نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۳۳، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۸، ص. ۶۰۸-۵۹۳
شاپا: ۴۷۳۰ - ۲۰۰۸

Journal of Horticultural Science
Vol. 33, No.4, Winter 2019, P. 593-608
ISSN: 2008 - 4730

تاثیر تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و شاخساره بر بازیابی برخی صفات رویشی و فیزیولوژیکی گوجه‌فرنگی (*Lycopersicon escuhentum* var. Infinity) در حضور بور

فهیمه دژآباد[۱]- **مریم حقیقی**[۲*]

تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۱۲/۰۹
تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۱۱/۲۳

چکیده

به منظور مقایسه اثر تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و قسمت هوایی بر بازیابی صفات رویشی و فیزیولوژیکی گوجه‌فرنگی پژوهشی در آزمایشی در شرایط محیطی کنترل شده در دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان انجام شد. این دو آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۱۰ تکرار شامل دو تیمار غلظت‌های مختلف عنصر بور (۰ ، ۰/۵، ۱ و ۱/۵ بر حسب پی‌پی‌ام) و دو سطح دمایی بخش‌های هوایی (۱۰ درجه سانتی‌گراد دمای تنش سرمایی بخش هوایی و ریشه و ۲۲ درجه سانتی‌گراد دمای بهینه و شاهد) انجام شد. نتایج نشان داد بیشترین میزان فتوسنتز، میزان وزن خشک ریشه و بخش هوایی از تیمار مصرف ۰/۵ پی‌پی‌ام بور در حین تنش ناگهانی دمای پایین بر روی ریشه بود. بیشترین میزان آنتی‌اکسیدان، فنول، پرولین ساقه و نشت الکترولیت نیز از تیمار مصرف ۱/۵ پی‌پی‌ام بور در حین تنش بر قسمت هوایی بدست آمد. به نظر می‌رسد تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و قسمت هوایی میزان بازیابی صفات رویشی و فیزیولوژیکی گوجه‌فرنگی را کاهش می‌دهد اما زمانی که دمای پایین بر قسمت هوایی تحمیل شد گیاه متحمل خسارات بسیار بیشتری شد که این خسارات خود را در دوره بازیابی نشان داد. همچنین مصرف ۰/۵ پی‌پی‌ام از عنصر بور در حین تنش سرمایی با ایجاد شرایط بهینه جهت رشد، باعث خنثی‌سازی نسبی اثرات تنش دمای پایین در ناحیه ریشه شده و گیاه را در وضعیت مطلوبی نگه داشت به نحوی که پس از دوره بازیابی، گیاه توانست خود را به شرایط قبل از تنش سرمایی نزدیک کند.

واژه‌های کلیدی: پرولین ساقه، فتوسنتز، نشت الکترولیت، وزن خشک ریشه، وزن خشک ساقه

مقدمه

امروزه کشت و کار سبزیجات در مناطق مختلف دنیا رواج دارد که این گیاهان در مناطقی به جز خاستگاه اصلی آن ها کشت و کار شده و لازم شد که به شرایط جدید سازگار شوند. سازگاری به دمای پایین نیازمند سازگاری به شرایط نوری پایین است زیرا معمولا این دو عامل باهم همراه هستند (۱۶). گیاهان برای رشد بهینه به محدوده دمایی خاصی احتیاج دارند و خارج شدن از این محدوده بعنوان یک تنش محسوب می شود (۴۶). بیشتر گیاهان مخصوصا آنهایی که بومی مناطق گرم هستند، وقتی در معرض دمای پایین ولی بالای دمای یخزدگی قرار می‌گیرند، علائم آسیب از خود نشان می‌دهند (۲۴). گزارش شده است که کاهش تشکیل میوه در تنش دمایی در گیاه گوجه فرنگی به دلیل کاهش ارسال مواد فتوسنتزی به جوانه گل است زیرا تحت تنش سرما میزان کلروفیل در گیاهان گوجه‌فرنگی کاهش می‌یابد در نتیجه کاهش فتوسنتز خالص و هدایت روزنه‌ای مخصوصا در گیاهان دارای کمبود عناصر را در پی دارد. از سوی دیگر برخی از محققین گزارش دادند که گیاه گوجه‌فرنگی تحت تنش سرما با کاهش رشد و محصول روبرو خواهد بود (۲).

آسیب‌های ناشی از تنش سرما، در سطح سلولی و اندام‌ها بروز می‌کند که بازتاب آن در سطح گیاه مشاهده می‌شود (۳۱). تغییررنگ، کلروز، کاهش عمومی رشد، تخریب بافت‌های سلولی، عدم جذب عناصر غذایی، کاهش فتوسنتز، عدم انتقال مواد فتوسنتزی از آثار اولیه تنش سرما است (۴۶). واکنش سلولی در مقابله با سرما، شامل از دست‌دادن فشار تورژسانس، واکوئولیزه شدن، برهم خوردن تعادل غشای سیتوپلاسمی، وزیکوله شدن، کاهش جریان سیتوپلاسمی و اختلال کلی در اندامک‌ها می‌باشد. حساسیت یا پایداری گیاه در برابر سرما بسته به نوع گیاه، رقم، مرفولوژی بافت و سایر خصوصیات سلولی و همچنین شرایط وقوع سرما از نظر مدت، زمان ، شدت سرما متفاوت است. ضمن اینکه به نظر می‌رسد اندام‌های مختلف گیاه نیز از نظر تحمل به سرما درجه‌های متفاوتی داشته باشند (۳۱). درصورتی

۱ و ۲- دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و دانشیار گروه باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه صنعتی اصفهان
(*- نویسنده مسئول: (Email: mhaghighi@cc.iut.ac.ir
DOI: 10.22067/jhorts4.v33i4.68996

که دمای قسمت هوایی مطلوب باشد دمای پایین ناحیه ریشه یکی از عوامل محدود کننده سیستم ریشه ای و رشد و نمو گیاه می تواند باشد. عمق نفوذ ریشه ها در خاک در اثر دمای پایین نسبت به دماهای بالاتر بیش تر محدود می شود و همچنین بیش ترین مقدار وزن تر ریشه در لایه های بالای خاک می توان مشاهده نمود (۱). ساخت ترکیبات آنتی اکسیدانی و فنولی نیزدر اثر تنش های دمایی تحریک می شود. به عنوان مثال ساخت ترکیبات آنتی اکسیدانی تحت تاثیر دمای پایین با افزایش فعالیت فنیل آلانین مورد نیاز انجام می گیرد (۱۸). ریشه ها یکی از مهمترین نقاط مصرف کربوهیدرات‌ها هستند و با فعالیت خود می توانند ساخت کربوهیدرات در بخش های هوایی را تحت تاثیر قرار دهند (۲۲). در بسیاری از گونه های دیده شده است که دمای ریشه در میزان رشد شاخساره موثر است و البته دمای بهینه برای رشد هر یک از این گونه ها با یکدیگر تفاوت دارد (۷). دمای ریشه ها عمدتا از دمای بخش های هوایی در طول دوره رشد پایین تر بوده و همچنین تغییرات دمای ریشه نسبت به بخش های هوایی پایین تر است (۵۲). بررسی نتایج مشخص نمود که در بین سطوح عنصر بور، سطح ۰/۵ پی‌پی‌ام بهترین نتیجه را پس از دوره بازیابی در بین دیگر سطوح به دست آورد. به نظر می‌رسد از آنجایی که مرز بین کمبود یا سمّیّت عنصر بور بسیار باریک و حساس می‌باشد (۴۲) و هم در زمان کمبود و هم در زمان سمّیّت این ماده، گیاه متحمل تنشی مضاعف بر تنش سرمایی می‌گردد، گیاه دچار خسران بیشتری هم در سطوح بالاتر و هم در سطوح پایین تر از میزان ۰/۵ پی‌پی‌ام شده است. مصرف میزان متعادل از عنصر بور در حین تنش سرما باعث می شود گیاه در مقابل تنش دمای پایین مقاومت مطلوبی از خود نشان دهد. احتمالا مصرف میزان متعادل عنصر بور به طریق خنثی سازی اثرات منفی تنش سرما و مکانیزم هایی مثل حفظ ساختار غشا (۳۳)، بهبود و افزایش رشد ریشه (۲۱)، افزایش سنتز پروتئین‌های مورد نیاز گیاه (۱۹)، تنظیم حرکات روزنه‌ای و بهبود هدایت روزنه‌ای (۵۰)، افزایش تقسیم سلولی (۲۰)، افزایش متابولیسم نیتروژن و تولید کلروفیل و پیامد آن با افزایش فتوسنتز و تولید ماده خشک (۱۷)، افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها، تنظیم نسبت کلسیم به پتاسیم، بهینه کردن انتقال کلسیم در گیاه، تنظیم میزان آب و هدایت آن در سلول و افزایش رطوبت و محتوی نسبی آب برگ، نقل و انتقال مواد محلول (۳۲) و افزایش کارایی مصرف آب (۳۵) موجب ایجاد مقاومت نسبی در برابر تنش دمای پایین شده و آثار تنش را تعدیل ساخته است به نحوی که در گیاه رادیکال آزاد اکسیژنی کمتری تولید شده و گیاه نیاز به میزان کمتری از فنول ها و پرولین ها داشته است. اما در سطوح بالاتر از عنصر بور به دلیل تحمیل اثر سمّیّت بور و تولید رادیکال های آزاد اکسیژن اضافی (۳۹)، احتمالا گیاه متحمل خسارات شدیدتری مضاف بر خسارت سرما شده است.

به طور کلی توجه به مناسب بودن دمای قسمت هوایی بیش از ریشه مورد بررسی و توجه قرار گرفته است و اگرچه دمای ریشه در رشد گیاه بسیار تاثیرگذار است اما مورد توجه کمتری بوده است و تا کنون بررسی و ارزیابی از مقایسه تنش سرمایی وارده بر بخش هوایی و ریشه و توانایی گیاه در بازیابی مجدد صورت نگرفته است از طرفی عنصر بر توانایی کاهش اثرات منفی سرما بر گیاه را دارد لذا هدف از این تحقیق بررسی اثر دمای پایین ریشه و بخش هوایی بر توانایی بازیابی رشد و فعالیتهای فیزیولوژیک گیاه در حضور و عدم حضور بر می باشد می باشد.

مواد و روش‌ها

آماده سازی و نحوه اعمال تیمارها:

این پژوهش در آزمایشی جداگانه در شرایط محیطی کنترل شده در گلخانه‌ی دانشکده کشاورزی دانشگاه صنعتی اصفهان (عرض جغرافیایی ۱۸ '۷ °۲۳ شمالی، عرض جغرافیایی ۴ '۵۳ °۵۱ شرقی) انجام شد. ابتدا بذرهای گوجه فرنگی با نام علمی *Lycopersicon esculentum* رقم Infinity در بستر پیت و پرلایت در ظروف موردنظر کاشته شد و پس از ۴ هفته به سیستم هیدروپونیک اصلی که حاوی محلول غذایی جانسون (جدول ۱) با غلظت‌های بور تعریف شده بود منتقل گردیده و سپس به صورت ۲ آزمایش مجزا اجرا گردید.

این پژوهش به صورت آزمایشی به صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۱۰ تکرار شامل دو تیمار غلظت‌های مختلف عنصر بور (۰، ۰/۵، ۱ و ۱/۵ بر حسب پی‌پی‌ام) و دو سطح دمایی بخش‌های هوایی (۱۰ درجه سانتی‌گراد دمای تنش سرمایی بخش هوایی و ۱۱ دمای تنش ریشه و ۲۲ درجه سانتی‌گراد دمای بهینه و شاهد) انجام شد. ابتدا گیاهچه‌های گوجهفرنگی به مدت ۷ روز در غلظت‌های مختلف بور نگهداری شده سپس جهت تامین دمای پایین قسمت هوایی به انکوباتور و جهت تامین دمای پایین ریشه به درون حمام آب سرد تحت تنش دمای پایین منتقل شدند. پس از اعمال تیمارها به مدت ۴۸ ساعت، گیاهان جهت بازیابی به مدت ۹ روز در شرایط دمای بهینه به گلخانه منتقل شدند و سپس شاخص‌های مورد نظر اندازه‌گیری شد.

فاکتورهای اندازه گیری شده:

شاخص‌های مورد نظر شامل میزان فتوسنتز، تنفس، میزان CO_2 زیر روزنه‌ای و هدایت روزنه توسط دستگاه اندازه‌گیری فتوسنتز (مدل LCA_4 Portable, photosynthesis system ساخت کشور انگلستان) و میزان فلورسنس کلروفیل توسط دستگاه فلورومتر (مدل OS- 30 ساخت کشور انگلستان) و شاخص کلروفیل توسط دستگاه

کلروفیل سنج (مدل CL-01 ساخت کشور انگلستان) اندازه‌گیری شد. میزان هدایت روزنه‌ای و کارایی مصرف آب از طریق فرمول‌های زیر محاسبه گردید:

هدایت روزنه = میزان فتوسنتز/میزان کربن دی‌اکسید زیر روزنه

کارایی مصرف آب = میزان فتوسنتز/میزان هدایت زیر روزنه ای

جدول ۱- ترکیبات عناصر غذایی در محلول غذایی جانسون

Table 1- Mineral compounds in Johnson's nutrient solution

ترکیب Compound	وزن مولکولی M.W	غلظت استوک Stock conc. (M)	غلظت استوک Stock conc. ($g\ l^{-1}$)	میلی‌لیتر استوک در لیتر محلول نهایی ml stock per liter final sol.	عنصر Element	غلظت نهایی Final conc. ppm
نیترات پتاسیم KNO_3	101.10	1.0	101.10	6.0	N	224
نیترات کلسیم ۴ آبه $Ca(NO_3)_2.4H_2O$	236.16	1.0	236.16	4.0	K	235
آمونیوم‌دی‌هیدروژن‌فسفات $NH_4H_2PO_4$	115.08	1.0	115.08	2.0	Ca	160
سولفات‌منیزیم ۷ آبه $MgSO_4.7H_2O$	246.49	1.0	246.49	1.0	P	62
					S	32
		(mM)			Mg	24
کلریدپتاسیم KCl	74.55	50	3.72	1.0	Cl	1.77
اسیدبوریک H_3BO_3	61.84	25	1.54	1.0	B	0.27
سولفات‌منگنز تک آبه $MnSO_4.H_2O$	169.01	2.0	0.33	1.0	Mn	0.11
سولفات روی ۷ آبه $ZnSO_4.7H_2O$	287.55	2.0	0.57	1.0	Zn	0.13
سولفات مس ۵ آبه $CuSO_4.5H_2O$	249.71	0.5	0.12	1.0	Cu	0.03
اسید مولیبدات H_2MoO_4	161.97	0.5	0.081	1.0	Mo	0.05
کلات آهن Fe-EDTA	346.08	50	21.53	1.0	Fe	2.80

اندازه گیری پرولین به روش بیتس و همکاران (۶) و قرائت در طول موج ۵۲۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل UV-600A) انجام گرفت. اندازه‌گیری آنتی‌اکسیدان به شیوه‌ی DPPH (2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl) در طول موج ۵۱۷ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل UV-600A ساخت کشور انگلستان) صورت گرفت و توسط فرمول زیر محاسبه شد (۵۷).

درصد ممانعت کنترلی = (جذب کنترلی – جذب نمونه)/درصد ممانعت کنترلی

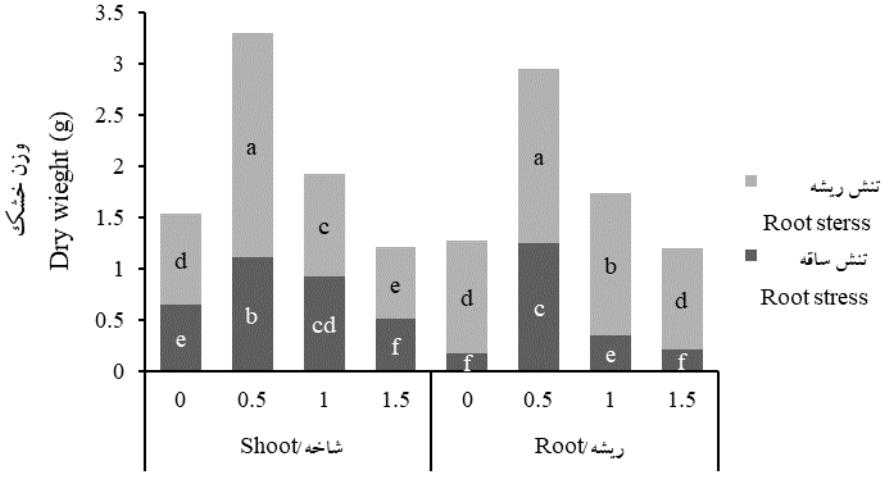
برای اندازه‌گیری فنول مترشحه از ریشه و عصاره برگ به شیوه فولین سیو کالتو ۵ با دستگاه اسپکتروفتومتر در طول موج ۷۶۰ نانومتر توسط دستگاه اسپکتروفتومتر (مدل UV-600A– ساخت کشور انگلستان) قرائت شد (۴۹). میزان محتوی آب نسبی برگ توسط روش ریچی و همکاران (۴۳) و با استفاده از فرمول زیر محاسبه شد.

میزان محتوی آب نسبی برگ = (وزن خشک گیاه – وزن تر گیاه)/وزن تر گیاه

سنجش غلظت پروتئین محلول با استفاده از روش بردفورد (۱۰) انجام شد. اندازه گیری نشت یونی به روش زائو و همکاران (۵۸) انجام شد. پتانسیل آب برگ توسط دستگاه بمب فشار توسط اندامی که ۶ ثانیه قبل از گیاه جدا شده صورت گرفت. به منظور تعیین وزن خشک گیاه ، نمونههای گیاهی به مدت ۴۸ ساعت در آون (دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد) قرار داده شد و سپس با استفاده از ترازوی دیجیتالی اندازه‌گیری‌ها صورت گرفت. جهت سنجش میزان نشاسته، از روش شیلیگلا استفاده شد (۴۷) و در نهایت تجزیه و تحلیل نتایج توسط نرم افزار statistix8 و مقایسه میانگینها توسط آزمون LSD در سطح ۵ درصد انجام شد.

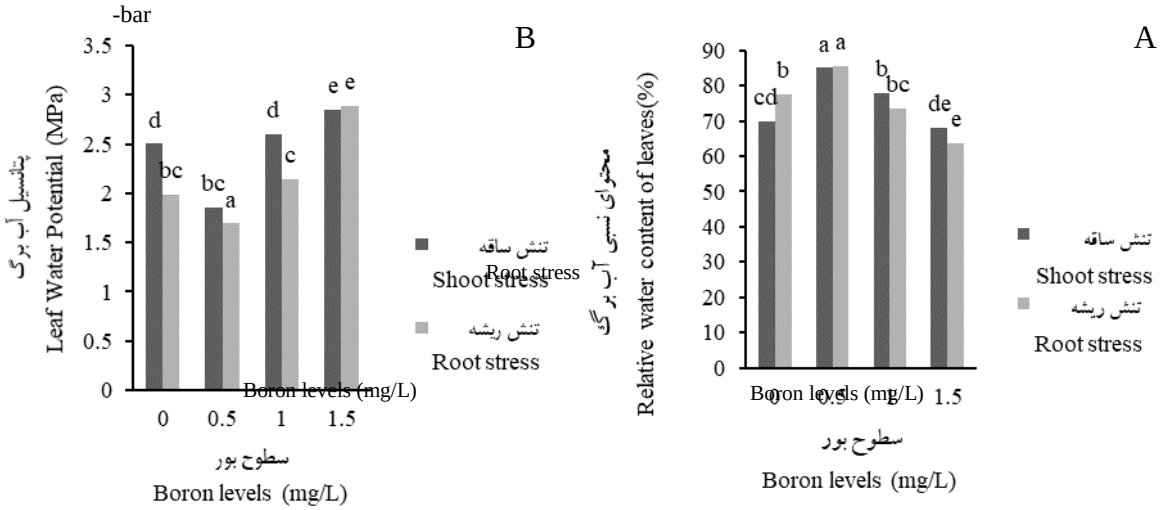
نتایج

میزان وزن خشک اندام هوایی در تیمار ۰/۵ پی‌پی‌ام بور در تنش ریشه و ساقه بیشترین میزان و در شاهد و ۱/۵ پی‌پی‌ام بور حداقل میزان را داشت. وزن خشک ریشه نیز روند مشابهی داشت بطوریکه بیشترین میزان در ۰/۵ پی‌پی‌ام بور و کمترین در شاهد و ۱/۵ پی‌پی‌ام بور بود. درصد کاهش وزن خشک ریشه و ساقه تحت تنش تفاوت معنی‌داری با یکدیگر نداشت (شکل ۱).



شکل۱- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر میزان وزن خشک اندام هوایی و ریشه گوجه فرنگی رقم Infinity

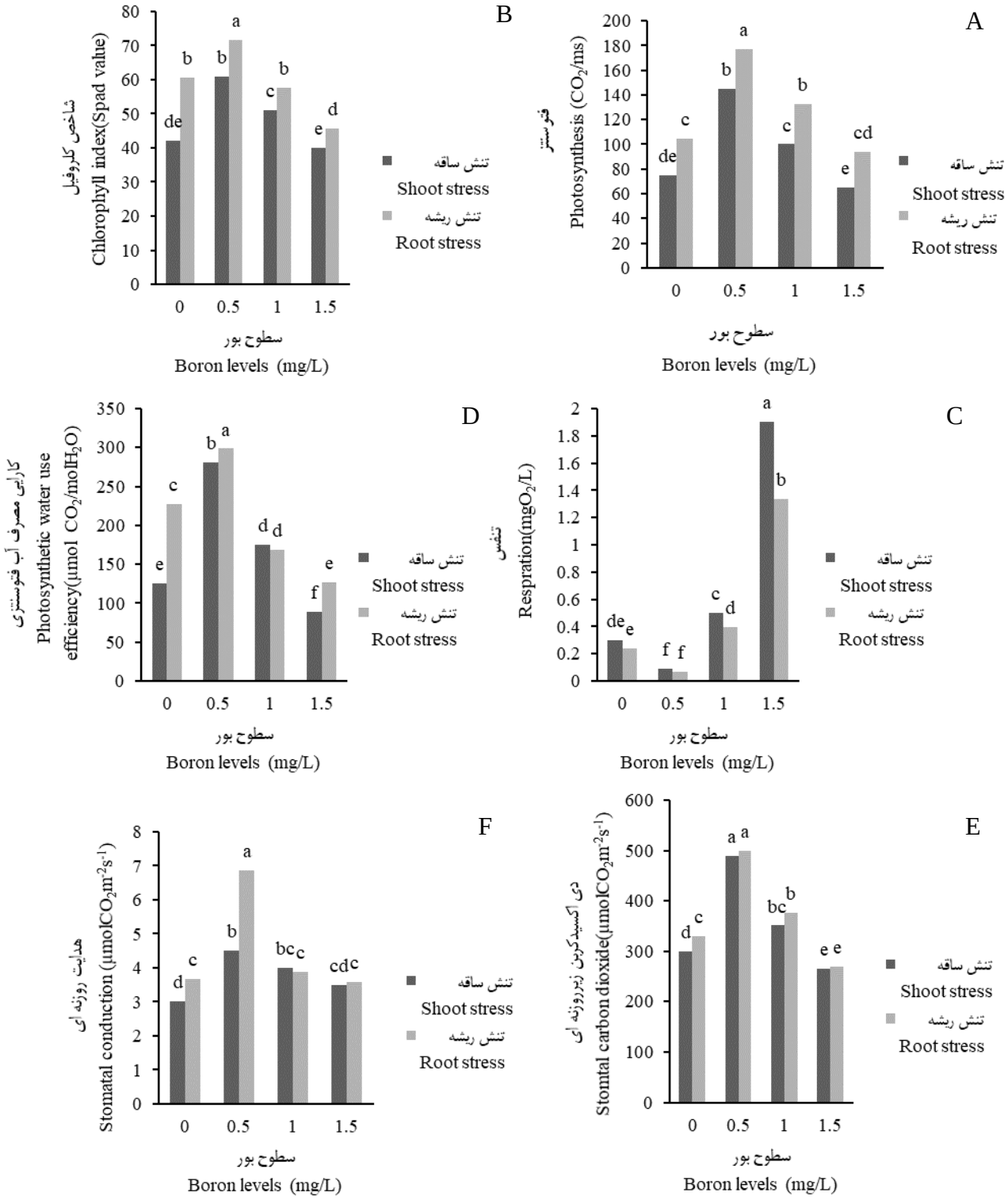
Figure 1- Effect of different concentrations of boron × sudden low temperaturestress of root or shoot on shoot and root dry weight of tomato cv. Infinity



شکل۲- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر محتوای نسبی آب برگ (A) و پتانسیل آب برگ (B) گوجه-فرنگی رقم Infinity

Figure 2- The effect ofdifferent concentrations of boron ×sudden low temperature stress of root or shoot on the relative water content (A) and water potential (B) of tomato leaf cv. Infinity

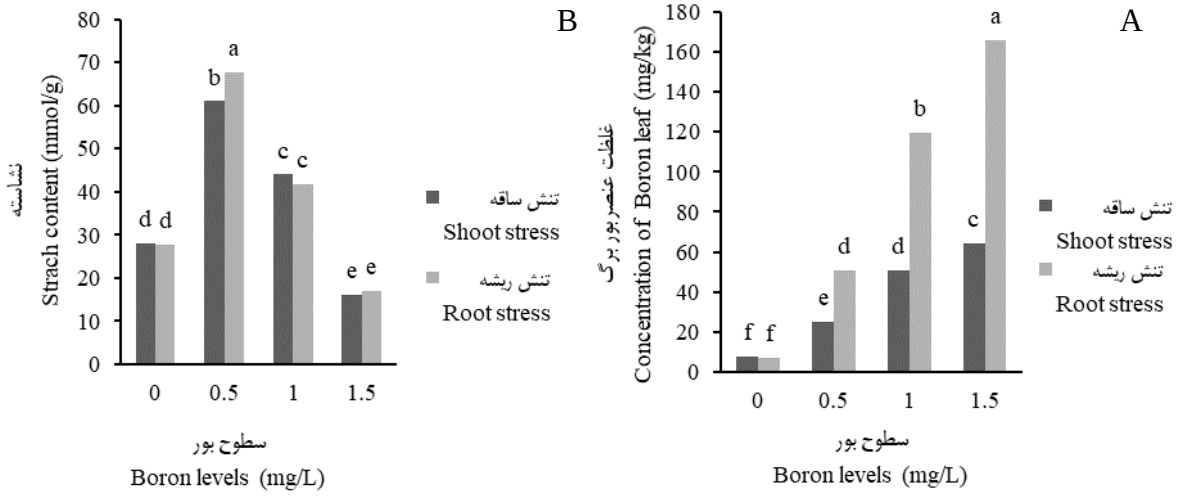
محتوای نسبی آب برگ در غلظت ۰/۵ پی‌پی‌ام بور در هر دو تنش ساقه و ریشه بیشترین مقدار را داشت (شکل ۲- A). میزان پتانسیل آب برگ در تیمار تنش ریشه و ۰/۵ پی‌پی‌ام و در تیمار شاهد و ۱/۵ پی‌پی‌ام بور منفی‌تر بود(شکل ۲-B).



شکل۳- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر شاخص کلروفیل (A)، فتوسنتز (B)، تنفس (C)، کارایی مصرف آب فتوسنتزی (D)، دی اکسید کربن زیر روزنهای (E)، هدایت روزنه‌ای (F) گوجه‌فرنگی رقم Infinity

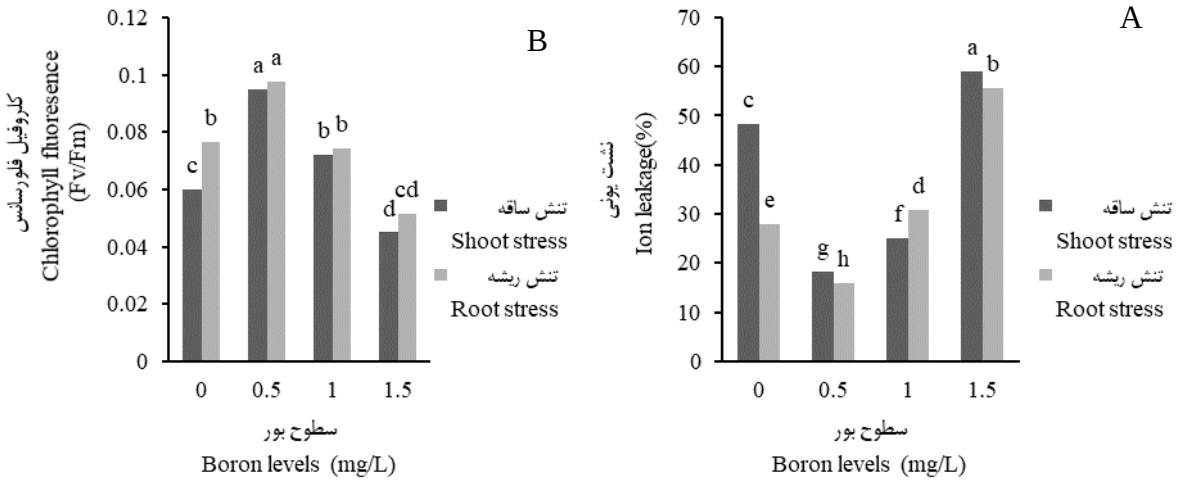
Figure 3- The effects of different concentrations of boron ×sudden low temperature stress of root and shoot on chlorophyll index (A), photosynthesis (B), respiration (C), photosynthetic water use efficiency (D), stomatal carbon dioxide (E) and stomatal conduction (F) of tomato leaf cv. Infinity

بیشترین میزان کلروفیل و فتوسنتز در تنش ریشه و بور ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و در تنش ساقه نیز در همین تیمار بود. به طور کلی تنش سرمایی ساقه باعث کاهش بیشتری در میزان کلروفیل و فتوسنتز شد(شکل ۳- A و B). بیشترین میزان تنفس در تیمار ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و تنش سرمایی ساقه و پس از آن ریشه است کمترین میزان تنفس در غلظت ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور در هر دو تنش دیده شد. میزان تنفس در کلیه سطوح بور در تنش سرمایی ریشه کمتر از ساقه بود (شکل ۳- C). کارایی مصرف آب فتوسنتزی در تیمار ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور در تنش ریشه و پس از آن ساقه بیشترین و در ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور در هر دو تنش کمترین میزان را داشت (شکل ۳- D). بطور مشابه دی‌اکسیدکربن زیر روزنه‌ای و هدایت روزنه‌ای در غلظت ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و تنش ساقه و سپس ریشه بیشترین میزان و در ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور بود و شاهد کمترین میزان را داشت (شکل ۳- E و F).



شکل٤- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یاساقه بر میزان نشاسته (A) و غلظت عنصر بور (B) برگ گوجه‌فرنگی رقم Infinity

Figure 4- Effect of different concentrations of boron × sudden low temperaturestress of root and shoot on starch content (a) and boron concentration (b) of tomato leaf cv. Infinity



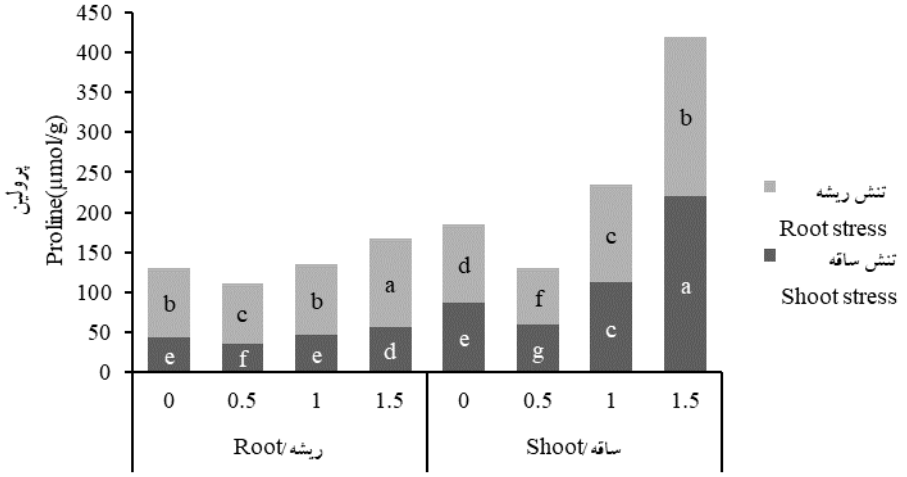
شکل۵- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر کلروفیل فلورسانس (A) و نشت یونی (B) گوجه‌فرنگی رقم Infinity

Figure 5- The effect of different concentrations of boron ×sudden low temperature stress of root and shoot on chlorophyll fluorescence (A) and ionic leakage (B) of tomato leaf cv. Infinity

میزان نشاسته در ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و تنش ریشه و سپس ساقه بیشترین و در ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور در هر دو تنش کمترین میزان را داشت (شکل ۴- A). غلظت عنصر بور در تنش ریشه درغلظت ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و سپس در غلظت ۱ میلی‌گرم در لیتر بور بیشترین میزان را داشت (شکل ۴- B).

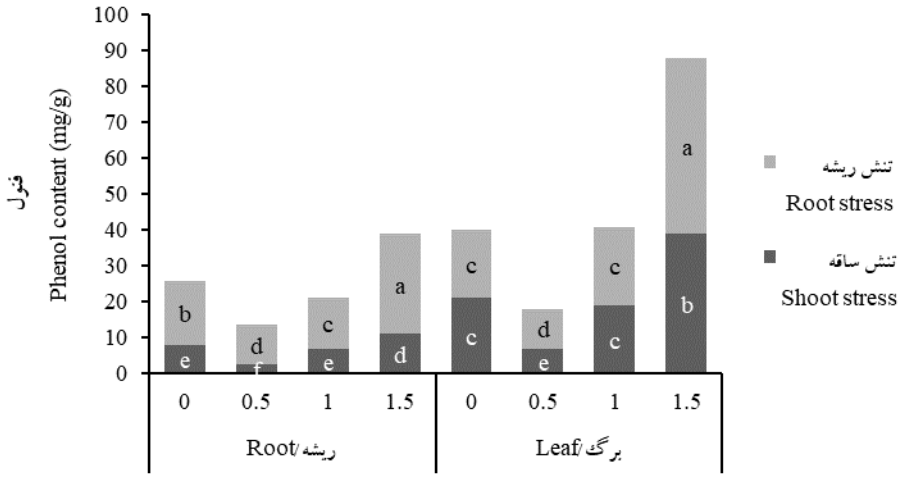
فلورسانس کلروفیل در ۰/۵ و ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و شاهد مترین میزان را داشت (شکل ۵- A). نشت یونی در غلظت ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور در هر دو تنش ریشه و ساقه کمترین میزان را داشت. نشت یونی در ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و شاهد در ساقه و پس از آن ریشه بیشترین میزان را داشت (شکل ۵-B).

میزان پرولین ریشه در تنش سرمایی ریشه بیشترین و در ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور بیشترین و در ساقه و تنش سرمایی ساقه در غلظت ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور کمترین میزان را داشت. با تنش سرمایی به ساقه میزان پرولین ساقه بیشترین افزایش و پس از آن در ریشه همان گیاهان در غلظت ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور افزایش چشمگیری داشت. کمترین میزان پرولین ساقه در تنش سرمایی ریشه و ساقه بود (شکل ۶). به طور مشابه میزان فنول برگ نیز روند کاملا مشابهی با پرولین ساقه در هر دو تنش داشت (شکل۷).



شکل٦- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر میزان پرولین ساقه و ریشه گوجه‌فرنگی رقم Infinity

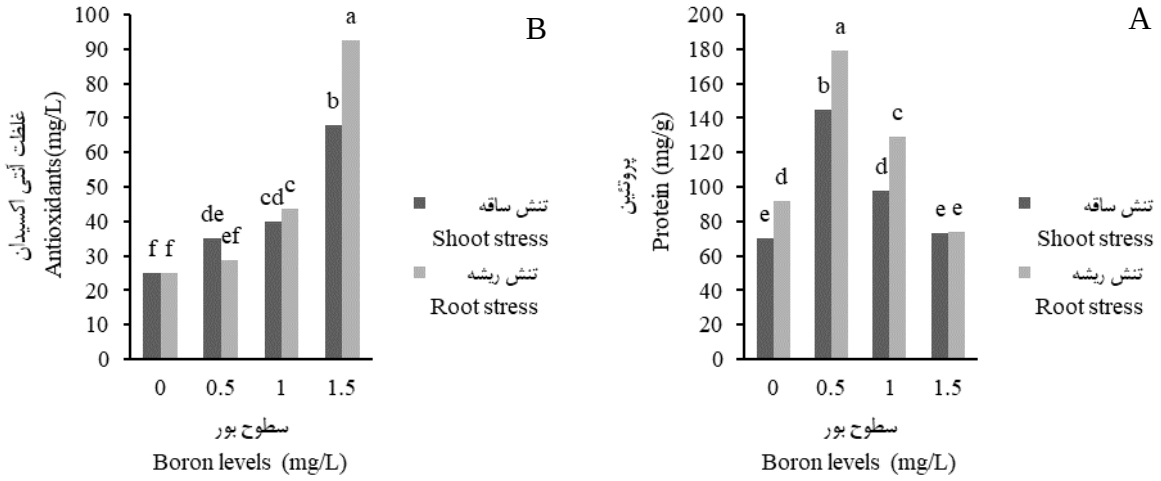
Figure 6- Effect of different concentrations of boron × sudden low temperature of stress root and shoot on stem and root proline content of tomato cv. Infinity



شکل۷- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر میزان فنول برگ و ریشه گوجه فرنگی رقم Infinity

Figure 7- The effect of different concentrations of boron ×sudden low temperature stress of root and shoot on the amount of leaf and root phenol of tomato cv. Infinity

غلظت آنتی‌اکسیدان در تنش سرمایی ریشه بیشترین و سپس در تنش ساقه در غلظت ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور افزایش یافت و کمترین میزان آنتی‌اکسیدان در هر دو تنش در شاهد دیده شد (شکل ۸– A). میزان پروتئین برگ در تنش ساقه و سپس ریشه در غلظت ۰/۵ میلی‌گرم در لیتر بور بیشترین و در ۱/۵ میلی‌گرم در لیتر بور و شاهد در هر دو تنش کمترین میزان را داشت (شکل ۸–B).



شکل۸- اثر متقابل سطوح مختلف بور × تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و یا ساقه بر غلظت آنتی‌اکسیدان برگ (A) و پروتئین برگ (B) گوجه‌فرنگی رقم Infinity

Figure 8- The effects of different concentrations of boron × sudden low temperature stressof root and shoot the concentration on (B) of antioxidants (A) and leaf protein of tomato cv. Infinity

بحث

اثرمتقابل سطوح مختلف بور و تنش سرمایی بر رشد گیاه

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان وزن خشک اندام هوایی و ریشه را به ترتیب ۱۱۴ و ۱۳۳ درصد نسبت به شاهد افزایش داد. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان وزن خشک اندام هوایی و ریشه را به ترتیب به میزان ۴۸ و ۱۶۳ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. بررسی اثرات متقابل نیز نشان داد تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان وزن خشک اندام هوایی و ریشه را به ترتیب تا ۹۶ و ۵۵ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. مهمترین واکنش گیاهان حساس به سرمازدگی، افزایش سریع بازداری فتوسنتز است که می تواند منجر به خسارت نوری و یا اختلال در فعالیت فتوسیستم II شود که با کاهش متابولیسم کربن همراه است. آلن و همکارن در سال (۲) در آزمایشی بر روی گیاهان مناطق گرمسیری گزارش کردند که در گیاه گوجه فرنگی تحت تنش سرما با کاهش رشد همراه بود. محققان گزارش کردند فتوسنتز گیاهان پس از مدت کوتاهی بین چند ساعت تا چند روز تحت تاثیر دمای پایین قرار می‌گیرد بطوری‌که رشد گیاه کاهش یافت (۳۸). تأثیرات منفی که تنش سرما برکلروپلاست و فتوسنتز دارد سبب کاهش توان دستگاه فتوسنتزی در تولید انرژی، اسمیلاسیون CO_2در چرخه تاریکی فتوسنتز گردیده و باعث کاهش تولید کربوهیدرات می‌شود که کاهش وزن خشک اندام هوایی و ریشه را به دنبال دارد. صدمه به ریشه در اثر دمای کم سبب کاهش جذب آب و مواد معدنی و در نتیجه اختلال در رشد گیاه می‌شود. کاهش رشد ریشه و به دنبال آن اختلال در انتقال مواد، سبب ظهور اثرهای ثانویه ناشی از کمبود مواد غذایی می‌شود. سنتز برخی از هورمون‌های گیاهی از جمله سیتوکینین و بسیاری از اسیدهای آمینه در ریشه گیاه، در اثر سرما دچار اختلال می شود که به کاهش رشد شاخساره گیاه می‌انجامد. همچنین سرما از طریق تأثیر بر رشد گرانشی ریشه، سبب محدودیت رشد آن می‌شود. این پاسخ گرانشی به‌طور ویژه‌ای با مقادیر اکسین ریشه وابسته است. این اختلاف موجب محدود شدن رشد ساقه در نتیجه کاهش سنتز هورمون‌ها می‌شود و ضعیف شدن گیاه را در پی دارد (۵۶). مصرف متعادل عنصر بور باعث افزایش محتوای کلروفیل و شدت فتوسنتز در برگها، افزایش تجمع ماده خشک در گیاه، بهبود انتقال مواد فتوسنتزی می‌شود. بنابراین میتواند باعث افزایش معنی‌داری در میزان ماده خشک گردد(۳۶). اثر مستقیم بور بر روی رشد سلولی و تمایز در مریستم ها باعث افزایش رشد

میگردد (۳۷). بور یک عنصر کم مصرف ضروری محسوب می‌شود اما کمبود آن در گیاهان منجر به جلوگیری از توسعه ریشه از طریق محدود کردن تقسیم سلولی در نواحی رشد در نوک ریشه شده و همچنین کاهش توسعه برگ به علت کاهش ظرفیت فتوسنتز می‌گردد با این حال مقادیر بیش از حد آن در محدوده ریشه ها، مسمومیت گیاه را در پی خواهد داشت. سمیت بور می‌تواند مانع از رشد طولی ریشه گردد، زیرا این عنصر یکی از اجزای تشکیل دهنده دیواره سلولی اولیه بوده و مقادیر بیش از حد آن باعث اختلال در فرآیند ساخت دیواره سلولی می‌شود و در مجموع سمیت بور میتواند باعث کاهش تقسیم سلولی شده و رشد ریشه را کاهش دهد. با افزایش سطوح بور به سمت سمیت در فلفل و گوجه‌فرنگی وزن‌تر و خشک کاهش یافت (۱۷).

اثرمتقابل سطوح مختلف بور و تنش سرمایی بر تغییرات فیزیولوژیکی و فتوسنتزی گیاه

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان محتوای نسبی و پتانسیل آب برگ را به ترتیب ۱۵ و ۲۰ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. تنش دما بر بخش ریشه میزان پتانسیل آب برگ را ۱۱ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید اما بین تنش بر بخش هوایی و ریشه ای برمحتوای نسبی آب برگ تفاوت معنی داری مشاهده نشد. در بین اثرات متقابل نیز تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان محتوای نسبی و پتانسیل آب برگ رابه ترتیب ۱۰ و ۱۴ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید.

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان کارایی مصرف آب فتوسنتزی را ۶۴ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. تنش دما بر بخش ریشه میزان کارایی مصرف آب فتوسنتزی را ۲۲ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. در بین اثرات متقابل نیز تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان کارایی مصرف آب فتوسنتزی را ۳۱ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید.

یکی از آثار منفی تنش دمای پایین آسیب به غشا سلول بوده که در توجیه این وضعیت می توان چنین گفت که رادیکالهای آزاد در درون سلول باعث آسیب رساندن به لیپیدها و اسیدهای چرب غشایی شده، رادیکالهای لیپید و پراکسی و هیدرو پراکسی تولید می‌کنند. رادیکال‌های جدید تولید شده می‌توانند واکنشهای اکسیداسیون لیپیدها را تسریع کنند. تداوم این امر موجب تخریب بیشتر غشا سلول و خروج آب از درون سلول به فضای بین سلولی شده که نتیجه این وضعیت، بروز پدیده آبگزیدگی و افزایش نشت یونی است که در نهایت کاهش محتوی آب برگ را به دنبال خواهد داشت (۴). اغلب گیاهان حساس به سرما وقتی در معرض دمای پایین قرار می‌گیرند، نشانه‌های تنش آبی شامل پتانسیل پایین آب در آن دیده می‌شود (۴۰). با مواجه شدن ریشه و اندام هوایی نهال گیاهان با تنش سرما، گیاه دچار تنش آبی می شود که به وسیله کاهش هدایت هیدرولیکی ریشه آغاز و با کاهش شدید در پتانسیل آب ادامه می‌یابد (۲۶). رشد و نمو گیاهان بستگی به سرعت تولید سلول‌های جدید و سرعت بزرگ شدن آنها دارد. برای انجام این دو فرایند سلولها باید در شرایط آماس مناسبی قرار داشته باشند. گیاهانی که قادرند در شرایط تنش خشکی فشار آماس سلولهای خود را حفظ نمایند، می‌توانند به رشد طبیعی خود ادامه دهند. از طرفی دیگر پتانسیل فشار توسط میزان آب نسبی و تنظیم اسمزی سلول‌ها مشخص می‌شود. به عبارت دیگر گیاهانی که پتانسیل اسمزی خود را منفی نگه داشته و همزمان بتوانند آب بیشتری را در بافتهای خود حفظ کنند قادر به حفظ فشار آماس خواهند بود. مصرف متعادل بور با اثر مثبتی که بر کارائی فسفر دارد باعث استحکام دیواره سلولی و مانع از دست رفتن آب برگ شد. هرچند تنش سرما موجب کاهش محتوای نسبی آب برگ شد اما مصرف بور با توجه به نقش آن در افزایش کارایی مصرف آب و فسفر و نیتروژن و نقش آن در فرآیند واکنش های هرمونی مانع از کاهش چشمگیر محتوای نسبی آب گردید.

صرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان غلظت کلروفیل و نرخ فتوسنتز را به ترتیب ۲۹ و ۸۰ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان غلظت کلروفیل و نرخ فتوسنتز را به ترتیب ۳۰ و ۳۱ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. اثرات متقابل برای سرعت فتوسنتز معنی دار نبود اما تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان غلظت کلروفیل را ۱۸ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. تنش دمای پایین با افزایش تولید رادیکال فعال اکسیژن و تأثیر گذاری بر غشا تیلاکوئید باعث تخریب کلروفیل، رنگ سبز و در نتیجه کاهش فتوسنتز می‌شود. کاهش مقدار کلروفیل در شرایط تنش سرمایی به کاهش در سنتز کلروفیل یا تخریب آن توسط آنزیم کلروفیلاز و کاهش فتوسنتز در اثر سرما به اختلال در تولید کلروفیل و از بین رفتن ساختار کلروپلاست ها نسبت داده شده است (۱۳). به نظر میرسد مصرف متعادل از عنصر بور با افزایش کارایی نیتروژن موجب افزایش تولید کلروفیل شده و همچنین از طرفی نقش بور در کنترل حرکات روزنه ای از طریق تنظیم میزان فسفر و پتاسیم موجب افزایش سرعت فتوسنتز می‌گردد. همچنین بر اساس نتایج به نظر می‌رسد احتمالا تحت کمبود بور از کارایی نیتروژن کاسته شد و باعث کاهش کلروفیل شده و در دراز مدت با دهیدراسیون بافت ها منجر به افزایش فرایند اکسیداتیو شده و باعث زوال ساختار کلروپلاست و کلروفیل و کاهش فعالیت فتوسنتزی می شود. کاهش مقدار کلروفیل تحت تاثیر کمبور بور میتواند بدلیل اثر تخریبی رادیکال‌های آزاد اکسیژن که در غیاب بور انباشته می شوند باشد (۱۱). پس از رفع

تنش و در حین دوره ی بازیابی روزنه ها دوباره به حالت طبیعی خود بازگشته اند و هدایت روزنه ای افزایش یافته است. پس از آن میزان فتوسنتز به مرور افزایش یافته و باعث تولید آسیمیلات های مورد نیاز گیاه شده است اما هریک از تیمارها بنا به میزان آسیب وارد شده در دوره تنش میزان متفاوتی از بازیابی را نشان دادند. بدین ترتیب در اکثر موارد تیمار میزان ۰/۵ پی‌پی‌ام از عنصر بور در حین تنش سرمایی از طریق ریشه بیشترین میزان بهبودی پس از بازیابی را نشان دادند. به نظر می‌رسد از مهمترین دلایل عدم بازیابی کامل گیاهان عدم تحمل گیاه به تنش و تولید موارد خسارت خارج از تحمل گیاه بوده است (۲۳). در طول دوره بازیابی، بازسازی فوتوسیستم یک، عامل محدود کننده جهت بازیابی کلروفیل و در نهایت سیستم فتوسنتزی می‌باشد. به عقیده محققین در گیاهان حساس مانند گوجه فرنگی در دوره تنش سرمایی فتوسیستم یک بسیار بیشتر از فتوسیستم دو آسیب می‌بیند (۵، ۵۴). محققین گزارش کردند که سرعت کم در جایگزینی پروتئین D1 در فوتوسیستم یک عامل این کاهش سرعت بازیابی در سیستم فتوسنتزی می‌باشد (۱۵). پس از بازیابی درجات متفاوتی از ترمیم بر حسب سن و درجه تنش گیاه گزارش شده است. نرخ فتوسنتز بادام تحت شرایط تنش کمتر از شرایط تنش و یا شاهد گزارش شده است. در حالی که بعد از بازیابی و بهبود گیاه، نرخ فتوسنتز بالاتری نسبت به شاهد نشان داد. (۴۴). با آزمایش بر روی لوبیا قرمز (*Phaseolus vulgaris* L) مشخص شد که سرعت فتوسنتز، تعرق، هدایت روزنه ای در حین تنش کاهش یافت ولی بعد از بازیابی سرعت بهبود فتوسنتز، تعرق و هدایت روزنه ای متفاوت بود به نحوی که فتوسنتز و هدایت روزنه ای بیشترین و کمترین برگشت پذیری را داشتند (۲۷).

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان تنفس را ۶۹ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. در حالی که بقیه سطوح میزان تنفس بیشتری نسبت به شاهد داشتند. تنش دما بر بخش ریشه میزان تنفس را ۲۶ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. در بین اثرات متقابل نیز تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان تنفس را ۷۰ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید.

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان هدایت روزنه‌ای و دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای را به ترتیب ۶۹ و ۵۷ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان هدایت روزنه‌ای و دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای را به ترتیب ۲۰ و ۵ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. اثرات متقابل برای دی اکسید کربن زیر روزنه‌ای معنی دار نبود اما تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان هدایت روزنه‌ای را ۸۴ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. کاهش فتوسنتز در اثر کمبود بور عمدتا به کاهش هدایت روزنه ها مربوط بود. با توجه به نقش بور در حفظ تمامیت غشا ها (۱۱) که برای جذب و نگهداری پتاسیم در سلول های روزنه بعنوان اسموتیکوم لازم است و نیز نقش این عنصر در افزایش بیان پمپ غشاء پلاسمائی که برای دپلاریزه شدن غشاها و بازشدن کانال های پتاسیمی و ورود آنها به سلول های روزنه ضروری است، می‌توان نقش بور را به تنظیم انباشتگی یون های پتاسیم و لذا افزایش فشار اسمزی و کنترل حرکات روزنه ها نسبت داد (۱۲).

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان نشاسته را ۱۲۹ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. اثر تنش دما معنی دار نبود و در بین اثرات متقابل نیز تیمار مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان تنفس را ۱۴۰ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. در تنش، گیاه مولکول‌های درشت نظیر نشاسته را به ساکارز و بعد مولکولهای کوچکتری مانند گلوکز و فروکتوز تبدیل می‌کند که این موضوع موجب منفی‌تر شدن پتانسیل آب در سلولها و تنظیم اسمزی می شود. (۲۵). بدیهی است در شرایط مصرف بهینه‌ی بور و خنثی سازی نسبی اثرات سرما، سطوح نشاسته در تیمار ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بیشتر باشد.

با افزایش میزان مصرف بور تجمع این عنصر در گیاه افزایش یافت. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان غلظت بور را ۱۲۹ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی افزایش داد. روند جذب عنصر بور با تنش بر بخش ریشه ای شیب بیشتری داشت.

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان فلورسانس کلروفیل را ۴۱ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. تنش دما بر بخش ریشه میزان فلورسانس کلروفیل را ۱۰ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. کاهش Fv/Fm به این معنی است که در گیاهان تحت شرایط استرس مولکولهای اکسیژن پذیرنده الکترونهای اضافی حاصل از انرژی نورانی شده و منجر به تولید گونه‌های فعال اکسیژنی می‌شوند که این اکسیژن‌های فعال باعث آسیب فتواکسیداتیو به مولکولهای آلی شده و باعث آسیب رساندن به ساختار کلروپلاست و در نتیجه موجب کاهش کلروفیل می‌گردند. بنظر میرسد که در این آزمایش مصرف بور با نقش خود در متابولیسم نیتروژن، تولید کلروفیل افزایش فعالیت آنتی اکسیدانی، سنتز پروتئین و حفاظت از دیواره سلولی موجب جلوگیری از آسیب به ساختار تیلاکوئید شده و موجب بهبود در کارایی فتوسنتز گردیده است (۲۸).

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان نشت یونی را ۵۵ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان نشت یونی را ۱۳ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. در اثرات متقابل نیز مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان نشت یونی را ۴۲ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. تنش سرما از طریق تأثیر بر نفوذپذیری غشا

سبب افزایش نشت محلول‌های سلولی می‌شود. نشت یونی بیان‌کننده شدت آسیب دیدگی غشای سلولی است که در اثر تنش سرما میان گونه های واکنشگر اکسیژن افزایش می یابد و نشت یونی زیادتر می شود (۴۱). بور با تقش متابولیکی که در کنترل واکنش‌های بیوشیمیایی و ساختمان دیواره سلول‌های گیاهی و حفظ غشای سلولی دارد موجب بهبود استحکام غشا و کاهش نشت یونی می‌گردد. (۹).

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان پروتئین برگ را ۱۰۰ درصد نسبت به شاهد افزایش داد. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان پروتئین برگ را ۲۳ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. در اثرات متقابل نیز مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه پروتئین برگ را ۹۵ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. رادیکال‌های فعال اکسیژن در تنش سرما افزایش می‌یابند. این رادیکالها بسیار واکنشگر بوده و می توانند با خارج کردن H^+ از فسفولیپیدها موجب تشکیل رادیکال فعال اسید چرب شوند و رادیکال اسید چرب در حضوراکسیژن با تولید پراکسید اسید چرب می تواند ضمن تخریب چربیها و پروتئینها رادیکالهای بیشتری تولید نماید. عنصر بور با نقشی که در کارایی نیتروژن و سنتز پروتئین دارد باعث خنثی سازی و تعدیل اثرات منفی سرما در کاهش تجزیه پروتئین ها می‌شود (۲۹).

اثرمتقابل سطوح مختلف بور و تنش سرمایی بر خصوصیات تنشی گیاه

مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان تولید پرولین ریشه و بخش هوایی را به ترتیب ۱۵ و ۳۰ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان پرولین ریشه را ۱۰۰ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی افزایش داد. در بین اثرات متقابل نیز تیمار مصرف ۱/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان پرولین ریشه را ۲۷ درصد و تیمار مصرف ۱/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی بخش هوایی میزان پرولین ساقه را ۱۵۴ درصد نسبت به شاهد افزایش دادند.

مشابه با پرولین، مصرف ۰/۵ میلی گرم بر لیتر عنصر بور میزان تولید فنل ریشه و بخش هوایی را به ترتیب ۴۸ و ۵۳ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان فنل ریشه و بخش هوایی را به ترتیب ۱۴۷ و ۱۶ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی افزایش داد. در بین اثرات متقابل نیز تیمار مصرف ۱/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه میزان فنل ریشه و بخش هوایی را به ترتیب به میزان ۵۵ و ۱۵۷ درصد نسبت به شاهد افزایش دادند. افزایش غلظت پرولین عمومی‌ترین عکس العملی است که به محض تنش سرما و در پی آن کمبود آب یا کاهش پتانسیل اسمزی مشاهده می‌شود. نقش بارز پرولین در فرآیند تنظیم اسمزی سیتوپلاسم در شرایط تنش اشاره شده است (۸). گزارش شده است که نیمی از ظرفیت تنظیم اسمزی ریشه مرهون تجمع پرولین می باشد. (۵۵). اندوخته پرولین در سلولهای گیاهان عالی میتواند در نقش یک محافظ اسمزی سلول و نیز محافظ در برابر سرما عمل نماید (۳۰). تجمع مواد محلول سازگار، باعث افزایش اسمولاریته سلول شده و میتواند جریان آبی را هدایت و میزان خروج آن را کاهش دهد. این پدیده ایجاد تورگر می‌نماید که وجود آن در گسترش و توسعه سلولی ضروری است (۴۸). تجمع پرولین در اندام زمانی رخ می‌دهد که پتانسیل آبی برگ از حد خاصی پایین تر بیاید. پرولین در محافظت از غشاهای تیلاکوئیدی کلروپلاست در برابر رادیکالهای آزاد ناشی از آسیب‌های نوری نیز نقش دارد (۳). کاهش مصرف پرولین جهت سنتز پروتئین در طی تنش ممکن است دلیل احتمالی تجمع پرولین باشد (۴۵). مشاهده شده است که کمبود بور موجب افزایش انباشتگی رادیکالهای آزاد در گیاهان می‌شود (۱۱).

احتمالا مصرف میزان متعادل عنصر بور به طریق خنثی سازی اثرات منفی تنش سرما و مکانیزم هایی مثل حفظ ساختار غشا (۳۳)، بهبود و افزایش رشد ریشه(۲۱)، افزایش سنتز پروتئین‌های مورد نیاز گیاه (۱۹)، تنظیم حرکات روزنه‌ای و بهبود هدایت روزنه‌ای (۵۰)، افزایش تقسیم سلولی (۲۰)، افزایش متابولیسم نیتروژن و تولید کلروفیل و پیامد آن با افزایش فتوسنتز و تولید ماده خشک (۱۷)، افزایش فعالیت آنتی‌اکسیدان‌ها، تنظیم نسبت کلسیم به پتاسیم، بهینه کردن انتقال کلسیم در گیاه، تنظیم میزان آب و هدایت آن در سلول و افزایش رطوبت و محتوی نسبی آب برگ، نقل و انتقال مواد محلول (۳۲) و افزایش کارایی مصرف آب (۳۵) موجب ایجاد مقاومت نسبی در برابر تنش دمای پایین شده و آثار تنش را تعدیل ساخته است به نحوی که در گیاه رادیکال آزاد اکسیژنی کمتری تولید شده و گیاه نیاز به میزان کمتری از فنول ها و پرولین ها داشته است. اما در سطوح بالاتر از عنصر بور به دلیل تحمیل اثر سمّیّت بور و تولید رادیکال های آزاد اکسیژن اضافی (۳۹)، احتمالا گیاه متحمل خسارات شدیدتری مضاف بر خسارت سرما شده است. نقش بور در کنترل میزان فنل‌های آزاد را به افزایش القائی در فعالیت آنزیم های فنیل آلانین آمونیا لیاز و پلی فنل اکسیداز و تنظیم میزان مصرف این ترکیبات مثلا در طی سنتز لیگنین نسبت داده اند (۱۱).

میزان غلظت آنتی اکسیدان با افزایش سطوح بور افزایش یافت. همچنین تنش دما بر بخش ریشه میزان غلظت آنتی اکسیدان را ۱۱ درصد نسبت به تنش بر بخش هوایی بهبود بخشید. در اثرات متقابل نیز مصرف ۱/۵ میلی گرم بر لیتر بور در هنگام تنش بر روی ریشه غلظت آنتی اکسیدانی را ۹۵ درصد نسبت به شاهد بهبود بخشید. در توجیه این نتایج میتوان اینگونه استنباط نمود که در شرایط تنش دمای پایین و همچنین با افزایش سطوح عنصر بور و میل غلظت این عنصر به سمت ایجاد سمیت و به علت تولید رادیکالهای آزاد اکسیژن

در محیط سلول، احتمال وقوع تنش اکسیداتیو وجوددارد که باعث اختلال دراعمال فیزیولوژیک سلول می‌شود. برای خنثی کردن اثر سمی رادیکالهای فعال اکسیژن، به ترکیبات آنتی اکسیدانت نیاز است(۱۴، ۳۴).

نتیجه‌گیری

با توجه به نتایج آنالیز بای پلات و مشاهدات زاویه حاده بین صفات مشاهده شد که صفاتی هم‌چون میزان تنفس و پرولین و فنول بخش هوایی و میزان آنتی اکسیدان همبستگی بیشتری وجود دارد. همچنین بین صفات میزان ساکارز، محتوای نسبی آب برگ، میزان دی اکسید کربن زیر روزنه ای، کارایی مصرف آب فتوسنتزی و میزان فلورسانس کلروفیل نیز همبستگی وجود دارد. از طرف دیگر به لحاظ وجود زاویه حاده بین صفات وزن خشک ریشه و بخش هوایی، نرخ فتوسنتز، هدایت روزنه ای، غلظت کلروفیل و میزان پروتئین برگ نیز همبستگی وجود دارد. همچنین نتایج استخراج شده از تجزیه بای پلات نشان دادند صفات نشت الکترولیت و پتانسیل آب برگ در زمان تنش بر بخش هوایی مطابقت داشته اند که نشانگر حساسیت این بخش از گیاه به شرایط تنش می باشد. باقی صفات بیشترین بازده خود را در شرایط تنش بر بخش ریشه ای نشان دادند. بنابریان نتایج نشان می‌دهد تنش ناگهانی دمای پایین ریشه و قسمت هوایی بر میزان بازیابی صفات رویشی و فیزیولوژیکی گوجه فرنگی اثر منفی دارد اما زمانی که دمای پایین بر قسمت هوایی تحمیل می‌شود گیاه متحمل خسارات بسیار بیشتری می‌شود که اثرات منفی خود را در دوره بازیابی نشان می‌دهد. همچنین مصرف ۰/۵ پی‌پی‌ام از عنصر بور در حین تنش سرمایی با ایجاد شرایط بهینه جهت رشد باعث خنثی سازی نسبی اثرات تنش دمای پایین شده و گیاه را در وضعیت مطلوبی نگه می‌دارد به نحوی که پس از دوره بازیابی، گیاه می‌تواند خود را به شرایط قبل از تنش سرمایی نزدیک کند.

منابع

1. Ahn S.J., Im Y.J., Chung G.C., Cho B.H., and Suh S.R. 1999. Physiological responses of grafted-cucumber leaves and rootstock roots affected by low root temperature. Plant Cell Reports, 19: 397-408.
2. Allen D.J., and Ort D.R. 2001. Impact of chilling temperature on photosynthesis in warm climate plants. Trends in Plant Science, 6: 36-42.
3. Ashraf M., and Foolad M.R. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany, 59: 206-216.
4. Azzarello E., Mugnai S., Pandolfi C., Masi E., Marone E., and Mancuso S. 2009. Comparing image (fractal analysis) and electrochemical (impedance spectroscopy and electrolyte leakage) techniques for the assessment of the freezing tolerance in olive, Trees 23:159-167.
5. Baba K., Itoh S., Hastings G., and Hoshina S. 1995. Photoinhibition of Photosystem I electron transfer activity in isolated Photosystem I preparations with different chlorophyll contents. Photosynthesis Research, 47: 121-130.
6. Bates L., Waldren R.P., and Teare I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil, 39: 205-207.
7. Berry J.A., and Raison J.K. 1981. Response of macrophytes to temperature. Physiological Plant Ecology, 12:227-338.
8. Binzel M.L., Hasegawa P.M., Rhodes D., Handa S., Handa A.K., and Bressan R.A. 1987. Solute accumulation in tobacco cells adapted to NaCl. Plant Physiology, 84:1408-1415.
9. Blum B., and Ebercon A. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. Journal of Crop Science, 21: 43- 47.
10. Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for quantitation of microgram of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry Quantities, 72: 248-254.
11. Cakmak I., and Römheld V. 1997. Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. Plant Soil, 193:71-83.
12. Camacho-Cristóbal J.J., and González-Fontes A. 2007. Boron deficiency decreases plasmalemma H^+-ATPase expression and nitrate uptake, and promotes ammonium assimilation into asparagines in tobacco roots. Planta, 226:443-451.
13. Campos P.S., Quartin V., Ramalho J. C., and Nunes M.A. 2003. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of Coffea sp. Plants. Journal of Plant Physiology, 160: 283-292.
14. Chen Y., Zhang M., Chen T., Zhang Y., and Ani L. 2006. The relationship between seasonal changes in antioxidative system and freezing tolerance in the leaves of evergreen woody plants of Sabina. South Afrcan Journal of Botany, 72: 272-279.
15. Danon A., and Mayfield S. 1994. Light-regulated translation of chloroplast messenger RNAs through redox potential. Science, 266:1717–1719.
16. Deepah N., Kura C., singhb H., And Kapoor H.C. 2007. Antioxidant properties in sweet pepper (*Capsicum annum*

L.) genoryps during maturation. Food Science Technology, 40: 121-124.
17. Eraslan F., Lnal A., Gunes A., and Alpaslan M. 2007. Boron toxicity alters nitrate reductase activity, proline accumulation, membrane permeability and mineral constituents of tomato and pepper plants. Journal of Plant Nutrition, 30(6):981-994.
18. Fox J., Del Pozo-Insfrica A.D., Hee Lee J., Sargent S.A., and Talcott S. T. 2005. Ripening induced chemical and antioxidant changes in bell pepper as affect harvest maturity and postharvest ethylene exposure. Horticultural Science, 40:732-736.
19. Gheybi M., and Malakooti J. 2004. A guide for wheat, nutrient deficiency and plant nutrition. Ministry of Agriculture Publishing.
20. Guertal E.A. 2004. Boron fertilization of bentagrass. Crop Science, 44: 204–208.
21. Guidong L., Cuncang J., and Yunhua W. 2011. Distribution of boron and its forms in young ‘‘Newhall’’ navel orange (*Citrus sinensis*) plants grafted on two rootstocks in response to deficient and excessive boron. Soil Science Plant Nutrition, 57: 93-104.
22. Haghighi M., Heidarian S., Teixeira J., and Silva da A. 2012. The effect of Titanium amendment in N-withholding nutrient solution on physiological and photosynthesis attributes and micro-nutrient uptake of tomato. Biological Trace Element Research, 150: 381-390.
23. Hasanfard A., Nezami A, and Nabati J. 2015. Importance of plant selection for cold tolerance. Fourth International Conference on Applied Research in Agricultural Science. (in Persian with English abstract)
24. Hu Y., Zhu Z., Yang J. Ni X., and Zhu B. 2009. Grafting increase the salt tolerance of tomato by improvement of photosynthesis and enhancement of antioxidant enzymes activity Environmental and Experimental Botany, 66:270-278.
25. Irigoyen J.J., Emerrich D.W., and Sanchez-Diaz M. 1992. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa plant. Physiological Plant, 84: 55-60.
26. Joshi S.C., Chandra S., and Palni L.M.S. 2007. Differences in photosynthetic characteristics and accumulation of osmoprotectants in saplings of evergreen plants grown inside and outside a glasshouse during the winter season. Photosynthetica, 45(4): 594-600.
27. Koichi M., Shigemi T., Toshihiko M., and Kazuyoshi K. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Environment of Experiment Botany, 53:205-214.
28. Koocheki A., Zand A., Rezvani Moghaddam P., Mahdavi Damghani A., Jami AL-Ahmadi M., and Vesal S. 2005. Plant Ecophysiology. Ferdowsi University of Mashhad Publication. (in Persian with English abstract)
29. Liu P. 2001. The research development of molybdenum and boron nutrition in soybean. China Agricultural Science Bulletin, 17: 41–44.
30. Lone M.I., Kueh J.S.H., Wyn Jones R.G., and Bright S.W.J. 1987. Influence of proline and glycinebetaine on salt tolerance of cultured barley embryos. Journal of Experimental Botany, 38:479-490.
31. Lyons M.J., Graham D., and Raison J.K. 1979. Low temperature stress in crop plants: The role of the membrane. Academic press, New York.
32. Malakooti M., and Tehrani M.M. 1999. The role of micronutrients in improving performance and improving product quality. Tarbiat Modares University Press. (in Persian with English abstract)
33. Marschner H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants (2nd Edition). Academic Press institute, London.
34. Molla S., Villar-Salvador P., Garcia-Fayos P., and Rubira J.L. 2006. Physiological and transplanting performance of holm oak seedlings grown in nurseries with different winter conditions. Forest Ecology and Management, 237: 218-226.
35. Mordi talavat M.M., Kazemi Z., and Siaadat S.A. 2016. Canola physiological, growth and yield response to boron application affected by heat stress due to late planting dates. Behzeraee keshavarzi, 18(1): 55-67.
36. Nasef M.A., Badran N.M., and Abd El-Hamide A.F. 2006. Response of peanut to foliar spray with boron and/or rhizobium inoculation. Journal of Applied Sciences Research, 2(12): 1330-1337.
37. O’Neil M.A., Ishii T., Albersheim P., and Darvil A.G. 2004. Rhamnogalacturonan II: structure and function of a borate cross-linked cell wall pectic polysaccharide. Annual Review of Plant Biology, 55: 109-139.
38. Ort D.R. 2002. Chilling-induced limitations on photosynthesis in warm climate plants: contrasting mechanisms. Environmental Control in Biology, 40: 7-18.
39. Ouzounidou G., Ilias I., Kabataidid M., and Chatzimichail A. 2003. Comparative study of nutrient deficiencies on growth and photochemistry of tobacco. Journal of Plant Nutrition, 26: 1605-1616.
40. Quick P., Siegl G., Neuhaus E., and Feil R. 1989. Short term water stress leads to a stimulation of sucrose synthesis by activating sucrose phosphate synthase. Planta, 177: 535-546.
41. Rab A., and Saltveit M.E. 1996. Differential chilling sensitivity in cucumber seedling. Physiologia Plantarum, 96: 375-382.
42. Reid R.J., Hayes J.E., Post A., Stangoulis J.C.R., and Graham R.D. 2004. A critical analysis of the cause of boron toxicity in plants. Plant, Cell and Environment, 25:1405- 1414.

43. Ritchie S.W., Nyvgen H.I., and Halady A.S. 1990. Leaf water content and gas exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. Crop Science, 30:105-111.
44. Romero P., Navarro J. M., Garcia F., and Ordaz P.B. 2004. Effects of regulated deficit irrigation during the pre-harvest period on gas exchange, leaf development and crop yield of mature almond trees. Tree Physiology, 24:303–312.
45. Saadatmand M., and Enteshari S. 2013. Effect of pre-treatment pre-treatment time with silicon on salinity tolerance in Iranian bovine herb (*Echium amoenum Fisch*) Science and technology of greenhouse crops, 3(12):45-56.
46. Seppanen M.M. 2000. Characterize of freezing tolerance in Solanum commersonii with special reference of the relationship between and oxidative stress. Section of Crop Husbandry, 56: 4-44.
47. Sheligl H.Q. 1986. Die verwertung orgngischer souren durch chlorella lincht. Planta Journal, 47-51.
48. Shimono H., Hasegawa T., Fujimura S., and Iwama K. 2004. Responses of leaf photosynthesis and plant water status in rice to low water tempreture at different growth stage. Field Crop Research, 89: 71-83.
49. Sing R. P., Chidambara Murthy K. N., and Jayaprakash G.K. 2002. Studies on the antioxidant activity of pomegranate peel and seed extracts using in vitro models. Agricultural and Food Chemistry, 50: 81–86.
50. Sotiropoulos T.E., Therios I.N., Dimassi K.N., Bosabalidis A., and Kofidis G. 2002. Nutritional status, growth, CO_2 assimilation, and leaf anatomical responses in two kiwifruit species under boron toxicity. Journal of Plant Nutrition, 25: 1249-1261.
51. Souza R. P., Machado Silva E.C., Lagoa J.A.B., and Silveria J.A.G. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. Environmental and Experimental Botany, 51:45–56.
52. Taiz L., and Zeiger E. 2002. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inctitute.
53. Tarigholeslami M., Kafi M., Nezami A., and Zarghami R. 2015. Effects of chilling stress on physiological and biochemical traits of three hybrid of Corn (*Zea mays* L.) in seedling stage. Journal of Plant Research, 29(3): 552-540.(in Persian with English abstract)
54. Tjus S.E., Møller B.L., Scheller H.V.1998. Photosystem I is an early target of photoinhibiton in barley illuminated at chilling temperatures. Plant Physiology, 116: 755-764.
55. Voetberg G.S., and Sharp R.E.1991. Growth of the maize primary root tip at low water potentials. III. Role of increased proline deposition in osmotic adjustment. Plant Physiology, 96:1125-1130.
56. Wyatt S.E., Rashotte A.M., Shipp M.J., Robertson D., and Muday G.K. 2002. Mutations in the gravity persistence signal loci in Arabidopsis disrupt the perception and/or signal transduction of gravitropic stimuli. Plant Physiology, 130(3):1426-1435.
57. Yu L., Haley S., Perret J., Harris M., andQian M.J. 2002. Free radical scavenging properties of wheat extracts. Agricultural and Food Chemistry, 50:1619–16.
58. Zhao D.Y., Shen L., Fan B., Liu K.L., Yu M.M., Zheng Y., Ding Y., and Sheng J.P. 2009. Physiological and genetic properties of tomato fruits from two cultivars differing in chilling tolerance at cold storage. Food Chemical, 74: 348–352.

Journal of Horticultural Science
Vol. 33, No.4, Winter 2019, P. 593-608
ISSN: 2008 - 4730

نشریه علوم باغبانی (علوم و صنایع کشاورزی)
جلد ۳۳، شماره ۴، زمستان ۱۳۹۸، ص. ۶۰۸-۵۹۳
شاپا: ۴۷۳۰ - ۲۰۰۸

The impact of sudden low temperature stress of root and shoot on the recovery of some of vegetative and physiological traits of tomato in the presence of boron

F.Dezhabad[1]- M.Haghighi[2*]

Received: 28-02-2018
Accepted: 12-02-2019

Introduction: Most plants, especially those that are native to hot areas, show signs of injury when exposed to low temperatures. Damages caused by cold stress occurs at the cell and organs level, which reflects it at the plant surface. Color change, chlorosis, general reduction of growth, cellular tissue destruction, non-absorption of nutrients, reduction of photosynthesis, non-transferring photosynthetic materials are from early effects of cold stress. Cellular responses to colds including loss of thoracic pressure, vacuolization, collapse of cytoplasmic membrane balance, cytoplasmic flow loss, and general organ dysfunction. The susceptibility of the plant to frost is different depending on the type of plant, variety, tissue morphology and other cellular characteristics, as well as the cold conditions of the period, time and cold intensity. In addition, it seems that organs of the plant have different degrees of cold tolerance. If the temperature of the aerial part is favorable, the low temperature of the root zone can be one of the factors limiting the root system and plant growth. The consumption of balanced boron content by neutralizing the negative effects of cold stress and mechanisms such as maintaining the structure of the membrane, improving and increasing root growth, increasing the synthesis of proteins needed for the plant, adjustment of stomatal movements and improved stomatal conductance, increased cell division, increased nitrogen metabolism and chlorophyll production, and its consequence was increased photosynthesis and dry matter production, increased activity of antioxidants, calcium / potassium ratio adjustment, optimizing the transfer of calcium in the plant, adjusting the amount of water and conducting it in the cell, increasing the moisture content and relative content of leaf water, transferring soluble materials and increasing water use efficiency creates a relative resistance to low temperature stress. Although the root temperature is very effective in plant growth, it has been less attractive. Therefore, the aim of this study was to investigate the effect of low temperature of root and shoot on the ability to restore plant growth and physiological activity in the presence and absence of boron.

Materials and Methods: In order to compare the impact of sudden low temperature stress of root and shoot on recovery of vegetative and physiological traits of tomato, a research was conducted in two separate experiments under controlled conditions in the greenhouse of Faculty of Agriculture, Isfahan University of Technology. Two experiments were factorial based on completely randomized design with 10 replications including two concentrations of boron (0, 0.5, 1 and 1.5 in ppm) and two temperature levels of shoot and root sections (10 degrees' Celsius temperature, and 11 rootstock temperatures and 22 ° C optimum and control temperatures). Indicators included photosynthesis rate, respiration rate, stomatal carbon dioxide, stomatal conductance, chlorophyll fluorescence, chlorophyll index, water use efficiency, proline, antioxidant, phenol secretion from root and leaf extracts, leaf relative water content, soluble protein concentration, ion leakage, leaf water potential, root and shoot dry weights and starch content. Finally, the analysis of the results was done by statistical software statistic and comparing the meanings by LSD test at 5% level.

Result and discussion: The results showed that the highest amount of photosynthesis, root dry weight and dry weight of the aerial part were in the consumption of 0.5 ppm of boron during abrupt stresses of low temperature on the root after the recovery period. The highest amount of stem proline and electrolyte leakage were also obtained from 0.5-1.5 ppm of boron consumption during abrupt low temperature on the shoot part. According to the results, it was found that when stress has entered from the root zone to the aerial part of the plant, the plant was in the better conditions after the recovery period. It seems that when a cold stress occurred on the roots, the plant can produced more antioxidant substances, including phenol and proline, while counteracting the relative water content of the leaves were more effective with radical agents. Thus, in normal conditions, the roots of the plant operated at a lower temperature than the airspace. They also exhibited more adaptations to the lower air at the lower temperature than the air section and the plant is less damaged. At levels above the boron element due to the effect of boron toxicity and the production of excess free oxygen radicals, the

1 and 2- Former MSc student and Associate Professor, Department of Horticulture, College of Agriculture, Isfahan University of Technology
(*- Corresponding Author Email: mhaghighi@cc.iut.ac.ir)

plant probably suffered more severe damage than cold damage.

Conclusions: Sudden low temperatures stresses on the root and shoot had negative effects on the recovery of the vegetative and physiological traits of tomatoes. When lower temperatures were imposed on the shoot, the plant suffered much more damages. Consumption of 0.5 ppm of boron during cold stress by creating optimal conditions for growth also caused the relative neutralization.

Keywords: Electrolyte Leakage, Photosynthesis, Proline, Root Dry Weight, Shoot Dry