



<https://ijpb.ui.ac.ir/?lang=en>
IRANIAN JOURNAL OF PLANT BIOLOGY
E-ISSN: 2322-2204
Vol. 13, Issue, No. 4, Winter 2021
Document Type: Research Paper
Received: 25/05/2022 Accepted: 19/11/2022

Effects of exogenous nitric oxide on some photosynthetic parameters in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) under salinity stress

Mehdi Mirzaei Chegeni¹, Mojtaba Jafarinia^{1*}, Ali Akbar Ghotbi Ravandi²

¹ Department of Biology, Marvdasht Branch, Islamic Azad University, Marvdasht, Iran

² Department of Plant Sciences and Biotechnology, Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

Abstract

Photosynthesis is one of the most important physiological processes that is negatively affected by salinity stress in plants. Nitric oxide is known as an influential signal molecule in plant responses to environmental stresses. The tomato plant (*Lycopersicon esculentum* L.) contains a wide range of vitamins and nutrients that are economically and nutritionally important. In the present study, the effects of different levels of salinity stress including 0, 50, 100 and 150 mM NaCl and sodium nitroprusside (SNP) at 0, 100 and 200 μ M levels on different photosynthetic parameters were investigated by JIP test. The results of this study showed that salinity stress reduced the efficiency of the oxygen-evolving complex in photosystem II. Salinity reduces the efficiency of light reactions of the photosystem II ($\phi_{P_0}/(1-\phi_{P_0})$) and the efficiency index of active reaction centers ($\gamma_{RC}/(1-\gamma_{RC})$). Furthermore, the efficiency of biochemical reactions of electron transport ($\psi_o/(1-\psi_o)$) and the efficiency index of reduction of the end electron acceptor in photosystem I ($\delta_{R_o}/(1-\delta_{R_o})$) decreased with salinity stress. The results also revealed that salinity stress reduced the overall performance of the photosynthetic apparatus from the beginning of photosystem II to the end of photosystem I (PI_{Total}). Salinity stress reduced photosynthetic pigments, including chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll, and a significant increase in total carotenoids, total polyphenolic content and total flavonoid were observed under salinity stress. The use of SNP as a nitric oxide donor mitigated the effects of salinity stress in all the mentioned parameters. The results of this study showed that in the photosynthetic apparatus of the tomato plants, the electron transport chain is the most sensitive point to salinity stress and 100 μ M SNP is the most effective concentration to alleviate the effects of salinity stress.

Keywords: Nitric oxide, Photosynthesis, Salinity, Tomato

*Corresponding author: m.jafarinia@miau.ac.ir



تأثیرات استفاده از نیتریک اکساید بر شاخص‌های فتوسنتزی در گیاه گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum* L.) تحت تنش شوری

مهدی میرزایی چگنی^۱، مجتبی جعفری نیا^{۱*}، علی‌اکبر قطبی راوندی^۲

^۱ گروه زیست‌شناسی، واحد مرودشت، دانشگاه آزاد اسلامی، مرودشت، ایران
^۲ گروه علوم و زیست فناوری گیاهی، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران

چکیده

فتوسنتز یکی از مهمترین فرایندهای فیزیولوژیک هست که در گیاهان تحت تأثیر تنش شوری قرار دارد. نیتریک اکساید به‌عنوان یک مولکول سیگنال تأثیرگذار در پاسخ‌های گیاهان به تنش‌های محیطی شناخته شده است. گیاه گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum* L.) با داشتن طیف متنوعی از ویتامین‌ها و عناصر غذایی از لحاظ اقتصادی و تغذیه‌ای حائز اهمیت است. در این تحقیق تأثیرات سطوح متفاوت تنش شوری شامل ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم و ماده سدیم نیتروپروساید به‌عنوان دهنده نیتریک اکساید در سطوح ۱۰۰، ۲۰۰ و ۳۰۰ میکرومولار بر تغییرات شاخص‌های متفاوت فتوسنتزی از طریق ثبت فلورسنس کلروفیل a و روش JIP تست مورد بررسی قرار گرفت. نتایج این تحقیق نشان داد که تنش شوری باعث کاهش کارایی کمپلکس تجزیه‌کننده آب در فتوسیستم II می‌شود. همچنین، تنش شوری سبب کاهش کارایی واکنش‌های نوری فتوسیستم II ($\Phi_{Po}/(1-\Phi_{Po})$) و شاخص کارایی مراکز فعال واکنش ($\gamma_{RC}/(1-\gamma_{RC})$) شد. کارایی واکنش‌های بیوشیمیایی انتقال الکترون ($\psi_o/(1-\psi_o)$) و میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در فتوسیستم I ($\delta_{Ro}/(1-\delta_{Ro})$) نیز با تنش شوری کاهش یافت. شاخص PI_{Total} نیز نشان داد که تنش شوری عملکرد کلی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I را کاهش داده است. همچنین، تنش شوری سبب کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل شد و میزان کل کاروتنوئید، فلاونوئید و ترکیبات پلی‌فنلی در تنش شوری افزایش یافت. استفاده از SNP به‌عنوان دهنده نیتریک اکساید نیز توانست آثار تنش شوری را در تمامی شاخص‌های ذکر شده تعدیل کند. نتایج این پژوهش در مجموع نشان داد که در سیستم فتوسنتزی گیاه گوجه‌فرنگی، مرحله انتقال الکترون در زنجیره حساس‌ترین نقطه به تنش شوری و غلظت ۱۰۰ میکرومولار SNP مناسب‌ترین غلظت برای تعدیل آثار تنش شوری است.
واژه‌های کلیدی: شوری، فتوسنتز، کلروفیل a، گوجه‌فرنگی، نیتریک اکساید.

مقدمه

متابولیسم آن اعمال نماید. شوری می‌تواند در بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیک گیاه اختلال ایجاد نماید که از آن جمله می‌توان به کاهش رشد در نتیجه اختلال در تعادل و جذب مواد غذایی، اختلال در متابولیسم اسیدهای آمینه و پروتئین‌ها، کاهش سطح انرژی سلولی و اختلال در فتوسنتز اشاره نمود (Toscano et al., 2019). فتوسنتز یکی از مهمترین فرایندهای فیزیولوژیک هست که در گیاهان تحت تأثیر تنش شوری قرار دارد. در اکثر گیاهان، پاسخ به شرایط استرس وابسته به توانایی سیستم فتوسنتزی در پاسخ به تنش‌ها

گیاهان در طول زندگی خود با تنش‌های متفاوت زیستی و غیرزیستی مواجه هستند که می‌تواند بر رشد، نمو و عملکرد طبیعی آنها تأثیر بگذارد. در پاسخ به تنش، گیاهان دچار تغییراتی در تنظیم بیان ژن، متابولیسم و فیزیولوژی خود می‌شوند (Costa and Farrent, 2019). تنش شوری یکی از مهمترین تنش‌های غیرزیستی است که از طریق ایجاد آثار ویژه یونی، تغییر شرایط اسمزی و ایجاد عدم تعادل در جذب مواد غذایی می‌تواند تأثیرات منفی خود را بر گیاه و

* نگارنده مسؤل: نشانی پست الکترونیک: m.jafarinia@miau.ac.ir، شماره تماس: ۰۹۱۷۳۱۰۹۳۱۱



نشان داد که تنش خشکی زودتر از تنش شوری فتوسیستم II را تحت تأثیر قرار می‌دهد. نیتریک اکساید (NO) یک گونه نیتروژن ردوکس، گازی و بسیار واکنش‌پذیر است که در سلول‌های زنده در شرایط عادی و همچنین، تحت شرایط استرس زیستی و غیرزیستی تولید می‌شود (Lau et al., 2021). علاوه بر این، تامین برون‌زای نیتریک اکساید از طریق ترکیبات دهنده نیتریک اکساید مثل سدیم نیتروپروساید (SNP) به فعال شدن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی منجر می‌شود و رادیکال‌های آزاد را محدود می‌کند (Begum et al., 2019). تحقیقات نشان داده است نیتریک اکساید می‌تواند طیف وسیعی از پاسخ‌های فیزیولوژیک را در گیاهان تحریک کند (Lau et al., 2021). تغییرات در سطوح نیتریک اکساید درون‌زاد و یا کاربرد برون‌زاد آن می‌تواند مقاومت به تنش غیرزیستی را تنظیم کند و به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم تأثیرات نامطلوب تنش غیرزیستی را کاهش می‌دهد (Wani et al., 2021).

بر اساس گزارش فائو (۲۰۲۱) گوجه‌فرنگی با نام علمی (*Lycopersicon esculentum* L.) با تولید بالغ بر ۱۸۵ میلیون تن در سال در جهان یکی از مهمترین گیاهان در جنبه اقتصادی بوده و در سبب غذایی انسان نقش مهمی دارد. گوجه‌فرنگی به‌دلیل دارا بودن ویتامین‌های مختلف و مواد معدنی مانند: کلسیم، فسفر و آهن در تامین انرژی و تقویت بدن نقش موثری ایفا می‌کند. بررسی ترکیبات و مواد موجود در گوجه‌فرنگی نشان می‌دهد که در میوه‌ی گوجه‌فرنگی رسیده، گلوکز، فروکتوز، ساکارز و تقریباً تمام آمینواسیدهای اصلی به استثنای تریتوفان وجود دارد (Collins et al., 2022). از آنجاکه شناخت اصول فیزیولوژیک مقابله گیاهان با تنش شوری می‌تواند به درک بهتر مکانسیم‌های درگیر در پاسخ گیاهان به تنش‌های محیطی کمک نماید و از سوی دیگر، ترکیبات تأثیرگذار بر گیاهان در مواجهه با تنش‌ها، می‌توانند سبب عملکرد بهتر گیاه و افزایش کارایی آن‌ها در این شرایط گردد، بنابراین، در این تحقیق تأثیرات ماده نیتریک اکساید بر نحوه پاسخ فتوسنتزی گیاه گوجه‌فرنگی در شرایط تنش شوری مورد بررسی قرار گرفته است. برتری روش JIP تست که نسبت به روش‌های

است و مخصوصاً فتوسیستم II نقش مهمی را در این زمینه ایفا می‌کند (Jafarinia and Shariati, 2012). روش‌های متفاوتی برای بررسی عملکرد سیستم فتوسنتزی در گیاهان وجود دارد که از آن‌جمله به اندازه‌گیری میزان فتوسنتز، میزان تبادل گازهای فتوسنتزی، میزان تعرق و هدایت روزنه‌ای، اندازه‌گیری عملکرد گیاه بر اساس تولید ماده و اندازه‌گیری میزان فلورسانس کلروفیل a اشاره کرد (Mathur et al., 2014). شرایط تنش می‌تواند موجب تغییر خصوصیات و میزان فلورسانس کلروفیل a شود (Strasser et al., 2004). آنالیز تغییرات کینتیک فلورسانس کلروفیل a اطلاعات مهمی را در مورد ساختار و عملکرد فتوسنتزی، مخصوصاً فتوسیستم II فراهم می‌کند (Dabrowski et al., 2019). Strasser و همکاران (۱۹۹۵) روشی به نام JIP تست معرفی کردند که می‌توانست اطلاعات اولیه حاصل از کینتیک فلورسانس کلروفیل a را از طریق نرم افزارهای مخصوصی به شاخص‌های بیوفیزیکی تبدیل کند. این شاخص‌ها بیانگر بسیاری از اتفاقات فیزیولوژیک است که گیاه در فتوسیستم II و زنجیره انتقال الکترون در شرایط تنش با آن مواجه است. این روش به‌عنوان یک روش سریع و غیر تهاجمی به گیاه در شرایط *in vivo* برای بررسی عملکرد سیستم‌های فتوسنتزی در شرایط تنش به‌خوبی توانسته در تحقیقات متعددی بر روی گیاهان، کارایی خود را نشان دهد. در تحقیقی بر روی گیاه کلزا (Jafarinia و Shariati, 2012) نشان دادند که تنش شوری کوتاه مدت می‌تواند سایت‌های گیرنده الکترون در سیستم فتوسنتزی را دچار اختلال نماید و با افزایش بلند مدت شوری، سایت دهنده الکترون در فتوسیستم II نیز دچار کاهش عملکرد می‌شود. در تحقیق دیگری (Dabrowski و همکاران ۲۰۱۹) تأثیرات تنش خشکی در گیاه چمن را مورد بررسی قرار دادند و نتایج آنها نشان داد که انتقال الکترون در زنجیره به‌دلیل اختلال در عملکرد کمپلکس تجزیه کننده آب و عدم تعادل در جریان ورودی و خروجی الکترون به مراکز واکنش دچار کاهش شده است. نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۸) در بررسی تأثیرات تنش خشکی و شوری بر گیاه دارویی زیرفون از طریق بررسی فلورسانس کلروفیل a

حدود ۱۵۰ سی‌سی اضافه شد. برای جلوگیری از خروج نمک همراه آب، میزان آبیاری در حدی تنظیم شد که هیچ آبی از ته ظرف خارج نشود. در آبیاری‌های بعدی نیز از آب معمولی به مقداری استفاده شد که آبی از گلدان خارج نشود، تا مقدار نمک موجود در خاک تغییر نکند. ماده SNP نیز در غلظت‌های متفاوت از طریق اسپری روی برگ گیاه در هنگام تاریکی و به میزان دوبرار در هفته انجام شد و یک ماه پس از اعمال تنش شوری و تیمار SNP و هنگامی که تأثیرات تنش شوری مشخص شد میزان فلورسنس کلروفیل a در برگ گیاهان اندازه‌گیری شد.

نحوه اندازه‌گیری فلورسنس کلروفیل a

برای اندازه‌گیری فلورسنس کلروفیل a از دستگاه Handy PEA Analyzer, (Plant Efficiency Hansatech, UK) استفاده شد. به این منظور ابتدا برگ‌های مشخصی از گیاهان شاهد و تحت تیمار در موقعیت‌های یکسان فیلوتاکیسی انتخاب و گیره‌های مخصوصی به آن‌ها اتصال یافت. ۳۰ دقیقه پس از تاریکی، نوری معادل با ۳۰۰۰ میکرومول فوتون m^{-2} (s^{-1}) از طریق سه LED قرار داده شده در دستگاه Handy PEA به سطح مشخص شده در برگ تابیده و میزان فلورسنس کلروفیل a ساطع شده از برگ در یک ثانیه و در ۱۱۸ نقطه توسط دستگاه اندازه‌گیری شد. در مرحله بعد با استفاده از نرم‌افزار Biolyzer HP4 و با روشی موسوم به JIP-test اطلاعات اولیه فلورسنس به شاخص‌های بیوفیزیکی (که به همراه تعریف آن‌ها در جدول ۱ ذکر شده است) تبدیل و در نهایت تجزیه و تحلیل شدند (Strasser *et al.*, 2004).

قدیمی بررسی فلورسنس کلروفیل a، جزییات بیشتر و دقیق‌تری از نحوه تغییرات سیستم فتوسنتزی در گیاهان ارائه می‌دهد، از جنبه‌های اهمیت و نوآوری تحقیق حاضر است.

مواد و روش‌ها

منابع تهیه بذر، نحوه آزمایش و طرح آزمایش

این تحقیق در طی سال‌های ۱۳۹۹ تا ۱۴۰۰ در گلخانه دانشگاه آزاد اسلامی واحد مرودشت انجام شد. برای انجام این طرح، آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی انجام و از بذرهای رقم ردکلود گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon esculentum* L.) استفاده شد.

نحوه انجام آزمایش

برای انجام این آزمایش از کشت گیاهان در گلدان استفاده شد. به این منظور ۱۲۰ گلدان یک کیلوگرمی تهیه و در هر کدام مقدار یک کیلوگرم خاک اضافه شد. خاک مورد استفاده در این تحقیق براساس آنالیز خاک شامل ۲۹/۵ درصد ماسه، ۳۷/۵ درصد سیلت و ۳۳ درصد رس بود. غلظت‌های ۰، ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم به عنوان سطوح تنش شوری در نظر گرفته شدند و ده گلدان برای هر گونه و تیمار شوری آماده شد. همچنین، ماده SNP به عنوان دهنده نیتریک اکساید در سه سطح و غلظت‌های ۰، ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار تهیه شد. (یک رقم، چهار سطح شوری، سه سطح SNP و ده تکرار). پس از هفته دوم و در مرحله چهار برگی، اعمال تیمارهای شوری آغاز شد. مقدار نمک مورد نیاز برای تأمین غلظت هر تیمار از طریق حل در یک لیتر آب تهیه و به خاک هر گلدان در ۷ روز متوالی و روزانه

جدول ۱- شاخص‌های بیوفیزیکی استخراج شده از اطلاعات اولیه فلورسنس کلروفیل a

Table 1- Biophysical parameters extracted from the initial information of chlorophyll a fluorescence

تعریف شاخص	شاخص
شاخص کارایی کمپلکس تجزیه کننده آب در فتوسیستم II	F_v/F_0
شاخص کارایی مراکز فعال واکنش در فتوسیستم II	$(\gamma_{RC}/(1-\gamma_{RC}))$
شاخص کارایی انتقال الکترون از پلاستوکینون احیا شده به پذیرنده‌های نهایی الکترون در فتوسیستم I	$(\delta_{R_0}/(1-\delta_{R_0}))$
شاخص کارایی واکنش‌های بیوشیمیایی در فتوسیستم II	$(\psi_0/(1-\psi_0))$
شاخص کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II	$(\Phi_{P_0}/(1-\Phi_{P_0}))$
شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا پذیرنده‌های انتهایی فتوسیستم I	PI_{Total}

نحوه اندازه‌گیری رنگیزه‌های فتوسنتزی

برای اندازه‌گیری میزان کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید کل، از استخراج رنگیزه‌ها از بافت تازه گیاه در استون ۸۰ درصد استفاده شد. برای این منظور محلول استخراج شده صاف و از طریق دستگاه اسپکتروفوتومتر (T60-UV, UK) در طول موج‌های ۶۶۳، ۶۴۶ و ۴۷۰ نانومتر به ترتیب برای کلروفیل a، کلروفیل b و کاروتنوئید خوانده و از طریق روش Sarker و Oba (۲۰۱۸) اندازه‌گیری شد.

اندازه‌گیری میزان فلاونوئید کل و پلی‌فنل کل

برای اندازه‌گیری فلاونوئید و پلی‌فنل کل ابتدا یک گرم از بافت خشک برگ گیاه به مدت یک ساعت در ۴۰ میلی‌لیتر متانول ۹۰ درصد با استفاده از حمام آب گرم حل شد. برای اندازه‌گیری فلاونوئید کل، براساس روش Sarker و Oba (۲۰۱۸)، پانصد میکرولیتر عصاره برگ فیلتر شده به یک لوله آزمایش با ۱/۵ میلی‌لیتر متانول، ۰/۱ میلی‌لیتر کلرید آلومینیوم ۱۰ درصد، ۰/۱ میلی‌لیتر استات پتاسیم ۱ مول در لیتر و ۲/۸ میلی‌لیتر آب مقطر منتقل شد. پس از ۳۰ دقیقه در دمای اتاق، جذب محلول در طول موج ۴۱۵ نانومتر با روش اسپکتروفوتومتری (T60-UV, UK) اندازه‌گیری شد. غلظت کل ترکیبات فلاونوئیدی در عصاره برگ با استفاده از معادله به دست آمده از نمودار استاندارد ماده روتین تعیین شد. برای اندازه‌گیری پلی‌فنل کل براساس روش Sarker و Oba (۲۰۱۸)، ۵۰ میکرولیتر از محلول عصاره برگ در یک لوله آزمایش با ۱ میلی‌لیتر از معرف Folin-Ciocalteu که قبلاً به نسبت ۴:۱ با آب مقطر رقیق شده بود مخلوط شد. پس از ۳ دقیقه، ۱ میلی‌لیتر کربنات سدیم ۱۰ درصد به آن اضافه و مخلوط به مدت ۱ ساعت در تاریکی قرار داده شد. جذب در طول موج ۷۶۰ نانومتر با روش اسپکتروفوتومتری (T60-UV, UK) اندازه‌گیری شد. غلظت کل ترکیبات فنلی در عصاره برگ با استفاده از معادله به دست آمده از نمودار استاندارد اسید گالیک تعیین شد.

تجزیه و تحلیل داده‌ها

برای تحلیل داده‌ها و رسم شکل‌ها از نرم‌افزارهای Biolyzer HP4، SPSS و Excel

استفاده شد.

نتایج

بررسی تأثیرات سطوح متفاوت شوری و SNP بر میانگین کارایی کمپلکس تجزیه‌کننده آب در فتوسیستم II (Fv/F0) در گیاه گوجه‌فرنگی نتایج شکل ۱ (A) نشان می‌دهد که تنش شوری از عملکرد کمپلکس تجزیه‌کننده آب کاسته است. براساس جدول ۲ در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم بیشترین کاهش نسبت به نمونه شاهد به مقدار ۳۷/۷۵ درصد مشاهده می‌شود. همچنین، نتایج نشان داد که استفاده از ماده SNP فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب را بهبود داده است. در بالاترین سطح شوری در زمان استفاده از ۱۰۰ میکرومول SNP میزان کاهش عملکرد کمپلکس نسبت به شاهد ۱۹/۷۸ درصد است که حدود ۱۷ درصد بهبود عملکرد نسبت به نمونه شاهد را نشان می‌دهد. نتایج این تحقیق نشان داد که غلظت ۱۰۰ میکرومولار SNP مناسب‌ترین غلظت برای تعدیل فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب است.

بررسی آثار سطوح متفاوت شوری و SNP بر میانگین کارایی مراکز فعال واکنش در فتوسیستم II ($\gamma_{RC}/(1-\gamma_{RC})$) در گیاه گوجه‌فرنگی براساس نتایج شکل ۱ (B) با افزایش تنش شوری از کارایی مراکز فعال واکنش کاسته شده است و در بالاترین سطح شوری نسبت به نمونه شاهد ۴۵/۲۳ درصد کاهش مشاهده شد. همچنین، نتایج جدول ۲ نشان داد که استفاده از ۱۰۰ میکرومولار SNP در تنش شوری سبب بهبود کارایی مراکز فعال واکنش در احیای نخستین پذیرنده الکترون در فتوسیستم II شده است، به طوری که در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم استعمال ۱۰۰ میکرومولار SNP در حدود ۲۰ درصد بهبود کارایی در شاخص کارایی مراکز فعال واکنش را نشان می‌دهد.

بررسی آثار سطوح متفاوت شوری و SNP بر میانگین کارایی انتقال الکترون از پلاستوکینون احیا شده به پذیرنده‌های نهایی الکترون در فتوسیستم I ($\delta_{Ro}/(1-\delta_{Ro})$) در گیاه گوجه‌فرنگی

این شاخص به بررسی کارایی واکنش‌هایی می‌پردازد که سبب تحویل الکترون به فتوسیستم I و احیای آخرین پذیرنده‌های آن (فرودوکسین، $NADP^+$ و سایر حدواسط‌ها) می‌شود. نتایج

افزایش تنش شوری روندی کاهشی داشته است. به‌طوری‌که بیشترین مقدار این شاخص در تیمار شاهد و کمترین مقدار آن در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم مشاهده می‌شود. براساس نتایج جدول ۲ کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II در بالاترین سطح شوری ۳۳/۹۴ درصد نسبت به نمونه شاهد کاهش یافته است. استفاده از ماده SNP در غلظت ۱۰۰ میکرومولار گرچه در تیمارهای شاهد و ۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم تفاوت معنی‌داری با نمونه‌های بدون SNP نداشته است، اما نتایج نشان می‌دهد که در غلظت‌های بالاتر شوری، استعمال SNP موثر واقع شده است و روند کاهشی کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II را کمتر کرده است. برای مثال در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم در شرایط بدون SNP به میزان ۳۳/۹۴ درصد کاهش در کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II نسبت به نمونه شاهد رخ داده است، اما با استفاده از ۱۰۰ میکرومولار SNP این کاهش به ۲۱/۸۱ درصد نسبت به تیمار شاهد رسیده است که حدود ۱۲ درصد بهبود کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II در تنش را نشان می‌دهد. غلظت ۲۰۰ میکرومولار SNP با وجود اثر بهبود دهنده در برخی تیمارها به میزان تیمار ۱۰۰ میکرومولار موثر نبوده است که نشان‌دهنده مناسب‌تر بودن غلظت ۱۰۰ میکرومولار SNP در کاهش آثار منفی تنش است.

بررسی تأثیرات سطوح متفاوت شوری و SNP بر شاخص کارایی کلی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا پذیرنده‌های انتهایی فتوسیستم I (PI_{Total}) در گیاه گوجه‌فرنگی نتایج شکل ۱ (F) داد که شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا پذیرنده‌های انتهایی فتوسیستم I تحت تأثیر تنش شوری کاهش یافته است. کمترین میزان این شاخص در سطح ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم و به‌میزان ۰/۵۰۷ بوده است که کاهشی معادل ۸۴/۳۴ درصد نسبت به شاهد را نشان می‌دهد. از سوی دیگر، با افزوده شدن SNP بهبود شرایط در این شاخص مشاهده شد، به‌طوری‌که در تمام غلظت‌های شوری در غلظت ۱۰۰ میکرومولار SNP مقدار این شاخص بالاتر بوده است. در غلظت ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم

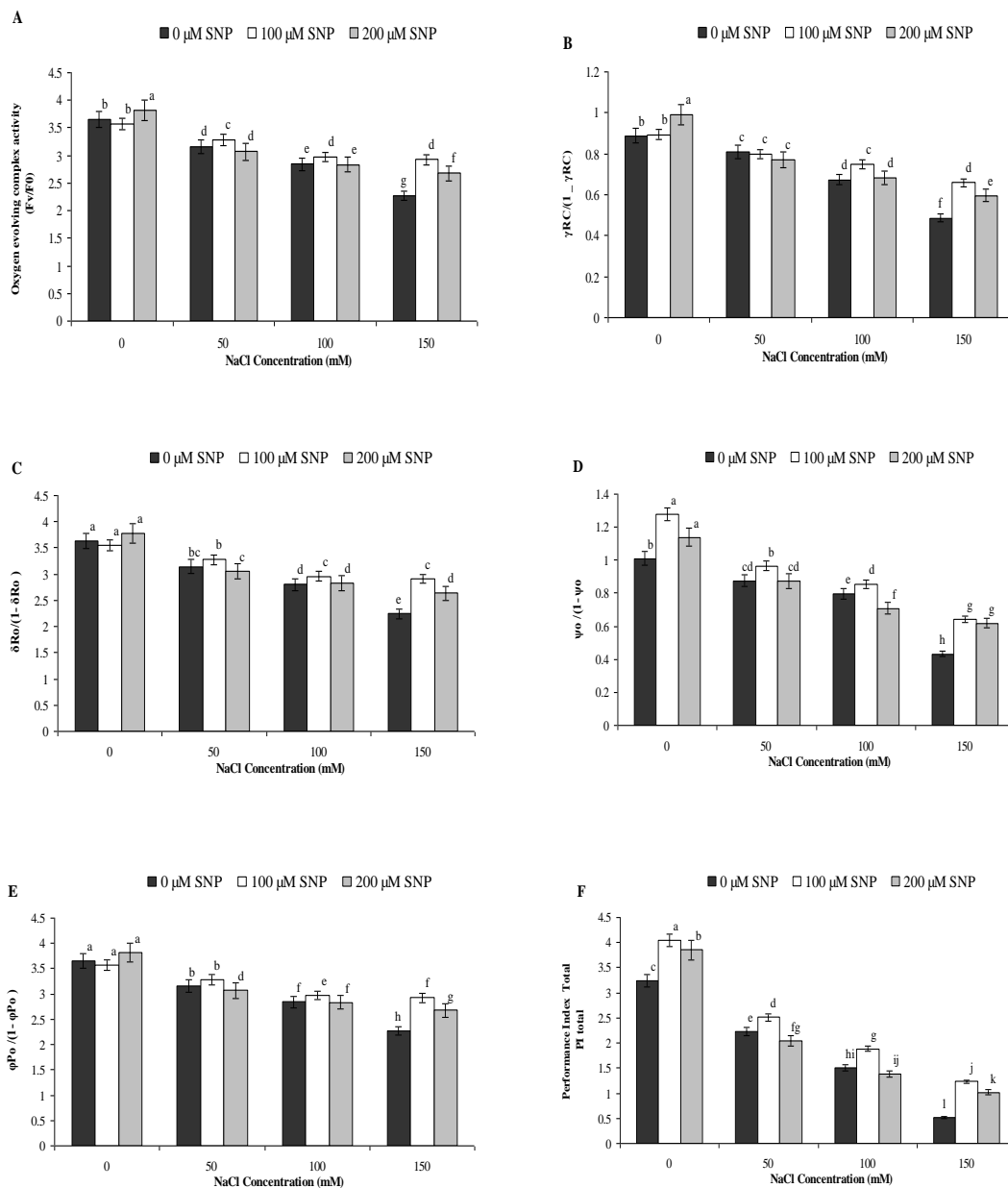
شکل ۱ (C) و جدول ۲ نشان داد که این شاخص نیز با افزایش شوری دچار کاهش عملکرد شده است. استفاده از SNP در سطوح بالای شوری سبب بهبود شرایط شده است، به‌طوری‌که با استفاده از ۱۰۰ میکرومولار SNP حدود ۱۸ درصد بهبود کارایی نسبت به شرایط عدم حضور SNP اتفاق افتاده است. در تمامی تیمارها تأثیرات غلظت ۲۰۰ میکرومولار SNP نسبت به ۱۰۰ میکرومولار کمتر است که نشانگر مناسب‌تر بودن مقدار ۱۰۰ میکرومولار SNP است.

بررسی تأثیرات سطوح متفاوت شوری و SNP بر شاخص کارایی واکنش‌های بیوشیمیایی در فتوسیستم II ($\psi_o/(1-\psi_o)$) در گیاه گوجه‌فرنگی

این شاخص به بررسی کارایی واکنش‌هایی می‌پردازد که الکترون‌های آزاد شده از فتوسیستم II را به فتوسیستم I تحویل می‌دهد. به عبارت دیگر کلیه واکنش‌های اکسید و احیایی که در حفره‌های دو فتوسیستم اتفاق می‌افتد در این شاخص منعکس می‌شود. نتایج شکل ۱ (D) و جدول ۲ نشان داد که این واکنش‌ها تحت تأثیر تنش شوری دچار کاهش شده‌اند. تیمارهای شوری بدون SNP شامل ۵۰، ۱۰۰ و ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم به ترتیب: ۱۳/۴۳، ۲۱/۲۹ و ۵۷/۱۳ درصد کاهش نسبت به تیمار شاهد را نشان دادند که مشخص می‌کند افزایش سطوح شوری به‌طور موثری از کارایی واکنش‌های انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی کاسته است، به‌طوری‌که در بالاترین سطح شوری این واکنش‌ها حدود نیمی از کارایی واکنشی خود را از دست داده‌اند (۵۷/۱۳ درصد کاهش). همچنین، نتایج مشخص می‌کند که اعمال SNP به‌ویژه با غلظت ۱۰۰ میکرومولار در تمامی سطوح شوری عملکرد واکنش‌ها را نسبت به شرایط بدون SNP بهبود داده است.

بررسی آثار سطوح متفاوت شوری و SNP بر شاخص کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II ($\phi_{P_0}/(1-\phi_{P_0})$) در گیاه گوجه‌فرنگی

مجموعه رخدادهای مرتبط با جذب نور توسط رنگدانه‌های آنتن، به دام‌اندازی انرژی فوتون‌ها و انتقال آن به مراکز واکنش فتوسنتزی در فتوسیستم II در این شاخص منعکس شده است. براساس نتایج شکل ۱ (E) مقدار این شاخص با



شکل ۱- تأثیرات سطوح متفاوت شوری و SNP بر (A) شاخص کارایی کمپلکس تجزیه کننده آب (F_v/F_0)، (B) شاخص کارایی مراکز فعال واکنش در فتوسیستم II ($\gamma_{RC} / (1 - \gamma_{RC})$)، (C) شاخص کارایی انتقال الکترون از پلاستوکینون احیا شده به پذیرنده‌های نهایی الکترون در فتوسیستم I ($\delta_{Ro} / (1 - \delta_{Ro})$)، (D) شاخص کارایی واکنش‌های بیوشیمیایی در فتوسیستم II ($\psi_o / (1 - \psi_o)$)، (E) شاخص کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II ($\phi_{Po} / (-1 - \phi_{Po})$)، (F) شاخص کارایی کلی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا پذیرنده‌های انتهایی فتوسیستم I (PI_{Total}) در گیاه گوجه‌فرنگی. حروف مشابه بیانگر عدم تفاوت معنی‌دار در سطح ۵ درصد و براساس آزمون دانکن است.

Figure 1 - Effects of different salinity and SNP levels on (A) Efficiency index of the oxygen-evolving complex (F_v/F_0), (B) Efficiency index of the active reaction centers in photosystem II ($\gamma_{RC} / (1 - \gamma_{RC})$), (C) Efficiency index of the reduction of end acceptors of photosystem I ($\delta_{Ro} / (1 - \delta_{Ro})$), (D) Efficiency index of the biochemical reactions in photosystem II ($\psi_o / (1 - \psi_o)$), (E) Efficiency index of the light reactions in photosystem II ($\phi_{Po} / (-1 - \phi_{Po})$), (F) The total performance index of the photosynthetic apparatus from the beginning of photosystem II to the end of photosystem I (PI_{Total}) in tomato plant. The same letters indicate no significant difference at the levels of $p \leq 0.05$ with Duncan's test.

جدول ۲- تغییرات شاخص‌های فتوسنتزی نسبت به شاهد (درصد) در سطوح متفاوت SNP و شوری در گیاه گوجه‌فرنگی.
Table 2- Changes to control (%) in the photosynthetic indices at the different levels of SNP and salinity in tomato plants.

درصد تغییرات نسبت به شاهد در سطوح متفاوت شوری			سطوح SNP μM	شاخص
۱۵۰ mM NaCl	۱۰۰ mM NaCl	۵۰ mM NaCl		
-۳۷/۷۵ ^a	-۲۲/۰۶ ^b	-۱۳/۴۹ ^{cd}	.	Fv/F ₀
-۱۹/۷۸ ^b	-۱۸/۵۶ ^b	-۹/۸۲ ^d	۱۰۰	
-۲۶/۴۳ ^b	-۲۲/۱۷ ^b	-۱۵/۶۹ ^d	۲۰۰	$(\gamma_{RC}/(1-\gamma_{RC}))$
-۴۵/۲۳ ^a	-۲۴/۰۰ ^c	-۸/۸۱ ^d	.	
-۲۵/۷۷ ^c	-۱۵/۵۹ ^d	-۹/۹۸ ^d	۱۰۰	$(\delta_{R_0}/(1-\delta_{R_0}))$
-۳۲/۸۱ ^b	-۲۲/۹۳ ^c	-۱۲/۸۳ ^d	۲۰۰	
-۳۸/۲۸ ^a	-۲۳/۰۱ ^c	-۱۳/۴۴ ^d	.	$(\psi_0/(1-\psi_0))$
-۲۰/۰۲ ^c	-۱۸/۵۶ ^c	-۹/۹۴ ^d	۱۰۰	
-۲۷/۴۴ ^b	-۲۲/۲۶ ^c	-۱۹/۹۳ ^c	۲۰۰	$(\phi_{P_0}/(1-\phi_{P_0}))$
-۵۷/۱۳ ^a	-۲۱/۲۹ ^d	-۱۳/۴۳ ^e	.	
-۳۶/۷۰ ^b	-۱۵/۸۰ ^{de}	-۴/۶۲ ^f	۱۰۰	PI _{Total}
-۳۸/۷۴ ^b	-۲۹/۸۴ ^c	-۱۳/۵۶ ^e	۲۰۰	
-۳۳/۹۴ ^a	-۲۴/۳۵ ^b	-۱۲/۴۵ ^c	.	$(\phi_{P_0}/(1-\phi_{P_0}))$
-۲۱/۸۱ ^b	-۲۰/۶۷ ^b	-۱۰/۸۲ ^c	۱۰۰	
-۲۸/۵۶ ^{ab}	-۲۴/۶۸ ^b	-۱۱/۵۵ ^c	۲۰۰	PI _{Total}
-۸۴/۳۴ ^a	-۵۳/۳۲ ^c	-۳۱/۳۵ ^e	.	
-۶۲/۱۱ ^b	-۴۱/۹۰ ^d	-۲۲/۴۵ ^f	۱۰۰	PI _{Total}
-۶۸/۷۰ ^b	-۵۷/۳۵ ^c	-۳۶/۸۲ ^{de}	۲۰۰	

حروف مشابه در مورد هر شاخص نشانگر عدم معنی‌داری اختلاف در سطح $p \leq 0.05$ و بر اساس آزمون دانکن است.
The same letters indicate no significant difference at the levels of $p \leq 0.05$ with Duncan's test.

یافته است. به‌طوری‌که کمترین میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم مشاهده شد. همچنین، نتایج نشان داد که استفاده از SNP در غلظت ۱۰۰ میکرومولار توانسته است آثار کاهشی تنش شوری را تعدیل و میزان کاهش رنگیزه‌های کلروفیلی را کم کند، به‌طوری‌که کلروفیل کل در تیمار کنترل ۱/۶۲ میلی‌گرم بود و در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار شوری به ۰/۵۸ میلی‌گرم رسیده است، اما در هنگام استفاده از ۱۰۰ میکرومولار SNP میزان کلروفیل کل در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم ۰/۷۳ میلی‌گرم بوده است که به‌خوبی تأثیرات تعدیلی SNP را نشان می‌دهد. در مورد سه شاخص کاروتنوئید، فلاونوئید و پلی‌فنل کل نتایج مشخص کرد که تنش شوری میزان این ترکیبات را افزایش داده است و استفاده از ماده SNP این افزایش را تشدید کرده است. در مورد کاروتنوئید کل مقدار کاروتنوئید در گروه کنترل ۰/۳۸ بوده و با استفاده از ۱۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم مقدار کاروتنوئید کل به ۰/۵۱

که بیشترین کاهش در میزان شاخص کارایی دستگاه فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا پذیرنده‌های انتهایی فتوسیستم I دیده شد، استفاده از ۱۰۰ میکرومولار SNP سبب ۶۲/۱۱ درصد کاهش نسبت به شاهد شده است که حدود ۲۲ درصد بهبود عملکرد، نسبت به شرایط عدم استفاده از SNP، مشاهده می‌شود. استفاده از ۲۰۰ میکرومولار SNP گرچه سبب بهبود شرایط در برخی تیمارها شده است، اما این افزایش به میزان مشاهده شده در ۱۰۰ میکرومولار نبوده است که نشانگر غلظت مناسب‌تر ۱۰۰ میکرومولار نسبت به غلظت ۲۰۰ میکرومولار است.

بررسی آثار سطوح متفاوت شوری و SNP بر میزان رنگیزه‌های کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و میزان ترکیبات فلاونوئید کل و پلی‌فنل کل در گیاه گوجه‌فرنگی نتایج جدول ۳ نشان داد که تنش شوری سبب کاهش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در این تحقیق شده است و میزان کاروتنوئید کل کاهش

سبب افزایش این ترکیبات به‌طور معنی‌دار شده است. در بالاترین سطح شوری (۱۵۰ میلی‌مولار) میزان فلاونوئید کل و پلی‌فنل کل در هنگام استفاده از ۱۰۰ میکرومولار SNP به ترتیب: ۳۷۱ و ۵۲ میکروگرم در گرم ماده خشک بوده است که بالاترین میزان در بین تمامی تیمارهای استفاده شده در این تحقیق بود.

میلی‌گرم در گرم رسیده است. با استفاده از ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرومولار SNP به‌ترتیب مقدار کاروتنوئید کل در تیمار ۱۵۰ میلی‌مولار شوری به ۰/۶۷ و ۰/۵۵ میلی‌گرم در گرم وزن تر افزایش یافت. در مورد فلاونوئید کل و پلی‌فنل کل نیز نتایج مشابهی مشاهده شد، به‌طوری‌که با افزایش تنش شوری به‌طور معنی‌داری میزان این ترکیبات افزایش یافته و استفاده از ماده SNP

جدول ۳- مقایسه میانگین رنگیزه‌های فتوسنتزی و ترکیبات فلاونوئیدی و پلی‌فنلی کل در سطوح متفاوت شوری و SNP در گیاه گوجه‌فرنگی.

Table 3 – Comparison of photosynthetic pigments, total Flavonoid content and total polyphenol content at the different levels of salinity and SNP in tomato plants

پلی فنول کل	فلاونوئید کل	کاروتنوئید کل	کلروفیل کل	کلروفیل b	کلروفیل a	NaCl
($\mu\text{g g}^{-1}$ DW)	($\mu\text{g g}^{-1}$ DW)	(mg g^{-1} FW)	(mg g^{-1} FW)	(mg g^{-1} FW)	(mg g^{-1} FW)	(mM)
۲۷ ± ۴ e	۲۵۳ ± ۸ i	۰/۳۸ ± ۰/۰۵f	۱/۶۲ ± ۰/۰۴c	۰/۳۲ ± ۰/۰۳b	۱/۳ ± ۰/۰۷a	۰
۳۲ ± ۳ d	۲۷۱ ± ۱۲ g	۰/۴۱ ± ۰/۰۳ef	۱/۱۳ ± ۰/۰۳e	۰/۲۸ ± ۰/۰۲bc	۰/۸۵ ± ۰/۰۵c	۵۰
۳۴ ± ۵ d	۳۰۸ ± ۲۱ d	۰/۴۴ ± ۰/۰۲de	۰/۷۸ ± ۰/۰۵gh	۰/۲۱ ± ۰/۰۴d	۰/۵۷ ± ۰/۰۳ef	۱۰۰
۴۱ ± ۵ b	۳۵۱ ± ۱۴ b	۰/۵۱ ± ۰/۰۳c	۰/۵۸ ± ۰/۰۱j	۰/۱۶ ± ۰/۰۱e	۰/۴۴ ± ۰/۰۷g	۱۵۰
۲۹ ± ۴ e	۲۶۵ ± ۲۳ h	۰/۴۱ ± ۰/۰۴ef	۱/۷۷ ± ۰/۰۴bc	۰/۳۷ ± ۰/۰۵a	۱/۴ ± ۰/۰۸a	۰
۳۷ ± ۶ c	۲۸۴ ± ۴ f	۰/۴۸ ± ۰/۰۳c	۱/۹۲ ± ۰/۰۳a	۰/۲۸ ± ۰/۰۳bc	۰/۹۲ ± ۰/۱۲c	۵۰
۴۴ ± ۲ b	۳۲۳ ± ۱۶ c	۰/۵۹ ± ۰/۰۲b	۰/۸۸ ± ۰/۰۷fg	۰/۲۵ ± ۰/۰۳c	۰/۶۳ ± ۰/۰۲de	۱۰۰
۵۲ ± ۴ a	۳۷۱ ± ۷ a	۰/۶۷ ± ۰/۰۵a	۰/۷۳ ± ۰/۰۶h	۰/۱۹ ± ۰/۰۲de	۰/۵۴ ± ۰/۰۹f	۱۵۰
۲۸ ± ۳ e	۲۶۱ ± ۱۱ h	۰/۳۰ ± ۰/۰۳g	۱/۳۴ ± ۰/۰۷d	۰/۳۰ ± ۰/۰۴b	۱/۰۴ ± ۰/۰۷b	۰
۳۲ ± ۳ d	۲۹۴ ± ۲۴ e	۰/۴۴ ± ۰/۰۶de	۱/۰۶ ± ۰/۰۸e	۰/۲۷ ± ۰/۰۱bc	۰/۷۹ ± ۰/۰۶c	۵۰
۳۸ ± ۴ c	۳۱۴ ± ۳ c	۰/۴۹ ± ۰/۰۷c	۰/۸۱ ± ۰/۰۳g	۰/۲۲ ± ۰/۰۳d	۰/۵۹ ± ۰/۰۸ef	۱۰۰
۴۰ ± ۳ bc	۳۵۸ ± ۵ b	۰/۵۵ ± ۰/۰۷bc	۰/۶۴ ± ۰/۰۴j	۰/۱۶ ± ۰/۰۵e	۰/۴۸ ± ۰/۰۲g	۱۵۰

حروف مشابه در مورد هر شاخص نشانگر عدم معنی‌داری اختلاف در سطح $p \leq 0.05$ و بر اساس آزمون دانکن است. The same letters indicate no significant difference at the levels of $p \leq 0.05$ with Duncan's test.

بحث

کلاستر کلسیم-کلر-منگنز سبب عملکرد طبیعی کمپلکس می‌شود. همچنین، مشخص شده است که حضور پروتئین PsbQ برای عملکرد صحیح کمپلکس در غلظت‌های پایین کلر لازم است. به دنبال جدا شدن این پروتئین‌ها و منگنز در شرایط تنش شوری عملکرد کمپلکس متوقف می‌شود (Ibrahimova et al., 2021) نتایج تحقیق Khalilpoor و Jafarinia (۲۰۱۷) در گیاه جو دوسر نیز نشان داد که SNP توانسته است آثار منفی تنش شوری بر عملکرد کمپلکس تجزیه کننده آب را تعدیل کند. همچنین، تحقیق Jabeen و همکاران (۲۰۲۱) نشان داد که استفاده از SNP سبب افزایش آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی مانند پراکسیداز، کاتالاز، آسکوربات پراکسیداز و سوپراکسیددیسموتاز در طی تنش شوری در گیاه

نتایج این تحقیق نشان داد که عملکرد کمپلکس تجزیه کننده آب در تنش شوری کاهش یافته است. کمپلکس تجزیه کننده آب توسط پروتئین‌های پیرامونی مانند: PsbP، PsbO، PsbQ و PsbR واقع در سمت لومن محافظت می‌شود. این پروتئین‌های پیرامونی در تنش‌های غیرزیستی از نقاط حساس مورد هدف هستند. ناپایداری این پروتئین‌های پیرامونی کمپلکس تجزیه کننده آب، تولید گونه‌های فعال اکسیژن را تسهیل می‌کند و به آزاد شدن یون منگنز (Mn^{2+}) از این کمپلکس منجر می‌شود. در نتیجه انتقال الکترون‌ها از آب به مراکز واکنش فتوسیستم II دچار اختلال می‌شود (Gupta, 2020). پروتئین PsbO در ثبات کمپلکس تجزیه‌کننده آب نقش بازی می‌کند و پروتئین PsbP سبب دسترسی کمپلکس به کلسیم و کلر می‌شود که با ایجاد

۲۰۰ میکرومول کلرید سدیم به ترتیب: ۱۵ و ۳۰ درصد نسبت به نمونه‌ی شاهد کاهش یافته است. نتایج تحقیقات مختلف به تأثیرات مثبت استفاده از SNP در افزایش عملکرد سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاهان مختلف در شرایط تنش اشاره دارد (Lau *et al.*, 2021; Verma *et al.*, 2021; Khoshnakht *et al.*, 2018). در بسیاری از گیاهان دلیل خاموشی مراکز فعال واکنش طی تنش‌های محیطی، آسیب‌های اکسیداتیو ناشی از این تنش‌ها است. از این رو تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی گیاه می‌تواند به بهبود شرایط مراکز واکنش فتوسنتزی منجر شود (Ramadan *et al.*, 2019). نتایج تحقیقات Wodala و همکاران (۲۰۰۸) در گیاه نخود نشان داد که یکی از نقاط هدف تأثیر ترکیبات حاوی نیتریک اکساید در دستگاه فتوسنتزی گیاهان، مراکز واکنش فتوسنتزی است که در غلظت‌های مناسب، نیتریک اکساید سبب بهبود عملکرد این مراکز می‌شود. تحقیقات نشان می‌دهد که نیتریک اکساید در تنظیم بیان ژن‌های *psbA*، *psbB* و *psbC* نقش دارد و القای بیان آن‌ها در سلول‌های گیاهی در هنگام ازدیاد پراکسید هیدروژن اتفاق می‌افتد (Hasanuzzaman *et al.*, 2018). CP43 پروتئین کدگذاری شده توسط ژن *psbC* و CP47 پروتئین کدگذاری شده توسط ژن *psbB* که پروتئین‌های درون غشایی هستند، در مرکز واکنش فتوسیستم II قرار دارند و متعلق به کمپلکس جمع‌کننده نور این فتوسیستم هستند (Barber, 2003). این پلی‌پپتیدها به کلروفیل a و بتاکاروتن متصل می‌شوند و انرژی فوتون‌های دریافت شده را به مراکز واکنش فتوسنتزی منتقل می‌کنند. در هنگام تنش‌های محیطی، آنتن‌های جمع‌آوری‌کننده نور از مراکز واکنش فتوسنتزی جدا می‌شوند و پروتئین D1 آسیب می‌بیند و به آزادسازی CP43 از مراکز واکنش منجر می‌شود (Yoshioka *et al.*, 2006) و کاهش سطوح CP43 و CP47 به کاهش مراکز فعال واکنش منجر می‌شود که باعث استفاده ناکارآمد از انرژی می‌شود (Vani *et al.*, 2001). افزودن SNP رونویسی CP43 و CP47 را افزایش می‌دهد و سبب افزایش مراکز فعال واکنش می‌شود. از این رو نیتریک اکساید می‌تواند روند بازیابی آسیب‌های وارد شده به مراکز واکنش را تسریع کند و میزان آسیب‌ها را کاهش دهد. پروتئین D1 رمزگذاری شده با *PsbA* در وسط

سویا شده است. در تحقیق دیگری توسط Alnusairi و همکاران (۲۰۲۱) آثار بهبود دهنده استفاده از SNP بر سیستم فتوسنتزی گیاه گندم مشاهده شد. همچنین، در اثر تنش‌های محیطی میزان مراکز فعال واکنش در سیستم فتوسنتزی کاهش می‌یابد (Chen *et al.*, 2013). در مورد مراکز واکنش فتوسنتزی تحقیقات نشان می‌دهد پس از در معرض تنش قرار گرفتن سیستم‌های فتوسنتزی، تعدادی از مراکز واکنش تغییر عملکرد داده و نقش‌های متفاوتی به عهده می‌گیرند (Strasser *et al.*, 2004). این مراکز واکنش با وجود اینکه از نظر دریافت انرژی به دام افتاده از کلروفیل‌های آنتن فعال هستند و قسمتی از انرژی به دام افتاده را دریافت می‌کنند، اما همه انرژی دریافتی را به صورت گرما در یک مکانسیم مرتبط با محافظت سیستم‌های فتوسنتزی از دست می‌دهند. این مراکز قبلاً به نام مخازن گرمایی یا Heat sinks نامگذاری می‌شدند (Krause *et al.*, 1990) و Strasser و همکاران (۲۰۰۴) نام مراکز خاموش یا centers Silent reaction را برای این دسته از مراکز واکنش پیشنهاد داده‌اند. این مراکز خاموش پس از دریافت انرژی از کلروفیل‌های آنتن توانایی احیای Q_A را نداشته و توانایی انتقال این انرژی به سایر مولکول‌های آنتن را هم ندارند و انرژی دریافت شده را تنها به صورت گرما از دست می‌دهند. بنابراین، این مراکز خاموش از نظر فعالیت فتوسنتزی نقشی در انتقال الکترون در سیستم‌های فتوسنتزی ندارند (Strasser *et al.*, 2004). نتایج تحقیقات Kalaji و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که تنش خشکی و شوری در گیاهان مختلفی می‌تواند سبب تغییر در تعدادی از مراکز فعال واکنش به مراکز غیرفعال یا مراکز خاموش شود. نتایج تحقیقات Demetriou و همکاران (۲۰۰۷) بر روی جلبک *Scenedesmus obliquus* نشان داد که میزان مراکز فعال واکنش فتوسنتزی در اثر تنش شوری کاهش یافته است. همچنین، نتیجه تحقیق Bagheenayat و همکاران (۲۰۲۱) نشان داد که تنش شوری سبب کاهش میزان مراکز فعال واکنش در گیاه مریم گلی شده است. در تحقیق Shariati و Jafarinia (۲۰۱۲) بر روی گیاه کلزا نیز مشخص شد که تحت شرایط تنش شوری میزان مراکز فعال واکنش در ۱۰۰ و

(۲۰۱۸) در بررسی آثار تنش شوری و خشکی بر روی گیاه زیرفون مشخص کردند که بر اثر تنش میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در فتوسیستم I کاهش یافته است. Rapacz و همکاران (۲۰۱۹) در بررسی تأثیرات خشکی بر روی گیاه جو نشان دادند که تنش سبب کاهش احیای آخرین پذیرنده الکترون در فتوسیستم I شده است. Corpas و همکاران (۲۰۲۱) نشان دادند که استفاده از ماده SNP می‌تواند سبب افزایش تولید NADPH در گیاهان شود و این اثر مثبت در کلروپلاست به دلیل اثر مثبت نیتریک اکساید در ایجاد تغییرات پس ترجمه‌ای در آنزیم فرودوکسین نیترات ردوکتاز است که نیتریک اکساید با ایجاد تغییرات بر باقیمانده تیروزین موجود در این آنزیم، فعالیت این آنزیم را افزایش داده و سبب عملکرد بهتر این آنزیم در فتوسیستم I می‌شود (Corpas et al., 2021). همچنین، این تحقیق نشان داد که پروتئین‌های آهن‌دار یکی از مهمترین اهداف سلولی نیتریک اکساید هستند. از آنجاکه تعداد زیادی از ناقلین الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی ترکیبات آهن‌دار هستند، بنابراین، در صورت وجود مقدار مناسب نیتریک اکساید عملکرد بهتری در انتقال الکترون توسط این ناقلین اتفاق می‌افتد که می‌تواند دلیل تأثیر مثبت نیتریک اکساید در تحقیق حاضر بر میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در سمت فتوسیستم I باشد (Corpas et al., 2021). همچنین، نیتریک اکساید با تقویت سیستم ضداکسیدانی گیاهان آثار منفی تنش‌های اکسیداتیو حاصل از تنش شوری را کاهش می‌دهد که به عملکرد بهتر انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی کمک می‌کند (Hasanuzzaman et al., 2018). نتایج این تحقیق نشان داد که مجموعه‌ی واکنش‌های اکسید و احیا که سبب انتقال الکترون در زنجیره می‌شود تحت تأثیر تنش شوری کاهش یافته است. باتوجه‌به کاهش فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده آب در اثر شوری این امر به اختلال در انتقال الکترون به فئوفایتین و Q_A منجر می‌شود. در ادامه انتقال الکترون از Q_A به Q_B و به کمپلکس سیتوکروم b_6/f ، پلاستوسیانین و در نهایت PSI کاهش می‌یابد. همچنین، تحقیقات نشان داده است که در اثر تنش‌های محیطی همچون خشکی و شوری مقدار

مراکز واکنش قرار دارد و باقیمانده تیروزین (YZ) پروتئین D1، الکترون را از کمپلکس تجزیه‌کننده آب می‌پذیرد (Barber, 2003). ترمیم سریع پروتئین D1 یک ویژگی دینامیکی مهم و قابل‌توجه برای فتوسیستم II است که تحت آسیب مداوم گونه‌های فعال اکسیژن ایجاد شده از کمپلکس تجزیه‌کننده آب در شرایط تنش قرار دارد. رادیکال اکسیژن بسیار واکنش‌پذیر تولید شده در واکنش اکسیداسیون آب برای پروتئین D1 بسیار مخرب است و استرس‌های محیطی حساسیت این قسمت از دستگاه فتوسنتزی را افزایش می‌دهد (Huo et al. 2016). افزایش بیان *psbA* برای مراکز واکنش فتوسیستم II در هنگام تنش‌ها مطلوب است و به بازیابی فتوسیستم II کمک می‌کند. گرچه مشخص نیست که چگونه نیتریک اکساید بیان ژن‌های *Psb* را تنظیم می‌کند، اما پیشنهاد شده است که رونویسی ژن‌ها را از طریق مسیر گوانوسین مونوفسفات حلقوی (cGMP) القا می‌کند (Pasqualini et al., 2009). مطالعات با استفاده از پروتوپلاست‌های گیاهی آثار مستقیم cGMP را در تنظیم مقدار کلسیم درون سلولی نشان داده است که عاملی موثر در تنظیم ژن‌های پلاستید است. بنابراین، ممکن است نیتریک اکساید بر بیان ژن‌های *Psb* از طریق یک مسیر وابسته به cGMP در طی تنش‌ها موثر باشد. تنش‌های اکسیداتیو و تولید گونه‌های فعال اکسیژن که از نتایج ثانوی تنش شوری است، می‌تواند سبب آسیب به لیپیدها، پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها و DNA شود. قسمت عمده از مسیر انتقال الکترون فتوسنتزی در غشا تیلاکوئید به‌عنوان سایت هدف رادیکال‌های آزاد تولیدی در تنش‌های اکسیداتیو است. ناقلین پروتئینی موجود در غشا تیلاکوئید در اثر تنش شوری دچار آسیب و اختلال در انتقال الکترون می‌شوند. از این رو میزان الکترونی که به فتوسیستم I می‌رسد و سبب احیای آخرین پذیرنده‌های الکترون در این فتوسیستم می‌شود با کاهش مواجه می‌شود. کاهش احیای آخرین پذیرنده الکترون طی تنش‌های غیر زیستی از جمله شوری در تحقیقات متعددی گزارش شده است. Dabrowski و همکاران (۲۰۱۹) در بررسی آثار تنش خشکی بر روی گیاه چمن، کاهش احیای آخرین پذیرنده الکترون در فتوسیستم I را نشان دادند. Kalaji و همکاران

داشته باشد و استفاده از نیتریک اکساید سبب بهبود گشایش روزنه‌های و فعالیت آنزیم روبیسکو می‌شود که خود می‌تواند سبب جریان الکترون در مسیر انتقال الکترون در تیلاکوئید و کاهش مسیرهای خاموش‌سازی غیرفتوشیمیایی شود. در تحقیق دیگری Corpas و همکاران (۲۰۲۱) مشخص کردند که نیتریک اکساید می‌تواند با القای تشکیل NADPH به جریان الکترون در سیستم فتوسنتزی کمک کند. همچنین، نیتریک اکساید می‌تواند با بهبود شرایط جذب عناصر غذایی همچون آهن، پتاسیم، روی و منگنز سبب تولید بیشتر کلروفیل و ناقلین الکترونی در شرایط تنش‌های محیطی شود که می‌تواند دلیل دیگری بر بهبود عملکرد واکنش‌های انتقال الکترون در غشا تیلاکوئید باشد (Kong *et al.*, 2014).

نتایج این تحقیق نشان داد که ماده SNP سبب بهبود کارایی واکنش‌های نوری در فتوسیستم II به‌ویژه در شرایط شوری بالا شده است. از جمله دلایل موثر در این اتفاق را می‌توان به نقش موثر نیتریک اکساید در افزایش بیان ژن‌های مرتبط با پروتئین‌های درگیر در کمپلکس‌های جمع‌کننده نور اشاره کرد که در چندین تحقیق مختلف تایید شده است (Alnusairi *et al.*, 2021; Huo *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2016). همچنین، نقش موثر SNP در جذب و انتقال عناصر غذایی ماکرو و میکرو از جمله ازت، آهن و منگنز که دارای نقش ساختمانی در ساختن مولکول‌های کلروفیل و کاروتنوئیدها هستند، می‌تواند سبب بهبود شرایط جذب نور در ساختارهای فتوسنتزی شود (Hasanuzzaman *et al.*, 2018). عملکرد دستگاه فتوسنتزی از مرحله دریافت فوتون‌های نوری در مولکول‌های کلروفیل آنتن در فتوسیستم II تا رسیدن الکترون‌ها به انتهای فتوسیستم I را می‌توان در شاخص کلی PI_{Total} خلاصه نمود (Kalaji *et al.*, 2016). این شاخص کلی، سه فرایند متفاوت دستگاه فتوسنتزی شامل پروسه‌های جذب نور و انتقال انرژی در فتوسیستم‌ها، انتقال الکترون در زنجیره از طریق ناقلین و میزان احیای آخرین پذیرنده الکترون در انتهای فتوسیستم I را که به تولید NADPH منجر می‌شود، را در خود جمع می‌کند و به‌این ترتیب شاخص کارایی شاخصی است که سه فاکتور درگیر در مراحل عملکردی

ناقلین الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی کاهش می‌یابد (Kalaji *et al.*, 2016) و غشای تیلاکوئیدی دچار پراکسیداسیون می‌شود (Ibrahimova *et al.*, 2021). تحقیقات نشان می‌دهد مراکز واکنشی که قادر به احیای Q_A هستند (مراکز واکنش فعال) به دو دسته تقسیم می‌شوند، گروهی که به مراکز احیا کننده Q_B (Q_B -reducing center) معروف هستند و قادرند پس از احیای Q_A الکترون‌ها را به Q_B منتقل نمایند. در دسته دیگر که به نام مراکز غیر احیاکننده مرکز Q_B (Non Q_B -reducing) شناخته می‌شوند بعد از احیا کردن Q_A و اکسید شدن آن، احیای Q_B صورت نمی‌گیرد و الکترون‌های آنها به جای انتقال به Q_B در یک مسیر برگشتی به قسمت دهنده الکترون در فتوسیستم II باز می‌گردند (Strasser *et al.*, 2004). نتایج تحقیقات نشان می‌دهد که تعداد این مراکز غیر احیاکننده در اثر تنش شوری افزایش می‌یابد و از تعداد مراکز احیا کننده Q_B کاسته می‌شود. بنابراین، تمام الکترون‌های حاصل از ترن‌آور و اکسایش Q_A در شرایط تنش به مسیر انتقال الکترون فرستاده نمی‌شوند که خود به‌عنوان یک مسیر محافظتی مطرح می‌شود. بنابراین، افزایش مراکز غیر احیاکننده Q_B نیز می‌تواند در کاهش انتقال الکترون به Q_B و ناقلین بعدی در شرایط تنش شوری نقش داشته باشد. همچنین، تنش‌های اکسیداتیو ناشی از تنش شوری نیز باعث آسیب به ناقلین زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی شده و عملکرد انتقال را کاهش می‌دهند. نتایج این تحقیق نشان داد استفاده از SNP و آزاد شدن نیتریک اکساید می‌تواند شرایط انتقال الکترون در زنجیره را بهبود بخشد. یکی از مهمترین دلایل این اتفاق می‌تواند تأثیر مستقیم نیتریک اکساید در تقویت سیستم آنتی‌اکسیدانی و افزایش بیان ژن‌های درگیر در مسیر ساختن آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی باشد که در تحقیقات متعددی به آن اشاره شده است (Ramadan *et al.*, 2019; Khoshbakht *et al.*, 2018). همچنین، نتایج تحقیقات Fatma و همکاران (۲۰۱۶) نشان داد که نیتریک اکساید در شرایط تنش شوری می‌تواند با افزایش تثبیت ازت و تولید گلوواتیون و سیستمین سبب افزایش حالت ردوکس سیستم فتوسنتزی شود که تأثیر مستقیمی بر واکنش‌های اکسید و احیای انتقال الکترون در تیلاکوئید

کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل در اثر تنش شوری کاهش یافته است. از جمله عوامل کاهش کلروفیل در تنش شوری، مختل شدن تبادلات یونی و کاهش جذب نیترات به دلیل افزایش یون کلر در محیط ریشه و یا کاهش جذب منیزیم است که این عوامل کاهش سنتز کلروفیل را به دنبال دارد. از دیگر دلایل کاهش میزان کلروفیل در شرایط تنش شوری، فعالیت بیشتر آنزیم کلروفیلاز گزارش شده است (Garcia-Sanchez and Syvertsen., 2006). آزمایشات بر روی گیاه آفتابگردان نشان داده است که پیش‌سازنده‌های مهم کلروفیل یعنی گلوتامات و ۵ آمینولیولینیک اسید (ALA)، در برگ‌های تحت تنش شوری کم شده، که نشانگر آن است که نمک به‌طور چشمگیری بر بیوسنتز کلروفیل و تخریب کلروفیل اثر دارد (Ashraf and Akram, 2011). همچنین، نتایج این تحقیق نشان داد که میزان کاروتنوئید، فلاونوئید و پلی‌فنل کل با تنش شوری افزایش یافته است. تنش شوری سبب ایجاد تنش اسمزی در گیاه می‌شود که با ایجاد رادیکال‌های آزاد و تنش اکسیداتیو فتوسنتز را کاهش می‌دهد. گیاه برای مقابله با این شرایط تولید ترکیبات آنتی‌اکسیدانی شامل ترکیبات فنلی و فلاونوئیدها را افزایش می‌دهد تا بتواند آثار مخرب تنش اکسیداتیو را کاهش دهد. انباشته شدن این ترکیبات در سلول می‌تواند به تنظیم اسمزی و جذب بهتر آب و در نتیجه سم‌زدایی سلول منجر شود (Sarker and Oba, 2019). در هنگام تنش شوری تولید آبسزیک اسید از کاروتنوئیدها و از طریق مسیر موالونیک اسید افزایش می‌یابد که سبب تحمل و پاسخ گیاه به تنش می‌شود (Lim et al., 2012). در تحقیقی Hatami و همکاران (۲۰۲۱) در بررسی تأثیرات تنش شوری بر گیاه اسفرزه دریافتند که تنش شوری سبب کاهش میزان رنگدانه‌های فتوسنتزی شامل کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل شد و تجمع اسمولیت‌های سازگار همچون آمینواسیدهای آزاد و پرولین افزایش یافت. در تحقیق دیگری Sarker و Oba (۲۰۱۹) نشان دادند تنش شوری سبب کاهش میزان رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاه تاج خروس شده است. همچنین، نتایج تحقیق آن‌ها نشان داد که میزان کاروتنوئید، فلاونوئید و ترکیبات فنلی در پاسخ به تنش نمک در این گیاه

فتوسنتز را به یک فاکتور چند متغیره تبدیل می‌کند. نتایج این تحقیق نشان داد که این شاخص کارایی کلی، تحت تأثیر تنش شوری کاهش یافته است. در پژوهشی توسط Yang و همکاران (۲۰۲۰) بر روی گیاه گوجه‌فرنگی مشخص شد که تأثیر همزمان تنش خشکی و شوری بر روی گیاه گوجه‌فرنگی سبب کاهش فعالیت فتوسیستم II و فتوسیستم I می‌شود که این کاهش سبب شد که فرآیندهای متفاوتی در سیستم فتوسنتزی این گیاه تحت تأثیر قرار گیرد که از آن جمله می‌توان به کاهش عملکرد فتوسیستم II اشاره کرد که نتوانست انرژی لازم برای تهییج مراکز واکنش را مهیا نماید که با کاهش کلروفیل‌های آنتن و کارایی کمتر انتقال انرژی به مراکز واکنش مرتبط بود. همچنین، نتایج این تحقیق نشان داد که فتوسیستم I در شرایط خشکی آسیب بیشتری را نسبت به فتوسیستم II دیده است و در تنش خشکی و شوری هر دو فتوسیستم دچار آسیب شده‌اند. در تحقیقی توسط Ibrahimova و همکاران (۲۰۲۱) بر روی گیاه گندم مشخص شد که تنش شوری شاخص کارایی سیستم فتوسنتزی را از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I کاهش داده است. همچنین، Kalaji و همکاران (۲۰۱۸) گزارش کردند که تنش شوری در گیاه زیرفون سبب کاهش شاخص کارایی سیستم فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I شده است. نتایج تحقیق Shariati و Jafarinia (۲۰۱۲) در بررسی اثر شوری کوتاه مدت و بلند مدت بر روی گیاه کلزا مشخص کرد که تنش شوری کوتاه مدت بیشتر سایت‌های پذیرنده الکترون در سیستم فتوسنتزی را تحت تأثیر قرار می‌دهد، اما شوری طولانی مدت علاوه بر سایت‌های پذیرنده الکترون بر قسمت‌های دهنده الکترون و دریافت کننده نور و انرژی نیز تأثیرگذار است و سبب کاهش شاخص کارایی سیستم فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I می‌شود. استفاده از SNP و ترکیبات حاوی نیتریک اکساید نیز در تحقیقات مختلفی سبب بهبود شاخص کارایی سیستم فتوسنتزی از ابتدای فتوسیستم II تا انتهای فتوسیستم I شده است (Chen et al., 2013; Alnusairi et al., 2021; Khosbakh et al., 2018; Yang et al., 2012). نتایج این تحقیق نشان داد که رنگیزه‌های فتوسنتزی شامل

مشخص کرد که گرچه تمامی قسمت‌های سیستم فتوسنتزی از ابتدای فتوسنتز II تا پذیرنده‌های انتهایی فتوسنتز I تحت تأثیر تنش شوری است، اما انتقال الکترون بین ناقلین الکترون در قسمت میانی زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی حساس‌ترین نقطه به تنش شوری است.

تنش شوری رنگیزه‌های فتوسنتزی را کاهش می‌دهد و همچنین سبب افزایش ترکیبات فلاونوئیدی و پلی‌فنلی می‌شود. همچنین، ماده SNP در غلظت ۱۰۰ میکرومولار توانسته است بر روی گیاه گوجه‌فرنگی بیشتر موثر باشد و آثار تنش شوری را به‌طور کارآمدتری تعدیل نماید.

References

- Alnusairi, G. S. H., Mazrou, Y. S. A., Qari, S., Elkelish, A., Soliman, M. H., Eweis, M., Abdelaal, K. H., El-samad, G. and Ibrahim, M. F. M. (2021) Stress-responsive genes and ameliorates the effects of salinity stress in wheat. *Plants* 10(1693): 1-18.
- Akram, M. S. and Ashraf, M. (2011) Exogenous application of potassium dehydrogen phosphate can alleviate the adverse effects of salt stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Plant Nutrition* 34: 1041-1057.
- Bagheenayat, N., Barzin, G., Jafarinia, M., Pishkar, L. and Entezari, M. (2021) Investigation of the effects of salinity stress on the performance of photosynthetic electron transport chain in different species of *Salvia* probed by JIP test. *Journal of Plant Process and Function* 10(44): 77-92.
- Barber, J. (2003) Photosystem II: the engine of life. *Quarterly Reviews of Biophysics* 36(1): 71-89.
- Begum, R., Nabi, S., Tayade, R., Hussain, A., Kulkarni, K., Imran, Q., Mun, B. and Yun, B. (2019) Nitric oxide regulates plant responses to drought, salinity and heavy metal. *Environmental and Experimental Botany* 161: 120-133.
- Chen, K., Chen, L., Fan, J. and Fu, J. (2013) Alleviation of heat damage to photosystem II by nitric oxide in tall fescue. *Photosynthesis Research* 116(1): 21-31.
- Collins, E. J., Bowyer, C., Tsouza, A. and Chopra, M. (2022) Tomatoes: an extensive review of the associated health impacts of Tomatoes and factors that can affect their cultivation. *Biology* 11(2): 1-44.
- افزایش یافته است. نیتریک اکساید با افزایش بیان ژن‌های تولید کننده ترکیبات آنتی‌اکسیدانی سبب تقویت سیستم دفاعی در گیاهان می‌شود که افزایش تولید کاروتنوئیدها، فلاونوئیدها و ترکیبات پلی‌فنلی در این تحقیق را بر اثر استفاده از SNP توجیه می‌کند (Hasanuzzaman *et al.*, 2018)
- ### جمع بندی
- نتایج این تحقیق در مجموع نشان داد که تنش شوری سبب کاهش شاخص‌های فتوسنتزی در قسمت‌های متفاوت زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در گیاه گوجه‌فرنگی شد. نتایج
- Costa, M. J. and Farrant, M. D. (2019) Plant resistance to abiotic stresses. *Plants* 8(553): 10-13.
- Corpas, F. J., Gonzalez-Gordo, S. and Palma, J. M. (2021) Nitric oxide and hydrogen sulfide modulate the NADPH-generating enzymatic system in higher plants. *Journal of Experimental Botany* 72(3): 830-847.
- Dabrowski, A. H., Kalaji, H. M., Goltsev, V. and Piotr, D. (2019) Exploration of chlorophyll a fluorescence and plant gas exchange parameters as indicators of drought tolerance in perennial ryegrass. *Sensors* 19: 27-36.
- Demetriou, G., Neonaki, C., Navakoudis, E. and Kotzabasis, K. (2007) Salt stress impact on the molecular structure and function of the photosynthetic apparatus-the protective role of polyamines. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics* 1767(4): 272-280.
- Fatma, M., Masood, A., Per, T. S. Khan, N. A. (2016) Nitric oxide alleviates salt stress inhibited photosynthetic performance by interacting with sulfur assimilation in mustard. *Frontiers in Plant Science* 7: 1-16.
- Garcia-Sanchez, F. and Syvertsen, J. P. (2006) Salinity tolerance of *Cleopatra mandarin* and *Carrizo citrange citrus* rootstock seedlings is affected by CO₂ enrichment during growth. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 131: 24-31.
- Gupta, R. (2020) The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses. *Plant Signaling and Behavior* 15(12): 1-7.

- Hatami, E., Einali, A. R., Raissi, A., Piri, H. (2021) Pretreatment of psyllium (*Plantago ovata*) seeds with salicylic acid and physiological and biochemical responses of seedlings to salinity stress. Iranian Journal of Plant Biology 13(3): 21-42.
- Hasanuzzaman, M., Oku, H., Nahar, K., Bhuyan, M. H. M. B., Mahmud, J. A. and Baluska, F. (2018) Nitric oxide-induced salt stress tolerance in plants: ROS metabolism, signaling and molecular interactions. Plant Biotechnology Reports 12(2): 77-92.
- Huo, Y., Wang, M., Wei, Y. and Xia, Z. (2016) Overexpression of the Maize *psbA* gene enhances drought tolerance through regulating antioxidant system, photosynthetic capability and stress defense gene expression in tobacco. Frontiers in Plant Science 6: 1-10.
- Ibrahimova, U., Zivcak, M., Gasparovic, K., Rastogi, A., Allakhverdiev, S. I., Yang, X. and Brestic, M. (2021) Electron and proton transport in wheat exposed to salt stress: is the increase of the thylakoid membrane proton conductivity responsible for decreasing the photosynthetic activity in sensitive genotypes?. Photosynthesis Research 150(13): 195-211.
- Jabeen, Z., Fayyaz, H., Irshad, F., Hussain, N., Hassan, M., Li, J., Rehman, S., Haider, W., Yasmin, H., Mumtaz, S., Bukhari, S., Khalofah, A., Al-Qthanin, R. N. and Alsubeie, M. (2021) Sodium nitroprusside application improves morphological and physiological attributes of soybean (*Glycine max* L.) under salinity stress. PLoS One 16(4): 1-15.
- Jafarinia, M. and Shariati, M. (2012) Effects of salt stress on photosystem II of canola plant (*Barassica napus*, L.) probing by chlorophyll a fluorescence measurements. Iranian Journal of Science and Technology 1: 71-76 (in Persian).
- Kalaji, M. H., Rackova, L., Swoczyna, T., Rusinowski, S. and Sitko, K. (2018) Can chlorophyll-a fluorescence parameters be used as bio-indicators to distinguish between drought and salinity stress in *Tilia cordata Mill?* Environmental and Experimental Botany 152: 149-157.
- Kalaji, H. M., Jajoo, A., Oukarroum, A., and Brestic, M. (2016) Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. Acta Physiologiae Plantarum 38(102): 1-11.
- Khalilpoor, M. and Jafarinia, M. (2017) Investigation the effects of salinity and nitric oxide on the changes of chlorophyll a fluorescence in Oat (*Avena sativa* L.) plant probed by JIP-test. Iranian Journal of Plant Biology 9(31): 87-98(in Persian).
- Khoshbakht, D., Asghari, M. R. and Haghghi, M. (2018) Effects of foliar applications of nitric oxide and spermidine on chlorophyll fluorescence, photosynthesis and antioxidant enzyme activities of citrus seedlings under salinity stress. Photosynthetica 56(4): 1313-1325.
- Kong, J., Dong, Y., Xu, L., Liu, S., and Bai, X. (2014) Effects of foliar application of salicylic acid and nitric oxide in alleviating iron deficiency induced chlorosis of (*Arachis hypogea* L.) Botanical Studies 55(1): 1-12.
- Krause, G. H., Somersalo, S., Zumbusch, E., Weyers, B., and Laasch, H. (1990) Relationship between changes in fluorescence and activity of photosystem II. Journal of Plant Physiology 136: 472-479.
- Lau, S., Hamdan, M. F., Pua, T. and Saidi, N. B. (2021) Plant nitric oxide signaling under drought stress. Plants 10(360): 1-29.
- Lim, J. H., Park, K. J., Kim, B. K., Jeong, J. W. and Kim, H. J. (2012) Effect of salinity stress on phenolic compounds and carotenoids in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* M.) sprout. Food Chemistry 135:1065-1070.
- Mathur, S., Agrawal, D. and Jajoo, A. (2014) Photosynthesis: Response to high temperature stress. Journal of Photochemistry and Photobiology. Biology 137: 116-26.
- Pasqualini, S., Meier, S., Gehring, C., Madeo, L., Fornaciari, M., Romano, B. and Ederli, L. (2009) Ozone and nitric oxide induce cGMP-dependent and independent transcription of defence genes in tobacco. New Phytologist 181(4): 860-870.
- Ramadan, A. A., Abd Elhamid, E. M. and Sadak, M. Sh. (2019) Comparative study for the effect of arginine and sodium nitroprusside on sunflower plants grown under salinity stress conditions. Bulletin of the National Research Centre 43(118): 1-12.
- Rapacz, M., Wojcik-jagła, M., Fiust, A., and Kalaji, H. M. (2019) Genome-wide associations of chlorophyll fluorescence

- OJIP transient parameters connected with soil drought response in Barley. *Frontiers in Plant Science* 10: 1-21.
- Sarker, U. and Oba, S. (2018) Response of nutrients, minerals, antioxidant leaf pigments, vitamins, polyphenol, flavonoid and antioxidant activity in selected vegetable amaranth under four soil water content. *Food Chemistry* 252: 72-83.
- Sarker, U. and Oba, S. (2019) Salinity stress enhances color parameters, bioactive leaf pigments, vitamins, polyphenols, flavonoids and antioxidant activity in selected *Amaranthus* leafy vegetables. *Journal of Science and Food Agriculture* 99: 2275-2284.
- Strasser, R. J., Srivastava, A. and Tsimilli-Michael, M. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis. (Eds. Papagorghiou, G. C. and Govindjee, G.) 321-362. Springer, Rotterdam.
- Strasser, B. J. and Strasser, R. J. (1995) Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP test. In: *Photosynthesis: From Light to Biosphere*. (Ed. Mathis, P.) 977-980. Kluwer Academic, Rotterdam.
- Toscano, S., Terivellini, A., Cosetta, G., Bulgari, R., Francini, A., Romano, D. and Ferante, A. (2019) Effect of preharvest abiotic stresses on the accumulation of bioactive compounds in horticultural produce. *Frontiers in Plant Science* 10: 1-17.
- Vani, B., Pardha, S. P. and Mohanty, P. (2001) Alteration in chloroplast structure and thylakoid membrane composition due to *in vivo* heat treatment of rice seedlings: correlation with the functional changes. *Journal of Plant Physiology* 158(5): 583-592.
- Verma, N., Pandey, A., Tiwari, S. and Prasad, S. M. (2021) Calcium mediated nitric oxide responses: Acquisition of nickel stress tolerance in cyanobacterium *Nostoc muscorum* ATCC 27893. *Biochemistry and Biophysics Reports* 26: 1-13.
- Wani, K., Naeem, M., Castroverde, C., Kalaji, H. M., Albaqami, M. and Aftab, T. (2021) Molecular mechanisms of nitric oxide (NO) signaling and reactive oxygen species (ROS) homeostasis during abiotic stresses in plants. *International Journal of Molecular Sciences Review* 22(9656): 2-21.
- Wodala, B., Deak, Z., Vass, I., Erdei, L., Altorjay, I. and Horvath, F. (2008) *In vivo* target sites of nitric oxide in photosynthetic electron transport as studied by chlorophyll fluorescence in pea leaves. *Plant Physiology* 146(4): 1920-1927.
- Yang, L., Qi, Y., Chen, L., Sang, W., Lin, X., Wu, Y. and Yang, C. (2012) Nitric oxide protects sour pummelo (*Citrus grandis*) seedlings against aluminum-induced inhibition of growth and photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany* 82: 1-13.
- Yang, X., Li, Y., Chen, H., and Huang, J. (2020) Photosynthetic response mechanism of soil salinity-induced cross tolerance to subsequent drought stress in Tomato plants. *Plants* 9(363): 1-15.
- Yoshioka, M., Uchida, S., Mori, H., Komayama, K., Ohira, S., Morita, N., Nakanish, T. and Yamamoto, Y. (2006) Quality control of photosystem II cleavage of reaction center D₁ protein in spinach thylakoids by FtsH protease under moderate heat stress. *Journal of Biological Chemistry* 281(31): 21660-21669.