



اثر تنش خشکی بر کارایی فتوسیستم II و محتوی رنگدانه‌ها در برگ گیاه قره‌داغ (*Nitraria schoberi* L.)

ابوالفضل رنجبر^۱، سید علی موسوی^۲

تاریخ دریافت: ۹۳/۴/۲۴ تاریخ پذیرش: ۹۳/۱۰/۱۱

چکیده

تنش های محیطی از جمله تنش خشکی، منجر به اثرات مستقیم و غیر مستقیم بر عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده گیاه می شود که از جمله میتوان به بروز پدیده بازدارندگی نوری و کاهش انباشتگی رنگدانه های فتوسنتزکننده اشاره کرد. به منظور ارزیابی اثر تنش خشکی بر عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده گیاه قره‌داغ (*Nitraria schoberi*)، نهال های این گونه در قالب طرح کاملا تصادفی با چهار تکرار تحت تیمارهای مختلف خشکی قرار گرفت. تیمارهای خشکی بر اساس پتانسیل آب موجود در خاک در ظرفیت مزرعه در پنج سطح شامل: ۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه (T۱)، ۸۰٪ ظرفیت مزرعه (T۲)، ۶۰٪ ظرفیت مزرعه (T۳)، ۴۰٪ ظرفیت مزرعه (T۴) و ۲۰٪ ظرفیت مزرعه (T۵) اعمال گردید. اثر معنی دار تنش خشکی ($P < 0.05$) بر عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده (شامل تغییر پارامترهای کلروفیل فلورسنس کاهش انباشتگی رنگدانه ها) در T۴ شروع و تا T۵ ادامه داشت. با توجه به مقایسه میانگین پارامترهای کلروفیل فلورسنس، کمینه و بیشینه میزان بازده مربوط به فلورسنس پایه و پراکنش غیر فتوشیمیایی انرژی جذب شده بترتیب مربوط به تیمارهای T۱ و T۵ بود و برعکس کمینه و بیشینه بازده مربوط به فلورسنس حداکثر، کارایی فتوشیمیایی حداکثر، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم دو در نور و پراکنش فتوشیمیایی انرژی جذب شده بترتیب در تیمارهای T۵ و T۱ مشاهده شد. بیشترین مقدار کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها بترتیب با میانگین ۰/۸۶، ۰/۴۴ (میلی گرم بر گرم) و ۰/۴۷ (میکروگرم برگرم) در T۱ و T۲ مشاهده گردید. داده‌های حاصل از اجرای این آزمایش بیانگر آن است که گیاه قره‌داغ توانایی حفظ عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده را در سطوح نسبتا بالای خشکی دارد. بنابراین می توان نتیجه گرفت که قره‌داغ یگ گونه مقاوم به خشکی است.

واژه های کلیدی: قره‌داغ، خشکی، فتوسنتز، بازپخش کلروفیل، رنگدانه

رنجبر، ا. و ع. موسوی. ۱۳۹۴. اثر تنش خشکی بر کارایی فتوسیستم دو و محتوی رنگدانه‌ها در برگ گیاه قره‌داغ (*Nitraria schoberi* L.). مجله اکوفیزیولوژی گیاهی. ۲۲: ۹۷-۸۶.

۱- دانشکده منابع طبیعی و علوم زمین، دانشگاه کاشان، کاشان، ایران- مسئول مکاتبات. پست الکترونیک: aranjbar@kashanu.ac.ir

۲- دانشکده منابع طبیعی و علوم زمین، دانشگاه کاشان، کاشان، ایران

مقدمه

جنس قره داغ^۱ متعلق به خانواده‌ی زیگوفیللاسه^۲، شامل پانزده گونه، عضو غالب پوشش گیاهی بیابان‌های ماسه‌ای و رسی آسیای مرکزی است (ژائو و همکاران، ۲۰۰۰). این جنس زیستگاه‌های وسیعی را در بیابانهای آسیای مرکزی، خاور میانه، خاور نزدیک، ایران و شمال غرب چین به خود اختصاص داده است (ماریا و همکاران، ۲۰۱۱). ویژگیهای فیزیولوژیکی این جنس به لحاظ مقاومت به خشکی و شوری آن را بعنوان یک جنس گیاهی با ارزش‌های اکولوژیکی بالا، برجسته نموده است (لی و همکاران، ۲۰۱۰). قره‌داغ (*Nitraria schoberi* L.) گونه پرتوان نواحی خشک و بیابانی گرم است که در ماسه زارها و زمینهای رسی و شور پوشش‌های غالب را تشکیل می‌دهد (نتچائوا و همکاران، ۱۹۷۳).

مطالعات بعمل آمده مویید این است که گونه‌های متعلق به جنس قره داغ اغلب برای تغذیه نشخوارکنندگان مورد استفاده قرار می‌گیرند (بن سالم و همکاران، ۲۰۱۰) و یا بعنوان یک اندوخته قابل چرا به منظور تامین کمبود علوفه در دوره‌های خشک استفاده می‌شوند (اسمان و همکاران، ۲۰۰۶).

گیاهان در معرض تنش‌های محیطی گوناگون مانند تنش خشکی، تنش دمایی و تنش ناشی از آلودگی‌های هوا قرار دارند که منجر به اثرات مستقیم و غیر مستقیم بر عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده می‌شود (کالاتایود و همکاران، ۲۰۰۶). تنش خشکی ناشی از کمبود آب قابل دسترس در خاک یکی از مهمترین محدودیت‌ها برای فتوسنتز و به تبع آن برای رشد و باروری گیاه است.

توانمندی گیاهان در حفظ کارکرد دستگاه فتوسنتز کننده تحت تنش خشکی از اهمیت بسیار بالایی برخوردار است. در این خصوص، یکی از واکنش‌های سریع آنها انسداد روزنه‌ای است که بدین طریق از اتلاف آب پرهیز می‌نمایند (زلانکو و ئی‌وان، ۲۰۰۴). علی‌رغم این که مطالعات بر مبنای ارزیابی کلروفیل *a* فلورسنس نشان داده که فتوسیستم ۲ به تنش آبی کاملاً مقاوم است (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۱؛ یردانو و همکاران، ۲۰۰۳؛ شانگوان و همکاران، ۲۰۰۰)، اما جریان انتقال الکترون به منظور بازدارندگی نوری و آسیب نرسیدن به دستگاه فتوسنتز کننده، توسط این فتوسیستم متوقف می‌گردد که نتیجه‌ی آن کاهش تبدیل انرژی نورانی خورشید به انرژی شیمیایی است (سوزا و همکاران، ۲۰۰۴). تنش‌های محیطی از جمله تنش خشکی منجر به غیر فعال شدن فتوسیستم‌های ۱ و ۲ می‌شود که غیرفعال شدن زنجیر انتقال الکترون تنفسی را هم در پی دارد (الآخوردیو و همکاران، ۲۰۰۰). اثرات تنش‌های محیطی، از جمله تنش‌های خشکی و شوری، با استفاده از اندازه‌گیری کارایی کوانتوم نوری در فتوسیستم ۲ قابل بررسی است (رنجبرفردوئی و همکاران، ۲۰۱۳؛ بیکر، ۲۰۰۸؛ رنجبرفردوئی و همکاران، ۲۰۰۶). مجموعه پارامترهای کلروفیل فلورسنس یک ابزار حاوی اطلاعات مفید برای مطالعه اثر تنش‌های مختلف محیطی روی فتوسنتز به شمار می‌رود (استیریت و گویندجی، ۲۰۱۱).

رنگدانه‌های فتوسنتزکننده ترکیبی از کلروفیل‌های *a*، *b* است که وظیفه‌ی اصلی آنها دریافت و ذخیره انرژی نورانی از طریق مجموعه‌ی آنتن و بدنبال آن انجام انتقال الکترون توسط فتوسیستم ۲ است (لباتو و همکاران، ۲۰۰۹). تحت شرایط نامساعد محیطی سطح کلروفیل شاخص خوبی برای ارزیابی عملکرد فتوسنتز کننده

1 - *Nitraria*
2 - *Zygophyllacea*

۲۰۰۰ میکرومول فوتون در متر مربع در ثانیه و دماهای ۲۵ تا ۴۷ درجه سلسیوس) به مدت هشتاد روز پرورش یافتند.

تیمارهای خشکی

اعمال تیمارهای خشکی چهار ماه بعد از کاشت شروع گردید. تیمارهای خشکی بر اساس پتانسیل آب موجود در خاک (بر حسب درصد ظرفیت مزرعه، FC%) و بر اساس روش لی و همکاران (۲۰۰۹) به پنج سطح شامل: بدون تنش خشکی (۱۰۰٪ ظرفیت مزرعه، T۱)، در این سطح میانگین محتوی آب در خاک ۱۸٪ اندازه گیری شد، خشکی ملایم (۸۰٪ ظرفیت مزرعه، T۲)، خشکی متوسط (۶۰٪ ظرفیت مزرعه، T۳)، خشکی زیاد (۴۰٪ ظرفیت مزرعه، T۴) و خشکی شدید (۲۰٪ ظرفیت مزرعه، T۵) تقسیم گردید. گیاهان سپس تا رسیدن محتوی آب خاک به سطح تیمار مورد نظر آبیاری شدند. فواصل آبیاری با توجه به محتوی آب موجود در خاک هر تیمار با کمک دستگاه پتانسیومتر^۱ (Decagon Devices Inc., Washington, USA) تعیین و کنترل شد. آزمایش در یک طرح کاملا تصادفی با چهار تکرار برای هر تیمار سازماندهی شد.

کلروفیل *a* فلورسنس

مجموعه پارامترهای وابسته به کلروفیل فلورسنس با بکارگیری یک دستگاه فلورومتر PAM (H.Walz, Effeltrich, Germany) 2500 اندازه گیری شد. قبل از اندازه گیری پارامترها، برگها به مدت سی دقیقه و توسط کلیپس‌های دفع نور در تاریکی مطلق

محسوب می شود. مطالعات نشان می‌دهد که محتوی کلروفیل با افزایش تنش های محیطی از جمله خشکی و شوری (خان، ۲۰۰۳؛ فوردی و همکاران، ۲۰۱۳) به علت تخریب آنزیمی کاهش می‌یابد (رنجبرفردوئی و همکاران، ۲۰۰۰؛ گزؤ و زؤ، ۲۰۰۵). همچنین کاروتنوئیدها که پیوند دهنده‌ی اجزای غشاء های تیلاکوئیدی و عامل انتقال فوتون های نور به کلروفیل هستند و کلروفیل را بر علیه اکسیداسیون نوری محافظت می کنند، در اثر تنش های خشکی و شوری کاهش می‌یابند (تایز و زیگر، ۲۰۰۹). بنابراین تخریب کاروتنوئیدها و ممانعت از سنتز آنها اشاره بر تخریب کلروفیل دارد (ماریا و همکاران، ۲۰۱۱). با بررسی منابع مشخص گردید اطلاعات مربوط به اثر خشکی بردستگاه فتوسنتز کننده‌ی گیاه قره‌داغ کم است. هدف از اجرای این پژوهش ارزیابی اثرات خشکی بر عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده در گیاه با اندازگیری و محاسبه پارامترهای کلروفیل فلورسنس، و تغییرات محتوی رنگدانه‌ها در برگ های گیاه قره داغ است.

مواد و روش ها

بذور گیاه قره داغ در مهرماه ۱۳۹۱ از زیستگاه تپیک این گونه واقع در اطراف دریاچه نمک مرنجاب (کاشان) جمع آوری گردید. بذور در بستر شنی کم عمق برای جوانه‌زنی کشت شدند. بعد از جوانه‌زنی، جوانه‌های (ده روزه) با اندازه یکسان با حداقل آسیب به گلدان های پلاستیکی شش لیتری پر شده با مخلوط خاک، ماسه و کود دامی (رس ۲۳٪، ماسه ۳۴٪، سیلت ۴۲٪) و مواد آلی ۱٪) منتقل گردیدند. پس از چهل روز، تعداد نهال‌های هر گلدان به سه نهال با توان یکسان کاهش داده شد. نهال‌ها تحت شرایط طبیعی (حداکثر شدت نور ۱۸۰۰ تا

طبق روش لیختن‌تالر (۱۹۸۷) و با استفاده از اسپکتروفتومتر (U-2001-Hitachi) تعیین گردید. مقدار کلروفیل‌های a و b (میلی گرم بر گرم وزن تازه) بر اساس معادلات ولبرن (۱۹۹۴) محاسبه شد. محتوی کاروتنوئید (میکرو گرم بر گرم وزن تازه) بر اساس فرمول کیرک و آلن (۱۹۶۵) تعیین گردید. بمنظور تجزیه و تحلیل های آماری این پژوهش از نرم افزار SPSS استفاده گردید. برای آزمون مقایسه میانگین ها حداقل اختلاف معنی دارد در سطح احتمال ۵ درصد بکارگرفته شد

نتایج و بحث

نتایج اثر تیمارهای مختلف خشکی بر بازده کلروفیل فلورسنس در جدول ۱ ارائه شده است. داده‌های ارائه شده نشان داد که یک رابطه مستقیم بین افزایش شدت خشکی و شاخص‌های F_0 و NPQ برقرار است. بطوری که کمینه‌ی هر دو پارامتر مذکور در سطح شاهد (T_1) و بیشینه‌ی آنها در بالاترین سطح خشکی (T_5) مشاهده گردید. تغییرات در سطوح T_1 ، T_2 و T_3 برای هر دو پارامتر تدریجی بود اما افزایش معنی‌دار هر دو پارامتر با رسیدن شدت خشکی به سطح T_4 شروع و تا سطح T_5 ادامه داشت. در مقایسه با کنترل، بازده شاخص F_0 در بالاترین سطح خشکی اعمال شده ۱۹۶٪ افزایش نشان داد. مشابه این روند با ۲۹۶٪ برای NPQ مشاهده گردید. نتایج حاصل از اجرای این آزمایش در خصوص F_0 در راستای یافته‌های دِلوسنا و همکاران (۲۰۱۲) است. این محققین از F_0 بعنوان یک معیار برای تعیین سایر شاخص‌های کلروفیل فلورسنس نامبرده و افزایش بازده این شاخص را به آسیب دیدن فرایند انتقال انرژی از آنتن‌های دریافت کننده فوتون

قرار گرفتند (جنتی و همکاران، ۱۹۸۹). در طول سازگار شدن برگ به تاریکی تمام مراکز واکنش و حمل کننده‌های الکترون در فتوسنتز ۲ مجدداً اکسید می شوند. این وضعیت برای القاء سریع بازپخش کلروفیلی و گزارش پارامترهای مربوطه ضروری است.

پارامترهای کلروفیل فلورسنس شامل فلورسنس پایه^۱ تحت تاریکی مطلق (F_0) و تحت اشباع نور (F'_0)، فلورسنس حداکثر تحت تاریکی مطلق (F_m) و تحت اشباع نور (F'_m)، و فلورسنس پایدار^۳ (F_s) اندازه گیری شد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۱). پارامترهای کلروفیل فلورسنس غیر وابسته شامل کارایی فتوشیمیایی حداکثر (F_v/F_m)، فلورسنس متغیر^۴ (F_v)، کارایی فتوشیمیایی فتوسنتز ۲ در نور^۵ (Φ_{PSII})، پراکنش غیرفتوشیمیایی انرژی جذب شده^۶ (qP) و پراکنش غیرفتوشیمیایی انرژی جذب شده^۷ (NPQ) بر مبنای پنج پارامتر بازپخش کلروفیلی فوق (که شناخت لازم را از فرایندهای فتوسنتز در کلروپلاست ها ارائه می کند) محاسبه شدند (رنجبر فردوئی و همکاران، ۲۰۰۶).

محتوی رنگدانه‌ها (کلروفیل a ، b و کاروتنوئید)

در پایان آزمایشات، بافت های تازه از برگهای بالغ هر تکرار جمع‌آوری گردید. نمونه‌های ۰/۵ گرمی از بافت‌های جمع‌آوری شده توسط ازت مایع پودر گردید. رنگدانه‌های ۰/۲۵ گرم از هر نمونه توسط استون ۸۰٪ استخراج و به مدت بیست و چهار ساعت در فریزر تحت دمای ۵- درجه سانتیگراد نگهداری شد. رنگدانه‌ها

- 1- minimum fluorescence (F_0)
- 2- maximal fluorescence (F_m)
- 3- steady fluorescence (F_s)
- 4- variable fluorescence (F_v)
- 5- actual photochemical potential in PII (Φ_{PSII})
- 6 - photochemical uenching (qP)
- 7 - non-photochemical quenching (NPQ)

داده‌های ارائه شده در جدول ۱ گویای یک رابطه‌ی متضاد بین افزایش شدت خشکی و پارامترهای F_m ، F_v/F_m ، $\Phi PSII$ و qP است، بطوریکه بیشینه‌ی بازده پارامترهای یاد شده در سطح شاهد و کمینه‌ی آنها در T_5 مشاهده گردید. با توجه به رابطه‌ی معکوسافزایش شدت خشکی و شاخص‌های F_m ، F_v/F_m ، $\Phi PSII$ و qP ، این پارامترها در سطح T_5 ، (نسبت به تیمار کنترل) به ترتیب ۸۷، ۷۹، ۵۰ و ۴۹ درصد کاهش نشان دادند.

به مراکز واکنش در فتوسیستم ۲ نسبت دادند. بنابراین افزایش F_0 مشاهده شده در نهال های قره‌داغ می‌تواند ناشی از احتمال آسیب‌دیدگی دستگاه فتوستنز کننده باشد. افزایش معنی دار NPQ در سطوح T_4 و T_5 اشاره بر افزایش پراکنش انرژی به صورت گرما در مجموعه‌ی جمع آوری نور در فتوسیستم ۲ دارد که بدین طریق فعالیت فتوستنز به منظور پرهیز از آسیب نوری ایجاد شده توسط سطوح تنش خشکی ذکر شده، کاهش می‌یابد (کیو و همکاران، ۲۰۰۳؛ لی و همکاران، ۲۰۱۰).

جدول ۱. اثر تیمارهای مختلف خشکی بر عملکرد پارامترهای بازپخش کلروفیل فلورسنسدر برگ نهال‌های قره داغ

پارامتر فلورسنس	F_0	F_m	F_v/F_m	$\Phi PSII$	qP	NPQ	تیمار خشکی
	$321 \pm 26/11^a$	$1922 \pm 46/90^a$	$0/83^a$	$0/67 \pm 0/05^a$	$0/76 \pm 0/13^a$	$0/55 \pm 0/08^a$	T_1
	$317 \pm 31/55^a$	$1930 \pm 62/00^a$	$0/84^a$	$0/62 \pm 0/05^a$	$0/74 \pm 0/11^a$	$0/57 \pm 0/12^a$	T_2
	$341 \pm 22/00^a$	$1885 \pm 44/50^a$	$0/81^a$	$0/57 \pm 0/07^a$	$0/68 \pm 0/08^a$	$0/63 \pm 0/10^a$	T_3
	$427 \pm 35/14^b$	$1451 \pm 60/82^b$	$0/70^b$	$0/39 \pm 0/06^b$	$0/44 \pm 0/12^b$	$1/37 \pm 0/19^b$	T_4
	$512 \pm 34/33^c$	$1509 \pm 44/63^c$	$0/66^c$	$0/33 \pm 0/07^c$	$0/37 \pm 0/11^c$	$1/63 \pm 0/15^c$	T_5
تجزیه واریانس							
F آماره	۳۱/۳۴۰	۸۲/۷۸۹	۶۰/۵۲۳	۲۰/۸۰۹	۹/۹۲۵	۵۷/۰۰۲	
MS	۲۸۶۶۷/۰۸	۲۲۷۱۲۹/۲۰	۰/۰۲۸	۰/۰۸۶	۰/۱۳۲	۱/۱۰۱	
P	$0/001^{**}$	$0/001^{**}$	$0/001^{**}$	$0/005^{**}$	$0/007^{**}$	$0/003^{**}$	

حروف مختلف در هر ستون نشان دهنده تفاوت معنی دار در سطح یک درصد ($P < 0.01$) است. MS : میانگین مربعات؛ P : سطح معنی داری

محیطی مورد استفاده قرار گرفته است (بیکر، ۲۰۰۸). گزارشات متعددی گویای کاهش F_v/F_m تحت تنش های خشکی و شوری است (هائو و همکاران، ۲۰۱۲؛ زلاتو، ۲۰۰۹). داده های بدست آمده در این مطالعه کاهش معنی داری را در F_v/F_m نشان داد که حاکی از بروز آسیب احتمالی در مکانیزم پهلوی دهنده یا پهلوی گیرنده فتوسیستم ۲ در برگ های گیاه قره داغ است (دیودی و همکاران، ۱۹۹۶). کاهش معنی دار در بازده

افزایش معنی دار مشاهده شده در F_0 و به موازات آن کاهش معنی دار F_m در سطح T_4 حاکی از آسیب رسیدن به مجموعه‌ی جمع‌آوری کننده‌ی نور است (ناپومان و همکاران، ۲۰۰۷). کارائی فتوشیمیایی حداکثر در فتوسیستم ۲ (F_v/F_m)، بطور گسترده به عنوان یک روش مطمئن برای تشخیص زودرس اثر تنش های

qP گردید. این کاهش را می‌توان به کاهش سطوح باز در مراکز واکنش فتوسیستم ۲ نسبت داد، که در این وضعیت پلاستوکینون اولیه‌ی پذیرنده الکترون اکسیده شده است و توان پذیرش مجدد الکترون را ندارد (ملیس و همکاران).

شاخص کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (Φ_{PSII}) را می‌توان به افزایش NPQ نسبت داد که دستگاه فتوستنز کننده را از آسیب‌های نوری حفظ می‌کند (سابراه‌مانیام و همکاران، ۲۰۰۶). در مطالعه‌ی حاضر مشاهده گردید که افزایش تنش شوری منجر به کاهش

جدول ۲. اثر تیمارهای مختلف خشکی بر انباشت رنگدانه‌ها در برگ نهال‌های قره داغ

رنگدانه	Chl. <i>a</i> (mg g ⁻¹)	Chl. <i>b</i> (mg g ⁻¹)	Chl. (<i>a+b</i>) (mg g ⁻¹)	<i>Car_s</i> (μg g ⁻¹)	Chl. (<i>a/b</i>)
تیمار					
T _۱	۰/۸۶±۰/۰۸ ^a	۰/۴۴±۰/۱۱ ^a	۱/۳۰ ^a	۰/۴۷±۰/۱۰ ^a	۱/۹۵ ^a
T _۲	۰/۹۱±۰/۱۴ ^a	۰/۴۸±۰/۰۹ ^a	۱/۳۹ ^a	۰/۵۱±۰/۰۵ ^a	۱/۹۰ ^a
T _۳	۰/۸۳±۰/۰۹ ^a	۰/۳۹±۰/۱۰ ^a	۱/۲۲ ^a	۰/۴۲±۰/۰۷ ^a	۲/۱۲ ^b
T _۴	۰/۶۱±۰/۰۸ ^b	۰/۲۶±۰/۰۹ ^b	۰/۸۷ ^b	۰/۲۸±۰/۰۶ ^b	۲/۳۴ ^b
T _۵	۰/۵۶±۰/۰۱ ^c	۰/۲۳±۰/۰۷ ^b	۰/۷۹ ^c	۰/۲۱±۰/۰۷ ^c	۲/۴۳ ^c
تجزیه واریانس					
<i>F</i> آماره	۸/۲۱۰	۵/۲۸۷	۰/۰۲۴	۶/۶۳۶	۱/۱۸۳
<i>MS</i>	۰/۰۸۶	۰/۰۵۳	۰/۳۳۷	۰/۰۵۳	۰/۸۳۲
<i>P</i>	۰/۰۰۱**	۰/۰۰۳**	۰/۰۱*	۰/۰۰۳**	۰/۰۰۵*

حروف مختلف در هر ستون نشان دهنده تفاوت معنی دار در سطح پنج درصد ($P < 0.05$) است. Chl. کلروفیل؛ *Car_s*: کاروتنوئیدها؛ *MS*: میانگین مربعات؛ *P*: سطح معنی داری

بر انباشت رنگدانه‌ها اعم از فتوستنز کننده و ساختاری است. کاهش معنی دار کلروفیل *a* با رسیدن شدت خشکی به سطح T_۴ شروع و تا T_۵ ادامه یافت. بیشینه‌ی تراکم کلروفیل *a* (۰/۸۶ میلی‌گرم بر گرم) در T_۱ و کمترین مقدار آن (۰/۵۶ میلی‌گرم بر گرم) در T_۵ مشاهده گردید. اثر معنی دار تیمارهای مختلف خشکی بر عملکرد کلروفیل *b* در سطح T_۴ با کاهش ۴۰٪ آشکار گردید که بدون اختلاف معنی دار تا سطح T_۵ ادامه یافت. متوسط درصد کاهش کلروفیل‌های *a* و *b* نسبت

نتایج بدست آمده از این مطالعه در خصوص تغییرات ایجاد شده در شاخص‌های کلروفیل فلورسنس مطابقت دارد با یافته‌های متعددی که در آنها مشاهده شده است تنش خشکی اثر معنی دار بر فعالیت فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ دارد (ریبه و همکاران، ۲۰۱۰؛ هواگزین و همکاران، ۲۰۰۴؛ هائو و همکاران، ۲۰۱۲). نتایج اثر تیمارهای مختلف خشکی بر عملکرد رنگدانه‌ها در جدول ۲ ارائه شده است. داده‌های ارائه شده حاکی از تأثیر معنی دار ($P \leq 0.01$) تنش خشکی

۲۰۰۸). نتایج بدست آمده از این آزمایش در خصوص کلروفیل (a/b) با یافته های رمانی و همکاران (۲۰۰۶)، رهداری و همکاران (۲۰۱۲) و میترا و بانرجی (۲۰۱۰) مطابقت دارد.

با توجه به داده های ارائه شده در جدول ۲، مشخص گردید که واکنش رنگدانه‌ی کاروتنوئید در مقابل تیمارهای مختلف خشکی شبیه به واکنشی است که کلروفیل a به تیمارهای مختلف خشکی از خود نشان داد. بطوریکه بیشینه (۰/۴۷ میکروگرم بر گرم) و کمینه (۰/۲۱ میکروگرم بر گرم) انباشت این رنگدانه در تیمارهای T_1 و T_5 مشاهده شد. مجموع رنگدانه های کاروتنوئیدی نقش موثر در جلوگیری از آسیب نوری در دستگاه فتوسنتز کننده دارند (الشیری و کائو، ۲۰۰۸). کاهش انباشت کاروتنوئید تحت تنش خشکی را می توان به افزایش اکسیژن فعال نسبت داد که سبب تخریب رنگدانه های فتوسنتز کننده می شود (آسیب و همکاران، ۲۰۰۷).

نتیجه گیری

نتایج حاصل از این مطالعه تأیید کرد که توانایی جذب، انتقال و استفاده از انرژی نوری تحت شرایط تنش خشکی در گیاه قره‌داغ (*N. schoberi*) تغییر می یابد. با توجه به متغیر های اندازه گیری شده در این آزمایش، اثر معنی دار تنش خشکی بر نهال‌های قره داغ در سطح T_4 آشکار گردید. داده‌های حاصل از اجرای این آزمایش بیانگر آن است که این گونه توانایی حفظ عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده را در سطوح نسبتاً بالای خشکی دارد. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که قره‌داغ یگ گونه مقاوم به خشکی است.

به تیمار شاهد (به ترتیب ۱۵ و ۲۲ درصد) نشان داد که کلروفیل b بیشتر از کلروفیل a تحت تأثیر تیمارهای خشکی قرار گرفته است. مقایسه‌ی میانگین محتوی کلروفیل کل [کلروفیل ($a+b$)] برگها نشان داد که تفاوت معنی داری بین تیمارهای T_1 ، T_2 و T_3 وجود ندارد. کاهش معنی دار این پارامتر با رسیدن شدت خشکی به سطح T_4 شروع و تا T_5 ادامه یافت. کاهش انباشت کلروفیل تحت شرایط تنش خشکی را می توان به تخریب غشاء کلروپلاست که منجر به تجمع کمتر کلروفیل (بوگوآن و همکاران، ۲۰۱۱) و به تبع آن کاهش کارایی دستگاه فتوسنتز کننده (توران و همکاران، ۲۰۰۹) و بروز پدیده‌ی بازداندگی نوری (ریبه و همکاران، ۲۰۱۰) نسبت داد. همچنین در این رابطه ایجاد اکسیژن فعال^۱ تحت تنش خشکی می‌تواند در آسیب رسیدن به کلروپلاست موثر باشد (اسمیرنوف، ۱۹۹۵). کاهش محتوی کلروفیل های a و b بموجب تنش های خشکی و شوری، در گونه های مختلف گیاهی قبلاً هم گزارش شده است (رنجبرفردویی و همکاران، ۲۰۱۳؛ رمانی و همکاران، ۲۰۰۶).

در این آزمایش مشاهده شد که افزایش تنش خشکی منجر به افزایش نسبت کلروفیل a به کلروفیل b (کلروفیل a/b) می شود (جدول ۲). تغییرات در کلروفیل (b) a/b مربوط به تعادل و تنظیم ظرفیت جذب نور توسط فتوسیستم های ۱ و ۲ می‌شود. افزایش کلروفیل (a/b) نشان دهنده‌ی کاهش سایز آنتن‌های جمع آوری کننده‌ی نور در مجموعه‌ی فتوسیستم ۲ است که بدین وسیله الکترون‌رسانی از فتوسیستم ۲ با میزان تحریک فتوسیستم ۱ متعادل می‌گردد تا از آسیب رسیدن به کلروپلاست جلوگیری شود (پیرویواتلو و همکاران،

منابع

- Allakhverdiev, S. I., A. Sakamoto, Y. Nishiyama, M. Inaba and N. Murata. 2000. Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of Photosystems I and II in *Synechococcus*. *Plant Physiol.* 123(3): 1047-1056.
- Asish K.P., S.D. Vipin, S.P. Manoj, G.V. Umalkar and P.A. Laxman. 2007. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. *Plant Biotech. Rep.* 1: 37-48.
- Baker, N.R. 2008. Chlorophyll Fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annu. Review of Plant Physiol.* 59: 89-113.
- BenSalem, H., H.C. Norman, A. Nefzaoui, D.E. Mayberry, K.L. Pearce, K. L., Revel, D.K., 2010. Potential use of *Atriplex nummularia* in sheep and goat feeding. *Small Rum. Res.* 91:13-28.
- Bo Guan, J.Y., W. Xuehong, K.Q.L. Xingyan, F. Yuqin, H. Guangxuan and L. Zhaohua. 2011. Physiological responses of halophyte *suaedasalsa* to water table and salt stresses in coastal wetland of yellow river delta. *Clean Soil Air Water.* 39 (12): 1029-1035.
- Calatayud, A., D.J. Iglesias, M. Talón and E. Barreno. 2006. Effects of long-term ozone exposure on citrus: Chlorophyll a fluorescence and gas exchange. *Photosynthetica.* 44:548-554.
- Dai, Y.J., Z.G. Shen, Y. Liu, L.L. Wang, D. Hannaway and H.F. Lu. 2009. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *tetragymnaeanum*. *Environ. Exp. Bot.* 65: 177-182.
- De Lucena, C.C, D.L. De Siqueira, H.N. Martinez and P.R. Cecon. 2012. Salt stress change chlorophyll fluorescence in mango. *Rev. Bras. Frutic., Jaboticabal.* 34(4): 1245-1255.
- Dwivedi, U., R. Bhardwaj and M. Sharma. 1996. Alteration in the acceptor side of photosystem II of chloroplast by high light. *J. Biosci.* 21:527-533.
- Elsheery, N.I. and K.F. Cao. 2008. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. *Acta Physiol. Plant* 30: 769-777.
- Furdi, F., G. Velicevici, C. Petolescu, and S. Popescu. 2013. The effect of salt stress on chlorophyll content in several Romanian tomato varieties. *J. Hort. Fores. Biotech.* 17(1): 363- 367
- Genty, B., J.M. Briantais, and N.R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta.* 990: 87-92.
- Hao, Z., H. Hu, X.B. Zhang, K.L. Wang, T.Q. Song, and F.P. Zeng. 2012. Detecting *Suaeda salsa* L. chlorophyll fluorescence response to salinity stress by using hyperspectral reflectance. *Acta Physiol. Plant.* 34: 581-588.
- Hua, X.C., W.J. Li, S.Z. An and H.Y. Gao. 2004. Characterization of PSII photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves. *J. Plant Physiol.* 161: 257-264.

- Khan, M.A. 2003. NaCl-inhibited chlorophyll synthesis and associated changes in ethylene evolution and antioxidative enzyme activities in wheat. *Biol. Plant.* 47(3): 437-440.
- Kirk, J.T.O. and R.L. Allen. 1965. Dependence of chloroplast pigment synthesis on protein synthesis: effect of actidione. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 21(6):523-530.
- Li, G., S.W. Wan, J. Zhou, Z.Y. Yang and P. Qin. 2010. Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels. *Ind. Crops Prod.* 31:13-19.
- Li, F.L., W.K. Bao and N. Wu. 2009. Effects of water stress on growth, dry matter allocation and water-use efficiency of a leguminous species, *Sophora davidii*. *Agroforest. Syst.* 77:193-201.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes. - In: Colowick, S.P., Kaplan, N.O. (ed.): *Methods in Enzymology*, 148: 350-382. Academic Press, San Diego - New York - Berkeley - Boston - London - Sydney - Tokyo - Toronto.
- Lobato, A.K.S., L.M. Luz, R.C.L. Costa, D.K.Y. Tan, C.M. Bonato, M.H.L. Silva, C.F. Oliveira Neto and L.I. Silva. 2009. Relationship between chlorophyll *a* and total soluble carbohydrates in pepper submitted to water deficiency. *J. Anim. Plant Sci.* 5(2): 515 - 526.
- Maria Angélica da Conceição G., S. Marina Satika, C. Maura da and T. Cristiane Ferrante. 2011. Effect of salt stress on nutrient concentration, photosynthetic pigments, proline and foliar morphology of *Salvinia auriculata*. *Acta Limnologica Brasiliensia.* 23(2): 164-176.
- Melis, A. 1999. Photosystem II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photo-damage in vivo? *Trends Plant Sci.* 4: 130-0135.
- Mitra, A. and K. Banerjee. 2010. Pigments of *Heritiera fomes* seedlings under different salinity conditions: perspective sea level rise. *Mesopot. J. Mar. Sci.* 25 (1): 1 - 10.
- Naumann, J.C., D.R. Young and J.E. Anderson. 2007. Linking leaf chlorophyll fluorescence properties to physiological responses for detection of salt and drought stress in coastal plant species. *Plant Physiol.* 131:422-433.
- Netchaeva, N.T., V.K. Vasilevskaya and K.G. Antonova. 1973. Life forms of plants of karakum desert. pp. 241. Nauka, Moscow (In Russian).
- Osman, A.E., F. Bahady, N. Hassan, F. Ghassali and T. Allbrahim. 2006. Livestock production and economic implications from augmenting degraded rangeland with *Atriplex halimus* and *Salsolavermiculata* in northwest Syria. *J. Arid Environ.* 65:474-490.
- Pireivatlou, A.S., R.T. Aliyev, S.I. Hajieva, S.I. Javadova and Z. Akparov. 2008. Structural changes of the photosynthetic apparatus, morphological and cultivation responses in different wheat genotypes under drought stress condition. *Proceeding of 11th International Wheat Genetics Symposium.* pp. 1-3.
- Qiu, N., Q. Lu and C. Lu. 2003. Photosynthesis, photosystem II efficiency and the xanthophylls cycle in the salt adapted halophyte *Atriplex centralasiatica*. *New Phytol.* 159:479-486.

- Rabiye, T., S. Aykut, K. Nihal, N. Hatice and K. Asim. 2010. Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of *Phaseolus vulgaris* cultivars. *Turk J. Bot.* 34: 1-10.
- Rahdari, P., S. Tavakoli and S.M. Hosseini. 2012. Studying of salinity stress effect on germination, proline, sugar, protein, lipid and chlorophyll content in Purslane (*Portulaca oleraceae*) leaves. *J. Stress Physiol. Biochem.* 8(1): 182-193.
- Ramani, B., T. Reeck, A. Debez, R. Stelzer, B. Huchzermejer, A. Schmidt and J. Papenbrock. 2006. *Aster tripolium* (L.) and *Sesuvium portulacastrum* L. two halophytes, two strategies to survive in saline habitats. *Plant Physiol. Biochem.* 44: 395-408.
- Ranjbarfordoei, A., P. VanDamme and Samson. 2013. Some ecophysiological characteristics of artà (*Calligonum comosum* Hérit) in response to drought stress. *Forest. Sci. Pract.* 15(2): 114-120.
- Ranjbarfordoei, A., R. Samson and P. Van Damme. 2006. Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond *Prunusdulcis* in response to salinity stress induced by NaCl. *Photosynthetica.* 44: 513-522.
- Ranjbarfordoei, A., R. Samson, R. Lemeur and P. Van Damme. 2000. Effects of osmotic drought stress induced by a combination of Nacl and polyethylene glycol on leaf water status, photosynthesis gas exchange, and water use efficiency of Pistaciakhinjuk and *P. mutica*. *Photosynthetica.* 40(2): 165-169.
- Shangguan, Z., M. Shao and Dyckmans. 2000. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *J. Plant Physiol.* 156, 46-51.
- Souza, R.P., E.C. Machado, J.A.B. Silva, A.M.A. Lagôa and J.A.G. Silveira. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environ. Exp. Bot.* 51:45-56.
- Smirnoff, N. 1995. Antioxidant systems and plant response to the environment. In: Smirnoff V (Ed.). *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation*, PP. 217-243. Oxford: Bios Scientific Publishers.
- Stirbet, A., C. Govindjee. 2011. On the relation between the Kautsky effect (chlorophylla fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications. *J. Photochem. Photobiol. Biol.* 104: 236-257.
- Subrahmanyam, D., Y.S. Subash, A. Haris and A.K. Sikka. 2006. Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica.* 44: 125-129.
- Thaiz, L. and E. Zeiger. 2009. *Fisiologia Vegetal.* 4th ed. Porto Alegre: Editora ARTMED. 848 p.
- Xu, Z.Z. and G.S. Zhou. 2005. Effects of water stress on photosynthesis and nitrogen metabolism in vegetative and reproductive shoots of *Leymuschinensis*. *Photosynthetica.* 43: 29-35.
- Xu, X.M., H.C. Ye and G.F. Li. 2000. Progress in research of plants tolerance to saline stress. *Chinese J. Appl. Environ. Biol.* 6(4):379-387.
- Yordanov, I., V. Velikova and Tsonev. 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulg. J. Plant Physiol. (Special issue).* 187-206.
- Zlatev, Z. 2009. Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence of young wheat plants. *Biotechnol. Biotechnol.* 23:38-441.

-
- Zhang, H., K. Wang, H. Hu, X. Zhang, T. Song and F. Zeng. 2011. Detecting *Suaeda salsa* chlorophyll fluorescence response to salinity stress by using hyperspectral reflectance. *Acta Physiol. Plant.* 34:581-588.
- Zhao, K.F., H. Fan and I.A. Ungar. 2002. Survey of halophyte species in China. *Plant. Sci.* 163:491-498.
- Zlatko, S.Z. and T.Y. Ivan. 2004. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulg. J. Plant Physiol.* 30(3-4): 3-18.

Impact of drought stress on photosystem II efficiency and pigment contents in *Nitraria schoberi* L. plants

A. Ranjbar¹, A. Mossavi¹

Received: 2014-7-15 Accepted: 2015-1-1

Abstract

Environmental stresses such as drought stress affect plants photosynthetic apparatus directly or indirectly e.g. photoinhibition and reduction of photosynthetic pigments. In order to evaluate the effect of drought stress on photosynthetic apparatus function in *N. schoberi*, seedlings of the species were kept on different drought stress treatments. The treatments were T1 (FC = 100%), T2 (FC = 80%), T3 (FC = 60%), T4 (FC = 40%) and T5 (FC = 20%). A completely randomized design (CRD) with five treatments and four replications was used. Drastic effects of drought stress ($P < 0.05$) on alterations in chlorophyll fluorescence yields and photosynthetic pigment contents was initiated at T4 and followed to T5. Minimal and maximal yields related to F_0 and NPQ were observed at T1 and T5, respectively. On the contrary, minimal and maximal yields for F_m , F_v/F_m , Φ_{PSII} and qP were monitored at T5 and T1, respectively. The highest concentration for Chl. *a* (0.86 mg g^{-1}), Chl. *b* (0.44 mg g^{-1}) and Car_s ($0.47 \mu\text{g g}^{-1}$) were remarked at T1 and T2, respectively. Our results indicate *N. schoberi* is capable to maintain its physiological activities when subjected to relatively high levels of drought. Thus, niter bush is considered to be a drought tolerant species.

Key words: Niter bush, drought, photosynthesis, fluorescence, pigment