بررسی نقش قندها و هورمون‌های اکسین و سیتوکینین در تنظیم غالبیت انتهایی استولون‌های سیب‌زمینی

اشکان عباسیان[1*] و علی احمدی[2]

۱) موسسه تحقیقات ثبت و گواهی بذر و نهال، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی(AREEO)، کرج، ایران.

۲) گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکدگان کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران. کرج، ایران.

نویسنده مسئول*: Ashkabbasian@gmail.com

تاریخ دریافت:۱۴۰۴/۰۵/۲۸ **تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۷/۱۵**

چکیده

غالبیت انتهایی فرایندی است که به‌وسیله آن جوانه انتهایی (هوایی یا زیرزمینی)، از رشد و نمو جوانه‌های جانبی بازداری می‌نماید. این پدیده یکی از فرآیندهای کلیدی در رشد استولون‌های سیب‌زمینی است که نقش مهمی در تعیین زمان و الگوی آغاز تشکیل غده دارد و عمدتاً تحت اثر شبکه پیچیده‌ای از پیام‌رسان‌های گیاهی (بخصوص هورمون‌ها و قندها) قرار دارد. در ابتدا، اکسین به‌عنوان تنظیم‌کننده اصلی غالبیت انتهایی درنظر گرفته می‌شد؛ هورمونی که به‌طور غیرمستقیم و از طریق پیام‌رسان‌های ثانویه (سیتوکینین و اسید آبسیزیک)، رشد جوانه‌های جانبی را مهار می‌کند. آزمایش‌های فیزیولوژی پیشرفته نقش اصلی قندها در غالبیت انتهایی را مطرح نمودند. در پاسخ به از دست دادن نوک شاخساره، در گیاهان سازوکارهای پیام‌رسانی دوربردی تکامل می-یابند که سبب رهاسازی جوانه‌های جانبی و ایجاد پتانسیل‌های جدید رشدی برای گیاه می‌گردد. در این آزمایش که در محل گلخانه تحقیقاتی پردیس کشاورزی دانشگاه تهران به‌صورت اسپلیت فاکتوریل با طرح پایه بلوک‌های کامل تصادفی، در چهار تکرار اجرا گردید، به‌منظور بررسی اثر حذف غالبیت انتهایی بر رفتار جوانه‌های جانبی استولون سیب‌زمینی، پس از سرزنی اولین استولون، اثر دستکاری عوامل کربوهیدراتی (غلظت ۱۰۰ قسمت در میلیون ساکارز، غلظت ۱۰۰ قسمت در میلیون گلوکز و برگ‌زدایی) و هورمونی (غلظت ۱۰ قسمت در میلیون اکسین، غلظت ۱۰ قسمت در میلیون سیتوکینین) بر رشد و نمو جوانه‌های جانبی آن، مورد ارزیابی قرار گرفت. با وجودی که در طی سالیان اخیر مطالعه‌های گسترده‌ای بر روی کربوهیدرات‌ها به‌عنوان عامل اولیه تنظیم‌کننده رشد و نمو جوانه‌ها پس از حذف غالبیت انتهایی انجام گردیده است، اما نتایج این تحقیق نشان داد که غلظت آستانه کربوهیدرات (قند) و سطح هورمون‌هایی از قبیل سیتوکینین، اکسین در سیب‌زمینی، نقش بسیار مهمی در فعال‌سازی یا عدم فعال‌سازی جوانه‌های جانبی ایفا می‌نمایند.

واژه‌های کلیدی: سیب‌زمینی، اکسین، سیتوکینین، قندها و غالبیت‌انتهایی.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

مقدمه

برآوردهای سازمان غذا و کشاورزی ملل متحد نشان می‌دهد که تا سال ۲۰۵۰ میلادی جمعیت زمین به حدود ۹.۱ تا ۱۰ میلیارد نفر خواهد رسید (FAO, 2025) و برای تامین نیاز غذایی این جمعیت روزافزون باید میزان تولید محصولات غذایی ۷۰ درصد افزایش یابد. سیب‌زمینی[1] از مهم‌ترین منابع کربوهیدرات به‌ویژه در اروپا، آسیا و آمریکای لاتین می‌باشد که در تامین کالری در سبد غذایی جهان نقش مهمی به‌عهده دارد (نصیری و همکاران، ۱۴۰۱). این محصول پس از برنج و گندم، سومین محصول غذایی دنیا محسوب می‌گردد که سطح زیر کشت و میزان تولید آن در سال ۲۰۲۳ به‌ترتیب ۱۶/۸ میلیون هکتار و ۳۷۶ میلیون تن بوده است (FAO, 2025). در سال زراعی ۱۴۰۳-۱۴۰۲، سطح زیرکشت و میزان تولید سیب-زمینی در ایران به‌ترتیب ۱۴۷۳۴۲ هکتار و ۵۳۱۴۰۵۴ تن با عملکرد متوسط ۳۶۰۶۶ تن در هکتار بوده است (آمارنامه کشاورزی ایران، ۱۴۰۲). به‌دلیل تنوع ژنتیکی بالا و سطح گسترده کشت و تقاضای سیب‌زمینی در سطح جهان، شناخت دقیق سازوکارهای تنظیم‌کننده نمو سیب‌زمینی و تحقیقات و نوآوری در زمینه مدیریت فیزیولوژیک غده‌زایی می‌تواند به-تحقق اهداف بدون گرسنگی و توسعه پایدار سازمان ملل متحد کمک کند (Kolachevskaya, et al. 2016). فن‌آوری-های جدید فرصت‌هایی را برای شناخت بهتر جزئیات فرآیندهایی از قبیل بیوسنتز، پیام‌رسانی و برهم‌کنش هورمون‌های گیاهی فراهم نموده است. استولون‌ها به‌عنوان ساختارهای شاخه‌مانند زیرزمینی، نقش کلیدی در آغاز غده‌زایی ایفا می‌کنند. غالبیت انتهایی موجود در ساقه زیرزمینی (استولون) سیب‌زمینی باعث می‌کردد که نوک‌استولون تشکیل شده از رشد جوانه‌های دیگر استولون در محل همان گره یا گره‌های بالاتر نسبت به غده مادری، جلوگیری نماید (Liu, et al. 2024). کنترل رشد این جوانه‌ها تعیین‌کننده ادامه رشد طولی یا ورود به مرحله غده‌زایی است که هورمون‌های گیاهی و کربوهیدرات‌ها مهم‌ترین نقش را در این فرآیند به‌عهده دارند. اکسین به‌طور سنتی به‌عنوان هورمون غالبیت انتهایی شناخته می‌شوند که با جلوگیری از رشد جوانه‌های جانبی، نظم رشدی گیاه را حفظ می‌کند. اما مقدار اکسین لازم برای جلوگیری از فعال نمودن جوانه‌ها پس از سرزنی بسیار زیاد بود و در عین حال این پیام مهارکننده باید از درون آوند چوبی حرکت می‌نماید، در حالی‌که اکسین درون‌زاد قادر نیست با حرکت روبه‌بالا وارد جوانه‌ها شود. با این وجود اکسین می‌تواند اثر بازدارندگی از پایین به بالا ایجاد کند. این نتایج منجربه نظریه‌های پیام‌رسان ثانویه و کانالیزاسیون اکسین شد؛ به این معنی که اکسین صادرشده از نوک اندام‌های در حال رشد، بر سطح یا انتقال یک پیام دیگر اثر می‌گذارد (Beveridge, et al. 2025). کشف سیتوکینین‌ها سبب پیشرفت سریع در درک شاخه‌زایی گردیده است؛ زیرا سیتوکینین خارجی قادر است حتی در حضور یک نوک ساقه در حال رشد نیز شاخه‌زایی را تحریک کند. لذا دانشمندان فرض نمودند که اکسین باعث

1. *Solanum tuberosum* L.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

افزایش سطح سیتوکینین‌ها شده و سیتوکینین‌ها به‌صورت رو به بالا در ساقه حرکت کرده و وارد جوانه‌ها می‌شوند. در مورد فرضیه پیام‌رسان ثانویه در مسیر پایین‌دستی اکسین، نیز کنترل سیتوکینین‌ها توسط اکسین، به‌خوبی عمل غیرمستقیم اکسین را توضیح می‌دهد. با شناخت استریگولاکتون‌ها این دو فرضیه مورد تاکید بیش‌تری قرار گرفت. اما با توجه به درک ناقص از مکان دقیق انتقال استریگولاکتون‌ها (به‌ویژه اینکه آیا می‌تواند در شیره آوند چوبی یافت شود یا خیر)، نمی‌توان انتقال استریگولاکتون از طریق شیره آوند چوبی را تأیید کرد (Mashiguchi, et al. 2021). با این حال، هم سیتوکینین و هم استریگولاکتون می‌توانند در برخی شرایط به‌عنوان پیام‌رسان ثانویه برای اکسین در نظر گرفته شوند. نقش اکسین در تنظیم سیتوکینین‌ها به‌خوبی ثابت شده است. اما در مورد استریگولاکتون، وضعیت به‌مراتب پیچیده‌تر است. شواهد جدید درباره تعامل اکسین و استریگولاکتون، نشان می‌دهند استریگولاکتون بعد از اکسین عمل می‌کند اما اکسین با سیتوکینین برهم‌کنش داشته و با تحریک تقسیم سلولی به شکستن غالبیت انتهایی کمک می‌کند (Beveridge, et al. 2025). Kolachevskaya و همکاران (۲۰۱۶) پیشنهاد نمودند که سیتوکینین‌ها می‌توانند غده‌زایی را حداقل تا قسمتی، با افزایش حساسیت سلول‌های سیب‌زمینی به اکسین (در سطح دستگاه گیرنده اکسین) افزایش دهند. علاوه بر هورمون‌ها، قندها نیز به‌عنوان سیگنال‌های مولکولی تنظیم‌کننده الگوی رشد مریستم‌ها، در تنظیم رشد و نمو جوانه‌ها نقش کلیدی دارند (Kebrom, 2017; Van den Ende, 2014). توزیع قندها در استولون می‌تواند تعیین کند کدام مریستم فعال بماند و کدام سرکوب شود. گیاهان قادرند با حس کردن وضعیت قند (مثلاً پس از سرزنی)، رشد جوانه را قبل از کاهش طولانی‌مدت اکسین در جوانه‌ها فعال کنند. شواهد جدید نشان می‌دهد که قندها، به‌ویژه ساکارز و متابولیت سیگنال‌دهنده آن ترآلوز-۶-فسفات[2]، نقش مستقیمی در حفظ غالبیت انتهایی استولون‌های سیب‌زمینی دارند. این مولکول که در واقع نشانگر وضعیت ساکارز گیاه می‌باشد، از بعضی جنبه‌ها به‌عنوان یک هورمون گیاهی نیز قابل‌تصور است (Paul, et al. 2018; Fichtner & Lunn, 2021). در استولون، جوانه انتهایی به‌عنوان منبع غالب عمل کرده و با جذب ترجیحی ساکارز، دسترسی قندی جوانه‌های جانبی را محدود و از فعال شدن مریستم‌های جانبی جلوگیری کرده و در نتیجه، غالبیت انتهایی حفظ می‌شود. بنابراین قندها، از طریق تنظیم قدرت منبع جوانه انتهایی و تعامل با مسیرهای هورمونی، نقش کلیدی در حفظ غالبیت انتهایی استولون سیب‌زمینی و کنترل زمان آغاز غده‌زایی ایفا می‌کنند.

مواد و روش‌ها

در این آزمایش در محل گلخانه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران به‌صورت اسپلیت فاکتوریل با طرح پایه بلوک-های کامل تصادفی، در چهار تکرار اجرا گردید، فاکتور اول شامل چهار سطح تغییر منابع کربوهیدرات گیاه{غلظت ۱۰۰

2. Trehalose-6-phosphate (T6P)

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

قسمت در میلیون[3] ساکارز، غلظت ۱۰۰ قسمت در میلیون گلوکز، بدون تغییر منابع کربوهیدرات (شاهد) و حذف ۵۰ درصد برگ‌های بالایی بوته}بود که به‌عنوان کرت اصلی در چهار میز آیروپونیک قرار گرفتند. فاکتور دوم سرزنی و عدم سرزنی نوک اولین استولون بود که برای بررسی اثر غالبیت‌انتهایی، در کرت‌های فرعی مربوطه بر روی بوته‌ها اعمال شد. سومین فاکتور شامل سه سطح هورمون اکسین (غلظت ۱۰ قسمت در میلیون)، سیتوکینین (غلظت ۱۰ قسمت در میلیون) و بدون هورمون (شاهد) بود که به‌صورت فاکتوریل در کرت‌های فرعی مربوطه توزیع گردید. در مجموع تعداد ۱۹۲ بوته به-فاصله ۲۲/۵ سانتی‌متر روی میزهای آیروپونیک وجود داشت که با توجه‌به ۲۴ تیمار مورد نظر، تعداد هشت بوته برای هر تیمار (دو بوته در هر واحد آزمایشی) در نظر گرفته شد.

چهار میز کاشت فلزی به‌طول ۲/۵ متر و عرض و ارتفاع یک متر ساخته شد. سطح بالایی آن‌ها با فوم تیره رنگ، به‌نحوی پوشانده شد که هیچ درزی در اطراف آن وجود نداشته باشد. دیواره میزها نیز با استفاده از پلاستیک ماوراء بنفش[4] به نحوی پوشانده شد که ضمن ایجاد یک شیب ملایم در قسمت کف میز برای تخلیه زه‌آب به مخزن‌های جمع‌آوری کننده، فضایی برای خروج محلول‌های غذایی مه‌پاشی شده از فضای درون میزها (بستر اندام‌های زیرزمینی) وجود نداشته باشد. در زیر میزها مخزن‌های جمع‌آوری کننده‌ای با حجم حدود ۷۰ لیتر نصب گردید. به‌منظور مه‌پاشی مواد غذایی در سیستم آیروپونیک از لوله‌های فشار قوی (با مقاومت حدود ۱۵۰بار) که پایه‌های نازل مه‌پاش بر روی آن‌ها پرس شده بود، استفاده گردید. در هر میز تعداد پنج نازل سرامیکی با فاصله ۵۰ سانتی‌متری به نحوی نصب گردید که ریشه تمامی گیاهچه‌ها به-صورت یکنواخت در معرض مه‌پاشی محلول غذایی قرار گیرند. یک پمپ کارواشی با توان ۱۱۰ بار، دارای پیچ تنظیم فشار و فشارسنج، کار تغذیه سیستم هیدروپونیک را از مخزن اصلی ۵۰۰ لیتری (محلول غذایی) و مخازن جانبی ۲۰ لیتری (برای تغذیه ساکارز و گلوکز) به‌عهده داشت. برای برنامه‌ریزی زمان تغذیه پمپ نیز یک جعبه برق مجهز به تایمر و کنداکتور در نظر گرفته شد. به‌منظور بازگرداندن مازاد محلول‌های غذایی و قندها، از یک پمپ زه‌کش با توان سه بار (اتمسفر) استفاده گردید. با اتصال یک شیلنگ قطور به انتهای پمپ زه‌کش، محلول‌ها از درون مخازن جمع‌آوری‌کننده به مخزن اصلی بر-گردانیده می‌شدند. قبل از ورود شیلنگ به مخزن اصلی یک فیلتر پلاستیکی قرار داده شد تا مانع از ورود ناخالصی‌ها و مواد جامد بازگشتی از میز کشت به مخزن اصلی گردد. با توجه به اهمیت کیفیت آب مورد استفاده در سیستم آیروپونیک، یک دستگاه تصفیه آب شش مرحله‌ای در مسیر مخزن اصلی نصب شد.

محلول غذایی سیستم آیروپونیک حاوی ۰/۴ میلی‌اکیوالان در لیتر نیترات پتاسیم، ۳/۱ میلی‌اکیوالان در لیتر نیترات کلسیم، ۴/۴ میلی‌اکیوالان در لیتر نیترات آمونیم، ۴/۴ میلی‌اکیوالان در لیتر مونوپتاسیم فسفات و ۱/۶ میلی‌اکیوالان در

3. PPM
4 . UV

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

لیتر سولفات منیزیم بود. برای تامین عناصر ریزمغذی نیز از ترکیب استاندارد الیگواوزورون استفاده شد (جدول۱). pH محلول غذایی حدود ۶/۵ و هدایت الکتریکی آن نیز حداکثر ۲ میلی‌زیمنس بر سانتی‌متر تنظیم شد. به‌منظور ایجاد تعادل بهینه عناصر غذایی مورد مصرف و تصحیح pH، هر چهار هفته یک بار محلول غذایی مخزن اصلی تعویض گردید (Farran & Mingo-Castel, 2006).

پس از جوانه‌دار نمودن، غده‌های سیب‌زمینی (رقم سانته) در گلدان‌هایی با بستر ماسه و پرلیت کشت شدند. قبل از ورود به مرحله استولون‌زایی گیاهچه‌ها برای انتقال به سیستم آیروپونیک برداشت شد. برای این منظور در ابتدا گیاهچه‌های چسبیده به غده‌های مادری (گیاهچه‌های با ارتفاع حدود ۲۵-۲۰ سانتی‌متر) با دقت، به طریقی که حداقل آسیب به گیاهچه‌ها وارد شود، از غده‌ها جدا شدند. سپس آن‌ها با دقت شسته شده و در معرض جریان آب قرار داده شدند تا ریشه‌ها و اندام زیر زمینی کاملاً تمیز گردد. به منظور زدودن آلودگی‌های قارچی و باکتریایی، به‌مدت حدود ۱۵ دقیقه ریشه گیاهچه‌ها در محلول مسی بوردوفیکس با غلظت ۵ در هزار (دارای ویژگی‌های قارچ‌کشی و باکتری‌کشی) غوطه‌ور گردیدند. سپس گیاهچه‌ها با احتیاط کامل در درون حفره‌های ایجاد شده بر روی فوم قرار داده شدند. به‌منظور اطمینان از استقرار مناسب گیاهچه‌ها بر روی میز آیروپونیک، از تورهایی که در چندین لایه به‌صورت موازی در بالای میزها قرار داده شده بود، استفاده گردید. سه هفته پس از تثبیت گیاهچه‌ها در محیط آیروپونیک به منظور افزایش پتانسیل تولید استولون، با حذف نمودن برگ‌های پایینی، گیاهچه به‌آرامی به‌درون بستر آیروپونیک فرو برده شد تا طول بیش‌تری از ساقه در محیط تاریک زیر بستر استقرار گیاهچه قرار گیرد. به‌منظور استقرار بهینه گیاهچه‌ها، تا ۲۴ ساعت پس از نشاکاری، محلول غذایی در هر ۲۰ دقیقه، به مدت ۱۰ ثانیه مه پاشی گردید و پس از اطمینان از استقرار کامل گیاهچه‌ها، دور تغذیه به پنج ثانیه به ازاء هر ۲۰ دقیقه تغییر یافت (Farran & Mingo-Castel, 2006).

با استفاده از سیستم گرمایشی و سرمایشی گلخانه ایروپونیک، درجه‌حرارت گلخانه در شب و روز به‌ترتیب بین ۲۳-۱۸ و ۱۵ درجه سانتیگراد تنظیم شد. در طول دوره غده‌زایی نیز درجه حرارت شب و روز به‌ترتیب حدود ۱۵ و ۲۰ درجه سانتیگراد حفظ گردید. علاوه بر منبع نور طبیعی، به‌منظور تامین نور تکمیلی، سیستم روشنایی مجهز به زمان سنجی برای سیستم آیروپونیک در طول روز فراهم گردید. برای این‌منظور از لامپ‌های کم مصرف با ترکیب نور آفتابی و مهتابی به‌نحوی استفاده گردید که درطی زمان‌های استولون‌زایی، ۱۲ ساعت روشنایی برای گیاهان تامین گردد. شدت نور گلخانه در حدود ۶۰۰ میکرومول بر متر مربع در ثانیه تنظیم شد. کف گلخانه به صورت دوره‌ای با وایتکس ضدعفونی می‌گردید (Otaz, 2010).

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

با توجه‌به فرضیه اثر کربوهیدرات‌ها بر فعال‌نمودن جوانه‌های جانبی و نقش برگ‌ها به‌عنوان منبع تامین کربوهیدرات در گیاه، با تغذیه ساکارز و گلوکز خارجی و نیز حذف برگ‌ها، منابع کربوهیدراتی سیب‌زمینی تغییر داده شد. محلول‌های کربوهیدراتی ساکارز و گلوکز (شرکت سیگما) با غلظت ۱۰۰ قسمت در میلیون، با استفاده از آب تصفیه شده در مخزن‌های ۲۰ لیتری تهیه شدند. بلافاصله پس از سرزنی نوک استولون‌ها، به‌مدت ۲۴ ساعت به‌جای تیمار تغذیه‌ای، از محلول‌های ۱۰۰ قسمت در میلیون گلوکز و ساکارز استفاده گردید. بدین ترتیب که در فاصله‌های زمانی ۲۰ دقیقه به‌مدت ۵ ثانیه از مخزن مورد نظر ساکارز یا گلوکز به‌درون میز آیروپونیک موردنظر مه‌پاشی گردید. هم‌زمان با اعمال تیمارهای ساکارز و گلوکز، بلافاصله پس از سرزنی استولون‌ها، ۵۰ درصد برگ‌های بالایی بوته‌ها در میز مربوطه حذف گردیدند و تغذیه با محلول غذایی آیروپونیک ادامه یافت. در میز شاهد نیز بدون هیچ‌گونه تغییر در منابع کربوهیدراتی گیاه، تغذیه با محلول غذایی انجام پذیرفت (Roumeliotis, et al. 2012).

پس از ظهور اولین استولون در گیاهچه‌های سیب‌زمینی استقرار یافته در بستر آیروپونیک، ۵ میلی‌متر از نوک استولون (با تیغ استریل یک بار مصرف)، به‌منظور ارزیابی اثر از بین بردن غالبیت انتهایی بر آغازش جوانه‌های جانبی استولون، حذف گردید. بدین ترتیب در نیمی از بوته‌های کرت فرعی به‌صورت یک در میان عمل سرزنی استولون انجام گردید. تیمار سرزنی نوک اولین استولون، مرحله آغاز تیمارهای مختلف هورمونی و تغییر منابع کربوهیدراتی در این آزمایش بود (Roumeliotis, et al. 2012).

جدول ۱: ترکیب عناصر غذایی پایه محلول‌های غذایی در سیستم آیروپونیک

نوع عنصر غذایی:	منیزیم	گوگرد	آهن	روی	مس	مولیبدن	منگنز	بر
	قسمت در میلیون		درصد وزنی/وزنی					
محلول غذایی پایه	۳۸	۴۰	۴	۴	۰/۶	۰/۰۵	۳	۱/۵

به‌منظور بررسی هم‌زمان نقش هورمون‌ها و کربوهیدرات‌ها در پدیده غالبیت‌انتهایی، هورمون‌های اکسین و سیتوکنین به‌عنوان فاکتورهای فرعی در کنار فاکتورهای فرعی سرزنی و عدم سرزنی نوک استولون، بر روی استولون‌های سیب‌زمینی تیمار شدند. برای این منظور بلافاصله پس از حذف نوک اولین استولون، اقدام به تیمار هورمون‌های اکسین و سیتوکینین گردید. به‌دلیل شستشوی مداوم اندام‌های زیرزمینی با محلول غذایی در سیستم آیروپونیک، برای تیمار هورمونی از لانولین[5] استفاده گردید. برای آماده‌سازی لانولین آغشته به هورمون‌ها، در ابتدا مقدار لانولین (چربی منجمد زرد رنگ) موردنیاز برای تهیه غلظت ۱۰ قسمت در میلیون وزنی هورمون‌های اکسین و سیتوکینین جدا گردیده و در ظرف آب شیشه‌ای در حال جوشیدن حرارت داده شد (ممانعت از حرارت مستقیم). پس از ذوب‌شدن کامل لانولین در ظرف مورد

5. Lanolin (Sigma-Aldrich)

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

نظر، میزان هورمون اکسین (IAA) یا سیتوکینین (BA) (شرکت سیگما) توزین شده (برای تهیه غلظت ۱۰ قسمت در میلیون وزنی)، به آن اضافه گردیده و با استفاده از یک لوله شیشه‌ای به خوبی هم زده شد تا کاملاً هورمون در روغن حل گردد. سپس تا زمان مصرف لانولین تیمار شده با هر یک از هورمون‌ها، لانولین‌های حاوی هورمون در دمای ۲۰- درجه سانتیگراد نگهداری شد. بلافاصله پس از سرزنی استولون، با استفاده از چوب خلال‌هایی، میزان ۱۰۰ میلی‌گرم لانولین محتوی اکسین بر روی پایه استولون سرزنی شده قرار داده شد. با توجه به این که محل اصلی بیوسنتز اکسین نوک استولون می‌باشد، اکسین پس از سرزنی، بر روی پایه سرزنی شده استولون تیمار شد. در نتیجه با حذف منبع تولید اکسین، اثر اکسین خارجی بر فعال‌سازی جوانه‌های جانبی بررسی گردید. از آن جایی که محل تجمع سیتوکینین در گره-های اندام‌های زیرزمینی و اندام‌های هوایی است، از این رو در این آزمایش اثر هورمون خارجی سیتوکینین بر رشد و نمو جوانه‌های جانبی استولون در محل گره بررسی گردید. برای این منظور هورمون سیتوکینین نیز بلافاصله پس از سرزنی، با استفاده از چوب خلال‌هایی میزان ۱۰۰ میلی‌گرم لانولین محتوی سیتوکینین (۱۰ قسمت در میلیون) بر روی گره ساقه زیرزمینی که استولون از آن خارج شده به‌صورت یک حلقه نازک تیمار گردید (Roumeliotis, et al. 2012). تعداد ریزغده‌های تشکیل شده در هر بوته به فاصله ۳ و ۱۰ روز پس از اعمال تیمارها ارزیابی شد. در نهایت در پایان روز بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها، اقدام به ارزیابی نهایی تعداد غده‌های تشکیل شده در سیستم آیروپونیک گردید. برای آزمون نرمال بودن خطاها، یکنواختی واریانس‌ها، افزایشی بودن اثر تیمار و عدم همبستگی بین میانگین‌ها و واریانس‌ها، تجزیه واریانس و مقایسه میانگین صفات به‌روش آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار[۶]، از نرم‌افزار SAS 9.2 استفاده شد.

نتایج و بحث

اثرهای متقابل فاکتورهای قند، هورمون و سرزنی

همان‌گونه که در جدول تجزیه واریانس مشاهده می‌گردد، اثرهای متقابل سه‌گانه[۷] فاکتورهای قند، هورمون و سرزنی بر تعداد غده در بوته در ارزیابی‌های روز دهم و بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها کاملاً معنی‌دار است (جدول ۲). برطبق شکل‌های ۱ و ۲، روند نسبتاً ثابتی در اثر فاکتورهای مختلف هورمونی، سرزنی و تغییر منابع کربوهیدراتی بر تعداد غده در بوته در ارزیابی‌های روز دهم و بیست و چهارم ملاحظه گردید. بدین ترتیب به‌نظر می‌رسد که تا روز دهم پس از اعمال تیمارها، عوامل مختلف سرزنی، هورمونی و تغییر منابع کربوهیدراتی، اثر خود را بر روی تعداد غده در بوته گذاشته‌اند و در ارزیابی نهایی در روز بیست و چهارم، غده‌های تمایز یافته، رشد و نمو بیش‌تری نمودند (جدول‌های ۳، ۴ و ۵). بیش‌ترین

6. Least significat difference (LSD)

۷. با توجه به این که کلیه اثرهای متقابل دوگانه و سه‌گانه معنی‌دار شده‌اند، در این قسمت تنها به تفسیر اثرهای متقابل سه گانه پرداخته می‌شود.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

تعداد غده در بوته سیب‌زمینی در هر دو ارزیابی در تیمار سرزنی نوک استولون- هورمون اکسین- عدم تغییر منابع کربوهیدرات (NS-IAA-De) و تیمار سرزنی نوک استولون- هورمون اکسین- حذف ۵۰ درصد برگ‌ها (DF-IAA-De) مشاهده شد که در مقایسه با سایر تیمارها، تعداد غده در بوته را به‌صورت معنی‌داری در ارزیابی‌های روز دهم و بیست و چهارم افزایش دادند (شکل‌های ۱ و ۲). همان‌گونه که ملاحظه می‌گردد در این تیمارها، سرزنی و هورمون اکسین نقش ثابت شده‌ای داشته و تنها متغیر آن‌ها عدم تغییر منابع کربوهیدراتی (شاهد) و حذف ۵۰ درصد برگ‌ها بوده‌اند. حذف غالبیت انتهایی حاصل از سرزنی نوک استولون، یکی از عوامل اصلی تحریک‌کننده رشد و نمو جوانه‌های جانبی استولون و در نتیجه افزایش دهنده تعداد غده در بوته در این آزمایش بوده است. کنترل رشد آن‌ها، به‌ویژه در فرآیند غالبیت انتهایی، تعیین‌کننده ادامه رشد طولی ادامه یا ورود به مرحله غده‌زایی است. این فرآیند توسط شبکه‌ای از پیام‌رسان‌های گیاهی (بخصوص هورمون‌ها و قندها) تنظیم می‌شود (Liu, et al. 2024). اکسین و سیتوکینین در بین هورمون‌های گیاهی نقشی اساسی دارند و به‌صورت متقابل رشد جوانه‌های جانبی، تقسیم سلولی و انتقال پیام‌های هورمونی را کنترل می‌کنند (Muller, et al. 2015). اکسین با ایجاد شیب غلظت در ناحیه مریستمی و القای جریان قطبیPIN ، موجب مهار جوانه‌زنی جانبی و حفظ غالبیت انتهایی می‌شود. جهت‌اصلی حرکت قطبی اکسین در بافت استولون از قسمت نوک به سمت بخش‌های انتهایی استولون، به‌واسطه پروتئین‌هایPIN، است. بر طبق سازوکار کانالیزاسیون اکسین، پس از سرزنی نوک استولون سیب‌زمینی، انتظار می‌رفت که جوانه‌های جانبی واقع بر روی محور استولون و جوانه‌های جانبی واقع بر روی گره ساقه زیرزمینی که جوانه محوری اصلی از آن خارج گردیده است با کاهش قدرت مخزن استولون، قادر به انتقال جریان اکسین به محور استولون گردیده و فعال گردند (Beveridge, et al. 2025). اما پس از سرزنی نوک استولون در این آزمایش هیچ‌گونه فعالیتی در جوانه‌های جانبی روی گره ساقه زیرزمینی ملاحظه نگردید. جوانه‌های جانبی واقع بر روی محور استولون نیز تنها در تیمار اعمال اکسین بر روی پایه سرزنی شده استولون فعال شدند. بنابراین برخلاف اندام‌های هوایی که سرزنی نوک شاخساره سبب فعال‌سازی جوانه (های) جانبی واقع بر روی آن شاخساره گردید، به‌نظر می‌رسد حذف منبع اصلی تولید اکسین در استولون، به‌تنهایی برای فعال‌نمودن جوانه‌های جانبی کافی نیست. شاید بتوان با تلفیق مدل پیام‌رسان ثانویه، دلیل این تفاوت را آشکار نمود. طبق این مدل، اکسین با تنظیم تولید استریگولاکتون‌ها ویا سیتوکینین‌ها (که به‌صورت مستقیم برای تنظیم فعالیت جوانه به‌درون آن حرکت می‌نمایند)، عمل می‌کند (Beveridge, et al. 2025).

از طرف دیگر سیتوکینین با فعال‌سازی مسیرهای تقسیم و تمایز سلولی، به کاهش غالبیت انتهایی و تسهیل تغییر فاز رشدی کمک می‌کند. سیتوکینین سبب تخلیه ناقلین اکسین PIN1 در دُمین‌های قطبی خاصی گردیده و بدین ترتیب با

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

بازآرایی قطبیت PIN سلولی، جهت جریان اکسین را به‌صورت مستقیم تنظیم می‌نماید (Marhavy, et al. 2014). Muller و همکاران (۲۰۱۵) اظهار نمودند که نقش اصلی سیتوکینین در انشعاب آرابیدوپسیس، فعال‌سازی جوانه-ها در غلظت‌های بالای اکسین است. بنابراین همان‌گونه که در این آزمایش نیز ملاحظه گردید، پس از سرزنی نوک استولون، به‌دلیل کاهش شدید جریان انتقال اکسین درون استولون، در تیمارهایی که اکسین خارجی بر روی پایه سرزنی شده استولون اعمال نگردید، اکسین قادر به تنظیم سیتوکینین برای قطبی‌سازی PIN ها و در نتیجه فعال‌سازی جوانه‌ها، نگردیده است.

در عین حال تعادل بین اکسین و سیتوکینین نه تنها بر الگوی رشد استولون، بلکه بر مرحله انتقال از رشد طولی به غده‌زایی نیز اثر مستقیم دارد. با افزایش میزان سیتوکینین در نتیجه کاربرد سیتوکینین خارجی، روند این سازوکار، معکوس شد. طی آزمایش مشابهی کاربرد اکسین‌خارجی غده‌زایی را در بسیاری از ارقام سیب‌زمینی تحریک نمود (Kolachevskaya, et al, 2015).

با وجود تاریخچه غنی نقش هومون‌ها در تنظیم غالبیت انتهایی، Mason و همکاران (۲۰۱۴) با تمرکز بر روی سازوکارهای دخیل در پدیده غالبیت انتهایی در اندام‌های هوایی نخود ثابت نمودند که در واقع عامل اولیه فعال‌سازی رشد و نمو جوانه‌ها پس از حذف جوانه انتهایی، سیگنال‌های قندی (نه اکسین) هستند. قندها تنها منبع کربن نیستند، بلکه سیگنال‌های مولکولی هستند که الگوی رشد مریستم‌ها را تنظیم می‌کنند. توزیع قندها در استولون می‌تواند تعیین کند کدام مریستم فعال بماند و کدام سرکوب شود (Patil, et al. 2022). تضعیف غالبیت انتهایی معمولاً با تغییراتی در وضعیت قندی (تجمع ساکارز در نواحی زیرین استولون)، افزایش ترآلوز-۶-فسفات و فعال شدن ژن‌های مرتبط با آغاز غده‌زایی همراه است. این تغییرات نشان می‌دهد که قندها یکی از کلیدهای اصلی شکستن غالبیت انتهایی و آغاز تشکیل غده هستند (Abelenda, et al. 2019).

در عین حال تعامل قندها با هورمون‌ها نقش کلیدی در حفظ غالبیت انتهایی دارند. تغییر در وضعیت قندی (بخصوص ساکارز)، از نخستین محرک‌های فیزیولوژیک برای خروج از غالبیت انتهایی و شروع غده‌زایی است (Fernie & Sonnewald, 2021). در جوانه انتهایی استولون سیب‌زمینی، با جذب ترجیحی ساکارز (به‌عنوان مخزن غالب)، دسترسی جوانه‌های جانبی به قند محدود شده و در نتیجه غالبیت انتهایی حفظ می‌شود. توزیع قندها در استولون می‌تواند تعیین کننده مریستم فعال باشد (Fichtner, & Lunn, 2021).

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

جدول ۲: تجزیه واریانس اثر فاکتورهای آزمایشی بر تعداد غده در بوته در ارزیابی‌های روز سوم، دهم و بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها

منبع تغییرات	درجه آزادی	میانگین مربعات		
		ارزیابی اول تعداد غده در بوته	ارزیابی دوم تعداد غده در بوته	ارزیابی سوم تعداد غده در بوته
تکرار	۳	۰/۰۱۴^{ns}	۰/۲۶^{ns}	۰/۱۷^{ns}
فاکتور تغییر منابع کربوهیدراتی (اصلی)	۳	۰/۱۲۵^{ns}	۸/۵۳۸***	۹/۰۹۴***
خطای تغییر منابع کربوهیدراتی	۹	۰/۰۶	۰/۹۷۳	۰/۳۱۸
فاکتور هورمون (فرعی ۱)	۲	۰/۰۱^{ns}	۱۹/۹۰۶***	۲۲/۵۳۱***
فاکتور سرزنی (فرعی ۲)	۱	۰^{ns}	۱۴/۲۶***	۱۴/۲۶***
برهم‌کنش تغییر منابع کربوهیدراتی و هورمون	۶	۰/۰۹۴^{ns}	۷/۰۵۹***	۴/۳۶۵***
برهم‌کنش تغییر منابع کربوهیدراتی و سرزنی	۳	۰/۰۸۳^{ns}	۴/۵۱**	۴/۳۷۱***
برهم‌کنش هورمون و سرزنی	۲	۰/۰۹۴^{ns}	۱۵/۴۴۸***	۱۳/۵۱***
برهم‌کنش تغییر منابع کربوهیدراتی، هورمون و سرزنی	۶	۰/۰۹۴^{ns}	۴/۰۷۲۹***	۳/۲۸۸***
خطای هورمون و سرزنی	۶۰	۰/۰۵۷	۰/۶۲	۰/۴۷۳

^{ns} ، *، ** و ***. به ترتیب عدم معنی‌دار و معنی‌دار در سطوح احتمال ۵، ۱ و ۰/۱ درصد آزمون LSD

جدول ۳: مقایسه میانگین‌های اثر تغییر منابع کربوهیدرات بر تعداد غده سیب‌زمینی در ارزیابی روزهای سوم، دهم و بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها

سطوح فاکتور اصلی	تعداد غده در هر بوته		
	روز سوم (اول)	روز دهم (دوم)	روز بیست و چهارم (سوم)
ساکارز خارجی**	۰/۹۲a	۲/۱۵ c	۲/۸۳b*
گلوکز خارجی**	۰/۹۶a	۲/۱۰ c	۲/۷۰b
حذف ۵۰٪ برگ‌ها (کاهش منابع)***	۰/۹۶ a	۲/۶۲ b	۳/۳۷a
عدم تغییر منابع کربوهیدرات (شاهد)	۱/۰۸ a	۳/۱۰ a	۳/۶۶a

*. در هر ستون، فاکتورهای فرعی دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح ۰/۱ درصد آزمون LSD اختلاف معنی‌داری ندارند.

جدول ۴: مقایسه میانگین‌های اثر فاکتور هورمونی بر تعداد غده سیب‌زمینی در ارزیابی روز سوم، دهم و بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها

صفت	تعداد غده در هر بوته		
سطوح فاکتور فرعی (۱)	روز سوم (اول)	روز دهم (دوم)	روز بیست و چهارم (سوم)
اکسین*	۱/۰۰a	۳/۲۵ a	۴/۰۰a*
سیتوکینین	۰/۹۷a	۱/۸۱ b	۲/۵۳b
بدون هورمون (شاهد)	۰/۹۷a	۲/۰۰b	۲/۵۶ b

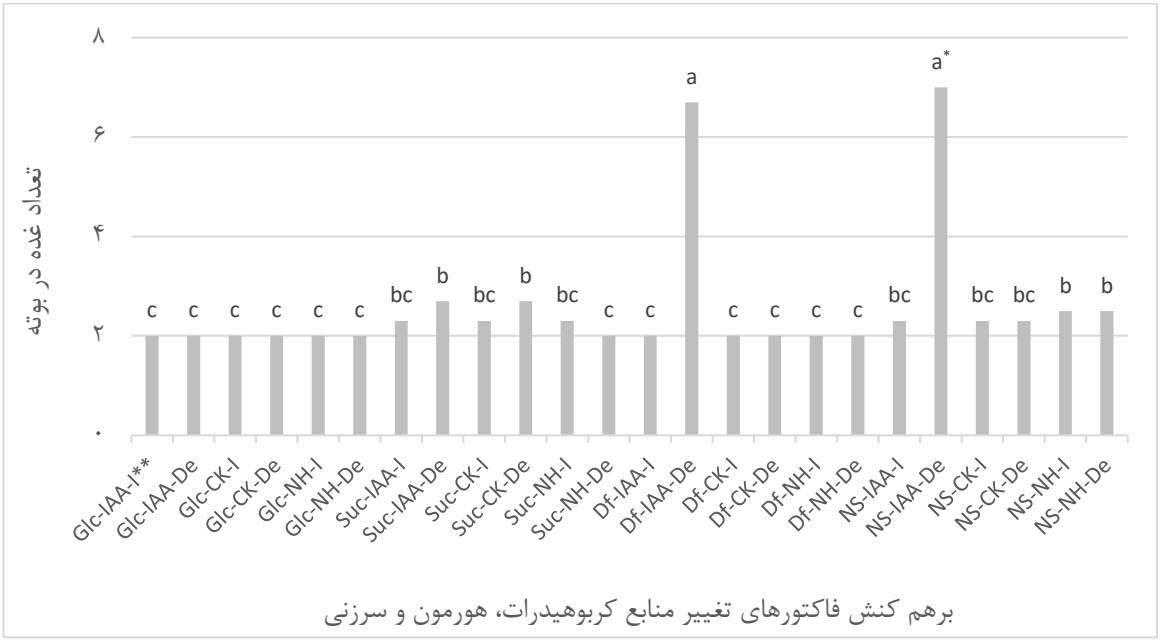
. در هر ستون. در هر ستون، فاکتورهای فرعی دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح ۰/۱ درصد آزمون LSD اختلاف معنی¬داری ندارند.

جدول ۵: مقایسه میانگین‌های اثر فاکتور سرزنی نوک استولون بر تعداد غده سیب‌زمینی به‌ترتیب در ارزیابی روزهای سوم، دهم و بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها

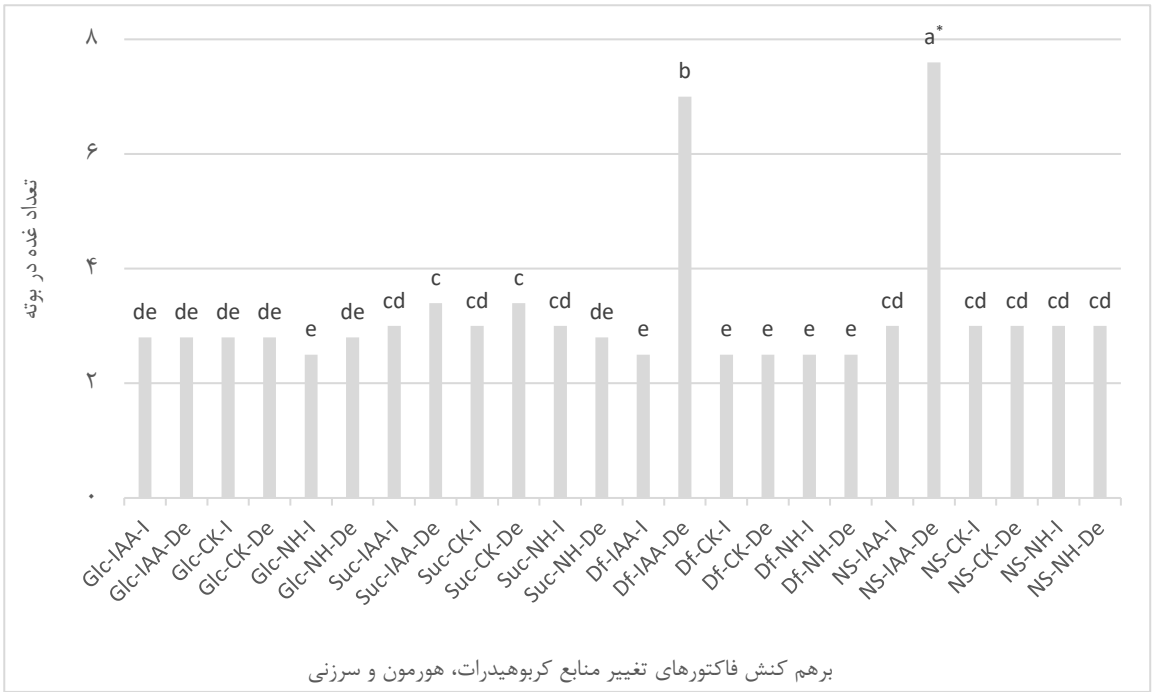
سطوح فاکتور فرعی (۲)	تعداد غده در هر بوته		
	روز سوم (اول)	روز دهم (دوم)	روز بیست و چهارم (سوم)
سرزنی**	۰/۹۸a	۲/۷۵a	۳/۴۸a*
عدم سرزنی (شاهد)	۰/۹۸a	۱/۹۶b	۲/۵۸ b

فاکتورهای فرعی دارای حداقل یک حرف مشترک، در سطح ۰/۱ درصد آزمون LSD اختلاف معنی¬داری ندارند.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]



شکل ۱. برهم‌کنش فاکتورهای تغییر منابع کربوهیدرات، هورمون و سرزنی بر تعداد غده در بوته سیب‌زمینی در ارزیابی روز دهم پس از اعمال تیمارها



شکل ۲. برهم‌کنش فاکتورهای تغییر منابع کربوهیدرات، هورمون و سرزنی بر تعداد غده در بوته سیب‌زمینی در ارزیابی روز بیست و چهارم پس از اعمال تیمارها

**. (Glc، Suc، Df و NS به‌ترتیب گلوکز، ساکارز، برگ‌زدایی و بدون تغییر منبع کربوهیدرات؛ IAA، CK و NH اکسین، سیتوکینین و بدون هورمون؛ De و I سرزنی و عدم سرزنی)

*. در هر ارزیابی تیمارهای دارای حداقل یک حرف مشترک از نظر آماری در سطح ۵٪ آزمون LSD اختلاف معنی‌داری ندارند

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

اکسین تولیدشده در جوانه انتهایی، با تقویت انتقال قطبی اکسین، توزیع قندها را نیز به نفع مریستم انتهایی هدایت می‌کند. افزایش غلظت قند (به‌ویژه ساکارز) می‌تواند تولید سیتوکینین در بافت‌های زیرین را افزایش دهد. در استولون، پایین بودن سطح قند در جوانه‌های جانبی با کاهش پیام سیتوکینین و محدودیت رشد آن‌ها همراه است. بنابراین تغییر در وضعیت قندی، از نخستین محرک‌های فیزیولوژیک شروع غده‌زایی است.

جالب‌توجه این که سرزنی نوک استولون (حذف غالبیت انتهایی) در این آزمایش، تنها سبب فعال‌شدن جوانه‌های جانبی بر روی گره‌های همان استولون گردید. لذا با توجه به این که آزمایش‌های انجام شده بر روی غالبیت انتهایی در سیب‌زمینی غالباً در محیط آزمایشگاهی و با قطعات کشت بافت یا تک‌جوانه‌های جدا شده از گیاهچه انجام گردیده‌اند، حذف غالبیت انتهایی در محیط طبیعی این آزمایش به‌صورت معنی‌داری تعداد جوانه‌های جانبی بر روی همان استولون را افزایش داد. Roumeliotis و همکاران (۲۰۲۲) نیز با حذف غالبیت انتهایی در تک جوانه‌های رشد یافته در محیط آزمایشگاهی، افزایش در تعداد جوانه‌های جانبی استولون سیب‌زمینی را مشاهده نمودند. در این آزمایش، مقایسه گلوکز با ساکارز در تنظیم فعالیت جوانه‌های جانبی سیب‌زمینی، نتایج متفاوتی را نشان داد. بدین ترتیب که غلظت‌های ۱۰۰ قسمت در میلیون ساکارز و گلوکز در شرایط حذف غالبیت انتهایی و اعمال هورمون اکسین، نه‌تنها اثر معنی‌داری بر تعداد غده در بوته نشان نداد، بلکه حتی در مقایسه با تیمار برگ‌زدایی نیز تعداد غده در بوته را به‌صورت معنی‌داری کاهش داد (شکل-های ۱ و ۲). بنابراین به نظر می‌رسد در استولون‌های سیب‌زمینی، منبع تامین کربوهیدرات گیاه (منابع داخلی یا خارجی) از عوامل اصلی تنظیم‌کننده غده‌زایی باشد (شکل‌های ۱ و ۲). Kolachevskaya و همکاران (۲۰۱۶) اظهار نمودند که در سیب‌زمینی اثر هورمون‌های گیاهی تا اندازه زیادی به غلظت کربوهیدرات در بستر (محیط کشت) بستگی دارد. اثر هورمون‌های گیاهی در غلظت‌های پایین ساکارز (آستانه) بسیار محسوس‌تر بود. اما در غلظت‌های بالای ساکارز، کاربرد اکسین خارجی تا حدودی از آغازش غده بازداری نمود و سیتوکینین خارجی متوسط وزن غده را در بیش‌تر گیاهان ترانس‌ژنیک کاهش داد. بنابراین در غلظت‌های بالای ساکارز در محیط کشت، در ابتدا اثر هورمون‌های گیاهی ضعیف‌تر شده و سپس معکوس می‌گردد. هنگامی‌که میزان ساکارز پایین و در نزدیکی آستانه مورد نیاز برای غده‌زایی است، افزودن اکسین به محیط کشت سبب افزایش تعداد غده‌های تولیدی گردید. اما زمانی‌که محیط کشت حاوی ۸-۵ درصد ساکارز بود، در بیش‌تر موارد اکسین تعداد غده‌ها را کاهش داد. بر خلاف اکسین، تیمار سیتوکینین در هیچ یک از تیمارهای سرزنی و تغییر منابع کربوهیدراتی اثر قابل‌توجهی بر فعال‌سازی جوانه‌های جانبی نشان نداد. افزایش سطح سیتوکینین در لاین‌های مختلف سیب‌زمینی نشان داده است که در شرایط حفظ نسبت سیتوکینین به اکسین (نزدیک وضعیت طبیعی)، بیشترین تعداد غده تولید شده است (Muller, et al. 2015). سطوح بالای سیتوکینین و ساکارز در محیط کشت با اثر بر

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

سیستم پیام‌رسانی اکسین، سازوکار پس‌خور مانندی را فعال می‌کنند که اثر مثبت سیتوکینین بر فعال‌سازی جوانه‌ها را از بین می‌برد (Young, et al. 2014). بنابراین اکسین دراین‌جا به‌عنوان حدواسط تنظیم منفی غده‌زایی به‌وسیله سیتوکینین عمل می‌کند. بدین ترتیب که افزایش غلظت قندها و سیتوکینین در اثر تیمار خارجی، یک پس‌خور منفی را بر مخزن اکسین استولون تحمیل نموده و در نتیجه جریان اکسین در استولون ضعیف‌تر می‌گردد. در این آزمایش به نظر می‌رسد که افزایش غلظت کربوهیدرات، حاصل از کاربرد قندهای ساکارز و گلوکز، سبب از بین رفتن یا کاهش اثر هورمون اکسین خارجی در این تیمارها (با وجود سرزنی) گردیده است. در عین حال، اکسین هورمون اصلی تنظیم‌کننده غده‌زایی سیب‌زمینی است که افزایش آن (حاصل از کاربرد خارجی یا درونی) نقش به‌سزایی در افزایش تعداد غده در این گیاه به‌عهده دارد (Aksenova, et al. 2014). کاربرد اکسین خارجی نیز غده‌زایی را در بسیاری از ارقام سیب‌زمینی تحریک نمود (Kolachevskaya, et al. 2015). اما در گیاهان محلول‌پاشی شده با ساکارز و گلوکز خارجی، در مقایسه با گیاهان بدون تغییر منابع کربوهیدراتی و برگ‌زدایی شده، تیمارهای هم‌زمان اکسین و سرزنی نوک استولون، کاهش معنی‌داری در تعداد غده در بوته ایجاد نمودند. Kolachevskaya و همکاران (۲۰۱۶) اظهار نمودند که اثر هورمون‌های گیاهی تا اندازه زیادی به غلظت قند در بستر (محیط کشت) بستگی دارد. اگر چه با توجه به تحقیقات جدید بر روی گیاهانی از قبیل نخود و گل داودی، ساکارز و گلوکز کاندیدای مناسبی برای نقش سیگنالینگ بودند (Mason, et al. 2014؛ Barbier, et al. 2015)، اما در این آزمایش برخلاف تصور مشاهده شد که تعداد غده تولیدی در تیمارهای ساکارز و گلوکز کاهش معنی‌داری را حتی در مقایسه با تیمار کاهش منابع قند (برگ‌زنی) نشان داد. Dierck و همکاران (۲۰۱۶) نیز با حذف برگ‌های گل داودی، محدودیتی در رشد و نمو جوانه‌های آن ملاحظه نکردند.

نتیجه‌گیری

در نهایت همان‌گونه که مشاهده گردید یک تغییر محلی جزئی در غلظت یک هورمون ویژه (اکسین)، منجر به تغییر مدل قابل‌توجهی در کمپلکس هورمونی-کربوهیدراتی گیاه می‌گردد که باید در عملیات اصلاحی و تحقیقاتی مد نظر قرار گیرد. بنابراین با مدیریت فیزیولوژیک غالبیت انتهایی و افزایش تعداد استولون‌ها و غده‌های بالقوه، می‌توان غده‌های بذری بیش‌تری را انتظار داشت. اولویت فعال‌شدن جوانه‌ها و ترتیب آن به رقابت جوانه‌های محلی بستگی دارد، که احتمالاً به‌وسیله محیط و وضعیت نموی جوانه تعیین می‌شود. این به گیاه اجازه می‌دهد که تعداد کلی جوانه‌های فعال را کنترل کند، اما تصمیم درباره این‌که کدام جوانه‌ها در آینده به رشد فعال خود ادامه دهند به‌صورت محلی انجام می‌شود.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

منابع

نصیری، علی، یارنیا، مهرداد، حسن‌پناه، داود، فرحوش، فرهاد و خلیل‌وند، ابراهیم. (۱۴۰۱). رشد و عملکرد ارقام سیب‌زمینی در اثر کاربرد باکتری‌های تسریع کننده رشد وکود شیمیایی در شرایط هواکشت و مزرعه با استفاده از تجزیه عاملی اکتشافی. نشریه علمی فیزیولوژی گیاهان زراعی شماره ۵۱: ۱۱۹-۱۰۱.

وزارت جهاد کشاورزی. (۱۴۰۳). آمارنامه سال زراعی ۱۴۰۳-۱۴۰۲. انتشارات وزارت جهاد کشاورزی. ۱۲۰ ص. قابل‌دسترس در: https://ble.ir/AgrofaBot?start=fcrops-402-403

Abelenda, J.A., Bergonzi, S., Oortwijn, M., Sonnewald, S., Du, M. & Visser, R.G.F. 2019. Source–sink regulation is mediated by sucrose and trehalose-6-phosphate in potato tuberization. Plant Cell. 31: 287–305.

Aksenova, N.P., Sergeeva, L.I, Kolachevskaya, O.O. & Romanov, G.A. 2014. Hormonal regulation of tuber formation in potato. In: Ramawat, K.G. & Merillon, J. M. (Eds.), Bulbous plants. Biotechnology. CRC Press, New York, pp. 3-36.

Barbier, F.F., Lunn, J.E. & Beveridge, C.A. 2015. Ready, steady, go! A sugar hit starts the race to shoot branching. Current Opinion in Plant Biology. 25: 39-45.

Beveridge C.A., Rameau C. & Wijerathna-Yapa, A. 2025. Lessons from a century of apical dominance research. Jornal of Experimental Botany. 74 (14): 3903-3922.

Dierck, R., Dhooghe, E., Huylenbroeck, J.V., Riek, J.D., Keyser, E.D. & Straeten, D.V.D. 2016. Response to strigolactone treatment in chrysanthemum axillary buds is influenced by auxin transport inhibition and sucrose availability. Acta Physiologiae Plantarum. 28: 271-278.

FAO. 2025. FAO Statistics. Available online: Crop statistics. Retrieved Jan 10, 2026, from http://www.fao.org/ FAOSTAT.

Fernie, A.R., & Sonnewald, U. 2021. The role of sugars in regulating plant growth and development. Annual Review of Plant Biology. 72: 403–430.

Farran, I. & Mingo-Castel, A. M. 2006. Potato minituber production using aeroponics: Effects of plant density and harvesting intervals. American Journal of Potato Research. 83: 47- 53.

Fichtner, F., & Lunn, J.E. 2021. The role of trehalose-6-phosphate in plant metabolism and development. Annual Review of Plant Biology. 72: 737–760.

Kebrom, T.H. 2017. A growing stem inhibits bud outgrowth, the overlooked role of sugars. New Phytologist. 214: 516–521.

Kolachevskaya, O. O., Alekseeva, V.V., Sergeeva, L.I., Rukavtsova, E. B., Getman, I.A., Vreugdenhil, D., Buryanov, Y.I. & Romanov, G.A. 2015. Expression of auxin synthesis gene tms1 under control of the tuber-specific promoter enhances potato tuberization in vitro. Journal of Integrative Plant Biology. 57: 734-744.

Kolachevskaya, O.O., Sergeeva, L.I., Flokova, K., Getman, I.A., Lomin, S.N., Alekseeva, V.V. & Romanov, G.A. 2016. Auxin synthesis gene tms1 driven by tuber-specific promoter alters hormonal status of transgenic potato plants and their responses to exogenous phytohormones. Plant Cell Reports. 36(3): 419-435.

Liu, T., Wu, Q., Zhou, S., Xia, J., Yin, W., Deng, L., Song, B. & He, T. 2024. Molecular insights into the accelerated sprouting of and apical dominance release in potato tubers. International jornal of Molecular Sciences. 25: 1-17.

Marhavy, P., Duclercq, J., Weller, B., Feraru, E., Bielach, A., Offringa, R., Friml, J., Schwechheimer, C., Murphy, A. & Benková, E. 2014. Cytokinin controls polarity of PIN1-dependent auxin transport during lateral root organogenesis. Current Biology. 24(9):1031-7.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

Mashiguchi, K., Seto, Y. & Yamaguchi, S. 2021. Strigolactone biosynthesis, transport and perception. The Plant Journal. 105: 335–350.

Mason, M.G., Ross, J.J., Babst, B.A., Wienclaw, B.N. & Beveridge, C.A. 2014. Sugar demand, not auxin, is the initial regulator of apical dominance. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA. 111(16): 6092-6097.

Muller, D., Waldie, T., Miyawaki, K., To, J.P.C., Melnyk, C.W., Kieber, J.J. & Leyser, O. 2015. Cytokinin is required for escape but not release from auxin mediated apical dominance. The Plant Journal. 2015: 1-13.

Otaz, C. 2010. Manual on quality seed potato production using aeroponics. International potato center (CIP) Press. 46 p.

Patil, B.L. 2022. Sugars and trehalose-6-phosphate signaling regulate potato tuber development. Plant Physiology. 189: 1463–1478.

Paul M. J., Gonzalez-Uriarte, A. Griffiths, C.A. & Hassani-Pak, K. 2018. The Role of Trehalose 6-Phosphate in Crop Yield and Resilience. Plant Physiology. 177(1): 12–23.

Roumeliotis, E., Kloosterman, B., Oortwijn, M., Kohlen, W., Bouwmeester, H. J., Visser, R. G. F. & Bachem, C. W. B. 2012. The effects of Auxin and strigolactones on tuber initiation & stolon architecture in potato. Journal of Experimental Botany. 63(2): 695-709.

Roumeliotis, E., Kloosterman, B., Oortwijn, M., Kohlen, W., Bouwmeester, Bachem, C.W.B. & Visser, R.G.F. 2022. Over-expression of YUCCA-like gene results in altered shoot and stolon branching and reduced potato tuber size. Europian potato Jornal. 66: 67-84.

Van den Ende, W. 2014. Sugars take a central position in plant growth, development and, stress responses. A focus on apical dominance. Frontiers in Plant Science. 5(313): 1-2.

Young, N.F., Ferguson, B.J., Antoniadi, I., Bennett, M.H., Beveridge, C.A. & Turnbull, C.G.N. 2014. Conditional auxin response and differential cytokinin profiles in shoot branching mutants. Plant Physiology. 165: 1723-1736.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]

Evaluation of the roles of sugars and the phytohormones "auxin and cytokinin" on apical dominance in potato stolons

A. Abbasian[1*] and A. Ahmadi[2]

1) Seed and plant certification, registration institute, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

2) Campus of Agricultural and Natural Resources of Tehran University, Karaj, Iran

[*] **Corresponding Author: Ashkanabbasian@ut.ac.ir**

Received date: 2025.07.19 **Accepted date: 2025.10.07**

Abstract

Apical dominance is a process by which the apical bud (aerial or subterranean) inhibits the growth and development of lateral buds. This phenomenon is one of the key -processes in the growth of potato stolons and plays an important role in determining the timing and pattern of tuber initiation. It is mainly influenced by a complex network of plant signaling molecules, particularly hormones and sugars. Initially, auxin was considered the primary regulator of apical dominance, acting indirectly through secondary messengers (such as cytokines and abscisic acid) to suppress lateral bud outgrowth. However, advanced physiological studies have highlighted the central role of sugars in the regulation of apical dominance. In response to the loss of the shoot apex, plants develop long-distance signaling mechanisms, which lead to the release of lateral buds and the establishment of new growth potentials. The experiment was carried out as a factorial experiment based on a randomized complete block design (RCBD) with four replications in the research greenhouse of the college of agriculture and natural resources of Tehran university, to investigate the effect of apical dominance removal on the behavior of lateral buds in potato stolons, the first stolon was decapitated, and the effects of manipulating carbohydrate (100 ppm sucrose, 100 ppm glucose, and defoliation) and hormonal factors (10 ppm auxin and 10 ppm cytokine) on the growth and development of lateral buds were evaluated. Although extensive studies in recent years have examined carbohydrates as primary regulators of bud growth and development following the removal of apical dominance, the results of this study indicate that the threshold concentration of carbohydrates (sugars), along with the levels of hormones such as cytokine and auxin in potato, play a critical role in determining the activation or inhibition of lateral buds.

Key words: Potato, Auxin, Cytokinine, Sugars and Apical dominance.

[Downloaded from cpj.ahvaz.iau.ir on 2026-07-05]