اثر شدت تابش بر تحمل به سرمای سویا [*Glycine max* (L.) Merr.] با استفاده از روش فلورسانس کلروفیل

مریم جنابیان[1]، همت‌اله پیردشتی[*2] و یاسر یعقوبیان[3]

[1] گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، [2]گروه زراعت، پژوهشکده ژنتیک و زیست فناوری کشاورزی طبرستان، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری، [3]گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان

(تاریخ دریافت: ۹۲/۱۲/۱۱، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۳/۰۹/۱۱)

چکیده:

به‌منظور بررسی اثر تنش سرما و شدت تابش بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل و امکان به کارگیری این روش برای ارزیابی اثر شدت تابش بر تحمل به سرما در گیاه سویا آزمایشی در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی به صورت فاکتوریل اجرا گردید. دو رقم ۰۳۲ و BP سویا در گلخانه و در شرایط مطلوب رشدی کشت شده و پس از سه هفته، به مدت ۱۲ روز تحت تیمارهای دمایی (پنج و ۲۸ درجه سانتی‌گراد) و تابشی (۲۰۰۰ و ۸۰۰۰ لوکس) قرار گرفتند و سپس پارامترهای فلورسانس کلروفیل اندازه‌گیری گردید. نتایج نشان داد که تنش سرما در هر دو تیمار تابشی موجب کاهش فلورسانس متغیر (Fv)، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) و کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II [Y(II)] شد در حالی‌که کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II [Y(NPQ)]، کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II [Y(NO)] و خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) را افزایش داد که میزان این تغییرات در شدت تابش ۸۰۰۰ نسبت به ۲۰۰۰ لوکس بیشتر بود. کاهش Fv/Fm و افزایش NPQ تحت تنش سرما در رقم ۰۳۲ نسبت به BP بیشتر بود. همچنین در این رقم نسبت بیشتری از Y(II) کاهش یافته توسط Y(NPQ) جایگزین شده و از افزایش بیشتر Y(NO) اجتناب شد. تنش سرما در هر دو سطح تابشی موجب خسارت به سیستم فتوشیمیایی و فتوسنتزی در بوته‌های سویا شد که میزان این خسارت در شدت تابش زیاد شدیدتر بود. در شرایط تنش سرمایی رقم ۰۳۲ نسبت بیشتری از انرژی مازاد خود را از طریق خاموشی غیر فتوشیمیایی و همچنین فعالیت چرخه گزانتوفیل منحرف نموده و نسبت به رقم BP متحمل‌تر بود. بنابراین می‌توان رقم ۰۳۲ را به عنوان رقم متحمل‌تر در مقایسه با رقم BP نسبت به تنش سرما بویژه در مناطق با شدت تابش بالا معرفی کرد.

واژه‌های کلیدی: ارقام سویا، تنش سرما، شدت تابش، فتوسیستم II، کارایی کوانتومی

مقدمه:

دمای پایین به عنوان یکی از مهمترین عوامل محدودکننده رشد بر ویژگی‌های مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی بسیاری از گونه‌های گیاهان زراعی تأثیر گذاشته (Lee *et al.*, 2007; Pan *et al.*, 2011) و خسارت ناشی از آن در مراحل حساس رشد و نمو منجر به کاهش عملکرد گیاهان زراعی در سطح جهان می‌گردد (Wang and Adams, 1980). بسیاری از گونه‌های گیاهان مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری مانند سویا، ذرت و پنبه زمانی‌که در معرض سرمازدگی (درجه حرارت‌های کم، ولی بالای صفر درجه سانتی‌گراد) قرار می‌گیرند آسیب می‌بینند (احمدی و همکاران، ۱۳۸۳). درجه حرارت پایین به ویژه در شب در مناطق معتدل و مرتفع منجر

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: h.pirdashti@sanru.ac.ir

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

به اختلال در سوخت و ساز و رشد سویا شده و کشت آن را با محدودیت مواجه می‌سازد (Van Heerden *et al.*, 2003). بر اساس گزارش Hume و Jackson (۱۹۸۱) یک شب سرد با حداقل درجه حرارت هشت درجه سانتی‌گراد مانع از تشکیل غلاف در سویا می‌گردد.

در این میان اگر تنش سرما همراه با شدت تابش زیاد رخ دهد خسارت ناشی از آن شدیدتر خواهد بود. با این وجود، گیاهان رشد یافته در مناطق مرتفع اغلب در معرض شدت تابش بالا و دمای پایین قرار دارند (Streb *et al.*, 2003)، طبیعتاً با شرایط آب و هوایی این مناطق سازگار شده و دارای مکانیسم‌های حفاظتی کارآمدی می‌باشند (Koerner, 2003). در حالی که گیاهان رشد یافته در مناطق کم ارتفاع در زمان وقوع ناگهانی تنش سرما، نمی‌توانند انرژی بیش از حد خورشید را تحمل کنند، در نتیجه انرژی اضافه از طریق کلروفیل به اکسیژن منتقل می‌شود که منجر به اکسیداسیون تابشی می‌شود. علائم اولیه چنین خسارتی در پروتئین D_1 در فتوسیستم II ظاهر شده و تخریب غشاءها و اکسیداسیون کلروفیل را به همراه داشته (روستا و سجادی نیا، ۱۳۸۹) و در نهایت موجب اختلال در عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و به دنبال آن کاهش فتوسنتز خواهد شد (Maxwell and Johnson, 2005). حسیبی و همکاران (۱۳۸٦) نیز بیان داشتند که تنش دمای پایین در گیاهان حساس به سرما حتی تحت شرایط متوسط تابش نیز می‌تواند منجر به خسارت تابشی و در نتیجه اختلال در فعالیت فتوسیستم II گردد. اختلال در فعالیت‌های فتوسنتزی تحت تأثیر دمای پایین باعث کاهش ساخت کربوهیدرات‌های قابل استفاده برای تولید محصول خواهد شد (Zamski and Schaffer, 1996; Ort, 2002).

در گیاهان انرژی حاصل از تابش بعد از جذب به‌وسیله مولکول‌های کلروفیل برگ، در طول زنجیره انتقال الکترون منتقل می‌شود و برای اجرای فرآیند فتوسنتز (فرآیند فتوشیمیایی) مصرف می‌گردد و انرژی اضافی یا به‌صورت گرما هدر می‌رود (فرآیند غیر فتوشیمیایی) یا به‌صورت تابش قرمز بازتاب داده می‌شود که فلورسانس کلروفیل نامیده می‌شود (Baker, 2008). این سه فرآیند به صورت رقابتی اتفاق می‌افتند، بنابراین از طریق اندازه‌گیری عملکرد فلورسانس کلروفیلی، می‌توان اطلاعاتی در مورد تغییرات در کارایی فتوشیمیایی و هدر رفت گرمایی به‌دست آورد (Lazar, 1999). تنش سرمایی و تابشی از طریق آسیب به فتوسیستم II و سایر اجزای زنجیره انتقال الکترون سبب بازدارندگی یا کاهش شدید انتقال الکترون فتوسنتزی می‌شوند که در این‌صورت سهم بیشتری از انرژی تابشی جذبی، به صورت گرما و فلورسانس منحرف خواهد شد (Rohacek *et al.*, 2008). بر اساس پژوهش‌های انجام شده، جریان الکترون در فتوسنتز، شاخصی برای میزان کلی فتوسنتز می‌باشد بطوری‌که اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیلی، تخمین میزان جریان الکترون و نحوه‌ی عمل فتوسنتز را امکان‌پذیر می‌سازد (Maxwell and Johnson, 2005).

در مطالعات متعدد ثابت شده است که اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل برگ‌ها، روش معتبر و قابل اطمینانی برای مطالعه فرآیندهای فتوسنتزی و ارزیابی وضعیت فیزیولوژیک گیاه می‌باشد، برای مثال Behra و همکاران (۲۰۰۲) از این روش در گندم تحت تنش خشکی و شدت تابش زیاد، Grafts-Brander و Salvucci (۲۰۰۲) در گیاه ذرت تحت تنش دمای بالا و همچنین Baker و Rosenquist (۲۰۰٤) برای بررسی میزان تولیدات محصولات کشاورزی استفاده نمودند. از سوی دیگر، تجزیه و تحلیل آنچه که در جریان جذب تابش و هدر رفت بخشی از آن در جریان فلورسانس کلروفیل اتفاق می‌افتد، روش سریع و غیرتخریبی را برای ارزیابی نحوه عملکرد سیستم فتوسنتزی در طول و بعد از تنش‌های محیطی فراهم می‌کند و اطلاعات حاصل از آن برای مشخص کردن سرعت انتقال الکترون و چگونگی اتلاف انرژی الکترون برانگیخته شده به کار می‌رود (صفاری و همکاران، ۱۳۹۲). از آنجایی‌که، تاکنون از فلورسانس کلروفیل برای مطالعه‌ی واکنش گیاهان در شرایط تنش‌های مختلف از جمله شوری (Yaman *et al.*, 2008; Bo *et al.*, 2009)، خشکی (Gale *et al.*, 2002) و سرما (روستا و سجادی نیا، ۱۳۸۹؛ حسنی و همکاران، ۱۳۹۳؛ Li *et al.*, 2004; Strauss *et al.*, 2006)

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

استفاده گردیده است. بنابراین پژوهش حاضر با هدف کاربرد تکنیک فلورسانس کلروفیل در تعیین میزان تحمل به سرمای گیاه سویا در شدت تابش‌های مختلف طراحی و اجرا گردید.

مواد و روش‌ها:

پژوهش در بهار سال ۱۳۹۲ در گلخانه تحقیقاتی و شرایط کنترل شده پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری طبرستان، واقع در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار به اجرا درآمد. تیمارهای آزمایشی شامل دو رقم سویا (۰۳۲ و BP)، دو سطح دمایی [(شامل شاهد (۲۸ درجه سانتی‌گراد) و تنش سرما (پنج درجه سانتی‌گراد)] و دو سطح شدت تابش (۲۰۰۰ و ۸۰۰۰ لوکس) بود. ابتدا بذرهای سویا با محلول هیپوکلریت سدیم یک درصد به مدت ۱۵ دقیقه ضدعفونی و دو بار با آب مقطر شست‌وشو گردید. تعداد شش عدد بذر در گلدان‌هایی به قطر و ارتفاع ۱۲ سانتی‌متر و در عمق دو سانتی‌متری خاک کشت گردید. گلدان‌ها به مدت ۲۰ روز در شرایط مطلوب رشدی (دمای ۲۸ درجه سانتی‌گراد و دوره تابشی ۱۵ ساعت) نگهداری شد. سپس به‌منظور اعمال تیمارهای آزمایشی به مدت ۱۲ روز به اتاقک‌های رشد (مدل SPG30000، شرکت نور صنعت) منتقل گردید. پس از اعمال تنش سرما و تابش اندازه‌گیری پارامترهای فلورسانس کلروفیل در آخرین برگ توسعه‌یافته با استفاده از دستگاه فلورومتر (PAM 2500-Walz, Germany) و بر اساس روش Genty و همکاران (۱۹۸۹) صورت گرفت. بدین منظور، برگ‌ها با استفاده از گیره‌های مخصوص برگ (2030-B, Walz) به مدت ۳۰ دقیقه در تاریکی قرار گرفتند. فلورسانس حداقل (Fo) با همه‌ی مراکز واکنشی باز فتوسیستم II، توسط تابش مدوله شده‌ای با شدت پایین (0.1 µmol m^{-2} s^{-1}) و فلورسانس حداکثر (Fm) با تابش پالس اشباع تابشی (8000 µmol m^{-2} s^{-1}) به مدت یک ثانیه در برگ‌های سازگار به تاریکی تعیین شد. در مرحله بعد نور مرئی سفید رنگ (685 µmol m^{-2} s^{-1}) به‌صورت متوالی به برگ تابانیده شد و بعد از آن میزان فلورسانس پایدار (Ft) ثبت و مجدداً پالس اشباع تابشی (8000 µmol m^{-2} s^{-1}) اعمال و میزان فلورسانس حداکثر (Fm´) در برگ‌های سازگار به روشنایی تعیین شد. سپس پرتوی نور مرئی قطع و با تابش نور قرمز دور فلورسانس حداقل در مرحله روشنایی (Fo´) ثبت گردید. فرکانس تابشی برای اندازه‌گیری Fo و Fo´، ۶۰۰ هرتز و برای Fm و Fm´، ۲۰ کیلو هرتز بود. با استفاده از پارامترهای تعیین شده در برگ‌های سازگار به تاریکی و روشنایی، میزان فلورسانس متغیر (Fv)، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm)، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II [Y(II)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II [Y(NPQ)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II [Y(NO)] و خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) بر اساس جدول ۱ محاسبه گردید. در نهایت داده‌های به‌دست آمده با استفاده از نرم افزار SAS نسخه‌ی ۹/۱ تجزیه و میانگین‌ها با آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح احتمال پنج درصد مورد مقایسه قرار گرفتند.

نتایج:

نتایج حاصل از تجزیه واریانس داده‌های آزمایش (جدول ۲) نشان داد که تنش سرما و تابش اثر کاملاً معنی‌داری (P<۰/۰۱) بر تمامی پارامترهای مورد مطالعه (Fo، Fm، Ft، Fv، Fv/Fm، Y(II)، Y(NPQ)، Y(NO)، NPQ) داشت. همچنین بین ارقام مورد مطالعه نیز از نظر پارامترهای Fv/Fm، Y(NPQ) و NPQ در سطح احتمال پنج درصد و در پارامتر Y(NO) در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری وجود داشت.

بین سرما و شدت تابش نیز در تمامی پارامترهای مورد مطالعه در سطح احتمال یک درصد برهمکنش معنی‌داری مشاهده گردید. همچنین اثر متقابل سرما و رقم بر پارامترهای Fo و Y(II) در سطح احتمال پنج درصد و در پارامترهای Fv/Fm، Y(NPQ)، Y(NO) و NPQ در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود. برهمکنش میزان تابش و رقم نیز در پارامترهای Fm، Ft، Y(NO) (P<۰/۰۱)، Fv، Fv/Fm، NPQ (P<۰/۰۵) معنی‌دار گردید. همچنین اثر سه‌گانه سرما، تابش و رقم بر پارامترهای Fm، Y(NPQ)، Y(NO) و NPQ در سطح

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

جدول ۱- شاخص‌های بیوفیزیک اندازه‌گیری شده فلورسانس کلروفیل و معادلات مربوط به آنها (Klughammer and Schreiber, 2008; Li *et al.*, 2008).

مؤلفه		شناسه	معادله
فلورسانس متغیر	Variable fluorescence	Fv	Fm-Fo
حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II	Maximum photochemical quantum yield of photosystem II	Fv/Fm	(Fm-Fo)/Fm
کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II	Effective photochemical quantum yield of photosystem II	Y(II)	(Fm´-Ft)/Fm´
کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II	Quantum yield of regulated non-photochemical	Y(NPQ)	(Ft/Fm´) - (Ft/Fm)
کارایی کوانتومی غیر فتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II	Quantum yield of non-regulated non-photochemical	Y(NO)	Ft/Fm
خاموشی غیر فتوشیمیایی	Non-photochemical quenching	NPQ	Fm-Fm'/Fm'

جدول ۲- میانگین مربعات اثر تیمارهای مورد بررسی بر پارامترهای فلورسانس کلروفیل در گیاه سویا

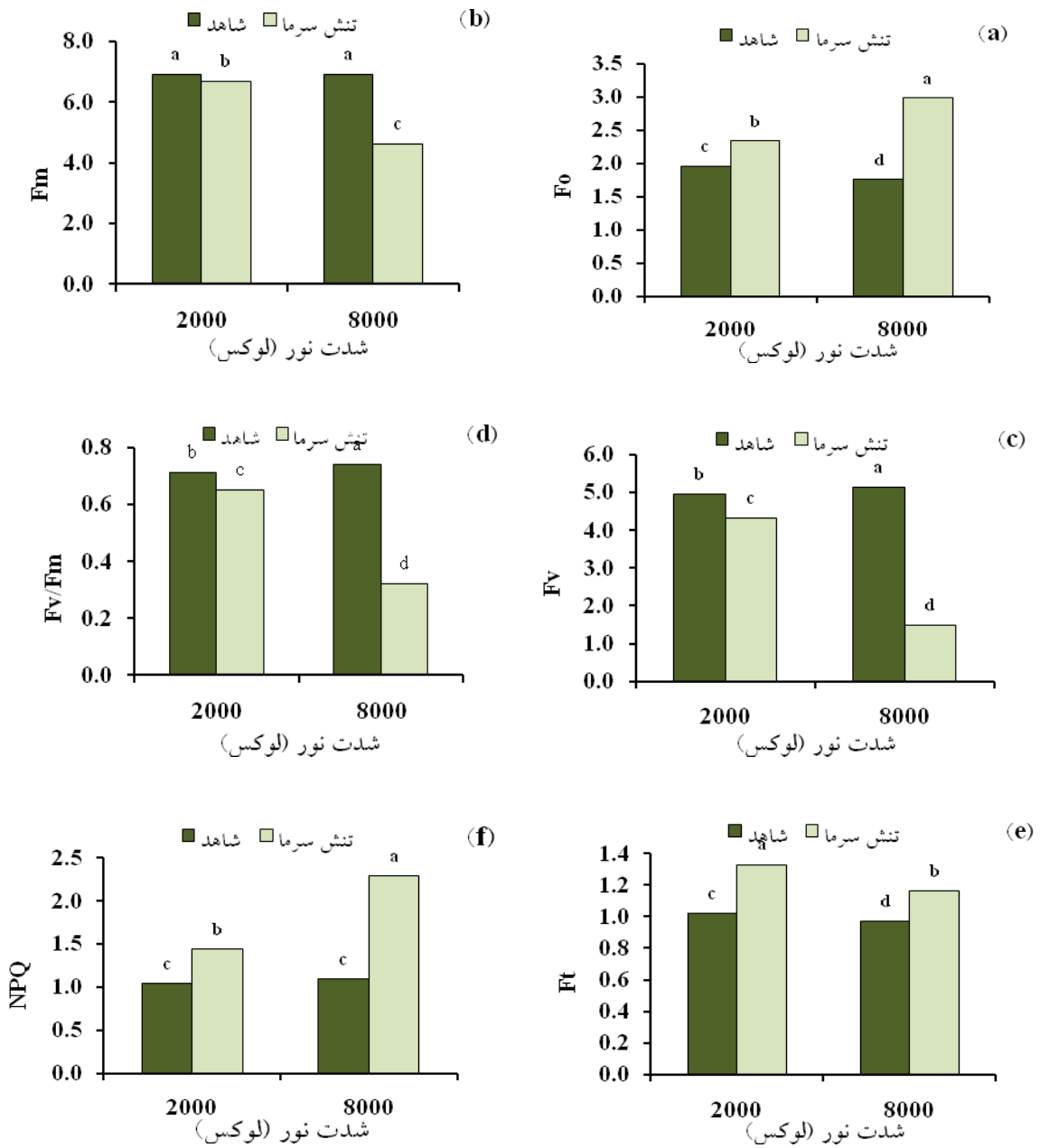
منابع تغییر	سرما (C)	شدت تابش (L)	رقم (V)	C×L	C×V	L×V	C×L×V	خطای آزمایش	ضریب تغییرات
درجه آزادی	۱	۱	۱	۱	۱	۱	۱	۱٦	(درصد)
Fo	۳/۸۷**	۰/۳۱٦**	۰/۰۱۲٦^{ns}	۱/۰۸۱**	۰/۰۲۷۹*	۰/۰۰۲۲^{ns}	۰/۰۰۲۷^{ns}	۰/۰۰۳٤	۲/٦۰
Fm	۹/٦٦**	٦/٤۲۹**	۰/۰۰٦۱^{ns}	٦/۳۷۳**	۰/۰۰٦۱^{ns}	۰/۱۱٥٦**	۰/۱۱٥٤**	۰/۰۱۱۳	۱/٦۹
Fv	۲۷/۳۲**	۱۰/٥٤۸**	۰/۰۰۱۷^{ns}	۱۳/۷۹۱**	۰/۰۰۹٦^{ns}	۰/۰٥۷*	۰/۰٥۸۹*	۰/۰۰۸۹	۲/۳۸
Fv/Fm	۰/۳٥**	۰/۱۳۰**	۰/۰۰۰٤*	۰/۱۸٥**	۰/۰۰۰۸**	۰/۰۰۰٦*	۰/۰۰۰۷*	۰/۰۰۰۰۹	۱/٥۸
Ft	۰/۳۹**	۰/۰۷٥**	۰/۰۰٦۱^{ns}	۰/۰۱۸**	۰/۰۰٥٤^{ns}	۰/۰۱۷٥**	۰/۰۰۰٤^{ns}	۰/۰۰۱٦	۳/٦٤
Y(II)	۰/۷٥**	۰/۱٥۸**	۰/۰۰۰۱^{ns}	۰/۱۷۷**	۰/۰۰۲۱*	۰/۰۰۰۱^{ns}	۰/۰۰۰٦^{ns}	۰/۰۰۰۳	۳/٥٦
Y(NPQ)	۰/٤۳**	۰/۱۱٦**	۰/۰۰۱۳*	۰/۱۱۹**	۰/۰۰٤۸**	۰/۰۰۰۸^{ns}	۰/۰۰۲٥**	۰/۰۰۰۲	٥/۳۸
Y(NO)	۰/۰٤**	۰/۰۰۳**	۰/۰۰۰٥**	۰/۰۰٥**	۰/۰۰۰٥**	۰/۰۰۱٦**	۰/۰۰۰٦**	۰/۰۰۰۰٤	۳/٤۲
NPQ	۳/۸۲**	۱/۲۳٦**	۰/۰۹۲۷*	۰/۹۷٥**	۰/۲٦۷۱**	۰/۱۰۳۲*	۰/۱۲۰۱**	۰/۰۱۲٥	۷/٦۱

^{ns} غیر معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌دار در سطح احتمال پنج و یک درصد.

احتمال یک درصد و بر پارامترهای Fv و Fv/Fm در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود.

برهمکنش سرما و شدت تابش: طبق نمودار برهمکنش سرما و تابش (شکل ۱- a)، تنش سرما در هر دو سطح تابشی (۲۰۰۰ و ۸۰۰۰ لوکس)، فلورسانس حداقل (Fo) را به صورت معنی‌داری نسبت به شاهد (به ترتیب حدود ۱۹ و ۷۰ درصد) افزایش داد. با این وجود، میزان افزایش آن در شدت تابش زیاد (۸۰۰۰ لوکس) نسبت به شدت تابش کم (۲۰۰۰ لوکس) بیشتر بود. همچنین در تیمار شاهد (بدون تنش سرما) افزایش شدت تابش، کاهش فلورسانس حداقل را به دنبال داشت. واکنش فلورسانس حداکثر (Fm) نسبت به تنش سرما، عکس فلورسانس حداقل بود و در اثر اعمال تنش سرمای پنج درجه سانتی‌گراد، Fm در هر دو سطح تابشی کاهش معنی‌داری نشان داد که این کاهش در شدت تابش کم (۲۰۰۰ لوکس) حدود سه درصد و در شدت تابش زیاد (۸۰۰۰ لوکس) حدود ۳۳ درصد بود (شکل ۱-b). همچنین تنش سرما، فلورسانس متغیر (Fv) و حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) را در هر دو میزان تابش کاهش داد. از بین دو تیمار تابشی مورد

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

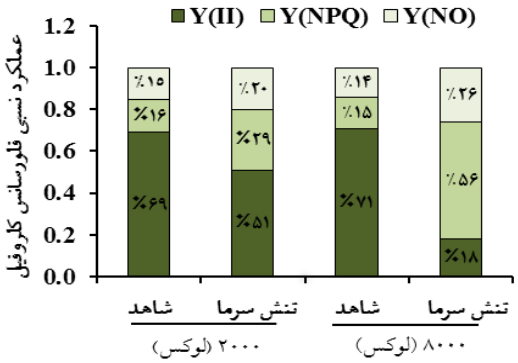


شکل ۱ – اثر متقابل تنش سرما و شدت تابش بر پارامترهای فلورسانس حداقل (a)، فلورسانس حداکثر (b)، فلورسانس متغیر (c)، حداکثر کارایی کوانتوم فتوسیستم II (d)، فلورسانس پایدار (e) و خاموشی غیر فتوشیمیایی (f) در گیاه سویا.

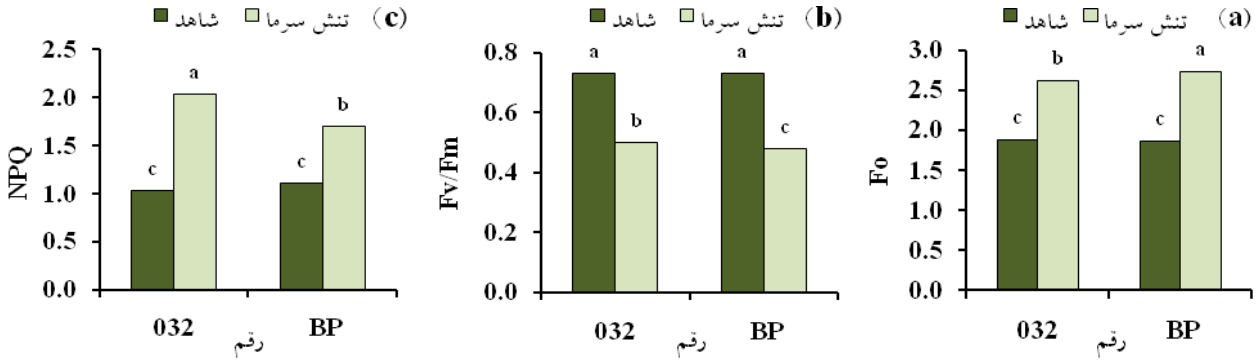
مطالعه بیشترین کاهش هر دو پارامتر Fv و Fv/Fm در تیمار شدت تابش زیاد (به ترتیب حدود ٦٦ و ٥١ درصد) مشاهده شد (شکل ۱–c و d). در تیمار شاهد افزایش شدت تابش از ۲۰۰۰ به ۸۰۰۰ لوکس، میزان هر دو پارامتر Fv و Fv/Fm را حدود چهار درصد افزایش داد، حال آنکه در بوته‌هایی که تحت تنش سرمای پنج درجه سانتی‌گراد قرار داشتند، افزایش شدت تابش هر دو پارامتر را به ترتیب ٦٥ و ٥٠ درصد کاهش داد (شکل ۱–c و d). تنش سرما همچنین منجر به افزایش پارامترهای فلورسانس پایدار (Ft) و خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) در هر دو شرایط تابشی گردید. به طوری که این افزایش در شدت تابش کم و زیاد برای Ft به ترتیب حدود ۳۰ و ۲۰ درصد و برای NPQ به ترتیب حدود ۳۸ درصد و ۱/۱ برابر بود (شکل ۱– e و شکل ۱–f).

در پژوهش حاضر کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]



شکل ۲ – اثر تنش سرما و شدت تابش بر پارامترهای Y(II)، Y(NPQ) و Y(NO) در گیاه سویا



شکل ۳ – اثر تنش سرما بر پارامترهای فلورسانس حداقل (a)، حداکثرکارایی کوانتومی فتوسیستم II (b) و خاموشی غیرفتوشیمیایی (c) در دو رقم سویا.

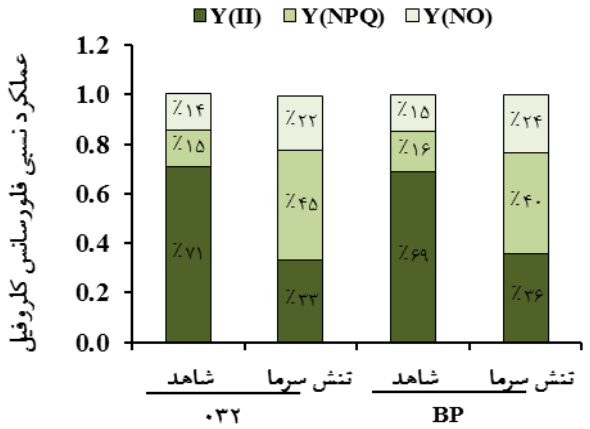
فتوسیستم II [Y(II)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II [Y(NPQ)] و همچنین کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II [Y(NO)] تحت تأثیر برهمکنش تنش سرما و شدت تابش قرار گرفتند (شکل ۲). در هر دو تیمار تابشی مورد مطالعه، تنش سرما میزان Y (II) را کاهش داد به طوری که این کاهش از حدود ۲٦ درصد در تیمار تابشی ۲۰۰۰ لوکس به حدود ۷۵ درصد در تیمار ۸۰۰۰ لوکس رسید. همچنین در هر دو سطح تابشی کاهش Y(II) با افزایش میزان Y(NPQ) (به ترتیب حدود ۸۱ درصد و ۲/۷۳ برابر) و Y(NO) (به ترتیب حدود ۳۳ و ۸٦ درصد) همراه بود.

برهمکنش سرما و رقم: در هر دو رقم مورد مطالعه (۰۳۲و BP)، تنش سرما باعث افزایش پارامترهای فلورسانس حداقل (Fo) و خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) نسبت به شاهد گردید. با این تفاوت که پارامتر Fo در رقم ۰۳۲ (۳۹ درصد) و پارامتر NPQ در رقم BP (٤۷ درصد) از افزایش بیشتری برخوردار بود (شکل ۳–a و c). واکنش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) نسبت به تنش سرما، برخلاف فلورسانس حداقل و خاموشی غیر فتوشیمیایی بود و در اثر اعمال تنش سرما، در هر دو رقم مورد مطالعه کاهش معنی‌داری (به ترتیب حدود ۳۲ و ۳٤ درصد) نشان داد که این کاهش در رقم BP محسوس‌تر بود (شکل ۳–b).

همچنین کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II [Y(II)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II [Y(NPQ)] و کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم نشده فتوسیستم II [Y(NO)] تحت تأثیر تنش سرما قرار گرفتند (شکل ٤). بر اساس یافته‌ها، در هر دو رقم مورد مطالعه، تنش سرمایی میزان Y(II) را کاهش و Y(NPQ) و Y(NO) را افزایش داد. کاهش Y(II) در رقم ۰۳۲ و BP به ترتیب حدود ٥٤ و ٤۸ درصد و افزایش Y(NPQ) به ترتیب حدود ۲ و ۱/٥ برابر و Y(NO) به ترتیب حدود ٥۷ و ٦۰ درصد بود.

برهمکنش شدت تابش و رقم: در پژوهش حاضر، افزایش

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]



شکل ٤- اثر تنش سرما بر پارامترهای Y(II)، Y(NPQ) و Y(NO) در دو رقم سویا

جدول ۳ - برهمکنش رقم و تابش پارامترهای فلورسانس کلروفیل

تیمار*		Fm	Fv	Fv/Fm	Ft	NPQ
رقم	شدت تابش (لوکس)					
۰۳۲	۲۰۰۰	٦/٧٤^{a}	٤/٦٠^{a}	۰/٦٨^{a}	۱/۱۹^{a}	۱/۲٤^{c}
	۸۰۰۰	٥/٨٤^{b}	۳/۳۷^{b}	۰/٥٤^{b}	۱/۰۳^{c}	۱/۸۳^{a}
BP	۲۰۰۰	٦/٨٥^{a}	٤/٦٨^{a}	۰/٦٨^{a}	۱/۱۷^{a}	۱/۲٥^{c}
	۸۰۰۰	٥/٦٧^{c}	۳/۲٦^{b}	۰/٥۲^{c}	۱/۱۱^{b}	۱/٥۷^{b}

*در هر ستون میانگین‌های دارای حرف یا حروف مشترک بر اساس آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند.

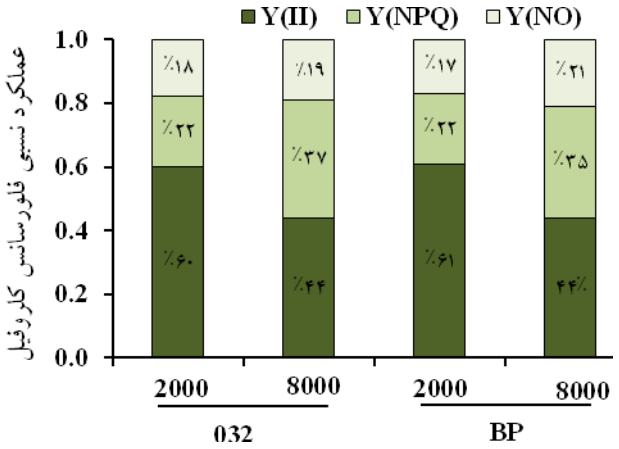
شدت تابش از ۲۰۰۰ به ۸۰۰۰ لوکس در هر دو رقم مورد مطالعه (۰۳۲ و BP)، خاموشی غیرفتوشیمیایی را به صورت معنی‌داری نسبت به شاهد (به ترتیب حدود ۲٦ و ٤۸ درصد) افزایش داد (جدول ۳). این میزان افزایش در رقم BP (حدود ۸٥ درصد) نسبت به رقم ۰۳۲ بیشتر بود. واکنش پارامترهای فلورسانس حداکثر، فلورسانس متغیر، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II و فلورسانس پایدار به افزایش شدت تابش از ۲۰۰۰ به ۸۰۰۰ لوکس، عکس خاموشی غیرفتوشیمیایی بود و در اثر اعمال شدت تابش زیاد (۸۰۰۰ لوکس) در هر دو رقم ۰۳۲ و BP کاهش معنی‌داری نشان دادند. با این تفاوت که بیشترین کاهش پارامترهای Fm و Fv (به ترتیب حدود ۱۷و ۳۰ درصد) در رقم BP و بیشترین کاهش Fv/Fm و Ft (به ترتیب حدود ۲۱ و ۱۳ درصد) در رقم ۰۳۲ مشاهده شد.

پارامترهای کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II [Y(II)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم شده فتوسیستم II [Y(NPQ)] و کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II [Y(NO)] در هر دو رقم مورد مطالعه تحت تأثیر شدت تابش قرار گرفتند (شکل ٤). بر اساس یافته‌ها، در هر دو رقم مورد مطالعه (۰۳۲ و BP) شدت تابش زیاد میزان Y (II) را کاهش و Y(NPQ) را نسبت به شدت تابش کم افزایش داد، در حالی که میزان Y(NO) را تنها در رقم BP افزایش داد. در سطوح تیمار تابشی بین دو رقم ۰۳۲ و BP از نظر پارامتر Y(II) تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد و میزان این پارامتر در هر دو رقم کاهش یکسانی (حدود ۲۷ درصد) داشت. با افزایش شدت تابش از ۲۰۰۰ به ۸۰۰۰ لوکس میزان Y(NPQ) در هر دو رقم ۰۳۲ و BP (به ترتیب حدود ٦۸ و ٥۹ درصد) و میزان Y(NO) (حدود ۲۳ درصد) تنها در رقم BP افزایش یافت (شکل ٥).

بحث:

یافته‌های آزمایش حاضر بیانگر افزایش میزان فلورسانس حداقل در اثر تنش سرما در هر دو سطح تابشی (۲۰۰۰ و

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]



شکل ۵- اثر میزان تابش بر پارامترهای Y(II)، Y(NPQ) و Y(NO) در دو رقم سویا

۸۰۰۰ لوکس) بود (شکل ۱- a). از آنجا که پس از سازگاری گیاه به تاریکی، هنگامی که شدت تابشی در حد ایجاد اشباع تابشی به برگ تابانیده شده و میزان فلورسانس کلروفیل اندازه‌گیری می‌شود، در این نقطه همه مراکز واکنشی باز است (Mehta *et al.*, 2010)، بنابراین دارای توان استفاده از انرژی برانگیخته در حداکثر میزان ممکن خود می‌باشد، از این‌رو قسمت بیشتری از انرژی مولکول برانگیخته در واکنش فتوشیمیایی مصرف شده و فلورسانس را به حداقل ممکن می‌رساند که به عنوان فلورسانس حداقل (Fo) شناخته می‌شود (Maxwell and Johnson, 2005). فلورسانس حداقل تحت تأثیر تنش‌های محیطی که تغییر ساختاری در مراکز واکنش اولیه فتوسیستم II بوجود می‌آورند، قرار می‌گیرد. بنابرین تنش‌هایی چون خشکی و دمای پایین با خسارت به مرکز واکنش فتوسیستم II موجب افزایش شدید Fo می‌گردد (Araus *et al.*, 1998). در همین راستا، افزایش میزان Fo در اثر تنش سرما در ریحان بنفش و کاهو (روستا و سجادی نیا، ۱۳۸۹) و برنج (حسنی و همکاران، ۱۳۹۳) و در اثر تنش خشکی در جو (ممنوعی و سید شریفی، ۱۳۸۹) گزارش شده است.

نتایج ارائه شده در این پژوهش (شکل ۱-a، b و d)، نشان می‌دهد که تنش دمای پایین در هر دو سطح تابشی موجب افت میزان فلورسانس حداکثر (Fm)، فلورسانس متغیر (Fv) و حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) می‌شود. فلورسانس حداکثر (Fm) که در اثر تابش فوتون‌های تابشی و احیای همه ناقل‌های الکترون و بسته بودن همه مراکز واکنشی ایجاد می‌شود (Mehta *et al.*, 2010) در شرایط تنش، به علت کم شدن فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده و کاهش فعالیت فتوسیستم II کاهش می‌یابد (Aro *et al.*, 1993). نتایج مشابهی مبنی بر کاهش میزان Fm در اثر تنش خشکی در گیاهچه‌های گندم زمستانه (Zlatev, 2009) و لوبیا (Zlatev and Yordanov, 2004) گزارش شده است. مؤلفه Fv از تفاضل Fm و Fo محاسبه شده و بیشتر بودن آن نشان‌دهنده عملکرد خوب مکانیسم فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش و کاهش سرعت واکنش‌های فتوشیمیایی است (Baker and Roosenqvist, 2004). به طور معمول، وقتی تنشی به دستگاه فتوسنتزی گیاه وارد می‌شود این مؤلفه کاهش می‌یابد (Maxwell and Johnson, 2005). بر اساس پژوهش Ommen و Donnelly (۱۹۹۹) کاهش مقدار فلورسانس متغیر در اثر تنش‌های محیطی، به‌علت ممانعت از فتواکسیداسیون فتوسیستم II می‌باشد.

تنش دمای پایین نسبت Fv/Fm را کاهش داد. این شاخص نشانگر حداکثر کارایی انرژی محرکه به دام افتاده به وسیله مراکز واکنشی باز فتوسیستم II است و کاهش آن بیانگر تعدیل فعالیت فتوسنتزی یا بازدارنگی تابشی می‌باشد که با کاهش کارایی مصرف فوتون‌ها به وسیله فتوسیستم II مشخص می‌شود (Baker and Roosenqvist, 2004; Goncalves *et al.*, 2007). Adams و همکاران (۱۹۹۵) نیز گزارش دادند که

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

مؤلفه Fv/Fm می‌تواند معیار مفیدی برای تعیین میزان تحمل به تنش سرما در گیاهان مختلف حتی در شدت‌های تابش کم باشد. در پژوهشی که توسط Zelatev (۲۰۰۹) در گیاه گندم صورت گرفت نیز کاهش میزان Fv/Fm تحت تنش خشکی مشاهده گردید.

در این پژوهش، تنش دمای پایین افزایش معنی‌داری را در فلورسانس پایدار (Ft) و خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) به دنبال داشت (شکل ۱- c و f). Ft حالت پایدار فلورسانس می‌باشد و تابعی است از رقابت بین عکس‌العمل فتوشیمیایی و غیرفتوشیمیایی تابش در گیاهان (Schreiber *et al.*, 1998) و در شدت تابش زیاد رابطه مستقیمی با جذب CO_2، سرعت انتقال الکترون در جریان فلورسانس و هدایت روزنه‌ای دارد (Flexasa *et al.*, 2002). شاخص NPQ نیز در حقیقت مربوط به هدر رفت گرمایی است که گستره‌ی آن می‌تواند بین صفر تا بی‌نهایت باشد ولی به طور معمول از ۰/۵ تا ۳/۵ متغیر است (Maxwell and Johnson, 2005). در منابع از این پارامتر به عنوان یک شاخص مطلوب برای ارزیابی میزان انرژی تابشی تلف شده در چرخه گزانتوفیل نامبرده شده است (Demmig-Adams and Adams, 1996). در شرایط تنش، فعالیت چرخه گزانتوفیل سبب افزایش اتلاف انرژی به‌صورت گرما و ازدیاد خاموشی غیرفتوشیمیایی (NPQ) می‌شود ولی با افزایش بیشتر سطوح تنش، ممکن است افزایش در NPQ برای مصرف انرژی مازاد و حفظ اکسیداسیون پذیرنده‌های الکترون فتوسیستم II ناکافی باشد (Ort and Baker 2002). در این راستا Li و همکاران (۲۰۰٤) افزایش NPQ را در گیاه توتون تحت تنش سرما گزارش نمودند.

جریان انرژی برانگیختگی در فتوسیستم II در سه مسیر اصلی متفاوت قرار می‌گیرد که عبارتند از کاربرد فتوشیمیایی، هدر رفت گرمایی تنظیم‌شده که یک فرآیند اتلافی برای حفاظت فتوسیستم II محسوب می‌شود و همچنین هدر رفت گرمایی تنظیم نشده که یک فرآیند اتلافی است که موجب غیر فعال شدن فتوسیستم II می‌شود (Kramer *et al.*, 2004). این سه فرآیند که به‌ترتیب به‌عنوان کارایی کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر فتوسیستم II [Y(II)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌شده فتوسیستم II [Y(NPQ)]، کارایی کوانتومی غیرفتوشیمیایی تنظیم‌نشده فتوسیستم II [Y(NO)] شناخته می‌شوند، مکمل یکدیگر بوده و به‌صورت رقابتی عمل می‌نمایند (Klughammer and Schreiber, 2008; Li *et al.*, 2008)، به‌طوری که کاهش در مقدار یکی از این سه فرآیند با افزایش هر دو یا یکی از دو فرآیند دیگر خواهد شد. در آزمایش حاضر، اعمال تنش سرمای پنج درجه سانتی‌گراد کاهش میزان Y(II) و به دنبال آن افزایش Y(NPQ) و Y(NO) را به‌همراه داشت (شکل ۲). از آنجایی که Y(II) نسبت تابش استفاده شده در فرآیند فتوسنتز به کل تابش جذب شده به وسیله کلروفیل مربوط به فتوسیستم II بوده، مستقیماً با سرعت آسیمیلاسیون CO_2 در برگ ارتباط دارد (Genty *et al.*, 1989; Li *et al.*, 2008). این کاهش احتمالاً بیانگر کاهش فرآیند فتوسنتزی و آسیمیلاسیون CO_2 در اثر تنش دمای پایین می‌باشد. در همین راستا، افزایش پارامتر Y(NPQ) در شرایط تنش سرما در گیاه ذرت (Fracheboud *et al.*, 1999) گزارش شده است.

افزایش میزان پارامترهای Fo، Ft و NPQ و همچنین کاهش Fm، Fv و به دنبال آن Fv/Fm تحت تنش سرما، در سطح تابشی ۸۰۰۰ لوکس بیشتر از ۲۰۰۰ لوکس بود (شکل ۱). همچنین کاهش میزان Y(II) و افزایش Y(NPQ) و Y(NO) تحت تنش سرما در شدت تابش بالا به مراتب شدیدتر از شدت تابش پایین بود (شکل ۲). یکی از دلایل چنین نتیجه‌ای که ممکن است در اثر تنش سرما باشد، کاهش فعالیت آنزیم روبیسکو و به‌دنبال آن عملکرد چرخه کالوین و تثبیت CO_2 و در نتیجه مصرف $NADPH,H^+$ به‌عنوان یکی از محصولات مرحله تابشی فتوسنتز در اثر تنش سرما است. در این حالت محصولات بخش روشنایی فتوسنتز (ATP و $NADPH,H^+$) مصرف نشده و حجم خزانه $NADP^+$ کاهش می‌یابد. در نتیجه الکترون برانگیخته به‌جای $NADPH^+$ به روی اکسیژن منتقل شده و تولید رادیکال آزاد می‌کند (Allen and Ort, 2001). در این شرایط افزایش شدت تابش باعث افزایش

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

تولید رادیکال آزاد شده و بازدارندگی تابشی و در نهایت افزایش آسیب به گیاه را به دنبال خواهد داشت. این نتایج با نتایج Skribanek و Boddi (۲۰۰۱) در گیاهچه‌های بلوط تحت تنش سرما همخوانی دارد.

افزایش فلورسانس حداقل و کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II در اثر تنش سرما در رقم BP شدیدتر از رقم ۰۳۲ بود، حال آنکه خاموشی غیرفتوشیمیایی در این شرایط در رقم ۰۳۲ افزایش بیشتری داشت (شکل ۳). افزایش Fv و کاهش Fv/Fm نشانگر بروز بازدارندگی تابشی در فتوسیستم II است (Goncalves *et al.*, 2007; Baker and Roosenqvist, 2004) و در ارقام متحمل نسبت به ارقام حساس، این دو پارامتر تحت تأثیر تنش‌های محیطی تغییرات کمتری نشان می‌دهند (Zlatev, 2009). همچنین افزایش بیشتر NPQ در رقم ۰۳۲ بیانگر توانایی بالاتر این رقم در دفع انرژی اضافی از طریق فرآیند غیرفتوشیمیایی می‌باشد.

از سوی دیگر، تنش سرما در هر دو رقم مورد مطالعه میزان Y(II) را کاهش و Y(NPQ) و Y(NO) را افزایش داد. هرچند کاهش Y(II) در رقم ۰۳۲ نسبت به رقم BP بیشتر بود ولی با این حال در رقم ۰۳۲ در مقایسه با رقم BP نسبت بیشتری از Y(II) کاهش یافته (حدود ۷۹ درصد)، توسط Y(NPQ) جایگزین شده و از افزایش بیشتر Y(NO) اجتناب شده است، در حالی‌که این نسبت در رقم BP کمتر (حدود ۷۳ درصد) بود (شکل ٤). بنابراین به‌نظر می‌رسد رقم ۰۳۲ نسبت بیشتری از انرژی مازاد خود را از طریق فعالیت چرخه گزانتوفیل منحرف نموده و تحت تنش سرما توانایی بالاتری در مدیریت انرژی مازاد خود داشته است. بنابراین می‌توان این رقم را به عنوان رقم متحمل‌تر نسبت به رقم BP تحت تنش سرما معرفی کرد.

همچنین در رقم ۰۳۲ با افزایش شدت تابش میزان کاهش Fm، Fv و Fv/Fm کمتر و میزان افزایش NPQ نسبت به رقم BP بیشتر بود (جدول ۳). از سوی دیگر در رقم ۰۳۲ در مقایسه با رقم BP، نسبت بیشتری از کاهش Y(II) در اثر افزایش Y(NPQ) جبران گردید (شکل ۵)، که این نتیجه نیز به نوبه خود بیانگر توانایی بالاتر رقم ۰۳۲ در هدر دادن انرژی مازاد خود از طریق فرآیندهای غیر مخرب و در نتیجه تحمل بالاتر آن نسبت به رقم BP می‌باشد. این نتایج با نتایج به‌دست آمده از اندازه‌گیری شاخص‌های فیزیولوژیکی در همین آزمایش (داده‌ها نشان داده نشده است) همبستگی و مطابقت دارد.

نتیجه‌گیری:

در مجموع نتایج نشان داد که حساسیت پارامترهای فلورسانس کلروفیل برگی در گیاهچه‌های سویا نسبت به تنش دمای پایین با افزایش شدت تابش افزایش می‌یابد. این موضوع می‌تواند به دلیل تشدید تولید رادیکال‌های آزاد و ایجاد بازدارندگی تابشی در حضور شدت‌های تابشی بالا باشد که در نهایت منجر به آسیب شدیدتر گیاه در شرایط مذکور خواهد شد. از میان دو رقم مورد مطالعه، رقم ۰۳۲ نسبت به رقم BP تغییرات کمتری را در افزایش فلورسانس حداقل (Fo) و کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) در اثر تنش سرما نشان داد، همچنین خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) در این شرایط در رقم ۰۳۲ افزایش بیشتری داشت. از سوی دیگر در رقم ۰۳۲ در مقایسه با رقم BP نسبت بیشتری از Y(II) کاهش یافته در اثر تنش سرما، توسط Y(NPQ) جایگزین شده و از افزایش بیشتر Y(NO) اجتناب شده است. بنابراین به‌نظر می‌رسد رقم ۰۳۲ نسبت بیشتری از انرژی مازاد خود را از طریق خاموشی غیرفتوشیمیایی و همچنین فعالیت چرخه گزانتوفیل منحرف نموده و تحت تنش سرما توانایی بالاتری در مدیریت انرژی مازاد خود داشته است. از این رو می‌توان رقم ۰۳۲ را به عنوان رقم متحمل‌تر در مقایسه با رقم BP تحت تنش سرما معرفی کرد.

تشکر و قدردانی:

بدین‌وسیله از مسئولین پژوهشکده ژنتیک و زیست‌فناوری کشاورزی طبرستان به خاطر حمایت‌های مالی جهت انجام این پژوهش تشکر و قدردانی می‌گردد.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

منابع:

احمدی، ع.، احسان زاده، پ. و جباری، ف. (۱۳۸۸) مقدمه‌ای بر فیزیولوژی گیاهی. جلد دوم، انتشارات دانشگاه تهران، تهران.

حسنی، ز.، پیردشتی، ه.، یعقوبیان، ی. و نوری م. ز. (۱۳۹۳) کاربرد تکنیک فلورسانس کلروفیل برای شناسایی ژنوتیپ‌های متحمل به سرمای هوا و آب در گیاه برنج (*Oryza sativa* L.). مجله سلول و بافت ۵: ۲۰۶-۱۹۵.

حسیبی، پ.، مرادی، ف. م. و نبی‌پور، ع. (۱۳۸۶) غربال کردن ژنوتیپ های برنج برای تحمل به تنش دمای پایین با استفاده از فلورسانس کلروفیل. مجله علوم زراعی ایران ۹: ۳۱-۱۴.

روستا، ح. ر. و سجادی‌نیا، ع. (۱۳۸۹) بررسی اثرات تنش سرما بر ریحان سبز، ریحان بنفش، گوجه فرنگی و کاهو با استفاده از تکنیک فلورسانس کلروفیل. تنش‌های محیطی در علوم زراعی ۳: ۸-۱.

صفاری، ر.، مقصودی مود، ع. ا. و صفاری و. ر. (۱۳۹۲) اثر تنش شوری بر فلورسانس کلروفیل و عملکرد دانه برخی ارقام آفتابگردان (*Helianthus annus* L.). مجله به زراعی نهال و بذر ۹: ۱۳۰-۱۰۹.

ممنوعی، ا. و سید شریفی، ر. (۱۳۸۹) بررسی اثر کمبود آب بر شاخص‌های فلورسانس کلروفیل و میزان پرولین در شش ژنوتیپ جو و رابطه آن با دمای آسمانه (Canopy) و عملکرد. زیست‌شناسی گیاهی ایران ۲: ۶۲-۵۱.

Adams, W. W., Demming-Adams, B., Verhoven, A. S. and Barker, D. H. (1995) Photoinhibition during winter stress-involvement of sustained xanthophylls cycle-dependent energy dissipation. Austoralian Journal of Plant Physiology 122: 261-267.

Allen, D. J. and Ort, D. R. (2001) Impact of chilling temperature on photosynthesis in warm climate plants. Trends in Plant Science 6: 36-42.

Araus, J. L., Amaro, T., Voltas, J., Nakkoul, H. and Nachit, M. M. (1998) Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under mediterranean conditions. Field Crops Research 55: 209-223.

Aro, E. M., Virgin, I. and Anderssen, B. (1993) Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. Biochimica et Biophysica Acta. 1143:113–134.

Baker, N. R. (2008) Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annual Review of Plant Biology 59: 89-113.

Baker, N. R. and Roosenqvist, E. (2004) Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities Journal of Experimental Botany 55: 1607-1621.

Behra, R. K., Mishra, P. and Choudhury, N. K. (2002) High irradiance and water stress induce alterations in pigment composition and chloroplast activities of primary wheat leaves. Journal of Plant Physiology 159: 967-973.

Bo, S. H., Jing, J., Weidong, Y., Yeyang, F. and Jieyan Z. (2009) QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in rice seedling under salt stress. Chinese Journal of Rice Science 23: 319-322.

Demmig-Adams, B. and Adams III, W. W. (1996) Xanthophyll cycle and light stress in nature, uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. Planta 198: 460–470.

Flexasa, J., Mariano Escalonaa, J., Evain, S., Gulıas, J. Moia, L., Osmond, C. B. and Medrano, H. (2002) Steady-state chlorophyll fluorescence (Fs) measurements as a tool to follow variations of net CO_2 assimilation and stomatal conductance during water-stress in C3 plants. Physiologia Plantarum 114: 231–240.

Fracheboud, Y., Haldimann, P., Leipner, J. and Stamp, P. (1999) Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). Journal of Experimental Botany 50: 1533-1540.

Gale, A., Csiszar, J., Tari, I. and Erdei, L. (2002) Changes in water chlorophyll fluorescence parameters under osmotic stress in wheat cultivars. In: Proceedings of the 7th Hungarian congress on plant physiology, Acta Biologica Szegediensis 46: 85-86.

Genty, B., Briantais, J. M. and Baker, N. R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and photochemical quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysca Acta 990: 87–92.

Goncalves, J. F. C., Santos, U. M., Nina, A. and Chevreuil, L. R. (2007) Energetic flux and performance index in copaiba (*Copaifera multijuga* Hayna) and mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedling grown under two irradiance environments. Brazilian Journal of Plant Physiology 19: 171-184.

Grafts-Brander, S. J. and Salvucci, M. E. (2002) Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. Plant Physiology 129: 1773-1780.

Hume, D. J. and Jackson, A. K. H. (1981) Frost tolerance in soybeans. Crop Science 21: 689-692.

Klughammer, C. and Schreiber, U. (2008) Complementary PSII quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]

plant physiology and plant stress. In: Plant Cell Compartments - Selected Topics. (ed. Schoefs B) Pp. 41-104.

Schreiber, U., Bilger, W., Hormann, H. and Neubauer, C. (1998) Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool. Basics and some aspects of practical relevance. In: Photosynthesis a comprehensive treatise. (ed. Raghavendra, A. S.) Pp. 320-336.

Skribanek, A. and Boodi, B. (2001) Light and cold-stress effects on the greening process in epicotyls and young stems of red oak (*Quercus rubra*) seedlings. Tree Physiology 21: 549–554.

Strauss, A. J., Kruger, G. H. J., Strasser, R. J. and Van Heerden, P. D. R. (2006) Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. Environmental and Experimental Botany 56: 147-157.

Streb, P., Aubert, S., Gout, E. and Bligny, R. (2003) Reversibility of cold- and light-stress tolerance and accompanying changes of metabolite and antioxidant levels in the two high mountain plant species *Soldanella alpina* and *Ranunculus glacialis*. Journal of Experimental Botany 54: 405-418.

Van Heerden, P. D. R., Tsimilli-Michael, M., Kruger, G. H. J. and Strasser, R. J. (2003) Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO_2 assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. Physiologia Plantarum 117: 476-491.

Wang, C. Y. and Adams, D. O. (1980) Ethylene production by chilled cucumbers (*Cucumis sativus* L.). Plant Physiology 66: 841- 843.

Yaman, K., Kawasaki, M., Taniguchi, M. and Miyake, H. (2008) Correlation between chloroplast ultrastracture and chlorophyll fluorescence characteristics in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) grown under salinity. Plant Production Science 11: 139 - 145.

Zamski, E., and Schaffer, A., (1996) Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source–Sink Relationships. M. Dekker, New York.

Zlatev, Z. (2009) Drought-induced changes in chlorophyll fluorescence of young wheat plants. Biotechnology and Biotechnological Equipment 23: 438-441.

Zlatev, Z. and Yordanov, T. (2004) Effect of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. Bulgarian Journal of Plant Physiology 30: 3-18.

PAM fluorometry and the saturation pulse method. PAM Application Notes 1: 27-35.

Koerner, C. (2003) Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2th Ed. Heidelberg, Berlin.

Kramer, D. M., Johnson, G., Kiirats, O. and Edwards, G. E. (2004) New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. Photosynthesis Research 79: 209–218.

Laz´ar, D. (1999) Chlorophyll a fluorescence induction. Biochimica et Biophysica Acta 1412: 1–28.

Lee, D. G., Ahsan, N., Lee, S. H., Kang, K. Y., Lee, J. J. and Lee, B. H. (2007) An approach to identify cold-induced low-abundant proteins in rice leaf. Comptes Rendus Biologies 330: 215-225.

Li, G. M., Liu, B. B., Wu, Y. and Zou, Z. R. (2008) Interactive effects of drought stresses and elevated CO_2 concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings. Journal of Integrative Plant Biology 50: 1307-1317.

Li, X. G., Duan, W., Meng, Q. W. and Zou, Q. (2004) The function of chloroplastic NAD (P) H dehydrogenase in tobacco during chilling stress under low irradiance. Plant Cell Physiology 45: 103-108.

Maxwell, K. and Johnson, G. N. (2005) Chlorophyll fluorescence-a practical guide. Journal of Experimental Botany 51: 659-668.

Mehta, P., Jajoo, A., Mathur, S. and Bharti, S. (2010) Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves. Plant Physiology and Biochemistry 48:16-20.

Ommen, O. E. and Donnelly, A. (1999) Chlorophyll content of spring wheat flag leaves grown under elevated Co_2 concentrations and other environmental stresses within the "ESPACE- wheat" project. European Journal of Agronomy 10: 197-203.

Ort, D. R. (2002) Chilling-induced limitations on photosynthesis in warm climate plants: contrasting mechanisms. Environmental Control in Biology 40: 7-18.

Ort, D. R. and Baker, N. R. (2002) A photoprotective role for O_2 as an alternative electron sink in photosynthesis. Current Opinion in Plant Biology 5: 193–198.

Pan, Y., Wang, W., Zhao, X., Zhu, L., Fu, B. and Li, Zh. (2011) DNA methylation alteration of rice in response to cold stress. Plant Omics Journal 4: 364- 369.

Rohacek, K., Soukupova J. and Bartak, M. (2008) Chlorophyll fluorescence: A wonderful tool to study

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2026-11-19]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1394.4.12.6.6]