

راهکارهای ژنتیکی و فیزیولوژیکی جهت بهبود عملکرد سویا

سمیه قلندری

دانشجوی دکتری فیزیولوژی گیاهان زراعی دانشگاه فردوسی مشهد
Sghalandari30@yahoo.com

چکیده

با وجود بهبودهای ژنتیکی در بهبود عملکرد سویا، بهبودهای فیزیولوژیک نیز موجب افزایش عملکرد سویا شده است. بررسی ارقام آزاد شده طی ۹۰ سال گذشته نشان می دهد که افزایش عملکرد در نتیجه افزایش تعداد دانه در گیاه بوده است. وزن دانه تغییر چندانی نداشته است. سرعت و میزان فتوسنتز و شاخص برداشت نیز در ارقام مدرن افزایش یافته در حالی که شاخص سطح برگ کاهش یافته است. به دلیل کاهش سطح برگ در ارقام کنونی امکان کاشت متراکم تر فراهم شد است. علاوه بر این، کاهش ارتفاع و افزایش مقاومت به ورس نیز صورت گرفته است. هر دو این صفات بصورت غیر عمدی طی سلکشن برای افزایش عملکرد صورت گرفته است زیرا در طبیعت افزایش ارتفاع و داشتن سطح برگ زیاد از نظر رقابتی مطلوب به شمار می رود و از طرفی سطح برگ زیاد بیمه ای در مقابل از دست دادن برگ در نتیجه حمله آفات و عوامل آب و هوایی برای گیاه هستند.

واژگان کلیدی: عملکرد، سویا، ارقام مدرن

مقدمه

در واپسین سال های قرن بیستم شاید بتوان سویا را منبع اساسی و عمده پروتئین مصرفی و مردمان قرن آینده خواند. امروزه سویا به عنوان یک کالای استراتژیک نه تنها پاسخگوی مصارف غذایی متنوع و متعدد در زنجیره غذایی است، بلکه مصارف صنعتی فراوانی نیز دارد. گفته ها و مطالبی که در آثار ادبی آمده گویای این واقعیت است که سویا یا لوبیای روغنی از نباتات قدیمی و بومی آسیاست که در سال ۲۸۳۸ قبل از میلاد در نواحی شمال شرقی چین شناسایی و کشت آن مرسوم شد. همچنین سویا یکی از پنج دانه مقدس (برنج، گندم، جو، ارزن و سویا) محسوب می شده است. تاریخچه زراعت سویا دارای سه مرحله است. مرحله اول با کشت آن توسط مردم قدیم چین شروع شد، مرحله دوم در دهه دوم قرن بیستم هنگامی که سویا به صورت یکی از صادرات مهم آسیای شرقی درآمد آغاز گردید و مرحله سوم از حدود سی سال پیش با ابداع روش های مدرن کاشت، داشت و برداشت سویا شروع شد و با تولید ارقام سازگار با شرایط محیطی متفاوت و همچنین پیشرفت صنایع فرآورده های غذایی زمینه مناسبی برای افزایش سریع سطح زیر کشت این گیاه فراهم شد (کوچکی و همکاران، ۱۳۸۰).

با توجه به روند افزایش جمعیت جهان، افزایش ۵۰ درصدی تولید جهانی مواد غذایی تا سال ۲۰۳۰ برای پاسخگویی به این نیاز غذایی لازم می باشد. سویا علاوه بر تامین ۵۰ درصد روغن گیاهی جهان، سهم قابل توجهی در تامین پروتئین مورد نیاز برای تغذیه دام ها دارد. از نظر میزان دانه تولیدی، سویا چهارمین محصول زراعی دنیا و دومین محصول زراعی در آمریکا از نظر سطح زیر کشت می باشد (Ainsworth, E. A., al, 2012).

میزان تولید جهانی سویا در حال حاضر بیش از ۲۵ میلیون تن می باشد که ۹۵ درصد این مقدار تنها در ۷ کشور جهان تولید می گردد (شکل ۱). اگرچه این گیاه زراعی بومی چین می باشد ولی امروزه ۸۰ درصد سطح زیر کشت سویا در دنیا متعلق به سه کشور آمریکا، برزیل و آرژانتین می باشد. با توجه به محدودیت گسترش سطح زیر کشت سویا در آمریکا و فشارهای اجتماعی و سیاسی برای محدود کردن گسترش اراضی زیر کشت محصولات زراعی در برزیل (به دلیل اثرات مخرب جنگل زدایی در این کشور) تنها راه ممکن افزایش تولید این محصول، افزایش عملکرد سویا با سرعتی بیشتر از گذشته می باشد. روند افزایش عملکرد سویا نشان می دهد که امکان افزایش پتانسیل عملکرد سویا در آینده وجود دارد. طبق تعریف، پتانسیل عملکرد عبارتست از ماکزیمم عملکرد یک رقم در شرایطی که آب و مواد غذایی کافی فراهم بوده و هیچگونه تنش (زنده یا غیر زنده) در محیط وجود نداشته باشد. با توجه به متغیر بودن این پتانسیل در مناطق مختلف، در سال ۲۰۱۰ ماکزیمم عملکرد ثبت شده سویا به میزان ۱۰۷۶۰ کیلوگرم در هکتار در میسوری آمریکا بود (Rowntree, S., Conley, S. and P., 2010). این عملکرد مشخص می کند که خوشبختانه بین میانگین عملکرد زارعین (کمتر از ۳۰۰۰ کیلوگرم در هکتار) و ماکزیمم عملکرد قابل استحصال فاصله زیادی است و لذا افزایش تولید سویا در آینده امکان پذیر است.

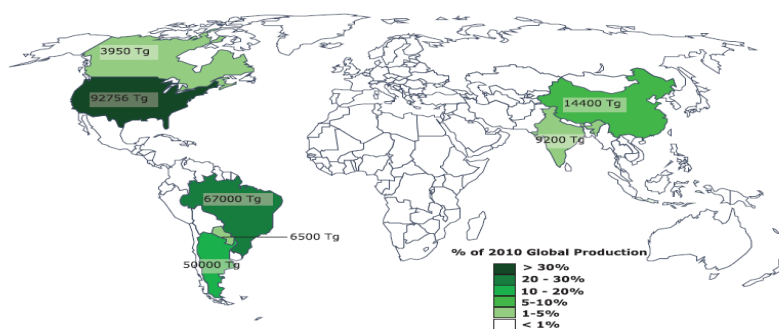
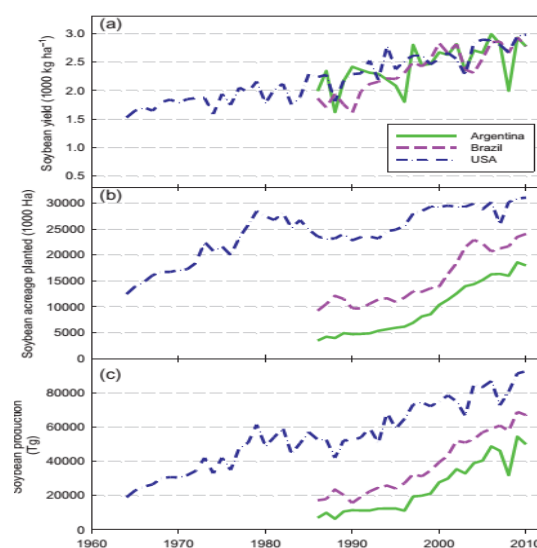


Figure 1. Percentage of global soybean production by nation in 2010. Country data were taken from the USDA Foreign Agricultural Service's Production, Supply and Distribution (PSD) online database (<http://www.fas.usda.gov/psdHome.aspx>). Tg, Tera gram = 1 million metric tons.

شکل ۱ - درصد تولید جهانی سویا در کشورهای مختلف (Tg = یک میلیون تن)

چشم‌انداز تاریخی: دستیابی به عملکرد کنونی و پتانسیل‌های موجود برای افزایش در آینده

طی ۹۰ سال گذشته از زمانی که سویا برای اولین بار در آمریکا بطور گسترده کشت شد، افزایش عملکرد بطور دقیق توسط وزارت کشاورزی آمریکا مانیتور شد. متوسط عملکرد در آمریکا از ۷۴۰ کیلوگرم در هکتار در سال ۱۹۲۴ به ۲۹۸۶ کیلو در هکتار در سال ۲۰۱۰ رسیده است (Specht, J.E, et al, 1999) (شکل ۲). این افزایش در نتیجه افزایش خطی سالانه ۲۲ کیلو گرم در هکتار است. بهبود ژنتیکی، معرفی ارقام جدید و بهبودهای زراعی از عوامل موثر در افزایش عملکرد می باشند. بخشی از این افزایش در نتیجه افزایش غلظت CO_2 جو عنوان شده است. افزایش غلظت CO_2 از ۳۸۴ به ۵۵۰ موجب افزایش ۱۵ درصدی در عملکرد سویا شده است (Long S.P., et al, 2004).



شکل ۲: در ایالات متحده، برزیل و آرژانتین (c) و تولید سویا (b)، سطح زیر کشت سویا (a) تغییرات تاریخی در عملکرد سویا

تنوع ژنتیکی:

تنوع ژنتیکی در سویا نیز موجب افزایش عملکرد شده است. البته ورود ژن‌ها و آلل‌های خارجی توسط لینکاژ بین آلل‌های مطلوب و نامطلوب محدود شده است. مطالعات نشان داده است که لاین‌های پر عملکرد سویا می‌توانند در نتیجه تلاقی بین لاین‌های بومی و بیگانه به دست آیند (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

اصلاحگران سویا تعداد زیادی QTL مرتبط با عملکرد در سویا یافته‌اند. QTL برای صفات با وراثت پذیری کم و چند ژنی مانند عملکرد بسیار به عوامل محیطی وابسته‌اند و ممکن است توسط عوامل مختلف پوشانده شود. معرفی QTL از یک گونه سویا *Glycine soja* به سویای زراعی *G. max* موجب افزایش ۹ درصدی در عملکرد سویا شده است (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

اهداف برای تغییر متابولسم سویا که پتانسیل برای افزایش عملکرد را حفظ می کنند

بهبود راندمان فتوسنتز سویا

یافته های پیشین نشان دهنده همبستگی مثبت بین فتوسنتز و عملکرد در سویا است که بهبود راندمان فتوسنتز ممکن است یکی از اهداف امیدبخش برای افزایش بیشتر عملکرد باشد. طبق تعریف مانیت، عملکرد گیاه در یک مکان مشخص محصول میزان تابش فعال فتوسنتزی و راندمان نور برخوردی (ϵ_i)، مقدار تبدیل PAR دریافت شده به بیومس (ϵ_c) و راندمان تسهیم بیومس به دانه (ϵ_p) که شاخص برداشت نیز نامیده می شود می باشد. کانوپی ارقام مدرن سویا در حدود ۹۰ درصد نور برخوردی را جذب می کنند و راندمان تسهیم آن به سمت دانه حدود ۶۰ درصد می باشد. بنابراین در زمینه دریافت و تسهیم جای کمی برای افزایش و بهبود وجود دارد. در مورد راندمان دریافت نور اگر طول فصل رشد بیشتر گردد این شاخص نیز افزایش می یابد ولی در برخی مناطق شرایط نامساعد جوی از جمله خشکی یا دما این کار را محدود می کند. بنابراین اصلاح گیاهانی مقاوم به خشکی و دمای انتهایی فصل می تواند در این زمینه کمک کند. در غیاب افزایش طول فصل رشد، تنها مورد قابل بهبود، بهبود راندمان تبدیل به بیومس می باشد (Zhu, X. G., et al, 2010).

پژوهش های اخیر نشان می دهد که راندمان تبدیل انرژی در سویا و دیگر گیاهان سه کربنه از نظر تئوریک در دمای ۳۰ درجه سانتی گراد و غلظت کنونی CO_2 از ۴/۱ تا ۴/۶ درصد متغیر است. کارهای اخیر در زمینه افزایش راندمان تبدیل نشان می دهد که پتانسیل عملکرد می تواند از این طریق تا ۵۰ درصد افزایش یابد. در اینجا به مهمترین راهکار افزایش راندمان تبدیل که احتمال می رود که در ۲۰ سال آینده موجب بهبود عملکرد سویا شود اشاره می شود (Zhu, X. G., et al, 2010).

اولین آنزیمی که در گیاهان سه کربنه کار تثبیت CO_2 را انجام می دهد رابیسکو می باشد که عمل آن توسط O_2 محدود می شود. یکی از راهکارها برای بهبود عمل رابیسکو بهبود ترجیح این آنزیم به CO_2 نسبت به O_2 است. اگر چه بهبود ترجیح رابیسکو به CO_2 موجب بهبود فتوسنتز وقتی که RUBP محدودکننده است می شود ولی به قیمت کاهش سرعت کاتالیکی آن تمام می شود. یک کانوپی ایده آل دارای رابیسکوئی با سرعت کاتالیکی بالا در قسمت بالای کانوپی و ترجیح بیشتر نسبت به CO_2 در قسمت پایین کانوپی که غلظت CO_2 کم است می باشد. رابیسکوئی با سرعت کاتالیکی و ترجیح متفاوت نسبت به CO_2 در ارگانسیم های مختلف یافت می شود. مثلا در لیمونوم جیبرتی که گیاهی است در مناطق گرم و خشک رشد میکند دارای سرعت کاتالیکی قابل توجهی می باشد که پتانسیل انتقال به گیاهانی نظیر سویا را دارد. این روش ریسک کاهش سرعت یا ترجیح را کاهش داده و موجب افزایش هر دو می شود. یکی از مشکلات اینکار نیاز به جایگزین کردن هردوی زیر واحدهای بزرگ که در پلاستید و زیر واحد کوچک که در هسته کد می شود به منظور اطمینان از اینکه یک هوموآنزیم موثر در پلاستید بیان می شود می باشد. اینکار در تنباکو موفقیت آمیز بوده است (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

تولید یک رابیسکو بهتر نیز یکی از راهکار مد نظر می باشد. بهبود خصوصیات مربوط به رابیسکو اکتیواز که عمل فعال سازی و پایداری رابیسکو را بر عهده دارد می باشد. اخیرا ژن های کد کننده دو فرم از رابیسکو اکتیواز سویا کشف و کلون سازی شده اند. بیان این ژن ها همبستگی مثبتی با عمل رابیسکو، سرعت فتوسنتز و عملکرد دانه داشته است.

از جمله آنزیم های دیگر که دستوری آن ها باعث بهبود راندمان تبدیل و فتوسنتز می شود SBPase می باشد. بیان بیشتر SBPase در تنباکو باعث افزایش فتوسنتز و تولید بیومس شده است. در مورد سویا نیز این به عنوان یک هدف امیدبخش مطرح شده است (Zhu, X. G., et al, 2010).

در سویا و دیگر گیاهان سه کربنه واکنش های اکسیژنازی و پی آمد آن تنفس نوری یکی از عوامل هدر رفت انرژی محسوب می شوند و به نظر می رسد که گیاهان سه کربنه انرژی زیادی در آنزیم های تنفس نوری سرمایه گذاری می کنند. بنابراین کاهش تنفس نوری می تواند موجب راندمان تبدیل را بهبود ببخشد. یکی از راهکارهای کاهش تنفس نوری معرفی سیستم های تغلیظ CO₂ در گیاهان سه کربنه است. بنابراین وارد کردن سیستم فتوسنتزی چهار کربنه و آناتومی کرانز به سویا باعث کاهش تنفس نوری خواهد شد. اما اینکار مشکلات زیادی از جمله بیان آنزیم های چهار کربنه و وارد کردن صحیح ارگانل های مربوطه دارد (Zhu, X. G., et al, 2010).

یکی دیگر از راهکارها، معرفی سیستم تغلیظ CO₂ سیانوباکتریایی به کلروپلاست سویا است. برخی از این ها دارای ساختارهایی هستند که موجب افزایش غلظت CO₂ در محل عمل آنزیم رابیسکو می شود که موجب تسریع تبدیل بیکربنات به CO₂ می شود. این موجب می شود که مشکل جدایی مکانی در معرفی سیستم های تغلیظ CO₂ تا حدودی برطرف شود. بنابراین معرفی ژن های برخی از این سیانوباکترها می تواند امکان پذیر باشد. محققان با بیان ژن *ictB* باکتریایی در تنباکو و آرابیدوپسیس موجب کاهش نقطه جبران CO₂ و کاهش تنفس نوری و افزایش قابل توجه سرعت جذب CO₂ در غلظت های کم CO₂ شدند. با توجه به این موفقیت و موفقیت در دو گونه دولپه دیگر، به نظر می رسد یکی از راهکار امیدبخش در بهبود عملکرد سویا در آینده باشد (Kebeish R., et al, 2007).

استراتژی دیگر برای کاهش تنفس نوری و اتلاف انرژی، معرفی ژن های کلیدی یکی از مسیرهای اشیرشایی کلای برای متابولیسم گلیکولات به گلیسرات است که در آرابیدوپسیس موفقیت آمیز بوده است. طی این عمل، سه مسیر تبدیل دو مولکول گلیکولات به یک گلیسرات به کلروپلاست منتقل می شوند (اشاره به حذف مسیر تنفس نوری در سه اندامک کلروپلاست، میتوکندری و پراکسیزوم انجام می شود). از آنجایی که به ازای هر دو مولکول گلیکولات یک CO₂ آزاد می کند، بنابراین آزاد شدن CO₂ در کلروپلاست که محل انجام فتوسنتز است می تواند موثر باشد. همچنین آمونوم نیز تولید نمی گردد و هزینه بازیافت آن نیز از بین می رود. حذف تنفس نوری می تواند برای گیاه مضر باشد زیرا به عنوان یک سوپا اطمینان برای سرریز انرژی زیادی و جلوگیری از آسیب به فتوسیستم ها می شود. حرکت برگ و چرخه زانتوفیل نیز نقش اساسی در سرریز انرژی بازی می کند (Kebeish R., et al, 2007) (Petridou, M., 2001).

یکی دیگر از راهکارهای بهبود راندمان تبدیل انرژی تغییر در زنجیره انتقال الکترون است. به نظر می رسد که گیاهان سرمایه گذاری زیادی در کلروفیل های مرتبط با کمپلکس های دریافت کننده نور می کند، بنابراین آنتن های کوچکتر در برگ های بالای کانوبی سویا ممکن است اتلاف راندمان در نتیجه تهییج زیاد و سوق دادن به سمت خاموشی غیر فتوشیمیایی را کاهش دهد. همچنین غلظت کمتر کلروفیل در بالای کانوبی اجازه دریافت نور بیشتر در پایین کانوبی را می دهد که در شرایط کمبود نور موثر است. ارقام کم کلروفیل سویا که نصف ارقام وحشی کلروفیل داشتند افزایش فتوسنتز نشان دادند. یکی دیگر از تغییرات کمپلکس های دریافت نور تسریع در ریکاوری از حالت حفاظت نوری است. وقتی نور زیاد به دستگاه فتوسنتزی می رسد نور زیادی که نمی تواند در فتوسنتز مصرف شود در حالت حفاظت نوری نصف می شود. برگشت از این حالت به حالت عادی خیلی کند صورت می پذیرد. ریکاوری سریعتر در طبیعت مشاهده شده است که میتواند به عنوان یک هدف بالقوه مطرح باشد. بهبود دریافت نور PAR توسط گیاه و بهبود راندمان تبدیل این نور به انرژی شیمیایی از عوامل موثر در بهبود راندمان فتوسنتز می باشند. یکی از مهم ترین عوامل برای افزایش راندمان فتوسنتز در سویا بهبود ویژگی های مربوط به RUBP می باشد. رابیسکو به عنوان مهم ترین آنزیم دخیل در فتوسنتز نیز نیاز به دستورزی دارد و اصلاح رابیسکوی بهتر با تبعیض بیشتر

بین CO_2 و O_2 می تواند موجب بهبود فتوسنتز شود. بهبود خصوصیات رایبیسکو منجر به کاهش تنفس نوری و تلفات ناشی از آن شده و راندمان فتوسنتز افزایش می یابد. بهبود خصوصیات مربوط به آنزیم SBPase نیز از جمله اهداف پیش رو می باشد. انتظار می رود که بهبود خصوصیات مربوط به فتوسنتز باعث افزایش ۵۰ درصدی عملکرد شود (Zhu, X. G., et al, 2010)

تغییر متابولیسم مبدا و مقصد

علاوه بر استراتژی های بهبود پتانسیل عملکرد توسط بهبود فتوسنتز، افزایش عملکرد سویا از طریق دستوری مبدا و مقصد با افزایش قدرت مقصد غلاف های در حال نمو امکانپذیر است. شواهد مبنی بر اینکه ارقام مدرن سویا مقصد محدود هستند از نتایج مربوط به آزمایش ها در شرایط تغلیظ CO_2 حاصل می شود. در این آزمایش ها میزان فتوسنتز برگ تا ۲۴ درصد افزایش داشته است ولی عملکرد تنها ۱۵ افزایش نشان داد و شاخص برداشت بطور قابل توجهی کاهش یافت. این نتایج نشان می دهد هرگونه تغییر در ظرفیت مبدا یا مقصد باید متناسب با دیگری باشد.

امروزه مشخص شده است که اسیمیلایون نیتروژن و متابولیسم کربن بطور پیچیده ای توسط شبکه ای از متابولیت ها، بیان ژن و فعالیت های آنزیمی هماهنگ می شود. استراتژی ها برای تعدیل اختصاص کربن و نیتروژن و پتانسیل قدرت مقصد می تواند بدین صورت طبقه بندی گردد: (۱) افزایش ورود کربن و نیتروژن به دانه های در حال نمو؛ (۲) به حداکثر رساندن راندمان تنفسی با تغییر تعادل از سمت کاتابولیسم به آنابولیسم؛ (۳) افزایش تعداد غلاف ها توسط کنترل کردن نمو زایشی؛ و (۴) استفاده از نژادهای *B. japonicum* که به ازای مواد پرورده کمتر نیتروژن بیشتری تثبیت می کند (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

انتقال طولانی قندها از برگ ها به عنوان مبدا شروع می شود جایی که ساکارز که در مزوفیل ساخته می شود و به آوند آبکش توسط ناقل های ساکارز که در غشا جای گرفته اند و وابسته به انرژی اند و با انتقال هم جهت هیدروژن عمل می کنند، بارگیری می شود. هنگامی که به بخش زایشی رسید ساکارز از غشا دانه تخلیه می شود و توسط دانه های در حال نمو جذب می گردد. با بررسی محدودیت مقصد دانه های در حال نمو، مشخص شد که مراحل اولیه ذخیره مواد پرورده عامل محدودیت مقصد است. بنابراین تلاش ها برای افزایش انتقال ساکارز طی مراحل اولیه نمو غلاف (stages R3–R6) ممکن است منجر به افزایش عملکرد گردد. بیام و معرفی برخی ژن های SUT (ناقل های ساکارز) سیب زمینی به سلول های پارانشیم لپه های ذخیره ای نخود موجب افزایش انتقال به داخل لپه ها، سرعت بیشتر رشد لپه ها و افزایش سطوح پروتئین های ذخیره ای شد ولی عملکرد افزایش نیافت. این احتمالاً به این دلیل است که بیان زیاد این ژن در پارانشیم های ذخیره ای درون لپه ها محدود شده است. شناسایی ژن های مناسبتر و سازگارتر با مبدا و مقصد می تواند به دستوری ورود ساکارز به غلاف های در حال نمو کمک کند. به هر حال مطالعات مربوط به اثرات فیدبکی نشان می دهد که افزایش تقاضای مقصد از طریق افزایش نقل و انتقال آوند آبکش توسط فتوسنتز محدود نمی شود و نشان دهنده یک راهکار برای افزایش عملکرد می باشد (Zhu, X. G., et al, 2010).

یک راهکار تکمیلی برای افزایش عملکرد دستوری انتقال نیتروژن است. در سویا انتقال نیتروژن به سمت دانه ها به فرم اوره اید از ریشه ها توسط آوند چوب و به فرم آمینواسید از برگ ها توسط آوند آبکش تامین می شود. نقش پروتئین های ناقل نیتروژن در تعیین سطوح پروتئین های ذخیره ای و عملکرد دانه توسط ناقل های آمینواسید AAP مشخص میشود که در آندوسپرم دانه و جنین های در حال نمو آرابیدوپسیس جای گرفته اند. بررسی موتانت ها نشان دهنده اهمیت این ناقل ها در تامین نیتروژن برای دستگاه فتوسنتزی است که نمو مبدا و مقصد و خروج کربن را تحت تاثیر قرار می دهد.

روابط پیچیده و بهم پیوسته بین وضعیت کلی کربن و نیتروژن گیاه با فتوسنتز، تعادل مبدا و مقصد و رشد به عنوان اهداف جدید برای بهبود تولید گیاه و عملکرد دانه مطرح شده اند. به عنوان مثال، شواهد اخیر نشان می دهد که افزایش پیرووات سیتوسولی و ارتوفسفات دی کیناز PPDK منجر به صدور سریعتر نیتروژن از برگ های پیر، افزایش رشد گیاه، افزایش وزن دانه و محتوای بیشتر نیتروژن در آرابیدوپسیس و تنباکو شده است. بهرحال وزن دانه در گیاهانی که PPDK در آن بیش بیان شده است ثابت باقی می ماند زیرا وزن دانه و تعداد دانه اثر جبرانی دارند. البته در سویا عملکرد دانه و میزان پروتئین رابطه معکوس دارند و باید دید که آیا بیش بیانی PPDK در سویا منجر به هر دو افزایش پروتئین و عملکرد گردد (Taylor L., et al, 2010).

بهبود تعادل کربن از دو طریق افزایش فتوسنتز یا کاهش تنفس می تواند انجام گیرد. بهرحال واکنش های آنابولیک فتوسنتز توسط واکنش های کاتابولیک که نیازمند مواد پرورده هستند متعادل می شود. افزایش غلظت CO_2 باعث تحریک آسیمیلایسیون CO_2 ، قند و نشاسته می شود و منجر به برنامه ریزی مجدد ترجمه ژن ها و تحریک سرعت تنفسی سویای رشد کرده در مزرعه می شود. از جمله نقش های مهم تنفس میتوکندریایی طی فتوسنتز جلوگیری از بازدارندگی نوری، کاهش پتانسیل رداکس کلروپلاست و تامین ATP برای چرخه کالوین می باشد. مطالعات نشان می دهد که بهبود جریان تنفسی می تواند صورت گیرد. برای مثال موتانتی از گوجه فرنگی با میزان تنفس کم و فتوسنتز، سنتز ساکارز و عملکرد میوه زیاد تولید شده است. به دلیل کاهش جریان تنفس، تجمع ساکارز در برگ ها برای انتقال مواد پرورده به مقاصد فیزیولوژیک افزایش یافته و منجر به عملکرد بیشتر شده است. یکی دیگر از راه های تعدیل تنفس کاهش میزان پیرووات دهیدروژناز کیناز است. این آنزیم یک تنظیم کننده منفی چرخه تنفسی است که هنگامی که عمل آن در بذرها آرابیدوپسیس بازداشته شد منجر به افزایش وزن دانه و محتوای روغن دانه احتمالاً از طریق افزایش قدرت مقصد از طریق افزایش تنفس در بافت های زایشی شد (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

سویا دارای ارقام رشد محدود و نامحدود است. انتظار می رود که تبدیل شدن به ارقام نامحدود پتانسیل قدرت مقصد و عملکرد را افزایش دهد. بهرحال وقتی که یک رقم رشد نامحدود و رقمی که با معرفی یک ژن رشد نامحدود شده بود در شرایط تغلیط CO_2 رشد داده شدند مشخص شد که جذب CO_2 در موتانت رشد نامحدود بیشتر نبود. این مشخص می کند که ظرفیت تولید آغازه های گل عامل محدودکننده نیست ولی نمو آغازه ها به گل های بارور محدود کننده است. میزان از بین رفتن گل ها در سویا بیش از ۷۵ درصد است. بنابراین فهم مکانیسم های کنترل کنندگی زوال گل ها یک روش برای بهبود عملکرد گیاهان و افزایش راندمان مصرف کربن مطرح است.

رقابت بر سر مواد پرورده بین غلاف ها و دانه های نمو یافته و آن هایی که دیرتر نمو می یابند یکی از عوامل زوال غلاف ها می باشد. غیر همزمانی گلدهی در سویا (۳۰ روز) به عنوان یکی از عوامل زوال گل های دیررس است، بنابراین گل ها و غلاف هایی که زودتر می رسند مواد پرورده را جذب کرده و گل های دیررس دچار کمبود مواد پرورده می شوند. بنابراین یافتن راهی برای همزمانی گلدهی یکی از راه های بقای بیشتر غلاف ها است (شکل ۳). یکی از راه های ممکن برای دست ورزی گلدهی افزایش سیگنال های فتوپریودی با هدف راه اندازی شروع گلدهی با همزمانی بیشتر که توسط گیاه درک می شود است. در عرض های جغرافیایی بالاتر کاشت های زود هنگام بهاره با عملکرد بالاتر همبستگی دارد. بنابراین، شروع زودتر گلدهی حتی در سال هایی که کاشت زود هنگام ممکن نیست، ممکن است عملکرد پتانسیل را توسط متناسب کردن نمو غلاف و دانه با حداکثر تابش در دسترس حداکثر کند (Egli D.B, 2008).

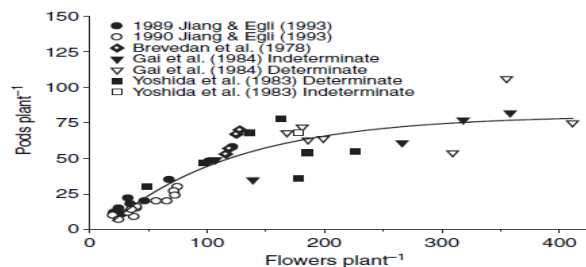


Fig. 1: The relationship between flowers and pods per plant at maturity in field experiments. The regression model, $Y = -8.4265 + 88.6831[1 - \exp(-0.009X)]$, was significant at $P < 0.001$ ($R^2 = 0.83$). Brevedan et al. (1978) used an indeterminate cultivar while Jiang and Egli (1993) used three indeterminate and one determinate cultivar

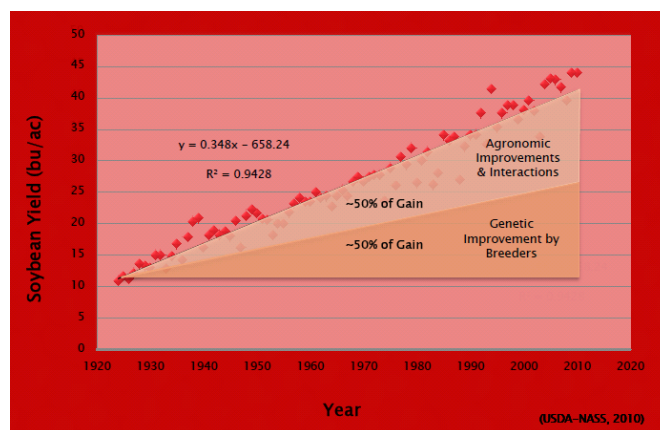
شکل ۳: رابطه بین تعداد گل در گیاه و تعداد غلاف در گیاه

تثبیت ریزوبیومی نیتروژن یکی از فرایندهای انرژی بر در گیاهان است که ۱۶ ATP به ازای تثبیت هر نیتروژن هزینه می کند. تثبیت بیولوژیکی نیتروژن تا ۳۰۰ کیلو در هکتار می تواند باشد که بین ۵۰ تا ۶۰ درصد کل نیتروژن مورد نیاز سویا می باشد. با توجه به این گپ، برای افزایش پتانسیل عملکرد استفاده از کودهای اضافی استفاده می شود. اگرچه موفقیت با زمان مناسب استفاده از کودها و همزمان با پر شدن غلاف ها (stages R3–R5) به دست می آید. از دیدگاه کشاورزی شناسایی جنبه های قابل استخراج همزیستی سویا-ریزوبیوم می تواند منجر به افزایش راندمان تثبیت نیتروژن شود. یک راهکار ممکن برای اینکار یافتن همزیست سازگار با میزبان است، به ویژه توانایی میزبان در نگه داشتن O_2 در پاسخ به اینکه چه مقدار نیتروژن توسط همزیست تثبیت می شود. ارقام مدرن سویا قادر به محدود کردن گره زایی توسط ریزوبیوم های کم اثر به اندازه ارقام قدیمی نیستند. بنابراین اصلاح گیاه در جهت اینکه نسبت به ریزوبیوم های اختصاصی و موثر بیشتر پاسخگو باشد می تواند موثر باشد. اگر چه این بطور مستقیم قدرت مقصد را افزایش نمی دهد بلکه افزایش راندمان تثبیت بیولوژیکی نیتروژن منجر به تولید اسیمیلات بیشتر برای انتقال به بخش های زایشی می شود. افزایش تعداد دانه خود به عنوان عاملی برای افزایش قدرت مقصد و همچنین افزایش فتوسنتز از جمله عوامل برای افزایش قدرت مقصد مطرح هستند. بهبود بارگیری مواد پرورده از طریق آوند آبکش به سمت مقاصد مختلف نیز از راهکارهای مورد توجه می باشد. باید به این نکته توجه داشت که هرگونه افزایش در مقصد یا مبدا باید متناسب با افزایش در دیگری باشد. بهبود تخصیص کربن و نیتروژن و پتانسیل قدرت مقصد از جمله راهکارهای مورد توجه در این زمینه هستند (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

استفاده از کاربردهای بیوتکنولوژی پیشرفته برای افزایش عملکرد در سویا

استفاده از روش های بیوتکنولوژی برای انتقال ژن بین گونه ها و گیاهان مختلف باعث تسریع در اینکار می شود. اصلاحگران مولکولی باید از روش های پیشرفته بیوتکنولوژی که مشارکت ژن های افزایش عملکرد به منظور تولید و معرفی ژرم پلاسم های جدید را تسهیل می کنند را اتخاذ کنند. استراتژی های تولید گیاهان تراریخت نشان دهنده ابزارهای موجود برای اصلاحگران مولکولی است. درصد کلی همه سویاهای تراریخت کاشته شده در آمریکا به حدود ۹۳ درصد در سال ۲۰۱۰ رسیده است. برای مثال با معرفی سویای مقاوم به علفکش در ۱۹۹۶، بسیاری از علف های هرز به گلایفوسیت مقاوم شدند. به همین خاطر، لازم است ژن های اضافی مقاوم به علفکش شناسایی شوند و به ژرمپلاسم الیت منتقل شوند که توسط روش های

بیوتکنولوژی اینکار سریعتر انجام می گردد. با توجه به اینکه یک صفت ممکن توسط چندین ژن کنترل گردد، بنابراین صنعت به سمت تکنولوژی انبوه سازی ژن (gene-stacking) حرکت می کند. این روش بر مبنای تکنولوژی مینی کروموزوم است که لزوماً توسط سانترومترهای DNA مختص یک گونه انجام و مجدداً به سلول های گیاه به روش بمباران ژنی برگردانده می شود. DNA وارد شده به گیاه از این طریق به عنوان کروموزوم خودی شناسایی می شود و بطور موفقیت آمیزی تقسیم میوز و میتوز انجام می دهد و تا حدود ۱۰ نسل باقی می ماند. این روش دارای چندین مزیت از جمله اینکه کروموزوم سنتزی می تواند توسط مقدار زیادی از DNA دستورزی شود، اجازه می دهد تعداد زیادی ژن در ژنوم میزبان مشارکت کنند یا انبوه سازی شوند و با یک به ژنوم میزبان منتقل شوند. این تکنولوژی منجر به کاهش زمان مورد نیاز برای انتقال صفات از آزمایشگاه به مزرعه خیلی سریعتر از زمان کنونی ۱۲ تا ۱۵ می شود (Specht, J.E, 1999).

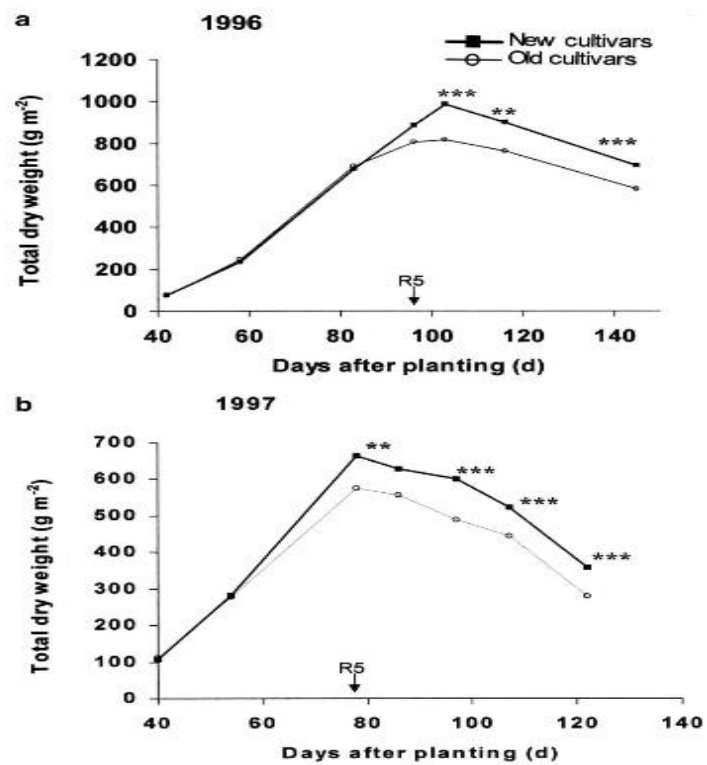


شکل ۴: بررسی روند افزایش عملکرد سویا در آمریکا نشان می دهد که حداقل ۵۰ درصد افزایش عملکرد، سهم بهبود ژنتیکی عملکرد است.

بهبود خصوصیات فیزیولوژیکی:

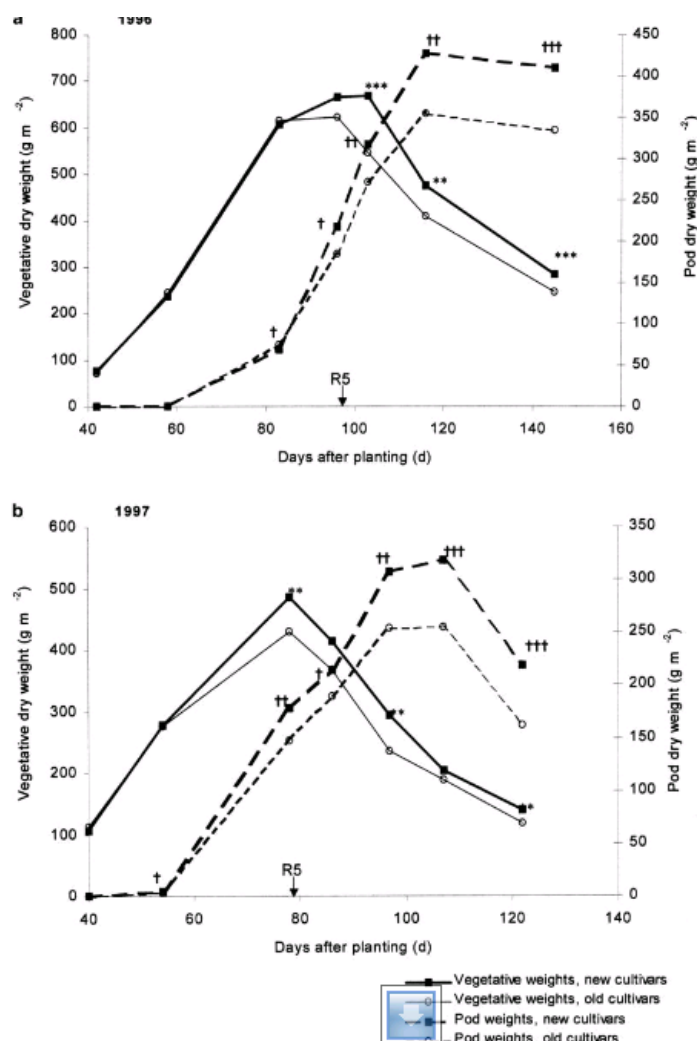
تجمع ماده خشک:

عملکرد دانه ارقام جدید سویا ۳۰ درصد بیشتر از ارقام قدیم مورد مقایسه در این تحقیق بود. همچنین نتایج این تحقیق نشان داد که ۷۸ درصد این افزایش عملکرد مربوط به افزایش تجمع ماده خشک بیشتر در ارقام جدید می باشد (Kumudini, S., 2001) (شکل ۵).



شکل ۵: روند تجمع ماده خشک ارقام قدیم و جدید سویا

ماده خشک تولیدی بیشتر در مرحله تشکیل بذر (R5 -R6) از طریق افزایش تعداد بذر در گیاه سبب افزایش عملکرد می گردد (Taylor L., et al, 2010). عملکرد بالاتر ارقام جدید سویا بعد از آغاز مرحله پر شدن دانه مشخص می گردد (شکل ۶).

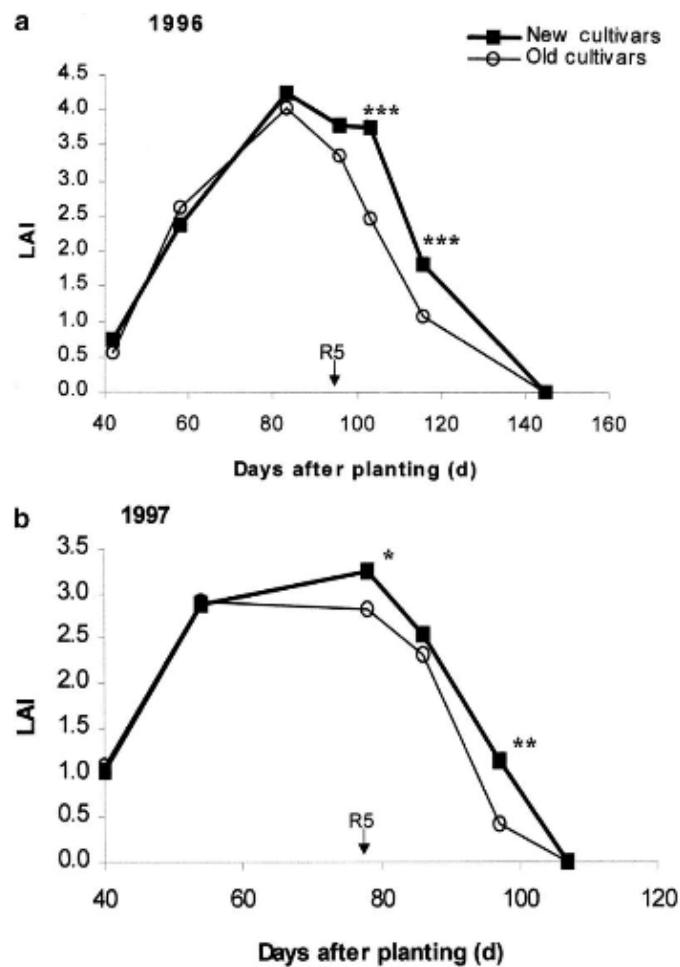


شکل ۶ - وزن خشک اندام های هوایی (خطهای توپر) و غلاف ها (خط چین ها) ارقام قدیم و جدید سویا

افزایش طول دوره پر شدن دانه:

مشخص شده است که این افزایش تعداد بذر ناشی از فراهم بودن ماده خشک برای پر شدن بذور تولیدی در مرحله تشکیل بذر می باشد به عبارت دیگر فراهمی ماده خشک باعث شده تا تعداد بیشتری از بذور تشکیل شده پر شوند و از این طریق تعداد دانه در واحد سطح افزایش پیدا می کند. بررسی ها نشان می دهد که افزایش فراهمی ماده خشک در ارقام جدید سویا در مقایسه با ارقام قدیم، در این مرحله رشدی مربوط به حفظ سطح برگ طولانی تر در این مرحله می باشد (Kumudini, S., 2001). همانطور که در شکل ۷ مشخص است ماکسیمم شاخص سطح برگ تقریباً در مرحله R5 حادث شده (هم برای ارقام قدیمی و هم ارقام جدید) و پس از آن LAI کاهش پیدا می کند شکل (Haeghele, J.W. and Below, F.E, 2013). این کاهش در ارقام جدید با شیب کمتری اتفاق می افتد و سبب می شود که طول دوره دوام سطح سبز در این ارقام بیشتر شده و در نتیجه میزان ماده خشک تولیدی و تعداد دانه تشکیل شده (پر شده) افزایش یابد و نهایتاً عملکرد دانه زیاد می

شود (Kumudini, S., 2001). در واقع کاهش سریع سطح برگ در ارقام قدیمی در این مرحله، مهمترین دلیل تفاوت عملکرد آنها با ارقام جدید می باشد.



شکل ۷ - میزان شاخص سطح برگ ارقام جدید و قدیم سویا در طی فصل رشد

بنابراین می توان اینطور نتیجه گرفت که بهبود عملکرد در ارقام جدید در مقایسه با ارقام قدیمی سویا ناشی از تجمع ماده خشک بیشتر در مرحله زایشی سویا می باشد که باعث شده تعداد بذر بیشتری در هر گیاه تشکیل شده و با افزایش تعداد بذر تولیدی در واحد سطح عملکرد دانه افزایش یابد. باید در نظر داشت که تجمع بیشتر ماده خشک در ارقام جدید سویا را می توان ناشی از دوام سطح سبز بیشتر این ارقام دانست.

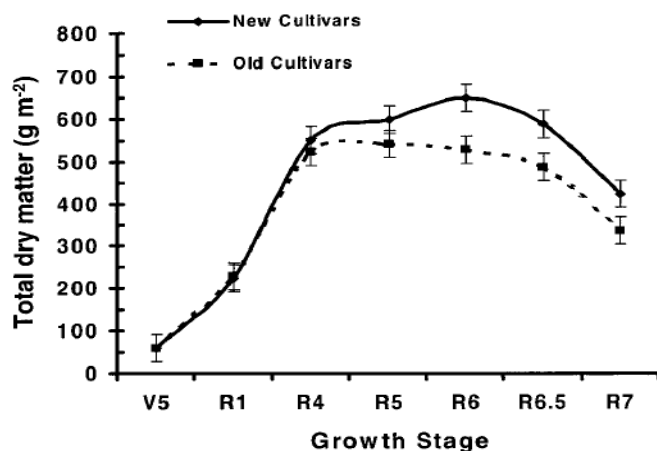


Fig. 3. Comparative dry matter accumulation in two old (pre-1976) and two new (post-1976) soybean cultivars, when averaged over the 1996 and 1997 growing seasons. Senesced leaves were not included in the calculation of dry matter. The bars represent 95% confidence limits.

شکل ۸: ارقام جدید سویا نسبت به ارقام قدیمی آن، ماده خشک بیشتری در مراحل R4 تا R7 تولید می کنند.

شاخص سطح برگ:

یکی از مشکلات گیاهان علفی از جمله بقولاتی مثل سویا، وقوع پدیده ورس بوده است. خصوصاً اینکه در چند دهه اخیر، افزایش تراکم بوته در اکثر گیاهان زراعی مد نظر بوده است و این موضوع اهمیت مشکل ورس را مضاعف کرده است. یکی از راهکارهایی که برای کاهش اثرات مضر ورس در زراعت سویا مد نظر قرار گرفت، کاهش سطح برگ بود. این ویژگی به گیاه کمک می کرد تا کمتر از حالت عمودی انحراف پیدا کند و کمتر دچار ورس و مضرات آن گردد. مطالعات انجام شده در چین نشان داده اند که طی سال های ۱۹۵۱ تا ۲۰۰۶ شاخص سطح برگ در سویا سالانه ۳۱٪ درصد کاهش پیدا کرده است که به تبع آن، میزان فتوسنتز طی همین مدت، سالانه ۵۹٪ درصد افزایش یافته است (شکل ۹). با کاهش سطح برگ و کاهش ورس، نفوذ نور به داخل کانوپی نیز بهتر صورت گرفت که افزایش میزان فتوسنتز در واحد سطح برگ را به دنبال داشت. همچنین به دنبال این پدیده آفات و بیماری های بذری نیز کاهش یافتند که خود افزایش تعداد دانه در بوته و نهایتاً افزایش عملکرد و کیفیت دانه را در سویا به همراه داشت (شکل ۱۰) (Jin, J., et al, 2010).

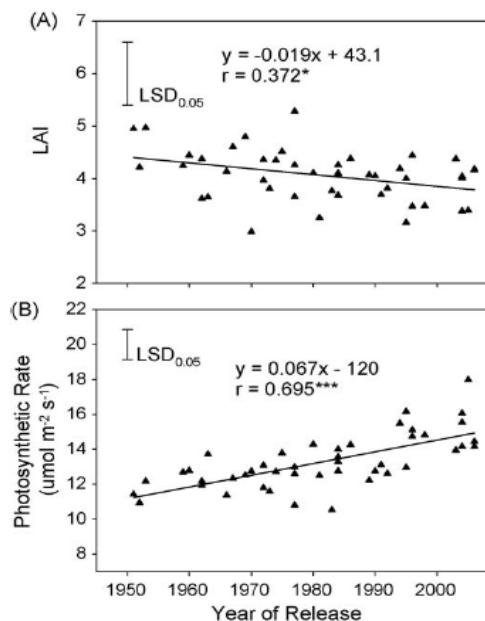


Fig. 4. Relationship between the year of cultivar release and (A) LAI and (B) photosynthetic rate. Note: * and *** indicate linear correlation coefficient significant at the 0.05 and 0.001 probability levels, respectively.

شکل ۹. کاهش سطح برگ و افزایش میزان فتوسنتز سویا طی سال های ۱۹۵۱ تا ۲۰۰۶ در چین.

تعداد دانه:

جین و همکاران (۲۰۱۰) در بررسی ارقام سویا آزاد شده طی سال های ۱۹۵۰ تا ۲۰۰۶ در شمال شرق چین، ۳۲/۵ درصد بهبود عملکرد (شکل ۱۰) را نشان دادند. و نتیجه گرفتند که تعداد بذر در گیاه مهمترین عامل تعیین کننده بهبود عملکرد (۴۱ درصد در سال) ارقام جدید سویا در این منطقه می باشد.

رابطه مستقیمی بین عملکرد و تعداد دانه در گیاه مشاهده شد (شکل ۱۱) و عنوان شد که تفاوت عملکرد ارقام قدیم و جدید می تواند ناشی از تفاوت تعداد دانه بین این ارقام باشد (Morrison, M. J., et al, 2000).

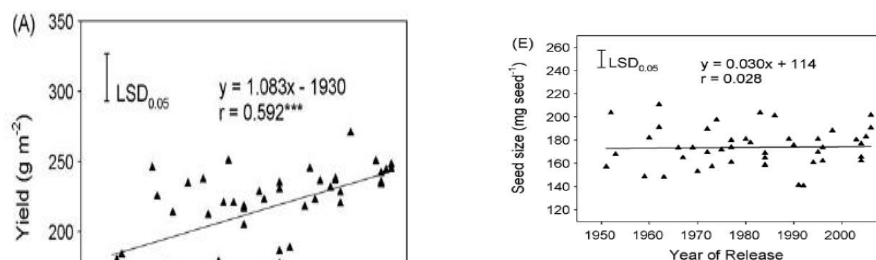
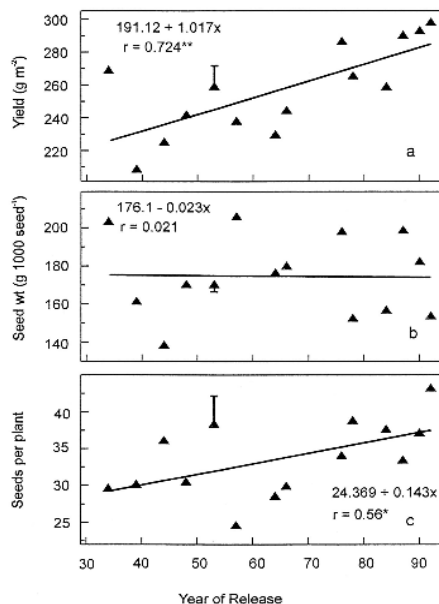


Fig. 1. Relationship between the year of cultivar release and (A) seed yield, (B) seeds per plant, (C) pods per plant, (D) seeds per pod and (E) seed size. The bar represents statistically significant differences among cultivars, LSD (0.05). Note: *, ** and *** indicate linear correlation coefficient significant at the 0.05, 0.01 and 0.001 probability levels, respectively.

شکل ۱۰: رابطه بین سال های آزادسازی ارقام جدید و افزایش عملکرد



شکل ۱۱: رابطه بین سال آزاد سازی با عملکرد بذر (a) وزن هزار دانه (b) و تعداد بذر در گیاه (c)

افزایش تراکم بوته:

سویا از جمله گیاهانی است که به تنظیم تراکم بوته و تعیین تراکم گیاهی مطلوب بطور آشکاری عکس العمل نشان می دهد و شاید در میان گیاهان زراعی، کمتر گیاهی باشد که پاسخی به این خوبی در برابر تراکم گیاهی مطلوب از خود بروز دهد. وجود تراکم مطلوب در مزرعه سویا می تواند ضمن توسعه سطح فتوسنتز کننده، سبب توزیع برابر منابع (اعم از نور، مواد غذایی و آب) در بین بوته ها گشته و حداکثر بهره برداری از منابع را به دنبال داشته باشد (شکل ۱۲). بررسی ها نشان داده اند که در سویا امکان افزایش تراکم بوته، بدون ایجاد رقابت بین گیاهان وجود دارد که نهایتاً می تواند منجر به افزایش عملکرد گردد (Haeghele, J.W. and Below, F.E. 2013).

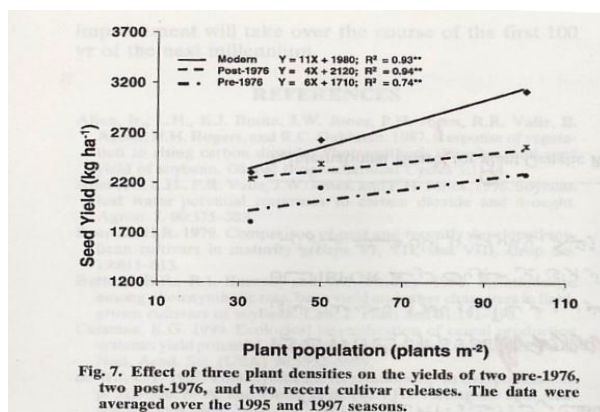


Fig. 7. Effect of three plant densities on the yields of two pre-1976, two post-1976, and two recent cultivar releases. The data were averaged over the 1995 and 1997 seasons.

شکل ۱۲: رابطه بین تراکم و عملکرد دانه در ارقام جدید و قدیم سویا

عمق کاشت:

سویا از جمله گیاهانی است که سبز شدن آن از نوع ایبی ژیل است و خروج گیاهچه آن از خاک، ناشی از رشد محور زیر لپه می باشد. به همین جهت این گیاه به عمق کاشت، حساس می باشد و در مقایسه با گیاهانی مثل گندم که سبز شدن آنها از نوع هیپوژیل است بایستی عمق کاشت را کمتر در نظر گرفت؛ خصوصاً در خاک های رسی و سرد. آیکینز و همکاران (۲۰۱۱) در مطالعات خود پنج عمق کاشت ۲، ۳، ۵، ۷ و ۹ سانتیمتر را در یک مزرعه سویا با خاک با بافت لومی- شنی، با pH تقریباً خنثی و در شرایط آبیاری بصورت دیم، در نظر گرفتند و گزارش کردند که بالاترین ارتفاع، بزرگترین قطر ساقه، بیشترین تعداد برگ در بوته، طویل ترین ریشه و بیشترین تجمع ماده خشک در عمق کاشت ۵ سانتیمتر و کمترین آنها در عمق کاشت ۹ سانتیمتر بدست آمد (شکل ۱۳).

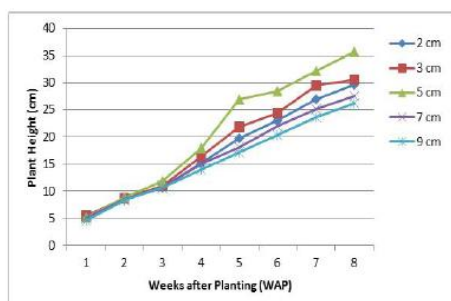


Fig. 1: Effect of Sowing Depth on Plant Height – 2008

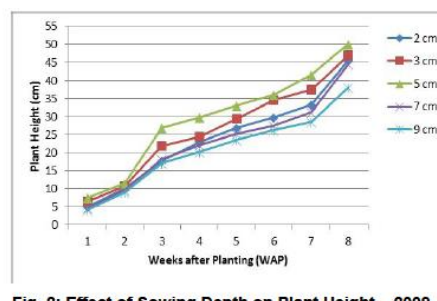


Fig. 2: Effect of Sowing Depth on Plant Height – 2009

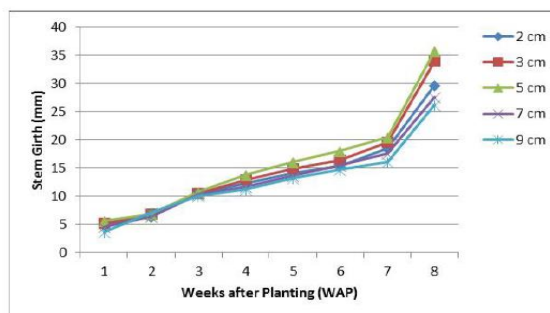


Fig. 3: Effect of Sowing Depth on Stem Girth – 2008

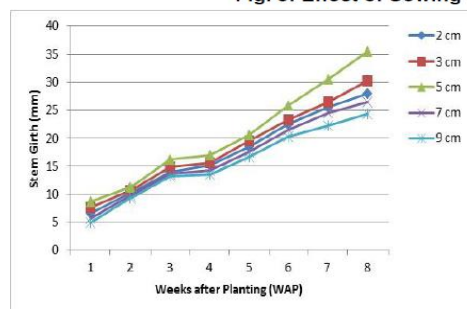


Fig. 4: Effect of Sowing Depth on Stem Girth – 2009

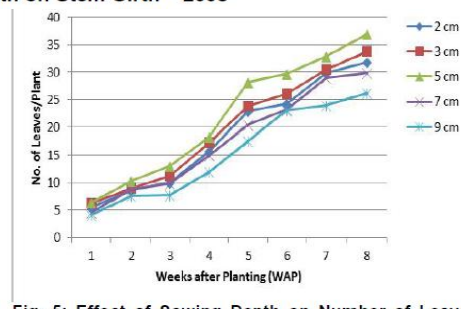
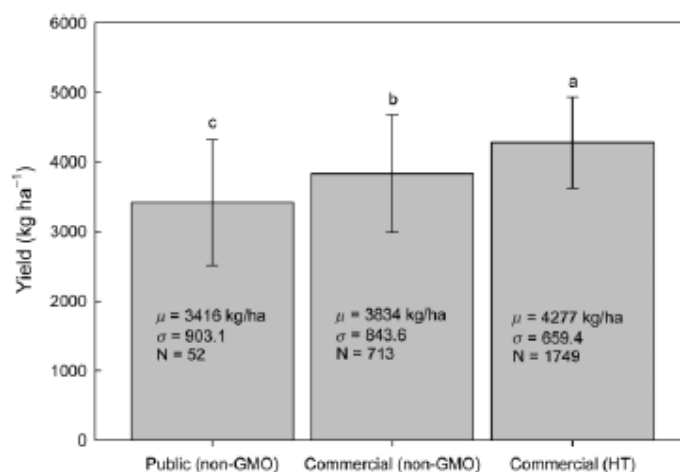


Fig. 5: Effect of Sowing Depth on Number of Leaves per Plant – 2008

شکل ۱۳: اثر عمق کاشت بر روی برخی خصوصیات فیزیولوژیکی و مورفولوژیکی سویا.

مقاومت به علف کش گلیفوسیت:

از سال ۲۰۰۱ تا ۲۰۱۰، افزایش عملکرد سویا به میزان ۴۴ کیلوگرم در هکتار بوده است. یکی از عوامل این افزایش در نتیجه معرفی ارقام سویای مقاوم به علفکش به ویژه گلیفوسیت در ۱۹۹۶ بوده است. دلیل بهبود عملکرد ارقام مقاوم به علفکش پذیرش سریع آن ها توسط کشاورزان و عملکرد آن ها در آزمایش های گوناگون بوده است. افزایش عملکرد لاین های مقاوم به علفکش در نتیجه هر دوی کنترل موثر علف های هرز و استفاده از این ارقام در برنامه های اصلاحی در معرفی ژرمپلاسم های الیت با ویژگی های مقاومت به علفکش بوده است (Ainsworth, E. A., et al, 2012).

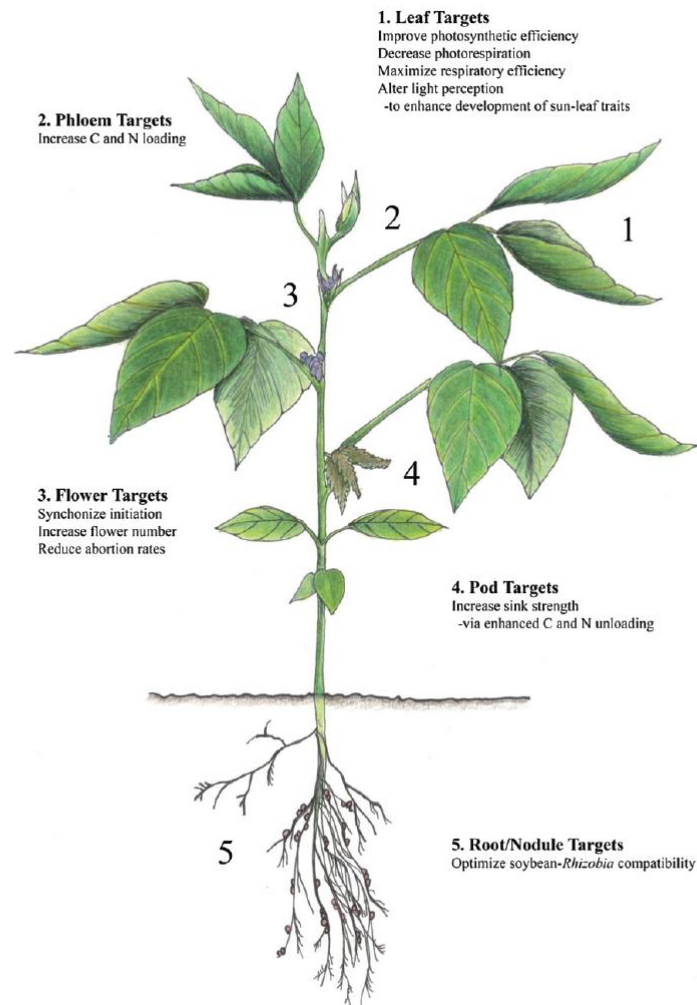


Data from USDA ERS; <http://www.ers.usda.gov>

شکل ۱۴: افزایش عملکرد لاین های مقاوم به علف کش گلیفوسیت

جمع بندی:

اصلاحگران سویا و اگرونومیست ها به روش های افزایش عملکرد ثابتی طی ۵۰ سال اخیر دست یافته اند. در اینجا به تعدادی از اهداف پتانسیل از جمله: بهبود فتوسنتز و راندمان تنفسی، افزایش قدرت مقصد و تخصیص کربن و نیتروژن به غلاف های در حال توسعه، همزمانی شروع گلدهی که موجب بهبود بقای غلاف ها می شود اشاره شد (شکل ۱۵) و همچنین برخی خصوصیات فیزیولوژیکی مورد بحث قرار گرفت. به هر حال کم کردن فاصله بین عملکرد تئوری و واقعی به هر نحوی می تواند موجب بهبود عملکرد در شرایط مزرعه گردد. بهبود تحمل تنش در سویا می تواند یکی دیگر از روش های افزایش و ثبات عملکرد در شرایط متغیر محیطی باشد.



شکل ۱۵: طرح شماتیک اهداف اصلاحی برای بهبود عملکرد سویا

منابع:

- کوچکی. ع. ظریف کتابی. ح و نخ فروش. ع. ترجمه . 1380. رهیافت های اکولوژیکی مدیریت علف های هرز. انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد. 457 صفحه.
1. Aikins, S.H.M. Afuakwa, J.J. and Nkansah, E.O. 2011. Effect of different sowing depths on soybean growth and dry matter yield. *Agric. Biol. J. N. Am.*, 2(9): 1273-1278.
 2. Ainsworth, E. A., Yendrek, C.R., Skoneczka, J. A. and S. P. Long. 2012. Accelerating Yield Potential in Soybean: Potential Targets for Biotechnological Improvement. *Plant, Cell and Environment* 35: 38–52.
 3. Bender, R.R. Haegele, J.W. Ruffo, M.L. and Below, F.E. 2013. Nutrient uptake, partitioning, and remobilization in modern, transgenic insect-protected maize hybrids. *Agron. J.* 105: 161-170.
 4. Board, J. E. and H. Modali. 2005. Dry Matter Accumulation Predictors for Optimal Yield in Soybean. *Crop Sci.* 45:1790–1799.
 5. Egli D.B. (2008) Soybean yield trends from 1972 to 2003 in Midwestern USA. *Field Crops Research* **106**, 53–59.
 6. Jian, J. Guanhua, W. and Xiaobing, L. 2006. Phosphorus nutrition effect root morphology response to water deficit at different reproductive stages in an early soybean cultivar. *International crops conceive*.
 7. Jin, J., Liu, X., Wang, G., Mi, L., Shen, Z., Chen, X. and S. J. Herbert. 2010. Agronomic and Physiological Contributions to the Yield Improvement of Soybean Cultivars Released from 1950 to 2006 in Northeast China. *Field Crops Research* 115: 116–123.
 8. Haegele, J.W. and Below, F.E. 2013. The Six secrets of soybean success - Improving management practices for high yield soybean production. University of Illinois Department of Crop Sciences.
 9. Kebeish R., Niessen M., Thiruvedhi K., Bari R., Hirsch H.-J., Rosenkranz R., Stabler N., Schonfeld B., Kreuzaler F. & Peterhansel C. (2007) Chloroplastic photorespiratory bypass increases photosynthesis and biomass production in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Biotechnology* **25**, 593–599.
 10. Kranz, B. and Benham, B. 2000. Does irrigation improve soybean yields? Published by University of Nebraska.
 11. Kumudini, S., Humeb, D. J. and G. Chuc. 2001. Genetic Improvement in Short Season Soybeans. I. Dry Matter Accumulation, Partitioning, and Leaf Area Duration. *Crop sci.* 41: 391-398.
 12. Long S.P., Ainsworth E.A., Rogers A. & Ort D.R. (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology* **55**, 591–628.
 13. Morrison, M. J., Voldeng, H. D. and E. R. Cober. 2000. Agronomic Changes from 58 Years of Genetic Improvement of Short-Season Soybean Cultivars in Canada. *Agronomy Jour.* 92: 780-784.
 14. Petridou, M. Voyiatzi, C. and Voyiatzis, D. 2001. Methanol, ethanol and other compounds retard leaf senescence and improve the vase life and quality of cut chrysanthemum flowers. *Postharvest Biology and Technology.* 23(1): 79-83.
 15. Rowntree, S., Conley, S. and P. Esker. 2010. Breeders vs. Agronomists : What We Learned from the Soybean Decades Study. *Proc. of the 2012 Wisconsin Crop Management Conference*, Vol. 51: 150 -153.

16. Specht, J.E. Hume, D.J. and Kumudini, S.V. 1999. Soybean Yield Potential - A Genetic and Physiological Perspective. *Crop Sci.* 39: 1560–1570.
17. Taylor L., Nunes-Nesi A., Parsley K., Leiss A., Leach G., Coates S., Winkler A., Fernie A.R. & Hibberd J.M. (2010) Cytosolic pyruvate, orthophosphate dikinase functions in nitrogen remobilization during leaf senescence and limits individual seed growth and nitrogen content. *Plant Journal* **62**, 641–652.
18. Zhu, X. G., Long, S. P. and D. R. Ort. 2010. Improving Photosynthetic Efficiency for Greater Yield. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61:235–61.