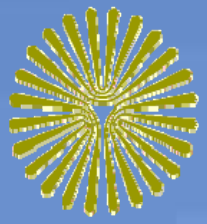
www.salampnu.com

سایت مرجع دانشجوی پیام نور

- ✓ نمونه سوالات پیام نور : بیش از ۱۱۰ هزار نمونه سوال همراه با پاسخنامه تستی و تشریحی
- ✓ کتاب ، جزوه و خلاصه دروس
- ✓ برنامه امتحانات
- ✓ منابع و لیست دروس هر ترم
- ✓ دانلود کاملا رایگان بیش از ۱۴۰ هزار فایل مختص دانشجویان پیام نور

www.salampnu.com

بسم الله الرّحمن الرّحیم



فیزیولوژی گیاهی ۳
(رشد و نمو گیاهی)

منبع: فیزیولوژی گیاهی ۳

تألیف: دکتر مه لقا قربانلی

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

1385

فصل اول

رشد و نمو

پیشگفتار

- رشد و نمو منجر به تشکیل گیاه کامل شده و در ریخت‌زایی و اندام‌زایی آن نیز موثر است.
- بطور کلی رشد مجموعهٔ پدیده‌های زیستی است که با افزایش غیر قابل برگشت اندازه‌ها و وزن یک فرد یا اندامهای تشکیل دهندهٔ آن مشخص می‌شود.
- در حالیکه نمو با تغییرات عمیق‌تر که منجر به ظهور اندامهای جدید که نظیر آنها وجود نداشته است همراه است.

هدف آموزش كلي اين گفتار

- هدف آموزش كلي اين گفتار عبارتست از

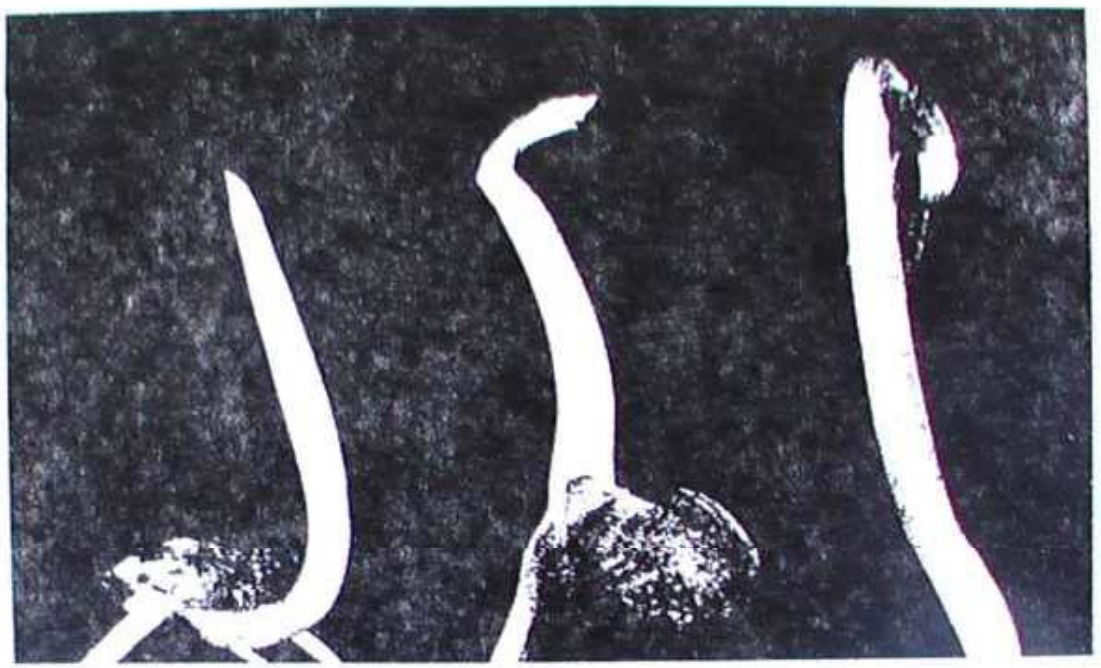
- آشنايي با واژه‌هاي رشد و نمو.
- نحوة رشد ريشه، ساقه و برگ.

مرزیس و اگززیس

- بطور کلاسیک موارد زیر قابل تشخیص است :
- الف) افزایش جرم پروتوپلاسمی که توسط میتوز یا مرزیس حاصل می شود.
- ب) رشدی که نتیجهٔ بزرگ شدن یاخته‌ها یا اگززیس است.
- شکل ۱-۱

تعریف رشد و نمو

- برای محدود کردن محتوای کلمهٔ رشد، سعی بر این است که رشد را برای تعیین تغییرات کمی برگشت‌ناپذیر گیاه که در طول زمان اتفاق می‌افتد به کار برند .
- وقتی تغییرات کیفی در گیاه بیشتر باشد واژه‌های نمو و تمایز را بکار می‌برند .

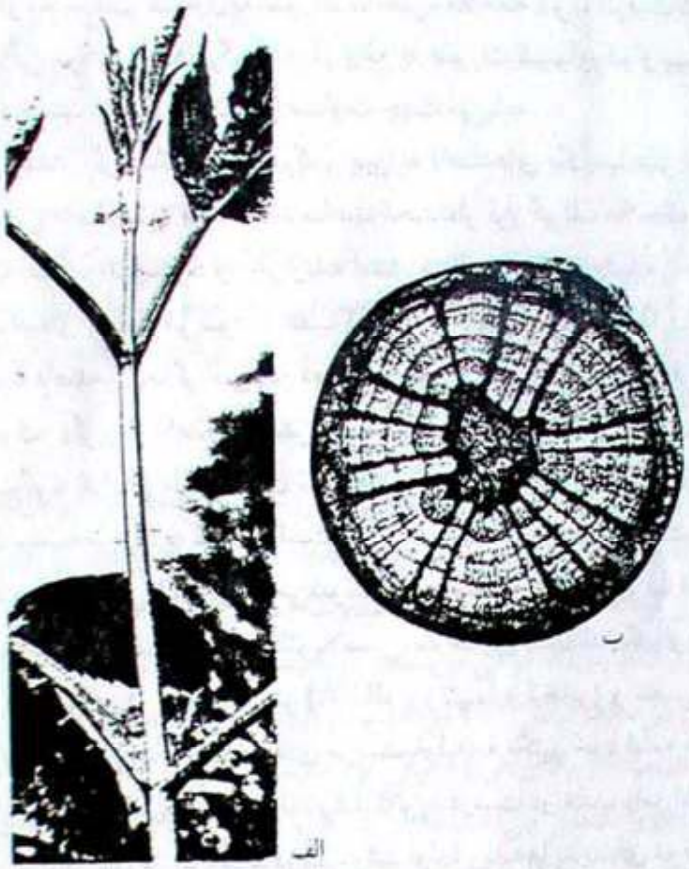


ج ب الف

شکل ۱ ـ ۱ موادی که غالباً برای مطالعهٔ رشد به کار برده می‌شوند. الف) کولئوپتیل (ذرت)؛ ب) نخستین میانگره محور بالای لپه (نخود)؛ ج) محور زیر لپه (سویا). در این اندامها، چند روز پس از جوانه‌زنی، تقسیمات کُند و سپس متوقف می‌شوند؛ تعداد محدودی از یاخته‌ها حاصل شده و اندازهٔ نهایی از افزایش ابعاد یاخته به دست می‌آید.

جایگاه و شکلهای رشد

- دو نوع رشد وجود دارد که متوالیاً دخالت می‌کنند :
- رشد اولیه
- رشد ثانویه
- (شکل ۱ – ۲) رشد اولیه و ثانویه



الف

ب

شکل ۱ - ۲ رشد اولیه و رشد ثانویه. الف) افزایش طولی (ساقهٔ جوان آقطی). ساقه و برگها در نتیجهٔ فعالیت آهنگ‌دار (ریتمیک) مریستم اولیه که در رأس قرار گرفته ظاهر می‌شود. (a) میانگره‌ها پایگاه رشد میانگرهی لایه‌ای مشخص‌اند. ب) افزایش ضخامت (برش عرضی ساقهٔ راش). در نتیجهٔ فعالیت کامبیوم (c) حلقه‌های سالانهٔ چوب (b) به‌طور متحدالمرکز تجمع می‌یابند.

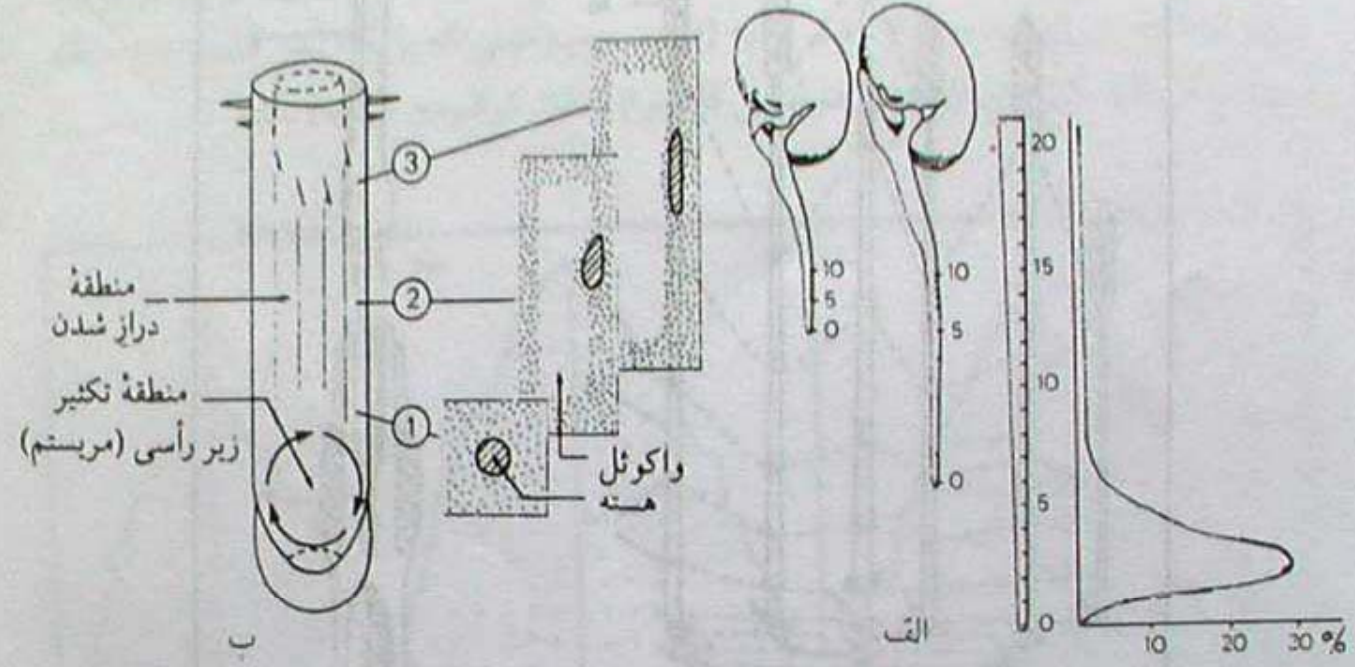
- رشد اولیه نتیجهٔ فعالیت مریستم‌های راسی است .
- رشد ثانوی نتیجهٔ فعالیت مریستم‌های ثانوی است که کامبیوم یا لایهٔ زاینده نامیده می‌شوند .

- یاخته‌هایی که مریستم‌های اولیه را تشکیل می‌دهند فعالانه تقسیم شده و صفات سیتولوژیکی مخصوصی (اندازهٔ کوچک ، نسبت هسته به سیتوپلاسم بالا ، اندامکهای کم ساختاری شده ، دیوارهٔ نازک ، واکوئلهای محدود ، ریبوزومهای فراوان ، هستکهای با اندازهٔ بزرگ) نشان می‌دهند .

- رشد اولیه عمومی‌تر است و مربوط به مجموع گیاهان آوندی است .
- رشد ثانوی در گونه‌هایی که به آنها چوبی گویند حائز اهمیت است که به صورت درخت یا درخت مانند هستند .
- رشد گیاه یک صفت جمع کننده (که اضافه می‌شود یا جمع می‌شود) و تکراری دارد (تکرار شده که در چند زمان انجام می‌شود .)

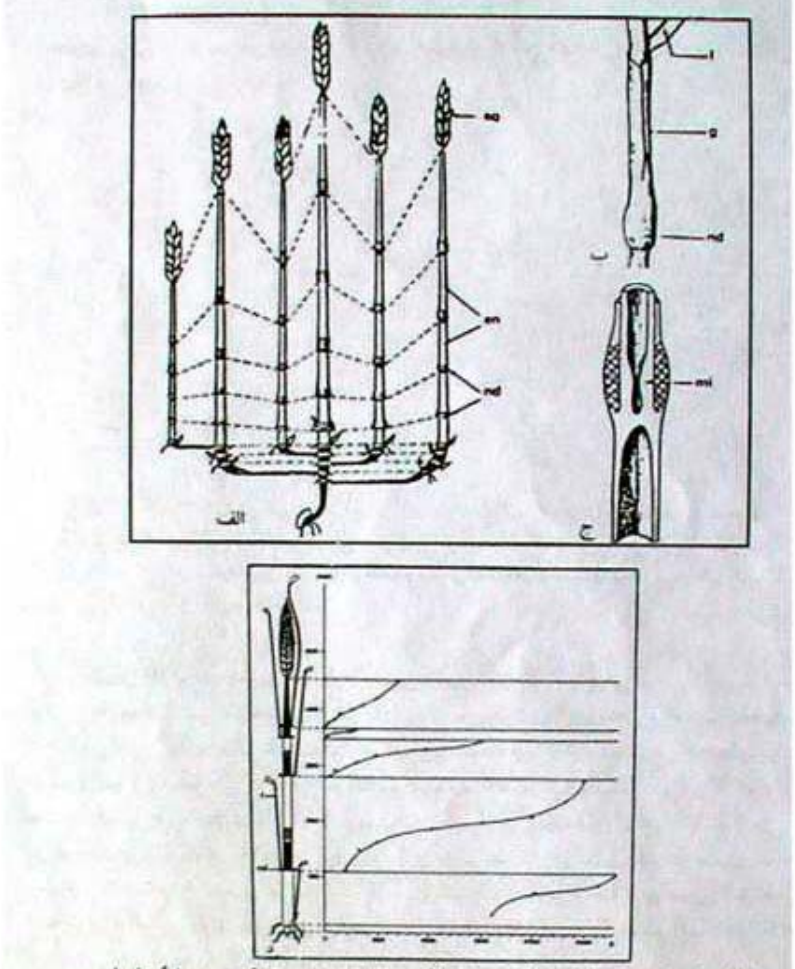
شیبهای رشد

- در اثر عمل یاخته‌های مریستمی قسمتهای جدید بر روی هم قرار می‌گیرند . بزرگ شدن در واقع به صورت شیبهای کم یا بیش مشخص حاصل شده و بر حسب اندامها و گونه‌ها متفاوت جهت می‌یابند .شکل ۱-۳
- افزایش طول منحصراً در میلیمترهای آخر ریشه است . رشد ثانوی درست در عقب راس در قلمروهایی که قبلاً تمایز یافته‌اند صورت می‌گیرد .



شکل ۱ ـ ۳ افزایش طول ریشهٔ نخود. الف) نشانه‌گذاری در ناحیهٔ رشد با خطوط متساوی‌الفاصله که فاصلهٔ آنها در طی زمان تغییر کرده است. منحنی در مدت یک ساعت و در دمای ۱۶°C درصد افزایش طول را در سطوح متوالی نشان می‌دهد. ب) تکثیر و افزایش طول یاخته‌ای در ناحیهٔ زیر رأسی.

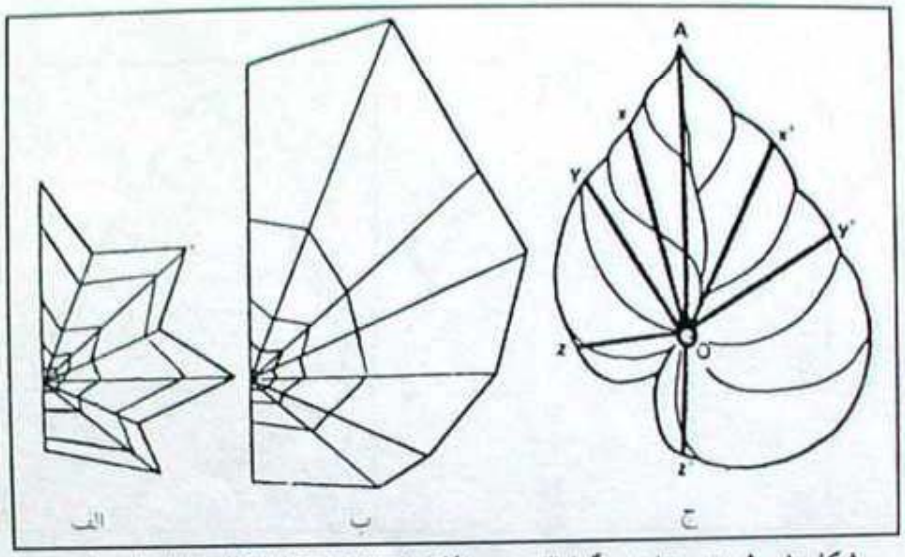
- شکل ۱ – ٤ مریستم‌های میانگره‌ای ساقه‌های گندمیان را نشان می‌دهد . این نواحی یک نوع رشد را تضمین می‌کنند که به نام رشد میانگره‌ای نامیده می‌شود که دورتر از مریستم راسی دنبال می‌شود .



شکل ۱ ـ ۳ افزایش طول ساقهٔ گیاهی از تیرهٔ گندمیان. الف) طرح سادهٔ مجموع پایهٔ جاودار نقطه‌چینها طبقات متوالی میانگره‌ها را به هم متصل کرده‌اند en، میانگره، nd، گرهها ep، خوشه. ب و ج) شکل ظاهری و برش طولی یک گره، g، غلاف برگی، l، پهنک، mi، مریستم میانگرهی، nd، گره. د) رشد و تمایز یاخته‌ای در طول ساقه. منحنیها مقاومت سطوح متوالی را در هنگامی که تحت فشار بالارونده قرار گرفته‌اند نشان می‌دهند. مناطق نابالغ و کم مقاومت سیاه نشان داده شده‌اند (برگرفته از H. Preil، ۱۹۲۲ از کتاب Mazliak، ۱۹۸۲).

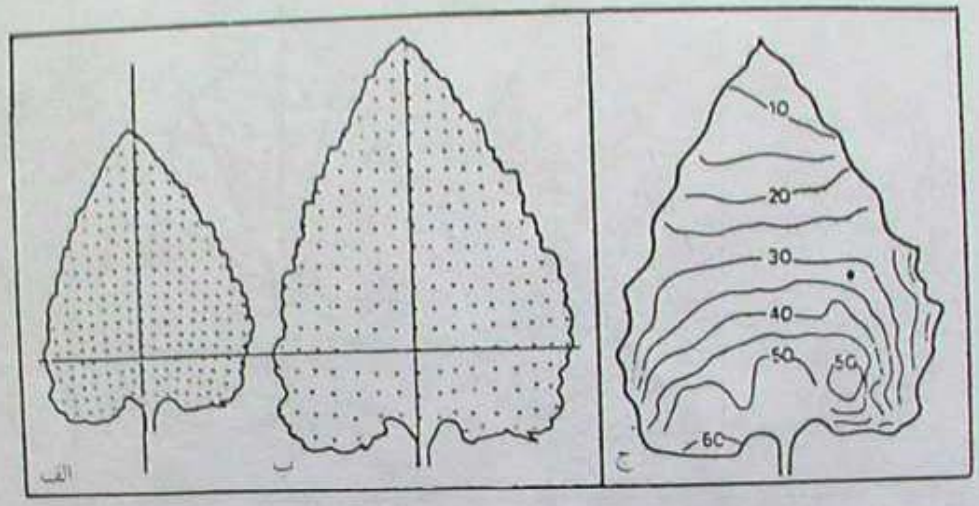
- گسترش برگها بیشتر اوقات به روش دو بعدی (رشد ضخامت در مقایسه به سطح کمتر است) صورت می‌گیرد.
- شیبی که جهتها و شدت نسبی آن در زمان تغییر می‌کند.
- در نتیجه آن رشد دیفرانسیل مخصوصی که منشا تنوع اشکال بالغ برگی می‌شود حاصل می‌گردد.
- شکلهای ۱-۵ و ۱-٦.

نیز موردی است که در آن رشد غیر یکنواخت، برگ نامتقارن تولید می‌کند (شکل ۱ ـ ۵).



شکل ۱ ـ ۵ رشد متفاوت برگها. الف و ب) لادن (Tropaeolum)، شکل دندانه‌دار و رشد یکنواخت (T. peltoform)؛ شکل سپری و رشد غیریکنواخت (T. majus) (برگرفته از: W. Whaley، ۱۹۴۲). ج) بگونیا (B. deladea)، خطوط OX' - OX و OY' - OY و OZ' - OZ به ترتیب مربوط به جهات رشد مساوی شعاعی بر روی دو نیمهٔ پهنک است. تفاوتهای بین زوایای AOX، AOX' و AOY، AOY' و AOZ، AOZ' رشد در جهت عرض بسیار نامساوی تقریباً دو برابر طرف راست را نسبت به طرف چپ نشان می‌دهد که موجب عدم تقارن برگ بالغ شده است (برگرفته از: D'Arcy Thompson، ۱۹۶۳).

ملاحظه می‌کنیم که برای تجزیهٔ رشد دو بُعدی [illegible]



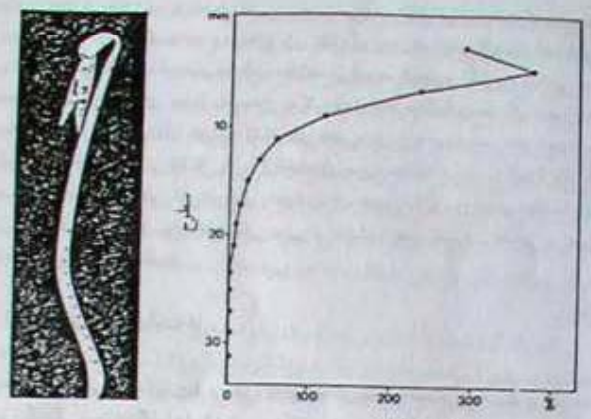
شکل ۱ ـ ۶ گسترش دو بُعدی برگ گزانتیوم (Xanthium) (برگرفته از: R. O. Erickson، ۱۹۷۶). الف و ب) فاصله‌گیری یک سری نقاط در مدت ۴۸ ساعت که به وسیلهٔ عکسبرداری تعیین شده است. ج) تجزیهٔ مناطق رشد، خطوط به دست آمده با اتصال نقاطی که فاصله‌گیری آنها مساوی است (به نسبت درصد در روز تعیین شده). انتهای اندام عملاً ابعاد نهایی خود را به دست آورده در حالی که قاعده به شدت در حال گسترش است.

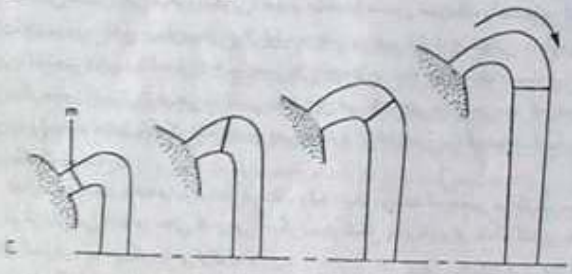
تحول رشد در فضا و زمان

- میوه‌ها ، بطور کلی اندامهای ذخیره‌ای رشدی دارند که در سه بعد فضا ایجاد می‌شود .

تحول رشد در فضا و زمان

- مفهوم سطح می‌بایستی بطور دینامیک و تکاملی در نظر گرفته شود . روشهای مطالعه بایستی به اندازه کافی دقیق باشند تا بتوان جابجایی نسبی و افزایش ، یعنی تغییرات فضائی و تغییرات ماده مورد نظر را منظور داشت .
- شکل ۱-۷





شکل ۱ ـ ۷ شیب رشد محور زیر لپه در نوعی سویا (*Vigna radiata*). در محور زیرلپه (گیاهک ۲ روز پس از کشت، در ۲۶°C در تاریکی) خطوطی به فاصلهٔ ۲ میلیمتر با مرکب‌چین رسم شده است. الف) شکل ظاهری گیاهک. فاصله‌گیری نشانه‌ها محدود به منطقهٔ بالای اندام است. ب) نرخ افزایش طول نسبت به سطح. در محور Yها، سطح بر حسب میلیمتر از لپه محاسبه شده‌اند؛ در محور Xها، نرخ افزایش طول فاصله‌ها به نسبت درصد است (برگرفته از D. Reis ۱۹۷۸). ج) جابه‌جایی یک نشانه (در اینجا خط m که با مرکب‌چین کشیده شده نشان داده شده است) در بالای محور زیر لپه نزدیک لپه‌ها قرار دارد و هر سه ساعت ملاحظه گردیده است. این علامت هم از رأس و هم از قاعدهٔ انتهایی که دراز می‌شود دور می‌گردد و به نظر می‌رسد که نشانه در طول محور زیر لپه حرکت می‌کند.

نشانه‌گذاری

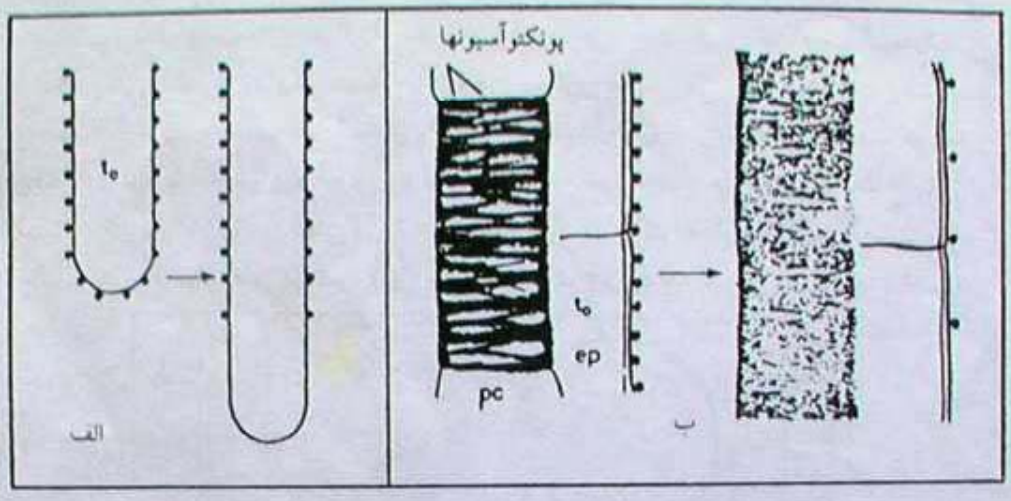
- نشانه‌گذاری
- اندازه‌گیری ابعاد یاخته‌ها در مراحل مختلف رشد نشان می‌دهد که بعضی مناطق در سطح خیلی کم افزایش می‌یابند در حالیکه برخی دیگر بسیار شکل‌پذیرند .
- برای نشانه‌گذاری دقیق مکانهای گسترش ، چند روش می‌تواند بکار رود :

- الف) رنگ‌آمیزی حیاتی . بدین ترتیب است که کالکو فلوئور معرف دیواره‌هاست که توسط میکروسکوپ با ماوراء بنفش به غلظت کم به کمک فلورسانس قابل تشخیص است.

- ب) تثبیت نشانه‌گذاری . فریتین کاتیونیزه که نسبت به الکترونها کدر است می‌تواند به عنوان یک نشانهٔ قابل مصرف در سطح ماوراء ساختاری بکار رود .

- ج) مصرف ردیابهای رادیواکتیو . بعد از داخل نمودن پیش‌ساز رادیواکتیو مثلاً اوزهای تریسیه در پلی‌ساکاریدهای دیواره تحول نشان را بوسیلهٔ اتورادیوگرافی دنبال می‌کنند .

- د) مقایسه آزمایش توزیع با نشانه‌گذاری طبیعی مانند ، پونکتواسیون‌ها در جریان افزایش طول اندام‌ها (شکل ۱ –۸)

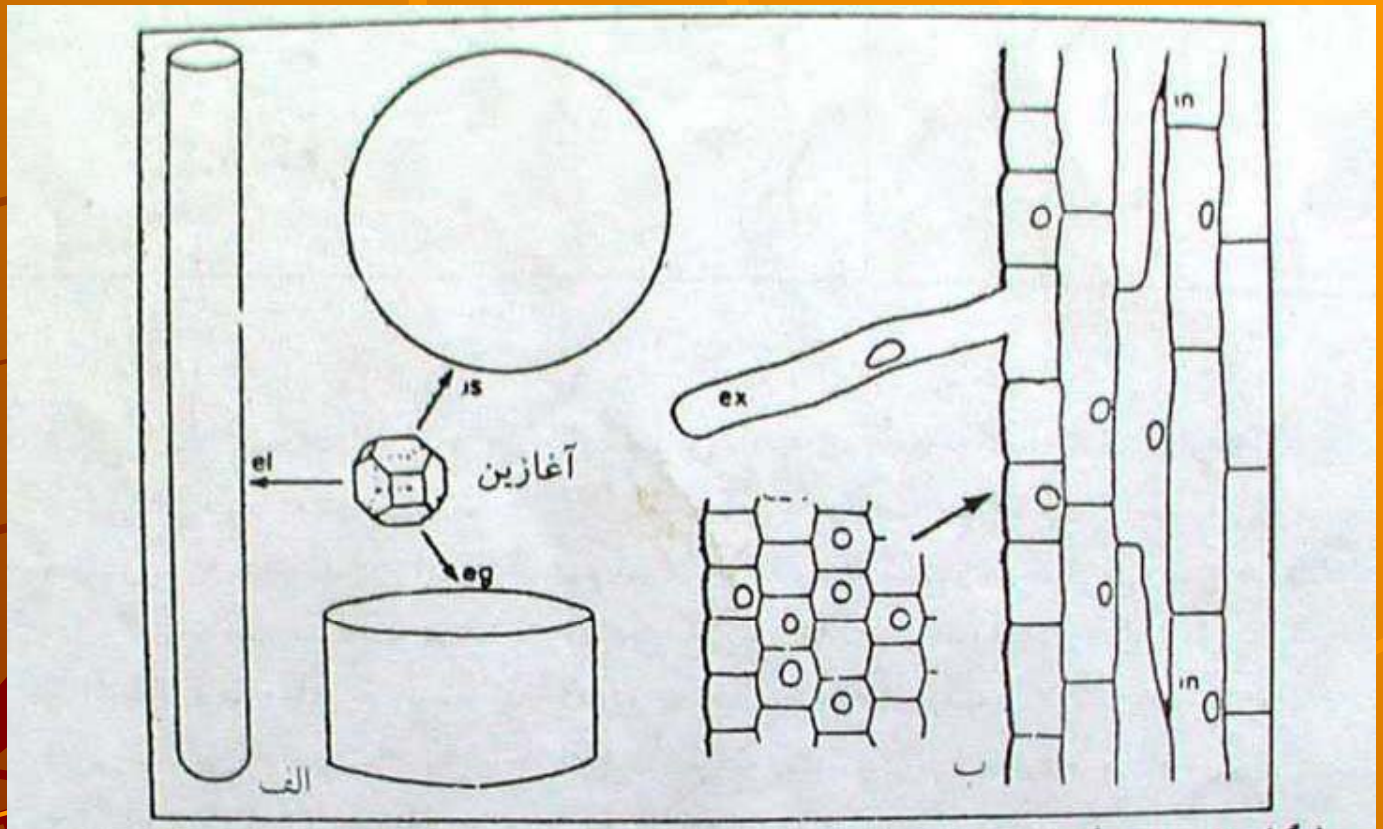


شکل ۱ ـ ۸ تشخیص محلهای در حال گسترش یاخته‌ای. الف) به کمک نشانه‌گذار m (مثلاً فریتین کاتیونیزه) که در سطح سلول تارکشنده به‌طور یکنواخت جذب شده است می‌توان محل رشد را نشان داد. در اینجا معلوم می‌شود که رشد بسیار موضعی و رأسی است؛ نشانه‌گذار به صورت ثابت در مناطق قدیمی باقی می‌ماند و قلمروهای جدید فاقد آن‌اند. ب) انصال فاصله‌های یک نشانه‌گذار (m) و ملاحظهٔ نشانه‌های طبیعی، مانند پونکتوآسیونها (دور شدن پونکتوآسیونهای بین یاخته‌ای). در این مورد رشد از نوع سمپلاستی (اپیدرم، ep و پارانشیم پوستی، pc) است.

د) مقایسهٔ آزمایش تزریق با نشانه‌گذاری طبیعی، مانند پونکتوآسیونها در جریان افزایش

نحوهٔ گسترش

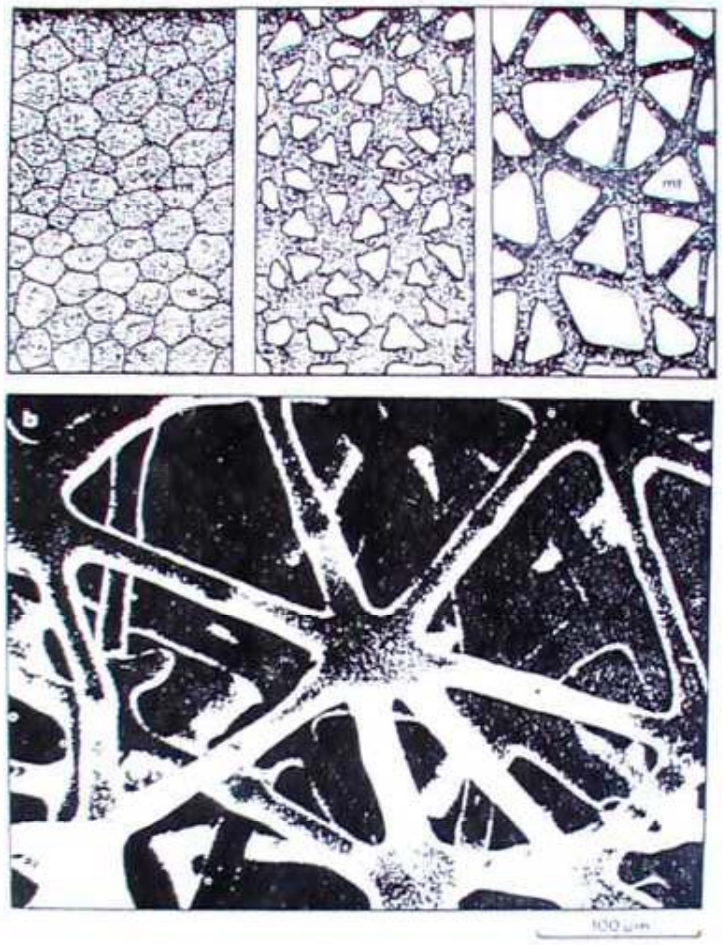
- دو تیپ گسترش قابل تشخیص است :
- گسترش سمپلاستی
- رشد راسی رانده شده به درون (اینتروزیو) و یا رانده شده به بیرون(اگزتروزیو).
- شکل ۱-۹



شکل ۱ ـ ۹ بزرگ شدن یاخته‌ای الف) سه شکل رشد: is، بزرگ شدن متساوی‌القطر؛ el، افزایش طولی؛ eg، افزایش عرضی ب) رشد سمپلاستی و رشد رأسی: ex، رانده شده به بیرون، in، رانده شده به درون.

الف) – گسترش سمپلاستی با طرز قرار گرفتن (اینترپوزیشن) ثابت

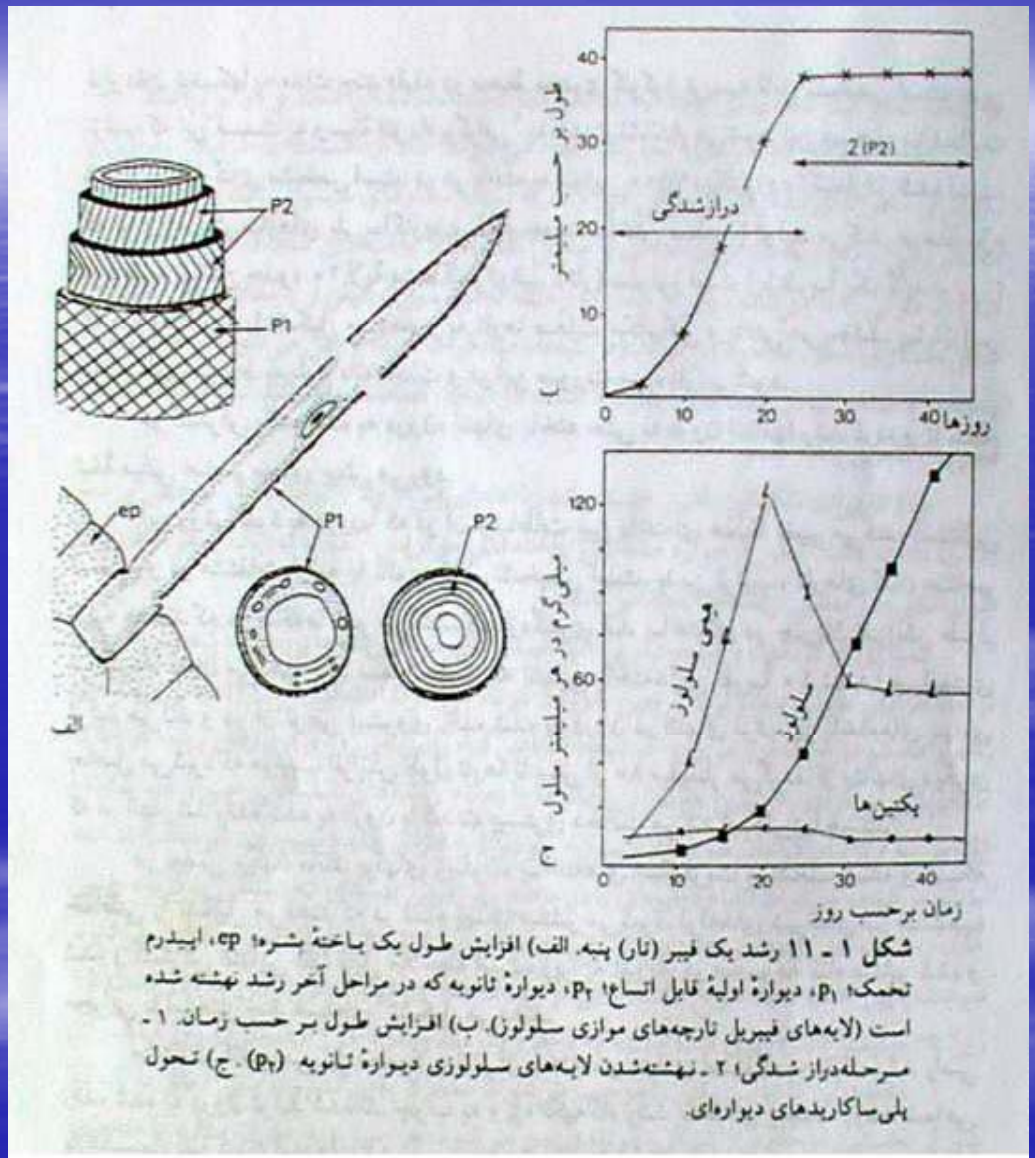
- در این مورد ، یاخته‌ها مانند یک مجموعهٔ تنها (با = Syn) بزرگ می‌شوند و اتصالات مقابل هم و ارتباطاتشان (پلاسمودسماتا و پونکتواسیونها) را نگه می‌دارند .
- رشد سمپلاستیک نبایستی به عنوان جابجایی سادهٔ « یکجا یا توده‌ای » یاخته‌ها در نظر گرفته شود.
- شکل ۱–۱۰



شکل ۱ ـ ۱۰ یاختهٔ ستاره‌ای شکل مغز جگن (Carex) الف) طرح سادهٔ متوالی رشد. ml، مثالهای بین یاخته‌ای. ب) یاختهٔ بالغ در زیر میکروسکوپ الکترونی با لایاز.

- ب) – گسترش راسی به داخل رانده شده یا به خارج رانده شده :
- در گسترش به خارج رانده شده ، یاخته‌هایی که به لایه‌های پوششی تعلق دارند (مانند ریزودرم یا اپیدرم) به صورت گنبدی سطح خارجی خود را بلند می‌کنند .

- رشد به خارج رانده شده (اکستروزیو) یک مورد فیبرهای پنبه‌ای است (شکل ۱ – ۱۱)
- در گسترش درون رانده شده (اینتروزیو) ، انتهای یاخته‌ای حتی به داخل اندامها سینوسی شده و تا سطح ورقه میانی عناصر مجاور طی می‌شود . این روش نفوذ به داخل استثنایی نیستند و در مشتقات اولیه یا ثانویه قابل تشخیص است

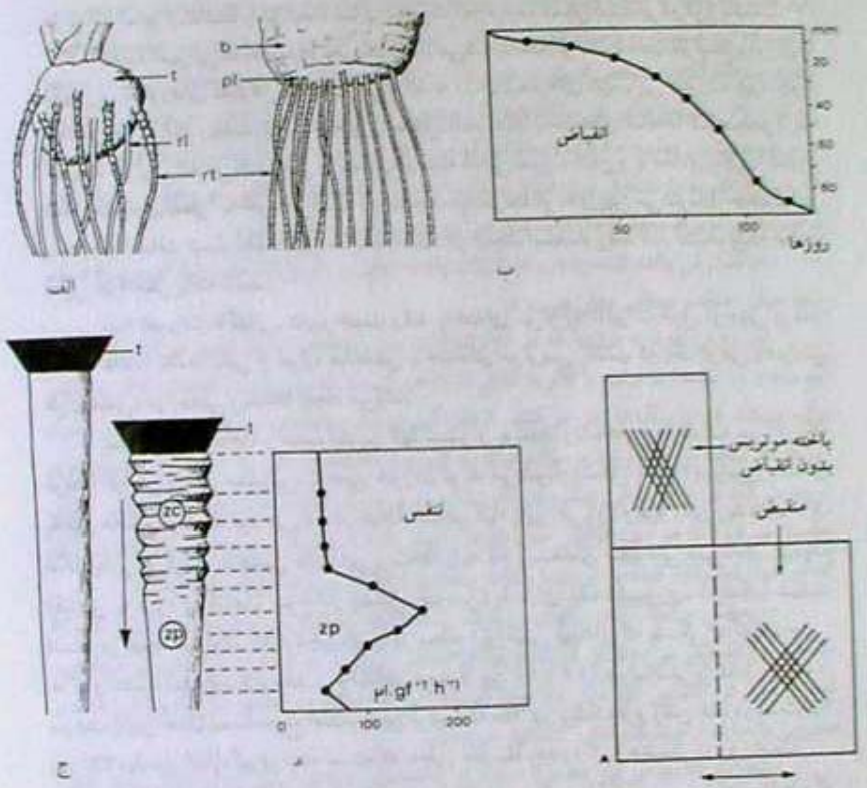


شکل ۱ ـ ۱۱ رشد یک فیبر (تار) پنبه. الف) افزایش طول یک یاختهٔ بشره؛ ep، اپیدرم تخمک؛ P_1، دیوارهٔ اولیهٔ قابل اتساع؛ P_2، دیوارهٔ ثانویه که در مراحل آخر رشد نهشته شده است (لایه‌های فیبریل تارچه‌های موازی سلولوز). ب) افزایش طول بر حسب زمان. ۱ ـ مرحله‌دراز شدگی؛ ۲ ـ نهشته‌شدن لایه‌های سلولوزی دیوارهٔ ثانویه (P_2). ج) تحول پلی‌ساکاریدهای دیواره‌ای.

تغییرات جهت گسترش

- الف) تغییراتی که به وسیلهٔ تحریک ایجاد می‌شوند .
- ب) تغیییرات ناگهانی ،

- یکی از موارد مشخص یاخته‌های موتریس است که یکنوع « افزایش طول منفی » در بعضی ریشه‌ها ایجاد می‌کنند. شکل ۱-۱۲.
- این ریشه‌ها را به نام ریشه‌های انقباضی می‌نامند.
- صفت انقباض بخصوص در گیاهان سوخ‌دار (سنبل ، سوسن) یا دارای غده (شیپوری ، ترشک) شدید است.

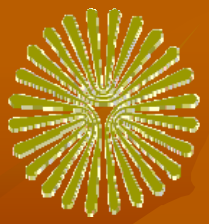


شکل ۱ ـ ۱۲ کوتاه شدن، افزایش طولی «منفی» و انقباض ریشه‌های منقبض شونده. الف) قاعده‌های یک غده، t، شیپوری و یک سوخ، b، سوسن، p، صفحهٔ سوخ، rt ریشهٔ صاف، rt، ریشهٔ منقبض چین‌دار. ب) انقباض ریشهٔ ترشک و پایین رفتن آن در خاک، نسبت به زمان. ج) ریشهٔ شیپوری پیش از انقباض و پس از آن. پیکان فرو رفتن غدهٔ t را در خاک نشان می‌دهد. د) مصرف اکسیژن (بر حسب میکرولیتر در گرم مادهٔ تازه و در ساعت) در هنگام انقباض (برگرفته از: A. Lamant، ۱۹۶۷). این مصرف در ناحیهٔ پیش از انقباض[1] (ZP) به بیشینهٔ مقدار رسیده است. ه) تغییر محورهای رشد (پیکان مضاعف) یک پیاختهٔ منقبض شوندهٔ ساقه. طرز قرار گرفتن صلیبی تاریچه‌های سلولوزی در دیواره پیش از انقباض و پس از آن نشان داده شده است.

1. precontraction

پایان فصل اول

بسم الله الرّحمن الرّحیم



فیزیولوژی گیاهی ۳
(رشد و نمو گیاهی)

- منبع: فیزیولوژی گیاهی ۳
  تألیف: دکتر مه لقا قربانلی
- انتشارات دانشگاه پیام نور
- تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
- 1385

فصل دوم

- منحنی‌های رشد

هدف آموزشی این گفتار

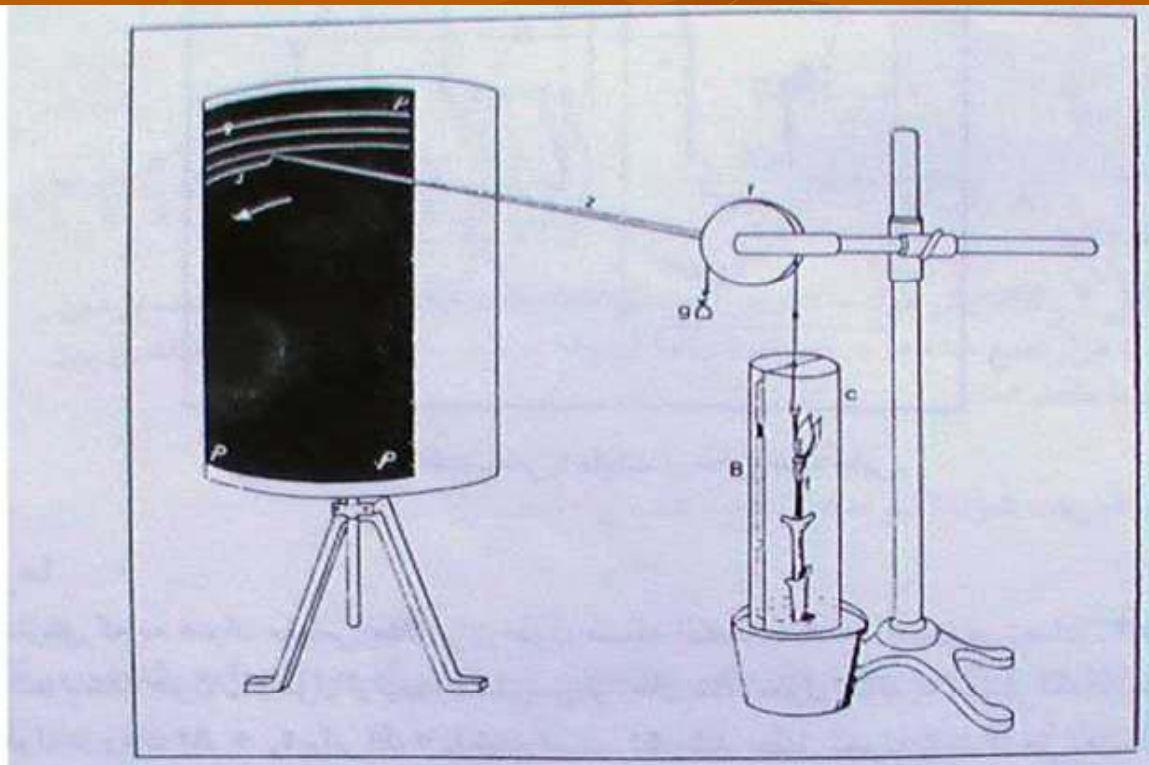
- هدف آموزشی این گفتار عبارتست از : « آشنایی با معیارهای رشد و تطبیق آنها با معادلات ریاضی و ترسیم منحنی‌های رشد ».

منحنی رشد

- بر حسب موارد مختلف ، تغییرات تعداد (اندام‌ها ، یاخته‌ها) ابعاد خطی (طول ، ضخامت ، قطر و غیره) سطح ، وزن در فاصلهٔ زمانی معین مورد بررسی قرار می‌گیرند . وزن مادهٔ تازه یا اصطلاحاً « وزن‌تر » داده‌ای راحت است زیرا به آسانی حاصل می‌شود .

ثبت افزایش ابعاد : اکسانومتر

- دستگاههایی که برای اندازه‌گیری دقیق افزایش ابعاد خطی تنظیم شده‌اند اکسانومتر نام دارند . اکسانوگرافها دو امتیاز دارند : از یکطرف بر دامنهٔ پدیدهٔ رشد افزوده و از طرف دیگر اندازه‌گیری را نسبت به زمان معین ثبت می‌کنند. شکل ۱-۱.



شکل ۲ ـ ۱ اکسانومتر اولیه. رأس نمونهٔ گیاهی B، که در محفظهٔ C قرار دارد به وسیلهٔ یک سیستم قرقره‌ای r و وزنهٔ g به اهرم z متصل است. نوک این محور جابه‌جاییهایش را بر روی یک برگ کاغذ p که سیاه دوده‌ای است ثبت می‌کند.

دو نوع اکسانومتر

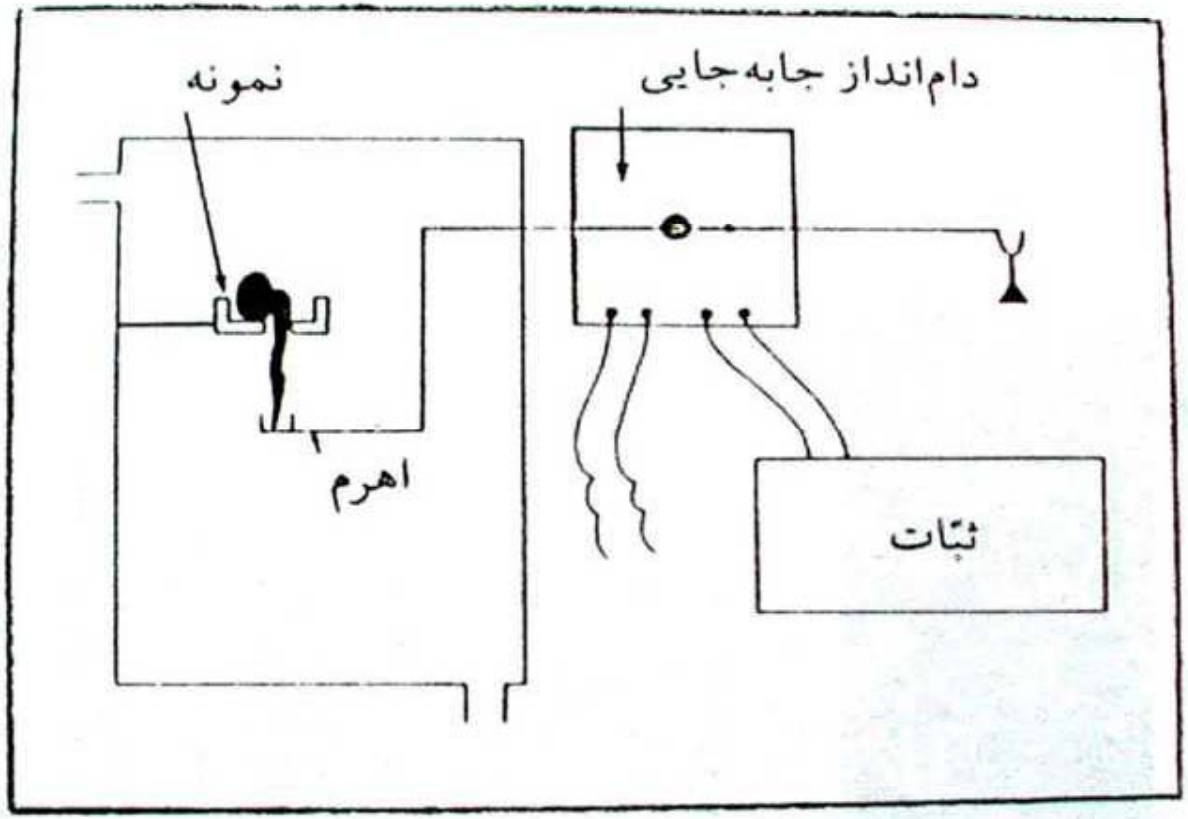
- اکنون غالب اوقات دو نوع اکسانومتر بکار می‌رود :
- الف) اکسانومترهای نوری
- ب) اکسانومترهای با دام اندازه‌های جابجایی خطی.

اکسانومترهای نوری

- الف) اکسانومترهای نوری : این اکسانومترها برای مواردی که شیئی شکننده و یا دارای ابعاد کوچک است بخصوص مفید می‌باشند .

اکسانومترهای با دام اندازه‌های جابجایی خطی

- ب) اکسانومترهای با دام اندازه‌های جابجایی خطی : این دستگاه تغییرات حدود ۱/۰ میکرومتر را نیز می‌تواند اندازه بگیرد . (شکل ۲-۲) .



شکل ۲ ـ ۲ اکسانومتر با دام‌انداز خطی جابه‌جایی.

پارامترها

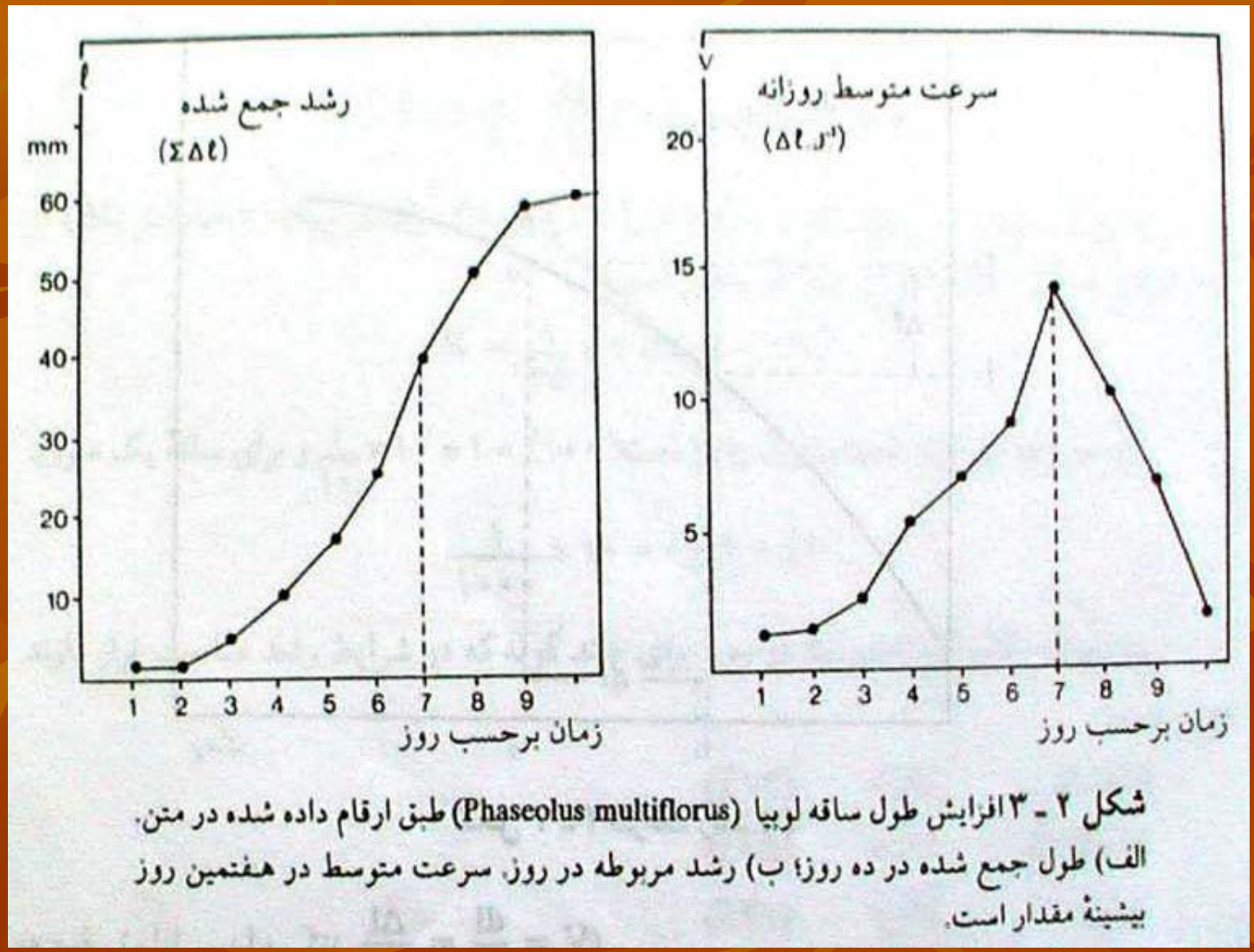
- اگر l اندازه‌ای که به عنوان مقیاس، مثلاً برای طول ساقه انتخاب شده است در زمان t_0 (ابتدای مشاهدات) باشد، طول l_0 (طول اولیه) است.
- پس از زمان Δt طول ساقه به مقدار Δl افزایش یافته است .
- طول در زمان $t_0 + \Delta t$ برابر $l_0 + \Delta l$ شده است .
- Δl رشد مطلق نمونه را نشان می‌دهد .
- مثال جدول ۲-۱.

افزایش طول یک گیاه لوبیا پس از ۱۰ روز.

طول اولیه ($l0$) برابر ۳۵ میلیمتر است.

روزها	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹	۱۰
طول میانگره	۳۶٫۲	۳۷٫۲	۴۰٫۲	۴۵٫۷	۵۲٫۷	۶۱٫۷	۷۵٫۷	۸۵٫۷	۹۲٫۷	۹۴٫۷
افزایش روزانه ($\Delta l \ .d^{-1}$)	۱٫۲	۱٫۵	۲٫۵	۵٫۵	۷	۹	۱۴	۱۰	۷	۲
افزایش کل ($\Sigma \Delta l$)	۱٫۲	۲٫۷	۵٫۲	۱۰٫۷	۱۷٫۷	۲۶٫۷	۴۰٫۷	۵۰٫۷	۵۷٫۷	۵۹٫۷

- مقادیری که به طور متوالی اندازه‌گیری شده‌اند بر حسب زمان یا سن گیاه بر روی گرافیک برده می‌شوند تا منحنی‌های رشد به دست آیند (شکل ۲ – ۳).
-



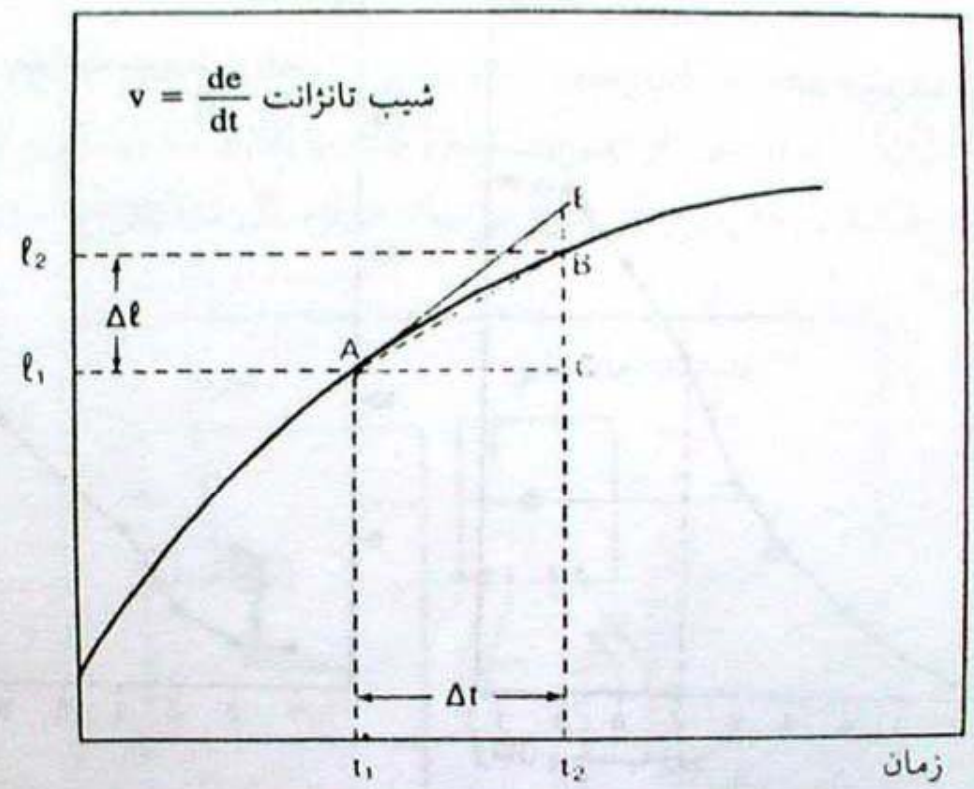
شکل ۲ ـ ۳ افزایش طول ساقه لوبیا (Phaseolus multiflorus) طبق ارقام داده شده در متن.
الف) طول جمع شده در ده روز؛ ب) رشد مربوطه در روز. سرعت متوسط در هفتمین روز بیشینهٔ مقدار است.

سرعت و نرخ رشد سرعت

- دو پارامتر باید تعریف شوند:
- سرعت
- و نرخ رشد

سرعت رشد

- اگر منحني l=f(t) باشد در فاصلة زماني Δt كه از t_1 به t_2 مي‌گذرد، l از l_1 به l_2 تغيير مي‌كند و به اندازة Δl افزايش مي‌يابد.
- نسبت سرعت متوسط رشد را در اين مدت زمان اندازه مي‌گيرد .
- براي تعريف سرعت در لحظة t ، يا سرعت فوري V ، منحني l=f(t) شكل 2 – 4 را در نظر مي‌گيريم.



شکل ۲ ـ ۴ سرعت رشد (۷).

$\frac{d\ell}{\quad}$ $\frac{\Delta\ell}{\quad}$

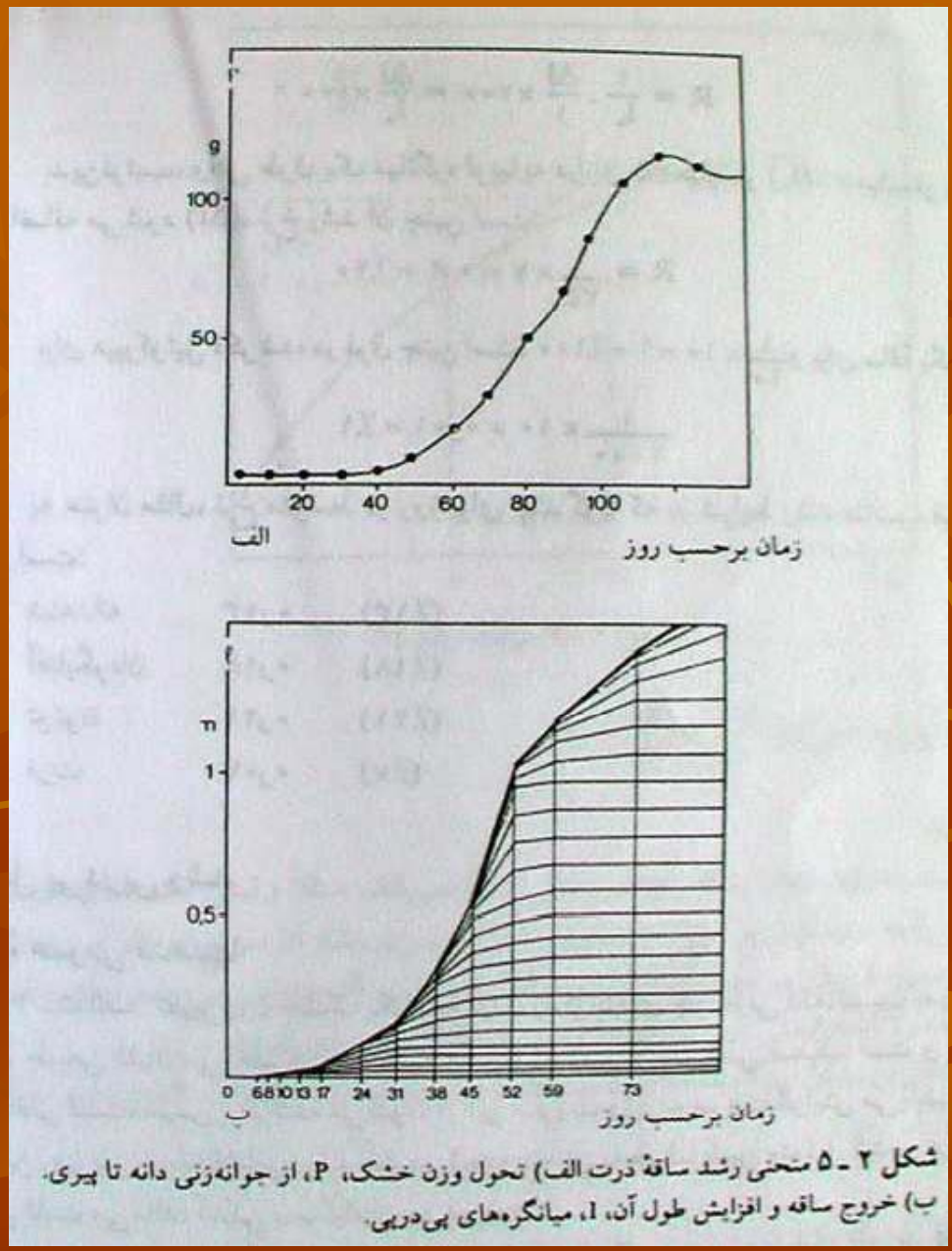
نرخ رشد

- معمولاً سرعت ، رشد را به طور کافی بیان نمی‌کند . برای مقایسه می‌بایستی معمولاً ابعاد اصلی ( ) ساختارهای مورد مطالعه را منظور داشت . l_0
- اگر مربوط به واحد زمان در اشل اندازه‌گیری بکار برده شده است فرمول R (نرخ رشد) به صورت زیر است : Δt

$$R = \frac{l}{l_0} \times \frac{\Delta l}{l} \times 100 = \frac{\Delta l}{l_0} \times 100$$

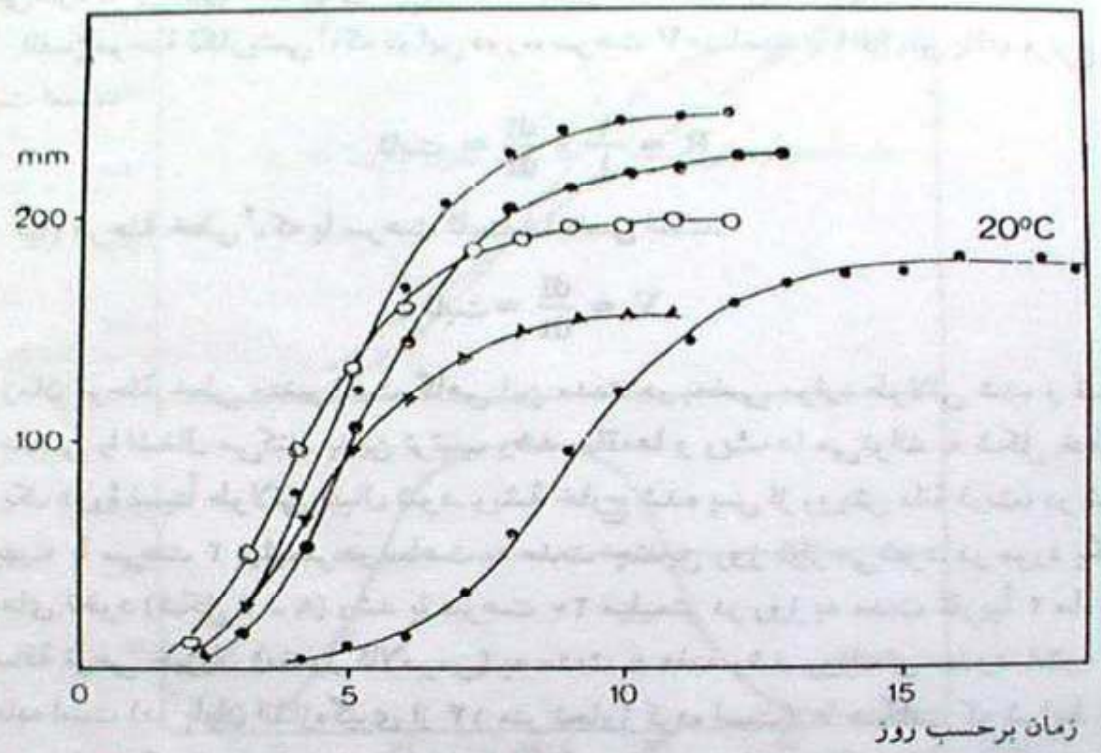
مراحل پی‌درپی رشد

- شکل ۲ – ۵ a تغییر وزن خشک یک پایه ذرت را از ابتدای جوانه‌زنی دانه نسبت به زمان در شرایط طبیعی نشان می‌دهد . بنابراین منحنی مفسر تحول وزن مادهٔ تر حالت سیگموئیدی (منحنی به شکل S) برای هر فرد نشان می‌دهد .(شکل ۲ – ۵ b)



شکل ۲ ـ ۵ منحنی رشد ساقهٔ ذرت الف) تحول وزن خشک، P، از جوانه‌زنی دانه تا پیری. ب) خروج ساقه و افزایش طول آن، l، میانگره‌های پی‌درپی.

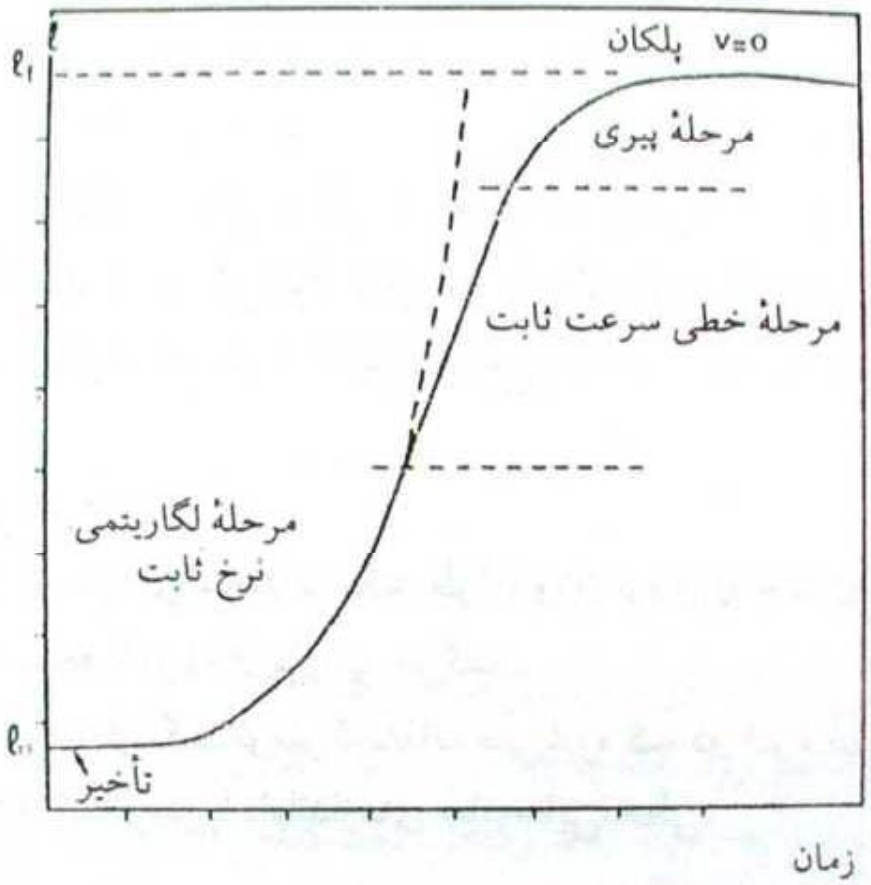
- به عنوان مثال شکل ۲ – ٦ افزایش طول محور زیر لپه (هیپوکوتیل) طالبی را نسبت به زمان در ٥ دمای مختلف نشان می‌دهد .



شکل ۲ ـ ۶ منحنی افزایش طول محور زیرلپهٔ طالبی در دماهای مختلف (برگرفته از: F. G. Richard ۱۹۶۹). حالت سیگموئیدی برای مقیاسهای مختلف (قد، وزن، تعداد برگ و غیره...) و در سطوح مختلف (موجود زندهٔ کامل اندام جدا و یاخته‌ها) نیز مشاهده می‌شود.

تفسیر منحنی‌ها

- بعد از یک دورهٔ تاخیر که مرحلهٔ اولیه است سه مرحله اصلی در رشد تشخیص داده می‌شود که بر روی منحنی‌ها قابل نشانه‌گذاری است (شکل ۲ – ۷).



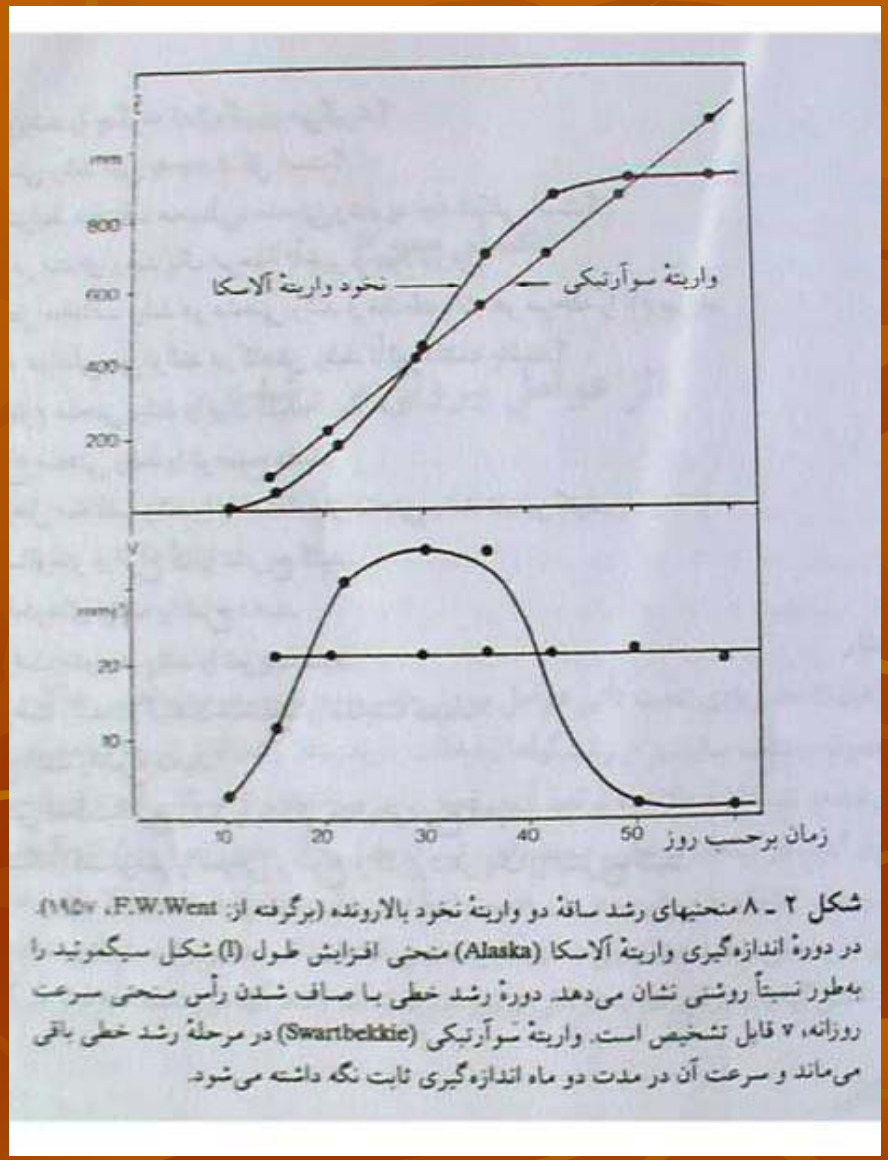
شکل ۲ ـ ۷ مراحل رشد. منحنی طرح ساده. l_0 طول اولیه؛ l_f طول نهایی V_i، سرعت

سه مرحله اصلي در رشد

- الف) مرحله لگاريتمي:
- كه در اين دوره ، سرعت (V) متناسب با l افزايش يافته و نرخ رشد (R) ثابت است.
- ب) مرحلة خطي:
- كه با سرعت ثابت مشخص است:

$$V = \frac{dl}{dt}$$

- ج) مرحلة كند شدن يا پيري:
- اين مرحله با كاهش تدريجي ، سپس حذف سرعت و نرخ رشد مشخص است.



شکل ۲ ـ ۸ منحنیهای رشد سافهٔ دو واریتهٔ نخود بالارونده (برگرفته از: F.W.Went، ۱۹۵۷). در دورهٔ اندازه‌گیری واریتهٔ آلاسکا (Alaska) منحنی افزایش طول (I) شکل سیگموئید را به‌طور نسبتاً روشنی نشان می‌دهد. دورهٔ رشد خطی با صاف شدن رأس منحنی سرعت روزانه، v قابل تشخیص است. واریتهٔ سوآرتبکی (Swartbeldkie) در مرحلهٔ رشد خطی باقی می‌ماند و سرعت آن در مدت دو ماه اندازه‌گیری ثابت نگه داشته می‌شود.

پایان فصل دوم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

فصل سوم
اثر عوامل بیرونی در رشد

منبع: **فیزیولوژی گیاهی ۳**

تألیف: دکتر مه لقا قربانلی

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

1385

هدف آموزش كلي اين گفتار

- هدف آموزش كلي اين گفتار عبارت است از:
- آشنايي با اثر عوامل
- دما
- و روشنايي

در رشد گياهان.

اثرات دما

- الف) حد نهايي بردباري گياهان نسبت به دما:
- حد و اندازة دمای مناسب براي زندگي فعال، نسبتاً محدود است و معمولاً از 5 – يا $10^{\circ}C$- تا $45^{\circ}C$+ تغيير مي‌كند.

البته موارد استثناء نيز مشاهده مي‌شود، مثلاً:

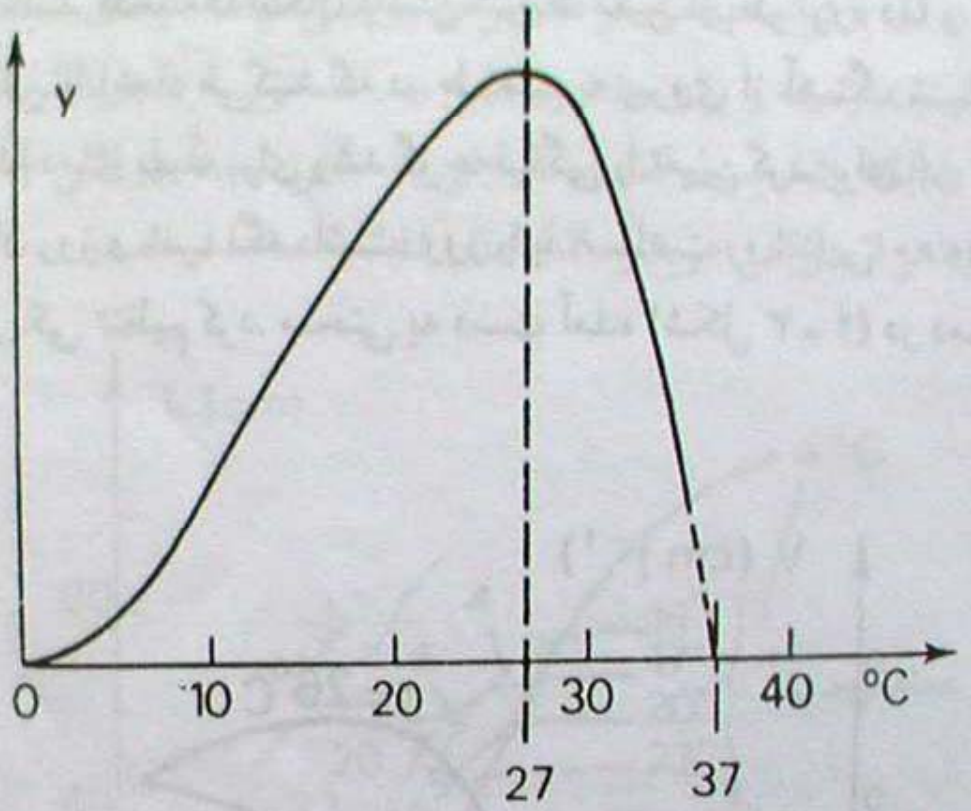
مخروطيان سيبري به طور طبيعي مي‌توانند تا $65^{\circ}C$- زندگي كنند.

گلسنگهاي مناطق سرد در $20^{\circ}C$- همچنان عمل همانندسازي را ادامه مي‌دهند.

دماهای بالا

- بایستی توجه داشت که دماهای بالا ساختارهای زنده را تخریب می‌کند و بر عکس سرما آنها را نمی‌کشد ، بلکه فقط از نمو آنها جلوگیری می‌کند .

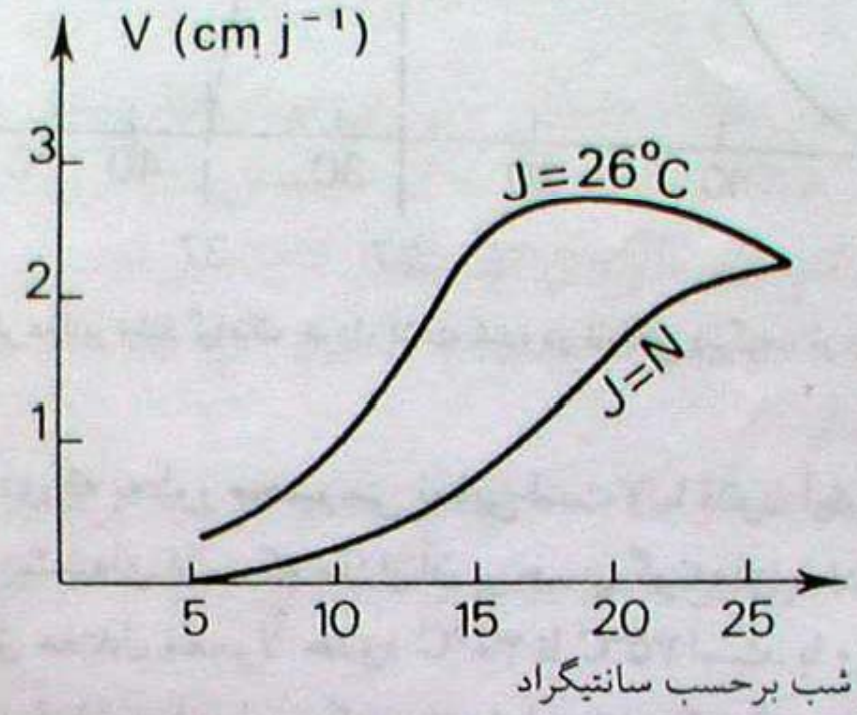
- ب) اثر دماهای مختلف
- به طور کلی منحنی اثر دما بر رشد مانند منحنی اثر دما بر اکثر فعالیت‌های زیستی است . شکل ۳– ۱ اثر دما را بر رشد گیاهک خردل نشان می‌دهد .



شکل ۳ - ۱ اثر دما بر رشد گیاهک خردل کشت شده در تاریکی (برگرفته از: Belzung، ۱۹۰۰)

- در این منحنی سه قسمت قابل تشخیص است :
- بخش صعودی که به طور محسوسی نمایی است و با قانون ارینوس مطابقت دارد .
- بخش دوم ، پیشینه‌ای است که مقدار آن بر حسب گونه‌ها مختلف تغییر می‌کند .
- در بخش سوم منحنی سوم منحنی با افت نسبتاً شدید نزول می‌کند .

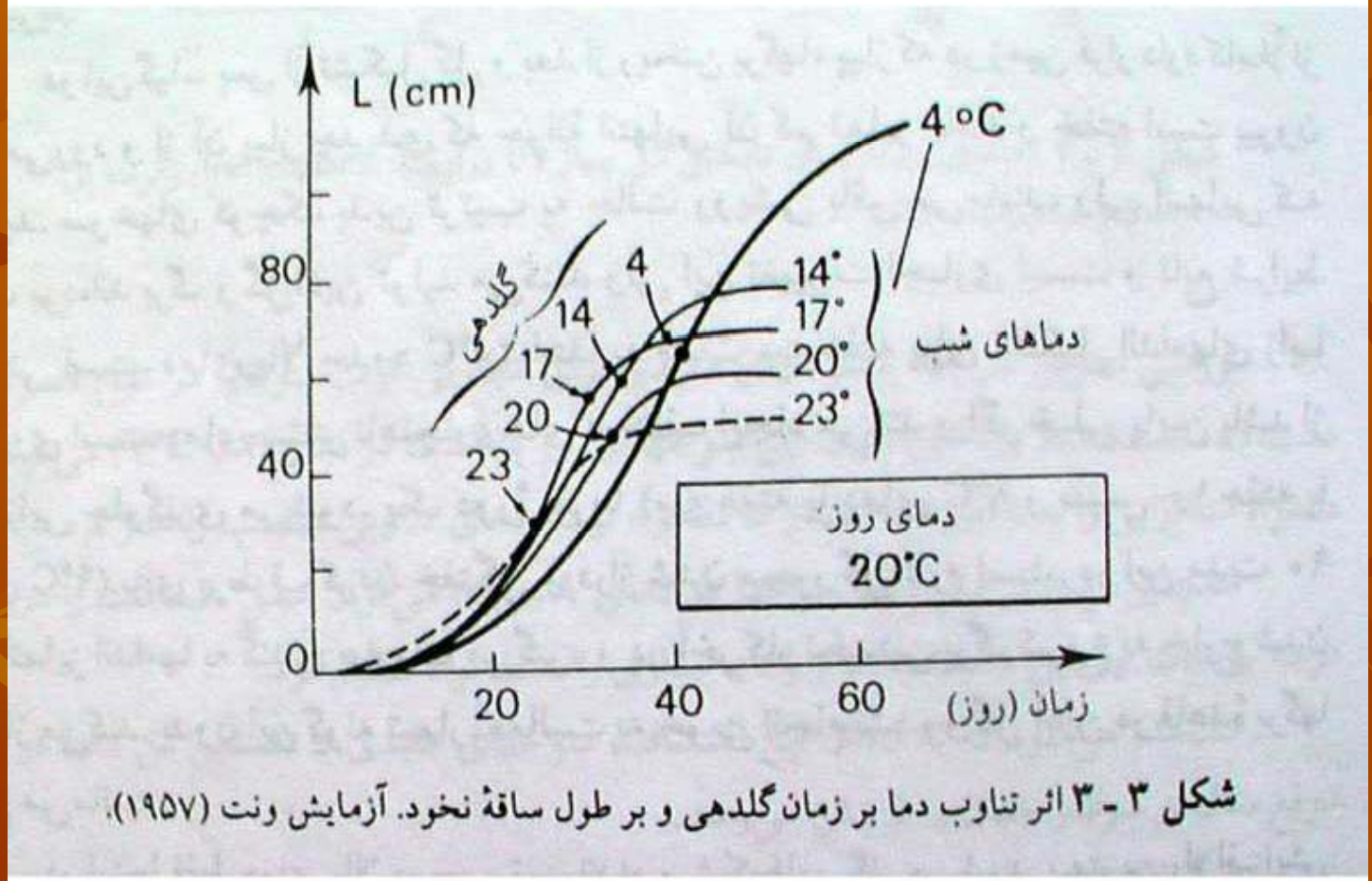
- ج) تناوب دما (ترموپریودیسم)
- این نقش به طور تجربی توسط ونت به سال ۱۹٤٤ ابتدا بر روی گوجه فرنگی و سپس بر روی سایر انواع در فیتوترون پاسادنا در کالیفرنیا مشخص گردید . ونت برای اولین بار در سال ۱۹٤٤ واژۀ ترموپودیسم را برای بیان حساسیت گیاهان نسبت به تناوب گرما (روزانه و سالانه) بکار برد . شکل ۳-۲.



شکل ۳ ـ ۲ اثر تناوب دما بر رشد گوجه‌فرنگی. آزمایش ونت (۱۹۴۴). J، N، دماهای روز و شب؛ V، سرعت رشد.

- فیتوترون‌ها محفظه‌های مشروطی هستند که نه فقط مانند گلخانه‌ها امکان داشتن شرایط معین از نظر نور ، دما ، و رطوبت را دارند ، بلکه تناوب شرایطی را ایجاد می‌کنند که در طبیعت به پیروی از آهنگ شبانه‌روزی حاصل می‌شوند .

- ترموپرپودیسم سالانه
- این نوع ترموپردیسم در نمو گل و تشکیل گل تعداد زیادی از گیاهان که دارای سوخ یا ریزوم می‌باشند دخالت می‌کند . شکل ۳-۳.

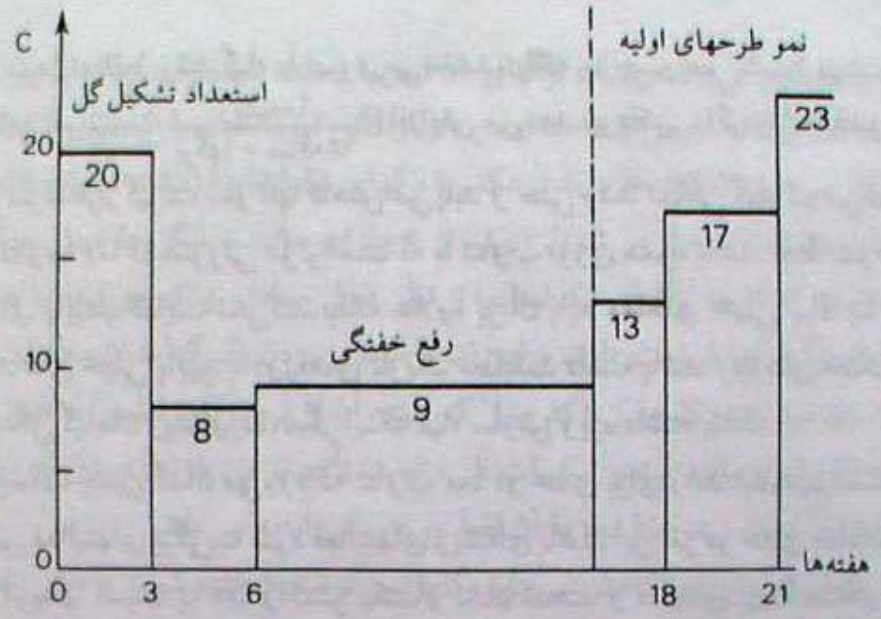


شکل ۳ - ۳ اثر تناوب دما بر زمان گلدهی و بر طول ساقهٔ نخود. آزمایش ونت (۱۹۵۷).

بیداری کورموس گلایول

- گیاهان دارای سوخ مانند لاله ، سنبل ، نرگس ، پیاز و غیره . از موارد مشخص ترموپرپودیسم با آهنگ سالانه می‌باشند .
- بهترین راه ، افزایش دمای تدریجی بدین‌ترتیب است : ۲ هفته ۱۳ درجه ، سه هفته ۱۷ درجه و سپس ۲۳ درجه (شکل ۳-٤) .

با این روش تقریباً چهار ماه پس از برداشت می‌توان سوخهایی را که مستعد گل دادن هستند فروخت . در طبیعت این تحولات یکسال وقت لازم دارد .



شکل ۳ ـ ۴ دماهای بهینه برای تشکیل گل پیاز لاله (واریتهٔ: w. copland)(برگرفته از: Blaauw و همکاران، ۱۹۳۰).

مکانیسم ترموپریودیسم

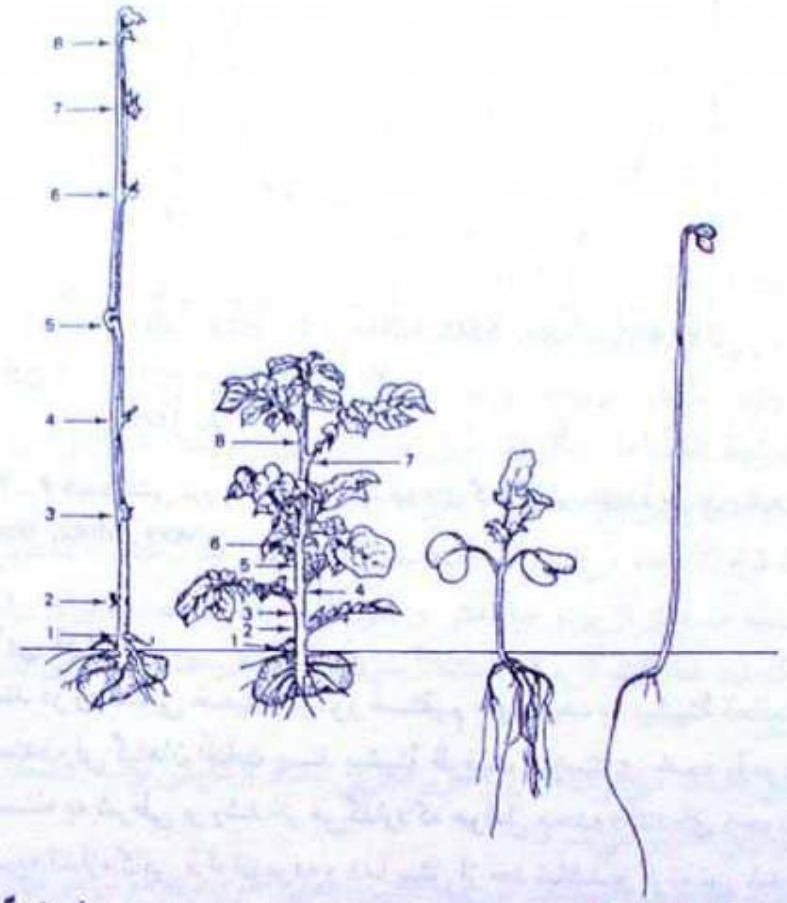
- در مورد گیاهان عالی دو مسئله جلب توجه می‌کند :
- سرمای شبانه در صورتی مفید است که فقط دستگاه هوایی گیاه تحت تاثیر آن قرار گیرد . سرمای شبانه که برای نمو گل نامساعد است در نهایت زمینه را برای رشد رویشی مساعد می‌سازد .
- تناوب دما در صورتی موثر است که با تناوب نوری همراه باشد .
- روزهای خنک و شبهای گرم برای زندگی گیاهان زیان‌آورند ، مگر اینکه گیاه سازش ویژه داشته باشد .

اثر نور

- الف) رنگ‌پریدگی
- رنگ‌پریدگی عبارت است از مجموعهٔ نشانه‌هایی که در یک گیاه محروم از نور دیده می‌شود و کم و بیش در صورت کافی نبودن روشنایی مشاهده می‌گردد .

نشانه های رنگ‌پریدگی

- رنگ‌پریدگی اساساً با سه نشانه مشخص می‌شود که عبارتند از :
- دراز شدن فوق‌العادهٔ میانگره‌ها (شکل ۳-۵)
- بازدارندگی رشد پهنک برگهای دولپه‌ایها (مانند سیب‌زمینی) بسیار کوچک‌اند .
- بر عکس برگهای تک‌لپه‌ایها (مانند سنبل ، لاله) در تاریکی غالباً بطور ناهنجاری دراز می‌شوند . این امر موید آن است که گر چه برگهای تک‌لپه‌ایها از نظر عمل معادل پهنک دولپه‌ایها هستند ولی در واقع به نیام برگی آنها شباهت دارند .
- از بین رفتن کلروفیل (کلروز) که سنتز آن از پروتوکلروفیلید به نور نیاز دارد .



شکل ۳ ـ ۵ رنگ‌پریدگی. سمت چپ: سیب‌زمینی نور ندیده معمولی (برگرفته از: pfeffer، ۱۹۰۴). سمت راست، خردل سفید (برگرفته از: Mohr، ۱۹۶۹).

رفع رنگ‌پریدگی

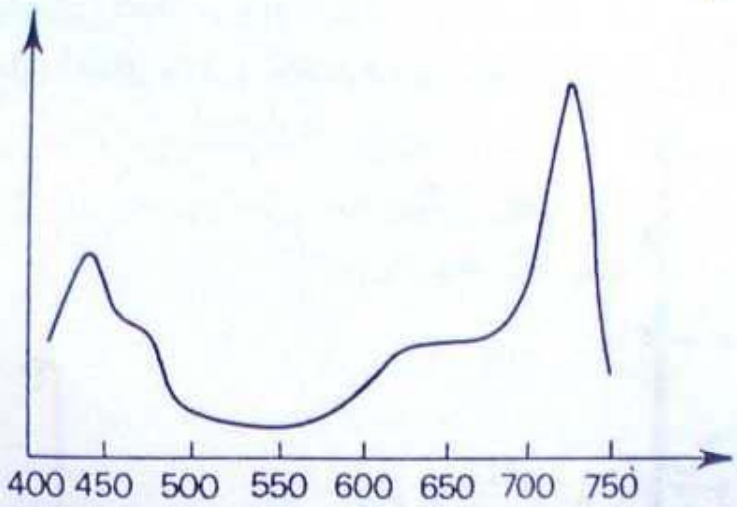
- رفع رنگ‌پریدگی مستلزم استفاده از روشناییهایی است . از روشناییهای مورد نیاز برای سنتز مواد غذایی (فتوسنتز) خیلی ضعیفترند . این روشناییها در حد یک وات در متر مربع در نور سرخ ، یا تقریباً ۲۰ وات در مترمربع (۲۰۰۰ لوکس) در نور طبیعی است .

طیف کنشی رفع رنگ‌پریدگی

- طیف کنشی رفع رنگ‌پریدگی (شکل ۳-٦) دارای دو اوج است : یکی در نور آبی و دیگری ، که مشخصتر است ، در نور سرخ دور (بین ۷۰۰ و ۷۵۰ نانومتر) .

حضور یک پذیرنده نوری

حایز اهمیت می‌شود.



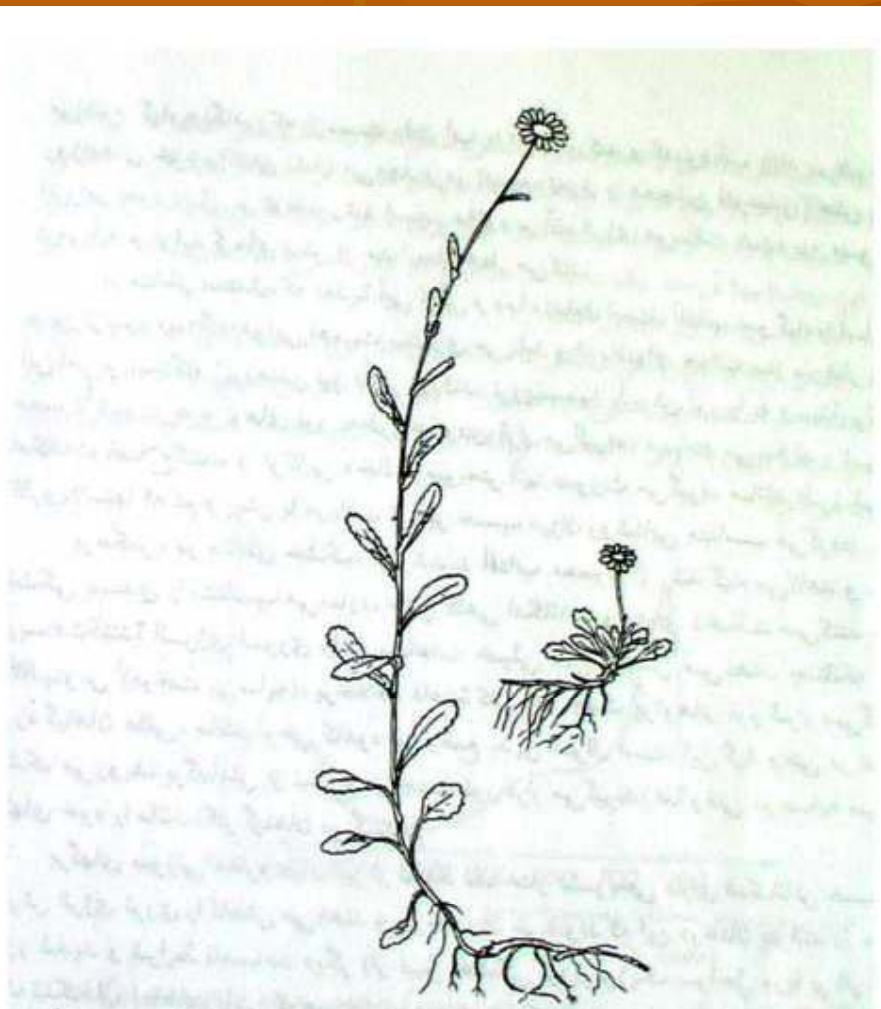
شکل ۳ ـ ۶ طیف کنشی نور و اثر آن بر رشد لپه‌های گیاهک نور ندیدهٔ خردل سفید (برگرفته از: Mohr, Wagner، ۱۹۶۶).

ب) اثر روشنایی قرمز

اثرات روشنایی قوی

- ب) اثرات روشنایی قوی :
- در مناطق خشک ، نور شدید آفتاب معمولاً از رشد گیاه می‌کاهد و حالتهای خشکی پسندی را متناسب می‌سازد .
- برگهای اوکالیپتوس (درخت بی‌سایه) ، بر خلاف قاعدهٔ کلی ، در جهت پرتوهای نور قرار می‌گیرند .

- موردی که فراوان دیده می‌شود عبارت است از کوتاهی قد گیاهان ارتفاعات بالا که بیشتر مربوط به نور شدید سرشار از پرتو فرابنفش و شرایط نه چندان مساعد برای رشد فعال است. شکل ۳-۷



شکل ۳ ـ ۷ آزمایش یونیه: دسته‌هایی از گونه‌های مختلف را تا حد امکان به دو دستهٔ یکسان تقسیم کرده دسته‌ای را در دشت و دستهٔ دیگر را در کوهستان کاشته‌اند. بوته‌های گل مینا (Leucanthemum vulgare) که یکی (PL) از منطقهٔ پاریس و دیگری (ML) از ارتفاع ۲۰۳۰ متری آلپ برداشت شده و هر دو با یک مقیاس رسم شده‌اند.

تفسیر این کوتاهی قد

- این کوتاهی قد (مانند آزمایش بونیه ، شکل ۳-۷) به صورتهای زیر تفسیر می‌شود :
- نور شدید موجب اکسایش نوری اکسین ، یعنی هورمون موثر در دراز شدن یاخته‌ها ، می‌گردد .
- نور شدید اگر ژیبرلین‌ها را ، که برای رشد میانگره‌ها هورمونهای اساسی دیگری هستند تخریب نکنند از حساسیت عمل آنها می‌کاهد .
- نور شدید موجب افزایش مقدار اسید آبسیسیک می‌شود که بازدارندهٔ رشد میانگرههاست .

اثر تناوب نور (فتوپرپودیسم)

- ج) اثر تناوب نور (فتوپرپودیسم)
- – قطع دوره‌ای نور امکان تخلیهٔ فراورده‌های فتوسنتز را فراهم می‌سازد .
- – در بسیاری از گیاهان که فقط در روزهای بلند گل می‌دهند روزهای کوتاه میانگره ها را کوتاه نگه می‌دارد .
- – بالاخره از آنجا که تناوب نوری در تشکیل گل اثر دارد ، به طور غیرمستقیم بر رشد رویشی نیز موثر است .

پایان فصل سوم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

فصل چهارم
جنبشهای گیاهی

هدف آموزشی کلی

- هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از : « آشنایی با جنبشهای مختلف گیاهان و نحوهٔ عمل آنها).

بعضی از اصول اساسی
(قوانین یا اصول علمی)

- اکثر جنبشهای که دربارهٔ گیاهان مورد مطالعه قرار می‌گیرند به دو دسته تقسیم می‌شوند :
- جنبش سوگرایی (تروپیسم‌ها) که در آن جهت تحریکات محیطی تعیین کنندهٔ مسیر حرکت است و دیگر جنبش تنجشی (ناستیک) که حرکت قسمتهای سطحی گیاه است و با تحریکات خارجی آغاز می‌شوند .

- تغییر محیطی که موجب حرکت گیاهی (یا دیگر واکنشها) می‌شود یک محرک است .
- این بخش که محرک را دریافت می‌کند پذیرنده یا رسپتور نام دارد . محرک «پیام» (سیگنال) نامیده می‌شود که سپس منجر به یک پاسخ جنبشی می‌گردد .

هر کدام از این جنبش‌ها طی ۳ مرحله صورت می‌گیرند :

- **دریافت** : چگونه يك گياه يا بخشي از گياه ، محرك‌هاي محيطي را كه موجب پاسخ مي‌شود كشف مي‌كنند ؟
- **انتقال پیام** (ترارساني)
- **پاسخ**

دو اصل کلی

- دو اصل کلی دربارهٔ جنبش‌های سوگرایی و یا تنجشی در طی دو یا سه دههٔ اخیر مطرح شده است . این اصول عبارتند از :
- اولاَ مکانیسمهای مشابه در یک گیاه غالباَ موجب پاسخهای متفاوت می گردند .
- ثانیاَ : مکانیسمهای متفاوت می‌توانند پاسخهای مشابهی را در اندام‌های مختلف و یا حتی همان اندام ایجاد نمایند .

جنبشهای ناستیک

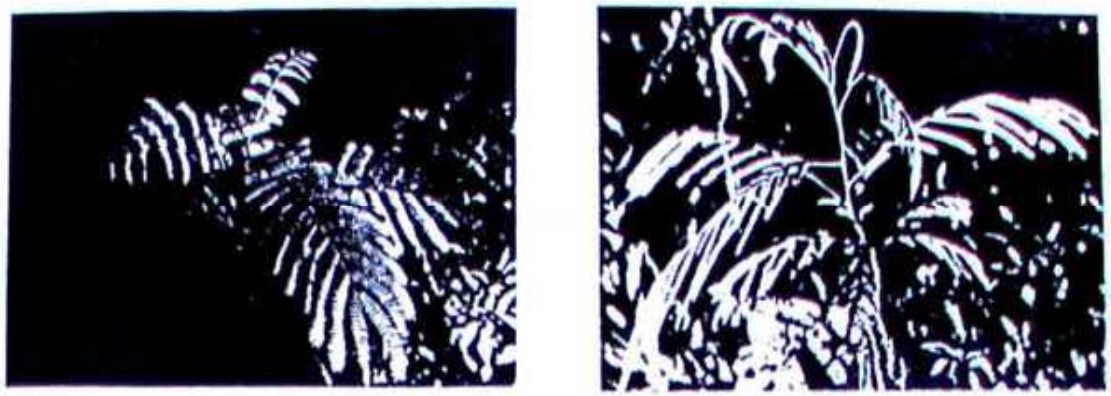
- برگها و یا برگچه‌های برگهای مرکب ، غالباً جنبشهای ناسیکی را نشان می‌دهند . بطور کلی این جنبشها در اندام‌هایی روی می‌دهند که تقارن پشتی شکمی دارند .

هیپوناستی و اپی‌ناستی

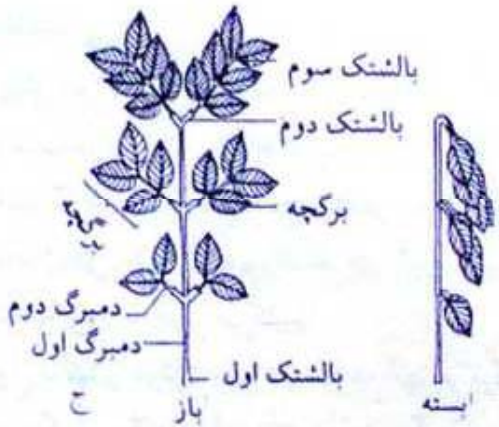
- خمیدگی به طرف بالا **هیپوناستی** نامیده می‌شود مانند جوانه‌ای که به خواب می‌رود . در صورتی که خمیدگی به طرف پایین باشد **اپی‌ناستی** نامیده می‌شود مانند باز شدن غنچهٔ گل .
- خمیدگیهای ناستیک بیشتر به علت وجود بالشتک در انتهای دمبرگ و پهنک برگچه‌ها ایجاد می‌شوند .
- به طور کلی جنبش‌های ناستیک بازگشت‌پذیرند .

نیکتی ناستی (شب‌تنجشی)

- نیکتی ناستی (شب‌تنجشی)
- درخت گل ابریشم ، گل حساس و درخت باران با داشتن برگهای مضاعف غالباً «حرکات خواب» را نشان می‌دهند (شکل ٤-١) .



الف ب



ح

شکل ۴ ـ ۱ برگهای درخت ابریشم در موقعیت طبیعی روز (الف) و موقعیت مشخص خواب در شب (ب)؛ برگ درخت باران در موقعیت روز (ح) و شب (د).

یاخته‌های بالشتکی

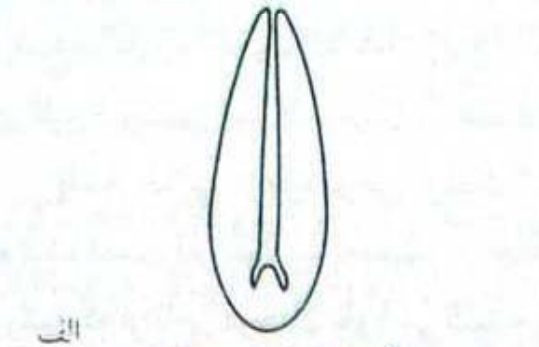
- در مدت باز شدن برگها تعدادی یاخته متورم می‌شوند که یاخته‌های باز کننده یا «منبسط کننده» نامیده می‌شوند ، در صورتی که یاخته‌هایی که عمل جمع کردن را انجام می‌دهند «خم کننده» نامیده می‌شوند .

- **چه عاملی باعث می‌شود ، آب در بالشتک (پولونیوس) از یک سمت به سمت دیگر آن جریان یابد ؟**
- غلظت $k+$ در بالشتک گل ابریشم معمولاً بالاست و بسته شدن برگچه‌ها با افت $k+$ در یاخته‌های شکمی و جذب $k+$ توسط یاخته‌های پشتی همراه است .
- همچنین تغییراتی موازی با تغییرات $k+$ در مورد $Cl-$
- رخ می‌دهد .

- همان‌طور که در باز و بسته شدن روزنه‌ها دیده می‌شود ، حرکت آب در گل حساس ، درخت ابریشم و درخت باران به دلیل واکنش نسبت به نیروی رانش اسمزی حاصل از انتقال یونی صورت می‌گیرد.
- جالب است که نور در یاخته‌های باز کننده و جمع‌کننده (خم کننده) بطور معکوس عمل می‌کند.

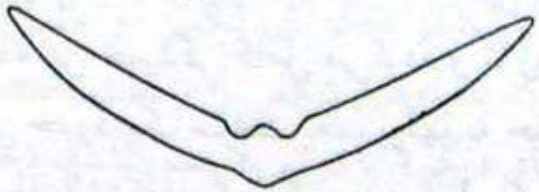
هیدروناستی یا هیگروناستی

- مانند نیکتی ناستی ، هیدروناستی شامل خم‌شدگی یا پیچ‌خوردگی برگ به طرف بالا می‌باشد ، با این تفاوت که در این جنبش (هیدروناستی) گیاه به جای واکنش در برابر نور نسبت به کمبود آب واکنش نشان می‌دهد .(شکل ٤-٢)



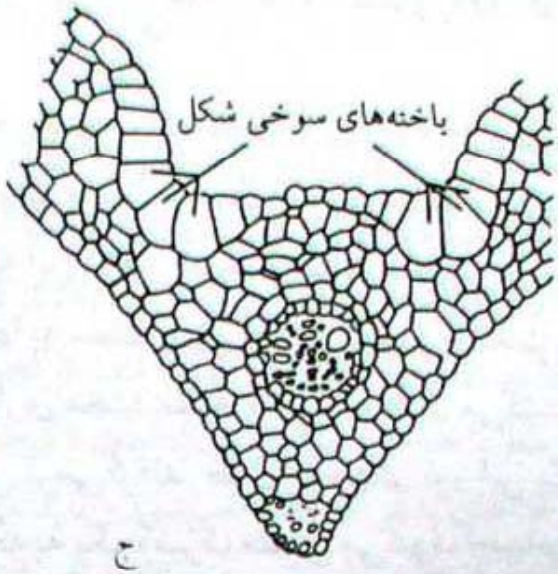
الف

برگ در شرایط جمع شده



برگ در شرایط باز شده

ب

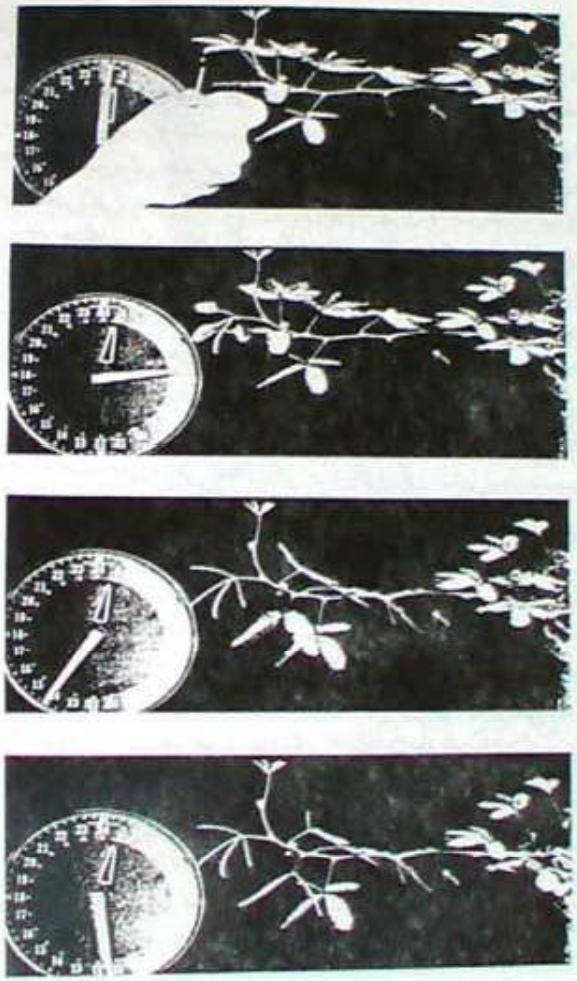


ج

شکل ۴ ـ ۲ طرح سادهٔ برگ (Poa pratensis) الف) در شرایط جمع شده و ب) در شرایط باز شده. ج) جزئیات برش بخشی از برگ که یاخته‌های پیازی شکل را نشان می‌دهد. تغییرات در تورژسانس (تورگور) این یاخته‌ها جمع شدن و باز شدن برگ را کنترل می‌کند (برگرفته از Anderson, Meyer، ۱۹۵۲).

سیئسموناستی (ناستی‌های لرزشی)

- ناستی‌های لرزشی یا سیئسموناستی (از واژهٔ Seismos به معنای لرزش گرفته شده است .) توسط نوعی تحریکات خارجی عمل می‌کنند و در بعضی از گیاهان تیرهٔ باقلا در زیر تیره میموزه مانند گل حساس مشاهده می‌شود . شکل ٤-٣.



شکل ۴ - ۳ پاسخ گل حساس. اگر فقط نوک یکی از برگها را مثلاً به وسیلهٔ شعله تحریک کنیم، پس از ۱۲ ثانیه دمبرگ همان برگ فروافتاده و چند برگچه، با رفتن آب از پیاخته‌های بالشتک به قاعدهٔ دمبرگ‌ها، خود را جمع می‌کنند. هنگامی که محرک در طول ساقه حرکت می‌کند، سایر برگها افتاده و برگچه‌های آنها جمع می‌شوند. این فرایند تا تصویر آخر ادامه می‌یابد (برگرفته از: Salisbury، ۱۹۹۲).

انتقال پیامها

- انتقال پیامها (سیگنال) در گل حساس سالها موضوع پژوهش بوده است . دلایلی بر وجود دو مکانیسم مجزا و مشخص ، یکی الکتریکی و دیگری شیمیایی در دست است .
- سرعت بر حسب شدت شوک از ۱ تا ۳۰ میلیمتر در ثانیه تغییر می‌کند . در واقع دو انتقال وجود دارد ، یکی سریع ، که ممکن است نزدیک ۲ متر در دقیقه باشد و در برگ تحریک شده باقی بماند . دیگری کندتر (کمتر از ۵/۰ متر در دقیقه) ، که می‌تواند در تمام گیاه منتشر شود .

- به نظر می‌رسد که انتقال از نوع هورمونی باشد . انتقال تحریک با یک موج الکتریکی ، یعنی جابجایی یک پتانسیل عمل منفی از ۲۰ تا ۱۰۰ میلی‌ولت ، همراه است .

تورگورین
فاکتور ریکا

- واکنش شیمیایی که برای اولین بار توسط یک دانشمند ایتالیایی به نام اوبالدوریکا گزارش شد ، نتیجهٔ حرکت ماده‌ای در طول آوندهای چوبی به وسیله جریان تعرق می‌باشد . می‌توان مادهٔ فعال را که قبلاَ **فاکتور ریکا** نامیده می‌شد و اکنون به نام **تورگورین** شناخته شده است از یاخته‌های برگ پیچیده شده استخراج و به شاخهٔ بریده شده اضافه کرد و سپس تاثیر آنرا اندازه‌گیری نمود .

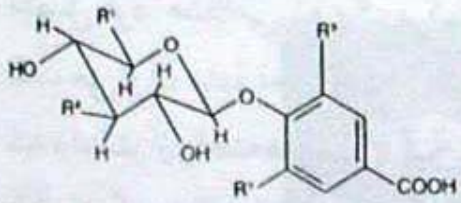
تورگورین‌ها

- تورگورین‌ها : هورمونهایی که جنبشهای ناستیک را کنترل می‌کنند :
- ثابت شده که دو عامل متناوب که به نام « عوامل حرکت دوره‌ای برگ » نامیده می‌شوند و با علامت (PLMFS) مشخص می‌شود در اقاقیا شناخته شده .
- چند ترکیب با ساختمانهای کاملاً مشابه نیز از عصارهٔ گیاهان دیگر شناخته شده‌اند (جدول ٤-١) .

جدول ۴ ـ ۱ ساختار مولکولی چند تورگورین با حداقل غلظتی که اثر آن را ظاهر می‌سازد.

تورگورین	ساختار				غلظت کمینه
	R^1	R^2	R^3	R^4	لیتر/مول
PLMF 1	CH_2OSO_3H	OH	OH	OH	$۲٫۳۳\times۱۰^{-۷}$
PLMF 2	CH_2OSO_3H	OSO_3H	OH	OH	$۱٫۹۶\times۱۰^{-۷}$
S-PLMF 2	CH_2OSO_3H	OH	OH	H	$۲٫۴۲\times۱۰^{-۴}$
M-LMF 5	COOH	OH	OH	OH	$۲٫۷۵\times۱۰^{-۴}$
PLMF-synth	CH_2OSO_3H	OH	H	H	$۲٫۵۱\times۱۰^{-۳}$
LMF-synth	COOH	OH	H	H	$۱٫۵۷\times۱۰^{-۳}$

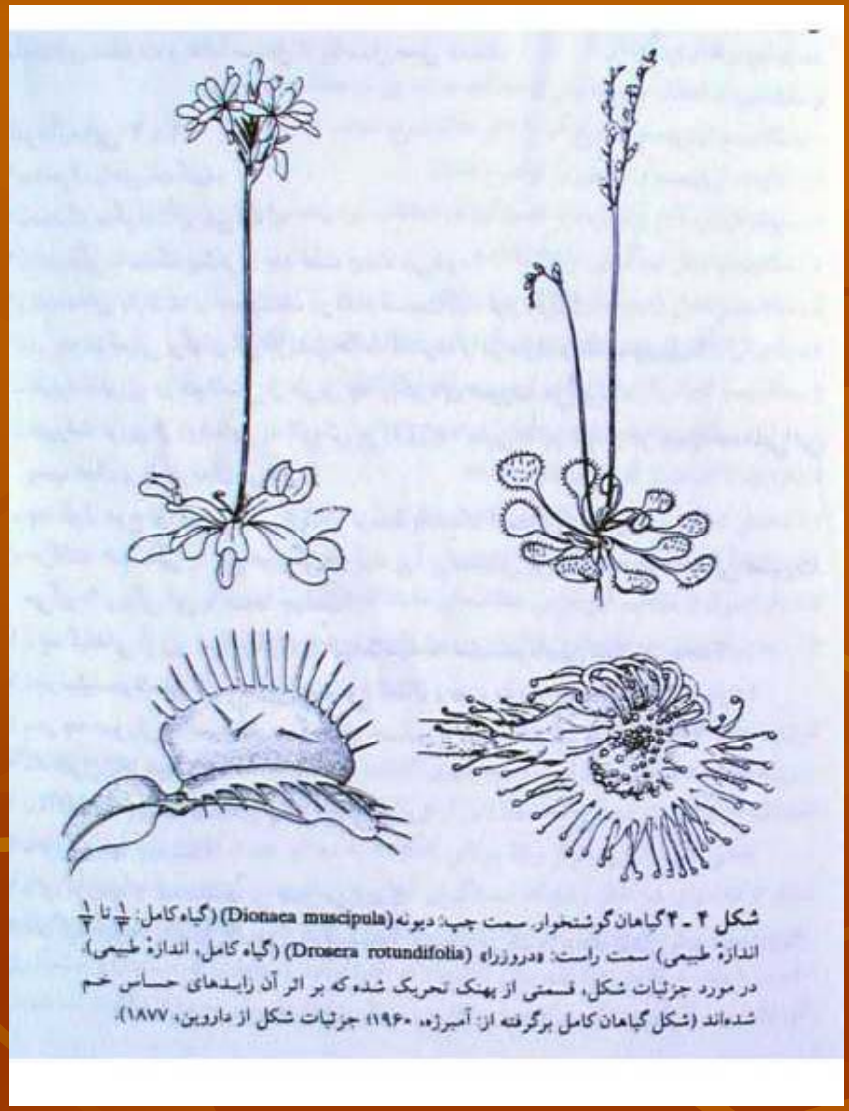
گلوکز گالیک اسید



- شیلدنکت پیشنهاد کرد که این ترکیبات ردهٔ جدیدی از هورمونهای گیاهی را تشکیل می‌دهند و آنها را « تورگورین» نامید . زیرا این هورمونها روی تورژسانس یاخته‌های بالشتکی عمل می‌کنند .

تیگموناستی (ناستی‌های برخوردی)

- به عنوان مثال گیاه حشره‌خوار دیونه را نام می‌بریم . در دیونه سرعت انتقال تحریک کرکها (۲۰ میلیمتر در ثانیه) به لوبهای برگی و وجود پتانسیل عمل ، انتشاری از نوع الکتریکی را ، القا می‌کند .
- مثالی دیگر دروزراها را نام می‌بریم (شکل ٤-٤) .



شکل ۴ - ۴ گیاهان گوشتخوار. سمت چپ: دیونه (**Dionaea muscipula**) (گیاه کامل: $\frac{1}{4}$ تا $\frac{1}{2}$ اندازهٔ طبیعی) سمت راست: «دروزرا» (**Drosera rotundifolia**) (گیاه کامل، اندازهٔ طبیعی). در مورد جزئیات شکل، قسمتی از پهنک تحریک شده که بر اثر آن رایدهای حساس خم شده‌اند (شکل گیاهان کامل برگرفته از: آمبرژه، ۱۹۶۰؛ جزئیات شکل از داروین، ۱۸۷۷).

- تروپيسمها (گرايشها):
- تروپيسمها ، واكنش‌هاي سوگرايي يا سمتگيري اندامها در برابر ناهمسانگردي محيط است .
- بطور كلي تروپيسم از واژة يوناني Tropos به معناي جهت گرفته شده .
- در ناستي‌ها خميدگي اندامها و سمتگيري آنها نه به وسيلة ناهمسانگردي محيط ، بلكه به وسيلة ساختار تشريحي وسايل نگاه دارندة تعادل مشخص مي‌گردند .

فتوتروپيسم (نورگرايی)

- وقتي به گياهي در حال رشد از يك طرف نور داده شود به آن جهت متمايل مي‌گردد
- (شكل 4-5) .

شکل ۴ - ۵ جنبش فتوتروپیسمی هنگام رشد یک گیاه در محفظه‌ای تاریک با سوراخی در سمت راست که نور از آن وارد می‌شود.

- ونت این مسئله را به این صورت تعبیر کرد که فتوتروپیسم به علت گرادیان یک جانبه اوکسین است . مقدار زیادتر اوکسین در بخش سایه ، موجب رشد طولی یاخته‌ها می‌شود و این اساس تئوری کلودنی – ونت بود که در سال ۱۹۳۷ به وسیلهٔ وانتاندتیمن عنوان شد و این عقیده تا به امروز پابرجاست (پیکارد ۱۹۸۵) .

- محققین مختلف نشان دادند که در اندام خمیده شده یک گرادیان یک جانبه از مهار کننده یا مهارکنندگان رشد نسبت به اکسین تحریک کنندهٔ رشد یعنی ایندول ۳ استیک اسید (IAA) وجود دارد .

نتیجهٔ آزمایشات

- نتیجهٔ آزمایشات به شرح زیر است :
- توزیع فعالیت اکسین منتشره در راس کولئوپتیل تحریک شده بوسیله نور توسط آزمون خمیدگی جو دو سر محاسبه شد . مقدار اکسین منتشره از نیمهٔ روشن ۸۸٪ مقدار اکسین موجود در سایه است . (جدول ٤-۲)
- توزیع IAA منتشره از راس کولئوپتیل تحریک شده بوسیله نور توسط روشهای فیزیکوشیمیایی مشخص شد . (جدول ٤-۲)

- توزیع مهار کنندگان رشد قابل انتشار :
- حداقل دو مهار کننده بدست آمد . این دو مهارکننده‌های شناسایی نشده‌اند ولی به واسطه رفتار کروماتوگرافیکی آنها مشخص است که از اسید آبسی سیک متفاوتند .

جدول ۴ ـ ۲

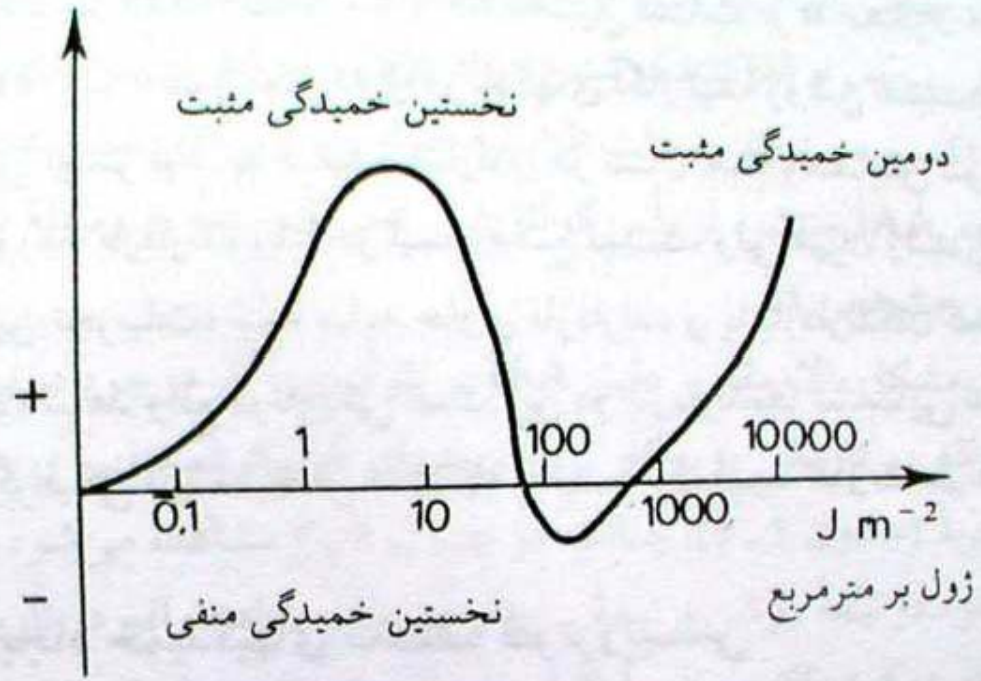
	نیمهٔ واقع در روشن	نیمهٔ واقع در بخش سایه	شاهد
IAA (pg / نیمهٔ رأس)	۳٫۴ ± ۳۷٫۷	۷٫۸ ± ۱۰۱٫۱	۵٫۵ ± ۹۲٫۹
فعالیت نسبی	۲۱	۵۴	۵۰
همان مسئله در اندازه‌گیری ونت ۱۹۲۸	۲۷	۵۷	۵۰
IAA (pg / نیمهٔ رأس)	۱۸ ± ۲۶۹	۲۶ ± ۲۵۰	۱۹ ± ۲۳۲
مقادیر نسبی ٪	۵۸	۵۴	۵۰
نسبت آزمون زیستی	۶٫۹۵	۲٫۴۷	۲٫۴۵

انرژی لازم ، جهت ایجاد خمیدگی‌های مختلف فتوتروپیسمی

- انرژی مورد نیاز بسیار ضعیف است . این انرژی برابر است با حاصل ضرب روشنایی در مدت تابش نور . این حاصل ضرب ، چنانکه مقادیر جدول ٤-٣ نشان می‌دهند ، تا حد زیادی ثابت است . (جدول ٤-٣) .
- اگر با روشنایی قویتر عمل کنند ، واکنش کاهش می‌یابد (شکل ٤-٦) سپس برعکس می‌شود .

جدول ۴ ـ ۳ کمترین انرژی مورد نیاز در خمیدگی فتوتروپیسمی کولئوپتیل یولاف (برگرفته از: Blaauw، ۱۹۰۹)

روشنایی برحسب لوکس	مدت تابش نور	انرژی لازم (لوکس در ثانیه)
۰٫۰۹	۴ دقیقه	۲۲
۵٫۵	۴ ثانیه	۲۲
۰٫۰۰۰۶	۱۰ ساعت	۲۲
۲۶۵۰۰	۰٫۰۰۱ ثانیه	۲۶

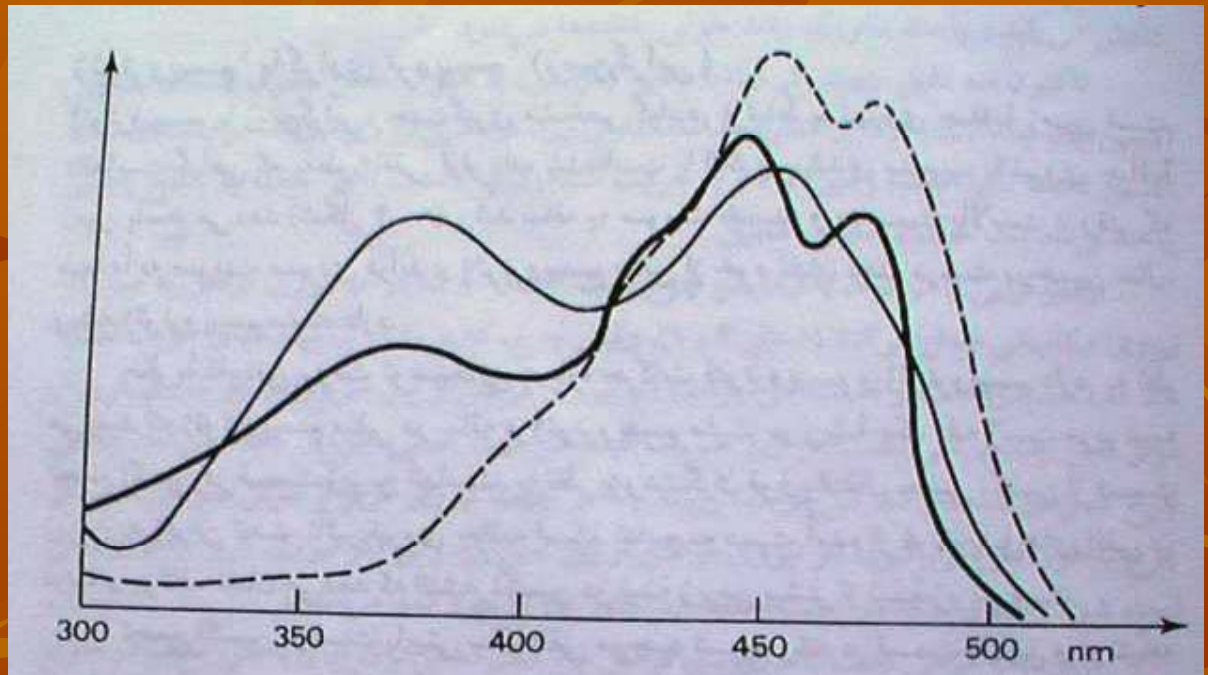


شکل ۴ ـ ۶ معکوس شدن فتوتروپیسم کولئوپتیل.

مکانیسم‌ها

- در مورد چگونگی انتقال هورمون آنچه مسلم است این است که اکسین بین یاخته‌های اپیدرمی و یاخته‌های لایهٔ داخلی انتقال می‌یابد .
- نتیجه کلی آزمایشات مختلف در سالهای اخیر به این صورت خلاصه می‌شود : نور می‌تواند بر روی جهت‌گیری میکروتوبولها اثر داشته باشد . مقادیر اکسین وابسته به تغییرات نوری است و نور از طریق تغییرات مقدار اکسین بر میکروتوبولها موثر است .

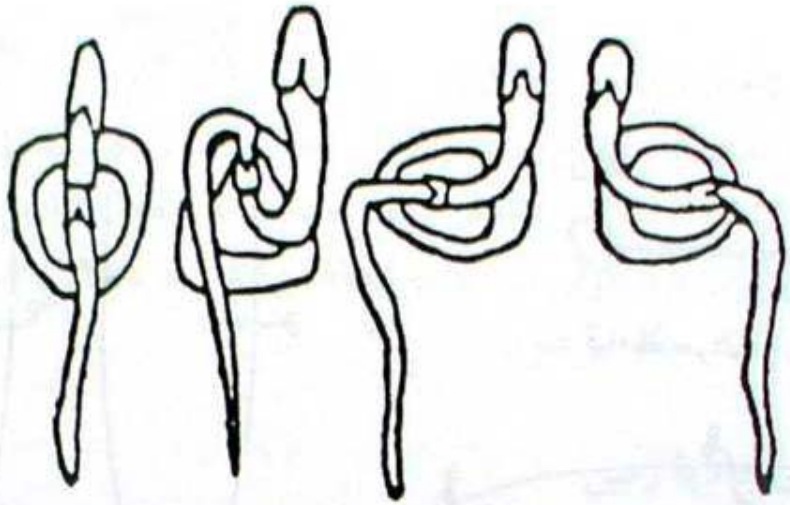
- طیف کنشی (شکل ٤-٧) نشان می‌دهد که رنگیزه‌ای که منحصراً انرژی نوری را در آبی و طول موجهای کوتاهتر (بنفش و فرابنفش) می‌گیرد ، رنگیزهٔ زرد یا نارنجی است .
- بین رنگیزه‌های شناخته شده ، دو رنگیزه قادرند در این امر دخالت کنند که عبارتند از :
- ریبوفلاوین
- بتاکاروتن
- امروزه تمایل بر این است که برای ریبوفلاوین چنین انتخابی صورت گیرد .
- بدین‌سان فیتوکروم رنگیزهٔ مسئول نیست .



شکل ۴ ـ ۷ طیف کنشی نخستین خمیدگی کولئوپتیل یولاف. خط نازک، طیف جذبی ریبوفلاوین و نقطه چین، طیف جذبی بتاکاروتن است. واحدها تخمینی هستند (برگرفته از: Curry، ۱۹۶۹).

ژئوتروپیسم (گراوی تروپیسم)

- ژئوتروپیسم یا زمین‌گرایی جهت‌گیری مشخص گیاه در ارتباط با نیروی جاذبه است (شکل ٤-٨) .
- نظریهٔ کلودنی – ونت توضیحاتی راجع به حرکات فتوتروپیسم و ژئوتروپیسم دارد .



شکل ۴ ـ ۸ دانه رُست ذرت که در آن ریشه به طرف خاک و ساقه به طرف بالا در حال رشد است. مانند فتوتروپیسم، پاسخ ژئوتروپیکی نیز تحت کنترل توزیع نامساوی اکسین است. البته در اینجا نیروی جاذبهٔ زمین به جای نور عامل مؤثر در توزیع اکسین است.

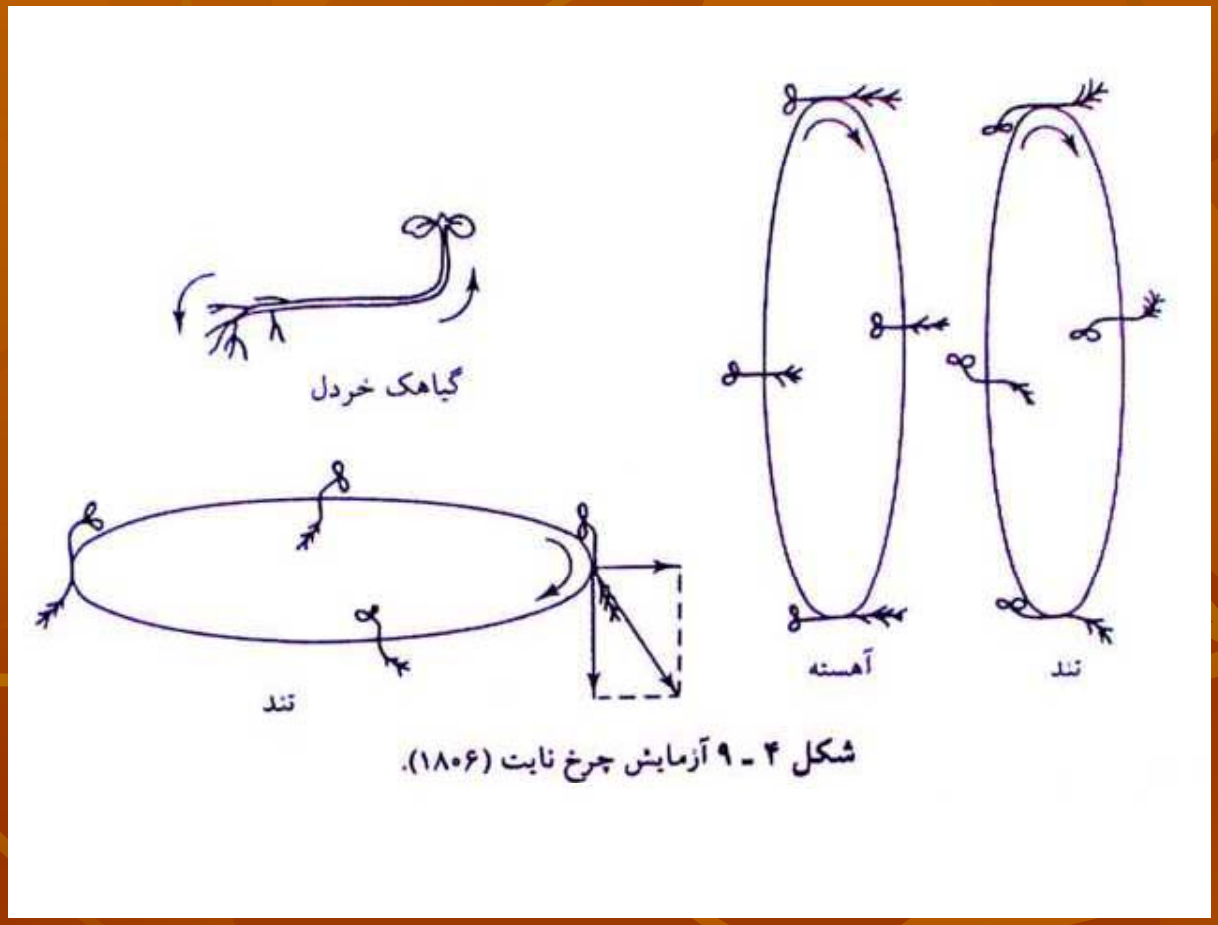
- تجمع اکسین در قسمت تحتانی ساقهٔ افقی موجب تسریع رشد در قسمت بالایی و در نتیجه خم شدن ساقه به سمت بالا می‌گردد . از طرف دیگر ریشهٔ افقی ژئوتروپیسم مثبت را به علت تجمع اکسین در سمت پایین نشان می‌دهد . توضیح داده‌اند که ریشه در مقابل اکسین نسبت به ساقه بسیار حساس‌تر است و تجمع IAA از طویل شدن یاخته‌های ریشه جلوگیری به عمل می‌آورد .

سه دلیل جهت اثر جاذبه زمین

- تاکنون سه دلیل جهت اثر جاذبه زمین (گرانش) به عنوان عامل محرک انتقال جانبی اکسین بیان شده است . اول عکس‌العمل یک ماده دارای وزن در مقابل نیروی جاذبه است . دوم انتقال فعال اکسین تحت تاثیر جاذبهٔ زمین و سوم استاتولیتها تحت تاثیر جاذبه به سطح تحتانی یاخته حرکت کرده و حرکت جانبی اکسین را تحریک می‌کنند .

آزمایش چرخ نایت

- زمین گرایی را می‌توان با آزمایش چرخ نایت نشان داد (شکل ٤-٩) .
- کلینوستاها دستگاههایی هستند که با مکانیسم ساعت کار می‌کنند و معمولاً دو نوع حرکت را ممکن می‌سازند .
- در مورد ریشه‌ها که بهتر مطالعه شده‌اند تعیین کرده‌اند که بافت حساس همان بافت کلاهک است .



شکل ۴ ـ ۹ آزمایش چرخ نایت (۱۸۰۶).

پذیرش اثر جاذبه

- **استاتولیتها** یعنی دانه‌های کروی نشاسته در یاخته‌های ویژه‌ای به نام استاتوسیت (حدود ۲۵ عدد در هر یاخته) قرار دارند . استاتولیتها کلاهک و بافت دور آوندی ساقه‌ها فراوان‌اند . این دانه‌ها در سیتوپلاسم متحرک بوده و بر روی دیوارهٔ زیرین رسوب می کنند .

- نظریهٔ هابرلانت و نه‌مک در مورد پذیرندهٔ اثر جاذبهٔ زمین یعنی استاتولیتها به دلایل زیر قابل قبول‌تر باشد :
- انتشار این استاتولیتها در مناطق پذیرندهٔ اثر جاذبه یعنی کلاهک ریشه‌ها ، نوک کولئوپتیل‌ها ، برگهای جوان ، پارانشیم دور آوندی ساقه‌ها و غیره است .

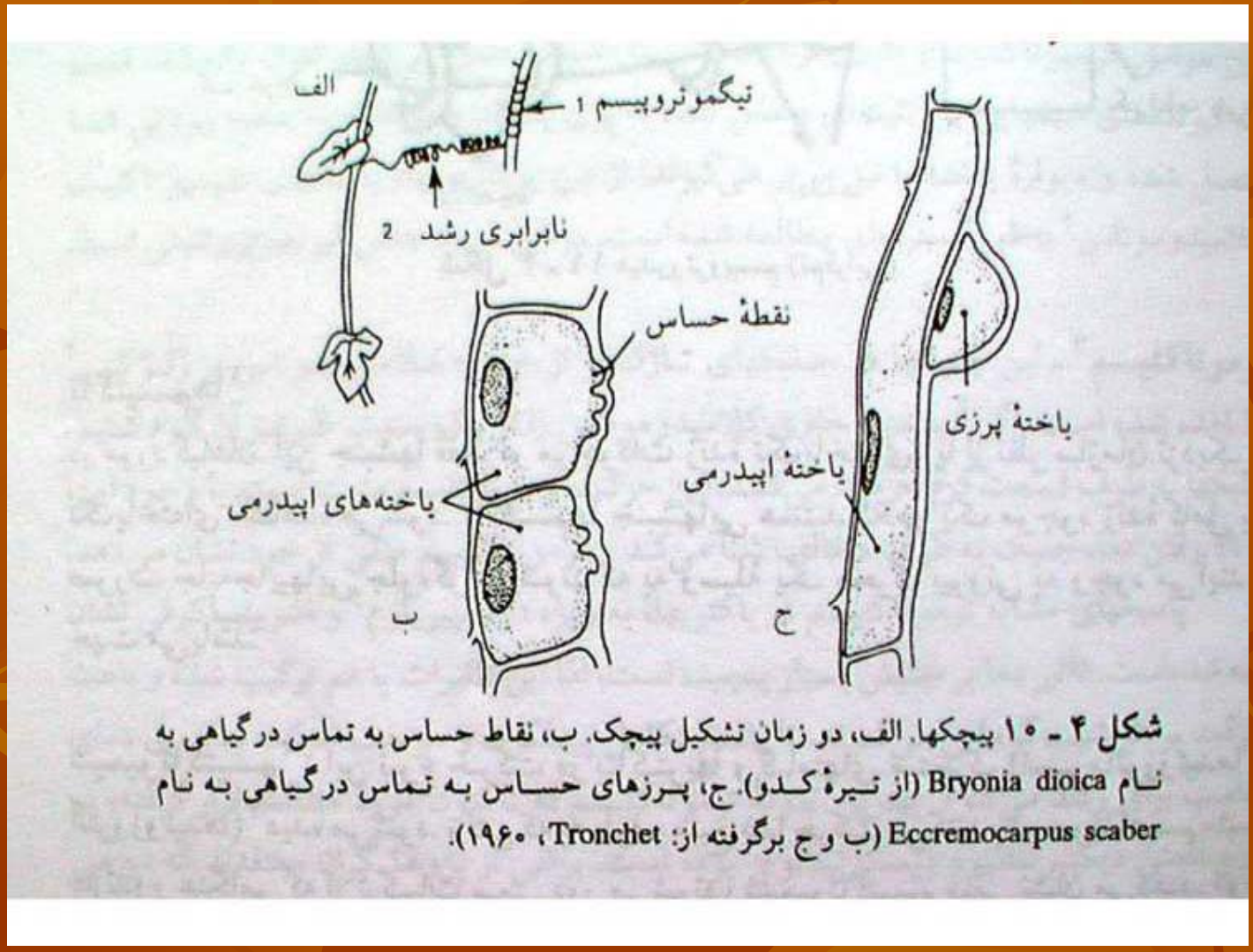
- با پيش تيمار مناسب مانند سرما يا ژيبرلين و كم كردن مقدار اميلوپلاست حساسيت به اثر جاذبه زمين كاهش مي‌يابد .
- سرعت ته‌نشين شدن استاتوليتها در سيتوپلاسم بسيار ضعيف است .

- قبلاً تصور می‌کردند که استاتولیتها با فشار آوردن به دیوارهٔ زیرین یاخته‌ها عمل می‌کنند ولی امروزه اثر استاتولیتها به این صورت قابل قبول نیست . بیشتر احتمال می‌دهند که استاتولیتها از طریق فشار آوردن بر روی غشاهای شبکهٔ آندوپلاسمی عمل کنند .

تیگموتروپیسم (تماس گرایی)

- تیگموتروپیسم (که هاپتوتروپیسم نیز نامیده مي‌شود) حرکت رشدي است که به صورت خمیدگي در پاسخ به تحریك در اثر برخورد یا مالش ایجاد مي‌شود.
- این حرکت کاملاً در گل ساعتي قابل مشاهده است .

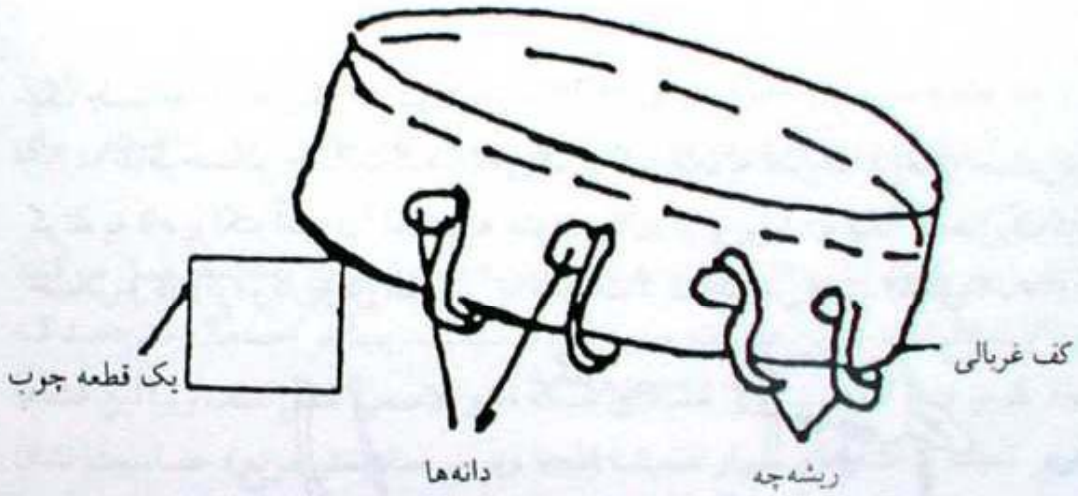
- به نظر می‌رسد در مورد پیچک ، دریافت اثر برخورد نتیجهٔ عمل تشکیلات تخصیص یافته‌ای باشد . مکان دریافت تماس به حفره‌های لامسه‌ای خاصی مثلاً در گیاهان تیرهٔ کدو نسبت داده می‌شود . در این محلها پروتوپلاسم به سطح منتقل شده و به آسانی توسط تماس با یک جسم جامد تحریک می‌شود .
- نقاط حساس دریافت کنندهٔ تحریک در کدوئیان به صورت پرزهای حساس و یا کرکهای کوتاه بنام پونکتواسیون می‌باشد (شکل ٤-١٠) .



شکل ۴ - ۱۰ پیچکها. الف، دو زمان تشکیل پیچک. ب، نقاط حساس به تماس در گیاهی به نام Bryonia dioica (از تیرهٔ کدو). ج، پرزهای حساس به تماس در گیاهی به نام Eccremocarpus scaber (ب و ج برگرفته از: Tronchet، ۱۹۶۰).

هیدروتروپیسم (نم‌گرایی)

- جنبش گیاه را ناشي از تغییرات رطوبت هیدروتروپیسم مي‌گویند .
- گیاهان هیگروتروپ مثبت هستند . (شکل 4-11)



شکل ۴ - ۱۱ هیدروتروپیسم (نم‌گرایی).

تاکتیسم‌ها

- تاکتیسم‌ها جنبشهایی هستند که در یک موجود زندهٔ کامل به صورت جابجایهایی جلوه‌گر می‌شوند که به وسیلهٔ یک محرک خارجی به وجود می‌آیند و جهت می‌یابند.

شیمیوتاکتیسم

- این نوع حرکت در باکتریها و گامتهای متحرک دیده می‌شود . انواع مختلف اسپزماتوزوئید توسط اسید مالیک آرکگن جذب می‌شود .

ترموتاکتیسم

- این جنبشها در جلبکهای تاژک‌دار از جمله کلامیدوموناس ، ولوکس مشاهده شده است.
  پاسخهای مشابه ترموتاکتیسم در باکتریها ، بخصوص در اسپیریلوم و اشریشیاکولی نشان داده شده است.
- تاثیر دما بر جنبش بسیار پیچیده است .

پایان
فصل
چهارم

بسم اللّٰہ الرّحمن الّرحیم

فصل پنجم
اکسین

پیشگفتار

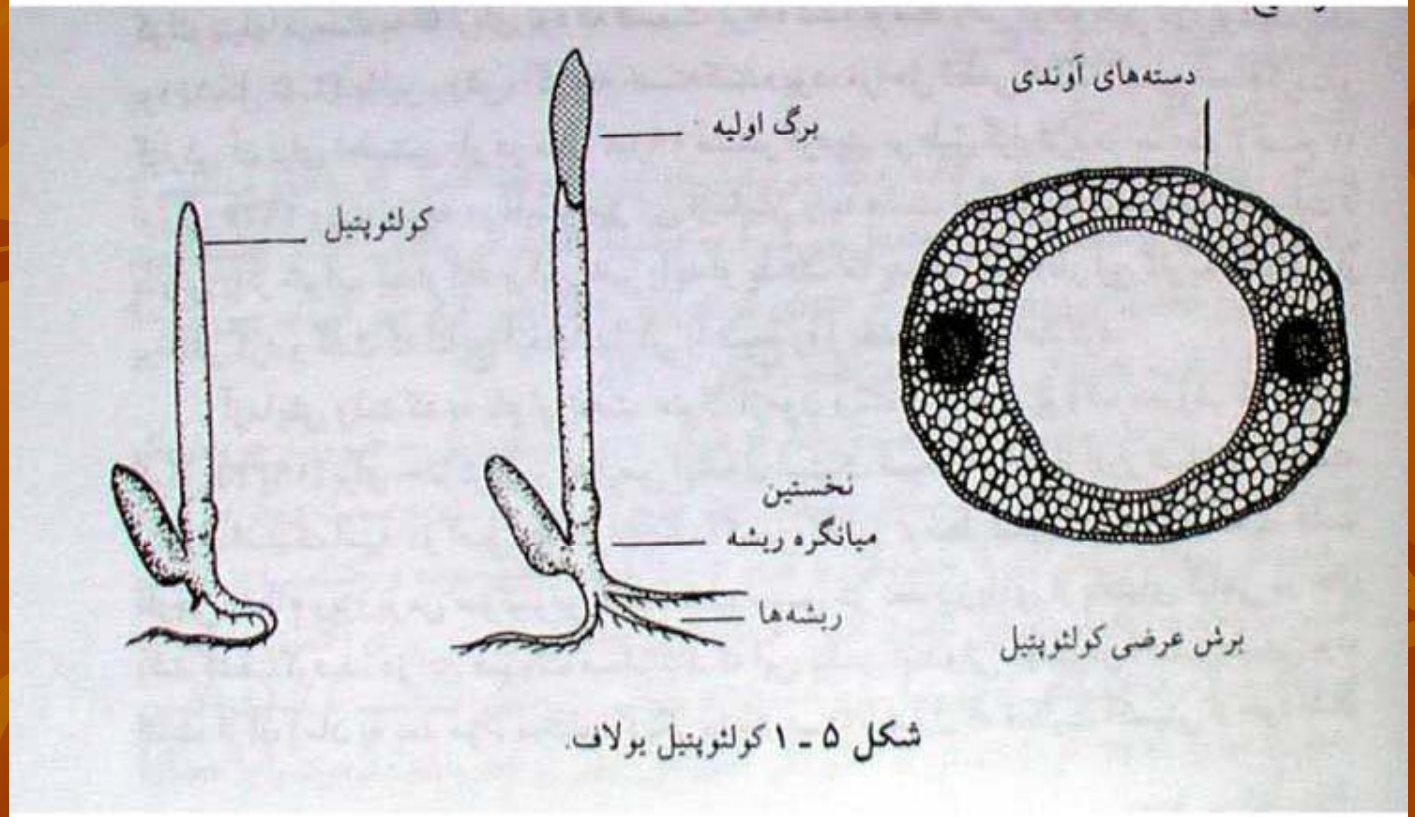
- امروزه پنج گروه اصلی تنظیم کننده رشد تشخیص داده شده است که عبارتند از اکسین‌ها و ژیبرلین‌ها که افزایش طول یاخته‌ای را تحریک می‌کنند، سیتوکینین‌ها که در تقسیم یاخته‌ای دخالت دارند، اتیلن هورمون گازی که بر روی رشد متساوی‌القطر ساقه‌ها و ریشه‌ها تاثیر دارد و بازدارنده‌های رشد که بین آنها اسید آبسی سیک نقش مرکزی را ایفا می‌کند.

هدف آموزشی کلی این گفتار

- هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از :
- « آشنایی با تاریخچهٔ کشف اکسین ، آموختن روشهای اندازه‌گیری اکسین ، شناخت ماهیت شیمیایی و بیوسنتز آن ، محل سنتز و نحوهٔ انتقال اکسین و بالاخره تجزیهٔ آن »

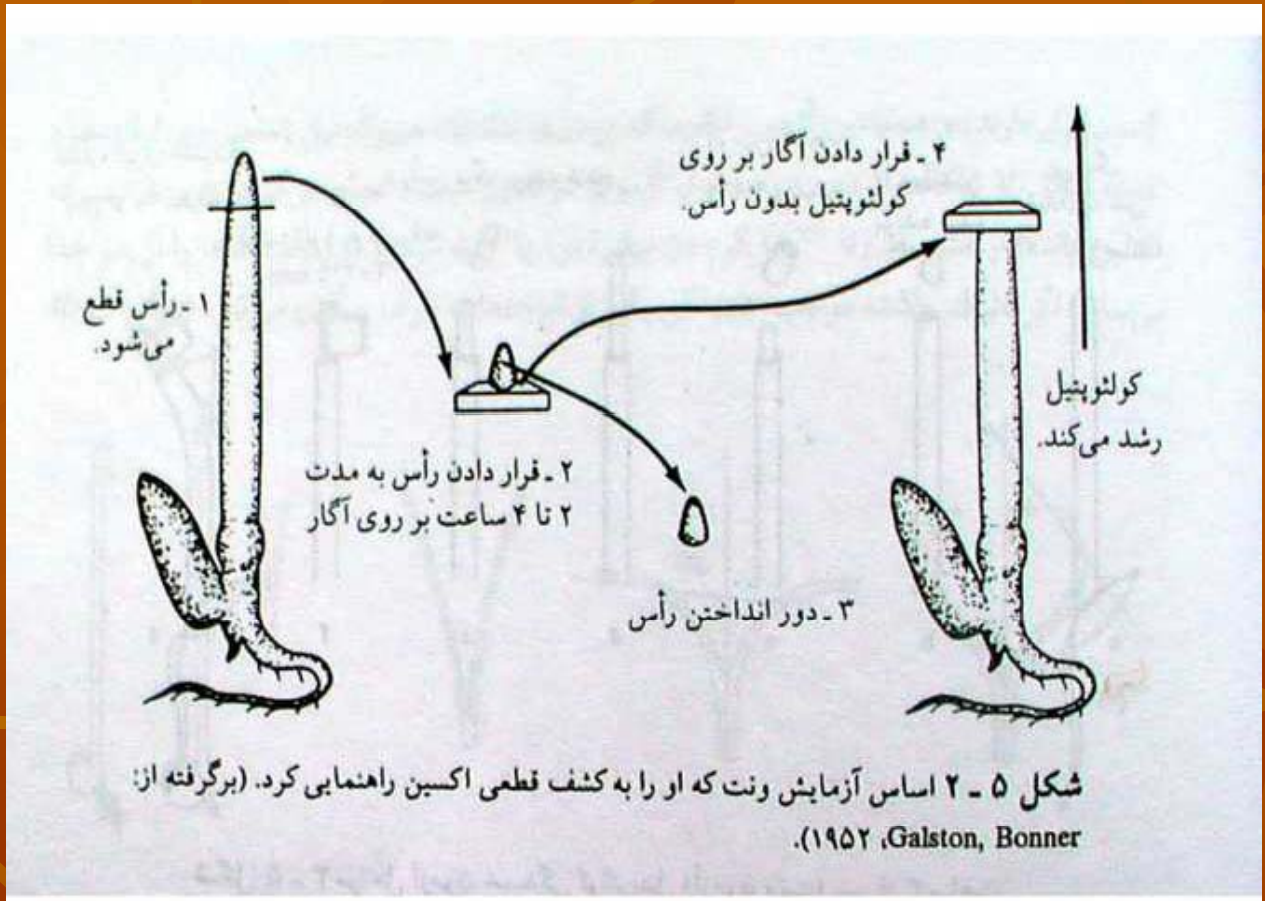
تاریخچهٔ کشف اکسین

- **اکسین‌ها** اولین نوع از هورمون‌های گیاهی بودند که کشف شدند.
- واژه اکسین از کلمه یونانی Auxein به معنی رشد کردن مشتق شده است .
- کشف نهایی اکسین در سالهای ۱۹۲۶ تا ۱۹۲۸ توسط یک دانشجوی جوان آلمانی در او ترخت بنام فریتس ونت انجام گرفت.
- موضوع مورد علاقه ونت کولئوپتیل یولاف (جود وسر) بود. (شکل ۵-۱)



شکل ۵ ـ ۱ کولئوپتیل یولاف.

- کولئوپتیل یک استوانهٔ توخالی است که اپی‌کوتیل (محور بالای لپه) را می‌پوشاند و به محور دانه‌رست در اولین گره متصل است .
- اساس طرح آزمایش ونت واقعاً ساده بود . (شکل ۵-۲) .



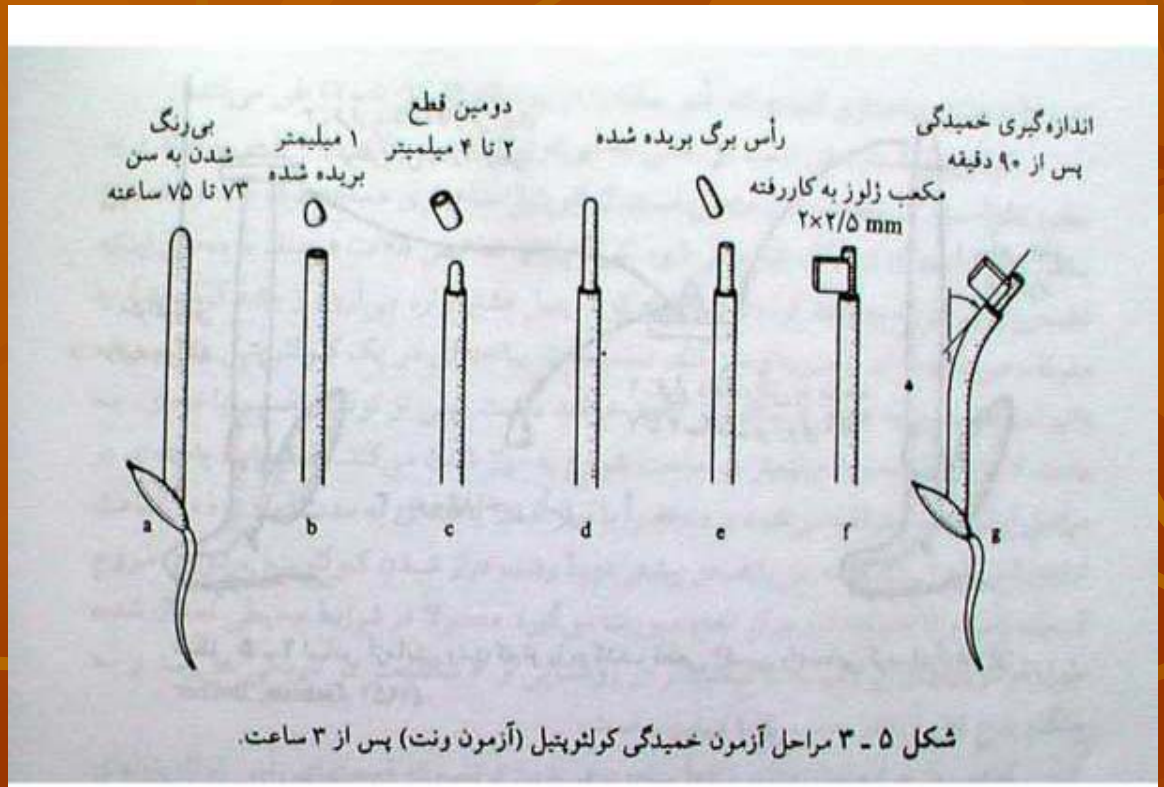
شکل ۵ ـ ۲ اساس آزمایش ونت که او را به کشف قطعی اکسین راهنمایی کرد. (برگرفته از: Galston, Bonner، ۱۹۵۲).

- آزمایش ونت که به نام او تحت عنوان آزمون ونت یا آزمون یولاف معروف شد، توسط کوگل (۱۹۳۳) برای جدا کردن و تخلیص اندول استیک اسید (IAA) از ادرار انسان بکار رفت .

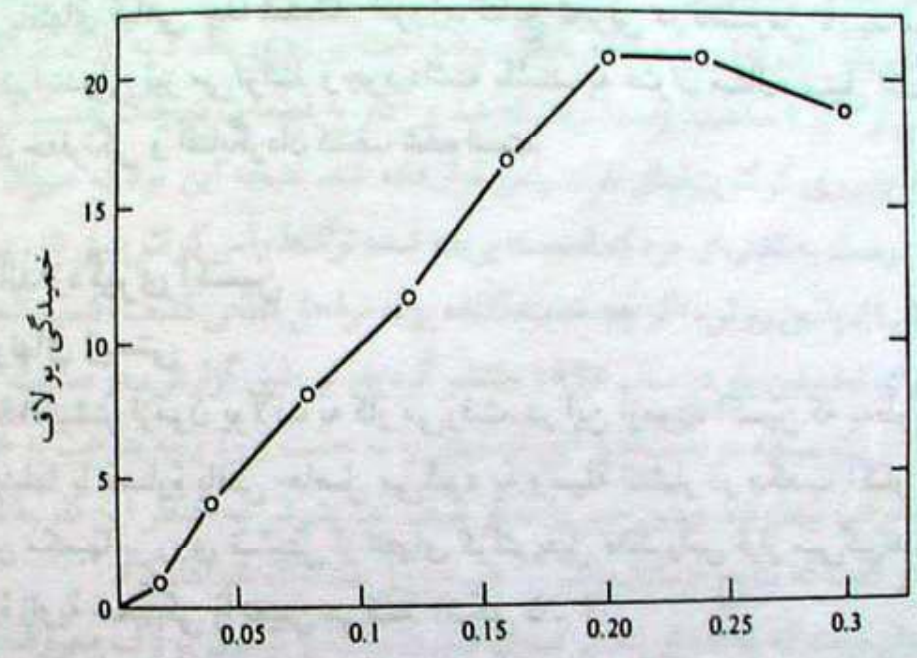
- اندول استیک اسید در اصل به عنوان یک **اکسین کاذب** توسط تیمن (۱۹۳۵) در محیط کشت قارچی بنام **ریزوپوس سوئینوس** جدا گردید.
- مسلم شد که این مشتق اندولیک مهمترین اکسین طبیعی بوده است. امروزه نتایج تجربی در دسترس تایید می‌کنند که اکسین‌های غیر اندولی نیز می‌تواند وجود داشته باشند .

روشهای اندازه‌گیری اکسین

- الف) آزمونهای زیستی (شکل ٥-٣):
- این آزمون هنوز حساس‌ترین سنجش زیستی برای اکسین محسوب می‌شود . در آزمون خمیدگی یولاف پاسخ به صورت خطی متناسب با غلظت اکسین است (تا حدود ppm ٢/٠) (شکل ٥-٤) .



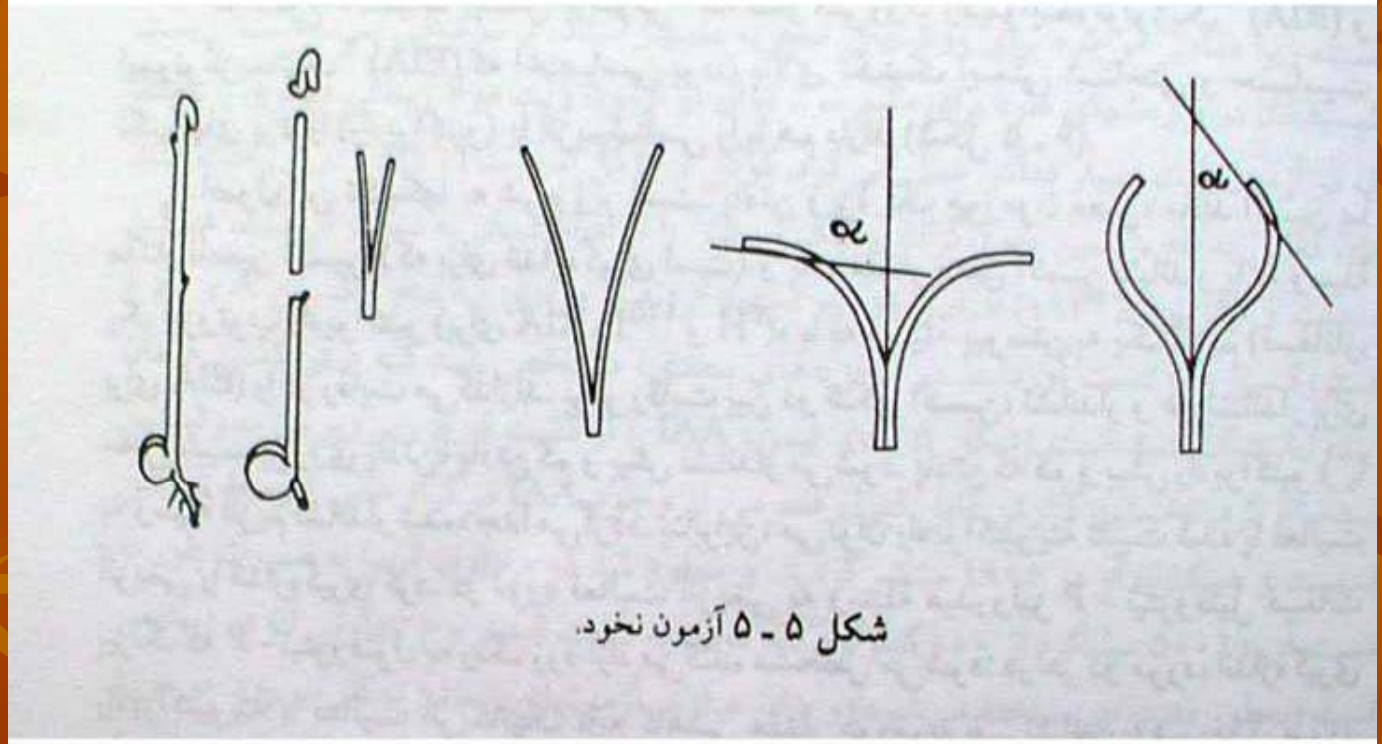
شکل ۵ ـ ۳ مراحل آزمون خمیدگی کولئوپتیل (آزمون ونت) پس از ۳ ساعت.



شکل ۵ ـ ۴ منحنی نشان دهندهٔ پاسخ به غلظت برای آزمون خمیدگی کولئوپتیل بولاف که نشانگر وجود نسبت مستقیم بین درجهٔ خمیدگی و غلظت اکسین تا حدود ۲ر۰ میلیگرم در لیتر است (برگرفته از: Leopold، ۱۹۵۵).

آزمونهای زیست‌شناختی دیگر

- از آزمونهای زیست‌شناختی دیگر آزمون گندم بونر است .
- آزمون دیگر آزمون نخود است که بر روی قطعات هیپوکوتیل (محور زیر لپه) نخود که شکل V شکافته شده و در محلول آزمون غوطه ور است انجام می‌شود (شکل ۵-۵) .



شکل ۵ ـ ۵ آزمون نخود.

ب) آزمونهای شیمیایی و بیوشیمیایی

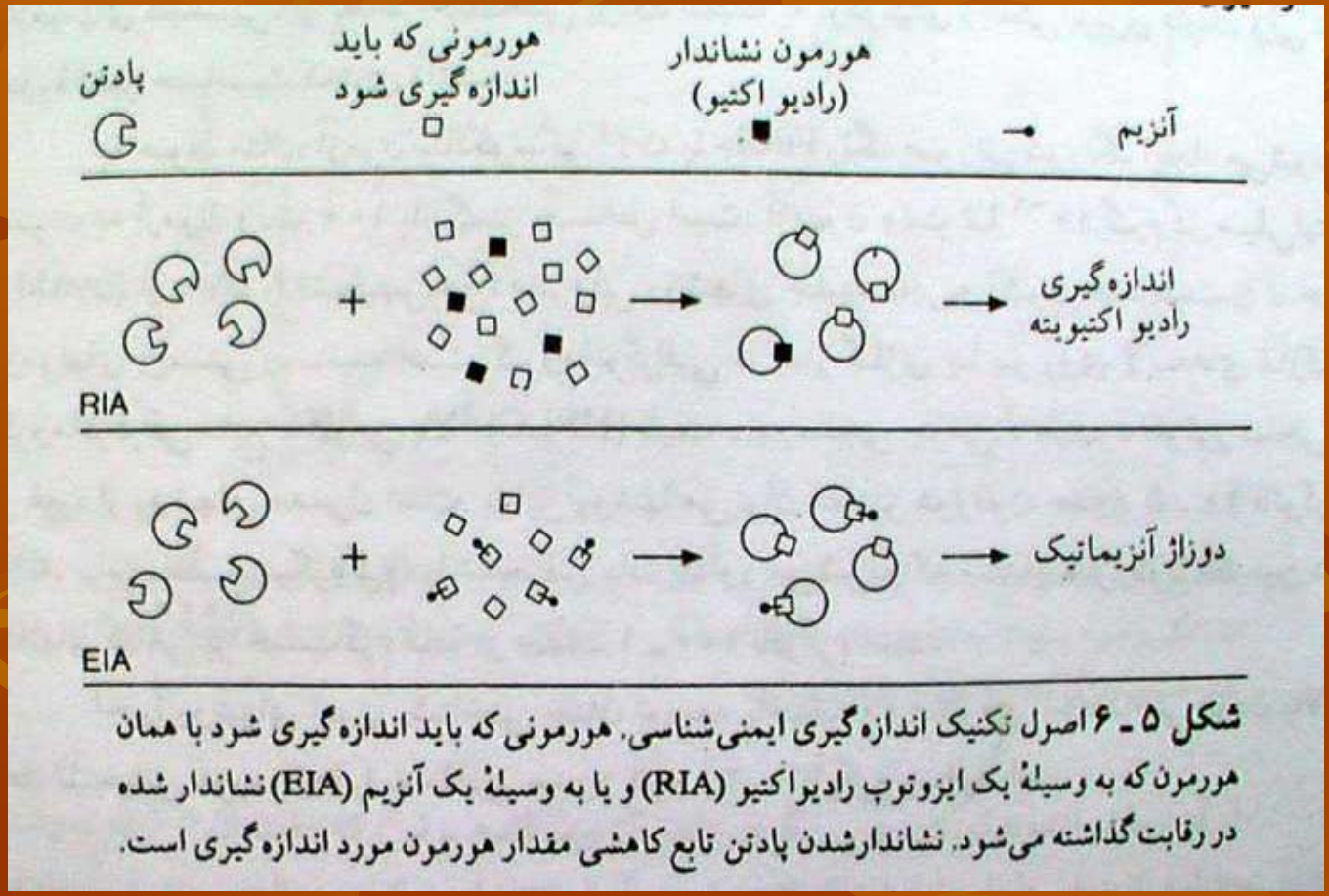
- آزمون سالکووسکی، که با رنگ صورتی کم‌رنگ ایجاد می‌شود.
- این آزمون ۱۰۰ مرتبه نسبت به آزمون ونت حساسیت کمتری دارد.

برخی از روشهای معمول

- کروماتوگرافی در فاز گازی یا بر روی لایه‌های نازک ، کروماتوگرافی مایع با کارائی بالا (HPLC)، اسپکتروفتومتری جرم ، اسپکترو فلئورومتری و غیره از روشهای معمول است.

روشهای ایمنی‌شناسی

- اخیراً روشهای ایمنی‌شناسی توسعه یافته دو نوع تکنیک بکار می‌رود : رادیوایمنولوژیک (RIA) و ایمنوآنزیماتیک (EIA) که در آنها اختصاصی بودن بالای تکنیک ایمنی‌شناختی و حساسیت تکنیکهای رادیواکتیو یا آنزیم‌شناسی را با هم دارند (شکل ٥-٦).



شکل ۵ ـ ۶ اصول تکنیک اندازه‌گیری ایمنی‌شناسی. هورمونی که باید اندازه‌گیری شود با همان هورمون که به وسیلهٔ یک ایزوتوپ رادیواکتیو (RIA) و یا به وسیلهٔ یک آنزیم (EIA) نشاندار شده در رقابت گذاشته می‌شود. نشاندارشدن پادتن تابع کاهشی مقدار هورمون مورد اندازه‌گیری است.

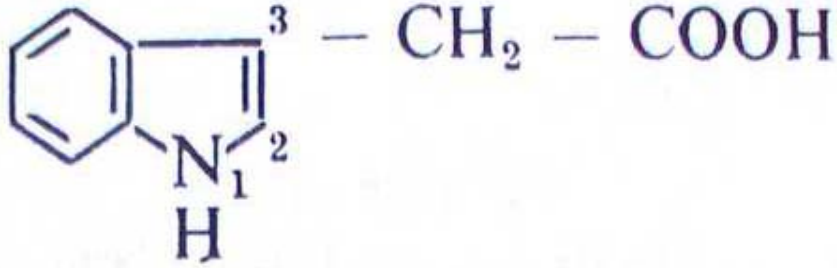
جداسازی اولیه IAA

- اولین تلاشهای جداسازی اکسین از کولئوپتیل یولاف حتی با بافتهای گیاهی به مقدار کافی به منظور تجزیه شیمیایی موفق نبوده است.

- کوگل و هاژن اسمیت (۱۹۳۱) در اوترخت هلند یک مادهٔ فعال بنام «اکسین A» (اگزانتریولیک اسید) را از ادرار انسان بدست آوردند . هاژن اسمیت و ارگزلین (۱۹۳٤) ادرار را دوباره تجزیه کردند و موادی بنام

«اکسین A,B» + هتروکسین

- بدست آوردند (شکل ٥-۷).
- اولین گزارش قابل قبول عمومی از وجود IAA در گیاه عالی توسط هاژن اسمیت و همکاران او در ۱۹٤٦ منتشر گردید .

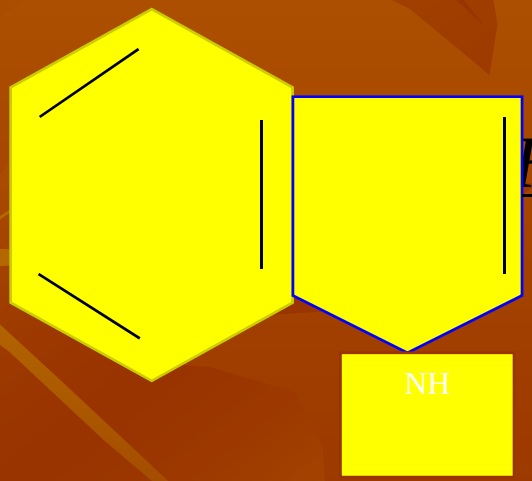


شکل ۵ ـ ۷ فرمول ساختاری ایندول ـ ۳ ـ استیک اسید.

بیوسنتز اکسین

- با توجه به تشابه ساختار مولکولی اکسین به اسید آمینهٔ تریپتوفان، این اسید آمینه به عنوان پیش‌ساز اکسین (IAA) گیاهان در نظر گرفته می‌شود.
- مسیرهای بیوسنتزی که مشخص شده‌اند در شکل ۵-۸ نشان داده می‌شود.

ساختار مولکولی اسید آمینهٔ تریپتوفان



$$H_2 - CHNH_2 - COOH$$

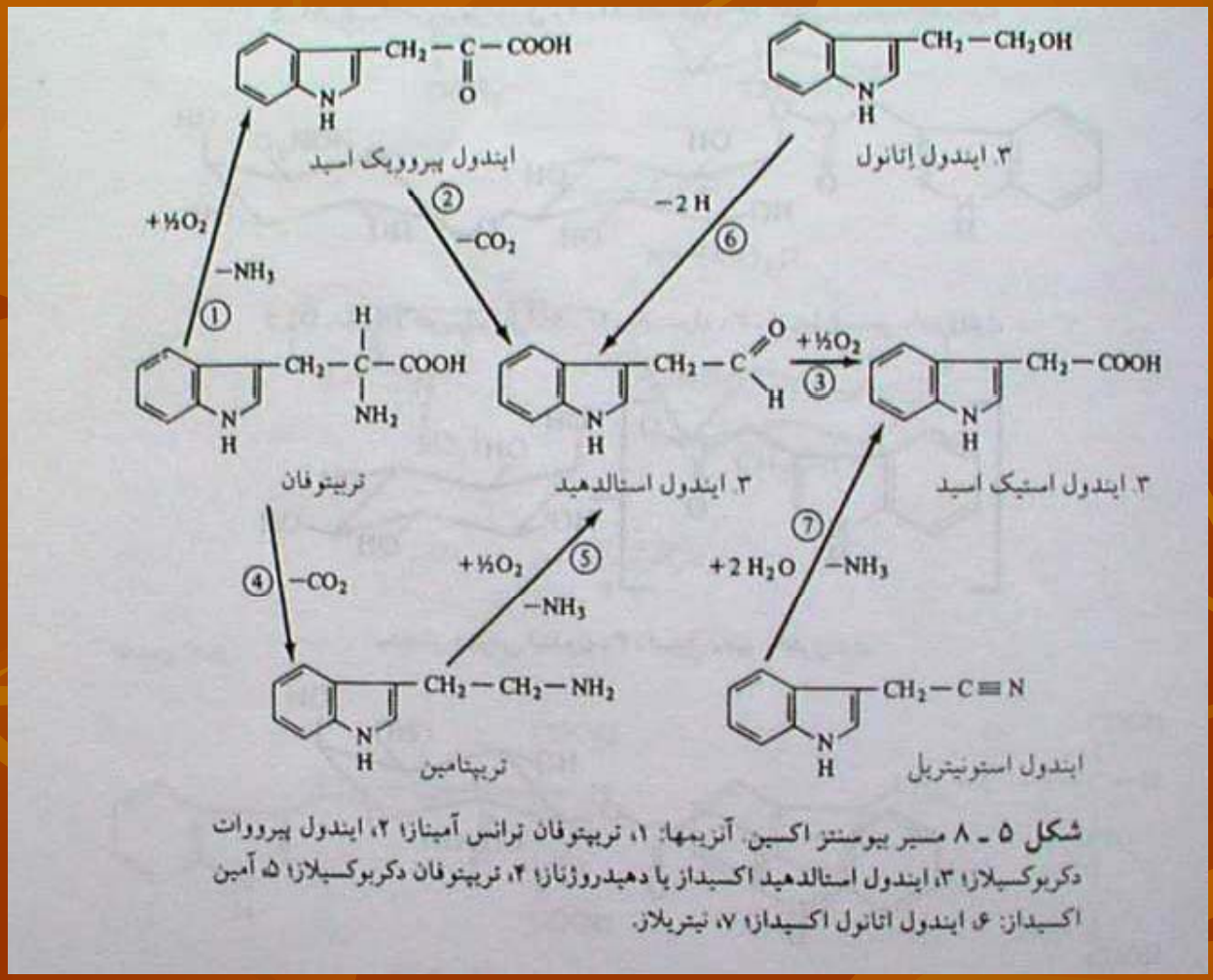
- مراحل تبدیل تریپتوفان به ایندول استیک اسید به صورت زیر است (برای سهولت بجای هستهٔ ایندولی علامت I بکار رفته است):

تریپتوفان

$$I-CH_2-CHNH_2-COOH \xrightarrow{\text{ترانس امیناز}} I-CH_2-CO-COOH$$

$$I-CH_2-CO-COOH \longrightarrow I-CH_2-CHO+CO_2$$

$$I-CH_2-CHO \xrightarrow[\text{دزهیدروژاز}]{NAD^+ + H_2O \quad NADH + H^+} I-CH_2-COOH$$



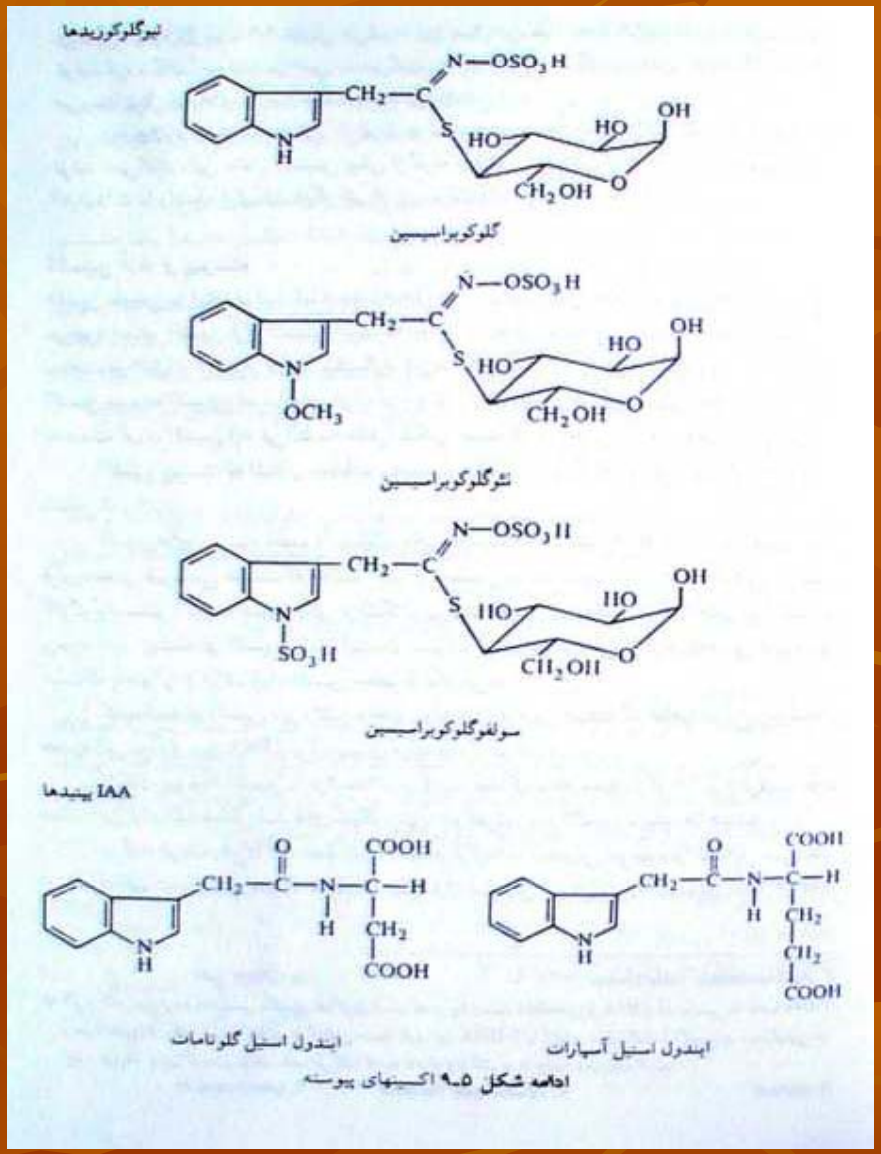
شکل ۵ ـ ۸ مسیر بیوسنتز اکسین. آنزیمها: ۱، ترپتوفان ترانس آمیناز؛ ۲، ایندول پیرووات دکربوکسیلاز؛ ۳، ایندول استالدهید اکسیداز یا دهیدروژناز؛ ۴، ترپتوفان دکربوکسیلاز؛ ۵، آمین اکسیداز؛ ۶، ایندول اتانول اکسیداز؛ ۷، نیتریلاز.

- دومین مسیر اصلی و مهم شامل یک دکربوکسیلاسیون ابتدایی تریپتوفان به شکل تریپتامین است .

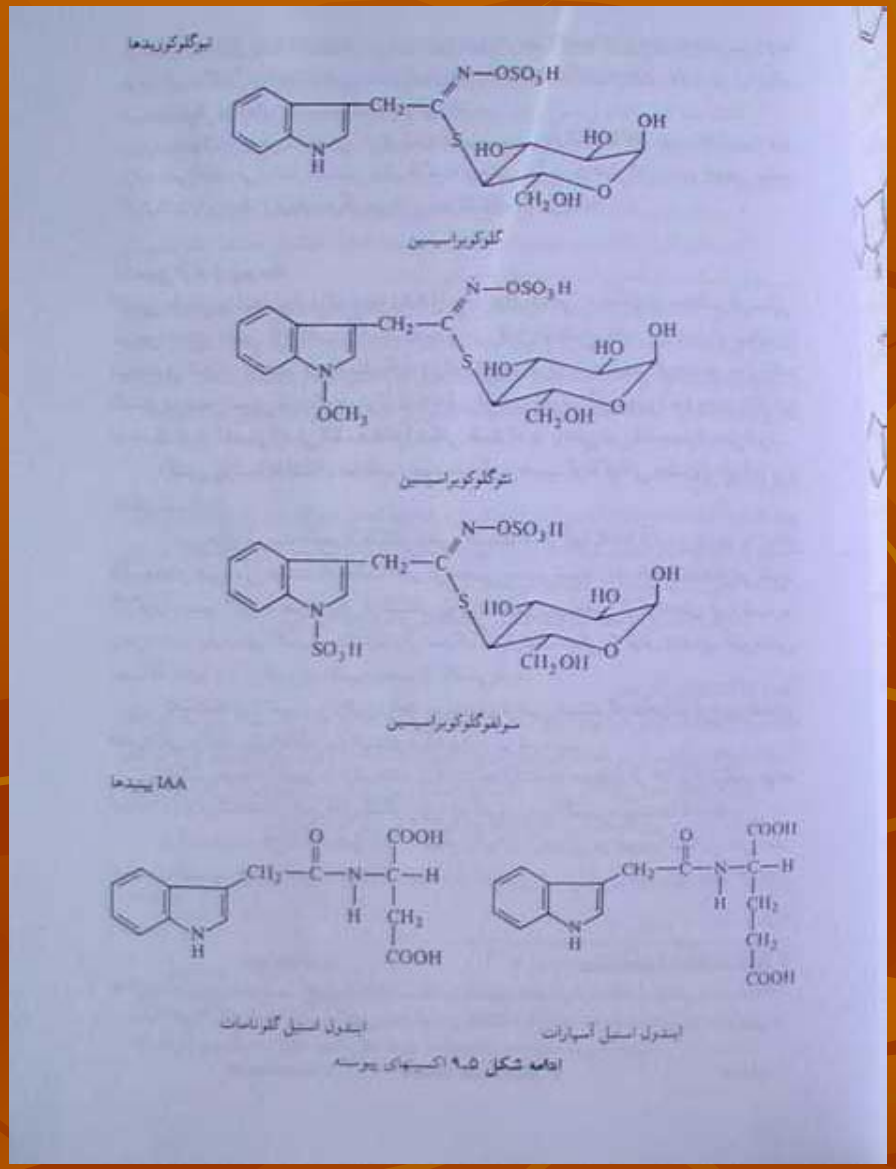
اکسین آزاد و پیوسته

- اکسین طبیعی ایندول استیک اسید (IAA) در بافتهای گیاهی به شکلهای مختلف شیمیایی موجود است. اکسین آزاد آن اکسینی است که به راحتی قابل استخراج باشد، در حالیکه اکسین پیوسته آن اکسینی است که می‌توان آنرا با قرار دادن در معرض آنزیمولیز، هیدرولیز یا اتولیز بدست آورد.

- اکسین آزاد شکلی از هورمون است که به راحتی در رشد مصرف می‌شود.
- اکسین پیوسته به اشکال مختلف وجود دارد. (شکل ۵-۹).



ادامه شکل ۹-۵ اکسینهای پپتیدی



ادامه شکل ۹-۵ اکسینهای پیوسته

نقش ترکیبات پیوسته IAA

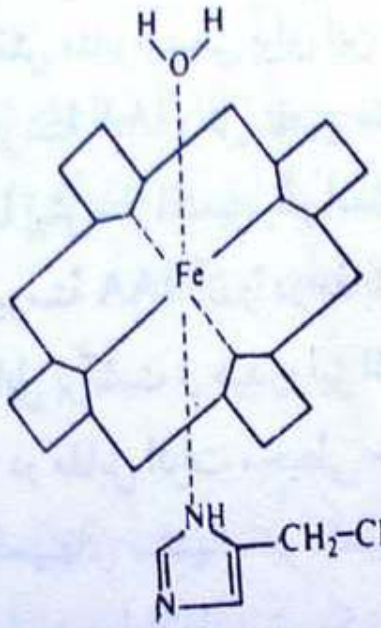
- ظاهراً سه نقش متابولیکی برای این ترکیبات پیوسته IAA می‌توان در نظر گرفت :
- ۱- شکل پیوسته IAA و ترپیتامین منبع IAA در طی زمان جوانه‌زنی بذر است .
- ۲- شکل پیوسته IAA ، آن را در مقابل اثرات پراکسیدازها محافظت می کند .
- ۳- سنتز قابل برگشت و هیدرولیز اشکال پیوسته IAA تشکیل دهنده یک سیستم هورمونی است که در مقابل اثرات محیطی حساس است .

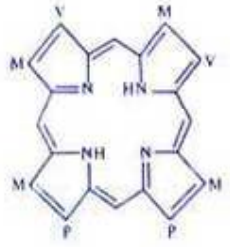
تجزیه اکسین

- تخریب اکسین توسط «فرآیند اساسی اکسیداتیو» صورت می‌گیرد :
- الف)واکنش‌های آنزیماتیک
- مهمترین فرآیند اکسیداتیو فیزیولوژیکی ، تخریب آنزیماتیک است که این عمل توسط آنزیمی به نام IAA اکسیداز انجام می‌گیرد .

آنزیم IAA اکسیداز یک پراکسیداز است که به عنوان یک اکسیداز عمل می‌کند .

پیوندهای کوئوردیناسیون ...



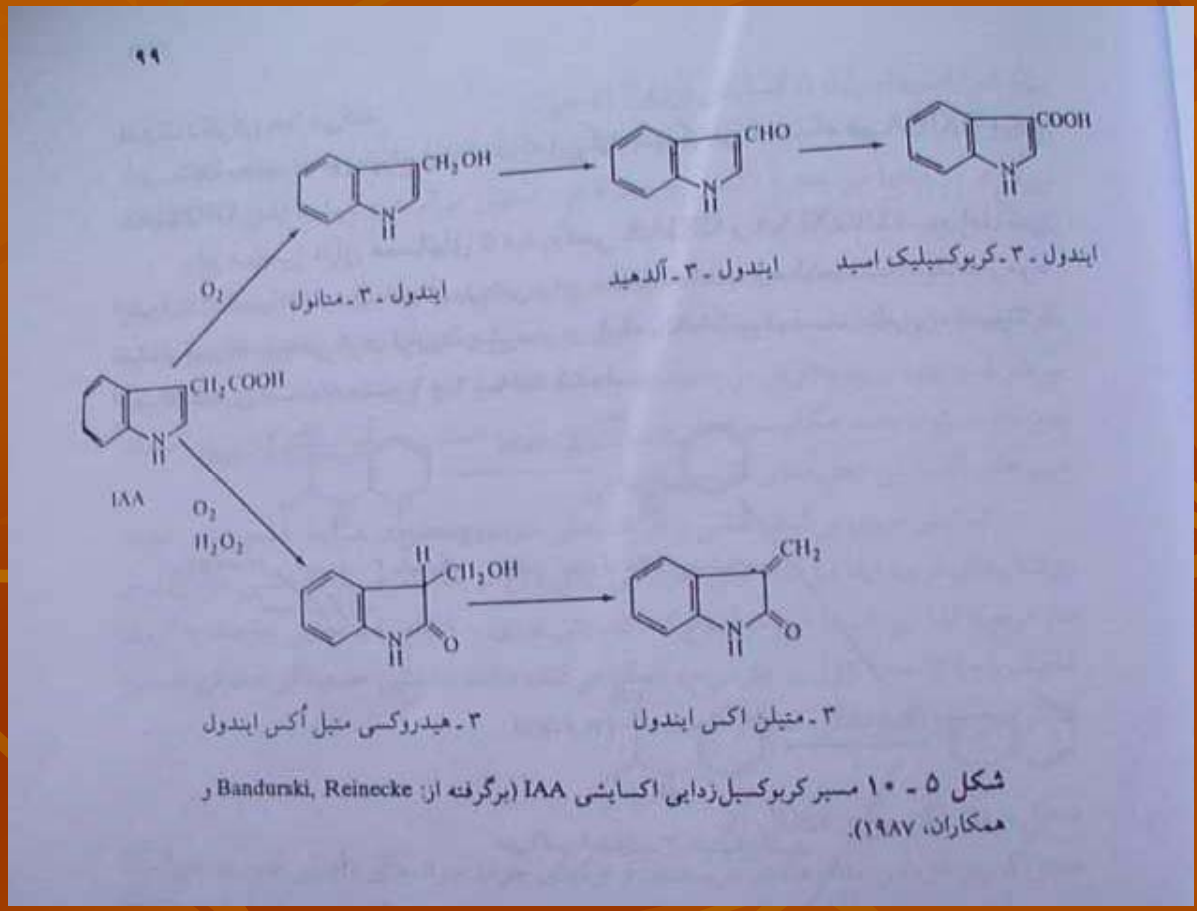


M: متیل – CH_3

V: وینیل – $CH = CH_2$

P: پروپیونیل – $CH_2 - CH_2 - COOH$

یکی از محصولات غالب ، ۳ متیلن اکس اندول می‌باشد .
(شکل ۵-۱۰)



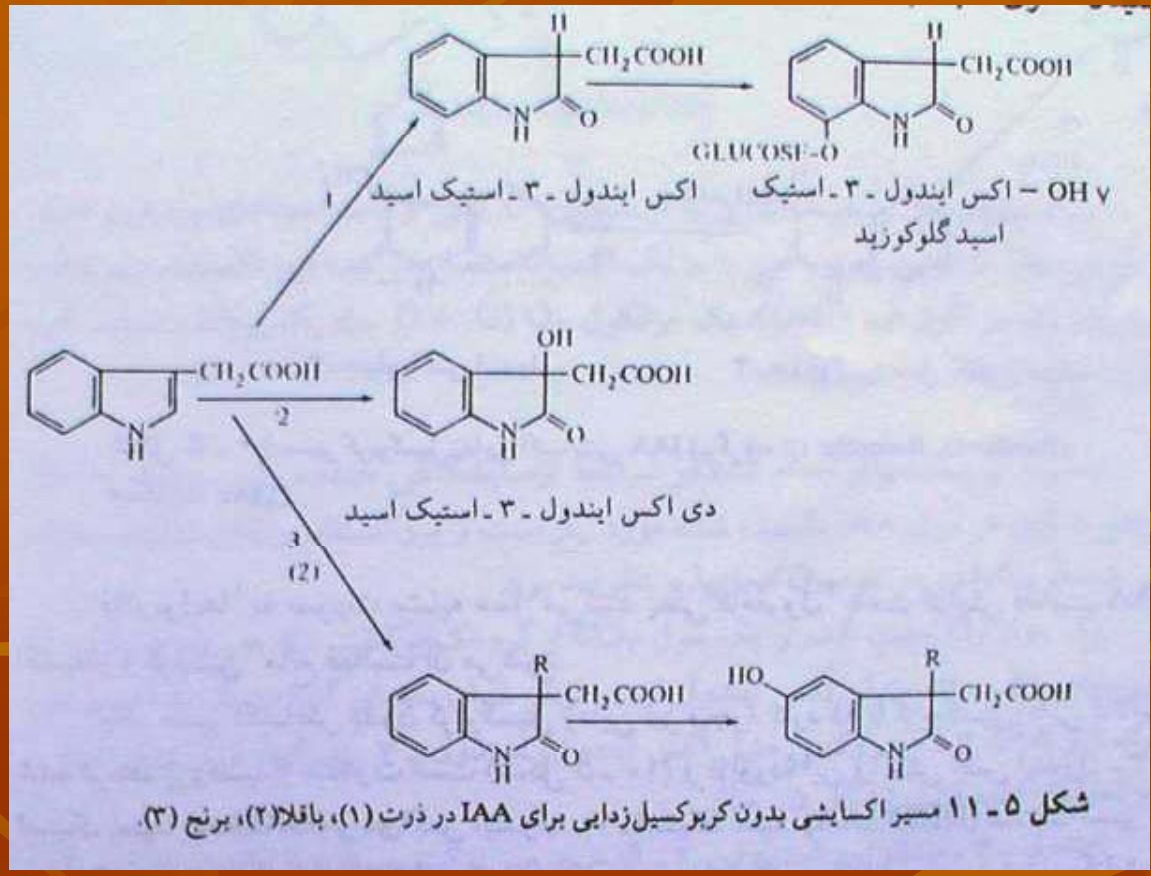
شکل ۵ - ۱۰ مسیر کربوکسیل‌زدایی اکسایشی IAA (برگرفته از: Bandurski, Reinecke و همکاران، ۱۹۸۷).

- یک مسیر اکسیداسیون بدون دکربوکسیلاسیون نیز وجود دارد که از دکربوکسیلاسیون کاتالیز شده توسط پراکسیداز متفاوت است (شکل ۵-۱۰) و محصول این واکنش

اکس اندول ۳ استیک اسید (OXIAA) و دی‌اکس اندول (DIOXIAA) هستند .

- OXIAA و DIOXIAA در برنج به طور طبیعی وجود دارند .
- DIOXIAA در باقلا از IAA تولید می‌شود .
- نکته جالب در مورد برنج این است که این گیاه تنها گیاهی است که هم OXIAA و هم DIOXIAA را دارا می‌باشد .

شکل ۵-۱۱



شکل ۵ ـ ۱۱ مسیر اکسایشی بدون کربوکسیل‌زدایی برای IAA در ذرت (۱)، باقلا(۲)، برنج (۳).

دو مسیر در کاتابولیسم آنزیمی IAA

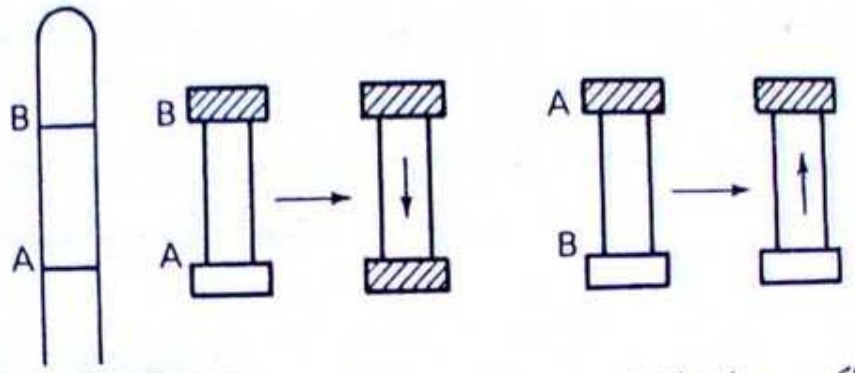
- بطور خلاصه دو مسیر در کاتابولیسم آنزیمي IAA وجود دارد :
- 1- دکربوکسیلاسیون کاتالیز شده توسط پراکسیداز IAA.
- 2- اکسیداسیون بدون دکربوکسیلاسیون به OXIAA و DIOXIAA

ب) فتواکسیداسیون (اکسایش نوری اکسین)

- اسید ایندول – استیک به صورت محلول در مقابل نور و در حضور اکسیژن طی چند روز اکسید می‌شود .
- موثرترین طول‌موجها در فرابنفش و آبی است . این طول موجها دقیقاً همان طول موجهایی هستند که بوسیلهٔ ریبوفلاوین جذب می‌شوند .
- مکانیسم عمل نور شناخته نشده است .

محل سنتز اکسین و انتقال آن

- سنتز اکسین در راس ساقه‌ها، در مریستمها و برگهای جوان جوانه‌های انتهایی صورت می‌گیرد .
- اکسین در گیاه از محلهای سنتز تا ریشه‌ها می‌رود و اکسین ترجیحاً در آوند آبکشی جابجا می‌شود .
- این امر یک قانون مطلق نیست و به نظر می‌رسد که همهٔ بافتها ، به شرط زنده بودن ، قادر به هدایت آن باشند .
- سرعت حرکت اکسین ۱۲ تا ۲۰ میلیمتر در ساعت در مقاطع کولئوپتیل یولاف اندازه‌گیری شده است .
- قابل توجه‌ترین ویژگی این هدایت ، قطبی بودن آن است . شکل ۵-۱۲.



شکل ۵ ـ ۱۲ جریان قطبی اکسین در کولئوپتیل. پیکان درونی جهت قطبیت را نشان می‌دهد.

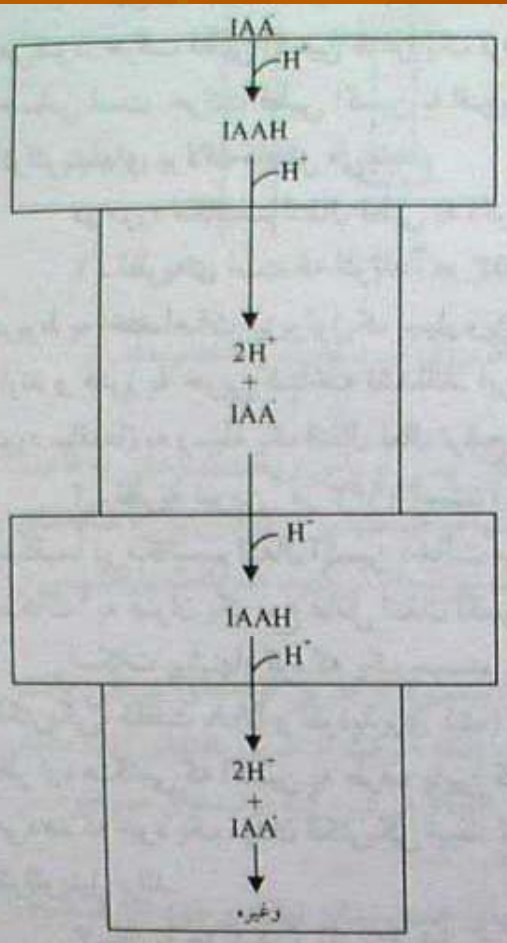
- تروپیسم‌ها در رابطه با حرکت نامتقارن اکسین درونی ایجاد می‌شوند .

مکانیسم انتقال قطبی

- در مورد مکانیسم انتقال قطبی به ذکر فرضیه‌هایی اکتفا می‌شود :
- نظریه‌ای که لئوپلد در ۱۹۵۳ ارائه کرد : بدین معنی که حرکت قطبی اکسین مربوط به اختصاصات فیزیولوژیک بسیار ویژهٔ یاخته‌های آبکش است .
- نظریهٔ نیومن در ۱۹۶۳ است که یک میدان الکتریکی را در نظر می‌گیرد که با مفهوم نوعی سیستم فیدبک که اسکات به عنوان یک نوع عامل انتقال اکسین به آن اعتقاد داشت موافق است .
- اسکات پیشنهاد کرد که یک سیستم فیدبک متشکل از ۳ عنصر (میدان الکتریکی ، غلظت IAA و نفوذپذیری غشاء) در انتقال اکسین در کولئوپتیل دخالت دارد .

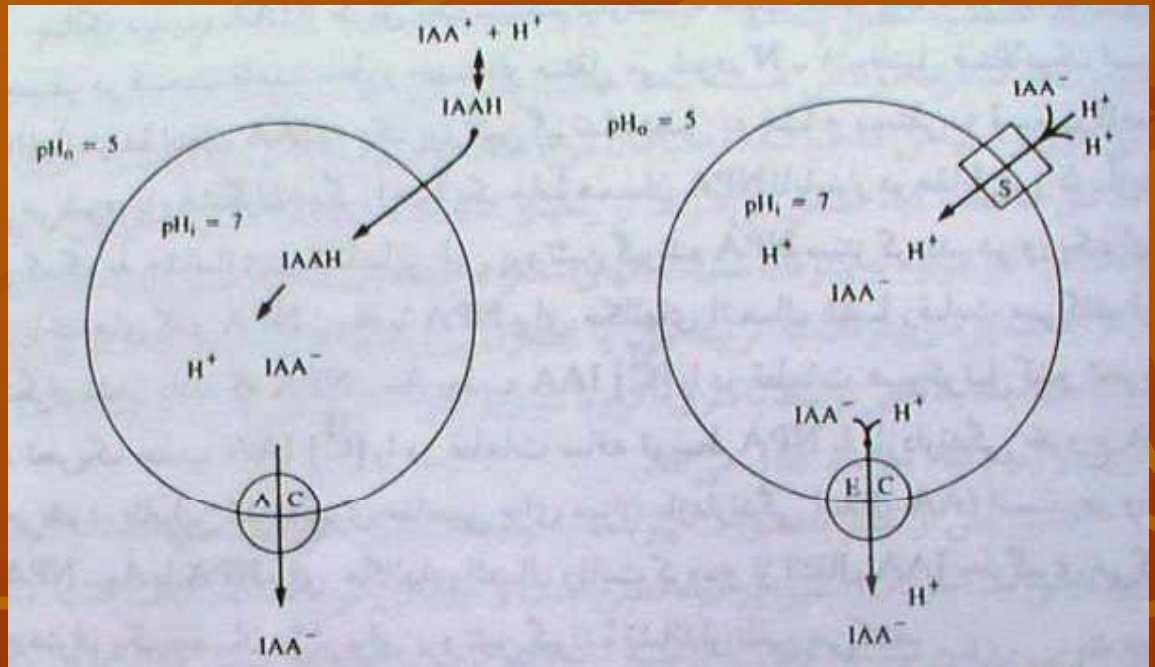
- نظریهٔ نیومن در ۱۹۶۳ است که یک میدان الکتریکی را در نظر می‌گیرد که با مفهوم نوعی سیستم فیدبک که اسکات به عنوان یک نوع عامل انتقال اکسین به آن اعتقاد داشت موافق است .
- اسکات پیشنهاد کرد که یک سیستم فیدبک متشکل از ۳ عنصر (میدان الکتریکی ، غلظت IAA و نفوذپذیری غشاء) در انتقال اکسین در کولئوپتیل دخالت دارد .

- نظریهٔ جدید شیمیواسمزی قطبیت است که توسط چندین مدل توضیح داده می‌شود .
- بر طبق نظریهٔ شیمیواسمزی ، منبع انرژی برای تراکم اکسین و انتقال اکسین کاتالیز ATP به وسیله یک آنتیپاز در غشاء پلاسمایی است که را از سیتوسل به داخل دیوارهٔ یاخته‌ای پمپ می‌نماید . (شکل ۵-۱۳) .



شکل ۵ ـ ۱۳ مدل شیمیواسمزی که انتقال قاعده‌گرای اکسین را در یاخته‌های زنده بیان می‌کند. پمپی که توسط ATP در غشای پلاسمایی کار می‌کند (در شکل نشان داده نشده است) pH دیواره را پایینتر از pH سیتوسل نگه می‌دارد. گمان می‌رود که دو پذیرندهٔ پروتئینی IAA وجود داشته باشد (در شکل نشان داده نشده است). یکی از پذیرنده‌ها IAAH (IAA تفکیک نشده) را به وسیلهٔ هَمْبَر پروتونی منتقل می‌کند که شیب انرژی آزاد آن پایین است و دیگری پذیرنده‌ای که در قاعدهٔ یاخته IAA^-را به بیرون یاخته انتقال می‌دهد.

- سپس اين شيب از لحاظ ترموديناميكي به عنوان نيروي محركه جذب IAA عمل مي‌كند . IAA
- يا به صورت هسته‌هاي تجزيه نشده (شكل 5-14 چپ ، LAAH) و يا از طريق همبر الكتروژنيك با انتقال 2 در قبال يك حركت مي‌كند . (شكل 5-14 سمت راست)



شکل ۵ ـ ۱۴ دو مدل شیمیواسمزی انتقال قطبی اکسین از میان یک یاخته یا وزیکول طرف بیرون غشای پلاسمایی. S، همبرالکتروژنی که با خرد $2H^+$ با $1IAA^-$ را جابه‌جا می‌کند، AC، ناقل آنیون، EC، ناقل برون شارش (یا همبر) برای IAA^- و H^+ (برگرفته از: Hertel، ۱۹۸۶)

- در تحقیقات اخیر وزیکولهای تشکیل شده غشاء برای انتقال اکسین به عنوان مدل یاخته‌ای استفاده می‌شوند . لوماکس و همکاران او آزمایش را در شرایط آزمایشگاهی ترتیب دادند .

- وزیکولهای کامل از غشاء خارجی غشاء پلاسمایی هیپوکوتیلهای کدوی اتیوله تهیه می‌شود .
- مدارکی وجود دارد که نشان می‌دهند ، اکسین در راس ریشه سنتز می‌شود اما تصور اینکه اکسین در مقاطع تحت راس ریشه چگونه به صورت راس‌گرا منتقل می‌شود مشکل است .

پایان فصل پنجم

بسم الله الرّحمن الّرحيم

فيزيولوژي گياهي 3

(رشد و نمو گیاهی)

منبع: فیزیولوژی گیاهی ۳

تألیف: دکتر مه لقا قربانلی

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

۱۳۸۵

فصل ششم

اختصاصات فیزیولوژیک اکسین

پیشگفتار

- اکسین‌ها ، گر چه به عنوان مواد موثر رشد محرک افزایش طولی یاخته توصیف شده‌اند ، به صورتهای دیگر نیز عمل می‌کنند . مقصود از اکسین خود ایندول استیک اسید است که یکی از رایج‌ترین اکسین‌هاست.

هدف آموزشی کلی

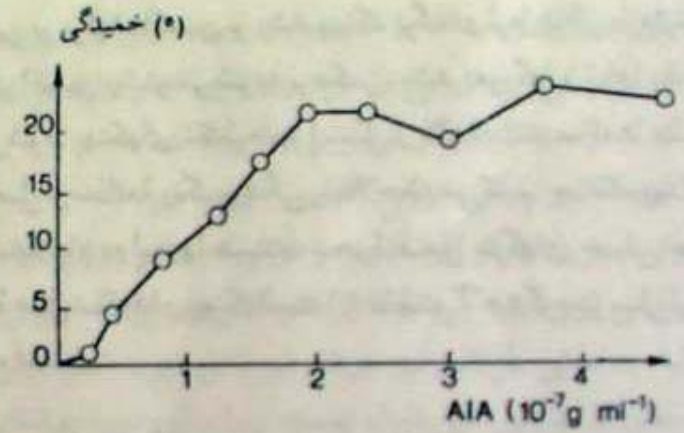
- هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت است از «آشنایی با اثرات فیزیولوژیکی اکسین طبیعی و شناخت اکسین‌های مصنوعی»

اثر اکسین در رشد یاخته

- اکسین در موارد ویژه مثلاَ غلظت بالا ۱/۰ میلی‌مول یا بیشتر در مورد یاخته‌های توتون می‌تواند موجب هیپرتروفی یاخته‌ها شود ، ولی معمولاَ بر روی افزایش طولی یاخته که در آن اکسین دارای نقش اصلی است عمل می‌کند .

الف) کولئوپتیل‌ها

- همانطور که در آزمون ونت ذکر شد اکسین به غلظت ۱ میکرومول (گرم در میلی‌متر) رشد را تحریک می‌کند. شکل ۱-٦

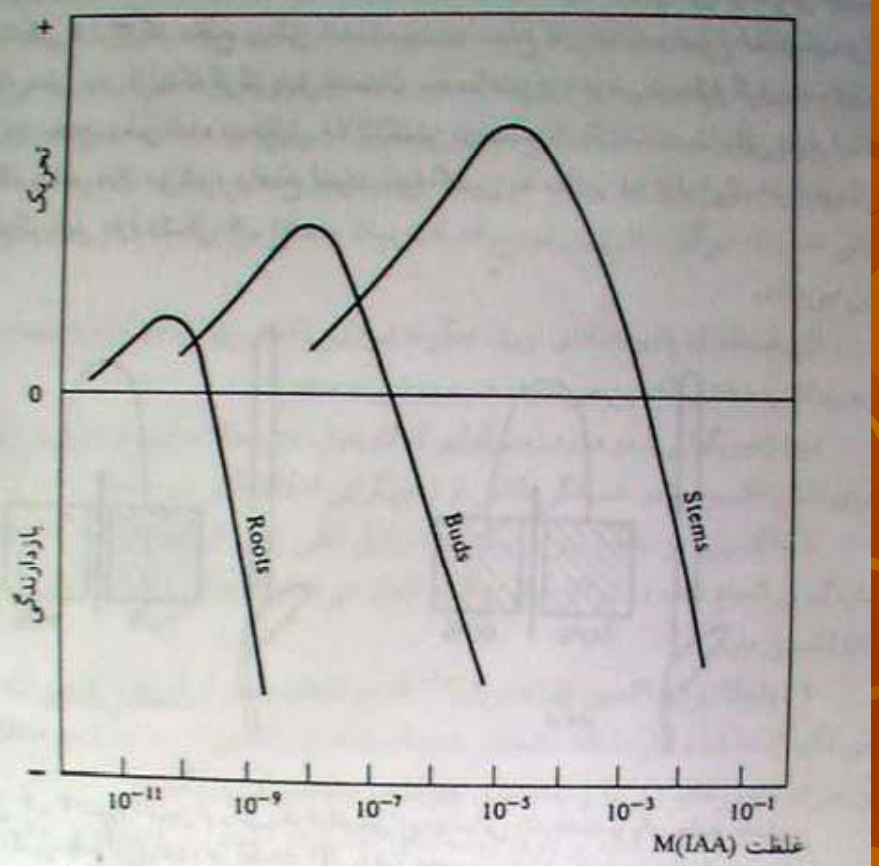


شکل ۶ ـ ۱ اثر اکسین بر رشد کولئوپتیل که زاویهٔ خمیدگی آن با آزمون ونت اندازه‌گیری می‌شود (بر گرفته از: ونت و تیمن، ۱۹۳۷).

ب) ساقه‌ها ، محور گل آذین

- اکسین موجب رشد طولی بسیار شدید یاخته‌های حساس به اثر آن ، یعنی یاخته‌هایی که در منطقهٔ رشد زیر انتهایی یافت می‌شوند می‌گردد .شکل ٦-٢.

می‌شود (برگرفته از: ونت و تیمن، ۱۹۳۷).



شکل ۶ ـ ۲ منحنیهای دو فازی پاسخ به مقدار اکسین در اندامهای مختلف گیاه (برگرفته از: Leopold، ۱۹۵۵).

ج) ریشه‌ها

- اثر اکسین بر روی ریشه‌ها کاملاً متفاوت است و در حد مقادیر متوسط ۰۵/۰ تا ۵/۰ میکرومول اثری بازدارنده دارد . در مقادیر ضعیف‌تر اکسین بی‌اثر است و در مقادیر بسیار پایین (حدود تا) اثر مثبت بسیار نامشخصی دارد .

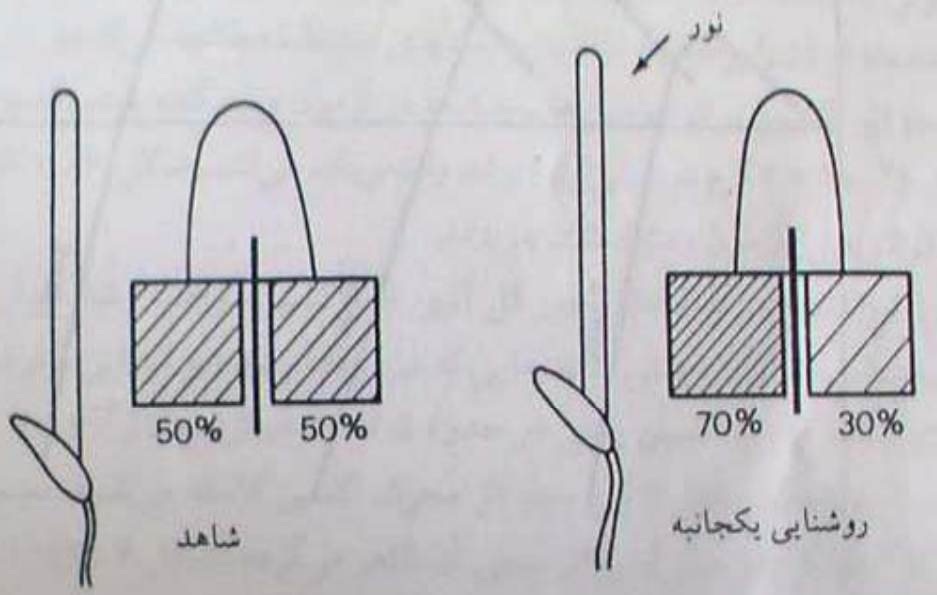
د) برگها

- اکسین در رشد پهنک برگ دولپه‌ایها اثر بازدارنده دارد . بر عکس رشد دمبرگها و نیام ، مانند ساقه به وسیلهٔ اکسین تحریک می‌شود . پهنکهای تک لپه‌ایها (سنبل و لاله) مانند ساقه‌ها عمل می‌کنند . پهنکهای تک‌لپه‌ایها از نظر فیزیولوژی مشابه نیام دولپه‌ایها هستند .

اثر اکسین در تروپیسم‌ها

- الف) نورگرایی:
- می‌توان چنین تصور کرد که خمیدگی نتیجهٔ توزیع نامنظم اکسین است .
- نورگرایی ساقه‌ها مثبت است. ولی در مورد ریشه‌ها برعکس‌اند .شکل ٦-٣.

دراز شدن کولئوپتیل دارد (شکل ۶ ـ ۲).



شکل ۶ ـ ۳ انتشار اکسین از رأس یک کولئوپتیل در روشنایی یکنواخت یا یک جانبه. مقدار کلی اکسین جمع‌آوری شده در قطعات آگار به‌طور محسوسی در هر دو مورد برابر است.

در مورد ساقه‌ها نیز این امر به صورت واکنشی است که کولئوپتیل‌ها نسبت به اکس

نور چگونه توزیع اکسین را تغییر می‌دهد؟

- به این نتیجه رسیده‌اند که نور موجب جابجایی اکسین از سطح روشن شده بسوی سطح تاریک می‌شود .
- محل تاثیر نور کاملاَ نزدیک محل تشکیل اکسین ، در دو یا سه میلیمتر اولیهٔ بالای کولئوپتیل صورت می گیرد .

ب) زمین‌گرایی

- در مورد زمین‌گرایی کولئوپتیل دو عمل اساسی وجود دارد:
- ۱-در سطح زیرین یک کولئوپتیل افقی اکسین بیش از سطح زبرین آن وجود دارد. با کاربرد اکسین نشاندار مشخص شده که این اکسین به سمت پایین منتقل می‌شود .
- مواد ضد اکسین مانند آلفانفتیل – فتالامیک اسید موجب زمین‌گرایی منفی می‌شوند .
- ۲-کلاهک بازدارنده‌های رشد تولید می‌کند . بین این بازدارنده‌ها آبسی سیک اسید و گزانتوکسین مشخص شده است .

اثر اکسین در ایجاد لایهٔ زاینده

- گر چه اکسین تاثیری در تقسیم نقاط رویشی (رئوس رویشی) ندارد ولی در بعضی موارد می‌تواند میتوز را تحریک نماید .
- اکسین برای تامین نمو و نگهداری کالوس از کشت بافتها ضروری است .

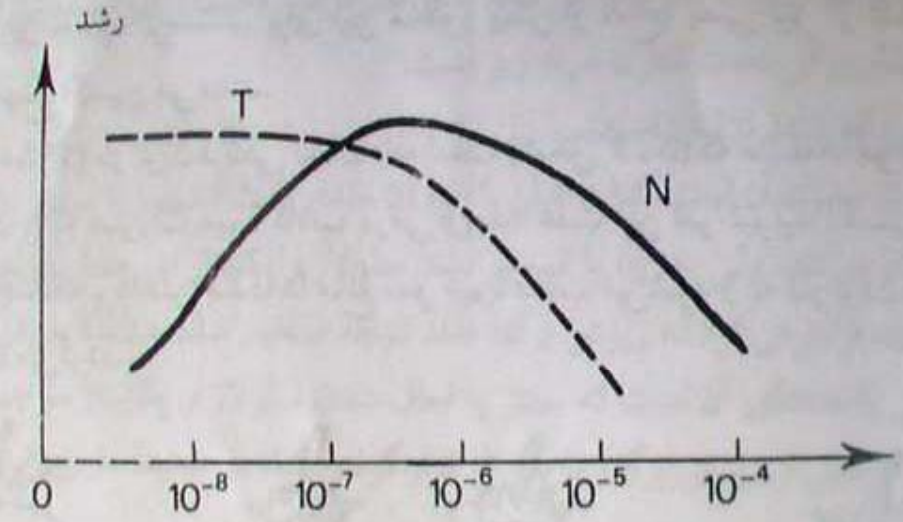
کشت بافت

- کشت بافتها، نخستین بار در سال ۱۹۳۹ به وسیلهٔ وایت در ایالات متحدهٔ آمریکا و بوسیلهٔ گوتره در فرانسه انجام شد.
- وایت از قطعات کوچک غده‌هایی ناشی از آلودگی حاصل از نوعی باکتری به نام آگروباکتریوم تومه‌فاسینس استفاده کرد
- گوتره از بافتهای لایهٔ زاینده استفاده کرد.

اثرات اکسین در کشت بافتها

- (شکل ٦-٤)
- بافتهای غده‌ای مثل بافت کرون‌گال نسبت به اکسین حساس نیستند ولی در مقادیر زیاد اکسین تحت تاثیر سمیت آن قرار می‌گیرند .
- گوتره نشان داده است که کشت دراز مدت بعضی بافتها مانند بافت هویچ در حضور مقداری بالای اکسین (گرم در میلی‌متر) موجب تغییر شکل یا آنرژی (Anergy ، مشتق از Anergon یونانی به معنی بی‌اثر است .) می‌گردد .

فزایش طولی ساقه می‌شود. (شکل ۶ ـ ۴).



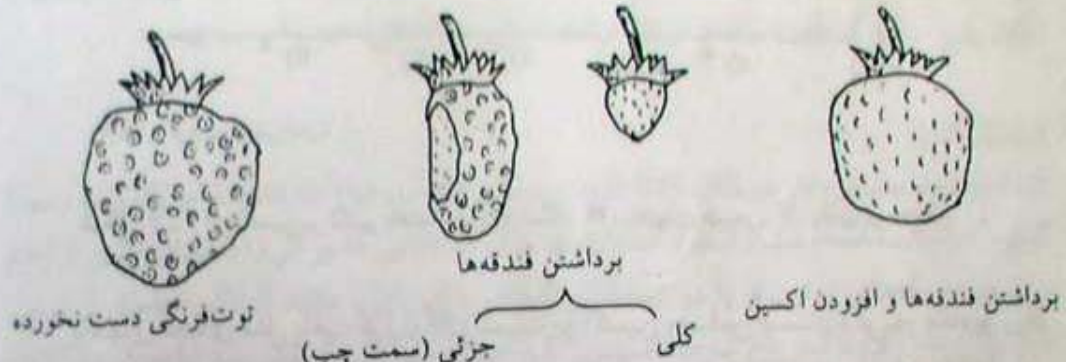
شکل ۶ ـ ۴ اثر اکسین بر تکثیر بافتها در آزمایشگاه. N، بافتهای طبیعی، T، بافتهای غده‌ای.

بافتهای غده‌ای، مثل بافت کرون گال، نسبت به اکسین حساس نیستند ولی در مقادیر زی

اثرات اکسین بر تکثیر

- الف) نمو فرابر میوه‌ها
- اکسین در نمو فرابر میوه‌های گوشتی دخالت دارد .
- خود تخمدان مقدار زیادی اکسین ترشح می‌کند . در میوه‌هایی که بطور طبیعی بدون دانه هستند مانند موز – آناناس ، هورمون‌هایی که از ریزش میوه جلوگیری و رشد آنرا کنترل می‌کنند ، به وسیلهٔ خود میوه ساخته می‌شوند . می‌توان با کاربرد اکسین به جای گرده‌افشانی میوه‌های بدون دانه به دست آورد مانند گوجه فرنگی ، خرمالو ، هندوانه و غیره.
- در توت فرنگی (شکل ٦-٥) که فندقه‌ها موجب نمو نهنج می‌شود ، و آن را به صورت میوهٔ کاذب درمی‌آورند .

فندقه‌هاست: چنانکه برداشتن فندقه‌ها مانع نمو میوهٔ کاذب می‌شود و به کار بردن اکسین دوباره موجب نمو آن می‌گردد.



شکل ۶ ـ ۵ آزمایش نیچ (۱۹۵۰). برداشتن همه یا قسمتی از فندقه‌های توت‌فرنگی در آغاز نمو آن، برداشتن فندقه‌ها و به کاربردن نفتوکسی استیک اسید (NAA) به غلظت 10^{-4} گرم در میلی‌لیتر.

---

1. Nitch

ب) ریزش برگها و گلها

- اگر در انتهای قطب برگی که از پهنک خود محروم مانده اکسین به کار برده شود از نمو لایهٔ زاینده جلوگیری می‌شود .
- اثر بازدارندگی اکسین ، اگر برگها جوان باشند ، بسیار مشخص است و با سن برگها اثر آن کم می‌شود .
- مواد دیگری هم در ریزش دخالت دارند . امروزه بخصوص به اتیلن توجه خاصی می‌شود .

- می‌توان پذیرفت که تحول منطقهٔ ریزش تحت کنترل وسایل زیر است :
- اکسین که بازدارندهٔ آن است .
- اتیلن که محرک آن است ، شاید اتیلن با افزودن مقدار RNA میتوز را تسهیل و تحول منطقهٔ ریزش را تحریک می‌کند ، ولی بویژه با تسهیل سنتز سلولاز و پکتیناز این عمل را انجام می‌دهد . بر عکس ، مقادیر خیلی قوی اکسین‌های مصنوعی به عنوان مواد ریزندهٔ برگها بکار می‌روند .

نقش اکسین در تمایز

- الف) نمو جوانه‌ها :
- غلظت‌های ضعیف اکسین (حدود گرم در میلی‌متر) در حضور سیتوکینین‌ها شروع طرح‌ریزی جوانه‌ها را امکان‌پذیر می‌سازند .

ب) تسلط راسی

- جوانهٔ انتهایی با تغییر ساخت یا مصرف سیتوکینین‌ها به وسیلهٔ جوانه‌های جانبی یا توزیع سیتوکینین‌های ساخته شده به وسیلهٔ ریشهٔ بین مریستمهای مختلف ساقه به عنوان نشانهٔ اصلی همبستگی عمل می‌نماید .
- امروزه تصور می‌کنند که احتمالاً بازداشتن نمو جوانه‌های جانبی اساساً مربوط به کمبود سیتوکینین‌ها می‌باشد .

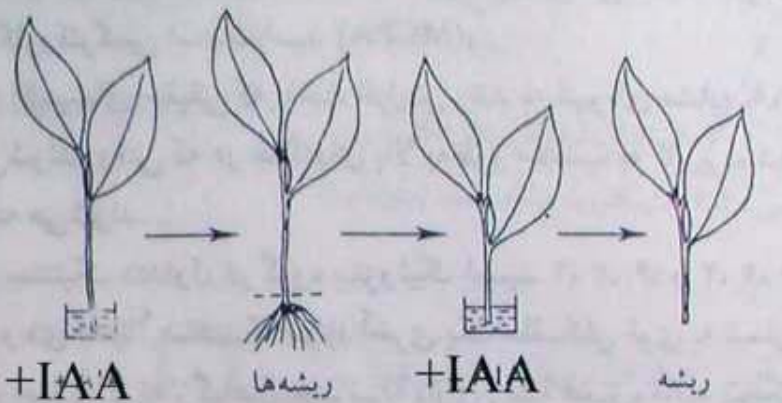
ج) ریشه‌زایی

- غلظت‌های قوی‌تر اکسین (تا گرم در میلی‌متر) با فعال ساختن تقسیم یاخته‌های دایرهٔ محیطیه ایجاد ریشه‌ها تحریک می‌کند .
- در ریشه‌زایی نفتالن استیک اسید (NAA) معمولاً موثرتر از IAA است . ایندول بوتیریک اسید (IBA) حتی فعال‌تر از NAA در ریشه‌زایی است (شکل ٦-٦).
- IBA ⟶ NAA ⟶ IAA

شکل ۶ ـ ۶ تحریک یا القای ریشه‌زایی از قلمه‌ها توسط تیمار اکسینی (برگرفته از Kormondy و همکاران، ۱۹۷۷)

- پودرهای تجارتی که در آنها قلمه‌ها را می‌خوابانند تا تولید ریشه را تسهیل نمایند شامل مخلوط IBA و NAA می‌باشند (شکل ٦-٧)

Kormondy و همکاران، ۱۹۷۷)

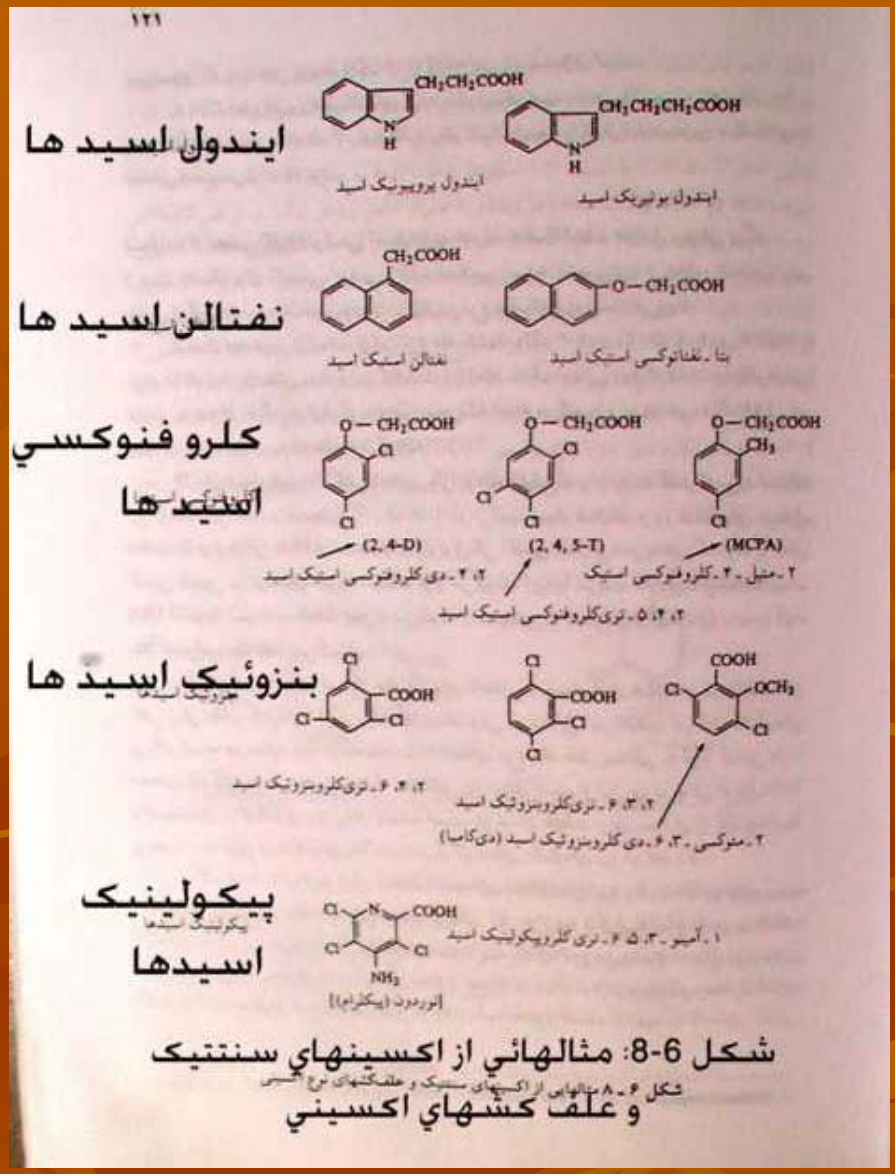


شکل ۶ ـ ۷ القای ریشه‌زایی توسط IAA بر روی قلمه‌های درخت لیمو. آزمایش کوپر، ۱۹۳۵: ایندول استیک اسید (به غلظت 10^{-5} گرم در میلی‌لیتر) باعث تشکیل ریشه بر روی قلمه می‌شود، ولی اگر این ریشه‌های نوپدید قطع شوند. در این صورت IAA دیگر تأثیری ندارد، این امر ضرورت وجود عامل دیگری را که به هنگام نخستین ریشه‌زایی تماماً به مصرف رسیده است تأیید می‌کند.

- بوی‌ین و ونت واژهٔ ریزوکالین را برای یک هورمون فرضی پیشنهاد کردند که با پیوستن به اکسین می‌تواند مسئول ریشه‌زایی باشد . ولی این ماده هرگز از گیاه استخراج نشده است .

اکسین‌های سنتتیک

- ترکیبات سنتتیک خالص بسیاری وجود دارند که به علت نشان دادن خواص فیزیولوژیکی مشابه IAA آنها را می‌توان اکسین نامید . (شکل ٦-٨)
- اکسین‌های سنتتیک از لحاظ شیمیایی گوناگون هستند ولی می‌توان برای سهولت کار آنها را به پنج گروه اصلی تقسیم‌بندی نمود : ایندول اسیدها ، نفتالی اسیدها ، کلروفنوکسی اسیدها ، بنزوئیک اسیدها ، مشتقات پیکولنیک اسید .
- گروه دوم با نفتالن استیک اسید و بتانفتوکسی استیک اسید مشخص می‌شوند که هر دو آنها از اکسین‌های سنتتیک پایدار هستند .



شکل 6-8: مثالهائي از اکسينهاي سنتتيک
شکل ۶ - ۸ - مثالهایی از اکسینهای سنتتیک و علفکشهای نوع اکسینی
و علف کشهاي اکسيني

علف‌کشها

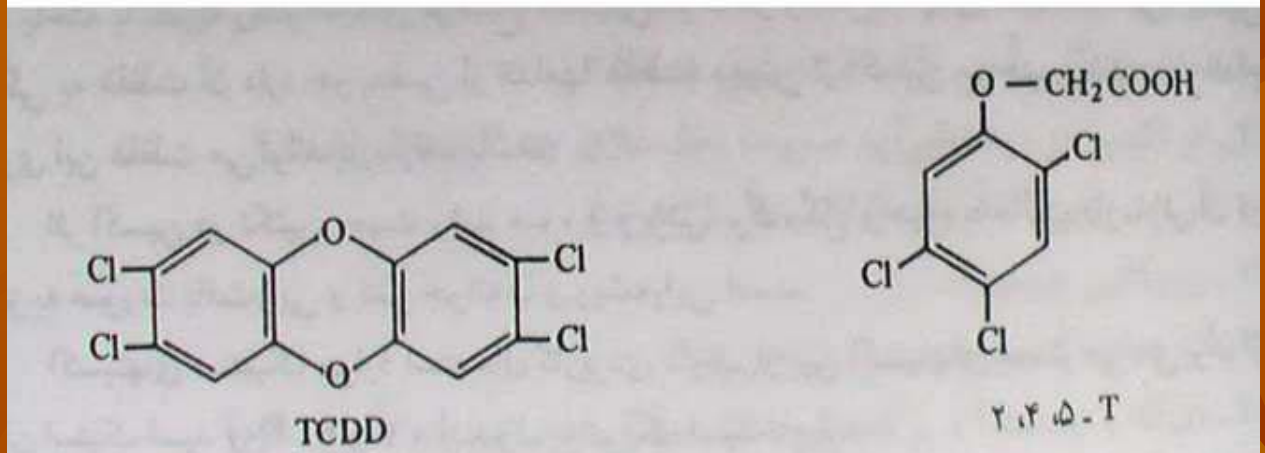
- از میان اکسین‌های سنتتیک گروه کلروفنوکسی اسید (D- ٢و٤) ، (T- ٥ و ٤ و ٢) و (MCPA) معروفترین هستند .
- تعدادی از اکسین‌های حقیقی به عنوان علف‌کش شناخته می‌شوند .
- دی‌کامبا یک علف‌کش قوی محسوب می‌شود .
- از میان معروفترین علف‌کشها نوعی اکسین به نام پیکولورام یا توردون را که از قدیمیترین علف‌کشهای انتخابی است می‌توان نام برد .

استفاده از بعضی کلروفنوکسی اسیدها به عنوان علف‌کش‌ها و عوامل ریزش برگ

- از میان مهمترین ترکیبات از این نوع علف‌کشها (D –٤ و ٢) و (T– ٥و٤و٢) و MCPA را می‌توان نام برد .
- D– ٤ و٢ و D –T و ٤و٢ از علف‌کشهای انتخابی و بسیار قوی هستند .

عامل نارنجی

- n بوتیل استر T –۵ و۲٫٤ با نسبت ۱:۱ مخلوط با D– ۲٫٤ به عنوان **عامل نارنجی** شناخته می‌شوند . که در جنگ ایالات متحده به صورت گسترده به عنوان عامل ریزش برگ در ویتنام و در طی کشمکش بین شمال و جنوب ویتنام مورد استفاده قرار گرفته شدند .



TCDD

۲،۴،۵-T

شکل ۶-۹ فرمولهای ساختاری ۲، ۳، ۷ و ۸- تتراکلرو دی بنزو -پارا دی اکسین (TCDD) و ۲،۴،۵-T.

مسمومیت‌های T– ۵ و ۴ و۲ و TCDD

- احتمال در خطر بودن انسان و جانوران قرار گرفته در معرض T– ۵ و ٤ و ۲ در طی تحقیقات موسسه تحقیقاتی بیونتیک در حدود سالهای ۱۹٦٤ تا ۱۹٦۸ گزارش شده است.
- استفاده T– ۵ و ۳ و ۲ در ایالات متحده برای مدتی منع گردید . موضوع را به یک کمیته مشورتی ارجاع دادند .
- در نتیجه چنین عنوان شد که هیچ دلیل و مدرکی مبنی بر اینکه انسانها و جانوران با TCDD به عنوان مادهٔ آلوده کننده T– ۵و ٤ و۲ در یک دوز کافی برای ایجاد واکنش‌های سمی روبرو باشند وجود ندارد .

پایان فصل ششم

بسم الله الرّحمن الّرحیم

گفتار هفتم
ارتباط ساختار شیمیایی و فعالیت و مکانیسم عمل اکسین

منبع: فیزیولوژی گیاهی 3
تألیف: دکتر مه لقا قربانلی
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
1385

پیشگفتار

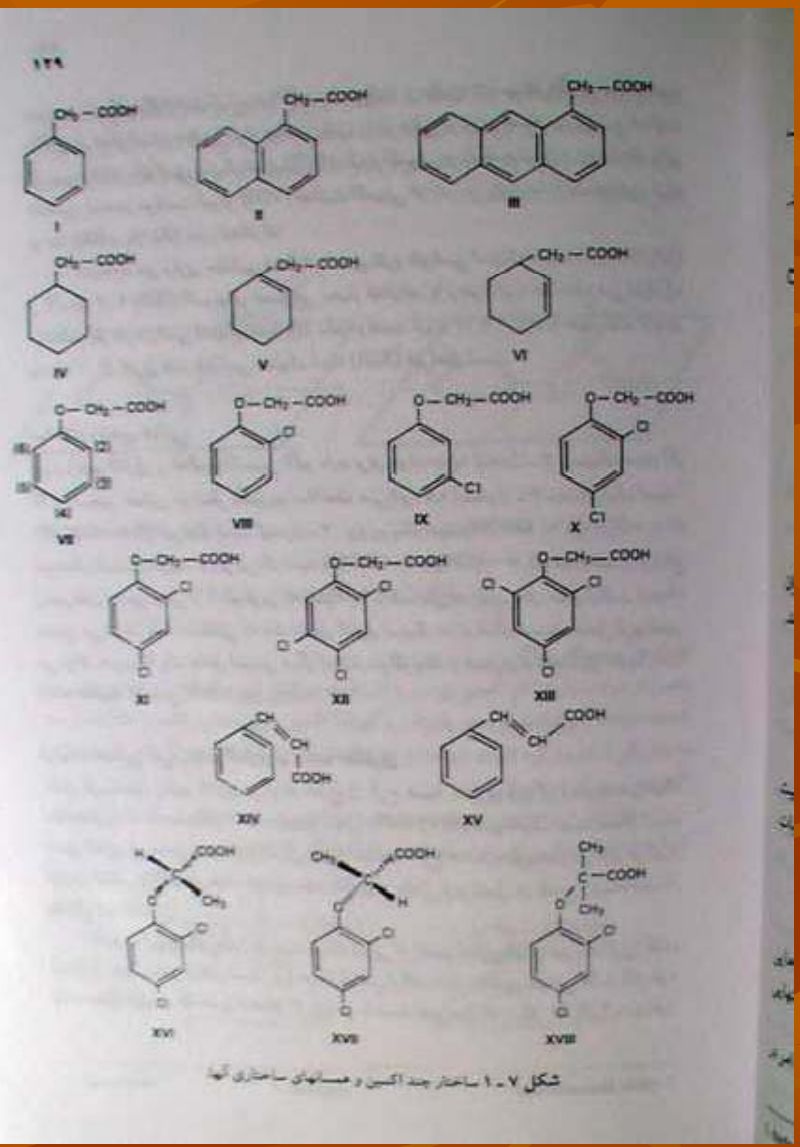
- می‌دانیم که کوچکترین تغییری در ساختار مولکولی ممکن است به آن فعالیت هورمونی ببخشد و یا برعکس این خاصیت را حذف نماید .

هدف کلی آموزشی

- هدف کلی آموزشی این گفتار آشنایی با ساختار شیمیایی ترکیبات فعال اکسینی و مکانیسم عمل آنها است

ساختار و فعالیت اکسینی

- یک مادهٔ فعال می‌بایستی اختصاصات زیر را داشته باشد :
- یک هستهٔ اشباع نشده
- یک زنجیر جانبی دارای عامل کربوکسیل
- یک ارتباط فضایی مخصوص بین هسته و زنجیر جانبی
- ساختار این ترکیبات در شکل ۷- ۱ آمده است .



شکل ۷ ـ ۱ ساختار چند آکسین و همانهای ساختاری آنها

ساختار هسته

- حضور هستهٔ اندولی ضروری نیست و هسته نباید اشباع شده باشد . وجود یک پیوند مضاعف مجاور زنجیر کناری فعالیت اکسینی ظاهر می‌سازد .

ساختار زنجیر جانبی

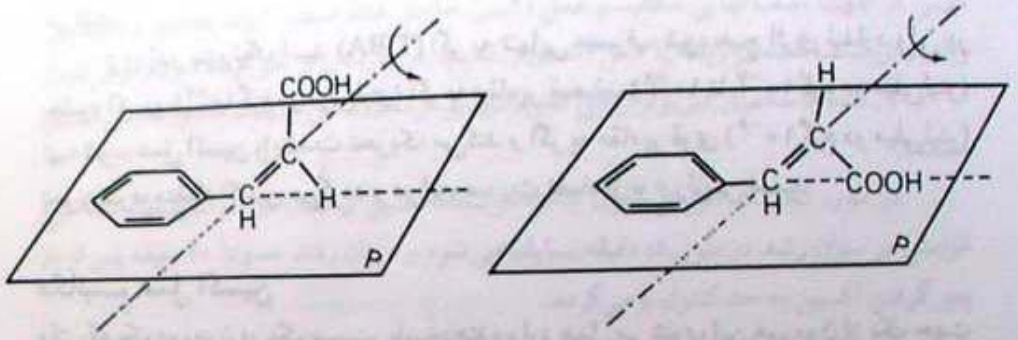
- طول زنجیر کناری بر فعالیت اکسینی تاثیر دارد .
- اگر R را زنجیر جانبی در نظر بگیریم ملاحظه می‌شود که اسید اندول ۳ متانوئیک R=-COOH غیر فعال است.
- اسید اندول ۳ – پروپیونیک (R=-(CH2)2-COOH غیرفعال است.
- اسید اندول ۳- بوتیریک R=-(CH2)3-COOH فعال است.

- در واقع زنجیرهای جانبی بیشتر از ۲ اتم کربن بوسیله بتا اکسیداسیون به زنجیرهای متانوئیک و استیک تبدیل می‌شوند . فقط مشتقاتی که یک زنجیر کناری استیک دارند فعال می‌باشند . عامل کربوکسیل می‌تواند بوسیلهٔ یک عامل اسیدی دیگر (مانند سولفونیک و فسفونیک) جانشین شود.

ارتباط فضایی بین زنجیر کناری و هسته حلقوی

- عامل کربوکسیل زنجیر کناری می‌تواند خارج از طرح هستهٔ حلقوی قرار گیرد . مطالعات تاکید بر این دارند که مولکول اکسین می‌بایستی شکل فضایی مشخص داشته باشد تا بوسیلهٔ یک پذیرندهٔ یاخته‌ای مخصوص شناخته شود .شکل ۷-۲.

این مطالعات بر این امر تأکید دارند که مولکول اکسین می‌باید شکل فضایی مشخص داشته باشد تا به وسیلهٔ پذیرندهٔ یاخته‌ای ویژه‌ای شناخته شود. فرض فوق با کشف ضد اکسینها (آنتی اکسینها) تأیید شده است.



سیس سینامیک اسید　　ترانس سینامیک اسید

شکل ۷ ـ ۲ سینامیک اسیدها.

تضادها[1] و همکاریها[2]

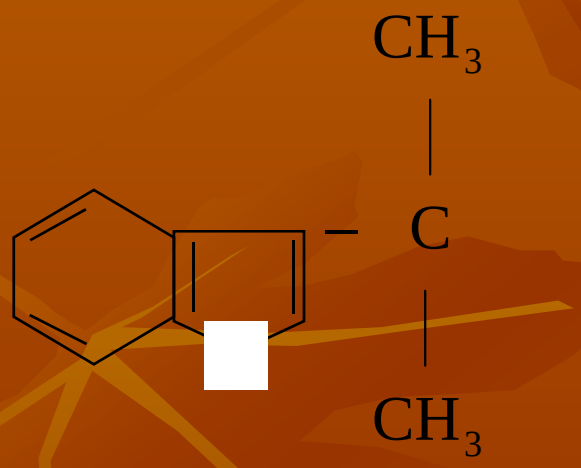
بعضی از مواد بازدارندهٔ اثر اکسین بوده و با آن رقابت می‌کنند. این مواد که در واقع آنتی‌اکسینها هستند احتمالاً می‌توانند بر روی پذیرنده یا گیرندهٔ اکسین، ولی به‌طور ناقص، مثلاً فقط به

تضادها و همکاریها

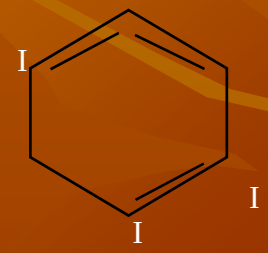
- بعضی از مواد اثر اکسین را باز داشته و با آن رقابت دارند .
- این مواد که در واقع آنتی‌اکسین‌ها هستند، احتمالاً می‌توانند بر روی پذیرنده یا گیرندهٔ اکسین تثبیت شوند .
- مثلاَ ایندول ۳ – ایزوبوتیریک اسید متضاد با ایندول ۳ – استیک اسید (IAA) است،
- اسید ۲ و ٤ دی‌کلروفنوکسی استیک متضاد با ۲ و ٤- D است .

تضادها و همکاریها

- موادي كه با اكسين همكاري مي‌كنند تمايل بيشتري به اين پذيرنده‌هاي كاذب دارند



ایندول ایزوبوتیریک اسید



$-COOH$

۲، ۳، ۵ – تری یدو بنزوئیک اسید

مکانیسم عمل اکسین

- در حقیقت دو جنبه از عمل هورمون وجود دارد :
- واکنش متقابل مستقیم و مولکولی ویژه .
- یکسری مراحل پشت سر هم که منجر به پاسخ فیزیولوژیکی می‌شود .
- قسمت اول مکانیسم عمل و قسمت دوم نحوهٔ عمل است .

تعدادی از مهمترین واقعیتهای کشف شده در رابطه با عمل اکسین

- 1- تمام پاسخهاي فيزيولوژيكي تحريك‌پذير توسط اكسين نيازمند حضور دائمي اكسين هستند .
- 2- اکسین (مانند عموم هورمونها) در غلظت بسیار اندك فعال است.

توانایی توسعه

- برای مثال، توانایی توسعه توسط هورمونی تامین می‌شود که :
- الف) به عنوان یک تاثیر کنندهٔ آلواستریک باعث ایجاد تحریک بعضی از آنزیمها می‌شود .
- ب) سنتز بعضی از آنزیمها را تحریک نماید یا
- ج) باعث ایجاد تغییری در نفوذپذیری غشاء گردد .

- 3- واضح است که سنتز مداوم RNA (بویژه mRNA)و پروتئین برای پاسخهای افزایش طول یاخته که برای ساعتها تداوم می‌یابد ، ضروری است .

- ٤- واضح است که بعضی از پاسخهای اکسین سریعتر از آن هستند که از طریق دخالت تحریک ژن به عنوان عمل اولیهٔ اکسین انجام پذیرند .
- ارتباطات آبی با گسترش یاخته‌ای تحریک شده به وسیلهٔ اکسین :
- اکسین اختصاصاَ برای سست نمودن دیوارهٔ یاخته نه برای خود گسترش و بزرگ شدن یاخته مورد نیاز است .

- با مروری بر معادلهٔ مربوط به پارامترهای اساسی پتانسیل آب یاخته مشاهده می‌کنیم که :

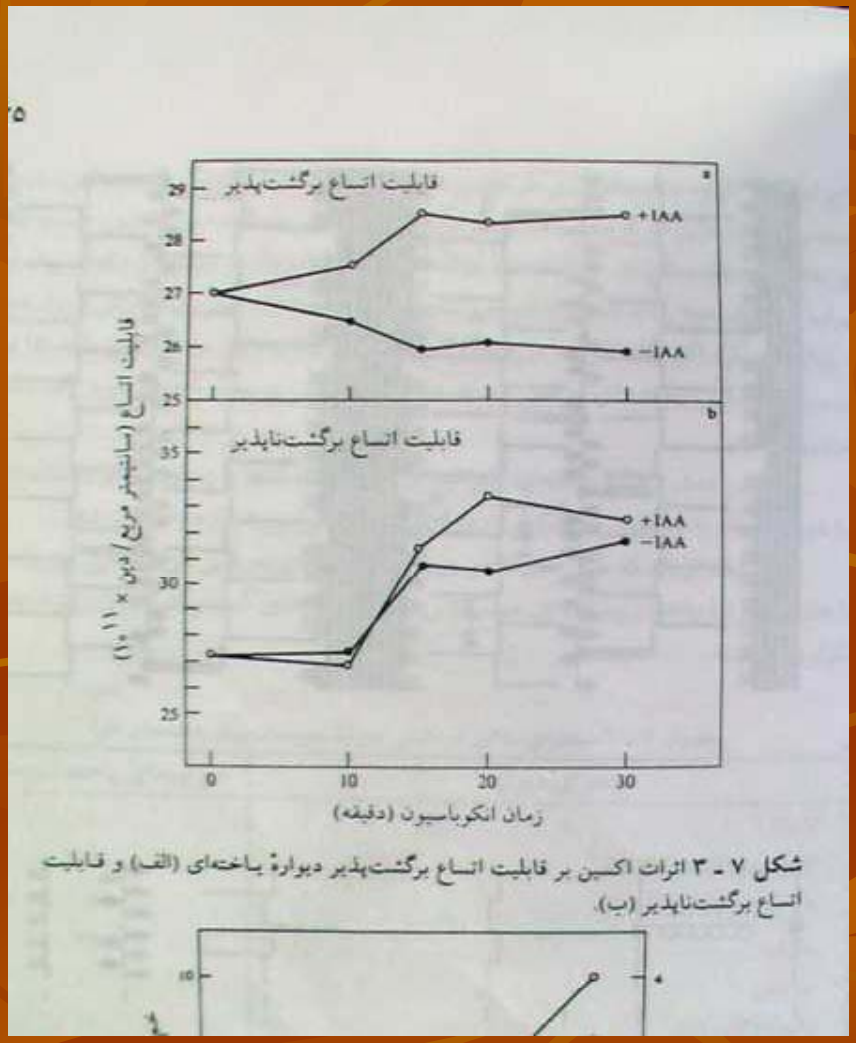
$$\Psi = \Psi\pi \text{ (پتانسیل اسمزی)} + \Psi\rho \text{ (پتانسیل فشار)} \quad \text{(پتانسیل آبی)}$$

- برای اینکه جذب توسط اکسین افزایش یابد ، پتانسیل آبی درون یاخته بایستی منفی‌تر از خارج باشد .

- برای اینکه جذب توسط اکسین افزایش یابد ، پتانسیل آبی درون یاخته بایستی منفی‌تر از خارج باشد . پتانسیل آبی می‌تواند به دو علت منفی‌تر باشد :
- پتانسیل اسمزي($\Psi\pi$) منفي‌تر شود .
- پتانسیل فشار($\Psi\rho$) (= فشار تورگور) کاهش یابد .

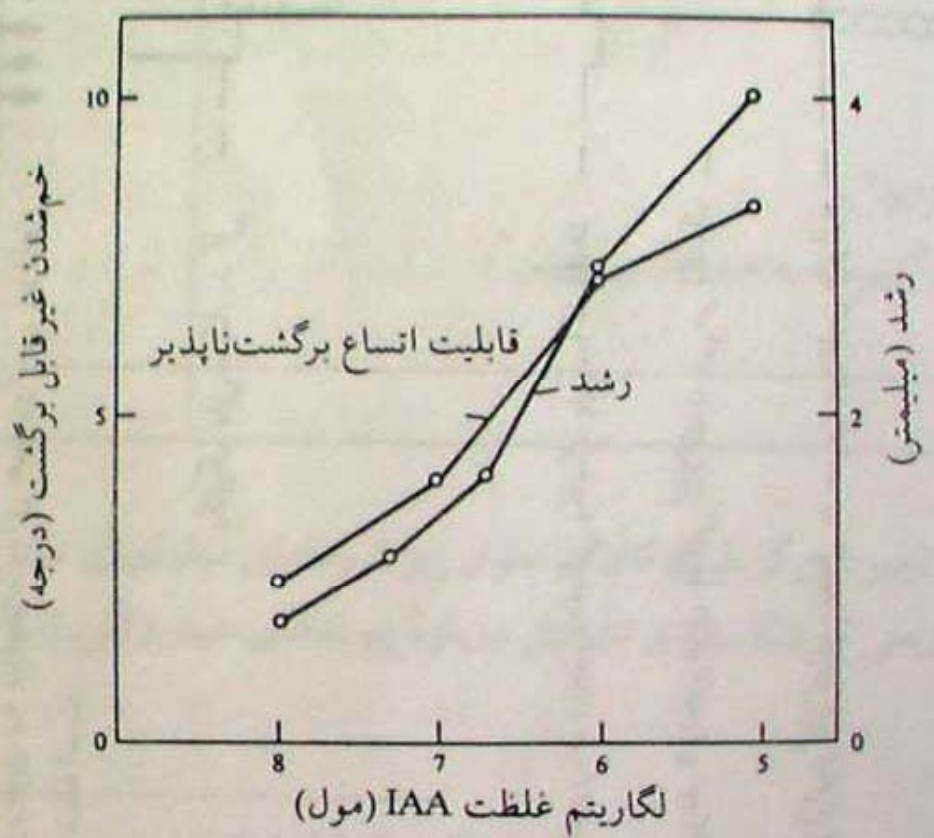
پاسخ به اکسین

- اکسین باعث افزایش نرمی دیواره یاخته‌ای می‌شود . بنابراین مقاومت دیواره در مقابل منبسط شدن را کاهش داده و به دیواره اجازه تولید فشار را می‌دهد .
- بنابراین پتانسیل فشار کاهش می‌یابد .
- آب بیشتری به علت پتانسیل آب درون منفی‌تر منتشر می‌شود .
- بنابراین حجم یاخته‌ای افزایش یافته و دیواره به طور غیرقابل برگشت گسترش می‌یابد . شکل (۷-۳) و شکل (۷-٤).



شکل ۷ ـ ۳ اثرات اکسین بر قابلیت اتساع برگشت‌پذیر دیوارهٔ یاخته‌ای (الف) و قابلیت اتساع برگشت‌ناپذیر (ب).

شکل ۷ ـ ۳ اثرات اکسین بر قابلیت اتساع برگشت‌پذیر دیوارهٔ یاخته‌ای (الف) و قابلیت اتساع برگشت‌ناپذیر (ب).



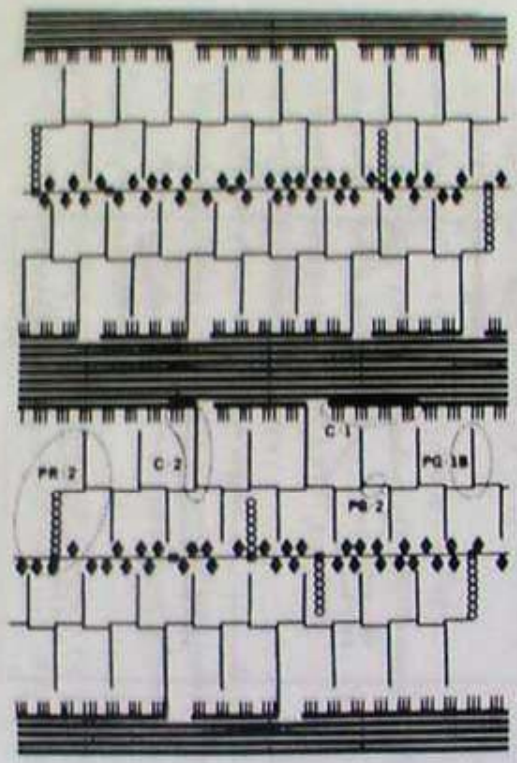
شکل ۷ ـ ۴ ارتباط مستقیم بین اثرات اکسین بر رشد و قابلیت اتساع برگشت‌ناپذیر دیوارهٔ یاخته‌ای.

طبیعت سست شدن دیواره

- طبیعت سست شدن دیوارهٔ یاخته‌ای که توسط اکسین تحریک می‌شود :
- پیتر آلبرشیم و همکاران مدلی از معماری مولکولی دیواره را درست کردند (جدول ۷-۱ و شکل ۷ -۵).
- آنها کشف کردند که تنها پیوندهای عرضی کووالان بین پلیمرهای ساختمانی دیوارهٔ یاخته طبق مدارک موجود پیوندهای هیدروژنی بین پلیمرهای گزیلو گلوکان و میکروفیبریل‌های سلولز هستند .

جدول ۷ ـ ۱ محتوای ماکرو مولکولی دیوارهٔ سوسپانسیون یاخته‌های افرا

محتوای دیواره	دیواره‌های یاخته (درصد)
آرابینان[۱]	۱۰
۳ و ۶ پیوند آرابینو گالاکتان[۲]	۲
۴ – پیوند گالاکتان[۳]	۸
سلولوز	۲۳
پروتئین	۱۰
رامنوگالاکتورونان[۴]	۱۶
نترا آرابینوزید[۵] (پیوسته به هیدروکسی پرولین[۶])	۹
گزیلوگلوکان	۲۱
جمع کل	۹۹



عناصر فیبریل سلولزی

گزیلوگلوکان

پروتئین دیواره با آرابینوزیل تتراساکارید که به صورت گلیکوزیدی به باقیمانده‌های هیدروکسی پرولین متصل شده است

پکتیک پلی‌ساکارید کل

رامنوگالاکتورونان زنجیرهٔ اصلی پکتیک پلی‌ساکاریدها

آرابینان و پیوند ۲ زنجیرهای جانبی گالاکتان پلی‌مر پکتیک

پیوند ۳، ۶ آرابینوگالاکتان متصل به سرین پروتئین دیواره

باقیمانده‌های سرین جانشین نشده پروتئین دیواره

شکل ۷ ـ ۵ مدل مولکولی دیواره‌های یاختهٔ افرا (برگرفته از Keegstra و همکاران ۱۹۷۳)

- حرکت زنجیرهای گزیلوگلوکان در طول میکروفیبریل‌های سلولزی می‌تواند توسط مکانیسم آنزیمی و غیر آنزیمی که شکستن و تشکیل دوبارهٔ پیوندهای هیدروژنی را کاتالیز می‌کنند ، انجام پذیرد و به گزیلوگلوکان اجازه دهد که به شیوه کرمی در طول فیبریل‌های سلولز بخزد .

- پیشنهاد ارائه شده توسط آلبرشیم و همکاران او بر این امر تکیه دارد که اکسین ممکن است یک پمپ یون هیدروژن را در پلاسمالما فعال نماید . از این رو کاهش PH دیواره و خزیدن گزیلوگلوکان را افزایش داده و بنابراین نرمی دیوارهٔ یاخته‌ای را افزایش می‌دهد .

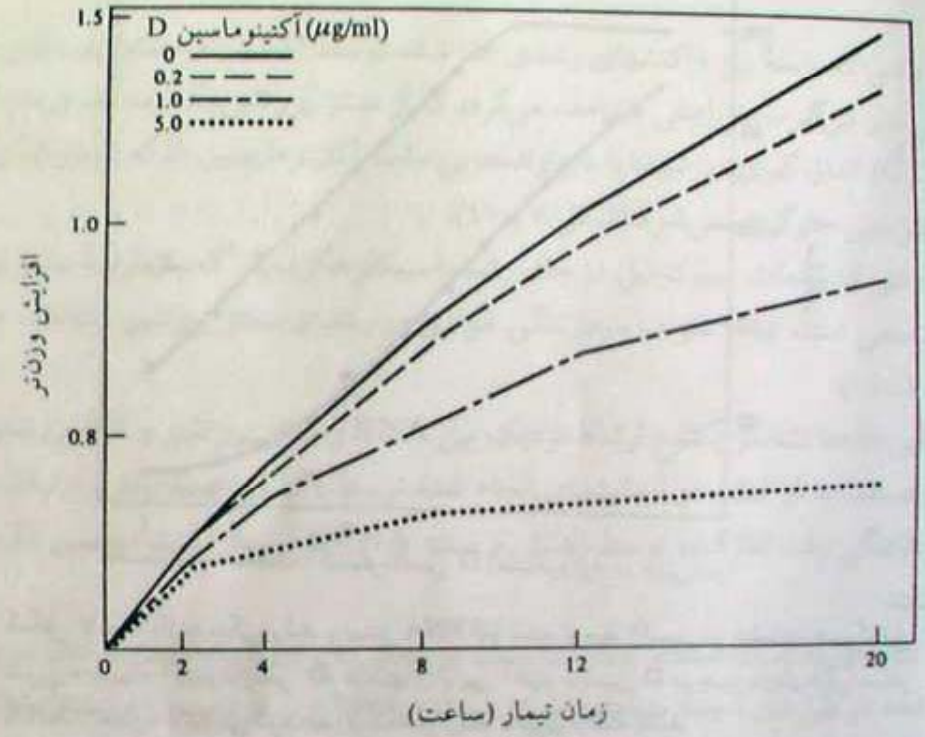
جایگاههای عمل اکسین

- اکنون دو عقیدهٔ اساسی در رابطه با جایگاه عمل اکسین وجود دارد .
- ۱- وجود یکی از این مراکز بر روی دیواره یاخته به عنوان جایگاه عمل اکسین ، بر اساس عقیده‌ای است که قبلاً آلبرشیم و همکاران او بر مبنای پژوهشهایشان پایه‌ریزی شده است .
- ۲- عقیدهٔ دیگر بر روی متابولیسم اسید نوکلئیک متمرکز شده است .

اثرات اکسین بر روی اسید نوکلئیک و متابولیسم پروتئین

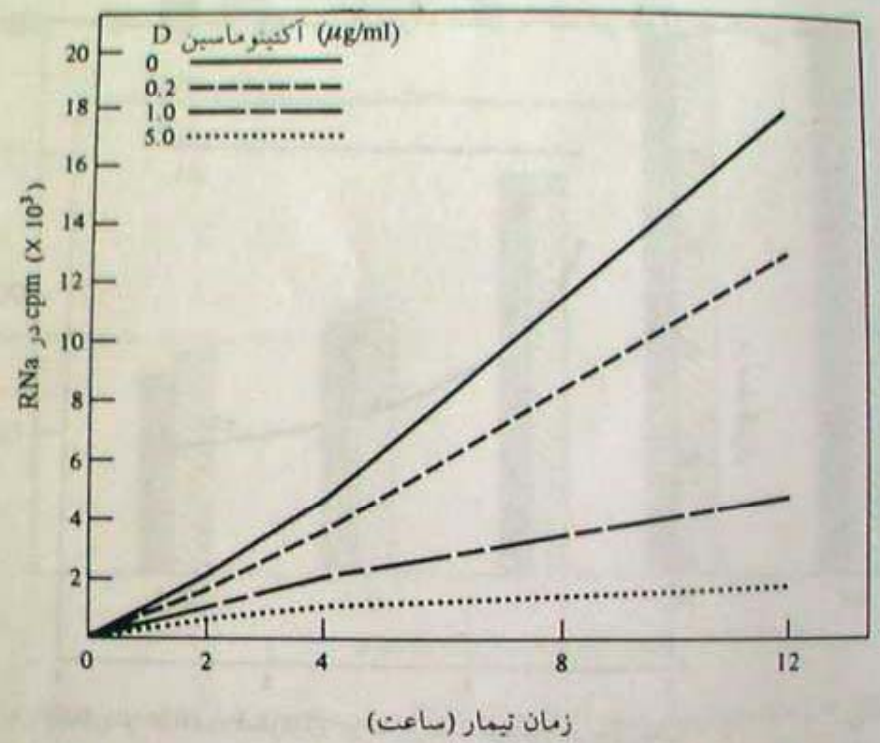
- مدارک بیشماری نه همهٔ آنها نشانگر این هستند که سنتز پیوسته RNA و پروتئین برای توسعهٔ پیوسته یاخته مورد نیاز هستند .
- کی . ژی ال و همکاران او کارهای وسیعی را روی اثرات اکسین برروی اسید نوکلئیک و متابولیسم پروتئین در قطعات در حال بلوغ و طویل شدن هیپوکوتیل گیاهک‌های سویا انجام دادند . در کارهای آنها اکسین موجب افزایشی قابل توجه در سنتز تمام انواع RNA به خصوص افزایش شدیدی در rRNA شد .

- در بسیاری از تحقیقات عمل اکسین D– ٤ و ٢ یا تعدادی از اکسین‌های سنتتیک دیگر بجای اکسین طبیعی IAA مورد استفاده قرار می‌گیرند .
- این امر به این علت است که اکسین‌های سنتتیک مانند D– ٤ و٢ از لحاظ شیمیایی پایدارتر از IAAاکسیداز مقاومتر هستند و اکتینومایسین D ، یک بازدارندهٔ سنتز RNA وابسته به DNA ، هم باعث بازدارندگی رشد قطعات هیپوکوتیل در حال بزرگ شدن (شکل ٧ – ٦) گردیده و هم الحاق پیش‌سازهای رادیواکتیو به RNA کل جلوگیری می‌کند (شکل ٧ –٧).



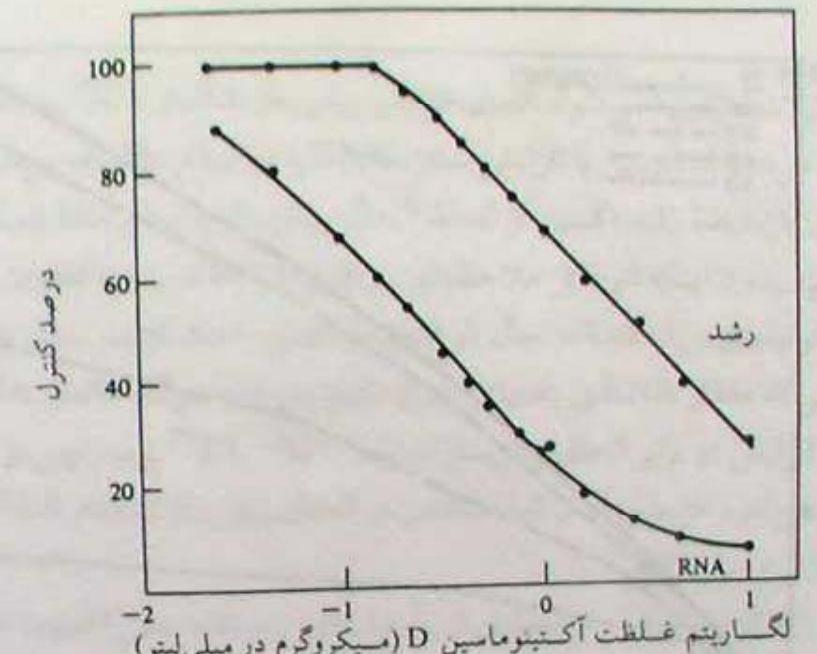
شکل ۷ ـ ۶ بازدارندگی رشد توسط آکتینوماپسین D در قطعات هیپوکوتیل در حال دراز شدن. (برگرفته از Key و همکاران، ۱۹۶۷)

شدن. (برگرفته از Key و همکاران، ۱۹۶۷)



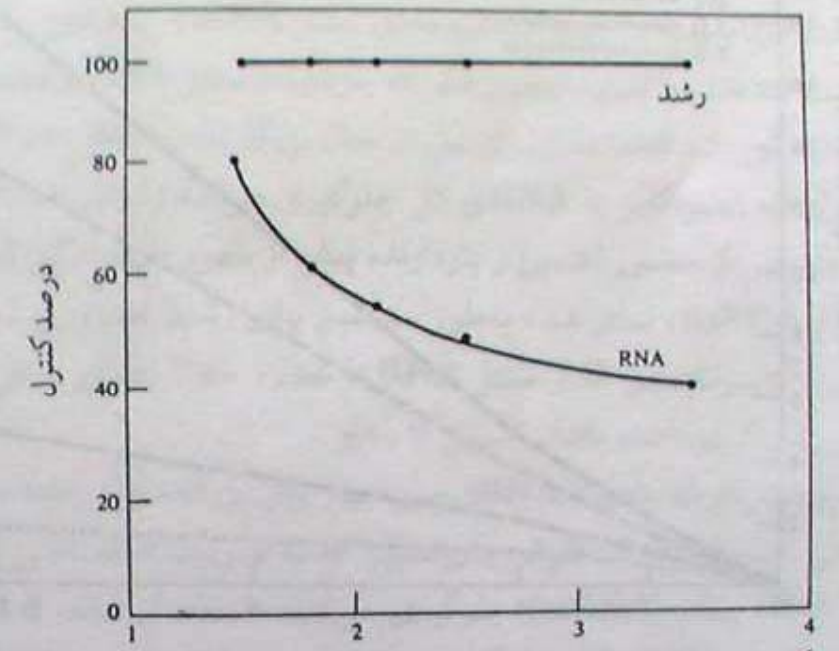
شکل ۷ ـ ۷ بازدارندگی سنتز RNA توسط آکتینومایسین D در قطعات هیپوکوتیل سویا (برگرفته از Key و همکاران، ۱۹۶۷)

- غلظت‌های پایین اکتینومایسین D از سنتز RNA تا حدود ۳۰ درصد جلوگیری می‌کند بدون اینکه بازدارندگی بر روی رشد داشته باشند (شکل ۷-۸) .
- ۵- فلوئورواوراسیل از سنتز RNA کل متجاوز از ۷۰ درصد جلوگیری می‌کند ، بدون این که اثری بر روی قطعات هیپوکوتیل در حال رشد داشته باشد (شکل ۷-۹).



شکل ۷ ـ ۸ بازدارندگی رشد و سنتز RNA القا شده توسط اکسین در قطعات هیپوکوتیل سویا به وسیلهٔ آکتینومایسین D. غلظتهای پایین آکتینومایسین D موجب بازدارندگی سنتز RNA تا حدود ۳۰٪ می‌شود، بدون آنکه بر رشد تأثیری داشته باشد.

ستقیم برای حمایت از سنتز پروتئین و بزرگ شدن یاخته در طول چندین ساعت mRNA
ست.

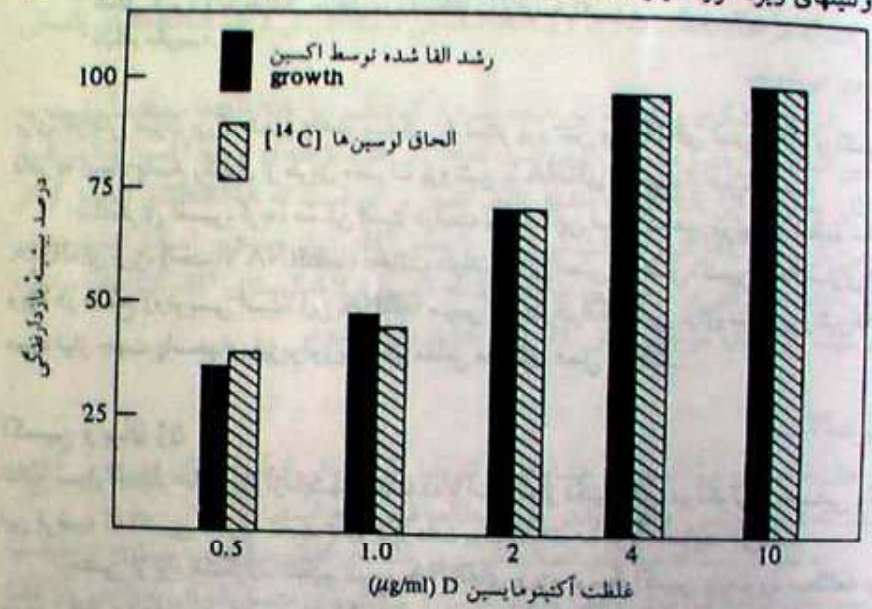


شکل ۷ ـ ۹ بازدارندگی سنتز RNA توسط ۵ ـ فلوئورو اوراسیل و عدم بازدارندگی رشد القا شده توسط اکسین با این ماده.

- این داده‌ها نشان می‌دهند که RNA مورد نیاز به صورت فوری یا مستقیم بر حمایت از سنتز پروتئین و بزرگ شدن یاخته در طول چندین ساعت، mRNAمی‌باشد (شکل ۷ – ۱۰) .

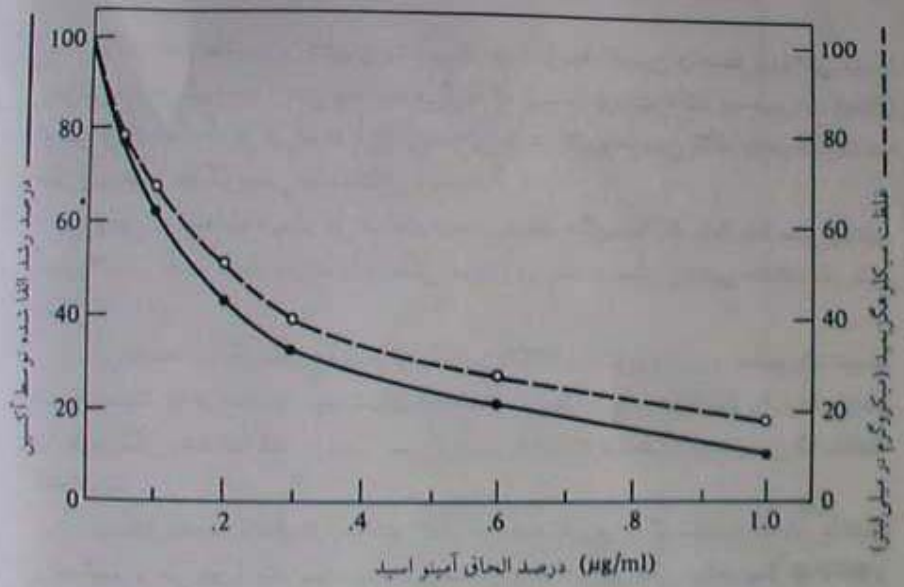
وقتی که قطعات هیپوکوتیل در حال رشد با سیکلوهگزیمید ، یک بازدارندهٔ سنتز پروتئین ستوپلاسمی، تیمار شوند ، بازدارندگی موازی در رشد و سنتز پروتئین مشاهده می‌شود (شکل ۷ – ۱۱) .

بریده شده در طی دورهٔ چند [illegible] پروتئین و
پروتئینهای ویژه مورد نیاز است. مجموعهٔ مشاهده‌ها نشان می‌دهد که توانایی اکسین



شکل ۷ ـ ۱۰ بازدارندگی رشد القا شده توسط اکسین و سنتز پروتئین در قطعات هیپوکوتیل سویا توسط آکتینومایسین D

1. cycloheximide



شکل ۷ ـ ۱۱ بازدارندگی موازی در رشد القا شده توسط اکسین و سنتز پروتئین توسط سیکلوهگزیمید.

- ساده‌ترین تفسیر، گر چه نه ضرورتاً درست این است که هورمون‌ها در تنظیم سنتز RNA های ویژه ، احتمالاً mRNA ها دخالت دارند .

اکسین و بیان ژن

- اکسین قادر به تحت تاثیر قرار دادن بیان ژن می‌باشد .
- والکر و همکاران (۱۹۸۵) در دانشگاه جورجیا اثرات سیتوکینین ، فوزیکوکسین و اتیلن را بر روی تغییرات تحریک شده توسط اکسین را در بیان ژن طی افزایش طول یاخته‌ای با اکسین در هیپوکوتیل سویا با استفاده از CDNA برای دو mRNA پاسخی اکسین تحقیق کردند .
- این محققین به این نتیجه رسیدند که تنظیم این mRNA ها مستقیماَ وابسته به اکسین است .

گیرندهٔ اکسین

- گیرندهٔ اکسین در غشاهای کولئوپتیل ذرت یکی از گیرنده‌های هورمونی گیاهی در حال حاضر است .
- پروتئین‌های متصل شونده براحتی از غشاء حل شده و قابل خالص سازی هستند . مشخص شده است که این پروتئین متشکل از دو دیمر یکسان گلوکوزیله بوده و دارای وزن مولکولی ۲۲ کیلو دالتون (K Da) است .

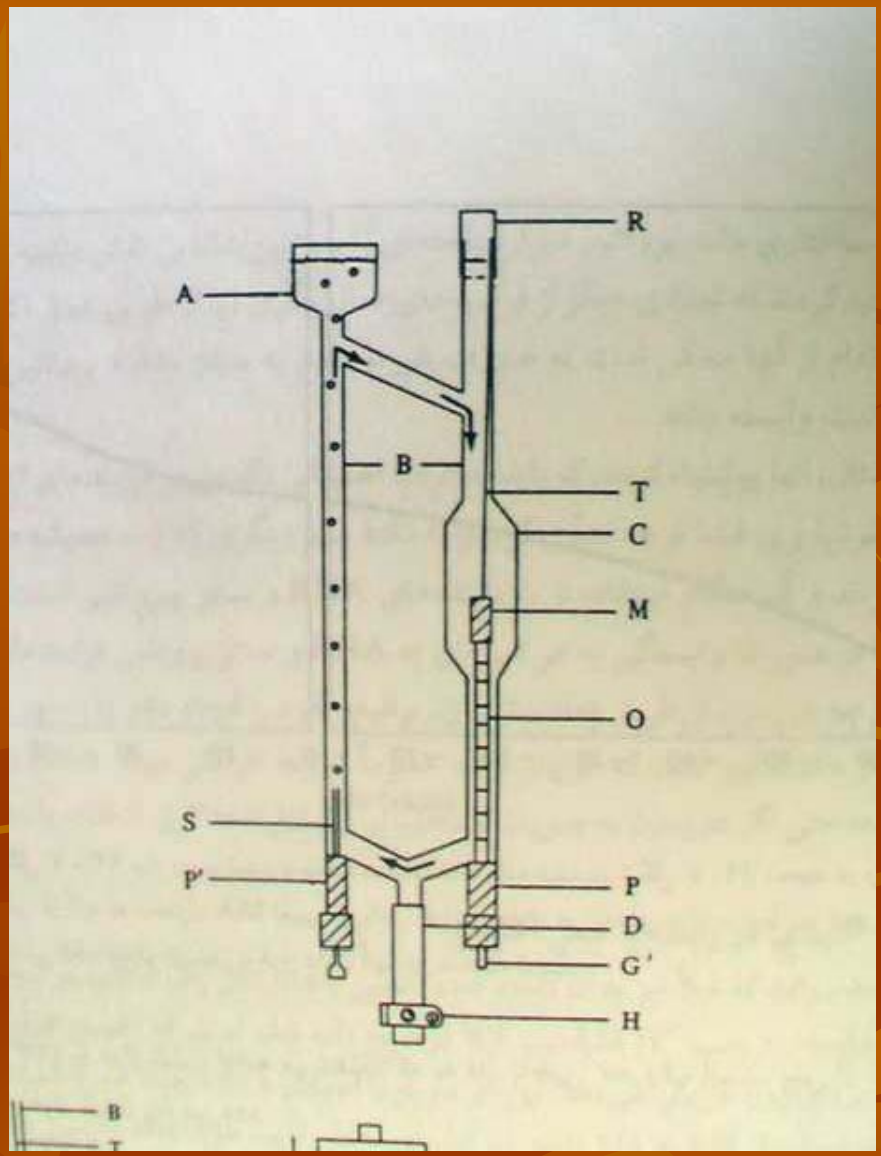
- یک گروه از پژوهشگران هلند نیز گزارشی را مبنی بر وجود یک پروتئین سیتوپلاسمی / هسته‌ای که قادر به اتصال به اکسین با تمایل زیاد است ارائه کردند ، آنها این پروتئین را به عنوان گیرندهٔ اکسین در نظر گرفتند .

واکنشهای سریع به اکسین

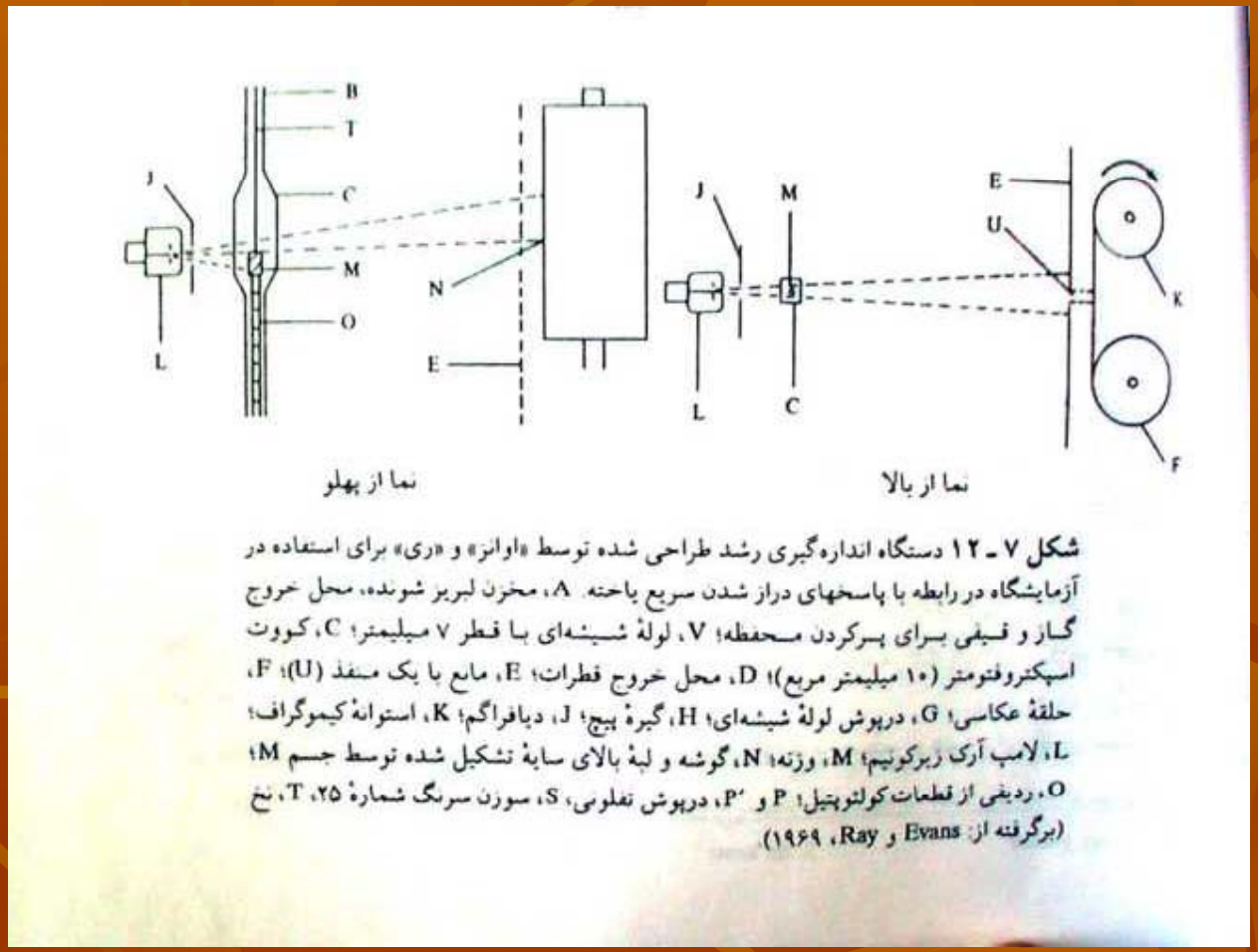
- بعضی از پاسخهای بافتها به اکسین آنقدر سریع هستند که مانع از هر گونه وابستگی به اثر اکسین به روی فعالیت ژن می‌گردد .

- مثالهایی از پاسخهای بسیار سریع به اکسین شامل موارد زیر هستند :
- افزایش طول قطعات کولئوپتیل و قطعات ساقه که کمتر از ۱۵ دقیقه .
- جریان پروتوپلاسمی که در دو دقیقه یا کمتر به IAA پاسخ می‌دهد .
- افزایش در میزان تنفس که اغلب حدوداً ۳۰ دقیقه بعد از اضافه نمودن اکسین رخ می‌دهد .

- رونویسی به تنهایی نیازمند ۲ تا ۱۰ دقیقه است و ترجمه که مونتاژ پلی‌پپتیدهای در روی ریبوزومهاست نیازمند ۵/۱ تا ۵ دقیقه اضافی است .
- ایوانس و ری دستگاهی طراحی کردند که با آن افزایش طول یکسری از قطعات ساقه یا کولئوپتیل در دوره‌های کوتاه زمان قابل اندازه‌گیری است (شکل ۷- ۱۲ الف و ب و شکل ۷-۱۳).

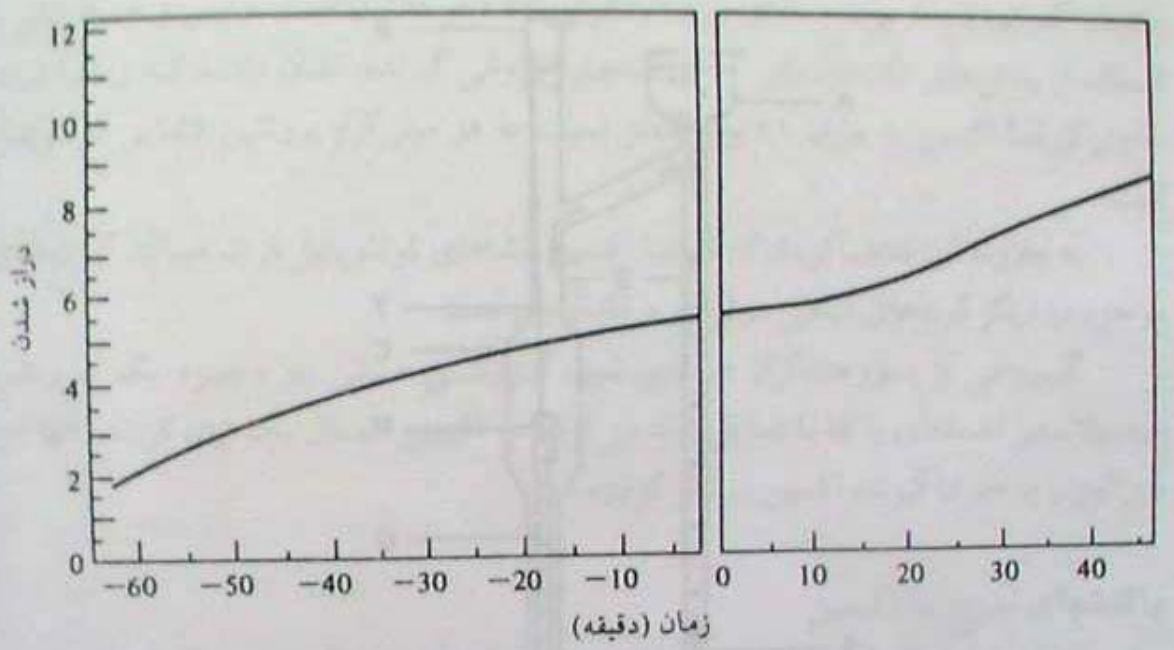


شکل ۷-۱۲- الف



شکل ۷ ـ ۱۲ دستگاه اندازه‌گیری رشد طراحی شده توسط «اوانز» و «ری» برای استفاده در آزمایشگاه در رابطه با پاسخهای دراز شدن سریع یاخته. A، مخزن لبریز شونده، محل خروج گاز و قیفی برای پرکردن محفظه؛ V، لولهٔ شیشه‌ای با قطر ۷ میلیمتر؛ C، کووت اسپکتروفتومتر (۱۰ میلیمتر مربع)؛ D، محل خروج قطرات؛ E، مایع با یک منفذ (U)؛ F، حلقهٔ عکاسی؛ G، درپوش لولهٔ شیشه‌ای؛ H، گیرهٔ پیچ؛ J، دیافراگم؛ K، استوانهٔ کیموگراف؛ L، لامپ آرک زیرکونیم؛ M، وزنه؛ N، گوشه و لبهٔ بالای سایهٔ تشکیل شده توسط جسم M؛ O، ردیفی از قطعات کولئوپتیل؛ P و P′، درپوش نفلونی، S، سوزن سرنگ شمارهٔ ۲۵، T، نخ (برگرفته از: Evans و Ray، ۱۹۶۹)

شکل ۷-۱۲- ب



شکل ۷ ـ ۱۳ نوار رسم شده توسط دستگاه نشان داده شده در شکل ۷ ـ ۱۲. محیط در زمان صفر، از آب به محلول IAA تغییر می‌یابد. افزایش طول در ابتدای نوار مربوط به تحریک تماسی قطعات کولئوپتیل با قرار دادن آنها در دستگاه است.

نظریه رشد اسیدی در رابطه با عمل اکسین

- در تئوری اسید – رشد که قبلاَ نیز اشاره شد اکسین باعث آغاز یک مکانیسم اسیدی شدن می‌گردد که وابسته به یک پمپ غشاء است .

- خروج پروتئین چند نتیجه مناسب برای نرمی دیواره دارد :
- بعضی از پیوندهای حساس به اسید بین اکس‌تانسین ، همی‌سلولزها و ترکیبات پکتیکی و سلولز می‌شکنند .
- کلسیم که بین آنها زنجیرهای اورونیک ترکیبات پکتیکی را متصل می‌کند جابجا می‌شود .

- خروج پروتئینها موجب ورود یونهای می‌شود که فشار اسمزی واکوئلی را افزایش می‌دهد ، که در نتیجه باعث ورود آب و افزایش تورژسانس می‌شود .
- اسیدی شدن دیواره متعاقب فعال شدن بعضی از هیدرولازها می‌شود ، که به سلولز (که از بتا گلوکز تشکیل شده) حمله می‌کند .

پایان فصل هفتم

فصل هشتم
ژیبرلین‌ها

منبع: فیزیولوژی گیاهی ۳
تألیف: دکتر مه لقا قربانلی
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
۱۳۸۵

پیشگفتار

- ژیبرلین‌ها هورمونهایی طبیعی با اثراتی گوناگون هستند که در فرایندهای ریخت‌زایشی اساسی مانند پیدایش میانگره ها و تشکیل گل نقش دارند.

هدف آموزشی کلی

- هدف آموزشی کلی این گفتار « آشنایی با ژیبرلین‌ها و اثرات فیزیولوژیکی آنهاست»

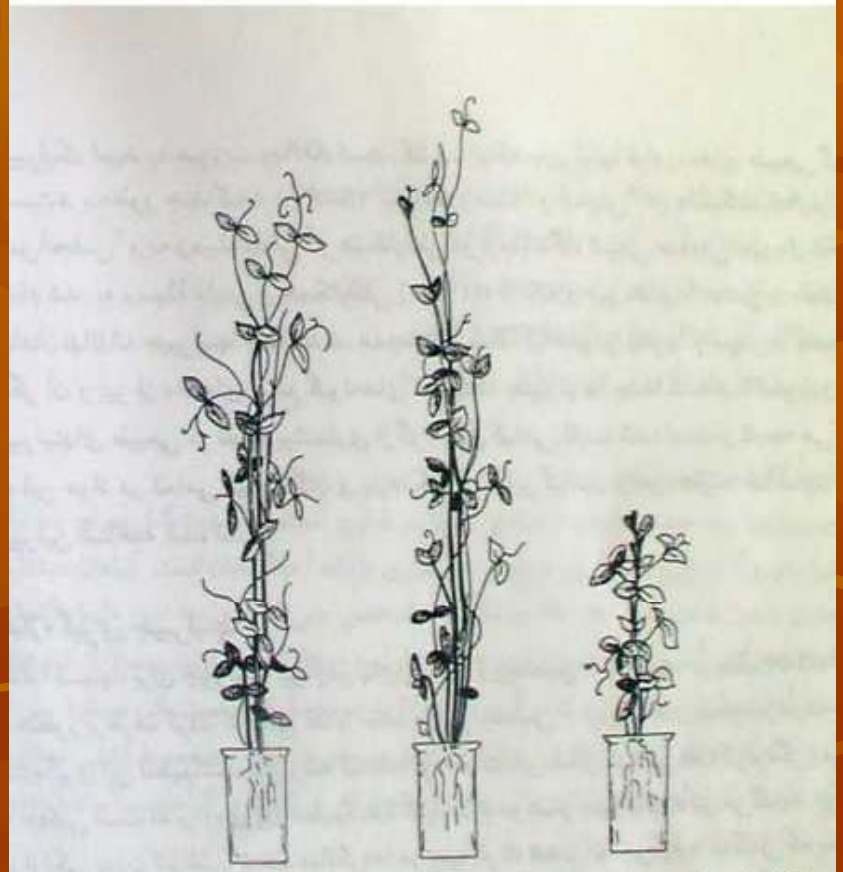
تاریخچه کشف ژیبرلین‌ها

- نام ژیبرلین‌ها به علت کشف تصادفی آنها در ژاپن در قارچی آسکوسیت انگل برنج به نام ژیبرلافوزیکوروژآ می‌باشد . این قارچ مسئول بیماری باکانه است .
- یابوتا در سال ۱۹۳۵ به عامل فعال این قارچ نام ژیبرلین را داد .

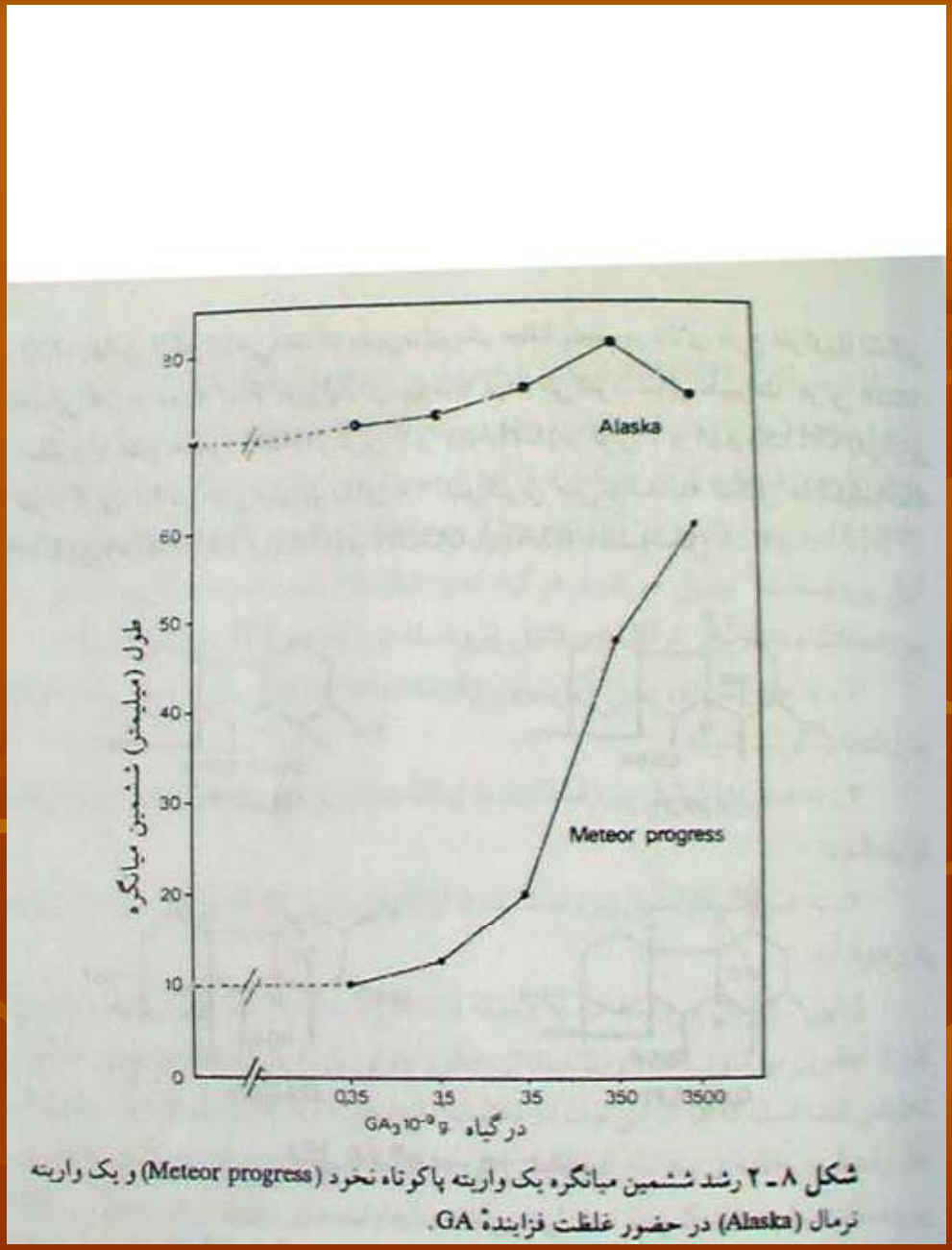
- در سال ۱۹۵۵ استودولا و همکاران از بخش کشاورزی U.S خالص سازی ژیبرلین‌ها ، از تصفیه‌های قارچی بعهده گرفتند .
- تعداد جیبرلین‌های شناخته شده اکنون متجاوز از ۷۶ عدد است .

اندازه‌گیری جیبرلین‌ها

- مانند اکسین‌ها ، برای جیبرلین‌ها نیز آزمونهای زیستی مخصوص تعیین شده است .
- (شکل ۸-۱ و ۸-۲)



شکل ۸ ـ ۱ اثر جیبرلیک اسید بر رشد نخود پاکوتاه (واریتهٔ Meteor). در سمت چپ، نژاد با اندازهٔ طبیعی؛ در سمت راست، نژاد پاکوتاه، در وسط نژاد پاکوتاه تیمار شده با GA_3 (۲ر۱۰ میکروگرم بر روی نخستین برگ) (برگرفته از: Baron در Champagnat و همکاران، ۱۹۶۹).

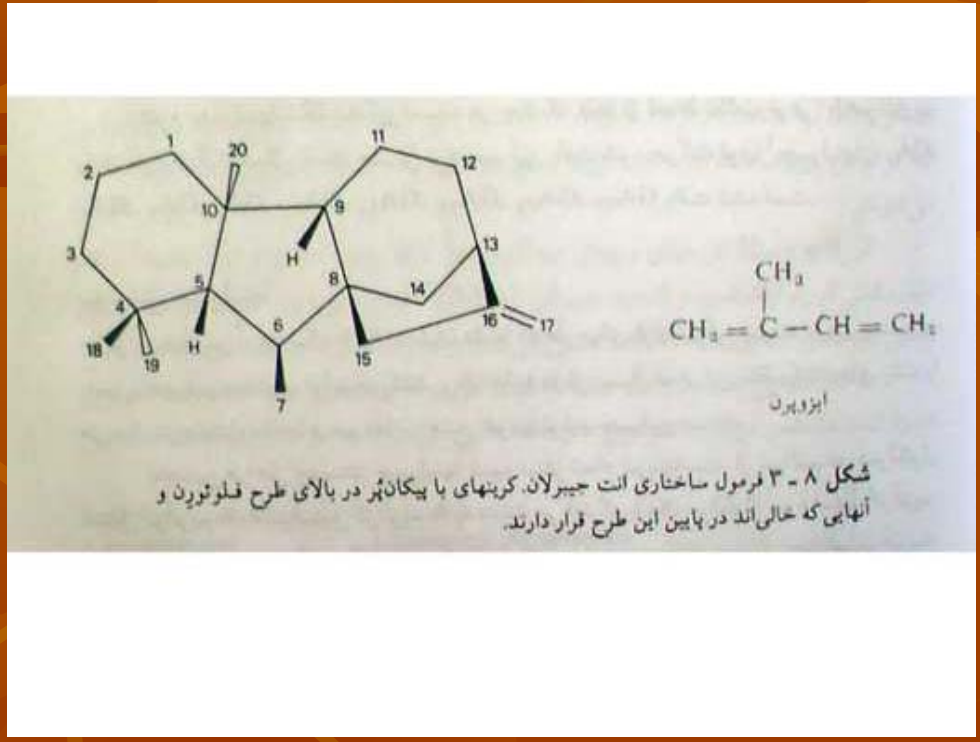


شکل ۸ـ ۲ رشد ششمین میانگره یک واریته پاکوتاه نخود (Meteor progress) و یک واریته نرمال (Alaska) در حضور غلظت فزایندهٔ GA.

سایر آزمونهای زیستی

- سایر آزمونهای زیستی بر روی اثرات دیگر فیزیولوژیکی جیبرلین‌ها انجام می گیرد.
- وقتی از اسید جیبرلیک یا جیبرلین نام برده می‌شود ، مقصود همان جیبرلیک اسید است .

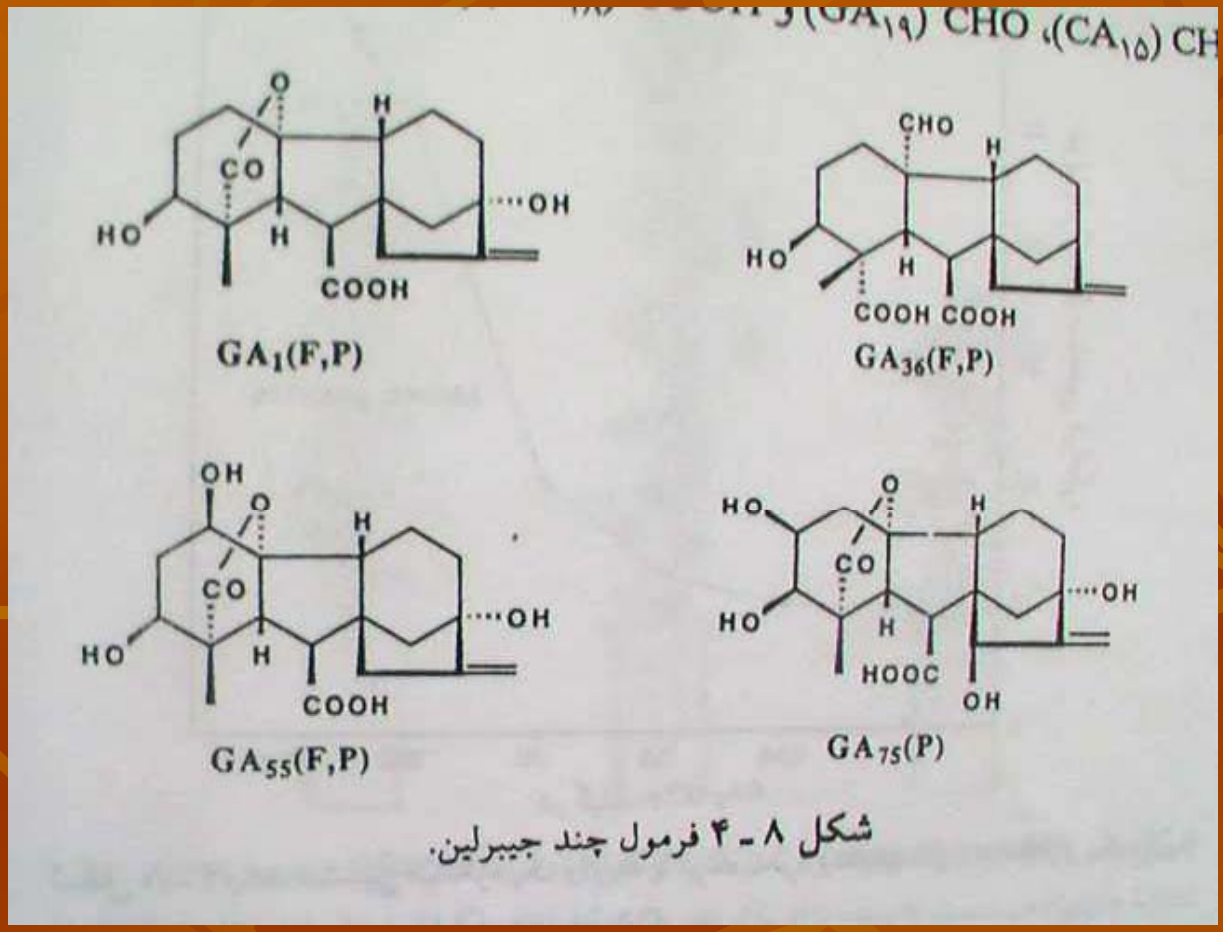
خصوصیات شیمیایی جیبرلین‌ها



شکل ۸ ـ ۳ فرمول ساختاری انت جیبرلان. کربنهای با پیکان‌پُر در بالای طرح فنانترین و آنهایی که خالی‌اند در پایین این طرح قرار دارند.

- جیبرلین‌ها در ۱۹۶۵ به وسیله پالگ به عنوان ترکیباتی با اسکلت‌انت جیبرلان شناخته شدند (شکل ۸–۳)

- جيبرلين‌ها به طور طبيعي در سه حالت يا شكل شيميايي وجود دارد كه دو نوع آنها از نظر شيميايي مشخص شده است و سومي به طور فرضي معلوم گشته است كه عبارتند از :
- (1) جيبرلين‌هاي آزاد
- (2) جيبرلين‌هاي پيوسته
- (3) جيبرلين‌هاي محلول در آب يا باند جيبرلين‌ها.
- (شكل 8-4)



شکل ۸ ـ ۴ فرمول چند جیبرلین.

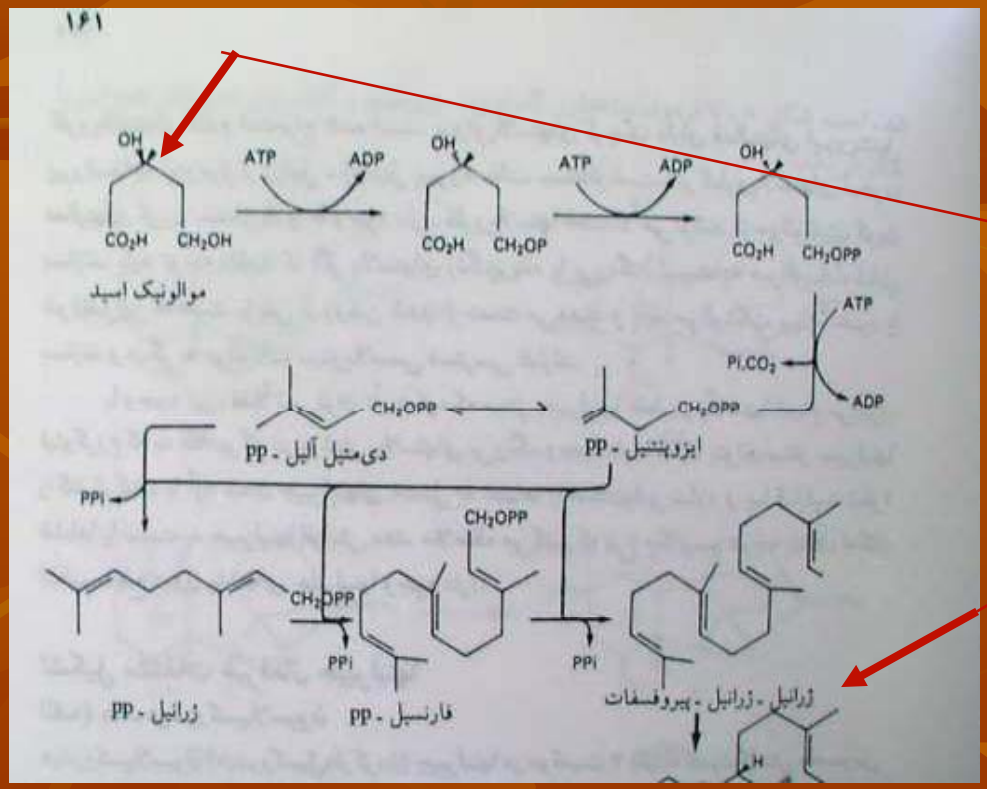
- تنوع جیبرلین‌ها شگفت‌انگیز است هر چند که فقط از لحاظ نکات فرعی با هم تفاوت دارند.
- در یک گیاه ممکن است چندین جیبرلین یافت شود . در گیاه لوبیا جیبرلین‌های یافت شده است .

بیوسنتز جیبرلین‌ها

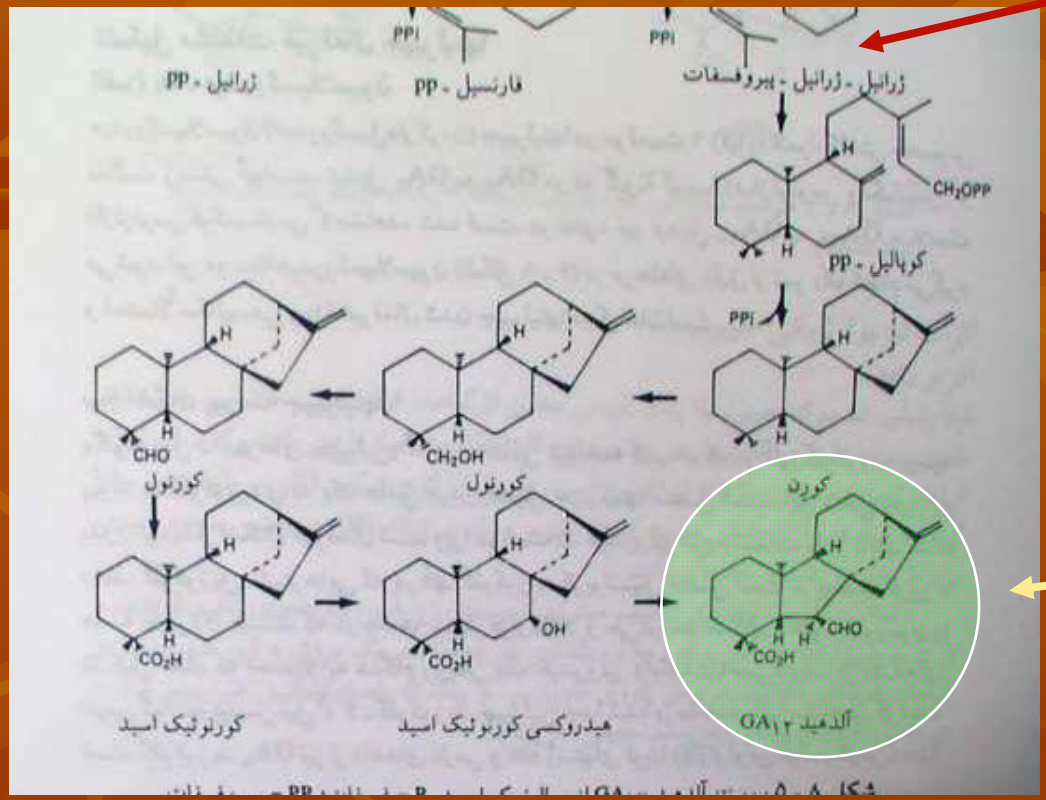
- اولین مراحل بیوسنتز جیبرلین‌ها شبیه سنتز تمام ترپن‌هاست .
- از تراکم دو مولکول استیل کوانزیم A ، استو استیل‌کوانزیم A به دست می‌آید که با یک مولکول سوم استیل کوانزیم A ، بتامتیل هیدروکسی گلوتاریل – کوانزیم A را تولید می‌کند .
- بعد از احیا شدن، اسیدی با ٦ اتم کربن به نام اسید موالونیک به دست می‌آید که به وسیله ATP۲ به صورت پیروفسفات تبدیل می‌شود.
- سپس موالونیل پیروفسفات به صورت ایزوپنتینیل پیروفسفات (IPP) یا ایزوپرن فعال درمی‌آید .

- آنزیم ژرانیل – ژرانیل پیروفسفات سنتتاز می‌تواند ایزوپنتینیل پیروفسفات را به صورتهای زیر متراکم کند :
- منو ترپنی به نام ژرانیل – پیروفسفات تولید شود ،
- سزکوئی ترپنی به نام فارنسیل پیروفسفات تولید شود ،
- دی ترپنی به نام ژرانیل – ژرانیل پیروفسفات به وجود آید.

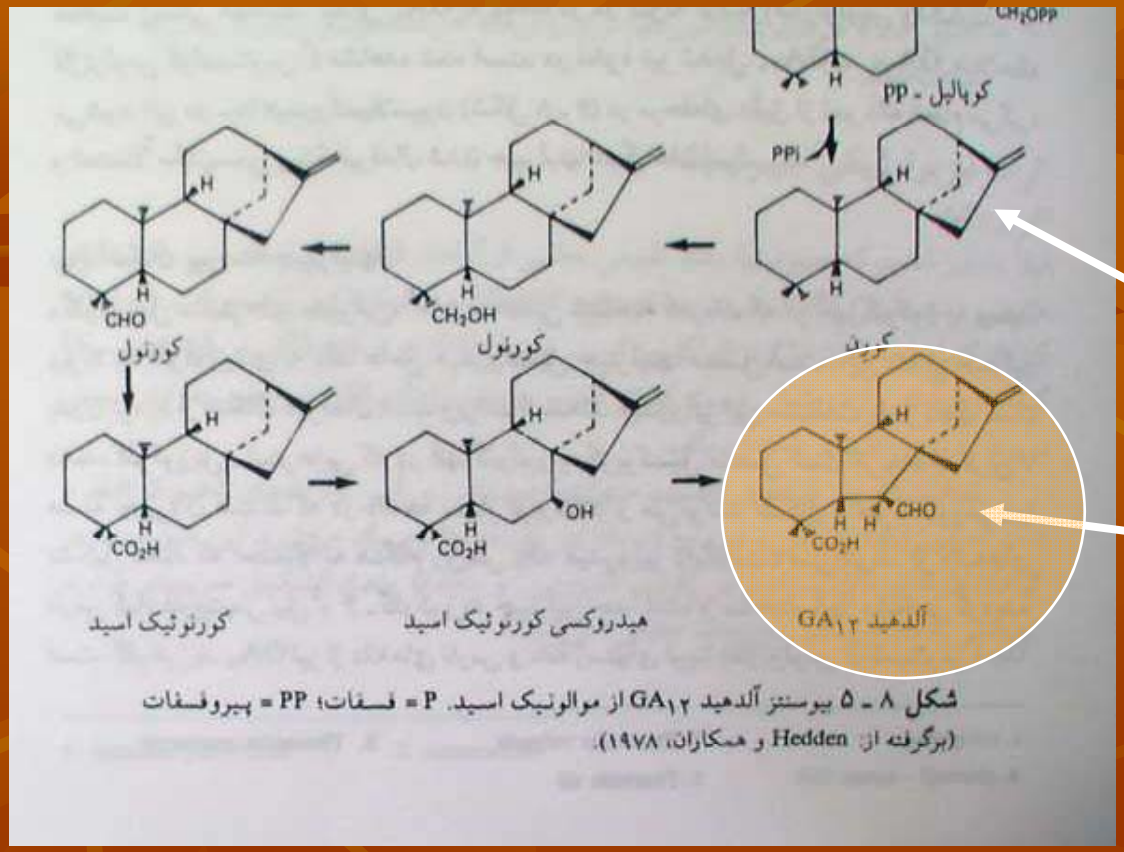
- ژرانیل – ژرانیل پیروفسفات به وسیله انت کورن سنتتاز طی دو مرحله به صورت انت کورن حلقوی می‌شود.
- مجموعه این واکنشها منجر به تبدیل موالونیک اسید به آلدئید می‌شود که در شکل ۸–۵ نشان داده شده است .



- شکل ۸-۵ الف:
- تبدیل موالونیک اسید به
- ژرانیل-ژرانیل پیروفسفات



- شکل ۸-۵ ب:
- تبدیل ژرانیل-ژرانیل پیروفسفات به کورن حلقوی



شکل ۸ ـ ۵ بیوسنتز آلدهید GA_{12} از موالونیک اسید. P = فسفات؛ PP = پیروفسفات
(برگرفته از: Hedden و همکاران، ۱۹۷۸).

- شکل ۸-۵ ج:
- تبدیل کورن حلقوی
- به جیبرلیک اسید

انتقال جیبرلین‌ها

- انتقال جیبرلین به طور غیر قطبی توسط آبکش و چوب صورت می‌گیرد . در نخود و جیبرلین‌های به کار برده شده به سرعت ۵ سانتیمتر در ساعت حرکت می‌کنند.

تنظیم سطح جیبرلین‌های درون یاخته‌ای

- کنترل سنتز جیبرلین‌ها
- مرحلهٔ حلقوی شدن ژرانیل پیرو فسفات و تبدیل آن به کورن

می‌تواند محلی از تنظیم سنتز جیبرلین‌ها را تشکیل دهد. در واقع فعالیت A کورن سنتتاز است که احتمالاً در تحت تاثیر تنظیم قرار می‌گیرد.

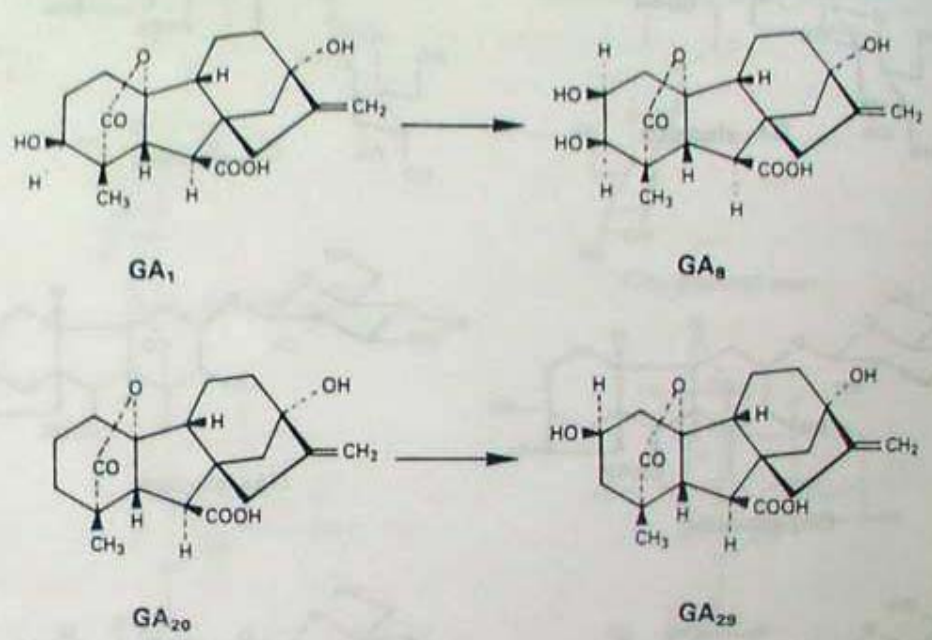
کنترل استقرار درون یاخته‌ای جیبرلین‌ها

- فعلاً نمی‌توان تایید کرد که سنتز جیبرلین‌ها فقط در پلاستها انجام می‌شود .
- فیتوکروم که به مقادیر کم در پوشش پلاستهای بی‌رنگ وجود دارد ، شاید بتواند سنتز جیبرلین‌ها را کنترل کرده یا امکان آزاد شدن جیبرلین‌های متصل به غشا ها را بدهد و یا قابلیت نفوذ غشا ها را نسبت به جیبرلین‌ها بیافزاید.
- نوع مکانیسم هرچه که باشد امکان تنظیم سطح درون یاخته‌ای جیبرلین‌ها وجود دارد .

تشکیل مشتقات غیر فعال جیبرلین‌ها

- تشکیل مشتقات غیر فعال جیبرلین‌ها
- الف) بتا هیدروکسیلاسیون
- هیدروکسیلاسیون جیبرلین‌ها در موقعیت ۲ (β) به همراه کاهش محسوس فعالیت زیستی آنهاست . (شکل ۸-٦)

نشان می‌دهد.

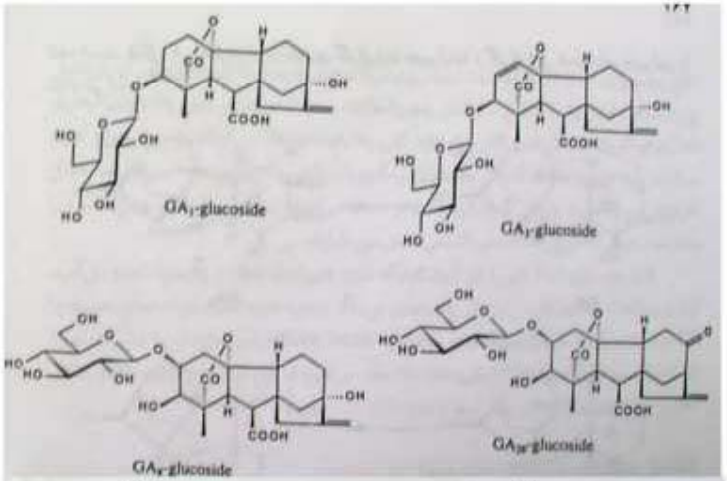


شکل ۸ ـ ۶ غیرفعال شدن جیبرلینها در لوبیا ($GA_1 \rightarrow GA_8$) توسط هیدروکسیلاسیون برگشت‌ناپذیر.

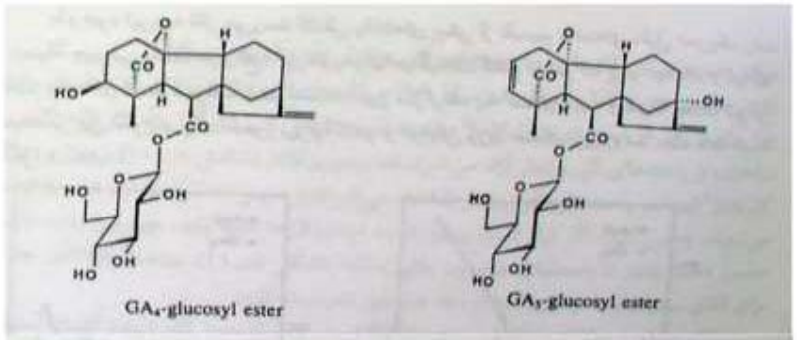
ب) اشکال پیوسته جیبرلین‌ها

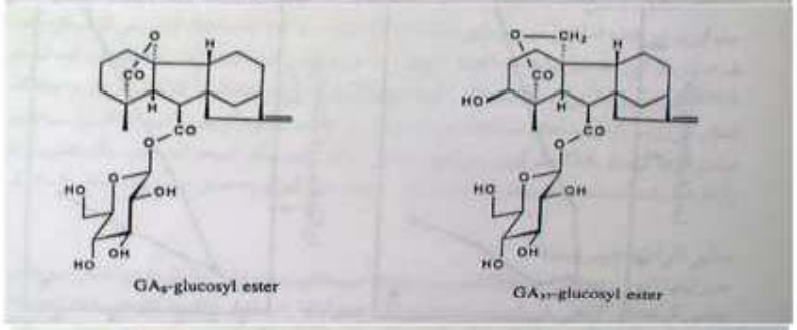
- گلوکزیل – استرهای جیبرلین‌های مختلف شناخته شده است که در آنها گلوکز به وسیله پیوند بتا گلوکزیدی به یک عامل هیدروکسیل جیبرلین‌ها متصل است .این شکل جیبرلین بدون تردید از اشکال غیر فعال است .

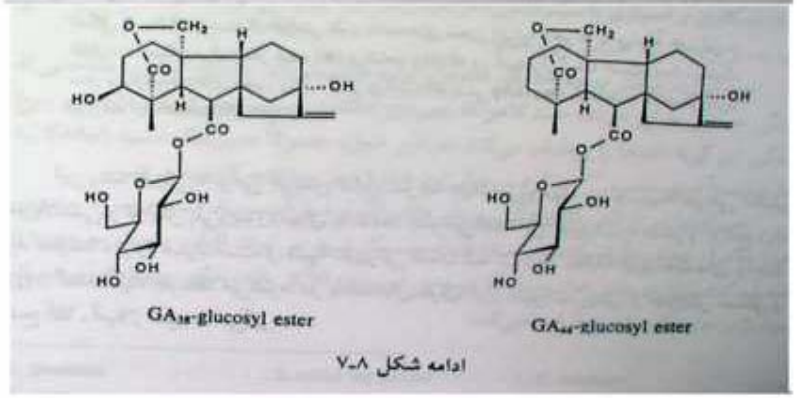
- گلوکزیل استرهایی که در آنها گلوکز به کربوکسیل متصل است می‌توانند اشکال ذخیره هورمون را تشکیل دهند که احتمالاً به هنگام رویش دانه هیدرولیز می‌شوند . شکل ۸–۷ فرمول ساختاری گلوکزید جیبرلین‌ها و گلوکزیل استرهای جیبرلین را نشان می‌دهد.



شکل ۸ ـ ۷ فرمول ساختاری گلوکوزید جیبرلین و گلوکوزیل استرهای جیبرلین.


GA4-glucosyl ester
GA5-glucosyl ester

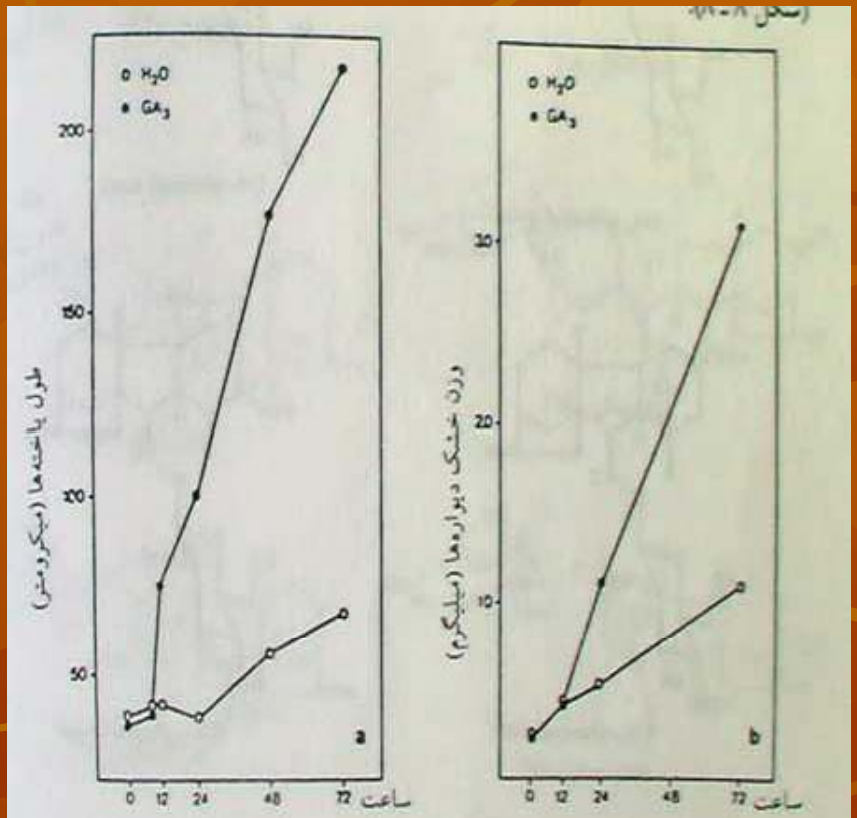

GA6-glucosyl ester
GA11-glucosyl ester


GA38-glucosyl ester
GA44-glucosyl ester

ادامه شکل ۸-۷

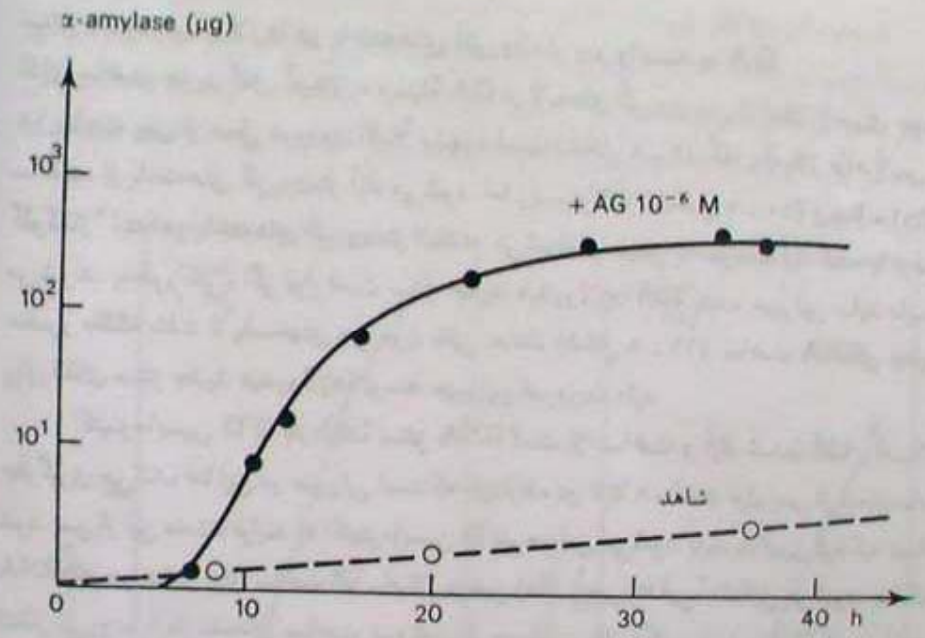
اثرات فیزیولوژیکی جیبرلین‌ها

- اثر بر روی رشد
- قبلاً یادآور شدیم که جیبرلین‌ها رشد طبیعی بعضی از گیاهان کوتاه قد را امکان‌پذیر می‌سازند. همچنین رشد طولی گیاهان طبیعی مانند برنج ، کاهو ، گندم و خیار را تحریک می‌کنند . اثر آنها بر روی گیاهان کامل به مراتب موثرتر از اکسین است . جیبرلین‌ها اثری شگفت‌انگیز بر روی بلند شدن ساقه گیاهان طوقی دارند . اثر آنها بر روی رشد لااقل در بعضی موارد قسمتی مربوط به یک نوع تقسیم یاخته‌ای باشد .
- (شکل ۸–۸)



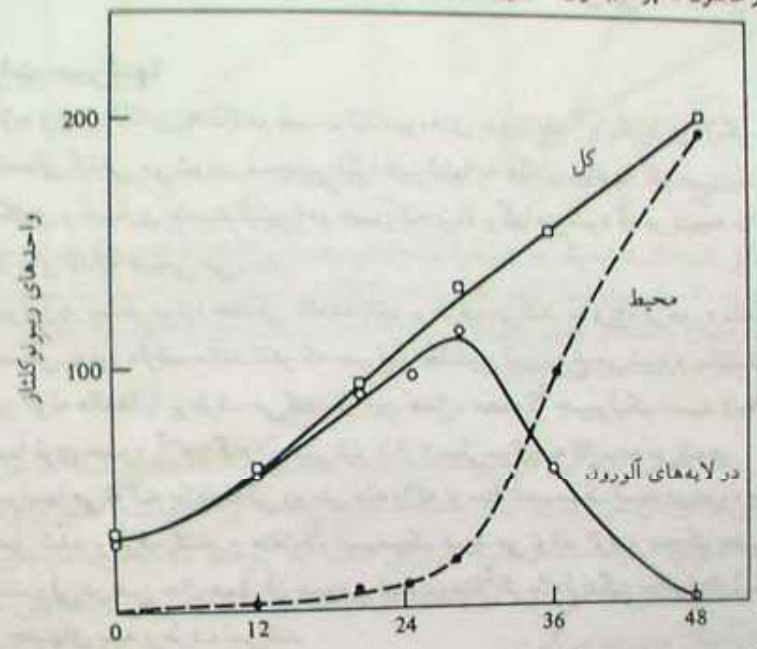
شکل ۸ـ۸ الف) سینتیک افزایش طول یاخته‌های محور زیرلپهٔ کاهو که به وسیلهٔ جیبرلین به غلظت ۱۰ میکرومول تیمار شده (●) و شاهد (O) که در آب قرار گرفته است. ب) سینتیک ستز دیوارهٔ یاخته‌های محور زیرلپهٔ کاهو در آب (O) یا در GA_3 (●) به غلظت ۱۰ میکرومول (برگرفته از Srivastava، ۱۹۷۵).

- سنتز جدید هیدرولازها در یاخته‌های آلورون‌جو وابسته به GA
- القای ساخت جدید آلفاآمیلاز به وسیله GA در لایه‌های آلورون پس از زمان تاخیری حدود ۱۸ ساعت پس از عمل هورمون کاملاً مشهود است (شکل ۸-۹)



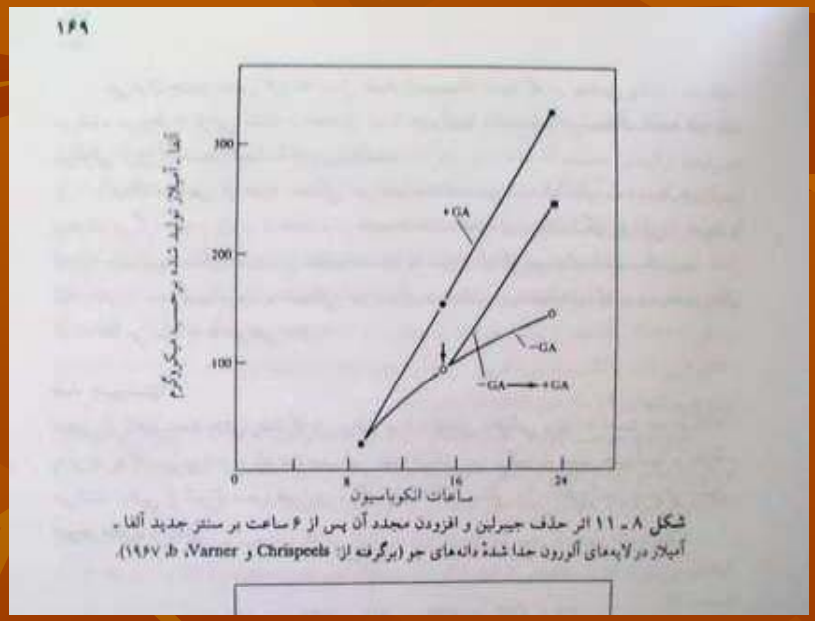
شکل ۸ ـ ۹ اثر جیبرلین بر تولید آلفا ـ آمیلاز به وسیلهٔ آلبومن جو. قرار دادن ۱۰ تیمهٔ آلبومن در محلول تامپونهٔ (بافری) جیبرلیک اسید (برگرفته از: Varner، ۱۹۶۵).

در محلول نامهونهٔ (بافری) جیبرلیک اسید (برگرفته از: Varner، ۱۹۶۵).



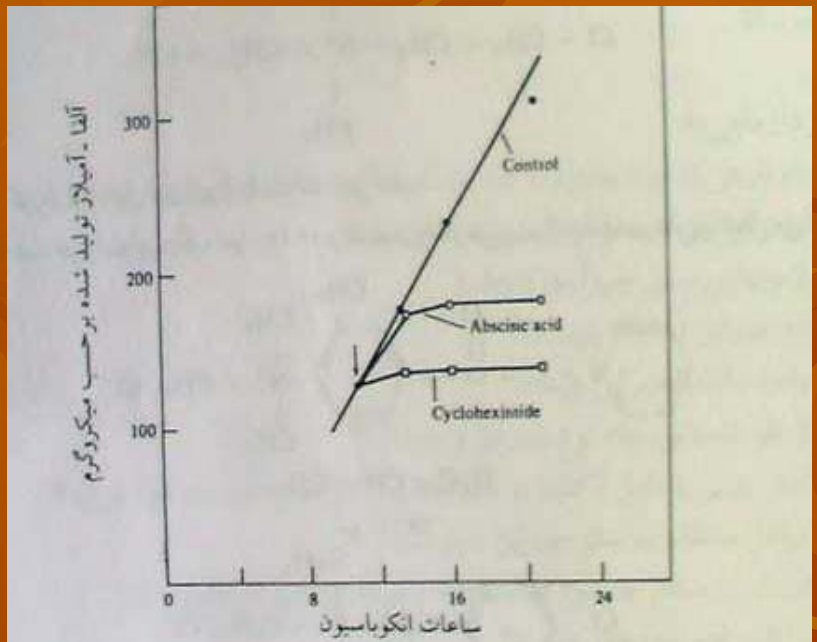
شکل ۸ ـ ۱۰ تولید و آزاد شدن ریبونوکلئاز توسط ۱۰ لایهٔ آلورون که همراه با ۵ نانو مول GA قرار داده شده‌اند (برگرفته از: Chrispeels و Varner، ۱۹۶۷a).

- (شکل ۸-۱۱) ساخت RNA جدید برای القای سنتز جدید هیدرولازها توسط جیبرلین ضرورت دارد.



شکل ۸ ـ ۱۱ اثر حذف جیبرلین و افزودن مجدد آن پس از ۶ ساعت بر سنتز جدید آلفا ـ آمیلاز در لایه‌های آلورون جدا شدهٔ دانه‌های جو (برگرفته از Chrispeels و Varner، b، ۱۹۶۷).

- آکتینومایسین D که بازدارنده سنتز RNA است از ساخت و آزاد شدن آلفاآمیلاز ممانعت می‌کند.
- بازدارنده‌های ساخت پروتئین از جمله سیکلوهگزیمید نیز از القای ساخت هیدرولازها توسط GA ممانعت می‌کنند .
- جالب است که اسید آبسی سیک که یک هورمون بازدارنده رشد است نیز از سنتز القا شده آلفاآمیلاز ممانعت می‌کند . (شکل ۸-۱۲)

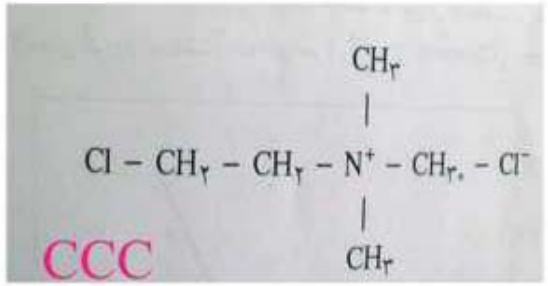


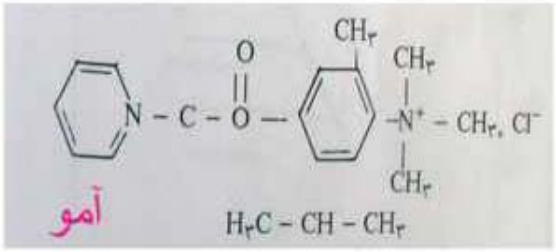
شکل ۸ ـ ۱۲ بازدارندگی سنتز آلفا ـ آمیلاز توسط آبسیزیک اسید و سیکلوهگزیمید. لایه‌های آلورون در ۱ر۰ میکرومول به مدت ۱۱ ساعت قرار داده شده‌اند. در این مدت آبسیزیک اسید (۵ میکرومول) یا سیکلوهگزیمید (۱۰ میکروگرم در میلی‌لیتر) اضافه شده‌اند. آلفا ـ آمیلاز پس از ۵ر۲، ۵ و ۱۰ ساعت بعد اندازه‌گیری شده است (برگرفته از: Chrispeels و Varner، b، ۱۹۶۷).

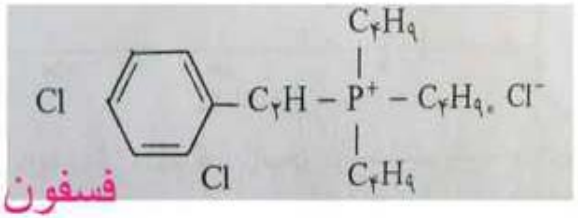
سایر اثرات جیبرلین

- (جیبرلین‌ها بخصوص) موجب تولید میوه‌های بدون دانه یا بکر باری در بعضی گونه‌های گیاهی می‌شود .
- جیبرلین‌در بیشتر موارد خفتگی دانه‌ها را نیز برطرف می‌کند.
- جیبرلین‌ها می‌توانند بازدارندگی رویش دانه را که توسط اسید آبسیسیک در مورد جنین‌های نخود حاصل شده برطرف نماید .
- با کاربرد جیبرلین‌ها ممکن است که این تنظیم کننده‌ها به عنوان آنتاگونیست‌های اسید آبسیسیک عمل کنند.

ضد جیبرلین‌ها (آنتی جیبرلین‌ها)





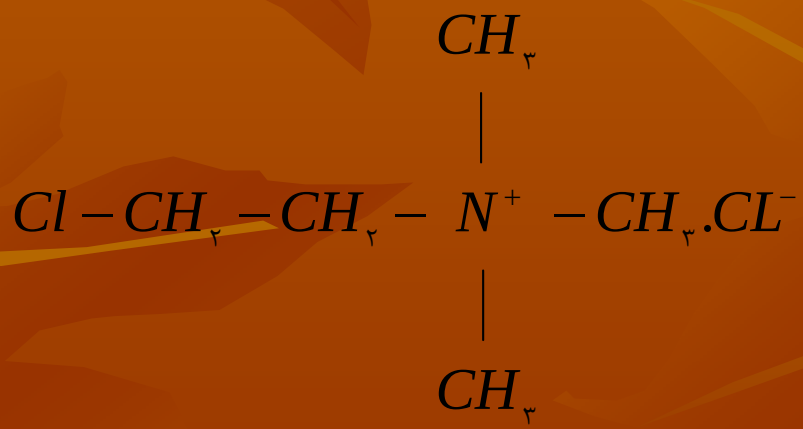


ضد جیبرلین ها

- بعضی از کاهش دهنده‌های رشد به نام آنتی‌جیبرلین معروفند.
- این ترکیبات سنتز جیبرلین‌ها را متوقف می‌کنند.

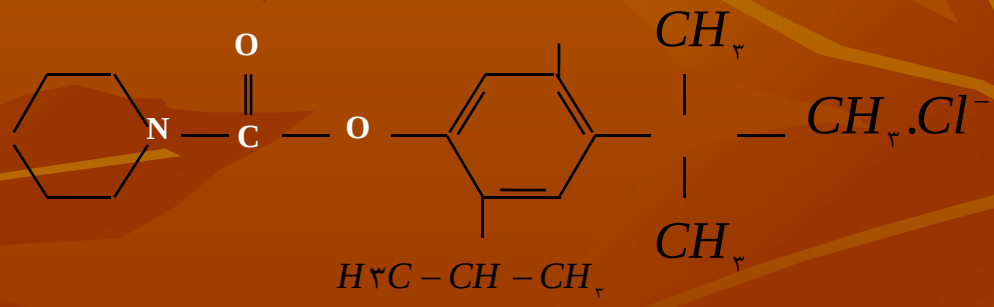
CCC

- یکی از انواع معروف این ترکیبات CCC یعنی « ۲- کلرواتیل – تری متیل – آمونیوم کلرید» است:

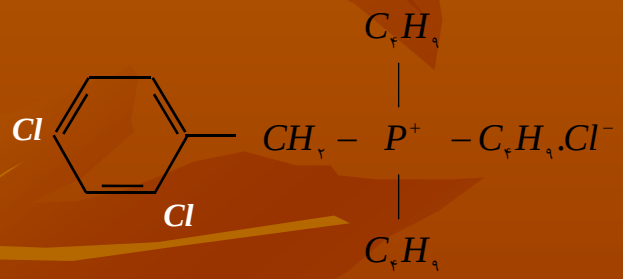


که سنتز کورن از ژرانیل – ژرانیول را متوقف می‌کند .

- از آنتی جیبرلین‌های دیگر آمو ۱۶۱۸ و فسفون را نام می‌بریم که به همین طریق عمل می‌کنند:



آمو ۱۶۱۸



فسفون

بسم الله الرّحمن الرّحیم

فصل نهم
سیتوکینین‌ها و تنظیم کنندگان دیگر

منبع: فیزیولوژی گیاهی 3
تألیف: دکتر مه لقا قربانلی
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
1385

پیشگفتار

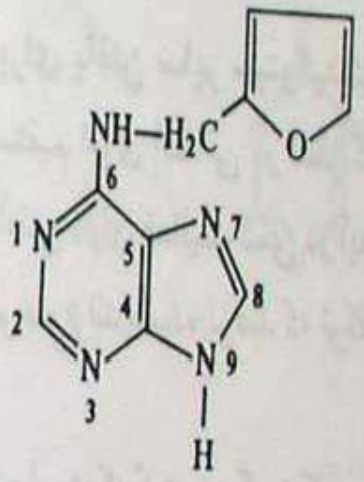
- کشف کینتین در سال ۱۹۶۵ موجب شد که گروه بسیار مهمی از تنظیم‌کنندگان رشد به نام سیتوکینین‌ها ، مورد توجه قرار گیرد .

هدف کلی آموزشی

- هدف کلی آموزشی این گفتار عبارت است از « آشنایی با سیتوکینین‌ها ، اتیلن ، اسید آبسی و پلی‌امینها و بررسی نقشهای این تنظیم کنندگان رشد » .

تاریخچهٔ کشف کینتین

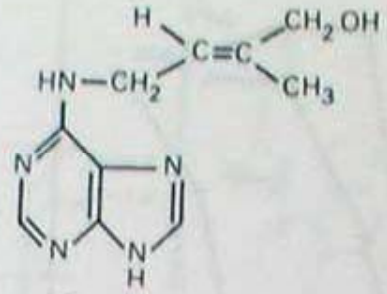
- کشف قطعی سیتوکینین‌ها در ۱۹۵۵ وقتی صورت گرفت که میلر و اسکوگ در دانشگاه ویسکونزین ماده‌ای به نام کپنیتین (شکل ۹–۱) را از یک نمونهٔ اتوکلاو شدهٔ DNA اسپرم شاه ماهی جدا نمودند .



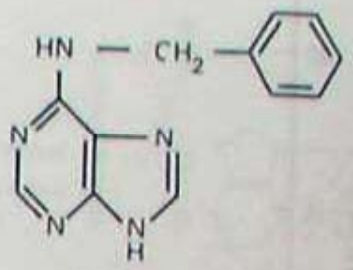
شکل ۹ ـ ۱ ساختار شیمیایی کینتین (۶ ـ فورفوریل آمینوپورین)، نخستین سیتوکینینی که کشف شد.

جداسازی کینتین و جستجو برای یافتن سایر سیتوکینین‌های طبیعی

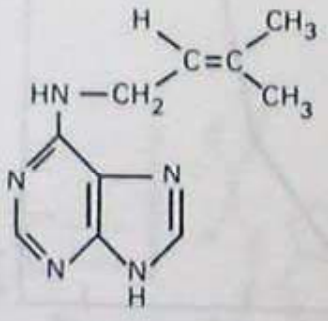
- **امروزه کاملاً مشخص شده است که کینتین یک ترکیب مصنوعی است و در گیاه وجود ندارد .**
- کشف سیتوکینین‌های طبیعی
- اولین جداسازی یک سیتوکینین طبیعی توسط لتام از بخش میوهٔ اوکلند نیوزلند و میلر از دانشگاه ایندیانا در حدود سال ۱۹۶۳ به طور همزمان انجام شد .
- لتام در یک سمپوزیوم اعلام کرد سیتوکینینی طبیعی در شکل متبلور از دانه‌های نارس ذرت جدا کرده است و آنرا زآتین نامید .
- زآتین مانند کیتین، آدنین جانشین شده است (شکل ۹-۲).



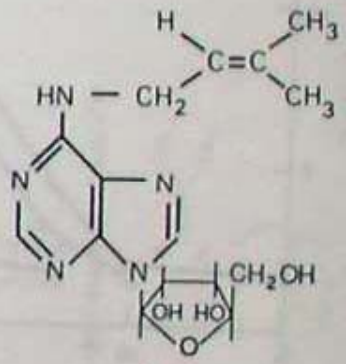
زآتین



بنزیل آدنین



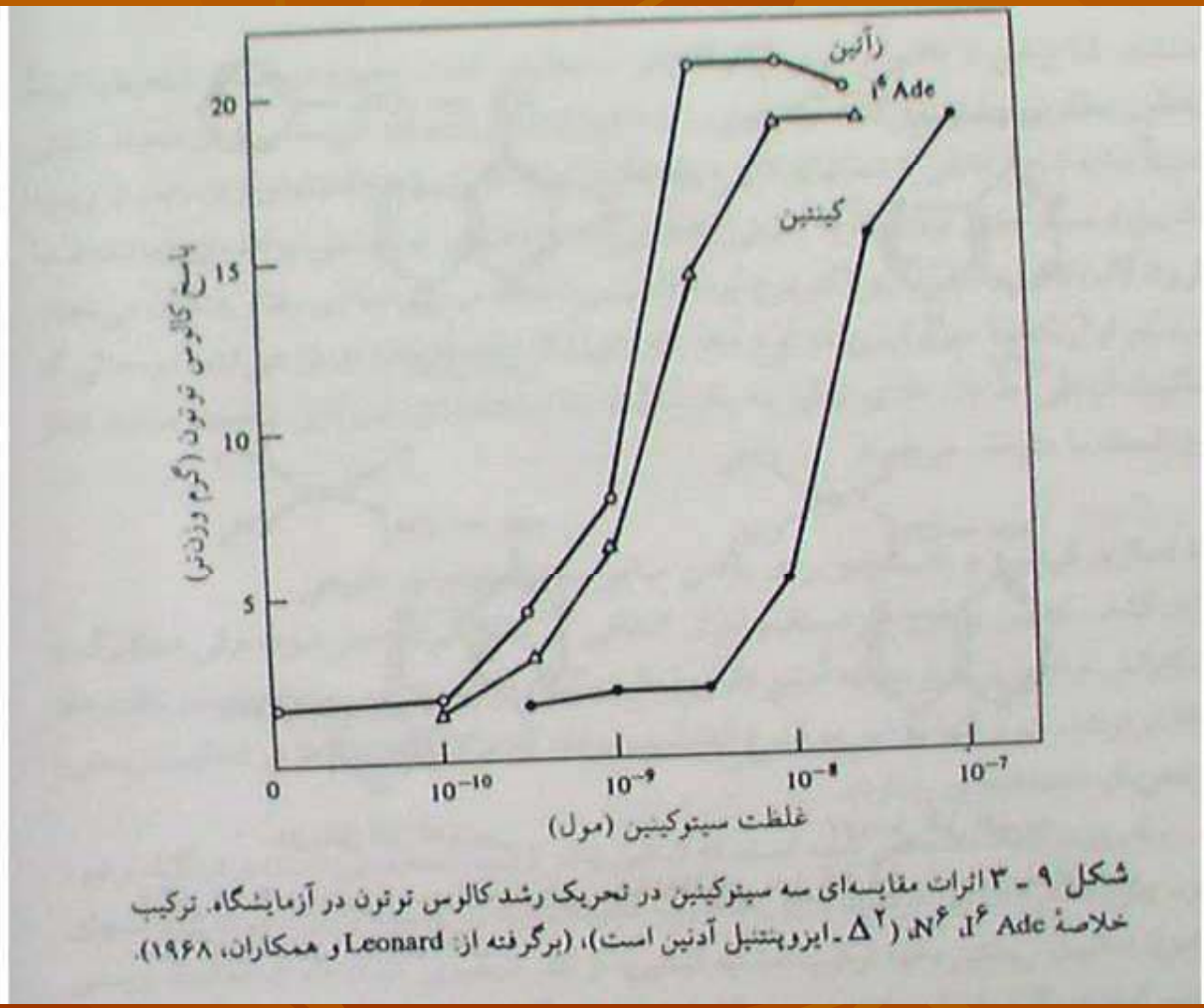
دی‌متیل آلیل آدنین



دی‌متیل آلیل آدنوزین

شکل ۹ ـ ۲ مثالهایی از سیتوکینینها: زآتین، DMAA (دی متیل آلیل آدنین) و ریبوزید آن (دی متیل آلیل آدنوزین) و بنزیل آدنین.

- به نظر می‌رسد زآتین فعالترین و فراوانترین سیتوکینین‌ها باشد.
- فعالیت آن ۱۰ مرتبه بیشتر از کینتین است . (شکل ۹-۳)
- بعد از کشف زآتین ، سیتوکینین‌های متعدد دیگری از منابع مختلف جدا و ساختمان شیمیایی آنها مشخص گردید.

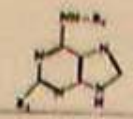


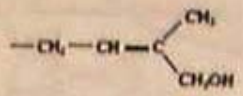
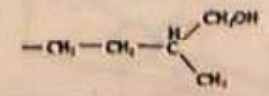
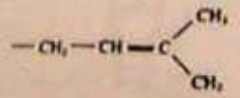
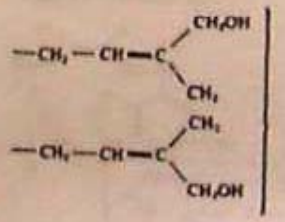
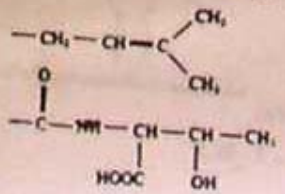
شکل ۹ ـ ۳ اثرات مقایسه‌ای سه سیتوکینین در تحریک رشد کالوس توتون در آزمایشگاه. ترکیب خلاصهٔ Ade i^6، N^6، (Δ^2 ـ ایزوپنتنیل آدنین است)، (برگرفته از Leonard و همکاران، ۱۹۶۸).

- تمام سیتوکینین‌های طبیعی مشتقات ایزوپنتینیل آدنین (دی متیل آلیل آدنین DMAA) می‌باشند . – (– ایزوپنتینل) آدنوزین () در تمام نمونه‌های tRNAجانوران یافت شده است و ریبوزید DMAA است .

- بازهای آزادی که علت این تفاوتها در زنجیر جانبی هستند در جدول ۹-۱ نشان داده شده‌اند .
- سیتوکینین‌ها در جانوران و میکروارگانیسمهای متعددی ، مخصوصاً در tRNAگزارش شده‌اند و در حقیقت ، به احتمال زیاد در تمام موجودات زنده یافت می‌شوند .

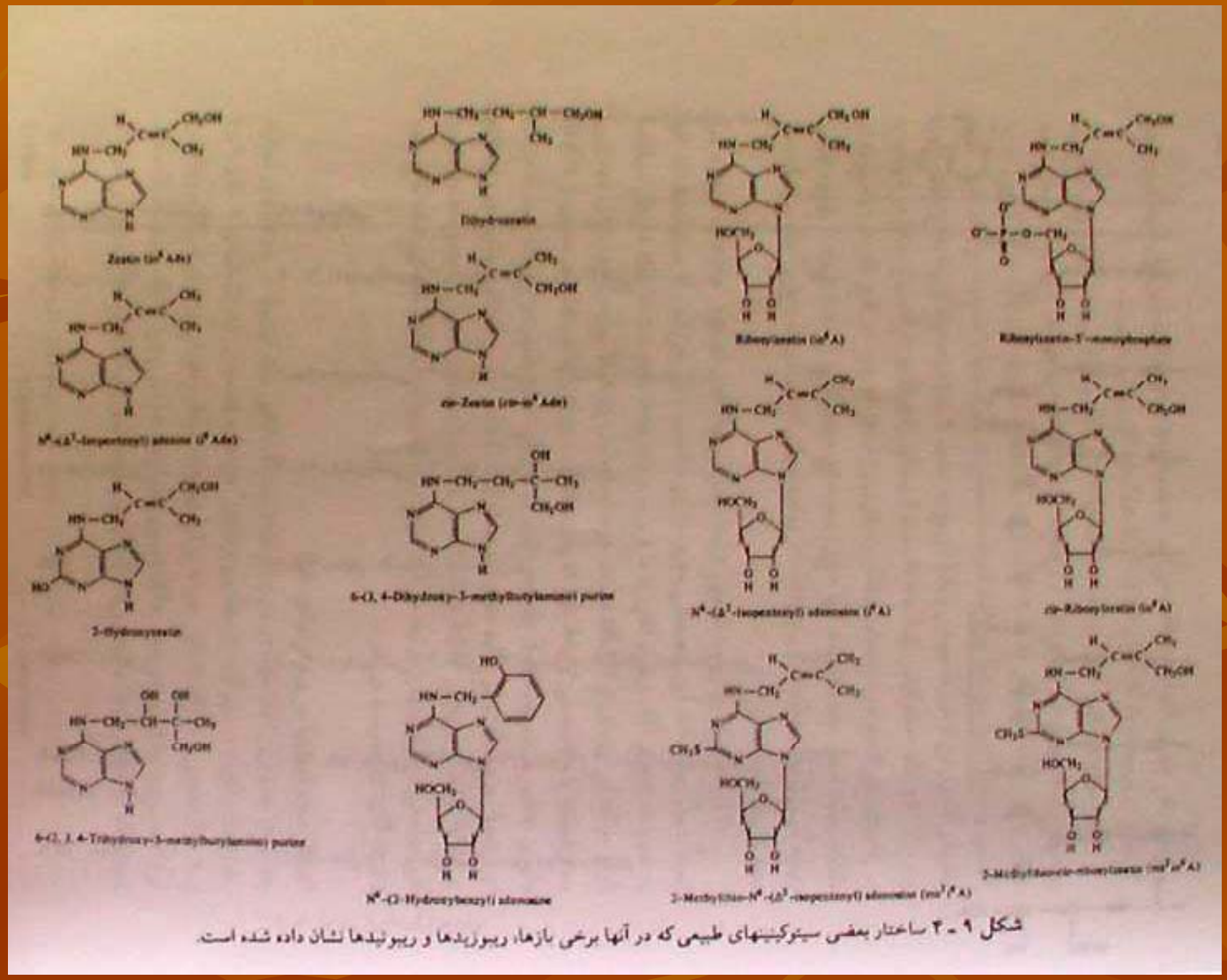
جدول ۹ - ۱ بازهای آزاد سیتوکینینهای طبیعی



R_1	R_2	نام شیمیایی	نام معمولی یا اختصاری
	H	۶-(۴-هیدروکسی-۳-متیل-ترانس-۲-بوتنیل) آمینوپورین	ترانس-زآتین
	H	۶-(۴-هیدروکسی-۳-متیل-سیس-۲ بوتنیل) آمینوپورین	سیس-زآتین
	H	۶-(۴-هیدروکسی-۳-متیل بوتیل) آمینوپورین	دی هیدروزآتین
	H	۶-(۳-متیل-۲-بوتنیل) آمینوپورین	IPA
	CH_3S	۶-(۴-هیدروکسی-۳-متیل-۲-بوتنیل)-۲-متیل تیوآمینوپورین	CH_3S-زآتین
	CHS	۶-(۴-هیدروکسی-۳-متیل-۲-بوتنیل)-۲-متیل تیوآمینوپورین	CH_3S-زآتین (سیس یا ترانس)
		۶-(۳-متیل-۲-بوتنیل)-۲-متیل تیوآمینوپورین	CH_3S-IPA
		۶-(ترتونیل کربامویل) پورین	

بیوسنتز و متابولیسم

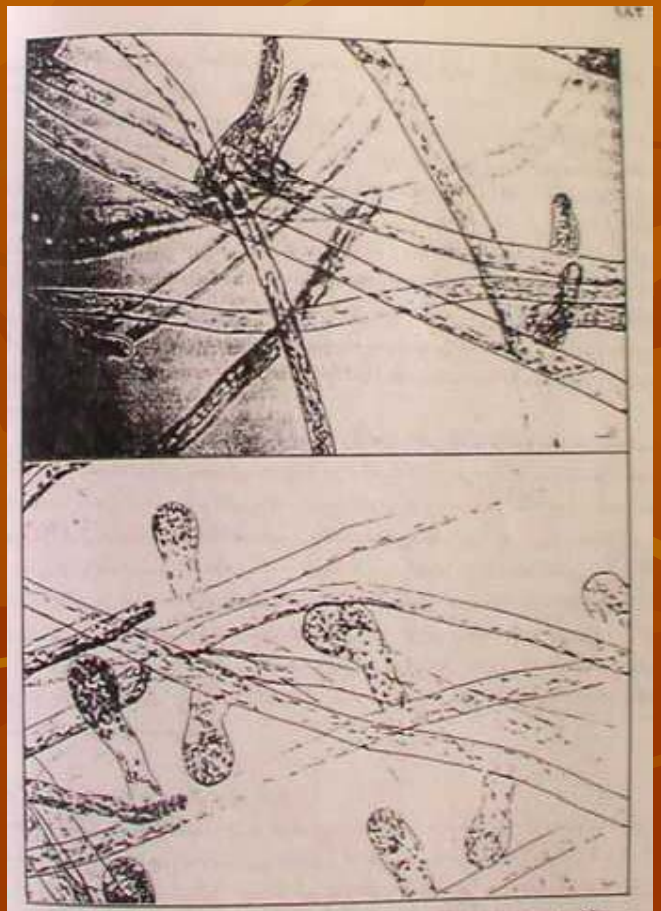
- بیوسنتز سیتوکینین‌ها در گیاهان دانه‌دار عموماً در بافتها و مکانهایی که مریستمی یا هنوز دارای پتانسیل رشد هستند صورت می‌گیرد . از ویژگیهای جالب سیتوکینین‌ها این است که ظاهراً در ریشه‌ها سنتز می‌شوند و به طور راس‌گرا در شاخه‌ها انتقال می‌یابند .
- دانش ما در مورد بیوشیمی تولید سیتوکینین‌ها کاملاً ناقص است .شکل ۹-٤.



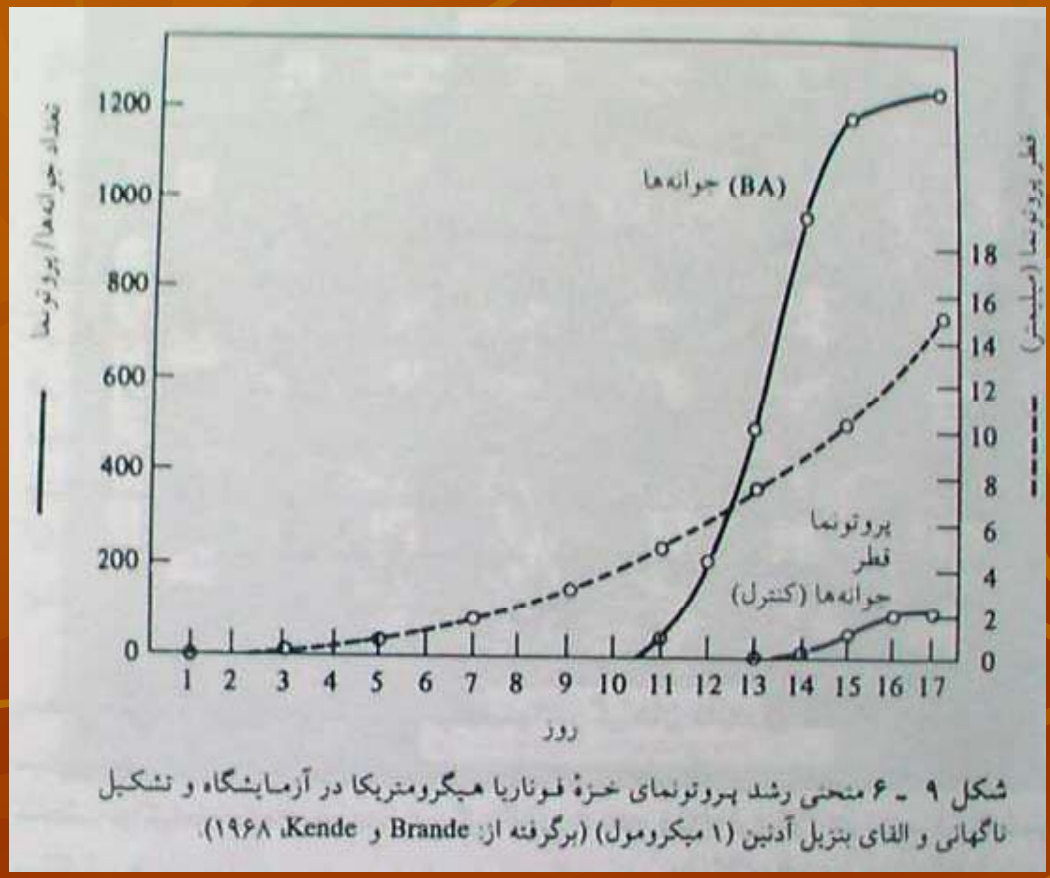
شکل ۹ - ۴ ساختار بعضی سیتوکینینهای طبیعی که در آنها برخی بازها، ریبوزیدها و ریبوتیدها نشان داده شده است.

اثرات سیتوکینین‌ها بر روی پروتونمای خزه

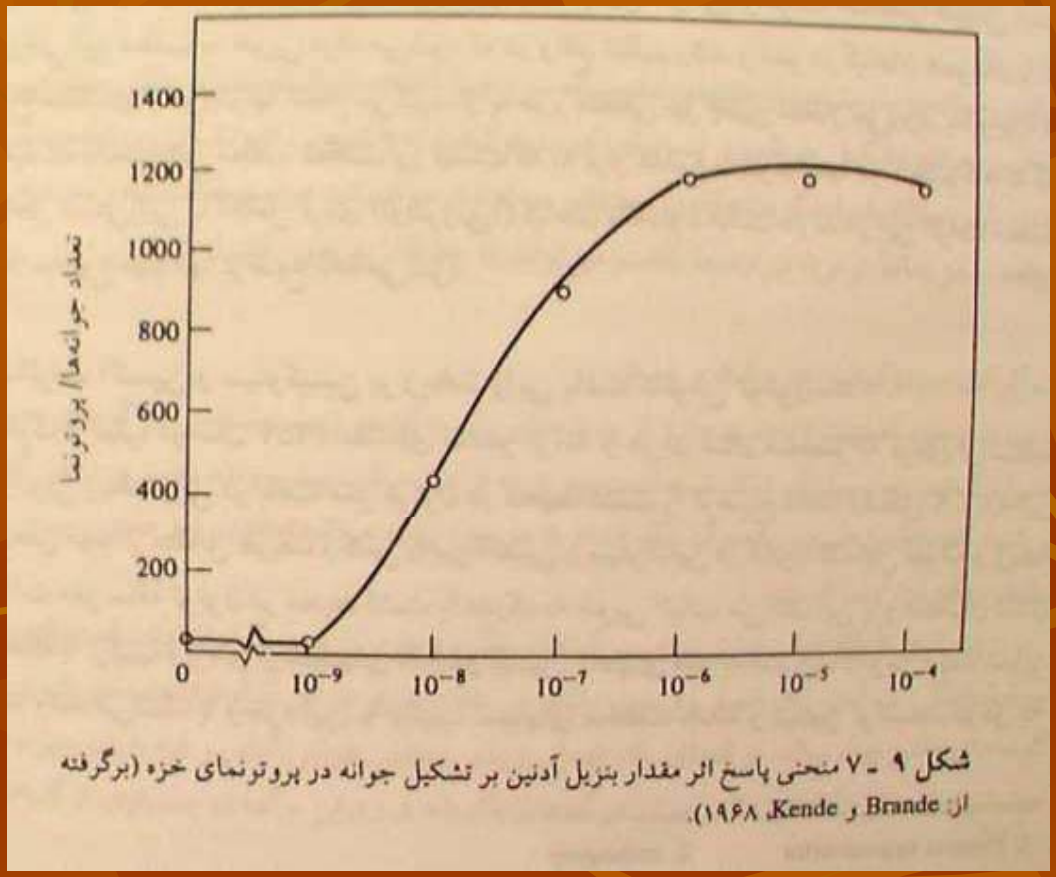
- بعضی از جالب‌ترین اطلاعات در اثرات بیولوژیکی سیتوکینین‌ها از تحقیقات تولید جوانه (در واقع گامتوفور) به وسیلهٔ پروتونمای خزه‌ها به دست می‌آید (شکل ۹-۵ و ۹-۶ و ۹-۷) .



شکل ۹ ـ ۵. اثرات بنزیل آدنین بر تشکیل جوانه در پروتنمای خزهٔ (Funaria hygrometrica)
الف) رشته‌های پروتونما که بر روی محیط پایه‌ای به مدت ۱۵ روز رشد کرده است؛ ب) تشکیل جوانه روی رشته‌های پروتونما که بر روی محیط پایه به مدت ۱۴ روز کشت شده و سپس بر روی محیط پایهٔ محتوی ۱ میکرومول بنزیل آدنین به مدت ۲۲ ساعت منتقل شده است.
(برگرفته از Kende و Strauss، ۱۹۶۸).



شکل ۹ ـ ۶ منحنی رشد پروتونمای خزهٔ فوناریا هیگرومتریکا در آزمایشگاه و تشکیل ناگهانی و القای بنزیل آدنین (۱ میکرومول) (برگرفته از: Brande و Kende، ۱۹۶۸).

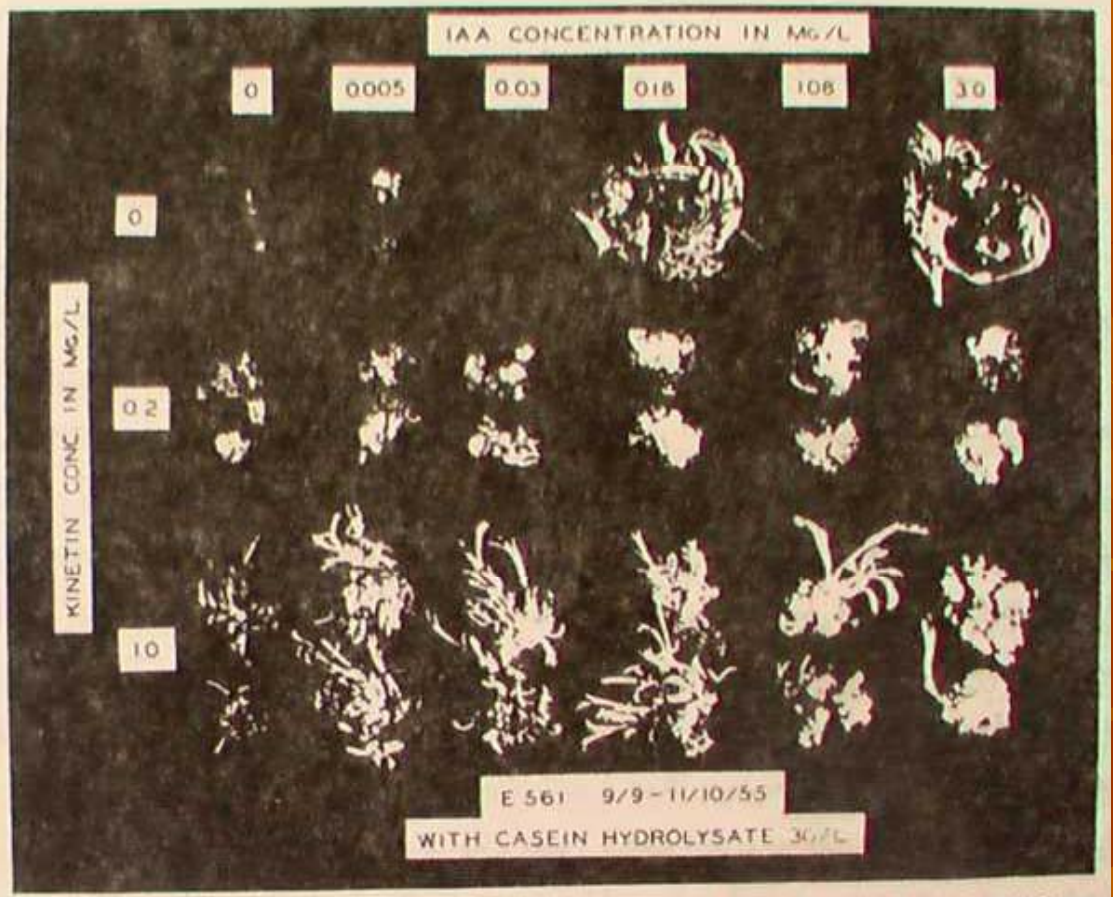


شکل ۹ ـ ۷ منحنی پاسخ اثر مقدار بنزیل آدنین بر تشکیل جوانه در پروتونمای خزه (برگرفته از: Brande و Kende، ۱۹۶۸).

بعضی اثرات فیزیولوژیکی سیتوکینین‌ها در گیاهان دانه‌دار

- سیتوکینین‌ها مانند جیبرلین‌ها ، اکسین‌ها و تمام هورمونهای گیاهی ، دارای اثرات فیزیولوژیکی مصنوعی در گیاهان دانه‌دار هستند .
- سیتوکینین‌ها در تنظیم گام‌به گام مراحل اونتوژنی گیاهان دانه‌دار دخالت دارند . از این اثرات متعدد فقط سه نوع مهم آن توضیح داده می‌شود.

- اثرات اکسین و سیتوکینین در شکل‌زایی بافت کال توتون
- نسبتهای سیتوکینین به اکسین بالا برای تشکیل جوانه و نسبتهای سیتوکینین به اکسین کم برای تشکیل ریشه مناسب بودند (شکل ۹-۸).



شکل ۹ ـ ۸ اثرات اکسین (IAA) و سیتوکینین (کینتین) بر رشد و ریخت‌زایی کالوس توتون (برگرفته از: اسلوگ و میلر، ۱۹۵۷).

اثرات سیتوکینین در رشد و پیری

- مهمترین تغییراتی که در پیری برگ روی می دهد ، کاهش در پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک و زردی غیرقابل برگشت در نتیجهٔ از بین رفتن کلروفیل است . کاتابولیسم بیش از آنابولیسم بوده و مقدار زیادی از متابولیتهای محلول مختلف از برگ خارج شده به بخشهای دیگر گیاه انتقال می‌یابند . فتوسنتز کاهش یافته و شدت تنفس افزایش حاصل می‌کند .

- وقتی یک برگ بالغ از گیاه جدا می‌گردد و دمبرگ (یا بخش قاعده‌ای) آن در آب قرار داده می‌شود ، اگر دمبرگ ریشه‌های نابجا تشکیل ندهد ، پیری به سرعت اتفاق می‌افتد. اگر ریشه‌های نابجا در دمبرگ یک برگ قطع شده تشکیل شوند ، پیری سریع برگ ، به طور مشخصی در برگ بالغ قطع شده ، به علت این که ریشه‌ها سیتوکینین درون‌زا را توسط شیرهٔ خام به برگ انتقال می‌دهند روی نمی‌دهد .

اثرات سیتوکینین‌ها و اکسین‌ها در تسلط راسی

- با این که مکانیسم تسلط راسی در حال حاضر خوب شناخته نشده است . تیمن و اسکوگ نشان داده‌اند که این پدیده یک آنتگونیسم بین سیتوکینین‌ها و اکسین‌ها را دربردارد . اکسین تولید شده در راس شاخه و انتقال یافته به پایین از آزادی جوانه‌ها از تسلط راسی جلوگیری به عمل می‌آورد و این عمل اکسین با سیتوکینین ضدیت دارد .

فعالیت هورمونی سیتوکینین‌های آزاد

- در مورد این نظر که سیتوکینین‌های آزاد مستقلاً بدون اتصال مستقیم با tRNAدارای فعالیت بیولوژیکی مهم هستند امروزه دلایل خوبی وجود دارند :
- (۱) بعضی از تحقیقات ، به طور کوتاه توضیح داده شده‌اند که به عنوان نشان دهنده فعالیت بیولوژیکی و بیوشیمیایی مستقیم سیتوکینین اگزوژن بطور مستقل از الحاق به tRNA تفسیر گردیده‌اند.

- (۲) عصاره‌های اتانولی دانه‌های ذرت محتوی ایزومر ترانس زآتین هستند در حالیکه هیدرولیزای tRNA دانه‌های ذرت محتوی ایزومر سیس می‌باشند .
- (۳) بطور مشابه دی‌هیدرو زآتین یک سیتوکینین آزاد اصلی در لوبیا (فازئولوس ولگاریس) می‌باشد اما ظاهراً در tRNA لوبیا وجود ندارد .
- ٤) حتی بافتهایی که دارای سیتوکینین‌های قوی در RNA هایشان می‌باشند هنوز برای رشد در شرایط آزمایشگاه کاملاً به سیتوکینین اگزوژن نیازمندند .

پروتئین متصل شونده به سیتوکینین

- مشاهده اساسی فوکس و اریون (۱۹۷۵) این بود که سیتوکینین‌ها ، با اختصاص خیلی زیادی ، به ریبوزومهای جدا شده از گیاهان عالی می‌پیوندند .
- در ادامهٔ این مشاهده فوکس و اریون (۱۹۷۷) عملاً سه نوع پروتئین متصل شونده به سیتوکینین جدا شده از نمونه‌های ریبوزومی جنین گندم را شرح دادند .
- آنها یک جزء با وزن مولکولی متوسط ۹۳۰۰۰ با میل ترکیبی زیاد (CBF -1) ، یک جزء با وزن مولکولی کم (۳۰۰۰۰) با میل ترکیبی زیاد با سیتوکینین‌ها (CBF -2) و یک جزء با وزن مولکولی زیاد بیش از ۲۵۰۰۰۰ و میل ترکیبی کم با سیتوکینین‌ها (CBF -3) را پیدا کردند .

انتقال سیتوکینین‌ها

- مشخصهٔ اساسی سیتوکینین‌ها به نام « **اثر بسیج** » است که طبق آن استفادهٔ موضعی از سیتوکینین خارجی در یک برگ یا قسمتی از برگ پیری را در قسمت یاد شده به تعویق می‌اندازد و کششی به وجود می‌آورد که به واسطهٔ آن متابولیتها از سایر بخشهای برگ یا حتی برگهای دیگر به آنجا انتقال می‌یابند .

- با وجو این از طرف دیگر ثابت شده است که شیرهٔ خام و شیرهٔ پرورده به خوبی دارای سیتوکینین‌ها هستند .
- سیتوکینین‌ها به طور طبیعی در شیرهٔ پرورده ، مخصوصاً به صورت گلوکزیدها وجود دارند .
- مصرف کننده‌های عمده برای سیتوکینین‌ها بخشهای مریستمی یا دارای پتانسیل رویشی مثل برگهای جوان ، جوانه‌ها ، میانگره‌های جوان ، دانه‌های در حال نمو و میوه‌ها می‌باشند .

اتیلن

- اتیلن

تاریخچه

- در گزارشی از بخش کشاورزی جامائیکا توسط کوزنیس در سال ۱۹۱۰ یادآوری شد که پرتقالیها تولید گازی می‌کنند که موجب رسیدن موزها می‌شود . کمی بعد ، گین (۱۹۳٤) ثابت کرد که سیب از خود اتیلن خارج می‌کند .
- پژوهشهای بعدی نشان داد که اتیلن مانند سایر هورمونهای گیاهی نقش یک هورمون را ایفا می‌کند . با وجود این مراحل بیوسنتز آن در سالهای اخیر توسط لیه برمن ۱۹۷۹ ، یانگ و هوفمن در ۱۹۸٤ شناخته شد .

تولید اتیلن به وسیلهٔ بافتها

- تشخیص تولید اتیلن ، بسیار آسان است ، چون این گاز از بافتها خارج می‌شود و می‌توان آن را به طریق شیمیایی کروماتوگرافی در فاز گازی یا آزمونهای زیستی ارزشیابی نمود .

- تولید این گاز در موارد زیر می‌تواند بررسی شود :
- میوه‌ها ، که به هنگام رسیدن مقدار قابل توجهی اتیلن تولید می‌شود . این میوه‌ها شامل سیب ، گلابی ، هلو ، موز ، طالبی و غیره است .
- تولید اتیلن به نسبت کمتر در دانه‌های در حال رویش (مانند پیاز ، کاهو ، غلات) ، گلها (میخک ، گل قاصدک ، ثعلبها ، توت‌فرنگی) و در برگهای مسن (گل صدتومانی) مشاهده شده است .
- ایجاد زخم و بریدگی در گیاه نیز می‌تواند موجب تولید اتیلن و یا افزایش شدت تولید آن گردد .

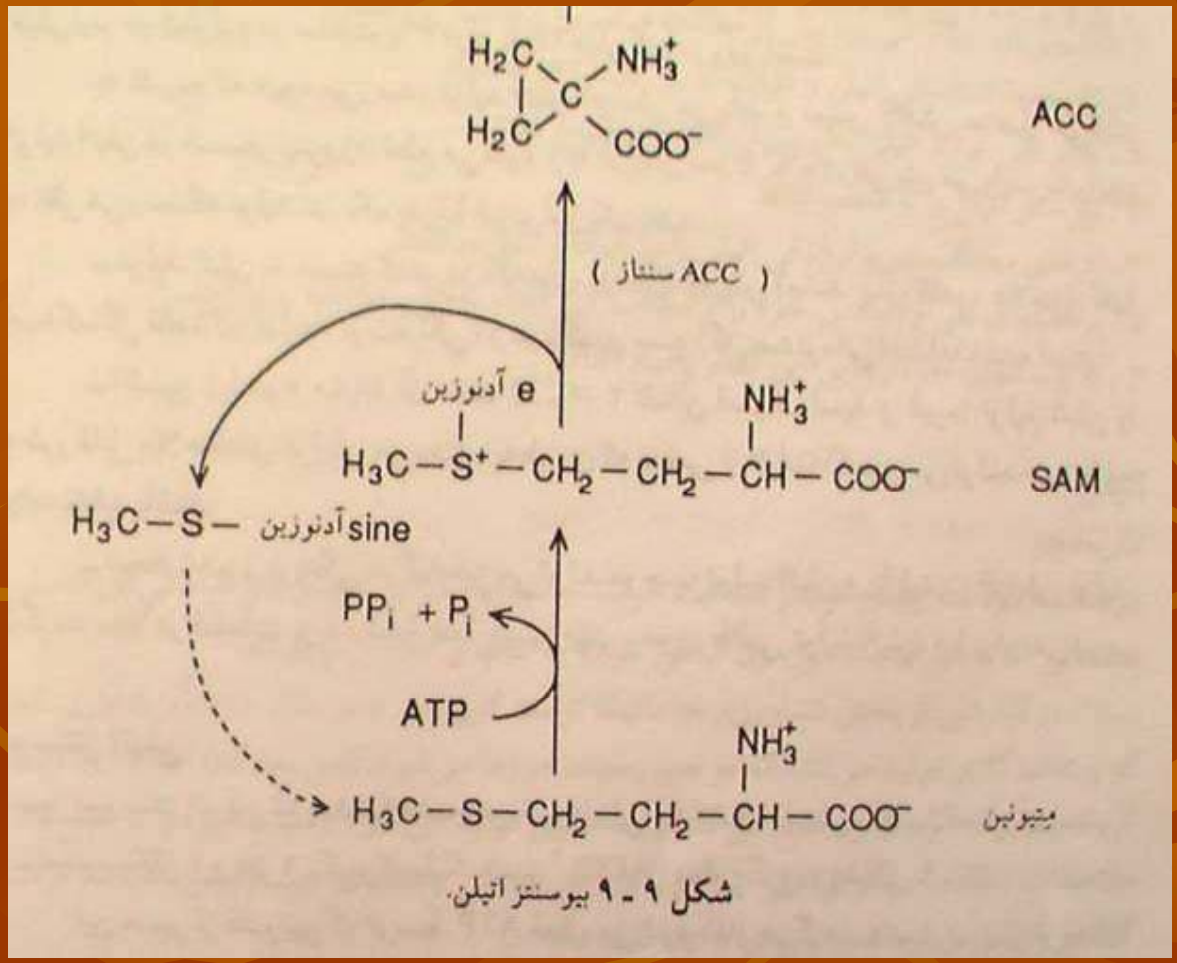
بیوسنتز اتیلن

- مسیر بیوسنتز اتیلن تا مدتها مشخص نبود ولی کشف پیش‌ساز بلافصل آن اسید ۱- امینوسیکلوپروپان ۱- کربوکسیلیک (ACC) معلوم گردید . (شکل ۹-۹)
- تحت تاثیر آنزیم مخصوصی ، به نام آنزیم تشکیل دهنده اتیلن (EFE) و حضور اکسیژن ، ACC تبدیل به اتیلن می‌شود .

شکل ۹-۹- بیوسنتز اتیلن

$$ATP + H_3C - S - CH_2 - CH_2 - CH(NH_2) - COOH$$ (Ad : Adenine)

$$CH_2 - S^+ - CH_2 - CH_2 - CH(NH_2) - COOH + P - P_i + P_i$$
$$CH_3$$

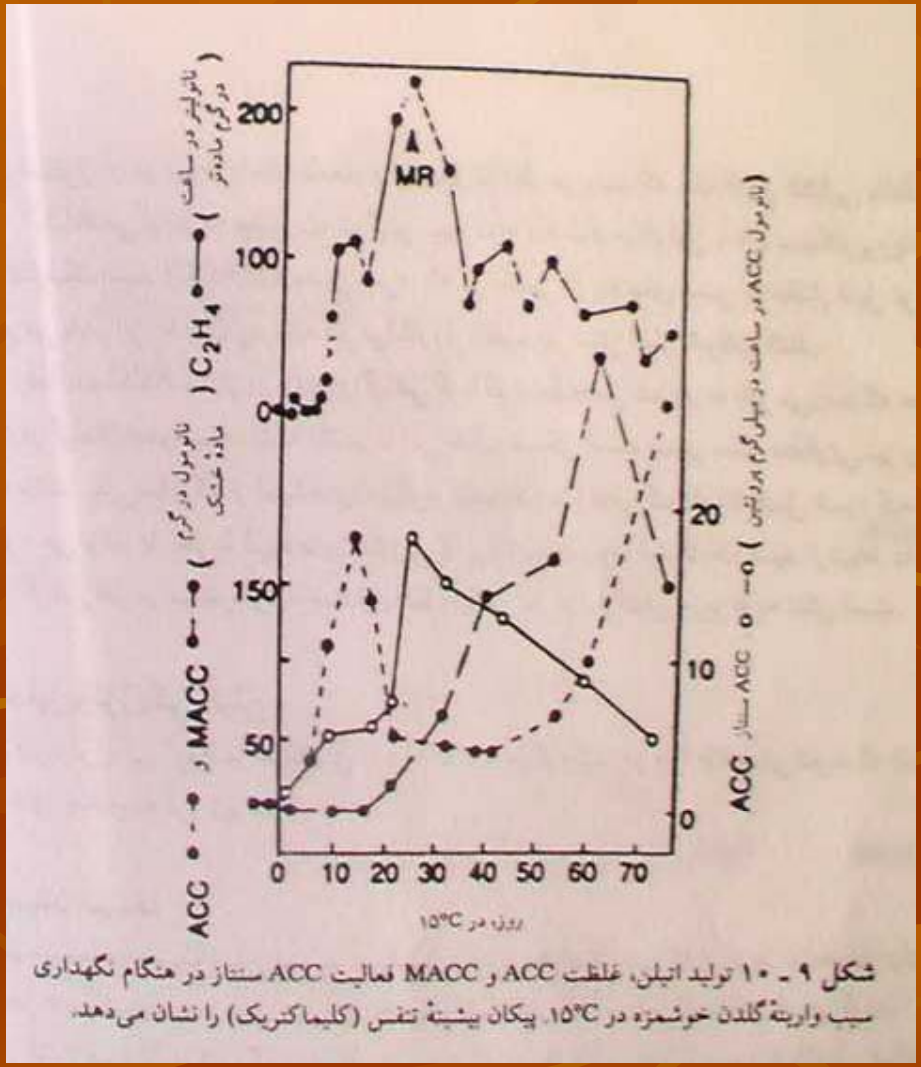


شکل ۹ - ۹ بیوسنتز اتیلن.

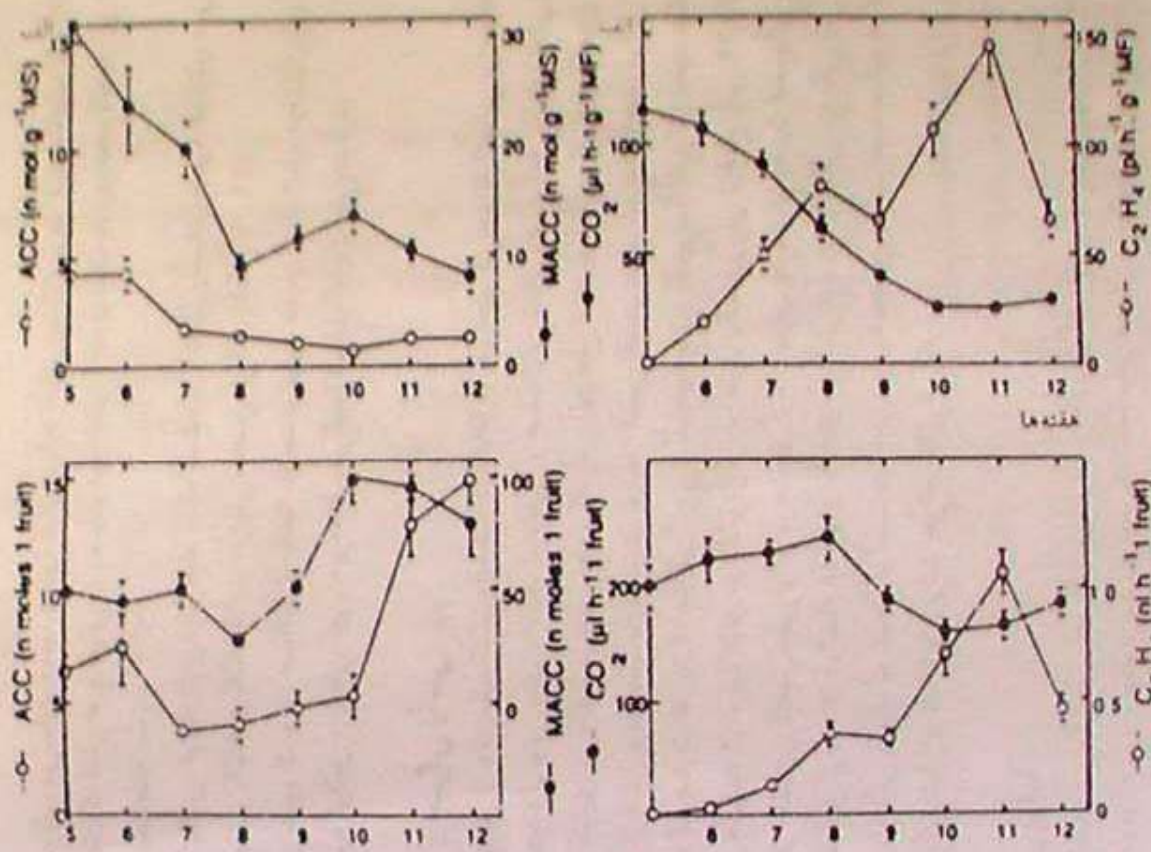
اثرات فیزیولوژیکی اتیلن

- اثرات فیزیولوژیکی اتیلن در غلظت‌های ۰۱/۰ تا ۱۰ میکرولیتر در لیتر هوا ظاهر می‌شوند که شامل پدیده‌های چندی هستند :
- ۱-رسیدن میوه‌ها : رسیدن میوه‌ها به وسیلهٔ اتیلن تسریع می‌شود . وجود یک بحران تنفسی که مربوط به یک بحران اتیلنی است موجب تشخیص دو تیپ میوه به نام میوهٔ کلیماکتریک و غیر کلیماکتریک می‌گردد .

- میوهٔ کلیماکتریک (شکل ۹-۱۰).
- میوه غیر کلیماکتریک
- میوه‌های غیر کلیماکتریک مقدار کمی اتیلن تولید می‌کنند.



شکل ۹ ـ ۱۰ تولید اتیلن، غلظت ACC و MACC فعالیت ACC سنتاز در هنگام نگهداری سیب واریتهٔ گلدن خوشمزه در ۱۵°C. پیکان بیشینهٔ تنفس (کلیماکتریک) را نشان می‌دهد.



شکل ۹ - ۱۱. انبیلن و رسیدن گیلاس. محور Xها، هفته‌ها پس از گل دادن. محور Yها، برای ACC، MACC و متصاعد شدن CO_2 و C_2H_4. a: نتایج برحسب ۱ گرم مادهٔ خشک (MS). b: نتایج برحسب یک میوه. دفع برای CO_2 برحسب میکرولیتر و برای C_2H_4 برحسب پیکولیتر یا نانولیتر است (برگرفته از: Hartmann، ۱۹۸۹).

۲-اتیلن و چیرگی راسی

- در بیش از ۵۰ سال ، نشان داده شد که IAA موجب تسلط جوانه انتهایی بر جوانه‌های جانبی است ولی در سال ۱۹۶۸ استانلی و همکاران نشان دادند که بازدارندگی رشد جوانه‌های کناری در دانه رستهای نخودی که راس آنها قطع شده بود ناشی از خود اکسین نبوده ، بلکه از اتیلن بوده که سنتز آن توسط اکسین القا می‌شود .
- ۳-ریزش برگها : ریزش برگها به وسیلهٔ اتیلن تحریک می‌شود .

- ٤-بازدارندگی افزایش طول : افزایش طول ، بخصوص در ریشه‌ها به وسیله اتیلن بازداشته می‌شود .
- ٥-حرکت اکسین : حرکت اکسین بوسیلهٔ اتیلن کند می‌شود . اتیلن موجب دیاژئوتروپیسم (گیاهک نخود) یا حتی اپی‌ناستی می‌شود .
- مکانیسم عمل اتیلن هنوز شناخته نشده است . تصور می‌کنند که اتیلن موجب تخریب mRNAها می‌شود که در نتیجه سنتز پروتئین را دچار اختلال می‌کند .

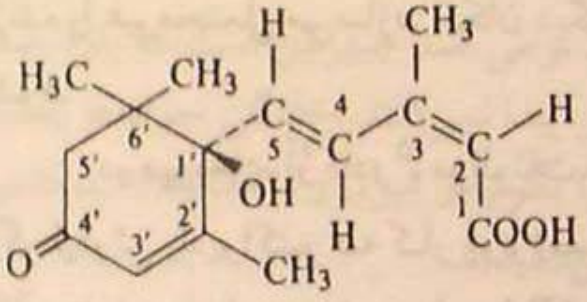
اسید آبسیسیک

ABA■

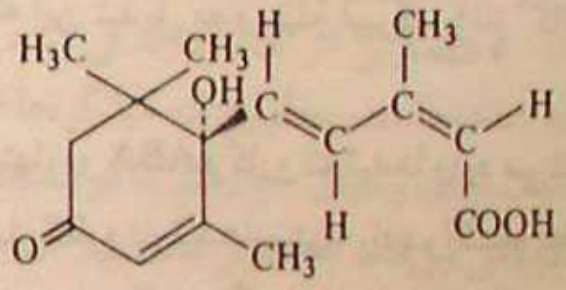
- اسید آبسی‌سیک (ABA) یک سزکوئی‌ترپن است (= ۳ باقیماندهٔ ایزوپرن) که کشف آن به عنوان یک رویداد طبیعی بازدارندگی رشد ، از طریق بررسیهای مستقل پدیده‌های فیزیولوژیکی متفاوت در دو آزمایشگاه مختلف به وقوع پیوست .

ساختمان شیمیایی و بیوسنتز اسید آبسی‌سیک

- آبسی‌سیک به واسطه بیوژنز خود به مونوترپن‌ها ، دی‌ترپن‌ها (جیبرلین‌ها)، کاروتنوئیدها و تری‌ترپن‌ها ارتباط دارد . که به دو شکل (R) – ABA , (S) –ABA به طور طبیعی وجود دارند (شکل ۹-۱۲) .



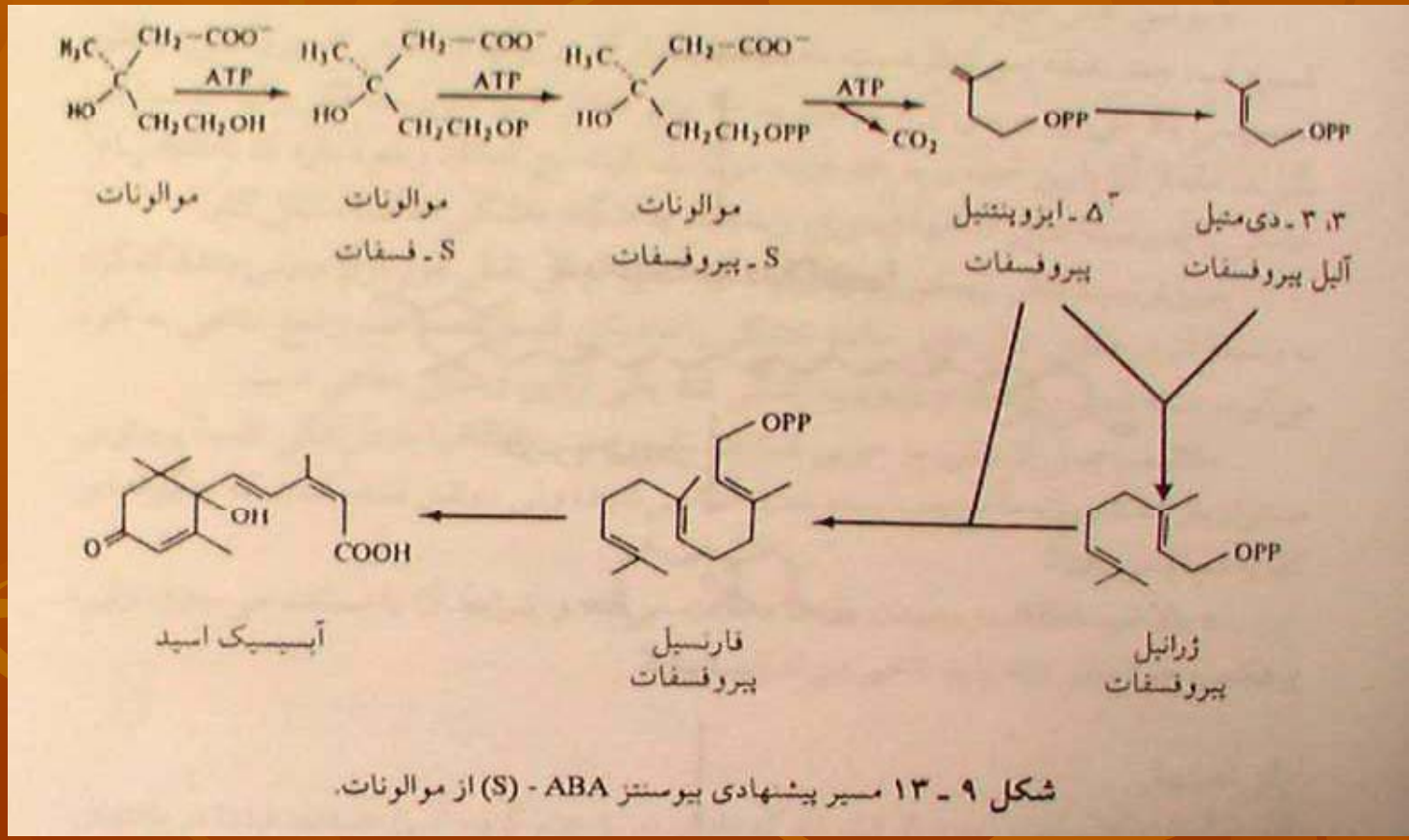
(S) ـ آبسیسیک اسید



(R) ـ آبسیسیک اسید

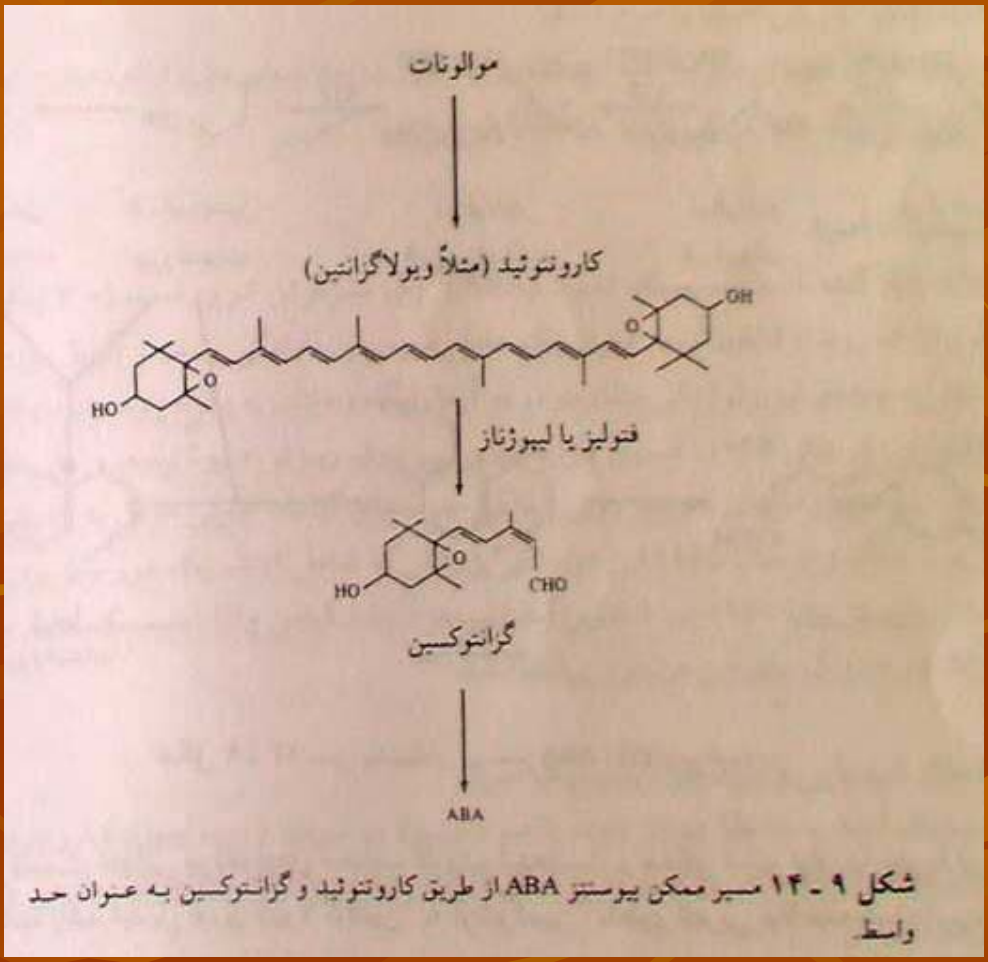
شکل ۹ ـ ۱۲ ساختار (R) ـ و (S) ـ آبسیسیک اسید. ABA ـ (S) به‌طور طبیعی به حالت انانتیومورف (enantiomorph) موجود است.

- در مورد بیوسنتز آن مدارک زیادی وجود دارند که نشان می‌دهند اسید آبسی‌سیک از موالونات ، از طریق پیروفسفات فارنسیل سنتز می‌شود (شکل ۹-۱۳) .
- شکل (۹-۱۲) و شکل (۹-۱۳)



شکل ۹ - ۱۳ مسیر پیشنهادی بیوسنتز ABA - (S) از موالونات.

- این دو مسیر سنتز ممکن ABA در شکل ۹-۱٤ نشان داده شده است .(شکل ۹-۱٤)



شکل ۹ - ۱۴ مسیر ممکن بیوسنتز ABA از طریق کاروتنوئید و گزانتوکسین به عنوان حد واسط.

اثرات فیزیولوژیک آبسی‌سیک اسید

- مهمترین اثر آن بازدارندگی رشد و نمو است : یک آنتی‌جیبرلین است که رشد شاخه‌ها را باز می‌دارد . خفتگی جوانه‌ها را طولانی می‌کند به همین علت آنرا قبلاً دورمین می‌گفتند .
- ABA یکی از بازدارنده‌هایی است که توسط کلاهک ترشح می‌شود و احتمالاً در ژئوتروپیسم ریشه‌ها دخالت دارد .

دومین نقش مهم ABA

- دومین نقش مهم ABA بستن روزنه‌هاست (در ۳ دقیقه با غلظت) .
- بالاخره ABA در رسیدن دانه‌ها دخالت می‌کند که آن را مناسب می‌کند ولی برعکس جوانه‌زنی دانه را به تاخیر می‌اندازد .

پلی‌امینها

پلی‌امینها

- این ترکیبات کاتیونهای چند ظرفیتی‌اند که دارای دو گروه امین یا بیشتر هستند . ابتدا در بافتهای جانوران در حال فساد تشخیص داده شدند و نام بعضی از آنها هم به همین علت است : مانند پوترسین و کاداورین و غیره . پلی‌امین‌ها از کربوکسیل‌زدایی (دکربوکسیلاسیون) اسیدهای امینه تحت تاثیر آنزیمهای باکتریایی تولید می‌شوند (شکل ۹-۱۵).

$H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - CH_2(NH_2)$ پوترسین:

$[H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - CH(NH_2) - COOH$ اورنیتین:]

$H_2NCH_2 - (CH_2)_3 - CH_2(NH_2)$ کاداورین:

$[H_2NCH_2 - (CH_2)_3 - CH(NH_2) - COOH$ لیزین:]

آگماتین [

$$[HN = C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH - (CH_2)_3 - CH_2(NH_2)\end{matrix}$$

آرژینین [

$$[HN = C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH - (CH_2)_3 - CH(NH_2) - COOH\end{matrix}$$

$H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - NH - (CH_2)_3 - CH_2(NH_2)$ اسپرمیدین

$H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - NH - (CH_2)_4 - NH - (CH_2)_2 - CH_2(NH_2)$ اسپرمین

$[H_3C - S - CH_2 - CH(NH_2) - COOH$ متیونین:]

شکل ۹ - ۱۵ مثالهایی از پلی آمینها.

---

1. spermine
2. spermidine
3. ornitnine
4. lysine
5. agmatine
6. arginine
7. Solanaceae

$H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - CH_2(NH_2)$ پوترسین:

$[H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - CH(NH_2) - COOH$ اورنیتین:]

$H_2NCH_2 - (CH_2)_3 - CH_2(NH_2)$ کاداورین:

$[H_2NCH_2 - (CH_2)_3 - CH(NH_2) - COOH$ لیزین:]

آگماتین [

$$[HN = C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH - (CH_2)_3 - CH_2(NH_2)\end{matrix}$$

آرژینین [

$$[HN = C\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH - (CH_2)_3 - CH(NH_2) - COOH\end{matrix}$$

$H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - NH - (CH_2)_3 - CH_2(NH_2)$ اسپرمیدین

$H_2NCH_2 - (CH_2)_2 - NH - (CH_2)_4 - NH - (CH_2)_2 - CH_2(NH_2)$ اسپرمین

$[H_3C - S - CH_2 - CH(NH_2) - COOH$ متیونین:]

شکل ۹ - ۱۵ مثالهایی از پلی آمینها.

---

1. spermine
2. spermidine
3. ornitnine
4. lysine
5. agmatine
6. arginine
7. Solanaceae

- اکنون مشخص شده که این ترکیبات در یاخته‌های زنده و کاملاَ سالم نیز وجود دارند .
- نقش پلی‌امین‌ها چیست ؟
- ۱- در تنظیم PH درون یاخته‌ای نیز سهم دارند.
- ۲- پلی‌امین‌ها می‌توانند به عنوان پلی‌کاتیون در پایداری و حفاظت بعضی از ساختارها، شرکت کنند .

- پلی‌امین‌ها با این که فرآورده‌های سمی خارج شده از بقایای تخمیر بوده‌اند ، به عنوان ردهٔ جدیدی از تنظیم کننده‌های رشد ، با اختصاصات ناشناخته ظاهر می‌شوند . که می‌بایستی اکنون آنها را در کنار اکسین‌ها ، جیبرلین‌ها و سیتوکینین‌ها جا داد ، حتی اگر با وجود و دخالت آنها در سطح عمل اصلی یاخته‌ها آشنایی کمی حاصل شده باشد .

پایان فصل نهم

بسم الله الرّحمن الّرحیم

فصل یازدهم
فتوپریودیسم

منبع: فیزیولوژی گیاهی 3

تألیف: دکتر مه لقا قربانلی

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

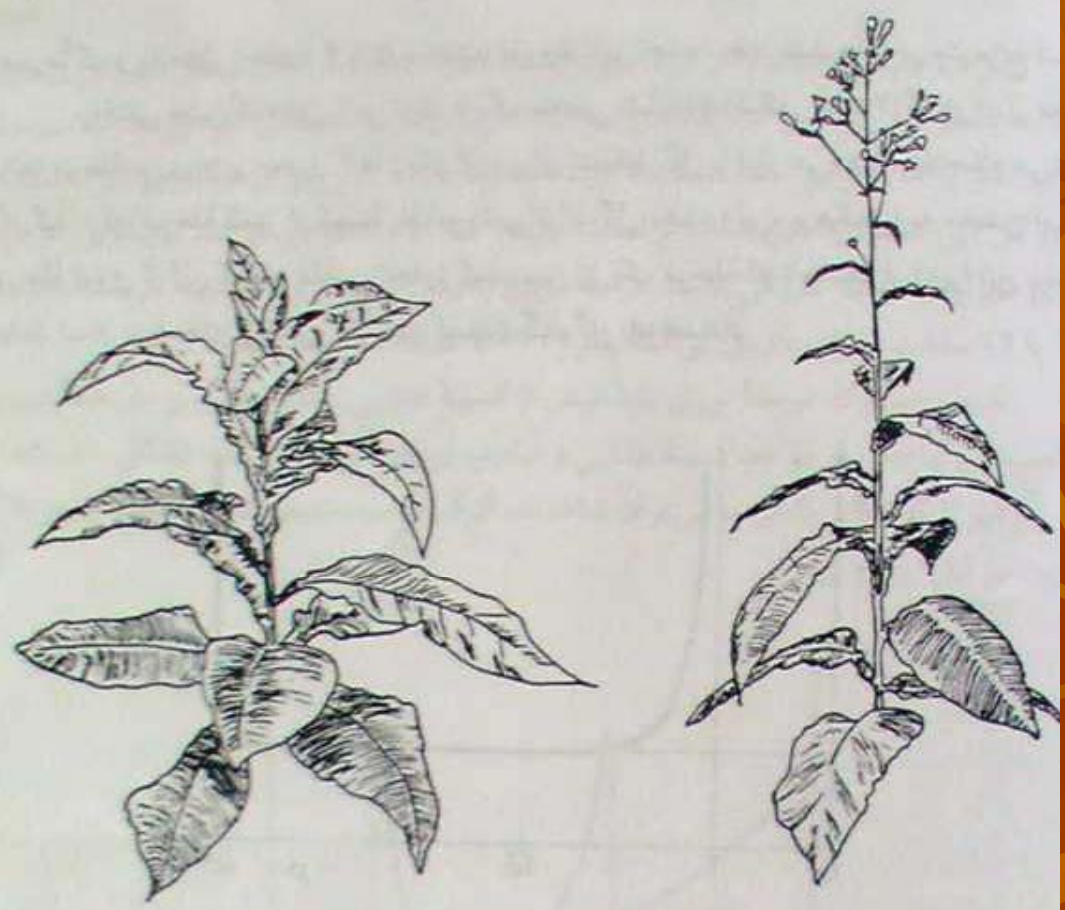
1385

پیشگفتار

- فتوپریودیسم اثر طول مدت نسبی روز و شب بر روی واکنشهای فیزیولوژیکی است و فقط اختصاص به گیاهان ندارد .

تاریخچه و تعریف فتوپریودیسم

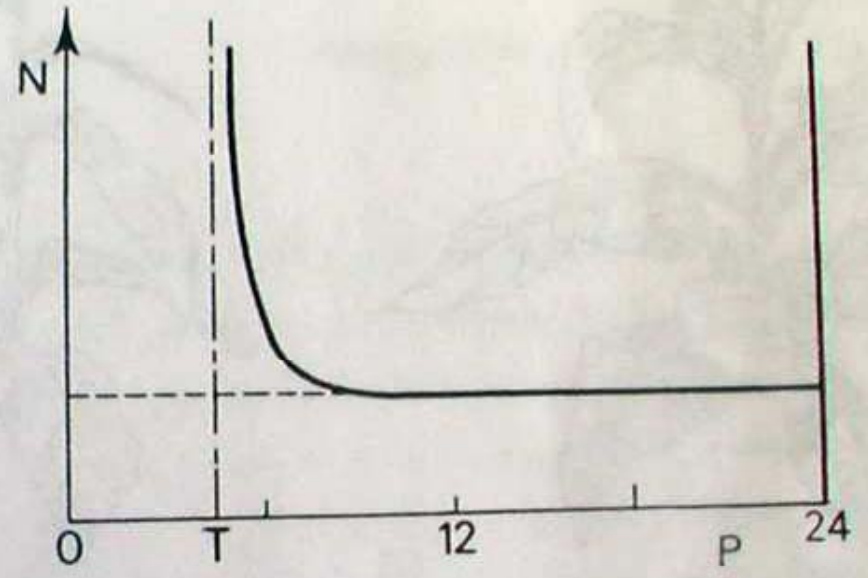
- اهمیت اثر نور در گلدهی گیاهان ، تا زمان پژوهش گارنر و آلارد تا سالهای ۱۹۱۵ تا ۱۹۲۰ شناخته نشده بود . پژوهش گارنر و آلارد از مشاهدات آنها بر روی گلدهی گیاه تنباکو که در ایستگاه تحقیقاتی ایالت مریلند کشت شده بود حاصل گردید .
- گارنر و آلارد با انتقال این واریته به گلخانه در اول زمستان که روزها مخصوصاً کوتاه می‌شوند توانستند گیاه را وادار به گل دادن نمایند . شکل (۱۱-۱)



شکل ۱۱ ـ ۱ توتون واریتهٔ مریلند ماموت. سمت چپ: شکل رویشی، که در روزهای بلند به دست آمده است؛ سمت راست: تشکیل گل که در روزهای کوتاه حاصل شده است (از Bonner و Galston، ۱۹۵۲، برگرفته از گارنر و آلارد، ۱۹۲۰).

رده‌بندی گونه بر حسب نیازهای آنها

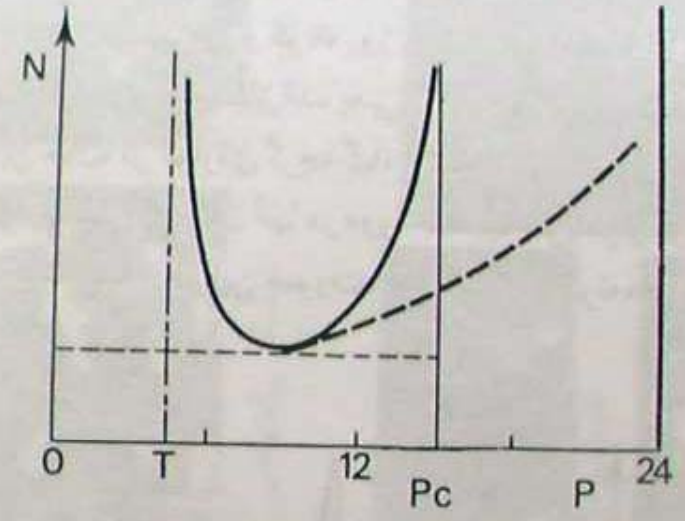
- از نظر نیازهای فتوپریودیسم گیاهان به چهار دسته زیر تقسیم می‌شوند :
- الف) گیاهان آفوتیک : (گیاهانی که درتاریکی می‌توانند گل دهند .)
- ب) گیاهان بی‌تفاوت :
- در این گیاهان مرحله نوری هر چه باشد گل تشکیل می‌شود .
- واکنش چنین گیاهانی را می‌توان با منحنی نشان داد (شکل ۱۱-۲)
- از این دسته گیاهان می‌توان گوجه فرنگی ، نخود و بیشتر واریته‌های توتون ، ذرت ، خیار ، گل حنا ، یاس بنفش ، گیلاس ، پنبه ، برنج و غیره را نام برد.



شکل ۱۱ ـ ۲ گیاهان بی‌تفاوت به تناوب نوری. P، مرحلهٔ نوری؛ T، کمینهٔ غذایی؛ N، تعداد روزها برای تشکیل گل.

ج) گیاهان کوتاه روز

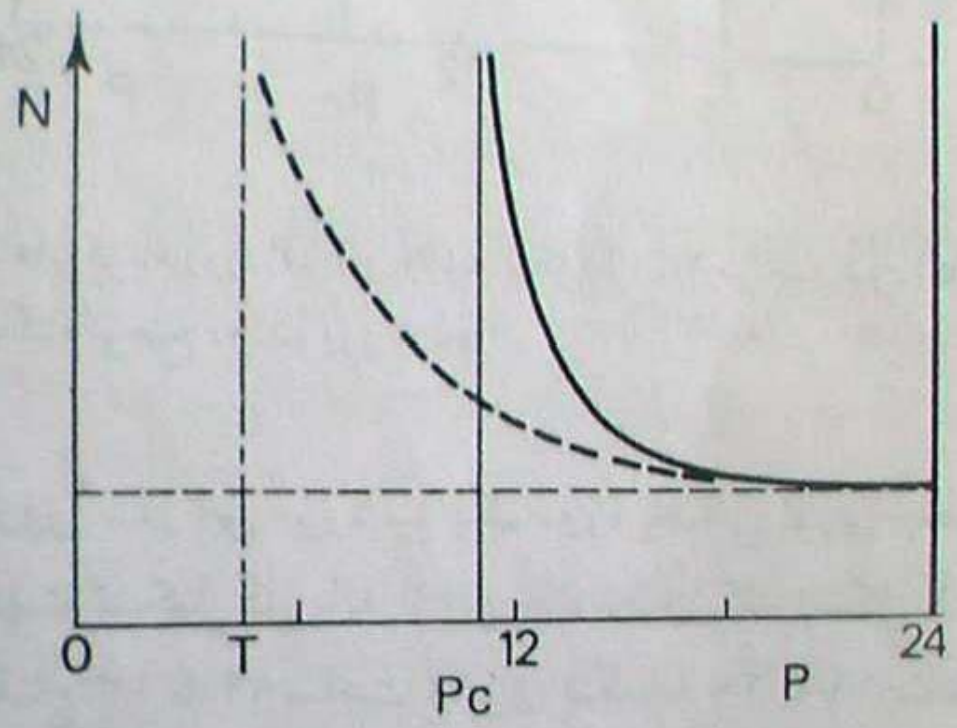
- این گیاهان در صورتی گل می‌دهند که مرحله نوری کمتر از اندازه معینی باشد که آن را مرحله نوری بحرانی گویند .
- البته بدیهی است که مرحله نوری باید بیش از حداقل غذایی باشد . بنابراین مرحله نوری مناسب این گیاهان بین دو حد حداقل غذایی و فتوپریود بحرانی قرار دارد (شکل ۱۱-۳)
-



شکل ۱۱ ـ ۳ گیاهان کوتاه روز. P، T و N (به شکل ۱۱ ـ ۲ مراجعه شود) Pc، مرحلهٔ نوری بحرانی. خط چین، گیاه ترجیح دهندهٔ روز کوتاه.

د) گیاهان بلند روز

- در این مورد نیز یک دوره بحرانی نوری وجود دارد ، ولی این بار مرحله نوری مناسب جهت تشکیل گل می‌بایستی از این حد تجاوز نماید (شکل ۱۱-٤)
- این مقدار برای اسفناج ۱۳ تا ۱٤ ساعت و برای بذر البنج ۱۰ تا ۱۱ ساعت است
- شکل ۱۱-٤ نیازهای فتوپریودیک یک گیاه بلند روز را نشان می‌دهد .



شکل ۱۱ ـ ۴ گیاهان بلند روز علامتهای به کار رفته مانند شکل ۱۱ ـ ۳ است.

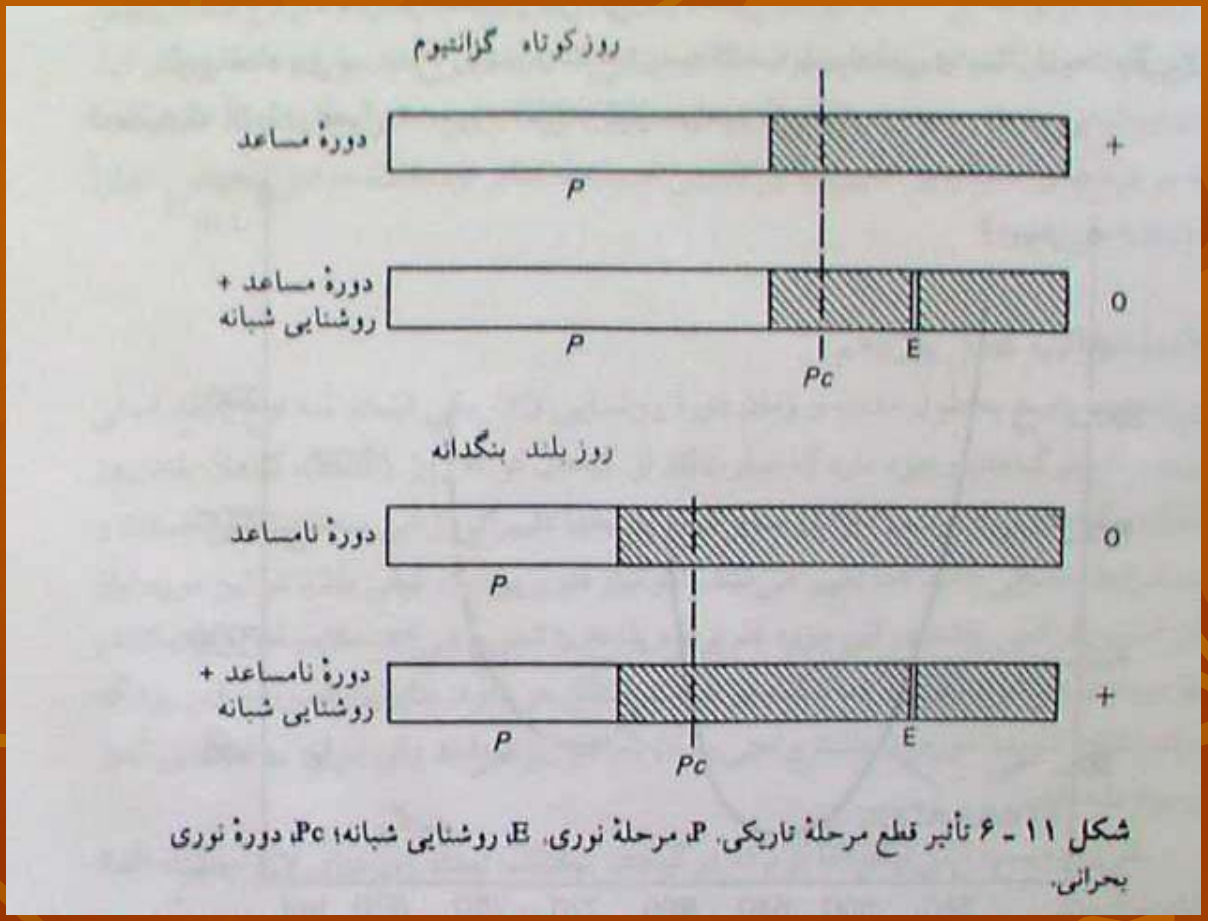
شکل ۱۱ ـ ۵ بعضی گیاهان بی‌تفاوت (گوجه‌فرنگی)، کوتاه روز (گرانتیوم، فاریتیس تیل)، و بلند روز (بنگدانه، ترب، اطلسی، جو و غیره)

نیازهای فتوپریود تحت تاثیر عوامل مختلف تغییر می‌کند ، این عوامل عبارتند از

- نیازهای فتوپریود تحت تاثیر عوامل مختلف تغییر می‌کند ، این عوامل عبارتند از :
- سن ، نیازهای فتوپریودیک با افزایش سن کاهش می‌یابد .
- دما ، کاهش دما نیاز فتوپریودیک را کم می‌کند .
- شرایط تغذیه در مدت آزمایش و یا قبل از آن .
- جیبرلین‌ها در بعضی گیاهان بلند روز می‌توانند موجب تشکیل گل در روزهای کوتاه شوند .

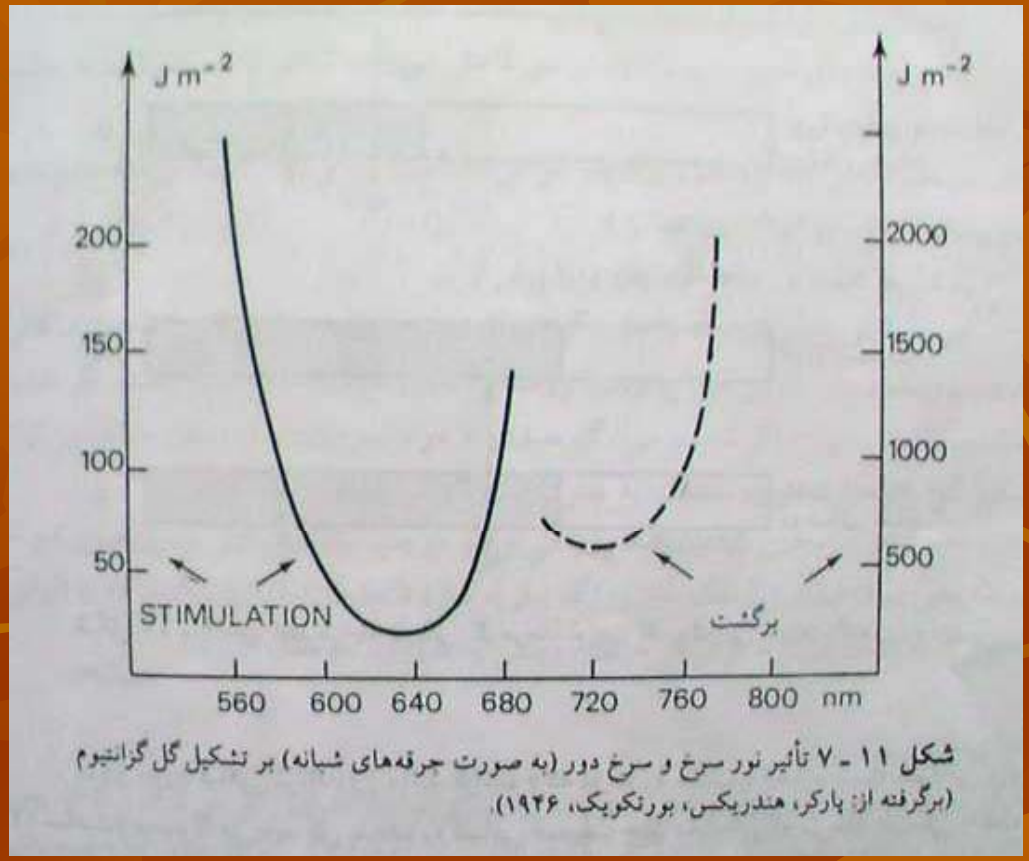
القای فتوپریودیسم

- به کار بردن فتوپریودیک مناسب موجب راه‌اندازی فرایند تشکیل گل می‌گردد و از آن به بعد بدون نیاز به ادامه تیمار، گل تشکیل می‌شود . در این صورت می‌گویند که عمل القا صورت گرفته است .
- برای نشان دادن ضعیف انرژیهای لازم می‌توان با قطع مرحله تاریکی به وسیله لحظه کوتاه روشنایی همان اثر روزهای بلند را به دست آورد (شکل ۱۱-٦)



شکل ۱۱ ـ ۶ تأثیر قطع مرحلهٔ تاریکی. P، مرحلهٔ نوری. E، روشنایی شبانه؛ Pc، دورهٔ نوری بحرانی.

- دانشمندانی چون بورتکویک و هندریکس به این نکته مهم پی‌بردند که تاثیر نور سرخ روشن یعنی طول موجهایی که بین ۵۶۰ و ۶۴۰ نانومتر قرار دارند بیشینه است ولی تاثیر سرخ روشن (که در گیاه کوتاه روز بازدارنده است) با قرار دادن گیاه به مدت چند دقیقه در سرخ دور یا سرخ تیره که طول موج آن بین ۷۲۰ تا ۷۶۰ نانومتر است از بین می‌رود (شکل ۱۱-۷)
- این تضاد بین سرخ روشن و سرخ تیره به کشف پذیرنده نوری مسئول بنام فیتوکروم انجامید



شکل ۱۱ ـ ۷ تأثیر نور سرخ و سرخ دور (به صورت جرقه‌های شبانه) بر تشکیل گل گزانتیوم
(برگرفته از: پارکر، هندریکس، بورتکویک، ۱۹۴۶).

مکانیسم فتوپریودیسم

- مکانیسم فتوپریودیسم
- محل دریافت محرک فتوپریودیک برگهای بالغ گیاه است .
- اگر تنها یک برگ گزانتیوم در شرایط روز کوتاه قرار گیرد و بقیه گیاه در شرایط روز بلند گیاه گل خواهد داد. بنابراین نوعی انتقال ماده محرک است که موجب ایجاد یک مکانیسم هورمونی می‌شود و حتی اصطلاح مورمون فلوریژن نیز به کار رفته است .
- هدایت ماده محرک به وسیله سیستم هادی گیاه ، یعنی چوب و آبکش صورت می گیرد و قطبی نیست .

پایان فصل یازدهم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

فصل دوازدهم
فیتوکروم

منبع: فیزیولوژی گیاهی 3

تألیف: دکتر مه لقا قربانلی

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

1385

پیشگفتار

- نور از نظر کمی و کیفی و طول مدت می‌تواند جوانه‌زنی دانه ، رشد و نمو گیاهان را تنظیم کند.
- این پاسخها تحت عنوان فتومورفوژنز بررسی می‌شوند.
- رنگیزه‌ای که در فتومورفوژنز شرکت می‌کند **فیتوکروم** نامیده می‌شود.

هدف آموزشی کلی

- هدف آموزشی کلی این گفتار « آشنایی با فیتوکروم و نقشهای مهم آن است »

مقدمه‌ای بر شناخت فیتوکروم

- پدیده های بسیار دیگری به حضور (یا غیاب) نور، حتی روشنایی با انرژی ضعیف بستگی دارند. این پدیده‌ها عبارتند از:
- رشد ساقه‌ها که در تاریکی بسیار قابل توجه است و بوسیلهٔ نور بازداشته می‌شود، در صورتی که برگها به طریق عکس عمل می‌کنند.
- سنتز کلروفیل فقط در حضور نور انجام می‌شود.

- سایر رنگیزه‌ها مانند آنتوسیانینها برای تشکیل خود به دوره‌ای روشنایی نیاز دارند .
- حرکات برگها یا کلروپلاستها تحت تاثیر نور می‌باشند .
- بدین ترتیب انجام مراحل متعدد زندگی گیاه به وسیلهٔ نور تعدیل می‌شود : مجموعهٔ واکنشهای گیاهی نسبت به نور فتومورفوژنز (نور ریخت‌زایشی) را تشکیل می‌دهد و رنگیزهٔ مسئول آن فیتوکروم است .

- دلایل غیرمستقیم وجود رنگیزه
- در ابتدا توصیف اثرات نور در نور سفید انجام گرفته است ، ولی برای محدود کردن جنس رنگیزه‌ای که این نور را جذب می‌کند بایستی نور سفید را به اشعهٔ مختلف آن تجزیه نمود .
- روشنایی‌ها ، کوتاه مدت و با انرژی کم می‌باشند و می‌توان به ترتیب روشنایی‌های متوالی داد که عده‌ای سرخ (r) و برخی دیگر سرخ دور (fr) یا سرخ تیره نامیده می‌شوند :
- جدول در اسلاید بعدی.

	صفحات برگ لوبيا (افزايش قطر بر حسب ميليمتر)	جوانه‌زني دانه‌هاي كاهو	تشكيل گل در گزانتيوم
تاريكي	66/0	-	+
سرخ تيره	69/0	-	+
سرخ	36/1	+	-
سرخ – سرخ تيره	97/0	-	+
سرخ – سرخ تيره - سرخ	43/1	+	-
سرخ-سرخ تيره- سرخ-سرخ تيره	93/0	-	+
سرخ-سرخ تيره-سرخ-سرخ تيره-سرخ	36/1	+	-

- از این آزمایشها چند نتیجه می‌توان بدست آورد :
- ۱-نور سرخ واکنشی فیزیولوژیکی به راه می‌اندازد و اثر سرخ بوسیلهٔ سرخ تیره از بین می‌رود و در ترتیبی از روشنایی‌ها کیفیت روشنایی آخر غلبه دارد .
- ۲-بنابراین در تاریکی رنگیزه‌ای وجود دارد که قادر است نور سرخ را جذب کند و این رنگیزه به شکل رنگیزه دیگری تغییر کرده که سرخ تیره یا مادون سرخ نزدیک را جذب می‌نماید .

- اين دو شكل يك رنگيزه مي‌توانند بعد از جذب نور به هم تبديل شوند .
- پاسخ فيزيولوژيك

تاريكي Pr + PFr ⟶

$$P_{660} \rightleftarrows P_{730}$$

- دلایل مستقیم
- باتلر و همکارانش (۱۹۵۹) رنگیزه را با اندازه‌گیری مستقیم به وسیله اسپکتروفتومتری در ماده زنده نشان دادند .
- بافتهای اتیوله ، اگر فاقد کلروفیل‌اند ، پروتوکلروفیل ساخته‌اند ، که به هنگام اولین روشنایی سرخی که دریافت کنند پروتوکلروفیل به کلروفیل تبدیل می‌شود . نور سرخ اثر مضاعف دارد.

- نور سرخ اثر مضاعف دارد :

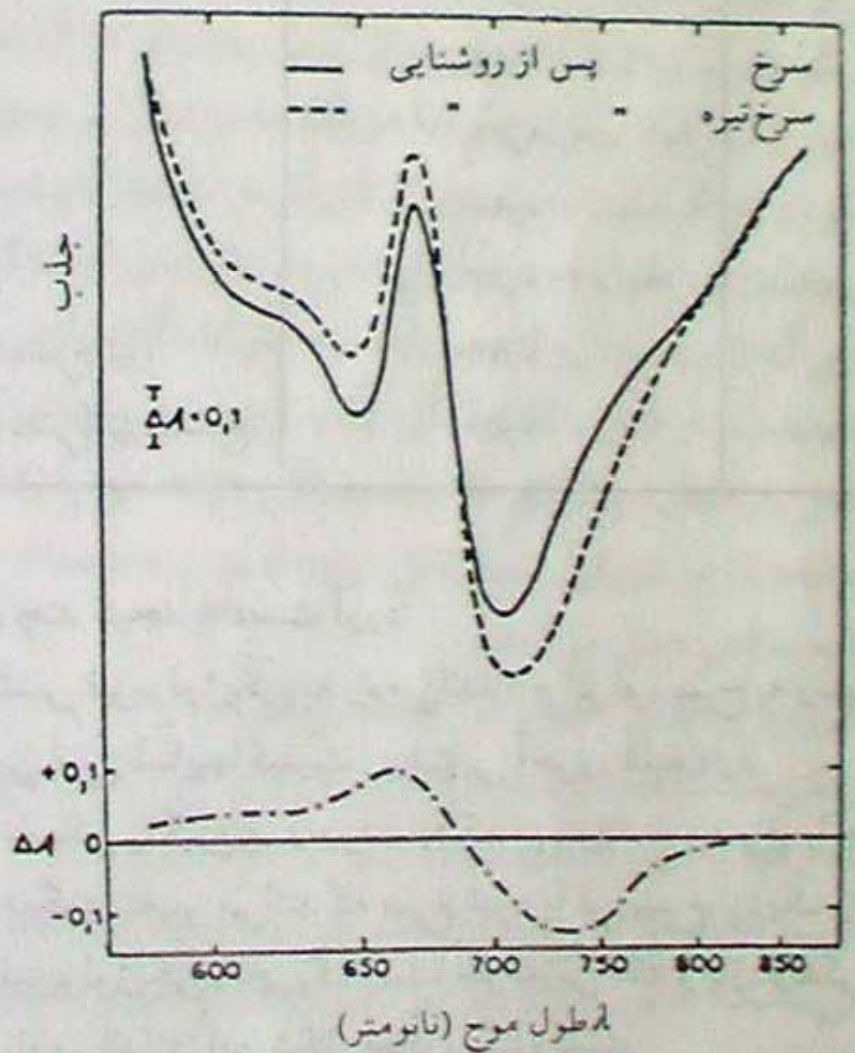
- کلروفیل $\xrightarrow{\text{+ فیتول}}$ کلروفیلید $\longrightarrow$ پروتوکلروفیلید

$$P_{۶۶۰} \rightarrow P_{۷۳۰}$$

- روشنایی سرخ تیره که بدنبال آید فقط اثر بر روی تغییر شکل نوری دارد .

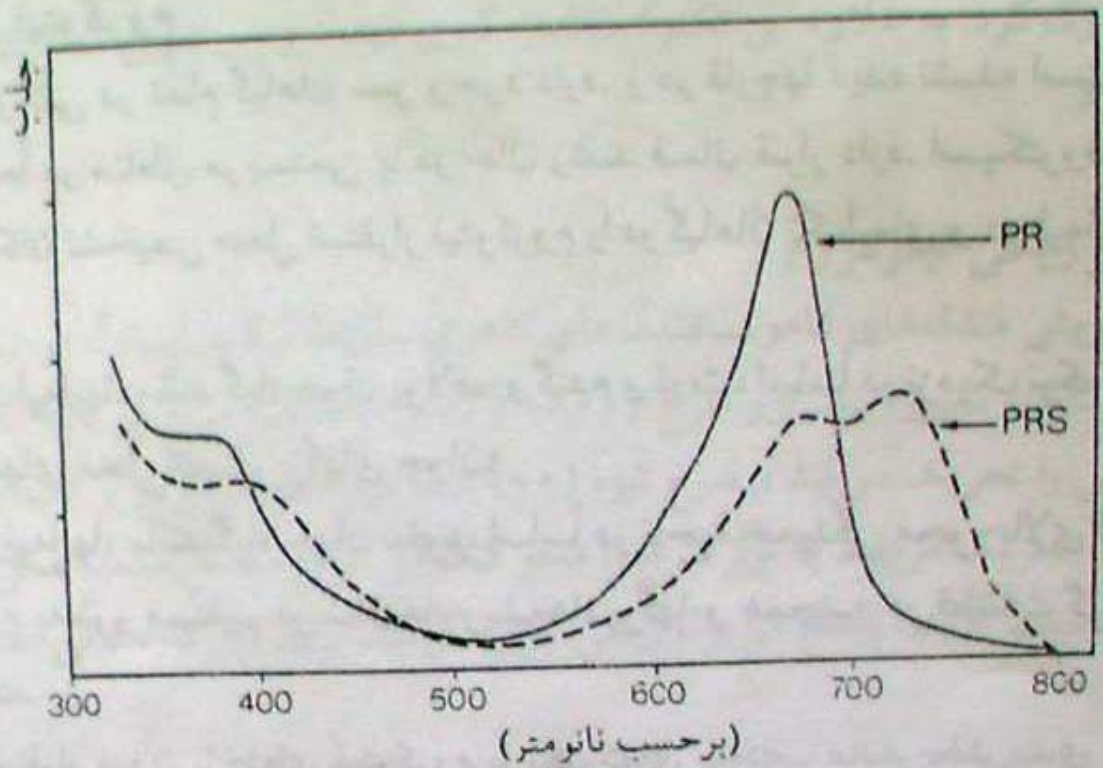
$$P_{۷۳۰} \rightarrow P_{۶۶۰}$$

(شکل 12-1)



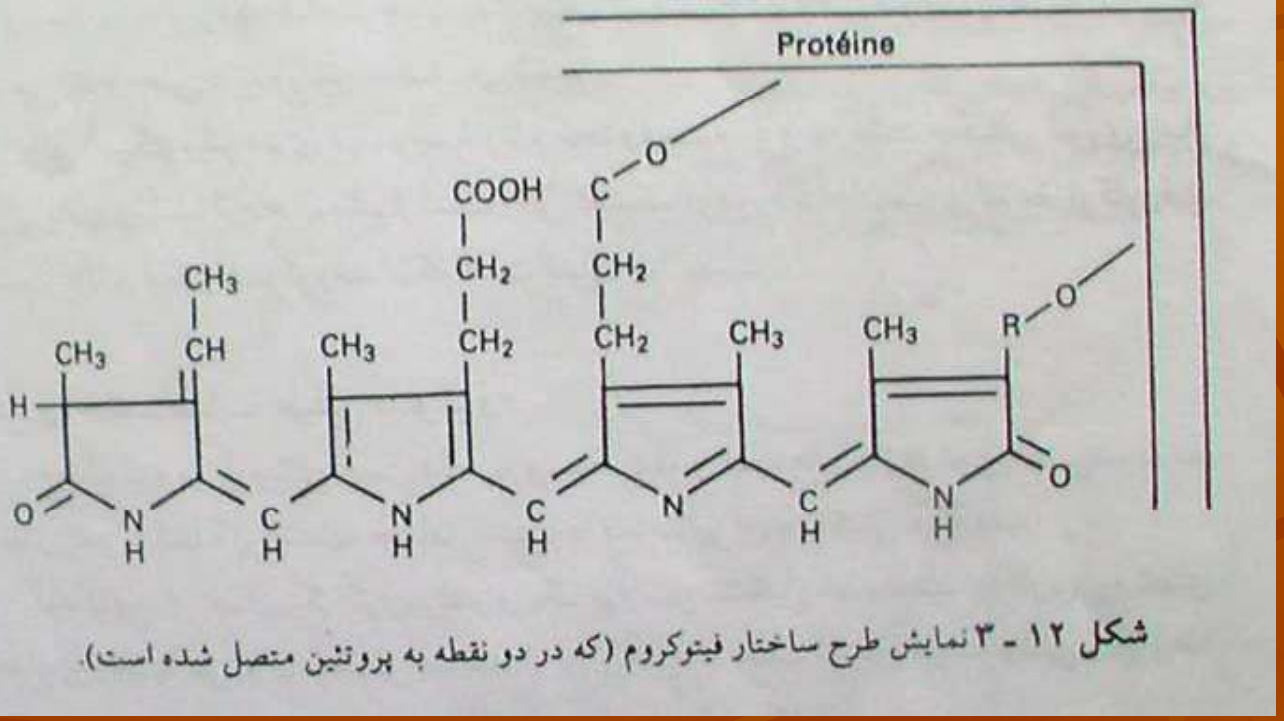
شکل ۱۲ ـ ۱ اختلاف جذب گیاهان رنگ‌پریدهٔ ذرت پس از روشنایی سرخ و سرخ تیره.

- رنگیزه‌ای که چنین نشان داده شد به نام فیتوکروم نامیده می‌شود .
- جنس و اختصاصات طیفی فیتوکروم
- یعنی از اتصال یک کروموفور و یک پروتئین تشکیل شده است . (شکل ۱۲-۲)



شکل ۱۲ - ۲ طیفهای جذبی دو شکل فیتوکروم که در سرخ (P_{Rc}) و سرخ نیره (P_{Rs}) جذب می‌شوند.

- منحنی‌ها دو ناحیه اصلی جذب نشان می‌دهند ، یکی مهم در سرخ ، دیگری کم‌اهمیت‌تر در آبی و بنفش .
- تصور می‌کنند که جرم مولکولی پروتئین آن ۱۲۰۰۰۰ و کروموفور آن زنجیر تتراپیرولی بازداشته باشد
- (شکل ۱۲-۳) .



شکل ۱۲ ـ ۳ نمایش طرح ساختار فیتوکروم (که در دو نقطه به پروتئین متصل شده است).

استقرار فیتوکروم

- فیتوکروم به طور کلی در تمام گیاهان سبز وجود دارد ، در قارچها دیده نشده است . در گیاه فیتوکروم ترجیحاَ در مناطق مریستمی یا در حال رشد فعال قرار دارد .
- در تک‌لپه‌ای‌ها ، مانند گیاه جوان یولاف ، گندم یا ذرت اساساَ در نزدیک نوک کولئوپتیل یا در سطح گره‌ها محل اتصال برگهای جوان

- در دولپه‌ایها ، مانند گیاه جوان نخود ، رنگیزه اساساَ در ناحیه خمیدگی محور بالای لپه فیتوکروم به طور مستقیم در ساقه‌ها ، ریشه‌ها ، برگها و همچنین در قطعات گل و بذور یافت شده است .

می‌توان ویژگی‌های فیتوکروم را به صورت زیر خلاصه کرد :

- الف) در گیاه اتیوله
- – فیتوکروم که غلظت آن بسیار ضعیف است . تقریباً ۵/۰ درصد پروتئین محلول کل را در یولاف نشان دهد .
- – دورهٔ نیمهٔ عمر سرخ روشن حدود ٤٥ دقیقه در تاریکی است
- ب) در گیاه سبز
- در نور غلظت فیتوکروم نسبت به تاریکی ضعیفتر است .

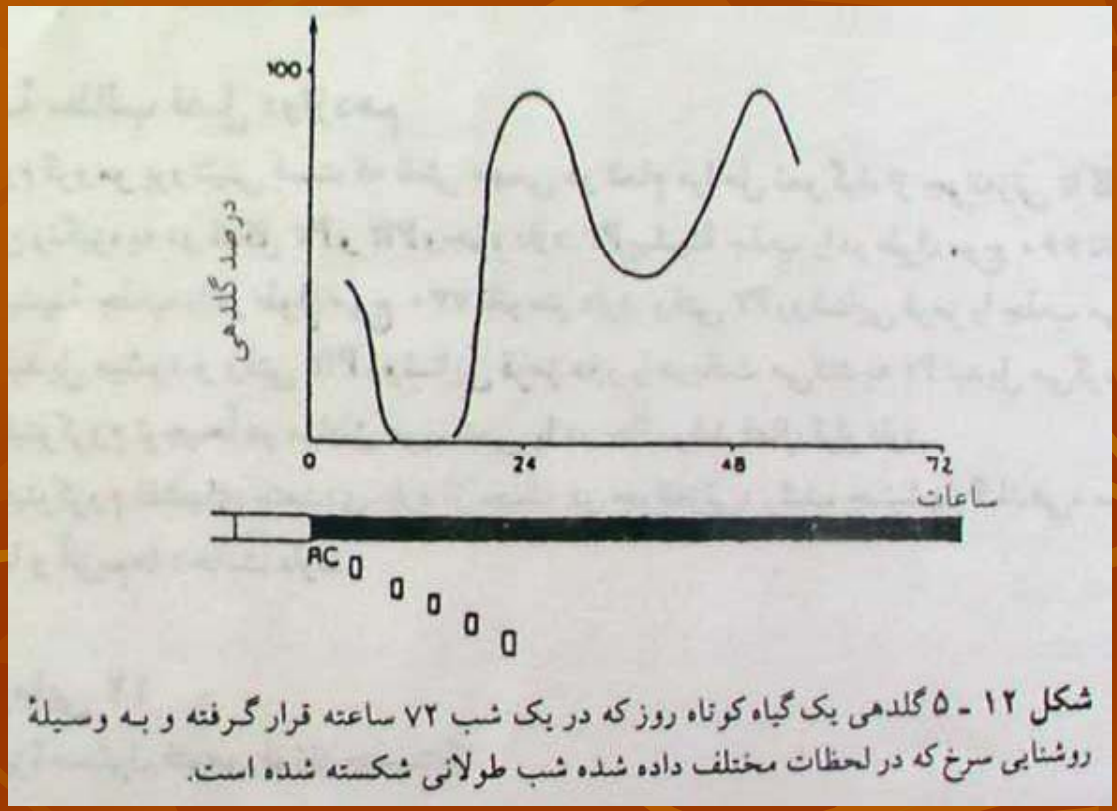
اثرات فیزیولوژیکی فیتوکروم

- الف) رویش فندقه‌های کاهو
- فندقه‌های کاهو واریته گراندراپید ، در تاریکی در دمای بیشتر از ۲۵ درجه سانتیگراد نمی‌رویند . نور سرخ (۱۸۰۰ ارگ بر سانتیمتر مربع بر ثانیه به مدت دو دقیقه) جوانه‌زنی را تحریک می‌کند و روشنایی سرخ تیره (۷۰۰ ارگ بر سانتیمتر مربع بر ثانیه به مدت ۵ دقیقه) می‌تواند تحریک مربوط به سرخ را محو نماید .

- ب) رشد
- بسیاری از پدیده‌های رشد ، که به طور مثبت یا منفی نسبت به نور حساس‌اند ، تحت تاثیر فیتوکروم هستند
- ج) جنبشها
- بیشتر جنبشهای اندامها یا اندامکها تحت تاثیر نور است و به وسیله فیتوکروم اداره می‌شود .

- موارد زیر را به عنوان مثال ذکر می‌کنیم :
- – فتوناستی‌ها ، مانند فتوناستی‌هایی که باعث خم شدن برگها یا برگچه‌های گیاهان تیره نخود می‌شوند .
- – چرخش کلروپلاستهای جلبکها که وقتی نور ضعیف است کلروپلاستها تمایل دارند نسبت به اشعه نوری به طور عمودی قرار گیرند . در حالی که ظاهراَ وضع قرار گرفتن کلروپلاستهای گیاهان عالی بیشتر تحت تاثیر نور آبی است .

- د) تشکیل گل
- از بین رفتن فیتوکروم به شکل در جریان شب تا مقدار صفر، یا کمتر از آستانه تاثیر به گیاهان استعدادی می‌بخشد که زمان را طبق یک مکانیسم تیپ ساعتی اندازه بگیرند .(شکل ۱۲-۵)



شکل ۱۲ ـ ۵ گلدهی یک گیاه کوتاه روز که در یک شب ۷۲ ساعته قرار گرفته و به وسیلهٔ روشنایی سرخ که در لحظات مختلف داده شده شب طولانی شکسته شده است.

- بر عکس دوره‌هایی وجود دارد که نور بی‌تاثیر است . این امر وجود ریتمهای درون‌زا را نشان می‌دهد . گیاه به طور پیاپی از مرحلهٔ نورانی و مرحلهٔ تاریکی در جریان یک دوره نزدیک به ۲٤ ساعت می‌گذرد (آهنگهای سیرکادین)

- ه) سنتز آنزیمها و رنگیزه‌ها
- سنتز بعضی از آنزیمها و سنتز بسیاری از رنگیزه‌ها به وسیله فیتوکروم عملی می‌شود به عنوان مثال برای دو گروه فوق انواع زیر را نام می‌بریم :
- القای سنتز آلفاآمیلاز، این امر موجب می‌شود که عمل pfr به عمل جیبرلین‌ها نزدیک گردد

سنتز آنتوسیان‌ها ، فلاون‌ها ، بتاسیانین‌ها

- سنتز کلروفیل ، که در مرحلهٔ اول نیاز به نور دارد و منجر به تشکیل پروتوکلروفیل می‌شود ، به فیتوکروم بستگی دارد . بر عکس مرحلهٔ پایانی ، یعنی تبدیل پروتوکلروفیل به خود کلروفیل گر چه به وسیله نور سرخ تحریک می‌شود ولی تحت تاثیر فیتوکروم نیست ، زیرا اثر نور سرخ نمی‌تواند با کاربرد نور سرخ دور برگشت حاصل کند .

پایان فصل دوازدهم

www.salampnu.com

سایت مرجع دانشجوی پیام نور

- ✓ نمونه سوالات پیام نور : بیش از ۱۱۰ هزار نمونه سوال همراه با پاسخنامه تستی و تشریحی
- ✓ کتاب ، جزوه و خلاصه دروس
- ✓ برنامه امتحانات
- ✓ منابع و لیست دروس هر ترم
- ✓ دانلود کاملا رایگان بیش از ۱۴۰ هزار فایل مختص دانشجویان پیام نور

www.salampnu.com