

The effect of boron and iron deficiency on the contents of photosynthetic pigments, carbohydrates and phenolic compounds in two cultivars of *Sorghum bicolor* L.

Azra Saboora*, Raheleh Behjati

Department of Plant Science, Faculty of Biological Sciences, Alzahra University, Tehran, Iran

Abstract

In higher plant, boron and iron are two necessary micronutrients and reduce access to those can seriously influence on the vital processes. To study the effect of boron and iron deficiency in sorghum, sterile seeds of two cultivars (Kimia and Sugar-graze) were cultured on modified medium of Murashige and Skoog including lacking H_3BO_3 or half concentration of iron. Seedlings were harvested after 21 days. Then contents of the photosynthetic pigments, carbohydrates, phenolic compounds and activity of the phenylalanine ammonia lyase (PAL) were measured. The results showed that compared to the controls, contents of the chlorophyll a and b were remarkably increased in Kimia, 58% and 38% by B deficiency and 85% and 75% in Fe deficiency. In treatment of Fe deficiency, carotenoid content significantly increased 8% in Sugar-graze and 80% in Kimia. During boron deficiency, the carotenoid content showed 24% reduction in Sugar-graze and increase of 26% in Kimia cultivar. In the root of Sugar-graze, polysaccharide and reducing sugar contents were increased more than two fold under B deficiency, whereas under Fe deficiency, enhancing of the reducing sugar content was about 58% in the root of Sugar-graze. In the seedling Kimia, under B deficiency, there no significant increase in reducing sugar content was observed and under Fe deficiency only about 25% increase was occurred in the root. Decrease of access to those elements caused to reduce content of the phenolic compounds in root tissue of both cultivars about 20 to 35%, while no significant difference among the aerial parts recorded. In the root of sorghum under deficiency stresses, there was a positive correlation between PAL activity and phenolic content of the plants. Since in sorghum root, decrease in the storage of the phenolic compounds was accompanied by a reduction in PAL activity. It seems that in early growth stages of the sorghum seedling, the increase in the carotenoid and reducing sugar contents and exudation of phenolic compounds from root can be a part of a deal factors against to oxidative stress arising from nutrient deficiency.

Keywords: boron deficiency, carbohydrates, iron deficiency, PAL, Phenolic compounds, photosynthetic pigments, *sorghum bicolor* L.

* Corresponding Author: saboora@alzahra.ac.ir

اثر کمبود بور و آهن بر محتوای رنگیزه‌های فتوستتزی، کربوهیدرات‌ها و ترکیبات فنلی دو رقم سورگوم (*Sorghum bicolor* L.)

عدرا صبورا*، راحله بهجتی

گروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه الزهرا، تهران، ایران

چکیده

بور و آهن دو عنصر کم مصرف ضروری برای گیاهان عالی هستند که کاهش دسترسی به آنها می‌تواند بر فرایندهای حیاتی تاثیر نامطلوبی بگذارد. برای بررسی اثر کمبود این عناصر بر سورگوم، بذره‌های سترون دو رقم کیمیا و شوگرگریز در محیط تغییر یافته Murashige-Skoog به ترتیب در شرایط بدون بوریک اسید (H_3BO_3) و حاوی نصف غلظت آهن، کشت و گیاهچه‌ها پس از ۲۱ روز برداشت شدند؛ سپس محتوای رنگیزه‌های فتوستتزی، کربوهیدرات‌ها و ترکیبات فنلی و فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز (PAL) اندازه‌گیری شدند. نتایج نشان دادند، محتوای کلروفیل a و b تنها در رقم کیمیا در تیمار کمبود بور، به ترتیب ۵۸ و ۳۸ درصد و در کمبود آهن، ۸۵ و ۷۵ درصد نسبت به شاهد به‌طور معنی‌دار افزایش یافت. محتوای کاروتنوئیدها در تیمار کمبود آهن در شوگرگریز، ۸ درصد و در کیمیا ۸۰ درصد نسبت به شاهد افزایش و در تیمار کمبود بور، در شوگرگریز حدود ۲۴ درصد کاهش و در کیمیا ۲۶ درصد افزایش یافت. در ریشه رقم شوگرگریز محتوای پلی‌ساکاریدها و قندهای احیاکننده در کمبود بور بیش از دو برابر افزایش یافت؛ ولی در تیمار کمبود آهن، افزایش محتوای قندهای احیاکننده، حدود ۵۸ درصد بود. در رقم کیمیا، محتوای قندهای احیاکننده گیاهچه‌ها در کمبود بور تفاوت معنی‌داری نسبت به شاهد نشان نداد و تنها در شرایط کمبود آهن، این شاخص حدود ۲۵ درصد در ریشه‌ها بیشتر شد. محتوای ترکیبات فنلی ریشه‌ها با کاهش دسترسی به این دو عنصر در هر دو رقم، ۲۰ تا ۳۵ درصد کاهش یافت؛ ولی در اندام هوایی تغییر معنی‌داری مشاهده نشد. بین فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز و محتوای ترکیبات فنلی ریشه سورگوم گیاهان در شرایط تنش، همبستگی مثبت وجود داشت؛ به طوری که با کاهش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در ریشه‌ها ذخیره ترکیبات فنلی نیز کاهش یافت. شاید افزایش محتوای کاروتنوئیدها، قندهای احیاکننده و ترشح ترکیبات فنلی در مرحله دانه‌رستی سورگوم، بخشی از راهکارهای مقابله با تنش اکسیداتیو ناشی از کمبود مواد غذایی در ریشه باشند.

واژه‌های کلیدی: ترکیبات فنلی، رنگیزه‌های فتوستتزی، سورگوم، فنیل آلانین آمونیا لیاز، کربوهیدرات‌ها، کمبود آهن، کمبود بور

* نگارنده مسئول: نشانی پست الکترونیک: saboora@alzahra.ac.ir، شماره تماس: ۰۲۱-۸۸۰۴۴۰۵۱ (داخلی ۲۷۱۶)

مقدمه

باتوجه به رشد روزافزون جمعیت کره زمین و نیاز بشر به مواد غذایی و محدود بودن سطح زمین های کشت شدنی، توجه کارشناسان کشاورزی به افزایش میزان تولیدات گیاهی در واحد سطح معطوف شده است. یکی از راه‌های رسیدن به این هدف، تغذیه مناسب از عناصر غذایی متنوع است که رشد و تکثیر گیاهان را ممکن می‌کند. تغذیه نامناسب، بروز علائم بیماری یا به عبارت دیگر کمبود عناصر غذایی را سبب می‌شود که بر شکل ظاهری و متابولیسم آنها تاثیر می‌گذارد (Taiz and Zeiger, 2010).

بور یکی از عناصر کم‌مصرف ضروری برای رشد گیاهان عالی است که در تشکیل دیواره سلولی (Brown *et al.*, 2002)، تقسیم و رشد سلولی (Oliveira *et al.*, 2006; Goldbach *et al.*, 2001)، عملکرد غشا و متابولیسم و انتقال کربوهیدرات‌ها (Sheng *et al.*, 2009; Zhao and Oosterhuis, 2002) شرکت می‌کند. بور با کلسیم در سنتز دیواره مشارکت می‌کند. این عنصر در خلال تقسیم سلولی و تشکیل دیواره سلولی جدید، با ایجاد اتصالات چلیپایی با رامنوگالاکتورونان و پلی ساکاریدهای پکتینی دیواره نخستین، افزایش قدرت فیزیکی و چسبندگی سلول‌ها را موجب می‌شود. نیاز به بور در دوره رشد زایشی بیشتر است؛ زیرا به گرده‌افشانی و نمو میوه و بذر کمک می‌کند. بور همچنین در ترابری قندها و کربوهیدرات‌ها، متابولیسم نیتروژن، تشکیل پروتئین‌های ویژه، تنظیم سطوح هورمونی و ترابری پتاسیم در روزنه‌ها نقش دارد که به حفظ تعادل

آبی سلول‌های گیاه کمک می‌کند. به دلیل نقش بور در انتقال قندها کمبود آن، ترشحات و ترابری قندها را کاهش می‌دهد و جلب قارچ‌های میکوریزی و تشکیل کلونی آنها را در ریشه محدود می‌کند (Miwa and Fujiwara, 2010). بور به شکل‌های مختلف در محلول خاک موجود است؛ اما در pH معمول خاک (۵/۵ تا ۵/۷) فراوان‌ترین شکل آن بورات و بوریک اسید (H_3BO_3) است. کمبود بور در سیستم‌های کشاورزی دارای آبیاری کافی به ندرت رخ می‌دهد. کمبود بور معمولاً در خاک‌های اسیدی قرمز رنگ، فرسایش یافته، شنی، خاک‌هایی با ماده آلی زیاد و خاک‌های شکل گرفته از ته‌نشست رسوبات دریایی دیده می‌شود (IRRI, 2017).

بور در آوندهای آبکشی تحرک اندکی دارد و کمبود آن، رشد گیاه را مهار می‌کند (Rosolem and Costa, 2000). ریشه‌های گیاهان، بوریک اسید را با سه سازوکار مولکولی مختلف از خاک جذب می‌کنند که عبارتند از: ۱- انتقال غیرفعال در عرض غشای دولایه لیپیدی؛ ۲- انتشار تسهیل شده کانال‌های پروتئینی خانواده MIP (Major Intrinsic Protein)، ۳- سیستم ترابری وابسته به انرژی با کارایی زیاد که در پاسخ به کاهش ذخیره بور، با کمک ناقل‌های BOR (borate exporter proteins) فعال می‌شود (Nakagawa *et al.*, 2007).

آهن نیز از جمله عناصر ضروری برای رشد و تولید مثل گیاهان است که در فرایندهای مختلفی مانند فتوسنتز، تنفس، همانندسازی نیتروژن و همچنین در ساخت و تکوین کلروپلاست نقش

در ایران استان‌های خراسان، فارس، خوزستان، اصفهان، تهران و آذربایجان بیش از مناطق دیگر با مشکل کمبود آهن در خاک و عملکرد نامطلوب محصولات کشاورزی روبه‌رو هستند (Ahmadpour, 2013). کمبود آهن در سیستم‌های کشاورزی، بیشتر در زمین‌های آهکی مرتفع و غرقابی و خاک‌های قلیایی با ماده‌آلی کم دیده می‌شود که با مشکل کمبود آب و نبود برنامه‌ریزی منظم برای افزودن کلات‌های آهن، مواد آلی و اصلاح‌کننده‌ها (گوگرد و آمونیوم سولفات) نیز مواجه هستند. غلظت کم آهن محلول در خاک ممکن است به دلیل غلظت زیاد فسفر، منگنز، مس، روی، مولیبدن، نیکل و آلومینیم نیز باشد (Ahmadpour, 2013).

بررسی تغییرات فیزیولوژیک و بیوشیمیایی گیاهان در تنش کمبود عناصر ضروری، توجه بسیاری از پژوهشگران را به خود جلب کرده است. هدف از پژوهش حاضر، بررسی برخی پاسخ‌های فیزیولوژیک دو رقم دانه‌ای و علوفه‌ای سورگوم (به ترتیب کیمیا و شوگرگریز) بر اثر کمبود بور و آهن است. سورگوم از گیاهان مقاوم به خشکی است و از نظر اهمیت، بین غلات دنیا پس از گندم، برنج، ذرت و جو در مقام پنجم قرار دارد. کشاورزان برحسب نیاز از ارقام مختلف سورگوم برای اهدافی مانند چرای مرتعی، تولید علوفه خشک و تهیه سیلو استفاده می‌کنند (Gholami and Amir Sadegi, 2016). باتوجه به اهمیت دو عنصر یادشده از جمله نقش بور در رشد و نمو گیاهان، حفظ یکپارچگی و عملکرد غشاهای

دارد. این عنصر در ساختار هموپروتئین‌ها مانند سیتوکروم‌ها، سیتوکروم اکسیداز و لگ‌هموگلوبین شرکت می‌کند و با حضور در گروه‌های دهنده-گیرنده الکترون، در واکنش‌های اکسیداسیون و احیای فرایندهای تنفس و فتوسنتز نقش دارد؛ از سوی دیگر، آهن برای ساخت کلروفیل ضروری است. آشکارترین نشانه کمبود آهن، کاهش محتوای کلروفیل در برگ‌های جوان به دلیل نقش آهن در سنتز کلروفیل است که به صورت زردی بین رگبرگی در برگ‌های جوان نمایان می‌شود (Taiz and Zeiger, 2010; Marschner, 1995).

گیاهان دو راهکار متفاوت برای پاسخ به کمبود آهن دارند که عبارتند از: ۱- سازوکار دومرحله‌ای (القای Fe^{3+} -ردوکتاز و افزایش فعالیت ناقل آهن II) در دولپه‌ای‌ها و تک‌لپه‌ای‌های غیرعلفی که افزایش جذب این عنصر را در ریشه موجب می‌شود (Eide *et al.*, 1996)؛ به علاوه، کاهش pH خاک و افزایش انحلال آهن (III) نیز به جذب آهن کمک می‌کنند. این پاسخ‌ها بسته به گونه گیاهی، شامل افزایش ترشح پروتون در منطقه ریزوسفر با H^+ -ATPase متصل به غشای پلاسمایی (Zocchi *et al.*, 2007; Schmidt, 1999) ترشح ترکیبات فنلی، تجمع یا ترشح ترکیبات فلاوینی (Abadía *et al.*, 1994) و اسیدهای آلی (Susín *et al.*, 2002) است؛ ۲- روشی که در گونه‌های مختلف تیره Poaceae وجود دارد (Marschner *et al.*, 1986) در این روش افزایش بیوسنتز و ترشح فیتوسیدروفورها به ناحیه ریزوسفر به موازات القای مجموعه انتقالی کمپلکس $Fe(III)$ -فیتوسیدروفور رخ می‌دهد (Kobayashi *et al.*, 2006).

مواد و روش‌ها

کشت گیاهان و اعمال تیمارها: بذره‌های دو رقم سورگوم (کیمیا و شوگر گریز) از موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شد. بذرها با غوطه‌ور شدن در اتانول ۷۰ درصد به مدت ۱ تا ۲ دقیقه، محلول سدیم هیپوکلریت تجاری ۲۰ درصد به مدت ۲۰ دقیقه و ۳ بار شستشو با آب مقطر سترون شدند؛ سپس در دو محیط کشت تغییر یافته Murashige-Skoog (۱۹۶۲) که یکی بدون بوریک اسید (H_3BO_3) (تیمار کمبود بور) و دیگری حاوی نصف غلظت معمول آهن (تیمار کمبود آهن) بود، در دمای 23 ± 2 درجه سانتی‌گراد، دوره نوری ۸ ساعت تاریکی / ۱۶ ساعت روشنایی با شدت نور $10/67$ وات بر متر مربع و به مدت ۲۱ روز در شیشه کشت داده شدند. در نهایت، اندام هوایی و ریشه دانه‌رست‌های حاصل تفکیک شدند. نمونه‌ها تا زمان انجام آزمایش‌های بیوشیمیایی در فریزر با دمای -70 درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند.

سنجش محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی:

نمونه‌های تازه برگ با استون ۸۰ درصد عصاره‌گیری شدند؛ سپس چگالی نوری عصاره‌ها با دستگاه اسپکتروفوتومتر (مدل 9000 Uv-Vis، شرکت Cecil، انگلستان) در سه طول موج اندازه‌گیری و محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی با روش Lichtenthaler (۱۹۹۳) و با رابطه‌های ۱ تا ۴ محاسبه شدند:

کلروپلاستی و پلاسمازم و دخالت در متابولیسم کربوهیدرات‌ها و نقش آهن در بیوسنتز کلروفیل‌ها، بیوسنتز گروه‌های هم، مشارکت در واکنش‌های اکسیداسیون-احیا و تنظیم فعالیت برخی آنزیم‌ها، نتایج پژوهش حاضر با بررسی تغییر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی و مقدار کربوهیدرات‌های گیاهچه‌های سورگوم رشد یافته در شرایط تنش می‌تواند اطلاعات مفیدی را درباره نیازهای غذایی این گیاه فراهم و به مدیریت صحیح منابع غذایی دام کمک کند. همچنین در پژوهش حاضر، تغییر متابولیسم ترکیبات فنلی گیاه با سنجش محتوای ترکیبات فنلی تام و فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز، آنزیم کلیدی مسیر بیوسنتز ترکیبات فنلی، بررسی شده است؛ زیرا کمبود این دو عنصر تولید گونه‌های فعال اکسیژن را باعث می‌شود (Sun et al., 2016). بیشتر تنش‌های زیستی و غیرزیستی با کاهش یا افزایش مقدار ترکیبات فنلی خنثی شدن گونه‌های فعال اکسیژن و مهار آنزیم‌های اکسیدکننده را باعث می‌شوند (Rajaeian et al., 2015)؛ بنابراین، نتایج پژوهش حاضر می‌تواند بخشی از پاسخ‌های دفاعی گیاه را در آسیب اکسیداتیو ناشی از کمبود این دو عنصر مشخص کند.

$$\text{Chl a} = [(12.25 A_{663.2} - 2.79 A_{646.8})] \times (V/1000 W) \quad \text{رابطه ۱:}$$

$$\text{Chl b} = [(21.50 A_{646.8} - 5.1 A_{663.2})] \times (V/1000 W) \quad \text{رابطه ۲:}$$

$$\text{Chl T} = \text{Chl a} + \text{Chl b} \quad \text{رابطه ۳:}$$

$$C_x + c = [(1000 A_{470} - 1.82 \text{Chl a} - 85.02 \text{Chl b}) / 198] \times (V/1000 W) \quad \text{رابطه ۴:}$$

۲۴ ساعت با سرعت ۱۲۰ دور در دقیقه در دمای اتاق هم زده شد و دوباره به مدت ۱۰ دقیقه در معرض امواج فراصوت قرار داده و عصاره حاصل صاف شد. محتوای ترکیبات فنلی براساس روش رنگ‌سنجی فولین-سیوکالتیو با استاندارد گالیک اسید اندازه‌گیری و برحسب میلی گرم گالیک اسید در هر گرم وزن خشک محاسبه شد (Marinova *et al.*, 2005).

سنجش فعالیت فنیل آلانین آمونیا لیا: برای سنجش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیا (EC 4.3.1.5) براساس روش تغییر یافته Ke and Saltveit (۱۹۸۶)، ابتدا عصاره پروتئینی نمونه‌های اندام هوایی و ریشه با بافر فسفات پتاسیم (۰/۰۵ مولار، pH=۷/۲) به ترتیب با نسبت ۱:۳ و ۱:۱ (حجم/وزن) تهیه شد؛ سپس در لوله آزمایش به ترتیب ۱ میلی لیتر بافر Tris-HCl (pH=۸/۸) حاوی بتا مرکاپتواتانول (۱۵ میلی مولار)، ۰/۵ میلی لیتر از محلول L- فنیل آلانین ۱۰ میلی مولار، ۳۵۰ میکرو لیتر آب دوبار تقطیر و ۱۵۰ میکرو لیتر عصاره آنزیمی اضافه شد. نمونه‌ها به مدت ۱ ساعت در دمای ۳۷ درجه سانتی گراد، نقطه اوج فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیا، انکوبه شدند؛ سپس واکنش با اضافه کردن ۵۰۰ میکرو لیتر از هیدروکلریک اسید (HCl) ۶ مولار متوقف شد. محصول با ۱۵ میلی لیتر اتیل استات استخراج شد؛ سپس حلال در معرض جریان هوا تبخیر و رسوب در ۳ میلی لیتر از سدیم هیدروکسید (NaOH) ۰/۰۵ مولار حل شد. جذب نمونه‌ها در طول موج ۲۸۰ نانومتر خوانده شد و فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیا با نمودار استاندارد براساس نانومول سینامیک اسید تولید شده در میلی گرم پروتئین در ساعت محاسبه شد.

در این رابطه‌ها Chl a، Chl b، Chl T و $C_x + c$ به ترتیب غلظت کلروفیل a، کلروفیل b، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها (شامل کاروتن و گزانتوفیل‌ها) هستند. غلظت‌های به دست آمده برحسب میلی گرم بر گرم وزن تر محاسبه شدند.

استخراج و سنجش کربوهیدرات‌ها: برای استخراج کربوهیدرات‌ها ۰/۰۵ گرم پودر خشک گیاه با ۲ میلی لیتر اتانول ۸۰ درصد عصاره‌گیری شد. پس از ورتکس و سانتریفیوژ نمونه‌ها به مدت ۱۵ دقیقه و در ۷۰۰۰ دور بر دقیقه، محلول رویی جدا و فرایند بالا برای رسوب باقیمانده سه بار تکرار شد. در نهایت، حلال تبخیر و رسوب باقیمانده با آب مقطر به حجم ۲۵ میلی لیتر رسانده شد (قند محلول). برای استخراج پلی ساکاریدها، تفاله باقیمانده در لوله در پیچ‌دار سه بار به مدت ۱۰ دقیقه در آب جوش داخل بن‌ماری حرارت داده و صاف شد. در نهایت، محلول صاف شده به حجم ۲۵ میلی لیتر رسانده شد (قندهای پلی ساکاریدی). سنجش پلی ساکاریدها با روش DuBois و همکاران (۱۹۵۶) یا روش فنل سولفوریک اسید انجام شد که مبتنی بر هیدرولیز اسیدی قندهای محلول و ایجاد ترکیب فورفورال است که با فنل، کمپلکس زرد رنگی تولید می‌کند. سنجش قندهای احیاکننده با روش Somogyi (۱۹۵۲) انجام شد.

استخراج و سنجش محتوای ترکیبات فنلی: برای استخراج ترکیبات فنلی، ۰/۰۵ گرم ماده خشک گیاهی در ۵ میلی لیتر متانول ۸۰ درصد در ویال در بسته به مدت ۱۵ دقیقه در دمای ۴۰ درجه سانتی گراد و در معرض امواج فراصوت با فرکانس ۴۰ هرتز دستگاه Ultrasonic (مدل WUC-D10H، شرکت Witeg، آلمان) قرار داده شد؛ سپس به مدت

نتایج

تغییر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی: تجزیه

واریانس دوطرفه داده‌های حاصل از سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی نشان داد، تفاوت معنی‌داری بین میانگین‌های محتوای کلروفیل a، کلروفیل کل و کاروتنوئیدها بر اثر عامل رقم به تنهایی و اثر متقابل رقم و تیمار در سطح $p < 0.05$ وجود دارد؛ درحالی که اختلاف میانگین‌های نسبت کلروفیل a/b بر اثر دو عامل تیمار و رقم به تنهایی در سطح $p < 0.05$ معنی‌دار نبود (جدول ۱).

تحلیل آماری: تحلیل واریانس دوطرفه داده‌ها

با نرم‌افزار SPSS نسخه ۱۹ و براساس طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی حداقل با ۳ تکرار اجرا و تحلیل داده‌ها انجام شدند. اثر عوامل عنصر (کمیود بور و آهن)، نوع رقم و اندام بررسی شد؛ البته درباره داده‌های سنجش رنگیزه‌های فتوسنتزی، عامل اندام در نظر گرفته نشد. پس از تعیین معنی‌دار بودن اختلاف بین میانگین‌ها، مقایسه و رتبه‌بندی میانگین‌ها با آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح احتمال $p < 0.05$ انجام شد.

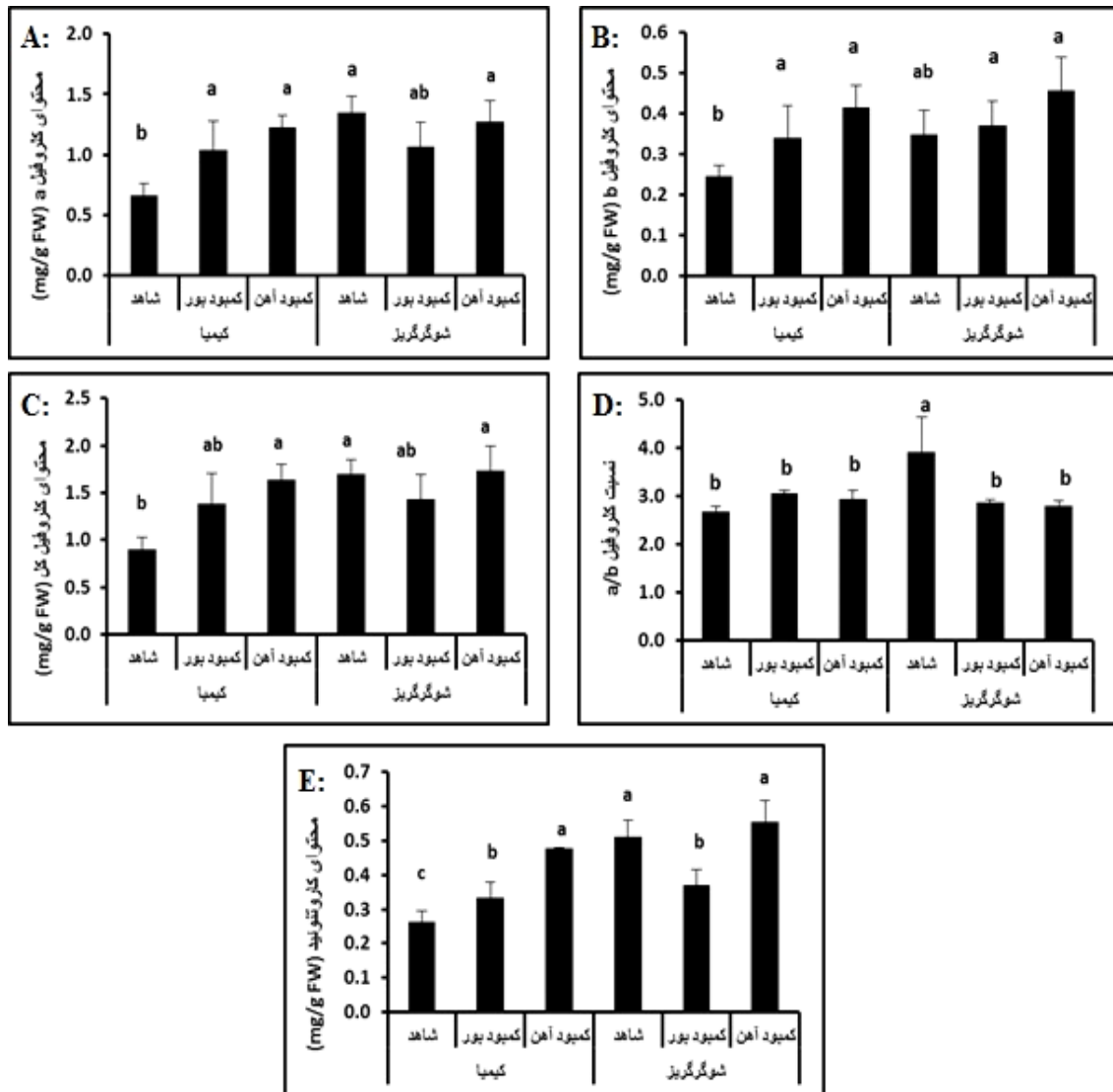
جدول ۱- تجزیه واریانس دوطرفه اثر تیمارهای کمیود بور و آهن بر میانگین‌های محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاهچه‌های دو رقم کیمیا و شوگرگریز سورگوم

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی			
		کلروفیل a	کلروفیل b	کلروفیل a/b	کلروفیل کل
رقم (A)	۱	۰/۲۹۵**	۰/۰۱۶ ns	۰/۳۸۵ ns	۰/۴۴۷*
تیمار (B)	۲	۰/۱۰۳ ns	۰/۰۳۰**	۰/۳۰۸ ns	۰/۲۴۰*
A×B	۲	۰/۲۱۱**	۰/۰۰۲ ns	۱/۰۰۸**	۰/۲۵۷*
خطا	۱۲	۰/۰۲۸	۰/۰۰۴	۰/۰۹۸	۰/۰۵
کل	۱۸				

* و ** به ترتیب نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار بین میانگین‌ها در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد هستند و ns نشان‌دهنده نبود تفاوت معنی‌دار بین میانگین‌ها است.

برعکس، در رقم شوگرگریز در تیمار کمیود بور مقادیر کلروفیل a، کلروفیل کل، کاروتنوئیدها و نسبت کلروفیل a/b در قیاس با گیاه شاهد به ترتیب ۲۱/۰۲، ۱۵/۴، ۲۷/۴ و ۲۷/۰۴ درصد کاهش یافتند. گیاهچه‌های این رقم که در تیمار کمیود آهن رشد یافته بودند، تغییر معنی‌داری در محتوای سه رنگیزه فتوسنتزی نشان ندادند؛ ولی نسبت کلروفیل a/b حدود ۲۸/۷ درصد نسبت به شاهد کاهش یافت (شکل ۱).

باتوجه به شکل‌های ۱-A تا E، در رقم کیمیا (سورگوم دانه‌ای) بر اثر کمیود بور مقادیر کلروفیل a، b، و کاروتنوئیدها در هر گرم برگ تر در مقایسه با گیاهان شاهد به ترتیب ۵۷/۷، ۳۸/۴ و ۲۶/۴ درصد افزایش یافتند؛ ولی نسبت کلروفیل a/b در این رقم تفاوت معنی‌داری نشان نداد. در این رقم تیمار کمیود آهن نیز افزایش محتوای سه رنگیزه کلروفیل a، b، و کاروتنوئیدها را نسبت به شاهد به ترتیب ۸۵/۵، ۶۹/۹ و ۸۰/۳ درصد باعث شد؛



شکل ۱- مقایسه اثر تیمارهای کمبود بور و آهن بر محتوای کلروفیل a (A)، کلروفیل b (B)، کلروفیل کل (C)، نسبت محتوای کلروفیل a/b (D) و محتوای کاروتنوئید (E) دانه‌رست‌های ۲۱ روزه سورگوم، رقم کیمیا و شوگرگریز- مقادیر، میانگین ۳ تکرار \pm SE هستند. حروف غیرمشترک بیان‌کننده تفاوت معنی‌دار در سطح $p < 0.05$ هستند.

در رقم کیمیا محتوای پلی‌ساکاریدی اندام هوایی بر اثر تیمار کمبود بور حدود ۲۹/۴ درصد بیشتر از نمونه شاهد بود؛ ولی در تیمار کمبود آهن تغییر معنی‌داری مشاهده نشد. در ریشه این رقم، تیمار کمبود آهن و بور اختلاف معنی‌داری بین میانگین‌های محتوای پلی‌ساکاریدی ایجاد نکرد (شکل‌های ۲-A و B). محتوای قندهای احیاکننده

تغییر محتوای کربوهیدرات‌ها
(پلی‌ساکاریدها و قندهای احیاکننده): تجزیه واریانس دوطرفه داده‌ها نشان داد که تفاوت میانگین‌های محتوای پلی‌ساکاریدی و قندهای احیاکننده سورگوم بر اثر سه عامل رقم، نوع اندام و تیمار به تنهایی و اثر متقابل آنها با هم در سطح $p < 0.05$ معنی‌دار بود (جدول ۲).

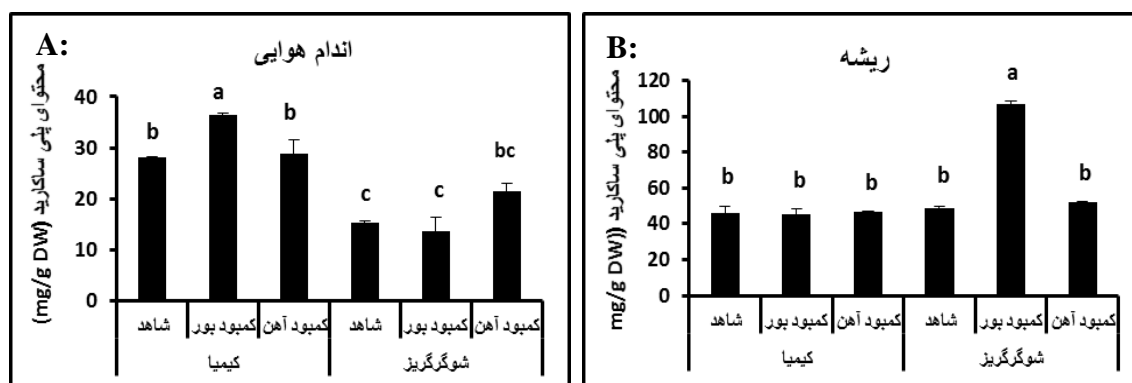
افزایش یافت. در این رقم تنها اثر تیمار کمبود بور در افزایش معنی‌دار ۱۲۱ درصدی محتوای پلی‌ساکارید ریشه را نسبت به شاهد به دنبال داشت. همچنین محتوای قندهای احیاکننده اندام هوایی رقم شوگرگریز با تیمار کمبود بور و آهن به ترتیب ۷۶/۱ و ۴۱/۸۹ درصد و در ریشه به ترتیب ۱۲۸/۰۳ و ۵۸/۰۹ درصد نسبت به شاهد افزایش یافت (شکل‌های ۳-A و B).

گیاهچه‌های رقم کیمیا بر اثر تیمار کمبود بور در مقایسه با شاهد تفاوت معنی‌داری نشان نداد؛ اما در تیمار کمبود آهن محتوای قندهای احیاکننده هر دو اندام هوایی و ریشه به ترتیب ۳۵/۸ و ۲۵/۵ درصد نسبت به شاهد افزایش یافت (شکل‌های ۲-A و B). بررسی محتوای کربوهیدراتی در گیاهچه‌های رقم شوگرگریز نشان داد در اندام هوایی، محتوای پلی‌ساکاریدها در تیمار کمبود بور کاهش مختصر و در تیمار آهن حدود ۳۹/۹ درصد نسبت به شاهد

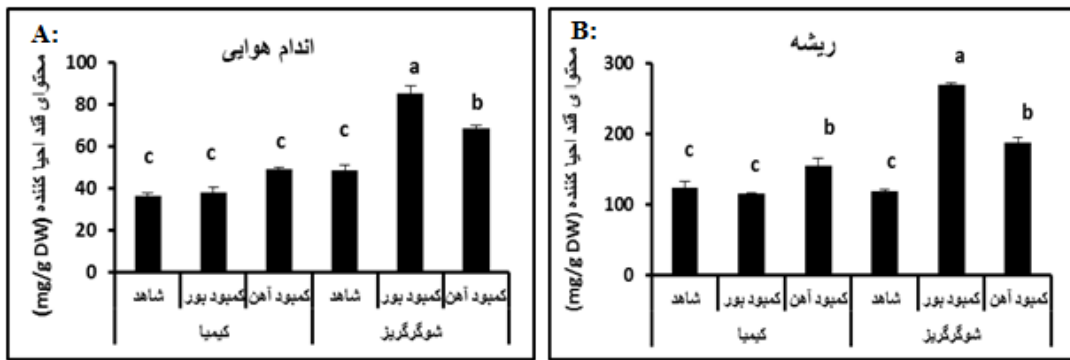
جدول ۲- تجزیه واریانس دوطرفه اثر تیمارهای کمبود بور و آهن بر میانگین‌های محتوای کربوهیدرات‌ها، ترکیبات فنلی و فعالیت فنیل آلانین آمونیا لیاز در گیاهچه‌های دو رقم سورگوم کیمیا و شوگرگریز

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		پلی‌ساکاریدها	قندهای احیاکننده	ترکیبات فنلی
رقم (A)	۱	۱۷۴**	۱۷۱۴۳**	۰/۴۴*
اندام (B)	۱	۱۰۲۸۱**	۱۰۳۲۴۹**	۳۱/۵۹**
تیمار (C)	۲	۸۹۷**	۶۶۱۴**	۱/۹۶**
A×B	۱	۳۱۳۰**	۲۶۴۴**	۳۹/۲۲**
A×C	۲	۵۲۴**	۷۸۷۱**	۰/۵۹**
B×C	۲	۶۸۹**	۲۱۰۲**	۸/۷۵**
A×B×C	۲	۱۲۴۰**	۳۱۷۹**	۰/۲۹*
خطا	۲۴	۴	۲۵	۰/۰۷
کل	۳۶			

* و ** به ترتیب نشان‌دهنده تفاوت معنی‌دار بین میانگین‌ها در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد هستند.



شکل ۲- اثر تیمار کمبود عناصر بور و آهن بر محتوای پلی‌ساکاریدی گیاهچه‌های ۲۱ روزه رقم کیمیا و شوگرگریز- مقادیر، میانگین ۳ تکرار \pm SE هستند. حروف غیرمشترک بیان‌کننده تفاوت معنی‌دار در سطح $p < 0.05$ هستند.



شکل ۳- اثر تیمار کمبود عناصر بور و آهن بر محتوای قندهای احیاکننده گیاهچه‌های ۲۱ روزه رقم کیمیا و شوگرگریز- مقادیر، میانگین ۳ تکرار \pm SE هستند. حروف غیر مشترک بیان‌کننده تفاوت معنی‌دار در سطح $p < 0.05$ هستند.

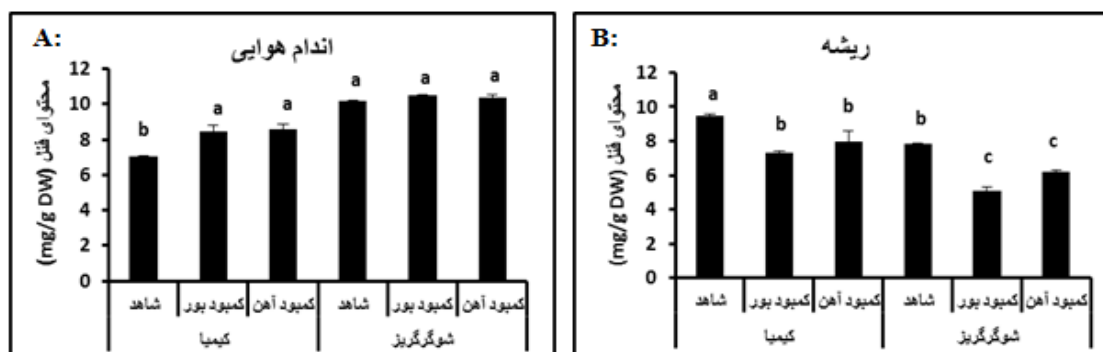
در نمونه‌های شاهد رقم کیمیا، محتوای ترکیبات فنلی ریشه بیشتر از اندام هوایی بود (۹/۴۸ در مقابل ۷/۰۷ میلی‌گرم در هر گرم وزن تر)؛ اما بر اثر تیمارهای کمبود بور و آهن نتایج معکوس به دست آمد؛ به طوری که، اندوخته ترکیبات فنلی ریشه‌ها در مقایسه با شاهد و اندام هوایی کاهش یافت؛ ولی محتوای این ترکیبات در اندام هوایی نسبت به شاهد افزایش یافت؛ همان‌طور که در شکل‌های ۴-A و B مشاهده می‌شود، پس از اعمال تیمارهای کمبود بور و آهن محتوای این ترکیبات در اندام هوایی نسبت به شاهد به ترتیب ۱۹/۵ و ۲۱/۲ درصد افزایش و در ریشه به ترتیب ۲۲/۹ و ۱۶/۰۹ درصد کاهش یافت.

مقایسه فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در تنش‌های کمبود بور و آهن نشان می‌دهد، میانگین فعالیت این آنزیم در رقم شوگرگریز بیشتر از رقم کیمیا بود (شکل ۵-A). بیشترین فعالیت آنزیم در اندام هوایی رقم شوگرگریز (گیاهچه‌های شاهد و تیمار شده با کمبود بور) مشاهده شد و کمترین میزان فعالیت آنزیم در نمونه‌های رقم کیمیا دیده شد. فعالیت آنزیم یادشده در ریشه رقم کیمیا بر اثر

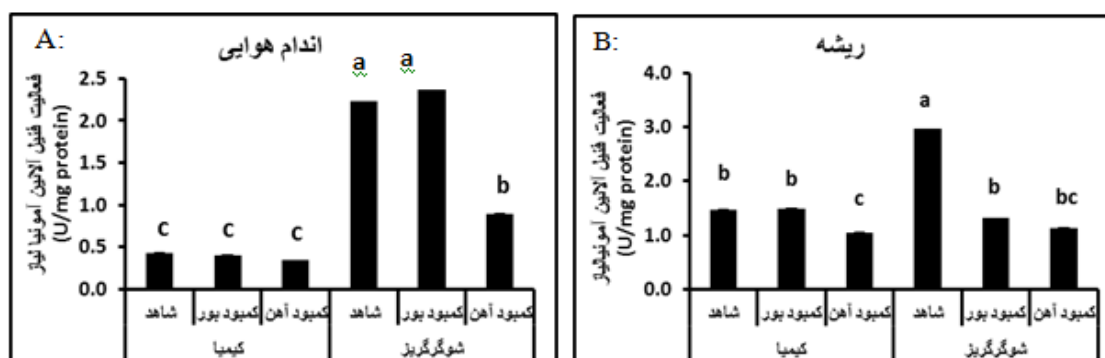
بررسی تغییر محتوای ترکیبات فنلی و فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز: تجزیه واریانس
 دوطرفه داده‌های حاصل از سنجش محتوای ترکیبات فنلی در اندام هوایی و زیرزمینی سورگوم نشان داد، پس از اعمال تیمار کمبود عناصر، میانگین محتوای ترکیبات فنلی و فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز گیاهچه‌ها بر اثر عوامل رقم، اندام و تیمار به تنهایی و آثار متقابل آنها تفاوت معنی‌داری در سطح $p < 0.05$ نشان داد (جدول ۲).
 سنجش محتوای ترکیبات فنلی در رقم کیمیا و شوگرگریز، تفاوت شاخصی بین میانگین محتوای فنل کل ریشه با اندام هوایی نشان داد (شکل‌های ۴-A و B). بیشترین محتوای ترکیبات فنلی در اندام هوایی رقم شوگرگریز در تیمارهای مختلف مشاهده شد؛ در حالی که کمترین محتوای ترکیبات فنلی (۵/۰۸ میلی‌گرم در هر گرم وزن تر) متعلق به ریشه‌های این رقم به‌ویژه در تیمار کمبود بور بود که حدود ۳۵ درصد کاهش نسبت به نمونه شاهد نشان داد. در تیمار کمبود آهن نیز ریشه‌های رقم شوگرگریز حدود ۲۰/۵ درصد از محتوای فنلی خود را از دست دادند.

کمبود بور و آهن به ترتیب ۵۵/۴ و ۶۱/۷ درصد کاهش و در اندام هوایی تیمار شده با کمبود آهن، ۵۹/۹ درصد نسبت به نمونه شاهد کاهش یافت (شکل‌های ۵-A و B).

تیمار کمبود آهن ۲۰/۸ درصد نسبت به نمونه شاهد کاهش یافت. در تیمارهای کمبود عناصر، فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در رقم شوگرگریز به‌طور متمایزی کاهش یافت؛ برای نمونه در ریشه‌ها فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز بر اثر تیمار



شکل ۴- اثر تیمار کمبود عناصر بور و آهن بر محتوای ترکیبات فنلی گیاهچه‌های ۲۱ روزه رقم کیمیا و شوگرگریز- مقادیر، میانگین ۳ تکرار \pm SE هستند. حروف غیر مشترک بیان‌کننده تفاوت معنی‌دار در سطح $p < 0.05$ هستند.



شکل ۵- اثر تیمار کمبود عناصر بور و آهن بر فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز گیاهچه‌های ۲۱ روزه رقم کیمیا و شوگرگریز- مقادیر، میانگین ۳ تکرار \pm SE هستند. حروف غیر مشترک بیان‌کننده تفاوت معنی‌دار در سطح $p < 0.05$ هستند.

چشمگیر نبود و حتی نسبت کلروفیل a/b بین تیمارهای هر دو رقم به استثنای نمونه شاهد شوگرگریز کمابیش در سطح ثابت باقی ماند؛ البته وقتی مقدار این شاخص‌ها با نمونه شاهد هر رقم مقایسه شد، افزایش محتوای کلروفیل a و b رقم کیمیا در دو تیمار مشاهده شد که آسیب فتوسنتزی

بحث

بررسی محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی در اندام هوایی دانه‌رست‌های ۲۱ روزه هر دو رقم نشان داد، باوجود تفاوت معنی‌دار محتوای کلروفیل a در نمونه‌های شاهد دو رقم بررسی‌شده، تفاوت میانگین‌های کلروفیل a و b بین سایر تیمارها

و دیواره‌های سلولی گیاه برای جذب املاح ضروری از جمله آهن نسبت داد. به نظر می‌رسد ذخایر بور و آهن در بذرهاى رقم دانه‌ای کیمیا به اندازه‌ای بود که در شرایط بررسی شده، عامل محدود کننده بیوسنتز رنگیزه‌های کلروفیلی به شمار نمی‌رفت و کاهش رشد طولی سلول‌ها و محدودیت دسترسی به آب، افزایش مختصر این رنگیزه‌ها را نیز نسبت به شاهد باعث شده بود؛ در حالی که اندوخته‌ی بذرهاى رقم علوفه‌ای سورگوم (شوگر گریز) شاید به دلیل داشتن مقدار بور کمتر، نتوانسته است همگام با رشد سریع‌تر این گیاه احتیاجات دانه‌رست‌ها را در مدت طولانی تامین کند؛ به طوری که کاهش مختصری در محتوای کلروفیل a این رقم نسبت به شاهد در تنش بور رخ داده است. آهن در تشکیل پیش‌سازهای مولکول کلروفیل مانند دلتا-آمینولولینیک اسید و پروتوپورفیرین نقش کاتالیزوری دارد (Marschner, 1986). افزایش غلظت کلروفیل در تیمارهای رقم کیمیا می‌تواند به این دلیل باشد که در مرحله دانه‌رستی میزان یون‌های آهن ذخیره‌شده در بذرها این نیاز را برطرف کرده و اثر منفی بر بیوسنتز کلروفیل‌ها و میانگین محتوای آنها نگذاشته است.

به نظر می‌رسد در شرایط کمبود آهن، فروکلاناتازها که در مسیر بیوسنتز گروه‌های هم و سیتوکروم‌ها عمل می‌کنند، فعالیتشان محدود می‌شود و پیش‌سازهای مشترکی که در مسیر بیوسنتز کلروفیل هم مصرف می‌شوند، با مداخله Mg-کلاتاز به سمت تولید انواع کلروفیل‌ها هدایت می‌شوند. این دو آنزیم در نقطه انشعاب مصرف پروتوپورفیرین IX نقش کلیدی دارند و فعالیت آنها

کمتر این رقم را نشان می‌دهد؛ درحالی که کاهش نسبت کلروفیل a/b بر اثر تیمار کمبود بور و آهن در رقم شوگر گریز، بیان‌کننده بروز علائم تنش اکسیداتیو است.

مطابق مشاهدات و بررسی‌های اولیه ما، علائم کمبود بور در ده روز اول جوانه‌زنی و رشد دانه‌رست‌های سورگوم تشخیص داده نشد. تاخیر در بروز آثار کمبود بور را در مرحله دانه‌رستی می‌توان به جذب کارآمد بور از اندوخته بذر نسبت داد. گیاهان، عنصر بور را با سازوکارهای فعال و غیرفعال جذب می‌کنند (Dannel *et al.*, 2002)؛ به علاوه ناقل‌های BOR در شرایط کمبود این عنصر می‌توانند با انتقال فعال با کارایی زیاد، کمبود را در مراحل اولیه رشد گیاه جبران کنند. نخستین ناقل بور به نام BOR1 که در بارگیری این عنصر در آوندهای چوبی دخالت دارد، در غشای پلاسمایی سلول‌های دایره محیطیه *Arabidopsis thaliana* شناسایی شد. این ناقل در شرایط کمبود بور در غشا تجمع می‌یافت (Takano *et al.*, 2002). پژوهش‌های دیگر، کاهش انتقال بور به اندام هوایی را در گیاهان جهش‌یافته *bor1-1* در مقایسه با گیاهان نوع وحشی در کمبود این عنصر نشان دادند که بیان‌کننده فعالیت برون‌شارشی ناقل BOR1 است که خروج بور از سلول‌های دایره محیطیه به سمت آوندهای چوبی ریشه و سپس ترابری آن را به سمت اندام‌های هوایی موجب می‌شود (Takano *et al.*, 2002)؛ بنابراین می‌توان تفاوت دو رقم را از نظر محتوای رنگیزه‌های فتوسنتزی به کارایی این ناقل در فراهم کردن مقدار بور لازم برای رشد اندام‌های هوایی و کمک به حفظ یکپارچگی غشاها

انداخته‌اند، با تعدیل سیالیت غشا و تشکیل سد، از نفوذ مولکول‌های کوچک اکسیژن فعال جلوگیری می‌کند (Berglund *et al.*, 1999). کاروتنوئید با زایل کردن حالت سه‌تایی کلروفیل برانگیخته (Schodel *et al.*, 1999) یا با جاروب کردن حالت یکتایی اکسیژن برانگیخته (گونه بسیار فعال اکسیژن که بیشتر در مرکز واکنش فتوسیستم II تشکیل می‌شود) به از بین رفتن مهار نوری دستگاه فتوسنتزی منجر می‌شود (Polivka and Sundstrom, 2004; Knox and Dodge, 1985). نتایج پژوهش حاضر نیز نشان دادند در تیمارهایی که محتوای کاروتنوئیدها زیاد بود، محتوای کلروفیل نیز متعاقباً افزایش یافت. همین مسئله باعث شد، رقم کیمیا مقاومت بیشتری نشان دهد و محتوای کلروفیل کل آن که در شرایط عادی کمتر بود، در شرایط تنش به رقم دیگر نزدیک شود. در رقم شوگرگریز در تیماری که محتوای کاروتنوئیدها افزایش یافته بود، میزان کلروفیل نیز نزدیک به محتوای این رنگیزه در شاهد حفظ شده بود؛ برعکس در تیمارهایی که محتوای کاروتنوئید کم بود، به نظر می‌رسد تخریب کلروفیل‌ها رخ داده باشد.

بررسی فتوسنتز در گیاهان با اندازه‌گیری تغییر محتوای کربوهیدرات‌ها نیز ممکن است. به‌طور کلی در هر دو رقم، محتوای پلی‌ساکاریدها و قندهای احیاکننده ریشه بیشتر از اندام هوایی بود. صرف‌نظر از نوع تیمارهای کمبود عناصر، محتوای پلی‌ساکاریدهای اندام هوایی گیاهچه‌های رقم کیمیا نسبت به شوگرگریز بیش از دو برابر بود که اثر ژنوتیپ را در این زمینه نشان می‌دهد. شاخص‌ترین تغییرات در رقم شوگرگریز در تنش

بسته به غلظت آهن و منیزیم تغییر می‌کند. نکته مهم این است که بخش زیادی از کلروفیل b از تغییر ساختار شیمیایی کلروفیل a حاصل می‌شود و همان‌طور که در پژوهش حاضر نیز مشاهده شد، در رقم کیمیا که متحمل تر بود، میانگین کلروفیل b تغییراتی مشابه کلروفیل a را نشان داد؛ اما در رقم شوگرگریز که به کمبود عناصر بررسی شده حساس تر بود، محتوای کلروفیل b در تیمار کمبود بور کاهش و در تیمار کمبود آهن افزایش یافت که عملکرد Mg-کلاتاز را در هدایت پیش‌سازها به سمت مسیر بیوسنتز کلروفیل نشان می‌دهد.

در پژوهش حاضر نیز تغییرات محتوای کاروتنوئید تیمارهای مختلف نشان می‌دهند، افزایش کاروتنوئیدها با تعدیل ویژگی‌های فیزیکی بخش چربی غشاها حفاظت غشاهای زیستی را در مقابل آسیب‌های اکسیداتیو باعث شده است. پژوهش‌های اخیر نشان داده‌اند، هسته آنگریز غشاهای زیستی متشکل از اسیدهای چرب با چند پیوند غیراشباع هدف اصلی گونه‌های فعال اکسیژن هستند که ممکن است به‌طور مستقیم به تخریب غشاها منجر شوند. حفاظت در مقابل گونه‌های فعال اکسیژن، یکی از عملکردهای زیستی کاروتنوئیدها است (Gruszecki and Strzalka, 2005). اثر مستقیم رنگیزه‌های کاروتنوئیدی بر ویژگی‌های ساختاری و پویایی غشاها نتیجه برهم‌کنش‌های کاروتنوئید-لیپید و کاهش تنش اکسیداتیو با کاستن حساسیت چربی‌های غشا است (Cogdell and Frank, 1987; Gruszecki and Strzalka, 2005). به نظر می‌رسد، حضور گروه‌های هیدروکسیل در کاروتنوئیدها که در لبه‌های دو لایه لیپیدی لنگر

الکلی (مانیتول و سوربیتول) متصل شود و اجازه انتقال بور با آوند آبکش را فراهم می‌کند. هم‌تافته‌های بور- پلی-أل از شیرۀ آوندهای کرفس (*Apium graveolens*)، جدا و مشخص شدند (Hu *et al.*, 1997)؛ علاوه‌براین، مشاهده شده است گیاهان تراریخت توتون با سطوح افزایش یافته سوربیتول ظرفیت بیشتری برای انتقال بور با آوند آبکش و افزایش تحمل در برابر کمبود بور داشته‌اند (Bellaloui *et al.*, 1999; Brown *et al.*, 1999) با وجود این، انتقال بور با آوند آبکش به‌ویژه در بافت‌های جوان، در گیاهانی که قدرت تولید این نوع کربوهیدرات‌ها را نداشتند نیز گزارش شده است (Matoh and Ochiai, 2005; Stangoulis *et al.*, 2001; Takano *et al.*, 2001)

در رقم شوگرگریز از ارقام علوفه‌ای سورگوم تنش کمبود آهن، محتوای قندهای احیاکننده ریشه را به‌شدت افزایش داد. درباره تغییر محتوای کربوهیدرات‌ها بر اثر کمبود آهن اطلاعات زیادی در دسترس نیستند. این یافته با نتایج Reid و Meier (۱۹۸۲) مطابقت دارد. آنها گزارش کردند میزان کربوهیدرات‌های محلول در سورگوم علوفه‌ای در تنش‌های غیرزیستی مختلف افزایش می‌یابد؛ از سوی دیگر، سایر پژوهش‌ها نشان داده‌اند در شرایط کمبود آهن فعالیت آنزیم‌های کاتالاز، گایاکول پراکسیداز محلول و دیواره‌ای، پلی‌فنل اکسیداز و آسکوربات پراکسیداز ریشه و بخش هوایی کاهش و میزان هیدروژن پراکسید در ریشه و پراکسیداسیون لیپیدها در بخش هوایی افزایش می‌یابد (Kiani Chalmardi *et al.*, 2012; Sun *et al.*, 2016) از این رو می‌توان بخشی از افزایش

کمبود بور دیده شد که محتوای پلی‌ساکاریدها و قندهای احیاکننده ریشه بین ۲ تا ۲/۵ برابر افزایش یافته بود. درباره تیمار کمبود آهن نیز افزایش قندهای احیاکننده در ریشه هر دو رقم مشاهده شد.

گرچه نقش دقیق بور در متابولیسم گیاهی روشن نیست، شواهد موجود نشان می‌دهند این عنصر در انتقال کربوهیدرات‌ها و عملکرد غشاها نقش دارد (Taiz and Zeiger, 2010). Cakmak و Romheld (۱۹۹۷) در گزارشی افزایش قندهای محلول را در گیاهان دچار کمبود بور تایید کرده‌اند. در این گیاهان، افزایش قندهای محلول در ریشه به کاهش بارگیری فرآورده‌های گلیکوزیدی به سمت برگ‌ها نسبت داده شده است. به محض ورود بور به آوندهای چوبی، قندها با جریان تعرق به سمت اندام هوایی انتقال داده می‌شوند (Shelp, 1993)؛ بنابراین، به نظر می‌رسد در تنش کمبود بور سازوکار بارگیری قندها به سمت اندام هوایی مختل می‌شود؛ در نتیجه، تراز قندهای محلول در ریشه افزایش می‌یابد. همچنین ممکن است افزایش قندهای محلول در ریشه به القای پلیمریزاسیون قندهای ساده و افزایش سطح پلی‌ساکاریدها منجر شود؛ علاوه‌براین، بور می‌تواند با آوند آبکش نیز به سمت بافت‌های رویشی و زایشی منتقل شود (Matoh and Ochiai, 2005; Shelp, 1993). سازوکار پیشنهادی برای انتقال بور در آوند آبکش شامل تشکیل هم‌تافته‌های بور-دی-أل است که مولکول‌های انتقالی هستند (Brown and Hu, 1997; Hu *et al.*, 1996). در واقع، بور به آسانی می‌تواند به گروه‌های سیس-هیدروکسیل قندهای

از اعمال تنش کمبود آهن توجیه کند. بررسی تراوش‌های ریشه ذرت کشت شده در شرایط کمبود آهن، آزادشدن مقادیر زیادی از گلو تامات، گلوکز، ربیبیتول و سیترات را اثبات کرد (Carvalhais *et al.*, 2011).

افزایش غلظت ترکیبات فنلی در بافت‌های تیمار شده با تنش کمبود بور به‌ویژه در اندام هوایی گونه‌های گیاهی دارای نیاز بیشتر به بور مانند آفتابگردان گزارش شده است (Marschner, 1995). تشکیل هم‌تافته‌های سیس-دی‌آل بین بور و ترکیبات فنلی نقش مهمی در تجمع این ترکیبات در بافت‌های اندام هوایی دچار کمبود بور ایفا می‌کند (Shelp, 1993). رادیکال‌های فنوکسیل می‌توانند از ترکیبات فنلی در واکنش‌های غیر آنزیمی با آسکوربات تولید شوند. در شرایط فیزیولوژیک معمول، این رادیکال‌ها اثر نامطلوبی ندارند و به‌سرعت به محصولات غیررادیکالی تبدیل می‌شوند. ترکیبات فنلی با گروه‌های هیدروکسیل و کربوکسیل خود قدرت اتصال به مس و آهن را دارند (Jung *et al.*, 2003) و افزایش ترکیبات فنلی در اندام هوایی توان جابه‌جایی آهن متصل به اجزای دیواره سلولی را در گیاهان افزایش می‌دهد (Jin *et al.*, 2008)؛ بنابراین، افزایش ترکیبات فنلی در اندام هوایی ممکن است مقدار انتقال آهن پیوسته در دیواره سلولی را زیاد کند و در نتیجه، آثار کمبود آهن را در اندام‌های جوان گیاه کاهش دهد. این پدیده می‌تواند کاهش نیافتن بیوستنز کلروفیل‌ها را در برگ‌های دانه‌رست ۲۱ روزه سورگوم توجیه کند. نتایج تعدادی از پژوهش‌های علمی نشان داده‌اند کمبود بور نه تنها تغییرات کمی بلکه

قندهای احیاکننده و پلی‌ساکاریدهای دیواره‌ای سورگوم را در شرایط تنش کمبود آهن به اهمیت نقش آنتی‌اکسیدانی آنها و ترکیبات فنلی برای جبران کاهش فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانی نسبت داد.

ترکیبات فنلی به دلیل ساختار محلول در آب و وزن مولکولی کم از جمله ترکیبات آلی مناسب برای تنظیم فشار اسمزی سلول‌ها در تنش‌های محیطی هستند که می‌توانند در پاک کردن رادیکال‌های آزاد نیز نقش داشته باشند (Chishaki and Horiguchi, 1997). به نظر می‌رسد قبل از اینکه تجمع ترکیبات فنلی بر اثر کمبود بور رخ بدهد، بور در متابولیسم آنها نقش دارد (Blevins and Lukaszewski, 1998). نتایج حاصل از پژوهش حاضر درباره سنجش محتوای ترکیبات فنلی در تیمارهای کمبود بور و آهن نشان دادند در اندام هوایی گیاهچه‌های رقم کیمیا مقدار این مواد افزایش و در ریشه‌ها نسبت به شاهد کاهش یافته بود. در ریشه دانه‌رست‌های رقم شوگرگریز نیز نتایج مشابهی درباره کاهش محتوای ترکیبات فنلی پس از اعمال تنش کمبود عناصر حاصل شد. کمبود عناصر غذایی معمولاً افزایش غلظت ترکیبات فنلی را در بافت‌های گیاهی باعث می‌شود (Lin *et al.*, 2010; Widodo *et al.*, 2011). گزارش شده است ترکیبات فنلی به مقدار زیادی از ریشه‌های گیاهان دچار تنش کمبود آهن در مقایسه با گیاهان دارای تغذیه آهن کافی ترشح می‌شوند که به استفاده و واژگردی (turn over) آهن آپوپلاستی در ریشه‌ها مربوط می‌شود (Jin *et al.*, 2007). این پدیده می‌تواند کاهش محتوای ترکیبات فنلی ریشه را پس

برعکس، محتوای قندهای احیاکننده ریشه در این رقم به‌طورمعنی‌داری افزایش یافت. در هر دو رقم فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در اندام هوایی در تنش کمبود بور همگام با محتوای ترکیبات فنلی این اندام‌ها اندکی بیشتر از شاهد شده بود. به نظر می‌رسد همبستگی مثبتی بین فعالیت آنزیم و محتوای ترکیبات فنلی در اندام هوایی و ریشه‌ها وجود دارد که نشان می‌دهد بور و آهن در بیوستت ترکیبات فنلی به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم نقش دارند.

شواهد موجود بیان‌کننده آنست که بور، یکی از مواد مغذی برای گیاه، می‌تواند در متابولیسم و ذخیره کردن ترکیبات فنلی در گیاهان آوندی نقش موثر داشته باشد و تجمع ترکیبات فنلی را با تحریک فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز سبب شود (Camacho-Cristóbal *et al.*, 2002; Ruiz *et al.*, 1998; Cakmak *et al.*, 1995). فنیل آلانین آمونیا لیاز دآمیناسیون L- فنیل آلانین به ترانس- سینامیک اسید (پیش‌ساز ترکیبات پلی‌فنلی) را کاتالیز می‌کند (Vogt, 2010). ترکیبات فنیل پروپانوییدی نه تنها عملکردهای گوناگون نموی گیاه را تکمیل می‌کنند، بلکه در حفاظت گیاه در برابر تنش‌های زیستی و غیرزیستی نیز دخالت می‌کنند؛ بنابراین، به نظر می‌رسد کاهش فعالیت این آنزیم در تنش‌های بررسی شده به‌ویژه در ریشه رقم شوگرگریز پاسخی با هدف تغییر متابولیسم گیاه برای تولید متابولیت‌های کلیدی‌تر در اندام هوایی است. بیوستت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز و تجمع ساختارهای فنیل پروپانوییدی در برابر حمله عوامل بیماری‌زا از جمله ویروس‌ها، جراحت بافت، اشعه

تغییرات کیفی را در گروه‌های فنلی ذخیره‌شده در گیاهان القا می‌کند (Camacho-Cristóbal *et al.*, 2002, 2004; Karioti *et al.*, 2006). مسیر فنیل پروپانویدها مسئول بیوستت طیف وسیعی از متابولیت‌های ثانویه مانند استرهای فنلی، کومارین‌ها، فلاونوئیدها و لیگنین‌ها هستند. همه این ترکیبات از ترانس سینامیک اسید و با تنظیم فعالیت آنزیم کلیدی فنیل آلانین آمونیا لیاز به وجود می‌آیند. بور در تغییر غلظت و متابولیسم این ترکیبات دخالت دارد. پژوهش‌های Camacho-Cristóbal و همکاران (۲۰۰۲) نشان دادند در نتیجه تنش کمبود بور محتوای ترکیبات فنلی و فعالیت دو آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز و پلی‌فنل اکسیداز (PPO) در توتون افزایش می‌یابد. عملکرد پلی‌فنل اکسیداز به اکسیداسیون ترکیبات فنلی به کوئینون‌ها منجر می‌شود و به‌دنبال آن تولید گونه‌های خطرناک اکسیژن فعال بیشتر می‌شود و مشکلاتی را برای سلول‌های گیاهی ایجاد می‌کند. کمبود بور می‌تواند تجمع هم‌تافته‌های پلی‌آمین- فنل را باعث شود که در شرایط ذخیره کافی بور تشخیص داده نشده‌اند. افزایش تجمع پلی‌آمین‌ها در گیاهان توتون دچار کمبود بور گزارش شده است (Camacho-Cristóbal *et al.*, 2005).

در دو تنش بررسی شده، محتوای ترکیبات فنلی در اندام‌های هوایی سورگوم بیشتر از ریشه بود و در رقم شوگرگریز محتوای این ترکیبات در ریشه به‌شدت افت پیدا کرد. فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز نیز در ریشه رقم شوگرگریز در تیمار کمبود آهن و بور متناسب با میانگین محتوای ترکیبات فنلی نسبت به شاهد کاهش یافت؛

احیاکننده در ریشه می‌تواند راهکاری برای پاک کردن رادیکال‌های آزاد و کاهش تنش اکسیداتیو ناشی از کمبود عناصر بررسی شده باشد. کاهش محتوای ترکیبات فنلی در ریشه از یک سو با کاهش فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز توجیه‌پذیر است و از سوی دیگر ممکن است از سازوکاری مقاومتی در گیاهان ناشی شود که در آن، ترکیبات فنلی از ریشه به ریزوسفر ترشح می‌شوند و با کلات کردن یون‌های آهن، دسترسی این عنصر را برای گیاه تسهیل می‌کنند. در اندام هوایی افزایش محتوای ترکیبات فنلی نسبت به بافت ریشه می‌تواند نقش این ترکیبات را در تنظیم اسمزی و پاک کردن رادیکال‌های آزاد نشان دهد. در رقم کیمیا فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در ریشه و اندام هوایی تیمارشده با کمبود بور کاهش نیافت و در ریشه، بین فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز و سنتز ترکیبات فنلی همبستگی مثبتی مشاهده شد که بیان‌کننده مشارکت این ترکیبات در پاسخ‌های دفاعی گیاه است.

سپاسگزاری

همه آزمایش‌ها در آزمایشگاه فیزیولوژی گیاهی دانشگاه الزهرا انجام شده‌اند. نگارندگان مقاله بر خود لازم می‌دانند، از دانشکده علوم زیستی و معاونت محترم پژوهشی دانشگاه الزهرا به دلیل همکاری در انجام پژوهش حاضر، سپاسگزاری کنند.

References

Abadía, J., López-Millán, A. F., Rombolá, A. and Abadía, A. (2002) Organic acids and Fe deficiency: a review. *Plant Soil* 241: 75–86.

UV، دماهای پایین و کمبود مواد غذایی در اندام هوایی گیاهان گزارش شده‌اند (Kovaeik *et al.*, 2007; Ritter and Schulz, 2004; Gholizadeh *et al.*, 2004). گزارش شده است فعالیت آنزیم فنیل آلانین آمونیا لیاز در برگ‌های توتون در شرایط کمبود بور افزایش می‌یابد (Camacho-Cristóbal *et al.*, 2002).

جمع‌بندی

دامنه بروز علائم کمبود عناصر بسته به سن، سرعت تحرک عنصر و ژنتیک گیاه تغییر می‌کند. دانه‌رست‌های دو رقم سورگوم در مراحل اولیه رشد به دلیل برخورداری از اندوخته موجود در بذر توانایی کاهش آثار تنش کمبود عناصر را داشتند؛ به طوری که در نتیجه واژگردی عناصر، بیوسنتز کلروفیل‌ها و فتوسنتز در حد کفایت انجام شدند؛ بنابراین، افزودن کود به مزارعی که دچار کمبود این دو عنصر هستند، بهتر است یک ماه پس از کشت یا قبل از ورود به دوره زایشی انجام شود. افزایش سنتز کاروتنوئیدها در تیمار کمبود آهن و بور محافظت دستگاه فتوسنتزی سورگوم را موجب شد؛ به همین دلیل، بیوسنتز و ذخیره کردن انواع کربوهیدرات‌ها در دوره اولیه رشد به خوبی انجام شد؛ تاجایی که افزایش محتوای فنل‌های احیاکننده در ریشه سورگوم در تنش کمبود بور و آهن بدون کاهش محسوس در مقدار پلی‌ساکاریدهای آن مشاهده شد. به نظر می‌رسد ترکیبات یادشده نقش تنظیم‌کننده‌های اسمزی ریشه را ایفا می‌کنند و با اتصال به عنصر بور به ترابری آن در آوندهای چوبی برای هدایت به سمت اندام هوایی نیز کمک می‌کنند؛ به علاوه، افزایش محتوای فنل‌های

- Ahmadpour, M. (2013) The role of iron in plant and deficiency symptoms. Retrieved from <http://www.iransoils.ir/?p=470>. On: 1 July 2016.
- Bellaloui, N., Brown, P. H. and Dandekar, A. M. (1999) Manipulation of *in vivo* sorbitol production alters boron uptake and transport in tobacco. *Plant Physiology* 119: 735–741.
- Berglund, A. H., Nilsson, R. and Liljenberg, C. (1999) Permeability of large unilamellar digalactosyldiacylglycerol vesicles for protons and glucose-influence of α -tocopherol, β -carotene, zeaxanthin and cholesterol. *Plant Physiology and Biochemistry* 37: 179-186.
- Blevins, D. G. and Lukaszewski, K. M. (1998) Boron in plant structure and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49: 481-500.
- Brown, P. H., Bellaloui, N., Hu, H. and Dandekar, A. (1999) Transgenically enhanced sorbitol synthesis facilitates phloem boron transport and increases tolerance of tobacco to boron deficiency. *Plant Physiology* 119(1): 17-20.
- Brown, P. H., Bellaloui, N., Winner, M. A., Bassil, E. S., Ruiz, J., Hu, H., Pfeffer, H., Dannel, F. and Römheld, V. (2002) Boron in plant biology. *Plant Biology* 4: 205-223.
- Brown, P. H. and Hu, H. (1996) Phloem mobility of boron is species dependent: Evidence for phloem mobility in sorbitol rich species. *Annals of Botany* 77: 497–505.
- Cakmak, I., Kurz, H. and Marschner, H. (1995) Short-term effects of boron, germanium and high light intensity on membrane permeability in boron deficient leaves of sunflower. *Plant Physiology* 95: 11–18.
- Cakmak, I. and Romheld, V. (1997) Boron deficiency-induced impairments of cellular functions in plants. *Plant Soil* 193: 71-83.
- Camacho-Cristóbal, J. J., Lunar, L., Lafont, F., Baumert, A. and González-Fontes, A. (2004) Boron deficiency causes accumulation of chlorogenic acid and caffeoyl polyamine conjugates in tobacco leaves. *Journal of Plant Physiology* 162: 879-882.
- Camacho-Cristóbal, J. J., Maldonado, J. M. and González-Fontes, A. (2005) Boron deficiency increases putrescine levels in tobacco plants. *Journal of Plant Physiology* 162: 921–928.
- Camacho-Cristóbal, J. J., Anzellotti, D. and González-Fontes, A. (2002) Changes in phenolic metabolism of tobacco plants during short-term boron deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry* 40: 997-1002.
- Carvalhais, L. C., Dennis, P. G., Fedoseyenko, D., Hajirezaei, M. R., Borriss, R. and Von Wirén, N. (2011) Root exudation of sugars, amino acids and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 174: 3–11.
- Chishaki, N. and Horiguchi, T. (1997) Responses of secondary metabolism to nutrient deficiency. *Soil Science and Plant Nutrition* 43: 987–991.
- Cogdell, R. J. and Frank, H. A. (1987) How carotenoids function in photosynthetic bacteria. *Biochimistry and Biophysic Acta* 895: 63-79.
- Dannel, F., Pfeffer, H. and Römheld, V. (2002) Update on boron in higher plant-uptake, primary translocation and compartmentation. *Plant Biology* 4: 193–204.
- DuBois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P. A. and Smith, F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry* 28: 350-356.
- Eide, D., Broderius, M., Fett, J. and

- Guerinot, M. L. (1996) A novel iron regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast. In: Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 93(11): 5624–5628.
- Gholami, H. and Amir Sadegi, M. (2016) Why sorghum? *Moravej* 1395(154): 70-75 (in Persian).
- Gholizadeh, A., Kumar, M., Balasubramanyam, A., Sharma, S., Narval, S., Lodha, M. L. and Kapoor, H. C. (2004) Antioxidant activity of antiviral proteins from *Celosia cristata* L. *Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology* 13: 13-18.
- Goldbach, H. E., Yu, Q., Wingender, R., Schulz, M., Wimmer, M., Findekle, P. and Baluska, F. (2001) Rapid response reactions of roots to boron deprivation. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 164: 173-181.
- Gruszecki, W. I. and Strzalka, K. (2005) Carotenoids as modulators of lipid membrane physical properties. *Biochimica et Biophysica Acta* 1740: 108-115.
- Hu, H., Penn, S. G., Lebrilla, C. B. and Brown, P. H. (1997) Isolation and characterization of soluble B-complexes in higher plants: The mechanism of phloem mobility of boron. *Plant Physiology* 113: 649–655.
- IRRI, International Rice Research Institute. Retrieved from <http://www.knowledgebank.irri.org/training/fact-sheets/nutrient-management/deficiencies-and-toxicities-fact-sheet/item/boron-deficiency>. On: 18 February 2017.
- Jin, C. W., You, G. Y., He, Y. F., Tang, C., Wu, P. and Zheng, S. J. (2007) Iron deficiency-induced secretion of phenolics facilitates the reutilization of root apoplastic iron in red clover. *Plant Physiology* 144: 278–285.
- Jin, C. W., You, G. Y. and Zheng, S. J. (2008) The iron deficiency-induced phenolics secretion plays multiple important roles in plant iron acquisition underground. *Plant Signaling and Behavior* 3(1): 60-61.
- Jung, C. H., Maeder, V., Funk, F., Frey, B., Sticher, H. and Frosserd, E. (2003) Release of phenols from *Lupinus albus* L. roots exposed to Cu and their possible role in Cu detoxification. *Plant and Soil* 252: 301-309.
- Karioti, A., Chatzopoulou, A., Bilia, A. R., Liakopoulos, G., Stavrianakou, S. and Skaltsa, H. (2006) Novel secoiridoid glucosides in *Olea europaea* leaves suffering from boron deficiency. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry* 70(8): 1898-1903.
- Ke, D. and Saltveit, M. E. (1986) Effects of calcium and auxin on russet spotting and phenylalanine ammonia-lyase activity in iceberg lettuce. *HortScience* 21: 1169-1171.
- Kiani Chalmardi, Z., Abdolzadeh, A. and Sadeghipour, H. R. (2012) Evaluation of the effects of silicon nutrition on alleviation of iron deficiency in rice plants (*Oriza sativa* L.) with emphasis on growth and antioxidant enzymes activity. *Journal of Plant Biology* 4(14): 61-74.
- Knox, J. P. and Dodge, A. D. (1985) Singlet oxygen and plants. *Phytochemistry* 24: 889-896.
- Kobayashi, T., Nishizawa, N. K. and Mori, S. (2006) Molecular analysis of iron-deficient graminaceous plants. In: Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms (Eds. Barton, L. L. and Abada, A.) 395–436. Springer, Dordrecht.
- Kovaeik, J., Klejdus, B., Baekor, M. and Repeak, M. (2007) Phenylalanine ammonia-lyase activity and phenolic compounds accumulation in nitrogen deficient *Matricaria chamomilla* leaf rosettes. *Plant Science* 172(2): 393-399.
- Lichtenthaler, H. K. (1993) Chlorophylls and Carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Method Enzymology* 148: 350-382.

- Lin, Z. H., Chen, L. S., Chen, R. B., Zang, F. Z., Jiang, H. X., Tang, N. and Smith, B. R. (2011) Root release and metabolism of organic acids in tea plants in response to phosphorus supply. *Journal of Plant Physiology* 168: 644-652.
- Marinova, D., Ribarova, F. and Atanassova, M. (2005) Total phenolics and total flavonoids in Bulgarian fruits and vegetables. *Journal of the University of Chemical Technology and Metallurgy* 40(3): 255-260.
- Marschner, H., Römheld, V. and Kissel, M. (1986) Different strategies in higher-plants in mobilization and uptake of iron. *Journal of Plant Nutrition* 9: 695-713.
- Marschner, H. (1986) Mineral nutrition of higher plants. Orlando, Florida, Academic Press.
- Marschner, H. (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd edition, New York, Academic Press.
- Matoh, T. and Ochiai, K. (2005) Distribution and partitioning of newly taken up boron in sunflower. *Plant Soil* 278: 351-360.
- Meier, H. and Reid, J. S. D. (1982) Reserve polysaccharides other than starch in higher plants. In: *Encyclopedia of plant physiology* (Eds. Loewus, F. A. and Tanner, W.) 418-471. Berlin, Springer-Verlag.
- Miwa, K. and Fujiwara, T. (2010) Boron transport in plants: coordinated regulation of transporters. *Annals of Botany* 105: 1103-1108.
- Murashige, T. and Skoog, F. (1962) A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Plant Physiology* 15(3): 473-497.
- Nakagawa, Y., Hanaoka, H., Kobayashi, M., Miyoshi, K., Miwa, K. and Fujiwara, T. (2007) Cell-type specificity of the expression of OsBOR1, a rice efflux boron transporter gene, is regulated in response to boron availability for efficient boron uptake and xylem loading. *Plant Cell* 19: 2624-2635.
- Oliveira, R. H., Milanez, C. R. D., Dallaqua, M. A. M. and Rosolem, C. A. (2006) Boron deficiency inhibits petiole and peduncle cell development and reduces growth of cotton. *Journal of Plant Nutrition* 29: 2035-2048.
- Polivka, T. and Sundstrom, V. (2004) Ultrafast dynamics of carotenoid excited states from solution to natural and artificial systems. *Chemical Reviews* 104: 2021-2071.
- Rajaeian, S., Ehsanpour, A. A. and Toghyani, M. A. (2015) Changes in phenolic compound, TAL, PAL activity of *Nicotiana rustica* triggered by ethanolamine pretreatment under *in vitro* salt stress condition. *Iranian Journal of Plant Biology* 7(26): 1-12.
- Ritter, H. and Schulz, G. E. (2004) Structural bases for the entrance into the phenylpropanoid metabolism catalyzed by phenylalanine ammonia lyase. *Plant Cell* 16: 3426-3436.
- Rosolem, C. A. and Costa, A. (2000) Cotton growth and boron distribution in the plants as affected by temporary deficiency of boron. *Journal of Plant Nutrition* 23: 815-825.
- Ruiz, J. M., Bretones, G., Baghour, M., Ragala, L., Belakbir, A. and Romero, L. (1998) Relationship between boron and phenolic metabolism in *tobacco* leaves. *Phytochemistry* 48(2): 269-272.
- Schmidt, W. (1999) Mechanisms and regulation of reduction based iron uptake in plants. *New Phytologist* 141: 1-26.
- Schodel, R., Irrgang, K. D., Voigt, J. and Renger, G. (1999) Quenching of chlorophyll fluorescence by triplets in solubilized light-harvesting complex II (LHCII). *Biophysical Journal*. 76: 2238-2248.
- Shelp, B. J. (1993) Physiology and biochemistry of boron in plants. In:

- Boron and its role in crop protection (Ed. Gupta, U. C.) 53-85. CRC Press, Boca Raton.
- Sheng, O., Song, S., Peng, S. and Deng, X. (2009) The effects of low boron on growth, gas exchange, boron concentration and distribution of "Newhall" navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two rootstocks. *Scientia Horticulturae* 121: 278-283.
- Somogyi, M. (1952) Note on sugar determination. *Biological Chemistry* 195: 19-23.
- Stangoulis, J. C. R., Brown, P. H., Bellaloui, N., Reid, R. J. and Graham, R. D. (2001) The efficiency of boron utilisation in canola. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 1109-1114.
- Sun, C., Wu, T., Zhai, L., Li, D., Zhang, X., Xu, X., Ma, H., Wang, Y. and Han, Z. (2016) Reactive oxygen species function to mediate the Fe deficiency response in an Fe-efficient apple genotype: an early response mechanism for enhancing reactive oxygen production. *Frontier in Plant Science* 7: 1726.
- Susín, S., Abián, J., Peleato, M. L., Sánchez-Baeza, J., Abadía, A., Gelpí, E. and Abadía, J. (1994) Flavin excretion from roots of iron deficient sugar-beet (*Beta-vulgaris* L). *Planta* 193: 514-519.
- Taiz, L. and Zeiger, E. (2010) *Plant physiology*. 5th edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Takano, J., Noguchi, K., Yasumori, M., Kobayashi, M., Gajdos, Z., Miwa, K., Hayashi, H., Yoneyama, T. and Fujiwara, T. (2002) *Arabidopsis* boron transporter for xylem loading. *Nature* 420: 337-340.
- Takano, J., Yamagami, M., Noguchi, K., Hayashi, H. and Fujiwara, T. (2001) Preferential translocation of boron to young leaves in *Arabidopsis thaliana* regulated by the BOR1 gene. *Soil Science and Plant Nutrition* 47: 345-357.
- Vogt, T. (2010) Phenylpropanoid biosynthesis. *Molecular Plant* 3: 2-20.
- Widodo, B., Broadley, M. R. and Rose, T. (2010) Response to zinc deficiency of two lines with contrasting tolerance is determined by root growth maintenance and organic acid exudation rates and not by zinc-transporter activity. *New Phytologist* 186: 400-414.
- Zhao, D. and Oosterhuis, D. M. (2002) Cotton carbon exchange, nonstructural carbohydrates, and boron distribution in tissues during development of boron deficiency. *Field Crops Research* 78: 75-87.
- Zocchi, G., De Nisi, P., Dell'orto, M. and Espen, L. (2007) Iron deficiency differently affects metabolic responses in soybean roots. *Journal of Experimental Botany* 5: 993-1000.