

اثر دمای پایین و کلسیم خارجی بر روی راندمان کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) و میزان کلروفیل در ارقام گندم حساس و متحمل به سرما

• محمد مجدی

دانشجوی دوره دکتری اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس

• قاسم کریم زاده

دانشیار گروه اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس

• سیروس محفوظی

عضو هیأت علمی بخش غلات، موسسه اصلاح نهال و بذر کرج

تاریخ دریافت: مرداد ماه ۱۳۸۵ تاریخ پذیرش: فروردین ماه ۱۳۸۶

E.mail: karim_gh@modares.ac.ir

چکیده

تنش ایجاد شده به وسیله دمای پایین در رشد و نمو گیاهان محدودیت ایجاد می‌کند. به علت غیر قابل کنترل بودن عوامل محیطی تلاش‌های زیادی در زمینه شناخت اینگونه تغییرات صورت گرفته شده است. در مقاله حاضر به منظور بررسی اثر دمای بهاره سازی (۴ درجه سانتیگراد) و کلسیم خارجی که به نظر می‌رسد به عنوان پیام رسان ثانویه در انتقال پیام‌های مربوط به تنش‌ها عمل می‌کند بر روی راندمان کوانتومی فتوسیستم II و میزان کلروفیل، از دو رقم پاییزه متحمل به سرما، نورستار (۲۴- درجه سانتیگراد=LT₅₀) و سرداری (۱۶- درجه سانتیگراد=LT₅₀) و رقم بهاره حساس کوه‌دشت (۶- درجه سانتیگراد=LT₅₀) استفاده شد. در روز ۱۴ بعد از کشت (قبل از القاء سرمای بهاره‌سازی) و ۲، ۱۴، ۲۱ و ۳۵ روز القاء سرما (مجموعاً ۵ زمان نمونه‌برداری) راندمان کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) و میزان کلروفیل با استفاده از قرائت SPAD در برگ گیاهچه‌ها اندازه‌گیری شد. نتایج حاصل نشان داد که در مجموع در کل زمان‌های اندازه‌گیری در هر سه رقم، سرما باعث کاهش راندمان کوانتومی فتوسیستم II شد اما در رقم بهاره کوه‌دشت میزان کاهش بیشتر از دو رقم پاییزه سرداری و نورستار بود. همچنین با افزایش دوره سرمادهی گیاهچه‌ها، یک روند رو به افزایش در میزان کلروفیل در برگ‌های گیاهچه‌های سرما دیده نسبت به شاهد صورت گرفت و این روند رو به افزایش در دو رقم پاییزه سرداری و نورستار نسبت به رقم بهاره کوه‌دشت شدید تر بود. نتایج حاصل از اثر کلسیم نشان داد که در کل کلسیم اثر چندانی بر روی راندمان کوانتومی فتوسیستم II و غلظت نسبی کلروفیل در ارقام مورد مطالعه نداشت.

کلمات کلیدی: گندم (Triticum aestivum L.)، سرما، راندمان کوانتومی فتوسیستم II، میزان کلروفیل، کلسیم

Pajouhesh & Sazandegi No:77 pp: 175-181

Effects of low temperature and exogenous calcium on the quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) and relative content of chlorophyll in cold susceptible and tolerant wheat cultivars

By: Majdi, M., Ph.D. Student, Plant Breeding Department, Tarbiat Modarres University,

Karimzadeh, G.,* Staff Member of Plant Breeding Department, Faculty of Agriculture, Tarbiat Modarres University, Tehran

Mahfoozi, S., Physiology-Agronomy Unit of Department of Cereals Research, Seed and Plant Improvement Institute, Karaj

Plant growth, productivity and distribution are severely limited by environmental stresses including cold stress. Since cold is a major uncontrollable factor, more researches are needed on inheritable characteristics for temperature stress tolerant and to increase the tolerance of low temperature. In the present experiment, changes in the quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) and relative content of chlorophyll (SPAD reading) in the leaves, were studied in a susceptible Kohdasht spring cultivar (LT50= - 6°C) and 2 tolerant winter Sardari (LT50= - 16°C) and Norstar (LT50= - 24°C) wheat cultivars (Triticum aestivum L.) exposed to constant 4°C for 35 d and 4°C with foliar application of 0.01M CaCl₂. Measurement were carried out on day 14 which considered as day 0 (before exposure to 4°C) and days 2, 14, 21 and 35 of exposure to 4°C. Results showed that cold decreased quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) in all cultivars, but further decreases observed in Kohdasht spring wheat cultivar compared to two winter cultivars. With increasing cold exposure time, all cultivars tended to increase relative content of chlorophyll in their leaves, but in two winter wheat cultivars further increase observed compare to spring cultivar. Results showed that foliar application of CaCl₂ was not significant effect on the quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) and relative content of chlorophyll in these studied cultivars.

Key words: wheat (Triticum aestivum L.), Cold, Quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm), Relative content of chlorophyll, Calcium

مقدمه

اندازه‌گیری Fv/Fm می‌تواند به عنوان یک روش موفقیت آمیز در شناسایی تفاوت در تحمل به سرما به کار گرفته شود (۴). همبستگی زیادی بین Fv/Fm با تراوش یونی در اثر صدمه یخ زدگی^۲ ریشه یا برگ‌ها مشاهده شده است و در نتیجه می‌تواند به عنوان روشی استاندارد برای آزمایش سرما سختی^۳ در گیاهان باشد (۱۷). بررسی نحوه تغییرات فیزیولوژیکی مختلف در اثر سرما در ارقام حساس و متحمل می‌تواند در شناسایی مکانیسم‌های تحمل به سرما مفید واقع شود و یکی از این تغییرات فیزیولوژیکی میزان نسبی کلروفیل برگ است که رابطه آن با اندازه‌گیری فلوروسانس می‌تواند در این گونه مطالعات مفید واقع شود (۱۱). گفته می‌شود که Ca²⁺ به عنوان تعدیل کننده رشد و متابولیسم و نیز به عنوان پیام رسان ثانویه در موجودات مختلف از جمله گیاهان به کار گرفته می‌شود (۱۶). از این رو مطالعه در مورد اثر کلسیم بر روی تنش‌های ایجاد شده بر روی گیاه ضروری به نظر می‌رسد. مطالعات نشان داده است که کلسیم می‌تواند در افزایش تحمل به سرما مفید واقع شود (۷، ۶، ۱۳).

اندازه‌گیری فلوروسانس کلروفیل یک فن‌آوری نسبتاً جدید می‌باشد که در سال‌های اخیر به منظور مطالعه تاثیر تنش‌های مختلف محیطی از جمله، خشکی، شوری و دما بر راندمان فتوسنتز برگ در شرایط مزرعه‌ای و گلخانه‌ای مورد استفاده قرار گرفته است (۲، ۳، ۴، ۸، ۱۲، ۱۴، ۱۵، ۲۰). این تکنیک براساس اندازه‌گیری فیزیولوژیکی پایه‌ریزی شده است و بازده مکانیسم اخذ و جذب نور را در ارتباط با فتوسیستم II کمپلکس سیستم نوری برگ اندازه‌گیری می‌کند. استفاده از فلوروسانس کلروفیل یک روش قابل اعتماد و غیر مخرب برای نشان دادن وقایع فتوسنتزی گیاه و قضاوت در مورد وضعیت فیزیولوژیکی آن می‌باشد (۱۵، ۱۷). بنابراین فلوروسانس فتوسیستم II می‌تواند به عنوان یک ابزار مهم در تعیین شدت تنش در گیاهان به کار رود. نسبت Fv/Fm حداکثر عملکرد کوانتومی واکنش فتوشیمیایی فتوسیستم II را نشان می‌دهد و یک پارامتر مهم برای تعیین وضعیت دستگاه فتوسنتزی می‌باشد. تنش‌های محیطی که کارایی فتوسیستم II را تحت تاثیر قرار می‌دهند باعث کاهش نسبت Fv/Fm می‌شوند (۸). در دماهای پایین از متابولیسم برگ به شدت ممانعت به عمل می‌آید و خسارت نوری^۱ به فتوسیستم II زیاد است، بنابراین

مواد و روش‌ها

اساس قرائت SPAD به ترتیب اندازه‌گیری شد. دستگاه مورد استفاده برای اندازه‌گیری فلوروسانس کلروفیل برگ‌ها در این آزمایش، مدل PSM Biomonitor S.C.I. AB, Umea, Sweden بوده و فلوروسانس کلروفیل برگ‌ها را در طول موج ۶۹۵ nm و شدت نور $1 \text{ m}^{-2} \text{ mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ $600 \mu\text{m}$ تعیین می‌کرد (۱۴). برای اندازه‌گیری فلوروسانس کلروفیل برگ‌ها، از هر رقم سه تکرار را انتخاب کرده و برگ‌ها به مدت ۱۵ دقیقه به تاریکی سازگار گردیدند. این کار با وصل کردن گیره‌های مخصوص برگی در قسمت پهنک برگ‌ها صورت گرفت. جهت انتخاب طول موج مناسب ۶۹۵nm سطح نوری (Light level) دستگاه را روی ۴ و زمان اندازه‌گیری (Run time) را روی ۵ ثانیه تنظیم نموده و پس از سازگاری برگ‌ها به تاریکی، لوله مخصوص دستگاه را به گیره‌های مخصوص برگی وصل و سپس با زدن کلید Run فلوروسانس کلروفیل برگ‌ها شامل پارامترهای پنج‌گانه Fv/Fm ، Fv ، Fm ، Fo و t اندازه‌گیری شد. از بین این ۵ پارامتر، Fv/Fm که نشان دهنده ماکزیمم راندمان کوانتومی فتوسیستم II است مورد تجزیه و تحلیل قرار داده شد. قرائت دستگاه SPAD-۵۰۲ نیز بر اساس میزان کمی شدت نور جذب شده (Red LED- ۶۵۰nm) به وسیله بافت نمونه گیاه انجام گرفت. البته پیک دوم (infrared LED- ۹۴۰nm) نیز به طور همزمان به منظور جبران ضخامت برگ به وسیله دستگاه منتشر می‌شود (۱۰).

بعد از اندازه‌گیری کلروفیل فلوروسانس و میزان کلروفیل، داده‌های به دست آمده در قالب یک آزمایش فاکتوریل سه عاملی A، B، C با طرح پایه کاملاً تصادفی تجزیه آماری شدند. فاکتور A (رقم در ۳ سطح)، فاکتور B (تیمار دمایی در ۳ سطح) و فاکتور C (زمان نمونه برداری در

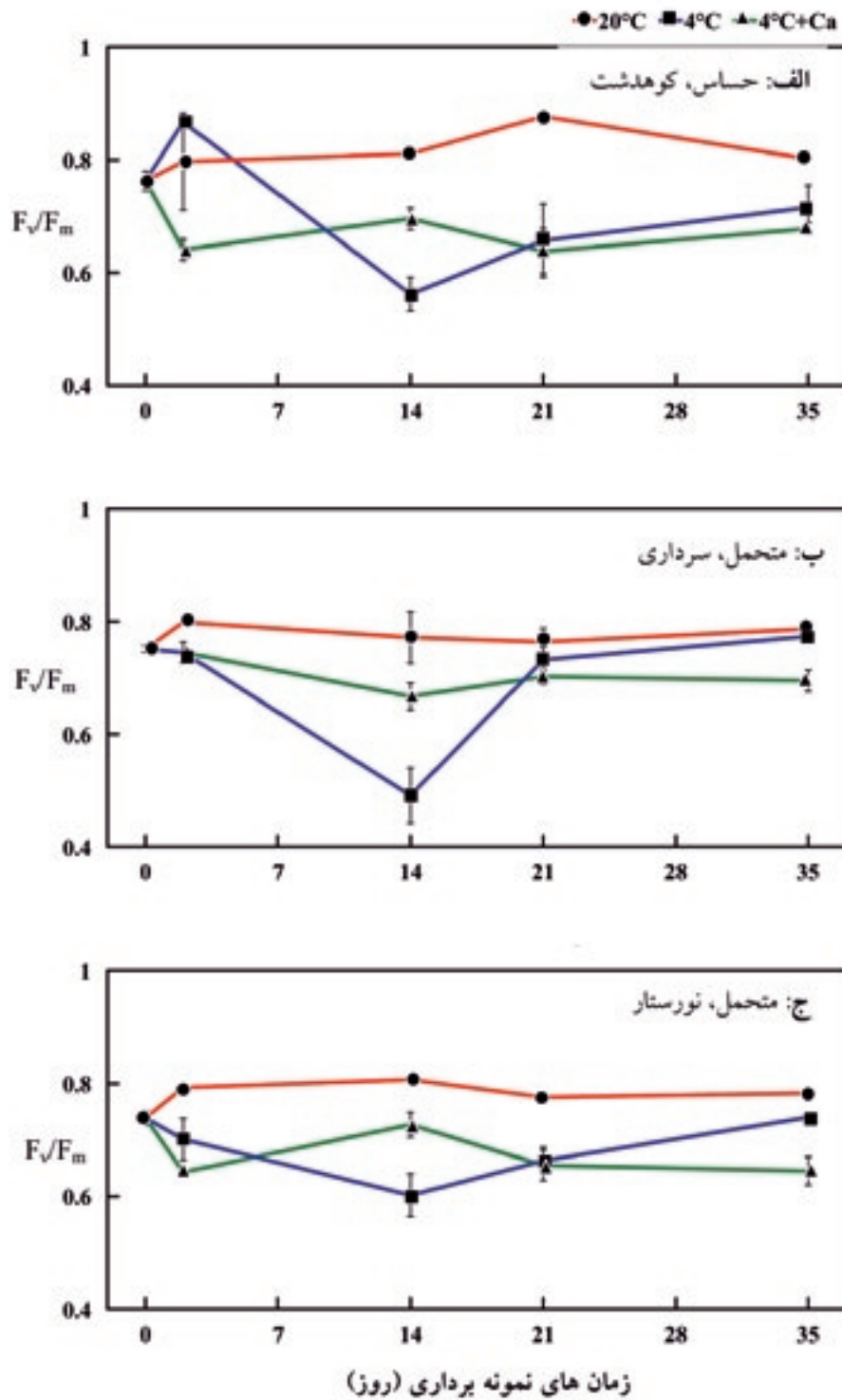
آزمایش در دانشکده کشاورزی-گروه اصلاح نباتات، دانشگاه تربیت مدرس انجام گرفت. از دو رقم گندم (*Triticum aestivum* L) پاییزه متحمل به سرمای نورستار (۲۴- درجه سانتیگراد=LT۵۰) و سرداری (۱۶- درجه سانتیگراد=LT۵۰) و یک رقم بهاره حساس کوهدشت (۶- درجه سانتیگراد=LT۵۰) استفاده شد (۹). ابتدا بذور هر سه رقم گندم جداگانه، ۲۴ ساعت در آب معمولی و در دمای اتاق خیسانده شد و تعداد ۱۰ عدد بذر در گلدانهای آماده شده در عمق ۳cm از سطح خاک کشت گردید. بعد از اتیکت گذاری گلدان‌ها در اتاقک رشد در دمای ثابت شب و روز (۲۰ درجه سانتیگراد)، با شدت نور $320 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ و ۱۶ ساعت روشنایی قرار داده شدند. آبیاری و نگهداری از گلدان‌ها به طور یکسان برای هر سه رقم تا اتمام آزمایش صورت گرفت. گلدان‌های مربوط به تیمار شاهد در همان دمای ثابت (۴ درجه سانتیگراد) تا آخر آزمایش (روز ۴۹) نگهداری شدند. گلدانهای مربوط به تیمار سرمای (۴ درجه سانتیگراد) و تیمار سرمای به همراه محلول پاشی کلسیم (Ca^{2+} ۴ درجه سانتیگراد) در روز ۱۴ از شرایط (۲۰ درجه سانتیگراد) به دمای (۴ درجه سانتیگراد) منتقل شدند. گیاهچه‌های مربوط به تیمار سرمای به همراه محلول پاشی کلسیم (Ca^{2+} ۴ درجه سانتیگراد) در روز ۱۴ قبل از قرار دادن در معرض دمای (۴ درجه سانتیگراد) با 0.1 M CaCl_2 محلول پاشی شدند.

در روز ۱۴ آزمایش (قبل از القاء سرمای بهاره‌سازی) و ۲، ۱۴، ۲۱ و ۳۵ روز القاء سرما (مجموعاً ۵ زمان نمونه‌برداری) به وسیله دستگاه فلورومیتر و SPAD-۵۰۲، فلوروسانس کلروفیل و میزان کلروفیل بر

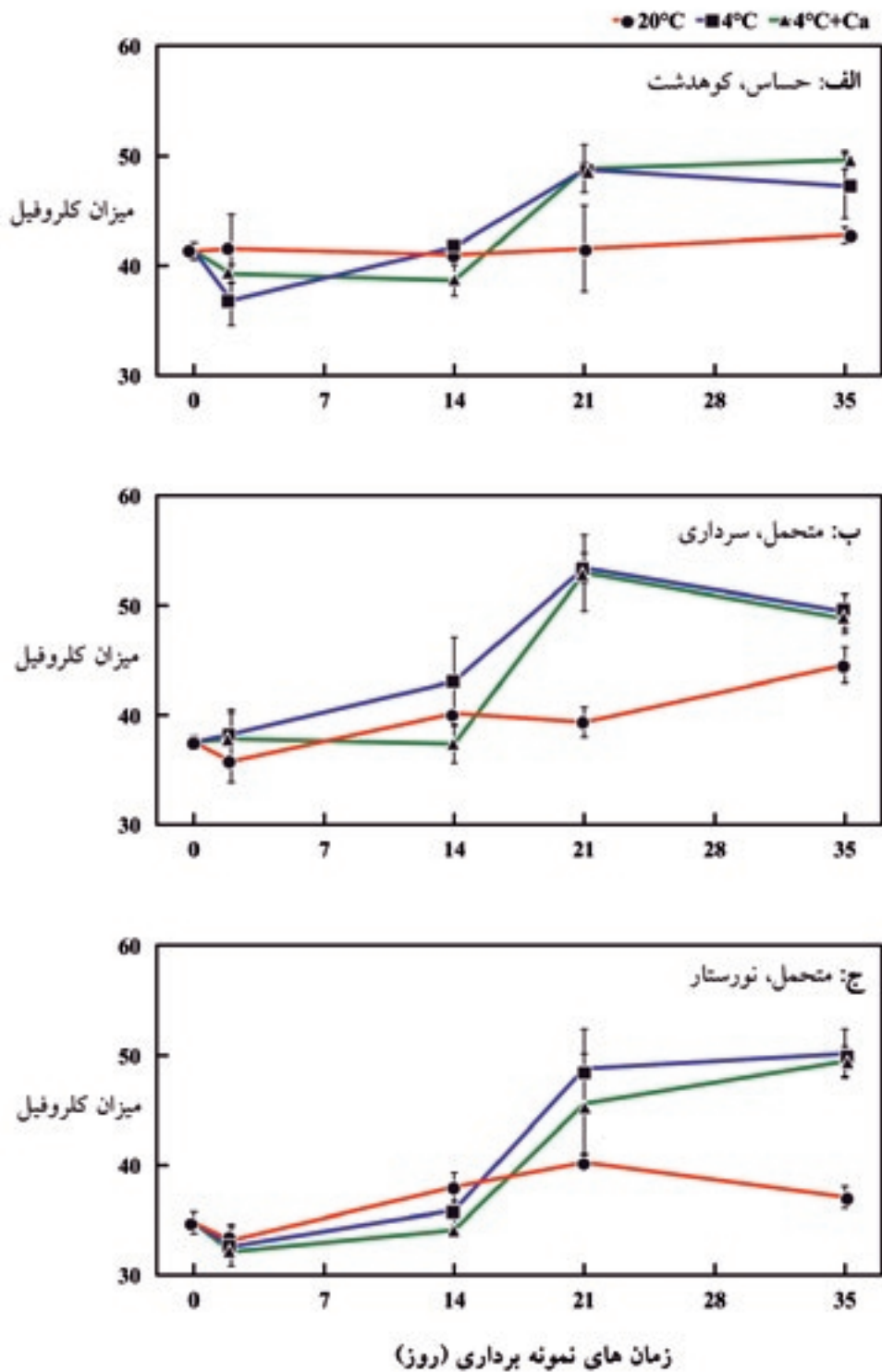
جدول ۱. میانگین مربعات تجزیه واریانس آزمایش فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی برای راندمان کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) و مقدار کلروفیل (SPAD)

میانگین مربعات		درجه آزادی	منابع تغییرات
میزان کلروفیل	Fv/Fm		
۲۲۰/۵۹***	۰/۰۰۱۰*	۲	رقم
۱۴۵/۴۶***	۰/۱۴۳۱***	۲	تیمار
۶۵۵/۳۷***	۰/۰۱۹۱***	۴	زمان نمونه برداری
۱۱/۶۱ns	۰/۰۰۰۸ns	۴	رقم × تیمار
۲۱/۳۴ns	۰/۰۰۵۶**	۸	رقم × زمان نمونه برداری
۷۹/۸۳***	۰/۰۳۶۸***	۸	تیمار × زمان نمونه برداری
۱۱/۳۹*	۰/۰۰۲۷ns	۱۶	رقم × تیمار × زمان نمونه برداری
۱۰/۹۰	۰/۰۰۱۸	۹۰	خطای آزمایشی
		۱۳۴	کل
۷/۹۹	۶/۰۲		ضریب تغییرات %

ns، ** و *** به ترتیب عدم وجود اختلاف معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۵٪، ۱٪ و ۰/۱٪.



شکل ۱. روند تغییرات راندمان کوانتومی فتوسیستم II در ارقام الف: گندم حساس کوهدشت، ب: متحمل سرداری ج: متحمل نورستار در سه تیمار مختلف شاهد (۲۰ درجه سانتیگراد)، سرمای (۴ درجه سانتیگراد) و سرمای با کلسیم (۴ + Ca²⁺ درجه سانتیگراد) در زمان های مختلف نمونه برداری



شکل ۲. روند تغییرات مقدار کلروفیل در ارقام الف: گندم حساس کوهدشت، ب: متحمل سرداری ج: متحمل نورستار در سه تیمار مختلف شاهد (۲۰ درجه سانتیگراد)، سرمای (۲۰ درجه سانتیگراد) و سرمای با کلسیم (۲۰ درجه سانتیگراد + Ca²⁺) در زمان های مختلف نمونه برداری

ب - بررسی تغییرات میزان نسبی کلروفیل بر اساس قرائت SPAD

نتایج حاصل از جدول تجزیه واریانس ۱ به منظور بررسی مقدار کلروفیل نشان داد که ارقام، تیمار، زمان نمونه برداری و اثر متقابل تیمار در زمان نمونه برداری اثر معنی داری را در سطح احتمال ۰/۱٪ بر روی میزان کلروفیل داشتند ولی اثرات متقابل رقم در تیمار، رقم در زمان نمونه برداری و رقم در تیمار در زمان نمونه برداری معنی دار نگردید. در شکل ۲ روند تغییرات کلروفیل در ارقام و در زمانهای مختلف مشاهده می شود. مشاهده می شود که در هر سه رقم در تیمار شاهد (۲۰ درجه سانتیگراد)، تغییرات قابل توجهی در میزان کلروفیل برگ ارقام گندم مورد بررسی ایجاد با گذشت زمان ایجاد نشده است. اما در تیمار سرمای می میزان کلروفیل برگ تحت تاثیر مدت زمان قرارگیری در معرض سرما قرار گرفته است (۱۹،۱۱،۱). با گذشت زمان یک روند رو به افزایش در مقدار کلروفیل برگ های سرما دیده نسبت به شاهد صورت گرفته است و این روند رو به افزایش در میزان کلروفیل برگ در دو رقم پاییزه سرداری و نورستار نسبت به رقم بهاره کوهدشت شدیدتر بوده است. این احتمالاً به دلیل تفاوت در قدرت کاهش مقدار آب نسبی سلول های برگ باشد که با افزایش مدت زمان سرمای و کاهش بیشتر مقدار آب نسبی سلول های برگ میزان کلروفیل در سلول های برگ به تدریج افزایش می یابد (۱۸،۵). با توجه به اینکه یکی از مکانیسم های مقاومت به سرما کاهش میزان نسبی آب سلول است و این کاهش در دو رقم پاییزه نسبت به رقم بهاره شدید تر بوده و در نتیجه باعث تحمل بیشتری به سرما نسبت به رقم بهاره می شود. اما مقایسه میزان کلروفیل در دو رقم پاییزه متحمل سرداری و خیلی متحمل نورستار نشان می دهد که در رقم سرداری میزان کلروفیل برگ در سرما از روز ۲۱ تا روز ۳۵ کاهش قابل ملاحظه ای نشان داد، در حالیکه در رقم نورستار کاهشی نشان نداد و این با نتایج به دست آمده از تحقیق محفوظی و همکاران (۹) که نشان داد در رقم سرداری بیشترین تحمل به سرما در روز ۲۱ سرمای (روز تکمیل بهاره سازی این رقم) می باشد و بعد از روز ۲۱ بهاره سازی تحمل به سرما در این رقم کاهش نشان می دهد. در حالیکه در رقم نورستار به علت نیاز بیشتر به دوره بهاره سازی افزایش تحمل به سرما تا روز ۳۵ افزایش نشان می دهد و همین روند نیز در افزایش میزان نسبی کلروفیل مشاهده می شود. بنابراین به نظر می رسد که مقاومت به سرما ناشی از مجموعه ای از عوامل مختلف می باشد که احتمالاً متاثر از نقش تنظیم کننده ژنهای نموی^۴ نظیر ورنالیزاسیون است که باعث افزایش مقاومت به سرما در گیاه می شوند که در ارقامی که نیاز بیشتری به دوره بهاره سازی دارند به علت اینکه دوره بیشتری در فاز رویشی دارند و ژن های مربوط به تحمل به سرما چون در فاز رویشی بیان می شوند باعث تحمل بیشتر به سرما می شوند (۹). نتایج حاصل از بررسی اثر کلسیم نشان داد که در کل کلسیم اثر معنی داری بر روی غلظت نسبی کلروفیل نداشت. بنابراین به نظر می رسد که استفاده از غلظت های مختلف کلسیم و مواد دیگر به عنوان منبع کلسیم برای مطالعات بعدی در مورد اثر کلسیم، می تواند مفید باشد. با توجه به تحقیق صورت گرفته نتیجه می شود که راندمان کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm) در سرما در ارقام متحمل مثل نورستار و سرداری نسبت به ارقام حساس مثل

۵ سطح) در ۳ تکرار. داده های Fv/F و میزان کلروفیل بر اساس قرائت SPAD با نرم افزارهای آماری SPSS ۱۳، MSTATC ۱۳، Genstat پس از تست نرمالیتت تجزیه و تحلیل آماری شد. نمودارها با استفاده از نرم افزار Harvard Graphic for windows (HGWF) رسم شد.

نتایج و بحث

الف - بررسی تغییرات راندمان کوانتومی فتوسیستم II (Fv/Fm)

جدول تجزیه واریانس به منظور بررسی اثر رقم، تیمار، زمان نمونه برداری و اثرات متقابل آنها در جدول ۱ آمده است. نتایج حاصل به منظور بررسی Fv/Fm نشان داد که بین ارقام از لحاظ مقدار Fv/Fm تفاوت معنی داری مشاهده نشد ولی اثر تیمار و زمان نمونه برداری در سطح احتمال ۰/۱٪ معنی دار بوده است. همچنین اثرات متقابل رقم در تیمار و رقم در تیمار در زمان نمونه برداری معنی دار نبود، در حالیکه اثرات متقابل رقم در زمان نمونه برداری و تیمار در زمان نمونه برداری معنی دار شد (جدول ۱). در شکل ۱ در هر رقم به طور جداگانه روند تغییرات Fv/Fm در زمان های نمونه برداری در تیمار نشان داده شده است.

نتایج حاصل از تجزیه اضافی مجموع مربعات برای هر کدام از زمان های نمونه برداری در رقم کوهدشت نشان می دهد که در روزهای ۲، ۱۴ و ۳۵ اختلاف راندمان کوانتومی فتوسیستم II در اثر تیمارها از لحاظ آماری معنی دار بوده است و در روزهای ۱۴ و ۳۵ راندمان کوانتومی فتوسیستم II در ۴ درجه سانتیگراد نسبت به ۲۰ درجه سانتیگراد کاهش معنی داری پیدا کرده است. در رقم سرداری فقط در روز ۱۴ و در رقم نورستار در روز ۲ و ۱۴ کاهش معنی داری در راندمان کوانتومی فتوسیستم II در ۴ درجه سانتیگراد نسبت به ۲۰ درجه سانتیگراد مشاهده شد. میانگین مقدار Fv/Fm در رقم بهاره کوهدشت در ۲۰ درجه سانتیگراد برابر ۰/۸۱۰، در ۴ درجه سانتیگراد برابر ۰/۷۱۳ و در Ca^{2+} + ۴ درجه سانتیگراد برابر ۰/۶۸۳ بود، که نشان می دهد در سرما راندمان کوانتومی فتوسیستم II در این رقم حدود ۱۵٪ کاهش می یابد. میانگین مقدار Fv/Fm در رقم پاییزه سرداری در ۲۰ درجه سانتیگراد برابر ۰/۷۷۴، در ۴ درجه سانتیگراد برابر ۰/۷۳۳ و در Ca^{2+} + ۴ درجه سانتیگراد برابر ۰/۶۷۳ بود، که نشان می دهد در سرما راندمان کوانتومی فتوسیستم II در این رقم حدود ۵٪ کاهش می یابد. میانگین مقدار Fv/Fm در رقم پاییزه نورستار در ۲۰ درجه سانتیگراد برابر ۰/۷۷۹، در ۴ درجه سانتیگراد برابر ۰/۶۸۹ و در Ca^{2+} + ۴ درجه سانتیگراد برابر ۰/۶۸۰ بود، که نشان می دهد در سرما راندمان کوانتومی فتوسیستم II در این رقم حدود ۱۲٪ کاهش می یابد. همانطوری که دیده می شود، کاهش راندمان کوانتومی فتوسیستم II در سرما در رقم بهاره بیشتر از دو رقم نیمه متحمل و متحمل بوده است (۱۵،۴). در شکل ۱ مشاهده می شود، راندمان کوانتومی فتوسیستم II تحت تاثیر مدت زمان قرار گرفتن گیاهچه ها تغییر می کند. کاهش راندمان کوانتومی فتوسیستم II در اثر دمای پایین نشان دهنده تاثیر سوء دمای پایین بر فتوسیستم II و انتقال الکترون در فتوسنتز است که علت این امر از بین رفتن استحکام غشای تیلاکوئید و در نتیجه نشت مواد از غشا بوده که باعث کاهش انتقال الکترون در فتوسیستم II شده که با نسبت Fv/Fm همبستگی زیادی دارد (۲۰، ۱۲، ۱۱). بنابراین پارامتر Fv/Fm می تواند به عنوان شاخصی برای تعیین خسارت به گیاه در اثر سرما به کار گرفته شود (۴).

Review of Plant Physiology. Plant Molecular Biology. 42: 313-349.

9-Mahfoozi, S., Limin, A. E., Ahakpaz, F. and Fowler, D. B. 2006; Phenological development and freezing resistance in wheat under field conditions in North-West Iran. Field Crops Research. 97; 182-187

10-Minolta Camera Co. Ltd. 1989; Chlorophyll meter SPAD-502. Instruction Manual. Radiometric Instruments Divisions, Osaka. Minolta. p. 22.

11-Netto, A., Campostrini, E., Oliveira, J. and Bressan-Smith, R. 2005; Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. Scientia Horticulturae. 104: 199-209.

12-Ort, D. 2002; Chilling-induced limitations on photosynthesis in warm climate plants: Contrasting mechanisms. Environmental Control in Biology. 40: 7-18.

13-Percival, G., Boyle, C. and Baird, L. 1999; The influence of calcium supplementation on the freezing tolerance of woody plants. Journal of Arboriculture. 25: 285-291.

14-Rapacz, M., Tokarz, K. and Janowiak, F. 2001; The initiation of elongation growth during long-term low-temperature stay of spring-type oilseed rape may trigger loss of frost resistance and change in photosynthetic apparatus. Plant Science. 161: 231-236.

15-Rizza, F., Pagani, D., Stanca, A.M. and Cattivelli, L. 2001; Use of chlorophyll fluorescence to evaluate the cold acclimation and freezing tolerance of Winter and Spring oats. S. Afr. J. Bot. 120: 389-396.

16-Sanders, D., Brownlee, C. and Harper, J.F. 1999; Communicating with calcium. Plant Cell. 11: 691- 706.

17-Sthapit, B., Witcombe, J. and Wilson, J. 1995; Methods of selection for chilling tolerance in nepalese rice by chlorophyll fluorescence analysis. Crop Science. 35: 90-94.

18-Teulate, B., Rekika, D., Nachit, M. and Monnerux, P. 1997; Comparative osmotic adjustments in barley and tetraploid wheats. Plant Breeding. 116: 519-523

19-Zarco-Tejada, P.J., Miller, G.H., Mohammad, T.L., Noland, and Sampson, P.H. 2000; Chlorophyll fluorescence effects on vegetation apparent reflectance. Remote Sensing of Environment. 74:596-608.

20-Zobayed, S., Afreen, F. and Kozai, T. 2005; Temperature stress can alter the photosynthetic efficiency and secondary metabolite concentrations in St. John's Wort. Plant Physiology and Biochemistry. 43: 977-984.

کوهدشت کاهش کمتری نشان می‌دهد، بنابراین می‌توان از این پارامتر جهت انتخاب ارقام متحمل به سرما استفاده کرد (۴،۱۵). همچنین با توجه به روند مشاهده شده در میزان کلروفیل ارقام مطالعه شده در سرما، که مشابه با روند تحمل به سرما در این ارقام است، به نظر می‌رسد که میزان کلروفیل نیز مانند تحمل به سرما تحت تاثیر ژنهای نموی می‌باشد (۱۸،۹،۵).

پاورقی‌ها

- 1-Photo damage
- 2-Ion leakage
- 3-Winter – hardiness
- 4-Developmental genes

منابع مورد استفاده

1-Albert, R.S. and Thorber, J.P. 1997; Water stress effects on content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplast of maize. Plant Physiology. 59: 351-353

2-Arraus, S.L., Amaro, T.,V. Has, J., Nakkool,H. and Nachit, M.M. 1998; Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for gain yield in durum wheat under Mediterranean conditions. Field Crops Research. 55: 202-223.

3-Baker, N. and Rosenqvist, E. 2004; Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. Journal of Experimental Botany. 55: 1607-1621.

4-Binder, W. and Fielder, P. 1996; Chlorophyll fluorescence as in indicator of frost hardiness in white spruce seedlings from different latitudes. New Forests. 11: 233-253.

5-Huilian, U., Shii, I. and Xu, H. 1996; Wheat cultivar differences in photosynthetic response to low soil water potentials, maintainance of photosynthesis and leaf water potential. Japanese Journal of Crop Science. 65: 509-517.

6-Knight, H., Trewavas, A.J. and Knight, M.R. 1996; Cold calcium signaling in Arabidopsis involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. Plant Cell. 8: 489-503.

7-Knight, M. R., Campbell, A. K., Smith, S. M. and Trewavas, A. J. 1991; Transgenic plant aequorin reports the effects of touch and cold-shock and elicitors on cytoplasmic calcium. Nature. 352: 524- 526.

8-Krause, G. H. and Weis, E. 1991; Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. Annual