Regulatory Factors in Hormone Action: Level, Location and Signal Transduction

The way in which a plant hormone influences growth and development depends on:

1) The **amount** present: this is regulated by biosynthesis, degradation and conjugation.

2) The **location** of the hormone: this is affected by movement or transport.

3) The **sensitivity** (or responsiveness) of the tissue: this involves the presence of receptors and signal-transduction chain components.

اکسین (Auxins)

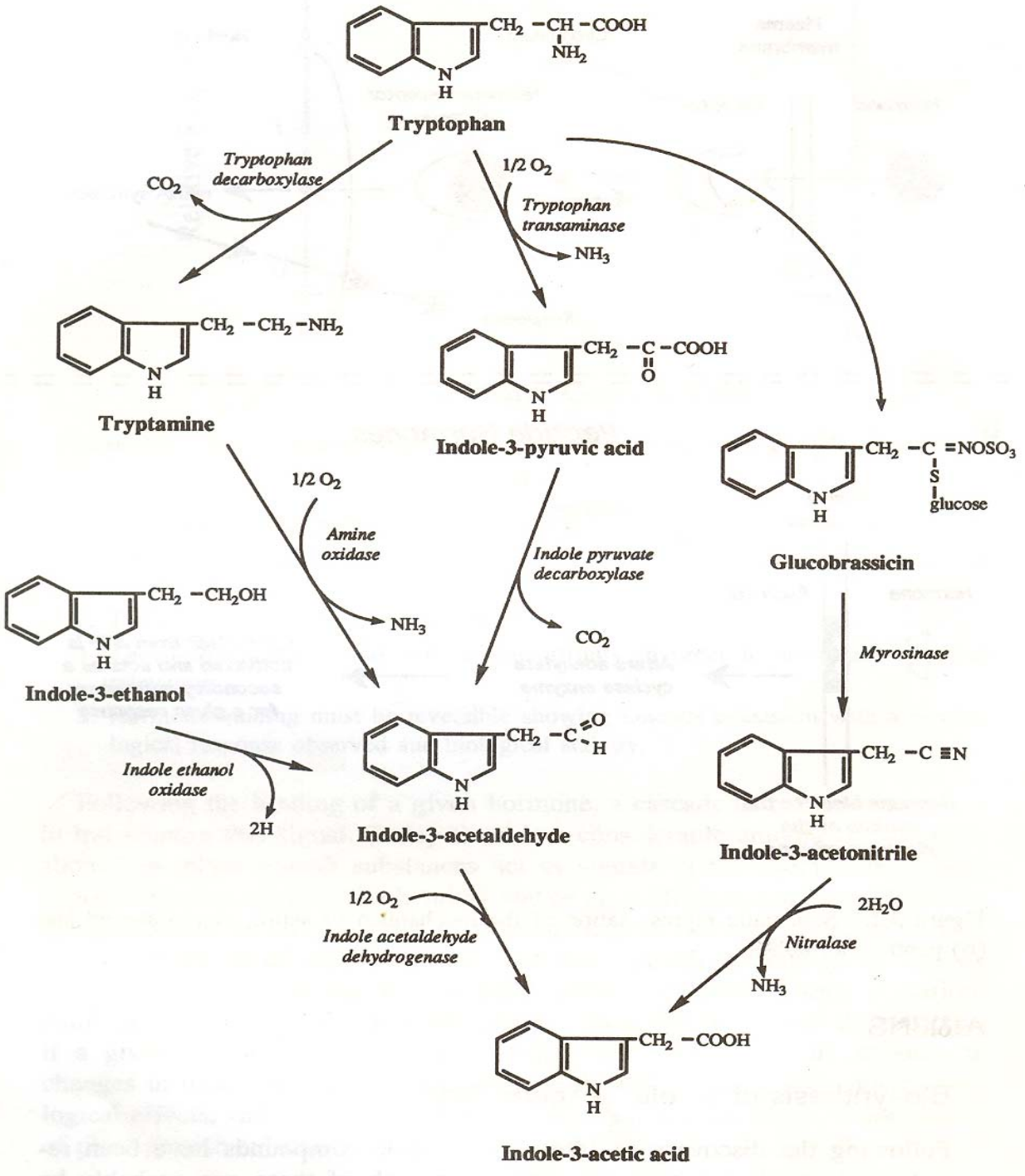
a- Biosynthesis of IAA

Thimann (1935)

- ✓ در کپک تریپتوفان می تواند تبدیل به IAA شود.

Wildman et al (1947)

- ✓ در برگ اسفناج یک سیستم آنزیمی موجود است که تریپتوفان را به IAA تبدیل می کند.


Tryptophan
Tryptophan decarboxylase
CO2
1/2 O2
Tryptophan transaminase
NH3
Tryptamine
Indole-3-pyruvic acid
Glucobrassicin
glucose
1/2 O2
Amine oxidase
NH3
Indole pyruvate decarboxylase
CO2
Myrosinase
Indole-3-ethanol
Indole ethanol oxidase
2H
Indole-3-acetaldehyde
Indole-3-acetonitrile
1/2 O2
Indole acetaldehyde dehydrogenase
2H2O
Nitralase
NH3
Indole-3-acetic acid

b-Free Versus Bound Auxins

اکسین های آزاد و باند شده

اکسین های آزاد:

۱- به آسانی به خارج بافت منتشر می شوند.

۲- به آسانی توسط حلال های مختلف می توان عصاره گیری نمود.

۳- به سرعت در تنظیم پدیده های فیزیولوژیکی بکار می رود.

Indole-3-acetaldehyde

Indole-3-acetonitrile

Indole-3-ethanol

Indole-3-pyruvic acid

تبدیل اکسین های باند شده

1- Hydrolysis تجزیه شیمیائی یک پیوند یا باند بوسیله اسید یا باز

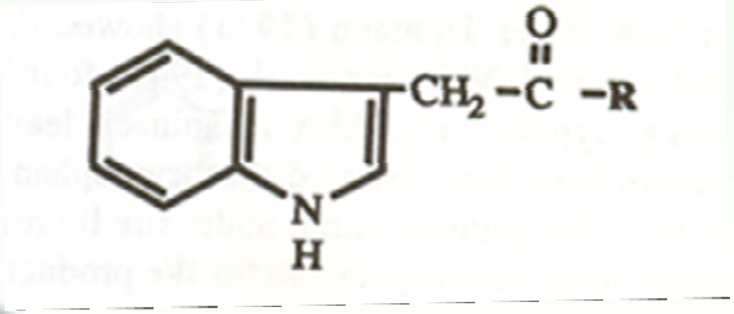
2- Enzymolysis (enzymatic breakdown)

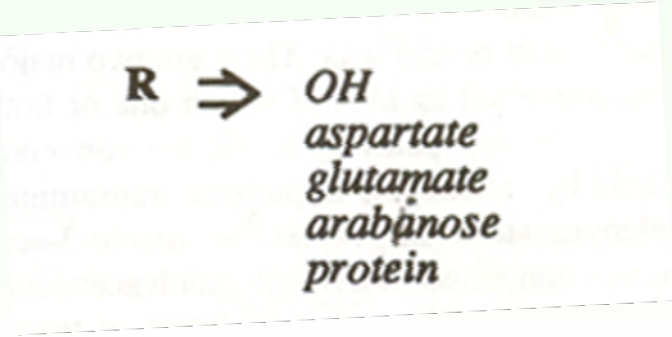
3- Autolysis (self-digestion)

اکسین های باند شده:

۱- فرم های ذخیره IAA-glucosides (گلوکوزیدهای IAA, تجزیه آنزیمی)

۲- فرم های مسمومیت زدا Detoxification (ترکیبات اسید آمینه و پروتئین، هیدرولیز اسیدی یا بازی)





C- Destruction of IAA IAAتخریب

1- Enzymatic oxidation (IAA oxidase)

2- Photo oxidation

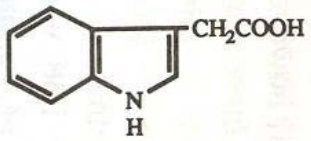
D- Synthetic Auxins

اکسین های سنتز شده ترکیباتی هستند که در تاثیرگذاری مشابه با IAA و حتی قویتر اما از نظر ساختمانی متفاوتند:

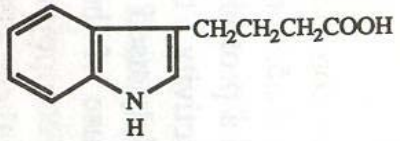
۶ گروهند که دو گروه خاصیت علف کشی دارد.

ترکیبات آزاد- نمک ها- نمک های آمینه

Indoles



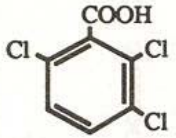
Indole-3-acetic acid
(IAA)



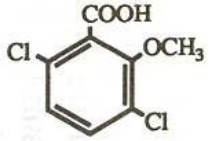
Indole-3-butyric acid
(IBA)

مشتقات ایندول

Benzoic acids



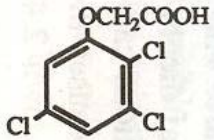
2,3,6-trichlorobenzoic acid



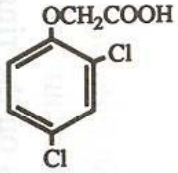
2-methoxy-3,6-dichloro-
benzoic acid
(dicamba)

اسیدهای بنزوئیک

Chlorophenoxy acids



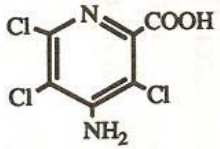
2,4,5-Trichlorophenoxy
acetic acid
(2,4,5-T)



2,4-dichlorophenoxy
acetic acid
(2,4-D)

۱ کلروفنوکسی استیک اسید

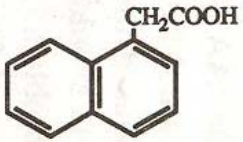
Picolinic acids



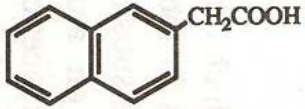
4-amino-3,5,6-trichloro-
picolinic acid
(Tordon or pichloram)

۱ پیکولینیک اسید

Naphthalene acids



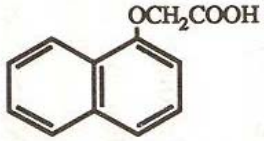
α-Naphthalene acetic acid
(α-NAA)



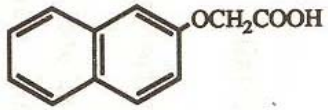
β-Naphthalene acetic acid
(β-NAA)

اسیدهای نفتالن

Napthoxy acids



α-Napthoxyacetic acid



β-Napthoxyacetic acid

نفتوکسی استیک اسید

Auxin Transport

F. Went (1934): basipetal

Jacobs (1961): $\frac{\text{acropetal}}{\text{basipetal}} = \frac{1}{3}$

سرعت حرکت در ساقه basipetal ۶-۲۶mm/h

سرعت حرکت در ریشه basipetal ۱-۲mm/h

حرکت اکسین در گیاه active فعال است.

✓ **Danielli (1954)**

خصوصیات حرکت فعال در گیاه را توصیف نموده است:

۱- سرعت حرکت ترکیب باید بیشتر ازسرعت diffusion باشد.

۲- ترکیب باید به وسیله نیروهای متابولیکی به جلو برده شود.

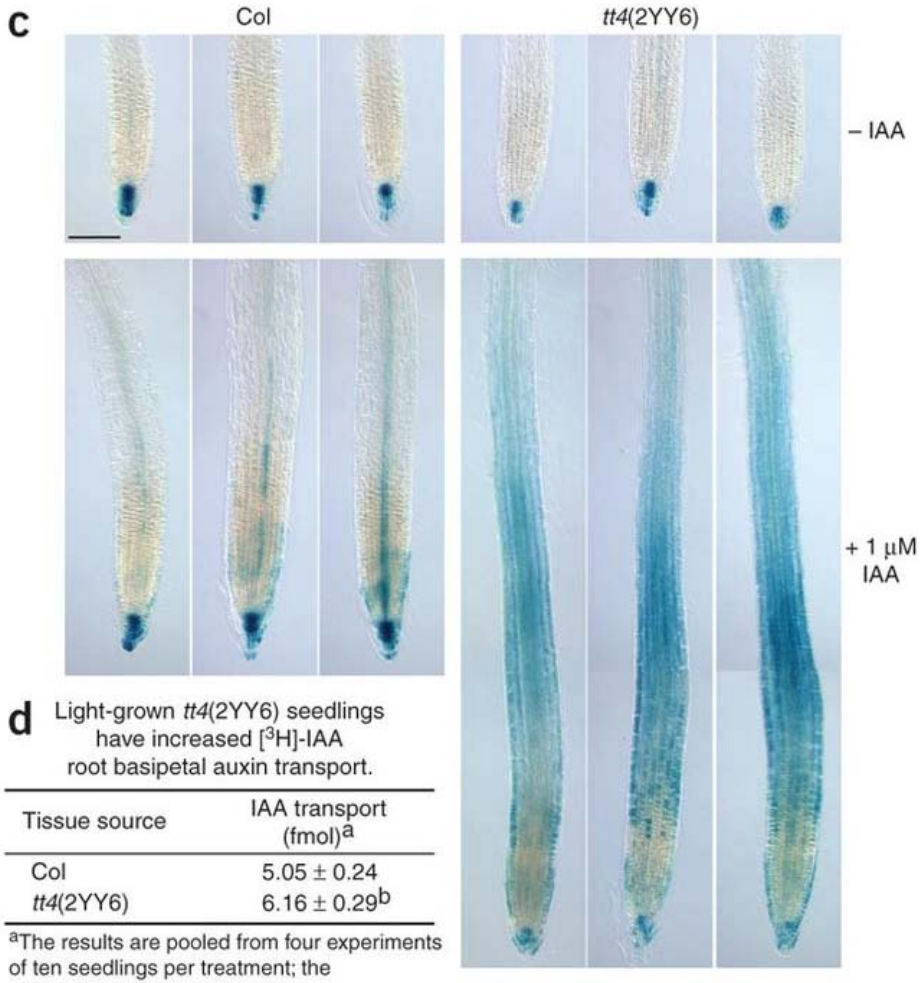
۳- ترکیب برخلاف شیب غلظت حرکت کند.

۴- سیستم انتقال بایستی برای یک ترکیب خاص اختصاصی باشد.

۵- ترکیبی که منتقل میشود باید یک اثر اشباع نشان دهد

- این انتقال به دو روش قابل اندازه گیری است:
- 1- سنجش حیاتی روی قطعه آگار پائینی
- اندازه گیری آن بوسیله کروماتوگرافی

2- نشان دار کردن



d Light-grown *tt4*(2YY6) seedlings have increased [^{3}H]-IAA root basipetal auxin transport.

Tissue source	IAA transport (fmol)[a]
Col	5.05 ± 0.24
tt4(2YY6)	6.16 ± 0.29[b]

[a]The results are pooled from four experiments of ten seedlings per treatment; the average and SE are reported.
[b]Significantly different as judged by Student's *t* test, $P = 0.005$.

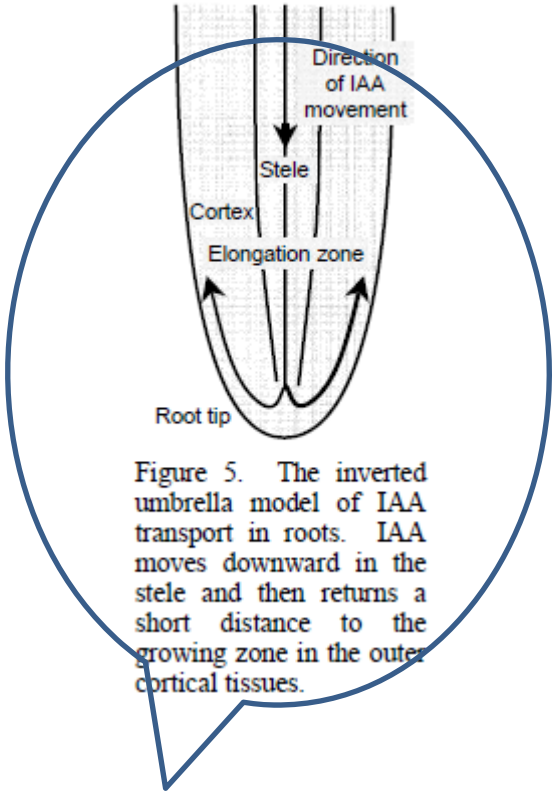
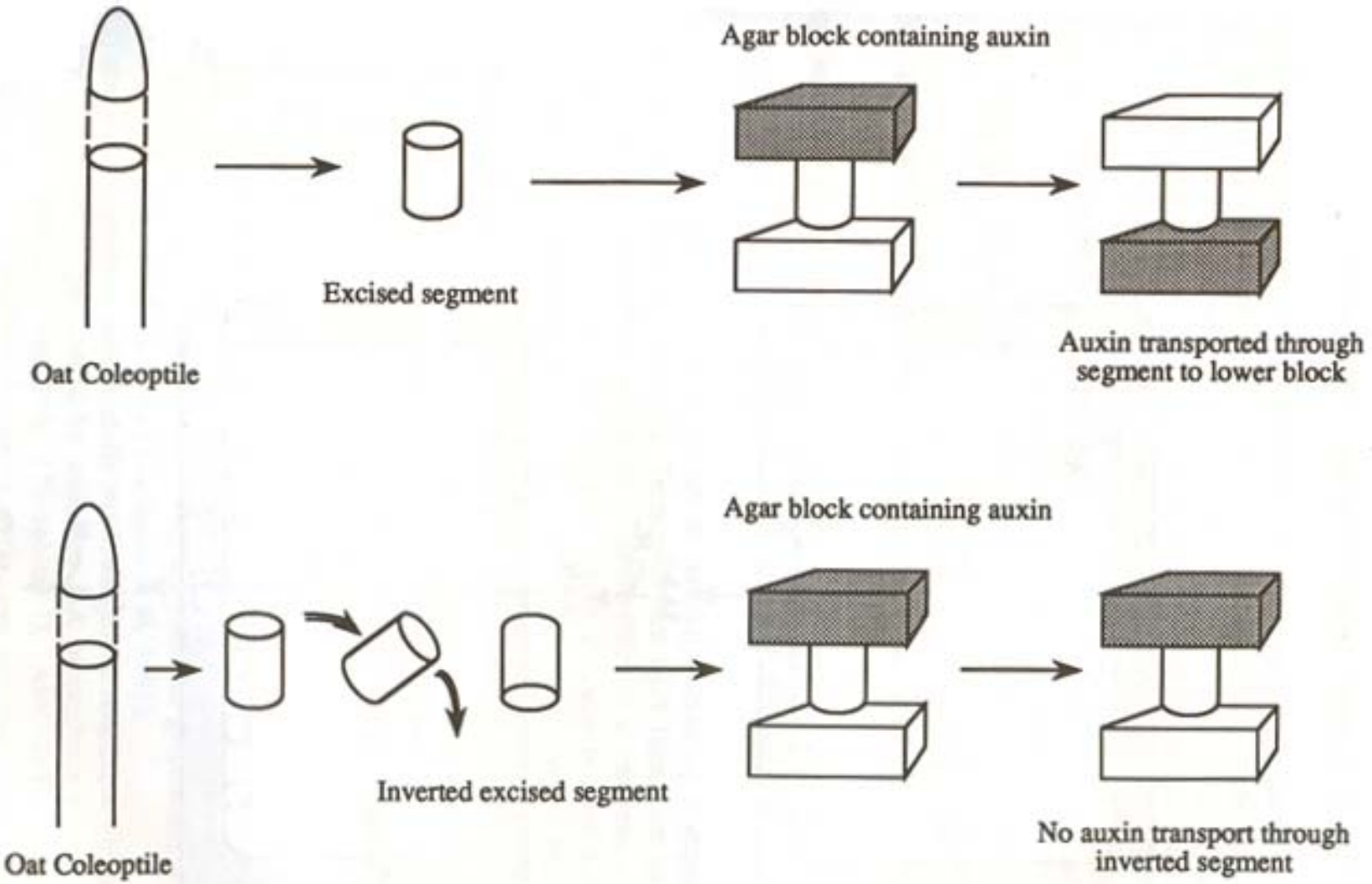


Figure 5. The inverted umbrella model of IAA transport in roots. IAA moves downward in the stele and then returns a short distance to the growing zone in the outer cortical tissues.

آزمایش انتقال IAA



فرضیه Chemiosmotic
انتقال قطبی IAA

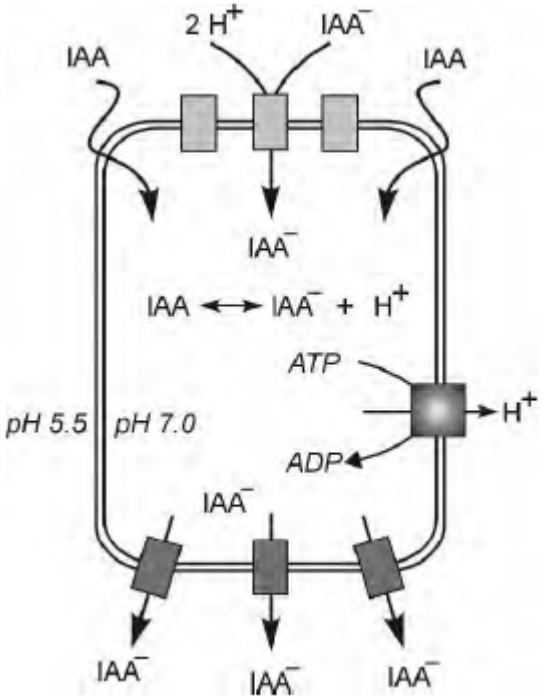
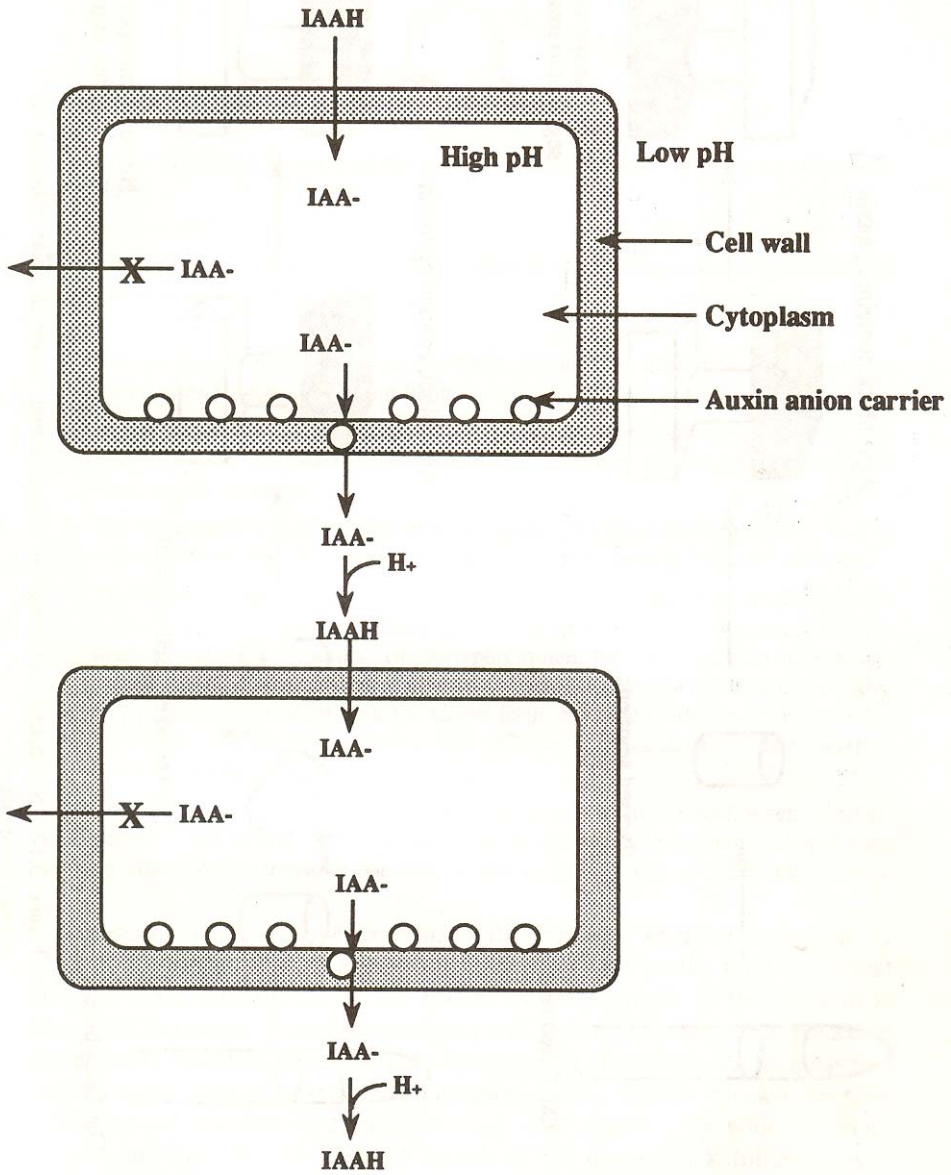
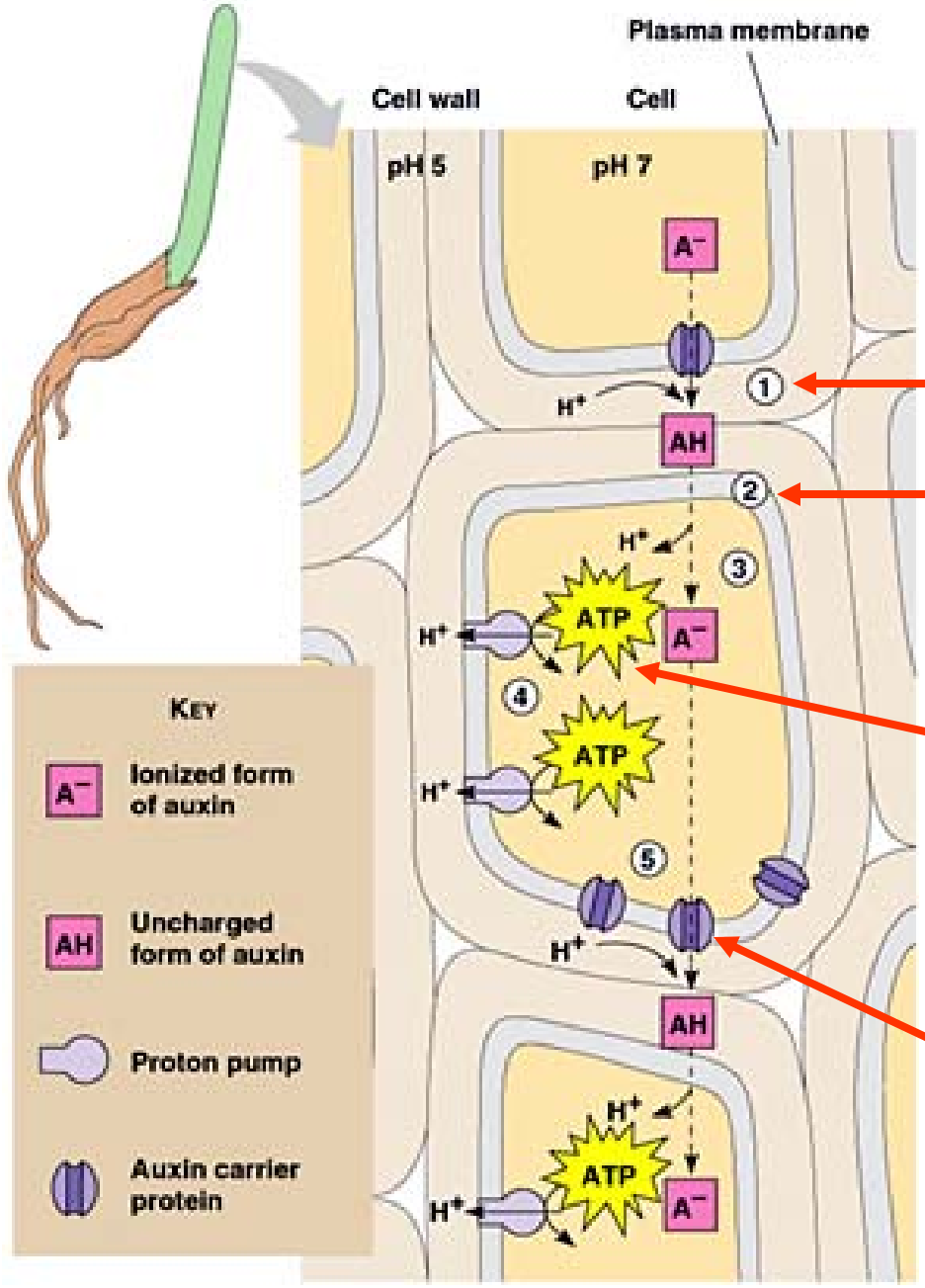


Figure 3. Components of transmembrane auxin transport according to the chemiosmotic polar diffusion model (33). A membrane pH gradient (maintained by plasma membrane H^+-ATPases) drives diffusive accumulation of undissociated auxin molecules. At the higher pH of the cytoplasm, some of the auxin molecules which enter the cell dissociate. The plasma membrane is relatively impermeable to auxin anions (IAA^-), which are "trapped" in the cytoplasm and can only exit or enter the cell through the action of specific influx (upper; light shading) and efflux (lower; heavy shading) carrier systems. Asymmetry in the distribution of the two carrier systems, more especially the efflux carrier, results in a net polar transport of auxin through the cell.



- A component of auxin transport, which is highly polar, appears to be catalyzed by auxin efflux carriers, membrane proteins thought to pump auxin molecules from the interior of cells into the surrounding extracellular space, or apoplast, from where they can enter neighboring cells. In this model, an **asymmetric distribution of auxin carrier** proteins within the plasma membrane, defines the direction of auxin transport.

Polar transport of auxin



Transport at ~1 cm/hr implies active transport

Picks up a hydrogen ion at the acid wall environment

Passes across membrane as a neutral molecule

Gives off the H^+ into the cell which induces the proton pump

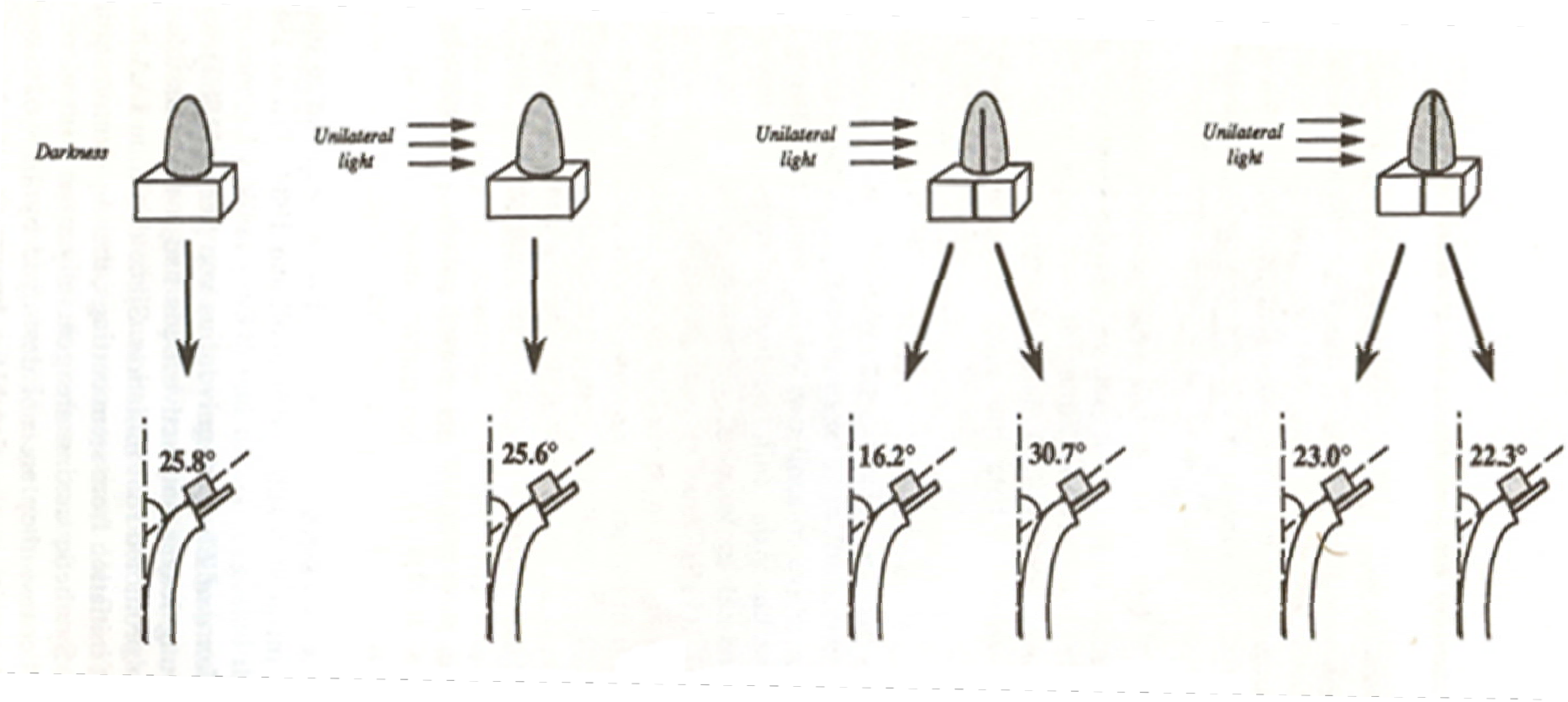
Auxin can only exit the cell at its basal end where there are specific carrier proteins

E- Physiological Effects of IAA

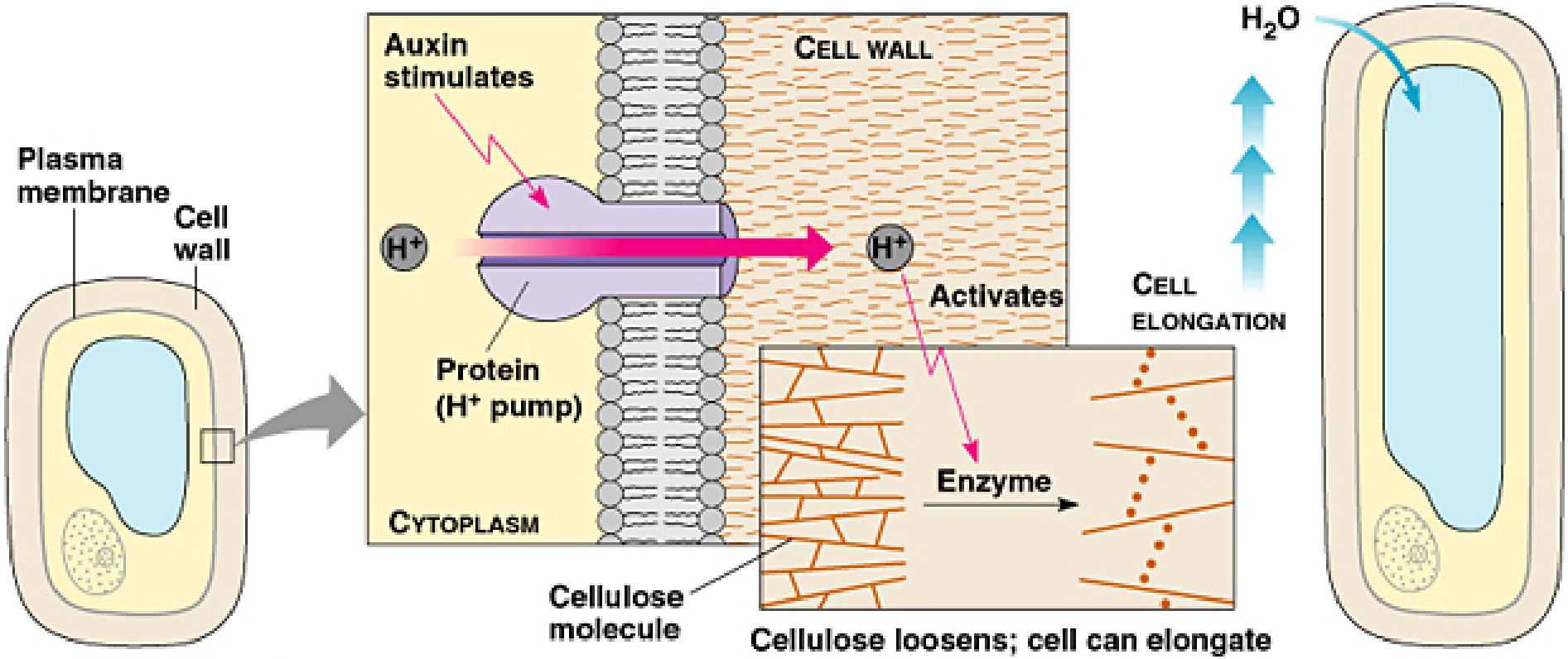
1- Cellular Enlargement

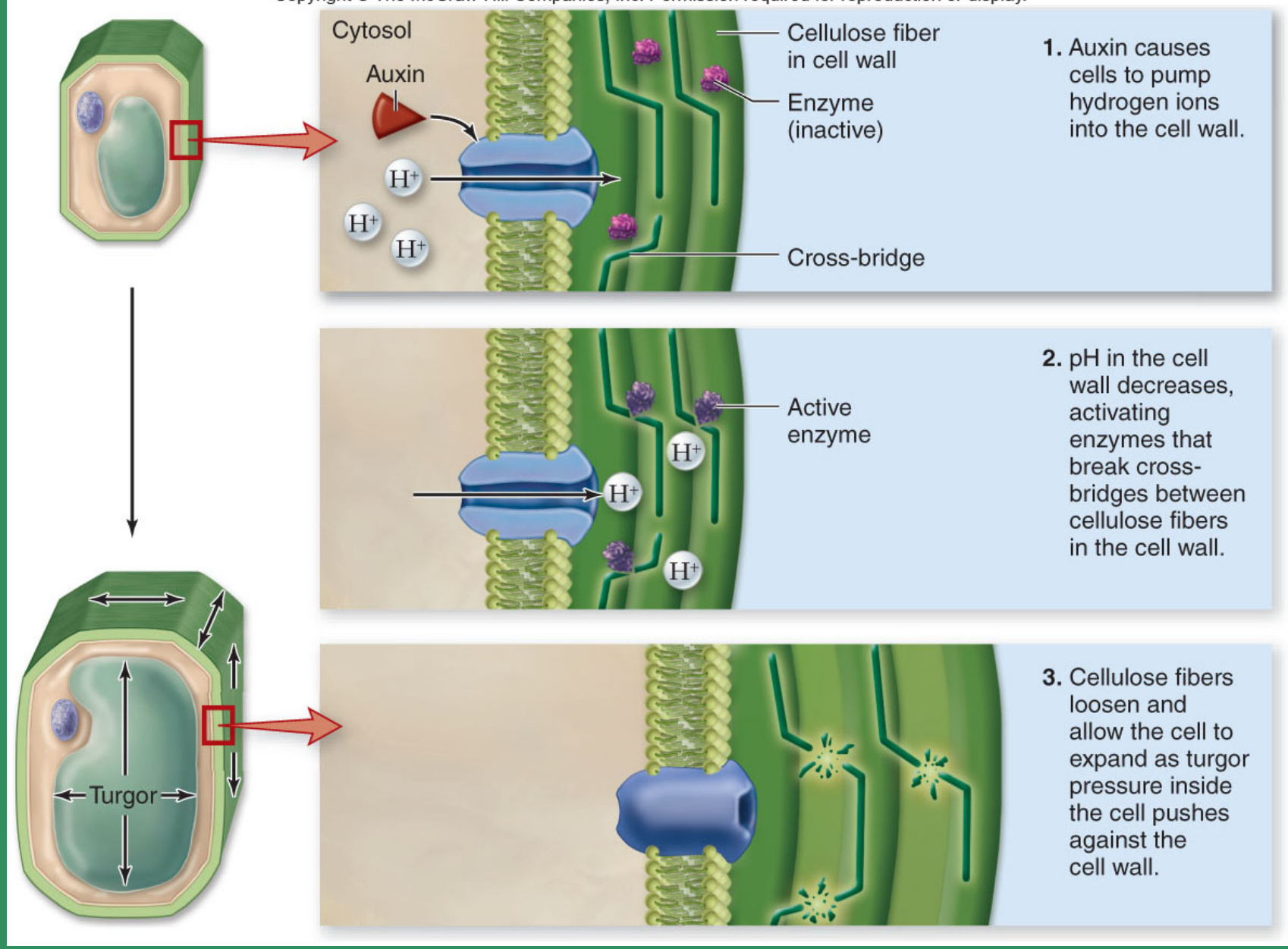
بزرگ شدن سلولی

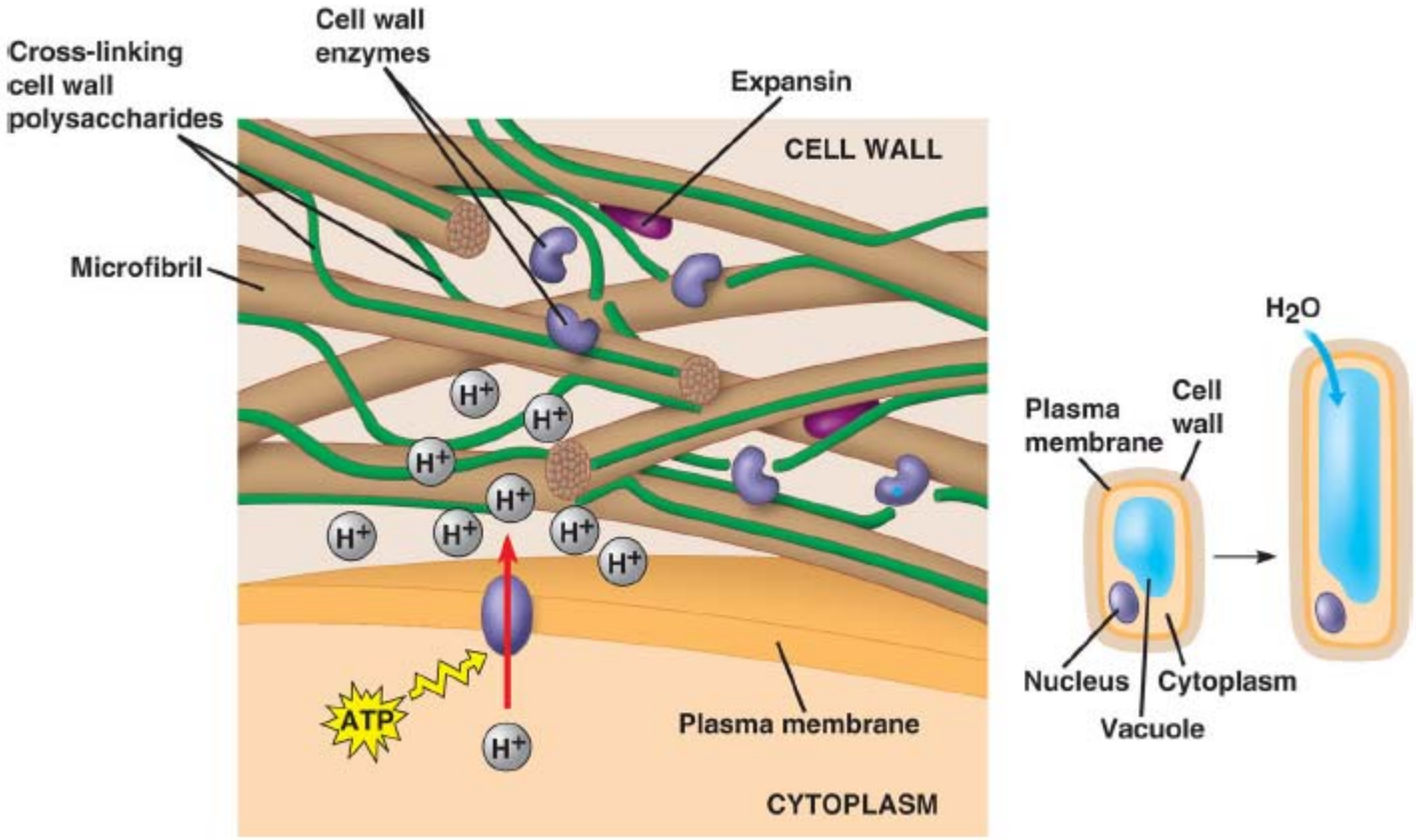
مراحل بزرگ شدن سلولی



The acid growth hypothesis

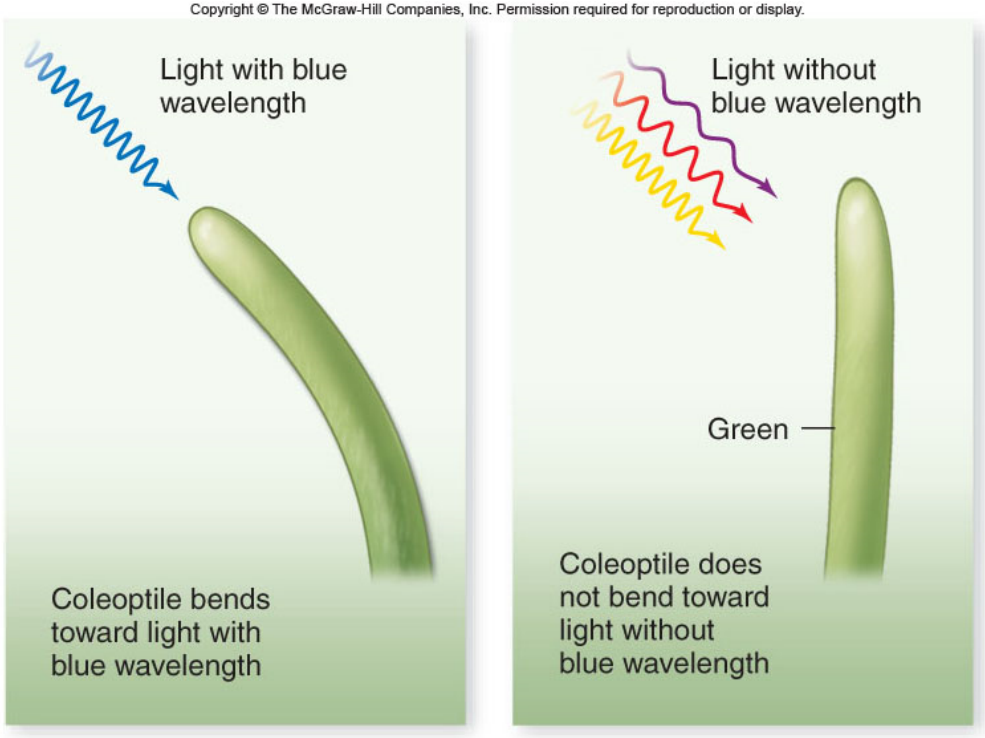





Cell wall enzymes
Cross-linking cell wall polysaccharides
Expansin
CELL WALL
Microfibril
H+
ATP
Plasma membrane
CYTOPLASM
H2O
Plasma membrane
Cell wall
Nucleus
Cytoplasm
Vacuole

2- Phototropism نور گرائی

Phototropic responses including the bending of growing stems to sources of light with blue wavelengths (460-nm range)



Phototropisms

A blue-light receptor **phototropin 1 (PHOT1)** has been characterized

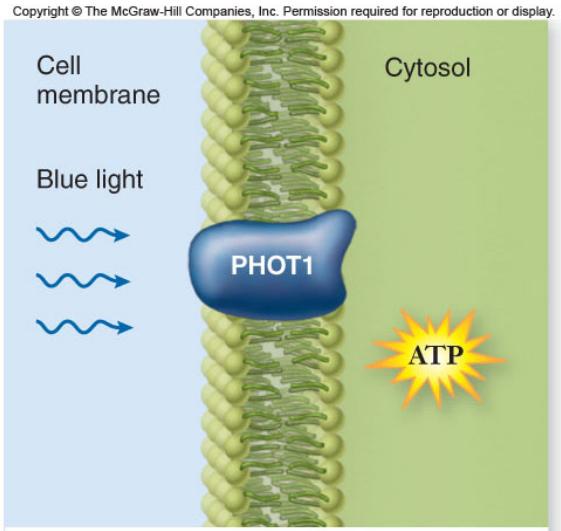
-Has two regions

-Blue-light activates the light-sensing region of PHOT1

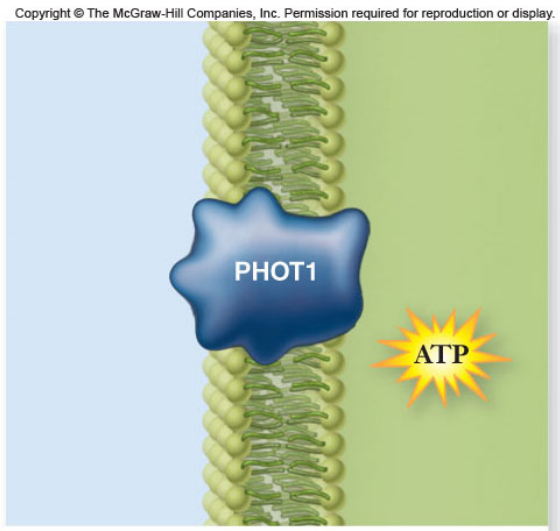
-Stimulates the kinase region of PHOT1 to autophosphorylate

-Triggers a signal transduction

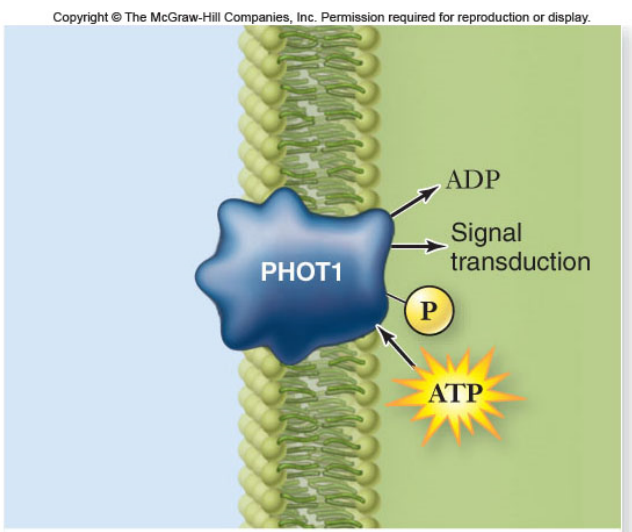
Phototropisms



1. Light with blue wavelengths strikes plant cell membrane with phototropin 1 (PHOT1).

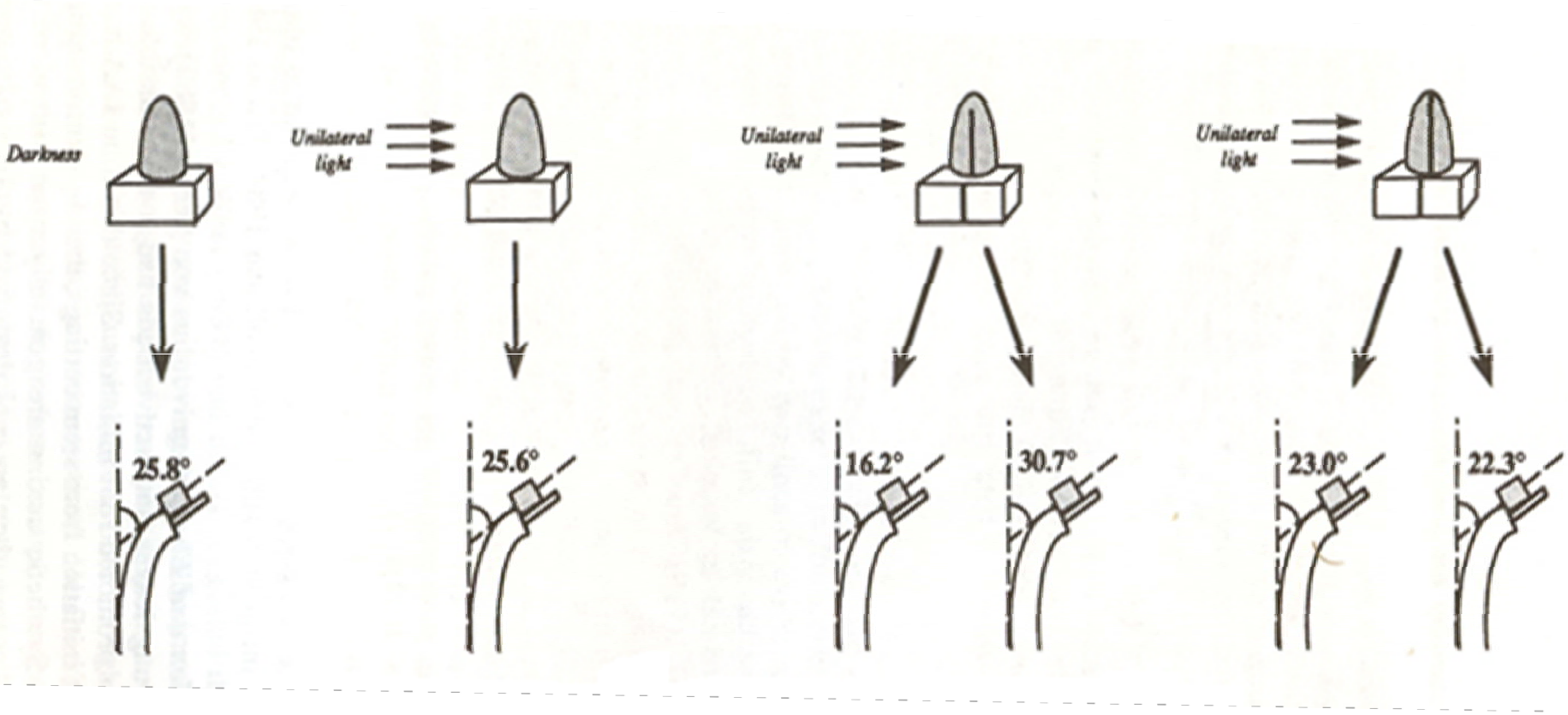


2. Blue light is absorbed by PHOT1, causing a change in conformation.



3. This conformational change results in auto-phosphorylation, triggering a signal transduction.

A **protein kinase** is a **kinase** enzyme that modifies other molecules, mostly **proteins**, by chemically adding phosphate groups to them (phosphorylation)


Darkness
25.8°
Unilateral light
25.6°
Unilateral light
16.2°
30.7°
Unilateral light
23.0°
22.3°

Responses to Gravity

Gravitropism is the response of a plant to the gravitational field of the Earth

-Shoots exhibit negative gravitotropism; roots have a positive gravitropic response

© Ray Evert

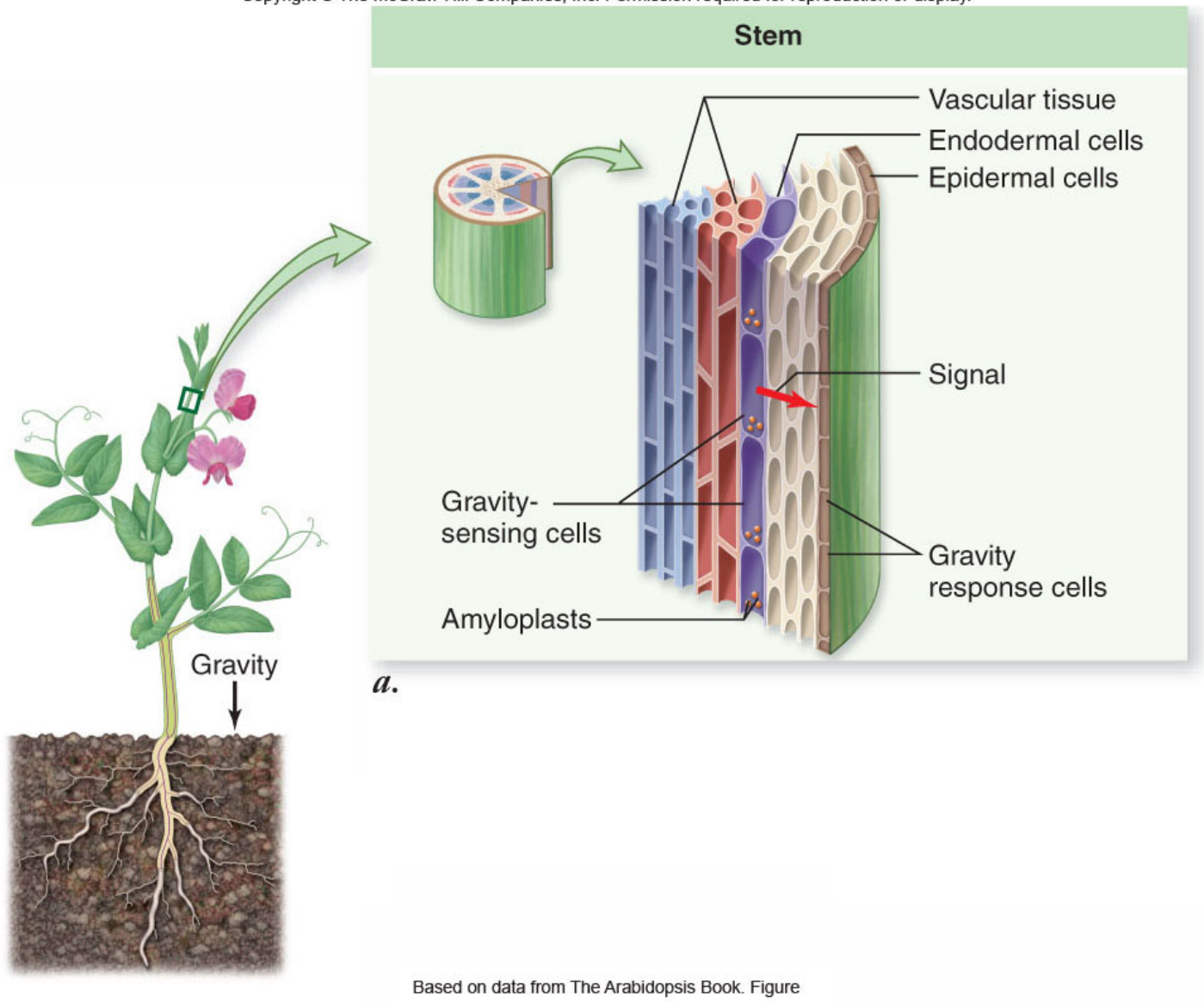
Responses to Gravity

In shoots, gravity is sensed along the length of the stem in endodermal cells surrounding the vascular tissue

-Signaling is in the outer epidermal cells

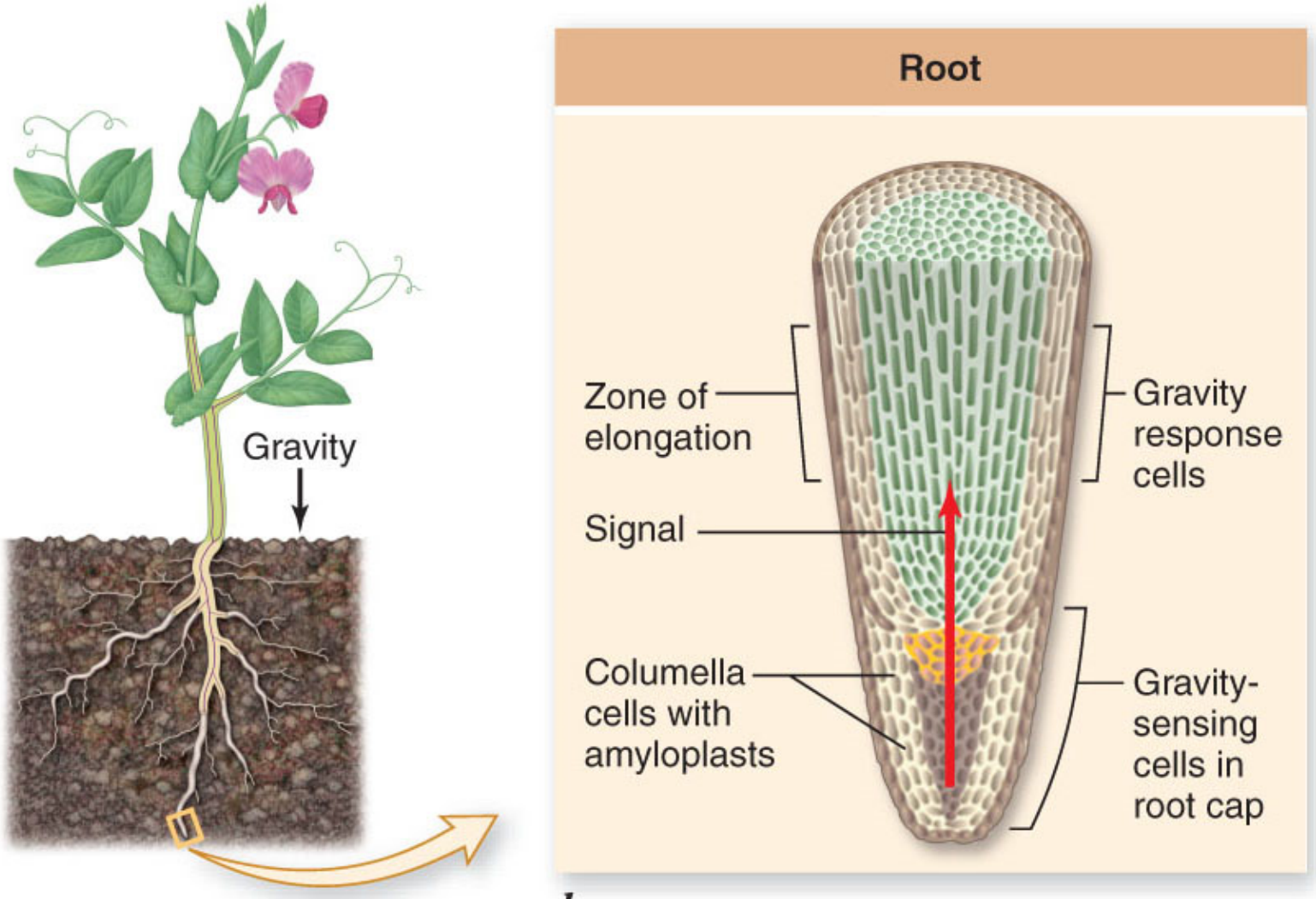
In roots, the cap is the site of gravity perception

-Signaling triggers differential cell elongation and division in the elongation zone



Based on data from The Arabidopsis Book. Figure

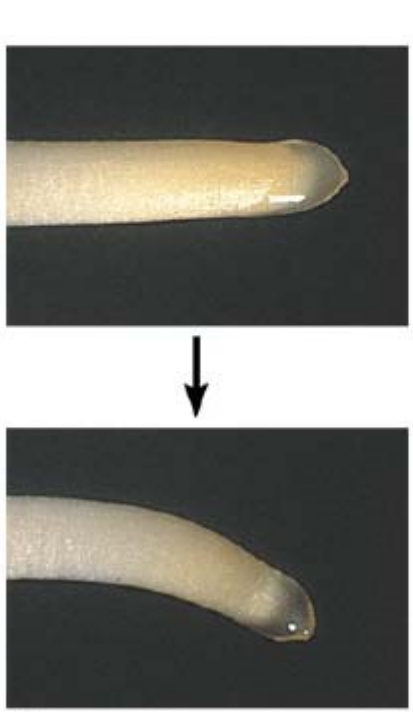
استاتولیتها دانه های بسیار ریز نشاسته هستند که به وسیله غشایی احاطه شده و غالبا در سلولهای بافتهای در حال رشد یافت میشوند



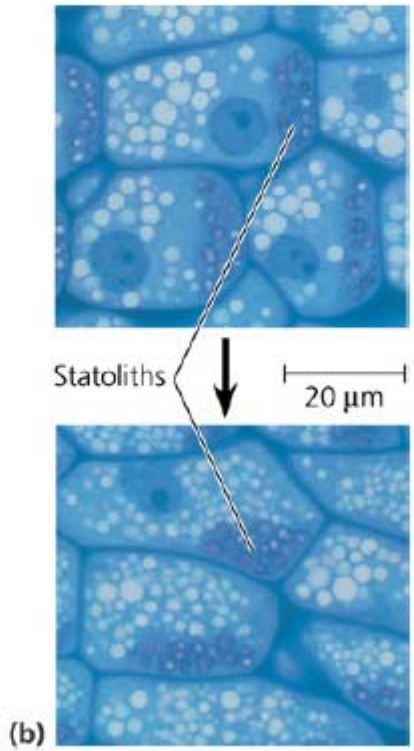
b.

Based on data from The Arabidopsis Book. Figure

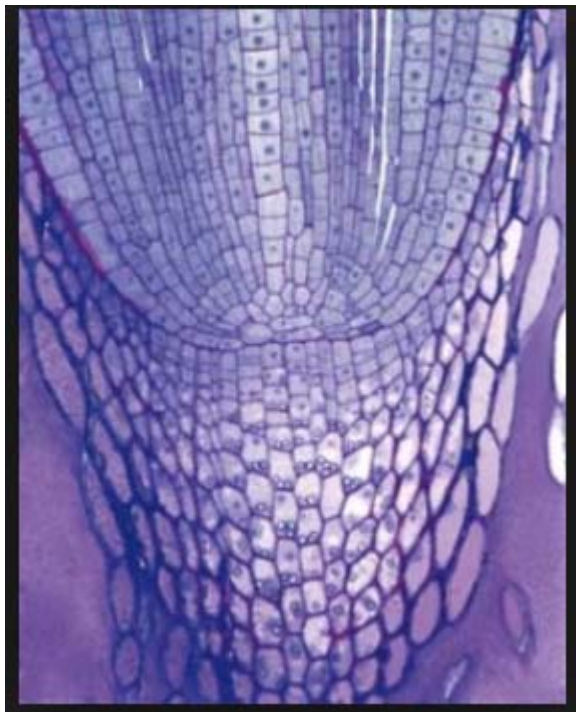
Gravitropism



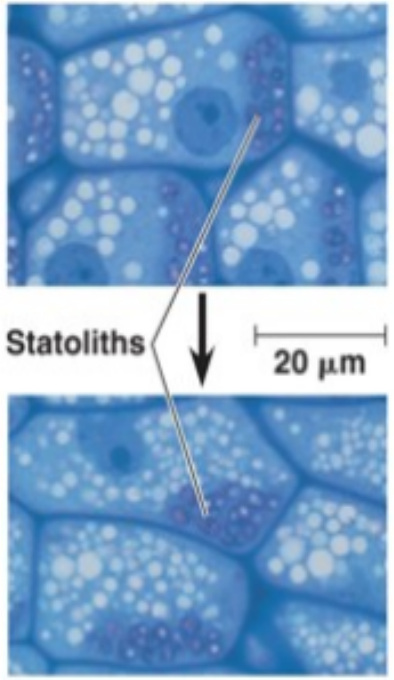
(a)



(b)



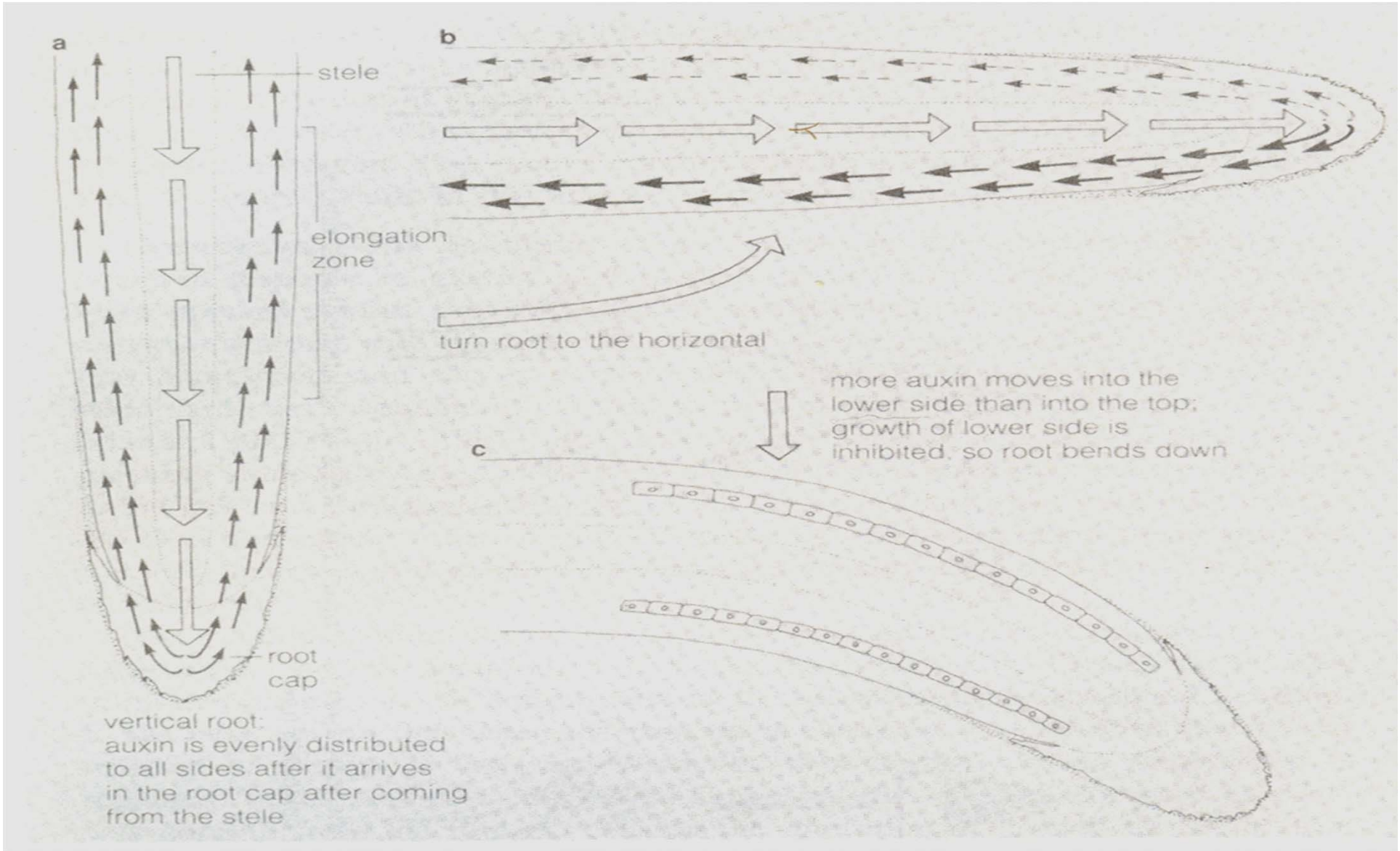
- Plants may detect gravity by settling of **statoliths**, specialized plastids containing dense starch grains located in lower portions of cells (in roots, certain root cap cells)
  - Aggregates at lower points trigger redistribution calcium, which causes lateral transport of auxin root
  - Calcium/auxin accumulate on lower side of root's zone of elongation
  - At high concentrations, auxin inhibits cell elongation, slowing growth on root's lower side
  - More rapid elongation on upper side causes root to curve as it grows



(b) Statoliths settling

  - Still occurs in plants w/no statoliths (dense organelles, in addition to starch granules, may contribute to gravity detection)

3- Geotropism



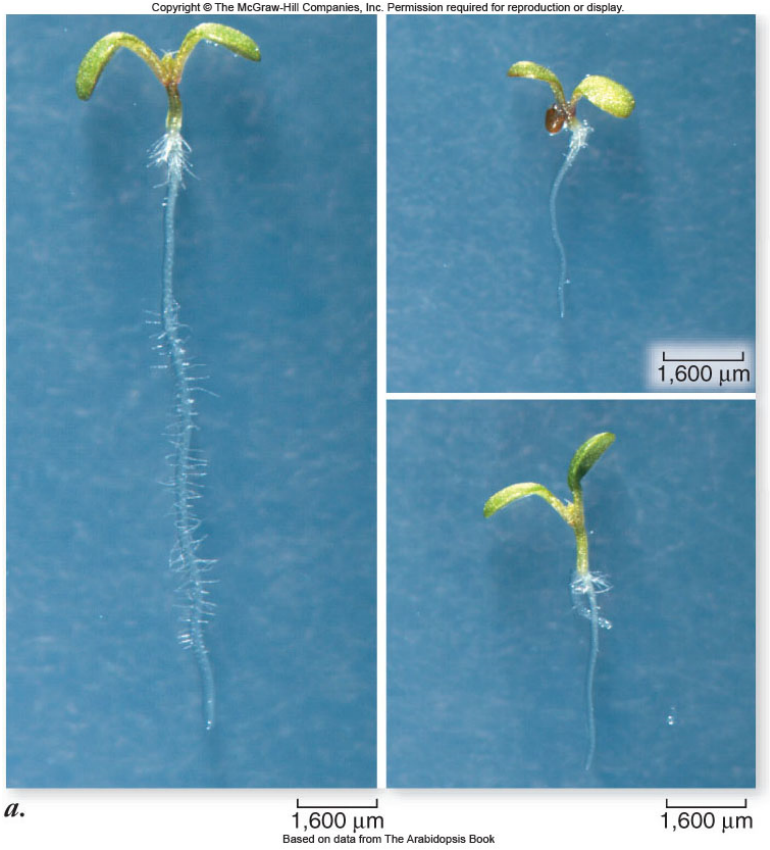
Stem Response to Gravity

Auxin accumulates on lower side of the stem

-Results in asymmetrical cell elongation and curvature of the stem upward

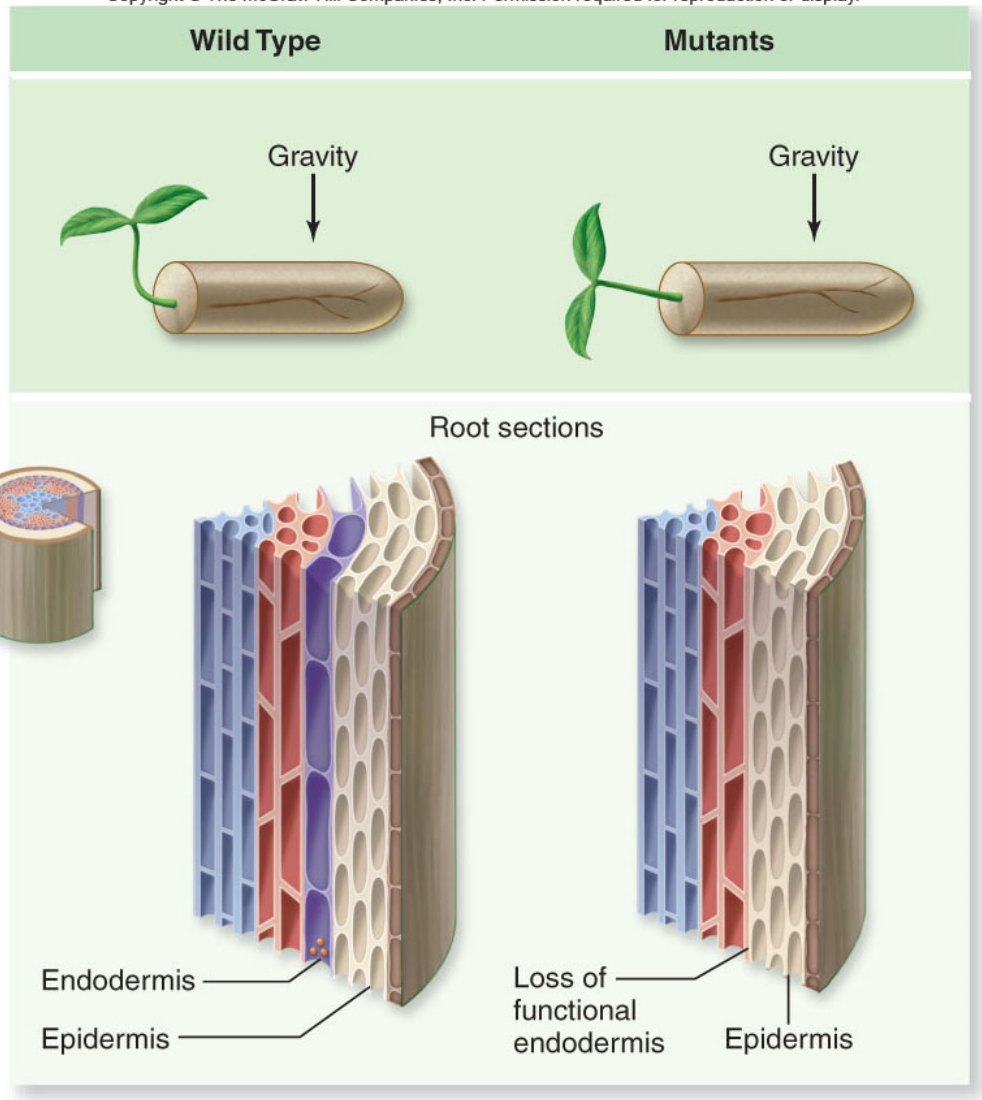
Two *Arabidopsis* mutants, *scarecrow* (*scr*) and *short root* (*shr*) do not show a normal gravitropic response

-Due to lack of a functional endodermis and its gravity-sensing amyloplasts



a.

Based on data from The Arabidopsis Book



b.

(all): Jee Jung & Philip Benfey

Root Response to Gravity

Lower cells in horizontally oriented root cap are less elongated than those on upper side

-Upper side cells grow more rapidly causing the root to ultimately grow downward

Auxin may not be the long-distance signal between the root cap and elongation zone

-However, it has an essential role in root gravitotropism

4- Apical Dominance غالبیت انتهائی

5- Ethylene Production

اکسین تولید اتیلن را تحریک می کند

امروزه معلوم شده است تعداد زیادی از عکس العمل هائی که به اکسین نسبت داده میشد بوسیله اتیلن کنترل میشود

6- Root Initiation and Elongation

تحریک ریشه زائی و رشد اولیه آن – جلوگیری از طویل شدن ریشه مگر اینکه غلظت آن خیلی کم باشد

اکسین های مصنوعی.....

2- Effects of PGs on adventiticeus root formation in cuttings

- ✓ تعدادی از تشدیدکننده‌ها و بازدارنده‌ها روی ریشه زایی "root initiation" اثر دارند ولی بیشترین اثر مثبت در گونه‌های مختلف مربوط به اکسین می‌باشد.
- ✓ تحقیقات اخیر عمدتاً مربوط به هورمونهای جدید می‌باشد.
- ✓ بعضی از فاکتورها که عامل گوناگونی در واکنش به هورمونهای تشدیدکننده یا بازدارنده ریشه‌زایی میباشد عبارتند از:

۱- شرایط محیطی و تغذیه گیاهان مادری

۲- نوع رفتار با قلمه‌ها بعد از جدا شدن از گیاه مادری

۳- دامنه غلظت انتخابی، روش کاربرد، ماده خاص بکار رفته

۴- مرحله پدیده ریشه‌زایی (مرحله کاربرد ماده شیمیایی)

۵- اثر متقابل بین PGs شناخته شده و ناشناخته

مراحل فرایند بهبودی و باززایی:

- مردن سلول های آسیب دیده، تشکیل یک صفحه بافت مرده، مسدود شدن زخم با ماده ای چوب پنبه ای (سوبرینی)، محافظت از از سطح بریده شده در برابر از دست دادن آب و ورود عوامل بیماری زا

- شروع به تقسیم سلول های زنده پشت این صفحه پس از چند روز، تشکیل لایه ای از سلول های پارانشیمی (کالوس)

- شروع به تقسیم و آغازیدن ریشه های نابجا در سلول های معینی در نزدیکی لایه زاینده آوندی و آوند آبکش

تغییرات ساقه در حین آغازیدن ریشه (مرحله سوم)

- ۱- نامتمایز شدن برخی سلول های تمایز یافته خاص
- ۲- تشکیل آغازنده های ریشه از برخی سلول های نزدیک به دسته های آوندی که اکنون پس از نامتمایز شدن به حالت مریستمی درآمدند
- ۳- نمو بیشتر این آغازنده های ریشه و تبدیل آنها به سرآغازه های ریشه (پریموردیا)
- ۴- رشد و بیرون آمدن سرآغازه های ریشه از میان بافت ساقه به سمت خارج، تشکیل ارتباط آوندی بین سرآغازه ریشه و بافت هادی خود قلمه

اکسین‌ها

- ✓در ریشه‌زایی مؤثرند IBA, IAA و NAA
- ✓در طویل شدن ریشه یا اثر نداشته یا اثر منفی بوده است.
- ✓فرضیه Trewavas (1991): در بیشتر حالات حساسیت بافتهای گیاهی به PGs مهمتر است تاغلظت واقعی آن.
- ✓در گیاهان تراریخته که به آنها پلاسمید القاکننده ریشه Ri (Root-inducing plasmid) منتقل شده است، حساسیت آنها را به اکسین افزایش داده است.

Company	Formulation	Trade name	Active ingredients
ACF Chemiefarma, The Netherlands	Powder	CHRYZOPON	0.1% IBA
		CHRYZOTEK	0.4% IBA
		CHRYZOSAN	0.6% IBA
		CHRYZOPLUS	0.8% IBA
	Powder	RHIZOPON A	0.5% IAA
		RHIZOPON A	0.7% IAA
		RHIZOPON A	1.0% IAA
		RHIZOPON B	0.1% NAA
		RHIZOPON B	0.2% NAA
		RHIZOPON AA	0.5% IBA
		RHIZOPON AA	1.0% IBA
		RHIZOPON AA	2.0% IBA
		RHIZOPON AA	4.0% IBA
		RHIZOPON AA	8.0% IBA
Brooker Chemical Corp., North Hollywood, CA	Powder	Hormex No. 1	0.1% IBA
		Hormex No. 3	0.3% IBA
		Hormex No. 8	0.8% IBA
		Hormex No. 16	1.6% IBA
		Hormex No. 30	3.0% IBA
		Hormex No. 45	4.5% IBA
MSD-AGVET, Rahway, NJ	Powder	Hormodin 1	0.1% IBA
		Hormodin 2	0.3% IBA
		Hormodin 3	0.8% IBA
Hortus Products, Newfoundland, NJ	Powder	Hormo-Root A	0.1% IBA
		Hormo-Root B	0.4% IBA
		Hormo-Root C	0.8% IBA
RHONE-POULENC, Research Triangle Park, NC	Powder	Rootone	0.1% IBA and 0.2% NAM
Coor Farm Supply, Smithfield, NC	Liquid	C-mone	1.0% IBA
		C-mone	2.0% IBA
ALPKEM Corp., Clackamas, OR	Liquid	DIP'N GROW	1.0% IBA and 0.5% NAA
Wilson Lab., Ontario, Canada	Liquid	Roots	0.4% IBA
Earth Science Products, Wilsonville, OR	Liquid	Wood's Rooting Compound	1.03% IBA and 0.51% NAA

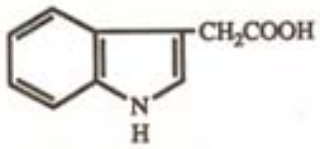
تیمار قلمه ها با اکسین

پس از کشف IAA تحول بزرگی در تکثیر گیاهان شد، لیکن از نظر ریشه زائی کمتر موثر است تا IBA و NAA با وجودی که IAA بطور طبیعی نیز در گیاه وجود دارد زیرا:

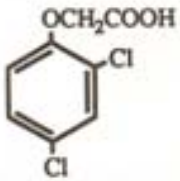
۱- IAA اکسیداز موجود در گیاه IAA را بی اثر می نماید.

۲- IAA جذب شده به صورت Conjugate در می آید مثل IAA-aspartate که غیرفعال است، لیکن IBA و NAA اینطور نیست.

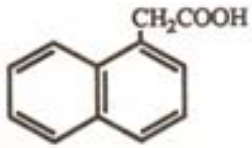
۳- محلول IAA در شرایط غیر استریل یا نور از بین می رود در مورد IBA و NAA اینطور نیست. اکثر گونه ها به IBA و NAA واکنش نشان می دهند ولی گونه های مشکل ریشه زا واکنش نمی دهد یا به سختی قلمه های آنها ریشه دار می شود.



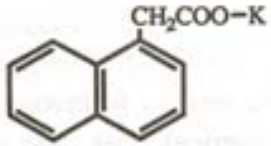
Indole-3-acetic acid
(IAA)



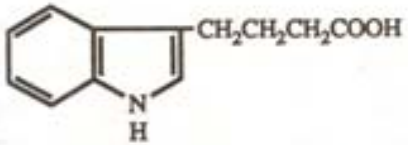
2,4-dichlorophenoxy acetic acid
(2,4-D)



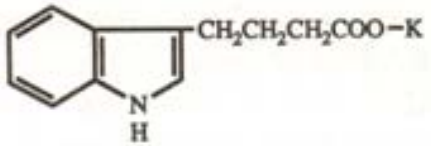
α-Naphthalene acetic acid
(α-NAA)



Potassium salt of α–NAA
(K-α-NAA)

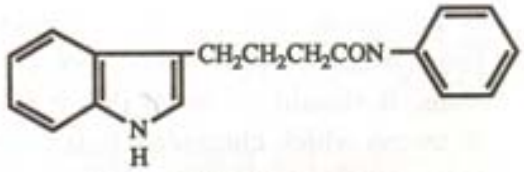


Indole-3-butyric acid
(IBA)



Potassium salt of IBA
(K-IBA)

Aryl ester of IBA
(P-IBA)



Aryl amide of IBA
(NP-IBA)

6- Fruit set, growth, development and ripening

a- Physiology of fruit set

- ✓ تعریف تشکیل میوه:
- ✓ بی بذری (seedlessness) یا پارتنوکارپی (Parthenocarpy) بکرباری

1- Vegetative parthenocarpy آناناس، پرتقال واشنگتن ناول، خیار گلخانه ای

2- Stimulative parthenocarpy (Black Korinth grape) انگور بلک کرینث

b- Effects of PGs on fruit set

اکسین ها

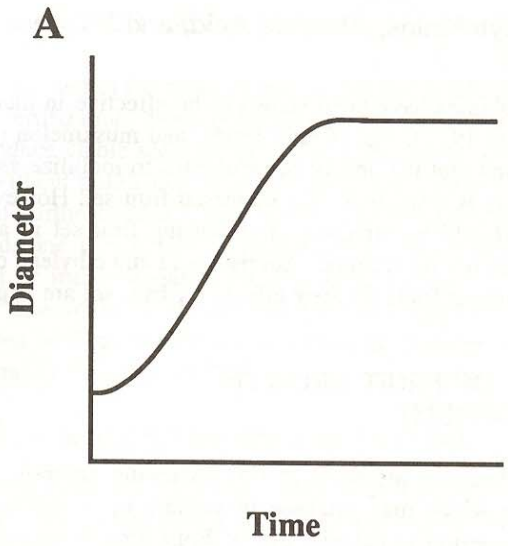
مثل NAA اثر تشدیدکننده در تشکیل میوه‌هایی با تخمک زیاد مانند توت فرنگی، کدو، انجیر، گوجه فرنگی، رز، توتون و بادمجان دارند.

#

c- Physiology of fruit growth and development

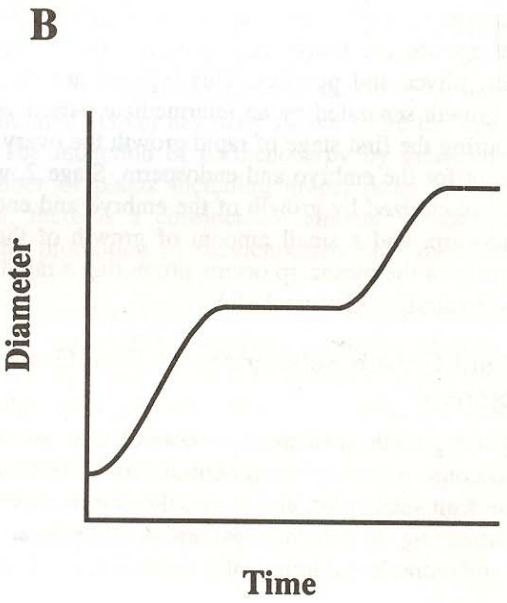
1- Smooth sigmoid curve

سیب، گلابی، توت فرنگی،
خیار، گوجه فرنگی



2- Double sigmoid curve

انگور، انجیر، گیلاس، زیتون، هلو



d- Effects of PGs on fruit growth and development

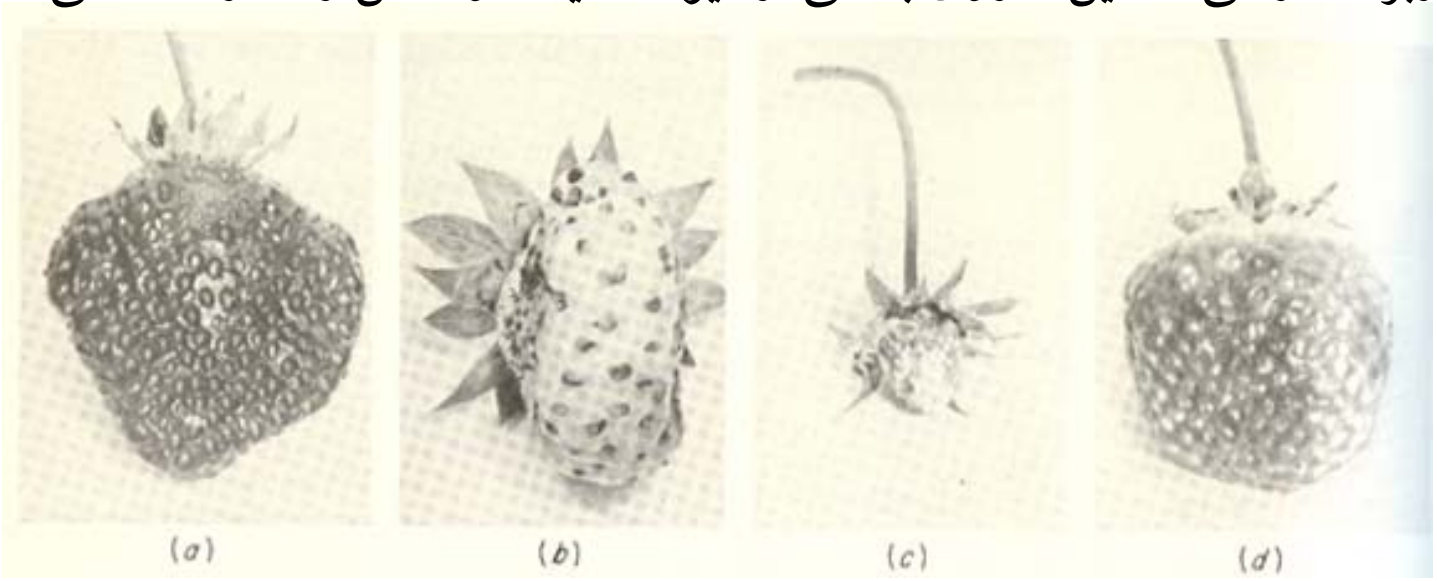
- ✓ اهمیت در کشاورزی

اکسین

- ✓ آندوسپرم و جنین بذور در حال رشد تولید اکسین می‌کنند که به خارج آمده و رشد تخمدان را تحریک می کند.
- ✓ دو سری شواهد که نشان می دهد اکسین در رشد میوه دخالت دارد:

۱-یک همبستگی بین نمو بذر و اندازه نهایی میوه و شکل آن وجود دارد.

۲-کاربرد خارجی اکسین‌ها روی بعضی از میوه ها، یک واکنش رشد را القاء می کند.

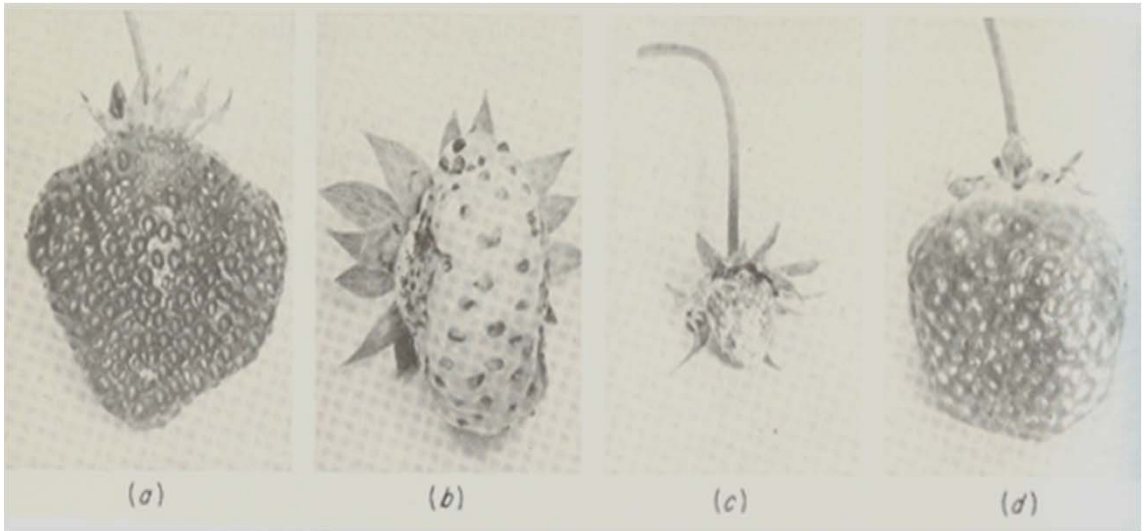


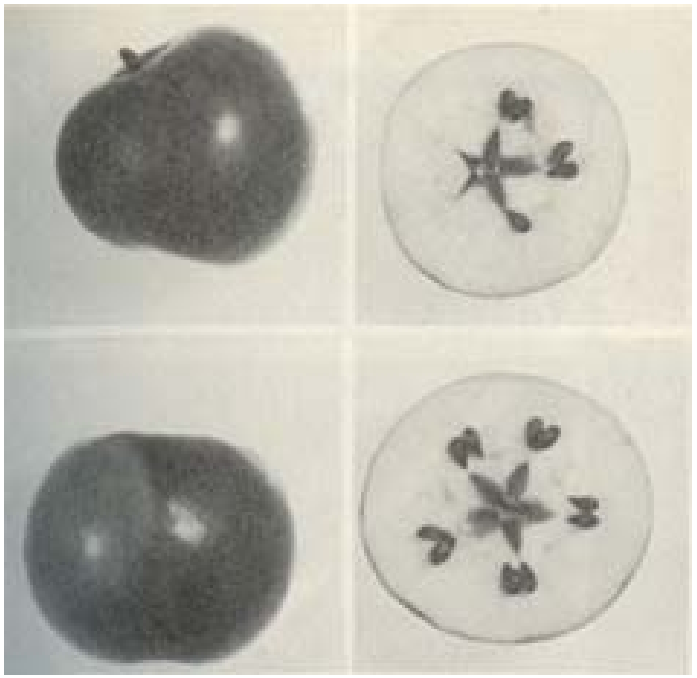
Fruit Growth

شواهد نقش بالقوه اکسین در رشد میوه:

۱- یک همبستگی بین نمو بذر و اندازه نهائی و شکل میوه وجود دارد.

۲- کاربرد اکسین روی میوه ها باعث واکنش رشد شده است.





Abscission

Abscission is the process by which leaves or petals are shed

-One advantage is that nutrient sinks can be discarded, conserving resources

Abscission involves changes that occur in an **abscission zone** at the petiole's base

-Hormonal changes lead to differentiation of:

-**Protective layer** = Consists of several layers of suberin-impregnated cells

-**Separation layer** = Consists of 1-2 layers of swollen, gelatinous cells

-As pectins break down, wind and rain separate the leaf from the stem

a- Anatomy of abscission آناتومی ریزش

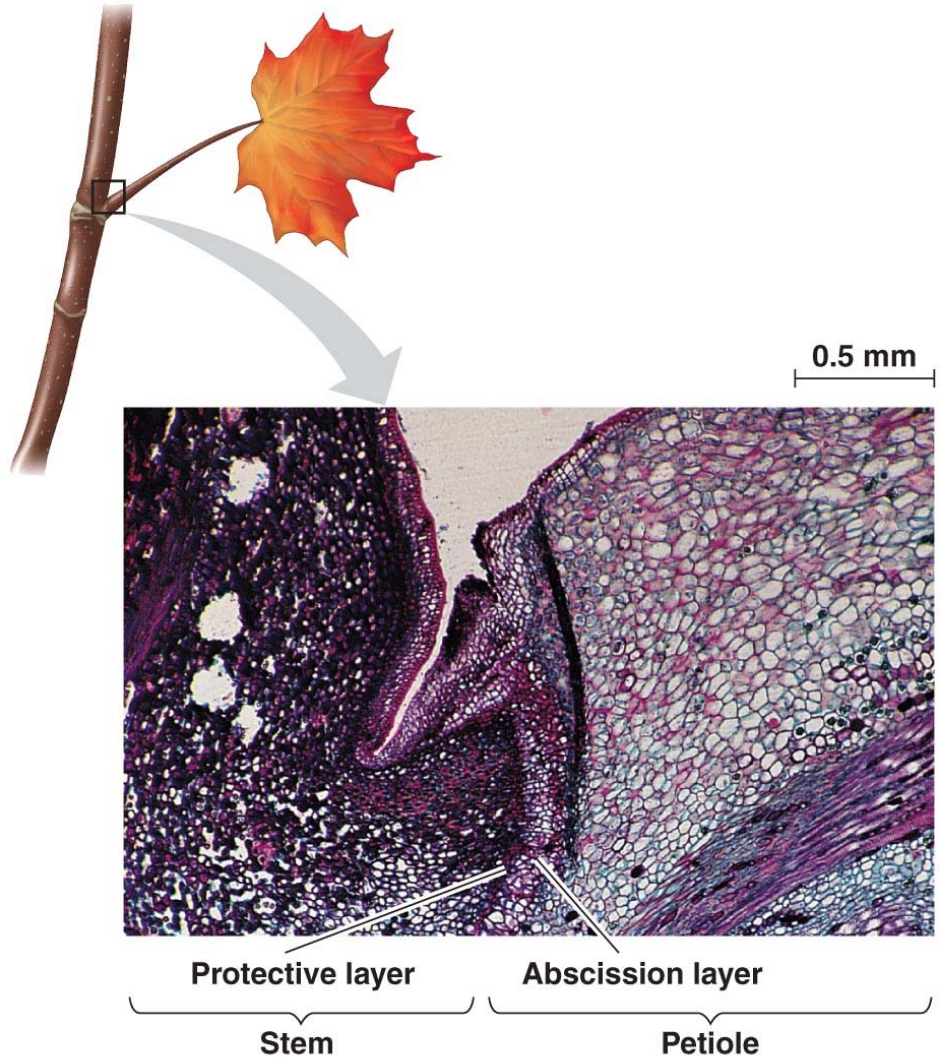
- ✓ پدیده ریزش دو بخش دارد: جدا شدن و حفاظت (ترمیم محل زخم)
- ✓ حضور و تعداد ناحیه ریزش در گونه ها متفاوت است:

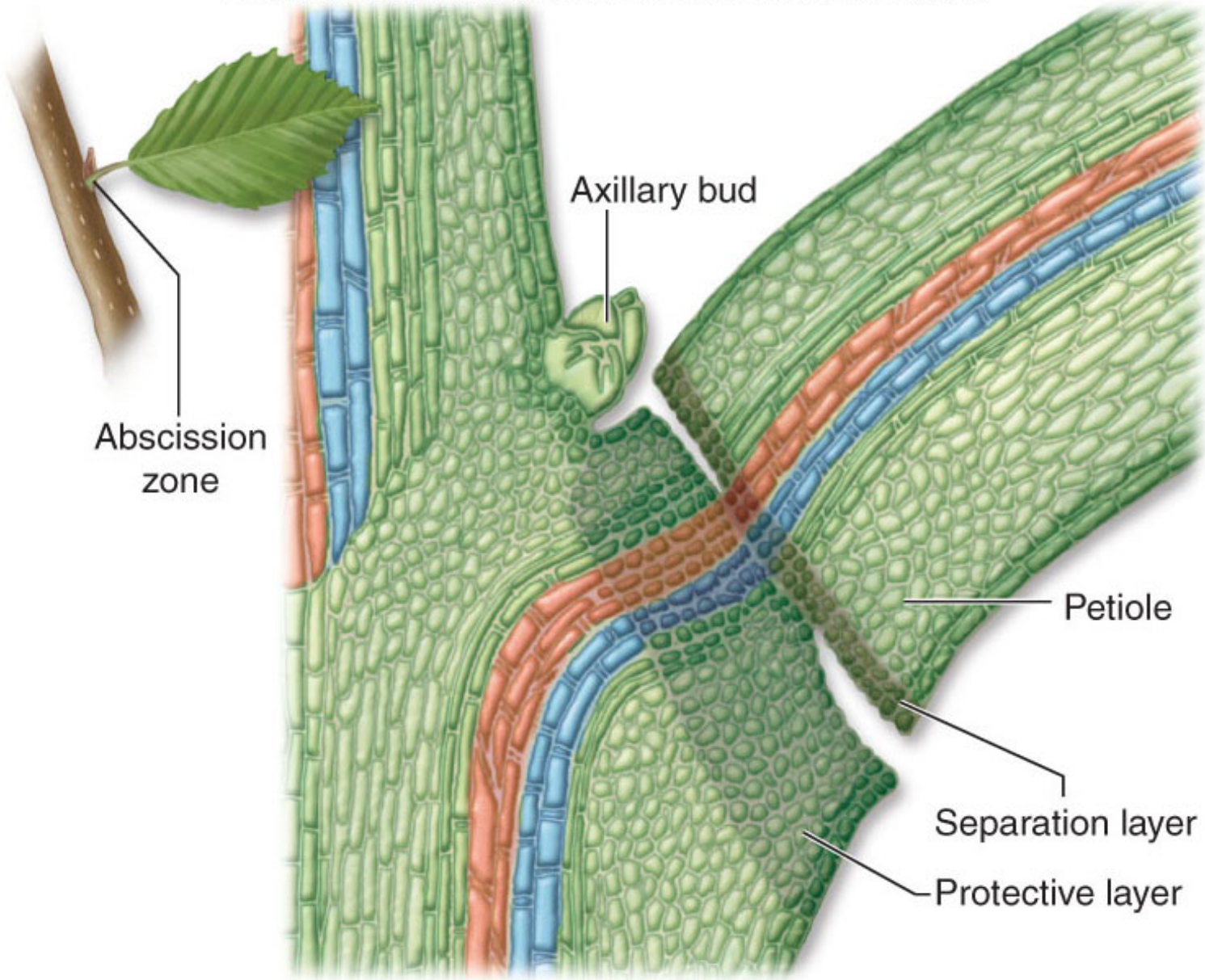
- ✓ یک ناحیه ریزش در قاعده دمبرگ: حسن یوسف
- ✓ دو ناحیه ریزش در قاعده دمبرگ و قاعده پهنک: مرکبات، لوبیا
- ✓ بدون ناحیه ریزش: برگ توتون
- ✓ هر برگچه دارای یک ناحیه ریزش (برگهای مرکب)

Leaf Abscission

Change in balance of auxin and ethylene controls leaf abscission (process that occurs in autumn when leaf falls)

- Essential elements salvaged/stored in stem parenchyma cells
- Nutrients recycled back to developing leaves next spring
- After leaf falls, protective layer of cork becomes leaf scar that prevents pathogens from invading plant





5- Effects of PGRs on abscission

ریزش عبارت است.....

✓ریزش شامل جدا شدن سلولها داخل یک بافت اختصاصی در ناحیه ریزش است.
✓ناحیه ریزش شامل یک لایه سواگر است که بایستی زنده بوده و توانایی تولید آنزیم‌های Hydrolytic را داشته باشد که ریزش را تشدید می کنند.
✓در بعضی حالات یک نیروی مکانیکی خارجی نیز مثل باد نیاز است تا پدیده ریزش را کامل کند.

ریزش برگ ها

✓درختان و درختچه های خزاندار نواحی معتدله
✓درختان و درختچه‌های خزاندار نواحی گرمسیر و نیمه گرمسیر
✓همیشه سبزها در نواحی نیمه گرمسیر و معتدله

ریزش شاخه ها

ریزش گلها، میوه‌ها و بذور

مکانیزم ریزش:

- ✓ یک یا چند لایه از سلولهای پارانشیمی در سطح مقطع دمبرگ به جز در محل دستجات آوندی به وجود می آید.
- ✓ هضم Middle lamella بین سلولهایی که دورتر از ساقه هستند در اثر آنزیمهای هیدرولیزکننده (Hydrolitic) مثل سلولاز و پکتیناز
- ✓ افزایش تنفس و اتیلن در سلولهای ناحیه ریزش نزدیک به ساقه و در نتیجه این سلولها بزرگ می‌شوند و فشار مکانیکی وارد می کنند.

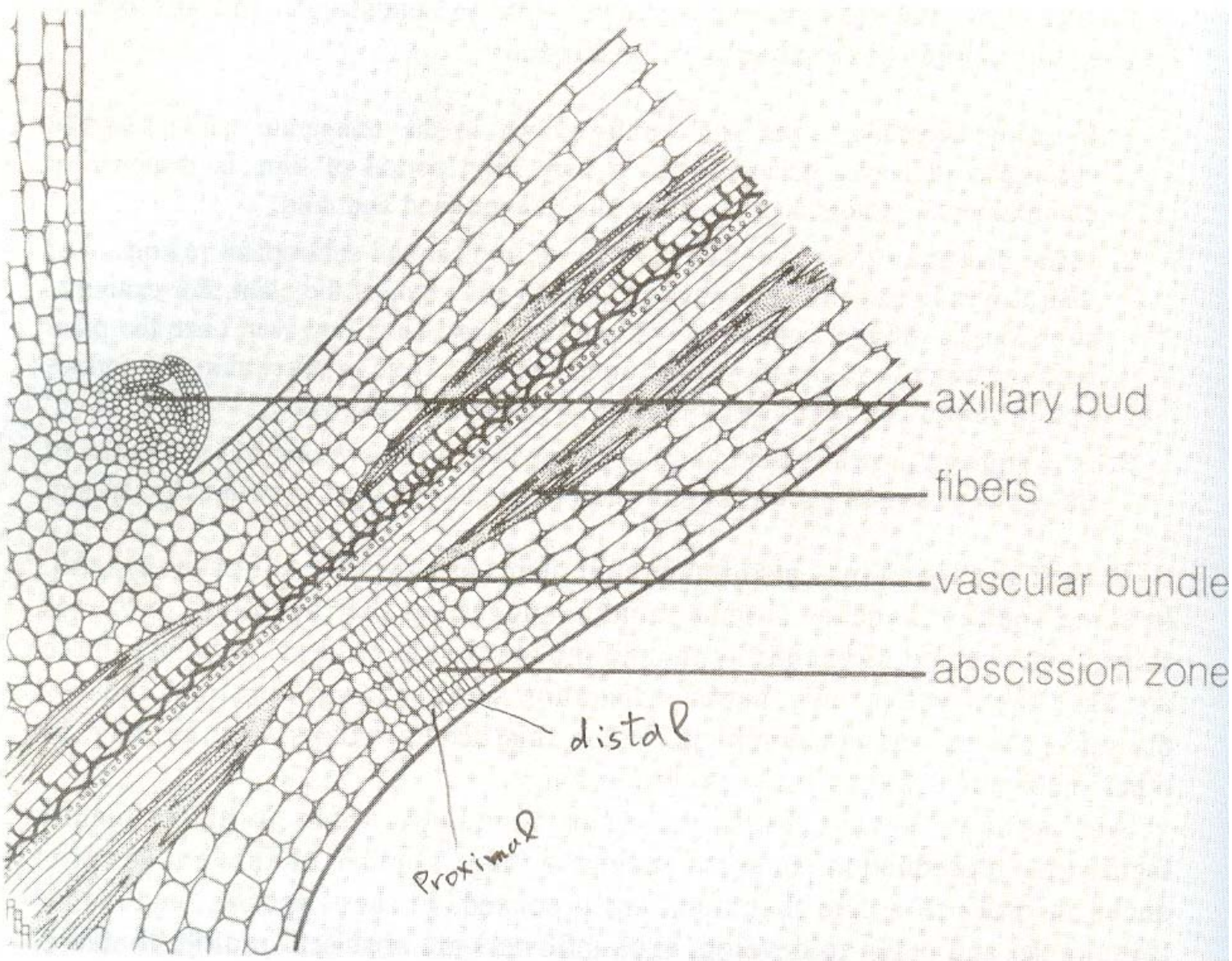
b- Effect of PGRs:

اتیلن

تشدید ریزش

اکسین

- ✓ در Proximal (در سمت ساقه) بیشتر از پهنک باشد ⇐ ریزش
- ✓ در distal (نزدیک یا در پهنک) بیشتر از ساقه باشد ⇐ جلوی ریزش را می گیرد.
- ✓ سن برگها و اکسین


axillary bud
fibers
vascular bundle
abscission zone
distal
Proximal

e- Chemical thinning of flowers + fruits •

- ✓ اهمیت
- ✓ لیست مواد شیمیایی بکار رفته (جدول)

Common name	Chemical name	Trade name
Ethephon	(2-chloroethyl)phosphonic acid CEPA, Amchem 66-329	Ethephon, Ethrel,
Silaid	(2-chloroethyl)methylbis (phenylmethoxy)silane	Silaid
Alsol	(2-chloroethyl)tris (2-methoxyethoxy)silane	Alsol, Etacelasil
DNOC	Sodium 4,6-dinitro-o-cresylate	Elgetol
DNOC	4,6-dinitro-o-cresol	Dinitro-dry
NAA	Naphthaleneacetic acid	Fruitone-N, Fruit Fix-800, Fruit Fix-200, Fruit Set, Stafast, Kling-Tite
NAAm	Naphthaleneacetamide	Amide-Thin W, Anna-Amide
Carbaryl	1-naphthyl N-methyl carbamate	Sevin
Oxamyl	Methyl N′N′-dimethyl-N-[(methyl carbamoyl)oxy]-1-thiooxamimidate	Vydate
Cytokinin + Giberellin	N-(phyenylmethyl-H-purine 6-amine and GA_4 and GA_4	Accel
Silvex/ Fenoprop	2-(2,4,5-trichlorophenoxy) propanoic acid	Fruitone T

- ✓ زمان کاربرد و غلظت مهم است.
- ✓ Accel, Sevin, NAAm, NAA: post-bloom thinner ، اتفن
- ✓ NAAm, NAA: post-full bloom در سیب
- ✓ ۷-۵ روز پس از ریزش گلبرگ ها: NAAm, NAA در گلابی
- ✓ یک یا دو بار وقتی میوه چه king حدوداً ۱۰mm شد: Accel در سیب

g- Prevention of fruit drop جلوگیری از ریزش میوه

- ✓ مشکل عمده ریزش قبل از برداشت سیب، گلابی، مرکبات
- ✓ NAA تحت نامهای تجاری زیر برای کنترل ریزش قبل از برداشت سیب و گلابی
- ✓ به صورت محلول پاشی روی کل درخت به مجرد مشاهده افتادن میوه‌های تقریباً رسیده

Fruitone-N , Fruit set , Fruit Fix 860 , Kling-tite,

Fruit Fix 200 , Stafast

SADH آلار روی سیب:

- ✓ جلوگیری از ریزش، کاهش water core، Storage scald– حفظ سفتی و افزایش رنگ میوه
- ✓ در همه موارد نکته مهم غلظت و زمان صحیح کاربرد آن است.

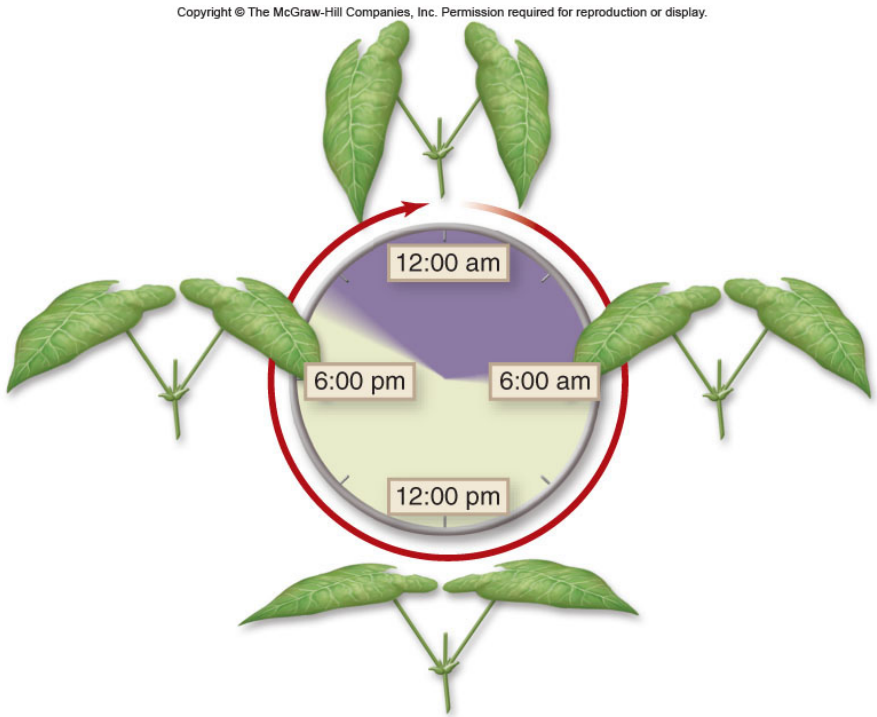
Responses to Mechanical Stimuli

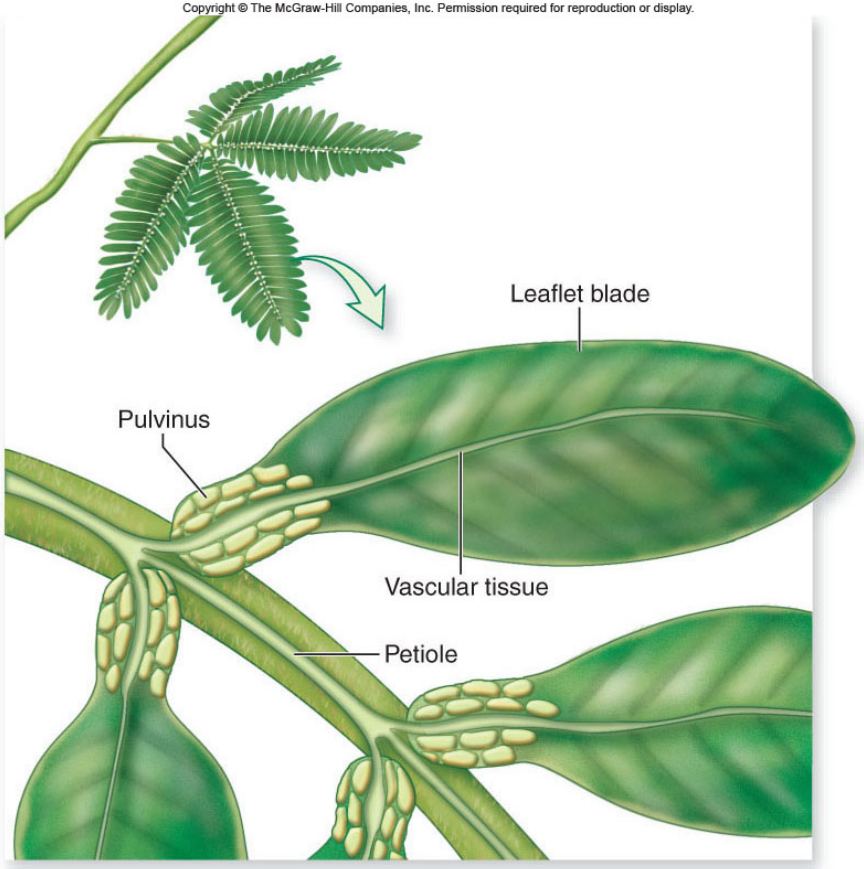
© Lee Wilcox

Responses to Mechanical Stimuli

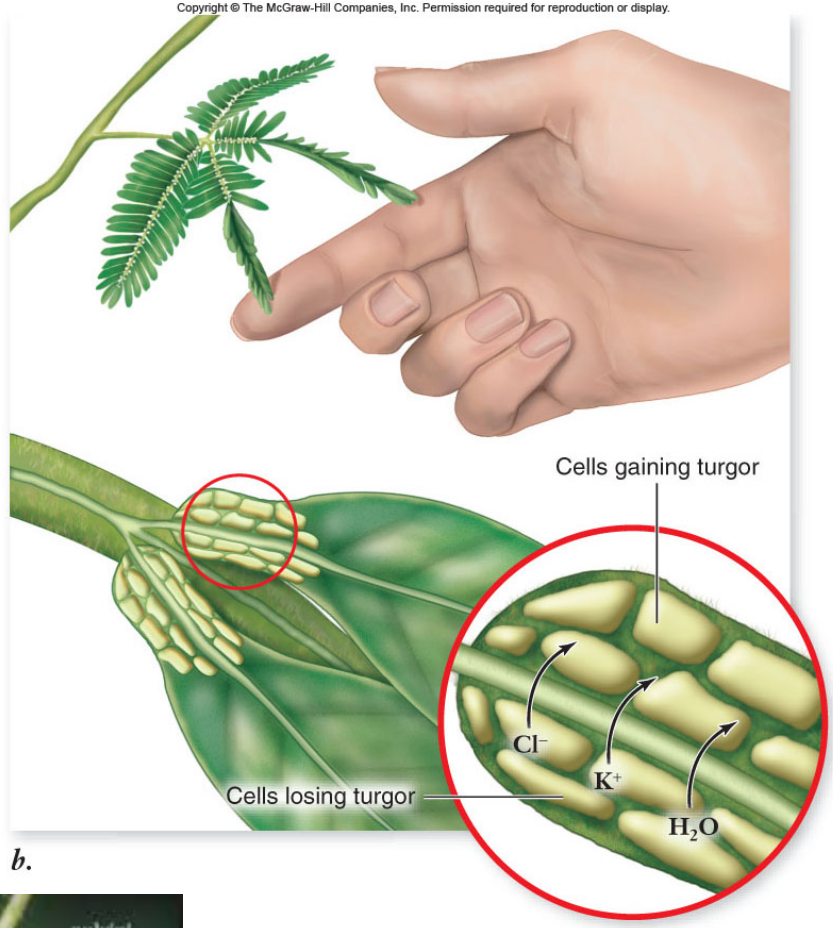
Bean leaves are horizontal during the day when their pulvini are rigid

-But become more or less vertical at night as the pulvini lose turgor





a.



b.

Tendrils start off by bending in search of a surface to grow across. Once they find it, the part of the tendril that is in touch with the surface will produce auxin, which stimulates a large region on the tendril that isn't in touch with the surface to grow. In addition to auxin, the hormone ethylene aids in growth and controls the shape of the cells. The overall process results in the cells touching the support surface contracting or growing slower while those not touching it expand or grow faster. The different rates of growth on different sides of the plant lead to the coiling that occurs around the supporting object. In order for a plant or plant organ to undergo constant growth, continuous contact with the surface is needed.

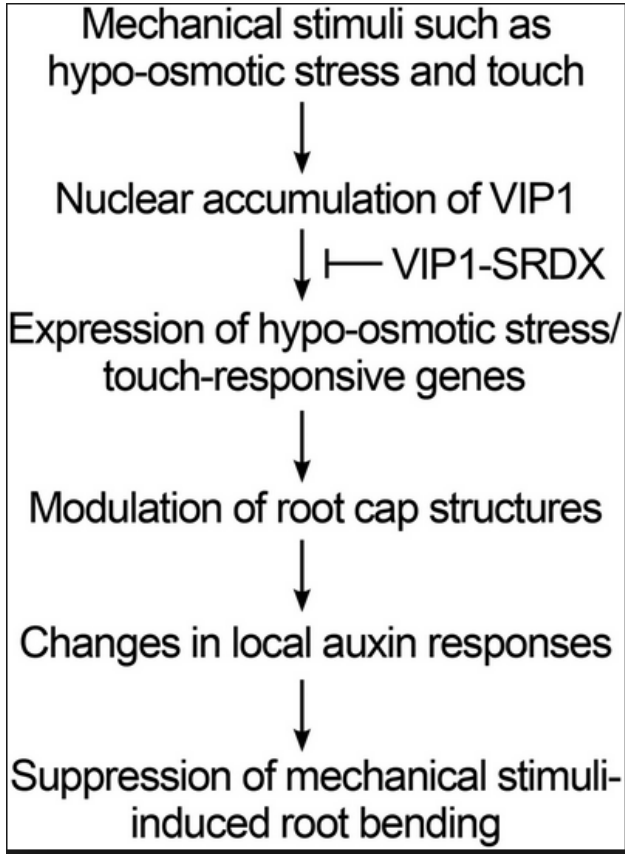
Rapid Contact Coiling

Rapid contact coiling, on the other hand, is an instant response. It happens quickly and doesn't last long. An example of this is the folding of the leaves of some plant species upon being touched. In some cases, rapid contact coiling occurs first and is then followed by the slower and more permanent differential growth.

Mechanical Stimuli

- **Thigmomorphogenesis**: changes in form that result from mechanical disturbance
  - Rubbing stems of young plants couple of times daily results in plants that are shorter than controls/tree growing on windy hill shorter/stockier than those in sheltered location
  - Mechanical stimulation → signal transduction pathway → increase in cytosolic Ca^{2+} → activation of specific genes of proteins → cell wall properties

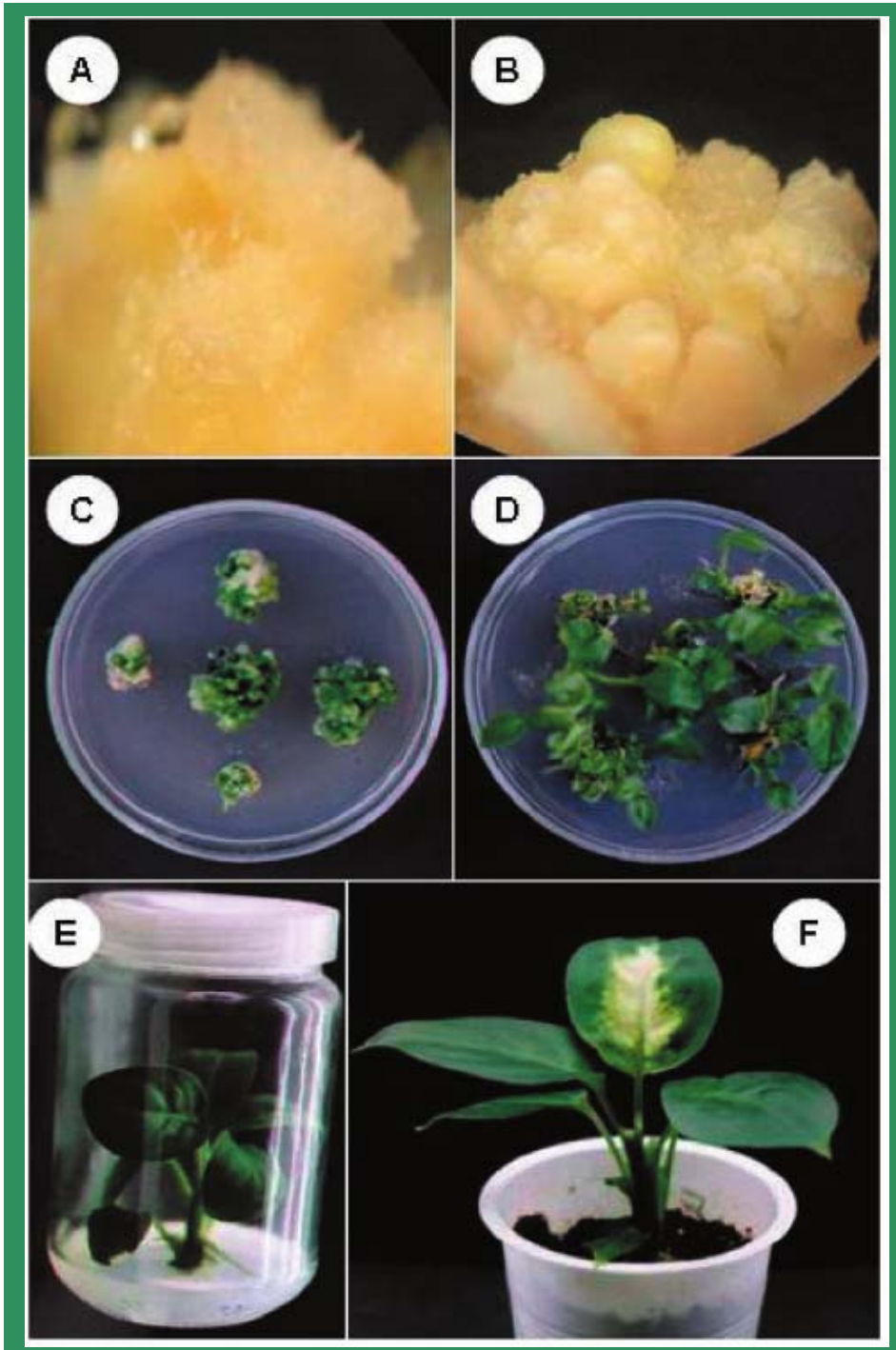
- **Thigmotropism** is growth in response to touch
  - Occurs in vines/other climbing plants where coil rapidly around supports
    - Grow straight until they touch something that stimulates coiling response (caused by differential growth of cells on opposite sides of tendril)



7- Application PGRs in tissue culture

AUXIN EFFECTS IN TISSUE CULTURE

- **1. INDUCTION OF CALLUS GROWTH**
- An auxin is generally required for the induction of callus from explants. Applied auxins seem to be capable of fundamentally altering the genetically programmed physiology of whole plant tissues, which had previously determined their differentiated state.



A, callus formation from stem segments; B, organogenic callus after 6 weeks of culture; C, D, greenish organogenic clusters forming shoots after 10 weeks; E, plantlets rooting in vitro; F, acclimatized plants in the greenhouse.

- **2. ORGAN CULTURES**
- An auxin is almost invariably required to promote the initial growth of meristem and shoot tip explants.
- A low concentration of auxin is often beneficial in conjunction with high levels of cytokinin at Stage II when shoot multiplication is required, although in some cases cytokinin alone is sufficient. It is important to choose an auxin at a concentration that will promote growth without inducing callus formation.

BA 1 NAA 0	BA 1 NAA 0.5
BA 0 NAA 0	BA 0 NAA 0.05

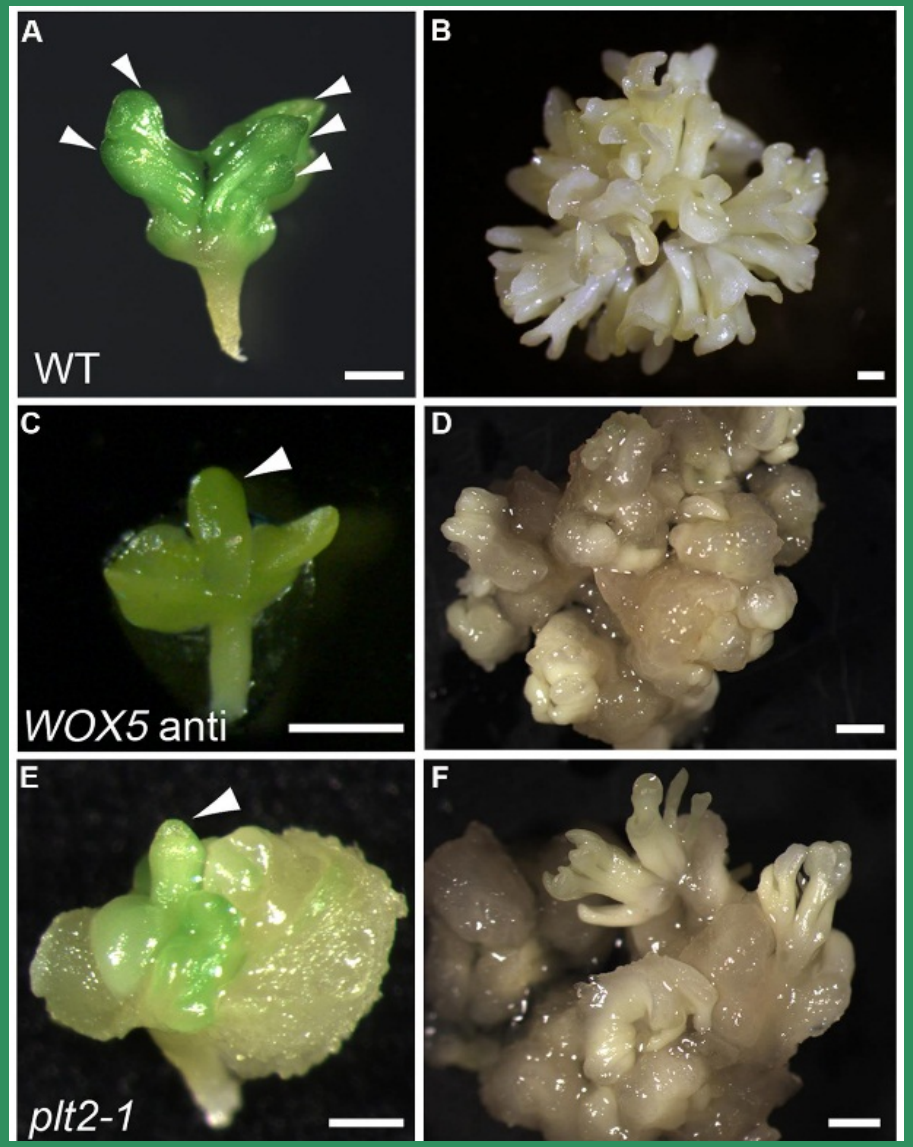
shooty

callus

control

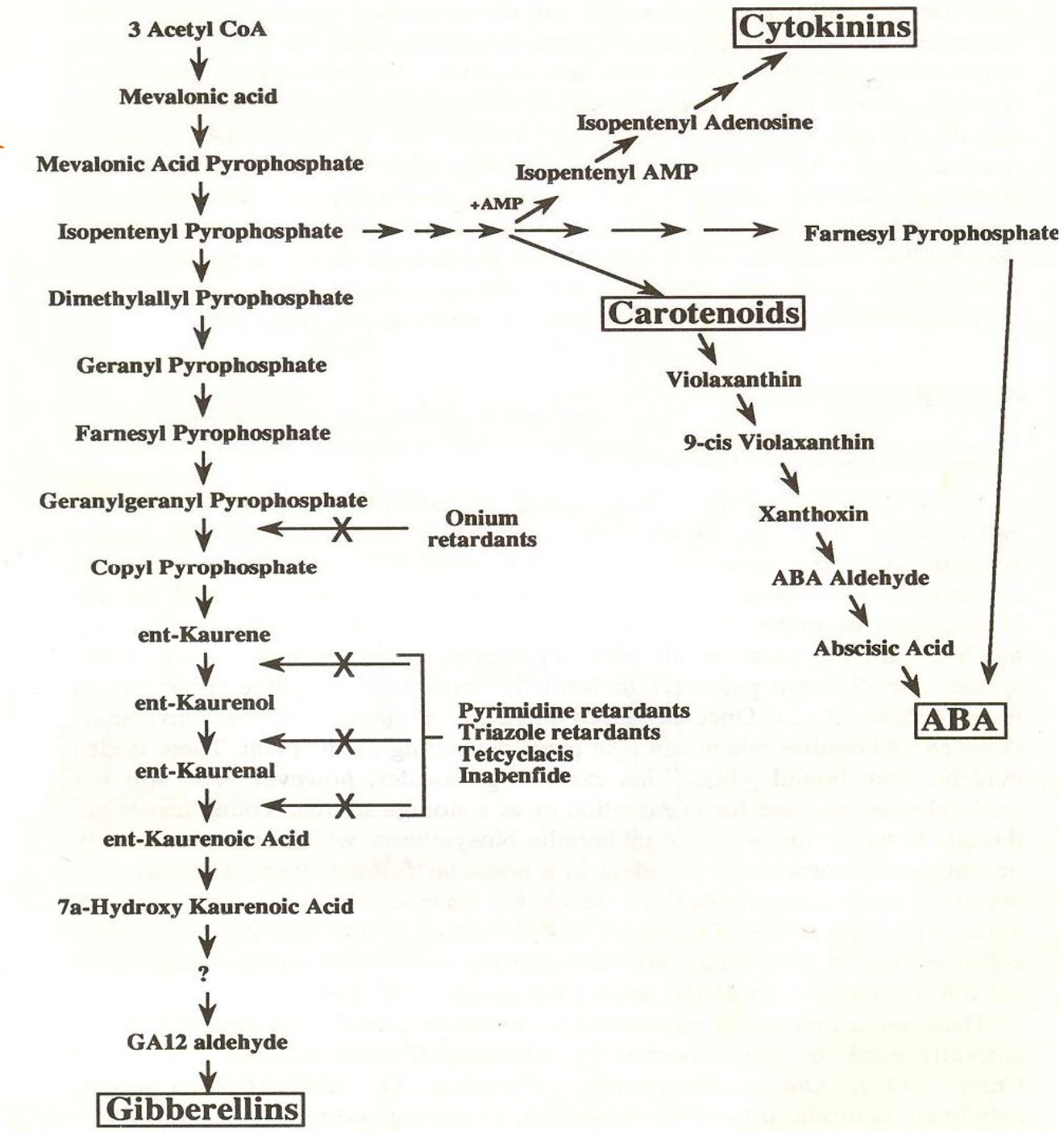
rooty

- **3. EMBRYOGENESIS**
- The process of somatic embryogenesis is often initiated in media containing high levels of auxins (especially 2,4-D), but embryos usually do not develop further until the auxin concentration is reduced.

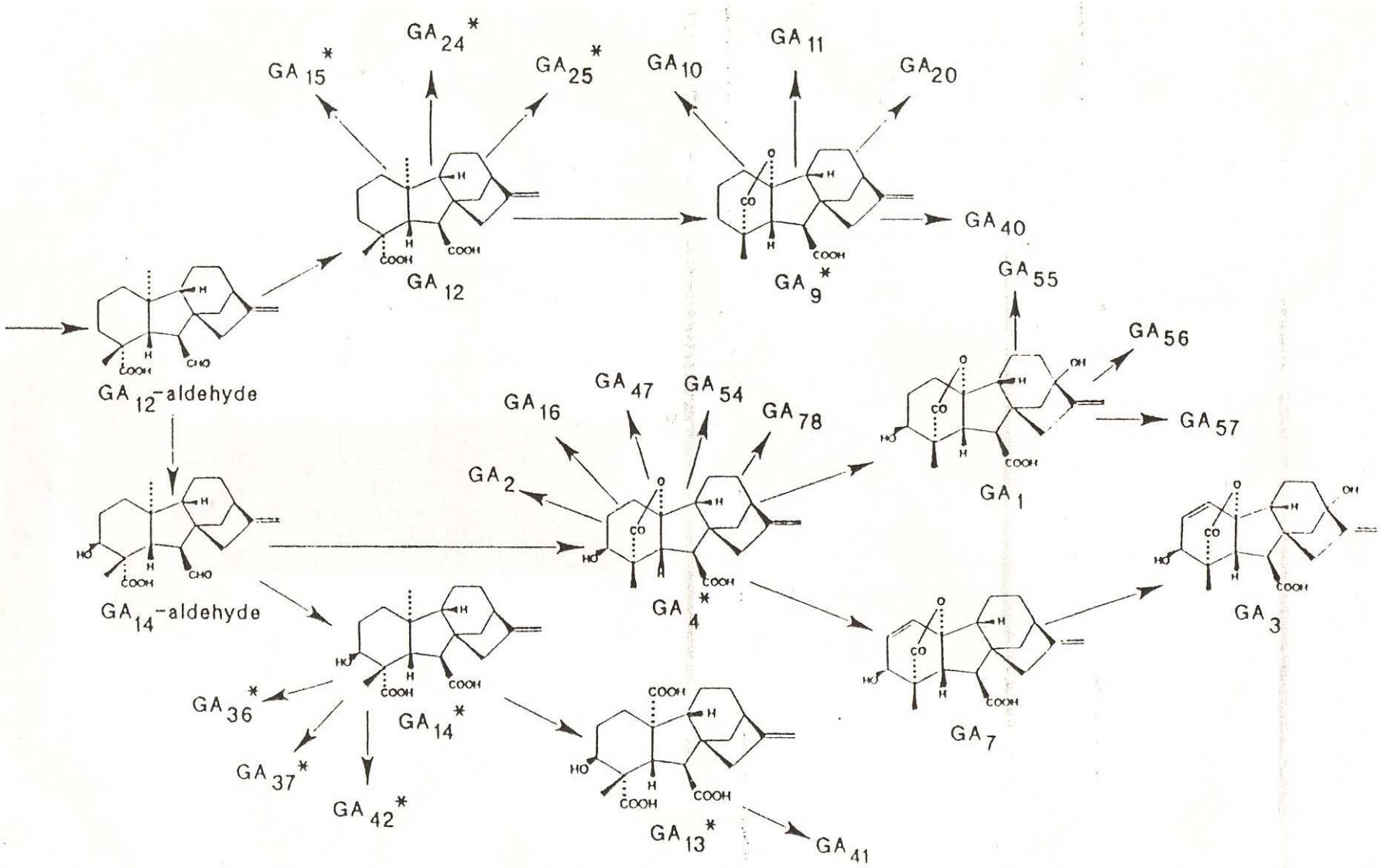

A
WT
B
C
WOX5 anti
D
E
plt2-1
F

Gibberellin

Biosynthesis of GAs



تبدیل جیبرالین ها به یکدیگر



Growth retardants برای جلوگیری از بیوسنتز جیبرالین ها

1- Onium compounds: phosphon D, AMO-1618, cycocel, mepiquate chloride, piperidium bromide

2- Pyrimidine compounds (ancymidol, flurprimidol)

3-Triazole compounds (paclobutrazol, uniconazole, triapenthenol, BAS111, Lab 105)

4- Tetcyclacis

5- Prohexdione calcium

6- Inabenfide

Occurrence of GA_s

تا سال ۲۰۱۸ (Sponsel+Hedde) ۱۳۶ نوع جیبرالین شناسائی کردند از:

- ✓ ۱۲۸ گونه گیاهی آونددار
- ✓ ۷ گونه قارچ
- ✓ ۷ گونه باکتری
- ✓ سرخس ها، خزه ها و جلبک ها

- ✓ در گیاهان عالی در بافت های جوان شاخه ها، بذور در حال رشد، برگ های جوان، ریشه ها و قارچ ها در شرایط استرس جیبرلین بیشتری تولید می شود.

Table 1. GAs produced by microorganisms.

Gibberellin	Microorganism*					
GA_1	G			P	R	A
GA_2	G					
GA_3	G		N			A
GA_4	G	S		P	R	
GA_7	G					
GA_9	G	S		P	R	
GA_{10}	G					
GA_{11}	G					
GA_{12}	G			P		
GA_{13}	G	S				
GA_{14}	G	S				
GA_{15}	G	S		P		
GA_{16}	G					
GA_{20}	G			P	R	
GA_{24}	G	S		P		
GA_{25}	G	S		P		
GA_{36}	G	S				
GA_{37}	G	S				
GA_{40}	G					
GA_{41}	G					
GA_{42}	G					
GA_{47}	G					
GA_{54}	G					
GA_{55}	G					
GA_{56}	G					
GA_{57}	G					
GA_{78}	G					
GA_{82}				P		

* G = *Gibberella fujikuroi*
S = *Sphaceloma manihoticola* and further species
N = *Neurospora crassa*
P = *Phaeosphaeria* sp.
R = *Rhizobium phaseoli*
A = *Azospirillum lipoferum* and *A. brasilense*

تعدادی از گیاهان دارای چند نوع جیبرالین بوده اند برای مثال:

Tulip bulb: $GA_{1, 5, 8, 9, 13}$

Grape: $GA_{3, 4, 7}$

Bamboo Shoots: $GA_{18, 19, 20}$

Imature apple seeds: $GA_{3, 4, 7}$

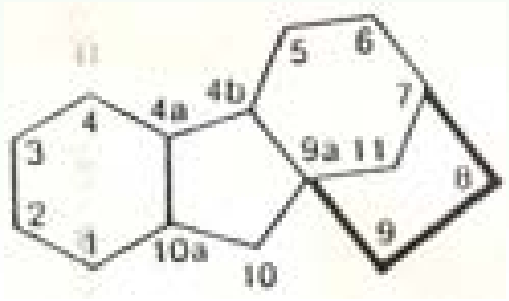
Phaseolus coccineus: $GA_{1, 3\text{-}6, 8, 13, 17, 20}$

Chemical Nature of GAs

- ✓ جیبرالین ها متعلق به ترکیبات شیمیایی به نام Terpenoids (برای نمونه کاروتنوئیدها) هستند.
- ✓ ترپنوئیدها از واحدهای پنج کربنه ایزوپرن (Isoprene) ساخته شده اند.
- ✓ پیشساز جیبرالین ها یک diterpene می باشد که دارای ۴ واحد ایزوپرن است.
- ✓ جیبرالین ها بر خلاف سایر هورمون ها بر اساس ساختمان شیمیایی خود تعریف شده اند نه بر اساس فعالیت فیزیولوژیکی آنها.
- ✓ جیبرالین ها بعنوان ترکیباتی که دارای یکی از دو مورد زیر هستند تعریف شده اند.

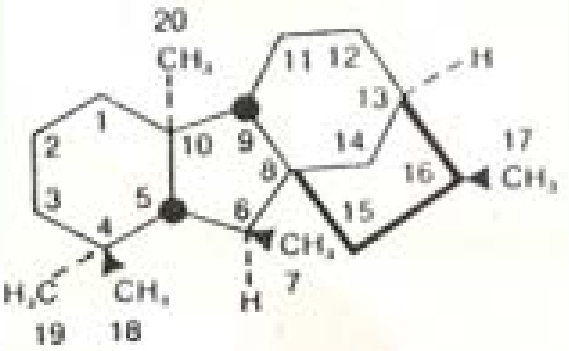
قبلا

Gibbane skeleton



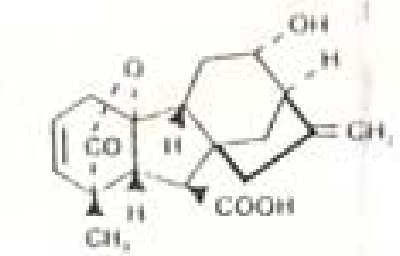
فعلا

ent-Gibberellane

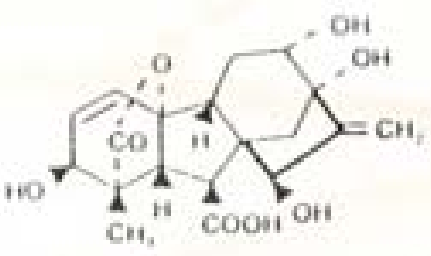


تفاوت های اصلی جیبرالین ها

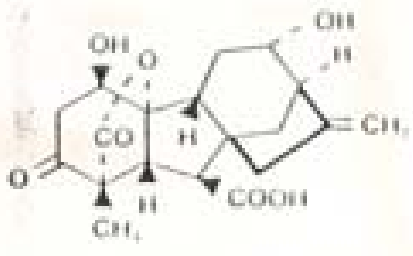
- ✓ بعضی ۱۹C دارند بعضی ۲۰C
- ✓ گروه های OH ممکن است در کربن های ۳ و ۱۳ باشند یا نباشند.
- ✓ آنهایی که ۱۹C دارند دارای یک CooH در C هفت هستند و یک حلقه لاکتون. (CooH کربن نوزدهم با کربن دهم باند شده تا حلقه لاکتون بوجود آید و در اینجا یک C از دست رفته است).
- ✓ کربن شماره ۲۰ ممکن است به فرم های CH_3، CH_2oH، CHo و CooH باشد.
- ✓ وجود یا عدم وجود باند مضاعف (تفاوت GA_1 و GA_3).



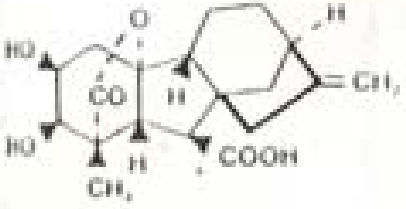
GA_{41}



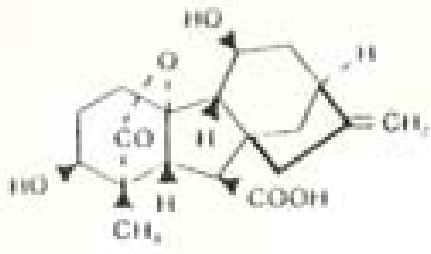
GA_{42}



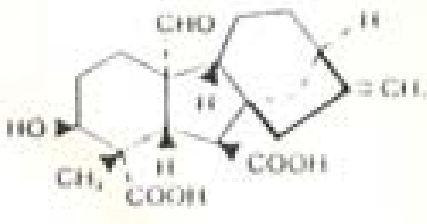
GA_{43}



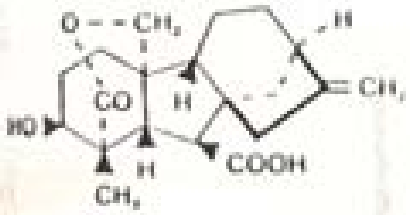
GA_{44}



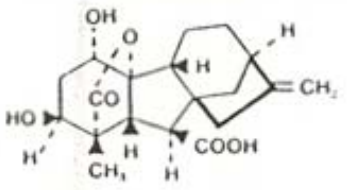
GA_{45}



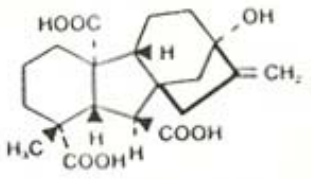
GA_{46}



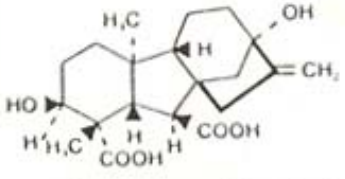
GA_{47}



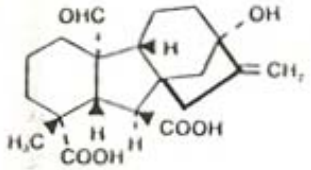
GA_{xx}



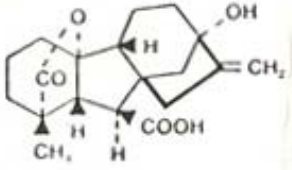
GA_{xx}



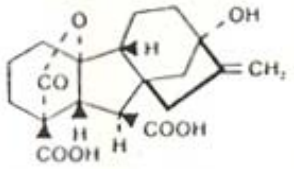
GA_{xx} (*Lupinus* gibberellin I)



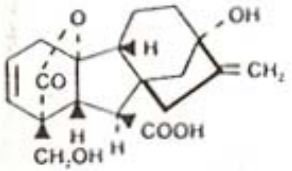
GA_{xx} (bamboo gibberellin)



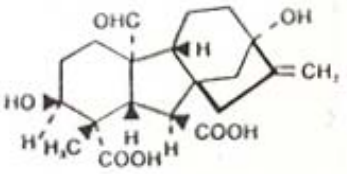
GA_{xx} (*Pharbitis* gibberellin I)



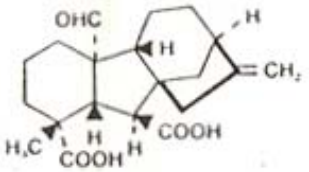
GA_{xx} (*Canavalia* gibberellin I)



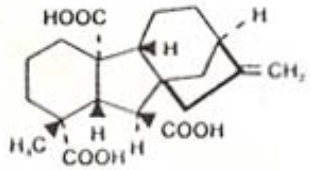
GA_{xx} (*Canavalia* gibberellin II)



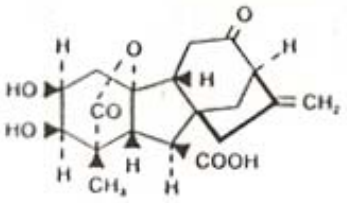
GA_{xx} (*Lupinus* gibberellin II)



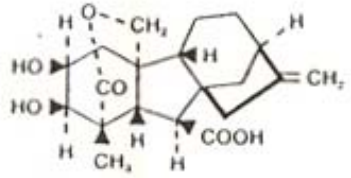
GA_{xx}



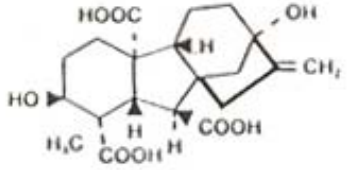
GA_{xx}



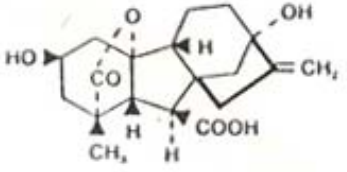
GA_{xx}



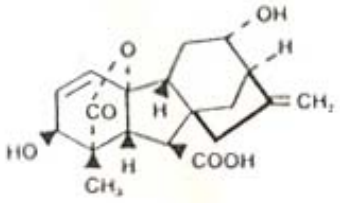
GA_{xx}



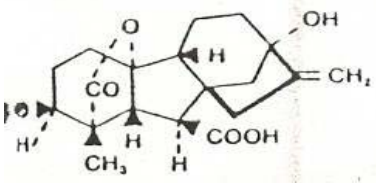
GA_{xx}



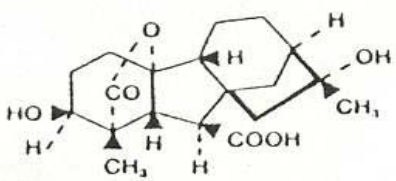
GA_{xx}



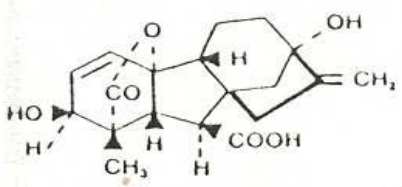
GA_{xx}



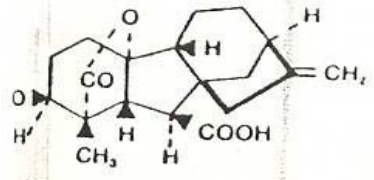
GA_1



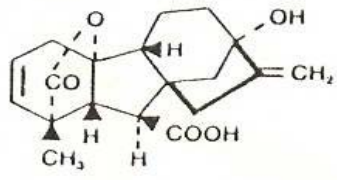
GA_2



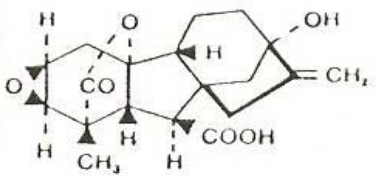
GA_3 (Gibberellic acid)



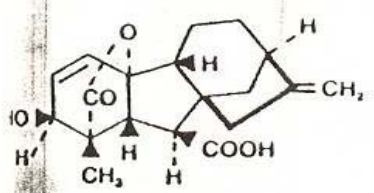
GA_4



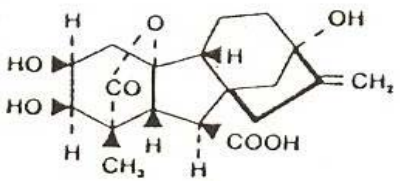
GA_5



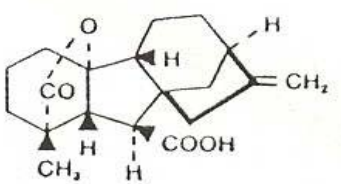
GA_6



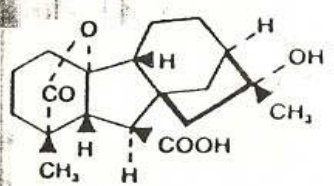
GA_7



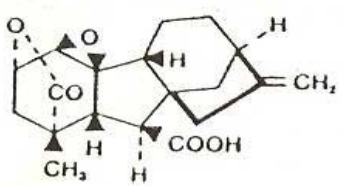
GA_8



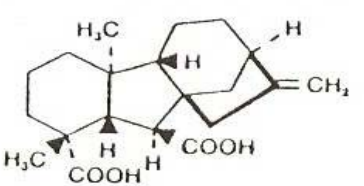
GA_9



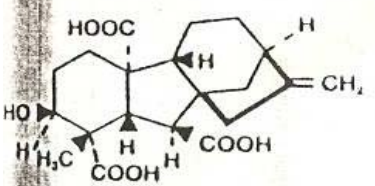
GA_{10}



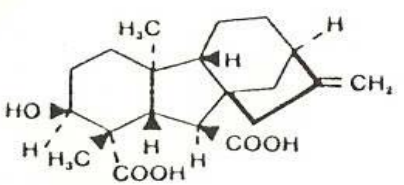
GA_{11}



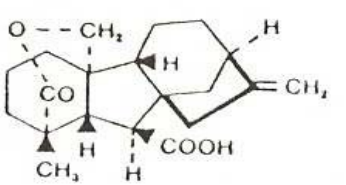
GA_{12}



GA_{13}



GA_{14}

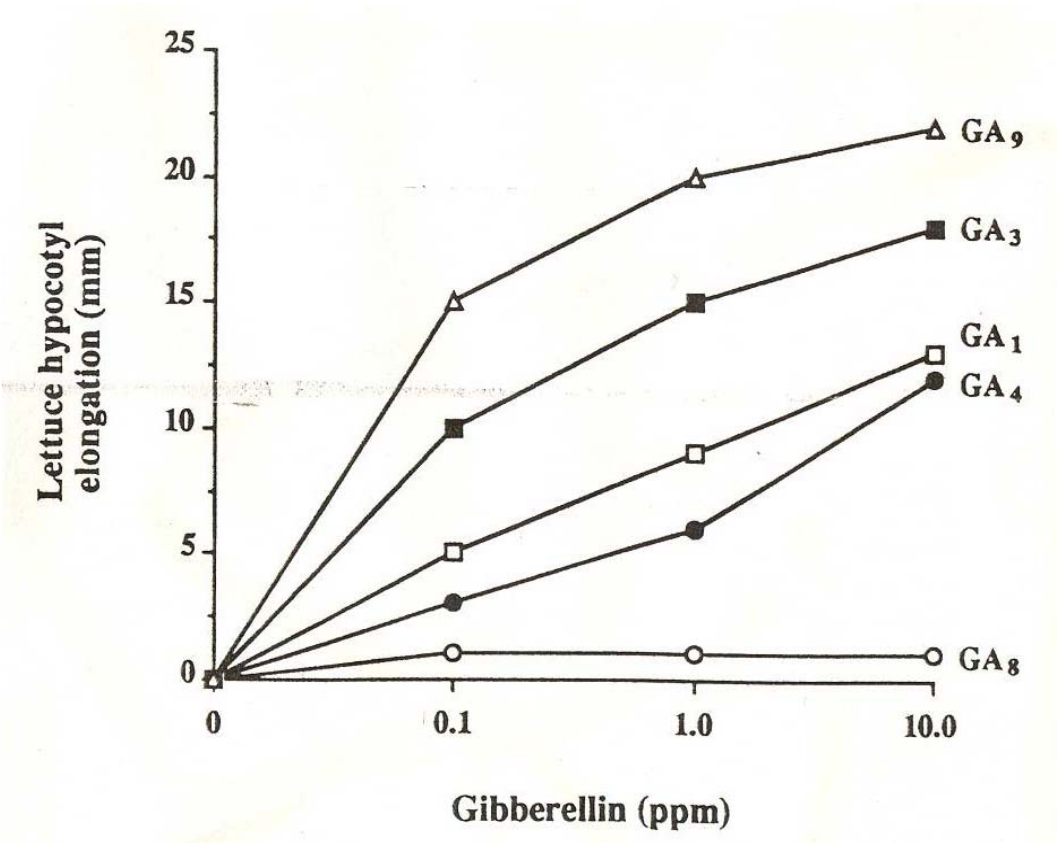


GA_{15}

Physiological Effect of Gibberallins

1- Effect on Growth of Intact Plants

- ✓ تشدید رشد (stem elongation و cell division) خصوصا در گیاهان پاکوتاه- دوساله ها در مرحله روزت.
- ✓ علت تفاوت ها در واکنش گیاهان (نوع GA، نوع گیاه، مرحله رشد)

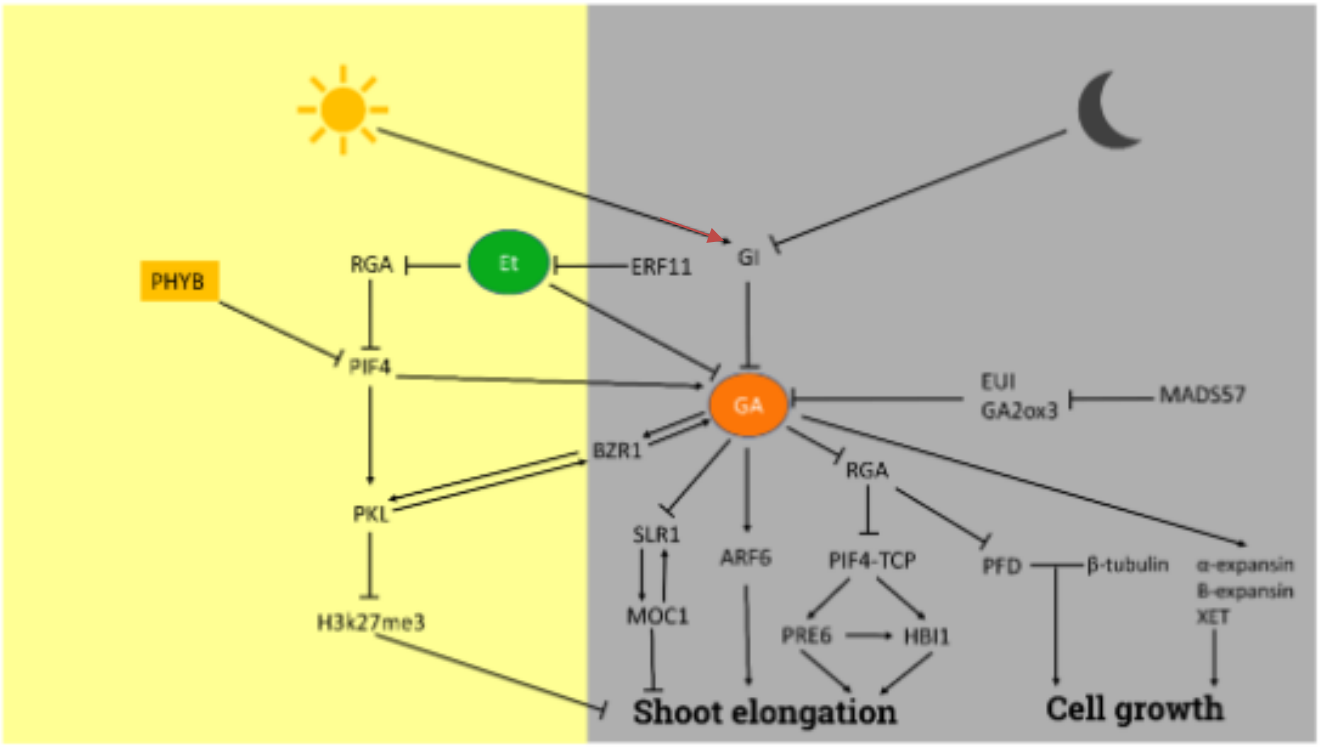


Gibberellins

Adding gibberellins to certain dwarf mutants restores normal growth and development

© Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography

Figure 1. Schematic representation of the GA-related signaling involved in the process of shoot elongation. Yellow and grey background indicate light and dark conditions, respectively. Arrows indicate activation and blunt-end lines indicate repression or inhibition. See text for details and references. ARF6: auxin response factor 6, BZR1: brassinazole-resistant 1, ERF11: ethylene response factor 11, EUI: elongated uppermost internode, GA: gibberellins, GA2OX: gibberellin 2-oxidase, GI: gigantea, H3k27me3: 3 methylation of lysine 27 in histone 3, HBI1: homolog of bee2 interacting with ibh 1, MADS57: MADS box transcription factor 57, PFD: Prefoldins, PHYB: phytochrome B, RGA: repressor of GA, PIF4: phytochrome-interacting factor 4, PIF4-TCP: phytochrome-interacting factor 4-teosinte branched 1–cycloidea–pcf, PKL: pickle, PRE6: paclobutrazol resistance 6, SLR1: slender rice 1, XET: xyloglucan endotransglycosylase.



GA application promotes the transcription of xyloglucan endotransglycosylase (XET), α and β-expansins.
Besides, DELLA proteins physically interact with prefoldins and, after DELLA degradation induced by GA, free prefoldins are able to bind β-tubulins and stabilize them, thus affecting microtubules orientation and the direction of cell expansion.
Recent data suggest a close relationship between prefoldin activity and GA signaling.

GIGANTEA (GI) is a plant specific nuclear protein and functions in diverse physiological processes such as flowering time regulation, light signaling, hypocotyl elongation, control of circadian rhythm

Prefoldin (PFD) is a superfamily of proteins used in protein folding complexes. It is classified as a heterohexameric molecular chaperone

Physiological Effect of Gibberallins

2- Genetic Dwarfism

3- Bolting and Flowering

زود بالغی و گلدهی در گیاهان روزت یکساله (روز بلند) – دو ساله (نیاز به سرما)

GAs در شرایط غیر القایی روزهای کوتاه گرما

گلدهی را تشدید می کند.

Mobilization of Storage Compound, Effect on Seed Germination and Bud Dormancy

- ✓ تحقیقات مستقل Yomo (1960) و Paleg (1960) نشان داد GAs سنتز آلفا آمیلاز و سایر آنزیم های هیدرولیتیک را در بذر جو تحریک می کند. پس از جذب آب توسط بذر:
- ✓ GA_3 ساخته شده در جنین به لایه آلئورون می رود.
- ✓ لایه آلئورون آلفا آمیلاز (سایر آنزیم ها) را می سازد.
- ✓ آلفا آمیلاز: نشاسته ذخیره آندوسپرم را به قند ساده تبدیل می کند.
- ✓ قندها به محور جنینی منتقل و برای رشد گیاهک استفاده می شود.

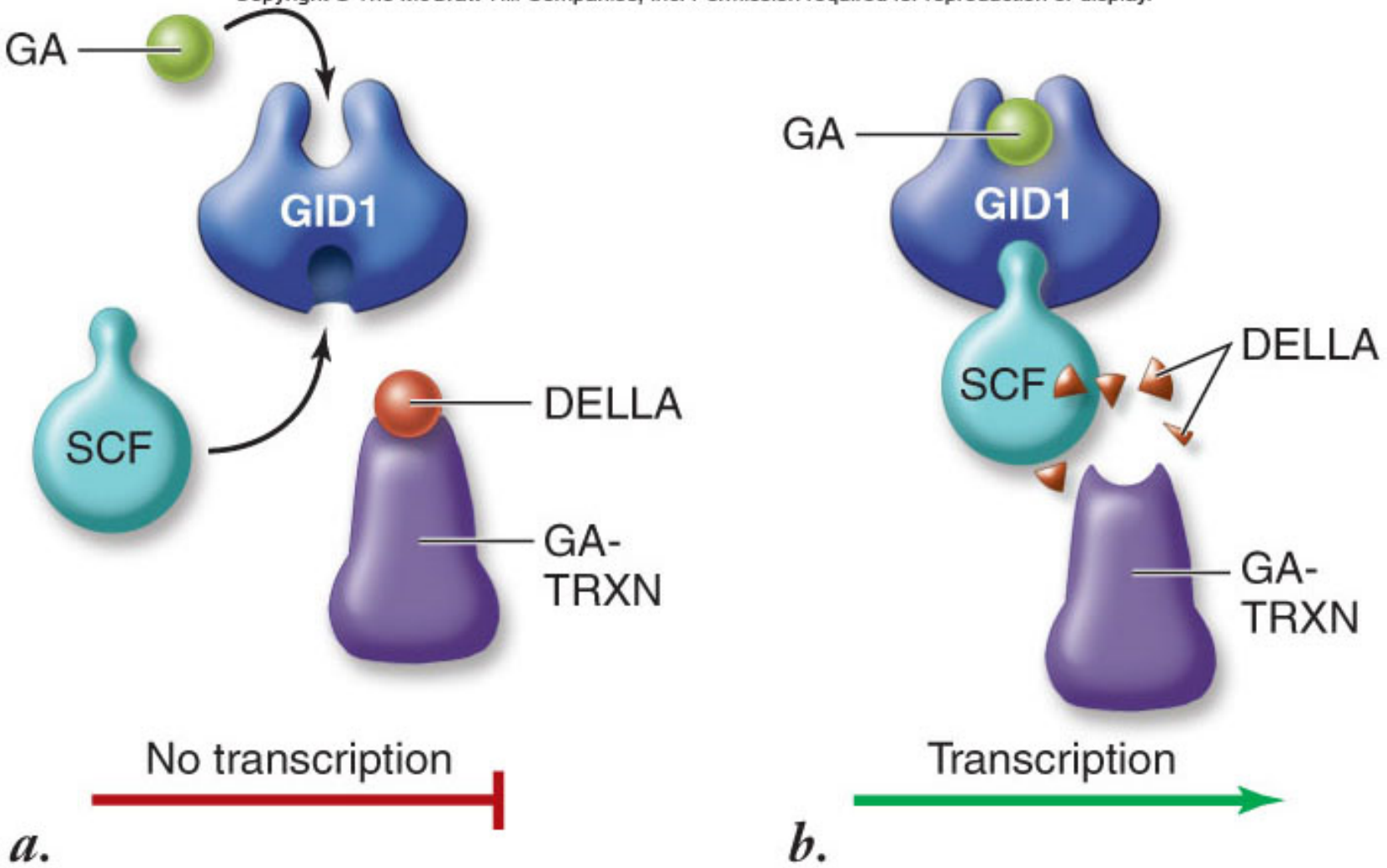
- ✓ GAs جایگزین نور قرمز در تحریک جوانه زنی بذور تازه کاهو می شوند.
- ✓ GAs جایگزین سرما یا روزهای طولانی برای شکستن خواب جوانه ها می شود.

Gibberellins

GA is used as a signal from the embryo that turns on transcription of genes encoding hydrolytic enzymes in the aleurone layer

-When GA binds to its receptor, it frees GA-dependent transcription factors from a repressor

-These transcription factors can now directly affect gene expression



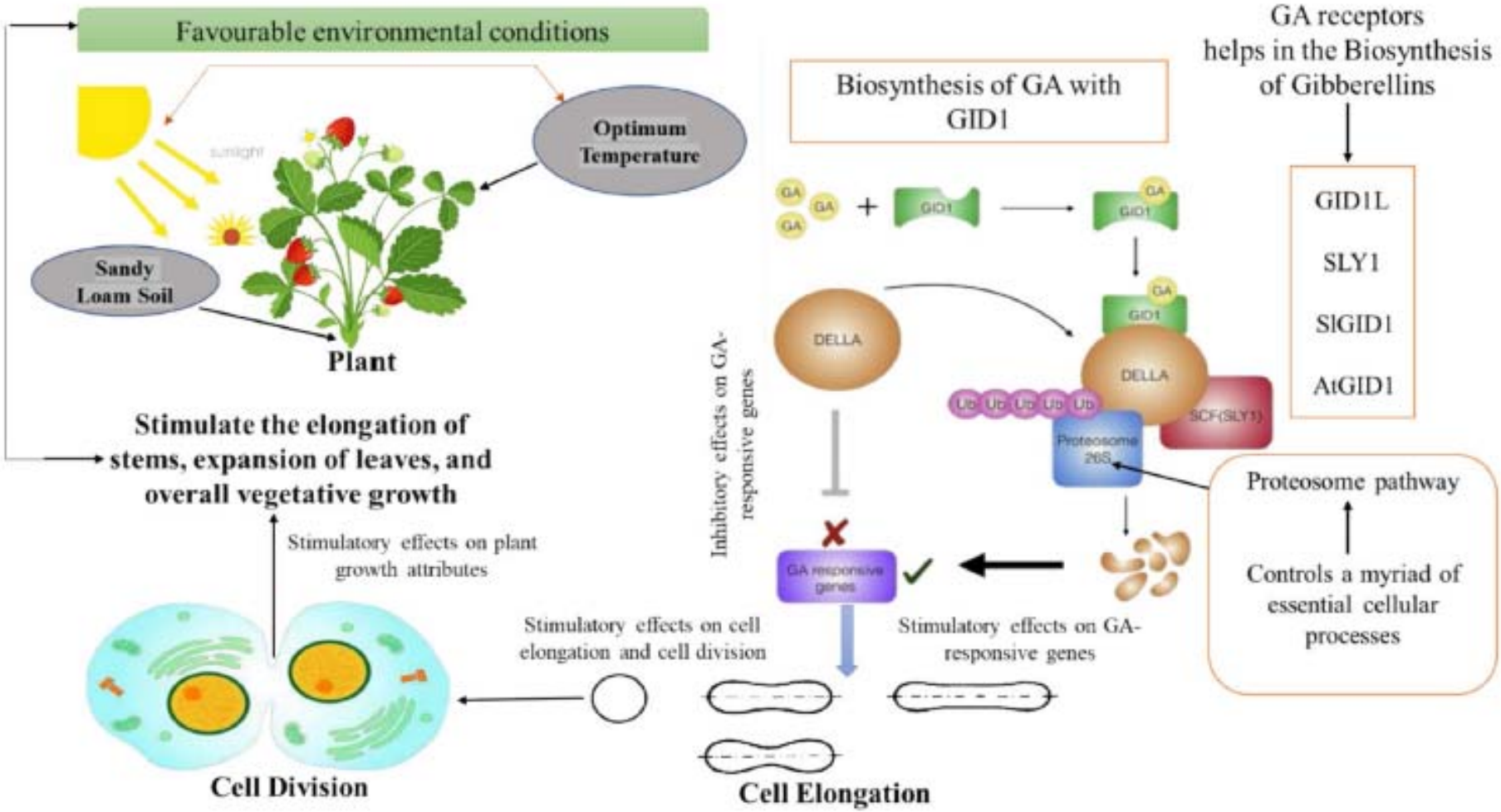


Fig. 2 Mechanism of GA-mediated growth regulation in strawberry [GID1 (Gibberellin-Insensitive Dwarf 1): function in gibberellin perception and signaling, Solanum lycopersicum homolog of GID1 receptors (SlGID1): A gibberellin receptor found in tomato plants; Arabidopsis thaliana homolog of GID1 receptors (AtGID1): A gibberellin receptor found in this model plant species; SLEEPY1 (SLY1): the F-box gene is a positive regulator of gibberellin signaling in Arabidopsis; DELLA protein: aspartic acid–glutamic acid–leucine–leucine–alanine]

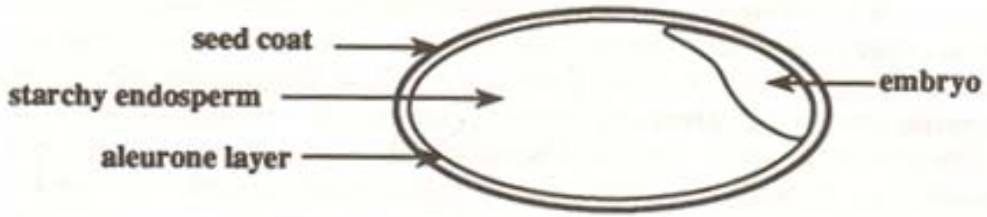
اهمیت در کشاورزی:

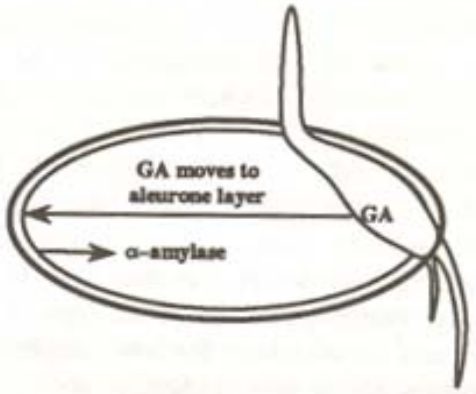
2- Control of seed germination and seedling growth

– مقدمه:

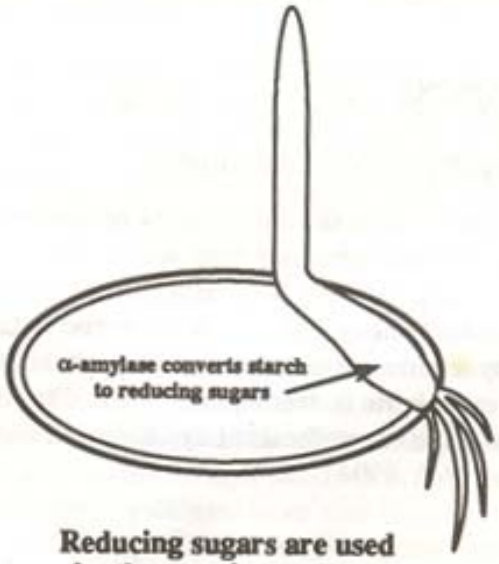
جیبرالین‌ها و ابسیسیک اسید

- ✓ جیبرالین‌ها تشدیدکننده جوانه زنی- ابسیسیک اسید بازدارنده جوانه زنی، ABA یک Antagonist طبیعی GAs است.
- ✓ تحقیقات به کمک موتانت‌های فاقد ABA
- ✓ با افزایش غلظت GA درصد جوانه زنی افزایش می‌یابد.
- ✓ جوانه زنی بذر به هر دوی PGs و شرایط محیطی حساس است. دما و آب
- ✓ کاهش پتانسیل آب





α-Amylase synthesized in aleurone layer.



Reducing sugars are used
by the growing embryo.

4- Effects of PGS on flower induction, initiation, promotion and inhibition

۱- **گل انگیزی Induction:** تغییر داخلی فیزیولوژیکی در مریستم سبزینه‌ای

۲- **گل آغازی Initiation:** اولین تغییر مرفولوژیکی قابل رؤیت در مریستم سبزینه‌ای

۳- **Development:** تمایز ساختمان گل (اندامها) تا مرحله شکوفایی

- ✓ هر یک از این مراحل بوسیله ژنوتیپ معین می‌شود.
- ✓ در بسیاری از گونه‌ها گل انگیزی بوسیله فاکتورهایی مثل دما و طول روز به کمک یک یا چند تنظیم کننده رشد کنترل می‌شود.
- ✓ تبدیل مریستم سبزینه‌ای به زایشی (تقسیمات سلولی و...) ⇐ Flower primordia

a- PGRs and flower promotion and inhibition

اکسین و اتیلن

✓در شرایط القائی inductive اکسین و اتیلن خارجی بازدارنده گلدهی است.
(اکسین در خانواده Bromeliaceae و اتیلن در آناناس تشدیدکننده گلدهی است).

سیتوکینین

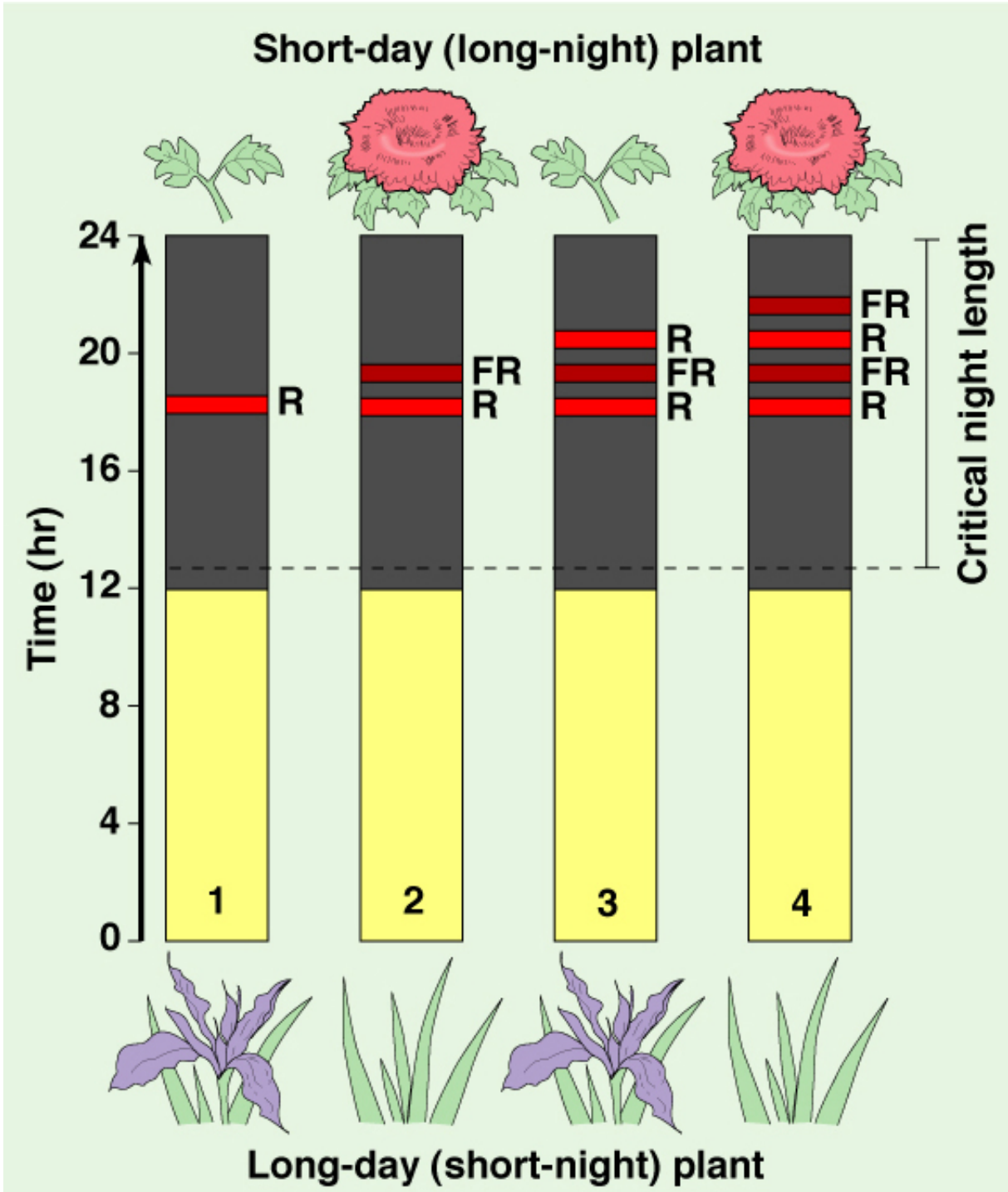
✓روشن نیست (تناقض دیده شده است.)

جیبرالین‌ها

✓گلدهی را در شرایط غیرالقایی تشدید می‌کنند.
(جایگزین سرما یا روزهای بلند می شوند.)

به دو نکته باید توجه شود:

۱- برای بررسی اثر PGRs باید گیاه مورد مطالعه در شرایط غیر القایی باشد.
۲- میزان هورمون داخلی هم باید معین شود.

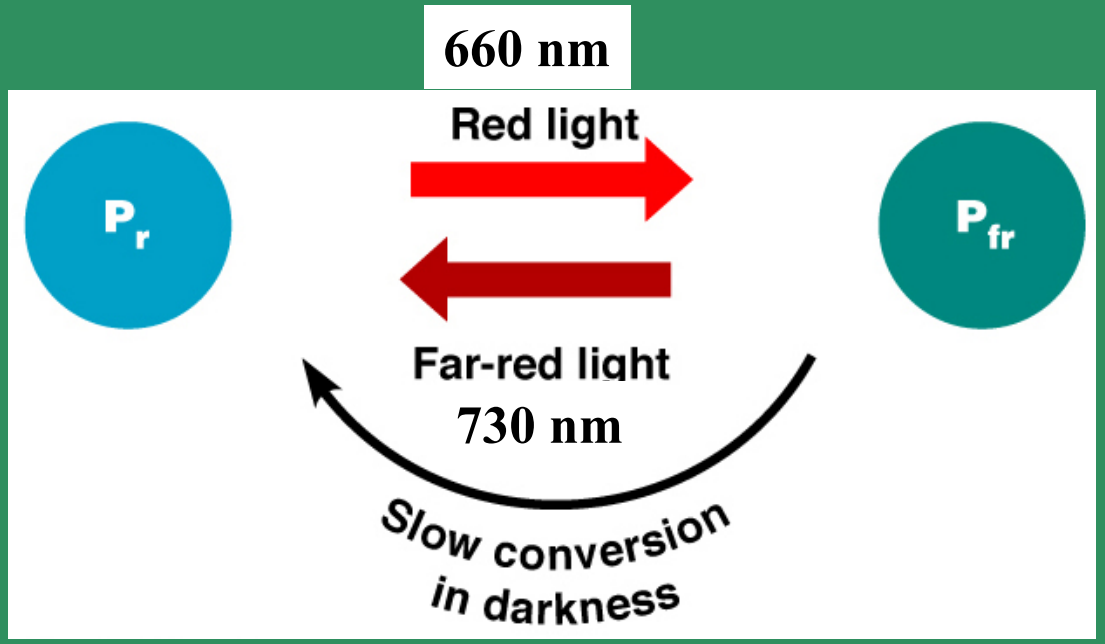


Flowering response can be manipulated by short periods of red or far-red radiation applied during the dark period of a long night regime

Fig. 33.12A

Phytochrome

The control of flowering is determined by a substance called phytochrome that exists in two forms.

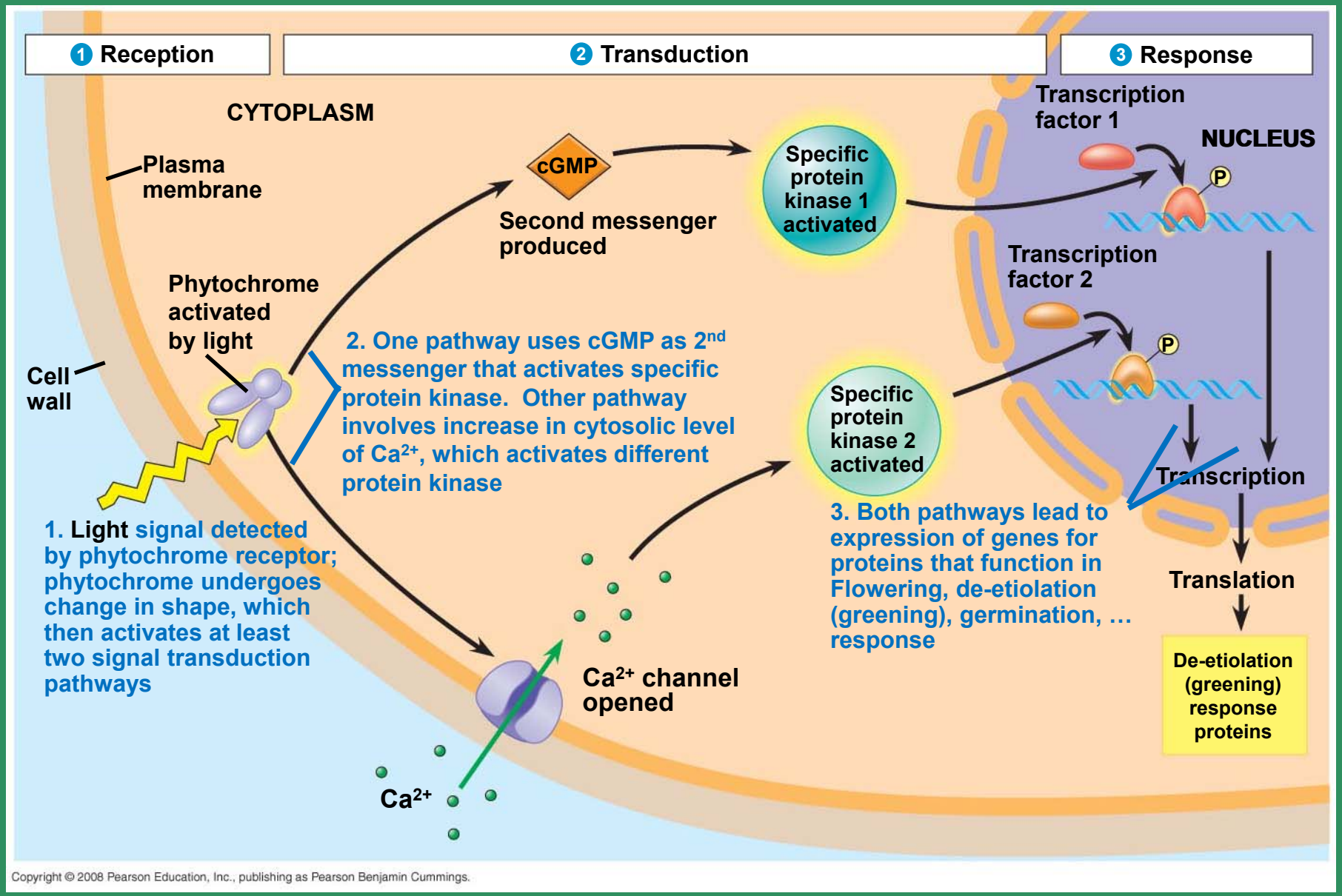


All plants contain phytochrome – but they may respond differently to the relative amounts of the two forms

Phytochrome is involved in other plant growth process in addition to flowering

- GA-biosynthetic genes in Arabidopsis and spinach are regulated by light.
- phytochromes positively regulate transcription of GA biosynthesis enzymes.
- synthesis of active GA species is under phytochrome control.
- The red light effect could be mimicked by application of exogenous GA_3 to the seeds

An example of signal transduction in plants: the role of phytochrome in plant response

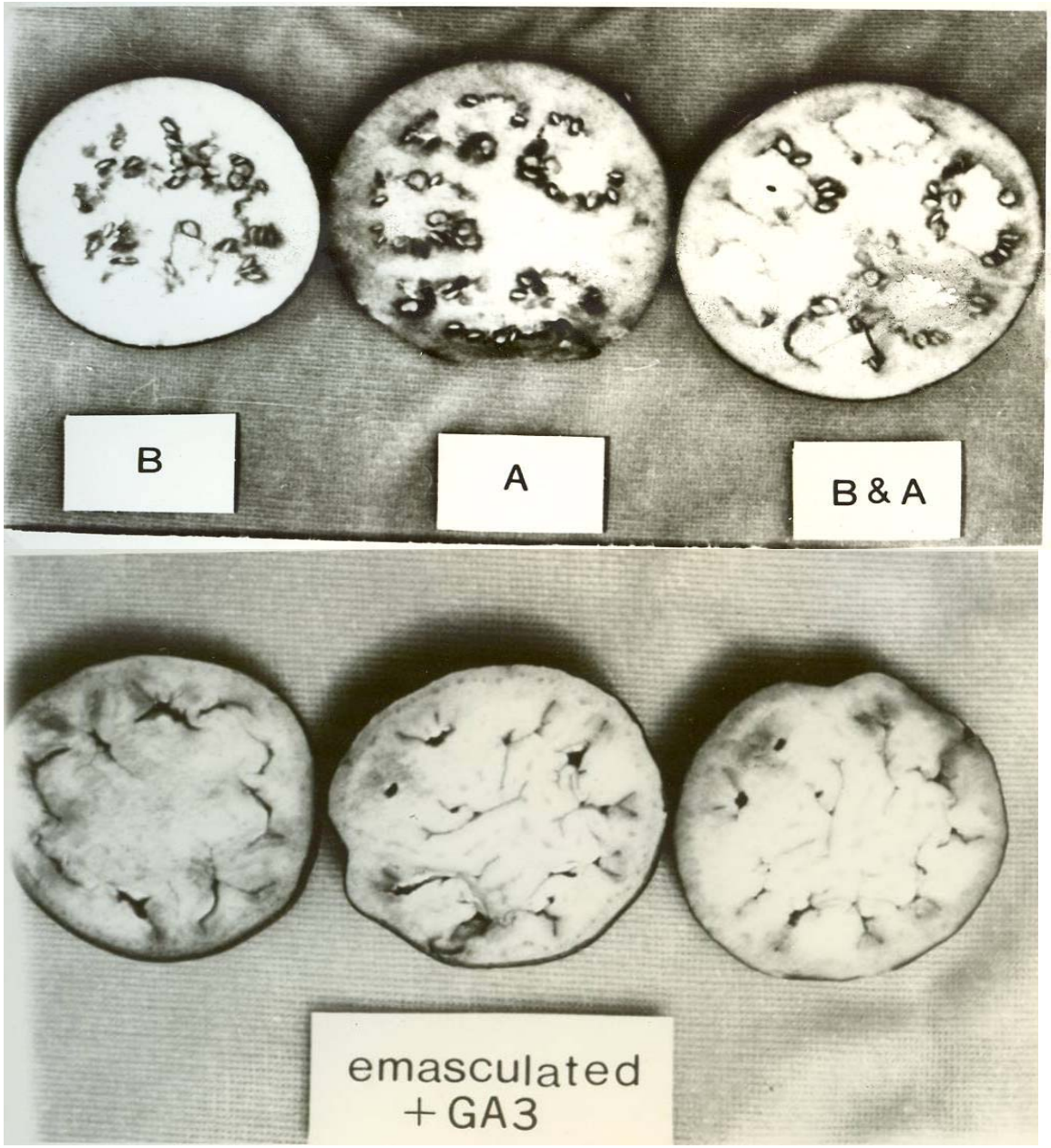


b- Effects of PGs on fruit set

جیبرالین‌ها

- ✓ القاء میوه پارتنوکارپی در تعدادی از گیاهان علاوه بر آنهایی که اکسین تشکیل میوه را تشدید می کند مثل انگور، مرکبات، هسته دار ها که اکسین اثر ندارد (هلو، زردآلو، بادام.)
- ✓ زمان کاربرد هورمون مهم است.
- ✓ مثال سیب و بادمجان
- ✓ اثر گرده کشی GA

#


B
A
B & A
emasculated
+ GA3

Effects of PGs on fruit growth and development

جیبرالین ها

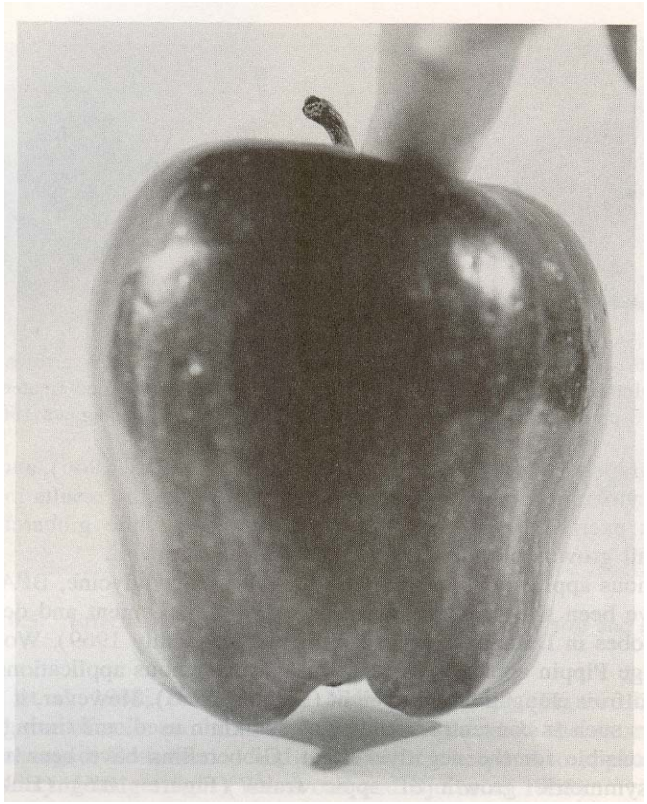
- ✓ بذور منبع غنی از جیبرالین ها هستند، بنابراین بنظر می رسد در رشد میوه نقش دارند.
- ✓ توانایی GAs خارجی در تشکیل میوه پارتنوکارپی نیز نشان می دهد GA در رشد میوه دخالت دارد.
- ✓ فرم رشد میوه های پارتنوکارپی القاء شده بوسیله GA مشابه میوه های معمولی است.
- ✓ نقش زمان کاربرد:

انگور بی دانه full bloom ← طویل شدن حبه ها

انگور بی دانه post full bloom ← حبه های درشت‌تر

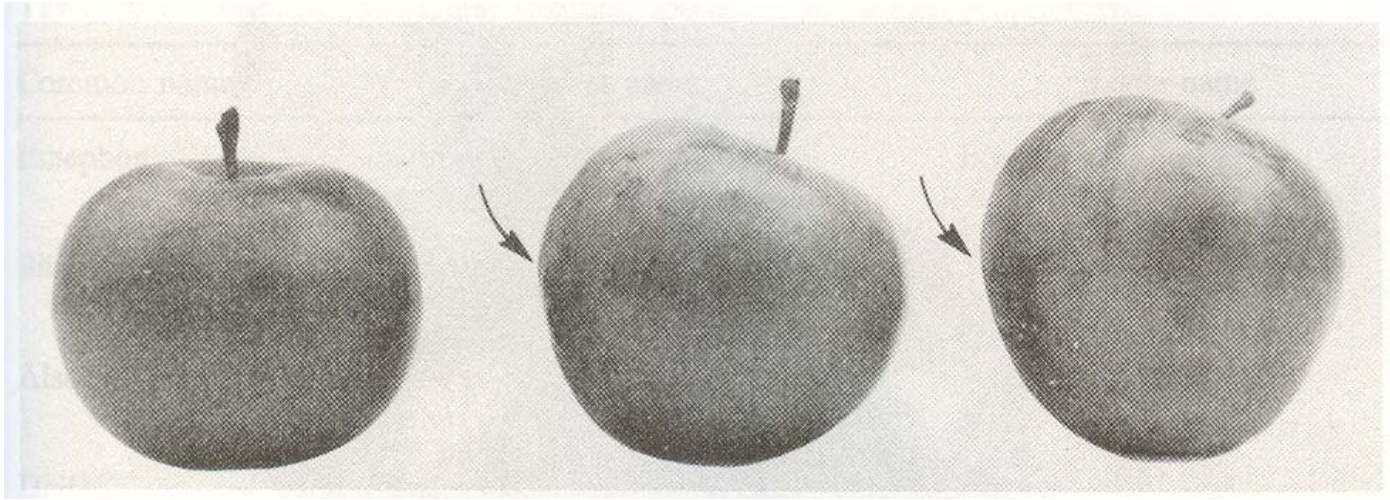
انگور دانه دار ← تشدید رشد کم است

- ✓ جیبرالین + اکسین دارای اثر افزایشی synergistic روی رشد میوه گوجه فرنگی
- ✓ جیبرالین شکل میوه را متاثر میکند: سیب (غیر متقارن)



اثرات سیتوکینین + جیبرالین ← طویل شدن میوه

اثر تیمار موضعی



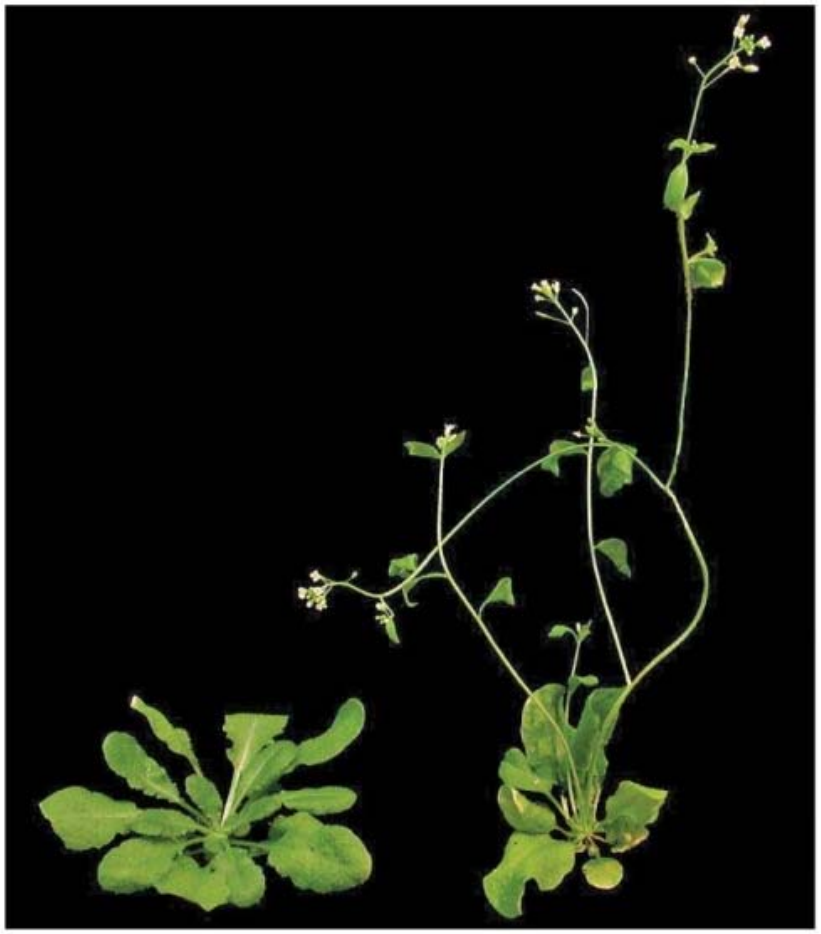
پارتنوکارپ و تیمار شده با GA_4 **دانه دار و تیمار شده با GA_4** **دانه دار بدون تیمار**

Gibberellins

GAs are used commercially to extend internode length in grapes

-The result is larger grapes

Amnon Lichter, The Volcani Center



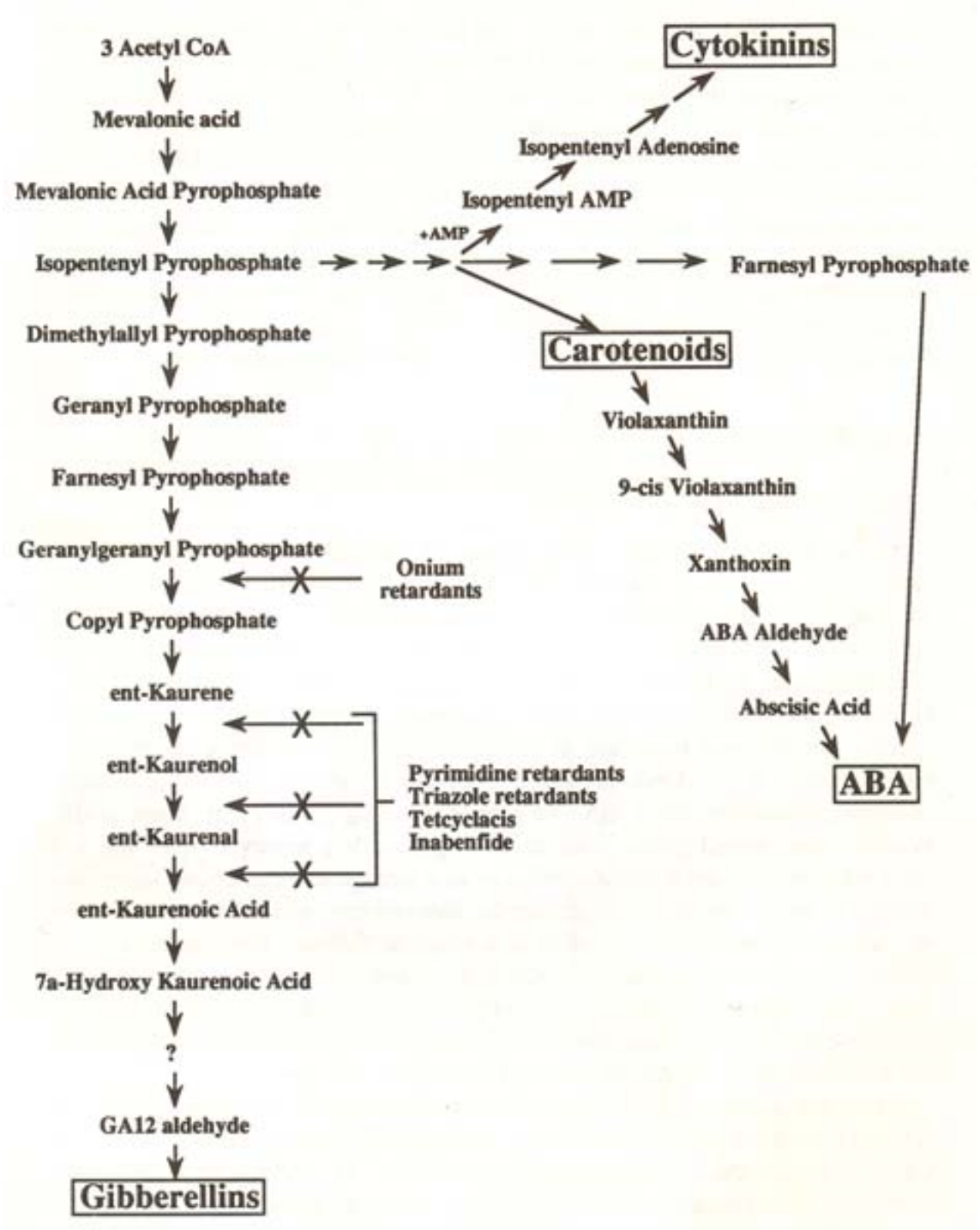
(a) Gibberellin-induced stem growth

(b) Gibberellin-induced fruit growth

Cytokinins

a- Biosynthesis of cytokinins

اطلاعات روی بیوسنتز سیتوکینین ها کامل نیست و تحقیقات در زمینه بیوسنتز آنها در گیاهان عالی ادامه دارد.



سیتوکینین های معروف طبیعی و مصنوعی

سیتوکینین های طبیعی:

هر چهار تا دارای یک هسته آدنین و زنجیره منشعب کناری با ۵ کربن هستند.

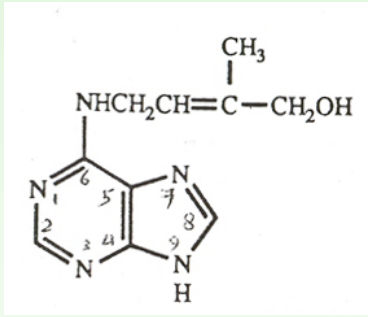
Zeatin: (6-(4-hydroxy-3-methyl- trans-2-beuenyl-amino) purine)

معمولاً در گیاهان مختلف این سیتوکینین وجود دارد.

Dihydro-zeatin:

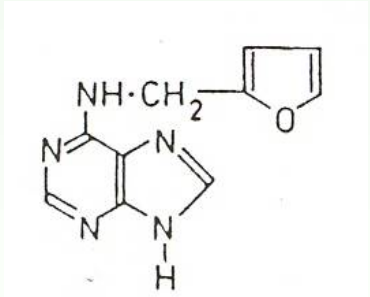
Methyl-thio-Zeatin

Dimethyl-allyl-adenine (DMAA)



سیتوکینین های مصنوعی زیاد هستند لیکن معروفترین آنها که آدنینی هستند عبارتند است:

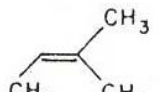
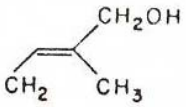
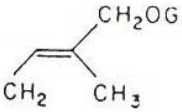
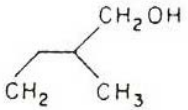
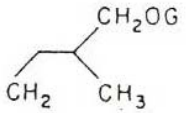
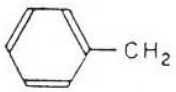
Kinetin (6-furfurylaminopurine)



BA (6-benzyladenine)

BAP (6-(benzylamino)-9-(2-tetrahydropyranyl)-9H-purine)

Ethoxyethyl adenine

R_1	R_2	R_3	R_4	Trivial name	Abbreviation
	H	H	-	$N^6(\Delta^2$-isopentenyl) adenine	iP
	H	ribosyl	-	$N^6(\Delta^2$-isopentenyl) adenosine	[9R] iP
	CH_3S	ribosyl	-	2 methylthio N^6 (Δ^2-isopentenyl) adenosine	[2MeS9R] iP
	H	ribotide	-	$N^6(\Delta^2$-isopentenyl) adenosine-5′- monophosphate	[9R 5′P] iP
	H		glucosyl	N^6 (Δ^2-isopentenyl) adenine-7-glucoside	[7G]iP
	H	H	-	*trans*-zeatin	Z
	H	ribosyl	-	*t*-zeatin riboside	[9R] Z
	H	glucosyl	-	*t*-zeatin-9-glucoside	[9G] Z
	H	-	glucosyl	*t*-zeatin-7-glucoside	[7G]Z
	H	alanyl	-	lupinic acid	[9Ala] Z
	H	ribotide	-	*t*-zeatin riboside-5′-monophosphate	[9R-5′P] Z
	H	H	-	zeatin-O-glucoside	(OG) Z
	H	ribosyl	-	zeatin riboside-O-glucoside	(OG)[9R] Z
	H	H	-	dihydrozeatin	(diH) Z
	H	ribosyl	-	dihydrozeatin riboside	(diH)[9R] Z
	H	glucosyl	-	dihydrozeatin-9-glucoside	(diH)[9G] Z
	H	-	glucosyl	dihydrozeatin-7-glucoside	(diH)[7G]Z
	H	alanyl	-	dihydrolupinic acid	(diH)[9Ala] Z
	H	ribotide	-	dihydrozeatin riboside-5′-monophosphate	(diH)[9R-5′P]Z
	H	H	-	dihydrozeatin-O-glucoside	(diHOG) Z
	H	ribosyl	-	dihydrozeatin riboside-O-glucoside	(diHOG)[9R]Z
	H	H	-	N^6 (benzyl) adenine	BAP
	H	ribosyl	-	N^6 (benzyl) adenosine	[9R] BAP

انواع سیتوکینین با توجه به زنجیره های جانبی در موقعیت های ۲،۶،۷ و ۹ روی حلقه آدنین

b- Occurrence (حضور-وقوع)

- ✓ در اکثر گیاهان عالی، خزه ها، قارچ های پاتوژن و غیر پاتوژن، باکتری ها، میکروارگانیزم های مختلف و سلول های حیوانی در tRNA
- ✓ بیشترین مقدار در نواحی مریستمی، ریشه ها و برگ های جوان، میوه های در حال رشد، بذور در حال رشد و جوانه ها

c- Bound versus free cytokinins

مثال های سیتوکینین های آزاد در بالا آورده شد.

فرم های ترکیب شده سیتوکینین به قرار زیر است:

۱- با اتصال کربن شماره یک گلوکز به گروه OH روی زنجیره جانبی زآتین

۲- اتصال کربن شماره یک گلوکز به اتم N از باند C-N در موقعیت ۷ یا ۹ روی حلقه آدنین

۳- یک Alanine در موقعیت ۹ متصل شود. $CH_3CH(NH_2)COOH$

- ✓ حالت ۱ و ۲ گلوکزاید و حالت ذخیره ای
- ✓ حالت ۳ کاهش غلظت و غیر قابل برگشت بعنوان Detoxification

d- Degradation(تخریب)

تخریب سیتوکینین ها عمدتا بوسیله cyt.oxidase است که زنجیره جانبی ۵ کربنه را از آدنین جدا می کند.

e- Physiological effects of cytokinins

- Promotes cell division.
- Morphogenesis.
- Delay of senescence.
- Mobilization.
- Lateral bud development.

Function of cytokinins

- **1- Cell division and organ formation**

✓ فعالیت اصلی سیتوکینین در گیاهان تشدید تقسیمات سلولی است.

- **Jablonski+Skoog(1954)**

✓ تشکیل کالوس مغز ساقه توتون در واکنش به kinetin یا IAA به تنهائی، اما

- برای ادامه رشد تنظیم نسبت IAA به سیتوکینین در محیط کشت مهم است.

Control of Cell Division and Differentiation

- **Cytokinins** are so named because they stimulate cytokinesis (cell division)
  - Produced in actively growing tissues (roots, embryos, and fruits)
- Work together with/auxin to control cell division/differentiation
  - When concentration of both at certain levels, mass of cells continues to grow, but remains cluster of undifferentiated cells (callus)
    - If cytokinin levels increase, shoot buds develop
    - If auxin level increase, roots form

Cytokinins

The plant pathogen *Agrobacterium* introduces genes into the plant genome that increase the production of cytokinin and auxin

-Cause massive cell division and formation of a **crown gall** tumor

Agrobacterium tumefaciens
بيماري گال طوقه

2- Seed germination, cell and organ enlargement

✓ اثر بازدارندگی نور مادون قرمز (far-red) را برطرف می کند. (جایگزین نور قرمزمی شود.)

(بازدارنده جوانه زنی) فیتوکرم رد ⟵ نور قرمز Red ⟵ فیتوکرم فار رد (تشدید جوانه زنی)

نورمادون قرمز Far-Red

✓در محور جنینی بذور نخود (*Cicer* sp.) در شروع جذب آب سیتوکینین ترشح می شود.

✓در تعدادی از گیاهان سیتوکینین جوانه زنی را افزایش می دهد از جمله آنهائی که به نور قرمز نیاز دارند.

✓نور قرمز مقدار 2-isopentyladenine و پس از آن سیتوکینین را افزایش می دهد.

سیتوکینین‌ها

✓گرچه اکثراً روی تقسیمات سلولی نقش دارد، لیکن روی لپه های جدا شده تربچه، کدو، کتان و غیره اثر طویل شدن سلولی دارد.

✓علت طویل شدن سلولی

3- Root initition and growth

- ✓ هر دو نوع اثر تشدید کنندگی و بازدارندگی ریشه زائی را نشان داده است.

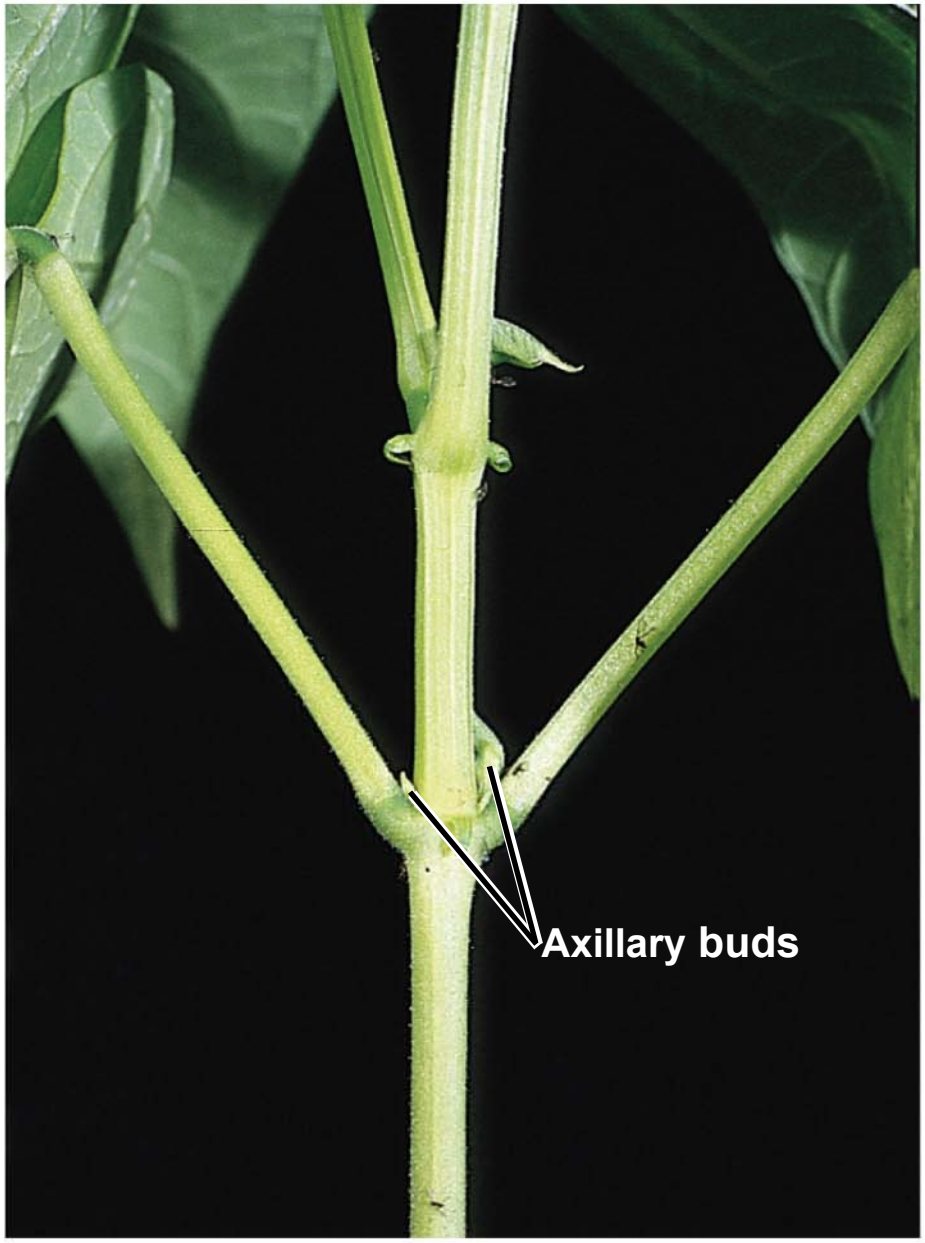
4-Bud and shoot development

- ✓ سیتوکینین غالبیت انتهائی را از بین می برد و باعث می شود جوانه های جانبی رشد کنند.
- ✓ گیاهان تراریخته فاقد غالبیت انتهائی
- ✓ تئوریها در مورد چگونگی دخالت سیتوکینین در غالبیت انتهائی

Control of Apical Dominance

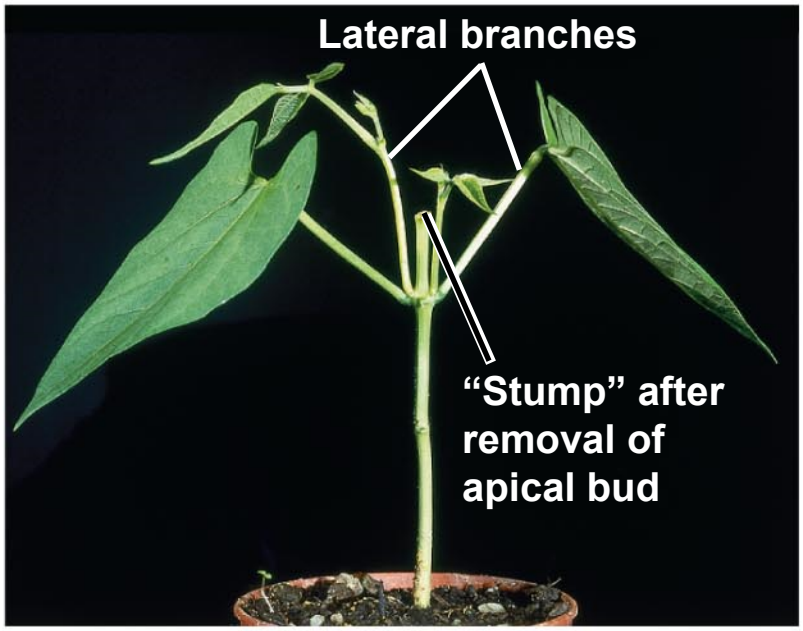
- Cytokinins, auxin, and other factors interact in control of apical dominance, terminal bud's ability to suppress development of axillary buds
  - Direct inhibition hypothesis says auxin/cytokinins act antagonistically in regulating axillary bud growth
    - Auxin transported down shoot from apical bud directly inhibits axillary buds from growing, causing stem to elongate
    - Cytokinins entering shoot system from roots counter action by signaling axillary buds to grow
    - Does not account for all experimental findings

Fig. 39-9



(a) Apical bud intact (primary source of auxin)

Inhibition of growth of axillary buds, possibly influenced by auxin from apical bud, favors elongation of shoot's main axis



(b) Apical bud removed, enables lateral branches to grow (removes inhibition)

(c) Auxin added to decapitated stem prevents lateral branches from growing

Fruit set and growth

- **سیتوکینین**

✓ در تعدادی از میوه‌ها مثل انجیر و طالبی در افزایش تشکیل میوه مؤثر بوده است

سیتوکینین

✓ کاربرد خارجی روی انگور اثرات متفاوتی نشان داده است.

✓ جیبرالین + سیتوکینین در سیب میوه‌های طویل و لب دار

✓ GA4 + GA7 + سیتوکینین برای شکل خوب سیب

✓ بطور تجاری BA + GA4 + GA7 با نام تجاری Promalin در سیب Delicious برای تنظیم شکل، اندازه و وزن میوه (افزایش عملکرد) بکار می رود.

.

abscission

سیتوکینین

- ✓ پدیده مسن شدن را کند می‌کنند، لذا ریزش برگ، گل و میوه را به تأخیر می‌اندازند.
- ✓ بستگی به محل استعمال دارد: دور از Abs-zone زده شود ← تشدید ریزش

در محل Abs-zone زده شود ← جلوی ریزش را می گیرد.

5- Delay of senescence and promotion of translocation of nutrient and organ substances

- ✓ جایگزین ریشه روی برگ های جدا شده
- ✓ جایگزین تاثیر نور برای به تاخیر انداختن پیری ناشی از تاریکی
- ✓ پیری در گل های بریده و سبزیجات را به تاخیر می اندازد.
- ✓ تشدید انتقال مواد و ایجاد sink (آزمایش لوبیا)

Anti-Aging Effects

- Cytokinins retard aging of some plant organs by inhibiting protein breakdown, stimulating RNA and protein synthesis, and mobilizing nutrients from surrounding tissues
  - If leaves removed from plant dipped in cytokinin solution, stay greener much longer
  - Also slows deterioration of leaves on intact plants (used to spray on cut flowers to keep fresh)

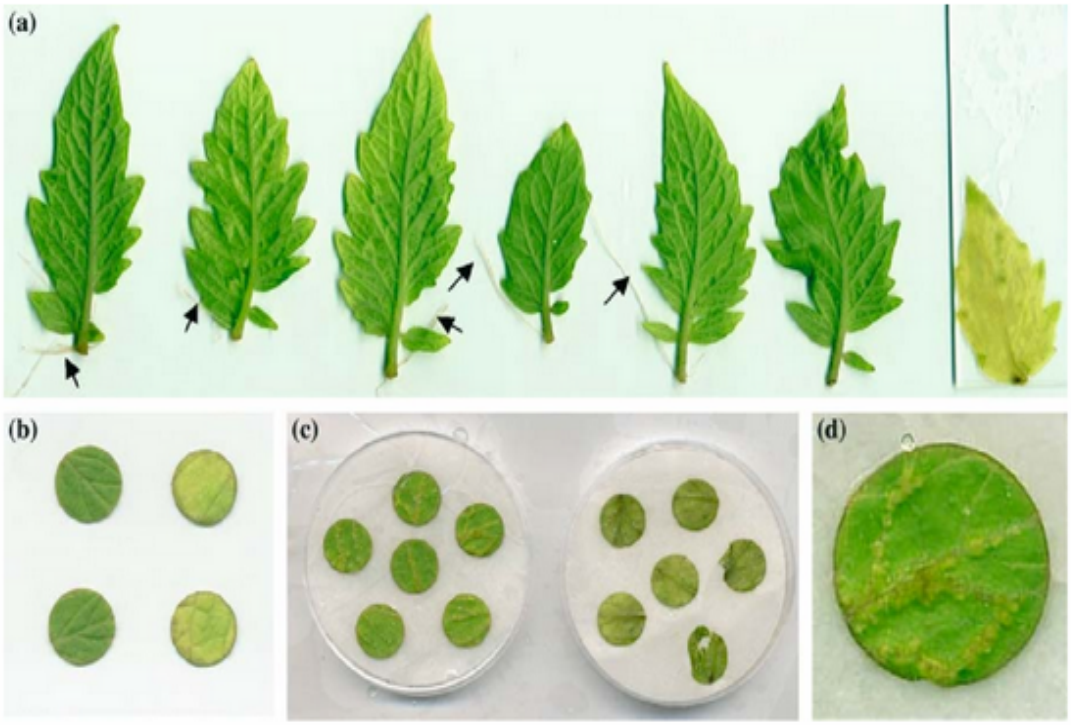


Figure 4. The effect of ipt expression on the senescence of detached leaves and leaf discs. Detached leaves and leaf discs were incubated in water or on wet filter paper in the dark at 24 °C for 10–16 days. (a) Detached leaves from ipt-5, 10, 18, 21, 24, 28 and wild type (from left to right) after 16 days of treatment. The arrows show the roots produced from the cut surface of the petiole. (b) Detached leaf discs from ipt-18 (left) and wild type (right) after 10 days. (c) Detached leaf discs from ipt-5 (left) and wild type (right) after 16 days. Some calli were produced on the abaxial side of the leaf. Leaf discs of wild type have become yellow and rotten. (d) Calli along the veins of a leaf from ipt-5.

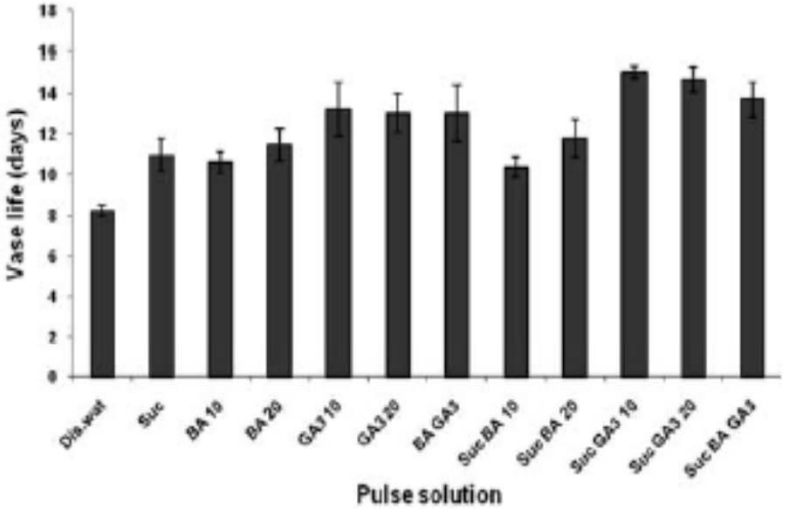


Fig. 3. The effect of various pulse treatments with sucrose, benzyladenine (BA), and gibberellic acid (GA_3) on vase life of 'Red One' cut roses. Vertical bars are standard deviations (SD) of means. Dis.wat.; Distilled water, Suc.; sucrose, BA; benzyladenine, GA_3; gibberellic acid, 10; 10 mg·L^{-1}, 20; 20 mg·L^{-1}.

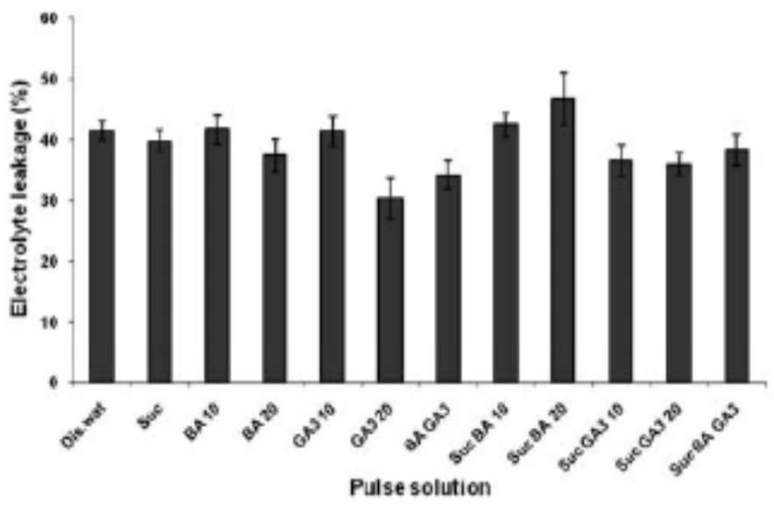


Fig. 5. The effect of various pulse treatments with sucrose, benzyladenine (BA), and gibberellic acid (GA_3) on electrolyte leakage of petal of 'Red One' cut roses. Vertical bars are standard deviations (SD) of means. Dis.wat.; Distilled water, Suc.; sucrose, BA; benzyladenine, GA_3; gibberellic acid, 10; 10 mg·L^{-1}, 20; 20 mg·L^{-1}.

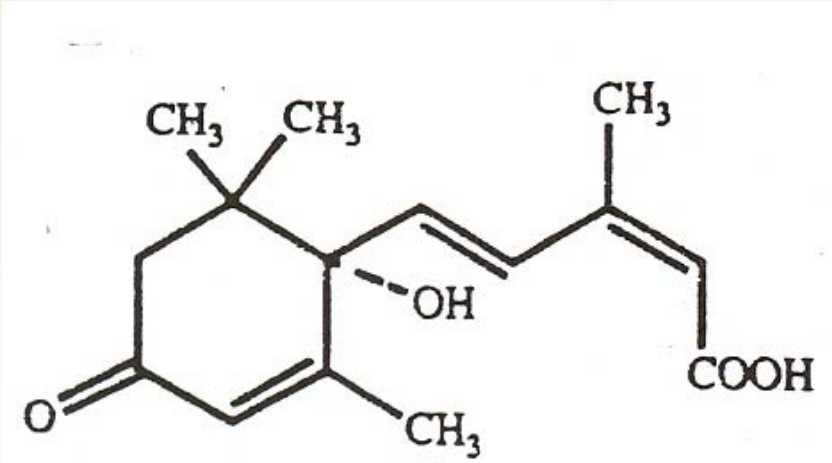
- Others:
  - در زمان تنش مانند تنش خشكي، سطح سايتوكنين ها در برگ كاهش مي يابد و روزنه ها بسته مي شوند. در نتيجه، تعرق در گياه كاهش می يابد و آب درون گياه ذخيره ميشود.

Abscisic acid (ABA)

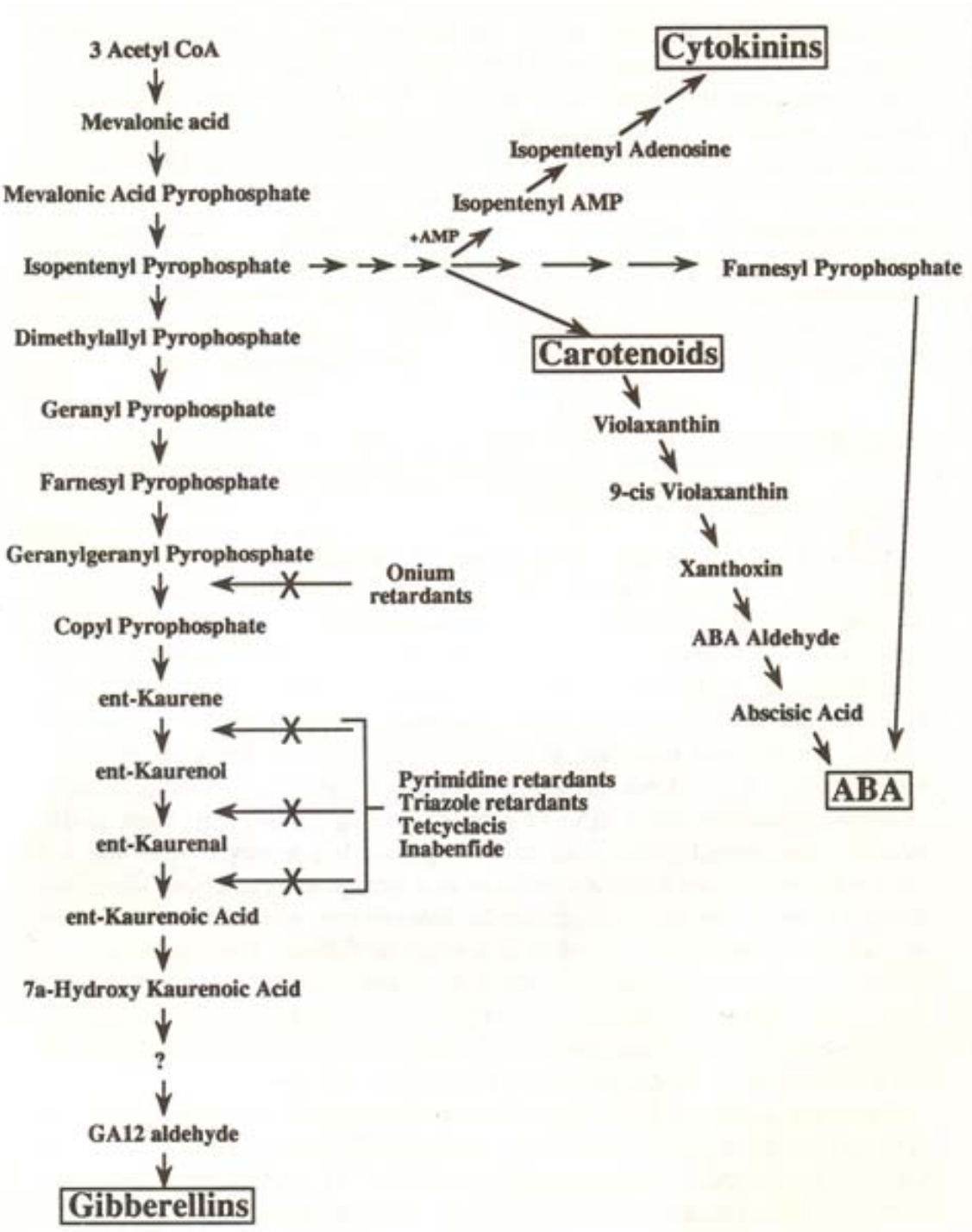
a – Biosynthesis of Abscisic acid

✓مجموعاً دارای ۱۵ کربن است (شامل ۳ واحد ایزو پرن می باشد).

✓مراحل اولیه بیوسنتز ABA از طریق مسیر موالونیک اسید تا Isopentenyl pyrophosphate می باشد.



abscisic acid (ABA).


3 Acetyl CoA
Mevalonic acid
Mevalonic Acid Pyrophosphate
Isopentenyl Pyrophosphate
Dimethylallyl Pyrophosphate
Geranyl Pyrophosphate
Farnesyl Pyrophosphate
Geranylgeranyl Pyrophosphate
Copyl Pyrophosphate
ent-Kaurene
ent-Kaurenol
ent-Kaurenal
ent-Kaurenoic Acid
7a-Hydroxy Kaurenoic Acid
?
GA12 aldehyde
Gibberellins
Onium retardants
Pyrimidine retardants
Triazole retardants
Tetcyclacis
Inabenfide
+AMP
Isopentenyl AMP
Isopentenyl Adenosine
Cytokinins
Farnesyl Pyrophosphate
Carotenoids
Violaxanthin
9-cis Violaxanthin
Xanthoxin
ABA Aldehyde
Abscisic Acid
ABA

b- Occurrence

- ✓در گیاهان عالی به طور وسیع
- ✓در خزه ها، جلبک ها، قارچ ها، مغز موش،(به جز باکتری ها)
- ✓در گیاهان تحت تنش ساخت آن زیاد می شود.

c - Metabolism (Inactivation) of AB A

۱- تبدیل به abscisyl-β-D-glucopyranoside (برگشت پذیر)

۲- تبدیل به یکی از سه ماده زیر (برگشت ناپذیر)

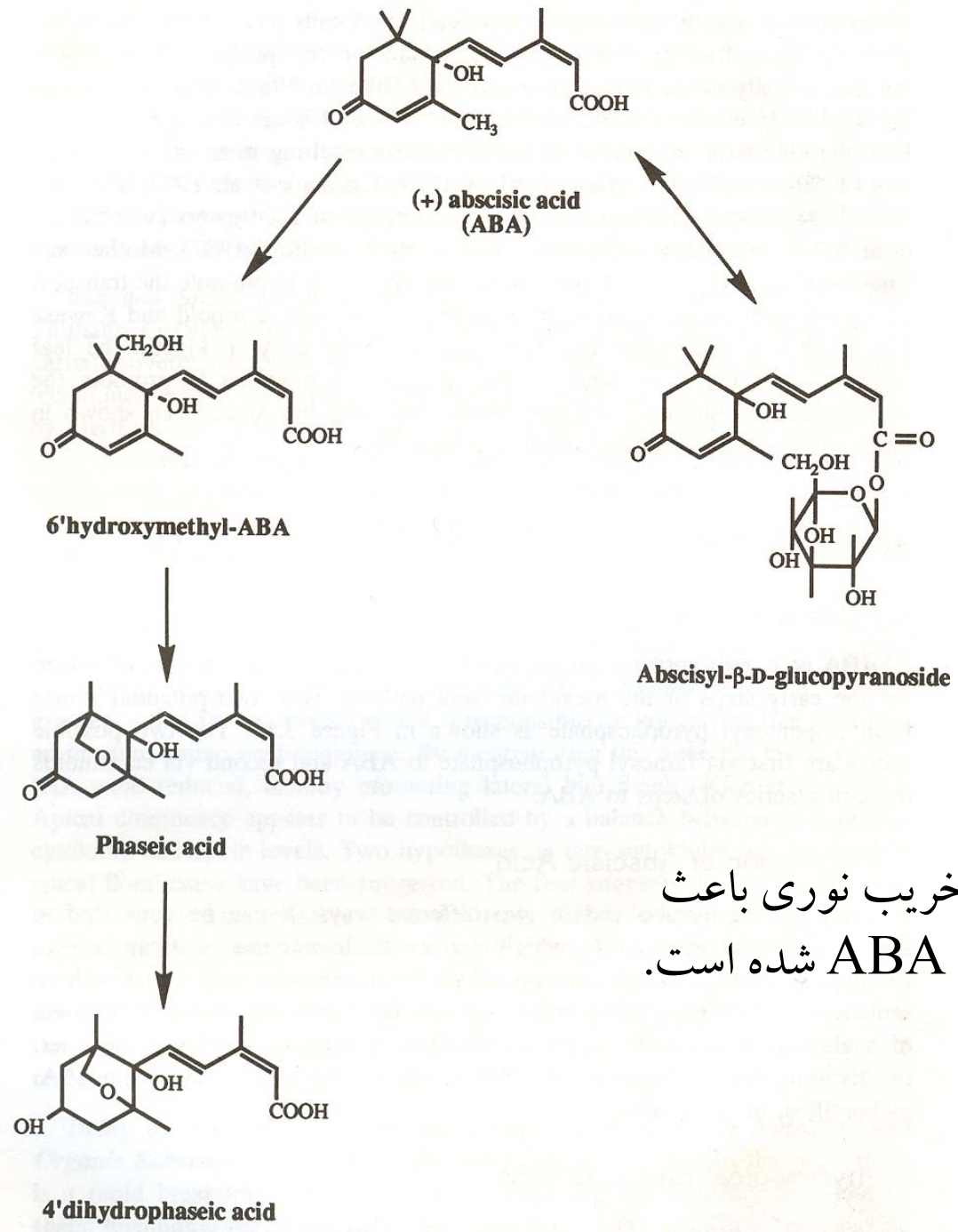
6́- hydroxymethyl ABA

Phaseic acid

4́-dihydrophaseic acid

۳- تبدیل به ABA-glucose ester

(برگشت پذیر از طریق enzymolysis)

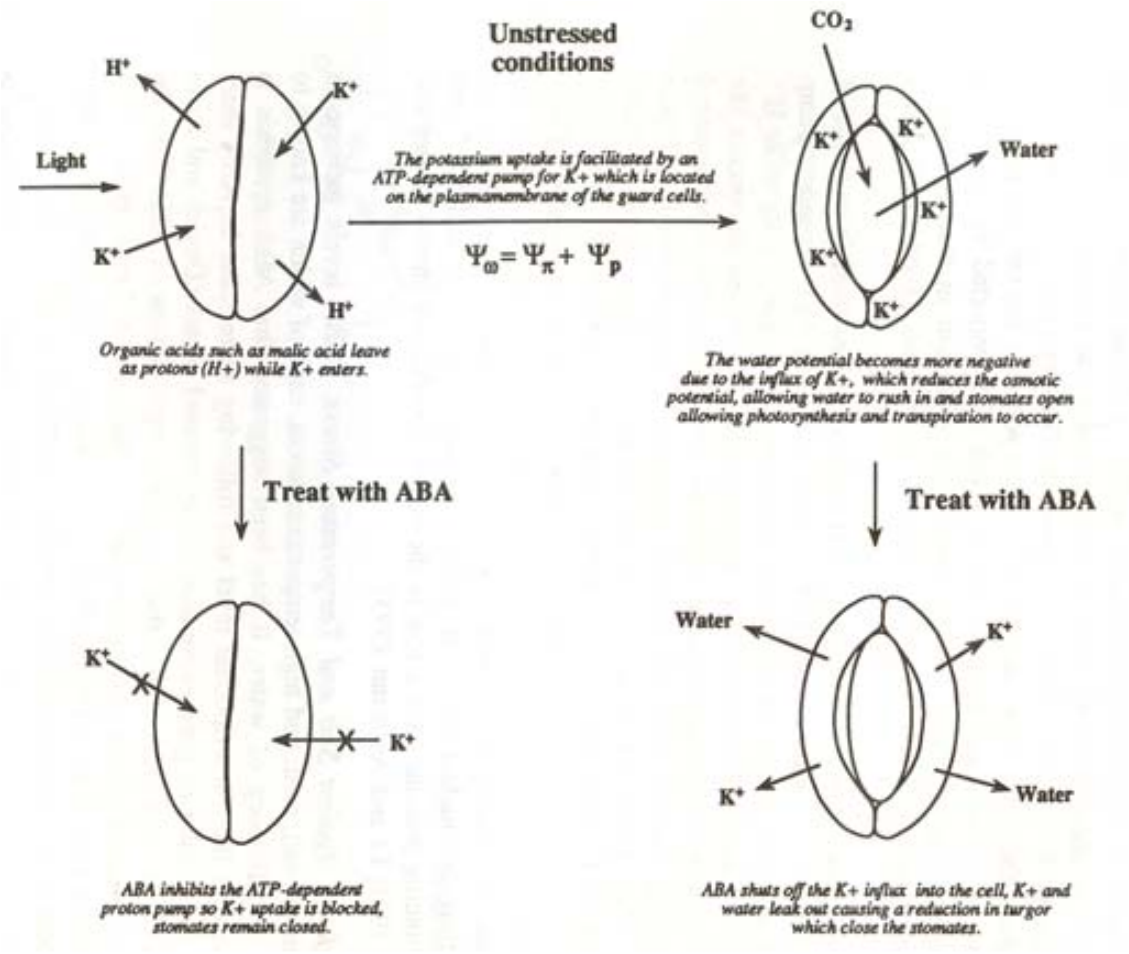


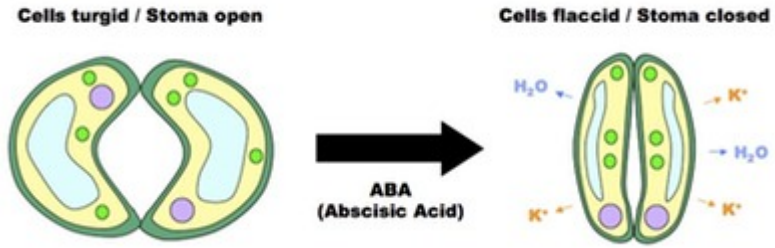
*متابولیسم سریع و تخریب نوری باعث محدودیت استفاده از ABA شده است.

d-Physiological effects of ABA

- ✓باز و بسته شدن روزنه ها
- ✓دفاع از گیاه درمقابل تنش های خشکی، شوری و سرما
- ✓جنین زایی نرمال normal embryogenesis
- ✓ذخیره پروتئین بذور
- ✓خواب*
- ✓ریزش*
- ✓جوانه زدن بذر
- ✓رشد عمومی گیاه
- ✓ژئوتروپیسم و...

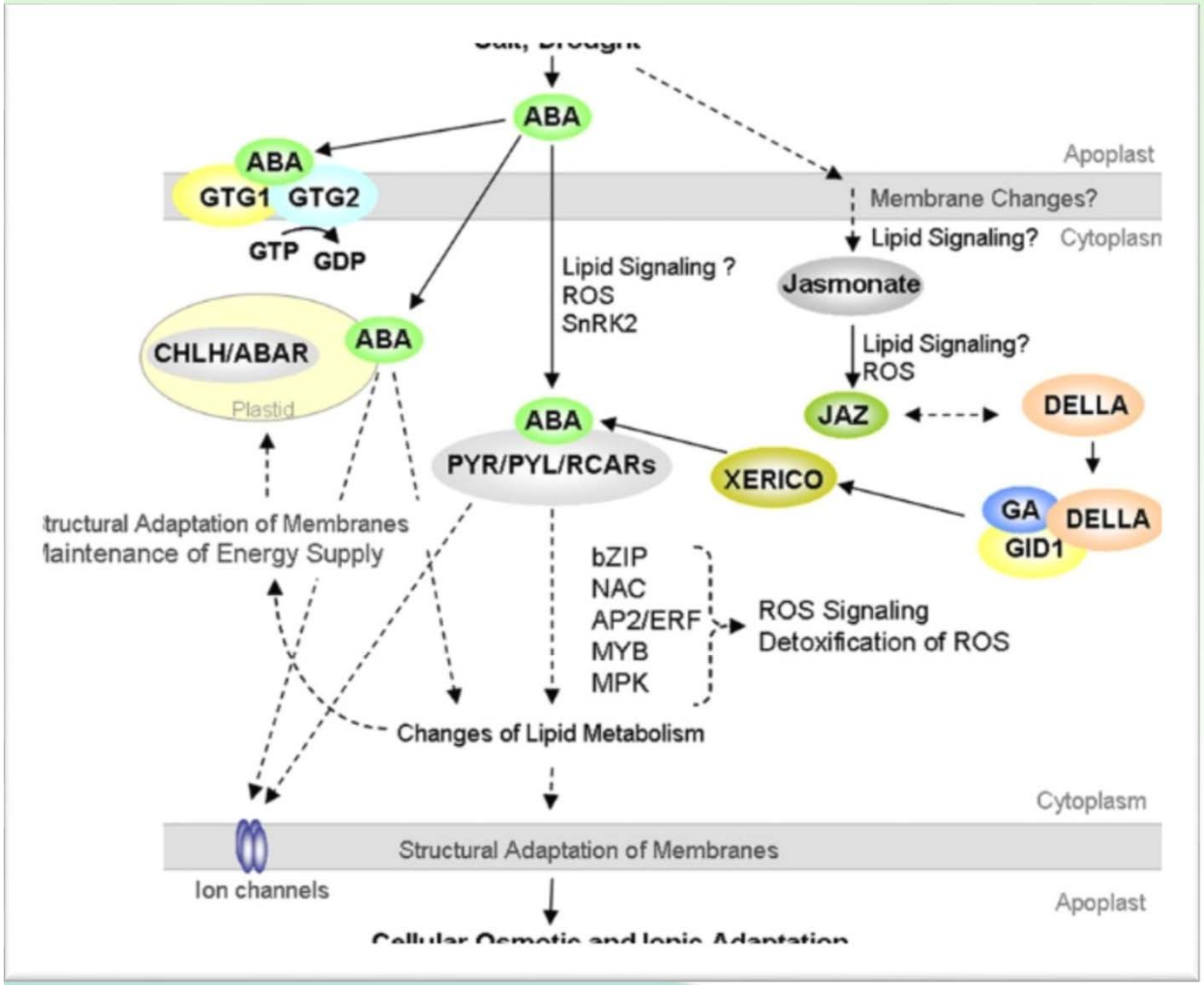
1 – Stomatal closure (بسته شدن روزنه ها)

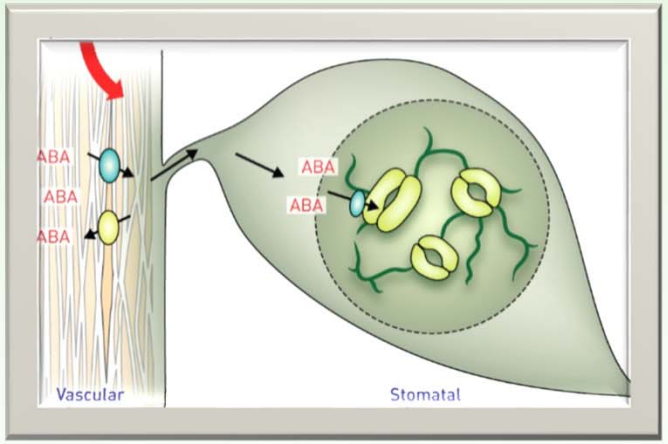




2- Defense against salt and temperature stress

- ✓ درموقع تنش های شوری ، سرما و گرما، مقدار ABA در گیاه زیاد می شود.
- ✓ کاربرد خارجی ABA سبب مقاومت گیاه علیه یخ زدگی و شوری شده است.





3.Dormancy

- **-Effects of PGRs on Dormancy**

✓ ABA، Cyto GAs و اتیلن نقش دارند.

✓ PGs جدید روشن نیست.

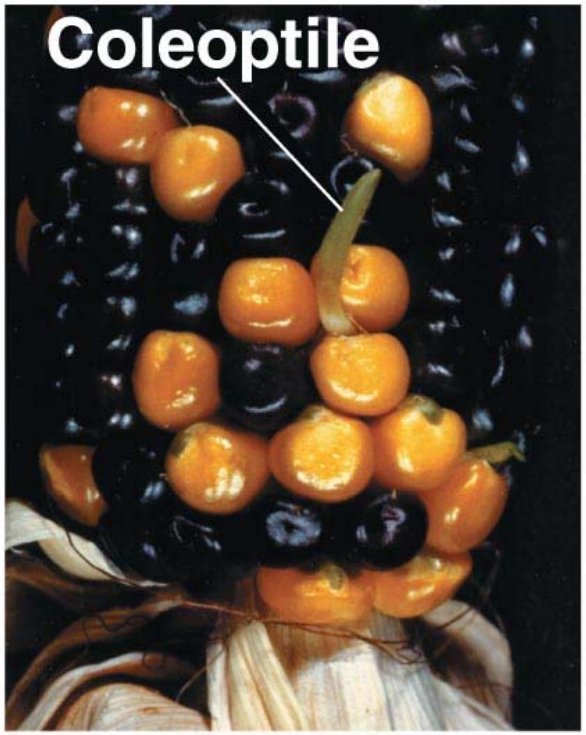
- **آبسیسیک اسید**

✓ از زمان آغازیدن جوانه یا شکستن خواب آن (دوره استراحت rest) مقدار ABA تغییر می کند. در واقع در طول سرما دیدن جوانه مقدار ABA کاهش می یابد.

✓ در بذر فقط زمانی که جنین خودش بتواند ABA تولید کند خواب شروع میشود.

✓ کاربرد فلوریدن (بازدارنده سنتز ABA) روی بذور در حال رشد آفتابگردان جلوی سنتز ABA و توسعه خواب جنین بذر را گرفت (تائید اثر ABA روی خواب بذر).

✓ کاربرد خارجی ABA: جلوی جوانه زنی بذر را گرفته است. و باعث تاخیر در بازشدن جوانه ها گردید.



Early germination in maize mutant

4. Abscission

آبسیسیک اسید

ABA پدیده پیری را تسریع می کند ⇐ افزایش ساخت اتیلن ⇐ ریزش را تشدید می کند.

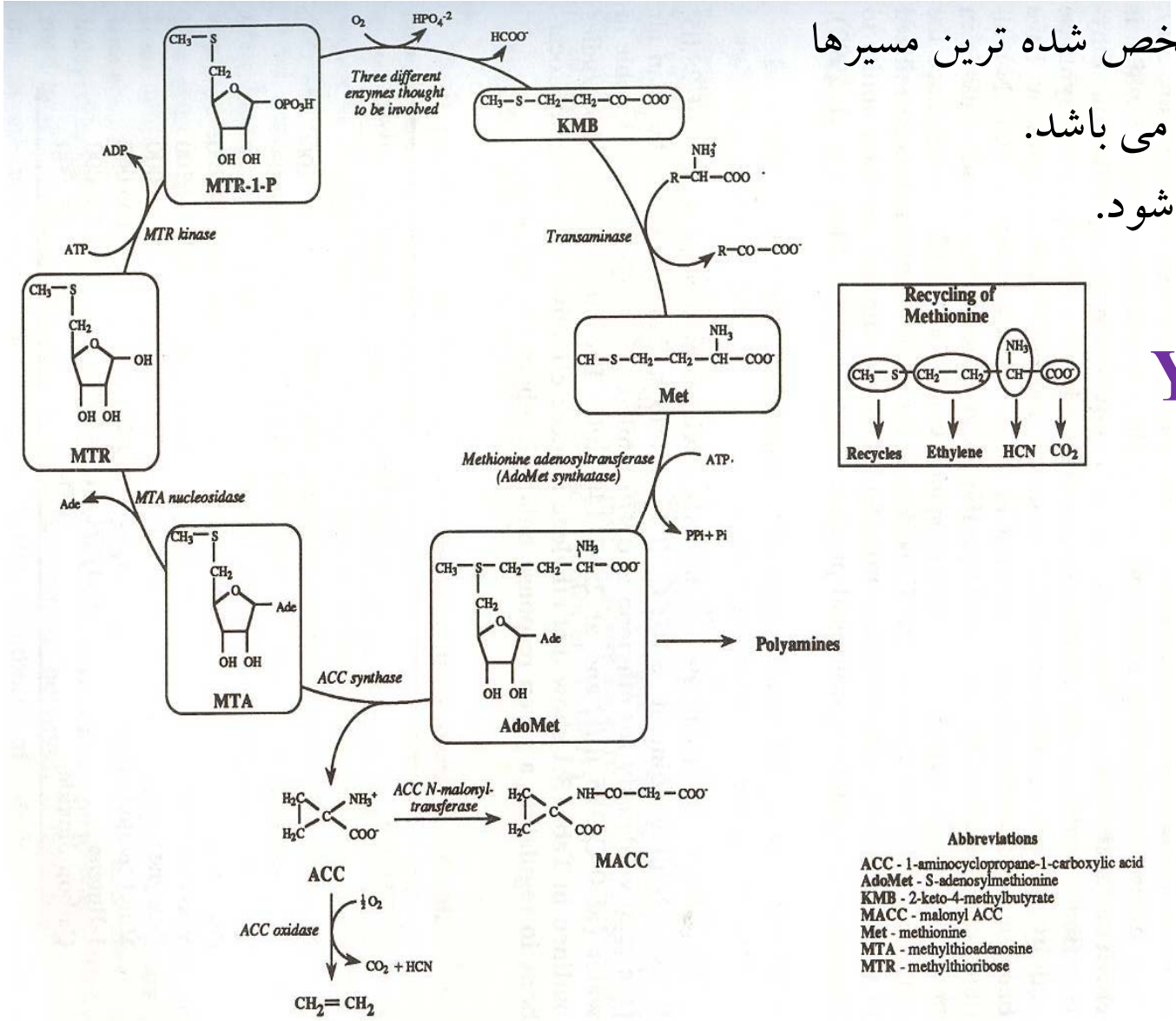
- ✓ شاید به طورغیرمستقیم در ریزش اثر دارد.

ABA ⟵ پیری زودرس ⟵ تولید اتیلن ⟵ ریزش

اثر منفی در تشکیل میوه

Ethylene

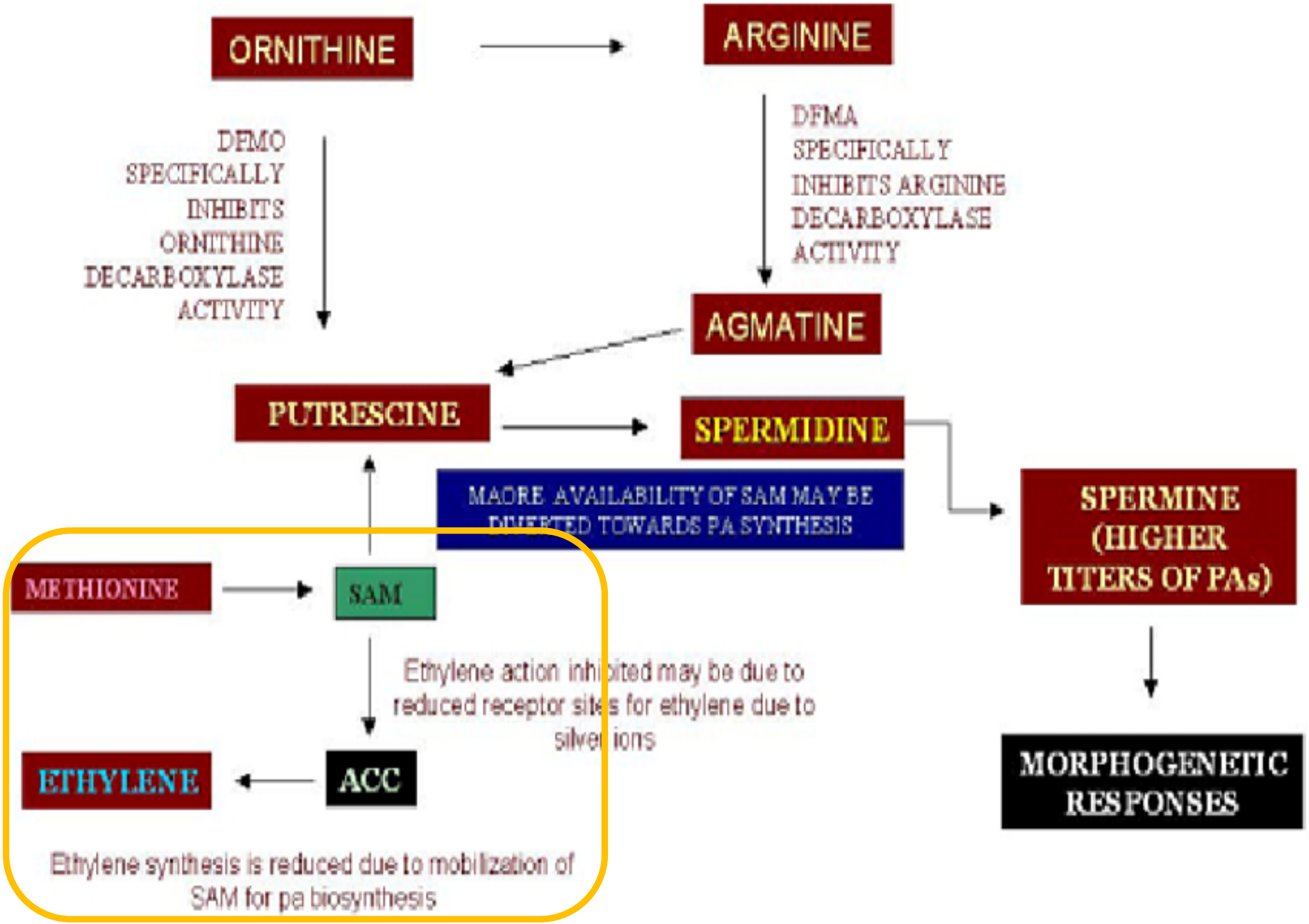
A- Biosynthesis of ethylene

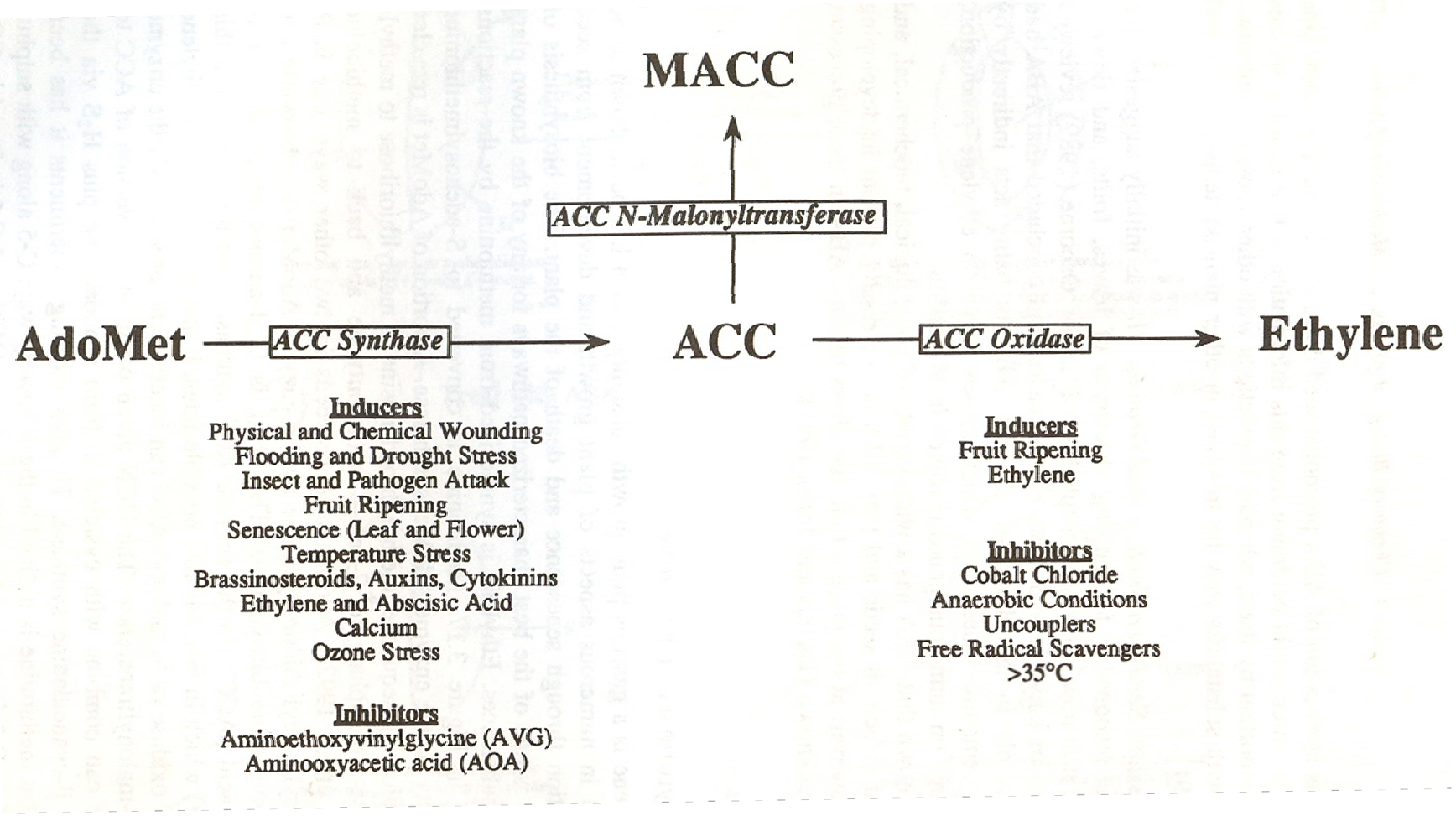


بیوسنتز اتیلن یکی از مشخص شده ترین مسیرها در مقایسه با سایر PGs می باشد.

اتیلن از متیونین سنتز می شود.

Yang Cycle


ORNITHINE
ARGININE
DFMA SPECIFICALLY INHIBITS ARGININE DECARBOXYLASE ACTIVITY
DFMO SPECIFICALLY INHIBITS ORNITHINE DECARBOXYLASE ACTIVITY
AGMATINE
PUTRESCINE
SPERMIDINE
MAORE AVAILABILITY OF SAM MAY BE DIVERTED TOWARDS PA SYNTHESIS
SPERMINE (HIGHER TITERS OF PAs)
METHIONINE
SAM
Ethylene action inhibited may be due to reduced receptor sites for ethylene due to silver ions
MORPHOGENETIC RESPONSES
ETHYLENE
ACC
Ethylene synthesis is reduced due to mobilization of SAM for pa biosynthesis



- ✓ خود تولیدی اتیلن Autocatalytic
- ✓ کاربرد مهندسی ژنتیک برای تاخیر یا تشدید در رسیدگی میوه

ELSEVIER

Postharvest Biology and Technology 20 (2000) 251–259

www.elsevier.com/locate/postharvbio

Effect of high temperature stress on ethylene biosynthesis, respiration and ripening of 'Hayward' kiwifruit

M.D.C. Antunes [a,*], E.M. Sfakiotakis [b]

[a] *Universidade do Algarve, U.C.T.A., Campus de Gambelas, 8000 Faro, Portugal*
[b] *Laboratory of Pomology, Aristotle University, GR 540 06 Thessaloniki, Greece*

Received 15 February 2000; accepted 20 June 2000

Abstract

Temperatures up to 35°C have been shown to increase ethylene production and ripening of propylene-treated kiwifruit (Stavroulakis, G., Sfakiotakis, E.M., 1993. We attempted to study the regulation by high stress temperature of the propylene induced ethylene biosynthesis and ripening in 'Hayward' kiwifruit. 'Hayward' kiwifruit were treated with 130 μl/l propylene at temperatures from 30 to 45°C up to 120 h. Ethylene biosynthesis pathway and fruit ripening were investigated. Propylene induced normal ripening of kiwifruit at 30–34°C. Fruit failed to ripe normally at 38°C and above 40°C ripening was inhibited. Propylene induced autocatalytic ethylene production after a lag period of 24 h at 30–34°C. Ethylene production was drastically reduced at 38°C and almost nil at 40°C. The 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) content was similar at 30–38°C and was very low at 40°C. The 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase (ACC synthase) and 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase (ACC oxidase) activities decreased with a temperature increase above 30°C, but ACC oxidase decreased at a faster rate than ACC synthase. Fruit not treated with propylene showed no ripening response or ethylene production. However, kiwifruit respiration rate increased with temperature up to 45°C, reaching the respiration peak in 10 h. At temperatures up to 38°C, propylene treatment enhanced the respiration rate. After 48 h at 45°C, fruit showed injury symptoms and a larger decrease in CO_2. The results suggest that high temperature stress inhibits ripening by inhibiting ethylene production and sensitivity while respiration proceeds until the breakdown of tissues.

b- Properties of ethylene and structure/activity relationships

- ✓ خواص اتیلن
- ✓ ساختمان و اثربخشی اتیلن

Compound	Formula	Relative Activity
Ethylene	$CH_2 = CH_2$	1
Propylene	$CH_3CH = CH_2$	100
Vinyl chloride	$CH_2 = CHCl$	1,400
Carbon monoxide	CO	2,700
Acetylene	$CH \equiv CH$	2,800
Vinyl fluoride	$CH_2 = CHF$	4,300
Propyne	$CH_3C \equiv CH$	8,000
Vinyl methyl ether	$CH_2 = CH\text{-}O\text{-}CH_3$	100,000
1-Butene	$CH_3CH_2CH = CH_2$	270,000
Carbon dioxide	CO_2	300,000

c- Induction of ethylene by auxin

..... Zimmerman + Wilcoxon (1935)

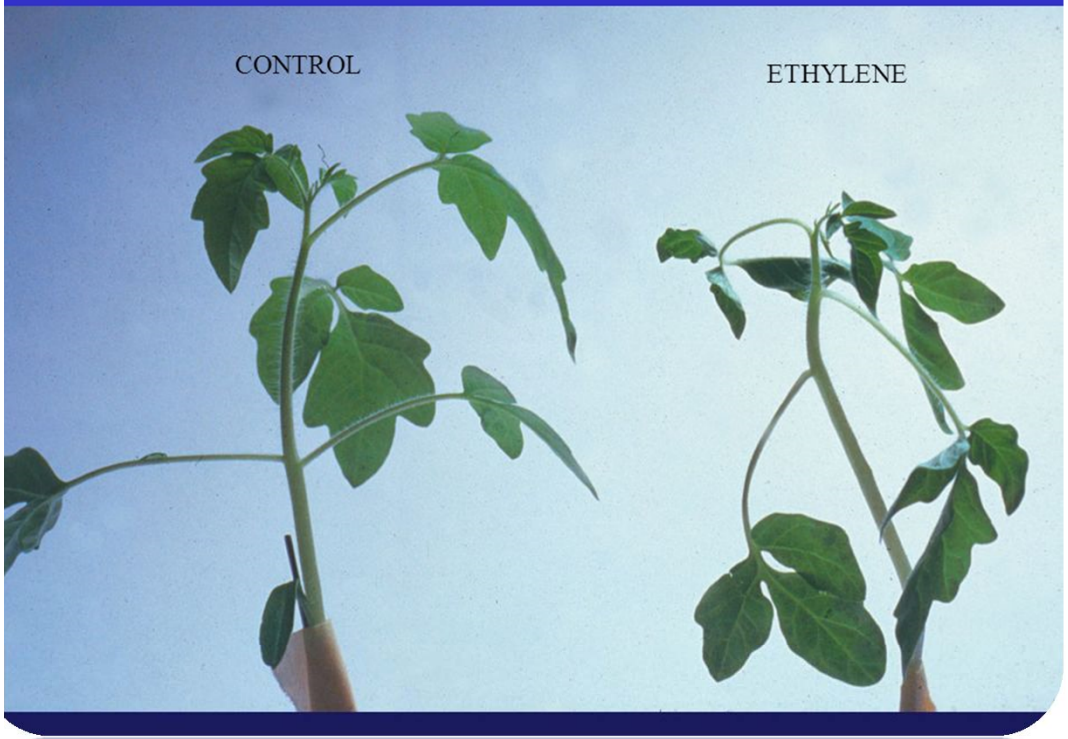
آزمایش

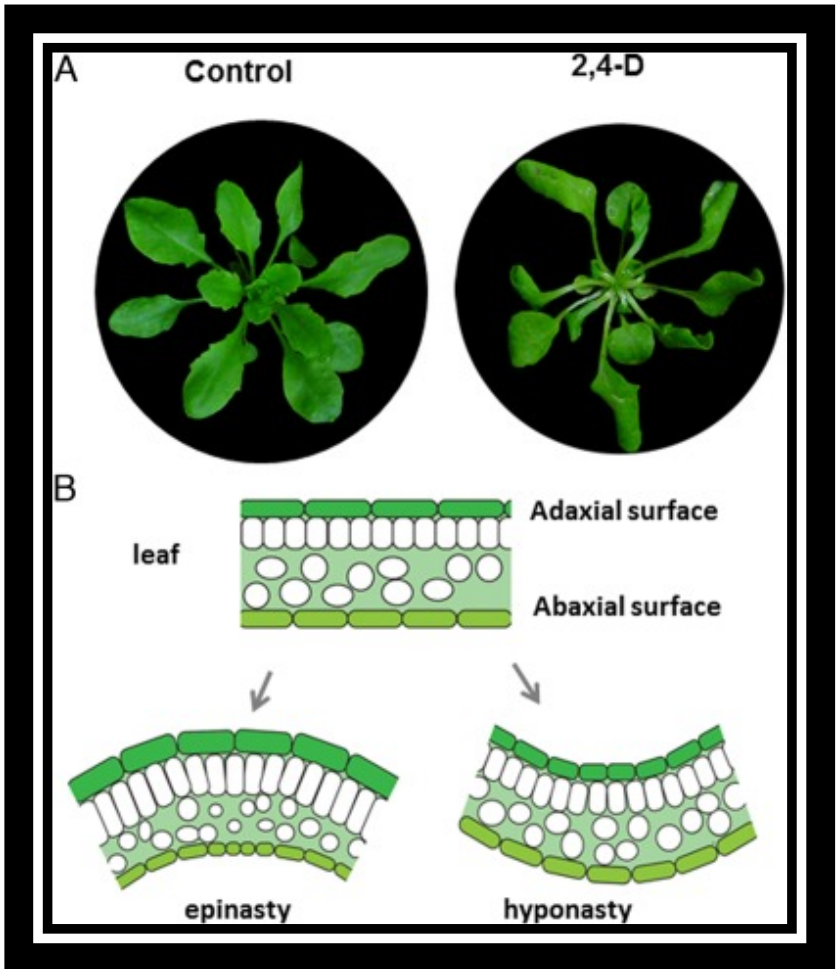
- ✓ تعدادی از واکنش ها که در گذشته به اکسین نسبت داده می شد ممکن است به خاطر اتیلنی باشد که تحت تحریک اکسین ساخته می شود.

Morgan + Hall (1964)

- ✓ یک ارتباط موازی بین واکنش های اکسین و اتیلن وجود دارد.
- ✓ نهایتاً توانائی اکسین در تشدید بیوسنتز اتیلن را کشف کردند.

ETHYLENE-INDUCED LEAF EPINASTY - TOMATO





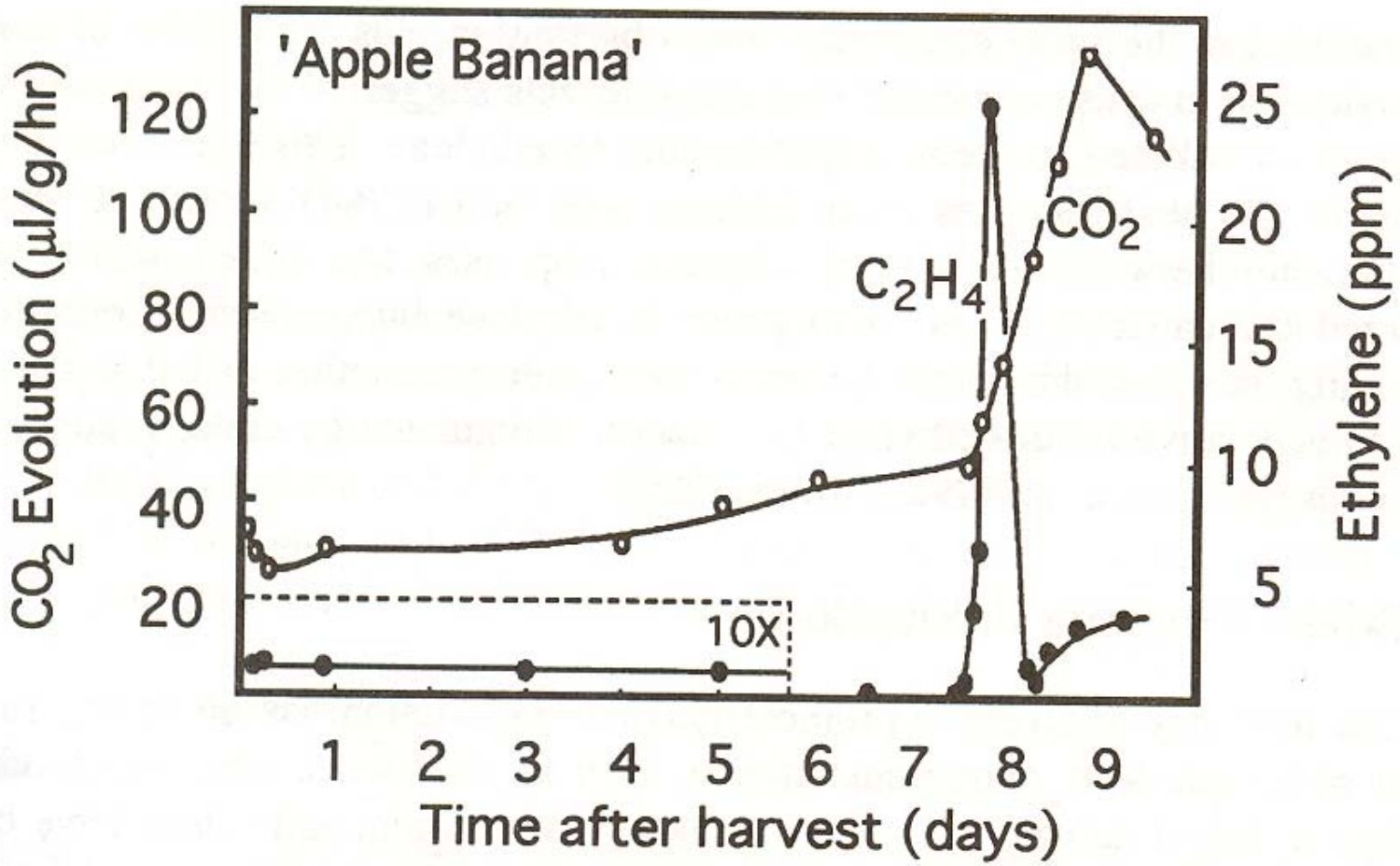
d- Stress ethylene production

- ✓ اتیلنی که در اثر تنش های متعدد (مواد شیمیائی، خشکی، غرغابی، تشعشع، آسیب حشرات و مکانیکی) حاصل می شود.
- ✓ سلول های زنده (تحت تنش-آسیب دیده) تا قبل از مردن اتیلن تولید می کنند.
- ✓ به نظر می رسد یک messenger ثانویه است.

e- Physiological effects of ethylene

1- Fruit ripening

- ✓ استفاده قدیمی
- ✓ climacteric
- ✓ Non-climacteric


'Apple Banana'
CO_2 Evolution (µl/g/hr)
120
100
80
60
40
20
C_2H_4
CO_2
10X
25
20
15
10
5
Ethylene (ppm)
1 2 3 4 5 6 7 8 9
Time after harvest (days)

Fruit Ripening

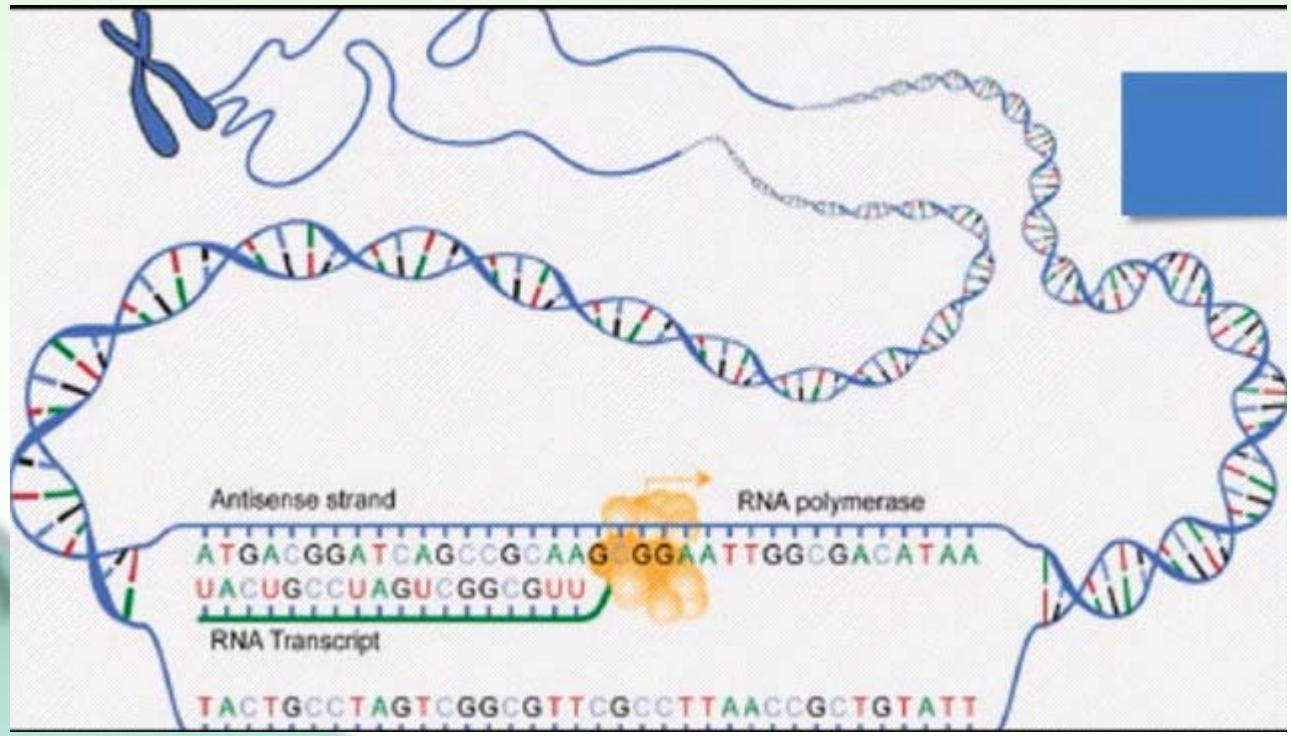
- Immature fleshy fruit (tart, hard, green) protect them from herbivores
- Ripe fruit attracts animals to disperse seeds
- Burst of *ethylene production* (positive feedback) in fruit triggers ripening process (enzymatic breakdown of cell wall softens fruit, conversion of starches/acids to sugars makes them sweet)
  - Moving air prevents ethylene accumulation/ carbon dioxide prevents ethylene production → slows ripening of stored fruits

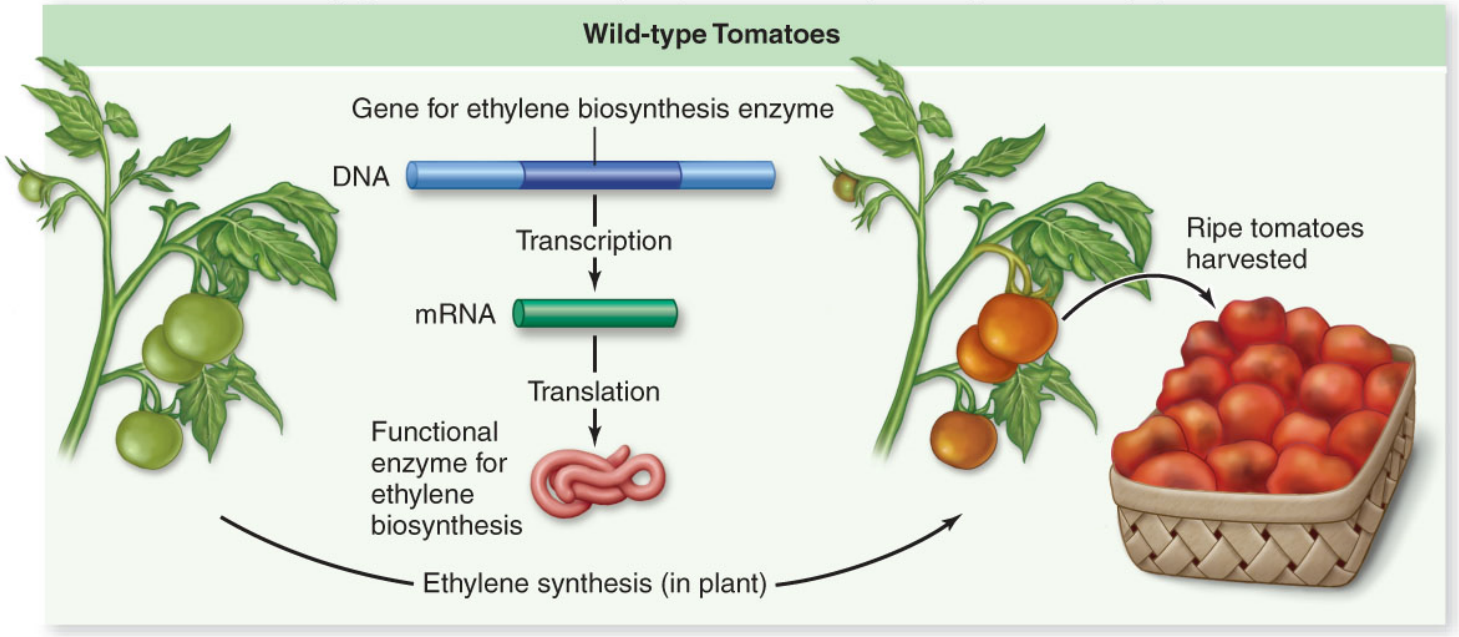
گیاهان تراریخته گوجه فرنگی: کاهش سنتز اتیلن در حالات زیر

- ✓ بیان ژن antisense ساخت آنزیم Acc oxidase
- ✓ بیان ژن antisense ساخت آنزیم ACC synthase
- ✓ بیان ژن sense ساخت آنزیم Acc deaminase

و اخیراً

- ✓ ژن ساخت آنزیم Acc N-MTase کد شده است.





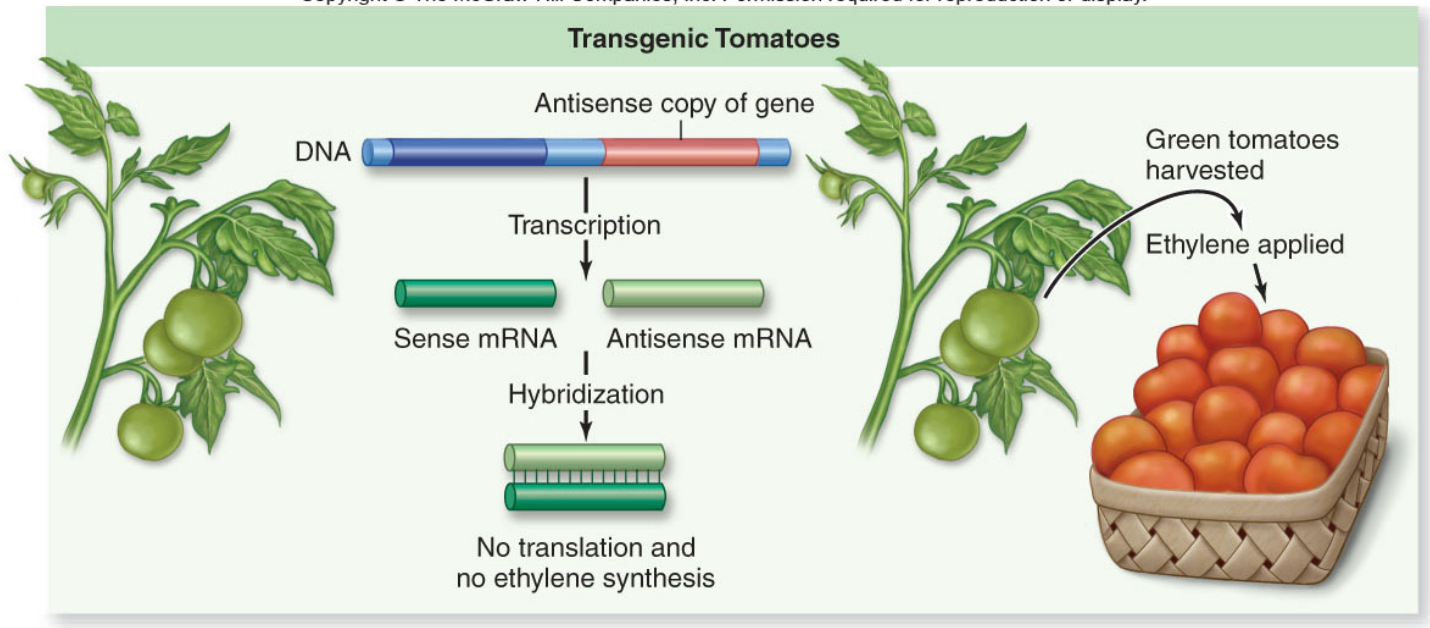


FIGURE 17.52 *Effect of antisense ACO genes on ripening and spoilage of* S. lycopersicum *cultivar Ailsa Craig fruit picked three weeks after onset of ripening and stored at room temperature for three weeks. (Left) Fruits from the descendants of the original TOM13-antisense plants, which generate about 5% of the normal amount of ethylene. They ripen fully but do not overripen and deteriorate. (Right) Fruits from wild-type plants grown and stored under identical conditions. They produce normal amounts of ethylene and consequently exhibit severe signs of over-ripening.*

Source: D. Grierson, University of Nottingham, UK; previously unpublished.

f- Fruit ripering رساندن میوه

- ✓ اهمیت اقتصادی
- ✓ رساندن میوه‌های فرازگرا climacteric بوسیله اتیلن: موز- گوجه فرنگی

کاربرد:

۱ – تشدید سرعت و یکنواختی رسیدن میوه و آسانتر کردن برداشت مکانیکی از اتفن برای گیلاس – سیب – آناناس- انجیر و تعدادی از berryها

۲- تأخیر در رسیدن میوه برای افزایش shelf life

- ✓ بلوکه کردن سنتز اتیلن (بوسیله AOA, AVG و غیره)
- ✓ جذب اتیلن یا دور کردن از اطراف میوه

g- Prevention of fruit drop جلوگیری از ریزش میوه

- ✓ مشکل عمده ریزش قبل از برداشت سیب، گلابی، مرکبات
- ✓ NAA تحت نامهای تجاری زیر برای کنترل ریزش قبل از برداشت سیب و گلابی
- ✓ به صورت محلول پاشی روی کل درخت به مجرد مشاهده افتادن میوه‌های تقریباً رسیده

Fruitone-N , Fruit set , Fruit Fix 860 , Kling-tite,

Fruit Fix 200 , Stafast

SADH آلار روی سیب:

- ✓ جلوگیری از ریزش، کاهش water core، Storage scald- حفظ سفتی و افزایش رنگ میوه
- ✓ در همه موارد نکته مهم غلظت و زمان صحیح کاربرد آن است.

h- Induction of fruit abscission

۱- مواد شیمیایی برای جلوگیری از ریزش استفاده شده ← میوه سخت چسبیده روی شاخه

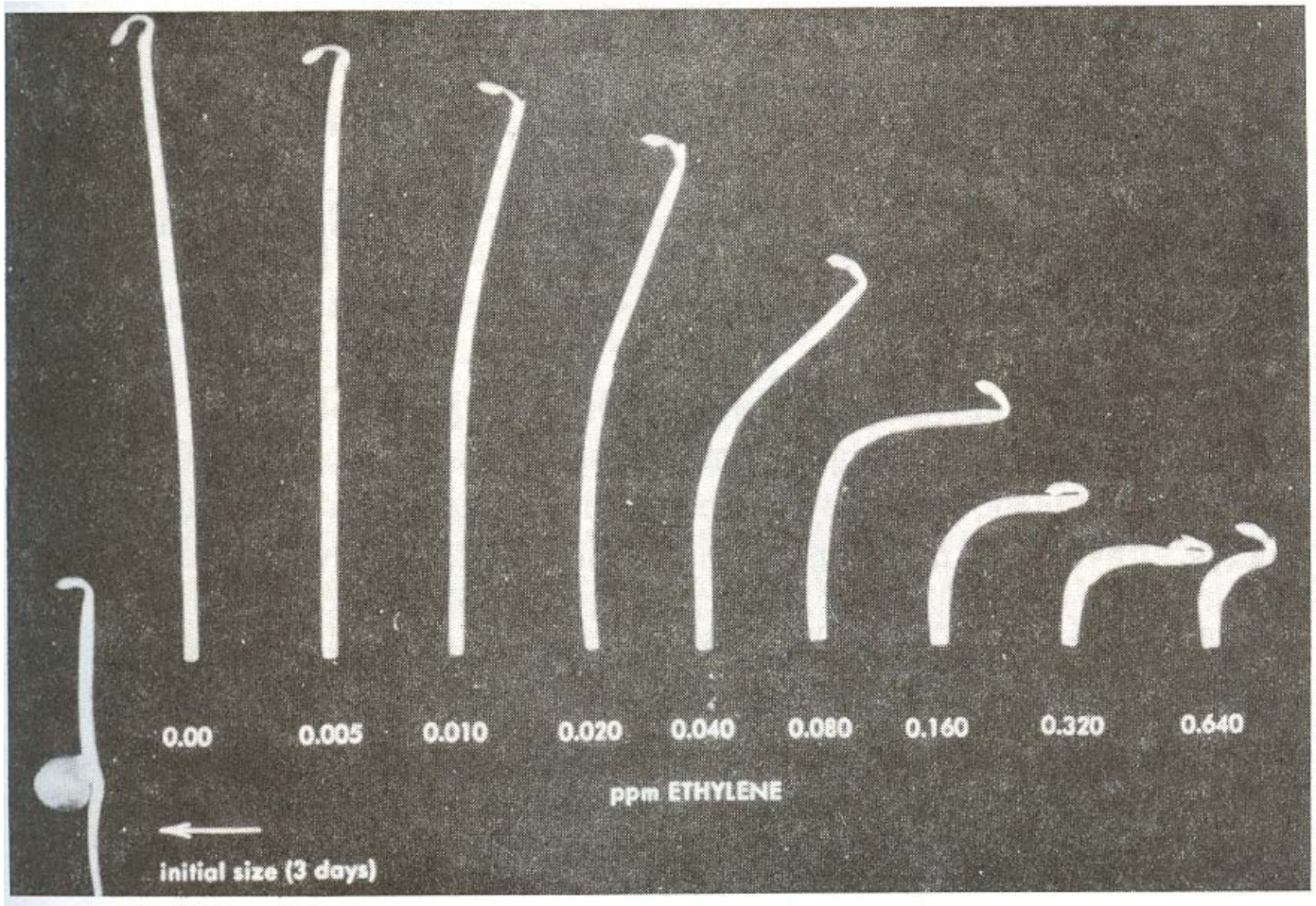
۲- برای تهیه فرآورده می خواهیم میوه‌ها همزمان و راحت به کمک لرزاننده برداشت شود.

از مواد اتیلن زا مثل اترل استفاده می شود که ریزش را آسان می کند (انواع گیلاس و آلبالو، سیب، گردو، طالبی، ماکادمیا، نارنگی ....)

اثرات غیر مفید یا ناخواسته مثل ریزش برگها، گموز و غیره دارد.

2- Seedling growth

- ✓ اثر اتیلن در نهال های اتیوله نخود (Neljubow,1901):
- ✓ Triple response بازداشتن طویل شدن، رشد افقی، ضخیم شدن



3- Abscission

اهمیت:

شواهد نقش اتیلن در ریزش (Reid, 1985)

۱- تولید اتیلن قبل از ریزش در بافت افزایش مییابد.

۲- تیمار گیاهان با مواد ازاد کننده اتیلن باعث ریزش میشود.

۳- بازدارنده های بیوسنتز یا عمل اتیلن از ریزش جلوگیری میکند.

4- Flowering

- ✓ در بیشتر موارد اتیلن جلوی گلدهی را گرفته است اما:
- ✓ در آناناس، انبه، لیچی و *Plumbago indica* اثر تحریک کننده دارد.

5-Senescence

- ✓ تعریف پیری
- ✓ شاخص اندازه گیری پیری: تجزیه کلروفیل، پروتئین ها، RNA
- ✓ نقش اتیلن.....

6- Other physiological effects

اتیلن در غلظت یک میلی‌گرم در لیتر و بیشتر، از بلند شدن شاخه و ریشه در بسیاری از گونه‌ها جلوگیری می‌کند. اتیلن در انگیزش ریشه‌های نابجا دخالت دارد که به نظر می‌رسد، با تجمع موضعی آکسین همراه باشد و نقش آکسین و اتیلن در تشکیل ریشه‌های نابجا مکمل هم باشد؛ چراکه اگر منبع درونی تولید آکسین مانند جوانه انتهایی یا لپه‌های یک دانهال حذف شوند، اتیلن نمی‌تواند باعث تحریک تولید ریشه شود و برعکس.

✓در تعدادی از گونه ها اتیلن (مواد اتیلن زا) جوانه زنی بذر را تشدید می کند.

اتیلن در فتوسنتز، تنفس، تعرق، جوانه زنی بذر، شکستن خواب جوانه، غالبیت انتهائی، رشد سلول، کشت بافت، جنین زائی، روخمشی(epinasty)، آغازیدن ریشه، اندام های ذخیره ای، آوند چوبی و آغازیدن گلها نقش دارد.

اتیلن، اثر قابل توجهی بر تولید لاتکس (و سایر ترشحات) در گونه‌های مختلف، از جمله درخت لاستیک دارد که سبب استفاده صنعتی از ترکیب مایع تولیدکننده اتیلن و نام اتفون در استخراج لاتکس شده است. به نظر می‌رسد، اتیلن نقش مهمی در سازش گیاهان به شرایط غرقابی (غیرهوازی) داشته باشد؛ چراکه به دلیل کمبود اکسیژن، اتیلن در ریشه ساخته نمی‌شود، ولی پیش‌ساز آن به اندام‌های هوایی می‌رود و در آنها به اتیلن تبدیل می‌شود. افزایش غلظت اتیلن در برگ‌ها در این شرایط باعث تشکیل ریشه‌های جدید روی ساقه، زرد شدن برگ‌ها، ریزش برگ‌های قدیمی‌تر و شکل‌گیری ریشه‌ها و ساقه‌های جدید خواهد شد که تحمل بیشتری به شرایط غرقابی دارند؛ چراکه اتیلن، تولید آنزیم‌هایی مانند سلولاز را تحریک می‌کند. سلولاز باعث تجزیه سلولز دیواره سلولی می‌شود و با تخریب سلول‌ها فضای بیشتری برای هوا ایجاد خواهد شد.

Flooding (Oxygen deprivation)

- Waterlogged soil lacks air spaces that provide oxygen for cellular respiration in roots
  - Oxygen deprivation → ethylene causes some cells in root cortex to undergo enzymatic apoptosis → air tubes provide oxygen to submerged roots