دانشگاه شهید چمران اهواز

دانشکده کشاورزی

۹۲۳۰۹۱۱

پایان نامه دکتری زراعت

گرایش فیزیولوژی گیاهان زراعی

عنوان :

بررسی برخی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل به گرما در دوره پر شدن دانه در گندم

اساتید راهنما:

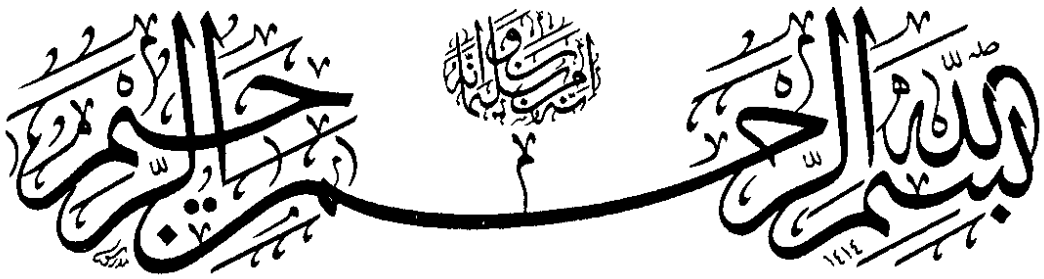
دکتر مجید نبی‌پور

دکتر موسی مسکرباشی

نگارنده :

مهرو مجتبایی زمانی

شهریور ۱۳۹۲


بسم الله الرحمن الرحيم
إنه من سليمان وإنه
١٤١٤

تقدیم به

پسرم پارسا

چراکه وقتی که صرف برگ برگ این رساله شد، متعلق به او بود

سپاسگزاری

به‌نام مهربان‌ترین و سپاس و ستایش او را که به پشتوانه لطفش تا این جایگاه رهنمون شدم.
در شکل‌گیری این پژوهش عزیزانی همواره راهنما و همراهم بودند که سپاس خود را نثارشان می‌کنم:

آقایان دکتر مجید نبی‌پور و دکتر موسی مسکرباشی اساتید راهنمای ارجمندم که همواره از حمایت و راهنمایی ایشان بهره برده‌ام.

کارکنان و کارشناسان محترم گروه زراعت و باغبانی در بخش مزرعه، گلخانه و آزمایشگاه، سرکار خانم مهندس راهداریان و امینی، آقایان مهندس جوانمردی، عامری، پورقاسمی و آقای طاهری به دلیل همکاری‌های صمیمانه ایشان در طول مدت اجرای این پژوهش.

خانم مهندس کبری نوری و آقای مهندس امیرحسین اکبری که در طول مدت انجام تحقیق همواره یار و یاور اینجانب بوده و از هیچ‌گونه کمکی کوتاهی نفرمودند.

خانواده عزیز و بزرگوارم که همواره مشوق من در طول تحصیل بوده‌اند و از حمایت و کمک‌های بی‌دریغشان در طول مدت انجام تحقیق بهره‌مند بوده‌ام.

همسرم که در طی تمامی مراحل اجرای این تحقیق حضوری موثر داشت و بی‌شک بدون حمایت و یاری او این پژوهش با موفقیت به پایان نمی‌رسید.

چکیده

نام خانوادگی: مجتبایی زمانی	**نام:** مهرو	**شماره دانشجویی:** ۸۶۳۰۹۰۱
عنوان پایان نامه: بررسی برخی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تحمل به گرما در دوره پر شدن دانه در گندم		
اساتیدراهنما: دکتر مجید نبی‌پور و دکترموسی مسکرباشی		
درجه تحصیلی: دکتری	**رشته:** زراعت	**گرایش:** فیزیولوژی گیاهان زراعی
دانشگاه : شهید چمران	**دانشکده:** کشاورزی	**گروه :** زراعت و اصلاح نباتات
تاریخ فارغ التحصیلی : شهریور ماه۱۳۹۲		**تعداد صفحه:**۱۸۷

کلید واژه ها : تنش گرمای انتهای فصل، رشد دانه، عملکرد کوانتومی فتوسیستم دو، پایداری غشاء، انتقال مجدد، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی، گندم

به منظور بررسی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی تضمین کننده عملکرد دانه در شرایط تنش گرما طی دوره پر شدن دانه، چهار آزمایش مختلف طی سال‌های ۸۹ و ۹۰ در مزرعه و فیتوترون دانشکده کشاورزی دانشگاه چمران اهواز طراحی و اجرا شد. در آزمایش اول ده ژنوتیپ گندم نان بهاره میان‌رس (چمران، فلات، افلاک، اترک، دز، کویر، S-78-11، داراب ۲، پیشتاز و S-83-3) در دو تاریخ کاشت مناسب (۲۲ آبان‌ماه) و تاخیری (اول دی‌ماه) در محیط مزرعه به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی در سه تکرار کشت شدند. در آزمایش دوم که در همان سال به صورت گلدانی اجرا شد، ژنوتیپ‌های مذکور در سه تکرار در قالب طرح بلوک کامل تصادفی کشت شدند. ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی هر ژنوتیپ، گلدان‌ها به دو فیتوترون مجزای بدون تنش (در طی ۱۰ ساعت تاریکی ۱۶درجه سانتیگراد و در طی ساعات روشنایی بمدت ٤ ساعت ۲۵درجه سانتیگراد و بمدت ۵ ساعت قبل و بعد از آن ۲۱ درجه سانتیگراد) و تنش گرما (در طی ساعات تاریکی ۲۵درجه سانتیگراد و در طی ساعات روشنایی بمدت ٤ ساعت ۳۷ درجه سانتیگراد و قبل و بعد از آن ۳۱درجه سانتیگراد) منتقل شدند و تا زمان رسیدگی در همین شرایط باقی ماندند. صفات مورد ارزیابی در هر دو آزمایش شامل عملکرد دانه و اجزای آن، مولفه‌های فلورسانس کلروفیل، محتوی نسبی کلروفیل، توانایی ذخیره‌سازی کربوهیدرات محلول در ساقه (وزن خشک، وزن مخصوص و طول ساقه، غلظت و محتوی کربوهیدرات محلول در ساقه)، انتقال مجدد ذخایر ساقه به دانه و روند رشد دانه بود که در آزمایش مزرعه‌ای علاوه بر صفات مذکور فتوسنتز و تبادلات گازی و محتوی آب نسبی نیز اندازه‌گیری شد. در تاریخ کاشت تاخیری متوسط حداکثر درجه حرارت طی دوره پر شدن دانه ۳۲/۷ درجه سانتیگراد بود و به طور میانگین درصد کاهش عملکرد دانه در واحد سطح ۱۹/۸۷ درصد بدست آمد. این کاهش در مقایسه با درصد کاهش عملکرد دانه سنبله اصلی (به طور میانگین ۳۱/٦۱ درصد) در شرایط تنش گرمای اعمال شده در فیتوترون با حداکثر درجه حرارت ۳۷ درجه سانتیگراد بسیار کمتر بود. در تاریخ کاشت تاخیری، کاهش در دو جزء تعداد دانه در سنبله و وزن هزار دانه از عوامل تعیین کننده کاهش درعملکرد دانه بود. در مقابل در شرایط تنش گرمای شدید، بیشترین تاثیر منفی تنش گرما بر وزن دانه وارد شد. با افزایش دما در دوره پر شدن دانه به دلیل تاخیر در کاشت، سرعت فتوسنتز خالص برگ پرچم ژنوتیپ‌های مورد بررسی از ۱۱ تا ۲۹/۵ درصد کاهش یافت. کاهش در فتوسنتز همراه با کاهش در هدایت مزوفیلی، افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ی و افزایش هدایت روزنه‌ای بود و فقط در دو ژنوتیپ فلات و S-78-11 که تاخیر در کاشت منجر به کاهش هدایت روزنه‌ای شد، بسته شدن روزنه‌ها عامل تعیین‌کننده‌ایی در کاهش فتوسنتز بود. در سایر ژنوتیپ‌ها عوامل غیر روزنه‌ای در کاهش فتوسنتز نقش داشت. در شرایط تنش گرمای ملایم در محیط مزرعه در اثر تاخیر در کاشت کاهش در مولفه‌های ΦPSII و F'v/F'm همراه با افزایش در NPQ بود و بدلیل افزایش حفاظت نوری، مولفه Fv/Fm با وجود کاهش معنی‌دار در محدوده نرمال باقی ماند. در شرایط تنش گرمای شدید اعمال شده در فیتوترون در مولفه‌های ΦPSII و F'v/F'm کاهش قابل توجهی مشاهده شد و مقادیر NPQ هرچند غیر معنی‌دار کاهش یافت. با گذشت زمان و طولانی شدن دوره تنش مولفه Fv/Fm نیز کاهش یافت. در واقع، در شرایط تنش گرمای ملایم، کاهش مشاهده شده در فتوسنتز بیشتر بدلیل محدودیت‌های متابولیکی بود و حساسیت مولفه Fv/Fm در این شرایط دمایی بسیار اندک بود. ولی در شرایط تنش گرمای شدید، حساسیت زنجیره انتقال الکترون و مولفه Fv/Fm در ژنوتیپ‌های حساس افزایش یافت. با توجه به رتبه‌بندی متفاوت ژنوتیپ‌ها در محیط‌های مختلف آزمایشی و اثر متقابل معنی‌دار تاریخ کاشت در ژنوتیپ و اثر متقابل معنی‌دار محیط در ژنوتیپ (با طولانی شدن دوره تنش)،

مولفه‌های فلورسانس کلروفیل به تنهایی معیار مناسبی برای گزینش ارقام در تحمل به گرما نبودند. در شرایط تنش گرمای ناشی از تاخیر در کاشت ، انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ساقه به طور میانگین ۲۹ درصد و کارایی این انتقال به طور میانگین ۳۳ درصد افزایش یافت. در شرایط تنش گرمایی اعمال شده در فیتوترون نیز به طور میانگین میزان انتقال کربوهیدرات محلول ٦۰ درصد و کارایی این انتقال ٦٦ درصد نسبت به تیمار دمایی بدون تنش افزایش داشت. حداکثر وزن مخصوص ساقه با حداکثر غلظت کربوهیدرات در ساقه و مقدار انتقال مجدد کربوهیدرات از ساقه به دانه ارتباط معنی‌داری داشت و صفت مناسبی برای گزینش ژنوتیپ‌هایی با بیشترین تجمع و انتقال ذخایر ساقه به دانه شناخته شد. تعداد دانه در سنبله اصلی در هر دو تاریخ کاشت در محیط مزرعه و هر دو تیمار دمایی در فیتوترون با انتقال مجدد کربوهیدرات همبستگی مثبت معنی‌داری داشت که نشان دهنده تاثیر قدرت مخزن بر افزایش انتقال مجدد از ساقه بود. طول دوره پر شدن دانه در هر دو آزمایش کاهش معنی‌داری یافت ولی واکنش سرعت پرشدن بسته به شدت تنش و نوع ژنوتیپ متفاوت بود. در تاریخ کاشت تاخیری سرعت پر شدن دانه در مرحله خطی در مقایسه با تاریخ کاشت مناسب به طور معنی‌داری افزایش یافت و در شرایط تنش گرمای شدید در مقایسه با دمای بدون تنش در برخی ژنوتیپ‌ها تغییری نکرده و در برخی افزایش یافت. در شرایط تنش گرمای ملایم در مزرعه، افزایش در سرعت پرشدن دانه به تنهایی مانع از کاهش عملکرد دانه نشد و طول دوره پر شدن دانه و تداوم تجمع مواد فتوسنتزی در دانه از اهمیت بالاتری برخوردار بود. در مقابل، در شرایط تنش گرمای شدید با توجه به توقف زودهنگام تجمع ماده خشک، توانایی افزایش در سرعت پر شدن دانه و پایا نگهداشتن فعالیت های متابولیکی تسریع شده برای مدت طولانی تر در شرایط دشوار که منجر به قدرت بیشتر در جذب مواد فتوسنتزی می شود از اهمیت بالایی برخوردار بود. سومین آزمایش انجام شده آزمون پایداری غشاء در برابر گرما بود که در دو مرحله دو برگی و گرده‌افشانی هر ده ژنوتیپ مذکور در محیط فیتوترون به اجرا درآمد و ارتباط آن با نتایج عملکرد حاصل از دو آزمایش قبلی بررسی شد. نتایج پایداری غشاء در برابر گرما در هر دو مرحله رشدی گیاهچه‌ای و گلدهی با هم مرتبط بودند. بین عملکرد دانه در واحد سطح و استحکام غشاء در برابر گرما در هر دو مرحله دو برگی و گرده‌افشانی همبستگی مثبت معنی‌دار و بین درصد کاهش عملکرد با پایداری غشاء در برابر گرما همبستگی منفی معنی‌داری بدست آمد. از این رو با استفاده از نتایج این آزمون روی گیاهچه‌ها، می‌توان میزان تحمل به گرما در گیاهی که کاملاً توسعه یافته است را پیش‌بینی کرد. در چهارمین آزمایش، فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدانی آسکوربات پراکسیداز و کاتالاز و میزان پراکسیداسیون اسیدهای چرب غشاء همراه با مولفه‌های فلورسانس کلروفیل، محتوی نسبی کلروفیل و روند رشد دانه در ارقام دز، چمران، افلاک و داراب ۲ اندازه‌گیری شد. در این آزمایش شرایط اعمال تنش مشابه با آزمایش دوم بود، با این تفاوت که تنش گرما از ۷ روز بعد از گرده‌افشانی هر ژنوتیپ اعمال شد. پس از اعمال تنش گرما فعالیت ویژه آنزیم کاتالاز در ارقام مورد بررسی افزایش یافت. ولی در ۱۰ روز بعد از اعمال تنش، درحالی‌که فعالیت آنزیم کاتالاز در دو رقم چمران و افلاک در شرایط تنش در مقایسه با دمای بدون تنش بیشتر بود، فعالیت همین آنزیم در رقم دز بدون تغییر ماند و در رقم داراب ۲ کاهش یافت. بین دو تیمار دمایی از لحاظ فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز تا ۷ روز بعد از اعمال تنش گرما تفاوت معنی‌داری مشاهده نشد و با گذشت زمان در هر دو تیمار دمایی فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز کاهش یافت که این کاهش در تیمار تنش گرما بیشتر بود. تنش گرما منجر به تسریع در تجزیه کلروفیل، کاهش کارایی انتقال الکترون و افزایش میزان مالون‌دآلدئید نسبت به دمای بدون تنش شد. به طور کلی در این تحقیق ژنوتیپ‌های مورد بررسی بسته به شدت تنش واکنش متفاوتی به تنش گرما داشتند. در آزمایش انجام شده در محیط مزرعه، از لحاظ عملکرد در واحد سطح اترک متحمل‌ترین رقم شناخته شد، ارقام چمران، کویر، دز، فلات و افلاک از ارقام نیمه متحمل و لاین‌های S-78-11 و S-83-3 و ارقام داراب ۲ و پیشتاز حساس شناخته شدند در آزمایش انجام شده در محیط فیتوترون با تنش شدید گرما از لحاظ عملکرد دانه در سنبله اصلی بر اساس شاخص حساسیت به تنش ارقام اترک، افلاک، دز ، چمران و لاین S-83-3 از ارقام نیمه متحمل و لاین S-78-11 و ارقام کویر، پیشتاز، داراب ۲ و فلات حساس شناخته شدند. در دومین آزمایش انجام شده در فیتوترون نیز ارقام دز و چمران نیمه متحمل و ارقام افلاک و داراب ۲ حساس شناخته شدند. برخی از ژنوتیپ‌ها (چمران و افلاک) با حفظ سطح سبز و تداوم فتوسنتز و برخی با انتقال بیشتر ذخایر ساقه به دانه (اترک و دز)، از رشد دانه در شرایط تنش گرما پشتیبانی کردند. در شرایط تنش گرمای شدید با توجه به توقف زودهنگام تجمع ماده خشک، ژنوتیپ‌هایی قادر به تحمل تنش گرما بودند که توانستند با رشد سریعتر دانه و حفظ ثبات سرعت فعالیت‌های متابولیکی و بیوشیمیایی در دانه، در فرصتی کوتاه نیاز دانه را تامین کنند.

فصل اول

مقدمه و هدف

۱-۱- مقدمه

گندم غله‌ای پرمصرف با ارزش غذایی بالا، بدلیل طیف نسبتاً وسیع سازگاری به شرایط مختلف آب و هوایی در مقایسه با سایر گیاهان زراعی در سطح وسیع‌تری کشت می‌شود. این گیاه بخاطر نقش مهمی که در عرصه سیاسی و اقتصادی کشورها به خصوص کشورهای در حال توسعه ایفا می‌کند، یک محصول استراتژیک در تمام دنیا به حساب می‌آید. در حدود ۲۱۷ میلیون هکتار از اراضی جهان به کشت گندم اختصاص یافته و میزان تولید سالیانه آن در حدود ٦۷۵ میلیون تن است (فائو[1]، ۲۰۱۲). تقاضای جهانی گندم در نتیجه رشد سریع جمعیت، درحال افزایش است. مطالعات موسسه بین‌المللی تحقیقات سیاست غذایی[2] (IFPRI) نشان داد که تقاضای جهانی گندم از ۵۵۲ میلیون تن در سال ۱۹۹۳ به ۷۷۵ میلیون تن در سال ۲۰۲۰ خواهد رسید (هد و همکاران[3]، ۱۹۹۹). از طرفی در کشورهای در حال توسعه تا سال ۲۰۵۰ نیاز به گندم درحدود ٦۰ درصد افزایش خواهد یافت. همزمان، بر اساس برآوردها، بدلیل افزایش متوسط درجه حرارت ناشی از تغییرات نامطلوب اقلیمی، تولید گندم در کشورهای در حال توسعه (که حدود ٦٦ درصد از کل گندم جهان را تولید می‌کنند) ۲۰ تا ۳۰ درصد کاهش خواهد یافت. از این‌رو در غیاب راهکارهای جدید جهت افزایش تولید گندم، قیمت گندم تا سال ۲۰۵۰ برای مصرف‌کنندگان در حدود ۲۰ برابر افزایش می‌یابد (بی‌نام[4]، ۲۰۱۱).

تنش گرما طی نمو زایشی، محدودیت اصلی در تولید گندم در اکثر نواحی کشت گندم در جهان است (گیبسون و پائولسون[5]، ۱۹۹۹). در نواحی مدیترانه‌ای از جمله ایران وقوع تنش گرما بعد از گرده‌افشانی، بدلیل وقوع دوره‌های کوتاه با دمای زیاد (بیش از ۳۵ درجه سانتی‌گراد) در طی دوره پرشدن دانه گندم و یا تاخیر در کشت و مصادف شدن دوره پرشدن دانه با دمای زیاد پایان فصل کشت منجر به کاهش عملکرد دانه گندم می‌شود. بر اساس گزارش وزارت جهاد کشاورزی در سال زراعی۸۹-۱۳۸۸، سطح برداشت شده گندم در ایران در این سال در حدود ۷ میلیون هکتار برآورد شد که ۳٦/٦ درصد آن آبی و ٦۳/٤ درصد آن دیم بوده است. از کل اراضی

[1]- Food and Agriculture Organization
[2]- International Food Policy Research Institute
[3]- Hede *et al*.
[4]- Anonymous
[5]- Gibson and Paulsen

گندم برداشت شده در کشور، ۹/۹ درصد آن به خوزستان تعلق داشته که بیشترین سطح در مقایسه باسایر استان‌ها بوده‌است. در این سال میزان تولید گندم در کشور در حدود ۱۳/۵ میلیون تن برآورد شد که ۵۰/۹ درصد از کل تولید گندم به هفت استان خوزستان، فارس، خراسان رضوی، گلستان، کرمانشاه، کردستان و همدان تعلق داشت (آمارنامه کشاورزی، ۱۳۸۹). از بین استانهای ذکر شده در بخش‌هایی از خوزستان، فارس، خراسان وگلستان احتمال وقوع تنش گرما در دوره پرشدن دانه وجود دارد که با توجه به شدت تنش، قادر است تولید گندم در کشور را به‌طور قابل توجهی متاثر سازد (علیخانی و همکاران، ۱۳۸٦). در مناطق جنوبی از جمله خوزستان تنش گرمای انتهای فصل منجر به کاهش ۵ تا ٤۰ درصد عملکرد دانه گندم می‌شود (مشتطی و همکاران، ۱۳۸۹ به نقل از کمالی و دویلر، ۲۰۰۸). دمای بهینه برای دوره پر شدن دانه گندم بطور متوسط ۲۰ درجه سانتیگراد است (پورتر و گاویس[1]، ۱۹۹۹). مزارع گندم استان خوزستان تا مرحله ظهور سنبله از وضعیت خوبی از نظر شرایط رشد برخوردار می‌باشند به نحوی که پیش‌بینی تولید همواره رضایت بخش توصیف می‌شود. از اواسط اسفندماه به بعد با افزایش درجه حرارت، رشد و نمو دچار اختلال گشته و میزان عملکرد بالفعل به کمتر از حد مورد انتظار تقلیل می‌یابد (رادمهر و همکاران، ۱۳۸۳). علاوه بر احتمال افزایش ناگهانی درجه حرارت در اسفند ماه، تاخیر در کاشت و مصادف شدن مراحل گرده‌افشانی و پر شدن دانه با افزایش شدید درجه حرارت در فروردین ماه (جدول ۱-۱) منجر به کاهش شدید عملکرد دانه در این منطقه می‌شود.

استراتژی‌های کاربردی برای بهبود تحمل به تنش گرما در گندم بکارگیری ابزارهای اصلاحی، مولکولی و برنامه‌های مدیریت زراعی است. رعایت تاریخ کاشت، کاربرد کودهای حاوی نیتروژن، فسفر و پتاس در شرایط تنش ملایم و مدیریت آب از جمله راهکارهای به‌زراعی برای برطرف کردن یا کاهش دادن اثرات تنش دمایی طی دوره پر شدن دانه بشمار می‌روند (فاروق و همکاران[2]، ۲۰۱۱). شناسایی ژنوتیپ‌های ویژه با مجموعه‌ای از صفات مطلوب با قابلیت توارث بالا نیز راهکاری به‌نژادی بحساب می‌آید (رینولدز و همکاران[3]، ۱۹۹٤). توانایی گیاه در غلبه بر تنش گرما بین ژنوتیپ‌ها متفاوت است و از این رو شناسایی تحمل ذاتی ژنوتیپ‌ها با

[1]- Porter and Gawith
[2]- Farooq *et al*.
[3]- Reynolds *et al*.

اهمیت است. ژنوتیپ‌های متحمل به دمای زیاد، با حفظ فتوسنتز، حفظ محتوی کلروفیل، ذخایر بالای کربوهیدرات ساقه و عملکرد بالا از طریق دانه‌بندی بیشتر، کارایی بالا در سنتز نشاسته در دانه، وزن دانه بیشتر و طولانی شدن دوره پرشدن دانه حتی در دمای بالا به این مهم دست می‌یابند (هایس و همکاران[1]، ۲۰۰۷). به طور کلی پایداری منابع آسیمیلات (منبع قوی) و سیستم پایدار در مصرف این منابع (مخزن قوی)، موثرترین روش در بهبود عملکرد در شرایط تنش گرما است (یانگ و همکاران[2]، ۲۰۰۲).

توانایی گیاهان در حفظ کلروفیل در شرایط تنش، تحت عنوان ویژگی سبزمانی شناخته شده و شناسایی گیاهانی با این صفت به تولید ارقام جدید گندم و بهبود تحمل به تنش گرما کمک می‌کند (رینولد و همکاران، ۱۹۹٤). به‌هرحال وقتی فتوسنتز جاری در اثر تنش گرما مختل می‌شود تنها جایگزین اصلی منبع کربن برای پر شدن دانه، انتقال مجدد ذخایر ساقه است. وجود ذخایر بالای ساقه و پایین بودن انتقال این ذخایر به دانه در شرایط تنش گرما می‌تواند از دلایل کاهش تجمع نشاسته در دانه بحساب آید (فوکار و همکاران[3]، ۱۹۹۸b). کاهش مقدار نشاسته در

جدول ۱-۱- وضعیت دمایی (حداکثر درجه حرارت) در اسفند و فروردین ماه سال‌های زراعی ۱۳۹۱-۱۳۸۳ در شهر اهواز (بر اساس آمار سازمان هواشناسی کشور)

	اسفند		فروردین	
	تعداد روز با حداکثر درجه حرارت		تعداد روز با حداکثر درجه حرارت	
سال زراعی	بیش از ۲۵ درجه سانتیگراد	بیش از ۳۰ درجه سانتیگراد	بیش از ۳۰ درجه سانتیگراد	بیش از ۳۵ درجه سانتیگراد
۱۳۸۳-۸٤	۱۲	۰	۲۰	۵
۱۳۸٤-۸۵	۲۱	۳	۱۹	۵
۱۳۸۵-۸٦	۱٤	۰	۱۱	۲
۱۳۸٦-۸۷	۱۹	۷	۳۱	۱۳
۱۳۸۷-۸۸	۱۸	٦	۱۵	۰
۱۳۸۸-۸۹	۱۷	۱۱	۲٤	۵
۱۳۸۹-۹۰	۱۲	۰	۲۲	۳
۱۳۹۰-۹۱	۷	۰	۲۳	۳

[1]- Hays *et al.*
[2]- Yang *et al.*
[3]- Fokar *et al.*

دانه های گندم در معرض تنش گرمای شدید بعد از گرده‌افشانی، بیشتر ناشی از کاهش مقدار تبدیل ساکارز به نشاسته است تا محدودیت تامین ساکارز برای سنبله یا موجودی ساکارز در آندوسپرم. مطالعات بیوشیمیایی بیوسنتز نشاسته در دانه گندم در حال تکامل، حاکی از آن است که دمای بالا سطح متابولیت‌ها و فعالیت آنزیم‌های مرتبط با این مسیرها را کاهش می‌دهد (هورکمن و همکاران[1]، ۲۰۰۳) . شناحت مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و مولکولی مرتبط با تحمل به گرما و تشخیص روش های غربالگری، در بهبود گیاهان در تحمل به گرما حیاتی است. عملکرد و اجزای عملکرد در شرایط تنش هنوز ابزارهای بسیار مفیدی برای ارزیابی تنش هستند (اوزکان و همکاران[2]، ۱۹۹۸). تاکنون چندین مولفه فیزیولوژیکی مرتبط با تحمل تنش گرما از جمله؛ سرعت فتوسنتز (هاردینگ و همکاران[3]، ۱۹۹۰)، حفظ غلظت کلروفیل (رینولد و همکاران، ۱۹۹٤)، هدایت روزنه‌ای ، افت دما کنوپی (رینولد و همکاران، ۱۹۹۸)، پایداری غشاء سلولی در برابر گرما (فوکار و همکاران، ۱۹۹۸a) ، فلورسانس کلروفیل (موفات و همکاران[4]، ۱۹۹۰) و انتقال ذخایر ساقه (بلوم و همکاران[5]، ۱۹۹٤) مورد توجه قرار گرفته است. مکانیسم دفاعی آنتی‌اکسیدانی، بخشی از سازگاری به تنش گرما است و قدرت این مکانیسم با کسب تحمل به گرما مرتبط است (سایرام و همکاران[6]، ۲۰۰۰). در سطح سلولی و مولکولی، سنتز پروتئین‌های شوک حرارتی در جلوگیری و یا به حداقل رساندن اثرات سوء دمای بالا ضروری است (رامپینو و همکاران[7]، ۲۰۰۹). بعضی از پروتئین های شوک حرارتی می توانند پروتئین‌های نشانگر در تحمل به گرما باشند و تشخیص چنین پروتئین‌های نشانگری اصلاحگران را در تولید سریعتر ارقام متحمل یاری می‌کند.

با توجه به اهمیت تنش گرمای انتهای فصل در شرایط آب و هوایی خوزستان، مطالعات ارزشمندی در رابطه با تاثیر این تنش بر عملکرد دانه، اجزای آن و برخی صفات فیزیولوژیک انجام شده است (رادمهر و همکاران، ۱۳۸۳؛ مشتطی و همکاران، ۱۳۸۹؛ روشنفکر و همکاران، ۱۳۹۰ و مدحج و همکاران، ۱۳۹۰). ولی در مطالعات انجام شده، بر سازوکارهای فیزیولوژیکی و

[1]- Hurkman *et al*.
[2]- Ozkan *et al*.
[3]- Harding *et al*.
[4]- Moffatt *et al*.
[5]- Blum *et al*.
[6]- Sairam *et al*.
[7]- Rampinoa *et al*.

مولکولی تضمین کننده عملکرد دانه گندم ارقام مورد کشت در این منطقه در شرایط تنش گرمای آخر فصل تمرکز کمتری صورت گرفته و به منظور غربال ژنوتیپ‌های متحمل از معیارهای عملکرد و اجزای عملکرد در شرایط مزرعه استفاده شده است در حالیکه بر اساس توصیه سیمیت قابل اعتمادترین نتیجه‌گیری می‌تواند بر مبنای مقایسه نتایج شرایط مزرعه‌ای و شرایط کنترل شده و با استفاده از معیارهای مختلفی نظیر پایداری غشاء در برابر گرما، فلورسانس کلروفیل، دمای کنوپی ، توانایی تجمع و انتقال ذخایر ساقه به دانه در حال رشد و بررسی همبستگی موارد مذکور با عملکرد باشد (رینولدز، ۲۰۰۲). افزایش تدریجی دمای کره زمین در سال‌های اخیر، افزایش جمعیت، امنیت غذایی و طرح‌های ملی جهت خودکفایی محصول گندم در کشور، بر اهمیت توسعه ژنوتیپ‌های گندم با عملکرد بیشتر در شرایط دمای بالا طی مرحله زایشی می‌افزاید. ازاین‌رو شناخت سازوکارهای فیزیولوژیکی و مولکولی دخیل در غلبه گیاه گندم بر تنش حرارتی امری ضروری است. در این تحقیق با شناسایی راهکارهای فیزیولوژیکی مختلفی که ژنوتیپ‌های متحمل برای مقابله با تنش گرما استفاده می‌کنند و علاوه بر آن با بررسی برخی معیارهای گزینشی به منظور غربال ژنوتیپ‌های متحمل که جایگزین مناسبی برای معیار عملکرد باشند به این مهم توجه ویژه شده است.

۱-۲- اهداف

۱. بررسی تفاوت‌های فیزیولوژیکی در ژنوتیپ‌های گندم مورد آزمایش و شناخت برخی سازوکارهای تحمل نسبت به دمای بالا در این ژنوتیپ‌ها. ۲. ارزیابی مولفه‌های فیزیولوژیکی به منظور غربال ژنوتیپ‌های متحمل در شرایط مزرعه و محیط کنترل شده. ۳. بررسی ژنوتیپ‌های مختلف از لحاظ میزان تجمع، انتقال و کارایی انتقال ذخایر ساقه و چگونگی پاسخ این ژنوتیپ‌ها به شرایط تنش گرما. ٤. بررسی تاثیر دما بر فرآیندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی رشد و پرشدن دانه در ژنوتیپ‌های مورد آزمایش. ۵. شناسایی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی و مولکولی تضمین کننده عملکرد دانه در شرایط تنش گرمای انتهای فصل در ژنوتیپ‌های متحمل.

فصل دوم

مروری بر منابع

۲-۱- مقدمه

تغییرات اقلیمی و پدیده گرمایش جهانی پیامدهای قابل توجهی بر تولید محصولات زراعی دارد (پورتر و گاویس، ۱۹۹۹). بر اساس مدل‌های پیش‌بینی اقلیمی جهانی تا پایان قرن جاری متوسط دمای محیط بین ۱/۸ تا ۵/۸ درجه سانتیگراد افزایش می‌یابد (فاروق و همکاران، ۲۰۱۱). دمای بهینه برای دوره پرشدن دانه گندم بطور متوسط ۲۰ درجه سانتیگراد (۲۲°C-۱۹) است (پورتر و گاویس، ۱۹۹۹) و به ازای یک درجه سانتیگراد بالاتر از دمای بهینه، عملکرد دانه ٤-۳ درصد کاهش می‌یابد (چاودهری و واردلاو[1]، ۱۹۷۸). تنش دمای زیاد یا بصورت ممتد و ملایم است که دما بطور ملایم افزایش و به ۳۲ درجه سانتیگراد می‌رسد و یا بصورت شوک حرارتی بطور سریع ولی نسبتاً کوتاه درجه حرارت محیط به ۳۳ درجه سانتیگراد و بیشتر می‌رسد (یانگ و همکاران، ۲۰۰۲ به نقل از پائولسن،۱۹۹٤). تنش گرما بسیاری از عملکردهای سلولی را متاثر می‌سازد. دمای زیاد، سیالیت غشاء را تغییر داده و عملکرد آن را مختل می‌سازد. اختلال در سازوکارهای اساسی غشاء سلولی می‌تواند فعالیت‌های فتوسنتزی و تنفسی را متاثر کرده و حتی توانایی غشاء پلاسمایی را در حفظ شیره سلولی کاهش می‌دهد (فوکار و همکاران، ۱۹۹۸) در بسیاری موارد تنش گرما با تغییر ماهیت آنزیم، عملکرد آن را مختل می‌کند. تخریب پروتئین و غشاء ناشی از تنش گرما منجر به افزایش اکسیژن فعال می‌شود که تنش اکسایشی را بدنبال دارد. تنش گرما همچنین منجر به مرگ سلولی می‌شود. در مجموع این اثرات زیان بار منجر به کاهش فتوسنتز، کاهش انتقال مواد پرورده و پیری زودهنگام، عدم تکامل دانه، کاهش وزن دانه و مقدار نشاسته دانه، کاهش عملکرد آرد و کیفیت خمیر می‌شوند (هایس و همکاران، ۲۰۰۷).

۲-۲- تاثیر تنش گرمای پس از گرده‌افشانی بر عملکرد دانه و صفات وابسته به آن

تنش گرما طی دوره پر شدن دانه منجر به کاهش عملکرد دانه گندم از طریق کاهش تعداد دانه، وزن دانه و یا هر دو مورد می‌شود (واردلاو و همکاران[2]، ۱۹۸۹؛ تاشیرو و واردلاو[3]، ۱۹۹۰ و گیبسون و پائولسن، ۱۹۹۹). کاهش عملکرد بدلیل دامنه گسترده‌ای از فرآیندهای مرتبط به هم شامل تسریع در نمو و کوتاه شدن دوره‌های نموی (الخطیب و پائولسن[4]، ۱۹۹۰ و مشتطی و

[1]- Chowdhury and wardlaw
[2]- Wardlaw et al.
[3]- Tashiro and Wardlaw
[4]- Al-Khatib and Paulsen

همکاران، ۱۳۸۹)، کاهش فتوسنتز هم از طریق خسارت به فتوسیستم دو (هاردینگ و همکاران، ۱۹۹۰) و هم از طریق ممانعت از فعالیت رابیسکو اکتیواز (لاو و کرافتس براندر[1]، ۱۹۹۹)، افزایش تنفس (المسلمانی و همکاران[2]، ۲۰۱۲)، کاهش سنتز نشاسته در دانه در حال تکامل (کیلینگ و همکاران[3]، ۱۹۹۳)، چروکیدگی و بد شکلی دانه‌ها (علیخانی و همکاران، ۱۳۸٦) می‌باشد.

پاسخ اجزای عملکرد به دمای بالا بستگی به زمان اعمال تیمار، طول دوره اعمال تیمار و ژنوتیپ دارد (گیبسون و پائولسن، ۱۹۹۹). دمای بالا طی دوره آغازش گلچه‌ها پتانسیل تعداد دانه را کاهش و در نتیجه پتانسیل حداکثر عملکرد محدود می‌شود (ولن‌وبر و همکاران[4]، ۲۰۰۳). شوک گرمایی در مرحله آبستنی تعداد دانه در سنبله را کاهش ولی بر وزن دانه تاثیری معنی‌داری ندارد (داوسون و واردلاو[5]، ۱۹۸۹). تنش گرما در مرحله گرده‌افشانی و باروری منجر به عقیمی، کاهش تعداد دانه، پوکی و چروکیدگی دانه می‌شود(تاشیرو و واردلاو، ۱۹۹۰ و فریس و همکاران[6]، ۱۹۹۸). دمای بالا بعد از گرده‌افشانی در مرحله خطی رشد دانه، با تاثیر بر موجودی مواد فتوسنتزی، انتقال مواد فتوسنتزی به دانه‌های در حال تکامل، سنتز نشاسته و انباشته شدن آن در دانه، منجر به کاهش شدید در وزن دانه و تغییر کیفیت دانه می‌شود (تاشیرو و واردلاو، ۱۹۹۰). بین ارقام در پاسخ به تنش دمایی تنوع دیده می‌شود (واردلاو و مانکور، ۱۹۹۵). عملکرد و اجزای آن در شرایط تنش ابزارهای بسیار مفیدی برای ارزیابی تنش محسوب می‌شوند. ارزیابی تحمل به گرما بر اساس تاثیر تنش گرما بر اجزای عملکرد اغلب با قرار دادن ژنوتیپ‌ها در معرض دمای بالا بوسیله تغییر در تاریخ کاشت در محیط مزرعه (تیولد و همکاران[7]، ۲۰۰٦ و مشتطی و همکاران، ۱۳۸۹) یا اعمال شوک گرمایی (استون و نیکولاس، ۱۹۹٤) یا تنش گرمایی مداوم(گیبسون و پائولسن، ۱۹۹۹) در محیط کنترل شده انجام می‌شود. مدرسی و همکاران (۲۰۱۰) با بررسی اثر دو تاریخ کاشت مناسب و تاخیری در بوشهر بر ۱٤٤ لاین اینبرد نوترکیب حاصل از تلاقی کاز (رقم متحمل) و مانتنا (رقم حساس) و چند رقم تجاری گندم گزارش کردند

[1]- Law and Crafts-Brander
[2]- Almeselmani *et al.*
[3]- Keeling *et al.*
[4]- Wollenweber *et al.*
[5]- Dawson and Wardlaw
[6]- Ferris *et al.*
[7]- Tewolde et al

که تاخیر در کاشت منجر به کاهش معنی‌دار در عملکرد دانه، وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله، دوره پر شدن دانه، طول سنبله و طول پدانکل شد.

مشتطی و همکاران (۱۳۸۹) با بررسی اثر چهار تاریخ کاشت در خوزستان بر عملکرد و اجزای عملکرد ۲۰ رقم گندم نان بهاره اعلام کردند که تاخیر در کاشت بدلیل وقوع تنش گرمای انتهای فصل از طریق کوتاه کردن دوره‌های رشد ونمو باعث کاهش تعداد سنبله در متر مربع، وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه و شاخص برداشت شد. آینه و همکاران[1] (۲۰۰۲) با بررسی اثر سه تاریخ کاشت (یک تاریخ کاشت به هنگام و دو تاریخ کاشت دیر هنگام) بر ۱۳ ژنوتیپ گندم بهاره در شرایط مکزیک بیان داشتند که با تاخیر در کاشت، تعداد روز تا گرده‌افشانی، تعداد روز تا رسیدگی، ماده خشک، عملکرد دانه، تعداد دانه در سنبله، تعداد سنبله در متر مربع، تعداد دانه در متر مربع و وزن هزار دانه کاهش، ولی شاخص برداشت افزایش یافت.

اورتیزموناستریو و همکاران[2] (۱۹۹٤) با بررسی اثر هفت تاریخ کاشت بر ارقام گندم نان بهاره گزارش کردند که بعد از تاریخ کاشت مناسب، به ازای هر روز تاخیر در کاشت، عملکرد دانه ارقام مورد بررسی بطور متوسط ۰/۷ درصد کاهش یافت و با تاخیر در کاشت، عملکرد دانه به دلیل کاهش تعداد دانه در متر مربع در اثر دماهای بالای قبل از گلدهی و کاهش وزن دانه در اثر دماهای بالای بعد از گلدهی، کاهش یافت. در مطالعه گیبسون و پائولسن (۱۹۹۹) اعمال تنش گرمای ۳۵/۲۰ (شب/ روز) درجه سانتیگراد در ۱۰ روز بعد از گرده‌افشانی در مقایسه با دمای ۲۰/۲۰ درجه سانتیگراد منجر به کاهش ۷۸ درصدی در عملکرد دانه، کاهش ٦۳ درصدی در تعداد دانه و کاهش ۲۹ درصدی در وزن دانه شد. واردلاو و همکاران (۱۹۸۹) گزارش کردند که اعمال تنش گرمای ۳۰/۲۵ (شب/ روز) درجه سانتیگراد در ٦ روز بعد از گرده‌افشانی تا زمان رسیدگی تعداد دانه را ۲۲ درصد و وزن دانه را ۳۸ درصد کاهش داد.

با توجه به نتایج پژوهش‌ها، به نظر می‌رسد که تنش گرمای انتهای فصل تاثیر بسزایی بر کاهش عملکرد دانه گندم دارد و به کارگیری تدابیر به‌نژادی و به‌زراعی به منظور برخورداری از عملکرد بالا در مناطقی که دوره پر شدن دانه گندم با دمای زیاد روبرو می‌شود، ضروری است.

[1]- Ayeneh *et al.*
[2]- Ortiz Monasterio *et al.*

۲-۳- تاثیر تنش گرما بر فتوسنتز

فتوسنتز حساس‌ترین فرآیند فیزیولوژیکی به افزایش دما است و کاهش در فتوسنتز بدلیل افزایش دما منجر به محدودیت در رشد گندم می‌شود (الخطیب و پائولسن، ۱۹۹۰). کاهش فتوسنتز در دمای بالا ناشی از اختلال در ساختار و عملکرد کلروپلاست و کاهش محتوی کلروفیل است (ژو و همکاران[1]، ۱۹۹۵). مشخص نیست که کدام یک از اجزای دستگاه فتوسنتزی به دمای بالا حساسیت بیشتری داشته و محدود کننده فتوسنتز است. واکنش‌های فتوشیمیایی در غشای تیلاکوئیدی و متابولیسم کربن در استرومای کلروپلاست اولین مکان‌های صدمه دیده از دمای بالا هستند (وحید و همکاران، ۲۰۰۷).

در بعضی مطالعات فتوسیستم دو حساس‌ترین جزء دستگاه فتوسنتزی به تنش گرما شناخته شده و برای تایید این ادعا دلایل مختلفی ارائه شده است. غیر فعال شدن کمپلکس آزاد کننده اکسیژن[2] مربوط به فتوسیستم دو در درجه حرارت‌های بالا و در نتیجه اختلال در تحویل الکترون به فتوسیستم دو، تاثیر درجه حرارت بالا بر سیالیت غشای تیلاکوئیدی و در نتیجه اختلال در توزیع جانبی کمپلکس رنگدانه- پروتئین و کاهش بازده انتقال الکترون، افزایش فلورسانس کلروفیل که نشان دهنده خسارت غیر قابل برگشت به سازوکار انتقال انرژی در فتوسیستم دو است (احمدی و همکاران، ۱۳۸۵)، تجزیه پروتئین ۳۳ کیلو دالتونی مسئول پایداری منگنز در مرکز واکنش فتوسیستم دو و تخریب پروتئین‌های D1 و D2 در مرکز واکنش فتوسیستم دو (وحید و همکاران، ۲۰۰۷ و آلاخ‌وردیو و همکاران[3]، ۲۰۰۸)، از دلایل مطرح شده می‌باشد.

آنزیم ریبولوز ۱ و ۵ بی فسفات کربوکسیلاز- اکسیژناز (رابیسکو[4]) آنزیم کلیدی تنظیم کننده کربوکسیلاسیون در طی فتوسنتز است. در بعضی مطالعات کاهش فتوسنتز در درجه حرارت بالا به افزایش تنفس نوری نیز نسبت داده شده است. زیرا حلالیت CO_2 و O_2 و کینتیک آنزیم رابیسکو در شرایط دمایی بالا متاثر می‌شود. در درجه حرارت بالا به دلیل توانایی فعالیت رابیسکو بصورت اکسیژناز و حلالیت کمتر CO_2 در مقایسه با O_2 تنفس نوری افزایش و فتوسنتز کاهش

[1]- Xu *et al.*
[2]- Oxygen evolving complex
[3]- Allakhverdiev *et al.*
[4]- Rubisco

می‌یابد (فاروق و همکاران، ۲۰۱۱ به نقل از لی و لیگود[1]، ۱۹۹۹). بهر حال کاهش تثبیت کربن در درجه حرارت بالا در هر دو شرایط وجود و عدم وجود تنفس نوری دیده شده است. این موضوع حاکی از آن است که فقط جزئی از کاهش فتوسنتز توسط تنفس نوری قابل شرح است. به طوریکه کاهش در فعالیت آنزیم رابیسکو در کاهش فتوسنتز در شرایط تنش گرمای ملایم نقش موثرتری دارد (لاو و کرافتس براندر، ۱۹۹۹؛ سالووکی و کرافتس براندر[2]، ۲۰۰٤ و پوشپالاتا و همکاران[3]، ۲۰۰۸).

رابیسکو اکتیواز فعالیت رابیسکو را تنظیم و با حذف فسفات‌های قندی بازدارنده از جایگاه فعال رابیسکو، این جایگاه را برای کربوکسیلاسیون آزاد می‌کند (ریستیک و همکاران[4]، ۲۰۰۹). در شرایط تنش گرما، رابیسکو اکتیواز توانایی خود را برای فعال و کارا نگهداشتن رابیسکو از دست می‌دهد (کرافتس براندر و همکاران، ۱۹۹۷). در گندم کاهش فعالیت رابیسکو در شرایط تنش گرمای ملایم با کاهش فتوسنتز خالص همبستگی داشته و با افزایش ریبولوز ۱ و ۵ بی فسفات و کاهش ۳ فسفو گلیسرات همراه است (کوبزا و ادواردز[5]، ۱۹۸۷ و لاو و کرافتس براندر، ۱۹۹۹).

مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که در شرایط تنش گرمای ملایم (۳۷-۳۰ درجه سانتیگراد) ممانعت از فعالیت رابیسکو به طور مستقیم منجر به ممانعت از تثبیت CO_2 می‌شود و در شرایط تنش گرمای شدید (بالاتر از ۳۷ درجه سانتیگراد) کاهش فعالیت کمپلکس آزاد کننده اکسیژن، ممانعت از انتقال الکترون از کوئینون A به کوئینون B و به طور کلی خسارت به مراکز واکنشی فتوسیستم دو عامل اصلی در توقف فتوسنتز است (لیو و زانگ[6]، ۲۰۰۰ ، آلاخوردیو و همکاران، ۲۰۰۸). به هر حال، صدمات تنش گرما بر دستگاه فتوسنتزی در طی رشد زایشی گندم، فعالیت منبع و ظرفیت مخزن را کاهش داده و در نهایت عملکرد کاهش می‌یابد (هاردینگ و همکاران، ۱۹۹۰).

[1]- Lea and Leegood
[2]- Salvucci and Crafts-Brander
[3]- Pushpalatha *et al*.
[4]- Ristic *et al.*
[5]- Kobza and Edwards
[6]- Lu and Zhang

۲-٤- تاثیر تنش گرما بر تعرق و هدایت روزنه‌ای

وضعیت آبی و تعرق نقش عمده‌ای در کنترل درجه حرارت در شرایط تنش گرما ایفا می‌کنند (آینه و همکاران، ۲۰۰۲) و میزان خنک شدن کنوپی بازتابی از سرعت تعرق در سطح کنوپی گیاه است (امانی و همکاران، ۱۹۹٦). تعرق بوسیله فرآیندهای فیزیولوژیکی و متابولیکی شامل هدایت روزنه‌ای، سرعت فتوسنتز و ظرفیت آوندی متاثر می‌شود (رینولدز، ۲۰۰۲). گزارشات ارائه شده در رابطه با تاثیرپذیری تعرق از گرما متفاوت است. در بعضی مطالعات انجام شده در نواحی گرم و خشک، با افزایش درجه حرارت هدایت روزنه‌ای کاهش و در نتیجه تعرق کاهش یافته است (رینولدز و همکاران، ۲۰۰۰) در حالیکه در بعضی گزارشات در شرایط تنش گرمای ملایم و آبیاری مناسب، در ژنوتیپ‌های متحمل تعرق افزایش یافته (دیاس و همکاران[1]،۲۰۱۱) و این افزایش تعرق خود راهکاری برای کاهش اثرات منفی افزایش درجه حرارت بوده است. به هر حال همبستگی بین کارایی تعرق و عملکرد دانه گندم در پژوهش‌های مختلف به اثبات رسیده است (رینولدز و همکاران، ۱۹۹٤؛ امانی و همکاران، ۱۹۹٦ و رینولدز و همکاران، ۱۹۹۸) و چنانچه محدودیت آب وجود نداشته باشد، با افزایش میزان تعرق تا حدودی از خسارت ناشی از تنش گرما بر گیاه کاسته می‌شود (دیاس و همکاران، ۲۰۱۱).

در شرایط تنش گرما، درجه حرارت به طور غیر مستقیم از طریق کاهش فتوسنتز و افزایش تنفس و در نتیجه افزایش غلظت CO_2 زیر روزنه‌ای باعث بسته شدن روزنه‌ها می‌شود. ممکن است در صورت وجود محدودیت آبی بسته شدن روزنه‌ها به دو صورت غیر فعال و فعال وابسته به آب نیز انجام شود (احمدی و همکاران، ۱۳۸۳). به هر حال در شرایط تنش گرما کاهش در هدایت روزنه‌ای نسبت به سایر پروسه‌های فتوسنتزی کندتر است (الخطیب و پائولسن، ۱۹۹۰ و ژو و همکاران، ۱۹۹۵).

۲-۵- فلورسانس کلروفیل و تنش گرما

بر اساس تحقیقات انجام شده تغییرات در انتشار فلورسانس کلروفیل از اندام‌های فتوسنتزی نشانه تغییرات در فعالیت فتوسنتزی است. اندازه‌گیری فلورسانس کلروفیل برای تخمین سریع کارایی کوانتومی انتقال الکترون از فتوسیستم دو در برگ‌ها بکار رفته و کارایی فتوسیستم دو

[1]- Dias *et al.*