جهت تهیه فایل WORD این مقاله به سایت DaneshResan.com مراجعه نمایید و عنوان مقاله را جستجو کنید
بیش از ۲ میلیون مقاله فارسی در این سایت موجود میباشد

نقش یون‌های کلسیم در ریتم جابجایی شبانه روزی برگ در گیاهان خانواده پروانه‌آسا

ویدا چالوی و محمود رائینی سرجاز[1]

چکیده

گیاهان خانواده پروانه‌آسا با دارا بودن ویژگی‌های بارز اکوفیزیولوژیکی، تنش‌های محیطی را بخوبی تحمل نموده و نقش مهمی در تولید، باززایی و اصلاح مراتع ایفا می‌نمایند. جابجایی برگ یکی از ویژگی‌های اکوفیزیولوژی این گیاهان است که توان این گیاهان را در کاهش تنش‌های محیطی افزایش می‌دهد. این ویژگی توسط پُلیدگی آبی تنظیم و شارهای اسمزیِ یون‌ها میان بافت‌های زیرین و بالایی پولوینوس سبب این جابجایی می‌شود. برای بررسی نقش یون کلسیم در جابجایی‌های شبانه-روزی، برگِ گونه *Phaseolus vulgaris* L. به‌عنوان گیاهی شاخص، از یک آزمایش ریزسنجه، با بهره‌گیری از یون‌های کلسیم-45 پرتوزا (^{45}Ca) استفاده شد. نمونه‌گیری‌ها از بخش‌های مختلف برگ در خلال جابجای شبانه‌روزی برگ انجام شد. فعالیت پرتوزایی کلسیم-45 از پایه پولوینوس برگ به-سوی نوک برگ کاهش یافت، به‌گونه‌ای که کمترین پرتوزایی در نوک برگ بود. نسبت پرتوزایی کلسیم-45 در درون یاخته‌های زیرین پولوینوس به یاخته‌های فرازین پولوینوس (E/F) افزایش یافت، در حالی که زاویه میان رگبرگ میانی و دمبرگ، به‌عنوان نمایه‌ای از جابجایی برگ، با زمان کاهش یافت. همبستگی میان پرتوزایی کلسیم-45 در بافت‌های زیرین و بالایی پولوینوس بسیار معنی‌دار ($p < 0/001$ ؛ $r = 0/97$) بود. همبستگی میان زاویه رگبرگِ میانی و دمبرگ و نسبت پرتوزایی ^{45}Ca (E/F) نیز معنی‌دار ($p < 0/05$ ؛ $r = 0/65$) بود. در نتیجه، دیده شد که انباشتگی یون‌های کلسیم بر خلاف سمت شارِ یون‌های اسمزی و جریان آب می‌باشد. یون‌های کلسیم در سمتی از پولوینوس که پتانسیلِ آبیِ کمتر منفی‌ای داشت انباشته می‌شوند. نتیجه‌گیری می‌شود که یون‌های کلسیم سبب مقاومت دیواره یاخته در برابر تغییر ریخت آن می‌شود.

واژه‌های کلیدی: پولوینوس، جابجایی برگ، ریتم شبانه، کلسیم، دگرریختی، پرتوزایی.

1- استادیار مجتمع علوم کشاورزی و منابع طبیعی ساری

جهت تهیه فایل WORD این مقاله به سایت DaneshResan.com مراجعه نمایید و عنوان مقاله را جستجو کنید
بیش از ۲ میلیون مقاله فارسی در این سایت موجود میباشد

مقدمه

گیاهان خانواده پروانه‌آسا، با برخورداری از ویژگی‌های مهم گیاه‌شناختی و اکوفیزیولوژیکی، قادر به تحمل تنش‌های محیطی بوده و نقش مهمی را در امر تولید، اصلاح و احیاء مراتع عهده دار هستند. برگ‌های این گیاهان دارای ریتم جابجای شبانه‌روزی می‌باشند، به‌گونه‌ای که در خلال روز برگ‌ها باز شده تا تابش بیشتری دریافت کنند، ولی در طی شب پهنک برگ به سوی زمین، موازی ساقه اصلی، می‌خوابد تا تابش شبانه را به کمترین برساند. باز شدن روزانه‌ی برگ در پاسخ به تک‌فام آبی نور (23، 37) و با جابجایی پولوینوس[1] رخ می‌دهد (1، 7، 12، 25، 32،31). نور آبی جمع‌شدگی پروتوپلاستِ یاخته‌های موتور پولوینوس را بر می‌انگیزد (37). پولوینوس اندامی موتوری است که در محل اتصال پهنک برگ و دمبرگ قرار دارد. یک پولوینوس در برش طولی به دو بخش (زیرین و فرازین) تقسیم می‌شود، نیمه زیرین (extensor) و نیمه فرازین (flexor) کارکردی خلاف یکدیگر دارند. جابجایی پولوینوس توسط فشار پُلیدگی[2] تنظیم (10) می‌شود، و جابجایی‌اش به خاطر تغییر حجم دو نیمه می‌باشد. این تغییرات توسط شارهای فعال اسمزی موادی همچون یون‌های K^+ و Cl^- (12، 28) و یون‌های دیگر (2، 11) به - درون دو نیمه و به‌دنبال آن‌ها شار آب رانده شده توسط اسمز رخ می‌دهد (15). فشار اسمزی یاخته‌های پولوینوس عمدتا توسط شار یون‌های K^+ تنظیم می‌شود (12، 16، 20). در مطالعه بازشدگی برگ سامانئا دیده شد که یاخته‌های زیرین یون‌های K^+ را جذب می‌کنند (13،30)، در حالی که این یون‌ها از یاخته‌های فرازین پولوینوس به بیرون رانده می‌شوند (36)، و عکس این وضعیت در خلال شب در هنگام خوابیدن برگ رخ می‌دهد. کیاساوا و تاناکا[3] (1976) تفاوت چشمگیری میان غلظت یون‌های K^+ در خلال ریتم شبانه در یاخته‌های بخش زیرین و فرازین پولوینوس یافتند، در حالی که غلظت یون‌ها Na^+، Mg^+ و Ca^{2+} تغییر چندانی نداشتند. کلسیم به‌عنوان یکی از یون‌های درگیر در جابجایی برگ شناخته شده است (6،5، 27). جذب و انتقال کلسیم از ریشه تا شاخ و برگ در درون جریان تعرقی (3) انجام می‌شود، و گزارش شده است که جذب و انتقال آن توسط پخشیدگی غیرفعال باشد (24،9). سروش‌زاده و بارتاکور[4] (1995) انتقال کلسیم در برگ سویا را از راه رگبرگ میانی و رگبرگ‌های ثانوی گزارش کردند. نقش یون‌های کلسیم در جابجایی برگ به‌خوبی روشن نشده است. کلسیم به‌عنوان پیغامبر ثانویه‌ای انگاشته می‌شود که خمیدگی پولوینوس را افزایش می‌دهد (28،19). رابلین و فلورا-لسار[5] (1984) در پژوهشی دریافتند که غلظت Ca^{2+} در بخش زیرین پولوینوس اولیه در مقایسه با بخش فرازین در برگ گیاه میموزا بیشتر بود، و غلظت این یون از پولوینوس ثانویه به دمبرگ و به پهنک برگ شیب منفی داشت.

1- Pulvinus
2 -Turgor pressure

3 - Kiyosawa. & Tanaka
4 - Barthakur
5 - Roblin & Fleurat-lessard

جهت تهیه فایل WORD این مقاله به سایت DaneshResan.com مراجعه نمایید و عنوان مقاله را جستجو کنید
بیش از ۲ میلیون مقاله فارسی در این سایت موجود میباشد

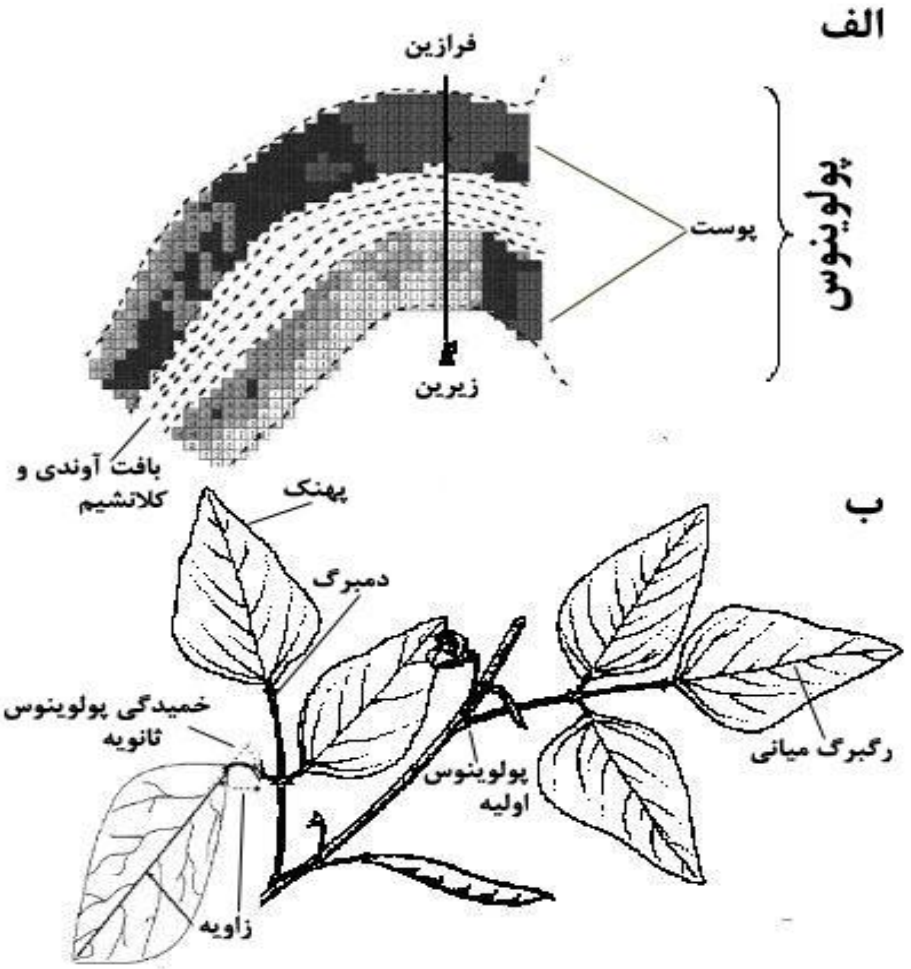
روش‌های ریزسنجی، با کاربرد ایزوتوپ‌های پایدار و پرتوزا، برای پاسخ به پرسش‌هایی به کار رفته است که روش‌های معمول پاسخ‌گو نبوده‌اند. بنابراین، هدف‌های این پژوهش بررسی نقش یون‌های کلسیم در جابجایی برگ گیاهان پروانه‌آسا و تعیین مقصد اصلی یون‌های کلسیمِ درون برگ می‌باشد.

مواد و روش‌ها

بذرهای گیاه *Phaseolus vulgaris* L. cv. Provider در درآمیخته‌ای از شن و پرلیت (به‌نسبت حجمی 7:3) در گلخانه کشت شدند. گیاهان در شرایط خوشابی نگه‌داری و هر هفته با محلول NPK 20-20-20 کوددهی شدند.

پس از گسترشِ نخستین برگِ سه برگچه‌ای، گیاهان با دقت از خاک بیرون آورده شده و ریشه آن‌ها با آب تازه تمیز گردید، و سپس به مدت 12 ساعت، پیش از آغاز آزمایش، در شرایط آزمایشگاه نگه‌داری شدند. در این آزمایش 20 گیاه برگزیده شد و هر یک در بشر 150 میلی‌لیتری که با 100 میلی‌لیتر آب مقطر پُر شده بود قرار داده شد و به هر ظرف به اندازه 450 KBq (کیلو بِکرال) فعالیت 45Ca افزوده شد. در خلال آزمایش سطح آب ثابت نگه داشته شد. در دوره آزمایش دمای هوا $24^{o}C$ و چگالی شار فوتون (PFD) در $200\ \mu mol\ m^{-2}s^{-1}$، که توسط لامپ سرد فلوروسنت تولید می‌شد، ثابت نگه داشته شد. در خلال آزمایش، به‌طور پیوسته اکسیژن‌دهی به ریشه‌ها انجام شد. بیست و چهار ساعت پس از آغاز آزمایش، برگچه‌ها در یک بازه زمانی یک ساعته قطع می‌شدند. قطع برگچه‌ها از ساعت 1300 به‌وقت محلی، همزمان با تغییر زاویه برگ به‌خاطر ریتم شبانه، آغاز شد. پس از برش برگچه، زاویه میان رگبرگ میانی و دمبرگ (شکل 1 ب) بی‌درنگ اندازه‌گیری می‌شد. آنگاه، بی‌درنگ رشته‌هایی از نیمه زیرین و نیمه فرازین پولوینوس برگچه (در پایه پهنک)، با یک تیغ تیز تهیه می‌شد (شکل 1 الف). در این روش هر پولوینوس به سه بخش تقسیم شد: دو بخش زیرین و فرازین پوست، و بافت مرزی میان بخش بالایی و زیرین پولوینوس (کلانشیم و بافت آوند میانی) (شکل 1 ب). بنابراین، هر رشته (بخش فرازین یا زیرین پولوینوس) شامل پوست بیرونی و زیرین بود.

برای اندازه‌گیری پراکندگی کلسیم در درازای برگ، سه روز پس از آغاز آزمایش، نمونه‌هایی از پلوینوس اولیه، در پایه برگِ سه-برگچه‌ای، از پلوینوس برگچه میانی، ثانویه، دمبرگ، رگبرگ اصلی، و از انتهای پهنک برگ برداشت شد (شکل 1 ب). نمونه‌های رگبرگ اصلی و دمبرگ از نزدیکی پولوینوس اولیه گرفته شدند. وزن تازه نمونه‌ها بی‌درنگ پس از برش با ترازویی با دقت بالا (0/0001 ± گرم) سنجیده شد.



شکل 1: الف- ساختمان پولوینوس: شامل بخش فرازین، بخش زیرین و بافت‌های آوندی در میانه. ب- خمیدگی پولوینوسِ یک برگچه از برگ سه‌برگچه‌ای یک گیاه لوبیا. این برگچه دربرگیرنده پهنک و دمبرگ می‌باشد. پولوینوس ثانویه در پایه پهنک در انتهای دمبرگ قرار دارد. برای اندازه‌گیری زاویه میان دمبرگ و رگبرگ میانی از یک گونیا استفاده شد. این زاویه نمایشگر اندازه خمیدگی پولوینوس ثانویه می‌باشد

اندازه‌گیری پرتوزایی

نمونه‌های بافت گرفته شده از برگ در لوله‌های پلاستیکی ویژه‌ای که محتوی 33٪ هیدروژن پراکسید و 66٪ اسید پرکلرید، به نسبت حجمی 2:1، بود هضم شد. پس از هضم نمونه‌ها، به هر لوله 15 میلی‌لیتر «کوکتل اِکولیت[1]» افزوده شد و لوله‌ها در جایی تاریک با دمای $30^{o}C$ نگه داری شدند تا تپش‌های نورشیمیایی[2] آن‌ها فرو نشانده شود. پنج نمونه‌ی شاهد با همان اندازه فعالیت پرتوزایی، ولی با اندازه‌های متفاوتی از بافت گیاهی تهیه شد تا اثر بافت گیاه بر فرونشینی[3] تپش‌ها تصحیح شود. شمارش فعالیت پرتوزایی توسط یک شمارشگر پرتو بتا[4] (Model LKB 1219 Rackbeta, Wallace, Turku, Finland) انجام شد. برای کاهش هرگونه تپش

1 -Ecolite cocktail

2- Chemiluminescence pulses
3 -Quenching
4 -Scintillation counter

نور شیمیایی اضافی، پنجره الکترونیکی دستگاه تنظیم شد. برای شمارش پرتوهای بتا، هر نمونه دوبار و هر بار به‌مدت 5 دقیقه خوانده شد. زمینه طبیعی پرتوزایی توسط یک نمونه خالی اندازه‌گیری شد و مقدار آن از مقدار خوانده شده برای هر نمونه کسر شد. داده‌های گزارش شده میانگین دو خوانش، و بر حسب کیلو بکرال بر گرم ($kBq\ g^{-1}$) می‌باشد. با بهره‌گیری از این داده‌ها، همبستگی میان زاویه رگبرگ میانی- دمبرگ و نسبت فعالیت ^{45}Ca بخش زیرین به بخش فرازین پولوینوس (E/F) محاسبه شد.

ماده پرتوزا، کلسیم کلراید، $^{45}CaCl_2$، با 99٪ خلوص پرتوزایی تهیه شد (ICN Biomedicals, Inc. Irvine, California). کلسیم-45 یک گسیلنده پرتو بتا با بیشینه انرژی 0/257 MeV می‌باشد (نیمه عمر آن 163 روز است).

تجزیه آماری داده‌ها

آزمایش در یک طرح کاملا تصادفی با 10 تکرار به اجرا در آمد. داده‌های دمبرگ، پولوینوس، رگبرگ میانی و پهنک برگ با بهره‌گیری از تجزیه واریانس نرم‌افزار SAS (نرم‌افزار SAS نسخه 6/03) آزمون شدند. برای مقایسه میانگین‌ها از آزمون استیودنت – نیومان – کول (SNK) استفاده شد. برای یابش همبستگی میان نسبت فعالیت ^{45}Ca بخش زیرین به بخش فرازین پولوینوس (E/F) و زاویه رگبرگ میانی – دمبرگ از همبستگی پیرسون بهره برده شد.

نتایج

فعالیت ^{45}Ca در پولوینوس ثانویه به‌طور معنی‌داری بیشتر از فعالیت پلوینوس اولیه، دمبرگ، رگبرگ میانی و پهنک برگچه‌ها بود (جدول 1).

جدول 1. فعالیت پرتوزایی ^{45}Ca (کیلوبکرال بر گرم) در بافت‌های مختلف برگِ گونه *Phaseolus vulgaris* L.

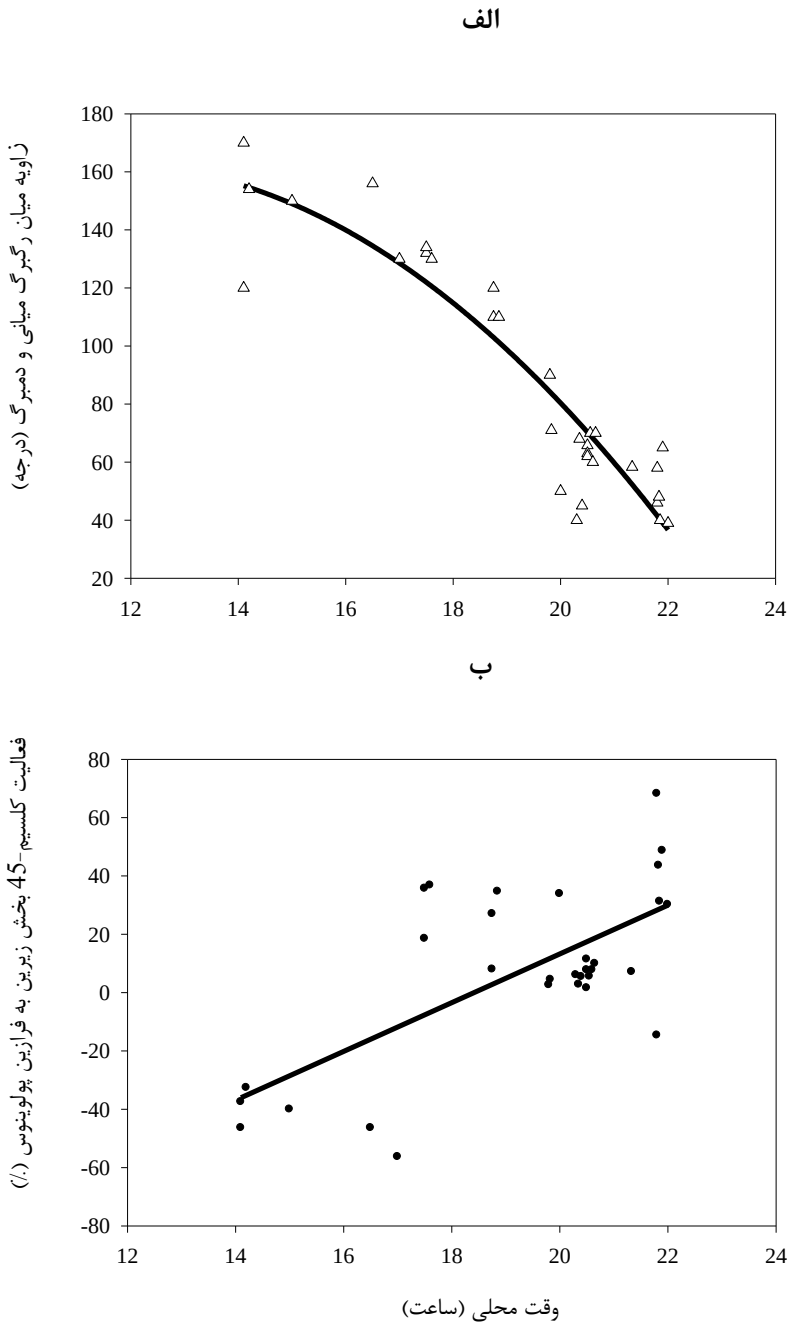
بافت	میانگین پرتوزایی کلسیم 45 (کیلوبکرال)	انحراف معیار (STD) (کیلوبکرال)
پلوینوس اولیه (در پایه دمبرگ اصلی)	503[b] *	± 35
پلوینوس ثانویه (در پایه دمبرگ برگچه)	655[a]	± 146
دمبرگ اصلی **	284[c]	± 21
رگبرگ میانی **	218[c]	± 24
پهنک **	43[d]	± 16

* میانگین‌هایی که دارای حرف متفاوتی هستند از نظر آماری در سطح 5٪ معنی‌دار می‌باشند.

** نمونه‌های دمبرگ از نزدیکی پولوینوس اولیه، نمونه‌های رگبرگ میانی از نیمه پائینی برگچه، و نمونه‌های پهنک از نوک برگچه تهیه شدند.

اندازه فعالیت ^{45}Ca در پولوینوس ثانویه به‌ترتیب 15، 3، 2/3 و 1/3 برابر بیشتر از فعالیت در پهنک، رگبرگ میانی، دمبرگ و پلوینوس اولیه بود. داده‌های برگچه‌ها نشان داد که درصد فعالیت ^{45}Ca در نیمروز در بخش فرازین بیشتر از بخش زیرین پولوینوس بود، ولی هنگامی که برگ به‌خاطر ریتم شبانه به‌سوی پائین خمیده شد و زاویه میان رگبرگ میانی و دمبرگ آغاز به کاهش کرد، درصد فعالیت در بخش زیرین افزایش یافت (شکل 2 ب). همبستگی بالا و معنی‌داری ($p < 0/001$ ؛ $r = 0/97$) میان غلظت کلسیم-45 در

درون بخش زیرین و فرازین پولوینوس دیده شد. همبستگی معنی‌داری ($p < 0/05$ ؛ $r = 0/65$) میان درصد فعالیت کلسیم-45 در بخش زیرین به بخش فرازین پولوینوس با زاویه رگبرگ میانی- دمبرگ دیده شد. یک همبستگی درجه دوم نیز میان وقت محلی و زاویه دیده شد (شکل 2 الف).



شکل 2: تغییرات روزانه زاویه دمبرگ - رگبرگ میانی برگچه (الف)، و درصد تغییرات پرتوزایی در بخش زیرین به بخش فرازین پولوینوس (ب).

بحث و نتیجه‌گیری

اهمیت یون‌ها در فیزیولوژی گیاهی به‌خوبی شناخته می‌باشد و به طورکلی، انباشتگی یون‌ها در جایی است که بیشتر مورد نیاز باشند. در این آزمایش بالاترین فعالیت پرتوزایی ^{45}Ca در پولوینوس ثانویه در پایه پهنک برگچه دیده شد، و کمترین فعالیت در پهنک برگ رخ داد. این فعالیت بالاتر نشانه آن است که یون‌های کلسیم در بخش پولوینوس بیشتر مورد نیاز هستند تا جابجایی برگ را سبب شوند. یون‌های کلسیم نقش مهمی در تنظیم بازشدگی روزنه (14،33،34) و جابجایی برگ (18،22،27) دارند. همبستگی مثبتِ یافته‌شده بین جابجایی برگ و انباشتگی ^{45}Ca در پولوینوس در این آزمایش، در توافق با یافته‌های نویسندگان بالا است. این همبستگی را می‌توان به‌عنوان یک مدرک نامستقیم نقش کلسیم در آرایش برگ در نظر گرفت.

درون‌شاری[1] و برون‌شاری[2] یون‌ها میان بخش فرازین و زیرین پولوینوس (20،21،8،17) سبب ایجاد یک شیب پتانسیل اسمزی میان آن دو می‌شود. تغییرات متضاد در بخش‌های فرازین و زیرین پولوینوس سبب آماس یک سو و چروکیدگی سوی دیگر می‌شود، در نتیجه جابجایی برگ را به همراه خواهد داشت. بر پایه گزارش سَتر و گَلستان (1981) اکثر مواد اسمزی مسئول برای شیب پتانسیل اسمزی، در یاخته‌های موتور پولوینوس، میان دو بخش آن انتقال می‌یابند. انگار کلسیم در تنظیم اسمزی نقشی ندارد، بلکه انباشتگی آن مقاومت دیواره‌ی یاخته را به دگرریختی[3] افزایش می‌دهد (4). لی (1990) نیز پیشنهاد کرد که ترکیب Ca^{2+}-کادمیوم[4] ممکن است بازدارنده جابجایی باشد. نشان داده شده است که دی‌پولاریزه شدن یاخته‌های فرازین به‌خاطر نور آبی، تنها فعال‌کننده برون‌شاریِ یون پتاسیم نیست (36) و این امکان هست که یون‌های Ca^{2+} نقش مهمی در این مسئله بازی کنند. داده‌های این آزمایش نشان می‌دهد که در خلال شب، زاویه میان رگبرگ میانی – دمبرگ کاهش می‌یابد، در حالی که نسبت ^{45}Ca در E/F کاهش می‌یابد. این بدین معنی است که با نزدیک شدن شب، یک افزایش تدریجی در انباشتگی ^{45}Ca در بخش زیرین پولوینوس دیده می‌شود. در حالی که در شب تنظیم کنندگان اسمزی، مانند یون‌های پتاسیم، به‌سوی یاخته‌های موتور فرازین پولوینوس انتقال می‌یابند و به دنبال آن‌ها آب به سمت بالا می‌شارد. این کنش‌ها، پُلیدگی بخش فرازین و چروکیدگی بخش زیرین پولوینوس را به‌همراه دارد، بنابراین سبب حرکت برگ به سوی پائین می‌شود. پس، بر پایه داده‌های این آزمایش مسیر انتقال و انباشتگی یون‌های ^{45}Ca برخلاف انتقال یون‌های تنظیم‌گر اسمز و آب می‌باشد. در جابجایی برگ روشن شده است که یون اصلی تنظیم‌گر اسمزی پتاسیم می‌باشد (16)، و در برگچه‌های میموزا یک تضادی میان غلظت یون‌های K^+ و Ca^{2+} دیده شد (27)، به‌گونه‌ای

[1] Influx
[2] Efflux
[3] Deformation
[4] Ca^{2+}-calmodulin complex

که در جایی که غلظت پتاسیم بالا بود، غلظت کلسیم افت می‌کرد. این نتایج با یافته‌های ما برای ^{45}Ca در بخش‌های برگ همخوانی دارند. در این آزمایش، در خلال بازشدگی برگ فعالیت پرتوزایی ^{45}Ca در بخش فرازین پولوینوس بالاتر بود، در حالی که با آغاز ریتم شبانه در سرِ شب، و با آغاز بسته شدن برگ، مقدار این فعالیت در بخش زیرین پولوینوس به‌تدریج افزایش یافت. با این که تنظیم‌گرهای اسمزی بایستی در خلال باز شدن برگ در بخش زیرین و در هنگام بسته شدن در بخش فرازین پولوینوس انباشته شوند، ولی انباشتگی یون‌های ^{45}Ca در این آزمایش برخلاف جهت آن‌ها بود. و این بدین معنی است که یون‌های کلسیم نقشِ دیگری، غیر از تنظیم‌کنندگی اسمز، در جابجایی برگ دارند. همان‌گونه که بانر (1961) پیشنهاد کرده بود، یون‌های Ca^{2+} کانال‌هایِ دیواره یاخته را به روی هرگونه جریان یون تنظیم‌کننده اسمز به‌سوی یاخته‌های بخش زیرین بسته و برگ‌ها را وامی‌دارند تا به‌سوی پائین جابجا شوند. بنابراین، یون‌های Ca^{2+} ممکن است یاخته‌های زیرین را در برابر گسترش سخت کنند، که این همخوان با یافته‌های این آزمایش می‌باشد. به‌نظر می‌رسد فرایند بسته شدن برگ در شب یک گزینش بومشناختی باشد تا برگ‌ها در طی شب در معرض آسمان نبوده و گرمای کمتری از دست دهند.

منابع

1- رائینی سرجاز م. و چالوی و. 1386. اثر جابجایی برگ بر تبادلات گازی و کارایی لحظه‌ای مصرف آب در گیاهان پروانه‌آسا. مجله علمی پژوهشی مرتع، سال اول، شماره دوم، 221-210.

2- Bialczyk J., & Z. Lechowski, 1986. Diurnal changes in the malic-acid concentration in *Phaseolus coccineus* pulvini. Plant Cell Physiolology 27: 981-988.

3- Clarkson, D.T.,1984. Calcium transport between tissue and its distribution in the plant. Plant Cell and Environment 7: 449-456.

4- Bonner, J., 1961, On the mechanics of auxin-induced growth. In Plant Growth Regulation, pp. 307-328. Iowa State University Press, Ames.

5- Campbell N.A. & W.W. Thompson, 1977. Effect of lanthanum and ethylenediaminetetraacetate on leaf movements of Mimosa. Plant Physiology 60: 635-639.

6- Clarkson, D.T., 1984. Calcium transport between tissue and its distribution in the plant. Plant Cell and Environment 7: 449-456.

7- Donahue A.D. & V.S. Berg, 1990. Leaf orientation of soybean seedlings: II. Receptor sites and light stimuli. Crop Science 30: 638-643.

8- Freudling C., N. Starrach, D. Flach, D. Gradmann, & W.E. Mayer, 1988. Cell walls as reservoirs of potassium ions for reversible volume changes of pulvinar motor cells during rhythmic leaf movements. Planta 175: 193-203.

9- Geijn, van de S.C. & C.M. Petit, 1979. Transport of divalent cations: cation exchange capacity of intact xylem vessels. Plant Physiology 64: 954-958.

10- Gorton, H.L., 1990 Stomate and pulvini: a comparison of two rhythmic, turgor-

mediated movement systems. In The pulvinus: Motor organ for leaf movement (eds. R.L. Satter, H.L. Gorton & T.C. Vogelmann) pp 228-237. The American Society of Plant Physiologist, Rockville, MD.

11- Iglesias, A. & R.L. Satter, 1983. H^+ fluxes in excised Samanea motor tissues. Plant Physiology 72" 564-569.

12- Kiyosawa, K. & H. Tanaka, 1976. Changes in potassium distribution in a *phaseolus* pulvinus during circadian movement of the leaf. Plant and Cell Physiology 17: 289-298.

13- Kiyosawa, K., 1979. Unequal distribution of potassium and anions within the *Phaseolus* pulvinus during circadian leaf movement. Plant Cell Physiology 20: 1621-1634.

14- Leckie, C.P., M.R. McAinsh, L. Montgomery, A.J. Priestly, I. Staxien, A. Webb, A. Hetherington, 1998. Second messenger in guard cells. Journal of Experimental Botany 49:339-349.

15- Lee, Y. & R.L. Satter, 1987. H^+ uptake and release during circadian rhythmic movements of excised Samanea motor organs: Effect of mannitol, sorbitol and external pH. Plant Physiology 83: 856-862.

16- Lee, Y., 1990. Ion movements that control pulvinar curvature in nyctinastic legumes. In The pulvinus: Motor organ for leaf movement (eds. R.L. Satter, H.L. Gorton & T.C. Vogelmann) pp 228-237. The American Society of Plant Physiologist, Rockville, MD.

17- Mayer, W.E., 1990. Walls as potassium storage reservoirs in *Phaseoulus* pulvini. In The pulvinus: Motor organ for leaf movement (eds. R.L. Satter, H.L. Gorton & T.C. Vogelmann) pp 160-174. The American Society of Plant Physiologist, Rockville, MD.

18- McClung, C.R., 2001. Circadian rhythms in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 52: 139-162.

19- Means, A.R. & J.R. Dedman, 1980. Cadmodium: An intracellular calcium receptor. Nature 285: 73-77.

20- Moshelion, M. & N. Moran, 2000. Potassium-efflux channels in extensor and flexor cells of motor organ of Sammanea samman are not identical. Effects of cytosolic calcium. Plant Physiology 124: 911-919.

21- Moshelion, M., D. Becker, K. Czempinski, B. Mueller-Roeber, B. Attali, R. Hedrich & N. Moran, 2002. Diurnal and circadian regulation of putative potassium channels in a leaf moving organ. *Plant Physiology* 128: 634–642.

22- Moyssel, L. & E. Simon, 1989. Role of calcium in phytochrome-controlled nyctinastic movements of *Albizzia iophantha* leaflets. Plant Physiology 90: 1108-1114.

23- Okazaki, Y., 2002. Blue light inactivates plasma membrane H+-ATRase in pulvinar motor cells of *Phaseolus vulgaris* L. Plant Cell Physiology 43: 860-868.

24- Palzkill, D.A. & T.W. Tibbits, 1977. Evidence that root pressure flow is required for calcium transport to head leaves of cabbage. Plant Physiology 60: 854-856.

25- Raeini-Sarjaz, M., N.N. Barthakur & N.P. Arnold, 1997. Leaf movement of bush bean: a biometeorological perspective. International Journal of Biometeorology 40:81–85.

26- Roblin, B. & P. Fleurat-lessard, 1983. Distribution of potassium, chloride and calcium and capacity of hydrogen ion excretion in various parts of the *Mimosa pudica* plant. Annals of Botany 52: 763-768.

27- Roblin, B. & P. Fleurat-lessard, 1984. A possible mode of calcium involvement

in dark- and light-induced leaflet movements in *Cassia fasciculata* Michx. Plant Cell Physiology 25: 1495-1499.

28- Satter, R.L. & M.J. Morse, 1990. Light-modulated, circadian rhythmic leaf movements in nyctinastic legumes. . In The pulvinus: Motor organ for leaf movement (eds. R.L. Satter, H.L. Gorton & T.C. Vogelmann) pp.10-24. The American Society of Plant Physiologist, Rockville, MD.

29- Satter, R.L. & A.W. Galston, 1981. Mechanisms of control of leaf movements. Annual Review of Plant Physiology 32: 83-110.

30- Satter, R.L., 1979. Leaf movement and tendril curling. In Encyclopedia of plant physiology, V (7): 442-484. Springer-Verlag, Berlin.

31- Satter, R.L., P.B. Applewhite, Jr. D.G. Kries, & A.W. Galston, 1973. Rhythmic leaflet movement in *Albizzia julibrissin*. Plant Physiology 52: 202-207.

32- Satter, R.L., M. Schremph, J. Chaudhi, & A.W. Galston, 1977. Photochrome and circadian clocks in *Samanea*: rhythmic redistribution of potassium and chloride within the pulvinus during long dark periods. Pant Physiology 59: 231-235.

33- Schroeder, J., 2001. Guard cell signal transduction. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 52: 139-162.

34- Schwartz, A., 1985. The role of calcium and EGTA on stomatal movement in *Commelina commenis*. Plant Physiology 79: 1003-1005.

35- Sorooshzadeh, A. & N.N. Barthakur, 1995. Moisture stress and calcium absorption from immersions during the seed-filling stage of soybean. Communication *Soil Sci. Plant Anal*. 26: 2309-2318.

36- Suh, S., N. Moran & Y. Lee, 2000. Blue light activates depolarization-dependent K^+ channels in flexor cells from *Samanea saman* motor organs via two mechanisms. Plant Physiology 123: 833-843.

37- Wang, X., K. Haga, Y. Nishizaki, & M. Lino, 2001 Blue-light –dependent osmoregulation in protoplasts of Phaseolus vulgaris L. Plant Cell Phisiology 42: 1363-1372.

The role of calcium ions in circadian leaf movements in legum plants

V. Chalavi and M. Raeini-Sarjaz[1]

Abstract

Legume plants, due to their distinctive ecophysiological characteristics, could endure environmental stresses, and do have important roles in sustainable pastures production, recreation and improvement. Leaf movement of legume plants is turgor regulated, and osmotically active fluxes of ions between extensor and flexor of pulvinus cause this movement. To determine the role of calcium ions in circadian leaf movements of bush bean plants (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Provider), a radiotracer technique experiment using ^{45}Ca ions were employed. Measurements were taken during circadian leaf movements, and samples were taken from different parts of the leaf. The ^{45}Ca activity reduced from leaf base pulvinus to leaf tip. The pulvinus had the highest activity, while the leaf tip had the lowest. The ratio of ^{45}Ca activity inside extensor to that of flexor (Ex/Fl) increased, while the midrib-petiole angle, as an indicator of leaf movement, decreased with time. The relationship between ^{45}Ca activity inside extensor and that of flexor was highly significant ($r = 0.97$, $p < 0.001$). The relation between midrib-petiole angle and Ex/Fl ^{45}Ca activity ratio was found also significant ($r = 0.65$, $p < 0.05$). In conclusion, it was found that calcium ions accumulation is opposite to the fluxes of osmotically active ions and water movement. Calcium ions accumulate at less negative water potential side of the pulivnus.

Keywords: pulvinus, extensor, flexor, leaf movement, rhythm, circadian, calcium, *Phaseolus vulgaris*, radioactive

[1] Assistant professor, Sari University of Agricultural Sciences & Natural Resources.