



دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی اهر

نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی

جلد بیست و ششم، شماره دوم، ۱۳۹۸

۲۲۹-۲۴۳

<http://jopp.gau.ac.ir>

DOI: 10.22069/jopp.2019.14927.2393

افزایش مقاومت گل شاخه‌بریده آنتوریوم به سرمازدگی پس از برداشت با تیمار اسید سالیسیلیک از طریق افزایش فعالیت مسیر GABA شانت

*مرتضی سلیمانی‌اقدم^۱ و عباسعلی جنتی‌زاده^۲

^۱باشگاه پژوهشگران جوان و نخبگان، واحد اهر، دانشگاه آزاد اسلامی، اهر، ایران،

^۲گروه علوم باغبانی، دانشگاه بین‌المللی امام خمینی (ره)، قزوین، ایران

تاریخ دریافت: ۹۷/۰۵/۲۸؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۰۷/۱۴

چکیده

سابقه و هدف: انبار با دمای پایین به‌طور گسترده برای به تاخیر انداختن پیری در سبزی‌ها و گل‌های شاخه‌بریده و رسیدن میوه‌ها استفاده می‌شود که موجب افزایش ماندگاری و حفظ کیفیت پس از برداشت آن‌ها می‌گردد، اما کاربرد دمای پایین گل شاخه‌بریده آنتوریوم به‌علت حساسیت آن به سرمازدگی محدودیت دارد. علائم سرمازدگی در گل شاخه‌بریده آنتوریوم مانند قهوه‌ای شدن اسپات زمانی ظاهر می‌گردد که گل‌های شاخه‌بریده در دمای کمتر از ۱۲ درجه سانتی‌گراد نگهداری شوند یا جابجایی آن‌ها در دمای کمتر از ۱۲ درجه سانتی‌گراد صورت گیرد. بنابراین به‌منظور افزایش مقاومت به سرمازدگی پس از برداشت، به‌منظور استفاده عملی از زنجیره سرمایی با هدف نگهداری یا جابجایی طولانی‌مدت در دمای پایین می‌تواند مفید باشد. هدف از انجام این مطالعه، افزایش مقاومت گل شاخه‌بریده آنتوریوم به سرمازدگی پس از برداشت با تیمار اسید سالیسیلیک از طریق افزایش فعالیت مسیر GABA شانت می‌باشد.

مواد و روش‌ها: در این پژوهش، تأثیر تیمار اسید سالیسیلیک (SA) در غلظت‌های صفر (شاهد)، ۱، ۲ و ۴ میلی‌مولار به‌صورت غوطه‌وری انتهای ساقه پس از برداشت (۱۵ دقیقه در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد) بر فعالیت مسیر GABA شانت در گل شاخه‌بریده آنتوریوم رقم Sirion نگهداری‌شده در دمای سرمازدگی ۴ درجه سانتی‌گراد به‌مدت ۲۱ روز مورد ارزیابی قرار گرفت.

یافته‌ها: سرمازدگی در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم با قهوه‌ای شدن اسپات به همراه افزایش نشت یونی و تجمع مالون دی‌آلدئید (MDA) همراه بود. تیمار SA در غلظت ۲ میلی‌مولار موجب کاهش قهوه‌ای شدن اسپات گردید و افزایش نشت یونی و تجمع MDA را به تاخیر انداخت. تیمار SA با افزایش فعالیت آنزیم GABA ترانس آمیناز (GABA-T) در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم در طول نگهداری در دمای سرمازدگی ۴ درجه سانتی‌گراد منجر به مصرف GABA در جهت تولید ATP و کاهش تجمع H₂O₂ گردید.

نتیجه‌گیری: نتایج این پژوهش پیشنهاد می‌کند که تیمار SA می‌تواند به‌عنوان یک راهکار مؤثر برای افزایش مقاومت گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم به سرمازدگی پس از برداشت مورد استفاده قرار گیرد.

واژه‌های کلیدی: اسید سالیسیلیک، سرمازدگی، گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم، مسیر GABA شانت

* مسئول مکاتبه: m-aghdam@iau-ahar.ac.ir

مقدمه

انبار با دمای پایین به‌طور گسترده برای به‌تاخیر انداختن پیری در سبزی‌ها و گل‌های شاخه‌بریده و رسیدن میوه‌ها استفاده می‌شود که موجب افزایش ماندگاری و حفظ کیفیت پس از برداشت آن‌ها می‌گردد، اما کاربرد دمای پایین برای میوه‌ها، سبزی‌ها و گل‌های شاخه‌بریده گرمسیری و نیمه‌گرمسیری مانند گل شاخه‌بریده آنتوریوم (*Anthurium andraeanum*) به‌علت حساسیت آن‌ها به سرمازدگی محدودیت دارد. با افزایش روزافزون زنجیره سرد به‌عنوان کاربرد دمای پایین در نگهداری و جابجایی پس از برداشت محصولات باغبانی، توسعه روش‌های مقرون به صرفه برای کاهش سرمازدگی پس از برداشت در محصولات حساس به سرمازدگی مانند گل شاخه‌بریده آنتوریوم در اولویت می‌باشد (۲۰). علایم سرمازدگی در گل شاخه‌بریده آنتوریوم مانند قهوه‌ای شدن اسپات زمانی ظاهر می‌گردد که گل‌های شاخه‌بریده در دمای کم‌تر از ۱۲ درجه سانتی‌گراد نگهداری شوند یا جابجایی آن‌ها در دمای کم‌تر از ۱۲ درجه سانتی‌گراد صورت گیرد. سرمازدگی گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم همراه با کاهش بازارپسندی آن‌ها می‌باشد و بنابراین پژوهش در جهت افزایش مقاومت به سرمازدگی پس از برداشت آن‌ها می‌تواند در جهت استفاده عملی از زنجیره سرمایی با هدف نگهداری یا جابجایی طولانی‌مدت در دمای پایین مفید باشد.

انتقال فیزیکی فاز غشای سلولی در پاسخ به سرمازدگی از مایع انعطاف‌پذیر به ژل جامد موجب افزایش نشت یونی می‌گردد. تحت تنش سرمازدگی غلظت Ca^{2+} سیتوپلاسمی افزایش می‌یابد که منجر به فعال شدن فسفولیپاز D (PLD) می‌گردد. عمل PLD بر روی غشا موجب آزاد شدن اسیدهای چرب مانند اسید لینولئیک و اسید لینولنیک می‌گردد که توسط ROS به‌صورت غیرآنزیمی و یا LOX به‌صورت

آنزیمی پراکسیده شده و منجر به تولید مالون دی‌آلدئید (MDA) می‌گردند. MDA محصول نهایی پراکسیداسیون اسیدهای چرب غشای سلولی می‌باشد و به‌عنوان نشانگر تنش اکسیداتیو مورد استفاده قرار می‌گیرد (۲۲). سرمازدگی موجب کاهش عملکرد پروتئین‌های متصل به غشا به‌ویژه در زنجیره انتقال الکترون کلروپلاستی و میتوکندریایی می‌گردد که علاوه بر تولید ROS منجر به کاهش تولید ATP نیز می‌گردد. کاهش تولید ATP با کاهش بیوستز اسیدهای چرب و غیراشباع‌سازی آن‌ها همراه می‌باشد که منجر به کاهش انسجام غشای سلولی می‌گردد (۳). درصد نشت یونی و میزان تجمع MDA به‌عنوان نشانگرهای فیزیولوژیکی کاهش قدرت نفوذپذیری انتخابی غشای سلولی و پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع آن به‌طور گسترده توسط پژوهشگران برای ارزیابی غیرمستقیم انسجام غشای سلولی مورد استفاده قرار می‌گیرند و می‌توانند برای تعیین وقوع سرمازدگی مفید واقع شوند (۲).

اسید گاما آمینو بوتیریک (GABA) یک اسید آمینه غیرپروتئینی ۴ کربنه می‌باشد که در پاسخ به تنش‌های غیرزیستی مانند CO_2 بالا/پایین و سرمازدگی تجمع پیدا می‌کند و همراه با نقش متابولیکی به‌عنوان یک مولکول سیگنالی عمل می‌نماید (۱۲، ۱۳، ۱۴، ۱۵، ۲۱، ۲۳). در گیاهان فعالیت سه آنزیم در بیوستز GABA از گلوتامات و تبدیل آن به سوکسینات که به GABA شانت معروف می‌باشد اهمیت ویژه‌ای دارد: (۱) گلوتامات دکربوکسیلاز (GAD) که مسئول تبدیل غیرقابل برگشت گلوتامات به GABA می‌باشد که با مصرف H^+ و آزاد شدن CO_2 همراه می‌باشد. محل درون‌سلولی فعالیت آنزیم GAD و بیوستز GABA سیتوزول می‌باشد (۷). فعالیت GAD به‌وسیله pH و ترکیب کلسیم/

مهندسی ژنتیک یا غربال گیاهان با فعالیت بالای GABA-T می تواند گامی مفید در جهت افزایش مقاومت به تنش های محیطی در گیاهان باشد.

بنابراین، هدف از این پژوهش بررسی نقش مسیر GABA شانت در افزایش مقاومت گل های شاخه بریده آنتوریوم به سرمازدگی پس از برداشت تحت تیمار SA می باشد و می تواند امکان استفاده از زنجیره سرد برای نگهداری یا جابجایی گل های شاخه بریده آنتوریوم بدون ایجاد سرمازدگی که موجب کاهش بازارپسندی و ارزش اقتصادی آن می گردد را فراهم سازد.

مواد و روش ها

گل های آنتوریوم و تیمار SA: برای تیمار پس از برداشت SA، انتهای ساقه گل های آنتوریوم رقم Sirion که در مرحله برداشت تجاری یعنی مرحله ای که ۵۰-۴۰ درصد گل های واقعی روی اسپادیکس به طور کامل باز شده بودند (۲۰) برداشت شدند و به مدت ۱۵ دقیقه در دمای ۲۰ درجه سانتی گراد در محلول های SA در غلظت های صفر (شاهد)، ۱، ۲ و ۴ میلی مولار قرار داده شدند و سپس گل های تیمار شده به سردخانه با دمای ± 1 ۴ درجه سانتی گراد با رطوبت نسبی ۹۰-۸۵ درصد برای ۲۱ روز منتقل گردیدند. پس از هر ۷ روز میزان قهوه ای شدن اسپات گل های تیمار شده با SA و شاهد به عنوان شاخص سرمازدگی ارزیابی گردید و اسپات گل ها با ازت مایع فریز شده و در فریزر منفی ۸۰ درجه سانتی گراد تا انجام سنجش های بیوشیمیایی نگهداری گردیدند. از روی نتایج قهوه ای شدن اسپات، غلظت بهینه تیمار SA در کاهش سرمازدگی انتخاب گردید و میزان نشت یونی و MDA به عنوان شاخص های انسجام غشای سلولی، میزان GABA به همراه فعالیت آنزیم های GAD و GABA-T و نقش آن ها در میزان انرژی سلولی و کاهش تولید H_2O_2 در تیمار بهینه SA اندازه گیری و با شاهد مورد مقایسه قرار گرفت.

کالمدولین (Ca-CaM) به صورت مستقل از هم تنظیم می شود. زمانی که pH کاهش می یابد منجر به افزایش فعالیت GAD می گردد ولی در pH خنثی GAD با اتصال Ca-CaM فعال می گردد (۲۳). مصرف H^+ توسط GAD برای بیوستز GABA از طریق تنظیم pH سیتوپلاسمی می تواند به عنوان یک راهبرد دفاعی در برابر تنش هایی مانند تنش کمبود اکسیژن و سرمازدگی که منجر به اسیدی شدن سیتوزول می گردند عمل نماید (۱۰). (۲) GABA ترانس آمیناز (GABA-T) که مسئول تبدیل برگشت GABA به سوکسینیک سمی آلدئید (SSA) می باشد. GABA پس از بیوستز در سیتوزول توسط GABA پرمناز (GABP) به عنوان حامل GABA در غشای میتوکندری به میتوکندری انتقال داده می شود و در میتوکندری توسط GABA-T به SSA تبدیل می شود (۱۲). (۳) سوکسینیک سمی آلدئید دهیدروژناز (SSADH) که مسئول اکسیداسیون SSA و تبدیل آن به سوکسینات می باشد. SSA می تواند توسط آنزیم SSADH به اسید سوکسینیک تبدیل شده و وارد چرخه اسید تری کربوکسیلیک (TCA) گردد و می تواند به عنوان دهنده الکترون به زنجیره انتقال الکترون عمل کند تا در بیوستز ATP مشارکت نماید (۱۲). Simpson و همکاران (۲۴) گزارش کردند که در موتانت آرابیدوپسیس دارای سطوح بالای بیان ژن GABA-T که با سطوح بالای فعالیت آنزیم GABA-T همراه می باشد مصرف GABA توسط آنزیم GABA-T در جهت فراهم نمودن NADH و سوکسینات برای چرخه TCA و زنجیره انتقال الکترون که منجر به حفظ تولید ATP به همراه جلوگیری از تولید H_2O_2 می گردد در جهت حفظ فعالیت چرخه TCA تحت تنش سرما می باشد. این پژوهشگران پیشنهاد کردند که افزایش بیان ژن GABA-T با

کم که ۱ تا ۲۰ درصد سطح اسپات قهوه‌ای شده باشد، نمره سه برای سرمازدگی متوسط که ۲۱ تا ۵۰ درصد سطح اسپات قهوه‌ای شده باشد، نمره چهار برای سرمازدگی شدید که ۵۱ تا ۸۰ درصد سطح اسپات قهوه‌ای شده باشد و نمره پنج برای سرمازدگی خیلی شدید که ۸۱ تا ۱۰۰ درصد سطح اسپات قهوه‌ای شده باشد. سپس شاخص سرمازدگی بر اساس رابطه زیر محاسبه شد:

$$(1) \quad (\text{تعداد کل گل در آن گروه} \times 5) / (\text{تعداد گل در آن شماره نمره سرمازدگی} \times \text{شماره نمره سرمازدگی}) = \Sigma \text{ شاخص سرمازدگی}$$

اندازه‌گیری و شاخص قهوه‌ای شدن (BI) با استفاده از مؤلفه‌های رنگی $L^* a^* b^*$ محاسبه گردید (۹).

$$(2) \quad x = (a^* + 1/75L^*) / (5/645L^* + a^* - 0/3012b^*) \quad BI = [100(x - 0/31)] / 0/17, \quad \text{شاخص قهوه‌ای شدن}$$

میزان GABA به همراه فعالیت آنزیم‌های GAD و GABA-T: میزان GABA با استفاده از روش آنزیمی GABase با روش Deewatthanawong (۸) اندازه‌گیری و با استفاده از منحنی استاندارد GABA به صورت میکرومول بر گرم وزن تر بیان گردید. فعالیت آنزیم GAD با روش Bartyzel و همکاران (۵) بر اساس تولید GABA اندازه‌گیری و به صورت نانومول GABA بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه بیان گردید. فعالیت آنزیم GABA-T با روش Ansari و همکاران (۴) با استفاده از پیرووات به عنوان سوپسترا و بر اساس تولید آلانین اندازه‌گیری و به صورت نانومول آلانین بر میلی‌گرم پروتئین در دقیقه بیان گردید. میزان آلانین با روش آنزیمی آلانین دهیدروژناز (ADH) اندازه‌گیری گردید.

سطوح انرژی و میزان

H₂O₂: میزان ATP با روش Yi و همکاران (۲۶) با استفاده از دستگاه کروماتوگرافی مایع با کارایی بالا (HPLC) اندازه‌گیری و بر اساس میکروگرم بر گرم

شاخص سرمازدگی و عمر پس از برداشت: شاخص سرمازدگی به صورت قهوه‌ای شدن اسپات گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم با دو روش مورد ارزیابی قرار گرفت. در روش اول میزان قهوه‌ای شدن سطح اسپات ۱۰ شاخه گل بر اساس نمره‌دهی ۱ تا ۵ براساس روش پرومپو و همکاران (۲۰) مورد ارزیابی قرار گرفت. نمره یک برای بدون سرمازدگی که سطح اسپات قهوه‌ای نشده باشد، نمره دو برای سرمازدگی

در روش دوم، رنگ سطحی اسپات ۵ شاخه گل با استفاده از دستگاه رنگ‌سنج مینولتا (CR-400)

تأثیر تیمار پس از برداشت SA بر زمان شروع قهوه‌ای شدن اسپات و عمر پس از برداشت گل شاخه‌بریده آنتوریوم در قالب طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار و هر تکرار شامل ۵ شاخه گل مورد ارزیابی قرار گرفت. زمانی که ۵۰ درصد گل‌های هر تکرار قهوه‌ای شدن اسپات را نشان دادند به عنوان روز شروع قهوه‌ای شدن و زمانی که ۵۰ درصد گل‌های هر تکرار خشک شدن اسپادیکس، کاهش سطح درخشندگی اسپات، سیاه شدن و پژمردگی اسپات را نشان دادند به عنوان پایان عمر گلجایی گل‌ها یا عمر پس از برداشت در نظر گرفته شد (۱۷).

میزان انسجام غشای سلولی

میزان نشت یونی و MDA: نشت یونی با روش Promyou و همکاران (۲۰) مورد ارزیابی قرار گرفت و بر اساس درصد بیان گردید. میزان MDA با روش هادگز و همکاران (۱۱) با استفاده از تیو باریتوریک اسید (TBA) اندازه‌گیری و بر اساس نانومول بر گرم وزن تر اسپات بیان گردید.

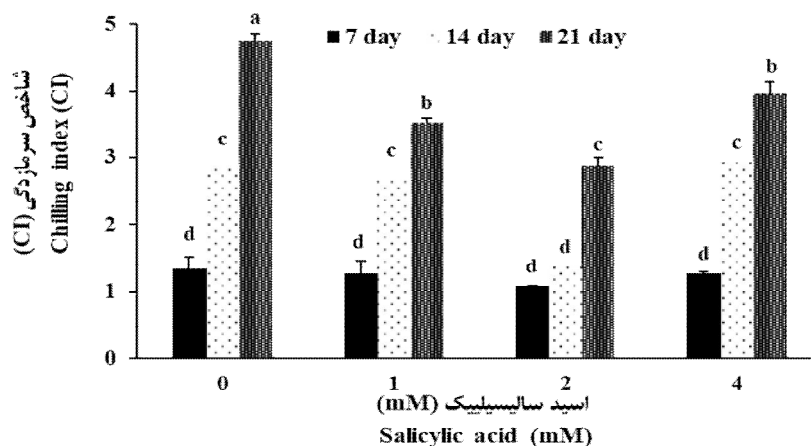
در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش یافت و تیمار پس از برداشت SA باعث به تاخیر افتادن افزایش شاخص سرمازدگی گردید. علائم سرمازدگی در اسپات گل شاخه‌بریده آنتوریوم در طول ۷ روز اول نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد ظاهر گردید. تیمار پس از برداشت SA در غلظت ۲ میلی‌مولار کم‌ترین میزان شاخص سرمازدگی و شاخص قهوه‌ای شدن را داشتند (شکل‌های ۱ و ۲)، در حالی که تیمار پس از برداشت SA در غلظت ۴ میلی‌مولار موجب افزایش شاخص سرمازدگی و شاخص قهوه‌ای شدن در اسپات گل شاخه‌بریده آنتوریوم در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد گردید. بنابراین، می‌توان بیان داشت که تأثیر تیمار SA به صورت پس از برداشت در کاهش سرمازدگی گل شاخه‌بریده آنتوریوم رقم Sirion وابسته به غلظت SA می‌باشد. بر اساس این نتایج، غلظت ۲ میلی‌مولار SA برای تجزیه و تحلیل‌های بیوشیمیایی انتخاب گردید.

وزن تر اسپات بیان گردید. میزان H_2O_2 با روش Patterson و همکاران (۱۶) با استفاده از تیتانیوم سولفات اندازه‌گیری و به صورت میکرومول بر گرم وزن تر اسپات بیان گردید.

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها: تیمار پس از برداشت SA به صورت کرت‌های خرد شده برای زمان بر پایه طرح کاملاً تصادفی با کرت اصلی زمان‌های نمونه‌برداری و کرت فرعی غلظت‌های SA با سه تکرار انجام گردید. هر تکرار شامل ۳۰ شاخه گل و در هر زمان نمونه‌برداری ۱۰ شاخه گل از هر تکرار مورد ارزیابی قرار گرفت. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SPSS انجام شد. مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون توکی در سطح احتمال ۵ درصد انجام گردید.

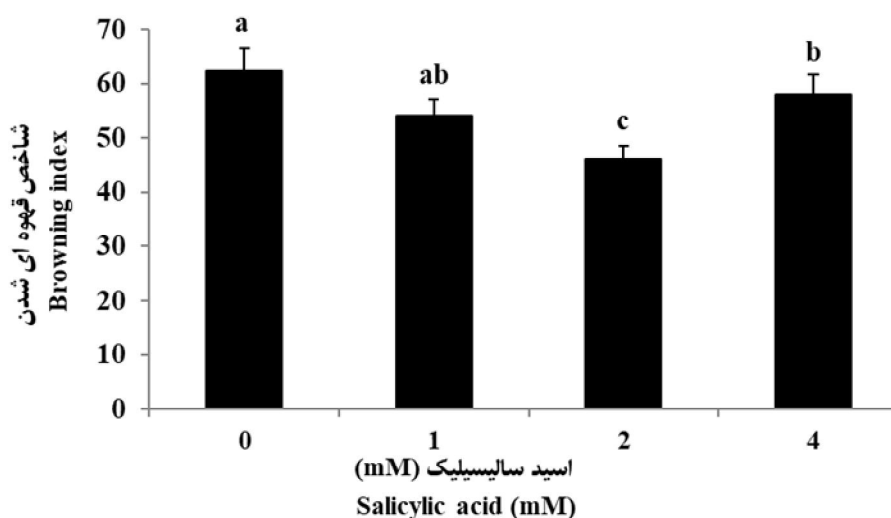
نتایج و بحث

شاخص سرمازدگی و عمر پس از برداشت: شاخص سرمازدگی در طول نگهداری گل شاخه‌بریده آنتوریوم



شکل ۱- تأثیر تیمار پس از برداشت SA در غلظت‌های صفر (شاهد)، ۱، ۲ و ۴ میلی‌مولار بر شاخص سرمازدگی گل شاخه‌بریده آنتوریوم نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۱ روز. داده‌ها میانگین سه تکرار (n=۳) و شاخص بالای هر ستون نشان‌دهنده خطای استاندارد ($\pm SE$) می‌باشد. حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد آزمون توکی تفاوت معنی‌داری ندارند.

Fig. 1. Effects of postharvest SA treatment at 0, 1, 2 and 4 mM on the chilling injury score of anthurium cut flower storage at 4 ± 0.5 °C for 21 days. Data shown are mean values of n=3 and the error bars represent standard errors of the means. Tukey test at P = 0.05 level.



شکل ۲- تأثیر تیمار پس از برداشت SA در غلظت‌های صفر (شاهد)، ۱، ۲ و ۴ میلی‌مولار بر شاخص قهوه‌ای شدن گل شاخه‌بریده آنتوریوم نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد. داده‌ها میانگین سه تکرار (n=۳) و شاخص بالای هر ستون نشان‌دهنده خطای استاندارد (±SE) می‌باشد. حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد آزمون توکی تفاوت معنی‌داری ندارند.

Fig. 2. Effects of postharvest SA treatment at 0, 1, 2 and 4 mM on the browning index (BI) of anthurium cut flower storage at 4 ± 0.5 °C for 21 days. Data shown are mean values of n=3 and the error bars represent standard errors of the means. Tukey test at P=0.05 level.

شاخه‌بریده آنتوریوم گردید که با افزایش عمر پس از برداشت گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد از ۱۶ روز در تیمار شاهد به ۲۷ روز در تیمار پس از برداشت SA همراه بود. این نتایج نشان می‌دهد که گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با SA توانایی بالایی برای حفظ انسجام غشای سلولی در دمای سرمازدگی ۴ درجه سانتی‌گراد دارا می‌باشند که با کاهش نشت یونی و تجمع MDA همراه می‌باشد. از آنجایی که سرمازدگی پس از برداشت از طریق تحریک پیری گل شاخه‌بریده آنتوریوم باعث کاهش عمر پس از برداشت آن در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد می‌گردد (۱۹)، می‌توان پیشنهاد کرد که تیمار SA از طریق کاهش سرمازدگی و در نتیجه به تاخیر افتادن پیری گل‌ها در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد موجب افزایش عمر پس از برداشت آن‌ها گردیده است.

در این پژوهش، قهوه‌ای شدن اسپات گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شاهد پس از ۴ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد شروع گردید و باعث شد تا این گل‌ها کم‌ترین عمر پس از برداشت را در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد داشته باشند (۱۶ روز)، اما در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با ۲ میلی‌مولار SA در دوره پس از برداشت قهوه‌ای شدن اسپات پس از ۸ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد شروع گردید که باعث شد تا عمر پس از برداشت این گل‌ها تا ۲۷ روز افزایش یابد (جدول ۱). مشاهدات Phetsirikoon و همکاران (۱۸) نشان داد که عمر پس از برداشت گل‌های دندروبیوم زمانی تمام می‌شود که شاخص سرمازدگی به ۴ برسد. در این پژوهش تمام عمر پس از برداشت گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم مصادف با شاخص سرمازدگی ۴ و بالاتر بود.

تیمار SA در غلظت ۲ میلی‌مولار باعث افزایش مقاومت به سرمازدگی پس از برداشت در گل‌های

جدول ۱- عمر پس از برداشت گل شاخه بریده آنتوریوم تیمار شده در دوره پس از برداشت با غلظت های صفر (شاهد)، ۱، ۲ و ۴ میلی مولار SA و نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی گراد.

Table 1. Vase life of anthurium cut flowers treated with 0 (control), 1, 2 and 4 mM salicylic acid storage at 4 °C.

عمر پس از برداشت گل (روز در ۴ درجه سانتی گراد) Vase life (days at 4 °C)	زمان تا شروع قهوه ای شدن اسپات (روز در ۴ درجه سانتی گراد) Time to browning initiation (days at 4 °C)	تیمار SA (میلی مولار) SA treatments (mM)
16 ± 0.58 ^c	4 ± 0.58 ^b	0
23 ± 0.58 ^b	5 ± 0.58 ^b	1
27.3 ± 0.67 ^a	8 ± 0.58 ^a	2
15 ± 0.58 ^c	3.6 ± 0.33 ^b	4
**	**	معنی داری Significant
5.119	17.668	ضریب تغییرات (درصد) CV (%)

^{ns} عدم اختلاف معنی دار، * و ** به ترتیب معنی داری در سطح احتمال ۵ و ۱۰ درصد. میانگین ها با حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد آزمون توکی تفاوت معنی داری ندارند.

Mean values ± SE (n =3). Different letters indicate significant differences at significance level P = 0.05, using Tukey test.
** Significance at 0.01 level.

یونی، میزان MDA در گل های شاخه بریده آنتوریوم در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی گراد افزایش یافت اما در مقایسه با گل های شاخه بریده آنتوریوم تیمار شاهد، گل های شاخه بریده آنتوریوم تیمار شده با SA در غلظت ۲ میلی مولار در دوره پس از برداشت روند افزایش MDA کندتر بوده و گل های تیمار شده با SA دارای میزان MDA پایین تری بودند (جدول ۲).

انسجام غشای سلولی

نشت یونی و تجمع MDA: نشت یونی در گل های شاخه بریده آنتوریوم در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی گراد افزایش یافت اما در گل های شاخه بریده آنتوریوم تیمار شده با SA در غلظت ۲ میلی مولار در دوره پس از برداشت روند افزایش نشت یونی کندتر بوده و گل های تیمار شده دارای نشت یونی پایین تری بودند. هم زمان با افزایش نشت

جدول ۲- تأثیر تیمار پس از برداشت SA بر نشت یونی و میزان MDA گل شاخه‌بریده آنتوریوم نگهداری‌شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۱ روز.

Table 2. Effect of postharvest SA treatment at 2 mM on electrolyte leakage and MDA content of anthurium cut flower storage at 4 °C for 21 days.

انسیجام غشایی Membrane integrity	نشت یونی (درصد) Electrolyte leakage (%)	تیمار SA SA treatment	زمان Time
مالون دی آلدئید (نانومول بر گرم وزن تر اسپات) MDA (n mol g ⁻¹ FW)		میلی‌مولار (mM)	روز day
4.21 ± 0.51	12.32 ± 0.43	-	0
8.09 ± 0.25 ^d	15.73 ± 0.50 ^e	0	7
5.22 ± 0.38 ^e	14.71 ± 0.44 ^e	2	
12.69 ± 0.22 ^b	32.29 ± 0.70 ^c	0	14
8.59 ± 0.04 ^d	24.18 ± 1.41 ^d	2	
16.03 ± 0.27 ^a	44.31 ± 0.88 ^a	0	21
11.18 ± 0.17 ^c	38.42 ± 0.55 ^b	2	0
سطح Level	درجه آزادی df	تیمار Treatment	زمان Time
**	**	2	Time
**	**	1	Treatment
*	*	2	زمان × تیمار T × T
4.577	5.414	-	ضریب تغییرات (درصد) CV (%)

^{ns} عدم اختلاف معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱۰ درصد. میانگین‌ها با حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد آزمون توکی تفاوت معنی‌داری ندارند.

Mean values ± SE (n =3). Different letters indicate significant differences at significance level P = 0.05, using Tukey test. ** Significance at 0.01 level.

فیزیکی فاز غشای سلولی موجب کاهش انسیجام غشا و افزایش نفوذپذیری غشا می‌گردد که با افزایش نشت یونی همراه می‌باشد. علاوه بر تأثیر مستقیم سرمازدگی بر ساختار فیزیکی غشای سلول، کاهش انسیجام غشای سلولی می‌تواند در اثر تنش اکسیداتیو باشد. سرمازدگی به‌عنوان یک تنش اکسیداتیو موجب تجمع ROS می‌گردد که با پراکسیداسیون اسیدهای چرب

نتایج این پژوهش نشان می‌دهد که تیمار SA موجب کاهش سرمازدگی پس از برداشت گل شاخه‌بریده آنتوریوم در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد می‌گردد که با کاهش نشت یونی و تجمع MDA همراه می‌باشد. تغییر در ساختار غشای سلولی به‌عنوان اولین پاسخ محصولات باغبانی به سرمازدگی می‌باشد که مستقیماً از طریق تغییر

حفظ سطوح انرژی سلول باشد که موجب حفظ انسجام غشای سلولی در دمای سرمزدگی می‌گردد. بنابراین، حفظ انسجام غشای سلولی در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با SA را که با کاهش نشت یونی و MDA همراه می‌باشد می‌توان به افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی و یا حفظ سطوح انرژی سلول نسبت داد.

فعالیت مسیر GABA شانت و مشارکت آن در تولید ATP و کاهش تجمع H_2O_2 : میزان GABA در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شاهد در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش یافت. در طول ۷ روز نگهداری گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد، میزان GABA در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با SA در غلظت ۲ میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد بالاتر بود اما در طول ۱۴ و ۲۱ روز نگهداری گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد میزان GABA در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با SA در غلظت ۲ میلی‌مولار نسبت به تیمار شاهد پایین‌تر بود (جدول ۳). فعالیت آنزیم GAD در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شاهد در طول ۱۴ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش یافت اما در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد کاهش یافت. در طول ۱۴ و ۲۱ روز نگهداری گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد، در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با SA در غلظت ۲ میلی‌مولار فعالیت آنزیم GAD نسبت به تیمار شاهد بالاتر بود (جدول ۳). فعالیت آنزیم GABA-T در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شاهد در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش یافت. در طول ۱۴ و ۲۱ روز نگهداری گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد، در گل‌های شاخه‌بریده

غشای سلولی همراه می‌باشد (۲۰). تنش اکسیداتیو که در اثر افزایش سطوح ROS در اثر سرمزدگی به وجود می‌آید به عنوان دومین پاسخ محصولات باغبانی به سرمزدگی می‌تواند غیرمستقیم از طریق افزایش پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع غشا که موجب افزایش تجمع MDA می‌گردد باعث کاهش انسجام غشای سلولی گردد. MDA محصول نهایی پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع غشا می‌باشد و به عنوان یک مارکر تنش اکسیداتیو نشان‌دهنده آسیب وارده بر غشای سلولی می‌باشد (۱). درصد نشت یونی و میزان MDA به عنوان مارکرهای فیزیولوژیکی کاهش قدرت نفوذپذیری انتخابی غشای سلولی و پراکسیداسیون اسیدهای چرب غیراشباع آن به طور گسترده توسط پژوهشگران برای ارزیابی غیرمستقیم انسجام غشای سلولی مورد استفاده قرار می‌گیرند و می‌توانند برای تعیین وقوع سرمزدگی مفید واقع شوند (۲۲). افزایش مقاومت به سرمزدگی پس از برداشت در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شده با SA که همراه با کاهش نشت یونی و تجمع MDA می‌باشد نشان می‌دهد که تیمار SA گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد را از تنش اکسیداتیو و آسیب ناشی از آن بر غشای سلولی محافظت می‌نماید که با حفظ انسجام غشای سلولی همراه می‌باشد. بر طبق مشاهدات Yang و همکاران (۲۵) تیمار GABA سرمزدگی پس از برداشت میوه هلو را کاهش می‌دهد. تیمار میوه هلو با GABA علاوه بر به تاخیر انداختن کاهش ATP در طول نگهداری میوه هلو در انبار با دمای سرمزدگی که موجب افزایش سطوح انرژی و فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان میوه‌های هلو می‌گردد. بنابراین Yang و همکاران (۲۵) پیشنهاد کردند که کاهش سرمزدگی در میوه هلو می‌تواند در اثر افزایش فعالیت سیستم آنتی‌اکسیدانی به همراه

شاخه‌بریده آنتوریوم در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد دارای سطوح بالای ATP باشند (جدول ۴). همچنین Palma و همکاران (۱۵) گزارش کردند که تیمار پوترسین در غلظت ۱ میلی‌مولار به صورت غوطه‌ورسازی سرمزدگی کدو رقم Sinatra را کاهش می‌دهد که همراه با کاهش تجمع MDA و H_2O_2 می‌باشد. میزان ATP در میوه‌های کدو در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد کاهش می‌یابد که این کاهش در کدوی تیمار شده با پوترسین کم‌تر بوده و میوه‌های تیمار شده با پوترسین در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد میزان ATP بالاتری دارا بودند. نتایج Palma و همکاران (۱۵) نشان داد که میزان GABA در میوه‌های کدو در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد کاهش می‌یابد که این کاهش در میوه‌های کدو تیمار شده با پوترسین بیش‌تر می‌باشد. فعالیت آنزیم GABA-T در میوه‌های کدو در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش می‌یابد که این افزایش در میوه‌های کدو تیمار شده با پوترسین بیش‌تر می‌باشد که منجر به کاهش GABA در میوه‌های کدو تیمار شده با پوترسین می‌گردد. این پژوهشگران پیشنهاد کردند که تیمار پوترسین از طریق افزایش فعالیت مسیر GABA شانت در اثر افزایش فعالیت آنزیم GABA-T از طریق تولید سوکسینات و ورود آن به چرخه TCA موجب حفظ سطوح مواد احیایی (NADH) و انرژی (ATP) برای سلول گردیده و مقاومت به سرمزدگی را افزایش می‌دهد. نتایج پژوهش حاضر پیشنهاد می‌کند که تیمار SA از طریق افزایش فعالیت مسیر GABA شانت موجب حفظ سطوح انرژی در گل‌های شاخه بریده آنتوریوم در طول نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد می‌گردد که نقش مهمی در مقاومت به سرمزدگی پس از برداشت بازی می‌کند.

آنتوریوم تیمار شده با SA در غلظت ۲ میلی‌مولار فعالیت آنزیم GABA-T نسبت به تیمار شاهد بالاتر بود (جدول ۳). با توجه به مشاهدات Palma و همکاران (۱۴) رقم Natura کدو در انبار با دمای ۴ درجه سانتی‌گراد حداقل کاهش وزن را داشته و مقاوم به سرمزدگی می‌باشد ولی رقم Sinatra در انبار با دمای ۴ درجه سانتی‌گراد حداکثر کاهش وزن را داشته و حساس به سرمزدگی می‌باشد. علاوه بر این Palma و همکاران (۱۴) نشان دادند که در هر دو رقم کدو میزان GABA در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد کاهش می‌یابد که این کاهش در رقم مقاوم Natura در مقایسه با رقم حساس Sinatra بیش‌تر می‌باشد. فعالیت آنزیم GABA-T در هر دو رقم کدو در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد افزایش می‌یابد و این افزایش در رقم مقاوم Natura در مقایسه با رقم حساس Sinatra بیش‌تر می‌باشد که منجر به کاهش بیش‌تر میزان GABA در طول انبار با دمای ۴ درجه سانتی‌گراد می‌شود. در هر دو رقم کدو در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد میزان ATP کاهش می‌یابد که این کاهش در رقم مقاوم Natura در مقایسه با رقم حساس Sinatra کم‌تر می‌باشد. این پژوهشگران پیشنهاد کردند که فعالیت بالای مسیر GABA شانت که در اثر فعالیت بالای آنزیم GABA-T می‌باشد از طریق تولید مواد احیایی (NADH) و انرژی (ATP) که در کاهش خسارت اکسیداتیو نقش مهمی دارند موجب مقاومت بالای رقم Natura کدو به سرمزدگی پس از برداشت در مقایسه با رقم Sinatra می‌گردد. در گل‌های شاخه‌بریده آنتوریوم تیمار شاهد در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد میزان ATP کاهش یافت اما تیمار SA در غلظت دو میلی‌مولار موجب گردید تا گل‌های

جدول ۳- تأثیر تیمار پس از برداشت SA بر میزان GABA و فعالیت آنزیم‌های GAD و GABA-T گل شاخه بریده آنتوریوم نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۱ روز.

Table 3. Effect of postharvest salicylic acid treatment at 2 mM on GAD and GABA-T enzymes activity and GABA content of anthurium cut flower storage at 4 °C for 21 days.

متابولیسم GABA GABA metabolism		تیمار SA SA treatment		زمان Time
GABA-T (نانومول بر میلی‌گرم پروتئین بر دقیقه) GABA-T (n mol mg ⁻¹ protein min ⁻¹)	GAD (نانومول بر میلی‌گرم پروتئین بر دقیقه) GAD (n mol mg ⁻¹ protein min ⁻¹)	GABA (میکرومول بر گرم وزن تر اسپات) GABA (μ mol g ⁻¹ FW)	میلی‌مولار mM	روز Day
0.55 ± 0.21	1.05 ± 0.014	0.62 ± 0.14	-	0
0.93 ± 0.02 ^d	1.52 ± 0.03 ^e	0.78 ± 0.14 ^d	0	7
0.71 ± 0.14 ^d	1.71 ± 0.12 ^e	0.97 ± 0.02 ^c	2	
1.33 ± 0.06 ^c	3.75 ± 0.03 ^b	1.23 ± 0.08 ^b	0	14
1.68 ± 0.10 ^b	4.24 ± 0.05 ^a	1.03 ± 0.05 ^c	2	
1.83 ± 0.04 ^b	2.83 ± 0.07 ^d	1.70 ± 0.08 ^a	0	21
3.01 ± 0.11 ^a	3.29 ± 0.07 ^c	0.70 ± 0.06 ^d	2	0
سطح Level		درجه آزادی df		تیمار Treatment
**	**	**	2	زمان Time
**	**	**	1	تیمار Treatment
**	ns	**	2	زمان × تیمار T × T
8.018	4.691	6.546	-	ضریب تغییرات (درصد) CV (%)

^{ns} عدم اختلاف معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱۰ درصد. میانگین‌ها با حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد آزمون توکی تفاوت معنی‌داری ندارند.

Mean values ± SE (n = 3). Different letters indicate significant differences at significance level P = 0.05, using Tukey test. ** Significance at 0.01 level.

جدول ۴- تأثیر تیمار پس از برداشت SA بر سطوح انرژی و تجمع H₂O₂ گل شاخه‌بریده آنتوریوم نگهداری شده در دمای ۴ درجه سانتی‌گراد به مدت ۲۱ روز.

Table 4. Effect of postharvest salicylic acid treatment at 2 mM on energy status and H₂O₂ content of anthurium cut flower storage at 4 ± 0.5 °C for 21 days.

سطوح انرژی و میزان H ₂ O ₂ Energy status and H ₂ O ₂ content		تیمار SA SA treatment	زمان Time
میزان H ₂ O ₂ (میکرو مول بر گرم وزن تر اسپات) H ₂ O ₂ content (μmol g ⁻¹ FW)	میزان ATP (میکروگرم بر گرم وزن تر اسپات) ATP content (μg g ⁻¹ FW)	میلی‌مولار mM	روز Day
45.21 ± 1.02	25.24 ± 0.51	-	0
51.37 ± 0.42 ^d	16.55 ± 0.32 ^b	0	7
51.37 ± 0.69 ^d	22.57 ± 0.42 ^a	2	
84.07 ± 0.56 ^b	14.99 ± 0.36 ^c	0	14
79.43 ± 0.18 ^c	16.61 ± 0.26 ^b	2	
98.53 ± 1.01 ^a	12.41 ± 0.32 ^d	0	21
82.47 ± 1.46 ^{bc}	14.45 ± 0.33 ^c	2	

سطح Level	درجه آزادی df	تیمار Treatment
**	2	زمان Time
**	1	تیمار Treatment
**	2	زمان × تیمار T × T
2.273	3.036	ضریب تغییرات (درصد) CV (%)

^{ns} عدم اختلاف معنی‌دار، * و ** به ترتیب معنی‌داری در سطح احتمال ۵ و ۱۰ درصد. میانگین‌ها با حروف مشابه در سطح احتمال ۵ درصد آزمون توکی تفاوت معنی‌داری ندارند.

Mean values ± SE (n =3). Different letters indicate significant differences at significance level P = 0.05, using Tukey test. ** Significance at 0.01 level.

دهیدروژناز و سوکسینیل کوآنزیم A سینتتاز چرخه کربس را متوقف می کند محدود می سازد و دارای نقش محافظتی در برابر تنش سرمازدگی با ماهیت اکسیداتیو می باشد (۶). بر اساس نتایج این پژوهش می توان پیشنهاد نمود که فعالیت عملگرای مسیر GABA شانت در گل های شاخه بریده آنتوریوم تیمار شده با SA از طریق حفظ سطوح انرژی و کاهش تجمع H_2O_2 موجب افزایش مقاومت به سرمازدگی پس از برداشت می گردد.

نتیجه گیری نهایی

نتایج این پژوهش نشان می دهد که تیمار SA می تواند مقاومت به سرمازدگی پس از برداشت گل های شاخه بریده آنتوریوم را افزایش دهد. تیمار SA با افزایش فعالیت آنزیم GABA-T موجب فعال شدن مسیر GABA شانت می گردد که با افزایش سطوح انرژی و کاهش تجمع SSA و GHB همراه می باشد. سطوح بالای انرژی موجب کاهش تجمع H_2O_2 می گردد. علاوه بر این، کاهش تجمع SSA و GHB با کاهش تجمع H_2O_2 همراه می باشد. در حالت کلی، فعالیت بالای مسیر GABA شانت با حفظ انسجام غشای سلولی همراه بوده و موجب کاهش قهوه ای شدن اسپات در طول نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی گراد می گردد.

در گل های شاخه بریده آنتوریوم تیمار شاهد در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی گراد میزان H_2O_2 افزایش یافت اما تیمار SA در غلظت دو میلی مولار موجب کاهش تجمع H_2O_2 در گل های شاخه بریده آنتوریوم در طول ۲۱ روز نگهداری در دمای ۴ درجه سانتی گراد گردید (جدول ۴).

در پژوهشی Bouché و همکاران (۶) گزارش کردند که در موتانت ssadh آرابیدوپسیس با بیان خاموش ژن SSADH تنش گرما و نور UV-B از طریق افزایش تجمع H_2O_2 موجب مرگ سلولی می گردند. این پژوهشگران پیشنهاد کردند که تجمع H_2O_2 در موتانت های ssadh آرابیدوپسیس تحت تنش گرما و نور UV-B را می توان به توانایی مسیر GABA شانت در فراهم نمودن NADH و سوکینات برای چرخه TCA و زنجیره انتقال الکترون که در تولید ATP به همراه جلوگیری از تولید H_2O_2 مشارکت می نمایند و یا نقش مسیر گریز راه GABA در جلوگیری از تجمع SSA و GHB که برای سلول سمی بوده و موجب افزایش تولید H_2O_2 می شوند نسبت داد. واکنش SSADH، سوکسینات و NADH مورد نیاز برای زنجیره تنفس در میتوکندری را فراهم می نماید. بنابراین می توان پیشنهاد کرد که مسیر GABA شانت تجمع ROSها در شرایط تنش اکسیداتیو را که فعالیت آنزیم های α -کتوگلو تارات

منابع

1. Aghdam, M.S. and Bodbodak, S. 2013. Physiological and biochemical mechanisms regulating chilling tolerance in horticultural crops under postharvest salicylates and jasmonates treatments. Hort. Sci. 156: 73-85.
2. Aghdam, M.S., Sevillano, L., Flores, F. B. and Bodbodak, S. 2013. Heat shock proteins as biochemical markers for postharvest chilling stress in horticultural crops. Hort. Sci. 160: 54-64.
3. Aghdam, M.S., Sevillano, L., Flores, F.B. and Bodbodak, S. 2015. The contribution of biotechnology to improving post-harvest chilling tolerance in fruits and vegetables using heat-shock proteins. J. Agri. Sci. 153: 7-24.
4. Ansari, M.I., Lee, R.H. and Chen, S.C.G. 2005. A novel senescence-associated gene encoding γ -aminobutyric acid GABA.: pyruvate transaminase is upregulated during rice leaf senescence. Physiol Plant. 123: 1-8.

5. Bartyzel, I., Pelczar, K. and Paszkowski, A. 2003. Functioning of the γ -aminobutyrate pathway in wheat seedlings affected by osmotic stress. *Biol. Plant.* 47: 221-225.
6. Bouché, N., Fait, A., Bouchez, D., Møller, S.G. and Fromm, H. 2003. Mitochondrial succinic-semialdehyde dehydrogenase of the γ -aminobutyrate shunt is required to restrict levels of reactive oxygen intermediates in plants. *PNAS.* 100: 6843-6848.
7. Bouché, N. and Fromm, H. 2004. GABA in plants: just a metabolite? *Trends Plant Sci.* 9: 110-115.
8. Deewatthanawong, R. 2011. GABA metabolism in postharvest stress responses. Ph.D. Thesis, Cornell University, United States of America.
9. Ding, P. and Ling, Y.S. 2014. Browning assessment methods and polyphenol oxidase in UV-C irradiated Berangan banana fruit. *Intern. Food Res. J.* 21: 1667-1674.
10. Fait, A., Fromm, H., Walter, D., Galili, G. and Fernie, A.R. 2007. Highway or byway: the metabolic role of the GABA shunt in plants. *Trends Plant Sci.* 13: 14-19.
11. Hodges, D.M., DeLong, J.M., Forney, C.F. and Prange, R.K. 1999. Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. *Planta.* 207: 604-611.
12. Michaeli, S., Fait, A., Lagor, K., Nunes-Nesi, A., Grillich, N., Yellin, A., Bar, D., Khan, M., Fernie, A.R., Turano, F.J. and Fromm, H. 2011. A mitochondrial GABA permease connects the GABA shunt and the TCA cycle and is essential for normal carbon metabolism. *Plant J.* 67: 485-498.
13. Michaeli, S. and Fromm, H. 2015. Closing the loop on the GABA shunt in plants: Are GABA metabolism and signaling entwined? *Fron Plant Sci.* 6: 419.
14. Palma, F., Carvajal, F., Jamilena, M. and Garrido, D. 2014. Contribution of polyamines and other related metabolites to the maintenance of zucchini fruit quality during cold storage. *Plant Physiol. Biochem.* 82: 161-171.
15. Palma, F., Carvajal, F., Ramos, J.M., Jamilena, M. and Garrido, D. 2015. Effect of putrescine application on maintenance of zucchini fruit quality during cold storage: Contribution of GABA shunt and other related nitrogen metabolites. *Postharvest Biol. Technol.* 99: 131-140.
16. Patterson, B.D., Macrae, E.A. and Ferguson, I.B. 1984. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium IV. *Anal. Biochem.* 139: 487-492.
17. Paull, R.E. and Goo, T. 1982. Pulse treatment with silver nitrate extends vase life of anthuriums. *J. Ame Soci Hort. Sci.* 107: 842-844.
18. Phetsirikoon, S., Ketsa, S. and van Doorn, W.G. 2012. Chilling injury in *Dendrobium* inflorescences is alleviated by 1-MCP treatment. *Postharvest Biol. Technol.* 67: 144-153.
19. Promyou, S. and Ketsa, S. 2014. Cultivar difference in sensitivity to chilling injury of anthurium flowers *Anthurium andraeanum*. during low temperature storage. *Acta Hort.* 1025: 179-186.
20. Promyou, S., Ketsa, S. and van Doorn, W.G. 2012. Salicylic acid alleviates chilling injury in anthurium *Anthurium andraeanum* L. flowers. *Postharvest Biol. Technol.* 64: 104-110.
21. Ramesh, S.A., Tyerman, S.D., Xu, B., Bose, J., Kaur, S., Conn, V., Domingos, P., Ullah, S., Wege, S., Shabala, S., Feijo, J.A., Ryan, P.R. and Gilliam, M. 2015. GABA signalling modulates plant growth by directly regulating the activity of plant-specific anion transporters. *Nature Comm.* 6: 1-9.
22. Sevillano, L., Sanchez-Ballesta, M.T., Romojaro, F. and Flores, F.B. 2009. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. *Postharvest technologies applied to reduce its impact. J. Sci. Food Agric.* 89: 555-573.

23. Shelp, B.J., Bozzo, G.G., Trobacher, C.P., Chiu, G. and Bajwa, V.S. 2012. Strategies and tools for studying the metabolism and function of γ -aminobutyrate in plants. I. Pathway structure. *Botany*. 90: 651-668.
24. Simpson, J.P., Clark, S.M., Portt, A., Allan, W.L., Makhmoudova, A., Rochon, A. and Shelp, B.J. 2010. γ -Aminobutyrate transaminase limits the catabolism of γ -aminobutyrate in cold-stressed *Arabidopsis* plants: insights from an overexpression mutant. *Botany* 88: 522-527.
25. Yang, A., Cao, S., Yang, Z., Cai, Y. and Zheng, Y. 2011. γ -Aminobutyric acid treatment reduces chilling injury and activates the defence response of peach fruit. *Food Chem.* 129: 1619-1622.
26. Yi, C., Qu, H.X., Jiang, Y.M., Shi, J., Duan, X.W., Joyce, D.C. and Li, Y.B. 2008. ATP-induced changes in energy status and membrane integrity of harvested litchi fruit and its relation to pathogen resistance. *J. Phytop.* 156: 365-371.

