

ORIGINAL RESEARCH PAPER

Comparative Study of Nitrogen Source Effect on Growth and Xylem Development In Sugar Beet Plant

Abedini*, M.

1. Associate Professor, Department of Biology, Faculty of Basic Sciences, Payame Noor University, Tehran, Iran.

*: Corresponding Author Email: ms.abedini@yahoo.com

Received: 2026/01/01

Accepted: 2026/05/23

Introduction

Nitrogen (N) is an essential macronutrient, playing the principal role in building block for the fundamental biomolecules such as amino acids, proteins, nucleic acids and chlorophyll. In agricultural systems, plants access soil nitrogen in two inorganic forms: nitrate (NO_3^-), and ammonium (NH_4^+). The relative availability of these forms in soil and plant preference for them, significantly influence the plant growth, metabolism and crop yield. Sugar beet (*Beta vulgaris* L.) is recognized as a nitrate-preferring species, but is capable to utilize ammonium. High concentrations of NH_4^+ as the sole nitrogen source is toxic for sugar beet and induce obvious stress. The ammonium toxicity is complicated and directly impacts cellular homeostasis such as cytosolic acidification and ionic imbalance. These alterations can modify the cellular metabolism and promotes structural changes. The aim of this study was to investigate the effects of ammonium and nitrate on growth, xylem development and some biochemical features in sugar beet plant.

Materials and Methods

This study was conducted hydroponically using a completely randomized design with two treatments (nitrate and ammonium, 5 mEq L^{-1}) and eight repetitions for each treatment. Seedlings were grown for 30 days in a growth chamber at $33 \pm 1^\circ\text{C}/22 \pm 1^\circ\text{C}$ (day/night) and 85% relative humidity, with a 16/8 h (light/dark) photoperiod. Nutrient solutions were changed every six days, and pH was adjusted to 6.0 every two days. After harvesting, the growth parameters and some biochemical features such as chlorophyll content, soluble and insoluble sugar concentrations, lignin content of hypocotyls and total protein were assayed by spectrophotometric methods. The extension of xylem tissue was measured in plants by preparing the microscopic sections. The means were compared using Tukey's test at a probability level of 5%.

Results and discussion

Ammonium application as the sole nitrogen source strongly inhibited the growth of sugar beet plants. The fresh and dry weights of plants, root and shoot heights and leaves numbers and area were significantly decreased by ammonium. Although ammonium is a direct source for N, its exclusive usage severely inhibits sugar beet growth. This stunting is likely due to the high energetic cost of ammonium detoxification and diverting photosynthates from growth pathway. Mechanistically, ammonium stress induces elevated putrescine, altered phytohormone signaling (e.g., increased ethylene and suppressed auxin transport via AUX1/PIN2), and the induction of lignin biosynthesis. These changes reduce cell wall flexibility and cause the growth limitations. Significantly, the soluble and non-soluble sugars contents were lower, but the total protein was higher in shoot of plants received ammonium. The reduced levels of sugars indicate limitations in carbon allocation, which is consistent with earlier studies suggesting that ammonium nutrition can disturb carbohydrate metabolism. In contrast, the increase in total protein of shoots may reflect enhanced nitrogen assimilation under ammonium supply. The chlorophyll content of sugar beet plants did not affect by nitrogen source. Ammonium significantly increased the lignin content by induction of peroxidase enzyme activity. It has been reported that ammonium can stimulate lignin biosynthesis by induction of relative enzymes. Lignin accumulation could explain the observed growth inhibition due to decreased wall flexibility. Microscopic studies revealed that ammonium had obviously caused xylem tissue development in hypocotyl region. Under ammonium nutrition, increased lignin biosynthesis diverts carbon flux from primary carbohydrate metabolism. As a consequence, carbon skeletons that would normally be used for sugar and starch biosynthesis are channeled into the phenylpropanoid pathway, leading to greater lignification and lower soluble sugar accumulation in plants.

Conclusion

According to results, this study demonstrates that utilizing ammonium as the sole nitrogen source in *Beta vulgaris* (sugar beet) plants, imposes numerous significant physiological and structural constraints. Reduced sugar accumulation, increased lignification and alterations in xylem development, cooperatively inhibit overall plant growth.

Keywords: Ammonium, peroxidase, xylem, lignin, nitrate.

Citations: Abedini, M.. (2026). Comparative Study of Nitrogen Source Effect on Growth and Xylem Development In Sugar Beet Plant. *Plant Production Technology*, 26(1), 75-84.

[https://doi.org/ 10.22084/ppt.2026.32141.2182](https://doi.org/10.22084/ppt.2026.32141.2182)

© 2022 The Author(s). Bu- Ali Sina University Publication. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Online ISSN: 2476-5651

Print ISSN: 2476-6321

بررسی مقایسه‌ای تأثیر منبع نیتروژن روی رشد و توسعه آوندهای چوبی در گیاه چغندر قند

Comparative Study of Nitrogen Source Effect on Growth and Xylem Development In Sugar Beet Plant

معصومه عابدینی*

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱۰/۱۱ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۳/۰۲

(مقاله پژوهشی)

چکیده

در این تحقیق تأثیر آمونیوم به عنوان منبع نیتروژن روی برخی از پارامترهای رشدی، توسعه بافت گزیلیم، مقدار لیگنین، فعالیت آنزیم پراکسیداز، مقدار قندها و پروتئین‌ها و رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاه چغندر قند در شرایط هیدروپونیک مورد بررسی قرار گرفت. نتایج به دست آمده نشان داد که رشد گیاه چغندر قند به شدت توسط آمونیوم مهار می‌شود، به طوری که کاهش ۶۹ درصدی در وزن خشک هیپوکوتیل در تغذیه آمونیومی مشاهده شد. مقدار قندهای محلول و نامحلول در گیاهان تغذیه شده با آمونیوم به طور معنی دار کمتر از گیاهان تغذیه شده با نترات بود، کاهش مقدار قندهای محلول ۴۳/۵ و قندهای نامحلول ۳۳ درصد در هیپوکوتیل محاسبه شد. برخلاف قندها، مقدار پروتئین محلول کل اندام هوایی در گیاهان رشد کرده در حضور آمونیوم بیشتر بود. دانه‌رست‌های تغذیه شده با آمونیوم دارای بافت گزیلیمی توسعه یافته‌تری در مقایسه با دانه‌رست‌های تغذیه شده با نترات بودند. همچنین آمونیوم باعث افزایش ۳۶/۵ درصدی مقدار لیگنین شد که احتمالاً ناشی از تحریک فعالیت پراکسیدازها می‌باشد. لیگنین با کاهش قابلیت انعطاف دیواره‌ها می‌تواند در مهار رشد نقش داشته باشد.

واژه‌های کلیدی: آمونیوم، پراکسیداز، گزیلیم، لیگنین، نترات.

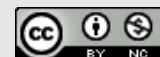
ارجاع به مقاله: عابدینی، م. (۱۴۰۵). بررسی مقایسه‌ای تأثیر منبع نیتروژن روی رشد و توسعه آوندهای چوبی در گیاه چغندر قند، مجله فناوری تولیدات گیاهی، ۲۶(۱)، ۷۵-۸۴.

<https://doi.org/10.22084/ppt.2026.32141.2182/>

حق نشر متعلق به نویسنده (گان) است و نویسنده تحت مجوز Commons Creative License

Attribution (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>) به مجله اجازه می‌دهد مقاله‌ی چاپ شده را در

سامانه به اشتراک بگذارد، منوط بر اینکه حقوق مؤلف اثر حفظ و به انتشار اولیه مقاله در این مجله اشاره شود.



شاپا چاپی: ۶۳۲۱-۲۴۷۶

شاپا الکترونیکی: ۵۶۵۱-۲۴۷۶

۱. دانشیار گروه زیست شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران.

* نویسنده مسئول Email: ms.abedini@yahoo.com

۱. مقدمه

نیتروژن یکی از مهم‌ترین عناصر ضروری برای رشد گیاهان می‌باشد که در ساختار ترکیبات مختلفی مانند پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک، کلروفیل، ترکیبات ثانویه و... وارد می‌شود. کمبود، زیادی و یا عدم‌فراهمی اشکال مناسب برای جذب این عنصر باعث تغییرات قابل‌توجه در متابولیسم گیاه می‌شود. نیتروژن به دو شکل نیترات و آمونیوم توسط گیاهان جذب می‌شود. اگرچه استفاده از نیترات در مقایسه با آمونیوم به‌علت فرایند احیاء به مصرف انرژی بیشتری نیاز دارد (Rothstein and Cregg, 2005) ولی بیشتر گیاهان مانند چغندر قند شکل نیتراتی نیتروژن را در محیط کشت ترجیح می‌دهند (Munekata et al., 2021) و استفاده از آمونیوم به‌عنوان تنها منبع نیتروژنی در غلظت‌های بالا باعث ایجاد مسمومیت و مهار رشد آنها می‌شود (Cheng and Wu, 2011; Li et al., 2013; Chen et al., 2020). آستانه تحمل آمونیوم در گیاهان متفاوت هست. بعضی از گیاهان زراعی مانند چغندر قند و سیب زمینی حساسیت زیادی به آمونیوم نشان می‌دهند، درحالی‌که بعضی دیگر مانند برنج، بلوبری و پیاز مقاومت بالایی نشان می‌دهند (Britto and Kronzucker, 2013). علائم حساسیت آمونیوم شامل کاهش رشد گیاه، تغییر ساختار ریشه، کاهش نسبت ریشه/اندام هوایی، کلروزه شدن برگ‌ها، مهار جذب کاتیون‌ها که منجر به عدم تعادل یونی می‌شود، مهار تنفس ریشه و تحریک تنفس نوری، میانکشی با مسیرهای فتوسنتزی، اختلال در هموستازی هورمونی، اسیدی شدن محیط بیرون و قلیایی شدن داخل سلول‌ها و تنش اکسیداتیو می‌باشد (Steban et al., 2016).

لیگنین بعد از سلولز فراوان‌ترین بیوپلیمر در گیاهان آوندی می‌باشد و به‌طور عمده در بافت‌های آوندی و نگهدارنده وجود دارد. لیگنینی شدن دیواره‌ها بخشی از فرایند طبیعی رشد می‌باشد ولی القاء این پدیده تحت تأثیر عوامل محیطی مختلف از قبیل تنش‌های زیستی و غیرزیستی گزارش شده است (Han et al., 2022). لیگنین دارای ساختار سه بعدی می‌باشد که از پلیمریزه شدن رادیکال‌های آزاد الکل‌های فنیل پروپانوییدی در دیواره سلول‌ها تشکیل می‌شود. الکل‌های فنیل پروپانوییدی در دیواره‌های سلولی در یک فرایند آنزیمی دهیدروژناسیون که توسط پراکسیدازها کاتالیز می‌شود به رادیکال‌های آزاد تبدیل

شده و در ساختار لیگنین وارد می‌شوند (Li and Chapple, 2010).

چغندر قند یکی از مهم‌ترین منابع گیاهی برای تأمین قند و شکر در دنیا محسوب می‌شود. ایران از نظر تولید این محصول جایگاه چهاردهم را در سطح جهان دارد که حدود ۱/۷٪ کل شکر تولیدی جهان را شامل می‌شود (Soltanpanahi et al., 2013). همچنین، این گیاه به‌عنوان یک منبع غذایی با ارزش برای تغذیه دام محسوب می‌شود، به‌طوری‌که علاوه بر برگ‌ها، تفاله و ملاس آن نیز مورد استفاده قرار می‌گیرد. اندام اصلی ذخیره کننده ساکارز در گیاه چغندر قند منطقه زیرپیه می‌باشد. افزایش بیوستز لیگنین در هیپوکوتیل علاوه بر این‌که روی کمیت و کیفیت فراورده اصلی و محصولات جانبی دارای اثر نامطلوب می‌باشد

(Studer et al., 2011; Scullin et al., 2015; Wang et al., 2023; al., 2023)، باعث کاهش قابلیت هضم تفاله توسط دام نیز می‌شود (Jung and Vogel, 1986; Fadel et al., 2000). اگرچه اثرات کلی آمونیوم در مهار رشد و کاهش قندهای محلول و افت بازده ریشه ذخیره‌ای در گیاه چغندر قند شناخته شده است (اما مطالعات آناتومیکی (تغییرات گزیرم) و بیوشیمیایی مانند انحراف جریان کربن از مسیر بیوستزی قندها به طرف لیگنین در چغندر قند به‌طور کمی بررسی نشده است. این تحقیق با هدف بررسی تأثیر آمونیوم به‌عنوان تنها منبع نیتروژن روی تعدادی از پارامترهای رشدی و بیوشیمیایی گیاه چغندر قند و چگونگی عملکرد آن در کاهش رشد گیاه انجام گرفته است.

۲. مواد و روش‌ها

۲-۱. شرایط کشت و نگهداری گیاهان

بذور چغندر قند *Beta vulgaris* var. BR1 L. از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج تهیه شد و پس از جوانه‌زنی و ده روز پیش تیمار در تشتک حاوی هوگلند ۵۰٪ به محیط کشت اصلی انتقال داده شدند. محیط کشت اصلی هر دانه‌رست یک گلدان یک لیتری حاوی محلول هوگلند کامل با غلظت نیتروژن پنج میلی‌اکی‌والان در لیتر بود که هشت گلدان آن را به شکل نیترات کلسیم و هشت گلدان به شکل کلرید آمونیوم دریافت کردند (جدول ۱). دانه‌رست‌ها در یک

گلدان‌های دریافت کننده آمونیوم) یا قلیایی شدن (گلدان‌های دریافت کننده نیترات) محیط با استفاده از محلول هیدروکسید پتاسیم و اسید کلریدریک انجام گرفت. بعد از برداشت چهار گلدان از هر تیمار برای سنجش پارامترهای رشدی و چهار گلدان برای سنجش پارامترهای بیوشیمیایی مورد استفاده قرار گرفتند.

اتفاک کشت با حداکثر دمای روزانه 33 ± 1 و حداقل دمای شبانه 22 ± 1 درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۸۵٪ به مدت ۳۰ روز نگهداری شدند. طول دوره روشنائی و تاریکی به ترتیب ۱۶ و ۸ ساعت تنظیم گردید. تعویض محلول غذایی گلدان‌ها هر شش روز یکبار و تنظیم pH محلول غذایی آن‌ها روی ۶ هر دو روز یکبار به طور مداوم به منظور جلوگیری از اسیدی شدن

Table 1: The concentration of macro-elements in sugar beet culture medium.

Concentration (meq.L ⁻¹)						
MgSO ₄	K ₂ SO ₄	KH ₂ PO ₄	CaCl ₂	Ca(NO ₃) ₂	NH ₄ Cl	salt
2	1.5	1	2.5	2.5	-	Nitrate
2	1.5	1	5	-	5	Ammonium

گیری شد. در نهایت فعالیت آنزیم براساس ظریب خاموشی تتراگایاکول ($2676 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$) بر حسب واحد میکرومول تتراگایاکول در دقیقه در گرم پروتئین محاسبه شد.

۲-۴. مطالعه بافت گزیلم در منطقه زیرلپه

برش‌های نازک با ضخامت تقریبی ۳۵ میکرومتر از منطقه زیر لپه توسط تیغ تهیه و پس از آماده‌سازی برای مطالعات میکروسکوپی با محلول رنگ‌آمیزی کارمن و سبزمیل رنگ‌آمیزی شدند (Gahan, 1984) و توسط میکروسکپ نوری المپوس مدل CX-21 مورد مطالعه قرار گرفتند. اندازه‌گیری سطح بافت گزیلمی در مقاطع میکروسکوپی با استفاده از پلانیمتر دیجیتالی Kuizumi مدل Placom, kp-90 انجام گرفت.

۲-۵. سنجش لیگنین

برای سنجش مقدار لیگنین سنتز شده در منطقه زیر لپه روی ۱ ماده خشک ۲۵ ml اسید سولفوریک ۲۵ نرمال ریخته شد که باعث حل شدن ترکیبات اطراف لیگنین و آزاد شدن آن می‌شود، سپس از پرمنگنات پتاسیم ۰/۱ نرمال برای اکسید کردن لیگنین استفاده شد. مقدار پرمنگنات پتاسیم مصرف شده برای اکسید کردن لیگنین، توسط تیتراسیون با تیوسولفات سدیم و طبق رابطه زیر محاسبه گردید (Bose et al., 1998).

۲-۲. اندازه‌گیری غلظت کلروفیل

اندازه‌گیری غلظت کلروفیل در برگ‌ها به روش موران انجام گرفت (Moran, 1982) و با واحد میلی‌گرم در گرم وزن تر محاسبه شد.

۳-۲. بررسی کیفی و کمی فعالیت آنزیم پراکسیداز در منطقه زیرلپه

بررسی کیفی و کمی فعالیت آنزیم پراکسیداز براساس آزمایش تبدیل گایاکول به تتراگایاکول در حضور پراکسید هیدروژن انجام گرفت (Chance and Machly, 1955). برای بررسی کیفی برش‌های نازک از منطقه زیرلپه تهیه و پس از آغشته شدن به گایاکول در یک پتری حاوی چند قطره پراکسید هیدروژن ۳٪ قرار داده شدند. شدت رنگ قرمز خرمایی ایجاد شده، که ناشی از تشکیل تتراگایاکول در حضور پراکسید هیدروژن و گایاکول توسط آنزیم پراکسیداز می‌باشد، به عنوان معیاری از فعالیت آنزیم در منطقه مورد بررسی قرار گرفت. برای سنجش کمی فعالیت آنزیم، عصاره آنزیمی از منطقه زیرلپه در بافر فسفات پتاسیم با غلظت ۱۰ میلی‌مول (mM) و pH=۷ تهیه و به مدت ۱۰ دقیقه در ۱۰۰۰۰ سانتیفرز گردید. سنجش فعالیت آنزیم در بافر فسفات پتاسیم ۱۰ mM حاوی پراکسید هیدروژن ۵ mM و گایاکول ۴ mM به انجام رسید. واکنش با افزودن عصاره آنزیمی در ۲۵ درجه سانتی‌گراد آغاز شد و جذب نمونه‌ها به مدت سه دقیقه در طول موج ۴۷۰ nm توسط دستگاه اسپکتروفتومتر Shimadzu اندازه

عابدینی: بررسی مقایسه‌ای تأثیر منبع نیتروژن روی رشد و توسعه...

حجم پرمنگنات تیترا شده با تیوسولفات - کل پرمنگنات استفاده شده = حجم پرمنگنات پتاسیم مصرف شده برای اکسیداسون لیگنین

پس از محاسبه عدد کاپا (Jančíková and Jablonský, 2022) که مقدار پرمنگنات پتاسیم ۰/۰۲ M مصرف شده برای اکسید کردن لیگنین در یک گرم نمونه می‌باشد، مقدار لیگنین نمونه طبق رابطه مقابل محاسبه شد: عدد کاپا $\times 0.13 =$ مقدار لیگنین

۶-۲. اندازه‌گیری قندهای محلول و نامحلول

اندازه‌گیری قندها به روش فنل - اسیدسولفوریک انجام گرفت (Dubois et al., 1956). استخراج قندهای محلول توسط اتانل ۸۰٪ انجام گرفت و محلول حاصل از صافی برای اندازه‌گیری قندهای محلول استفاده شد. کاغذ صافی حاوی قندهای نامحلول نیز پس از خشک شدن، به مدت پانزده دقیقه در آب مقطر جوشانده شد. محلول‌های قندی به دست آمده با ۲ ml هیدروکسیدباریم ۲ mM و ۲ ml سولفات روی ۵٪ مخلوط و به مدت ۱۰ دقیقه در ۳۰۰۰ g سانتیفریژ شد. به هر کدام از نمونه‌ها ۱ ml محلول فنل ۵٪ و ۵ ml اسیدسولفوریک غلیظ اضافه شد و پس از ۳۰ دقیقه در طول موج ۴۸۵ nm جذب آنها خوانده شد. غلظت قند با استفاده از محلول‌های استاندارد گلوکز و با واحد میلی گرم در گرم وزن خشک محاسبه شد.

۷-۲. سنجش پروتئین محلول کل

سنجش پروتئین محلول کل به روش فولین-لوری انجام گرفت (Lowry et al., 1951). غلظت پروتئین نمونه‌ها با استفاده از محلول‌های استاندارد آلومین و با واحد میلی گرم در گرم وزن تر محاسبه شد.

۲-۸. بررسی‌های آماری

آزمایش به صورت هیدروپونیک و در قالب یک طرح کاملاً تصادفی با هشت تکرار برای هر تیمار انجام گرفت. مقایسه میانگین‌ها با استفاده از نرم افزار Sigma stat و با استفاده از آزمون توکی (Tukey) در سطح احتمال پنج درصد انجام گرفت.

۳. نتایج و بحث

۱-۳. شاخص‌های رشدی

رشد چغندر قند از نوع منبع نیتروژنی به شدت متأثر بود، به طوری که وزن تر و وزن خشک اندام هوایی، ریشه و زیرپه (جدول ۲)، همچنین تعداد و سطح برگ‌ها، طول ریشه و زیرپه و قطر زیرپه (جدول ۳) در محیط‌های حاوی آمونیوم به طور معنی داری از محیط حاوی نترات کمتر بود ($p \leq 0.05$).

Table 2: The effect of nitrogen source on fresh and dry weight in sugar beet plant.

Fresh weight (g)			Dry weight (g)			Nitrogen
Shoot	Root	Hypocotyl	Shoot	Root	Hypocotyl	
23.93±1.5 ^a	3.05±0.2 ^a	1.55±0.08 ^a	1.64±0.04 ^a	0.15±0.02 ^a	0.13±0.01 ^a	Nitrate
7.5±0.3 ^c	1.13±0.05 ^c	0.37±0.03 ^c	0.62±0.05 ^c	0.07±0.05 ^c	0.04±0.005 ^c	Ammonium

Means that do not share a letter are significantly different.

Table 3: The effect of nitrogen source on some growth parameters in sugar beet plant.

Root length (cm)	Hypocotyl length (cm)	Hypocotyl diameter (cm)	Leaf number	Leaf area (cm ²)	
27.6±1.5 ^a	5.5±0.2 ^a	0.7±0.02 ^a	8.5±0.2 ^a	378±16.8 ^a	
19.9±0.7 ^c	4.73±0.1 ^b	0.38±0.03 ^c	5.0±0.5 ^b	166±7.4 ^c	Ammonium

Means that do not share a letter are significantly different.

در سطح ریشه مشاهده می‌شود که شامل تغییراتی مانند مهار رشد و کاهش زمین گرایی می‌باشد. کاهش رشد چغندر قند

اگرچه حساسیت اندام هوایی به آمونیوم در بعضی گونه‌ها بیشتر از ریشه هست ولی سیگنال‌های آغازین سمیت آمونیوم

تنظیم می‌شوند که مسئول فنوتیپ ریشه کوتاه در تغذیه آمونیومی هست (Wang et al., 2023). کاهش بیان ژن‌های دو ناقل مهم اکسین (AUX1 و PIN2) توسط آمونیوم در گیاه آراییدوپسیس گزارش شده است (Liu et al., 2013) که با کاهش پاسخ ژنوتروپسمی و رشد طولی ریشه همراه است. باتوجه به عملکرد نیترا در تحریک بیان ناقل نیترا (NRT1;1) که در تنظیم جذب اکسین آندوژن به داخل سلول‌های ریشه نقش دارد و نیز گاز NO که از نیترا مشتق می‌شود و در فرودست مسیر علامت دهی اکسین عمل می‌کند، اختلال در مسیر علامت دهی اکسین و کاهش رشد در محیط‌های فاقد نیترا قابل توجیه می‌باشد (Esteban et al., 2016).

پیشنهاد شده است که تنش آمونیوم در اندام هوایی توسط غشاهای کلروپلاستی دریافت و یک مسیر علامت‌دهی وابسته به آبسیزیک اسید راه‌اندازی می‌شود (Esteban et al., 2016). نقش آبسیزیک اسید در کاهش رشد وابسته به تنش و القای بیوستز لیگنین در گیاهان مختلف مانند کیوی و خربزه گزارش شده است (Wang et al., 2023).

افزایش بیان ژن گزارشگر اتیلن در گیاه آراییدوپسیس در پاسخ به غلظت ۱ mM آمونیوم نشان داده شده است (Li et al., 2013). همچنین تحریک قابل توجه بیان ژن‌های مرتبط با بیوستز لیگنین در گیاه لوبیا توسط اتیلن در شرایط تنش خشکی گزارش شده است. کاربرد اتفون و ترکیبات آزاد کننده اتیلن نیز باعث افزایش لیگنین در گیاهانی مانند گوجه‌فرنگی، کولتیوارهای گل میمون و توت فرنگی ساحلی در شرایط تنش شده است (Wang et al., 2023).

مطالعات نشان داده اند که آمونیوم متابولیسم پلی‌آمین‌ها را مختل می‌کند. پلی‌آمین‌ها در نسبت‌های مناسب در تنظیم فرایندهای رشد و نمو و پاسخ به تنش‌ها نقش دارند. مطالعات انجام گرفته در کتان، برنج، تنباکو و آراییدوپسیس کاهش آرژنین (پیش‌ساز پلی‌آمین‌ها) را تحت تنش آمونیوم نشان داده‌اند (Sheng et al., 2022). همچنین در گندم تغذیه شده با غلظت ۵ mM آمونیوم افزایش سطح پلی‌آمین پوترسین آزاد در بافت‌ها گزارش شده است. افزایش بیوستز پوترسین یک سازوکار احتمالی برای سم‌زدایی آمونیوم آزاد در بافت‌های گیاهی می‌باشد. مشخص شده است که انباشته شدن پوترسین

توسط آمونیوم توسط Vicedo و همکاران (۲۰۱۹) و Dong و همکاران (۲۰۲۵) نیز گزارش شده است. به نظر می‌رسد هنگامی که آمونیوم به عنوان تنها منبع نیتروژنی مورد استفاده قرار می‌گیرد، کاهش رشد احتمالاً ناشی از کاهش فتوسنتز (به دلیل اتصال آمونیوم به کمپلکس آزاد کننده اکسیژن در فتوسیستم II و مهار فتوفسفریلاسیون)، مصرف بخشی از فراورده‌های فتوسنتزی جهت سم‌زدایی آمونیوم آزاد در گیاه و همانندسازی آن، افت pH محیط کشت، جذب کم آب و کاتیون‌ها (K^+ , Ca^{++} , Mg^{++}), مهار آنزیم GDP-مانوز پیروفسفریلاز و القاء تنش اکسیداتیو باشد (Esteban et al., 2016; Chen et al., 2020). در غلظت‌های تنش‌زا آمونیوم رشد ریشه را با مهار تقسیم و اتساع سلولی در منطقه مرستمی مهار می‌کند. در این شرایط خروج آمونیوم وابسته به GDP-مانوز پیروفسفریلاز از منطقه مرستمی باعث ورود بیشتر آمونیوم به سلول‌های بالغ ریشه می‌شود (Shilpha et al., 2023). مطالعات انجام گرفته روی گیاه آراییدوپسیس نشان داده‌اند که تغذیه آمونیومی در کوتاه مدت باعث فعال شدن ژن‌های سیستم دفاع در برابر تنش‌های محیطی و در بلندمدت تغییر بیان ژن‌های فتوسنتزی، متابولیسم میتوکندری و دیواره رشد وابسته به اکسین می‌شود. بیان ژن‌های مرتبط با انعطاف دیواره مانند پلی‌گالاکتورونازها، اکسپنسنین‌ها و اندوترانس گلوزیدازها در پاسخ به سمیت آمونیوم فرو تنظیم می‌شوند (Esteban et al., 2016). به نظر می‌رسد که عوامل ذکر شده همراه با بیوستز افزایش یافته لیگنین در کاهش رشد چغندر قند در این تحقیق نقش داشته باشند. ورود لیگنین در ساختار دیواره‌ها با کاهش انعطاف دیواره‌ها و در نتیجه کاهش رشد سلول‌ها همراه است.

(Fan et al., 2006; Lee et al., 2007). در مطالعه انجام گرفته روی رقم مقاوم به شوری گیاه چغندر قند نیز یکی از دلایل کاهش رشد ریشه افزایش لیگنین در دیواره‌ها گزارش شد (Dong et al., 2025).

نقش فیتوهورمون‌هایی مانند اکسین، آبسیزیک اسید و اتیلن و همچنین پلی‌آمین‌ها نیز در کاهش رشد مرتبط با تنش آمونیوم به اثبات رسیده است. مطالعات انجام گرفته روی گیاه *Lotus japonicas* نشان داده است که واکنش‌های القا شده توسط آمونیوم در ریشه توسط ناقلین آمونیوم (AMT1;3)

عابدینی: بررسی مقایسه‌ای تأثیر منبع نیتروژن روی رشد و توسعه...

نتایج به دست آمده از این تحقیق نشان داد که غلظت کلروفیل‌های a, b, p و کل در گیاهان تغذیه شده با آمونیوم تفاوت معنی داری با گیاهان رشد کرده در محیط حاوی نترات نداشت (شکل ۱).

آزاد در بافت‌ها که منجر به کاهش نسبت پوترسین به اسپرمین + اسپرمیدین می‌شود، می‌تواند اثرات منفی روی رشد و تکوین گیاه داشته باشد (Garnica et al., 2009).

۲-۳. غلظت کلروفیل

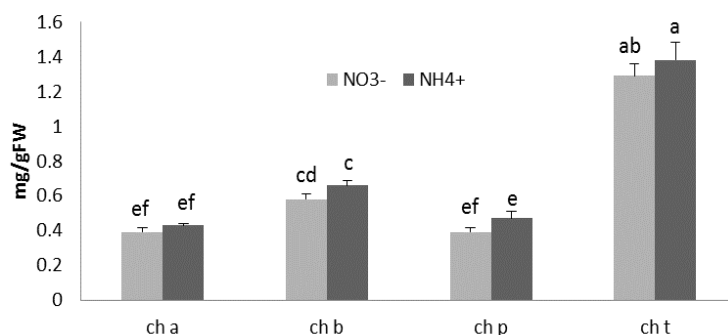


Fig. 1: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. FW) of a, b, p and total chlorophylls in sugar beet. Means that do not share a letter are significantly different.

آمونیم به طور معنی دار از دانه‌رستهای تغذیه شده با نترات بیش تر بود ($p \leq 0.05$) (جدول ۴).

تغییر در آناتومی ریشه در پاسخ به تنش های مختلف در گیاهان گزارش شده است که اساساً در ارتباط با تغییر دیواره‌های سلولی می‌باشد (Ma and Peterson, 2003; Ranathunge et al., 2016). لیگنین و سوبرینی شدن لایه های سلولی خاص می تواند انتقال آمونیوم را از طریق ناقل ها تحت تأثیر قرار دهد و در کل روی نفوذپذیری ریشه ها به آمونیوم تأثیر دارد. مطالعه انجام گرفته روی گیاه برنج نشان داده است که غلظت های بالاتر آمونیوم باعث ایجاد سدهای آپوپلاستی قوی تر می شود. غلظت های بالای لیگنین و سوبرین اگرچه باعث کاهش نفوذپذیری سلول ها به مایعات می شود ولی تأثیر چندانی روی هدایت هیدرولیک نداشت که این پاسخ می تواند یک سازش به شرایط تنشی در گیاه برنج محسوب شود (Ranathunge et al., 2016).

افزایش ناچیز و غیرمعنی دار غلظت کلروفیل در چغندر قند تغذیه شده با آمونیوم در این تحقیق به احتمال زیاد از رشد کاهش یافته گیاه ناشی می‌شود. مشابه این نتیجه در گیاهانی مانند کاسنی و منداب نیز در پاسخ به وجود آمونیوم در محیط کشت گزارش شده است (Santamaria et al., 1998).

۳-۳. توسعه سیستم آوندی

تصاویر میکروسکوپی گرفته شده از منطقه زیرپیه، توسعه قابل توجه بافت گزیم را در دانه‌رستهای تغذیه شده با آمونیوم نسبت به دانه‌رستهای تغذیه شده با نترات نشان داد (شکل ۲). اندازه گیری سطح بافت گزیم نسبت به کل سطح مقطع برش، این موضوع را مورد تأیید قرار داد، به طوری که نسبت سطح بافت گزیم به سطح کل مقطع در دانه‌رستهای تغذیه شده با

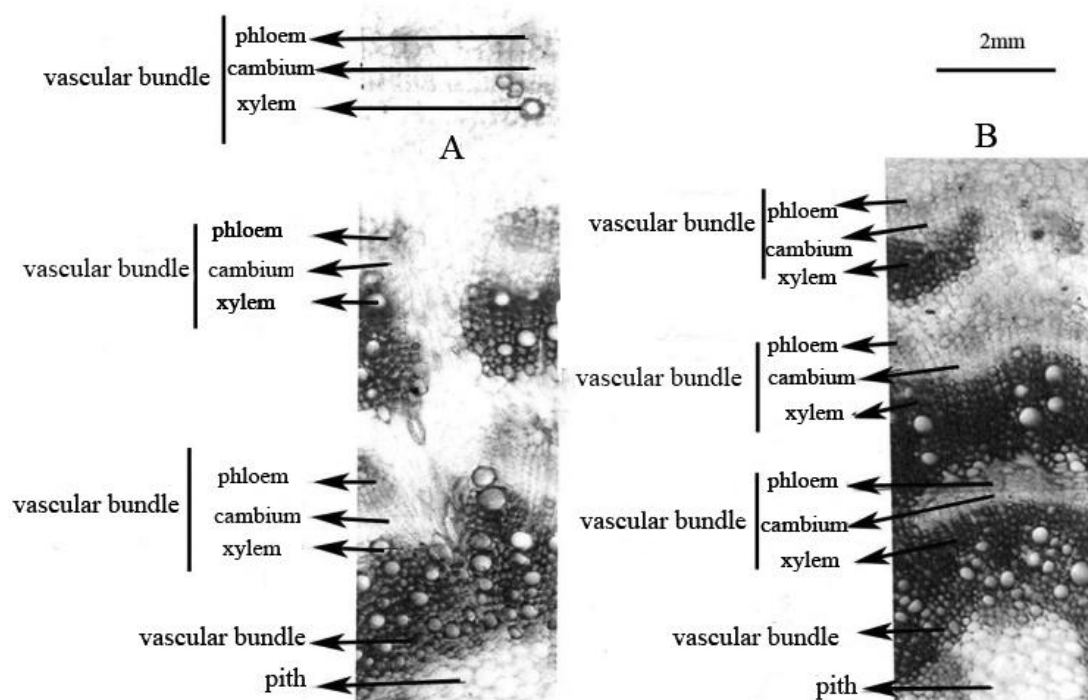


Fig 2: The comparative microscopic sections of hypocotyl in sugar beet plants nourished with nitrate (A) and ammonium (B).

آنزیم در دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با آمونیوم به‌طور قابل‌توجهی از دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با نیترات بیشتر بود (جدول ۴). بررسی کیفی فعالیت آنزیم به‌صورت مقایسه‌ای در منطقه زیرپه نیز این نتیجه را تأیید کرد (شکل ۳).

۳-۴. فعالیت آنزیم پراکسیداز

سنجش فعالیت آنزیم پراکسیداز در منطقه زیرپه دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با نیترات و آمونیوم اثر تحریک‌کنندگی آمونیوم را روی فعالیت آنزیم پراکسیداز نشان داد، به‌طوری‌که فعالیت این



Fig. 3: The qualitative assay of nitrogen source effect on peroxidase activity in hypocotyl of sugar beet.

۱۴۰ میلی‌لیتر بود که به‌ترتیب معادل ۵/۰۷ و ۳/۶۴ درصد محاسبه گردید که این اختلاف از نظر آماری معنی‌دار بود ($p \leq 0.05$) (جدول ۴).

لیگنین ترکیب اصلی ساختاری دیواره‌های سلولی هست که علاوه بر نقش حفاظتی انتقال آب را نیز تسهیل می‌کند. اگرچه لیگنین اساساً از سه منومر اصلی الکل فنل پروپانوییدی ساخته می‌شود ولی تاکنون ۳۵ منومر دیگر در ساختار لیگنین

۳-۵. مقدار لیگنین

سنجش مقدار لیگنین تولید شده در منطقه زیرپه نشان داد که سنتز این پلیمر در دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با آمونیوم به‌طور قابل‌توجهی بیشتر از دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با نیترات بود، به‌طوری‌که در دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با آمونیوم مقدار پرمنگنات پتاسیم مصرف‌شده برای اکسیداسیون لیگنین برابر ۱۹۰/۵ میلی‌لیتر و در دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با نیترات برابر

طبیعی شناسایی شده است که به یازده گروه مختلف از مواد طبیعی تعلق دارند (Vanholme *et al.*, 2019). حداقل ۱۲ آنزیم در بیوستز لیگنین نقش دارند که اولین آنزیم مسیر فنیل آلانین آمونیالایز (PAL) می‌باشد. افزایش لیگنین و بیان ژن‌های مسیر بیوستزی آن در پاسخ به تنش‌های مختلف محیطی شامل تنش‌های غیرزیستی مثل تنش آب، شوری، دمای پائین، اشعه UV، عناصر سنگین، غلظت نامناسب مواد معدنی و تنش‌های زیستی گزارش شده است (Han *et al.*, 2022) که یک مکانیسم سازشی برای مقابله با شرایط تنشی محسوب می‌شود. برای مثال تنش آمونیوم در گیاه آرابیدوپسیس و قلمه موجب افزایش تولید لیگنین شده است (Kogel, 2020). مطالعات نشان داده‌اند که سمیت آمونیوم باعث مهار جذب و انتقال آب در گیاهانی مانند گوجه‌فرنگی (Quebedeaux and Ozbun, 1973) و چغندر قند (Stuart and Haddock, 1968) می‌شود. پیشنهاد شده است که آمونیوم در کوتاه‌مدت از طریق میانکنش مستقیم با آب و در بلندمدت از

طریق تغییر ساختار غشاها جذب و انتقال آب را مختل می‌کند و منجر به تنش آب می‌شود. مقاومت به کمبود آب و خشکی ارتباط نزدیکی با سطح لیگنینی شدن دارد. در تنش مربوط به کمبود آب بیان ژن‌های درگیر در بیوستز لیگنین به شدت افزایش می‌یابد

(Han *et al.*, 2022). به نظر می‌رسد پاسخ‌های های مشاهده شده در چغندر قند در این مطالعه تلفیقی از تنش آمونیوم و آب می‌باشد، اگرچه به بررسی‌های بیشتری در این زمینه نیاز هست.

افزایش لیگنین در دیواره‌های سلولی گیاهان مختلف در پاسخ به تنش‌های محیطی با افزایش فعالیت آنزیم‌های پراکسیداز همراه است (Lee *et al.*, 2007). پراکسیدازهای دیواره‌ای با تبدیل پیش‌سازهای منولیگنولی به رادیکال‌های فنوکسی به‌طور مستقیم در بیوستز لیگنین وارد می‌شوند (Li and Chapple, 2010).

Peroxidase activity ($\mu\text{M tetraguaiacol min}^{-1} \text{mg}^{-1} \text{pro.}$)	Xylem area/total area	Lignin (%)	
0.223 ± 0.11^b	0.087 ± 0.003^c	3.64 ± 0.21^b	Nitrate
0.498 ± 0.16^a	0.298 ± 0.023^a	5.07 ± 0.36^a	Ammonium

۳-۶. غلظت قندهای محلول و نامحلول

آمونیوم در محیط کشت گیاه چغندر قند باعث کاهش غلظت قندهای محلول و نامحلول گیاه شد که این کاهش برای

قندهای محلول در ریشه و زیرپه (شکل ۴) و برای قندهای نامحلول در منطقه زیرپه از لحاظ آماری معنی‌دار بود (شکل ۵) ($p < 0.05$).

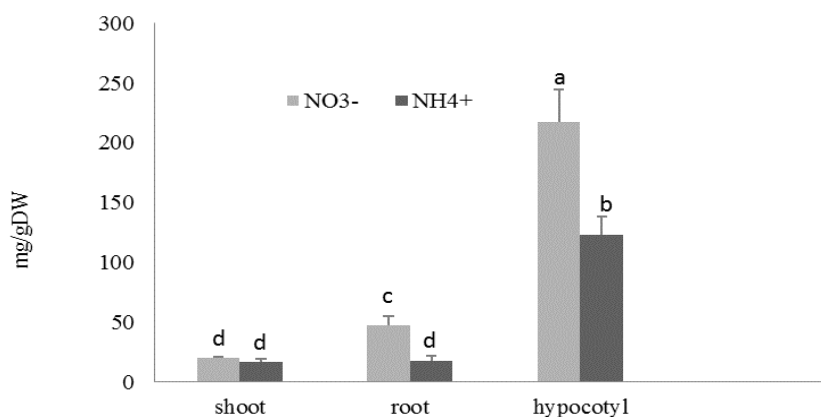


Fig. 4: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. DW) of soluble sugars in sugar beet plants. Means that do not share a letter are significantly different.

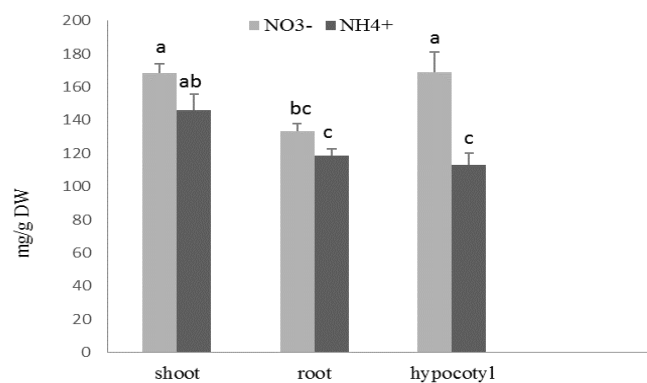


Fig. 5: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. DW) of non soluble sugars in sugar beet plants. Means that do not share a letter are significantly different.

آنزیم ساکارز فسفات سنتاز را مهار و محتوای فروکتوز ۲ و ۶ بیس فسفات را ۵۰ تا ۱۰۰٪ افزایش می‌دهد. این نتیجه پیشنهاد می‌کند که مسیر مذکور در تنظیم متابولیسم کربن در جریان همانندسازی نیتروژن نقش دارد (Champigny *et al.*, 1992). مهار فعالیت آنزیم ساکارز سنتاز همراه با همانندسازی آمونیوم و وارد شدن آن در ساختار اسیدهای آمینه که منجر به مصرف اسکلت‌های کربنی می‌شود، و نیز انحراف کربن به مسیر بیوستز لیگنین در کاهش ذخایر نشاسته و ساکارز ریشه نقش دارند. گزارش شده است که افزایش فعالیت PAL، باعث تحریک بیوستز لیگنین و افزایش تجزیه ساکارز می‌شود (Liu *et al.*, 2019). آمونیوم همچنین تأثیر بازدارنده روی عملکرد فلوئم و انتقال ساکارز از برگ‌ها به ریشه دارد (Nikitin *et al.*, 2010) که این موضوع با نتیجه حاصل از این تحقیق که قندهای اندام هوایی کاهش معنی‌دار در تغذیه آمونیوم نشان نداده‌اند تأیید می‌شود.

۷-۳. پروتئین محلول کل

تغذیه آمونیومی در گیاه چغندر قند باعث افزایش غلظت پروتئین محلول کل در اندام‌هوایی، ریشه و زیرپه شد که این افزایش فقط در اندام‌هوایی معنی‌دار بود ($p < 0.05$) (شکل ۶).

غلظت ساکارز ریشه یکی از شاخص‌های مهم در تعیین کیفیت چغندر قند می‌باشد (Bartóg *et al.*, 2014; Varga *et al.*, 2022). تنش‌های محیطی باعث کاهش بازده قند ۲۰٪ در این گیاه می‌شوند (Gaoua, 2025). در این مطالعه غلظت قندهای محلول و نامحلول در بخش‌های مختلف گیاه چغندر قند در تغذیه آمونیومی نسبت به نترات کمتر بود. این یافته مشابه نتیجه به‌دست آمده برای گیاهانی مانند گوجه فرنگی، برنج، آرابیدوپسیس و کدو در تغذیه آمونیومی می‌باشد (Chance *et al.*, 1999; Horchani *et al.*, 2010; Hermans *et al.*, 2006). کاهش غلظت ساکارز در پاسخ به آمونیوم به احتمال زیاد در ارتباط با کاهش فعالیت آنزیم‌های سنتز کننده ساکارز می‌باشد. بررسی انجام شده در گیاه *Ceratophyllum demersum* (Gao *et al.*, 2015) و *aquaticum* (Gao *et al.*, 2020) نشان داده است که آمونیوم باعث کاهش محتوای کربوهیدرات‌های غیرساختاری گلوکز، فروکتوز، ساکارز و نشاسته و افزایش فعالیت آنزیم اینورتاز، ساکارز سنتاز و ساکارز فسفات سنتاز می‌شود. همچنین بررسی انجام شده روی فعالیت آنزیم ساکارز سنتاز در ریشه‌های گیاه نخود نشان داد که آمونیوم باعث مهار فعالیت آنزیم مذکور می‌شود (Nikitin *et al.*, 2010). در بررسی انجام شده روی قطعات برگ‌گی جو و اسفناج مشخص شد که آمونیوم فعالیت

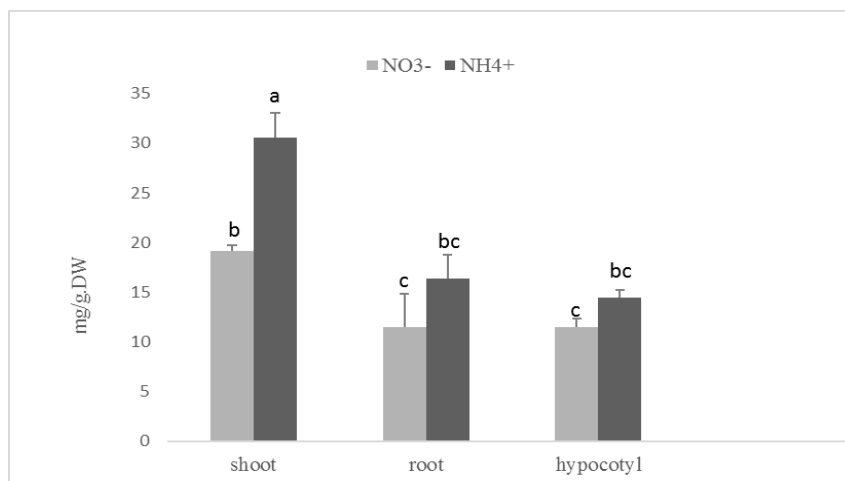


Fig. 6: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. DW) of total protein in sugar beet plants. Means that do not share a letter are significantly different.

پروتئین شده است (Santamaria *et al.*, 1998; Smolov and Semenova, 2008).

۴. نتیجه گیری کلی

پژوهش حاضر حاکی از آن است که تأمین آمونیوم به عنوان تنها منبع نیتروژنی در مزارع چغندر قند (*Beta vulgaris* L.) بدون مدیریت دقیق pH خاک و نسبت نترات به آمونیوم، محدودیت‌های فیزیولوژیکی و ساختاری متعددی را در گیاه اعمال می‌نماید و منجر به کاهش رشد و کیفیت ریشه ذخیره‌ای شود. کاهش انباشت ساکارز (قندهای محلول)، تشدید فرآیند لیگنیفیکاسیون (چوبی‌شدن) و تغییر در الگوی تمایز آوندهای چوبی، به صورت توأم، علاوه بر مهار رشد گیاه موجب افت کیفیت ریشه ذخیره ای می‌شوند.

طبق نتایج به دست آمده از این مطالعه، تغذیه آمونیومی باعث افزایش مقدار پروتئین در اندام هوایی گیاه چغندر قند شد. ارتباط منفی بین محتوای ساکارز و ترکیبات نیتروژنی محلول (اسیدهای آمینه) در ریشه چغندر قند تحت تنش آمونیوم گزارش شده است (Varga *et al.*, 2022). آمونیوم بیان ژن های GOGA و همچنین فعالیت آنزیم GDH ریشه‌ای را تحریک می‌کند که در متابولیسم شدن و ورود آمونیوم در ساختار اسید آمینه‌های نقش دارند (Shilpha *et al.*, 2023). اسیدهای آمینه پس از سنتز در ساختار پروتئین‌ها وارد می‌شوند که بخشی از این پروتئین‌ها در واکنش‌های دفاعی القا شده توسط تنش نقش دارند. گزارش شده است که بیان تعدادی از ژن‌های دفاعی توسط آمونیوم القا می‌شود (Esteban *et al.*, 2016). تغذیه آمونیومی در تعدادی از گیاهان مانند کاسنی، سویا و منداب نیز منجر به افزایش مقدار

۵. منابع

- Barlóg, P., Grzebisz, W., Szczepaniak, W. and Peplinski, K. (2014). Sugar beet response to balanced nitrogen fertilization with phosphorus and potassium. Part II. Dynamics of beet quality. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 20(6): 1326-1333.
- Bose, S. K., Wilson, R. C., Francis, R. C. and Aoyama, M. (1998). Lignin analysis by permanganate oxidation, I. Native spruce lignin. *Holzforchung*, 52: 297-303. <https://doi.org/10.1515/hfsg.1998.52.3.297>.
- Breteler, H. (1973). A comparison between ammonium and nitrate nutrition of young sugar-beet plants grown in nutrient solutions at constant acidity. 1. Production of dry matter, ionic balance and chemical composition. *Netherlands Journal of agricultural Science* 21 (1973): 227-244.
- Britto, D. T. and Kronzucker, H.J. (2013). Ecological significance and complexity of N-source preference in plants. *Annals of Botany*, 112: 957-963. <https://doi.org/10.1093/aob/mct157>.
- Champigny, M. L., Brauer, M., Bismuth, E., Cao Thi Manh, Siegl, G., Le Van Quyi, and Stitt, M. (1992). The short-term effect of NO₃⁻ and NH₃ assimilation on sucrose synthesis in leaves. *Journal of Plant Physiology*, 139(3): 361-368.

- Chance, B. and Maehly, A. (1955). Assay of catalases and peroxidases. *Methods in Enzymology*, 2: 764–817. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8).
- Chance, O. W., Somda, Z. C. and Mills, H.A. (1999). Effect of nitrogen form during the flowering period on zucchini squash growth and nutrient element uptake. *Journal of Plant Nutrition*, 22: 597–607. <https://doi.org/10.1080/01904169909365653>.
- Chen, H., Jia, Y., Xu, H., Wang, Y., Zhou, Y., Huang, Z., Yang, L., Li, Y., Chen, L.S. and Guo, J. (2020). Ammonium nutrition inhibits plant growth and nitrogen uptake in citrus seedlings. *Scientia Horticulturae*, 272: 109526. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109526>.
- Cheng, Q., Yi, K. and Wu, P. (2011). Ammonium affects cell viability to inhibit root growth in Arabidopsis. *Journal of Zhejiang University–Science B*, 12: 477–484. <https://doi.org/10.1631/jzus.B1000335>.
- Dong, Y., Liu, Y., Li, X., Geng, G., Yu, L., Xu, Y., Liu, J. and Wang, Y. (2025). Physiol-biochemical, transcriptome, and root microstructure analyses reveal the mechanism of salt shock recovery in sugar beet. *Plant Physiology and Biochemistry*, 223, 109820. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.109820>.
- Dubois, M. K. A., Gilles, J. K., Hamilton, P. A., Rebers, F. and Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Annals of Chemistry*, 28: 350–356. <https://doi.org/10.1021/ac60111a017>.
- Esteban, R., Ariz, I., Cruz, C. and Moran, J.F. (2016). Review: Mechanisms of ammonium toxicity and the quest for tolerance. *Plant Science*, 248: 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.04.008>.
- Fadel, J. G., DePeters, E. J. and Arosemena, A. (2000). Composition and digestibility of beet pulp with and without molasses and dried using three methods. *Animal Feed Science and Technology*, 85: 121–129. [https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(00\)00129-1](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(00)00129-1).
- Fan, L., Linker, R., Gepstein, S., Tanimoto, E., Yamamoto, R. and Neumann, P.M. (2006). Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics. *Plant Physiology*, 140: 603–612. <https://doi.org/10.1104/pp.105.073130>.
- Gahan, P.B. (1984). *Plant Histochemistry and Cytochemistry: An Introduction*. London, UK, Academic Press.
- Gao, J., Li, L., Hu, Z., Zhu, S., Zhang, R. and Xiong, Z. (2015). Ammonia stress on the carbon metabolism of *Ceratophyllum demersum*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 34(4): 843–849. <https://doi.org/10.1002/etc.2866>.
- Gao, J., Liu, L., Ma, N., Yang, J., Dong, Z., Zhang, J., Zhang, J. and Cai, M. (2020). Effect of ammonia stress on carbon metabolism in tolerant aquatic plant *Myriophyllum aquaticum* (2020). *Environmental Pollution*, 263, 114412. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114412>.
- Gaoua, O. (2025). Integrating physiological, biochemical, and molecular mechanisms reveals insights into drought tolerance in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Discover Plants*: 2, 325. <https://doi.org/10.1007/s44372-025-00416-9>.
- Garnica, M., Houdusse, F., Yvin, J. C. and Garcia-Mina, J. M. (2009). Nitrate supply induces changes in polyamine content and ethylene production in wheat plants grown with ammonium. *Journal of Plant Physiology*, 166: 363–374. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.06.003>.
- Han, X., Zhao, Y., Chen, Y., Xu, J., Jiang, C., Wang, X., Zhuo, R., Lu, M. Z. and Zhang, J. (2022). Lignin biosynthesis and accumulation in response to abiotic stresses in woody plants. *Forestry Research*, 2: 9. <https://doi.org/10.48130/FR-2022-0009>.
- Hermans, C., Hammond, J. P., White, P. J. and Verbruggen, N. (2006). How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Science*, 11(12), 610–617. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.10.007>.
- Horchani, F., Hajri, R. and Aschi-Smiti, S. (2010). Effect of ammonium or nitrate nutrition on photosynthesis, growth, and nitrogen assimilation in tomato plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 137: 610–617. <https://doi.org/10.1002/jpln.200900117>.
- Jung, H. G. and Vogel, K. P. (1986). Influence of lignin on digestibility of forage cell wall material. *Journal of Animal Science*, 62(6): 1703–1712. <https://doi.org/10.2577/jas1986.6261703x>.
- Jančíková, V. and Jablonský, M. (2022). Delignification of hemp stalk using a low transition temperature mixture temperature mixture composed choline chloride and lactic acid. *BioResources*, 17(1): 1232–1240. <https://doi.org/10.15376/biores.17.1.1232-1240>.
- Kogel, A. (2020). Effects of ammonium or nitrate nutrition on wood formation of *Populus* sp. and *Arabidopsis thaliana*. Universitätsverlag Göttingen.

- Lee, B.R., Kim, K.Y., Jung, W.J., Avice, J. C., Ourry, A. and Kim, T.H. (2007). Peroxidases and lignification in relation to the intensity of water-deficit stress in white clover (*Trifolium repens* L.). *Journal of Experimental Botany*, 58: 1271–1279. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl280>.
- Li, G., Li, B., Don, G., Feng, X., Kronzucker, H. J. and Shi, W. (2013). Ammonium-induced shoot ethylene production is associated with the inhibition of lateral root formation in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 64: 1–13. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert019>.
- Li, X. and Chapple, C. (2010). Understanding lignification: Challenges beyond monolignol biosynthesis. *Plant Physiology*, 154: 449–452. <https://doi.org/10.1104/pp.110.162842>.
- Liu, Y., Lai, N., Gao, K., Chen, F., Yuan, L. and Mi, G. (2013). Ammonium inhibits primary root growth by reducing the length of meristem and elongation zone and decreasing elemental expansion rate in the root apex in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS One*, 8: e61031. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert019>.
- Lowry, O. H., Rosebrough, N. J., Farr, A. L. and Randall, R. J. (1951). Protein measurement with the Folin-Phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 193: 265–275. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(19\)52451-6](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(19)52451-6).
- Ma, F. and Peterson, C. A. (2003). Current insights into the development, structure and chemistry of the endodermis and exodermis of roots. *Canadian Journal of Botany*, 81(5), 405–421. <https://doi.org/10.1007/s00344-003-0002-2>.
- Moran, R. (1982). Formulae for determination of chlorophyllous pigments extracted with N,N-dimethylformamide. *Plant Physiology*, 69: 1376–1381. <https://doi.org/10.1104/pp.69.6.1376>.
- Munekata, P. E. S., Pateiro, M., Domínguez, R., Pollonio, M. A. R., Sepúlveda, N., Andres, S. C., Reyes, J., Santos, E. M. and Lorenzo, J. M. (2021). *Beta vulgaris* as a natural nitrate source for meat products: a review. *Foods*, 10(9): 2094. <https://doi.org/10.3390/foods10092094>.
- Nikitin, A. V., Bruskova, R. K., Andreeva, T. M., and Izmailov, S. F. (2010). Effect of ammonia on sucrose synthase in pea roots. *Russian journal of plant physiology*, 57(1), 69–73.
- Quebedeaux, B., Jr. and Ozbun, J. L. (1973). Effects of ammonium nutrition on water stress, water uptake, and root pressure in *Lycopersicon esculentum* Mill. *Plant Physiology*, 52(6), 677–679.
- Ranathunge, K., Schreiber, L., Bi, Y. M. and Rothstein, S. J. (2016). Ammonium-induced architectural and anatomical changes with altered suberin and lignin levels significantly change water and solute permeabilities of rice (*Oryza sativa* L.) roots. *Planta*, 243(1): 231–249. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2406-1>.
- Rothstein, D.E. and Cregg, B.M. (2005). Effects of nitrogen form on nutrient uptake and physiology of Fraser fir (*Abies fraseri*). *Forest Ecology and Management*, 219: 69–80. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.002>.
- Santamaria, P., Elia, A., Papa, G. and Serio, F. (1998). Nitrate and ammonium nutrition in chicory and rocket salad plants. *Journal of Plant Nutrition*, 21: 1779–1789. <https://doi.org/10.1080/01904169809365523>.
- Scullin, C., Cruz, A. G., Chuang, Y. D., Simmons, B. A., Loque, D. and Singh, S. (2015). Restricting lignin and enhancing sugar deposition in secondary cell walls enhances monomeric sugar release after low temperature ionic liquid pretreatment. *Biotechnology for Biofuels*, 8, 95. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0275-2>.
- Sheng, S., Wu, C., Xiang, Y., Pu, W., Duan, S., Huang, P., Cheng, X., Gong, Y., Liang, Y. and Liu, L. (2022). Polyamine: A potent ameliorator for plant growth response and adaption to abiotic stresses particularly the ammonium stress antagonized by urea. *Frontiers in Plant Science*, 13, 783597. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.783597>.
- Shilpha, J., Song, J. and Jeong, B. R. (2023). Ammonium phytotoxicity and tolerance: An insight into ammonium nutrition to improve crop productivity. *Agronomy*, 13(6), 1487. <https://doi.org/10.3390/agronomy13061487>.
- Smolov, A.P. and Semenova, G.A. (2008). Effect of ammonium concentration on protein and chlorophyll contents and the number of ribosomes in the cells of soybean mixotrophic callus. *Russian Journal of Plant Physiology*, 55: 359–364. <https://doi.org/10.1134/S102144370803012X>.
- Soltanpanahi, S., Kammardi, T. N. P. and Ghaderzadeh, H. (2013). Analysis of input-output energy use in sugar beet production in Iran. *World Applied Sciences Journal*, 28: 1252–1261.
- Stuart, M. and Haddock, J. L. (1968). Inhibition of water uptake in sugar beet roots by ammonia. *Plant Physiology*, 43: 345–350.
- Studer, M. H., DeMartini, J. D., Davis, M. F., Sykes, R. W., Davison, B., Keller, M., Tuskan, G. A. and Wyman, C. E. (2011). Lignin content in natural *Populus* variants affects sugar release. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(15), 6300–6305. <https://doi.org/10.1073/pnas.1009252108>.
- Ulrich, A. and Mostafa, M. A. E. (1980). Ammonium and nitrate as sources of nitrogen for sugar beets. *Journal of the American Society of Sugar Beet Technology*, 553–570.
- Vanholme, R., Meester, B. D., Ralph, J., Boerjan, W. (2019). Lignin biosynthesis and its integration into metabolism. *Current Opinion in Biotechnology*, 26: 230–239. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.02.018>.

- Varga, I., Jovi', J., Rastija, M., Kulundži', A. M., Zebec, W., Lončari', Z., Iljki', D. and Antunovi', M. (2022). Efficiency and management of nitrogen fertilization in sugar beet as spring crop: A review. *Nitrogen*, 3: 170-185. <https://doi.org/10.3390/nitrogen3020013>.
- Viciedo, D.O., Prado, R. M., Toledo, R. L., dos Santos, L. C. N., Hurtado, A. C., Nedd, L. L. T. and Gonzalez, L. C. (2019). Silicon supplementation alleviates ammonium toxicity in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 19(2), 413-419. <https://doi.org/10.1007/s42729-019-00043-w>.
- Wang, G. L., Wu, J. Q., Chen, Y. Y., Xu, Y.J., Zhou, C.L., Hu, Z. Z., Ren, X. Q. and Xiong A.S. (2023). More or Less: Recent advances in lignin accumulation and regulation in horticultural crops. *Agronomy*, 13(11): 2819. <https://doi.org/10.3390/agronomy13112819>.