|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| ESCS | **مجله تنش هاي محيطي در علوم زراعی**  **جلد پنجم، شماره دوم، نیمه­دوم 91**  **192-181** | Birjand Logo-farsi |

**بررسی اثرات بهبود دهندگی کلسیم و پتاسیم بر خصوصیات فیزیولوژیک کوشیا (*Kochia scoparia*) تحت تنش شوری**

**محمد کافی1، جعفر نباتی 2\*، محمد زارع مهرجردی1، مرتضی گلدانی1، سعید خانی نژاد3، احسان کشمیری3، علی نوروزیان3**

1. اعضاء هیات علمی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد ؛ 2. دکتری زراعت، گرایش فیزیولوژی گیاهان زراعی

3. دانشجویان دکتری زراعت دانشگاه فردوسی مشهد

**تاريخ دريافت: 10/10/91؛ تاریخ پذیرش: 4/2/92**

**چکيده**

**نیاز به تولید گیاهان متحمل به شوری به دلیل کمبود میزان آب‌های شیرین در مناطق خشک و نیمه خشک افزایش یافته است. کوشيا يك گونه بسيار متحمل به شوري است كه منبع ارزشمندی برای تامین علوفه با آبیاری با آب شور فراهم می­كند. به منظور بررسي کاربرد کلسیم و پتاسيم بر کاهش اثر شوري بر برخی خصوصيات فیزیولوژیک کوشيا، آزمايشي با دو سطح شوری شامل 20 و 40 دسی­زیمنس بر متر و تیمار شاهد (بدون شوری) و سه سطح کاربرد کلرید کلسیم (mM 10)، کلرید پتاسیم (mM 10) و کار برد توام کلرید کلسیم و کلرید پتاسیم (mM 5) در قالب طرح بلوک‌هاي کامل تصادفي به صورت کرت‌هاي خرد شده با شش تکرار در گلخانه و شرایط هیدروپونیک اجرا شد. نتایج نشان داد که افزایش تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار محتواي نسبي كلروفيل، فلورسانس متغیر (F'v)، بيشينه‌ي پتانسيل کارايي فتوشیمیایی فتوسيستم II (F'v/F'm)، رنگدانه‌های فتوسنتزی، فنول، محتوای نسبی آب برگ، شاخص پایداری غشاء، مهار فعالیت رادیکال DDPH و در نهایت ماده خشک کل شد. کاربرد کلیسم به تنهایی موجب بهبود میزان فتوسنتز، کلروفیل a و b، شاخص پایداری غشاء و مهار فعالیت رادیکال DDPH تحت تنش شوری شد و کاربرد پتاسیم به تنهایی موجب بهبود محتوای نسبی آب برگ تحت تنش شوری گردید. کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب کاهش اثر تنش شوری بر بازتاب فلورسانسی از برگ خو گرفته به نور بسیار کم (F'o)، بیشینه فلورسانس برگ خو گرفته به نور (F'm)، F'v، F'v/F'm، فنول و ماده خشک کل شد. بررسی ضرایب همبستگی نشان داد که تمام صفات، بجز فتوسنتز، نسبت کلروفیل a به b و مهار فعالیت رادیکال DDPH، سایر صفات همبستگی مثبت معنی‌داری با ماده خشک تولیدی داشتند. به طور کلی بر اساس این نتایج کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب کاهش اثر تنش شوری و بهبود میزان تولید ماده خشک کوشیا در این شرایط می‌شود.**

***واژه­های کلیدی*: فتوسنتر، کلروفیل a، کلروفیل b، شاخص پایداری غشاء، مهار فعالیت رادیکال DDPH**

**مقدمه**

کاهش کیفیت منابع آب، موجب شور شدن خاک‌های زراعی گردیده و شوری به یکی از مهم‌ترین عوامل کاهش رشد و تولید گیاهان در بسیاری از مناطق دنیا تبدیل شده است (Baghalian et al., 2008; Kaya et al., 2009). در مناطق شور کشاورزان از گیاهان زراعی نسبتا متحمل به شوری استفاده می‌کنند. با این وجود در بسیاری از مناطق، آب آبیاری به حدی شور است که کاشت گیاهان زراعی متحمل به شوری امکان پذیر نیست. بنابراین یکی از راهکارهای کم هزینه جهت استفاده از این منابع، زراعت گیاهانی است که نسبت به سطوح بالای شوری تحمل مناسبی داشته باشند (Kafi et al., 2010). در سالهای اخیر در این زمینه مطالعات متعددی صورت گرفته و گیاهان زیادی جهت کشت در این مناطق نامزد شده‌اند (Flowers, 2004). از جمله گیاهانی که چند منظوره بوده و تحمل به شوری بالایی از خود نشان داده است کوشیا می‌باشد (Kafi et al., 2010).

تولید زیست توده در گیاهان وابسته به کربن تولید شده از طریق فتوسنتز می‌باشد، اما افزایش شوری می‌تواند بر فتوسنتز تاثیر معکوسی داشته باشد (Munns and Termaat, 1986). ظرفیت فتوسنتزی بسیاری از گونه‌های گیاهی در حضور تنش شوری کاهش می‌یابد، که در ارتباط با بسته شدن روزنه‌ها (Delfine et al., 1998)، افزایش تحمل مزوفیلی برای انتشار دی اکسید کربن (Delfine et al., 1998)، کاهش کارایی رابیسکو جهت تثبیت کربن (Delfine et al., 1998)، صدمه زدن به سیستم فتوسنتزی از طریق ممانعت نوری (Brugnoli and Bjorkman, 1992) می‌باشد. علاوه بر کاهش فتوسنتز، کاهش رشد در اثر شوری در گیاهان غیر شور زیست ممکن است در نتیجه تسریع تنفس و تنفس نوری بالاتر باشد، که منجر به مصرف سریع‌تر مواد فتوسنتزی می‌شود که می‌بایست برای رشد استفاده می‌شد (Gersani et al., 1993).

گیاهان تحت تنش مقدار کمتری از انرژی تابشی را برای فتوسنتز استفاده می‌کنند. مقداری از انرژی اضافی بوسیله کلروفیل فلورسانس فروکش می‌شود تا حداقل صدمه را به سیستم فتوسنتزی، بخصوص در فتوسیستم II (PSII) و ترکیبات حامل الکترون وارد سازد (Maslenkova, et al., 1993). مطالعات پیشین نشان داده که اندازه‌گیری کلروفیل فلورسانس می‌تواند در ارزیابی تحمل به شوری گیاهان مفید باشد (Maslenkova et al., 1993).

كلسيم و پتاسيم عناصر پر مصرفي هستند كه به دليل كاركردهاي ويژه خود اهميت زيادي در کنترل تنش‌هاي محيطي بخصوص شوري در گياهان دارند. كلسيم در گياهان نقش‌هاي بسياري از مقادير اندك در تنظيم برخي متابوليسم‌هاي سلولي گرفته تا مقادير زياد در ساختار ديواره سلولي دارد (Akinci and Simsek, 2004). اين در حالي است كه در شرايط تنش‌هاي محيطي بخصوص تنش شوري علاوه بر بروز تداخل كلسيم با برخي عناصر ديگر (مانند سديم)، كاركرد اين عنصر در فعاليت‌هاي حياتي گياه نقش ويژه‌اي در ميزان تحمل به تنش پيدا مي‌كند.

يون پتاسيم نيز علاوه بر ايفاي نقش اساسي در متابوليسم‌هاي حياتي، در شرايط تنش شوري نيز بسيار با اهميت جلوه مي‌كند به نحوي كه مديريت كارآمد K+ در مقابل Na+ در گياه در بقاي آن در شرايط شوري اساسي است (Silberbush and Lips, 1991). برخي گياهان توانايي اين را دارند كه سيتوپلاسم سلولهاي خود را از كاهش شديد مقاديرK+ محافظت كرده و از واكوئل‌ها بعنوان مخزني براي بافر كردن يون پتاسيم بهره ببرند. در همين رابطه گياهان متحمل توانايي آن را دارند كه مقاديرK+ سيتوسولي خود را حضور NaCl بهتر حفظ نمايند (Silberbush and Lips, 1991).

با توجه به نقش مهم کلسیم و پتاسیم در تخفیف اثرات منفی تنش شوری، این آزمایش با هدف بررسی اثر این عناصر بر خصوصیات فتوسنتزی و فیزیولوژیک کوشیا در شرایط تنش شوری شدید انجام شد.

**مواد و روش­ها**

اين مطالعه به صورت آزمایش کرت‌هاي خرد شده و بر پايه طرح بلوک‌هاي کامل تصادفي با سه تکرار در گلخانه تحقيقاتي، دانشکده کشاورزي دانشگاه فردوسي مشهد به اجرا درآمد. جهت انجام آزمایش ابتدا بذور کوشیا در گلدانهای حاوی ماسه شسته شده کشت شدند و 10 روز پس از کاشت با غرقاب کردن گلدان‌ها گیاهچه‌ها از محیط ماسه خارج و به محیط هیدروپونیک انتقال یافتند. سیستم هیدروپونیک مورد استفاده شامل لوله‌هایی از جنس پلی‌ونیل کلراید (PVC) با قطر 6 سانتیمتر و طول 5/1 متر بود که با فاصله 50 سانتیمتری از یکدیگر به صورت افقی قرار گرفته بودند. بر روی این لوله‌ها منافذی با فاصله 10 سانتیمتر از یکدیگر تعبیه شده بود که گیاهچه‌ها در این منافذ مستقر شدند. هر یک از لوله‌ها با سه لیتر محلول غذایی هوگلند (Hoagland and Arnon, 1950) پر شده بود که هر دو هفته یک بار تا پایان آزمایش تعویض می‌شد. دو هفته پس از انتقال گیاهچه‌ها به محیط هیدروپونیک تیمار تنش شوری و افزایش عناصر غذایی کلسیم و پتاسیم روی آنها اعمال شد. برای این منظور تیمار تنش شوری با استفاده از نمک کلرید سدیم در دو سطح 20 و 40 دسی زیمنس بر متر (dSm-1) و تیمار بدون شوری (شاهد) و تیمارهای عناصر غذایی شامل کلرید پتاسیم و کلرید کلسیم هر یک به میزان 10 میلی‌مولار و تیمار مخلوط کلرید پتاسیم و کلرید کلسیم هر یک به مقدار پنج میلی‌مولار اعمال شدند. لازم به ذکر است این مقدار شوری در اثر کلرید سدیم ایجاد شده و مواد غذایی محلول هوگلند نیز حدود dSm-12 هدایت الکتریکی به محیط رشد اضافه می‌کنند. چهار هفته پس از اعمال تیمارها، میزان فتوسنتز، محتواي نسبي كلروفيل، فلورسانس کلروفیل و رنگدانه‌های فتوسنتزی، فنول، محتوای آب نسبی برگ، شاخص پایداری غشاء، مهار فعالیت رادیکال DDPH در جوان‌ترین برگ‌های کاملا توسعه یافته و ماده خشک کل شامل وزن خشک ریشه و اندام هوایی اندازه‌گیری شد.

جهت بررسی خصوصیات فتوسنتزی و بیوشیمیایی از جوان‌ترین برگ‌های کاملا توسعه یافته استفاده شد. میزان فتوسنتز با استفاده از دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز (مدل LCA4) مورد ارزيابي قرار گرفت. در همین زمان عملکرد فلورسانس کلروفیل نیز با دستگاه فلورسانس کلروفیل متر (مدل OS1-FL) و محتواي نسبي كلروفيل با استفاده از دستگاه اسپد (SPAD-502, Japan) اندازه‌گیری شد.

براي اندازه گيري کلروفيل a و b از روش Dere et al. (1998) استفاده شد. براي اين منظور 100 ميلي‌گرم برگ تازه از برگ‌هاي جوان کاملاً توسعه يافته جدا و استخراج رنگدانه‌ها با استفاده از متانول 99 درصد انجام شد. ميزان جذب در طول موج‌هاي470، 653 و 666 نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر (Jenway UV-Visible Spectrophotometer, Model 6305) انجام شد. در نهايت بر اساس معادله (1، 2 و 3) مقدار کلروفيلa و b و کارتنوئیدها محاسبه شد.

معادله (1) Cha=15.65×A666 - 7.340×A653

معادله (2) Chb=27.05×A653 - 11.21×A666

معادله (3)

C(x+c)=(1000×A470 – 1.63× Cha – 104.96×Chb)/221

مقدار فنول کل در نمونه برگ تازه و بر اساس روش فولین شیکالتو (Singleton, and Rossi, 1965) تعیین شد. براي اندازه‌گيري ظرفيت تخريب راديکاهاي فعال از روش Abe et al. (1998) استفاده شد. مقدار 100 ميلي‌گرم ماده برگي تازه را در نيتروژن مايع هموژنايز کرده و عصاره‌گيري با اتانول 96 درصد انجام شد. جهت جدا سازي مواد جامد نامحلول به مدت پنج دقيقه سانتريفيوژ با سرعت 3500 دور در دقیقه انجام شد. مقدار مناسبي از محلول شفاف بالايي را با 800 ميکروليتر از محلول 5/0 ميلي‌مولار DPPH (l-Diphenyl-2-PicrylHydrazyl) مخلوط کرده و ميزان جذب پس از 30 دقيقه تاريکي در طول موج 517 نانومتر قرائت گرديد. ظرفيت تخريب راديکال‌هاي فعال با استفاده از معادله (4) محاسبه شد.

معادله (4)

میزان پایداری غشاء از طریق اندازه‌گیری میزان نشت الکترولیتی برگ (Sairam et al., 2002) از طریق معادله (5) محاسبه شد.

معادله (5)

100× ((نشت ثانویه/ نشت اولیه)-1)= شاخص پایداری غشاء

مقدار نسبي آب برگ (RWC) در برگ‌های جوان کاملا توسعه یافته از طريق معادله (6) محاسبه شد (Smart, and Bingha, 197).

معادله (6):

به منظور تعیین وزن خشک اندام کل گیاه، نمونه‌ها درون آون 80 درجه به مدت 48 ساعت نگهداری شدند.

جهت تجزیه‌های آماري از نرم افزار SAS 9.1 استفاده شد. مقايسه ميانگين‌ها به روش آزمون LSD انجام گرفت و سطح اطمینان بکار رفته در کليه تجزيه تحليل‌ها 95% در نظر گرفته شد.

**نتایج و بحث**

میزان فتوسنتز با افزایش شدت تنش شوری از تیمار شاهد به dSm-120 افزایش و در تنش dSm-140 شوری کاهش معنی‌داری یافت (جدول 1). کاربرد جداگانه عناصر کلسیم و پتاسیم نشان داد که میزان فتوسنتز در تیمار استفاده از کلسیم هفت درصد بیشتر از کاربرد پتاسیم بود، از طرف دیگر میزان فتوسنتز در تیمار کلسیم همراه با پتاسیم در مقایسه با کاربرد جداگانه هر یک از آنها به ترتیب 12 و 5 درصد کمتر بود (جدول 1). بررسی اثر متقابل عناصر و تنش شوری نشان داد که میزان فتوسنتز در تیمار بدون تنش و پتاسیم بیشتر از سایر تیمارها بود. در حالی که کاربرد کلسیم و پتاسیم در تنش شوری dSm-120 موجب افزایش مقدار فتوسنتز نسبت به تیمار بدون تنش گردید؛ با این وجود اثر کلسیم بر افزایش میزان فتوسنتز بیشتر از پتاسیم بود. در تیمار شوری dSm-140 میزان کاهش فتوسنتز در تیمار استفاده از کلسیم کمتر از کاربرد جداگانه پتاسیم، همچنین کلسیم همراه با پتاسیم بود (جدول 1).

افزایش تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار عدد اسپد شد (جدول 1). درصد کاهش عدد اسپد با افزایش تنش شوری از تیمار شاهد به dSm-120 و dSm-140 به ترتیب 40 و 52 بود (جدول 1). استفاده از عناصر غذایی کلسیم و پتاسیم تاثیر معنی‌داری در میزان عدد اسپد قرائت شده نداشت (جدول 1). عدد اسپد در تیمار شاهد و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم بیشتر از سایر تیمارها بود، با این وجود در تیمارهای تنش شوری، کاربرد عناصر نتوانست از کاهش معنی‌دار عدد اسپد جلوگیری کند (جدول 1).

نتایج تجزیه واریانس داده‌های مربوط به عوامل فلورسانس کلروفیل (F'o و F'm) در تنش شوری و F'o، F'm، F'v و F'v/F'm در تیمارهای عناصر غذایی و اثر متقابل شوری و عناصر غذایی معنی‌دار (05/0p<) نبود (جدول 1). با این وجود با افزایش سطح تنش شوری روند F'o، F'm و F'v افزایشی و روند F'v/F'm کاهشی بود (جدول 1). همچنین مقدار F'o، F'm، F'v و F'v/F'm در کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم در مقایسه استفاده جداگانه کلسیم و پتاسیم بیشتر بود (جدول 1).

گیاهان زمانی که در معرض شوری قرار می‌گیرند ابتدا تنش آب را تجربه می‌کنند، در این شرایط شوری از طریق بستن روزنه‌ها و کاهش فشار جزئی CO2 بین سلولی و یا از طریق عوامل غیر روزنه‌ای به کاهش فتوسنتز منجر می‌شود (Sultana et al., 1999; Munns and Tester, 2008) که در نهایت به کاهش توسعه برگ‌ها می‌انجامد. در صورتی که گیاه مدت طولانی در معرض شوری قرار گیرد تنش یونی را نیز تجربه می‌کند که باعث پیری زودرس برگ‌های بالغ می‌شود، بنابراین کاهش در سطح فتوسنتزی که حمایت کننده رشد است ایجاد می‌شود. در این مطالعه با افزایش سطح تنش شوری تا dSm-120 میزان فتوسنتز روند افزایشی نشان داد و با افزایش شدت تنش به dSm-140 فعالیت فتوسنتزی در کوشیا کاهش یافت.Long and Baker (1986) گزارش کردند برخلاف گیاهان گلیکوفیت، گونه‌های هالوفیت در شدت‌های متوسط تنش شوری میزان فتوسنتز و تولید بیشتری دارند. بررسی همبستگی بین فتوسنتز با سایر خصوصیات مورد مطالعه در این آزمایش نشان داد که فتوسنتز با شاخص پایداری غشاء همبستگی مثبت و معنی‌داری (05/0p<) دارد، همچنین با محتوای نسبی آب برگ نیز رابطه مثبتی اما غیر معنی‌دار داشت (جدول 4). با توجه به اینکه کاربرد کلسیم و پتاسیم بر میزان فتوسنتز تاثیر معنی‌داری نداشت (جدول 1) می‌توان عنوان کرد که، بین این عناصر در حفظ فتوسنتز کوشیا در تنش شوری اختلافی وجود نداشته باشد.

محتواي نسبي كلروفيل با افزایش شوری کاهش پیدا کرد و عناصر بکاربرده شده از افت مقدار کلروفیل در تنش شوری جلوگیری نکردند (جدول 1). محتواي نسبي كلروفيل نشان دهنده‌ی سبزی برگ است که هر چه سبزی برگ بیشتر باشد، رنگ برگ به علت محتوای کلروفیل بیشتر، تیره تر شده و جذب نور نیز بیشتر می‌شود (Croonenborghs et al., 2009). در این آزمایش محتواي نسبي كلروفيل با رنگدانه‌های فتوسنتزی همبستگی معنی‌داری (01/0p<) داشتند ولی با میزان فتوسنتز همبستگی معنی‌داری نشان ندادند، هر چند با میزان زیست توده تولیدی همبستگی قوی (\*\*78/0=r) مشاهده شد (جدول 4). همچنین مدل سازی بر اساس رگرسیون چندگانه عوامل نشان داد که محتواي نسبي كلروفيل از مولفه‌هایی است که در تولید ماده خشک تاثیر معنی‌دارد (جدول 5). محتواي نسبي كلروفيل با بيشينه‌ي پتانسيل کارايي فتوشیمیایی فتوسيستم II همبستگی معنی‌داری (\*\*36/0=r) داشت که نشان دهنده‌ی استفاده بیشتر از نور در مقادیر بالاتر کلروفیل در واحد سطح است (جدول 4).

اخیراً اندازه‌گیری فلورسانس کلروفيل روشي سريع و غير تخريبي را براي ارزیابی سلامت سيستم فتوسنتزي در شرایط تنش محیطی فراهم کرده که اطلاعات حاصل از آن براي مشخص کردن سرعت انتقال الکترون و چگونگی فرود[[1]](#footnote-2) انرژی الکترون برانگیخته بکار می‌رود (Shabala, 2002). از جمله بارزترین واکنش‌های گیاهان به عامل تنش‌ زای محیطی افت فتوسنتز ناشی از اختلال در فعالیت فتوسیستم II می‌باشد (Andrews et al., 1995). تحت چنین شرایطی به دنبال کاهش تولید و ذخیره فرآورده‌های انتقال الکترون یعنی ATP و NADPH در واکنش‌های وابسته به نور فتوسنتز، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II (ФPSІІ) افت پیدا می‌کند. در

**جدول 1. میزان فتوسنتز، محتواي نسبي كلروفيل، F'o، F'm، F'v، F'v/F'm در کوشیا تحت سطوح مختلف تنش شوری و عناصر غذایی کلسیم و پتاسیم.**

**Table 1. Photosynthesis rate, Spad, F'o, F'm, F'v, F'v/F'm in kochia under different levels of salinity and calcium and potassium.**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| میانگین  (mean) | | شوری (دسی زیمنس بر متر)  salinity (dS m-1) | | |  | میانگین  (mean) | | شوری (دسی زیمنس بر متر)  salinity (dS m-1) | | | عناصر | (element) |
| 40 | 20 | شاهد  (control) |  | 40 | 20 | شاهد  (control) |
| محتواي نسبي كلروفيل  Spad | | | | |  | فتوسنتز (میکرومول بر متر مربع در ثانیه)  Photosynthesis (µmol m-2s-1) | | | | |  |  |
| 20.20 | | 14.05 | 19.87 | 26.68 |  | 2.35 | | 1.79 | 3.40 | 1.85 | کلسیم | Ca |
| 19.67 | | 15.62 | 15.82 | 27.57 |  | 2.19 | | 1.53 | 2.84 | 2.21 | پتاسیم | K |
| 19.73 | | 11.95 | 15.80 | 31.45 |  | 2.09 | | 1.86 | 2.33 | 2.09 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 13.87 | 17.16 | 28.57 |  |  | | 1.72 | 2.86 | 2.05 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری Salinity |  |  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity | LSD0.05 | |
|  | 6.19 | | 3.57 | 3.11 |  |  | 0.63 | | 0.37 | 0.55 |
| F'm | | | | |  | F'o | | | | |  |  |
| 475.89 | | 365.17 | 521.33 | 541.17 |  | 208.39 | | 177.67 | 232.33 | 215.17 | کلسیم | Ca |
| 501.33 | | 444.83 | 446.00 | 613.17 |  | 199.94 | | 202.33 | 197.17 | 200.33 | پتاسیم | K |
| 539.44 | | 452.17 | 500.83 | 665.33 |  | 218.22 | | 198.17 | 214.50 | 242.00 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 420.72 | 489.39 | 606.56 |  |  | | 192.72 | 214.67 | 219.17 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری Salinity |  |  | شوری × عنصر  Salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity | LSD0.05 | |
|  | 152.9 | | 88.30 | 156.50 |  |  | 47.21 | | 27.26 | 36.07 |
| F'v/F'm | | | | |  | F'v | | | | |  |  |
| 0.542 | | 0.494 | 0.533 | 0.600 |  | 267.50 | | 187.50 | 289.00 | 326.00 | کلسیم | Ca |
| 0.560 | | 0.488 | 0.520 | 0.671 |  | 301.39 | | 242.50 | 248.83 | 412.83 | پتاسیم | K |
| 0.569 | | 0.511 | 0.565 | 0.629 |  | 321.22 | | 254.00 | 286.33 | 423.33 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 0.498 | 0.539 | 0.634 |  |  | | 228.00 | 274.72 | 387.39 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× Element | | عنصر  element | شوری salinity |  |  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity |  |  |
|  | 0.12 | | 0.07 | 0.10 |  |  | 120.40 | | 69.51 | 125.00 | LSD0.05 | |

مقدار فرود انرژی الکترون برانگیخته شده از مسیر غیر فتوشیمیایی[[2]](#footnote-3) qNP)) افزایش یافته و از این طریق فتوسیستم II دچار اختلال می‌شود. عامل F'o بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که پذیرنده کوئینون A PSII در بالاترین مقدار شرایط اکسیداسیونی قرار دارد (مراکز PSII باز هستند) (Blum, 1988)، در این آزمایش بین تیمارهای تنش شوری و همچنین کاربرد کلسیم و پتاسیم از نظر F'o اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (جدول 1). عامل F'm بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که کوئینون A PSII در بالاترین مقدار شرایط احیایی قرار دارد (مراکز PSII بسته هستند). بالا بودن این پارامتر بیانگر توان تحمل بیشتر شرایط نامساعد محیطی است. تنش شوری موجب کاهش و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب افزایش این عامل شد (جدول 1). در این آزمایش F'v که نشان دهنده ظرفیت PSII در راه اندازی ابتدای مسیر فتوشیمیایی (احیا نوری QA) است با افزایش تنش شوری کاهش یافت و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم در تنش شوری موجب کاهش کمتر این عامل شد (جدول 1). پارامتر F'v/F'm که تخمینی از بیشینه کارایی فتوشیمیایی PSII در یک شدت نور مشخص فراهم می‌کند با تنش شوری کاهش یافت و کاربرد کلسیم و پتاسیم تاثیر چندانی در کاهش اثرات شوری بر F'v/F'm نداشتند (جدول 1). همبستگی بین F'v/F'm، F'm، و F'v با عوامل موثر در تحمل به شوری مانند شاخص پایداری غشاء و رنگدانه‌های فتوسنتزی مثبت و معنی‌دار (01/0p≤) بود (جدول 6).

غلظت کلروفیل a، b، کارتنوئیدها و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی با افزایش تنش شوری کاهش معنی‌داری (01/0p<) پیدا کرد (جدول 2). بیشترین غلظت کلروفیل a، b، کارتنوئیدها و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی در تیمار شاهد بدست آمد و بین تیمارهای dSm-120 و dSm-140 تفاوت بسیار جزئی مشاهده شد (جدول 2). اثر عناصر غذایی بر غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی معنی‌دار (05/0p<) نبود (جدول 2). با این وجود غلظت کلروفیل a، b و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی در تیمار کاربرد کلسیم بیشتر از تیمار پتاسیم و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم بود، و بین تیمارهای عناصر غذایی از نظر غلظت کارتنوئیدها اختلافی وجود نداشت (جدول 2). بر همکنش تنش شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم از نظر نسبت کلروفیل a بهb معنی‌دار (01/0P<) بود (جدول 2). در تمامی تیمارهای عناصر غذایی نسبت کلروفیل a به b در تنش dSm-120 و dSm-140 کلرید سدیم به ترتيب كاهش و افزایش یافت (جدول 2).

**جدول 2. میزان کلروفیلa، b، نسبت a/b، کارتنوئیدها، مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی و فنول در کوشیا تحت سطوح مختلف تنش شوری و عناصر غذایی کلسیم و پتاسیم.**

**Table 2. Concentration of chlorophyll a, b, a/b, carotenoids, photosynthetic pigments and total phenols in kochia under different levels of salinity and calcium and potassium.**

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| میانگین  (mean) | | شوری (دسی زیمنس بر متر)  salinity (dS m-1) | | |  | میانگین  (mean) | | شوری (دسی زیمنس بر متر)  salinity (dS m-1) | | | عناصر | (element) |
| 40 | 20 | شاهد  (control) |  | 40 | 20 | شاهد  (control) |
| کلروفیل a (میلی­گرم بر گرم وزن خشک)  ( mg.gdw-1)chlorophyll b | | | | |  | کلروفیل a (میلی­گرم بر گرم وزن خشک)  ( mg.gdw-1)chlorophyll a | | | | |  |  |
| 0.35 | | 0.23 | 0.28 | 0.52 |  | 0.77 | | 0.57 | 0.61 | 1.14 | کلسیم | Ca |
| 0.27 | | 0.17 | 0.17 | 0.48 |  | 0.54 | | 0.41 | 0.33 | 0.89 | پتاسیم | K |
| 0.27 | | 0.15 | 0.24 | 0.41 |  | 0.58 | | 0.33 | 0.40 | 1.01 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 0.18 | 0.23 | 0.47 |  |  | | 0.43 | 0.45 | 1.01 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری Salinity |  |  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity | LSD0.05 | |
|  | 0.20 | | 0.12 | 0.12 |  |  | 0.35 | | 0.20 | 0.21 |
| کارتنوئيدها (میلی­گرم بر گرم وزن خشک)  carotenoid (mg.gdw-1) | | | | |  | کلروفیل a/b  chlorophyll a/b | | | | |  |  |
| 0.08 | | 0.06 | 0.08 | 0.12 |  | 2.38 | | 2.38 | 2.41 | 2.37 | کلسیم | Ca |
| 0.08 | | 0.06 | 0.06 | 0.13 |  | 2.15 | | 2.67 | 1.92 | 1.87 | پتاسیم | K |
| 0.09 | | 0.04 | 0.06 | 0.19 |  | 2.29 | | 2.20 | 1.69 | 2.99 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 0.05 | 0.06 | 0.15 |  |  | | 2.42 | 2.00 | 2.41 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری Salinity |  |  | شوری × عنصر  Salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity | LSD0.05 | |
|  | 0.04 | | 0.02 | 0.02 |  |  | 0.82 | | 0.47 | 0.37 |
| فنول (میلی­گرم بر گرم وزن خشک)  Phenol (mg.gdw-1) | | | | |  | مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی (میلی­گرم بر گرم وزن خشک)  total pigments (mg.gdw-1) | | | | |  |  |
| 0.97 | | 0.83 | 1.02 | 1.08 |  | 1.20 | | 0.86 | 0.97 | 1.78 | کلسیم | Ca |
| 0.80 | | 0.69 | 0.69 | 1.02 |  | 0.89 | | 0.64 | 0.55 | 1.49 | پتاسیم | K |
| 1.09 | | 0.93 | 0.78 | 1.55 |  | 0.94 | | 0.51 | 0.70 | 1.60 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 0.82 | 0.83 | 1.22 |  |  | | 0.67 | 0.74 | 1.63 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× Element | | عنصر  element | شوری salinity |  |  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity |  |  |
|  | 0.35 | | 0.20 | 0.20 |  |  | 0.55 | | 0.32 | 0.33 | LSD0.05 | |

**جدول 3. محتوای آب نسبی، شاخص پایداری غشاء، مهار فعالیت رادیکال DDPH و ماده خشک کل در کوشیا تحت سطوح مختلف تنش شوری و عناصر غذایی کلسیم و پتاسیم.**

**Table 3. RWC, MSI, DPPH - radical scavenging activities and total dry matter in kochia under different levels of salinity and calcium and potassium**.

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| میانگین  (mean) | | شوری (دسی زیمنس بر متر)  salinity (dS m-1) | | |  | میانگین  (mean) | | شوری (دسی زیمنس بر متر)  salinity (dS m-1) | | | عناصر | (element) |
| 40 | 20 | شاهد  (control) |  | 40 | 20 | شاهد  (control) |
| شاخص پایداری غشاء (%)  (%) MSI | | | | |  | محتوای نسبی آب برگ (%)  (%) RWC | | | | |  |  |
| 79.53 | | 67.58 | 83.93 | 87.08 |  | 78.00 | | 69.63 | 80.66 | 83.72 | کلسیم | Ca |
| 73.75 | | 53.37 | 79.83 | 88.06 |  | 81.76 | | 82.61 | 80.35 | 82.31 | پتاسیم | K |
| 77.60 | | 58.63 | 88.29 | 85.88 |  | 78.38 | | 77.02 | 81.57 | 76.56 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 59.86 | 84.02 | 87.00 |  |  | | 76.42 | 80.86 | 80.86 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری Salinity |  |  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity | LSD0.05 | |
|  | 11.09 | | 6.40 | 15.20 |  |  | 4.53 | | 2.61 | 3.45 |
| ماده خشک کل (گرم در بوته)  total dry matter (g.plant-1) | | | | |  | مهار فعالیت رادیکال DDPH (میلیگرم آسکوربات برگرم وزن تر)  DPPH - radical scavenging activities  (mg ascorbat.gfw-1) | | | | |  |  |
| 7.48 | | 4.40 | 8.48 | 9.57 |  | 1.30 | | 2.65 | 0.50 | 0.74 | کلسیم | Ca |
| 7.67 | | 4.75 | 7.34 | 10.92 |  | 0.58 | | 0.38 | 0.78 | 0.60 | پتاسیم | K |
| 8.35 | | 6.10 | 9.12 | 9.82 |  | 0.52 | | 0.51 | 0.41 | 0.63 | کلسیم + پتاسیم | Ca+K |
|  | | 5.08 | 8.31 | 10.10 |  |  | | 1.18 | 0.57 | 0.65 | میانگین | Mean |
|  | شوری × عنصر  salinity× element | | عنصر  element | شوری Salinity |  |  | شوری × عنصر  Salinity× element | | عنصر  element | شوری salinity | LSD0.05 | |
|  |  | | 2.40 | 2.77 |  |  | 0.41 | | 0.23 | 0.28 |

بررسی غلظت ترکیبات فنولی حاکی از کاهش معنی‌دار (01/0p<) مقدار این ترکیبات با افزایش تنش شوری بود با این حال بین تیمار dSm-120 و dSm-140 کلرید سدیم از این نظر اختلافی مشاهد نشد (جدول 2). کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم نسبت به استفاده جداگانه هر یک از آنها موجب افزایش بیشتر غلظت ترکیبات فنولی شد (جدول 2). اثر متقابل بین تنش شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم نشان داد با وجود بالاتر بودن غلظت فنول در تیمار بدون شوری، اختلاف معنی‌داری (05/0p<) بین تیمارها مشاهده نشد (جدول 2). برخی گياهان براي مقابله با تنش اكسيداتيو ايجاد شده در اثر تنش، داراي سيستم دفاعي با كارايي بالا هستند كه مي‌توانند راديكال‌هاي آزاد را از بين برده يا خنثي كنند، اين سيستم دفاعي شامل مواد آنتی اکسیدانتی می‌باشد (Walker and Mc Kersie, 1993). ترکیبات فنولی از جمله این مواد آنتی اکسیدانتی می‌باشند که در کاهش اثرات تنش شوری نقش دارند (Arbona et al., 2003). احتمالا کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب فعال‌تر شدن این سیستم دفاعی گردیده است.

نتایج این مطالعه نشان داد که با افزایش تنش شوری مقدار کلروفیل a، b، کارتنوئيدها و در نهایت مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی در کوشیا کاهش پیدا می‌کند که نشان دهنده‌ی حساسیت رنگدانه‌های فتوسنتزی کوشیا به تنش شوری می‌باشد (جدول 2). از طرف دیگر همبستگی معنی‌داری (01/0p≤) بین کلروفیل a، b، کارتنوئيدها و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی با میزان ماده خشک به ترتیب با ضریب همبستگی 64/0، 72/0، 61/0 و 69/0 وجود داشت (جدول 5). کاهش میزان کلروفیل ممکن است در ارتباط با اثر یون‌های کلرید و سدیم بر میزان عناصر غذایی ضروری باشد. کاهش آهن، منگنز، کلسیم و پتاسیم در اندام‌های هوایی گندم در تنش شوری و کادمیم مشاهده شده است (Ouzounidou et al., 1997)، که دو عنصر آهن و منگنز اساس شکل­گیری کلروفیل هستند. همچنین کاهش غلظت کلروفیل در گیاهان تحت تنش



ممکن است در ارتباط با افزایش فعالیت تجزیه کلروفیل توسط آنزیم کلروفیلاز باشد (Reddy and Vora, 1986). تجمع یون‌ در برگ‌ها نیز تاثیر معکوسی بر غلظت کلروفیل دارد (Yeo and Flowers, 1983). کاهش کارتنوئیدها تحت تنش شوری منجر به کاهش بتا کاروتن (که گیاه را در مقابل ممانعت نوری محافظت می‌کند) و تشکیل زئازنتین‌ها شود (Sharma and Hall, 1991). در میان تیمارهای عناصر غذایی، کلسیم از کاهش کلروفیل a و b بیشتر ممانعت کرد (جدول 2)، با این وجود کاربرد کلسیم و پتاسیم نتوانست از کاهش معنی‌دار کلروفیل در شرائط تنش شوری جلوگیری کند. در این آزمایش برگ‌های تشکیل شده قبل بعد از اعمال تنش کاهش میزان کلروفیل را نشان دادند، پس احتمالا می‌توان نتیجه گرفت که هم تجزیه و هم عدم سنتز کلروفیل در شرایط تنش شوری پیش می‌آید.

محتوای نسبی آب برگ و شاخص پایداری غشاء با افزایش سطح تنش شوری کاهش معنی‌داری پیدا کرد (جدول 3). میزان محتوای نسبی آب برگ با افزایش تنش شوری تا dSm-120 کلرید سدیم بدون تغییر ثابت ماند و رسیدن سطح تنش به dSm-140 موجب کاهش 4/4 درصد در میزان محتوای نسبی آب برگ در کوشیا شد. شاخص پایداری غشاء نیز با افزایش میزان تنش تا سطح dSm-120 کاهش معنی‌داری پیدا نکرد و تنها در تیمار dSm-140 کلرید سدیم پایداری غشاء نسبت به شاهد 27 درصد کاهش یافت (جدول 3). محتوای نسبی آب برگ در تیمار کاربرد پتاسیم نسبت به کاربرد کلسیم و کلسیم همراه با پتاسیم به ترتیب 4 و 3 درصد بیشتر بود (جدول 3). اثر متقابل شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم نشان داد که کاربرد پتاسیم در حفظ محتوای نسبی آب برگ نسبت به کاربرد کلسیم و کلسیم همراه با پتاسیم بیشتر بود (جدول 3).

فعاليت مهار راديكال DPPH با افزايش شوري در کوشیا افزايش معنی‌داری (01/0p<) پیدا کرد. افزایش تنش شوری از تیمار شاهد تا dSm-120 تغییر معنی‌داری در فعاليت مهار راديكال DPPH ایجاد نکرد اما در تیمار dSm-140 افزایش این عامل بسیار شدید بود (جدول 3). تاثیر کلسیم در افزایش فعالیت مهار رادیکال DPPH بیشتر از پتاسیم و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم بود (جدول 3). اثر متقابل شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم بر فعالیت مهار رادیکال DPPH حاکی از این بود که در سطوح شوری بالا تنها کلسیم قادر به افزایش این عامل بود و در سایر تیمارهای عناصر با افزایش شدت تنش، فعالیت مهار رادیکال DPPH کاهش یافت (جدول 3).

میزان کل ماده خشک تولیدی با افزایش شدت تنش شوری روند کاهشی نشان داد (جدول 3). میزان کاهش ماده خشک در بوته در تیمار dSm-120 و dSm-140 کلرید سدیم نسبت به تیمار شاهد به ترتیب 18 و 50 درصد بود (جدول 3). کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب تولید ماده خشک بیشتری نسبت به کاربرد جداگانه این عناصر شد (جدول 3). بر همکنش شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم نشان داد که کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم در تمامی سطوح تنش شوری موجب کاهش تولید ماده خشک کمتری شد (جدول 3).

مدل برآورد عملکرد ماده خشک با استفاده از صفات مورد مطالعه نشان داد که بین صفات مورد بررسی میزان فتوسنتز، محتواي نسبي كلروفيل، رنگدانه‌های فتوسنتزی و فنول کل همبستگی مناسبی با تولید ماده خشک در کوشیا داشتند (جدول 5).

بسیاری از فرایند‌های مهم فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی مانند رشد برگ، باز شدن روزنه‌ها و فتوسنتز به طور مستقیم تحت تاثیر فشار آماس برگ قرار دارند (Jones and Turner, 1978). گزارشات متعددی در ارتباط با کاهش محتوای نسبی آب برگ در اثر تنش شوری وجود دارد (Jones and Turner, 1978; Munns and Tester, 2008). همچنین در نتيجه تنش شوري، تنش‌هاي ثانويه نظير تنش اکسيداتيو نيز ممکن است بروز کنند که در اين حالت، توليد و تجمع راديکال‌هاي فعال به اکسيد شدن پروتئين‌ها و ليپيدها و در نتيجه مرگ سلول منجر مي‌شود (Molassiotis et al., 2006). افزایش تجمع پراکسید هیدروژن و پراکسیداسیون لیپیدها در اثر شوری موجب کاهش پایداری غشاء در گیاهان می‌گردد (Farooq and Azam, 2006). کاربرد کلسیم موجب حفظ پایداری غشاء و کنترل ورود و خروج انتخابی یون‌ها می‌شود (Marschner, 1995). مقادیر بالای کلسیم می‌تواند موجب کاهش نفوذ سدیم به غشاء پلاسمایی شود. کاهش میزان ورود سدیم توسط کلسیم موجب کاهش تجمع سدیم توسط انتقال غیر فعال می‌شود (Cramer et al., 1986). از نخستین واکنش‌های گیاهان به تنش شوری کاهش غلظت پتاسیم در بافت‌های گیاهی است (Khatun and Flowers, 1995) به این ترتیب جانشینی پتاسیم توسط سدیم منجر به عدم تعادل عناصر غذایی می‌شود.در مطالعه حاضر، کوشیا تا dSm-120 نسبت به کاهش پایداری غشاء و محتوای آب نسبی تحمل نشان داد و کاربرد پتاسیم نسبت به کلسیم بر حفظ محتوای آب نسبی تاثیر بیشتری داشت، در مقابل تاثیر کلسیم نسبت به پتاسیم بر حفظ پایداری غشاء بیشتر بود. همچنین غلظت مهار فعالیت رادیکال DDPH در تیمار کاربرد کلسیم بیشتر از سایر تیمارها بود (جدول 3). بررسی همبستگی بین شاخص پایداری غشاء با اکثر صفات مورد مطالعه مثبت و معنی‌دار بود؛ در مقابل محتوای نسبی آب برگ همبستگی ضعیف‌تری با صفات مورد مطالعه نشان داد به عنوان مثال همبستگی شاخص پایداری غشاء با عملکرد \*\*77/ r= و همبستگی محتوای آب نسبی با عملکرد \*\*47/ r= بود (جدول 4).

به طور کلی کاربرد کلسیم نسبت به کاربرد پتاسیم و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب حفظ بهتر فتوسنتز، رنگدانه‌های فتوسنتزی، مهار فعالیت رادیکال DDPH و حفظ پایداری غشاء در شرائط تنش شوری در کوشیا شد و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم نسبت به سایر تیمارها موجب بهبود استفاده از انرژی تابشی و فرو نشاندن انرژی اضافی از طریق کلروفیل فلورسانس و میزان فنول کل شد. حفظ محتوای آب نسبی در تنش شوری به واسطه کاربرد کلسیم بهبود پیدا کرد و در نهایت میزان ماده خشک تولیدی که برآیند تمامی فعالیت‌های حیاتی گیاه در طول دوره رشد می‌باشد در تیمار کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم بهبود پیدا کرد.

**قدردانی**

این طرح از محل اعتبارات پژوهشی معاونت پژوهشی دانشگاه فردوسی مشهد در قالب طرح پژوهشی با کد 23490 اجرا شده است که بدین وسیله مراتب قدردانی نویسندگان اعلام می­شود.

**جدول 5. مدل سازی بر اساس رگرسیون چندگانه صفات مورد مطالعه در ارتباط با عملکرد ماده خشک کوشیا**

**Table 5. Multiple regression traits associated with dry matter yield in kochia**

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| مولفه وابسته | مولفه مستقل | | | ضریب | سطح احتمال |
| dependent factor | independent factor | | | coefficient | P-value |
| ماده خشک  dry matter | | عرض از مبداء | Intercept | -3.01 | 0.0795 |
| فتوسنتز | Photosynthetic | 1.25 | 0.0054 |
| اسپد | Spad | 0.21 | 0.0003 |
| کلرفیل a | Chlorophyll a | -6.70 | 0.0918 |
| کلرفیل b | Chlorophyll b | 16.92 | 0.0200 |
| فنول | Phenol | 3.13 | 0.0886 |
| r 2ضریب همبستگی | | | | 0.89\*\* | <0.0001 |

\*\* معنی دار در سطح احتمال 01/0

\*\* Significant at the 0.01 probability levels

**منابع**

Abe, N., Murata, T., Hirota, A., 1998. Novel 1,1-diphenyl-2-picryhy- drazyl- radical scavengers, bisorbicillin and demethyltrichodimerol, from a fungus. Biosci. Biotechnol. Biochem. 62, 61-662.

Akinci, I.E., Simsek, M., 2004. Ameliorative effects of potassium and calcium on the salinity stress in embryo culture of cucumber (*Cucumis sativus* L.). J. Biol. Sci. 4, 361-365.

Andrews, J.R., Fryer, M.J., Baker, N.R., 1995. Characterization of chilling effects on photosynthetic performance of maize crops during early season growth using chlorophyll fluorescence. J. Exp. Bot. 46, 1195-1203.

Arbona, V., Flors, V., Garcia-Agustin, P., Gomez-Cadenas, A., 2003. Enzymatic and non-enzymatic antioxidant responses of Carrizo citrange, salt-sensitive citrus rootstock, to different levels of salinity. Plant Cell Physiol. 44, 388–394.

Baghalian, K., Haghiry, A., Naghavi, M.R., Mohammadi, A., 2008. Effect of saline irrigation water on agronomical and phytochemical characters of chamomile (*Matricaria recutita* L.). Sci. Hortic. 116, 437–441.

Blum, A., 1988. Plant Breeding for Environmental Stress. CRC Press.

Brugnoli, E., Bjorkman, O., 1992. Growth of cotton under continuous salinity stress: influence on allocation pattern, stomatal and non-stomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy. Planta. 187, 335–347.

Cramer, G.R., Lauchli, A., Epstein, E., 1986. Effects of NaCl and CaCl2 on ion activities in complex nutrient solutions and root growth in cotton. Plant Physiol. 81, 792–797.

Croonenborghs, S., Ceusters, J., Londers, E., De Proft, M.P.N., 2009. Effects of elevated CO2 on growth and morphological characteristics of ornamental bromeliads. Scientia Horti. 121, 192–198.

Delfine, S., Alvino, A., Zacchini, M., Loreto, F., 1998. Consequences of salt stress on conductance to CO2 diffusion, Rubisco characteristics and anatomy of spinach leaves. Aust. J. Plant Physiol. 25, 395–402.

Dere, S., Gines, T., Sivaci, R., 1998. Spectrophotometric determination of chlorophyll-a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. Tr. J. Botany. 22, 13-17.

Farooq, S., Azam, F., 2006. The use of cell membrane stability (CMS) technique to screen for salt tolerant wheat varieties. J. Plant Physiol. 163, 629-637.

Flowers, T.J., 2004. Improving crop salt tolerance. J. Exp. Bot. 55, 307-319.

Gersani, M., Graham, E.A., Nobel, P.S., 1993. Growth responses of individual roots of *Opuntia ficus-indica* to salinity. Plant Cell Environ. 16, 827–834.

Hoagland, D.R., Arnon, D.I., 1950. The water-culture method for growing plants without soil. California Agricultural Experiment Station Circular. p. 337.

Jones, M.M., Turner, N.C., 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiol. 61, 122–126.

Kafi, M., Asadi, H., Ganjeali, A., 2010. Possible utilization of high salinity waters and application of low amounts of water for production of the halophyte *Kochia scoparia* as alternative fodder in saline agroecosystems. Agric. Water Manage. 97, 139-147.

Kaya, C., Ashraf, M., Sonmez, O., Aydemir, S., Tuna, A.L., Cullu, M.A., 2009. The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity. Sci. Hortic. 121, 1–6.

Khatun, S., Flowers, T.J., 1995. Effects of salinity on seed set in rice. Plant Cell Environ. 18: 61–67.

Long, S.P., Baker, N.R., 1986. Saline terrestrial environments. In: Baker, N.R., Long, S.P., (Eds), Photosynthesis in Contrasting Environments. Elsevier Scientific Publishers, New York, pp. 63-102.

Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.

Maslenkova, L.T., Zanev, Y., Popova, L.P., 1993. Adaptation to salinity as monitored by PSII oxygen evolving reactions in barley thylakoids. J. Plant Physiol. 142, 629–634.

Molassiotis, A., Sotiropoulos, T., Tanou, G., Diamantidis, G., Therios, I., 2006. Boron-induced oxidative damage and antioxidant and nucleolytic responses in shoot tips culture of the apple rootstock EM9 (*Malus domestica* Borkh). Environ. Exp. Bot. 56, 54–62.

Munns, R., Tester, M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annu. Rev. Plant Biol. 59, 651-681.

Ouzounidou, G., Moustasks, M., Elftheriou, E.P., 1997. Physiological and ultrastructural effects of cadmium on wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. Arch. Environ. Contam. Toxicol. 32, 154-160.

Reddy, M.P., Vora, A.B., 1986. Changes in pigment composition, hill reaction activity and saccharides metabolism in bajra (*Pennisetum typhoides* S&H) leaves under NaCl salinity. Photosynthica. 20, 50-55.

Sairam, R.K., Rao, K.V., Srivastava, G.C., 2002. Differential response of wheat genotypes to longterm salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. Plant Sci. 163, 1037–1046.

Shabala, S.I., 2002. Screening plants for environmental fitness: chlorophyll fluorescence as a ‘‘Holy Grail’’ for plant breeders. In: Hemantaranjan, A., (Ed.), Advances in Plant Physiology. vol. 5. Scientific Publishers, Jodhpur, India, pp. 287–340.

Sharma, P.K., Hall, D.O., 1991. Interaction of salt stress and photoinhibition on photosynthesis in barley and sorghum. J. Plant Physiol. 138, 614–619.

Silberbush, M., S.H., Lips., 1991. Potassium, nitrogen, ammonium/nitrate ratio, and sodium chloride effects on wheat growth. II. Tillering and grain yield. J. Plant Nutr. 14, 765-773.

Singleton, U.L., Rossi, J., 1965. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-posphotungustic acid reagent. Am. J. Enol. Vit. 16, 144.

Smart, R.E., Bingham, G.E., 1974. Rapid estimates of relative water content. Plant Physiol. 53, 258–260.

Sultana, N., Ikeda, T., Itoh, R., 1999. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. Environ. Exp. Botany. 42, 211-220.

Walker, M.A., Mc Kersie, B.D., 1993. Role of the ascorbateglutathione antioxidant system in chilling resistance of tomato. J Plant Physiol. 141, 234–239.

Yeo, A.R., Flowers, T.J., 1983. Varietal differences in the toxicity of sodium ions in rice leaves. Physiol. Plant. 59, 189–195.

1. - Quenching [↑](#footnote-ref-2)
2. - non-photochemical [↑](#footnote-ref-3)