

اثر سرما بر گل‌انگیزی و گلدهی

تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۰۳/۰۵

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۰۳/۳۱

کد مقاله: ۳۸۳۷۸

مژده مقدسی^۱، مژگان مقدسی^۲

چکیده

گل تجلی‌بخش زیبایی و لطافت است و همواره به ما متذکر می‌شود که زیبا زندگی کنیم هرچند کوتاه. در القای گل، عواملی مانند بهاره‌سازی، دوره نوری و سن گیاه مؤثرند. به نظر می‌رسد به کار بردن دماهای پایین قبل از رویش دوباره در طول فصل رشد، بر شکستن خواب، وادارسازی و همچنین تعیین زمان گلدهی در گیاهان اثر مثبت دارد. علاوه بر وجود دوره سرمایی، تعیین مدت زمان سرمادهی نیز یکی از عوامل مهم در گلدهی است. در طول سرمادهی باید عواملی مانند دمای بهینه سرمادهی، مدت زمان سرمادهی و همچنین نیاز نوری برای گیاه در نظر گرفته شود. بنابراین برای گیاهان، دما یک نشانه اصلی محیطی است که تأثیر زیادی بر زمان گلدهی دارد. در بسیاری از گونه‌ها، FLC که فاکتور رونویسی MADS-BOX را کد می‌کند، ژن اصلی در بهاره‌سازی است که از طریق مهار چندین فعال‌کننده گل، از جمله FT و SOC1 از گلدهی جلوگیری می‌کند.

واژگان کلیدی: گل‌انگیزی، نیاز سرمایی، گلدهی، بهارش، خواب غنچه

۱- دانشجوی دکتری، گروه زراعت و اصلاح نباتات (آگروتکنولوژی - اکولوژی)، دانشگاه یاسوج (نویسنده مسئول)
mozhde.mdi@gmail.com

۲- کارشناس ارشد، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه بوعلی سینا همدان

بی‌شک گل، زیباترین شاهکار خلقت است که تماشای آن آرامش خاطر و لذت زایدالوصفی به ما انسان‌ها می‌دهد. ایرانیان جزو نخستین ملتی بودند که گل را به یکدیگر هدیه می‌دادند. نقوش به جای مانده از دوران گذشته که در آن عده‌ای شاخه گلی در دست دارند مستند است. روایات گل و گیاه در ایران به ویژه در طراحی فضای سبز از سه هزار سال پیش اهمیت داشته و توسعه آن در این سرزمین به صورت یک حرفه عمر ۸۵ ساله دارد. نخستین بار یک هلندی مقیم تهران به نام پرتیوا به اتفاق چند نفر از هموطنان در باغ خود در تهران با وارد کردن بذر گل از هلند اقدام به پرورش گل در ایران کرد (ابراهیمی سیاه‌خلکی، ۱۳۹۳).

در صنعت گل‌کاری، تاریخ کاشت و زمان گلدهی نقش حیاتی در برآوردن نیاز گل دارد (Fragoso-Jimenez et al., 2020). علاوه بر گل‌های متداول، علاقه به گل‌های وحشی تقاضای جدیدی در بازار گل ایجاد کرده است و محصولات زینتی جدید به طور مداوم در سراسر جهان در حال توسعه هستند (Cave and Johnston, 2010). با این حال، از آنجایی که واکنش‌های گلدهی در بسیاری از گونه‌های وحشی هنوز ناشناخته است، تولیدکنندگان در توسعه محصولات زینتی جدید و برنامه‌ریزی کشت آن‌ها با مشکلاتی مواجه هستند (Fausey and Cameron, 2005). بنابراین، بررسی الزامات محیطی برای دستکاری زمان گلدهی در گونه‌های وحشی ضروری است (Hyun Im et al., 2020)؛ زیرا رشد باید تنظیم شود تا تولید گلهای با کیفیت در طول سال تضمین گردد (Fragoso-Jimenez et al., 2020).

گلدهی، شامل رویدادهای مهم و پیچیده‌ای در انتقال از مرحله رویشی به زایشی در چرخه زندگی گیاه است (Luo et al., 2019) که توسط فرایندهای درون‌زا و عوامل محیطی برون‌زا کنترل می‌شود. نور و دما به عنوان دو عامل محیطی برون‌زا نقش حیاتی در انگیزش، آغازش و بلوغ دارند. البته چگونگی گلدهی تحت تاثیر نور و دما بسته به گونه‌های مختلف متفاوت است (ناصری، ۱۳۹۵). ناصری و ابراهیمی گروی (۱۳۸۱) گزارش کردند اعمال تیمار سرمایی پس از تمایز یابی گل، موجب طولی شدن ساقه گل‌دهنده و در نهایت تسریع گلدهی نرگس می‌شود. اکبری و تهرانی‌فر (۱۳۸۸) اثر تیمارهای دمایی را بر روی زمان ظهور، ارتفاع، تعداد، قطر ساقه گل‌دهنده، تعداد گره‌های موجود در هر ساقه گل‌دهنده، قطر اولین گلچه، طول گل آذین و زمان برداشت در گل مریم را بررسی کردند. نتایج آنها نشان داد که تیمارهای دمایی پایین موجب کوتاه تر شدن دوره رشد و گلدهی شد و گیاهچه‌ها سریع‌تر به رشد و گلدهی رسیدند. ژو و همکاران (۲۰۰۶) بیان کردند دمای ۴ درجه سلسیوس باعث می‌شود سوخ گل سوسن در زمان کوتاهی پس از کشت، رشد خود را آغاز نمایند و توسعه و نمو آن در مراحل بعدی با سرعت بیشتری صورت گیرد. شواهد اخیر در گیاه آراییدوپسیس نشان می‌دهد تیمارهایی که سبب شکستن خواب می‌شوند، بیان ژن‌های بیوسنتزی اسید جیبرلیک را تحریک می‌کنند. قرارگیری گیاه در معرض سرمای مرطوب به کاهش سطوح اسید آبسزیک منجر شده و در نتیجه جوانه زنی اندام ذخیره‌ای افزایش می‌یابد. به دنبال کاتابولیسم اسید آبسزیک و تضعیف پیام‌رسانی اسید آبسزیک وابسته به خواب، در طول سرمای مرطوب، سنتز جیبرلین تحریک می‌شود (Yamauchi et al., 2004).

۲- دوره خفتگی گیاه (خواب)

خواب یک وقفه موقت در رشد مریستم گیاهان است که در بسترها و افزونه‌های رویشی برخی از گیاهان گل‌دهنده ایجاد می‌شود (ناصری، ۱۳۹۵) و به صورت خواب درونی^۱، خواب مکانیکی^۲ و خواب بیرونی^۳ دیده می‌شود. خواب درونی توقف رشد در مریستم‌ها به دلیل ویژگی‌های فیزیولوژیکی است که در داخل گیاه اتفاق می‌افتد. در خواب مکانیکی ویژگی‌های فیزیکی گیاه (مانند وجود پوسته سخت در بذرها) و در خواب بیرونی شرایط محیطی گیاه سبب توقف رشد در مریستم‌ها می‌شود (Suttle, 2007). از لحاظ زیست‌شناسی خواب به عنوان یک مکانیزم ذخیره‌ای برای اطمینان از زنده ماندن گیاه در طول شرایط نامناسب محیطی مانند دماهای بالا، دماهای پایین و نیز تنش خشکی است (ناصری، ۱۳۹۵). به عبارت دیگر خواب زمستانه و تابستانه یک استراتژی است که به گیاهان پایا و دائمی اجازه می‌دهد که در شرایط سخت محیطی ناشی از خشکی، گرما و یخ زدگی دوام آورند (Anderson et al., 2010). با توجه به این که افزایش یا کاهش دما و یا تغییر در شرایط محیطی روی فنولوژی گیاه اثر می‌گذارد، بنابراین خواب یک استراتژی و پاسخ به موقع و طبیعی گیاهان در برابر شرایط نامساعد است (Campoy et al., 2011). در علوم باغبانی، وجود خواب سبب محدود شدن فصل گلدهی می‌شود. بنابراین دوره خواب دارای فوایدی برای تولیدهای تجاری برخی از محصولات است؛ زیرا اجازه مدیریت، انبار و جابجایی اندام‌های در حال خواب را می‌دهد (ناصری، ۱۳۹۵). در مناطقی که دارای زمستان سخت و طاقت فرسا هستند، خواب زمستانه یک راهکار رایج برای گیاهان چوبی و دائمی به‌منظور حفظ بقا است. به عنوان مثال گیاهانی مانند یونجه، سیب‌زمینی، سوسن، لاله و توت‌فرنگی برای حفظ بقا، به خواب زمستانه می‌روند

1 Endo-Dormancy
2 Para-Dormancy
3 Eco-Dormancy

(Muthoni et al., 2014). نکته مهم در خواب زمستانه این است که از رشد و گلدهی گیاه در شرایط نامساعد جلوگیری می‌شود تا دوباره شرایط محیطی مناسب برای رشد و گلدهی فراهم گردد (Chao et al., 2007). خواب تابستانه در گیاهان دائمی و در ژئوفیت‌هایی وجود دارد که در مناطق خشک و نیمه خشک مدیترانه‌ای با زمستان‌های معتدل و تابستان‌های طولانی و گرم و خشک رشد می‌کنند. گیاهان زینتی مانند سنبل (*Hyacinthus spp.*) و گلابول (*Gladiolus spp.*) دارای خواب تابستانه هستند (Norton et al., 2009). بنابراین فهم و کنترل خواب در گیاهان برای یک مدیریت مؤثر در تولید محصولات، جایابی و استفاده از آن‌ها ضروری است (Okubo, 2013).

خواب در گونه‌های مختلف گیاهی، دارای مکانیزم پیچیده‌ای می‌باشد. همچنین خواب توسط پژوهشگران مختلف دارای تعاریف متفاوتی است (ناصری، ۱۳۹۵). یکی از تعاریف‌های کامل در مورد خواب در گیاهان توسط دی هرتاق و لی نارد (۱۹۹۳) ارائه شد. آن‌ها عنوان کردند که خواب یک حالت دینامیک و پیچیده فیزیولوژیکی، مورفولوژی و بیوشیمیایی در گیاه است که در آن دوره هیچ تغییر مورفولوژی قابل مشاهده و یا هیچگونه رشدی به چشم نمی‌خورد؛ اما به‌طور درونی برخی حوادث فیزیولوژیکی در حال رخداد هستند و به محض مشاهده تغییرات بیرونی مانند رشد ریشه یا رشد شاخساره، خواب رفع شده است. برخی از پژوهشگران تغییر شکل‌هایی را که در فعالیت آنزیمی یا در متابولیسم اسیدهای نوکلئیک و یا در ساختار کلونیدی با افزایش آبدوستی و غیره روی می‌دهند را عامل این امر دانسته‌اند (هلر، ۱۳۷۰). دی هرتاق و لی نارد (۱۹۹۳) گزارش کردند دماهای بالا باعث ایجاد خواب می‌شوند در حالی که دماهای پایین آن را برطرف می‌کند و اگر هیچ دوره سرمایی برای مدت طول سال وجود نداشته باشد رشد گیاهی خیلی کند شده و گل‌ها انگیزه نمی‌شوند و یا بدریخت می‌شوند.

دال (۲۰۰۳) اعتقاد دارد خروج از خواب یک فرایند مهم در تولید تجاری گل‌ها بوده اما روش‌های شکستن خواب پیچیده می‌باشند و امکان انتقال آن از یک گونه به گونه‌ای دیگر مشکل است. بر اساس پژوهش‌های مختلف گزارش شده که کاربرد دمای پایین به مدت دو هفته در سوخ یک گونه سوسن موجب افزایش میزان ساکاروز و کاهش سایر قندهای احیا می‌شود که این پدیده در سوخ گل‌های دیگر همانند سنبل و لاله نیز مشاهده شده است. بنابراین با تحریک تجمع قندهای محلول در سوخ‌ها، می‌توان گل‌دهی را در آنها به تاخیر انداخت. کریستین و همکاران (۲۰۱۲) گزارش کردند در میان گروه وسیعی از گیاهان چندساله گل دهنده بهاره و زمستانه، به‌طور معمول گل‌ها در اواخر تابستان یا پاییز در جوانه جدید آغازیده می‌شوند. تمایزیابی سرآغازه‌های گل در هفته‌های پس از آغازش، رخ می‌دهد. این شیوه آغازش و تمایزیابی و نیز دوره خواب به‌طور کلی در درختان میوه معتدله، گیاهان چوبی زینتی مانند آزالیا، سوخوارها مانند لاله و نیز گیاهان چند ساله علفی مانند گل صدتومانی دیده می‌شود.

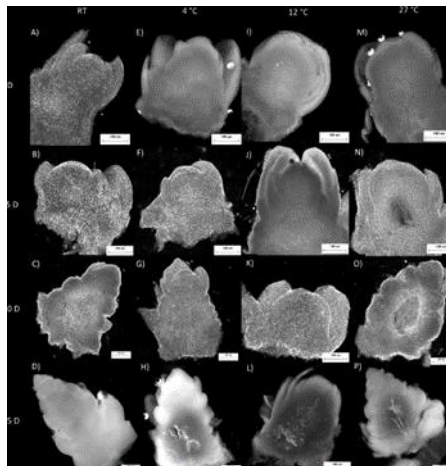
مریستم انتهایی شاخه گیاهان نونهال به عوامل تحریک کننده گلدهی بی پاسخ هستند. این دوره نونهالی با یک فاز بلوغ دنبال می‌شود که در این مرحله مریستم انتهایی تحت شرایط انگیزش گلدهی مستعد گلدهی می‌شود (ناصری، ۱۳۹۵). فرایند گلدهی شامل پنج مرحله‌ی پی در پی است. القای گل (گل انگیزی)، شروع گلدهی (گل آغازی)، اندام زایی اجزای گل (تمایز یابی)، رشد و کامل شدن اجزای گل (توسعه) و شکوفایی گل (گلدهی) (ناصری و ابراهیمی گروی، ۱۳۸۱). دمای معین سبب انگیزش تشکیل گل و یا سوخ در گیاهان می‌شود (ناصری، ۱۳۹۵).

۳- دما

- نقش دماهای پایین در چرخه زندگی گیاهان متفاوت است و از این نظر گیاهان به سه گروه تقسیم می‌شوند:
۱. گیاهانی که برای رشد و نمو (خواب درونی) نیاز به دمای پایین دارند و چرخه رشدی گیاه بدون سرما تکمیل نمی‌شود. مانند: گل لاله که برای تشکیل شاخساره و گل‌ها، نیاز به فرمان دارد.
 ۲. در گروه دوم گیاهان در صورتی که خواب (خواب درونی) در آنها انگیزه شده باشد، برای ادامه رشد به سرما نیاز دارند اما در این گروه گیاه می‌تواند گل بدهد و چرخه زندگی را تکمیل کند به شرطی که خواب نداشته باشد. به عنوان مثال در بگونیا طول روز ۱۲ ساعت و کمتر سبب بزرگ شدن محور زیر لپه و خواب می‌شود و چندین هفته دمای ۱ تا ۵ درجه سلیسیوس برای برطرف شدن خواب نیاز دارند اما اگر چنانچه در طول روز ۱۴ ساعت بدون در معرض قرار گرفتن سرما کشت شوند بدون وجود خواب گل می‌دهند.
 ۳. این گروه از گیاهان به فرمان نیاز ندارند و سرما از رشد و نمو آنها جلوگیری می‌کند و خشک شدن (خواب اکولوژیکی) را کاهش می‌دهد. به عنوان نمونه در گل نسرین، سوخ‌ها به تیمار نیاز دارند؛ اما اگر چنانچه در دمای ۵ تا ۹ درجه سلیسیوس انبار شوند سبب تأخیر در گلدهی و پدیدار شدن برگ‌ها می‌شود که اجازه انبار کردن و انتقال سوخ‌ها را می‌دهد (Dole, 2003). در دوره خفتگی، بر خلاف عدم رشد ظاهری، کنش و واکنش‌های فراوانی در درون بافت زایشی گیاه رخ می‌دهد. در طول انبار سرد ذخیره کربوهیدراتی موجود در بافت زایشی به قندهای ساده مانند ساکاروز و گلوکز تبدیل شده و توانایی جایابی پیدا می‌نماید. افزون بر تجمع قندها در پایان تیمار سرمادهی، میزان اسید آسبیزیک نیز کاهش می‌یابد (Rhie and Hong, 2007).

بنابراین تیمار سرمایی تاثیر مهمی در انتقال قندها دارد. سرمادهی سبب انتقال مواد مغذی از ارگان‌های ذخیره‌ای به سمت جوانه می‌شود. در واقع در دمای پایین، مسیر آپوپلاست برای جابجایی کربوهیدرات‌ها از سلول‌های پارانشیمی ذخیره‌ای به سوی منطقه آپوپلاست فعال می‌شود. قندهای آپوپلاست پس از ورود به آوند آبکش به جوانه‌های در حال توسعه منتقل می‌شوند. عدم حضور سرما مانعی برای جریان قند به درون آپوپلاست می‌شود و سبب بلوکه شدن تحویل قند به جوانه می‌شود. در واقع در زمان گلدهی محتوی قند ساقه یا پیازی که سرمادهی شده تا ۱۰ برابر بیشتر است. از طرفی در دمای پایین، مقدار اکسیژن محلول در آب افزایش یافته و در نتیجه نیاز جنین به اکسیژن بهتر تامین می‌شود. تاثیر این تیمار با توجه به گونه‌های گیاهی می‌تواند متغیر باشد. گیاه با دریافت سرما، فرصت کافی برای توسعه اندام‌های تمایز یافته پیدا می‌کند (Gracie et al., 2000).

در ژئوفیت‌ها، جلوگیری از عدم گلدهی به عوامل زیادی مانند اندازه پیاز، دمای بهینه، رطوبت، غلظت هورمون و تغذیه بستگی دارد که برداشت هماهنگ را دشوار می‌کند (Kamenetsky and Okubo, 2013). یکی از روش‌های رایج برای به دست آوردن گل، تحت فشار قرار دادن پیازها با دمای پایین در مدت زمان معین است که با موفقیت در ژئوفیت‌هایی مانند گل لاله و گل نرگس استفاده شده است (Noy-Porat et al., 2013). در کورم گل مریم نیز برای به دست آوردن تعداد بیشتر گل و هماهنگی برداشت در طول سال این عمل انجام می‌شود (Wang et al., 2019). واتاکو و نگامو (۲۰۱۳) گزارش کردند که طول دوره رشد و چرخه گلدهی گیاه *A. amica* با استفاده از تیمارهای حرارتی در سرمای (۴ تا ۱۰ درجه سانتی‌گراد) نسبت به دماهای گرم (۲۰ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد) افزایش می‌یابد؛ اما در برخی موارد، دمای بالای محیط از طریق افزایش بیان FT فعال شده توسط فعل و انفعالات فیتوکروم، باعث گلدهی می‌شود (Kumar et al., 2012). مثلاً در گونه‌هایی از ژئوفیت‌ها، مانند *Narcissus tazetta* شروع گل و رشد زایشی توسط دماهای بالا (۲۵-۳۰ درجه سانتی‌گراد) ترویج می‌شود، در حالی که دمای پایین (۱۲ درجه سانتی‌گراد) گلدهی را به تاخیر می‌اندازد (Noy-Porat et al., 2013). علاوه بر این، در *Allium sativum* دماهای بالاتر (۲۵ C° یا ۳۰ C°) به طور قابل توجهی باعث افزایش قطر پیاز، ارتفاع، تعداد پیازها و کوتاه ترین دوره رشد شد (Atif et al., 2019).



شکل ۱: تمایز مریستم در *Agave amica* 'Double' تحت تیمارهای دمایی مختلف.

لازم به ذکر است که گونه‌ها و رقم‌های مختلف هم رفتار متفاوتی نسبت به تنش‌های سرمایی نشان می‌دهند. به عنوان مثال با پژوهش ونگ و همکاران (۲۰۱۹) مشخص شد که در پیازهای گل لاله که در دمای ۵ درجه سانتی‌گراد به مدت دو هفته نگهداری شدند، رقم 'Dow Jones' اندام‌های زایشی طبیعی و دست نخورده را حفظ کرده است، در حالی که رقم 'Orange Emperor' گل نمی‌دهد و در این شرایط اندام‌های زایشی را به تدریج تخریب می‌کند. نتایج فراگوسو-خیمنز و همکاران (۲۰۲۰) نشان می‌دهد که با دمای ثابت ۱۲ درجه سانتی‌گراد، تمایز در مریستم به تعویق می‌افتد و قرار گرفتن ثابت در معرض دمای پایین‌تر از ۴ درجه سانتی‌گراد یا بالاتر از ۲۷ درجه سانتی‌گراد تمایز مریستم را تحریک می‌کند. بر اساس داده‌های حاصل، ۴۵ روز رشد در دمای طبیعی ثابت (متوسط دمای بیشتر از ۳۰ درجه سانتی‌گراد) با تغییرات دمای روز و شب برای القای گل در اکثر تیمارها کافی بود (شکل ۱).

حتی در برخی موارد، نتایج بدست آمده از تحقیقات انجام شده روی یک رقم نیز چندان همخوانی نداشته‌اند. مانند تحقیقات واتاکو و نگامو (۲۰۱۳) که دمای پایین را برای گلدهی زودتر در گل مریم، توصیه کردند. نتایج حاصل از تحقیق آن‌ها نشان داد که در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد گلدهی زودتر از ۴ درجه سانتی‌گراد اتفاق می‌افتد. در حالی که سال‌ها قبل، هوانگ و همکاران (۱۹۹۵) و هوانگ و اکوبو (۱۹۹۵) پیشنهاد کردند که نگهداری کورم گل مریم در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد در مقایسه با نگهداری در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد بر کیفیت گل تأثیر می‌گذارد. علاوه بر این، نگهداری کورم گل در دمای ۵ درجه سانتی‌گراد و ۲۵ درجه سانتی‌گراد برای بیش از ۱۶ هفته زمان جوانه زدن و گلدهی را به تاخیر انداخت. بعلاوه، کورم‌های نگهداری شده در دمای ۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۱۶ هفته، جوانه‌های گل کمتری داشتند و کیفیت گل کاهش یافت. در مطالعه توما و همکاران (۲۰۱۵) در کورم‌های گل مریم یک جوانه مرکزی با رشد بیشتر در دمای گرم (۲۲-۲۰ درجه سانتی‌گراد) ذخیره شده بود، در حالی که جوانه مرکزی کورم‌ها در انبار سرد (۸-۱۰ درجه سانتی‌گراد) هنوز خواب بودند. به طور مشابه، ما دریافتیم که دماهای پایین ذخیره‌سازی (۴ و ۱۲ درجه سانتی‌گراد) زمان گلدهی را نسبت به شاهد طولانی می‌کند. نتایج نشان داد که نگهداری کورم‌های مریم در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد به مدت ۳۰ روز باعث تاخیر در گلدهی می‌شود. در *A. amica* 'Double' ما می‌توانیم

مشاهده کنیم که چگونه تاریخ گلدهی و رشد مریستم با استفاده از تیمارهای دمایی مختلف در طی ۲ سال کشت، تحت تاثیر قرار گرفتند. تغییرات مریستمی در طول ذخیره سازی قابل مشاهده نبود، تنها امکان تشخیص انتقال گل در طول استقرار وجود داشت که در ۳۰ روز رخ داد کیفیت گل‌ها در تیمارهای دمایی مختلف در طول دو سال استقرار در مطالعه ما تحت تاثیر قرار نگرفت، که اصلاح روزهای برداشت بدون تاثیر بر کیفیت گل مفید است. بنابراین، این تیمارها روشی مناسب برای کنترل گلدهی مریم بدون تاثیر بر کیفیت گل هستند.

بسیاری از گونه های علفی به چند هفته سرما (۱ تا ۷ درجه سانتی‌گراد) به بذر یا گیاهان جوان برای تقویت گلدهی نیاز دارند (Hyun Im et al. 2020) اما در اکثر گونه‌های گیاهی با تحمل یک تا سه ماه دمایی پایین (۱ تا ۷ درجه سانتی‌گراد)، بهاره‌سازی رخ می‌دهد (Khokhar, 2014). بنابراین مدت زمان قرار گرفتن در معرض سرما می‌تواند از چند روز تا چند ماه متغیر باشد. گیاهان مونوکارپ و دوساله معمولاً نیاز اجباری در مواجهه با سرما برای القای گل دارند (Amasino, 2004). گیاه *Lysimachia Mauritiana Lam.* گیاهی دو ساله است که در بهار و اوایل تابستان پس از زنده ماندن در زمستان شکوفا می‌شود و برای تحمل شرایط دمایی به منظور تحریک گلدهی، به یک مرحله رشد رویشی کافی نیاز دارد. در واقع این گونه، یک گیاه روز بلند اجباری است که به بهاره‌سازی نیاز دارد (Hyun Im et al. 2020). بهاره‌سازی شامل دو مرحله مجزا است. اول این که گیاه باید مدت طولانی در معرض دمایی پایین قرار گیرد سپس بتواند آن تیمار سرمای را به منظور القای گلدهی در بهار یا تابستان حفظ کند. گیاهان بسیار کمی بلافاصله پس از تیمار سرمای گل می‌دهند. به وضوح روشن است که این تیمار سرمای هفته‌ها و ماه‌ها حفظ می‌شود (Glover, 2007) و بهاره‌سازی با تاثیر دما روی مریستم انتهایی موثر واقع می‌شود (Harding, 2004).

۴- مسیره‌های ژنتیکی، سرما و گلدهی

زمان گلدهی عمدتاً توسط چهار مسیر ژنتیکی تنظیم می‌شود: دوره نوری، بهاره‌سازی، بیوسنتز جیبرلین^۱ و سن (مرحله جوانی) (Luoa et al., 2019). زمان و ماهیت مستعد شدن برای گلدهی با توجه به هر گونه و نیز شرایط محیطی که گیاه در آن قرار گرفته وابسته است. اگر گیاهان دو و چند ساله مستعد در معرض دمای خنک قرار گیرند، گلدهی افزایش پیدا می‌کند. در برخی شرایط دمای خنک سبب تحریک گلدهی می‌شود. در حالی که در برخی شرایط این دما سبب برطرف شدن خواب شده و گیاه رشد رویشی خود را از سر می‌گیرد (ناصری، ۱۳۹۵). گیاهانی که در دما و شرایط نوری مناسب قرار می‌گیرند، اگر به اندازه کافی بالغ نباشند تا به سیگنال‌های محیطی پاسخ دهند، ممکن است گل ندهند. مرحله جوانی گیاهان معمولاً به طول عمر گیاه مربوط می‌شود (Erwin, 2006). جوانی یک نکته مهم برای تولید تجاری است. زیرا اجبار در مرحله جوانی ممکن است منجر به کاهش کیفیت محصول مانند گلدهی و یکنواختی شود (Cavins and Dole, 2001).

سیگنال‌های چهار مسیر فوق، از طریق جایگاه گلدهی T و سرکوب کننده بیان بیش از حد Co1 دریافت می‌شوند که سطوح بیان آن‌ها زمان گلدهی را تعیین می‌کند (Song et al., 2013). علاوه بر چهار مسیر فوق، زمان گلدهی توسط تنش‌های زیستی و غیرزیستی نیز تنظیم می‌شود و گیاهان مکانیسم‌های مختلفی را برای تنظیم گل‌دهی به منظور مقابله با اثرات عوامل مختلف تنش، به کار می‌گیرند. از این رو اخیراً ارتباط بین گلدهی و تحمل استرس توسط گیاه، بیشتر مورد توجه قرار گرفته است (Kazan and Lyons, 2016). گیاهان مسیره‌های مختلفی را برای تنظیم گلدهی در پاسخ به سطوح مختلف تنش سرما ایجاد کرده‌اند. برخی با خاموش کردن FLC مهارکننده گل از طریق ورنالیزاسیون (بهاره‌سازی) در زمانی که در معرض دماهای سرد طولانی مدت بدون یخ قرار می‌گیرند، گلدهی را تسریع می‌کنند (Amasino, 2004) اما در مقابل، با فعال کردن FLC زمانی که در معرض سرمای کوتاه مدت قرار می‌گیرند، گلدهی به تأخیر می‌افتد (Seo et al., 2009). بنابراین دمای پایین کوتاه مدت، باعث تأخیر در گلدهی از طریق مسیر حرارتی می‌شود اما بر رشد و نمو طبیعی گیاه تاثیر نمی‌گذارد (Lee et al., 2007).

گیاهان با بیان ژن‌های پاسخ‌دهنده به سرما، تحمل خود را در برابر تنش سرما بهبود می‌بخشند. بیان ژن سرمای AtCRAP2 در گل داودی باعث افزایش گلدهی در شرایط روز کوتاه با دمای پایین ۱۵ درجه سانتی‌گراد در شب شد. تعیین توالی RNA سنجش‌های rd29A: AtCRAP2 و qRT-PCR از ژن‌های مربوط به زمان گلدهی و AtCRAP2 بیان شده در دمای محیط، نشان داد که AtCRAP2 به طور مثبت SOC1 و FTL3 را تحت تاثیر قرار می‌دهد و در نتیجه باعث افزایش گل‌دهی در شرایط استرس دمایی پایین و شرایط روز کوتاه می‌شود. به عبارتی اثرات متقابل بین مسیره‌های تنظیم کننده زمان گلدهی و پاسخ به سرما در گیاهان اتفاق می‌افتد. البته BFs، FLC و SOC1 یک حلقه بازخورد را برای تنظیم زمان گلدهی آراییدوپسیس بر اساس نوسانات دما تشکیل می‌دهند. در این حلقه، گلدهی با افزایش FLC در دمای بسیار پایین محیط به تعویق می‌افتد که باعث سرکوب ژن‌های القایی سرد از طریق SOC1 در هنگام القای گل می‌شود. CBFs بالادست و تنظیم کننده مثبت ICE1، به طور مشابه از سیگنال‌های سرد در مسیره‌های گلدهی با القای مستقیم ژن کد کننده FLC برای به تأخیر انداختن

گلدهی استفاده می‌کنند که توسط SOC1 تحت شرایط افزایش گلدهی مهار شد و با کاهش تحمل انجماد همراه گردید (Seo et al., 2009). در مطالعه‌ای مشابه، لوو و همکاران (۲۰۱۹) ژن AtCRAP2 را شناسایی کردند و نشان دادند که بیان بیش از حد آن در آرابیدوپسیس تراریخته باعث تحمل سرما می‌شود. در مقایسه با گیاهان حاوی 35S::CBF3، گیاهان حاوی 35S::AtCRAP2 دچار تأخیر رشد یا تأخیر در گلدهی نشدند. علاوه بر این، مشخص شد که ژن AtCRAP2 تحت کنترل یک پروموتور القاکننده سرما در "Jimba" تراریخته می‌تواند تحمل دمای پایین مربوط به تشکیل جوانه گل را با تنظیم مثبت سطوح بیان SOC1 و FTL3 افزایش دهد.

در این رابطه، بسیاری از مطالعات به مکانیسم‌های واکنش سویا به فوتوپریودیسم پرداخته‌اند. دمای پایین می‌تواند گلدهی سویا را به تأخیر اندازد، اما اطلاعات کمی درباره جزئیات مکانیسم چگونگی تأثیر دما بر روی گلدهی سویا وجود دارد. در این پژوهش ما GmFLC-like را از سویا جدا کردیم که به جایگاه گلدهی C clade از خانواده MADS-box تعلق دارد و به شدت در برگ‌های سویا بیان می‌شود. بیان هترولوگ GmFLC-like منجر به یک فنوتیپ با تأخیر در گلدهی در گیاه آرابیدوپسیس می‌شود. آرابیدوپسیس اولین گیاهی بود که تمام ژنوم آن توالی‌یابی شد. آزمایش‌های تکمیلی نشان می‌دهند که GmFLC-like در طولانی‌مدت با مهار بیان ژن FT در گل‌دهی دیررس ناشی از دمای پایین نقش دارد. خوشبختانه، ما تأیید کردیم که ژن مسیر بهاره‌سازی Glyma11g13220 نقش مهمی در تنظیم زمان گلدهی دارد (Lü et al., 2015). لیو و همکاران (۲۰۱۹) Glyma05g28130 را از سویا جدا کردیم، که به شدت در برگ‌های سویا بیان می‌شود و در طولانی‌مدت با دمای پایین در گل‌دهی دیرهنگام نقش دارد. در مطالعه فراگوسو-خیمنز و همکاران (۲۰۲۰) مشخص شد که دماهای مختلف انبارداری، بر متغیرهای روز تا جوانه‌زنی و روز تا گلدهی تأثیر گذاشت بدون اینکه بر کیفیت گل تأثیر داشته باشد.

۵- نتیجه‌گیری

ارزش و اهمیت گل و گیاهان زینتی و در کنار آن گیاهانی که پتانسیل استفاده به عنوان گیاه دارویی دارند، در جوامع شهری و صنعتی بر کسی پوشیده نیست و انسان‌ها از آغاز تمدن و شهرنشینی همواره از گل و گیاهان به شکل‌های گوناگون بهره بردند. زمان گلدهی، یک صفت مهم کشاورزی است که تولید و عملکرد موفق را تعیین می‌کند. دما در بین عوامل طبیعی تأثیرگذار بر رشد و نمو گیاهان مهمترین نقش را دارا می‌باشد. به خوبی مشخص شده است دما فرایندهای گلدهی بیشتر گیاهان را کنترل می‌کند. نمو جوانه گل با سرعت کم در طول دوره پائیز و زمستان آغاز می‌شود؛ درحالی که رشد برگ‌ها و گلدهی در بهار اتفاق می‌افتد. همه‌ی این فرایندها نیازمند ذخیره‌سازی انرژی هستند که فراهم کردن این انرژی ممکن است همراه با افزایش تنفس در گیاه باشد. پیش‌تیمار سرمایی به طور معنی‌داری سبب افزایش تنفس و تولید انرژی نسبت به گیاهانی می‌شود که در دمای بالای ۱۸ درجه سلسیوس محیط نگهداری شده‌اند. نقش دمای پائین در طول دوره نگهداری به خاطر افزایش بیان ژن، فعالیت‌های آنزیم‌های دخیل در رشد اندام هوایی و افزایش تولید قندهای شش کربنی است.

تقریباً تمام مراحل رشد و نمو گیاهان توسط ترموپریود فصلی کنترل می‌شود. مطالعات بسیاری در مورد اثر درجه حرارت بر تنظیم چرخه رشدی گیاهان پیازی انجام شده است. اطلاعات بدست آمده از این مطالعات برای تمامی گونه‌ها قابل مقایسه نیست. علی‌رغم این گزارش‌ها، هیچ آزمایشی برای تشخیص اینکه کدام روش اجباری بهترین است، انجام نشده، زیرا آنها به صورت جداگانه تجزیه و تحلیل شدند. بنابراین، مشخص نیست که کدام روش اجباری گلدهی را به تأخیر می‌اندازد یا افزایش می‌دهد. واضح است که درمان‌های دمایی بیشتر از تنظیم‌کننده‌های رشد برای ایجاد فشار کورم‌های گل مریم اعمال می‌شوند. اما هیچ درک درستی از تغییرات فیزیولوژیکی در داخل کورم‌ها با استفاده از روش‌های اجباری وجود ندارد. بنابراین تحقیقات کامل‌تری در ارتباط با درک بهتر دوره دمایی فصلی و چرخه رشد سالانه مورد نیاز است. از لحاظ ژنتیکی بهاره‌سازی، بیان FLC را که یک مهارکننده گلدهی است، سرکوب می‌کند. مطالعات نشان داده‌اند که ژن‌های مسیر بهاره‌سازی FRIGIDA (FRI) و VERNALIZATION INSENSITIVE 3 (VIN3) ژن‌های کلیدی مسئول تنظیم بیان FLC هستند. در حالی که جهش‌های از دست دادن عملکرد در FRI یک فنوتیپ گلدهی زود هنگام را در آرابیدوپسیس نشان می‌دهد. این فنوتیپ در حال تکامل نیازی به مسیر بهاره‌سازی ندارد. VIN3، که به طور موقت توسط دمای پایین القا می‌شود، برای سرکوب FLC ضروری است.

۱. ابراهیمی سیاه‌خلکی، ع. (۱۳۹۳) اثر دوره سرمادهی و جیبرلیک اسید (GA3) بر رشد و گلدهی نرگس دروغین (*Narcissus pseudonarcissus*). پایان‌نامه کارشناسی ارشد.
۲. اکبری، ر. و تهرانی‌فر، ع. (۱۳۸۸) بررسی اثر دما و زمان انبارداری پیاز روی رشد رویشی و زایشی گل مریم (*Polianthes tuberosa* L). مجله پژوهش‌های تولید گیاهی. ۱۶: ۱۳۳-۱۱۹.
۳. ناصری، ا. (۱۳۹۵) اثر تیمار سرما و اندازه سوخ بر رشد، نمو و گلدهی گیاه جام زرین. پایان‌نامه کارشناسی ارشد.
۴. ناصری، م. و ابراهیمی گروی، ا. (۱۳۸۱) تولید گل‌های پیازی. انتشارات آستان قدس رضوی. صفحه ۲۶۲.
۵. هار، ر. (۱۳۷۰) فیزیولوژی گیاهی. انتشارات دانشگاهی تهران. صفحه ۲۶۷.
6. Amasino, R., (2004). "Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter". *Plant Cell*. 16, 2553-2559.
7. Anderson, J. V., Horvath, D. P., Chao, W. S., Foley, M. E., (2010) "Bud dormancy in perennial plants: a mechanism for survival. In *Dormancy and resistance in harsh environments*". Springer, Berlin, Heidelberg. 69-90.
8. Atif, M.J., Amin, B., Ghani, M.I., Hayat, S., Ali, M., Zhang, Y., Cheng, Z., (2019) "Influence of Different Photoperiod and Temperature Regimes on Growth and Bulb Quality of Garlic (*Allium sativum* L.) Cultivars". *Agronomy*. 9, 879.
9. Campoy, J. A., Ruiz, D., Egea, J., (2011) "Dormancy in temperate fruit trees in a global warming context". *Scientia Horticulturae*. 130(2), 357-372.
10. Cave, R.L., Johnston, M.E., (2010) "Vernalization promotes flowering of a heat tolerant *Calandrinia* while long days replace vernalization for early flowering of *Brunonia*". *Scientia Horticulturae*. 123, 379-384.
11. Cavins, T.J., Dole, J.M., (2001) "Photoperiod, juvenility, and high intensity lighting affect flowering and cut stem qualities of *Campanula* and *Lupinus*". *HortScience*. 36, 1192-1196.
12. Christiaens, A., Dhooghe, E., Pinxteren, D., Labeke, M.C., (2012) "Flower development and effects of a cold treatment and a supplemental gibberellic acid application on flowering of *Helleborus niger* and *Helleborus × ericsmithii*". *Sci. Hort*. 136: 145-151.
13. De Hertogh, AA., Le Nard, M., (1993) "Physiological and biochemical aspects of flower bulbs". Elsevier, 53-69
14. Dole, J.M., (2003) "Research approaches for determining cold requirements for forcing and flowering of geophytes". *HortScience* 38:341-346.
15. Erwin, J., (2006) "Factors affecting flowering in ornamental plants". *Flower Breeding and Genetics*. 7-48.
16. Fausey, B.A., Cameron, A.C., (2005) "Evaluating herbaceous perennial species as new flowering potted crops". *Acta Hort*. 683, 207-213.
17. Fragoso-Jimenez, J C., Silva-Morales, J., Barba-Gonzalez, R., Castañeda-Saucedo, Ma., Tapia-Campos, E., (2020) "Temperature effects on meristem differentiation and flowering date in tuberose (*Agave amica* L.)". *Scientia Horticulturae*. 275.
18. Glover, B., (2007) "Understanding of flowers and flowering: an integrated approach". Oxford University. 288.
19. Gracie, A.J., Brown, P.H., Burgess, S.W., Clark, R.J., (2000) "Rhizome dormancy and shoot growth in myoga (*Zingiber mioga* Roscoe)". *Sci. Hort*. 84:27-36.
20. Harding, S., (2004) "Inflorescence development in *Allium ampeloprasum* var. *babingtonii* (Babington's Leek)". A thesis submitted to the University of Wales in accordance with the requirements of the Doctor of Philosophy in the Faculty of Science. 330.
21. Huang, K.L., Miyajima, I., Okubo, H., (1995) "Effects of low temperature on flowering in Tuberose (*Polianthes tuberosa* L.)". *J. Fac. Agr. Kyushu Univ*. 39 (3), 105-113.
22. Huang, K.L., Okubo, H., (1995) "Flowering control of tuberose (*Polianthes tuberosa* L.) in subtropical conditions". *J. Fac. Agr. Kyushu Univ*. 39 (3), 115-124.
23. Hyun Im, N., Hyeon Lim, S., Beom Lee, H., Kwang An, S., Youn Lee, S., Sun Kim, K., (2020) "Growth and flowering responses of *Lysimachia mauritiana* Lam. to cold treatment and photoperiod". *Scientia Horticulturae*.

24. Kamenetsky, R., Okubo, H., (2013) "Ornamental Geophytes. From basic science to sustainable production". CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/b12881>.
25. Kazan, K., Lyons, R., (2016) "The link between flowering time and stress tolerance". *J. Exp. Bot.* 67, 47–60.
26. Khokhar, K.M., (2014) "Flowering and seed development in onion OALibA Review". 01(07): 1-13.
27. Kumar, S.V., Lucyshyn, D., Jaeger, K.E., (2012) "Transcription factor PIF4 controls the thermosensory activation of flowering". *Nature.* 484, 242–245.
28. Lee, J.H., Yoo, S.J., Park, S.H., Hwang, I., Lee, J.S., Ahn, J.H., (2007) "Role of SVP in the control of flowering time by ambient temperature in Arabidopsis". *Genes Dev.* 21, 397–402.
29. Lü, J., Suo, H., Yi, R., Ma, Q., Nian, H., (2015) "Glyma11g13220, a homolog of the vernalization pathway gene VERNALIZATION 1 from soybean (*Glycine max* (L.) Merr.), promotes flowering in *Arabidopsis thaliana*". *BMC Plant Biol.* 2015, 15, 232.
30. Luo, Ch., Liua, H., Renb, J., Chena, D., Chenga, X., Sunc, W., Hongd, B., Huangc, C., (2019) "Cold-inducible expression of an *Arabidopsis thaliana* AP2 transcription factor gene, AtCRAP2, promotes flowering under unsuitable low-temperatures in chrysanthemum". *Plant Physiology and Biochemistry.* 146, 220–230.
31. Lyu, J., Cai, Z., Li, Y., Suo, H., Yi, R., Zhang, S., Nian, H., (2019) "The floral repressor GmFLC-like is involved in regulating flowering time mediated by low temperature in Soybean". *Molecular Sciences.*
32. Muthoni, J., Kabira, J., Shimelis, H., Melis, R., (2014) "Regulation of potato tuber dormancy". *Crop Science.* 8(5), 754.
33. Norton, M. R., Volaire, F., Lelièvre, F., Fukai, S., (2009) "Identification and measurement of summer dormancy in temperate perennial grasses". *Crop Science.* 49(6), 2347-2352.
34. Noy-Porat, T., Cohen, D., Mathew, D., Eshel, A., Kamenetsky, R., Flaishman, M.A., (2013) "Turned on by Heat: Differential Expression of FT and LFY-like Genes in *Narcissus tazetta* during Floral Transition". *J. Exp. Bot.* 64 (11).
35. Okubo, H., (2013) "Ornamental Geophytes From Basic Science to Sustainable Production". CRC Press, Boca Raton, 233-260.
36. Roh, M.S., Hong, D.K., (2007) "Inflorescence development and flowering of *Ornithogalum thyrsoides* hybrid as affected by temperature manipulation during bulb storage". *Sci. Hort.* 113: 60-69.
37. Seo, E., Lee, H., Jeon, J., (2009) "Crosstalk between cold response and flowering in *Arabidopsis* is mediated through the flowering-time gene SOC1 and its upstream negative regulator FLC". *Plant Cell.* 21, 3185–3197.
38. Song, Y.H., Ito, S., Imaizumi, T., (2013) "Flowering time regulation: photoperiod- and temperature-sensing in leaves". *Trends Plant Sci.* 18, 575–583.
39. Suttle, J. C., (2007) "Dormancy and sprouting In Potato Biology and Biotechnology". Elsevier Science BV. 287-309.
40. Toma, F., Georgescu, M.I., Petra, S., Dobrescu, E., (2015) "Some Aspects Concerning the Rest Period of Tuberose Bulbs. Agric". *Agric. Sci. Procedia.* 6, 179–183.
41. Wang, Y., Zhao, H., Wang, Y., Yu, S., Zheng, Y., Wang, W., Chan, Z., (2019) "Comparative physiological and metabolomic analyses reveal natural variations of tulip in response to storage temperatures". *Planta.* 249 (5), 1379–1390.
42. Watako, A.O., Ngamau, K., (2013) "Effect of subsequent storage of tuberose (*Polianthes tuberosa* L.) bulbs after low temperature pre-treatment improves growth, percent sprouting and cut flower quality". *J. Home.* 15 (1), 5–14.
43. Xu, R., Niimi, Y. Y., Han, D.S., (2006) "Changes in endogenous abscisic acid and soluble sugar levels during dormancy-release in bulbs of *Lilium rubellum*". *Sci. Hort.* 111, 68-72.
44. Yamauchi, Y., M., Ogawa A., Kuwahara A., Hanada Y., Kamiya & S. Yamaguchi., (2004) "Activation of gibberellin biosynthesis and response pathways by low temperature during imbibition of *Arabidopsis thaliana* seeds". *Plant Cell.* 16:367-378.