

کاربرد شاخص های فلورسانس کلروفیل در ارزیابی عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده پسته خنجک (*Pistacia khinjuk* L.) تحت تنش اسمزی

ابوالفضل رنجبر فردویی*

گروه علوم بیابان، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه کاشان، کاشان

(تاریخ دریافت: ۹۳/۱۰/۰۶، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۴/۱۱/۱۹)

چکیده:

از ویژگی اکوسیستم های خشک، دمای بالا، تشعشعات خورشیدی زیاد، فشار بخار آب پایین و فقدان بارندگی در بیشتر ماه های سال است. در این شرایط، درختانی مانند پسته تحت تنش شوری همراه با خشکی قرار می گیرند. به منظور مطالعه اثر تنش همزمان خشکی و شوری بر عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده، نهال های پسته خنجک تحت تاثیر سه سطح تیمار تنش اسمزی (حاصل از ترکیب نمک و پلی اتیلن گلیکول): تنش کم، متوسط و زیاد قرار گرفتند. بازده فلورسانس پارامترهای Φ_{PSII} ، F'_v/F'_m ، F_v/F_0 ، F_v/F_m ، F_0/F_m ، F_s ، F'_v ، F'_m ، F'_0 ، F'_m ، F_v ، F_m ، F_0 و ETR و $Photoinhib-PSII\%$ اندازه گیری و محاسبه شدند. داده های بدست آمده از این مطالعه نشان داد که تمام پارامترهای مذکور با شدت های متفاوت به تیمارهای تنش اسمزی "بدون بروز علائم مرئی" پاسخ دادند. بیشترین کاهش یا تغییر عملکرد در قالب مکانیزم دفاعی (بازدارندگی) یا غیر فعال شدن فتوسیستم های ۱ و ۲ در سطوح مختلف تنش اسمزی مشاهده شد.

واژه های کلیدی: بازدارندگی نوری؛ فتوسیستم؛ فلورسانس؛ کارائی فتوشیمیایی

مقدمه:

پسته اهلی (*Pistacia vera*) محصول باغی مهم در کشورهای ایران، ترکیه و اخیراً هم در ایالات متحده است. با اتکاء به پایه های غیر اهلی تولید این محصول رشد قابل توجهی نشان داده است (Ranjbar-Fordoei et al., 2000). در میان گونه های پسته غیر اهلی، پسته خنجک (*P. khinjuk*) بعنوان پایه ی مقاوم به خشکی مورد استفاده کشاورزان قرار می گیرد (Karimi and Kafkas, 2011).

از ویژگی اکوسیستم های خشک، دمای بالا، تشعشعات خورشیدی بالا، فشار بخار آب پایین و فقدان بارندگی در بیشتر ماه های سال است. در این اکوسیستم ها، خاک ها به علت تبخیر سریع آب عمدتاً شور هستند (Ashraf and O'Leary, 2000).

1996). در این شرایط، درختانی مانند پسته، تحت تنش شوری همراه با خشکی قرار می گیرند. نخستین واکنش فیزیولوژیکی گیاهان در چنین محیط نامساعدی غیرفعال شدن یا کاهش شدید فعالیت دستگاه فتوسنتز کننده است که توسط برخی محققین مانند (Baker, 2008) و (Allakhverdie, 2000) گزارش شده است. بر اساس گزارش Stirbet و Govindjee (۲۰۱۱)، با کاهش پتانسیل اسمزی خاک کارایی فتوشیمیایی حداکثر در فتوسیستم ۲ (F_v/F_m)، کارایی واقعی فتوشیمیایی در این فتوسیستم (Φ_{PSII}) و پراکنش غیرفتوشیمیایی انرژی جذب شده (NPQ) افزایش می یابد. مطالعات متعددی در خصوص اثرات خشکی و شوری روی عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده درختان پسته انجام شده

* نویسنده مسؤول، نشانی پست الکترونیکی: aranjbar@kashanu.ac.ir

است (Filella et al., 1998; Ranjbar-Fordoei et al., 2000; Adish et al., 2000; Li et al., 2013)، اما در مورد اثرات توأم این دو عامل تنش‌زا (خشکی و شوری) روی عملکرد دستگاه فتوسنتز کننده در پسته خنجک گزارشی در منابع موجود نیست. پلی‌اتیلن گلیکول یک پلیمر غیریونی قابل حل در آب است و اغلب بدون آنکه به بافت های سالم گیاه آسیب برساند (Nepomuceno et al., 1998) برای ایجاد تنش خشکی در گیاهان عالی مانند درختان بکاربرده می‌شود (Chazen et al., 1995). هدف از مطالعه حاضر ارزیابی اثرات تنش اسمزی حاصل از ترکیب نمک (کلرید سدیم) و پلی اتیلن گلیکول ۶۰۰۰ روی عملکرد دستگاه فتوسنتزکننده پسته خنجک از طریق اندازه‌گیری و محاسبه پارامترهای فلورسانس کلروفیل بود.

مواد و روش‌ها:

نهال های یکساله پسته خنجک از یک نهالستان محلی تهیه و به گلدان های پلاستیکی ۶ لیتری پر شده از ورمیکولیت منتقل شد. با کشت یک نهال در هر گلدان، گلدان‌ها به گلخانه منتقل و با استفاده از سیستم هیدروپونیک شامل پمپ آب، گاتر (gutter) و مخزن حامل محلول آبیاری (Koyro, 2006) به مدت سه ماه آبیاری شدند. سپس تیمارهای تنش اسمزی شامل تیمار کنترل و سه سطح تنش اسمزی مرکب از مخلوط پلی‌اتیلن گلیکول (با وزن مولکولی ۶۰۰۰) و کلرید سدیم تهیه شد. هر دو عامل ایجاد تنش بطور یکسان در پتانسیل اسمزی محلول آبیاری (Ψ_s) مشارکت داشتند. سطوح تنش اسمزی با توجه به ویژگی‌های خاکشناختی و اقلیم‌شناختی مناطق پسته کاری کشور و منابع موجود (Dewan and Famoury, 1964; Ranjbar-Fordoei et al., 2000; Adish et al., 2010) انتخاب شد. به منظور جلوگیری از اثر مضر پلی‌اتیلن گلیکول بر قابلیت دسترسی اکسیژن برای ریشه‌های گیاهان، محلول آبیاری بطور مداوم هوادهی شد.

تراکم پلی‌اتیلن گلیکول (گرم بر لیتر آب) برای هر سطح تنش اسمزی با توجه به معادله‌ی Burlyn و Merrill (۱۹۷۳)

تعیین و پتانسیل اسمزی محلول آبیاری (Ψ_s) (مخلوط پلی‌اتیلن گلیکول و نمک) توسط یک دستگاه پتانسیومتر (Potentiometer, Decagon Devices Inc., Washington, USA) مشخص شد. پتانسیل اسمزی محلول آبیاری بطور روزانه و در هر روز ۰/۱۵- مگاپاسکال (MPa) کاهش یافت. پتانسیل اسمزی نهایی برای شاهد ۰/۱- مگاپاسکال، برای تنش کم ۰/۴۴- مگاپاسکال، برای تنش متوسط ۰/۸۶- مگاپاسکال و برای تنش زیاد ۱/۵۱- مگاپاسکال اندازه‌گیری شد. این سطوح تنش اسمزی به مدت پنج هفته حفظ شد. با اضافه کردن محلول هوگلند با توان غذایی ۵۰٪ به هر تیمار، گیاهان تغذیه شدند (Picchioni و Miamoto, ۱۹۹۰). حجم و هدایت الکتریکی هر محلول تیمار بطور روزانه کنترل و با اضافه کردن آب مقطر ثابت نگه داشته شد. در مجموع تعداد شانزده اصله نهال در قالب یک طرح کاملاً تصادفی، با چهار تکرار برای هر تیمار، در این آزمایش مورد استفاده قرار گرفت.

اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل: با استفاده از یک دستگاه فلورومتر (PAM-2500 (H. Walz, Effeltrich, Germany)، پارامترهای فلورسانس کلروفیل اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری‌ها روی برگ‌های کاملاً رشد یافته، مستقر در رأس شاخه اصلی (پنجمین برگ از رأس شاخه)، انجام شدند. قبل از اندازه‌گیری بازده فلورسانس کلروفیل، برگ‌ها به مدت سی دقیقه با استفاده از کلیپس های مانع نور، در تاریکی کامل قرار گرفتند (Genty et al., 1989). در این وضعیت (سازگاری به تاریکی)، تمام مراکز واکنش و حامل های الکترون در فتوسیستم ۲ اکسیده می شوند که برای القاء سریع فلورسانس و اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل ضروری است. پس از اکسایش مراکز واکنش و حامل‌های الکترون، پارامترهای اولیه فلورسانس کلروفیل شامل: فلورسانس پایه در حالت‌های سازگار شده به تاریکی (اکسید شده) (F_0) و قرار گرفته تحت نور اشباع (احیاء) (F_0')، فلورسانس حداکثر در حالت های سازگار شده به تاریکی (F_m) و نور اشباع (F_m')، و فلورسانس ثابت (F_s) (Zhang et al., 2011)

منجر به افزایش معنی داری این پارامتر در تنش متوسط شد و به بالاترین مقدار (۲۶۸) در تنش زیاد رسید. با افزایش تنش اسمزی، کاهش تدریجی در مقادیر F_m مشاهده شد اما تغییر معنی دار این پارامتر در تنش متوسط آشکار و تا تنش زیاد ادامه یافت که در مقایسه با کنترل کاهش ۲۲٪ را نشان داد (جدول ۲). شاخص های F_0 و F_m از پارامترهای مهم بشمار می روند که برای ارزیابی مقایسه ای دیگر پارامترهای فلورسانس اندازه گیری می شوند. گرچه این دو پارامتر اساس محاسبه ی دیگر متغیرهای فلورسانس را تشکیل می دهند اما مقدار آنها متغیر است. افزایش F_0 و کاهش F_m گویای آسیب رسیدن به انتقال فوتون های جذب شده از آنتن ها به مراکز واکنش است (Schreiber *et al.*, 1998). بنابراین، افزایش F_0 مشاهده شده در نهال های پسته خنجک می تواند مربوط به آسیب دستگاه فتوسنتز کننده، مانند غیرفعال شدن بخشی از مراکز واکنش فتوسیستم ۲، باشد که ممکن است برگشت پذیر یا غیرقابل جبران باشد (Yamne, 1997). همچنین کاهش مقدار F_m را می توان به افزایش پراکنش انرژی نورانی جذب شده بصورت گرما نسبت داد (Muller *et al.*, 2001). نتایج بدست آمده از این آزمایش در خصوص پارامترهای فلورسانس اعلام شده فوق الذکر با نتایج گزارش شده توسط De Lucena و همکاران (۲۰۱۲) روی گیاه انبه (*Mangifera indica*) مطابقت دارد.

در مطالعه حاضر، افزایش F_0 و کاهش F_m همزمان تحت تنش اسمزی منجر به کاهش جزئی در پتانسیل فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (F_v/F_m)، "اندازه گیری شده در برگ های سازگار شده به تاریکی"، شد که تا سطح تنش متوسط ادامه یافت (جدول ۲). کاهش بیشتر پتانسیل اسمزی محلول غذایی (تنش زیاد) سبب شد این پارامتر حداقل مقدار معنی دار (۰/۷۰) را نشان دهد که در مقایسه با تیمار شاهد کاهش ۱۹٪ را نشان داد (جدول ۲). پتانسیل فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (F_v/F_m) بیانگر ظرفیت جذب انرژی القائی توسط برگ است و معمولاً به عنوان پیامد اثرات عوامل نامساعد محیطی مانند خشکی، شوری و سرما کاهش می یابد. در شرایطی که عوامل محیطی

اندازه گیری شدند. با توجه به پارامترهای فلورسانس اندازه گیری شده، تعدادی از پارامترهای دیگر فلورسانس به شرح ذیل محاسبه شدند:

- فلورسانس متغیر در حالت سازگار شده به تاریکی
(Weis and Krause, 1991) $F_v = (F_m - F_0)$

- بازده کوانتوم مبنا F_0/F_m (Rohâcek, 2002)

- حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲
 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ (Bolhar-Nordenkamp and Oquist, 1993)

- فعالیت مجموعه ی شکافت آب $F_0/F_m = (F_m - F_0)/F_0$ (Kalaji *et al.*, 2011)

- کارایی تبدیل انرژی الکترون ها به انرژی شیمیایی تحت نور اشباع
(Genty, ۱۹۸۹) $F'_v/F'_m = (F'_m - F'_0)/F'_m$

- کارایی واقعی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲
(Gilmore, ۲۰۰۴) $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s)/F'_m$

- پراکنش غیر فتوشیمیایی فوتون های جذب شده
 $NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m$ (Bilger and Bjorkman, 1990)

- سرعت انتقال الکترون از طریق فتوسیستم ۲
 $ETR = 0.5 \times \Phi_{PSII} \times PPFD$ (Edwards and Krall, 1993)

- درصد بازدارندگی نوری

$$[100 - \frac{(F_v/F_m)_{noon}}{(F_v/F_m)_{predawn}}] \times 100$$
 (Photoinhib-PSII%)
(Dodd *et al.*, 1998)

تجزیه آماری داده ها: آنالیز واریانس میانگین های ۴ تکرار

برای هر یک از پارامترهای فلورسانس کلروفیل توسط DMC با استفاده از نرم افزار آماری SPSS انجام شد و معنی داری آماری در سطح $P < 0.05$ تعیین شد.

نتایج و بحث:

با قرار گرفتن نهال های پسته خنجک در معرض سطوح تنش اسمزی انتخاب شده، تغییرات در پارامترهای فلورسانس کلروفیل مشاهده شد (جدول ۱). با کاهش پتانسیل اسمزی محلول آبیاری (Ψ_s) از تیمار شاهد به تنش کم، تغییر معنی داری در میزان F_0 مشاهده نشد، اما کاهش بیشتر در Ψ_s

جدول ۱- خلاصه‌ی نتایج تجزیه واریانس اثر تیمارهای مختلف تنش اسمزی بر شاخص های اساسی فلورسانس کلروفیل در برگ نهال های پسته خنجک.

شاخص فلورسانس	F_0	F_m	F_v/F_m	F_v/F_0	F_0/F_m
تجزیه واریانس					
F	۲۹/۷۶۸	۲۵/۸۵۳	۶۸۷/۷۷۲	۳۳/۱۵۶	۳۰/۵۵۵
MS	۱۱۲۲۲/۰۴	۶۰۱۷۰/۴۸۴	۰/۵۴۶	۱۴/۴۰۴	۰/۲۴۴
P	۰/۰۰۰۷***	۰/۰۰۰۲***	۰/۰۰۰۴***	۰/۰۰۰۴***	۰/۰۰۰۷***

***معنی دار در سطح خطای خطای ۰/۱ درصد.

جدول ۲- اثر سطوح مختلف تنش اسمزی بر شاخص های اساسی فلورسانس کلروفیل در برگ نهال های پسته خنجک.

شاخص فلورسانس	F_0	F_m	F_v/F_m	F_v/F_0	F_0/F_m
تیمار					
شاهد	۱۵۸±۷ ^a	۱۱۲۷±۲۰ ^a	۰/۸۵ ^a	۶/۱۴ ^a	۰/۱۴ ^a
کم	۱۶۴±۸ ^a	۱۱۶۱±۱۲ ^a	۰/۸۶ ^a	۶/۰۹ ^a	۰/۱۳ ^a
متوسط	۲۰۳±۱۶ ^b	۱۰۷۰±۲۸ ^b	۰/۸۱ ^a	۴/۲۶ ^b	۰/۱۹ ^a
زیاد	۲۶۸±۱۱ ^c	۸۹۳±۱۵ ^c	۰/۷۰ ^b	۲/۳۳ ^c	۰/۲۹ ^b

فلورسانس پایه (F_0)، فلورسانس حداکثر (F_m)، حد اکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (F_v/F_m)، فعالیت مجموعه شکافت آب (F_0/F_m) و بازده کوانتوم مبنا (F_0/F_m). حروف مختلف نشان دهنده اختلاف معنی دار نتایج هر پارامتر در بین سطوح مختلف تنش اسمزی است.

شرایط عادی (بدون تنش) مقدار نسبت F_0/F_m بین ۰/۱۴ تا ۰/۲۰ است و هر گونه تغییر ورای این دامنه می تواند به عنوان یک شاخص تنش در نظر گرفته شود (Rohacek, 2002). بالاتر بودن F_0/F_m نشان می دهد که افزایش تنش اسمزی سبب شده مقدار کاهش اولیه پلاستوکینون (Q_a) بیشتر از مقدار اکسیداسیون مجدد آن توسط Q_b و فعالیت فتوسیستم ۱ باشد.

بر اساس نتایج حاصل از این آزمایش، افزایش تنش اسمزی سبب کاهش نسبت F_v/F_0 شد. این پارامتر نشان دهنده فعالیت مجموعه ی شکافت مولکول آب در فتوسیستم ۲ و حساس ترین عضو در زنجیر انتقال الکترون است. تغییر معنی دار این پارامتر، با کاهش ۳۰٪، در مقایسه با تیمار شاهد از تنش متوسط شروع و به حداکثر کاهش (۶۲٪) در تنش زیاد رسید. هر کاهش در این نسبت گویای آسیب در زنجیر انتقال الکترون است (Strasser et al., 2004). نتایج این

برای گیاه بازدارنده (تنش زا) نباشند، نسبت F_v/F_m در دامنه ۰/۷۵ تا ۰/۸۵ (بسته به گونه گیاه) قرار دارد (Schreiber و همکاران، ۱۹۹۸). کاهش نسبت مذکور به کمتر از مقدار طبیعی (<۰/۷۵) حاکی از فتواکسیداسیون نوری و آسیب رسیدن به مراکز واکنش فتوسیستم ۲ است (Kaouther et al., 2012). نتایج بدست آمده از این آزمایش در خصوص F_v/F_m با نتایج گزارش شده توسط Suriyan و Chalernpol (۲۰۰۹) و Kaouther و همکاران (۲۰۱۲) مطابقت دارد.

داده های بدست آمده از این آزمایش، مبین یک روند موازی بین تغییر تنش اسمزی و واکنش بازده کوانتوم مبنا (F_0/F_m) است. بطوریکه کمینه (۰/۱۳۸) و بیشینه ی (۰/۳۰۰) این پارامتر بترتیب در تیمار شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. در نهال های قرار گرفته در معرض تیمارهای تنش کم و تنش متوسط تغییرات تدریجی و معنی دار نبود و اختلاف معنی دار فقط بین تیمارهای شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. در

جدول ۳- خلاصه‌ی نتایج تجزیه واریانس اثر تیمارهای مختلف تنش اسمزی بر شاخص‌های غیروابسته فلورسانس کلروفیل در برگ نهال‌های پسته خنجک.

میانگین مربعات					
شاخص فلورسانس	ETR	NPQ	ΦPSII	Photoinhib-PSII%	F'_v/F'_m
F	۱۵۳/۶۸۱	۳۲/۳۰۶	۲۶/۵۸۷	۱۵۴/۰۶۹	۱۱/۹۸۴
MS	۵۳۴/۱۷۰	۰/۱۵۱۳	۰/۰۵۶	۴۶۵/۴۲۹	۰/۰۲۵
P	۰/۰۰۷***	۰/۰۰۴**	۰/۰۰۰۱***	۰/۰۰۵**	۰/۰۰۰۶***

*** و ** به ترتیب معنی دار در سطح خطای ۰/۱ و ۱ درصد

جدول ۴- اثر سطوح مختلف تنش اسمزی بر شاخص‌های محاسبه‌ای فلورسانس کلروفیل در نهال‌های پسته خنجک.

شاخص فلورسانس	ETR	NPQ	ΦPSII	Photoinhib-PSII%	F'_v/F'_m
تیمار					
شاهد	۴۹/۵۰±۱/۳۷ ^a	۰/۷۷ ^a	۰/۶۱ ^a	۱۱/۲۰±۱/۴۲ ^a	۰/۶۲ ^a
کم	۴۸/۶۰±۱/۳۹ ^a	۰/۷۴ ^a	۰/۶۳ ^a	۱۰/۴۰±۰/۸۰ ^a	۰/۵۸ ^a
متوسط	۴۲/۴۰±۲/۷۰ ^a	۱/۱۱ ^b	۰/۵۴ ^b	۱۵/۸۵±۱/۳۰ ^a	۰/۵۱ ^b
زیاد	۲۴/۶۰±۱/۶۸ ^b	۱/۰۷ ^b	۰/۳۷ ^c	۳۳/۳۰±۲/۸۰ ^b	۰/۴۴ ^b

سرعت انتقال الکترون از طریق فتوسیستم ۲ (ETR)، پراکنش غیر فتوشیمیایی فوتون‌های جذب شده (NPQ)، کارایی واقعی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (ΦPSII)، درصد بازدارندگی نوری (Photoinhib-PSII%) و کارایی تبدیل انرژی الکترون‌ها به انرژی شیمیایی توسط مراکز واکنش باز در فتوسیستم ۲ (F'_v/F'_m). حروف مختلف نشان دهنده اختلاف معنی دار نتایج هر پارامتر در بین سطوح مختلف تنش اسمزی است.

اکسیژن واکنشی (ROS) و در نتیجه بازدارندگی نوری افزایش می‌یابد (Muller et al., 2001). همچنین بخشی از انرژی نورانی مازاد می‌تواند از طریق پراکنش غیرفتوشیمیایی (NPQ) دفع شود. به موازات افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری، مقدار NPQ هم افزایش یافت، اما تغییر معنی‌دار این پارامتر در تنش متوسط مشاهده شد و در تنش زیاد به بالاترین مقدار افزایش یافت (جدول ۴). نتایج بدست آمده از این آزمایش در خصوص ΦPSII و NPQ با نتایج گزارش شده توسط Murata و همکاران (۲۰۰۷) و Loukehaich و همکاران (۲۰۱۱) مطابقت دارد.

نتایج حاصل از مطالعه‌ی حاضر گویای کاهش سرعت انتقال الکترون (ETR) در نهال‌های پسته با افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری است. در میان تیمارها، فقط تنش زیاد اثر معنی‌داری را با بیشترین کاهش (۵۰٪) بر پارامتر ذکر شده

آزمایش در خصوص اثر تنش اسمزی بر F_v/F_0 با نتایج ارائه شده توسط Kalaji و همکاران (۲۰۱۱) مطابقت دارد.

با افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری، کارایی واقعی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ (ΦPSII) روند کاهشی را نشان داد (جدول ۳)، بطوریکه بیشینه (۰/۶۱) و کمینه (۰/۲۷) این پارامتر بترتیب در تیمار شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. اثر معنی دار کاهش پتانسیل اسمزی بر ΦPSII در سطح تنش متوسط شروع و تا تنش زیاد (با کاهش ۴۰٪ در مقایسه با تیمار شاهد) ادامه یافت (جدول ۴). با توجه به اینکه یک مول فوتون سبب تحریک یک میکرومول الکترون کلروفیل می‌شود (Schreiber و همکاران، ۱۹۹۸)، به نظر می‌رسد که ΦPSII بیانگر سهم این الکترون‌ها است که در طول کاهش فتوشیمیایی $NADP^+$ استفاده می‌شود. بر این اساس، کاهش ΦPSII سبب فزونی انرژی و به دنبال آن افزایش تولید گونه

(De Lucena et al., 2012)، و بیانگر کارایی تبدیل انرژی الکترون‌ها به انرژی شیمیایی توسط مراکز واکنش باز در اکوسیستم ۲ است. پارامتر F'_v / F'_m تغییرات در کارایی کوانتومی فتوسنتز را بخوبی آشکار می‌کند و کاهش آن نشان دهنده‌ی کاهش انتقال الکترون بین فتوسیستم‌های ۱ و ۲ است. آنالیز داده‌های حاصل از مطالعه‌ی حاضر در خصوص F'_v / F'_m مشابه با پارامتر ETR بود. نتایج حاصل از این آزمایش در مورد اثر متضاد افزایش تنش اسمزی بر پارامتر جنتی (F'_v / F'_m) در راستای نتایج بدست توسط Schreiber و همکاران (۱۹۹۸)، De Lucena و همکاران (۲۰۱۲) و Cousins و همکاران (۲۰۰۲) می‌باشد.

نتیجه‌گیری:

تنش اسمزی حاصل از ترکیب نمک (کلرید سدیم) و پلی‌اتیلن گلیکول (با وزن مولکولی ۶۰۰۰) اثر بازدارنده بر فعالیت دستگاه فتوسنتز کننده، بخصوص در فتوسیستم ۲، نهال‌های پسته خنجک داشت. در این بررسی مشخص شد که جدای از پارامترهای فلورسانس کلروفیل که بطور عام در مطالعات اثر تنش‌های محیطی بر دستگاه فتوسنتز گیاه مورد ارزیابی قرار می‌گیرند، مانند F_v / F_m که کارایی فتوسیستم ۲ را نشان می‌دهد، متغیرهای کلیدی دیگر مانند Φ_{PSII} ، ETR، NPQ، نقش برجسته‌ای در بررسی اثر تنش‌های محیطی مانند تنش اسمزی بر دستگاه فتوسنتز کننده گیاه دارند. علاوه بر این، استفاده از روش فلورومتری نسبت به سایر روش‌های مطالعه‌ی فیزیولوژیکی گیاهان، هم کم هزینه تر و هم غیرمخرب است. داده‌های بدست آمده از این مطالعه نشان داد که تقریباً تمام پارامترهای فلورسانس با شدت‌های متفاوت به تیمارهای تنش اسمزی "بدون نشان دادن علائم مرئی" پاسخ داده‌اند. بیشترین کاهش یا تغییر عملکرد در قالب مکانیزم دفاعی (بازدارندگی) یا غیر فعال شدن اجزای دستگاه فتوسنتز کننده در تنش اسمزی بالا مشاهده شد.

نشان داد. کاهش میزان ETR را می‌توان به افزایش تراکم یون‌ها (در اینجا Na^+) در سیتوسل و بدنبال آن از هم پاشیدگی پلاستوسیانین در مجموعه فتوسیستم ۱ نسبت داد که نتیجه‌ی آن کاهش انتقال الکترون بین فتوسیستم‌های ۱ و ۲ است (De Lucena و همکاران، ۲۰۱۲). نتایج حاصل از این آزمایش در مورد اثر متضاد افزایش تنش اسمزی بر میزان ETR با نتایج گزارش شده از سوی Abdeshahian و همکاران (۲۰۱۰) و، Kanwal و همکاران (۲۰۱۲) مطابقت دارد.

افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری منجر به افزایش درصد بازدارندگی نوری شد که تنها در تنش زیاد (با افزایش ۳۳٪) معنی‌دار بود. تغییر معنی‌دار این پارامتر گویای برهم خوردن تعادل بین فعالیت فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ و مقدار الکترون مورد نیاز برای چرخه کالوین است که موجب آسیب رسیدن به مراکز واکنش فتوسیستم ۲ می‌شود (Jamnicka et al., 2013). چنانچه مکانیزم‌های پراکنش انرژی مانند NPQ کارایی مؤثر را داشته باشد، آسیب ناشی از بازدارندگی نوری قابل جبران است، در غیر این صورت، موجب آسیب غیرقابل برگشت به سیستم فتوسنتز کننده می‌شود. با توجه به اینکه در مطالعه‌ی حاضر به موازات افزایش بازدارندگی نوری، NPQ هم افزایش یافت، بنظر می‌رسد اثر بازدارندگی نوری برگشت پذیر است (Baker and Rosenquist, 2004). نتایج بدست آمده از این مطالعه در خصوص بازدارندگی نوری با نتایج گزارش شده توسط سایر محققین مانند Li و همکاران (۲۰۱۳) و، Hans-Werner (۲۰۱۳) مطابقت دارد.

با افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری، بازده کوانتوم مؤثر (F'_v / F'_m) روند کاهشی را نشان داد، بطوریکه بیشینه (۰/۶۲) و کمینه‌ی (۰/۴۴) این پارامتر بترتیب در تیمار شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. اثر معنی‌دار کاهش پتانسیل اسمزی بر این پارامتر در سطح تنش متوسط شروع و تا تنش زیاد (با کاهش ۳۰٪ در مقایسه با تیمار شاهد) ادامه یافت (جدول ۴). اصطلاح F'_v / F'_m به پارامتر جنتی (Genty) معروف است

منابع:

- Abdeshahian, M., Nabipour, M., Meskarbashee, M. (2010) Chlorophyll fluorescence as criterion for the diagnosis salt stress in wheat plants. *World Academy of Science, Engineering and Technology* 71: 569-571.
- Adish, M., Fekri, M. and Hokmabadi, H. (2010) Response of Badami-Zarand Pistachio Rootstock to Salinity Stress, *International Journal of Nuts Related Sciences* 1: 1-11.
- Allakhverdiev, S. I., Sakamoto, A., Nishiyama, Y., Inaba, M. and Murata, N. (2000) Ionic and osmotic effects of NaCl-induced inactivation of Photosystems I and II in *Synechococcus* sp. *Plant Physiology, Rockville* 123: 1047-1056.
- Ashraf, M. and O'Leary, J. W. (1996) Responses of some newly developed salt tolerant genotypes of spring wheat to salt stress - II. Water Relations and photosynthetic capacity. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 29-39.
- Baker, N. R. and Rosenquist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 55:1607-1621.
- Baker, N. R. (2008) Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Physiology, Boca Raton* 59: 89-113.
- Bilger, W. and Bjorkman, O. (1990) Role of the xanthophyll cycle in Photoprotection Elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research* 25: 173-185.
- Bolhar-Nordenkamp, H. R. and Oquist, G. (1993) Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: *Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual* (Eds. Hall, D. O., Scurlock, J. M. O., Bolhar-Nordenkamp, H. R.; Leegood, R. C.; Long, S. P.).Pp. 193-206. London: Chapman & Hall.
- Burlyn, E. M. and Merrill, R. K. (1973) Osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology* 51: 914-916.
- Chazen, O., Hartung W. and Neumann, P. M. (1995) The different effects of PEG 6000 and NaCl on leaf development are associated with differential inhibition of root water transport. *Plant, Cell Environment* 18: 727-735.
- Cousins, A. B., Adam, N. R., Wall, G. W., Kimball, B. A., Pinter, P. J., Ottman, M. J., Webber, A. N. (2002) Leavitt S.W. Photosystem II energy use, non-photochemical quenching and the xanthophyll cycle in *Sorghum bicolor* grown under drought and free-air CO₂ enrichment (FACE) conditions. *Plant, Cell and Environment* 25: 1551-1559.
- De Lucena, C. C., De Siqueira, D. L., Martinez, H. N. and Cecon, P. R. (2012) Salt stress change chlorophyll fluorescence in mango. *Revista Brasileira Fruticultura, Jaboticabal* 34: 1245-1255.
- Dewan, M. L. and Famouri J., (1964). *The Soils of Iran*. FAO, Rome.
- Dodd, I., Critchley, C., Woodall, G. and Stewart, G. (1998) Photoinhibition in differently coloured juvenile leaves of *Syzygium* species. *Journal of Experimental Botany* 49:1437-1445.
- Filella, L., J. Llusia, J., Pinol, J., Penol, J. and Peuelas, J. (1998) Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions, *Environmental and Experimental Botany* 39: 213-220.
- Genty, B., Briantais, J.M. and Baker N.R., (1989). Relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochimica et Biophysica Acta* 990: 87-92.
- Gilmore, A. M. (2004) Chlorophyll a Fluorescence. In: *A signature of Photosynthesis* (Eds. Papageorgiou, G. C. and Govindjee, D.),Pp.55-600. Springer, Dordrecht.
- Hans-Werner, K., Hussain, T., Huchezermeyer, B. and M., Ajmal Khan (2013) Photosynthetic and growth responses of a perennial halophytic grass *Panicum turgidum* to increasing NaCl concentrations. *Environmental and Experimental Botany* 91: 22-29.
- Jamnicka, G., Ditmarová, L., Kurjak, D., Kmet', J., Pšidovö, E., Gömöry, D., Štřelcová, K. and Macková, M. (2013) The soil hydrogel improved photosynthetic performance of beech seedlings treated under drought, *Plant Soil Environment* 59: 446-451.
- Kalaji, H.M., Govindjee, Karolina, B., Janussz, K. and Krystina, Z-G. (2011) Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany* 73: 64-72.
- Kanwal, H., Ashraf, M. and Shahbaz, M. (2011) Assessment of salt tolerance of some newly developed and candidate wheat (*triticum aestivum* L.) cultivars using gas exchange and chlorophyll fluorescence attributes. *Pakistan Journal Botany* 43: 2693-2699.
- Kaouther, Z., Ben, Fredj, M., Mani, F. and Hannachi, C. (2012) Impact of salt stress (NaCl) on growth, chlorophyll content and fluorescence of Tunisian cultivars of chili pepper (*Capsicum frutescens* L.). *Journal of Stress Physiology and Biochemistry* 8: 236-252.
- Karimi, H. R. and Kafkas S. (2011) Genetic relationships among *Pistacia* species studied by SAMPL markers, *Plant System Evolution* 297: 207-212.
- Koyro, H.W. (2006) Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus*. *Environmental and Experimental Botany* 56:136-146.

- Krall, J. P. and Edwards, G. E. (1992) Relationship between photosystem II activity and CO fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* 86: 180–187.
- Krause, G. H. and Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Ann. Rev. Plant Physiology Plant Molecular Biology* 42: 313–439.
- Li, G. L., Wu, H. X., Sun, Y. Q. and Zhang, S. Y. (2013) Response of chlorophyll Fluorescence parameters to drought stress in sugar beet seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology* 60: 337–342.
- Loukehaich, R., Elyachioui, M., Belhabib, N. and Douira, A. (2011) Identifying multiple physiological responses associated with salinity-tolerance for evaluating three tomato cultivars selected from Moroccan territory. *Journal of Animal and Plant Sciences* 10(1): 1219- 1231.
- Muller, P., Li, X. P. and Niyogi, K. K. (2001) Non-Photochemical quenching, A Response to excess light energy. *Plant Physiology, Rockville* 125: 1558-1566.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y. and Allakhverdiev, S. I. (2007) Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochemica et Biophysica Acta* 1767: 414-421.
- Nepomuceno, A. L., Oosterhuis, D. M. and Stewart, J. M. (1998) Physiological response of cotton leaves and roots to water deficit induced by polyethylene glycol. *Environmental and Experimental Botany* 40: 29-41.
- Picchioni, G.A. and Miyamoto, S. (1990) Salt effects on growth and ion uptake of pistachio rootstock seedlings, *Journal of American Society for Horticultural Science* 115: 647-563.
- Ranjbar-Fordoei, A., Samson, R., Lemeur and R., Van Damme, P. (2000) Effects of drought stress induced by polyethylene glycol on physiological performance two pistachio species (*Pistacia mutica* nad *P.khinjuk*). *Photosynthetica* 38: 443-447.
- Rohâcek, K. (2002) Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* 40:13-29.
- Schreiber, U., Bilger, W., Hormann, H. and Neubauer, C. (1998) Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance. In: *Photosynthesis: a Comprehensive Treatise*. (Ed. Raghavendra, A. S.). Pp. 320-336. Cambridge: Cambridge University Press.
- Stirbet, A. and Govindjee (2011) On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications. *Journal of Photochemistry Photobiology* 104: 236-257.
- Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M. and Srivastava, A. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. (Eds. Papageorgiou, G., Govindjee, G.), Pp. 321–362. Springer, Dordrecht, (reprinted 2010).
- Suriyan, C. and Chalermopol, K. (2009) Effect of salt stress on proline accumulation, photosynthetic ability and growth characters in two maize cultivars. *Pakistan Journal of Botany* 41: 87-98.
- Yamane, Y., Kashino, Y., Koile, H. and Satoh, K. (1997) Increase in the fluorescence F0 level reversible inhibition of Photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants. *Photosynthesis Research, Amsterdam* 52: 57-64.
- Zhang, Y., Xie, Z., Wang, Y., Su, P., An, L. and Gao H. (2011) Effect of water stress on leaf photosynthesis, chlorophyll content and growth of oriental lily, *Russian Journal of Plant Physiology* 58: 844–850.