



ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

رشد پیچه ای در ارگان های گیاهی : مکانیزم ها و اهمیت

بسیاری از گیاهان بعضی از انواع رشد پیچه ای، مانند حرکات جست جوی دوار در ساقه های در حال رشد، و دیگر ارگان ها (حرکت پیچه ای)، پیچ خوردن قسمت های پیچه ای، واژگون شدن برگ ها و جوانه ها (معکوس شدن) ترتیب گلبرگ ها (شکنج) و پیچش تیغه های برگ را بروز میدهند. یافته های ژنتیکی اخیر نشان داده است که این رشد های پیچه ای ممکن است مرتبط با آرایه های پیچه ای در ریز لوله های قشری و ریز فیبر های سلولزی روی آن ها باشد. یک مکانیزم جایگزین این ساختار پیچه ای، که مبتنی بر انقباض های تفاضلی در لایه های دوگانه است، اخیرا شناسایی شده است و مشخص شده که این روند، عامل بعضی از این رشد ها میباشد. در این قسمت، من یک مرور در مورد روند های ژن ها و سلول ها ارائه میکنم که در مورد این الگو های رشد پیچه ای میباشد. همچنین من، انواع رشد های پیچه ای در گیاهان را بررسی کرده و اهمیت تطبیق پتانسیل آن ها را نشان داده و آن ها را با الگو های رشد پیچه ای در حیوانات مقایسه خواهم کرد.

مقدمه

رشد گیاهان معمولا به صورت خطی و یا محیطی شکل میگردد، اما در بعضی از موارد رشد گیاهان به صورتی است که منجر به دور زدن، پیچ خوردن و یا مارپیچ شدن گیاه میشود؛ این الگو ها معمولا به عنوان رشد های پیچه ای تعریف میشوند (لغت نامه در جعبه ی شماره 1 را مشاهده کنید). نمونه های مشخص از ارگان های گیاهی که رشد پیچه ای در آن ها دیده میشود، بیشتر شامل پیچک هایی است که حالت بالارونده دارند ، اما بسیاری از نمونه های دیگر نیز در مورد این رشد پیچه ای توصیف شده است (شکل 1). به عنوان مثال، لبه های ساقه های در حال رشد و دیگر ارگان ها نیز میتوانند این رشد پیچه ای (لغت نامه جعبه ی 1) را داشته باشند، زیرا آن ها گسترش پیدا میکنند و با عوامل محیطی ، تعامل ایجاد میکنند تا بتوانند در معرض نور بوده و یا از مواد مغذی و یا خاک استفاده کنند. دیگر عواملی که کم تر مورد بررسی قرار گرفته است، پیچیدگی های خاص در برگ ها و

ساقه های گل ها است که معمولا برای معکوس کردن گرایش های پستی - شکمی گیاه (معکوس شدن ، لغت نامه جعبه ی 1) رخ میدهد، قرار گیری مارپیچی گلبرگ ها (شکنج ، لغت نامه جعبه ی 1) در نمونه های گل، دور پیچ شدن (، لغت نامه جعبه ی 1) در غلاف و ریشک ها در طول پراکنش دانه و تاب خوردن برگ ها برای تضمین مقاومت آن ها ، میباشد. باید به این نکته اشاره کرد که یکی از انواع رایج آرایش های پیچه ای ، که با نام جایگزینی برگ ها و گل ها بر روی ساقه شناخته میشود (فیلوتاکسی) ، نشان دهنده ی دسته ای متفاوت از الگو های پیچه ای میباشد که شامل ایجاد شدن اعضای جدید در گیاه میباشد، نه رشد توسعه ای در یک عضو. ویژگی ها و مکانیزم های این نوع رشد فیلوتاکسی، تقریبا شناخته شده است و در این قسمت مورد بررسی قرار نمیگیرد. در این مرور من نخست دانش فعلی خودمان در مورد زن ها و روند های سلولی که موجب الگو های پیچه ای در گیاهان میشود را بررسی میکنم و به نقش ریز لوله های قشری و ریز فیبر های سلولزی در این زمینه میپردازم. بیشتر این درک ، از مطالعه های انجام شده بر روی جهش های رشادی گوش موشی یا آرابیدوپسیس **تالیانا** به دست آمده است که الگو های رشد پیچه ای غیر طبیعی را ایجاد کرده است. با وجود این که این یافته ها الزاما نشان دهنده ی الگو های رشد مرتبط با شرایط عادی نیستند، اما به نظر محتمل میرسد که روند هایی که در این جهش ها دچار تغییر شده اند، احتمالا همان روند هایی هستند که در دیگر رشد های پیچه ای مورد استفاده قرار میگیرد که در شرایط جهش خودشان را تطبیق داده و ازین رو، اکنون حالت نرمال دارند. سپس من به بررسی انواع الگو های رشد پیچه ای مشاهده شده در گیاهان پرداخته و اهمیت تطبیقی احتمالی آن ها را بررسی میکنم. مشاهده های جالبی در مورد حضور فیبر های ژلاتینی مشابه با فیبر های مشاهده شده در چوب درختان دیده شده است و گسترش تفاضلی احتمالی آن ها در بافت های دو لایه، احتمالا موجب ایجاد تاب و پیچ خوردگی هایی میشود که در این جا مورد بحث قرار گرفته است. متمایل شده به یک طرف (لغت نامه ی جعبه ی 1) در رشد پیچه ای در یک نمونه را میتوان در دو گروه تقسیم بندی کرد - ثابت یا متغیر (جعبه ی 2) - و اهمیت این دسته بندی نیز مورد بررسی قرار گرفته است . در نهایت ، ما رشد پیچه ای در گیاهان را با رشد های پیچه ای در

حیوانات بررسی کرده و موارد مجهول مهم را بیان میکنم، که این موارد شامل ذات عوامل تعیین کننده ی اصلی در جهت تمایل رشد پیچه ای گیاهان میباشد.

مبانی ژنتیکی و سلولی در رشد پیچه ای

دیدگاه های به دست آمده از رشادی گوش موشی یا آرابیدوپسیس تالیانا

در سال 1880، داروین مشاهده کرد زمانی که ریشه های اولیه ی لوبیا، طالبی و گونه های بلوط در یک صفحه ی کج پایین میروند، دچار نوسان میشوند که ظاهرا این نوسان ها به صورت رشد های پیچه ای شکل میگرفت. بیش از 100 سال بعد، Shimura و Okada این پدیده را اعمال کردند تا بتوانند ژن هایی که احتمالا در این نوع رشد دخیل هستند را شناسایی کنند. با استفاده از گیاه رشادی گوش موشی یا آرابیدوپسیس تالیانا، آن ها شش ژن روش رشد موجی را ارائه کردند که زمانی که این ژن ها دچار جهش شدند، تغییراتی در الگوی رشد ایجاد شد. آن ها موج های ایجاد شده را به عنوان یک پاسخ چرخه ای نسبت به لمس مرتبط دانستند، اما Simmons و همکارانش بعد ها شواهدی را فراهم کردند که نشان میدهد پیچه های پهن، نتیجه ای از تعامل های بین رشد پیچه ای به صورت مارپیچی در ریشه ها و سطح غیر قابل نفوذ ظرف، میباشد. در بعضی از گونه های وحشی همین گیاه، ریشه ها به صورت مداوم تحت این شرایط رشد به سمت چپ متمایل میشوند (همانطور که در شکل 2A مشاهده میشود) که احتمالا به دلیل پیچیدگی به سمت راست و یا چرخش به سمت چپ در خود ریشه میباشد. در هر صورت، تغییرات در مورد این جهت رشد، به ژن های جهش یافته این امکان را میدهد تا بتوانند این حرکات پیچه ای را به صورت فوری، ایجاد کنند.

با استفاده از این روش، دو ژن با نام های SPIRAL 1 و SPIRAL 2، از ریشه های جهش یافته شناسایی شدند که اکنون به جای سمت چپ، بسیار به سمت راست متمایل میشود (شکل 2B). این جهش های پیچه ای به نظر به نظر با رشد پیچه ای یا تابدار مداخله میکنند و این کار را با ایجاد کردن رشد پیچه ای غیر عادی در

ریشه ایجاد میکنند، به صورتی که سلول های صاف تحت شرایط رشد عادی، اکنون یک تاب دائمی به سمت چپ را ایجاد میکنند (شکل 2B). این شرایط بر روی ساقه ها و ساقه چه ها دیده میشود، و در جهش های Spiral2 حتی در برگدم ها و جوانه ها نیز دیده میشود (شکل 2B). با وجود این که محصولات پروتئینی این ژن های Spiral 1 و Spiral 2 در آن زمان هنوز شناخته نشده بود، اما مطالعه های بعدی بر روی این ژن های جهش یافته نشان داد که یکی از مهم ترین دلیل های ایجاد این رشد های پیچه ای، ریز لوله ها هستند. نخست، آرایه های قشری این ریز لوله ها در داخل سلول های پوششی ریشه در منطقه ی افزایش طول پایه ها، در ژن Spiral 1 جهشی به صورت غیر عادی پیچ داشت، البته جهت تمایل آن مخالف با سلول های پوششی بود (شکل 2B). دوما، غلظت های اندک از پروپیزامید ، یک دارو که موجب غیر پلیمری شدن ریز لوله ها میشود، موجب شد که گرایش ریشه ها معکوس شده و در نتیجه تاثیر آن در تاب خوردن گیاه در ژن های جهش یافته ی Spiral دیده شود. یک تاثیر معادل نیز با استفاده از تاکسول ، یک داروی تثبیت کننده ی ریز لوله ها مشاهده شد که این موضوع نشان میدهد که تنها غیر پلیمری سازی ریز لوله ها ، عامل کنترل کننده ی این تغییرات نیست. سوماً، فرآوری کردن ریشه های نوع وحشی با استفاده از دارو ها منجر به شکل گیری آرایه های قشری این ریز لوله ها شد که بیشتر به صورت پیچه ای رشد میکردند تا به صورت نرمال، که این موضوع شواهد بیشتر در مورد تاثیر ریز لوله ها در رشد پیچه ای را فراهم میکند.

درک کردن نقش ریز لوله ها و توبولین

ریز لوله ها ، لوله های بلند تو خالی هستند که از زیر واحد های هترودیمریک آلفا و توبولین بتا ایجاد شده است. این زیر واحد ها به صورت الگوی سر به ته در داخل پروتوفیلامن ها قرار میگیرند که سیزده مورد از آن ها در هر ریز لوله به صورت بغل به بغل قرار میگیرند. این ریز لوله ها حالت خود سازمان دهی و دینامیک دارند. آن ها در انتهای اضافی از طریق افزودن زیر واحد شبکه ای، رشد ایجاد میکنند (یعنی زمانی که پلیمری سازی بیشتر از غیر پلیمری سازی میباشد) و از طریق غیر پلیمری سازی نیز سایز آن ها کاهش پیدا میکند.

زیر لوله های منفرد میتوانند به صورت آرایه هایی از رشته های موازی در بیایند و در سلول های گیاهی در حال افزایش طول، این آرایه ها معمولا به صورت حلقه های جانبی و یا پیچه هایی حور محور طولی شکل میگیرند و دقیقا زیر غشای پلاسمای در قشر سلولی قرار میگیرند.

در حالی که مطالعه های اولیه در مورد پیچه ها نشان دهنده ی نقش ریز لوله ها در رشد پیچه ای است، درگیری مستقیم زیر واحد های توبولین تنها زمانی مشخص شد که ژن های جهش یافته در گیاه رشادی گوش موشی یا آرابیدوپسیس تالیانا در ریشه هایی دیده شد که تابش به سمت چپ داشتند (یعنی بر خلاف جهش ها به سمت چپ ، شکل c) و این جهش ها در ژن هایی دیده شد که کد کننده ی توبولین آلفا 6 و (تصویر 1) و یا توبولین 4 (تصویر 2) بود. دوباره، ریز لوله های قشری اکنون از یک الگوی پیچه ای اطراف ریشه در سلول های پوششی به خود گرفتند، که این دفعه بر خلاف پیچه های سمت چپ، به سمت راست مایل شده است (شکل 2c). احتمالا این جهش ها نشان دهنده ی بهره ی عملکردی هستند زیرا آن ها حالت نیمه غالب دارند، و یک گیاه میان ژنی که جهش های توبولین آلفا را در پیش زمینه های وحشی خودش گیاه نشان داده بود، همین فنوتیپ های تابیده را از خودش نشان داده بود.

این موضوع تا حدی مطابق با جهش های غیر عادی توبولین است که موجب ایجاد خلل در آرایه های زیر لوله های نرمال میباشد. باید به این نکته اشاره کرد که کاهش عملکرد در جهش دهنده ها، هیچ تاثیر محسوسی بر روی رشد و یا الگوی سلول ها نداشت، شاید این موضوع به دلیل فراوانی ژنی میباشد.

در نتیجه، تحلیل بر روی یک نمونه ی بزرگ از 32 ریشه با رشد انحرافی جهشی نشان داد که جهش ها در توبولین ها میتواند منجر به ایجاد فنوتیپ های پیچه ای دست راستی و یا دست چپی شود. بسیاری از اعضای خانواده های توبولین در این زمینه دخیل هستند - پنج ورد از شش توبولین آلفا و چهار مورد از نه مورد توبولین بتا در گیاه رشادی گوش موشی یا آرابیدوپسیس تالیانا - که جهش های دست راستی و دست چپی در هر زیر گروه از این گیاه دیده میشود. مکان تغییرات جهشی در هترودیمر های آلفا/بتا متمرکز بر ناحیه ای با تعامل های

بین پروتئین - پروتئین میباشند که یا بین هترودایمر ها و یا بین پروتوفیلامنت های مجاور هم هستند. به علاوه، یک همبستگی منفی قوی بین شیب ریز لوله های قشری، پیچه ها و دامنه ی انحراف ریشه برای جهش های مختلف وجود داشت که این موضوع نشان دهنده ی یک رابطه ی عملکردی نزدیک بین این موارد میباشد.

جعبه شماره 1 - لغت نامه ی عبارات مورد استفاده

کایرالینه : وجود داشتن در دو حالت، حالت های کاملا مشابه (همریختی آینه ای)

رشد دایره ای : رشد نسبی دوار (یا بیضی مانند) که در انتهای ساقه ها، برگ ها، ریشه ها یا جوانه ها دیده میشود و معمولا در یک جهت دایره ای ثابت دیده میشود

پیچ خوردگی : ویژگی نشان داده شده توسط یک میله که به صورت شکل پیچه در آمده است (درست مانند فنر)

شکنج : یک حالت پیچه ای گلبرگ ها یا کاسبرگ ها داخل گل به صورتی که آن ها به صورت مشابه بر روی کاسبرگ یا گلبرگ مجاور خودشان، همپوشانی ایجاد میکنند (درست مانند تیغه های پروانه)

تمایل به یک جهت (دست وارگی) : ویژگی نشان داده شده توسط دو نوع سازه که تصویر های آینه ای یکدیگر هستند. آن ها معمولا با نام راستی (دکسترال) یا چپی (سینسترال) شناسایی میشود که معمولا این جهت ها به صورت دل به خواه مشخص میشود.

پیچه ای : ویژگی نشان داده شده توسط یک خط که دور خودش گشته و در یک فضای شکل میله ای از یک انتها تا انتهای دیگر، جابجا میشود. یک هلیکس یا پیچه را میتوان از نظر طول، شعاع و یا گام پیچه (یعنی فاصله ی بین هر تقاطع از محور طولی در لبه ی خارجی) و یا زاویه ی جابجایی نسبت به محور طولی، تعریف کرد. هلیکس ها ممکن است به صورت حالت های دوتایی آینده ای (قسمت همریختی آینه ای و دست وارگی را مطالعه کنید) نیز وجود داشته باشند.

واژگونی : تاب خوردن دمبرگ ها، و یا گلبرگ های گل، به صورت 180 درجه یا معکوس در جهت قسمت های بالایی و پایینی.

مارپیچی : ویژگی یک خط که از یک نقطه در یک مسیر به سمت خارج توسعه پیدا کرده و فاصله ی آن از آن نقطه به صورت پیوسته افزایش پیدا میکند؛ این ویژگی را میتوان تنها بر روی یک صفحه (مانند فنر ساعت) در نظر گرفت، و یا میتوان آن را در صورتی که این خط به صورت همزمان با زاویه ی تند نسبت به صفحه هم توسعه پیدا میکند، آن را به صورت فضای شبه مخروطی، در نظر گرفت. این عبارت معمولا گاهی به اشتباه برای پیچه هم مورد استفاده قرار میگیرد که از نظر فنی یک پیچه به شما نمی آید زیرا دارای یک شعاع ثابت میباشد.

دو قلبی : روند یک بدنه ی پیچه ای که دور یک بدنه ی میله ای شکل، دور میزند.

تاییدگی : نتیجه ی چرخیدن یک انتهای بدنه ی منعطف و میله ای شکل.

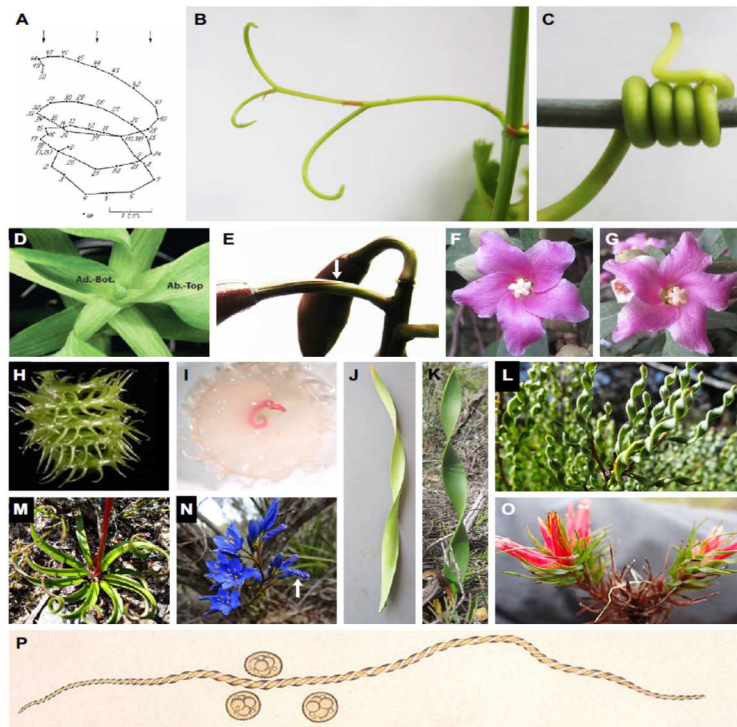
پروتئین های مرتبط با ریز لوله ها در رشد پیچه ای

گستره ای از پروتئین های مرتبط با ریز لوله ها (MAP ها) ، در رشد پیچه ای تاثیر دارند. به عنوان مثال ، SPIRAL 1 (که همچنین با نام SKU6 شناخته میشود) مشخص شد که در نهایت موجب کد شدن پروتئین هایی میشود که در انتهای افزایشی رشد ریز لوله ها و شبکه ی آن ها قرار دارد. SPIRAL2 (که در اصل با نام TORTIFOLIA شناخته میشود) به صورت ویژه مرتبط با ریز لوله ها در کل طول آن ها در آزمایشگاه میباشد که شامل دامنه های تعاملی بین پروتئین ها بوده و به صورت مستقیم در بررسی های آزمایشگاهی، به ریز لوله ها متصل میشود. یک ژن سوم (GCP2) ، با جهش یافته های رشد پیچه ای با نام Sipral3 ، بخشی از توبولین های گاما شامل پیچیده ی GCP2 را ایجاد میکند که برای هسته ای شدن این ریز لوله ها ضروری میباشد. این و دیگر جهش های مشاهده شده در MAP ها ، که بعضی از آن ها دارای رشد های دست چپی میباشد، نشان داد که ایجاد اخلاص در دینامیک این ریز لوله ها میتواند معمولا منجر به رشد تابیده شود، با وجود این که مکانیزم های دقیق آن هنوز مشخص نیست و ممکن است مکانیزم های آن متفاوت باشد.

درک کردن رابطه ی بین ریز لوله ها و ریز فیبر های سلولزی

گرایش آرایه ی ریز لوله هایی که در قسمت داخلی غشای پلاسمایی قرار دارند، چگونه میتوانند مرتبط با رشد پیچه ای در سلول باشند؟ مشاهده های کلاسیک در مورد این سلول های پیچه ای در جلبک سبز رشته ای نیتلا نشان داد که این رشته ها از طریق توسعه ی نسبتا یکنواخت تمام بخش ها یا دیواره ی جانبی سلول ها، رخ میدهد. رشته های عرضی و یا حلقه های ریز فیبر های سلولزی در دیواره ی سلول های گیاهی دیده میشود، و زمانی که ریز لوله های قشری پیدا شدند، یک رابطه ی نزدیک بین گرایش آن ها و گرایش ریز فیبر های سلولزی هم پوشان، مشخص شد. ریز فیبر ها اکنون در پیچیده های سنتز سلولزی (CSC) ترکیب میشوند، و یک گل شش گونه داخل غشای پلاسمایی دیده میشود. در طول شکل گیری ریز فیبر ها، 18 یا 2 زنجیره ی سلولزی پلیمری جهتی به سمت بیرون دارند، به هم پیچیده و در دیواره ی سلولی قرار میگیرد، ازین رو موجب میشود که

این ساختار گل مانند به صورت جانبی در غشای داخلی قرار بگیرد. ازین رو، گرایش فیبر های جدید مبتنی بر جهت حرکت این ساختار گل مانند میباشد. تاثیر ریز لوله های زیر لایه ای بر روی جهت این حرکت، بعد از این مشاهده ها با تصویر برداری زنده از گیاهان رشادی گوش موشی یا آرابیدوپسیس تالیانا که دارای پروتئین های سنتزی سلولزی و ریز لوله ها با درجه های مختلف از فلورسنت مختلف، مشخص شد. (شکل 3A-C). در توسعه ی سلول های هیپوکوتیل ، نشان داده شده که ریز لوله ها برداری را مشخص کردند که تحت استفاده ساختار رز مانند بود. حتی با این شرایط، این سلول ها برای حفظ حرکت این ریز لوله ها ضروری نیستند، زیرا استفاده از داروی غیر پایدار کننده ی ریز لوله ها با نام اوریزالین موجب غیر فعال شدن ریز لوله ها شد اما این ساختار گل مانند باز هم به حرکت خودش ادامه داد، البته این نتایج حداقل برای شرایط کوتاه مدت صدق میکند. (شکل 3D.E).



شکل 1 نمونه ای از انواع رشد پیچه ای در گیاهان (A). مسیر حرکت دایره ای در راس رشد در گیاه سس (سرده) یا نام سوسوتا گرونوی، که در وقفه های 5 دقیقه ای تصویر برداری شده است. راس رشد این گیاه در

حال حرکت به سمت نور (فلش ها) در حرکات دایره ای گسترده به سمت راست، میباشد. ω نشان دهنده ی یک نقطه ی مرجع ثابت میباشد. (CوB) انگور (گیاه) یا grapevine *Vitis vinifera* قبل (B) و بعد (C) از این که با یک پشتیبانی مواجه میشوند، در این مورد تابش دور این پشتیبان با پیچه های راست گرد، شروع به حرکت میکند. (D). برگ های واژگون یک سوسن پرویی یا *Alstroemeria psittacina* که در این تصویر میتوان تابش های 180 درجه ی دست چپ را مشاهده کرد که موجب میشود سطح دور از محور به سمت بالا جابجا شود ، و سطح این قسمت اکنون در پایین قرار دارد. (E). واژگونی 180 درجه در گلبرگ های یک گل ارکیده (از نوع ترکیبی کاتلیا، ارکیده) ؛ فلش در این تصویر نشان دهنده ی تابیدن میباشد. (F.G)، شکنج گلبرگ های لاگوناری پاترسون جزیره ای ایسلندی با تعداد مشابه از گل های دست چپی (F) و دست راستی (G) در یک گیاه. (H,I) دانه ی بذر گیاه یونجه ی تنورنا نشان دهنده پیچه های دست چپ و حلقه های سطحی در این تصویر میباشد (H) ، همچنین دیدگاه از سمت بالا (I) و رنگ آمیزی با استفاده از فلوگلوکینول نشان دهنده ی لیگنین موجود در محور مرکزی (قرمز) میباشد که در این قسمت دیگر رشد صورت نمیگیرد. برگ های تیغه مانند تابیده از زنبق پانکراتیوم ماریتیموم شنی و گیاه ریشه خونی *Haemodorum venosum* را نشان میدهد. این نمونه ها به هم مرتبط نیستند و جهت پیچه ها در گیاه پانکراتیوم (همه دست راست) ثابت هستند اما جهت رشد در گیاه *Haemodorum* متغیر است (نیمی دست راست و نیمی دست چپ). (L) برگ های مارپیچی گیاه های پیچه ای جیبانگ پرسونیا است که به صورت یکنواخت، دست راستی هستند. (M,N). برگ ها و گل های نجم آبی ، که رشد پیچه ای دست چپی با برگ های تیغه (M) و شکنج های دست راستی در گلبرگ ها پس از گل دهی (جهت ها در N) . (O) برگ های مارپیچی در گیاه وحشی نادر آندرسنیا گزندفیلورا ، با انشعاب هایی که برگ ها را با تاب خوردگی به سمت چپ، حمل میکنند (چپ) همچنین تصویر های تاب خوردگی به سمت راست (راست) هم در همین گیاه دیده میشود. (E) انبساط در غاوث مارکانتیا پولیمو که نشان دهنده ی پیچه های دست چپی در سلول است که در هر انتها به هم متصل شده اند. سه بذر در این تصویر نشان داده شده است.

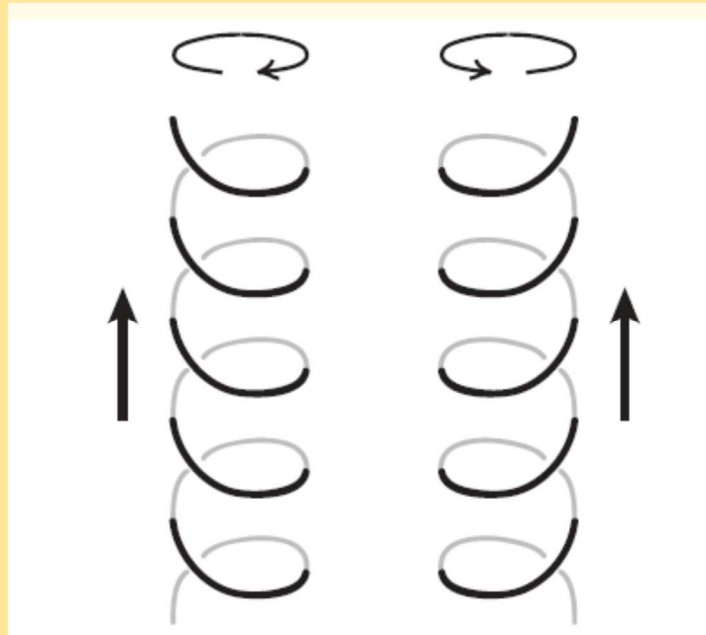
کشف های بعدی در زمینه ی پروتئین های ترکیب سلولزی تعاملی (SCI1) - یک پروتئین اتصالی که به صورت مستقیم به پروتئین های ریز لوله ها و ترکیب های زیستی سلولزی متصل میشود - نشان داد که یک رابطه ی مکانیکی مستقیم بین این بخش های سلولزی وجود دارد. در جهش های مشاهده شده در ژن های SCI1 (که در اصل با نام POM-POM2 شناخته میشوند) ، جهت ریز فیبر های سلولزی و ریز لوله های قشری از هم تفکیک شد. علاوه بر این، ریشه های در حال رشد، ساقه چه ها و برگ ها اکنون دارای مارپیچ به سمت چپ هستند، با وجودی که شاید بر خلاف انتظار، ساقه های شکوفا با جهش در ژن های CSi1، دارای تابش به سمت چپ هم باشند. مطالعه ی بعدی همچنین نشان داد که دست وارگی در رشد پیچه ای و جهت فیلوتاکسی در خوشه ها، به صورت مستقل بر روی ساقه شکل میگیرد. ازین رو، دیدگاه ما این است که جهت حرکت ترکیب های سلولزی رز مانند در غشای پلاسمای، یک مسیر از ریز فیبر های سلولزی را از خودش به جای میگذارد که توسط خط قطاری ریز لوله های سیتوپلاسمی زیرین که توسط MAP های خاص به هم متصل هستند، هدایت میشود (شکل 3F).

مکانیزم های سلولی دخیل در رشد پیچه ای

ارتباطات ریز لوله ها - ریز فیبر ها به صورت کامل شناسایی شده است، اما این که این ارتباطات به چه صورتی بر روی رشد پیچه ای تاثیر دارند، باید بیشتر بررسی شود. افزایش طول در سلول های گیاهی سیلندری معمولاً به صورت توسعه ی طولی دیواره های جانبی ایجاد میشود در حالی که قطر آن ها ثابت باقی میماند. نوار هایی از ریز فیبر های سلولزی، به خصوص نوار های داخلی، که لایه هایی را ایجاد کرده اند، معمولاً نسبت به جهت توسعه حالت عرضی داشته و نواحی مداخله کننده نیز مادامی که سلول ها رشد پیدا میکنند، اندکی شل میشوند (شکل 3G).. این باند ها ممکن است موجب محدودیت توسعه ی سلول ها به صورتی جانبی شود، در حالی که نازک شدن آن نیز رخ نمیدهد زیرا فشار مثبت تورگور در این سلول ها وجود دارد. در مقابل، در آن مواردی که در آن

ها ریز فیبر ها در الگو های پیچه ای مورب ایجاد میشود، توسعه های طولی ممکن است مرتبط با افزایش در گام پیچه ها باشد (شکل 3G).

جعبه 2، حالت های پیچه ای



دست راستی - دکسترال، پاد	دست چپی ، سینسترال، ساعت
ساعت مثبت	گرد، S ، منفی، مطابق خورشید
خلاف خورشید (NH)	Z، مثبت، خلاف خورشید (NH)

در پیچه های دست چپی (سینسترال) ، به صورتی است که این پیچه در خطی به سمت چپ بر روی نمای جلویی حرکت میکند. در حالت پیچه ی دست راستی (دکسترال)، این خط از نمای جلویی به سمت راست حرکت میکند. از نظر پیشینه ای، این دو نوع حرکت در گیاهان با نام های دیگر نیز شناخته شده است. حرکات رو به بالا در این پیچه ها ممکن است از نظر حرکت مطابق با ساعت در نظر گرفته شود. بخش مرکزی حروف S و یا Z نشان دهنده ی شیب خط میباشد. استفاده از + و - نیز دل به خواه میباشد. حرکت خط رو به بالا از پشت سر ، یا مطابق با حرکات خورشید بوده و یا مخالف آن در آسمان میباشد، به صورتی که از نیم کره ی شمالی (NH) مشاهده شود. دست وارگی پیچه ها در گیاهان در نمونه ها یا به صورت ثابت (یا متمایل به راست یا متمایل به چپ) بوده و یا این که حالت متغیر دارد (50٪ به سمت راست و 50٪ به سمت چپ که بین انواع گیاهان معمولا این حالت دیده میشود)

ازین رو، برای ایجاد شدن طول افزوده در سلول بدون افزایش در طول ریز فیبر های سلولزی، و یا یک کاهش در قطر سلول، این سلول الزاما باید تاب بخورد (شکل 3G). این شرایط میتواند مطابق با مشاهده های جالبی باشد که دست وارگی در ارگان های پیچ خورده ی غیر عادی در میان جهش های ریز لوله ها و سلول های درمان شده با استفاده از دارو، همیشه مخالف دست وارگی آرایه های ریز لوله های کج شده ی زیر لایه ای میباشد (و ازین رو احتمالا مخالف ریز فیبر های سلولزی هم پوشان) (شکل 2B,C). پیچش های ارگان های گیاهی به سمت راست همیشه مرتبط با آرایه های ریز لوله هایی است که به سمت چپ پیچ خورده اند و بالعکس. این موضوع را میتوان با استفاده از یک فنر پیچ خورده مشاهده کرد : در صورتی که این فنر کشیده شود، قطر آن کاهش میابد مگر این که یکی از طرف های فنر در جهتی مخالف با پیچه، بچرخد.

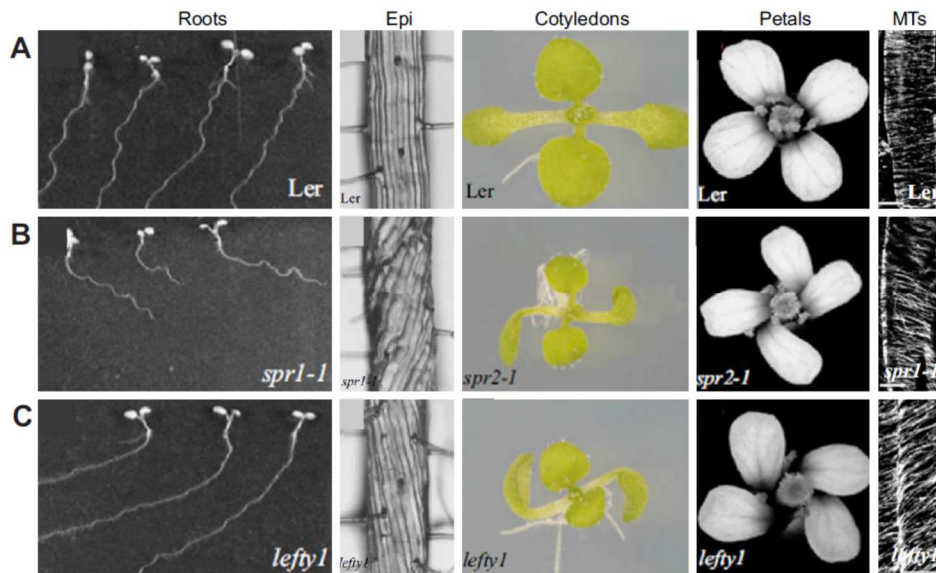
هدایت کننده ی فیزیکی رشد پیچه ای احتمالا مرتبط با ویژگی های هر سلول و یا بافت های آن میباشد. تعامل های سلولی در این زمینه حتما دخیل نیستند ، زیرا سلول های کشت یافته ی مجزا در گیاه رشادی با سلول های جهش یافته (که از یک جهش نقطه ای در ژن های توبولین آلفا استفاده میکند) ، پیچش های رشد را ایجاد کردند. تجمع این سلول های پیچ خورده، به خصوص در میان سلول ها و ساقه ها احتمالا منجر به پیچ خوردن بافت های ایجاد شده میشود. اما، رشد پیچه ای به نظر نتیجه ی زمان بندی های تنظیم شده و متوالی تقسیم بندی های سلولی میباشد که در مورد سلول های ریشه ای گیاه رشادی گوش موشی گزارش شده است. یک آرایش مارپیچی از سلول ها همچنین در مریستم ریشه ای گیاه شناور آزولا بعد از تقسیم بندی های اولیه ی سلولی با جهت مشخص، شناسایی شد. همچنین Furutani و همکارانش یک مکانیزم بافتی دیگر را ارائه میکنند که نشان میدهد پیچ خوردن ریشه ها در گیاه های گوش موشی ، میتواند موجب کاهش توسعه ی طولی سلول های داخلی نسبت به سلول های پوششی هم پوشان شود.

حالا سوالی که در این قسمت ایجاد میشود این است : چرا سمت راست یا سمت چپ؟ مطالعه های انجام شده بر روی جهش های گیاهان نشان میدهد که این موضوع مبتنی بر یک ویژگی داخلی تعریف نشده در آرایه های ریز

لوله ها میباشد. پیچش های منفرد سلولی در ریز لوله ها و یا پروتئین های مرتبط با ریز لوله ها، میتوانند منجر به تغییرات مارپیچی نسبت به جهت مین سلولی در یک یا هر دو جهت شود. Ishida و همکارانش پیشنهاد کردند که ریز لوله های جهش یافته های توبولین ممکن است به صورت پیچه ای توسط حضور آمینو اسید های غیر عادی پیچ بخورند، که احتمالاً در این شرایط ریز لوله ها از تعدادی از پروتوفیلامنت های غیر عادی ایجاد شده بودند. این یک مدرک ساختاری است که نشان میدهد ریز لوله هایی با تعداد بیشتر یا کمتر از 13 پروتوفیلامنت عادی، قطعاً دچار پیچش میشوند، اما این که اغتشاش ها در ریز لوله های گیاهان جهش یافته آیا رخ میدهد یا خیر، هنوز مورد بررسی قرار نگرفته است.

استثناهایی برای یک رابطه ی محض بین مارپیچ های ریز لوله ها یا ریز فیبر ها و پیچش سلول ها، در این زمینه گزارش شده است. آرایه های ریز لوله های مارپیچ میتواند گاهی با حالت همریختی آینه ای تعریف شده در بافت های بدون پیچش وحشی، مشاهده شود (جعبه ی 1 لغت نامه) مانند قسمت های مختلف از ریشه ها، در رگ ها و یا اوند ناقص در چوب ها و در مویه های برگ های نابالغ. در این موارد، توسعه ی سلولی ممکن است رخ ندهد. در طرف دیگر، ریز فیبر های سلولزی میتوانند یک ساختار پیچه ای تعریف شده، حتی در غیاب احتمالی عملکرد ریز لوله ها داشته باشند. علاوه بر این، پیچش های دست چپی در ریشه های گیاه گوش موشی دیده میشود که در این گیاهان مورد بررسی، ریز لوله های توسط مواد شیمیایی و یا در اثر جهش در زن های سازمان دهنده ی ریز لوله ها، دچار توقف عملکردی شده بودند، اما هنوز هم ریز فیبر های سلولزی به صورت دسته های شعاعی آرایش یافته بودند و پیچه های قابل مشاهده را ایجاد نکرده بودند. در بسیاری از مواقع، ممکن است الگو های شکل گیری این پیچه های در ریز فیبر های سلولزی، تحت تاثیر نوار های عرضی پس مان از ریز لوله های قشری قرار بگیرد و یا ممکن است دیگر عوامل مستقل بر روی آن تاثیر داشته باشد. همانطور که Landerin و همکارانش بیان میکنند: "مهم ترین موضوع در مورد پیچ خوردن ساقه ها این نیست که چه چیزی منجر به پیچ

خوردن این ساقه میشود، زیرا پیچ خوردن ساقه ممکن است به صورت پیش فرض رخ بدهد، اما این که چه چیزی ساقه را در گونه های وحشی صاف نگه میدارد باید شناسایی شود."



شکل 2 انواع جهش یافته ریز لوله ها در گیاه گوش موشی (A) یک گونه ی وحشی جوانه های Ler ؛ (B) جوانه های جهش یافته ی *Spiral1* یا *Spiral2* ؛ (C) جوانه های جهش یافته ی *Lefty1* . نوع وحشی جوانه ها و ریشه ی آن ها که با یک جهت مایل به سمت چپ بر روی صفحه های متمایل ایجاد میشود در حالی که نمونه های جهش یافته ی *Spiral* ، به سمت راست متمایل میشود، و نمونه های جهش یافته ی چپی بیشتر و شدید تر به سمت چپ منحرف میشوند. سلول های پوششی (Epi) در قسمت های متمایز شده ی ریشه در گونه های وحشی حالت صاف دارند، که در نوع جهش یافته ی *spirall1-1* به سمت راست پیچ خورده اند، و در نوع جهش یافته های *lefty1* این تمایل به سمت چپ بوده است. پنبه و گلبرگ همچنین مطابق با همین الگوی پیچش میباشد. آرایه های قشری ریز لوله های (MT ها) در مناطق افزایش طول در ریشه ، به صورت شعاعی در گونه های وحشی سازمان دهی میشوند اما در جهش های *Spiral1-1* تمایل آن ها بیشتر به سمت چپ بوده و در جهش های *Lefty1* بیشتر به سمت راست میباشد. مقیاس میله ها به صورت 10um میباشد.

به صورت کلی اما، مطالعه های ژنتیکی و سلولی نشان داده است که یک رابطه ی عملکردی قوی بین آرایش های ریز لوله ها و سلول های پیچ خورده ی پتانسیل در بافت ها وجود دارد (شکل 3F.G). این موضوع به نظر از طریق راهنمایی های به دست آمده از طریق بررسی ریز لوله ها در الگو های ریز فیبر های سلولزی در توسعه ی دیواره ی سلولی به دست آمده است، در حالی که مورد دوم ممکن است الگو های مستقلی را از خودش نشان دهد.

نقش های تطبیقی و اهمیت رشد پیچه ای

بعد از بررسی مکانیزم های مرتبط با رشد پیچه ای، که از مطالعه بر روی گیاهان غیر عادی به دست آمده است، اکنون دوباره ما اهمیت زیستی رشد پیچه ای در طول رشد عادی گیاهان و توسعه ی آن ها را بررسی میکنیم. کاملاً مشخص است که دسته های مختلفی از رشد پیچه ای وجود دارد که هر کدام از آن ها به صورت نسل به نسل در خانواده های درختان ایجاد شده و نقش عملکردی آن ها بسیار متنوع است.

رشد دایره ای

در سال 1880، داروین کلمه ی رشد دایره ای را ارائه کرد که نشان دهنده ی حرکت های گیاهی مانند حرکت گیاه در گیاهان پیچکی میباشد که " به صورت پشت سر هم در تمام نقاط حرکت خم میشود، تا به صورت کامل دور بزند (شکل 1A). پیش از این، داروین یک توصیف آموزنده از حرکت دایره ای در بسیاری از گونه های پیچکی را ارائه داده بود. او بیان کرد که نوک رشد کننده معمولاً در دایره های عریض (یا بیضی) حرکت میکند و دوره ی حرکت آن چندین ساعت میباشد، و زمانی که یک مانع در مسیر حرکت این ساقه قرار بگیرد، این ساقه از دور این مانع رد شده و آن را به عنوان یک پشتیبان استفاده میکند تا رشد کند. او همچنین بیان میکند که قبل از این که ساقه به مانع برسد پیچ میخورد که احتمالاً برای به دست آوردن صلابت کافی و یا عبور کردن بر روی نا برابری ها در حرکت مارپیچی میباشد و یا این که این پیچش، برای توانایی حمل وزن خودش برای چرخش آزاد میباشد

. همچنین بیان شده است که این پیچش مرتبط با افزایش تورم و توسعه ی سلول ها در قسمت ساقه ای است که در خارج از پیچه قرار دارد. جالب است که، در بیشتر نمونه ها، شامل اعضای مختلف در خانواده ی حبوبات، نیلوفر صحرایی و کتان صحرایی (شکل 1A) و خانواده های دوگبان ، حرکت این پیچه حالت ثابت و به سمت راست دارد، با وجود این که بعضی از گیاهان تنها پیچه هایی به سمت راست دارند ، اما بیشتر گیاهان ترکیبی از این دو حالت را دارند و حتی در یک گیاه ممکن است هر دو نوع حرکت دیده شود (مثلا در خانواده های سیب زمینی هندی).

علاوه بر این داروین مشاهده کرد که حرکت های دایره ای ، برای رشد ساقه ها در بسیاری از گونه های غیر پیچه ای نیز مورد استفاده قرار میگیرد، مثلا در مورد حرکت ریشه ها و برگ ها هم مورد استفاده قرار میگیرد. در واقع او مدعی میشود که : " ظرفیت به دست آوردن توان حرکت چرخشی که بیشتر پیچک ها بر اساس آن حرکت میکنند، ویژگی ذاتی است که در میان گیاهان خیلی توسعه پیدا نکرده است". به صورت عمومی، حرکت های غیر پیچه ای و برگ ها نیز ممکن است رشد دایره ای داشته باشند (با بازخورد مثبت) تا بتوانند شرایط نوری مناسب را پیدا کنند، در حالی که حرکت دایره ای در ریشه ها ممکن است منجر به تسهیل بهبود حول یک مانع در خاک شود.



این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

لیست مقالات ترجمه شده ✓

لیست مقالات ترجمه شده رایگان ✓

لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI ✓

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی