Plant Production Technology/ Volume 26/ Issu 1/ Pages 75-84/ Spring and Summer 2026
https://doi.org/ 10.22084/ppt.2026.32141.2182

ORIGINAL RESEARCH PAPER

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

Abedini[1*], 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 ($NO3^-$), and ammonium ($NH4^+$). 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 $NH4^+$ 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 in a growth chamber at $33 \pm 1\ ^{\circ}C/22 \pm 1\ ^{\circ}C$ (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

© 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

فنآوری تولیدات گیاهی/ جلد بیست و ششم/ شمارهٔ اول/ صفحات ۷۵-۸٤/ بهار و تابستان ۱٤۰۵
https://doi.org/ 10.22084/ppt.2026.32141.2182

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[1*]

تاریخ دریافت: ۱٤۰٤/۱۰/۱۱ تاریخ پذیرش: ۱٤۰۵/۰۳/۰۲
(مقاله پژوهشی)

چکیده

در این تحقیق تأثیر آمونیوم به‌عنوان منبع نیتروژن روی برخی از پارامترهای رشدی، توسعه بافت گزیلم، مقدار لیگنین، فعالیت آنزیم پراکسیداز، مقدار قندها و پروتئین‌ها و رنگیزه‌های فتوسنتزی در گیاه چغندرقند در شرایط هیدروپونیک موردبررسی قرار گرفت. نتایج به‌دست‌آمده نشان داد که رشد گیاه چغندر قند به شدت توسط آمونیوم مهار می‌شود، به‌طوری‌که کاهش ٦۹ درصدی در وزن خشک هیپوکوتیل در تغذیه آمونیومی مشاهده شد. مقدار قندهای محلول و نامحلول در گیاهان تغذیه شده با آمونیوم به‌طور معنی‌دار کمتر از گیاهان تغذیه شده با نیترات بود، کاهش مقدار قندهای محلول ٤۳/۵ 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 گزیلمی توسعه یافته‌تری در مقایسه با دانه‌رستهای تغذیه شده با نیترات بودند. همچنین آمونیوم باعث افزایش ۳٦/۵ 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، گزیلم، لیگنین، نیترات.

ارجاع به مقاله: عابدینی، م. (۱٤۰۵). بررسی مقایسه‌ای تأثیر منبع نیتروژن روی رشد و توسعه آوندهای چوبی در گیاه چغندر قند، *مجله فنآوری تولیدات گیاهی*، ۲٦(۱)، ۷۵-۸٤.
https://doi.org/10.22084/ppt.2026.32141.2182/

حق نشر متعلق به نویسنده (گان) است و نویسنده تحت مجوز Creative Commons 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 الکترونیکی: ۲٤۷٦-۵٦۵۱ **شاپا چاپی:** ۲٤۷٦-٦۳۲۱

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 چغندرقند شکل نیتراتی نیتروژن را در محیط‌کشت 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 عدم‌تعادل یونی می‌شود، مهار تنفس ریشه و تحریک تنفس نوری، میانکنش 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 فنیل‌پروپانوئیدی در دیواره سلول‌ها تشکیل می‌شود. الکل‌های فنیل‌پروپانوئیدی 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).

چغندرقند 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 علاوه‌بر برگها، تفاله و ملاس آن نیز مورد استفاده قرار می‌گیرد. اندام اصلی ذخیره کننده ساکارز در گیاه چغندرقند منطقه زیرلپه می‌باشد. افزایش بیوسنتز 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;)، باعث کاهش قابلیت هضم تفاله توسط دام نیز می‌شود (Jung and Vugel, 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 گزیلم) و بیوشیمیایی مانند انحراف جریان کربن از مسیر بیوسنتزی قندها به طرف لیگنین در چغندر قند به‌طورکمی بررسی نشده است. این تحقیق با هدف بررسی تأثیر آمونیوم به‌عنوان تنها منبع نیتروژن روی تعدادی از پارامترهای رشدی و بیوشیمیایی گیاه چغندرقند 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 پیش‌تیمار در تشتک حاوی هوگلند ۵۰٪ به محیط کشت اصلی انتقال داده شدند. محیط‌کشت 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 نیترات‌کلسیم و هشت گلدان به شکل کلریدآمونیوم دریافت کردند (جدول ۱). دانه‌رست‌ها در یک

اتاقک کشت با حداکثر دمای روزانه ۱±۳۳ و حداقل دمای شبانه ۱±۲۲ درجه‌سانتی‌گراد و رطوبت نسبی ۸۵٪ به‌مدت ۳۰ روز نگهداری شدند. طول دوره روشنایی و تاریکی به‌ترتیب 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 به‌طور مداوم به‌منظور جلوگیری از اسیدی شدن (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 مورداستفاده قرار گرفتند.

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

Concentration ($meq.L^{-1}$)						
$MgSO_4$	K_2SO_4	KH_2PO_4	$CaCl_2$	$Ca(NO_3)_2$	NH_4Cl	salt
2	1.5	1	2.5	2.5	–	Nitrate
2	1.5	1	5	–	5	Ammonium

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.

۲-۳. 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 پراکسیدهیدروژن انجام گرفت (Chance and Maehly, 1955). برای بررسی کیفی برش‌های نازک از منطقه زیرلپه تهیه و پس از آغشته شدن به گایاکول در یک پتری حاوی چند قطره پراکسیدهیدروژن ۳٪ قرار داده شدند. شدت رنگ قرمز خرمائی ایجاد شده، که ناشی از تشکیل تتراگایاکول در حضور پراکسیدهیدروژن و گایاکول توسط آنزیم پراکسیداز می‌باشد، به‌عنوان معیاری از فعالیت آنزیم در منطقه مورد بررسی قرار گرفت. برای سنجش کمی فعالیت آنزیم، عصارهٔ آنزیمی از منطقه زیرلپه در بافر فسفات پتاسیم با غلظت ۱۰ میلی‌مول (mM) و pH=۷ تهیه و به‌مدت ۱۰ دقیقه در g ۱۰۰۰۰ سانتریفوژ گردید. سنجش فعالیت آنزیم در بافر فسفات پتاسیم ۱۰mM حاوی پراکسید هیدروژن ۵ mM و گایاکول ٤ mM به انجام رسید. واکنش با افزودن عصارهٔ آنزیمی در ۲۵ درجه سانتی‌گراد آغاز شد و جذب نمونه‌ها به‌مدت سه دقیقه در طول موج ٤۷۰ nm توسط دستگاه اسپکتروفتومتر Shimadzu اندازه گیری شد. در نهایت فعالیت آنزیم براساس ظریب خاموشی تتراگایاکول (۲٦/٦ mM^{-1} cm^{-1}) بر حسب واحد میکرومول تتراگایاکول در دقیقه در گرم پروتئین محاسبه شد.

٤-۲. 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 میکروسکپی با محلول رنگ‌آمیزی کارمن و سبزمتیل رنگ‌آمیزی شدند (Gahan, 1984) و توسط میکروسکپ نوری المپیوس مدل CX-21 مورد مطالعه قرار گرفتند.

اندازه‌گیری سطح بافت گزیلمی در مقاطع میکروسکپی با استفاده از پلانیمتر دیجیتال Kuizumi مدل Placom, kp-90 انجام گرفت.

۵-۲. سنجش لیگنین

برای سنجش مقدار لیگنین سنتز شده در منطقه زیر لپه روی g ۱ ماده خشک ml ۲۵ 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 اکسیدکردن لیگنین، توسط تیتراسیون با تیوسولفات‌سدیم و طبق رابطه زیر محاسبه گردید (Bose *et al*., 1998).

حجم پرمنگنات تیتر شده با تیوسولفات - کل پرمنگنات استفاده شده = حجم پرمنگنات‌پتاسیم مصرف شده برای اکسیداسون لیگنین

پس از محاسبه عدد کاپا (Jančíková and Jablonský, 2022) که مقدار پرمنگنات پتاسیم M ۰/۰۲ مصرف شده برای اکسید کردن لیگنین در یک گرم نمونه می‌باشد، مقدار لیگنین نمونه طبق رابطه مقابل محاسبه شد: عدد کاپا × ۰/۱۳ = مقدار لیگنین

۲-۶. 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، به‌مدت پانزده دقیقه در آب مقطر جوشانده شد. محلول‌های قندی به‌دست‌آمده با ۲ ml هیدروکسیدباریم ۲ mM و ۲ ml سولفات‌روی ۵٪ مخلوط و به‌مدت ۱۰ دقیقه در ۳۰۰۰ g سانتریفوژ 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 میلی‌گرم در گرم وزن خشک محاسبه شد.

۲-۷. 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 آلبومین و با واحد میلی‌گرم در گرم وزن تر محاسبه شد.

۲-۸. بررسی‌های آماری

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

۳. نتایج و بحث

۳-۱. شاخص‌های رشدی

رشد چغندر قند از نوع منبع نیتروژنی به شدت متأثر بود، به‌طوری‌که وزن تر و وزن خشک اندام‌هوایی، ریشه و زیرلپه (جدول ۲)، همچنین تعداد و سطح برگ‌ها، طول ریشه و زیرلپه و قطر زیرلپه (جدول ۳) در محیط‌های حاوی آمونیوم به‌طور معنی‌داری از محیط حاوی نیترات کمتر بود ($p\leq$۰/۰۵).

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 lengh (cm)	Hypocotyl lengh (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}	Nitrate
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.

اگرچه حساسیت اندام هوایی به آمونیوم در بعضی گونه‌ها بیشتر از ریشه هست ولی سیگنال‌های آغازین سمیت آمونیوم در سطح ریشه مشاهده می‌شود که شامل تغییراتی مانند مهار رشد و کاهش زمین گرایی می‌باشد. کاهش رشد چغندرقند

توسط آمونیوم توسط Viciedo و همکاران (۲۰۱۹) و Dong و همکاران (۲۰۲۵) نیز گزارش شده است. به‌نظر می‌رسد هنگامی که آمونیوم به‌عنوان تنها منبع نیتروژنی مورد استفاده قرار می‌گیرد، کاهش رشد احتمالاً ناشی از کاهش فتوسنتز (به‌دلیل 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 اتسلع سلولی در منطقه مریستمی مهار می‌کند. در این شرایط خروج آمونیوم وابسته به GDP–مانوز پیروفسفریلاز از منطقه مریستمی باعث ورود بیشتر آمونیوم به سلول‌های بالغ ریشه می‌شود (Shilpha *et al.*, 2023). مطالعات انجام گرفته روی گیاه آرابیدوپسیس نشان داده‌اند که تغذیه آمونیومی در کوتاه مدت باعث فعال‌شدن ژن‌های سیستم دفاع در برابر تنش‌های محیطی و در بلندمدت تغییر بیان ژن‌های فتوسنتزی، متابولیسم میتوکندری و دیواره و رشد وابسته به اکسین می‌شود. بیان ژن‌های مرتبط با انعطاف دیواره مانند پلی‌گالاکتوروناز‌ها، اکسپنسین‌ها و اندوترانس گلوکزیدازها در پاسخ به سمیت آمونیوم فرو تنظیم می‌شوند (Esteban *et al.*, 2016). به‌نظر می‌رسد که عوامل ذکر شده همراه با بیوسنتز افزایش یافته لیگنین در کاهش رشد چغندرقند 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) 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 آرابیدوپسیس گزارش شده است (Liu *et al.*, 2013) که با کاهش پاسخ ژئوتروپیسمی و رشد طولی ریشه همراه است. باتوجه به عملکرد نیترات در تحریک بیان ناقل نیترات (NRT1;1) که در تنظیم جذب اکسین آندوژن به داخل سلول‌های ریشه نقش دارد و نیز گاز NO که از نیترات مشتق می‌شود و در فرودست مسیر علامت دهی اکسین عمل می‌کند، اختلال در مسیر علامت دهی‌اکسین و کاهش رشد در محیط‌های فاقد نیترات 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 بیوسنتز لیگنین در گیاهان مختلف مانند کیوی و خربزه گزارش شده است (Wang *et al.*, 2023).

افزایش بیان ژن گزارشگر اتیلن در گیاه آرابیدوپسیس در پاسخ به غلظت ۱ mM آمونیوم نشان داده شده است (Li *et al.*, 2013). همچنین تحریک قابل‌توجه بیان ژن‌های مرتبط با بیوسنتز 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 نموی و پاسخ به تنش‌ها نقش دارند. مطالعات انجام گرفته در کتان، برنج، تنباکو و آرابیدوپسیس 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 بیوسنتز پوترسین یک سازوکار احتمالی برای سم‌زدایی آمونیوم آزاد در بافت‌های گیاهی می‌باشد. مشخص شده است که انباشته شدن پوترسین

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).

۳-۲. غلظت کلروفیل

نتایج به‌دست‌آمده از این تحقیق نشان داد که غلظت کلروفیل‌های a، b، p و کل در گیاهان تغذیه شده با آمونیوم تفاوت معنی‌داری با گیاهان رشد کرده در محیط حاوی نیترات نداشت (شکل ۱).

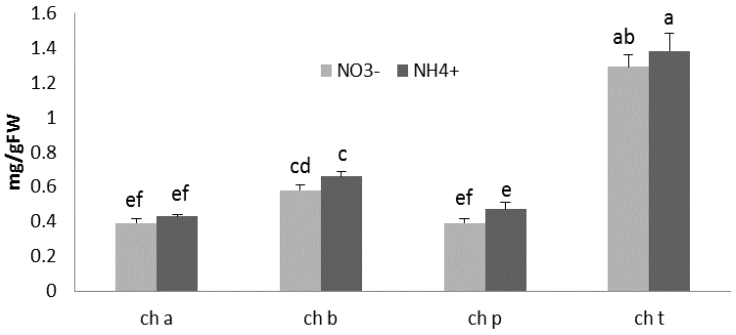


Fig. 1: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. FW) of a, b, p and total chlorophylls in sugar beet. Means that do not share a letter are significantly different.

افزایش ناچیز و غیرمعنی‌دار 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 میکروسکپی گرفته‌شده از منطقه زیرلپه، توسعه قابل‌توجه بافت گزیلم را در دانه‌رستهای تغذیه‌شده با آمونیوم نسبت به دانه‌رستهای تغذیه‌شده با نیترات نشان داد (شکل ۲). اندازه‌گیری سطح بافت گزیلم نسبت به کل سطح مقطع برش، این موضوع را مورد تأیید قرار داد، به‌طوری‌که نسبت سطح بافت گزیلم به سطح کل مقطع در دانه‌رستهای تغذیه‌شده با آمونیوم به‌طور معنی‌دار از دانه‌رستهای تغذیه شده با نیترات بیش‌تر بود ($p\leq$۰/۰۵) (جدول ٤).

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). لیگنینی و سوبرینی شدن لایه های سلولی خاص می تواند انتقال آمونیوم را از طریق ناقل‌ها 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 می‌شود ولی تأثیر چندانی روی هدایت هیدرولیک نداشت که این پاسخ می‌تواند یک سازش به شرایط تنشی در گیاه برنج محسوب شود (Ranathunge *et al*., 2016).

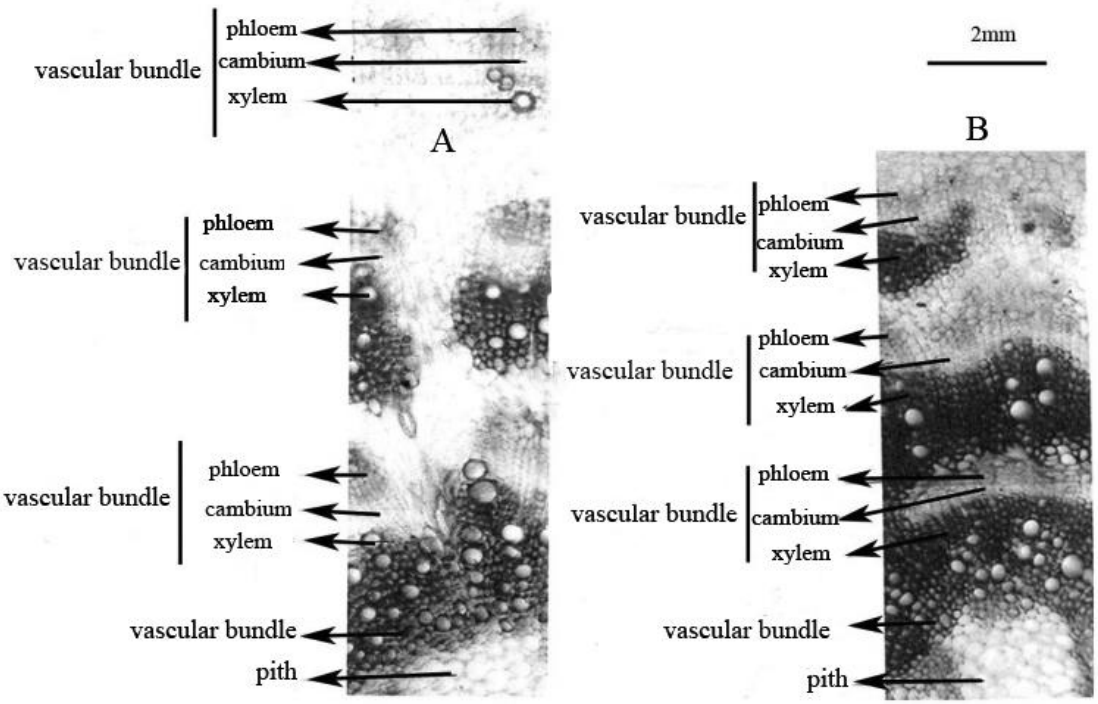


Fig 2: The comparative microscopic sections of hypocotyl in sugar beet plants nourished with nitrate (A) and ammonium (B).

۳-٤. فعالیت آنزیم پراکسیداز

سنجش فعالیت آنزیم پراکسیداز در منطقه زیرلپه دانه‌رستهای تغذیه‌شده با نیترات و آمونیوم اثر تحریک‌کنندگی آمونیوم را روی فعالیت آنزیم پراکسیداز نشان داد، به‌طوری‌که فعالیت این آنزیم در دانه‌رستهای تغذیه‌شده با آمونیوم به‌طور قابل‌توجهی از دانه‌رست‌های تغذیه‌شده با نیترات بیشتر بود (جدول ٤). بررسی کیفی فعالیت آنزیم به‌صورت مقایسه‌ای در منطقه زیرلپه نیز این نتیجه را تأیید کرد (شکل ۳).



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

۳-۵. مقدار لیگنین

سنجش مقدار لیگنین تولید شده در منطقه زیرلپه 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 پرمنگنات‌پتاسیم مصرف‌شده برای اکسیداسیون لیگنین برابر ۱۹۰/۵ میلی‌لیتر و در دانه‌رستهای تغذیه‌شده با نیترات برابر ۱٤۰ میلی‌لیتر بود که به‌ترتیب معادل ۵/۰۷ و ۳/٦٤ درصد محاسبه گردید که این اختلاف از نظر آماری معنی‌دار بود ($p\leq$۰/۰۵) (جدول ٤).

لیگنین ترکیب اصلی ساختاری دیواره های سلولی هست که علاوه‌بر نقش حفاظتی انتقال آب را نیز تسهیل می‌کند. اگرچه لیگنین اساساً از سه منومر اصلی الکل فنل پروپانوئیدی ساخته می‌شود ولی تاکنون ۳۵ منومر دیگر در ساختار لیگنین

طبیعی شناسایی شده است که به یازده گروه مختلف از مواد طبیعی تعلق دارند (Vanholme *et al.*, 2019). حداقل ۱۲ آنزیم در بیوسنتز لیگنین نقش دارند که اولین آنزیم مسیر فنیل‌آلانین آمونیالیاز (PAL) می‌باشد. افزایش لیگنین و بیان ژن‌های مسیر بیوسنتزی 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 شده‌است (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 چغند 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 بیوسنتز لیگنین به شدت افزایش می‌یابد (Han *et al.*, 2022). به نظر می‌رسد پاسخ های های مشاهده شده در چغندرقند 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). پراکسدازهای دیواره‌ای با تبدیل پیش‌سازهای منولیگنولی به رادیکال‌های فنوکسی به‌طور مستقیم در بیوسنتز لیگنین وارد می‌شوند (Li and Chapple, 2010).

Table 4: The effect of nitrogen source on lignin content, xylem expansion and peroxidase activity in hypocotyls of sugar beet plants.

Peroxidase activity (μM tetraguaiacol min^{-1} mg^{-1} 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

Means that do not share a letter are significantly different.

۳-٦. غلظت قندهای محلول و نامحلول

آمونیوم در محیط کشت گیاه چغندرقند باعث کاهش غلظت قندهای محلول و نامحلول گیاه شد که این کاهش برای قندهای محلول در ریشه و زیرلپه (شکل ٤) و برای قندهای نامحلول در منطقه زیرلپه از لحاظ آماری معنی‌دار بود (p<۰/۰۵) (شکل ٥).

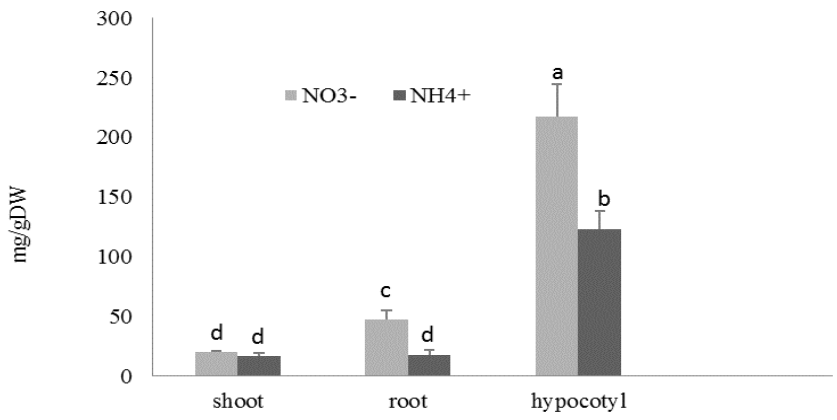


Fig. 4: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. DW) of soluble sugars in sugar beet plants. Means that do not share a letter are significantly different.

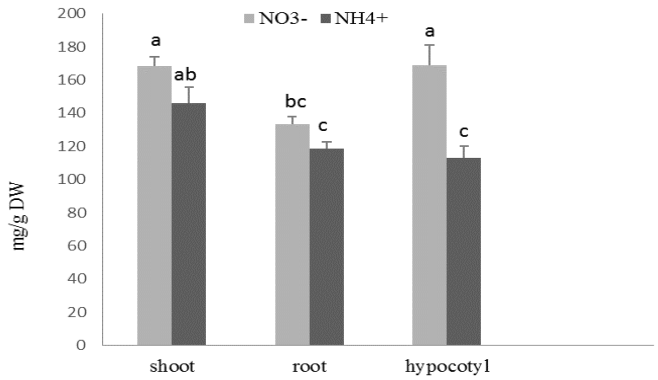


Fig. 5: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. DW) of non soluble sugars in sugar beet plants. Means that do not share a letter are significantly different.

غلظت ساکارز ریشه یکی از شاخص‌های مهم در تعیین کیفیت چغندر قند می‌باشد (Barłóg *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 چغندرقند در تغذیه آمونیومی نسبت به نیترات 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 *Myriophyllum 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 برگی جو و اسفناج مشخص شد که آمونیوم فعالیت آنزیم ساکارز فسفات سنتاز را مهار و محتوای فروکتوز ۲و ٦ 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 ساکارزسنتاز همراه با همانندسازی آمونیوم و وارد شدن آن در ساختار اسیدهای‌آمینه که منجر به مصرف اسکلت‌های کربنی می‌شود، و نیز انحراف کربن به مسیر بیوسنتز لیگنین در کاهش ذخایر نشاسته و ساکارز ریشه نقش دارند. گزارش شده است که افزایش فعالیت PAL، باعث تحریک بیوسنتز 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.

۳-۷. پروتئین محلول کل

تغذیه آمونیومی در گیاه چغندرقند باعث افزایش غلظت پروتئین محلول کل در اندام‌هوایی، ریشه و زیرلپه شد که این افزایش فقط در اندام‌هوایی معنی‌دار بود ($p<۰/۰۵$) (شکل ٦).

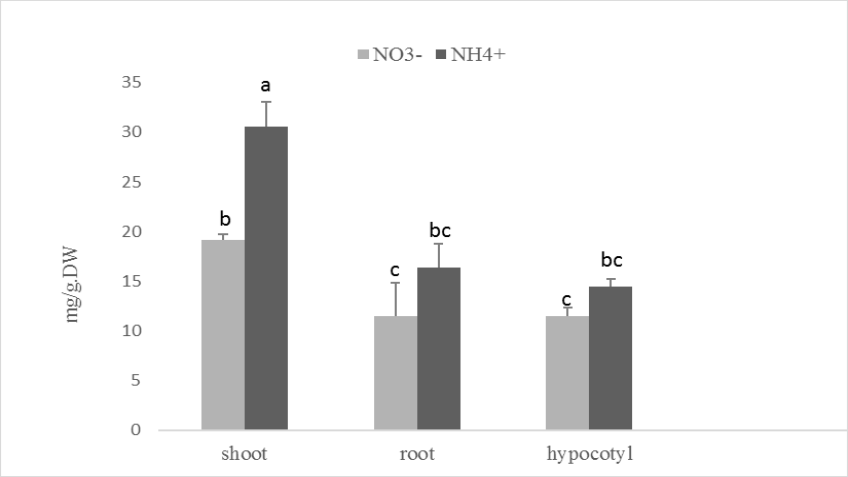


Fig. 6: The effect of nitrogen source on concentration (mg/g. DW) of total protein in sugar beet plants. Means that do not share a letter are significantly different.

طبق نتایج به‌دست‌آمده از این مطالعه، تغذیه آمونیومی باعث افزایش مقدار پروتئین در اندام هوایی گیاه چغندرقند شد. ارتباط منفی بین محتوای ساکارز و ترکیبات نیتروژنی محلول (اسیدهای آمینه) در ریشه چغندرقند 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 متابولیزه شدن و ورود آمونیوم در ساختار اسیدآمینه‌های 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 پروتئین شده‌است (Santamaria *et al*., 1998; Smolov and Semenova, 2008).

٤. نتیجه گیری کلی

پژوهش حاضر حاکی از آن است که تأمین آمونیوم به عنوان تنها منبع نیتروژنی در مزارع چغندرقند (*Beta vulgaris* L.) بدون مدیریت دقیق pH خاک و نسبت نیترات 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، به‌صورت توأم، علاوه‌بر مهار رشد گیاه موجب افت کیفیت ریشه ذخیره ای می‌شوند.

٥. منابع

Barłóg, 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. *Holzforschung*, 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, SiegI, 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.

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://org.doi/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/doi: 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.

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 aquati*cum (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/10.257/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. *BioResource*s, 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.

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., Lonˇcari´, 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.