فصلنامه

زیست شناسی تکوینی

سال هشتم، شماره ۱، زمستان ۱۳۹۴

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

**مهدی یوسفی‌نیا*، علیرضا قاسمیان**

گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه محقق اردبیلی

E-mail: yousofi.mahdi@yahoo.com

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۰۹/۰۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۱/۲۵

## چکیده

شوری خاک و آب آبیاری از مهم‌ترین 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 می‌باشد. برای بررسی اثر شوری بر کارایی فتوسنتزی رقم‌های جو، گیاهچه‌های رقم‌های دشت، سهند، لیسیوی و صحرا در محیط هیدروپونیک کشت شده و با غلظت‌های مختلف شوری نمک کلریدسدیم(۵۰ و ۱۰۰ میلی‌مولار) تیمار شدند. پارامترهای مختلف کینتیک القایی فلورسانس کلروفیل a شامل $F_0$، Fm، Fv/Fm، Area، PI، DI/RC، RC/CS، TR/ABS و DI/ABSو میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی اندازه گیری شد. تمامی رنگیزه‌ها پس از تیمار با شوری کاهش یافتند که بیشترین کاهش در رقم سهند مشاهده شد. با افزایش تنش، فلورسانس کلروفیل aدر رقم‌های مورد مطالعه افزایش یافت و کارایی دستگاه فتوسنتزی را بطور معنی‌داری کاهش داد. در تنش شوری پارامترهای $F_0$، Fm و Area افزایش یافت و از شاخص کارایی فتوسنتزی (PI) کاسته شد. نسبت Fv/Fm که شاخصی برای تاثیر تنش‌ها بر گیاهان می‌باشد کاهش یافت که کمترین کاهش در رقم دشت مشاهده شد. همچنین تعداد مراکز واکنش فعال و مقدار انرژی به‌دام افتاده توسط دستگاه فتوسنتزی رقم‌های جو کاهش یافت که این امر موجب افزایش هدر رفت انرژی در مراکز واکنش فتوسیستم II گردید. در بین رقم‌های 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.

**کلیدواژه‌ها**: تنش شوری، جو، فتوسنتز، فلورسانس کلروفیل a، Fv/Fm، PI

## مقدمه

جو (*Hordeumvulgare L.*) یکی از مهم‌ترین غلات می‌باشد و در بیش از صد کشور جهان به‌عنوان یک گیاه زراعی سودآور کشت می‌شود. زراعت جو بیشتر برای تولید دانه، جهت تغذیه دام و صنایع تخمیری می‌باشد. در میان غلات، جو پس از گندم، برنج و ذرت، بیشترین میزان تولید را داشته و نزدیک به ۳۰٪ تولیدات غله جهان را به‌خود 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

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 آب های شور یا آب‌های با کیفیت پایین برای آبیاری، موجب افزایش شوری خاک می‌گردد، که این مسئله میزان تولید محصول را تحت تاثیر خود قرار می دهد [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 و۳۴]. 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 می دهد. 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].

کارآیی 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 برگی (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 آنزیم ها 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 می باشد. 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 به‌میزان 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

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. به‌علاوه 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 کینتیکی OJ، JI و IP نشان داده می‌شود و احیا یا اکسید شدن متوالی خزانه انتقال الکترون را در فتوسیستم II نشان می‌دهد[۴۲]. مراحل OJ و JI مربوط به تجمع فرم احیای ناقل $Q_A$($Q^-_A$) 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 نا مساعد 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 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، لیسیوی، صحرا و سهند که از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شده بود، به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملا تصادفی با سه تکرار انجام گرفت. تیمارهای آزمایشی شامل ۳ سطح شوری صفر (شاهد)،۱۰۰ و۲۰۰ میلی‌مولار در نظر گرفته شد. محلول‌های مورد نظر از طریق حل کردن مقادیر مشخصی از نمک کلریدسدیم (NaCl) درآب مقطر تهیه شدند.

برای انجام این آزمایش بذرها به روش هیدروپونیک در محلول غذایی هوگلند کشت شدند. به‌منظور کاهش نقش ذخایر بذر بر قدرت اولیه گیاهچه‌ها و داشتن گیاهچه‌های یکسان و مطلوب، بذرهای ارقام جو 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 $Ca(NO_3)$، $KNO_3$، $MgSO_4$ و $KH_2PO_4$ بود که به‌ترتیب در مقادیر ۲/۵، ۳، ۱/۵ و ۰/۱۷ میلی‌مولار به‌کار 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 به‌ترتیب در مقادیر ۵۰، ۲۳، ۵، ۰/۴، ۰/۲ و ۰/۱ میکرومولار استفاده شدند

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

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 به‌مدت ۱۰ روز در شرایط مذکور رشد نمودند سپس پارامترهای فلورسانس کلروفیل a در برگ‌های سالم و کاملا 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 کاروتنوییدها (کاروتنویید 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- درجه‌سانتی گراد نگهداری شده بودند.) در ۱۵ میلی‌لیتر استن ۸۰ درصد هموژن شده و پس از صاف کردن، جذب آن ها با اسپکتروفتومتردر طول موج‌های ۶۴۶/۸، ۶۶۳/۲۰ و ۴۷۰ نانومتر خوانده شد و غلظت رنگیزه‌ها با استفاده از فرمول های زیر محاسبه شد و بر حسب میکروگرم بر گرم وزن‌تر گزارش گردید [۲۰].

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

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

کارتنوئید= $(1000A_{470} - 1.8\ chla - 85.02\ chlb)$ /198.

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

## نتایج و بحث

نتایج نشان می‌دهد پس از رشد گیاهچه‌ها در شوری، رنگیزه های فتوسنتزی بطور معنی‌داری نسبت به شاهد در همه ارقام جو کاهش یافت. بیشترین کاهش کلروفیل a، کلروفیل bو کاروتنوییدها در رقم سهند 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 درنظر 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].

**جدول ۱: تاثیر تیمارهای شوری (NaCl) بر مقدار کلروفیل (b و a ) و کاروتنویید برگ. مقادیر میانگین ۳ تکرار ± انحراف استاندارد است. حروف یکسان بیانگر عدم اختلاف معنی دار در سطح P≤ 0/05 است**

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

شدت فلورسانس در رقم‌های جو، با افزایش سطح شوری بطور معنی‌داری افزایش یافت. با افزایش شوری، فلورسانس اولیه ($F_0$) و فلورسانس ماکزیمم ($F_m$) افزایش یافت (جدول ۲). میزان فلورسانس اولیه رقم‌های دشت و لیسیوی ۷ درصد نسبت به شاهد افزایش یافت درحالی که این میزان در رقم لیسیوی ۹ درصد بود. بیشترین افزایش فلورسانس اولیه در رقم سهند مشاهده شد (۱۳ درصد). افزایش فلورسانس اولیه به دو دلیل روی می‌دهد. افزایش تعداد مراکز واکنش غیرفعال و اختلال در انتقال الکترون از $Q_A$ احیاشده و همچنین کاهش انتقال انرژی از کمپلکس جمع‌آوری کننده نور (LHC II) به مراکز واکنش PSII منجر به افزایش فلورسانس می‌شود [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 معنی‌دار نبود. میزان فلورسانس ماکزیمم در رقم‌های لیسیوی و صحرا به ترتیب ۷ و ۱۲ درصد افزایش یافت. محققان براین باورند که کاهش فلورسانس ماکزیمم مربوط به انباشت حالت اکسید ناقل $P_{680}$ 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 می‌دهد. نسبت $F_v/F_m$ در همه رقم‌ها کاهش یافت اما این کاهش تنها در شوری ۱۰۰ میلی‌مولار معنی‌داری بود. در رقم‌های دشت و صحرا نسبت $F_v/F_m$ تنها ۷ درصد کاهش یافت. بیشترین کاهش در رقم سهند به میزان ۱۴ درصد مشاهده شد. میشرا و همکاران در گیاهچه‌های لوبیا که تحت تنش شوری ۱۰۰ تا ۳۰۰ میلی‌مولار 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 می‌دهد [۳]. تنش شوری

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 لیسیوی 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 لیسیوی 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 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 به‌دام انداختن انرژی به میزان جذب ($\varphi_{PO}$ 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، لیسیوی 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 $\varphi_{PO}$ 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 برداشت کننده نور به‌شکل غیر تشعشعی و خاموشی مولکول‌های برانگیخته با استفاده از احیای مولکول‌های پلاستوکینون اکسید شده موجود در خزانه کینون‌ها اشاره کرد [۱۸]. کاهش $\varphi_{PO}$ در ارقام مورد مطالعه ناشی از غیرفعال شدن مرکز واکنش است و که سبب افزایش هدر رفت انرژی به‌شکل گرما و فلورسانس می‌شود. تنش شوری روی نسبت تعداد مراکز واکنش فعال در سطح برگ

(RC/CS) و همچنین نسبت هدر رفت انرژی به مراکز واکنش (DI/RC) را نیز تحت تاثیر 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 لیسیوی 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 تاثیر 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 متغییر بود. نسبت هدر رفت انرژی به مراکز واکنش در رقم لیسیوی ۱۱ درصد بود. همچنین، افزایش معنی‌داری در نسبت هدر دادن انرژی به میزان جذب ($\varphi_{DO}$ 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 لیسیوی 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. $\varphi_{DO}$ نشان‌دهنده حداکثر عملکرد خاموشی غیرفتوشیمیایی است و افزایش شاخص مذکور نشان‌دهنده جریان انرژی در مسیرهای مختلف از جمله تولید اکسیژن فعال می‌باشد [۳۹].

## نتیجه‌گیری

تنش‌های غیرزیستی مانند شوری خاک و آب تاثیرات 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 IIروی 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 تاثیر کمتری بر رقم‌های دشت و لیسیوی دارد و این رقم‌ها کارایی فتوسنتزی بهتری در بین رقم‌های مورد مطالعه دارند در حالی‌که رقم سهند بیشترین حساسیت به تنش شوری را نشان داد و کارایی دستگاه فتوسنتزی آن بسیار کاهش یافت.

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$^{a}$±۲/۱۱ | 406/03$^{g}$±6/32 | 0/83$^{a}$±۰/۰۱ | 1/89$^{a}$±۰/03 | $^{d}$۵۲۳۱٤±۳۱۲ | 0/83$^{a}$±۰/۰۱ | 0/17$^{fg}$±۰/۰۰۸ | $^{g}$٤۹۳±۱۰/۲ | $^{e}$٤۵/۳±۱/۰۲ |
| شاهد | لیسیوی | 70/6$^{a}$±1/45 | 405/06$^{b}$±۷/14 | 0/825$^{a}$±۰/۰۲ | 1/8$^{c}$±۰/۰۲ | $^{a}$۵۷۱۲٤±٦۳۲ | 0/825$^{ab}$±۰/۰۱ | 0/138$^{g}$±۰/۰۱ | $^{e}$٤۵۷±۱٦/٤ | 53/2$^{bc}$±1/4 |
| | صحرا | 71/6$^{c}$±1/68 | 398$^{j}$±۱۰/۰۳ | 0/82$^{a}$±۰/۰۰۹ | 1/84$^{b}$±۰/۰۱ | $^{c}$۵۵۲۱٤±۱۰٦٤ | 0/82$^{abc}$±۰/۰۱۱ | 0/174$^{efg}$±۰/۰۱۲ | $^{c}$٤٤۱±۱۵ | 54/6$^{b}$±1/09 |
| | سهند | 68/4$^{bc}$±۰/98 | 392$^{k}$±۸/۱۱ | 0/825$^{a}$±۰/۰۱ | 1/63$^{a}$±۰/۰۲ | $^{b}$۵٦٤۵۸±۵۵۲ | 0/819$^{c}$±۰/۰۰۸ | 0/165$^{fg}$±۰/۰۱۱ | $^{a}$٦۲٦±۲۰/۳ | 60$^{a}$±۰/95 |
| | دشت | $^{ab}$۷۱/۱±3/۱۱ | 408$^{f}$/۲۱±۵/۳ | 0/825$^{a}$±۰/۰۱ | 1$^{d}$/7±۰/۰۲۲ | $^{e}$٤۸٦۵۸±۹۸۵ | 0/819$^{bc}$±۰/۰۰۸ | 0/181$^{ef}$±۰/۰۱۳ | $^{h}$٤۷٦±۱۵/۵ | $^{e}$٤٦/۲±۰/65 |
| شوری | لیسیوی | $^{a}$۷۳/٤±۲/۰۳ | 408$^{e}$/7±۹/۸۵ | 0/82$^{a}$±۰/۰۰۷ | 1$^{d}$/۷±۰/۰۰۹ | $^{d}$ ۵۲۳۱۲±٤۱٤ | 0/806$^{cd}$±۰/۰۰۹ | 0/162$^{f}$±۰/۰۱۱ | $^{fg}$٤٤۷±۲٤ | $^{d}$٤۹/۲±2/11 |
| ۵۰ میلی | صحرا | $^{a}$۷۵/۹±۱/۸۸ | 408$^{e}$/۲±۱۲/۵٦ | $^{a}$۰/۸۱٤±۰/۰۱۱ | $^{e}$۱/۵۸±۰/۰۱ | $^{f}$٤٤۹۸۵±۳۲۵ | $^{de}$۰/۷۹۲±۰/۰۱۳ | $^{cd}$۰/۱۹۸±۰/۰۱۲ | $^{d}$۳۹۷±۱۹/۵ | $^{cd}$۵۱/۲±1/36 |
| مولار | سهند | $^{d}$۷۳/٤±۱/۰۵ | $^{i}$۳۹۸±۸/۲ | $^{b}$۰/۷۸۸±۰/۰۱ | $^{g}$۱/۲۸±۰/۰۱ | $^{i}$۳۷۵٤۸±۱۲٤۱ | $^{f}$۰/۷٦±۰/۰۰۹ | $^{c}$۰/۱۹۸±۰/۰۱٦ | $^{b}$۵۳۷±۲۸/٤ | $^{d}$۵۰/۲±1/7 |
| | دشت | $^{a}$۷٤/۲±۱/۷۳ | $^{c}$ ٤۱۲/۵±۷/٤ | $^{bc}$۰/۷٦۹±۰/۱۷ | $^{e}$۱/٦±۰/۰۳ | $^{g}$٤۳٦۸۹±۸۸۵ | $^{d}$۰/۷۹۹±۰/۰۱۲ | $^{de}$۰/۱۹۲±۰/۰۰۹ | $^{i}$٤۵۲±۲٤/٤ | $^{f}$٤۳/۲±۰/84 |
| شوری | لیسیوی | $^{a}$۷۵/٦±۳/۰۲ | $^{a}$٤۱۲/٦±۱۱/۰۳ | $^{c}$۰/۷۵۳±۰/۰۱۲ | $^{e}$۱/۵۷±۰/۰٤ | $^{g}$٤۳۸٤۵±۲۳۵٦ | $^{de}$۰/۷۹٦±۰/۰۰۷ | $^{def}$۰/۱۸۳±۰/۰۰۹ | $^{h}$۳۹۲±۱٦/۳ | $^{e}$٤۷/۳±۰/76 |
| ۱۰۰میلی | صحرا | $^{f}$۷۷/٤±۲/۱٤ | $^{d}$٤۱۰/٤±٦/٦ | $^{c}$۰/۷٦±۰/۰۰۹۸ | $^{f}$۱/۳۲±۰/۰۲۵ | $^{h}$۳۸٤۵۱±٤۲٦ | $^{e}$۰/۷۸۲±۰/۰۱ | $^{e}$۰/۲۳۱±۰/۰۱۱ | $^{ef}$۳۵۷±۲۱/٦ | $^{f}$٤۲/۷±۱/۱ |
| مولار | سهند | $^{f}$۷۷/۳±۱/۰٦ | $^{b}$٤۱۲/۷±۱۱/۳ | $^{d}$۰/۷۱۵±۰/۰۱۸ | $^{h}$۰/۸۷±۰/۰۳٦ | $^{j}$۲۵۳۱۵±۵٦۷ | $^{g}$۰/۷±۰/۰۰۹ | $^{a}$۰/۲۸۵±۰/۰۰۹ | $^{fg}$٤٤۵±۱۷/٤ | $^{e}$٤۵/۸۵±۲/۰۸ |

## منابع

[1] Apostolova E. L., Dobricova A. G., Ivanova P. I., Petkanchin I. B., Taneva S. G. 2006, Relationship between the organization of the supercomplex and the function of the photosynthetic apparatus. Journal of Photochemistry and Photobiology, 83: 114-122.

[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. ActaPhysiologiaePlantarum, 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 flouresence quenching in cyanobacterrium Synechocystis PCC6803: involvement of two different mechanisms. Biochemicaet 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 andHall, 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 cyanobacterialSpirulinaplatensis 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 (Copaiferamultijuge) and mahogany (Swieteniamacrophylla) 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 flouresence rise indused 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 cyanobacterialspirolinaplatensis 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., Serivastava A., Strasser R. J. 2001, Utilization of fast chlorophyll a technique in assessing the salt/ion sensivity of mung been and brassica seedlings. Journal of plant physiology, 158: 1173-1181.
[24] Moisender 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, mannitiol or sorbitol. BiologiaPlantarum, 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 flouresence 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, Differentioal 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 flouresence 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, Synergistuc and antagonistic effects of arbuscularmycorrizal fungi and Azospirillum and Rhizobium nitrogen-fixer on the photosynthetic activity alfalfa, probed by the polyphasicchlorophull a flouresence 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 flouresence 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.