تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences

مجله تنش های محیطی در علوم زراعی
جلد پنجم، شماره دوم، نیمه‌دوم ۹۱
۱۹۲-۱۸۱

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

محمد کافی[۱]، جعفر نباتی [۲*]، محمد زارع مهرجردی[۱]، مرتضی گلدانی[۱]، سعید خانی نژاد[۳]، احسان کشمیری[۳]، علی نوروزیان[۳]

۱. اعضاء هیات علمی دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد ؛ ۲. دکتری زراعت، گرایش فیزیولوژی گیاهان زراعی
۳. دانشجویان دکتری زراعت دانشگاه فردوسی مشهد

تاریخ دریافت: ۹۱/۱۰/۱۰؛ تاریخ پذیرش: ۹۲/۲/۴

چکیده

نیاز به تولید گیاهان متحمل به شوری به دلیل کمبود میزان آب‌های شیرین در مناطق خشک و نیمه خشک افزایش یافته است. کوشیا یک گونه بسیار متحمل به شوری است که منبع ارزشمندی برای تامین علوفه با آبیاری با آب شور فراهم می‌کند. به منظور بررسی کاربرد کلسیم و پتاسیم بر کاهش اثر شوری بر برخی خصوصیات فیزیولوژیک کوشیا، آزمایشی با دو سطح شوری شامل ۲۰ و ۴۰ دسی-زیمنس بر متر و تیمار شاهد (بدون شوری) و سه سطح کاربرد کلرید کلسیم (۱۰ mM)، کلرید پتاسیم (۱۰ mM) و کار برد توام کلرید کلسیم و کلرید پتاسیم (۵ mM) در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی به صورت کرت‌های خرد شده با شش تکرار در گلخانه و شرایط هیدروپونیک اجرا شد. نتایج نشان داد که افزایش تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار محتوای نسبی کلروفیل، فلورسانس متغیر (F'v)، بیشینه‌ی پتانسیل کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم 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

نگارنده پاسخگو: جعفر نباتی. آدرس: مشهد- میدان آزادی- دانشگاه فرئسی مشهد- گروه زراعت و اصلاح نباتات.
پست الکترونیک: Jafarnabati@gmail.com

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).

کلسیم و پتاسیم عناصر پر مصرفی هستند که به دلیل کارکردهای ویژه خود اهمیت زیادی در کنترل تنش‌های محیطی بخصوص شوری در گیاهان دارند. کلسیم در گیاهان نقش‌های بسیاری از مقادیر اندک در تنظیم برخی متابولیسم‌های سلولی گرفته تا مقادیر زیاد در ساختار دیواره سلولی دارد (Akinci and Simsek, 2004). این در حالی است که در شرایط تنش‌های محیطی بخصوص تنش شوری علاوه بر بروز تداخل کلسیم با برخی عناصر دیگر (مانند سدیم)، کارکرد این عنصر در فعالیت‌های حیاتی گیاه نقش ویژه‌ای در میزان تحمل به تنش پیدا می‌کند.

یون پتاسیم نیز علاوه بر ایفای نقش اساسی در متابولیسم‌های حیاتی، در شرایط تنش شوری نیز بسیار با اهمیت جلوه می‌کند به نحوی که مدیریت کارآمد K^+ در مقابل Na^+ در گیاه در بقای آن در شرایط شوری اساسی است (Silberbush and Lips, 1991). برخی گیاهان توانایی این را دارند که سیتوپلاسم سلولهای خود را از کاهش شدید مقادیر K^+ محافظت کرده و از واکوئل‌ها بعنوان مخزنی برای بافر کردن یون پتاسیم بهره ببرند. در همین رابطه گیاهان متحمل توانایی آن را دارند که مقادیر K^+ سیتوسولی خود را حضور NaCl بهتر حفظ نمایند (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

این مطالعه به صورت آزمایش کرت‌های خرد شده و بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در گلخانه تحقیقاتی، دانشکده کشاورزی دانشگاه فردوسی مشهد به اجرا درآمد. جهت انجام آزمایش ابتدا بذور کوشیا در گلدانهای حاوی ماسه شسته شده کشت شدند و ۱۰ 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 ۶ سانتیمتر و طول ۱/۵ متر بود که با فاصله ۵۰ سانتیمتری از یکدیگر به صورت افقی قرار گرفته بودند. بر روی این لوله‌ها منافذی با فاصله ۱۰ 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 ۲۰ و ۴۰ 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 ۱۰ 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^{-1} ۲ هدایت الکتریکی به محیط رشد اضافه می‌کنند. چهار هفته پس از اعمال تیمارها، میزان فتوسنتز، محتوای نسبی کلروفیل، 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 ارزیابی قرار گرفت. در همین زمان عملکرد فلورسانس کلروفیل نیز با دستگاه فلورسانس کلروفیل متر (مدل OS1-FL) و محتوای نسبی کلروفیل با استفاده از دستگاه اسپد (SPAD-502, Japan) اندازه‌گیری شد.

برای اندازه گیری کلروفیل a و b از روش Dere et al. (1998) استفاده شد. برای این منظور ۱۰۰ میلی‌گرم برگ تازه از برگ‌های جوان کاملاً توسعه یافته جدا و استخراج رنگدانه‌ها با استفاده از متانول ۹۹ درصد انجام شد. میزان جذب در طول موج‌های ۴۷۰، ۶۵۳ و ۶۶۶ نانومتر با استفاده از اسپکتروفتومتر (Jenway UV-Visible Spectrophotometer, Model 6305) انجام شد. در نهایت بر اساس معادله (۱، ۲ و ۳) مقدار کلروفیل a و b و کارتنوئیدها محاسبه شد.

معادله (۱) $A_{653}\times A_{666} - 7.340\times Ch_a=15.65$

معادله (۲) $A_{666}\times A_{653} - 11.21\times Ch_b=27.05$

معادله (۳)

$C_{(x+c)}=(1000\times A_{470} - 1.63\times Ch_a - 104.96\times Ch_b)/221$

مقدار فنول کل در نمونه برگ تازه و بر اساس روش فولین شیکالتو (Singleton, and Rossi, 1965) تعیین شد. برای اندازه‌گیری ظرفیت تخریب رادیکاهای فعال از روش Abe et al. (1998) استفاده شد. مقدار ۱۰۰ میلی‌گرم ماده برگی تازه را در نیتروژن مایع هموژنایز کرده و عصاره‌گیری با اتانول ۹۶ درصد انجام شد. جهت جدا سازی مواد جامد نامحلول به مدت پنج دقیقه سانتریفیوژ با سرعت ۳۵۰۰ دور در دقیقه انجام شد. مقدار مناسبی از محلول شفاف بالایی را با ۸۰۰ میکرولیتر از محلول ۰/۵ میلی‌مولار DPPH (2,2-Diphenyl-1-PicrylHydrazyl) مخلوط کرده و میزان جذب پس از ۳۰ دقیقه تاریکی در طول موج ۵۱۷ نانومتر قرائت گردید. ظرفیت تخریب رادیکال‌های فعال با استفاده از معادله (۴) محاسبه شد.

معادله (۴) $\text{درصد تخریب رادیکال‌های فعال} = \frac{\text{جذب نمونه شاهد} - \text{جذب نمونه مورد ارزیابی}}{\text{جذب نمونه شاهد}} \times ۱۰۰$

میزان پایداری غشاء از طریق اندازه‌گیری میزان نشت الکترولیتی برگ (Sairam et al., 2002) از طریق معادله (۵) محاسبه شد.

معادله (۵)

شاخص پایداری غشاء = ((نشت اولیه/ نشت ثانویه)-۱)×۱۰۰

مقدار نسبی آب برگ (RWC) در برگ‌های جوان کاملا توسعه یافته از طریق معادله (۶) محاسبه شد (Smart, and Bingha, 197).

معادله (۶):

$$RWC = \frac{(\text{وزن تر} - \text{وزن خشک})}{(\text{وزن تورژسانس} - \text{وزن خشک})} \times ۱۰۰$$

به منظور تعیین وزن خشک اندام کل گیاه، نمونه‌ها درون آون ۸۰ درجه به مدت ۴۸ ساعت نگهداری شدند.

جهت تجزیه‌های آماری از نرم افزار SAS 9.1 استفاده شد. مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون LSD انجام گرفت و سطح اطمینان بکار رفته در کلیه تجزیه تحلیل‌ها ۹۵٪ در نظر گرفته شد.

نتایج و بحث

میزان فتوسنتز با افزایش شدت تنش شوری از تیمار شاهد به $۲۰dSm^{-1}$ افزایش و در تنش $۴۰\ dSm^{-1}$ شوری کاهش معنی‌داری یافت (جدول ۱). 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 ۱۲ و ۵ درصد کمتر بود (جدول ۱). 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 $۲۰dSm^{-1}$ 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 $۴۰dSm^{-1}$ میزان کاهش فتوسنتز در تیمار استفاده از کلسیم کمتر از کاربرد جداگانه پتاسیم، همچنین کلسیم همراه با پتاسیم بود (جدول ۱).

افزایش تنش شوری موجب کاهش معنی‌دار عدد اسپد شد (جدول ۱). درصد کاهش عدد اسپد با افزایش تنش شوری از تیمار شاهد به $۲۰dSm^{-1}$ و $۴۰dSm^{-1}$ به ترتیب ۴۰ و ۵۲ بود (جدول ۱). استفاده از عناصر غذایی کلسیم و پتاسیم تاثیر معنی‌داری در میزان عدد اسپد قرائت شده نداشت (جدول ۱). 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 ۱).

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 ($p<۰/۰۵$) نبود (جدول ۱). 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 ۱). 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 ۱).

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 CO_2 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 $۲۰dSm^{-1}$ میزان فتوسنتز روند افزایشی نشان داد و با افزایش شدت تنش به $۴۰dSm^{-1}$ 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 ($p<۰/۰۵$) دارد، همچنین با محتوای نسبی آب برگ نیز رابطه مثبتی اما غیر معنی‌دار داشت (جدول ۴). با توجه به اینکه کاربرد کلسیم و پتاسیم بر میزان فتوسنتز تاثیر معنی‌داری نداشت (جدول ۱) می‌توان عنوان کرد که، بین این عناصر در حفظ فتوسنتز کوشیا در تنش شوری اختلافی وجود نداشته باشد.

محتوای نسبی کلروفیل با افزایش شوری کاهش پیدا کرد و عناصر بکاربرده شده از افت مقدار کلروفیل در تنش شوری جلوگیری نکردند (جدول ۱). محتوای نسبی کلروفیل 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 محتوای نسبی کلروفیل با رنگدانه‌های فتوسنتزی همبستگی معنی‌داری ($p<۰/۰۱$) داشتند ولی با میزان فتوسنتز همبستگی معنی‌داری نشان ندادند، هر چند با میزان زیست توده تولیدی همبستگی قوی ($r=۰/۷۸^{**}$) مشاهده شد (جدول ۴). همچنین مدل سازی بر اساس رگرسیون چندگانه عوامل نشان داد که محتوای نسبی کلروفیل از مولفه‌هایی است که در تولید ماده خشک تاثیر معنی‌دارد (جدول ۵). محتوای نسبی کلروفیل با بیشینه‌ی پتانسیل کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II همبستگی معنی‌داری ($r=۰/۳۶^{**}$) داشت که نشان دهنده‌ی استفاده بیشتر از نور در مقادیر بالاتر کلروفیل در واحد سطح است (جدول ۴).

اخیراً اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل روشی سریع و غیر تخریبی را برای ارزیابی سلامت سیستم فتوسنتزی در شرایط تنش محیطی فراهم کرده که اطلاعات حاصل از آن برای مشخص کردن سرعت انتقال الکترون و چگونگی فرود[1] 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 (ΦPSII) افت پیدا می‌کند. در

[1] - Quenching

جدول ۱. میزان فتوسنتز، محتوای نسبی کلروفیل، 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.

(element)	عناصر	شوری (دسی زیمنس بر متر) salinity (dS m^{-1}) شاهد (control)	20	40	میانگین (mean)	شوری (دسی زیمنس بر متر) salinity (dS m^{-1}) شاهد (control)	20	40	میانگین (mean)
		فتوسنتز (میکرومول بر متر مربع در ثانیه) Photosynthesis (μmol m^{-2}s^{-1})				محتوای نسبی کلروفیل Spad			
Ca	کلسیم	1.85	3.40	1.79	2.35	26.68	19.87	14.05	20.20
K	پتاسیم	2.21	2.84	1.53	2.19	27.57	15.82	15.62	19.67
Ca+K	کلسیم + پتاسیم	2.09	2.33	1.86	2.09	31.45	15.80	11.95	19.73
Mean	میانگین	2.05	2.86	1.72		28.57	17.16	13.87	
		شوری salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element		شوری Salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element	
$LSD_{0.05}$		0.55	0.37	0.63		3.11	3.57	6.19	
		F'o				F'm			
Ca	کلسیم	215.17	232.33	177.67	208.39	541.17	521.33	365.17	475.89
K	پتاسیم	200.33	197.17	202.33	199.94	613.17	446.00	444.83	501.33
Ca+K	کلسیم + پتاسیم	242.00	214.50	198.17	218.22	665.33	500.83	452.17	539.44
Mean	میانگین	219.17	214.67	192.72		606.56	489.39	420.72	
		شوری salinity	عنصر element	شوری × عنصر Salinity× element		شوری Salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element	
$LSD_{0.05}$		36.07	27.26	47.21		156.50	88.30	152.9	
		F'v				F'v/F'm			
Ca	کلسیم	326.00	289.00	187.50	267.50	0.600	0.533	0.494	0.542
K	پتاسیم	412.83	248.83	242.50	301.39	0.671	0.520	0.488	0.560
Ca+K	کلسیم + پتاسیم	423.33	286.33	254.00	321.22	0.629	0.565	0.511	0.569
Mean	میانگین	387.39	274.72	228.00		0.634	0.539	0.498	
		شوری salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element		شوری salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× Element	
$LSD_{0.05}$		125.00	69.51	120.40		0.10	0.07	0.12	

مقدار فرود انرژی الکترون برانگیخته شده از مسیر غیر فتوشیمیایی[1] (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 ۱). عامل F'm بیانگر مقدار فلورسانس در زمانی است که کوئینون PSII A 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 ۱). 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 ۱). 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

[1] - non-photochemical

و پتاسیم تاثیر چندانی در کاهش اثرات شوری بر F'v/F'm نداشتند (جدول ۱). 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 ($p\leq$۰/۰۱) بود (جدول ۶).

غلظت کلروفیل a، b، کارتنوئیدها و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی با افزایش تنش شوری کاهش معنی‌داری ($p<$۰/۰۱) پیدا کرد (جدول ۲). بیشترین غلظت کلروفیل a، b، کارتنوئیدها و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی در تیمار شاهد بدست آمد و بین تیمارهای ۲۰dSm^{-1} و ۴۰dSm^{-1} تفاوت بسیار جزئی مشاهده شد (جدول ۲). اثر عناصر غذایی بر غلظت رنگدانه‌های فتوسنتزی معنی‌دار ($p<$۰/۰۵) نبود (جدول ۲). با این وجود غلظت کلروفیل a، b و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی در تیمار کاربرد کلسیم بیشتر از تیمار پتاسیم و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم بود، و بین تیمارهای عناصر غذایی از نظر غلظت کارتنوئیدها اختلافی وجود نداشت (جدول ۲). بر همکنش تنش شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم از نظر نسبت کلروفیل a بهb معنی‌دار ($P<$۰/۰۱) بود (جدول ۲). در تمامی تیمارهای عناصر غذایی نسبت کلروفیل a به b در تنش ۲۰dSm^{-1} و ۴۰dSm^{-1} کلرید سدیم به ترتیب کاهش و افزایش یافت (جدول ۲).

جدول ۲. 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.

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

جدول ۳. 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.

(element)	عناصر	شوری (دسی زیمنس بر متر) salinity (dS m^{-1}) شاهد (control)	20	40	میانگین (mean)	شوری (دسی زیمنس بر متر) salinity (dS m^{-1}) شاهد (control)	20	40	میانگین (mean)
		محتوای نسبی آب برگ (٪) RWC (%)				شاخص پایداری غشاء (٪) MSI (%)			
Ca	کلسیم	83.72	80.66	69.63	78.00	87.08	83.93	67.58	79.53
K	پتاسیم	82.31	80.35	82.61	81.76	88.06	79.83	53.37	73.75
Ca+K	کلسیم + پتاسیم	76.56	81.57	77.02	78.38	85.88	88.29	58.63	77.60
Mean	میانگین	80.86	80.86	76.42		87.00	84.02	59.86	
		شوری salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element		شوری Salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element	
	$LSD_{0.05}$	3.45	2.61	4.53		15.20	6.40	11.09	
		مهار فعالیت رادیکال DDPH (میلیگرم آسکوربات برگرم وزن تر) DPPH - radical scavenging activities (mg ascorbat.gfw^{-1})				ماده خشک کل (گرم در بوته) total dry matter (g.plant^{-1})			
Ca	کلسیم	0.74	0.50	2.65	1.30	9.57	8.48	4.40	7.48
K	پتاسیم	0.60	0.78	0.38	0.58	10.92	7.34	4.75	7.67
Ca+K	کلسیم + پتاسیم	0.63	0.41	0.51	0.52	9.82	9.12	6.10	8.35
Mean	میانگین	0.65	0.57	1.18		10.10	8.31	5.08	
		شوری salinity	عنصر element	شوری × عنصر Salinity× element		شوری Salinity	عنصر element	شوری × عنصر salinity× element	
	$LSD_{0.05}$	0.28	0.23	0.41		2.77	2.40		

بررسی غلظت ترکیبات فنولی حاکی از کاهش معنی‌دار ($p<۰/۰۱$) مقدار این ترکیبات با افزایش تنش شوری بود با این حال بین تیمار ۲۰dSm^{-1} و ۴۰dSm^{-1} کلرید سدیم از این نظر اختلافی مشاهده نشد (جدول ۲). کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم نسبت به استفاده جداگانه هر یک از آنها موجب افزایش بیشتر غلظت ترکیبات فنولی شد (جدول ۲). اثر متقابل بین تنش شوری و کاربرد کلسیم و پتاسیم نشان داد با وجود بالاتر بودن غلظت فنول در تیمار بدون شوری، اختلاف معنی‌داری ($p<۰/۰۵$) بین تیمارها مشاهده نشد (جدول ۲). برخی گیاهان برای مقابله با تنش اکسیداتیو ایجاد شده در اثر تنش، دارای سیستم دفاعی با کارایی بالا هستند که می‌توانند رادیکال‌های آزاد را از بین برده یا خنثی کنند، این سیستم دفاعی 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، کارتنوئیدها و در نهایت مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی در کوشیا کاهش پیدا می‌کند که نشان دهنده‌ی حساسیت رنگدانه‌های فتوسنتزی کوشیا به تنش شوری می‌باشد (جدول ۲). از طرف دیگر همبستگی معنی‌داری ($p\leq۰/۰۱$) بین کلروفیل a، b، کارتنوئیدها و مجموع رنگدانه‌های فتوسنتزی با میزان ماده خشک به ترتیب با ضریب همبستگی ۰/۶۴، ۰/۷۲، ۰/۶۱ و ۰/۶۹ وجود داشت (جدول ۵). 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

جدول۴. ضرایب همبستگی صفات اندازه‌گیری شده در کوشیا.

Table 4. Correlation coefficients matrix in Kochia.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	فتوسنتز Photosynthesis	1	-0.23	0.07	0.03	0.01	0.06	-0.16	-0.09	-0.33	-0.26	-0.15	-0.13	0.22	0.29*	-0.20	0.20
2	اسپد Spad		1	0.47**	0.47**	0.44**	0.36**	0.59**	0.59**	-0.15	0.71**	0.62**	0.27	0.35**	0.63**	-0.26	0.78**
3	F0			1	0.84**	0.76**	0.53**	0.36**	0.45**	-0.35	0.45**	0.41**	0.06	0.08	0.52**	-0.17	0.49**
4	Fm				1	0.99**	0.88**	0.60**	0.70**	-0.41	0.59**	0.66**	0.14	0.19	0.57**	-0.33	0.57**
5	Fv					1	0.92**	0.63**	0.73**	-0.40	0.60**	0.69**	0.15	0.20	0.55**	-0.35	0.57**
6	Fv/Fm						1	0.62**	0.69**	-0.42	0.53**	0.66**	0.19	0.27	0.59**	-0.30	0.58**
7	کلرفیل Chlorophyll a							1	0.93**	-0.04	0.68**	0.99**	0.57**	0.30*	0.35**	-0.40	0.64**
8	کلرفیل Chlorophyll b								1	-0.34	0.67**	0.97**	0.34**	0.36**	0.42**	-0.39	0.72**
9	کلرفیل Chlorophyll a/b									1	0.01	-0.14	0.40**	-0.33	-0.52**	0.07	-0.46
10	کارتنوئید Carotenoid										1	0.74**	0.36**	0.09	0.39**	-0.34	0.61**
11	مجموع رنگدانه‌ها Pigments											1	0.50**	0.31*	0.39**	-0.41	0.69**
12	فنول Phenol												1	0.01	0.07	-0.19	0.32**
13	محتوای آب نسبی RWC													1	0.26	-0.63**	0.47**
14	شاخص پایداری غشاء MSI														1	-0.06	0.77**
15	DPPH															1	-0.39
16	ماده خشک کل Dry matter																1

* معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۵ و ** معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۱

* Significant at the 0.05 probability levels and ** Significant at the 0.01 probability levels.

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 ۲)، 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 ۳). میزان محتوای نسبی آب برگ با افزایش تنش شوری تا $۲۰dSm^{-1}$ کلرید سدیم بدون تغییر ثابت ماند و رسیدن سطح تنش به $۴۰dSm^{-1}$ موجب کاهش ۴/۴ درصد در میزان محتوای نسبی آب برگ در کوشیا شد. شاخص پایداری غشاء نیز با افزایش میزان تنش تا سطح $۲۰dSm^{-1}$ کاهش معنی‌داری پیدا نکرد و تنها در تیمار $۴۰dSm^{-1}$ کلرید سدیم پایداری غشاء نسبت به شاهد ۲۷ درصد کاهش یافت (جدول ۳). محتوای نسبی آب برگ در تیمار کاربرد پتاسیم نسبت به کاربرد کلسیم و کلسیم همراه با پتاسیم به ترتیب ۴ و ۳ درصد بیشتر بود (جدول ۳). 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 ۳).

فعالیت مهار رادیکال DPPH با افزایش شوری در کوشیا افزایش معنی‌داری ($p<۰/۰۱$) پیدا کرد. افزایش تنش شوری از تیمار شاهد تا $۲۰dSm^{-1}$ تغییر معنی‌داری در فعالیت مهار رادیکال DPPH ایجاد نکرد اما در تیمار $۴۰dSm^{-1}$ افزایش این عامل بسیار شدید بود (جدول ۳). تاثیر کلسیم در افزایش فعالیت مهار رادیکال DPPH بیشتر از پتاسیم و کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم بود (جدول ۳). 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 ۳).

میزان کل ماده خشک تولیدی با افزایش شدت تنش شوری روند کاهشی نشان داد (جدول ۳). میزان کاهش ماده خشک در بوته در تیمار $۲۰dSm^{-1}$ و $۴۰dSm^{-1}$ کلرید سدیم نسبت به تیمار شاهد به ترتیب ۱۸ و ۵۰ درصد بود (جدول ۳). کاربرد کلسیم همراه با پتاسیم موجب تولید ماده خشک بیشتری نسبت به کاربرد جداگانه این عناصر شد (جدول ۳). 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 ۳).

مدل برآورد عملکرد ماده خشک با استفاده از صفات مورد مطالعه نشان داد که بین صفات مورد بررسی میزان فتوسنتز، محتوای نسبی کلروفیل، رنگدانه‌های فتوسنتزی و فنول کل همبستگی مناسبی با تولید ماده خشک در کوشیا داشتند (جدول ۵).

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 نتیجه تنش شوری، تنش‌های ثانویه نظیر تنش اکسیداتیو نیز ممکن است بروز کنند که در این حالت، تولید و تجمع رادیکال‌های فعال به اکسید شدن پروتئین‌ها و لیپیدها و در نتیجه مرگ سلول منجر می‌شود (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 $۲۰dSm^{-1}$ 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 ۳). 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 $r= /۷۷^{**}$ و همبستگی محتوای آب نسبی با عملکرد $r= /۴۷^{**}$ بود (جدول ۴).

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 ۲۳۴۹۰ اجرا شده است که بدین وسیله مراتب قدردانی نویسندگان اعلام می‌شود.

جدول ۵. 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 dependent factor	مولفه مستقل independent factor		ضریب coefficient	سطح احتمال 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
	ضریب همبستگی r^2		0.89^{**}	<0.0001

** معنی دار در سطح احتمال ۰/۰۱

** 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 $CaCl_2$ 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 CO_2 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 CO_2 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.