

تغییرهای ظرفیت فتوسنتزی گیاهچه‌های برخی جمعیت‌های گوجه‌فرنگی در تنش

خشکی^۱

Changes in Photosynthetic Capacity of Seedlings of Some Tomato Landraces in Drought Stress

نعیمه سوسرایی، کامبیز مشایخی*، ساسان علی نیائی فرد، سید جواد موسوی‌زاده و وحید اکبرپور^۲

چکیده

به‌منظور ارزیابی اثر تنش خشکی بر ظرفیت فتوسنتزی ۱۷ جمعیت و دو دوره تجاری گوجه‌فرنگی، آبیاری گیاهان در مرحله ۴ تا ۵ برگی و در محیط کشت کوکوپیت:خاک:پرلایت (۱:۲:۱) قطع و روند تغییرهای ظرفیت فتوسنتزی طی هفت روز پس از قطع آبیاری (تا زمان خشک شدن گیاهان) توسط آنالیز لحظه‌ای القای فلئورسانس کلروفیل (تست OJIP) سنجیده شد. نتیجه‌ها نشان داد که مقادیر شاخص‌های بیشینه فلئورسانس متغیر نسبی (F_M/F_0)، انتقال الکترون به ازای هر مرکز واکنش (ET_0/RC)، بیشینه کارایی کوانتومی سیستم نوری دو (Φ_{PV}/F_M یا Φ_{P_0}) و شاخص عملکرد بر اساس جذب (PI_{abs}) در گیاهان زیر تنش خشکی کاهش و شاخص‌های میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش (ABS/RC)، میزان گرفتن الکترون (TR_0/RC) و انرژی اتلاف شده به ازای هر مرکز واکنش (DI_0/RC) در آن‌ها افزایش یافتند. مقادیر کاهش و افزایش در جمعیت‌ها و دوره‌های مختلف، متفاوت بود که نشان‌دهنده تفاوت در سطوح تحمل به خشکی در گیاهان مختلف مورد بررسی است. نتیجه‌ها همچنین نشان داد که گیاهان متحمل‌تر تفاوت کمتری در مقادیر شاخص‌ها با گیاهان شاهد خود داشتند. نتیجه‌های این مطالعه کمک می‌کند تا ارتباط بین پاسخ پارامترهای مرتبط با سلامت دستگاه فتوسنتزی به خشکی را یافته و مبانی نظری برای بهبود تحمل گوجه‌فرنگی به شرایط آب و هوایی خشک ارائه داده شود.

واژه‌های کلیدی: سرعت فتوسنتز، فتوشیمیایی، فلئورسانس کلروفیل، کارایی سیستم نوری دو.

مقدمه

گوجه‌فرنگی با نام علمی *Solanum lycopersicum* L. یکی از سبزی‌های مهم جهان به‌شمار می‌رود. بررسی سهم ایران از تولید جهانی گوجه‌فرنگی نشان می‌دهد که ایران با تولید حدود ۶ میلیون و ۵۰۰ هزار تن گوجه‌فرنگی در سال، همواره جزو هشت کشور تولیدکننده برتر جهان بوده است (۹). این سبزی یکی از منابع سرشار از مواد معدنی، ویتامین‌ها و ترکیب‌های آنتی‌اکسیدانی بوده و به علت اهمیت اقتصادی آن، همواره موضوع پژوهش و پژوهش‌های بسیاری در سراسر جهان بوده است (۱۷). شورشخانه گوجه‌فرنگی نیز مانند بیشتر محصولات گیاهی به تنش‌های محیطی مانند شوری و خشکی حساس بوده و عملکرد آن در شرایط تنش‌زا به شدت کاهش می‌یابد (۲۵). از بین عوامل کاهنده عملکرد، خشکی یا کمبود آب، شدیدترین و پیچیده‌ترین عامل محدودکننده رشد و نمو گیاهان و تهدید امنیت غذایی در بسیاری از نقاط جهان به ویژه در خاورمیانه

۱- تاریخ دریافت: ۹۹/۴/۸ تاریخ پذیرش: ۹۹/۸/۲۴

۲- به‌ترتیب دانشجوی دکتری و دانشیار، گروه مهندسی علوم باغبانی و فضای سبز، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، استادیار، گروه علوم باغبانی، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران، استادیار، گروه مهندسی علوم باغبانی و فضای سبز، دانشکده تولید گیاهی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان و استادیار گروه علوم و مهندسی باغبانی، دانشکده علوم زراعی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، ایران.

* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: (kambizmashayekhi@gmail.com).

محسوب می‌شود. میزان کاهش عملکرد بسته به شدت تنش و مرحله نمو گیاه متفاوت می‌باشد (۲۳). پژوهش‌های بسیاری به منظور بررسی تأثیر تنش خشکی بر ویژگی‌ها فیزیولوژیک و مورفولوژیک ارقام مختلف گوجه‌فرنگی انجام شده است (۱۰، ۱۹ و ۲۵). نتیجه‌های این پژوهش‌ها نشان می‌دهد که تنش ناشی از کمبود آب سبب افزایش دمای برگ و کاهش سرعت فتوسنتز می‌شود. همچنین گشودگی روزنه‌ها، ضریب تبخیر، پتانسیل آب برگ، وزن خشک ریشه و ساقه و ارتفاع گیاه نیز کاهش می‌یابد. با افزایش سن و مرحله رشدی گوجه‌فرنگی، پتانسیل آب برگ کاهش می‌یابد و دلیل آن نیز کاهش توانایی ریشه در جذب آب و افزایش مقاومت ساقه برای انتقال آن به برگ‌ها است (۲۰). در گیاه گوجه‌فرنگی آسیب به فرآیندهای متابولیکی و فیزیولوژیکی در اثر تنش خشکی می‌تواند برگشت‌ناپذیر باشد و از راه افزایش نفوذپذیری غشا و بازدارندگی ساخت کلروفیل، منجر به کاهش فتوسنتز و در نهایت کاهش رشد و عملکرد گیاه گردد (۱۷).

تنش خشکی با تأثیر بر بخش‌های مختلف سیستم فتوسنتزی، تنظیم گشودگی منافذ روزنه‌ها، ساخت رنگدانه‌های فتوسنتزی و تثبیت دی‌اکسید کربن، کارایی سیستم نوری دو را با مشکل مواجه می‌سازد که این امر موجب کاهش فعالیت فتوسنتزی گیاه می‌گردد (۱). در بسیاری از تنش‌های محیطی، سیستم نوری دو که نقش مهمی در واکنش‌های فتوسنتزی گیاهان به تنش‌های محیطی دارد، اولین بخش در دستگاه فتوسنتزی است که به این تنش‌ها واکنش نشان می‌دهد و باعث بروز مشکل بازدارندگی نوری در گیاهان می‌شود (۵). در همین راستا، Boureima و همکاران (۶) بیان داشته‌اند که در زنجیره انتقال الکترون^۲ فتوسنتزی، سیستم نوری دو نسبت به سیستم نوری یک به تنش‌های محیطی حساس‌تر است که یکی از دلایل این حساسیت بیشتر، وجود کمپلکس تجزیه‌کننده آب و نشأت گرفتن الکترون در سیستم نوری دو می‌باشد. تنش‌های غیرزنده از جمله تنش خشکی از راه آسیب به سیستم نوری دو و سایر اجزای زنجیره انتقال الکترون سبب بازدارندگی نوری و اختلال در سیستم انتقال الکترون فتوسنتزی می‌شوند که در این صورت سهم بیشتری از انرژی نورانی جذبی، به صورت گرما و فلئورسانس هدر خواهد رفت (۳ و ۴). براساس پژوهش‌های انجام شده، جریان الکترون در فتوسنتز، شاخصی برای میزان کلی فتوسنتز می‌باشد؛ به طوری که اندازه‌گیری فلئورسانس کلروفیلی، تخمین میزان جریان الکترون و ظرفیت فرایند فتوسنتز را امکان‌پذیر می‌سازد (۲۲). از سوی دیگر، فلئورسانس کلروفیلی به‌عنوان بازتاب واکنش‌های اولیه فتوسنتز (۱۹)، یک شاخص فیزیولوژیک معتبر برای مشخص نمودن تغییرهای القایی در دستگاه فتوسنتزی می‌باشد که عملیات ارزیابی آن، بدون تخریب بافت گیاهی و در کمترین زمان صورت می‌گیرد (۴). امروزه برای غربالگری و شناسایی نژادگان‌های حساس و متحمل گونه‌های زراعی از روش‌های مختلف زیست‌شیمیایی (۱۰)، مولکولی (۱۵) و فیزیولوژیک (۸) زیر تنش‌های محیطی مختلف استفاده شده است. با این وجود، این روش‌ها نیازمند زمان زیاد و شرایط خاص آزمایشگاهی هستند. بنابراین، با توجه به موارد ذکر شده روش فلئورسانس کلروفیل به‌عنوان روشی سریع و غیرتخریبی برای غربالگری نژادگان‌های مختلف در تحمل به تنش‌های محیطی پیشنهاد شده است. به عنوان مثال، برای مطالعه واکنش گیاهان در شرایط تنش شوری (۱۸)، کمبود مواد غذایی (۴)، گرما (۱۳ و ۳)، نور (۳ و ۵)، pH پایین (۱۶)، خشکی (۷ و ۱۱) و تنش سرما (۸) از روش فلئورسانس کلروفیل استفاده گردیده است. در واقع بررسی وضعیت فتوسنتزی یک معیار قابل اعتماد برای ارزیابی میزان سازگاری گیاهان به محیط اطرافشان بوده و از این راه می‌توان اطلاعاتی در مورد تغییرها در کارایی فتوشیمیایی و هدر رفت گرمایی به دست آورد (۱). بنابراین، پژوهش حاضر با هدف بررسی اثر تنش خشکی طی ۷ روز متوالی پس از قطع آبیاری، بر پارامترهای فتوسنتزی و فلئورسانس کلروفیل در ۱۷ جمعیت مختلف گوجه‌فرنگی و دو دوره تجاری در مرحله گیاهچه‌ای اجرا گردید.

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی پاسخ گیاهچه برخی جمعیت‌های گوجه‌فرنگی به تنش خشکی، این آزمایش در سال ۱۳۹۸ در گلخانه و آزمایشگاه فتوسنتز و واکنش‌های نوری پردیس ابوریحان دانشگاه تهران انجام گردید. دو دوره رشد محدود متین و ۸۳۲۰ (خریداری شده از فروشگاه‌های معتبر کشاورزی، تهران) و همچنین ۱۷ جمعیت گوجه‌فرنگی جمع‌آوری شده از ۱۷ شهر مختلف ایران (گرگان، ارومیه، بندرترکمن، ساری، رشت، کردستان، کرمانشاه، سمنان، شاهرود، یزد، همدان، زنجان، ورامین، اسفراین، نیشابور، سیرجان، شیراز) مورد مطالعه قرار گرفتند (جدول ۱). بذرها در اوایل مهرماه درون سینی‌های نشاء با محیط

کشت کوکوپیت: پرلایت (۱:۲) در گلخانه کشت شده و دو هفته بعد نشاها به گلدان‌های ۱۲ سانتی‌متری حاوی کوکوپیت:خاک:پرلایت (۱:۲:۱) منتقل شدند. گیاهان در گلخانه در دمای ۲۶/۲۲ درجه سلسیوس شب/روز و رطوبت نسبی ۵۰٪ رشد داده شدند. آبیاری گیاهان دو بار در هفته با آب معمولی و یک بار در هفته با محلول غذایی هوگلند پایه (با نصف غلظت) صورت گرفت. در مرحله پنج برگ حقیقی گیاهان به دو دسته تقسیم شدند: گیاهان شاهد، که آبیاری آن‌ها با روال گذشته انجام شد و گیاهان زیر تنش که آبیاری آن‌ها به مدت یک هفته به طور کامل متوقف شد. آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح به طور کامل تصادفی با چهار تکرار اجرا گردید. تیمارها شامل ۱۹ جمعیت و دوره‌گه مختلف گوجه فرنگی و دو سطح خشکی (آبیاری و قطع آبیاری) بودند.

تست OJIP (آنالیز لحظه‌ای القای فلئورسانس کلروفیل) برای بررسی تفاوت زیست‌فیزیکی و پدیده‌شناسی مربوط به وضعیت سیستم نوری دو با استفاده از دستگاه PAR-fluorPen FP 100-MAX در برگ‌های جوان توسعه یافته که دستکم ۲۰ دقیقه در تاریکی سازگار شده بودند هم در گیاهان شاهد و هم در گیاهان زیر تنش محاسبه شد. بعد از سازگاری در تاریکی، کمینه فلئورسانس وقتی تمامی مراکز واکنش^۲ سیستم نوری دو باز هستند در ۵۰ میکروثانیه (F_0)، شدت فلئورسانس در مرحله J در ۲ میلی‌ثانیه (F_J)، شدت فلئورسانس در مرحله I در زمان ۶۰ میلی‌ثانیه (F_I)، و بیشینه فلئورسانس وقتی تمام مراکز واکنش سیستم نوری دو، بسته هستند بین ۳۰۰ میلی‌ثانیه تا یک ثانیه (F_M)، شدت فلئورسانس متغیر (F_V)، فلئورسانس متغیر نسبی در مرحله حد واسط J (V_J ؛ رابطه ۱)، فلئورسانس متغیر نسبی در مرحله حد واسط I (V_I ؛ رابطه ۲)، بیشینه فلئورسانس متغیر نسبی (F_M/F_0)، بیشینه کارایی سیستم نوری دو (F_V/F_M یا Φ_{P0} ؛ رابطه ۳)، شاخص عملکرد جذب انرژی (PI_{abs})، میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش (ABS/RC؛ رابطه ۴)، میزان گرفتن الکترون به ازای هر مرکز واکنش (TR_0/RC ؛ رابطه ۵)، انتقال الکترون به ازای هر مرکز واکنش (ET_0/RC ؛ رابطه ۶) و انرژی اتلاف شده به ازای هر مرکز واکنش (DI_0/RC ؛ رابطه ۷) محاسبه شد. محاسبه‌ها با استفاده از نرم افزار PAR-Fluorpen ورژن ۱ انجام شد (۲۲).

مقادیر نسبت‌ها با روش مقدار ویژگی در گیاه زیر تنش تقسیم بر مقدار همان ویژگی در شاهد خودش (شاهد / تنش) برای تمامی ویژگی‌ها و تمامی جمعیت‌ها و دوره‌های مورد بررسی برآورد شد. سپس داده‌های حاصل با استفاده از نرم افزار SAS نسخه ۹/۱ تجزیه گردید و میانگین‌ها با آزمون دانکن (Duncan) در سطح احتمال ۵ درصد مورد مقایسه قرار گرفتند.

$$V_J = (F_J - F_0) / (F_M - F_0) \quad \text{رابطه ۱}$$

$$V_I = (F_I - F_0) / (F_M - F_0) \quad \text{رابطه ۲}$$

$$\Phi_{P0} = 1 - (F_0 / F_M) \quad \text{رابطه ۳}$$

$$ABS/RC = M_0 \cdot (1/V_J) \cdot (1/\phi P_0) \quad \text{رابطه ۴}$$

$$TR_0/RC = M_0 \cdot (1/V_J) \quad \text{رابطه ۵}$$

$$ET_0/RC = M_0 \cdot (1/V_J) \cdot \Psi_0 \quad \text{رابطه ۶}$$

$$DI_0/RC = (ABS/RC) - (TR_0/RC) \quad \text{رابطه ۷}$$

جدول ۱- مکان، میانگین دمای ۳۰ ساله (درجه سلسیوس) و مجموع بارندگی سالانه (میلی‌متر در سال) ۱۷ ناحیه جغرافیایی مختلف ایران که جمعیت‌های گوجه‌فرنگی مورد استفاده در این مطالعه از آنجا تهیه شدند (سازمان هواشناسی ایران، ۱۳۹۸).

Table 1. Location, thirty-year average temperature ($^{\circ}\text{C}$), and total annual rainfall (mm/year) of 17 different geographical areas of Iran where the tomato landraces used in this study were obtained from (Iran Meteorological Organization, 2019).

شماره Number	مکان Location	میانگین ۳۰ ساله دما 30 years average temperature ($^{\circ}\text{C}$)	مجموع بارندگی سالانه Total annual rainfall (mm/year)
1	زنجان Zanjan	11.28	295.4054
2	کردستان Kordestan	13.8	675.8
3	ورامین Varamin	18	151.7
4	رشت Rasht	16.5	1346
5	شاهرود Shahroud	12.3	233.3
6	همدان Hamedan	11.95	308.4054
7	سیرجان Sirjan	21	135
8	اسفراین Esfaryen	16.5	300.5
9	یزد Yazd	19.92	55
10	گرگان Gorgan	18.4	502.9
11	شیراز Shiraz	18.4	316.8
12	سمنان Semnan	17.1	140
13	ساری Sari	18.2	764.9
14	کرمانشاه Kermanshah	15.1	423.6216
15	نیشابور Neishabour	14.3	231
16	ارومیه Orumie	11.47	314.5946
17	بندر ترکمن Bandar-Torkman	17.7	462.3

نتایج و بحث

بررسی روند تغییرهای شاخص بیشینه فلئورسانس متغیر نسبی (F_M/F_0) در گیاهان زیر تنش نشان داد که مقدار این شاخص طی هفت روز پس از قطع آبیاری به شدت کاهش می‌یابد (شکل ۱). به طور کلی مقدار این پارامتر طی هفت روز پس از قطع آبیاری بین ۵/۶ تا ۱ متغیر بود. به عنوان مثال، مقدار این پارامتر در جمعیت یزد از ۵/۶۲ در روز اول به ۱/۷۷ در روز هفتم (۶۸/۵۱ درصد) کاهش یافته است. مقدار این کاهش در جمعیت‌ها و دوره‌های مختلف متفاوت بود اما نکته قابل توجه این است که مقدار این پارامتر در روز ششم و هفتم در همه جمعیت‌ها و دوره‌ها به شدت کاهش پیدا کرد. بنابراین، جهت ارزیابی تحمل به تنش در گیاهان، نمی‌توان مقدار این پارامتر را در روزهای ششم و به ویژه هفتم مقایسه کرد. به همین دلیل در این پژوهش از داده‌های روز پنجم برای ارزیابی مقدار تحمل این گیاهان نسبت به شاهد خود استفاده شد. نتیجه‌های تجزیه واریانس و مقایسه میانگین نسبت تنش به شاهد در جمعیت‌ها و دوره‌های مورد بررسی، در روز پنجم پس از قطع آبیاری نشان داد که بین نسبت‌ها در جمعیت‌ها و دوره‌های مختلف اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد وجود دارد. جمعیت‌های ورامین، شاهرود، کردستان و زنجان توانستند مقدار F_M/F_0 را در گیاهان زیر تنش خود به میزان بالایی حفظ کنند. نتیجه‌ها هم‌چنین نشان داد که جمعیت‌های بندر ترکمن و ارومیه بیشترین میزان کاهش را در مقدار F_M/F_0 در گیاهان زیر تنش نسبت به شاهد خود نشان دادند (نتیجه‌ها نشان داده نشده است). دلیل کاهش F_M/F_0 در شرایط تنش می‌تواند ناشی از آسیب به مراکز واکنش سیستم نوری دو و افزایش تعداد مراکز واکنش غیرفعال باشد که این نیز به نوبه خود منجر به افزایش فلئورسانس و هم‌چنین کاهش انتقال انرژی تحریک از مجموعه آنتن به سمت مراکز واکنش باشد (۳ و ۱۴). در شرایط بهینه و بدون تنش اضافی، کل مجموعه سیستم نوری دو می‌تواند به طور کامل غیرفعال و بدون بروز پدیده بازدارندگی نوری بازایی شود (۳)، اما در صورتی‌که افزون بر شرایط و تنش‌های روزمره، گیاهان تنش‌های دیگری مانند کمبود آب را نیز تحمل

می‌کنند، جمعیت زیادی از مراکز واکنش غیرفعال ممکن است در داخل پشته‌های تیلاکوئید جمع شوند که باعث اتلاف انرژی نورانی در شرایط بازدارندگی نوری شوند (۵). آسیب به غشای تیلاکوئید و غیرفعال کردن مراکز واکنش سیستم نوری دو انتقال انرژی بالادست آن را محدود می‌کند (۲۱). هم‌چنین Rapacz و همکاران (۲۱) پیشنهاد کردند که بین میزان آسیب به غشای تیلاکوئید و قابلیت اطمینان داده‌های فلئورسانس کلروفیل در تخمین تحمل یخ زدگی رابطه مثبت وجود دارد.

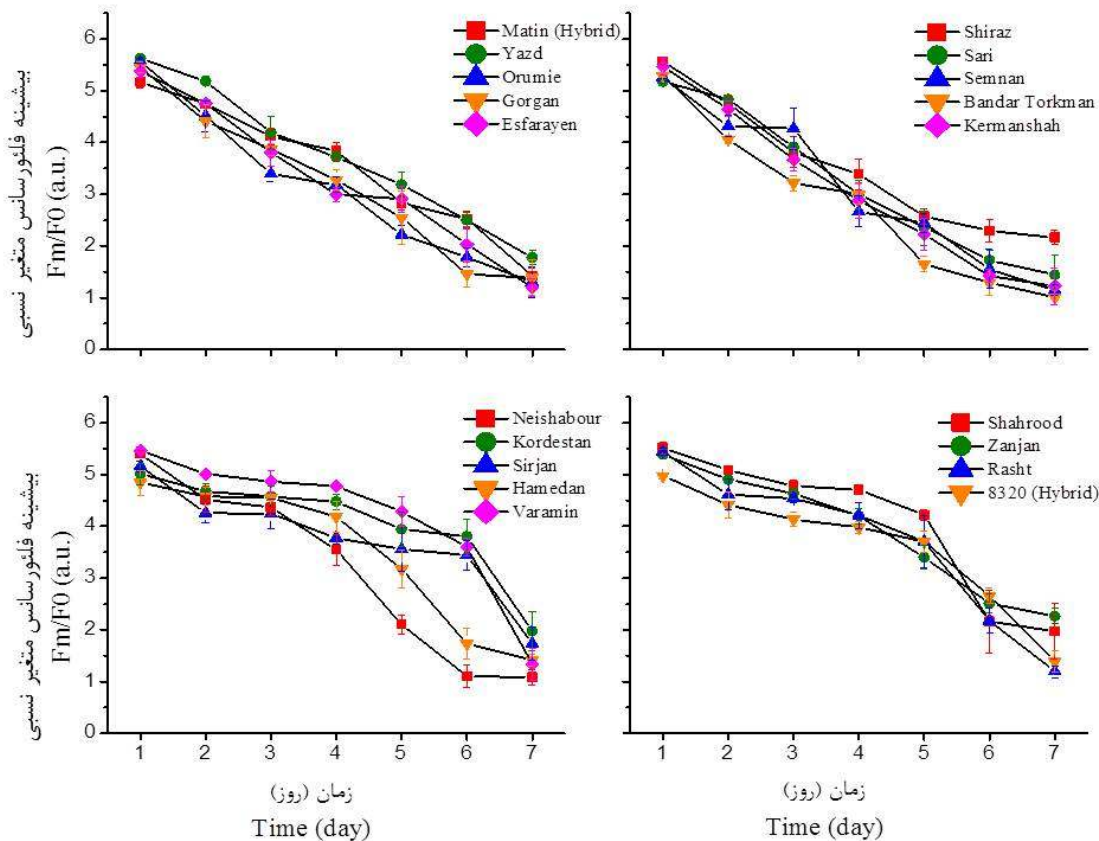


Fig. 1. Changes in the relative maximal variable fluorescence (F_M/F_0) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarify process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۱- روند تغییرهای بیشینه فلئورسانس متغیر نسبی (F_M/F_0) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در ۱۷ جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دورگه. برای مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

نتیجه‌های این پژوهش نشان داد که با گذشت زمان از قطع آبیاری، میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش (ABS/RC) در گیاهان زیر تنش افزایش می‌یابد (شکل ۲). نتیجه‌های تجزیه واریانس داده‌ها نشان داد که بین نسبت مقدار این شاخص در گیاهان زیر تنش به گیاهان شاهد (شاهد / تنش) در تمامی جمعیت‌ها و دوره‌ها تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد وجود دارد (نتیجه‌ها نشان داده نشده است). هم‌چنین دامنه تغییرهای شاخص ABS/RC در گیاهان مورد بررسی متفاوت می‌باشد. به عنوان مثال، در جمعیت شیراز مقدار آن از ۲/۵۲ در روز اول به ۵/۲۳ در روز هفتم رسیده است، اما در جمعیت بندر ترکمن از ۲/۴۴ در روز اول به ۱۴/۸۶ در روز هفتم افزایش یافته است (شکل ۲). نتیجه‌های مقایسه میانگین نسبت مقادیر گیاهان زیر تنش به شاهد در روز پنجم در گیاهان مختلف نیز نشان داد که جمعیت زنجان دارای کمترین اختلاف با گیاهان شاهد خود و جمعیت بندر ترکمن دارای بیشترین اختلاف با گیاهان شاهد خود می‌باشند (نتیجه‌ها نشان داده نشده است). در پژوهشی Jedmowski و Brüggemann (۱۳) گزارش کردند که غیرفعال شدن بعضی از مراکز واکنش در گیاهان زیر تنش

خشکی، همانطور که در بالا نیز به آن اشاره شد، موجب افزایش میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش می‌شود. یکی دیگر از دلایل افزایش میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش در گیاهان زیر تنش، تخریب کلروفیل از راه پیری زودرس برگ ناشی از تنش خشکی می‌باشد که موجب غیرفعال شدن مراکز واکنش و کاهش مقدار گیرنده‌های مؤثر می‌شود (۷ و ۱۴).

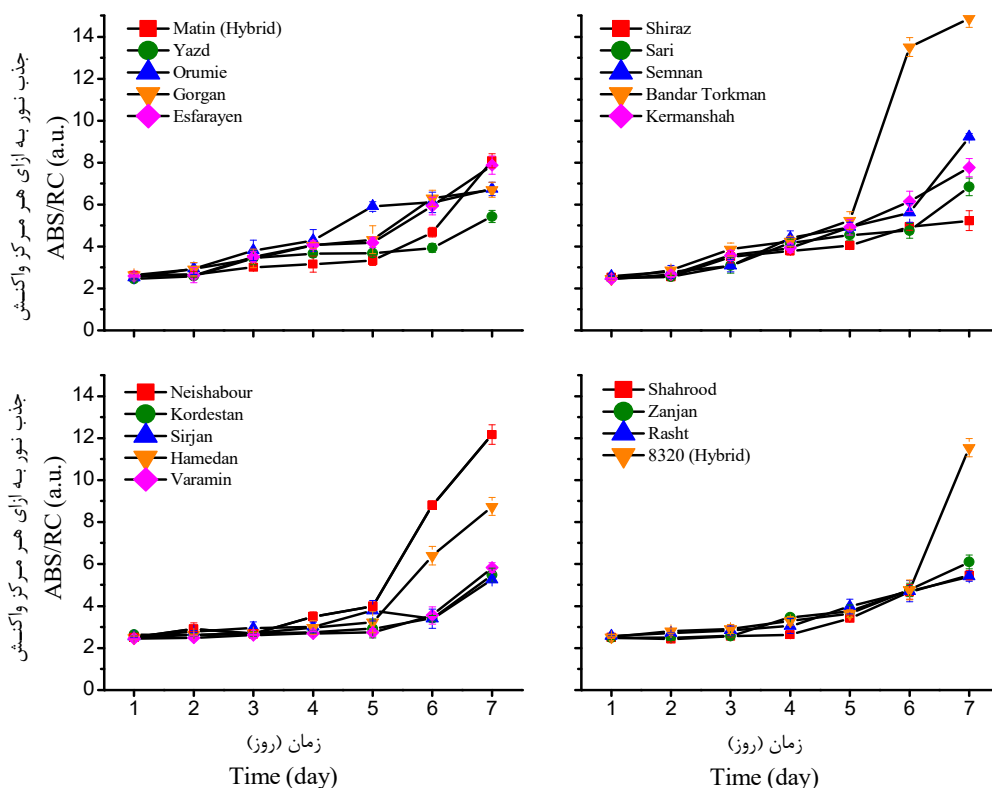


Fig. 2. Changes in the specific energy fluxes per reaction center for energy absorption (ABS/RC) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarity process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۲- روند تغییرهای میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش (ABS/RC) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در هفده جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دورگه‌ها. جهت مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

نتیجه‌های این پژوهش نشان داد که مقدار انتقال الکترون به ازای هر مرکز واکنش (ET_0/RC) در گیاهان زیر تنش قطع آبیاری کاهش می‌یابد (شکل ۳). مقدار این کاهش بین جمعیت‌ها و دورگه‌های مختلف، متفاوت بود. به عنوان مثال، کمترین کاهش مربوط به جمعیت شاهرود بود که از $1/38$ در روز اول به $1/15$ در روز هفتم (۱۶/۴۷ درصد کاهش) رسید. بیشترین کاهش در جمعیت بندر ترکمن مشاهده شد که مقدار این شاخص از $1/33$ در روز اول به $0/19$ در روز هفتم (۸۵/۷۱ درصد) کاهش یافت (شکل ۳). همان‌طور که در شکل ۳ نشان داده شده است جمعیت بندر ترکمن تا روز چهارم پس از قطع آبیاری توانسته مقدار این شاخص را در حد به نسبت بالایی حفظ کند، اما از روز چهارم به بعد به شدت زیر تأثیر تنش خشکی قرار گرفته و سیر نزولی شدیدی را نشان داده است. جمعیت‌ها و دورگه‌های دیگر نیز به طور متوسط از روز پنجم و بعضی نیز از روز ششم کاهش در مقدار ET_0/RC را نشان دادند. نتیجه‌های تجزیه واریانس نسبت تنش به شاهد در گیاهان مختلف حاکی از تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵٪ در گیاهان در حال بررسی بود. نتیجه‌های مقایسه میانگین نیز بیانگر این بود که جمعیت‌های ورامین، شاهرود و سیرجان، کمترین اختلاف و جمعیت‌های ارومیه و بندر ترکمن بیشترین اختلاف را با گیاهان شاهد خود در روز پنجم پس از قطع آبیاری نشان دادند (نتیجه‌ها نشان داده نشده است).

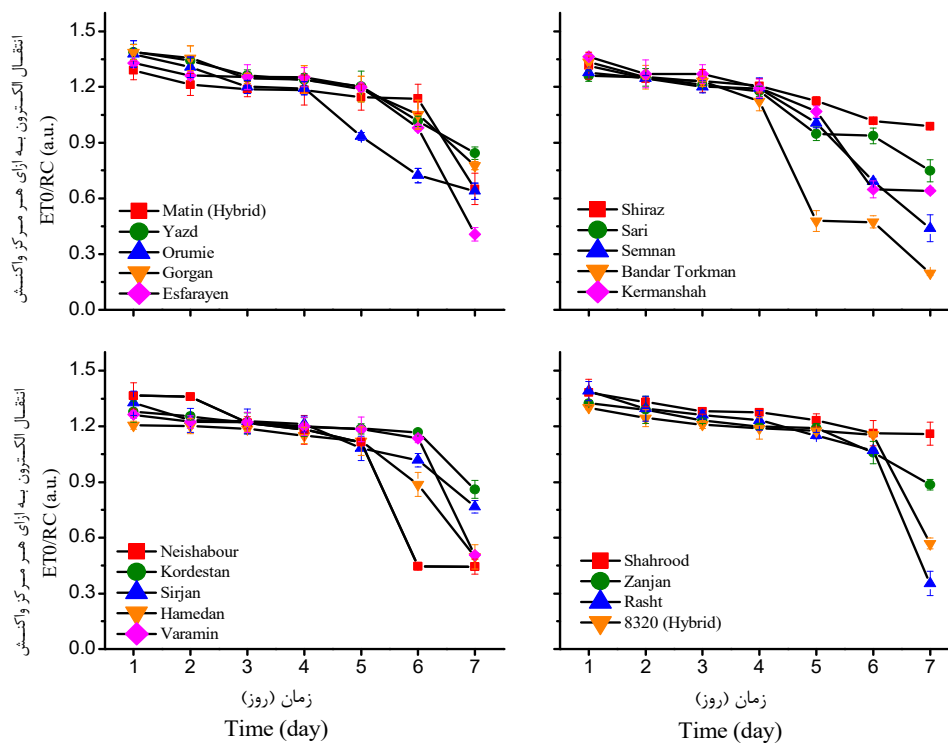


Fig 3. Changes in the electron transport flux per reaction center (ET_0/RC) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarify process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۳- روند تغییرهای مقدار انتقال الکترون به ازای هر مرکز واکنش (ET_0/RC) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در هفده جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دوره‌گاه. جهت مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

نتیجه‌های پژوهش حاضر هم‌چنین نشان داد که میزان گرفتن الکترون به ازای هر مرکز واکنش (TR_0/RC) و انرژی اتلاف شده به ازای هر مرکز واکنش (DI_0/RC) در شرایط قطع آبیاری و اعمال تنش خشکی در گیاهان مورد بررسی افزایش یافت (شکل ۴ و ۵). نتیجه‌های تجزیه واریانس مقادیر نسبت‌ها (شاهد / تنش) در گیاهان مورد بررسی نشان داد که بین جمعیت‌ها و دوره‌های مختلف اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵٪ وجود دارد. نتیجه‌های مقایسه میانگین این نسبت‌ها در روز پنجم نیز نشان داد که جمعیت‌های یزد و شاهرود بیشترین اختلاف و جمعیت زنجان کمترین اختلاف را با گیاهان شاهد خود در مقدار شاخص TR_0/RC نشان دادند (نتیجه‌ها نشان داده نشده است). در مورد شاخص DI_0/RC نیز جمعیت بندر ترکمن بیشترین اختلاف و جمعیت‌های زنجان و ورامین کمترین اختلاف را با گیاهان شاهد خود نشان دادند. همانطور که در شکل‌های ۴ و ۵ نشان داده شده است مقدار افزایش TR_0/RC و DI_0/RC طی هفت روز پس از قطع آبیاری در گیاهان مختلف متفاوت بود. به عنوان مثال، مقدار شاخص TR_0/RC در جمعیت ورامین از ۱/۹۵ در روز اول به ۲/۴۷ در روز هفتم رسید، اما در جمعیت شاهرود از ۱/۹۴ در روز اول به ۳/۳۱ در روز هفتم افزایش پیدا کرد (شکل ۴). مقدار افزایش شاخص DI_0/RC از روز اول تا روز هفتم پس از قطع آبیاری در جمعیت شیراز ۱/۷۸ (از ۰/۴۵ به ۲/۲۴) و در جمعیت سمنان ۹/۰۹ (از ۰/۴۹ به ۱۰/۴) بود (شکل ۵). همانطور که در شکل ۵ نشان داده شده است پس از جمعیت سمنان، جمعیت بندر ترکمن بیشترین میزان اختلاف را در شاخص DI_0/RC از روز اول تا روز هفتم پس از اعمال تنش نشان داده است. به طور کلی، براساس گزارش‌های Guha و همکاران (۱۲) و Dong و همکاران (۱۰) زمانی که در اثر اعمال تنش خشکی به گیاه، میزان نقل و انتقال الکترون به ازای هر مرکز واکنش (ET_0/RC) کاهش می‌یابد، میزان اتلاف انرژی (DI_0/RC) و میزان گرفتن الکترون (TR_0/RC) به ازای هر

مرکز واکنش در گیاه افزایش می‌یابد. این عدم وجود همبستگی مثبت بین مقادیر ET_0/RC و DI_0/RC با TR_0/RC می‌تواند ناشی از خسارت وارده به مراکز واکنش در سیستم نوری دو نیز باشد که ممکن است موجب افزایش جریان انرژی در هر تک مرکز واکنش فعال شود (۲۱). کاهش نقل و انتقال الکترونی در مراکز واکنش از سوی دیگر سبب جلوگیری از کاهش نقل و انتقال الکترون در زنجیره انتقال الکترون شده که باعث می‌شود از بین بردن انرژی بیش از حد، برای به کمینه رساندن آسیب اکسیداتیو در غشای تیلاکوئید، آسان شود (۱۳).

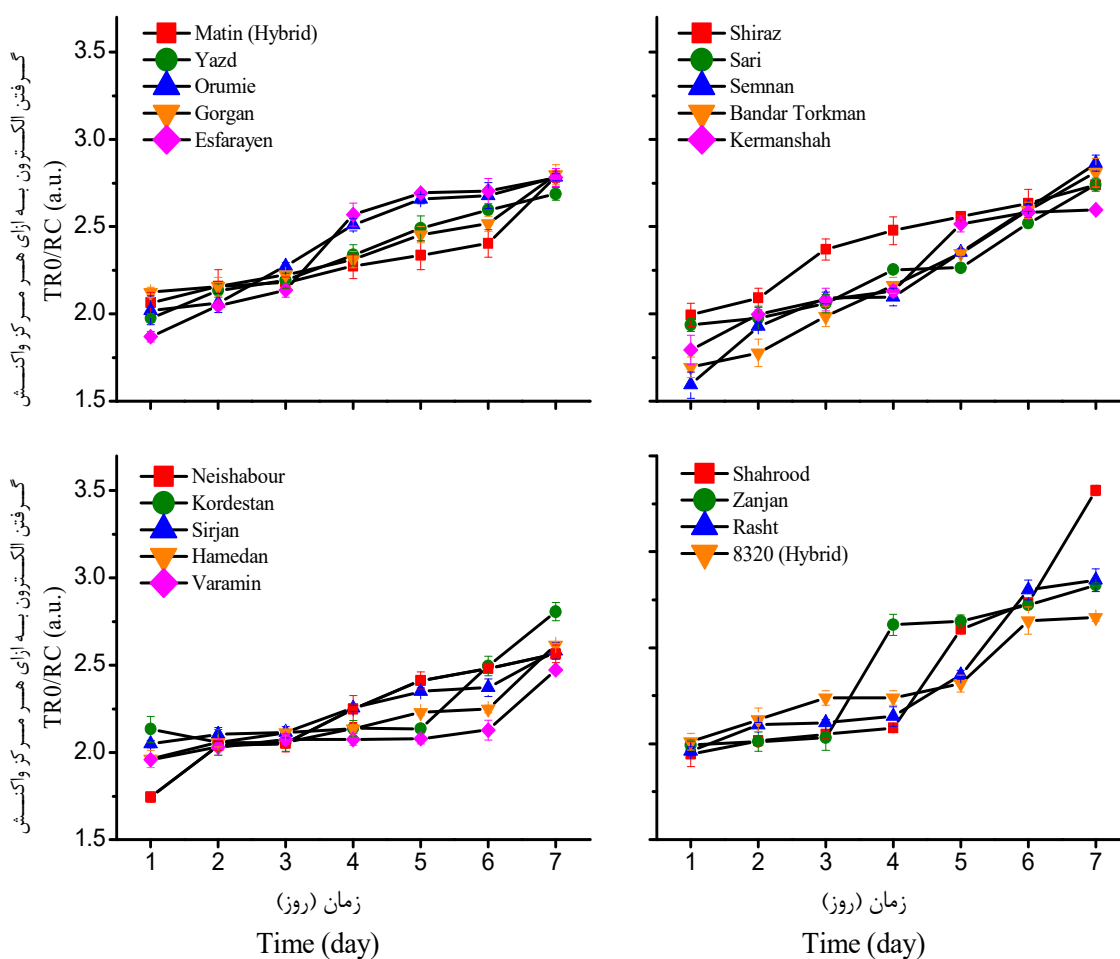


Fig. 4. Changes in the trapped energy flux per reaction center (TR_0/RC) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarity process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۴- روند تغییرهای میزان گرفتن الکترون به ازای هر مرکز واکنش (TR_0/RC) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در هفده جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دورگه‌ها. جهت مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

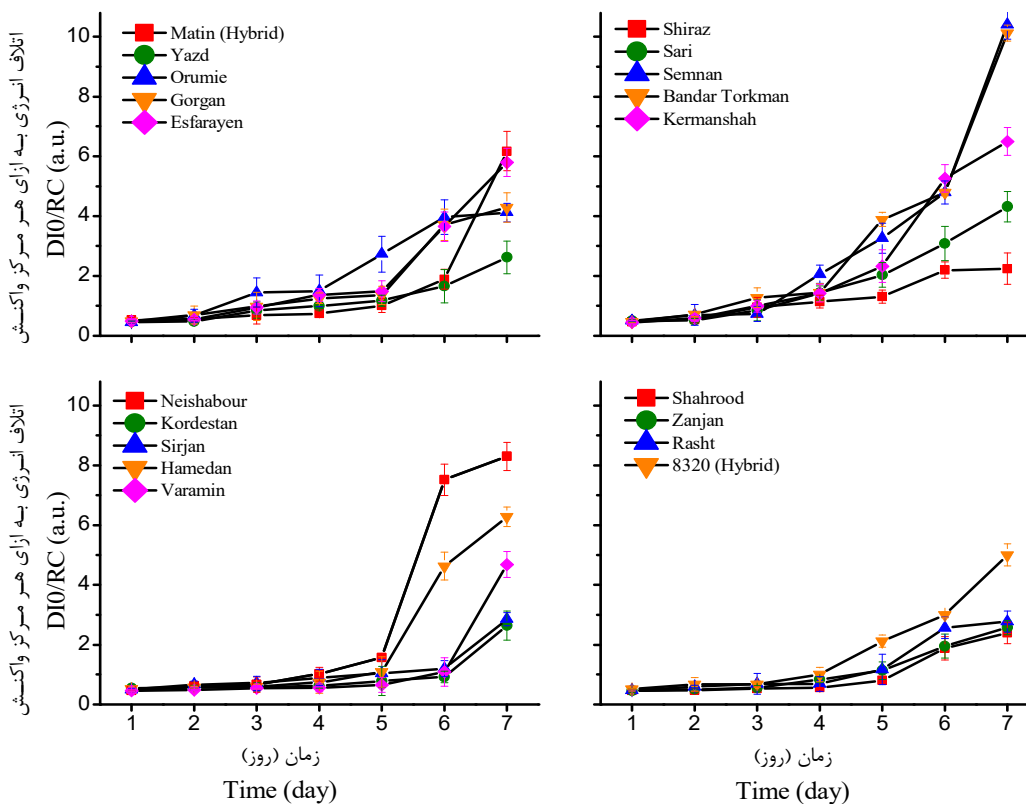


Fig. 5. Changes in the dissipated energy flux per reaction center (DI_0/RC) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarify process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۵- روند تغییرهای انرژی اتلاف شده به ازای هر مرکز واکنش (DI_0/RC) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در هفده جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دورگه‌ها. جهت مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

نتیجه‌های پژوهش حاضر نشان داد که روند تغییرهای شاخص بیشینه کارایی کوانتومی سیستم نوری دو (ΦP_0 یا F_v/F_m) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در تمامی جمعیت‌ها و دورگه‌های مورد بررسی نزولی می‌باشد (شکل ۶). دامنه این تغییرها از روز اول تا روز هفتم پس از اعمال تنش در گیاهان مختلف متفاوت بود. به عنوان مثال، کمترین تغییرها مربوط به جمعیت زنجان بوده که از ۰/۸۱ در روز اول به ۰/۵۱ در روز هفتم (۳۷/۰۴ درصد کاهش) رسید. بیشترین تغییرها نیز مربوط به جمعیت بندر ترکمن بود که مقدار این شاخص از ۰/۸۱ در روز اول به ۰/۰۲ در روز هفتم (۹۷/۵۳ درصد کاهش) نزول پیدا کرد (شکل ۶). هم‌چنین، براساس نتیجه‌های مقایسه میانگین نسبت‌ها (شاهد / تنش) در روز پنجم، کمترین تفاوت بین گیاهان زیر تنش و گیاهان شاهد خود در جمعیت ورامین و بعد از آن در جمعیت زنجان مشاهده شد. از سوی دیگر، بیشترین تفاوت نیز در گیاهان تنش دیده بندر ترکمن یافت شد. کاهش در مقدار شاخص F_v/F_m زیر تنش‌های محیطی در پژوهش‌های بسیاری بیان شده است. به عنوان مثال، Poudyal و همکاران (۱۹) گزارش کردند که زیر تنش گرما مقدار شاخص F_v/F_m در گیاهان زیر تنش گوجه‌فرنگی به شدت کاهش پیدا کرده و مقدار این کاهش نیز در ارقام مختلف، متفاوت است. براساس نتیجه‌های این پژوهشگران، رقم‌هایی که تحمل بالاتری به تنش گرما داشتند، توانستند مقدار شاخص F_v/F_m را در حد بالایی حفظ کنند و برعکس در رقم‌های حساس مقدار این شاخص چشمگیری داشت. آن‌ها هم‌چنین شاخص F_v/F_m را به‌عنوان شاخصی مناسب و کارآمد برای مطالعه‌های غربالگری معرفی کردند. در پژوهشی دیگر، Dong و همکاران (۸) نیز در ارزیابی تحمل به سرما در ارقام مختلف گوجه‌فرنگی مشاهده کردند که شاخص F_v/F_m طی تنش سرما کاهش یافته و می‌تواند کارایی لازم برای مطالعه‌های غربالگری و تشخیص میزان تحمل گیاهان به تنش سرما را داشته باشد. همانطور که در شکل ۶

نشان داده شده است، نتیجه‌های پژوهش حاضر با نتیجه‌های این پژوهشگران همخوانی دارد. اگر چه در مطالعه‌های بیان شده، F_v/F_M به عنوان شاخصی مناسب برای مطالعه‌های غربالگری معرفی شده است، اما پژوهش‌های دیگری نیز وجود دارند که نشان‌دهنده عدم توانایی این شاخص در تشخیص و ارزیابی تحمل گیاهان به تنش‌های محیطی می‌باشد (۲۱ و ۲۴)؛ با این حال، در این مطالعه‌ها نیز کاهش شاخص F_v/F_M در تنش‌های محیطی، تأیید شده است. کاهش شاخص F_v/F_M در شرایط تنش ممکن است ناشی از کاهش مقدار رنگدانه‌های برگ، کاهش محتوای فنولی و همچنین تورم کلروپلاست‌ها با دانه‌های نشاسته تجزیه شده در گیاهان حساس نسبت به گیاهان متحمل باشد (۲۵). در این راستا، نباید نقش اساسی تنظیم روزنه‌ها را نادیده گرفت. تنش خشکی به دلیل تأثیر در بستن روزنه‌ها و در نتیجه کاهش دسترسی دی‌اکسید کربن در مزوفیل (به جای تأثیر مستقیم بر میزان فتوسنتز ظاهری) باعث کاهش فتوسنتز می‌شود (۱). بارها در مطالعه‌های پیشین گزارش شده است که بستن روزنه‌ها برای جلوگیری از هدررفت آب، یکی از واکنش‌های اصلی گیاهان به تنش خشکی است (۳ و ۱۲). پس از بستن روزنه‌ها، به طور موزی کاهش فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای در اثر تنش خشکی اتفاق می‌افتد (۳). گیاهان متحمل به خشکی برخی از مکانیسم‌ها را برای کنترل حرکت‌های روزنه‌ای دارند که افزون بر جلوگیری از هدررفت آب، می‌توانند باعث افزایش هدایت روزنه‌ای در شرایط کم آبی شوند. این مدیریت منجر به افزایش غلظت دی‌اکسید کربن داخلی در برگ‌ها، حفظ میزان خالص فتوسنتز و در پی آن افزایش F_v/F_M در شرایط تنش شود (۲۱).

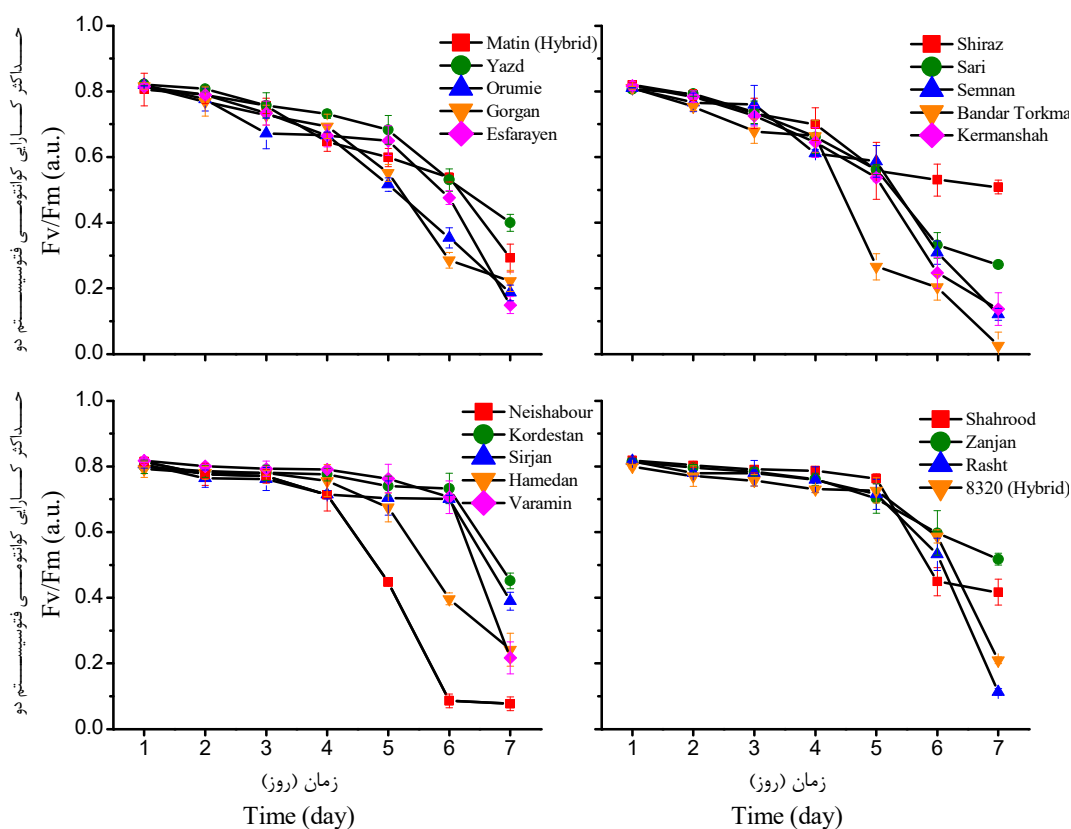


Fig. 6. Changes in the maximum quantum efficiency of PSII (F_v/F_M or ΦP_0) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarify process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۶- روند تغییرهای شاخص حداکثر کارایی کوانتومی سیستم نوری دو (ΦP_0 یا F_v/F_M) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در هفده جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دورگه‌ها. جهت مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

پارامتر مهم دیگری که نشان‌دهنده میزان کارایی فتوسنتزی در گیاهان است، شاخص عملکرد بر اساس جذب (PI_{abs}) می‌باشد. نتیجه‌های پژوهش حاضر نشان داد که مقدار این پارامتر نیز طی تنش خشکی کاهش یافته و دامنه تغییرهای آن طی هفت روز پس از قطع آبیاری در گیاهان مختلف، متفاوت می‌باشد (شکل ۷). کمترین اختلاف بین مقدار شاخص PI_{abs} در روز اول و روز هفتم در جمعیت کردستان دیده شد که مقدار آن از ۲/۲۲ به ۰/۱۳ ($۹۴/۱۴$ درصد) کاهش پیدا کرد. بیشترین اختلاف نیز در جمعیت ورامین دیده شد که مقدار این شاخص از ۲/۹۹ در روز اول به ۰/۰۳ در روز هفتم (۹۹ درصد) کاهش پیدا نمود (شکل ۷). نتیجه‌های مقایسه میانگین نسبت‌ها (شاهد / تنش) نشان داد که گیاهان تنش دیده جمعیت زنجان کمترین تفاوت را با شاهد خود در روز پنجم پس از قطع آبیاری داشتند. بیشترین تفاوت نیز در جمعیت بندر ترکمن مشاهده شد (نتیجه‌ها نشان داده نشده است). به خاطر حساسیت شدید شاخص PI_{abs} به تنش‌های مختلف محیطی در بسیاری از پژوهش‌ها و مطالعه‌ها از این پارامتر به عنوان شاخص ارزیابی مقاومت به تنش استفاده شده است. به عنوان مثال، Boureima و همکاران (۶) در ارزیابی تحمل به خشکی در ۲۱ لاین کنجد (*Sesamum indicum*) نشان دادند که این شاخص از حساسیت بالایی به تنش خشکی برخوردار است و می‌تواند کارایی مناسب برای غربالگری گیاهان به تنش‌های مختلف محیطی را داشته باشد. نتیجه‌های مشابه توسط پژوهشگران دیگر نیز تأیید شده است (۸ و ۱۳). همانطور که در شکل ۷ نشان داده شده است مقدار این شاخص در تمامی جمعیت‌ها و دوره‌های مورد بررسی سیر نزولی شدیدی را طی کرده است تا جایی که در روز هفتم به نزدیک صفر رسیده است. شروع کاهش نیز از روز دوم به بعد به صورت چشمگیری قابل مشاهده است. بنابراین، نتیجه‌های پژوهش حاضر با نتیجه‌های سایرین مبنی بر حساسیت بالای این شاخص به تنش خشکی همخوانی دارد. به طور کلی تمامی عواملی که سبب کاهش توانایی گیاه در حفظ ظرفیت فتوسنتز شوند به صورت کاهش در این شاخص نشان داده می‌شود. همخوان با این مورد، Boureima و همکاران (۶) نیز ارتباطی بین نیروی محرکه نسبی برای انجام فتوسنتز در رقم‌های کنجد و ظرفیت انتقال الکترونی نسبی پیشنهاد کردند. چنین ارتباطی در گونه‌های دیگر گیاهی که در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند نیز نشان داده شده است (۷ و ۲۱). بنابراین، کاهش شاخص PI_{abs} در گیاهان حساس به خشکی می‌تواند مربوط به از بین رفتن ظرفیت حمل و نقل الکترونی بین سیستم نوری دو و یک باشد.

به طور خلاصه، نتیجه‌های پژوهش حاضر بر کاربرد آزمون OJIP در بررسی رفتار دستگاه فتوسنتزی به ویژه سیستم نوری دو در شرایط مختلف محیطی که برای موجود فتوسنتزکننده سبب ایجاد تنش می‌شوند، تأکید می‌کند، زیرا این آزمون می‌تواند بدون کوچک‌ترین آسیبی به موجود زنده و با استفاده از تغییرهای حاصل در منحنی موج OJIP فلورسانس و پارامترهای حاصل از جنبشی فلورسانس کلروفیل a ، هر گونه تغییری که در دستگاه فتوسنتزی زیر شرایط نامناسب اتفاق می‌افتد را بررسی نماید (۴).

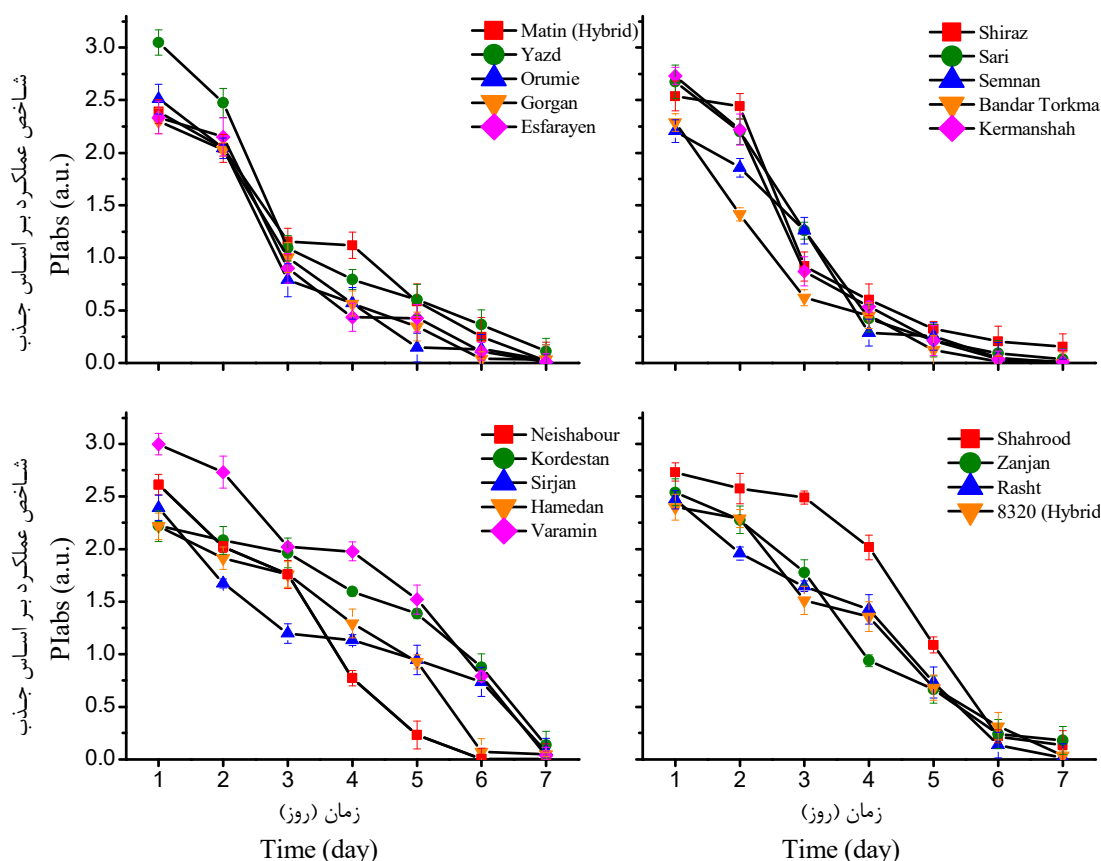


Fig. 7. Changes the performance index on the absorption basis (PI_{abs}) during seven days of water withholding in 17 tomato landraces of Iran and two hybrids. To clarify process, each five landraces placed in one graph (except the bottom right graph).

شکل ۷- روند تغییرهای شاخص عملکرد بر اساس جذب (PI_{abs}) طی هفت روز پس از قطع آبیاری در هفده جمعیت گوجه فرنگی ایران و دو دورگه‌ها، جهت مشخص نمودن روندها هر ۵ جمعیت در یک شکل قرار گرفته‌اند (به استثنای شکل پائین سمت راست).

نتیجه‌گیری

در حال حاضر، بسیاری از پژوهش‌ها در سرتاسر جهان روی موضوع‌های مرتبط با تأثیر تنش خشکی بر عملکرد محصول و امنیت غذایی تمرکز دارند. بنابراین، مطالعه و ارزیابی چگونگی تأثیر تنش خشکی بر فتوسنتز گیاه، به عنوان کلیدی‌ترین واکنش گیاهی، لازم و ضروری است. از سوی دیگر، آزمون OJIP می‌تواند به صورت کارآمد، بیانگر تغییر در وضعیت و عملکرد مراکز واکنش سیستم نوری دو، گیرنده‌ها و به طور کلی وضعیت سیستم فتوسنتزی گیاه باشد. بر اساس نتیجه‌های پژوهش حاضر، هنگامی که گیاهان در معرض تنش خشکی قرار می‌گیرند مقادیر شاخص‌های بیشینه فلئورسانس متغیر نسبی (F_M/F_0)، انتقال الکترون به ازای هر مرکز واکنش (ET_0/RC)، بیشینه کارایی کوانتومی سیستم نوری دو (F_v/F_M) یا ΦP_0 و شاخص عملکرد بر اساس جذب (PI_{abs}) در گیاهان کاهش پیدا کرده و شاخص‌های میزان جذب نور به ازای هر مرکز واکنش (ABS/RC)، میزان گرفتن الکترون به ازای هر مرکز واکنش (TR_0/RC) و انرژی اتلاف شده به ازای هر مرکز واکنش (DI_0/RC) افزایش پیدا می‌کنند. در نهایت، می‌توان چنین نتیجه‌گیری کرد که تمامی این رخدادهای ایجاد یک دستگاه فتوسنتزی با آسیب‌پذیری کمتر در گیاه اتفاق می‌افتد. به طور کلی، نتیجه‌های این مطالعه کمک می‌کند تا تفاوت و ارتباط بین پاسخ پارامترهای مرتبط با سلامت دستگاه فتوسنتزی نسبت به خشکی را یافته و مبانی نظری برای بهبود تحمل گوجه فرنگی به شرایط آب و هوایی خشک ارائه داده شود.

References

1. Aliniaiefard, S. and U. Van Meeteren. 2014. Natural variation in stomatal response to closing stimuli among *Arabidopsis thaliana* accessions after exposure to low VPD as a tool to recognize the mechanism of disturbed stomatal functioning. *J. Exp. Bot.* 65: 6529-6542.
2. Aliniaiefard, S. and U. Van Meeteren. 2018. Natural genetic variation in stomatal response can help to increase acclimation of plants to dried environments. *Acta Hort.* 1190: 71-76
3. Aliniaiefard, S., M. Seif, M. Arab, M. Zare Mehrjerdi, T. Li and O. Lastochkina. 2018. Growth and photosynthetic performance of *Calendula officinalis* under monochromatic red light. *Int. J. Hort. Sci.* 5(1): 123-132.
4. Ariyaratna, R.A.I.S., S.L. Weerasena and C.K. Beneragama. 2020. Application of polyphasic OJIP chlorophyll fluorescent transient analysis as an indicator for testing of seedling vigor of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Trop. Agr. Res.* 31(2). 106-115.
5. Bayat, L., M. Arab, S. Aliniaiefard, M. Seif, O. Lastochkina and T. Li. 2018. Effects of growth under different light spectra on the subsequent high light tolerance in rose plants. *AoB Plants.* 10(5): 1-17. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply052>
6. Boureima, S., A. Oukarroum, M. Diouf, N. Cisse and P. Van Damme. 2012. Screening for drought tolerance in mutant germplasm of sesame (*Sesamum indicum*) probing by chlorophyll a fluorescence. *Environ. Exp. Bot.* 81: 37-43.
7. Çiçek, N., V. Pekcan, Ö. Arslan, Ş.Ç. A.S.B. Erdal, Nalçaiyi, A.N. Çil, V. Şahin, Y. Kaya and Y. Ekmekçi. 2019. Assessing drought tolerance in field-grown sunflower hybrids by chlorophyll fluorescence kinetics. *Rev. Bras. Bot.* 42(2): 249-260.
8. Dong, Z., Y. Men, Z. Liu, J. Li and J. Ji. 2020. Application of chlorophyll fluorescence imaging technique in analysis and detection of chilling injury of tomato seedlings. *Comput. Electron. Agr.* 168: 105109.
9. FAO. 2017. FAO. Fao state-agriculture statistic database. Retrieved from <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>.
10. Garcia, A.L., L. Marcelis, F. Garcia-Sánchez, N. Nicolas and V. Martínez. 2007. Moderate water stress affects tomato leaf water relations in dependence on the nitrogen supply. *Biol. Plant.* 51(4): 707-712.
11. Guha, A., D. Sengupta and A.R. Reddy. 2013. Polyphasic chlorophyll a fluorescence kinetics and leaf protein analyses to track dynamics of photosynthetic performance in mulberry during progressive drought. *J. Photoch. Photobio. B.* 119: 71-83.
12. Holbrook, N.M., V.R. Shashidhar, R.A. James and R. Munns. 2002. Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: response of grafted plants to soil drying. *J. Exp. Bot.* 53(373): 1503-1514.
13. Jedmowski, C. and W. Brüggemann. 2015. Imaging of fast chlorophyll fluorescence induction curve (OJIP) parameters, applied in a screening study with wild barley (*Hordeum spontaneum*) genotypes under heat stress. *J. Photoch. Photobio. B.* 151: 153-160.
14. Kalaji, H.M., A. Oukarroum, V. Alexandrov, M. Kouzmanova, M. Brestic, M. Zivcak, I.A. Samborska, M.D. Cetner, S.I. Allakhverdiev and V. Goltsev. 2014. Identification of nutrient deficiency in maize and tomato plants by in vivo chlorophyll a fluorescence measurements. *Plant Physiol. Biochem.* 81: 16-25.
15. Liu, H., B. Ouyang, J. Zhang, T. Wang, H. Li, Y. Zhang, C. Yu and Z. Ye. 2012. Differential modulation of photosynthesis, signaling, and transcriptional regulation between tolerant and sensitive tomato genotypes under cold stress. *PLoS One.* 7(11): 1-16
16. Long, A., J. Zhang, L.T. Yang, X. Ye, N.W. Lai, L.L. Tan, D. Lin and L.S. Chen. 2017. Effects of low pH on photosynthesis, related physiological parameters, and nutrient profiles of citrus. *Front. Plant Sci.* 8 (185): 1-22
17. Mahlounia, M., M. Farsi, S. H. Marashi and P. Ebadi. 2012. Investigation of physiological responses of four tomato species to drought stress. *J. Hort. Sci. (Agricultural Sciences and Industries)*, 26 (4): 409-416 (In Persian).
18. Mathur, S., P. Mehta and A. Jajoo. 2013. Effects of dual stress (high salt and high temperature) on the photochemical efficiency of wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Physiol. Mol. Biol. Plants.* 19(2): 179-188.
19. Poudyal, D., E. Rosenqvist and C.O. Ottosen. 2019. Phenotyping from lab to field—tomato lines screened for heat stress using Fv/Fm maintain high fruit yield during thermal stress in the field. *Funct. Plant Biol.* 46(1): 44-55.
20. Puzesh Shirazi, M., M. Zolfi Bavriani, M. Modaresi and B. Behzadi. 2013. The effect of drought stress at different stages of vegetative and reproductive growth on the quantity and quality of tomato crop. *Iranian J. Hort. Sci.* 44 (4): 451-459 (In Persian).

21. Rapacz, M., M. Sasal, H.M. Kalaji and J. Kościelniak. 2015. Is the OJIP test a reliable indicator of winter hardiness and freezing tolerance of common wheat and triticale under variable winter environments?. *PLoS One*. 10(7): 1-18
22. Strasser, R.J., A. Srivastava and M. Tsimilli-Michael. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*. In: Yunus, M., Pathre, U., and P. Mohanty. 2000. *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. New York: Taylor and Francis. p. 445-483.
23. Tamburino, R., M. Vitale, A. Ruggiero, M. Sassi, L. Sannino, S. Arena, A. Costa, G. Batelli, N. Zambrano, A. Scaloni and S. Grillo. 2017. Chloroplast proteome response to drought stress and recovery in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *BMC Plant Boil*. 17(1): 1-40.
24. Taulavuori, K., E. Taulavuori, T. Sarjala, E.M. Savonen, P. Pietilainen, P. Lahdesmaki and K. Laine. 2000. In vivo chlorophyll fluorescence is not always a good indicator of cold hardiness. *J. Plant Physiol*. 157(2): 227-229.
25. Zhou, R., X. Yu, C.O. Ottosen, E. Rosenqvist, L. Zhao, Y. Wang, W. Yu, T. Zhao and Z. Wu. 2017. Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress. *BMC Plant Boil*. 17(1): 1-24.

Changes in Photosynthetic Capacity of Seedlings of Some Tomato Landraces in Drought Stress

N. Sousaraei, K. Mashayekhi*, S. Aliniaiefard, S. J. Mousavizadeh and V. Akbarpour¹

In this study, in order to evaluate the effects of drought stress on photosynthetic capacity of 17 different landraces and two commercial tomato hybrids, plant irrigation was stopped at the seedling stage and the changes in photosynthetic capacity during seven days of water withholding was measured by OJIP test. The results showed that the relative maximal variable fluorescence (F_M/F_0), electron transport flux per reaction center (ET_0/RC), maximum quantum efficiency of PSII (F_V/F_M or ΦP_0) and performance index on the absorption basis (PI_{abs}) were decreased in drought-induced plants. In these plants, specific energy fluxes per reaction center for energy absorption (ABS/RC), trapped energy flux per reaction center (TR_0/RC) and dissipated energy flux per reaction center (DI_0/RC) were increased. The values of decrease and increase in plants were different, indicating the difference in drought tolerance levels in plants. The results also showed that the more drought-tolerant plants had less difference in the values of the parameters compared to their control. The results of this study help us to find the differences between the responses of the parameters related to the health of the plants photosynthetic capacity and provide theoretical foundations for improving tomato tolerance to dry climatic conditions.

Keywords: Chlorophyll fluorescence, Photosynthesis rate, Photosystem II efficacy, Quantum.

1. Ph.D. Student, Associate Professor, Department of Horticultural Science, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Assistant Professor, Department of Horticultural Sciences, Aburaihan College, University of Tehran, Assistant Professor, Department of Horticultural Science, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources and Assistant Professor, Department of Horticultural Science, Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University, Sari, Iran, respectively.

* Corresponding Author, Email: (kambizmashayekhi@gmail.com).