www.salampnu.com

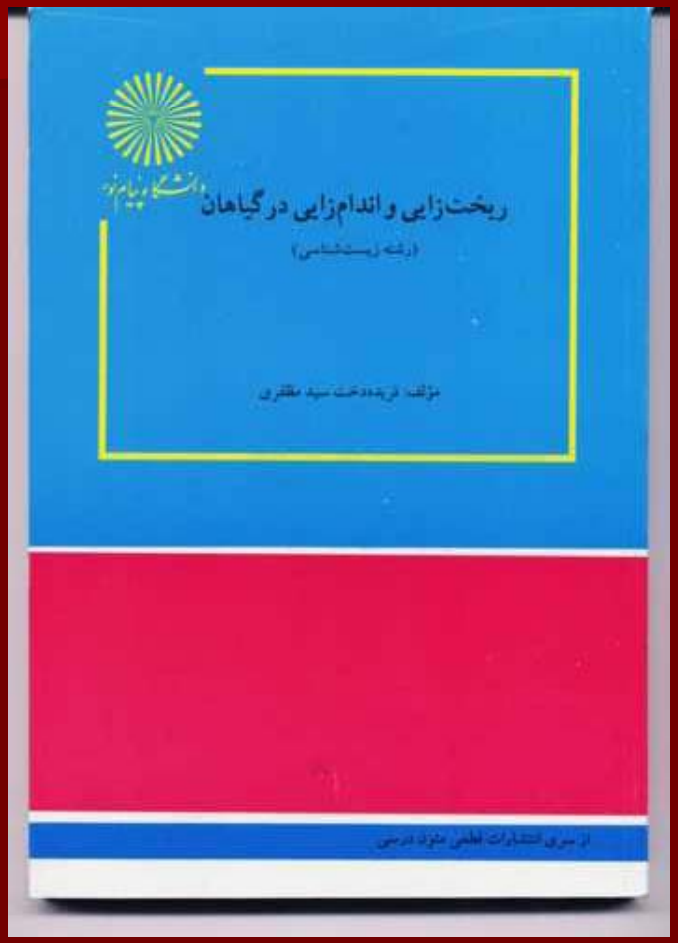
سایت مرجع دانشجوی پیام نور

- ✓ نمونه سوالات پیام نور : بیش از ۱۱۰ هزار نمونه سوال همراه با پاسخنامه تستی و تشریحی
- ✓ کتاب ، جزوه و خلاصه دروس
- ✓ برنامه امتحانات
- ✓ منابع و لیست دروس هر ترم
- ✓ دانلود کاملا رایگان بیش از ۱۴۰ هزار فایل مختص دانشجویان پیام نور

www.salampnu.com

بسم الله الرّحمن الرّحیم
ریخت زایی و اندامزایی
در گیاهان
منبع: کتاب ریخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
1385

گفتار اول



کلیات

پيشگفتار

- نمو به تغييراتي گفته مي‌شود كه در چرخه زندگي موجود رخ مي‌دهد اما ممكن است به تغييرات يك اندام يا بافت يا حتي يك ياخته نيز گفته شود .
- همچنانكه كه ممكن است از نمو يك برگ، از يك پريموردیوم (طرح اوليه برگي) ساده به يك اندام بالغ و پيچيده گفتگو شود .
- نمو گياه ، رشد و تمايز را هم دربر مي‌گيرد .

تمايزيابي

- تغيير مرحله رويشي به زايشي نيز به عنوان نمونه‌اي از تمايزيابي در نظر گرفته مي‌شود .
- تمايزيابي به هر وضعيتي گفته مي‌شود كه در آن ياخته‌هاي مريستمي به دو نوع ياخته يا بيشتر تبديل مي‌گردند .
- مي‌توان گفت كه رشد و تمايز دو فرآيند اصلي نمونه .

مورفوژنز

- ريخت‌شناسان اصطلاح «مورفوژنز» يا ريخت‌زايي را در مورد منشا شكل‌گيري موجودات زنده بكار مي‌برند . بطور كلي مي‌توان سه سطح را تشخيص داد :
- تشكيلات ساختاري ياخته منفرد
- سازمان‌يابي ياخته‌ها براي تشكيل بافت
- سازمان‌يابي پيكر گياه در سطح ماكروسكوپي

نكته

- هنگامي كه از توانايیهاي ژنتيكي گونه‌ها گفتگو مي‌كنيم ، نه فقط ژنهاي مستقر در هسته ، بلكه عوامل سيتوپلاسمي را هم بايد در نظر بگيريم .

هدف آموزشي كلي اين گفتار

- هدف آموزشي كلي اين گفتار آشنايي با دو مطلب زير است :
- رشد و تمايز دو فرآيند اصلي نمو هستند .
- قطبيت يكي از عوامل موثر در تمايزيابي است .
- نمو

نمو

- اصطلاح «نمو» در گياه شامل سه نوع فرآيند است :
- 1) ياخته‌هاي جديد در اثر تقسيم به وجود مي‌آيند .

چ

- 2) مرحله بعدي ، رشد يا بزرگ شدن ياخته است .
- 3) ياخته‌ها تمايز مي‌يابند .

تمايز به عنوان دستيابي ياخته به بعضي حالتهاي پايدار نهايي

- تمايز معمولاً به عنوان دستيابي ياخته به بعضي حالتهاي پايدار نهايي است كه با نقش ويژه‌اي (مانند انتقال در سيستم آوندي يا فتوسنتز در مزوفيل) همراه است .

اهميت تمايز

- بدون اين توانايي موجودات زنده مي‌بايست از ياخته‌هاي منفرد ، يا حباب بي‌شكلي متشكل از ياخته‌ها باشند .
- چنين موجوداتي در مقابل تغيير يا تنش محيطي ، مقاومت كمي‌دارند .

اهمیت تمایز

- تنوع زیاد در شکل و اندازه و رفتار موجودات زنده بدون تمایز یاخته‌هاي تشکیل دهنده آن رخ نمي‌دهد و این امر نشانگر اهمیت تمایز است .
- فرآیند کل تکامل در موجودات تخصص یافته مي‌شود

ياخته تمايز نيافته

- تمايز و نمو در گياهان سبب ايجاد ياختههاي تخصص يافتهاي ميشوند .
- در مقايسه با ياخته تخم ، ياختههاي ديگر گياه را ميتوان تمايز يافته دانست .
- گياهان پرياختهاي يك سري مراكز توليد كننده ياختههاي جديد را در خود نگاه ميدارند . چنين مراكزي به نام مريستم شناخته شدهاند .

دو مطلب

- طرح تقسيم مداوم در مريستم ، دو مطلب را مشخص مي‌كند كه عبارت‌اند از : نقش مريستم ، و سيماي تخصصي نبودن آن .

تعريف ياخته مريستي

تعريف درست ياخته مريستمي اين است كه با مطالعه خود ياخته مريستم نمي‌توان به نمو ياخته‌هاي حاصل از آن پي برد . به اين دليل ، ياخته تمايز نيافته را كه نقطه آغاز تغيير نموي است ، مي‌توان به عنوان ياخته مريستمي تعريف كرد .

اصول كلي تمايز

- توانايي ياخته‌هاي تمايز يافته اندامهاي ويژه ، براي توليد يك گياه را «**نيروي كامل ياخته‌اي**» يا پرتواني گويند .
- همه ياخته‌هاي زنده پيكر گياه احتمالاً تمام توانايیهاي ژنتيكي ياخته تخم اصلي را دربردارند.

عوامل متعدد در تمايزيابي

- چرا ژنهاي ويژه‌اي در مراحل خاصي از نمو ، و ژنهاي ديگر در زمانهاي ديگر فعال‌اند .
- عوامل متعددي در تمايزيابي دخالت دارند كه يكي از آنها قطبيت است .

قطبيت و نمو

- نمو پيكر گياه در اثر يك سلسله پديده‌هاي هماهنگ شامل تقسيم ياخته ، بزرگ شدن آن و سپس تمايز ياخته صورت مي‌گيرد .
- شكل كلي اين نوع رشد را مي‌توان به عنوان رشد قرينه‌هاي متفاوت در اطراف ساختارهاي محوري در نظر گرفت .

قطبي بودن محورهاي رشد

- اين مطلب كه محورهاي رشد قطبي هستند ، بدين معني است كه دو انتهاي آنها با يكديگر تفاوت دارند .
- حتي در يك ياخته ، قطبيت وجود دارد و ممكن است آشكار باشد .
- قطبيت در اثر اجزاي فضايي فرآيند نمو تجلي مي‌يابد .

نکته

- بدون محورهاي پايدار رشد ، گياهان به صورت توده‌هايي از ياخته‌هاي بي‌شكل ، نسبتاً همانند بافتهاي كالوس در محيط كشت خواهد بود .
- اين تغييرات را مي‌توان در انتقال رشد رشته‌اي به رشد دوبعدي در گامتوفيت سرخس به آساني مشاهده كرد .

چندين پرسش مهم دربارة قطبيت

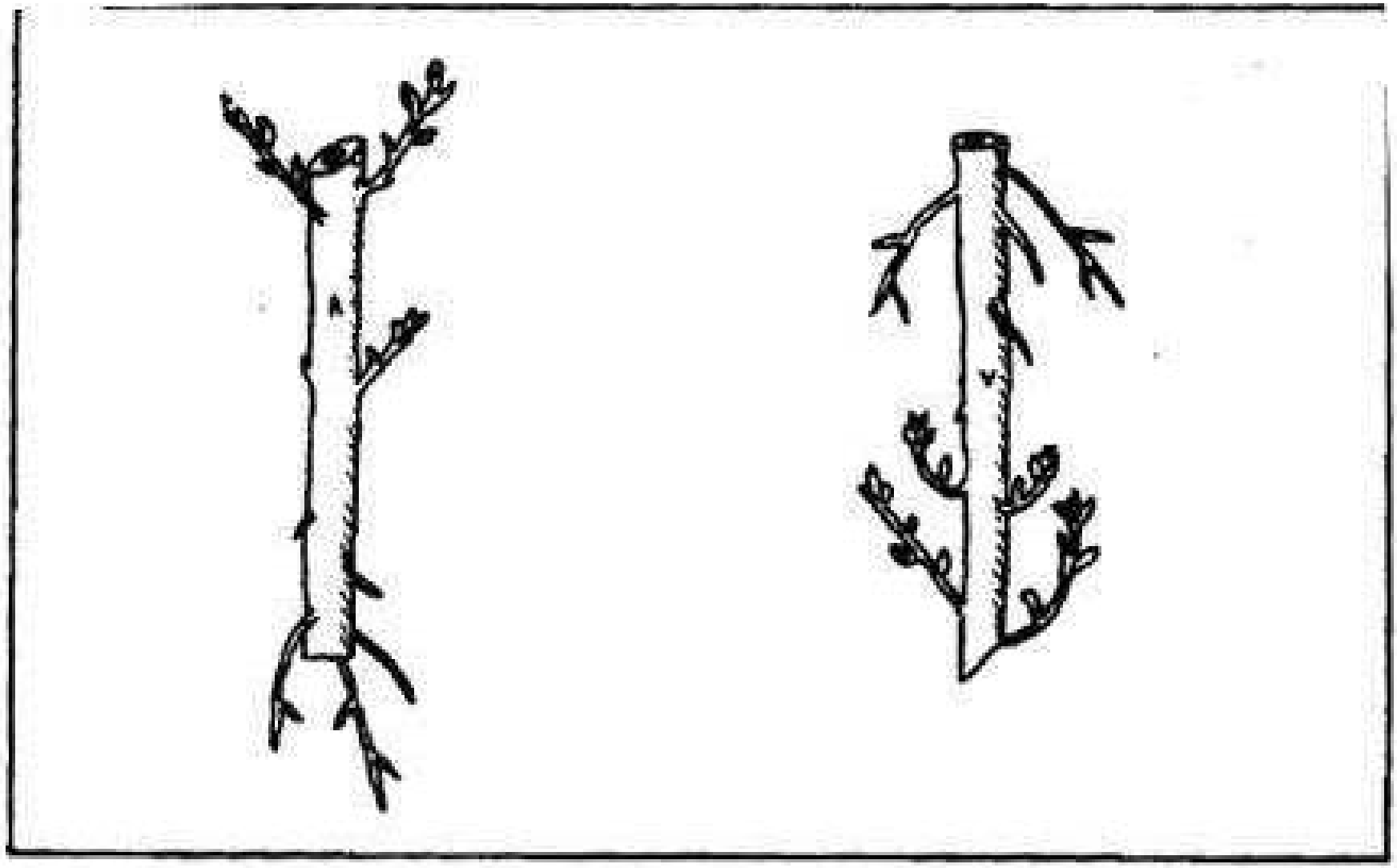
- چندين پرسش مهم دربارة قطبيت مطرح است كه تمام فرآيند نمو ياخته از سطح مولكولي به بالا را منعكس مي‌سازد .
- 1- قطبيت چيست ؟
- 2- تحت چه شرايطي تثبيت مي‌شود و چگونه تغيير مي‌كند ؟
- 3- آيا ناگزير از نسلي به نسل ديگر محفوظ مي‌ماند ؟

تعيين قطبيت

- قطبيت بوسيله قطبيت بافتهاي گياه والد تعيين مي‌گردد .
- با اين حال ، قطبيت ياخته تخم در گياهان پست از قبل تعيين نمي‌شود ، مانند جلبك فوكوس كه تخمكهاي آن در ابتدا غيرقطبي‌اند . تخمك كروي لقاح يافته ، بزودي قطبيت را نشان مي‌دهد .
- احتمال دارد كه قطبيت در تخمك لقاح يافته در اثر نور ايجاد شده باشد .

عوامل ديگري كه سبب قطبيت ياخته‌هاي تخم و هاگها مي‌شوند

- نور اثر مشابهي در تعيين قطبيت در هاگهاي دم اسب دارد (شكل 1-1) .
- **عوامل ديگري كه سبب قطبيت ياخته‌هاي تخم و هاگها مي‌شوند عبارت‌اند از : شيب PH ، CO2 و O2.**



شکل ۱ـ۱. قطبیت در قلمه‌های بید. شاخه‌ها در انتهای رأس یک قلمه ساقه می‌رویند، حتی اگر به طور وارگون کاشته شوند.

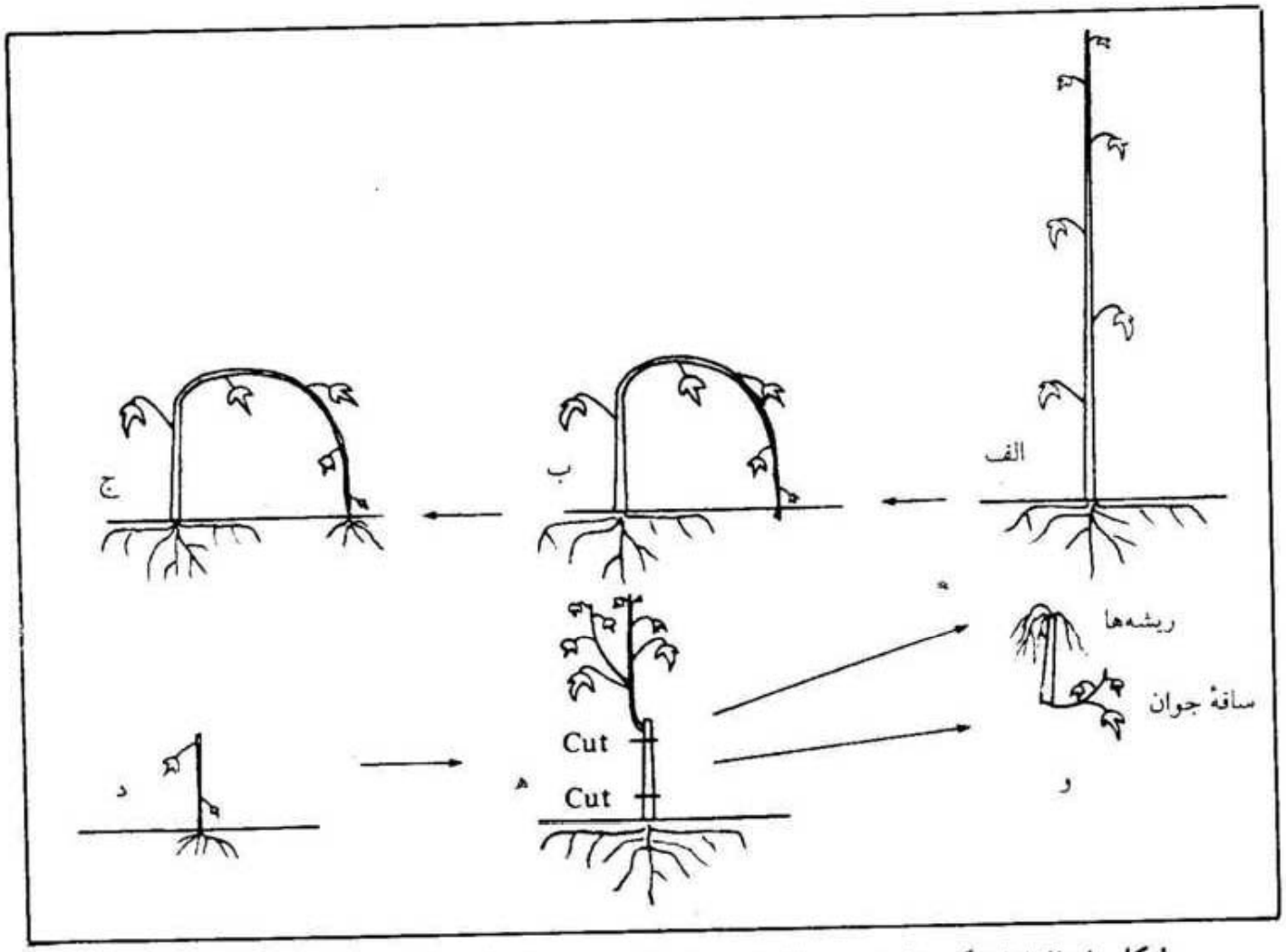
قطبيت در قلمه‌ها

- هنگامي كه قطبيت در يك موجود بوجود مي‌آيد بازگشت قطبيت بسيار دشوار يا ناممكن خواهد بود .
- آزمايشهاي سنتي روي قلمه‌هاي ساقه بيد انجام شده است . (شكل 1-1)

2 نكته

- اين آزمايشهاي ساده نشان مي‌دهند كه قطبيت در گياه ويژگي برگشت‌ناپذيري است و به نيروي جاذبه ، نور يا شرايط خارجي ديگر بستگي ندارد .
- قطبيت مثلاً در يك قلمه ساقه كاملاً شيب تراكم هورمون را منعكس مي‌كند .

- اين تفسير براي قطبيت كافي به نظر نمي‌رسد . به عنوان مثال ، نوك ساقه بيد يا تمشك جنگلي هنگامي كه با خاك تماس پيدا مي‌كند ، ريشه مي‌زند . اين پديده در عشقه هم ديده مي‌شود در (شكل 1-2).

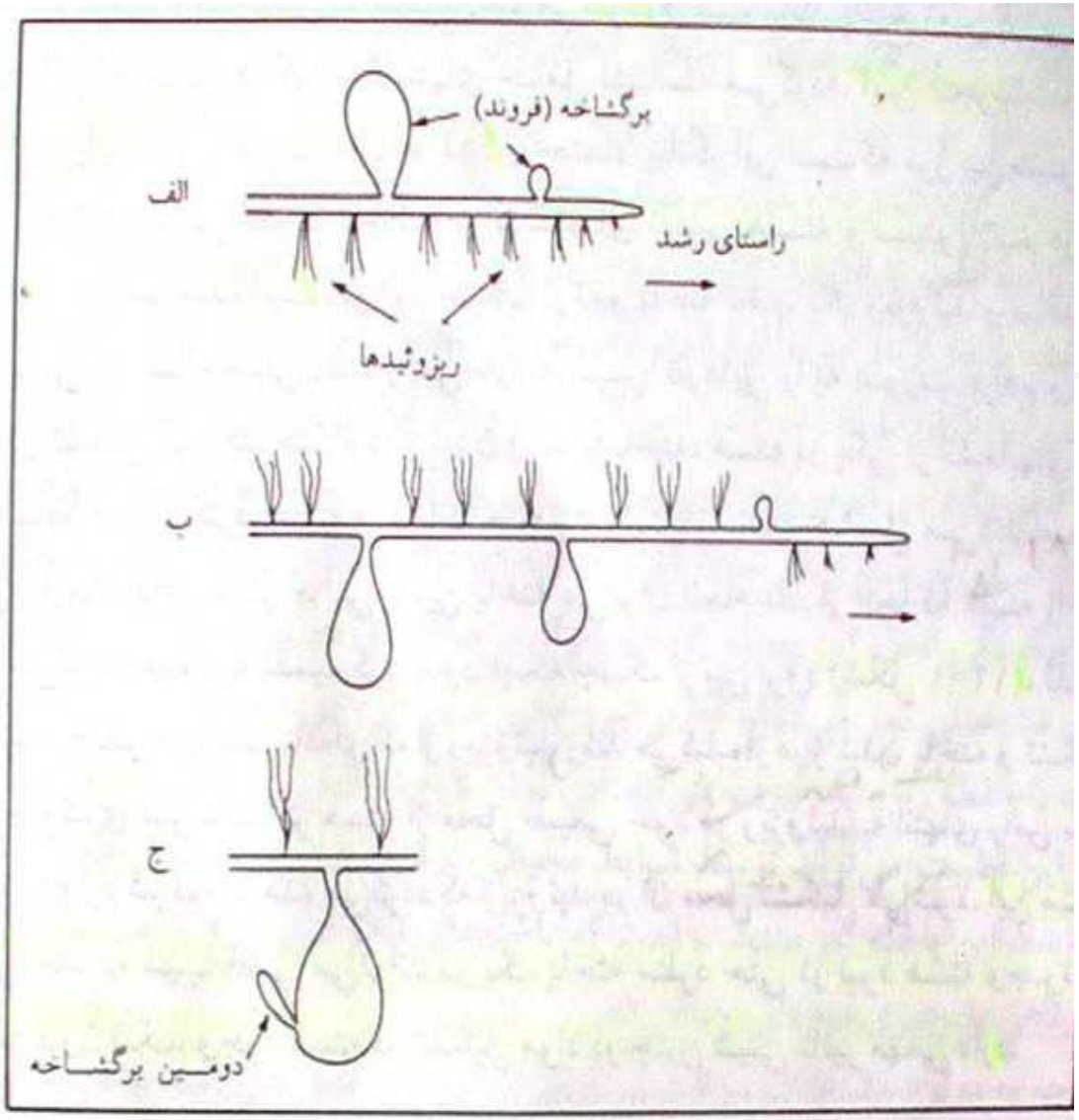


شکل ۱-۲. انباشتگی قطبیت در ساقه‌های عشقه: الف، ب، ج) این گیاه وادار به ریشه‌زایی در نوک ساقه می‌شود. د) به بخش ریشه‌دار شده در ساقه چندین فصل امکان رشد داده می‌شود. ه) ساقه اصلی به عنوان «پایه» گیاه نگهداری می‌شود. و) هنگامی که قطعاتی از این پایه به عنوان قلمه آزمایش شدند، معلوم شد که قطبیت اصلی ساقه در مدت رشد گیاه به طور واژگون، تغییر نکرده است.

- به سخن دیگر ، قطبیت محفوظ مانده و در مدتي که گیاه به طور واژگون رشد کرده برنگشته است . (شکل 1-2).

قطبيت در تك ياخته‌اي هاى پرهسته‌اي

- آزمايشهايي كه روي قلمه بيد انجام شده نشان مي‌دهد كه قطبيت در قلمه گياهان عالي كاملاً تثبيت شده است . مثالهاي زيادي از موجودات تك ياخته‌اي وجود دارند كه نشان مي‌دهند قطبيت ممكن است نسبتاً به آساني قابل برگشت باشد . يكي از اين نمونه مثالها ، جلبك دريايي كولرپا است . (شكل 1-3 ، الف).



شکل ۱-۳. واژگونی قطبیت در کولرپا پرولیفرا (Caulerpa Prolifera): الف) ریزوم افقی هنگام رشد برگشاخه‌ها را در سطح بالایی و ریزوئیدها را در سطح پایینی تولید می‌کند؛ ب) واژگونی گیاه سبب تشکیل ریزوئیدها در سطح پایینی می‌شود، و برگشاخه‌ها از سطح بالایی (واژگونی قطبی) خارج می‌گردند؛ ج) اگر دومین برگشاخه روی یک برگ واژگون شده تشکیل شود، به علت قطبیت جدید به طرف بالا رشد می‌کند.

- هنگامي كه اين گياه 180 درجه چرخانده شود، مشاهده مي‌گردد كه ريزوئيدهاي جديد در طرف پايين ريزوم، و برگهاي تازه در سطح بالايي آن به وجود مي‌آيند (شكل 3-1 ، قطبيت). اين آزمايش نشان مي‌دهد كه قطبيت توليد اندامها، با برگرداندن ميدان جاذبه به سادگي تغيير مي‌كند.

- اين آزمايش نشان مي‌دهد كه تغيير قطبيت هنگامي تجلي مي‌كند كه در مرز سيتوپلاسم و ديواره نوپديد عمل مي‌كند . احتمالاً پاسخ سريع سبب حركت گيرنده‌هاي نيروي جاذبه زمين در سيتوپلاسم مي‌شود .
- اين تجربيات ، اهميت سيتوپلاسم را در تعيين قطبيت نشان مي‌دهد .

نقشهاي نسبي هسته و سيتوپلاسم در جلبك استابولاريا

- نقشهاي نسبي هسته و سيتوپلاسم در جلبك استابولاريا بررسي شده است . (شكل 1-12)
- اين مشاهدات نشان مي‌دهند كه شيب قطبي مي‌تواند در يك ياخته منفرد حتي در نبود هسته وجود داشته باشد ، اما بدون شك ، وجود هسته در تشكيل مواد در چنين شيبي تاثير مهمي دارد .

قطبيت در ياخته‌هاي تخم و هاگها

- در تك‌ياخته‌هاي پرهسته‌اي ، قطبيت ناپايدارتر از بافتهاي پرياخته‌اي يك گياه عالي است .
- هاگهاي خزه‌ها، سرخسها و دم‌اسبيان مي‌توانند توسط شيبهاي پارامترهاي فراوان محيطي تحت تاثير قرار گيرند و در مسيرهاي خاصي رشد كنند.
- اين عوامل عبارتند از : شدت نور ، دما ، ميدانهاي نيروي جاذبه زمين ، و PH .

- ياخته‌اي كه تحت تاثير قرار گرفته است يا قطبيت ذاتي ندارد و يا ممكن است اين قطبيت به علت تاثير محيطي پوشيده شده باشد . به عنوان مثال ، در گياه «سيستوسير ابارناتا»نشان داده شده است كه در نبود محرك بيروني ، ريزوئيد از محلي كه اسپرم به ياخته تخم وارد مي‌شود ، بيرون مي‌آيد .

هاگهاي دم‌اسب

- هاگهاي دم‌اسب در اثر شيب نور ، در مسيرهاي مشخصي نمو مي‌كنند ، اما در نبود چنين محركي ، ريزوئيد از محل مشخصي در ديواره ، به نام نقطه ريزوئيد ، بيرون مي‌آيد .

ياخته قطبيت ذاتي دارد

- اين گونه نتايج نشان مي‌دهند كه ياخته قطبيت ذاتي دارد ، اما اين قطبيت مي‌تواند توسط شرايط محيطي پوشيده شود يا مجدداً رهبري كند .
- اگر تخمكهاي لقاح يافته فوكوس در نور قطبيده (پلاريزه) رشد كنند ، ريزوئيدها از جهت مخالف بيرون مي‌آيند و در اين صورت قطبي نيست .

تخمکهاي کوکوفورا و سارگاسوم

- تخمکهاي کوکوفورا و سارگاسوم هنگامي که از مادر خود تکانده مي‌شوند ، شکل کشيده‌اي دارند و نخستين تقسيم هميشه عمود بر محور طولي است و به نوع محرکي که در معرض آن قرار گرفته‌اند بستگي ندارند . در اين حالت ، قطبيت پيش از جدا شدن از مادر تعيين شده است .

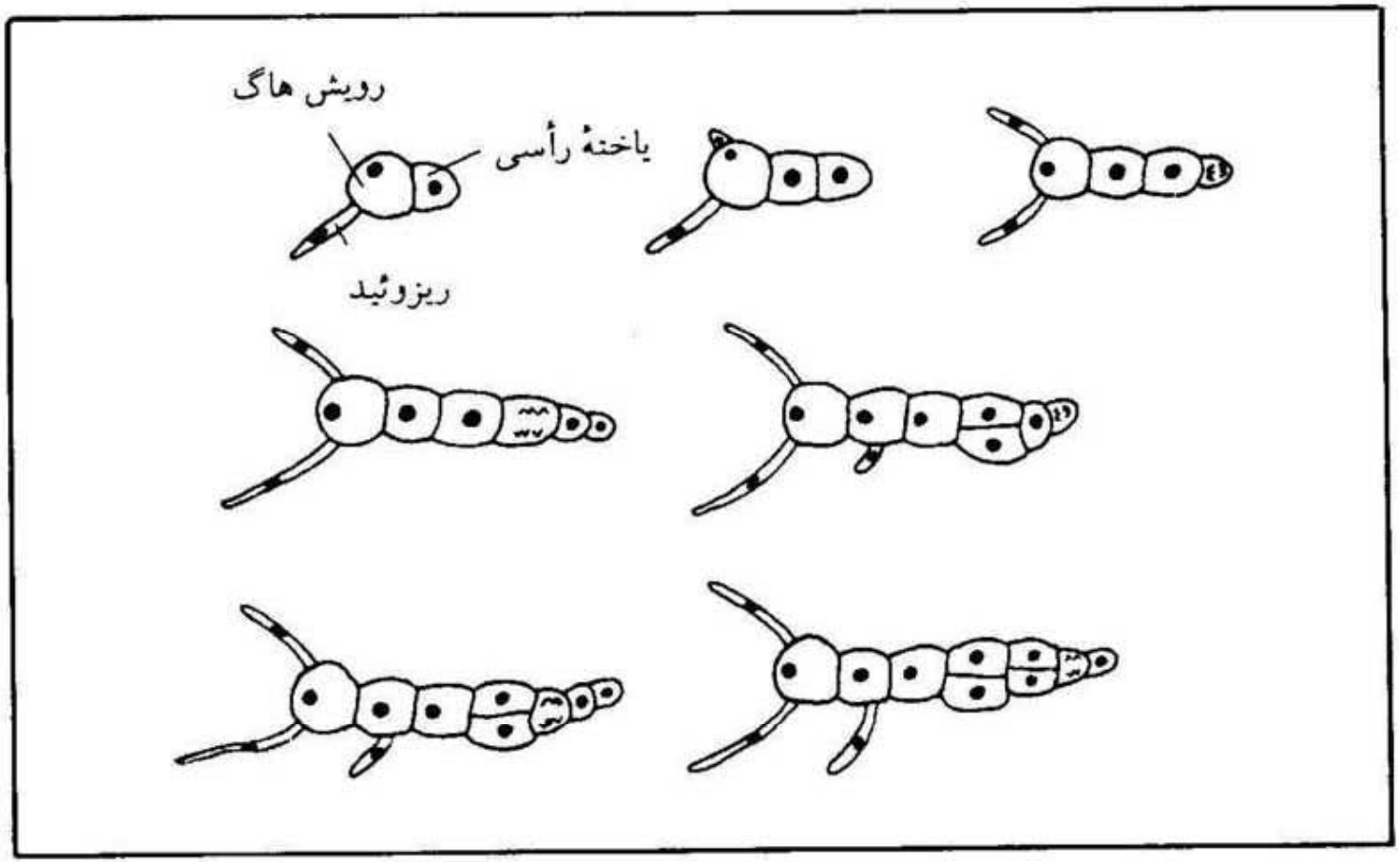
دانه‌هاي گرده گياهان عالي

- دانه‌هاي گرده گياهان عالي نيز به طور قطبي رشد مي‌كنند ، چون جوانه زدن معمولاً فقط مي‌تواند از راه منافذي كه در ديوارة دانه گرده وجود دارند ، انجام گيرد . قطبيت نيز بوسيله بافت والد ايجاد مي‌شود .

- در مورد ياخته‌هاي توليدمثلي ابتدايي ، مي‌توان گفت كه ممكن است قطبيت تثبت شده باشد يا براي مدت كوتاهي تحت تاثير عوامل بيروني قرار گيرد .

قطبيت و نمو سيستمهاي ساده

- در ياخته‌هاي منفرد يا موجودات ساده‌تر ، قطبيت و رشد محوري را مي‌توان براساس مسيرها و موقعيتهاي دراز شدن ديواره‌ها يا صفحات تقسيم ياخته‌اي ، يا حتي بر اساس انتشار اندامكها تعريف كرد . يكي از بهترين سيستمها براي مطالعه ، گامتوفيت سرخس است .
- (شكل 1-4)
- پيش‌ريسه (پروتال) را به وجود مي‌آورد .



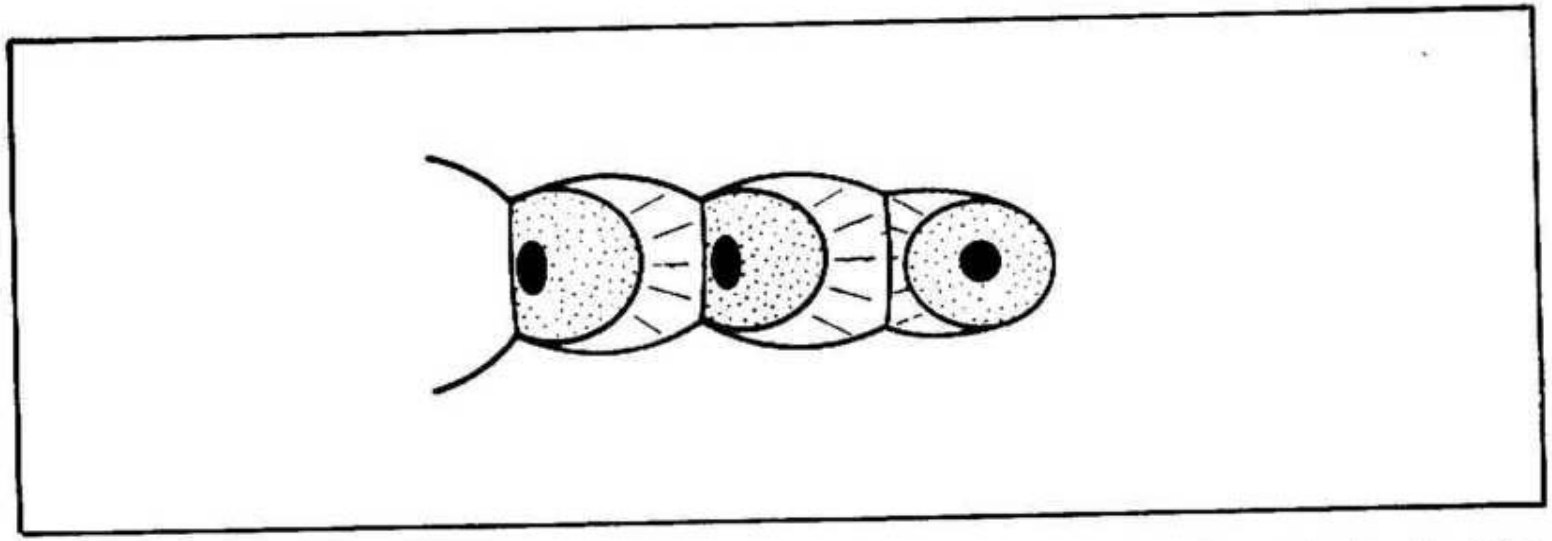
شکل ۱-۴. مراحل آغازی رشد گامتوفیت دریوپتریس پسودوماس (Dryopteris Pseudo-mas) در نور سفید. از رویش هاگ، یک ریزوئید و یک رشته به وجود می‌آید. رشته فقط در اثر تقسیمات یاختهٔ رأسی گسترش می‌یابد تا طول آن به اندازهٔ ۵ یاخته برسد. در این هنگام سومین یاختهٔ رشته عمود بر محور اصلی رشد تقسیم می‌شود. درنتیجه، یاختهٔ رأسی ممکن است تقسیم شود و تقسیمات بعدی در رشته، پیش ریسهٔ دو بعدی تولید می‌کند. تشکیل ریزوئید در یاخته‌های قاعده‌ای رشته رخ می‌دهد و این امر سبب تغییر حالت در سومین یاخته می‌شود.

- بعضي اوقات انتقال مي‌تواند پيش‌بيني شده باشد، مانند مورد سرخس در يوپتريس پسودوماس. (شكل 1-4)
- اين سيستم بسيار ساده چندين نكتة جالب مانند نمو و كنترل قطبيت در ياخته‌ها را نشان مي‌دهد .
- نور قرمز ، رشد رشته بدون تشكيل پروتال ادامه مي‌يابد . در نور آبي يا سفيد ، انتقال زود رخ مي‌دهد ، در نور آبي بسيار شديد يا سفيد ، پيش از اينكه طول رشته به اندازة 5 ياخته برسد ، انتقال رخ مي‌دهد . محل دريافت واكنش به نور ، خود ياختة راسي است .

- به نظر مي‌رسد كه ياختة راسي روي بقية ياخته‌هاي رشته نقش بازدارندگي داشته باشد .
- تاثير ياخته راسي از طريق پلاسمودسم به طور تماسي (اتصالي) منتقل مي‌گردد .
- ياخته‌ها بر حسب موقعيت خود ، به علائم موجود در طول شيبهاي قطبي پاسخ مي‌دهند . تغيير در علامت يا سرشت شيب ممكن است سبب تغيير در رفتار آنها شود .

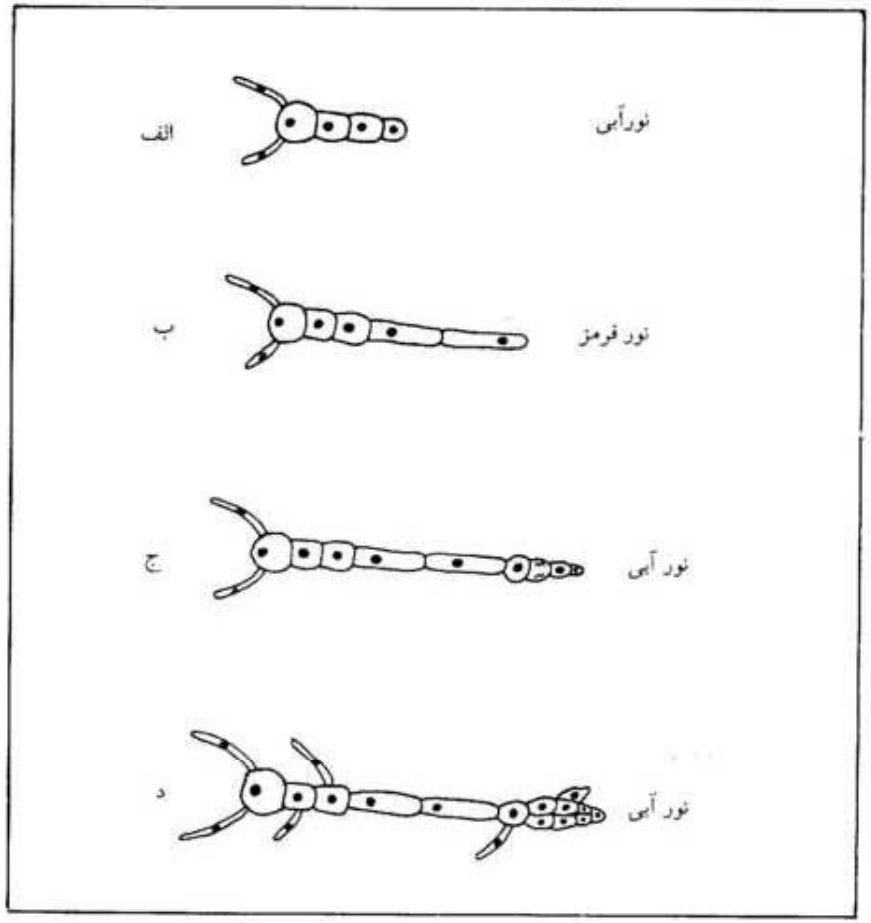
آزمايش پلاسموليز

- آزمايش پلاسموليز (شكل 1-5)
- وجود رفتار قطبي پلاسموليز نشان مي‌دهد كه نه فقط رشته به علت ميزان رشد و پيري ياخته يه طور كامل يك ساختار دوقطبي است ، بلكه هر ياخته خود دوقطبي است .
- اهميت ارتباطهاي بين ياخته‌اي در جلوگيري از تقسيم ميتوز در رشته مشاهده شده است .
- (شكل 1-4)



شکل ۱-۵. پلاسمولیز قطبی در یاخته‌های گامتوفیت سرخس. یاخته رأسی در اثر چروکیده شدن از دیواه قاعده‌ای فاصله می‌گیرد، در حالی‌که بیشتر یاخته‌ای قاعده‌ای از دیوارهٔ رأسی فاصلی می‌گیرند.

- این حالت با آزمایش زیر نشان داده شده است (شکل 1-5)
- ريزوئيدها بر روي ياختههاي دراز شدهاي كه در اثر رشد و تقسيمات ياختة راسي در نور قرمز توليد شدند ، تشكيل نمي‌گردند (شكل 1-6) .



شکل ۱-۶. عبور پیامهای ریخت‌زایی از یاخته‌های بی‌هدف در سرخس (Dryopteris Pseudo-mas):

الف) هاگ در نور آبی جوانه می‌زند و یک رشتهٔ سه یاخته‌ای را تشکیل می‌دهد. سپس گیاه به نور قرمز انتقال داده می‌شود. ب) یاخته‌هایی که در نور قرمز رشد کردند، تقسیم شده و سپس دراز می‌شوند. هنگامی که اندازه رشته به ۵ یاخته رسید، گیاه به نور آبی برگردانده می‌شود. تقسیمات بیشتر یاخته سبب تولید یاخته‌های هم‌اندازه‌ای می‌گردد که ویژهٔ رشد در نور آبی است. ج) در این یاخته‌ها که در نور آبی رشد می‌کنند، انتقال در سومین یاخته‌ای که مسن‌ترین است رخ می‌دهد. د) این وضعیت بعد از تقسیمات بیشتر یا تشکیل ریزوئید در یاخته‌های قاعده‌ای در هر طرف از آنهایی که در نور قرمز نمو کرده‌اند، دنبال می‌شود. یاخته‌های رشد یافته در نور قرمز، پیام را برای تشکیل ریزوئید از خود عبور می‌دهند، اما نسبت به آن واکنشی نشان نمی‌دهند.

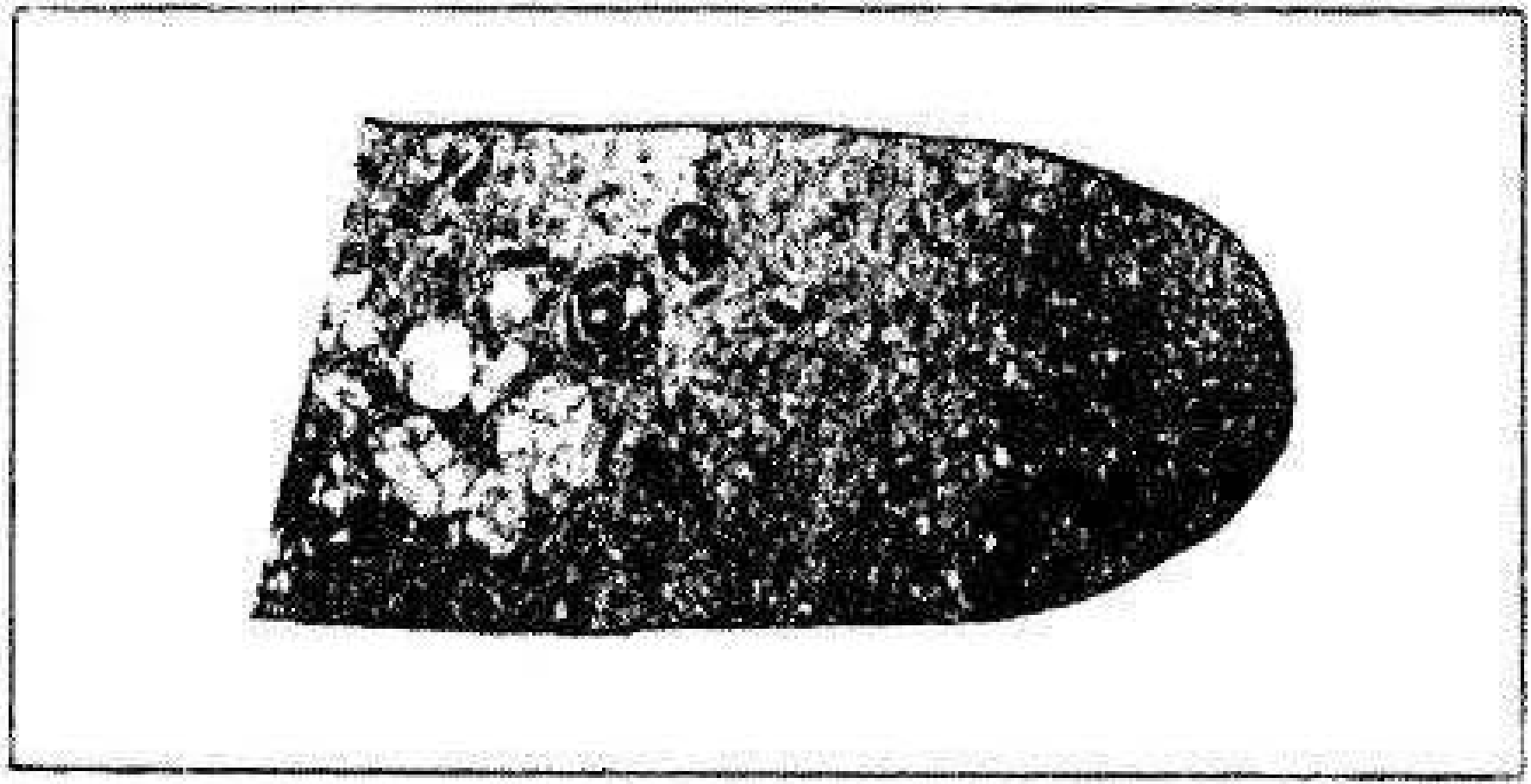
انتقال و قطبیت

- گامتوفیت سرخس سیماي بیشتري از قطبیت را در یاختهها و بافتها نشان ميدهند . مادامي که قطبیت فاحشي در بافت وجود دارد تمام یاختههایي که بافت قطبي را تشکیل ميدهند ، در همان جهت قطبي نیستند .

- در گامتوفيت ، نمو و قطبيت ياخته‌هاي منفرد نيز به وضعيت كامل موجود بستگي دارد .
- اين موضوع بيانگر رفتار گياهان در كيفيتهاي مختلف نوري است و ممكن است براي مشاهدات ديگري مثلاً در انوكلئاسان سيبيليس به كار رود . با افزايش اكسين در اين گياه ، محور رشد طولي مي‌يابد و از انتقال به رشد دوبعدي جلوگيري مي‌شود .

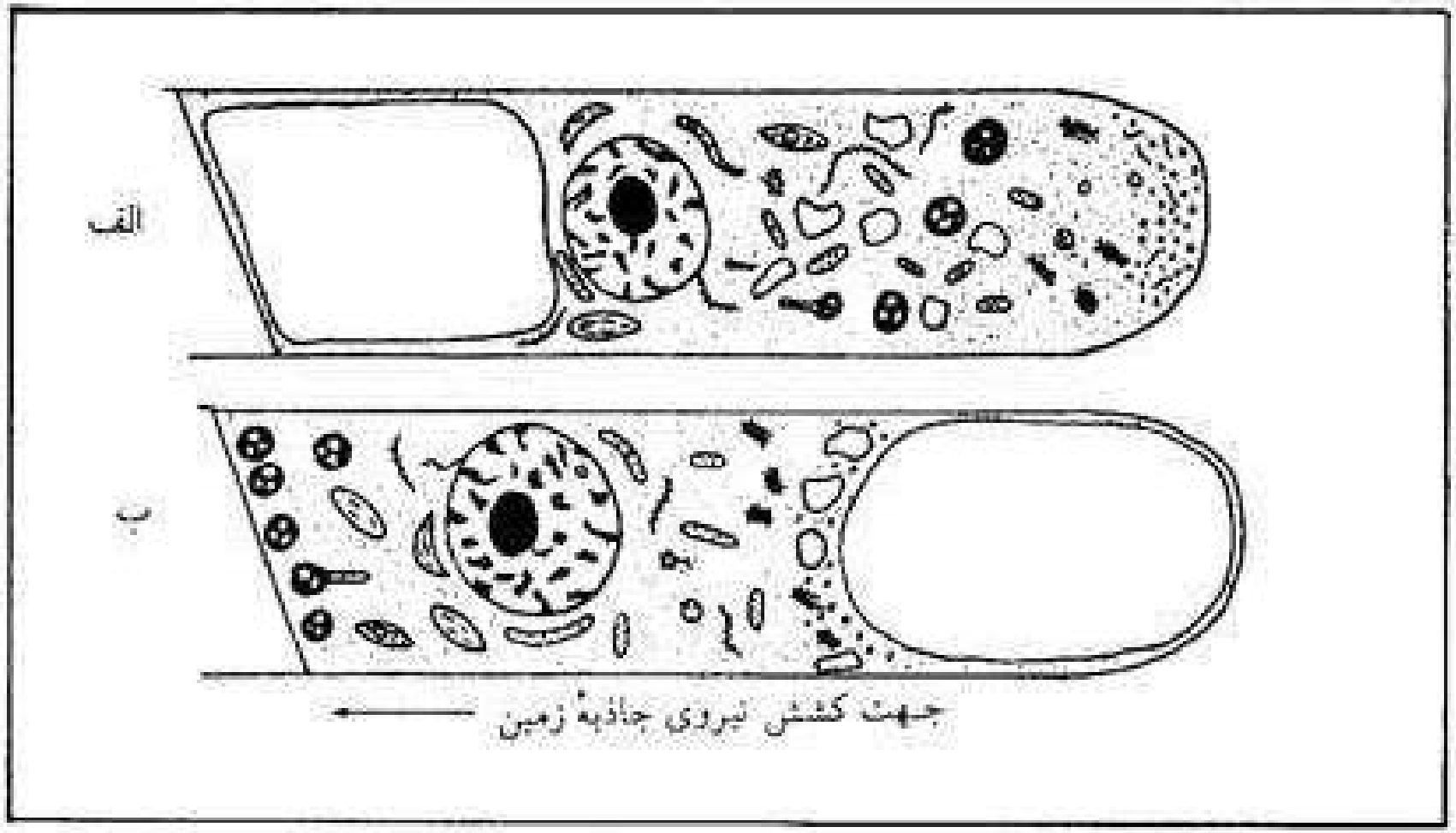
قطبيت و ساختار ياخته‌اي

- ارتباط بين قطبيت و تقسيم ياخته در سيستم رشته‌اي ديگري يعني : پروتونماي در حال نمو نوعي خزه به نام «فوناريا هيگرومتريكا» بررسي شده است . بر اثر روييدن هاگ در اين گياه ، ابتدا شبكه‌اي از رشته‌هاي سبز كلرونما تشكيل مي‌شود .
- پس از مدتي ، دومين نوع بافت با ياخته‌هايي متفاوت با نخستين بافت به وجود مي‌آيد كه كولونما نام دارد . (شكل 1-7)



شکل ۱-۷. میکروگراف الکترونی نوک یاختهٔ رأسی در کرلونمای فونااریاهیگرومتریکا (Funaria hygrometrica)، ناحیهٔ رأسی بدون اندامکهای بزرگ است.

- (شكل 1-8 ، الف) . بنابراين ، ياخته از هر دو جنبه ، يعني ويژگيهاي رشد و گسترش محتويات سيتوپلاسمي ، بي‌نهايت قطبي است . حتي در يك گروه از اندامكها مثلاً پلاستيدها ، قطبيت وجود دارد .
- .



شکل ۱-۸. تأثیر سانتریفوژکردن روی یاختهٔ رأسی کرولنمای فونار یاهیگرومتریکا. (Funaria hygrometrica) : الف) یاختهٔ طبیعی در حال رشد دارای ناحیهٔ رأسی آشکاری است، و پس از آن ناحیه‌ای وجود دارد که محتوی پلاستیدها و میتوکندریهاست؛ هسته در پشت این ناحیه، و واکوئول در قاعدهٔ یاخته مستقر است. ب) در اثر سانتریفوژکردن، واکوئول در رأس و اندامکهای متراکمتر در قاعده قرار می‌گیرند.

- داروي كلشيسين هيچ اثري در پخش اندامكها ندارد ، اگر چه ميزان دراز شدن ياخته را كاهش دهد . يكي از نقشهاي كلشيسين جلوگيري از تشكيل ريزلوله‌هاست . اكسيد دوتريوم (آب سنگين) ، در مقايسه با كلشيسين ، اثر متضادي روي تعادل ريزلوله‌ها دارد و سبب پايداري آنها مي‌گردد

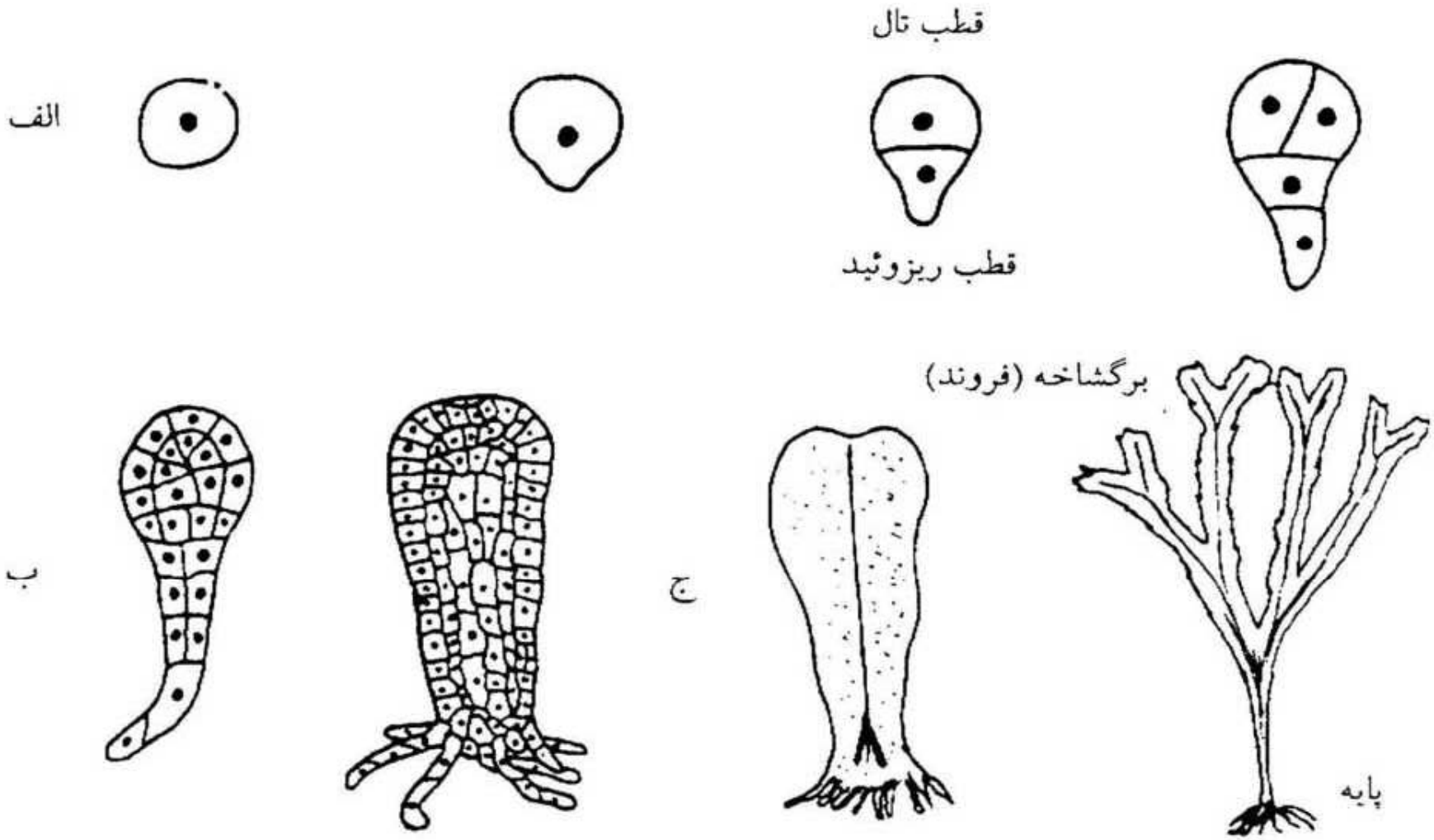
تخريب فيزيكي سيتوپلاسم به وسيله سانتريفوژ كردن

- تخريب فيزيكي سيتوپلاسم به وسيله سانتريفوژ كردن ياخته‌ها سبب گرديد كه نوك ياخته كه فاقد اندامكهاي بزرگ بود از ناحية راسي ياخته جابجا گرديد و جاي خود را به واكوئل داد (شكل 1-8 ، قطبيت)

- این آزمایشها نشان مي‌دهند که هسته در این وضعیت بر حسب موقعیتش ، در قطبیت یاخته تاثیر دارد و همچنین استدلالي در برابر اهمیت حد فاصل دیواره و سیتوپلاسم هستند چون در میدانهاي جاذبه‌اي به کار برده شده انتظار هیچگونه اختلالات فیزیکي در اجزاي این ناحیه نمي‌رود .

بروز قطبیت در فوکوس

- نتيجة نمو طبيعي تخمك لقاح يافتة فوكوس ، تشكيل ريزوئيد در نخستين تقسيم ، و نمو برگشاخه (فروند) از ياختة دختري است كه ريزوئيد تشكيل نمي‌دهد (شكل 1-9) .



شکل ۱-۹. نمو فوکوس: الف) از رشد تخمک لقاح یافته، برآمدگی کوچکی در محل ریزوئید آتی نمو می‌کند، نخستین تقسیم میتوزی یاختهٔ تخم قطبی، قطبیت را تثبیت می‌کند. ب) تقسیمات بعدی یاخته‌های دختر، یک نهال قطبی تولید می‌کند. ج) این نهال قطبی یک سری برگ و یک پایه را به وجود می‌آورد.

تخمك فوكوس

- تخمك فوكوس ، 8 تا 14 ساعت پس از لقاح ، « برجستگي كوچكي» را تشكيل مي‌دهد كه نشان دهندة علامت اوليه نمو متقارن است .
- شيبهاي متفاوتي مي‌توانند موقعيت محل ريزوئيد در تخمك لقاح يافتة در حال نمو فوكوس را تحت تاثير قرار دهند . به عنوان مثال ، ريزوئيد در بخشي از ياختة تخم كه در سايه قرار دارد ، در قطب مثبت يك ميدان الكتريكي ، در انتهايي كه شيبهايي بيشتر يونهاي كلسيم و پتاسيم وجود دارد و در PH پايين تشكيل مي‌گردد .

- در نبود هر نوع عامل مصنوعي ، ريزوئيد در محل ورود اسپرم به تخمك تشكيل مي‌شود . اين امر نشان مي‌دهد كه تخمك لقاح يافته قطبيت ذاتي دارد ، اما اين قطبيت به آساني مي‌تواند به وسيلة شرايط محيطي ، حداقل براي مدت محدودي مجدداً رهبري شود .

- مشاهدة چنين بخشي با در نظر گرفتن سيستمهاي قطبي ديگر كه در آنها مرز ديوارة ياخته‌اي و سيتوپلاسم احتمالاً محل تعيين نخستين قطبيت است ، اهميت ويژه‌اي دارد . رنگ‌آميزي و روشهاي تجزيه‌اي نشان مي‌دهند در نقطه‌اي كه ريزوئيد آتي تشكيل مي‌شود ، پلي‌ساكاريدهاي سولفاته شده متراكم شده‌اند .

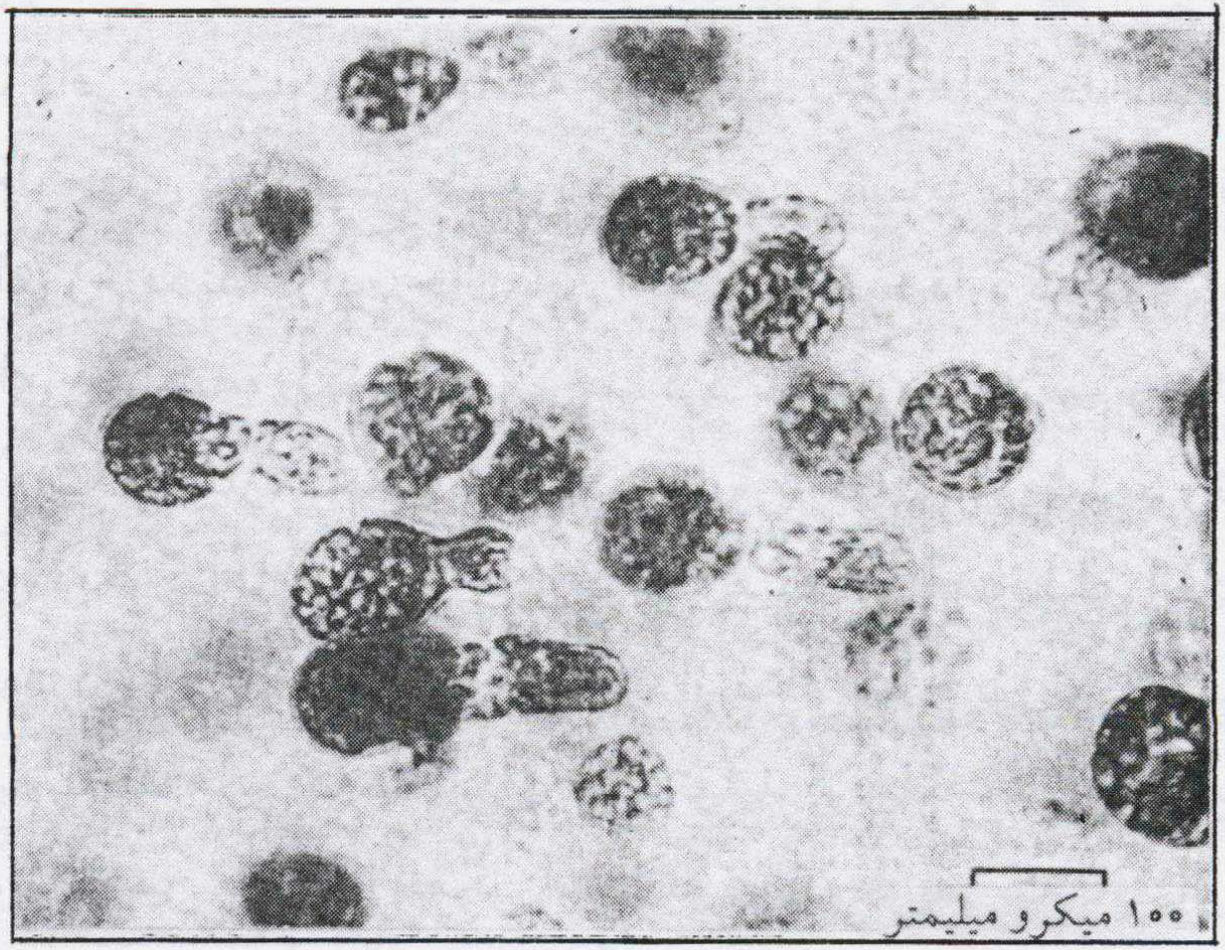
- سيتوكالازين ب، هيچيك از فرآيندها رخ نمي‌دهند .
- نقش غشاي پلاسمايي
- آزمايشهاي فوق نشان مي‌دهند كه تشكيل محور قطبي احتمالاً در تمايز موضعي غشاي پلاسمايي دخالت دارد .
- در نهايت ، پلي‌ساكاريدهاي سولفاته مجتمع مي‌شوند

- طرح جديد غشاي پلاسمايي به عنوان مدل موزائيك – سيال به آن اجازه مي‌دهد كه به نواحي خاصي با تركيبات و فعاليتهاي متفاوت تمايز يابد ، و چنين بخشهايي در سطح آن جريان داشته باشند . چنين حركتي (جرياني) به وسيلة ميدانهاي الكتريكي تحريك مي‌شود و ميدانهاي الكتريكي مي‌توانند آرايش محور قطبي را در فوكوس ايجاد كنند .

- اين نتايج نشان مي‌دهند كه قطبيت در مرحله ناپايداري‌اش ، بيشتر در اثر فعاليت غشاي پلاسمايي است تا سيتوپلاسم يا ديوارة ياخته‌اي .
- قطبيت در تمام زندگي موجود باقي مانده و در تقسيم ياخته و مراحل تمايزيابي پايدار مي‌ماند .

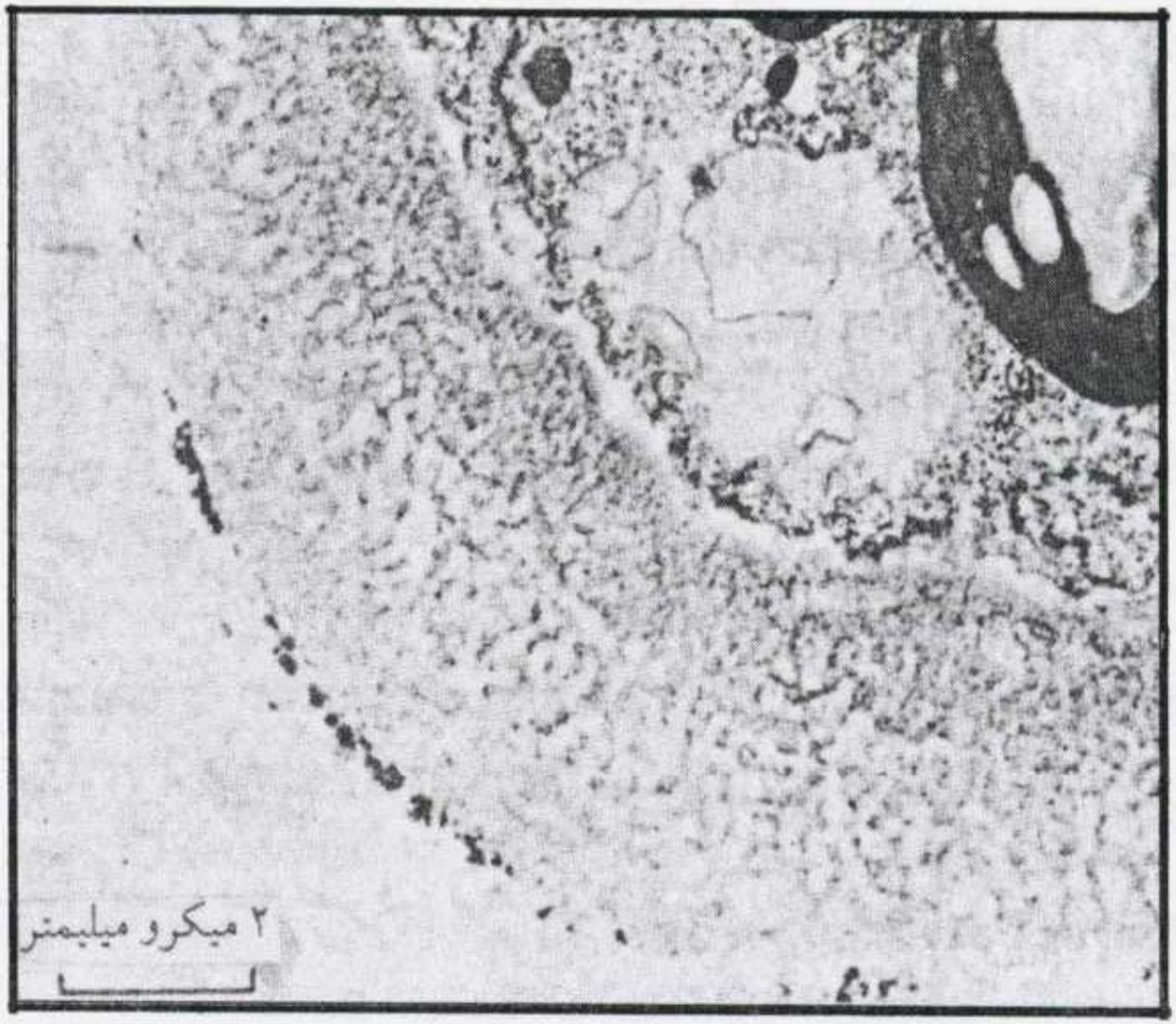
قطبيت و پروتوپلاست

- پروتوپلاستهاي خزه «فيسكوميترلا پاتنس» مورد بررسي قرار مي‌گيرند .
- آزمايش با پروتوپلاستهاي خزه نشان مي‌دهد كه موقعيت بيرون آمدن رشته مي‌تواند به وسيلة شرايط خارجي كنترل شود ، رشته از سمتي كه نور ديده است به طرف قطب مثبت يك ميدان الكتريكي بيرون مي‌آيد (شكل 1-10)



شکل ۱-۱۰. بروز قطبیت در پروتوپلاست نوعی خزه به نام فیسکومیترلا پاتنس (Physcomitrella patens): پروتوپلاستهای کروی شکل آغازی، با تولید زایدهٔ رشته‌ای، سریعاً به ساختارهای قطبی نمو می‌یابند. مسیر رشد ممکن است به وسیلهٔ نور یا میدانهای الکتریکی کنترل شود. در این حالت یک میدان $50\ V\ cm^{-1}$، با قطب مثبت آن به طرف راست تصویر به کار برده شده است و تصویر، پس از ۴ روز رشد، گرفته شده است.

- (شکل 1-11) . مشاهدات اين عقيده را تاييد مي‌كنند كه قطبيت در اثر برداشتن ديواره ناپايدار مي‌شود و پس از تشكيل مجدد آن تثبيت مي‌گردد .



شکل ۱-۱۱. میکروگراف الکترونی از حاشیهٔ برجستهٔ رشد آغازی رشته به وسیله پروتوپلاست فیسکومیترلا (Physcomitrella): لایه‌ای از مادهٔ سیاه رنگ در سطح بیرونی دیوارهٔ یاخته‌ای، محلی را نشان می‌دهد که رشته از آن خارج می‌شود.

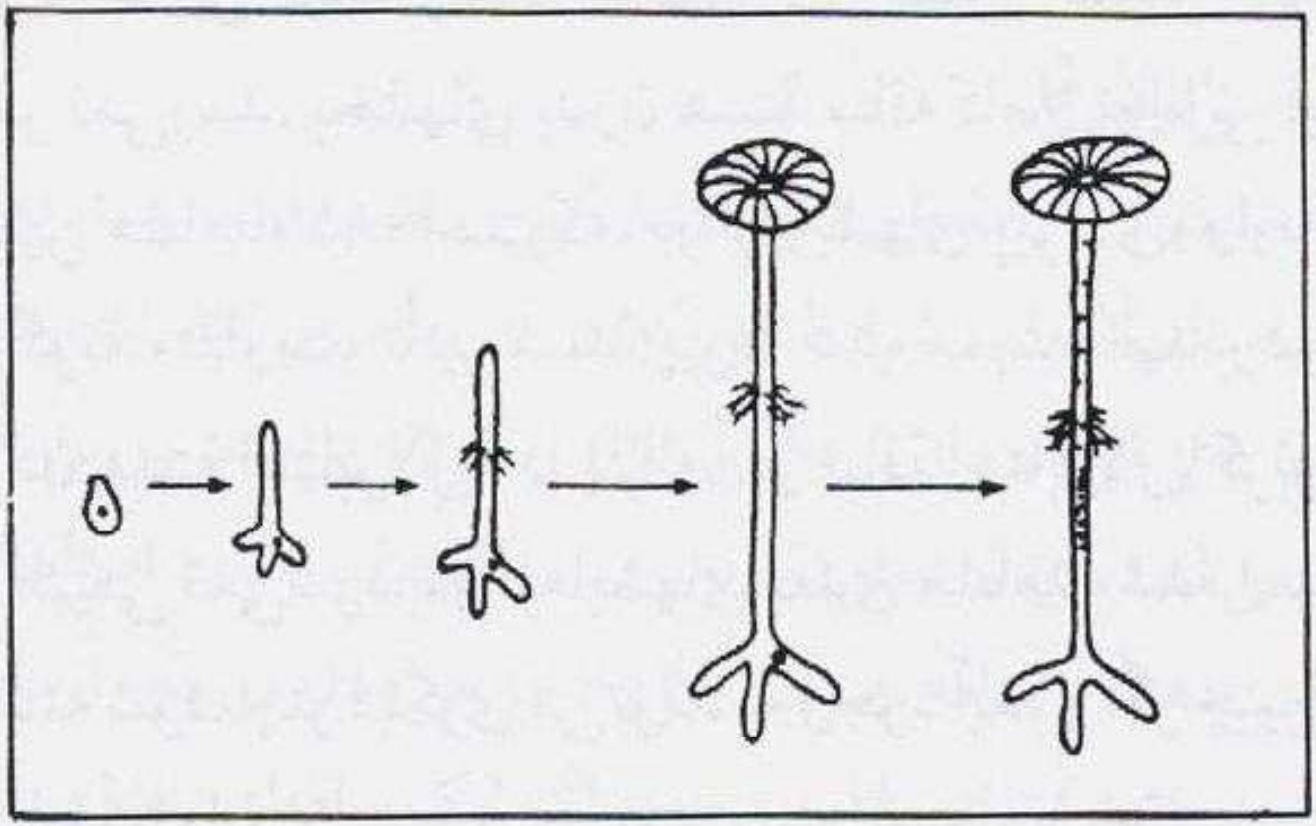
قطبيت و ريخت‌زايي

- چه رابطه‌اي بين قطبيت يك ياخته ، تقسيم ياخته‌اي و ريخت‌زايي وجود دارد ؟
- اگر دانه‌هاي گندم را پيش از كاشتن ، در معرض پرتوهاي شديد گاما قرار دهند ، بدون وقوع تقسيم ياخته‌اي رشد مي‌كنند . اين گياهان به عنوان نهالهاي گاما شناخته شده‌اند .
- برگ نهال گاما بدون ياخته‌هاي تخصص يافته مانند ياخته‌هاي محافظ و كركهاي برگ است .
- در اين سيستم تقسيمات ياخته‌اي نقش اساسي را در ريخت‌زايي ايفا نمي‌كنند .

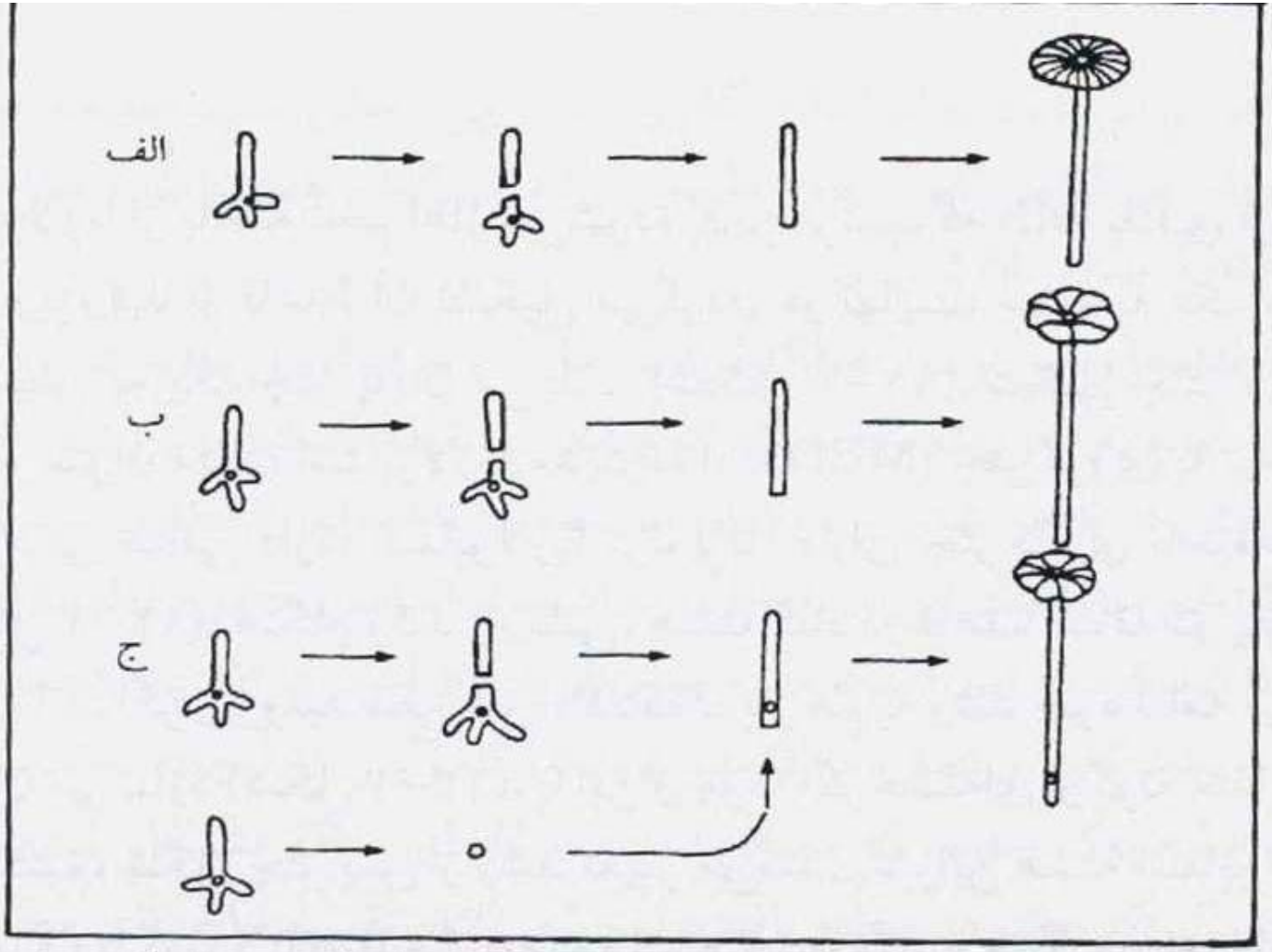
- تقسيم ياخته‌اي مطمئناً براي ادامة رشد مهم است .
چنانكه براي ايجاد نقشهاي ويژة مشخص شده در بافت مهم به نظر مي‌رسد . با اين وجود واضح است كه مكانيسم تعيين شكل كلي به مقدار زياد به تعيين تعداد ، اندازه و شكل ياخته‌ها بستگي دارد .

اثر عوامل مختلف در ريخت‌زايي

- 1- عوامل ژنتيكي
- ارتباط هسته و سيتوپلاسم
- ارتباط بين هسته و سيتوپلاسم در جلبك دريايي استابولاريا به گونه‌اي گسترده مطالعه شده است .
- كنترل هسته
- شكل (1-12) و (شكل 1-13) هسته شكل چتر را كنترل مي‌كند .



شکل ۱-۱۲. چرخه زندگی *استابولاریا*. از نمو یاختهٔ تخم یک پایه و یک ریزوئید انشعاب‌دار می‌شود. با رشد ساقه، ابتدا کرکهایی به صورت فراهم و سپس یک چتر تمایز می‌یابد. هستهٔ منفرد ر در یکی از انشعابهای ریزوئید باقی می‌ماند تا چتر تشکیل شود. سپس به هزاران هسته پسین تبدیل می که به طرف بالای ساقه و داخل چتر حرکت می‌کنند. غشای سختی اطراف تعدادی از هسته‌ها با ت سیتوپلاسم را فرا می‌گیرد و کیستها را تشکیل می‌دهند.



شکل ۱-۱۳. کنترل ریخت‌شناختی چتر در استابولاریا: الف) استابولاریا مدیترانه آ (هستهٔ جامه سیاه). چتر معمولی تیغه‌های فراوان و لبهٔ نرم دارد. این چتر می‌تواند روی یک ساقهٔ بدون هسته تشکیل شود. ب) استابولاریا کرنولاتا (هسته به صورت دایرهٔ توخالی است) دارای چتری با تیغه‌های کمتر و لبهٔ لُب‌دار است. ج) اگر یک هسته استابولاریا کرنولاتا به ساقه بدون هسته مدیترانه آ وارد شود، چتر تشکیل شده مقداری از ویژگیهای کرنولاتا را داراست.

- پژوهش روي استابولاريا از چند طريق به اين نتيجه رسيده است . اول ، حضور مستمر هسته براي ايجاد چتر طبيعي ضروري به نظر نمي‌رسد .
- اگر نخستين چتر تشكيل شده برداشته شود ، چتر ديگري مي‌تواند بوجود آيد .

مواد ژنتيكي ريخت‌زا

- اين مطلب بر حسب «مواد ژنتيكي ريخت‌زا» بيان شده است گمان مي‌رود كه هسته ، مواد ژنتيكي ريخت‌زاي گونة ويژه را توليد مي‌كند كه در سيتوپلاسم رها مي‌شوند .
- گرايش به اين نتيجه‌گيري كه RNA هاي پيك مواد ريخت‌زا هستند بسيار وسوسه‌انگيز است .

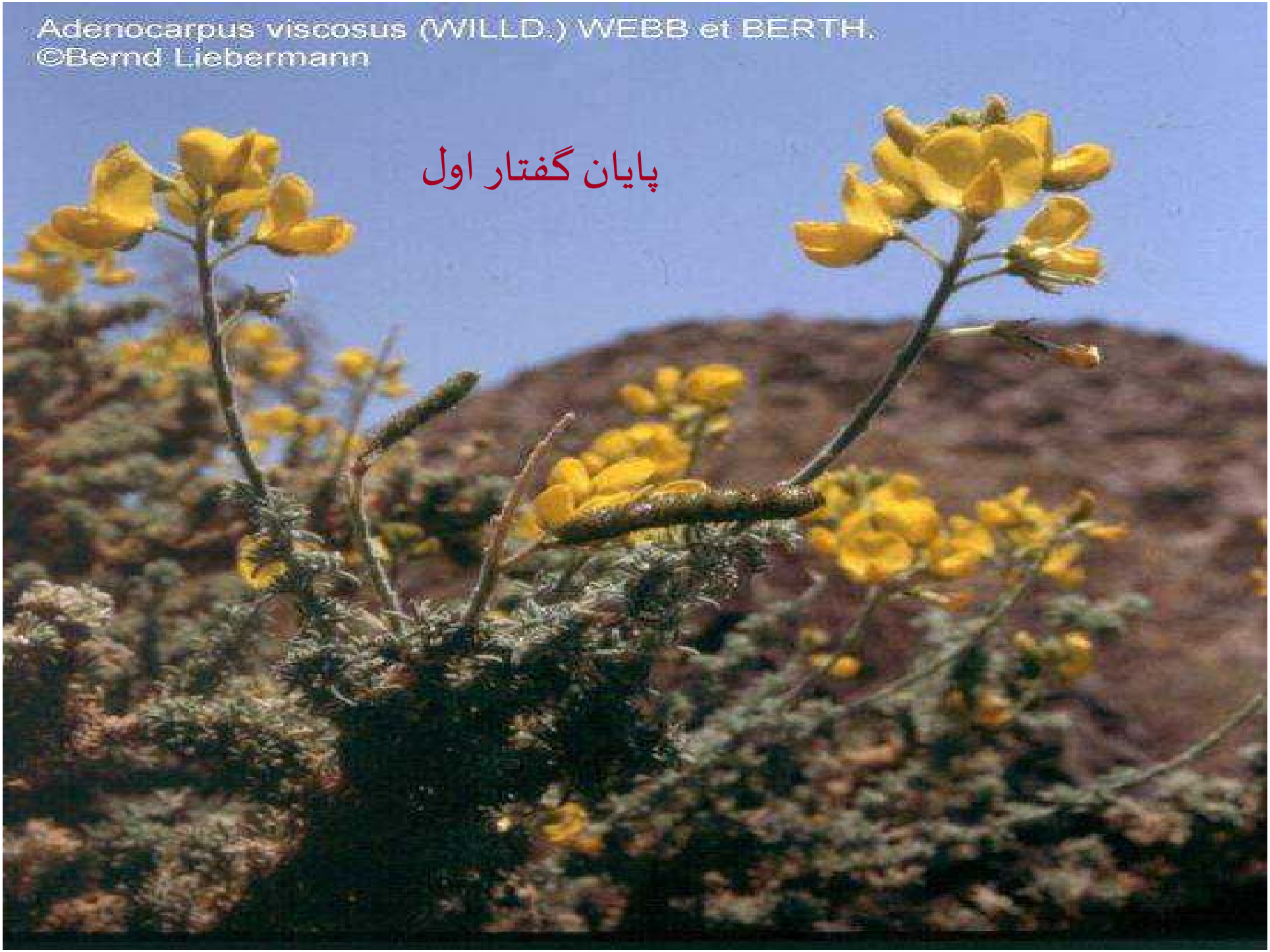
2- عوامل محيطي

- 2- عوامل محيطي
- كنترل محيطي در استابولاريا
- ريخت‌زايي چتر به تنهايي به حضور مواد ژنتيكي ريخت‌زا در سيتوپلاسم بستگي ندارد . به شرايط نور كه در آن رشد مي‌كند نيز بستگي دارد .
- اين مثال ساده و آشكاري از كنترل اعمال شده روي فرآيندهاي نموي به وسيلة عوامل خارجي است .

3- عوامل سيتوپلاسمي

- 3- عوامل سيتوپلاسمي
- شواهدي در استابولاريا از اثر سيتوپلاسم روي هسته بدست آمده است .
- اگر هسته جوان در سيتوپلاسم يك ساقة پير بدون هسته پير كاشته شود ، پس از 5 تا 10 روز هستة پير ظاهر مي‌شود . برعكس، هستة پيري كه در سيتوپلاسم ساقة جوان بدون هسته كاشته مي‌شود ، در مدت 10 روز ظاهر هستة جوان را پيدا مي‌كند .

- چنين فعاليتي ممكن است به وسيلة سيتوپلاسم كنترل شود و يا حداقل توسط آن تحت تاثير قرار گيرد .
- در سطوح فعاليت تميدين كيناز نشان مي‌دهد .
- پوروماييسين مي‌تواند از اين افزايش جلوگيري كند


Adenocarpus viscosus (WILLD.) WEBB et BERTH.
©Bernd Liebermann
پایان گفتار اول

بسم الله الرّحمن الرّحیم

ریخت زایی و اندامزایی

در گیاهان

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
1385

گفتار دوم

جنین‌زایی

در

بازدانگان و نهاندانگان

پیشگفتار

- نخستین مرحلة تشکیل جنین در بازدانگان و نهاندانگان شبیه به هم است .
- دورة جنین‌زایي حقیقي پس از تشکیل لپه‌ها آغاز مي‌شود .
- تفاوت تك‌لپه‌ایها و دولپه‌ایها از این مرحله به بعد نمایان مي‌شود .

هدف آموزشي كلي

- هدف آموزشي كلي اين گفتار «آشنايي با جنين‌زايي در بازدانگان و نهاندانگان و همچنين ياخته‌شناسي ياختة تخمزا و ياختة تخم است .»

جنين‌زايي

- جنين‌زايي در بازدانگان
- تشكيل پيش جنين
- كاج سياه از تيره كاج را مي‌توان به عنوان نمونه انتخاب نمود .
- اين گياه دو نوع هاگ توليد مي‌كند : ميكروسپور و مگاسپور . هاگها روي مخروطهاي نر و ماده كه شكل ظاهري متفاوت دارند ، پديد مي‌آيند .

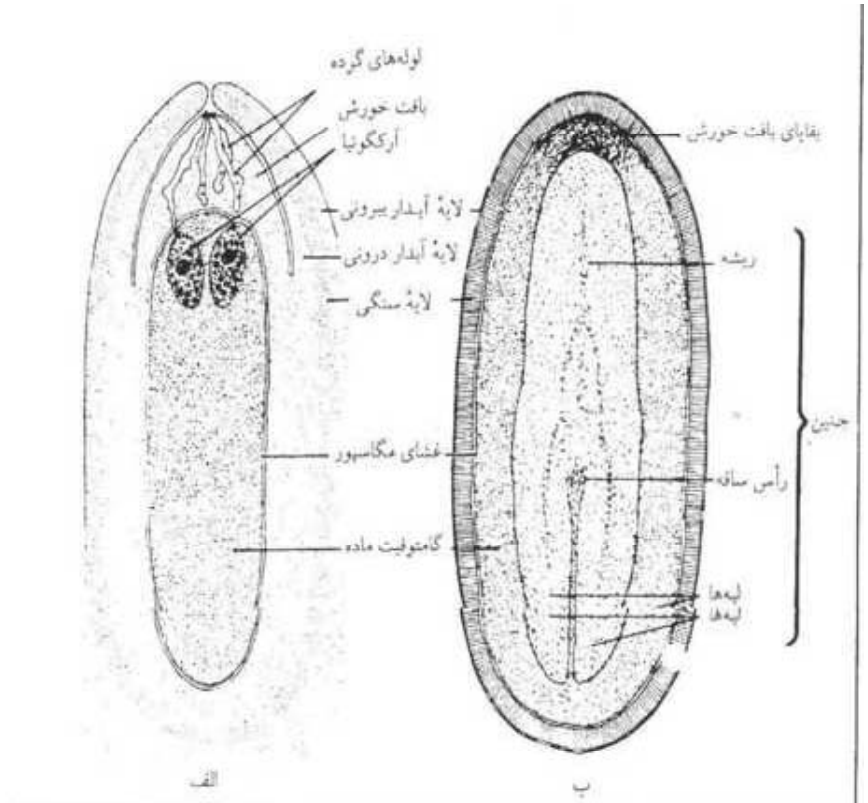
مخروطهاي نر

- هر مخروط نر از تعداد زيادي پولك (ميكروسپورفيل) تشكيل شده است . هر پولك در سطح زيرين خود حامل دو ميكروسپورانژ است .

- با فرا رسيدن مرحلة گرده‌افشاني ، پولكهاي مخروط نر از يكديگر فاصله مي‌گيرند و كيسه‌هاي گرده (ميكروسپورانژها) با پيدايش شكافي باز مي‌شوند و دانه‌هاي گرده آزاد مي‌گردند .

مخروط ماده

- هر مخروط ماده يك محور دارد كه پولكهاي چوبي (مگاسپوروفيل) روي هر يك از پولكها دو تخمك در كنار هم بوجود مي‌آيند .
- در مركز هر تخمك كاج يك ياختة مادر مگاسپور وجود دارد .
- (شكل 2-1) در اين مرحله ، تخمك شامل پوست و خورش و گامتوفيت ماده است كه چند آركگون دارد .
- در هر آركگون يك تخمزا وجود دارد .
- در زير سفت فضايي است به نام اتاقك سفت .



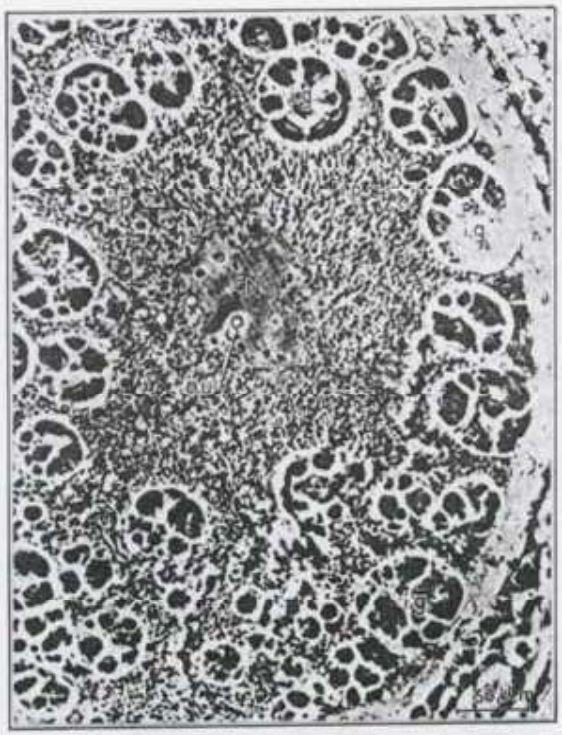
شکل ۲-۱. کاج سیاه (*Pinus laricio*): الف) برش طولی تخمک در زمان لقاح، ب) برش طولی دانه رسیده.

- گامتوفيت نر
- مجموعه لوله گرده و هسته‌هاي زاينده و رونده گامتوفيت نر را تشكيل مي‌دهند .

ياختة تخمزا

- در كاج سياه ، ياختة تخمزا ياخته‌اي است كشيده با هسته‌اي درشت و درون هسته تعداد زيادي هستك قرار دارند كه به سختي رنگ مي‌گيرند . اما اجسامي كه بشدت با هماتوكسيلين رنگ مي‌شوند ، در سيتوپلاسم پراكنده‌اند و شبيه به اجسام زردة اوئوسيت جانوران هستند .

- اين اجسام به منزلة واكوئولهايي هستند كه مواد ليپوپروتئيني در خود ذخيره مي‌كنند . اين اجسام بر دو نوعند :
- اجسام كروي كوچك يا كشيده‌اي كه 4 تا 5 ميكرومتر قطر دارند .
- اجسام درشتي در حدود 40 تا 50 ميكرومتر . اين اجسام به عنوان «واكوئولهاي پروتئيد» توصيف شده‌اند (شكل 2-2)



شکل ۲-۲. یاخته تخمزای بالغ کاج سیاه (Pinus laricio). لیم برش نازک که با میکروسکوپ اختلاف فاز مشاهده شده است. اجسام درشت (ig)؛ اجسام کوچک (ip)؛ هسته (N)، یکی از هستکها (nu) ۳۱۰ ۱.

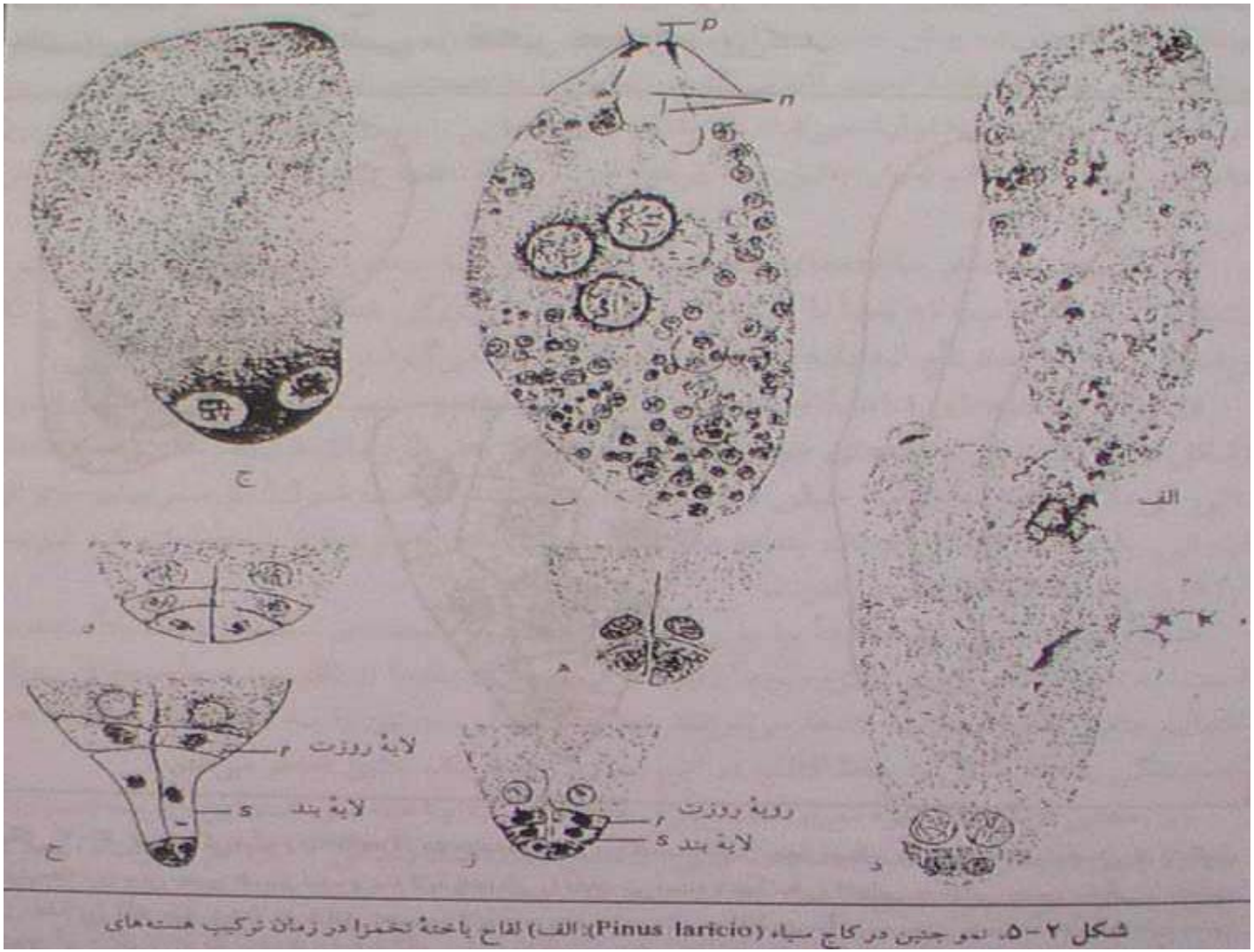
- ویتلوس (اجسام پراکنده) در حقیقت از تمایز خاص و خاستگاهي سیتوپلاسم و پلاستیدهاي یاختة تخمزا تشکیل شده است . ویتلوس یاختة تمایز یافتة ویژه‌اي است (شکلهای 2-3و 2-4).

- پژوهشگران نشان داده‌اند که در کاج سیاه سیتوپلاسم یاختهٔ تخمزا پس از لقاح از بین می‌رود و نوکلئوپلاسمی که هنگام تشکیل نخستین 4 هستهٔ پیش‌جنینی در کناری باقی مانده بود ، هنگام مهاجرت به طرف یاخته تخم ، به بخش اساسی «پیش‌جنین» یعنی سیتوپلاسم جدید تغییر شکل می‌یابد

شکل ۲-۳. کاج سیاه (pinus laricio)، پلاستید.

شکل ۲-۴. ساختار یک «جسم بزرگ» که در حقیقت از پلاسمیدی تشکیل شده است که عمیقاً به وسیلهٔ چندین بار درون خود پیچیدن یا انشعابات، عناصر سیتوپلاسمی (شامل بعضی اندامکها و اجسام کوچک) را دربرگرفته است. محتویات این بخش که قابل مقایسه با ویتلوس (زرده) است، از سیتوپلاسم تشکیل شده است. استرومای پلاسمید همگن و بیرنگ و غیرقابل تشخیص شده است. پیکانهای دوتایی باریکه‌هایی را نشان می‌دهند که سبب ارتباط سیتوپلاسم اصلی یاختهٔ تخمزا با سیتوپلاسم محاط شده است. پیکانهای منفرد پیچ خوردگیهای پسین پلاسمید را به طرف درون نشان می‌دهند.

- جنين حقيقي كاج سياه از سطح پايينتر (راسي) منشا مي‌گيرد ، و 4 ياختة بالايي ، بند را به وجود مي‌آورند .(شكل 2-5 ، ح) ياخته‌هاي سومين سطح ، ياخته‌هاي غذايي «روزت» را در تماس با مواد باقيمانده غذايي تشكيل مي‌دهند . ياخته‌هاي بالاتر (آخرين سطح) پس از مدتي ناپديد مي‌شوند .

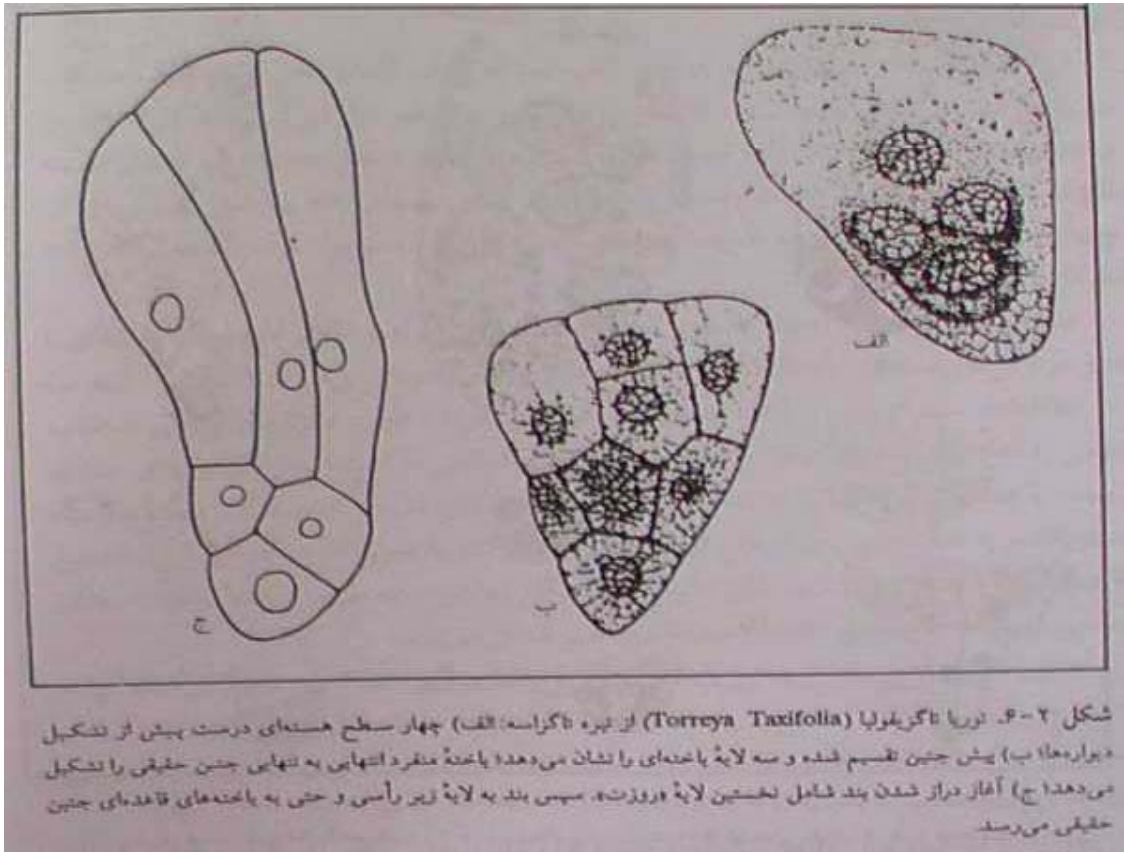


شکل ۲ – ۵. نمو جنین در کاج سیاه (Pinus laricio): الف) لقاح یاختهٔ تخمزا در زمان ترکیب هسته‌های

- جزئيات تشكيل پيش‌جنين بر اساس خانواده‌ها و حتي جنس تغيير مي‌كند . مطالبي كه در مورد كاج گفته شد در مورد تيرة صنوبر نيز صادق است .
- به طور كلي ، در تاگزوديا‌سه ، پيش‌جنين فقط سه لايه ياخته را به جاي چهار لايه و بدون روزت نشان مي‌دهد . در تيره سرو هم وضع ، چنين است ، اما گاهي چهار ياختة جنيني به صورت چهار وجهي و نه در يك سطح ، قرار مي‌گيرند كه اين وضعيت سبب تغيير رفتار آنها هنگام رشد كامل جنين مي‌شود .

- گياه «سكوايا سمپرويرنس» نمونه‌اي استثنايي است ، نخستين تقسيم هستة ياختة تخم با تشكيل يك ديواره دنبال مي‌شود ، مرحله تقسيم آزاد هسته‌ها وجود ندارد .

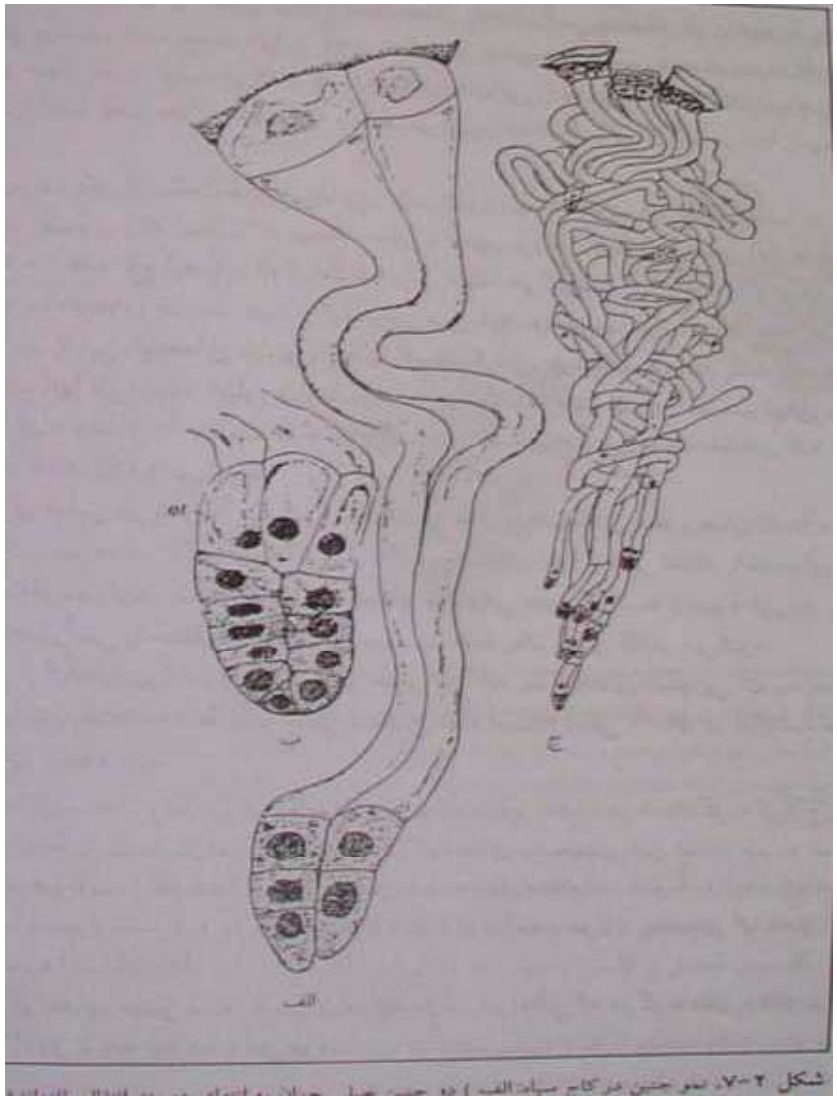
- در تیره سرخدار ، بر اساس جنس ، دیواره‌ها پس از تشکیل ، 4، 8 یا 16 هسته (سرخدار) ظاهر مي‌شوند .(شکل 2-6)



شکل ۲-۶. تورییا تاکزیفولیا (Torreya Taxifolia) از تیره تاکزاسه: الف) چهار سطح هسته‌ای درست پیش از تشکیل دیواره‌ها؛ ب) پیش جنین تقسیم شده و سه لایهٔ یاخته‌ای را نشان می‌دهد؛ یاختهٔ منفرد انتهایی به تنهایی جنین حقیقی را تشکیل می‌دهد؛ ج) آغاز دراز شدن پند شامل نخستین لایهٔ دروزته. سپس پند به لایهٔ زیر رأسی و حتی به یاخته‌های قاعده‌ای جنین حقیقی می‌رسد.

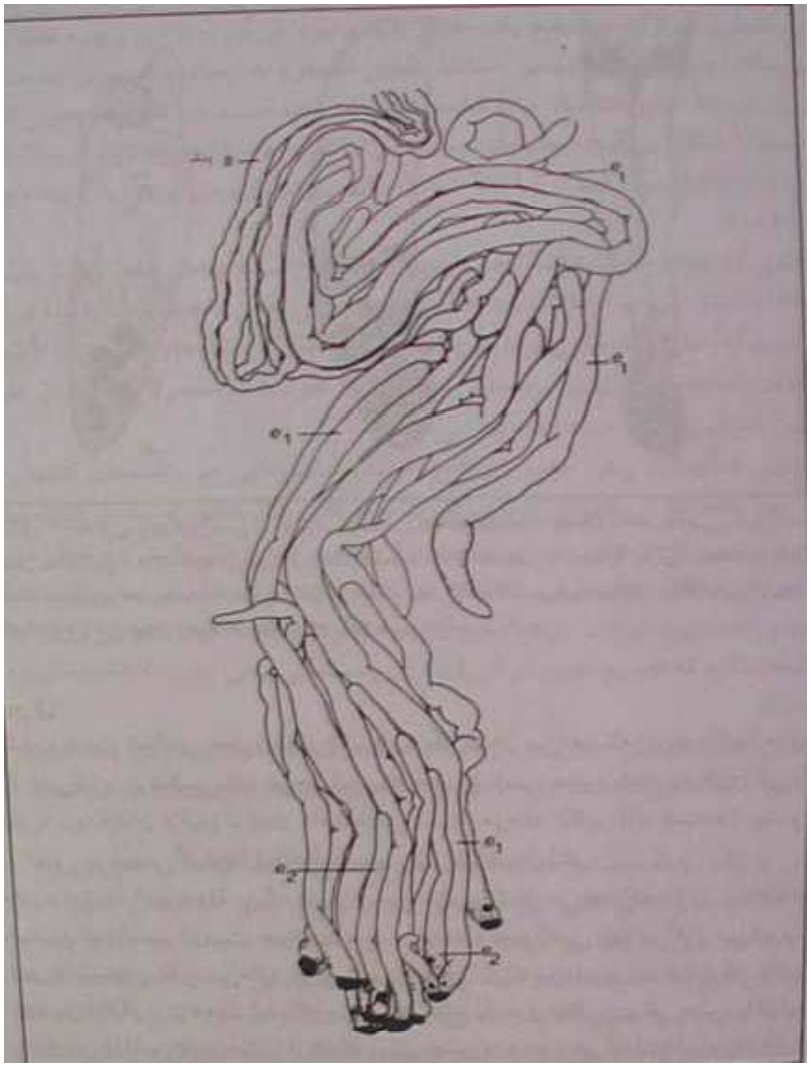
تشكيل بند و جنين

- تشكيل بند و جنين
- شكل‌گيري جنين (شكلهای 2-7 و 2-8) نيز شديداً بر اساس خانواده و جنس راسته‌هاي مخروطيان كاملاً متفاوت است . به عنوان نمونه ، در تاگزوديوم (تيرة تاگزودياسه) بندها از نظر تعداد ياخته‌هاي رديف انتهايي با هم تفاوت دارند . بندها مي‌توانند تعداد متفاوتي جنين را بوجود آورند يا هم چسبندگي ياختة راسي را حفظ كنند ، در اين صورت فقط يك جنين ظاهر مي‌شود .

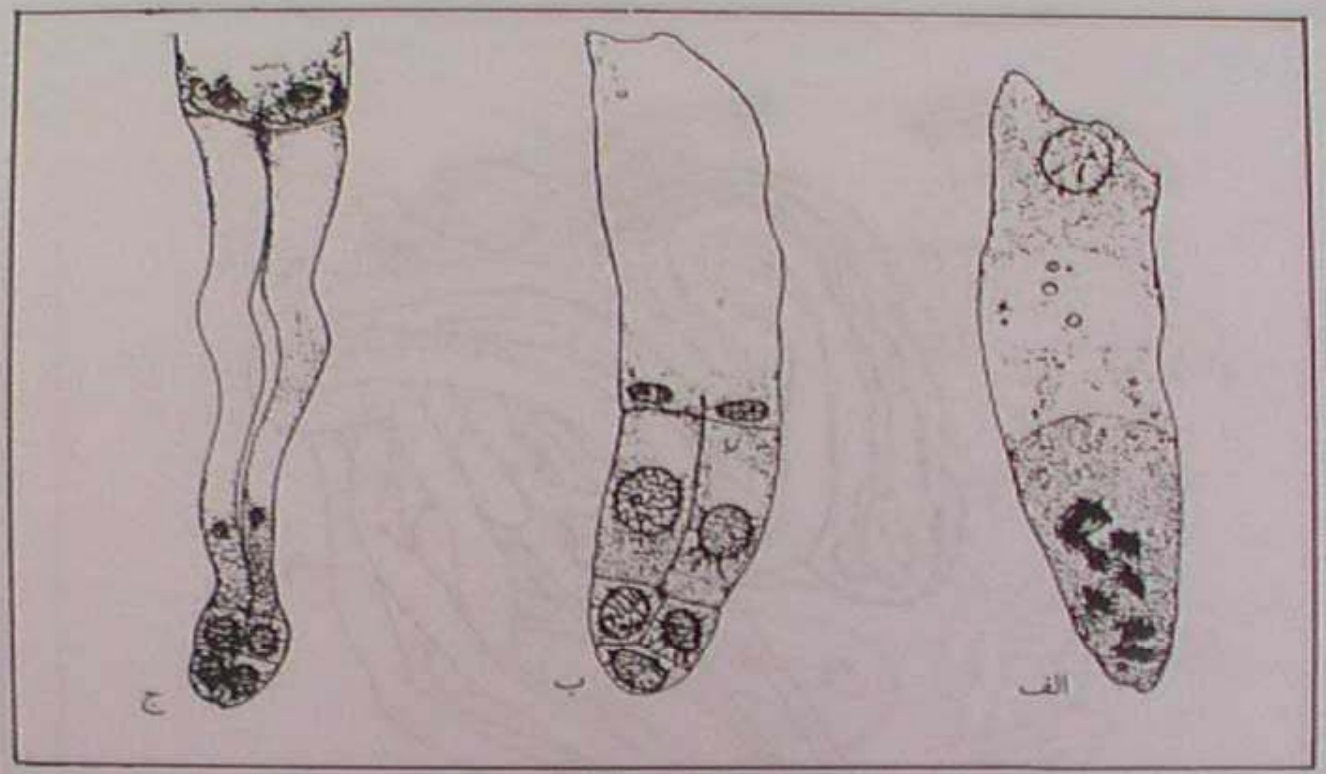


شكل ٢-٧: نمو جنين غير كامل سيقان الفم ( ) ( ) ( )

شکل 2-8: گسترش بند ها در یک مجموعه جنینی و دسته های لوله جنینی در درخت غول (*Sequoia gigantea*).



- در بعضي از گياهان تيرة سرو خمره‌اي فقط يك جنين تشكيل شده است (شكل 2-9) . در تاگزاسه معمولاً چنين حالتي نيز وجود دارد .
- تعداد لپه‌ها نيز مي‌تواند متغير باشد در همان گونه از كاج يا سرو بيشتر از 12 لپه قابل شمارش‌اند .



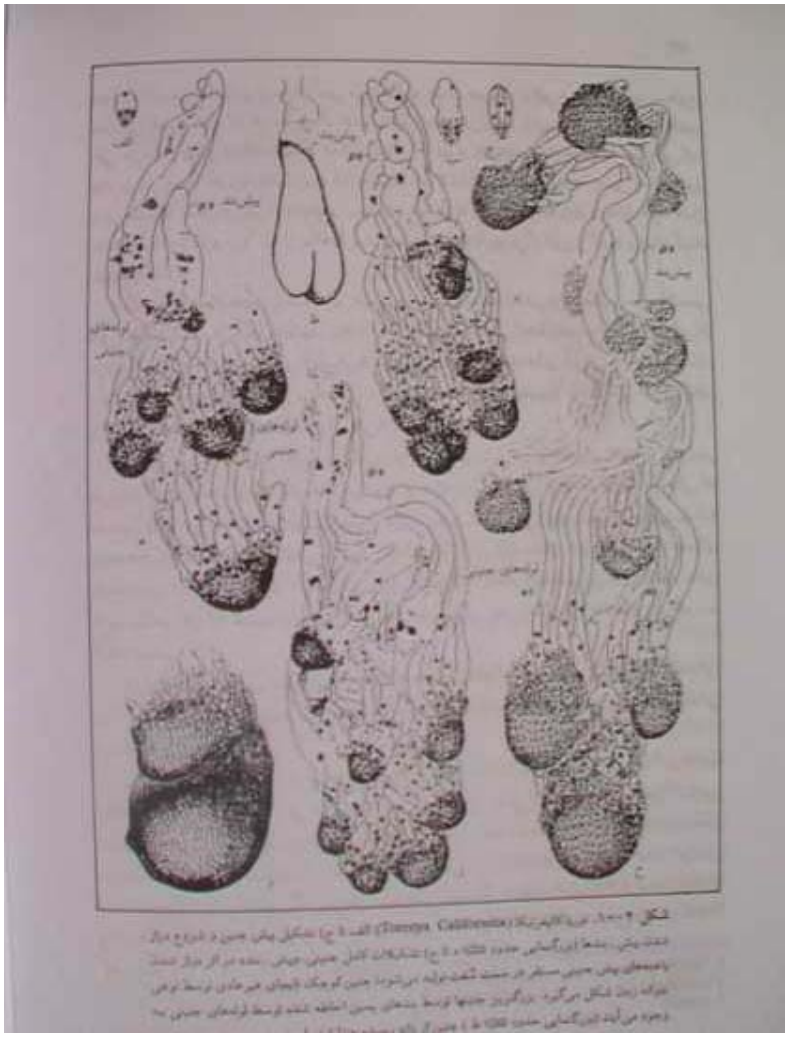
شکل ۲-۹. شروع تشکیل جنین در توپااکسیدانتالیس (**Thuja occidentalis**) :الف) آخرین میتوز که منجر به تشکیل ۸ هسته آزاد می‌شود؛ ب) قطعه‌قطعه شدن یاخته تخم به سه لایهٔ جنینی. یاخته‌های لایهٔ مخالف جنین به صورت یاخته‌های باز باقی می‌مانند، چهار یاختهٔ لایهٔ جنینی به شکل چهاروجهی آرایش یافته‌اند؛ ج) دراز شدن بند، تا در نهایت فقط یک جنین تشکیل می‌شود.

- در تاگزودیاسه‌هاي متفاوت ، قانوناً دو لپه ديده مي‌شود (مانند سکویا سمپرویرنس) و در بقيه بيشتر (3 تا 6 در درخت غول) . بيشترين جنس تويا (نوعي سرو) دو لپه دارند .

- بيشترين گونه‌هاي جنس سرو خمره‌اي دو لپه دارند . در حالي كه در گونه‌هاي متفاوت سرو و سرو كوهي ، دو تا پنج لپه ديده مي‌شود .

نتيجه‌گيري

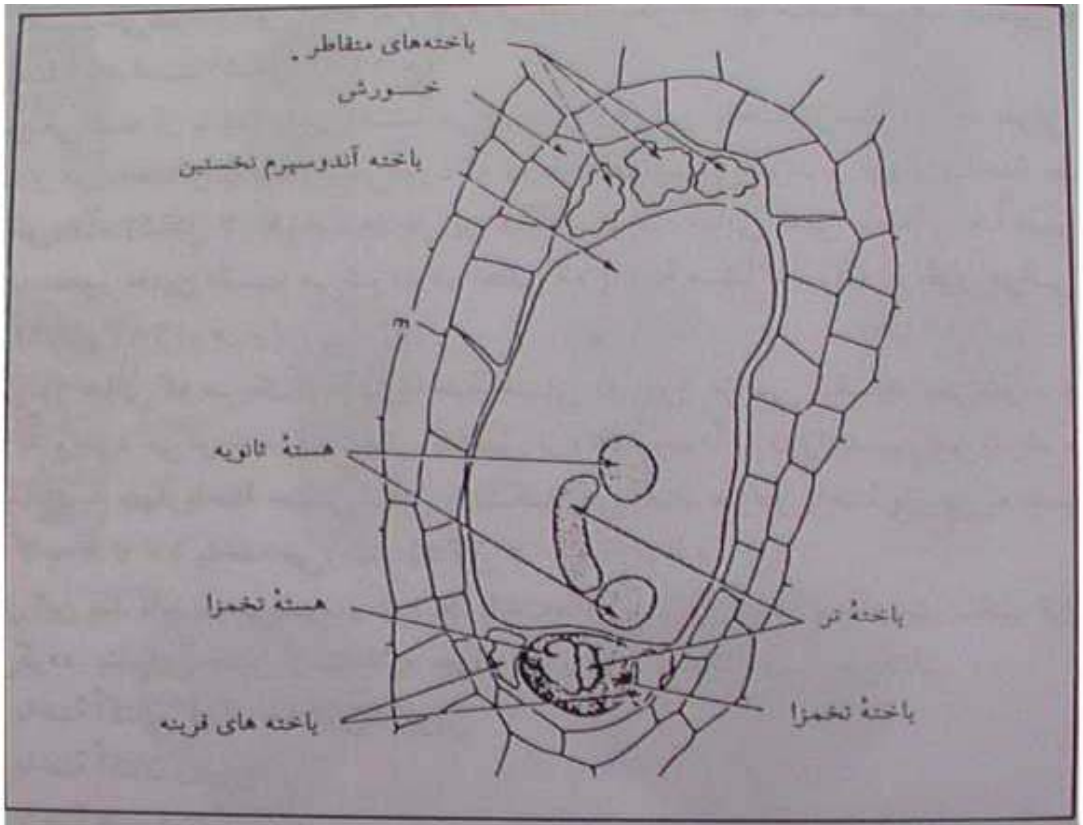
- يكي از ويژگيهاي اين جنين‌زايي ، تعداد فراوان جنين است .
- بين جنينهاي بيشمار رقابت رخ مي‌دهد تا يك جنين باقي مي‌ماند . اين اتلاف جنين نشان مي‌دهد كه ياخته‌هاي پيش‌جنين «مرحلة جنيني» هنوز هم‌ارز و داراي توانايي تام هستند .
- شكل 2-10



- ياخته تخم ، ياخته‌هاي جنيني مريستمي متفاوت با خود را كه معمولاً ياخته‌هاي فقير از نظر پاراپلاسم (هيالوپلاسم) هستند ، توليد مي‌كنند .
- ياخته‌هاي بند نه فقط داراي نقش مكانيكي هستند ، بلكه در تهيه غذاي جنين از ياختة تخمزاي باقيمانده و آندوسپرم شركت دارند .

- با رشد بدنة نخستين نهال ، فقط سطوح اندام‌زا مانند : لپه‌ها ، محور زير لپه، و قاعدة كلاهك جنيني مريستمي باقي مي‌مانند .
- اين ياخته‌هاي باقيمانده خود را به صورت مريستمهاي نخستين ساقه و ريشه سازمان مي‌دهند.

- جنین‌زایي در نهاندانگان
- گامتوفیت نر (پرچم)
- گامتوفیت ماده (مادگي)
- ساختار تخمك
- تشکیل یاخته تخم
- (شکل 2-11)



شکل ۲-۱۱. تشکیل باخته تخم.

جنين‌زايي

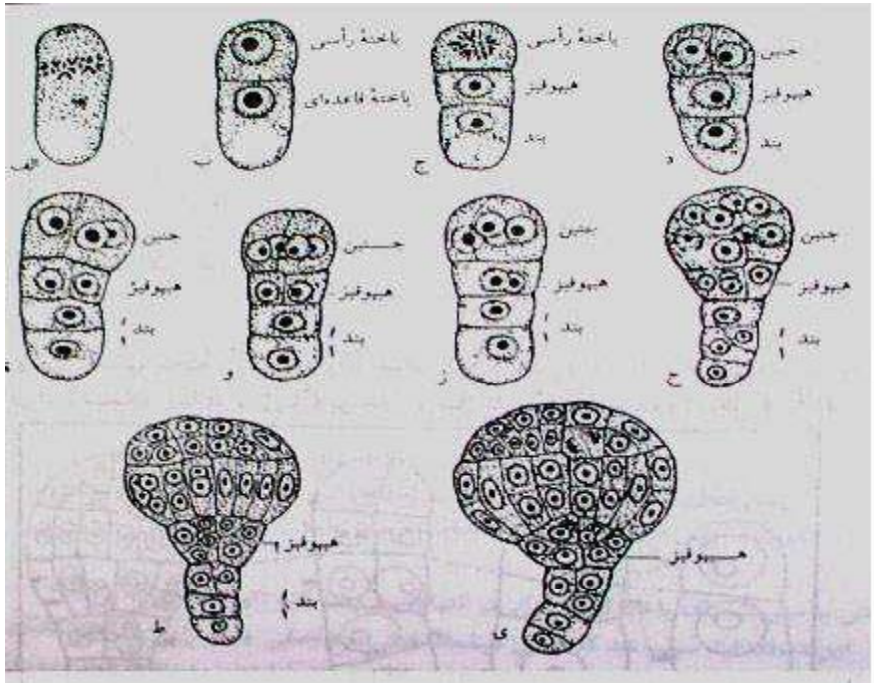
- در مقايسة گونه‌هاي متفاوت بايد توجه داشت كه در آغاز نمو ، تقسيمات متوالي نسبتاً يك شكل‌اند .
- برعكس ، پس از مدتي ، مكانيسم جنين‌زايي بر اساس رده ، راسته ، خانواده و گونة مورد نظر تفاوتهايي را نشان مي‌دهد .

- تا هنگامي كه جنين تقارن محوري دارد ، نمو تقريباً يك شكل است ، در حالي كه جالبترين سيما با گذر به تقارن دو طرفي ظاهر مي‌گردد .
- بر اساس نظر سوئژ ، مطالعات خود را به دو بخش تقسيم مي‌كنيم :
- الف) نمو پيش‌جنين با تقارن محوري
- ب) نمو جنين «في‌نفسه» هنگامي كه تقارن دوطرفي ظاهر مي‌شود .

پيش‌جنين

- ساختار پيش‌جنين (سوئژ، 1911)
- ياخته تخم مدتي بدون تقسيم باقي مي‌ماند و شكل استوانه به خود مي‌گيرد (شكل 2-12، الف) . سپس از عرض تقسيم مي‌شود و ياختة قاعده‌اي و ياختة كوچكتر از آن به نام ياختة راسي را به وجود مي‌آورد (2-12، ب) . ياختة قاعده‌اي بطور عرضي تقسيم مي‌شود و دو ياخته بوجود مي‌آورد ، يكي از آنها منشا هيپوفيز پيشين جديد و ديگري منشا بند است (شكل 2-12، ج)

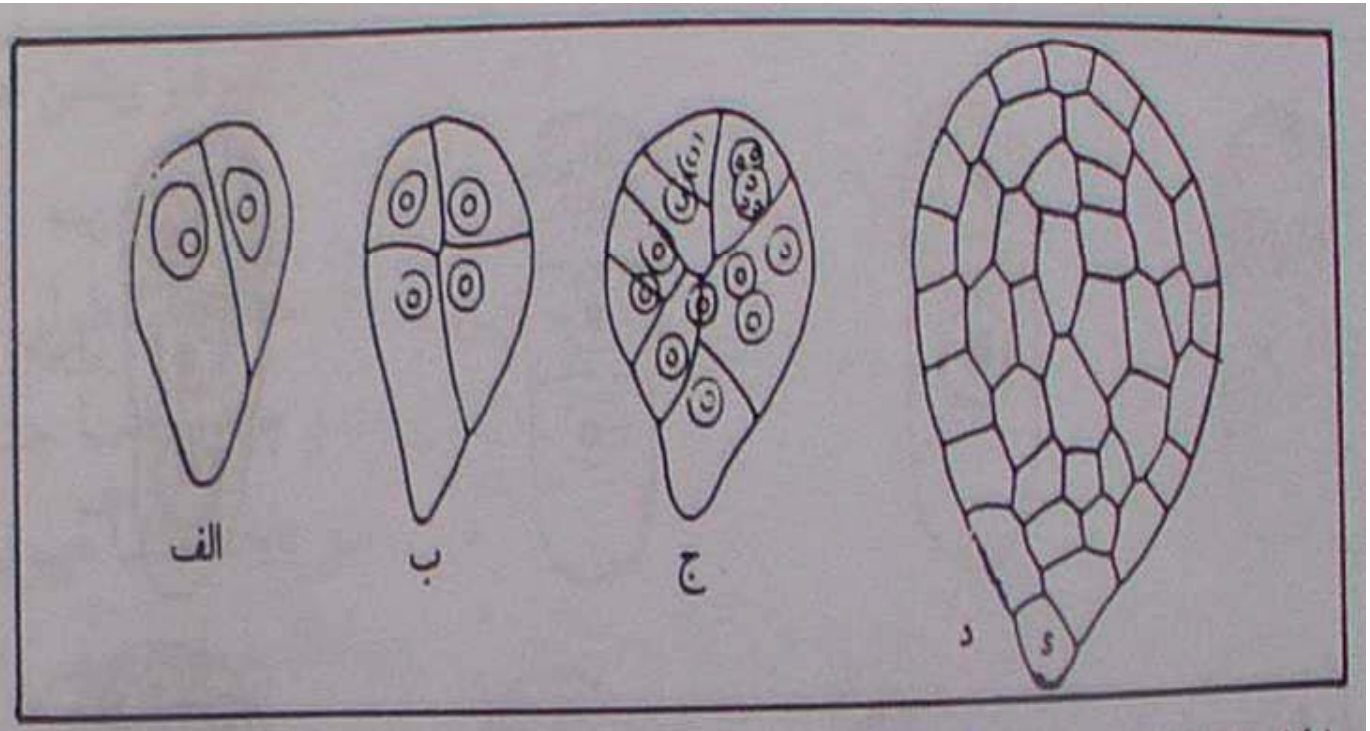
- جنين في‌نفسه از ياختة راسي منشا مي‌گيرد (شكل 2-12 ، د- ه) و (شكل 2-12 ، ه — و)
- جنين از سه لايه چهار ياخته‌اي باقيمانده رشد مي‌كند :
- چهار ياختة اكتان (يك هشتمي) زبرين
- چهار ياختة اكتان زيرين
- چهار ياختة هيپوفيزي
- (شكل 2-12 ،ط — ياخته)



شکل ۲-۱۲. نمو پیش جنین در میوزوروس مینیموس (*Myosurus minimus*): الف و ب) تخستین تقسیم یاختهٔ تخم که عرضی است؛ ج) جنین سه یاخته‌ای حاصل از تقسیم عرضی یاختهٔ قاعده‌ای، دو یاختهٔ هیپوفیز و بند از تقسیم یاختهٔ قاعده‌ای به وجود می‌آیند، یاختهٔ رأسی در مرحله تقسیم طولی است؛ د -ز) تشکیل ردیف چهار یاخته‌ای (c) که قسمت اصلی جنین را به وجود می‌آورد؛ ردیف هیپوفیز بعد از یک تاخیر ثابت تشکیل می‌شود؛ ح) رشد بند در اثر تقسیم میتوز (عرضی)، و سه ردیفی که جنین را به وجود می‌آورند؛ دو ردیف (چهار یاختهٔ هشت ضلعی بالایی و چهار یاختهٔ هشت ضلعی پایینی) و ردیف هیپوفیز؛ ط -ی) تکمیل پیش جنین، گذر از تقارن محوری به تقارن دو طرفی (برگرفته از سوئز ۱۹۱۱).

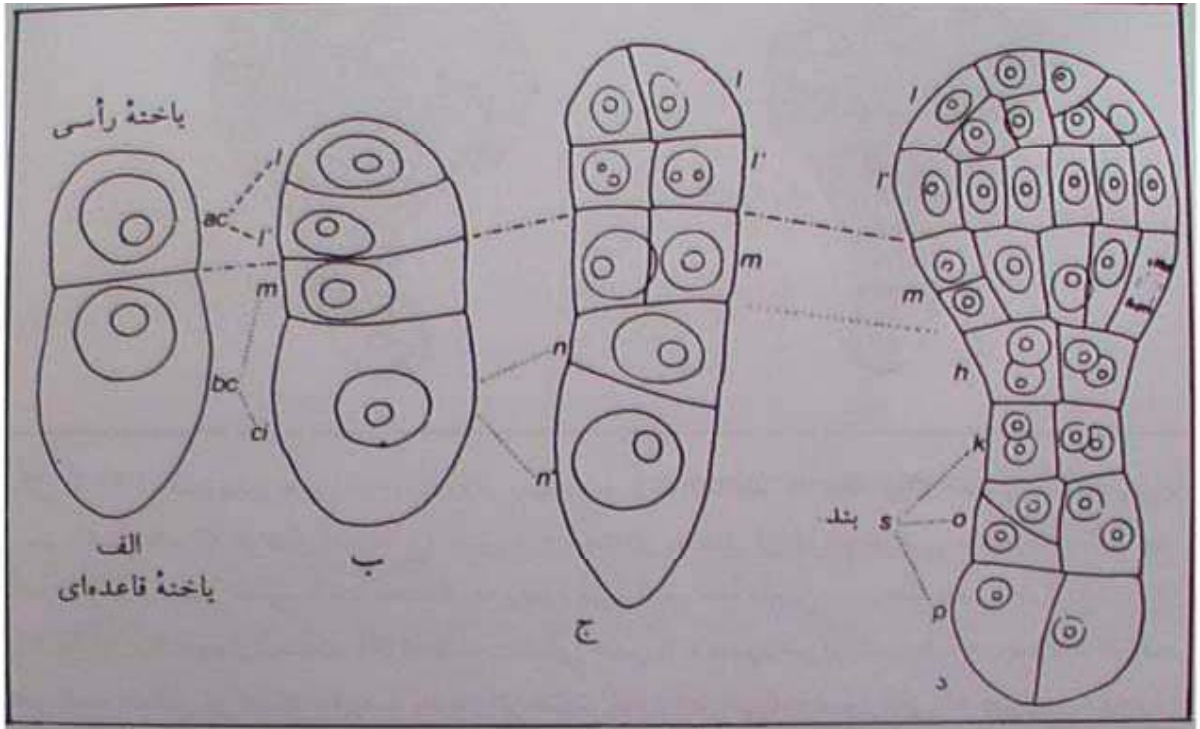
- سپس جنين تخم مرغي شكل تشكيل مي‌شود كه در آن سه بخش بافتي بشره ، پوست و استوانه مركزي قابل تشخيص است .
- پيش از ظاهر شدن نخستين اندامهاي نهال ، جنين مسطح مي‌شود ، برش عرضي جنين تخم‌مرغي شكل است (شكل 2-18) و اين حالت به علت گذر از تقارن محوري به تقارن دوطرفي است .

- گوناگوني و اهميت آنها
- در مقايسه با نوع ميوزوروس كه در بالا شرح داده شد ، ساير عواملي كه بر نكات زير تاثير مي‌گذارند عبارت‌اند از :
- 1- آرايش نخستين تقسيم ياختة تخم معمولاً مانند ميوزوروس عرضي است ، اما در بعضي حالات طولي هم ديده مي‌شود : به عنوان مثال ، در بالانوفوراسه بند ديده نمي‌شود و در اسكابيوزا بند به صورت ناقص است (شكل 2-13)



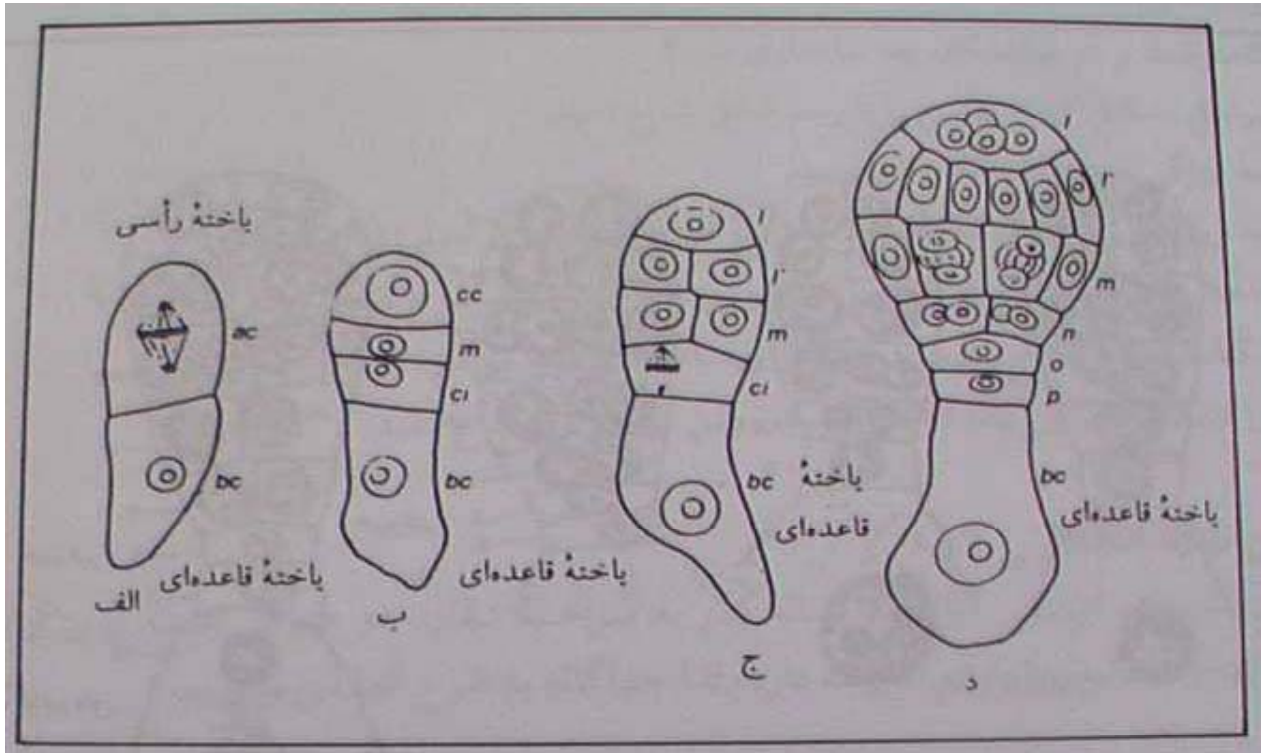
شکل ۲-۱۳. تقسیم یاختهٔ تخم و تشکیل جنین در اسکابیوزا سوکسیزا (Scabiosa Succisa): الف) نخستین تقسیم تقریباً طولی است، ب، ج، د) مراحل بعدی تقسیم که بقایای تشکیل بند ناقص را نشان می‌دهد (برگرفته از سوئز، ۱۹۳۷).

- 2- با دومين تقسيم ، ياختة راسي مي‌تواند طولي (مانند ميوزوروس) يا عرضي ، مانند ياختة تخم (در تيرة ميخك (مانند ساژينا) يونجه و ساژيتاريا) تقسيم شود (شكل 2-14) .

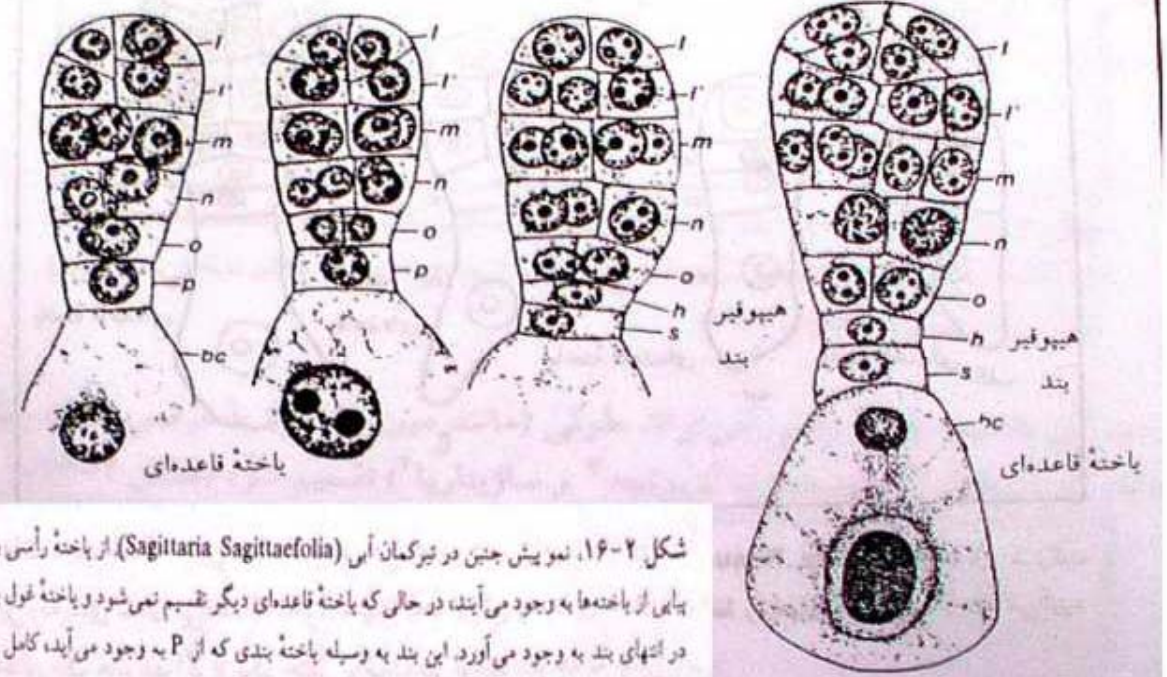


شکل ۲-۱۴. نمو پیش جنین ساژینا پروکومبنس (**Sagina procumbens**). تقسیم عرضی یاختهٔ رأسی و ۲ یاختهٔ حاصل از تقسیم آن؛ یاختهٔ قاعده‌ای، یاختهٔ غول پیکر بند را تشکیل می‌دهد؛ P, O, K, n, m, I, I، مراحل جنینی کامل شده در پایان تشکیل پیش جنین می‌دهند.

- 3- ياختة قاعده‌اي مي‌تواند نقش فعالي در ساختار خود پيش‌جنين داشته باشد (سلمه‌تره) (شكل 2-15) ، آن را فقط با چند ياخته مجهز كند (ميوزوروس) يا فقط بند توليد كند (ساژينا) يا حتي به صورت يك ياخته غول‌پيكر در انتهاي بند رشد كند (تيركمان آبي) (شكل 2-16) .

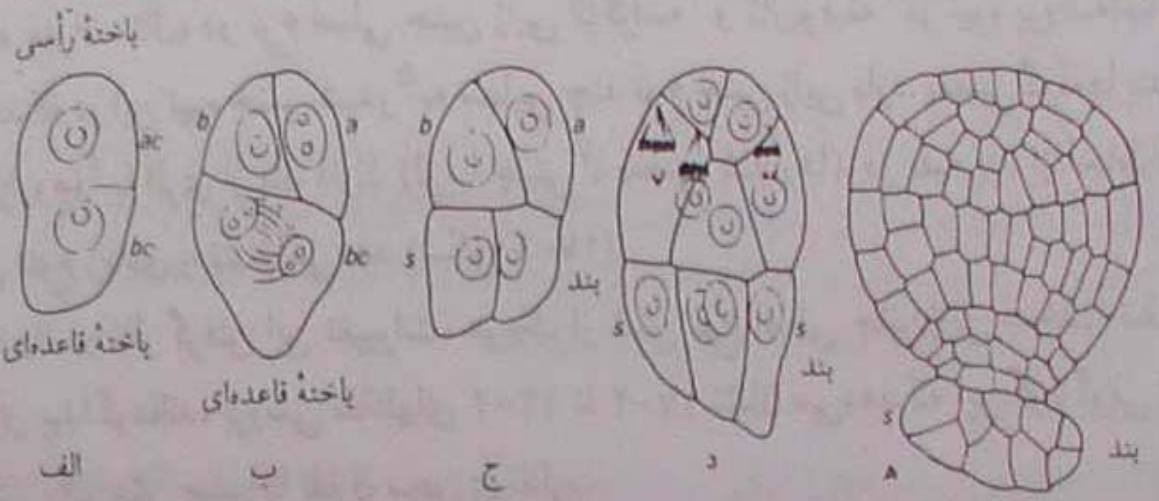


شکل ۲-۱۵. جنین زایی در نوعی «سلمه‌تره» (Chenopodium Bonus Henricus). شرکت باخته‌های حاصله از باختهٔ قاعده‌ای در ساختار جنین؛ باختهٔ رأسی فقط ردیفهای I و I' را به وجود می‌آورد با ردیفهای جنینی p, o, n, m از باخته قاعده‌ای به وجود می‌آیند.



شکل ۲-۱۶. نمو پیش جنین در تیرکمان آبی (Sagittaria Sagittaefolia). از یاختهٔ رأسی ردیفهایی پیاپی از یاخته‌ها به وجود می‌آیند، در حالی که یاختهٔ قاعده‌ای دیگر تقسیم نمی‌شود و یاختهٔ غول پیکری را در انتهای بند به وجود می‌آورد. این بند به وسیله یاختهٔ بندی که از P به وجود می‌آید، کامل می‌شود (برگرفته از سوئز ۱۹۳۱).

- اين مشاهدات سبب شد كه جنين‌شناسان شش نوع اصلي جنين‌زايي را در نهاندانگان از هم جدا سازند . اين رده‌بندي نشان مي‌دهد كه نحوة تسهيم فقط ارزش رده‌بندي محدودي دارد ، در حقيقت ، گونه‌هاي يك خانواده ، اگر از يك جنس نباشند ، مي‌توانند با توجه به جنين‌زايي آنها به انواع گوناگون تعلق داشته باشند (شكل 2-17) .
- بررسي شكلهاي 2-12 تا 2-17 نشان مي‌دهد كه اين گوناگوني اثري در ساختار يك پيش‌جنين با تقارن محوري ندارد .



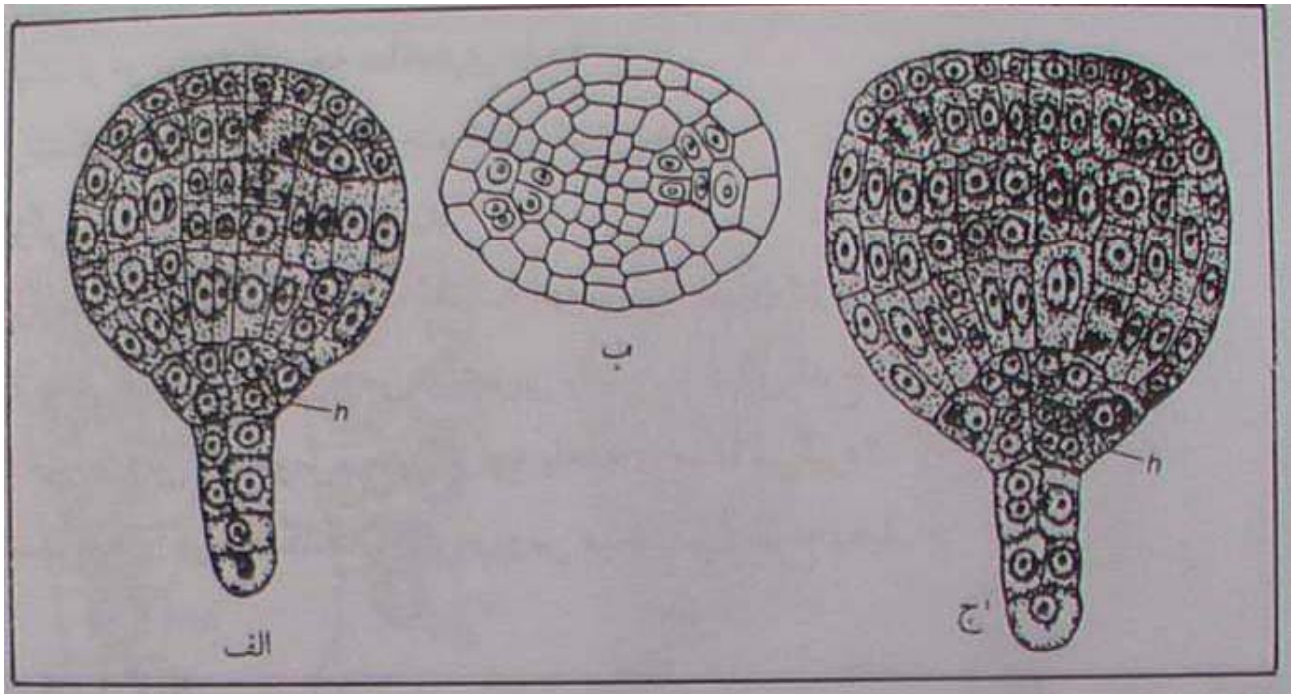
شکل ۲-۱۷. بعضی از مراحل جنین زایی در نوعی شبدر (Trifolium minus). در این شکل بند کوتاهی را مشاهده می‌کنید که از یاختهٔ قاعده‌ای به وجود آمده است. یاختهٔ رأسی با تقسیم طولی دو یاختهٔ a و b را به وجود می‌آورد (برگرفته از سوئز ۱۹۲۹).

جنين نهاندانگان

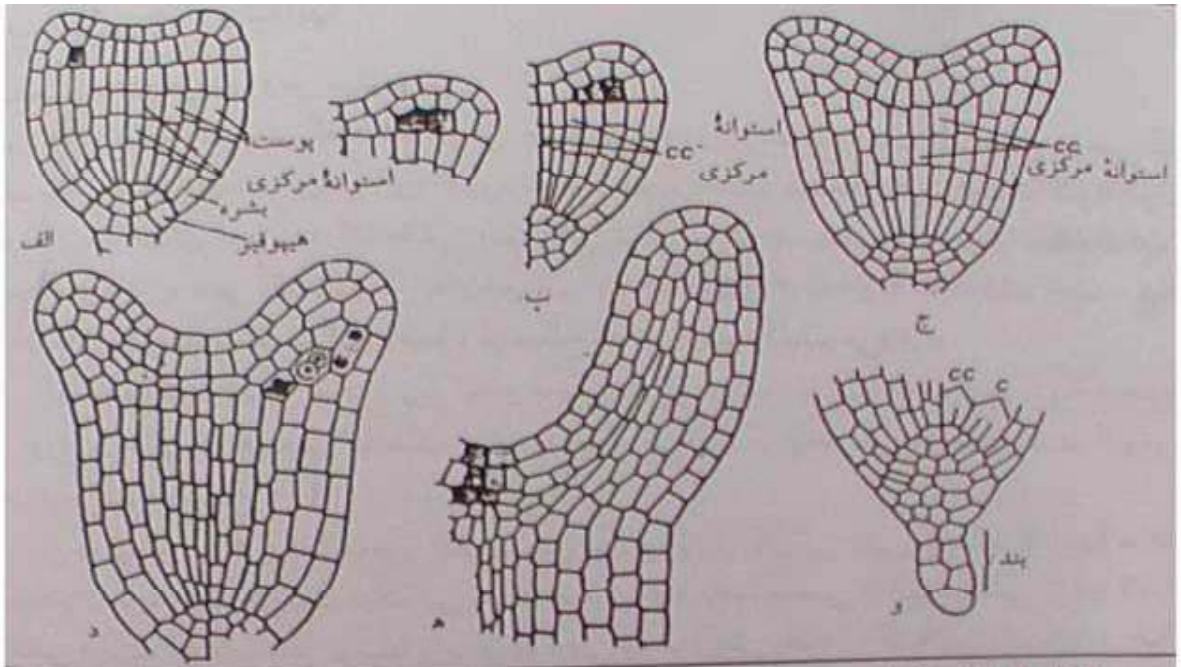
جنين‌زايي در دولپه‌ايها

ساختار جنين ميوزوروس مينيموس

- لپه از انتهاي محور بزرگ بخش تخم‌مرغي شكل در اثر تقسيمات (موازي با سطح اندام) ياخته‌هاي زيرپوستي اكتان زبرين به وجود مي‌آيند (شكلهاي 2-18 و 2-19 ، الف — ب-ج) ياخته‌هاي بشره‌اي با تقسيمات «عمود بر سطح اندام» رشد را نظم مي‌دهند .
- باقيمانده اكتان زيرين محور زير لپه و بخش بالايي ريشه ، تا استوانه مركزي را به وجود مي‌آورد ، در حالي كه هيپوفيز كلاهك ريشه را ايجاد مي‌كند . در اواخر اين مرحله ، بند در آلبومن ناپديد مي‌شود (شكل 2-19 ، د تا و) .



شکل ۲-۱۸. گذر از تقارن محوری به تقارن دوطرفی در میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus): الف) پیش جنین کامل شده؛ ب) برش عرضی ردیفهای مسطحی که از اکتانهای پیش جنین مشتق شده‌اند؛ ج) جنین در مرحله تشکیل دو لپه (رشد رأسی و تقسیم میتوز در لایهٔ زیر بشره‌ای).

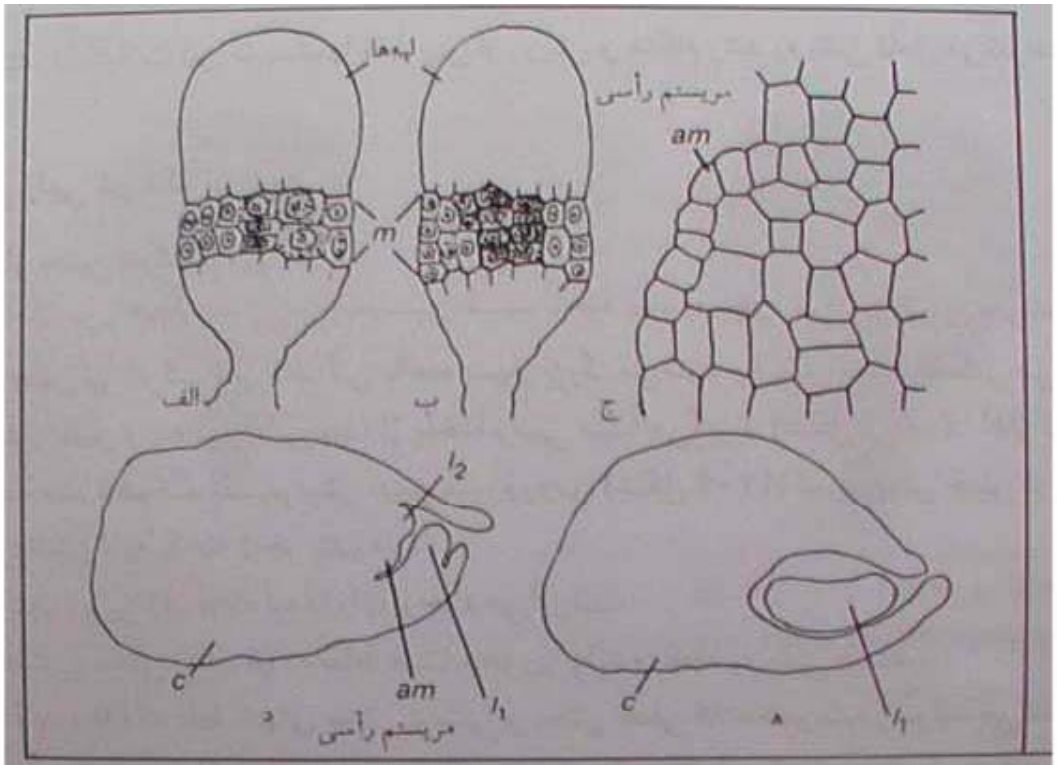


شکل ۲-۱۹. ساختار جنین حقیقی در میوزوروس مینیموس (**Myosurus minimus**): الف، ب) تشکیل لپه‌ها و آغاز تمایز محور ابتدایی جنین؛ ج، د) رشد عمومی لپه‌ها؛ ه) آغاز تمایز لپه و بافتهای هادی محور زیرلپه، یاخته‌های رأسی محوری باقیمانده که از آنها مریستم رأسی ساقهٔ برگی به وجود می‌آید خاکستری رنگ‌اند؛ و) یاخته‌های رأسی ابتدایی ریشه کاملاً بعد از استوانه مرکزی یعنی در انتهای محور ابتدایی جنین قرار گرفته‌اند، بند از بین می‌رود، محور ابتدایی تمایز می‌یابد و سپس محور زیر لپه در ریشه تولید می‌شود (برگرفته از سوئز، ۱۹۱۱).

جنين‌زايي در تك‌لپه‌ايها
ساختار جنين تيركمان آبي

- در تيركمان آبي ياختة قاعده‌اي تقسيم نمي‌شود و در نمو جنين نيز شركت نمي‌كند . اين ياخته بسيار بزرگ مي‌شود و اساس بند را تشكيل مي‌دهد . تمام پيش‌جنين و بخش بالايي بند ، از ياختة راسي منشا مي‌گيرند (شكل 2-16)

- پيش جنين در پايان اين نمو ، شش لايه ياخته (بجز بند) دارد :
- دو اكتان زبرين ( ) كه لپه‌ها را بوجود مي‌آورند .
- دو بخش وسطي (n,m) كه نقاط منشا محور زير لپه و نقطة رويشي هستند .
- يك لايه (o) كه فقط انتهاي بخش پوستي و بخش اصلي كلاهك ريشه را توليد مي‌كند .
- بالاخره ، پايينترين لايه براي مدت طولاني شامل يك ياختة منفرد هيپوفيز است كه فقط چهار ياختة انتهايي كلاهك را توليد مي‌كند (شكل 2-16) .



شکل ۲-۲۰. نمو جنین حقیقی در تیرکمان آبی (Sagittaria Sagittaefolia): الف) نمایز پسین یاخته‌های استثنایی به ردیف m؛ ب) تقسیمات عرضی یاخته‌های استثنایی که فرورفتگی بعدی و برآمدگی رویشی یا مریستم رأسی را که در شکل ج (am) نمایان است، ایجاد می‌کند؛ د) برش عرضی جنین که فرورفتگی شبار مانند لپه و مریستم رأسی را نشان می‌دهد که درحال حاضر با دو برگ l_1 ، l_2 که به طور متوالی تشکیل شده‌اند، احاطه شده است. ه) برش همان جنین که از بالای مریستم رأسی و از کنار طرح اولیه برگ (پریمورد یوم برگی) گذشته است (برگرفته از سوئز ۱۹۳۱).

- برخي اطلاعات ياخته شناسي در جنين‌زايي نهاندانگان
- ياخته تخم
- هنگام لقاح ، هسته‌هاي هر دو گامت در مرحلة از چرخة هسته‌اي هستند . فقط پس از تركيب هسته نر و ماده است كه هستة تخم حاصله وارد مرحله سنتز (S) مي‌شود .

- والاد و كورنو اين مرحله در گل اطلسي 16 ساعت طول مي‌كشد . سپس هسته پيش از نخستين تقسيم وارد مرحله مي‌شود . اين مرحله در گل اطلسي 32 ساعت طول مي‌كشد .

- در نهاندانگان ، یاختة تخم ، همانند یاختة تخمزا (ااسفر) یاختهاي كوچك و از نظر پاراپلاسم نسبتاً فقیر است . لقاح در یاختة تخمزا سبب فعالیت مجدد اندامكهاي سیتوپلاسمي ميشود .

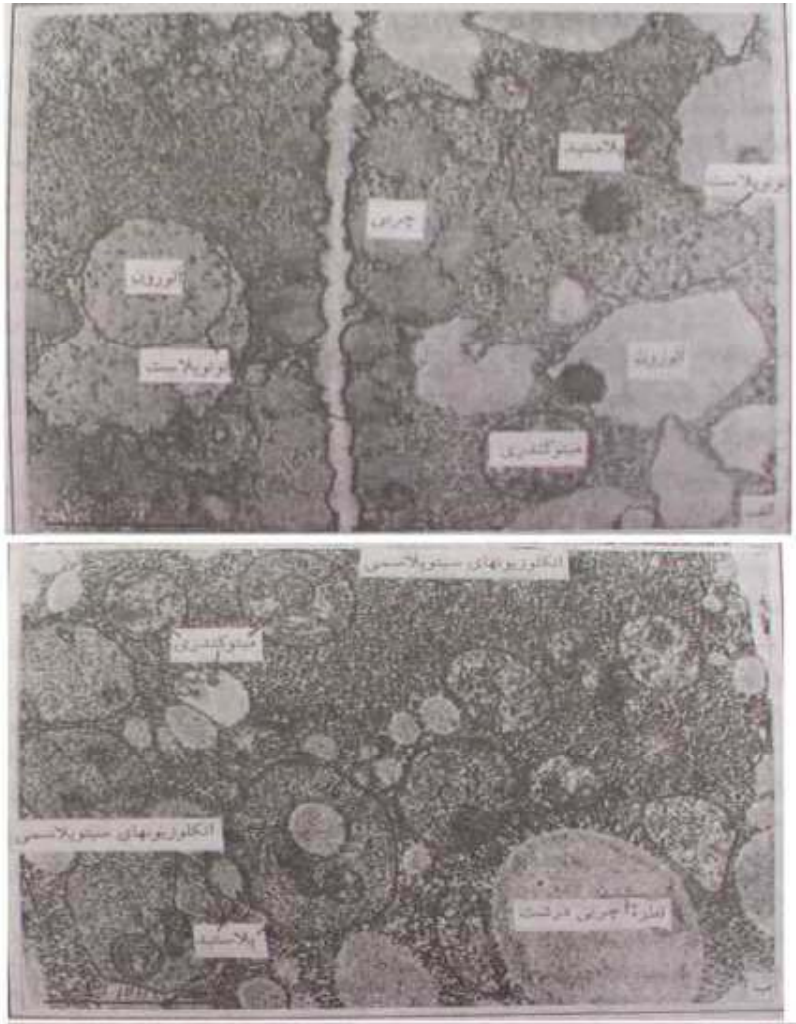
- به علت چند ويژگي ، يعني فراواني ريبوزومها ، ميتوكندريها و پلاستيدها ، ياختة تخم نهاندانگان تقريباً در حالت مريستمي قرار دارد ولي به علت ويژگيهاي دستگاه واكوئولي ، همانند ذخيرة نشاسته ، هنوز دور از ساختار سيتولوژيكي ياخته‌هاي مريستمي است .

بند

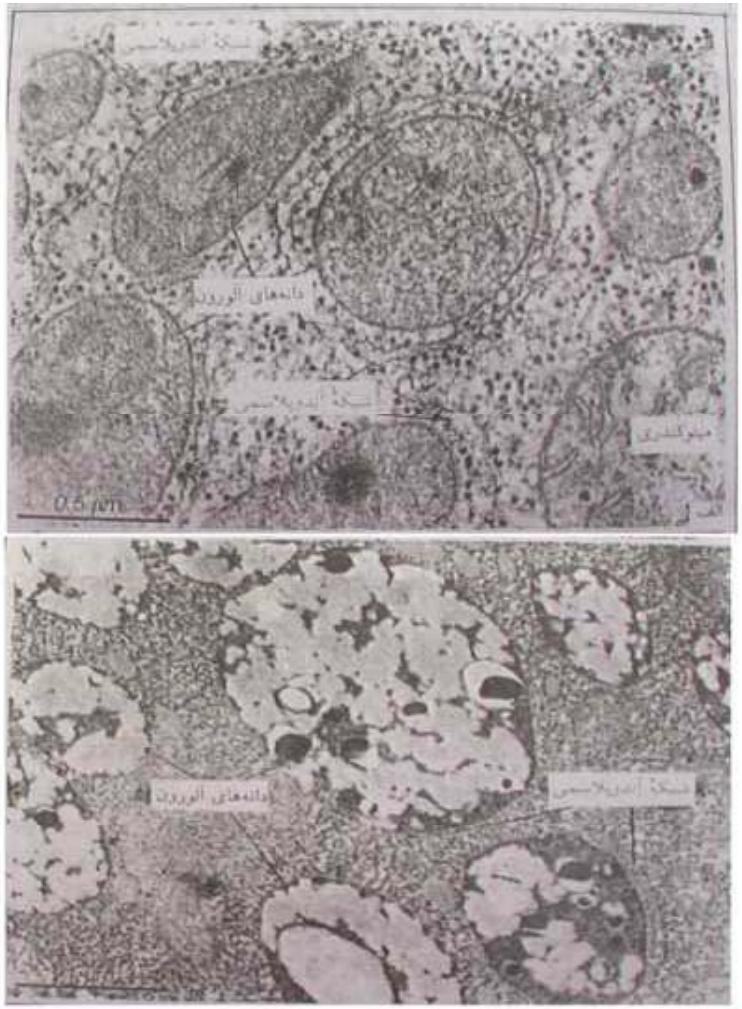
- امكان دارد ميزان بالايي از پلوئيدي را نشان دهد . به عنوان مثال ، گل لادن 1024 — ان — كروموزومي و نوعي لوبيا به نام فازئولوس كوكسينئوس 4096 — ان — كروموزومي است . آندوپلي‌پلوئيدي در ياخته‌هاي بند ، با رشد حجمي قابل ملاحظه‌اي همراه است .

- ياخته‌هاي بند نيز پروتئين و ليپيد مي‌سازند و احتمالاً هورمونها و آنزيمها را توليد مي‌كنند . بويژه ، تريپتوفان را كه پيش‌ساز اندول — استيك اسيد است ، به شدت در ميان مواد ديگر وارد مي‌كنند .

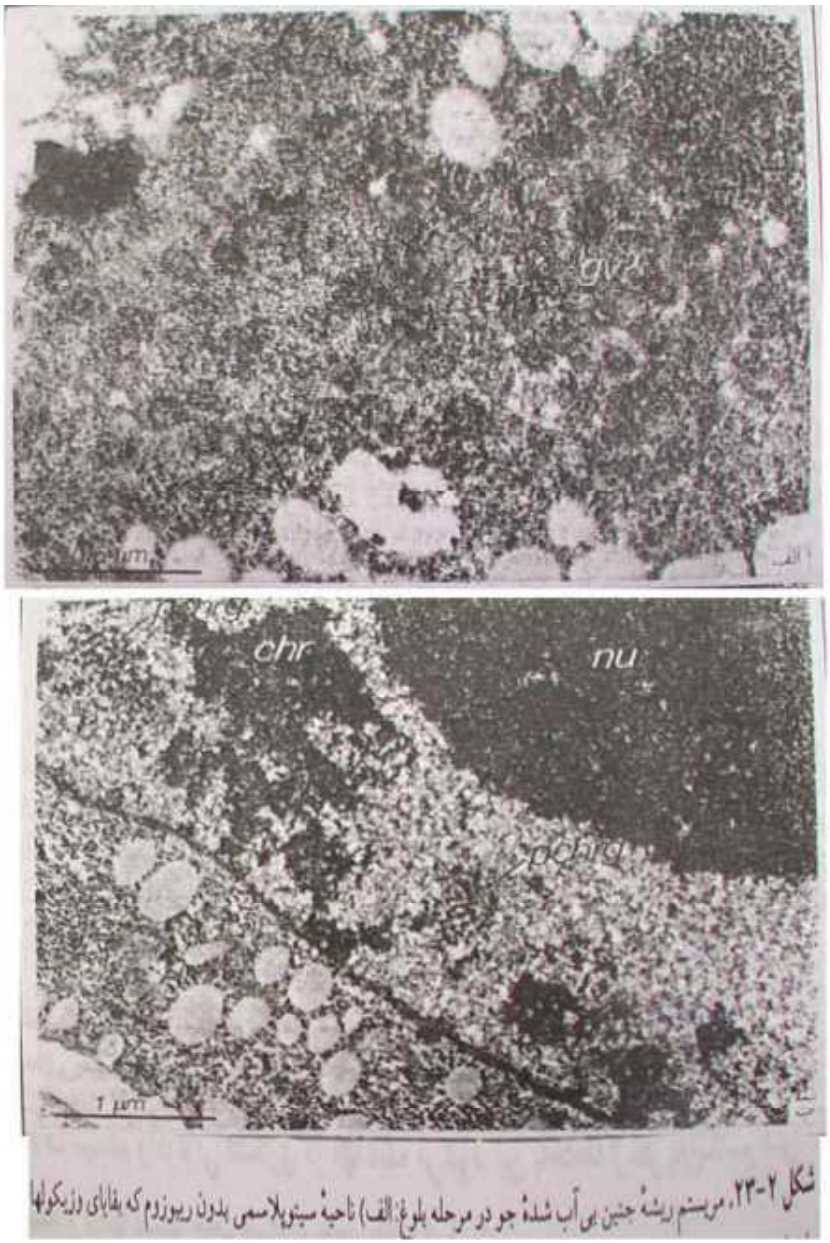
- به علت شرايط سيتوفيزيولوژيكي ، دو نقش در ياخته‌هاي بند تاييد شده‌اند :
- 1 . رساندن موارد غذايي به جنين و
- 2 . ترشح هورمونها و آنزيمها .
- بنابراين ، بند قابل مقايسه با ياخته‌هاي تغذيه‌اي اووسيت حشرات و لاية تغذيه‌اي پستانداران است .



شکل ۲-۲۱. دانهٔ رسیده جو. جنین خشک، یاخته‌های مریستمی ریشه: الف) ریبوزومها، غشای یاخته‌ای، غشای واکوئولی، غشاهای میتوکندری و پلاستیدها پایدارند، درحالی که شبکه آندوپلاسمی و دیکتیوزومها قابل مشاهده نیستند. دانه‌های آلورون تا حدی جدا شده‌اند. پلاستید حاوی پلاستوگلوبول است. ب) همان مادهٔ فوق که با گلوتارالدهید تثبیت شده است. سیتوپلاسم حاوی میتوکندری و پروپلاستید، که بعضی از آنها انکلوزیونهای سیتوپلاسمی را دربرگرفته‌اند.



شکل ۲-۲۲. مریستم ریشهٔ جنین جو: الف) جنین در مرحلهٔ آغازی بلوغ دانه، مرحلهٔ از دست دادن آب هنوز شروع نشده است اما واکوئولها تقریباً به صورت دانه‌های آلورون با محتویات متراکم شده تغییر شکل یافته‌اند، و درحال اتصال به قطعات شبکهٔ آندوپلاسمی هستند. ب) جنین بی آب شده در مرحلهٔ بلوغ. پایداری ریبوزومها، تراکم آنها در اثر خشک شدن افزایش یافته است، بقایای شبکه آندوپلاسمی که با دانه‌های آلورون همراه‌اند.



شکل ۲-۲۳. مریستم ریشهٔ جنین بی آب شدهٔ جو در مرحله بلوغ: الف) ناحیهٔ سیتوپلاسمی بدون ریبوزوم که بقایای وزیکولها

توجهات كلي به جنين‌زايي گياهان آوندي

- سرنوشت يا پس‌زايي (نطفه‌زايي از نو)
- به نظر مي‌رسد كه نقش ياخته فقط به محل آن بستگي داشته باشد و خود در اثر تكثير و رشد تصادفي به وجود آيد . سپس جنين در يك فرآيند پس‌زايشي سازمان يابد . اين فقدان اساسي سرنوشت قبلي را مي‌توان در تاكزاسه مثال زد . در اين تيره بعضي اوقات بندها به جنينهاي اضافي تبديل مي‌شوند .

تقسيم و اندام‌زايي

- تقسيم و اندام‌زايي
- اما دو حقيقت مي‌تواند به شرح زير وجود داشته باشد :
- به طور كلي ، ياخته‌هاي تخم كه با مواد ذخيره‌اي پر و حجيم شده‌اند ، پس از اندام‌زايي ، مرحله‌اي طولاني از تكثير را مي‌پيمايند .

- هنگامي كه تقسيم كندتر صورت مي‌گيرد ، اندام‌زايي طولانيتر مي‌شود . اين حالت ، در مقايسه با سرخسهاي (فيليسينه) ابتدايي (راسته مار زبان) و سرخسهاي پيشرفته (راسته سرخسهاي باريك هاگدان) نشان داده شده است .

- تشكيل ياخته‌هاي اندام‌زا ، نتايج ياخته‌شناسي جنين‌زايي
- اكثر ياخته‌هاي جنس ماده و ياخته‌هاي تخم حاصل از آنها ياخته‌هايي هستند كم و بيش حجيم با سيتوپلاسم . اين ياخته‌ها از نظر پاراپلاسم غني هستند و در آنها نسبت حجم هسته به حجم ياخته كم است .

- هنگام اندام‌زايي پس از يك مرحله تقسيم ، ياخته‌هايي كه تشكيل نخستين اندامها را آغاز مي‌كنند ، در مقايسه با ياختة تخم ، بسيار كوچك و از نظر پاراپلاسم فقيرند و هستة مركزي نسبتاً حجيمي دارند .

- بنابراين ، فرآيندهاي جنين‌زايي به ياختة تخم (كه سرشار از مواد ذخيره‌اي است و توانايي تكثير دارد ولي قادر به اندام‌زايي نيست) امكان مي‌دهد كه از وضعيت سيتولوژيكي خود به وضعيت سيتولوژيكي ياخته‌هاي مريستمي ابتدايي (كه علاوه بر دارا بودن توانايي تكثير قادر به توليد اندامها هستند) انتقال يابد .

تمايززدايي در آغاز هستي‌زايي

- جانسن ، با مطالعه سيتولوژيكي فراساختار ياختة تخمزا و «ياختة مركزي» گياه پنبه ، ويژگيهاي تمايز يافتة تخمزا را اين چنين بيان كرد : واكوئولهاي درشت ، شبكه آندوپلاسمي فراوان و تراكم پايين ريبوزومي .

تمايزيابي جنين

- مادامي كه ياخته‌هاي اندام‌زا نخستين مريستمهاي راسي گياهك در آنها بوجود مي‌آيند ، ياخته‌هاي ديگري كه در تشكيل اين مريستمها شركت نكرده اند ، بخش باقيماندة تنه ابتدايي جنين را تشكيل مي‌دهند . مي‌توانند ساختارهايي تشريحي را توليد كنند كه كاملاً متفاوت از بافتهايي هستند كه بعداً در اثر فعاليت مريستمهاي رويشي ايجاد مي‌شوند . به عنوان مثال ، تنة نخستين (پريموردیال) نوعي سرخس به نام پتريس‌آكوئيلينا شامل سيستم آوندي «پروتوستل» است ، در حالي كه فعاليت راسي بعدي سبب تشكيل «ديكتيوستل» مي‌شود .
- تمايز ياخته‌ها در اثر جنين‌زايي بر حسب گونه متفاوت است .

نتيجة مقايسة جنين‌زايي در بازدانگان و نهاندانگان

- 1- ياخته‌هاي سازندة جنين در هر دو گروه ويژگيهاي ياخته‌شناسي (سيتولوژيكي) يكسان دارند .

- 2- ياخته‌هاي جنيني هر قدر سريعتر ويژگيهاي ياخته‌هاي سازنده را به خود بگيرند ، جنين‌زايي با سرعت بيشتري صورت مي‌گيرد .
- 3- نخستين تقسيمات سبب ايجاد يك توده ياخته‌هاي تقريباً يكنواخت مي‌شود .
- در گياهان ، بخشي از ياخته‌هاي جنيني در دو قطب ذخيره مي‌شوند كه با تقسيمات خود مريستمهاي نخستين ريشه‌اي و ساقه‌اي را به وجود مي‌آورند .

دو نوع ياخته و بافت در گياهان عالي

- بنابراين ، به نظر مي‌رسد كه دو نوع ياخته و بافت در گياهان عالي وجود دارد :
- الف) ياخته‌هايي كه مستقيماً از ياخته‌هاي جنيني به وجود آمده‌اند و پيكر نخستين گياه (گياهك) را كه شامل لپه‌ها ، محور زير لپه و ريشه‌چه است مي‌سازند .

- ب) ياخته‌هايي كه از مريستمهاي ابتدايي حاصل از ياخته‌هاي جنيني ذخيره شده در دوقطب محور بوجود آمده‌اند .

پایان گفتار دوم

بسم الله الرُّحمن الرِّحيم

گفتار سوم

مریستم و هستي‌زايي
(تكوين فردي)
نامحدود گیاهان

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
1385

پيشگفتار

- پراكندگي ساختارهاي بافتي و ياخته‌اي در گياه اسپوروفيتي سبب تشخيص دو گروه اصلي مريستم مي‌شود : مريستمهاي راسي يا مريستمهاي نخستين كه در انتهاي محورها (ساقه‌ها و ريشه‌ها) قرار دارند ، و مريستمهاي پسين يا كامبيومها كه در بخشهاي مسن ساقه‌ها و ريشه‌ها و برگها مستقرند .

هدف آموزشي كلي

- هدف آموزشي كلي اين گفتار آشنايي با مريستمهاي انتهايي ساقه و ريشه ، ساختار و نقش آنها در هستي‌زايي نامحدود گياهان است .

مريستمها و تشكيل بافت

- ياخته‌هاي مريستمي كه منشا بافتهاي گياهي هستند جايگاههاي مشخصي را در اندامهاي گياهي اشغال مي‌كنند . واژة مريستم از كلمه يوناني «مريستوس» به معناي «قابليت تقسيم» گرفته شده و بافتي است كه ياخته‌هاي آن همواره داراي فعاليت ياخته‌اي هستند .

طبقه‌بندي مريستمها

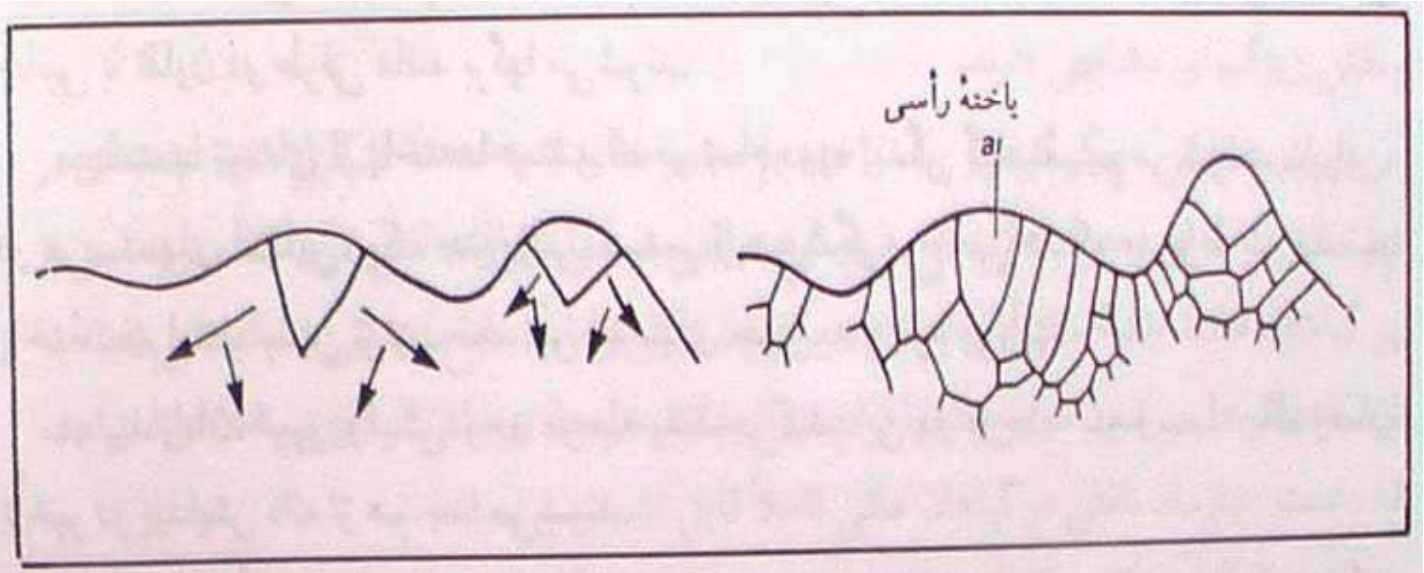
- طبقه‌بندي آنها بر اساس محل قرار گرفتنشان در پيكر گياه است . بر اين اساس دو نوع مريستم وجود دارد :
- 1- مريستمهاي انتهايي : نوع ديگر آن ، به نام «مريستم ميانگرهي» از مريستم انتهايي ساقه به وجود مي‌آيد ولي فعاليت خود را در ناحيه‌اي دور از آن انجام مي‌دهد .
- 2- مريستمهاي جانبي :

طبقه‌بندي مريستمها بر اساس نوع ياخته و بافتها

- روش ديگر طبقه‌بندي مريستمها بر اساس نوع ياخته و بافتهايي است كه از آنها به وجود مي‌آيند .
- در اين روش مريستمها به دو گروه تقسيم مي‌شوند :
- 1- مريستمهاي نخستين : اين نوع مريستمها مستقيماً از جنين منشا مي‌گيرند و فعاليت مريستمي آنها دايمي است .
- 2- مريستمهاي پسين

نظريه‌هاي پياپي در مورد مريستم انتهايي ساقه

- نظريه «ياخته واحدي بنيادي انتهايي»
- نخستين مطالعات دقيق بر روي ساختار نقاط رويشي در نهانزادان آوندي توسط دو پژوهشگر به نامهاي نژلي و هوف ميستر صورت گرفت . آنها نشان دادند كه يك ياختة بزرگ انتهايي و هرمي شكل ، در نوك محورهاي سرخس وجود دارد .
- تمام بافتهاي اندام را به وجود مي‌آورد (شكل 3-1)



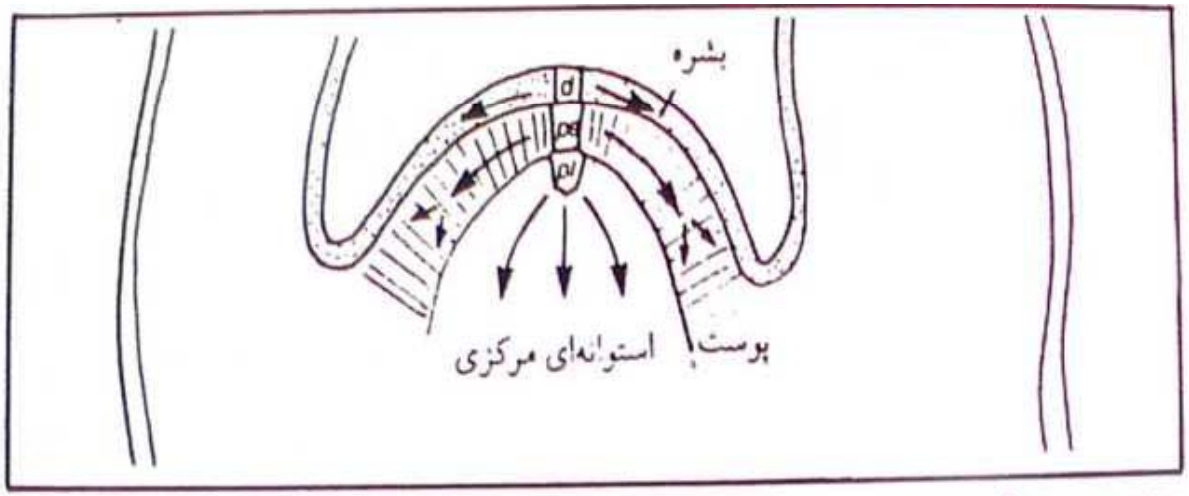
شکل ۳-۱. رأس رویشی یک ریزوم پرسیاوش (Adiantum).

- اين دو پژوهشگر و ديگر دانشمندان توانستند ياخته بنيادي انتهايي منفردي را در راس رويشي گياهان آوندي ديگر تشخيص دهند .
- بسياري از پژوهشگران ساختار مطالعه شده در سرخسها را در گياهان ديگر و عمدتاَ در بازدانگان عموميت دادند .

نظريه ياخته‌ها يا لايه‌هاي «بافت‌زا»

- در سالهاي 1858-1859 ، كاسپاري ، براي نخستين بار ، وجود چندين ياختة بنيادي را پيشنهاد كرد . اما دو گزارش مهم هانشتين ، كه به علت تعداد مثالها (48 جنس) و دقت در تفسير بسيار مهم بود ، در سالهاي 1868 و 1870 چاپ شد .
- طبق گزارش هانشتين ، در طي جنين‌زايي ، سه ياخته مستقر بر روي يكديگر در نوك محور اندام ديده مي‌شوند .

- اين سه لايه ، كه از درون به بيرون به نامهاي پلروم ، پريبلم و درماتوژن ناميده مي‌شوند (شكل 3-2) ، سه بخشي را تشكيل مي‌دهند كه همة بافتهاي گياه را به وجود مي‌آورند . اين سه بخش عبارت‌اند از : استوانه مركزي ، پوست و بشره

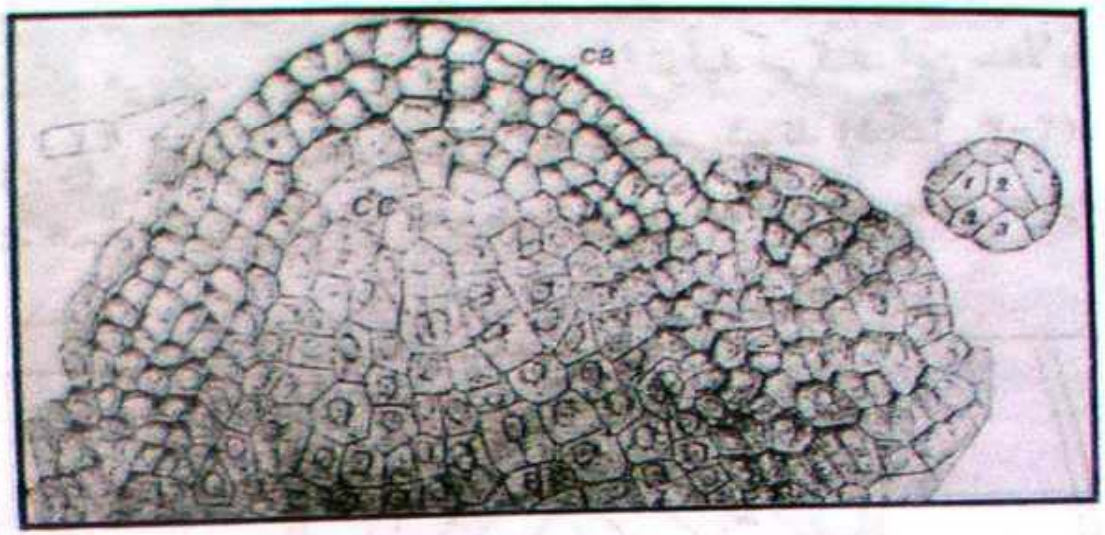


شکل ۳-۲. رأس رویشی نهاندانگان که براساس نظریهٔ «بافت زای» هانشتین تفسیر شده است (۱۸۶۸).
d : آغازی «درماتوژن» است که از آن بشره به وجود می‌آید؛ Pe : آغازی «پریبلم» است که از آن پوست منشأ می‌گیرد؛ Pl : آغازی «پلروم» است که از آن استوانه مرکزی منشأ می‌گیرد.

- عدم امكان مشاهده مرز بين پوست و استوانه مركزي ، وجود دو لايه بافت‌زاي پلروم و پريبلم را مورد ترديد قرار داد .

تفسير اشميت

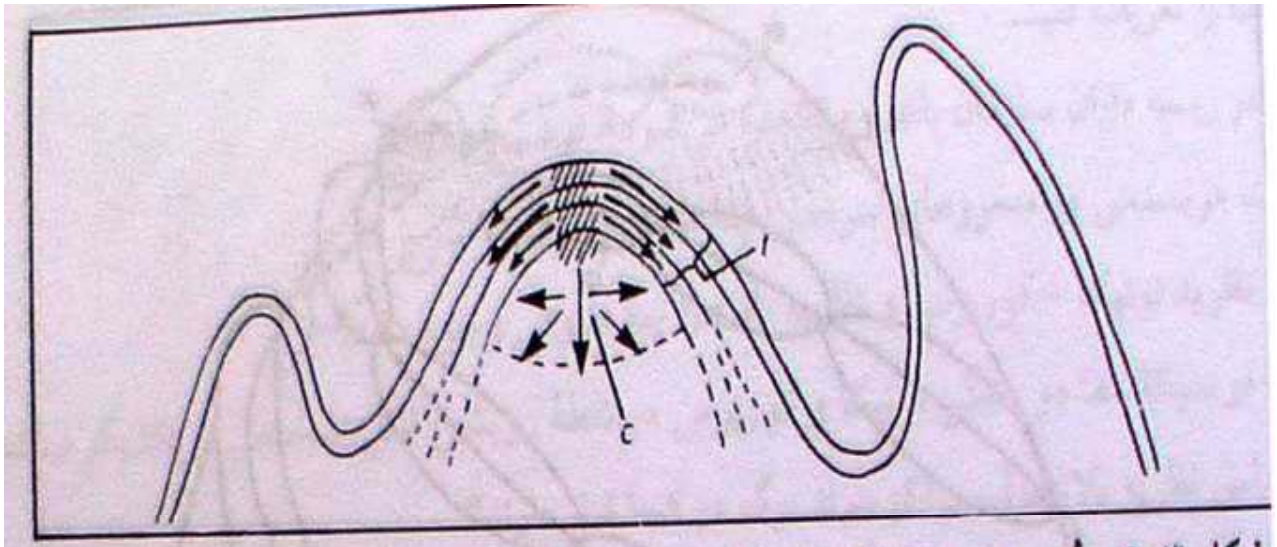
- كخ از نقاط رويشي را در بازدانگان وافدرا ، در سال 1891 شرح داد . او نشان داد كه اين نقاط رويشي از نظر ياخته‌شناسي از دو بخش كاملاً مشخص ، يعني : بخش مركزي با ياخته‌هاي درشت حاوي واكوئولهاي فراوان و يك كلاهك از ياخته‌هاي كوچك با پروتوپلاسم متراكمتر (شكل 3-3) تشكيل شده است .



شکل ۳-۳. برش طولی نقطه رویشی تاکزوس که درآن، از نظر یاخته‌شناسی، دو بخش کاملاً قابل تشخیص، یعنی: منطقه مرکزی (cc) و کلاهک (ca) مشاهده می‌شود. توجه داشته باشید که یاخته‌های نوک تمایز نیافته‌اند.

- با اين وجود ، كخ پذيرفت كه همة بافتهاي گياهي از ياختة راسي واحدي به وجود مي‌آيند .
- تفسير كخ بسيار نزديك به تفسيري بود كه توسط اشميت تنظيم شد .

- كخ دو بخش كاملاً متمايز از نظر ياخته‌شناسي و بافت‌شناسي تشخيص داد :
- 1- توده‌اي از ياخته‌هاي هم‌قطر ، يعني : يك اندازه در همة جهات ، اين تودة ياخته‌اي كورپوس (مغز) را تشكيل مي‌دهد (شكل 3-4)
- 2- كورپوس به وسيله يك يا چندين لايه از ياخته‌هاي كوچكتر پوشيده شده است . اين ياخته‌ها تونيكا (پوسته) را تشكيل مي‌دهند .



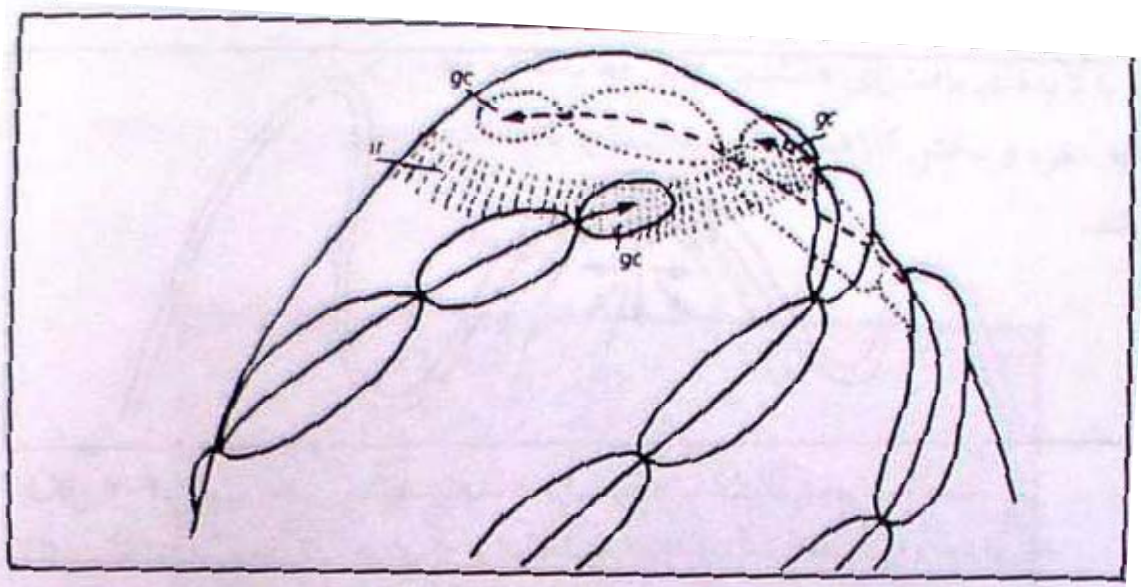
شکل ۳-۴. رأس رویشی یک گیاه نهاندانه که براساس نظریهٔ اشمیت تفسیر شده است.
(t) تونیکا؛ (c) کورپوس؛ دو ناحیه‌ای که در اثر فعالیت یاخته‌های رأسی محوری به وجود می‌آیند.

- این دو بخش به هیچ وجه قابل مقایسه با نظریه بافت‌زاي ارائه شده توسط هانشتین نیست.
- تعداد لایه‌هاي تونیکا تقریباً براي هر گونه ثابت و در گونه‌هاي مختلف ، متفاوت است . به عنوان مثال ، در یولاف ، یك لایه . در یاس بنفش ، دو لایه . در تمشك ، سه لایه . در هیپوریس و ولگاریس ، چهار تا شش لایه است .
- در بعضي از گیاهان ، مانند سیکاده‌ها ، تشخیص ساختار راسي با توجه به دو منطقه تونیکا و کورپوس مشکل است .

- نظريه حلقه آغازي (حلقه بنيادي) و انتقاد بر نظرية آغازي انتهايي
- پلانتفول ويژگيهاي غيرحقيقي فرضيه آرايش برگي را كه بيش از يك قرن مورد قبول بود ، يعني : پيشنهادي را مبني بر اينكه برگها از راس رويشي منشا مي‌گيرند و در چنين محلي روي يك مارپيچ منفرد (مارپيچ ژنتيكي) مستقر مي‌شوند ، مردود شناخت .

- پلانتفول نشان داد كه معمولاً برگها روي چندين مارپيچ (نه يك مارپيچ) روي ساقه ظاهر مي‌شوند .
- بين دو برگ «زاوية واگرايي» وجود دارد .
- روي هر مارپيچ برگي ، برگهاي متوالي پهلو به پهلو قرار مي‌گيرند ،
- گويا القا از نقطه‌اي به نقطة ديگر منتقل شده است و يك پيوستگي مريستمي بين زايش برگهاي بعدي همان مارپيچ وجود دارد .

- بنابراين ، مولف نظرية «پيوستگي» (ارتباط) را با نظرية «واگرايي» جانشين كرده است .
- شكل (3-5)
- پژوهشهاي بعدي كامفورت ، اين دادهها را تا بازدانگان گسترش داد .

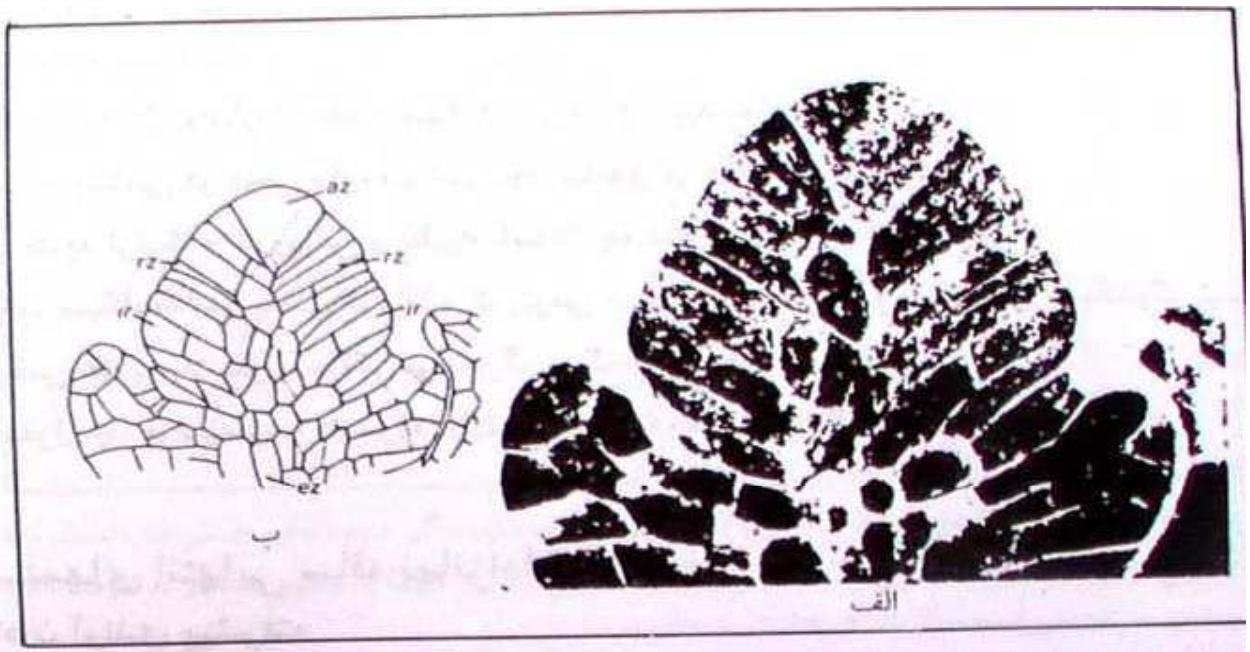


شکل ۳-۵. رأس (انتهای) رویشی که براساس نظریه مارپیچهای برگی و پیوستگی تفسیر شده است. سه مارپیچ برگی نشان داده شده است که هریک از یک مرکز زایشی (gc) به وجود آمده و به طرف حلقه بنیادی حرکت می‌کنند (برگرفته از پلانتفول، ۱۹۴۷).

- مريستمهاي انتهايي ساقه نهانزادان آوندي
- نهانزادان آوندي پيشرفته
- وجود ياختة انتهايي چهاروجهي يا هرمي شكل كه توسط نژلي (1868) و هوف ميستر (1851) شرح داده شده ،بيش از يك قرن است كه در نهانزادان آوندي پيشرفته مانند سرخسها و دم‌اسبيان تاييد گرديده است .

مريستم انتهايي دم‌اسب

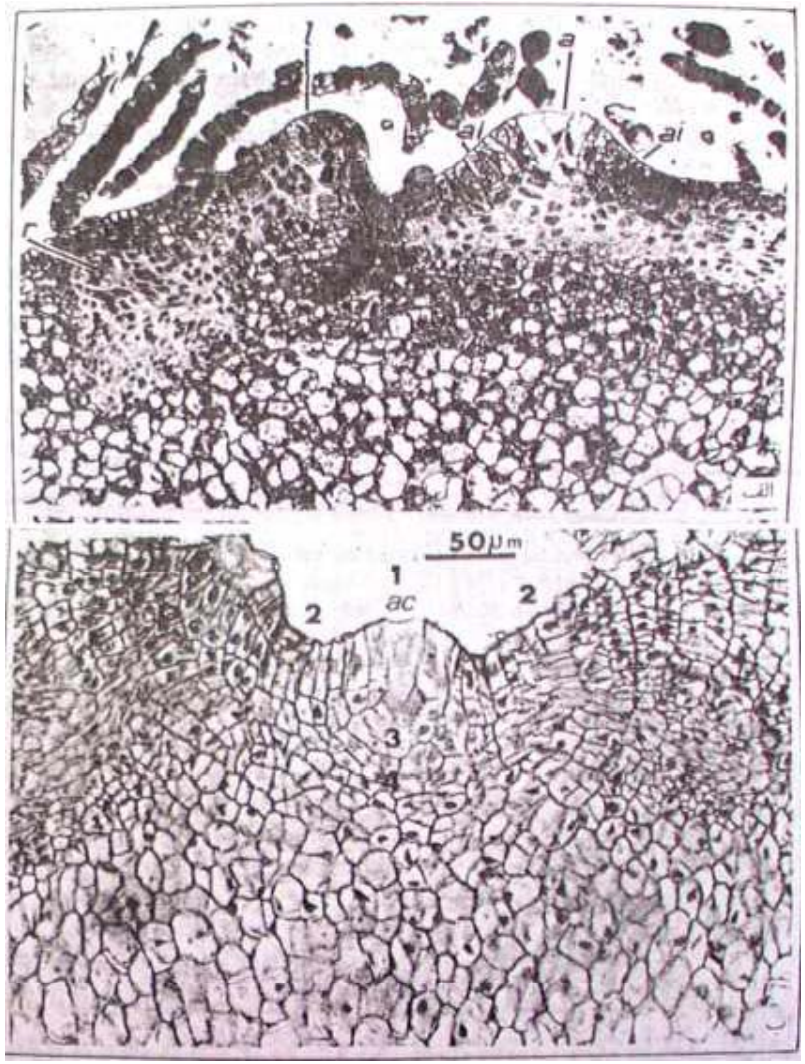
- ياخته انتهايي در اين گياهان از لحاظ اندازه و شكل از ياخته‌هاي مجاور قابل تشخيص‌اند (شكل 3-6) .
- پژوهشگران نتيجه گرفتند كه ياختة انتهايي در تشكيل مريستم فعال است و به آن شكل مي‌دهد ، اما در طرح‌ريزي برگ ساقه در گياه بالغ ، نه خود و نه ياخته‌هاي مجاورش فعالند .



شکل ۳-۶: الف) انتهای ساقهٔ دم اسب ؛ ب) طرح تفسیر. بخش انتهایی (az) معمولاً به یک یاختهٔ چهاروجهی کاهش می‌یابد؛ بخش زایشی (rz) از حلقهٔ بنیادی (ir)؛ بخش نمو (ez) از یاخته‌های مغزی. چون مشاهدهٔ تقسیمات مایل در میکروگراف مشکل است، لذا این تقسیمات با خطوط نمایش داده شده‌اند.

مريستم انتهايي سرخس فيليكال لپتوسپورانژيت

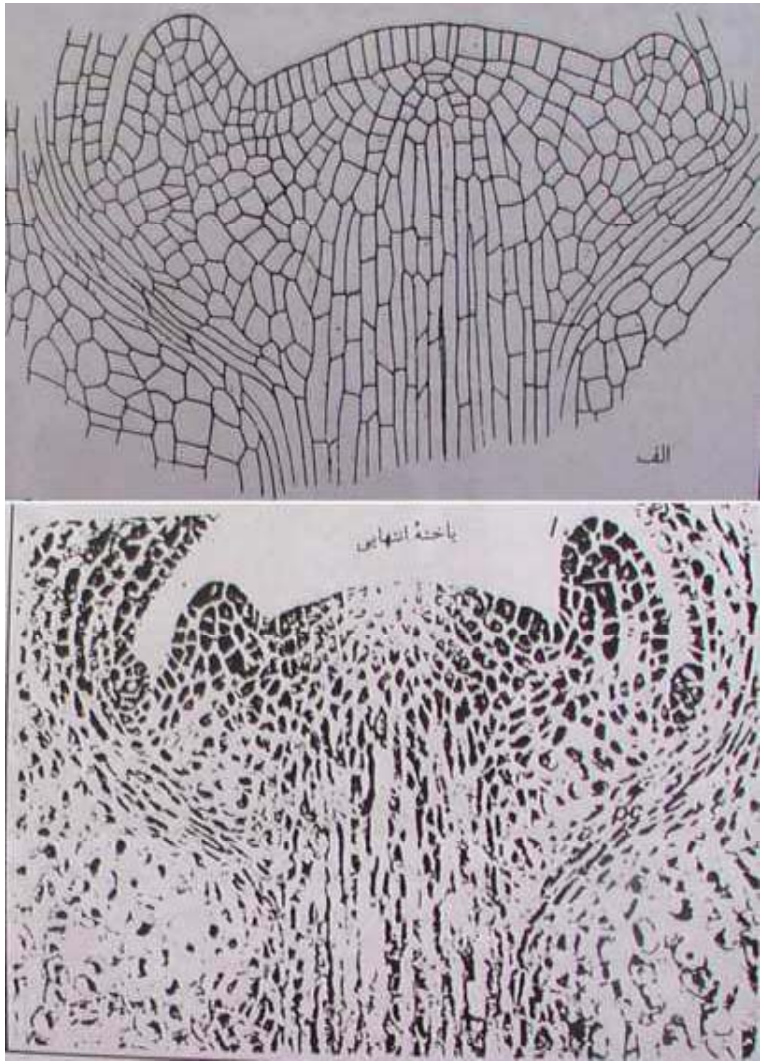
- نوك ساقة سرخسهاي پيشرفته معمولاً مسطح تراز نوك ساقة دم‌اسبيان (شكل 3-7) است ، اما به طور خلاصه همان تعريف براي آن به كار مي‌رود .



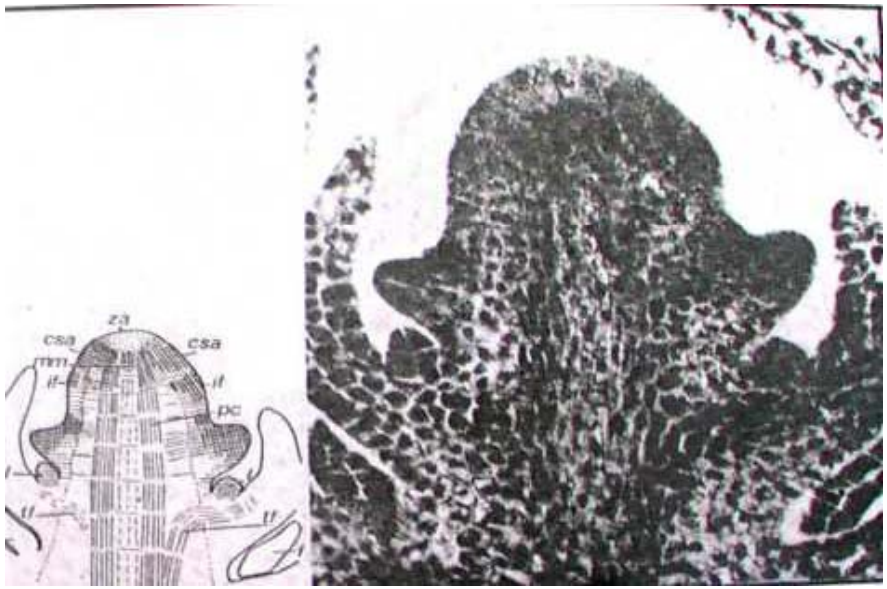
شکل ۳-۷. رأس رویشی ریزوم سرخس پنجه‌ای (*Pteris cretica*) (سرخس لپتوسپورانژیت)، که در نوک محور قرار دارد و توسط رشد زیاد پارانشیم زمینه‌ای به سرعت بزرگ شده است: الف) یاخته‌های انتهایی یا واکوئولهای درشت؛ (a) یک یاختهٔ چهاروجهی مرکزی؛ (ai) یاخته‌های جانبی یا واکوئولهای کوچک تانن دار که در اثر تکثیر، حلقه بنیادی را به وجود می‌آورند؛ (L) پایهٔ برگ بایک لایه زاینده؛ (r) آغاز یک ریشه نابجا که از لایه زایندهٔ قاعدهٔ پایه برگ به وجود آمده است. یاخته‌هایی که در پایین (نه یاخته‌های تانن دار) یاخته انتهایی قرار دارند، با تقسیمات عمود بر سطح، یاخته‌های پارانشیم زمینه‌ای را تولید می‌کنند که سبب رشد طولی می‌شوند. در این پارانشیم، پیش یاخته‌های آوندی (pc) به طور جانبی به وجود می‌آیند، جوانه زدن برگها در بالای این یاخته‌ها صورت می‌گیرد. ب) همان رأس رویشی، ناحیه بندی رأسی براساس نظریه میشو (۱۹۷۰)، که برای به دست آوردن RNA با روش برانشه رنگ‌آمیزی شده است؛ (ac) یاخته‌های انتهایی (بخش ۱)؛ یاخته‌های جانبی بخش ۲، شیب تمایزدایی را نشان می‌دهد؛ در بخش ۳، یاخته‌ها در مقایسه با یاخته‌های انتهایی بالایی کمتر تمایز یافته‌اند؛ بخش ۴ محل آغاز پارانشیمهای مغزی است.

نهانزادان آوندي ابتدايي

- در ميان نهانزادان آوندي ديگر هميشه يك ياختة انتهايي ويژه مشاهده نمي‌شود .
- در بسياري موارد ، در نوك ساقه چندين ياختة مشابه قرار دارد كه نقش آنها مشخص نيست (شكل 3-8) .

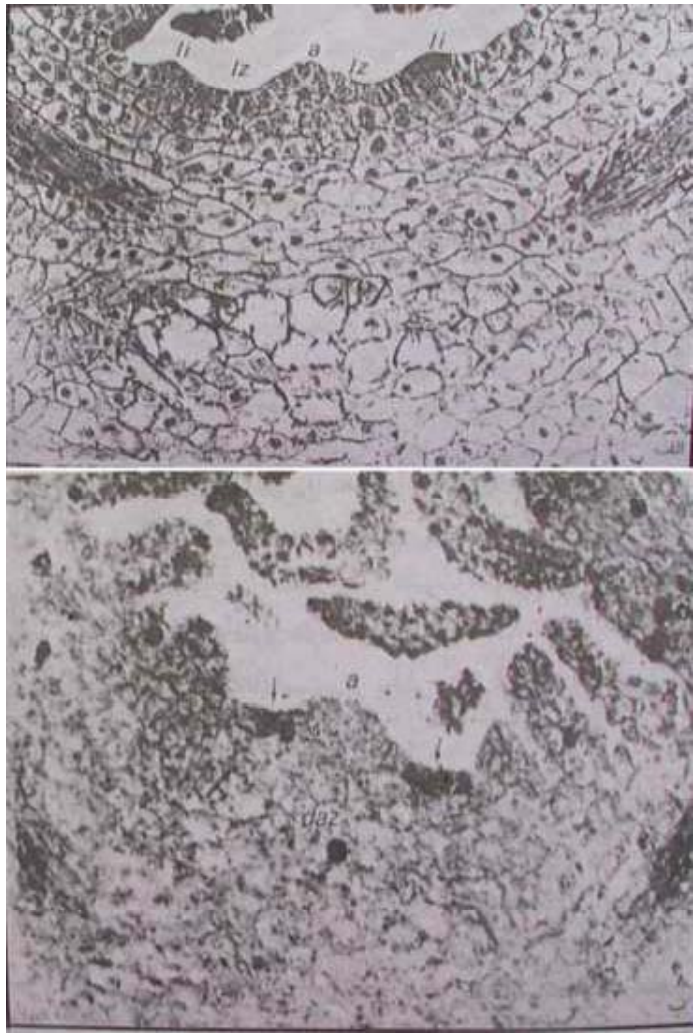


شکل ۴-۸ نوک ساقه لیکوپودیوم سلاگو (Lycopodium Selago): (الف) ساختار تشریحی؛ یاخته‌های انتهایی به طور آشکار نمایز نیافته‌اند؛ منشأ محوری استوانهٔ مرکزی با برگها (میکروفیلها) و ریشهٔ پیش آوندی مستقل از استوانه مرکزی به وجود آمده‌اند (برگرفته از استراسبورگر، ۱۸۷۲). ب) نوک ساقه که با روش برانشه رنگ آمیزی شده است، مقدار فراوانی RNA را در طرحهای اولیه برگی جانبی همانند آغازیهای زیر رأس استوانه مرکز نشان می دهد.



شکل ۳-۹. سلاژینلاکولسنس (Selaginella Caulescens): الف) برش نوک ساقه؛ بعضی از یاخته‌های رأسی بزرگتر و واکوئول بیشتری دارند، مرکزیترین یاخته در برش عرضی سه گوش به نظر می‌رسد. سطوح مختلف هر قدر تیره‌تر باشند، مریستمی‌ترند (تثبیت: ناواشین ـ همانوکسیلین). ب) طرح تفسیر نقش؛ (za) ناحیه رأسی کم وبیش غیرفعال؛(csa) تاج یا برآمدگی یاخته‌های زیر رأسی؛ برگهای آغازی، پوست، بافتهای هادی مستقل؛ (mm) مریستم مغزی به وجود آورنده مغز؛ (if) آغازیهای برگ؛ استوانه پیش آوندی؛ (L) گوشوارکها، (if) اثرهای برگ، محلهای آغازی با ضربدر مشخص شده‌اند. (برگرفته از Buvat ۱۹۵۵).

- پژوهشهاي دقيقتر ميشو (1966 و 1967) روي نقطة رويشي ساقة ايزوئتس ستاسه ، با استفاده از روش «اتورادیوگرافي بافتي » ، نشان داد كه ياخته‌هاي نوك ناحيه (1) ، (شكل 3-10 ، ب) بندرت در گياه بالغ تقسيم مي‌شود ، ناحيه (3) محل جوانه زدن برگ و تشكيل(شكل 3-10 ، ب) بندرت در گياه بالغ تقسيم مي‌شود .

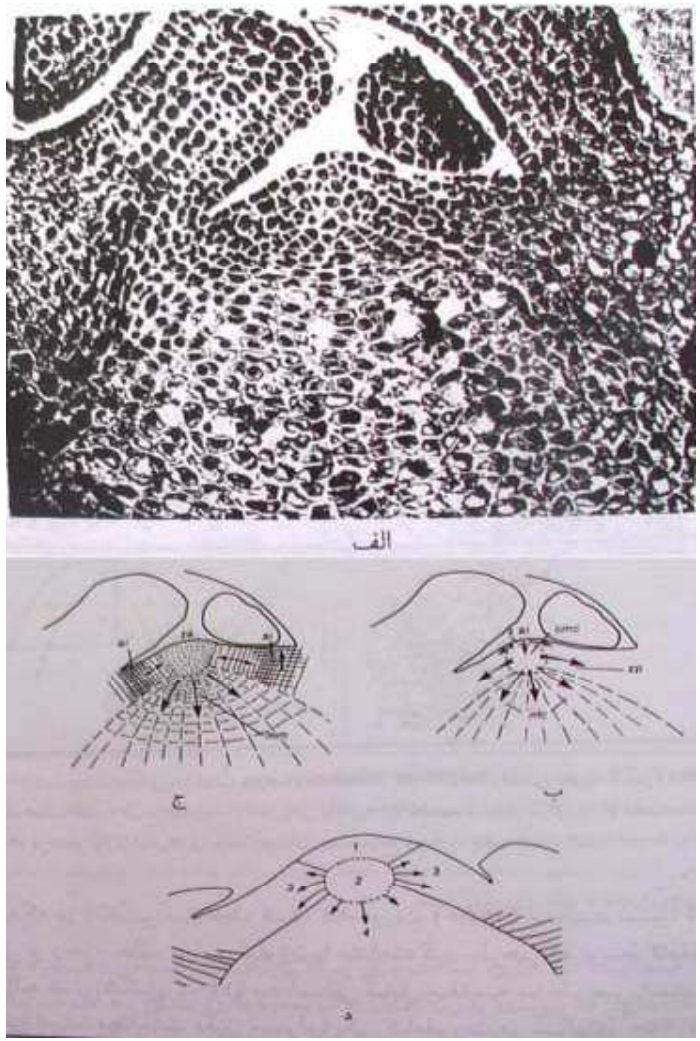


شکل ۳-۱۰. رأس رویشی ایزوئت سه تاسه (Isoetes setaceae) که به روش براشه رنگ‌آمیزی شده است. ناحیه‌بندی آن شبیه به سرخس Pteris cretica (شکل ۳-۷) است. (a) یاخته‌های رأسی؛ (lz) ناحیهٔ جانبی؛ (li) آغازی برگ؛ (Pc) لایهٔ زاینده، شیب تمایزیابی بین (a) و (z) آشکاراست. چرخه‌های یاخته‌ای به طور پیوسته کوتاهتر می‌شوند (بعد از میشو ۱۹۷۰ ب). ب) رأس رویشی بعد از وارد شدن تیمیدین رادیواکتیو به مدت ۳ ساعت؛ تثبیت بعد از ۳۶ ساعت و همانطور که پیکانها نشان می‌دهند مواد رادیواکتیو به مقدار فراوان در ناحیهٔ جانبی و به مقدار کم در ناحیهٔ رأسی دیده می‌شوند.

- باید به خاطر داشت که وجود يك ياخته انتهايي (راسي) مشخص ، نسبتاَ از ويژگي گياهان نهانزادان آوندي پيشرفته است تا گياهان ابتدايي .

- مريستمهاي انتهايي پيدازادان اوليه (گياهان دانه‌دار اوليه)
- نقطه رويشي سيكادالهاي مختلف و ژنككو توسط فاستر مطالعه شده است (1938 و 1931) . قطر نقطه رويشي در بعضي از گياهان ممكن است در حدود 2 تا 3 ميليمتر باشد.
- هيچ آغازي خاصي را نتوانستند جدا كنند .

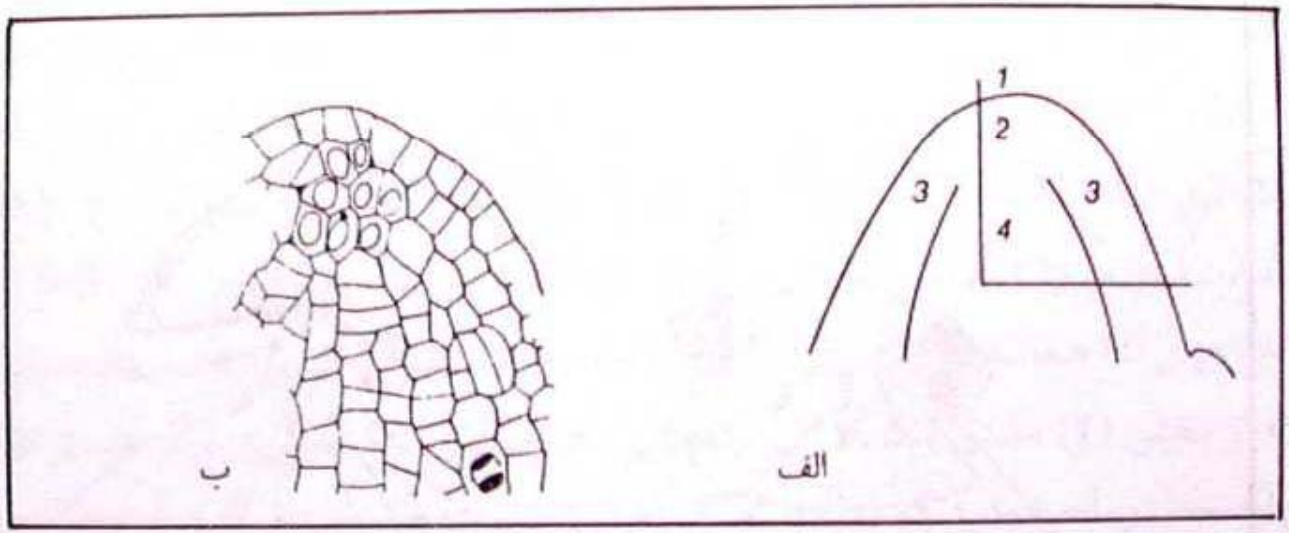
- (شكل 11-3 ،ب،د) .
- تفسير فاستر را در مورد ژنككوبيلوبا و ديون‌ادول نشان مي‌دهد . سطوح يك (zai)به عنوان نواحي آغازي و لذا همانند ياخته‌هاي انتهايي محوري در نظر گرفته شده‌اند .
- پژوهشهاي كامفورت (1951 و1956) فعاليت نسبتاً كم آغازيهاي محوري يا مركزي ژنككو را تاييد مي‌كند . «نتيجه‌گيري بر اساس شكل 3-1 ، الف» نشان داده شده است .



شکل ۳-۱۱. مریستمهای انتهایی پیدازادان اولیه : الف تا ج) ژنکگوبیلوبا (Ginkgo biloba): الف) فتومیکروگراف برش طولی محوری (برگرفته از کامفورت، ۱۹۵۶)؛ ب) تفسیر همان رأس براساس نظریه فاستر (۱۹۳۸)؛ (zai) ناحیه آغازیهای رأسی؛ (cmc) یاخته‌های مادر مرکزی؛ (zp) ناحیه بافت محیطی؛ (mc) مریستم مرکزی؛ ج) تفسیر براساس نظریه کامفورت (۱۹۵۱)؛ (za) ناحیه رأسی عملاً غیرفعال؛ (ai) حلقه بنیادی (حلقه آغازی)؛ (mm) مریستم مغزی. د) دیون ادول (Dioon edule)، تفسیر فاستر (۱۹۴۱). ۱) ناحیه آغازیهای رأسی؛ ۲) یاخته‌های مادر مرکزی؛ ۳) ناحیه بافت محیطی؛ ۴) مریستم مرکزی.

مريستمهاي انتهايي ساقه بازدانگان

- فاستر ، با در نظر گرفتن پژوهشهاي خود ، كخ ، كورودي و كراس طرحي را براي ناحيه راسي بازدانگان نزديك به پيدازادان اوليه ارائه كرد (شكل 3-12) . در اين طرح ، پيكر ياخته‌هاي مادر مركزي از ياخته‌هاي راسي محوري (شكل 3-12) مشتق شده‌اند .

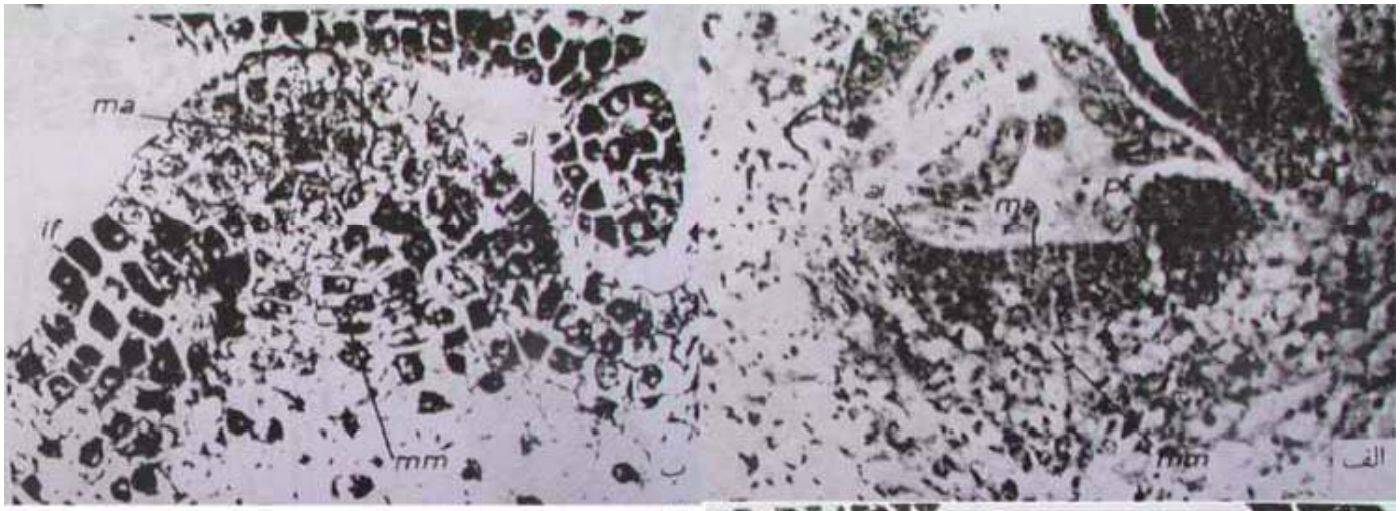


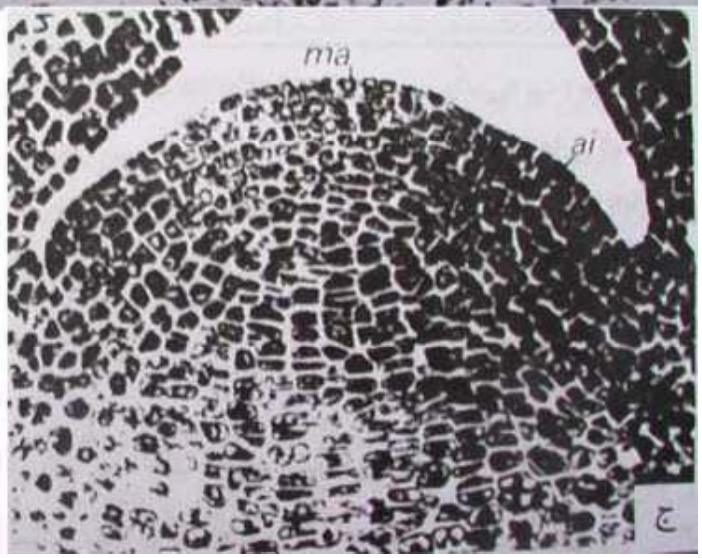
شکل ۳-۱۲. مریستم انتهایی در ابیس ونوستا (Abies Venusta) که براساس نظریه فاستر (۱۹۴۱) تفسیر شده است: الف) طرح تفسیر؛ ۱) آغازیهای رأسی؛ ۲) یاخته‌های مادر مرکزی؛ ۳) ناحیه بافت محیطی؛ ۴) مریستم نواری یا مرکزی. ب) جزئیات بخش واقع در زاویه قائمه شکل الف.

- طرحي كه توسط كامفورت براي درخت نوئل ارائه شده (شكل 3-13)به آساني قابل مقايسه با طرحي است كه براي ژنككو ارائه شده است . بازدانگان بهترين نقش مستقل حلقه بنيادي را نشان مي‌دهند .

مريستمهاي انتهايي ساقه نهاندانگان

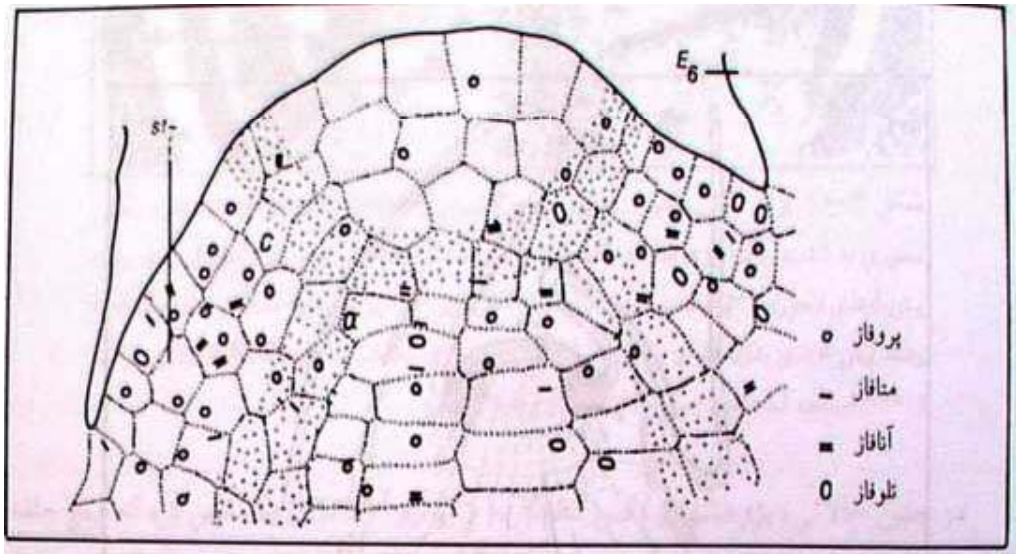
- نقطه رويشي دولپه‌ايها معمولاً نواحي فعال قابل مقايسه با اين نواحي را در راس بازدانگان نشان مي‌دهد ، اما عموماً از نظر اندازه كوچكتر است (شكل 3-14) .





شکل ۳-۱۴. مریستمهای انتهایی دو لپه‌ایها، نظر به بافت زایی: الف) میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus؛ (ai) نوک مسطح که به وسیله حلقه بنیادی روی لپه‌ها نمایان شده است. (ma) مریستم منتظر، (mm) مریستم مغزی؛ (Pf) طرح اولیه برگی. ب) نوعی گل مینا (Chrysanthemum Segetum)، نوک محدب، حلقه بنیادی (ai) در قاعده قرار دارد و دور مریستم مغزی را احاطه کرده است؛ (if) آغازی برگ (برگرفته از لانس، ۱۹۵۷). ج) شب بوی زرد (Cheiranthus Cheiri)، مریستم رأسی یک ساقه مسن که در حال تبدیل به یک مریستم زایشی است. مریستم منتظر (ma) بسیار بزرگ شده است، لایه‌های تونیکا که در ابتدا ۲ عدد و سپس فراوان می‌شوند، اما حلقه بنیادی و مریستم مغزی به طور واضح قابل رؤیت باقی می‌مانند.

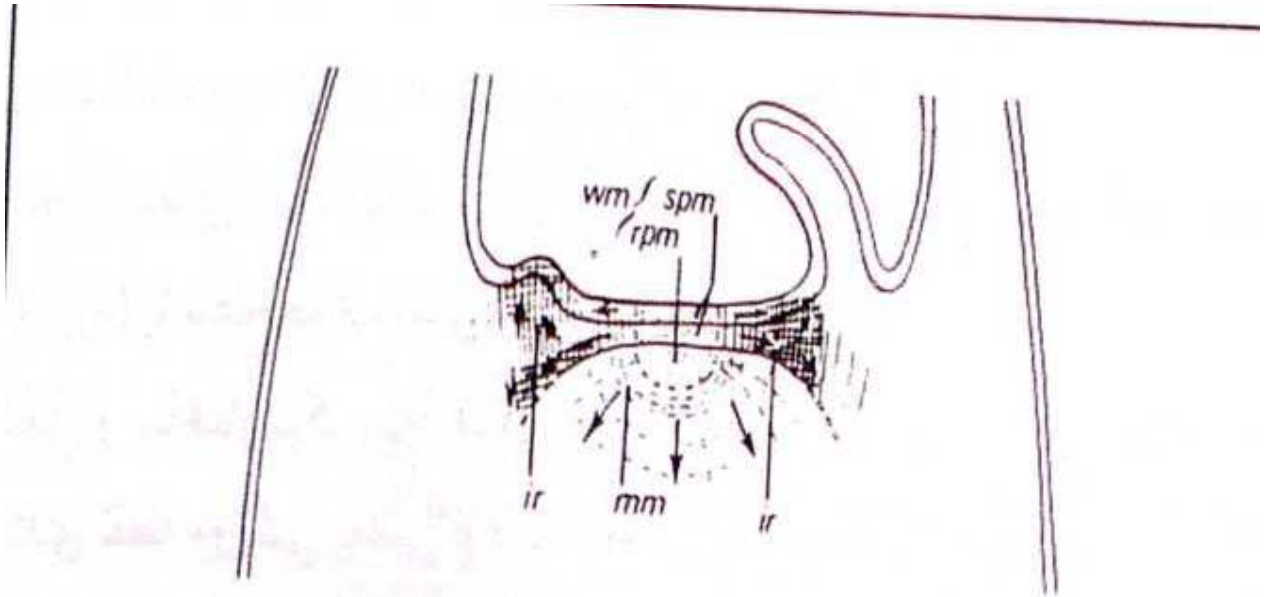
- نوك محور ممكن است گنبدي شكل (باقلاي مصري ، باقلا ، گل مينا) ، اغلب بسيار مسطح (شب بوي زرد) يا سطح صاف (ميوزوروس ، شكل 3-14) باشد .
- دو ناحيه تونيكا و كورپوس كه توسط اشميت تعريف شده‌اند ، معمولاً قابل تشخيص‌اند.
- تونيكا اغلب از دو لايه و گاهي بيش از دو لايه ، تشكيل شده است (به عنوان مثال ، در تمشك ، سه لايه و در كلپر شش تاهشت لايه) .(شكل 3-15) و (شكل 3-17)



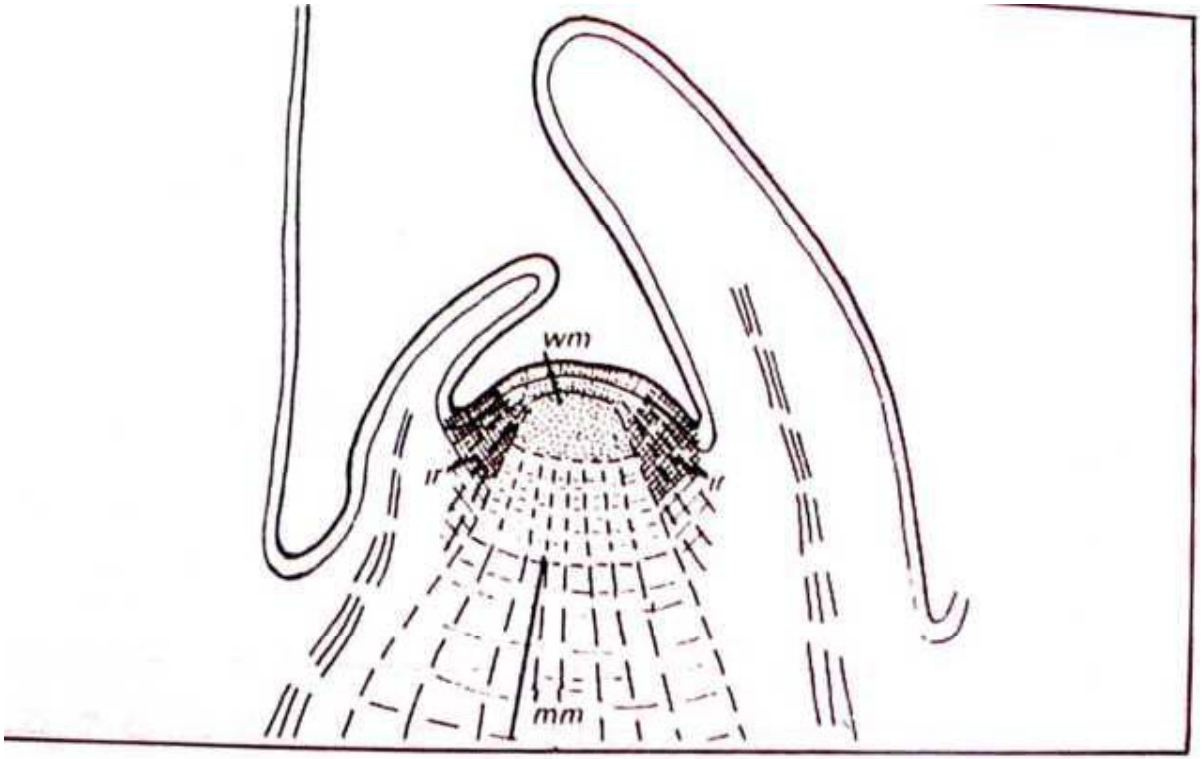
شکل ۳-۱۵. گل داودی (Chrysanthemum Segetum): گزارشهای حاصل از بررسی تقسیم میتوز از برشهای طولی محوری ده مریستم رأسی، در مورد آغاز تشکیل هفتمین برگ (SF_7) و ترمیم حلقه بنیادی در محل ششمین طرح اولیه برگی (E_6)، نواحی انتقالی بین سه ناحیه (ناحیه رأسی، حلقه بنیادی و مریستم مغزی) یا «نواحی هماهنگ سازی رشد» نقطه گذاری شده‌اند (برگرفته از: لانس، ۱۹۵۷).

- در مرز سه ناحيه : محور راسي ، حلقه بنيادي و مريستم مغزي (شكلهاي 3-16 و 3-17)
- «نواحي هماهنگ شده رشد » نواحي منظم انتقالي قرار دارند (كه در شكل 3-15 با نقطه‌چين نشان داده شده است » .

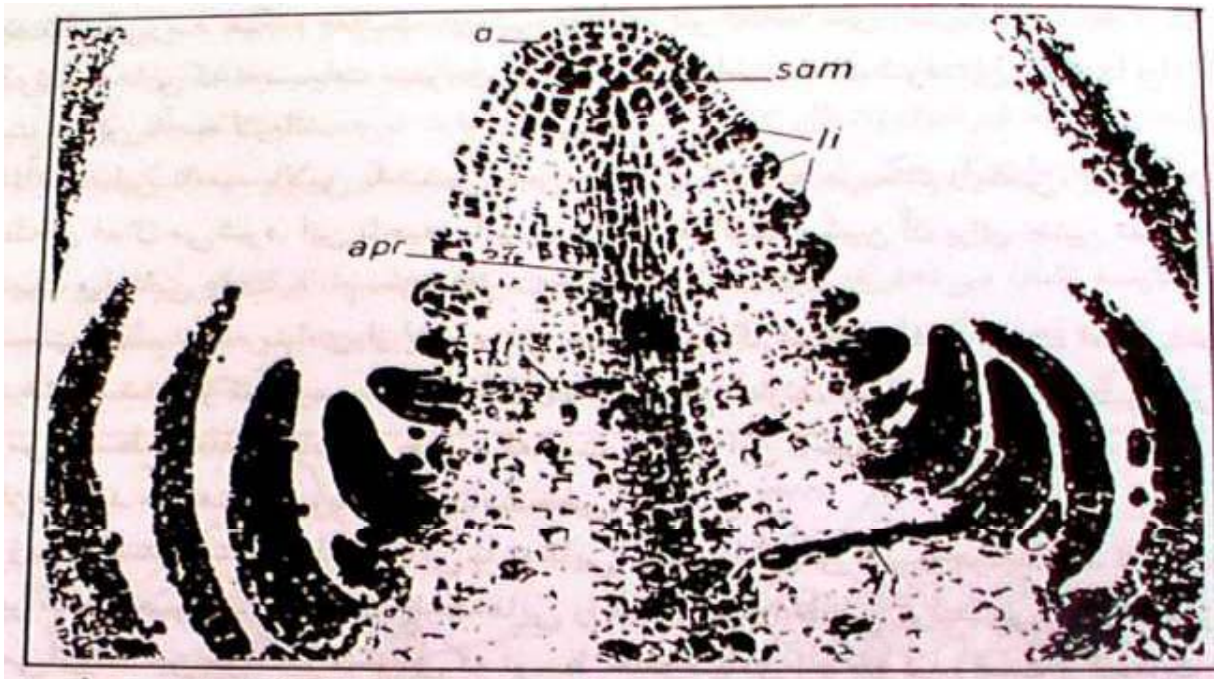
- حلقة بنيادي ساختاري از مرحله رشد رويشي ساقه‌هاي برگي است . اين حلقه هنگام آغاز مرحله زايشي ناپديد مي‌شود .
- قسمت اعظم حلقه بنيادي از ياخته‌هاي جانبي تونيكا تشكيل يافته است ، اما ياخته‌هاي جانبي مشتق شده از كورپوس نيز احتمالاً گهگاه وجود دارند . در حقيقت ، مرز بين تونيكا و كورپوس بسيار نامشخص است .



شکل ۳-۱۶. تفسیر رأس رویشی سطح میوزوروس مینیموس: (WM) مریستم منتظر متشکل از پیش
مریستم هاگزا (SPm) و پیش مریستم نهنج است که از بخش بالایی کورپوس (rpm) تشکیل شده است
(ir) حلقه آغازی؛ (mm) مریستم مغزی.



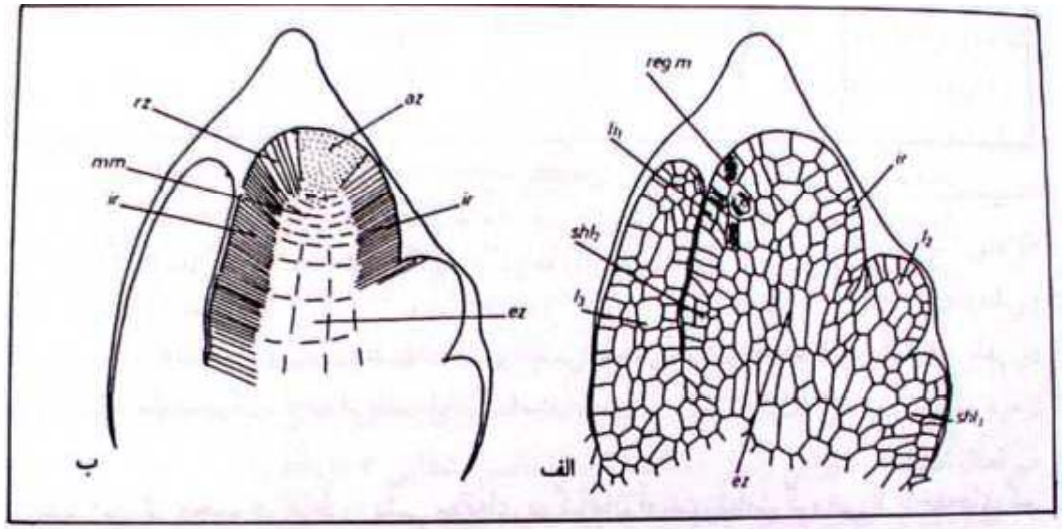
شکل ۳-۱۷. نفسیر مریستم رأسی‌اندکی محدب ساقه جوان شب بوی زرد (Cheiranthus Cheiri)
(Wm) مریستم منتظر؛ (mm) مریستم مغزی؛ حلقه بنیادی .



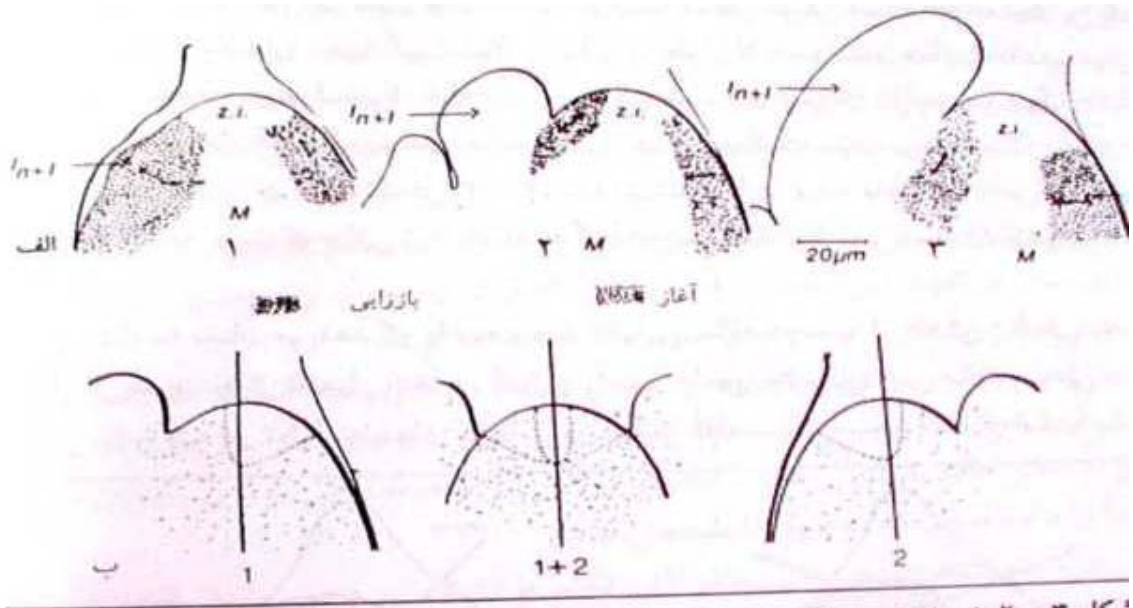
شکل ۳-۱۸. برش طولی محوری هیپوریس وولگاریس (Hippuris vulgaris): a) ناحیه رأسی محوری به شدت رنگ‌آمیزی شده و فاقد حلقه بنیادی است؛ (sam) مریستم زیر رأسی که از آن رشته پیش آوندی محوری (apr) مشتق شده است؛ (li) آغازیهای برگی زیر بشره‌ای؛ (Lt) اثر جای برگ که به رشته پیش آوندی بدون فضای برگی متصل شده است. برای نمایان ساختن RNA، از روش براشه (۱۹۴۱) استفاده شده است (برگرفته از : لانس، نوگارد ولوآزو).

- هيچ چيز قابل مقايسه‌اي با نظريه بافت‌زاي هانشتين ، يا «لايه‌هاي مستقل» غير از لايه زاينده سطحي بشره‌اي ، در مريستم انتهايي رويشي ساقه برگي دولپه‌ايها وجود ندارد .

- مريستم انتهايي در تك‌لپه‌ايها (گندم، شكل 3-19) اغلب خيلي كوچك و ساختار آن بسيار ساده است . مريستم منتظر ممكن است فقط به چندين ياخته كاهش يابد و امكان دارد هميشگي نباشد .
- در تيره گندميان ، تونيكا به يك لايه منفرد سطحي كاهش مي‌يابد . (شكل 3-24)



شکل ۳-۱۹. مریستم رأسی گندم (Triticum vulgare) : الف) بافت شناسی؛ (ir) حلقه بنیادی؛ (reg.m.) تقسیمات میتوزی ترمیمی حلقه بنیادی که در اثر نمو آخرین آغازی (بنیان) برگی (L_{n-1}) صدمه دیده است؛ (L_4) طرح اولیه برگی، درست جلوتر از L_{n-1}؛ (ShL2) آغاز پایه غلاف L_2؛ (shl_4 , L_4) جوانه برگی جلویی و قاعده غلاف آن؛ (ez) ناحیه دراز شدگی مغزی قبل از تمایز گرهها و میانگرهها ب) طرح تفسیری؛ (az) ناحیه غیرفعال رأسی؛ (rz)ناحیه ترمیم حلقه بنیادی (ir)؛ (mm) مریستم مغزی که به چند یاخته کاهش یافته و (ez) ناحیه دراز شدن آن.

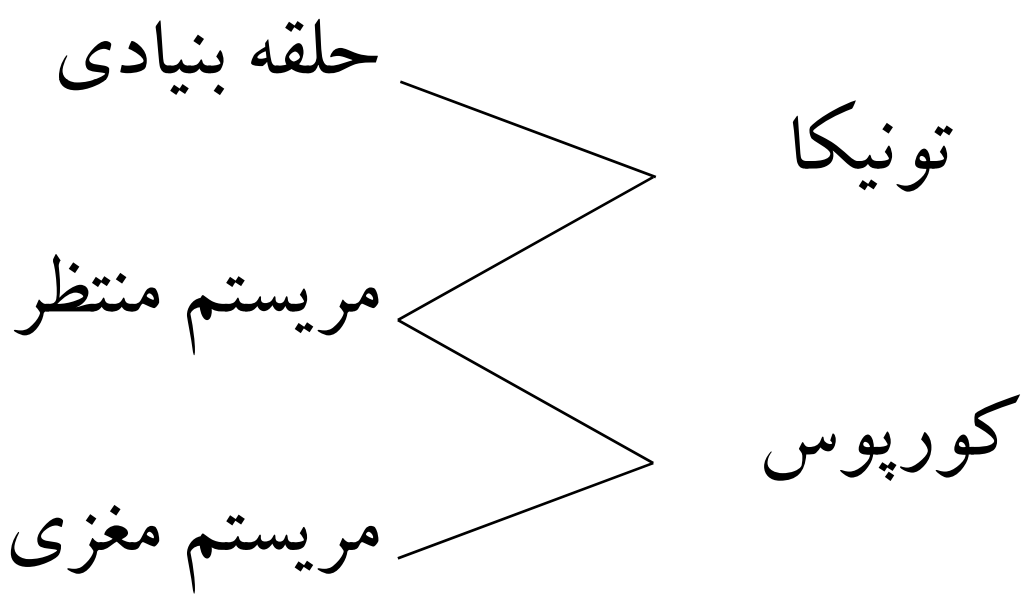


شکل ۳-۲۰. لوزولا پدمونتانا (Luzula pedemontana)؛ الف) منطقه‌بندی رأسی در سه مرحله توالی نمو برگ (I_n+1) براساس فراوانی تقسیمات میتوزی؛ (z_i) ناحیه غیر فعال؛ (m) مریستم مغزی؛ (S_n+1) محل آغازی قاعده غلاف (I_n+1). در مرحله (۲)، تقسیمات میتوزی ترمیمی حلقه بنیادی در رک رأسی دخالت دارد.

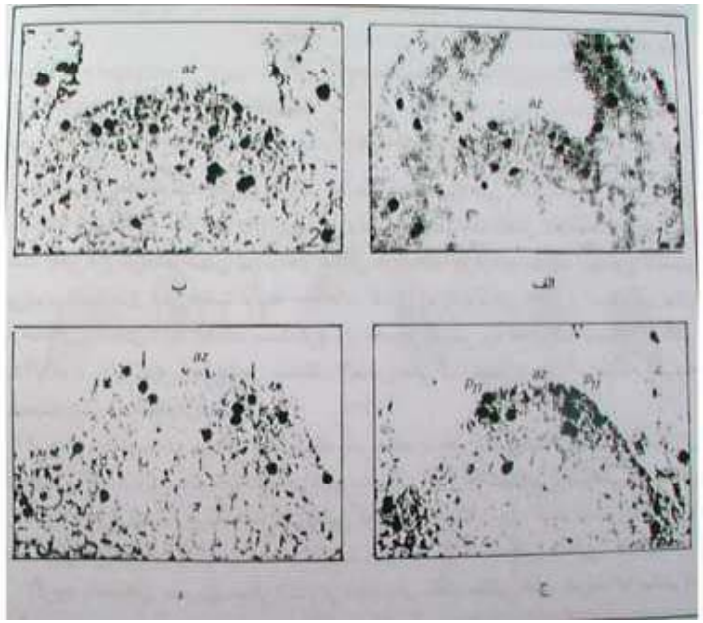
ب) توسان حلقه بنیادی برحسب تقسیمات میتوزی ترمیمی که به طرف بالا در محور هر طرح اولیه برگی تدید صورت می‌گیرد. ناحیه غیرفعال سفید رنگ است.

- خودمختاري آشكار بشره كه به عنوان تنها «بافت‌زا» در دولپه‌ايها ظاهر مي‌شود ، در اين گياهان وجود ندارند .(شكلهاي 3-16 و 3-17)

- با توجه به حالت حد واسط دولپه‌ایها ،
- نواحي فعال متفاوت را مي‌توان به صورت زير نمايش داد



- به طور كلي ، هر قدر گياه عالي‌تر باشد مريستمهاي ساقه‌اي كاهش يافته‌ترند . اين كاهش بيشتر سطح قله يعني بالاي حلقه بنيادي را كه بعضي اوقات به يك ياخته كاهش يافته است (دم‌اسب) ، تحت تاثير قرار مي‌دهد .



عکس بشقابی ۳-۱. مریستمهای رأسی رویشی حسن یوسف (Coleus blumei) (از تیره نعنا).
اتورادیوگراف بافتی که ۶ ساعت پس از وارد کردن تیمیدین نشاندار شده به دست آمده است:
الف) بخش کمینه‌ای، شروع بافزایی (ترمیم) در محور جفت برگ شماره ۹ (L_9)؛ هسته‌های نشاندار شده در دو پهلوی مریستم به استثنای هسته‌های ناحیه رأسی (az). ب) پایان دوره ترمیم، بنابراین بخش وسیعی ترمیم می‌شوند؛ بعضی هسته‌ها در مریستم مغزی و مغز جوان نشاندار شده‌اند؛ در ناحیه محوری (az) هیچ نشانه‌ای وجود ندارد. ج) بخش بهینه‌ای، آغاز تشکیل طرح اولیه برگی شماره ۱۱ (P_{11})، جایی که هسته‌های نشاندار شده قرار دارند. د) شروع تشکیل جوانه شماره ۱۱، همراه با سنتز که در محور آنها (پیکانها) رخ می‌دهد؛ بیانگر زودرسی بافزایی (ترمیم) توسط تقسیمات میتوزی در دو طرف است. هیچ اثری از ماده رادیواکتیو در ناحیه محوری (az) وجود ندارد.

- اندازه‌گيري طول چرخه ياخته‌اي در سه ناحيه نقطه رويشي ، داده‌هاي بيشتري را در دسترس قرار مي‌دهند.در گل داودي ، طول مدت چرخه ياخته‌اي در ناحيه محوري 3 برابر ناحيه جانبي و در مريستم مغزي 2 برابر ناحيه جانبي است (جدول 3-1)

- آهنگ سريع پلاستوكرونيك (فاصله زماني بين ظهور دو برگ) ، مانند نخود فرنگي ، ياخته‌اي نيز به همان طريق بر اساس ناحيه‌ها تفاوت دارند (جدول 3-1) .

جدول ۳-۱. طول چرخه یاخته‌ای در سه ناحیه مریستمهای برگی گل داودی و نخود فرنگی.

مواد	روش	طول مدت چرخه یاخته‌ای (برحسب ساعت)		
		ناحیه محوری	ناحیه جانبی	مریستم مغزی
گل داودی **	کلشیسین ۰/۵ درصد	۱۸۹	۴۸	۷۰
گل داودی **	تیمیدین C^{14} و تیمیدین H^{3} (دوبار نشاندار کردن)	۱۲۶	۵۲	۷
گل داودی	دوبار نشاندار کردن با تیمیدین H^{3}	۱۳۹	۵۴	۷۰
نخود فرنگی ***				
نقطه رویشی	نشاندار کردن به طور مستمر	۱۲۹	۳۱	۲۳
محور بازداشته شده	نشاندار کردن به طور مستمر	۱۲۷	۶۵	۵۵
محور دوباره فعال شده	نشاندار کردن به طور مستمر	۴۰	۳۳	۲۱

* براساس رمبور (Rembur) و نوگارد (Nougarede)(۱۹۷۷).

** براساس نوگارد و رمبور ۱۹۷۷.

*** نوگارد و روندت (Rondet) (۱۹۷۶).

- تفاوتهاي موجود در طول چرخه ياخته‌اي در نواحي مختلف بيشتر مربوط به طول مرحله يعني مرحله پيش از سنتز DNA است كه تكثير را كنترل مي‌كند .
- برعكس ، مرحلة تمايزيابي را فعال مي‌كند .
- با وجود تفاوت موجود در طول مدت چرخه ياخته‌اي در نواحي مختلف ، مدت تقسيم ميتوز ثابت است . (جدول 3-2) .

جدول ۳-۲. مدت مراحل چرخه یاخته‌ای درتواحی مختلف مریستم ساقه‌ای گل داودی برحسب ساعت.

طول چرخه یاخته ای		مدت مراحل مختلف			
		G۱	S	G۲	M
ناحیه محوری	۱۳۵	۱۱۲/۴	۱۰/۱	۹/۳	۳/۲
ناحیه جانبی	۵۱/۴	۳۰/۹	۷/۹	۹/۴	۳/۲
مریستم مغزی	۷۲/۵	۵۱/۷	۸/۹	۸/۶	۳/۳

دو تعریف

$$\text{ضریب تقسیم میتوزی} = \frac{\text{تعداد تقسیمات میتوزی}}{\text{تعداد یاختههای سطوح انتخاب شده}} \times 100$$

$$\text{نسبت تقسیم یاختهای} = \frac{1}{T} \times 100$$

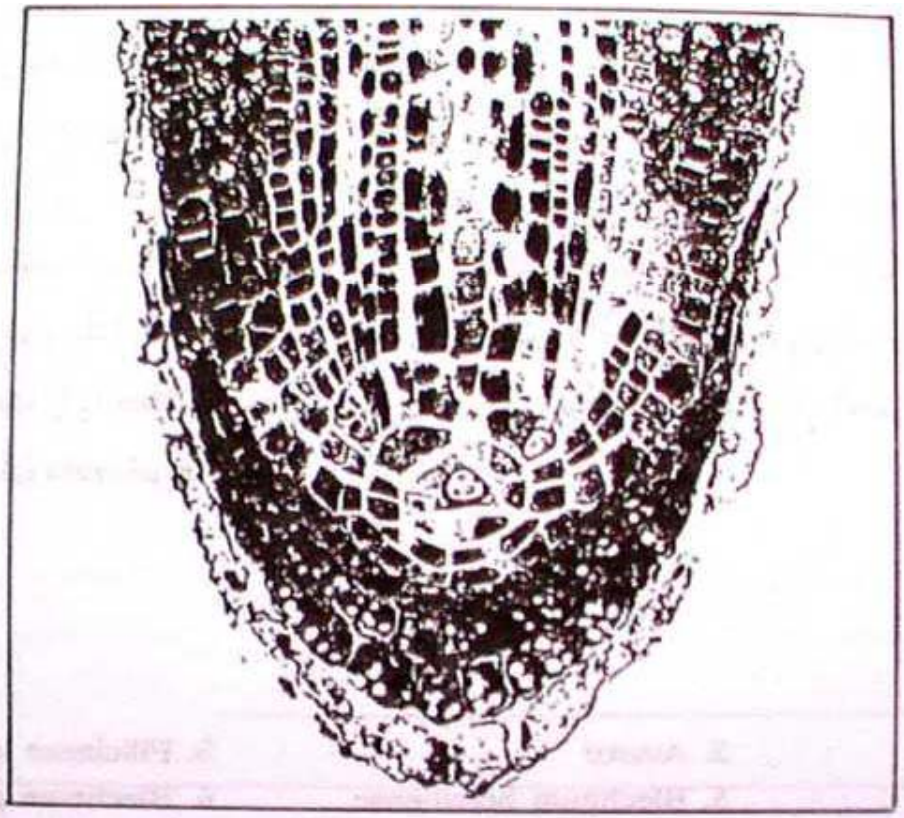
(T= کل طول مدت چرخه یاختهای)

- در گل داودي ، تنوع نسبي ضريب تقسيم ميتوزي و نسبت تقسيم ياخته‌اي يكسان‌اند .
- در اين مثال همانند گونه‌هاي ديگر ، ضريب تقسيم ميتوزي نشانه معتبري از ميزان تكثير است .

- استفاده از روشهاي اتورادیوگرافي و ميكرواسپكترفتومتري DNA در چرخه ياخته اي از نواحي مختلف نقطه رويشي گل داودي نشان مي‌دهد كه طول مدت مجموع مراحل تقريباً ثابت است (جدول 3-2) .

ساختار بافتي مريستمهاي ريشه‌اي

- ناژلي و هوف ميستر كه وجود يك ياخته خاص راسي را در مريستمهاي ساقه‌اي نهانزادان تشخيص داده بودند ، ياخته مشابه آن را كه اغلب چهار وجهي است در راس ريشه مشاهده كردند (شكل 3-21) .

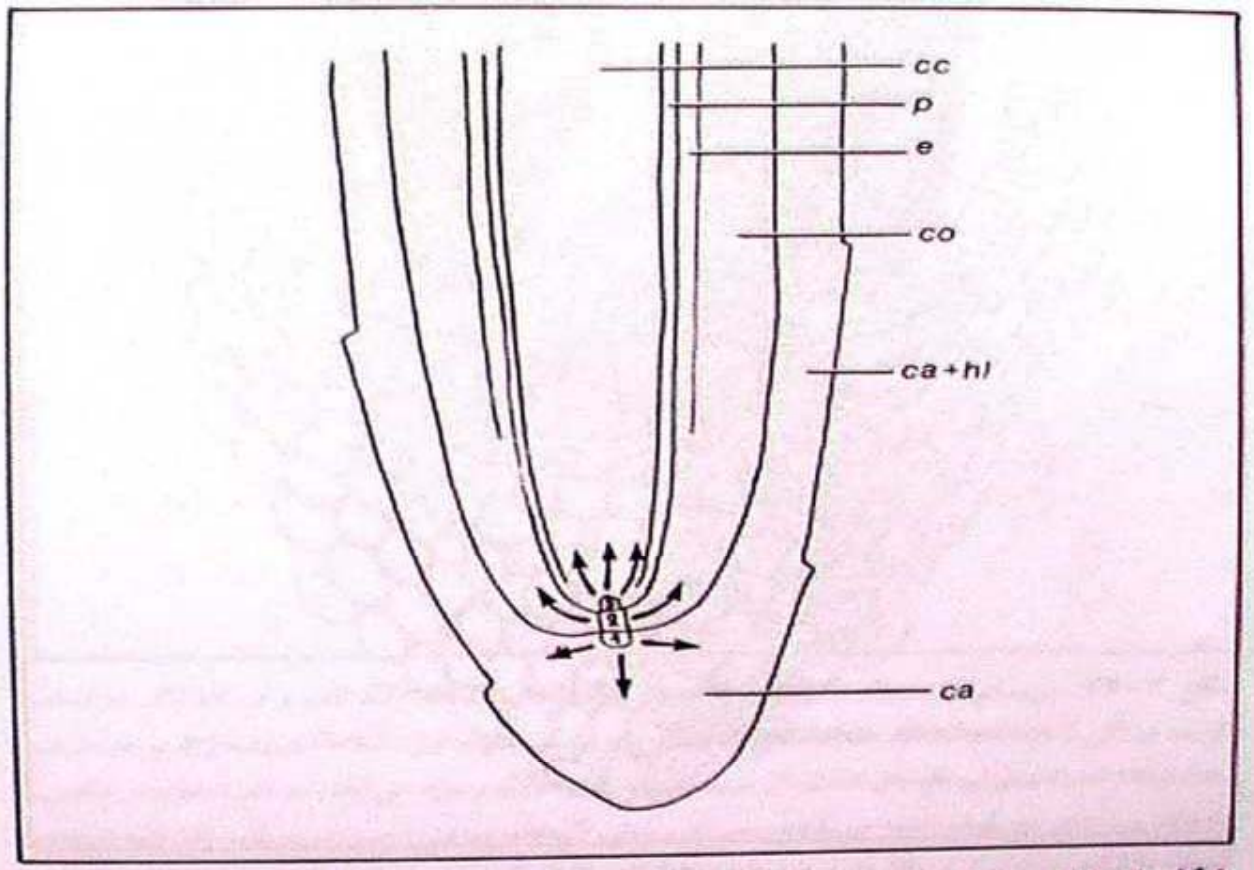


شکل ۳-۲۱. وضعیت بافتی در مریستم ریشه دم اسب (Equisetum arvense)، یاخته رأسی در برش عرضی سه گوش به نظر می‌رسد و همانند تک‌لپه‌ایها کلاهک ریشه مستقل از پوست و لایه تارهای کشنده ریشه است.

- وجود يك ياخته منحصر به فرد در موارد بسيار و به طور آشكار در نهانزادان آوندي ثابت شده است (دم‌اسبيان و سرخسها) . در اشكال بسيار ابتدايي مانند پنجه گرگيان ، ياخته چهاروجهي وجود ندارد .

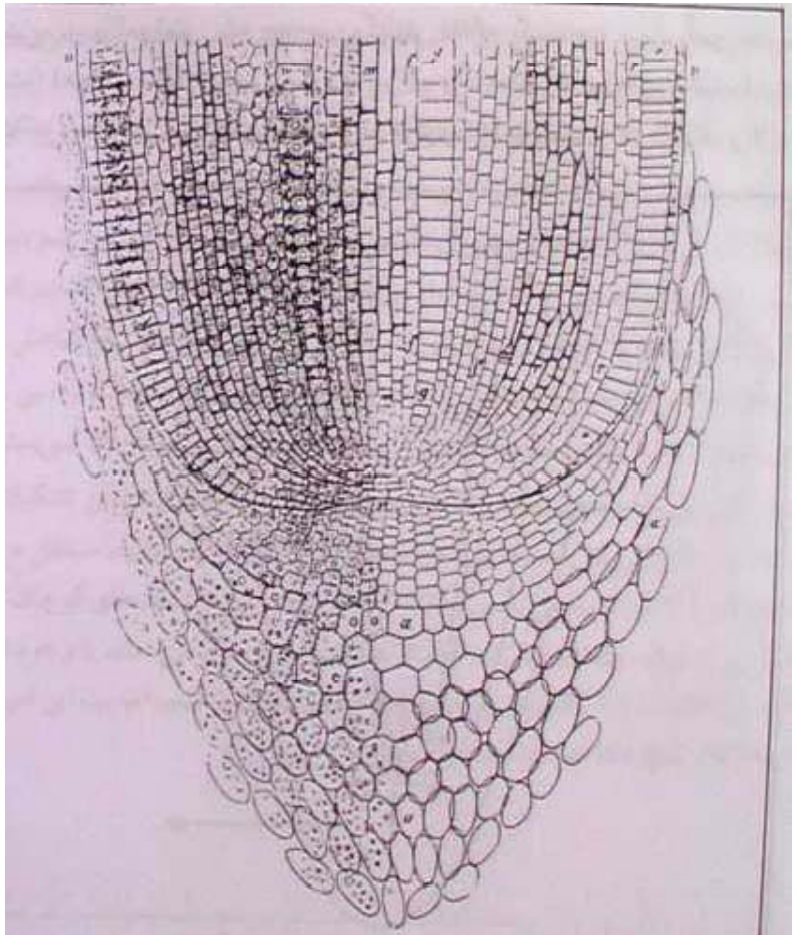
پيدازادان

- هانشتين گزارش داد كه يك ياخته منفرد راسي به وسيله سه ياختة بافت‌زا (همانند ساقه) ، يعني : پلروم ، پريلم و درماتوژن جايگزين شده است كه با تقسيمات خود به ترتيب بخشهاي : 1)استوانه مركزي ، 2)پوست 3)كلاهك و لايه بيروني (لايه تارهاي كشنده)(شكل 3-22) را به وجود مي‌آورند رينك ، يكي از شاگردان هانشتين ، يعني ساختارها يعني سه ياخته بنيادي را در در ريشه‌هاي جوان پيدا كرد .



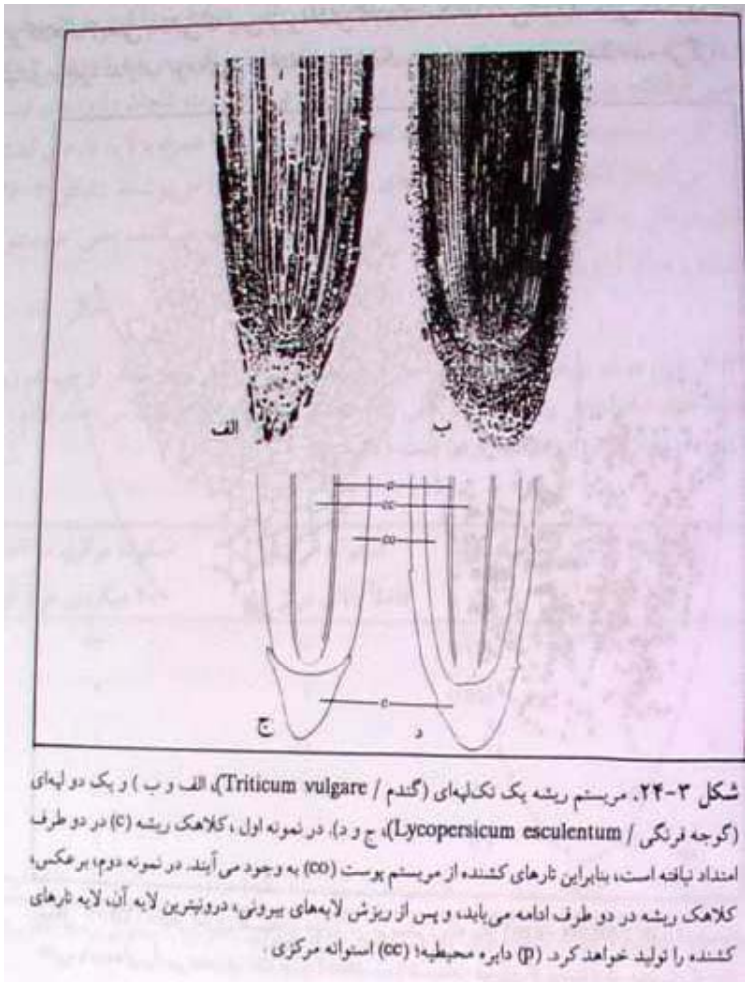
شکل ۳-۲۲. مریستم ریشه دو لپه‌ایها (به وسیله هانشتین تفسیر شده است). ۱) درماتوژن بنیادی که کلاهک و لایه تارهای کشنده را به وجود می‌آورد؛ ۲) پریبلم بنیادی که پوست را تشکیل می‌دهد؛ ۳) پلروم بنیادی که استوانه مرکزی را به وجود می‌آورد؛ (e) آندودرم ؛ (p) دایره محیطیه.

- نظريه بافت‌زا ، تا يك قرن مورد قبول بود .
- ساش ، مريستم ريشه ذرت را رسم كرد و نشان داد كه كلاهك و لايه تارهاي كشنده ، ياخته بنيادي مشترك ندارند .(شكل 3-23)



شکل ۳-۲۳، مریستم ریشه ذرت (Zea mays)، ترسیم شده به وسیله سانش.

- بدين ترتيب نظريه بافت‌زاي هانشتين به دنبال پژوهشهاي ساش و سپس‌بووا مردود شناخته شد .
- فلائي با پژوهش بر روي مريستم گياهان دولپه‌اي و تك‌لپه‌اي تفاوتهايي را به شرح زير مشاهده كرد :
- در تك‌لپه‌ايها ، كلاهك مستقل پوست و لايه تارهاي كشنده به وجود مي‌آيد . تارهاي كشنده معمولاً بوسيله ياخته‌هاي بنيادي پوست (پريبلم) ايجاد مي‌شوند ، برعكس ، در دولپه‌ايها ، كلاهك و لايه تارهاي كشنده هر دو از فعاليت ياخته بنيادي زيرين (درماتوژن) منشا مي‌گيرند (شكل 3-24) .



شکل ۳-۲۴. مریستم ریشه یک تک‌لپه‌ای (گندم / Triticum vulgare)، الف و ب) و یک دو لپه‌ای (گوجه فرنگی / Lycopersicum esculentum)، ج و د). در نمونه اول ، کلاهک ریشه (c) در دو طرف امتداد یافته است، بنابراین تارهای کشنده از مریستم پوست (co) به وجود می آیند. در نمونه دوم، برعکس، کلاهک ریشه در دو طرف ادامه می‌یابد، و پس از ریزش لایه‌های بیرونی، درونترین لایه آن، لایه تارهای کشنده را تولید خواهد کرد. (p) دایره محیطی؛ (cc) استوانه مرکزی .

- نتايج حاصل پژوهشهاي فلائو نشان مي‌دهد كه مريستم ريشه معمولاً از سه لايه ياخته تشكيل شده است كه از سه ياخته بنيادي منشا گرفته‌اند .

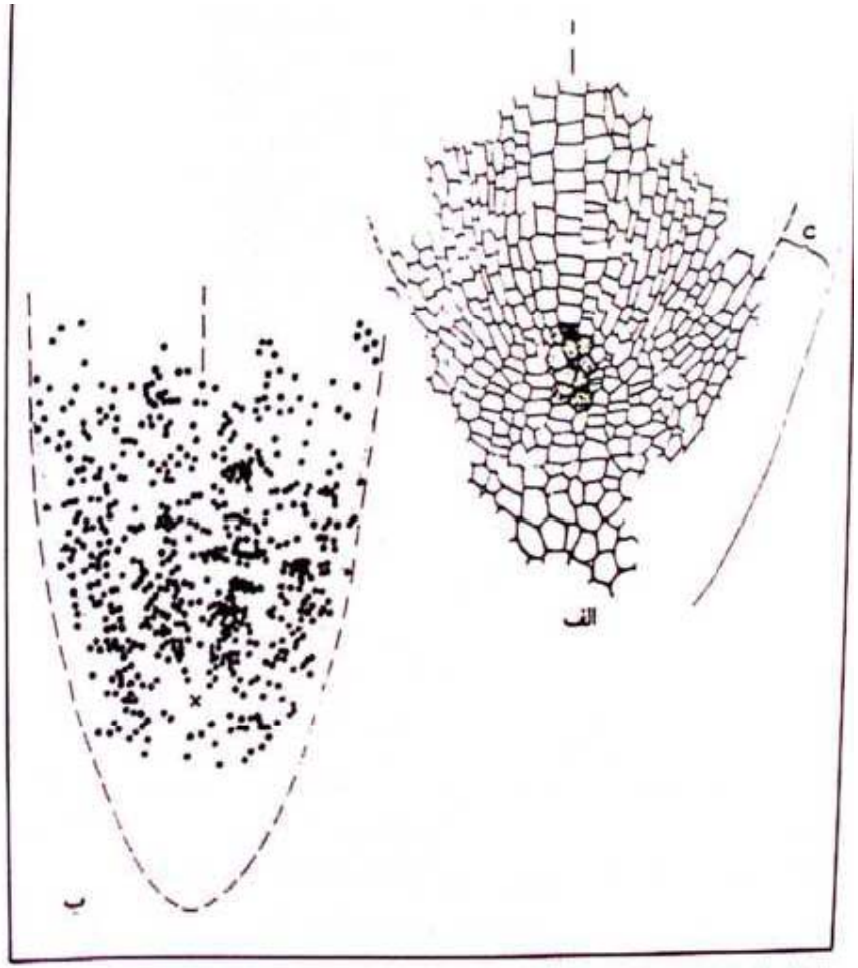
- در دولپه‌ايها ، سه گروه ياخته بنيادي وجود دارد : 1)ياخته بنيادي استوانه مركزي 2)ياخته بنيادي پوست و تارهاي كشنده 3)ياخته بنيادي كلاهك (شكل 3-23)

- فلائو مشاهده كرد كه تشخيص بين سه لايه ياخته در راس ريشه هميشه آسان نيست .
- همچنين كلوس ، با به كار بردن روشهاي اوتورادیوگرافي بافتي و ميكرواسپكتروفتومتري يك «مركز آرام» را در ريشه‌هاي فعال ، در محل ياخته‌هاي راسي بنيادي پيدا كرد . طول مدت چرخه ياخته‌اي اين عدم فعاليت نسبي (يعني وجود منطقه آرام را ثابت مي‌كند) (جدول 3-3)

	باخته‌های بنیادی کلامک	مرکز آرام	استوانه مرکزی کاملاً بالای مرکز آرام	استوانه مرکزی در فاصله ۲۰۰ میکرونی مرکز آرام
T	۱۴	(۱۷۴)	۲۲	۲۳
G_1	۱-	(۱۵۱)	۲	۲
S	۸	۹	۱۱	۹
G_2	۵	۱۱	۷	۶
M	۲	(۳)	۲	۴
ضریب میتوزی	۱۵/۷ درصد	۱/۹ درصد	۱۰/۸ درصد	۱۶/۷ درصد

• این جدول دوره طولانیتر مرحله G1 را در مرکز آرام و رقم پایین ضریب میتوزی را با توجه به محلهای بنیادی (آغازی) نشان می‌دهد.

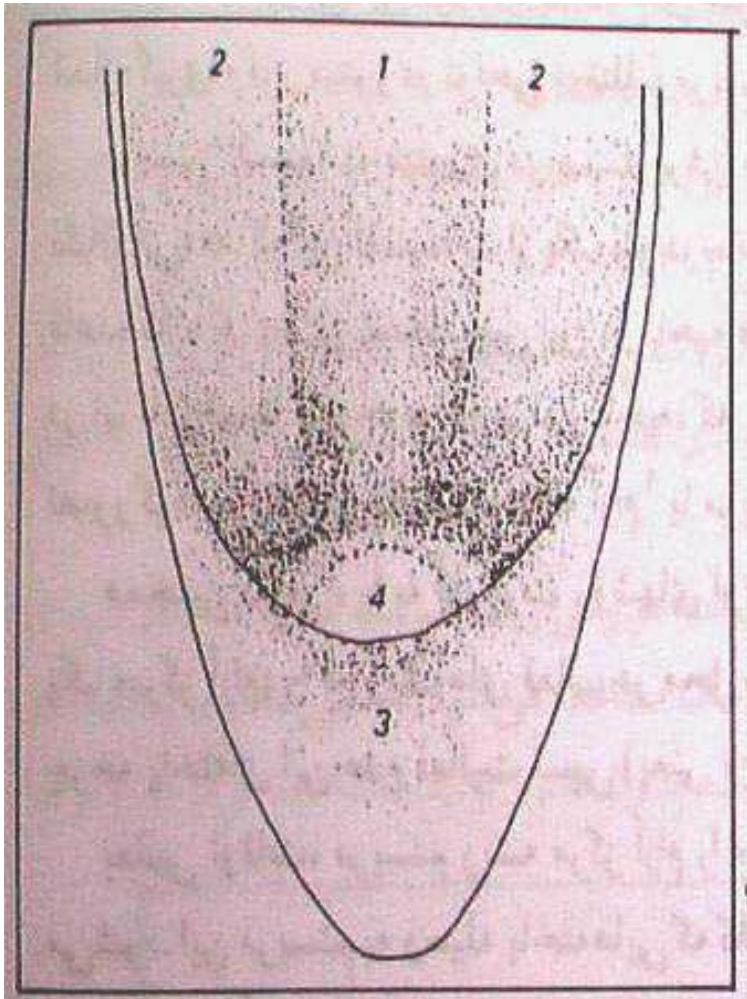
- ياخته‌هاي منطقه آرام در مرحله متوقف شده‌اند . اين مرحله جديداً به عنوان ابقا كننده جريان دوباره تكثير (ويژگي مريستم) و اجتناب از احتمال وقوع اندوپلي‌پلوئيدي شناخته شده است . در اثر زخمي شدن ، مركز آرام مي‌تواند فعال شود و مريستم كامل ديگري را به وجود آورد .



شکل ۳-۲۵. انتشار آماری تقسیمات میتوز در مریستم ریشه پیاز (Allium cepa)؛ الف) وضعیت بافتی، یاخته‌های رأسی محوری نقطه چین شده‌اند. ب) تقسیمات میتوزی از بیست برش محوری که محل تقسیمات را در اطراف یاخته‌های رأسی که خودشان فعال نیستند و همچنین در قاعده کلاهک ریشه نشان می‌دهد.

تكوين ريشه

- در انتهاي ريشه دو ناحيه مستقل تشخيص داده مي‌شود : 1) كلاهك 2) ياخته‌هاي دروني هم‌اندازه . (شكل 3-26)



شکل ۳-۲۶. طرح ناحیه بندی مریستم ریشه.

۱) ناحیه آغازی استوانه مرکزی؛ ۲) ناحیه آغازی پوست؛

۳) ناحیه آغازی کلاهک ریشه (و احتمالاً لایه تارهای کشنده)؛

۴) مرکز آرام

به طور خلاصه ، در تکوين ريشه نهاندانگان تمايز بخشهاي مختلف آن به ترتيب زير صورت مي‌گيرد :

- 1- ياخته‌هاي دايره محيطيه
- 2- ياخته‌هاي آبکشي که قبل از ياخته‌هاي چوبي به طرف مرکز تمايز مي‌يابند .
- 3- آندودرم که در ابتداي تمايز بدون حلقه کاسپاري ولي در بخشهاي بالاتر ريشه در مرز ظاهر شدن تارهاي کشنده حلقه‌دار مي‌شود .
- 4- آوندهاي چوبي به طور منظم و متناوب با آوندهاي آبکشي به طرف بيرون قرار مي‌گيرند .
- 5- تشکيل لايه ياخته‌هاي تارهاي کشنده .

پایان گفتار سوم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

ریخت زایی و اندامزایی

در گیاهان

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی

تألیف: فریده دخت سید مظفری

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

1385

گفتار چهارم

- ساختار سيتولوژيكي مريستمهاي انتهايي و نقش آنها

پيشگفتار

- مطالعه با ميكروسكوپ نوري نشان داده است كه وضعيت سيتولوژيكي ياخته‌هاي مريستمي نخستين عموماً در ناحيه مركزي راسي نقطه رويشي كمتر قابل مشاهده است و شديداً در نقطه مقابل وضعيت سيتولوژيكي ياخته‌هاي مريستم مغزي قرار دارد .

هدف آموزشي

- هدف آموزشي كلي اين گفتار آشنايي با ساختار سيتولوژيكي مريستمهاي انتهايي و همچنين نحوه تشكيل برگ است .

روشهاي مطالعه مريستمها

- متداولترين روشهاي مطالعه مريستمها عبارت‌اند از :
- 1- روشهاي بافت‌شناسي و ياخته شناسي
- 2- روشهاي سيتوفتومتري
- 3- روشهاي اتوهيستورراديوگرافي
- 4- جراحي ميكروسكوپي
- 5- مطالعه برشها به وسيله ميكروسكوپ الكتروني
- 6- ايجاد شيمرها

روشهاي بافت‌شناسي و ياخته شناسي

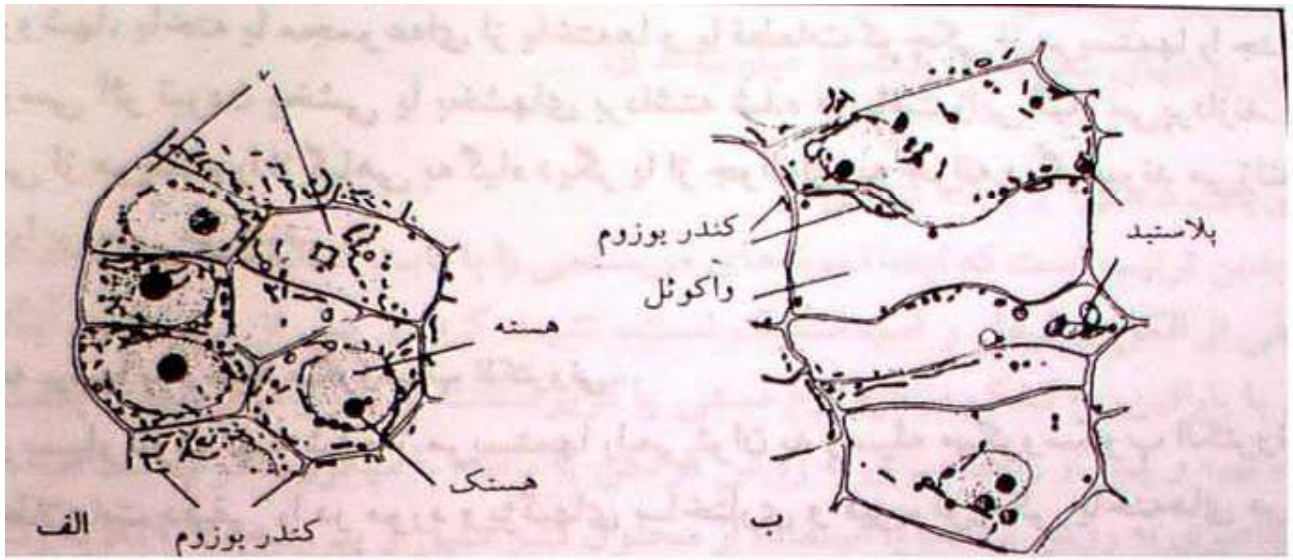
- از نمونه‌ها برشهاي پشت سر هم بسيار نازك تهيه و پس از رنگ‌آميزي به روش فولگن يا براشه با ميكروسكوپ مطالعه مي‌كنيم . در رنگ‌آميزي به روش براشه ، با استفاده از محلول سبز متيل و پيرونين ، RNA به رنگ قرمز ارغواني و DNA به رنگ سبز مايل به آبي درمي‌آيد . شدت رنگ دليل بر سنتز اسيدهاي نوكلئيك بيشتر توسط ياخته‌هاست .
- در رنگ‌آميزي به روش فولگن ، DNA به رنگ قرمز ارغواني درمي‌آيد

ياخته‌هاي مريستمي نخستين

- اين ياخته‌ها كوچك (5 تا 15 ميكرون) ، تقريباً يك اندازه و داراي سيتوپلاسم متراكم و هسته حجيم مركزي قابل مقايسه با حجم ياخته است . ديواره پكتوسلولزي بسيار نازك و عملاً فضاي بين ياخته‌اي وجود ندارد (شكل 4-1) .

- نسبت نوكلئوپلاسم ( ) زياد است .

- هسته داراي يك يا چند هستك است . مقدار زياد RNA در هستكها نشانگر رشد و فعاليت تكثيري اين ياخته‌هاست . $\frac{\text{حجم هسته}}{\text{حجم ياخته}}$
- (شكل 4-1 ، الف)

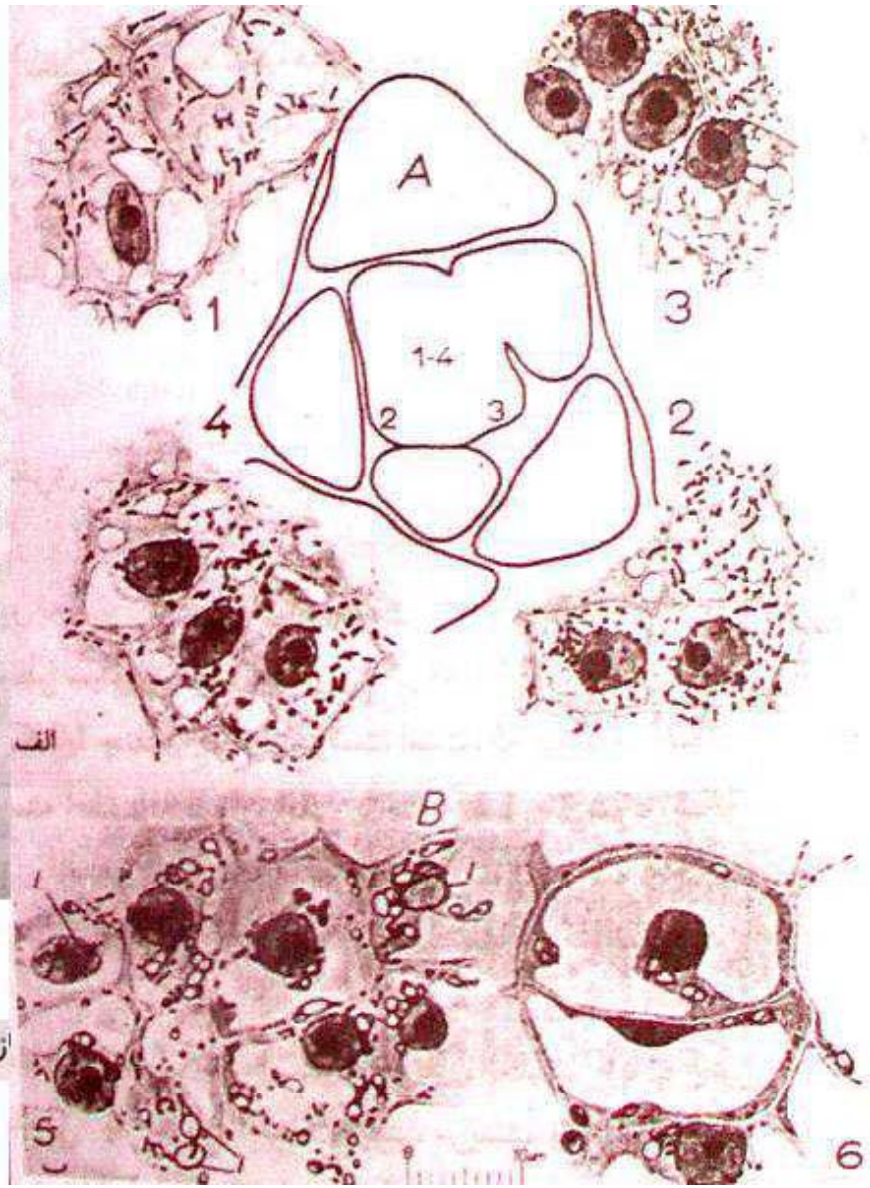


شکل ۴-۱: الف) سیتولوژی یاخته‌های مریستمی نخستین؛ مریستم برگی میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus)؛ یاخته‌ها حجیم، هستکها درشت، کندریوزومها کوتاه و کوچک، واکوئولها کوچک و فراوان‌اند. ب) مریستم مغزی میوزوروس مینیموس؛ یاخته‌ها مسطح منشوری، هستکها کوچکتر، واکوئولها درشت‌تر، گاهی ارفات یک واکوئول در یاخته، کندریوم به صورت کندریوزوم تمایز یافته و پلاستیدها کوچک‌اند.

- يكي از ويژگيهاي اصلي ياخته‌اي مريستمي نخستين ، فقر مواد پاراپلاسمي است (مواد بي‌شكلي توسط ماده زنده توليد مي‌شوند .) اين ماده زنده ياخته را تقريباً به طور كامل پر مي‌كند (واكوئولها خيلي كوچك ، ذخيره كم ، ديواره‌هاي ياخته خيلي نازك) .

ياخته‌هاي مريستم مغزي

- اين ياخته‌ها بزرگتر از ياخته‌هاي مريستم نخستين (15 تا 30 ميكرون) و منشوري شكل‌اند .
- (شكل 4-1 ،ب و 4-2 ،5و6) . از نظر سيتوپلاسم و كندريوم در مقابل ياخته‌هاي مريستم نخستين قرار دارند .(شكل 4-2 ،6)

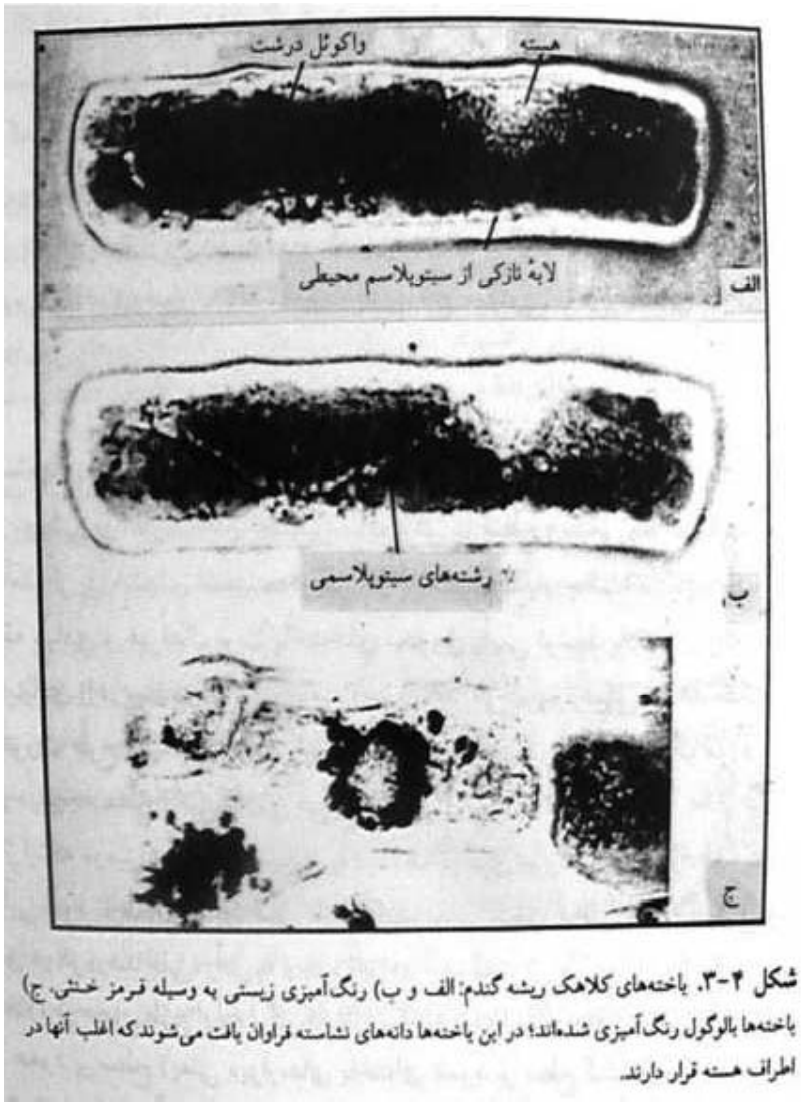


شکل ۴-۲. الف) برش عرضی مریستم رأسی از ساقه نمو یافته شب بوی زرد (Cheiranthus cheiri). در این برش، چهار ناحیه مشخص شده است: ۱) ناحیه رأسی بالای تونیکا در مقایسه با نواحی ۲ و ۳ کمتر مریستمی‌اند؛ واکوئولها درشت، هستکها کوچک (درحدود ۱/۴ میکرون) و یاخته‌ها زیاد فعال نیستند. ۲) یاخته‌های حلقه بنیادی؛ واکوئولها بسیار کوچک، میتوکندریها بسیار کوتاه، هستکها درشت‌تر (حدود ۲ میکرون)؛ و یاخته‌ها فعال‌اند. ۳) یاخته‌های آخرین آغازی درحال تشکیل؛ حالت نخستین مریستمی کاملاً آشکار است؛ واکوئولها بسیار کوچک، میتوکندریها بسیار کوچک، هستکها حجیم و کاملاً مشخص (در حدود ۲/۶ میکرون). ۴) یاخته‌های محوری کورپوس، عملاً غیرفعال؛ این یاخته‌ها شبیه به یاخته‌های محوری تونیکا هستند (شماره ۱) اما واکوئولها ریزترند، هستکها مانند شماره ۲، و تمایز پلاستیدی آغاز می‌شود. ب) مریستم مغزی لوبیای گرگی یا باقلای مصری (Lupinus albus). ۵) گیاه جوان، مریستم مغزی نزدیک به کورپوس؛ یاخته‌هایی با واکوئولهای درشت، پلاستیدهای نشاسته‌دار کوچک و کندریوزومهای حلقه‌ای (A). ۶) یاخته‌هایی که فاصله بیشتری از کورپوس دارند (به فاصله ۶۰۰ میکرونی از رأس)، این یاخته‌ها در مقایسه با شماره ۵، واکوئولهای درشت‌تر و فراوانتر اما کندریوزومها و پلاستیدهای مشابهی دارند که از ویژگیهای یاخته‌های مریستم مغزی است (تثبیت: ریگارد؛ رنگ آمیزی: هماتوکسیلین بورا، ۱۹۵۲).

شکل ۴-۲. الف) برش عرضی مریستم رأسی
از ساقه نمو یافته شب بوی زرد (Cheiranthus cheiri).

- اين ويژگيهاي متفاوت سبب شده است كه مولفان انگليسي زبان ، چنين مريستمي را مريستم نواري ، مريستم ستوني يا حتي به اصطلاح بهتر ، مريستم واكوئول‌دار نامگذاري كنند .

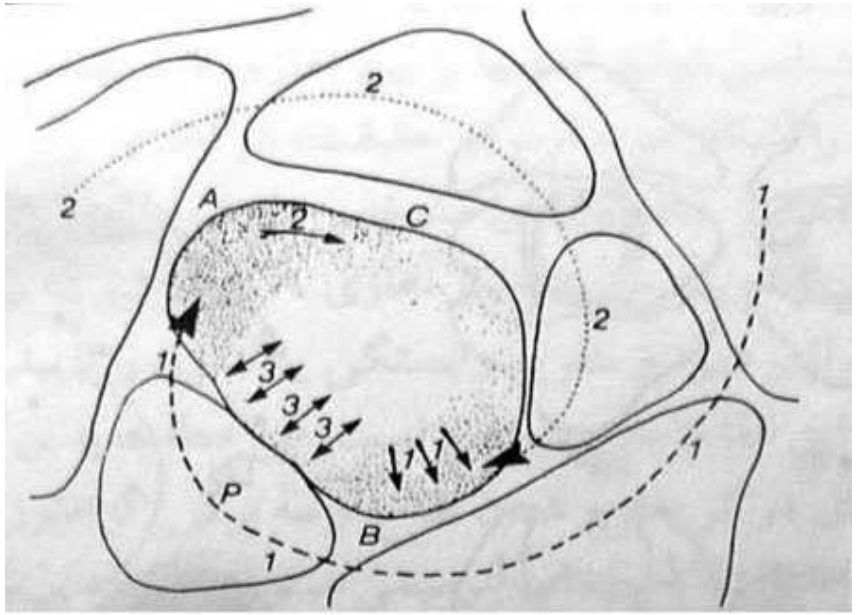
- ياخته‌هاي كلاهك خيلي زود تمايز مي‌يابند . در اين صورت داراي واكوئولهاي درشت و لوكوپلاستهاي بزرگ نشاسته‌دار هستند (شكل 3-4) كاملاً مشخص شده است كه پلاستهاي نشاسته‌دار به ويژه در ياخته‌هاي مركزي كلاهك (ستونك) در كشش ريشه توسط نيروي جاذبه نقش دارند . اين آميلوپلاستها را «استاتوليت» گويند .



شکل ۴-۳. یاخته‌های کلاهک ریشه گندم: الف و ب) رنگ‌آمیزی زیستی به وسیله قرمز خنثی. ج) یاخته‌ها بالوگول رنگ‌آمیزی شده‌اند؛ در این یاخته‌ها دانه‌های نشاسته فراوان یافت می‌شوند که اغلب آنها در اطراف هسته قرار دارند.

نقش مريستمهاي انتهايي ساقه

- نتايج به دست آمده از پژوهشهاي اشميت ، لويس و پلانتفول بسيار جالب‌اند . بايد يادآور شد كه نظريه حلقه بنيادي و غيرفعال بودن ياخته‌هاي محوري راسي توسط پلانتفول ارائه شده است . حلقه بنيادي را در ساقه‌اي با برگهاي متناوب در نظر مي‌گيريم (شكل 4-4) .

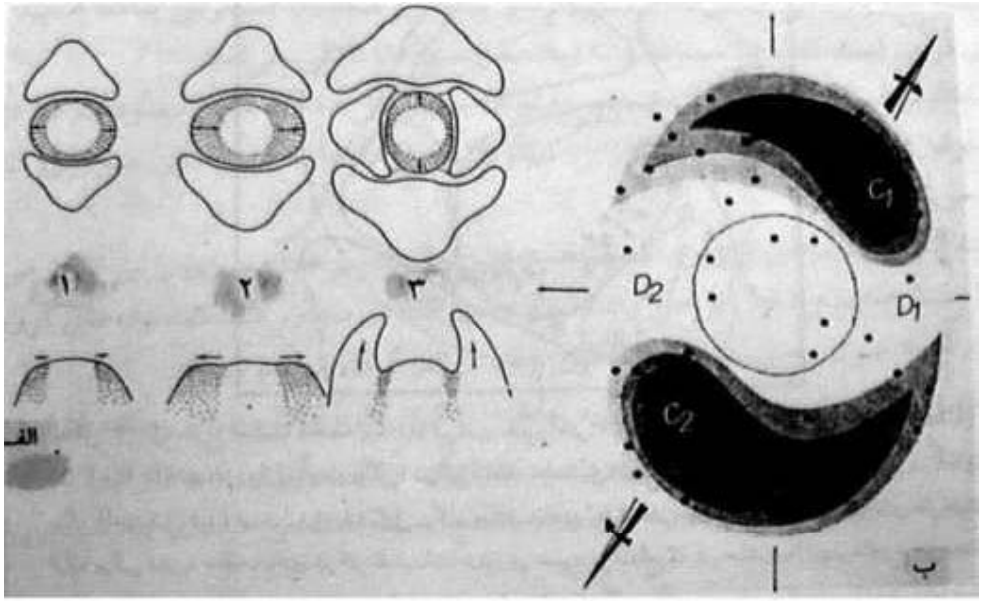


شکل ۴-۴. طرح فعالیت «حلقه بنیادی» در مریستم رأسی شب بوی زرد، (Cheiranthus Cheiri) : (۱-۱ و ۲-۲) تشکیل مارپیچهای برگی؛ در این لحظه نخستین مارپیچ در آغازی برگ A و دومی در آغازی برگ B تشکیل شده است . برای تشکیل برگ، حلقه بنیادی رشد افقی پیدا می‌کند. در محورهای طرحهای اولیه برگی قبلی، حلقه بنیادی در اثر تقسیمات مبنوزی عمود بر سطح که در حاشیه‌ها (پهلوها) رخ می‌دهند، دوباره باززایی می‌شود. این باززایی فقط در محور طرح اولیه برگی (P) به وسیله پیکانهای ۳ نشان داده شده است اما این باززایی روبه روی آخرین طرح اولیه برگی مارپیچ دوم نیز رخ می‌دهد.

بالأخره، قبل از تبدیل به طرح اولیه برگی، آغازی برگ A موجی از نمایززدایی را در حلقه بنیادی در سطح C ایجاد می‌کند، جایی که باززایی به پایان رسیده است و جایی که آغازی بعدی در مارپیچ یک (پیکان ۲) ظاهر می‌شود، الغای مشابهی بین B و P رخ خواهد داد.

- سطح مريستم راسي در اثر تشكيل برگ به حداقل كاهش مي‌يابد و در اثر رشد افقي و يك مرحله باززايي به وسيله تقسيمات ميتوزي عمود بر سطح در محور آخرين طرح اوليه برگي ، سطح قبلي خود را به دست مي‌آورد . با تشكيل برگ بعدي ، سطح مريستم راسي مجدداً كاهش مي‌يابد و پس از مرحله باززايي مجدداً افزايش مي‌يابد .

- (شكل 4-5) . نقش اندام‌زايي ساقه دوره‌اي است و به اين دوره اصطلاحاً پلاستوكرون گويند كه راس را قادر مي‌سازد تا همان شرايط قبلي خود را به دست آورد (شكل 4-5 ، a)
- نقش پلاستوكرون يكي از ويژگيهاي اصلي مريستم رويشي ساقه برگي است .



شکل ۴-۵: الف) طرح فعالیت پلاستوکرون مریستم رأسی یک گیاه دولپه‌ای با برگهای متقابل. ۱) حداقل سطح بلافاصله پس از بیرون آمدن آخرین دو طرح اولیه برگی؛ ۲) عبور به حداکثر سطح به وسیله رشد افقی یعنی: آغاز تشکیل برگ؛ ۳) بازگشت به حداقل سطح به دنبال بیرون آمدن آغازیهای برگی یعنی: رشد عمودی. بعلاوه، حلقه بنیادی در محور آخرین طرح اولیه برگی شروع به باززایی می‌کند. ب) پراکنش فعالیتهای تکثیری یاخته‌های حلقه بنیادی در زبان گنجشک (Fraxinus excelsior) با برگهای متقابل. این پراکنش، چرخش مراکزی با حداکثر فعالیت، مانند C_1 و C_2، را تحقق می‌بخشد. توجه داشته باشید که مراکز باتوجه به محورهای مریستمی در موقعیت قائمه نیستند، بلکه در مرحله حداکثر سطح، در جلوِ محور بزرگ جایی که تقسیمات مینوزی (M) برای تشکیل برگ رخ می‌دهند، قرار دارند. D_1 و D_2 نواحی در ارتباط با هم و گهگاه در مقابل حرکت مراکز زاویشی C_1 به طرف D_1 و C_2 به طرف D_2، در حال استراحت‌اند. این حرکت به علت حالت مریستمی تکثیر است، نقطه‌ها نشانگر تقسیمات مینوزی هستند که توسط روش اتورادیوگرافی نشان‌دار شده‌اند.

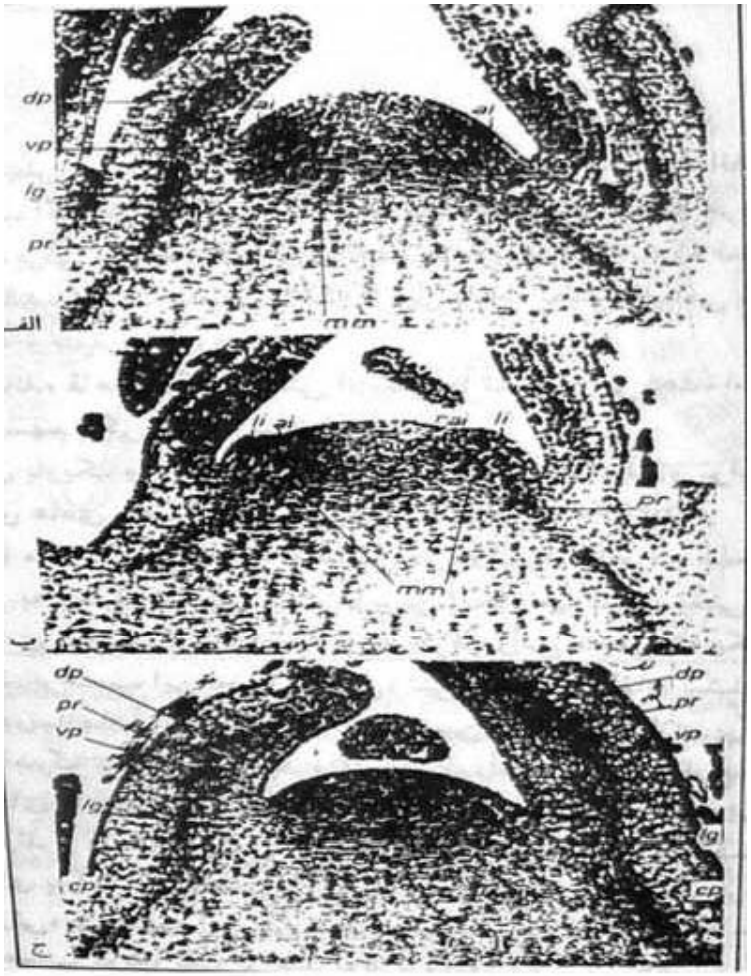
سازمان ساختار نخستين ساقه برگي

- منشا برگها
- رشد افقي و ضخيم شدن ناحيه درگير حلقه بنيادي در يك زمان رخ مي‌دهند (شكل 4-6 ،الف و ب) . بدين ترتيب توده ياخته‌هاي مريستمي كه توليد مي‌شوند ، «قاعده برگ» را به وجود مي‌آورند و همچنين اين ياخته‌ها شكل‌گيري يك بنياد برگي را نشان مي‌دهند (شكل 4-6 ، ب) و (شكل 4-7 ، الف و ب) .

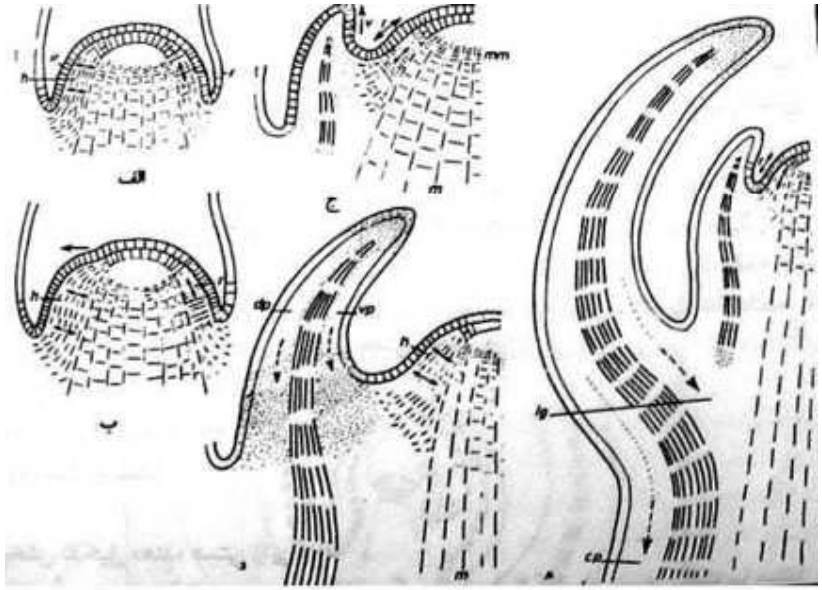
تشكيل پايه برگ

- بنياد برگي در حلقه بنيادي به صورت تيغه كوچكي رشد مي‌كند .(شكل 4-6 ، ب) .
- سپس ، تمايز ياخته‌اي در سه ناحيه صورت مي‌گيرد : الف)در سطح جلويي ب)در سطح پشتي ج)بيشتر در نوار وسطي و گاهي نوارهاي جانبي . (شكلهاي 4-6 ، الف،ج،pr ، 4-7 ج،د)

- در اثر فعاليت بيشتر مريستم حاشيه‌اي و قاعده‌اي ، بخشهاي مختلف تمايز مي‌يابند : ابتدا پهنك و سپس دمبرگ و غلاف تشكيل مي‌شوند . هنگامي كه برگ گوشوارك‌دار مي‌شود گوشوارکها خيلي زود از حلقه بنيادي به صورت برجستگيهاي كوچكي از دو طرف پايه برگ بيرون مي‌آيند .



شکل ۴-۶.سیمای زایش برگ در حاشیه‌های مریستم رأسی:



شکل ۴-۷. طرحهایی از فرایندهای تشکیل برگ در مریستم انتهایی: الف و ب) رشد افقی (h) که سبب تشکیل بنیاد برگی از حلقه بنیادی (If) می‌شود. ج) رشد عمودی (V) که در اثر آن طرح اولیه برگی از حلقه بنیادی خارج می‌شود. حلقه بنیادی، پیش از اینکه برگ دیگری را به وجود آورد، با تقسیمات مینوزی عمود بر سطحی (P)، که در حاشیه‌ها صورت می‌گیرد، خود را نرمیم می‌کند. د، ه) تبدیل طرح اولیه برگی به پایه برگ، ابتدا به وسیله پارانشیمی شدن بخش پشتی (dp) و سپس بخش جلویی (vp)، گسترش به طرف قاعده برگ و تولید پارانشیم پوستی (cp) و فضای برگی (Lg)، (mm) مریستم مغزی؛ (m) پارانشیم مغزی (مغز).

تکامل قاعده برگ

- نمو برگ نخستين در سه مرحله صورت مي‌گيرد ، يعني : آغاز، طرح اوليه برگي و پايه برگ . قسمت اعظم آغاز برگي از قاعده برگ تشكيل شده است .
- در طي نمو ، باقيمانده قاعده برگ قسمتي از ساقه را تشكيل مي‌دهد ، اما در حقيقت با بخش پايه‌اي سيستم برگي «سهم برگي» در ارتباط است . (شكل 4-6 ،pr)

- در پايه برگ ، بر حسب گونه ، يك يا چند نوار پروكامبيومي مشخص مي‌شود كه از نمو آنها دستجات آوندي به وجود مي‌آيند . ادامه اين دستجات اثرهاي برگي را در ساقه تشكيل مي‌دهد . سپس هر دسته آوند به يك فضاي برگي مربوط مي‌گردد و با پارانشيمي شدن ياخته‌هاي بين دستجات ، از هم جدا مي‌شوند .

- در بسياري از دولپه‌ايها و بازدانگان ، نوارهاي پروكامبيومي دورتر از راس به صورت حلقه يا استوانه‌اي از ياخته‌هاي مريستمي يك اندازه ، زير حلقه بنيادي به نام پرودسموژن مشخص مي‌شوند . اين حلقه پرودسموژنيك به صورت باقيمانده‌اي از حلقه بنيادي ظاهر مي‌شود .

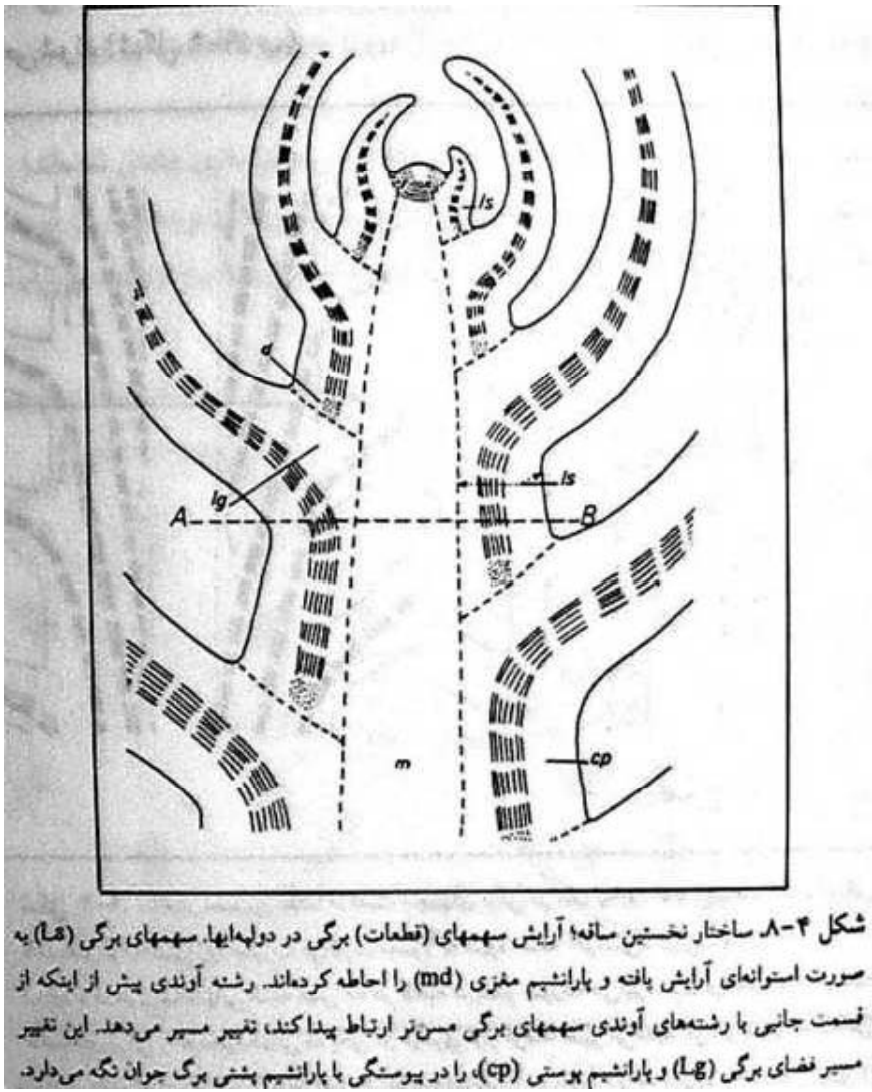
دو بخش تشكيل دهنده هستي‌زايي ساقه

- ساختار راس رويشي ساقه و نمو قاعده‌هاي برگي منجر به تشكيل دو سري بافت با منشا متفاوت مي‌شود كه ساقه را تشكيل مي‌دهند :
- بخش كاملاً ساقه‌اي كه به طور مناسبي از مريستم مغزي منشا مي‌گيرد و به مغز ساقه و بافتهاي پسين ديگر تمايز مي‌يابد .
- بخش باقيمانده ساقه يعني بيشتر بافتهاي پوستي ، بافتهاي هادي با مقدار كمي از ياخته‌هاي پارانشيمي در بين آنها ، دسته‌اي را به وجود مي‌آورند كه از حلقه بنيادي مشتق شده‌اند . اين دسته خود مختار نيست چون همزمان با برگها تشكيل مي‌شود .

- در گياهاني كه برگهاي آنها به صورت مگافيل است (سرخسها) ، منشا برگها محورهايي هستند كه تقارن دوطرفي پيدا مي‌كنند .

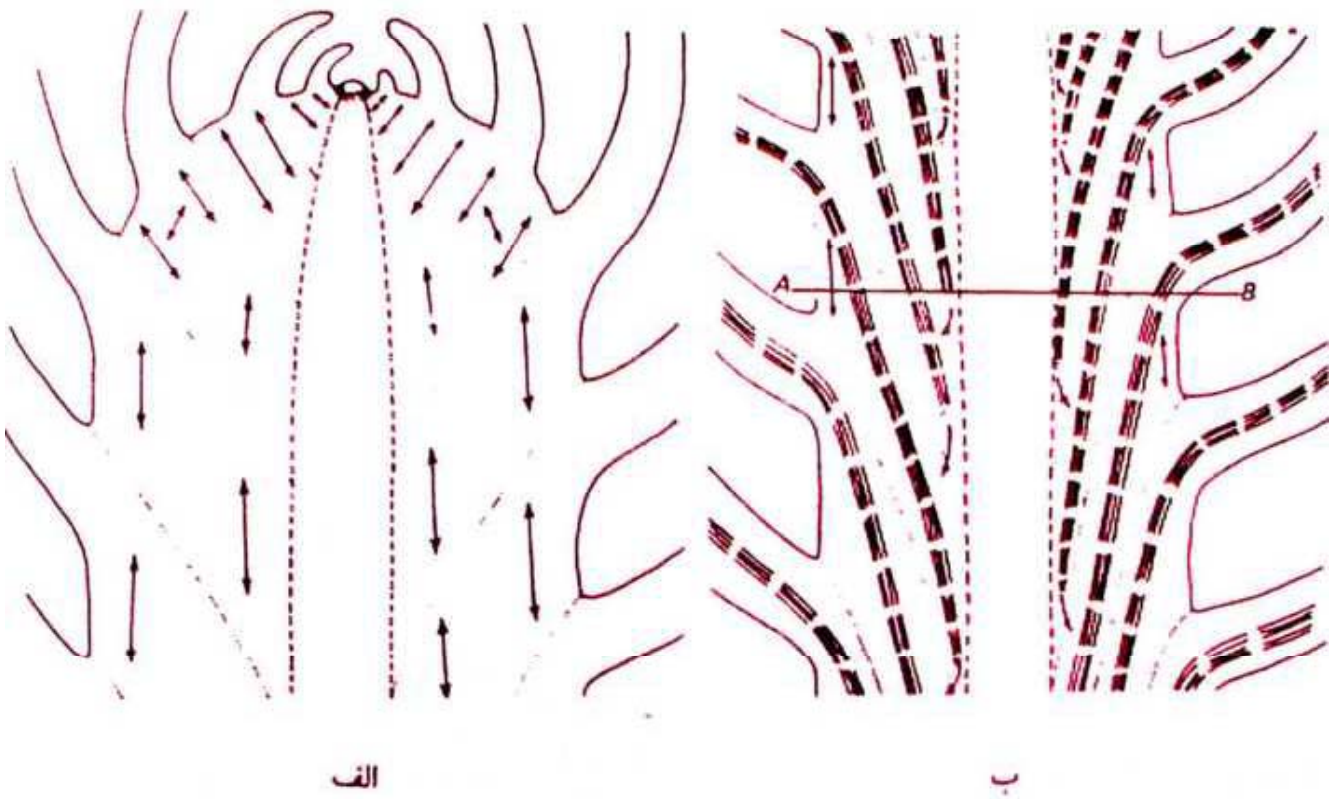
طرز قرار گرفتن سهمهاي برگي

- در دولپه‌ايها و بازدانگان ، سهمهاي برگي در يك ناحيه استوانه‌اي شكل در اطراف مغز قرار مي‌گيرند و استوانه‌اي را در اطراف مغز تشكيل مي‌دهند (شكل 4-8) .



شکل ۴-۸. ساختار نخستین ساقه؛ آرایش سهمهای (قطعات) برگی در دولپه‌ایها. سهمهای برگی (Lg) به صورت استوانه‌ای آرایش یافته و پارانشیم مغزی (md) را احاطه کرده‌اند. رشته آوندی پیش از اینکه از قسمت جانبی با رشته‌های آوندی سهمهای برگی مسن‌تر ارتباط پیدا کند، تغییر مسیر می‌دهد. این تغییر مسیر فضای برگی (Lg) و پارانشیم پوستی (cp)، را در پیوستگی با پارانشیم پشتی برگ چوان نگه می‌دارد.

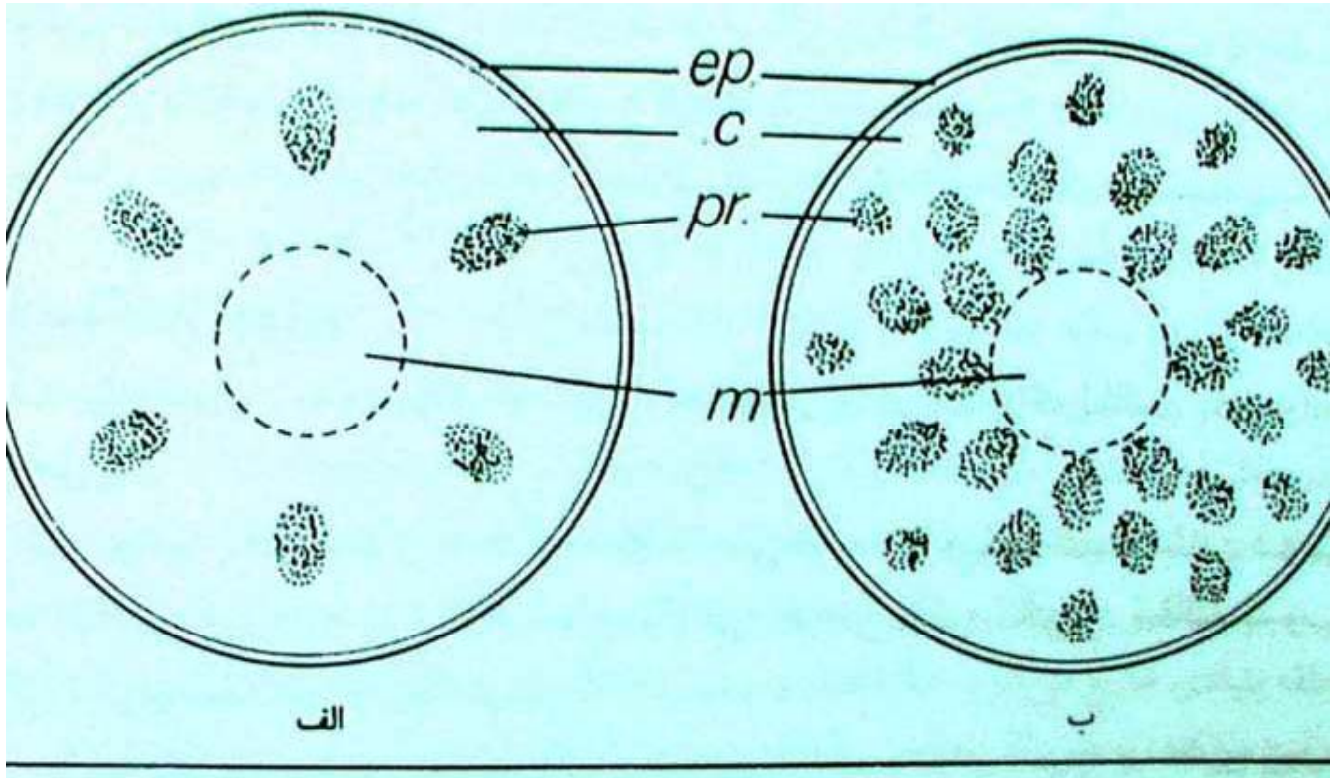
- در تك‌لپه‌ايها سهمهاي برگي در نواحي بالاتر ضخيم مي‌شوند و هنگام دراز شدن ميانگرهها شكل مخروطي پيدا مي‌كنند (شكل 4-9) و يكي در داخل ديگري قرار مي‌گيرد .
- اين تفاوت ممكن است مربوط به روندهاي ضخيم شدن ساقه‌هاي اين دو گروه باشد .



شکل ۴-۹. ساختار نخستین ساقه؛ موقعیت سهمهای برگی در نک لپه‌ایها: الف) ضخیم شدن ابتدایی قاعده‌های برگ خبلی زود صورت می‌گیرد، معمولاً به شیوه «ساقه آغوشی»[۱]

بخشهاي تشكيل دهنده «ساختار نخستين» ساقه

- در برش عرضي بخش بسيار جوان ساقه ، از درون به بيرون قسمتهاي زير ديده مي‌شود (شكل 4-10)
- مغز: بافت پارانشيمي با ياخته‌هاي درشت كه از مريستم مغزي مشتق شده‌اند .
- بافتهايي كه از حلقه بنيادي يا سهمهاي برگي مستقر در يك دايره منفرد در مورد دولپه‌ايها (شكل 4-10) يا بازدانگان يا چندين دايره در مورد تك‌لپه‌ايها ، به وجود مي‌آيند (شكل 4-10 ، ب)



شکل ۴-۱۰. عناصر تشکیل دهنده ساختار نخستین ساقه: الف) دولپه‌ایها؛ ب) تک لپه‌ایها؛ برشهای عرضی براساس خط AB از شکلهای ۴-۸ و ۴-۹ ب؛ (c) پوست؛ (ep) بشره؛ (pr) نوارهای پروکامبیومی؛ (m) پارانشیم مغزی.

پایان گفتار چهارم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

گفتار پنجم

مریستم گل

(مریستم زایشي)

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی

تألیف: فریده دخت سید مظفری

انتشارات دانشگاه پیام نور

تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی

1385

پيشگفتار

- هنگام تشكيل گل ، فعاليت حلقه بنيادي كاهش مي‌يابد و در مقابل مريستم خفته بيدار مي‌شود . مجموعة تونيكا و كورپوس (منطقه راسي محوري نقطة رويشي) را مريستم خفته يا منتظر گويند كه بخش سطحي اين مريستم پرچمها و برچه‌ها و بخش عمقي آن ، دمگل ، نهنج و محور گل را به وجود مي‌آورد .

هدف آموزشي كلي

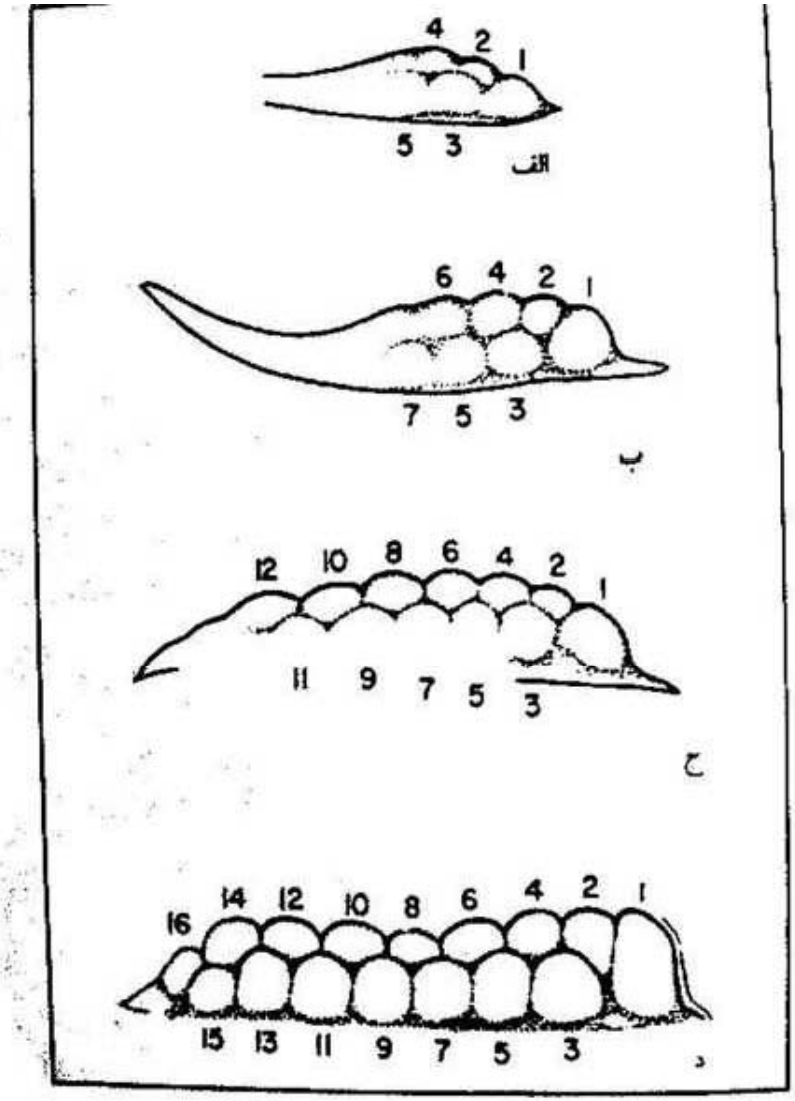
- هدف آموزشي كلي در اين گفتار آشنايي با نحوه تشكيل گل است .

مريستم گل

- هنگام نمو گل ، با ظاهر شدن پياپي بخشهاي گل ، ناحيه مريستم راسي رفته رفته ناپديد مي‌شود .
- ويژگي بافتي معمول در مريستم گل ، عمق كم و در مقايسه با مريستم رويشي سطح وسيعي از بافت مريستمي است .

پيدايش گل

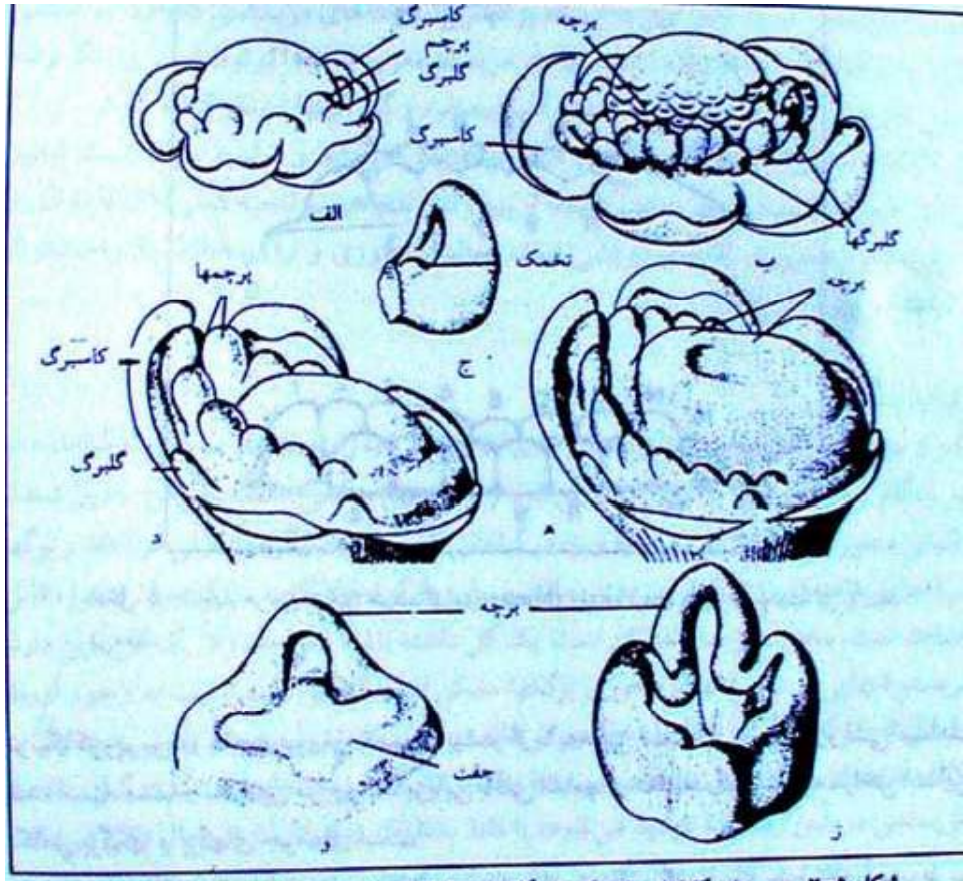
- گذر از مرحله رويشي به مرحله زايشي با تغييرات ريختي همراه است (شكل 5-1).
- منشا و نخستين مراحل تمايزيابي بافتي اندامهاي مختلف گل شبيه به مراحل ابتدايي تكامل برگكها و برگهاي جوانه‌اي است .



شکل ۵-۱. چهار مرحله تشکیل خوشه گل موز (Musa). اعداد، ترتیب ظهور طرح اولیه گل را نشان می‌دهند.

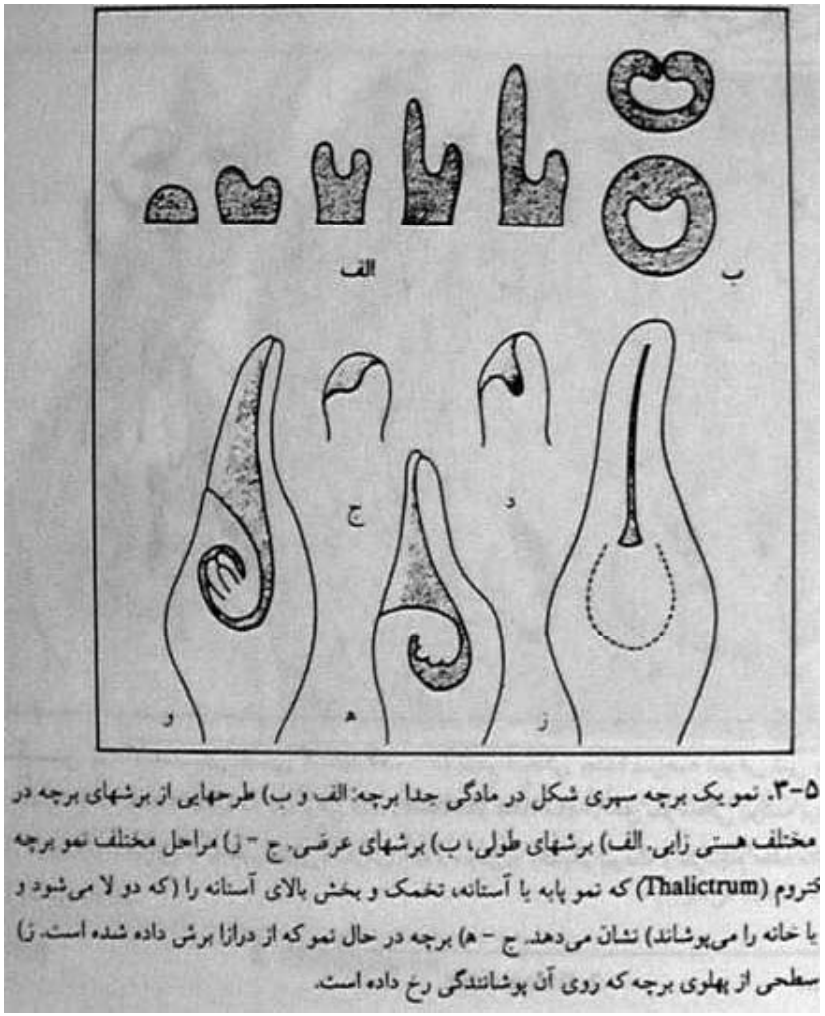
- تفاوتهايي كه از لحاظ ريخت و نقش بين اندامهاي مختلف گل وجود دارد ظاهراً مربوط به يك سري فرآيندهاي فيزيولوژيكي است كه هنگام مراحل متفاوت تمايزيابي گل صورت مي‌گيرد .

- اندامهاي در حال نمو گل معمولاً با نظم خاصي از پايين به بالا ظاهر مي‌شوند (شكل 5-2 ، الف ، ب)
- گاهي اوقات ممكن است در نمو در «گلهاي نامنظم» نمو نامتعادل اندامهاي گل در مراحل ابتدايي هستي‌زايي قابل مشاهده است (شكل 5-2 ،هـ)



شکل ۵-۲. هستی زایی گلها: الف تا ج) گونه‌ای آلاله، (**Ranunculus trilobus**) : الف و ب) دو مرحله نمو تمام گل، ج) برچه نمو یافته؛ د، ز) اسپرک یا ورث عطر (**Reseda odorata**)، د، ه) دو مرحله نمو تمام گل، و، ز) نمو مادگی در مراحل دیرتر از د، ه).

- در گلهايي كه مادگي از برچه‌هاي جدا از هم تشكيل شده است ، هر جوانه برچه‌اي به صورت برجستگي كروي شكلي ظاهر مي‌شود . در مرحله بعدي طرحهاي اوليه برچه شبيه به يك برگ سپري شكل مي‌شود . (شكل 5-3)

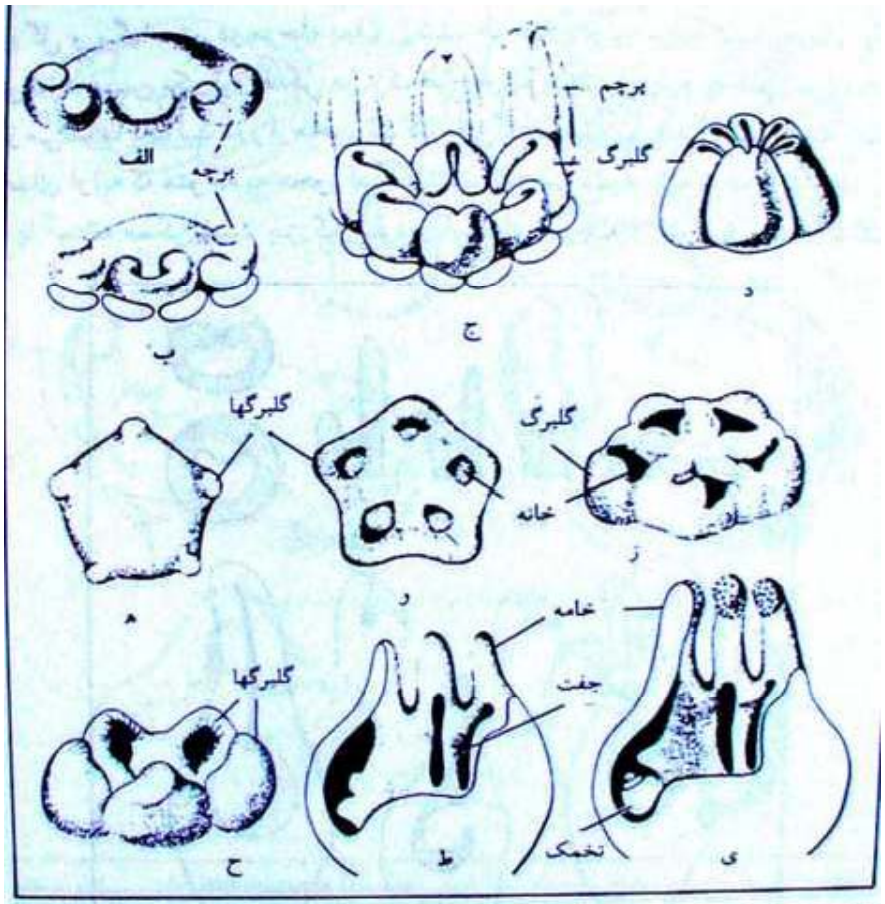


۵-۳. نمو یک برچه سهری شکل در مادگی جدا برچه: الف و ب) طرحهایی از برشهای برچه در مختلف هستی زایی. الف) برشهای طولی، ب) برشهای عرضی. ج - ز) مراحل مختلف نمو برچه کتروم (Thalictrum) که نمو پایه یا آستانه، تخمک و بخش بالای آستانه را (که دو لا می‌شود و یا خانه را می‌پوشاند) نشان می‌دهد. ج - ه) برچه در حال نمو که از درازا برش داده شده است. ز) سطحی از پهلوی برچه که روی آن پوشانندگی رخ داده است.

- محوري را كه دو لپه به يكديگر ملحق مي‌شوند «ناحيه برخورد » گويند . تخمك يا تخمكها از اين محل نمو مي‌كنند (شكل 5-3 ، هـ ،و)

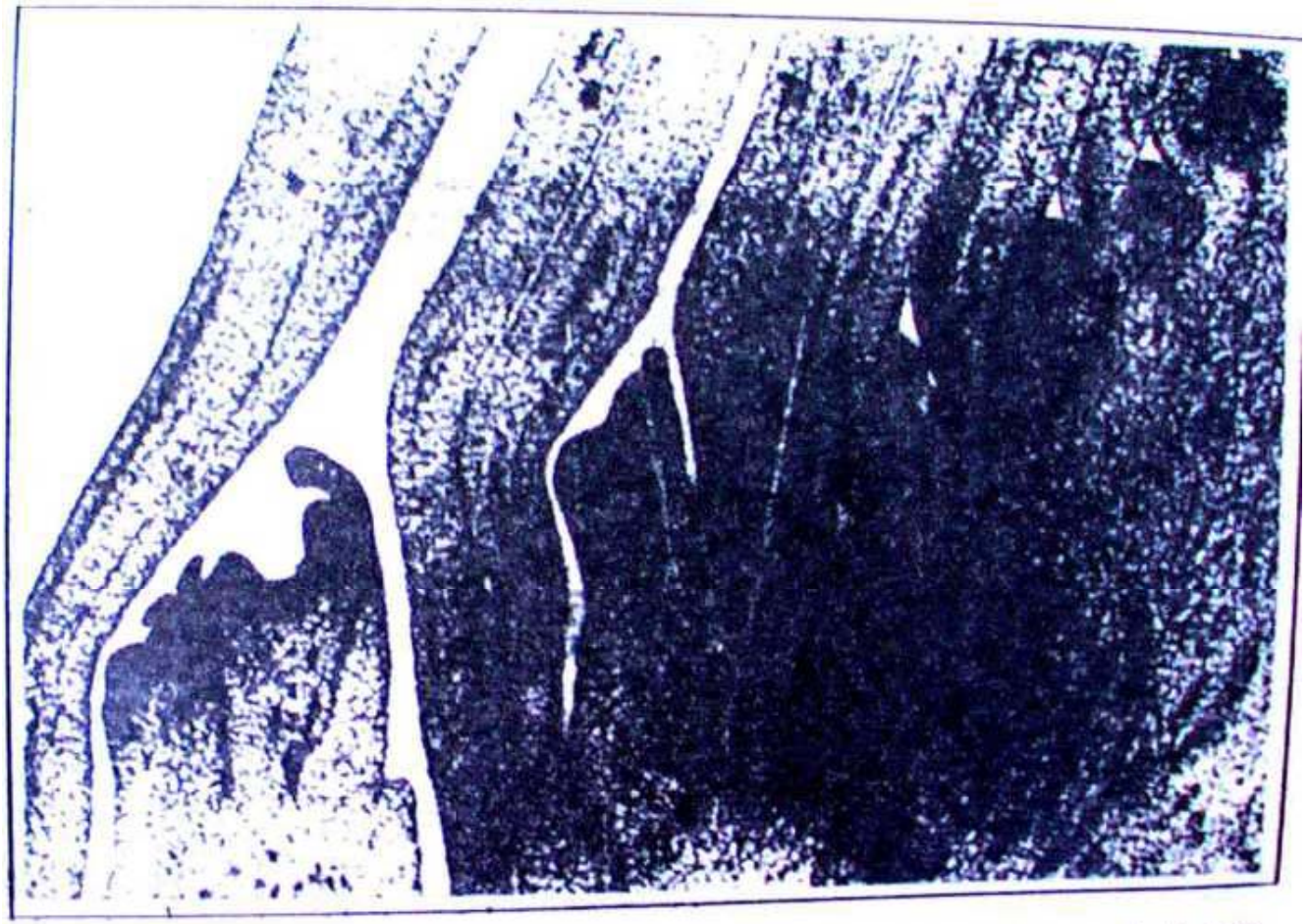
- در گلهايي كه برچه‌هاي به هم پيوسته دارند ، تخمدان ممكن است به دو طريق تشكيل شود . در يك نوع ، طرح اوليه برچه در ابتدا جدا از هم تشكيل مي‌شوند و سپس در اثر رشد جانبي به يكديگر مي‌پيوندند .

- (شکل 5-4 ،هـ، ي) در نوع ديگر ، برچه‌ها قبلاً در مراحل ابتدايي نمو بنيانها به يکديگر متصل شدند .(شکل 5-2 ،هـ ، ز)



شکل ۵-۴. هستی زایی گلها: الف - د) نمو مادگی جدا برچه نوعی نی بوریا (**Butomus umbellatus**) ه- ی) نوعی کتان (**Linum perenne**). مراحل نمو مادگی پیوسته برچه از طرحهای اولیه منزایی که به طور جانبی گسترش یافته و سپس به یکدیگر پیوسته و سرانجام حلقه منفردی را تشکیل داده‌اند.

- در مراحل بسيار ابتدايي نمو يك تخمدان زيرين ، در مركز گل در حال نمو فرورفتگي مشاهده مي‌شود (شكل 5-5 ، الف)



شکل ۵-۵. بخشی از برش طولی یک گل آذین در حال نمو موز که طرح اولیه گلی را در مراحل مختلف

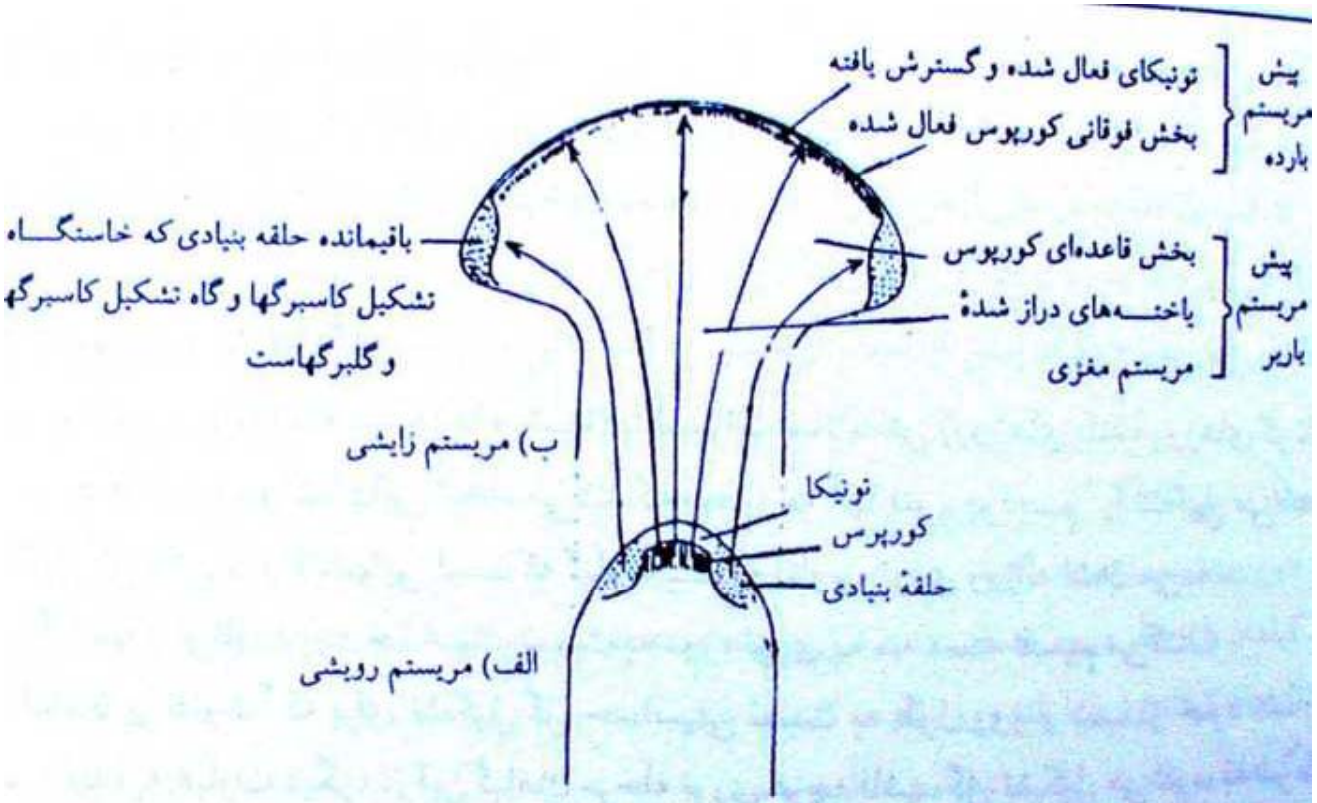
خاستگاه گل

- در مورد خاستگاه گل دو نظريه وجود دارد :
- الف) نظريه قديم – نظريه متامورفوز
- در اين نظريه ، گل را حاصل تغيير شكل اندامهاي رويشي مي‌دانند .
- پيروان نظريه متامورفوز ، كه برچه را به عنوان برگ لوله شده‌اي حول رگبرگ اصليش در نظر مي‌گيرند .
- اما مطالعات انجام شده در مورد نحوة تشكيل برچه‌ها اين مسائل را تاييد نمي‌كند .

ب) نظريه جديد – نظريه پلانتفول و بووا

- بر اساس اين نظريه ، اندامهاي زاياي گل قابل مقايسه با برگهاي تغيير شكل يافته نيستند . به موجب عقيده پلانتفول در شرايط مناسب گل دادن مريستم رويشي به مريستم زايشي تحول مي‌يابد .

- كاسبرگها در امتداد مارپيچهاي برگي قرار دارند . به علت داشتن نظام مارپيچي برگي با برگها قابل مقايسه‌اند . برعكس ، چون تداومي بين گلبرگها وجود ندارد ، لذا مستقل از يكديگرند . بنابراين ، گلبرگها با مارپيچهاي برگي رابطه ندارند . بخشي از نواحي مريستمي حلقه بنيادي كه در تشكيل كاسبرگها شركت نمي‌كنند ، گلبرگها را به وجود مي‌آورند .



شکل ۵-۶. طرح چگونگی تبدیل مریستم رویشی الف) به مریستم زایشی ب) براساس نظریه پلانتفول و بورا.

پایان گفتار پنجم

بسم الله الرّحمن الرّحيم

گفتار ششم

مريستمهاي پسين

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
1385

پيشگفتار

- بازدانگان ، اكثر دولپه‌ايها و برخي از تك‌لپه‌ايها داري ساختار پسين‌اند .
- مريستمهاي پسين به علت تمايز كم و تقسيم متوالي خود مشابه مريستمهاي نخستين‌اند ، اما به علت قرار گرفتن ياخته‌ها در رديفهاي منظم ، شكل ياخته‌ها و گسترش زياد دستگاه واكوئولي با مريستمهاي نخستين تفاوت دارند .

هدف آموزشي كلي

- هدف آموزشي كلي اين گفتار عبارت از : مطالعه نحوه تشكيل مريستمهاي پسين و آشنايي با ويژگيهاي آنها از لحاظ ساختار و نقش .

مريستمهاي پسين

- منشا و نقش مريستمهاي پسين
- اين ياختهها كه بخشي از كامبيوماند مجدداً تكثير يافته و سبب رشد پسين اندام گردند .
- مريستمهاي پسين ديگري به نام لايههاي «سوبروفلودرم» يا فلوژن (مريستم پسين پوست) را كه منشا آن سطحيتر است به وجود ميآورند .

- اين داده‌ها نشان مي‌دهند كه دو نوع مريستم يا كامبيوم وجود دارد :
1)ناحيه‌هايي كه آوندها را به وجود مي‌آورند ، به نام كامبيوم آوندي
2)لايه‌هاي سوبروفلودرمي . نوعي مريستم كه كمتر متداول است بايد اضافه گردد تا رشد پسين بعضي از تك‌لپه‌ايها (مانند دراسنا و كوردیلین) را تامين كند .

- رشد پسين بيشتر سبب افزايش رشد عرضي (قطري) اندامهاي محوري مي‌شود .
- اين گونه آرايش رشد به «مريستمهاي پسين» وضعيتهاي ويژه و مشابهي مي‌بخشد .

«پرودسموژن» و كامبيوم آوندي

- «پرودسموژن» و كامبيوم آوندي
- بسياري از گونه‌ها ، اين ياخته‌هاي تقريباً راسي به صورت مريستم ذخيره‌اي ظاهر مي‌شوند و مستقيماً از حلقه بنيادي منشا مي‌گيرند . پژوهشگران اين ياخته‌ها را اصطلاحاً «**پرودسموژن**» ناميدند .

- ياخته‌هاي پروكامبيومي در ميان پرودسموژن ظاهر مي‌شوند . در چنين محلهايي ، نخستين عناصر آوندي برگ و سهم برگي به وجود مي‌آيند . (شكل 6-1)
- اين ياخته‌ها هنوز بسيار مريستمي‌اند . پروكامبيوم يا «بافت پيش آوندي» را تشكيل مي‌دهند

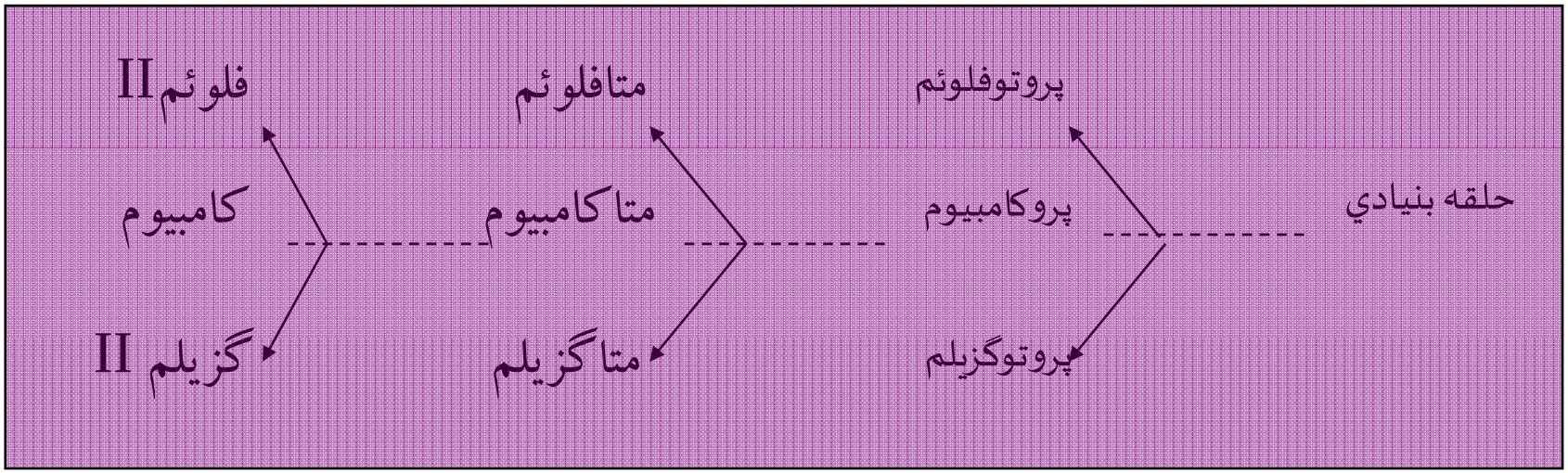
شکل ۶-۱. مریستم رأسی رویشی دگذر به مرحله پیش گلی در میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus): الف) آغاز تشکیل نوار پیش آوندی در پایین یک آغازی برگ. یاخته‌هایی که تمایزیابی را آغاز کرده‌اند کمرویلاستهای بزرگی دارند.ب) مرحله کمی پیشرفته‌تر که تمایززدایی پلاستیدها را نشان می‌دهد. ج) بخشی از نوار پروکامبیومی آوندی در قاعده رأس پیش گلی که از یاخته‌های شبیه به یاخته‌های الف منشأ گرفته است. پلاستیدهایی که در آنها تمایززدایی صورت گرفته، واکوئولها تقسیم شده و هسته‌ها درنساخته. تقسیمات مکرر طولی منجر به تشکیل ردیفهایی از یاخته‌های پروکامبیومی می‌شوند.

- پروكامبيوم در ابتدا به صورت دستجات مجزا يا «نوارهاي پروكامبيومي» ظاهر مي‌شود .
- با وجود اين ، بخشي از ياخته‌هايي پروكامبيومي ، ياخته‌هاي چوبي (تراكئيدها و سلها و پارانشيمهاي وابسته) و بخش ديگر ياخته‌هاي آبكشي (لوله‌هاي آبكشي و ياخته‌هاي وابسته) را به وجود مي‌آورند . اين تمايزيابي سبب تشكيل بافتهاي نخستين آوندي مي‌شوند .

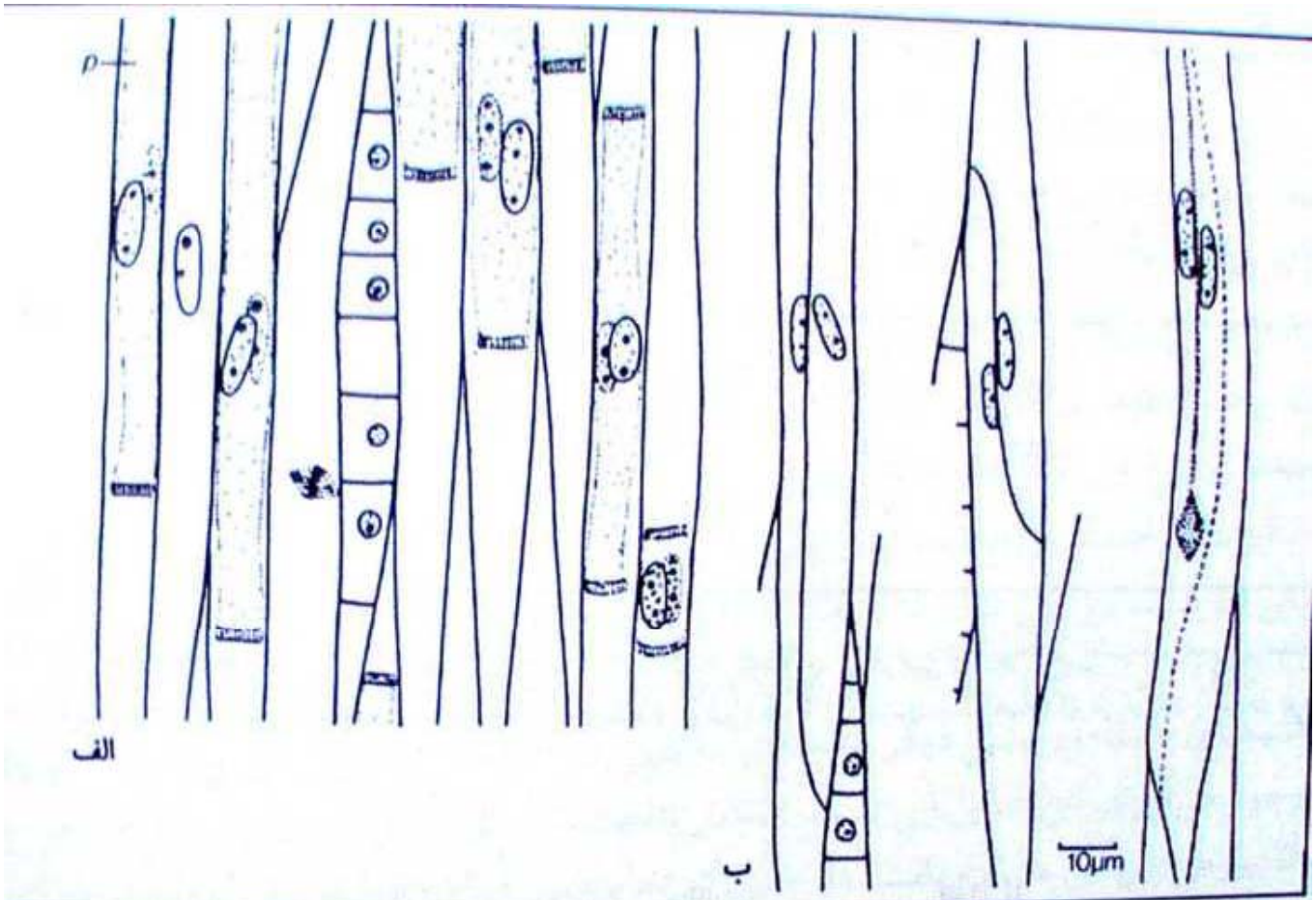
- لارسون (1976) اصطلاح متاکامبیوم را براي یاخته‌هایي که به وسیله پروکامبیوم ساخته شده‌اند ، به کار برد . (جدول 6-1)

جدول ۶-۱. گسترش انواع مختلف تقسیمات میتوزی پروکامبیومی در میانگرههای درحال رشد یک شاخه درخت افرا (Sycamore)، درآغاز تشکیل هفتمین جفت برگ.

ردیف میانگرهها (از قاعده شاخه)	طول میانگره در لحظه قطع (سانتیمتر)	میانگین طول میانگرههای بالغ	تقسیمات میتوزی		
			موازی با سطح	عرضی	عمود برسطح
سومین	۰/۸	۱۴/۳	٪۳۵	٪۵۰	٪۱۵
دومین	۰/۸	۸	٪۳۱	٪۵۷	٪۱۲
نخستین	۰/۹	۲/۳	٪۸۲	٪۱۵	٪۳



طرح 6-1 . نمو پروکامبیوم و تبدیل آن به متاکامبیوم
و کامبیوم آوندي و منشا عناصر پسین آنها .



شکل ۶-۲. فعالیتهای تکثیری در کامبیوم افرای شبه چناری (Acer Pseudoplatanus). دو برش

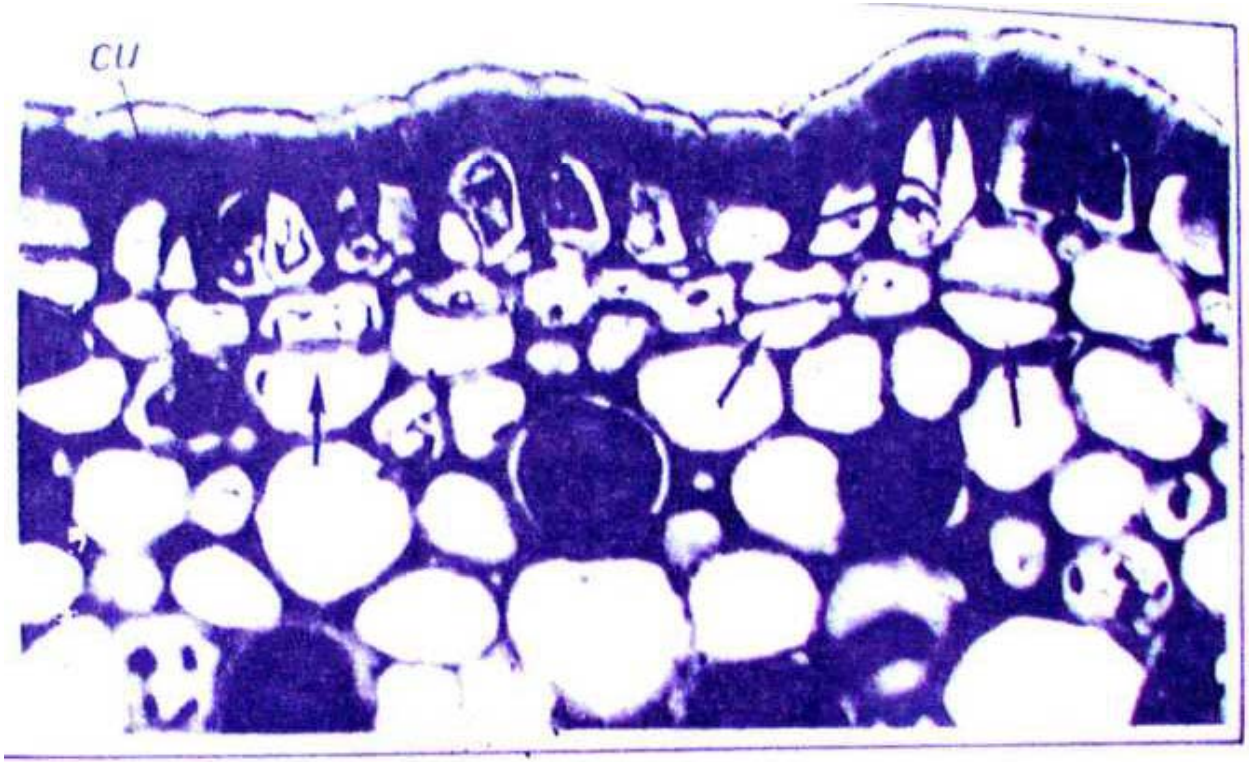
- مطالعه فعاليتهاي ميتوزي نشان داده است كه كامبيوم يك ناحيه است ، نه يك لايه زاينده مانند فلوژن (لايه سوبروفلودرمي) .

فلوژن (كامبيوم چوب پنبه)

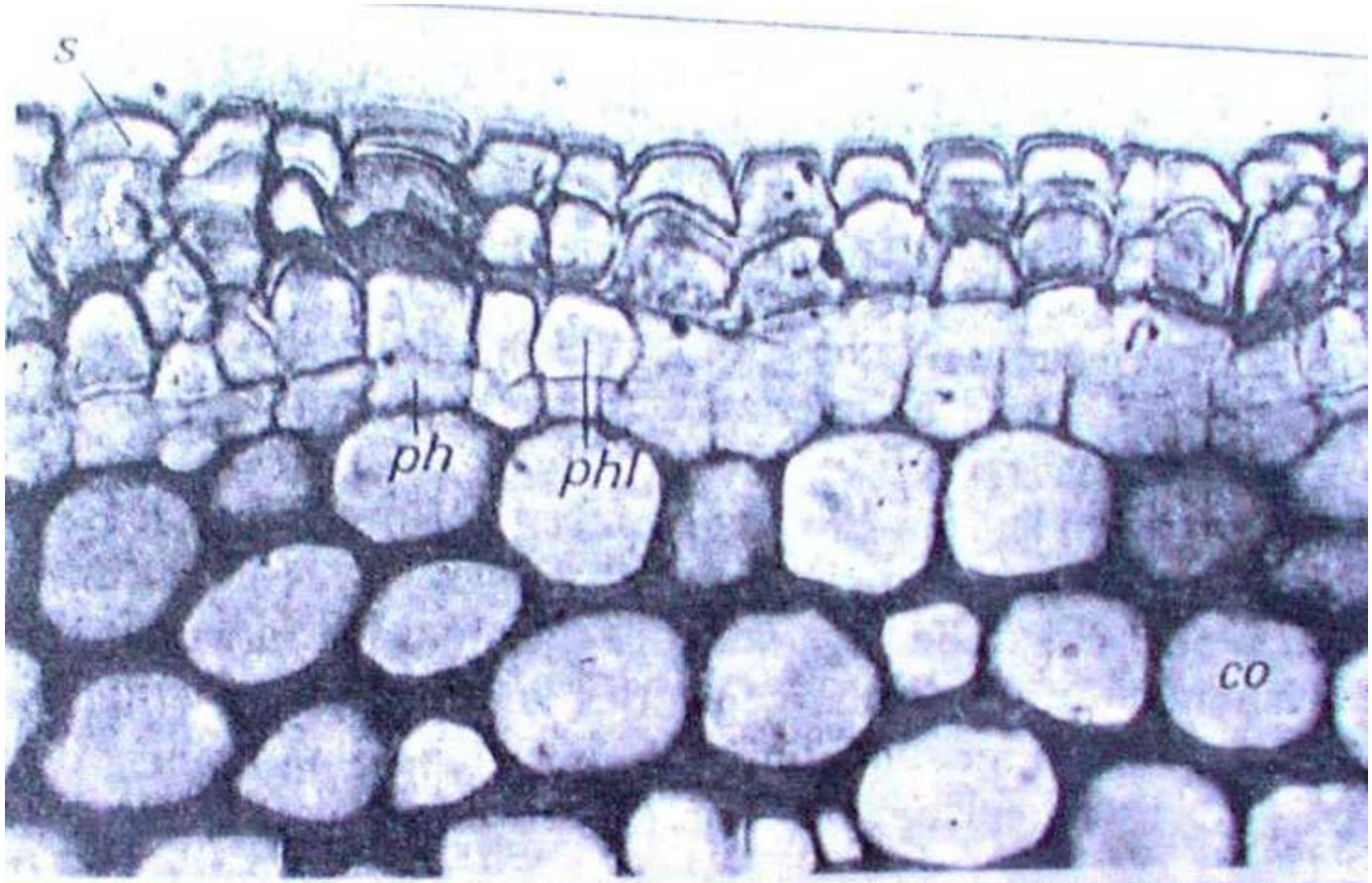
- فلوژن (كامبيوم چوب پنبه)
- فلوژن ، لايه سوبروفلودرمي نيز خوانده مي‌شود و هر دو حالت ، يعني 1): حالت هيستوژنتيكي رايج در آنهايي كه ناحيه آوندي را به وجود مي‌آورند . 2) حالتهاي مختلف هيستولوژيكي و سيتولوژيكي ، را نشان مي‌دهد . فلوژن ، از سطح بيروني ، چوب پنبه پسين و از سطح دروني ، فلودرم (پارانشيم پسين) را به وجود مي‌آورد . همه اين بافتها پريدرم را تشكيل مي‌دهند .

نخستين لايه فلوژن

- در بسياري از گونه‌ها (گوجه ، شمشاد برگ پهن) اين لايه ، لايه زير بشره‌اي است (شكل 6-3) . اما در بعضي حالات نيز اگر چه نادر است ، فلوژن از خود بشره منشا مي‌گيرد (شكل 6-4) . در حالتهاي ديگر ، منشا آن پوستي است (اقاقيا، كاج) . در گونه‌هاي ديگر ، نخستين لايه ، خودش درونيتر است و مستقيماً از آبكش منشا مي‌گيرد (مو) .



شکل ۶-۳. ساقه شمشاد برگ پهن (Evonymus europaeus). نخستین تقسیمات زیر بشره‌ای سبب تشکیل نخستین لایه فلوژن می‌شود (پیکانها). cu (کوتیکول)؛ بشره کاملاً کوتینی شده است؛ رنگ‌آمیزی با سودان سیاه ب.

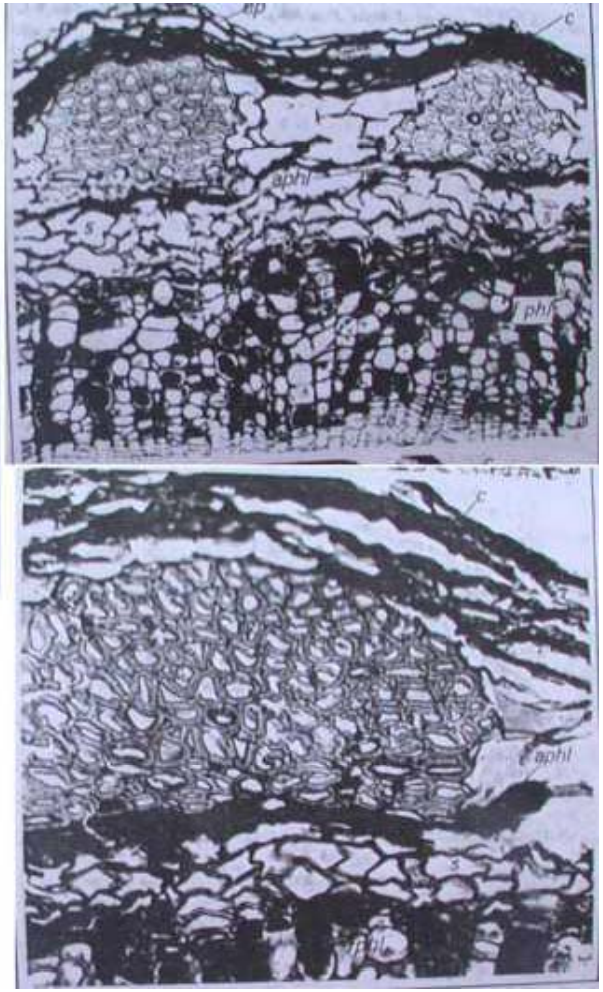


شکل ۶-۴. ساقه جوان درخت گلابی (Pear)؛ منشأ فلوژن از بشره. phl (لایه فلوژن)؛ Co (کلانشیم
ph (فلودرم) ؛ S (چوب پنبه پسین).

تجديد فلوژن

- براي شكل‌گيري فلوژن ، شرايط خاصي بايد وجود داشته باشد كه در آن شرايط فرآيندهاي تمايززدايي در نمو طبيعي گياهان فراواني (بازدانگان ، دولپه‌ايها) رخ مي‌دهد .
- بعلاوه ، تشكيل پريدرمهاي جديد صدمات زخم مانند و تجمع انگلهاي مختلف در محل زخمها را به دنبال دارد .

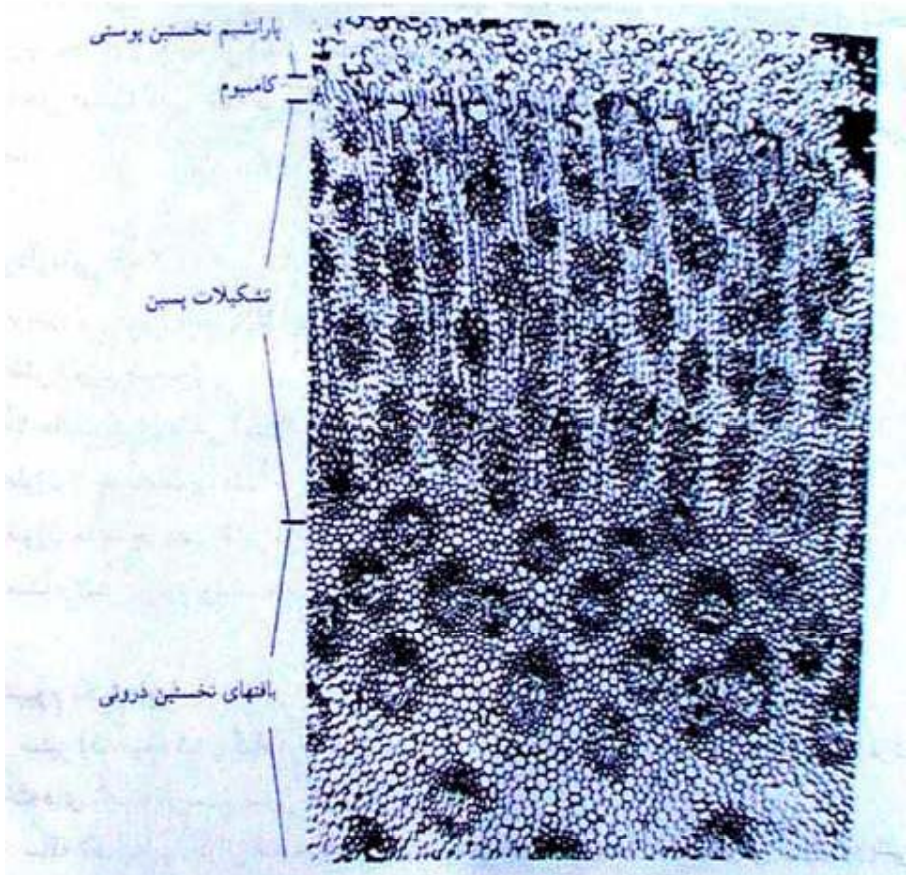
- در بخشي كه گياه صدمه ديده است يا انگلها جمع شده‌اند ، لايه فلوژن رديفهاي ياخته‌اي چوب‌پنبه‌اي را توليد مي‌كند .
- بنابراين ، ايجاد پريدرم پوشاننده ، نوعي واكنش دفاعي گياه است .



شکل ۶-۵. الف و ب) برشهای عرضی ساقه یکساله مو (Vitis): نخستین لایه فلوژن در لحظه تثبیت دیگر فعال نیست (در بهار ساقه رشد می‌کند). این لایه از آبکش نخستین، زیر دستجات فیبرهای «برون آبکشی» منشأ می‌گیرد. بنابراین نخستین پریدرم شامل یک ناحیه چوب پنبه‌ای شده (S) و همه بافتهای بیرونتر است. فاسد شدن (نکروزه شدن) این بافتها در اثر ناحیه چوب پنبه‌ای شده صورت گرفته است. این بافتها کم وبیش ترک می‌خورند و پوسته‌پوسته می‌شوند؛ (ep) بشره؛ (c) پوست؛ (f) فیبرهای برون آبکشی؛ (aphl) آبکش قدیمی نخستین؛ (fphl) آبکش فعال فصل بعدی؛ (ca) کامبیوم آوندی.

كامبيوم تك‌لپه‌ايها

- ستبر(ضخيم)شدن گياه در بعضي ساقه‌هاي درخت مانند يا علفي تك‌لپه‌ايها در اثر ياخته‌هاي زاينده مريستم پسين صورت مي‌گيرد (شكل 4-9).
- به علت نداشتن اطلاعات ، به نظر مي‌رسد كه كامبيوم تك‌لپه‌ايهاي واجد تشكيلات پسين مستقيماً از ياخته‌هاي حاصل از نخستين تقسيمات موازي با سطح كه در ياخته‌هاي قاعده برگي صورت مي‌گيرد ، منشا گرفته است . اين اسكلرانشيم (نه«چوب») است كه به تك‌لپه‌ايها سيماي «گياهان چوبي» را مي‌دهد .



شکل ۶-۶ برش عرضی ساقه دراسنا (**Dracaena**)، تشکیلات پسین، نوارهای آوندی را درون یک بافت پارانشیمی پسین نشان می‌دهد. در پایین شکل، بافتهای نخستین درونی با نوارهای آوندی فرورفته در درون پارانشیم زمینه‌ای دیده می‌شوند.

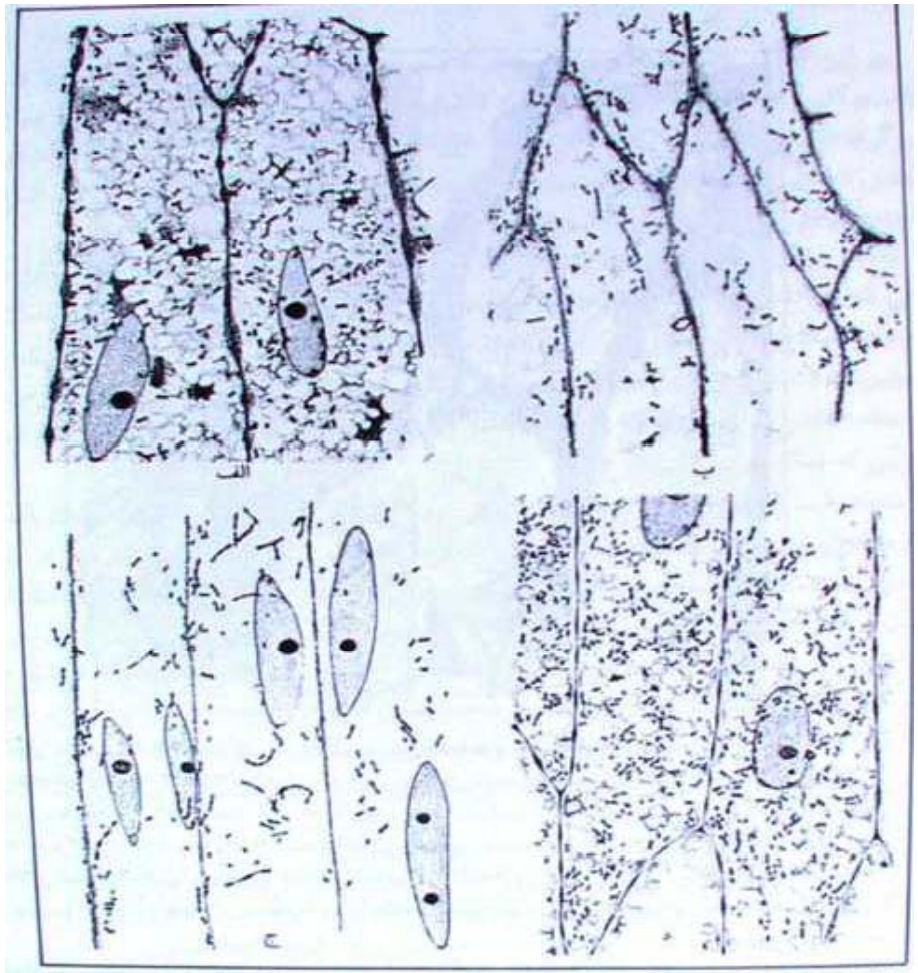
- وضعيتهاي سيتولوژيكي مريستمهاي پسين
- در حالي كه ياخته‌هاي راسي كم و بيش يك اندازه‌اند ، ياخته‌هاي كامبيومي اكثراً همانند اندامي كه در آن محصورند ، در همان مسير دراز مي‌شوند .

- بيشترين نواحي زاينده آوندي (اكثراً در درختها) شامل دو نوع ياخته بافت‌زاست . ياخته‌هاي درازي كه در بالا ذكر شد ، بيشترين و رايجترين آنها را تشكيل مي‌دهند : اين ياخته‌ها «بنياديهاي دراز» را به وجود مي‌آورند .

- نقش بنيادیهاي دراز توليد آبكش پسين به طرف بيرون و چوب پسين به طرف درون است . اما كامبيوم ، ياخته‌هاي كوتاهتري را نيز دربرمي‌گيرد ، گاهي اوقات اين ياخته‌ها در برشهاي مماسي يك اندازه به نظر مي‌رسند ، انتهاي اين ياخته‌ها مايل يا عرضي‌اند . اين «بنيادیهاي كوتاه» اشعه آبكشي و چوبي پسين را توليد مي‌كنند .

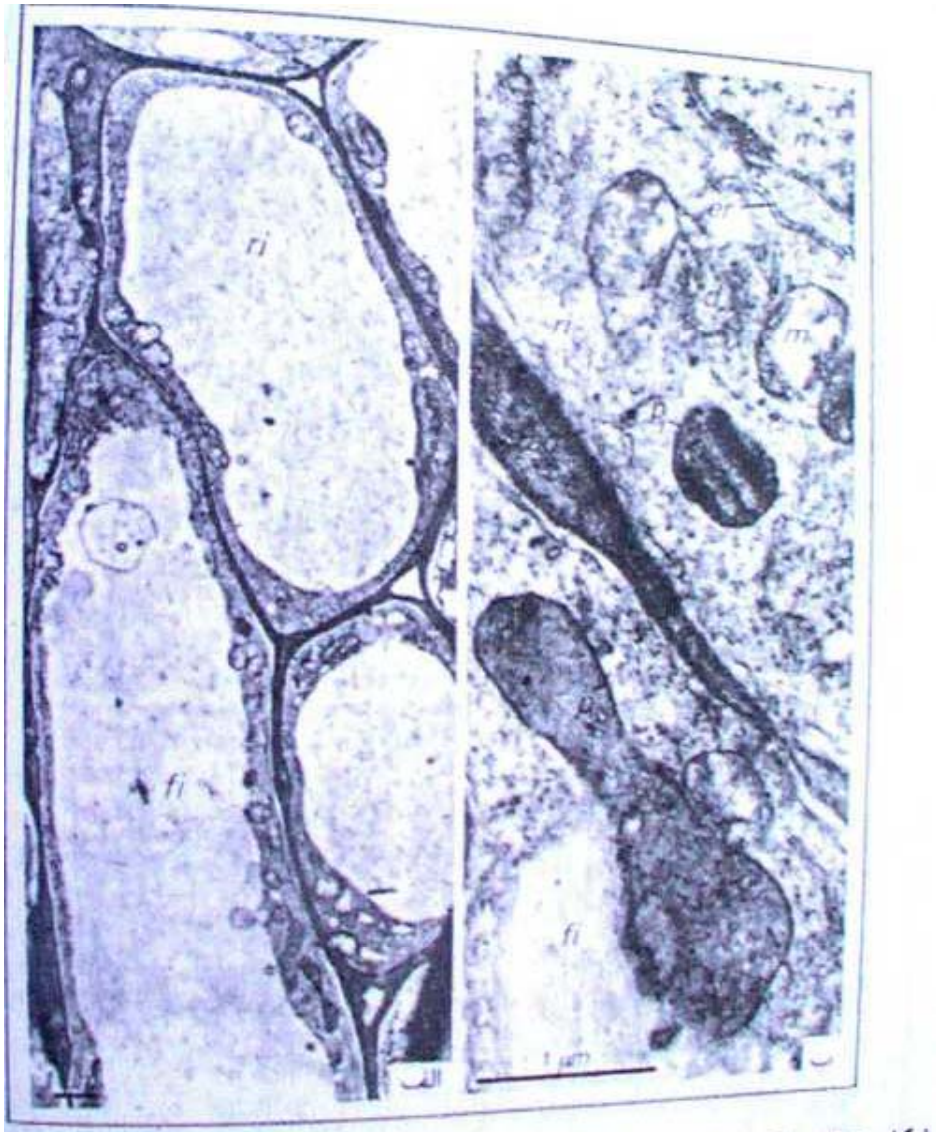
- سيتولوژي ياخته‌هاي كامبيوم آوندي عبارت‌اند از : هسته تخم‌مرغي شكلي كه در مقابل يك سطح ديواره ياخته‌اي قرار دارد ، مواد هستكي بيشتر از هسته است . هستك ، نسبت به هسته ، RNA ي بيشتري دارد ، بعلاوه مقدار RNA هنگام فعاليت تكثيري افزايش مي‌يابد .

- ويژگي شايع ديگر طبيعت پاراپلاسمي ، فقر نشاسته است .
- در تمام فصلها ، نشاسته در بنيادیهاي دوكي شكل كمياب است .
- چربیها فقط در زمستان فراوان‌اند . (شكل 6-7)
- پژوهشهاي كتسون (1964) نشان داد كه پاره شدن واكوئول در پاييز همزمان با توقف «حركت چرخشي سيتوپلاسم» ، (سيكلوز) رخ مي‌دهد ، در حالي كه تحول بهاري با جريان دوباره حركات سيتوپلاسمي ارتباط دارد .



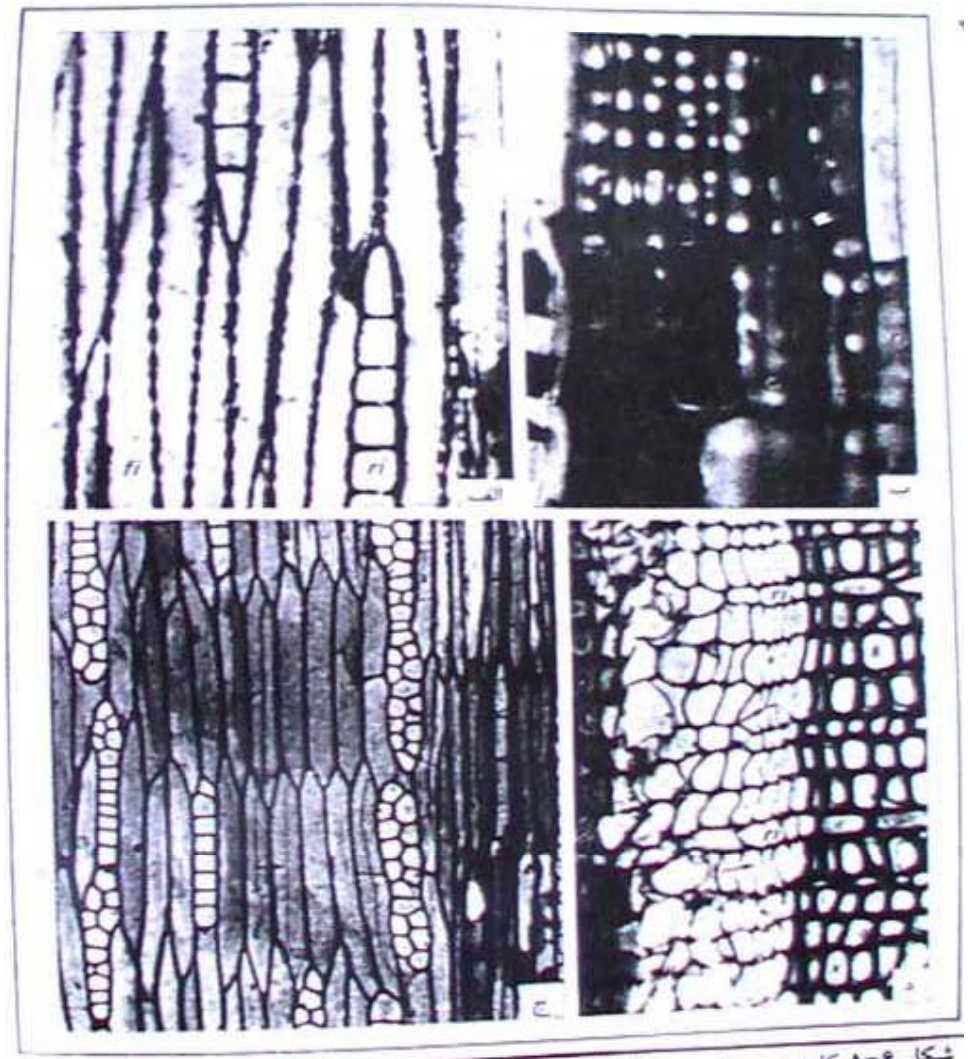
شکل ۶-۷. تنوع فصلی سیتولوژیکی در یاخته‌های کامبیومی در پرشهای مماسی درخت اقاقیا

- به طور كلي ، پلاستيدها تمايز نيافته‌اند (عكس بشقابي 6-1 ، الف و ب)
- پلاستيدهاي آغازيهاي كوتاه در مقايسه با آغازيهاي دراز بيشتر نشاسته دارند . بعلاوه ، چندين گونه مطالعه شده‌اند ، اما اين حقيقت فقط در زبان گنجشك مشاهده شده است .
- در اين گونه ، پلاستيدهاي ياخته‌هاي كامبيومي ، علاوه بر مواد رايج (تيغكها و وزيكولها ، پلاستوگلوبولها و دانه‌هاي نشاسته) ، انكلوزيونهاي بسيار اسميوم دوست بين تيغكها را دربرگرفته‌اند . انكلوزيونها نمايانگر ماده ذخيره‌اي براي ساختن تيلاكوئيدهاي گرانا در ياخته‌هاي آبكشي (جايي كه انكلوزيونها پيدا شده‌اند) هستند .

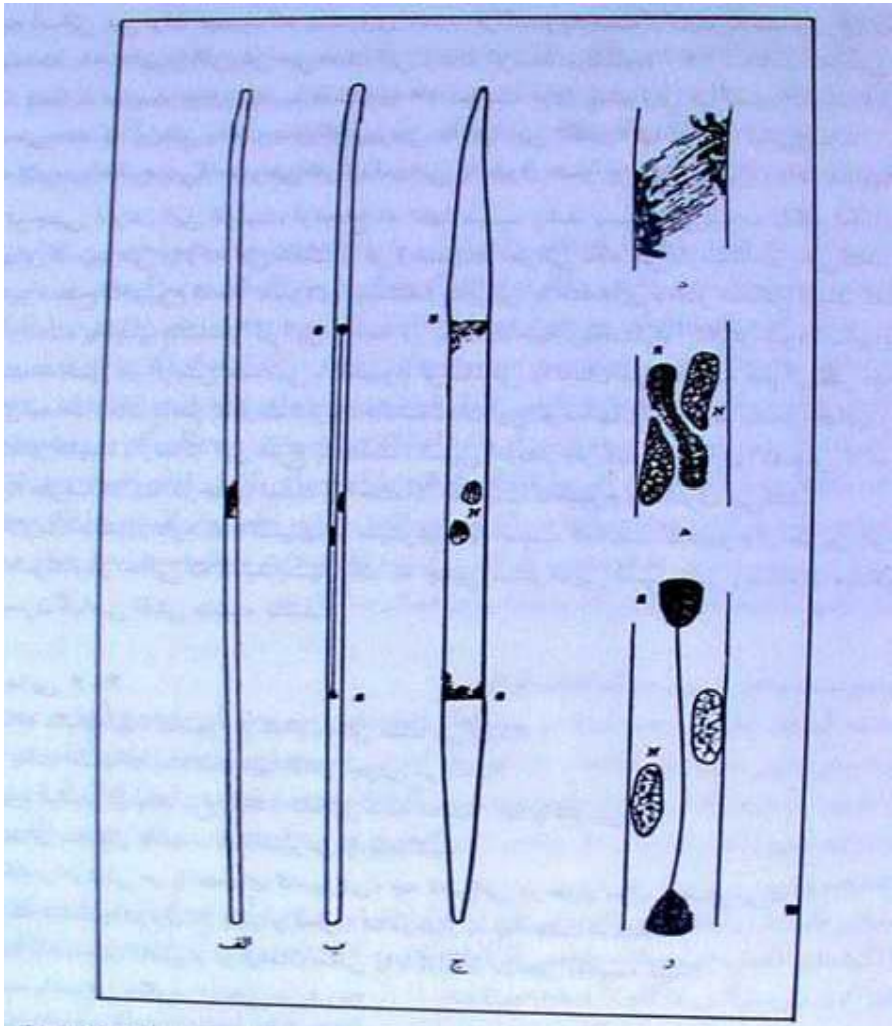


شکل بشقابی ۶-۱. الف و ب) برشهای مماسی باخته‌های کامبیومی افرای شبه چناری (Acer Pseudoplatanus). واکوئول بزرگ و مشخص در هر باخته

- به طور كلي ، ديواره‌هاي ياخته‌هاي كامبيومي در گياهان علفي نازك و همگن هستند (شكل 6-8) و (شكل 6-7) .
- بعلاوه ، ياخته‌هاي كامبيومي در اندامهايي با طول عمر و رشد پسين زياد ، قابليت ارتجاع قابل توجهي دارند .



شکل ۶-۸. کامبیوم در شاه بلوط (Castana vulgaris): الف) برش مماسی؛ fi) آغازیهای دوکی شکل (آغازیهای دراز)؛ ri) بنیادیهای شعاعی (بنیادیهای کوتاه)، یک سری یاخته با منشا



شکل ۶-۹. تقسیمات طولی متناسبی بنیادیهای دوکی شکل کامبیومی در کاج سفید (Pinus Strobus)

- احتمال دارد كه اكسينها و سيتوكينينها سبب فعاليت كامبيوم از طريق افزايش سنتز RNA شوند ، در حالي كه اسيد ابسيسيك به چنين سنتزهايي آسيب مي‌رساند و ممكن است در دوره كمون گياهي نقش داشته باشد .

- سيتولوژي و توانايهاي مريستمي
- محتويات ياخته‌هاي كامبيومي قابل مقايسه با ياخته‌هاي مريستمي مغزي هستند كه مانند آنها واكوئولهاي فراواني دارند . اما اكثراَ به وسيله ديواره‌هاي طولي مماسي تقسيم مي‌شوند ، در حالي كه ياخته‌هاي مريستم مغزي تقسيمات عرضي دارند ، و اين تفاوت ، اصلي بين كامبيوم و مريستم مغزي است .

- برعكس ، اين دو نوع ياخته ، از نظر واكوئول ، با ياخته‌هاي مريستم نخستين تفاوت دارند .
- مريستمهاي نخستين ، اندامهايي چون برگها و ساقه‌هاي جوان و ريشه را به وجود مي‌آورند ، لذا اندام‌زا هستند . در حالي كه مريستمهاي مغزي و كامبيوم ، بافتها را به اندامهاي تقريباً شكل گرفته يا اندامهاي كامل شده اضافه مي‌كنند يعني فقط بافت‌زا هستند .

- مريستم مغزي فقط مغز را كه كامل كننده تشكيلات ساقه است به وجود مي‌آورد و كامبيومها بافتها را ايجاد مي‌كنند كه با اندامهاي فعال سازگارند .

- گسترش مريستمهاي پسين در گياهان آوندي
- در شرايط كنوني طبيعت ، كامبيومهاي آوندي ، جز در پيدازادان اوليه و بازدانگان و دولپه‌ايها ، در ساير گياهان وجود ندارد . نهانزادان آوندي زنده ، كامبيوم توليد نمي‌كنند ، بجز در دو جنس ايزوئتس و بوتريكيوم كه در آنها چنين كامبيومهايي بسيار مشخص‌اند .

- كامبيوم در برخي از گياهان تك‌لپه‌اي ، مانند بعضي از گياهان تيره لاله (صبر زرد ، خنجري ، ليلاق ، خون سياوشان) و تيره نرگس (آگاو) ديده مي‌شود .

www.salampnu.com

سایت مرجع دانشجوی پیام نور

- ✓ نمونه سوالات پیام نور : بیش از ۱۱۰ هزار نمونه سوال همراه با پاسخنامه تستی و تشریحی
- ✓ کتاب ، جزوه و خلاصه دروس
- ✓ برنامه امتحانات
- ✓ منابع و لیست دروس هر ترم
- ✓ دانلود کاملا رایگان بیش از ۱۴۰ هزار فایل مختص دانشجویان پیام نور

www.salampnu.com