

Kandungan Prolin, Klorofil, dan Hasil Tanaman Tomat Mutan *IAA9* pada Kondisi Cekaman Suhu Tinggi

Erni Suminar^{1,2*}, Fitrianti Widya Lestari³, Anne Nuraini², Syariful Mubarok², Hiroshi Ezura⁴

¹Program Studi Doktor Ilmu Pertanian, Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran

²Departemen Budidaya Pertanian, Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran

³Program Studi Magister Agronomi, Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran

⁴Faculty Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Japan

*Alamat korespondensi: erni.suminar@unpad.ac.id

ABSTRACT

Proline, Chlorophyll Content and Yield of Mutant IAA9 Tomatoes Under High Temperature Stress

High temperature stress can cause changes of proline and chlorophyll content of tomato plants, that may affect tomato fruit production. This study aimed to examine the proline and chlorophyll content as a physiological response of two tomato mutants, *iaa9-3* and *iaa9-5*, and also *WT-MT* as a control under high temperature stress conditions ranging from 40-45°C. The treatments consisted of two *IAA9* tomato mutants, *iaa9-3* and *iaa9-5*, and *WT-MT* as a control. Each of them consisted of 12 plants unit, while the data analysis was performed using Student's T-Test. Those tomato plants were cultivated under high temperature stress conditions with the average maximum temperature and humidity were 42.84°C and 82.84%, respectively. The average of minimum temperature and humidity were 22.57°C and 61.57%, respectively. The results showed that *iaa9-5* mutants had a higher proline content compared to *WT-MT* and *iaa9-3*, while the *iaa9-5* and *iaa9-3* mutant chlorophyll content was higher than *WT-MT*. The number and weight of fruit in *Iaa9-5* mutants were higher than *Iaa9-3* mutants, whereas *WT-MT* was failed to form the fruits. At high temperature condition, the *Iaa9-5* had a higher tolerance level than the other genotypes.

Keywords: Chlorophyll, Heat stress mutant, Proline, Tomato,

ABSTRAK

Cekaman suhu tinggi dapat menyebabkan perubahan pada kandungan prolin dan klorofil pada tanaman tomat sehingga dapat menurunkan produksi buah tomat. Penelitian ini bertujuan untuk menguji kandungan prolin dan klorofil sebagai respon fisiologi tanaman tomat mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5*, serta *WT-MT* terhadap kondisi cekaman suhu tinggi yaitu berkisar 40-45 °C. Perlakuan terdiri dari tiga genotipe tomat asal introduksi dan masing-masing terdiri dari 12 unit tanaman, sedangkan analisis data hasil pengamatan menggunakan uji t-Student's. Pada penelitian ini digunakan dua mutan tomat *IAA9* yaitu mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5* serta *WT-MT* sebagai kontrol yang diberi perlakuan kondisi cekaman suhu tinggi suhu berkisar 40-45°C dimana rata-rata suhu maksimum 42,84°C, sedangkan rata-rata suhu minimum yaitu 22,57°C dan rata-rata kelembaban maksimum yaitu 82,84% sedangkan rata-rata kelembaban minimum yaitu 61,57%. Hasilnya menunjukkan bahwa pada mutan *iaa9-5* memiliki kandungan prolin yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan *WT-MT* dan *iaa9-3*, sedangkan kandungan klorofil mutan *iaa9-5* dan *iaa9-3* lebih tinggi daripada *WT-MT*. Jumlah dan bobot buah pada mutan *iaa9-5* lebih tinggi daripada mutan *iaa9-3*, sedangkan pada *WT-MT* mengalami kegagalan membentuk buah. Pada kondisi suhu tinggi, mutan *iaa9-5* memiliki tingkat toleransi lebih tinggi daripada genotipe lainnya.

Kata Kunci: Cekaman panas, Klorofil, Mutan, Prolin, Tomat

PENDAHULUAN

Tomat (*Solanum lycopersicum* L.) merupakan salah satu komoditas hortikultura yang kaya akan mineral, vitamin, asam amino esensial, gula dan serat yang bermanfaat bagi kesehatan karena memiliki kandungan lemak dan kalori rendah, bebas kolesterol serta sebagai sumber serat dan antioksidan alami termasuk vitamin, karotenoid, dan fenol (Paolo *et al.*, 2018; Domínguez *et al.*, 2020). Selain itu, tomat juga merupakan sumber senyawa fenolik (asam fenol dan flavonoid), karotenoid (lycopene, α dan β karotene), vitamin (asam askorbat dan vitamin A) serta glikoalkaloid (tomatine) sebagai antioksidan, anti-mutagenik, *antiproliferative*, *antiinflammatory* dan *anti-atherogenic* (Chaudhary *et al.*, 2018)

Tomat mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5* merupakan tomat mutan partenokarpik dimana buah dapat terbentuk tanpa terjadinya fertilisasi. Mutan-mutan ini telah mengalami mutasi pada gen spesifik *IAA9* dan gen ini merupakan family dari gen Aux/IAA yang berperan dalam menekan transkripsi jalur sinyal auksin endogen berupa *Indole-3-acetic-acid* (*IAA*) (Guilfoyle & Hagen, 2007; Saito *et al.* 2011). Auksin (*Indole-3-acetic-acid*) merupakan salah satu fitohormon yang memiliki multifungsi selain berperan dalam pertumbuhan dan perkembangan tanaman juga dapat mengatur pertumbuhan tanaman pada kondisi tercekam (Kazan, 2013). Tanaman memiliki kemampuan untuk menyesuaikan dengan kondisi lingkungan namun kemampuan adaptasi toleransi terhadap cekaman bergantung pada species dan genotipe. Fitohormon auksin mengatur fisiologi dan perkembangan tanaman termasuk pertumbuhan, pembentukan organ, serta arsitektur tanaman (Teale *et al.*, 2006).

Peningkatan suhu merupakan salah satu akibat terjadinya perubahan iklim global, sehingga memerlukan upaya penanggulangannya dalam kegiatan produksi tanaman. Suhu dapat mempengaruhi pertumbuhan tanaman (produksi biomassa dan partisi) serta perkembangan daun dan tandan selama periode pertumbuhan buah (Okello *et al.*, 2014). Selain itu, pertumbuhan buah tomat ditentukan oleh interaksi antara genetik dan pengaruh lingkungan, yang dialaminya selama pertumbuhan serta saat pembentukan buah (Azzi *et al.*, 2015).

Suhu tinggi pada umumnya dapat meningkatkan laju pertumbuhan dan perkembangan tanaman, namun suhu tinggi selama awal musim

panas dapat menyebabkan penurunan pertumbuhan tanaman, pembentukan buah dan pematangan lebih cepat (Shinwari *et al.*, 2018). Suhu udara optimum untuk pertumbuhan daun/tandan berkisar 22°C, suhu 22-26°C untuk pertambahan buah dan suhu 22-25°C untuk pertumbuhan buah dan *fruit-set* (Sato *et al.*, 2000). Kondisi lingkungan tercekam mempengaruhi pertumbuhan dan hasil tanaman tomat. Suhu yang lebih tinggi pada musim kemarau merupakan masalah yang dapat merugikan dan berpengaruh terhadap produksi tomat mengakibatkan terjadinya pengurangan *fruitset* yang akhirnya mengalami penurunan hasil hingga 17% (Lobell & Asner 2003).

Kondisi suhu tinggi dapat menyebabkan perubahan morfologi, fisiologi dan biokimia yang mengakibatkan kurangnya aktivitas fotosintesis sehingga pertumbuhan dan produktivitas tanaman menurun (Nievola *et al.*, 2017). Pada kondisi cekaman lingkungan, tanaman dapat mengakumulasi *osmolytes* (zat terlarut) diantaranya prolin yang nilainya akan meningkat pada kondisi tercekam (Singh *et al.*, 2017). Kandungan prolin meningkat dalam kondisi suhu tinggi dapat digunakan sebagai penanda tingkat toleransi tanaman yang mengalami cekaman (Hayat *et al.*, 2012; Laxman *et al.*, 2016). Selain itu, kandungan klorofil daun mengalami penurunan sebagai akibat suhu tinggi sehingga menyebabkan terhambatnya proses sintesis klorofil (Tewari & Tripathy, 1998). Sintesis klorofil sangat sensitif terhadap cekaman suhu dan dapat dijadikan sebagai indikator terjadinya kerusakan akibat cekaman tersebut (Hu *et al.*, 2020).

Pada tanaman tomat suhu tinggi memengaruhi proses fisiologi dan biokimia yang mengakibatkan penurunan hasil sehingga terjadi penghambatan proses fotosintesis tanaman yang akibat perubahan pada kandungan klorofil, komponen klorofil serta rusaknya organel fotosintesis (Camejo & Torres 2001; Yuan *et al.*, 2018). Hal ini sangat mempengaruhi proses asimilasi CO₂ pada stomata akibat menutupnya stomata yang mengakibatkan terganggunya proses fotosintesis (Morales *et al.*, 2020). Kerapatan somata yang rendah menyebabkan fiksasi CO₂ menjadi kurang sehingga laju fotosintesis menurun yang pada akhirnya produksi asimilat rendah untuk pertumbuhan dan hasil tanaman (Mafakheri *et al.*, 2010).

Cekaman suhu tinggi secara signifikan dapat menurunkan hasil tomat sebagai akibat terjadinya

penurunan jumlah fruit set dan perubahan yang terjadi pada morfologi bunga serta fisiologi dengan menghasilkan senyawa metabolit dalam kondisi cekaman termasuk karbohidrat, polyamine dan prolin (Masouleh & Sassine 2020). Tujuan dari penelitian ini adalah untuk mengkaji respon fisiologi kandungan prolin dan klorofil serta hasil dari tanaman tomat mutan terhadap suhu tinggi.

BAHAN DAN METODE

Penelitian ini menggunakan tiga genotipe tomat yang diperoleh dari University of Tsukuba. Perlakuan terdiri dari tiga genotipe tomat asal introduksi dan masing-masing terdiri dari 12 unit tanaman. Untuk perlakuan suhu tinggi maka penanaman dilakukan dalam rumah plastik yang telah dimodifikasi suhunya berada pada kisaran 40-45°C yang berlokasi di Kabupaten Bandung. Pada penelitian ini digunakan dua mutan tomat *IAA9* yaitu mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5* serta *WT-MT* sebagai kontrol yang diberi perlakuan kondisi cekaman suhu tinggi. Rancangan analisis data menggunakan uji t-Student's dengan rumus sebagai berikut:

$$t = \frac{\bar{x} - \mu_0}{s/\sqrt{n}}$$

Keterangan:

t = t hitung

x = rata-rata dari sampel dalam perlakuan

μ_0 = rata-rata pada perlakuan pembanding

s = standar deviasi pada sampel

n = jumlah sampel dalam penelitian

Analisis data kuantitatif menggunakan analisis uji t-Student's taraf 5% yang dilakukan untuk mengetahui pengaruh mutasi pada mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5* dibandingkan dengan *WT-MT* pada suhu 40-45°C. Rata-rata suhu maksimum dalam rumah plastik 42,84°C, sedangkan rata-rata suhu minimum yaitu 22,57°C. Rata-rata kelembaban maksimum yaitu 82,84% sedangkan rata-rata kelembaban minimum yaitu 61,57%. Tanaman ditanam dalam pot dengan menggunakan media campuran *cocopeat* dan arang sekam pada perbandingan 1:1.

Pengukuran prolin dan klorofil

Pengambilan prolin diekstraksi dari sampel daun segar sebanyak 0,5 g dalam 3% (w/v) *aquaous sulfosalicylic acid* dan diukur menggunakan reagen *ninyhydrin* menurut metode Bates *et al.* (1973). Pengukuran kandungan klorofil dengan

menggunakan ekstrak *acetonehexane*, setelah disentrifugasi pada 13.000 rpm selama 5 menit dan pengukuran dengan spektrofotometer supernatan dengan panjang gelombang pada 663, 645, 505, dan 453 nm (Lakra *et al.* 2018). Hasil yang diperoleh kemudian dimasukkan dalam rumus:

$$\text{Chlorophyll a (mg/100 ml)} = 0.999 A_{663} - 0.0989 A_{645}$$

$$\text{Chlorophyll b (mg/100 ml)} = 1.77 A_{645} - 0.328 A_{663}$$

Pengamatan jumlah buah dilakukan pada keseluruhan buah yang terdapat pada tanaman tersebut hingga generatif akhir, sedangkan bobot buah ditimbang per buah dan per tanaman dengan menimbangnya menggunakan timbangan digital. Nilai rata-rata bobot buah per perlakuan kemudian dihitung untuk menentukan hasil akhir bobot buah.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Kandungan Prolin

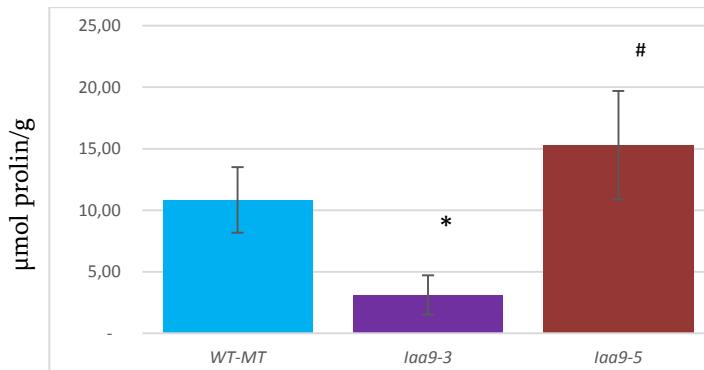
Berdasarkan Gambar 1 terlihat bahwa kandungan prolin *iaa9-5* (15,28 μmol prolin/g) lebih tinggi daripada *WT-MT* (10,83 μmol prolin/g) dan *iaa9-3* (3,11 μmol prolin/g). Hal ini menunjukkan bahwa *iaa9-5* cenderung memiliki ketahanan terhadap kondisi suhu tinggi. Kandungan prolin berkorelasi dengan kemampuan suatu genotipe yang toleran pada kondisi cekaman suhu tinggi (Radacs *et al.*, 2010).

Akumulasi prolin berperan sebagai osmoprotectan dalam struktur sel dalam merespon suhu tinggi (Liang *et al.*, 2013) sehingga dengan adanya prolin dapat mengurangi produksi ROS pada kondisi tercekar (Reddy *et al.*, 2005). Kemampuan mutan beradaptasi pada cekaman suhu tinggi diduga adanya peran gen *IAA9* akibat mutasi. Mutasi yang terjadi pada *Iaa9-3* dan *Iaa9-5* menyebabkan proteolisis pada famili gen Aux/IAA yang saling berikatan sehingga terjadi peningkatan respon auksin biologis (Saito *et al.*, 2011). Auksin merupakan zat pengatur tumbuh yang diproduksi pada meristem apikal yang salah satunya berperan dalam kondisi cekaman abiotik diantaranya cekaman suhu tinggi. Auksin dapat merangsang perubahan dengan cepat pada sistem perakaran pada saat mengalami cekaman abiotik (Kazan *et al.*, 2013).

Kandungan prolin dalam daun mengalami peningkatan pada semua genotipe tomat akibat cekaman suhu tinggi. Peningkatan prolin akibat cekaman suhu tinggi dapat terjadi pada fase pembungaan maupun vegetatif (Mafakheri *et al.*,

2010). Kadar prolin sangat bergantung pada umur tanaman, umur daun, posisi daun, atau bagian daun (Chiang & Dandekar, 1995). Akumulasi prolin

memegang peranan untuk pengaturan kemampuan adaptasi suatu tanaman pada kondisi tercekam (Mattioli *et al.*, 2009).

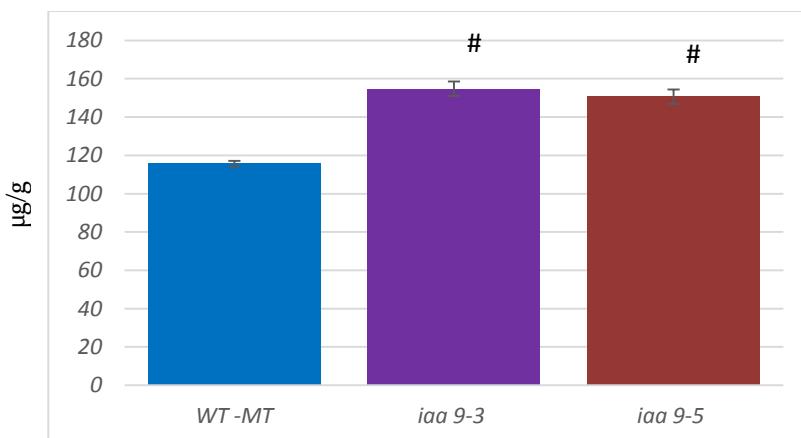


Gambar 1. Kandungan prolin genotipe tomat pada kondisi suhu tinggi.

Keterangan: Nilai rata-rata yang diikuti oleh tanda bintang (*) menunjukkan berbeda nyata lebih kecil daripada WT-MT, sedangkan tanda (#) menunjukkan berbeda nyata lebih besar daripada WT-MT berdasarkan hasil uji t-Student's pada taraf 5%.

Kandungan Klorofil

Berdasarkan hasil uji t-Student's, cekaman suhu tinggi pada genotipe *WT-MT* memiliki kandungan klorofil yang terendah (Gambar 2). Perbedaan kandungan klorofil pada kedua genotipe mutan menunjukkan tidak berbeda nyata, namun berbeda nyata dan lebih tinggi jika dibandingkan dengan *WT-MT* sebagai kontrol. Terjadinya perbedaan yang nyata kandungan klorofil pada tanaman dapat diakibatkan oleh pengaruh cekaman suhu tinggi. Kandungan klorofil total akibat suhu tinggi cenderung lebih rendah daripada kondisi normal (Purnama *et al.* 2018). Pada saat terjadi cekaman maka tanaman akan memproduksi ROS (*Reactive Oxygen Species*) sebagai akibat dari kelebihan absorpsi energi dalam organel fotosintesis yang menyebabkan pengurangan pigmen yang diserap (Herbinger *et al.*, 2002).



Gambar 2. Kandungan klorofil genotipe tomat pada kondisi suhu tinggi.

Keterangan: Nilai rata-rata yang diikuti oleh tanda bintang (*) menunjukkan berbeda nyata lebih kecil daripada WT-MT, sedangkan tanda (#) menunjukkan berbeda nyata lebih besar daripada WT-MT berdasarkan hasil uji t-Student's pada taraf 5%.

Cekaman suhu tinggi selama fase reproduktif dapat menurunkan laju fotosintesis (Feng *et al.* 2014), hal ini diduga akibat rendahnya kandungan klorofil. Pada kondisi cekaman suhu tinggi terlihat bahwa kandungan klorofil mutan *iaa9-5* dan *iaa9-3* relatif lebih tinggi daripada *WT-MT* (Gambar 2). Kandungan klorofil yang tinggi pada mutan *IAA9* diduga disebabkan adanya peranan auksin dalam

genotipe tersebut. *Indole-3-acetic-acid* dapat mencegah kehilangan klorofil selama terjadinya penuaan kloroplas baik pada kondisi *in vitro* maupun *in vivo* (Misra & Biswal 1980). Pada kondisi cekaman suhu tinggi gen yang terlibat dalam biosintesis IAA dan menandakan overekspresi yang menyebabkan tanaman dapat lebih toleran terhadap suhu (Du *et al.* 2013). Adanya mutasi pada gen *IAA9*

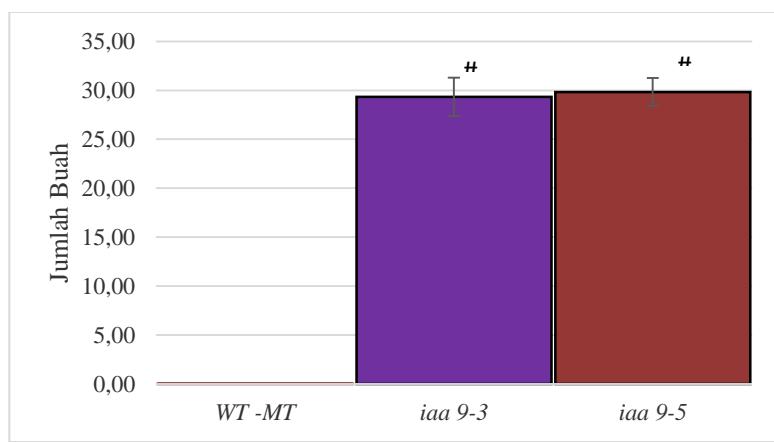
pada mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5* mampu meningkatkan warna hijau pada daun akibat peningkatan jumlah klorofil pada daun. Peningkatan jumlah klorofil dipicu oleh auksin yang dapat meregulasi akumulasi klorofil dan perkembangan kloroplas (Yuan *et al.*, 2018).

Jumlah Buah

Berdasarkan Gambar 3 terlihat bahwa pada kondisi suhu tinggi genotipe *WT-MT* mengalami kegagalan dalam membentuk buah, sedangkan pada genotipe mutan berhasil membentuk buah. Pada genotipe mutan *iaa9-3* menghasilkan sebanyak 29,33 buah, sedangkan genotipe mutan *iaa9-5* menghasilkan sebanyak 29,83 buah. Hasil uji t-Student's menunjukkan bahwa jumlah buah yang dihasilkan pada genotipe mutan *iaa9-3* tidak berbeda

nyata dengan *iaa9-5*, namun berbeda nyata dengan *WT-MT*(0,00 buah).

Suhu tinggi dapat menyebabkan rendahnya fotosintesis dan mengurangi *fruitset* pada tomat (Zhang *et al.* 2012), selain terganggunya perkembangan polen dan anter juga menurunkan *fruitset* pada tanaman tomat (Biradar *et al.*, 2012). *Fruitset* pada tomat sangat sensitif terhadap kondisi lingkungan terutama pada suhu yang sangat rendah maupun sangat tinggi karena memengaruhi perkembangan polen, *fruitset* bergantung pada keberhasilan penyerbukan dan pembuahan (Gillaspy *et al.*, 1993). Terjadinya perbedaan temperatur siang dan malam secara nyata mempengaruhi kandungan hormon endogenous dalam meristem apikal tanaman tomat (Yuan & Yang, 2018).



Gambar 3. Jumlah buah genotipe tomat pada kondisi suhu tinggi.

Keterangan: Nilai rata-rata yang diikuti oleh tanda bintang (*) menunjukkan berbeda nyata lebih kecil daripada *WT-MT* sedangkan tanda (#) menunjukkan berbeda nyata lebih besar daripada *WT-MT* berdasarkan hasil uji t-Student's pada taraf 5%.

Mutasi yang terjadi dalam gen *IAA9* pada tomat mutan menyebabkan mutan memiliki kemampuan untuk mempertahankan diri dan terbentuk buah pada kondisi lingkungan tercekan. Diduga ada keterkaitan peran gen *IAA9* dalam mengatasi kondisi cekaman suhu tinggi akibat terjadinya pengurangan akumulasi mRNA dari gen *IAA9* yang dapat mendorong perkembangan buah sebelum terjadinya polinasi (partenokarpik). *IAA9* merupakan kelompok aux/IAA berperan dalam pembentukan *fruitset*, selama perkembangan bunga dalam proses penyerbukan dan pembuahan yang mendorong inisiasi perkembangan buah (Wang *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2009).

Bobot Buah

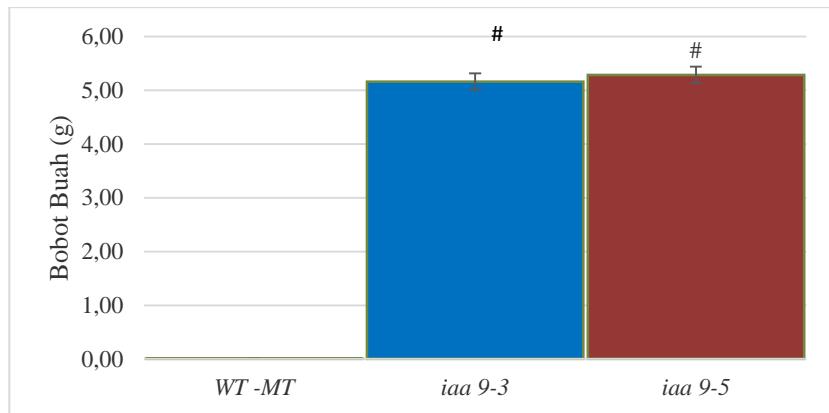
Berdasarkan Gambar 4 menunjukkan bahwa genotipe *WT-MT* mengalami kegagalan membentuk

buah akibat suhu tinggi kemungkinan disebabkan akibat kegagalan saat polinasi. Genotipe mutan *iaa9-5* menghasilkan bobot buah (5,28 g) lebih tinggi daripada mutan *Iaa9-3* (5,16 g). Kegagalan dalam pembentukan buah diduga akibat suhu tinggi selama fase reproduktif yang menyebabkan penurunan jumlah dan viabilitas polen (Presman *et al.* 2013) sehingga menurunkan persentase pembentukan *fruitset* tomat (Sato *et al.*, 2000). Pada mutan *iaa9-3* dan *iaa9-5* terjadi pembentukan buah secara normal karena dengan adanya gen *IAA9* dari sub family Aux/gen IAA dapat berperan dalam perkembangan buah sebelum terjadinya pembuahan (Wang *et al.*, 2005).

Auksin dan sukrosa berinteraksi dalam mengatur pertumbuhan dan perkembangan tanaman baik pada fase vegetatif maupun reproduktif suatu tanaman termasuk perkembangan benih serta

mengatur respon anter terhadap cekaman suhu tinggi (Min *et al.*, 2014; Wang & Ruan, 2013). Pada saat perkembangan buah tomat, auksin berpengaruh

nyata terhadap akumulasi sukrosa (Yuan *et al.*, 2018).



Gambar 4. Bobot buah genotipe tomat pada kondisi suhu tinggi.

Keterangan: Nilai rata-rata yang diikuti oleh tanda bintang (*) menunjukkan berbeda nyata lebih kecil daripada WT-MT sedangkan tanda (#) menunjukkan berbeda nyata lebih besar daripada WT-MT berdasarkan hasil uji t-Student's pada taraf 5%.

SIMPULAN

1. Mutan *iaa9-5* memiliki kandungan prolin yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan *WT-MT* dan *iaa9-3*.
2. Kandungan klorofil mutan *iaa9-5* dan *iaa9-3* lebih tinggi daripada *WT-MT*.
3. Jumlah dan bobot buah pada mutan *iaa9-5* lebih tinggi daripada mutan *iaa9-3*, sedangkan *WT-MT* mengalami kegagalan membentuk buah.

UCAPAN TERIMAKASIH

Penelitian ini merupakan kelanjutan dari hibah penelitian skim Riset Kolaborasi Internasional dengan Tsukuba University tahun 2018. Terima kasih kepada Direktorat Inovasi dan Pengabdian kepada Masyarakat yang telah memberikan bantuan dana penelitian.

DAFTAR PUSTAKA

- Azzi, L, C Deluche, F Gévaudant, N Frangne, F Delmas, M Hernould, and C Chevalier. 2015. Fruit growth-related genes in tomato. Journal of Experimental Botany. 66(4): 1075–1086.
- Bates, LS, RP Waldren, and ID Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil. 39: 205-207.
- Biradar, G, CB Pavithra, and VK Reddy. 2012. Effect of heat stress on flower and fruit set in tomato. International Conference on Agricultural & Horticultural Sciences. September 14-15. Hyderabad International Convention Centre, India.
- Camej, D, and W Torres. 2001. High temperature effect on tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) pigment and protein content and cellular viability. Cult. Trop. 22(3): 13-17.
- Chaudhary, P, A Sharma, B Singh, and A-K Nagpal. 2018. Bioactivities of phytochemicals present in tomato. J. Food Sci. Tech. 55(8): 2833-2849.
- Chiang H-H, and A-M Dandekar. 1995. Regulation of proline accumulation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh during development and in response to desiccation. Plant Cell & Env. 18(11): 1280-1290.
- Domínguez, R, P Gullón, M Pateiro, PES Munekata, W Zhang, and JM Lorenzo. 2020. Tomato as potential source of natural additives for meat industry. A Review. Antioxidants. 9(73): 1-22.
- Du, H, H Liu, and L Xiong. 2013. Endogenous auxin and jasmonic acid levels are differentially modulated by abiotic stresses in rice. Front Plant Sci. 4: 397.
- Feng, B, P Liu, G Li, S-T Dong, F-H Wang, L-A Kong, and J-W Zhang. 2014. Effect of heat stress on the photosynthetic characteristics in flag leaves at the grain-filling stage of different heat-resistant winter wheat varieties. J Agro Crop Sci. 200: 143-155.

- Gillaspy, G, H-B David, and W Gruissem. 1993. Fruits: a developmental perspective. *The Plant Cell*. 5: 1439-1451.
- Guilfoyle, TJ, and G Hagen. 2007. Auxin response factors. *Current Opinion in Plant Biology*. 10: 453-460.
- Hayat, S, Q Hayat, M-N Alyemeni, A-S Wani, J Pichtel, and A Ahmad. 2012. Role of proline under changing environments: a review. *Plant. Sign. Behav.* 7(11): 1456-66.
- Herbinger, K, M Tausz, A Wonisch, G Soja, A Sorger, and D Grill. 2002. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defence systems of two wheat cultivars. *Plant Physiol. & Biochem.* 40: 691-696.
- Hu, S, D Yanfei, and C Zhu. 2020. Sensitivity and responses of chloroplasts to heat stress in plants. *Frontiers in Plant Science*. 11. Article 375.
- Kazan, K. 2013. Auxin and the integration of environmental signals into plant root development. *Ann. Bot.* 112: 1655-1665.
- Lakra, A, J Trivedi, D Sharma, and A Dikshit. 2018. Spectrophotometric analysis of different genotypes of tomato fruit for different pigments. *Bull. of Env. Pharm. Life Sci.* 7(2):73-76.
- Laxman, RH, NKS Rao, RM Bhatt, AT Sadashiva, VS John Sunoj, G Biradar, CB Pavithra, KM Manasa, and KH Dhanyalakshmi. 2013. Response of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) genotypes to elevated temperature. *J.Agor.Met.* 15(2): 38-44.
- Liang, X, Zhang Lu, S-K Natarajan, and D-F Becker. 2013. Proline mechanism of stress survival. Proline mechanis of stress survival. *Antioxidants & Redox Signaling*. 19(9): 998-1101.
- Lobell, DB, and GP Asner. 2003. Climate and management contribution to recent trends in US agricultural yields. *Sci.* 299(5609):1032-1032.
- Mafakheri, A, A Siosemardeh, B Bahramnejad, PC Struik, and Y Sohrabi. 2010. Effect of drought stress on yield, proline, and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *AJCS*. 4(8): 580-585.
- Masouleh, SSS, and YN Sassine. 2020. Molecular and biochemical responses of horticultural plants and crops to heat stress. *Ornam. Hortic.* 26(2): 148-158.
- Mattioli, R, P Costantino, and M Trovato. 2009. Proline accumulation in plants: not only stress. *Plant Sign.Behav.* 4(11): 1016-1018.
- Min, L, Y Li, Q Hu, L Zhu, W Gao, Y Wu, Y Ding, S Liu, X Yang, X Zhang. 2014. Sugar and auxin signaling pathways respond to high-temperature stress during anther development as revealed by transcript profiling analysis in cotton. *Plant Physiol.* 164(3): 1293-308.
- Misra, AN, and UC Biswall. 1980. Effects of phytohormones on chlorophyll degradation during aging of chloroplast in vivo and in vitro. *Protoplasma*. 105: 1615-1602.
- Morales, F, M Anic, D Fakhret, JG Torralba, AL Gamez, A Seminario, D Soba, SB Mariem, M Garriga, and I Aranjuelo. 2020. Photosynthetic Metabolism under Stressful Growth Conditions as a Bases for Crop Breeding and Yield Improvement. *Plants* 9(88): 1-23.
- Nievola, CC, PC Carvalho, V Carvalho, and E Rodrigues. 2017. Rapid responses of plants to temperature changes. *Temperature (Austin)*. 4(4): 371-405.
- Okello, R-C-O., P-H-B de Visser, Ep Heuvelink, M. Lammers, R-A de Maagd, P-C Struik, L-F Marcelis. 2014. A multilevel analysis of fruit growth of two tomato cultivars in response to fruit temperature. *Physiol. Plant.* 153(3): 403-18.
- Paolo, D, G Bianchi, R-L Scalzo, C-F Morelli, M Rabuffetti, and G Speranza. 2018. The chemistry behind tomato quality. *Nat.Prod. Comm.* 13(9): 1225-1232.
- Purnama, PR, ER Purnama, SWY Manuhara, S Hariyanto, and H Purnobasuki. 2018. Effect of high temperature stress on changes in morphology, anatomy and chlorophyll content in tropical seagrass *Thalassia hemprichii*. *AACL Bioflux*. 11(6): 1825-1833.
- Radacs, P, K Inotai, S Sarosi, P Czovek, J Bernath, and E Nemeth. 2010. Effect of water supply on the physiological characteristic and production of basil (*Ocimum basilicum* L.). *European J. Hort. Sci.* 75: 193-197.
- Reddy, KJ, P Theriappan, and N Sreenivasulu. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and

- abiotic stress tolerance. *Curr. Sci.* 88: 424–438.
- Saito, T, T Ariizumi, Y Okabe, E Asamizu, KH Tanase, N Fukuda, T Mizoguchi, Y Yamazaki, K Aoki, and H Ezura. 2011. TOMATOMA: a novel tomato mutant database distributing micro-tom mutant collections. *Plant Cell Physiol.* 52(2): 283–296.
- Sato, S, M-M Peet, and J-F Thomas. 2000. Physiological factors limit fruit set of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) under chronic, mild heat stress. *Plant, Cell & Env.* 23: 719–726.
- Shinwari, A, I Ahmad, I Khan, H Khattak, and AS Azimi. 2018. Thermo-tolerance in tomato: acetyl salicylic acid affects growth and yield of tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under the agro-climatic condition of Islamabad, Pakistan. *Adv. Agr. Env. Sci.* 1(3): 102–107.
- Singh, A, MK Sharma, and RS Sengar. 2017. Osmolytes: Proline metabolism in plants as sensors of abiotic stress. *J. Appl. & Nat. Sci.* 9 (4): 2079 -2092.
- Teale W. D., Paponov I. A., Palme K. 2006. Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 7: 847–859.
- Tewari A.K and B.C Tripathy. 1998. Temperature-stress-induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat. *Plant Physiol.* 117: 851–858
- Wang, H, B Jones, Z Li, P Frasse, C Delalande, F Regad, S Chaabouni, A Latche, JC Pech, and M Bouzayen. 2005. The tomato Aux/IAA transcription factor IAA9 is involved in fruit development and leaf morphogenesis. *The Plant Cell.* 17: 2676–2692.
- Wang, H, N Schauer, B Usadel, P Frasse, M Zouine, M Hernould, A Latché, JC Pech, AR Fernie, and M Bouzayen. 2009. Regulatory features underlying pollination-dependent and -independent tomato fruit set revealed by transcript and primary metabolite profiling. *Plant Cell.* 21(5): 1428–1452.
- Wang, L, and Y-L Ruan. 2013. Regulating of cell division and expansion by sugar and auxin signaling. *Front Plant Sci.* 4: 163.
- Wang, K, X Zhang, M Goatley, and E Ervin. 2014. Heat shock proteins in relation to heat stress tolerance of creeping bentgrass at different N levels. *PLOS ONE.* 9(7): e102914.
- Yuan, XK, and ZQ Yang. 2018. The effect of endogenous hormones on plant morphology and fruit quality of tomato under difference between day and night temperature. *Hort. Sci.* 45(3): 131-138.
- Zhang, J, X-D Jiang, T-L Li and T-T Chang. 2012 Effect of elevated temperature stress on the production and metabolism of photosynthate in tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) leaves. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 87: 293-298.