

تأثیر تنش شوری بر دستگاه فتوسنتزی کوشیا (*Bassia scoparia*) در شرایط مزرعهجعفر نباتی^{۱*} - محمد کافی^۲ - الهه برومند رضازاده^۳ - علی معصومی^۴ - محمد زارع مهرجردی^۵

تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۱۲/۰۵

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۰۳/۲۰

چکیده

تنش شوری سبب ایجاد تغییرات وسیعی در فرآیندهای فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی در گیاهان می‌گردد. فتوسنتز یکی از فرآیندهای فیزیولوژیکی بنیادی و پیچیده است که می‌تواند تحت تأثیر تنش شوری قرار گیرد. میزان و نوع تأثیر بسته به گونه و ژنوتیپ گیاه و درجه شوری متفاوت است. به منظور بررسی اثر شوری بر ویژگی‌های فتوسنتزی گیاه کوشیا، آزمایشی به صورت کرت‌های دو بار خرد شده با سه سطح شوری (۵/۲، ۵/۵ و ۱۰/۵ و ۲۳/۱ دسی‌زیمنس بر متر) به عنوان عامل اصلی و سه توده کوشیا (بیرجند، بروجرد و سبزوار) به عنوان عامل فرعی و هفت زمان اندازه‌گیری به عنوان عامل فرعی فرعی در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. نتایج نشان داد که در تمام تیمارها تحت تأثیر گذر زمان میزان فتوسنتز، تبخیر و تعرق، هدایت روزنه‌ای و مقدار نسبی کلروفیل کاهش و میزان دی‌اکسید کربن اتاقت زیر روزنه، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و کارایی مصرف آب افزایش یافت. توده‌های بیرجند و بروجرد به ترتیب بیشترین و کمترین شیب کاهش فتوسنتز را در طول زمان اعمال تنش شوری نشان دادند. افزایش شدت شوری اگرچه در مجموع باعث کاهش معنی‌دار فتوسنتز، تبخیر و تعرق و هدایت روزنه‌ای شد، با این حال تأثیر معنی‌داری روی میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی، مقدار نسبی کلروفیل و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II نداشت. در هشتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، میزان فتوسنتز و تبخیر و تعرق اندازه‌گیری شده در تیمارهای شوری و توده‌ها تقریباً برابر بود. این نتایج نشان داد که اثر زمان بر سامانه فتوسنتزی گیاه کوشیا نسبت به تیمارهای شوری اعمال شده بیشتر بود. به نظر می‌رسد با گذر زمان و افزایش زیست‌توده گیاه، به واسطه افزایش تبخیر و تعرق، نیاز برای تأمین آب افزایش می‌یابد؛ که گیاه کوشیا با کاهش محتوی نسبی کلروفیل، با وجود محدودیت آب و کاهش هدایت روزنه‌ای، ضمن افزایش دی‌اکسید کربن اتاقت زیر روزنه و تأمین دی‌اکسید کربن مورد نیاز فتوسنتز، مقدار کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را افزایش می‌دهد. به علاوه به نظر می‌رسد که به دلیل ساختار متراکم زیست‌توده کوشیا، کاهش محتوی نسبی کلروفیل می‌تواند نقش مؤثری در نفوذ نور به لایه‌های پایین سطح سبز و افزایش راندمان فتوسنتزی در این لایه‌ها داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: تبخیر و تعرق، عملکرد کوانتومی

مقدمه

منابع آبی سبب کاهش کمی و کیفی منابع آب و شور شدن آب این مناطق شده و در نهایت رشد گیاهان به‌ویژه گیاهان زراعی را با مشکل روبه‌رو می‌کند. شوری بیش از ۱۰ درصد از اراضی زمین‌های زراعی را تحت تأثیر خود قرار داده و در مقیاس جهانی به سرعت در حال گسترش است. همچنین تنش شوری از جمله عوامل محیطی تعیین‌کننده باروری گیاهان و توزیع آن‌ها است و بیش از ۵۰ درصد از عملکرد گیاهان زراعی را کاهش می‌دهد (Bray et al. 2000).

با وجود اینکه رشد گیاه توسط فرآیندهای چندگانه فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی کنترل می‌شود، فتوسنتز یک رخداد کلیدی است که به طور اساسی در رشد و نمو گیاه نقش دارد. در فرآیند فتوسنتز، دو رویداد اجباری رخ می‌دهد: واکنش‌های فتوشیمیایی، که در آن انرژی نورانی به ATP و NADPH تبدیل و اکسیژن آزاد می‌شود و واکنش‌های بیوشیمیایی، که در آن دی‌اکسید کربن

بوم‌نظام‌های مناطق خشک و نیمه‌خشک دارای خصوصیات منحصر به فردی نظیر نزولات جوئی کم، دمای بالا، تبخیر زیاد و رطوبت نسبی پایین می‌باشند. این شرایط به همراه مصرف بیش از حد

- ۱- عضو هیات علمی و استادیار پژوهشکده علوم گیاهی، دانشگاه فردوسی مشهد
 - ۲- عضو هیات علمی و استاد دانشکده کشاورزی و پژوهشکده علوم گیاهی، دانشگاه فردوسی مشهد
 - ۳- دانش‌آموخته دکتری زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد
 - ۴- عضو هیات علمی و استادیار دانشگاه پیام نور
 - ۵- عضو هیات علمی و استادیار مجتمع آموزش عالی شیروان
- (*- نویسنده مسئول: Email: jafarnabati@ferdowsi.um.ac.ir

DOI: 10.22067/gsc.v16i4.62845

به واسطه انرژی واکنش‌های روشنایی به کربوهیدرات‌ها احیاء می‌شود (Taiz and Zeiger, 2010). کلروپلاست یک مکان کلیدی برای فتوسنتز است که هر دو دسته واکنش‌های فتوشیمیایی و بیوشیمیایی فتوسنتز در آن انجام می‌گیرد. با این وجود، این اندامک بسیار حساس به تنش‌های محیطی از جمله شوری بوده و نقش مهمی در تعدیل اثر تنش‌ها دارد (Saravanavel *et al.*, 2011). شوری زیاد، فتوسنتز را به واسطه کاهش هدایت روزنه‌ای، اسیمیلاسیون دی‌اکسیدکربن و سرعت فعالیت فتوسیستم II کاهش می‌دهد. کاهش فتوسنتز احتمالاً متعاقب بسته شدن روزنه‌ها و یا ممانعت‌کننده‌های فتوسنتزی غیر روزنه‌ای رخ می‌دهد. مطالعات پیشین حاکی از کاهش غلظت کلروفیل، هدایت روزنه‌ای، میزان تبخیر و تعرق و ممانعت از رشد گیاه در نتیجه تنش شوری است (Zhang and Deng, 2012).

تنظیم هدایت روزنه‌ای برگ یکی از فرآیندهای اصلی در جلوگیری از خروج آب و دریافت دی‌اکسیدکربن است (Medici *et al.*, 2007). بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش شوری و خشکی عمدتاً به دلیل کاهش تورژانس برگ و فشار بخار اتمسفر با پیام‌های شیمیایی تولید شده از ریشه می‌باشد. بنابراین کاهش میزان فتوسنتز تحت تنش‌های محیطی مانند شوری و خشکی که معمولاً با هم اتفاق می‌افتد، به‌طور معمول به جلوگیری از هدایت مزوفیلی و بسته شدن روزنه‌ها در تنش ملایم و شدید مربوط می‌شود (Chaves *et al.*, 2009).

مواد و روش‌ها

این آزمایش در طی سال زراعی ۸۷-۱۳۸۶ در ایستگاه تحقیقات شوری قطب علمی گیاهان ویژه، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد واقع در مزرعه نمونه آستان قدس رضوی در قالب آزمایش کرت‌های دو بار خرد شده بر پایه طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار اجرا شد. سه سطح شوری آب آبیاری با هدایت الکتریکی ۵/۲، ۱۰/۵ و ۲۳/۱ دسی‌زیمنس بر متر (تهیه‌شده از چاه‌های واقع در این منطقه) به‌عنوان کرت‌های اصلی و سه توده کوشیا شامل توده‌های محلی بیرجند، بروجرد و سبزوار به‌عنوان کرت‌های فرعی و هفت زمان اندازه‌گیری به‌عنوان کرت فرعی فرعی در نظر گرفته شدند. قبل از کاشت با نمونه‌برداری از خاک، خصوصیات شیمیایی خاک ثبت شد (جدول ۱).

ابعاد هر کرت فرعی ۶×۲/۵ متر و فاصله بین ردیف‌ها ۵۰ سانتی‌متر در نظر گرفته شد. کاشت در اول خردادماه صورت گرفت و تا استقرار کامل گیاهچه‌ها، آبیاری با آب $5/2 \text{ dS.m}^{-1}$ انجام شد. عملیات داشت شامل وجین و کوددهی نیتروژن با منشأ اوره به مقدار ۱۰۰ کیلوگرم در هکتار (در دو نوبت) انجام گرفت و تراکم نهایی به ۳۰ بوته در مترمربع رسانده شد. پس از استقرار کامل بوته‌ها (۳۰ روز بعد از کاشت) تیمارهای آبیاری با آب ۱۰/۵ و $23/1 \text{ dS.m}^{-1}$ اعمال گردید. آبیاری به‌صورت هفتگی انجام و میزان آب مصرفی در هر دور آبیاری ۳۰ لیتر در مترمربع بود که میزان آن توسط کنتور اندازه‌گیری شد.

تنظیم هدایت روزنه‌ای برگ یکی از فرآیندهای اصلی در جلوگیری از خروج آب و دریافت دی‌اکسیدکربن است (Medici *et al.*, 2007). بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش شوری و خشکی عمدتاً به دلیل کاهش تورژانس برگ و فشار بخار اتمسفر با پیام‌های شیمیایی تولید شده از ریشه می‌باشد. بنابراین کاهش میزان فتوسنتز تحت تنش‌های محیطی مانند شوری و خشکی که معمولاً با هم اتفاق می‌افتد، به‌طور معمول به جلوگیری از هدایت مزوفیلی و بسته شدن روزنه‌ها در تنش ملایم و شدید مربوط می‌شود (Chaves *et al.*, 2009).

اثر شوری بر فتوسنتز به‌طور مستقیم به محدودیت‌های روزنه‌ای در فرآیند انتشار گازها که در نهایت فتوسنتز و متابولیسم مزوفیلی را تحت تأثیر قرار می‌دهد برمی‌گردد. البته در تنش شوری اثر تنش اسمزی و یونی بر دستگاه فتوسنتزی و متابولیسم مورد انتظار است. با توجه به مطالعات پیشین، غشاء سلولی به تنش شوری حساس است. غلظت بالای یون‌های مضر مانند سدیم و کلر که تحت تنش شوری در کلروپلاست تجمع پیدا می‌کنند به غشاء تیلاکوئیدها خسارت وارد می‌کنند (Omoto *et al.*, 2010). در غلظت‌های بالای یون‌ها، انتقال الکترون و فسفوریلاسون نوری در غشاء تیلاکوئیدهای جدا شده، به‌سرعت متوقف می‌گردد (Mittal *et al.*, 2012). با توجه به مطالب ذکر شده ملاحظه می‌شود که تنش شوری موجب کاهش قابل‌توجه فتوسنتز از طریق محدودیت‌های روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای می‌شود. بنابراین در صورتی که بتوان گیاهانی شناسایی کرد که کمتر تحت تأثیر تنش شوری قرار گیرند می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی و حتی اهلی‌سازی جهت کشت در مناطق شور استفاده کرد. در این رابطه کوشیا گیاهی است که می‌تواند در این زمینه مورد استفاده قرار گیرد.

مطالعات صورت گرفته در ارتباط با خصوصیات تحمل به شوری کوشیا (*Bassia scoparia* syn. *Kochia scoparia*) نشان‌دهنده تحمل بالای این گیاه به شوری است (Kafi *et al.*, 2010; Jami

جدول ۱- خصوصیات شیمیایی خاک (صفر تا ۳۰ سانتی متری) و منابع آب مورد استفاده در آزمایش

Table 1- Chemical characteristics of soil (0-30cm) and water sources used in the experiment

	Na ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	SO ₄ ⁻²	CO ₃ ⁻²	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	EC
	(meq.l ⁻¹)								dS.m ⁻¹
Soil	31.10	10.60	10.20	0.75	31.30	0.00	1.80	26.80	5.80
Water source No. 1	32.50	6.60	9.20	0.23	15.00	0.40	2.40	34.40	5.20
Water source No. 2	67.10	16.40	22.20	0.38	25.00	0.00	3.00	75.60	10.50
Water source No. 3	179.80	27.00	46.80	0.31	56.10	0.00	3.20	172.40	23.10

کاهش فتوستتیز گردید (جدول ۳). در بررسی روند تأثیر شوری بر فتوستتیز مشاهده شد که با افزایش سن، میزان تأثیر شوری بر فتوستتیز افزایش یافت (جدول ۴). پنج هفته پس از اعمال تنش شوری، تیمار $23/1 \text{ dS.m}^{-1}$ حدود ۲۸ درصد فتوستتیز کمتری نسبت به تیمارهای $5/2$ و $10/5 \text{ dS.m}^{-1}$ داشت. در هشتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، میزان فتوستتیز اندازه‌گیری شده در هر سه تیمار تنش شوری تقریباً برابر بود. در نهمین هفته پس از اعمال تنش شوری، شیب کاهش فتوستتیز در تیمارهای $10/5$ و $23/1 \text{ dS.m}^{-1}$ نسبت به تیمار $5/2 \text{ dS.m}^{-1}$ تندتر بود. در انتهای فصل رشد، میزان فتوستتیز در تمام سطوح تنش، افت چشمگیری داشت و با اختلاف ناچیزی در یک سطح قرار گرفتند (جدول ۴).

پنج هفته پس از اعمال تنش شوری، بیشترین میزان فتوستتیز به ترتیب در توده‌های بیرجند، سبزواری و بروجرد مشاهده شد. در هشتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، در مورد توده‌ها نیز همانند سطوح تنش شوری، میزان فتوستتیز اندازه‌گیری شده تقریباً با هم برابر بود. در انتهای فصل رشد، میزان فتوستتیز توده‌های بیرجند و بروجرد با هم برابر و ۳۱ درصد بیش از توده سبزواری بود (جدول ۴).

بیشترین میزان کاهش فتوستتیز با افزایش تنش شوری از سطح $5/2$ به $23/1 \text{ dS.m}^{-1}$ ، در توده بروجرد مشاهده گردید ($40/5$ درصد) (جدول ۴). با توجه به اینکه اندازه‌گیری فتوستتیز در تمام مراحل از جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه‌یافته انجام شد، روند کاهش میزان فتوستتیز احتمالاً بیشتر تحت تأثیر تنش شوری در کوشیا باشد که تجمع نمک‌ها در داخل سلول‌ها باعث اختلال در انجام فرآیندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی فتوستتیز شده است.

مقدار تبخیر و تعرق در طول دوره رشد گیاه متفاوت بود. به‌طور کلی با گذشت زمان و نزدیک شدن به انتهای فصل رشد، تبخیر و تعرق روند کاهشی نشان داد (جدول ۴). چهار هفته پس از اعمال تنش شوری، میزان کاهش تبخیر و تعرق در تیمار $23/1 \text{ dS.m}^{-1}$ به ترتیب ۲۵ و ۲۰ درصد نسبت به تیمارهای $5/2$ و $10/5 \text{ dS.m}^{-1}$ کمتر بود. شیب کاهش تبخیر و تعرق در هفتمین هفته پس از اعمال تنش شوری، افزایش شدیدی نشان داد و در هشتمین هفته پس از آغاز اعمال تنش شوری در تمام تیمارهای شوری تقریباً یکسان شد.

سی روز پس از اعمال تیمارهای تنش شوری در اول مردادماه، اندازه‌گیری فتوستتیز، تبخیر و تعرق، هدایت روزنه‌ای و میزان دی‌اکسید کربن اتاکنک زیر روزنه در جوان‌ترین برگ کاملاً توسعه‌یافته آغاز و به صورت هفتگی به مدت هفت هفته ادامه یافت. جهت اندازه‌گیری این صفات از دستگاه اندازه‌گیری فتوستتیز (مدل LCA4، ساخت شرکت ADC، کشور انگلستان) استفاده شد. همچنین در طی این مدت، مقدار عملکرد کواتومی فتوسیستم II در برگ‌های جوان کاملاً توسعه‌یافته با استفاده از دستگاه فلوریمتر OPTI (مدل OS1-FL، ساخت شرکت Opti-Sciences, Inc. کشور آمریکا) و محتوای نسبی کلروفیل (عدد اسپد^۱) با دستگاه SPAD- (مدل Mintola Reading 502, Japan با سه نمونه‌گیری در هر تکرار اندازه‌گیری شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها بین ساعت هشت تا ۱۰ صبح انجام گرفت. کارایی مصرف آب از طریق تقسیم مقدار فتوستتیز خالص بر تعرق محاسبه شد. در ابتدای مرحله گرده‌افشانی، اندازه‌گیری کلروفیل a, b و کاروتنوئیدها انجام شد (Dere et al., 1998). برای این منظور ۱۰۰ میلی‌گرم برگ تازه از برگ‌های جوان کاملاً توسعه‌یافته جدا و استخراج رنگ‌دانه‌ها با استفاده از اتانول ۹۶ درصد انجام شد. میزان جذب در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۵۳ و ۶۶۶ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر (Jenway UV-Visible Spectrophotometer Model 6305) اندازه‌گیری شد. همچنین در این مرحله، سطح سبزی برگ توسط دستگاه اندازه‌گیری سطح برگ (Delta T) تعیین گردید. تجزیه و تحلیل داده‌ها در صفاتی که در طول زمان اندازه‌گیری شدند به صورت کرت‌های خرد شده در زمان و با استفاده از نرم‌افزار Minitab 16 و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون LSD در سطح اطمینان ۹۵٪ صورت گرفت.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین سطوح تنش شوری، برهمکنش شوری و توده و نیز شوری و زمان اندازه‌گیری از نظر فتوستتیز تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ۲) و تنش شوری باعث

1- SPAD

به بستن روزنه‌ها و کاهش میزان تبخیر و تعرق می‌کند. کاهش دی‌اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه در تیمار $10/5dSm^{-1}$ نسبت به $5/2dSm^{-1}$ احتمالاً نشان‌دهنده عدم تأثیر تنش شوری در این سطح بر روزنه‌های گیاه کوشیا باشد. بین توده‌ها و همچنین برهمکنش سطوح تنش شوری و توده از نظر میزان دی‌اکسیدکربن اتاقتک زیر روزنه اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳).

میزان افزایش دی‌اکسیدکربن اتاقتک زیر روزنه در توده بیرجند، بروجرد و سبزوار از پنجمین هفته پس از اعمال تنش شوری تا یازدهمین هفته به ترتیب $14/3$ ، $14/4$ و 14 درصد بود (جدول ۴). همچنین با افزایش سطح تنش شوری از $5/2$ به $10/5$ و $1dSm^{-1}$ تا $23/1 dSm^{-1}$ میزان افزایش دی‌اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه از پنجمین هفته پس از اعمال تنش شوری تا یازدهمین هفته به ترتیب $12/3$ ، $12/2$ و $9/5$ درصد بود (جدول ۴). میزان افزایش دی‌اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه در تمامی توده‌ها و نیز سطوح تنش شوری مورد مطالعه در هشتمین هفته پس از آغاز اعمال تنش شوری چشمگیر بود. مدیریت غلظت دی‌اکسیدکربن اتاقتک زیر روزنه می‌تواند به عنوان پیام گیاه برای مقابله با تنش‌های محیطی باشد. بسته شدن روزنه در اثر تنش با افزایش غلظت دی‌اکسیدکربن در اتاقتک زیر روزنه همراه است؛ بنابراین گیاه تا سطحی از تنش که اختلالی در فرایندهای حیاتی و فتوسنتزی ایجاد نکند مبادرت به بستن روزنه‌ها نمی‌کند.

تغییرات تبخیر و تعرق در طول آزمایش با تغییرات فتوسنتز همسو بود با این تفاوت که از نظر زمانی تغییرات تبخیر و تعرق کمی زودتر از فتوسنتز اتفاق افتاد (جدول ۴).

شیب کاهش تبخیر و تعرق با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش شوری در توده بیرجند بیشتر از توده‌های بروجرد و سبزوار بود. افت شدید تبخیر و تعرق هر سه توده کوشیا در هفته هشتم پس از اعمال تنش شوری اتفاق افتاد و پس از آن روند کاهش تا انتهای فصل رشد با شیبی بسیار ملایم ادامه یافت.

توده بیرجند نسبت به توده‌های بروجرد و سبزوار به ترتیب ۱۱ و ۱۵ درصد تبخیر و تعرق بیشتری داشت (جدول ۴). یکی از اثرات تجمع نمک در گیاهان، کاهش میزان محتوای نسبی آب و در نتیجه بسته شدن روزنه‌ها جهت مدیریت منابع آب داخلی گیاه و نیز جذب آب است. مدیریت روزنه‌ها جهت کاهش مصرف آب، موجب کاهش تبخیر و تعرق و در نهایت فتوسنتز می‌گردد.

با افزایش سطح تنش شوری از $5/2$ به $23/1dSm^{-1}$ ، دی‌اکسیدکربن اتاقتک زیر روزنه به میزان سه پی‌پی‌ام افزایش اما در تنش شوری $10/5dSm^{-1}$ به مقدار $12/57$ پی‌پی‌ام کاهش یافت که نشان‌دهنده بسته‌تر شدن روزنه‌ها در این سطح شوری می‌باشد (جدول ۳). میزان دی‌اکسیدکربن اتاقتک زیر روزنه به میزان باز و بسته بودن روزنه‌های برگ بستگی دارد. زمانی که گیاه در معرض تنش خشکی و شوری قرار می‌گیرد، به منظور مدیریت آب موجود در داخل خود اقدام

جدول ۲- تجزیه واریانس (سطح احتمال) فتوسنتز، تبخیر و تعرق، دی‌اکسیدکربن اتاقتک زیر روزنه، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی کلروفیل و کارایی مصرف آب در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 2- Analysis of variance (P value) of photosynthesis, evapotranspiration, sub-stomatal CO₂ concentration, stomatal conductance, relative chlorophyll content and water use efficiency in different levels of salinity and three Kochia masses

منابع تغییر	درجه آزادی	فتوسنتز	تبخیر و تعرق	دی‌اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه	هدایت روزنه‌ای	محتوای نسبی کلروفیل	کارایی مصرف آب
S.O.V	df	Photosynthesis	Evapotranspiration	Sub-stomatal CO ₂ concentration	Stomatal conductance	Relative chlorophyll content	Water use efficiency
تکرار Replication	2	0.005	0.319	0.234	0.017	0.019	0.001
شوری Salinity	2	0.002**	0.001**	0.009**	0.001**	0.372 ^{ns}	0.777 ^{ns}
خطا Error a	4						
توده Mass	2	0.312 ^{ns}	0.206 ^{ns}	0.892 ^{ns}	0.192 ^{ns}	0.421 ^{ns}	0.939 ^{ns}
شوری×توده Mass×Salinity	4	0.036*	0.032*	0.033*	0.044*	0.055 ^{ns}	0.925 ^{ns}
زمان Time	6	0.001**	0.001**	0.001**	0.001**	0.001**	0.001**
شوری×زمان Time×Salinity	12	0.037*	0.013*	0.045*	0.043**	0.001**	0.045*
توده×زمان Time×Mass	12	0.037*	0.028*	0.018*	0.967 ^{ns}	0.039*	0.026*
شوری×توده×زمان Time×Mass×Salinity	24	0.037*	0.034*	0.037*	0.919 ^{ns}	0.026*	1.000 ^{ns}
خطا Error	120						

ns و ** و * به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد و غیر معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد
* and ** significant at levels of 5% and 1% and ns: not significant at level of 5%

جدول ۳- میانگین مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق، دی اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی کلروفیل و کارایی مصرف آب در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا

Table 3- Means of photosynthesis, evapotranspiration, sub-stomatal CO₂ concentration, stomatal conductance, relative chlorophyll content and water use efficiency in different levels of salinity and three Kochia masses

		فتوسنتز	تبخیر و تعرق	دی اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه	هدایت روزنه‌ای	محتوای نسبی کلروفیل	کارایی مصرف آب
		Photosynthesis	Evapotranspiration	Sub-stomatal CO ₂ concentration	Stomatal conductance	Relative chlorophyll content	Water use efficiency
		($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	($\text{mmol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	(ppm)	($\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)		($\mu\text{mol CO}_2 \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$)
شوری (Salinity) dSm ⁻¹	5.2	12.24 ^a	4.06 ^a	309 ^{ab}	0.538 ^a	29.57 ^a	3.93 ^a
	10.5	10.78 ^{ab}	3.32 ^b	297 ^b	0.414 ^b	28.44 ^a	4.07 ^a
	23.1	9.07 ^b	2.87 ^b	312 ^a	0.334 ^b	29.41 ^a	3.93 ^a
توده (Mass)							
	بیرجند Birjand	11.48 ^a	3.70 ^a	305 ^a	0.472 ^a	28.87 ^a	3.94 ^a
	بروجرد Borujerd	10.32 ^a	3.34 ^a	305 ^a	0.413 ^a	29.43 ^a	3.97 ^a
	سبزوار Sabzevar	10.28 ^a	3.21 ^a	307 ^a	0.402 ^a	29.12 ^a	4.02 ^a
توده × شوری (Salinity × Mass)							
5.2 dSm ⁻¹	بیرجند Birjand	12.16 ^{ab}	3.85 ^{ab}	310 ^a	0.569 ^a	28.88 ^a	3.97 ^a
	بروجرد Borujerd	12.77 ^a	4.38 ^a	309 ^a	0.563 ^a	30.06 ^a	3.87 ^a
	سبزوار Sabzevar	11.78 ^{ab}	3.97 ^{ab}	308 ^a	0.483 ^{ab}	29.79 ^a	3.95 ^a
10.5 dSm ⁻¹	بیرجند Birjand	11.20 ^{ab}	3.83 ^{ab}	290 ^a	0.437 ^{ab}	27.23 ^a	3.91 ^a
	بروجرد Borujerd	10.59 ^{ab}	3.17 ^{ab}	292 ^a	0.392 ^{ab}	29.14 ^a	4.22 ^a
	سبزوار Sabzevar	10.55 ^{ab}	2.95 ^{ab}	308 ^a	0.413 ^{ab}	28.95 ^a	4.08 ^a
23.1 dSm ⁻¹	بیرجند Birjand	11.08 ^{ab}	3.43 ^{ab}	314 ^a	0.409 ^{ab}	30.52 ^a	3.95 ^a
	بروجرد Borujerd	7.60 ^b	2.45 ^b	315 ^a	0.284 ^b	29.08 ^a	3.82 ^a
	سبزوار Sabzevar	8.52 ^{ab}	2.72 ^b	306 ^a	0.310 ^b	28.64 ^a	4.03 ^a

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different at 5% probability level based on LSD test.

میزان هدایت روزنه‌ای با افزایش شدت تنش شوری کاهش یافت و بین سطوح مختلف تنش شوری اختلاف معنی‌دار بود به نحوی که میانگین این صفت در تیمار ۵/۲ dSm⁻¹ نسبت به تیمارهای ۱۰/۵ و ۲۳/۱ dSm⁻¹ به ترتیب ۳۰ و ۶۱ درصد بیشتر بود (جدول ۳). بین توده‌های مورد مطالعه از نظر هدایت روزنه‌ای اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۳).

کوشیا گیاهی متحمل به تنش شوری است (Salehi et al., 2009) و همان‌طور که ملاحظه شد تا سطح شوری ۱۰/۵ dSm⁻¹، غلظت دی اکسید کربن اتاقتک زیر روزنه پایین بود و حتی در سطح ۲۳/۱ dSm⁻¹ نیز میزان افزایش دی اکسید کربن در اتاقتک زیر روزنه از ۱۳ درصد فراتر نرفت که می‌تواند ناشی از تحمل بالای گیاه کوشیا به تنش شوری باشد (جدول ۳).

جدول ۴- میانگین مقدار فتوسنتز، تبخیر و تعرق، دی‌اکسید کربن اتاقت زیر روزنه، هدایت روزنه‌ای، محتوای نسبی کلروفیل و کارایی مصرف آب در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 4- Means of photosynthesis, evapotranspiration, sub-stomatal CO₂ concentration, stomatal conductance, relative chlorophyll content and water use efficiency in different levels of salinity and three Kochia masses during salinity stress period.

کارایی مصرف آب	محتوای نسبی کلروفیل	هدایت روزنه‌ای	دی‌اکسید کربن اتاقت زیر روزنه	تبخیر و تعرق	فتوسنتز	هفته پس از اعمال تنش
Water use efficiency	Relative chlorophyll content	Stomatal conductance	Substomatal CO ₂ concentration	Evapotranspiration	Photosynthesis	Weeks after starting salinity stress
($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$)		($\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	(ppm)	($\text{mmol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	توده (Mass)
						5
						6
						7
						8
						9
						10
						11
						5
						6
						7
						8
						9
						10
						11
						5
						6
						7
						8
						9
						10
						11
						5
						6
						7
						8
						9
						10
						11
						5
						6
						7
						8
						9
						10
						11

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

آب مشاهده نشد، با این وجود توده سبزوار علی‌رغم فتوسنتز کمتر در مقایسه با سایر توده‌ها به دلیل بستن روزنه‌ها و کاهش تبخیر و تعرق نسبت به توده بیرجند و بروجرد به‌ترتیب ۲/۰ و ۲/۱ درصد کارایی مصرف آب بیشتری داشت (جدول ۳).

بررسی روند تغییرات کارایی مصرف آب در طول زمان پس از اعمال تنش شوری در توده‌های مختلف کوشیا و همچنین سطوح مختلف شوری نشان داد که بیشترین کارایی مصرف آب در تمامی توده‌ها و سطوح شوری، مربوط به هفته هشتم و نهم پس از اعمال تنش شوری بود (جدول ۳). با توجه به تأثیر میزان فتوسنتز و تبخیر و تعرق بر کارایی مصرف آب، بررسی این عوامل نشان می‌دهد که افزایش کارایی مصرف آب بیشتر تحت تأثیر کاهش میزان تبخیر و تعرق در مقایسه با فتوسنتز است (جدول ۴). نکته قابل توجه در این ارتباط افزایش هم‌زمان کارایی مصرف آب در سطوح مختلف تنش شوری بود.

فتوسنتز حساسیت زیادی به شوری داشته (Ashraf and Harris, 2013) و محدودیت فتوسنتزی در دو مرحله اتفاق می‌افتد. محدودیت‌های مرتبط با افزایش مقاومت روزنه‌ای که به محدودیت روزنه‌ای معروف است (Centritto et al., 2003) و محدودیت‌های غیر روزنه‌ای که به دلیل اختلالات غیر روزنه‌ای در غلظت‌های بالای شوری حادث می‌شود (Munns et al., 2006). در مطالعه حاضر با افزایش شدت تنش شوری میزان فتوسنتز، تبخیر و تعرق و هدایت روزنه‌ای کاهش و دی‌اکسید کربن اتا‌فک زیر روزنه افزایش یافت (جدول ۳). همبستگی مثبت و معنی‌داری بین فتوسنتز و تبخیر و تعرق ($r^2=0/78^{**}$) و هدایت روزنه‌ای ($r^2=0/80^{**}$) و همبستگی منفی و معنی‌داری بین فتوسنتز و دی‌اکسید کربن اتا‌فک زیر روزنه ($r^2=-0/40^{**}$) مشاهده شد. تنظیم هدایت روزنه‌ای یکی از فرآیندهای مهم فیزیولوژیکی است که منجر به کاهش افت آب شده و به نظر می‌رسد این تنظیم غالباً در سطوح متوسط شوری انجام می‌گیرد (Everard et al., 1994). در این مطالعه با وجود اعمال سطوح بالای تنش شوری تا $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ ، گیاه کوشیا قادر بود تنظیم هدایت روزنه‌ای را انجام دهد به نحوی که به موازات افزایش شدت تنش، از طریق کاهش هدایت روزنه‌ای امکان از دست رفتن آب را کاهش داد. البته باید به این نکته توجه کرد که بسته شدن روزنه‌ها، علاوه بر اثرات مثبت، تأثیر منفی نیز بر فتوسنتز دارد. کاهش هدایت روزنه‌ای ممکن است از طریق کاهش میزان تبخیر و تعرق در حفظ محتوای آب گیاه نقش داشته باشد که این امر می‌تواند برای به حداقل رساندن مقدار سدیم انتقال‌یافته به اندام‌های هوایی مطلوب باشد (Tester and Davenport, 2003). هم‌زمان، بسته شدن روزنه‌ها سبب ممانعت از نفوذ و در نتیجه کاهش کربوکسیلاسیون دی‌اکسیدکربن می‌گردد (Flexas et al., 2004). از طرف دیگر، هدایت روزنه‌ای بالا

برهمکنش سطوح تنش شوری و توده‌ها از نظر هدایت روزنه‌ای نشان داد که با افزایش شدت تنش از $5/2$ به $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ ، مقدار هدایت روزنه‌ای در توده‌های بیرجند، بروجرد و سبزوار به‌ترتیب ۲۸، ۵۰ و ۳۶ درصد کاهش داشت (جدول ۳). در توده بیرجند میزان کاهش هدایت روزنه‌ای با افزایش سطح تنش شوری تا $10/5 \text{ dSm}^{-1}$ حدود ۲۳ درصد کاهش یافت و با افزایش شدت تنش از $10/5 \text{ dSm}^{-1}$ به $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ میزان کاهش حدود پنج درصد بود که نسبت به سایر توده‌ها کمتر بود (جدول ۳). بنابراین می‌توان عنوان کرد که توده بیرجند در شرایط افزایش شدت تنش شوری مدیریت روزنه‌ای بهتری نسبت به سایر توده‌ها از خود بروز داده است. با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش شوری، میزان هدایت روزنه‌ای در همه توده‌ها روند نزولی داشت و در هفته یازدهم پس از اعمال تنش شوری به حداقل میزان خود رسید. در این میان توده سبزوار کمترین هدایت روزنه‌ای را در هفته یازدهم پس از اعمال تنش به خود اختصاص داد (جدول ۴). میزان کاهش هدایت روزنه‌ای در طی زمان در توده سبزوار بیش از توده بیرجند و در توده بیرجند بیش از توده بروجرد بود (جدول ۴). بررسی شیب کاهش هدایت روزنه‌ای در تیمارهای مختلف شوری با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش نشان داد که در تیمار $5/2 \text{ dSm}^{-1}$ تا دهمین هفته پس از اعمال تنش، هدایت روزنه‌ای تغییر محسوسی نشان نداد اما در سایر سطوح تنش شوری هفت هفته پس از آغاز تنش، روند کاهشی هدایت روزنه‌ای شدت یافت. به‌طور کلی شیب کاهش هدایت روزنه‌ای در تیمارهای $10/5$ و $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ نسبت به تیمار $5/2 \text{ dSm}^{-1}$ شدیدتر بود (جدول ۴).

محتوای نسبی کلروفیل تحت تأثیر سطوح مختلف شوری و توده‌ها قرار نگرفت (جدول ۳). مطالعه روند تغییرات محتوای نسبی کلروفیل در طول دوره آزمایش نشان داد که با گذشت زمان این ویژگی کاهش پیدا می‌کند (جدول ۴). مطالعه همبستگی بین محتوای نسبی کلروفیل و میزان فتوسنتز حاکی از وجود رابطه مثبت و معنی‌دار نسبی ($r^2=0/50^{**}$) این دو ویژگی با یکدیگر بود.

کارایی مصرف آب تحت تأثیر سطوح مختلف تنش شوری قرار نگرفت ($P \geq 0/05$) (جدول ۲)؛ با این وجود کارایی مصرف آب با افزایش سطح تنش از $5/2$ به $10/5 \text{ dSm}^{-1}$ به مقدار $3/4$ درصد افزایش یافت و با افزایش شدت تنش به $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ کارایی مصرف آب کاهش یافت (جدول ۳). به نظر می‌رسد در سطح شوری $10/2 \text{ dSm}^{-1}$ ، گیاه کوشیا با بستن روزنه و مدیریت مصرف آب بدون کاهش فتوسنتز، قادر است کارایی مصرف آب را افزایش دهد؛ اما با افزایش شدت تنش و بسته شدن بیشتر روزنه‌ها، با وجود کاهش تبخیر و تعرق (جدول ۳) و جلوگیری از هدر رفت آب برای دریافت دی‌اکسیدکربن، برای فتوسنتز محدودیت ایجاد می‌گردد. بین توده‌های مورد مطالعه به لحاظ آماری اختلاف معنی‌داری از نظر کارایی مصرف

گزارش شده است که حساسیت بالاتر در چرخه آنزیمی سه کربنه‌ها مسئول سرعت پایین فتوسنتز در این گیاهان تحت تنش شوری است (Leisner *et al.*, 2010). کارایی و سرعت فتوسنتز در حضور نور شدید کاهش می‌یابد (Erickson *et al.*, 2015) و تحت شرایط تنش شوری، که در نتیجه محدودیت تثبیت دی‌اکسید کربن در مقایسه با توانایی سیستم برداشت نوری است، کاهش شدید می‌شود (Munns and Tester, 2008).

کمینه فلورسانس برگ سازگار شده به روشنایی نشان داد که بین سطوح مختلف تنش شوری اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جدول ۵). به این مفهوم که مقدار فلورسانس در زمانی که پذیرنده کوئینون A در فتوسیستم II در بالاترین وضعیت اکسیداسیونی قرار دارد (مراکز فتوسیستم II باز هستند)، در سطوح مختلف تنش شوری در کوشیا مشابه بوده و تنش شوری روی باز بودن مراکز فتوسیستم II این گیاه تأثیری نداشته است. در بین توده‌ها نیز اختلاف معنی‌داری از نظر این پارامتر مشاهده نشد (جدول ۶). باوجود تغییر در بسیاری از خصوصیات دستگاه فتوسنتزی گیاه کوشیا در طی زمان پس از اعمال تنش شوری، میزان کمینه فلورسانس برگ سازگار شده به روشنایی در هیچ‌یک از توده‌ها تغییر معنی‌داری نشان نداد (جدول ۷).

ممکن است منجر به تثبیت مقدار قابل توجهی کربن به‌منظور افزایش سرعت رشد و یا بهبود عملکرد دانه گردد (Rahnema *et al.*, 2010). گیاهانی که هدایت روزنه‌ای بالایی دارند با حفظ میزان تثبیت دی‌اکسید کربن در تنش یونی یا اسمزی در مقایسه با گیاهانی که هدایت روزنه‌ای پایینی دارند موفق‌تر می‌باشند (Dulai *et al.*, 2010, 2011, 2014).

با توجه به اینکه کوشیا گیاهی است چهار کربنه و از خانواده کنوپودیاسه (Kafi *et al.*, 2010)، احتمالاً یکی از دلایل تحمل به شوری آن ساختار دستگاه فتوسنتزی این گیاه باشد. تفاوت ذاتی موجود در مکانیسم فتوسنتز بین گونه‌های سه کربنه و چهار کربنه در ظرفیت فتوسنتزی آن‌ها (به‌عنوان مثال پروتئین‌های محلول، کلروفیل یا سطح برگ) تفاوت ایجاد می‌کند (Nippert *et al.*, 2007). گونه‌های چهار کربنه در شرایطی که میزان دی‌اکسید کربن محدود است، در مناطق گرم، خشک و اغلب مکان‌های شور سازگار و غالب می‌باشند (Nayyar and Gupta, 2006). دمای بالا به‌واسطه کاهش تثبیت دی‌اکسید کربن و افزایش فعالیت اکسیژناز رابیسکو، سبب افزایش چشمگیر تنفس نوری در گیاهان سه کربنه می‌شود (Sage, 2002). در گیاهان چهار کربنه تعامل و همکاری بین چرخه چهار کربنه و سه کربنه وجود دارد (Voznesenskaya *et al.*, 2002).

جدول ۵- تجزیه واریانس (سطح احتمال) شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری

Table 5- Analysis of variance (P value) of chlorophyll fluorescence indices in different levels of salinity and three Kochia masses

منابع تغییر	درجه آزادی	فلورسانس کمینه	فلورسانس بیشینه	فلورسانس متغیر	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II
S.O.V	df	Minimum fluorescence	Maximum fluorescence	Variable fluorescence	Quantum yield of photosystem II
تکرار Replication	2	0.914	0.696	0.665	0.654
شوری Salinity	2	0.415 ^{ns}	0.376 ^{ns}	0.311 ^{ns}	0.150 ^{ns}
خطا Error a	4				
توده Mass	2	0.066 ^{ns}	0.271 ^{ns}	0.450 ^{ns}	0.509 ^{ns}
شوری×توده	4	0.758 ^{ns}	0.755 ^{ns}	0.603 ^{ns}	0.532 ^{ns}
زمان Time	6	0.001 ^{**}	0.001 ^{**}	0.001 ^{**}	0.001 ^{**}
شوری×زمان	12	0.841 ^{ns}	0.047 [*]	0.043 [*]	0.045 [*]
توده×زمان	12	0.821 ^{ns}	0.049 [*]	0.034 [*]	0.039 [*]
شوری×توده×زمان	24	0.125 ^{ns}	0.260 ^{ns}	0.135 ^{ns}	0.127 ^{ns}
خطا Error	120				

*, **, و ns به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد و غیر معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد
* and ** significant at levels of 5% and 1% and ns: not significant at levels of 5%

توده‌های مورد بررسی به لحاظ آماری معنی‌دار نگردید ($P \geq 0.05$) (جدول ۵). روند کلی تغییرات بیشینه فلورسانس برگ سازگار شده به نور در طی زمان و افزایش سن گیاه صعودی بود ولی با توجه به لحظه‌ای بودن این ویژگی در برخی از زمان‌ها نوساناتی مشاهده شد (جدول ۷).

بیشینه فلورسانس برگ سازگار شده به نور بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که کوئینون A در فتوسیستم II در بالاترین مقدار شرایط احیایی قرار دارد (مراکز فتوسیستم II بسته هستند). با افزایش میزان تنش شوری، میانگین این پارامتر روند کاهشی نشان داد اما اختلاف بین تیمارها معنی‌دار نبود (جدول ۶). همچنین تفاوت بین

جدول ۶- میانگین شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا

Table 6- Means of chlorophyll fluorescence indices in different levels of salinity and three Kochia masses

		فلورسانس کمینه	فلورسانس بیشینه	فلورسانس متغیر	عملکرد کوانتومی فتوسیستم II
		Minimum fluorescence	Maximum fluorescence	Variable fluorescence	Quantum yield of photosystem II
شوری (Salinity) dSm^{-1}					
5.2		179 ^a	317 ^a	138 ^a	0.410 ^a
10.5		170 ^a	304 ^a	134 ^a	0.408 ^a
23.1		175 ^a	296 ^a	121 ^a	0.374 ^a
توده (Mass)					
بیرجند	Birjand	172 ^a	310 ^a	138 ^a	0.409 ^a
بروجرد	Borujerd	184 ^a	315 ^a	132 ^a	0.385 ^a
سبزوار	Sabzevar	169 ^a	292 ^a	123 ^a	0.398 ^a
توده × شوری (Salinity × Mass)					
بیرجند		173 ^a	312 ^a	138 ^a	0.414 ^a
Birjand					
5.2 dSm^{-1} بروجرد		191 ^a	322 ^a	131 ^a	0.377 ^a
Borujerd					
سبزوار		172 ^a	318 ^a	146 ^a	0.432 ^a
Sabzevar					
10.5 dSm^{-1} بیرجند		163 ^a	308 ^a	145 ^a	0.434 ^a
Birjand					
بروجرد		179 ^a	315 ^a	136 ^a	0.392 ^a
Borujerd					
سبزوار		168 ^a	290 ^a	122 ^a	0.404 ^a
Sabzevar					
23.1 dSm^{-1} بیرجند		179 ^a	311 ^a	131 ^a	0.379 ^a
Birjand					
بروجرد		180 ^a	309 ^a	129 ^a	0.385 ^a
Borujerd					
سبزوار		166 ^a	269 ^a	103 ^a	0.357 ^a
Sabzevar					

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح 0.05 اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II در سطوح مختلف شوری تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشت (جدول ۵) اما روند تغییرات آن با افزایش شدت تنش شوری به صورت کاهشی بود (جدول ۶). تفاوت بین توده‌ها نیز از این نظر معنی‌دار نبود (جدول ۵)، اما توده بیرجند نسبت به سایر توده‌ها از بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II بالاتری

فلورسانس متغیر که نشان‌دهنده ظرفیت فتوسیستم II در راه‌اندازی ابتدای مسیر فتوشیمیایی (احیاء نوری QA) است، با افزایش شدت تنش شوری کاهش یافت اما این اختلاف معنی‌دار نبود (جدول ۶). در میان توده‌ها نیز از نظر فلورسانس متغیر اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۶).

برخوردار بود (جدول ۶).

جدول ۷- میانگین شاخص‌های فلورسانس کلروفیل در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا در طی دوره اعمال تنش شوری
Table 7- Means of chlorophyll fluorescence indices in different levels of salinity and three Kochia masses during salinity stress period

هفته پس از اعمال تنش	فلورسانس کمینه	فلورسانس بیشینه	فلورسانس متغیر	عملکرد کواتومی فتوسیتسم II		
weeks after starting salinity stress	Minimum fluorescence	Maximum fluorescence	Variable fluorescence	Quantum yield of photosystem II		
توده (Mass)						
بیرجند Birjand	5	206 ^a	273 ^{a-c}	67 ^d	0.240 ^{cd}	
	6	157 ^a	266 ^{bc}	109 ^{a-d}	0.383 ^{a-d}	
	7	168 ^a	339 ^{a-c}	172 ^{a-d}	0.469 ^{ab}	
	8	187 ^a	354 ^{a-c}	167 ^{a-d}	0.449 ^{ab}	
	9	150 ^a	247 ^c	98 ^{cd}	0.352 ^{a-d}	
	10	146 ^a	274 ^{a-c}	128 ^{a-d}	0.444 ^{a-d}	
	11	191 ^a	417 ^a	226 ^a	0.532 ^a	
بروجرد Borujerd	5	199 ^a	264 ^{bc}	65 ^d	0.239 ^d	
	6	168 ^a	271 ^{a-c}	103 ^{b-d}	0.342 ^{a-d}	
	7	185 ^a	331 ^{a-c}	146 ^{a-d}	0.424 ^{a-d}	
	8	201 ^a	372 ^{a-c}	171 ^{a-d}	0.449 ^{a-c}	
	9	165 ^a	255 ^c	90 ^{cd}	0.322 ^{b-d}	
	10	178 ^a	308 ^{a-c}	130 ^{a-d}	0.396 ^{a-d}	
سبزواری Sabzevar	5	189 ^a	246 ^c	57 ^d	0.234 ^d	
	6	160 ^a	260 ^{b-c}	100 ^{cd}	0.364 ^{a-d}	
	7	159 ^a	305 ^{a-c}	146 ^{a-d}	0.458 ^{ab}	
	8	175 ^a	320 ^{a-c}	144 ^{a-d}	0.439 ^{a-d}	
	9	153 ^a	250 ^c	97 ^{cd}	0.371 ^{a-d}	
	10	177 ^a	297 ^{a-c}	121 ^{a-d}	0.393 ^{a-d}	
شوری (Salinity)	5	206 ^a	289 ^{a-d}	83 ^{c-e}	0.290 ^{c-d}	
	6	161 ^a	284 ^{a-d}	123 ^{a-e}	0.398 ^{a-e}	
	7	173 ^a	355 ^{a-d}	182 ^{a-c}	0.479 ^{a-c}	
	8	178 ^a	344 ^{a-d}	166 ^{a-d}	0.477 ^{a-c}	
	9	165 ^a	250 ^{cd}	85 ^{c-e}	0.322 ^{b-e}	
	10	179 ^a	297 ^{a-d}	117 ^{a-e}	0.386 ^{a-e}	
	11	190 ^a	401 ^{ab}	211 ^{ab}	0.504 ^{ab}	
	5.2 dSm ⁻¹	5	192 ^a	240 ^{cd}	48 ^e	0.203 ^e
		6	163 ^a	262 ^{a-d}	99 ^{b-e}	0.344 ^{a-e}
		7	175 ^a	320 ^{a-d}	145 ^{a-e}	0.445 ^{a-c}
		8	177 ^a	344 ^{a-d}	167 ^{a-d}	0.458 ^{a-c}
9		153 ^a	276 ^{a-d}	123 ^{a-e}	0.427 ^{a-d}	
10		158 ^a	304 ^{a-d}	146 ^{a-e}	0.455 ^{a-c}	
10.5 dSm ⁻¹	5	196 ^a	254 ^{b-d}	58 ^{de}	0.220 ^{de}	
	6	161 ^a	251 ^{cd}	90 ^{c-e}	0.346 ^{a-e}	
	7	164 ^a	300 ^{a-d}	136 ^{a-e}	0.427 ^{a-d}	
	8	208 ^a	357 ^{a-d}	150 ^{a-e}	0.402 ^{a-e}	
	9	149 ^a	226 ^d	77 ^{c-e}	0.295 ^{b-e}	
	10	164 ^a	280 ^{a-d}	115 ^{a-e}	0.388 ^{a-e}	
23.1 dSm ⁻¹	5	186 ^a	407 ^a	221 ^a	0.538 ^a	

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح ۰/۰۵ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

می‌دهد). در طی تنش شوری، فتوسنتز اغلب توسط اثرات ثانویه به هم‌ریختگی هموستازی یونی کاهش می‌یابد. این امر غالباً منجر به جذب نور بیشتر از نیاز گیاه برای تثبیت دی‌اکسیدکربن شده که سبب بیش‌القای زنجیره انتقال الکترون خطی و در نهایت ایجاد خسارت اکسیداتیو می‌گردد (Asada, 2006). همچنین ممکن است این امر در توقف احیاء فتوسیستم II مشارکت داشته باشد، در نتیجه ممانعت نوری انجام گیرد (Allakhverdiev et al., 2002). تحت این شرایط مهار فتوسیستم II توسط اتلاف انرژی غیر تابشی یک مکانیسم دفاعی ضروری است (Qiu et al., 2003). در این پژوهش میزان بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II با افزایش سطح شوری از ۵/۲ به ۱۰/۵ و $۱۰/۵$ به ترتیب ۰/۵ و ۸/۸ درصد کاهش نشان داد که در مقایسه با میزان افزایش سطح تنش شوری مقدار ناچیزی است (جدول ۶). گزارش شده است که فتوسیستم II معمولاً حساسیت بیشتری در برابر تنش‌های محیطی در مقایسه با فتوسیستم I دارد (Apostolova et al., 2006). در واقع حتی ممکن است فعالیت فتوسیستم I توسط شوری افزایش یابد به طوری که در سیانوباکتر (*Spirulina platensis*) این امر مشاهده شده است (Sudhir et al., 2005). علاوه بر این عملکرد کوانتومی بیشتر در فتوسیستم I (FPSI) در مقایسه با عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (FPSII) ممکن است جریان چرخه الکترون به نفع فتوسیستم I باشد. جریان چرخه الکترون ممکن است نقشی در نگهداری مقدار کافی از ΔpH برای فرود انرژی الکترون برانگیخته شده از مسیر غیرفوتوشیمیایی داشته باشد که احتمال دارد به عنوان مکانیسم حفاظتی در اثر تنش‌های اسمزی (Golding and Johnson, 2003) و یونی سدیم (Lu et al., 2008) باشد. قابلیت حفظ بهتر فتوسنتز و متعاقب آن رسیدن به رشد و تولید (عملکرد) بیشتر، بر پایه مکانیسم‌های تنظیمی در طول دوره تنش شوری است.

بررسی میزان رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی به عنوان عوامل مؤثر در سیستم فتوسنتزی جهت دریافت نور و محافظت سیستم نوری گیاهان در مقابل نور شدید نشان داد که غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئیدها و کل رنگ‌دانه‌ها در مرحله ابتدای گلدهی در کوشیا تحت تأثیر توده‌ها و سطوح مختلف شوری قرار نگرفت (جدول ۸). تنش شوری به واسطه اثر سمیت یونی موجب شکسته شدن کلروفیل می‌شود (Ashraf and Harris, 2013). کاهش رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی نظیر کلروفیل a و کلروفیل b در اثر تنش شوری در مطالعات پیشین روی گیاهان زراعی مانند آفتاب‌گردان (*Heliantus annuus*) (Akram and Ashraf, 2011)، یونجه (*Medicago sativa*) (Winicov and Seemann, 1990) و گندم (*Triticum aestivum*) (Perveen et al., 2010) گزارش شده است. تنش شوری میزان کلروفیل برگ را از طریق صدمه به بیوستز و یا تخریب

بررسی روند تغییرات بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II در توده‌های مختلف تا یازده هفته پس از شروع تنش شوری نشان داد که کارایی پتانسیل فتوسیستم II با گذشت زمان بهبود پیدا کرده و در تیمار $۱۰/۵$ dSm⁻¹ روند بهبود مشهودتر می‌باشد (جدول ۷). با بررسی نتایج فلورسانس کلروفیل احتمالاً بتوان عنوان کرد که با گذشت زمان از آغاز اعمال تنش شوری، گیاه کوشیا خود را با شرایط تنش شوری تطابق داده و ساختار فتوسنتزی خود را در مقابل تنش‌های ثانویه ناشی از شوری پایدار کرده است. در مقابل، کاهش میزان فتوسنتز با گذشت زمان در اثر تنش شوری، احتمالاً بیانگر اختصاص نمک‌ها در جهت مدیریت تنش باشد (جدول ۴).

ممانعت‌کننده‌های غیر روزه‌ای القاء شده در اثر شوری را می‌توان زمانی که تثبیت دی‌اکسیدکربن در نتیجه سمیت یونی در سلول‌های مزوفیلی متوقف می‌شود مشاهده کرد. این محدودیت‌ها ممکن است با محدودیت فعالیت رابیسکو با کاهش مقدار پروتئین رابیسکو یا کارایی پایین فتوسیستم II در مرحله دوم تنش شوری (Kalaji et al., 2011) که غلظت زیادی از سدیم و کلر در برگ‌ها تجمع پیدا می‌کند اتفاق بیفتد (Munns and Tester, 2008). در اثر تنش شوری بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II به دلیل افزایش میزان کمینه فلورسانس کاهش می‌یابد یا به عبارت دیگر کارایی فتوسیستم II کاهش می‌یابد. اما در این مطالعه با افزایش سطح تنش شوری، میزان کمینه فلورسانس برگ سازگار شده به روشی کوشیا کاهش یافت که این امر می‌تواند به این مفهوم باشد که در سطوح تنش بالا مراکز فتوسیستم II باز هستند و آماده انجام فعالیت‌های معمول خود هستند. از طرف دیگر بیشینه کارایی پتانسیل فتوسیستم II با افزایش سطح شوری از ۵/۲ به ۱۰/۵ و $۱۰/۵$ به ترتیب ۱۸ و ۲۰ درصد کاهش نشان داد (جدول ۶) که می‌تواند در ارتباط با کاهش فعالیت مراکز واکنش در فتوسیستم II به دلیل تجزیه پروتئین D1 باشد (Yamamoto et al., 2014).

حفاظت دستگاه فتوسنتزی ممکن است از روش‌های مختلفی مانند اتلاف حرارت از طریق چرخه گزانتوفیل که اولین خط دفاعی در برابر صدمات انرژی برانگیخته است انجام گیرد (Terashima et al., 2009; Erickson et al., 2015). چرخه آب دومین خط دفاعی برای مصرف انرژی برانگیخته الکترون‌ها در فتوسیستم I به‌ویژه در هالوفیت‌ها می‌باشد (Seckin et al., 2010; Erickson et al., 2015). روش دیگر برای جلوگیری از برانگیخته شدن بیش از حد در زنجیره انتقال الکترون و حفاظت از سایر اجزای فتوشیمیایی، غیر فعال کردن فتوسیستم II است (Jaleel et al., 2009; Taiz and Zeiger, 2010). کاهش پتانسیل آب خاک می‌تواند باعث محدودیت دسترسی به دی‌اکسیدکربن با کاهش هدایت روزه‌ای شود (برای مثال، کاهش بارندگی یا شوری زیاد پتانسیل آب در خاک را کاهش

رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی کوشیا تحت تأثیر تنش شوری قرار نگرفت. در واقع شاید بتوان عنوان کرد که گیاه کوشیا این قابلیت را دارد که با افزایش میزان شدت تنش شوری تا $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ ، بیوستت کلروفیل را ادامه داده و از تجزیه و تخریب آن جلوگیری کند. در واقع این ویژگی می‌تواند به‌عنوان یکی از اهداف برای انتقال صفات در اصلاح گیاهان مقاوم در نظر گرفته شود.

رنگ‌دانه‌ها تغییر می‌دهد. در این فرآیند ممکن است کلروفیل b به کلروفیل a تبدیل شده و نسبت کلروفیل a به کلروفیل b افزایش پیدا کند (Eckardt, 2009). مطالعات نشان داده است که پیش‌ماده‌های مهم تشکیل‌دهنده کلروفیل مانند گلوتامات و ۵ آمینو لوولینیک اسید در کالوس و برگ در شرایط تنش کاهش می‌یابد که نشان‌دهنده تأثیر بیشتر تنش شوری بر بیوستت کلروفیل در مقایسه با تخریب و شکسته شدن کلروفیل است. در این مطالعه مشاهده شد هیچ‌یک از

جدول ۸- میانگین مقدار کلروفیل a، کلروفیل b، کاروتنوئیدها، نسبت کلروفیل a به کلروفیل b، غلظت کل رنگ‌دانه‌ها، سطح سبز و زیست‌توده در سطوح مختلف شوری و سه توده کوشیا

Table 8- Means of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a / chlorophyll b, carotenoids, total pigments, green area and biomass in different levels of salinity and three Kochia masses

	کلروفیل a	کلروفیل b	کاروتنوئیدها	کلروفیل a / کلروفیل b	رنگ‌دانه کل	سطح سبز	
	Chlorophyll a	Chlorophyll b	Carotenoids	Chlorophyll a / Chlorophyll b	Total pigment	Green area	
شوری (Salinity) dSm^{-1}	(mg.gdw^{-1})	(mg.gdw^{-1})	(mg.gdw^{-1})		(mg.gdw^{-1})	($\text{m}^2.\text{plant}^{-1}$)	
5.2	1.74 ^a	1.25 ^a	1.61 ^a	1.40 ^a	4.59 ^a	9.93 ^a	
10.5	1.56 ^a	1.10 ^a	1.45 ^a	1.42 ^a	4.11 ^a	8.64 ^{ab}	
23.1	1.68 ^a	1.19 ^a	1.53 ^a	1.42 ^a	4.40 ^a	7.38 ^b	
توده (Mass)							
بیرجند	Birjand	1.48 ^a	0.95 ^a	1.39 ^a	1.57 ^a	3.82 ^a	9.17 ^a
بروجرد	Borujerd	1.82 ^a	1.45 ^a	1.71 ^a	1.25 ^a	4.98 ^a	8.39 ^a
سبزوار	Sabzevar	1.68 ^a	1.13 ^a	1.49 ^a	1.48 ^a	4.30 ^a	8.39 ^a
توده × شوری (Salinity × Mass)							
5.2 dSm^{-1}	بیرجند	1.27 ^a	0.59 ^a	1.20 ^a	2.13 ^a	3.07 ^a	9.92 ^a
	Birjand						
	بروجرد	1.99 ^a	1.71 ^a	1.81 ^a	1.17 ^a	5.51 ^a	10.28 ^a
10.5 dSm^{-1}	Borujerd						
	سبزوار	1.96 ^a	1.44 ^a	1.80 ^a	1.36 ^a	5.20 ^a	9.60 ^a
	Sabzevar						
23.1 dSm^{-1}	بیرجند	1.50 ^a	0.79 ^a	1.32 ^a	1.89 ^a	3.61 ^a	8.80 ^a
	Birjand						
	بروجرد	1.59 ^a	1.33 ^a	1.62 ^a	1.19 ^a	4.54 ^a	8.55 ^a
23.1 dSm^{-1}	Borujerd						
	سبزوار	1.58 ^a	1.16 ^a	1.43 ^a	1.36 ^a	4.17 ^a	8.56 ^a
	Sabzevar						
23.1 dSm^{-1}	بیرجند	1.68 ^a	1.45 ^a	1.64 ^a	1.15 ^a	4.77 ^a	8.79 ^a
	Birjand						
	بروجرد	1.87 ^a	1.31 ^a	1.71 ^a	1.43 ^a	4.89 ^a	6.34 ^a
23.1 dSm^{-1}	Borujerd						
	سبزوار	1.49 ^a	0.80 ^a	1.23 ^a	1.87 ^a	3.52 ^a	7.00 ^a
	Sabzevar						

میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر عامل و در هر ستون برای هر یک از صفات در سطح $0/05$ اختلاف معنی‌داری با یکدیگر بر اساس آزمون LSD ندارند.

Means with the same letters in each factor and column for each treat are not significantly different in 5% probability level based on LSD test.

(جدول ۸)، برهمکنش سطوح شوری و توده نشان داد با افزایش سطح تنش شوری میزان سطح سبز کاهش یافت و تیمار $5/2 \text{ dSm}^{-1}$ و توده بروجرد بیشترین و تیمار $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ و توده بروجرد کمترین سطح

سطح سبز کوشیا تحت تأثیر افزایش شدت تنش شوری از $5/2$ به $10/5$ و $23/1 \text{ dSm}^{-1}$ به ترتیب ۱۳ و ۲۶ درصد کاهش یافت (جدول ۸). بین توده‌ها اختلاف معنی‌داری از نظر این ویژگی مشاهده نشد

پتانسیل فتوسیستم II در گیاه کوشیا نسبت به افزایش شدت تنش شوری کاهش زیادی پیدا نکرد. همچنین میزان رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی تحت تأثیر تنش شوری قرار نگرفت. به‌طور کلی نتایج حاکی از این است که با وجود تنش شدید شوری، سیستم فتوسنتزی کوشیا قادر به انجام فرآیندهای طبیعی خود بوده و می‌تواند به‌عنوان گیاه مدل در مطالعات اصلاحی مورد استفاده قرار گیرد.

سبب را دارا بودند (جدول ۸) هرچند که این اختلاف به لحاظ آماری معنی‌دار نبود. بررسی اثر تنش شوری روی سطح برگ ۱۸ ژنوتیپ برنج (*Oryza sativa*) نشان داد که شوری سبب کاهش سطح برگ به دلیل کاهش تقسیم سلولی شد (Ali et al., 2004).

نتیجه‌گیری

نتایج این مطالعه نشان داد که میزان فتوسنتز و بیشینه کارایی

References

1. Akram, N. A., and Ashraf, M. 2011. Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid. *Agrochimica* 55: 94-104.
2. Ali, Y., Aslam, Z., Ashraf, M. Y., and Tahir, G. R. 2004. Effect of salinity on chlorophyll concentration, leaf area, yield and yield components of rice genotypes grown under saline environment. *International Journal of Environmental Science & Technology* 1 (3): 221-225.
3. Allakhverdiev, S. I., Nishiyama, Y., Miyairi, S., Yamamoto, H., Inagaki, N. Kanesaki, Y. and Murata, N. 2002. Salt stress inhibits the repair of photo damaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of psbA genes in *Synechocystis*. *Plant Physiology* 130: 1443-1453.
4. Apostolova, E. L., Dobrikova, A. G., Ivanova P. I., Petkanchin, I. B., and Taneva, S. G. 2006. Relationship between the organization of the PSII super complex and the functions of the photosynthetic apparatus. *Journal of Photochemistry and Photobiology B*. 83: 114-122.
5. Asada, K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiology* 141: 391-396.
6. Ashraf, M., and Harris, P. J. C. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* 51: 163-190.
7. Bray, E. A., Bailey-Serres, J., and Weretilnyk, E. 2000. Responses to abiotic stress. In: Buchanan, B., Gruissem, W. and Jones, R. (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiology, Rockville. 1158-1203.
8. Centritto, M., Loreto, F., and Chantzoulakis, K. 2003. The use of low [CO₂] to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. *Plant, Cell and Environment* 26: 585-594.
9. 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: 551-560.
10. Dere, S., Gines, T., and Sivaci, R. 1998. Spectrophotometric determination of chlorophyll a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. *Turkish Journal of Botany* 22: 13-17.
11. Dulai S., Molnár I., Háló B., and Molnár-Láng. M. 2010. Photosynthesis in the 7H Asakaze Komugi/Manas wheat/barley addition line during salt stress. *Acta Agronomica Hungarica* 58: 367-376.
12. Dulai, S., Molnár, I., and Molnár-Láng, M. 2011. Changes of photosynthetic parameters in wheat/barley introgression lines during salt stress. *Acta Biologica Szegediensis* 55: 73-75.
13. Dulai, S., Molnár, I., Szopkó, D., Darkó, É., Vojtkó, A., Sass-Gyarmati, A., and Molnár-Láng, M. 2014. Wheat-*Aegilops biuncialis* amphiploids have efficient photosynthesis and biomass production during osmotic stress. *Journal of Plant Physiology* 171: 509-517.
14. Eckardt, N. A. 2009. A new chlorophyll degradation pathway. *Plant and Cell* 21: 700.
15. Ewing, K., and Dobrowolski, J. P. 1992. Dynamics of shrub die-off salt desert plant community. *Journal of Range Management* 45: 194-199.
16. Erickson, E., Wakao, S., and Niyogi, K. K. 2015. Light stress and photoprotection in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Journal* 82: 449-465.
17. Everard, J. D., Gucci, R., Kann, S. C. Flore, J. A., and Loescher, W. H. 1994. Gas exchange and carbon partitioning in the leaves of celery (*Apium graveolens* L.) at various levels of root zone salinity. *Plant Physiology* 106: 281-292.
18. Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., and Sharkey, T. D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology* 6: 269-279.
19. Golding, A. J., and Johnson, G. N. 2003. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta* 218: 107-114.
20. Jaleel, C. A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., and Panneerselvam, R. 2009. Drought

- stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology* 11: 100-105.
21. Jami Al Ahmadi, M., and Kafi M. 2008. *Kochia (Kochia scoparia)*: To be or not to be? In: Kafi, M., and Khan, M. A. (Eds.), *Crop and forage production using saline waters*. Daya Publisher, New Delhi.
 22. Kafi, M., Asadi, H., and Ganjeali, A. 2010. Possible utilization of high salinity waters and application of low amounts of water for production of the halophyte *Kochia scoparia* as alternative fodder in saline agroecosystems. *Agriculture and Water Management* 97: 139-147.
 23. Kalaji, H. M., Govindjee, Bosa, K., Koscielniak, J., and Zuk-Golaszewska, K. 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany* 73: 64-72.
 24. Leisner, C. P., Cousins, A. B., Offermann, S., Okita, T. W., and Edwards, G. E. 2010. The effects of salinity on photosynthesis and growth of the single-cell C₄ species *Bienertia sinuspersici* (Chenopodiaceae). *Photosynthesis Research* 106: 201-214.
 25. Lu, K. X., Yang, Y., He, Y., and Jiang, D. A. 2008. Induction of cyclic electron flow around photosystem I and state transition are correlated with salt tolerance in soybean. *Photosynthetica* 46: 10-16.
 26. Medici, L. O., Azevedo, R. A., Canellas, L. P., Machado, A. T., and Pimentel, C. 2007. Stomatal conductance of maize under water and nitrogen deficits. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 42: 599-601.
 27. Mittal, S., Kumari, N., and Sharma, V. 2012. Differential response of salt stress on *Brassica juncea*: Photosynthetic performance, pigment, proline, D₁ and antioxidant enzymes. *Plant Physiology and Biochemistry* 54: 17-26.
 28. Munns, R., and Tester, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651-68.
 29. Munns, R., James, R. A., and Lauchli, A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* 57: 1025-1043.
 30. Nayyar, H., and Gupta, D. 2006. Differential sensitivity of C₃ and C₄ plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants. *Environmental and Experimental Botany* 58: 106-113.
 31. Nippert, J. B., Fay, P. A., and Knapp, A. K. 2007. Photosynthetic traits in C₃ and C₄ grassland species in mesocosm and field environments. *Environmental and Experimental Botany* 60: 412-420.
 32. Omoto, E., Taniguchi, M., and Miyake, H. 2010. Effects of salinity stress on the structure of bundle sheath and mesophyll chloroplasts in NAD-malic enzyme and PCK type C₄ plants. *Plant Production Science* 13: 169-176.
 33. Perveen, S., Shahbaz, M., and Ashraf, M. 2010. Regulation in gas exchange and quantum yield of photosystem II (PSII) in salt stressed and non-stressed wheat plants raised from seed treated with triacontanol. *Pakistan Journal of Botany* 42: 3073-3081.
 34. Qiu, N., Lu, Q., and Lu, C. 2003. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophyll cycle in the salt-adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. *New Phytologist* 159: 479-486.
 35. Rahnama, A., Poustini, K., Tavakkol-Afshari, R., and Tavakoli, A. 2010. Growth and stomatal responses of bread wheat genotypes in tolerance to salt stress. *World Academy of Science Engineering and Technology* 71: 14-19.
 36. Sage, F. R. 2002. Variation in the kcat of Rubisco in C₃ and C₄ plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. *Journal of Experimental Botany* 53: 609-620.
 37. Salehi, M., Kafi, M., and Kiani, A. 2009. Growth analysis of *Kochia (Kochia scoparia (L.) schrad)* irrigated with saline water in summer cropping. *Pakistan Journal of Botany* 41: 1861-1870.
 38. Saravanavel, R., Ranganathan, R., and Anantharaman, P. 2011. Effect of sodium chloride on photosynthetic pigments and photosynthetic characteristics of *Avicennia officinalis* seedlings. *Recent Research in Science and Technology* 3: 177-180.
 39. Seckin, B., Turkan, I., Sekmen, A. H., and Ozfidan, C. 2010. The role of antioxidant defense systems at differential salt tolerance of *Hordeum marinum* Huds. (sea barleygrass) and *Hordeum vulgare* L. (cultivated barley). *Environmental and Experimental Botany* 69: 76-85.
 40. Sudhir, P., Pogoryelov, D., Kovács, L., Garab, G., and Murthy, S. D. S. 2005. The effects of salt stress on photosynthetic electron transport and thylakoid membrane proteins in the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology* 38: 481-485.
 41. Taiz, L., and Zeiger, E. 2010. *Plant Physiology*. 5th Ed. Sinauer Associates, Sunderland.
 42. Terashima, I., Fujita, T., Inoue, T., Chow, W. S., Oguchi, R. 2009. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant and Cell Physiology* 50: 684-697.
 43. Tester, M., and Davenport, R. J. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany* 91: 503-527.
 44. Voznesenskaya, E. V., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Artyusheva, E. G., Freitag, H., and Edwards, G. E. 2002. Proof of C₄ photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). *Plant Journal* 31: 649-662.
 45. Winicov, I., and Seemann, J. R. 1990. Expression of genes for photosynthesis and the relationship to salt tolerance

- of alfalfa (*Medicago sativa*) cells. *Plant and Cell Physiology* 31: 1155-1161.
46. Yamamoto, Y., Kai, S., Ohnishi, A., Tsumura, N., Ishikawa, T., Hori, H., Morita, N., and Ishikawa, Y. 2014. Quality control of PSII: behavior of PSII in the highly crowded grana thylakoid under excessive light. *Plant and Cell Physiology* 55: 1206-1215.
47. Zhang, G., and Deng, C. 2012. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of salinity-alkalinity stressed *Phragmites australis* seedlings. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 10: 880-884.



Photosynthetic Characteristics of Kochia as Affected by Salinity Stress

J. Nabati^{1*} - M. Kafi² - E. Boroumand Rezazadeh³ - A. Masoumi⁴ - M. Zare Mehrjerdi⁵

Received: 23-02-2017

Accepted: 10-06-2018

Introduction

Low precipitation, high temperature and high evaporation along with excessive consumption of water sources have led to reduced quantity and quality of water sources (e.g. water salinization) in arid and semi-arid regions which ultimately affect crop growth. Environmental stresses such as salinity, cause alterations in a wide range of physiological, biochemical, and molecular processes in plants. So, identification of plants which are less affected by salinity could be of great importance in breeding programs. Kochia (*Bassia scoparia*) is such a crop which its high tolerance to salinity has been reported in previous studies. Since photosynthesis is the most fundamental and intricate physiological process in all green plants determining plant yield under salinity stress, the aim of this study was evaluation of the effects of salinity on photosynthetic characteristics of kochia.

Materials and Methods

In order to study photosynthetic characteristics of kochia under salinity conditions, an experiment was conducted as split-plot based on randomized complete block design with three replications. Three masses of kochia including Birjand, Borujerd and Sabzevar were considered in main plots and three levels of salinity (5.2, 10.5 and 23.1 dS.m⁻¹) as sub-plots. Photosynthesis, evapotranspiration, stomatal conductance, Sub-stomatal CO₂ concentration and quantum yield of PSII were measured in the youngest fully expanded leaf for seven weeks started from thirty days after imposing stress. Chlorophyll a, b and carotenoids and green area were measured at anthesis. Data were analyzed using Minitab 16 and means were compared by LSD test at a significance level of 0.05.

Results and Discussion

Results indicated that photosynthesis and evapotranspiration was decreased over the time after salinity imposed. Photosynthesis and evapotranspiration in different masses and salinity levels was almost the same in the 8th week after imposing salinity stress. At the end of the growth season, photosynthesis and evapotranspiration indicated too much decrease in all salinity levels and reached to a same level. In the 4th week after salinity was imposed, the highest photosynthesis was observed in Birjand, Sabzevar and Borujerd, respectively. Reduction intensity of evapotranspiration in time was more in Birjand compared to Borujerd and Sabzevar masses. CO₂ sub-stomatal CO₂ showed a pronounced increase in all masses and a salinity levels in the 8th weeks after salinity imposed. Results of chlorophyll fluorescence indices in the salinity imposing period indicated an improvement of these indices and finally the increase in quantum yield of photosystem II. Stomatal conductance showed a decreasing trend during time and reached to the lowest level in the 11th week after imposing stress. The lowest mean of this parameter was belong to Sabzevar mass. Stomatal conductance did not vary much till tenth week after imposing salinity while it got a steep slope decreasing trend in the other two salinity levels in week seven. Decreasing trend of stomatal conductance was stronger in treatments of 10.5 and 23.1 dS.m⁻¹ compared to 5.2dS.m⁻¹. Leaf content of chlorophyll a, b, carotenoids and total pigments at anthesis were not affected by kochia masses and salinity levels. Interaction of salinity and mass indicated a lower green area in higher salinity levels. The highest and lowest green area was observed in Borujerd mass in salinity levels of 5.2 and 23.1 dS.m⁻¹, respectively.

Conclusions

Results of this experiment indicated that photosynthesis and quantum yield of PSII in kochia did not vary

1- Member of staff, Research Center for Plant Sciences, Ferdowsi University of Mashhad

2- Member of staff, Faculty of Agriculture, and Research Center for Plant Sciences, Ferdowsi University of Mashhad

3- Ph.D. in Agronomy, Ferdowsi University of Mashhad

4- Member of staff, Payame Noor University

5- Member of staff, Shirvan higher education complex

(*- Corresponding Author Email: jafarnabati@ferdowsi.um.ac.ir)

much as salinity intensity increased. Also, content of photosynthesis pigments was not affected by salinity stress. Generally, it could be concluded that photosynthesis system of kochia is capable to maintain its normal processes although being imposed to sever salinity stress and though could be used as a model crop in plant breeding programs.

Keywords: Evapotranspiration, Quantum yield of photosystem II