Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas Vol. 5 Núm. 1 1 de enero - 14 de febrero, 2014 p. 157-162

Impacto de la salinidad y la temperatura diurna sobre la fluorescencia de la clorofila en fresa*

Impact of diurnal temperature and salinity on chlorophyll fluorescence in Strawberry

Nazario Francisco-Francisco[1] y Adalberto Benavides-Mendoza[1§]

[1]Departamento de Horticultura, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Calzada Antonio Narro 1923. Buenavista, Saltillo, Coahuila, 25315 México. (fafnaz@hotmail.com). [§]Autor para correspondencia: abenmen@uaaan.mx.

Resumen

Este estudio fue realizado para investigar el comportamiento de la fluorescencia de la clorofila de plantas de fresa (*Fragaria* x *ananassa*) ante la salinidad y la temperatura diurna bajo invernadero. Para ello, se establecieron plantas de fresa en macetas de polietileno negro con una capacidad de 5 L conteniendo turba de musgo como sustrato. Los tratamientos de salinidad fueron inducidos por la aplicación de $CaCl_2$ a 0 y 12 mM el cual fue adicionado a una solución nutritiva Steiner. Las plantas testigo y las tratadas crecieron en un invernadero ventilado con extractores de aire y fueron irrigadas cada dos días. La investigación del impacto de la temperatura diurna sobre la fluorescencia de la clorofila fue realizado registrando la temperatura ambiente del invernadero cada hora entre las 8:00 am a 5:00 pm. Las mediciones de los parámetros de fluorescencia fueron realizadas en los días 0, 14, 28, y 42 después del inicio de los tratamientos de salinidad. El tratamiento de 12 mM de $CaCl_2$ redujo el rendimiento cuántico máximo (Fv/Fm) y efectivo (ePS2), pero no aumentó el decaimiento no fotoquímico (NPQ) interpretándose esta respuesta como una mínima afectación al PSII. En cuanto a la temperatura las plantas mostraron disminución en la Fv/Fm y ePS2 con temperaturas del aire superiores a los 28 °C. La máxima eficiencia fotoquímica se observó con temperaturas menores a 19 °C.

Abstract

This study was conducted to investigate the behavior of the chlorophyll fluorescence of plants of strawberry (Fragaria x ananassa) with the daytime temperature salinity and low emissions. For this, strawberry plants were established in pots of black polyethylene with a capacity of 5 L containing peat moss as substrate. Salinity treatments were induced by the application of $CaCl_2$ at 0 and 12 mM, which was added to a nutrient solution Steiner. The control and the treated plants grown in a greenhouse ventilated with exhaust fans and were irrigated every two days. The investigation of the impact of diurnal temperature on chlorophyll fluorescence recording was made greenhouse temperature every hour between 8:00 am to 5:00 pm. Measurements of the fluorescence parameters were performed on days 0, 14, 28, and 42 after initiation of salinity treatments. Treatment of 12 mM of $CaCl_2$ reduced the maximum quantum efficiency (Fv / Fm) and effective (EPS2) but did not increase the decay non-photochemical (NPQ) is interpreted as a response to the PSII minimal involvement. As to the temperature decrease in the plants showed the Fv/Fm and EPS2 air temperatures exceeding 28 °C. The maximum photochemical efficiency was observed with temperatures below 19 °C.

Key words: photochemical efficiency, photoinhibition, photoprotection.

* Recibido: agosto de 2013
Aceptado: diciembre de 2013

Palabras clave: eficiencia fotoquímica, fotoinhibición, fotoprotección.

Al adaptarse a factores ambientales como la salinidad, el déficit hídrico y extremos de temperatura, las plantas llevan a cabo ajustes en las actividades metabólicas (Hughes y Smith, 2007). Siendo la radiación electromagnética la fuente de energía primaria, es de esperarse que varios de los citados cambios ocurran en los sistemas de pigmentos fotosintéticos. Los ajustes en el sistema de captura de fotones son medibles mediante una técnica denominada fluorescencia modulada de la clorofila, que consiste en la aplicación de cuatro fuentes de radiación con balance espectral e irradiancia diferentes para lograr distintos estímulos y respuestas del aparato fotoquímico, ello en un pequeño volumen del tejido foliar. El registro de las respuestas es utilizado para calcular los parámetros con los que se define la eficiencia fotoquímica la cual depende de los cambios en las variables ambientales (Baker, 2008).

Cada factor ambiental modifica de manera particular el aparato fotoquímico (Baker, 2008). La salinidad provoca por una parte la modificación de la estructura de las membranas tilacoides y por otro lado inhibe parcialmente el ciclo de Calvin (Jaramillo-Giraldo *et al*., 2009), disminuyendo el rendimiento cuántico. Las temperaturas altas modifican la fluidez de la membrana, alterando el funcionamiento de las proteínas transportadoras de electrones (Xu *et al*., 2011). La fresa (*Fragaria* sp.) con poca capacidad de tolerancia frente a factores ambientales como la salinidad (Casierra-Posada y García-Riaño, 2006) y los extremos de temperatura (Kadir y Sidhu, 2006) es entonces un modelo biológico útil para describir desde el punto de vista ecofisiológico los ajustes fotoquímicos frente a éstos factores ambientales adversos. Por otro lado, diferentes sales con contenido de calcio como el $CaCl_2$ han sido usadas como fertilizantes en plantaciones de fresa. También ha sido documentado el efecto positivo de esta sal en la firmeza de sus frutos (Lanauskas *et al*., 2006). No obstante, poca información existe acerca de los efectos negativos del $CaCl_2$, a diferencia de otras sales más estudiadas como el NaCl (Biško *et al*., 2010). El objetivo de este estudio fue investigar el efecto de la salinidad y las variaciones en la temperatura ambiente en la eficiencia fotoquímica de las plantas de fresa var. Festival considerando los parámetros Fo, Fs, Fm, Fm', Fv/Fm, ePS2, qP, y NPQ.

Material vegetal y tratamientos. Las plantas de fresa, cultivar "Festival" fueron establecidas en macetas de polietileno de 5 L con un sustrato de turba de musgo (Berger BM2) más perlita (Hortiperlita) a una proporción de 75:25

By adapting to environmental factors such as salinity, drought stress and temperature extremes, plants carry out adjustments in metabolic activities (Hughes and Smith, 2007). Electromagnetic radiation being the primary energy source, it is expected that several of those changes occurring in the photosynthetic pigment systems. The settings in the system are measurable photon capture by a technique called modulated chlorophyll fluorescence, which involves the application of four radiation sources with different spectral balance and irradiance to achieve different stimuli and responses photochemical apparatus, that in a small volume of leaf tissue. Registration of responses is used to calculate the parameters that define the photochemical efficiency, which depends on changes in environmental variables (Baker, 2008).

Each environmental factor modifies particular photochemical apparatus (Baker, 2008). Salinity causes on the one hand the modification of the structure of the thylakoid membranes and on the other hand partially inhibits the Calvin cycle (Jaramillo-Giraldo *et al*., 2009) , lowering the quantum efficiency. High temperatures change the fluidity of the membrane, altering the operation of the electron transport proteins (Xu *et al*., 2011). The strawberry (*Fragaria* sp.) With little capacity for tolerance to environmental factors such as salinity (Casierra-Posada and García- Riano, 2006) and temperature extremes (Kadir and Sidhu, 2006) is thus a useful biological model to describe from the viewpoint of adjustments photochemical eco-physiologic against these adverse environmental factors.

Furthermore, different calcium -containing salts such as $CaCl_2$ are used as fertilizers in strawberry plantations. Also documented the positive effect of this salt on fruit firmness (Lanauskas *et al*., 2006). However, little information exists about the negative effects of $CaCl_2$, unlike most studied other salts such as NaCl (Bisko *et al*., 2010). The objective of this study was to investigate the effect of salinity and temperature variations in the photochemical efficiency of the strawberry plants var. Considering the parameters Festival Fo, Fs, Fm, Fm', Fv/Fm, EPS2, qP, and NPQ .

Plant material and treatments. Strawberry plants, cultivar "Festival" were established in polyethylene pots of 5 L with peat moss substrate (Berger BM2) plus perlite (Hortiperlita) at a ratio of 75:25 by volume. The runners were established on October 15, 2011 in a greenhouse ventilated with exhaust fans and passive ventilation side with maximum daytime temperature of 35 °C and minimum night temperature of 15 °C and average relative humidity of 50%. Fertilization of the plants was based on a Steiner nutrient solution at 15% to

en volumen. Los estolones fueron establecidos el 15 de octubre de 2011 en un invernadero ventilado con extractores de aire y ventilación pasiva lateral con temperatura diurna máxima de 35°C y temperatura nocturna mínima de 15°C y humedad relativa promedio de 50%. La fertilización de las plantas fue en base a una solución nutritiva de Steiner a 15% más elementos menores a 100% (Steiner, 1961), dando una concentración de 0.372 g/L de fertilizantes. Para inducir la salinidad se aplicó un tratamiento de cloruro de calcio ($CaCl_2$) a una concentración de 0 y 12 mM que se mezcló con la solución nutritiva resultando una concentración final de 0.372 y 1.704 g/L y una conductividad eléctrica de 555 y 2543 $\mu S \cdot cm^{-1}$ respectivamente. Previo a ello, se llevó a cabo una determinación preliminar del comportamiento de los parámetros de fluorescencia frente a las concentraciones de 0, 3, 6, 9 y 12 mM de CaCl2, en la que no se observó diferencia significativa en las dosis de 3, 6 y 9 mM en los primeros 3 días de la aplicación, razón por la que se decidió continuar con las determinaciones únicamente del testigo y de la concentración que mostró diferencia significativa, que fue la más alta (12 mM).

Cabe señalar que la conductividad alcanzada con la dosis de 12 mM de $CaCl_2$ es superior a la máxima recomendada en el cultivo de fresa que es de 2000 $\mu S \cdot cm^{-1}$ (Barroso y Alvarez, 1997). Se aplicaron diariamente 150 mL de éstas mezclas a las macetas designadas. El diseño experimental utilizado en este ensayo fue un factorial a x b conducido bajo un arreglo completamente al azar con 3 plantas por tratamiento, dando un total de 6 plantas, a las que se les tomó 1 pulso de fluorescencia en los 0, 14, 28, y 42 días posteriores de comenzado el tratamiento. Cada medición fue tomada entre las 8:00 am y 8:30 h a una temperatura que oscilo entre 18-21 °C. El registro de los parámetros para verificar el efecto de los cambios en la temperatura ambiente se realizó en 3 plantas a intervalos de una hora, 4 veces en un día, entre las 8:00 y las 17:00 h, en tres días consecutivos con condiciones similares de temperatura que oscilaron entre los 18-34 °C. La temperatura se verificó con un termómetro ubicado a la altura del dosel de las plantas.

El diseño experimental utilizado en éste ensayo fue un arreglo completamente al azar. Sobre los datos se realizó un análisis de varianza y una prueba de medias con Tukey ($p \leq 0.05$). Previo a cada medición las hojas fueron adaptadas a un período de obscuridad por 30 min con el dispositivo incluído en el fluorómetro. Todas las mediciones se realizaron en los foliolos con madurez fisiológica. Para las mediciones de la fluorescencia de clorofila se utilizó un fluorómetro de pulso modulado (Fluorescence Monitoring System [FMS-2]; Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, United Kingdom).

100% smaller elements (Steiner, 1961), giving a concentration of 0.372 g/L of fertilizers. To induce salt treatment was applied calcium chloride ($CaCl_2$) at a concentration of 0 to 12 mM was mixed with the nutrient solution resulting in a final concentration of 0.372 and 1.704 g/L and an electrical conductivity of 555 mS 2543 • cm^{-1} respectively.

Before that, we held a preliminary determination of the behavior of the fluorescence parameters against the concentrations of 0, 3, 6, 9 and 12 mM $CaCl_2$, in which no significant difference was observed at doses of 3 6 and 9 mM in the first three days of the application, which is why it was decided to continue with only determinations of witness and the concentration showed a significant difference, which was the highest (12 mM).

Note that the conductivity reached a dose of 12 mM of $CaCl_2$ is higher than the maximum recommended strawberry crop is 2000 $mS \cdot cm^{-1}$ (Álvarez- Barroso, 1997). 150 mL were applied daily mixtures thereof designated pots. The experimental design used in this trial was a factorial arrangement a x b conducted under completely randomized with three plants per treatment, giving a total of 6 floors, which were taken 1 pulse of fluorescence at 0, 14, 28, and 42 days after treatment starts.

Each measurement was taken between 8:00 am and 8:30 h a temperature ranged from 18-21 °C. The recording of parameters to verify the effect of temperature changes on 3 levels was performed at intervals of one hour, four times a day, between 8:00 and 17:00 h, on three consecutive days with Similar conditions of temperature ranging between 18-34 °C. The temperature was monitored using a thermometer located at the height of the canopy of plants.

The experimental design used in this trial was a completely random basis. About the data was performed and analysis of variance with Tukey mean test ($p < .05$). Prior to each measurement the sheets were adapted to darkness for a period of 30 min with the device included in the fluorometer. All measurements were performed in the leaflets with physiological maturity. For measurements of chlorophyll fluorescence is used a pulse-modulated fluorometer (Fluorescence Monitoring System [FMS-2]; Hansatech Instruments Ltd., Norfolk, United Kingdom).

Minimum fluorescence (Fo) was obtained by applying a weak modulated light at an intensity of 0.1 mol photons $m^{-2}s^{-1}$ and the maximum fluorescence by applying a pulse of 18 000 mol photons $m^{-2}s^{-1}$ with a duration of 0.8 seconds. In the same

La fluorescencia mínima (Fo) se obtuvo al aplicar una luz modulada débil a una intensidad de 0.1 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} y la fluorescencia máxima con la aplicación de un pulso de 18 000 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} con una duración de 0.8 segundos. A la misma sección de tejido foliar se le aplicó durante cuatro minutos luz actínica con irradiancia de 1 020 µmol de fotones m^{-2} s^{-1} determinando el estado estable de la fluorescencia (Fs) así como la fluorescencia máxima (Fm'). Los parámetros adicionales obtenidos del equipo fueron: rendimiento cuántico máximo (Fv/Fm), rendimiento cuántico efectivo (ePS2), decaimiento fotoquímico (qP), y decaimiento no fotoquímico (NPQ).

La aplicación de $CaCl_2$ no afectó significativamente a la mayoría de los parámetros de fluorescencia. No obstante el parámetro Fv'/Fm' mostró afectación al inicio de la aplicación y a los 14 días, posterior a la cual se observó una estabilización (Figura 1). Este parámetro provee un estimado de la eficiencia máxima de la fotoquímica del fotosistema II a una densidad dada de flujo fotónico de la radiación PAR, el cual representa la eficiencia operativa del fotosistema II si todos los centros correspondiente fueron abiertos (quinona Q oxidada) (Baker, 2008). Ésta respuesta puede deberse a que la salinidad produjo la disminución en la eficiencia del fotosistema II, pero sin activar su mecanismo de disipación energética, observado en la no afectación del parámetro (NPQ) y la no disminución en la eficiencia operativa del fotosistema II (ePS2) (Tabla 1). Esto sugiere que la disminución de la eficiencia máxima del fotosistema II, observado a partir del día 28, es atribuible a la restauración en la habilidad de los centros de reacción para realizar el transporte de electrones. Sobre esto último, se tienen reportes de que el parámetro NPQ es el primer parámetro afectado en los tratamientos salinos (Han *et al.*, 2010), situación no observada en este experimento, donde la dosis de 12 mM de $CaCl_2$ sólo afectó al mínimo la eficiencia fotoquímica.

section of leaf tissue was applied for four minutes with actinic light irradiance of 1 020 mol photons $m^{-2}s^{-1}$ by determining the steady state fluorescence (Fs) and maximal fluorescence (Fm'). Additional parameters obtained from the team were: maximum quantum yield (Fv/Fm), effective quantum yield (ePS2), decay photochemical (qP) and non-photochemical decay (NPQ).

$CaCl_2$ application did not significantly affect the majority of the fluorescence parameters. However parameter Fv'/Fm' showed involvement at the start of the application and 14 days, after which stabilization was observed (Figure 1).

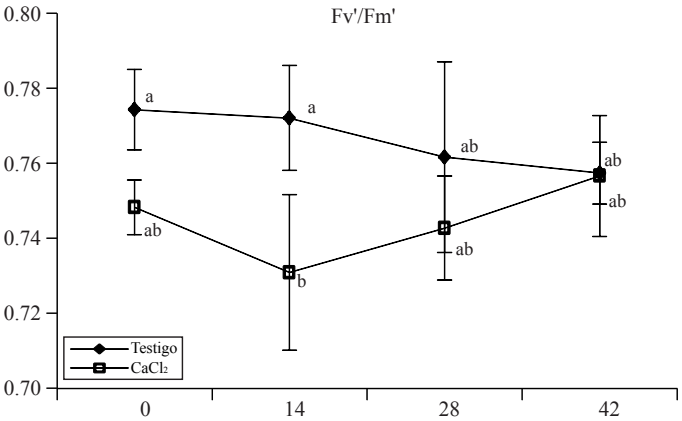


Figura 1. Comportamiento del parámetro Fv'/Fm' y el testigo en plantas de fresa ante la salinidad inducida con cloruro de calcio ($CaCl_2$) 12mM en el tiempo inicial y transcurridos 14, 28, y 42 días después de la aplicación del tratamiento. Las barras representan la desviación estándar. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey $p \leq 0.05$).

Figure 1. Parameter behavior Fv'/Fm' and the control in strawberry plants at the salinity induced calcium chloride ($CaCl_2$) 12mM in the initial time and after 14, 28, and 42 days after treatment application. The bars represent the standard deviation. Means with the same letter are not significantly different (Tukey $p < .05$).

Tabla 1. Comportamiento de los parámetro de fluorescencia ePS2 y NPQ en plantas de fresa ante la salinidad por cloruro de calcio ($CaCl_2$) a 12mM en el tiempo inicial y transcurridos 14, 28, y 42 días después de la aplicación de los tratamientos. †Desviación estándar.

Table 1. Behavior fluorescence parameter and NPQ ePS2 strawberry plants to salinity calcium chloride ($CaCl_2$) at 12mM in the initial time and after 14, 28, and 42 days after application of treatments. †Standard Deviation.

	ePS2		NPQ	
Dias	Testigo	CaCI2	To	CaCI2
0	0.75^{ab}±0.01	0.73^{ab}±0.01	0.26^{ab}±0.02	0.41^{ab}±0.15
14	0.75^{a} ±0.01	0.70^{ab}±0.02	0.11^{b} ±0.09	0.31^{ab}±0.23
28	0.74^{ab}±0.03	0.72^{ab}±0.01	0.18^{ab}±0.05	0.29^{ab}±0.10
42	0.70^{b}±0.01	0.70^{b} ±0.02	0.49^{a} ±0.17	0.36^{ab}±0.08

Las plantas de fresa mostraron una disminución paulatina en la eficiencia fotoquímica al aumentar la temperatura de 19 a 34 °C, siendo más acentuado el efecto a partir de los 28 °C. Esta reducción pudiera ser resultado de la caída en la eficiencia cuántica máxima (Fv/Fm), debida principalmente a la disminución en la fluorescencia máxima (Fm) (Figura 2). Al mismo tiempo, no hubo afectación en los parámetros referentes a la fluorescencia mínima (Fo), rendimiento cuántico efectivo (ePS2) ni en los decaimientos de la fluorescencia debidas a procesos fotoquímicos (qP) y no fotoquímicos (NPQ), lo que puede indicar que en las temperaturas de 19 a 34 °C no se presentó estrés oxidativo, que es la respuesta más común de las plantas frente a temperaturas extremas (Ogweno *et al*., 2009). A pesar de ello, se observó que el parámetro de estabilidad (Fs) disminuyó, lo que pudiera indicar una disminución en la capacidad de disipación del gradiente de protones (ΔpH) entre el lúmen del tilacoide y el estroma (Rohacek, 2002). Éstos resultados indican un declive en la eficiencia fotoquímica de las plantas por encima de los 28 °C, mientras que por debajo de los 19 °C mostró una mayor eficiencia.

This parameter provides an estimate of the maximum efficiency of photosystem II photochemistry at a given photon flux density of PAR radiation, which represents operating efficiency of photosystem II if all corresponding centers were opened (Q oxidized quinone) (Baker, 2008). This response may be due to salinity caused a decrease in the efficiency of photosystem II, but without activating the energy dissipation mechanism, observed in the non- involvement of the parameter (NPQ) and no decrease in operating efficiency of photosystem II (ePS2) (Table 1). This suggests that the decrease in the maximum efficiency of photosystem II, observed from day 28, is attributable to the restoration of the ability of the reaction centers for electron transport. Regarding the latter, there are reports that the NPQ parameter is the first parameter affected saline treatments (Han *et al*., 2010), it was not observed in this experiment, where the dose of 12 mM $CaCl_2$ only affected to a minimum photochemical efficiency.

Strawberry plants showed a gradual decrease in efficiency with increasing temperature photochemical 19 to 34 °C, the effect being more pronounced after 28 °C. This reduction

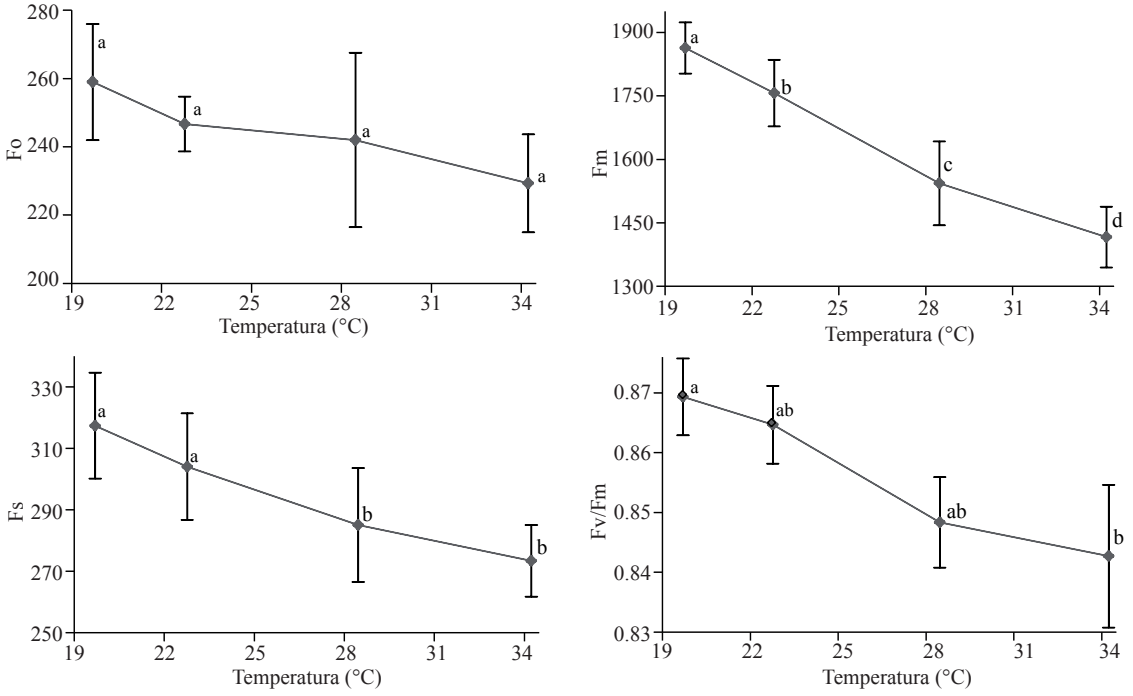


Figura 2. Comportamiento de los parámetros de fluorescencia en plantas de fresa ante el espectro de temperatura ambiente 19-34 °C. Las valores son unidades de fluorescencia relativa. Los promedios con la misma literal no difieren estadísticamente según Tukey ($p \leq 0.05$). Las barras representan la desviación estándar.

Figure 2. Behavior of the fluorescence parameters in strawberry plants at the temperature range of 19-34 °C. The values are relative fluorescence units. Means with the same letters differ statistically according to Tukey ($p \leq 0.05$). The bars represent the standard deviation.

La máxima eficiencia cuántica (Fv/Fm) se encontró por debajo de los 19 °C, disminuyendo al aumentar la temperatura y mostrando un fuerte declive con temperaturas mayores a 28 °C. Sin embargo, el parámetro de estabilidad (Fs) fue reducida a temperaturas superiores a los 19 °C lo cual indica efectos adversos en la síntesis de moléculas NADPH y ATP para la fotosíntesis. Los parámetros qP y NPQ indicaron que no se presentó estrés oxidativo en el espectro de temperatura estudiado.

Literatura citada

Barroso, M. C. y Alvarez, C. E. 1997. Toxicity symptoms and tolerance of strawberry to salinity in the irrigation water. Sci. Hort. 71(3):177-188.

Baker, N. R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annu. Rev. Plant Biol. 59(1):89-103.

Biško, A., Ćosić, T., y Jelaska, S. 2010. Reaction of Three Strawberry Cultivars to the Salinity: Vegetative Parameters. Agriculturae Conspectus Scientificus (ACS). 75(2):83-90.

Casierra-Posada, F. y García-Riaño, N. 2006. Producción y calidad de fruta en cultivares de fresa (Fragaria sp.) afectados por estrés salino. Rev. Fac. de Agro. Medllin. 59(2):3527-3542.

Jaramillo-Giraldo, M. A.; Oliva-Cano y Ferreira-Ribas, R. 2009. Respuesta fotosintética de diferentes ecotipos de frijol a la radiación y la salinidad. Corpoica Colombiana de Investigación Agropecuaria. 10(2):129-140.

Kadir, S. and Sidhu, G. 2006. Strawberry (*Fragaria* x*ananassa* Duch.) growth and productivity as affected by temperature. Hortscience. 41(6):1423-1430.

Han, W.; Xu, X. W.; Li. L.; Lei, J. Q. and Li, S. Y. 2010. Chlorophyll a fluorescence responses of Haloxylon ammodendron seedlings subjected to progressive saline stress in the Tarim desert highway ecological shelterbelt. Photosynthetica. 48(4):635-640.

Hughes, N. M. and Smith, W. K. 2007. Seasonal photosynthesis and anthocyanin production in 10 broadleaf evergreen species. Funct. Plant Biol. 34(12):1072-1079.

Lanauskas, J.; Uselis, N.; Valiuskaite, A. y Viskelis, P. 2006. Effect of foliar and soil applied fertilizers on strawberry healthiness, yield and berry quality.Agron. Res.4:247-250.

Ogweno, J. O.; Zhou, Y. H. and Yu, J. Q. 2009. Changes in activities of antioxidant enzymes and photosynthesis in detached leaves of tomato after exposure to different temperatures. Afr. J. Hort. Sci. 2(1):124-137.

may be due to the drop in maximum quantum efficiency (Fv/Fm), mainly due to the decrease in maximum fluorescence (Fm) (Figure 2). At the same time, there was impairment in the parameters relating to the minimal fluorescence (Fo), effective quantum yield (ePS2) or fluorescence decays due to photochemical processes (qP) and non- photochemical (NPQ), which may indicate temperatures in the 19-34 °C did not show oxidative stress, which is the most common response of plants to temperature extremes (Ogweno *et al*., 2009).

Nevertheless, it was observed that the stability parameter (Fs) decreased, which would indicate a decrease in the dissipation of the proton gradient (pH Δ) between the thylakoid lumen and stroma (Rohacek, 2002). These results indicated a decline in the photochemical efficiency of the plants above 28 °C, whereas below 19 °C showed a greater efficiency.

The maximum quantum efficiency (Fv/Fm) was found below 19 °C, decreases with increasing temperature and showing a sharp decline in temperatures above 28 °C. However, the stability parameter (Fs) was reduced at temperatures above 19 °C, which indicates adverse effects on the synthesis of ATP and NADPH molecules for photosynthesis. QP and NPQ parameters indicated that oxidative stress was not presented in the temperature range studied.

End of the English version

Rohacek, K. 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationship. Photosynthetica. 40(1):13-29.

Steiner A. A. 1961. A universal method for preparing nutrient solutions of a certain desired composition. Plant Soil. 15(2):134-154.

Xu, Z.; Zhou, Z. G.; Han, G. and Li, Y. 2011. Photosynthetic potential and its association with lipid peroxidation in response to high temperature at different leaf ages in maize. J. Plant Growth Regul. 30(1):41-50.