



ارزیابی اثرات تنش شوری بر فتوسنتز و فلورسانس کلروفیل a در گیاه جو

مهدی یوسفی نیا*، علیرضا قاسمیان

گروه زیست شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه محقق اردبیلی

E-mail: yousofi.mahdi@yahoo.com

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۱/۲۵

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۰۹/۰۷

چکیده

شوری خاک و آب آبیاری از مهم ترین عوامل محدود کننده تولید گیاهان زراعی در مناطق خشک و نیمه خشک دنیا است. با توجه به افزایش روزافزون شوری آب و خسارات ناشی از آن بر تولیدات گیاهی، بررسی اثرات شوری بر گیاهان زراعی و شناسایی ارقام مقاوم، امری مهم می باشد. برای بررسی اثر شوری بر کارایی فتوسنتزی رقم های جو، گیاهچه های رقم های دشت، سهند، لیسوی و صحرا در محیط هیدروپونیک کشت شده و با غلظت های مختلف شوری نمک کلرید سدیم (۵۰ و ۱۰۰ میلی مولار) تیمار شدند. پارامترهای مختلف کینتیک القایی فلورسانس کلروفیل a شامل F_0 ، F_m ، F_v/F_m ، $Area$ ، PI ، DI/RC ، TR/ABS ، RC/CS و DI/ABS و میزان رنگیزه های فتوسنتزی اندازه گیری شد. تمامی رنگیزه ها پس از تیمار با شوری کاهش یافتند که بیشترین کاهش در رقم سهند مشاهده شد. با افزایش تنش، فلورسانس کلروفیل a در رقم های مورد مطالعه افزایش یافت و کارایی دستگاه فتوسنتزی را بطور معنی داری کاهش داد. در تنش شوری پارامترهای F_0 ، F_m و $Area$ افزایش یافت و از شاخص کارایی فتوسنتزی (PI) کاسته شد. نسبت F_v/F_m که شاخصی برای تاثیر تنش ها بر گیاهان می باشد کاهش یافت که کمترین کاهش در رقم دشت مشاهده شد. همچنین تعداد مراکز واکنش فعال و مقدار انرژی به دام افتاده توسط دستگاه فتوسنتزی رقم های جو کاهش یافت که این امر موجب افزایش هدر رفت انرژی در مراکز واکنش فتوسیستم II گردید. در بین رقم های مورد مطالعه رقم دشت بسیار اندک تحت تاثیر تنش شوری قرار گرفت در حالی که رقم سهند بسیار به تنش حساس بود و کارایی فتوسنتز آن مختل شد.

کلیدواژه ها: تنش شوری، جو، فتوسنتز، فلورسانس کلروفیل a، F_v/F_m ، PI

مقدمه

برنج و ذرت، بیشترین میزان تولید را داشته و نزدیک به ۳۰٪ تولیدات غله جهان را به خود اختصاص داده است [۱۰]. گیاه جو دامنه سازگاری وسیعی دارد. این گیاه در مناطقی که غلات دیگر به دلیل بارندگی کم، شوری خاک، ارتفاع زیاد از سطح دریا، سرما و گرمای هوا به خوبی رشد

جو (*Hordeum vulgare L.*) یکی از مهم ترین غلات می باشد و در بیش از صد کشور جهان به عنوان یک گیاه زراعی سودآور کشت می شود. زراعت جو بیشتر برای تولید دانه، جهت تغذیه دام و صنایع تخمیری می باشد. در میان غلات، جو پس از گندم،

نمی‌کنند، کشت می‌شود [۸].

تنش‌های محیطی از عمده عوامل کاهش دهنده رشد و عملکرد محصولات کشاورزی در سطح جهان هستند. پس از تنش خشکی، تنش شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌ها به‌شمار می‌آید [۲۲]. کمبود منابع آب شیرین و استفاده از آب‌های شور یا آب‌های با کیفیت پایین برای آبیاری، موجب افزایش شوری خاک می‌گردد، که این مسئله میزان تولید محصول را تحت تاثیر خود قرار می‌دهد [۳۵]. با توجه به اینکه بیشتر گیاهان زراعی غیرهالوفیت هستند و تحمل کمی به شوری دارند. میان بالای شوری می‌تواند روی فرایندهای فیزیولوژیک گیاهان تاثیر داشته باشد [۲۴ و ۳۴]. تنش شوری از رشد گیاهان می‌کاهد و تولید محصول هم در نتیجه بر هم خوردن تعادل در جذب عناصر ضروری و آب و ایجاد تنش اکسیداتیو کاهش می‌یابد [۲۵ و ۳۰]. شوری روابط آبی و یونی را توسط اثرات یونی و اسمزی خود تحت تاثیر قرار می‌دهد. به علاوه تنش‌های محیطی نظیر شوری و خشکی منجر به افزایش گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) می‌گردند و در نتیجه تنش اکسیداتیو رخ می‌دهد [۳۱]. پاسخ گیاهان به تنش شوری پیچیده است و بستگی به عوامل گوناگونی نظیر نوع و غلظت املاح، مرحله رشد گیاه، پتانسیل ژنتیکی گیاه و عوامل محیطی دارد. رشد گیاه و تولید زی‌توده به میزان فتوسنتز خالص بستگی دارد و تنش شوری بسته به شدت آن بر فتوسنتز تاثیر می‌گذارد. البته گزارش‌هایی نیز حاکی این مطلب هستند که کاهش فتوسنتز به نوع گیاه و غلظت نمک بستگی داشته و حتی در غلظت‌های پایین نمک بر شدت فتوسنتز افزوده می‌شود [۳۰].

کارایی فتوسنتز به توالی فرآیندهای متابولیسمی

نظیر واکنش‌های فتوشیمیایی، آنزیم‌های دخیل در تثبیت کربن، ساختار دستگاه فتوسنتزی و انتقال حد واسط‌های فتوسنتزی بین اجزای سلولی بستگی دارد. بنابراین در تنش شوری آنچه فتوسنتز را تحت تاثیر قرار می‌دهد، کاهش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، کاهش سطح برگ (کاهش سطح فتوسنتزی)، کاهش فراهمی CO_2 به علت بسته شدن روزنه‌ها (کاهش هدایت روزنه‌ای)، کاهش هدایت مزوفیلی (به علت کاهش نفوذ پذیری غشا به CO_2 به علت دهیدراته شدن غشاهای سلولی)، تغییر در فعالیت آنزیم‌ها به علت تغییرات در ساختار سیتوپلاسمی (آنزیم‌های روبیسکو و چرخه کلوین)، سمیت نمک، افزایش پیری القا شده توسط شوری و آسیب اکسیداتیو به غشاهای فتوسنتزی می‌باشد. شوری بر آناتومی برگ و زیر ساختارهای کلروپلاستی نیز تاثیر می‌گذارد، بنابراین فتوسنتز تحت تاثیر این عوامل نیز قرار می‌گیرد. علاوه بر این بسیاری از آنزیم‌های دخیل در مراحل گلیکولیز و آنزیم‌های تنفسی و زنجیره انتقال الکترون میتوکندریایی و به طور کلی متابولیسم کربن تحت تاثیر شوری قرار می‌گیرد [۲۸ و ۳۰].

در زنجیره انتقال الکترون، فتوسیستم II نسبت به تنش‌های محیطی از فتوسیستم I حساس‌تر می‌باشد. [۱]. یکی از دلایل حساسیت فتوسیستم II به تنش‌های محیطی، وجود کمپلکس تجزیه‌کننده آب در این فتوسیستم است. در همین راستا محققان گزارش کردند که اختلال در کارایی فتوسنتز بیشتر مربوط به فتوسیستم II است [۴۱]. شوری فعالیت فتوسیستم II را به میزان زیادی کاهش می‌دهد و اختلال در انتقال الکترون چرخه کینونی که در ارتباط با فتوسیستم II می‌باشد، عملکرد کوانتومی را کاهش می‌دهد [۲۱]. همچنین پروتئین‌های D_1 و D_2 فتوسیستم II نیز در

فرآیندهای بیوانرژتیک فتوسنتز را در ارقام مختلف جو مطالعه کنیم و همچنین تاثیر میزان مقاومت ارقام مختلف جو به تنش شوری در تغییرات فلورسانس کلروفیل بررسی نماییم.

مواد و روش‌ها

این آزمایش روی چهار رقم جو به نام‌های دشت، لیسوی، صحرا و سهند که از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شده بود، به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار انجام گرفت. تیمارهای آزمایشی شامل ۳ سطح شوری صفر (شاهد)، ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار در نظر گرفته شد. محلول‌های مورد نظر از طریق حل کردن مقادیر مشخصی از نمک کلرید سدیم (NaCl) در آب مقطر تهیه شدند.

برای انجام این آزمایش بذرها به روش هیدروپونیک در محلول غذایی هوگلند کشت شدند. به منظور کاهش نقش ذخایر بذر بر قدرت اولیه گیاهچه‌ها و داشتن گیاهچه‌های یکسان و مطلوب، بذرها را در آب مقطر که دارای وزن یکسان بودند برای کشت انتخاب شدند. قبل از کشت، بذرها با محلول هیپوکلریت سدیم ۵٪ ضدعفونی شدند. پس از جوانه زدن، گیاهچه‌های هم‌اندازه در محلول غذایی هوگلند قرار داده شدند. ترکیبات دارای عناصر غذایی پر مصرف مورد استفاده در طول دوره رشد گیاهچه‌های جو شامل $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ، KNO_3 ، MgSO_4 و KH_2PO_4 بود که به ترتیب در مقادیر ۲/۵، ۳، ۱/۵ و ۰/۱۷ میلی‌مولار به کار رفتند. ترکیبات دارای عناصر غذایی کم مصرف شامل: FeSO_4 ، H_3BO_3 ، MnSO_4 ، ZnSO_4 ، CuSO_4 و H_2MoO_4 بود و به ترتیب در مقادیر ۵۰، ۲۳، ۵، ۰/۴، ۰/۲ و ۰/۱ میکرومولار استفاده شدند

شرایط تنش آسیب می‌بیند. این پروتئین‌ها از اجزای اصلی این فتوسیستم می‌باشند و تخریب آن‌ها بازدارندگی نوری را در پی دارد [۴ و ۱۷]. در حالت کلی فلورسانس کلروفیل a، یک شاخص فیزیولوژیک معتبر برای مشخص نمودن تغییرات القا شده در دستگاه فتوسنتزی می‌باشد. بدون تخریب بافت گیاهی عملیات ارزیابی این شاخص در کمترین زمان صورت می‌گیرد. به علاوه با استفاده از این تکنیک می‌توان تعداد زیادی ژنوتیپ را در مدت زمان کوتاهی ارزیابی نمود [۳۲].

بخش‌های ابتدایی منحنی تغییرات فلورسانس کلروفیل a با سه مرحله کیتیکی OJ، II و IP نشان داده می‌شود و احیا یا اکسید شدن متوالی خزانه انتقال الکترون را در فتوسیستم II نشان می‌دهد [۴۲]. مراحل OJ و II مربوط به تجمع فرم احیای ناقل Q_A و وضعیت مراکز واکنش فتوسیستم شامل فرآیندهای فتوشیمیایی و فتوالکتروشیمیایی است و مرحله IP مربوط به احیای پلاستوکوئینون می‌باشد [۶ و ۱۵]. آزمون OJIP مبتنی بر جریان انرژی در غشای تیلاکوئیدی است و برای بررسی تغییرات دستگاه فتوسنتزی در تنش‌های گوناگون در حوزه‌های مختلف زیست گیاهی مورد استفاده قرار می‌گیرد [۳۸]. تحقیقات نشان داده است که برخی از پارامترهای فلورسانس کلروفیل a، نشانگر مفیدی برای بررسی میزان تحمل گیاه جو به شرایط نامساعد محیطی است و می‌تواند در به‌نژادی این گیاه زراعی مورد استفاده قرار گیرد [۷، ۱۴، ۱۶، ۱۹ و ۲۹]. همچنین مانز و جیمز نشان دادند که در گیاه گندم پارامترهای F_m و F_v/F_m ، شاخص‌های بسیار حساسی به آسیب تنش شوری می‌باشند [۲۶].

در این تحقیق برآنیم تا اثرات تنش شوری روی

[۱۳]. گیاهچه‌های جو تا مرحله ۲ تا ۳ برگی با محلول ۵۰٪ و سپس با محلول کامل تغذیه شدند.

نتایج و بحث

نتایج نشان می‌دهد پس از رشد گیاهچه‌ها در شوری، رنگیزه‌های فتوسنتزی بطور معنی‌داری نسبت به شاهد در همه ارقام جو کاهش یافت. بیشترین کاهش کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها در رقم سه‌سند مشاهده شد که نسبت به شاهد به ترتیب ۴۰، ۳۳ و ۷۰ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت (جدول ۱). در بین ارقام مورد مطالعه، رقم دشت، کمترین کاهش در رنگیزه‌ها را نشان داد (به ترتیب ۱۴، ۸ و ۱۸ درصد).

تغییرات غلظت کلروفیل به‌عنوان یک واکنش کوتاه مدت در برابر تنش در نظر گرفته می‌شود. در تنش شوری، به‌علت افزایش بیش از حد یون سدیم، کلروفیل آسیب دیده و تخریب می‌شود. دلیل دیگر کاهش میزان کلروفیل، کمبود منیزیم می‌باشد. کاهش این عنصر در تنش شوری، می‌تواند کاهش کلروفیل را توجیه کند. کمبود منیزیم سبب کاهش فعالیت آنزیم منیزیم کلاتاز می‌شود که در وارد نمودن منیزیم به پروتوپورفیرین IX و تبدیل آن به کلروفیل نقش دارد [۲]. به‌طور کلی کاهش در میزان کلروفیل یک شاخص برای نشان دادن آسیب به رشد و توسعه گیاه است [۳۶]. کارتنوئیدها به‌عنوان گیرنده کمکی نور در فتوسنتز فعالیت دارند. این رنگیزه‌ها نور آبی را جذب می‌کنند و کلروفیل را در برابر اکسیداسیون نوری محافظت می‌کنند. علاوه بر این کارتنوئیدها در چرخه گزانتوفیل ایفای نقش نموده و از تخریب کلروفیل جلوگیری می‌کنند [۳۰ و ۳۳].

پس از رسیدن گیاهچه‌ها به مرحله ۴ تا ۵ برگی با استفاده از کلرید سدیم، تنش شوری ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی‌مولار در لیتر اعمال گردید. گیاهچه‌ها به مدت ۱۰ روز در شرایط مذکور رشد نمودند سپس پارامترهای فلورسانس کلروفیل a در برگ‌های سالم و کاملاً رشد یافته با استفاده از دستگاه Handy PEA (مدل Hansatech UK) اندازه‌گیری شد. پارامترهای منحنی OJIP از مقادیر متغییر فلورسانس در زمان‌های ۵۰ و ۳۰۰ میکروثانیه و ۲ و ۳۰ میلی‌ثانیه با استفاده از نرم‌افزار Handy PEA (V1. 30, 2001) محاسبه شد. اندازه‌گیری مقدار رنگیزه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها (کاروتنوئید و گزانتوفیل) با استفاده از روش لیچتیندالر انجام شد. ۰/۲ گرم از برگ‌های فریز شده انتهای گیاه (که با استفاده از نیتروژن مایع فریز شده و در فریزر با دمای ۸۰- درجه سانتی‌گراد نگهداری شده بودند) در ۱۵ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد هموژن شده و پس از صاف کردن، جذب آن‌ها با اسپکتروفتومتر در طول موج‌های ۶۴۶/۸، ۶۶۳/۲۰ و ۴۷۰ نانومتر خوانده شد و غلظت رنگیزه‌ها با استفاده از فرمول‌های زیر محاسبه شد و بر حسب میکروگرم بر گرم وزن تر گزارش گردید [۲۰].

$$a \text{ کلروفیل (chl}a) = 12.25 A_{663.2} - 2.79 A_{646.8}$$

$$b \text{ کلروفیل (chl}b) = 21.21 A_{646.8} - 5.1 A_{663.2}$$

$$\text{کارتنوئید} = (1000A_{470} - 1.8 \text{ chl}a - 85.02 \text{ chl}b) / 198.$$

تمامی نمودارها با استفاده از نرم‌افزار Excel رسم شد و محاسبات آماری با استفاده از نرم‌افزار Spss و مقایسه میانگین با آزمون چند دامنه دانکن انجام شد.

جدول ۱: تاثیر تیمارهای شوری (NaCl) بر مقدار کلروفیل (a و b) و کاروتنوئید برگ. مقادیر میانگین ۳ تکرار \pm انحراف استاندارد است.

حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح $P \leq 0/05$ است

		کلروفیل a میلی گرم بر گرم وزن تر	کلروفیل b میلی گرم بر گرم وزن تر	کارتنوئید میلی گرم بر گرم وزن تر
شاهد	دشت	^b ۸/۲۹±۰/۲۳	2/73±۰/098	^a ۳/۲۲±۰/۱۶
	لیسبوی	^c ۷/۸±۰/۳۵	2/73±۰/11	^a ۳/۱۴±۰/۰۷۷
	صحرا	^a ۸/۷±۰/۲۶	2/54±۰/075	^{ab} ۲/۹±۰/۱۳
	سهند	^c ۷/۸±۰/۱۳	2/63 ^{bc} ±۰/036	^{ab} ۲/۴۸±۰/۰۸۵
شوری ۵۰ میلی مولار	دشت	^c ۷/۸۵±۰/۱۶	^{ab} ۲/۶۲±۰/۰۸۸	^a ۳±۰/۰۴۵
	لیسبوی	^c ۶/۱۹±۰/۱۲	^c ۲/۵۲±۰/۰۶۳	^{ab} ۲/۸۵±۰/۱۱
	صحرا	^b ۸/۲۲±۰/۹۸	^c ۲/۲±۰/۰۹۱	^{bcd} ۲/۳۲±۰/۰۷۵
	سهند	^c ۶/۰۱±۰/۱۹	^d ۲/۳۲±۰/۰۸۵	^{de} ۱/۷۵±۰/۰۴۹
شوری ۱۰۰ میلی مولار	دشت	^d ۷/۱۲±۰/۲۱	^c ۲/۵±۰/۱۲	^{bc} ۲/۶۵±۰/۰۹۹
	لیسبوی	^f ۵/۴۴±۰/۱۱	^c ۲/۱۶±۰/۰۱۴	^{cd} ۲/۲۱±۰/۰۶۴
	صحرا	^f ۵/۶۸±۰/۱۴	^f ۱/۷۴±۰/۰۱	^e ۱/۰۲±۰/۰۹۸
	سهند	^e ۴/۶۸±۰/۲۲	^f ۱/۷۵±۰/۰۷۳	^f ۰/۷۶±۰/۰۳۵

۱۲ درصد افزایش یافت. محققان براین باورند که کاهش فلورسانس ماکزیمم مربوط به انباشت حالت اکسید ناقل P₆₈₀ و کاهش ظرفیت کینون احیا Q_A یا پلاستوکینون است [۹ و ۴۱].

نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس ماکزیمم (F_v/F_m)، کارایی کوانتومی فتوسیستم II در تبدیل نور جذب شده به انرژی شیمیایی را نشان می دهد. نسبت F_v/F_m در همه رقم ها کاهش یافت اما این کاهش تنها در شوری ۱۰۰ میلی مولار معنی داری بود. در رقم های دشت و صحرا نسبت F_v/F_m تنها ۷ درصد کاهش یافت. بیشترین کاهش در رقم سهند به میزان ۱۴ درصد مشاهده شد. میسرا و همکاران در گیاهچه های لوبیا که تحت تنش شوری ۱۰۰ تا ۳۰۰ میلی مولار قرار گرفته بودند نتایج مشابهی مشاهده کردند [۲۳]. در شرایط طبیعی نسبت F_v/F_m در بیشتر گیاهان حدود ۰/۸۳ است [۵]. کاهش این نسبت اغلب به دلیل آسیب به فتوسیستم II رخ می دهد [۳]. تنش شوری

شدت فلورسانس در رقم های جو، با افزایش سطح شوری بطور معنی داری افزایش یافت. با افزایش شوری، فلورسانس اولیه (F_0) و فلورسانس ماکزیمم (F_m) افزایش یافت (جدول ۲). میزان فلورسانس اولیه رقم های دشت و لیسبوی ۷ درصد نسبت به شاهد افزایش یافت در حالی که این میزان در رقم لیسبوی ۹ درصد بود. بیشترین افزایش فلورسانس اولیه در رقم سهند مشاهده شد (۱۳ درصد). افزایش فلورسانس اولیه به دو دلیل روی می دهد. افزایش تعداد مراکز واکنش غیرفعال و اختلال در انتقال الکترون از Q_A احیاشده و همچنین کاهش انتقال انرژی از کمپلکس جمع آوری کننده نور (LHC II) به مراکز واکنش PSII منجر به افزایش فلورسانس می شود [۱۱]. بیشترین میزان فلورسانس در رقم سهند مشاهده شد که نسبت به شاهد ۲۱ درصد افزایش یافته بود در حالی که این افزایش در رقم دشت معنی دار نبود. میزان فلورسانس ماکزیمم در رقم های لیسبوی و صحرا به ترتیب ۷ و

انرژی برانگیخته و میزان تبدیل انرژی برانگیخته به انتقال الکترون را به یک فاکتور چند متغیره تبدیل می‌کند [۴۰]. شاخص عملکرد علاوه بر نشان دادن میزان عملکرد فلورسانس در محدوده‌های انتهایی F_0 و F_m ، قادر است در نقاط حدواسط آن‌ها مانند مرحله J میزان فلورسانس را نشان دهد. همچنین با این شاخص می‌توان شیب بروز فلورسانس را نیز مشخص نمود [۳۷]. در میان پارامترهایی که به کاهش شاخص عملکرد منجر می‌شوند می‌توان به غیرفعال شدن تعداد زیادی از مراکز واکنش فعال در سطح برگ، شدت بالای انرژی نوری، کاهش حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و کاهش شدت جریان الکترون به بعد از Q^A اشاره نمود [۱۱].

نسبت به دام انداختن انرژی به میزان جذب (Φ_{PO}) یا (TR/ABS) نشان‌دهنده میزان پراکندگی حرارتی دستگاه فتوسنتزی برگ است. این نسبت در تمامی رقم‌ها نسبت به شاهد کاهش معنی‌داری داشت. در رقم‌های دشت، لیسوی و صحرا این نسبت به یک اندازه و حدود ۴ درصد کاهش یافت. این کاهش در رقم سهند بسیار بیشتر و حدود ۱۵ درصد بود. افت شاخص Φ_{PO} نشان‌دهنده بروز بازدارندگی نوری در اثر تنش‌های محیطی است. از جمله عوامل تاثیرگذار بر این شاخص می‌توان به از دست دادن انرژی برانگیختگی در آنتن‌های برداشت‌کننده نور به شکل غیر تشعشعی و خاموشی مولکول‌های برانگیخته با استفاده از احیای مولکول‌های پلاستوکینون اکسید شده موجود در خزانه کینون‌ها اشاره کرد [۱۸]. کاهش Φ_{PO} در ارقام مورد مطالعه ناشی از غیرفعال شدن مرکز واکنش است و که سبب افزایش هدر رفت انرژی به شکل گرما و فلورسانس می‌شود. تنش شوری روی نسبت تعداد مراکز واکنش فعال در سطح برگ

مراکز واکنش فعال را کاهش می‌دهد و از این طریق کارایی فتوسنتز کاهش پیدا می‌کند [۲۷].

سطح زیر منحنی آزمون OJIP با افزایش سطح تنش، بطور معنی‌داری کاهش یافت. در بین رقم‌ها، کمترین کاهش سطح زیر منحنی در تنش شوری، در رقم دشت با حدود ۱۶ درصد مشاهده شد. در رقم‌های لیسوی و صحرا، سطح زیر منحنی به ترتیب ۲۳ و ۳۰ درصد کاهش یافت. بیشترین کاهش در سطح زیر منحنی OJIP به میزان ۵۵ درصد در رقم سهند مشاهده شد.

سطح زیر منحنی OJIP- تست حجم خزانه کینون‌های گیرنده الکترون را نشان می‌دهد. کاهش حجم خزانه کینون که به دلیل مهار انتقال الکترون از مراکز واکنش به پلاستوکینون روی می‌دهد به‌عنوان یک محدودیت به‌شمار می‌آید [۳۹] زیرا کینون‌ها بویژه پلاستوکینون به‌عنوان واسطه در انتقال الکترون از فتوسیستم II به فتوسیستم I فعالیت می‌کنند. افت این شاخص، سبب افزایش فلورسانس کلروفیل a و حساسیت به تنش‌های محیطی مانند شوری می‌گردد [۱۱].

با افزایش سطح شوری، شاخص کارایی (PI) دستگاه فتوسنتزی در رقم‌های مورد مطالعه کاهش یافت. میزان کارایی فتوسنتز در رقم لیسوی ۱۲ درصد و در رقم دشت ۱۶ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت در حالی که کارایی فتوسنتز در رقم صحرا بیش از ۲۸ درصد کاهش یافت. بیشترین کاهش در شاخص کارایی فتوسنتز در رقم سهند مشاهده شد بطوریکه بیش از ۴۵ درصد نسبت به شاهد کاهش یافته بود. شاخص عملکرد پارامتری است که سه فاکتور درگیر در مراحل عملکردی فتوسنتز شامل، تعداد مراکز واکنش موجود در بستر کلروفیل، میزان به‌دام انداختن

نتیجه گیری

تنش‌های غیرزیستی مانند شوری خاک و آب تأثیرات مخرب زیادی بر رشد و ویژگی‌های فیزیولوژیک گیاهان دارند. تنش شوری به دلیل ایجاد سمیت یونی و اختلال در جذب و فراهمی یون‌های مورد نیاز در تولید رنگیزه‌های فتوسنتزی، مقدار این ترکیبات را کاهش می‌دهد و میزان فتوسنتز و تولید ترکیبات کربنی کاهش می‌یابد. از طرف دیگر، آسیب به دستگاه فتوسنتزی بویژه فتوسیستم II منجر به افزایش فلورسانس کلروفیل a و هدر رفتن انرژی جذب شده توسط رنگیزه‌ها می‌گردد. افزایش فلورسانس کلروفیل می‌تواند در اثر کاهش تعداد مراکز واکنش فعال در فتوسیستم II روی دهد. میزان فلورسانس کلروفیل a بازتابی ظریف از واکنش‌های اولیه فتوسنتز است. روابط پیچیده بین کینتیک فلورسانس و فتوسنتز به ما کمک می‌کند تا فرآیندهای بیوفیزیکی فتوسنتز را بهتر درک نماییم. همچنین با مطالعه فلورسانس کلروفیل می‌توانیم سطوح عملکردی مختلف دستگاه فتوسنتزی را بصورت غیر مستقیم مطالعه نماییم. نتایج این تحقیق نشان داد که تنش شوری منجر به کاهش فعالیت فتوسیستم II در گیاهچه‌های جو می‌شود. اثرات تنش به مدت زمان تنش و رقم مورد استفاده همبستگی مستقیم دارد. نتایج نشان داد تنش تأثیر کمتری بر رقم‌های دشت و لیسوی دارد و این رقم‌ها کارایی فتوسنتزی بهتری در بین رقم‌های مورد مطالعه دارند در حالی که رقم سهند بیشترین حساسیت به تنش شوری را نشان داد و کارایی دستگاه فتوسنتزی آن بسیار کاهش یافت.

(RC/CS) و همچنین نسبت هدر رفت انرژی به مراکز واکنش (DI/RC) را نیز تحت تأثیر قرار داد. تعداد مراکز واکنش در همه رقم‌های مورد مطالعه نسبت به شاهد کاهش یافت. در رقم دشت نسبت RC/CS تنها ۸ درصد کاهش یافت. این کاهش در رقم‌های لیسوی و صحرا به ترتیب ۱۴ و ۱۹ درصد بود. در رقم سهند نسبت RC/CS حدود ۲۸ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت. به دلیل تأثیر مخرب تنش شوری روی دستگاه فتوسنتزی و افزایش فلورسانس کلروفیل a، میزان هدر رفت انرژی جذب شده در گیاهانی که در معرض تنش شوری قرار گرفته‌اند افزایش می‌یابد. در رقم‌های مورد مطالعه، نسبت هدر رفت انرژی به مرکز واکنش (DI/RC) از حدود ۵ درصد در رقم دشت تا ۲۳ درصد در رقم‌های صحرا و سهند متغیر بود. نسبت هدر رفت انرژی به مراکز واکنش در رقم لیسوی ۱۱ درصد بود. همچنین، افزایش معنی‌داری در نسبت هدر دادن انرژی به میزان جذب (Φ_{DO}) یا (DI/ABS) رقم‌های جو مشاهده شد. کم‌ترین افزایش نسبت DI/ABS در رقم دشت به میزان ۱۱ درصد مشاهده شد. نسبت DI/ABS در رقم‌های لیسوی و صحرا حدود ۲۵ درصد افزایش یافت در حالی که در رقم سهند این افزایش بیش از ۴۵ درصد بود. در اثر تنش، مسیرهای انتقال انرژی در زنجیره انتقال انرژی مختل می‌شود. ممکن است انرژی حاصل از انتقال الکترون‌ها در مسیرهای دیگری غیر از احیاء مولکول‌های $NADP^+$ مصرف شود. Φ_{DO} نشان‌دهنده حداکثر عملکرد خاموشی غیرفتوشیمیایی است و افزایش شاخص مذکور نشان‌دهنده جریان انرژی در مسیرهای مختلف از جمله تولید اکسیژن فعال می‌باشد [۳۹].

جدول ۲: تاثیر تیمارهای شوری (NaCl) بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل a مقادیر میانگین ۳ تکرار ± انحراف استاندارد است. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح $P \leq 0.05$ است

	F _o	F _m	F _v /F _m	PI	Area	TR/ABS	DI/ABS	DI/RC	RC/CS
دشت	69/4±2/11	406/03±6/32	0/83±0/01	1/89±0/03	d ⁰ 57314±3/12	0/83±0/01	0/17±0/008	e ⁰ 493±1/0/2	e ⁰ 503±1/0/2
شوری	70/6±1/45	405/06±47/14	0/825±0/02	1/8±0/02	a ⁰ 7124±132	0/823±0/01	0/138±0/01	e ⁰ 57±1/2/4	53/2±1/4
صحرا	71/6±1/68	398±10/03	0/82±0/009	1/84±0/01	c ⁰ 5114±10/64	0/82±0/011	0/174±0/012	e ⁰ 41±1/0	54/6±1/09
سهند	68/4±0/98	392±8/11	0/825±0/01	1/63±0/02	b ⁰ 5145±8/02	0/819±0/008	0/165±0/011	a ⁰ 12±1/0/3	60±0/95
دشت	a ⁰ 71/1±3/11	408/21±0/3	0/825±0/01	1/47±0/022	e ⁰ 816±8/985	0/819±0/008	0/181±0/013	b ⁰ 47±1/0/0	e ⁰ 12±0/65
شوری	a ⁰ 73/4±2/03	408/7±4/85	0/82±0/007	1/97±0/009	d ⁰ 52312±4/14	0/806±0/009	0/162±0/011	e ⁰ 47±2/4	e ⁰ 49/2±2/11
50 میلی	a ⁰ 70/4±1/88	408/2±12/06	a ⁰ 81/4±0/011	e ⁰ 1/0±0/01	f ⁰ 4948±325	d ⁰ 7/94±0/013	d ⁰ 1/94±0/012	a ⁰ 297±19/0	c ⁰ 01/2±1/36
مولار	a ⁰ 73/4±1/05	b ⁰ 48±8/2	b ⁰ 77/8±0/01	e ⁰ 1/2±0/01	b ⁰ 705±12/41	f ⁰ 7/6±0/009	c ⁰ 1/94±0/016	b ⁰ 077±7/8/4	d ⁰ 0/7±1/7
دشت	a ⁰ 74/2±1/73	c ⁰ 412/0±7/4	b ⁰ 76/9±0/017	e ⁰ 1/8±0/03	e ⁰ 43789±8/80	d ⁰ 7/94±0/012	d ⁰ 1/92±0/009	f ⁰ 457±2/4/4	f ⁰ 22/2±0/84
شوری	a ⁰ 70/1±3/02	e ⁰ 12/7±11/03	c ⁰ 703±0/012	e ⁰ 1/07±0/04	e ⁰ 47845±2301	d ⁰ 7/94±0/007	d ⁰ 1/82±0/009	b ⁰ 292±1/2/3	e ⁰ 47/2±0/76
100 میلی	a ⁰ 77/4±2/14	e ⁰ 10/4±7/1	c ⁰ 77±0/0098	f ⁰ 1/32±0/025	b ⁰ 784451±4226	a ⁰ 7/82±0/01	e ⁰ 7/32±0/011	a ⁰ 307±2/1/1	f ⁰ 277±1/1
مولار	a ⁰ 77/2±1/06	b ⁰ 412/7±11/3	d ⁰ 7710±0/018	b ⁰ 7/87±0/036	2/02310±0217	e ⁰ 7/8±0/009	a ⁰ 7/80±0/009	e ⁰ 44±0/17/4	e ⁰ 40/8±2/0/8

Relationship between the organization of the supercomplex and the function of the photosynthetic apparatus. Journal of Photochemistry and Photobiology, 83: 114-122.

منابع

- [1] Apostolova E. L., Dobricova A. G., Ivanova P. I., Petkanchin I. B., Taneva S. G. 2006,

- [2] Ashraf M., Azmi A. R., Khan A. H., Ala S. A. 1994, Effect of water stress on total phenols, peroxidase activity and chlorophyll content in wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*, 16: 185-191.
- [3] Baker N. R., Rosenqvist E. 2004, Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Experimental Botany*, 55(403): 1607-1621.
- [4] Bissati K. E., Delphin E., Murata N., Etienne A. L., Kirilovsky D. 2000, photosystem II fluorescence quenching in cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803: involvement of two different mechanisms. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1457: 229-242.
- [5] Bjorkman O., Demmig B. 1987, Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.
- [6] Boisvert S., Joly D., Carpentier R. 2006, Quantitative analysis of the experimental O-JI-P chlorophyll fluorescence induction kinetics, Apparent activation energy and origin of each kinetic step. *FEBS Journal*, 273: 4770-4777.
- [7] Bort J., Araus J. L., Hazzam H., Grando S., Ceccarelli S. 1998, Relationships between early vigour, grain yield, leaf structure and stable isotope composition in field grown barley. *Plant Physiology and Biochemistry*, 36: 889-897.
- [8] Briggs D. E. 1978, The origin and classification of barleys. In *Barley*. Chapman and Hall, London, Halsted press. Book. John Wiley and sons, New York. Pp: 76-88.
- [9] Congming L. u., Vonshak A. 2002, Effects of salinity stress on photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells. *Journal of Physiological Plantarum*, 114: 405-413.
- [10] FAO. 2010. Land and plant nutrition management service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>.
- [11] Goncalves J. F. C., Santos U. M. Nina A., Chevreuil L. R. 2007, Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga*) and mahogany (*Swietenia macrophylla*) seedling grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19: 171-184.
- [12] Govindjee. 1995, Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 131-160.
- [13] Hoagland D. R., Arnon D. L. 1938, The water-culture method for growing plants without soil. University of California. Circular. Pp: 347.
- [14] Jiang Q., Roche D., Monaco T. A., Durham S. 2006, Gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and carbon isotope discrimination of 14 barley genetic lines in response to salinity. *Field Crop Research*, 96: 269-278.
- [15] Joly D., Essemine J., Carpentier R. 2010, Redox state of the photosynthetic electron transport chain in wild-type and mutants leaves of *Arabidopsis thaliana*: Impact on photosystem fluorescence. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 98: 180-187.
- [16] Kalaji H. M., Loboda T. 2007. Photosystem II of barley seedlings under cadmium and lead stress. *Plant Soil Environment*, 53: 511-516.
- [17] Kruk J., Czytko H. H., Oettmeier W., Trebest A. 2005, Tocopherol as singlet oxygen scavenger in photosystem II. *Plant Physiology*, 162: 749-757.
- [18] Lazar D. 2003, chlorophyll a fluorescence rise induced by high light illumination of dark adapted plant tissue studied by means of photosystem II and considering photosystem II heterogeneity. *Journal of Theoretical Biology*, 220: 469-503.
- [19] Li R., Guo P., Baum M., Grande S., Ceccarelli S. 2006, Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Science of China*, 5: 751-757.
- [20] Lichtenthaler H. K. 1987, Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148: 350-382.
- [21] Lu C. M., Vonshak A. 2002, Effect of salinity stress on photosystem II function in cyanobacterial *Spirulina platensis* cells. *Physiological Plantarum*, 114: 405-413.
- [22] Mahajan S., Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stressed: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444: 139-158.
- [23] Mishra A. N., Srivastava A., Strasser R. J. 2001, Utilization of fast chlorophyll a technique in assessing the salt/ion sensitivity of mung bean and brassica seedlings. *Journal of plant physiology*, 158: 1173-1181.
- [24] Moise P. H., McClinton E., Paerl H. W. 2002, Salinity effects on growth, photosynthetic parameters, and nitrogenase activity in estuarine planktonic cyanobacteria. *Microbiol Ecology*, 43: 432-442.
- [25] Molassiotis A.N., Sotiropoulos T., Tanou G., Kofidis G., Diamantidis G. 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): 61-68.
- [26] Munns R., James R. A. 2003, Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil*, 253: 201-218.
- [27] Netondo G. W., Onyango J. C., Beck E. 2004, Sorghum and salinity: II. Gas exchange and

- chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop Plant Science*, 44: 806–811.
- [28] Orcutt D. M., Nilsen E.T. 2000, The physiology of plants under stress, soil and biotic factors. John Wiley and Sons, New York. pp: 177-235.
- [29] Oukarroum A., El Madidi S., Schansker G., Strasser R. J. 2007, Probing the responses of barley cultivars (*Hordeumvulgare L.*) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*, 60: 438-446.
- [30] Parida A. K., Das A. B. 2005, Salt tolerance and salinity effects on plants. A review, *cotoxicology and Environmental Safety*, 60: 324-349.
- [31] Rajesh A., Arumugam R., Venkatesalu V. 1998, Growth and Photosynthetic Characteristics of *CeriopsRoxburghiana* under NaCl Stress. *Photosynthetica*, 35(2): 285-287.
- [32] Ramzi B., Morales F., Abadia A., Gomez J., Abadia J. 1994, Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeumvulgare L.*). *Plant Physiology*, 104: 667-673.
- [33] Sairam R. K., Veerabhadra Rao K., Serivastava G. C. 2002, Differential response wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*, 163: 1037-1046.
- [34] Sheekh-El M. M., Omar H. H. 2002, Effect of high salt stress on growth and fatty acids content of the unicellular green algae *Chlorella vulgaris*. *American Journal of Microbiology*, 55: 181-191.
- [35] Silva C., Martinez V., Carvajal M. 2008, Osmotic versus toxic effects of NaCl on pepper plants. *BiologiaPlantarum*, 52(1): 72-79.
- [36] Song N. H., Yin X. L., Chen G. F., Yang H. 2007, Biological response of wheat plants to the herbicide chlorotoluronion soils. *Chemosphere*, 68: 1779-1787.
- [37] Strasser R. G., Stirbet A. D. 2001, Estimation of the energetic connectivity of PSII centers in plant using the fluorescence rise O-J-I-P fitting of experimental data to three different PSII models. *Mathematics and Computers in Simulation*, 56: 451-461.
- [38] Strasser R. J. 1981, Structure and Molecular Organisation of the Photosynthetic Apparatus, Balaban International Science Services, Philadelphia, Pennsylvania. Pp: 727–737.
- [39] Strasser R. J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. 2000, The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P. (Eds.), *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. Taylor & Francis, London. pp. 445–483.
- [40] Tsimilli M., Eggenberg P., Biro B., Koves K., voros I., Strasser R. J. 2000, Synergistic and antagonistic effects of arbuscularmycorrhizal fungi and *Azospirillum* and *Rhizobium* nitrogen-fixer on the photosynthetic activity alfalfa, probed by the polyphasicchlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. *Applied Soil Ecology*, 15: 169-182.
- [41] Xia J., Li Y., Zou D. 2004, Effect of salinity stress on PSII in *Ulvalactuca* as probed by chlorophyll fluorescence measurements. *Aquatic Botany*, 80: 129-137.
- [42] Zhu X. G., Govindje e. Baker N., deSturler E., Ort D., Long S. 2005, Chlorophyll a fluorescence induction kinetics in leaves predicted from a model describing each discrete step of excitation energy and electron transfer associated with photosystem II. *Planta*, 223: 114-133.