

# اثر هورمون‌های گیاهی بر گرهک‌سازی و تثبیت نیتروژن در گیاهان پروانه‌وار

الهه علوی

## مقدمه

ریشه گیاهان تیره پروانه‌واران گرهک‌هایی تشکیل می‌دهد که در آن‌ها نیتروژن تثبیت می‌شود. فرایند گرهک‌سازی در همزیستی گیاه-ریزوبیوم مجموعه‌ای از وقایع است که با تبادل ترکیبات سیگنالی خاص بین دو جاندار (گیاه و باکتری) آغاز می‌شود.

ریشه‌های گیاهان پروانه‌وار، فلاونوئید ترشح می‌کنند. فلاونوئیدها ساختن مولکول‌های سیگنالی لیپوکیتین-اولیگوساکارید و فاکتورهای گرهک را به وسیله ریزوبیوم به راه می‌اندازند. فاکتورهای گرهک با تحریک تقسیم سلول‌های پوست، اندام‌زایی را در گرهک‌های ریشه فعال می‌کنند. بسیاری از مراحل نمو گرهک، مانند تقسیم سلولی و تمایز، همانند نمو اندام‌های دیگر گیاه است. از آنجا که هورمون‌های گیاهی مولکول‌های نشانه‌ای هستند که در اکثر فعالیت‌های فیزیولوژیک گیاه نقش دارند، به احتمال زیاد به طور مثبت یا منفی گرهک‌زایی و تثبیت نیتروژن را در همزیستی بین گیاه پروانه‌وار و باکتری ریزوبیوم تنظیم می‌کنند.

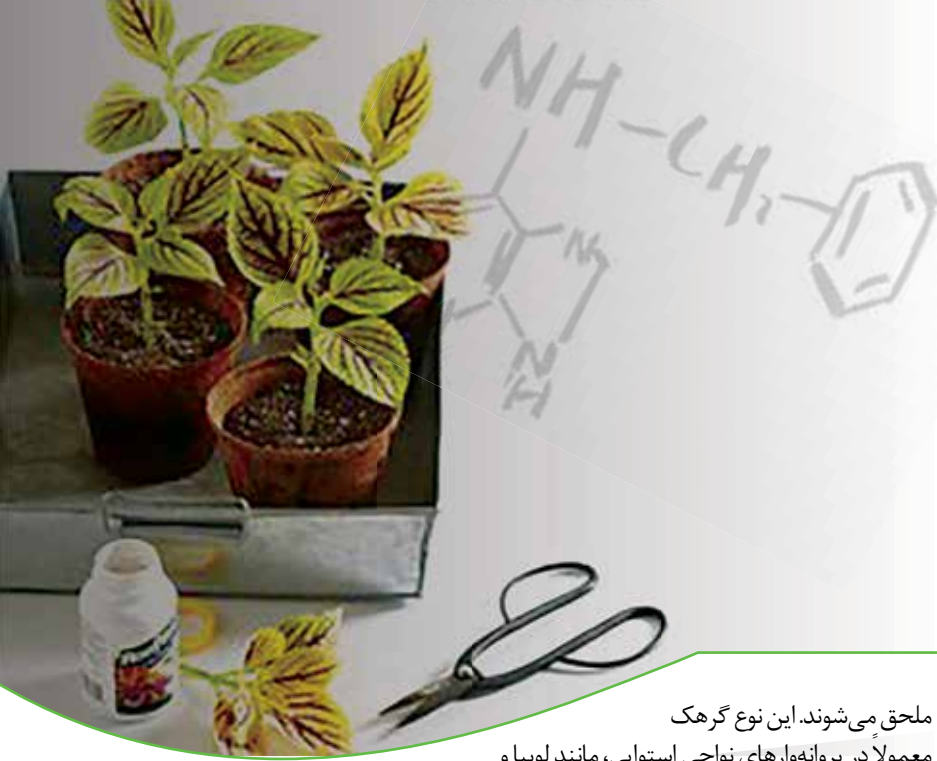
به نظر می‌رسد که سیتوکینین‌ها نقش آغازین دارند و به دنبال آن اکسین‌ها در تشکیل گرهک وارد عمل می‌شوند. اتیلن و سیتوکینین‌ها اثر مهارکننده بر انتقال سیگنال اکسین‌ها دارند. هورمون‌های گیاهی کلیدی در تثبیت نیتروژن در گیاهان پروانه‌وار عبارت‌اند از: اکسین‌ها، سیتوکینین‌ها، جیبرلین‌ها، اتیلن، براسینواستروئیدها، آبسیزیک اسید، سالیسیلیک اسید، جاسمونیک اسید و استریگولاکتون‌ها.



## اشاره

در کتاب درسی زیست‌شناسی ۱، پایه دهم موضوع همزیستی گیاهان با میکروارگانیسم‌های تثبیت‌کننده نیتروژن ارائه شده است. یکی از این همزیستی‌ها، بین ریزوبیوم و ریشه گیاهان تیره پروانه‌واران است. در کتاب درسی زیست‌شناسی ۲ پایه یازدهم نیز نقش هورمون‌های گیاهی در تنظیم فرایندهای رشد و نمو گیاهان آمده است. ارتباط این دو مبحث می‌تواند فرصت آموزشی مناسبی در جهت گسترش مفاهیم و نیز علاقه‌مندی مخاطبان به دنیای زیست‌شناسی و به‌ویژه گیاهان باشد. به همین علت، در این نوشتار به تشکیل گرهک در گیاهان و نیز تأثیر هورمون‌های گیاهی بر آن، به دور از پیچیدگی‌هایی که در این فرایند وجود دارد، می‌پردازیم.

کلیدواژه‌ها: پروانه‌واران، گرهک، ریزوبیوم، هورمون‌های گیاهی.



## علامت‌دهی (سیگنالینگ) هورمون‌های گیاهی در گرھک‌ها

علامت‌دهی هورمون‌های گیاهی با دو مکانیسم در گرھک‌سازی تغییر می‌کند: ساخته شدن مستقیم به وسیله ریزوبیوم‌ها و دستکاری غیر مستقیم موازنه هورمونی در گیاه که به وسیله فاکتورهای باکتریایی گرھک به راه می‌افتد.

شواهد ژنی و فیزیولوژیک اخیر نقش مبهم تغییرات القاشده به وسیله فاکتور گرھک رادر فیتوهورمون‌های میزبان به عنوان پیش‌نیاز تشکیل موفق گرھک نشان می‌دهد.

## انواع گرھک‌های ریشه

هورمون‌هایی که ریزوبیوم می‌سازد، تأثیر همزیستی را ارتقا می‌بخشند، اما به نظر می‌رسد که برای تشکیل گرھک ضروری نباشند. به طور کلی، دو نوع گرھک نامعین و معین در ارتباط همزیستی بین گیاه و باکتری ریزوبیوم ایجاد می‌شود.

## گرھک‌های نامعین

گرھک‌هایی با مریستم دائمی‌اند که در دایره محیطیه و سلول‌های داخلی‌تر پوست پایه‌ریزی می‌شوند و مجاور قطب چوبی قرار دارند. در این نوع، تقسیم سلولی در سلول‌های پوست، بنیان‌های گرھک را تشکیل می‌دهد، درحالی‌که تقسیم در دایره محیطیه به ایجاد آوند در اندام تازه تشکیل شده می‌انجامد. این نوع گرھک در پروانه‌وارهای مناطق معتدله، مانند نخود و یونجه، یافت می‌شود.

## گرھک‌های معین

منشأ این نوع گرھک، سلول‌های حاصل از تقسیم در بخش خارجی‌تر پوست است. این سلول‌ها بعداً به گروهی از سلول‌های در حال تقسیم دایره محیطیه،

ملحق می‌شوند. این نوع گرھک معمولاً در پروانه‌وارهای نواحی استوایی، مانند لوبیا و سویا تشکیل می‌شوند.

## هورمون‌های گیاهی دارای نقش مثبت در گرھک‌زایی

### ■ اکسین‌ها

گرھک‌های گیاه نخود دارای اکسین‌اند و مقدار اکسین، هنگام نمو گرھک‌های ریشه افزایش می‌یابد. ریزوبیوم سبب ایجاد مهار اولیه، موقتی و محلی انتقال اکسین می‌شود و متعاقب آن اکسین در محل تشکیل گرھک تجمع می‌یابد. فاکتور گرھک، مهار انتقال اکسین را القا می‌کند که نتیجه آن تجمع محلی اکسین است. این تجمع برای راه‌اندازی تشکیل پرموردیوم گرھک ضروری است. اکسین‌ها هنگام نمو و تمایز پرموردیوم‌های گرھک و تشکیل آوند در گرھک‌ها لازم‌اند. افزایش اکسین ممکن است به علت تحریک بیوسنتز اکسین یا کاهش تجزیه اکسین در میزبان در جایگاه آلودگی، افزایش حساسیت به اکسین یا تأثیر بر انتقال اکسین باشد.

### ■ سیتوکینین‌ها

سیتوکینین‌ها در کنترل نمو ساختار ریشه، شامل ایجاد گرھک در ریشه نیز نقش دارند. در گیاه یونجه یک‌ساله کاربرد سیتوکینین مصنوعی، به طور معنی‌داری تعداد گرھک‌ها را زیاد می‌کند. سیتوکینین‌ها به دنبال سیگنالینگ اولیه فاکتور گرھک در گرھک‌سازی عمل می‌کنند. بنابراین، ممکن است سیتوکینین‌ها مهم‌ترین سیگنال تمایز برای تقسیم سلول‌های پوست و تمایز گرھک‌ها باشند.

### ■ جیبرلین‌ها

گیاهان جهش‌یافته نخود با نقص در جیبرلین، به

شواهد ژنی و فیزیولوژیک اخیر نقش مبهم تغییرات القاشده به وسیله فاکتور گرھک رادر فیتوهورمون‌های میزبان به عنوان پیش‌نیاز تشکیل موفق گرھک نشان می‌دهد

گرھک‌های گیاه نخود دارای اکسین‌اند و مقدار اکسین، هنگام نمو گرھک‌های ریشه افزایش می‌یابد



گرهک دارد. کاربرد این هورمون گرهک‌سازی را در نخود و یونجه مهار می‌کند. کاربرد خارجی آبسیزیک‌اسید تشکیل گرهک ریشه را با مهار تقسیم سلولی پوست مهار می‌کند. که برای شروع گرهک‌سازی لازم و حاصل القا با سیتوکینین است، فعالیت نیتروژناز در گرهک‌های تیمار شده با آبسیزیک‌اسید در نوع وحشی لوبیا و نخود کمتر از گیاهان تیمار نشده است. اثر این هورمون بر انتشار اکسیژن در گرهک ممکن است در کاهش تثبیت نیتروژن نقش داشته باشد.

#### ■ سالیسیلیک‌اسید

سالیسیلیک‌اسید در پاسخ‌های گیاه به پاتوژن نقش دارد و دامنه عملکرد آن مشخص شده است. این هورمون مقاومت سیستمیک اکتسابی را در گیاهان در پاسخ‌های دفاعی به حمله پاتوژن‌ها القا می‌کند. سالیسیلیک‌اسید قویاً ایجاد و نمو گرهک را مهار می‌کند و به کاهش فعالیت تثبیت نیتروژن می‌انجامد.

#### ■ جاسمونیک‌اسید

جاسمونیک‌اسید در دفاع در برابر عوامل بیماری‌زای گیاهی و پاسخ به زخم‌ها نقش دارد. این هورمون تنظیم‌کننده منفی در گرهک‌سازی، شامل تشکیل رشته آلودگی و بیان ژن مربوطه در گیاهان وحشی و حتی جهش‌یافته‌های دارای گرهک فراوان است. البته، در بعضی گیاهان غلظت‌های پایین این هورمون اثر مثبت بر گرهک‌سازی دارد.

طور معنی‌داری گرهک‌های کمتری از نوع وحشی دارند. کاربرد خارجی جیبرلین این نقص را جبران می‌کند. جیبرلین‌ها سیگنال‌های پایین‌دست فاکتورهای گرهک، برای فرایند خمیدگی تارکشنده و تشکیل کیسه‌ها و رشته‌های آلودگی در پایه ریشه‌های فرعی هستند.

#### ■ استریگولاکتون‌ها

استریگولاکتون‌ها هورمون‌هایی‌اند که در تنظیم شاخه‌دهی گیاهان نقش دارند. این هورمون‌ها از ریشه به درون ریزوسفر رها می‌شوند و گرهک‌سازی را در نخود و یونجه افزایش می‌دهد. جهش‌یافته‌های نخود که کمبود استریگولاکتون دارند، نسبت به گیاهان وحشی گرهک‌های کمتری تولید می‌کنند.

#### ■ براسینواستروئیدها

براسینواستروئیدها گروهی از هورمون‌های استروئیدی در گیاهان‌اند که پاسخ‌های فیزیولوژیک زیادی، شامل طویل شدن سلول، فتومورفوزن، تمایز آوند چوبی و رویش دانه را تنظیم می‌کنند. تراکم این هورمون‌ها در گیاهان بسیار کم است؛ اما تحرک آن‌ها در گیاه زیاد است. کاربرد خارجی براسینواستروئیدها گرهک‌سازی را افزایش می‌دهد. کاربرد این هورمون‌ها از طریق برگ، فعالیت نیتروژناز را افزایش می‌دهد. همچنین تعداد گرهک، جرم خشک و تر آن و نیز فعالیت نیتروژنازی را در مقایسه با گیاهان شاهد در نخود افزایش می‌دهد.

#### ■ اتیلن

تولید اتیلن می‌تواند بر تشکیل گرهک اثر منفی داشته باشد. کاربرد خارجی اتیلن تعداد گرهک‌ها را کاهش می‌دهد. در پروانه‌اران مراحل اولیه نمو گرهک، شامل تشکیل رشته آلودگی و ظهور پریموردیوم‌های گرهک، احتمالاً به صورت منفی با علامت‌دهی اتیلن تنظیم می‌شوند. گرچه اتیلن این اثر را در همه گیاهانی که گرهک تشکیل می‌دهند، ندارد.

#### ■ آبسیزیک‌اسید

این هورمون نقش منفی بر مراحل متفاوت نمو

کاربرد خارجی  
آبسیزیک‌اسید تشکیل  
گرهک ریشه را با مهار  
تقسیم سلولی پوست  
مهار می‌کند. که برای  
شروع گرهک‌سازی لازم و  
حاصل القا با سیتوکینین  
است

#### منابع

- Hirsch, A.M.; Fang, Y.; Asad, S.; Kapulnik, Y. (1997), The role of phytohormones in plant-microbe symbioses, *Plant and Soil* 194.
- Ping L. & Boland W. Elsevir, (2004) Signals from the under ground: bacterial volatiles promot growth in Arabidopsis, *TRENDS in Plant Science* Vol.9 No.6 June.
- Kosuta S., D. Murray J., Crespi M. & Szczyglowski K., Elsevir, (2008), Cytokinin: secret agent of symbiosis, *Florian Frugier*.
- Nagata M. & Suzuki, A; Effects of Phytohormones on Nodulation and Nitrogen Fixation in Leguminous Plants, <http://dx.doi.org/10.5772/57267>
- Ferguson BJ, & Mathesius U, (2014), Phytohormone regulation of legume-rhizobia interactions. *Chem Ecol.* 40(7). doi: 10.1007/s10886-014-0472-7. Epub 2014 Jul 23.