

مقایسه عملکرد فتوسیستم II در ژنوتیپ‌های گندم بومی ایران با استفاده از پارامترهای فلورسانس کلروفیل تحت تنش شوری

آمنه قاسمی مصرمی^۱، محمود سلوکی^{۲*}، صابر گلکاری^۳، نفیسه مهدی‌نژاد^۴،
محمدحازم قلجی^۵، براتعلی فاخری^۶، میترا جباری^۷

۱. دانشجوی دکتری، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

۲. *استاد، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

۳. دانشیار، مؤسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، مراغه، ایران

۴. دانشیار، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

۵. استاد، پژوهشکده فناوری و علوم زیست (ITP)، لاهستان

۶. استاد، گروه اصلاح نباتات و بیوتکنولوژی، دانشگاه زابل، زابل، ایران

۷. استادیار دانشکده کشاورزی، مجتمع آموزش عالی سراوان، ایران

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۶/۳۱

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۱۰/۱۴

چکیده

یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزنده در نواحی خشک و نیمه‌خشک دنیا از جمله ایران، شوری خاک و آب است که باعث کاهش عملکرد گیاهان زراعی می‌شود. تعیین میزان خسارت تنش شوری به محصولات زراعی از جمله گندم از اهمیت بسیاری برخوردار است. از آنجایی که تجزیه و تحلیل فلورسانس کلروفیل به ابزاری مهم در تحقیقات اساسی و کاربردی در زمینه فیزیولوژی گیاه و زراعت تبدیل شده است، این آزمایش جهت بررسی تأثیر شوری بر فلورسانس کلروفیل ۲۴۰ ژنوتیپ گندم در سه سطح شوری (صفر، ۹ و ۱۲ دسی‌زیمنس) در شرایط گلخانه انجام گرفت. پس از ۲۱ روز تنش شوری، پارامترهای فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس حداقل (Fo)، فلورسانس متغیر (Fv)، حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم، شاخص کارایی فتوسنتز (PI)، Vj، Fv/Fo و (ABS/RC) و میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی اندازه‌گیری شد. تمام رنگدانه‌های فتوسنتزی پس از اعمال تنش شوری کاهش یافت و این کاهش، در ژنوتیپ‌های حساس معنی‌دار بود. همچنین شوری باعث کاهش معنی‌دار عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (PSII) و بیشینه عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) و افزایش معنی‌دار پارامترهای ABS / RC، Fo و Vj در ژنوتیپ‌های حساس گردید.

کلیدواژه‌گان: پارامترهای فلورسانس، رنگدانه‌های فتوسنتزی، شاخص عملکرد، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II

مقدمه

شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های محیطی می‌باشد که از طریق کاهش پتانسیل اسمزی باعث کاهش انتقال آب و مواد معدنی از ریشه به گیاه شده و عملکرد گیاه را کاهش می‌دهد (Tester et al., 2003; Mohamed et al., 2017; Munns et al., 2005; Munns et al., 2007). شوری خاک دامنه وسیعی از اختلالات را در سلول‌های گیاه ایجاد می‌کند و باعث ایجاد سلسله‌ای از فرایندهای معین می‌شود که به تجمع کاتیون سمی Na^+ و یون Cl^- منجر می‌گردد و بر جذب مواد غذایی از طریق اثرات متقابل رقابتی و یا نفوذپذیری انتخابی یون‌ها در غشاء اثر می‌گذارد (Chaves et al., 2009; Flowers et al., 2008). در نتیجه، باعث کاهش رشد و عملکرد گیاه می‌گردد (Farooq and Azam, 2009; Negrão et al., 2017; Qados et al., 2011). اثرات شوری می‌تواند به کاهش جذب آب و عناصر غذایی و همچنین تداخل در جذب عناصر و تأثیر بر انتقال آن‌ها، انباشتگی یون‌های سمی، بهم‌خوردن روابط آبی و اثرات ثانویه دیگر همچون تنش اکسیداتیو اشاره نمود (Negrão et al., 2005; Parida et al., 2017). غلظت درون‌بافتی عناصر غذایی پرمصرف و کم‌مصرف تحت تأثیر غلظت یون‌های محیط رشد گیاه قرار می‌گیرد. افزایش جذب سدیم با کاهش جذب کاتیون‌های دیگر و ایجاد عدم تعادل کاتیونی از جمله منیزیم از دلایل اصلی کاهش رشد و عملکرد گیاهان در اثر شوری محسوب می‌شود (Kobayashi et al., 2005; Rao et al., 2006; Salama et al., 2016). در شرایط شور، سدیم در غشای پلاسمایی تارهای کشنده، جایگزین کلسیم شده و با آسیب و تغییر در نفوذپذیری غشاء موجب نشت عناصری همچون پتاسیم به خارج سلول و اختلال در اعمال حیاتی گیاه می‌گردد (Nguyen et al., 2017; Rao et al., 2006). دلیل عمده دیگر کاهش عملکرد گیاهان در شرایط شور، تنش اسمزی است. غلظت بالای نمک‌های محلول در آب، پتانسیل اسمزی آن را کاهش داده و موجب ایجاد تنش اسمزی ثانویه یا تنش خشکی فیزیولوژیک برای گیاه می‌شود (Parida et al., 2005; Ruiz-Lozano et al., 2012; Negrão et al., 2017)؛ همه این موارد باعث می‌گردد که گیاه توانایی کمتری برای فتوسنتز داشته باشد. بنابراین تنش شوری از طریق ممنوعیت از سنتز کلروفیل یا کاهش مقدار آن بر میزان کلروفیل تأثیر می‌گذارد و باعث کاهش رنگدانه‌های

فتوسنتزی مانند کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئیدها می‌شود. این رنگدانه‌ها مولکول‌هایی برای برداشت نور هستند که در غشای تیلاکوئید کلروپلاست‌ها یافت می‌شوند (Parry et al., 2015). فتوسنتز تا حد زیادی وضعیت ردوکس سلول‌های گیاهی را تعیین می‌کند (Santos et al., 2011). بر این اساس، ارزیابی نقش اصلی فتوسنتز در گیاه بسیار مهم است (Berberan-Santos et al., 2007; Berberan-Santos et al., 2005). کاهش شدت فتوسنتز ناشی از تنش شوری به دلیل عوامل متعددی مانند دهیدراسیون غشای سلول و در نتیجه کاهش نفوذپذیری CO_2 ، کاهش میزان CO_2 به دلیل بسته‌شدن روزنه‌ها، تسریع در فرآیند پیری برگ‌ها، تغییر فعالیت آنزیم‌ها به دلیل تغییرات ساختاری در سیتوپلاسم و بازخورد منفی به دلیل کاهش فعالیت منبع می‌باشد. همچنین تنش شوری باعث جلوگیری از انتقال الکترون فتوسنتزی، کاهش هدایت روزنه‌ای و افزایش تولید انواع اکسیژن فعال شده که باعث آسیب اکسیداسیونی به فتوسیستم‌ها می‌گردد (Munns et al., 2015; Munns et al., 2005). بر اساس این تکنیک، مطالعات بسیاری برای ارزیابی ژنوتیپ‌ها و انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم به تنش ihd محیطی انجام شده است (Santos et al., 2011). بنابراین، تجزیه و تحلیل پارامترهای فلورسانس کلروفیل ممکن است یک ابزار دقیق برای ارزیابی پاسخ گیاهان به شرایط نامساعد محیطی باشد (Kuckenberget al., 2009). با توجه به اهمیت این موضوع، هدف از تحقیق حاضر بررسی تأثیر تنش شوری روی فلورسانس کلروفیل و رنگدانه‌های فتوسنتزی در ۲۴۰ ژنوتیپ گندم بومی می‌باشد تا بر اساس آن، متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها به تنش شوری از بین این ژنوتیپ‌های مورد مطالعه گزینش گردد.

مواد و روش‌ها

پژوهش حاضر در پاییز و زمستان سال ۱۳۹۷ در دانشگاه زابل به صورت اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی اجرا گردید. فاکتورهای آزمایشی شامل شوری در سه سطح و ۲۴۰ ژنوتیپ گندم بومی ایران بودند. در این پژوهش، شوری به عنوان فاکتور اصلی و ژنوتیپ‌ها به عنوان فاکتور فرعی در نظر گرفته شدند. بذر ژنوتیپ‌های گندم از مؤسسه تحقیقات دیم کشور واقع در مراغه تهیه گردید. این ژنوتیپ‌ها از یک توده ۸۰۰۰ ژنوتیپی که بیشتر برای

سنجش کلروفیل

جهت اندازه‌گیری میزان کلروفیل، ۰/۵ گرم نمونه برگ تازه با ۱۰ میلی‌لیتر استون ۸۰ درصد مخلوط گردید. سپس در دور ۸۰۰۰ rpm به مدت ۱۵ دقیقه سانتریفیوژ گردید و فاز رویی برای اندازه‌گیری کلروفیل و کاروتنوئید جدا شد. در نهایت با دستگاه اسپکتروفوتومتر (Uvikon – Kontron) میزان جذب (A) در طول موج‌های ۶۴۶/۶، ۶۶۳/۶ و ۷۵۰ نانومتر ثبت گردید. در نهایت میزان کلروفیل a (Chl_a) و کلروفیل b (chl_b) بر اساس فرمول‌های ۱ و ۲ و کلروفیل کل بر اساس فرمول ۳ محاسبه گردید (Porra et al., 1998).

$$\text{Chl}_a \text{ (mg.ml}^{-1}\text{)} = 12.25 A_{663.6} - 2.55 A_{646.6} \quad (\text{رابطه ۱})$$

$$\text{Chl}_b \text{ (mg.ml}^{-1}\text{)} = 20.31 A_{646.6} - 4.91 A_{663} \quad (\text{رابطه ۲})$$

$$\text{Chl}_{\text{total}} \text{ (mg.g}^{-1}\text{)} = \text{Chl}_a + \text{Chl}_b \quad (\text{رابطه ۳})$$

معرفی پارامترهای فلورسانس

FM: حداکثر فلورسانس هنگامی که تمام RII‌های فتوسیستم II بسته باشند

F_t: فلورسانس متغیر در زمان t

FV: حداکثر فلورسانس متغیر

FV / FO: حداکثر راندمان واکنش انتشار آب و آزادسازی اکسیژن در سمت دهنده فتوسیستم II (این مجموعه بیشترین میزان در نظر گرفته شده پیوند حساس در زنجیره فتوسنتزی انتقال الکترون است)

VJ: رابطه فلورسانس متغیر در مرحله J (بعد از ۲ میلی‌ثانیه) (این متغیر اطلاعات مربوط به تعداد نسبی RC_Sهای بسته را به تعداد کل RC_Sهایی که می‌توانند بسته شوند نشان می‌دهد)

M₀: شیب تقریبی اولیه (در هر میلی‌ثانیه از فلورسانس گذرا)

V = f(t): این پارامتر میزان بسته شدن RCهای فتوسیستم II را نشان می‌دهد (این پارامتر یک مقدار خالص است، زیرا کاهش QA در نتیجه انتقال در خارج از QA می‌تواند مجدداً اکسیداسیون شود)

مقاومت به خشکی گزینش شده بودند انتخاب گردید. بنابراین از آنجایی که والدین این ژنوتیپ‌ها توده‌های بومی هستند طبق استانداردهای جهانی دارای کدهایی در مؤسسه تحقیقاتی سیمیت می‌باشند. در تحقیق حاضر این ژنوتیپ‌ها از G₁ تا G₂₄₀ نام‌گذاری شده‌اند. اطلاعات ژنوتیپ‌های انتخابی، کدها و شماره‌های آن‌ها در جدول ۱ مشخص شده است. برای کاشت این ژنوتیپ‌ها، پس از انتخاب و جداسازی بذرهای سالم، بذرهای جهت ضدعفونی به مدت ۱۵ دقیقه در محلول ۲/۵ در هزار قارچ‌کش بنومیل همراه با هیپوکلریت سدیم قرار داده شدند و سپس با آب مقطر شستشو داده شدند. بعد از شستشو، بذرهای (۱۰ عدد بذر گندم از هر ژنوتیپ) به مدت یک هفته در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد در پتری‌دیش در شرایط تاریک انکوباتور نگهداری شدند تا جوانه بزنند. تعداد پنج بذر جوانه‌زده از هر ژنوتیپ در محیط هیدروپونیک کشت گردید. بعد از کاشت، تشت‌های هیدروپونیک در دمای ۲۷ الی ۲۸ درجه سانتی‌گراد، در رطوبت نسبی ۳۰ درصد و به مدت ۲۱ روز با محلول غذایی هوگلند تغذیه شدند. تیمار شوری با کلرید سدیم در سه سطح شوری (صفر، ۹ و ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر) به مدت ۲۱ روز اعمال شد. پس از ۲۱ روز پارامترهای فلورسانس و رنگدانه‌های فتوسنتزی اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل

متغیرهای فلورسانس (OJIP) توسط دستگاه فلورومتر اندازه‌گیری گردید. این دستگاه دارای گیره‌های مخصوصی می‌باشد. این گیره‌ها به صورتی طراحی شده‌اند که در هر قسمت از برگ گیاه قرار گیرند و دریچه‌های آن‌ها بسته باشد، آن قسمت تاریک می‌ماند و دستگاه فقط از طریق این گیره‌ها می‌تواند به برگ متصل شود و تغییرات را بررسی کند. بنابراین برای اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل بین ساعات ۱۱ تا ۱۳، ابتدا گیره‌های مخصوص دستگاه روی برگ‌های کاملاً توسعه یافته قرار داده شد و به مدت ۳۰ دقیقه تاریکی ایجاد شد. بعد از این زمان با اتصال رابط دستگاه فلورومتر به هر یک از گیره‌ها تغییرات برگ‌ها در دستگاه ذخیره گردید و داده‌های مربوطه با رابط به لپ‌تاپ انتقال داده شد.

در ژنوتیپ‌های حساس، فاز JI در منحنی OJIP به‌طور معنی‌داری کاهش یافته است، به‌طوری‌که در برخی از این ژنوتیپ‌ها (G120، G124، G204 و G213) فاز JI کاملاً از بین رفته است (شکل ۲).

نتایج حاصل از تجزیه پارامترهای فلورسانس کلروفیل نشان داد که تنش شوری بر تمامی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه تأثیر منفی گذاشته است. در این مطالعه، شاخص عملکرد (PI_{ABS}) با افزایش شوری کاهش پیدا کرد و این کاهش در ژنوتیپ‌های حساس کاملاً معنی‌دار بود (شکل ۴)، اما تغییرات این شاخص در ژنوتیپ‌های مقاوم نسبت به شاهد معنی‌دار نبود (شکل ۳). همچنین در این مطالعه با افزایش شوری شاخص PI_{total} در هر ۱۰ ژنوتیپ مورد مطالعه روند کاهشی داشت ولی این تغییرات در ژنوتیپ‌های حساس بسیار معنی‌دار بود (شکل ۴). در شرایط تنش شوری، شاخص‌های DI₀/RC، ABS/RC و ETO/RC در تمامی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه افزایش پیدا کرد (شکل‌های ۳ و ۴) اما این افزایش فقط در ژنوتیپ‌های حساس معنی‌دار بود (شکل ۴). همچنین در این مطالعه، پارامترهای Sm، Fm، Fv/Fm و N تقریباً در تمامی ژنوتیپ‌ها کاهش پیدا کرد و این کاهش در ژنوتیپ‌های G124، G77، G81، G204، G126، G127 و G213 بسیار معنی‌دار بود.

نتایج حاصل از تجزیه واریانس کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئیدها نشان داد که بین سطوح شوری و ژنوتیپ‌های مورد مطالعه در خصوص کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئیدها تفاوت معنی‌داری وجود داشت (جدول ۲). با توجه به نتایج به‌دست‌آمده، اثر شوری در تمام صفات مورد بررسی معنی‌دار گردید. اثر اصلی ژنوتیپ و اثر متقابل شوری × ژنوتیپ نیز بر تمامی صفات مورد مطالعه معنی‌دار بود (جدول ۲). لذا می‌توان اظهار داشت که معنی‌دار شدن اثرات متقابل تیمارها برای برخی صفات، بیان‌گر عکس‌العمل متفاوت ژنوتیپ‌های مورد مطالعه به سطوح شوری در مورد این صفات بوده است.

با توجه به نتایج حاصل از مقایسات میانگین کلروفیل‌ها و کاروتنوئید در شرایط تنش شوری در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه مشخص گردید که محتوای کلروفیل در ژنوتیپ‌های مختلف، با افزایش شوری تفاوت چشم‌گیری داشت (جدول ۳ و ۴). نتایج مقایسات میانگین نشان می‌دهد که با افزایش شوری در سطح ۹ دسی‌زیمنس بر متر در تمامی ژنوتیپ‌ها کلروفیل و کاروتنوئید روندی افزایشی داشت، اما با افزایش

Sm: مساحت کل بالای منحنی OJIP (بازتاب چند برابر کاهش کیفیت QA)

N: تعداد گردش مالی، یعنی تعداد کاهش کیفیت QA از زمان ۰ تا t_{FM} تعداد دفعات QA را نشان می‌دهد و از زمان ۰ به t_{FM} کاهش می‌یابد

ABS/RC: شار جذب به ازای هر RC فعال

ET₀/RC: شار انرژی که توسط یک RC فعال در T=۰ به دام می‌افتد

ET₀/RC: میزان انتقال الکترون توسط یک RC فعال در t=۰

DI₀/RC: شار انرژی که توسط RC قطع نمی‌شود و به صورت گرما، فلورسانس یا انتقال به سیستم‌های دیگر در زمان t=۰ از بین می‌رود

ψ₀: احتمال انتقال الکترون در خارج از QA در زمان t=۰ (این احتمال وجود دارد که یک اگزیتون RC یک الکترون را به داخل زنجیره انتقال الکترونی در خارج از QA منتقل کند)

PI_{ABS}: شاخص عملکرد جذب

PI_{TOT}: شاخص عملکرد کل

نتایج و بحث

از بین ۲۴۰ ژنوتیپ گندم مورد مطالعه، بر اساس شاخص عملکرد پارامتری جذب (PI_{ABS})، ۲۰ ژنوتیپ گندم (۱۰ ژنوتیپ حساس و ۱۰ ژنوتیپ متحمل) بر اساس تحمل به تنش شوری انتخاب شد (جدول ۱). منحنی‌های متغیر فلورسانس برای مقایسه تفاوت بین شرایط تنش و عدم تنش (شاهد) در ۱۰ ژنوتیپ حساس و ۱۰ ژنوتیپ متحمل ترسیم شد (شکل‌های ۱ و ۲). تأثیر سطوح مختلف شوری بر منحنی فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ‌های مقاوم تحت تنش نسبت به شاهد تغییرات معنی‌داری نداشت (شکل ۱). اما تأثیر سطوح مختلف شوری بر فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ‌های حساس تحت تنش شوری نسبت به شاهد بسیار معنی‌دار بود به‌طوری‌که در شوری ۱۲ دسی‌زیمنس فاز J-P در ژنوتیپ‌های G124، G77، G126، G127، G213 و G210 کاملاً از بین رفته است (شکل ۲). درحالی‌که در ژنوتیپ‌های مقاوم، این فاز مانند شاهد می‌باشد. همچنین

فلورسانس حداکثر در ژنوتیپ‌های حساس کاهش معنی‌داری یافت. کاهش میزان شاخص Fm بیان‌گر کاهش حجم خزانه Q_A^- می‌باشد. همچنین افت فلورسانس حداکثر ممکن است با کاهش فعالیت کمپلکس آنزیمی تجزیه‌کننده آب و همچنین چرخه انتقال الکترون درون یا اطراف فتوسیستم II مرتبط باشد (Chaves *et al.*, 2009).

همچنین در این پژوهش، فلورسانس حداقل در ژنوتیپ‌های حساس افزایش معنی‌داری داشت (شکل ۴). تغییر در فلورسانس حداقل (Fo) تحت تأثیر تنش‌های محیطی ممکن است نتیجه تغییرات ساختاری در مرکز واکنش اولیه فتوسیستم II باشد. افزایش میزان Fo با افزایش سطح شوری در مطالعه حاضر (شکل ۴)، ممکن است بیان‌گر تخریب زنجیره انتقال الکترون فتوسیستم II در اثر کاهش ظرفیت QA و عدم اکسیداسیون کامل آن به دلیل جریان کند الکترون در طول مسیر فتوسیستم II و در مجموع، غیرفعال شدن فتوسیستم II باشد (Zlatev *et al.*, 2004). نتایج این پژوهش با نتایج Kalaji و همکاران (۲۰۰۷، ۲۰۱۱، ۲۰۱۶ و ۲۰۱۸) و Lotfi و همکاران (۲۰۱۸) مطابقت داشت. این محققان نیز در مطالعات خود گزارش کردند که با افزایش تنش، مقدار فلورسانس حداقل و حداکثر به ترتیب افزایش و کاهش می‌یابد. شاخص عملکرد (PIABS) با افزایش شوری کاهش پیدا کرد و این کاهش در ژنوتیپ‌های حساس کاملاً معنی‌دار بود (شکل ۴)، اما تغییرات این شاخص در ژنوتیپ‌های مقاوم نسبت به شاهد معنی‌دار نبود (شکل ۳).

شاخص عملکرد، پارامتری است که سه فاکتور درگیر در مراحل عملکردی فتوسنتز، شامل تعداد مراکز واکنشی موجود در بستر کلروفیل، میزان به دام انداختن انرژی برانگیخته و میزان تبدیل انرژی برانگیخته به انتقال الکترون را به یک فاکتور چندمتغیره تبدیل می‌کند. این شاخص نشان‌دهنده برآیند فاکتورهای ψ_o ، ϕ_{Po} و RC/ABS می‌باشد (Miyake, 2010; Chaves *et al.*, 2009; Dąbrowski *et al.*, 2019).

کاهش پارامتر کارایی فتوسنتزی (PI) در شرایط تنش نشان‌دهنده از دست دادن کارایی فتوشیمیایی نظام نوری I و II در گیاهان می‌باشد (Goncalves *et al.*, 2007).

تنش شوری از سطح ۹ دسی‌زیمنس بر متر به ۱۲ دسی‌زیمنس بر متر روند کاهشی به خود گرفت. این تغییرات کاهشی صفات در ژنوتیپ‌های حساس، معنی‌دار بود (جدول ۴). اما در ژنوتیپ‌های مقاوم کلروفیل b اگرچه روند کاهشی بود ولی با شاهد تفاوت معنی‌داری نداشت. اما در ژنوتیپ‌های ۲ و ۸۶ کاروتنوئید و کلروفیل a و در ژنوتیپ ۱۱ کلروفیل a و کلروفیل کل تفاوت معنی‌داری با شاهد داشت (جدول ۳).

اندازه‌گیری فلورسانس برای بررسی عملکرد داخلی سیستم فتوسنتزی بسیار ارزشمند است. این روش یکی از معمول‌ترین روش‌ها برای تحقیقات فتوسنتزی است. فتوسیستم II پدیده‌ای به نام فلورسانس قابل‌تغییر دارد که در آن شدت فلورسانس، خصوصیات مجموعه مرکز واکنش و زنجیره‌ی انتقال الکترون وابسته را به تفصیل قابل‌ملاحظه‌ای نشان می‌دهد. اگر نور شدیدی بر گیاه بتابد فلورسانس به حداکثر (Fm) می‌رسد. در این منحنی، افزایش سریع در نقاط O-J و J-P به ترتیب افزایش مراحل فتوشیمیایی و گرمایی را نشان می‌دهد و افزایش در مراحل O-J و J-P به ترتیب ناشی از احیای Q_A و تبدیل آن به Q_A^- و احیای خزانه PQ می‌باشد. بسیاری از محققان معتقدند که شکل منحنی OJIP-test به بسیاری از تنش‌های محیطی حساس بوده و نقاط پیک حدوداً J و I در اثر تنش حذف می‌گردد (Flowers *et al.*, 2008; Goncalves *et al.*, 2007).

نتایج حاصل از این پژوهش نشان داد که تنش شوری بر شکل منحنی OJIP-test تأثیرگذار است. تنش شوری باعث افزایش نقاط O-J و باعث کاهش نقاط J-P در ژنوتیپ‌ها شد و این تغییرات در ژنوتیپ‌های حساس، معنی‌دار بود (شکل ۲) اما در ژنوتیپ‌های مقاوم تغییرات معنی‌دار منحنی OJIP-test رخ نداد (شکل ۱). نتایج این پژوهش با نتایج Hnilíčková و همکاران (۲۰۱۷) و Lotfi و همکاران (۲۰۱۸) مطابقت داشت. در این پژوهش، سطح زیر منحنی OJIP-test نیز اندازه‌گیری شد که بیانگر حجم خزانه کینون‌های گیرنده الکترون Q_A ، Q_B و PQ می‌باشد. بر اساس نتایج به‌دست‌آمده از این پژوهش، حجم خزانه کینون‌ها یا سطح زیر منحنی OJIP-test در ژنوتیپ‌های حساس در شرایط تنش شوری کاهش معنی‌داری داشت (شکل ۲) که بیانگر ممانعت از جریان الکترون در بخش دهنده فتوسیستم II است. در این مطالعه، شاخص

جذب شده می‌باشد. کاهش پارامترهای فلورسانس تحت شرایط تنش می‌تواند به دلیل کاهش در محتوای کلروفیل باشد (Kocheva *et al.*, 2004) از آنجایی که بررسی غلظت کلروفیل در شرایط تنش شوری یکی از سازوکارهای انتخاب ارقام متحمل به شوری گیاهان زراعی می‌باشد، بنابراین در این آزمایش علاوه بر فلورسانس کلروفیل، محتوی رنگدانه‌های فتوسنتزی نیز مورد مطالعه قرار گرفت.

کلروفیل و کاروتنوئیدها

با توجه به نتایج تجزیه واریانس، اثر تنش شوری بر کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئیدها در ژنوتیپ‌های مورد مطالعه دارای تفاوت معنی‌داری بود (جدول ۲). نتایج حاصل از مقایسات میانگین در صفات اندازه‌گیری شده نشان داد که با افزایش تنش شوری میزان کلروفیل در ژنوتیپ‌های مختلف تفاوت معنی‌داری داشت (جدول ۳ و ۴). همچنین با افزایش شوری در سطح ۹ دسی‌زیمنس بر متر در تمامی ژنوتیپ‌ها کلروفیل و کاروتنوئید یک روند افزایشی داشت. اما با افزایش تنش شوری روندی کاهشی در تمامی ژنوتیپ‌ها به خود گرفت. این تغییرات کاهشی صفات در ژنوتیپ‌های حساس معنی‌دار بود. اما در ژنوتیپ‌های مقاوم اگرچه روند کاهشی بود ولی با شاهد تفاوت معنی‌داری در کلروفیل b وجود نداشت. با توجه به نتایج به‌دست‌آمده می‌توان اظهار داشت، هنگامی که گیاه در شرایط شور رشد می‌کند، فعالیت فتوسنتزی آن کاهش می‌یابد و در نتیجه، میزان رشد و سطح برگ و محتوای کلروفیل گیاه کاهش پیدا می‌کند (Viera Santos, 2004). علی‌رغم این که گیاهان در میزان تحمل به شوری متفاوت می‌باشند، اما در نهایت شوری سبب کاهش رشد آن‌ها خواهد شد. این کاهش به طور عمده در ارتباط با افت ظرفیت فتوسنتزی بوده که خود می‌تواند به علت کاهش در محتوای کلروفیل باشد (Viera Santos, 2004; Ghogdi *et al.*, 2013). هر دو نوع کلروفیل a و b نسبت به تنش حساس می‌باشند (Scheibe *et al.*, 2009; Farooq, 2005). با اعمال تنش شوری میزان کلروفیل a و b در ژنوتیپ‌ها روند کاهشی داشت و بیشترین تغییرات مربوط به ژنوتیپ‌های حساس بود (جدول ۴). از طرف دیگر، می‌توان اظهار داشت که تحت شرایط شوری مقدار اتیلن افزایش می‌یابد و در نتیجه، به دلیل فعالیت آنزیم کلروفیل‌لاز، کلروفیل گیاه کاهش پیدا می‌کند (Kiani-Viera Pouya and Rasouli, 2014; Ghogdi *et al.*, 2013).

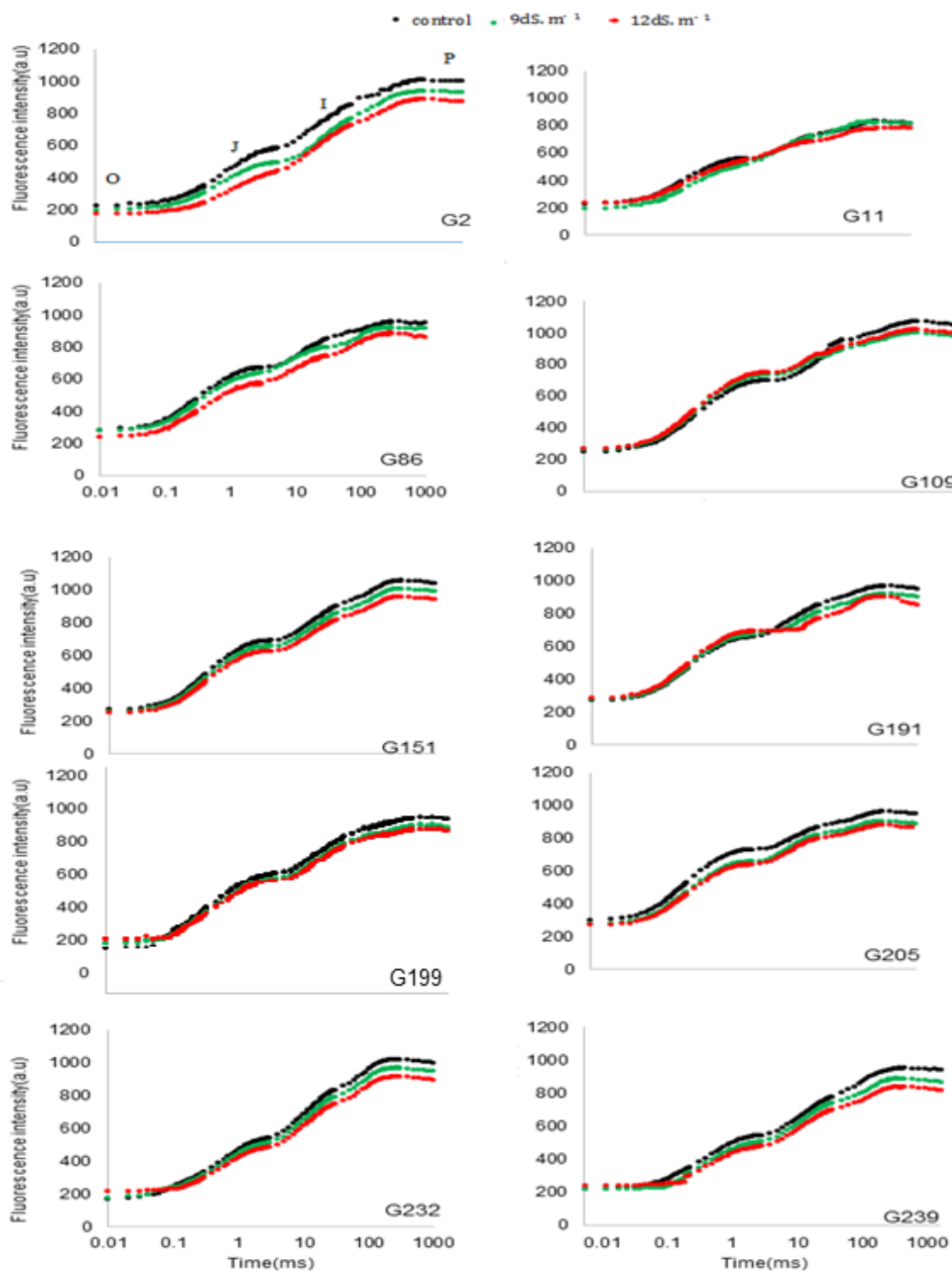
الکترون‌ها در شرایط تنش شدید به دلیل عدم انتقال آن‌ها در زنجیره انتقال الکترون، تجمع پیدا کرده و در ادامه، در فتوسیستم I از طریق واکنش مهلر با اکسیژن ترکیب شده و رادیکال‌های آزادی مانند سوپراکسید و پراکسید هیدروژن تولید می‌کنند و در صورتی که این رادیکال‌ها مهار نشوند سبب تنش اکسیداتیو شده و به دستگاه فتوسنتزی آسیب می‌رسانند (Miyake *et al.*, Aganchich *et al.*, 2009). نتایج پژوهش حاضر، کاهش کارایی عملکرد را در هر ۱۰ ژنوتیپ مورد مطالعه نشان داد و این کاهش در ژنوتیپ‌های حساس، بسیار معنی‌دار بود. در شرایط تنش شوری، شاخص DI_0/RC در تمامی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه افزایش یافت (شکل‌های ۳ و ۴)، اما این افزایش فقط در ژنوتیپ‌های حساس معنی‌دار بود (شکل ۴). لذا می‌توان چنین بیان داشت که افزایش شاخص DI_0/RC نشان‌دهنده‌ی جریان انرژی در مسیرهای مختلف از جمله تولید انواع اکسیژن فعال می‌باشد. این نتایج با یافته‌های حاصل از پژوهش Lotfi و همکاران (۲۰۱۸) مطابقت داشت. از آنجایی که افزایش این شاخص، نشان‌دهنده‌ی جریان انرژی در مسیرهای مختلف از جمله تولید انواع اکسیژن فعال می‌باشد، می‌توان چنین بیان نمود که ژنوتیپ‌هایی که مقدار کمتری از این شاخص را دارند مقاومت بیشتری در برابر تنش‌ها نشان داده‌اند. با افزایش تنش شوری، نسبت ABS/RC افزایش یافت که می‌تواند به دلیل این باشد که شوری باعث کاهش RC شده و بنابراین سبب بهم‌زدن تعادل RC فعال به RC غیرفعال گشته است (Lotfi *et al.*, 2018). در این آزمایش با افزایش شدت شوری نیز دو شاخص TR_0/RC و ET_0/RC افزایش یافتند. نتایج این مطالعه با نتایج Lotfi و همکاران (۲۰۱۸)، Kalaji و همکاران (۲۰۱۶ و ۲۰۱۸) و Mohamed و همکاران (۲۰۱۷) مطابقت داشت. در پژوهش Kalaji و همکاران (۲۰۱۸) سطح بالای منحنی فلورسانس بین F_0 و F_m با افزایش تنش خشکی کاهش یافت. سطح بالای منحنی فلورسانس بین F_0 و F_m متناسب با گنجایش مخزن پذیرنده الکترون یا همان QA در طرف احیاء‌کننده فتوسیستم II می‌باشد. در صورتی که انتقال الکترون از مرکز واکنش به سمت مخزن کینون مسدود شود، مانند زمانی که گیاه در مواجهه با تنش می‌باشد، سطح مذکور به‌شدت کاهش می‌یابد (Miyake, 2010). پارامتر RC/ABS نشان‌دهنده‌ی تراکم مرکز واکنش به ازای مقدار انرژی نوری

را در بین تمامی ژنوتیپ‌ها (هم حساس و هم مقاوم) به لحاظ کاهش کلروفیل نشان داد (جدول ۳). اما بیشترین تغییرات مربوط به ژنوتیپ‌های حساس بود که می‌تواند به خصوصیات ژنتیکی متفاوت این ژنوتیپ‌ها نسبت داده شود. احتمالاً ژنوتیپ‌های متحمل، به علت دارا بودن مکانیسم‌های دفاعی قوی‌تر در مقایسه با ژنوتیپ‌های حساس، در شرایط شوری قادر به حفظ ساختار کلروفیل خود بوده‌اند. بر اساس نتایج به‌دست‌آمده از این تحقیق، بین پارامترهای فلورسانس و محتوای کلروفیل و کاروتنوئید همبستگی بالایی وجود دارد. در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی ژنوتیپ‌های متحمل، از ظرفیت فتوسنتزی بالاتری در شرایط تنش شوری برخوردار بودند. همچنین میزان کاهش کلروفیل‌های a، b، کل و کاروتنوئید در این ژنوتیپ‌ها تفاوت معنی‌داری با شاهد نداشت.

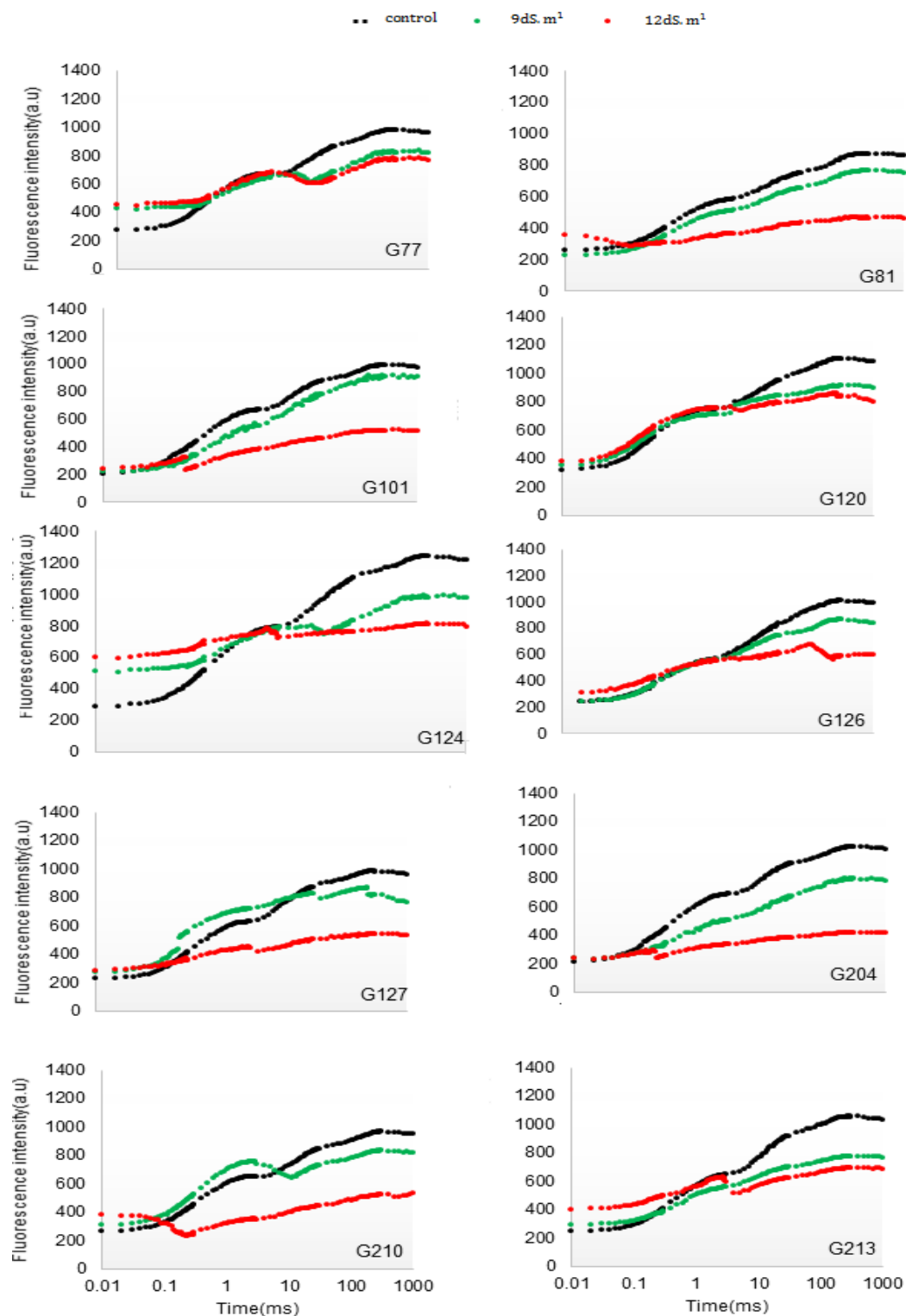
(Santos, 2004). به بیان دیگر، کاهش غلظت کلروفیل از عوامل مهم مؤثر در میزان ظرفیت فتوسنتزی گیاه به شمار می‌رود و افزایش شوری موجب کارایی ضعیف برگ‌ها در انجام فتوسنتز و تشدید صدمات تنش می‌شود. بنابراین کاهش صفات رویشی را می‌توان به کاهش میزان مواد فتوسنتزی برای تأمین رشد سبزینه‌ها نسبت داد. تنش شوری منجر به افزایش غلظت آبسزیک اسید و اتیلن می‌شود که تحریک‌کننده آنزیم کلروفیل‌لاز هستند و به این ترتیب کلروفیل تحت تأثیر این آنزیم تجزیه می‌شود (Orabi *et al.*, 2010). علاوه بر این، تنش شوری باعث باز شدن حلقه‌های پورفیرینی شده و مواد سمی حاصل از این تجزیه به واکوئل منتقل می‌گردد و باعث از بین رفتن رنگ سبز برگ می‌شود (Nguyen *et al.*, 2017; Viera, 2004). نتایج تحقیق حاضر، تفاوت بین ژنوتیپ‌ها

جدول ۱- اطلاعات مربوط به ژنوتیپ‌های مقاوم و حساس

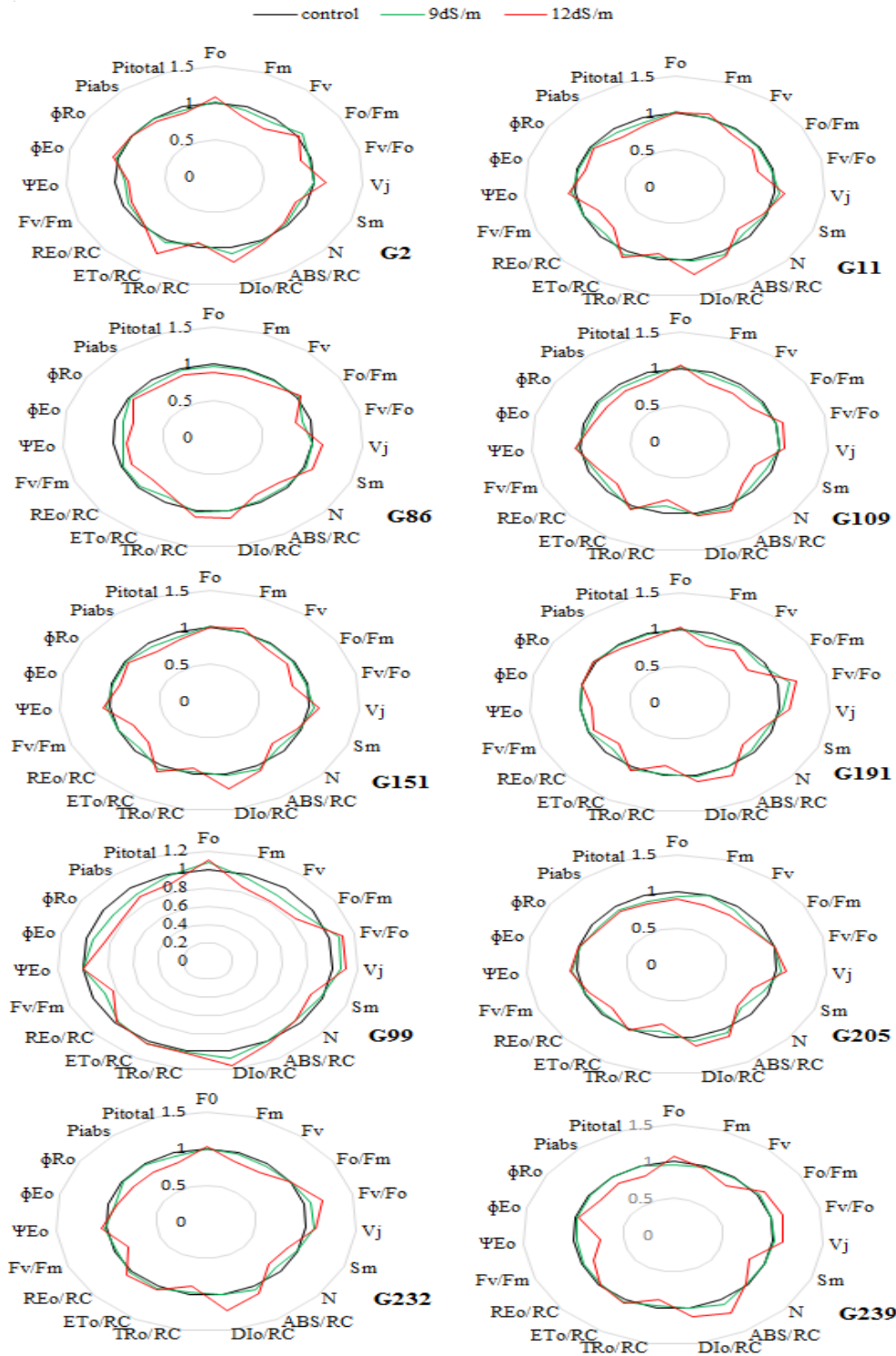
محل جمع‌آوری شده	کد در سیمیت	کد در این پژوهش
-	۳۱۹۹۵۶	۲
سقز	۱۸۷۵۰۵	۱۱
-	۱۸۹۰۴۰	۷۷
-	۱۸۹۱۹۳	۸۱
-	۱۸۹۲۸۰	۸۶
همدان	۱۸۹۹۵۶	۱۰۱
کرمانشاه	۱۹۰۰۹۵	۱۰۹
زنجان	۲۸۳۱۳۸	۱۲۰
مشهد	۲۸۳۴۴۹	۱۲۴
مشهد	۲۸۳۵۵۳	۱۲۶
مشهد	۲۸۳۶۰۲	۱۲۷
ایلام	۳۷۴۱۳۳	۱۵۱
مشهد	۳۷۵۴۵۴	۱۹۱
مشهد	۳۷۵۵۶۵	۱۹۹
کرمان	۳۷۵۶۲۶	۲۰۴
کرمان	۳۷۵۶۵۹	۲۰۵
کرمان	۳۷۵۷۴۳	۲۱۳
اصفهان	۳۷۵۹۶۳	۲۳۲
تهران	۲۴۳۷۲۴۹	۲۳۹



شکل ۱- شدت فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ‌های مقاوم گندم تحت سطوح مختلف شوری پس از ۲۱ روز



شکل ۲- شدت فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ‌های حساس گندم تحت سطوح مختلف شوری پس از ۲۱ روز



شکل ۳- نمودار عنكبوتی پارامترهای فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ‌های مقاوم گندم پس از ۲۱ روز تنش شوری

FV / FO: حداکثر راندمان واکنش انتشار آب و آزادسازی اکسیژن در سمت دهنده فتوسیستم II (این مجموعه بیشترین میزان در نظر گرفته شده پیوند حساس در زنجیره فتوسنتزی انتقال الکترون است)

FM: حداکثر فلورسانس هنگامی که تمام RIIهای فتوسیستم II بسته باشند

Fv: فلورسانس متغیر در زمان t

FV: حداکثر فلورسانس متغیر

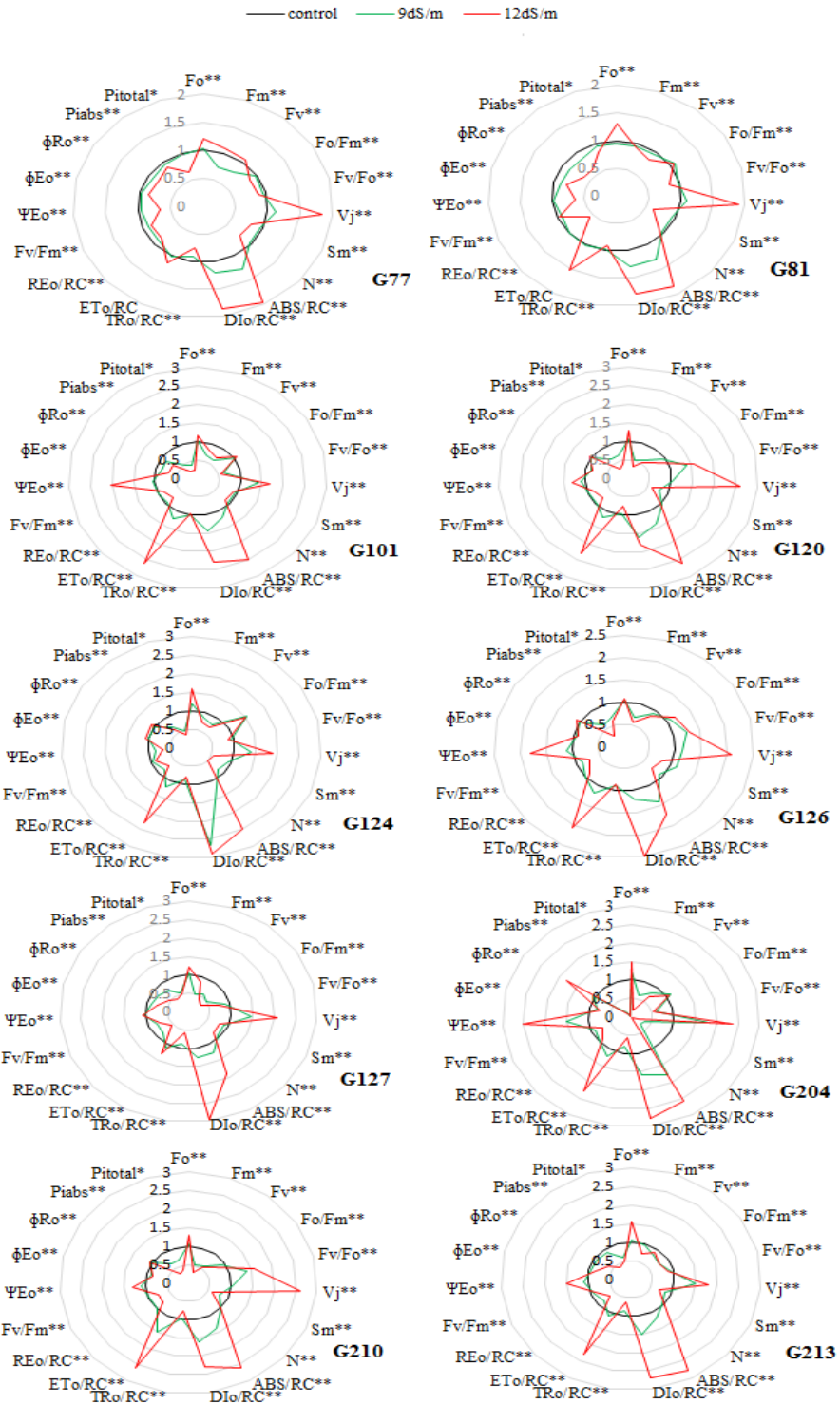
ABS/RC: شار جذب به ازای هر RC فعال
 ET₀/RC: شار انرژی که توسط یک RC فعال در T=0 به دام می‌افتد
 ET₀/RC: میزان انتقال الکترون توسط یک RC فعال در t=0
 DI₀/RC: شار انرژی که توسط RC قطع نمی‌شود و به صورت گرما، فلورسانس یا انتقال به سیستم‌های دیگر در زمان t=0 از بین می‌رود
 ψ₀: احتمال انتقال الکترون در خارج از QA در زمان t=0 (این احتمال وجود دارد که یک اگزیتون RC یک الکترون را به داخل زنجیره انتقال الکترونی در خارج از QA منتقل کند)
 PI_{ABS}: شاخص عملکرد جذب
 PI_{TOT}: شاخص عملکرد کل

VJ: رابطه فلورسانس متغیر در مرحله J (بعد از ۲ میلی‌ثانیه) (این متغیر اطلاعات مربوط به تعداد نسبی RC_S های بسته را به تعداد کل RC_S های که می‌توانند بسته شوند نشان می‌دهد)
 M₀: شیب تقریبی اولیه در هر میلی‌ثانیه از فلورسانس گذرا
 V = f(t) این پارامتر میزان بسته شدن RC های فتوسیستم II را نشان می‌دهد (این پارامتر یک مقدار خالص است، زیرا کاهش QA در نتیجه انتقال در خارج از QA می‌تواند مجدداً اکسیداسیون شود)
 S_M: مساحت کل بالای منحنی OJIP (بازتاب چند برابر کاهش کیفیت QA)
 N: تعداد گردش مالی، یعنی تعداد کاهش کیفیت QA از زمان 0 تا t_{FM}
 N: تعداد دفعات QA را نشان می‌دهد و از زمان 0 به t_{FM} کاهش می‌یابد

جدول ۲- تجزیه واریانس محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های مورد مطالعه تحت تأثیر تنش شوری

منابع تغییر	درجه آزادی	کاروتنوئید	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a
تکرار	۱	۱۰۶۱ ^{ns}	۳/۳	۱/۹۷	۳/۵۵
شوری (a)	۲	۱۳۱۷۴۵ ^{**}	۷۰۹۹/۳۲ ^{**}	۵۴۱/۴۲ ^{**}	۴۴۶۰/۵ ^{**}
خطای a	۲	۳۳۲	۲۴/۵۳ ^{**}	۰/۱۷ ^{**}	۱۶/۷۳ ^{**}
ژنوتیپ (b)	۲۳۹	۸۰۵/۹۹ ^{**}	۳۴/۷ ^{**}	۹/۲۹ ^{**}	۲۱/۱۲ ^{**}
a*b	۴۷۸	۴۴۴/۲۵ ^{**}	۳۳/۲۴ ^{**}	۷/۸ ^{**}	۲۰/۴۴ ^{**}
خطا	۷۱۷	۴۲/۶۲	۲/۱۹	۰/۲۳۸	۱/۴۲
ضریب تغییرات	-	۸/۲۳	۸/۱۰	۳/۲	۷/۱

**،* معنی‌داری در سطح احتمال P ≤ 0.01 و P ≤ 0.05، ns: غیر معنی‌دار



شکل ۴- نمودار عنکبوتی پارامترهای فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ‌های حساس گندم پس از ۲۱ روز تنش شوری
* و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال یک و پنج درصد

جدول ۳- مقایسات میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × شوری بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های مقاوم انتخاب‌شده بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه تحت تنش شوری

ژنوتیپ	تیمار	کلروفیل a (Mg.g ⁻¹ FW)	کلروفیل b (Mg.g ⁻¹ FW)	کلروفیل کل (Mg.g ⁻¹ FW)	کاروتنوئید (Mg.g ⁻¹ FW)
۲	شاهد	۱۶a	۵/۸a	۲۱/۵۸a	۶۷/۴۰b
	۹dS/m	۱۷a	۵/۶a	۲۲۳۶a	۷۲/۴۳a
	۱۲dS/m	۱۴/۷b	۵/۳a	۲۰/۸۶a	۵۳/۳۰c
۱۱	شاهد	۲۰/۳a	۶/۲a	۲۶/۲۵a	۸۹/۵۰ab
	۹dS/m	۲۱/۸a	۵/۳a	۲۷/۵۱a	۹۳/۷۹a
	۱۲dS/m	۱۶/۶۸b	۵/۶a	۲۲/۳۲۸b	۸۶/۶۸ab
۸۶	شاهد	۱۷a	۷/۶a	۲۴/۹۶a	۷۸/۲۴b
	۹dS/m	۱۸/۶a	۶/۳a	۲۴/۸۶a	۸۲/۸۴a
	۱۲dS/m	۱۵/۲b	۶/۱۵a	۲۱/۵۳۸c	۶۶/۶۷c
۱۰۹	شاهد	۱۸/۳۷b	۷/۲a	۲۵/۶۵۷a	۶۸/۵۸ab
	۹dS/m	۲۱/۲a	۶/۵۴a	۲۷/۴۳۵a	۷۳/۵۰a
	۱۲dS/m	۱۸/۵b	۵/۸a	۲۴/۲۳ba	۶۵/۰۵b
۱۵۱	شاهد	۱۷/۳a	۷a	۲۴/۵۳a	۷۸/۵۸a
	۹dS/m	۱۷/۹a	۶/۶۵a	۲۴/۵۵a	۷۹/۷۵a
	۱۲dS/m	۱۶/۸۹a	۵/۸۱a	۲۲/۷۲ba	۷۵/۰۶۸a
۱۹۱	شاهد	۱۷/۲a	۸/۲۱a	۲۵/۵۶۱a	۸۲/۱۶b
	۹dS/m	۱۹a	۷/۲a	۲۶/۲a	۹۶/۵۷۶a
	۱۲dS/m	۱۶/۸a	۶/۵a	۲۳/۶۳ba	۷۷/۳۵b
۱۹۹	شاهد	۱۷/۷a	۷/۱۹a	۲۴/۹۷a	۷۶/۵۸a
	۹dS/m	۱۷/۹a	۶/۸۱a	۲۴/۷۶a	۸۱/۴۶۷a
	۱۲dS/m	۱۶/۹a	۶/۲۱a	۲۳/۱۹a	۷۳/۱۴ab
۲۰۵	شاهد	۱۷/۳۸a	۷/۳۱a	۲۴/۶۹a	۷۱/۴۹۳a
	۹dS/m	۱۸/۰۱a	۶/۳a	۲۴/۶۱a	۷۳/۴۸۰a
	۱۲dS/m	۱۶/۸a	۵/۹a	۲۲/۷a	۷۱/۴۷a
۲۳۲	شاهد	۱۳/۸a	۹a	۲۳/۱۸a	۷۹/۴۴۸ab
	۹dS/m	۱۴/۲a	۸/۸a	۲۳/۸a	۸۶/۱۶a
	۱۲dS/m	۱۲/۶a	۶/۷۱ab	۱۹/۶۳۱b	۷۶/۱b
۲۳۹	شاهد	۱۸/۶۸a	۸/۶a	۲۷/۷۲۸a	۷۹/۳۸ab
	۹dS/m	۱۹/۱a	۸/۲۳a	۲۷/۶۳۳a	۸۲/۹۷۳a
	۱۲dS/m	۱۷/۶a	۷/۵۱a	۲۵/۵۱۱ba	۶۵/۶۶b

حروف مشترک در یک ستون بیانگر عدم اختلاف آماری معنی‌دار است.

جدول ۴- مقایسات میانگین اثر متقابل ژنوتیپ × شوری بر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی ژنوتیپ‌های حساس انتخاب‌شده بین ژنوتیپ‌های مورد مطالعه گندم تحت تنش شوری

ژنوتیپ	تیمار	کلروفیل a (Mg.g-1FW)	کلروفیل b (Mg.g-1FW)	کلروفیل کل (Mg.g-1FW)	کاروتنوئید (Mg.g-1FW)
۷۷	شاهد	۲۱/۸۱a	۹/۳۰a	۲۷/۱۷a	۹۸/۴۷b
	۹dS/m	۱۸/۷۷b	۶/۶۸b	۲۳/۰۶b	۱۰۳/۰۵a
	۱۲dS/m	۱۲/۹۸c	۴/۹۷c	۱۶/۲۴c	۵۷/۸۴c
۸۱	شاهد	۱۷/۰۱a	۵/۵۷a	۲۱/۴۳a	۶۳/۵۱a
	۹dS/m	۱۵/۵۸b	۵/۳۴a	۱۹/۶۰b	۶۱/۷۴b
	۱۲dS/m	۱۱/۷۸c	۵/۳۱a	۱۴/۶۲c	۵۷/۷۶c
۱۰۱	شاهد	۱۹/۹۲b	۶/۲۸b	۲۵/۱۴b	۸۶/۲۲b
	۹dS/m	۲۴/۲۳a	۸/۳۵a	۳۰/۴۷a	۹۱/۱۹a
	۱۲dS/m	۱۱/۹۳c	۶/۳۱b	۱۴/۶۸c	۷۲/۶۰c
۱۲۰	شاهد	۱۹/۱۵a	۱۱/۱۵a	۳۰/۷۲a	۹۵/۶۵۷a
	۹dS/m	۱۴/۲۷b	۷/۵۰b	۱۷/۵۶b	۷۶/۲۴۸b
	۱۲dS/m	۱۲/۶۱c	۵/۸۵c	۱۵/۶۳c	۷۹/۲۳b
۱۲۴	شاهد	۱۹/۲۷a	۸/۸۸a	۲۳/۹۰a	۱۰۱/۷۲a
	۹dS/m	۱۶/۶۷b	۶/۰۸b	۲۰/۹۲b	۸۹/۲۹b
	۱۲dS/m	۱۴/۴۳c	۴/۸۰c	۱۸/۱۸c	۲۹/۳۷c
۱۲۶	شاهد	۱۵/۶۰b	۵/۸۱a	۱۹/۵۷b	۶۹/۲۷b
	۹dS/m	۱۹/۷۷a	۵/۷a	۲۵/۰۳a	۹۰/۷۹a
	۱۲dS/m	۱۷/۴۳b	۴/۳۸a	۱۷/۰۶c	۵۶/۳۶c
۱۲۷	شاهد	۱۸/۵۶a	۵/۵۶a	۲۳/۴۸a	۶۶/۷۲a
	۹dS/m	۱۲/۷۴b	۴/۲ab	۱۶/۰۶c	۶۳/۶۵ab
	۱۲dS/m	۱۷/۵۴a	۳/۱۱b	۲۲/۵۰b	۶۱/۱۸b
۲۰۴	شاهد	۱۵/۳۸b	۵/۶۰ab	۱۹/۳۱b	۶۷/۷۰b
	۹dS/m	۱۸/۷۶a	۶/۸۵a	۲۳/۵۵a	۹۸/۲۳a
	۱۲dS/m	۱۳/۴۲c	۷/۴۸a	۱۶/۴۶c	۱۶/۳۳c
۲۱۰	شاهد	۱۹/۳۰a	۵/۹۱a	۲۴/۳۹a	۷۹/۸۴a
	۹dS/m	۱۶/۴۰b	۶/۲۱a	۲۰/۵۵b	۸۰/۳۰a
	۱۲dS/m	۱۳/۰۶c	۴/۹۱b	۱۶/۳۵c	۱۹/۵۳b
۲۱۳	شاهد	۱۶/۴۹b	۶/۹۷a	۲۰/۵۵b	۸۵/۹۱b
	۹dS/m	۱۸/۵۶a	۶/۹۳a	۲۳/۲۶a	۹۰/۷a
	۱۲dS/m	۱۱/۰۹c	۶/۰۳a	۱۳/۶۲c	۱۲/۹۸c

حروف مشترک در یک ستون بیان‌گر عدم اختلاف آماری معنی‌دار است.

نتیجه‌گیری کلی

درک واکنش‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی گیاهان به تنش و شناسایی مسیرهای تنظیم‌کننده‌ی سازگاری و تحمل گیاهان به تنش یک چالش بزرگ برای محققان علوم گیاهی در جهان است. نتایج پژوهش حاضر نشان داد که نحوه اثر تنش شوری بر مرحله روشنایی فتوسنتز تقریباً در تمام ژنوتیپ‌ها دارای مکانیسم‌های مشابهی است. ژنوتیپ‌های حساس، از نظر تمامی صفات مورد مطالعه تفاوت معنی‌داری با شاهد داشتند اما این تفاوت در ژنوتیپ‌های مقاوم معنی‌دار نشد. بر اساس داده‌های به‌دست‌آمده از این پژوهش، ژنوتیپ‌های مقاوم (G2, G11, G86, G109, G151, G191, G205, G232, G239) نسبت به ژنوتیپ‌های حساس (G77, G81, G101, G124, G126, G127, G204, G210 و G213) از ظرفیت

فتوسنتزی بالاتری تحت شرایط تنش شوری برخوردار بودند. در مقابل، دستگاه فتوسنتزی ژنوتیپ‌های G77, G81, G101, G124, G126, G127, G204, G210 و G213 حساسیت بیشتری به تنش شوری نشان داد. بر اساس نتایج این آزمایش، کاربرد فلورسانس کلروفیل و تجزیه و تحلیل صفات مرتبط با آن می‌تواند به عنوان روشی سریع و غیرمخرب در بررسی واکنش ژنوتیپ‌های گندم به تنش شوری و گزینش ارقام متحمل قابل‌استفاده باشد، اگرچه باید مطالعات بیشتری در این زمینه صورت گیرد.

سپاسگزاری

بدین‌وسیله از آقای دکتر لطفی به پاس زحمات ارزنده ایشان در آنالیز داده‌های فلورسانس کلروفیل تقدیر و تشکر می‌گردد.

منابع

- Aganchich, B., Wahbi, S., Loreto, F. and Centritto, M. 2009. Partial root zone drying: regulation of photosynthetic limitations and antioxidant enzymatic activities in young olive (*Olea europaea*) saplings. *Tree Physiology*, 29: 685-696.
- Berberan-Santos, M.N., Bodunov, E.N. and Valeur, B. 2005. Mathematical functions for the analysis of luminescence decays with underlying distributions 1. Kohlrausch decay function (stretched exponential)-*Chemical Physics*, 315: 171-182.
- Berberan-Santos, M.N., Bodunov, E.N. and Valeur, B. 2007. Luminescence decays with underlying distributions of rate constants: General properties and selected cases-In *Fluorescence of Supermolecules, polymers, and Nanosystems*. Springer, Berlin, Heidelberg, 67-103.
- Chaves, M.M., Flexas, J. and Pincher, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4): 551-560.
- Dąbrowski, P., Baczewska-Dąbrowska A.H. and Kalaji, H.M. 2019. Exploration of Chlorophyll a Fluorescence and Plant Gas Exchange Parameters as Indicators of Drought Tolerance in Perennial Ryegrass- *Sensors*, 19: 27-36.
- Farooq, S. and Azam, F., 2006. The use of cell membrane stability (CMS) technique to screen for salt tolerant wheat varieties. *Journal of plant physiology*, 163(6): 629-637.
- Flowers, T.J. and Colmer, T.D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 179(4): 945-963.
- Ghogdi, E., Borzouei, A., Jamali, S. and Hashempour, N. 2013. Changes in root traits and some physiological characteristics of four wheat genotypes under salt stress. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, 5(8): 838-844.
- Gonçalves, J.F., Santos Jr, U.M., Nina Jr, A.R. and Chevreuil, L.R. 2007. Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayne) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings grown under two irradiance environments. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19: 171-184.
- Hniličková, H., Hnilička, F., Martinková, J. and Kraus, K. 2017. Effects of salt stress on water status, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of rocket. *Plant Soil Environ*, 63: 362-367.
- Kalaji, H.M., Bosa, K. and Kościelniak, J. 2011. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 73: 64-72.

- Kalaji, H.M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brestic, M., Zivcak, M., Samborska, I.A., Cetner, M.D., Łukasik, I., Goltsev, V. and Ladle, R.J. 2016. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 38: 4(1-11).
- Kalaji, H.M. and Loboda, T. 2007. Photosystem II of barley seedlings under cadmium and lead stress. *Plant, Soil and Environment*, 53: 511-516.
- Kalaji, H.M., Rastogi, A., Živčák, M., Brestic, M., Daszkowska-Golec, A., Sitko, K., Alsharafa, K.Y., Lotfi, R., Stypiński, P., Samborska, I.A. and Cetner, M.D. 2018. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. *Photosynthetica*, 56(3): 953-961.
- Kiani-Pouya, A. and Rasouli, F. 2014. The potential of leaf chlorophyll content to screen bread-wheat genotypes in saline condition. *Photosynthetica*, 52(2): 288-300.
- Kobayashi, H., Masaoka, Y. and Sato, S. 2005. Effects of excess magnesium on the growth and mineral content of rice and *Echinochloa*. *Plant Production Science*, 8: 38-43.
- Kocheva, K., Lambrev, P., Georgiev, G., Goltsev, V. and Karabaliev, M. 2004. Evaluation of chlorophyll fluorescence and membrane injury in the leaves of barley cultivars under osmotic stress. *Bioelectrochemistry*, 63: 121-124.
- Kuckenbergh, J., Tartachnyk, I. and Noga, G. 2009. Temporal and spatial changes of chlorophyll fluorescence as a basis for early and precise detection of leaf rust and powdery mildew infections in wheat leaves. *Precision Agriculture*.
- Lotfi, R., Kalaji, H.M., Valizadeh, G.R., Khalilvand Behrozyar, E., Hemati, A., Gharavi-Kochebagh, P. and Ghassemi, A. 2018. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions. *Photosynthetica*, 56(3): 962-970.
- Miyake, C. 2010. Alternative electron flows (water-water cycle and cyclic electron flow\ around PSI) in photosynthesis Molecular mechanisms and physiological functions. *Plant Cell Physiology*, 51: 1951-1963.
- Mohamed, A.K.S., Qayyum, M.F., Abdel-Hadi, A.M., Rehman, R.A., Ali, S. and Rizwan, M. 2017. Interactive effect of salinity and silver nanoparticles on photosynthetic and biochemical parameters of wheat. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 63(12): 1736-1747.
- Munns, R. and Gilliham, M. 2015. Salinity tolerance of crops – What is the cost? *New Phytologist*, 208: 668-673.
- Munns, R., 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 167(3): 645-663.
- Negrão, S., Schmöckel, S.M. and Tester, M. 2017. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*, 119: 1-11.
- Nguyen, H.H., Maneepong, S. and Suraninpong, P., 2017. Effects of potassium, calcium and magnesium ratios in soil on their uptake and fruit quality of pummelo. *Journal of Agricultural Science*, 9.110-121.
- Orabi, S.A. Salman, S.R. and Shalaby, A.F. 2010. Increasing resistance to oxidative damage in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants by exogenous application of salicylic acid and paclobutrazol. *World Journal of Agricultural Sciences* 6: 252 -259.
- Parida, A.K. and Das, A.B. 2005, Salt tolerance and salinity effects on plants. A review, *cotoxicology and Environmental Safety*, 60: 324-349.
- Parry, M.A. and Hawkesford, M.J., 2012. An integrated approach to crop genetic improvement F. *Journal of integrative plant biology*, 54(4): 250-259.
- Porra, R.J., Thompson, W.A. and Kriedemann, P.E. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)- Bioenergetics*, 975: 384-394.
- Qados, A.M.A. 2011. Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.). *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 10(1): 7-15.

- Rao, K.M., Raghavendra, A. and Reddy, K.J. 2006. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants. Springer Science & Business Media.
- Ruiz-Lozano, J.M., Porcel, R., Azcón, C. and Aroca, R. 2012. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *Journal of Experimental Botany*, 63(11): 4033-4044.
- Salama, A.M. and Mona, A.E. 2016. Morphological and anatomical studies of grafting cucumber onto three different wild rootstocks grown under salinity in nutrient film technique system. *International Journal of Advanced Research*, 4: 583-595.
- Santos, C.M., Ribeiro, R.V., Magalhães Filho, J.R., Machado, D.F.S.P. and Machado, E.C. 2011. Low substrate temperature imposes higher limitation to photosynthesis of orange plants as compared to atmospheric chilling. *Photosynthetica*, 49(4): 546-554.
- Scheibe, R., Backhausen, J.E., Emmerlich, V. and Holtgreffe, S. 2005. Strategies to maintain redox homeostasis during photosynthesis under changing conditions. *experimental botany*, 56(416):1481-1489.
- Shah, S.H., Houborg, R. and McCabe, M.F. 2017. Response of chlorophyll, carotenoid and SPAD-502 measurement to salinity and nutrient stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agronomy*, 7(3): 61.
- Tester, M. and Davenport, R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany*, 91(5): 503-527.
- Viera Santos, C. 2004. Regulation of chlorophyll biosynthesis and degradation by salt stress in sunflower leaves. *Scientia Horticulturae*, 103(1): 93-99.
- Yeo, A., Caporn, S. and Flowers, T. 1985. The effect of salinity upon photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.): gas exchange by individual leaves in relation to their salt content. *Journal of Experimental Botany*, 36: 1240-1248.
- Zlatev, Z. and Yordanov, T. 2004. Effect of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulgarian Journal of Plant Physiology*, 30: 3-18.

Comparison of photosystem II yield in Iranian native wheat genotypes using chlorophyll fluorescence parameters under salinity stress

Ameneh Ghasemi Masarmi¹, Mahmood Solouki^{*2}, Saber Golkari³, Nafiseh Mahdinezhad⁴, mohamed Hazem Kalaji⁵, Baratali Fakheri⁶, Mitra Jabbari⁷

1. Ph.D. student, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran

2*. Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran

3. Associate Professor, Department of Dryland Agricultural Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization, Maragheh, Iran

4. Associate Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran

5. Professor, Institute of Technology and Life Sciences (ITP), Poland

6. Professor, Department of Plant Breeding and Biotechnology, Faculty of Agriculture, University of Zabol, Zabol, Iran

7. Assistant Professor, Faculty of Agriculture, Higher Education Complex of Saravan, Iran

Received: 22-09-2021

Accepted: 04-01-2022

Abstract

One of the important abiotic stresses in the arid and semi-arid world, including Iran, is soil and water salinity that reduces crop yield. Determination of damage amount of salinity stress to crops such as wheat is also essential. Since chlorophyll fluorescence analysis has become an important tool in fundamental and applied research in the field of plant physiology and agronomy, this experiment was conducted to investigate the effect of salinity on chlorophyll fluorescence of 240 wheat genotypes at three levels of salinity (0, 9, 12 dS.m⁻¹) in greenhouse conditions. After 21 days of salinity stress, chlorophyll fluorescence parameters and related transients (Fo, Fv, Fm, Fv/Fm, Vj, PI, Fv/Fo, and ABS/RC) and the photosynthetic pigments were measured. All photosynthetic pigments decreased after salinity stress, and this decrease was significant in susceptible genotypes. Salinity also significantly reduced the quantum yield of photosystem II (Φ PSII) and the maximum quantum yield of photosystem II (Fv/Fm) and significantly increased the ABS/RC, Fo, and Vj parameters in susceptible genotypes.

Keywords: Fluorescence parameters, photosynthetic pigments, performance index, photosystem II quantum yield

*Corresponding Author Email: mahmood.soloki@gmail.com