Archive of SID

در
منابع طبیعی شماره ۸۰، پاییز ۱۳۸۷
پژوهش و سازندگی

# اثرات توام مواد بازدارنده رشد و جیبرلین بر رشد گیاهچه آرابیدوپسیس (*Arabidopsis thaliana*)

• حسین میرزایی ندوشن
موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور
تاریخ دریافت: مرداد ماه ۱۳۸۶ تاریخ پذیرش: آذرماه ۱۳۸۶
Email: nodoushan2003@yahoo.com

**چکیده**

**هدف از انجام این تحقیق بررسی اثرات توام جیبرلین با مواد شیمیایی بازدارنده رشد و مطالعه اثرات متقابل احتمالی آن‌ها بر جوانه زنی و رشد گیاهچه آرابیدوپسیس بود. بر این اساس اثر کلیه ترکیب‌های چهار غلظت از جیبرلین با پنج غلظت از ایزوکسابین و نیز کلیه ترکیب‌های همان غلظت از جیبرلین با پنج غلظت از اورایزالین به عنوان دومین بازدارنده رشد بر رشد گیاهچه آرابیدوپسیس در قالب دو طرح آزمایشی مستقل مطالعه شد. جیبرلین و ایزوکسابین تاثیر معنی‌داری بر رشد رویشی آرابیدوپسیس از خود نشان دادند ولی اثر متقابلی بین سطوح این مواد مشاهده نگردید. اورایزالین نیز اثرات معنی‌داری در سطح یک درصد بر طول ریشه و ضخامت مریستم گذاشت. روند عمومی اثر متقابل اورایزالین و ایزوکسابین با جیبرلین بر ویژگی‌های رویشی گیاهچه آرابیدوپسیس یکسان بود. در هر دو مورد اثر سطوح مواد بر افزایش و کاهش طول و ضخامت هیپوکتیل، ریشه و مریستم انتهایی از حالت خطی خارج شد. ولی سرعت و مقدار تاثیر آن‌ها با یکدیگر تفاوت آشکاری را نشان داد. سطوح بالای جیبرلین در اکثر سطوح ایزوکسابین و اورایزالین منجر به افزایش رشد هیپوکتیل گشت. با افزایش سطح ایزوکسابین و اورایزالین طول هیپوکتیل کاهش یافت ولی سرعت کاهش طول هیپوکتیل در سطوح مختلف اورایزالین بیشتر از سرعت کاهش طول هیپوکتیل در سطوح مختلف ایزوکسابین بود. سرعت افزایش ضخامت مریستم انتهایی در دو حالت مطالعه شده نیز شبیه سرعت کاهش طول ریشه و هیپوکتیل بود.**

**کلمات کلیدی: آرابیدوپسیس، جیبرلین، ایزوکسابین، اورایزالین، رشد.**

www.SID.ir

Archive of SID


Pajouhesh & Sazandegi No:80 pp: 136-143

**Effects of growth inhibitors and gibberellin on seedling growth of *Arabidopsis thaliana***

*By: Hossein Mirzaie-Nodoushan, Forests and Rangelands Research Institute.*

This experiment was carried out to determine the joint effects of Gibberellin and two growth inhibitors and their possible interaction effects on *Arabidopsis thaliana* at early vegetative growth stages. Effects of all combinations of four concentrations of Gibberellin and five concentrations of Isoxaben also the same concentrations of Gibberellin and five concentrations of Oryzalin on vegetative growth of Arabidopsis thaliana at early growth stages were studied by two independent experiments.Gibberellin and Isoxaben showed significant effects on vegetative growth but they didn't show any significant interaction effects. Oryzalin also showed significant effects at 1% level of probability on root length and meristem thickness. General features of interaction effects of Oryzalin and Isoxaben with Gibberellin on vegetative growth of the species were similar. The chemicals levels effects on increasing or decreasing length or thickness of hypocotyl, root and root tip meristems deviated from linearity for both the cases but there were remarkable differences between speed and quantity of their effects. High levels of Gibberellin increased hypocotyls length at most levels of Isoxaben and Oryzalin. Hypocotyl length decreased by increasing Isoxaben and Oryzalin concentration level but the speed of the decrement for different levels of Oryzalin was more than that of different levels of Isoxaben. Increment speed of root tip meristem thickness for both the cases were similar to root and hypocotyls length decrement.

**Key words:** *Arabidopsis thaliana*, Gibberellin, Isoxaben, Oryzalin, Growth.

## مقدمه

آرابیدوپسیس (*Arabidopsis thaliana*) گونه گیاهی ریز نقشی است که امروزه به صورت گسترده‌ای در مطالعات زیست شناسی به عنوان یک گیاه مدل مورد استفاده قرار گرفته است. این گونه گیاهی دارای ویژگی‌هایی است که آن را در مطالعات ملکولی گیاهی بی نظیر کرده است. ژنوم کوچک ۱۳۰ مگا بازی که تماما توالی یابی شده است، مشخص شدن نقشه کامل فیزیکی و ژنتیکی کروموزوم‌های آن، تولید بذر بسیار زیاد و قابلیت کشت و کار در فضاهای محدود، قابلیت انتقال ژن با استفاده از اگروباکتریوم، وجود تعداد زیادی موتانت و اکسشن جهت مطالعات زیست‌شناسی و نظائر این‌ها این گونه گیاهی را به عنوان ابزاری کارآمد در اختیار محققین و زیست شناسی سلولی و ملکولی در حیطه گیاهان گلدار قرار داده است (۲۱). این گونه در مناطق مختلف با شرایط رویشی کاملاً متفاوت رویش دارد و از مناطق مرکزی و شرق اروپا به سراسر جهان گسترش یافته است(۱۷). اگرچه در جوامع طبیعی این گونه تنوع ژنتیکی زیادی دیده می‌شود (۱۳) ولی اکوتیپ‌هایی نظیر کلمبیا به دلیل خلوص ژنتیکی بالا و مشخص شدن کامل توالی نوکلئوتیدی مواد وراثتی به عنوان اکوتیپی با ژنوتیپ ثابت در مطالعات زیست‌شناسی کاربرد زیادی دارد. همین‌طور به دلیل ویژگی‌های خاص گل‌های آرابیدوپسیس، این گونه بیش از ۹۵٪ خودگشن می‌باشد که آن را ایده‌آل برخی از مطالعات ژنتیکی کرده است (۲)

جیبرلین اثرات متعددی بر رشد و توسعه گیاه دارد. از جمله این اثرات می‌توان به جوانه زدن بذر، رشد و توسعه برگ، رشد ساقه، تحریک گلدهی، رشد و توسعه اجزای گل و نیز رشد و توسعه میوه اشاره نمود (۴ ، ۱۵). تغییر فاز رویشی در گیاهان بر خلاف حیوانات در یک دوره طولانی اتفاق می‌افتد. به عنوان نمونه در آرابیدوپسیس تغییر در شکل و توزیع پرزهای سطح برگ دارای یک روند خاصی در طول دوره رویش است. به این صورت که برگ‌های جوان ابتدا در سطح بالایی خود دارای این پرزها می‌باشند و با بلوغ نسبی سطوح زیرین برگ نیز از این پرزها پوشیده می‌شود. در مرحله گلدهی پرزهای سطح بالای برگ‌هایی که روی ساقه گل‌دهنده قرار دارند شیوه متفاوتی به خود گرفته و وفور کمتری دارند (۲۰).

گفته می‌شود که این تغییرات در فاز رویشی نیز به وسیله جیبرلین کنترل می‌شود (۷).

از طرفی در آرابیدوپسیس موتانت‌هایی که در تولید جیبرلین اخلال می‌کنند ظهور برگ‌های سنین بلوغ را به تاخیر می‌اندازند. در مقابل، کاربرد مصنوعی جیبرلین موجب تسریع در انتقال به دوره بلوغ می‌گردد (۳، ۲۰). انتقال ژن‌های افزاینده و کاهنده سطح جیبرلین به آرابیدوپسیس موجب افزایش طول ریشه و ساقه و نیز تسریع در گلدهی در حالت اول و کوتاه شدن قد و تاخیر در گلدهی در حالت دوم گردیده است (۱۶).

اگرچه اطلاعات فزاینده‌ای در زمینه تنظیم فاز رشد رویشی گیاه وجود دارد (۱، ۵، ۶، ۸، ۱۲، ۱۴) ولی هنوز اطلاعات محققین در زمینه مکانیسم ملکولی که از طریق آن جیبرلین جنبه‌های مختلف رشد و رسیدن به مرحله بلوغ را تنظیم می‌کند کامل نیست (۷). به همین دلیل محققین تلاش زیادی در بررسی اثر ترکیبات مختلف شیمیایی بر رشد آرابیدپسیس به عنوان یک گیاه مدل نموده‌اند (۷، ۱۸، ۱۹) تا به واسطه آن پی به راز این ماده تعیین‌کننده در رشد و توسعه رویشی و زایشی گیاهان ببرند. بر خلاف جیبرلین که به عنوان محرک رشد رویشی عمل می‌کند، برخی مواد شیمیایی از رشد رویشی ممانعت کرده و اثرات متقابلی با جیبرلین بر رشد گیاه از خود نشان می‌دهند. روند این تاثیرات می تواند در حل معمای جیبرلین کمک موثری به محققین بنماید. این تحقیق در راستای بررسی چگونگی اثر متقابل جیبرلین و دو ماده بازدارنده رشد بر رشد و توسعه گیاهان صورت گرفت.


www.SID.ir

Archive of SID



## مواد و روش‌ها

از آنجـا که هدف از انجام این مطالعات بررسـی اثرات توام جیبرلین با مواد شـیمیایی بازدارنده رشد و مطالعه اثرات متقابل احتمالی آن‌ها بر جوانه‌زنی و رشـد گیاهچه آرابیدوپسـیس بود ابتدا غلظت بحرانی این مواد بر جوانه زنی بذر آرابیدوپسـیس که در آن اساساً بذر این گیاه جوانه نمی زند بدست آمـد. به نحوی که دامنه‌ای از غلظت این مواد تعیین گردید که در مطالعات تکمیلـی و نیز آزمـون اثر توام ترکیب‌های مختلف این مواد مورد اسـتفاده قرار گیرند.

جهت تعیین اثر غلظت‌های بحرانی مواد مورد نظر بر جوانه‌زنی بذر و رشـد آرابیدوپسـیس، ابتـدا محیط MS تهیه شـده در آگار بـا غلظت ۱ در صد مخلـوط گردید و دامنـه‌ای از غلظت‌های مختلف اورایزالین و ایزوکسـابین کـه بین ۰/۷۶ نانومولار تـا ۵۰ میکرومولار متغیر بود تهیه گردید. بیسـت میکرولیتر از هر یک از غلظت‌های مواد مورد نظر با بیست میلی لیتر محیط کشـت در یک پتری دیش مخلوط گردید که به واسـطه آن غلظت نهایی مورد مطالعه هزار برابر از غلظت محلول‌های پایه رقیق تر شـد. کشـت بذر آرابیدوپسیس در محیط کشت حامل مواد شیمیائی در شرایط کاملاً استریل صورت گرفت. چرا که به رغم اینکه محیط کشـت مورد اسـتفاده فاقد قند بود، با این حال در صورت آلودگی بذرهای مورد اسـتفاده، رشد سریع قارچ در محیط کشـت مانع ادامه مطالعات می گردد. از این رو ضمن تهیه محیط کشـت در شرایط استریل، بذرهای مورد اسـتفاده نیز باید ضد عفونی شده و در شـرایط اسـتریل کشت شوند. پس از سرد شـدن محیط کشت حاوی مواد شیمیایی با غلظت مورد نظر در بستر آگار، در هر پتری دیش به تعداد حدود ۱۰۰۰ عدد بذر اسـتریل شده از اکوتیپ کلمبیا از آرابیدوپسیس قرار داده شـده و در سطح آگار به طور یکنواخت پراکنده شدند. در ادامه، پتری دیش‌هـا به مدت ۳ تا ۴ روز در دمای ۴ درجه سـانتیگراد قرار داده شـدند تا نیاز سـرمایی بذرها تامین گـردد. روز پنجم پتری دیش‌ها در ژرمیناتور و در شـرایط نوری کامل قرار داده شـدند. پس از جوانه زدن بذرها، نسبت به شـمارش بذرهای جوانـه زده و تعیین درصد آن‌ها در زیـر بینوکولار اقدام گردیـد. اولین سـطحی از مواد که بـذر در آن‌ها جوانه نزده بـود به عنوان سـطح بحرانی ماده مذبور قلمداد گردید. بر اسـاس نتایج حاصل از سنجش غلظـت بحرانی مواد مورد نظر، اثر کلیه ترکیب‌های غلظت‌های صفر، ۱، ۲، و ۳ میلـی مولار جیبرلین با غلظت‌های صفـر، ۰/۷۶، ۱/۵، ۳ و ۶ نانومولار ایزوکسـابین (Isoxaben)، که در مجمـوع ۲۰ ترکیب متفاوت می‌گردد و نیز کلیه ترکیب‌های همان غلظت‌های جیبرلین با غلظت های صفر، ۰/۱۹۵، ۰/۳۹، ۰/۷۸، و ۱/۵۶ میکرومـولار اورایزالین (Oryzalin) به عنوان دومین بازدارنده رشـد بر جوانه زنی بذر و رشد گیاهچه آرابیدوپسیس مورد مطالعه قرار گرفت (جداول ۱ و ۲).

اثـرات متقابل مواد مورد اسـتفاده بر جوانه‌زنی و رشـد آرابیدوپسـیس در محدوده سـطوح بحرانی آن‌ها به نحوه زیر بررسی شـد. ابتدا آزمایش‌هایی طراحـی گردید که به تبع آن اثرات متقابل مواد به ترکیبی که در جداول ۱ و ۲ ارائه شده اند بر جوانه زنی و رشد آرابیدوپسیس، مورد ارزیابی و مطالعه قرار گرفت. انتخاب سـطوح مواد بر اساس سـطح بحرانی هریک از آن‌ها بر جوانه زنی و رشد اکوتیپ کلمبیا بر آرابیدوپسیس صورت گرفت. به ازای هر یک از ترکیبات اشاره شـده بذر اکوتیپ کلمبیا از آرابیدوپسیس با دو طرح فاکتوریل در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی (RCD) هریک با سه تکرار روی محیط کشت حاوی غلظت‌های مورد نظر کشت گردید.

در هر پتری دیش متوسـط با قطر ده سـانتیمتر، هزار عدد بذر کاشته شد. پتری دیش ها پس از تامین نیاز سـرمائی در دمای ۲۲ درجه سـانتی‌گراد و شـرایط نوری ۷۰۰۰ لوکس قرار داده شدند و پس از ده روز صفات طول هیپوکتیل، طول ریشه و ضخامت مریستم انتهایی ریشه ها از روی چهار تک گیاه که به صورتی که در شـکل‌های ۲ و ۳ نمایش داده شـده مرتب شدند، اندازه گیری شد. از آنجا که در این شرایط گیاهچه‌های آرابیدوپسیس بسیار ریز هسـتند، به ویژه ضخامت مریسـتم انتهایی آن‌ها که کسری از میلی‌متر اسـت با چشم غیر مسلح قابل اندازه گیری نیسـت، همه اندازه‌گیری‌ها زیر بینوکولار و به وسـیله کامپیوتر انجام شـد. داده‌هـای حاصل در محیط نرم افزارهای SAS و Excel تجزیه و تحلیل شـد و نمودارهای مربوطه رسـم گردید. پس از تجزیه واریانس داده ها و مشاهده تفاوت معنی‌دار بین سطوح مختلف فاکتورهای مورد اندازه گیری، با تجزیه رگرسیون ارتباط بین صفات مختلف با غلظت‌های مواد تنظیم‌کننده رشـد در سـطوح مختلف جیبرلین بررسی گردید.

## نتایج

در نتیجـه آزمایش اثر متقابل دو ماده جیبرلین و ایزوکسـابین در سـطوح مورد اسـتفاده در این آزمایش هم سـطوح مختلف جیبرلین و هم سـطوح ایزوکسـابین تاثیر معنی‌داری بر طول هیپوکتیل از خود نشان دادند ولی اثر متقابلی بین سطوح این مواد مشاهده نگردید (جدول شماره ۳). ایزوکسابین اثر بسـیار معنی‌داری بر طول ریشـه و ضخامت مریستم انتهایی نیز از خود نشـان داد. میانگیـن عمومی طول هیپوکتیل در سـطوح مختلف جیبرلین در ایـن آزمایش بیـن ۱/۲۶ تا ۱/۵۷ میلی متر متغیر بـود (جدول ۵). در حالی که میانگین طول هیپوکتیل در سطوح مختلف ایزوکسابین در مقابل جیبرلین بین ۱/۱۵ میلی متر تا ۱/۶۴ میلی متر متغیر بود. طول ریشـه هم که از ایزوکسـابین تاثیر معنی‌داری گرفته بود بین ۰/۸۴ تا ۷/۱۷ میلی متر متغیر بود. دسـته بندی میانگین ها به روش دانکن میانگین های این صفت را در ۵ دسـته مختلف قرار داد. همین طور ضخامت مریستم انتهایی ریشه که اثر معنی‌داری از ایزوکسـابین گرفت بین ۱۲۰ تا ۲۶۵ میکرن متغیر بود (جدول ۶).

در بررسـی اثر متقابل اورایزالیـن و جیبرلین نیز اثرات سـاده هر دو عامل بر طول هیپوکتیل در سـطح یک درصد معنـی‌دار بود ولی اثر متقابلی بین آن‌ها مشـاهده نگردید. اورایزالین نیز اثرات معنی‌داری در سطح یک درصد برطول ریشه و ضخامت مریستم گذاشت. میانگین صفات در سطوح مختلف جیبرلین در مقابل اورایزالین در جدول ۷ ارائه گردیده است. طول هیپوکتیل که بیشـترین تاثیر را از سـطوح جیبرلین گرفته اسـت بین ۱/۱۲ تا ۱/۴۱ میلی‌متـر متغیر بود. میانگین صفات اندازه‌گیری شـده در سـطوح مختلف اورایزالین در مقابل جیبرلین بسـیار متغیر بود به نحوی که طول هیپوکتیل بیـن ۱/۰۱ میلـی متر تا ۱/۶۳ میلی متر و میانگین طول ریشـه بین ۰/۸۵ تـا ۷/۱۷ میلی‌متر و میانگین ضخامت مریسـتم انتهایـی بین ۱۲۰ تا ۳۹۰ میکرن متغیر بود (جدول ۸). روند تغییرات میانگین‌ها در شـکل ۱ نمایش داده شـده اسـت. رابطه بین صفات مختلف با غلظت‌های مواد تنظیم‌کننده رشد در سطوح مختلف جیبرلین اغلب از حالت خطی خارج شده و به سمت غیرخطی درجه دوم میل نمودند (جداول ۹ و ۱۰).


www.SID.ir

Archive of SID


## بحث و نتیجه‌گیری

روند عمومی اثر متقابل اورایزالین و ایزوکسابین با جیبرلین بر ویژگی های رویشی گیاهچه آرابیدوپسیس یکسان است. در هر دو مورد اثر سطوح مواد تنظیم‌کننده رشد بر افزایش و کاهش طول و ضخامت هیپوکتیل، ریشه و مریستم انتهایی در اغلب سطوح جیبرلین از حالت خطی خارج شد. ولی سرعت و مقدار تاثیر آن‌ها با یکدیگر تفاوت آشکاری را نشان داد. این امر در شکل‌های ۱ تا ۳ به وضوح مشخص است. چنانکه در شکل ۱ مشاهده می‌گردد، سطوح بالای جیبرلین در اکثر سطوح ایزوکسابین و اورایزالین منجر به افزایش رشد هیپوکتیل گشته است، (شکل‌های $A_1$ و $D_1$). با افزایش سطح ایزوکسابین و اورایزالین طول هیپوکتیل کاهش یافت ولی سرعت کاهش طول هیپوکتیل در سطوح مختلف اورایزالین بیشتر از سرعت کاهش طول هیپوکتیل در سطوح مختلف ایزوکسابین بود به نحوی که قوس عمومی منحنی روند تغییرات رشد در اورایزالین رو به پائین ولی این قوس در ایزوکسابین رو به بالاست. در واقع این آهنگ کاهش رشد در اثر افزایش سطوح مواد تنظیم کننده رشد به خارج شدن روند تغییرات از حالت خطی منجر گردید. در طول ریشه نیز به نحو محسوس تری همین اتفاق افتاد (شکل های $B_1$ و $E_1$). چنانکه در شکل۲ هم مشاهده می گردد در اولین سطوح اورایزالین (به عنوان مثال $G_4O_2$ تا $G_1O_2$) کاهش طول ریشه به طور محسوس قابل مشاهده می‌باشد ولی در اولین سطوح ایزوکسابین (به عنوان مثال $G_4I_2$ تا $G_{14}I_2$) هنوز طول ریشه کاهش محسوس نیافته است. اورایزالین به شدت موجب تخریب میکروفیبرها در دیواره سلولی می‌گردد به نحوی که در همان سطوح اولیه این ماده مریستم انتهایی متورم شده است. این امر نشان می‌دهد که تقسیم سلولی انجام می‌شود ولی به دلیل عدم تشکیل میکروفیبرها سلول‌ها به صورت توده‌ای گرد هم انباشته می‌شوند و شکلی کروی به مریستم انتهایی می‌دهند. سرعت افزایش ضخامت مریستم انتهایی در دو حالت مطالعه شده نیز شبیه سرعت کاهش طول ریشه و هیپوکتیل می‌باشد. به عبارت دیگر با افزایش سطوح اورایزالین ضخامت مریستم انتهایی به سرعت افزایش یافته است به نحوی که قوس منحنی این تغییرات رو به بالاست. ولی سرعت افزایش این ضخامت در افزایش سطوح ایزوکسابین کمتر است و قوس منحنی روند تغییرات هم رو به پائین است که بیان‌کننده این نحوه تاثیر می‌باشد. در هر صورت اورایزالین و ایزوکسابین اثرات کاهنده بر رشد ساقه و ریشه آرابیدوپسیس از خود نشان دادند. اثر عمومی این مواد به صورت توقف رشد ظاهر می‌شود. ایزوکسابین نیز مانع تشکیل دیواره های سلولی در گیاهان حساس می‌شود (۱۰). Heim و همکاران نحوه تاثیر ایزوکسابین بر رشد آرابیدوپسیس را بررسی کردند. آن‌ها ژنوتیپ مقاومی از آرابیدوپسیس را به کار گرفتند تا نشان‌دهند که ایزوکسابین از طریق تاثیر بر سنتز سلولز عمل می‌کند (۱۱). در آرابیدوپسیس ژنوتیپ‌های جهش یافته‌ای یافت شده‌اند که تا اندازه‌ای به ایزوکسابین مقاومت از خود نشان داده‌اند (۹).

اثرات متقابلی که معنی‌دار بودن آن‌ها در جدول تجزیه واریانس هم مشاهده گردید در برخی از نمودارهای شکل ۱ مشاهده می‌گردد. با افزایش سطح ایزوکسابین از صفر به ۰/۷۶ نانومولار در بیشتر سطوح جیبرلین، طول هیپوکتیل هم افزایش یافت بجز سطح سه میلی مولار جیبرلین که تقابل این دو سطح جیبرلین و ایزوکسابین موجب کاهش طول هیپوکتیل شد (شکل $D_1$). به عبارت دیکر روند کاهش طول هیپوکتیل در اثر کاربرد ایزوکسابین با سطح بالای جیبرلین تشدید می‌شود. این نقطه عطفی است که باید در مطالعات تکمیلی مورد توجه بیشتر قرار گیرد.

## سپاسگزاری

بدین وسیله از مسئولین محترم سازمان تحقیقات و آموزش کشاورزی و نیز موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور که امکان اجرای این پروژه را در اختیار اینجانب قرار دادند قدر دانی می‌نمایم. همچنین از پروفسور کاتلر استاد دانشگاه تورونتو از کانادا که ضمن راهنمایی و همکاری بیدریغ، سخاوتمندانه امکانات مورد نیاز این تحقیق را فراهم نمودند بی‌نهایت سپاسگزارم.

## منابع مورد استفاده

1. Berardini, T.Z., Bollman, K., Sun, H., and Poethig, R.S. (2001) Regulation of vegetative phase change in *Arabidopsis thaliana* by cyclophilin 40. Science, 291: 2405–2407.

2. Charlesworth, D., and Vekemans, X. (2005) How and when did *Arabidopsis thaliana* become highly self-fertilising. BioEssays, 27:472–476.

3. Chien, J.C., and Sussex, I.M. (1996) Differential regulation of trichome formation on the adaxial and abaxial leaf surfaces by gibberellins and photoperiod in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Plant Physiology, 111: 1321–1328.

4. Chi-Kuang, W. and Chang, C. (2002) Arabidopsis RGL1 encodes a negative regulator of gibberellin responses. Plant Cell, 14: 87-100.

5. Evans, M.M., and Poethig, R.S. (1995) Gibberellins promote vegetative phase change and reproductive maturity in maize. Plant Physiology, 108: 475–487.

6. Fleet, C.M., Sun, T.P. (2005) A DELLAcate balance: the role of gibberellin in plant morphogenesis. Curr. Opin. Plant Biology, 8: 77–85.

7. Gan, Y., Kumimoto, R., Liu, C., Ratcliffe, O., Yu H., and Broun, P. (2006) Glabrous inflorescence stems modulates the regulation by gibberellins of epidermal differentiation and shoot maturation in Arabidopsis. The Plant Cell, 18: 1383-1395.

8. Groot, E.P., and Meicenheimer, R.D. (2000) Comparison of leaf plastochron index and allometric analyses of tooth development in *Arabidopsis thaliana*. J. Plant Growth Regul., 19: 77–89.

9. Heim, D. R., J. L. Roberts, P. D. Pike and I. M. Larrinua (1990) a. A second locus, ixr B1 in *Arabidopsis thaliana* that confers resistance to the herbicide isoxaben. Plant Physiol. 92:858-861.

10. Heim, D. R., J. R. Skomp, E. E. Tschabold and I. M. Larrinua (1990)b. Isoxaben inhibits the synthesis of acid insoluble cell wall materials in *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol. 93:695-700

11. Heim, D. R., J. R. Skomp, C. Waldion and I. M. Larrinua (1991) Differential response to isoxaben of cellulose biosynthesis by wild


www.SID.ir

Archive of SID



plants. Plant Physiology, 140:528-536.
17. Shindo, C., Bernasconi, G., and Hardtke, C.S. (2007) Natural genetic variation in Arabidopsis : Tools, traits and prospects for evolutionary ecology. Annals of Botany, 99: 1043-1054.
18. Silverstone, A.L., Tseng, T.S., Swain, S.M., Dill, A., Jeong, S.Y., Olszewski N.E. and Sun, T. (2007) Functional analysis of SPINDLY in gibberellin signaling in Arabidopsis. Plant Physiology, 143: 987-1000.
19. Swain S.M., and Singh D.P. (2005) Tall tales from sly dwarves: Novel functions of gibberellins in plant development. Trends Plant Sci., 10: 123–129.
20. Telfer, A., Bollman, K.M., and Poethig, R.S. (1997) Phase change and the regulation of trichome distribution in *Arabidopsis thaliana*. Development, 124: 645–654.
21. Weigel, D. and Glazebrook, J. (2002) Arabidopsis, a laboratory manual. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
type and resistant strains of *Arabidopsis thaliana*. Pestic. Biochem. Physiol. 39:93-99.
12. Hunter, C., Sun, H., and Poethig, R.S. (2003) The *Arabidopsis heterochronic* gene ZIPPY is an ARGONAUTE family member. Curr. Biol., 13: 1734–1739.
13. Koornneef, M., Alonso-Blanco C., and *Vreugdenhil*, D. (2004) Naturally occurring genetic variation in *Arabidopsis thaliana*. Annual Review of Plant Biology, 55:141–172.
14. Meyerowitz, E.M., and Somerville, C.R. (1994) Arabidopsis. Cold Spring Harbor Laboratory Press, NY.
15. Prigge, M.J., and Wagner, D.R. (2001) The *Arabidopsis serrate gene* encodes a zinc-finger protein required for normal shoot development. Plant Cell, 13: 1263–1279.
16. Radi, A., Theo, L., Niki, T., Koshioka, M. and Lange, M.J.P. (2006) Ectopic expression of pumpkin gibberellin oxidases alters gibberellin biosynthesis and development of transgenic Arabidopsis

**جدول ۱ - سطوح و ترکیب مورد استفاده از ایزوکسابین (به نانومولار) و جیبرلین (میلی‌مولار) در ارزیابی اثر متقابل آن‌ها در رشد گیاهچه آرابیدوپسیس.**

| ایزوکسابین / جیبرلین | ۰ | ۰/۷۶ | ۱/۵ | ۳ | ۶ |
|---|---|---|---|---|---|
| ۰ | ۰×۰ | ۰/۷۶×۰ | ۱/۵×۰ | ۳×۰ | ۶×۰ |
| ۱ | ۰×۱ | ۰/۷۶×۱ | ۱/۵×۱ | ۳×۱ | ۶×۱ |
| ۲ | ۰×۲ | ۰/۷۶×۲ | ۱/۵×۲ | ۳×۲ | ۶×۲ |
| ۳ | ۰×۳ | ۰/۷۶×۳ | ۱/۵×۳ | ۳×۳ | ۶×۳ |

**جدول ۲- سطوح و ترکیب مورد استفاده از اورایزالین (به میکرومولار) و جیبرلین (میلی‌مولار) در ارزیابی اثر متقابل آن‌ها در رشد گیاهچه آرابیدوپسیس.**

| اورایزالین / جیبرلین | ۰ | ۰/۱۹۵ | ۰/۳۹ | ۰/۷۸ | ۱/۵۶ |
|---|---|---|---|---|---|
| ۰ | ۰×۰ | ۰/۱۹۵×۰ | ۰/۳۹ ×۰ | ۰/۷۸ ×۰ | ۱/۵۶×۰ |
| ۱ | ۰×۱ | ۰/۱۹۵×۱ | ۰/۳۹ ×۱ | ۰/۷۸ ×۱ | ۱/۵۶×۱ |
| ۲ | ۰×۲ | ۰/۱۹۵×۲ | ۰/۳۹ ×۲ | ۰/۷۸ ×۲ | ۱/۵۶×۲ |
| ۳ | ۰×۳ | ۰/۱۹۵×۳ | ۰/۳۹ ×۳ | ۰/۷۸ ×۳ | ۱/۵۶×۳ |

**جدول ۳- میانگین مربعات حاصل از تجزیه واریانس داده‌های حاصل از اندازه‌گیری صفات گیاهچه‌های تحت تاثیر ترکیب‌های مختلف ایزوکسابین و جیبرلین.**

| منابع تغییر | درجه آزادی | طول هیپوکتیل | طول ریشه | ضخامت مریستم |
|---|---|---|---|---|
| سطوح جیبرلین | ۳ | ۰/۲۹۱** | ۰/۰۸۴ ns | ۱۲۹ ns |
| سطوح ایزوکسابین | ۴ | ۰/۴۹۴** | ۹۱/۵** | ۴۶۰۹۸** |
| اثر متقابل | ۱۲ | ۰/۰۱۶ ns | ۰/۳۷۴ ns | ۶۷۷* |
| خطا | ۴۰ | ۰/۰۲۲ | ۰/۴۰۶ | ۳۱۵ |


www.SID.ir

Archive of SID



جدول ۴- میانگین مربعات حاصل از تجزیه واریانس داده‌های حاصل از اندازه‌گیری صفات گیاهچه‌های تحت تاثیر ترکیب‌های مختلف اورایزالین و جیبرلین.

| منابع تغییر | درجه آزادی | طول هیپوکتیل | طول ریشه | ضخامت مریستم |
|---|---|---|---|---|
| سطوح جیبرلین | ۳ | ۰/۲۲۳** | ۰/۱۲۱ ns | ۱۵۱۱ ns |
| سطوح اورایزالیین | ۴ | ۰/۶۷۴** | ۸۳/۸** | ۱۳۹۲۲۱** |
| اثر متقابل | ۱۲ | ۰/۰۳۱ ns | ۰/۳۷۵ ns | ۱۹۱۱ ns |
| خطا | ۴۰ | ۰/۰۱۷ | ۰/۱۵۷ | ۱۱۹۵ |

جدول ۵- میانگین صفات در سطوح مختلف جیبرلین در مقابل ایزوکسابین.

| سطوح جیبرلین (میلی‌مولار) | طول هیپوکتیل (میلی‌متر) | طول ریشه (میلی‌متر) | ضخامت مریستم انتهایی (میکرن) |
|---|---|---|---|
| ۰ | ۱/۲۶ b | ۳/۸۵ a | ۱۷۶ a |
| ۱ | ۱/۴۹ a | ۳/۸۷ a | ۱۷۲ a |
| ۲ | ۱/۵۳ a | ۴/۰۱ a | ۱۷۱ a |
| ۳ | ۱/۵۷ a | ۳/۹۲ a | ۱۷۰ a |

جدول ۶- میانگین صفات در سطوح مختلف ایزوکسابین در مقابل جیبرلین.

| سطوح ایزوکسابین (نانومولار) | طول هیپوکتیل (میلی‌متر) | طول ریشه (میلی‌متر) | ضخامت مریستم انتهایی (میکرن) |
|---|---|---|---|
| ۰ | ۱/۶۳ a | ۷/۱۷ a | ۱۲۰ d |
| ۰/۷۶ | ۱/۶۴ a | ۶/۱۳ b | ۱۲۵ d |
| ۱/۵ | ۱/۵۰ b | ۳/۸۷ c | ۱۴۷ c |
| ۳ | ۱/۳۹ b | ۱/۵۵ d | ۲۰۶ b |
| ۶ | ۱/۱۵ c | ۰/۸۴ e | ۲۶۵ a |

جدول ۷- میانگین صفات در سطوح مختلف جیبرلین در مقابل اورایزالین.

| سطوح جیبرلین (میلی‌مولار) | طول هیپوکتیل (میلی‌متر) | طول ریشه (میلی‌متر) | ضخامت مریستم انتهایی (میکرن) |
|---|---|---|---|
| ۰ | ۱/۱۲ c | ۲/۶۲ a | ۲۸۳ a |
| ۱ | ۱/۲۴ b | ۲/۵۵ a | ۱۲۸۵ a |
| ۲ | ۱/۳۲ b | ۲/۴۰ a | ۲۶۷ a |
| ۳ | ۱/۴۱ a | ۲/۵۳ a | ۲۶۷ a |

جدول ۸- میانگین صفات در سطوح مختلف اورایزالین در مقابل جیبرلین.

| سطوح اورایزالین (میکرومولار) | طول هیپوکتیل (میلی‌متر) | طول ریشه (میلی‌متر) | ضخامت مریستم انتهایی (میکرن) |
|---|---|---|---|
| ۰ | ۱/۶۳ A | ۷/۱۷ a | ۱۲۰ e |
| ۰/۱۹۵ | ۱/۳۵ b | ۲/۱۹ b | ۲۱۷ d |
| ۰/۳۹ | ۱/۲۳ c | ۱/۲۸ c | ۳۱۰ c |
| ۰/۷۸ | ۱/۱۵ c | ۱/۱۴ dc | ۳۴۲ b |
| ۱/۵۶ | ۱/۰۱ d | ۰/۸۵ d | ۳۹۰ a |


www.SID.ir

Archive of SID



جدول ۹- تجزیه رگرسیون درجه دوم بین متغیرهای سطوح ایزوکسابین و صفات رویشی در گیاهچه آرابیدوپسیس در سطوح مختلف جیبرلین.
میانگین صفات در سطوح مختلف اورایزالین در مقابل جیبرلین.

| سطوح جیبرلین | صفت | MS مدل | ضریب تبیین | Intercept | ضریب X | ضریب X۲ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| صفر میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۱۶** | ۰/۶۰ | ۱/۱۶ | ۰/۲۲ | -۰/۰۵ |
| | طول ریشه | ۴۳/۹** | ۰/۹۰ | ۸/۷۷ | -۱/۵۳ | -۰/۳۰ |
| | ضخامت مریستم | ۱۹۳۱۲** | ۰/۸۳ | ۱۴۴ | -۲۵ | ۹/۹ |
| یک میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۱۷* | ۰/۵۱ | ۱/۵۴ | ۰/۱۱ | -۰/۰۴ |
| | طول ریشه | ۴۸** | ۰/۹۵ | ۱۰/۳۶ | -۲/۸ | ۰/۱۷ |
| | ضخامت مریستم | ۲۲۲۲۰** | ۰/۸۹ | ۱۴۸ | -۳۵/۷ | ۱۱/۹ |
| دو میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۲۸** | ۰/۴۷ | ۱/۷۵ | ۰/۰۳ | -۰/۰۳ |
| | طول ریشه | ۴۰/۸** | ۰/۹۳ | ۸/۴۲ | -۱/۱۹ | -۰/۰۸ |
| | ضخامت مریستم | ۲۳۹۱۴** | ۰/۹۱ | ۱۱۷/۵ | -۱۵/۸ | ۹/۱ |
| سه میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۴۳** | ۰/۸۸ | ۱/۹۴ | -۰/۰۶ | -۰/۰۲ |
| | طول ریشه | ۴۴/۶** | ۰/۹۲ | ۹/۹۷ | -۲/۴۲ | ۰/۱۱ |
| | ضخامت مریستم | ۲۶۷۳۹** | ۰/۹۴ | ۱۲۳ | -۲۱/۹۸ | ۱۰/۴ |

Intercept، ضریب X و ضریب $X^2$ به ترتیب. $\beta_1$، $\alpha$ و $\beta_2$ در مدل $y=\alpha+\beta_1 X+\beta_2 X^2$ هستند

جدول ۱۰- تجزیه رگرسیون درجه دوم بین متغیرهای سطوح اورایزالین و صفات رویشی در گیاهچه آرابیدوپسیس در سطوح مختلف جیبرلین.

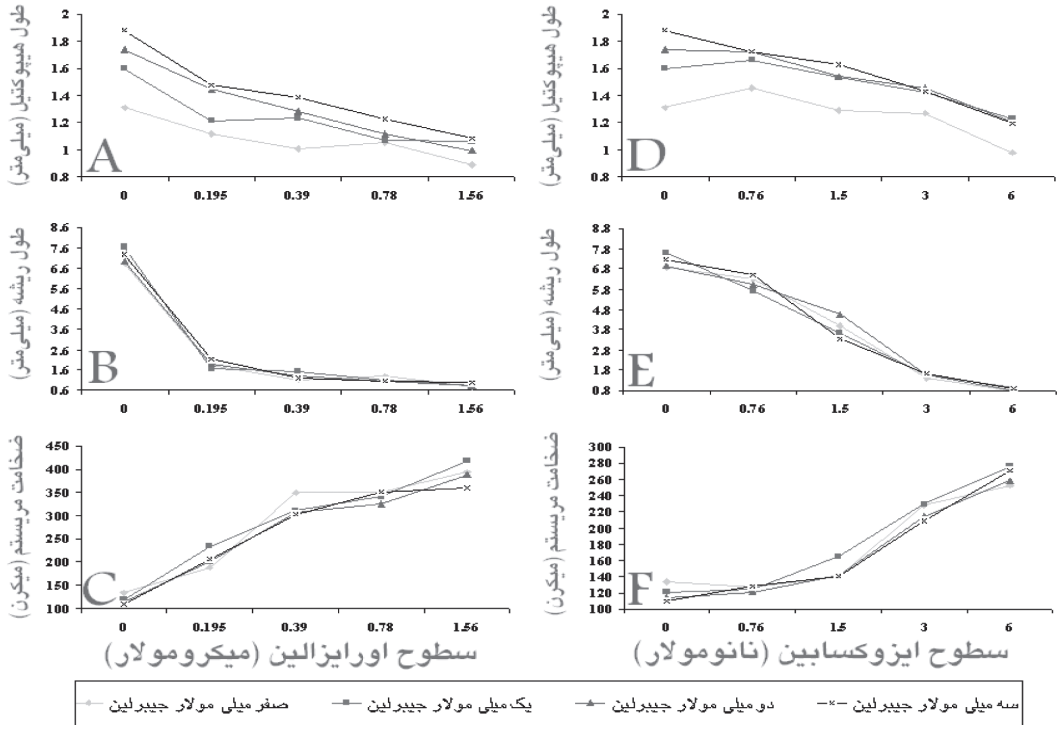
| سطوح جیبرلین | صفت | MS مدل | ضریب تبیین | Intercept | ضریب X | ضریب X۲ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| صفر میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۱۲۸* | ۰/۴۵ | ۱/۳۹ | -۰/۰۸ | -۰/۰۱ |
| | طول ریشه | ۳۷** | ۰/۹۲ | ۱۱/۱۱ | -۵/۱ | ۰/۶۲ |
| | ضخامت مریستم | ۷۳۰۹۰** | ۰/۸۹ | -۱۲/۰۳ | ۱۴۶ | -۱۳ |
| یک میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۲۶** | ۰/۷۴ | ۱/۸۹ | -۰/۳۷ | ۰/۰۴ |
| | طول ریشه | ۴۳** | ۰/۸۷ | ۱۲/۳۰ | -۶/۱۵ | ۰/۷۹ |
| | ضخامت مریستم | ۶۷۱۹۹** | ۰/۸۲ | ۴۲/۰۸ | ۱۰۲/۹ | -۶/۲۳ |
| دو میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۵۱** | ۰/۸۰ | ۲/۰۳ | -۰/۳۳ | ۰/۰۲ |
| | طول ریشه | ۳۶/۴** | ۰/۹۱ | ۱۱/۳۳۲ | -۵/۵۹ | ۰/۷۱ |
| | ضخامت مریستم | ۴۹۴۹۶** | ۰/۸۹ | -۴/۹۳ | ۱۲۸/۱ | -۱۰/۱۸ |
| سه میلی مولار | طول هیپوکوتیل | ۰/۵۴** | ۰/۸۹ | ۲/۲ | -۰/۳۸ | ۰/۰۳ |
| | طول ریشه | ۴۰/۵** | ۰/۹۳ | ۱۲/۰۶ | -۶/۰۳ | ۰/۷۸ |
| | ضخامت مریستم | ۶۸۲۰۲** | ۰/۹۴ | -۴۰/۴۲ | ۱۶۱/۵ | -۱۶/۱ |

Intercept، ضریب X و ضریب $X^2$ به ترتیب. $\beta_1$، $\alpha$ و $\beta_2$ در مدل $y=\alpha+\beta_1 X+\beta_2 X^2$ هستند

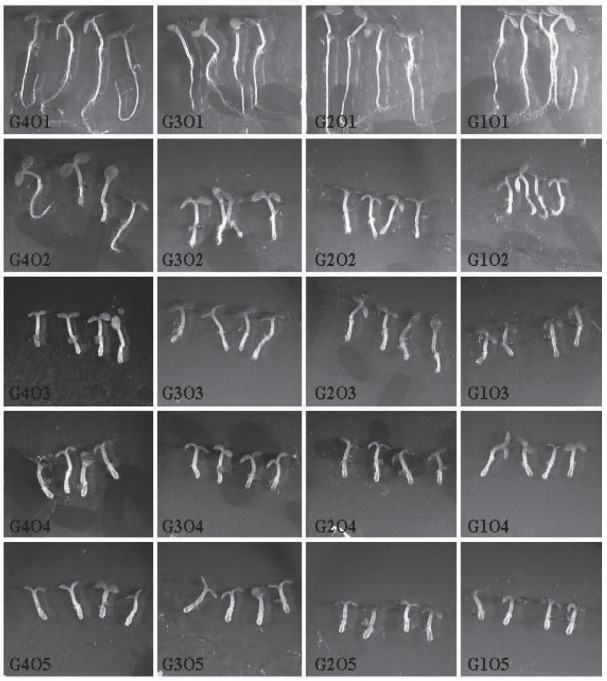

www.SID.ir

Archive of SID

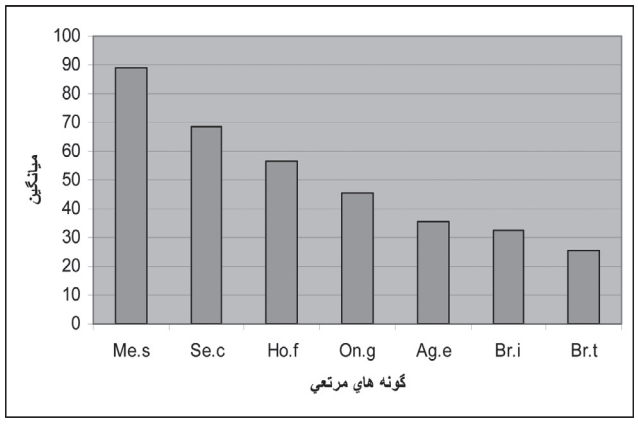





شکل ۱- اثرات متقابل سطوح مختلف ایزوکسابین و اورایزالین با جیبرلین در رشد گیاهچه آرابیدوپسیس.
اثر متقابل اورایزالین و جیبرلین بر A- طول هیپوکتیل B - طول ریشه C- ضخامت مریستم انتهایی ریشه
اثر متقابل ایزوکسابین و جیبرلین بر D- طول هیپوکتیل E- طول ریشه F - ضخامت مریستم انتهایی ریشه




شکل ۲- نمونه‌های اندازه‌گیری شده از یک تکرار از آزمایش اثر متقابل جیبرلین و اورایزالین بر رشد آرابیدوپسیس. $G_1$ تا $G_4$ به ترتیب سطوح صفر، ۱، ۲، و ۳ میلی‌مولار جیبرلین. $O_1$ تا $O_5$ به ترتیب سطوح صفر، ۰/۱۹۵، ۰/۳۹، ۰/۷۸، و ۱/۵۶ میکرومولار اورایزالین است.




شکل ۳- نمونه‌های اندازه‌گیری شده از یک تکرار از آزمایش اثر متقابل جیبرلین و ایزوکسابین بر رشد آرابیدوپسیس. $G_1$ تا $G_4$ به ترتیب سطوح صفر، ۱، ۲، و ۳ میلی‌مولار جیبرلین و $I_1$ تا $I_5$ به ترتیب سطوح صفر، ۱۹۵، ۰/۷۶، ۱/۵، ۳ و ۶ نانومولار ایزوکسابین است.


www.SID.ir