

مریستم‌زایشی و نمو اندام‌های گل

حمید اسدی

دبیر زیست‌شناسی ناحیه ۲ قم

مقدمه

در این مقاله سعی داریم میزان مشارکت لایه‌های تونیکا (L1 و L2) و کورپوس (L3) مریستم‌زایشی را در تشکیل اندام‌های مختلف گل بررسی کنیم. مطالب تهیه شده بیشتر بر نمو گل گیاه آرابیدوپسیس متمرکز است. مریستم‌های زایشی معمولاً به علت اندازه بزرگ‌ترشان در مراحل اولیه نمو تولید مثلی از مریستم‌های رویشی قابل تشخیص‌اند. انتقال از نمو رویشی به نمو زایشی با افزایش در فراوانی تقسیم‌های یاخته‌ای در ناحیه مرکزی مریستم انتهایی ساقه مشخص می‌شود. در مریستم رویشی، یاخته‌های ناحیه مرکزی چرخه‌های تقسیم یاخته‌ای خود را به کندی طی می‌کنند. با شروع نمو تولید مثلی، اندازه مریستم افزایش می‌یابد که تا حد زیادی ناشی از افزایش میزان تقسیم یاخته‌های ناحیه مرکزی است. اخیراً مطالعات ژنتیکی و مولکولی، شبکه‌ای از ژن‌ها را شناسایی کرده‌اند که کنترل ریخت‌زایی گل را در گیاه آرابیدوپسیس، گل میمونی^۱ و سایر گونه‌ها به عهده دارند.

ویژگی‌هایی که مریستم‌زایشی را از مریستم انتهایی ساقه مجزا می‌کند، الگوی ایجاد اندام‌هاست. در گیاه آرابیدوپسیس الگوی تشکیل اندام‌ها مارپیچی است، یعنی اندام‌های تشکیل شده روی مارپیچ قرار می‌گیرند در صورتی که الگوی تشکیل اندام‌ها در مریستم زایشی، حلقه‌ای است و چهار نوع مختلف اندام‌های گل روی چهار حلقه هم مرکز تولید می‌شوند: ۴ کاسبرگ، در حلقه خارجی، ۴ گلبرگ روی حلقه دوم، ۶ پرچم روی حلقه سوم و ۲ برچه در حلقه چهارم که به هم پیوسته‌اند (شکل ۲) [۵ و ۷].

میزان مشارکت لایه‌های L1، L2 و L3 در تشکیل اندام‌های مختلف گل

پوشش گل^۲ شامل اندام‌های نازای گل است که در گیاه آرابیدوپسیس شامل چهار کاسبرگ در حلقه اول و چهار گلبرگ در حلقه دوم است. پریموردیوم کاسبرگ‌ها و گلبرگ‌ها طی تقسیم‌های پری‌کلینال در لایه سلولی زیراپیدرمی آغاز می‌شود (L2). پریموردیوم کاسبرگ‌ها در مرحله ۳ و پریموردیوم گلبرگ‌ها در مرحله ۵ نمو گل (گل انگیزی) ایجاد می‌شوند، سپس پریموردیوم‌های هر دو دسته از طریق تقسیم‌های پری‌کلینال و تقسیم‌هایی با صفحه مایل^۴ در مزوفیل فرضی و از طریق تقسیم آنتی‌کلینال

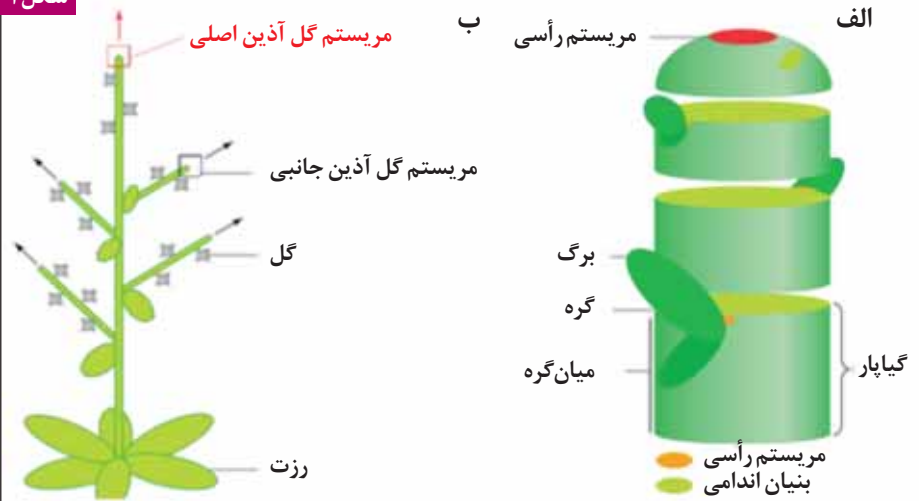
مریستم رویشی انتهایی گیاه آرابیدوپسیس طی رشد رویشی، با تولید گیاه‌پار (فیتومر)هایی^۲ که میان گره‌های کوتاهی دارند، آرایش طوقه‌ای ایجاد می‌کند. با شروع نمو تولید مثلی، مریستم رویشی تبدیل به مریستم گل آذین نخستین (یا مریستم گل آذین اصلی) نامحدود می‌شود که مریستم‌های زایشی روی پهلوه‌های (کناره‌های) آن ایجاد می‌شوند. جوانه‌های جانبی برگ‌های ساقه‌ای، تبدیل به مریستم‌های گل آذین ثانوی (مریستم گل آذین جانبی) می‌شوند و فعالیت آن‌ها، طرح نموی گل آذین اولیه را تکرار می‌کند، شکل ۱ [۱ و ۲ و ۶ و ۷].

بعد از القای گل‌دهی همان ساختار لایه‌ای مریستم انتهایی ساقه (L3 و L2 و L1) هم در مریستم گل آذین و هم در مریستم زایشی حفظ می‌شود و هر لایه از همان لایه‌ای که در مریستم انتهایی ساقه وجود دارد، مشتق می‌شود. بنابراین، در گیاه آرابیدوپسیس همانند دیگر دولپه‌ای‌ها، مریستم انتهایی ساقه (SAM)، مریستم گل آذین (IM) و مریستم زایشی (FM) شامل تونیکا (با دو لایه L2 و L1) و کورپوس (L3) است (شکل ۲) [۴].

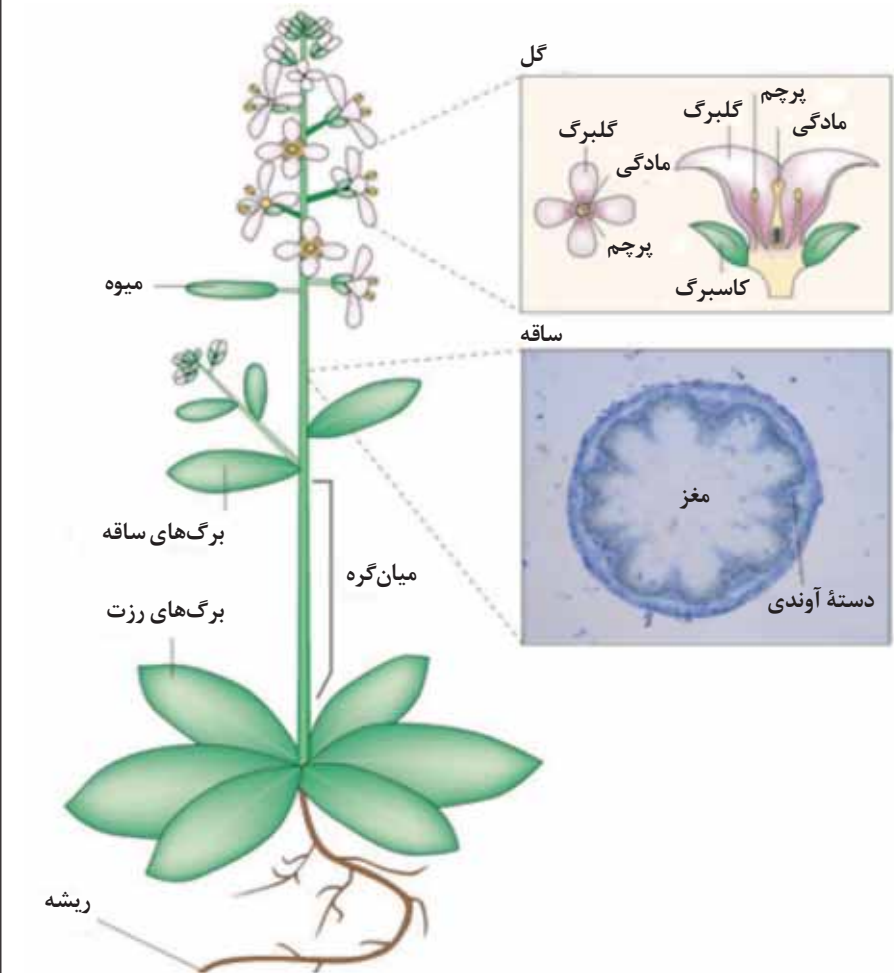
بنیان‌گذاری چهار حلقه جداگانه در گل

گل‌های نهان‌دانگان از مریستم زایشی، یعنی گروه کوچکی از سلول‌های تمایز نیافته که از مریستم انتهایی مشتق شده‌اند، نمو پیدا می‌کنند. یکی از

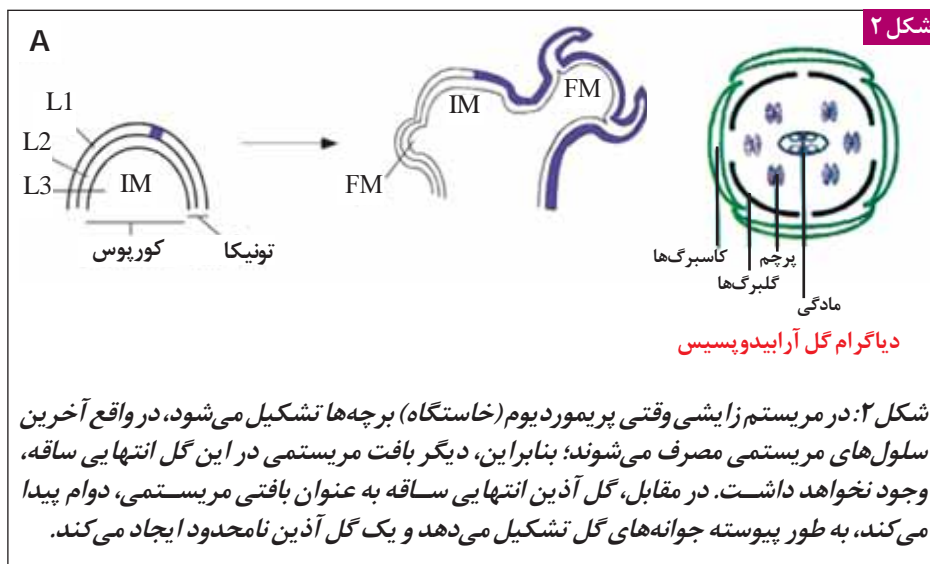
در گیاه
آرابیدوپسیس
الگوی تشکیل
اندام‌ها مارپیچی
است، یعنی
اندام‌های تشکیل
شده روی مارپیچ
قرار می‌گیرند در
صورتی که الگوی
تشکیل اندام‌ها
در مریستم
زایشی، حلقه‌ای
است و چهار نوع
مختلف اندام‌های
گل روی چهار
حلقه هم مرکز
تولید می‌شوند



تخمک‌ها از
پریموردیوم‌های
شبه‌انگشت
از طریق تقسیم
سلولی در لایه
سلولی زیر
اپیدرمی ایجاد
می‌شوند



شکل ۱، مریستم انتهایی ساقه، سیستمی برای تولید سلول‌های بخش‌های هوایی است. شکل بالا: الف. پیکر گیاه از واحدهایی تکراری به نام گیابار تشکیل شده که شامل یک یا چند برگ چسبیده به گره، یک میان گره که در زیر آن قرار گرفته و یک جوانه (یا مریستم جانبی) است که در قاعده برگ قرار دارد. مریستم جانبی از این نظر که پس از مرحله جنینی شکل گرفته با مریستم انتهایی ساقه متفاوت است، اما هر دو نوع مریستم می‌توانند تعداد نامحدودی ساختار همچون شاخه، برگ و گل ایجاد کنند. ب. یک گیاه آرابیدوپسیس بالغ، رشد پس از جنینی بخش‌های هوایی گیاه با مرحله رزت شروع می‌شود در این مرحله مریستم انتهایی ساقه تعداد متغیری از برگ‌ها را با فیلوتاکسی مارپیچی با میان گره‌های کوتاه و توسعه نیافته ایجاد می‌کند. در پایان این مرحله و در پاسخ به علائم درونی و محیطی، ساقه طویل می‌شود و مریستم انتهایی ساقه تعداد متغیری از برگ‌های ساقه‌ای (کائولین) به وجود می‌آورد که هر کدام یک مریستم جانبی را در پایه خود ایجاد می‌کنند. مریستم انتهایی ساقه اکنون به یک مریستم گل آذین تبدیل شده که می‌تواند مریستم‌های زایشی (FMS) ایجاد کند و مریستم‌های زایشی هم گل تولید خواهند کرد. شکل پایین: بخش‌های تشکیل دهنده آرابیدوپسیس بالغ.



شکل ۲: در مریستم زایشی وقتی پریموردیوم (خاستگاه) برچه‌ها تشکیل می‌شود، در واقع آخرین سلول‌های مریستمی مصرف می‌شوند؛ بنابراین، دیگر بافت مریستمی در این گل انتهایی ساقه، وجود نخواهد داشت. در مقابل، گل آذین انتهایی ساقه به عنوان بافتی مریستمی، دوام پیدا می‌کند، به طور پیوسته جوانه‌های گل تشکیل می‌دهد و یک گل آذین نامحدود ایجاد می‌کند.

زیر اپیدرمی مشتق شده از (L2) و یک بخش مرکزی مشتق شده از لایه L3 است.

مادگی

در حلقه چهارم گل، مادگی قرار دارد که از ترکیب جنینی دو برچه تشکیل شده (یعنی از ابتدای تشکیل دو برچه با یکدیگر ترکیب شده‌اند) مادگی رسیده می‌تواند به یک تخمدان در پایین و یک خامه در بالا که در انتهای آن کلاله قرار دارد تقسیم شود. درون تخمدان دو حفره وجود دارد که توسط یک پرده کاذب از هم جدا می‌شوند و درون آن‌ها تخمک‌ها قرار می‌گیرند. مادگی در مرحله ۶ نمو گل و به صورت یک بافت حلقه‌ای حاشیه‌دار در مرکز مریستم زایشی و از طریق تقسیم پری کلینال سلول‌های لایه L3 شروع به تشکیل می‌کند. این پریموردیوم ابتدا از طریق تقسیم سلولی آنتی کلینال در سلول‌های اپیدرم و زیر اپیدرم به صورت یک استوانه باز رشد می‌کند.

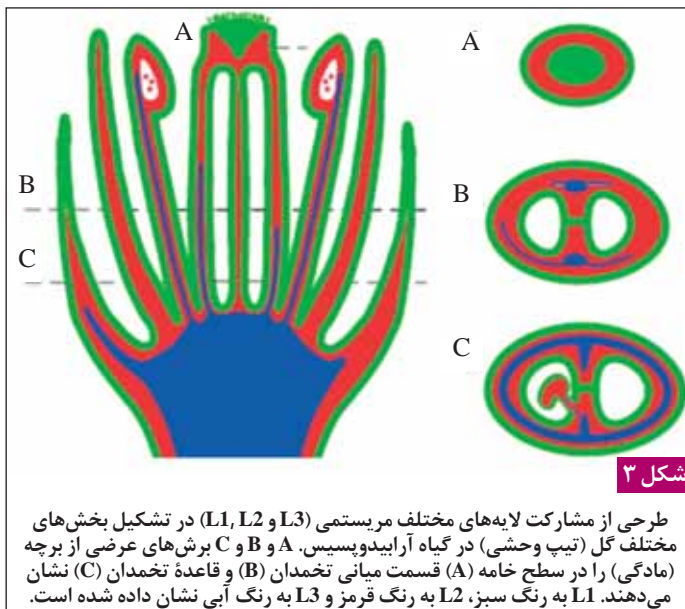
در ابتدای مرحله ۸ این استوانه تشکیل شده از یک اپیدرم مشتق شده از (L1) و یک لایه زیر اپیدرمی مشتق شده از لایه L2 و یک بخش مرکزی به ضخامت دو سلول که از لایه L3 مشتق شده است. دیواره تخمدان بالغ به اندازه ۶ سلول ضخامت دارد. اپیدرم خارجی و داخلی (که درون حفره تخمدانی را می‌پوشاند) از لایه L1 مشتق شده‌اند و لایه‌های میانی نیز از لایه‌های (L2) و (L3) مشتق شده‌اند. میزان مشارکت نسبی لایه‌های (L2 و L3) در دیواره برچه (تخمدان) از یک گل به گل دیگر حتی از یک برچه به برچه دیگر در همان تخمدان بسیار متغییر و متفاوت است. به طور کلی پایین تخمدان از یک

در اپیدرم رشد می‌کنند. بنابراین، لایه L1 فقط در تشکیل اپیدرم، حتی در حاشیه این اندام‌ها شرکت می‌کند و مزوفیل این دو نوع اندام از لایه L2 به وجود می‌آید. همچنین مشاهده شده است که در ۲۳ درصد موارد لایه L3 در تشکیل بافت آوندی در قسمت‌های پایینی کاسبرگ‌ها شرکت دارد و هرگز مشارکتی از لایه L3 در گلبرگ‌ها مشاهده نشده است.

پرچم‌ها

حلقه سوم گل دارای ۶ پرچم است که هر کدام شامل یک میله و یک بساک است. پریموردیوم پرچم‌ها در مرحله ۵ نمو گل به وسیله تقسیم‌های پری کلینال و در لایه زیر اپیدرمی (یعنی در لایه L2) ایجاد می‌شود. در مرحله ۷ نمو گل آن‌ها به شکل یک پایه و در مرحله ۸ نمو گل کیسه‌های دانه‌گرده ظاهر می‌شوند و بافت‌های هاگ‌زا برای اولین بار در مرحله ۹ و در وسط کیسه‌های دانه‌گرده ظاهر می‌شوند. تجزیه و تحلیل‌ها نشان می‌دهند که سلول‌ها در لایه L1 فقط به صورت آنتی کلینال تقسیم می‌شوند و هم برای میله و هم برای بساک اپیدرم ایجاد می‌کنند. پریموردیوم پرچم‌ها در مرحله ۷ نمو گل شامل یک اپیدرم مشتق شده از لایه L1 و یک بخش زیر اپیدرمی مشتق شده از لایه L2 و یک بخش مرکزی مشتق شده از لایه L3 است. رشد بافت‌های درونی بساک بعد از مرحله ۸ به میزان بیشتر به تقسیم سلول‌های مشتق شده از لایه L2 مربوط می‌شود که در جهات مختلف تقسیم می‌شوند. در بساک رسیده، مشارکت لایه L3 فقط در حد تشکیل بافت‌های آوندی است. یک میله رسیده شامل یک اپیدرم مشتق شده از لایه L1 و یک لایه

با شروع نمو تولیدمثلی، مریستم رویشی تبدیل به مریستم گل آذین نخستین نامحدود می‌شود که مریستم‌های زایشی روی پهلوهای آن ایجاد می‌شوند



شکل ۳

طرحی از مشارکت لایه‌های مختلف مرستمی (L1, L2 و L3) در تشکیل بخش‌های مختلف گل (تیپ وحشی) در گیاه آرابیدوپسیس. A و B و C برش‌های عرضی از برچه (مادگی) را در سطح خامه (A) قسمت میانی تخمدان (B) و قاعده تخمدان (C) نشان می‌دهند. L1 به رنگ سبز، L2 به رنگ قرمز و L3 به رنگ آبی نشان داده شده است.

باعث تشکیل بافت آوندی فونیکول در تعدادی از تخمک‌هاست (شکل ۳) [۴].

*پی‌نوشت‌ها

1. Antirrhinum
۲. فیتومریا گیاپار شامل یک برگ، گره‌ای که برگ به آن متصل است، جوانه جانبی و میان‌گره است.
3. Perianth
4. Oblique
5. Stamens
6. Pistil
7. Funiculus

*منابع

1. Carles, C.C and Fletcher, J.C (August 2003) Shoot apical meristem maintenance: the art of a dynamic balance. TRENDS in Plant Science Vol.8 No.8
2. Clark, S. E. (2001) Macmillan Magazines Ltd CELL SIGNALLING AT THE SHOOT MERISTEM NATURE REVIEWS | MOLECULAR CELL BIOLOGY
3. GOTO, K (1995) Molecular and genetic analyses of flower homeotic genes of Arabidopsis J. Biosci., Vol. 21, Number 3, May 1996, pp 369-378. © Printed in India.
4. Jenik, P.D and Irish, V. F. (2000) Regulation of cell proliferation patterns by homeotic genes during Arabidopsis floral development. Development 127, 1267-1276
5. Sakai, H, Krizek, B.A, Jacobsen, S.E, and Meyerowitz, E.M (2000 September) Regulation of SUP Expression Identifies Multiple Regulators Involved in Arabidopsis Floral Meristem Development. Plant Cell.; 12(9): 1607-1618.
6. Taiz, L. -Zeiger, E. Plant physiology. 3rd ed. 2002. ISBN: 964-2605-15-5
7. Wang, Y. and Li, J. Molecular Basis of Plant Architecture. (2008). Annu. Rev. Plant Biol. 59:253-79. doi:10.1146/annurev.plant.59.032607.092902

لایه زیر اپیدرمی تنها که از (L2) مشتق شده تشکیل شده و الباقی دیواره تخمدان که از لایه L3 مشتق شده، با حرکت به سمت بالا (خامه)، شرکت لایه L2 در لایه‌های داخلی بیشتر و شرکت لایه L3 کمتر می‌شود. شرکت لایه L3 در مادگی معمولاً در نیمه یا یک سوم (یک دوم یا یک سوم) دیواره تخمدان تمام می‌شود. چنین تغییری در مقدار مزوفیل مشتق شده از (L2 و L3) در برچه گونه‌های دیگر نیز مشاهده است. در مورد پرده کاذب درون تخمدان، این که پایه این پرده در دو طرف از سلول‌های مشتق شده از لایه L3 و مابقی پرده از لایه L2 مشتق شده است، به استثنای محل اتصال دو بخش پرده کاذب در وسط تخمدان که به ضخامت دو سلول از لایه L1 مشتق شده است. خامه به صورت یک ستون سخت که از سلول‌های مشتق شده از لایه L2 تشکیل شده با یک اپیدرم مشتق شده از لایه L1 پوشیده شده، در وسط خامه یک بافت هدایت کننده وجود دارد (هدایت لوله گرده) که این بافت در ادامه کلاله قرار می‌گیرد، هم کلاله و هم بافت هدایتی از سلول‌های لایه L1 مشتق شده‌اند. توجه به این نکته هم جالب است که بافت هدایت کننده درون خامه از سلول‌های لایه L1 مشتق شده، اما بخشی از بافت هدایت کننده که درون تخمک‌ها وجود دارد، از لایه L2 مشتق شده است. درون تخمدان، تخمک‌ها قرار دارند، تخمک‌ها در محل‌هایی به نام جفت، جایی که محل اتصال پرده کاذب به دیواره تخمدان است، ایجاد می‌شوند. جفت از سلول‌های مشتق شده از لایه‌های L1 و L2 یا از هر سه لایه L1 و L2 و L3، بسته به موقعیت جفت تشکیل می‌شود.

تخمک‌ها از پریموردیوم‌های شبیه انگشت از طریق تقسیم سلولی در لایه سلولی زیر اپیدرمی (در مرحله ۸ نمو گل) ایجاد می‌شوند. در مرحله ۱۰ نمو گل در هر طرف پریموردیوم یک سلول اپیدرمی مشتق از لایه L1 به صورت پری کلینال یا تقسیم با صفحه مورب، پوشش داخلی را ایجاد می‌کند و کمی بعد به همین شکل پوشش خارجی ایجاد می‌شود. دورترین سلول زیر اپیدرمی مشتق شده از لایه L2 تغییر و به سلول مادر مگاسپور تبدیل که آن هم در نهایت گامتوفیت ماده را تشکیل می‌دهد. بنابراین، تخمک رسیده دارای بافت‌هایی است که از لایه‌های L1 و L2 مشتق شده‌اند. L1 باعث ایجاد اپیدرم در فونیکول^۷ (پایه تخمک) و پوشش‌ها و لایه L2 در تشکیل بخش مرکزی فونیکول، ناحیه بن و کیسه رویانی شرکت می‌کند. همچنین مشاهده شده است که لایه L3