



پیام‌رسانی هورمون‌های گیاهی

مؤلفان:

پیتر هدن

استیون گرگوری توماس

مترجم:

لیلا شبانی

سرشناسه:	هدن، پیتر Hedden, Peter
عنوان و نام پدید آور:	پیام‌رسانی هورمون‌های گیاهی / ویراستار پیتر هدن، استیون گرگوری توماس؛ مترجم لیلا شبانی.
مشخصات نشر:	شهرکرد، دانشگاه شهرکرد.
مشخصات ظاهری:	۶۱۸ ص، مصور، جدول، نمودار.
شابک:	۹۷۸-۹۶۴-۷۶۶۵-۸۸-۹
وضعیت فهرست نویسی:	فیا.
یادداشت:	Plant hormone signaling, 2006
موضوع:	هورمون‌های گیاهی
موضوع:	گیاهان -- یاخته‌ها و بافت‌ها -- انتقال ماده وراثتی
شناسنامه افزوده:	توماس، استیون گرگوری، ۱۹۶۹ - م.
شناسنامه افزوده:	Thomas, Stephen G. (Stephen Gregory)
شناسنامه افزوده:	شبانی، لیلا، ۱۳۵۸ - مترجم.
رده‌بندی کنگره:	QK ۸۹۸ / ۵۹۰۴ ۱۳۹۲
رده بندی دیویی:	۵۷۱/۷۴۲
شماره کتابشناسی ملی:	۳۴۱۷۸-۵



انتشارات دانشگاه شهرکرد

نام کتاب:	پیام‌رسانی هورمون‌های گیاهی
مؤلفان:	پیتر هدن و استیون گرگوری توماس
مترجم:	لیلا شبانی
ویراستار:	مهدی احمدی
ناشر:	دانشگاه شهرکرد
چاپ اول:	تابستان ۱۳۹۴
تیراژ:	۵۰۰ نسخه
قطع:	وزیری
چاپ:	ارس
قیمت:	۲۵۰۰۰۰ ریال
شابک:	۹۷۸-۹۶۴-۷۶۶۵-۸۸-۹

پیشگفتار مترجم

مبحث هورمون های گیاهی و دستیابی به دانشی موثر برای استفاده کاربردی از آنها در گیاهان مهم از نظر اقتصادی، صنعتی، دارویی، مستلزم شناخت گروه های مختلف این هورمون ها، نحوه و مکان بیوسنتز آنها، شناسایی ژن ها و آنزیم های مسئول در بیوسنتز، کنترل و تنظیم بیان آنها، مسیرهای مختلف بیوسنتز، نحوه ایجاد پیام و مسیرهای انتقال پیام و چگونگی تاثیر آنها در مقیاس سلول و بافت و اندام های رویشی و زایشی گیاه می باشد. بدیهی است مبحث هورمون های گیاهی گسترده و از نظر علمی پرکاربرد است. کتاب "پیام رسانی هورمون های گیاهی" کتابی ارزشمند است که مباحث فوق را پوشش داده و فصل های مختلف آن توسط دانشمندان و محققین برجسته دانشگاه های معتبر دنیا در کشورهای سوئیس، هلند، ژاپن، آمریکا، اسپانیا، فرانسه، استرالیا، انگلیس و آلمان تالیف شده است. این اثر علمی معتبر دانشگاهی توسط انتشارات "بلک ویل" در سال ۲۰۰۶ منتشر گردیده و اهمیت آن در ارایه یافته های جدید در زمینه هورمون های گیاهی به صورت فصل های مروری است که در برگیرنده جنبه های مختلف موضوع در بیوسنتز، کاتابولیسم، دریافت و انتقال پیام در کلیه گروه های اصلی هورمون های گیاهی می باشد. توضیح انتشار و انتقال هورمون ها در گیاهان و نقش پیام رسانی آنها در پدیده های نموی گیاه در فصل های مختلف این کتاب دنبال شده است. در این کتاب اهمیت ویژه ای به توضیح نقش محیط و مراحل نموی گیاه در تنظیم پیام رسانی هورمون ها داده شده است. محل های متابولیسم و فعالیت هورمون ها در گیاه و برهمکنش میان مسیرهای پیام رسانی هورمون ها نیز به خوبی مورد بحث قرار گرفته اند. این کتاب علاوه بر جنبه های آموزشی آن که در سطحی عالی مطرح شده اند، برای پژوهش و استفاده متخصصین و محققین در زمینه های مختلف فیزیولوژی گیاهی، زیست شناسی ملکولی گیاهی و بیوشیمی گیاهی هدف گذاری شده، لذا اهمیت ترجمه این اثر به زبان فارسی برای استفاده دانشجویان مقاطع کارشناسی ارشد و دکتری و محققین، ناگفته پیداست.

ترجمه حاضر، با توجه به انطباق مطالب با سرفصل های مصوب، به عنوان کتاب آموزشی درسی و یکی از منابع جدید قابل استفاده برای تدریس درس "مکانیسم عمل هورمون های گیاهی" و "مکانیسم عمل تنظیم کننده های رشد گیاهی" در مقطع کارشناسی ارشد و دکتری در نظر گرفته شده است. ترجمه این اثر علمی مفید را به عنوان خدمت کوچکی به نظام مقدس انقلاب اسلامی، میهن عزیزمان ایران و به کلیه همکاران علمی گرامی، دانشجویان عزیز و محققین

تقدیم می‌نمایم. لازم به ذکر می‌دانم که گرچه برای ارایه ترجمه‌ای مناسب که ضمن رعایت امانت علمی، از متنی روان برخوردار باشد تلاش شده است، این ترجمه نمی‌تواند خالی از اشکال باشد. لذا از محققین، متخصصین و کلیه خوانندگان این ترجمه تقاضا می‌شود، نقایص آن را متذکر شده و بر کیفیت آن بیافزایند.

در پایان، برخود لازم می‌دانم از مسئولین محترم حوزه معاونت پژوهشی دانشگاه شهرکرد به خاطر حمایت‌ها و تشویق‌های صورت گرفته و نیز از کلیه مسئولین و کارمندان اداره انتشارات دانشگاه قدردانی و تشکر نمایم و برای خود و کلیه این عزیزان توفیق خدمت بیشتر را آرزو نمایم.

لیلا شبانی، استادیار فیزیولوژی مولکولی گیاهی

گروه زیست‌شناسی، دانشگاه شهرکرد

پیشگفتار مولف

آزمایش های مربوط به حذف حلقه کاملی از پوست تنه درخت و مطالعه انواع تروپیسم ها در قرن ۱۸ و ۱۹ میلادی نشان داده اند که گیاهان دارای پیام متحرکی هستند، پیامی که بعداً مشخص شد نوعی اکسین، یعنی ایندول ۳- استیک اسید (IAA) است. در نیمه اول قرن گذشته شاهد شناسایی فرمول شیمیایی بسیاری از مولکول های مهم پیام رسان (هورمون ها) در گیاهان بودیم و اگرچه در ابتدا پیشرفت در زمینه درک نحوه تشکیل و روش عمل هورمون ها کند بوده، پیشرفت های اخیر شامل شناسایی گیرنده های گروه های مختلف هورمونی و گیرنده های آبسازیک اسید، IAA و جبرلین که در سال های (۲۰۰۶-۲۰۰۵) شناسایی شده اند قابل توجه و جذاب بوده است (بترتیب، فصل های ۱، ۲ و ۶ را ملاحظه کنید). بنابراین به نظر می رسد زمان ایده آل برای برجسته کردن پیشرفت های اخیر در این زمینه فرا رسیده است. این پیشگفتار به طور مختصر تاریخچه کشف و شناسایی هورمون های گیاهی را در زمانی که روش های تجزیه و تحلیل نتایج حساسیت کمتری نسبت به روش های امروزی داشتند، بازگو می کند.

اگرچه اکسین اولین هورمون گیاهی بود که شناخته شد (در سال ۱۹۲۶ "فریتس ونت" حضور یک ماده قابل پخش افزایش دهنده رشد را در کلئوپتیل های جوی دو سر نشان داد)، اثرات مهم اتیلن بر نمو گیاه قبل از سال ۱۹۲۶ مشاهده و به خوبی مورد استفاده قرار می گرفت. در زمان های قدیم، بشر بصورت ناآگاهانه ای از القاء رسیدگی میوه بوسیله اتیلن بهره برداری می کرد، بعنوان مثال از طریق خراش دادن سطح میوه برای القاء اتیلن ناشی از زخم و یا قرار دادن میوه در معرض دود که حاوی اتیلن بود، این کار را انجام می دادند. تأثیر دود ناشی از سوزاندن مزارع بر همزمان شدن فرایند گلدهی در آناناس که در سال ۱۸۷۴ در Azores (جزایری در شمال اقیانوس اطلس) کشف شد، در تولید آناناس مورد استفاده قرار گرفت و بعدها دود با گاز استیلن، و سپس با ترکیبات آزاد کننده اتیلن (مثل اتفون یا ترکیباتی مثل نفتالن استیک اسید که تولید اتیلن را القاء می کردند) جایگزین شد. در سال ۱۹۰۱ "دیمیتری نلجوبوف" نشان داد که اتیلن جزء فعال گاز زغال سنگ است و زمین گرایی را در گیاهچه های نخود رشد یافته در تاریکی، القاء می کند. بنابراین ممکن است ادعا شود که اتیلن اولین هورمون گیاهی کشف شده است، هر چند شواهدی مبنی بر اینکه گیاهان این گاز را تولید می کنند تا قبل از سال ۱۹۳۴ ارائه نشد و سالیان مدیدی طول کشید تا اتیلن بعنوان یک هورمون گیاهی پذیرفته شد. اذعان اینکه یک نوع گاز می تواند به عنوان یک هورمون عمل کند، ممکن است دشوار باشد، هر چند

کشف اکسید نیتریک به عنوان یک مولکول همه جا حاضر و دارای خاصیت پیام رسانی، منجر به پذیرش این مفاهیم در حال حاضر شده است.

پس از کشف اکسین توسط ونت (در ابتدا به عنوان ماده تسریع کننده رشد و سپس به عنوان Wuchsstoff، اصطلاح اکسین در سال ۱۹۳۲ توسط Kogl معرفی شد)، مدت زمان چند سال و انجام چندین آزمایش نادرست (برای مطالعه گزارش جذابی از تلاش های اولیه تعریف ماهیت شیمیایی اکسین منبع Wildman (۱۹۹۷) را ببینید) بطول انجامید تا اینکه IAA به عنوان ترکیب فعال موجود در ادرار انسان شناسایی شد. همچنین مشخص شد که IAA مسئول فعالیت اکسین موجود در عصاره مخمر و *Rhizopus suinus* است و در نهایت IAA در پودر ذرت (به عنوان یک منبع گیاهی) شناخته شد.

از آنجایی که غلظت هورمون های گیاهی در گیاهان بسیار کم است و آشکارسازی آنها از نظر شیمیایی در منابع گیاهی با روش های موجود در آن زمان امکان پذیر نبود، بنابراین هورمون های گیاهی ابتدا از منابع غیر گیاهی شناسایی شده اند. سپس گروه دیگری از هورمون ها یعنی جیبرلین به عنوان ترشحات فعال رشد از قارچ *Gibberella fujikuroi* کشف شد. اگر چه مواد کریستالی که توسط Teijiro Yabuta جیبرلین خوانده شده بود در دهه ۱۹۳۰ به دست آمدند (فصل ۶ را ببینید)، ولی تا سال ۱۹۵۶ اولین ساختار شیمیایی یعنی GA₃ پیشنهاد نشد.

توانایی GA₃ و عصاره های گیاهی برای بازگرداندن رشد موتانت های کوتوله خاص و القاء گلدهی در گیاهان روزت منجر به این پیشنهاد شد که جیبرلین ها تنظیم کنندگان درونی رشد گیاهی هستند (مرور Phinney سال ۱۹۸۳ را ببینید). حضور جیبرلین ها از طریق شناسایی GA₁ در دانه های باقالی در سال ۱۹۵۸ تایید شد.

چهارمین گروه هورمون ها، سیتوکینین ها بودند که برای اولین بار از یک منبع غیر گیاهی شناسایی شدند. ماده فعال اسپرم شاه ماهی به نام کیتین در سال ۱۹۵۵ توسط میلر و همکاران به عنوان 2-deoxyribosyladenine، یک محصول بازآرایی شده از N⁶-furfuryladenine شناخته شد. اولین سیتوکینین موجود بطور طبیعی از ذرت در اوایل دهه ۱۹۶۰ بطور جداگانه توسط لثام و میلر شناسایی شد و هر دو محقق بر استفاده از نام ژناتین توافق داشتند (Lethem & Miller 1965). اصطلاح سیتوکینین برای این گروه از هورمون ها توسط Skoog و همکاران (۱۹۶۵) پیشنهاد شد. پیشرفت های اخیر در پیام رسانی سیتوکینین در فصل ۴ توصیف

شده است. آخرین هورمون گیاهی کلاسیک آبسزیک اسید (فصل ۱ را ببینید) همزمان با کشف زئاتین بطور مستقیم از منابع گیاهی شناسایی شد، اگر چه قارچ ها هم این ترکیب را تولید می کردند. در دهه ۱۹۵۰ و اوایل ۱۹۶۰ تحقیقات مربوط به مواد بازدارنده رشد انجام شد. در آزمایشگاه Frederick Addicot ترکیباتی که ظاهراً ریزش میوه کتان را القاء می کردند خالص سازی شده و آنها را آبسزین نامیدند. همچنین ماده دورمین که خواب جوانه ها را در درختان القاء می کرد توسط Wareing و همکارانش جداسازی شد. در سال ۱۹۶۵ گروه Addicot ساختار آبسزین II را گزارش کردند که بعدها مشخص شد شبیه دورمین است. استفاده از نام آبسزیک اسید (ABA) توسط هر دو گروه مورد موافقت قرار گرفت (Addicot و همکاران، ۱۹۶۸)، با این حال بعدها مشخص شد که آبسزیک اسید در فرایندهای ریزش شرکت نمی کند و تجمع آن در میوه های در حال ریزش ممکن است به دلیل تنش ناشی از این فرایند باشد.

در ادامه، گروه های بیشتری از ترکیبات دارای فعالیت زیستی کشف شدند، ولی در آغاز تطبیق آنها به عنوان هورمون های گیاهی با برخی مقاومت ها روبه رو شد، زیرا نسبت دادن عملکرد فیزیولوژیک به آنها مشکل بود. براسینواستروئیدها اولین مثال از این مورد بودند. اولین عضو از این گروه که از نظر شیمیایی شناخته شد، براسینولید بود که در دهه ۱۹۷۰ از دانه گرده کلزا جداسازی شد (Grove et al., 1979). براسینولید و سایر براسینواستروئیدها در سنجش های زیستی فعالیت داشتند، البته زمانی این موضوع مشخص شد که تعدادی از موتانت های غیر حساس به جیبرلین بشدت کوتوله حاوی نقابسی در بیوسنتز یا پاسخ براسینواستروئید بودند (فصل ۳)، بنابراین بیشتر از این نمی توان این ادعا را که براسینواستروئیدها بعنوان تنظیم کننده های رشد درونی هستند، نادیده گرفت. در حال حاضر مسیر پیام رسانی براسینواستروئید بهتر از سایر هورمون ها که پیش تر شناخته شده بودند، مشخص شده است و گیرنده این هورمون یکی از اولین گیرنده های شناخته شده است.

ژاسمونیک اسید و ترکیبات وابسته به آن مثل کوکوریبیک اسید بعنوان بازدارنده های درونی رشد در دهه های ۱۹۷۰ و ۱۹۸۰ شناسایی شدند. بعدها مشخص شد که ژاسمونیک اسید در تعدادی از پاسخ های فیزیولوژیک به ویژه نمو زایشی و مقاومت به علف خواری حشرات و پاتوژن ها شرکت دارد. شواهدی نیز وجود دارد که متابولیت های فرار ژاسمونیک اسید مثل متیل ژاسمونات و سیس ژاسمون ممکن است در ارتباطات بین گیاهان یا حشرات و گیاهان شرکت داشته باشند

(فصل ۷ را ببینید). سالیسیلیک اسید در مقاومت به پاتوژن ها، به ویژه پاتوژن های بیوتروف، نیز نقش دارد. سالیسیلیک اسید نیز مانند ژاسمونیک اسید در تعدادی از فرایندهای فیزیولوژیکی در گیاهان دارای نقش است، که جالب ترین آنها القاء گرمزایی در گل آذین نوعی سوسن می باشد. دخالت این هورمون در مقاومت اکتسابی فراگیر بطور وسیعی مطالعه شده است (فصل ۸ را ببینید).

برخی از مولکول هایی که اخیرا کشف شده اند، در این جلد از کتاب به دلیل محدودیت تعداد صفحات آورده نشده اند. از جزئیات مسیرهای پیام رسانی این مولکول ها یا فعالیت هورمونی آنها اطلاعات کمی وجود دارد. اخیرا نقش پیام رسانی پلی آمین ها در گیاهان مورد مطالعه قرار گرفته است؛ اگرچه پلی آمین ها در برخی فرایندهای نموی شرکت دارند ولی حضورشان در غلظت های نسبتا بالا مشخص می کند که آنها نمی توانند به عنوان هورمون عمل کنند. سولفوکین های گیاهی (phytosulfokine) گروهی از پنتاپتیدهای سولفاته هستند که از کشت های سوسپانسیون سلولی برنج جداسازی شدند و مشخص گردید که تقسیم سلولی را تحریک می کنند (Matsubayashi et al., 1997). هرچند مسیر انتقال پیام آنها ناشناخته است. مشخص شده است که مولکول های متعدد دیگری از منابع مختلف اغلب دارای اثرات فیزیولوژیک کاملا ویژه هستند. اخیرا جزء دودی مشتق شده از گیاهان که جوانه زنی بذر را تحریک می کرد بعنوان مشتقی از butenolide شناخته شد که شباهت ساختاری قابل توجهی با strigol داشت، این ترکیب در ترشحات ریشه بسیاری از گونه ها موجود بود و جوانه زنی علف های انگلی "Striga" و "Orobanch" را تحریک می کرد (Flematti et al., 2004). از طریق مطالعات ژنتیکی وجود یک گروه جدید از هورمون های ناشناخته که شاخه دهی را کنترل می کردند مشخص شد (مرور شده در Schmitz & Theres, 2005). اجزاء مسیر بیوسنتز و انتقال پیام برای این هورمون ها توسط ژن های *MORE AXILLARY GROWTH* (*MAX*) آرابیدوپسیس و ژن های *RAMOSUS* (*RMS*) نخود کد می شوند. فقدان تکنولوژی مناسب در ابتدای امر، پیشرفت در درک عملکرد هورمون ها را کند و محدود به مشاهده اثرات استعمال هورمون خارجی بود. در برخی موارد، در دسترس بودن موتانت های "معیوب در هورمون" در تعیین عملکرد فیزیولوژیکی و در بررسی مسیرهای بیوسنتزی و کاتابولیکی هورمون بسیار مفید بوده است.

ظهور ژنتیک مولکولی و انتقال ژن در گیاهان، همراه با پیشرفت تکنیک های آنالیز قوی منجر به پیشرفت سریع دانش ما در مبحث پیام رسانی هورمون شده است، به طوری که بسیاری از جزئیات مسیرهای متابولیکی برای تمام هورمون های مهم شناخته شد و پیشرفت قابل توجهی در شفافیت مسیرهای انتقال پیام آنها ایجاد گردید. این جلد از کتاب گیرنده های هفت هورمون از هشت هورمون شناخته شده را پوشش می دهد. سه گیرنده شناخته شده اول مربوط به هورمون های اتیلن، براسینواستروئیدها و سیتوکینین ها هستند که روی غشاء پلاسمایی واقع شده اند. سه گیرنده بعدی، گیرنده های محلول برای هورمون های اکسین، جیبرلین و آبسیزیک اسید هستند. گیرنده های تازه کشف شده اکسین و جیبرلین بطور مستقیم در تجزیه تنظیم کنندگان رونویسی از طریق یوبی کوئیتین لیگاز عمل می کنند و نیاز به آبشار پیام رسانی پیچیده را برطرف می سازند. گذشت زمان به ما خواهد گفت که آیا برای این هورمون ها گیرنده های غشایی که در چندین مطالعه اولیه پیش بینی شده بود وجود دارند یا خیر؟

مشخص شده است که تجزیه پروتئین، موضوعی مشترک در انتقال پیام هورمون گیاهی است، پیام هورمون بسته به مسیر، منجر به حذف یا پایداری تنظیم کنندگان رونویسی می گردد. ویژگی مشترک دیگر وجود تنظیم پس خور است که در آن انتقال پیام هورمون منجر به تغییراتی از قبیل ممانعت از بیوستز در سطح رونویسی می شود که مکانیسمی را برای هومئوستازی هورمون فراهم می کند. علاوه بر این واضح است که برهمکنش های پیچیده ای میان مسیرهای هورمونی وجود دارد که بر بیوستز یا انتقال پیام هورمون اثر می گذارند و امکان هومئوستازی در مقادیر بالاتر را فراهم می کنند. بیشتر فرایندهای نموی به هورمون هایی پاسخ می دهند که فاکتورهای درونی و بیرونی مختلف که بر روی این فرایندها عمل می کنند را وساطت می کنند.

این کتاب شامل فصل هایی است که تنظیم هورمونی نمو زایشی (فصل ۱۰) و نمو و جوانه زنی بذر (فصل ۱۱) را در بر می گیرد. شناخت کامل کنترل هورمونی نمو در گیاه مستلزم در نظر گرفتن برهمکنش های میان هورمون ها است که پیچیدگی های آن فقط با استفاده از مدل سازی رایانه ای بطور کامل قابل درک می باشد.

این کتاب همچنین شامل فصلی درباره توزیع هورمون (فصل ۹) است که تمرکز آن بر هورمون های آبسیزیک اسید، جیبرلین ها و براسینواستروئیدها است؛ هورمون هایی که بطور قابل توجهی محرکشان با هم فرق دارد. در میان این هورمون ها، فقط IAA است که مشخص

شده بطور فعال منتقل می شود، در حالی که بقیه هورمون ها ممکن است از طریق انتشار بین سلول ها یا حتی در فواصل طولانی تر در سیستم آوندی حرکت کنند. بی شک برخی هورمون ها در مواردی در همان سلولی که در آن تولید می شوند، عمل می کنند. بنابراین، مشابه جانوران در گیاهان نیز می توان پیام رسانی اتوکرین، پاراکرین و حتی اندوکرین را مطرح نمود. مدت زمان زیادی است که بحث در مورد اینکه آیا هورمون های گیاهی را می توان بر اساس تعریف اولیه ای که فقط پیام های اندوکرین را شامل می شد، بطور معتبر هورمون شناخت، بعنوان موضوعی بی ربط رها شده است. گیاهان سیستم پیام رسانی شیمیایی خود را توسعه داده اند، که اهمیت آن برای بقا، نمو و پاسخ به محیط زیست با افزایش دانش ما بیشتر آشکار شده است.

پیتر هدن و استیون توماس

Peter Hedden and Stephen Thomas

فهرست مطالب

عنوان

صفحه

فصل ۱- سنتز، متابولیسم و انتقال پیام آبسازیک اسید.....	۱
مقدمه.....	۱
۱-۲- مسیرهای بیوسنتز و کاتابولیسم آبسازیک اسید.....	۳
۱-۲-۱- مراحل اولیه اصلی بیوسنتز آبسازیک اسید.....	۳
۱-۲-۲- تجزیه اپوکسی-کاروتنوئید.....	۶
۱-۲-۳- تبدیل گزانتوکسین به آبسازیک اسید.....	۹
۱-۲-۴- کاتابولیسم آبسازیک اسید.....	۱۰
۱-۳- تنظیم سنتز و متابولیسم آبسازیک اسید.....	۱۲
۱-۳-۱- تنظیم عمومی.....	۱۲
۱-۳-۲- تنظیم در پاسخ به تنش های غیر زیستی.....	۱۵
۱-۳-۳- تنظیم از طریق پیام ها و فاکتورهای درونی.....	۱۷
۱-۴- پیام رسانی آبسازیک اسید در فرایندهای بلوغ بذر: اثرات متقابل پروتئولیز و پروتئین ترکیبی.....	۲۰
۱-۵- پاسخ های تنش در بافت های رویشی: پنج رابطه مهم.....	۲۴
۱-۵-۱- محل های شناسایی آبسازیک اسید و تحقیق برای یافتن گیرنده ها.....	۲۴
۱-۵-۲- شبکه رونویسی به صورت نمایش داده ها.....	۲۷
۱-۵-۳- متابولیسم RNA.....	۲۹
۱-۵-۴- پروتئین فسفاتازهای 2C.....	۳۰
۱-۵-۵- پروتئین کینازهای غیرتخمیری ساکارز.....	۳۳
۱-۶- پیام رسانی آبسازیک اسید در سلول های نگهبان: حرکات ساده توسط مکانیسم های پیچیده کنترل می شوند.....	۳۶
۱-۷- آبسازیک اسید بعنوان پیام مخالف نور در حرکات روزنه ای.....	۳۹
۱-۸- نکات پایانی.....	۴۱
منابع.....	۴۳
فصل ۲- متابولیسم و پیام رسانی اکسین.....	۶۵
۲-۱- مقدمه.....	۶۵
۲-۲- متابولیسم اکسین.....	۶۵

۶۵.....	۱-۲-۲- بیوستنز ایندول ۳- استیک اسید.....
۶۷.....	۱-۱-۲-۲- مسیر مستقل از تربیتوفان.....
۶۹.....	۲-۱-۲-۲- بیوستنز IAA از تربیتوفان.....
۷۳.....	۲-۲-۲- همیوگ های اکسین در گیاهان.....
۷۳.....	۱-۲-۲-۲- همیوگ های IAA- پیتید.....
۷۵.....	۲-۲-۲-۲- همیوگ های اسیدآمینو ای.....
۷۵.....	۳-۲-۲-۲- هیدرولیز همیوگ های آمیدی.....
۷۷.....	۴-۲-۲-۲- همیوگ های استری اکسین.....
۷۹.....	۳-۲-۲- تجزیه IAA.....
۸۰.....	۳-۲- پیام رسانی اکسین.....
۸۰.....	۱-۳-۲- زن های حساس به اکسین.....
۸۲.....	۲-۳-۲- فاکتورهای پاسخ اکسین.....
۸۸.....	۳-۳-۲- تنظیم پاسخ اکسین از طریق SCF ^{TIR1} ubiquitin-ligase.....
۹۲.....	۴-۳-۲- تنظیم فعالیت SCF ^{TIR1}
۹۵.....	۵-۳-۲- شناسایی یک گیرنده اکسین.....
۹۸.....	۴-۲- بحث و چشم انداز آینده.....
۱۰۱.....	منابع.....
۱۲۰.....	فصل ۳- یکپارچگی بیوستنز و پیام رسانی براسینواستروئید.....
۱۲۰.....	۱-۳- مقدمه.....
۱۲۳.....	۲-۳- متابولیسم.....
۱۲۳.....	۱-۲-۳- بیوستنز.....
۱۳۵.....	۲-۲-۳- غیر فعال سازی.....
۱۳۹.....	۳-۲-۳- جنبه های عملکردی متابولیسم براسینواستروئید.....
۱۴۳.....	۳-۳- انتقال پیام.....
۱۴۴.....	۱-۳-۳- BAK1 و BRI1.....
۱۴۶.....	۲-۳-۳- BSU1 و BIN2.....
۱۴۷.....	۳-۳-۳- BZR2/BES1 و BZR1.....
۱۴۸.....	۴-۳-۳- BIM1.....
۱۴۹.....	۵-۳-۳- مکانیسم پیام رسانی و سایر اجزاء فرضی.....
۱۵۲.....	۴-۳- چشم اندازهای آینده.....

۱۵۲	۳-۴-۱- متابولیسم.....
۱۵۴	۳-۴-۲ انتقال پیام.....
۱۵۴	۳-۴-۳ محصولات.....
۱۵۵	منابع.....
۱۶۹	فصل ۴- متابولیسم و انتقال پیام سیتوکینین.....
۱۶۹	۴-۱- مقدمه.....
۱۶۹	۴-۲- متابولیسم سیتوکینین.....
۱۷۰	۴-۲-۱- بیوستنز سیتوکینین.....
۱۷۶	۴-۲-۲- تبدیل و همیوگی سیتوکینین.....
۱۷۸	۴-۲-۳- کاتابولیسم سیتوکینین.....
۱۸۱	۴-۳- انتقال پیام سیتوکینین.....
۱۸۲	۴-۳-۱- دریافت پیام سیتوکینین.....
۱۸۸	۴-۳-۲- انتقال پیام سیتوکینین.....
۲۰۹	۴-۴- نتیجه گیری.....
۲۱۰	منابع.....
۲۲۳	فصل ۵- بیوستنز و پیام رسانی اتیلن (بازلی که باید تکمیل شود).....
۲۲۳	۵-۱- مقدمه.....
۲۲۵	۵-۲- بیوستنز اتیلن.....
۲۲۶	۵-۱-۲- ACC سنتاز.....
۲۳۰	۵-۲-۲- ACC اکسیداز.....
۲۳۱	۵-۳- انتقال پیام اتیلن.....
۲۴۰	۵-۴- شبکه ای پیچیده.....
۲۴۴	منابع.....
۲۵۹	فصل ۶- متابولیسم و انتقال پیام جیبرلین.....
۲۵۹	۶-۱- مقدمه.....
۲۶۰	۶-۲- مسیر متابولیکی جیبرلین.....
۲۶۰	۶-۱-۲- بیوستنز جیبرلیک اسیدهای فعال از نظر زیستی.....
۲۶۳	۶-۲-۲- غیر فعال سازی جیبرلیک اسید.....
۲۶۵	۶-۳- ژن های بیوستنز جیبرلیک اسید و تنظیم آنها.....

۶-۳-۱- تنظیم نمودی	۲۶۹
۶-۳-۲- تنظیم هورمونی	۲۷۱
۶-۳-۳- تنظیم محیطی	۲۷۲
۶-۴- مسیر انتقال پیام جیبرلین	۲۷۶
۶-۴-۱- گیرنده جیبرلین	۲۷۹
۶-۴-۲- پروتئین های DELLA به عنوان سرکوبگرهای پیام رسانی جیبرلیک اسید عمل می کنند	۲۸۰
۶-۴-۳- جیبرلیک اسیدها تجزیه سریع پروتئین های DELLA را افزایش می دهند	۲۸۲
۶-۴-۴- تجزیه پروتئین های DELLA با وساطت SCF ^{SLY/GID}	۲۸۴
۶-۴-۵- نقش GIDI در تجزیه DELLA	۲۸۷
۶-۴-۶- اجزاء اضافی در پیام رسانی جیبرلیک اسید	۲۸۸
۶-۵- وقایع نسخه برداری فرودست القاء شده با جیبرلین ها	۲۹۱
۶-۵-۱- GAMYB ها	۲۹۲
۶-۵-۲- تنظیم همئواستاتیک متابولیسم جیبرلیک اسید	۲۹۴
۶-۶- مکان های پیام رسانی جیبرلیک اسید	۲۹۶
۶-۶-۱- بذرها در حال جوانه زنی	۲۹۶
۶-۶-۲- ساقه ها	۲۹۸
۶-۶-۳- تشکیل و نمو گل	۲۹۹
۶-۶-۴- ریشه آراییدوپسیس	۳۰۰
۶-۷- نتایج	۳۰۳
منابع	۳۰۶
فصل ۷- اکسی لیپین ها: بیوسنتز، انتقال پیام و نحوه عمل	۳۲۷
۷-۱- مقدمه	۳۲۷
۷-۲- آلفا دی اکسیژناز، فیتوپروستان ها و ترکیبات الکتروفیل	۳۳۰
۷-۲-۱- Dioxygenase (آلفا دی اکسیژناز)	۳۳۰
۷-۲-۲- فیتوپروستان ها و ترکیبات الکتروفیل	۳۳۰
۷-۳- مسیر LOX	۳۳۴
۷-۳-۱- LOX (لیپواکسیژناز)	۳۳۴
۷-۳-۲- HPOT/HPOD: نقطه انشعاب در مسیر LOX	۳۳۶
۷-۳-۳- انشعاب AOS: بیوسنتز ژاسمونات	۳۳۸

۴-۷ - موتانت های بیوستتر و پیام رسانی ژاسمونات.....	۳۴۹
۴-۷-۱- موتانت های بیوستتر ژاسمونات.....	۳۴۹
۴-۷-۲- موتانت های پیام رسانی ژاسمونات.....	۳۵۴
۴-۷-۳- پیام رسانی JA با وساطت پروتئوزوم.....	۳۵۸
۴-۷-۵- JA، OPDA و اجزای مربوطه در واکنش های دفاعی گیاه.....	۳۶۰
۴-۷-۵-۱- واکنش های متقابل گیاه و میکروب.....	۳۶۰
۴-۷-۵-۲- مسیر پاسخ به زخمی شدن.....	۳۶۵
۴-۷-۵-۳- دفاع مستقیم و غیر مستقیم.....	۳۷۰
۴-۷-۶- ژاسمونات در نمو.....	۳۷۳
۴-۷-۶-۱- نمو گیاهچه و رشد ریشه.....	۳۷۳
۴-۷-۶-۲- تشکیل غده.....	۳۷۴
۴-۷-۶-۳- تشکیل گل.....	۳۷۵
۴-۷-۶-۴- پیری.....	۳۷۶
۴-۷-۷- اظهارات نهایی.....	۳۷۸
منابع.....	۳۷۹
فصل ۸- سالیسیلیک اسید.....	۴۰۳
۸-۱- مقدمه.....	۴۰۳
۸-۲- بیوستتر و متابولیسم سالیسیلیک اسید.....	۴۰۵
۸-۲-۱- بیوستتر سالیسیلیک اسید از طریق مسیر فنیل پروپانویید.....	۴۰۵
۸-۲-۲- بیوستتر سالیسیلیک اسید از طریق مسیر ایزوکورسمات.....	۴۰۸
۸-۲-۳- مشارکت نسبی مسیرهای ایزوکورسمات و BA.....	۴۱۰
۸-۲-۴- تنظیم و مکان یابی بیوستتر سالیسیلیک اسید.....	۴۱۱
۸-۲-۵- متابولیسم سالیسیلیک اسید.....	۴۱۳
۸-۲-۶- بیوستتر MeSA.....	۴۱۵
۸-۳- انتقال پیام و نحوه عمل.....	۴۱۶
۸-۳-۱- مکان های اتصال به سالیسیلیک اسید.....	۴۱۶
۸-۳-۲- سالیسیلیک اسید و انتقال پیام با وساطت MAP کینازها.....	۴۱۸
۸-۳-۳- سالیسیلیک اسید و نقش مرکزی NPR1.....	۴۲۱
۸-۳-۴- سالیسیلیک اسید و دیگر پروتئین های تنظیمی.....	۴۲۴
۸-۳-۵- سالیسیلیک اسید و پیام متحرک.....	۴۲۵

۴۲۷.....	۶-۳-۸ - سالیسیلیک اسید و بیان ژن سراسری
۴۲۹.....	۷-۳-۸ - سالیسیلیک اسید و مقاومت به ویروس
۴۳۰.....	۴-۸ - نتایج
۴۳۲.....	منابع
۴۵۱.....	فصل ۹- توزیع و انتقال هورمون
۴۵۱.....	۱-۹ - مفاهیم و تعاریف
۴۵۲.....	۲-۹ - اکسین ها: توزیع و انتقال
۴۵۲.....	۱-۲-۹ - توزیع اکسین، عقاید قدیمی و پیشرفت های جدید
۴۵۲.....	۲-۲-۹ - بیوستز اکسین: دیگر به ساقه محدود نمی شود
۴۵۶.....	۳-۹ - انتقال اکسین
۴۵۶.....	۱-۳-۹ - توزیع وابسته به جریان توده ای اکسین
۴۵۷.....	۲-۳-۹ - انتقال قطبی اکسین
۴۷۱.....	۳-۳-۹ - نتیجه گیری
۴۷۲.....	۴-۹ - جیبرلین ها: توزیع و انتقال
۴۷۲.....	۱-۴-۹ - بذرها و میوه ها
۴۷۳.....	۲-۴-۹ - بافت های رویشی
	۳-۴-۹ - نتیجه گیری: برخی جیبرلین ها می توانند انتقال طولانی مسیر را حداقل در برخی
۴۸۵.....	شرایط تحمل کنند
۴۸۵.....	۵-۹ - براسینواستروئیدها: توزیع و انتقال
۴۸۶.....	۱-۵-۹ - توزیع براسینواستروئیدها
۴۸۷.....	۲-۵-۹ - انتقال براسینواستروئیدها
۴۹۳.....	۳-۵-۹ - نتیجه گیری: براسینواستروئیدهای درونی انتقال طولانی مسیر ندارند
۴۹۳.....	۶-۹ - نتیجه گیری کلی
۴۹۶.....	منابع
۵۱۳.....	فصل ۱۰- نمو زایشی
۵۱۳.....	۱-۱۰ - مقدمه
۵۱۳.....	۲-۱۰ - زمان گلدهی
۵۱۴.....	۱-۲-۱۰ - جیبرلین ها
۵۱۶.....	۲-۲-۱۰ - براسینواستروئیدها
۵۱۷.....	۳-۲-۱۰ - اکسین ها، سیتوکینین ها و اتیلن

۵۱۸	۱۰-۲-۴-آبسزیک اسید
۵۱۸	۱۰-۲-۵-سالیسیلیک اسید و گذر به گلدهی فعال شده با تنش
۵۱۹	۱۰-۳-نمو گل
۵۲۲	۱۰-۴-نمو اولیه میوه
۵۲۳	۱۰-۴-۱-جیرلین ها
۵۲۴	۱۰-۴-۲-اکسین
۵۲۵	۱۰-۴-۳-پلی آمین ها
۵۲۶	۱۰-۵-بلوغ میوه
۵۲۷	۱۰-۵-۱-اتیلن
۵۲۸	۱۰-۵-۲-اکسین
۵۲۸	۱۰-۵-۳-براسینواستروئیدها و آبسزیک اسید
۵۲۹	۱۰-۵-۴-سالیسیلیک اسید
۵۲۹	۱۰-۶-نتیجه گیری
۵۳۱	منابع
۵۴۵	فصل ۱۱- نمو و جوانه زنی بذر
۵۴۵	۱۱-۱-مقدمه
۵۴۶	۱۱-۲-کنترل هورمونی نمو بذر
۵۴۶	۱۱-۲-۱-مراحل نمو و فیزیولوژیک در نمو بذر
۵۴۹	۱۱-۲-۲-تنظیم کنندگان نمو بذر
۵۵۳	۱۱-۲-۳-تنظیم کنندگان پاسخ های آبسزیک اسید در بذر
۵۵۴	۱۱-۲-۴-زن های متابولیسم آبسزیک اسید و جیرلین در طی نمو بذر
۵۵۶	۱۱-۲-۵-تنظیم تعادل مقادیر آبسزیک اسید و جیرلین در طی نمو بذر
۵۵۷	۱۱-۲-۶-تنظیم عمل آبسزیک اسید و جیرلین در طی نمو بذر
۵۵۸	۱۱-۳-کنترل هورمونی جوانه زنی بذر و رشد پس از جوانه زنی
۵۵۸	۱۱-۳-۱-تنظیم مقادیر جیرلین در بذرهای آبنوشی شده
۵۶۳	۱۱-۳-۲-تنظیم مقدار آبسزیک اسید در بذرهای آبنوشی شده
۵۶۶	۱۱-۳-۳-محل های بیوستتر و پاسخ جیرلین در بذرهای آبنوشی شده
۵۷۰	۱۱-۳-۴-عمل جیرلین و آبسزیک اسید در آبرون غلات
۵۷۳	۱۱-۳-۵-سایر هورمون ها، عمل های اتیلن و براسینواستروئیدها در طی جوانه زنی بذر
۵۷۵	۱۱-۴-نتیجه گیری و چشم اندازها

منابع.....	۵۷۷
فهرست نمایه.....	۵۹۱

www.ketab.ir