



The Effect of Main Components of Climate Change on Photosynthetic Efficiency and Grain Yield of Wheat Genotypes under Rainfed Conditions

Farzaneh Eslami Senoukesh¹, Leila Zarandi-Miandoab², Ramin Lotfi^{3*}, Amin Abbasi⁴, Nader Chaparzadeh⁵

1. MSc Student, Department of Biology, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran.
2. Assistant Professor, Department of Biology, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran.
3. Assistant Professor, Dryland Agricultural Research Institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Maragheh, Iran.
4. Associate Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Maragheh University, Maragheh, Iran.
5. Professor, Department of Biology, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran.

*Corresponding Author: R.lotfi@areeo.ac.ir

Keywords:

Electron transfer, Chlorophyll a fluorescence, Rainfed wheat

Extended Abstract

Introduction:

Climate changes in the last few decades due to human intensification have caused global concerns regarding their effects on agricultural products. These changes will affect wheat growth and performance in Iran. According to the IPCC report, without greenhouse gas emissions controls, global warming is expected to increase between 1.5 and 2 °C during the 21st century. With increasing temperatures, photosynthesis and crop growth can decrease and it can affect grain yield. Reports indicated that wheat grain yield decreases by 31% under heat stress and 57% under drought stress conditions. In addition, when heat stress and drought are combined, the yield declines by 76% and the grain weight by 67%. So, in this research, the effects of the main components of climate change, i.e. temperature, drought stress and carbon dioxide, on the yield and photosynthetic mechanism of rainfed wheat genotypes were investigated.

Materials and Methods:

To evaluate the effects of climate change components on the photosynthetic efficiency and grain yield of four rainfed wheat genotypes (Sardari, Ohadi, Varan and Ivan), an experiment was carried out under two controlled and field conditions during 2021-2022. In the controlled environment, a split-plot experiment based on an RCBD was

Received:

24 July 2023

Revised:

27 August 2023

Accepted:

29 August 2023

How to cite this article:

Eslami Senoukesh, F., Zarandi-Miandoab, L., Lotfi, R., Abbasi, A., & Chaparzadeh, N. (2024). The Effect of Main Components of Climate Change on Photosynthetic Efficiency and Grain Yield of Wheat Genotypes under Rainfed Conditions. *Journal of Drought and Climate change Research*, 1(4), 1-16. [10.22077/JDCR.2023.6609.1033](https://doi.org/10.22077/JDCR.2023.6609.1033)



done including temperature ($25\pm 3^{\circ}\text{C}$ and $34\pm 3^{\circ}\text{C}$) in the main plots, carbon dioxide (380 to 480 and 800 to 900 ppm) in sub-plots and drought stress (normal and water stress) in sub-sub-plots. In the field conditions, a split plot experiment based on RCBD was carried out with three planting dates of 7, 22 October and 6 November in the main plots and genotypes in the sub-plots. Chlorophyll fluorescence parameters were measured in the last developed leaf with a fluorometer (PAM 2500, Walz, Germany).

Result and discussion:

Results showed that the components of climate change in all genotypes reduced F_m and led to an increase in NPQ, which is related to the inhibition of electron transfer from the electron donor in PSII and led to the activation of the non-photochemical quenching pathway and thermal energy dissipation through the Xanthophyll cycle and finally ETR decreased. The interaction effect of temperature and high carbon dioxide in all genotypes and heat in Sardari, Ohadi and Ivan had higher electron transfer rates than other factors. The rate of electron transfer varied in different wheat genotypes and temperature stress, drought and carbon dioxide contributed to a decrease in the electron transfer rate. Correlation between different parameters of chlorophyll fluorescence showed that the correlation between F , F_m , F_o and Y_{II} in all genotypes was positive. The highest negative correlation was recorded between q_L and q_P parameters with NPQ and q_N . Electron transfer rate (ETR) in Sardari had a positive correlation with q_P , q_L and Y_{II} parameters, while this parameter in Ohadi and Ivan with Y_{II} and in Varan genotype with YNPQ, q_N and NPQ parameters had the same positive correlation. On the first planting date, the grain yield was significantly 23% higher than the second planting date and 100% higher than the third planting date. It was concluded that rainfed wheat genotypes can adapt to climate changes despite stress conditions by disposing of energy in the photosynthetic system.

Conclusion:

It was concluded that despite climate change conditions, the studied genotypes have adequate adaptation to energy disposal within the photosynthetic system. This is mainly through the diffusion of non-photochemical energy.



اثر مؤلفه‌های اصلی تغییر اقلیم بر کارایی فتوسنتزی و عملکرد دانه ارقام گندم تحت شرایط دیم

فرزانه اسلامی سنوکش^۱، لیلا زرنندی میان‌دوآب^۲، رامین لطفی^{۳*}، امین عباسی^۴، نادر چا‌پارزاده^۵

۱. دانشجوی کارشناسی ارشد گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران.
۲. استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران.
۳. استادیار موسسه تحقیقات کشاورزی دیم کشور، سازمان تحقیقات آموزش و ترویج کشاورزی، مراغه، ایران.
۴. دانشیار گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه مراغه، مراغه، ایران.
۵. استاد گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران.

*نویسنده مسئول: R.lotfi@areeo.ac.ir

چکیده

واژه‌های کلیدی:

انتقال الکترون، فلورسانس کلروفیل، گندم دیم

در این مطالعه به منظور ارزیابی اثرات مؤلفه‌های تغییر اقلیم بر کارایی فتوسنتزی و عملکرد دانه چهار رقم گندم دیم (سرداری، اوحدی، واران و ایوان)، طرح آزمایشی در دو شرایط محیط کنترل‌شده و مزرعه در سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۰ اجرا شد. در محیط کنترل‌شده آزمایش دوبار خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی شامل دما (دمای معمولی 25 ± 3 درجه سانتی‌گراد و دمای افزایش یافته 34 ± 3 درجه سانتی‌گراد) در کرت‌های اصلی، دی‌اکسید کربن (380 تا 480 و 800 تا 900 قسمت در میلیون) در کرت‌های فرعی و تنش خشکی (50 درصد نیازآبی و نرمال) در کرت‌های فرعی-فرعی قرار گرفتند. در مزرعه آزمایش کرت‌های خردشده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تاریخ کاشت ۱۵ و ۳۰ مهر و ۱۵ آبان ماه در کرت‌های اصلی و ارقام در کرت‌های فرعی اجرا شد. نتایج بخش کنترل‌شده نشان داد که مؤلفه‌های تغییر اقلیم در همه ارقام فلورسانس حداکثر را کاهش داد و منجر به فعال‌شدن مسیر خاموشی غیر فتوشیمیایی و انرژی‌بخش حرارتی از طریق چرخه زانتوفیل شد و در نتیجه نرخ انتقال الکترون کاهش یافت. اثر متقابل دما و دی‌اکسیدکربن بالا در همه ارقام و تیمار دمای بالا در ارقام سرداری، اوحدی و ایوان نرخ انتقال الکترون را افزایش دادند. در تاریخ کاشت اول عملکرد دانه به طور معنی‌داری نسبت به تاریخ کاشت دوم ۲۳ درصد و نسبت به تاریخ کاشت سوم ۱۰۰ درصد بیشتر بود. بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که ارقام گندم دیم با وجود شرایط تنش می‌توانند سازگاری مناسبی نسبت به تغییرات اقلیمی با دفع انرژی درون سیستم فتوسنتزی داشته باشند.

تاریخ دریافت:

۱۴۰۲/۰۵/۰۲

تاریخ ویرایش:

۱۴۰۲/۰۶/۰۵

تاریخ پذیرش:

۱۴۰۲/۰۶/۰۷

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) مهم‌ترین محصول در رژیم‌های غذایی مردم در سراسر جهان می‌باشد (Shewry and Hey, 2015). به‌گونه‌ای که ۲۰ درصد از کالری دریافتی برای هر نفر در دنیا از طریق این گیاه تأمین می‌شود (FAO, 2020). بر اساس گزارش هیئت بین‌دولتی تغییر اقلیم، با عدم کنترل انتشار گازهای گلخانه‌ای، انتظار می‌رود گرمایش جهانی در طول قرن بیست و یکم بین ۱/۵ تا ۲ درجه سانتی‌گراد افزایش یابد (IPCC, 2021). با افزایش دما، فتوسنتز و رشد گیاهان زراعی در گیاهان C3 کاهش می‌یابد که برآیند آن را می‌توان در افت عملکرد مشاهده کرد (Iqbal et al., 2022). پیش‌بینی‌ها نشان می‌دهد که تا اواسط قرن بیست و یکم کاهش ۴/۴-۴/۱ درصدی عملکرد گندم در سراسر جهان در اثر افزایش تنها ۱ درجه سانتی‌گراد در دمای جهانی اتفاق خواهد افتاد (As-seng et al., 2015). دمای بالاتر از ۳۰ درجه سانتی‌گراد تأثیر نامطلوبی بر گندم دارد. مرحله گرده‌افشانی گندم به‌عنوان حساس‌ترین مرحله‌ی رشدی این گیاه در واکنش به تنش دمای بالا می‌باشد که تأثیرات غیرقابل جبرانی بر عملکرد می‌گذارد (Prasad and Djanaguiraman, 2014; Aiqing et al., 2018). مسیر فتوسنتزی یک عامل تعیین‌کننده کلیدی برای پاسخ گیاه به عوامل آب‌وهوایی می‌باشد (Ledvinka et al., 2022). تنش دمای بالا با اختلال در انتقال الکترون، غیرفعال کردن مرکز فتوسیستم II (PSII) و تخریب پروتئین‌های مسیر فتوسنتزی منجر به کاهش عملکرد فتوسنتزی گیاهان می‌شود (Riaz et al., 2021; Sehar et al., 2023). تنش خشکی به‌عنوان مهم‌ترین محدودیت محیطی به‌صورت مستقیم بر متغیرهای فتوسنتزی و عملکرد تأثیر می‌گذارد (Katerji et al., 2009; Ali et al., 2018). اثرات مستقیم تنش خشکی بر کارایی فتوسنتز در اثر بسته‌شدن روزنه می‌باشد (Salvucci and Crafts-Brandner., 2004). تنش خشکی ظرفیت جذب الکترون در برگ را کاهش می‌دهد که با افزایش سطح انرژی لازم برای بسته‌شدن مراکز واکنشی تأیید می‌شود. درواقع ظرفیت مخازن انتقال‌دهنده‌های الکترون بین PSII و بخش پذیرنده PSI را شامل می‌شود و در این

شرایط زمان لازم برای رسیدن به فلورسانس حداکثر افزایش می‌یابد (Lotfi et al., 2015). تحت تنش شدید خشکی میزان فلورسانس حداقل (Fo) افزایش و سطح فلورسانس حداکثر (Fm) کاهش می‌یابد (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 PSII تعبیر کرد (Kalaji et al., 2018) که می‌تواند نتیجه اثرات جدایی فیزیکی کمپلکس‌های دریافت‌کننده نور در هسته PSII باشد (Lotfi et al., 2020).

دی‌اکسیدکربن بالا به‌طور کلی هدایت روزنه را کاهش داده و با افزایش نرخ کربوکسیلاسیون روبیسکو سبب افزایش راندمان مصرف آب و مقاومت گیاهان به تنش خشکی می‌گردد (Evans and Clarke, 2019; Zinta et al., 2014). تغییرات در رشد، فتوسنتز، تقسیم و جابه‌جایی متابولیت‌ها، آنزیم‌های فتوسنتزی، سرعت تنفس، شاخص سطح برگ، هدایت روزنه‌ای، سرعت تعرق، خروجی زیست توده و کارایی مصرف آب از جمله پیامدهای بالقوه CO₂ بالا بر گیاهان می‌باشد و به‌طور کلی پذیرفته شده است که عملکرد محصول از طریق افزایش فتوسنتز برگ تحت افزایش CO₂ افزایش می‌یابد (Wang et al., 2020).

عملکرد گندم تحت تنش دمای بالا ۳۱ درصد و در شرایط تنش خشکی ۵۷ درصد کاهش می‌یابد. علاوه بر این، زمانی که تنش دمای بالا و خشکی با هم ترکیب شوند، عملکرد را تا ۷۶ درصد و وزن دانه را تا ۶۷ درصد کاهش می‌دهند (Balla et al., 2011). گزارش شده‌است که افزایش غلظت CO₂ می‌تواند اثر منفی خشکسالی را با تنظیم بسته‌شدن روزنه، کاهش هدایت روزنه‌ای و سرعت تعرق، افزایش راندمان مصرف آب و در نتیجه بهبود وضعیت آب و رشد گیاه کاهش دهد (Li et al., 2017). افزایش غلظت CO₂ موجب گردید که همه ژنوتیپ‌ها نرخ فتوسنتزی بالاتری را نشان دهند و حداکثر بازده کوانتومی PSII را تحت تنش دمای بالا در مقایسه با غلظت CO₂ محیط حفظ نمایند (Abdelhakim et al., 2021). با توجه به اثرات مستقیم تغییرات اقلیمی به‌ویژه افزایش دما، دی‌اکسیدکربن و تغییرات توزیع و مقدار بارش که تنش خشکی در

محیط (اتاقک‌های جدا) با دماهای مطابق با تیمارهای آزمایش (دمای محیطی 25 ± 3 درجه سانتی‌گراد و دمای افزایش‌یافته 34 ± 3 درجه سانتی‌گراد) قرار گرفتند. در هر محیط با دمای متفاوت، گلدان‌ها در بیرون و درون باکس‌های پلاستیکی (آزادکردن دی‌اکسیدکربن توسط کپسول‌های صنعتی و تنظیم سطح آن توسط سنسورهای پرتابل نشانگر دی‌اکسیدکربن و دما) قرار گرفتند. گلدان‌های درون و بیرون باکس‌های پلاستیکی برای اعمال تنش خشکی تا ۵۰ درصد ظرفیت زراعی و شرایط نرمال (نگهداری رطوبت در حد ظرفیت زراعی) آبیاری شدند (شکل ۱). گلدان‌ها در کرت‌های فرعی-فرعی در دو تکرار در نظر گرفته شدند. دو هفته بعد از سازگاری گیاهان به محیط‌های قرارگرفته عملکرد فتوسنتزی آن‌ها اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری متغیرهای فلورسانس کلروفیل در آخرین برگ توسعه‌یافته با دستگاه فلورومتر (PAM 2500, Walz, Germany) انجام گرفت. بدین‌منظور، برگ‌ها با استفاده از گیره‌های مخصوص دستگاه به‌مدت ۳۰ دقیقه در تاریکی قرار گرفتند. فلورسانس حداقل (F_0) با همه مراکز واکنشی باز PSII، توسط نور با شدت پایین (۱ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) و فلورسانس حداکثر (F_m) با تابش پالس اشباع نوری (۸۰۰۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) به مدت یک ثانیه در برگ‌های سازگار به تاریکی تعیین شد. سپس با تابش نور مرئی سفیدرنگ (۶۸۵ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) میزان فلورسانس پایدار (F_t) ثبت و مجدداً پالس اشباع نوری (۸۰۰۰ میکرومول بر مترمربع در ثانیه) اعمال و میزان فلورسانس حداکثر (F_m) در برگ‌های سازگار به روشنایی تعیین شد. سپس فلورسانس حداقل در مرحله روشنایی (F_0) با تابش نور قرمز دور ثبت گردید. با استفاده از متغیرهای تعیین‌شده در برگ‌های سازگار به تاریکی و روشنایی میزان فلورسانس حداقل، فلورسانس حداکثر، فلورسانس متغیر، حداکثر کارایی کوانتومی PSII، کارایی کوانتومی فتوشیمیایی (qP، qL و YII) و غیرفتوشیمیایی (qN، NPQ و YNPQ و ETR و YNO) (جدول ۱) ثبت گردید (Li et al., 2008).

مراحلی از رشد بر گیاهان القا کرده و در نهایت بر تولید محصولات زراعی دیم مؤثر خواهد بود، جهت شناسایی مکانیسم‌های فیزیولوژیکی گیاهان در شرایط تغییر اقلیم، در این پژوهش اثرات مؤلفه‌های اصلی تغییر اقلیم یعنی دما، تنش خشکی و دی‌اکسیدکربن بر عملکرد و مکانیسم عملکرد فتوسنتزی ارقام گندم دیم بررسی گردید. همچنین یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های سازگاری به اثرات تغییرات اقلیمی، تغییرات تاریخ کاشت و استفاده از ارقام مختلف است لذا در شرایط مزرعه ارقام مختلف تحت سه تاریخ کاشت نیز مورد ارزیابی قرار گرفت.

مواد و روش‌ها

به‌منظور ارزیابی اثرات مؤلفه‌های اصلی تغییر اقلیم بر کارایی فتوسنتزی و عملکرد دانه چهار رقم گندم دیم (ارقام سرداری، اوحدی، واران و ایوان)، آزمایشی در دو شرایط محیط کنترل‌شده (گلخانه) و مزرعه در سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۰ اجرا شد.

روش تحقیق

آزمایش محیط کنترل‌شده

محیط کنترل‌شده آزمایش در گلخانه دانشگاه مراغه انجام شد. در گلخانه با شرایط نور طبیعی، آزمایش اسپلیت-اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی شامل تیمارهای دما (دمای معمولی 25 ± 3 درجه سانتی‌گراد و دمای افزایش‌یافته 34 ± 3 درجه سانتی‌گراد) در کرت‌های اصلی، دی‌اکسیدکربن (۳۸۰ تا ۴۸۰ و ۸۰۰ تا ۹۰۰ قسمت در میلیون)، در کرت‌های فرعی و تنش خشکی (۵۰ درصد آبیاری نرمال و نرمال (ظرفیت زراعی)) در کرت‌های فرعی-فرعی روی چهار رقم (سرداری، اوحدی، واران و ایوان) در سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۰ اجرا شد. رقم در بخش کنترل شده بصورت فاکتور جدا در نظر گرفته نشد و اثر مؤلفه‌های تغییر اقلیم به صورت جدا روی هر رقم مورد بررسی قرار گرفت.

کاشت ارقام در گلدان‌های پلاستیکی (250×300 میلی‌متر) در تاریخ ۱۶ اسفند ۱۴۰۰ صورت گرفت. گلدان‌ها تا مرحله ۳ برگی در شرایط دمایی و رطوبتی نرمال (دمای بین ۲۰ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد و رطوبت در حد ظرفیت زراعی) قرار گرفتند. گلدان‌ها در دو

جدول ۱. پارامترهای فلورسانس کلروفیل

ردیف	پارامتر	توضیحات
۱	F	ارزش فلورسانس
۲	Fm	فلورسانس حداکثر
۳	Fo	فلورسانس حداقل
۴	Y (II)	عملکرد تبدیل فتوشیمیایی
۵	Y (NPQ)	عملکرد انرژی پخش حرارتی تنظیم شده
۶	Y(NO)	مجموع پخش حرارتی غیر قابل تنظیم و نشر فلورسانس
۷	NPQ	خاموشی غیر فتوشیمیایی
۸	qN	خاموشی غیر فتوشیمیایی فلورسانس متغیر
۹	qP	خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس
۱۰	qL	خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس با فرض اتصال آنتن‌های PSII
۱۱	ETR	سرعت انتقال الکترون PSII
۱۲	Ft	عملکرد فلورسانس کلروفیل لحظه‌ای



شکل ۱. تصاویر از محیط کنترل شده آزمایش در گلخانه تحقیقاتی دانشگاه مراغه

Fig 1. Pictures of the controlled environment of the experiment in the research greenhouse of Maragheh University

آزمایش مزرعه

برای بررسی سناریوهای سازگاری به تغییر اقلیم (تاریخ کاشت و رقم)، آزمایش اسپلیت پلات در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار اجرا شد. سه تاریخ کاشت (۱۵ و ۳۰ مهر و ۱۵ آبان) در کرت‌های اصلی و چهار رقم (سرداری، اوحدی، واران و ایوان) در کرت‌های فرعی قرار گرفتند. ارقام در تاریخ‌های مورد نظر به صورت مکانیزه با بذرکار آزمایشات با تراکم ۳۸۰ بذر در مترمربع و در عمق ۴ سانتی‌متری کاشته شد. عرض هر کرت آزمایش ۲/۴ متر و طول آن‌ها ۵ متر بود. فاصله هر کرت آزمایشی ۱/۵ متر

و هر بلوک ۵ متر در نظر گرفته شد. بستر بذر قبل از کاشت با استفاده از گاوآهن قلمی غلتک‌دار تهیه شده بود. به جهت اطمینان از سطح سبز یکنواخت تاریخ‌های کاشت اول و دوم به صورت بارانی به میزان ۲۰ میلی‌متر آبیاری شدند. همزمان با کاشت کود نیتروژن به میزان ۸۰ کیلوگرم در هکتار از منبع اوره و فسفر به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار از منبع سوپرفسفات تریپل استفاده شد. برای مدیریت علف‌های هرز از علف‌کش بروموسیدام قبل از مرحله رشد طولی ساقه در گندم استفاده شد. در سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۰ بر اساس آمار هواشناسی

که متوسط دمای سال زراعی مورد مطالعه ۵/۲ درجه سانتی‌گراد بود که در مقایسه با میانگین بلندمدت ۰/۱ درجه سانتی‌گراد و نسبت به سال زراعی گذشته ۰/۴ درجه سانتی‌گراد کاهش داشت (جدول ۲).

ایستگاه مراغه (جدول ۲)، میزان بارندگی ۳۲۶/۸ میلی‌متر بود که در مقایسه با میانگین بلندمدت ۸ درصد کاهش داشت. پراکنش بارندگی در پاییز ۵۳/۴ میلی‌متر، در زمستان ۱۵۱/۱ و در بهار ۱۲۲/۳ میلی‌متر بود. داده‌های درجه حرارت نشان می‌دهند

جدول ۲. آمار هواشناسی سال زراعی ۱۴۰۱-۱۴۰۰ ایستگاه تحقیقات کشاورزی دیم مراغه

Table 2. Meteorological statistics of the research site in Maragheh at 2021-2022

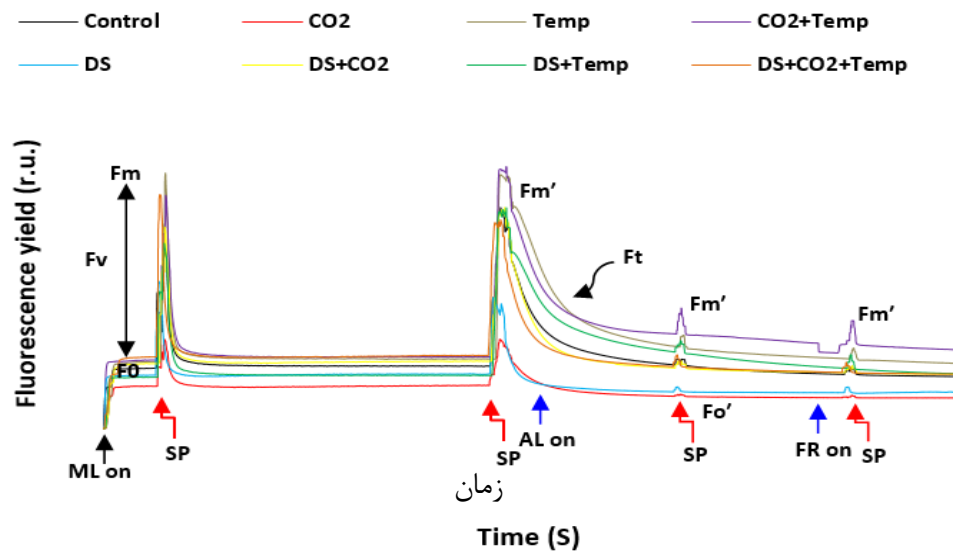
متوسط دما (°C) Mean temperature (°C)	حداکثر دمای مطلق (°C) Maximum absolute temperature (°C)	حداقل دمای مطلق (°C) Minimum absolute temperature (°C)	بارندگی (mm) Rainfall (mm)	ماه Month
13.4	29.0	02.5	21.6	مهر Sept-Oct
04.4	16.4	-10.0	04.0	آبان Oct-Nov
01.0	11.6	-07.0	27.8	آذر Nov-Dec
-03.2	13.0	-17.0	67.6	دی Dec-Jan
-6.19	06.2	-25.0	24.9	بهمن Jan-Feb
02.7	16.4	-09.0	58.9	اسفند Feb-Mar
5.08	19.0	-02.5	80.1	فروردین Mar-Apr
11.4	25.0	01.0	42.0	اردیبهشت Apr-May
18.35	32.6	03.5	00.2	خرداد May-Jun

به سایر تیمارها بر عملکرد فلورسانس Ft (جدول ۱) بیشتر می‌باشد. همچنین سطح فلورسانس حداکثر و حداقل تاریکی در تیمارهای توأم دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا و دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا + تنش خشکی بیشتر از سایر تیمارها می‌باشد. افزایش فلورسانس حداکثر (Fm) و حداقل (Fo) نوری تحت تیمار توأم دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا به‌طور مشخصی از سایر تیمارها بیشتر است. کمترین سطح فلورسانس حداکثر و حداقل تاریکی و نوری تحت تیمار دی‌اکسیدکربن بالا ثبت شد (شکل ۲). فلورسانس حداقل تاریکی و نوری تحت شرایط نورپایین در سطح کم منجر به حذف سریع الکترون‌های درون سیستم غشای تیلاکوئیدی شده و مراکز واکنشی فتوسیستم II (PSII) را باز می‌کند، در حالیکه فلورسانس حداکثر تاریکی و نوری سطح بیشینه فلورسانس در شرایط پالس نوری زیاد در آن مراکز واکنشی PSII بسته می‌شوند.

به هنگام رسیدگی دانه‌ها (درصد رطوبت بذر حدود ۱۴ درصد) برداشت در نیمه اول مرداد ماه ۱۴۰۱ با اختلاف چند روز برای هر تاریخ کاشت با کمباین انجام و عملکرد دانه برای کل کرت و در هکتار محاسبه گردید. پیش از تجزیه واریانس، نرمال بودن توزیع داده‌ها، خطاها و افزایشی بودن اثر بلوک در تیمار بررسی گردید. مقایسه میانگین صفات مورد بررسی توسط آزمون LSD در سطح احتمال پنج درصد صورت گرفت. تجزیه و تحلیل داده‌ها توسط نرم‌افزار آماری Genstat انجام و برای رسم نمودارها از نرم‌افزار R و برنامه Excel استفاده شد.

نتایج و بحث

ارزیابی عملکرد فلورسانس گندم دیم با آنالیز پالس اشباع نوری پارامترهای پایه آن تحت تیمارهای مختلف تنش خشکی، دمای بالا و دی‌اکسیدکربن بالا نشان داد که اثر تیمارهای دمای بالا، دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا و دمای بالا + تنش خشکی نسبت



شکل ۲. نمودار عملکرد فلورسانس با پالس اشباع نوری و آنالیز خاموشی گندم دیم تحت تیمارهای مختلف تنش خشکی، دما و دی اکسید کربن در محیط کنترل شده. ML, SP, AL, FR, control, CO₂, Temp, DS: به ترتیب نور سطح پایین، پالس اشباع نوری، نور آکتینیک و نور قرمز دور، شاهد، دی اکسید کربن، دما و تنش خشکی.

Fig 2. Fluorescence yield curve with light saturation pulse and quenching analysis of dryland wheat under different treatments of drought stress, temperature and carbon dioxide in a controlled environment. ML, SP, AL, FR, control, CO₂, Temp, DS are low level light, saturated light pulse, actinic light and far red light, control, carbon dioxide, drought stress, respectively.

آکتینیک تشکیل می‌شود. حالت اکسایش - کاهش Qa اثر حیاتی بر رشد و نمو گیاهان دارد (Lodeyro et al., 2021) و به‌عنوان سنسور تعادل انرژی تحت هرگونه تنش در گیاهان است (Pfannschmidt and Yang, 2012). اگر سطح انرژی بالا تحت شرایط تنش به نحوی تخلیه نشود، احیاء زنجیره انتقال الکترون فتوسنتزی اتفاق افتاده و آن آسیب گونه‌های فعال اکسیژن بر کلروپلاست و سلول‌های گیاهی را در پی دارد (Tsabari et al., 2015). تحت این شرایط بازدارندگی نوری در PSII اتفاق افتاده و تعداد مراکز فعال PSII را کاهش می‌دهد (Serôdio and Campbell, 2021). کاهش سطح فلورسانس حداکثر نوری (Fm) به‌عنوان پارامتر متأثر از تیمارهای دی‌اکسید کربن بالا و تنش خشکی در همه ارقام مشخص شد (شکل ۲). گزارش شده است که تحت تنش شدید خشکی میزان فلورسانس حداقل (Fo) افزایش و سطح فلورسانس حداکثر (Fm) کاهش می‌یابد (Lotfi et al., 2018). افزایش سطح فلورسانس حداقل تحت تنش خشکی را می‌توان به‌عنوان کاهش در نرخ ثابت به دام انداختن انرژی توسط

آنالیز فلورسانس کلروفیل اطلاعاتی از میزان جذب جریان نوری که مستقیماً وارد فعالیت‌های فتوشیمیایی PSII، بصورت پخش انرژی گرما یا پخش انرژی فرآیندهای غیر تابشی فلورسانس فراهم می‌کند. اولین پذیرنده پایدار PSII یعنی Qa در گیاهان عادت کرده به تاریکی به‌طور کامل در حال اکسید است. در شرایط تاریکی سطح نور پایین منجر به سطح فلورسانس حداقل (Fo) می‌شود. با تیمار پالس نوری سطح فلورسانس به حداکثر سطح خود یعنی Fm می‌رسد. اختلاف بین دو سطح Fo و Fm تحت عنوان فلورسانس متغیر است که در محاسبه Fv/Fm به‌عنوان حداکثر عملکرد کوانتومی PSII بکار می‌رود. تیمار پالس نوری اشباع تحت روشنایی نور آکتینیک منجر به بسته‌شدن همه مراکز واکنشی PSII شده و منجر به ایجاد سطح بیشینه فلورسانس تحت شرایط نوری می‌گردد (Fm'). سطح پایدار فلورسانس در شرایط نور به‌صورت Fs مشخص می‌شود و قبل از پایان طیف نوری آکتینیک اتفاق می‌افتد. سطح فلورسانس حداقل شرایط نوری (Fo) بعد از خاموشی طیف نوری

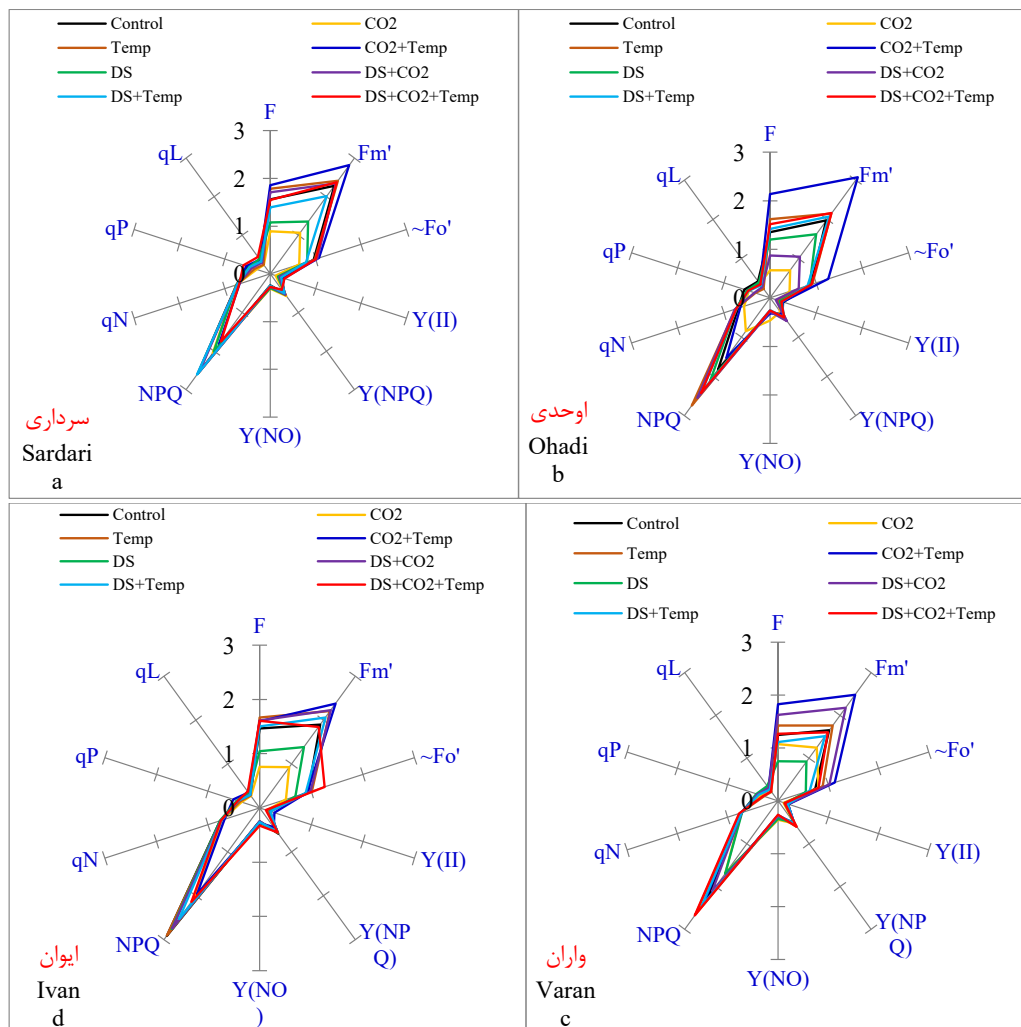
تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا و تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا منجر به افزایش عملکرد تبدیل فتوشیمیایی (Y(II)) شد؛ ولی سایر تیمارها آن را کاهش داد (شکل ۳(a)). در رقم اوحدی تیمارهای دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا، تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا، تنش خشکی و دمای بالا منجر به افزایش Fm، F و Fo و تیمارهای تنش خشکی، تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا و دی‌اکسیدکربن بالا آن‌ها را کاهش دادند. کلیه تیمارهای مورد ارزیابی به‌ویژه دمای بالا و تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا منجر به کاهش Y(II) شد؛ در حالیکه تیمارهای تنش خشکی + دمای بالا و دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا + تنش خشکی منجر به افزایش عملکرد انرژی پخش حرارتی تنظیم‌شده (Y(NPQ)) شدند. کلیه تیمارها سطح qP و qL را در این رقم نسبت به شاهد کاهش دادند (شکل ۳(b)). در رقم واران تیمارهای دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا، دمای بالا و تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا سطح پارامترهای Fm، F و Fo را افزایش و تیمارهای تنش خشکی، دی‌اکسیدکربن بالا و دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا سطح این پارامترها را نسبت به شاهد کاهش دادند. پارامترهای مختلف qN، Y(II)، Y(N- (PQ و Y(NO) تحت تیمارهای مختلف قرار نگرفتند. تیمارهای تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا و دمای بالا منجر به کاهش سطح qN و qL شدند و اثر سایر تیمارها بر روی آن‌ها معنی‌دار نبود. تیمارهای تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا، دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا و تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا سطح NPQ را افزایش دادند؛ ولی تیمارهای دی‌اکسیدکربن بالا و تنش خشکی به‌تنهایی سبب کاهش آن گردیدند (شکل ۳(c)). در رقم ایوان نیز تیمارهای دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا، تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا منجر به افزایش سطح Fm و F شدند در حالیکه این تیمارها بعلاوه تیمار تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا منجر به افزایش Fo شدند. تیمارهای دی‌اکسیدکربن بالا و تنش خشکی هر سه پارامتر Fm، F و Fo را کاهش دادند. تیمار

مراکز واکنشی PSII تعبیر کرد (Kalaji et al., 2018) که می‌تواند نتیجه اثرات جدایی فیزیکی کمپلکس‌های دریافت‌کننده نور در هسته PSII باشد (Lotfi et al., 2020). افزایش سطح فلورسانس حداقل با جدایی کمپلکس‌های دریافت‌کننده نور از کمپلکس PSII، غیرفعال‌شدن مراکز فتوشیمیایی PSII یا بازدارندگی جریان انتقال الکترون از کینون a به کینون b در ارتباط است (Mathur et al., 2014). در مقابل کاهش فلورسانس حداکثر تحت تنش با بازدارندگی انتقال الکترون از قسمت اهداکننده الکترون PSII یا با دناوره‌شدن پروتئین‌های کلروفیل مرتبط است (Lotfi et al., 2020). ارزیابی نمودار تارنکبوتی پارامترهای فلورسانس کلروفیل تحت تیمارهای مختلف تنش خشکی، دمای بالا و دی‌اکسیدکربن بالا در ارقام گندم دیم نشان داد که تغییرات کلی پارامترها در ارقام مختلف تحت تیمارهای مورد ارزیابی مشابه هستند. در رقم سرداری اثر تیمارهای دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا، دمای بالا، دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا + تنش خشکی و تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا منجر به افزایش سطح پارامترهای Fm، F و Fo نسبت به شاهد می‌شود. اثر تیمارهای تنش خشکی و دی‌اکسیدکربن بالا به‌تنهایی منجر به کاهش این پارامترها گردید. خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس با فرض اتصال آنتن‌های PSII (qL) فقط تحت تیمار توأم تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا افزایش یافت؛ ولی خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس (qP) تحت تیمار توأم تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا و همچنین دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا افزایش یافت. سطح پارامترهای خاموشی غیر فتوشیمیایی فلورسانس متغیر (qN) و خاموشی غیر فتوشیمیایی (NPQ) تحت تیمارهای مختلف به‌ویژه تیمارهای تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا و دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا کاهش یافتند. بررسی مجموع پخش حرارتی غیرقابل تنظیم و نشر فلورسانس Y(NO)) نسبت به شاهد نشان داد که این پارامتر تغییرات کمی تحت تیمارهای مختلف دارد و تنها تیمار دی‌اکسیدکربن بالا آن را افزایش داد. تیمارهای

1. Donor side of PSII

تیمار دی‌اکسیدکربن بالا+ دمای بالا آن را افزایش داد. تیمارهای دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا و دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا + تنش خشکی پارامترهای qP و qL را نسبت به شاهد افزایش دادند (شکل ۳(d)).

دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا منجر به افزایش Y(II) شد؛ ولی اثر سایر تیمارها روی این پارامتر و همچنین پارامترهای Y(NPQ) و Y(NO) معنی‌دار نبود. کلیه تیمارها منجر به کاهش سطح NPQ و qN شدند، اما



شکل ۳. نمودار تار عنکبوتی تغییرات پارامترهای فلورسانس کلروفیل ارقام گندم دیم تحت تیمارهای مختلف تنش خشکی، دما و دی‌اکسیدکربن. Control، CO₂، Temp و DS: به ترتیب عبارتند از شاهد، دی‌اکسیدکربن، دما و تنش خشکی.

Fig 3. Spider plot of the changes in chlorophyll fluorescence parameters of dryland wheat genotypes under different treatments of drought stress, temperature and carbon dioxide. Control, CO₂, Temp, DS are control, carbon dioxide, temperature, drought stress, respectively.

یافته‌های این پژوهش است. تنش دمای بالا فتوسیستم II را در هر دو بخش گیرنده و دهنده الکترون متأثر می‌سازد و منجر به کاهش سطح فتوسنتز گیاهان می‌شود (Li et al., 2016). روبیسکو اکتیواز مسئول حذف بازدارنده‌ها و تنظیم محل‌های اتصال روبیسکو است. اگرچه دمای مناسب برای روبیسکو (بیشتر از ۴۵ درجه سانتی‌گراد) بیشتر از روبیسکو اکتیواز (بین ۳۰ تا ۴۵

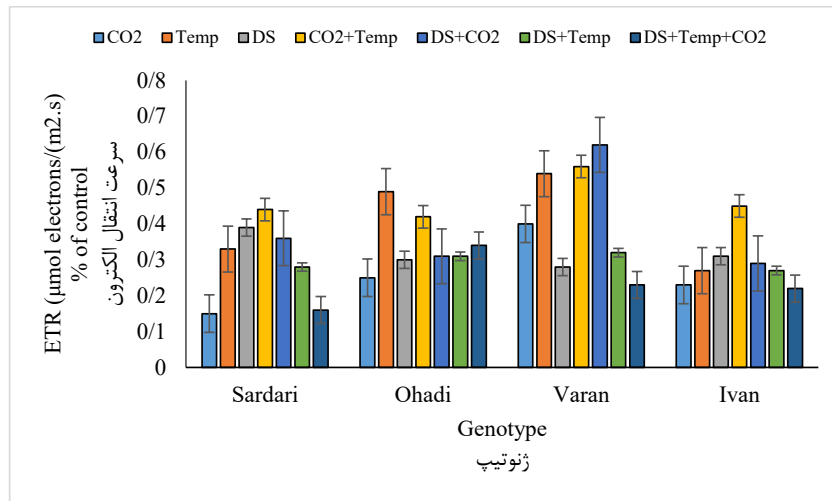
تنش دمای بالا حداکثر فتوشیمیایی PSII را کاهش می‌دهد، تنش دمای بالا همچنین منجر به کاهش YII به میزان ۵۶ درصد گردیده است. تنش دمای بالا منجر به افزایش آسیب PSII شده که با افزایش سطح (YNO) در PSII تأیید می‌شود. پخش انرژی مرتبط با ظرفیت محافظت نوری در گیاهان یعنی (YNPQ) در شرایط تنش دمای بالا افزایش یافت (Pan et al., 2018) که مطابق با

حرارتی، عدم محدودیت آسیمیلاسیون دی‌اکسیدکربن و تعادل واکنش‌های فتوشیمیایی در فتوسیستم II بوده و منجر به افزایش عملکرد کوانتومی خاموشی فلورسانس غیرفتوشیمیایی ناشی از نور (YNPQ) به‌عنوان شاخص ارزیابی آسیب‌های اکسیداتیو با تولید گونه‌های فعال اکسیژن در کلروپلاست (Ruban., 2016) شد.

سرعت انتقال الکترون در ارقام مختلف گندم دیم متفاوت بود و کلیه تیمارهای تنش دمای بالا، خشکی و دی‌اکسیدکربن بالا منجر به کاهش نرخ انتقال الکترون شد. تیمارهای دی‌اکسیدکربن بالا در ارقام سرداری، اوحدی و ایوان و اثر توأم تنش خشکی + دمای بالا + دی‌اکسیدکربن بالا نرخ انتقال الکترون را بیشتر کاهش داد. باین‌وجود اثر متقابل دمای بالا و دی‌اکسیدکربن بالا در همه ارقام و گرما در ارقام سرداری، اوحدی و ایوان نسبت به سایر عوامل از نرخ انتقال الکترون بیشتری برخوردار بودند (شکل ۴). افزایش فرآیند NPQ با پخش انرژی زیاد جذب‌شده تحت تنش منجر به کاهش سرعت انتقال الکترون گردید (شکل ۴) و از تولید گونه‌های فعال اکسیژن جلوگیری می‌کند (Stamelou et al., 2021). انتقال الکترون تحت تنش خشکی در رقم سرداری و دمای بالا در اوحدی و واران تغییر زیادی نیافت (شکل ۴) که نشان‌دهنده عدم محدودیت بازتولید RuBP با تأمین انرژی از واکنش‌های فتوشیمیایی است (Tozzi et al., 2013). همبستگی منفی کارایی فتوشیمیایی PSII با پارامترهای خاموشی غیر فتوشیمیایی بیانگر آن است که مصرف انرژی مازاد به‌صورت گرما و حفظ آکسیداسیون پذیرنده‌های الکترون PSII ناکافی بوده (Ort and Baker, 2002) و می‌تواند علت کاهش حداکثر کارایی فتوشیمیایی گندم تحت تنش‌های دمای بالا و خشکی باشد.

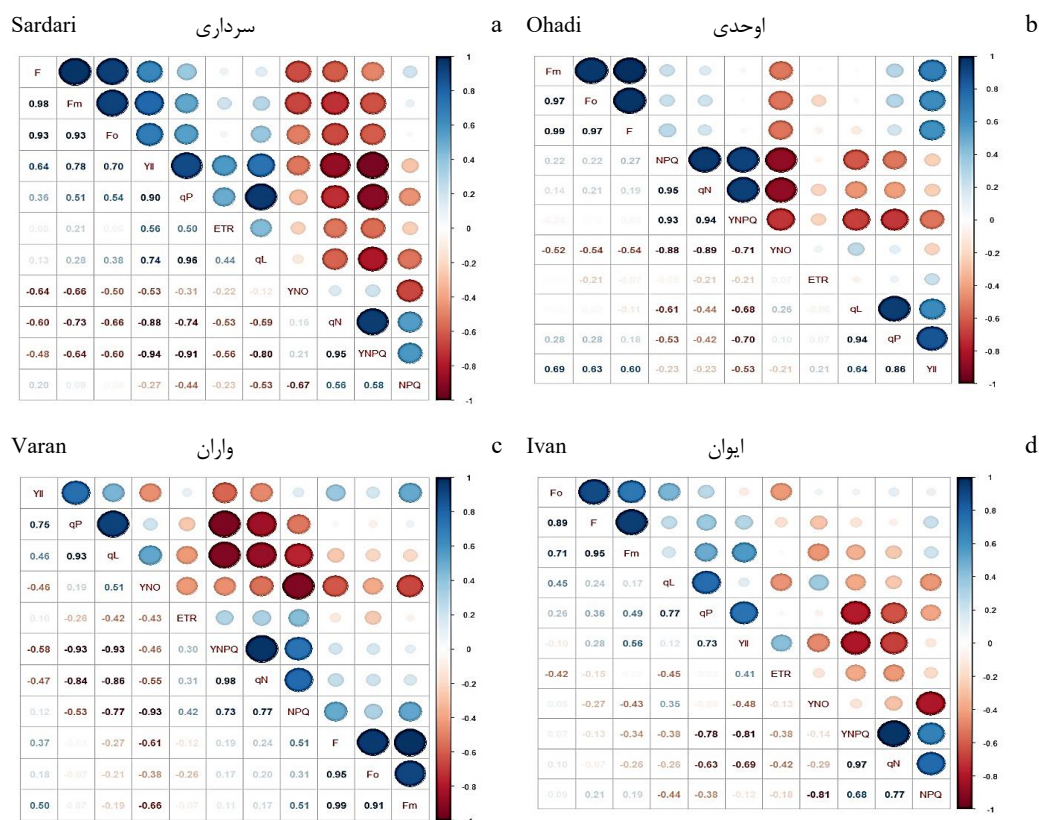
ارزیابی همبستگی بین پارامترهای مختلف فلورسانس کلروفیل نشان داد که در تمامی ارقام همبستگی بین F, Fo, Fm و YII مثبت و بیشترین همبستگی منفی در تمامی ارقام بین پارامترهای qL و qP با NPQ و qN بود. سرعت انتقال الکترون (ETR) در رقم سرداری با پارامترهای qP, qL و YII (شکل ۵(a))، در رقم اوحدی و ایوان فقط با YII (شکل ۵(b,d))، در رقم واران با پارامترهای YNPQ, qN و NPQ همبستگی مثبت داشت (شکل ۵(c)).

درجه سانتی‌گراد) است بطوریکه نرخ روبیسکو غیرفعال از روبیسکو فعال در دمای بالای ۳۰ درجه سانتی‌گراد بیشتر می‌شود (Salvucci & Crafts-Brandner, 2004). تحت شرایط تنش خشکی یا تنش دمای بالا با افزایش میزان روبیسکو غیرفعال مخازن الکترونی محدودشده و منجر به کندشدن فرآیندهای PSII و افزایش NPQ می‌شود (Tozzi et al., 2013). در رقم واران تحت تیمار توأم دی‌اکسیدکربن بالا + دمای بالا + تنش خشکی سطح qP کاهش یافت (شکل ۳(c)). کاهش qP در نتیجه بسته‌شدن مراکز واکنشی PSII است. مشارکت رنگدانه‌های محافظت نوری (زاگزانتین و آنتراکسانتین) منجر به تغییر کمپلکس‌های دریافت‌کننده نور شده و به نظر می‌رسد عامل کاهش انتقال الکترون فتوسنتزی و qP تحت شرایط تنش خشکی باشد (Tozzi et al., 2013). عملکرد کوانتومی اتلاف حرارتی غیرقابل تنظیم (Y(NO)) با مکانیسم‌های محافظت‌کننده نوری دخیل است و با افزایش میزان تنش بیشتر می‌شود (Brestic et al., 2018) که در این پژوهش دی‌اکسیدکربن بالا منجر به افزایش آن گردید (شکل ۳(b)). عملکرد کوانتومی فتوشیمیایی مؤثر PSII (Y(II)) شاخص نسبت نور جذب‌شده که درگیر واکنش‌های فتوشیمیایی شده در رقم ایوان تحت تنش دمای بالا + تنش خشکی + دی‌اکسیدکربن بالا بیشتر شد (شکل ۳(d)) که با یافته‌های (Genty et al., 1989) مطابقت دارد. خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس (qP) که نسبت مراکز واکنشی باز و شاخص مشخص‌کننده بازدارنده نوری و سطح خاموشی محافظت‌کننده نوری فلورسانس (Ruban and Murchie, 2012)، خاموشی فتوشیمیایی فلورسانس با فرض اتصال آنتن‌های PSII (qL) شاخص تخمین کسر مراکز واکنشی باز بطور مشخصی تحت تیمارها قرار نگرفتند که نشان‌دهنده عدم تأثیر تنش‌های مورد مطالعه بر فرآیندهای فتوشیمیایی گیاهان است و با افزایش فلورسانس حداکثر به‌ویژه در تنش‌های توأم تأیید می‌شود (شکل ۳). با این وجود پارامترهای خاموشی غیرفتوشیمیایی NPQ به‌عنوان شاخص افزایش انرژی پخش حرارتی از طریق چرخه زانتوفیل (Pinno-la et al., 2013) در همه ارقام تحت تنش‌های توأم دمای بالا، تنش خشکی و دی‌اکسیدکربن بالا افزایش یافت (شکل ۳) که نشان‌دهنده افزایش ظرفیت پخش



شکل ۴. تغییرات سرعت انتقال الکترون ارقام مختلف گندم دیم تحت تیمارهای مختلف دی اکسید کربن، دما و تنش خشکی. خطای استاندارد (SE). Control, CO₂, Temp, DS به ترتیب شاهد، دی اکسید کربن، دما و تنش خشکی.

Fig 4. Changes in the electron transfer rate of different dryland wheat genotypes under different treatments of drought stress, temperature and carbon dioxide. Standard error (SE). Control, CO₂, Temp, DS are control, carbon dioxide, temperature, drought stress, respectively.



شکل ۵. همبستگی بین پارامترهای مختلف فلورسانس کلروفیل در ارقام مختلف گندم تحت شرایط دیم. Control, CO₂, Temp, DS به ترتیب عبارتند از شاهد، دی اکسید کربن، دما و تنش خشکی.

Fig 5. Correlation between different chlorophyll fluorescence parameters of different wheat genotypes under dryland conditions. Control, CO₂, Temp, DS are control, carbon dioxide, temperature, drought stress, respectively.

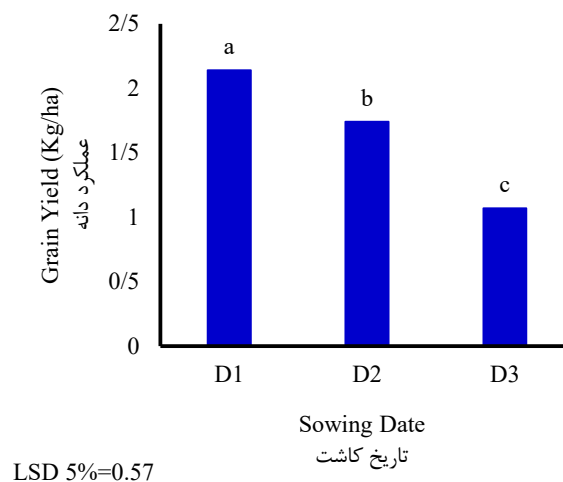
تأثیر تنش دمایی در مرحله رویشی و زایشی بر خورد نکرده است و عملکرد دانه آن افزایش یافت. بطور مشابهی گزارش شده است که در تاریخ کاشت مهرماه در گندم دیم بیشترین میزان جریان انتقال الکترون به‌ازای مراکز واکنشی، عملکرد کوانتومی PSII، کارایی کمپلکس تجزیه آب در PSII بیشتر است (Lotfi et al., 2020).

تجزیه واریانس عملکرد دانه در مزرعه نشان داد که اثر تاریخ کاشت بر عملکرد دانه معنی‌دار بوده در حالی که اثر متقابل ژنوتیپ در تاریخ کاشت بر عملکرد دانه معنی‌دار نبوده است (جدول ۳). در تاریخ کاشت اول گیاهان در مرحله نمو مناسب با دماهای پایین زمستان و دماهای متعادل در مرحله زایشی در بهار برخورد کرده و فرآیندهای فتوسنتزی آن‌ها تحت

جدول ۳. تجزیه واریانس عملکرد دانه ارقام گندم دیم تحت تاریخ‌های مختلف کاشت در شرایط دیم

Table 3. Analysis of variance in grain yield of wheat genotypes under different sowing dates under dryland conditions

SOV منبع تغییر	df درجه آزادی	Grain yield عملکرد دانه
Rep تکرار	2	1.29
Sowing date (SD) تاریخ کاشت	2	3.54*
E main plot خطای کرت اصلی	4	0.25
Genotype (G) ژنوتیپ	3	0.07 ^{ns}
SD × G اثر متقابل ژنوتیپ × تاریخ کاشت	6	0.12 ^{ns}
E sub plot خطای کرت فرعی	18	0.14
CV (%) ضریب تغییرات	18	23.2



شکل ۶. تغییرات عملکرد دانه گندم تحت تاریخ‌های مختلف کاشت در شرایط دیم. D1، D2 و D3 (تاریخ‌های کاشت ۱۵ و ۳۰ مهر و ۱۵ آبان)

Fig 6. Changes in wheat grain yield under different sowing dates in dryland conditions. D1, D2 and D3 (sowing dates on 7 and 22 Oct., 6 Nov).

انرژی پخش حرارتی از طریق چرخه زانتوفیل گردید و در نهایت نرخ انتقال الکترون کاهش یافت. بین مؤلفه‌های تغییر اقلیم دمای بالا و دی‌اکسیدکربن بالا روی نرخ انتقال الکترون اثر بیشتری داشت. آزمایش بخش مزرعه نشان داد که در تاریخ کاشت

نتیجه‌گیری

با توجه به نتایج بخش محیط کنترل شده، مؤلفه‌های تغییر اقلیم در همه ارقام مورد مطالعه فلورسانس حداکثر را کاهش دادند. کاهش این پارامتر منجر به فعال شدن مسیر خاموشی غیر فتوشیمیایی و

- Brestic, M., Zivcak, M., Hauptvogel, P., Misheva, S., Kocheva, K., Yang, X., Li, X. & Allakhverdiev, S. I. (2018). Wheat plant selection for high yields entailed improvement of leaf anatomical and biochemical traits including tolerance to non-optimal temperature conditions, *Photosynthesis Research*, 136, 245-255.
- Evans, J. R. & Clarke, V. C. (2019). The nitrogen cost of photosynthesis, *Journal of Experimental Botany*, 70(1), 7-15.
- FAO.)2020(. *Quarterly Global Report No. 1*, Rome FAO, Rome, Italy.
- Genty, B., Briantais, J. M. & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990(1), 87-92.
- IPCC. Climate Change.)2021(. The Physical Science Basis. In Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, *Cambridge University Press*. New York, NY, USA.
- Iqbal, N., Sehar, Z., Fatma, M., Umar, S., Sofu, A. & Khan, N. A. (2022). Nitric oxide and abscisic acid mediate heat stress tolerance through regulation of osmolytes and antioxidants to protect photosynthesis and growth in wheat plants, *Antioxidants*, 11(2), 372.
- 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. & 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(3), 953-961.
- Ledvinka, H. D., Toghyani, M., Tan, D. K., Khoddami, اول با توجه به سازگاری گیاهان به شرایط محیطی (ذخیره رطوبتی بیشتر و تطابق بهتر با دما) عملکرد دانه بیشتری داشت. ارقام دیم مورد مطالعه با وجود شرایط تنش خشکی و دمای بالا در مرحله رسیدگی، سازگاری مناسبی به تغییرات اقلیمی با مکانیسم دفع انرژی حرارتی درون سیستم فتوسنتزی از خود نشان دادند.
- منابع**
- Abdelhakim, L. O. A., Palma, C. F. F., Zhou, R., Wollenweber, B., Ottosen, C. O. & Rosenqvist, E. (2021). The effect of individual and combined drought and heat stress under elevated CO₂ on physiological responses in spring wheat genotypes, *Plant Physiology and Biochemistry*, 162, 301-314.
- Aiqing, S., Somayanda, I., Sebastian, S. V., Singh, K., Gill, K., Prasad, P. V. V. & Jagadish, S. K. (2018). Heat stress during flowering affects time of day of flowering, seed set, and grain quality in spring wheat. *Crop Science*, 58(1), 380-392.
- Ali, S., Xu, Y., Jia, Q., Ahmad, I., Wei, T., Ren, X., Zhang, P., Din, R., Cai, T. & Jia, Z. (2018). Cultivation techniques combined with deficit irrigation improves winter wheat photosynthetic characteristics, dry matter translocation and water use efficiency under simulated rainfall conditions, *Agricultural Water Management*, 201, 207-218.
- Asseng, S., Ewert, F., Martre, P., Rötter, R. P., Lobell, D. B., Cammarano, D., Kimball, B.A., Ottman, M.J., Wall, G.W., White, J.W., Reynolds, M.P. & Zhu, Y. (2015). Rising temperatures reduce global wheat production, *Nature climate change*, 5(2), 143-147.
- Balla, K., Rakszegi, M., Li, Z., Bekes, F., Bencze, S. & Veisz, O. (2011). Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis, *Czech Journal of Food Sciences*, 29(2), 117-128.

- Mathur, S., Agrawal, D. & Jajoo, A. (2014). Photosynthesis: response to high temperature stress, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137, 116-126.
- Ort, D.R. & Baker, N.R. (2002). A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis?, *Current opinion in plant biology*, 5(3), 193-198.
- Pan, C., Ahammed, G. J., Li, X. & Shi, K. (2018). Elevated CO₂ improves photosynthesis under high temperature by attenuating the functional limitations to energy fluxes, electron transport and redox homeostasis in tomato leaves, *Frontiers in plant science*, 9, 1739.
- Pfannschmidt, T. & Yang, C. (2012). The hidden function of photosynthesis: a sensing system for environmental conditions that regulates plant acclimation responses, *Protoplasma*, 249, 125-136.
- Pinnola, A., Dall'Osto, L., Gerotto, C., Morosinotto, T., Bassi, R. & Alboresi, A. (2013). Zeaxanthin binds to light-harvesting complex stress-related protein to enhance nonphotochemical quenching in *Physcomitrella patens*, *The Plant Cell*, 25(9), 3519-3534.
- Prasad, P. V. & Djanaguiraman, M. (2014). Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration, *Functional Plant Biology*, 41(12), 1261-1269.
- Riaz, M. W., Yang, L., Yousaf, M. I., Sami, A., Mei, X. D., Shah, L., Rehman, S., Xue, L., Si, H. & Ma, C. (2021). Effects of heat stress on growth, physiology of plants, yield and grain quality of different spring wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes, *Sustainability*, 13(5), 2972.
- Ruban, A. V. (2016). Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and A., Godwin, I. D. & Liu, S. Y. (2022). The Impact of Drought, Heat and Elevated Carbon Dioxide Levels on Feed Grain Quality for Poultry Production, *Agriculture*, 12(11), 1913.
- Li, Q. M., Liu, B. B., Wu, Y. & Zou, Z. R. (2008). Interactive effects of drought stresses and elevated CO₂ concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings, *Journal of Integrative Plant Biology*, 50(10), 1307-1317.
- Li, Y., Li, X., Yu, J. & Liu, F. (2017). Effect of the transgenerational exposure to elevated CO₂ on the drought response of winter wheat: stomatal control and water use efficiency, *Environmental and Experimental Botany*, 136, 78-84.
- Lodeyro, A. F., Krapp, A. R. & Carrillo, N. (2021). Photosynthesis and chloroplast redox signaling in the age of global warming: stress tolerance, acclimation, and developmental plasticity, *Journal of Experimental Botany*, 72(16), 5919-5937.
- Lotfi, R., Gharavi-Kouchebagh, P. & Khoshvaghti, H. (2015). Biochemical and physiological responses of *Brassica napus* plants to humic acid under water stress, *Russian Journal of Plant Physiology*, 62, 480-486.
- Lotfi, R., Ghassemi-Golezani, K. & Pessarakli, 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.
- Lotfi, R. A. M. I. N., Kalaji, H. M., Valizadeh, G. R., Khalilvand Behrozyar, E., Hemati, A. R. A. S. H., Gharavi-Kochebagh, P. O. U. R. I. Y. A. & Ghassemi, A. (2018). Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions, *Photosynthetica*, 56, 962-970.

- ambient or diminished CO₂ and O₂ levels on thylakoid membrane structure in light-stressed plants, *The Plant Journal*, 81(6), 884-894.
- Wang, W., Cai, C., He, J., Gu, J., Zhu, G., Zhang, W., Zhu, J. & Liu, G. (2020). Yield, dry matter distribution and photosynthetic characteristics of rice under elevated CO₂ and increased temperature conditions, *Field Crops Research*, 248, 107605.
- Zinta, G., AbdElgawad, H., Domagalska, M. A., Vergauwen, L., Knapen, D., Nijs, I., Janssens, I.A., Beemster, G.T. & Asard, H. (2014). Physiological, biochemical, and genome-wide transcriptional analysis reveals that elevated CO₂ mitigates the impact of combined heat wave and drought stress in *Arabidopsis thaliana* at multiple organizational levels, *Global Change Biology*, 20(12), 3670-3685.
- effectiveness in protecting plants from photodamage, *Plant physiology*, 170(4), 1903-1916.
- Ruban, A. V. & Murchie, E. H. (2012). Assessing the photoprotective effectiveness of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching: a new approach, *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1817(7), 977-982.
- Salvucci, M. E. & Crafts-Brandner, S. J. (2004). Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis, *Physiologia plantarum*, 120(2), 179-186.
- Sehar, Z., Mir, I. R., Khan, S., Masood, A. & Khan, N. A. (2023). Nitric Oxide and Proline Modulate Redox Homeostasis and Photosynthetic Metabolism in Wheat Plants under High Temperature Stress Acclimation, *Plants*, 12(6), 1256.
- Serôdio, J. & Campbell, D. A. (2021). Photoinhibition in optically thick samples: Effects of light attenuation on chlorophyll fluorescence-based parameters, *Journal of Theoretical Biology*, 513, 110580.
- Shewry, P. R. & Hey, S. J. (2015). The contribution of wheat to human diet and health, *Food and energy security*, 4(3), 178-202.
- Stamelou, M. L., Sperdouli, I., Pyrri, I., Adamakis, I. D. S. & Moustakas, M. (2021). Hormetic responses of photosystem II in tomato to *Botrytis cinerea*, *Plants*, 10(3), 521.
- Tozzi, E. S., Easlon, H. M. & Richards, J. H. (2013). Interactive effects of water, light and heat stress on photosynthesis in F₂ remount cottonwood, *Plant, Cell & Environment*, 36(8), 1423-1434.
- Tsabari, O., Nevo, R., Meir, S., Carrillo, L. R., Kramer, D. M. & Reich, Z. (2015). Differential effects of