

بررسی تأثیرات تنش شوری بر عملکرد زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در گونه‌های متفاوت گیاه مریم‌گلی از طریق روش JIP-تست

ندا باغ عنایت^۱، گیتی برزین^۱، مجتبی جعفری نیا^{۲*}، لیلا پیشکار^۱ و ملیحه انتظاری^۳

^۱ گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد اسلامشهر، اسلامشهر، ایران ^۲ گروه زیست‌شناسی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد مرودشت، مرودشت، ایران ^۳ گروه زیست‌شناسی، واحد تهران پزشکی، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۹/۰۷/۲۸، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۴۰۰/۰۱/۳۱)

چکیده

تنش شوری می‌تواند رشد و ترکیب متابولیت‌های ثانویه در گیاهان دارویی را تحت تأثیر قرار دهد. گیاه مریم‌گلی یک گیاه مهم دارویی و اقتصادی در سطح دنیا است که گونه‌های متفاوتی از آن در ایران می‌روید. در پژوهش حاضر آزمایشی به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی در ده تکرار به اجرا درآمد. تأثیرات غلظت‌های متفاوت شوری شامل صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم بر روی عملکرد برخی اجزای زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در دو گونه حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی از طریق روش JIP-تست مورد بررسی قرار گرفت. نتایج این تحقیق نشان داد که با افزایش غلظت شوری از فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب (Fv/Fo) در هر دو گونه کاسته شده است، اما این کاهش در گونه حساس *Salvia officinallis* بیشتر از گونه مقاوم بوده است. شوری همچنین سبب کاهش انتقال الکترون به پذیرنده‌های الکترون (ψ_o ، ϕ_{Eo} و ϕ_{Po})، انتقال الکترون به فتوسیستم I (ϕ_{Ro}) شد و میزان مراکز فعال واکنش (RC/CS) و شاخص کارایی انتقال الکترون از فتوسیستم II تا I (PI_{total}) با افزایش غلظت شوری کاهش یافت. همچنین نتایج این تحقیق نشان داد که تأثیرات منفی تنش شوری بر این پارامترها در گونه حساس مریم‌گلی (*Salvia officinallis*) بیش از گونه مقاوم (*Salvia verticillata*) بوده است.

کلمات کلیدی: شوری، انتقال الکترون، مریم‌گلی

مقدمه

فیزیولوژیک گیاه اختلال ایجاد نماید که از آن جمله می‌توان به کاهش رشد در نتیجه اختلال در تعادل و جذب مواد غذایی، اختلال در متابولیسم اسیدهای آمینه و پروتئین‌ها، کاهش سطح انرژی سلولی و اختلال در فتوسنتز اشاره نمود (Toscano et al., 2019). فتوسنتز از مهم‌ترین فرایندهای فیزیولوژیکی در گیاهان است که تحت تأثیر تنش شوری قرار می‌گیرد. تنش شوری می‌تواند با کاهش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی، کاهش سطح برگ، تغییر در فعالیت آنزیم‌ها و آسیب‌های اکسیداتیو

گیاهان در طول زندگی خود با انواع متفاوتی از تنش‌ها مواجه هستند. این تنش‌ها می‌تواند رشد و نمو گیاهان را محدود کرده و باعث کاهش محصول و عملکرد آن‌ها شود. تنش شوری از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که از طریق ایجاد اثرات ویژه یونی، تغییر شرایط اسمزی و ایجاد عدم تعادل در جذب مواد غذایی می‌تواند اثرات منفی خود را بر گیاه و متابولیسم آن اعمال نماید. شوری می‌تواند در بسیاری از فرایندهای

*نویسنده مسئول، نشانی پست الکترونیکی: Jafarina33@gmail.com

ناشی از تنش به غشاهای فتوستتزی بر فتوستتزر مؤثر باشد (Sharma et al., 2019). در اکثر گیاهان، پاسخ به شرایط استرس وابسته به توانایی سیستم فتوستتزی در پاسخ به تنش‌هاست و مخصوصاً فتوسیستم II نقش مهمی را در این زمینه ایفا می‌کند (Yang et al., 2020; Dabrowski et al., 2019; Arslan et al., 2020). روش‌های متفاوتی برای بررسی عملکرد سیستم فتوستتزی در گیاهان وجود دارد که از آن جمله می‌توان به اندازه‌گیری میزان فتوستتزر، میزان تبادل گازهای فتوستتزی، میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای، اندازه‌گیری عملکرد گیاه براساس تولید ماده و اندازه‌گیری میزان کلروفیل *a* اشاره کرد. شرایط تنش می‌تواند موجب تغییر خصوصیات و میزان کلروفیل *a* شود (Jafarinia and Shariati, 2012). محققان زیادی ارتباط بین تغییرات کلروفیل *a* و نحوه تغییرات فتوسیستم II و زنجیره انتقال الکترون فتوستتزی را بررسی کرده‌اند. ارتباط بین فلورسانس کلروفیل *a* و تغییرات فتوستتزی را اثر کائودسکی می‌گویند (Kautsky and Hirsch, 1931). برای اولین بار Strasser و Strasser (۱۹۹۵) با معرفی روش JIP تست این ارتباط را نشان دادند. براساس این روش اطلاعات اولیه حاصل از اندازه‌گیری کلروفیل *a* از طریق نرم‌افزارهای مخصوصی به پارامترهای بیوفیزیکی تبدیل می‌شود که می‌تواند تفاسیر فیزیولوژیکی جالبی در مورد نحوه انتقال الکترون و فعالیت فتوستتزی در زنجیره انتقال الکترون به‌خصوص در فتوسیستم II ارائه دهد که بیانگر بسیاری از اتفاقات فیزیولوژیک باشد که گیاه در شرایط مختلف با آن مواجه است. Strasser و همکاران (۲۰۰۴) چگونگی استفاده از این روش را منتشر کردند (Strasser et al., 2004). محققان زیادی تاکنون با استفاده از این روش تأثیر عوامل متفاوت بر نحوه عملکرد فتوسیستم II و زنجیره انتقال الکترون فتوستتزی گیاهان مختلف را بررسی کرده‌اند. در زمینه تنش شوری نیز مطالعات زیادی انجام شده است که در ادامه به تعدادی از آن‌ها اشاره می‌شود. Xia و همکاران (۲۰۰۴) با استفاده از روش JIP تست مشخص کردند که تنش شوری باعث کاهش عملکرد کوانتومی واکنش‌های اولیه فتوشیمیایی در گیاه *Ulva lactuca*

شد. همچنین میزان مراکز فعال واکنش و میزان انتقال الکترون با افزایش تنش شوری نسبت به تیمارهای شاهد کاهش یافت. در تحقیقی دیگر توسط Hua و همکاران (۲۰۰۶) بر روی گیاه جو عملکرد کمپلکس تجزیه‌کننده آب در شرایط تنش اسمزی ۵۳/۳٪ کاهش نسبت به شاهد را نشان داد. نتایج تحقیقات Mehta و همکاران (۲۰۱۰) مشخص کرد که در گیاه گندم تنش شوری سبب کاهش جذب فوتون‌های نوری در سیستم فتوستتزی و انتقال الکترون در زنجیره شده است. همچنین نتایج تحقیقات آن‌ها نشان داد که قسمت دهنده الکترون در سیستم فتوستتزی بیشتر از قسمت گیرنده الکترون در سیستم فتوستتزی به تنش شوری حساس است. در تحقیق دیگری که در ۲۰۱۲ توسط Jafarinia و Shariati بر روی گیاه کلزا انجام گرفت مشخص گردید که تنش شوری کوتاه‌مدت بیشتر قسمت گیرنده الکترون در سیستم فتوستتزی گیاه کلزا را هدف می‌گیرد، ولی با افزایش طولانی‌مدت تنش شوری قسمت‌های دهنده الکترون همچون مراکز واکنش و کمپلکس تجزیه‌کننده آب تحت تأثیر تنش شوری دچار کاهش عملکرد می‌شود. نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که تنش شوری می‌تواند سبب تبدیل تعدادی از مراکز فعال واکنش به مراکز غیرفعال واکنش در فتوسیستم II شود و عملکرد زنجیره انتقال الکترون فتوستتزی کاهش یابد. در پژوهشی که توسط Yang و همکاران (۲۰۲۰) بر روی گیاه گوجه‌فرنگی انجام گرفت، مشخص شد که تأثیر هم‌زمان تنش خشکی و شوری بر روی گیاه گوجه‌فرنگی سبب کاهش فعالیت فتوسیستم II و فتوسیستم I می‌شود این کاهش سبب شد که فرآیندهای متفاوتی در سیستم فتوستتزی این گیاه در تأثیر قرار گیرد که از آن جمله می‌توان به کاهش عملکرد فتوسیستم II اشاره کرد که نتوانست انرژی لازم برای تهییج مراکز واکنش را مهیا نماید که مرتبط با کاهش کلروفیل‌های آنتن و کارایی کمتر انتقال انرژی به مراکز واکنش بود. گرچه بیشتر تحقیقات بر روی گیاهان زراعی متمرکز شده است اما در سال‌های اخیر استفاده از گیاهان دارویی به‌علت اثرات مضر داروهای شیمیایی مورد توجه قرار گرفته است. گیاه مریم‌گلی گیاهی از خانواده نعنائیان

(Lamiaceae) است. جنس *Salvia* از خانواده نعنائیان شامل صدها گونه است که در سراسر دنیا پراکنده شده است. ۵۸ گونه از این جنس در ایران یافت می‌شود که ۱۷ گونه‌اش بومی ایران است. خواص درمانی متعددی از گونه‌های مختلف این جنس گزارش شده است. امروزه مریم‌گلی به‌عنوان آنتی‌باکتریال، ضدقارچ، ضدویروس، ضدتعرق، پایین‌آورنده فشار خون، ضدالتهاب، قابض، افزایش‌دهنده اشتها و مدر مورد استفاده قرار می‌گیرد (Karami et al., 2015). با توجه به اینکه کشور ایران دارای زمین‌های شور بسیاری است لزوم یافتن گیاهانی که توانایی رشد بهتر در این زمین‌ها را دارند حائز اهمیت است. گیاهان دارویی با داشتن توانایی ویژه در ساختن مجموعه‌ای از ترکیبات دفاعی و آنتی‌اکسیدانی می‌توانند تحمل بیشتری نسبت به شرایط نامساعد محیطی داشته باشند و نسبت به گیاهان زراعی تحمل بیشتری را نشان دهند. کمبود نزولات جوی نیز در سال‌های اخیر مزید بر علت شده است تا با تغییر الگوی کشت و جایگزینی گیاهان دارویی مناسب به جای گیاهان زراعی بتوان به کشاورزان در کشت موفق و درآمدزایی کمک نمود. شناسایی گونه‌های دارویی متحمل به شرایط تنش شوری می‌تواند سبب افزایش عملکرد کشت گیاهان دارویی شود. از طرف دیگر استفاده از روش‌هایی مثل JIP تست که بتواند فعالیت‌های متفاوت گیاه را در شرایط زنده بررسی کند و در حداقل زمان ممکن گونه‌های مقاوم را بدون نیاز به تست‌های آزمایشگاهی شناسایی نماید از محاسن این روش است. با توجه به اهمیت تنش شوری و همچنین اهمیت دارویی گیاه مریم‌گلی و لزوم استفاده از روش‌های جدیدتر و دقیق‌تر برای بررسی سیستم فتوسنتزی، در این تحقیق اثرات تنش شوری بر سیستم فتوسنتزی گیاه مریم‌گلی با استفاده از روش JIP-test مورد بررسی قرار خواهد گرفت.

مواد و روش‌ها

منابع تهیه بذر، نحوه آزمایش و طرح آزمایش: این تحقیق در طی سال‌های ۱۳۹۷ تا ۱۳۹۸ در گلخانه دانشگاه آزاد اسلامی واحد مرودشت انجام گرفت. برای انجام این طرح، آزمایشی به

صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی اجرا گردید. برای انجام این پژوهش، بذره‌های دو گونه حساس (*Salvia officinalis*) و مقاوم (*Salvia verticillata*) گیاه مریم‌گلی از شرکت پاکان بذر اصفهان تهیه گردید.

نحوه اعمال تنش شوری: برای انجام این آزمایش از کشت گیاهان در گلدان استفاده گردید. به این منظور ۸۰ گلدان یک کیلوگرمی تهیه و در هر کدام مقدار یک کیلوگرم خاک اضافه گردید. غلظت‌های صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم به‌عنوان سطوح تنش شوری در نظر گرفته شدند و ۱۰ گلدان برای هر گونه و تیمار شوری آماده شد (دو گونه $\times$ چهار سطح شوری $\times$ ده تکرار). برای انجام پژوهش ابتدا در هر گلدان سه عدد بذر کاشته شد و بعد از رشد گیاهچه‌ها بعد از دو هفته تنک‌سازی انجام و تعداد گیاهچه‌ها به یک عدد در هر گلدان کاهش یافت. بعد از هفته دوم و در مرحله چهار برگی اعمال تیمارهای شوری آغاز گردید. به این منظور هر کیلوگرم خاک معادل یک لیتر آب در نظر گرفته شد و مقدار نمک مورد نیاز برای تأمین غلظت مشخص از طریق حل در یک لیتر آب به خاک هر گلدان در ۷ روز متوالی و روزانه حدود ۱۵۰ سی‌سی اضافه گردید. جهت جلوگیری از خروج نمک همراه آب، میزان آبیاری در حدی تنظیم گردید که هیچ آبی از ته ظرف خارج نشود. در آبیاری‌های بعدی نیز از آب معمولی استفاده شد و دقت گردید که آبی از گلدان خارج نشود تا مقدار نمک موجود در خاک تغییر نکند. یک ماه پس از اعمال تنش و هنگامی که اثرات تنش شوری مشخص گردید با استفاده از دستگاه (Plant Efficiency Analyzer, Handy PEA (Hansatech, UK میزان فلورسنس کلروفیل *a* در برگ گیاهان اندازه‌گیری شد.

نحوه اندازه‌گیری فلورسنس کلروفیل *a*: جهت بررسی اثر شوری بر فلورسنس کلروفیل *a* گیاه مریم‌گلی از اطلاعات حاصل از موج OJIP که از نوردهی به نمونه‌های سازگار شده به تاریکی منتشر می‌شود، استفاده گردید. اندازه‌گیری فلورسنس کلروفیل *a* با استفاده از دستگاه Handy PEA انجام شد. به این منظور ابتدا برگ‌های مشخصی از گیاهان شاهد و

جدول ۱- پارامترهای بیوفیزیکی استخراج شده از اطلاعات اولیه فلورسنس کلروفیل *a*

پارامتر	تعریف پارامتر
Fv/Fo	میزان فعالیت کمپلکس تجزیه کننده آب
ϕDo	میزان اتلاف انرژی در کلروفیل های آنتن
ϕPo	میزان انتقال الکترون از مراکز واکنش به اولین پذیرنده الکترون
ψo	میزان انتقال الکترون از QA به QB در فتوسیستم II
ϕEo	میزان انتقال الکترون از QB به زنجیره انتقال الکترون پس از QB
ϕRo	میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در فتوسیستم I
RC/CS	میزان مراکز فعال واکنش در سطح برگ مورد بررسی (۴ میلی متر مربع)
PI _{total}	شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I

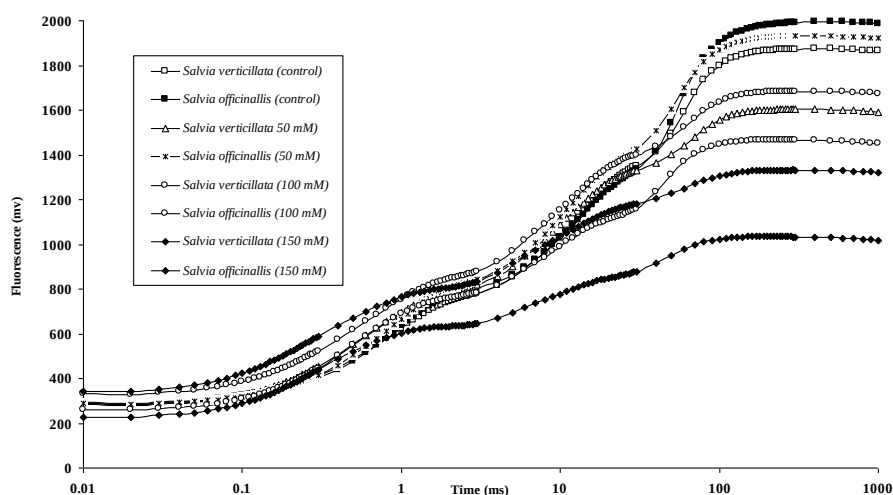
تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر Fv/Fo
(میزان فعالیت کمپلکس تجزیه کننده آب) در گونه های حساس و مقاوم گیاه مریم گلی: شکل ۲ به بررسی اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر پارامتر Fv/Fo (میزان فعالیت کمپلکس تجزیه کننده آب) در گونه های حساس و مقاوم گیاه مریم گلی می پردازد. همچنین نتایج ارائه شده در جدول ۲ میزان درصد تغییرات این پارامتر را در سطوح متفاوت شوری نسبت به شاهد در این دو گونه مشخص می کند. نتایج این نمودار و جدول مشخص می کند که با افزایش سطح تنش شوری از میزان فعالیت کمپلکس تجزیه کننده آب در هر دو گونه کاسته شده است، اما این کاهش در گونه *S. officinallis* بسیار بیشتر بوده است. نتایج نشان می دهد در بالاترین سطح تنش میزان کاهش فعالیت کمپلکس در گونه *S. verticillata* ۹۳/۳۰ درصد نسبت به شاهد بوده است، در صورتی که در گونه *S. officinallis* میزان کاهش این پارامتر نسبت به شاهد تقریباً دو برابر و به میزان ۱۵/۵۹ بوده است. نتایج مشخص می کند که گونه *S. officinallis* به مقدار بیشتری تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفته است و کمپلکس تجزیه کننده آب در گونه *S. officinallis* آسیب بیشتری دیده است. نتایج نشان داد تنش شوری عملکرد کمپلکس تجزیه کننده آب را کاهش داده است. علت این امر می تواند جدا شدن منگنز از کمپلکس تجزیه کننده آب و غیرفعال شدن کمپلکس و در نتیجه آن ممانعت از انتقال الکترون از این کمپلکس تجزیه کننده آب به پذیرنده

تحت تیمار در موقعیت های یکسان فیلوتاکیسی انتخاب و گیره های مخصوصی به آنها اتصال یافت. پس از نوردهی توسط دستگاه میزان اندازه گیری و داده ها به کامپیوتر منتقل گردید. در مرحله بعد با استفاده از نرم افزار Biolyzer HP4 و با استفاده از روشی موسوم به JIP-test اطلاعات اولیه فلورسنس به پارامترهای بیوفیزیکی (که به همراه تعریف آنها در جدول ۱ ذکر شده است) تبدیل و در نهایت پارامترهای ذکر شده مورد بررسی قرار گرفت (Strasser et al., 2004).

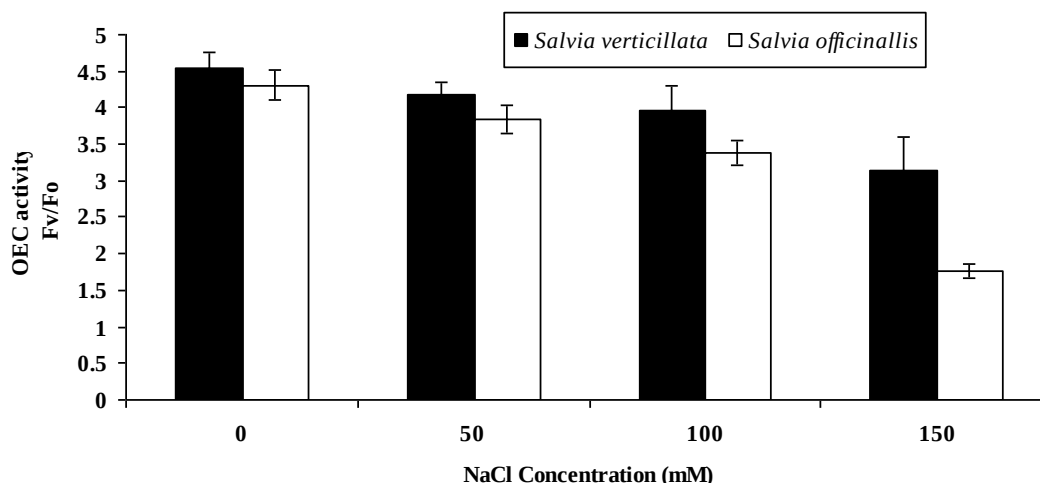
برای تجزیه و تحلیل داده ها و رسم نمودارها از نرم افزارهای Biolyzer HP4، SPSS و Excel استفاده گردید.

نتایج و بحث

نتایج مربوط به تغییرات کلروفیل *a* در گونه های حساس و مقاوم مریم گلی در سطوح متفاوت شوری در حد فاصل شروع نوردهی تا یک ثانیه پس از نوردهی در شکل ۱ نشان داده است. نتایج این شکل نشان می دهد که میزان ساطع شده از کلروفیل *a* در گونه های حساس و مقاوم مریم گلی در غلظت های صفر، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم با هم متفاوت است. تبدیل میزان کلروفیل *a* در این یک ثانیه به پارامترهای بیوفیزیکی می تواند نحوه تغییرات دستگاه فتوسنتزی را در قسمت های متفاوت این دستگاه به خوبی نشان دهد که نتایج و تفسیر علت تغییرات برخی از این پارامترها در ادامه توضیح داده خواهد شد.



شکل ۱- تغییرات کلروفیل a در سطوح متفاوت شوری در گونه‌های متفاوت گیاه مریم گلی



شکل ۲- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین F_v/F_o (میزان فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم گلی. مقادیر میانگین $\pm$ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

یک ساله‌ای که به مدت ۳۶ روز تحت تنش اسمزی قرار گرفته بودند با کاهش انتقال الکترون در زنجیره‌های فتوستتزی خود مواجه، که این کاهش انتقال الکترون در نهایت باعث کاهش سطح انرژی‌تیکی سلول‌های مزوفیل شده و توانایی گیاه برای مقابله با تنش را کاهش داده است. همچنین آسیب به کمپلکس تجزیه‌کننده آب و افزایش مراکز غیرفعال واکنشی در سیستم فتوستتزی در نتیجه تنش خشکی در گیاه کائوچو مشاهده گردید. نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۸) در بررسی اثرات تنش‌های اسمزی شامل شوری و خشکی را بر تغییرات

بعدی الکترون (YZ)، در اثر تنش باشد. همچنین آسیب‌های اکسیداتیو حاصل از تنش شوری به پروتئین‌های سازنده این کمپلکس هم می‌تواند از دلایل کاهش فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب باشد (Ait et al., 2006). نتایج Kalaji و همکاران (۲۰۱۰) نیز کاهش فعالیت این کمپلکس را هفت روز پس از اعمال تنش شوری در گیاه جو تأیید می‌کند. در تحقیقی که توسط Falqueto و همکاران (۲۰۱۷) انجام گرفت اثرات تنش اسمزی را بر گیاه کائوچو از طریق روش JIP تست مورد بررسی قرار دادند. نتایج تحقیقات آن‌ها نشان داد که گیاهان

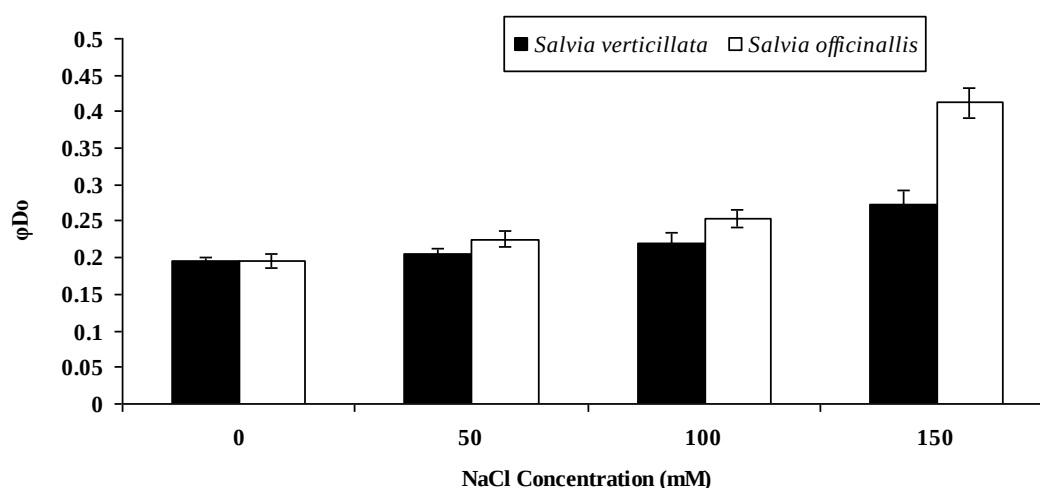
جدول ۲- میانگین درصد تغییرات متفاوت فتوستتزی نسبت به شاهد در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی در سطوح متفاوت شوری

درصد تغییرات نسبت به شاهد در سطوح متفاوت شوری			گونه	پارامتر مورد بررسی
۱۵۰mM	۱۰۰mM	۵۰mM		
-۳۰/۹۳ ^{bc}	-۱۲/۷۹ ^{de}	-۷/۹۲ ^e	<i>Salvia verticillata</i>	FV/F0 (فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب)
-۵۹/۱۵ ^a	-۲۱/۴۴ ^{cd}	-۱۰/۸۳ ^e	<i>Salvia officinallis</i>	
۳۹/۴۴ ^b	۱۱/۹۱ ^c	۴/۶۵ ^d	<i>Salvia verticillata</i>	ϕ Do (میزان اتلاف انرژی در کلروفیل‌های
۱۱۱/۵۵ ^a	۳۰/۰۴ ^b	۱۵/۷۰ ^c	<i>Salvia officinallis</i>	آنتن)
-۴۴/۳۱ ^b	-۱۴/۸۴ ^d	-۱/۵۲ ^e	<i>Salvia verticillata</i>	ϕ Po (میزان انتقال الکترون از مراکز P ₆₈₀ به
-۷۱/۴۲ ^a	-۴۲/۰۴ ^b	-۲۷/۱۴ ^c	<i>Salvia officinallis</i>	اولین پذیرنده الکترون فتوفایتین و QA)
-۳۶/۴۴ ^b	-۱۶/۰۸ ^c	-۴/۴۲ ^d	<i>Salvia verticillata</i>	ψ o (میزان انتقال الکترون از QA به QB در
-۵۴/۳۰ ^a	-۳۰/۴۱ ^b	-۱۶/۴۵ ^c	<i>Salvia officinallis</i>	فتوسیستم II)
-۴۱/۳۳ ^b	-۱۸/۳۱ ^c	-۵/۸۷ ^d	<i>Salvia verticillata</i>	ϕ Eo (میزان انتقال الکترون از QB به زنجیره
-۶۳/۹۲ ^a	-۳۴/۰۸ ^b	-۱۸/۵۷ ^c	<i>Salvia officinallis</i>	انتقال الکترون پس از QB)
-۵۵/۸۰ ^a	-۴۱/۷۳ ^b	-۱۵/۸۹ ^c	<i>Salvia verticillata</i>	ϕ Ro (میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در
-۶۳/۵۰ ^a	-۴۴/۴۵ ^{ab}	-۳۴/۶۷ ^b	<i>Salvia officinallis</i>	سمت فتوسیستم I)
-۴۷/۹۰ ^b	-۲۲/۹۲ ^c	-۳/۱۰ ^d	<i>Salvia verticillata</i>	RC/CS (میزان مراکز فعال واکنش در سطح
-۷۶/۸۸ ^a	-۱۴/۹۸ ^c	-۱۸/۴۹ ^c	<i>Salvia officinallis</i>	برگ مورد بررسی (۴ میلی‌متر مربع))
-۶۲/۰۲ ^b	-۵۱/۸۹ ^c	-۲۵/۰۱ ^d	<i>Salvia verticillata</i>	PI _{total} (شاخص کارایی دستگاه فتوستتزی از
-۸۳/۱۳ ^a	-۶۷/۷۴ ^b	-۴۱/۳۱ ^c	<i>Salvia officinallis</i>	ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I)

حروف مشابه در مورد هر پارامتر نشانگر معنی‌دار نبودن اختلاف در سطح ۵ درصد و براساس آزمون دانکن است.

تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر ϕ Do (میزان اتلاف انرژی در کلروفیل‌های آنتن) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج شکل ۳ و جدول ۲ مشخص می‌کند که با افزایش تنش شوری میزان اتلاف انرژی در کلروفیل‌های آنتن در گیاه مریم‌گلی افزایش پیدا کرده است. افزایش میزان اتلاف انرژی در کلروفیل‌های آنتن در تمامی تیمارها در گونه *S. officinallis* بیش از گونه *S. verticillata* بوده است. به‌طوری‌که در گونه *S. verticillata* با افزایش سطوح شوری به ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار به‌ترتیب ۴/۶۵، ۱۱/۹۱ و ۳۹/۴۴ درصد افزایش نسبت به تیمار شاهد مشاهده شده است. اما این افزایش در گونه *S. officinallis* به‌ترتیب برابر با ۱۵/۷۰، ۳۰/۰۴ و ۱۱۱/۵۵ درصد افزایش نسبت به شاهد بوده است. نتایج نشان داد اتلاف انرژی با افزایش مقدار

کلروفیل *a* در گیاه زیرفون برگ کوچک نشان داد که روش JIP تست، به‌خوبی می‌تواند تأثیرات تنش اکسیداتیو را بر این گیاه را در سیستم فتوستتزی ردیابی نماید. نتایج تحقیقات این محققین نشان داد که تنش شوری و خشکی سبب آسیب به کمپلکس تجزیه‌کننده آب در سیستم فتوستتزی این گیاه می‌شوند. همچنین نتایج تحقیقات Oukarroum و همکاران (۲۰۰۷) بر روی گیاه جو نیز منطبق با نتایج این تحقیق است. در تحقیقی دیگر توسط Hua و همکاران (۲۰۰۶) کاهش فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب در گیاه جو را به میزان ۵۳/۳٪ در شرایط تنش خشکی نشان دادند. نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که یکی از نقاط هدف در تنش خشکی و شوری کمپلکس تجزیه‌کننده آب است که این آسیب در تنش شوری بیشتر است.



شکل ۳- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین ϕDo (میزان اتلاف انرژی در کلروفیل‌های آنتن) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

کاهش خصوصیات پیوستگی و ارتباط در سیستم‌های جمع‌کننده نور در فتوسیستم II می‌شوند (Singh-Tamor and Chen, 2013). (Jajoo, 2013). Chen و همکاران (۲۰۱۳) با مطالعاتی بر روی گیاه Tallfescue تحت تنش گرما انجام دادند. آن‌ها پی بردند که دو پروتئین با جرم مولکولی ۴۳ و ۴۷ کیلودالتونی (CP_{43} و CP_{47}) که جزء کمپلکس جمع‌کننده نور هستند و با کلروفیل α و β کاروتن در ارتباط‌اند، وظیفه انتقال انرژی به مراکز واکنش فتوسیستم II را دارند و در تنش‌ها این کمپلکس‌ها از مراکز واکنش جدا شده و در نتیجه تعداد مراکز فعال واکنش کاهش می‌یابد. بیان کمتر ژن‌های $PsbC$ و $PsbB$ شده و در نتیجه دو پروتئین CP_{43} و CP_{47} کاهش یافته و منجر به کاهش مراکز فعال واکنش و در نهایت افزایش اتلاف انرژی می‌شود. افزایش اتلاف انرژی با تنش‌ها در تحقیقات پیشین نیز مورد تأیید است. (Mehta et al., 2010; Kalaji et al., 2016; Oukarroum et al., 2007). نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که تنش خشکی و شوری می‌توانند اتلاف انرژی را چه در سطح مراکز واکنش و چه در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی افزایش دهند. نتایج تحقیقات Choi و Jeong (۲۰۲۰) در تنش اسمزی بر دو رقم توت‌فرنگی نشان داده که تنش رطوبتی سبب افزایش اتلاف انرژی در مراکز واکنش می‌شود. در تحقیق دیگری که توسط Zushi و Matsozoe (۲۰۱۷) بر روی

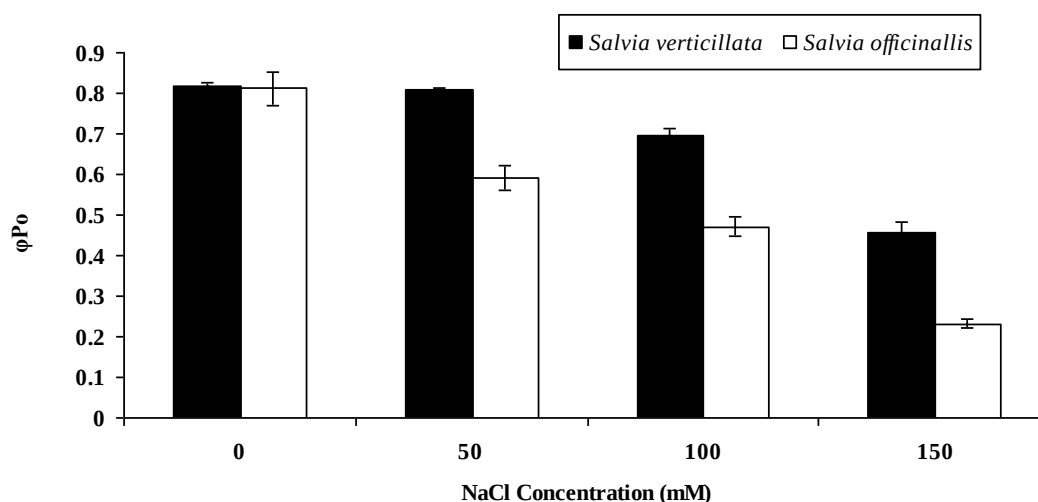
تنش در این تحقیق افزایش یافت. اتلاف انرژی یک مکانیسم حفاظتی برای جلوگیری از آسیب به سیستم فتوسنتزی است که تحت تنش شوری دچار کاهش راندمان فعالیت‌ها شده است. این موضوع مشخص می‌کند که کلروفیل‌های آنتن با افزایش تنش، مقداری از پتانسیل خود را برای انتقال کامل انرژی فوتون‌های دریافتی به سمت مراکز واکنش از دست می‌دهند. کلروفیل‌های آنتن فتوسیستم II براساس اندازه و ساختار به سه مدل α ، β و γ وجود دارند که از لحاظ خصوصیات با همدیگر متفاوت هستند. کلروفیل‌های آنتن نوع α از دو نوع دیگر بزرگ‌تر بوده و بیشتر در نواحی گرانا در غشاهای تیلاکوئیدی واقع شده‌اند. این کلروفیل‌ها از لحاظ خصوصیات فتوشیمیایی فعال بوده و دارای بیشترین ضریب پیوستگی و انتقال در سیستم‌های جمع‌کننده نور، در فتوسیستم II هستند. کلروفیل‌های آنتن نوع β از لحاظ اندازه تقریباً ۲/۵ برابر کوچک‌تر از نوع α هستند و بیشتر در تیلاکوئیدهای نواحی استرومایی کلروپلاست دیده می‌شوند. این نوع کلروفیل‌ها با آن‌که از لحاظ خصوصیات فتوشیمیایی فعال هستند اما ضریب ارتباط و پیوستگی کمتری را نسبت به نوع α با مراکز واکنش فتوسنتزی دارا هستند. نوع سوم کلروفیل‌های آنتن (نوع γ) از لحاظ اندازه کوچک‌ترین بوده و توانایی انتقال فوتون‌ها و انرژی دریافتی به مراکز واکنش را ندارند و به این علت سبب

تأثیرات تنش شوری بر روی برگ و میوه گیاه گوجه‌فرنگی انجام شد، مشخص گردید که تنش شوری به علت ایجاد تنش اسمزی سبب کاهش پتانسیل آب برگ گردیده است. همچنین مشخص گردید که با افزایش سطح شوری به ۱۰۰ میلی‌مولار نشت الکترولیت‌ها نیز در برگ این گیاه اتفاق افتاده است. اما نتایج آنالیزهای JIP تست نشان داد که در گیاه گوجه‌فرنگی با افزایش تنش شوری انتقال الکترون فتوسنتزی دچار آسیب شده است و اتلاف انرژی در سیستم فتوسنتزی سبب کاهش راندمان انتقال انرژی به مراکز واکنش شده است و بسیاری از مراکز واکنش نیز در سطح برگ مورد بررسی به مراکز غیرفعال تبدیل شده‌اند.

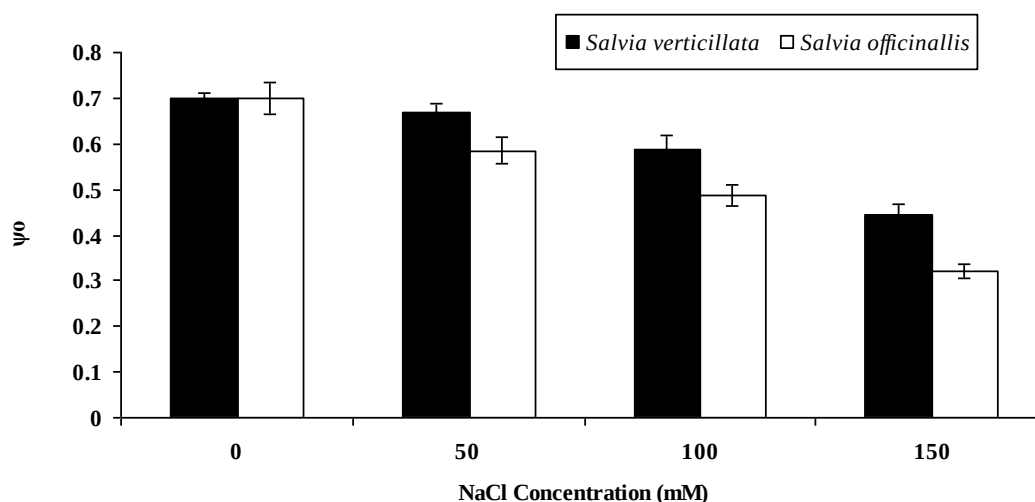
تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر ΦPo (میزان انتقال الکترون از مراکز P_{680} به اولین پذیرنده الکترون فتوفایتین و QA) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج شکل ۴ و جدول ۲ مشخص می‌کند که با افزایش تنش شوری از میزان انتقال الکترون از مراکز واکنش به اولین پذیرنده الکترون فتوفایتین و QA کاسته شده است. روند تغییرات نشان می‌دهد که این کاهش در گونه *S. officinallis* بیشتر از گونه *S. verticillata* بوده است. در تیمار شاهد میزان این پارامتر در هر دو گونه یکسان بوده است، با افزایش سطح تنش به ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. verticillata* ۸۴/۱۴ درصد کاهش نسبت به شاهد و گونه *S. officinallis* ۴۲ درصد کاهش نسبت به نمونه شاهد را نشان می‌دهد. با رسیدن به بالاترین سطح تنش یعنی ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم در گونه *S. verticillata* ۳۱/۴۴ درصد کاهش و در گونه *S. officinallis* ۴۲/۷۱ درصد کاهش نسبت به شاهد دیده شد. نتایج نشان می‌دهد که تنش شوری سبب کاهش انتقال الکترون از مراکز واکنش به اولین پذیرنده‌های الکترون شده است و این کاهش در گونه *S. officinallis* بیشتر از گونه *S. verticillata* بوده است. Zhang و همکاران (۲۰۱۰) بیان کردند کاهش در میزان ΦPo تحت تنش‌ها حاصل از بازدارندگی نوری است. حال اگر مازاد انرژی برانگیخته‌شده نتواند پراکنده و باز توزیع شود، PSII در معرض آسیب‌های

نوری بیشتری خواهد بود و با توجه به حدود پرتوافشانی، انتقال انرژی به سیستم‌های دیگر و تولید گونه‌های واکنش‌گر اکسیژن نیز رخ خواهد داد. همچنین کاهش ΦPo در شرایط تنش می‌تواند ناشی از غیرفعال شدن مراکز واکنشی باشد که سبب افزایش از دست‌دادن انرژی به شکل گرما و می‌شود و نهایتاً باعث کاهش انتقال الکترون از P_{680} به سمت فتوسیستم I می‌شود (Kalaji et al., 2010). بنابراین از جمله عوامل کنترل‌کننده این شاخص می‌توان به از دست‌دادن انرژی برانگیخته در گیرنده‌های برداشت‌کننده نور به شکل تشعشعی و خاموشی مولکول‌های برانگیخته با استفاده از احیای مولکول‌های پلاستوکینون اکسید موجود در خزانه کینون‌ها اشاره کرد (Lazar, 2009). همچنین گزارش شده است که کاهش پروتئین‌های اصلی در فتوستتزر D_1 و LHCII موجب اختلال عملکردی در فتوشیمیایی PSII می‌شود که باعث کاهش بازدهی فتوشیمیایی می‌شود (Lepedus et al., 2010). در تحقیقی که توسط Vilumbrales و همکاران (۲۰۱۳) بر روی جلبک زیگنما تحت تنش شوری داشتند به کاهش پارامتر ΦPo اشاره کرده‌اند. نتایج Rachoski و همکاران (۲۰۱۵) نیز کاهش میزان انتقال الکترون از PSII به اولین پذیرنده پس از اعمال تنش شوری بر روی برنج را تأیید می‌کند.

تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر Ψ_o (میزان انتقال الکترون از QA به QB در فتوسیستم II) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج شکل ۵ و جدول ۲ نشان می‌دهد که با افزایش سطح تنش شوری از میزان انتقال الکترون از پذیرنده QA به پذیرنده QB کاسته شد و با افزایش تنش شوری گونه *S. officinallis* بسیار بیشتر از گونه *S. verticillata* تحت تأثیر قرار گرفت. میزان کاهش در سطح ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم در گونه *S. verticillata* ۲/۴۴ درصد کاهش و در گونه *S. officinallis* ۴۵/۱۶ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد بوده است. با افزایش سطح تنش به ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. verticillata* ۰۸/۱۶ درصد کاهش و گونه *S. officinallis* ۴۱/۳۰ درصد کاهش



شکل ۴- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین ϕPo (میزان انتقال الکترون از مراکز P_{680} به اولین پذیرنده الکترون فتوفایتین و QA) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.



شکل ۵- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین ψo (میزان انتقال الکترون از QA به QB در فتوسیستم II) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

تحقیق نشان داد که در هر دو تنش میزان انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون کاهش یافته است. در مرحله اول کاهش دریافت و انتقال انرژی در فتوسیستم II و رسیدن انرژی کمتر به مراکز واکنش باعث کاهش آزادسازی الکترون از مراکز واکنش می‌شود. با آسیب به کمپلکس تجزیه‌کننده آب تأمین الکترون هم دچار اختلال می‌شود. همچنین تحقیقات نشان می‌دهد مراکز واکنشی که قادر به احیای QA هستند (مراکز

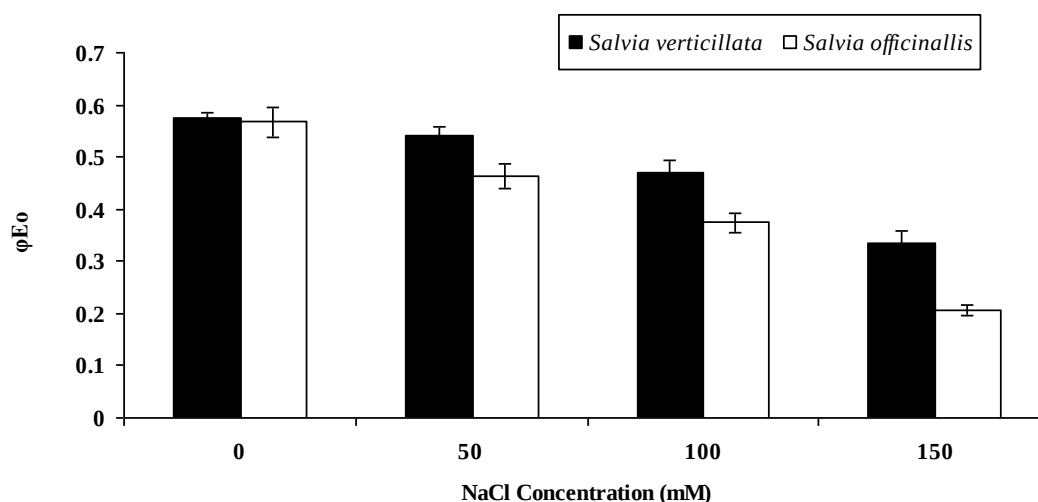
نسبت به شاهد را نشان می‌دهد. در بالاترین سطح تنش یعنی ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. verticillata* ۴۴/۳۶ درصد و گونه *S. officinallis* ۳۰/۵۴ درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش در این پارامتر را نشان داد. براساس این نتایج با تنش شوری انتقال الکترون از QA به QB کاهش یافته است و این کاهش در گونه *S. officinallis* در تمام تیمارها بجز تیمار شاهد بیشتر از گونه *S. verticillata* بوده است. نتایج این

واکنش فعال) به دو دسته مراکز احیاکننده Q_B (QB-reducing center) و مراکز غیر احیاکننده Q_B (Non QB-reducing center) تقسیم می‌شوند که هر دو توانایی احیای Q_A را دارند، اما در دسته دوم (Non QB-reducing center) پس از احیا کردن Q_A و اکسیدشدن آن، احیای Q_B صورت نمی‌گیرد و الکترون‌های آن‌ها به جای انتقال به Q_B در یک مسیر برگشتی به قسمت دهنده الکترون در فتوسیستم II باز می‌گردد. همان‌طور که گفته شد تعداد این مراکز غیر احیاکننده Q_B در اثر تنش افزایش می‌یابد و از تعداد مراکز احیاکننده Q_B کاسته می‌شود که خود می‌تواند دلیل کاهش انتقال الکترون از Q_A به Q_B با افزایش تنش باشد. نتایج تحقیق حاضر منطبق با نتایج Mehta و همکاران (۲۰۱۰)، Xia و همکاران (۲۰۰۴) و Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) است.

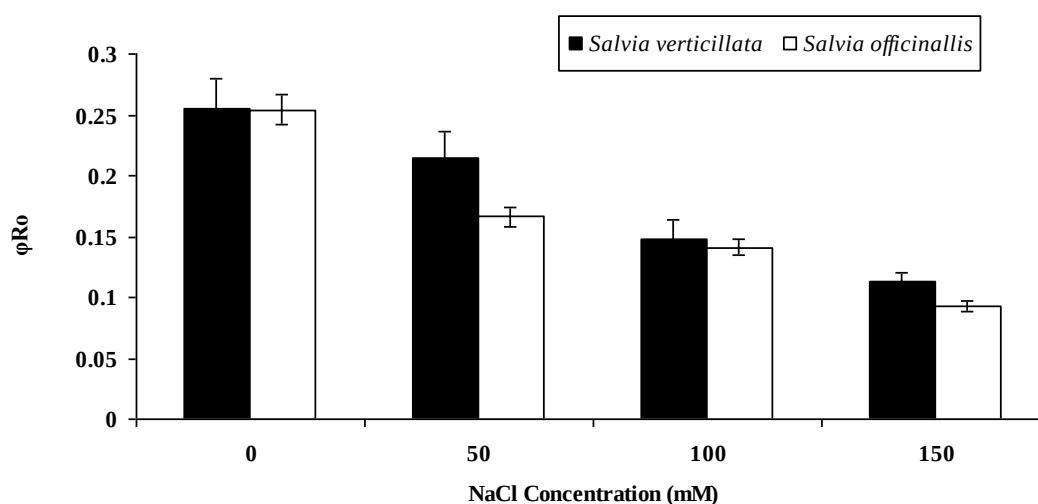
تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر ϕE_o
 (میزان انتقال الکترون از Q_B به زنجیره انتقال الکترون پس از Q_B) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج شکل ۶ و جدول ۲ مشخص می‌کند که میزان انتقال الکترون از Q_B به زنجیره انتقال الکترون پس از Q_B کاهش یافته است. در تنش شوری ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. verticillata* ۸۷/۵ درصد کاهش و گونه *S. officinallis* ۵۷/۱۸ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان داد. با افزایش سطح تنش به ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم انتقال الکترون در گونه *S. verticillata* ۳۱/۱۸ درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش یافت. در صورتی که در گونه *S. officinallis* این کاهش تقریباً دو برابر بوده است و گونه *S. officinallis* ۰۸/۳۴ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان می‌دهد. با افزایش سطح تنش به ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم کاهش در گونه *S. verticillata* ۳۳/۴۱ درصد و در گونه *S. officinallis* ۹۲/۶۳ درصد نسبت به شاهد بوده است. براساس این نتایج مشخص می‌شود که گونه *S. officinallis* در انتقال الکترون از Q_B به زنجیره انتقال الکترون پس از Q_B با افزایش تنش شوری دچار مشکل بیشتری شده است و میزان انتقال در گونه *S. officinallis* بیشتر از گونه *S. verticillata* کاهش یافته است. پارامتر ϕE_o اطلاعاتی را در

مورد انتقال الکترون در سایت پذیرنده فتوستز می‌دهد. با توجه به کاهش پارامتر F_o/F_v (کمپلکس تجزیه‌کننده آب) که قبلاً توضیح داده شده است، این امر منجر به کاهش انتقال الکترون به فتوفایتین و Q_A شده و در ادامه انتقال الکترون از Q_A به Q_B و به کمپلکس ستیوکروم b_6f و به پلاستوسیانین و در نهایت PSI کاهش می‌یابد. بنابراین ناتوانی انتقال الکترون بعد از آزادسازی همگی منجر به اختلال در جریان انتقال الکترون در مراحل بعدی و باعث کاهش ϕE_o می‌شود (Dabrowski et al., 2019). در تحقیقی توسط Paeizi و همکاران (۲۰۱۱) تأثیر تنش بر روی عملکرد فتوسیستم II در جلبک *Dunaliella* بررسی شد که نتایج حاصل نشان‌دهنده کاهش انتقال الکترون از Q_B به پذیرنده‌های بعدی در زنجیره انتقال الکترون در شرایط تنش است.

تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر ϕRo
 (میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در سمت فتوسیستم I) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج شکل ۷ و جدول ۲ نشان می‌دهد که ϕRo یا میزان احیای آخرین پذیرنده در سمت فتوسیستم I تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفته است. با افزایش سطح تنش مقدار این پارامتر هم در گونه *S. verticillata* و هم در گونه *S. officinallis* کاهش یافته است، اما این کاهش در گونه *S. officinallis* بیشتر از گونه *S. verticillata* بوده است. بیشترین میزان کاهش در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم و در گونه *S. officinallis* با ۵۰/۶۳ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد مشاهده شد. کمترین میزان کاهش نیز مربوط به گونه *S. verticillata* در تیمار ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم است که ۸۹/۱۵ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان داد. نتایج این پارامتر مشخص می‌کند که تنش شوری سبب کاهش انتقال الکترون از پذیرنده‌های میانی زنجیره انتقال الکترون فتوستزی همچون پلاستوسیانین و کمپلکس b_6f به فتوسیستم I و پذیرنده‌های الکترون در این قسمت از دستگاه فتوستزی شده است. در تحقیق دیگری که بر روی *Dunaliella bardawil* تحت تنش شوری صورت گرفت به کاهش ϕRo اشاره شده است



شکل ۶- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین ϕE_o (میزان انتقال الکترون از Q_B به زنجیره انتقال الکترون پس از Q_B) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

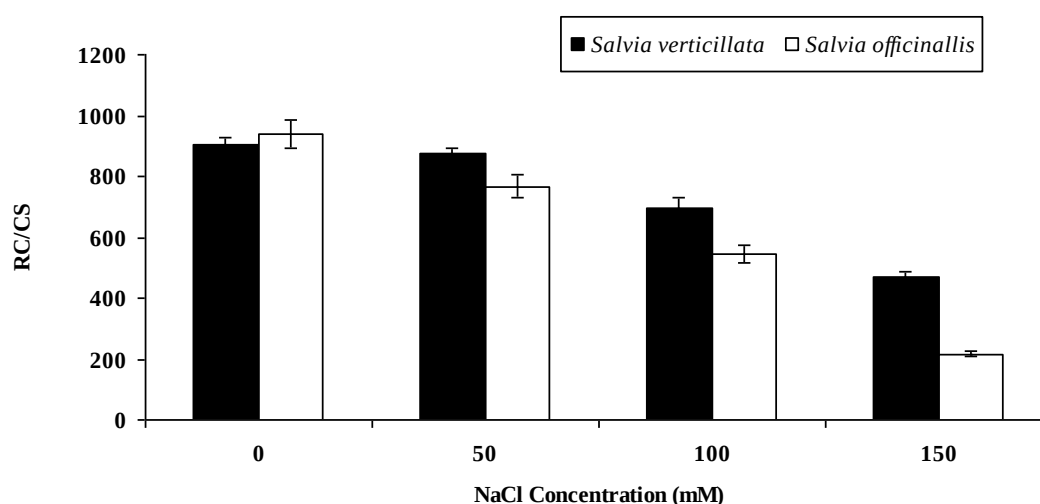


شکل ۷- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین ϕR_o (میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در سمت فتوسیستم I) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

(Ghasemi-kakachai and Shariati, 2012).

بین دو گونه *S. verticillata* و *S. officinallis* تفاوت معنی‌داری مشاهده نمی‌شود. با افزایش سطح تنش به ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. officinallis* دچار کاهش بیشتری می‌شود و ۴۹/۱۸ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان می‌دهد. این کاهش در گونه *S. verticillata* در حدود ۳ درصد بوده است. با افزایش سطح تنش به ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. officinallis* ۹۸/۴۱ درصد کاهش و گونه

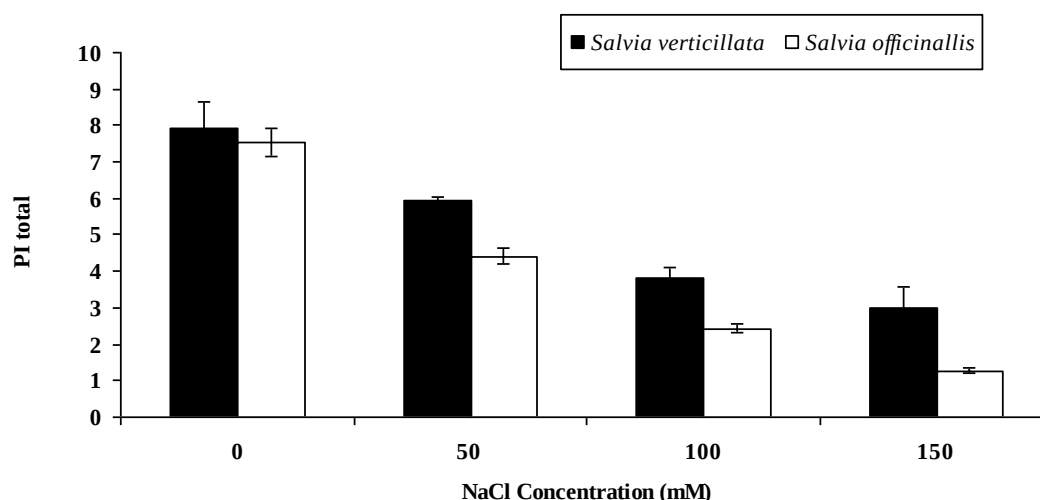
بررسی اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین پارامتر RC/CS (میزان مراکز فعال واکنش در سطح برگ مورد بررسی (۴ میلی‌متر مربع)) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج در شکل ۸ و جدول ۲ مشخص می‌کند که میزان مراکز فعال واکنش در سطح برگ مورد بررسی در هر دو گونه تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفته است. در تیمار شاهد



شکل ۸- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین پارامتر RC/CS (میزان مراکز فعال واکنش در سطح برگ مورد بررسی) (۴ میلی متر مربع) در گونه های حساس و مقاوم مریم گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

این دسته از مراکز واکنش پیشنهاد داده اند (Strasser *et al.*, 2004). این مراکز خاموش بعد از دریافت انرژی از کلروفیل های آنتن توانایی احیای QA را نداشته و توانایی انتقال این انرژی به سایر مولکول های آنتن را هم ندارند و انرژی دریافت شده را تنها به صورت گرما از دست می دهند. بنابراین این مراکز خاموش از نظر فعالیت فتوسنتزی نقشی در انتقال الکترون و یا فلورسنس ساطع شده از سیستم های فتوسنتزی ندارند (Strasser *et al.*, 2004). نتایج تحقیقات Falqueto و همکاران (۲۰۱۷) نشان داد که گیاهان یک ساله کائوچو به مدت ۳۶ روز تحت تنش خشکی قرار گرفته بودند مراکز غیرفعال واکنش در سیستم فتوسنتزی در نتیجه قرارگیری در تنش خشکی در گیاه کائوچو افزایش یافته است. همچنین نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که تنش خشکی و شوری در گیاهان مختلفی سبب تغییر مراکز فعال واکنش به مراکز غیرفعال یا مراکز خاموش شده است. نتایج تحقیقات Dabrowski و همکاران در سال ۲۰۱۹ بر ارقام گیاه چمن نشان داد که سطوح متفاوت ظرفیت زراعی خاک میزان مراکز فعال واکنش در سطح برگ مورد بررسی در ارقام چمن را کاهش داده است. پژوهش Rapacz و همکاران (۲۰۱۹) در گیاه جو کاهش مراکز فعال واکنش طی تنش را تأیید کرد.

S. verticillata ۹۲/۲۲ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان می دهد. در بالاترین سطح تنش یعنی ۱۵۰ میلی مولار کلرید سدیم گونه *S. officinallis* ۸۸/۷۶ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان می دهد، اما این کاهش در این گونه *S. verticillata* کمتر بوده و در حدود ۹۰/۴۷ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد است. براساس نتایج این نمودار مشخص می گردد که تنش شوری دارای تأثیر منفی بر روی مراکز فعال واکنش است و با تنش شوری تعداد مراکز فعال واکنش کاهش یافته و از طرف دیگر تعداد مراکز غیرفعال یا مراکز خاموش افزایش می یابد. در مورد مراکز واکنش فتوسنتزی تحقیقات نشان می دهد که بعد از در معرض تنش قرارگرفتن سیستم های فتوسنتزی، تعدادی از مراکز واکنش تغییر عملکرد داده و نقش های متفاوتی به عهده می گیرند (Strasser *et al.*, 2004). این مراکز واکنش با آن که از نظر دریافت انرژی به دام افتاده از کلروفیل های آنتن فعال هستند و قسمتی از انرژی به دام افتاده را دریافت می کنند اما همه انرژی دریافتی را به صورت گرما در یک مکانسیم مرتبط با محافظت سیستم های فتوسنتزی از دست می دهند. این مراکز قبلاً به نام مخازن گرمایی یا Heat sinks نام گذاری می شدند (Krause *et al.*, 1990) و Strasser و همکاران نام مراکز خاموش یا Silent reaction centers را برای



شکل ۹- مقایسه اثرات سطوح متفاوت تنش شوری بر میانگین PI total (شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I) در گونه‌های حساس و مقاوم مریم‌گلی. مقادیر میانگین ۱۰ تکرار $\pm$ انحراف معیار است.

بر این قسمت از دستگاه فتوسنتزی اعمال می‌کند و گونه *S. officinallis* بیشتر از گونه *S. verticillata* تحت تأثیر این تنش قرار گرفته است. کاهش کارایی جذب نور، کاهش زنجیره انتقال الکترون حاصل از افت در فعالیت PSII و آسیب به گیرنده‌های الکترون در پایان فتوسیستم I و آسیب به عملکرد ناقلین میانی زنجیره، دلیلی بر کاهش عملکرد فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I یا PI total است (Kalaji et al., 2018). بنابراین می‌توان گفت به علت کاهش کارایی واکنش‌های نوری و بیوشیمیایی در PSII، انتقال الکترون به فتوسیستم I کم شده و سبب کاهش PI total می‌شود (Kalaji et al., 2016). نتایج تحقیقات Arsalan و همکاران (۲۰۲۰) نشان داد که میزان شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I در گیاه آفتابگردان تحت تنش خشکی کاهش یافته است. همچنین نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که تنش خشکی و شوری می‌تواند سبب تغییر پارامترهای فتوسنتزی و شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی شود. این تغییر کارایی هم در سطح جذب نور و انتقال انرژی و هم در سطح انتقال الکترون در قسمت میانی زنجیره و هم انتقال به فتوسیستم I در گیاهانی چون جو، سویا، سورگوم و نخود نشان داده شده

تأثیر سطوح متفاوت شوری بر میانگین پارامتر PI, total (شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I) در گونه‌های حساس و مقاوم گیاه مریم‌گلی: نتایج این پارامتر در شکل ۹ و جدول ۲ مشخص می‌کند که شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفته است و این کاهش در گونه *S. verticillata* کمتر از گونه *S. officinallis* بوده است. در تیمار ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. officinallis* ۴۱/۳۳ درصد کاهش و گونه *S. verticillata* ۲۵/۰۱ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان می‌دهد. با افزایش سطح تنش به ۱۰۰ میلی‌مولار کلرید سدیم گونه *S. officinallis* ۶۷/۷۴ درصد کاهش و گونه *S. verticillata* ۵۱/۸۹ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان داد. در بالاترین سطح تنش یعنی ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم میزان کاهش شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I در گونه *S. verticillata* ۶۲/۰۲ درصد و در گونه *S. officinallis* ۸۳/۱۳ درصد نسبت به تیمار شاهد کاهش یافته است. نتایج این پارامتر که نگاهی کلی به زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی می‌اندازد نشان می‌دهد تنش شوری مخصوصاً در سطوح بالای خود تأثیر بسیار زیادی

فتوسیستم دچار آسیب شده‌اند که با نتایج حاصل از تحقیق حاضر مطابقت دارد. همچنین در تحقیقی توسط Duarte و همکاران در سال ۲۰۱۵ بر روی فلورسنس کلروفیل در *Spartina patens* به کاهش کارایی دستگاه فتوستزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I تحت تنش شوری اشاره شده است. در تحقیقی دیگر Oukarroum و همکاران در سال ۲۰۱۵ کاهش مقدار پارامتر PI total را در اثر تنش شوری بر روی *Lemna giba* نشان دادند.

نتیجه‌گیری

تأثیرات تنش شوری بر گونه *S. verticillata* کمتر بوده و با افزایش تنش نسبت به گونه *S. officinallis* آسیب کمتری به سیستم فتوستزی را نشان می‌دهد. با توجه به نتایج این تحقیق کشت گونه *S. verticillata* در مناطق درگیر با تنش شوری در مقایسه با گونه *S. officinallis* پیشنهاد می‌گردد.

است. نتایج تحقیقات Dabrowski و همکاران (۲۰۱۹) بر روی ارقام گیاه چمن نشان داد که تحت سطوح متفاوت ظرفیت زراعی خاک میزان PI متفاوتی برای ارقام با همدیگر و در سطوح متفاوت خشکی وجود دارد و این شاخص در سطح جذب و در سطح کل متفاوت است. نتایج پژوهش Rapacz و همکاران (۲۰۱۹) در گیاه جو نشان داد که پارامتر شاخص کارایی PI تحت تأثیر تنش در گیاه جو کاهش یافته است. در پژوهشی که توسط Yang و همکاران (۲۰۲۰) بر گوجه‌فرنگی انجام گرفت، مشخص شد که تأثیر هم‌زمان تنش خشکی و شوری بر گیاه گوجه‌فرنگی سبب کاهش فعالیت فتوسیستم II و فتوسیستم I می‌شود. این کاهش سبب شد که فرآیندهای متفاوتی در سیستم فتوستزی این گیاه در تأثیر قرار گیرد، از آن جمله می‌توان به کاهش عملکرد فتوسیستم II اشاره کرد که مرتبط با کاهش کلروفیل‌های آنتن و کارایی کمتر انتقال انرژی به مراکز واکنش بود. همچنین نتایج این تحقیق نشان داد که فتوسیستم I در شرایط خشکی آسیب بیشتری را نسبت به فتوسیستم II دیده است و در تنش خشکی و شوری هر دو

منابع

- Ait, A. N., Dewes, D. and Didur, O. (2006) Inhibition of photosystem II photochemistry by Cr is caused by the alteration of both D1 protein and oxygen evolving complex. *Photosynthesis Research* 89: 81-87.
- Arslan, O., Nalcaiyi, A. S. B., Erdal, S. C., Pekcan, V. and Kaya, Y. (2020) Analysis of drought response of sunflower inbred lines by chlorophyll a fluorescence induction kinetics. *Photosynthetica* 58: 163-172.
- Chen, K., Chen, L., Fan, J. and Fu, J. (2013) Alleviation of heat damage to photosystem II by nitric oxide in tall fescue. *Photosynthetic Research*. 116: 21-31.
- Choi, H. G. and Jeong, H. J. (2020) Comparison of chlorophyll fluorescence and photosynthesis of two strawberry cultivars in response to relative humidity. *Horticultural Science and Technology* 38: 66-77.
- Dabrowski, A. H., Kalaji, H. M., Goltsev, V. and Piotr, D. (2019) Exploration of chlorophyll a fluorescence and plant gas exchange parameters as indicators of drought tolerance in perennial ryegrass. *Sensors* 19: 27-36.
- Duarte, B., Santos, D., Marques, J. C. and Cacador, I. (2015) Ecophysiological constraints of two invasive plant species under a saline gradient: Halophytes versus glycophytes, *Estuarine. Coastal and Shelf Science* 167: 154-165.
- Falqueto, A. R., Junior, R. A. S., Gomes, M. T. G., Martins, J. P. R., Silva, D. M. and Partelli, F. L. (2017) Effects of drought stress on chlorophyll a fluorescence in two rubber tree clones. *Scientia Horticulturae* 224: 238-243.
- Hua, L., Baum, M., Grando, S. and Ceccarelli, S. (2006) Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China* 5: 751-757.
- Jafarinia, M. and Shariati, M. (2012) Effect of salt stress on photosystem II of canola plant (*Brassica napus* L.) probing by chlorophyll a fluorescence measurements. *Iranian Journal of Science and Technology* 1: 71-76.
- Kalaji, H. M., Govindjee, B. K., Koscielniak, J. and Zuk-Golaszewska, K. (2011) Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany* 73: 64-72.
- Kalaji, H. M., Govindjee Bosa, K., Koscielniak, J. and Zuk-Golaszewska, K. (2010) 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. and Brestic, M. (2016) Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 38: 1-11.

- Kalaji, M. H. and Guo, P. (2008) Chlorophyll fluorescence: A useful tool in barley plant breeding programs. In: Photochemistry Research Progress (eds. Sanchez, A. and Gutierrez, S. J.) Pp. 439-463. Nova Science Publishers Inc., New York.
- Kalaji, M. H., Rackova, L., Swoczyna, T., Rusinowski, S. and Sitko, K. (2018) Can chlorophyll-*a* fluorescence parameters be used as bio-indicators to distinguish between drought and salinity stress in *Tilia cordata* Mill?. *Environmental and Experimental Botany* 152: 149-157.
- Kautsky, H. and Hirsch, A. (1931) Neue versuche zur kohl ensaure assimilation. *Nature Wissen Schaften* 19: 964.
- Krarami, M., Hossini, S. E., Naghi Shahbi, M., Ebrahimzadeh, M. A. and Alemy, Sh. (2015) *Salvia limbata*: Botanical, chemical, pharmacological and therapeutic effecte. *Journal of Clinical Excellence* 3: 1-14.
- Krause, Gh., Somersalo, S., Zumbusch, E., Weyers, B. and Laasch, H. (1990) On the mechanism of photoinhibition in chloroplasts. Relationship between changes in fluorescence and activity of photosystem II. *Journal of Plant Physiology* 136: 472-479.
- Lazar, D. (2009) Modelling of light-induced chlorophyll a fluorescence rise (O-J-I-P transient) and changes in 820 nm-transmittance signal of photosynthesis. *Photosynthetica* 47: 483-498.
- Lepedus, H., Jurkovic, V., stolfa, I., Curkovic-Perica, M., Fulgosi, H. and Vera Cesar, V. (2010) Changes in photosystem II photochemistry in senescing maple leaves. *Croatica Chemica Acta* 83: 379-386.
- Mehta, P., Allakhverdiev, S. I. and Jajoo, A. (2010) Characterization of photosystem II heterogeneity in response to high salt stress in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Photosynthesis Research* 105: 249-255.
- Oukarroum, A., Bussotti, F., Goltsev, V. and Kalaji, H. M. (2015) Correlation between reactive oxygen species production and photochemistry of photosystems I and II in *Lemna gibba* L. plants under salt stress. *Environmental and Experimental Botany* 109: 80-88.
- Oukarroum, A., Schansker, G. and Strasser, R. J. (2007) Probing the responses of barleycultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany* 60: 438-446.
- Paizi, M., Einali A. R. and Shariati, M. (2011) Relationship between β -carotene accumulation and cold stress resistance in unicellular green alga *Dunaliella* using Chl-a fluorescence kinetic. *Journal of Plant Research* 27: 363-375.
- Rachoski, M., Gazquez, A., Calzadilla, P., Bezus, R., Rodriguez, A., Ruiz, O., Menendez, A. and Maiale, S. (2015) Chlorophyll fluorescence and lipid peroxidation changes in rice somaclonal lines subjected to salt stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 37: 117.
- Rapacz, M., Wojcik-jagla, M., Fiust, A. and Kalaji, H. M. (2019) Genome-wide associations of chlorophyll fluorescence OJIP transient parameters connected with soil drought response in barley. *Frontiers in Plant Science* 10: 1-21.
- Sharma, A., Kumar, V. and Shahzad, B. (2019) Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: A review. *Journal of Plant Growth Regulation* 10: 112-118.
- Singh-Tomar, R. and Jajoo, A. (2013) Alteration in PS II heterogeneity under the influence of polycyclic aromatic hydrocarbon (fluoranthene) in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Plant Science: An International Journal of Experimental Plant Biology* 209: 58-63.
- Strasser, B. J. and Strasser, R. J. (1995) Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test. In: *Photosynthesis: From Light to Biospher.* (ed. Mathis, P.) Pp. 977-980. Kluwer Academic, the Netherlands.
- Strasser, R. J., Srivastava, A. and Tsimilli-Michael, M. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis.* (eds. Papagrorgiou, G. and Govindjee, C.) Pp. 321-362. Springer, Rotterdam.
- Toscano, S., Trivellini, A., Cocetta, G., Bulgari, R., Francini, A., Romano, D. and Ferrante, A. (2019) Effect of preharvest abiotic stresses on the accumulation of bioactive compounds in horticultural produce. *Frontiers in Plant Science* 10: 1-17.
- Vilumbrales, D. M., Skacelova, K. and Bartak, M. (2013) Sensitivity of antarctic freshwater algae to salt stress assessed by fast chlorophyll fluorescence transient. *Czech Polar Reports* 3: 163-172.
- Xia, J., Li, Y. and Zou, D. (2004) Effects of salinity stress on PSII in *ulvalactuca* as probed by chlorophyll fluorescence measurements. *Aquatic Botany* 80: 129-137.
- Yang, X., Li, Y., Chen, H. and Huang, J. (2020) Photosynthetic response mechanism of soil salinity-induced cross-tolerance to subsequent drought stress in tomato plants. *Plants* 9: 1-15.
- Zhang, T., Gong, H., Wen, X. and Lu, C. (2010) Salt stress induces a decrease in excitation energy transfer from phycobilisomes to photosystem II but an increase to photosystem I in the cyanobacterium *Spirulina platensis*. *Journal of Plant Physiology* 167: 951-958.
- Zushi, K., Kajiwarra, S. and Matsuzoe, N. (2012) Chlorophyll a fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit. *Science Horticulture* 148: 39-46.

Investigation of the effects of salinity stress on the performance of photosynthetic electron transport chain in different species of *Salvia* probed by JIP test

Neda Bagheenayat¹, Giti Barzin¹, Mojtaba Jafarinia^{2*}, Leila Pishkar¹, Maliheh Entezari³

¹Department of Biology, Islamshahr Branch, Islamic Azad University, Islamshahr, Iran

²Department of Biology, Marvdasht Branch, Islamic Azad University, Marvdasht, Iran

³Department of Biology, Tehran Medical Branch, Islamic Azad University, Tehran, Iran

(Received: 19/10/2020, Accepted: 20/04/2021)

Abstract

Salinity stress can affect the growth and composition of secondary metabolites in medicinal plants. *Salvia* is an important medicinal and economic plant in the world. Different species of *Salvia* are grown in Iran. In the present study, a factorial experiment was conducted in a completely randomized design with ten replications. The effects of different salinity concentrations including 0, 50, 100 and 150 mM sodium chloride on the performance of the photosynthetic electron transport chain in two sensitive and resistant species of *Salvia* were investigated using JIP-test method. The results of this study showed that with increasing salinity concentration, the activity of oxygen evolving complex (F_v / F_o) decreased in both species, whereas this decrease was more in susceptible species (*Salvia officinalis*) than the resistant species. Also, salinity reduced electron transfer to electron acceptors (ϕP_o , ψ_o and ϕE_o), electron transfer to photosystem I (ϕR_o), active reaction centers (RC/CS), whereas performance index for transfer of electrons from photosystem II to I (PI total) decreased with increasing salinity concentration. Also, the results of this study showed that the negative effects of salinity stress on these parameters in the susceptible species (*Salvia officinalis*) were more than the resistant species (*Salvia verticillata*).

Key words: Electron transfer, Salinity, *Salvia*

Corresponding author, Email: *Jafarinia33@gmail.com