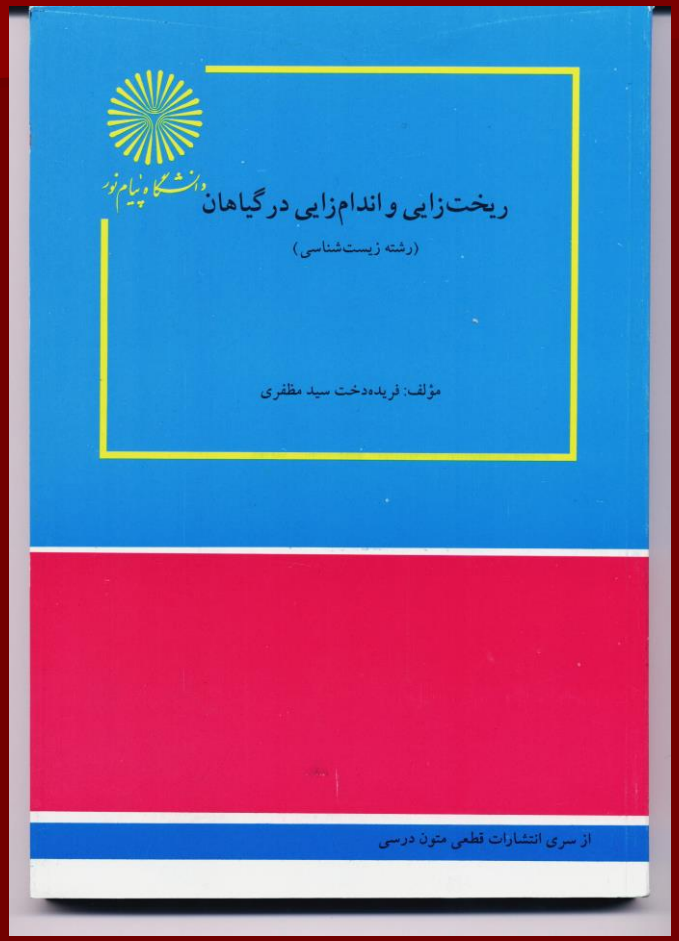
بسم الله الرّحمن الرّحیم

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
۱۳۸۵

گفتار اول



کلیات

پیشگفتار

- نمو به تغییراتی گفته می‌شود که در چرخه زندگی موجود رخ می‌دهد اما ممکن است به تغییرات یک اندام یا بافت یا حتی یک یاخته نیز گفته شود .
- همچنانکه که ممکن است از نمو یک برگ، از یک پریموردیوم (طرح اولیه برگی) ساده به یک اندام بالغ و پیچیده گفتگو شود .
- نمو گیاه ، رشد و تمایز را هم دربر می‌گیرد .

تمایزیابی

- تغییر مرحله رویشی به زایشی نیز به عنوان نمونه‌ای از تمایزیابی در نظر گرفته می‌شود .
- تمایزیابی به هر وضعیتی گفته می‌شود که در آن یاخته‌های مریستمی به دو نوع یاخته یا بیشتر تبدیل می‌گردند .
- می‌توان گفت که رشد و تمایز دو فرآیند اصلی نموند .

مورفوژنز

- ریخت‌شناسان اصطلاح «مورفوژنز» یا ریخت‌زایی را در مورد منشا شکل‌گیری موجودات زنده بکار می‌برند . بطور کلی می‌توان سه سطح را تشخیص داد :
- تشکیلات ساختاری یاخته منفرد
- سازمان‌یابی یاخته‌ها برای تشکیل بافت
- سازمان‌یابی پیکر گیاه در سطح ماکروسکوپی

نکته

- هنگامی که از تواناییهای ژنتیکی گونه‌ها گفتگو می‌کنیم ، نه فقط ژنهای مستقر در هسته ، بلکه عوامل سیتوپلاسمی را هم باید در نظر بگیریم .

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 گیاه شامل سه نوع فرآیند است :
- ۱) یاخته‌های جدید در اثر تقسیم به وجود می‌آیند . چ
- ۲) مرحله بعدی ، رشد یا بزرگ شدن یاخته است .
- ۳) یاخته‌ها تمایز می‌یابند .

تمایز به عنوان دستیابی یاخته به بعضی حالتهای پایدار نهایی

- تمایز معمولاً به عنوان دستیابی یاخته به بعضی حالتهای پایدار نهایی است که با نقش ویژه‌ای (مانند انتقال در سیستم آوندی یا فتوسنتز در مزوفیل) همراه است .

اهمیت تمایز

- بدون این توانایی موجودات زنده می‌بایست از یاخته‌های منفرد ، یا حباب بی‌شکلی متشکل از یاخته‌ها باشند .
- چنین موجوداتی در مقابل تغییر یا تنش محیطی ، مقاومت کمی‌دارند .

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 مريستمی

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 کلی تمایز

- توانایی یاخته‌های تمایز یافته اندامهای ویژه ، برای تولید یک گیاه را «**نیروی کامل یاخته‌ای**» یا پرتوانی گویند .
- همه یاخته‌های زنده پیکر گیاه احتمالاً تمام تواناییهای ژنتیکی یاخته تخم اصلی را دربردارند.

عوامل متعدد در تمایزیابی

- چرا ژنهای ویژه‌ای در مراحل خاصی از نمو ، و ژنهای دیگر در زمانهای دیگر فعال‌اند .
- عوامل متعددی در تمایزیابی دخالت دارند که یکی از آنها قطبیت است .

قطبیت و نمو

- نمو پیکر گیاه در اثر یک سلسله پدیده‌های هماهنگ شامل تقسیم یاخته ، بزرگ شدن آن و سپس تمایز یاخته صورت می‌گیرد .
- شکل کلی این نوع رشد را می‌توان به عنوان رشد قرینه‌های متفاوت در اطراف ساختارهای محوری در نظر گرفت .

قطبی بودن محورهای رشد

- این مطلب که محورهای رشد قطبی هستند ، بدین معنی است که دو انتهای آنها با یکدیگر تفاوت دارند .
- حتی در یک یاخته ، قطبیت وجود دارد و ممکن است آشکار باشد .
- قطبیت در اثر اجزای فضایی فرآیند نمو تجلی می‌یابد .

نـكتـه

- 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 .

چندین پرسش مهم دربارهٔ قطبیت

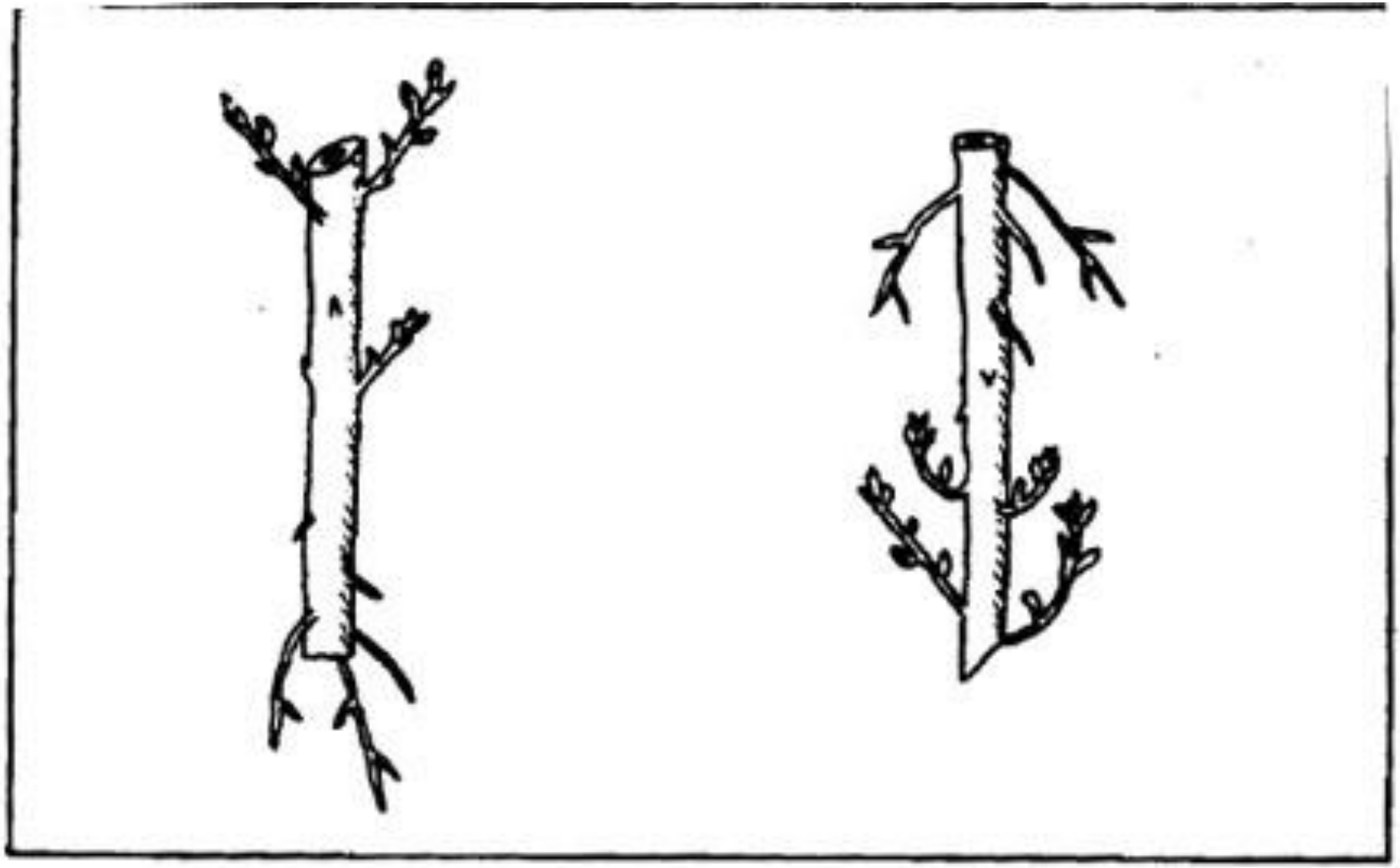
- چندین پرسش مهم دربارهٔ قطبیت مطرح است که تمام فرآیند نمو یاخته از سطح مولکولی به بالا را منعکس می‌سازد .
- ۱- قطبیت چیست ؟
- ۲- تحت چه شرایطی تثبیت می‌شود و چگونه تغییر می‌کند ؟
- ۳- آیا ناگزیر از نسلی به نسل دیگر محفوظ می‌ماند ؟

تعیین قطبیت

- قطبیت بوسیله قطبیت بافتهای گیاه والد تعیین می‌گردد .
- با این حال ، قطبیت یاخته تخم در گیاهان پست از قبل تعیین نمی‌شود ، مانند جلبک فوکوس که تخمکهای آن در ابتدا غیرقطبی‌اند . تخمک کروی لقاح یافته ، بزودی قطبیت را نشان می‌دهد .
- احتمال دارد که قطبیت در تخمک لقاح یافته در اثر نور ایجاد شده باشد .

عوامل دیگری که سبب قطبیت یاخته‌های تخم و هاگها می‌شوند

- 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.

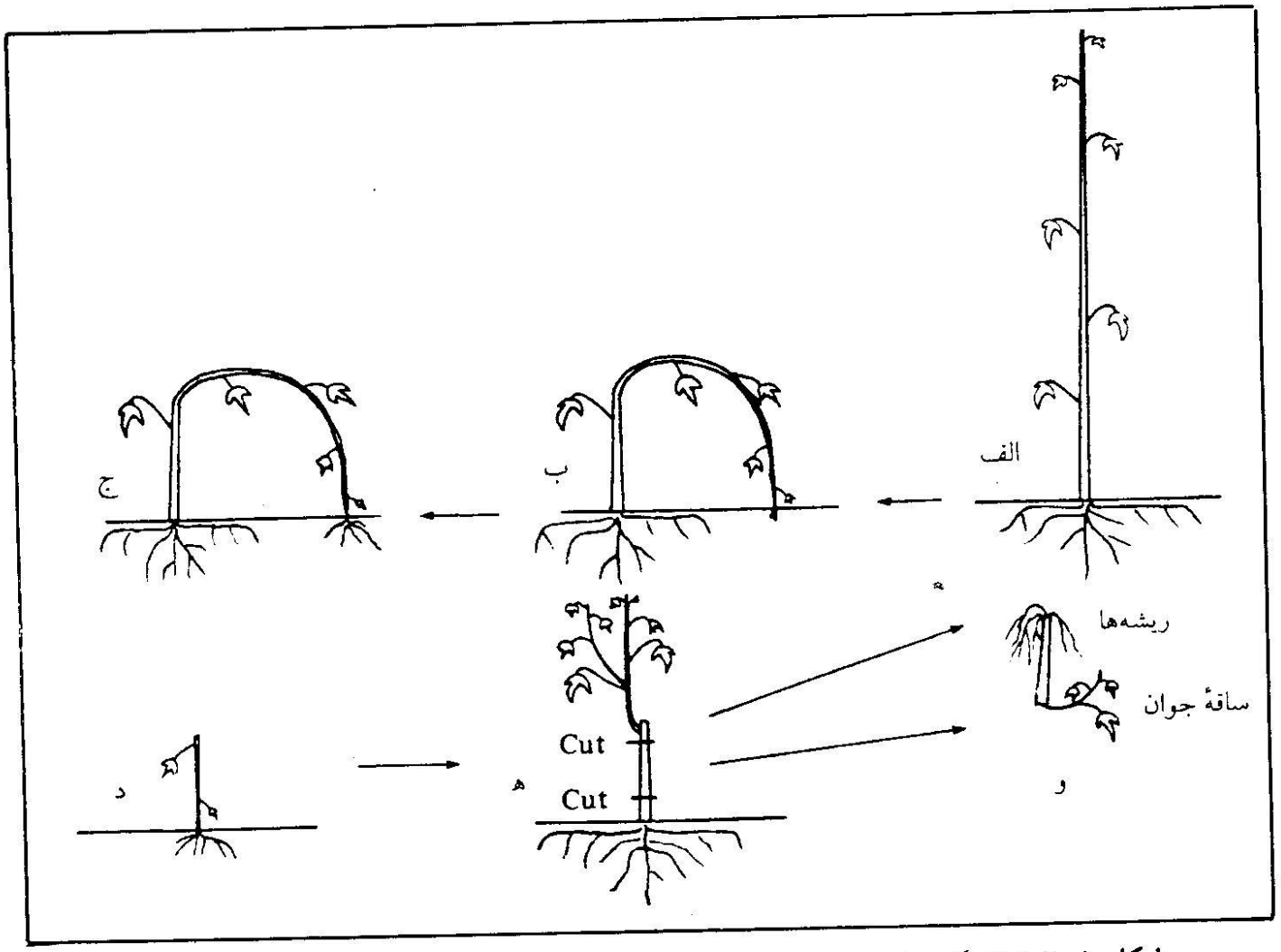
قطبيت در قلمه‌ها

- 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).



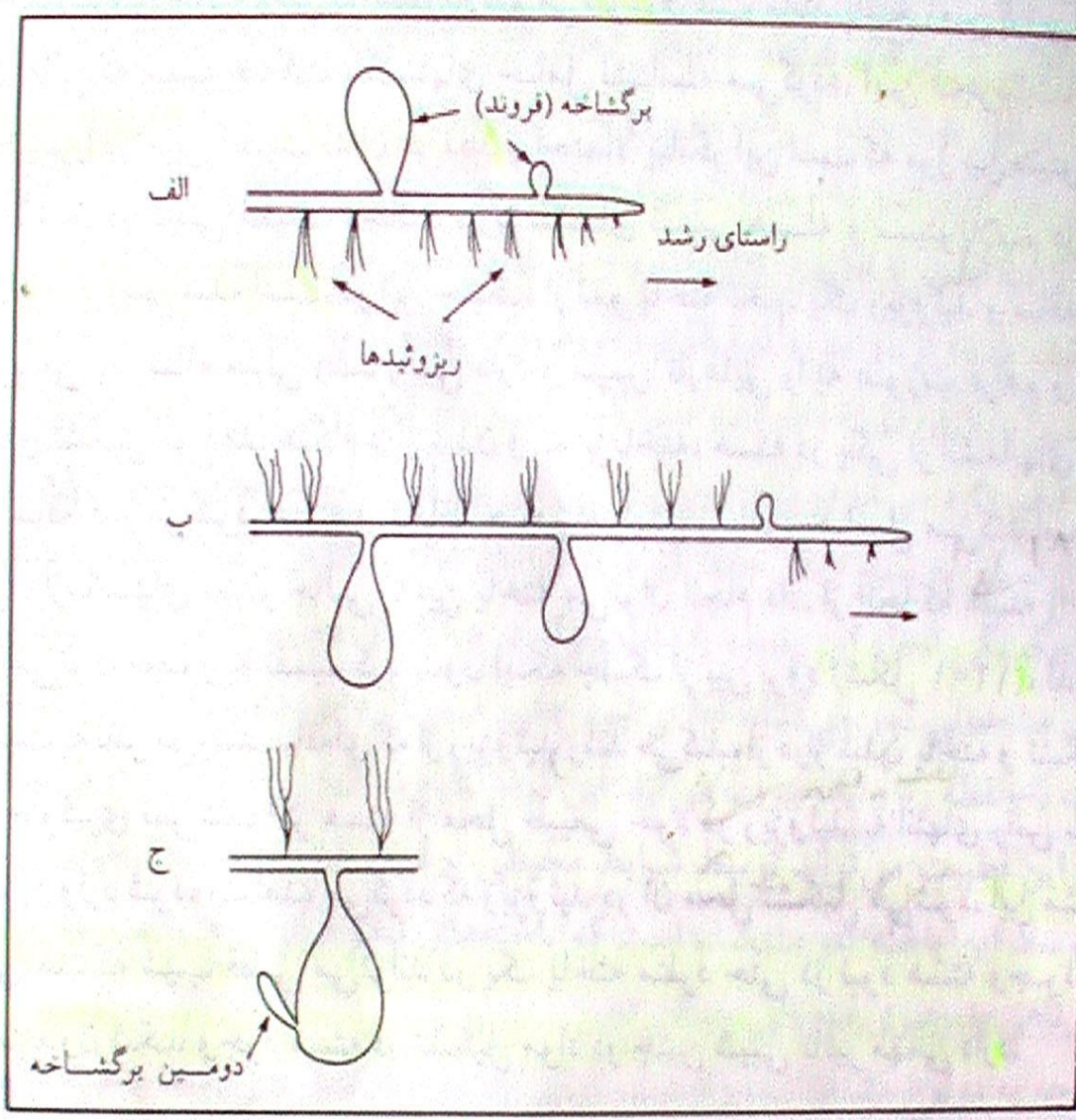
شکل ۱-۲. انباشتگی قطبیت در ساقه‌های عشقه: الف، ب، ج) این گیاه وادار به ریشه‌زایی در نوک ساقه می‌شود. د) به بخش ریشه‌دار شده در ساقه چندین فصل امکان رشد داده می‌شود. ه) ساقه اصلی به عنوان «پایه» گیاه نگهداری می‌شود. و) هنگامی که قطعاتی از این پایه به عنوان قلمه آزمایش شدند، معلوم شد که قطبیت اصلی ساقه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

- به سخن ديگر ، قطبيت محفوظ مانده و در مدتي كه گياه به طور واژگون رشد كرده برنگشته است . (شكل 1-2).

قطبیت در تک یاخته‌ای های پرهسته‌ای

- آزمایشهایی که روی قلمه بید انجام شده نشان می‌دهد که قطبیت در قلمه گیاهان عالی کاملاً تثبیت شده است .

مثالهای زیادی از موجودات تک یاخته‌ای وجود دارند که نشان می‌دهند قطبیت ممکن است نسبتاً به آسانی قابل برگشت باشد . یکی از این نمونه مثالها ، جلبک دریایی کولرپا است . (شکل ۱-۳ ، **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 .

نقشهای نسبی هسته و سیتوپلاسم در جلبک استابولاریا

- 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 .

قطبیت در یاخته‌های تخم و هاگها

- در تک‌یاخته‌های پرهسته‌ای ، قطبیت ناپایدارتر از بافتهای پریاخته‌ای یک گیاه عالی است .
- هاگهای خزه‌ها، سرخسها و دم‌اسبیان می‌توانند توسط شیبهای پارامترهای فراوان محیطی تحت تاثیر قرار گیرند و در مسیرهای خاصی رشد کنند.
- این عوامل عبارتند از : شدت نور ، دما ، میدانهای نیروی جاذبه زمین ، 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 «سيستوسيرابارناتا»نشان داده شده است كه در نبود محرك بيروني ، ريزوئيد از محلي كه اسپرم به ياخته تخم وارد مي‌شود ، بيرون مي‌آيد .

هاگهای دم‌اسب

- هاگهای دم‌اسب در اثر شیب نور ، در مسیرهای مشخصی نمو می‌کنند ، اما در نبود چنین محرکی ، ریزوئید از محل مشخصی در دیواره ، به نام نقطه ریزوئید ، بیرون می‌آید .

یاخته قطبیت ذاتی دارد

- این گونه نتایج نشان می‌دهند که یاخته قطبیت ذاتی دارد ، اما این قطبیت می‌تواند توسط شرایط محیطی پوشیده شود یا مجدداً رهبری کند .
- اگر تخمکهای لقاح یافته فوکوس در نور قطبیده (پلاریزه) رشد کنند ، ریزوئیدها از جهت مخالف بیرون می‌آیند و در این صورت قطبی نیست .

تخمکهای کوکوفورا و سارگاسوم

- تخمکهای کوکوفورا و سارگاسوم هنگامی که از مادر خود تکانده می‌شوند ، شکل کشیده‌ای دارند و نخستین تقسیم همیشه عمود بر محور طولی است و به نوع محرکی که در معرض آن قرار گرفته‌اند بستگی ندارند . در این حالت ، قطبیت پیش از جدا شدن از مادر تعیین شده است .

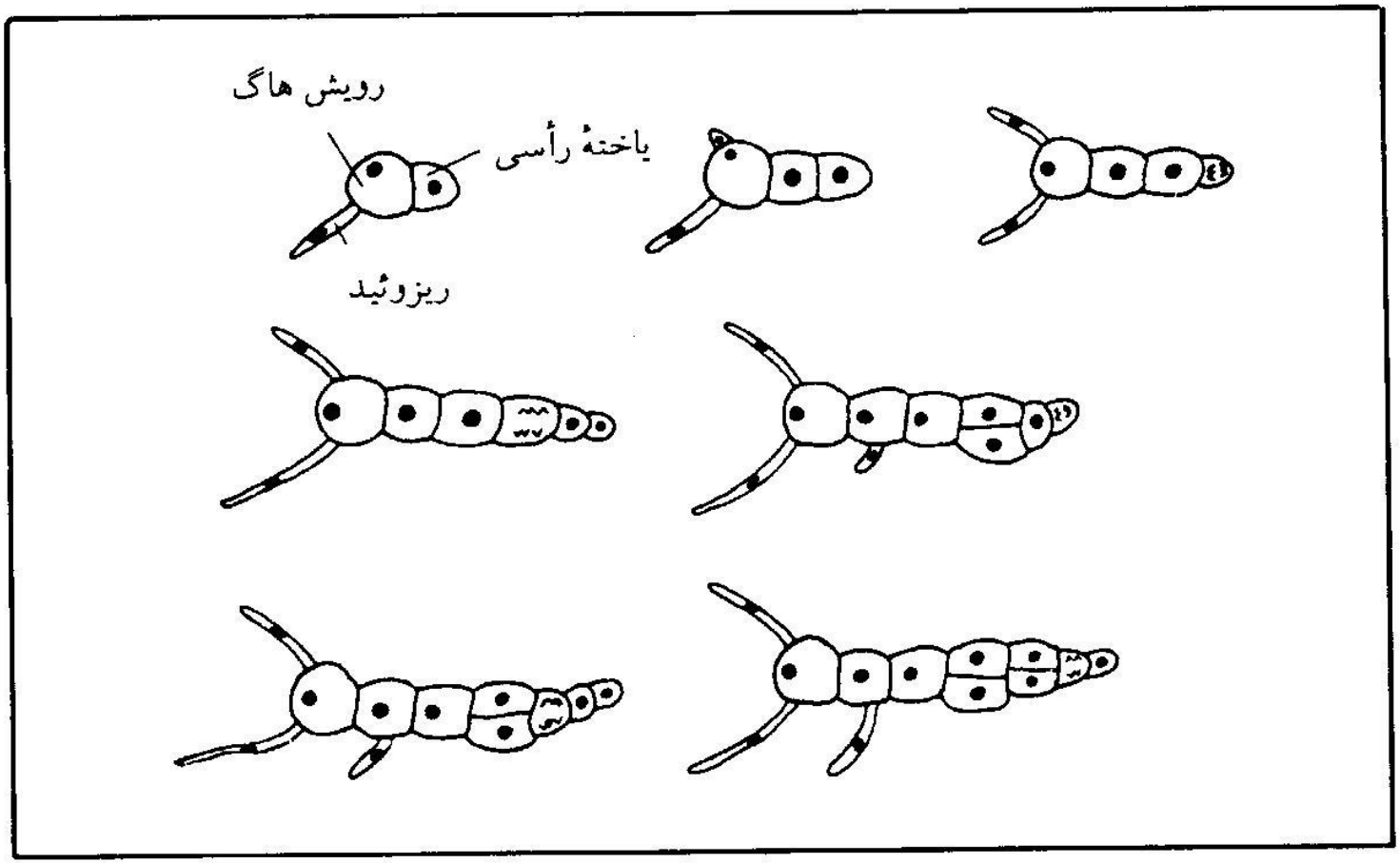
دانه‌های گرده گیاهان عالی

- 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 .

قطبیت و نمو سیستمهای 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 .



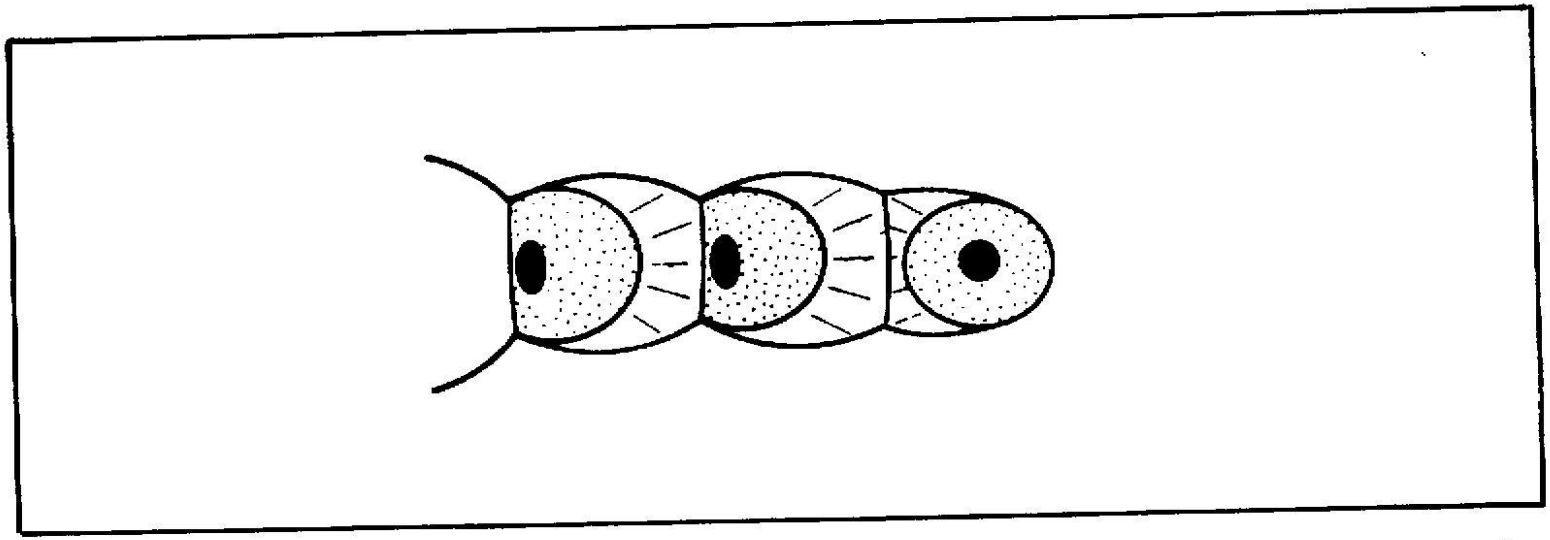
شکل ۱-۴. مراحل آغازی رشد گامتوفیت دریوپتریس پسودوماس (Dryopteris Pseudo-mas) در نور سفید. از رویش هاگ، یک ریزوئید و یک رشته به وجود می‌آید. رشته فقط در اثر تقسیمات یاختهٔ رأسی گسترش می‌یابد تا طول آن به اندازهٔ ۵ یاخته برسد. در این هنگام سومین یاختهٔ رشته عمود بر محور اصلی رشد تقسیم می‌شود. درنتیجه، 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.

- بعضی اوقات انتقال می‌تواند پیش‌بینی شده باشد، مانند مورد سرخس در یوپتریس پسودوماس. (شکل ۱-٤)
- این سیستم بسیار ساده چندین نکتهٔ جالب مانند نمو و کنترل قطبیت در یاخته‌ها را نشان می‌دهد .
- نور قرمز ، رشد رشته بدون تشکیل پروتال ادامه می‌یابد . در نور آبی یا سفید ، انتقال زود رخ می‌دهد ، در نور آبی بسیار شدید یا سفید ، پیش از اینکه طول رشته به اندازهٔ ۵ یاخته برسد ، انتقال رخ می‌دهد . محل دریافت واکنش به نور ، خود یاختهٔ راسی است .

- به نظر می‌رسد که یاختهٔ راسی روی بقیهٔ یاخته‌های رشته نقش بازدارندگی داشته باشد .
- تاثیر یاخته راسی از طریق پلاسمودسم به طور تماسی (اتصالی) منتقل می‌گردد .
- یاخته‌ها بر حسب موقعیت خود ، به علائم موجود در طول شیبهای قطبی پاسخ می‌دهند . تغییر در علامت یا سرشت شیب ممکن است سبب تغییر در رفتار آنها شود .

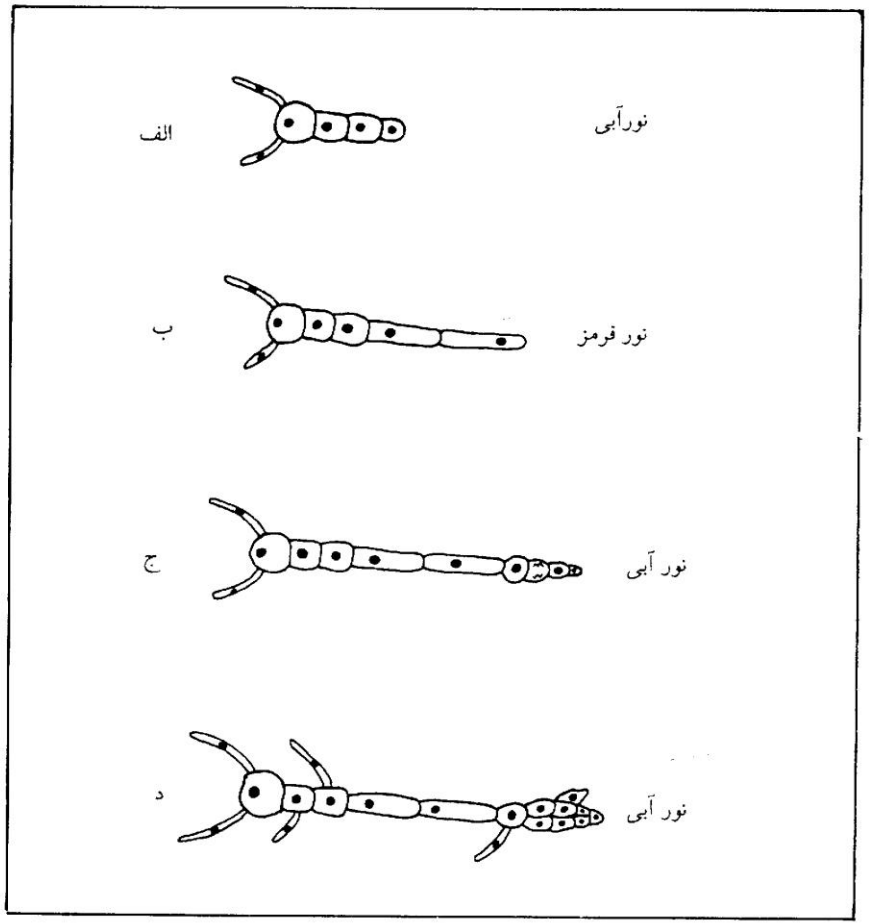
آزمایش پلاسمولیز

- آزمایش پلاسمولیز (شکل ۱-۵)
- وجود رفتار قطبی پلاسمولیز نشان می‌دهد که نه فقط رشته به علت میزان رشد و پیری یاخته یه طور کامل یک ساختار دوقطبی است ، بلکه هر یاخته خود دوقطبی است .
- اهمیت ارتباطهای بین یاخته‌ای در جلوگیری از تقسیم میتوز در رشته مشاهده شده است .
- (شکل ۱-٤)



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 با 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.

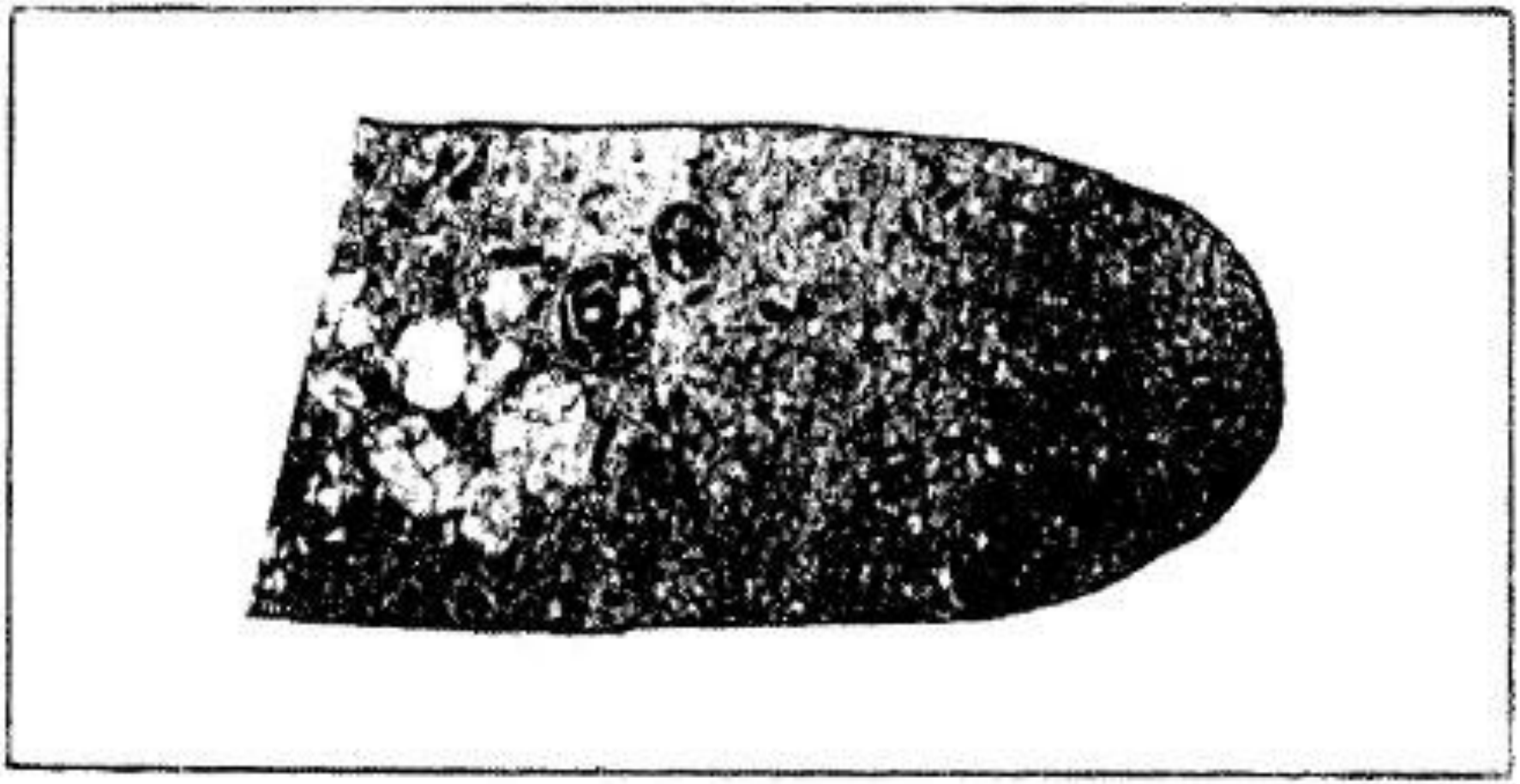
انتقال و قطبیت

- گامتوفیت سرخس سیمای بیشتری از قطبیت را در یاخته‌ها و بافتها نشان می‌دهند . مادامی که قطبیت فاحشی در بافت وجود دارد تمام یاخته‌هایی که بافت قطبی را تشکیل می‌دهند ، در همان جهت قطبی نیستند .

- در گامتوفیت ، نمو و قطبیت یاخته‌های منفرد نیز به وضعیت کامل موجود بستگی دارد .
- این موضوع بیانگر رفتار گیاهان در کیفیتهای مختلف نوری است و ممکن است برای مشاهدات دیگری مثلاً در انوکلئاسان سیبیلیس به کار رود . با افزایش اکسین در این گیاه ، محور رشد طولی می‌یابد و از انتقال به رشد دوبعدی جلوگیری می‌شود .

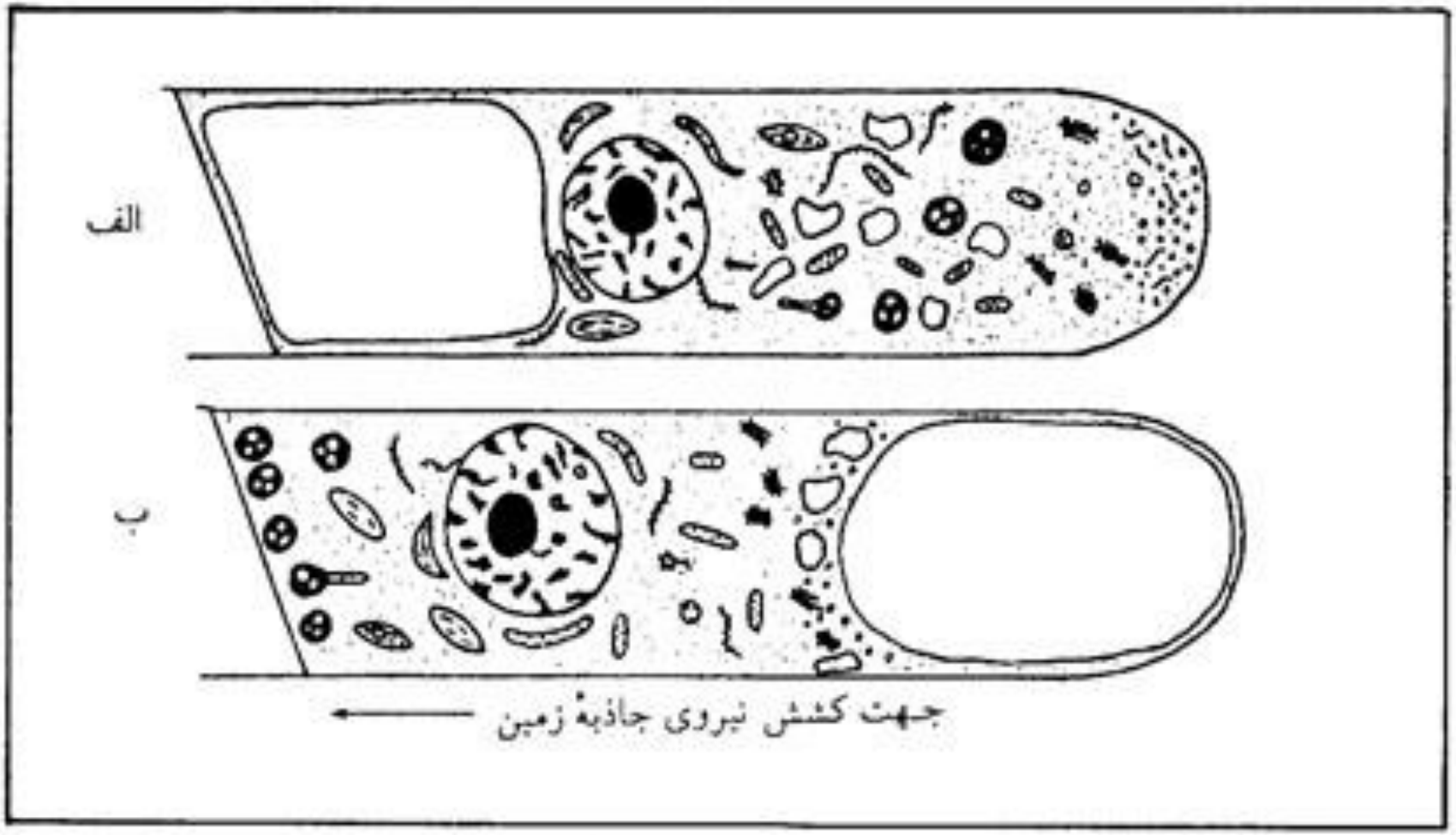
قطبیت و ساختار یاخته‌ای

- ارتباط بین قطبیت و تقسیم یاخته در سیستم رشته‌ای دیگری یعنی : پروتونمای در حال نمو نوعی خزه به نام «فوناریا هیگرومتریکا» بررسی شده است . بر اثر روییدن هاگ در این گیاه ، ابتدا شبکه‌ای از رشته‌های سبز کلرونما تشکیل می‌شود .
- پس از مدتی ، دومین نوع بافت با یاخته‌هایی متفاوت با نخستین بافت به وجود می‌آید که کولونما نام دارد . (شکل ۱-۷)



شکل ۱-۷. میکروگراف الکترونی نوک یاختهٔ رأسی در کولونمای فوناریاهیگرومتریکا (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 کولونمای فوناریاهیگرومتریکا. (Funaria hygrometrica) : الف)یاختهٔطبیعی درحال رشددارای ناحیهٔ رأسی آشکاری است، وپس ازآن ناحیه‌ای وجوددارد که محتوی پلاستیدها ومیتوکندریهاست؛ هسته دریشت این ناحیه، و واکوئول در قاعدهٔ یاخته مستقراست. ب) دراثر سانتریفوژکردن،واکوئول دررأس واندامکهای متراکمتر درقاعده 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

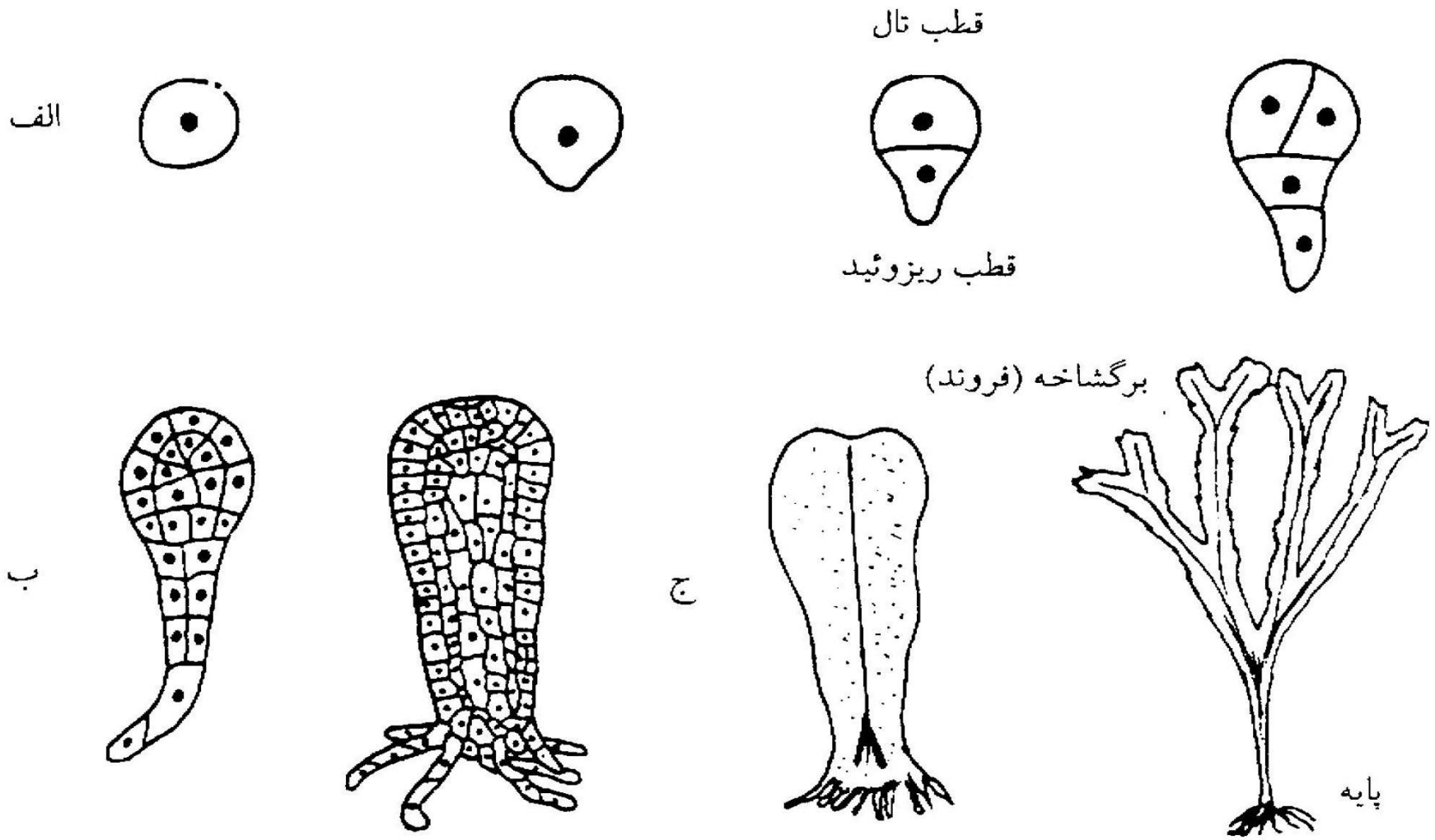
تخریب فیزیکی سیتوپلاسم به وسیله سانتریفوژ کردن

- تخریب فیزیکی سیتوپلاسم به وسیله سانتریفوژ کردن یاخته‌ها سبب گردید که نوک یاخته که فاقد اندامکهای بزرگ بود از ناحیهٔ راسی یاخته جابجا گردید و جای خود را به واکوئل داد (شکل ۱-۸ ، قطبیت)

- 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

- نتیجة نمو طبیعي تخمك لقاح یافتة فوکوس ، تشکیل ریزوئید در نخستین تقسیم ، و نمو برگشاخه (فروند) از یاختة دختري است که ریزوئید تشکیل نمي‌دهد (شکل 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 .

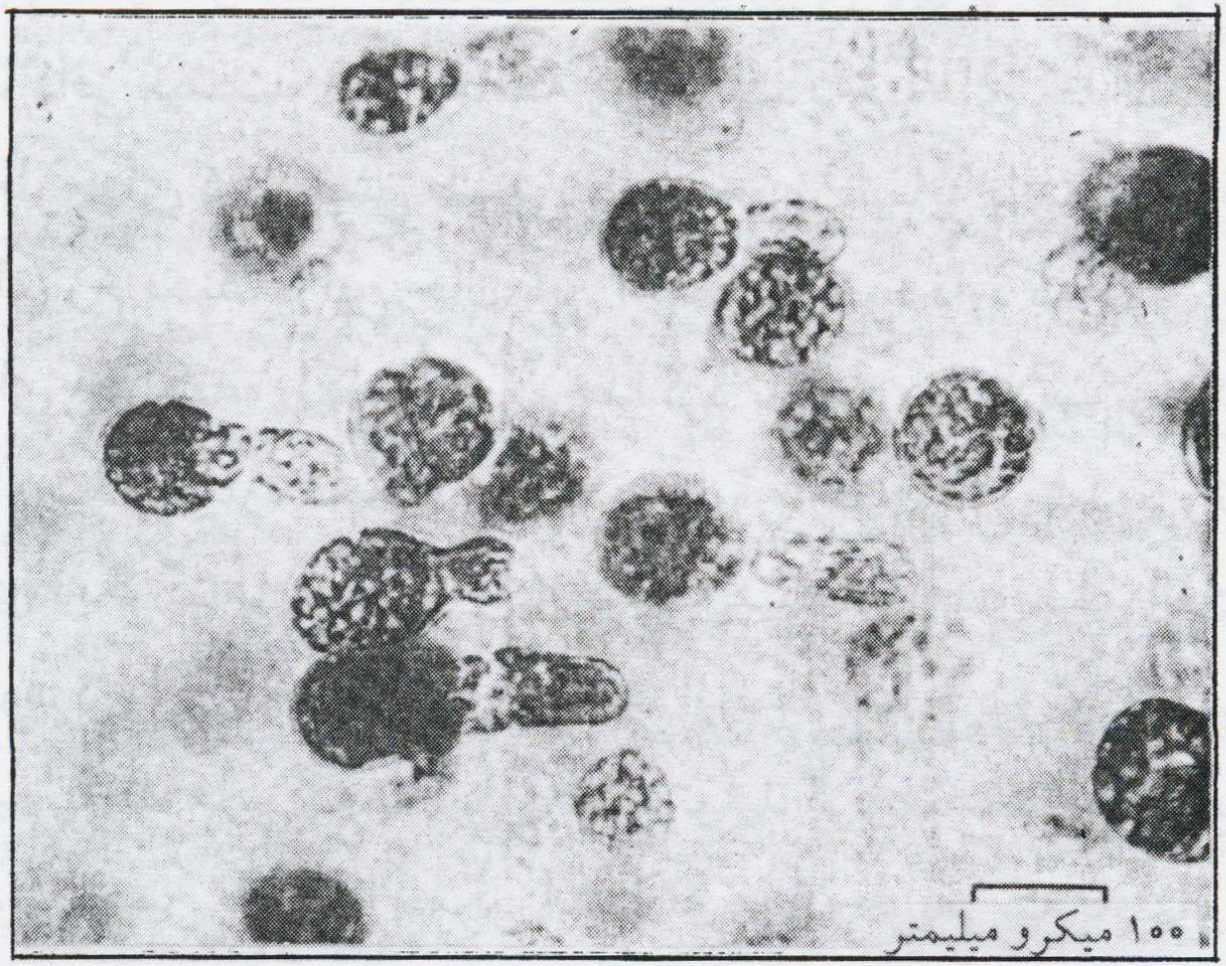
- سيتوكالازين ب، هيچيك از فرآيندها رخ نمي‌دهند .
- نقش غشاي پلاسمايي
- آزمايشهاي فوق نشان مي‌دهند كه تشكيل محور قطبي احتمالاً در تمايز موضعي غشاي پلاسمايي دخالت دارد .
- در نهايت ، پلي‌ساكاريدهاي سولفاته مجتمع مي‌شوند

- 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 ندیده 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.

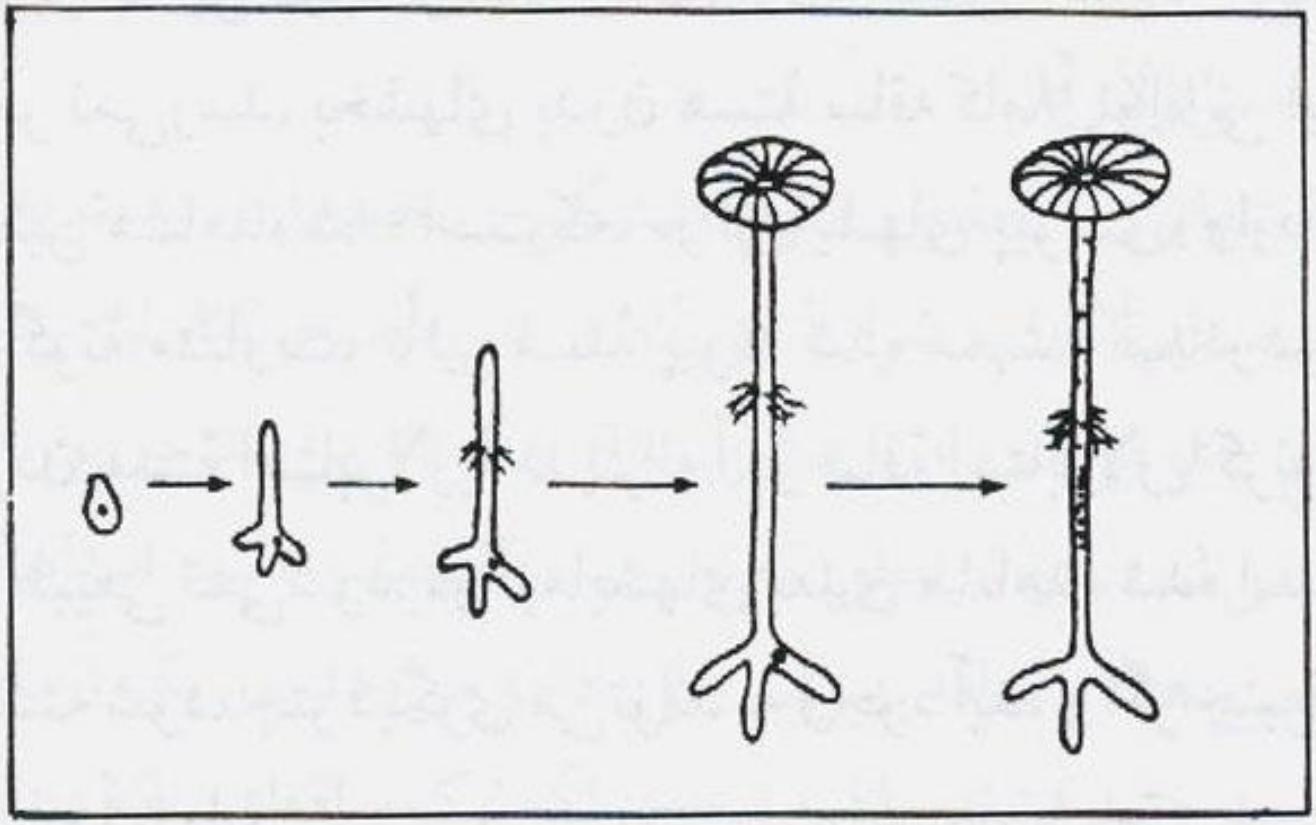
قطبیت و ریخت‌زایی

- چه رابطه‌ای بین قطبیت یک یاخته ، تقسیم یاخته‌ای و ریخت‌زایی وجود دارد ؟
- اگر دانه‌های گندم را پیش از کاشتن ، در معرض پرتوهای شدید گاما قرار دهند ، بدون وقوع تقسیم یاخته‌ای رشد می‌کنند . این گیاهان به عنوان نهالهای گاما شناخته شده‌اند .
- برگ نهال گاما بدون یاخته‌های تخصص یافته مانند یاخته‌های محافظ و کرکهای برگ است .
- در این سیستم تقسیمات یاخته‌ای نقش اساسی را در ریخت‌زایی ایفا نمی‌کنند .

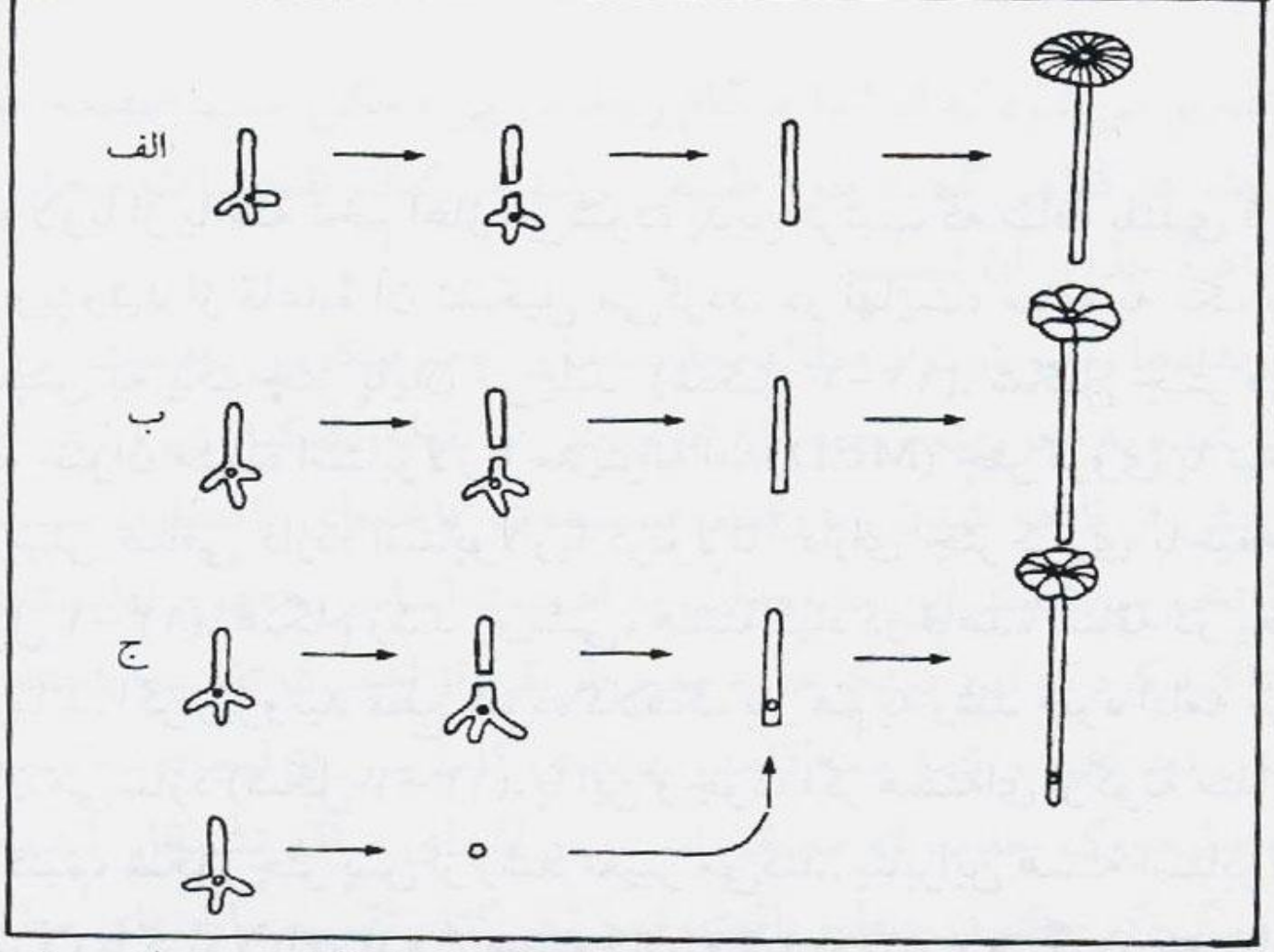
- تقسيم ياخته‌اي مطمئناً براي ادامة رشد مهم است . چنانكه براي ايجاد نقشهاي ويژة مشخص شده در بافت مهم به نظر مي‌رسد . با اين وجود واضح است كه مكانيسم تعيين شكل كلي به مقدار زياد به تعيين تعداد ، اندازه و شكل ياخته‌ها بستگي دارد .

اثر عوامل مختلف در ريخت‌زايی

- 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 ژنتیکی ریخت‌زا

- این 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 .

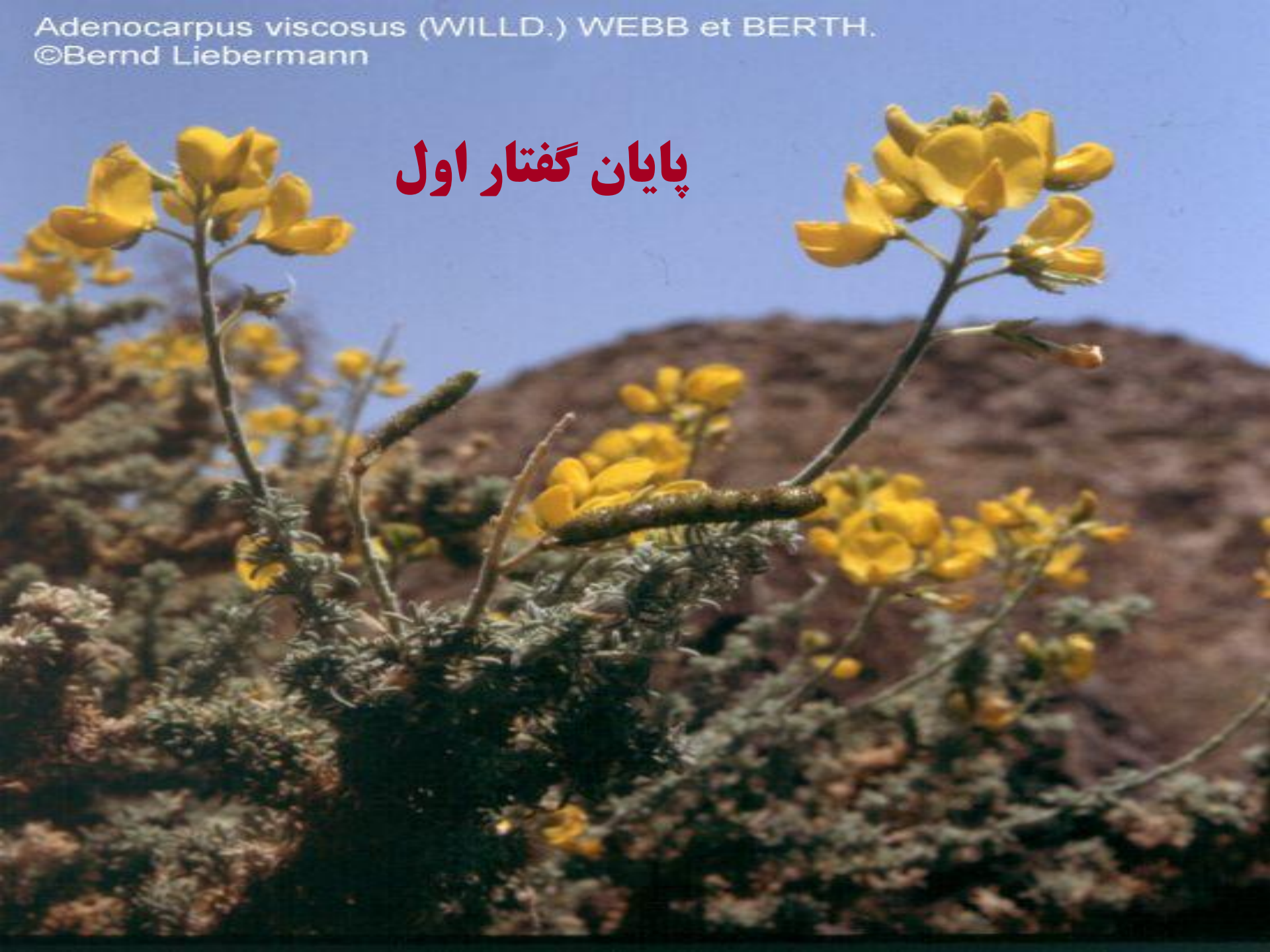
۲- عوامل محیطی

- 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 .

۳- عوامل سیتوپلاسمی

- 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 مرحلهٔ تشکیل جنین در بازدانگان و نهاندانگان شبیه به هم است .
- دورهٔ جنین‌زایی حقیقی پس از تشکیل لپه‌ها آغاز می‌شود .
- تفاوت تک‌لپه‌ایها و دولپه‌ایها از این مرحله به بعد نمایان می‌شود .

هدف آموزشی کلی

- هدف آموزشی کلی این گفتار «آشنایی با جنین‌زایی در بازدانگان و نهاندانگان و همچنین یاخته‌شناسی یاختهٔ تخمزا و یاختهٔ تخم است .»

جنین‌زایی

- جنین‌زایی در بازدانگان
- تشکیل پیش جنین
- کاج سیاه از تیره کاج را می‌توان به عنوان نمونه انتخاب نمود .
- این گیاه دو نوع هاگ تولید می‌کند : میکروسپور و مگاسپور . هاگها روی مخروطهای نر و ماده که شکل ظاهری متفاوت دارند ، پدید می‌آیند .

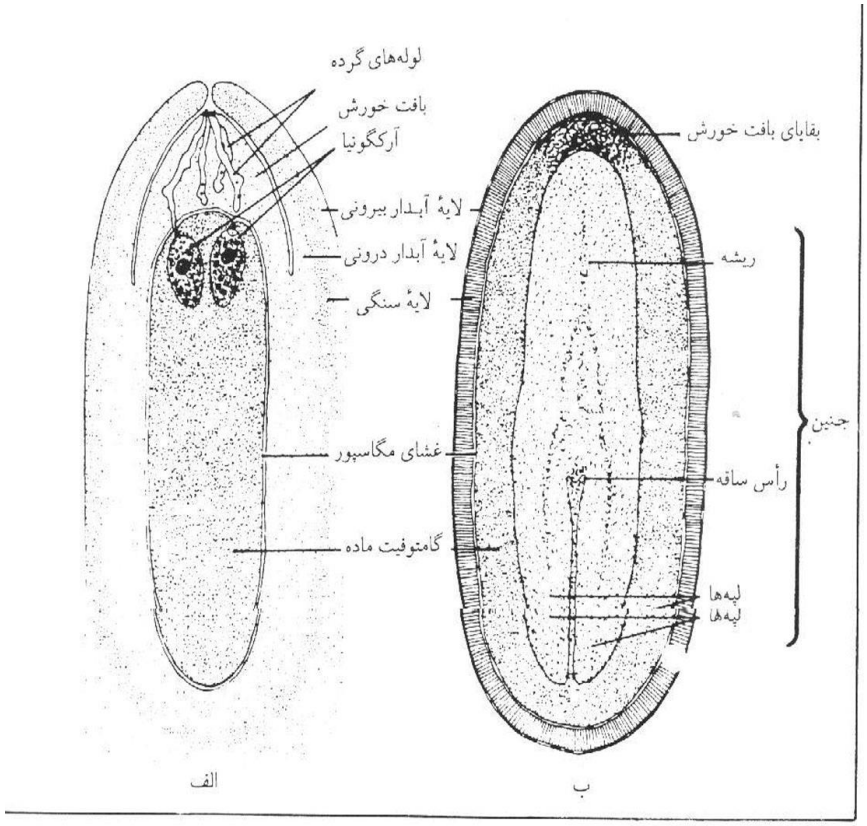
مخروطهای نر

- هر مخروط نر از تعداد زیادی پولک (میکروسپورفیل) تشکیل شده است . هر پولک در سطح زیرین خود حامل دو میکروسپورانژ است .

- با فرا رسیدن مرحلهٔ گرده‌افشانی ، پولکهای مخروط نر از یکدیگر فاصله می‌گیرند و کیسه‌های گرده (میکروسپورانژها) با پیدایش شکافی باز می‌شوند و دانه‌های گرده آزاد می‌گردند .

مخروط ماده

- هر مخروط ماده یک محور دارد که پولکهای چوبی (مگاسپوروفیل) روی هر یک از پولکها دو تخمک در کنار هم بوجود می‌آیند .
- در مرکز هر تخمک کاج یک یاختهٔ مادر مگاسپور وجود دارد .
- (شکل ۲-۱) در این مرحله ، تخمک شامل پوست و خورش و گامتوفیت ماده است که چند آرکگون دارد .
- در هر آرکگون یک تخمزا وجود دارد .
- در زیر سفت فضایی است به نام اتاقک سفت .



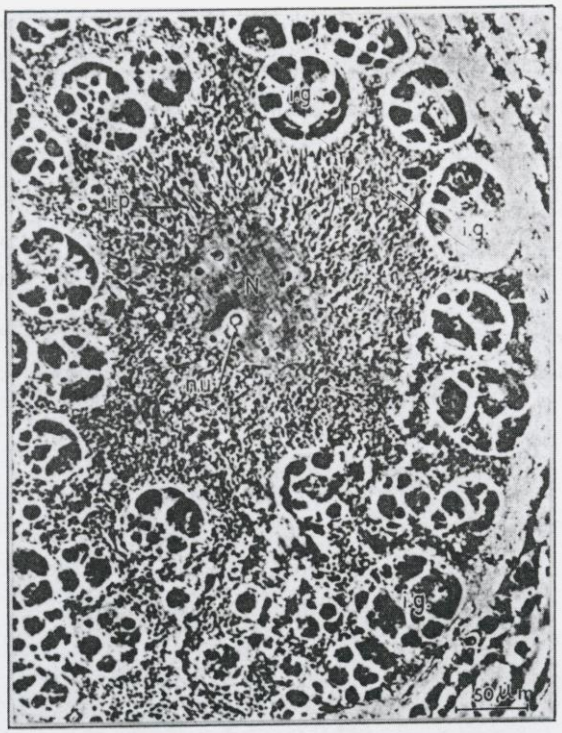
شکل ۲-۱. کاج سیاه (*Pinus laricio*): الف) برش طولی تخمک در زمان لقاح، ب) برش طولی دانه رسیده.

- گامتوفیت نر
- مجموعه لوله گرده و هسته‌های زاینده و رویندە گامتوفیت نر را تشکیل می‌دهند .

یاختهٔ تخمزا

- در کاج سیاه ، یاختهٔ تخمزا یاخته‌ای است کشیده با هسته‌ای درشت و درون هسته تعداد زیادی هستک قرار دارند که به سختی رنگ می‌گیرند . اما اجسامی که بشدت با هماتوکسیلین رنگ می‌شوند ، در سیتوپلاسم پراکنده‌اند و شبیه به اجسام زردهٔ اوئوسیت جانوران هستند .

- این اجسام به منزلهٔ واکوئولهایی هستند که مواد لیپوپروتئینی در خود ذخیره می‌کنند . این اجسام بر دو نوعند :
- اجسام کروی کوچک یا کشیده‌ای که ٤ تا ٥ میکرومتر قطر دارند .
- اجسام درشتی در حدود ٤٠ تا ٥٠ میکرومتر . این اجسام به عنوان «واکوئولهای پروتئید» توصیف شده‌اند (شکل ٢-٢)



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

یاختهٔ تخم نا

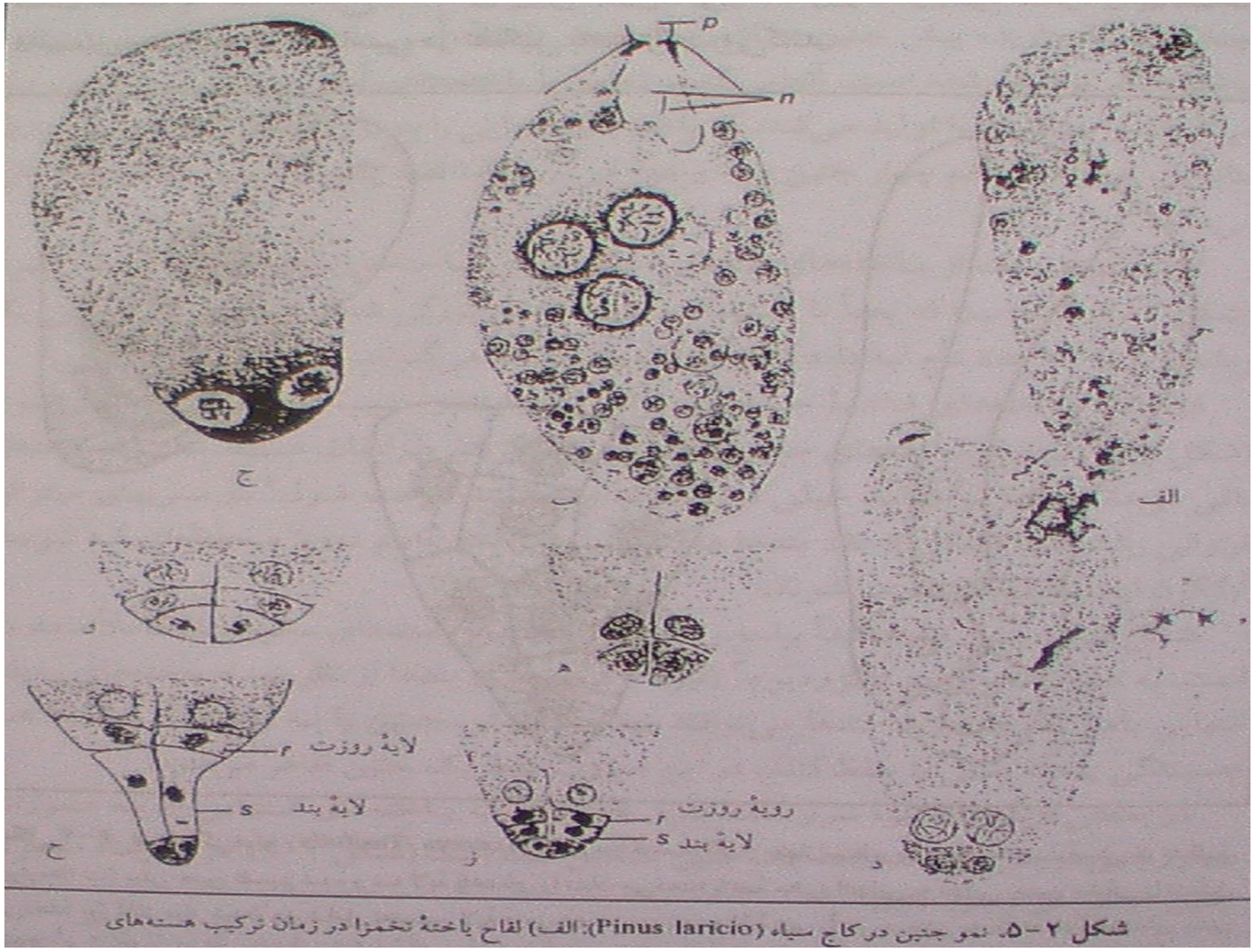
- ویتلوس (اجسام پراکنده) در حقیقت از تمایز خاص و خاستگاهی سیتوپلاسم و پلاستیدهای یاختهٔ تخمزا تشکیل شده است . ویتلوس یاختهٔ تمایز یافتهٔ ویژه‌ای است (شکلهای ۲-۳و ۲-٤).

- پژوهشگران نشان داده‌اند که در کاج سیاه سیتوپلاسم یاختهٔ تخمزا پس از لقاح از بین می‌رود و نوکلئوپلاسمی که هنگام تشکیل نخستین ٤ 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 پلاستیدی 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 پلاستید 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 پلاستید را به طرف درون نشان می‌دهند.

- جنین حقیقی کاج سیاه از سطح پایینتر (راسی) منشا می‌گیرد ، و ٤ یاختهٔ بالایی ، بند را به وجود می‌آورند .(شکل ۲–۵ ، ح) یاخته‌های سومین سطح ، یاخته‌های غذایی «روزت» را در تماس با مواد باقیمانده غذایی تشکیل می‌دهند . یاخته‌های بالاتر (آخرین سطح) پس از مدتی ناپدید می‌شوند .

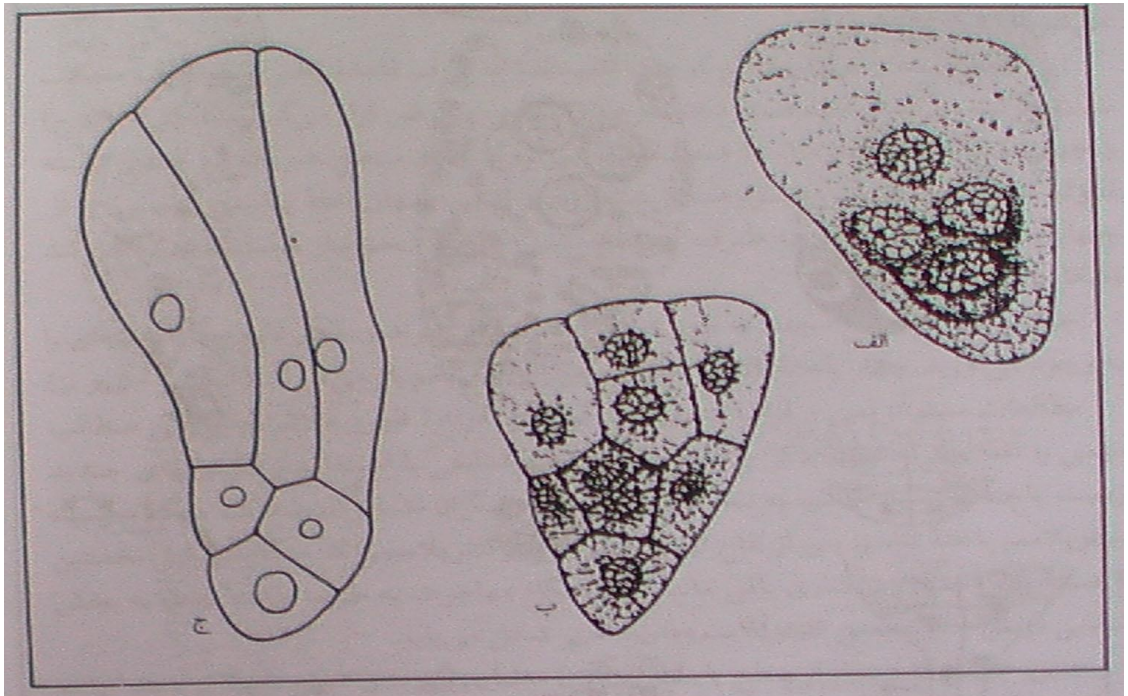


شکل ۲-۵. نمو جنین در کاج سیاه (**Pinus laricio**): الف) لقاح یافتهٔ تخمزا در زمان ترکیب هسته‌های

- جزئیات تشکیل پیش‌جنین بر اساس خانواده‌ها و حتی جنس تغییر می‌کند . مطالبی که در مورد کاج گفته شد در مورد تیرهٔ صنوبر نیز صادق است .
- به طور کلی ، در تاگزودیاسه ، پیش‌جنین فقط سه لایه یاخته را به جای چهار لایه و بدون روزت نشان می‌دهد . در تیره سرو هم وضع ، چنین است ، اما گاهی چهار یاختهٔ جنینی به صورت چهار وجهی و نه در یک سطح ، قرار می‌گیرند که این وضعیت سبب تغییر رفتار آنها هنگام رشد کامل جنین می‌شود .

- گیاه «سکوایا سمپرویرنس» نمونه‌ای استثنایی است ، نخستین تقسیم هستهٔ یاختهٔ تخم با تشکیل یک دیواره دنبال می‌شود ، مرحله تقسیم آزاد هسته‌ها وجود ندارد .

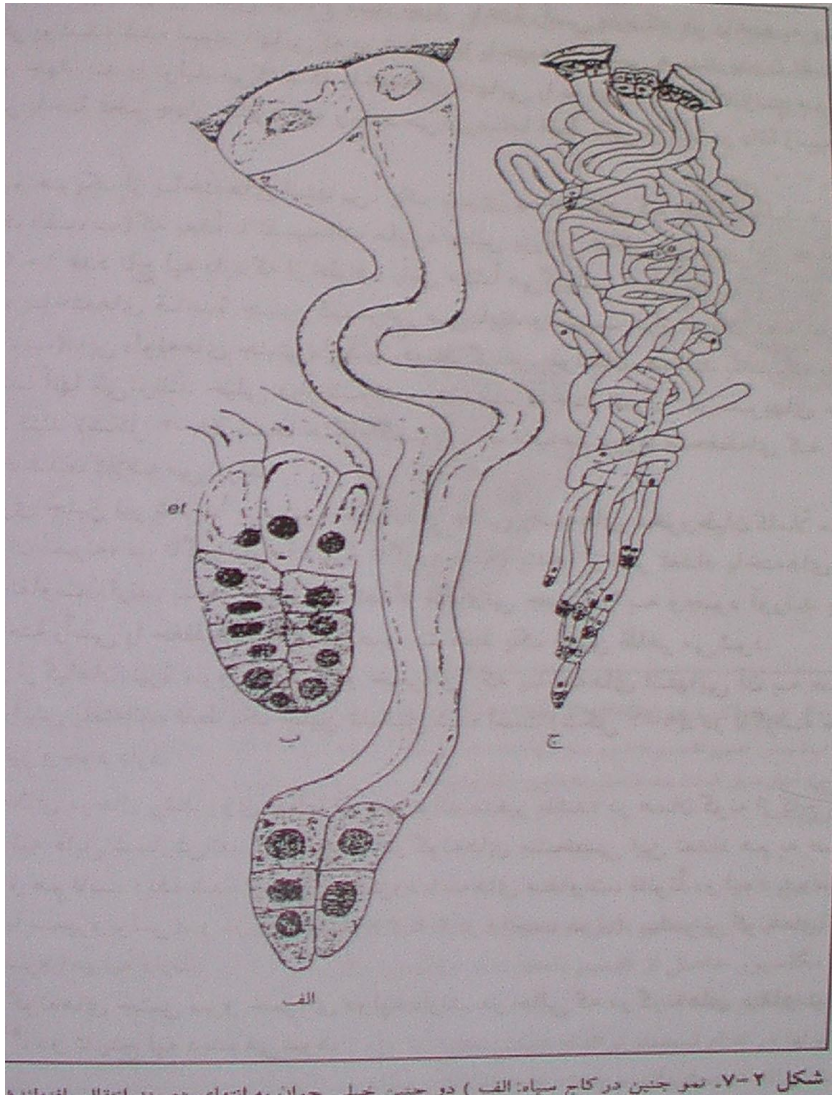
- در تیره سرخدار ، بر اساس جنس ، دیواره‌ها پس از تشکیل ، ٤، ٨ یا ١٦ هسته (سرخدار) ظاهر می‌شوند .(شکل ٢-٦)



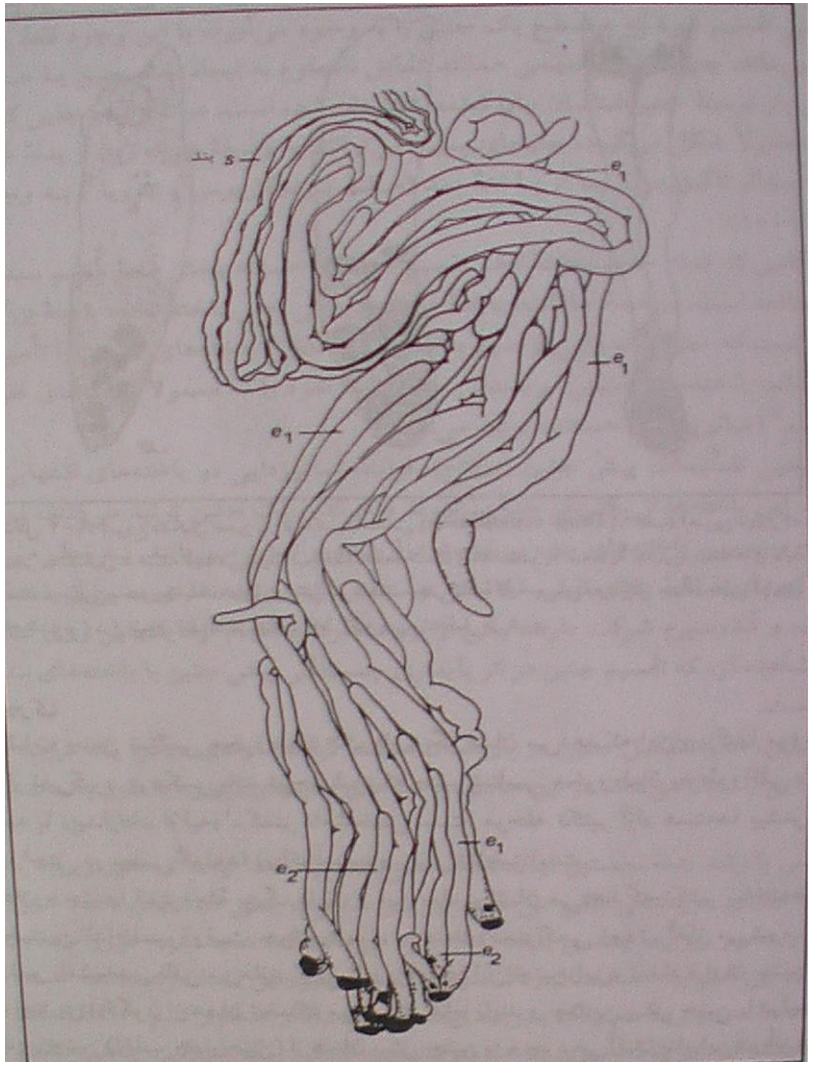
شکل ۲-۶. توریا تاگزیفولیا (Torreya Taxifolia) از تیره تاگزاسه: الف) چهار سطح هسته‌ای درست پیش از تشکیل دیواره‌ها؛ ب) پیش جنین تقسیم شده و سه لایهٔ یاخته‌ای را نشان می‌دهد؛ یاختهٔ منفرد انتهایی به تنهایی جنین حقیقی را تشکیل می‌دهد؛ ج) آغاز دراز شدن بند شامل نخستین لایهٔ «روزت». سپس بند به لایهٔ زیر رأسی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

تشکیل بند و جنین

- تشکیل بند و جنین
- شکل‌گیری جنین (شکلهای ۲–۷ و ۲–۸) نیز شدیداً بر اساس خانواده و جنس راسته‌های مخروطیان کاملاً متفاوت است . به عنوان نمونه ، در تاگزودیوم (تیرهٔ تاگزودیاسه) بندها از نظر تعداد یاخته‌های ردیف انتهایی با هم تفاوت دارند . بندها می‌توانند تعداد متفاوتی جنین را بوجود آورند یا هم چسبندگی یاختهٔ راسی را حفظ کنند ، در این صورت فقط یک جنین ظاهر می‌شود .



شکل ۲-۷. نمو جنین در کاج سیاه: الف) دو جنینی خیلی



شکل ۲-۸: گسترش بند ها در یک مجموعه جنینی و دسته های لوله جنینی در درخت غول (*Sequoia gigantea*).

- در بعضی از گیاهان تیرهٔ سرو خمره‌ای فقط یک جنین تشکیل شده است (شکل ۲–۹) . در تاگزاسه معمولاً چنین حالتی نیز وجود دارد .
- تعداد لپه‌ها نیز می‌تواند متغیر باشد در همان گونه از کاج یا سرو بیشتر از ۱۲ لپه قابل شمارش‌اند .

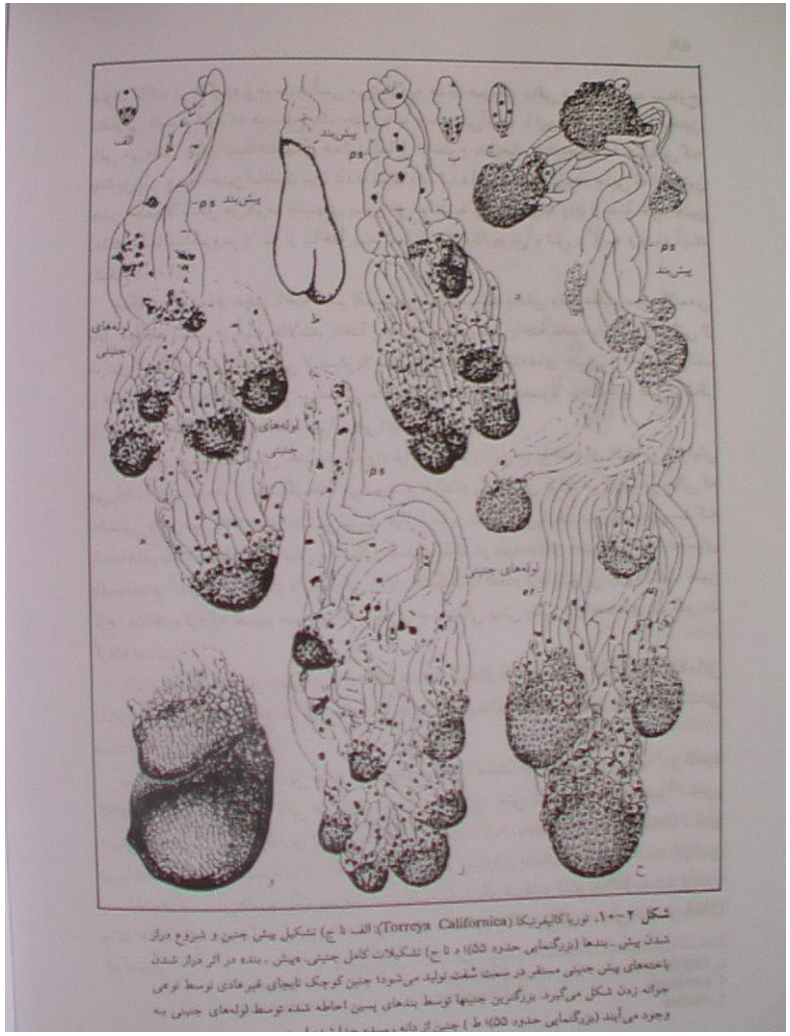
شکل ۲-۹. شروع تشکیل جنین در توپااکسیدانتالیس (Thuja occidentalis) :الف) آخرین میتوز که منجر به تشکیل ۸ هسته آزاد می‌شود؛ ب) قطعه‌قطعه شدن یاخته تخم به سه لایهٔ جنینی. یاخته‌های لایهٔ مخالف جنین به صورت یاخته‌های باز باقی می‌مانند، چهار یاختهٔ لایهٔ جنینی به شکل چهاروجهی آرایش یافته‌اند؛ ج) دراز شدن بند،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

- در تاگزودیاسه‌های متفاوت ، قانوناً دو لپه دیده می‌شود (مانند سکویا سمپرویرنس) و در بقیه بیشتر (۳ تا ٦ در درخت غول) . بیشترین جنس تویا (نوعی سرو) دو لپه دارند .

- بیشترین گونه‌های جنس سرو خمره‌ای دو لپه دارند . در حالی که در گونه‌های متفاوت سرو و سرو کوهی ، دو تا پنج لپه دیده می‌شود .

نتیجه‌گیری

- یکی از ویژگیهای این جنین‌زایی ، تعداد فراوان جنین است .
- بین جنینهای بیشمار رقابت رخ می‌دهد تا یک جنین باقی می‌ماند . این اتلاف جنین نشان می‌دهد که یاخته‌های پیش‌جنین «مرحلهٔ جنینی» هنوز هم‌ارز و دارای توانایی تام هستند .
- شکل ۲-۱۰

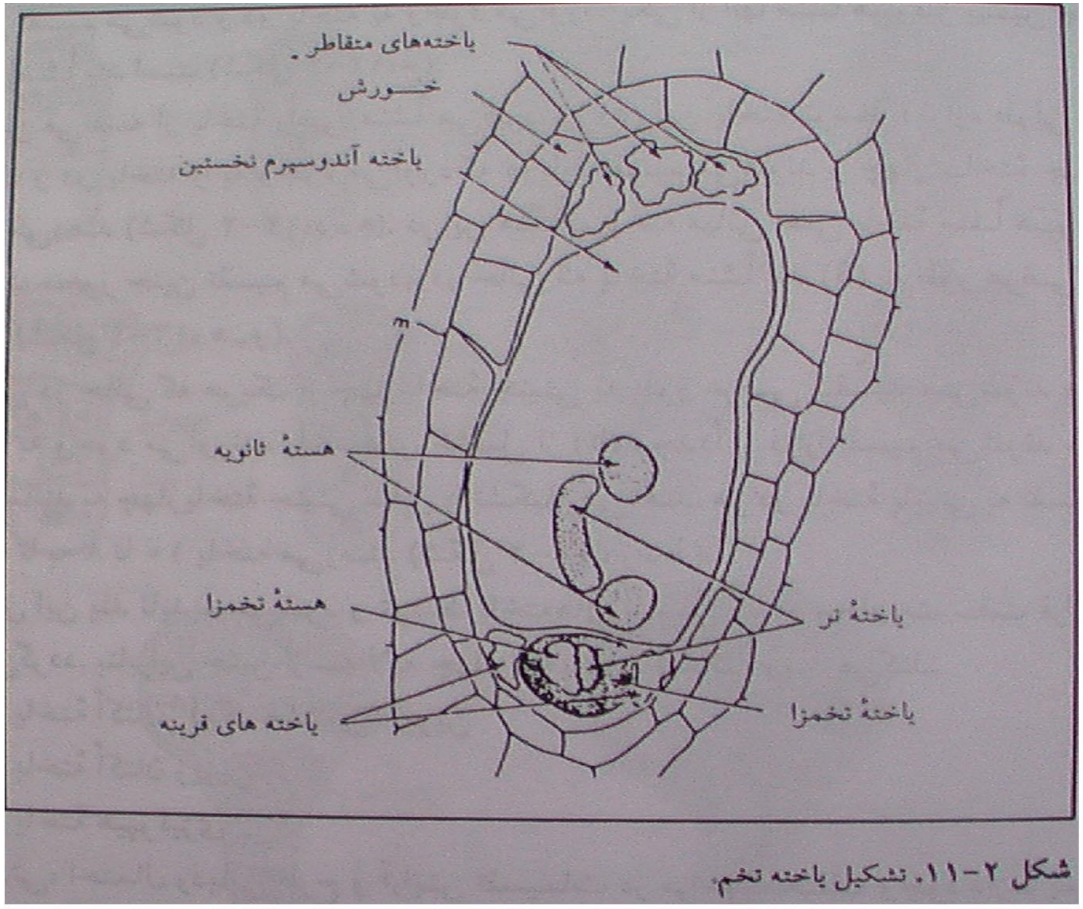


شکل ۲-۱۰، توریا کالیفرنیکا (Torreya Californica): الف تا ج) تشکیل پیش جنین و شروع دراز شدن پیش ـ بندها (بزرگنمایی حدود ۵۵٪) و تا ح) تشکیلات کامل جنینی. «پیش ـ بنده در اثر دراز شدن یاخته‌های پیش جنینی مستقر در سمت شفت تولید می‌شود؛ جنین کوچک تابجای غیرعادی توسط نوعی جوانه زدن شکل می‌گیرد. بزرگترین جنینها توسط بندهای پسین احاطه شده توسط لوله‌های جنینی به وجود می‌آیند (بزرگنمایی حدود ۵۵٪ ط) جنین از دانه رسیده جدا شده

- یاخته تخم ، یاخته‌های جنینی مریستمی متفاوت با خود را که معمولاً یاخته‌های فقیر از نظر پاراپلاسم (هیالوپلاسم) هستند ، تولید می‌کنند .
- یاخته‌های بند نه فقط دارای نقش مکانیکی هستند ، بلکه در تهیه غذای جنین از یاختهٔ تخمزای باقیمانده و آندوسپرم شرکت دارند .

- با رشد بدنهٔ نخستین نهال ، فقط سطوح اندام‌زا مانند : لپه‌ها ، محور زیر لپه، و قاعدهٔ کلاهک جنینی مریستمی باقی می‌مانند .
- این یاخته‌های باقیمانده خود را به صورت مریستمهای نخستین ساقه و ریشه سازمان می‌دهند.

- جنین‌زایی در نهاندانگان
- گامتوفیت نر (پرچم)
- گامتوفیت ماده (مادگی)
- ساختار تخمک
- تشکیل یاخته تخم
- (شکل ۲-۱۱)



شکل ۲-۱۱. تشکیل یاخته تخم.

جنین‌زایی

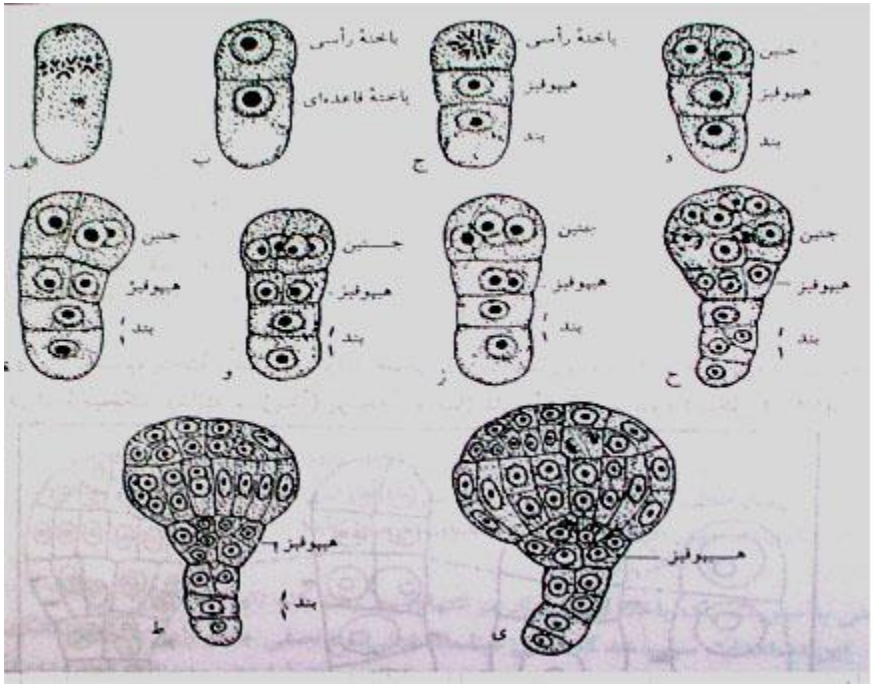
- در مقایسهٔ گونه‌های متفاوت باید توجه داشت که در آغاز نمو ، تقسیمات متوالی نسبتاً یک شکل‌اند .
- برعکس ، پس از مدتی ، مکانیسم جنین‌زایی بر اساس رده ، راسته ، خانواده و گونهٔ مورد نظر تفاوتهایی را نشان می‌دهد .

- تا هنگامی که جنین تقارن محوری دارد ، نمو تقریباً یک شکل است ، در حالی که جالبترین سیما با گذر به تقارن دو طرفی ظاهر می‌گردد .
- بر اساس نظر سوئژ ، مطالعات خود را به دو بخش تقسیم می‌کنیم :
- الف) نمو پیش‌جنین با تقارن محوری
- ب) نمو جنین «فی‌نفسه» هنگامی که تقارن دوطرفی ظاهر می‌شود .

پیش‌جنین

- ساختار پیش‌جنین (سوئژ، ۱۹۱۱)
- یاخته تخم مدتی بدون تقسیم باقی می‌ماند و شکل استوانه به خود می‌گیرد (شکل ۲-۱۲ ،الف) . سپس از عرض تقسیم می‌شود و یاختهٔ قاعده‌ای و یاختهٔ کوچکتر از آن به نام یاختهٔ راسی را به وجود می‌آورد (۲-۱۲ ،ب) . یاختهٔ قاعده‌ای بطور عرضی تقسیم می‌شود و دو یاخته بوجود می‌آورد ، یکی از آنها منشا هیپوفیز پیشین جدید و دیگری منشا بند است (شکل ۲-۱۲ ،ج)

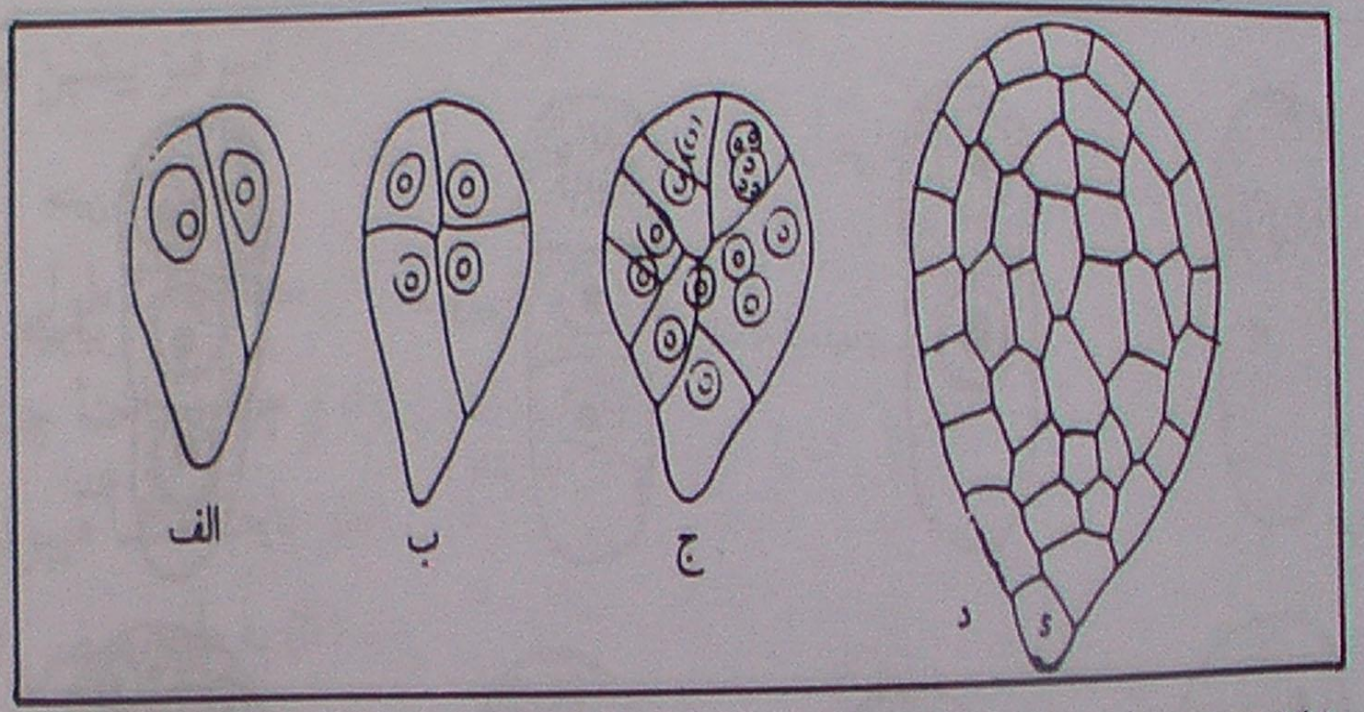
- جنین فی‌نفسه از یاختهٔ راسی منشا می‌گیرد (شکل ۲-۱۲ ، د- ه) و (شکل ۲-۱۲ ، ه – و)
- جنین از سه لایه چهار یاخته‌ای باقیمانده رشد می‌کند :
- چهار یاختهٔ اکتان (یک هشتمی) زبرین
- چهار یاختهٔ اکتان زیرین
- چهار یاختهٔ هیپوفیزی
- (شکل ۲-۱۲ ،ط – یاخته)



شکل ۲-۱۲. نمو پیش جنین در میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus): الف و ب) نخستین 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).

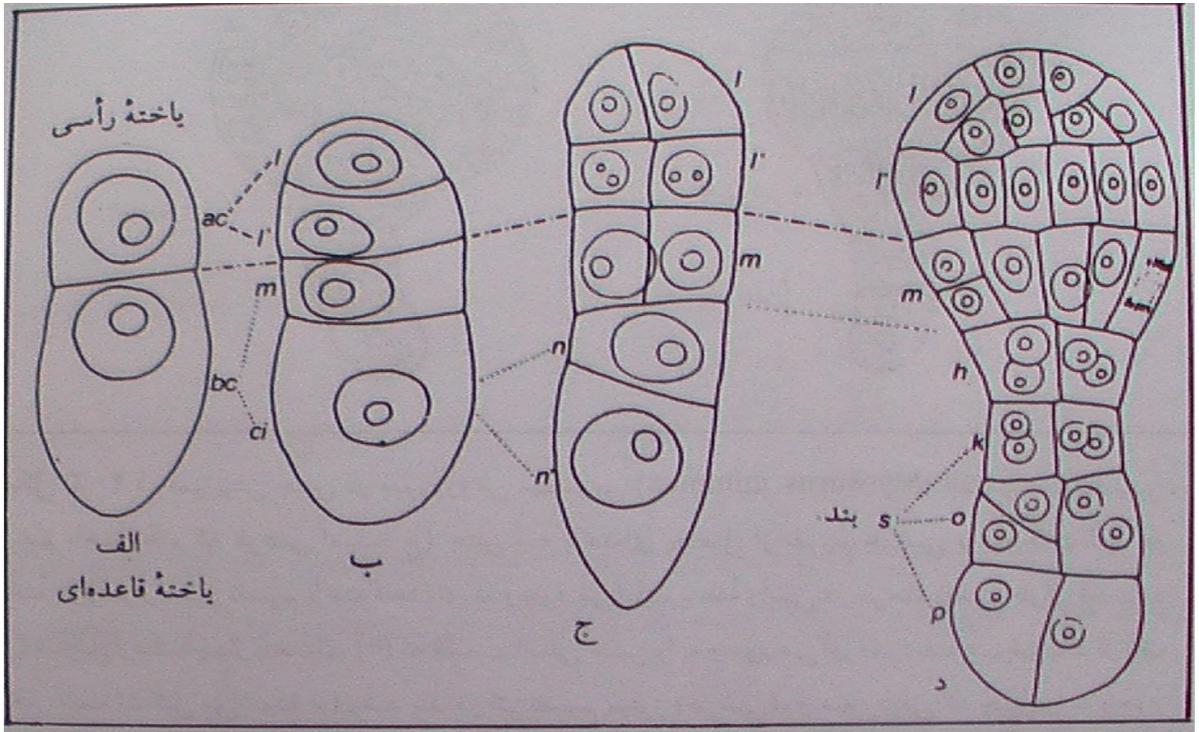
- سپس جنین تخم مرغی شکل تشکیل می‌شود که در آن سه بخش بافتی بشره ، پوست و استوانه مرکزی قابل تشخیص است .
- پیش از ظاهر شدن نخستین اندامهای نهال ، جنین مسطح می‌شود ، برش عرضی جنین تخم‌مرغی شکل است (شکل ۲-۱۸) و این حالت به علت گذر از تقارن محوری به تقارن دوطرفی است .

- گوناگونی و اهمیت آنها
- در مقایسه با نوع میوزوروس که در بالا شرح داده شد ، سایر عواملی که بر نکات زیر تاثیر می‌گذارند عبارت‌اند از :
- ۱- آرایش نخستین تقسیم یاختهٔ تخم معمولاً مانند میوزوروس عرضی است ، اما در بعضی حالات طولی هم دیده می‌شود : به عنوان مثال ، در بالانوفوراسه بند دیده نمی‌شود و در اسکابیوزا بند به صورت ناقص است (شکل ۲-۱۳)



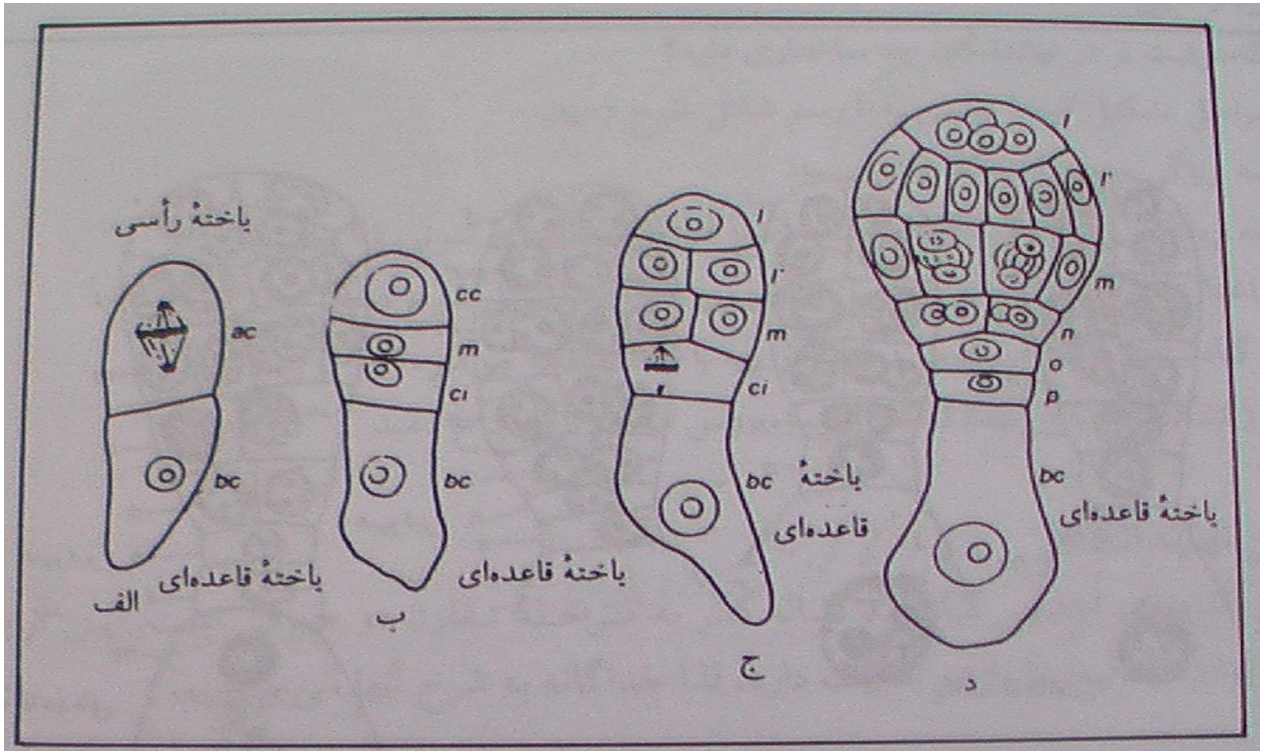
شکل ۲-۱۳. تقسیم یاختهٔ تخم و تشکیل جنین در اسکابیوزا سوکسیزا (Scabiosa Succisa): الف) نخستین تقسیم تقریباً طولی است، ب، ج، د) مراحل بعدی تقسیم که بقایای تشکیل بند ناقص را نشان می‌دهد (برگرفته از سوئژ، ۱۹۳۷).

- ۲- با دومین تقسیم ، یاختهٔ راسی می‌تواند طولی (مانند میوزوروس) یا عرضی ، مانند یاختهٔ تخم (در تیرهٔ میخک (مانند ساژینا) یونجه و ساژیتاریا) تقسیم شود (شکل ۲-۱٤) .

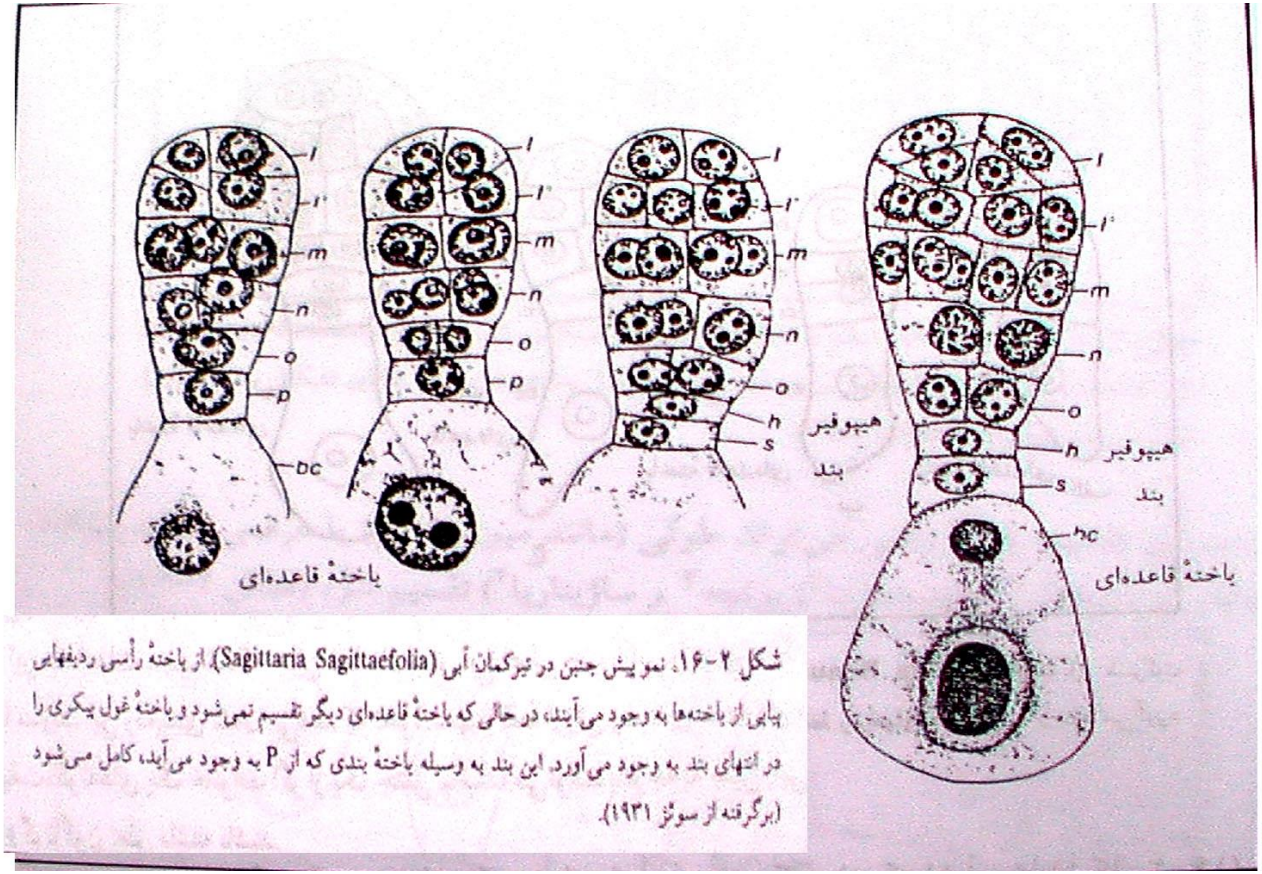


شکل ۲-۱۴. نمو پیش جنین ساژینا پروکومبنس (Sagina procumbens). تقسیم عرضی یاختهٔ رأسی و ۲ یاختهٔ حاصل از تقسیم آن؛ یاختهٔ قاعده‌ای، یاختهٔ غول پیکر بند را تشکیل می‌دهد؛ P, O, K, n, m, Í, I، مراحل جنینی کامل شده در پایان تشکیل پیش جنین می‌دهند.

- ۳- یاختهٔ قاعده‌ای می‌تواند نقش فعالی در ساختار خود پیش‌جنین داشته باشد (سلمه‌تره) (شکل ۲-۱۵) ، آن را فقط با چند یاخته مجهز کند (میوزوروس) یا فقط بند تولید کند (ساژینا) یا حتی به صورت یک یاخته غول‌پیکر در انتهای بند رشد کند (تیرکمان آبی) (شکل ۲-۱۶) .

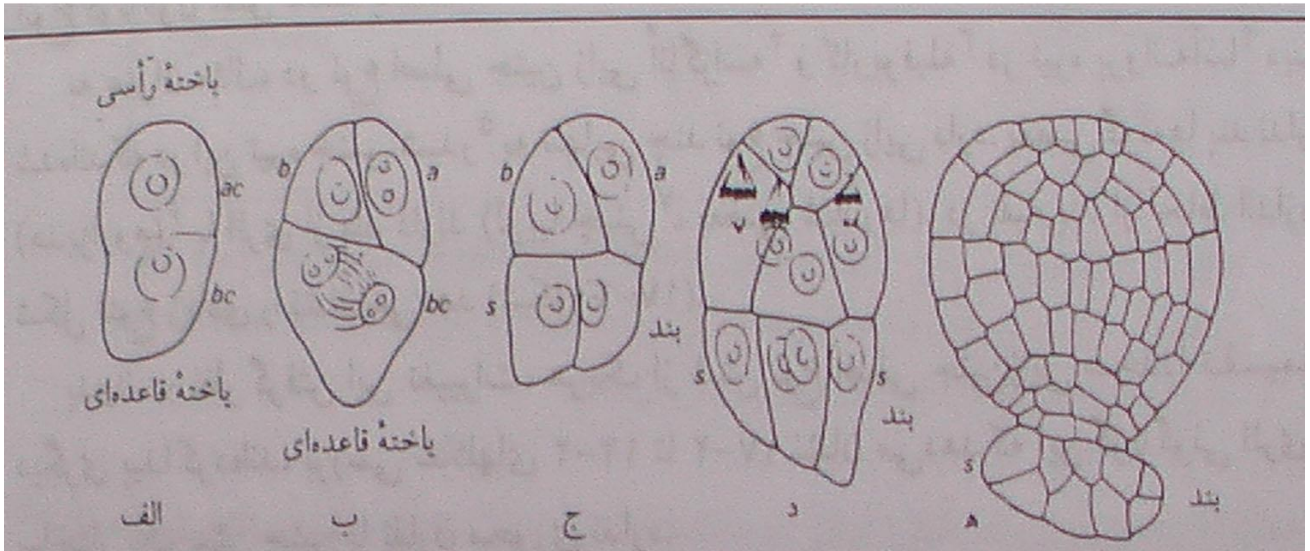


شکل ۲-۱۵. جنین زایی در نوعی «سلمه‌تره» (Chenopodium Bonus Henricus). شرکت باخته‌های حاصله از باختهٔ قاعده‌ای در ساختار جنین؛ باختهٔ رأسی فقط ردیفهای I و Í را به وجود می‌آورد با ردیفهای جنینی p, o, n, m از باخته قاعده‌ای به وجود می‌آیند.



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).

- این مشاهدات سبب شد که جنین‌شناسان شش نوع اصلی جنین‌زایی را در نهاندانگان از هم جدا سازند . این رده‌بندی نشان می‌دهد که نحوهٔ تسهیم فقط ارزش رده‌بندی محدودی دارد ، در حقیقت ، گونه‌های یک خانواده ، اگر از یک جنس نباشند ، می‌توانند با توجه به جنین‌زایی آنها به انواع گوناگون تعلق داشته باشند (شکل ۲–۱۷) .
- بررسی شکلهای ۲–۱۲ تا ۲–۱۷ نشان می‌دهد که این گوناگونی اثری در ساختار یک پیش‌جنین با تقارن محوری ندارد .



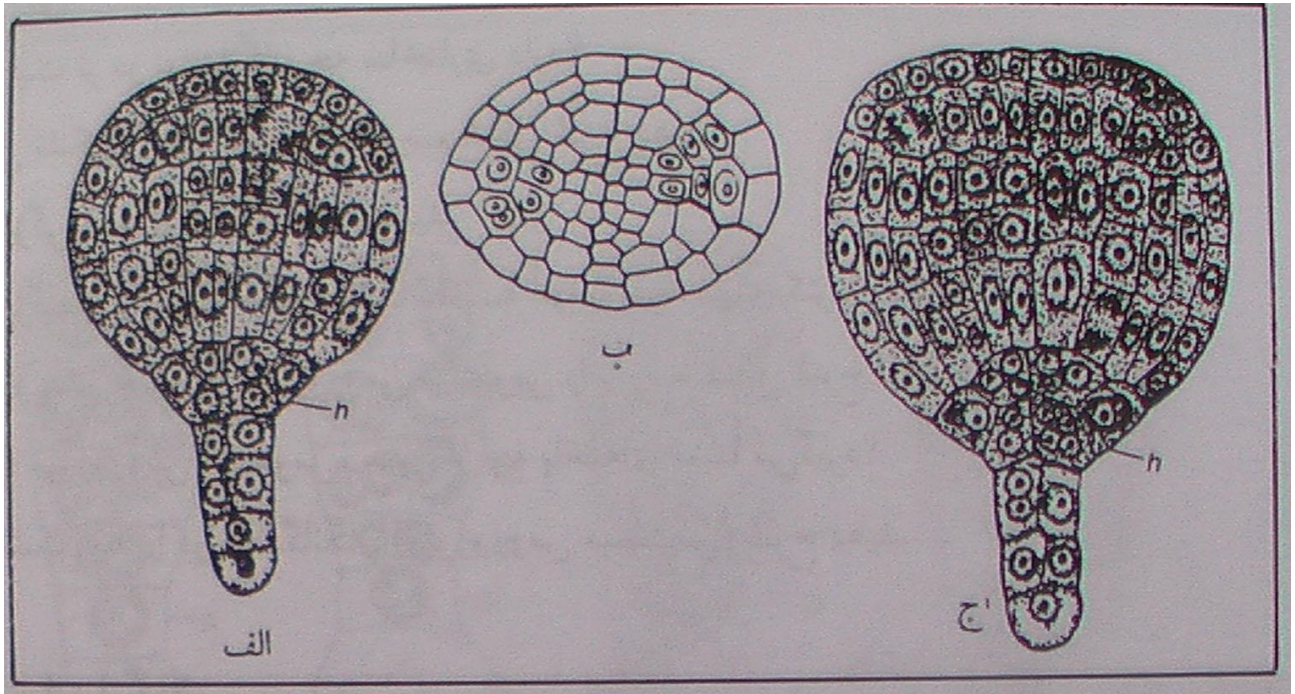
شکل ۲-۱۷. بعضی از مراحل جنین زایی در نوعی شبدر (Trifolium minus). در این شکل بند کوتاهی را مشاهده می‌کنید که از یاختهٔ قاعده‌ای به وجود آمده است. یاختهٔ رأسی با تقسیم طولی دو یاختهٔ a و b را به وجود می‌آورد (برگرفته از سوئژ ۱۹۲۹).

جنین نهاندانگان

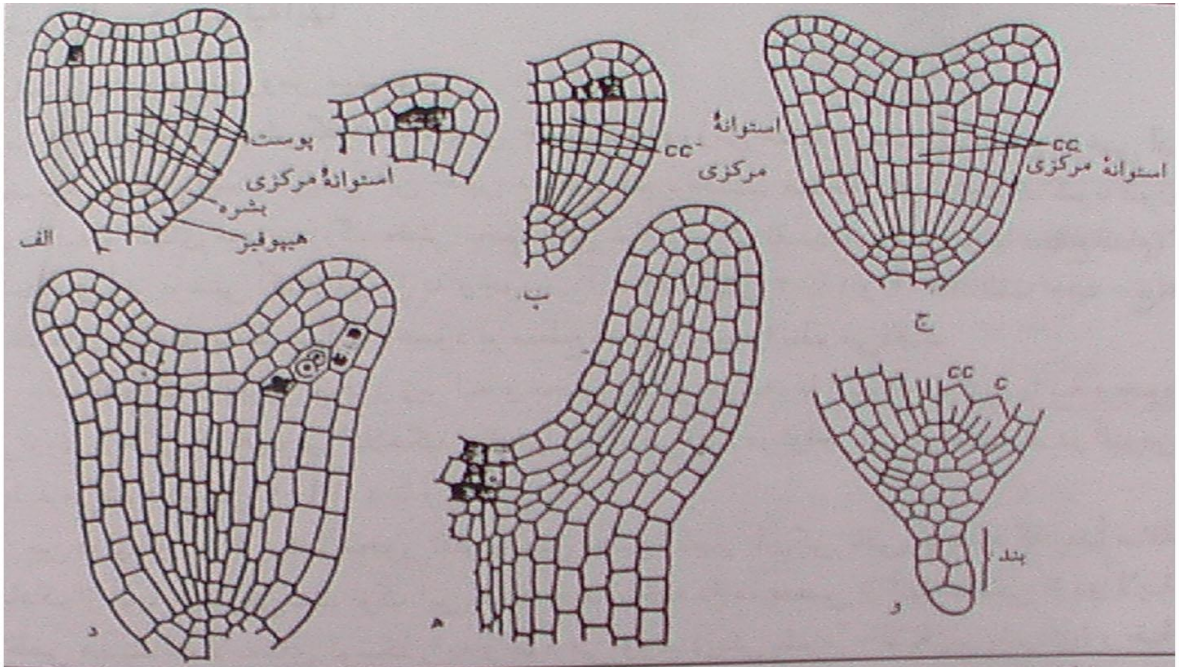
جنین‌زایی در دولپه‌ایها

ساختار جنین میوزوروس مینیموس

- لپه از انتهای محور بزرگ بخش تخم‌مرغی شکل در اثر تقسیمات (موازی با سطح اندام) یاخته‌های زیرپوستی اکتان زبرین به وجود می‌آیند (شکلهای ۲–۱۸ و ۲–۱۹ ، الف – ب–ج) یاخته‌های بشره‌ای با تقسیمات «عمود بر سطح اندام» رشد را نظم می‌دهند .
- باقیمانده اکتان زیرین محور زیر لپه و بخش بالایی ریشه ، تا استوانه مرکزی را به وجود می‌آورد ، در حالی که هیپوفیز کلاهک ریشه را ایجاد می‌کند . در اواخر این مرحله ، بند در آلبومن ناپدید می‌شود (شکل ۲–۱۹ ، 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).

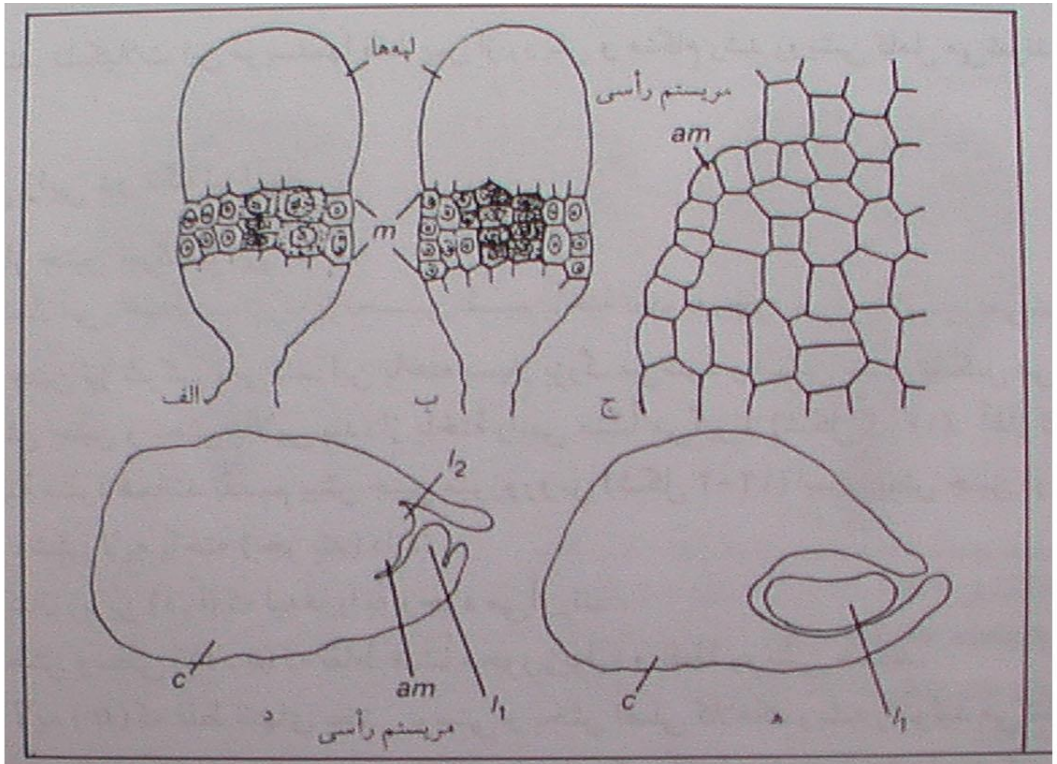


شکل ۲-۱۹. ساختار جنین حقیقی در میوزوروس مینیموس (*Myosurus minimus*): الف، ب) تشکیل لپه‌ها و آغاز تمایز محور ابتدایی جنین؛ ج، د) رشد عمومی لپه‌ها؛ ه) آغاز تمایز لپه و بافتهای هادی محور زیرلپه، یاخته‌های رأسی محوری باقیمانده که از آنها مریستم رأسی ساقهٔ برگی به وجود می‌آید خاکستری رنگ‌اند؛ و) یاخته‌های 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 سوئژ، ۱۹۱۱).

جنین‌زایی در تک‌لپه‌ایها
ساختار جنین تیرکمان آبی

- در تیرکمان آبی یاختهٔ قاعده‌ای تقسیم نمی‌شود و در نمو جنین نیز شرکت نمی‌کند . این یاخته بسیار بزرگ می‌شود و اساس بند را تشکیل می‌دهد . تمام پیش‌جنین و بخش بالایی بند ، از یاختهٔ راسی منشا می‌گیرند (شکل ۲-۱۶)

- پیش جنین در پایان این نمو ، شش لایه یاخته (بجز بند) دارد :
- دو اکتان زبرین ( ) که لپه‌ها را بوجود می‌آورند .
- دو بخش وسطی (n,m) که نقاط منشا محور زیر لپه و نقطهٔ رویشی هستند .
- یک لایه (o) که فقط انتهای بخش پوستی و بخش اصلی کلاهک ریشه را تولید می‌کند .
- بالاخره ، پایینترین لایه برای مدت طولانی شامل یک یاختهٔ منفرد هیپوفیز است که فقط چهار یاختهٔ انتهایی کلاهک را تولید می‌کند (شکل ۲-۱۶) .



شکل ۲-۲۰. نمو جنین حقیقی در تبرکمان آبی (Sagittaria Sagittaefolia): الف) تمایز 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 شیار مانند لپه و مریستم رأسی را نشان می‌دهد که درحال حاضر با دو برگ I_1 ، I_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 (پریموردیوم برگی) گذشته است (برگرفته از سوئز ۱۹۳۱).

- برخی اطلاعات یاخته شناسی در جنین‌زایی نهاندانگان
- یاخته تخم
- هنگام لقاح ، هسته‌های هر دو گامت در مرحلهٔ از چرخهٔ هسته‌ای هستند . فقط پس از ترکیب هسته نر و ماده است که هستهٔ تخم حاصله وارد مرحله سنتز (S) می‌شود .

- والاد و کورنو این مرحله در گل اطلسی ۱۶ ساعت طول می‌کشد . سپس هسته پیش از نخستین تقسیم وارد مرحله می‌شود . این مرحله در گل اطلسی ۳۲ ساعت طول می‌کشد .

- در نهاندانگان ، یاختهٔ تخم ، همانند یاختهٔ تخمزا (ااسفر) یاختهای کوچک و از نظر پاراپلاسم نسبتاً فقیر است . لقاح در یاختهٔ تخمزا سبب فعالیت مجدد اندامکهای سیتوپلاسمی می‌شود .

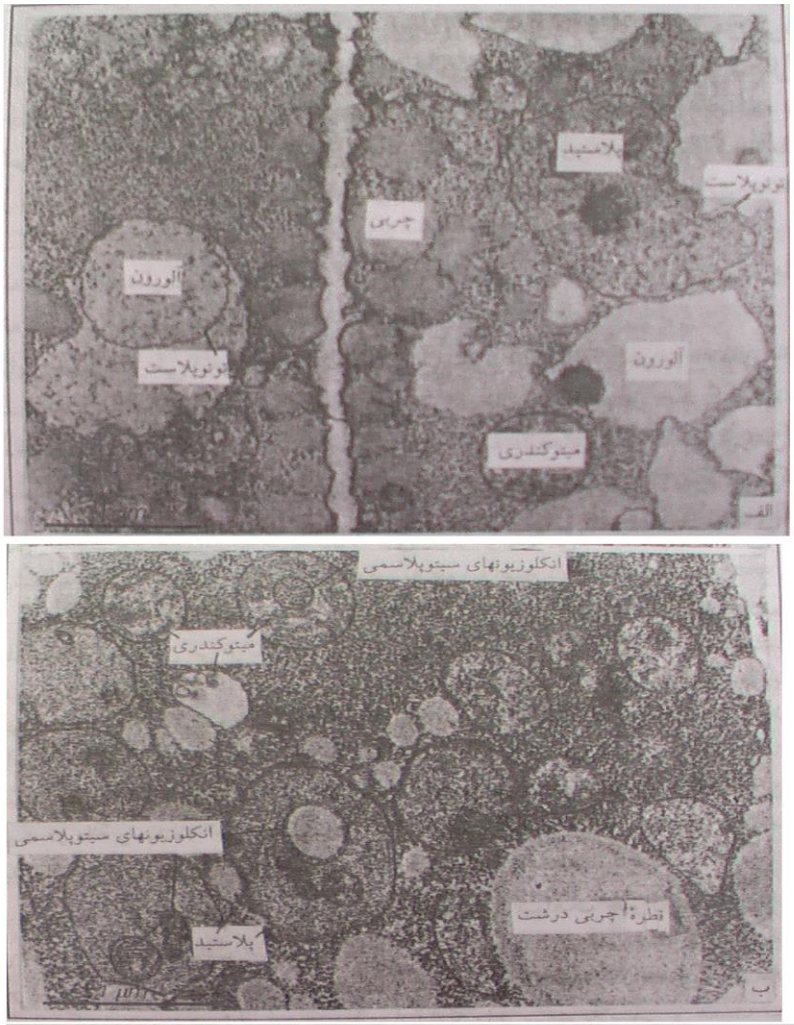
- به علت چند ویژگی ، یعنی فراوانی ریبوزومها ، میتوکندریها و پلاستیدها ، یاختهٔ تخم نهاندانگان تقریباً در حالت مریستمی قرار دارد ولی به علت ویژگیهای دستگاه واکوئولی ، همانند ذخیرهٔ نشاسته ، هنوز دور از ساختار سیتولوژیکی یاخته‌های مریستمی است .

بند

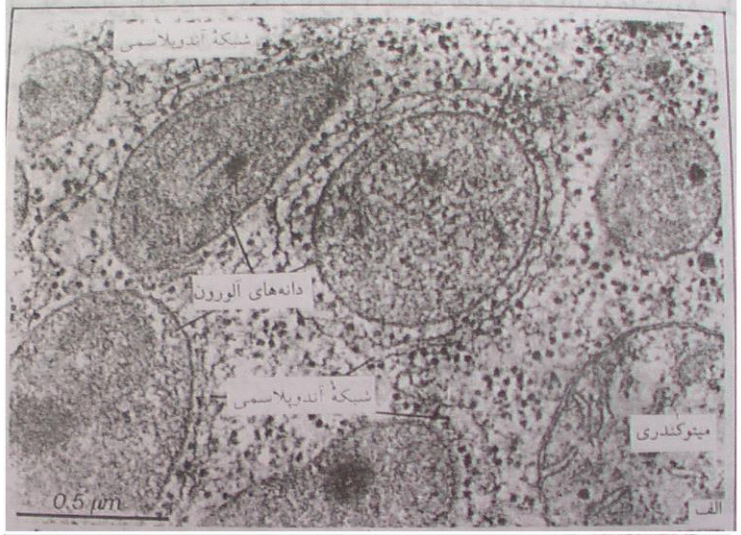
- امکان دارد میزان بالایی از پلوئیدی را نشان دهد . به عنوان مثال ، گل لادن ۱۰۲٤ – ان – کروموزومی و نوعی لوبیا به نام فازئولوس کوکسینئوس ٤۰۹٦ – ان – کروموزومی است . آندوپلی‌پلوئیدی در یاخته‌های بند ، با رشد حجمی قابل ملاحظه‌ای همراه است .

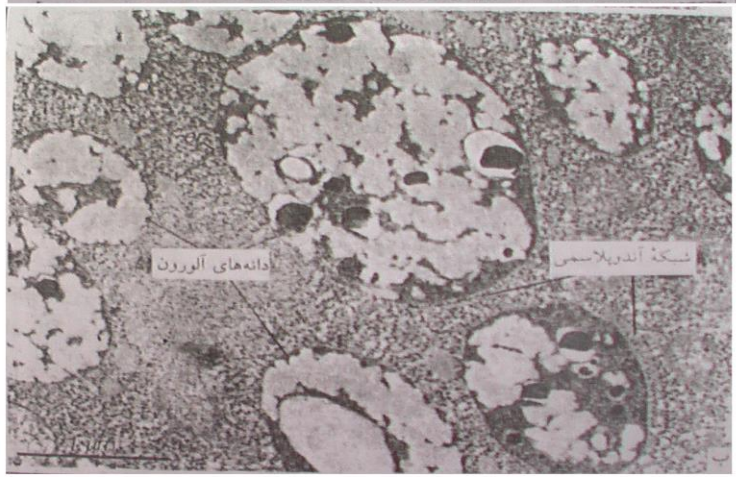
- یاخته‌های بند نیز پروتئین و لیپید می‌سازند و احتمالاً هورمونها و آنزیمها را تولید می‌کنند . بویژه ، تریپتوفان را که پیش‌ساز اندول – استیک اسید است ، به شدت در میان مواد دیگر وارد می‌کنند .

- به علت شرایط سیتوفیزیولوژیکی ، دو نقش در یاخته‌های بند تایید شده‌اند :
- ۱ . رساندن موارد غذایی به جنین و
- ۲ . ترشح هورمونها و آنزیمها .
- بنابراین ، بند قابل مقایسه با یاخته‌های تغذیه‌ای اووسیت حشرات و لایهٔ تغذیه‌ای پستانداران است .

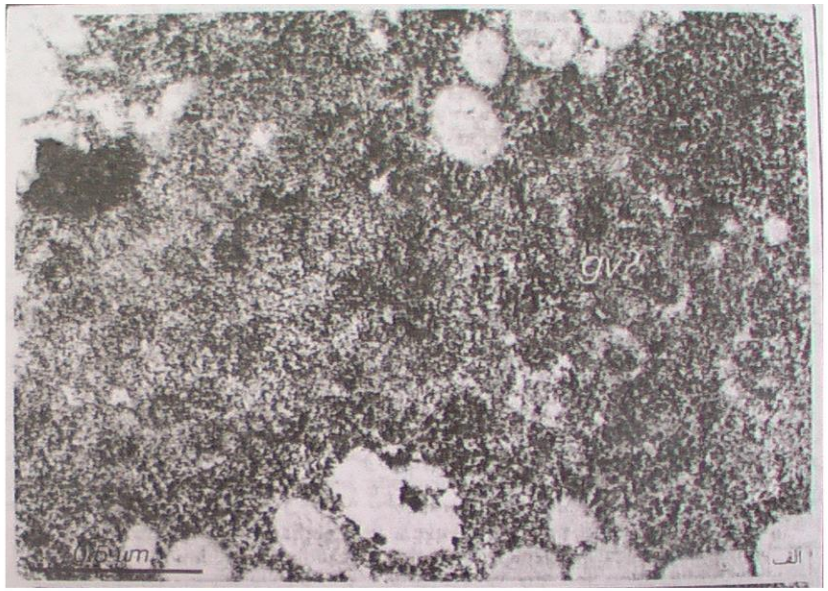


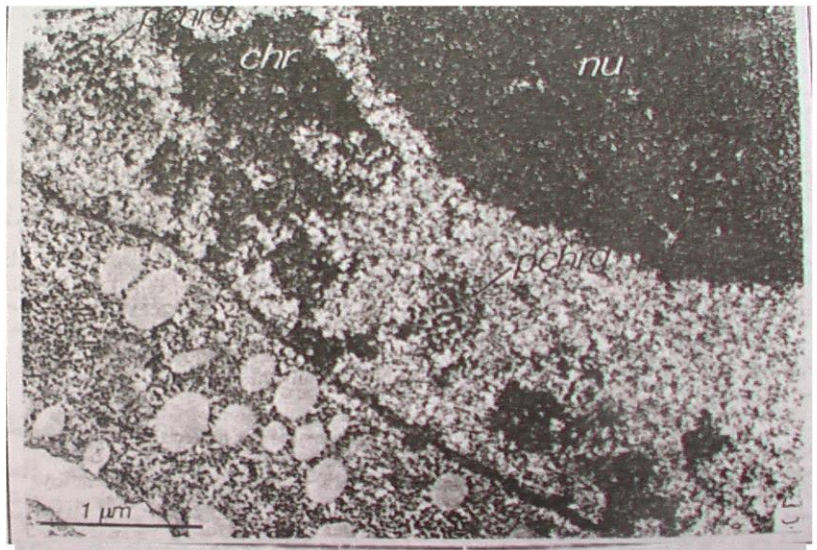
شکل ۲-۲۱. دانهٔ رسیده جو. جنین خشک، یاخته‌های مریستمی ریشه: الف) ریبوزومها، غشای یاخته‌ای، غشای واکوئولی، غشاهای میتوکندری و پلاستیدها پایدارند، درحالی که شبکه آندوپلاسمی و دیکتیوزومها قابل مشاهده نیستند. دانه‌های آلورون تا حدی جدا شده‌اند. پلاستید حاوی پلاستوگلوبول است. ب) همان مادهٔ فوق که با گلوتارالدهید 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 کلی به جنین‌زایی گیاهان آوندی

- سرنوشت یا پس‌زایی (نطفه‌زایی از نو)
- به نظر می‌رسد که نقش یاخته فقط به محل آن بستگی داشته باشد و خود در اثر تکثیر و رشد تصادفی به وجود آید . سپس جنین در یک فرآیند پس‌زایشی سازمان یابد . این فقدان اساسی سرنوشت قبلی را می‌توان در تاکزاسه مثال زد . در این تیره بعضی اوقات بندها به جنینهای اضافی تبدیل می‌شوند .

تقسیم و اندام‌زایی

- تقسیم و اندام‌زایی
- اما دو حقیقت می‌تواند به شرح زیر وجود داشته باشد :
- به طور کلی ، یاخته‌های تخم که با مواد ذخیره‌ای پر و حجیم شده‌اند ، پس از اندام‌زایی ، مرحله‌ای طولانی از تکثیر را می‌پیمایند .

- هنگامی که تقسیم کندتر صورت می‌گیرد ، اندام‌زایی طولانیتر می‌شود . این حالت ، در مقایسه با سرخسهای (فیلیسینه) ابتدایی (راسته مار زبان) و سرخسهای پیشرفته (راسته سرخسهای باریک هاگدان) نشان داده شده است .

- تشکیل یاخته‌های اندام‌زا ، نتایج یاخته‌شناسی جنین‌زایی
- اکثر یاخته‌های جنس ماده و یاخته‌های تخم حاصل از آنها یاخته‌هایی هستند کم و بیش حجیم با سیتوپلاسم . این یاخته‌ها از نظر پاراپلاسم غنی هستند و در آنها نسبت حجم هسته به حجم یاخته کم است .

- هنگام اندام‌زایی پس از یک مرحله تقسیم ، یاخته‌هایی که تشکیل نخستین اندامها را آغاز می‌کنند ، در مقایسه با یاختهٔ تخم ، بسیار کوچک و از نظر پاراپلاسم فقیرند و هستهٔ مرکزی نسبتاً حجیمی دارند .

- بنابراین ، فرآیندهای جنین‌زایی به یاختهٔ تخم (که سرشار از مواد ذخیره‌ای است و توانایی تکثیر دارد ولی قادر به اندام‌زایی نیست) امکان می‌دهد که از وضعیت سیتولوژیکی خود به وضعیت سیتولوژیکی یاخته‌های مریستمی ابتدایی (که علاوه بر دارا بودن توانایی تکثیر قادر به تولید اندامها هستند) انتقال یابد .

تمایززدایی در آغاز هستی‌زایی

- جانسن ، با مطالعه سیتولوژیکی فراساختار یاختهٔ تخمزا و «یاختهٔ مرکزی» گیاه پنبه ، ویژگیهای تمایز یافتهٔ تخمزا را این چنین بیان کرد : واکوئولهای درشت ، شبکه آندوپلاسمی فراوان و تراکم پایین ریبوزومی .

تمایزیابی جنین

- مادامی که یاخته‌های اندام‌زا نخستین مریستمهای راسی گیاهک در آنها بوجود می‌آیند ، یاخته‌های دیگری که در تشکیل این مریستمها شرکت نکرده اند ، بخش باقیماندهٔ تنه ابتدایی جنین را تشکیل می‌دهند . می‌توانند ساختارهایی تشریحی را تولید کنند که کاملاً متفاوت از بافتهایی هستند که بعداً در اثر فعالیت مریستمهای رویشی ایجاد می‌شوند . به عنوان مثال ، تنهٔ نخستین (پریموردیال) نوعی سرخس به نام پتریس‌آکوئیلینا شامل سیستم آوندی «پروتوستل» است ، در حالی که فعالیت راسی بعدی سبب تشکیل «دیکتیوستل» می‌شود .
- تمایز یاخته‌ها در اثر جنین‌زایی بر حسب گونه متفاوت است .

نتیجهٔ مقایسهٔ جنین‌زایی در بازدانگان و نهاندانگان

- ۱- یاخته‌های سازندهٔ جنین در هر دو گروه ویژگیهای یاخته‌شناسی (سیتولوژیکی) یکسان دارند .

- ۲- یاخته‌های جنینی هر قدر سریعتر ویژگیهای یاخته‌های سازنده را به خود بگیرند ، جنین‌زایی با سرعت بیشتری صورت می‌گیرد .
- ۳- نخستین تقسیمات سبب ایجاد یک توده یاخته‌های تقریباً یکنواخت می‌شود .
- در گیاهان ، بخشی از یاخته‌های جنینی در دو قطب ذخیره می‌شوند که با تقسیمات خود مریستمهای نخستین ریشه‌ای و ساقه‌ای را به وجود می‌آورند .

دو نوع یاخته و بافت در گیاهان عالی

- بنابراین ، به نظر می‌رسد که دو نوع یاخته و بافت در گیاهان عالی وجود دارد :
- الف) یاخته‌هایی که مستقیماً از یاخته‌های جنینی به وجود آمده‌اند و پیکر نخستین گیاه (گیاهک) را که شامل لپه‌ها ، محور زیر لپه و ریشه‌چه است می‌سازند .

- ب) یاخته‌هایی که از مریستمهای ابتدایی حاصل از یاخته‌های جنینی ذخیره شده در دوقطب محور بوجود آمده‌اند .

پایان گفتار دوم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

گفتار سوم

مریستم و هستی‌زایی (تکوین فردی) نامحدود گیاهان

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
۱۳۸۵

پیشگفتار

- پراکندگی ساختارهای بافتی و یاخته‌ای در گیاه اسپوروفیتی سبب تشخیص دو گروه اصلی مریستم می‌شود : مریستمهای راسی یا مریستمهای نخستین که در انتهای محورها (ساقه‌ها و ریشه‌ها) قرار دارند ، و مریستمهای پسین یا کامبیومها که در بخشهای مسن ساقه‌ها و ریشه‌ها و برگها مستقرند .

هدف آموزشی کلی

- هدف آموزشی کلی این گفتار آشنایی با مریستمهای انتهایی ساقه و ریشه ، ساختار و نقش آنها در هستی‌زایی نامحدود گیاهان است .

مریستمها و تشکیل بافت

- یاخته‌های مریستمی که منشا بافتهای گیاهی هستند جایگاههای مشخصی را در اندامهای گیاهی اشغال می‌کنند . واژۀ مریستم از کلمه یونانی «مریستوس» به معنای «قابلیت تقسیم» گرفته شده و بافتی است که یاخته‌های آن همواره دارای فعالیت یاخته‌ای هستند .

طبقه‌بندی مریستمها

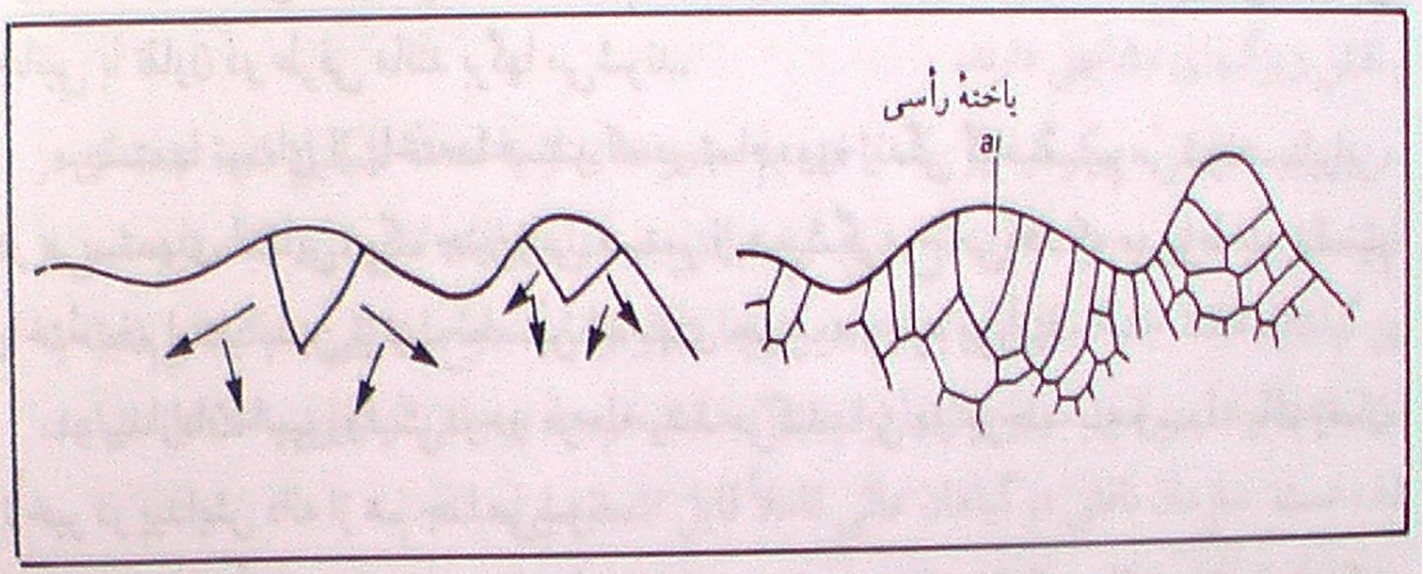
- طبقه‌بندی آنها بر اساس محل قرار گرفتنشان در پیکر گیاه است . بر این اساس دو نوع مریستم وجود دارد :
- ۱- مریستمهای انتهایی : نوع دیگر آن ، به نام «مریستم میانگرهی» از مریستم انتهایی ساقه به وجود می‌آید ولی فعالیت خود را در ناحیه‌ای دور از آن انجام می‌دهد .
- ۲- مریستمهای جانبی :

طبقه‌بندی مریستمها بر اساس نوع یاخته و بافتها

- روش دیگر طبقه‌بندی مریستمها بر اساس نوع یاخته و بافتهایی است که از آنها به وجود می‌آیند .
- در این روش مریستمها به دو گروه تقسیم می‌شوند :
- ۱- مریستمهای نخستین : این نوع مریستمها مستقیماَ از جنین منشا می‌گیرند و فعالیت مریستمی آنها دایمی است .
- ۲- مریستمهای پسین

نظریه‌های پیاپی در مورد مریستم انتهایی ساقه

- نظریه «یاخته واحدی بنیادی انتهایی»
- نخستین مطالعات دقیق بر روی ساختار نقاط رویشی در نهانزادان آوندی توسط دو پژوهشگر به نامهای نژلی و هوف میستر صورت گرفت . آنها نشان دادند که یک یاختهٔ بزرگ انتهایی و هرمی شکل ، در نوک محورهای سرخس وجود دارد .
- تمام بافتهای اندام را به وجود می‌آورد (شکل ۳-۱)



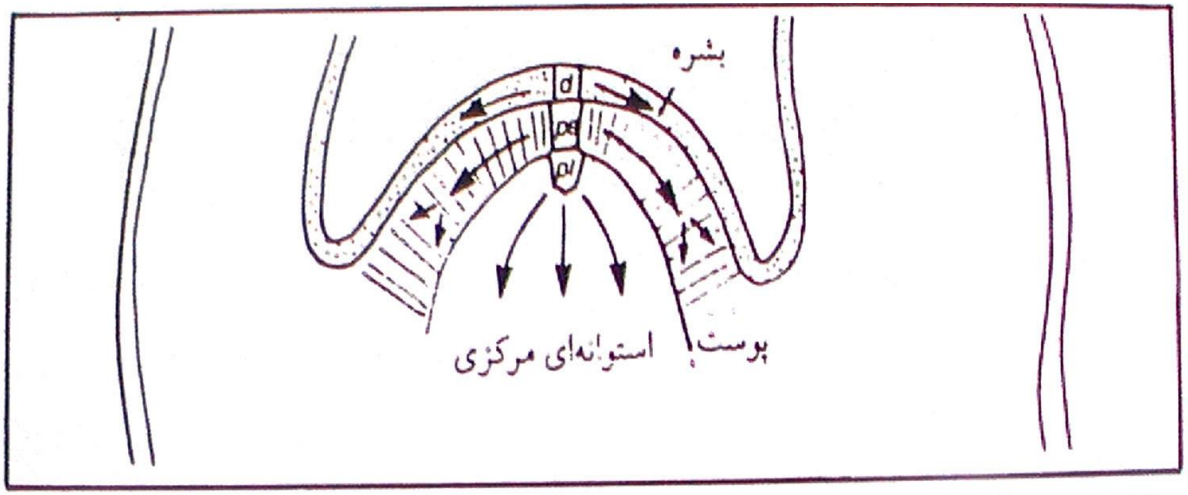
شکل ۳-۱. رأس رویشی یک ریزوم پرسیاوش (Adiantum).

- این دو پژوهشگر و دیگر دانشمندان توانستند یاخته بنیادی انتهایی منفردی را در راس رویشی گیاهان آوندی دیگر تشخیص دهند .
- بسیاری از پژوهشگران ساختار مطالعه شده در سرخسها را در گیاهان دیگر و عمدتاَ در بازدانگان عمومیت دادند .

نظریه یاخته‌ها یا لایه‌های «بافت‌زا»

- در سالهای ۱۸۵۸–۱۸۵۹ ، کاسپاری ، برای نخستین بار ، وجود چندین یاختهٔ بنیادی را پیشنهاد کرد . اما دو گزارش مهم هانشتین ، که به علت تعداد مثالها (٤٨ جنس) و دقت در تفسیر بسیار مهم بود ، در سالهای ١٨٦٨ و ۱۸۷۰ چاپ شد .
- طبق گزارش هانشتین ، در طی جنین‌زایی ، سه یاخته مستقر بر روی یکدیگر در نوک محور اندام دیده می‌شوند .

- این سه لایه ، که از درون به بیرون به نامهای پلروم ، پریبلم و درماتوژن نامیده می‌شوند (شکل ۳-۲) ، سه بخشی را تشکیل می‌دهند که همهٔ بافتهای گیاه را به وجود می‌آورند . این سه بخش عبارت‌اند از : استوانه مرکزی ، پوست و بشره

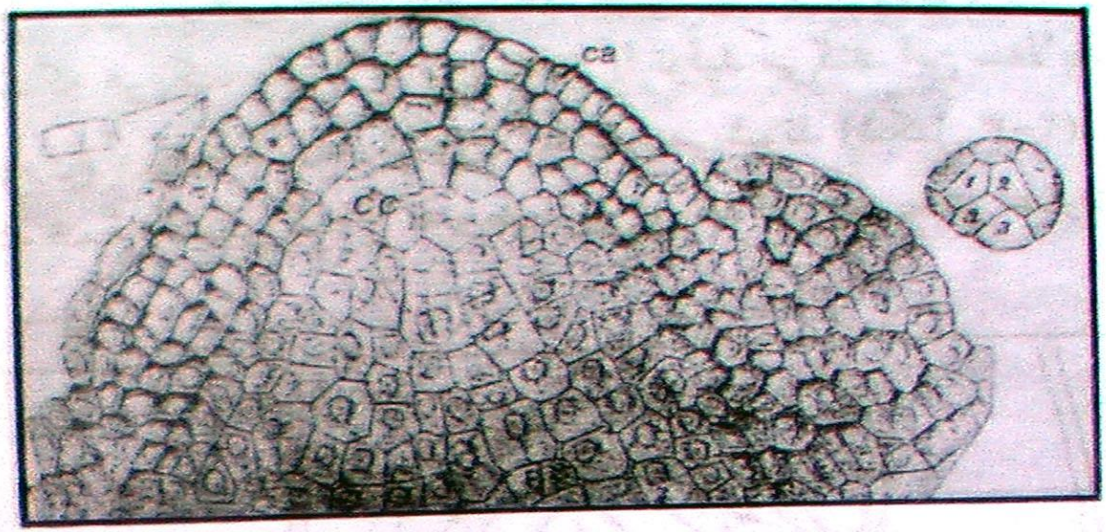


شکل ۳-۲. رأس ریشهٔ نهاندانگان که براساس نظریهٔ «بافت زای» هانشتین تفسیر شده است (۱۸۶۸).
d : آغازی «درماتوژن» است که از آن بشره به وجود می‌آید؛ Pe : آغازی «پریبلم» است که از آن پوست منشأ می‌گیرد؛ Pl : آغازی «پلروم» است که از آن استوانه مرکزی منشأ می‌گیرد.

- عدم امکان مشاهده مرز بین پوست و استوانه مرکزی ، وجود دو لایه بافت‌زای پلروم و پریبلم را مورد تردید قرار داد .

تفسیر اشمیت

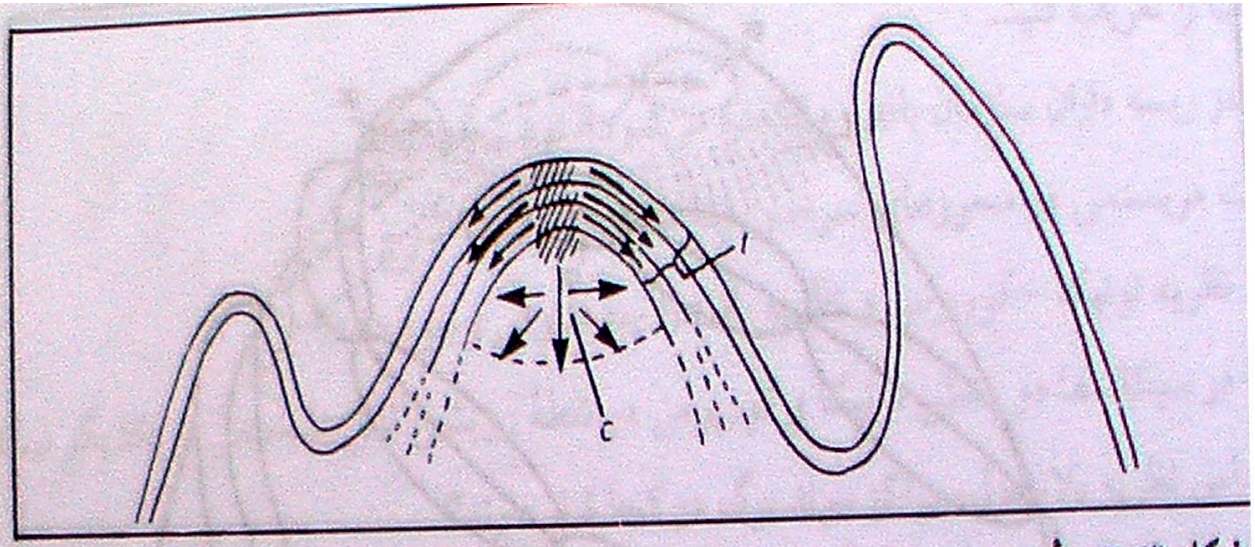
- کخ از نقاط رویشی را در بازدانگان وافدرا ، در سال ۱۸۹۱ شرح داد . او نشان داد که این نقاط رویشی از نظر یاخته‌شناسی از دو بخش کاملاً مشخص ، یعنی : بخش مرکزی با یاخته‌های درشت حاوی واکوئولهای فراوان و یک کلاهک از یاخته‌های کوچک با پروتوپلاسم متراکمتر (شکل ۳-۳) تشکیل شده است .



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 این وجود ، کخ پذیرفت که همهٔ بافتهای گیاهی از یاختهٔ راسی واحدی به وجود می‌آیند .
- تفسیر کخ بسیار نزدیک به تفسیری بود که توسط اشمیت تنظیم شد .

- کخ دو بخش کاملاً متمایز از نظر یاخته‌شناسی و بافت‌شناسی تشخیص داد :
- ۱- توده‌ای از یاخته‌های هم‌قطر ، یعنی : یک اندازه در همهٔ جهات ، این تودهٔ یاخته‌ای کورپوس (مغز) را تشکیل می‌دهد (شکل ۳-٤)
- ۲- کورپوس به وسیله یک یا چندین لایه از یاخته‌های کوچکتر پوشیده شده است . این یاخته‌ها تونیکا (پوسته) را تشکیل می‌دهند .



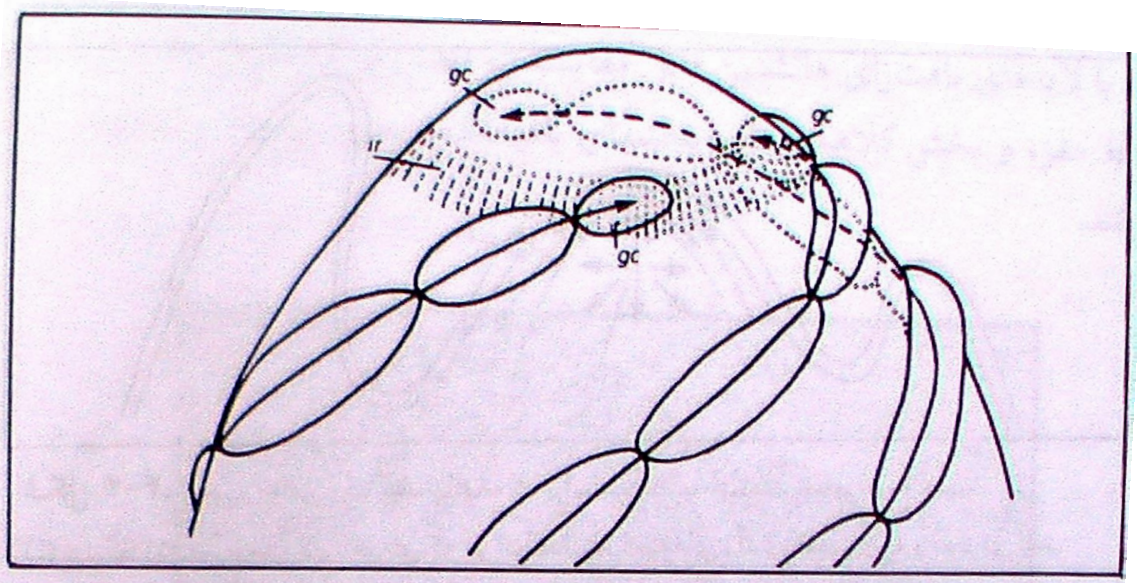
شکل ۳-۴. رأس رویشی یک گیاه نهاندانه که براساس نظریهٔ اشمیت تفسیر شده است.
(t) تونیکا؛ (c) کورپوس؛ دو ناحیه‌ای که در اثر فعالیت یاخته‌های رأسی محوری به وجود می‌آیند.

- این دو بخش به هیچ وجه قابل مقایسه با نظریه بافت‌زای ارائه شده توسط هانشتین نیست.
- تعداد لایه‌های تونیکا تقریباَ برای هر گونه ثابت و در گونه‌های مختلف ، متفاوت است . به عنوان مثال ، در یولاف ، یک لایه . در یاس بنفش ، دو لایه . در تمشک ، سه لایه . در هیپوریس و ولگاریس ، چهار تا شش لایه است .
- در بعضی از گیاهان ، مانند سیکاده‌ها ، تشخیص ساختار راسی با توجه به دو منطقه تونیکا و کورپوس مشکل است .

- نظریه حلقه آغازی (حلقه بنیادی) و انتقاد بر نظریهٔ آغازی انتهایی
- پلانتفول ویژگیهای غیرحقیقی فرضیه آرایش برگی را که بیش از یک قرن مورد قبول بود ، یعنی : پیشنهادی را مبنی بر اینکه برگها از راس رویشی منشا می‌گیرند و در چنین محلی روی یک مارپیچ منفرد (مارپیچ ژنتیکی) مستقر می‌شوند ، مردود شناخت .

- پلانتفول نشان داد که معمولاً برگها روی چندین مارپیچ (نه یک مارپیچ) روی ساقه ظاهر می‌شوند .
- بین دو برگ «زاویهٔ واگرایی» وجود دارد .
- روی هر مارپیچ برگی ، برگهای متوالی پهلو به پهلو قرار می‌گیرند ،
- گویا القا از نقطه‌ای به نقطهٔ دیگر منتقل شده است و یک پیوستگی مریستمی بین زایش برگهای بعدی همان مارپیچ وجود دارد .

- بنابراین ، مولف نظریهٔ «پیوستگی» (ارتباط) را با نظریهٔ «واگرایی» جانشین کرده است .
- شکل (۳-۵)
- پژوهشهای بعدی کامفورت ، این داده‌ها را تا بازدانگان گسترش داد .

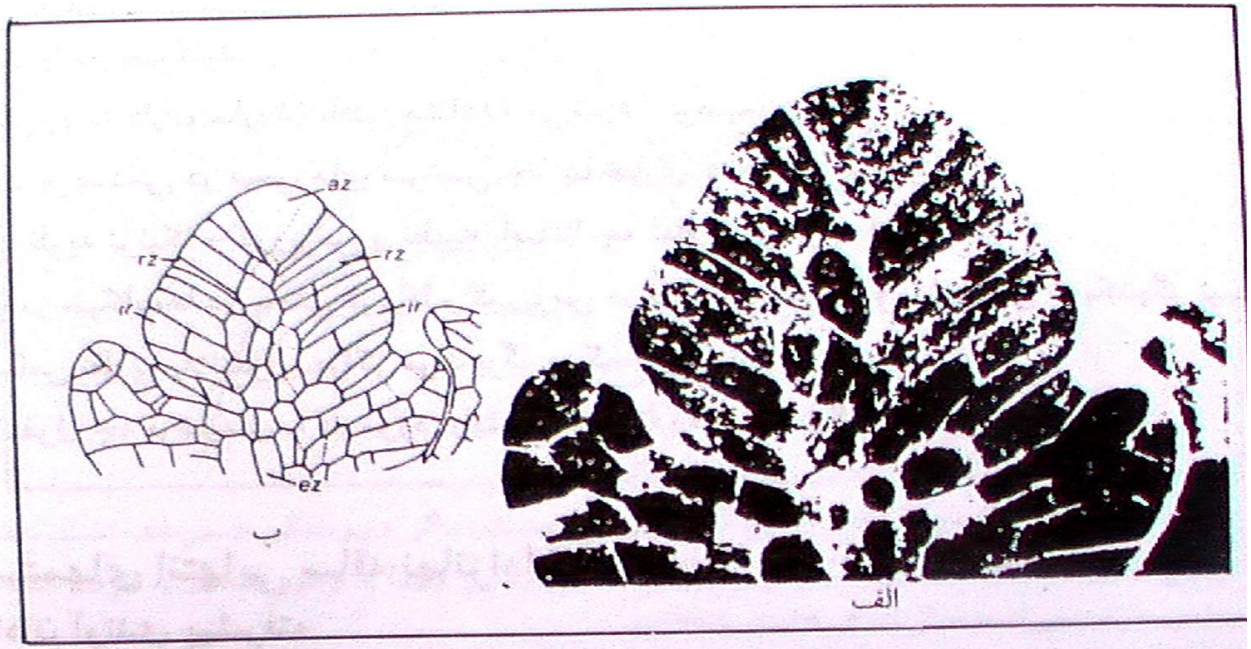


شکل ۳-۵. رأس (انتهای) رویشی که براساس نظریه مارپیچهای برگی و پیوستگی تفسیر شده است. سه مارپیچ برگی نشان داده شده است که هریک از یک مرکز زایشی (gc) به وجود آمده و به طرف حلقه بنیادی حرکت می‌کنند (برگرفته از پلانتفول، ۱۹۴۷).

- مریستمهای انتهایی ساقه نهانزادان آوندی
- نهانزادان آوندی پیشرفته
- وجود یاختهٔ انتهایی چهاروجهی یا هرمی شکل که توسط نژلی (۱۸٦۸) و هوف میستر (۱۸۵۱) شرح داده شده ،بیش از یک قرن است که در نهانزادان آوندی پیشرفته مانند سرخسها و دم‌اسبیان تایید گردیده است .

مریستم انتهایی دم‌اسب

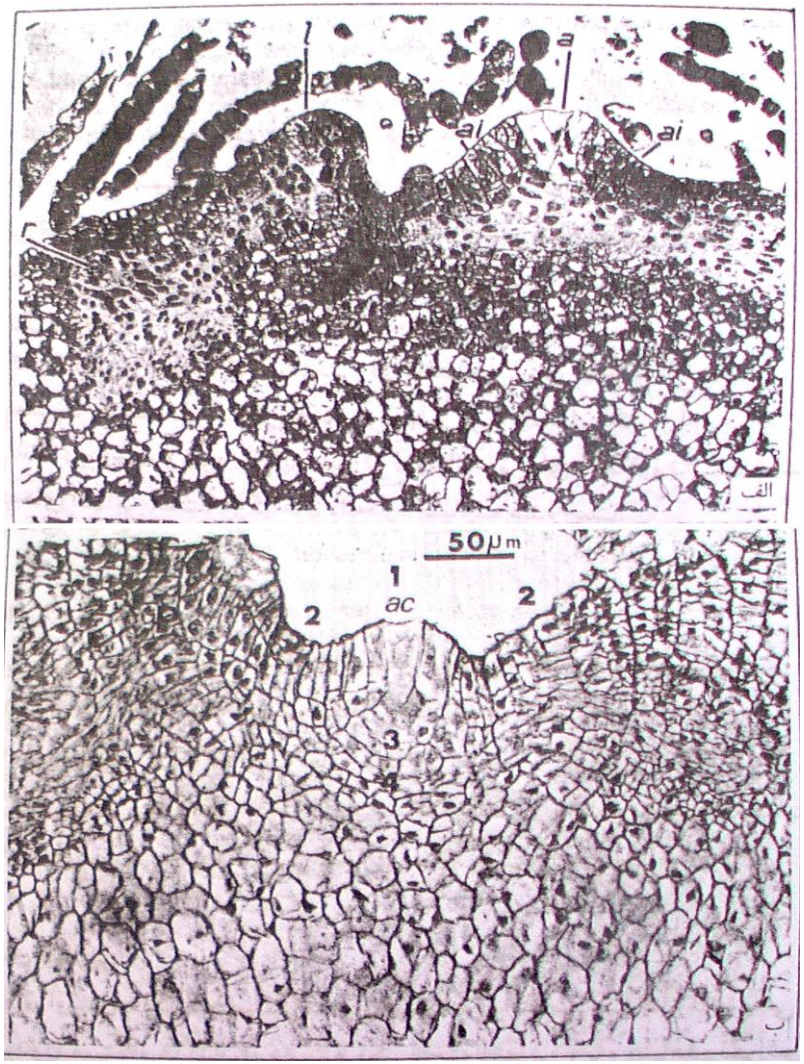
- یاخته انتهایی در این گیاهان از لحاظ اندازه و شکل از یاخته‌های مجاور قابل تشخیص‌اند (شکل ۳-٦) .
- پژوهشگران نتیجه گرفتند که یاختهٔ انتهایی در تشکیل مریستم فعال است و به آن شکل می‌دهد ، اما در طرح‌ریزی برگ ساقه در گیاه بالغ ، نه خود و نه یاخته‌های مجاورش فعالند .



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.

مریستم انتهایی سرخس فیلیکال لپتوسپورانژیت

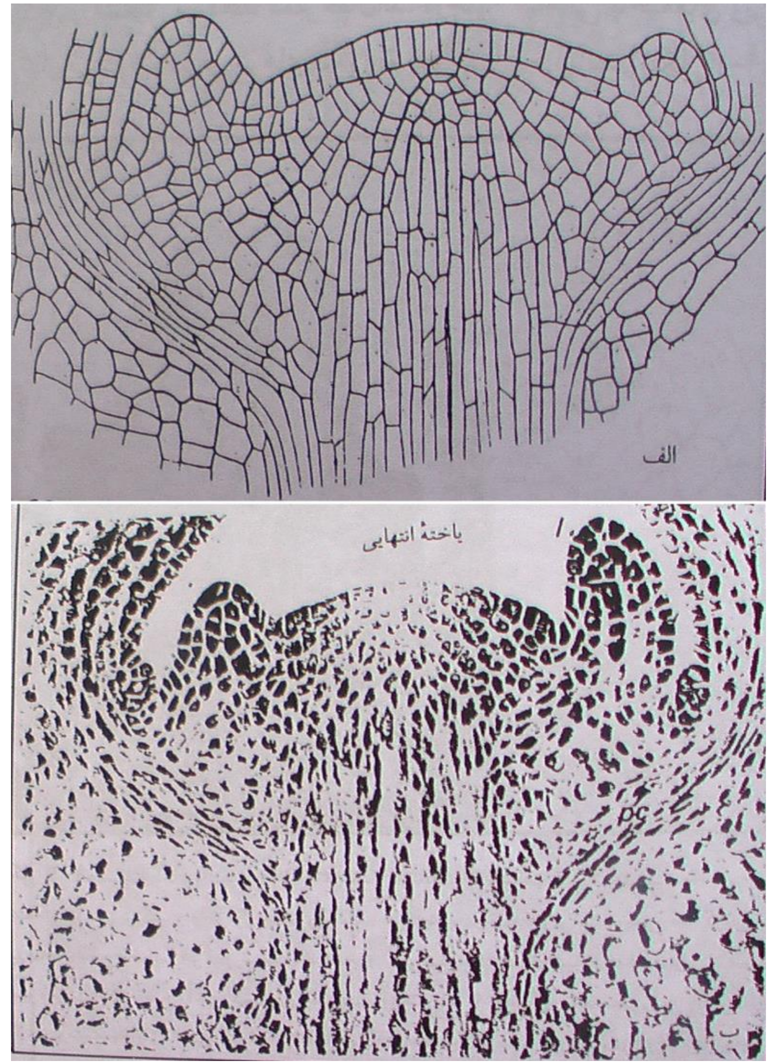
- نوک ساقهٔ سرخسهای پیشرفته معمولاً مسطح تراز نوک ساقهٔ دم‌اسبیان (شکل ۳–۷) است ، اما به طور خلاصه همان تعریف برای آن به کار می‌رود .



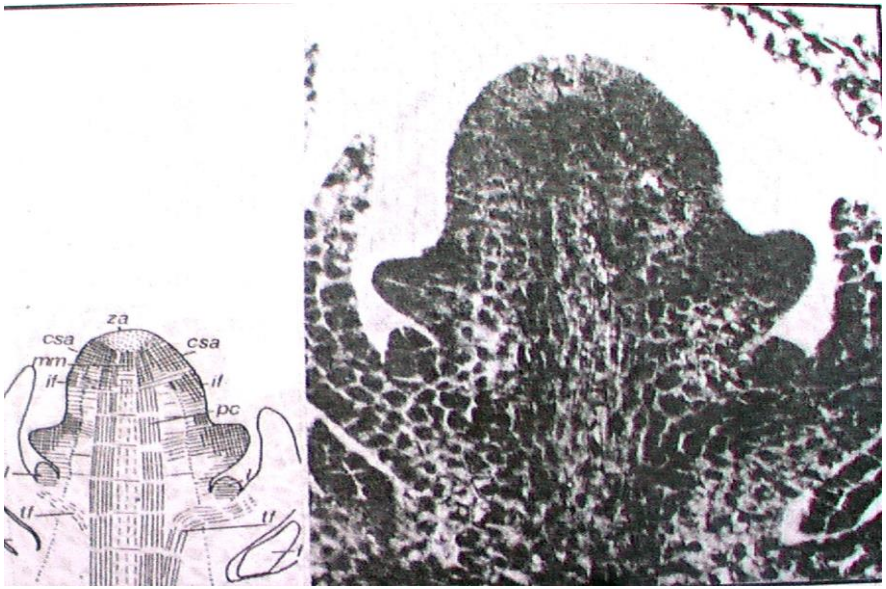
شکل ۳-۷. رأس رویشی ریزوم سرخس پنجه‌ای (Pteris cretica) (سرخس لپتوسپورانژیت)، که در نوک محور قرار دارد و توسط رشد زیاد پارانشیم زمینه‌ای به سرعت بزرگ شده است: الف) یاخته‌های انتهایی با واکوئولهای درشت؛ (a) یک یاختهٔ چهاروجهی مرکزی؛ (ai) یاخته‌های جانبی با واکوئولهای کوچک تانن دار که در اثر تکثیر، حلقه 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 براشه رنگ‌آمیزی شده است؛ (ac) یاخته‌های انتهایی (بخش ۱)؛ یاخته‌های جانبی بخش ۲، شیب نمایززدایی را نشان می‌دهد؛ در بخش ۳، یاخته‌ها در مقایسه با یاخته‌های انتهایی بالایی کمتر تمایز یافته‌اند؛ بخش ۴ محل آغاز پارانشیمهای مغزی است.

نهانزادان آوندی ابتدایی

- در میان نهانزادان آوندی دیگر همیشه یک یاختهٔ انتهایی ویژه مشاهده نمی‌شود .
- در بسیاری موارد ، در نوک ساقه چندین یاختهٔ مشابه قرار دارد که نقش آنها مشخص نیست (شکل ۳–۸) .

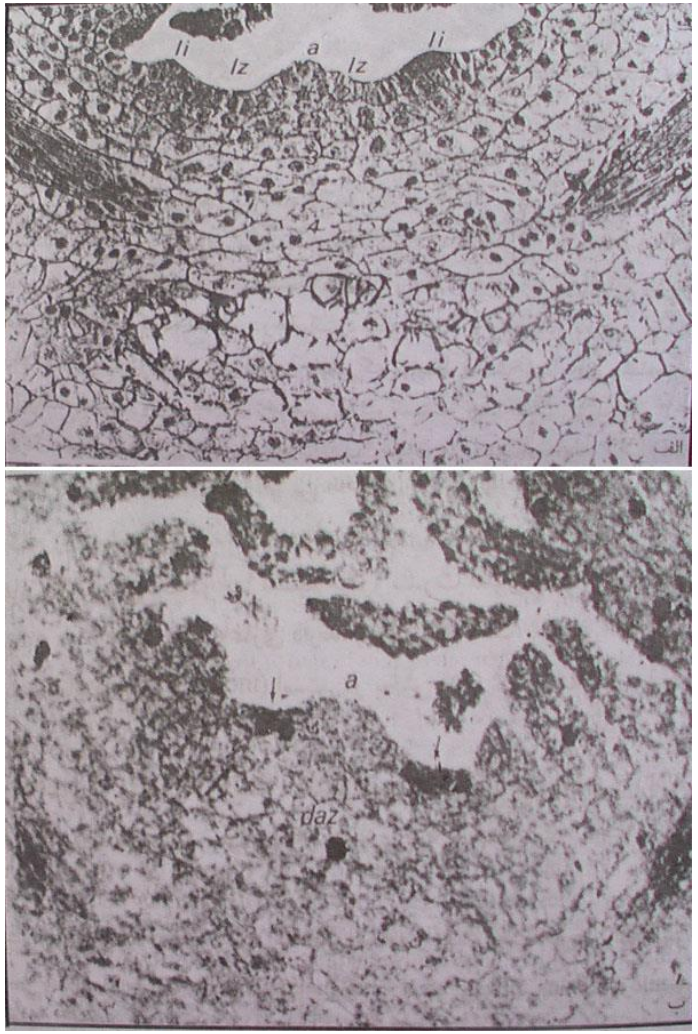


شکل ۳-۸. نوک ساقه لیکوپودیوم سلاگو (Lycopodium Selago): الف) ساختار تشریحی؛ یاختههای انتهایی به طور آشکار تمایز نیافتهاند؛ منشأ محوری استوانهٔ مرکزی با برگها (میکروفیلها) و رشتهٔ پیش آوندی مستقل از استوانه مرکزی به وجود آمدهاند (برگرفته از استراسبورگر، ۱۸۷۲). ب) نوک ساقه که با روش براشه رنگ آمیزی شده است، مقدار فراوانی RNA را در طرحهای اولیه برگی جانبی همانند آغازیهای زیر رأس استوانه مرکز نشان میدهد.



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، (lf) اثرهای برگ، محلهای آغازی با ضربدر مشخص شده‌اند. (برگرفته از Buvat ۱۹۵۵).

- پژوهشهای دقیقتر میشو (۱۹٦٦ و ۱۹٦۷) روی نقطهٔ رویشی ساقهٔ ایزوئتس ستاسه ، با استفاده از روش «اتورادیوگرافی بافتی » ، نشان داد که یاختههای نوک ناحیه (۱) ، (شکل ۳-۱۰ ، ب) بندرت در گیاه بالغ تقسیم میشود ، ناحیه (۳) محل جوانه زدن برگ و تشکیل(شکل ۳-۱۰ ، ب) بندرت در گیاه بالغ تقسیم میشود .

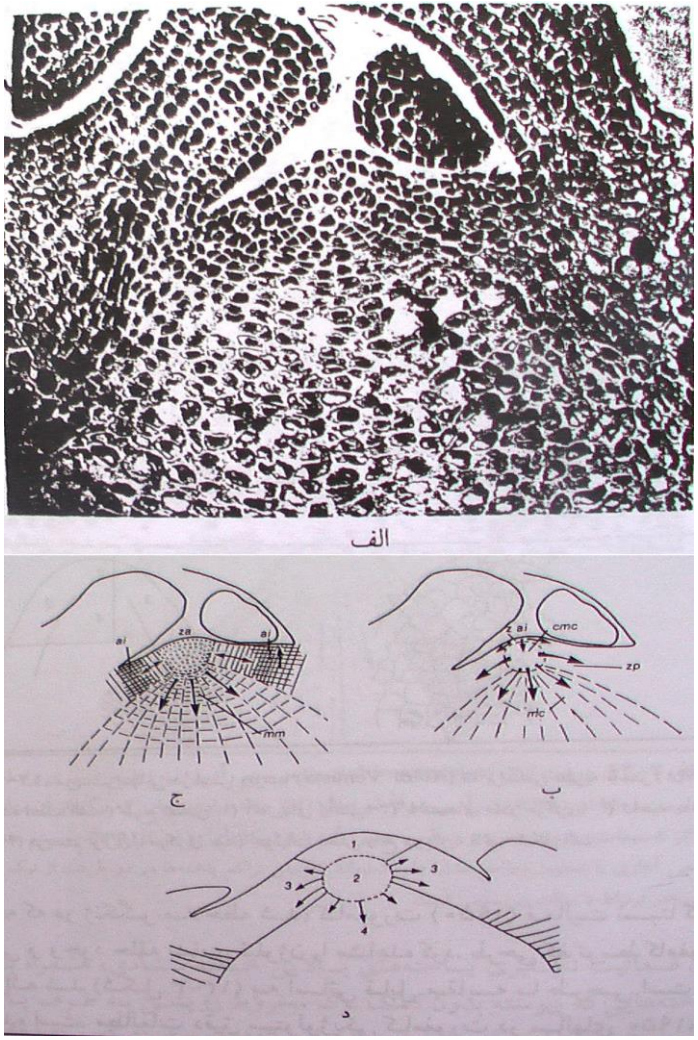


شکل ۳-۱۰. رأس رویشی ایزوئت سـ ناسه (Isoetes setaceae) که به روش براشه رنگ‌آمیزی شده است. ناحیه‌بندی آن شبیه به سرخس Pteris cretica (شکل ۳-۷) است. (a) یاخته‌های رأسی؛ (lz) ناحیهٔ جانبی؛ (li) آغازی برگ؛ (Pc) لایهٔ زاینده، شبب تمایزیابی بین (a) و (z) آشکاراست. چرخه‌های یاخته‌ای به طور پیوسته کوتاهتر می‌شوند (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 یک یاخته انتهایی (راسی) مشخص ، نسبتاَ از ویژگی گیاهان نهانزادان آوندی پیشرفته است تا گیاهان ابتدایی .

- مریستمهای انتهایی پیدازادان اولیه (گیاهان دانه‌دار اولیه)
- نقطه رویشی سیکادالهای مختلف و ژنکگو توسط فاستر مطالعه شده است (۱۹۳۸ و ۱۹۳۱) . قطر نقطه رویشی در بعضی از گیاهان ممکن است در حدود ۲ تا ۳ میلیمتر باشد.
- هیچ آغازی خاصی را نتوانستند جدا کنند .

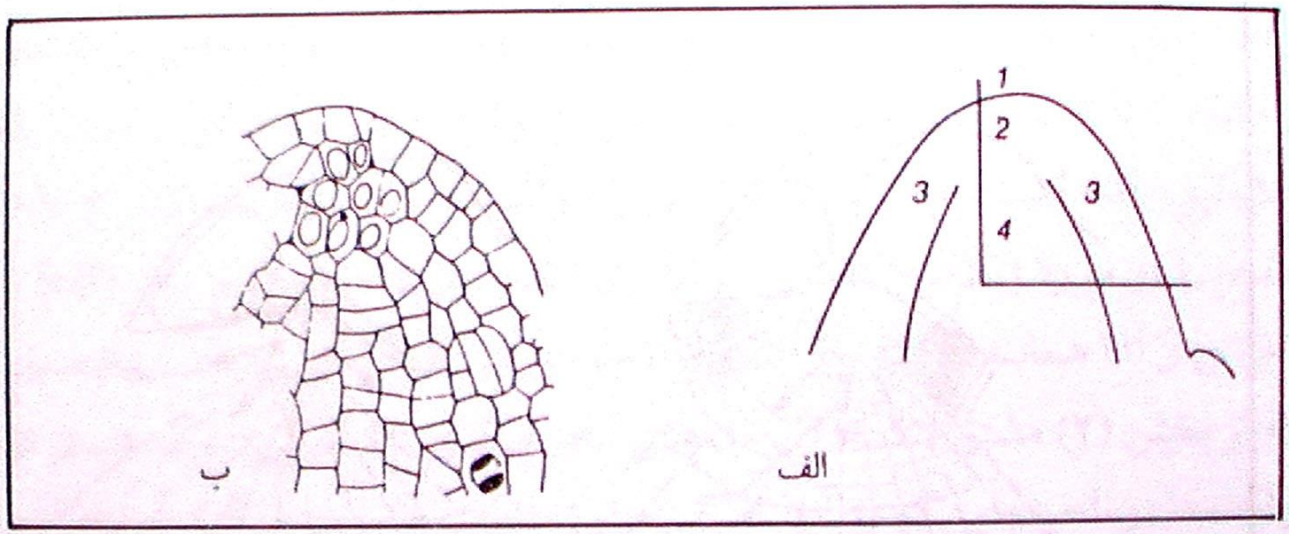
- (شکل ۱۱-۳ ،ب،د) .
- تفسیر فاستر را در مورد ژنکگوبیلوبا و دیون‌ادول نشان می‌دهد . سطوح یک (zai)به عنوان نواحی آغازی و لذا همانند یاخته‌های انتهایی محوری در نظر گرفته شده‌اند .
- پژوهشهای کامفورت (۱۹۵۱ و۱۹۵٦) فعالیت نسبتاً کم آغازیهای محوری یا مرکزی ژنکگو را تایید می‌کند . «نتیجه‌گیری بر اساس شکل ۳-۱ ، الف» نشان داده شده است .



شکل ۳-۱۱. مریستمهای انتهایی پیدازادان اولیه : الف تا ج) زنکگوبیلوبا (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.

مریستمهای انتهایی ساقه بازدانگان

- فاستر ، با در نظر گرفتن پژوهشهای خود ، کخ ، کورودی و کراس طرحی را برای ناحیه راسی بازدانگان نزدیک به پیدازادان اولیه ارائه کرد (شکل ۳-۱۲) . در این طرح ، پیکر یاخته‌های مادر مرکزی از یاخته‌های راسی محوری (شکل ۳-۱۲) مشتق شده‌اند .

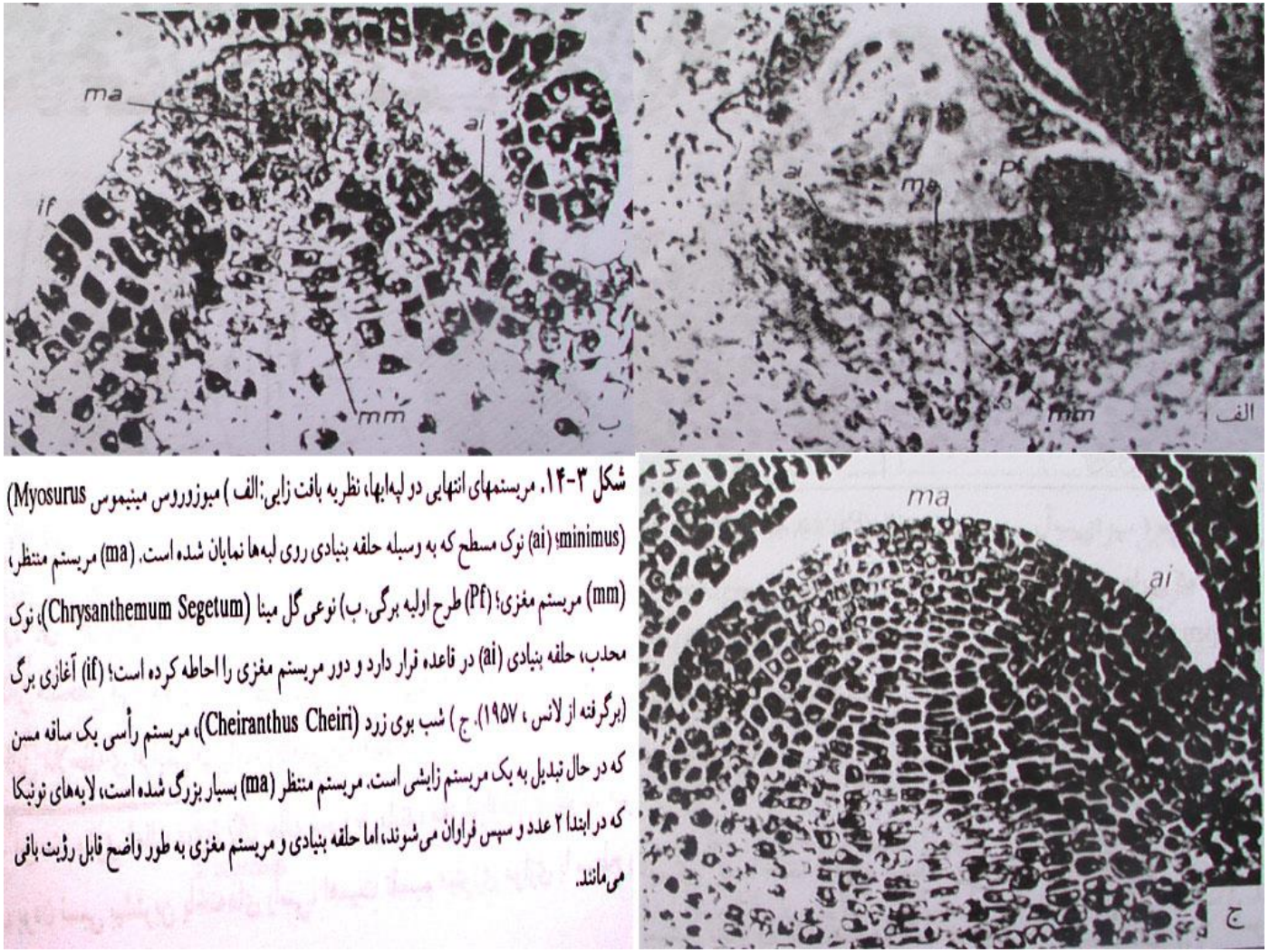


شکل ۳-۱۲. مریستم انتهایی در ابیس ونوستا (Abies Venusta) که براساس نظریه فاستر (۱۹۴۱) تفسیر شده است: الف) طرح تفسیر؛ ۱) آغازیهای رأسی؛ ۲) یاخته‌های مادر مرکزی؛ ۳) ناحیه بافت محیطی؛ ۴) مریستم نواری یا مرکزی. ب) جزئیات بخش واقع در زاویه قائمه شکل الف.

- طرحی که توسط کامفورت برای درخت نوئل ارائه شده (شکل ۳-۱۳)به آسانی قابل مقایسه با طرحی است که برای ژنکگو ارائه شده است . بازدانگان بهترین نقش مستقل حلقه بنیادی را نشان می‌دهند .

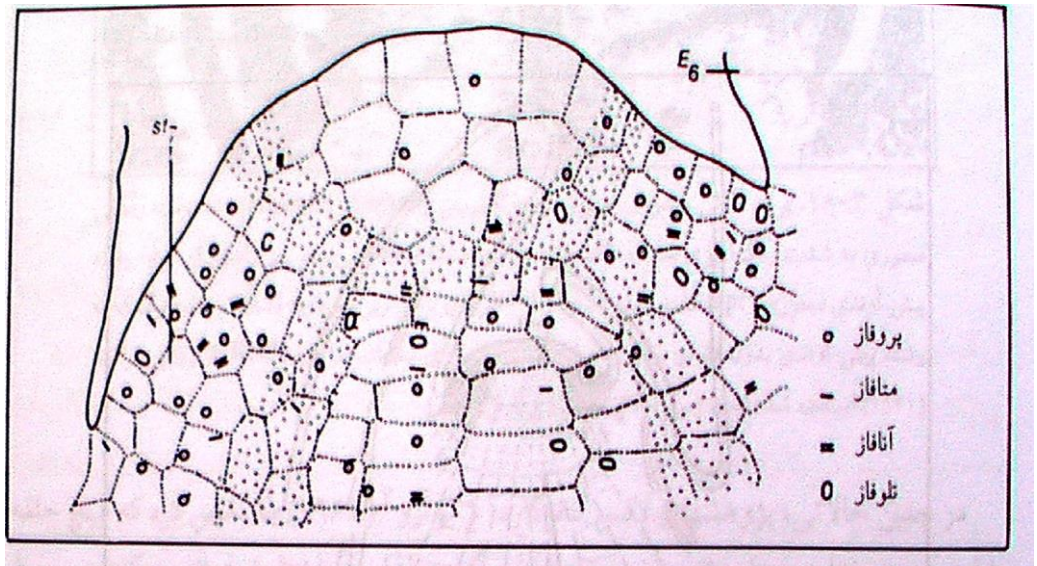
مریستمهای انتهایی ساقه نهاندانگان

- نقطه رویشی دولپه‌ایها معمولاً نواحی فعال قابل مقایسه با این نواحی را در راس بازدانگان نشان می‌دهد ، اما عموماً از نظر اندازه کوچکتر است (شکل ۳-۱٤) .



شکل ۳-۱۴. مریستمهای انتهایی دو لپه‌ایها، نظریه بافت زایی: الف) میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus)؛ (ai) نوک مسطح که به وسیله حلقه بنیادی روی لبه‌ها 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.

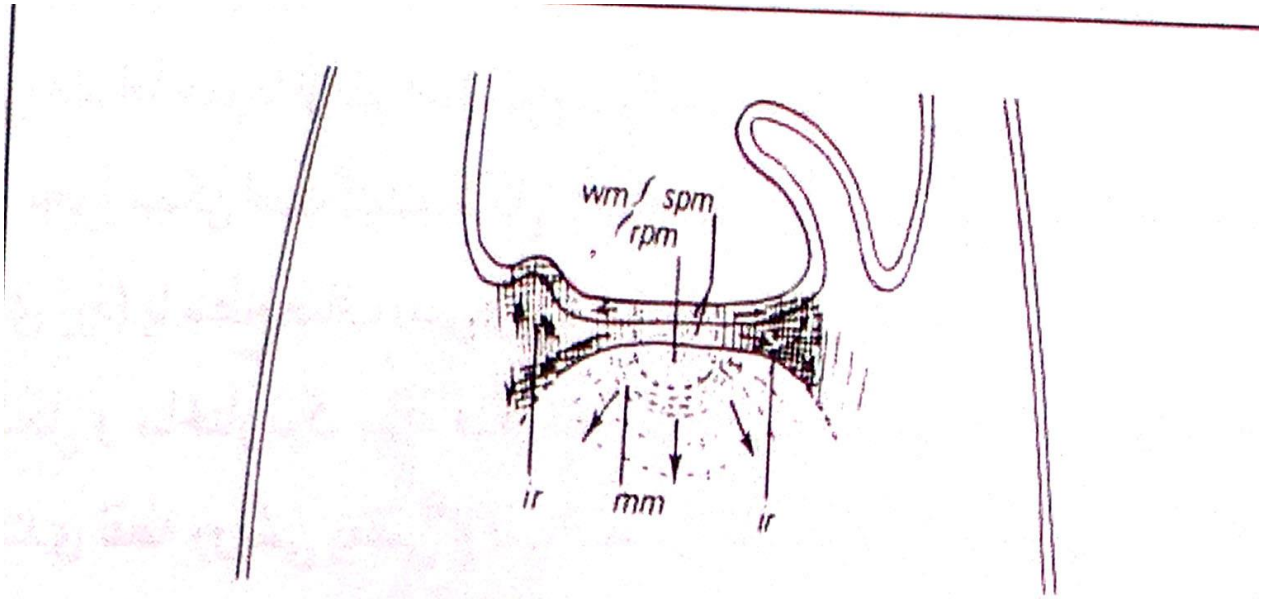
- نوك محور ممكن است گنبدي شكل (باقلاي مصري ، باقلا ، گل مينا) ، اغلب بسيار مسطح (شب بوي زرد) يا سطح صاف (ميوزوروس ، شكل 3-14) باشد .
- دو ناحيه تونيكا و كورپوس كه توسط اشميت تعريف شده‌اند ، معمولاً قابل تشخيص‌اند.
- تونيكا اغلب از دو لايه و گاهي بيش از دو لايه ، تشكيل شده است (به عنوان مثال ، در تمشك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



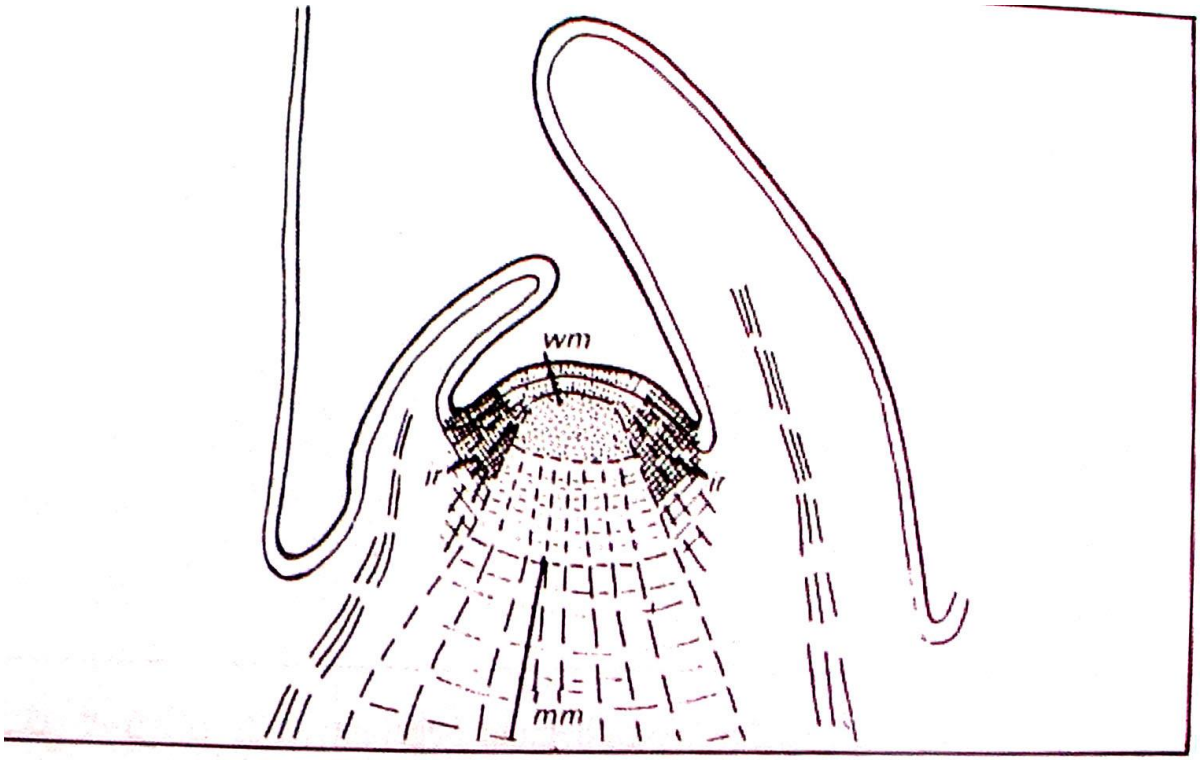
شکل ۳-۱۵. گل داودی (Chrysanthemum Segetum)؛ گزارشهای حاصل از بررسی تقسیم میتوز از برشهای طولی محوری ده مریستم رأسی، در مورد آغاز تشکیل هفتمین برگ (SF_7) و ترمیم حلقه بنیادی در محل ششمین طرح اولیه برگی (E_6)، نواحی انتقالی بین سه ناحیه (ناحیه رأسی، حلقه بنیادی و مریستم مغزی) یا «نواحی هماهنگ سازی رشد»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

- در مرز سه ناحیه : محور راسی ، حلقه بنیادی و مریستم مغزی (شکلهای ۳-۱۶ و ۳-۱۷)
- «نواحی هماهنگ شده رشد » نواحی منظم انتقالی قرار دارند (که در شکل ۳-۱۵ با نقطه‌چین نشان داده شده است » .

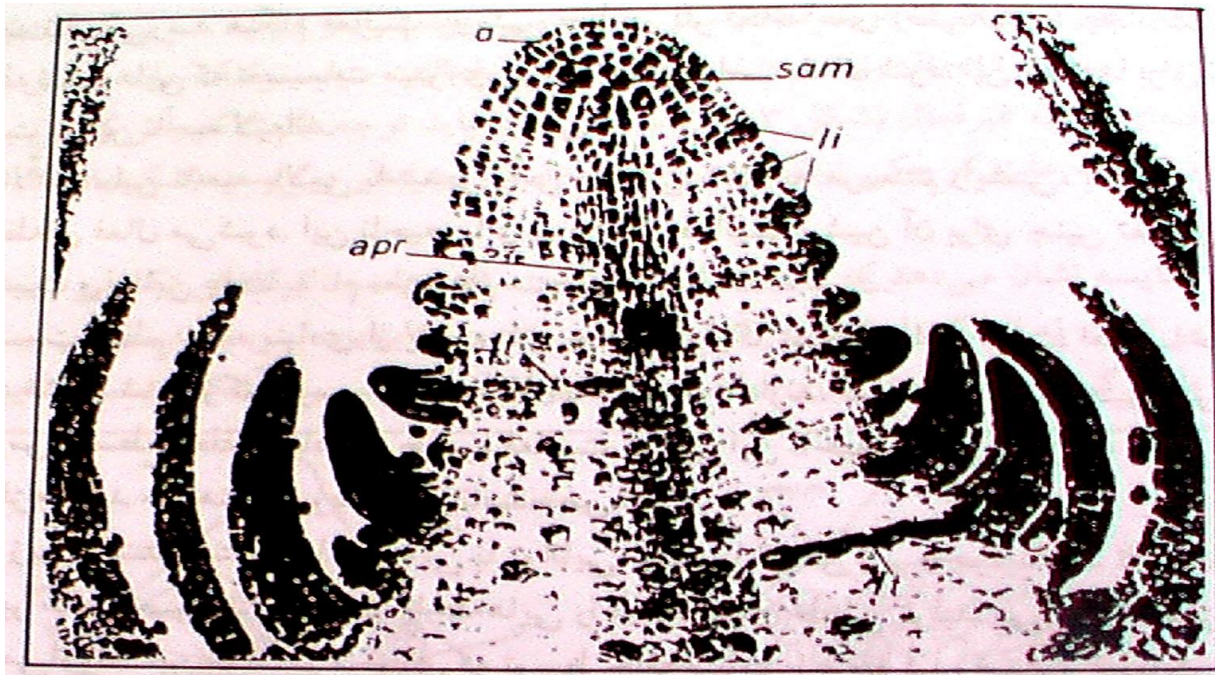
- حلقهٔ بنیادی ساختاری از مرحله رشد رویشی ساقه‌های برگی است . این حلقه هنگام آغاز مرحله زایشی ناپدید می‌شود .
- قسمت اعظم حلقه بنیادی از یاخته‌های جانبی تونیکا تشکیل یافته است ، اما یاخته‌های جانبی مشتق شده از کورپوس نیز احتمالاً گهگاه وجود دارند . در حقیقت ، مرز بین تونیکا و کورپوس بسیار نامشخص است .



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.



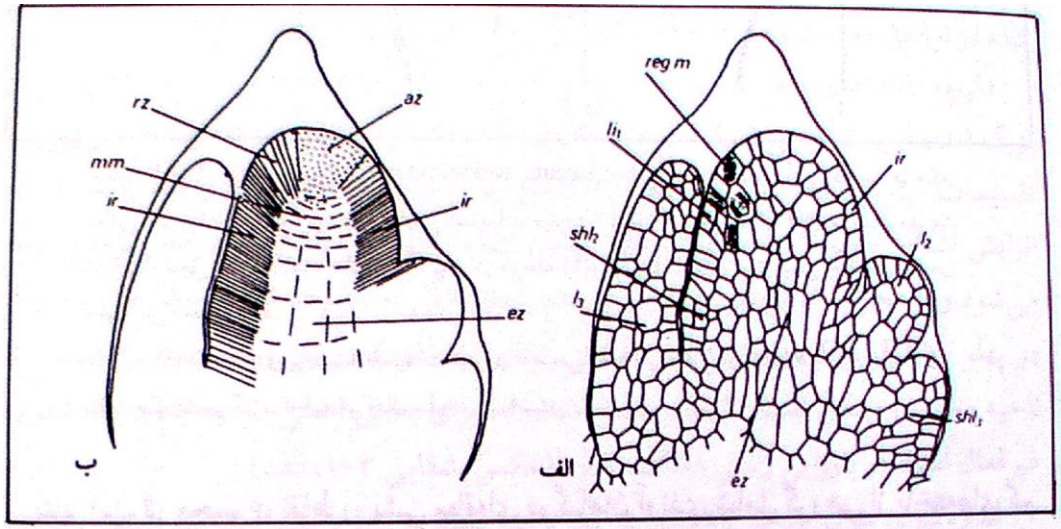
شکل ۳-۱۷. تفسیر مریستم رأسی‌اندکی محدب ساقه جوان شب بوی زرد (Cheiranthus Cheiri)
(Wm) مریستم منتظر؛ (mm) مریستم مغزی؛ حلقه بنیادی.



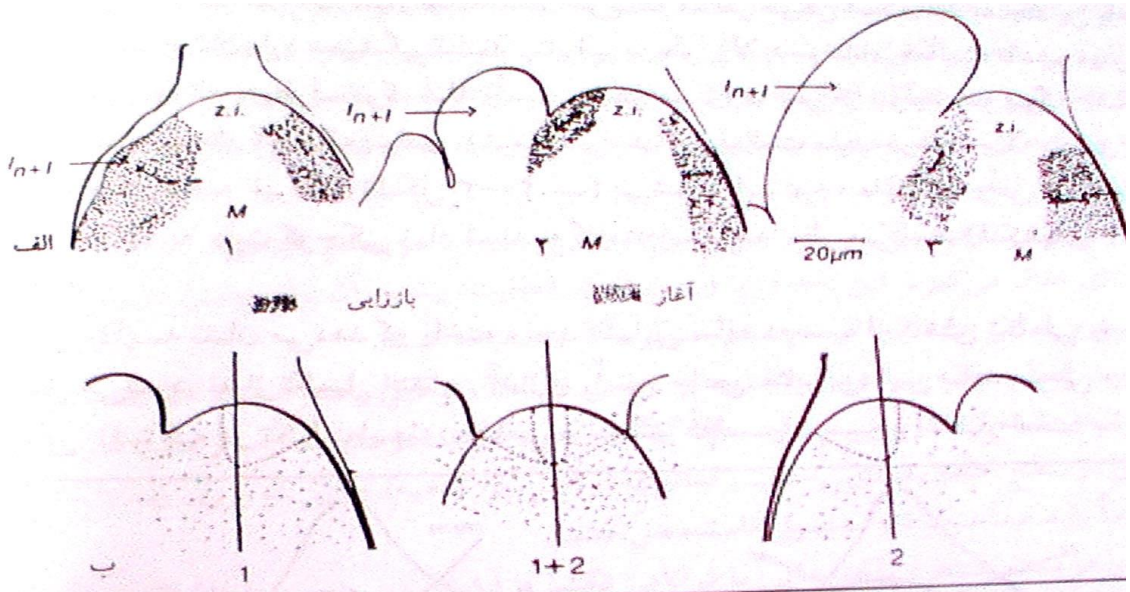
شکل ۳-۱۸. برش طولی محوری هیپوریس وولگاریس (Hippuris vulgaris). a) ناحیه رأسی محوری به شدت رنگ‌آمیزی شده و فاقد حلقه بنیادی است؛ (sam) مریستم زیر رأسی که از آن رشته پیش آوندی محوری (apr) مشتق شده است؛ (li) آغازیهای برگی زیر بشره‌ای؛ (Lt) اثر جای برگ که به رشته پیش آوندی بدون فضای برگی متصل شده است. برای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

- هیچ چیز قابل مقایسه‌ای با نظریه بافت‌زای هانشتین ، یا «لایه‌های مستقل» غیر از لایه زاینده سطحی بشره‌ای ، در مریستم انتهایی رویشی ساقه برگی دولپه‌ایها وجود ندارد .

- مریستم انتهایی در تک‌لپه‌ایها (گندم، شکل ۳-۱۹) اغلب خیلی کوچک و ساختار آن بسیار ساده است . مریستم منتظر ممکن است فقط به چندین یاخته کاهش یابد و امکان دارد همیشگی نباشد .
- در تیره گندمیان ، تونیکا به یک لایه منفرد سطحی کاهش می‌یابد . (شکل ۳-۲٤)



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 (Li_1) صدمه دیده است؛ (L_2) طرح اولیه برگی، درست جلوتر از Li_1؛ (ShL2) آغاز پایه غلاف L_2؛ (shl_3 , L_3) 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.

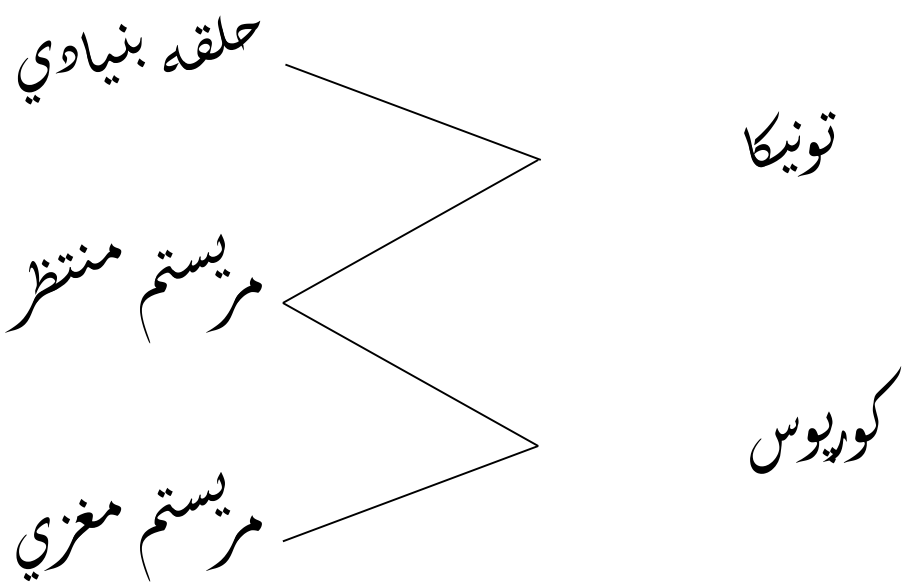


شکل ۳-۲۰. لوزولا پدمونتانا (Luzula pedemontana)؛ الف) منطقه‌بندی رأسی در سه مرحله توالی تمو برگ (I_n+1) براساس فراوانی تقسیمات میتوزی؛ (Z_i) ناحیه غیر فعال؛ (m) مریستم مغزی؛ (S_n+1) محل آغازی قاعده غلاف (I_n+1). در مرحله (۲)، تقسیمات میتوزی ترمیمی حلقه بنیادی در رک رأس دخالت دارد.

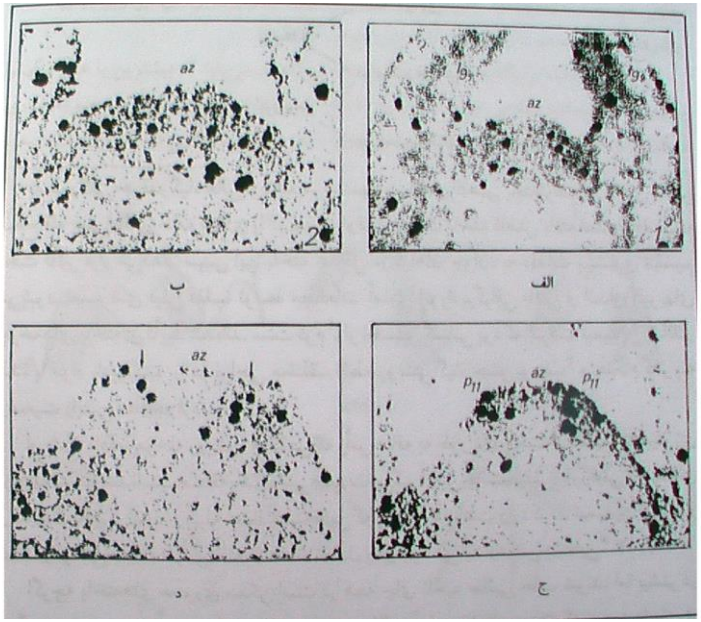
ب) نوسان حلقه بنیادی برحسب تقسیمات میتوزی ترمیمی که به طرف بالا در محور هر طرح اولیه برگی دید صورت می‌گیرد. ناحیه غیرفعال سفید رنگ است.

- خودمختاری آشکار بشره که به عنوان تنها «بافت‌زا» در دولپه‌ایها ظاهر می‌شود ، در این گیاهان وجود ندارند .(شکلهای ۳-۱۶ و ۳-۱۷)

- با توجه به حالت حد واسط دولپه‌ایها ،
- نواحی فعال متفاوت را می‌توان به صورت زیر نمایش داد



- به طور کلی ، هر قدر گیاه عالی‌تر باشد مریستمهای ساقه‌ای کاهش یافته‌ترند . این کاهش بیشتر سطح قله یعنی بالای حلقه بنیادی را که بعضی اوقات به یک یاخته کاهش یافته است (دم‌اسب) ، تحت تاثیر قرار می‌دهد .



عکس بشقابی ۳-۱، مریستمهای رأسی رویشی حسن یوسف (Coleus blumei) (از ثبره نعنا).
اتورادیوگراف بافتی که ۶ ساعت پس از وارد کردن تیمیدین نشاندار شده به دست آمده است:
الف) بخش کمینه‌ای، شروع باززایی (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 باززایی (ترمیم) توسط تقسیمات میتوزی در دو طرف است. هیچ اثری از ماده رادیواکتیو در ناحیه محوری (az) وجود ندارد.

- اندازه‌گیری طول چرخه یاخته‌ای در سه ناحیه نقطه رویشی ، داده‌های بیشتری را در دسترس قرار می‌دهند.در گل داودی ، طول مدت چرخه یاخته‌ای در ناحیه محوری ۳ برابر ناحیه جانبی و در مریستم مغزی ۲ برابر ناحیه جانبی است (جدول ۳-۱)

- آهنگ سریع پلاستوکرونیک (فاصله زمانی بین ظهور دو برگ) ، مانند نخود فرنگی ، یاخته‌ای نیز به همان طریق بر اساس ناحیه‌ها تفاوت دارند (جدول ۳-۱) .

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 ^{14}C و تیمیدین ^{3}H (دوبار نشاندار کردن)	۱۲۶	۵۲	۷
گل داودی	دوبار نشاندار کردن با تیمیدین ^{3}H	۱۳۹	۵۴	۷۰
نخود فرنگی ***				
نقطه رویشی	نشاندار کردن به طور مستمر	۱۴۹	۳۱	۴۳
محور بازداشته شده	نشاندار کردن به طور مستمر	۱۲۷	۶۵	۵۵
محور دوباره فعال شده	نشاندار کردن به طور مستمر	۴۰	۳۳	۴۱

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

** براساس نوگارد و رمبور ۱۹۷۷.

*** نوگارد و روندت (Rondet) (۱۹۷۶).

- تفاوتهای موجود در طول چرخه یاخته‌ای در نواحی مختلف بیشتر مربوط به طول مرحله یعنی مرحله پیش از سنتز DNA است که تکثیر را کنترل می‌کند .
- برعکس ، مرحلهٔ تمایزیابی را فعال می‌کند .
- با وجود تفاوت موجود در طول مدت چرخه یاخته‌ای در نواحی مختلف ، مدت تقسیم میتوز ثابت است . (جدول ۳-۲)

.

جدول ۳-۲. مدت مراحل چرخه یاخته‌ای درنواحی 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

$$\text{ضریب تقسیم میتوزی} = \frac{\text{تعداد تقسیمات میتوزي}}{\text{تعداد یاختههاي سطوح انتخاب شده}} \times ۱۰۰$$

$$\text{نسبت تقسیم یاختهای} = \frac{۱}{T} \times ۱۰۰$$

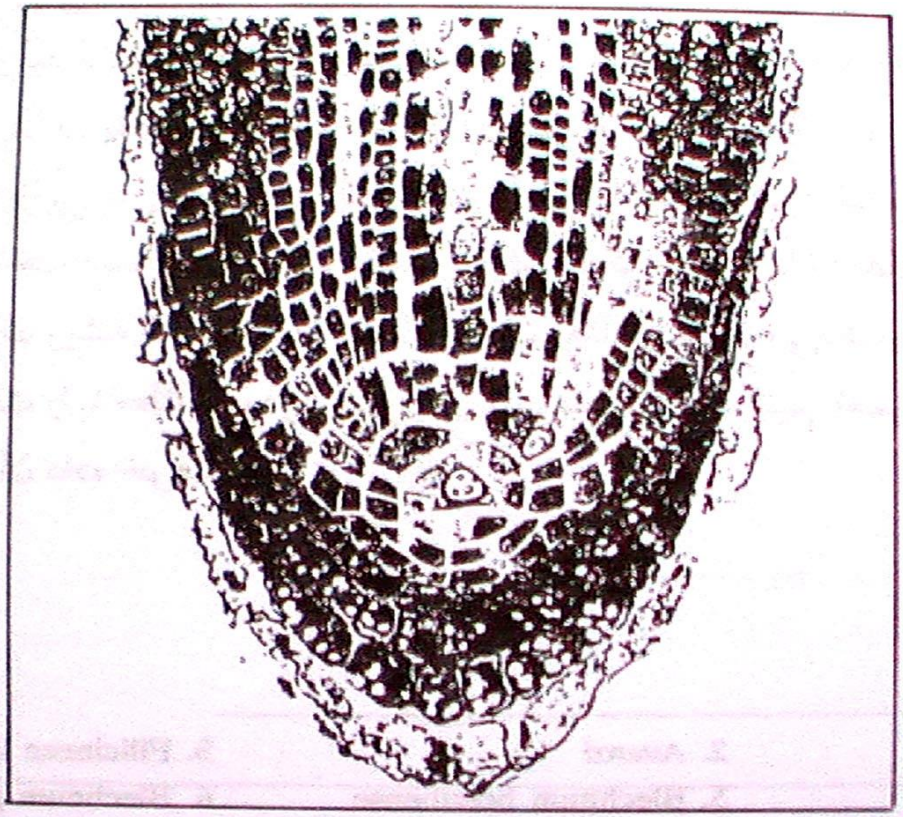
(T= کل طول مدت چرخه یاختهای)

- در گل داودی ، تنوع نسبی ضریب تقسیم میتوزی و نسبت تقسیم یاخته‌ای یکسان‌اند .
- در این مثال همانند گونه‌های دیگر ، ضریب تقسیم میتوزی نشانه معتبری از میزان تکثیر است .

- استفاده از روشهای اتورادیوگرافی و میکرواسپکترفتومتری DNA در چرخه یاخته ای از نواحی مختلف نقطه رویشی گل داودی نشان می‌دهد که طول مدت مجموع مراحل تقریباً ثابت است (جدول ۳-۲) .

ساختار بافتی مریستمهای ریشه‌ای

- ناژلی و هوف میستر که وجود یک یاخته خاص راسی را در مریستمهای ساقه‌ای نهانزادان تشخیص داده بودند ، یاخته مشابه آن را که اغلب چهار وجهی است در راس ریشه مشاهده کردند (شکل ۳-۲۱) .

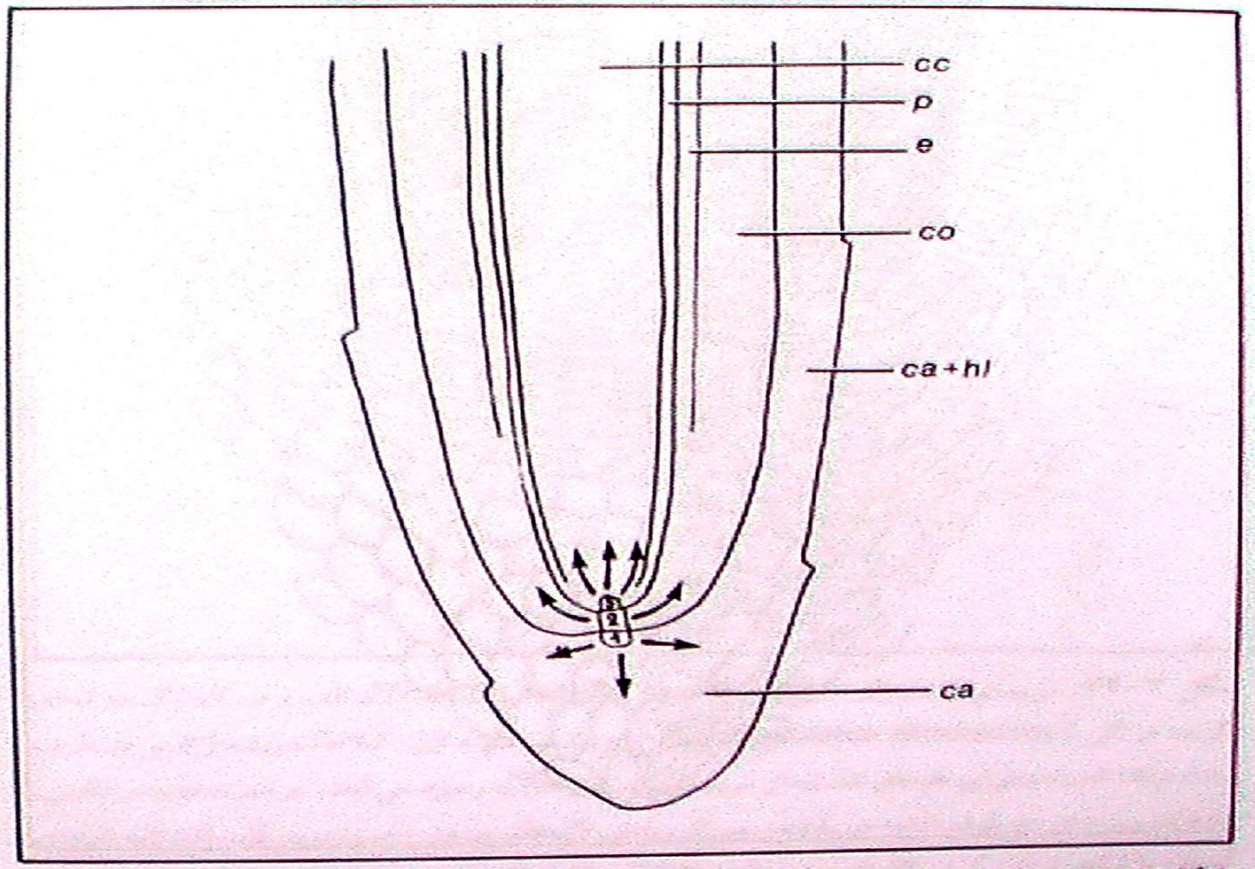


شکل ۳-۲۱. وضعیت بافتی در مریستم ریشه دم اسب (Equisetum arvense)، باخته رأسی در برش عرضی سه گوش به نظر می‌رسد و همانند تک‌لپه‌ایها کلاهک ریشه مستقل از پوست و لایه تارهای کشنده ریشه است.

- وجود یک یاخته منحصر به فرد در موارد بسیار و به طور آشکار در نهانزادان آوندی ثابت شده است (دم‌اسبیان و سرخسها) . در اشکال بسیار ابتدایی مانند پنجه گرگیان ، یاخته چهاروجهی وجود ندارد .

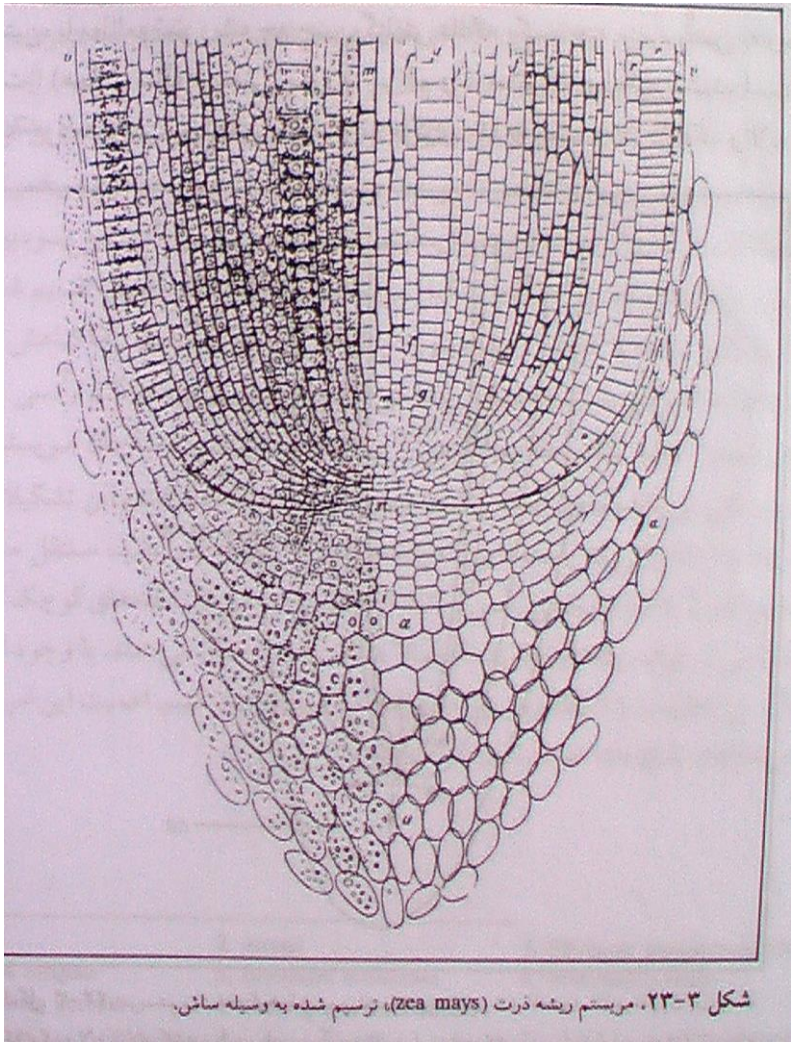
پیدازادان

- هانشتین گزارش داد که یک یاخته منفرد راسی به وسیله سه یاختهٔ بافت‌زا (همانند ساقه) ، یعنی : پلروم ، پریلم و درماتوژن جایگزین شده است که با تقسیمات خود به ترتیب بخشهای : ۱)استوانه مرکزی ، ۲)پوست ۳)کلاهک و لایه بیرونی (لایه تارهای کشنده)(شکل ۳-۲۲) را به وجود می‌آورند رینک ، یکی از شاگردان هانشتین ، یعنی ساختارها یعنی سه یاخته بنیادی را در در ریشه‌های جوان پیدا کرد .



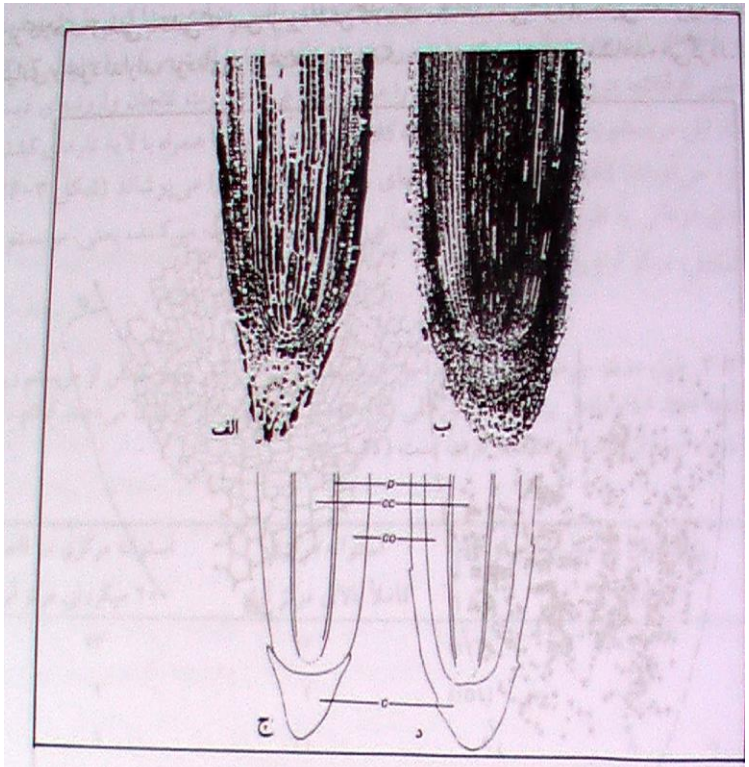
شکل ۳-۲۲. مریستم ریشه دو لپه‌ایها (به وسیله هانشتین تفسیر شده است). ۱) درماتوژن بنیادی که کلاهک و لایه تارهای کشنده را به وجود می‌آورد؛ ۲) پریبلم بنیادی که پوست را تشکیل می‌دهد؛ ۳) پلروم بنیادی که استوانه مرکزی را به وجود می‌آورد؛ (c) آندودرم ؛ (p) دایره محیطیه.

- نظریه بافت‌زا ، تا یک قرن مورد قبول بود .
- ساش ، مریستم ریشه ذرت را رسم کرد و نشان داد که کلاهک و لایه تارهای کشنده ، یاخته بنیادی مشترک ندارند .(شکل ۳-۲۳)



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

- بدین ترتیب نظریه بافت‌زای هانشتین به دنبال پژوهشهای ساش و سپس‌بووا مردود شناخته شد .
- فلائی با پژوهش بر روی مریستم گیاهان دولپه‌ای و تک‌لپه‌ای تفاوتهایی را به شرح زیر مشاهده کرد :
- در تک‌لپه‌ایها ، کلاهک مستقل پوست و لایه تارهای کشنده به وجود می‌آید . تارهای کشنده معمولاً بوسیله یاخته‌های بنیادی پوست (پریبلم) ایجاد می‌شوند ، برعکس ، در دولپه‌ایها ، کلاهک و لایه تارهای کشنده هر دو از فعالیت یاخته بنیادی زیرین (درماتوژن) منشا می‌گیرند (شکل ۳-۲٤) .



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 نیافته 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، درونیترین لایه آن، لایه تارهای کشنده را تولید خواهد کرد. (p) دایره محیطیه؛ (cc) استوانه مرکزی .

- نتایج حاصل پژوهشهای فلائو نشان می‌دهد که مریستم ریشه معمولاً از سه لایه یاخته تشکیل شده است که از سه یاخته بنیادی منشا گرفته‌اند .

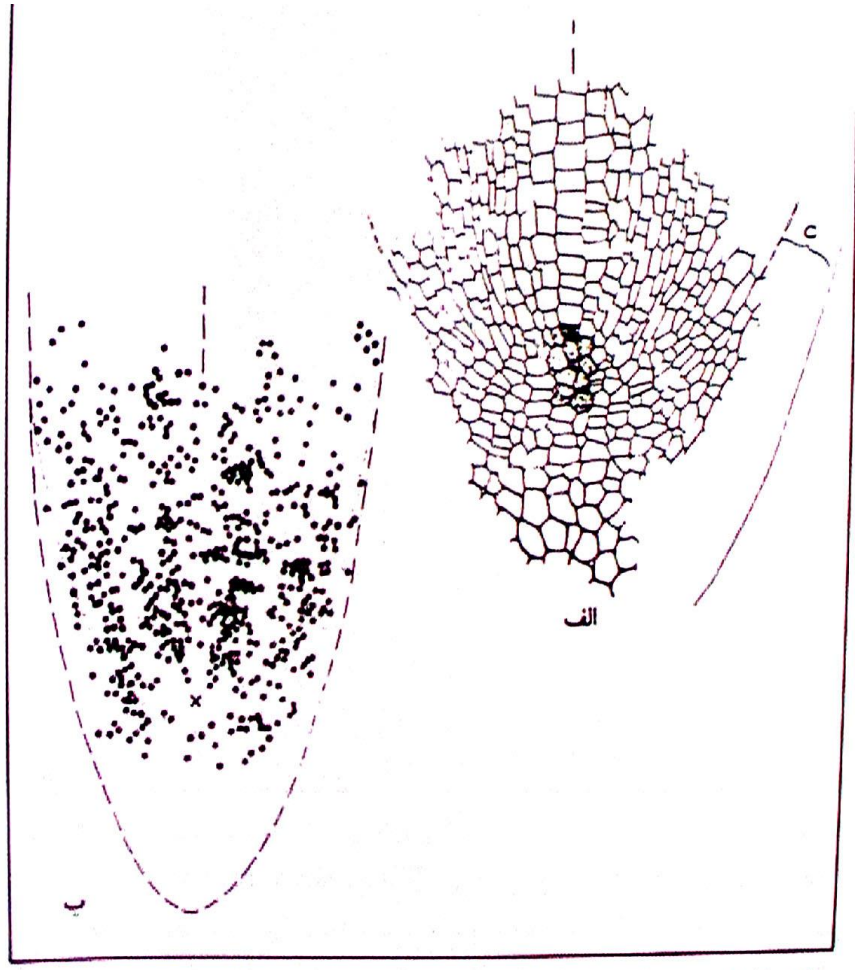
- در دولپه‌ایها ، سه گروه یاخته بنیادی وجود دارد : ۱)یاخته بنیادی استوانه مرکزی ۲)یاخته بنیادی پوست و تارهای کشنده ۳)یاخته بنیادی کلاهک (شکل ۳-۲۳)

- فلائو مشاهده کرد که تشخیص بین سه لایه یاخته در راس ریشه همیشه آسان نیست .
- همچنین کلوس ، با به کار بردن روشهای اوتورادیوگرافی بافتی و میکرواسپکتروفتومتری یک «مرکز آرام» را در ریشه‌های فعال ، در محل یاخته‌های راسی بنیادی پیدا کرد . طول مدت چرخه یاخته‌ای این عدم فعالیت نسبی (یعنی وجود منطقه آرام را ثابت می‌کند) (جدول ۳-۳)

	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	۴
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 باتوجه به محلهای بنیادی (آغازی) نشان می‌دهد.

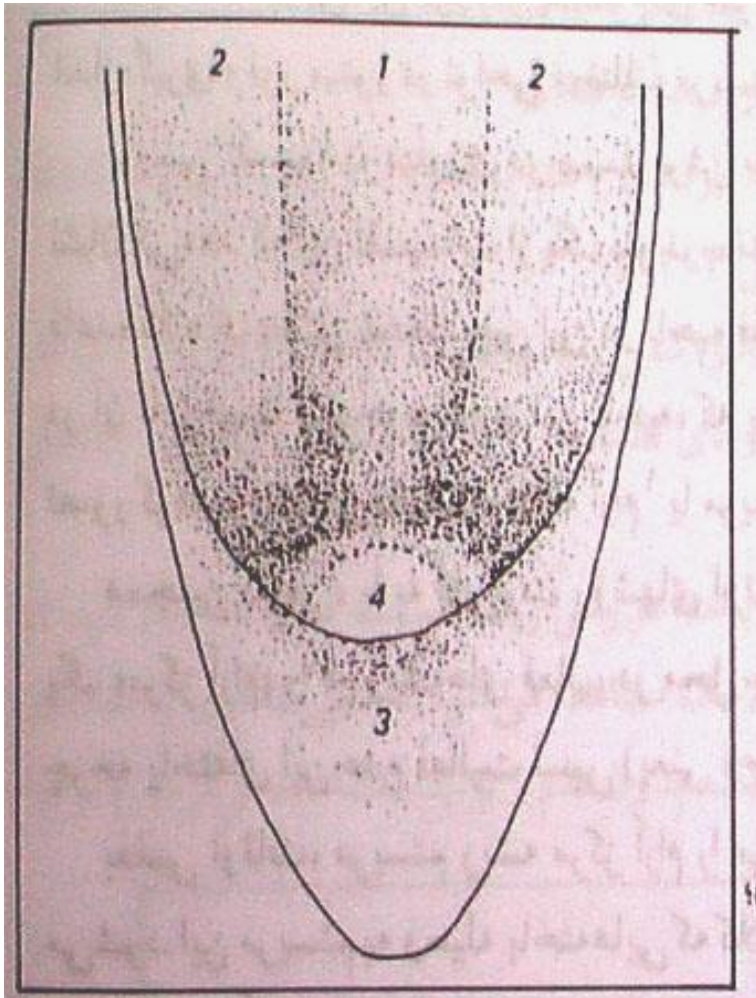
- یاخته‌های منطقه آرام در مرحله متوقف شده‌اند . این مرحله جدیداَ به عنوان ابقا کننده جریان دوباره تکثیر (ویژگی مریستم) و اجتناب از احتمال وقوع اندوپلی‌پلوئیدی شناخته شده است . در اثر زخمی شدن ، مرکز آرام می‌تواند فعال شود و مریستم کامل دیگری را به وجود آورد .



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.

تکوین ریشه

- در انتهای ریشه دو ناحیه مستقل تشخیص داده می‌شود : ۱) کلاهک ۲) یاخته‌های درونی هم‌اندازه . (شکل ۳-۲۶)



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 تکوین ریشه نهاندانگان تمایز بخشهای مختلف آن به ترتیب زیر صورت می‌گیرد :

- ۱- یاخته‌های دایره محیطیه
- ۲- یاخته‌های آبکشی که قبل از یاخته‌های چوبی به طرف مرکز تمایز می‌یابند .
- ۳- آندودرم که در ابتدای تمایز بدون حلقه کاسپاری ولی در بخشهای بالاتر ریشه در مرز ظاهر شدن تارهای کشنده حلقه‌دار می‌شود .
- ٤- آوندهای چوبی به طور منظم و متناوب با آوندهای آبکشی به طرف بیرون قرار می‌گیرند .
- ٥- تشکیل لایه یاخته‌های تارهای 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 سیتولوژیکی مریستمهای انتهایی و نقش آنها

پیشگفتار

- مطالعه با میکروسکوپ نوری نشان داده است که وضعیت سیتولوژیکی یاخته‌های مریستمی نخستین عموماً در ناحیه مرکزی راسی نقطه رویشی کمتر قابل مشاهده است و شدیداً در نقطه مقابل وضعیت سیتولوژیکی یاخته‌های مریستم مغزی قرار دارد .

هدف آموزشی

- هدف آموزشی کلی این گفتار آشنایی با ساختار سیتولوژیکی مریستمهای انتهایی و همچنین نحوه تشکیل برگ است .

روشهای مطالعه مریستمها

- متداولترین روشهای مطالعه مریستمها عبارت‌اند از :
- ۱- روشهای بافت‌شناسی و یاخته شناسی
- ۲- روشهای سیتوفتومتری
- ۳- روشهای اتوهیستورادیوگرافی
- ٤- جراحی میکروسکوپی
- ٥- مطالعه برشها به وسیله میکروسکوپ الکترونی
- ٦- ایجاد شیمرها

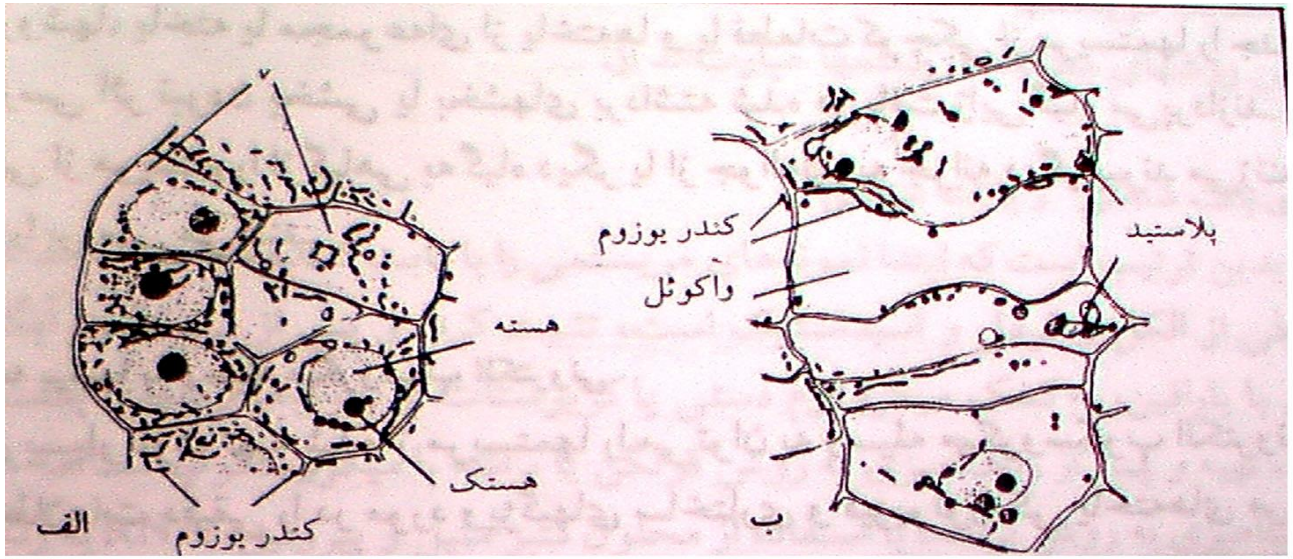
روشهای بافت‌شناسی و یاخته شناسی

- از نمونه‌ها برشهای پشت سر هم بسیار نازک تهیه و پس از رنگ‌آمیزی به روش فولگن یا براشه با میکروسکوپ مطالعه می‌کنیم . در رنگ‌آمیزی به روش براشه ، با استفاده از محلول سبز متیل و پیرونین ، RNA به رنگ قرمز ارغوانی و DNA به رنگ سبز مایل به آبی درمی‌آید . شدت رنگ دلیل بر سنتز اسیدهای نوکلئیک بیشتر توسط یاخته‌هاست .
- در رنگ‌آمیزی به روش فولگن ، DNA به رنگ قرمز ارغوانی درمی‌آید

یاخته‌های مریستمی نخستین

- این یاخته‌ها کوچک (۵ تا ۱۵ میکرون) ، تقریباً یک اندازه و دارای سیتوپلاسم متراکم و هسته حجیم مرکزی قابل مقایسه با حجم یاخته است . دیواره پکتوسلولزی بسیار نازک و عملاً فضای بین یاخته‌ای وجود ندارد (شکل ٤-١) .

- نسبت نوکلئوپلاسم ($\frac{\text{حجم هسته}}{\text{حجم یاخته}}$) زیاد است .
- هسته دارای یک یا چند هستک است . مقدار زیاد RNA در هستکها نشانگر رشد و فعالیت تکثیری این یاخته‌هاست .
- (شکل ٤-١ ، الف)

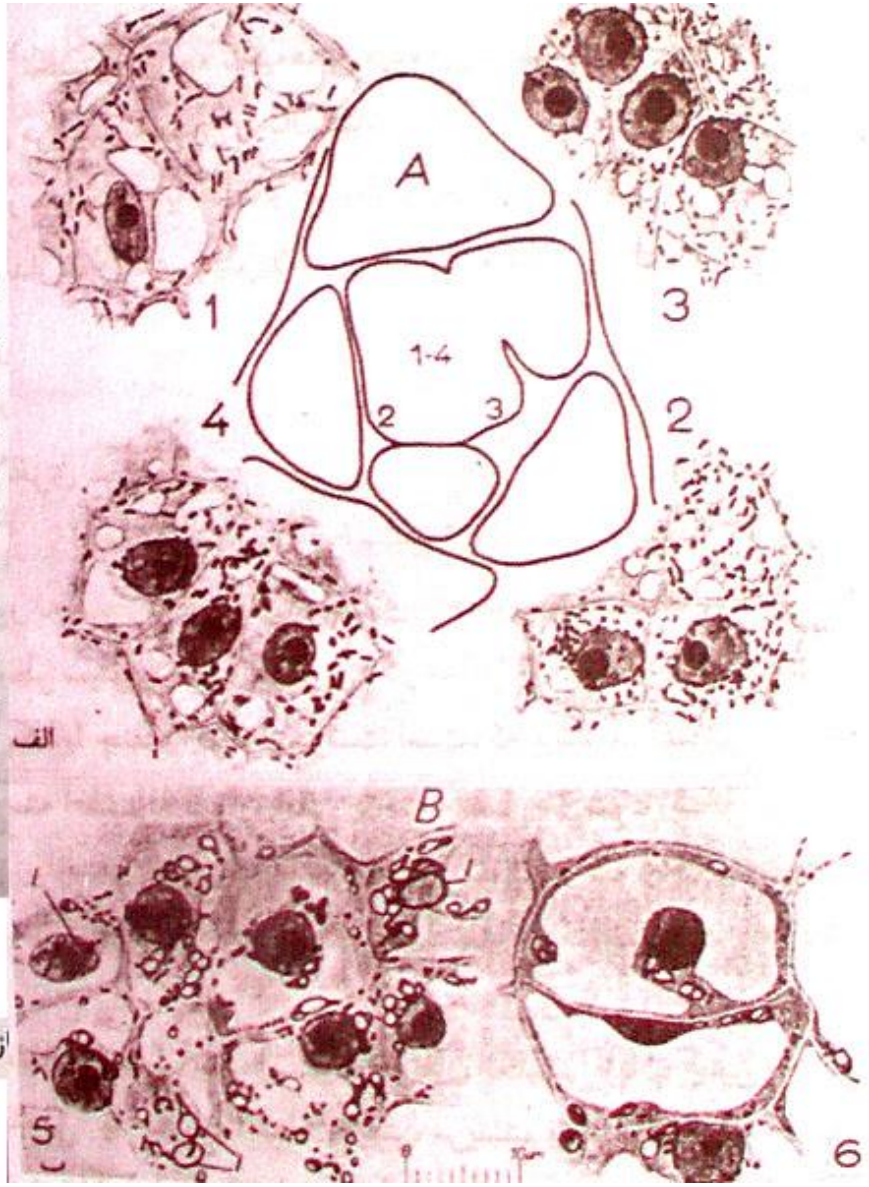


شکل ۴-۱: الف) سیتولوژی یاخته‌های مریستمی نخستین؛ مریستم برگی میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus)؛ یاخته‌ها حجیم، هستکها درشت، کندریوزومها کوتاه و کوچک، واکوئلها کوچک و فراوان‌اند. ب) مریستم مغزی میوزوروس مینیموس؛ یاخته‌ها مسطح منشوری، هستکها کوچکتر، واکوئلها درشت‌تر، گاهی اوقات یک واکوئل در یاخته، کندریوم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

- یکی از ویژگیهای اصلی یاخته‌ای مریستمی نخستین ، فقر مواد پاراپلاسمی است (مواد بی‌شکلی توسط ماده زنده تولید می‌شوند .) این ماده زنده یاخته را تقریباً به طور کامل پر می‌کند (واکوئولها خیلی کوچک ، ذخیره کم ، دیواره‌های یاخته خیلی نازک) .

یاخته‌های مریستم مغزی

- این یاخته‌ها بزرگتر از یاخته‌های مریستم نخستین (۱۵ تا ۳۰ میکرون) و منشوری شکل‌اند .
- (شکل ٤-١ ،ب و ٤-٢ ،٥و٦) . از نظر سیتوپلاسم و کندریوم در مقابل یاخته‌های مریستم نخستین قرار دارند .(شکل ٤-٢ ،٦)



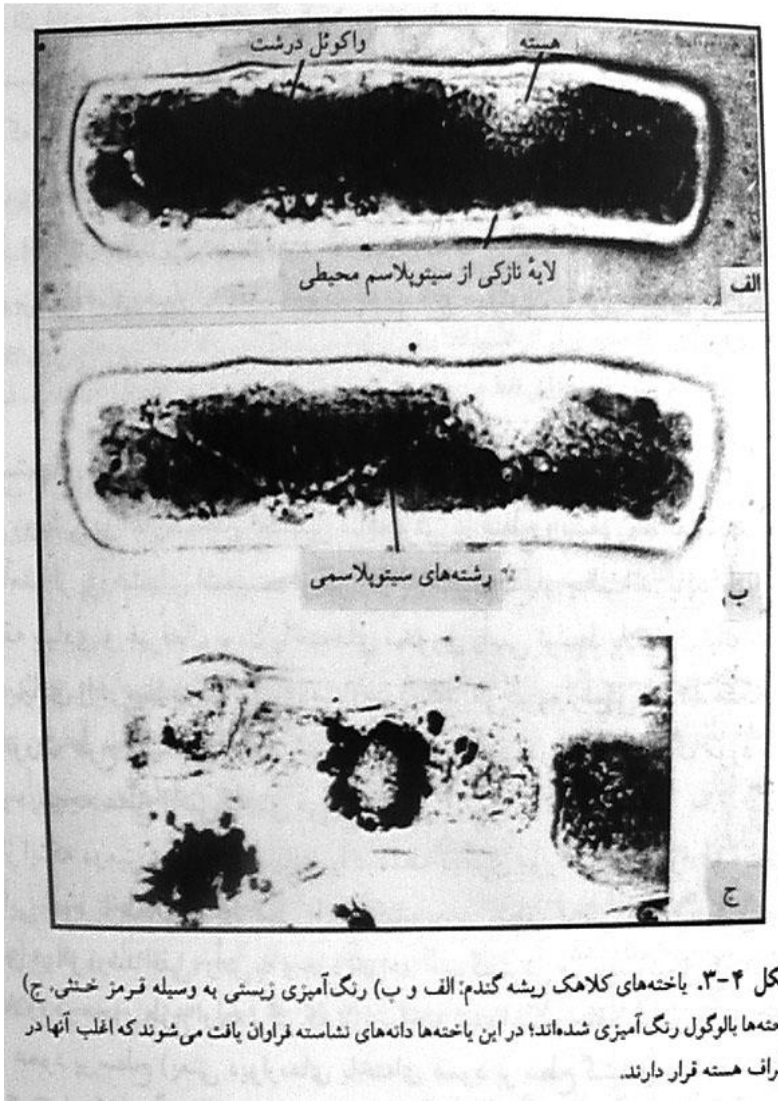
شکل ۴-۲. الف) برش عرضی مریستم رأسی ازساقه‌نمویافته شب بوی زرد (Cheiranthus cheiri). در این برش، چهار ناحیه مشخص شده است: ۱) ناحیه رأسی بالای تونیکا در مقایسه با نواحی ۲ و ۳ کمتر مریستمی‌اند؛ واکوئولها درشت، هستکها کوچک (درحدود ۱/۴ میکرون) و یاخته‌ها زیاد فعال نیستند. ۲) یاخته‌های حلقه بنیادی؛ واکوئولها 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 (sA). 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؛ رنگ‌آمیزی: هماتوکسیلین (بوول، ۱۹۵۲).

شکل ۴-۲. الف) برش عرضی مریستم رأسی

ازساقه‌نمویافته شب بوی زرد (Cheiranthus cheiri).

- این ویژگیهای متفاوت سبب شده است که مولفان انگلیسی زبان ، چنین مریستمی را مریستم نواری ، مریستم ستونی یا حتی به اصطلاح بهتر ، مریستم واکوئول‌دار نامگذاری کنند .

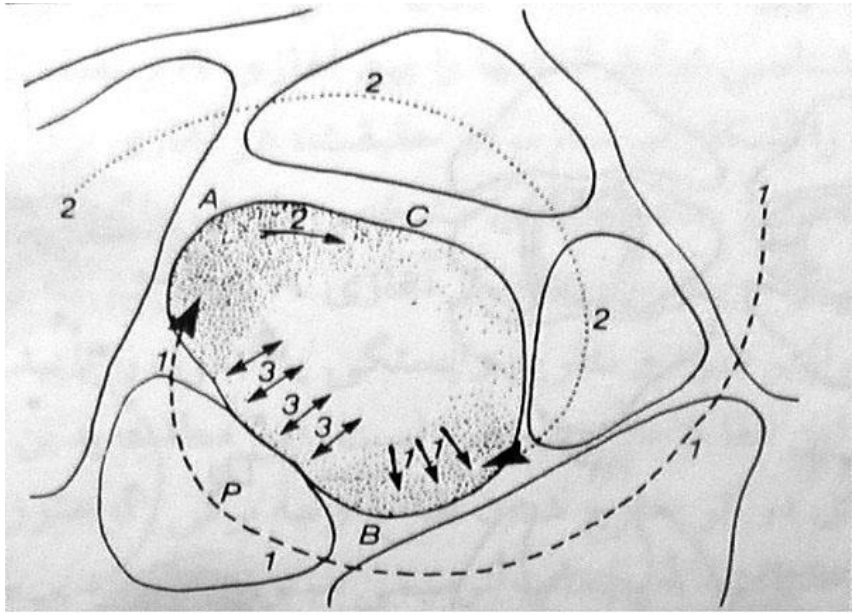
- یاخته‌های کلاهک خیلی زود تمایز می‌یابند . در این صورت دارای واکوئولهای درشت و لوکوپلاستهای بزرگ نشاسته‌دار هستند (شکل ٤-٣) کاملاً مشخص شده است که پلاستهای نشاسته‌دار به ویژه در یاخته‌های مرکزی کلاهک (ستونک) در کشش ریشه توسط نیروی جاذبه نقش دارند . این آمیلوپلاستها را «استاتولیت» گویند .



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 مریستمهای انتهایی ساقه

- نتایج به دست آمده از پژوهشهای اشمیت ، لویس و پلانتفول بسیار جالب‌اند . باید یادآور شد که نظریه حلقه بنیادی و غیرفعال بودن یاخته‌های محوری راسی توسط پلانتفول ارائه شده است . حلقه بنیادی را در ساقه‌ای با برگهاي متناوب در نظر مي‌گيريم (شکل 4-4) .

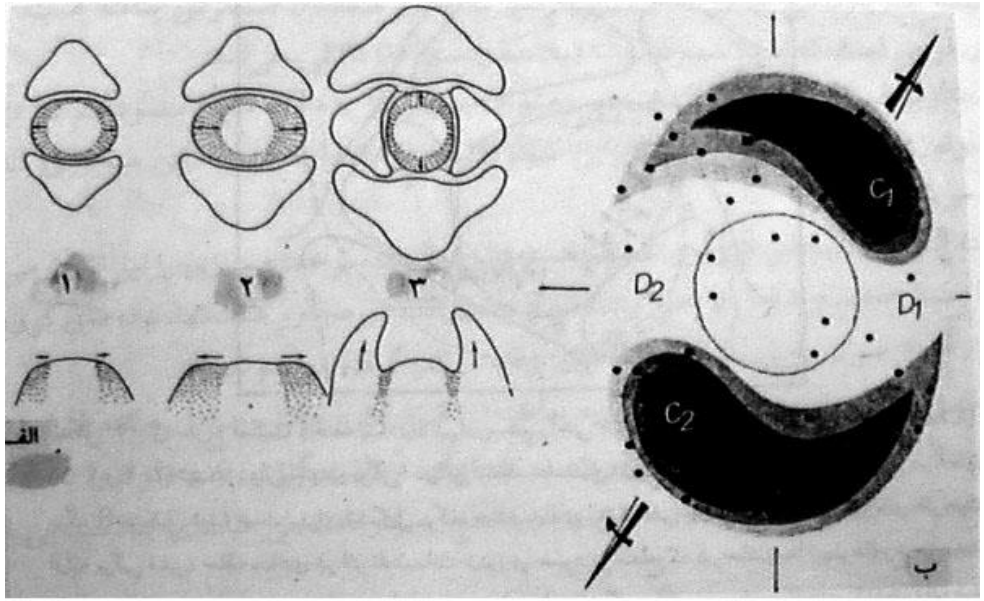


شکل ۴-۴. طرح فعالیت «حلقه بنیادی» در مریستم رأسی شب بوی زرد، (Cheiranthus Cheiri) : (۱-۱ و ۲-۲) تشکیل مارپیچهای برگی؛ در این لحظه نخستین مارپیچ در آغازی برگ A و دومی در آغازی برگ B تشکیل شده است . برای تشکیل برگ، حلقه بنیادی رشد افقی پیدا می‌کند. در محورهای طرحهای اولیه برگی قبلی، حلقه بنیادی در اثر تقسیمات مینوزی 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 تمایززدایی 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، الفای مشابهی بین B و P رخ خواهد داد.

- سطح مریستم راسی در اثر تشکیل برگ به حداقل کاهش می‌یابد و در اثر رشد افقی و یک مرحله باززایی به وسیله تقسیمات میتوزی عمود بر سطح در محور آخرین طرح اولیه برگی ، سطح قبلی خود را به دست می‌آورد . با تشکیل برگ بعدی ، سطح مریستم راسی مجدداً کاهش می‌یابد و پس از مرحله باززایی مجدداً افزایش می‌یابد .

- (شکل ٤-٥) . نقش اندام‌زایی ساقه دوره‌ای است و به این دوره اصطلاحاً پلاستوکرون گویند که راس را قادر می‌سازد تا همان شرایط قبلی خود را به دست آورد (شکل ٤-٥ ، a)
- نقش پلاستوکرون یکی از ویژگیهای اصلی مریستم رویشی ساقه برگی 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 بانوجه 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 زایشی 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.

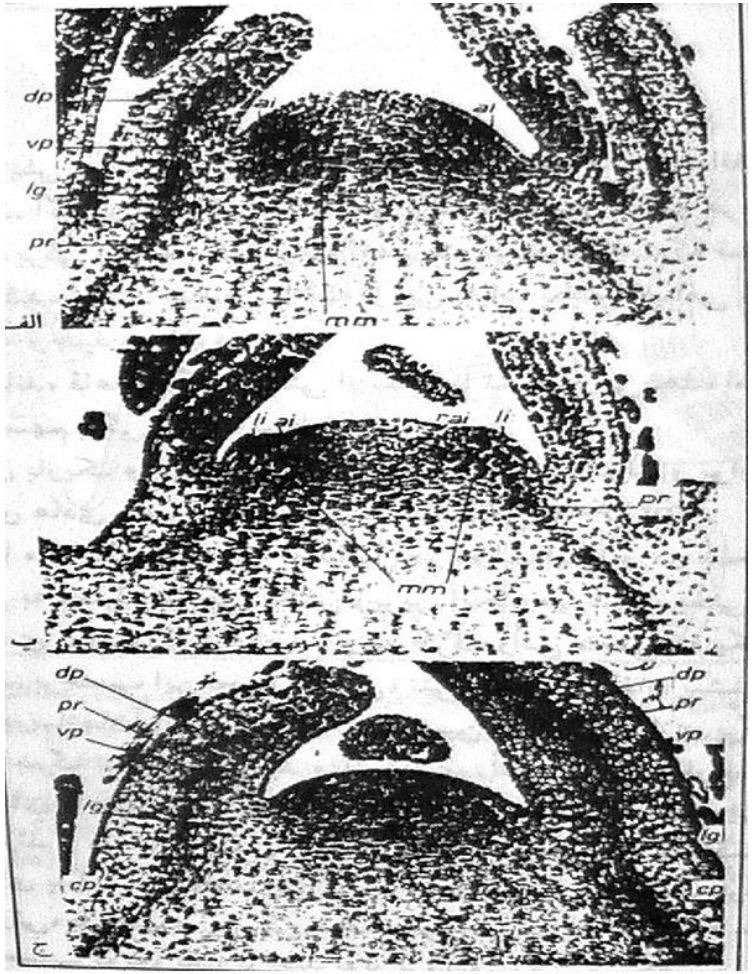
سازمان ساختار نخستین ساقه برگی

- منشا برگها
- رشد افقی و ضخیم شدن ناحیه درگیر حلقه بنیادی در یک زمان رخ می‌دهند (شکل ٤-٦ ،الف و ب) . بدین ترتیب توده یاخته‌های مریستمی که تولید می‌شوند ، «قاعده برگ» را به وجود می‌آورند و همچنین این یاخته‌ها شکل‌گیری یک بنیاد برگی را نشان می‌دهند (شکل ٤-٦ ، ب) و (شکل ٤-٧ ، الف و ب) .

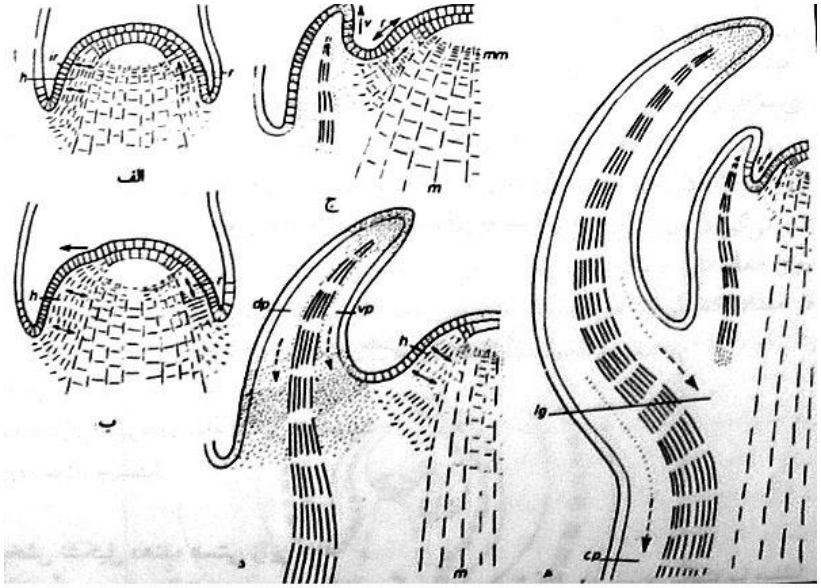
تشکیل پایه برگ

- بنیاد برگی در حلقه بنیادی به صورت تیغه کوچکی رشد می‌کند .(شکل ٤-٦ ، ب) .
- سپس ، تمایز یاخته‌ای در سه ناحیه صورت می‌گیرد : الف)در سطح جلویی ب)در سطح پشتی ج)بیشتر در نوار وسطی و گاهی نوارهای جانبی . (شکلهای ٤-٦ ، الف،ج،pr ، ٤-٧ 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 (a)، که در حاشیه‌ها صورت می‌گیرد، خود را ترمیم 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 نخستین در سه مرحله صورت می‌گیرد ، یعنی : آغاز، طرح اولیه برگی و پایه برگ . قسمت اعظم آغاز برگی از قاعده برگ تشکیل شده است .
- در طی نمو ، باقیمانده قاعده برگ قسمتی از ساقه را تشکیل می‌دهد ، اما در حقیقت با بخش پایه‌ای سیستم برگی «سهم برگی» در ارتباط است . (شکل ٤-٦ ،pr)

- در پایه برگ ، بر حسب گونه ، یک یا چند نوار پروکامبیومی مشخص می‌شود که از نمو آنها دستجات آوندی به وجود می‌آیند . ادامه این دستجات اثرهای برگی را در ساقه تشکیل می‌دهد . سپس هر دسته آوند به یک فضای برگی مربوط می‌گردد و با پارانشیمی شدن یاخته‌های بین دستجات ، از هم جدا می‌شوند .

- در بسیاری از دولپه‌ایها و بازدانگان ، نوارهای پروکامبیومی دورتر از راس به صورت حلقه یا استوانه‌ای از یاخته‌های مریستمی یک اندازه ، زیر حلقه بنیادی به نام پرودسموژن مشخص می‌شوند . این حلقه پرودسموژنیک به صورت باقیمانده‌ای از حلقه بنیادی ظاهر می‌شود .

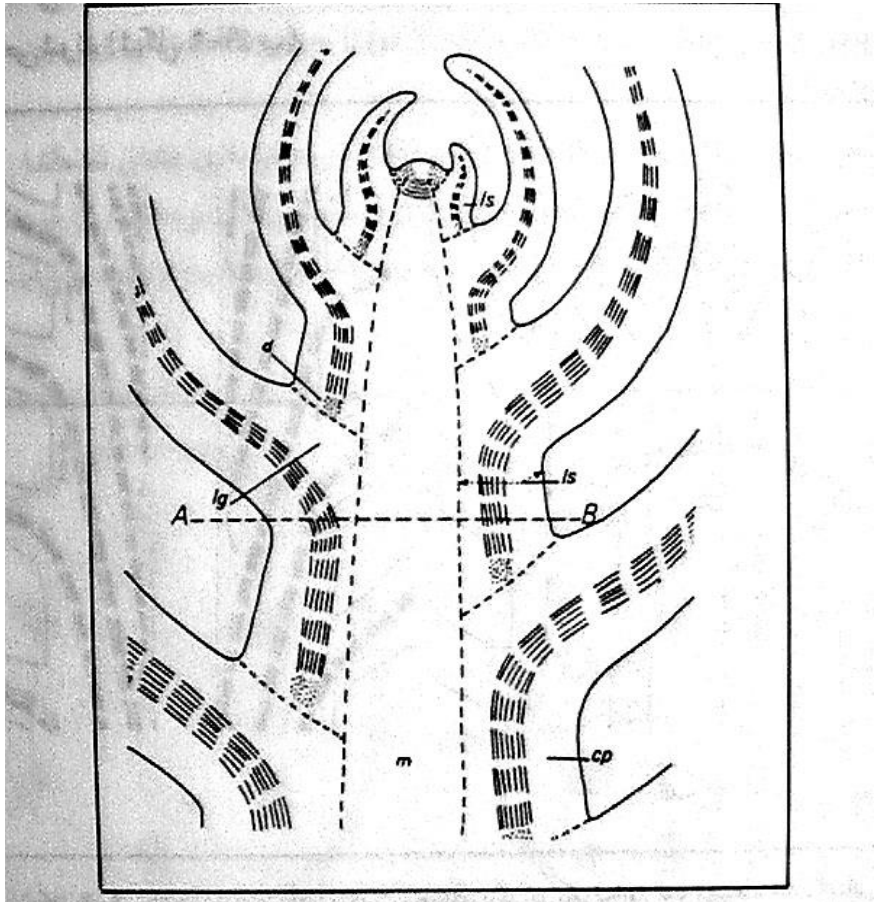
دو بخش تشکیل دهنده هستی‌زایی ساقه

- ساختار راس رویشی ساقه و نمو قاعده‌های برگی منجر به تشکیل دو سری بافت با منشا متفاوت می‌شود که ساقه را تشکیل می‌دهند :
- بخش کاملاً ساقه‌ای که به طور مناسبی از مریستم مغزی منشا می‌گیرد و به مغز ساقه و بافتهای پسین دیگر تمایز می‌یابد .
- بخش باقیمانده ساقه یعنی بیشتر بافتهای پوستی ، بافتهای هادی با مقدار کمی از یاخته‌های پارانشیمی در بین آنها ، دسته‌ای را به وجود می‌آورند که از حلقه بنیادی مشتق شده‌اند . این دسته خود مختار نیست چون همزمان با برگها تشکیل می‌شود .

- در گیاهانی که برگهای آنها به صورت مگافیل است (سرخسها) ، منشا برگها محورهایی هستند که تقارن دوطرفی پیدا می‌کنند .

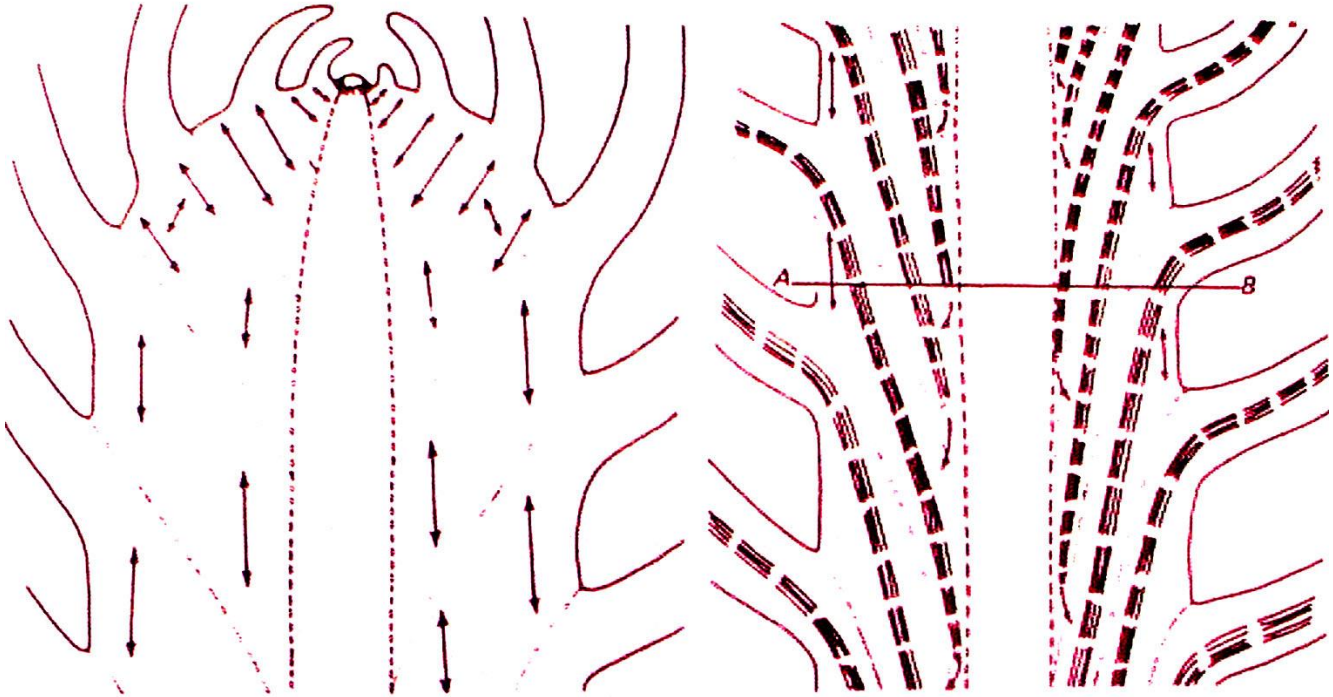
طرز قرار گرفتن سهمهای برگی

- در دولپه‌ایها و بازدانگان ، سهمهای برگی در یک ناحیه استوانه‌ای شکل در اطراف مغز قرار می‌گیرند و استوانه‌ای را در اطراف مغز تشکیل می‌دهند (شکل ٤-٨) .



شکل ۴-۸. ساختار نخستین سانه؛ آرایش سهمهای (قطعات) برگی در دولپه‌ایها. سهمهای برگی (Ls) 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 جوان نگه می‌دارد.

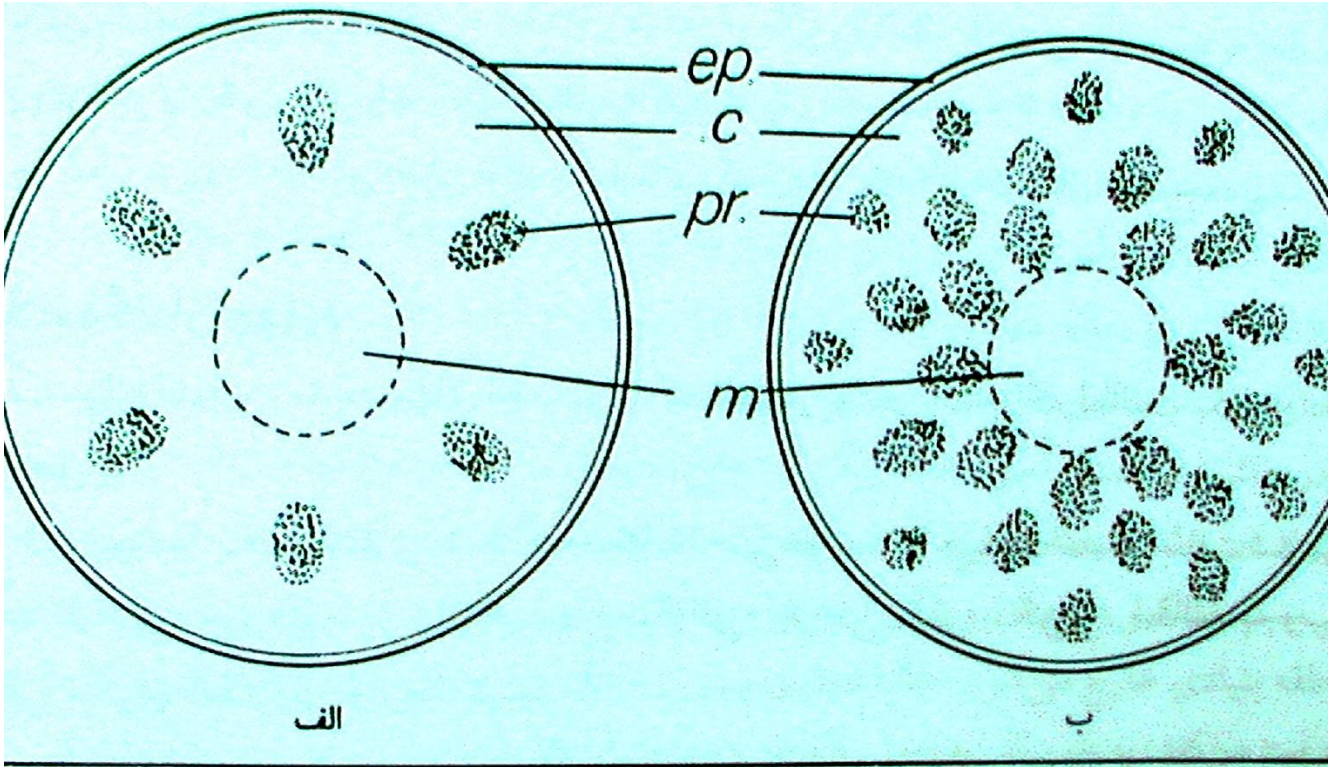
- در تک‌لپه‌ایها سهمهای برگی در نواحی بالاتر ضخیم می‌شوند و هنگام دراز شدن میانگرهها شکل مخروطی پیدا می‌کنند (شکل ٤-٩) و یکی در داخل دیگری قرار می‌گیرد .
- این تفاوت ممکن است مربوط به روندهای ضخیم شدن ساقه‌های این دو گروه باشد .



شکل ۴-۹. ساختار نخستین ساقه؛ موقعیت سهمهای برگی در نک لپه‌ایها: الف) ضخیم شدن ابتدایی قاعده‌های برگ خیلی زود صورت می‌گیرد، معمولاً به شیوه «ساقه آغوشی»[1]

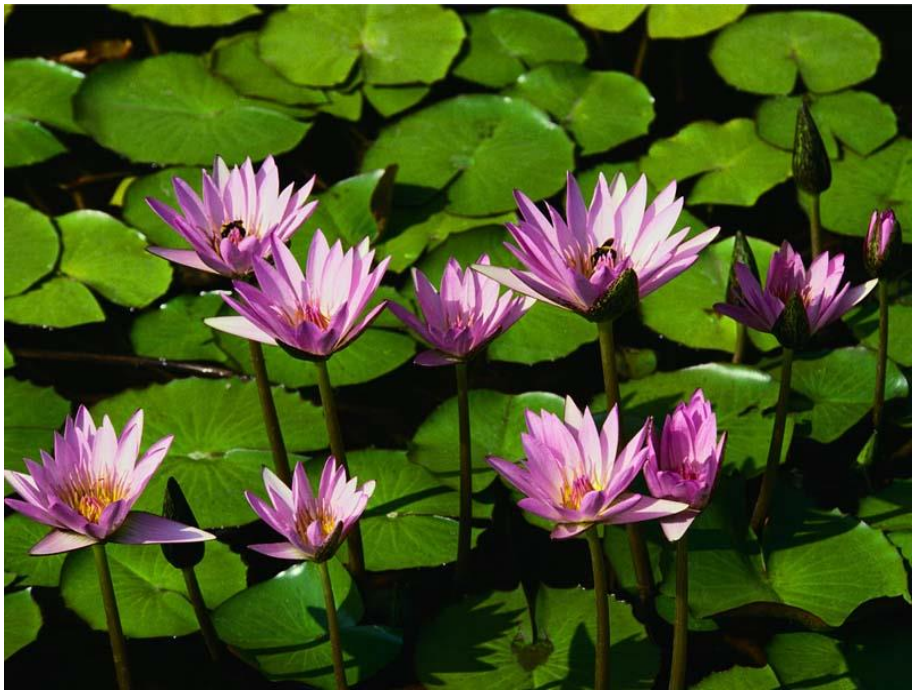
بخشهای تشکیل دهنده «ساختار نخستین» ساقه

- در برش عرضی بخش بسیار جوان ساقه ، از درون به بیرون قسمتهای زیر دیده می‌شود (شکل ٤-١٠)
- مغز: بافت پارانشیمی با یاخته‌های درشت که از مریستم مغزی مشتق شده‌اند .
- بافتهایی که از حلقه بنیادی یا سهمهای برگی مستقر در یک دایره منفرد در مورد دولپه‌ایها (شکل ٤-١٠) یا بازدانگان یا چندین دایره در مورد تک‌لپه‌ایها ، به وجود می‌آیند (شکل ٤-١٠ ، 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) توارهای پروکامبیومی؛ (m) پارانشیم مغزی.

پایان گفتار چهارم



بسم الله الرّحمن الرّحیم

گفتار پنجم
مریستم گل
(مریستم زایشی)

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
۱۳۸۵

پیشگفتار

- هنگام تشکیل گل ، فعالیت حلقه بنیادی کاهش می‌یابد و در مقابل مریستم خفته بیدار می‌شود . مجموعهٔ تونیکا و کورپوس (منطقه راسی محوری نقطهٔ رویشی) را مریستم خفته یا منتظر گویند که بخش سطحی این مریستم پرچمها و برچه‌ها و بخش عمقی آن ، دمگل ، نهنج و محور گل را به وجود می‌آورد .

هدف آموزشی کلی

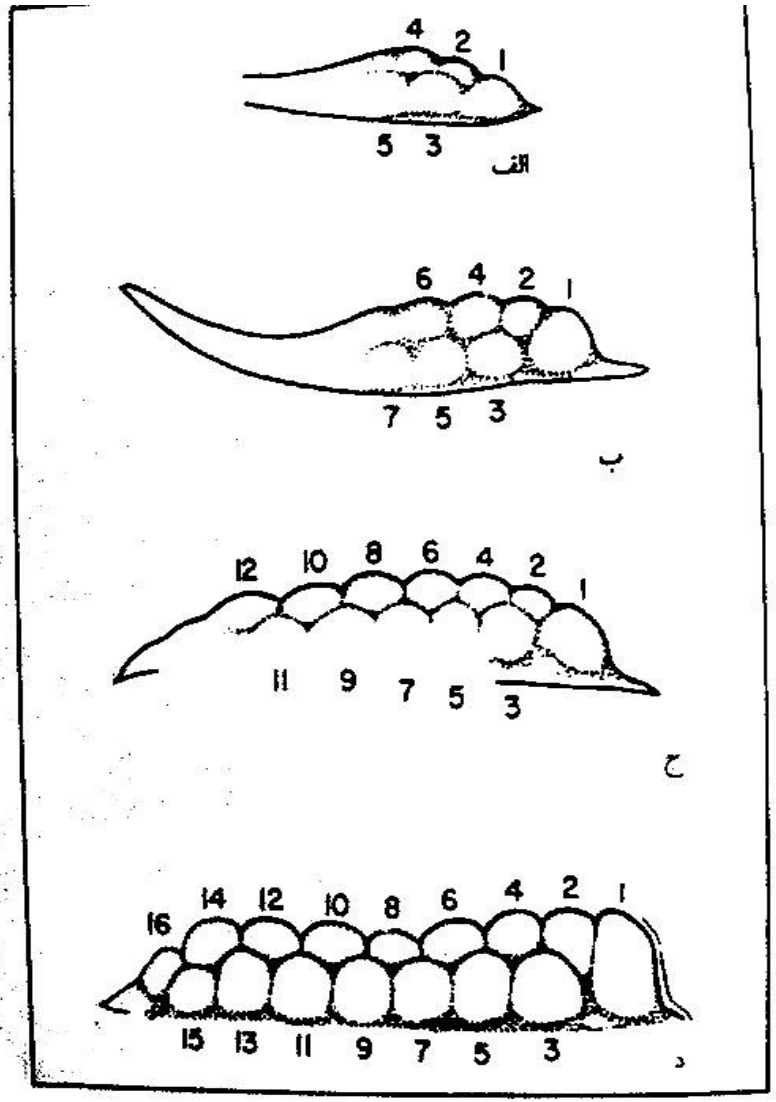
- هدف آموزشی کلی در این گفتار آشنایی با نحوه تشکیل گل است .

مریستم گل

- هنگام نمو گل ، با ظاهر شدن پیاپی بخشهای گل ، ناحیه مریستم راسی رفته رفته ناپدید می‌شود .
- ویژگی بافتی معمول در مریستم گل ، عمق کم و در مقایسه با مریستم رویشی سطح وسیعی از بافت مریستمی است .

پیدایش گل

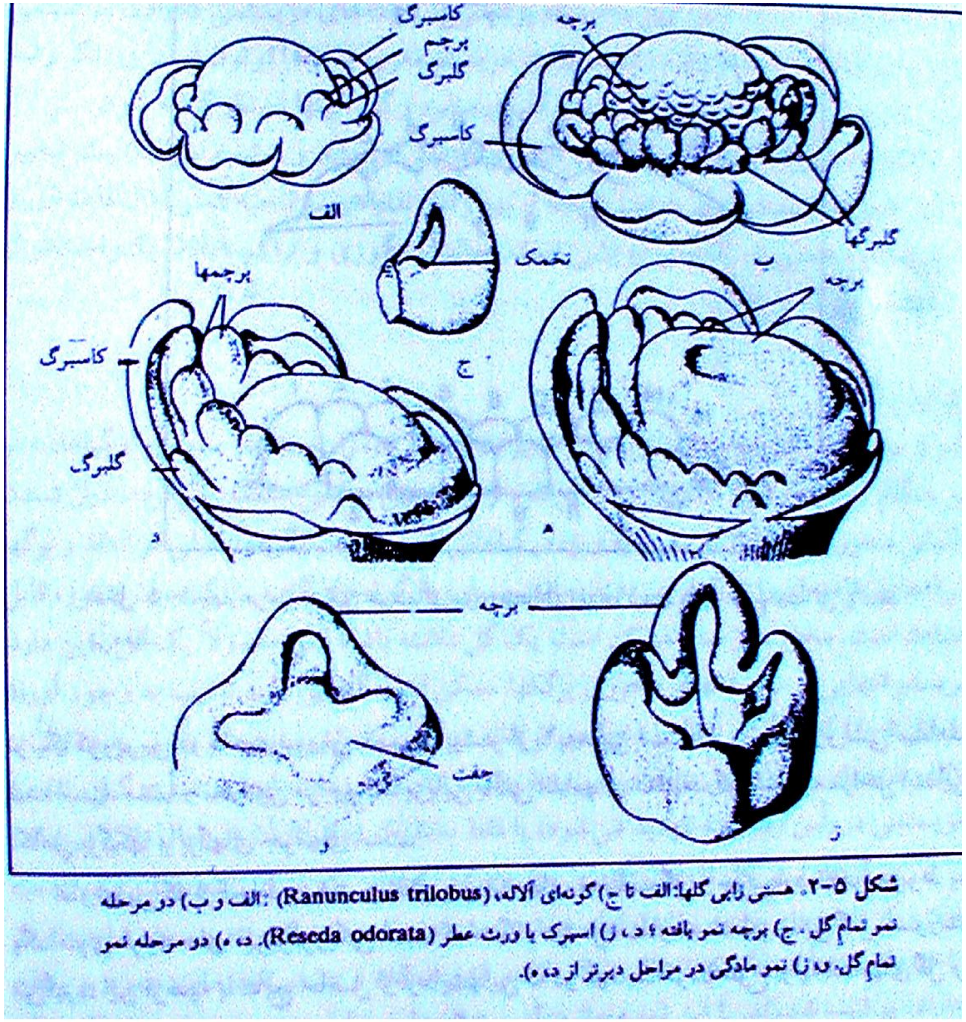
- گذر از مرحله رویشی به مرحله زایشی با تغییرات ریختی همراه است .(شکل ۵-۱)
- منشا و نخستین مراحل تمایزیابی بافتی اندامهای مختلف گل شبیه به مراحل ابتدایی تکامل برگکها و برگهای جوانه‌ای است .



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

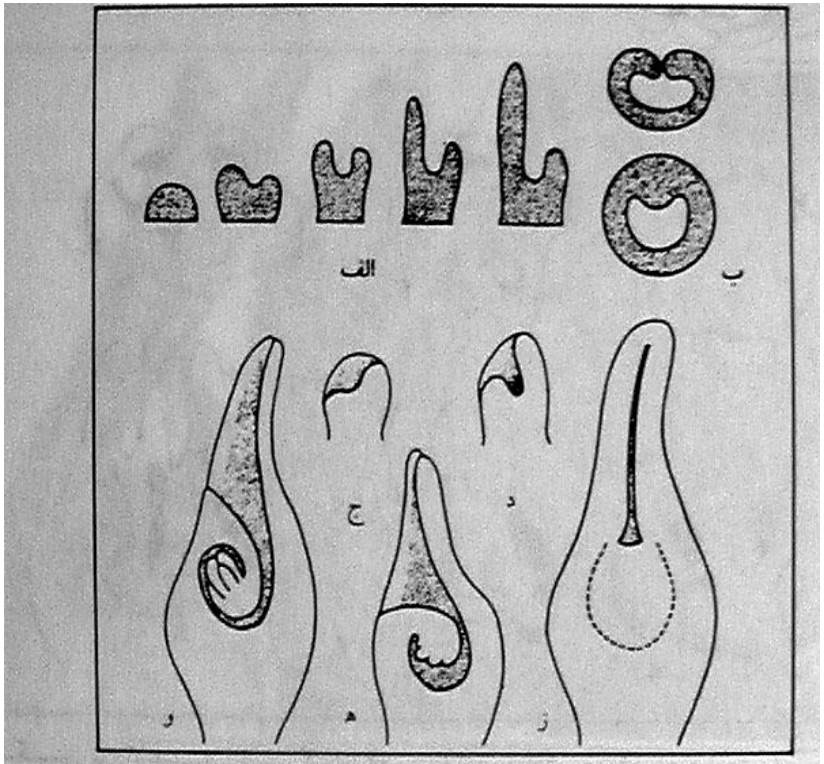
- تفاوتهایی که از لحاظ ریخت و نقش بین اندامهای مختلف گل وجود دارد ظاهراً مربوط به یک سری فرآیندهای فیزیولوژیکی است که هنگام مراحل متفاوت تمایزیابی گل صورت می‌گیرد .

- اندامهای در حال نمو گل معمولاً با نظم خاصی از پایین به بالا ظاهر می‌شوند (شکل ۵-۲ ، الف ، ب)
- گاهی اوقات ممکن است در نمو در «گلهای نامنظم» نمو نامتعادل اندامهای گل در مراحل ابتدایی هستی‌زایی قابل مشاهده است (شکل ۵-۲ ،ه)



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 گلهایی که مادگی از برچه‌های جدا از هم تشکیل شده است ، هر جوانه برچه‌ای به صورت برجستگی کروی شکلی ظاهر می‌شود . در مرحله بعدی طرحهای اولیه برچه شبیه به یک برگ سپری شکل می‌شود . (شکل ۵-۳)

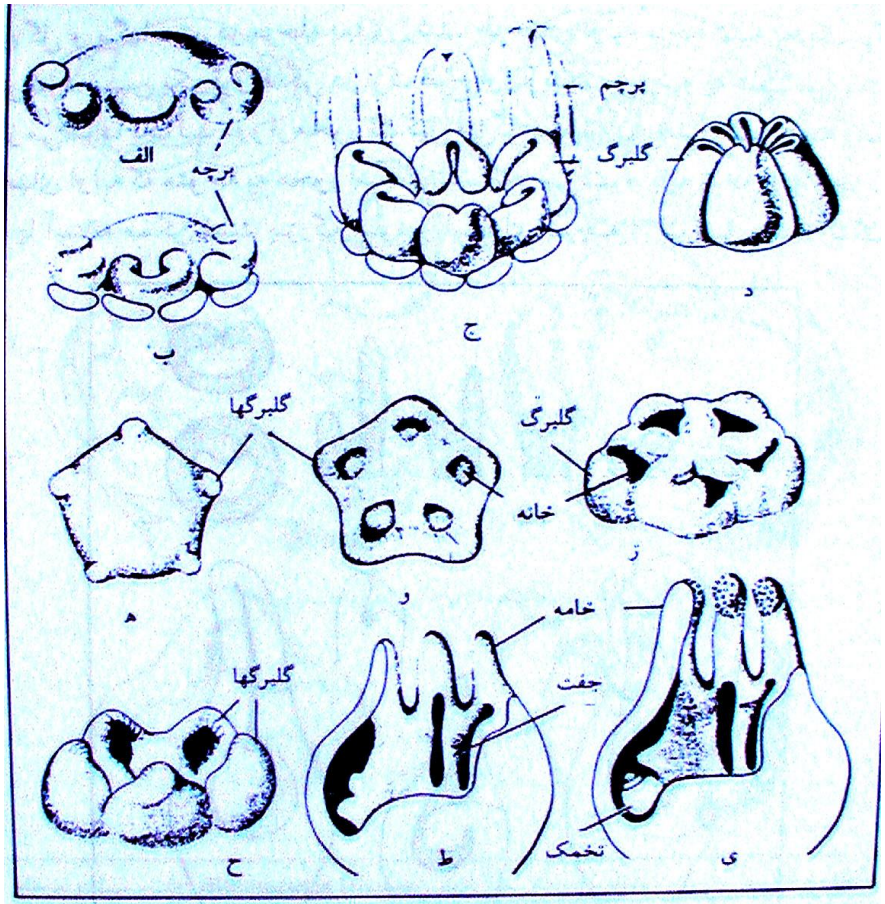


۵-۳. نمو یک برچه سهری شکل در مادگی جدا برچه: الف و ب) طرحهایی از برشهای برچه در مختلف هستی زایی. الف) برشهای طولی، ب) برشهای عرضی. ج - ز) مراحل مختلف نمو برچه کتروم (Thalictrum) که نمو پایه یا آستانه، تخمک و بخش بالای آستانه را (که دو لا می‌شود و یا خانه را می‌پوشاند) نشان می‌دهد. ج - ه) برچه در حال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

- محوری را که دو لپه به یکدیگر ملحق می‌شوند «ناحیه برخورد » گویند . تخمک یا تخمکها از این محل نمو می‌کنند (شکل ۵-۳ ، ه ،و)

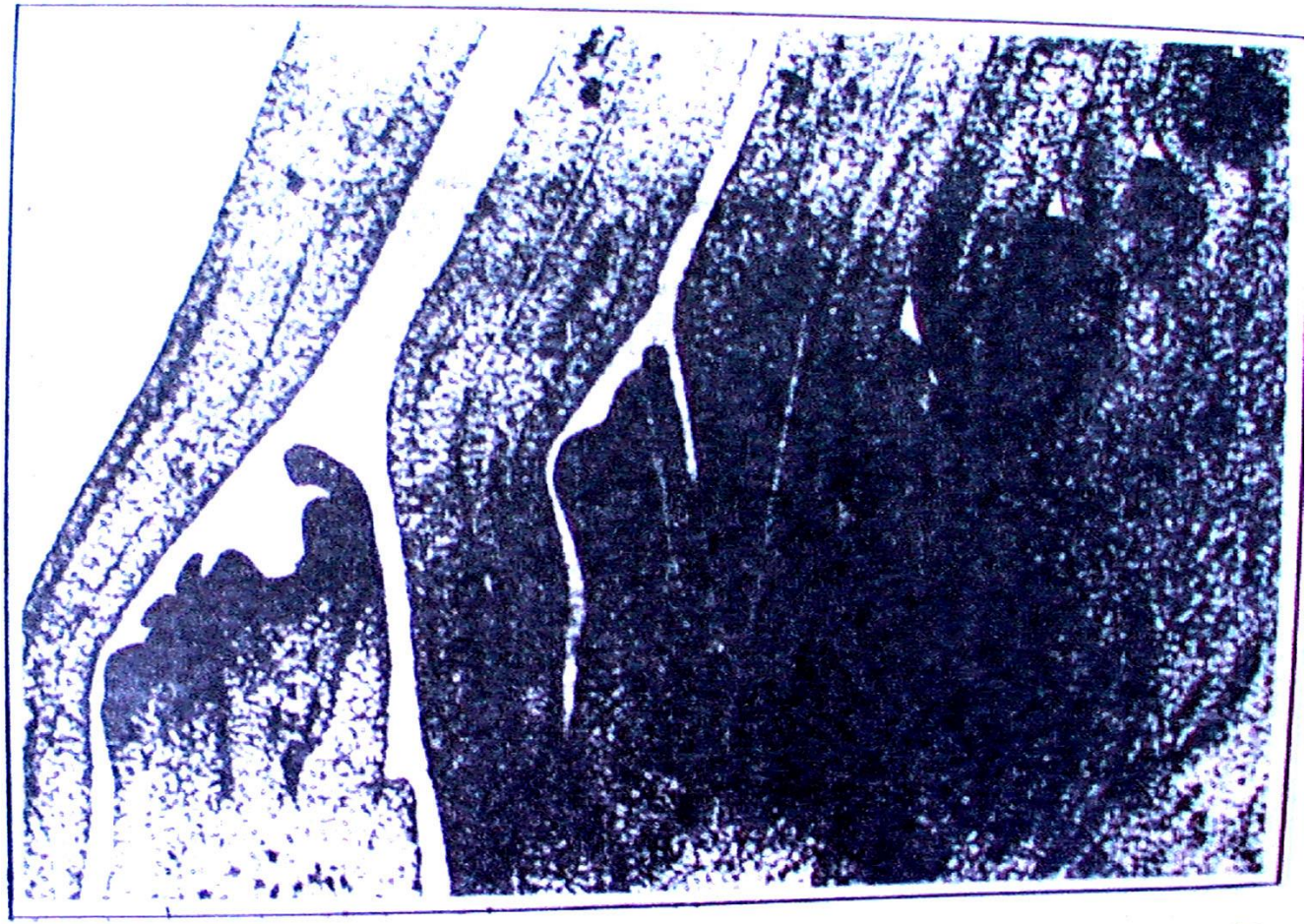
- در گلهایی که برچه‌های به هم پیوسته دارند ، تخمدان ممکن است به دو طریق تشکیل شود . در یک نوع ، طرح اولیه برچه در ابتدا جدا از هم تشکیل می‌شوند و سپس در اثر رشد جانبی به یکدیگر می‌پیوندند .

- (شکل ٥-٤ ،ه، ی) در نوع دیگر ، برچه‌ها قبلاً در مراحل ابتدایی نمو بنیانها به یکدیگر متصل شدند .(شکل ٥-٢ ،ه ، 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 مجزایی که به طور جانبی گسترش یافته و سپس به یکدیگر پیوسته و سرانجام حلقه منفردی را تشکیل داده‌اند.

- در مراحل بسیار ابتدایی نمو یک تخمدان زیرین ، در مرکز گل در حال نمو فرورفتگی مشاهده می‌شود (شکل ۵-۵ ، الف)



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

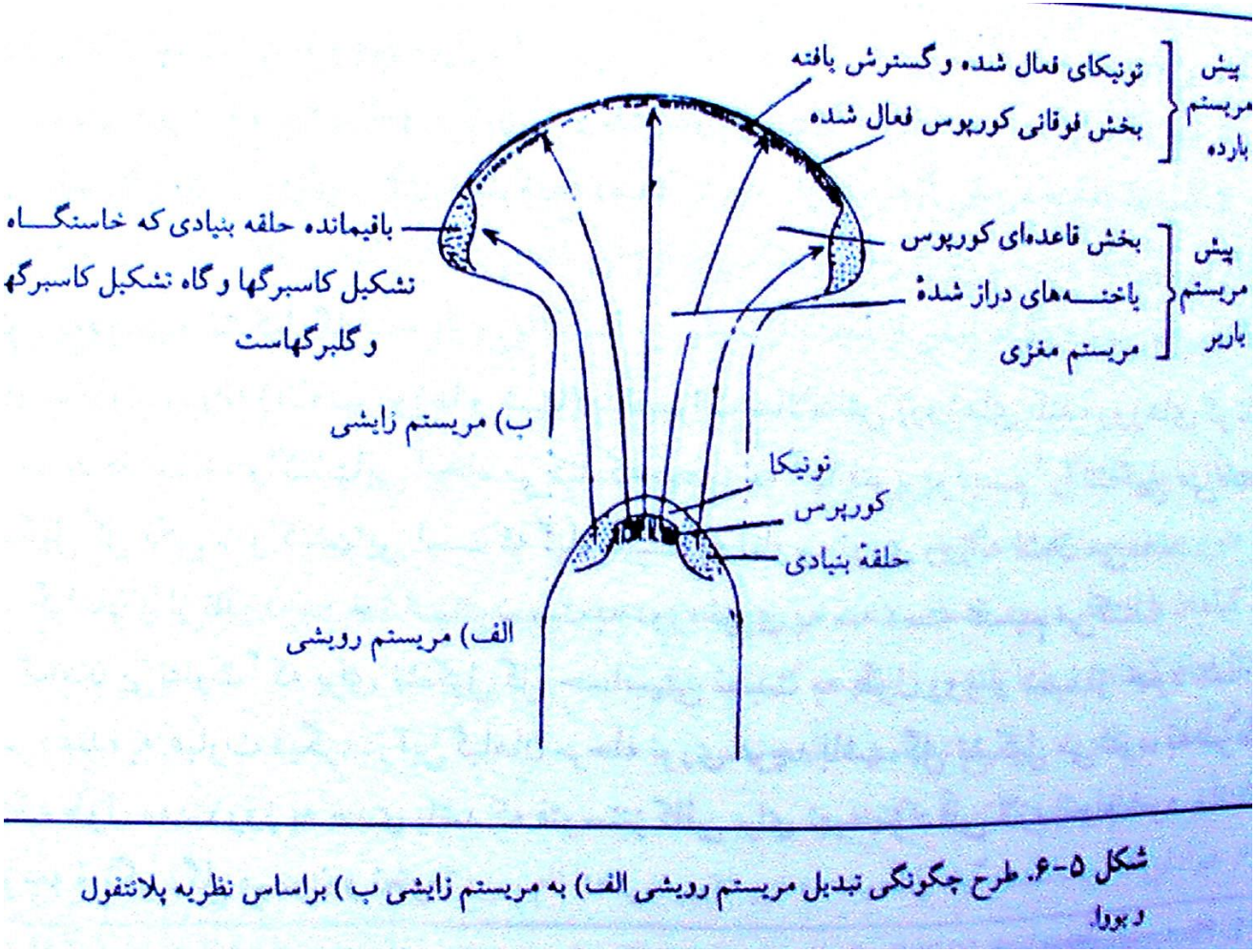
خاستگاه گل

- در مورد خاستگاه گل دو نظریه وجود دارد :
- الف) نظریه قدیم – نظریه متامورفوز
- در این نظریه ، گل را حاصل تغییر شکل اندامهای رویشی می‌دانند .
- پیروان نظریه متامورفوز ، که برچه را به عنوان برگ لوله شده‌ای حول رگبرگ اصلیش در نظر می‌گیرند .
- اما مطالعات انجام شده در مورد نحوهٔ تشکیل برچه‌ها این مسائل را تایید نمی‌کند .

ب) نظریه جدید – نظریه پلانتفول و بووا

- بر اساس این نظریه ، اندامهای زایای گل قابل مقایسه با برگهای تغییر شکل یافته نیستند . به موجب عقیده پلانتفول در شرایط مناسب گل دادن مریستم رویشی به مریستم زایشی تحول می‌یابد .

- کاسبرگها در امتداد مارپیچهای برگی قرار دارند . به علت داشتن نظام مارپیچی برگی با برگها قابل مقایسه‌اند . برعکس ، چون تداومی بین گلبرگها وجود ندارد ، لذا مستقل از یکدیگرند . بنابراین ، گلبرگها با مارپیچهای برگی رابطه ندارند . بخشی از نواحی مریستمی حلقه بنیادی که در تشکیل کاسبرگها شرکت نمی‌کنند ، گلبرگها را به وجود می‌آورند .



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

پایان گفتار پنجم

بسم الله الرّحمن الرّحیم

گفتار ششم
مریستمهای پسین

منبع: کتاب ر یخت زایی و اندامزایی
تألیف: فریده دخت سید مظفری
انتشارات دانشگاه پیام نور
تهیه کننده اسلاید: دکتر مهدی یوسفی
۱۳۸۵

پیشگفتار

- بازدانگان ، اکثر دولپه‌ایها و برخی از تک‌لپه‌ایها داری ساختار پسین‌اند .
- مریستمهای پسین به علت تمایز کم و تقسیم متوالی خود مشابه مریستمهای نخستین‌اند ، اما به علت قرار گرفتن یاخته‌ها در ردیفهای منظم ، شکل یاخته‌ها و گسترش زیاد دستگاه واکوئولی با مریستمهای نخستین تفاوت دارند .

هدف آموزشی کلی

- هدف آموزشی کلی این گفتار عبارت از : مطالعه نحوه تشکیل مریستمهای پسین و آشنایی با ویژگیهای آنها از لحاظ ساختار و نقش .

مریستمهای پسین

- منشا و نقش مریستمهای پسین
- این یاخته‌ها که بخشی از کامبیوم‌اند مجدداَ تکثیر یافته و سبب رشد پسین اندام گردند .
- مریستمهای پسین دیگری به نام لایه‌های «سوبروفلودرم» یا فلوژن (مریستم پسین پوست) را که منشا آن سطحی‌تر است به وجود می‌آورند .

- این داده‌ها نشان می‌دهند که دو نوع مریستم یا کامبیوم وجود دارد : ۱)ناحیه‌هایی که آوندها را به وجود می‌آورند ، به نام کامبیوم آوندی ۲)لایه‌های سوبروفلودرمی . نوعی مریستم که کمتر متداول است باید اضافه گردد تا رشد پسین بعضی از تک‌لپه‌ایها (مانند دراسنا و کوردیلین) را تامین کند .

- رشد پسین بیشتر سبب افزایش رشد عرضی (قطری) اندامهای محوری می‌شود .
- این گونه آرایش رشد به «مریستمهای پسین» وضعیتهای ویژه و مشابهی می‌بخشد .

«پرودسموژن» و کامبیوم آوندی

- «پرودسموژن» و کامبیوم آوندی
- بسیاری از گونه‌ها ، این یاخته‌های تقریباً راسی به صورت مریستم ذخیره‌ای ظاهر می‌شوند و مستقیماً از حلقه بنیادی منشا می‌گیرند . پژوهشگران این یاخته‌ها را اصطلاحاً «**پرودسموژن**» نامیدند .

- یاخته‌های پروکامبیومی در میان پرودسموژن ظاهر می‌شوند . در چنین محلهایی ، نخستین عناصر آوندی برگ و سهم برگی به وجود می‌آیند . (شکل ٦-١)
- این یاخته‌ها هنوز بسیار مریستمی‌اند . پروکامبیوم یا «بافت پیش آوندی» را تشکیل می‌دهند

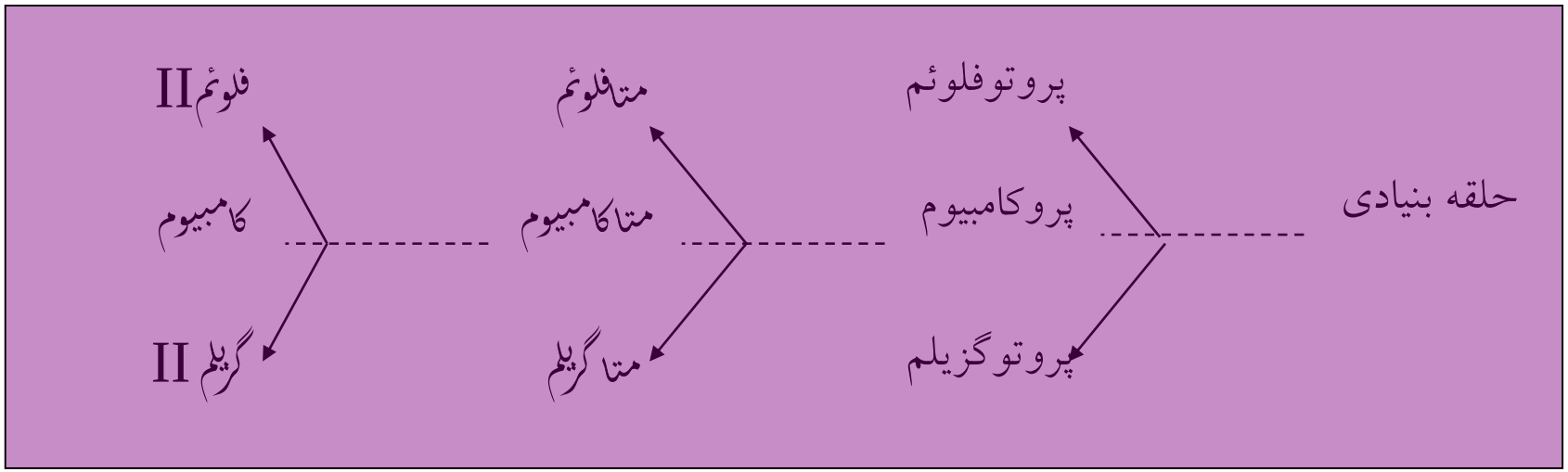
شکل ۶-۱. مریستم رأسی رویشی و گذر به مرحله پیش گلی در میوزوروس مینیموس (Myosurus minimus): الف) آغاز تشکیل نوار پیش آوندی در پایین یک آغازی برگ. یاخته‌هایی که تمایزیابی را آغاز کرده‌اند کلروپلاستهای بزرگی دارند؛ ب) مرحله کمی پیشرفته‌تر که تمایززدایی پلاستیدها را نشان می‌دهد. ج) بخشی از نوار پروکامبیومی 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 درشت‌اند. تقسیمات مکرر طولی منجر به تشکیل ردیفهایی از یاخته‌های پروکامبیومی می‌شوند.

- پروکامبیوم در ابتدا به صورت دستجات مجزا یا «نوارهای پروکامبیومی» ظاهر می‌شود .
- با وجود این ، بخشی از یاخته‌هایی پروکامبیومی ، یاخته‌های چوبی (تراکئیدها و سلها و پارانشیمهای وابسته) و بخش دیگر یاخته‌های آبکشی (لوله‌های آبکشی و یاخته‌های وابسته) را به وجود می‌آورند . این تمایزیابی سبب تشکیل بافتهای نخستین آوندی می‌شوند .

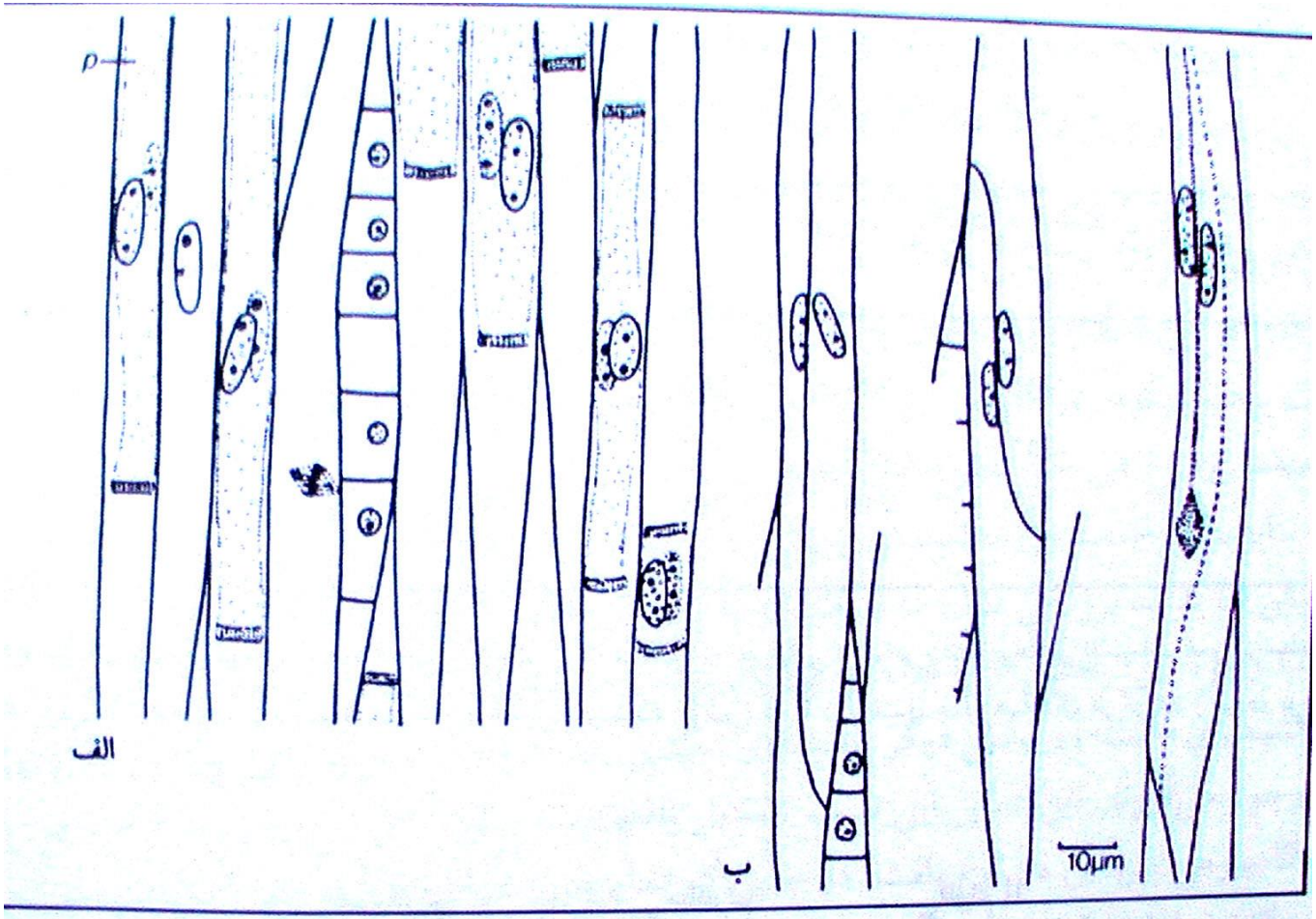
- لارسون (۱۹۷٦) اصطلاح متاکامبیوم را برای یاخته‌هایی که به وسیله پروکامبیوم ساخته شده‌اند ، به کار برد . (جدول ٦-۱)

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	۱۲/۳	٪۳۵	٪۵۰	٪۱۵
دومین	۰/۸	۸	٪۳۱	٪۵۷	٪۱۲
نخستین	۰/۹	۲/۳	٪۸۲	٪۱۵	٪۳



طرح ۶–۱ . نمو پروکامبیوم و تبدیل آن به متاکامبیوم و کامبیوم آوندی و منشا عناصر پسین آنها .



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

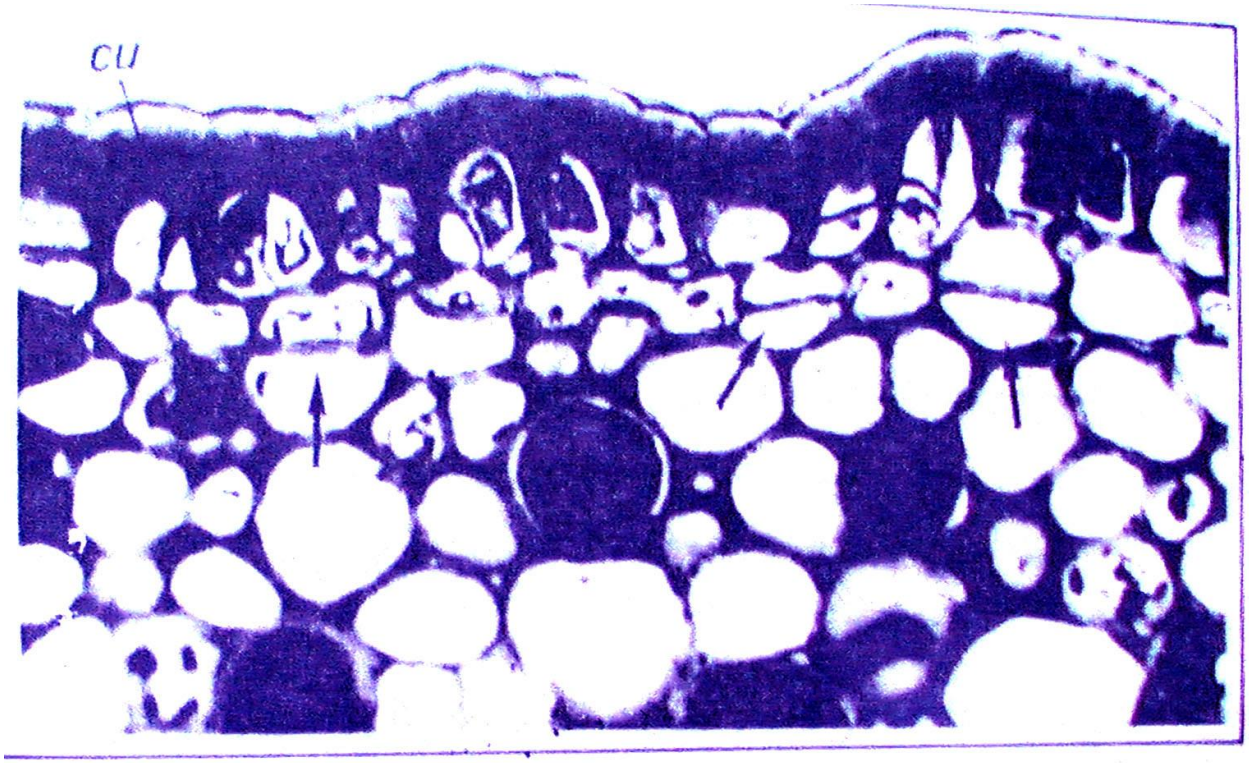
- مطالعه فعالیتهای میتوزی نشان داده است که کامبیوم یک ناحیه است ، نه یک لایه زاینده مانند فلوژن (لایه سوبروفلودرمی) .

فلوژن (کامبیوم چوب پنبه)

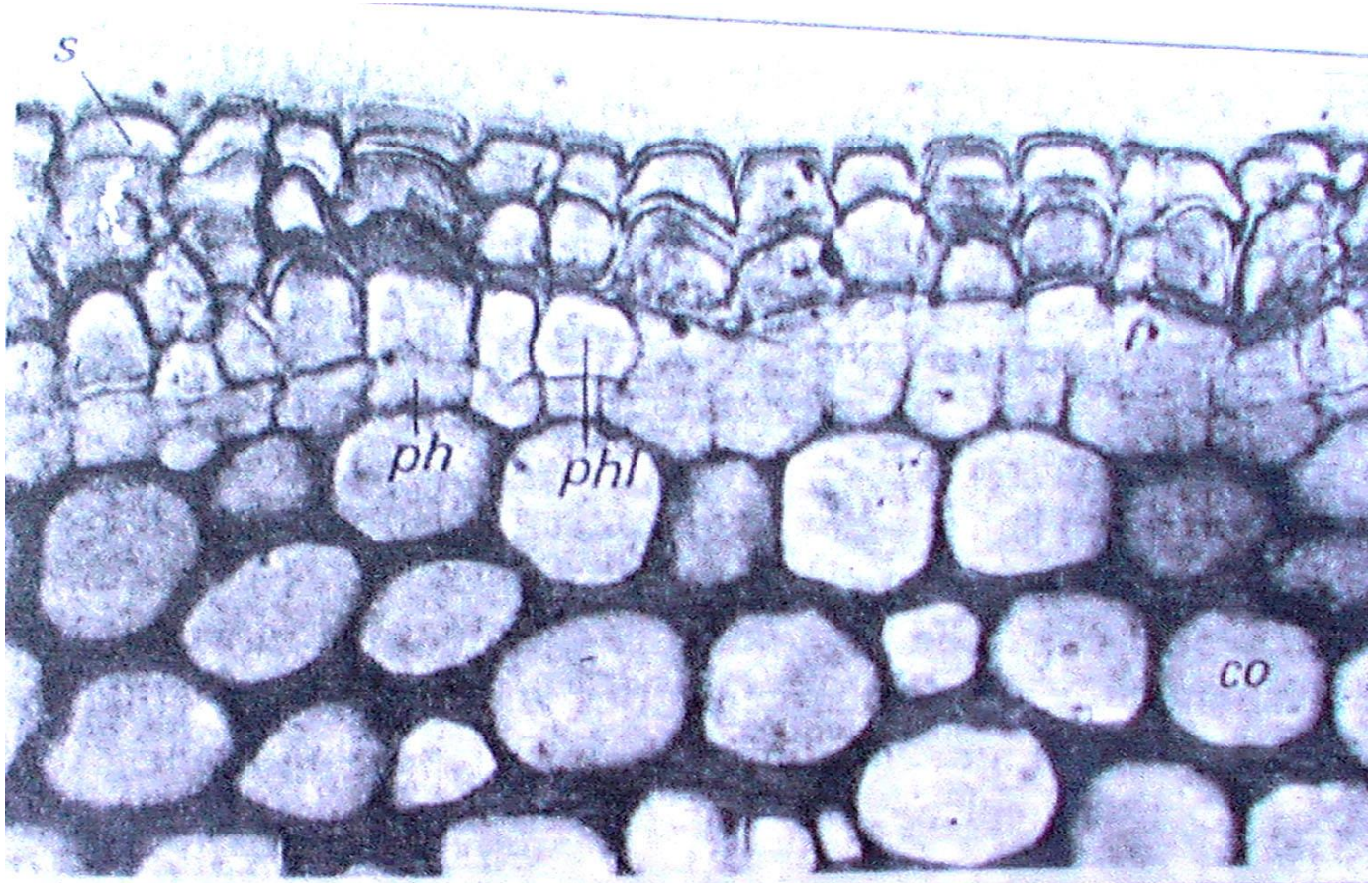
- فلوژن (کامبیوم چوب پنبه)
- فلوژن ، لایه سوبروفلودرمی نیز خوانده می‌شود و هر دو حالت ، یعنی : ۱)حالت هیستوژنتیکی رایج در آنهایی که ناحیه آوندی را به وجود می‌آورند . ۲) حالتهای مختلف هیستولوژیکی و سیتولوژیکی ، را نشان می‌دهد . فلوژن ، از سطح بیرونی ، چوب پنبه پسین و از سطح درونی ، فلودرم (پارانشیم پسین) را به وجود می‌آورد . همه این بافتها پریدرم را تشکیل می‌دهند .

نخستین لایه فلوژن

- در بسیاری از گونه‌ها (گوجه ، شمشاد برگ پهن) این لایه ، لایه زیر بشره‌ای است (شکل ٦-٣) . اما در بعضی حالات نیز اگر چه نادر است ، فلوژن از خود بشره منشا می‌گیرد (شکل ٦-٤) . در حالتهای دیگر ، منشا آن پوستی است (اقاقیا، کاج) . در گونه‌های دیگر ، نخستین لایه ، خودش درونیتر است و مستقیماَ از آبکش منشا می‌گیرد (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).

تجدید فلوژن

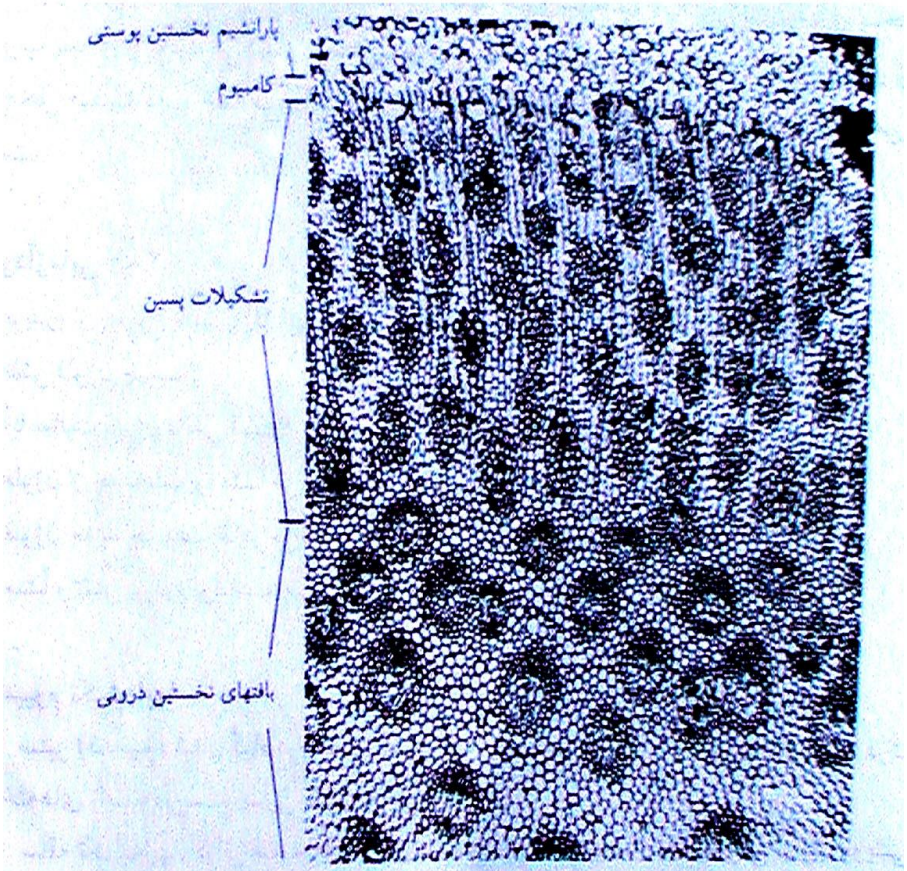
- برای شکل‌گیری فلوژن ، شرایط خاصی باید وجود داشته باشد که در آن شرایط فرآیندهای تمایززدایی در نمو طبیعی گیاهان فراوانی (بازدانگان ، دولپه‌ایها) رخ می‌دهد .
- بعلاوه ، تشکیل پریدرمهای جدید صدمات زخم مانند و تجمع انگلهای مختلف در محل زخمها را به دنبال دارد .

- در بخشی که گیاه صدمه دیده است یا انگلها جمع شده‌اند ، لایه فلوژن ردیفهای یاخته‌ای چوب‌پنبه‌ای را تولید می‌کند .
- بنابراین ، ایجاد پریدرم پوشاننده ، نوعی واکنش دفاعی گیاه 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 ریش 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.

کامبیوم تک‌لپه‌ایها

- ستبر(ضخیم)شدن گیاه در بعضی ساقه‌های درخت مانند یا علفی تک‌لپه‌ایها در اثر یاخته‌های زاینده مریستم پسین صورت می‌گیرد .(شکل ٤-٩)
- به علت نداشتن اطلاعات ، به نظر می‌رسد که کامبیوم تک‌لپه‌ایهای واجد تشکیلات پسین مستقیماً از یاخته‌های حاصل از نخستین تقسیمات موازی با سطح که در یاخته‌های قاعده برگی صورت می‌گیرد ، منشا گرفته است . این اسکلرانشیم (نه«چوب») است که به تک‌لپه‌ایها سیمای «گیاهان چوبی» را می‌دهد .



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 فروریخته در درون پارانشیم زمینه‌ای دیده می‌شوند.

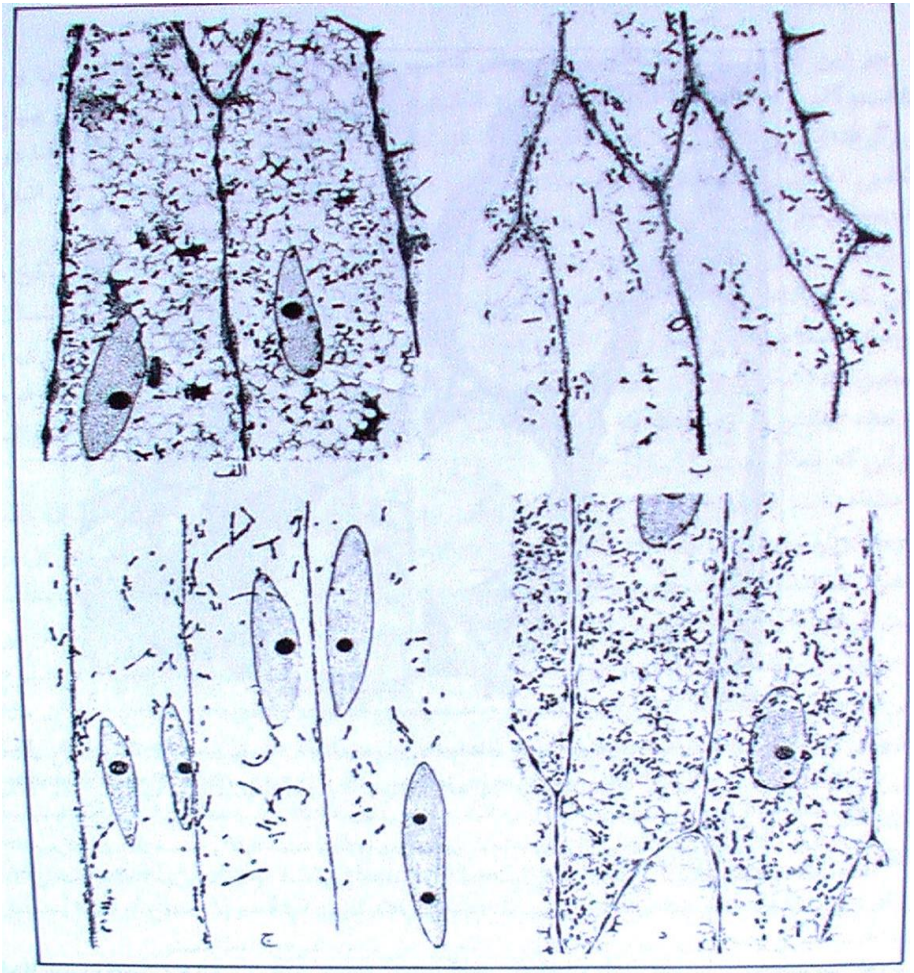
- وضعیتهای سیتولوژیکی مریستمهای پسین
- در حالی که یاخته‌های راسی کم و بیش یک اندازه‌اند ، یاخته‌های کامبیومی اکثراً همانند اندامی که در آن محصورند ، در همان مسیر دراز می‌شوند .

- بیشترین نواحی زاینده آوندی (اکثراً در درختها) شامل دو نوع یاخته بافت‌زاست . یاخته‌های درازی که در بالا ذکر شد ، بیشترین و رایجترین آنها را تشکیل می‌دهند : این یاخته‌ها «بنیادیهای دراز» را به وجود می‌آورند .

- نقش بنیادیهای دراز تولید آبکش پسین به طرف بیرون و چوب پسین به طرف درون است . اما کامبیوم ، یاخته‌های کوتاهتری را نیز دربرمی‌گیرد ، گاهی اوقات این یاخته‌ها در برشهای مماسی یک اندازه به نظر می‌رسند ، انتهای این یاخته‌ها مایل یا عرضی‌اند . این «بنیادیهای کوتاه» اشعه آبکشی و چوبی پسین را تولید می‌کنند .

- سیتولوژی یاخته‌های کامبیوم آوندی عبارت‌اند از : هسته تخم‌مرغی شکلی که در مقابل یک سطح دیواره یاخته‌ای قرار دارد ، مواد هستکی بیشتر از هسته است . هستک ، نسبت به هسته ، RNA ی بیشتری دارد ، بعلاوه مقدار RNA هنگام فعالیت تکثیری افزایش می‌یابد .

- ویژگی شایع دیگر طبیعت پاراپلاسمی ، فقر نشاسته است .
- در تمام فصلها ، نشاسته در بنیادیهای دوکی شکل کمیاب است .
- چربیها فقط در زمستان فراوان‌اند . (شکل ٦-٧)
- پژوهشهای کتسون (١٩٦٤) نشان داد که پاره شدن واکوئول در پاییز همزمان با توقف «حرکت چرخشی سیتوپلاسم» ، (سیکلوز) رخ می‌دهد ، در حالی که تحول بهاری با جریان دوباره حرکات سیتوپلاسمی ارتباط دارد .

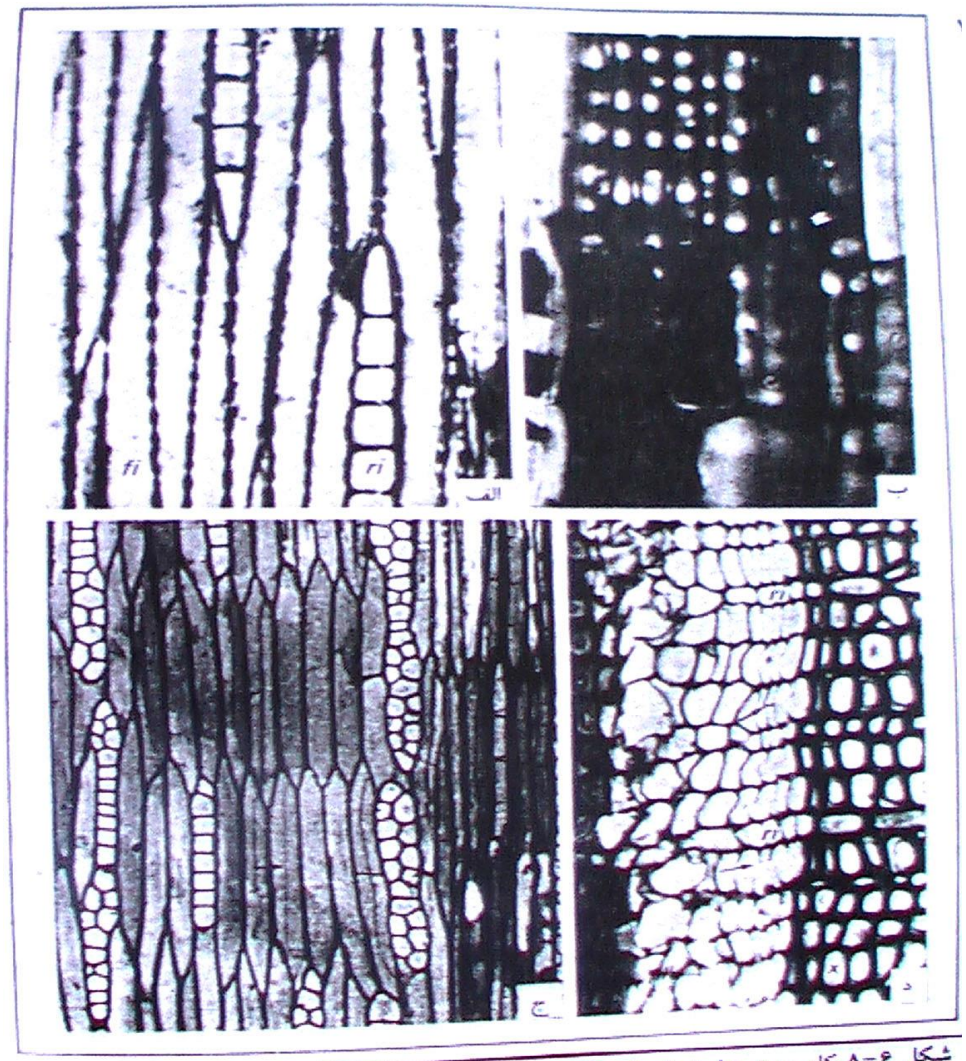


شکل ۶-۷. تنوع فصلی سیتولوژیکی در یاخته‌های کامبیومی در برشهای مماسی درخت اقاقیا

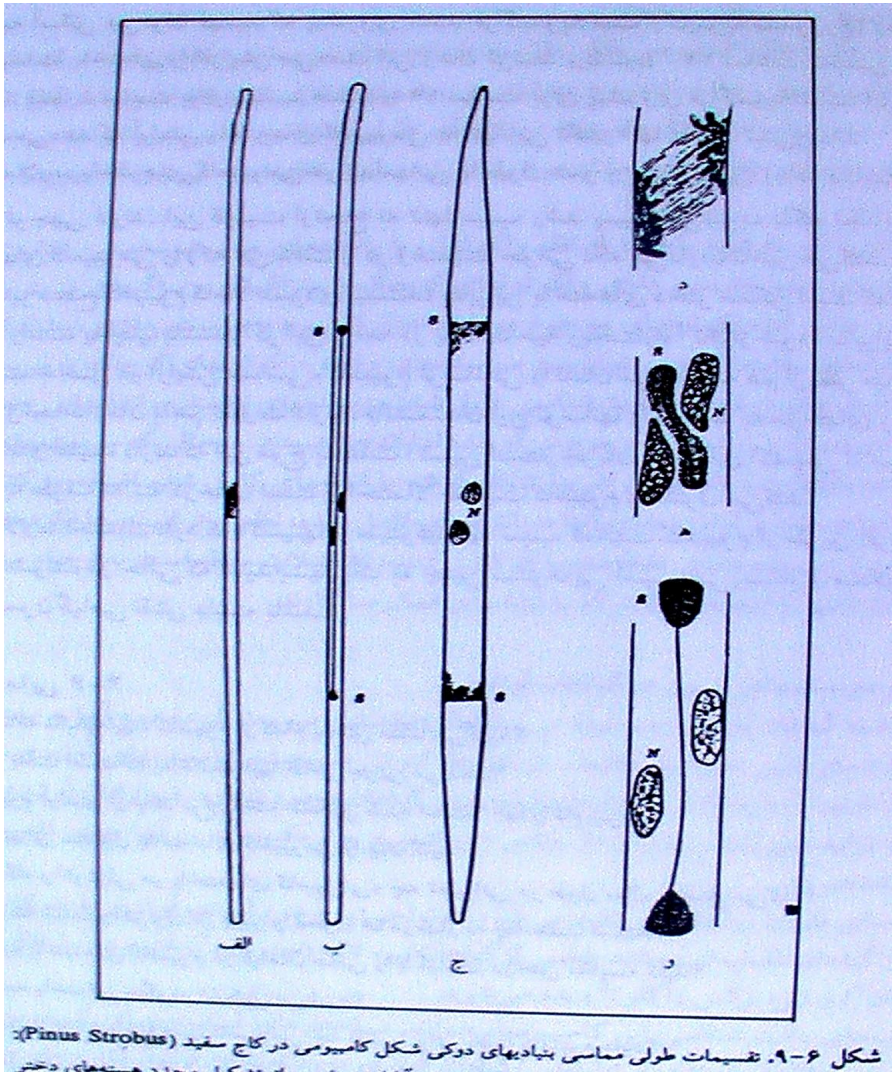
- به طور کلی ، پلاستیدها تمایز نیافته‌اند (عکس بشقابی ٦-١ ، الف و ب)
- پلاستیدهای آغازیهای کوتاه در مقایسه با آغازیهای دراز بیشتر نشاسته دارند . بعلاوه ، چندین گونه مطالعه شده‌اند ، اما این حقیقت فقط در زبان گنجشک مشاهده شده است .
- در این گونه ، پلاستیدهای یاخته‌های کامبیومی ، علاوه بر مواد رایج (تیغکها و وزیکولها ، پلاستوگلوبولها و دانه‌های نشاسته) ، انکلوزیونهای بسیار اسمیوم دوست بین تیغکها را دربرگرفته‌اند . انکلوزیونها نمایانگر ماده ذخیره‌ای برای ساختن تیلاکوئیدهای گرانا در یاخته‌های آبکشی (جایی که انکلوزیونها پیدا شده‌اند) هستند .

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

- به طور کلی ، دیواره‌های یاخته‌های کامبیومی در گیاهان علفی نازک و همگن هستند (شکل ٦–٨) و (شکل ٦–٧) .
- بعلاوه ، یاخته‌های کامبیومی در اندامهایی با طول عمر و رشد پسین زیاد ، قابلیت ارتجاع قابل توجهی دارند .



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



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

- احتمال دارد که اکسینها و سیتوکینینها سبب فعالیت کامبیوم از طریق افزایش سنتز RNA شوند ، در حالی که اسید ابسیسیک به چنین سنتزهایی آسیب می‌رساند و ممکن است در دوره کمون گیاهی نقش داشته باشد .

- سیتولوژی و تواناییهای مریستمی
- محتویات یاخته‌های کامبیومی قابل مقایسه با یاخته‌های مریستمی مغزی هستند که مانند آنها واکوئولهای فراوانی دارند . اما اکثراً به وسیله دیواره‌های طولی مماسی تقسیم می‌شوند ، در حالی که یاخته‌های مریستم مغزی تقسیمات عرضی دارند ، و این تفاوت ، اصلی بین کامبیوم و مریستم مغزی است .

- برعکس ، این دو نوع یاخته ، از نظر واکوئول ، با یاخته‌های مریستم نخستین تفاوت دارند .
- مریستمهای نخستین ، اندامهایی چون برگها و ساقه‌های جوان و ریشه را به وجود می‌آورند ، لذا اندام‌زا هستند . در حالی که مریستمهای مغزی و کامبیوم ، بافتها را به اندامهای تقریباً شکل گرفته یا اندامهای کامل شده اضافه می‌کنند یعنی فقط بافت‌زا هستند .

- مریستم مغزی فقط مغز را که کامل کننده تشکیلات ساقه است به وجود می‌آورد و کامبیومها بافتها را ایجاد می‌کنند که با اندامهای فعال سازگارند .

- گسترش مریستمهای پسین در گیاهان آوندی
- در شرایط کنونی طبیعت ، کامبیومهای آوندی ، جز در پیدازادان اولیه و بازدانگان و دولپه‌ایها ، در سایر گیاهان وجود ندارد . نهانزادان آوندی زنده ، کامبیوم تولید نمی‌کنند ، بجز در دو جنس ایزوئتس و بوتریکیوم که در آنها چنین کامبیومهایی بسیار مشخص‌اند .

- کامبیوم در برخی از گیاهان تک‌لپه‌ای ، مانند بعضی از گیاهان تیره لاله (صبر زرد ، خنجری ، لیلاق ، خون سیاوشان) و تیره نرگس (آگاو) دیده می‌شود .