

Application of chlorophyll fluorescence in the assessment of environmental stresses in crops

R. Lotfi*

Assistance Professor in Dryland Agriculture Research Institute, AREEO, Maragheh, Iran

Received 15 January 2023; Accepted 26 February 2023

Extended abstract

Introduction

Plants in the environment are affected by various stresses, depending on the duration, intensity and growth stage of the plant, these stresses can reduce the process of photosynthesis and affect their growth and performance. However, traditional methods, even technically advanced ones such as the measurements of photosynthetic rates through the gas exchange (CO_2 , H_2O , and O_2), are time-consuming and provide incomplete information on overall photosynthetic function. The development of knowledge in the field of chlorophyll fluorescence shows that this indicator has a high ability to study the photochemical efficiency of plant photosynthesis.

Methods

For measuring the chlorophyll fluorescence in plants, leaves were dark-adapted for 30 minutes using leaf clips provided by the producer of handy-PEA. Measurements were performed on the middle of plant leaves following the standard protocol with illumination with continuous red light (peak in 650 nm wavelength; the spectral line half-width of 22 nm) provided by an array of three light-emitting diodes. The light pulse intensity used was $3500 \mu\text{mol}(\text{photon}).\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and the duration of the light pulse was 1 s. The measured data were used for the calculation of the photosynthetic parameters using Biolyzer v. 3.06 HP software (a software provided with handy-PEA). Some of the parameters we discussed in this article due to their significance are F_0 = minimum fluorescence, F_M = maximum fluorescence, F_0/F_M = The maximum quantum yield of basal non-photochemical energy losses, F_V/F_M = the maximum quantum efficiency of PSII, V_J = the relative variable fluorescence in step J after 2 ms, V_I = the relative variable fluorescence in step I after 30 ms, N = the number of QA redox turnovers until F_M , S_M = the pool size of the electron acceptors on the reducing side of PSII, PIABS = performance index.

Main Findings

The study of chlorophyll fluorescence can analyze with high detail the function and state of PSII reaction centres, and light-harvesting complexes. This index has a high correlation with other physiological parameters under different environmental stresses. In this article, an overview of the results of chlorophyll fluorescence analysis of crops under environmental stresses is given, and the key steps to stresses are presented. Under drought stress the ratio of active reaction centers in chlorophyll, primary photochemical reactions, and electron transfer are affected. By salinity stress in crops, the values of variable and, maximum fluorescence, the energy required to close the reaction centers, and the

* Corresponding author: Ramin Lotfi; E-Mail: r.lotfi1988@gmail.com



photosynthetic efficiency index decrease, while the time required to reach the maximum fluorescence increases. Under cold stress conditions, electron transfer flow per reactive centers, the quantum performance of photosystem II, and the efficiency of the water splitting complex in photosystem II decrease. Potassium affects light-dependent steps such as the size of receiving antennae and the electron connection of photosystem II reaction centers. The electron acceptor part of photosystem II is the main site of inhibition of photosynthetic electron transfer under the application of herbicides.

Conclusion and Implications

This article has provided an overview of the information about the wide opportunities of using the chlorophyll fluorescence technique in plant science, agriculture and ecological research. The measured parameters of chlorophyll fluorescence are called the JIP-test and its analysis can be used to evaluate the effects of environmental stresses on plants. This technique requires more practical studies in biotic and even non-biotic stress conditions to provide reliable information to investigate the growth and development of plants, and this leads to an increase in our knowledge of the physiological basis of crop photosynthesis under stress conditions.

Keywords: Environmental stresses, Fluorescence, Photosynthesis, Photosystem II

استفاده از فلورسانس کلروفیل در ارزیابی تنش‌های محیطی در گیاهان زراعی

رامین لطفی

استادیار موسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، مراغه، ایران

مشخصات مقاله	چکیده
واژه‌های کلیدی: تنش‌های محیطی فتوستنز فتوسیستم II فلورسانس	گیاهان در محیط تحت تأثیر تنش‌های مختلف زیستی و غیرزیستی قرار دارند که این تنش‌ها بسته به مدت، شدت و مرحله رشدی گیاه می‌توانند فرایند فتوسنتز را کاهش و رشد و نمو و عملکرد آن‌ها را تحت تأثیر قرار دهند. مطالعه فتوسنتز با روش‌هایی همچون آنالیز تبادلات گازی شامل دی‌اکسیدکربن، بخار آب و اکسیژن زمان‌بر بوده و اطلاعات کاملی از تمام ساختار دستگاه فتوسنتزی در اختیار قرار نمی‌دهند. باین‌وجود، اندازه‌گیری و کاربرد تکنیک فلورسانس کلروفیل روشی بسیار ساده، غیرتخریبی و سریع برای ارزیابی واکنش‌های فتوسنتزی است. مطالعه فلورسانس کلروفیل امکان تحلیل وضعیت مراکز واکنشی فتوسیستم II و کمپلکس‌های دریافت دریافت‌کننده نور را فراهم می‌آورد. این شاخص همبستگی بالایی با سایر پارامترهایی فیزیولوژیکی تحت تنش‌های مختلف محیطی دارد. شاخص کارایی فتوسنتز به‌عنوان شاخص حساس برای ارزیابی تنش خشکی است به طوری که سطح مراکز واکنشی فعال در کلروفیل، واکنش‌های فتوشیمیایی اولیه و انتقال الکترون تحت تأثیر تنش خشکی قرار می‌گیرد. تحت تنش شوری میزان فلورسانس متغیر، فلورسانس حداکثر، انرژی لازم برای بسته شدن مراکز واکنشی و شاخص کارایی فتوسنتزی کاهش و در مقابل زمان لازم برای رسیدن به فلورسانس حداکثر افزایش می‌یابد. تحت تنش سرما بیشترین میزان جریان انتقال الکترون به‌ازای مراکز واکنشی، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و کارایی کمپلکس تجزیه آب در فتوسیستم II کاهش می‌یابد. عناصر غذایی به‌ویژه پتاسیم مراحل وابسته به نور همچون اندازه آنتن‌های دریافت‌کننده و ارتباط الکترونی مراکز واکنشی فتوسیستم II را تحت تأثیر قرار می‌دهد. بخش گیرنده الکترون فتوسیستم II محل اصلی مهار انتقال الکترون فتوسنتزی تحت کاربرد علف‌کش‌ها است. از این‌رو، فلورسانس کلروفیل یک شاخص معتبر برای ارزیابی واکنش فتوسیستم II در شرایط تنش‌های محیطی است.
تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۱۰/۲۵	
تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۱۲/۰۷	
تاریخ انتشار: پائیز ۱۴۰۳ ۴۹۰-۴۷۳ (۳): ۱۷	

مقدمه

گیاهان دارای پتانسیل تولید بالایی هستند ولی تنش‌های مختلف محیطی (شوری، خشکی، گرما، سرما، باد، آلاینده‌های محیطی، تشعشع، غرقابی، کمبود عناصر غذایی و عناصر سنگین) مهم‌ترین عوامل کاهش‌دهنده عملکرد محصولات زراعی در سطح جهان است. در محیط فاقد تنش‌های محیطی، عملکردهای واقعی باید برابر با عملکرد پتانسیل یا رکورد گیاهان باشد، درحالی‌که در بسیاری از گیاهان زراعی متوسط عملکرد واقعی کمتر از ۱۰ الی ۲۰ درصد عملکرد پتانسیل آن‌ها است. تنش‌های محیطی عامل کاهش حدود

سازمان ملل متحد با انتشار گزارشی افزایش ۸۳ میلیون نفری جمعیت جهان را چالش بزرگ پیشروی بشر در سال ۲۰۳۰ دانست و اذعان داشت که با چنین شتابی جمعیت کره زمین تا سال ۲۰۵۰ به ۹ میلیارد و ۸۰۰ میلیون نفر خواهد رسید (FAO, 2017). در کنار افزایش جمعیت و لزوم توجه به تأمین غذای آن، عوامل دیگری نظیر تنش‌های زیستی و محیطی سبب کاهش توان تولید محصولات زراعی می‌شوند (Farooq et al., 2009). در شرایط طبیعی گیاهان تحت تنش‌هایی هستند که بسته به‌شدت، مدت و مرحله رشد گیاهی می‌توانند رشد و نمو آن‌ها را تحت تأثیر قرار دهند.

دستگاه فتوسنتزی است که بدون تخریب بافت گیاهی عملیات ارزیابی آن در کمترین زمان صورت می‌گیرد. علاوه بر این با استفاده از این تکنیک می‌توان تعداد زیادی ژنوتیپ را در مدت زمان کم، ارزیابی نمود (Ramzi et al., 1994).

فلورسانس کلروفیل a یک علامت چندمرحله‌ای بوده که منحنی OJIP^۲ خوانده می‌شود (Strasser et al., 1995). منحنی OJIP احیا یا اکسید متوالی خزانه انتقال الکترون را در فتوسیستم II نشان می‌دهد (Govindjee, 1995). در منحنی OJIP سطح زیر منحنی، حجم خزانه کینون‌های گیرنده الکترون کینون a^۳ (Qa)، کینون b^۴ (Qb) و پلاستوکینون^۵ (PQ) را نشان می‌دهد (Goncalves and Santos, 2005). بخش بالای منحنی OJIP القای فلورسانس بین فلورسانس حداقل و فلورسانس حداکثر، نشان‌دهنده حجم خزانه کینون‌های گیرنده الکترون است (Mehta et al., 2010). بر اثر تابش فوتون‌های نوری همه ناقل‌های الکترون به شکل احیا درآمده و همه مراکز واکنشی بسته می‌شوند. کلروفیل a در این زمان نشانگر فلورسانس حداکثر است (Mehta et al., 2010). میزان فلورسانس حداکثر در شرایط تنش به علت کاهش فعالیت کمپلکس تجزیه‌کننده و کاهش فعالیت فتوسیستم II کاهش می‌یابد (Mehta et al., 2010). فلورسانس متغیر و نسبت فلورسانس متغیر به فلورسانس حداکثر از سایر پارامترهای مهم محاسبه‌شده از فلورسانس کلروفیل هستند. بیشتر بودن فلورسانس متغیر نشان‌دهنده عملکرد خوب مکانیسم فلورسانس کلروفیل در شرایط تنش و کاهش سرعت واکنش‌های فتوشیمیایی است (Baker and Rosenqvist, 2004). به فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II برای تبدیل نور جذب‌شده به انرژی شیمیایی را نشان می‌دهد (Kocheva et al., 2004). کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II نتیجه خسارت به مراکز واکنشی این فتوسیستم است که باعث کاهش حداکثر کارایی کوانتومی فتوسیستم II می‌شود (Baker and Rosenqvist, 2004).

از مهم‌ترین پارامترهایی که از منحنی OJIP-test قابل محاسبه است، می‌توان به شاخص عملکرد اشاره نمود (Mehta et al., 2010). شاخص عملکرد پارامتری است که

۷۰ درصدی عملکرد گیاهان زراعی در سطح جهان هستند (Kafi et al., 2009).

فرایند فتوسنتز در گیاهان به تنش‌های محیطی حساس است (Kalaji et al., 2016) که این باعث شده فتوسنتز به‌عنوان مهم‌ترین شاخص تحت شرایط تنش‌های محیطی مطالعه قرار گیرد. کاربرد تکنیک فلورسانس کلروفیل روشی بسیار ساده، غیر تخریبی و سریع برای ارزیابی واکنش‌های فتوسنتزی است (Stirbet and Govindjee, 2012). این مزایا باعث شده است که این تکنیک برای پژوهشگران اصلاح نباتات (برای ارزیابی صفات محصولات زراعی)، بیوتکنولوژی، اکوفیزیولوژی مفید مورداستفاده باشد. فلورسانس کلروفیل به‌طور غیرمستقیم اطلاعاتی از وضعیت عمومی و فیزیولوژیکی گیاهان تحت شرایط تنش ارائه می‌دهد. آنالیز دقیق نمودارهای فلورسانس کلروفیل به درک بیشتر از شرایط فیزیولوژیکی فتوسنتز گیاهان، فتوسیستم II و اجزای انتقال الکترون فتوسنتزی در اختیار قرار می‌دهد. این تکنیک همچنین اطلاعاتی در مورد واکنش‌های فتوشیمیایی وابسته به نور و واکنش‌های شیمیایی غیروابسته به نور فراهم می‌کند. در مجموع فلورسانس کلروفیل به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم با تمام واکنش‌های فتوسنتزی وابسته به نور شامل تجزیه نوری^۱ آب، انتقال الکترون، ایجاد گرادیان pH بین دو غشای تیلاکوئیدی و تولید انرژی در ارتباط است.

فلورسانس کلروفیل

کلروفیل a انرژی دریافتی از فوتون نوری را به مرکز واکنشی انتقال داده و این فعل‌وانفعالات سبب راه افتادن زنجیر انتقال الکترونی در کلروپلاست می‌گردد. در شرایط تنش‌های محیطی به دلیل مسدود شدن مسیر انتقال الکترونی، زنجیر متوقف می‌شود. در چنین شرایطی، یکی از راه‌هایی که کلروفیل a برانگیخته برای برگشت به حالت پایدار در پیش می‌گیرد، فلورسانس است. میزان فلورسانس کلروفیل در شرایط عادی حدود ۰/۳ تا ۳ درصد کل انرژی دریافتی است که این میزان در شرایط تنش افزایش می‌یابد (Bissati et al., 2003). در حالت کلی فلورسانس کلروفیل a یک شاخص فیزیولوژیکی معتبر برای مشخص نمودن تغییرات القاشده در

^۴ Secondary plastoquinone electron acceptor (Qb)

^۵ Plastoquinone

^۱ Photolysis

^۲ Polyphasic chlorophyll fluorescence induction curve (OJIP)

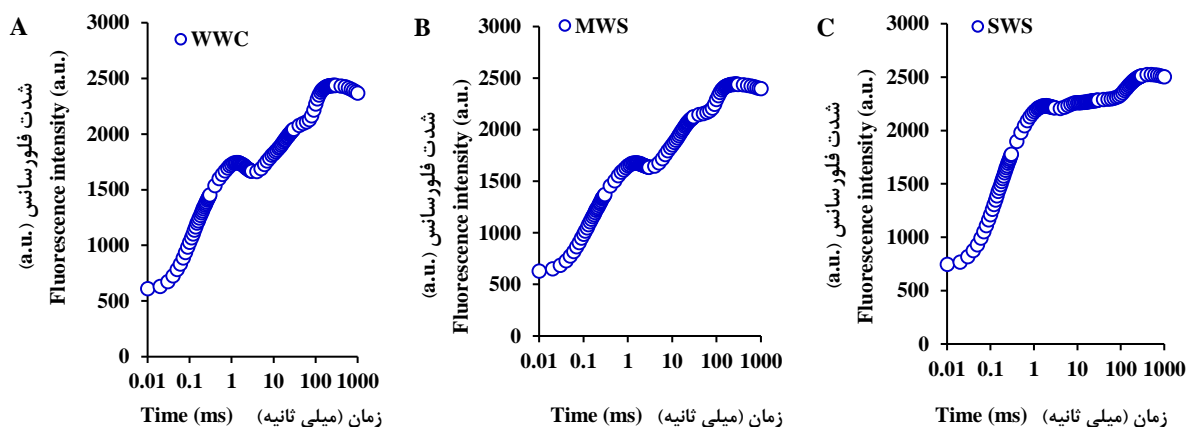
^۳ Primary plastoquinone electron acceptor of PSII (Qa)

فلورسانس کلروفیل تحت تنش‌های محیطی

تنش خشکی

اثرات تنش خشکی روی فتوسنتز به‌خوبی شناسایی شده است. معمولاً اثرات تنش خشکی در کوتاه‌مدت روی رفتار روزنه‌های برگ گیاهان با بسته شدن آن‌ها شروع و با تغییرات متابولیسمی و تغییرات ساختاری تحت تنش خشکی طولانی‌مدت یا شدید به اوج خود می‌رسد (Jedrowski et al., 2013). اثر نهایی تنش خشکی روی مسیر تولید آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و محافظت‌کننده‌های نوری^۱ دیده می‌شود (Chaves et al., 2009). فتوسیستم II نسبت به فتوسیستم I به اثرات تنش خشکی مقاومت بیشتری دارد و اغلب این بخش در تنش‌های خشکی شدید تحت تأثیر قرار می‌گیرد (Kalaji et al., 2018; Lotfi et al., 2022). با توجه به اینکه فتوسیستم II اولین دریافت‌کننده نور خورشید است و در شرایط معمولی نسبت آن به فتوسیستم I برابر ۱/۵ است (Taiz and Zeiger, 2010)، لذا تحمل بیشتر آن به تنش خشکی می‌تواند یک سازوکار مناسب گیاهان در طی تکامل باشد.

سه عامل درگیر در مراحل عملکردی فتوسنتز شامل تعداد مراکز واکنشی موجود در بستر کلروفیل، میزان به دام انداختن انرژی برانگیخته و میزان تبدیل انرژی برانگیخته به انتقال الکترون را به یک عامل چندمتغیره تبدیل می‌کند (Tsimilli et al., 2000). شاخص عملکرد یک شاخص مطلوب برای ارزیابی عملکرد گیاه در جذب انرژی نوری، به دام انداختن انرژی برانگیخته و تبدیل انرژی برانگیخته به انتقال الکترون به‌وسیله فتوسنتز در شرایط تنش‌های محیطی مانند شوری، خشکی، گرما و غیره است (Mishra et al., 2001). شاخص عملکرد علاوه بر نشان دادن میزان عملکرد فلورسانس در محدوده فلورسانس حداقل و حداکثر، می‌تواند در نقاط حد واسط آن‌ها مانند مرحله J میزان فلورسانس را نشان دهد. شاخص عملکرد، اجازه تجزیه همه‌جانبه عملکرد فتوسنتزی را فراهم می‌آورد. به‌طوری‌که با استفاده از این پارامتر می‌توان ارتباط بین کارایی جذب فوتون و جذب انرژی برانگیخته در فتوسیستم II، تراکم تعداد مراکز واکنشی و احتمال انتقال الکترون به بعد از Qa توسط انرژی برانگیخته را بررسی کرد (Goncalves and Santos, 2005).



شکل ۱. نمودار فلورسانس کلروفیل کلزا تحت سطوح مختلف آبیاری. آبیاری نرمال (WWC)، تنش کمبود آبی ملایم (MWS) و تنش کمبود آبی شدید (SWS) (Lotfi et al., 2018).

Fig. 1. Chlorophyll a fluorescence of oilseed rape plant under different watering conditions. Well watering (WWC), middle water stress (MWS) and severe water stress (SWS) (Lotfi et al., 2018).

نمودار OJIP به‌طور کامل حذف شده است (شکل ۱؛ Lotfi et al., 2018). مرحله II نمودار فلورسانس کلروفیل با احیاء پذیرنده‌های P_Q، Q_b، Cyt b6f و P_{PC} در ارتباط است (Kalaji et al., 2018). منحنی OJIP به دو فاز تقسیم می‌شود:

در کلزا تحت شرایط بدون تنش خشکی و تنش خشکی ملایم منحنی فلورسانس کلروفیل به‌صورت پلی‌فازی نرمال دیده می‌شود، ولی در شرایط تنش خشکی شدید، سطح فلورسانس کلروفیل در مرحله J افزایش و سپس در مرحله II

³ Plastocyanin

¹ Photoprotective

² Cytochrome b6f

تحت تنش شدید خشکی میزان فلورسانس حداقل (Fo) افزایش و سطح فلورسانس حداکثر (Fm) کاهش می‌یابد (شکل ۱؛ Lotfi et al., 2018). افزایش سطح فلورسانس حداقل تحت تنش خشکی را می‌توان به‌عنوان کاهش در نرخ ثابت به دام انداختن انرژی توسط مراکز واکنشی فتوسیستم II تعبیر کرد (Kalaji et al., 2018) که می‌تواند نتیجه اثرات جدایی فیزیکی کمپلکس‌های دریافت‌کننده نور در هسته فتوسیستم II باشد (Lotfi et al., 2020). نتایج مشابه نشان داده است که تحت تنش خشکی افزایش سطح فلورسانس حداقل با جدایی کمپلکس‌های دریافت‌کننده نور (LHC II) از کمپلکس فتوسیستم II، غیرفعال شدن مراکز فتوشیمیایی فتوسیستم II یا بازدارندگی جریان انتقال الکترون از Qa به Qb در ارتباط است (Mathur et al., 2011). در مقابل کاهش فلورسانس حداکثر تحت تنش خشکی با بازدارندگی انتقال الکترون از قسمت اهداکننده^۱ الکترون فتوسیستم II یا با تغییر شکل^۲ پروتئین‌های کلروفیل مرتبط است (Yamane et al., 1997).

بین پارامترهای مختلف فلورسانس کلروفیل شاخص کارایی فتوسنتز^۳ (PI) اطلاعاتی در مورد وضعیت عمومی گیاهان و توانایی زیست آن‌ها تحت تنش را نشان می‌دهد (Oukarroum et al., 2009). همچنین ترکیبی از اطلاعات مربوط به سطح مراکز واکنشی فعال در کلروفیل، واکنش‌های فتوشیمیایی اولیه و انتقال الکترون را دارد (Strasser et al., 2004). تغییر در سطح این شاخص با ویژگی‌های آنتن‌های دریافت‌کننده نور، کارایی به دام انداختن الکترون و انتقال الکترون به جز Qa مرتبط است (Oukarroum et al., 2009). شاخص کارایی فتوسنتز به‌عنوان شاخص حساس برای ارزیابی تنش خشکی در گندم استفاده شده است (Lotfi et al., 2022) و بیشترین همبستگی با عملکرد دانه را در شرایط تنش خشکی از خود نشان داده است (Živčák et al., 2013).

تنش شوری

شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیرزیستی است که با برهم زدن تعادل یونی و روابط آبی گیاه، بر فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاه اثر می‌گذارد و کاهش کارایی فتوسنتز یکی از مهم‌ترین آن‌ها است (Sayed, 2003). شوری می‌تواند

شود: (الف) فاز فوتوشیمیایی OJ و (ب) فاز دمایی JIP (Strasser et al., 1995). این فازها نشان‌دهنده فرایند احیاء پذیرنده‌های الکترون در زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی در سه مرحله است (Strasser et al., 2004; Stirbet and Govindjee, 2012). فاز OJ مرحله وابسته به نور است به طوری که اطلاعاتی در مورد اندازه آنتن‌های دریافت‌کننده نور و ارتباط بین مراکز واکنشی فتوسیستم II را نشان می‌دهد. فاز JIP نشان‌دهنده احیاء سایر پذیرنده‌های الکترون در زنجیره است (Schansker et al., 2003).

بررسی فلورسانس کلروفیل تحت تنش خشکی نشان‌دهنده افزایش محافظت فتوشیمیایی فتوسیستم II و فتوسیستم I با تعدیل جریان الکترون بین دو فتوسیستم و فعال کردن مخازن الکترون جایگزین تحت تنش خشکی است (Zivcak et al., 2013). بررسی اثر سطوح مختلف تنش کمبود آب در کلزا نشان داده است که تحت تنش ملایم و شدید خشکی، زمان رسیدن به فلورسانس حداکثر (TFM) و انرژی لازم برای بسته شدن تمام مراکز واکنشی فتوسیستم II تحت تنش خشکی افزایش (Sm) و در مقابل اندازه مخازن PQ در فتوسیستم II کاهش می‌یابد (Lotfi et al., 2015a). تنش خشکی ظرفیت جذب الکترون را در برگ کاهش می‌دهد که این موضوع با افزایش سطح انرژی لازم برای بسته شدن مراکز واکنشی تأیید می‌شود. در واقع ظرفیت مخازن انتقال‌دهنده‌های الکترون را بین فتوسیستم II و بخش پذیرنده فتوسیستم I شامل شده و در این شرایط زمان لازم برای رسیدن به فلورسانس حداکثر افزایش می‌یابد (Lotfi et al., 2015b). تحت تنش شدید خشکی زمانی که انتقال الکترون از مراکز واکنشی به مخازن کینونی مسدود شود در این صورت ارزش Area کاهش می‌یابد (Mehta et al., 2010).

در مطالعه دیگر، اثر سطوح مختلف تنش کمبود آب روی کلزا نشان داد که تنش خشکی، بیشینه جریان انتقال الکترون در واحد مراکز واکنشی فتوسیستم II (ET0/RC) را کاهش داد که در این صورت احتمال انتقال الکترون به دام افتاده در مراکز واکنشی به زنجیره انتقال الکترون غیر از Qa ($\psi E0$) افزایش و عملکرد کوانتومی آخرین پذیرنده الکترون در فتوسیستم I ($\phi R0$) کاهش می‌یابد (Lotfi et al., 2018).

³ Performance index

¹ Donor side of PSII

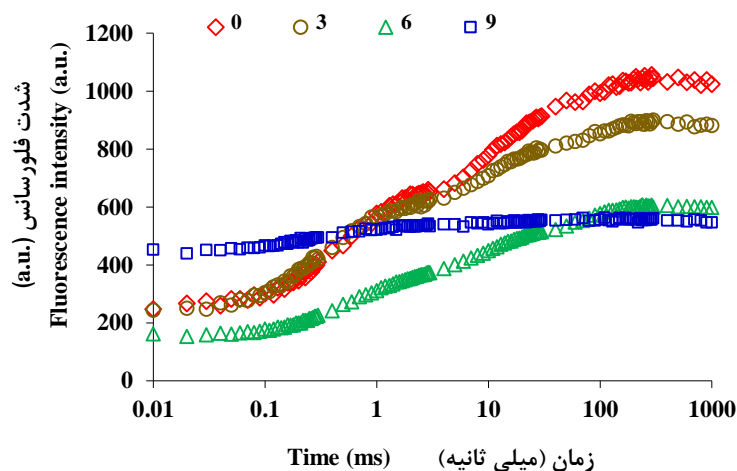
² Denaturation

است که تعداد مراکز غیر احیاء کننده Qb تحت تنش یونی افزایش می‌یابد. به عبارتی تنش یونی باعث اثرات برگشت‌ناپذیر روی Qb و آنتن‌های دریافت‌کننده نور دارد (Shu et al., 2012). تحت تنش شوری بخش دهنده الکترونی در فتوسیستم II نسبت به بخش دریافت‌کننده الکترون (آنتن‌ها) بیشتر متأثر می‌شود (Mehta et al., 2010). تنش اسمزی ناشی از شوری معمولاً اندازه بخش آنتن‌ها را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد و روی بخش احیاء الکترون اثری ندارد. در مقابل، تنش یونی ناشی از شوری اندازه هر دو بخش آنتن و احیاءکننده را کاهش می‌دهد (Singh-Tomar et al., 2012).

نمودار فلورسانس کلروفیل در شرایط بدون تنش شوری و شوری‌های ملایم به شکل پلی‌فازی نرمال گزارش شده است (Lotfi et al., 2020). تحت شرایط تنش شوری شدید نمودار فلورسانس کلروفیل در مراحل II و IP به‌طور کامل ناپدید شده و به‌نوعی سطح فلورسانس در مرحله J مشابه با مرحله P شده است (شکل ۲). این تغییرات در نمودار فلورسانس کلروفیل به علت اثر تنش شوری شدید روی احیاء پذیرنده‌های Qb، PQ، Cyt b6f و PC است (Kalaji et al., 2018).

تحت تنش شوری میزان فلورسانس متغیر، فلورسانس حداکثر، انرژی لازم برای بسته شدن مراکز واکنشی و شاخص کارایی فتوسنتزی در گیاه ماش کاهش و در مقابل زمان لازم برای رسیدن به فلورسانس حداکثر به‌عنوان شاخصی برای نشان دادن سرعت احیاء Qa در بخش پذیرنده فتوسیستم II افزایش یافته است (Lotfi et al., 2020). تنش شوری با تبدلات گازی روزنه، شاخص کلروفیل و پارامترهای فلورسانس کلروفیل همبستگی منفی دارد. کاهش سطح فلورسانس متغیر با افزایش سطح فلورسانس حداقل و کاهش سطح فلورسانس حداکثر در ارتباط است. افزایش سطح فلورسانس حداکثر در نتیجه مسدود شدن انتقال الکترون در بخش دهنده فتوسیستم II و افزایش زمان رسیدن به فلورسانس حداکثر، کاهش سطح خزانه کینونی و فلورسانس متغیر می‌شود (Lotfi et al., 2020). بسته شدن روزنه در گیاهان تحت تنش شوری با کاهش سطح پتاسیم در آن‌ها ارتباط دارد. تحمل اسمزی یکی از مکانیسم‌های تحمل تنش شوری در گیاهان است و تحت این شرایط روزنه‌های گیاهان به‌سرعت بسته‌شده تا سطح آب داخل گیاه حفظ شود (Jin

فعالیت فتوسنتزی گیاهان را با اثر روی عوامل مربوط به روزنه گیاهان یا سایر عوامل متأثر سازد. روزنه‌های برگ می‌تواند با کاهش محتوای آب در سلول‌های برگ با اثرات اسمزی تنش شوری بسته شود. اثرات غیر روزنه‌ای تنش شوری با تخریب ساختار رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی، کاهش سطح برگ یا با کاهش فعالیت آنزیم‌های فتوسنتزی درگیر در چرخه کالوین مرتبط است (Jin et al., 2011). تنش شوری شدید منجر به کاهش کارایی فتوسنتزی با اثر روی کمپلکس فتوسیستم II شده است (Kalaj et al., 2010; Mehta et al., 2010). گزارش شده است که تنش شوری به‌طور مستقیم جریان انتقال الکترون بین دو فتوسیستم را تحت‌تأثیر قرار می‌دهد (Kalaj et al., 2010). تنش شوری کلروفیل برگ را تخریب و فعالیت انتقال الکترون در فتوسیستم II را در گیاه ماش مختل کرده است (Nafees et al., 2010; Lotfi et al., 2020). یکی از اثرات مشخص تنش شوری، اثر آن روی سنتز رنگ‌دانه‌های فتوسنتزی در گیاهان و از طرفی فعال کردن آنزیم کلروفیلاز است که کمپلکس پروتئین - رنگ‌دانه را ناپایدار می‌کند (Maxwell and Johnson, 2000). پایداری کلروفیل یکی از معیارهای ارزیابی تحمل شوری در گیاهان زراعی است (Hernandez et al., 2000). تنش شوری با تخریب غشاهای تیلاکوئیدی سبب کاهش میزان کلروفیل می‌گردد (Ashraf and Bhatti, 2000). کاهش میزان فتوسنتز تحت تنش شوری به بسته شدن روزنه‌ها و تخریب کلروفیل نسبت داده شده است (Kao et al., 2006). بر اثر شوری برگ‌ها کلروزه می‌گردند که نتیجه آن تخریب کلروفیل است (Sai-Kachout et al., 2009). همچنین گزارش شده است که وجود مقادیر زیاد سدیم در محیط‌های شور منجر به کاهش جذب منیزیم به‌وسیله گیاه شده و چون این عنصر نقش مهمی در ساختمان کلروفیل دارد، کمبود آن باعث ایجاد اختلال در ساخت کلروفیل می‌گردد (Reezi et al., 2009). آسیب‌های تنش شوری در گندم بیشتر در سطح دهنده الکترون نسبت به سطح پذیرنده آن در فتوسیستم II مشخص شده است. آسیب بخش پذیرنده الکترون تحت تنش شوری به‌طور کامل قابل‌برگشت بوده، ولی در بخش دهنده الکترون کاملاً برگشت‌پذیر نیست (Mehta et al., 2010). اثرات اسمزی و یونی تنش شوری روی فلورسانس کلروفیل گیاهان متفاوت است. تنش اسمزی ناشی از شوری بخش احیاءکننده Qb را تحت‌تأثیر قرار نمی‌دهد و اثرات آن روی آنتن‌های دریافت‌کننده نور قابل‌برگشت است. در مقابل مشخص شده



شکل ۲. فلورسانس کلروفیل ماش تحت سطوح مختلف تنش شوری. صفر (شاهد) و ۳، ۶ و ۹ (سطوح مختلف شوری بر حسب دسی زیمنس بر متر) (Lotfi et al., 2020).

Fig. 2. Chlorophyll fluorescence of mung bean under different salt stress conditions. 0 (control), 3, 6 and 9 (different salinity treatments dS m^{-1}) (Lotfi et al., 2020).

که حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در حدود ۹ تا ۱۰ درصد و انتقال الکترون در حدود ۲۰ تا ۲۵ درصد تحت تیمار ۲۵۰ میلی‌مولار کلرید سدیم کاهش پیدا می‌کند (Netondo et al., 2004)؛ بنابراین، چنین تغییراتی در فعالیت فتوسیستم II می‌تواند فعالیت فتوسنتزی گیاهان را تحت تنش شوری کاهش دهد. افزایش معنی‌دار انرژی لازم برای بسته شدن تمام مراکز واکنشی تحت تنش شوری نشان می‌دهد که تنش شوری ظرفیت کلی پذیرش الکترون را در برگ کاهش می‌دهد و این موجب افزایش انرژی لازم برای بسته شدن مراکز واکنشی می‌شود که به‌عنوان مخزن انتقال الکترون بین فتوسیستم II و بخش پذیرنده فتوسیستم I است (Pinior et al., 2005).

بررسی ژنوتیپ‌های مختلف گندم بومی ایران تحت تنش شوری نشان داده است که مکانیسم واکنش همه ژنوتیپ‌ها در فاز نوری فتوسنتز تحت تنش شوری مشابه است. تنش شوری منجر به کاهش معنی‌دار حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و افزایش معنی‌دار جذب فوتون به‌ازای مراکز واکنشی فعال، فلورسانس حداقل و فلورسانس متغیر در مرحله J در ژنوتیپ‌های حساس می‌شود (Ghassemi et al., 2022). تنش شوری تعداد مراکز واکنشی غیرفعال را در فتوسیستم II افزایش می‌دهد، در نتیجه الکترون نمی‌تواند به کینون a منتقل شده و فلورسانس حداقل افزایش پیدا می‌کند (Lotfi et al., 2020).

(et al., 2011). با این وجود مشخص شده است که بسته شدن روزنه‌های گیاهان می‌تواند دریافت نور و سیستم تبدیل انرژی در فتوسیستم II را مختل کند (Iyengar and Reddy, 1996).

پروتئین‌های D1 و D2 در فتوسیستم II در شرایط تنش شوری آسیب می‌بینند (He et al., 1995). این پروتئین‌ها از اجزای اصلی این فتوسیستم بوده و طبیعی است که تخریب آن‌ها بازدارندگی نوری را در پی دارد (Bissati et al., 2003). تنش شوری حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II را کاهش می‌دهد. این اثر نامطلوب شوری بر حداکثر عملکرد کوانتومی فتوسیستم II ممکن است به دلیل نقش شوری در مهار انتقال الکترون در مراکز واکنشی و همچنین تخریب کمپلکس‌های تجزیه آب در فتوسیستم II باشد (Lotfi et al., 2020). تنش شوری بر فعالیت آنزیم‌ها اثر منفی می‌گذارد و فعالیت کمپلکس‌های آنزیمی تجزیه آب و زنجیره انتقال الکترون را کاهش می‌دهد و در نتیجه میزان F_v/F_m کاهش می‌یابد (Mehta et al., 2010). کاهش حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II در گیاهان ماش تحت تنش شوری به علت غیرفعال بودن مراکز واکنشی است که به از دست دادن انرژی به شکل گرما و نور منجر می‌شود. تحت تنش شوری ممکن است با افزایش مخزن‌های گرمایی (مراکز خاموشی) که با وجود توانایی دریافت نور نمی‌توانند انرژی را به حالت ردوکس ذخیره کنند، هدرروی انرژی به شکل گرما بیشتر شود (Hermans et al., 2003). گزارش شده است

تنش سرما

گیاهان برای رشد مطلوب به محدوده دمایی خاصی نیاز دارند و دماهای خارج از این محدوده به‌عنوان تنش محسوب می‌شوند. وقتی گیاهان در معرض دماهای بین صفر تا ۱۵ درجه سانتی‌گراد قرار می‌گیرند تغییرات فیزیولوژیکی در آن‌ها به وجود می‌آید. نتیجه تغییرات فیزیولوژیکی در تنش سرما ممکن است به‌صورت آسیب‌های قابل‌برگشت یا غیرقابل‌برگشت بروز نماید (Ghassemi-Golezani and Lotfi, 2017).

دمای پایین سیستم انتقال الکترون، متابولیسم چرخه کربن و هدایت گازها را مختل می‌کند. در بین ساختارهای فتوسنتزی، فتوسیستم II بخشی است که در معرض آسیب تنش دمای پایین قرار می‌گیرد. بیش از این، دمای پایین فعالیت روزنه‌ها و آنزیم‌های متابولیسم کربن مانند آنزیم چرخه کالوین، ATP سنتاز را تحت‌تأثیر قرار داده و احیاء ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز و فسفوریلاسیون نوری^۱ را محدود می‌کند (Allen and Ort, 2001). سایر اثرات دمای پایین شامل کاهش کربن انتقالی از برگ و تجمع قند محلول در آن است (Strand et al., 2003). فتوسنتز در دمای پایین ۱۸ درجه سانتی‌گراد کاهش پیدا می‌کند (Ramalho et al., 2003) و دمای ۴ درجه سانتی‌گراد عملکرد فتوسنتزی را به‌شدت کاهش می‌دهد (Silva et al., 2004). کاهش ظرفیت فتوسنتزی در دمای پایین با کاهش کارایی عملکرد کوانتومی فتوسیستم II و فتوسیستم I، ATP سنتاز و آنزیم‌های استرومایی مؤثر در چرخه احیاء کربن ارتباط دارد (Allen and Ort, 2001). در گیاه قهوه نشان داده شده است که وقتی دمای روز/شب از ۲۰/۲۵ درجه سانتی‌گراد به ۸/۱۳ درجه سانتی‌گراد کاهش می‌یابد، کلروفیل a حدود ۳۰ درصد، کلروفیل b حدود ۲۷ درصد و کلروفیل کل در حدود ۲۹ درصد کاهش پیدا می‌کند (Partelli et al., 2009). در دمای پایین حدود ۳ درجه سانتی‌گراد آنزیم کلروفیل‌لاز فعال بوده و منجر به کاهش کلروفیل در گندم می‌شود. دمای پایین فعالیت آنزیم‌ها از جمله فعالیت آنزیم روبیسکو را کاهش می‌دهد. کاهش فعالیت کربوکسیلازی روبیسکو، باعث کاهش عملکرد چرخه کالوین می‌گردد. از آنجایی که محصولات مرحله نوری فتوسنتز از جمله NADPH در چرخه کالوین به مصرف می‌رسند، در تنش سرما این محصولات تجمع می‌یابند

(Allen and Ort, 2001). در این شرایط مقدار $NADP^+$ به علت عدم مصرف NADPH کاهش می‌یابد، بنابراین انتقال الکترون‌ها از فرودوکسین به اکسیژن انجام‌گرفته و رادیکال‌های فعال اکسیژن تولید می‌شوند. همچنین در دمای پایین کارایی انتقال انرژی به مرکز فتوسیستم II کاهش می‌یابد (Flexas et al., 1999).

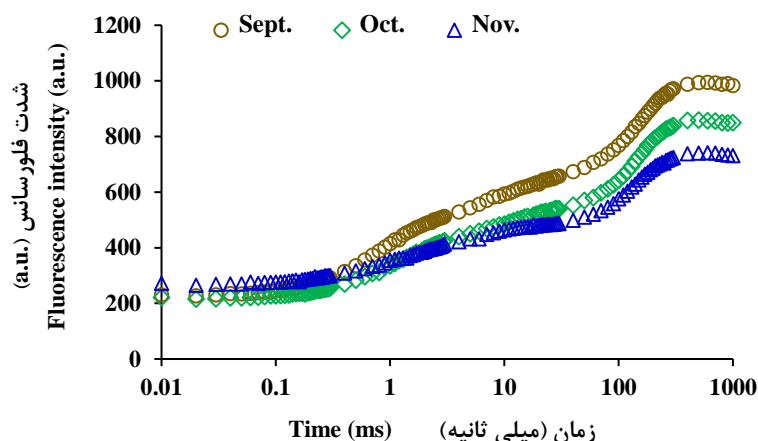
فلورسانس کلروفیل به‌طور گسترده به‌عنوان یک ابزار سریع، سودمند و غیر تخریبی جهت تشخیص تغییرات عملکردی دستگاه فتوسنتزی در شرایط وقوع تنش‌ها از قبیل دمای پایین در ذرت (Sowinski et al., 2005) و کلزا (Ghassemi-Golezani et al., 2008) به کار گرفته شده است. ممانعت نوری موجب کاهش کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II می‌شود که با کاهش پارامتر فلورسانس متغیر، نسبت فلورسانس متغیر به بیشینه یا حداکثر عملکرد کوانتومی واکنش فتوشیمیایی فتوسیستم II، تثبیت دی‌اکسیدکربن و یا آزادسازی اکسیژن قابل‌تشخیص است. خوگیری به سرما به‌طور معنی‌داری پایداری عملکرد فتوسنتزی جو پاییزه را پس از تنش یخ‌زدگی بهبود داده است. خوگیری موجب افزایش معنی‌دار در سرعت انتقال الکترون فتوسیستم II در رقم متحمل جو در مقایسه با رقم حساس می‌گردد (Dai et al., 2007). مشخص شده است هنگامی که گیاهان کلزای پاییزی حاصل از توده‌های بذری با قدرت و کیفیت فیزیولوژیکی متفاوت به مدت چهار هفته تحت تیمار خوگیری به سرما واقع شدند، نسبت فلورسانس متغیر به بیشینه با افزایش مدت خوگیری تا ۱۴ روز کاهش یافت. این وضعیت پس از گذشت ۲۸ روز از تیمار خوگیری به‌طور تدریجی برگشت نموده و پس‌از آن نیز اندکی افزایش پیدا کرد. این تغییر در Fv/Fm می‌تواند به‌عنوان اثر برگشت‌پذیر ممانعت نوری تفسیر گردد که دارای کارکرد محافظتی و تنظیمی برای سیستم فتوسنتزی برگ‌ها در طی دوره خوگیری به سرما است (Ghassemi-Golezani et al., 2008).

به‌طور کلی، استرس سرما باعث آسیب به فتوسیستم II و کاهش پایداری غشاهای کلروپلاست و فتوسنتز می‌شود. کاربرد فلورسانس کلروفیل در تشخیص ارقام متحمل به سرما نشان داده است که فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، کمپلکس تجزیه‌کننده آب در

¹ Photophosphorylation

شرایط دیم نشان داد که فلورسانس کلروفیل در هر سه تاریخ کاشت به صورت پلی‌فازی نرمال است. تاریخ کاشت اواخر شهریورماه نسبت به دو تاریخ کاشت اواخر مهر و اواخر آبان به دلیل استقرار مناسب و تحمل تنش دمایی پایین از سطح فلورسانس بیشتری برخوردار است (شکل ۳). بیشترین میزان جریان انتقال الکترون به‌ازای مراکز واکنشی، عملکرد کوانتومی فتوسیستم II، کارایی کمپلکس تجزیه آب در فتوسیستم II در تاریخ کاشت اول ثبت شد.

فتوسیستم II و شاخص کارایی فتوسنتز به‌طور قابل‌توجهی در ۴- درجه سانتی‌گراد در ارقام نخود دیم کاهش می‌یابد. با این حال، جذب جریان نوری در مراکز واکنشی در این دما افزایش نشان داده است. بیشترین راندمان فتوسنتزی بر اساس داده‌های فلورسانس کلروفیل در ژنوتیپ ILWC109 و همچنین رقم آنا ثبت شده است (Lotfi and Khoshro, 2021). بررسی لطفی و همکاران (Lotfi et al., 2021) روی اثرات تنش سرما در مزرعه با تاریخ‌های مختلف کاشت در



شکل ۳. فلورسانس کلروفیل گندم دیم تحت تاریخ‌های مختلف کاشت. تاریخ کاشت اول (سپتامبر)، تاریخ کاشت دوم (اکتبر) و تاریخ کاشت سوم (نوامبر) (Lotfi et al., 2021).

Fig. 3. Chlorophyll fluorescence of dryland wheat under different sowing time. First sowing date (sept.), second sowing date (Oct.) and the last sowing date (Nov.) (Lotfi et al., 2021).

کیناز و کربوکسیلاز نقش دارد (Verbruggen and Hermans, 2013). گزارش شده است که کمبود منیزیم به مدت ۶ هفته در گیاه سطح کلروفیل و کارتنوئید را به‌طور معنی‌داری کاهش می‌دهد (He et al., 2022). همچنین این محققین گزارش کردند که با کمبود عنصر منیزیم سطح فتوسنتز خالص، تبادلات گازی روزانه کاهش و در مقابل مقاومت زیر روزنه‌ای دی‌اکسیدکربن افزایش می‌یابد. منیزیم به‌طور معنی‌داری کمپلکس تجزیه‌کننده آب در فتوسیستم II را بهبود می‌دهد. افزایش سطح فلورسانس حداقل در شرایط کمبود عنصر منیزیم با آسیب‌های تنش اکسیداتیو و کاهش مراکز واکنشی فتوسیستم II در ارتباط است (Baker, 2008). تأثیر کاهش منگنز در گیاهان روی انتقال الکترون فتوسنتزی و ساختار کلروپلاست کاملاً مشخص شده است (Salomon and Keren, 2011). به‌طور کلی کاهش فعالیت فتوسیستم II به‌عنوان علائم مشخص منگنز گزارش شده است (Homann, 1967).

تنش ناشی از کمبود عناصر غذایی

کمبود عناصر غذایی روی فتوسنتز گیاهان مؤثر است (Kalaji et al., 2018). کمبود برخی عناصر غذایی به دلیل نقش آن‌ها در ساختار اجزای فتوسنتزی می‌تواند آن را محدود کند. اجزا و کمپلکس‌های پروتئین فتوسنتزی به عناصر آهن، سولفات و نیتروژن نیاز دارد (Jin et al., 2015). نیتروژن، منگنز و آهن در سنتز کلروفیل نقش دارند و کمبود این عناصر در غلظت کلروفیل برگ مهم می‌تواند باشد (Laing et al., 2000). منیزیم در بسیاری از فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی گیاهان دخالت دارد. برای مثال این عنصر به‌عنوان اتم مرکزی مولکول کلروفیل در کمپلکس جذب نور در کلروپلاست و در فرایند فتوسنتز نقش حیاتی دارد (Hermans and Verbruggen, 2005; Tränkner et al., 2018). بعلاوه منیزیم کوفاکتور بیش از ۳۰۰ کلاس آنزیمی شامل بسیاری از آنزیم‌های فتوسنتزی در کلروپلاست و در فرایندهای تثبیت کربن، تولید انرژی، RNA پلیمریزاسیون، فسفاتاز،

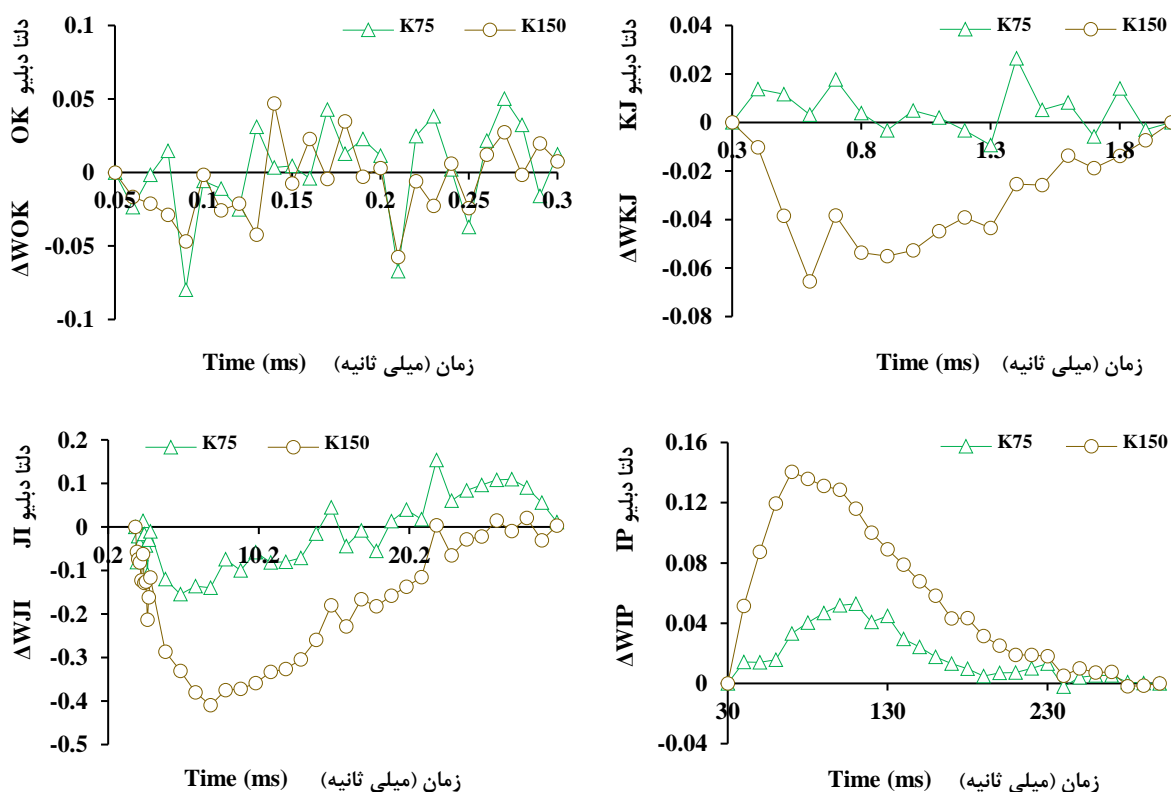
تنش شیمیایی (علف‌کش)

علف‌کش‌ها در کشاورزی به‌طور گسترده‌ای برای کاهش غلبه گونه‌های گیاهی نامطلوب استفاده می‌شوند. برخی از آن‌ها فقط از طریق تماس با گیاهان عمل می‌کنند درحالی‌که برخی دیگر برای آسیب رساندن به گیاهان به سیستم آوندی نفوذ می‌کنند و باعث آسیب شدید به اسیدهای نوکلئیک در گیاهان شده و متابولیسم پلاستید و چرخه سلولی را مختل می‌کند (Ventrella et al., 2010). علف‌کش‌ها بر کارایی فتوسنتزی اثر دارند. باین‌وجود، این تأثیر به نوع علف‌کش، مقدار و گونه‌های گیاهی بستگی دارد (Christensen et al., 2003). برخی از مطالعات نشان می‌دهد که کاربرد علف‌کش‌ها بر محتوای رنگ‌دانه گیاهی تأثیر منفی دارد و باعث تخریب کلروپلاست‌ها و غشاهای تیلاکوئیدی می‌شوند (Nielsen and Dahllöf, 2007). مشاهده شده است که علف‌کش‌ها هر دو فتوسیستم را در فتوسنتز تحت تأثیر قرار می‌دهند (Pei et al., 2016). در فتوسیستم II بخش گیرنده الکترون محل اصلی مهار انتقال الکترون فتوسنتزی تحت کاربرد علف‌کش‌ها است. مکانیسم مهار را می‌توان با اتصال رقابتی پروتئین D1 در Qb با علف‌کش‌ها توضیح داد بنابراین، از اکسیداسیون مجدد Qa و انتقال الکترون جلوگیری می‌شود (Vermaas et al., 1984).

تغییرات منحنی OJIP فلورسانس کلروفیل بعد از کاربرد علف‌کش‌های نیکوسولفورن، توفوردی + ام سی پی آ، کلوپیرالید نشان داد که از ۶۰ ساعت بعد از کاربرد علف‌کش باند ΔK در زمان 300 μs، باند ΔJ در زمان 2 ms و باند ΔI در زمان 10-30 ms تشکیل می‌شود (شکل ۵). کاربرد علف‌کش‌های نیکوسولفورن، توفوردی + ام سی پی آ، کلوپیرالید تا ۶۰ ساعت اثری روی سیستم فتوسنتزی گیاه توج ندارد؛ ولی بعدازآن مشخص شده که این علف‌کش‌ها کمپلکس تجزیه آب در فتوسیستم II را به‌شدت تحت تأثیر قرار می‌دهند درحالی‌که کاربرد علف‌کش‌هایی مانند لوماکس، گراماکسون و برومایسید حتی در ساعات اولیه فتوسنتز آن را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Hassannejad et al., 2020). از تکنیک فلورسانس کلروفیل برای شناسایی محل‌های درگیر یا اثر علف‌کش استفاده می‌شود. برای مثال برای علف‌کش‌های برومایسید، بازاگران، لوماکس و گراماکسون مشخص شده است که محل اثر آن‌ها در گیاهان بازدارندگی انتقال الکترون از Qa به Qb در فتوسیستم II است (Hassannejad et al., 2020). این علف‌کش‌ها با تخریب مراکز واکنشی فتوسیستم

پتاسیم یکی از عناصر پرمصرف در گیاهان است که نقش عمده‌ای در رشد و نمو گیاه و فرایندهای فیزیولوژیکی و بیوشیمیایی شامل توسعه سلول‌ها، نگهداری فشار آماسیدگی، تنظیمات اسمزی و رفتارهای روزنه برگ گیاهان، سنتز پروتئین‌ها، متابولیسم کربوهیدرات‌ها و فعال‌کننده آنزیم‌های گیاهی دارد (Kazan, 2015; Hawkesford et al., 2012). پتاسیم با اثر روی فسفوریلاسیون نوری در کلروپلاست، فعال کردن آنزیم‌های دخیل در فتوسنتز، تبادلات گازی و حرکات روزنه برگ گیاهان فتوسنتز را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Marschner, 1995). پتاسیم غلظت هورمون آبسزیک اسید را کاهش داده و باعث می‌شود روزنه‌ها با کارایی بالایی تحت تنش خشکی فعالیت کنند (Lotfi et al., 2022).

برای آنالیز دقیق مراحل مختلف فلورسانس کلروفیل از نرمال کردن داده‌های هر مرحله از نمودار پلی‌فازی فلورسانس کلروفیل استفاده می‌شود و به‌نوعی هر مرحله OJIP به‌طور مجزا مورد بررسی دقیق قرار می‌گیرد. برای این منظور فلورسانس بین بازه ۰/۰۵ میلی‌ثانیه (Fo) و ۰/۳ میلی‌ثانیه (FK) به‌صورت ΔWOK، بین مراحل ۰,۳ میلی‌ثانیه و ۳ میلی‌ثانیه (FJ) به‌صورت ΔWKJ و بین ۳ میلی‌ثانیه و ۳۰ میلی‌ثانیه (FI) به‌صورت ΔWJI و بین ۳۰ میلی‌ثانیه و ۳۰۰ میلی‌ثانیه (FM) به‌صورت ΔWIP برآورد می‌شود. کاربرد پتاسیم روی مرحله WOK اثر معنی‌داری ندارد. اگرچه کاربرد سطح ۱۵۰ کیلوگرم در هکتار سولفات پتاسیم کارایی فلورسانس کلروفیل را در بازه زمانی بین WKJ و WJI بهبود داده است درحالی‌که کاربرد پتاسیم اثر منفی روی مرحله WIP دارد (شکل ۴). به عبارتی کاربرد پتاسیم مراحل وابسته به نور همانند اندازه آنتن‌های دریافت‌کننده و ارتباط الکترونی مراکز واکنشی فتوسیستم II را تحت تأثیر قرار می‌دهد. کاربرد پتاسیم با کاهش سطح فلورسانس حداقل، حداکثر عملکرد کوانتومی هدرروی انرژی غیر فتوشیمیایی، اندازه مخازن پذیرنده‌های الکترون در بخش احیا فتوسیستم II و تعداد دفعات اکسایش کاهش Qa تا رسیدن به فلورسانس حداکثر و افزایش سطح فلورسانس حداکثر، حداکثر کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II، کارایی کمپلکس تجزیه آب در فتوسیستم II و کارایی فتوسنتزی منجر به بهبود سیستم فتوسنتزی در گندم دیم شده است (Lotfi et al., 2022).



شکل ۴. اثر کاربرد پتاسیم روی منحنی فلورسانس کلروفیل نرمال شده در گندم دیم رقم هشترود. منحنی فلورسانس کلروفیل در بازه زمانی بین F_0 و F_K به صورت $W_{OK} = (F_t - F_0)/(F_K - F_0)$ ، بین F_K و F_J به صورت $W_{KJ} = (F_t - F_K)/(F_J - F_K)$ ، بین F_J و F_I به صورت $W_{JI} = (F_t - F_J)/(F_I - F_J)$ و بین F_I و F_P به صورت $W_{IP} = (F_t - F_I)/(F_P - F_I)$ نرمال شده است (Lotfi et al., 2022).

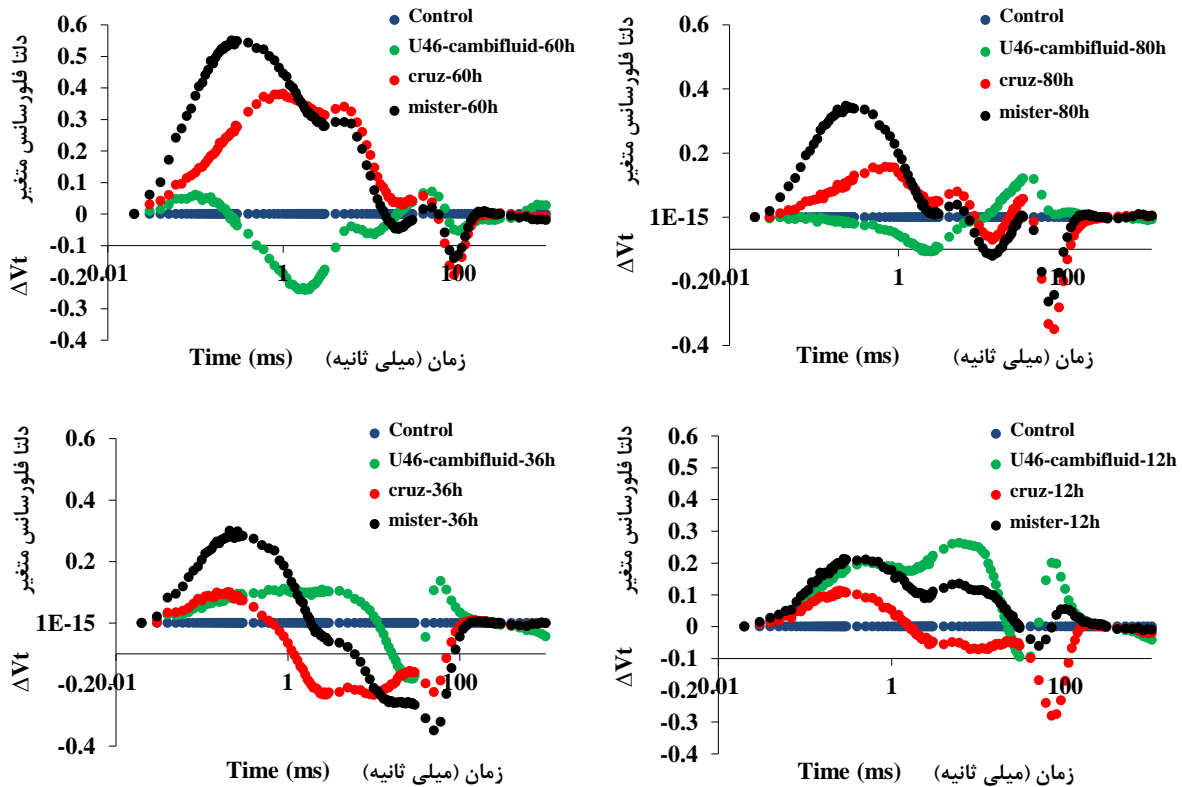
Fig. 4. The effects of K application on normalized chlorophyll fluorescence of dryland wheat (Hashtroud variety). chlorophyll a fluorescence transient curves normalized between F_0 and F_K expressed as W_{OK} ($W_{OK} = (F_t - F_0)/(F_K - F_0)$), F_K and F_J expressed as W_{KJ} ($W_{KJ} = (F_t - F_K)/(F_J - F_K)$), F_J and F_I expressed as W_{JI} ($W_{JI} = (F_t - F_J)/(F_I - F_J)$) and F_I and F_P expressed as W_{IP} ($W_{IP} = (F_t - F_I)/(F_P - F_I)$) (Lotfi et al., 2022)

کشاورزی و تحقیقات اکولوژیکی را ارائه داده است. پارامترهای اندازه‌گیری شده فلورسانس کلروفیل بنام JIP-test و تجزیه و تحلیل آن می‌تواند برای ارزیابی اثرات تنش در گیاهان استفاده شود. بررسی منحنی‌های OJIP با سرعت بالا مراحل کلیدی مرحله روشنایی فتوسنتزی درگیر در شرایط تنش‌های محیطی را نشان می‌دهد و بررسی این نمودارها در کنار پارامترهای فلورسانس کلروفیل مکانیسم عمل فتوسنتزی در مقابل تنش‌های محیطی را مشخص می‌کند. این تکنیک نیاز به مطالعات عملی بیشتر در شرایط تنش‌های زیستی و حتی غیرزیستی دارد تا به اطلاعات قابل اعتمادی برای بررسی رشد و نمو گیاهان پرداخت و این منجر به افزایش دانش ما از اساس فیزیولوژیکی فتوسنتز گیاهان زراعی در شرایط تنش به‌ویژه در شرایط تغییرات اقلیمی خواهد شد.

II منجر به کاهش ظرفیت انتقال الکترون و کاهش دریافت نور می‌شوند. در کلروپلاست، دو مکان اصلی هدف اثرات علف‌کش شناسایی شده است. اولین مکان هدف در دستگاه فتوسنتزی در زنجیره انتقال الکترون (ETC) و در فسفوریلاسیون نوری و کاهش تولید NADP است. یکی دیگر از مکان‌های هدف اصلی، بیوسنتز کلروفیل‌ها و کاروتنوئیدها است که در کمپلکس برداشت نور (LHC) و آنتن‌های مراکز واکنش فتوسنتزی وجود دارند (Dayan and Zaccaro, 2012).

نتیجه‌گیری نهایی

این مقاله مروری اطلاعاتی در مورد فرصت‌های گسترده استفاده از تکنیک فلورسانس کلروفیل در علوم گیاهی،



شکل ۵. اثر علف‌کش‌های مختلف روی منحنی‌های فلورسانس کلروفیل در گیاه توتق. تغییرات بر حسب نمودارهای تفاوت فلورسانس متغیر (ΔV_t) است (Hassannejad et al., 2020).

Fig. 5. The effects of different herbicides on chlorophyll fluorescent of *Xanthium strumarium* plant. Calculating the difference in the variable fluorescence curves (ΔV_t) (Hassannejad et al., 2020).

منابع

- Allen, D.J., Ort, D.R., 2001. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm climate plants. *Trends in Plant Science*, 6, 36-42. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(00\)01808-2](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(00)01808-2)
- Ashraf, M., Bhatti, A.S., 2000. Effect of salinity on growth and chlorophyll content of rice. *Pakistan Journal of Science and Industrial Research*, 43, 130-141.
- Baker, N.R., 2008. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Baker, N.R., Rosenqvist, E., 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1607-1621. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh196>
- Bissati, K. E., Delphin E., Murata N., Etienne A. L., Kirilovsky, D., 2000. Photosystem II fluorescence quenching in cyanobacterium *Synechocystis* PCC6803: involvement of two different mechanisms. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1457, 229-242. [https://doi.org/10.1016/S0005-2728\(00\)00104-3](https://doi.org/10.1016/S0005-2728(00)00104-3)
- Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103, 551-560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- Christensen, M.G., Teicher, H.B., Streibig, J.C., 2003. Linking fluorescence induction curve and biomass in herbicide screening. *Pest Management Science*, 59, 1303-1310. <https://doi.org/10.1002/ps.763>
- Dai, F., Zhou, M., Zhang, G., 2007. The changes of chlorophyll fluorescence parameters in winter barley during recovery after freezing shock and as affected by cold acclimation and

- irradiance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 45, 915-921. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2007.09.006>
- Dayan, E., Zaccaro, M.L.M., 2012. Chlorophyll fluorescence as a marker for herbicide mechanisms of action. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 102, 189-197. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2012.01.005>
- FAO. 2017. Agriculture and Consumer Protection Department (FAO), Rome, <https://www.fao.org/ag/ca/>
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A., 2009. Plant drought stress: Effects, Mechanisms, and Management. *Sustainable Agriculture*, pp, 153-188. <https://doi.org/10.1051/agro:2008021>
- Flexas, J., Badger, M., Chow, W.S., Medrano, H., Osmond, C.B., 1999. Analysis of the relative increase in photosynthetic O₂ uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress. *Plant Physiology*, 121, 675-684. <https://doi.org/10.1104/pp.121.2.675>
- GhaSsemi-Masarmi, A., Solouki, M., Golkari, S., Mahdinezhad, N., Kalaji, M.H., Fakheri, B., Jabbari, M., 2022. Comparison of photosystem II yield in Iranian native wheat genotypes using chlorophyll fluorescence parameters under salinity stress. *Plant Production and Genetics*, 3, 67-84. [In Persian]. <https://doi.org/10.34785/J020.2022.154>
- Ghassemi-Golezani, K., Khomari, S., Valizadeh, M., Alyari, H., 2008. Effects of seed vigour and the duration of cold acclimation on freezing tolerance of winter oilseed rape. *Seed Science and Technology*, 36, 767-775. <https://doi.org/10.15258/sst.2008.36.3.26>
- Ghassemi-Golezani, K., Lotfi, R., 2012. Responses of soybean leaves and grain yield to water stress at reproductive stages. *International Journal of Plant, Animal Environmental Sciences*, 2, 63-68.
- Goncalves, J.F.C., Santos, U.M., 2005. Utilization of the chlorophyll a fluorescence technique as a tool for selecting tolerant species to environment of high irradiance. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 17, 307-313. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202005000300005>
- Govindjee, H., 1995. Sixtythree years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 131-160. <https://doi.org/10.1071/PP9950131>
- Hassannejad, S., Lotfi, R., Ghafarbi, S.P., Oukarroum, A., Abbasi, A., Kalaji, H.M., Rastogi, A., 2020. Early identification of herbicide modes of action by the use of chlorophyll fluorescence measurements. *Plants*, 9, 529. <https://doi.org/10.3390/plants9040529>
- Hawkesford, M., Horst, W., Kichey, T., Lambers, H., Schjoerring, J., Skrumsager-Moller, I., White, P., 2012. Function of macronutrients. In: Marschner, P. (Ed.), *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London, pp, 135-189. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384905-2.00006-6>
- He, J.X., Wang J., Liang H.G., 1995. Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. *Physiologia Plantarum*, 93, 771-777. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1995.tb05130.x>
- He, H., Khan, S., Deng, Y., Hu, H., Yin, L., Huang, J., 2022. Supplemental Foliar Applied Magnesium Reverted Photosynthetic Inhibition and Improved Biomass Partitioning in Magnesium Deficient Banana. *Horticulturae*, 8, 1050. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8111050>
- Hermans, C., Smeyers, M., Rodriguez, R.M., Eyletters, M., Strasser, R.J., Delhaye, J.P., 2003. Quality assessment of urban trees: A comparative study of physiological characterization, airborne imaging and on site fluorescence monitoring by the OJIP-test. *Journal of Plant Physiology*, 160, 81-90. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-00917>
- Hermans, C., Verbruggen, N., 2005. Physiological characterization of Mg deficiency in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 56, 2153-2161. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri215>
- Hernandez, J.A., Jimenez, A., Mullineaux, P. Sevilla, F., 2000. Tolerance of pea to long-term salt stress is associated with induction of antioxidant defense. *Plant Cell and Environment*, 23, 853-862. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00602.x>
- Homann, P., 1967. Studies on the Manganese of the Chloroplast. *Plant Physiology*, 42, 997-1007. <https://doi.org/10.1104/pp.42.7.997>

- Iyengar, E.R.R., Reddy, M.P., 1996. Photosynthesis in Highly Salt-Tolerant Plants. In: Pessaraki, M., Ed., Handbook of Photosynthesis, Marcel Dekker, New York, 897-909.
- Jedrowski, C., Ashoub, A., Brüggemann, W., 2013. Reactions of Egyptian landraces of *Hordeum vulgare* and *Sorghum bicolor* to drought stress, evaluated by the OJIP fluorescence transient analysis. *Acta Physiologiae Plantarum* 35, 345–354. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1077-9>
- Jin, S.H., Huang, J.Q., Li, X.Q., Zheng, B.S., Wu, J.S., Wang, Z.J., Liu, G.H., Chen, M., 2011. Effects of potassium supply on limitations of photosynthesis by mesophyll diffusion conductance in *Carya cathayensis*. *Tree Physiology*, 31, 1142–1151. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr095>
- Jin, X., Yang, G., Tan, C., Zhao, C., 2015. Effects of nitrogen stress on the photosynthetic CO₂ assimilation, chlorophyll fluorescence, and sugar-nitrogen ratio in corn. *Scientific Report*, 2, 9311. <https://doi.org/10.1038/srep09311>
- Kafi, M., Borzoei, A., Salehi, M., Kamandi, A., Masumi, A., Nabati, J., 2009. Physiology of environmental stress in plants. Publications University of Mashhad, Iran. [In Persian].
- Kalaj, H.H., Govindjee. Bosa, K., Koscielniak, J., Zuk-Golaszewska, K., 2010. Effects of salt stress on photosystem II efficiency and CO₂ assimilation of two Syrian barley landraces. *Environmental and Experimental Botany*, 64, 214-225. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.009>
- Kalaji, H.M., Jajoo A., Oukarroum A., Brestic M., Zivcak M., Samborska I.A., Cetner, M.D., Łukasik, Goltsev I.V., Ladle R.J., 2016. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologia Plantarum*, 38,102. <https://doi.org/10.1007/s11738-016-2113-y>
- Kalaji, H.M., Rastogi, A., Živčák, M., Brestic, M., Daszkowska Golec, A., Sitko, K., Alsharafa, K.Y., Lotfi, R., Stypiński, P., Samborska, I.A., Cetner, M.D., 2018. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors. *Photosynthetica*, 56, 953–961. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0766-z>
- Kao, W., Tsai, T.T., Tsai, H.C., Shih, C.N., 2006. Response of three Glycine species to salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 20, 120-125. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.01.009>
- Kazan, H., Hobikoğlu, E.H., Karademir, H., Dalyancı, L., Turguter, Y., 2015. Economic Development of Ski Industry in Experimental Innovation: Example of Palandöken Turkey and ALP Switzerland. *Procedia-Social and Behavioral Sciences*, 195, 487-492. <https://doi.org/10.1016/j.sbspro.2015.06.245>
- Khoshro, H.H., Lotfi, R., 2021. Advanced Breeding Approaches for Cold-Tolerant Chickpea and Lentil in Dryland Areas. IntechOpen Book. <https://doi.org/10.5772/intechopen.100516>
- Kocheva, K., Lambrev, P., Georgiev, G., Goltsev, V., Karabaliev, M., 2004. Evaluation of chlorophyll fluorescence and membrane injury in the leaves of barley cultivars under osmotic stress. *Bioelectrochemistry*, 63, 121-124. <https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2003.09.020>
- Laing, W., Greer, D., Sun, O., Beets, P., Lowe, A., Payn, T., 2000. Physiological impacts of Mg deficiency in *Pinus radiata*: growth and photosynthesis. *New Phytologist*, 146, 47-57. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00616.x>
- Lotfi, R., Abbasi, A., Valizadeh, G., Sadeghzadeh, B., Golkari, S., Eslami, R., Valizadeh, M., 2021. Evaluation of the physiological response of dryland wheat varieties to cold stress under conservation and conventional agricultural conditions. Final Report in DARI, N: 59660, pp: 1-28.
- Lotfi, R., Abbasi, A., Kalaji, H.M., Eskandari, I., Sedghieh, V., Khorsandi, H., Sadeghian, N., Yadav, S., Rastogi, A., 2022. The role of potassium on drought resistance of winter wheat cultivars under cold dryland conditions: Probed by chlorophyll a fluorescence. *Plant Physiology and Biochemistry*, 182, 45-54. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.04.010>
- Lotfi, R., Ghassemi-Golezani, K., Pessaraki, M., 2020. Salicylic acid regulates photosynthetic

- electron transfer and stomatal conductance of mung bean (*Vigna radiata* L.) under salinity stress. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 26, 101635. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2020.101635>
- Lotfi, R., Kalaji, H.M., Valizaeh, G.R., Khalilvand, E., Hemmati, A., Gharavi, P., Ghassemi, A., Rastogi, A., 2018. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions. *Photosynthetica*, 56, 962-970. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0745-9>
- Lotfi, R., Pessaraki, M., Gharavi-Kouchebagh, P., Khoshvaghti, H., 2015a. Physiological responses of *Brassica napus* to fulvic acid under water stress: Chlorophyll a fluorescence and antioxidant enzyme activity. *The Crop Journal*, 3, 434-439. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2015.05.006>
- Lotfi, R., Kouchebagh, G., Khoshvaghti, H., 2015b. Biochemical and physiological responses of *Brassica napus* plants to humic acid under water stress, *Russian Journal of Plant Physiology*, 62, 480-486. <https://doi.org/10.1134/S1021443715040123>
- Marschner, H., 1995. Mineral nutrition of higher plants 2nd edition. Academic, Great Britain. eBook ISBN: 9780080571874.
- Mathur, S., Mehta, P., Jajoo, A., Bharti, S., 2011. Analysis of elevated temperature induced inhibition of Photosystem II using Chl A fluorescence induction kinetics. *Plant Biology*, 13, 1-6. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00319.x>
- Maxwell, K., Johnson, G.N., 2000. Chlorophyll fluorescence a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Mehta, P., Allakhverdiev, S.I., Jajoo, A., 2010. Characterization of photosystem II heterogeneity in response to high salt stress in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Photosynthesis Research*, 105, 249-255. <https://doi.org/10.1007/s11120-010-9588-y>
- Mishra, A.N., Srivastava, A., Strasser, R.J., 2001. Utilization of fast chlorophyll a technique in assessing the salt/ion sensitivity of mung bean and brassica seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 158, 1173-1181. [https://doi.org/10.1078/S0176-1617\(04\)70144-3](https://doi.org/10.1078/S0176-1617(04)70144-3)
- Nafees, A., Shabina, S., Asim, M., Rahat, N., Noushina., 2010. Application of salicylic acid increases contents of nutrients and antioxidative metabolism in mung bean and alleviates adverse effects of salinity stress. *International Journal of Plant Biology*, 1, 1-12. <https://doi.org/10.4081/pb.2010.e1>
- Netondo, G.W., Onyango, J.C., Beck, E., 2004. Sorghum and salinity: II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence of sorghum under salt stress. *Crop Science*, 44, 806-811. <https://doi.org/10.2135/cropsci2004.7970>
- Nielsen, L.W., Dahllöf, I., 2007. Direct and indirect effects of the herbicides Glyphosate, Bentazone and MCPA on eelgrass (*Zostera marina*). *Aquatic Toxicology*, 82, 47-54. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2007.01.004>
- Oukarroum, A., Schansker, G., Strasser, R.J., 2009. Drought stress effects on Photosystem I content and Photosystem II thermotolerance analyzed using Chl A fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. *Physiologia Plantarum*, 137, 188-199. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01273.x>
- Partelli, F.L., Vieira, H.D., Viana, A.P., Batista-Santos, P., Rodrigues, A.P., Leitão, A.E., Ramalho, J.C., 2009. Low temperature impact on photosynthetic parameters of coffee genotypes. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44, 1404-1415. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2009001100006>
- Pei, W., Hui, L., Roland, G., 2016. Chlorophyll fluorescence response to herbicide stress in *Alopecurus myosuroides*. *Deutsche Arbeitsbesprechung über Fragen der Unkrautbiologie und bekämpfung*, 23-25. February in Braunschweig 452, 57-67. <https://doi.org/10.5073/jka.2016.452.008>
- Piniór, A., Grunewaldt-Stöcker, G., Alten, H., Strasser, R.J., 2005. Mycorrhizal impact on drought stress tolerance of rose plants probed by chlorophyll a fluorescence, proline content and visual scoring. *Mycorrhiza*, 15, 596-605. <https://doi.org/10.1007/s00572-005-0001-1>
- Ramalho, J.C., Quartin, V.L., Leitão, E., Campos, P.S., Carelli, M.L.C., Fahl, J.I., Nunes, M.A., 2003. Cold acclimation ability and photosynthesis among species of the

- tropical *Coffea* genus. *Plant Biology*, 5, 631-641. <https://doi.org/10.1055/s-2003-44688>
- Ramzi, B., Morales, F., Abadia, A., Gomez, J., Abadia, J., 1994. Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Physiology*, 104, 667-673. <https://doi.org/10.1104/pp.104.2.667>
- Reezi, S., Babalar, M., Kalantari, S., 2009. Silicon alleviates salt stress, decreases malondialdehyde content and affects petal color of salt-stressed cut rose. *African Journal of Biotechnology*, 8, 1502-1508. <https://doi.org/10.5897/AJB09.180>
- Sai-Kachout, S., Ben-Mansour, A., Jaffel, K., Leclere, J.C., Rejeb, M.N., Ouerghi, Z., 2009. The effect of salinity on the growth of the halophyte *Atriplex Hortensis*. *Applied Ecology and Environmental Research*, 7, 319-332. https://doi.org/10.15666/aeer/0704_319332
- Salomon, E., Keren, N., 2011. Manganese limitation induces changes in the activity and in the organization of photosynthetic complexes in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC 6803. *Plant Physiology*, 155, 571-9. <https://doi.org/10.1104/pp.110.164269>
- Sayed, O.H., 2003. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthetica* 41, 321-330. <https://doi.org/10.1023/B:PHOT.0000015454.36367.e2>
- Schansker, G., Srivastava, A., Govindjee, Strasse, R.J., 2003. Characterization of the 820 nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Functional Plant Biology*, 30, 785-796. <https://doi.org/10.1071/FP03032>
- Shu, S., Yuan, L. Y., Guo, S. R., Sun, J., Liu, C. J., 2012. Effects of exogenous spermidine on photosynthesis, xanthophyll cycle and endogenous polyamines in cucumber seedlings exposed to salinity. *African Journal of Biotechnology*, 11, 6064-6074. <https://doi.org/10.5897/AJB11.1354>
- Silva, E.A., Damatta, F.M., Ducatti, C., Regazzi, A.J., Barros, R.S., 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. *Field Crops Research*, 12, 25-34. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.02.010>
- Singh-Tomar, R., Mathur, S., Allakhverdiev, S.I., Jajoo A., 2012. Changes in PS II heterogeneity in response to osmotic and ionic stress in wheat leaves (*Triticum aestivum*). *Journal of Bioenergetics and Biomembranes*, 44, 411-419. <https://doi.org/10.1007/s10863-012-9444-1>
- Sowinski, P., Rudzinska-Langwald, A., Adamczyk, J., Kubica, I., Fronk, J., 2005. Recovery of maize seedling growth, development and photosynthetic efficiency after initial growth at low temperature. *Journal of Plant Physiology*, 162, 67-80. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.03.006>
- Stirbet, A., Govindjee., 2012. Chlorophyll a fluorescence induction: a personal perspective of the thermal phase, the J-I-P rise. *Photosynthesis Research*, 113, 15-61. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9754-5>
- Strand, A., Foyer, C.H., Gustafsson, P., Hurry, V., 2003. Increased expression of sucrose phosphate synthase in transgenic *Arabidopsis thaliana* results in improved photosynthetic performance and increased freezing tolerance at low temperatures. *Plant, Cell and Environment*, 26, 523-535. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00983.x>
- Strasser, R.J., Srivastava, A., Govindjee, 1995. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, 61, 32-42. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1995.tb09240.x>
- Strasser, R.J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A., 2004. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Papageorgiou G, Govindjee (eds) *Advances in photosynthesis and respiration. chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Springer, Dordrecht, pp 321-362. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_12
- Taiz, L., Zeiger, E., 2010. *Plant Physiology*. 5th Edition, Sinauer Associates Inc., Sunderland, 782 p.
- Tränkner, M., Tavakol, E., Jákl, B., 2018. Functioning of potassium and magnesium in photosynthesis, photosynthate translocation and photoprotection. *Physiologia Plantarum*, 163, 414-431. <https://doi.org/10.1111/ppl.12747>
- Tsimilli, M., Eggenberg, P., Biro, B., Köves, K., Vörös, I., Strasser R.J., 2000. Synergistic and antagonistic effects of arbuscular mycorrhizal fungi and *Azospirillum* and *Rhizobium*

- nitrogen-fixers on the photosynthetic activity alfalfa, probed by the polyphasic chlorophyll a fluorescence transient OJIP. *Applied Soil Ecology*, 15, 169-182. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00093-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00093-7)
- Ventrella, A., Catucci, L., Agostiano, A., 2010. Herbicides affect fluorescence and electron transfer activity of spinach chloroplasts, thylakoid membranes and isolated Photosystem II. *Bioelectrochemistry*, 79, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.bioelechem.2009.10.008>
- Verbruggen, N., Hermans, C., 2013. Physiological and molecular responses to magnesium nutritional imbalance in plants. *Plant and Soil*, 368, 87-99. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1589-0>
- Vermaas, W.F., Steinback, K.E., Arntzen, C.J., 1984. Characterization of chloroplast thylakoid polypeptides in the 32-kDa region: polypeptide extraction and protein phosphorylation affect binding of Photosystem II-directed herbicides. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 231, 226-232. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(84\)90382-5](https://doi.org/10.1016/0003-9861(84)90382-5)
- Yamane, Y., Kashino, Y., Koike, H., Satoh, K., 1997. Increases in the fluorescence F_0 level and reversible inhibition of Photosystem II reaction center by high temperature treatments in higher plants. *Photosynthesis Research*, 52, 57-64. <https://doi.org/10.1023/A:1005884717655>
- Zivcak, M., Olsovska, K., Slamka, P., Galambosova, J., Rataj, V., Shao, H.B., Brestic, M., 2014. Application of chlorophyll fluorescence performance indices to assess the wheat photosynthetic functions influenced by nitrogen deficiency. *Plant Soil and Environment*, 60, 210-215. <https://doi.org/10.17221/73/2014-PSE>