

مقایسه واکنش‌های فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های کلزا (*Brassica napus*) به سطوح مختلف شوری

وحید اطلسی پاک* مجید نبی‌پور و موسی مسکرباشی^۱

(تاریخ دریافت: ۱۳۸۸/۳/۹؛ تاریخ پذیرش: ۸۸/۱۰/۲۶)

چکیده

به منظور مقایسه واکنش‌های فیزیولوژیک ژنوتیپ‌های مختلف کلزا نسبت به تنش شوری ده ژنوتیپ کلزا تحت سطوح مختلف شوری (شاهد (۲/۴)، ۶، ۱۰، ۱۴ و ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر) به مدت ۳۰ روز قرار گرفتند. کشت به صورت هیدروپونیک با محلول غذایی هوگلند در اتاقک رشد انجام شد. تیمار شوری در زمان چهار برگگی یا استقرار ریشه‌ها اعمال شد. نتایج نشان داد عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در شرایط سازگاری با تاریکی (Fv/Fm) و روشنایی (ΦPSII) در ژنوتیپ‌های حساس تحت تأثیر شوری قرار گرفت. تیمار شوری مقدار ماده خشک اندام‌های هوایی، فتوستت (A)، هدایت روزنه‌ای (gs) و تعرق (E) را به طور معنی‌داری کاهش داد. بین ژنوتیپ‌های مختلف نیز از نظر این صفات اختلاف معنی‌دار وجود داشت. ژنوتیپ‌های Hyola 401 و MHA 4921 دارای حداکثر ماده خشک اندام هوایی در سطوح بالای شوری (۱۴ و ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر) بودند. این دو ژنوتیپ در بین بقیه متحمل‌ترین ژنوتیپ‌ها نسبت به شوری بودند. مقدار نسبت کلروفیل (SPAD) در ژنوتیپ‌های متحمل دارای تغییر معنی‌داری نبود، اما در ژنوتیپ‌های حساس افت چشمگیری از خود نشان داد. عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو در ژنوتیپ‌های متحمل در این آزمایش تحت تأثیر شوری واقع نشد.

واژه‌های کلیدی: تنش شوری، کلزا، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II، ژنوتیپ، فتوستت

مقدمه

آثار منفی آن بر رشد گیاهان زراعی باعث افزایش تحقیقات در زمینه تحمل به شوری با هدف بهبود تحمل گیاهان شده است (۵۴). شوری از طریق کاهش پتانسیل اسمزی محلول خاک یا استرس آبی (۵ و ۳۲)، تأثیر ویژه یونی (۳ و ۲۶) و به هم خوردن تعادل عناصر غذایی به دلیل افزایش غلظت Na^+ باعث آسیب

املاح موجود در خاک‌ها یکی از مشکلات عمده در ارتباط با رشد گیاهان می‌باشد (۴۶) و تأثیر محدود کنندگی آن بر عملکرد ارقام مختلف گیاهان زراعی به اثبات رسیده است (۸). ۲۱، ۳۴، ۴۹ و ۵۳).

تنش شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیر زیستی بوده و

۱. به ترتیب دانشجوی دکتری، دانشیار و استادیار زراعت، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: vatlasi@gmail.com

به گیاه می‌شود. تأثیرات مضر املاح بر روی گیاهان نتیجه تلفیق عواملی می‌باشد که می‌توان آن را در گیاه به صورت کاهش رشد مشاهده کرد (۱۷). تحمل به شوری فرایند پیچیده‌ای است که از طریق سازگاری در دامنه وسیعی از فرایندهای فیزیولوژیک حاصل می‌شود (۴۶). سیستم‌های دفاعی گیاهان در مقابله با تنش شوری شامل هوموستازی یونی (۴۰) بیوستنز اسمولیت‌ها (۸ و ۳۴)، محفظه‌بندی (Compartmentation) یون‌های سمی (۱۶ و ۴۶) و سیستم‌های زداینده گیاه‌های اکسیژن فعال (۹ و ۵۵) می‌باشد. هوموستازی را گرایش سلول یا موجود زنده به حفظ تعادل یا ثبات (حتی در واکنش به تحریکات محیطی) بیان کرده‌اند (۴۰).

گونه‌های مختلف براسیکا (*Brassica spp*) در کشاورزی از اهمیت ویژه‌ای برخوردار هستند (۱۲) و تحمل به شوری در این گونه‌ها (براسیکا) به دلیل روابط ژنی موجود بسیار پیچیده می‌باشد (۱۱). روغن کلزا به دلیل پایین بودن میزان اسید اروسیک (کمتر از ۲٪ کل اسیدهای چرب) و گلوکز ینولات (کمتر از ۳ میکرو مول بر گرم دانه) مصرف زیادی در دنیا دارد و از آنجا که کلزا پتانسیل مقابله با سمیت ناشی از شوری و املاح را دارد، رشد آن می‌تواند در خاک‌های شور با موفقیت انجام شود (۴۲). تنش شوری باعث کاهش رشد و عملکرد گیاه می‌شود که دلیل آن اختلال در فرایندهای فیزیولوژیک به ویژه فتوستنز می‌باشد (۴۷).

فتوستنز تحت تأثیر تنش شوری قرار گرفته که مقدار این تأثیر به میزان شوری و مدت زمان اعمال آن بستگی دارد (۱۹). در ۶ گونه آمفی‌دیپلوئید و دیپلوئید براسیکا ارتباط مستقیمی بین میزان فتوستنز و عملکرد تحت شرایط شوری دیده شده است (۴). در مقایسه گونه‌های مختلف براسیکا (۴) و نیز ارقام مختلف کلزا (۹ و ۴۲) ارتباط مستقیمی بین فتوستنز و مقدار ماده خشک گزارش شده است. افزایش شوری باعث کاهش مقدار ماده خشک در ارقام مختلف کلزا می‌شود (۲، ۶، ۲۵ و ۴۲) و از آنجا که بین ماده خشک و عملکرد ارتباط مستقیمی وجود دارد، افزایش شوری عملکرد دانه را در کلزا کاهش

می‌دهد (۹ و ۴۲)، از این رو فتوستنز به عنوان یک ملاک فیزیولوژیک انتخاب جهت تحمل به شوری معرفی شده است (۵) و در مطالعات متعددی از آن جهت انتخاب ارقام مقاوم به شوری در کلزا استفاده شده است (۹ و ۴۲). تنش شوری در گیاه جو (۲۰)، گندم هگزا پلوئید (۷)، گونه‌های وحشی سویا (۲۸) و برنج (۴۸) کاهش فتوستنز را دنبال دارد، ولی ارقام مقاوم این گیاهان کاهش کمتری از خود نشان می‌دهند. در مورد گیاهان غیر زراعی مثل توت (*Morus alba*) نیز افزایش شوری کاهش فتوستنز را به دنبال داشته، ولی در رقم مقاوم مقدار فتوستنز کمتر تحت تأثیر قرار گرفته است (۳۰).

شوری در ابتدا منجر به تنش اسمزی و کاهش آب قابل دسترس در گیاهان می‌شود (۳۹ و ۵۰) و اختلال در رشد گیاه نیز در ابتدا به دلیل کاهش آب قابل دسترس می‌باشد (تجمع یون‌های سمی مرحله بعد می‌باشد) (۳۹). ارقام حساس و مقاوم در واکنش به شوری جهت حفظ فشار تورگر برای ادامه رشد از تنظیم اسمزی استفاده می‌کنند. در مقادیر بالای شوری اختلافی در تنظیم اسمزی در ارقام حساس و مقاوم دیده نشده است، که این نشان‌دهنده عدم ارتباط بین تنظیم اسمزی و سازگاری به شوری است. نتیجه این که ارقام حساس و مقاوم در مقابله با استرس شوری و در مقادیر بالای شوری دچار تنش اسمزی خواهند شد (۳۳).

کاهش فتوستنز در اثر تنش شوری نیز نتیجه بسته شدن روزنه‌ها در اثر تنش اسمزی و یا نتیجه خسارت به دستگاه فتوستنزی (کاهش راندمان زنجیره انتقال الکترون و آنتن‌های جمع‌آوری کننده نور) می‌باشد (۱۳ و ۲۸). اندازه‌گیری تبادلات گازی فتوستنزی اطلاعاتی را در مورد تأثیر شوری بر میزان فتوستنز خالص و هدایت روزنه‌ای در اختیار ما قرار می‌دهد. از طرفی نیز اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل روشی سریع و غیر تخریبی جهت تخمین عملکرد فتوستنزی محسوب می‌شود (۲۸). کارکرد دستگاه فتوستنزی را می‌توان از طریق اندازه‌گیری (F_v/F_m) مورد بررسی قرار داد که نشان‌دهنده عملکرد کوآنتومی مراکز واکنش فتو سیستم II می‌باشد (۲۰). به عقیده

خان و همکاران فلورسانس کلروفیل یک بررسی غیر تخریبی به منظور مطالعه رویدادهای بیوشیمیایی فتوستنز بوده و اطلاعات با ارزشی را در مورد میزان فتوستنز خالص در اختیار قرار می دهد. همچنین ایشان اظهار داشتند که رابطه F_v/F_m با عملکرد کوآنتومی در فتوستنز خطی می باشد. با توجه به موارد ذکر شده اندازه گیری فلورسانس کلروفیل جهت تخمین خسارت استرس شوری توسط محققین زیادی به کار گرفته شده است (۱۴، ۲۸، ۳۵، ۲۲، ۳۸، ۴۶ و ۵۲). فتوستنز در شرایط تنش اسمزی یا کم آبی ابتدا از طریق کاهش هدایت روزنه و سپس عوامل غیر روزنه ای دچار اختلال می شود. نتیجه این که تعیین جذب و تحلیل (اسیمیلایون) CO_2 تحت شرایط تنش شوری و نیز سنجش عملکرد کوآنتومی فتوسیستم II ارزیابی محدودیت های غیر روزنه ای را ممکن ساخته و میزان تحمل به شوری دستگاه فتوستنزی در ارقام مختلف کلزا را مورد مقایسه قرار می دهد. این تحقیق با هدف تعیین تأثیر تنش شوری بر تبادلات گازی و فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ های مختلف کلزا انجام شده است تا از این طریق محدودیت های غیر روزنه ای فتوستنز که در اثر استرس شوری موجب کاهش فتوستنز، ماده خشک و در نهایت عملکرد می شوند، مورد بررسی قرار گیرند.

این آزمایش در دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز در سال ۱۳۸۷ به اجرا درآمد. این تحقیق در قالب کرت های خرد شده بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار اجرا شد. فاکتور اصلی شوری دارای ۵ سطح و فاکتور فرعی شامل ۱۰ ژنوتیپ بود. کشت به صورت هیدروپونیک با محلول غذایی هوگلند انجام شد. سطوح شوری عبارت بودند از: شاهد (۲/۵)، ۶، ۱۰، ۱۴ و ۱۸ دسی زیمنس بر متر. فاکتور فرعی نیز شامل ۱۰ ژنوتیپ مختلف کلزا بود که عبارت اند از: Sariyol, Ahatrol, RGS003, MHA8725, MHA4921, Hyola401, Hyola308, MHA4026, MHA9716, MHA8716. بذرها ژنوتیپ های مختلف پس از ضد عفونی به مدت یک هفته در داخل

ژرمیناتور قرار گرفتند. بذرها جوانه دار شده پس از یک هفته در سوراخ های تعبیه شده در صفحات یونولیتی با ضخامت ۲ سانتی متر قرار داده شدند. گیاهچه ها به مدت ۲ هفته بدون اعمال تنش شوری در محلول غذایی هوگلند در داخل اتاقک رشد در دمای ۱۸/۲۴ درجه سانتی گراد (روز/ شب) رشد کرده تا به مرحله استقرار ریشه ها (حدود ۴ برگ) رسیدند. رطوبت نسبی در داخل اتاقک رشد 55 ± 5 درصد و شدت تابش نیز ۵۰۰ میکرو مول بر مترمربع بر ثانیه بود. طول روز نیز ۱۴ ساعت در نظر گرفته شد. محلول غذایی هوگلند توسط پمپ آکواریوم هوادهی شد. زمانی که گیاهچه ها به مرحله حدود ۴ برگ رسیدند، در محلول غذایی هوگلند تنش شوری اعمال شد (۴، ۹، ۱۰، ۴۱ و ۴۲). محیط کشت هر هفته تعویض شده و pH آنها هر روز با استفاده از NaOH و HCl در سطح ۵/۸-۵/۵ تنظیم شد. سطوح تیمار شوری از زمان ۴ برگ به بعد به مدت ۳۰ روز با استفاده از نمک NaCl (مرک) اعمال شد (۴، ۹). پس از گذشت ۳۰ روز از اعمال تنش شوری پارامترهای مورد نظر اندازه گیری شد. مقادیر فتوستنز و تعرق با استفاده از دستگاه LCA-4-ADC مورد اندازه گیری قرار گرفت. هدایت روزنه ای توسط دستگاه پرومتر و مقدار کلروفیل توسط دستگاه کلروفیل سنج SPAD-502 (مینولتا- ژاپن) اندازه گیری شد. پارامترهای فلورسانس نیز توسط دستگاه فلورسانس متر (والز- آلمان) مورد سنجش و بررسی قرار گرفت. به منظور تجزیه و تحلیل داده ها و مقایسه میانگین ها (به روش دانکن و در سطح ۵ و ۱ درصد) از نرم افزارهای SAS و MSTAT-C و برای رسم نمودار ها از نرم افزار Excel، استفاده شد.

نتایج

تأثیر تیمار شوری، ژنوتیپ و اثر متقابل آنها بر حداکثر عملکرد کوآنتومی در شرایط تاریکی (F_v/F_m) معنی دار بود (جدول ۱)، بیشترین مقدار مربوط به شاهد (۰/۸۳) و کمترین مقدار مربوط به سطح ۱۸ دسی زیمنس بر متر (۰/۴۴) بود. در بین ژنوتیپ های مختلف نیز MHA4921، Sariyol و Hyola401

در یک گروه آماری قرار گرفته و بیشترین مقدار Fv/Fm (۰/۸۴، ۰/۸۰ و ۰/۸۲) را به خود اختصاص دادند. در ضمن پایین‌ترین مقدار Fv/Fm مربوط به MHA9716 و MHA4026 و به مقدار ۰/۶۲ بود. بقیه ژنوتیپ‌ها حد واسط قرار داشتند (شکل ۲).

مقدار $\Phi PSII$ که نشان‌دهنده عملکرد کوآنتومی فتوسیستم دو در شرایط روشنایی می‌باشد، تحت تأثیر تیمار شوری قرار گرفت (جدول ۱). کمترین مقدار $\Phi PSII$ مربوط به بالاترین سطح شوری (۱۸ دسی‌زیمنس بر متر) و به مقدار ۰/۴۶ بود. بیشترین مقدار نیز مربوط به شاهد و به مقدار ۰/۷۹ بود. اختلاف بین ژنوتیپ‌ها و اثرات متقابل آنها نیز از این نظر معنی‌دار شد. در بین ژنوتیپ‌های مختلف نیز حداکثر مقدار $\Phi PSII$ مربوط به MHA4921 و به مقدار ۰/۷۸ بود. کمترین مقدار $\Phi PSII$ مربوط به MHA9716 و به مقدار ۰/۵۵ بود (شکل ۱).

مقدار فتوستت (A) در همه ژنوتیپ‌ها با افزایش سطوح شوری کاهش یافت. تفاوت بین مقدار فتوستت خالص در سطوح مختلف شوری معنی‌دار بود. اختلاف بین ژنوتیپ‌ها نیز از این نظر در سطح ۵ درصد نیز معنی‌دار شد. بیشترین مقدار فتوستت در بین ژنوتیپ‌ها مربوط به RGS003 و کمترین مقدار مربوط به MHA9716 و به ترتیب به مقدار ۱۲/۸۱ و ۱۱/۴۸ میکرومول CO_2 بر مترمربع بر ثانیه بود. اثر متقابل بین دو تیمار نیز معنی‌دار نبود (جدول ۱). در سطوح بالای شوری MHA4921 و Hyola401 به لحاظ مقدار فتوستت مقادیر بالایی را به خود اختصاص دادند.

اختلاف بین مقدار ماده خشک کل اندام‌های هوایی (TDM) در بین سطوح مختلف شوری معنی‌دار بود (جدول ۱). بیشترین مقدار ماده خشک کل مربوط به شاهد و کمترین مقدار مربوط به شوری ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر و به ترتیب به مقدار ۴/۷ گرم و ۱/۰ گرم در بوته بود. اختلاف بین ژنوتیپ‌ها و نیز اثر متقابل آنها با شوری معنی‌دار بود. در بین ژنوتیپ‌های مختلف بیشترین مقدار ماده خشک مربوط به Hyola401 و

کمترین مقدار مربوط به MHA9716 و به ترتیب به مقدار ۳/۴ و ۲/۱ گرم بود. مقایسه میانگین‌های اثرات متقابل نشان داد که در دو سطح بالای شوری (۱۴ و ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر) حداکثر ماده خشک کل مربوط به Hyola401 و MHA4921 بود (شکل ۱). در شرایط نرمال (شاهد) بیشترین مقدار از لحاظ ماده خشک کل مربوط به RGS003 بود.

مقدار هدایت روزنه‌ای در بین سطوح مختلف شوری مورد بررسی قرار گرفت. با افزایش سطوح شوری مقدار هدایت روزنه‌ای (gs) کاهش یافت و اختلاف بین تیمارهای شوری از این لحاظ معنی‌دار بود (جدول ۱). بیشترین و کمترین مقدار از این لحاظ (۱/۱۵ و ۰/۲۶ میکرومول H_2O بر متر مربع بر ثانیه) به ترتیب مربوط به شاهد و شوری ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر بود. اختلاف بین ژنوتیپ‌ها و اثرات متقابل آنها نیز از نظر مقدار هدایت روزنه‌ای معنی‌دار بود. در بین ژنوتیپ‌ها Sarigol بیشترین مقدار (۰/۸۷) و RGS003 کمترین مقدار (۰/۶۰) را از نظر هدایت روزنه‌ای به خود اختصاص داد.

مقدار تعرق (E) نیز با افزایش سطوح شوری کاهش یافت و اختلاف بین سطوح مختلف شوری و ژنوتیپ‌ها و اثر متقابل آنها نیز از این لحاظ معنی‌دار بود (جدول ۱). در بین ژنوتیپ‌ها Hyola401 بیشترین و MHA9716 دارای کمترین مقدار تعرق بود.

سطوح مختلف شوری از لحاظ عدد کلروفیل متر (SPAD) اختلاف معنی‌دار داشتند. بیشترین مقدار عدد کلروفیل متر مربوط به شاهد (۳۶/۵) و کمترین مقدار مربوط به تیمار ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر (۲۵/۹) بود. اختلاف بین ژنوتیپ‌ها معنی‌دار بود ولی اثرات متقابل معنی‌دار نشد. Hyola401 و MHA4921 دارای حداکثر مقدار (به ترتیب ۴۰/۴ و ۴۰/۹) بودند و اختلاف بین این دو رقم از نظر مقدار کلروفیل غیر معنی‌دار شد. MHA4921 و Hyola401 در سطوح مختلف شوری تغییری از این نظر از خود نشان ندادند (شکل ۲).

جدول ۱. نتایج تجزیه واریانس میانگین مربعات مربوط به صفات ماده خشک اندام های هوایی، $\frac{F_v}{F_m}$ ، $\Phi PSII$ ، SPAD.

هدایت روزنه ای (gs)، تعرق (E) و فتوسنتز (A)

منابع تغییر	df	ماده خشک اندام های هوایی	$\frac{F_v}{F_m}$	$\Phi PSII$	SPAD	هدایت روزنه ای (gs)	تعرق (E)	فتوسنتز (A)
تیمار شوری	۴	۸۹/۵۷**	۲۴۴/۹۹**	۳۸۵/۳۰**	۵۶۰/۷۷**	۳/۴۳۶**	۴۵/۰۶۵**	۱۷۴/۸۸**
خطای الف	۱۰	۰/۰۷۵	۱/۹۹	۲/۵۴	۱۹/۹۰	۰/۰۱۹	۰/۲۱۶	۰/۳۱۰
ژنوتیپ	۹	۲/۲۳**	۳۴/۲۱**	۶۴/۰۱**	۳۰۵/۱۶**	۰/۱۱۲**	۰/۷۴۴**	۱/۶۳۸*
ژنوتیپ × تیمار شوری	۳۶	۰/۳۴۱**	۱۷/۱۴**	۲۵/۶۷**	۳۵/۰۹ ^{ns}	۰/۰۶۵**	۱۷/۱۴**	۰/۷۲۴ ^{ns}
خطای ب	۹۰	۰/۰۶۳	۰/۰۰۳	۰/۸۳۱	۲۵/۰۱	۰/۰۲۶۶	۰/۰۵۲	۰/۸۴۵

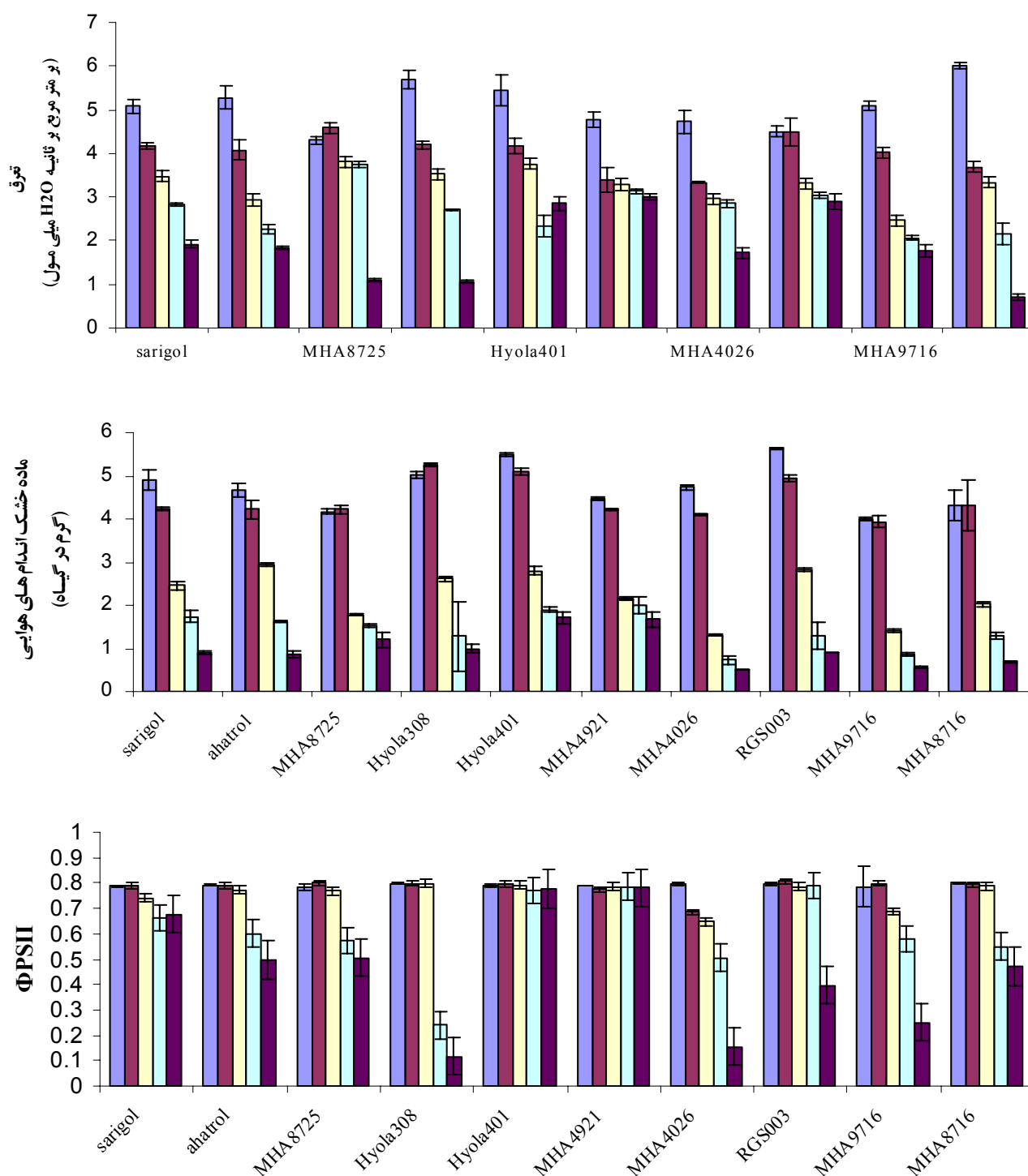
* و **: به ترتیب معنی دار در سطح ۵ و ۱ درصد.

ns: غیر معنی دار.

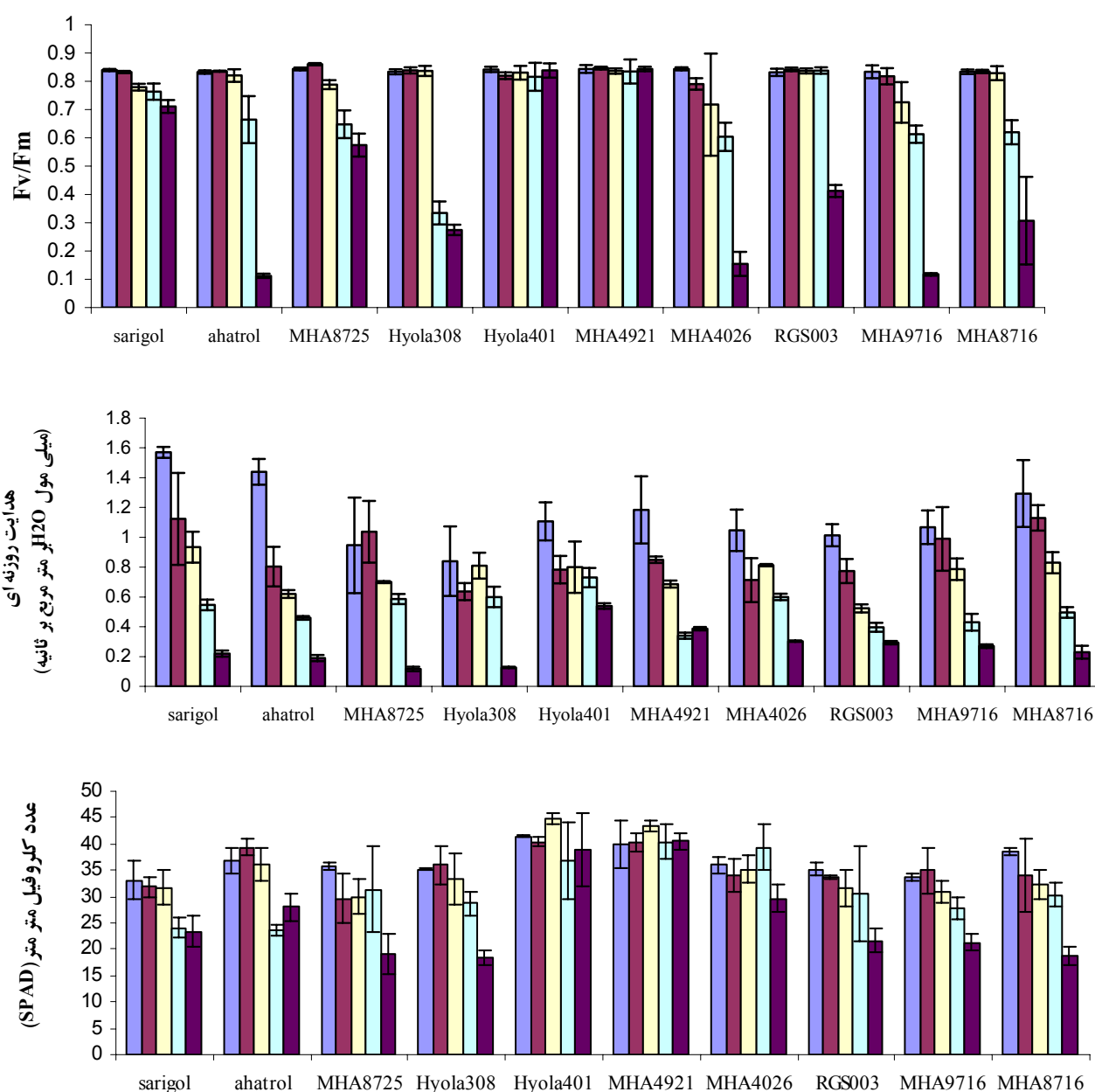
بحث

به منظور سنجش تحمل به شوری، حفظ ماده خشک اندام های هوایی یکی از ملاک های مناسب محسوب می شود (۴۴). در مورد گیاه کلزا نیز تجمع بیشتر ماده خشک در شرایط استرس شوری یکی از ملاک های تحمل معرفی شده است (۱۱). با مقایسه مقدار ماده خشک تولیدی در ارقام مختلف کلزا در مرحله رویشی و مقایسه آن با عملکرد دانه مشخص شده که مقدار ماده خشک در مرحله رویشی در کلزا در زمان مواجه شدن با استرس شوری متناسب با عملکرد دانه کاهش می یابد (۲۵). در این آزمایش مشخص شد که در سطوح بالای شوری Hyola401 و MHA4921 دارای حداکثر ماده خشک و MHA9716 و MHA4026 دارای حداقل ماده خشک می باشند. از این رو دو ژنوتیپ اول مقاوم ترین و ژنوتیپ های بعدی حساس ترین ژنوتیپ ها نسبت به شوری می باشند. البته RGS003 در شرایط نرمال دارای ماده خشک بالایی بود، ولی با افزایش سطح شوری از این نظر کاهش قابل توجهی نشان داد. محققین میزان تحمل به شوری در کلزا را با مقدار ماده خشک تولیدی در مرحله گیاهچه ای متناسب دانسته اند (۱۲). در تحقیقاتی که به منظور اندازه گیری پارامترهای مختلف فیزیولوژیک و همچنین مقدار ماده خشک اندام های هوایی

انجام گرفت مشاهده شد که، ارقام در مرحله گیاهچه ای دارای ماده خشک بیشتری در شرایط تنش شوری بودند، در عملکرد نیز نسبت به بقیه برتری داشتند و دارای تحمل بیشتری به شوری بودند، در ضمن بررسی صفات فیزیولوژیک نیز همین نتایج را تأیید کرد (۹ و ۴۱). همچنین در این آزمایش، اختلاف بین سطوح مختلف شوری از نظر تولید ماده خشک معنی دار شد (۹ و ۴۱). این محققین با انتقال ژن باکتریایی *betA* به یکی از گونه های براسیکا (*Brassica oleracea* Var. *Capitata*) تحمل به شوری را افزایش دادند (۹ و ۴۱). این ژن مسئول سنتز گلیسین بتائین می باشد که در نهایت باعث افزایش مقدار ماده خشک در رقم ترانس ژنیک نسبت به رقم غیر ترانس ژنیک شده است (۱۵). محقق دیگری گزارش کرد که، بین زیست توده اندام های هوایی در مرحله گیاهچه ای و عملکرد دانه در کلزا ارتباط مستقیمی وجود دارد (۴). در غربالگری ارقام متحمل به شوری ترا پلوئید گندم مقدار ماده خشک به عنوان یک ملاک مهم قرار گرفته و میزان تحمل به شوری در تیمارهای مختلف به صورت درصدی از ماده خشک اندام های هوایی تیمار شاهد محاسبه می شود (۳۶). با توجه به موارد ذکر شده می توان نتیجه گرفت که تولید ماده خشک تحت شرایط استرس شوری یکی از ملاک های مناسب جهت انتخاب



شکل ۱. تفرق، ماده خشک کل اندام‌های هوایی و عملکرد کوآنتومی فتوسیستم دو در شرایط روشنایی. ستون‌ها در هر رقم از چپ به راست: شاهد، ۶، ۱۴، ۱۰ و ۱۸ دسی زیمنس بر متر



شکل ۲. عملکرد کوآنتومی فتوسیستم دو در شرایط تاریکی (F_v/F_m)، هدایت روزنه‌ای و عدد کلروفیل متر (SPAD) در سطوح مختلف شوری. ستون‌ها در هر رقم از چپ به راست: شاهد، ۶، ۱۴، ۱۰ و ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر

ارقام مقاوم است (۱۵). فتوسیستم II می‌باشد (۲۰ و ۲۹). در سال‌های اخیر از نسبت F_v/F_m جهت تعیین استرس در گیاهان زراعی استفاده شده است (۲۹). در این آزمایش اختلاف بین F_v/F_m در تیمارهای مختلف شوری و ژنوتیپ‌های مختلف و اثر متقابل آنها معنی‌دار شد. مقدار F_v/F_m از سطح شوری ۱۴ دسی‌زیمنس بر متر افت

فلورسانس کلروفیل در اثر شوری دچار تغییراتی شده و از این رو می‌توان از آن جهت غربالگری ارقام مقاوم استفاده کرد (۱۳). کارکرد دستگاه فتوستزی را می‌توان از طریق اندازه‌گیری F_v/F_m مورد بررسی قرار داد که در واقع عملکرد کوآنتومی

قابل توجهی داشت. Hyola401 و MHA4921 دارای ماکزیمم Fv/Fm (به ترتیب ۰/۸۴ و ۰/۸۲) بودند. از این رو ارتباط بین فلورسانس کلروفیل و تحمل به شوری، مستقیم گزارش شده است (۱۴).

نکته مهم این که مقدار کلروفیل تحت تأثیر شوری قرار دارد که این تأثیر از طریق بازداری از سنتز کلروفیل و نیز کاهش مقدار کلروفیل صورت می گیرد (۵۴). نتایج عدد کلروفیل متر در این تحقیق نشان داد که اثر شوری بر مقدار نسبت کلروفیل معنی دار بوده و از سطح شوری ۱۴ دسی زیمنس بر متر مقدار کلروفیل (در ژنوتیپ‌های غیر متحمل) کاهش یافته است. ارقام متحمل به شوری در این آزمایش (Hyola401 و MHA4921) بیشترین مقدار کلروفیل را داشتند (به ترتیب ۴۰/۹ و ۴۰/۴). شوری تأثیری بر این دو رقم از این نظر نداشت. فلورسانس کلروفیل به طور مستقیم با فعالیت و مقدار کلروفیل مرتبط است. با مقایسه میانگین‌های مقدار Fv/Fm و عدد کلروفیل متر در سطوح مختلف شوری و ژنوتیپ‌های مختلف و اثر متقابل آنها می توان نتیجه گرفت هم‌زمان با کاهش قابل توجه مقدار کلروفیل از تیمار ۱۴ دسی‌زیمنس بر متر مقدار Fv/Fm نیز افت شدیدی در ژنوتیپ‌های غیر متحمل داشته است. مقایسه میانگین‌های اثرات متقابل نشان داد که مقدار نسبت کلروفیل در ارقام متحمل در این آزمایش تحت تأثیر شوری واقع نشد. استرس شوری باعث کاهش مقدار Fv/Fm در گونه‌های وحشی سویا (۲۸)، Arabidopsis (۴۶)، جو دو سر و گندم (۵۲) می‌شود. استرس گرما نیز کاهش Fv/Fm را در ذرت به دنبال دارد (۵۱).

در این آزمایش مقدار کلروفیل و نیز مقدار Fv/Fm در دو سطح بالای شوری (۱۴ و ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر) در ارقام حساس و حد واسط تحت تأثیر قرار گرفتند. در تیمار ۶ و ۱۰ دسی زیمنس بر متر تفاوتی از این لحاظ دیده نشد. به نظر می‌رسد در این آزمایش آستانه خسارت به عملکرد کوآنتومی فتوسیستم دو از سطح سوم شوری به بعد می باشد. محقق دیگری نیز گزارش کرد که آستانه خسارت به عملکرد در کلزا

۱۱ دسی‌زیمنس بر متر است (۴۴). نتایج آزمایش دیگری نشان داد که، تحت تأثیر تنش سرما مقادیر عملکرد کوآنتومی فتوسیستم دو در ارقام حساس کاهش یافته و از Fv/Fm به عنوان یک ملاک غربالگری در آزمایش خود استفاده کردند (۱).

در این تحقیق مقدار کلروفیل در ژنوتیپ‌های متحمل تغییری نداشته است ولی در ژنوتیپ‌های حساس و حد واسط با افزایش سطح شوری مقدار آن کاهش یافت. یکی از عوامل کاهش کلروفیل افزایش سدیم در اندام‌های هوایی می‌باشد که سبب تجزیه کلروفیل در برگ‌ها می‌شود (۲۳). بررسی ارقام مقاوم و حساس به شوری در کلزا ثابت کرده است که غلظت سدیم در اندام‌های هوایی در ارقام حساس به طور معنی‌داری بیشتر از ارقام مقاوم می‌باشد (۱۱). از آنجا که غلظت بالای سدیم در اندام‌های هوایی باعث تخریب سریع تر کلروفیل می‌شود (۲۷) و برخی آن را ناشی از افزایش فعالیت کلروفیل‌لاز عنوان کرده‌اند (۴۳)، می‌توان نتیجه گرفت که در این آزمایش ژنوتیپ‌های غیر متحمل مقادیر بیشتری از سدیم را در اندام‌های هوایی خود تجمع داده و این امر منجر به تجزیه کلروفیل و کاهش عملکرد کوآنتومی فتوسیستم دو شده است. پس توانایی حفظ کلروفیل در گیاه سبب بهبود وضعیت قدرت رویش گیاهچه می‌شود (۲۴).

فتوستتوز و رشد سلول از جمله فرایندهایی است که در ابتدا توسط شوری تحت تأثیر قرار می‌گیرد (۱۹). مقدار فتوستتوز، هدایت روزنه‌ای و تعرق در این آزمایش با افزایش شدت شوری کاهش یافت. نتایج نشان داد کاهش میزان فتوستتوز در این آزمایش (شکل ۳) نتیجه تأثیر شوری بر عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای و یا تأثیرات مستقیم NaCl بر فتوستتوز می‌باشد.

محدودیت‌های غیر روزنه‌ای شامل کاهش عملکرد کوآنتومی فتو سیستم II در ژنوتیپ‌های حساس و نیز حد واسط می‌باشد. در ژنوتیپ‌های مقاوم Fv/Fm و $\Phi PSII$ دچار تغییر نشد، ولی هدایت روزنه‌ای تحت تأثیر قرار گرفت. پس محدودیت ورود CO_2 و نیز تأثیرات سمی تجمع نمک منجر به بازداری از اسیمیلایون CO_2 در کلیه ژنوتیپ‌ها شده است.

(ب)
میزان فتوسنتز
CO₂ میکرومول

شکل ۳. مقدار فتوسنتز در سطوح مختلف شوری. ستون‌ها در هر رقم از چپ به راست: شاهد، ۶، ۱۴، ۱۰، ۱۸ و ۱۸ دسی‌زیمنس بر متر

وضعیت فتوسنتزی برگ به کار می‌رود (۴۵). وقتی گیاه در معرض استرس شوری قرار می‌گیرد دچار نوعی خشکی (خشکی فیزیولوژیک: در اثر کاهش پتانسیل اسمزی به علت افزایش املاح بوجود می‌آید) شده و ریشه‌ها تحت این شرایط مقدار اسید آبسزیک را افزایش داده که این هورمون از طریق جریان تعرق به اندام‌های هوایی منتقل می‌شود. این هورمون در اندام‌های هوایی باعث کاهش هدایت روزنه‌ها و به تبعیت از آن کاهش تعرق می‌شود (۵۶) و در نهایت به دلیل کاهش انتشار CO₂، فتوسنتز و رشد دچار اختلال می‌شود (۴). کاهش فتوسنتز و رشد، کاهش مقدار ماده خشک اندام‌های هوایی را به دنبال داشته که در نهایت منجر به کاهش عملکرد می‌شود. در این آزمایش افزایش سدیم در محلول غذایی (هوگلند) باعث منفی‌تر شدن پتانسیل اسمزی در اطراف ریشه شده و ریشه گیاه را با خشکی فیزیولوژیک مواجه کرده است و این فرایند احتمالاً با افزایش مقدار اسید آبسزیک باعث بسته شدن روزنه‌ها و کاهش تعرق و کاهش انتشار CO₂ به داخل برگ‌ها شده است. کاهش انتشار CO₂ کاهش فتوسنتز را به دنبال داشته و مقدار ماده خشک اندام‌های هوایی روند نزولی پیدا کرده است. به عقیده برخی محققین استرس شوری با کاهش هدایت روزنه‌ای، اختلال در فرایندهای متابولیکی ویا ترکیبی از این دو فرایند باعث کاهش فتوسنتز می‌شود (۴).

کاهش فتوسنتز در همه ژنوتیپ‌ها مشاهده شد، ولی در ژنوتیپ‌های متحمل این کاهش کمتر بود. علی‌رغم این‌که فتوسنتز باعث تولید مواد ساختاری و غیر ساختاری در گیاه است، تولید مواد آلی اسمزی را نیز بر عهده دارد که در نهایت منجر به تنظیم اسمزی در گیاه می‌شود (۴۱). واکنش‌های سازگاری تحت استرس شوری فتوسنتز را به طور غیر مستقیم تحت تأثیر قرار داده (در ژنوتیپ‌های متحمل و غیر متحمل) که این امر منجر به باز داری از رشد می‌شود (۱۹). یکی از این واکنش‌های سازگاری تحت استرس شوری تجمع مقادیر زیادی از قندها است که نتیجه عدم به کارگیری طبیعی آنها در بافت‌های در حال رشد است (۵) که ممکن است در این آزمایش با اثر بازدارنده فیدبک (تجمع قندها در سیتوپلاسم بر اثر کاهش تقاضا و اثر بازدارندگی آن بر فتوسنتز) در کلیه ژنوتیپ‌ها باعث کاهش در فتوسنتز شده باشد. هدایت روزنه‌ای نیز با افزایش سطح شوری در همه ژنوتیپ‌ها کاهش یافته و تعرق نیز همسو با آن دارای روندی نزولی بود. هدایت روزنه‌ای یکی از پارامترهایی بود که در این آزمایش و در همه سطوح شوری به سرعت تحت تأثیر قرار گرفت.

در آزمایش‌هایی واکنش سریع هدایت روزنه‌ای در کلزا (۴۲) و نیز در سیب زمینی (۳۱) نسبت به تنش شوری دیده شده است. هدایت روزنه‌ای برگ به عنوان شاخصی برای

اختلال در عمل انتقال الکترون در غشای تیلاکوئید در ژنوتیپ‌های مورد بررسی در این آزمایش به جز دو ژنوتیپ مقاوم دیده می‌شود که باعث کاهش در فتوسنتز شده است. کاهش در مقادیر $\Phi PSII$ از سطح شوری ۱۴ دسی‌زیمنس بر متر در ژنوتیپ‌های غیر متحمل نشان‌دهنده کاهش انتقال خطی الکترون در فتوسیستم دو می‌باشد. این کند شدن جریان در اثر تأخیر در عمل اکسیداسیون و احیاء در QA می‌باشد (۵۶). کاهش مقدار Fv/Fm که حداکثر راندمان انرژی برانگیخته توسط مراکز واکنش باز در فتوسیستم II می‌باشد نشان‌دهنده کاهش فتوسنتز یا بازدارندگی نوری (Photo inhibition) است (۱۸ و ۴۶). نتایج این تحقیق نشان داد که کاهش $\Phi PSII$ و Fv/Fm در ژنوتیپ‌های حساس غالباً به دلیل تخریب کلروفیل در اثر افزایش سدیم در اندام‌های هوایی می‌باشد و کاهش عدد کلروفیل متر (به خصوص در دو سطح بالای شوری در ژنوتیپ‌های غیر متحمل) نیز تاییدی بر این مطلب می‌باشد. زیرا همان‌طور که گفته شد مقدار کلروفیل با فلورسانس کلروفیل مرتبط بوده و از آن به عنوان معیاری جهت تعیین کارایی فتوسنتز استفاده می‌شود. از آنجا که ارقام مقاوم سدیم کمتری در اندام هوایی خود تجمع می‌دهند تخریب کلروفیل در برگ‌های آنها کمتر صورت گرفته و همان‌گونه که نتایج نشان می‌دهد کلروفیل آنها تغییری نداشته و عملکرد کوانتومی آنها بدون تغییر باقی مانده است.

عدم تغییر در $\Phi PSII$ در این آزمایش در ارقام متحمل را می‌توان به دو شکل توجیه کرد: اول این‌که شوری باعث افزایش کلروفیل در ارقام متحمل شده است (۵) که در این آزمایش افزایشی در مقدار کلروفیل در ارقام متحمل دیده نشد. از این رو بعید به نظر می‌رسد که این موضوع دارای نقش اساسی باشد. از طرفی دیگر افزایش در مقدار فتوسنتز نیز دیده نشد. پس مسیر دیگری جهت مصرف الکترون‌های $\Phi PSII$ در ارقام متحمل باید وجود داشته باشد. عقیده بر این است که مسیرهای مصرف

الکترون ممکن است مسیر متابولیسم نیتروژن و سولفور باشد که گیاه متحمل از این دو ترکیب به عنوان محلول‌های سازگار (Compatible Solute) استفاده می‌کند (۱۳ و ۴۶). در گیاه مقاوم به شوری (*The Ilungiella Halophila*) تحت شدت‌های بالای نوری، استرس شوری افزایش تقاضا برای این دو ترکیب را باعث شده و در نهایت منجر به افزایش $\Phi PSII$ شده است (۴۶). از موارد بالا می‌توان چنین استنباط کرد که تحت تأثیر شوری محدودیت‌های روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای در کلیه ژنوتیپ‌ها به وجود آمد. افزایش در محدودیت‌های روزنه‌ای به همراه کاهش پارامترهای فتوسنتزی باعث کاهش اسیمیلاسیون CO_2 شد. محدودیت‌های غیر روزنه‌ای مانند کاهش عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و نیز احتمالاً تجمع محلول‌های سازگار، از طریق تأثیر بازدارندگی فیدبک باعث کاهش اسیمیلاسیون CO_2 می‌شود. شوری با کاهش عملکرد کوانتومی باعث کاهش تولید ATP و NADPH شده که این به نوبه خود کاهش تولید مجدد RUBP و کاهش کربوکسیلاسیون را به دنبال داشته که در نهایت منجر به کاهش رشد گیاه می‌شود.

نتیجه‌گیری

نتایج این آزمایش نشان داد، عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو، معیار مناسبی جهت انتخاب ژنوتیپ‌های متحمل به شوری می‌باشد. تنش شوری باعث کاهش تعرق، هدایت روزنه‌ای، فتوسنتز و ماده خشک در همه ژنوتیپ‌ها شد ولی این کاهش در ژنوتیپ‌های متحمل کمتر بود. عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو و مقدار کلروفیل (SPAD)، در ژنوتیپ‌های متحمل تحت تأثیر واقع نشد، بنابراین می‌توان از آنها جهت برنامه‌های اصلاحی و غربالگری استفاده نمود.

منابع مورد استفاده

۱. حسینی، پ.، ف. مرادی و م. نبی‌پور. ۱۳۸۶. غربال کردن ژنوتیپ‌های برنج برای تحمل به تنش دمای پایین با استفاده از فلورسانس کلروفیل. مجله علوم زراعی ایران. ۹: ۱۴-۳۱.
2. Ahmadi, S. H. and J. Niazi Ardekani. 2006. The effect of water salinity on growth and physiological stages of eight Canola (*Brassica napus*) cultivars. Irrig. Sci 25: 11–20.
3. Ashraf, M. 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. CRC Critical. Rev. Plant Sci. 13: 17–42.
4. Ashraf, M. 2001. Relationships between growth and gas exchange characteristics in some salt-tolerant amphidiploid Brassica species in relation to their diploid parents. Environ. Exp. Bot. 45: 155–163.
5. Ashraf, M. 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. Flora 199: 361-376.
6. Ashraf, M. and M. I. Naqvi. 1992. Effect of varying Na /Ca ratios in salin sand culture on some physiological parameters of four Brassica species. Acta Physiol. Plant 14(4) :197-205.
7. Ashraf, M. and N. Parveen. 2002. Photosynthetic parameters at the vegetative stage and during grain development of two hexaploid wheat cultivars differing in salt tolerance. Biol. Plantarum 45(3):401-407.
8. Ashraf, M. and P. J. C. Harris. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. Plant Sci. 166: 3-16.
9. Ashraf, M. and Q. Ali . 2008. Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). Environ. Exp. Bot. 63: 266 – 273.
10. Ashraf, M. and R. Sharif. 1998. Does salt tolerance vary in a potential oil-seed crop Brassica carinata at different growth stages? J. Agron. Crop Sci. 181:103 - 115.
11. Ashraf, M. and T. McNeilly. 2004. Salinity tolerance in some brassica oilseeds. Crit. Rev. Plant Sci. 23: 154-174.
12. Ashraf, M., T. McNeilly and M. Nazir. 2001. Comparative salt tolerance of amphidiploid and diploid Brassica species. Plant Sci. 160: 683–689.
13. Baker, N. R. and E. Rosenqvist. 2004. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. J. Exp. Bot. 55(403): 1607 – 1621.
14. Belkhdja, R., F. Morales, A. Abadia, J. Gomes-Aparisi and J. Abadia . 1994. Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare*). Plant Physiol. 104: 667-673.
15. Bhattacharya, R. C., M. Maheswari, V. Dineshkumar, P. B. Kirti, S. R. Bhat and V. L. Chopra. 2004. Transformation of Brassica oleracea var. capitata with bacterial betA gene enhances tolerance to salt stress. Sci. Hortic. Amsterdam 100:215 – 227.
16. Blumwald, E. 2004. Sodium transport and salt tolerance in plants. Curr. Opin. Cell Biol. 12:431–434.
17. Blumwald, E., S. G. Aharon and M. P. Apse. 2000. Sodium Transport in Plant Cells. Biochim. Biophys. Acta 1465: 140–151.
18. Bryla, A., P. Carrier, F. Franck, C. Coulomb, C. Sahut and M. Havaux. 2001. Leaf chlorosis in oilseed rape (*Brassica napus*) grown on cadmium-polluted soil: causes and consequences for photosynthesis and growth. Planta 212:696-709.
19. Chaves, M. M., J. Flexas and C. Pinheiro. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Ann. Bot-London. 103:551 – 560.
20. Chen, C., G. Jackson, K. Neill, D. Wichman, G. Johnson and D. Johnson. 2005a. Determining the feasibility of early seeding canola in the northern Great Plains. Agron. J 97:1252–1262
21. Chen, Z., I. Newman, M. Zhuo, N. Mendham, G. Zhang and S. Shabala. 2005b. Screening plants for salt tolerance by measuring K^+ flux: a case study for barley. Plant Cell Environ. 28: 1230-1246.
22. Corney, H. J., J. M. Sasse and P. K. Ades. 2003. Assessment of salt tolerance in eucalypts using chlorophyll fluorescence attributes. New Forest 26: 233 – 246.
23. Dingkuhn, M., S. K. De Datta, R. Pamplona, C. Javellana and H. F. Schnier. 1992. Effect of late- season N fertilization on photosynthesis and yield of transplanted and direct- seeded tropical flooded rice. II. A canopy stratification study. Field Crop. Res. 28: 235 – 249.
24. Francis, D. and D. Piekielek. 2000. Assessing crop nitrogen needs with chlorophyll meters. The site specific management guidelines series is published by the potash and phosphate institute (PPI). Coordinated by South Dakota State University (SDSU).
25. Francois, L. E. 1994. Growth, seed yield and oil content of canola grown under saline conditions. Agron. J 86: 233–237.
26. HE, T. and G. R. CRAMER. 1992. Growth and mineral nutrition of six rapid-cycling Brassica species in response to seawater salinity. Plant Soil Sci. 139: 285-294.
27. Husain, S., R. Munns and A. G. Condon. 2003. Effect of sodium exclusion trait on chlorophyll and growth of durum wheat in saline soil. Aust. J. Agric. Res. 54: 589 – 597.
28. Kao, W. Y., T. T. Tsai and C. N. Shih. 2003. Photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence of three

- wild soybean species in response to NaCl treatments. *Photosynthetica* 41(3): 415 – 419.
29. Khan, S., Y. Yoshida and S. Islam. 2006. Characteristics of photosynthetic behaviors and chlorophyll fluorescence in different vegetable species. *Asian J. Plant Sci.* 5 (2): 266 - 270.
 30. Kumar, S. G., A. Lakshmi, K. V. Madhusudhan, S. Ramanjulu and C. Sudhakar. 1999. Photosynthesis parameters of mulberry differing in salt tolerance. *Photosynthetica* 36(4):611 – 616.
 31. Liu, F., C. R. Jensen, A. Shahanzari, M. N. Andersen and S. E. Jacobsen. 2005. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Sci.* 168: 831 – 836.
 32. Maathuis, F. J. M. and A. Amtmann. 1999. K⁺ Nutrition and Na⁺ Toxicity: The basis of cellular K⁺/Na⁺ Ratios. *Ann. Bot.* 84: 123 – 133.
 33. Mansour, M.M.F. and K.H.A. Salama. 2004. Cellular basis of salinity tolerance in plants. *Environ. Exp. Bot.* 52: 113 – 122.
 34. Mokhamed, A. M., G. N. Raldugina, V. P. Kholodova and V. V. Kuznetsov. 2006. Osmolyte accumulation in different rape genotypes under sodium chloride salinity. *Russ. J. Plant Physiol.* 53(5): 649–655.
 35. Moradi, F. and A. M. Ismail. 2007. Responses of Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence and ROS-Scavenging Systems to Salt Stress During Seedling and Reproductive Stages in Rice. *Ann. Bot.* 99: 1161–1173.
 36. Munns, R. and R. A. James. 2003. Screening method for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil Sci.* 253: 201-218.
 37. Murillo-Amadot, B., E. Troyo-Die'guez, R. Lo'pez-Aguilar, A. Lo'pez-Corte's, C. L. Tinoco-janguri, H. G. Jones and C. Kaya. 2002. Matching physiological traits and ion concentrations associated with Salt stress in cowpea genotypes. *Aust. J. Agric. Res.* 53:1243 – 1255.
 38. Netondo, G. W., J. C. Onyango and E. Beck. 2004. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop Sci.* 44:806-811.
 39. Neumann, P. 1997. Salinity resistance and plant growth revisited. *Plant Cell Environ.* 20: 1193 – 1198.
 40. Niu, X., R. A. Bressan, P. M. Hasegawa and J. M. Pardo. 1995. Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiol.* 109: 735-742.
 41. Qasim, M., M. Ashraf, M. A. Jamil, M. Y. Ashraf, S. U. Rehman and E. S. Rha. 2003a. Water relations and leaf gas exchange properties in some elite canola (*Brassica napus*) lines under salt stress. *Ann. Appl. Biol.* 142:307-316.
 42. Qasim, M., M. Ashraf, M. Y. Ashraf, S-U. Rehman and E. S. Rha. 2003b. Salt-induced changes in two canola cultivars differing in salt tolerance. *Biol. Plantarum* 46 (4):629-632.
 43. Reddy, M. P. and A. B. Vora. 1986. Changes in pigments composition, hill reaction activity and saccharine metabolism in bajra (*Pennisetum typhoides* S&H) leaves under NaCl salinity. *Photosynthetica* 20: 50 -55.
 44. Shannon, M. C. 1998. Adaptation of plants to salinity. *Adv. Agron.* 60:75-119.
 45. Shimono, H., T. Hasegawa, S. Fujimura and K. Iwama. 2004. Response of leaf photosynthesis and plant water status in rice to low water tempreture at different growth stages. *Field Crop. Res.* 89: 71- 83.
 46. Stepien, P. and N. G. Johnson. 2009. Contrasting responses of photosynthesis to salt stress in the glycophyte arabidopsis and the halophyte thellungiella: Role of the plastid terminal oxidase as an alternative electron sink. *Plant Physiol.* 149: 1154 – 1165.
 47. Sudhir, P. and S. D. S. Murthy. 2004. Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica* 42 (4): 481-486.
 48. Sultana, N., T. Ikeda and R. Itoh. 1999. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter. *Environ. Exp. Bot.* 42: 211- 220.
 49. Tester, M. and R. Davenport. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann. Bot.* 91: 503-527.
 50. Xiong, L. and J. -K. Zho. 2002. Molecular and genetic aspects of plant responses to osmotic stress. *Plant Cell Environ.* 25:131–139.
 51. Yang, G., D. Rhodes and R. J. Joly. 1996. Effects of high temperature on membrane stability and glycinebetaine-deficient and chlorophyll fluorescence in glycinebetaine-containing maize lines. *Aust. J. Plant Physiol.* 23: 437- 443.
 52. Zair, I., A. Chlyah, K. Sabounji, M. Tittahsen and H. Chlyah. 2003. Salt tolerance improvement in some wheat cultivars after application of in vitro selection pressure. *Plant Cell Tiss. Org.* 73: 237- 244.
 53. Zhang, H.X., J. N. Hodson, J. P. Williams and E. Blumwald. 2001. Engineering salt-tolerant Brassica plants: Characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation. Communicated by Emanuel Epstein, University of California, Davis. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.231476498
 54. Zhao, G. Q., B. L. Ma and C. Z. Ren. 2007. Growth, gas exchange, chlorophyll fluorescence and ion content of naked oat in response to salinity. *Crop Sci.* 47:123–131.
 55. Zhu, J. K. 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.* 6: 66–71.
 56. Zlatev, Z. S. and I. T. Yordanov. 2004. Effect of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulg. J. Plant Physiol.* 30(3-4): 3 – 18.