

## استفاده از شاخص‌های کلروفیل فلورسنس برای تشخیص تنش‌های محیطی (خشکی و شوری) در برگ گیاه بَنه (*Pistacia mutica* L.)

ابوالفضل رنجبر<sup>۱\*</sup>، سیدجواد ساداتی نژاد<sup>۲</sup>

۱. دانشیار، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه کاشان، کاشان

۲. دانشیار، دانشکده علوم و فنون نوین، دانشگاه تهران، تهران

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۰۷/۱۱ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۴/۰۹/۱۰)

### چکیده

دمای زیاد، تشعشعات خورشیدی زیاد، فشار بخار آب پایین و فقدان بارندگی در بیشتر ماه‌های سال از ویژگی‌های اکوسیستم‌های خشک است. در این شرایط، درختانی مانند پسته تحت تنش شوری و خشکی قرار می‌گیرند. به منظور بررسی اثر تنش هم‌زمان خشکی و شوری بر عملکرد دستگاه فتوسنتزکننده، نهال‌های بنه تحت تأثیر تیمارهای شاهد، و سه سطح تنش اسمزی (حاصل از ترکیب نمک و پلی اتیلن گلیکول) شامل: کم، متوسط و زیاد قرار گرفتند. بدین منظور، پارامترهای فلورسنس پایه ( $F_0$ )، فلورسنس حداکثر ( $F_m$ )، فلورسنس متغیر ( $F_v$ )، فلورسنس پایه در نور اشباع ( $F'_0$ )، فلورسنس حداکثر در نور اشباع ( $F'_m$ )، فلورسنس متغیر در نور اشباع ( $F'_v$ )، فلورسنس ثابت ( $F_s$ )، بازده کوانتوم مبنا ( $F_0 / F_m$ )، بیشترین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ ( $F_v / F_m$ )، فعالیت مجموعه شکافت مولکول‌های آب ( $F_v / F_0$ )، بازده کوانتوم مبنا در نور اشباع ( $F'_v / F'_m$ )، کارایی واقعی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ ( $\Phi_{PSII}$ )، میزان انتقال الکترون ( $ETR$ ) و ظرفیت واقعی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ ( $qP$ ) اندازه‌گیری و محاسبه شدند. تغییر شاخص‌های  $F_m$  و  $F_0$  فقط در تنش زیاد معنادار بود که گویای آسیب‌دیدگی فرایند انتقال فوتون‌های جذب‌شده از آنتن‌ها به مراکز واکنش است. کاهش معنادار  $F_v / F_m$  در تنش زیاد بیان‌کننده فتواکسیداسیون نوری فتوسیستم ۲ است. زیادبودن بازده  $F_0 / F_m$  در تنش زیاد، گویای کاهش فعالیت فتوسیستم ۱ است. کاهش  $\Phi_{PSII}$  و افزایش پراکنش غیرفتوشیمیایی فوتون‌های جذب‌شده ( $NPQ$ ) در تنش زیاد نشان داد که پراکنش غیرشیمیایی بالاست. کاهش معنادار  $qP$  در تنش متوسط و تنش زیاد نشان داد که بازده استفاده از نور در گیاه کاهش یافته است. در این بررسی مشخص شد که جدای از شاخص‌های کلروفیل فلورسنس وابسته، متغیرهای غیروابسته هم نقش برجسته‌ای در بررسی اثر تنش‌های محیطی مانند تنش اسمزی بر دستگاه فتوسنتزکننده گیاه دارند.

**کلیدواژگان:** پلاستوکینون، تنش، فتوسیستم، فتوشیمیایی، کلروفیل.

## مقدمه

بته (*Pistacia mutica* L.) از گونه‌های غیراهلی است و به‌منزله یکی از پایه‌های مقاوم به خشکی به‌طور تجربی توسط کشاورزان در تولید نهال پسته اهلی (*P. vera* L.) استفاده می‌شود [۱۹]. از ویژگی اقلیمی مناطق خشک، دمای زیاد، تشعشعات خورشیدی شدید، فشار کم بخار آب و نبود بارندگی در بیشتر ماه‌های سال است. در این مناطق، گیاهان اغلب در معرض دوره‌های کمبود آب در خاک و اتمسفر و همچنین شوری خاک ناشی از تبخیر سریع آب در لایه‌های زیرین [۳] به‌هم‌خوردن تعادل هیدرولوژیکی خاک به‌علت استفاده گسترده از آب‌های زیرزمینی در بخش کشاورزی (شوری ثانوی) قرار می‌گیرند [۷].

شوری، خشکی و رخداد هم‌زمان آن‌ها از عوامل محدودکننده محیطی هستند که الگوهای اکوفیزیولوژیکی، رشد گیاه و جامعه گیاهی را تحت تأثیر قرار می‌دهند [۴۳]. ظواهر اولیه این تنش‌ها معمولاً به‌صورت تغییر رنگ برگ آشکار می‌شود که شاخص مرئی برای ارزیابی زنده‌مانی گیاه محسوب می‌شود [۳۲]. در این مرحله عمل اصلاحی ممکن است مشکل را قبل از تخریب فیزیکی ساختار گیاه کم کند، اما تغییرات ناشی از آسیب بر ساختارهای فیزیولوژیکی باقی می‌ماند. از یک طرف آزمایش‌های فیزیولوژیکی مانند بررسی تراوش الکتروولیت، تراکم نشاسته، ارزیابی تراکم هورمون‌های گیاه و اندازه‌گیری میزان فتوسنتز فقط میزان آسیب وارده به گیاه را نشان می‌دهد و از طرف دیگر انجام چنین آزمایش‌هایی علاوه بر زیاد بودن هزینه‌ها وقت‌گیر هم هست [۳۶].

به‌رغم پیچیده بودن پاسخ دستگاه فتوسنتزکننده گیاه، به‌ویژه فتوسیستم ۲، به تنش‌های محیطی و به‌خصوص شوری و خشکی، اثر این تنش‌ها قبل از آنکه در مورفولوژی گیاه ظاهر و برگ‌گشت‌ناپذیر شود، قابل ردیابی است [۴۴] بدین ترتیب که هر تنش محیطی یا تغییر فرایند فیزیولوژیکی که عملکرد فتوسیستم ۲ را تغییر دهد، کلروفیل فلورسنس<sup>۱</sup> را هم تحت تأثیر قرار می‌دهد، زیرا پیام‌های کلروفیل فلورسنس از فتوسیستم ۲ نشئت می‌گیرد [۳۶].

کلروفیل فلورسنس به‌منزله یک روش غیرتخریبی تشخیص برای کشف و تعیین کمیت آسیب به دستگاه

فتوسنتزکننده برگ در گونه‌های مختلف گیاهی و در پاسخ به تنش‌های محیطی استفاده شده است [۳۲]. در این تکنیک تغییرات کلروفیل فلورسنس، ناشی از تغییر فعالیت فتوسیستم ۲ ایجاد شده به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم توسط تنش، اندازه‌گیری می‌شود. علاوه بر این با استفاده از تکنیک فلورومتري می‌توان اثر تنش‌های محیطی را بر مولکول‌های پلاستوکینون<sup>A</sup> ( $Q_A$ ) و پلاستوکینون<sup>B</sup> ( $Q_B$ ) که وظیفه انتقال الکترون‌ها بین فتوسیستم‌های ۲ و ۱ را به‌عهده دارند، بررسی کرد [۴۱].

شاخص‌های کلروفیل فلورسنس (اعم از شاخص‌های پایه و محاسباتی) مانند فلورسنس پایه<sup>۳</sup> یا فلورسنس حداقل  $F_0$ ، فلورسنس حداکثر  $F_m$ ، فلورسنس متغیر  $F_v$ ، فلورسنس ثابت  $F_s$  و نسبت‌های آن‌ها مانند  $F_v/F_m$ ،  $F_0/F_m$ ،  $F_v/F_0$  و پراکنش غیرفتوشیمیایی فوتون‌های جذب‌شده (NPQ) برآوردهایی را از جنبه‌های مختلف فتوسنتز را ارائه می‌کنند [۳۴].

مطالعات متعدد در خصوص تأثیرات خشکی و شوری روی عملکرد دستگاه فتوسنتزکننده درختان پسته انجام شده است [۱۳، ۳۵، ۲، ۲۴]. اما درباره تأثیرات توأم این دو عامل تنش‌زا (خشکی و شوری) روی عملکرد این دستگاه (فتوسنتزکننده) در بته گزارشی وجود ندارد. محلول پلی‌اتیلن گلیکول<sup>۷</sup> اغلب برای ایجاد تنش خشکی در گیاهان عالی مانند درختان به‌کار برده می‌شود [۳۰]. این ماده یک پلیمر غیریونی قابل حل در آب است که در بافت‌های سالم گیاه نفوذ نمی‌کند [۸]. هدف از انجام پژوهش حاضر، ارزیابی تأثیرات تنش اسمزی، حاصل از ترکیب نمک (کلریدسدیم) و پلی‌اتیلن گلیکول ۶۰۰۰، روی عملکرد دستگاه فتوسنتز بته از طریق اندازه‌گیری و محاسبه پارامترهای کلروفیل فلورسنس بود.

## مواد و روش‌ها

نهال‌های یک‌ساله بته از یک نهالستان محلی تهیه و به گلدان‌های پلاستیکی ۶ لیتری پر شده از ورمیکولیت منتقل شد. با کشت یک نهال در هر گلدان، آن‌ها به گلخانه منتقل و با استفاده از سیستم هیدروپونیک شامل پمپ آب، گاتر<sup>۸</sup> و

2. Plastoquinone  
3. base fluorescence  
4. maximal fluorescence  
5. variable fluorescence  
6. steady fluorescence  
7. Polyethylene glycol  
8. gutter

1. chlorophyll fluorescence

مخزن حاوی محلول آبیاری [۲۲] به مدت سه ماه آبیاری شدند. سپس تیمارهای تنش اسمزی شامل تیمار کنترل و سه سطح تنش اسمزی مرکب از مخلوط پلی اتیلن گلیکول و کلرید سدیم تهیه شد. هر دو عامل ایجاد تنش به طور یکسان در پتانسیل اسمزی محلول آبیاری ( $\Psi_s$ ) مشارکت داشتند. سطوح تنش اسمزی با توجه به ویژگی‌های خاک‌شناختی و اقلیم‌شناختی مناطق پسته‌کاری کشور و منابع موجود [۲، ۱۱، ۳۵] انتخاب شد. به منظور جلوگیری از اثر مضر پلی اتیلن گلیکول بر قابلیت دسترسی اکسیژن برای ریشه‌های گیاه محلول آبیاری به طور مداوم هوادهی شد.

تراکم پلی اتیلن گلیکول (گرم بر لیتر آب) برای هر سطح تنش اسمزی با توجه به معادله بورلین و مریل [۶] تعیین و پتانسیل اسمزی محلول آبیاری ( $\Psi_s$ ) (مخلوط پلی اتیلن گلی کل و نمک) توسط یک دستگاه پتانسیومتر<sup>۱</sup> مشخص شد. پتانسیل اسمزی محلول آبیاری به طور روزانه و در هر روز ۰/۱۵- مگاپاسکال<sup>۲</sup> کاهش یافت تا پتانسیل نهایی آب در هر تیمار به دست آمد. پتانسیل اسمزی نهایی برای شاهد ۰/۱۲- مگاپاسکال، برای تنش کم ۰/۴۷- مگاپاسکال، برای تنش متوسط ۰/۹۱- مگاپاسکال و برای تنش زیاد ۱/۶۴- مگاپاسکال اندازه‌گیری شد. این سطوح تنش اسمزی به مدت شش هفته حفظ شد. با اضافه کردن محلول هوگلند<sup>۳</sup> با توان غذایی ۵۰ درصد به هر تیمار گیاهان تغذیه شدند [۳۳].

۱. بازده کوانتوم مینا  $[۳۷] F_0 / F_m$
۲. بیشترین کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲  $F_v / F_m$
۳. فعالیت مجموعه شکافت مولکول‌های آب  $F_v / F_0 = [۱۸] (F_m - F_0) / F_0$
۴. ظرفیت واقعی فتوشیمیایی<sup>۵</sup> فتوسیستم ۲  $qp = (F'_m - ۲) / (F'_m - F'_0) [۳۹]$
۵. کارایی واقعی فتوشیمیایی<sup>۶</sup> فتوسیستم ۲  $\Phi PSII = [۱۵] (F'_m - F_s) / F'_m$
۶. پراکنش غیرفتوشیمیایی<sup>۷</sup> فوتون‌های جذب‌شده،  $[۵] NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m$
۷. کارایی تبدیل انرژی الکترون‌ها به انرژی شیمیایی تحت نور اشباع،  $[۱۴] F'_v / F'_m = (F'_m - F'_0) / F'_m$
۸. میزان انتقال الکترون<sup>۸</sup> از طریق فتوسیستم ۲  $[۳] ETR = 0.5 \times 0.84 \times \Phi PSII \times PPFD$

تراکم پلی اتیلن گلیکول (گرم بر لیتر آب) برای هر سطح تنش اسمزی با توجه به معادله بورلین و مریل [۶] تعیین و پتانسیل اسمزی محلول آبیاری ( $\Psi_s$ ) (مخلوط پلی اتیلن گلی کل و نمک) توسط یک دستگاه پتانسیومتر<sup>۱</sup> مشخص شد. پتانسیل اسمزی محلول آبیاری به طور روزانه و در هر روز ۰/۱۵- مگاپاسکال<sup>۲</sup> کاهش یافت تا پتانسیل نهایی آب در هر تیمار به دست آمد. پتانسیل اسمزی نهایی برای شاهد ۰/۱۲- مگاپاسکال، برای تنش کم ۰/۴۷- مگاپاسکال، برای تنش متوسط ۰/۹۱- مگاپاسکال و برای تنش زیاد ۱/۶۴- مگاپاسکال اندازه‌گیری شد. این سطوح تنش اسمزی به مدت شش هفته حفظ شد. با اضافه کردن محلول هوگلند<sup>۳</sup> با توان غذایی ۵۰ درصد به هر تیمار گیاهان تغذیه شدند [۳۳]. حجم و هدایت الکتریکی هر محلول تیمار به طور روزانه کنترل و ثابت نگه داشته شد. در کل تعداد بیست اصله نهال بنه در قالب یک طرح کاملاً تصادفی، با پنج تکرار برای هر تیمار، در این آزمایش استفاده شد.

#### اندازه‌گیری پارامترهای کلروفیل فلورسنس

با استفاده از یک دستگاه فلورومتر<sup>۴</sup> بازده شاخص‌های اصلی کلروفیل فلورسنس اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری‌ها روی برگ‌های کاملاً رشدیافته، مستقر در رأس شاخه اصلی (بلندترین شاخه)، انجام شد. قبل از اندازه‌گیری شاخص‌ها، برگ‌ها به مدت سی دقیقه با استفاده از کلیپس‌های دافع نور، در تاریکی کامل قرار گرفتند [۱۴]. در این وضعیت (سازگاری به تاریکی)، تمام مراکز واکنش و حامل‌های

تجزیه آماری داده‌ها  
آنالیز واریانس میانگین برای هر یک از پارامترهای کلروفیل فلورسنس به روش دانکن و با استفاده از SPSS انجام شد و معناداری آماری در سطح  $P \leq 0.05$  تعیین شد.

#### نتایج و بحث

با قرار گرفتن نهال‌های بنه در معرض سطوح تنش اسمزی انتخاب‌شده، تغییرات در پارامترهای کلروفیل فلورسنس مشاهده شد (جدول ۱). با کاهش پتانسیل اسمزی محلول

5. actual photochemical rate ( $qp$ )  
6. Photochemical Efficiency of Photosystem II ( $\Phi PSII$ )  
7. Non-photochemical Quenching ( $NPQ$ )  
8. Electron Transport Rate ( $ETR$ )

1. potentiometer (Decagon Devices Inc., Washington, USA)  
2. Mega-Pascal  
3. Hoagland  
4. PAM-2500 (H. Walz, Effeltrich, Germany)

محلول آبیاری (تنش زیاد) سبب شد که این پارامتر حداقل مقدار معنادار (۰/۶۹) را نشان دهد که در مقایسه با تیمار شاهد کاهش ۱۵ درصد را نشان داد. پتانسیل فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ ( $F_v / F_m$ ) بیانگر ظرفیت جذب انرژی القایی توسط برگ است و معمولاً به عنوان پیامد تأثیرات عوامل نامساعد محیطی مانند خشکی، شوری و سرما کاهش می‌یابد [۱۰]. در شرایطی که عوامل محیطی برای گیاه بازدارنده (تنش‌زا) نباشند، نسبت  $F_v / F_m$  (بسته به گونه گیاه) در دامنه ۰/۷۵ تا ۰/۸۵ قرار دارد [۳۹] کاهش نسبت یادشده به کمتر از مقدار طبیعی ( $< 0/75$ ) بیانگر فتواکسیداسیون نوری و آسیب‌رسیدن به مراکز واکنش فتوسیستم ۲ است [۲۳، ۲۱]. نتایج این آزمایش در خصوص  $F_v / F_m$  با نتایج گزارش شده توسط سوری‌یان و چالرمپل [۴۰]، و ژانگ و همکارانش [۴۳] مطابقت دارد. داده‌های به‌دست‌آمده از این آزمایش مبین یک روند موازی بین تغییر تنش اسمزی و واکنش بازده کوانتوم مینا ( $F_0 / F_m$ ) است. به طوری که کمینه (۰/۱۸) و بیشینه (۰/۳۰) این پارامتر به ترتیب در شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. در نهال‌های قرار گرفته در معرض تیمارهای تنش کم و تنش متوسط تغییرات تدریجی و معنادار نبود، اختلاف معنادار فقط بین تیمارهای شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. در شرایط عادی (بدون تنش) مقدار نسبت  $F_0 / F_m$  در یک دامنه بین ۰/۱۴ تا ۰/۲۰ در نوسان است و هرگونه تغییر ورای این دامنه می‌تواند به منزله یک شاخص تنش در نظر گرفته شود [۳۷]. بیشتر بودن  $F_0 / F_m$  از دامنه یادشده، می‌تواند گویای این باشد که افزایش تنش اسمزی سبب شده است که مقدار کاهش اولیه پلاستوکینون ( $Q_a$ ) بیشتر از مقدار اکسیداسیون مجدد آن توسط ( $Q_b$ ) و فعالیت فتوسیستم ۱ باشد.

آبیاری ( $\Psi_s$ ) از شاهد به تنش کم، تغییر معناداری در  $F_0$  مشاهده نشد، اما کاهش بیشتر در  $\Psi_s$  به افزایش معنادار این پارامتر در تنش متوسط منجر شد و به بیشترین مقدار (۳۸۰) در تنش زیاد رسید. روند تغییرات  $F_m$  در واکنش به کاهش پتانسیل اسمزی محلول آبیاری شبیه  $F_0$  بود، بدین ترتیب که پاسخ معنادار این متغیر فقط در تنش زیاد مشاهده شد که در مقایسه با تیمار شاهد کاهش ۲۴ درصد را نشان داد. شاخص‌های  $F_0$  و  $F_m$  از پارامترهای مهم به‌شمار می‌روند که برای ارزیابی مقایسه‌ای دیگر پارامترهای فلورسنس اندازه‌گیری می‌شوند. این دو پارامتر اساس محاسبه دیگر متغیرهای فلورسنس را تشکیل می‌دهند، اما مقدار آن‌ها در گیاه متغیر است. افزایش  $F_0$  و کاهش  $F_m$  گویای آسیب‌رسیدن به انتقال فوتون‌های جذب‌شده از آنتن‌ها به مراکز واکنش است [۳۸، ۲۹]. بنابراین، افزایش  $F_0$  مشاهده‌شده در نهال‌های بنه می‌تواند مربوط به آسیب دستگاه فتوسنتزکننده مانند غیرفعال شدن بخشی از مراکز واکنش فتوسیستم ۲ باشد که ممکن است برگ‌گست‌پذیر یا غیرقابل جبران باشد [۴۲]. همچنین کاهش مقدار  $F_m$  را می‌توان به افزایش پراکنش انرژی نورانی جذب‌شده به صورت گرما نسبت داد [۲۷]. نتایج به‌دست‌آمده از این آزمایش در خصوص متغیرهای فلورسنس اعلام‌شده با نتایج گزارش شده توسط جیانگ و همکارانش [۱۷] روی گیاه نارون (*Ulmus pumila*) مطابقت دارد.

در مطالعه حاضر، افزایش  $F_0$  و کاهش  $F_m$  هم‌زمان تحت تنش اسمزی به کاهش جزئی در پتانسیل فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ ( $F_v / F_m$ )، «اندازه‌گیری شده در برگ‌های سازگار شده به تاریکی»، منجر شد که تا سطح تنش متوسط ادامه یافت. کاهش بیشتر پتانسیل اسمزی

جدول ۱. اثر سطوح مختلف تنش اسمزی بر شاخص‌های اساسی کلروفیل فلورسنس در برگ نهال‌های بنه

$F_0 / F_m$	$F_v / F_0$	$F_v / F_m$	$F_m$	$F_0$	شاخص فلورسنس تیمار (MPa)
۰/۱۸ <sup>a</sup>	۴/۴۳ <sup>a</sup>	۰/۸۱ <sup>a</sup>	۱۶۱۲±۴۳ <sup>a</sup>	۲۹۸±۲۱ <sup>a</sup>	شاهد
۰/۱۷ <sup>a</sup>	۴/۷۹ <sup>a</sup>	۰/۸۲ <sup>a</sup>	۱۶۲۶±۳۲ <sup>a</sup>	۲۸۳±۲۹ <sup>a</sup>	تنش کم
۰/۱۹ <sup>a</sup>	۴/۰۴ <sup>b</sup>	۰/۸۰ <sup>a</sup>	۱۵۸۳±۴۱ <sup>a</sup>	۳۱۵±۲۰ <sup>a</sup>	تنش متوسط
۰/۳۰ <sup>b</sup>	۲/۲۳ <sup>c</sup>	۰/۶۹ <sup>b</sup>	۱۲۲۵±۴۸ <sup>b</sup>	۳۸۰±۲۵ <sup>b</sup>	تنش زیاد
					تجزیه واریانس
					<i>F</i>
					<i>MS</i>
					<i>P</i>
۳۶/۹۸۳	۲۴/۵۴۴	۳۱/۰۱۰	۸۲/۶۳۹	۱۲/۶۸۶	
۰/۰۱۳	۳/۷۲۰	۰/۰۳۱	۱۴۰۸۸۶/۳۳۳	۷۹۸/۶۶۷	
۰/۰۰۷**	۰/۰۰۱**	۰/۰۱*	۰/۰۰۴**	۰/۰۰۱**	

\* در هر ستون حروف مختلف نشان‌دهنده اختلاف معنادار نتایج هر پارامتر در بین سطوح مختلف تنش اسمزی است.

فتوسیستم ۲ ( $qP$ ) شد، اما واکنش معنادار این متغیر در تنش متوسط مشاهده و تا بیشترین سطح تیمار اعمال شده ادامه یافت. بدین ترتیب که بیشترین بازده در شاهد و کمترین آن با کاهش ۴۳ درصد (نسبت به تیمار شاهد) در تنش زیاد مشاهده شد. ظرفیت واقعی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲، یک شاخص نسبت مراکز واکنش باز در فتوسیستم ۲ است. این پارامتر بیانگر ورود انرژی فوتون‌های نوری به فرایند انرژی شیمیایی است که کارایی دستگاه فتوسنتزکننده و پتانسیل استفاده از نور را در گیاه منعکس می‌کند. در مطالعه حاضر مشاهده شد که افزایش تنش اسمزی به کاهش  $qP$  شد. این کاهش را می‌توان به کاهش سطح باز در مراکز واکنش فتوسیستم ۲ نسبت داد، که در این وضعیت پلاستوکینون اولیه پذیرنده الکترون اکسیده شده است و توان پذیرش مجدد الکترون را ندارد [۲۶]. نتایج این مطالعه در خصوص واکنش  $qP$  به افزایش تنش اسمزی با یافته‌های لی‌یو و همکارانش [۲۴]، و ای‌گلو و همکارانش [۱۲] مطابقت دارد.

با افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری، بازده کوانتوم مؤثر ( $F'_v / F'_m$ ) روند کاهشی را نشان داد، به‌طوری‌که بیشینه (۰/۵۸) و کمینه (۰/۳۹) این پارامتر به ترتیب در شاهد و تنش زیاد مشاهده شد. اثر معنادار کاهش پتانسیل اسمزی بر این پارامتر در سطح تنش متوسط شروع و بدون کاهش معنادار تا تنش زیاد (با کاهش ۳۳ درصد در مقایسه با تیمار شاهد) ادامه یافت (جدول ۲). متغیر  $F'_v / F'_m$  معروف به پارامتر جنتی<sup>۲</sup> [۱۴]، بیانگر کارایی تبدیل انرژی الکترون‌ها به انرژی شیمیایی توسط مراکز واکنش باز در اکوسیستم ۲ است. این پارامتر تغییرات در بازده کوانتوم فتوسنتز را به خوبی آشکار می‌کند و کاهش آن نشان‌دهنده کاهش انتقال الکترون بین فتوسیستم‌های ۱ و ۲ است. نتایج این آزمایش درباره اثر متضاد افزایش تنش اسمزی بر پارامتر جنتی ( $F'_v / F'_m$ ) در راستای یافته‌های دلوسنا و همکارانش [۱۰] و کازینس و همکارانش [۹] است.

با افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم ۲ ( $\Phi_{PSII}$ ) روند کاهشی را نشان داد، به‌طوری‌که بیشینه (۰/۵۶) و کمینه (۰/۳۲) این پارامتر به ترتیب در شاهد و تنش کم مشاهده شد. اثر معنادار کاهش پتانسیل اسمزی بر  $\Phi_{PSII}$  در سطح تنش متوسط شروع و تا تنش زیاد (با کاهش ۴۰ درصد در مقایسه با تیمار شاهد) ادامه یافت. با توجه به اینکه یک مول فوتون سبب تحریک یک میکرومول الکترون کلروفیل می‌شود [۱۶، ۳۹]، به نظر می‌رسد که  $\Phi_{PSII}$  بیانگر میزان تحریک کلروفیل توسط فوتون‌های نوری است بنابراین، کاهش  $\Phi_{PSII}$  سبب فزونی انرژی نوری و به دنبال آن افزایش احتمال تولید اکسیژن واکنشی<sup>۱</sup> و در نتیجه بازدارندگی نوری افزایش می‌یابد [۲۷]. همچنین بخشی از انرژی نوری مازاد می‌تواند توسط پراکنش غیرشیمیایی ( $NPQ$ ) پراکنده شود. دلیل این پراکنش با افزایش  $NPQ$  که در مطالعه حاضر مشاهده شد قابل توضیح است. به موازات افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری، مقدار  $NPQ$  هم افزایش یافت، اما تغییر معنادار این پارامتر در تنش متوسط مشاهده شد که در تنش زیاد به بیشترین مقدار افزایش یافت. نتایج به دست آمده از این آزمایش در خصوص  $\Phi_{PSII}$  و  $NPQ$  با یافته‌های موراتا و همکارانش [۲۸]، و لوکهایاک و همکارانش [۲۵] مطابقت دارد.

نتایج مطالعه حاضر گویای کاهش میزان انتقال الکترون ( $ETR$ ) در نهال‌های پسته با افزایش تنش اسمزی محلول آبیاری است. در میان تیمارها، فقط تنش زیاد اثر معناداری را با بیشترین کاهش (۵۰ درصد) بر پارامتر یادشده نشان داد. کاهش میزان  $ETR$  را می‌توان به افزایش تراکم در سیتوسل و به دنبال آن از هم پاشیدگی پلاستوسیانیین در مجموعه فتوسیستم ۱ نسبت داد که نتیجه آن کاهش انتقال الکترون بین فتوسیستم‌های ۱ و ۲ است [۱۰]. نتایج این آزمایش درباره اثر متضاد افزایش تنش اسمزی بر میزان  $ETR$  با یافته‌های سوی عبدشاهیان و همکارانش [۱]، و کانوال و همکارانش [۲۰] مطابقت دارد.

با توجه به اطلاعات ارائه شده در جدول ۲، افزایش تنش اسمزی سبب کاهش ظرفیت واقعی فتوشیمیایی

جدول ۲. اثر سطوح مختلف تنش اسمزی بر شاخص‌های محاسبه‌ای کلروفیل فلورسنس در نهال‌های بته

$F'_v/F'_m$	$qP$	$ETR$	$NPQ$	$\Phi PSII$	شاخص فلورسنس تیمار (MPa)
۰/۵۸ <sup>a</sup>	۰/۷۵ <sup>a</sup>	۳۸/۵۰ <sup>a</sup>	۰/۷۷ <sup>a</sup>	۰/۵۳ <sup>a</sup>	شاهد
۰/۵۳ <sup>a</sup>	۰/۷۱ <sup>a</sup>	۴۱/۶۰ <sup>a</sup>	۰/۹۸ <sup>a</sup>	۰/۵۶ <sup>a</sup>	تنش کم
۰/۴۸ <sup>b</sup>	۰/۵۸ <sup>b</sup>	۳۷/۴۰ <sup>a</sup>	۱/۷۱ <sup>b</sup>	۰/۴۶ <sup>a</sup>	تنش متوسط
۰/۳۹ <sup>b</sup>	۰/۴۳ <sup>b</sup>	۲۴/۶۰ <sup>b</sup>	۱/۳۷ <sup>b</sup>	۰/۳۲ <sup>b</sup>	تنش زیاد
					تجزیه واریانس
۱۰/۸۹۱	۸/۲۶۴	۱۳/۰۲۳	۲۰/۰۲۱	۱۲/۶۶	$F$
۰/۰۲۳	۰/۰۷۴	۰/۰۲۸	۰/۷۵	۰/۰۲۹	$MS$
۰/۰۰۷ <sup>**</sup>	۰/۰۰۱ <sup>**</sup>	۰/۰۱ <sup>*</sup>	۰/۰۰۴ <sup>**</sup>	۰/۰۱ <sup>*</sup>	$P$

\*حروف مختلف نشان‌دهنده اختلاف معنادار نتایج هر پارامتر بین سطوح مختلف تنش اسمزی است.

### نتیجه‌گیری

این مطالعه تأیید کرد که توانایی جذب، انتقال و استفاده از فوتون‌های نور تحت شرایط تنش اسمزی (شوری، خشکی و ترکیب آن‌ها) در گیاه بته (*P. mutica*) کاهش می‌یابد. علاوه بر این، واکنش‌های اولیه دستگاه فتوسنتزکننده گیاه مطالعه شده نقش کلیدی بر میزان تحمل آن‌ها در تنش اسمزی دارند. در این بررسی مشخص شد که جدای از پارامترهای کلروفیل فلورسنس وابسته، مانند  $F_v/F_m$  که به‌طور عام در مطالعات اثر تنش‌های محیطی بر دستگاه فتوسنتز گیاه ارزیابی می‌شوند، متغیرهای کلیدی دیگر مانند  $qP$ ،  $NPQ$ ،  $ETR$ ،  $\Phi PSII$  تأثیر مهمی در بررسی اثر تنش‌های محیطی مانند تنش اسمزی بر دستگاه فتوسنتزکننده گیاه دارند. یافته‌های این مطالعه می‌تواند به تشخیص تنش اسمزی در گیاهان قبل از بروز علائم آسیب و ممانعت از آسیب شدید ناشی از شوری و خشکی کمک کند. در پژوهش حاضر، نوع تنش و تیمارهای به‌کاررفته در یک محیط کنترل‌شده صورت گرفته است و کاملاً با شرایط طبیعی که عوامل آن همواره در حال تغییرند، متفاوت است. بنابراین، مطالعه دستگاه فتوسنتزکننده تحت تنش اسمزی در شرایط طبیعی پیشنهاد می‌شود.

### منابع

- [2]. Adish, M., Fekri, M. and Hokmabadi, H., 2010, Response of Badami-Zarand Pistachio Rootstock to Salinity Stress, International Journal of Nuts Related Science, 1(1): 1-11.
- [3]. 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.
- [4]. Bolhar-Nordenkamp, H. R. and Oquist, G., 1993, Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In: Hall, D. O.; Scurlock, J. M. O.; Bolhar-Nordenkamp, H. R.; Leegood, R. C.; Long, S. P. (Ed.). Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual. London: Chapman & Hall, p. 193-206.
- [5]. 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.
- [6]. Burlyn, E.M. and Merrill R.K., 1973, Osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiology, 51: 914-916.
- [7]. Chaves, M.M., Flexas, J. and Pinheiro C., 2009, Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany, 103: 551-560.
- [8]. Chazen, O., Hartung, W. and Neumann, P.M., 1995, Different effects of PEG 6000 and NaCl on leaf development are associated with differential inhibition of root water transport, Plant, Cell and Environment, 18: 727-735.
- [1]. Abdesahian, M., Nabipour M. and Meskarbashe M., 2010, Chlorophyll fluorescence as criterion for the diagnosis salt stress in wheat plants, World Academic Science Engineering and Technology, 71: 569-571.

- [9]. Cousins, A.B., Adam, N.R., Wall, G.W., Kimball, B.A., Pinter, P.J., Ottman, M.J., Webber, A.N. and Leavitt, S.W., 2002, Photosystem II energy use, non-photochemical quenching and the xanthophyll cycle in *Sorghum bicolor* grown under drought and free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) conditions, *Plant, Cell and Environment*, 25: 1551–1559.
- [10]. De Lucena, C.C., De Siqueira, D.L., Martinez, H.N. and Cecon, P.R., 2012, Salt stress change chlorophyll fluorescence in mango, *Fruticultura Jaboticabal*, 34(4): 1245-1255.
- [11]. Dewan, M.L. and Famouri, J., 1964, The soils of Iran, Tehran University, Tehran.
- [12]. Efeoğlu, B., Ekmekçi Y., and Çiçek, N., 2009, Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery, *South African Journal of Botany*, 75:34–42.
- [13]. Filella, I., Llusia J., Pinol 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.
- [14]. Genty, B., Briantais, J.M. and Baker, N.R., 1989, The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochimica et Biophysica Acta*, 990:87–92.
- [15]. Gilmore, A.M., 2004, Chlorophyll *a* Fluorescence: A signature of Photosynthesis, G.C. Papageorgiou, and Govindjee (Eds.), Springer, Dordrecht, 555.
- [16]. Hau-Xin, C., Wei-Jun L., Sha-Zhou A. and Hui-Yuan, G., 2004, Characteriation of PSII photochemistry and thermostability in salt treated *Rumex* leaves, *Plant Physiology*, 16: 257-264.
- [17]. Jiang, C., Jiang G.M., Wang X., Li L.H., Biwas D.K. and Li, Y.G., 2006, Increased photosynthetic activities and thermostability of photosystem II with leaf development of elm seedlings (*Ulmus pumila*) probed by the fast fluorescence rise OJIP, *Environmental and Experimental Botan*, 58: 261-68.
- [18]. Kalaji, H.M., Govindjee, Karolina B., Janusz K. and Krystina, Z-G., 2011, Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO<sub>2</sub> assimilation of two Syrian barley landraces, *Environmental and Experimental Botany*, 73: 64-72.
- [19]. Karimi, H.R. and Kafkas, S., 2012, Genetic relationships among *Pistacia* species studied by SAMPL markers, *International Journal of Nuts and Related Sciences*, 3(1):49-56.
- [20]. 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 of Botany*, 43(6): 2693-2699.
- [21]. 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(4): 236-252.
- [22]. 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.
- [23]. Krall, J.P. and Edwards G.E., 1992, Relationship between photosystem II activity and CO<sub>2</sub> fixation in leaves, *Physiologia Plantarum*, 86: 180–187.
- [24]. Liu, M., Qi H., Zhang Z.P., Song Z.W., Kou T.J., Zhang W.J. and Yu, J.L., 2012, Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars, *African Journal of Agricultural Research*, 7(34): 4751-4760.
- [25]. 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 Science*, 10(1): 1219- 1231.
- [26]. Melis, A., 1999, Photosystem II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photo-damage in vivo? *Trends Plant Science*, 4:130–135.
- [27]. Muller, P., Li X.P. and Niyogi, K.K., 2001, Non-Photochemical quenching, A Response to excess light energy, *Plant Physiology*, 125 (4):1558-1566.
- [28]. Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y. and Allakhverdiev, S.I., 2007, Photoinhibition of photosystem II under environmental stress, *Biochimica et Biophysica Acta*, 1767: 414-421.
- [29]. Naumann, J.C., Anderson J.E. and Young, D.R., 2008a, Linking physiological responses, chlorophyll fluorescence and hyperspectral imagery to detect salinity stress using the physiological reflectance index in the coastal shrub *Myrica cerifera*, *Remote Sensing of Environment*, 112:3865-3875.
- [30]. 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.
- [31]. Percival, G.C., 2004, Evaluation of physiological tests as predictors of young trees establishment and growth, *Journal of Arboriculture*, 30(2):80-92.
- [32]. Percival, G.C., 2005, Use of chlorophyll fluorescence to identify chemical and environmental stresses in leaf tissue of three oak species, *Journal of Arboriculture*, 31(5):215-227.
- [33]. 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.
- [34]. Ranjbar-Fordoei, A., Samson R., and Van Damme, P., 2006, Chlorophyll fluorescence performance of sweet almond (*Prunus dulcis* (Miller) D. Webb) in response to salinity stress, *Photosynthetica*, 44(4):513-522.
- [35]. Ranjbar-Fordoei, A., Samson R., Lemeur R., and Van Damme, P., 2000, Effects of drought stress induced by polyethylene glycol on physiological performance two pistachio species (*Pistacia mutica* and *P. khinjuk*), *Photosynthetica*, 38(3)443-447.
- [36]. Richardson, A.D., Aikens M., Berlyn G.P., and Marshall, P., 2004, Drought stress and paper birch (*Betula papyrifera*) seedlings. Effects of an organic biostimulant on plant health, stress tolerance and detection of stress effects with instrument-based, non-invasive methods, *Journal of Arboriculture*, 30(1):52-60.
- [37]. Roháček, K., 2002, Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships, *Photosynthetica*, 40(1):13-29.
- [38]. Schreiber, U., Schliwa U. and W. Bilger, 1986, Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer, *Photosynthesis Research*, 10: 51-62.
- [39]. Schreiber, U., Bilger, W., Hormann, H. and Neubauer, C., 1998, Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance. In: Raghavendra, A. S. (Ed.). *Photosynthesis: a comprehensive treatise*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 320-336.
- [40]. 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.
- [41]. Xin-Guang Zhu, Govindjee, Neil R. Baker, Eric de Sturler, Donald R. Ort and Stephen, P. Long, 2005, Chlorophyll a fluorescence induction kinetics in leaves predicted from a model describing each discrete step of excitation energy and electron transfer associated with Photosystem II, *Planta*, 223: 114-133.
- [42]. Yamane, Y., Kashino Y., Koile H. and Sato, H.K., 1997, Increase in the fluorescence F0 level reversible inhibition of Photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants, *Photosynthesis Research*, 52(1):57-64.
- [43]. 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(5): 844-850.
- [44]. Zarco-Tejada, P.J., Berni J.A.J., Suarez L., Sepulcre-Canto, G., Morales F. and Miller, J.R., 2009, Imaging chlorophyll fluorescence with an airborne narrow-band multispectral camera for vegetation stress detection, *Remote Sensing of Environment*, 113: 1262-1275.