا" مجله پژوهش و سازندگی در زراعت و باغبانی، شماره ۵۸، ص ۳۹-۴۳.

قره یاضی ب. و ح. میبیدی (۱۳۸۱) "جنبه‌های فیزیولوژیک و بهنژادی تنش شوری" انتشارات دانشگاه صنعتی اصفهان، ص ۲۷۴.

قناتی ف.، بختیاربان س. و عبدالمالکی پ.، (۱۳۸۹) "تأثیر متیل‌جاسمونات بر متابولیت‌های ثانویه گیاه همیشه بهار (*Calendula officinalis* L.)" علوم و فناوری زیستی مدرس، شماره ۱، ص ۱۲-۳۳. قهرمان ا.، (۱۳۷۳) "کورموفیت‌های ایران (سیستماتیک گیاهی)" مرکز نشر دانشگاهی، جلد اول، چاپ دوم، ص ۹۴.

کاری دولت‌آبادی ح.، محمدی گل‌تپه ا.، معینی، ا. و ورما، آ.، (۱۳۹۱) "ارزیابی تأثیر غلظت‌های مختلف اکسین و قارچ‌های *Piriformospora indica* و *Sebacina vermifera* روی نعنای فلفلی (*Mentha*)

piperita) و آویشن (*Thymus vulgaris*) در شرایط درون شیشه‌ای " فصلنامه گیاهان دارویی، شماره ۲ شماره ۹، ص ۲۲-۱۳.

کافی م.، باقری ع.، نباتی ج.، زارع مهرجردی م. و معصومی ع.، (۱۳۸۹) " بررسی تأثیر تنش شوری بر برخی متغیرهای فیزیولوژیک ۱۱ ژنوتیپ نخود در محیط هیدروپونیک " علوم و فنون کشت های گلخانه‌ای، ص ۵۵-۶۹.

کرمی ع. و زارع م.، (۱۳۹۳) " پاسخ فیزیولوژیک و تغذیه‌ای گیاه یونجه (*Medicago sativa*. Cv hamedani) در تلقیح با قارچ درون‌زی *Piriformospora indica* و باکتری *Azospirillum Spp* تحت تنش شوری " نشریه تولید گیاهان زراعی، شماره ۷ دوره ۱، ص ۱۰۹-۱۲۳.

ملکوتی م. ج.، کشاورز پ.، سعادت س. و خلدبرین ب.، (۱۳۸۱) " تغذیه گیاهان در شرایط شور " انتشارات سنا، معاونت امور باغبانی وزارت جهاد کشاورزی، تهران، چاپ اول، ص ۲۳۳.

منافی ج.، اصغرزاد ن. الف.، نیشابوری م. ر. و رجالی ف.، (۱۳۹۱) " تحمل تنش کمبود آب در گوجه فرنگی در همزیستی با قارچ‌های میکوریز آربوسکولار " نشریه دانش آب و خاک، جلد ۲۲. شماره ۲، ص ۱۶-۱.

موسوی ع.، (۱۳۹۰) " اثر محلول پاشی اسید جاسمونیک بر خصوصیات فیتوشیمیایی گل همیشه بهار " پایان نامه کارشناسی ارشد مهندسی کشاورزی-گیاهان دارویی، دانشگاه آزاد اسلامی واحد شهرکرد.

ناصرعلوی س. م.، صفاری غ و گواهی م.، (۱۳۸۸) " مطالعه اثر تنظیم‌کننده رشد متیل جاسمونات بر جوانه‌زنی و رشد اولیه بذر گوجه فرنگی " ششمین کنگره علوم باغبانی ایران.

همایی م.، (۱۳۸۱) " واکنش گیاهان به شوری " انتشارات کمیته ملی آبیاری و زهکش ایران، تهران. ایران.

Abe N. Murata T. and Hirota A. (1998) "Novel 1, 1-diphenyl-2-picrylhy- drazyl- radical scavengers, bisorbicillin and demethyltrichodimerol, from a fungus" **Biosci, Biotech and Biochem.**, 62, pp 661-662.

- Adams, R.P. (1997) "Identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectroscopy" **Journal of the American Society for Mass Spectrometry.**, **6, 8**, pp 671-672.
- Agati G. and Tattini M. (2010) "Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection" **New Phytol.**, **186**, pp 786–793
- Albert N.W., Lewis D.H., Zhang H., Irving L.J., Jameson P.E. and Davies K.M. (2009) "Light-induced vegetative anthocyanin pigmentation in *Petunia*" **J Exp Bot.**, **60**, pp 2191–2202.
- Alexander A.G. (1964) "Sucrose enzyme relationship in immature sugar cane" **Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico.**, **4813**, pp 165-231.
- Ali M.B., Hahn E.J. and Paek K.Y. (2007) "Methyl jasmonate and salicylic acid induced oxidative stress and accumulation of phenolic in *Panax ginseng* bioreactor root suspension cultures" **Molecules.**, **12**, pp 607-621.
- Amerian M. R. and Stewart W. S. (2001) "Effect of two species of arbuscular mycorrhizal fungi on growth assimilation and leaf water relations in maize (*Zea mays*)" **J Aspects of Applied Biology.**, pp 63: 1-6.
- Asada K. and Takahashi M. (1987) "Production and scavenging of active oxygen in photosynthesis" In: Kyle, D.J., Osmond, C.B., Arntzen, D.J., eds. **Photoinhibition. Amsterdam: Elsevier.**, pp 227–87.
- Ashoori M., Ashraf S. and Alipour Z.T. (2015) "Investigating the effect of two species of mycorrhiza fungi and salinity on growth, function and chlorophyll content on *Ocimum basilicum*" **International Journal of Agriculture and Crop Sciences.**, **8, 3**, pp 503.
- Ashraf, M. (2009) "Biotechnological approach of improving plant salt tolerance using antioxidants as markers" **Biotechnology advances.**, **27, 1**, pp 84-93.
- Ashraf, M. (1994) "Breeding for salinity tolerance in plants" **Critical Reviews in Plant Sciences.**, **13**, pp 17-42.
- Ashraf M., Mukhtar N., Rehman, S. and Rha E. S. (2004) "Salt-induced changes in photosynthetic activity and growth in a potential medicinal plant Bishop's weed (*Ammimajus* L.)" **Photosynthetica.**, **42**, pp 543-550.
- Ashraf M. and Ali Q. (2008) "Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.)" **Environmental and Experimental Botany.**, **63**, pp 266-273.

- Ashraf M. and Foolad M. (2007) "Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance" **Environmental and Experimental Botany.**, **59**, **2**, pp **206-216**.
- Ashraf M. and Harris P. J. C. (2004) "Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants" **Plant Science.**, **166**, pp **3-16**.
- Ashraf M. and Orooj A. (2006) "Salt stress effects on growth, ion accumulation and seed oil concentration in an arid zone traditional medicinal plant ajwain (*Trachyspermum ammi* [L.] Sprague)" **Journal of Arid Environments.**, **64**, pp **209-220**.
- Atlassi Pak V., Nabipour M. and Meskarbashee N. (2009) "Effect of salt stress on chlorophyll content, fluorescence, Na and K ions content in rape plants (*Brassica napus* L.)" **Asian Journal of Agricultural Research.**, **3**, **2**, pp **28-37**.
- Auge R.M., Stodola A.J.W., Times J.E. and Saxton A. M. (2001) "Moisture retention properties of a mycorrhizal soil" **Journal of Plant and Soil.**, **230**, pp **87-97**.
- Ayaz F.A., Kadioglu A. and Turgut R. (2000) "water stress effects on the content of low molecular weigh carbohydrates and phenolic acids in *Ctenanthe setosa* (Rosc.)" **Eichler.can.j. plant. Sci.**, **80**, pp **373-378**.
- Azevedo-Neto A. D., Prisco J. T., Eneas-Filho J., Abreu C. E. B. and Gomes-Filho E. (2006) "Effect of salt stress on antioxidant enzymes and lipid per oxidation in leaves and roots of salt-tolerance and salt-sensitive maize genotypes" **Environmental and Experimental Botany.**, **56**, pp **87-94**.
- Aziz Eman E., Al-Amier H. and Craker Lyle E. (2008) "Influence of salt stress on growth and essential oil production in Peppermint, pennyroyal, and apple mint" **Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants.**, **14**, **1**, pp **77 – 87**.
- Bagheri S., Ebrahimi M.A., Davazdah emami S. and Minooyi Moghadam J. (2014) "Terpenoids and Phenolic Compounds Production of Mint Genotypes in Response to Mycorrhizal Bio-Elicitors" **Tech. J. Eng. Appl. Sci.** **4**, **4**, pp **339-348**.
- Baker N. R. (2008) "Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo" **Annual Review of Plant Biology.**, **59**, pp **89-113**.
- Baker N.R. and Rosenqvist E. (2004) "Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities" **Journal of Experimental Botany.**, **55** pp **1607–1621**.

- Baltruschat H., Fodor J.B.D., Harrach E., Niemczyk B., Barna G., Gullner A., Janeczko K., Kogel H., Schäfer P., Schwarczinger I., Zuccaro A. and Skoczowski A. (2008) "Salt tolerance of barley induced by the root endophyte *Piriformospora indica* is associated with a strong increase in antioxidants" **New Phytologist.**, **180**, pp **501-510**.
- Barazani O., Benderoth M., Groten K., Kuhlemeier C. and Baldwin I.T. (2005) "*Piriformospora indica* and *Sebacina vermifera* increase growth performance at the expense of herbivore resistance in *Nicotiana attenuate*" **Oecologia.**, **146**, **2**, pp, **234-243**.
- Barbieri G., Vallone S., Orsini F., Paradiso R., De Pascale S., Negre-Zakharov F. and Maggio A. (2012) "Stomatal density and metabolic determinants mediate salt stress adaptation and water use efficiency in basil (*Ocimum basilicum* L.)" **Journal of plant physiology.**, **169**, **17**, pp **1737-1746**.
- Basilio Heredia J. and Cisneros- Zevallos L. (2009) "The effect of exogenous ethylene and methyl jasmonate on the accumulation of phenolic antioxidants in selected whole and wounded fresh produce" **Food Chemistry.**, **115**, pp **1500- 1508**.
- Bettaieb I., Zakhama N., Aidi Wannas W. and Marzouk, B. (2009) "Water deficit effects on *Salvia officinalis* fatty acids and essential oils composition" **Science. Horticulture.**, **120**, pp **271–275**.
- Bhattacharjee S. (2005) "Reactive oxygen species and oxidative burst: Role in stress, senescence and signal transduction in plants" **Journal of Current Science.**, **89**, pp **1113-1121**.
- Bor M., Özdemir F. and Turkan I. (2003) "The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet (*Beta maritima* L.)" **Plant Sci.**, **164**, **1**, pp **77-84**.
- Bradford M.M. (1976) "A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding" **Analytical Biochemistry.**, **73**, pp **248-250**.
- Breusegem F.V., Vranova E., Dat J.F. and Inze D. (2001) "The role of active oxygen species in plant signal transduction" **Plant Sci.**, **161**, pp **405-414**.
- Bu N., Li X., Li Y., Ma C., Ma L. and Zhang C. (2012) "Effects of Na₂CO₃ stress on photosynthesis and antioxidative enzymes in endophyte infected and non-infected rice" **Ecotoxicology and environmental safety.**, **78**, pp **35-40**.

- Bücking H. and Heyser W. (2003) "Uptake and transfer of nutrients in ectomycorrhizal association's interactions between photosynthesis and phosphate nutrition" **Mycorrhiza.**, **13**, pp 59–68.
- Candan N. and Tarhan L. (2003) "The correlation between antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation levels in *Mentha pulegium* organs grown in Ca²⁺, Mg²⁺, Cu²⁺, Zn²⁺ and Mn²⁺ stress conditions" **Plant Science.**, **163**, pp 769-779.
- Castellanos-Morales V., Villegas J., Wendelin S., Vierheilig H., Eder R., Cardenas-Navarro R. (2010) "Root colonization by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* alters the quality of strawberry fruits (*Fragaria x ananassa* Duch.) at different nitrogen levels" **J. Sci. Food Agric.**, **90**, pp 1774–1782.
- Chang X., Alderson P.G. and Wright C.J. (2008) "Solar irradiance level alters the growth of basil (*Ocimum basilicum* L.) and its content of volatile oils" **Environmental and Experimental Botany**, **63**, 1, pp.216-223.
- Chapman H. D. and Pratt P. F. (1961) "Methods of analysis for soils, plants and waters" **University of California, Division of Agricultural Science.**
- Chaves M.M., Flexas J. and Pinheiro C. (2009) "Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell" **Annals of botany.**, **103**, 4, pp.551-560.
- Cha-Um S., Supaibulwattana K. and Kirdmanee C. (2009) "Comparative effect of salt stress and extreme pH stress combined on glycinebetaine accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of two rice genotypes" **Rice Science.**, **16**, 4, pp 247-282.
- Chen Y., Pang Q., Dai S., Wang Y., Chen S. and Yan X. (2011) "Proteomic identification of differentially expressed proteins in *Arabidopsis* in response to methyl jasmonate" **Journal of Plant Physiology.**, **168**, pp 995-1008.
- Cherki G. F., Ahmed. and Khalid F. (2002) Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars. **Environ Exp Bot.**, pp 47, 39–50
- Chong T. M., Abdullah M. A., Fadzillah N. M., Lai O. M. and Lajis N. H. (2005) "Jasmonic acid elicitation of anthraquinones with some associated enzymic and non-enzymic antioxidant responses in *Morinda elliptica*. **Enzyme and Microbial Technology**" **36**, pp 469-477.

- Constabel C.P., Bergey D.R. and Ryan C.A. (1995) "Systemin activates synthesis of wound-inducible tomato leaf polyphenol oxidase via the octadecanoid defense signaling pathway" **Proc. Natl. Acad. Sci. USA** **92**, pp 407–411
- Copetta A., Lingua G., and Berta G. (2006) "Effects of three AM fungi on growth, distribution of glandular hairs, and essential oil production in *Ocimum basilicum* L. var. Genovese" **Mycorrhiza.**, **16**, pp 485-94.
- Dib T.A., Monneveux P.H., Acevedo E. and Nachit M.M. (1994) "Evaluation of proline analysis and chlorophyll fluorescence quenching measurements as drought tolerance indicators in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum)" **Euphytica.**, **79**, 1-2, pp 65-73.
- Distefano S, Palma J.M, McCarthy I. and del Rio L.A. (1999) "Proteolytic cleavage of plant proteins by peroxisomal endoproteases from senescent pea leaves" **Planta.**, **209**, pp 308-313.
- Dell Rio L.A., Copas F. J., Sandalio L.M., Palma J.M. and Barroso J.B. (2003) "Plant peroxisomes, reactive oxygen metabolism and nitric oxide. Biochem" **Mol. Biol. Life.**, **55**, pp 71–81.
- Deshmukh S., Huckelhoven R., Schafer P., Imani J., Sharma M., Weiss M., Waller F. and Kogel K.H. (2006) "The root endophytic fungus *Piriformospora indica* requires host cell death for proliferation during mutualistic symbiosis with barley" **Proc. Natl. Acad. Sci.**, **103**, pp 18450-18457.
- Desingh R. and Kanagaraj G. (2007) "Influence of salinity stress on photosynthesis and antioxidative systems in two cotton varieties" **Gen. Appl. Plant Physiol.**, **33**, 3-4, pp.221-234.
- Dolatabadi H.K., Goltapeh E.M., Moieni A., Jaimand K., Sardrood B.P. and Varma A. (2011) "Effect of *Piriformospora indica* and *Sebacina vermifera* on plant growth and essential oil yield in *Thymus vulgaris* in vitro and in vivo experiments" **Symbiosis.**, **53**, 1, pp 29-35.
- Dolatabadi H., Mohammadi gol tapeh E., Moeini A. and Verma A. (2012) "Evaluation of the effect of concentration of auxin and fungi *Piriformospora indica* and *Sebacina vermifera* the peppermint (*Mentha piperita*) and thyme (*Thymus vulgaris*) in vitro" **JMP.** **2**, **9**, pp 13- 22.
- Drazkiewicz M. (1994) "Chlorophyllase: occurrence, functions, mechanism of action, effects of external and internal factors" (Review). **Photosynthetica (Czech Republic).**

Druege U., Baltruschat H. and Franken P. (2007) "*Piriformospora indica* promotes adventitious root formation in cuttings" **Journal of Scientia Horticulturae.**, **112**, pp **422-426**.

Economou K.D., Oreopoulou, V. and Thomopoulos C.D. (1991) "Antioxidant activity of some plant extracts of the family Labiatae" **Journal of the American Oil Chemists Society**, **68**, **2**, pp **109-113**.

El Khallal S. M. (2001) "Some physiological roles of jasmonic acid in adaptation of pea seedlings to salt stress" **Egyptian. J. Biotechnol.**, **10**, pp **249–71**.

Eisa, S., Hussin, S. Geissler, N. Koyro, H.W. (2012). Effect of NaCl salinity on water relations, photosynthesis and chemical composition of Quinoa (*Chenopodium quinoa Willd.*) as a potential cash crop halophyte" **Australian Journal of Crop Sciences.**, **2**, pp **357-368**.

Esfandiari E., Shekari F., Shekari F. and Esfandiari M. (2007) "The effect of salt stress on antioxidant enzymes' activity and lipid peroxidation on the wheat seedling" **Journal of Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca.**, **35**, pp **48-56**.

Fahimirad S., Ghasem Karimzadeh G. and Ghanati F. (2013) "Cold-induced Changes of Antioxidant Enzymes Activity and Lipid Peroxidation in Two Canola (*Brassica napus* L.) Cultivars" **Journal of Plant Physiology and Breeding.**, **3**, **1**, pp **1-11**.

Fan X., Mattheis J. P., and Fellman J. F. (1998) "A role for jasmonates in climacteric fruit ripening" **Planta.**, **204**, pp **444 – 449**

Farooq Muhammad A., Razaqat A., Gill, F.I., Basharat A., Hongbo L., , Jianxiang X., Shuiping H. and Weijun Z. (2016) "Methyl Jasmonate regulates antioxidant defense and suppresses arsenic uptake in *Brassica napus* L" **Front Plant Sci.**, **7**, pp **468**.

Farouk S. and Osman M. A. (2012) "Alleviation of oxidative stress induced by spider mite invasion through application of elicitors in bean plants" **Egyptian Journal of Biology.**, **14**, pp **1-13**.

Fatiha B., Didier H., Naima G., Khodir M., Martin K. Kamagaju Léocadie K., Caroline S., Mohamede C. and Pierre D. (2015) "Phenolic composition, in vitro antioxidant effects and tyrosinase inhibitory activity of three Algerian *Mentha* species: *M. spicata* (L.), *M. pulegium* (L.) and *M. rotundifolia* (L.) Huds (Lamiaceae)" **Industrial Crops and Products.**, **74**, pp **722–730**

Fedina I.S. and Dimova L.M. (2000) "Methyl jasmonate-induced polypeptides in *Pisum sativum* roots soluble proteins" **Physiol des plantes**, **53**, **10**, pp **59-65**.

- Feng G., Zhang F. S., Li X. L., Tian C. Y., Tang C., Rengel Z. (2002) "Improved tolerance of maize plants to salt stress by arbuscular mycorrhiza is related to higher accumulation of soluble sugars in roots" **Mycorrhiza.**, **12**, pp 185–190.
- Fester T. and Hause G. (2005) "Accumulation of reactive oxygen species in arbuscular mycorrhizal roots" **Mycorrhiza.**, **15**, pp 373-379.
- Feys B. J. F., Benedetti C. E., Penfold C. N. and Turner J. G. (1994) "Arabidopsis to the phytotoxin coronatine are male sterile, insensitive to methyl jasmonate, and resistant to a bacterial pathogen" **Plant Cell.**, **6**, pp 751-759.
- Flagella Z., Campanile R.G., Ronga G., Stoppelli M.C., Pastore D., De Caro A. and Di Fonzo N. (1996) "The maintenance of photosynthetic electron transport in relation to osmotic adjustment in durum wheat cultivars differing in drought resistance" **Plant Science.**, **118**, **2** , pp 127-133.
- Foster S. (1990) "Peppermint" **In Botanical Series; American Botanical Council: Austin, TX, Mentha perita.**, pp 306.
- Fu W., Li P. and Wu Y. (2012) "Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce" **Scientia Horticulturae.**, **135**, pp 45–51.
- Gao X. P., Wang X. F., LU Y. F., Zhang L. Y., Shen Y. Y., Liang Z. and Zhang D.P. (2004) "Jasmonic acid is involved in the water-stress-induced betaine accumulation in pear leaves" **Plant Cell and Environment.**, **27**, **4**, pp 497-507.
- Genty B., Briantais J.M. and Baker N.R. (1989) "The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence" **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, **990**, **1**, pp 87-92.
- Ghahfarokhi R.M. and Goltapeh M.E. (2010) "Potential of the root endophytic fungus *Piriformospora indica*; *Sebacina vermifera* and *Trichoderma species* in biocontrol of take-all disease of wheat *Gaeumannomyces graminis* var. *Tritici* in vitro" **Journal of Agricultural Technology.**, **6**, pp 11-18.
- Gharib F. A. L., Mohamed Zeid I. Abdel-Hameed Salem O. M. and Zakaria Ahmed E. (2014) "Effects of sargassum latifolium extract on growth, oil content and enzymatic activities of rosemary plants under Salinity Stress" **Life Science Journal.**, **11**, **10**, pp 933- 945.

- Ghassemi-Golezani K. and Hosseinzadeh-Mahootchi A. (2015) "Improving physiological performance of safflower under salt stress by application of salicylic acid and jasmonic acid" **WALIA**, **S1**, pp 104-109.
- Gonzalez-Aguilar G., Tiznado-Hernandez M.E. and Wang CY. (2006) "Physiological and biochemical responses of horticultural products to methyljasmonate" **Stewart postharvest review**.
- Grafts-Brander, S. J. and Salvucci, M. E. (2002) "Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress" *Plant Physiology*., **129**, pp 1773-1780.
- Creelman R.A. and Rao M.V. (2002) "The oxylipin pathway in Arabidopsis. In The Arabidopsis" Book (Somerville, C.R. and Meyerowitz, E.M., eds), **American Society of Plant Biologists**. doi10.1199/tab.0012.
- Giovannetti M. and Mosse B. (1980) " An evaluation of techniques for measuring vesicular- arbuscular mycorrhizal infection in roots" **New Phytologist**., **84**, pp 849- 500.
- Guo Z., Ou W., Lu S. and Zhong Q. (2006) "Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity" **Plant Physiology and Biochemistry**., **44**, **11**, pp 828-836.
- Gupta P., Agarwal A.V., Akhtar N., Sangwan R.S., Singh S.P. and Trivedi P.K. (2013) "Cloning and characterization of 2-C-methyl-D-erythritol-4-phosphate pathway genes for isoprenoid biosynthesis from Indian ginseng *Withania somnifera*" **Protoplasma**., **250**, pp 285-295.
- Hajbagheri S. Enteshari S. h. (2011) "Effects of mycorrhizal fungi on some physiological characteristics of salt stressed *Ocimum basilicum* L" **J. Physiol.**, **1**, pp 215-222.
- Hajer A. S., Malibari A. A., Al-Zahrani H. S. and Almaghrabi O. A. (2006) Responses of three tomato cultivars to sea water salinity. Effect of salinity on the seedling growth." **African Journal of Biotechnology**., **5**, pp 855-861.
- Hakim, M. A., Juraimi, A. S., Hanafi, M. M., Ismail M. R., Rafii, M. Y., Islam M. M. and Selamat A. (2014) "The effect of salinity on growth, ion accumulation and yield of rice varieties" **The Journal of Animal and Plant Sciences**, **24**, **3**, pp 874- 885.
- Hamada A. M. and EL-enany A. E. (1994) "Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants" **Biologia Plantarum**., **36**, pp 75- 81.

- Hamedi B., Ghasemi Pirbalouti A. and Moradi P. (2012) "The effect of foliar application of jasmonic acid on hypercine of *Hypericum perforatum* L. **Planta Medica.**, pp 78 - 17.
- Hanson B. Grattan S. B. and Fulton A. (1999) "Agricultural salinity and drainage" **California University, Davis**, pp 160.
- Harrison MJ., Dixon RA. (1994) "Spatial patterns of expression of flavonoid/isoflavonoid pathway genes during interactions between roots of *Medicago truncatula* and the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*" **Plant J** 6, pp 9-20.
- He T. and Cramer, G. (1996) "ABA Concentrations are correlated with leaf area reduction in two salt stressed rapicl-cycling Brassica species" **Plant and Soil.** 179, pp 23-28.
- Heath R.L. and Packer L. (1968) "Photoperoxidation in isolated chloroplast. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation" **Arch. Biochem. Biophys.**, 125, 1, pp 189-198.
- Hichem, H., Mounir, D., and Naceur, E. A. (2009) "Defferential responses of two maize (*Zea mays* L.) varieties to salt stress: Changes on polyphenols composition of foliage and oxidative damages" **Ind Crops Prod.** 30, pp 144–151.
- Higbie S. M., Wang F., Stewart J. McD., Lindemann W. C., Hughs E. and Zhang J. (2010) "Physiological Response to Salt (NaCl) Stress in Selected Cultivated Tetraploid Cottons" **International Journal of Agronomy.**
- Hoch W. A., Zeldin E.L. and McCown B.H. (2001) "Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence" **Tree physiology.**, 21, pp 1–8.
- Hoekstra F. A., Golovina E. A. and Buitink J. (2000) "Mechanisms of plant desiccation tolerance" **J. Trends Plant Sci.** 6, 9, pp 431-438.
- Hutzler P., Fischbach R., Heller W., Jangblut T.P., Reuber S., Schmitz R., Veit M., Weissenbock G. and Schnitzler J.P. (1998) "Tissue localization of phenolic compounds in plant by confocal laser scanning microscopy" **Journal of Experimental Botany.**, 49, 323, 953-965.
- Jamalomidi F., Sarmad J. and Jamalomidi M. (2013) "Changes caused by Methyl Jasmonate in Cocker 347- a cultivar of tobacco (*Nicotine tabacum* L.) under salinity stress" **International Research Journal of Applied and Basic Sciences.**, 4, 5, pp 1139-1145.

- Jee G. (1995) "Sixty-Three Years Since Kautsky: Chlorophylla Fluorescence.Aust" **Journal of Plant Physiology.**, **22**, pp 131-160.
- Jin Z. M., Wang H., Liu Z. P. and Gong W. J. (2007) "Physiological and ecological characters studies on *Aloe vera* under soil salinity and seawater irrigation" **Process biochemistry.**, **42**, pp 710-714.
- Jogawat A., Saha Sh., Bakshi M., Dayaman V., Kumar M., Dua M., Varma A., Oelmüller R., Tuteja N. and Kumar Johri A. (2013) "*Piriformospora indica* rescues growth diminution of rice seedlings during high salt stress" **Plant Signaling and Behavior.**, **8**, **10**, pp e26891
- Jovanka M. D., Nemanja S., Svetlana R., Zivko J., Aleksandar M. and Vesna M. (2013) "Differential response of three contrasting pea (*Pisum arvense*, *P. sativum* and *P. fulvum*) species to salt stress: assessment of variation in antioxidative defence and miRNA expression" **Aust. J.Crop Sci.**, **7**, **13**, pp 2145-2153.
- Jung S. (2004) "Effect of chlorophyll reduction in *Arabidopsis thaliana* by methyl jasmonate or norflurazon on antioxidant systems" **Journal of Plant physiology and Biochemistry** **42**, pp 231-255.
- Käfer E. (1977) "Meiotic and mitotic recombination in *Aspergillus* and its chromosomal aberrations" **Advances in genetics**, **19**, pp 33-131.
- Kaliamoorthy S. and Rao A. S. (1994) "Effect of salinity on anthocyanin accumulation in the root of maize" **Ind.J. Olant Physiol.**, **37**, pp 169-170.
- Kang D.J., Seo Y.J., Lee J.D., Ishii R., Kim K.U., Shin D.H., Park S.K., Jang S.W. and Lee, I.J. (2005) Jasmonic acid differentially affects growth, ion uptake and abscisic acid concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. **Journal of Agronomy and Crop Science.**, **191**, **4**, pp 273-282.
- Kanwal S., Ashraf M. Shahbaz M. and Yasir Iqbal M. (2013) "Influence of saline stress on growth, gas exchange, mineral nutrients and non-enzymatic antioxidants in Mungbean [*Vigna Radiata* (L.) Wilczek]" **Pakistan Journal of Botany.**, **3**, pp 763-771.
- Kapoor R., Chaudhary V. Bhatnagar A. K. (2007) "Effects of arbuscular mycorrhiza and phosphorus application on artemisinin concentration in *Artemisia annul*" **Mycorrhiza.**, **17**, pp 581–587.
- Kapoor R., Giri B. and Mukerji K.G. (2002) "*Glomus macrocarpum*: a potential bio inoculant's to improve essential oil quality and concentration in dill (*Anethum*

graveolens L.) and *carum* (*Trachyspermum ammi* (Linn.) Sprague)" **World. J Microbiol. Biotechnol.**, **18**, pp 459–463.

Kari Dolatabadi H., Mohammadi Goltapeh E., Jaimand K., Rohani N. and Varma A. (2011) "Effects of *Piriformospora indica* and *Sebacina vermifera* on growth and yield of essential oil in fennel (*Foeniculum vulgare*) under greenhouse conditions" **Journal of Basic Microbiology.**, pp 33–39

Kaya C., Ashraf M., Sonmez O., Aydemir, S., Tuna, A. L. and Cullu, M. A. (2009) "The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity" **Journal of Scientia Horticulturae.**, **121.**, pp 1-6.

Keramat B., Manouchehri Kalantari Kh. Arvin M J. (2009) "Effects of methyl jasmonate in regulating cadmium induced oxidative stress in soybean plant (*Glycine max* L.)" **African journal of microbiology research.**, **3, 5**, pp 240-244.

Khan M. G., Silberbush M. and Lips S. H. (1998) "Response of alfalfa to potassium, calcium and nitrogen under stress induced by sodium chloride" **Biology Planarumt.**, **40**, pp 251-259.

Khaosaad T., Vierheilig H., Nell M., Zitterl-Eglseer K. and Novak J., (2006) Arbuscular mycorrhiza alter the concentration of essential oils in oregano (*Origanum* sp., Lamiaceae)" **Mycorrhiza.**, **16, 6**, pp 443-446.

Kiarostami K. h., Mohseni R. and Saboora A. (2010) "Biochemical changes of *Rosmarinus officinalis* under salt stress." **J.Stress Physiol. Biochem.**, **6, 3**, pp 114-122.

Kim H.J., Chen F., Wang X. and Rajapakse N. C. (2005) "Effect of chitosan on the biological properties of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.)" **Journal of Agriculture and Food Chemistry.**, **53**, pp 3696-3701.

Kochert G. (1978) "Carbohydrate determination by the phenol sulfuric acid method" In: Hand book of physiological Methods, Helebust, J.A., Craigie J.S. Cambridge Unir. press, Cambridge., PP 96 – 97.

Kondo S., Tsukada N., Niimi Y. and Seto H. (2001) "Interactions between jasmonates and abscisic acid in apple fruit, and stimulative effect of jasmonates on anthocyanin accumulation" **Journal of Japan Society for Horticultural Science.**, **70**, pp 546 -552.

Kozuleva M., Klenina I., Proskuryakova I., Kirilyuk L. and Ivanova B. (2011) "Production of superoxide in chloroplast thylakoid membranes: ESR study with cyclic hydroxylamines of different lipophilicity" **FEBS Letters.**, **585**, pp 1067-1071.

- Krizek D.T., Britz S.J. and Mirecki R.M. (1998) "Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cv. New Red Fire lettuce" **Physiologia Plantarum.**, **103**, pp 1-7.
- Kumari G. J., Reddy A. M., Naik S. T., Kumar S. G., Prasanthi J., Sriranganayakulu G., Reddy P. C. and Sudhakar, C. (2006) "Jasmonic acid induced changes in protein pattern, antioxidative enzyme activities and peroxidase isozymes in peanut seedlings" **Biologia Plantarum.**, **50**, pp 219-226.
- Kumari R., Kishan H., Bhoon Y. K., Varma A. (2003) "Colonization of cruciferous plants by *Piriformospora indica*" **Current Science.**, **85**, pp 1672-1674.
- Larose G., Chênevert R., Moutoglis P., Gagné S., Piché Y. and Vierheilig H. (2002) "Flavonoid levels in roots of *Medicago sativa* are modulated by the developmental stage of the symbiosis and the root colonizing arbuscular mycorrhizal fungus" **Journal of Plant Physiology.**, **159**, **12**, pp 1329-1339.
- Lazár, D. (1999) "Chlorophyll a fluorescence induction" **Biochimica et Biophysica Acta.**, **1412**, pp 1–28.
- Lee, J. and Scagel, C. F. (2009) "Chicoric acid found in basil (*Ocimum basilicum* L.) leaves" **Journal of Food Chemistry.**, **115**, pp 650-656.
- Levitt, J. (1980) "Responses of plants to environmental stress" **Academic Press. Newyork.**
- 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" **Journal of Plant Growth Regulation** **25**, pp 81-87.
- Li L., Zhao Y., Bonnie C., McCaig B.A., Wang W.J., Mark E., Whalon E.P. and Gregg A. (2004) "Howe. The Tomato Homolog of Coronatine-Insensitive1 is required for the Maternal Control of Seed Maturation, Jasmonate-Signaled defense responses, and glandular trichome development" **Plant Cell. Jan.**, **16**, **1**, pp126–143.
- Liu C.Y. and Wu Q.S. (2014) "Relationships between mycorrhizas and antioxidant enzymes in Citrus (*Citrus Tangerina*) seedlings inoculated with *Glomus Mosseae*" **Pak. J. Bot.**, **46**, **3**, pp 1125-1128.
- Malla R., Prasad R., Kumari R., Giang P.H., Pokharel U., Oelmüller R. and Varma A. (2004) "Phosphorus solubilizing symbiotic fungus: *Piriformospora indica*" **Endocytobiosis Cell Res.**, **15**, pp 579-600.

- Malla R., Singh A., Zeyaulah M.D., Yadav V., Verma A., Varma A. and Rai M. (2002) "*Piriformospora indica* and plant growth promoting rhizobacteria: an appraisal" **Frontiers of fungal diversity in India.**, pp 401-419.
- Maghsoudi A. and Maghsoudi K. (2008) "Salt stress effects on respiration and growth of germinated seeds of different wheat cultivars" **World J. of Agri. Scie.**, 4, pp 351-358.
- Mahajajn S. and Tuteja N. (2005) "Cold, salinity and drought stresses: an overview" **Archive of Biochemistry and Biophysics**, 444, pp 139-158.
- Manchanda G. and Garg N. (2008) "Salinity and its effects on the functional biology of legumes" **Acta Physiologia Plantarum.**, 30, pp 595-618.
- Masojidek J., Trivedi S., Halshaw L., Alexiou A. and Hall D.O. (1991) "The synergetic effect of drought and light stress in sorghum and pearl millet" **Plant Physiology.**, 96, pp198-207.
- Maxwell K. and Johnson G.N. (2000) "Chlorophyll fluorescence-a practical guide" **Journal of experimental botany.**, 51, 345, pp.659-668.
- Meloni D. A, Oliva M. A., Martinez C. A. and Cambraia J. (2003) "Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress" **Brazilian Journal of Plant Physiology.**, 15, pp 12-21.
- Mita S., Murano N., Akaiko M. and Nakamura K. (1997) "Mutants of *Arabidopsis thaliana* with pleiotropic effects on the expression of the gene for beta-amylase and on the accumulation of anthocyanin that are inducible by sugars" **Plant. J.**, 11, pp 841-851.
- Mittler R. (2006) "Abiotic stress, the field environment and stress combination" **Trends in plant science.**, 11, 1, pp 15-19.
- Molassiotis A. N., Sotiropoulos T., Tanou G., Kofidis G., Diamantidis G. and Therios I. (2006) "Antioxidant and anatomical responses in shoot culture of the apple rootstock MM 106 treated with NaCl, KCl, mannitol or sorbitol" **Biologia Plantarum**, 50, 1, pp 61-68.
- Moradi F. and Ismaeil M. (2007) "Responses of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and ROS-scavenging systems to salt stress during seedling and reproductive stages in rice" **Annals of Botany.**, 99, pp 1161-1173.
- Müller P., Li X.P. and Niyogi K.K. (2001) "Non-photochemical quenching. A response to excess light energy" **Plant physiology.**, 125, 4, pp 1558-1566.

- Munns R. (2002) "Comparative physiology of salt and water stress. **Plant, Cell and Environment**" **25**, pp 239–250.
- Munns R. and Tester M. (2008) "Mechanisms of salinity tolerance. **Annals Review Plant Biology.**, **59**, pp 651-681.
- Murakeozy E. P., Nagy Z., Duhaze C., Bouchereau A. and Tuba Z. (2003) "Seasonal changes in the levels of compatible osmolytes in three halophytic species of inland saline vegetation in Hungary" **J. Plant Physiol.**, **160**, pp 395–401.
- Murray Y. (1994) "Ca²⁺ regulation of outward rectifying K⁺ channel in the plasma membrane of tobacco cultured cells in suspension: a role of the K⁺ channel in mitigation of salt-stress effects by external Ca⁺" **Plant Cell Physiology.**, **39**, pp 1039-1044.
- Nahiyani A.S.M. and Matsubara Y. (2012) "Tolerance to Fusarium Root Rot and Changes in antioxidative ability in mycorrhizal asparagus plants" **Hort Science.**, **47**, 3, pp 356–360.
- Navarro A., Sanchez-Blanco M.J., Morte A. and Banon, S. (2009) "The influence of mycorrhizal inoculation and paclobutrazol on water and nutritional status of *Arbutus unedo* L" **Environmental and experimental botany.**, **66**, 3, pp 362-371.
- Noori, M., Malayeri, B. E. and Jafari, M. (2009) Determination of fluoride and its effects on flavonoids in some Legumes" **Toxicological and Environmental Chemistry.**, **91**, 3, pp 409-418.
- Norastehnia A. and Nojavan-Asghari M. (2006) "Effect of methyl jasmonate on the enzymatic antioxidant defense system in maize seedling subjected to paraquat" **Asian Journal of Plant Sciences.**, **5**, pp 17-23.
- O' Donnell P. J. (1996) "Ethylene as a signal mediating the wound response in tomato" **Plants Science.**, **274**, pp 1914 - 1917.
- Oelmüller R., Sherameti I., Tripathi S. and Varma A. (2009) "*Piriformospora indica*, a cultivable root endophyte with multiple biotechnological applications" **Symbiosis**, **49**, 1, pp 1-17.
- Ogren E. (1990) "Evaluation of chlorophyll fluorescence as a probe for drought stress in willow leaves" **Plant Physiology.**, **93**, pp 1280–1285.
- Orozco-Cardenas M. L., Narvaez-Vasquez J. and Ryan C. A. (2001) "Hydrogen peroxide acts as a second messenger for the induction of defense genes in tomato plants in response to wounding, systemin, and methyl jasmonate" **Plant Cell.**, **13**, pp 179-191.

- Osawa T. (1994) "Novel natural antioxidants for utilization in food and biological systems: 241-251. In: Uritani, I., Garcia, V.V. and Mendeoza, E.M. (Eds.). Postharvest Biochemistry of Plant Food- Materials in the Tropics" **Japan Scientific Societies Press, Tokyo, Japan**, pp 257.
- Pak V.A., Nabipour M. and Meskarbashee M. (2009) "Effect of salt stress on chlorophyll content, fluorescence, Na⁺ and K⁺ ions content in rape plants (*Brassica napus* L.)" **Asian Journal of Agricultural Research**, 3, 2, pp 28-37.
- Parida S. K., Das A. B. (2005) "Salt tolerance and salinity effects on plants" **Ecotoxicology and Environmental Safety**, 60, pp 324–349.
- Parra-Lobato M. C., Fernandez-Garcia N., Olmos E., Alvares-Tinaut M. and Gomez-Jimenez C. (2009) "Methyl jasmonate-induced antioxidant defence in root apoplast from sunflower seedlings" **Environmental and Experimental Botany.**, 66, pp 9-17.
- Pauwels L., Inze D. and Goossense A. (2008) "Jasmonate-inducible gene: what does it mean?" **Cell press.**, pp 87 - 91.
- Peskan-Berghofer T., Shahollari B., Pham-Huong-Giong Hehl S., Markert C., Blanke, V., Kost G., Varma, A. and Olmuller R. (2004) "Association of *Piriformospora indica* with *Arabidopsis thaliana* roots represents a novel system to study beneficial plant-microbe interactions and involves early plant protein modifications in the endoplasmic reticulum and at the plasma membrane" **J. Physiol. Plant.**, 122, pp 465-477.
- Pirdashti H., Yaghoubian Y., Mohammadi Goltapeh E. and Hosseini S.J. (2012) "Effect of mycorrhiza-like endophyte (*Sebacina vermifera*) on growth, yield and nutrition of rice (*Oryza sativa* L.) under salt stress" **J. Agric Tech**, 5, pp 1651-1661.
- Piotrowska A., Bajguz A., Godlewska-Zylkiewicz B. and Czerpak R. (2009) "Jasmonic acid modulator of lead toxicity in aquatic plant *Wolffia arrhiza* (*Lemnaceae*)" **Environmental and Experimental Botany.**, 66, pp 507-513.
- Porcar-Castell A., Tyystjärvi E., Atherton J., van der Tol C., Flexas J., Pfündel E.E., Moreno J., Frankenberg C. and Berry J.A. (2014) "Linking chlorophyll a fluorescence to photosynthesis for remote sensing applications: mechanisms and challenges" **Journal of Experimental Botany**, pp191.
- Pospisilova J. (2003) "Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas exchange during water stress" **Biologia Plantarum**. 4, pp 491-506.

- Qasim M., Ashraf M., Jamil M. A., Ashraf M.Y., Rehman S. U. and Rha, E. S. (2003) "Water relations and leaf gas exchange properties in some elite canola (*Brassica napus* L.) lines under salt stress. **Annual Application of Biology.**, **142**, pp 307-316.
- Rahimi R., Mohammakhani A. Roohi V. Armand N. (2012) "Effects of salt stress and silicon nutrition on chlorophyll content, yield and yield components in fennel (*Foeniculum vulgare* Mill.)" **International Journal of Agriculture and Crop Sciences.**, **21**, **4**, pp 1591-1595.
- Rai M., Acharya D., Singh A. and Varma A. (2001) "Positive growth responses of the medicinal plants *Spilanthes calva* and *Withania somnifera* to inoculation by *Piriformospora indica* in a field trial" **Mycorrhiza.**, **11**, pp 123-128.
- Rai M. and Varma A. (2005) "Arbuscular mycorrhiza-like biotechnological potential of *Piriformospora indica*, which promotes the growth of *Adhatoda vasica* Nees" **Electronic Journal of Biotechnology.**, **8**, **1**, pp 1-6.
- Ralph P.J. and Gademann R. (2005) "Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity" **Aquatic Botany.**, **82**, **3**, pp 222-237.
- Razmjoo K., Heydarizadeh P. and Sabzalian M. R. (2008) "Effect of salinity and drought stresses on growth parameters and essential oil content of *Matricaria chamomile*" **International Journal of Agriculture and Biology.**, **10**, pp 451-4.
- Reddy M.P. and Vora A.B. (2005) "Salinity induced changes in pigment composition and chlorophyllase activity of chelidonium" **Indian Journal Plant Physiol.**, **29**, **4**, pp 331-4.
- Reginato M.A., Castagna A., Furlán A., Castro S., Ranieri A. and Luna V. (2014) "Physiological responses of a halophytic shrub to salt stress by Na₂SO₄ and NaCl: oxidative damage and the role of polyphenols in antioxidant protection" **AoB Plants.**, **6**, pp1-42.
- Reyes L. and Cisneros-Zevallos F. (2003) "Wounding stress increases the phenolic content and antioxidant capacity of purpleflesh potatoes" **Journal of Agriculture and Food Chemistry.**, **51**, pp 5296-5300.
- Rezai S, Orojloo M, Shirani Bidabadi S, Soleimanzadeh M. (2013) "Possible role of methyl jasmonate in protection to NaCl – Induced Salt Stress in Pepper cv. "Green Hashemi". **International Journal of Agriculture and Crop Sciences.**, **17**, pp 1235-1238.

- Rice- Evance C.A., Miller N.J. and Paganga, G. (1997) "Antioxidant properties of phenolic compounds" **Trends Plant Sci.**, **2**, pp 152- 159.
- Roodbari, N., Roodbari, S. Ganjali, A. and Ansarifar, M. (2013) "The Effect of Salinity Stress on Growth Parameters and Essential oil percentage of Peppermint (*Mentha piperita* L.)" **International Journal of Basic and Applied Science.**, **1**, pp 294-299.
- Ruiz-Lozano J. M., Collados C., Barea J. M. and Azcon R. (2001) "Cloning of cDNAs encoding SODs from lettuce plants which show differential regulation by arbuscular mycorrhizal symbiosis and by drought stress" **J. Exp. Bot.**, **52**, pp 2241-2242.
- Ruíz-Sánchez M., Armada E., Muñoz Y., de Salamone I.E.G., Aroca R., Ruíz-Lozano J.M. and Azcón, R. (2011) "Azospirillum and arbuscular mycorrhizal colonization enhance rice growth and physiological traits under well-watered and drought conditions" **Journal of plant physiology.**, **168**, **10**, pp 1031-1037.
- Sairam R.K. and G.C. Srivastava. (2001) "Water stress tolerance of wheat *Triticum aestivum* L.: Variation in hydrogen peroxide accumulation and antioxidant activity in tolerant and susceptible genotype" **Journal of Agronomy and Crop Science.**, **186**, pp 63-70.
- Saleh, B. (2012) Salt stress alters physiological indicators in cotton (*Gossypium hirsutum* L.)" **Journal of Soil Environment.**, **2**, pp 113-118.
- Sanchez-Sampedro M. A., Fernandez-Tarrago J. and P. Corchete. (2005) "Yeast extract and methyl jasmonate-induced silymarin production in cell cultures of *Silybum marianum* (L.) Gaertn" **Journal of Biotechnology.**, **119**, pp 60 –69.
- Saniewski M., Horbowicz M. and Puchalski J. (2004) "Induction of anthocyanins accumulation by methyl jasmonate in shoot of *Crassula multicava*" **Second European Allelopathy Symposium, Pulawy, Poland.**
- Sergiev I., Alexieva V. and Karanov E. (1997) "Effect of spermine, atrazine and combination between them on some endogenous protective systems and stress markers in plants" **Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences (Proceedings of the Bulgarian Academy of Sciences)**, **51**, **3**, pp 121-124.
- Schaller G. and Kieber J. (2002) "Ethylene. Amer. Soc. Plant Biologists. 1-17 . Seaborne, 2001. "Anatural product for the 21th century". In Guide to Chitin, Internet Pdf

- Scharff A.M., Jakobsen, I. and Rosendahl L. (1997) "The effect of symbiotic microorganisms on phytoalexin contents of soybean roots" **Journal of plant physiology.**, **151**, **6**, pp **716-723**.
- Shahbaz M., Ashraf M. Akram N. A. Hanif A. Hameed S. Joham S. and Rehman R. (2011) "Salt-induced modulation in growth, photosynthetic capacity, proline content and ion accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.)" **Journal of Acta Physiologiae Plantarum.**, **33**, pp **1113-1122**.
- Shahollari B., Varma A. and Oelmüller R. (2005) "Expression of a receptor kinase in Arabidopsis roots is stimulated by the basidiomycete *Piriformospora indica* and the protein accumulates in Triton X-100 insoluble plasma membrane microdomains" **Journal of plant physiology.**, **162**, **8** , pp **945-958**.
- Shannon MC. (1997) "Adaptation of plants to salinity" **Advances in Agronomy.**, **60**, pp **75-120**.
- Shao H. B., Liang Z. S., Shao M. A. and Wang B. C. (2005) "Changes of anti-oxidative enzymes and membrane peroxidation for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage" **Colloids and Surfaces B: Biointerfaces.**, **42**, pp **107-113**.
- Sharifi M., Mohtashamian M., Riyahi H., Aghaee A. and Alavi S.M. (2011) "The Effects of Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal (VAM) Fungus *Glomus etunicatum* on Growth and some Physiological Parameters of Basil" **Journal of Medicinal Plants.**, **2**, **38**, pp **85-94**.
- Siebke K., Caemmerer S., Badger M. and Furbank R.T. (1997) "Expressing an RbcS antisense gene in transgenic *Flaveria bidentis* leads to an increased quantum requirement for CO₂ fixed in photosystems I and II" **Plant Physiology.**, **115**, **3**, pp **1163-1174**.
- Singh A., Sharma J., Rexer K.H. and Varma A. (2000) "Plant productivity determinants beyond minerals, water and light: *Piriformospora indica* a revolutionary plant growth promoting fungus" **Current Science-Bangalore.**, **79**, **11**, pp **1548-1554**.
- Sirrenberg A., Göbel C., Grond S., Cempinski N., Feussner I. and Pawlowski K. (2007) "*Piriformospora indica* induces increased root branching in Arabidopsis through IAA production. **In Abstract in Meeting Report of Research Group (Vol. 546)**.
- Smith S. E., Facelli E., and Pope S. (2010) "Plant performance in stressful environments: interpreting new and established knowledge of the roles of arbuscular mycorrhizas" **Plant and Soil.**, pp **326: 3-20**.

Stepien P., and Johnson G. N. (2009) "Contrasting Responses of Photosynthesis to Salt Stress in the Glycophyte *Arabidopsis* and the Halophyte *Thellungiella*: Role of the Plastid Terminal Oxidase as an Alternative Electron Sink" **Journal of Plant Physiology.**, **149**: pp 1154–1165.

Streb P, Michael-knauf A, Feierabend J. (1993) "Preferential photo inactivation of catalase and photoinhibition of photosystem II are common early symptoms under various osmotic and chemical stress conditions" **Physiol. Planta.**, **88**, pp 590-598.

Sultana N., Ikeda, T. and Itoh, R. (1999) "Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains" **Environmental and Experimental Botany**, **42**, **3**, pp 211-220.

Summart J., P. Thanonkeo P.S., Prathepha P. and Mc Manse M. T. (2010) "Effect of salt stress on growth, inorganic ion and proline accumulation in Thai aromatic rice, Kaho Dawk Mail 105" **callus culture.**, **9**, pp 145- 152.

Sun C., Johnson J.M., Cai D., Sherameti I., Oelmüller R. and Lou B. (2010) "*Piriformospora indica* confers drought tolerance in Chinese cabbage leaves by stimulating antioxidant enzymes, the expression of drought-related genes and the plastid-localized CAS protein" **Journal of plant physiology.**, **167**, **12**, pp 1009-1017.

Sun F., Hayami S., Ogiri Y., Haruna S., Tanaka K., Yamada Y., Tokumaru S. and Kojo S., (2001) "Evaluation of oxidative stress based on lipid hydroperoxide, vitamin C and vitamin E during apoptosis and necrosis caused by thioacetamide in rat liver" **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)- Molecular Basis of Disease.**, **1535**,**2**, pp 186-191.

Tarraf W., Ruta C. Cillis F. D. Tagarelli A. Tedone L. Mastro G. D. (2015) "Effects of mycorrhiza on growth and essential oil production in selected aromatic plants" **Italian Journal of Agronomy.**, **10**, **633**, pp 160-162.

Tattini M., Galardi C., Pinelli P., Massai R., Remorini D. and Agati G. (2004) "Differential accumulation of flavonoids and hydroxycinnamates in leaves of *Ligustrum vulgare* under excess light and drought stress" **New Phytologist.**, **163**, pp 547–561.

Tester M. and Davenport R. (2003) "Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants" **Annals of Botany.**, **91**, pp 503-527.

Timperio A. M., Egidi M. G. and Zolla L. (2008) "Proteomics applied on plant abiotic stresses: role of heat shock proteins (HSP)" **Journal of Proteomics.**, **71**, pp 391–411.

- Tripathi L, Tripathi JN (2003) "Role of biotechnology in medicinal plants" **Tropical Journal of Pharmaceutical Research.**, 2, pp 243-253.
- Tsai SM. and Phillips D.A. (1991) "Flavonoids released naturally from alfalfa promote development of symbiotic glomus spores in vitro" **Appl Environ Microbiol.**, 57, pp 1485-1488.
- Tuna A. L. Kaya C. Dikilitas M. and Higgs D. (2008) "The combined effects of gibberellic acid and salinity on some antioxidant enzyme activities, plant growth parameters and nutritional status in maize plants" **Environmental and Experimental Botany.**, pp 62: 1-9.
- Turan M. A., Elkiram A. H. A., Taban N. and Tban S. (2009) "Effect of salt stress growth, stomatal resistance, proline and chlorophyll concentrations on maize plant" **African journal of agricultural research.**, 4, pp 893- 897.
- Turk, M.A., Assaf, T.A., Hameed, K.M. and Tawaha, A.M. (2006) "Significance of mycorrhizae" **World J. Agric Sci.** 2, pp 16-20.
- Vadassery J., Ritter C., Venus Y., Cameh I., Varma A., Shahollari B., Novák O., Strnad M., Ludwig-Müller J. and Oelmüller R. (2008) "The role of auxins and cytokinins in the mutualistic interaction between *Arabidopsis* and *Piriformospora indica*" **Molecular Plant-Microbe Interactions.**, 21, 10, pp 1371-1383.
- Varma A., Bakshi M., Lou B., Hartmann A. and Oelmueller R. (2012) "*Piriformospora indica*: a novel plant growth-promoting mycorrhizal fungus" **Agricultural Research.**, 1, 2, pp 117-131.
- Varma A., Singh A., Sudha, Sahay N., Sharma J., Roy A., Kumari M., Rana D., Thakran S., Deka D., Bharti K., Franken P., Hurek T., Blechert O., Rexer K-H., Kost G., Hahn A., Hock B., Maier W., Walter M., Strack D., and Kranner I. (2001) "*Piriformospora indica*: an axenically culturable mycorrhiza-like endosymbiotic fungus. In: Hock, B., ed. *Mycota IX*" **Springer, Berlin Heidelberg New York.**, pp 123-150.
- Viera Santo C. (2004) "Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves" **Scientia Horticulturae.**, 1, pp 93-99.
- Vierheilig H., Coughlan A.P., Wyss U. and Piché Y. (1998) "Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi" **Applied and environmental microbiology**, 64, 12, pp 5004-5007.

Waller F., Achatz B., Baltruschat H., Fodor J., Becker K., Fischer M., Heier, T., Huckelhoven R., Neumann C., von Wettstein D., Franken P., Kogel K.H. (2005) "The endophytic fungus *Piriformospora indica* reprograms barley to salt-stress tolerance, disease resistance, and higher yield" **Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.**, **102**, pp 13386–13391.

Wang JW., Zheng LP. and Tan RX. (2006) "The Preparation of an Elicitor from a Fungal Endophyte to Enhance Artemisinin Production in Hairy Root Cultures of *Artemisia annua* L" **Chin. J. Biotechnol.**, **22**, pp 829–834.

Wang K., Peng J., Shifeng C., Haitao S., Zhenfeng Y. and Yonghua Z. (2009) "Methyl Jasmonate reduces decay and enhances antioxidant capacity in chinese bayberries" **J. Agric. Food Chem.**, **57**, pp 5809–5815.

Wang S.Y. (1999) "Methyl Jasmonate reduces water stress in strawberry" **Journal of Plant Growth Regulation.**, **18**, **3**, pp 127-134.

Wasternack C. and Hause B. (2002) "Jasmonates and octadecanoids: signals in plant stress responses and development. Prog" **Nucleic Acid Res. Mol. Biol.**, **72**, pp 165 – 221.

Weidhase R., Kramell H. M., Lehmann J., Liebisch H.W., Lerbs W. and Parthier B. (1987) "Methyl jasmonate-induced changes in the polypeptide pattern of senescing barley leaf segments" **Plant Science.**, **51**, pp 177-186.

Wu, Q.S. and Xia, R.X. (2006) "Arbuscular mycorrhizal fungi influence growth, osmotic adjustment and photosynthesis of citrus under well-watered and water stress conditions" **Journal of Plant Physiology.**, **163**, pp 417-425.

Wu, Y. Hu, Y. and Xu, G. (2008) "Interactive effects of potassium and sodium on root growth and expression of K/Na transporter genes in rice" **Plant Growth Regulation.**, **57**, **3**, pp 271-280.

Yadegari M, and Shakerian A (2014) "The Effect Salicylic Acid and Jasmonic Acid Foliar Applications on Essence and Essential Oil of *Salvia (Salvia Officinalis* L.). **Journal of Applied Science and Agriculture.**, **9**, **4**, pp 1578-1584.

Yaghoubian Y., Goltapeh E.M., Pirdashti H., Esfandiari E., Feiziasl V., Dolatabadi H.K., Varma A. and Hassim M.H. (2014) "Effect of *Glomus mosseae* and *Piriformospora indica* on growth and antioxidant defense responses of wheat plants under drought stress" **Agricultural Research.**, **3**, **3**, pp.239-245.

Yamane K., Kawasaki M., Taniguchi M. and Miyake, H. (2008) "Correlation between chloroplast ultrastructure and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of

rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity" **Plant production science.**, **11, 1**, pp **139-145**.

Yamazaki J., Ohashi, A., Hashimoto Y., Negishi E., Kumagai S., Kubo T., Oikawa T., Maruta, E. and Kamimura Y. (2003) "Effects of high light and low temperature during harsh winter on needle photodamage of *Adies mariesii* growing at the forest limit on Mt" **Norikura in Central Japan. Plant Sci. 165: 257-264.**

Yang D., Ma P., Liang X., Wei Z., Liang Z., Liu Y. and Liu F. (2012) "PEG and ABA trigger methyl jasmonate accumulation to induce the MEP pathway and increase tanshinone production in *Salvia miltiorrhizahairy* roots" **Physiologia plantarum**, **146, 2**, pp **173-183**.

Yu K.W., Gao W., Hahn E.J. and Paek, K.Y. (2002) "Jasmonic acid improves ginsenoside accumulation in adventitious root culture of *Panax ginseng* C.A. Meyer" **Biochemistry Engineering Journal.**, **11**, pp **211–215**.

Zarea M.J., Chordia, P. and Varma A. (2013) "*Piriformospora indica* versus salt stress. In *Piriformospora indica*" **Springer Berlin Heidelberg.**, pp **263-281**.

Zarea M. J., Hajinia S., Karimi N., Goltapeh E.M., Rejali F. and Varma A. (2012) "Effect of *Piriformospora indica* and *Azospirillum* strains from saline or non-saline soil on mitigation of the effects of NaCl" **Soil Biology and Biochemistry.**, **45**, pp **139-146**.

Zarea M. J., Mohammadi Goltapeh E., Karimi N. and Varma A. (2013) "Sustainable Agriculture in Saline Arid and Semiarid by Use Potential of AM Fungi on Mitigates NaCl Effects" **In: E. M. Goltapeh, Mohammadi Goltapeh, E., Danesh Y. R., Varma A, (eds.), Fungi as Bioremediators, Soil Biology 32, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.**

Zhang J. and Kirkham M.B. (1996) "Antioxidation responses to drought in sunflower and sorghum seedling" **New Phytol.**, **132**, pp **361-373**.

Zheng Q. Liu L., Liu, Z., Chen J. and Zhao G. (2009) "Comparison of the response of ion distribution in the tissues and cells of the succulent plants *Aloe vera* and *Salicornia europaea* to saline stress" **Journal of Plant Nutrition and Soil Science.**, **172, 6**, pp.**875-883**.

Zlatev Z. (2009) "Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence of young wheat plants" **Biotechnology and Biotechnological Equipment.**, **23, 1**, pp **438-441**.

Zlatev Z.S. and Yordanov I.T. (2004) "Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants" **Bulgarian Journal of Plant Physiology.**, **30**, **3-4**, pp **3-18**.

Zolfaghari M., Nazeri V., Sefidkon F. and Rejali F. (2012) "Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on plant growth and essential oil content and composition of *Ocimum basilicum* L" **Iran J Plant Physiol.**, **3**, pp **643-650**.

Zhu, X.C., Song, F.B. and Liu, S.Q. (2011) "Arbuscular mycorrhiza impacts on drought stress of maize plants by lipid peroxidation, proline content and activity of antioxidant system" **J Food, Agric and Environ.**, **9**, pp **583-587**.

Abstract

In the recent years global demand for the medicinal herbs such as peppermint is increasing, the use of microorganisms that have a symbiotic relationship with plants and plant growth regulators are a new strategy to improve the environmental performance of the plants in adverse conditions such as saline water and soil. In this study, therefore, the symbiotic effect of mycorrhiza like fungi, *Piriformospora indica*, on the growth improvement of peppermint was designed and implemented under salt conditions. This research was conducted in both greenhouse and farm, conducted with factorial arrangement based randomized complete block design with three replications at the greenhouse and farm of agricultural was conducted in order to achieve the desired goals. The first factor was the treatment of fungi inoculation (inoculated and uninoculated control); the second factor, methyl jasmonat foliar, in the pot experiment including (0, 75, 150 μ M), in the farm experiment was methyl jasmonat foliar in 2 concentrations (0 and 750 μ M), and the third factor, four salinity levels (0, 3, 6, 9 dS m⁻¹). The results showed that under salt stress, *P.indica* inoculation, plant growth, essence content, relative water contents, Photosynthetic pigments, fluorescence parameter (except NPQ and Fo), stomatal conductance and , transpiration, mineral elements P and K accumulation in leaf was decreased the activity of antioxidant enzymes, MDA content, membrane electrolyte leakage, soluble carbohydrate and Na accumulation in leaf showed significant increase. In field and pot experiment, the most of negative effects was observed in 6 and 9 dsm⁻¹. In field and pot experiment, *P.indica* inoculation had the positive impact on the reduction of Na accumulation in leaf, maintaining chlorophyll, increasing essential oil content and composition, total phenol, anthocyanin and radical scavenging DPPH, reducing lipid peroxidation of membranes and growth improvement and element uptak and increased the activity of antioxidant enzymes under salt stress. In pot experiment, MJ treatment by the concentration of 150 μ M significantly increased effect of salinity on the *P.indica* inoculation, RWC, membrane lipid peroxidation, chlorophyll concentration and ETR. Results of greenhouse and field study showed that MJ (75 μ M) application reduced the negative effect of salt stress, and increased essential oil content and menthol in non-stress condition. Combined *P.indica* and MJ application had the most alleviating effect in pot experiment on, menthol, total phenol, catalase, P, reducing the concentration of MDA, and in field experiment was recorded in shoot dry weight. So it seems that symbiosis with fungi *P. indica* and

application of MJ (75 μ M) caused against the negative effect of salinity by improvement in physiological and growth processes leading to the tolerance of the plant to salt stress.

Key words: Essential oil, Methyl Jasmonate, peppermint, Mycorrhiza-like fungi, *Piriformospora indica*, Salinity



Faculty of Agriculture
Ph.D. Thesis in Agronomy

Evaluation of symbiosis effect of mycorrhiza-like fungi (*Piriformospora indica*) and application of methyl jasmonate on peppermint (*Mentha piperita* L.) plant under salt stress

By: Masoume Khalvandi

Supervisors:

Dr. Mohammadreza Amerian
Dr. Hemmatollah Pirdashti

Advisors:

Dr. Mehdi Baradaran Firoozabadi
Dr. Aahmad Gholami

July 2017