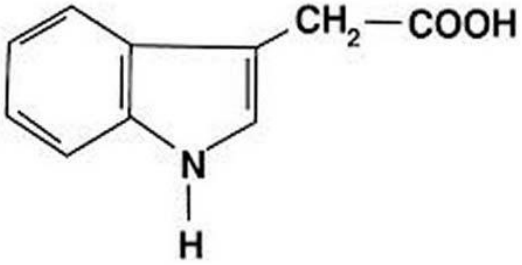
الاوكسينات Auxins

التركيب الكيميائي العام للأوكسين Auxin general structure:



indole-3-acetic acid
(IAA)

كلمة اوكسين مشتقة من الكلمة اليونانية Auxein وتعني ينمو او الى النمو To grow ، تعد الاوكسينات اول الهرمونات المكتشفة وقد سجلت الجمعية الامريكية للفسيولوجيين عام 1954 مصطلح اوكسين على المركبات التي تتصف بمقدرتها على تحفيز الاستطالة في خلايا الساق.

في عام 1935 تمكن العالم Kogl من فصل واستخلاص مركب عضوي هو الاوكسين (IAA) من ادرار الانسان كما استخلص الباحث نفسه عام 1946 الاوكسين (IAA) من حبوب الذرة الصفراء والشعير المنبتة ومن اوراق السبانغ وبعض انواع الخميرة ، كذلك تمكن Thiman عام 1935 من استخلاص الاوكسين (IAA) من الفطر Rhizopus suinus كما اظهرت نتائج Thiman ان النباتات تحتوي على نوعين من الاوكسينات وهي الاوكسينات الحرة Free Auxins وهي القابلة للحركة والانتشار بسرعة خارج النسيج النباتي (كما هو الحال في الاوكسين الذي يتحرك وينتشر من القمة النامية للبادرة قطبيا نحو الاسفل Polar Transport) ، اما النوع الثاني فهي الاوكسينات المرتبطة Bound Axins وهي التي تتحرر من النسيج النباتي عند تعرضها لعملية التحلل المائي او الانزيمي.

توجد الاوكسينات الطبيعية وتنتج في جميع النباتات الراقية وتعد القمم المرستيمية مصدرا رئيسيا لبناء وانتاج الاوكسين كما تعد اجنة البذور مواقع اساسية يتم فيها بناء وانتاج الاوكسين وكذلك تعد البراعم الطرفية مصدرا غنيا لأنتاج الاوكسين اما بالنسبة للأوراق الحديثة فيتم انتاجه بنسبة اقل فالأوكسن يتراكم في الاوراق الحديثة عند قمة او نهاية طرف الاوراق وعند نمو وتطور الورقة فأنه يتراكم في حافات الورقة ثم يبدأ تدريجيا بالانتقال والتراكم اسفل الورقة (قاعدة الورقة) بعدها يتراكم في مركز نصل الورقة ثم يعود ويتراكم في قاعدة الورقة عند تطورها نحو النضج ، تعد القمم المرستيمية للجذر (Root apical meristems) من المواقع المهمة والاساسية في بناء وانتاج الاوكسين (IAA) خاصة عندما تكون الجذور في حالة الاستطالة والنمو كما وتحتوي الثمار والبذور الحية النامية على مستوى مرتفع من الاوكسين لكن مازال غير واضحا فيما اذا كان هذا الاوكسين يتم بناءه فيها حديثا او انه يتم انتقاله من انسجة النبات الاخرى خلال مرحلة النمو والتطور.

طبيعة الاوكسينات Nature of Auxins:

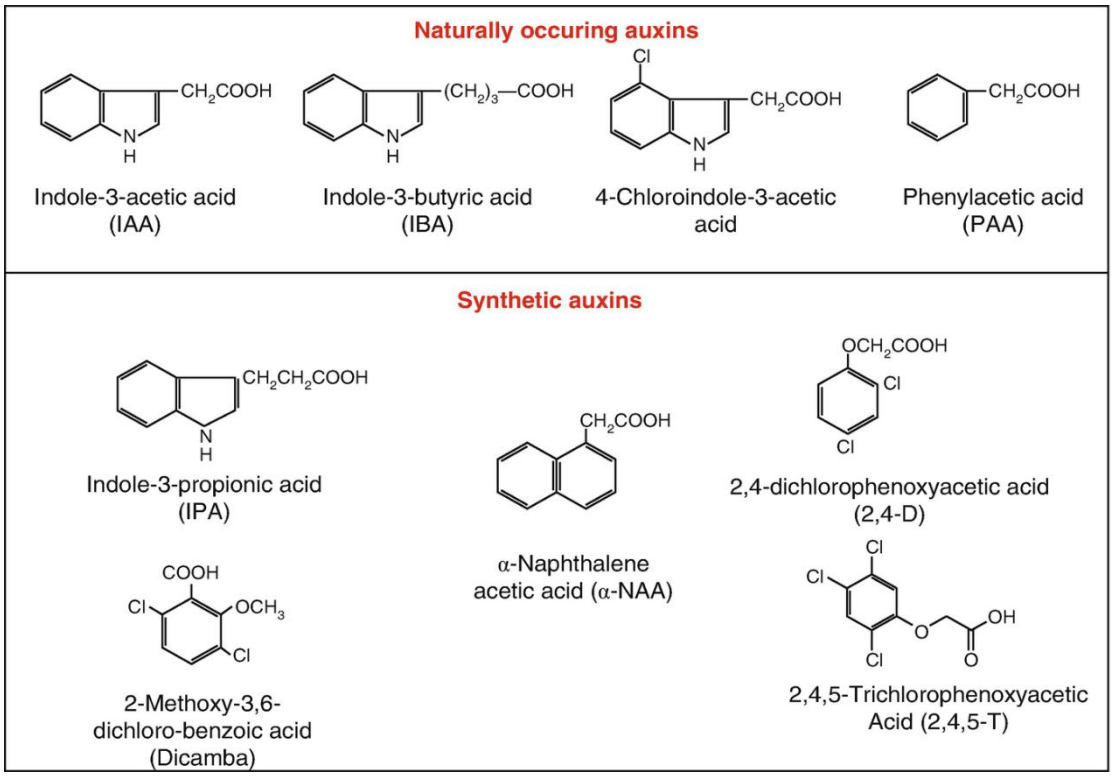
الاوكسين هو حامض اندولي ذو نواة حلقية غير مشبعة وهو مصطلح عام يطلق على مجموعة من المركبات التي تتميز بقابليتها على تحفيز استطالة الخلايا ونمو الجذور وتثبيط نمو البراعم الجانبية Lateral buds وغالبا مايكون التثبيط للبراعم الابطية Axillary buds واحيانا يثبط البراعم العرضية Adventitious buds وهو حامض عضوي ضعيف.

يعد اندول حامض الخليك Indole - 3 - acetic acid (IAA) الذي تم اكتشافه في ثلاثينيات القرن الماضي الاوكسين الرئيسي الموجود في معظم النباتات ويتميز بأن تركيبه الكيميائي بسيط ، سهولة تحضيره مختبريا وذو فعالية عالية ، بعد ذلك تم اكتشاف عدد من المركبات الطبيعية التي لها تأثير مشابه للأوكسن مثل اندول اسيتلديهايد Indole acetaldehyde (IAAID) ، Phenyl acetic acid (PAA) ، Indole - 3 - butyric acid (IBA) ، 4 - Chloro - 3 - acetic acid (4-Cl-IAA) الا ان هذه المركبات الطبيعية ذات فعالية ضعيفة قياسا بالاوكسين (IAA).

هنالك العديد من المركبات التي تم تصنيعها مختبريا من قبل شركات المواد الكيمياوية المتخصصة والتي اطلق عليها بالاوكسينات الصناعية Synthetic Auxins والتي لها فعالية وتأثير مشابه للأوكسين الطبيعي الذي ينتج في النبات علما ان الاوكسينات الصناعية التي لها وظائف وتأثير مشابه للأوكسين (IAA) يجب ان تتوافر فيه الصفات الاتية :

1- ان يكون فيها نواة حلقية مشبعة.
2- ان يكون هنالك على الاقل رابطة مزدوجة على الحلقة الاندولية.
3- يجب ان ينتهي طرف الحلقة بمجموعة الكاربوكسيل (COOH -) او تحمل مجموعة يمكن ان تتحول الى مجموعة الكاربوكسيل.

التركيب الكيميائي لبعض الاوكسينات الطبيعية والصناعية:



الاوكسينات المرتبطة Conjugated Auxins:

ان الاوكسينات المرتبطة والتي تكون غير فعالة توجد على صورتين:
المجموعة الاولى: المركبات ذات الوزن الجزيئي المنخفض مثل استرات الاوكسين كلايكوسيل Auxin glycocyl esters مع Glucose و Methyl group ومن الامثلة الاخرى Myo - inositol وكذلك Amide conjugate مثل IAA - N - Aspartate ان وظيفة هذه المواد المقترنة بالاوكسين IAA تعد مصب (Sink) لخزن الاوكسين اذ يخزن خلال نضج البذور ويستعمل خلال الانبات كما وتعد مركبات وسطية لعمليات تحلل وتحطم الاوكسين (IAA Hydrolysis and Degradation).
المجموعة الثانية: الاوكسينات المرتبطة ذات الوزن الجزيئي المرتفع High Molecular Weight Conjugate Auxins مثل IAA - glucan الذي يتكون من (7-50) وحدة Glucose لكل وحدة IAA وظيفة هذه المركبات التخزين العكسي للأوكسين (Reversible storage of IAA) اذ يتراكم الاوكسين الزائد في الانسجة النباتية والذي يمنح الحماية ضد التسمم بالاوكسين.
وبذلك فأن الاوكسينات المرتبطة عمل على:
1- كخزين للاوكسين خلال نضج البذور واستعماله خلال الانبات.
2- تعد ناقل او حامل Carrier اثناء حركة وانتقال الاوكسين من البذور الى الافرع.
3- وقاية الاوكسين (IAA) من الاكسدة والتحلل او الهدم.

انتقال الاوكسينات Auxins Transport (IAA):

1- ان الاوكسين يتم بناءه في القمم المرستيمية للأفرع والقمم المرستيمية للجذور والاوراق الفتية.
2- ان الاوكسين هو الهرمون النباتي الوحيد الذي اظهر بوضوح الانتقال القطبي (Polar) من القمة (Apical) الى القاعدة (Basal) ويسمى هذا الانتقال بـ (Basipitally) ، بعض الانتقال للأوكسين يحصل في نسيج اللحاء من خلال حركة وانتقال نواتج عملية التمثيل الضوئي (Sucrose) وهو انتقال سالب لايحتاج الى صرف طاقة، كما ان الانتقال القطبي للأوكسينات (الطبيعية والصناعية) نحو القاعد (Basipitally) لاينطبق على جميع النباتات اذ وجد في نبات الزينة الكوليوس Coleus ان الاوكسين ينتقل بأتجاهين الاول نحو القاعدة (Basipitally) والثاني نحو القمة (Acropitally) وبنسبة 1:3 بالتتابع ، ان حركة الاوكسين في النبات بطيئة جدا فسرعة الانتقال القطبي للأوكسين تتراوح بين 2-20 سم ساعة$^{-1}$ وهي اسرع من معدل الانتشار لكنها ابطأ من معدل الانتقال عبر اللحاء.
3- ان الانتقال القطبي للأوكسين هو خاص بالاوكسين الفعال اما الاوكسينات غير الفعالة كالاوكسينات المرتبطة او المقترنة (Conjugated auxins) فأنتقالها ضعيف ويتم الانتقال القطبي للأوكسين من خلال الحوامل البروتينية (Protein carriers) في الغشاء البلازمي (Plasma membrane).
4- الاوكسين المنتج في الاوراق ينتقل بواسطة اللحاء الى اجزاء النبات الاخرى وتكون حركته وانتقاله غير قطبية (Nonpolar) ويمكن ان ينتقل من الاوراق الى اعلى واسفل النبات بسرعة اكثر بكثير من تلك التي يتم فيها الانتقال القطبي للأوكسين ويكون الانتقال حسب مستوى ميل التركيز.

5- الانتقال داخل الجذور لايتم في مسار او اتجاه واحد بل في اتجاهين متضادين ويطلق عليه بالازدواجية الانتقالية (Di directional transport) ويتم من خلال نسيج البشرة والقشرة ويكون الانتقال نحو القمة بكفاءة عالية بينما الانتقال نحو قاعد الجذر يكون محدودا جدا (2-8 ملم ساعة$^{-1}$) ويعزى ذلك الى ان الاوكسين (IAA) يتم بناءه وانتاجه في قلنسوة الجذر علما ان الكمية العظمى من هذا الاوكسين مصدره القمة الطرفية للأفرع ويكون الانتقال حسب مستوى ميل التركيز.

مثبطات الاوكسينات Auxins Inhibitors:

هناك عدد من المركبات التي تثبط وتوقف حركة وانتقال الاوكسين ومن هذه المركبات التي تتكون وتنتج طبيعيا في النبات منها الكورستين (Querecetin) او Flavonol ومركب جنستين (Genistien) ، وهناك مثبطات مصنعة غير موجودة في النبات اهمها:

1- 1-N-naphthylphathamic acid (NPA).
2- 1-naphthoxy acetic acid (NOA).
3- Cyclopropyl propane dione (CPD).
4- 2,3,5-triiodobenzoic acid (TIBA).

وتعد المركبات NPA و CPD و TIBA مثبطات تثبط حركة وانتقال الاوكسين الى جهة التأثير الفعال.

مركب الـ TIBA من المثبطات التي لها نشاط وفعالية ضعيفة فهي تثبط جزء من حركة وانتقال الاوكسين.

المركبان NPA و CPD من المثبطات التي لها نشاط وفعالية عالية فهي تتداخل مع حركة وانتقال الاوكسين اذ لوحظ في بعض الانسجة النباتية ان المثبط NPA المرتبط بالبروتينات NPA - binding proteins يبدي او يظهر انتقال موقعي متماسك ومتين مع البروتينات الحاملة لحركة الاوكسينات.

ومن الجدير بالذكر ان المركبات المثبطة لحركة وانتقال الاوكسين سواء في مواقع بنائها وانتاجها او مواقع تأثيرها الفعال تتداخل مع بروتينات الغشاء البلازمي من الجهة الحاملة للأوكسين مما ينتج عنه اعاقة او تثبيط لوظائف الاوكسين ، علما ان البروتين يعد الحامل او الناقل للأوكسن وينظم عملية الحركة والانتقال له.

الية عمل الاوكسينات Auxins Mechanism of Action:

تؤثر الاوكسينات في عمليات فسلجية عديدة تصاحب نمو النبات وتطوره فهي تسهم مع منظمات النمو الاخرى في انقسام الخلايا واستطالتها ، السيادة القمية ، تساقط الاوراق والثمار والازهار وبسبب هذه التأثيرات المتعددة اصبح من الصعب تحديد كيفية عمل الاوكسينات بشكل دقيق ولكن هنالك فرضيات حول ميكانيكية التأثير فمثلا ان تأثير الاوكسينات في توسع واستطالة الخلايا (Cell elongation and enlargement) يعود الى تأثيرها في الانزيمات المحللة لبعض مكونات الجدار الخلوي مما يزيد من مرونته (Elasticity) وليونته (Plasticity) (الليونة غير قابلة للرجوع الى الشكل الاصلي بينما المرونة قابلة للرجوع الى الشكل الاصلي) وللتمييز بين

الاثنين وجد ان الاوكسين يحفز الاستطالة والتوسع من خلال تأثيره في ليونة الجدار الخلوي الذي يتكون من مواد بكتينية وسليلوزية حيث يعمل الاوكسين على ازالة ايونات الكالسيوم التي ترتبط بمجاميع الكاربوكسيل (مجموعة الكاربوكسيل هي المسؤولة عن تحديد النمو) مما ينتج عنه تحلل مكونات الجدار الخلوي وزيادة ليونته ان حدوث التمدد غير العكسي (الليونة) ينتج عنه انخفاض الضغط الازموزي داخل الخلية الامر الذي يؤدي الى زيادة قوة الامتصاص الازموزية فيدخل الماء الى الخلية مسببا زيادة في حجمها حتى يحدث التوازن بين الضغط الازموزي والضغط الجداري.

كما لوحظ ان استطالة الخلية بفعل الاوكسين ناتجة عن تأثير استبعاد الكالسيوم والمغنسيوم من المواد البكتينية المكونة لجدار الخلية مما يجعل سلسلة البكتين مستقيمة مكونة من حامض البكتيك وهذا يزيد من مرونة الجدار الخلوي ويعتقد بأن ذلك يعود الى دور الاوكسين في تثبيط عمل انزيم Pectin methylesterase (PME) مما يحفز مرونة ونفاذية الجدار الخلوي.

فضلا عن ذلك لوحظ ان المعاملة بالاوكسين يرافقها تكون انواع من الحامض النووي RNA اللازمة لبناء الانزيمات والبروتينات المؤثرة في النمو والدليل على ذلك عند معاملة النبات بأحد المثبطات الحيوية لبناء الـ RNA مثل Actinomycin - D وجد انها تثبط النمو كما نها تمنع عمل الاوكسين.

التاثيرات الفسيولوجية للاوكسينات Physiological Effects of Auxins:

1- الاستطالة والتوسع الخلوي Cellular Elongation and Enlargement:

الاوكسين يحفز استطالة وتوسع الخلايا ونمو الساق والافرع (النمو الخضري) والجذور العرضية ... وغيرها وبعبارة اخرى فالاوكسينات لها دور مهم واساسي في مرحلة استطالة الخلايا وتكوين اعضاء النبات المختلفة وبخاصة التراكيز المنخفضة اذ ان التراكيز العالية قد تسلك سلوكا مثبطا للاستطالة خلال مراحل النمو والتطور الطبيعي للنبات، فقد وجد ان التركيز المحدد من الاوكسين والمؤثر من نشاط النمو الخضري لاي نبات يكون غير فعال في تحفيز وتنشيط نمو المجموع الجذري.

2- الانقسام الخلوي Cell Division:

الاوكسين يحفز الانقسام الخلوي للاوكسين، وكذلك وجوده مع السايتوكاينين في الزراعة النسيجية Tissue Culture، ان الاوكسين يحفز انقسام الخلايا من خلال تحفيزه لنشاط وفعالية خلايا الكامبيوم الوعائي، اذ ان حركة وانتقال الاوكسين من منواقع بناءه الحيوي وانتاجه في القمم المرستيمية النامية الى الاسفل يحفز خلايا الكامبيوم الوعائي على الانقسام وتمايز نسيج الخشب واللحاء الى نسيج خشب ثانوي من الجهة الداخلية ونسيج اللحاء الثانوي الى الخارج مما ينتج عنه زيادة سمك الساق وحصول النمو العرضي والجذور وبخاصة العرضية منها، كما ان الدراسات الخاصة بالزراعة النسيجية اظهرت ضرورة توافر او وجود الاوكسين بتركيز معين مع السايتوكاينين لحصول الانقسام وتكوين نسيج الكالس Callus اذ ان الاوكسين يؤدي الى حصول التخصص او التمايز Differentiation لخلايا الكالس.

3- السيادة القمية والبراعم الجانبية Apical Dominance and Lateral Buds:

ان بناء الاوكسين في القمم المرستيمية وانتقاله الى الاسفل يؤدي الى تثبيط نمو البراعم الجانبية وان ازالة او قرط هذه القمم المرستيمية (مصدر انتاج الاوكسين) يعمل على تحفيز وتنشيط البراعم الجانبية على النمو وذلك لمنع او ايقاف وصول الاوكسين اليها، علما ان هذا التاثير للاوكسين له تطبيقات زراعية وبستنية مهمة اذ يمكن التحكم بعملية التقليم لأنتاج او تكوين التفرعات الجانبية لبناء الهيكل الملائم لأشجار الفاكهة ونباتات الزينة وان السيادة القمية تكمن اهميتها وفعاليتها في المظاهر المورفولوجية الاتية:

A- التحكم في نمو الافرع الجانبية Lateral Shoots اما بتقصيرها او استطالتها او كلاهما معا في نفس النبات.
B- التحكم بالزاوية التي تتكون منها الافرع الجانبية على الساق الرئيس لنفس النبات.
C- السيادة القمية تعمل على منع او ايقاف التفرعات الجانبية لنفس النبات.

4- تحفيز تجذير العقل Cuttings Root Initiation:

الاوكسين يحفز نشوء وتكوين الجذور على العقل الساقية Cuttings Stem وكذلك نمو وتطور الجذور الفرعية او تفرعات الجذور فضلا عن تحفيز عملية التمايز للجذور في الزراعة النسيجية، ان الجذور الثانوية للجذر الرئيسي الحقيقي والجذور العرضية حول قواعد العقل الساقية تخرج او تنشأ من طبقة الدائرة المحيطية Pericycle فعند حصول هذه الطبقة على تركيز مناسب من الاوكسين فهذا يؤدي الى سرعة نشوء وتكوين الجذور وزيادة عددها والتي تتحول بذلك الى الجذور العرضية اذ تستعمل الاوكسينات الصناعية في عمليات الاكثار في عدد من نباتات الفاكهة والزينة والغابات ... وغيرها بهدف تحفيز عملية التجذير على العقل الساقية والورقية والجذور اذ تستعمل على نطاق تجاري في المشاتل الحكومية والاهلية.

5- استجابات الانتحاء Tropistic Responses:

يعد الاوكسين وسيطا لأستجابات الانتحاء او الانحناء Tropistic او Bending الضوئي والجاذبية للافرع والجذور، ان دور الاوكسين في الانحناء الضوئي يعود الى الاختلاف في معدل النمو الجانبي (الافرع) للنبات المضاء وغير المضاء نتيجة التوزيع غير المتماثل للأوكسين حيث يتراكم في الجانب غير المضاء مستوى من الاوكسين اعلى من المستوى او التركيز الموجود في الجانب المضاء وبناءا على ذلك فأن النمو في الجانب المظلم (المظلل) يكون اسرع منه في الجانب المضاء مما ينتج عن ذلك انحناء العضو النباتي (الافرع) الى جهة مصدر الاضاءة.

6- الازهار Flowering:

الاوكسين يحفز عملية التزهير ونمو وتطور الاجزاء الزهرية ففي حالات قليلة وبتراكيز محددة وجد ان الاوكسين يحفز عملية التزهير ونمو وتطور الاجزاء الزهرية وتفتحها واكتمال نموها كما هو الحال في نباتات الاناناس Pineapple وغيرها علما ان الاوكسين ليس متخصصا في عملية التزهير.

7- عقد ونمو ونضج الثمار Fruit Set, Growth and Ripening:

الاوكسين يحفز العقد ونمو وتطور الثمار في بعض النباتات كما انه يؤخر من نضج وشيخوخة الثمار.

8- تساقط الاوراق والثمار Leaf and Fruit Abscission:

الاوكسين قد يثبط او يحفز (من خلال الاثيلين) تساقط الاوراق والثمار اعتمادا على مرحلة النمو والتطور لهذه الاعضاء النباتية وظاهرة التساقط هي ظاهرة فسيولوجية تحصل بعد تكوين طبقة الانفصال التي تتكون من السليولوز والهيميسليولوز والبكتين فالاوراق حديثة النمو يرتفع فيها مستوى الاوكسين وينخفض كلما تقدمت هذه الاعضاء نحو النضج والشيخوخة اذ يرتفع مستوى الانزيمات كالسليوليز Cellulase والبكتنيز Pectinase التي تحلل مكونات طبقة الانفصال (السليولوز والهيميسليولوز والبكتين) مما يؤدي الى حدوث عملية التساقط وقد يعود سبب منع الاوكسين للتساقط انه يثبط عمل الانزيمات التي تحلل طبقة الانفصال.

ان دور الاوكسينات في تحفيز او تثبيط تساقط الثمار يعتمد على مرحلة النمو والتطور التي تمر بها الثمار، ففي مرحلة النمو والتطور الاولية للثمار تستخدم الاوكسينات الصناعية منها NAA و 2,4-D وغيرها لتحفيز تساقط الثمار لأجراء عملية الخف للثمار والازهار للتغلب على ظاهرة المعاومة او تبادل الحمل ففي هذه المرحلة من نمو الثمار يحفز الاوكسين على تساقط الثمار وقد يكون ذلك ليس بتأثير الاوكسين وانما نتيجة لتحفيزه على انتاج الاثيلين الذي يحفز التساقط او الخف اذ تكون الاوراق والثمار في هذه المرحلة رهيفة وحديثة النمو وان الاوكسين يسبب بعض التلف او الجروح لأنسجة الاوراق والثمار مما ينتج عن ذلك تحرر الاثيلين الذي يسبب التساقط، اما في مرحلة قبل الجني او الحصاد فأن هذه الانسجة تكون ناضجة وطبقة الكيوتكل سميكة ومكوناتها من الشمع Waxes والبكتين مرتفعة مما يمنع من انتاج الاثيلين وعليه فأن الاوكسين يمنع تكوين طبقة الانفصال ويمنع التساقط او يؤخره كذلك فأن الاوكسين يؤخر من نضج وشيخوخة الثمار بالاضافة الى منع تساقطها.

9- تحديد الجنس Sex Determination:

الاوكسين يحفز الازهار الانثوية في النباتات الاحادية المسكن Monoecious اي النباتات التي تحمل الازهار المذكرة والمؤنثة على نفس النبات فقد وجد ان المعاملة بالاوكسين للقرعيات كما في نبات الخيار الذي يتميز بأن عدد الازهار المذكرة يكون غزيرا واعلى من الازهار المؤنثة يؤدي الى حصول زيادة في عدد الازهار المؤنثة وانخفاض الازهار المذكرة على نفس النبات، كما يعمل الاوكسين على سرعة نمو الازهار المؤنثة وتطورها، هذا وقد وجد ان مستوى الاوكسين الطبيعي يكون مرتفعا في اوراق النباتات التي تحمل ازهارا مؤنثة على نبات والمذكرة على نبات اخر اي النباتات ثنائية المسكن Dioecious كما في النخيل.