# فهرست مطالب

## بخش پنجم  پیکره گیاهان نهاندانه: ساختار و تکوین


**فصل ۲۲ ــ تکوین اولیه پیکره گیاه** ۶۱۸

تشکیل جنین ۶۲۱

جنین بالغ ۶۲۴

بلوغ بذر ۶۲۷

عوامل مؤثر در جوانه‌زنی بذر ۶۲۷

*مقاله: گندم: نان و سوپس* ۶۲۸

*از جنین تا گیاه بالغ* ۶۳۰

**فصل ۲۳ ــ سلول‌ها و بافت پیکره گیاه** ۶۳۵

مریستم رأسی و مشتقات آنها ۶۳۵

رشد، ریخت‌زایی و تمایز ۶۳۷

سازماندهی داخلی پیکره گیاه ۶۳۸

بافت‌های زمینه ۶۳۹

بافت‌های آوندی ۶۴۲

بافت‌های پوستی ۶۵۱

**فصل ۲۴ ــ ریشه: ساختار و تکوین** ۶۵۷

سیستم‌های ریشه‌ای ۶۵۸

منشأ و رشد بافت‌های اوّلیه ۶۶۰

ساختار اوّلیه ۶۶۴

اثر رشد ثانویه بر روی پیکره اوّلیه ریشه ۶۷۰

منشأ ریشه‌های جانبی ۶۷۱

ریشه‌های هوایی و ریشه‌های هوا ۶۷۲

سازگاری ریشه برای ذخیره غذا: ریشه‌های گوشتی ۶۳۱

*مقاله: بررسی ریشه‌ای تکوین اندام* ۶۷۵

**فصل ۲۵ ــ ساقه: ساختار اولیه و تکوین** ۶۸۱

منشأ و رشد بافت‌های اوّلیه ساقه ۶۸۲

ساختار اوّلیه ساقه ۶۸۸

ارتباط بین بافت‌های آوندی ساقه و برگ ۶۹۲

مرفولوژی و ساختار برگ ۶۹۵

*مقاله: دو شکلی برگی در گیاهان آبزی* ۷۰۰

برگ گندمیان ۷۰۳

تکوین برگ ۷۰۵

*مقاله: بامبو، گیاهی قوی، چندمنظوره و پایدار* ۷۰۸

ریزش برگ ۷۰۹
گذار از سیستم آوندی ریشه به ساقه ۷۱۰
تکوین گل ۷۱۱
تغییر شکل برگ و ساقه ۷۱۵

**فصل ۲۶ ــ رشد ثانویه در ساقه‌ها** ۷۲۱
گیاهان یک‌ساله، دوساله، چندساله ۷۲۱
کامبیوم آوندی ۷۲۲
اثر رشد ثانویه بر پیکره اولیه ساقه ۷۲۵
چوب: گزیلم ثانویه ۷۳۴
*مقاله: حقایقی در مورد برجستگی‌های موجود در روی ساقه درختان* ۷۳۶

## بخش ششم فیزیولوژی گیاهان دانه‌دار

**فصل ۲۷ ــ تنظیم رشد و تکوین: هورمون‌های گیاهی** ۷۵۰
اکسین‌ها ۷۵۳
سیتوکینین‌ها ۷۵۹
اتیلن ۷۶۱
آبسیزیک اسید ۷۶۴
جیبرلین‌ها ۷۶۵
براسینوستروئیدها ۷۶۸
اساس مولکولی عملکرد هورمونی ۷۶۹

**فصل ۲۸ ــ فاکتورهای محیطی و رشد گیاه** ۷۷۹
گرایش‌ها ۷۷۹
ریتم‌های شبانه‌روزی ۷۸۴
نور دورگی ۷۸۸

محرک گلی ۷۹۵
بهاره‌سازی: سرما و پاسخ گل‌دهی ۷۹۶
خفتگی ۷۹۷
حرکات ناستی و تعقیب خورشیدی ۸۰۰
*مقاله: ذخیرگاه بذری روز قیامت: حفظ امنیت تنوّع محصولات زراعی* ۸۰۱

**فصل ۲۹ ــ تغذیه گیاهی و خاک** ۸۰۹
عناصر ضروری ۸۱۰
عملکردهای عناصر ضروری ۸۱۲
خاک ۸۱۳
چرخه‌های عناصر غذایی ۸۱۹
نیتروژن و چرخه نیتروژن ۸۱۹
مقاله: گیاهان گوشت‌خوار ۸۲۲
چرخه فسفر ۸۲۹
تأثیر انسان بر روی چرخه‌های عناصر غذایی و اثرات آلودگی ۸۳۰
*مقاله: هالوفیت‌ها: منابع آینده؟* ۸۳۲
*مقاله: کود آلی* ۸۳۳
خاک و کشاورزی ۸۳۳
تحقیقات مربوط به تغذیه گیاهی ۸۳۴
*مقاله: چرخه آب* ۸۳۵

**فصل ۳۰ ــ انتقال آب و مواد محلول در گیاهان** ۸۳۹
انتقال آب و عناصر مغذّی معدنی در سرتاسر پیکره گیاه ۸۴۰
*مقاله: سقف‌های سبز: جایگزینی عالی* ۸۴۰
جذب آب و یون‌ها توسط ریشه گیاهان ۸۴۹
ترابری شیره پرورده: انتقال ترکیبات از طریق آوند آبکش ۸۵۶

**بخش هفتم اکولوژی** ۸۶٤

قابل مشاهده در سایت www.whfreeman.com/raven8e

**فصل ۳۱** ـ دینامیک جوامع و اکوسیستم‌ها ۸۶۶

انرژتیک اکوسیستم: ساختار غذایی ۸۶۸

چرخه موادّ غذایی ۸۷۵

برهم‌کنش‌های بین موجودات زنده: ماورای روابط ساده غذایی ۸۷۷

گسترش و تغییرات جوامع و اکوسیستم‌ها ۸۸۶

**فصل ۳۲** ـ اکولوژی جهانی ۸۹۹

حیات در روی کره زمین ۹۰۳

جنگل‌های بارانی ۹۰۷

جنگل‌های حاره‌ای خزان‌کننده ۹۱۰

ساوان‌ها ۹۱۱

بیابان‌ها ۹۱٤

علفزارها ۹۱۷

جنگل‌های معتدله خزان کننده ۹۲۰

جنگل‌های معتدله مخلوط و مخروطیان ۹۲۱

درختچه‌زارهای مدیترانه‌ای ۹۲٤

شمالی‌ترین جنگل‌ها: تایگا و جنگل‌های شمالی ۹۲۷

توندرای قطبی ۹۲۹

بحث نهایی ۹۳۱

واژگان ۹۳۹

نمایه ۹۷۳

منابع بیشتر برای مطالعه

حقوق معنوی تصاویر

| دوران* | دوره* | عصر* | اشکال حیاتی | اقلیم و وقایع فیزیکی مهم |
|---|---|---|---|---|
| سنوزوئیک (۶۵) | کواترنری (Quaternary) (۱/۶) | اخیر (۰/۰۱) | عصر موجودات انسانی. انقراض بسیاری از پستانداران بزرگ و پرندگان | تغییرات دمایی. وقوع بیش از دو جین پیشروی و عقب‌نشینی یخچال‌ها. بالا آمدگی بسیاری از نواحی کوهستانی. |
| | | پلیستوسن (Pleistocene) (۱/۶) | | |
| | ترشیاری (Tertiary) (۶۵) | پلیوسن (Pliocene) (۵/۲) | خشکی، تشکیل بیابان‌ها. ظهور اولیه موجودات حدواسط بین انسان و میمون | سرد. بالا آمدگی و تشکیل کوهستان‌های بیشتر؛ ایجاد یخچال‌ها در نیمکره شمالی آغاز شد. بالا آمدگی پاناما باعث اتصال آمریکای شمالی و جنوبی به همدیگر شد. |
| | | میوسن (Miocene) (۲۳/۲) | توسعه علفزارها و کاهش جنگل‌ها. جانوران چراکننده، میمون‌ها | معتدل. آغاز مجدد یخچال‌زایی گسترده در نیمکره جنوبی. |
| | | الیگوسن (Oligicene) (۳۵/۴) | پستانداران چرنده، جانوران میمون مانند؛ تکامل جنس‌های گیاهی مدرن. | ایجاد رشته کوه‌های آلپ و هیمالایا. جدایی نیمکره جنوبی از قطب جنوب. ایجاد آتش‌فشان‌ها در کوه‌های صخره‌ای. |
| | | ائوسن (Eocene) (۵۶/۵) | تشعشع گسترده پستانداران و پرندگان؛ تشکیل اولیه علفزارها. | معتدل تا خیلی گرم. جدایی استرالیا از قارّه قطب جنوب؛ برخورد هند با آسیا. |
| | | پالئوسن (Paleocene) (۶۵) | پستانداران حشره‌خوار اولیه | معتدل تا سرد. ناپدید شدن گسترده دریاهای کم عمق موجود در قارّه‌ها |
| مزوزوئیک (۲۴۵) | کرتاسه (Cretaceous) (۱۴۵) | | نهاندانگان و بسیاری از گروه‌های حشرات پدیدار شده، تنوع یافته و بخش غالب زمین را به خود اختصاص دادند. عصر خزندگان. انقراض دایناسورها در پایان دوره. | اقلیم یکنواخت در سرتاسر زمین. سطح دریاها بالا آمد. آفریقا و آمریکای جنوبی جدا شدند. |
| | ژوراسیک (Jurassic) (۲۰۸) | | بازدانگان و بخصوص سیکادها. پرندگان پدیدار شدند. | معتدل. قارّه‌ها پست بوده و نواحی زیادی توسط دریاها پوشانده شدند. |
| | تریاس (Triassic) (۲۴۵) | | جنگل بازدانگان و سرخس‌ها. ظهور اولین دایناسورها و پستانداران | مناطق کوهستانی موجود در قارّه‌ها به ابرقارّه‌ها متصل شدند. نواحی خشک گسترده. |
| پالئوزوئیک (۵۷۰) | پرمین (Permian) (۲۹۰) | | شروع تکامل مخروطیان، سیکادها و زنگوها؛ رو به انقراض گذاشتن انواع مختلف جنگل‌های قبلی. افزایش تنوع خزندگان. بیشترین میزان انقراض در پایان این دوره رخ داد. | یخچال‌زایی‌های گسترده در نیمکره جنوبی در اوایل دوره؛ بالاآمدگی رشته کوه‌های Appalachian. خشکی قابل توجه در برخی نواحی. |
| | کربونیفر (Carboniferous) (۳۶۲) | | ظهور دوزیستان در روی خشکی؛ جنگل‌ها پدیدار شده و غالب شدند. خزندگان پدیدار شدند. عصر دوزیستان | گرم، تغییرات فصلی ناچیز در نواحی حارّه؛ خشکی‌ها پست و باتلاقی بوده و رسوبات زغال‌سنگ تشکیل شد. |
| | پنسیلوانین (Pennsylvanian) (۳۲۲) | | | |
| | میسی‌سیپین (Mississippian) (۳۶۲) | | | |
| | دونین (Devonian) (۴۰۸) | | عصر ماهی‌ها. تنوع‌زایی گیاهان خشکی‌زی. ظهور اولیه حشرات؛ انقراض گیاهان آوندی اولیه | دریاها در سرتاسر خشکی‌ها گسترش داشته و رشته‌کوه‌های محلی وجود داشتند. |
| | سیلورین (Silurian) (۴۳۹) | | این دوره با انقراضی مهم آغاز شد. اولین گیاهان فسیل یافت شدند. اولین ماهی‌های آرواره‌دار پدیدار شدند. | معتدل. قارّه‌ها غالباً هموار و مسطح بودند. |
| | اردویسین (Ordovician) (۵۱۰) | | دوره با اولین انقراض مهم آغاز شد. قدیمی‌ترین فسیل سخت‌پوستان در این دوره یافت شده است. تنوع‌زایی نرم‌تنان. احتمالاً اولین بار گیاهان در این دوره به خشکی حمله‌ور شدند. | معتدل. دریاهای کم عمق، قارّه‌ها عموماً مسطح و تخت. بخش اعظم ایالات متحده توسط دریاها پوشانده شده بود. یخچال‌زایی آفریقا در پایان دوره انجام گرفت. |
| | کامبرین (Cambrian) (۵۷۰) | | تکامل اسکلت خارجی در جانوران. تکامل انفجاری شاخه‌ها. تکامل شاخه Chordates | معتدل. دریاهای گسترده سرتاسر قارّه‌های امروزی را پوشانده بودند. |
| پرکامبرین (۴۵۰۰) | | | منشأ حیات (حداقل ۳/۵ میلیارد سال پیش). منشأ باکتری‌ها (حداقل ۱/۵ میلیارد سال پیش). جانوران چندسلولی تا ۷۰۰ میلیون سال پیش پدیدار شدند. قارچ‌های اولیه. | بمباران‌های شهاب‌سنگی گسترده و ناپایداری زمین‌شناختی در مراحل اولیه. تشکیل پوسته زمین و آغاز حرکات قارّه‌ای. |

*اعداد داخل پرانتز، بیانگر آغاز دوره مربوطه (میلیون سال) است.

# فصل ۲۲

## تکوین اولیه پیکره گیاه

**عمل آوردن زیتون** زیتون که میوه‌ای شفت با یک بذر است، هزاران سال است که به عنوان گیاهی ارزشمند شناخته شده و درختان بسیار قدیمی زیتون، مناظر حوزه دریای مدیترانه را پدید آورده‌اند. زیتون وقتی برای اولین بار برداشت می‌شود، به دلیل وجود ترکیبات تانی، طعم بسیار تلخی دارد. با استفاده از فرآیندهای فرآوری متعدد، این ترکیبات حذف می‌شوند. سپس از این زیتون برای تهیه روغن معطّر، استفاده می‌شود که به دلیل بوی خاص و اثرات کاهنده کلسترول خون، شناخته می‌شود.

### رئوس مطالب

- تشکیل جنین
- جنین بالغ
- بلوغ بذر
- عوامل موثّر در جوانه‌زنی بذر
- از جنین تا گیاه بالغ

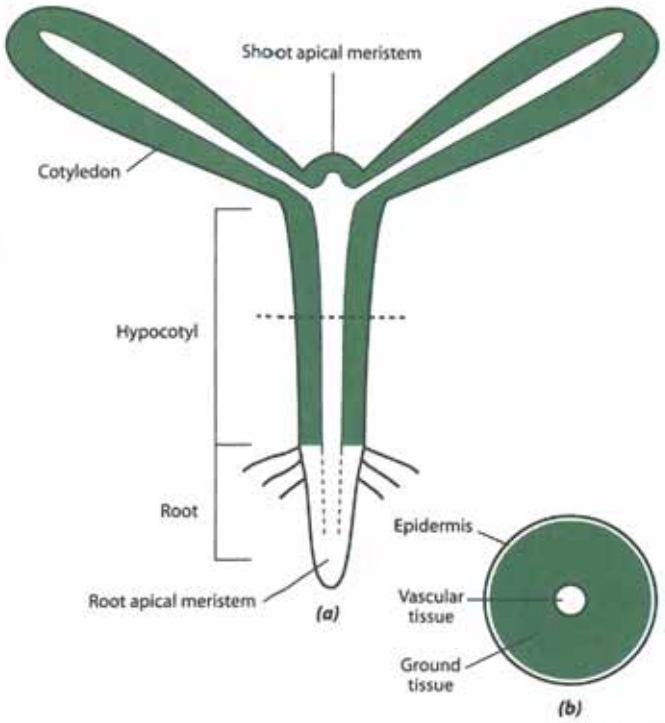
در فصل ۲۰، به بررسی تاریخ تکوین تکاملی طولانی مدّت نهاندانگان پرداخته شد که به نظر می‌رسد به احتمال زیاد از یک جدّ نسبتاً پیچیده از جلبک‌های سبز چندسلولی مشتق شده‌اند. همان‌طور که اشاره شد، محورهای منشعب چنگالی‌شکل در گیاهان آوندی اولیه، طلایه‌دار تشکیل ساقه و ریشه در اکثر نهاندانگان امروزی بوده‌اند.

در این بخش، به بررسی ساختار و تکوین پیکره نهاندانگان یا اسپوروفیت پرداخته می‌شود که حاصل دوره طولانی اختصاصی‌شدگی تکاملی در این گروه از گیاهان است. در ابتدا به بررسی تشکیل جنین طی فرآیند **جنین‌زایی (Embryogenesis)** به عنوان اولین فاز از فرآیند دو فازی تکوین جنین پرداخته می‌شود. این فرآیند موجب تشکیل پیکره گیاه می‌شود که متشکل از دو الگو است: یک **الگوی رأسی - قاعده‌ای (Apical-Basal Pattern)** که در طول محور اصلی گیاه ایجاد شده و یک **الگوی شعاعی (Radial Pattern)** که متشکل از سیستم‌های بافتی است که به صورت هم‌مرکز آرایش پیدا کرده‌اند (شکل ۲۲-۱). طی جنین‌زایی، تکوین دانه انجام می‌پذیرد. دانه با داشتن جنین بالغ، مواد غذایی ذخیره شده و پوسته محافظ باعث برتری انتخابی گیاهان دانه‌دار در مقایسه با گیاهان فاقد دانه می‌شود: دانه منجر به افزایش توانایی بقای گیاه در رویارویی با شرایط نامساعد محیطی شده و باعث تسهیل انتشار گونه‌های مربوطه می‌شود.

در این فصل به موازات بررسی تکوین پیکره گیاه، بهتر است که مطالب مربوط به تکامل گیاهان آوندی که در بخش قبلی مورد بحث قرار گرفته بود، نیز در ذهن تداعی گردد. متخصصین تکوین و تکامل زیستی، مجذوب تکامل الگوهای متنوع تکوین (تکوین تکاملی که با عنوان evo-devo نیز شناخته می‌شود) در گیاهان شده‌اند. بررسی و مطالعه ژن‌های شدیداً حفاظت شده (ژن‌های با توالی مشابه DNA در موجودات دارای ارتباط دور با

**انتظار می‌رود که با مطالعه این فصل بتوانید به این پرسش‌ها پاسخ دهید:**

۱- دلیل اهمیت قطبیت در تکوین جنین گیاهان چیست؟
۲- سه مریستم اولیه اصلی در گیاهان و بافت‌های ایجاد شده توسط آنها را نام ببرید.
۳- مراحل تکوین جنین در دولپه‌ای‌های واقعی و تفاوت آن با جنین‌زایی در تک‌لپه‌ای‌ها را بیان کنید.
۴- بخش‌های اصلی جنین بالغ در یک دولپه‌ای واقعی یا تک‌لپه‌ای را نام ببرید.
۵- چه فرآیندها یا پدیده‌هایی به عنوان مشخصه بلوغ بذر به عنوان فاز دوّم تکوین جنین مطرح هستند؟
۶- خفتگی بذر چه اهمیتی برای گیاه دارد؟



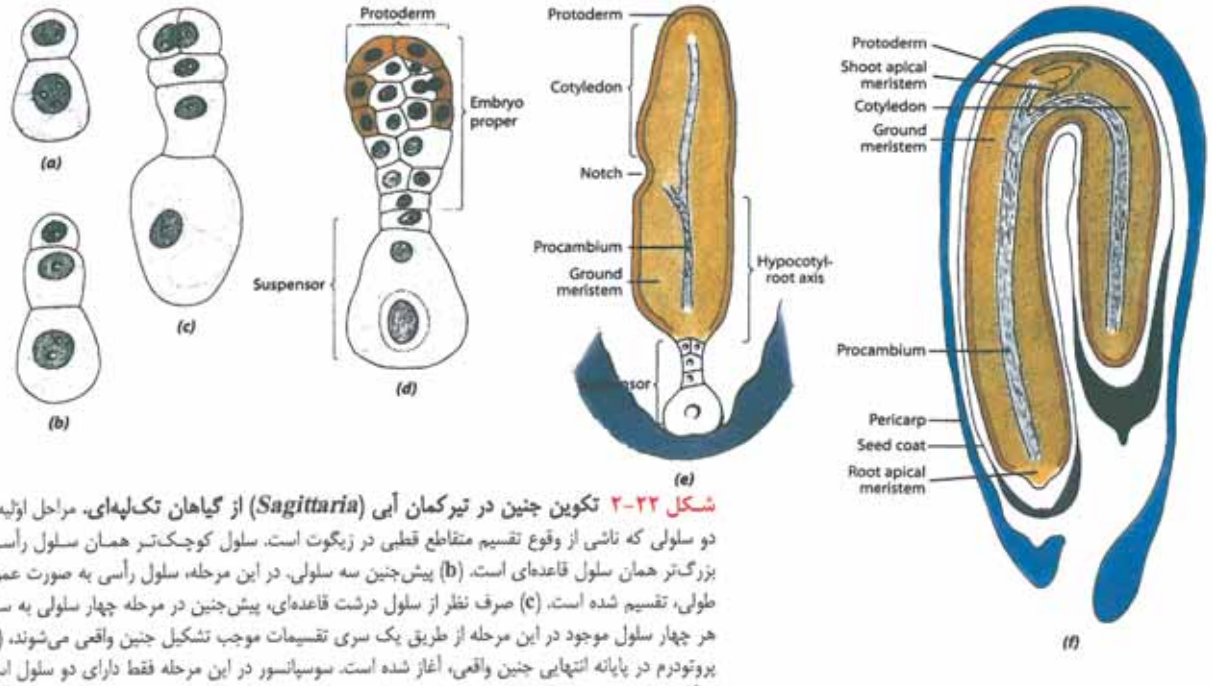

**شکل ۲۲-۱ نقشه پیکره دانه‌رست در گیاه آرابیدوپسیس.** (a) الگوی رأسی-قاعده‌ای محوری متشکل از رأس ساقه در یک سو و رأس ریشه در سوی دیگر گیاه است. (b) برشی متقاطع از هیپوکتیل که نمایانگر الگوی شعاعی تکوین بوده که متشکل از سه بافت اپیدرم، بافت زمینه و بافت آوندی است.

گامی بزرگ در این ارتباط است. بیشتر اطلاعات به‌دست آمده از مسیرهای تنظیمی دخیل در جنین‌زایی، مرهون استفاده از موجودات جهش‌یافته‌ای است که فاقد تکوین طبیعی جنین هستند.

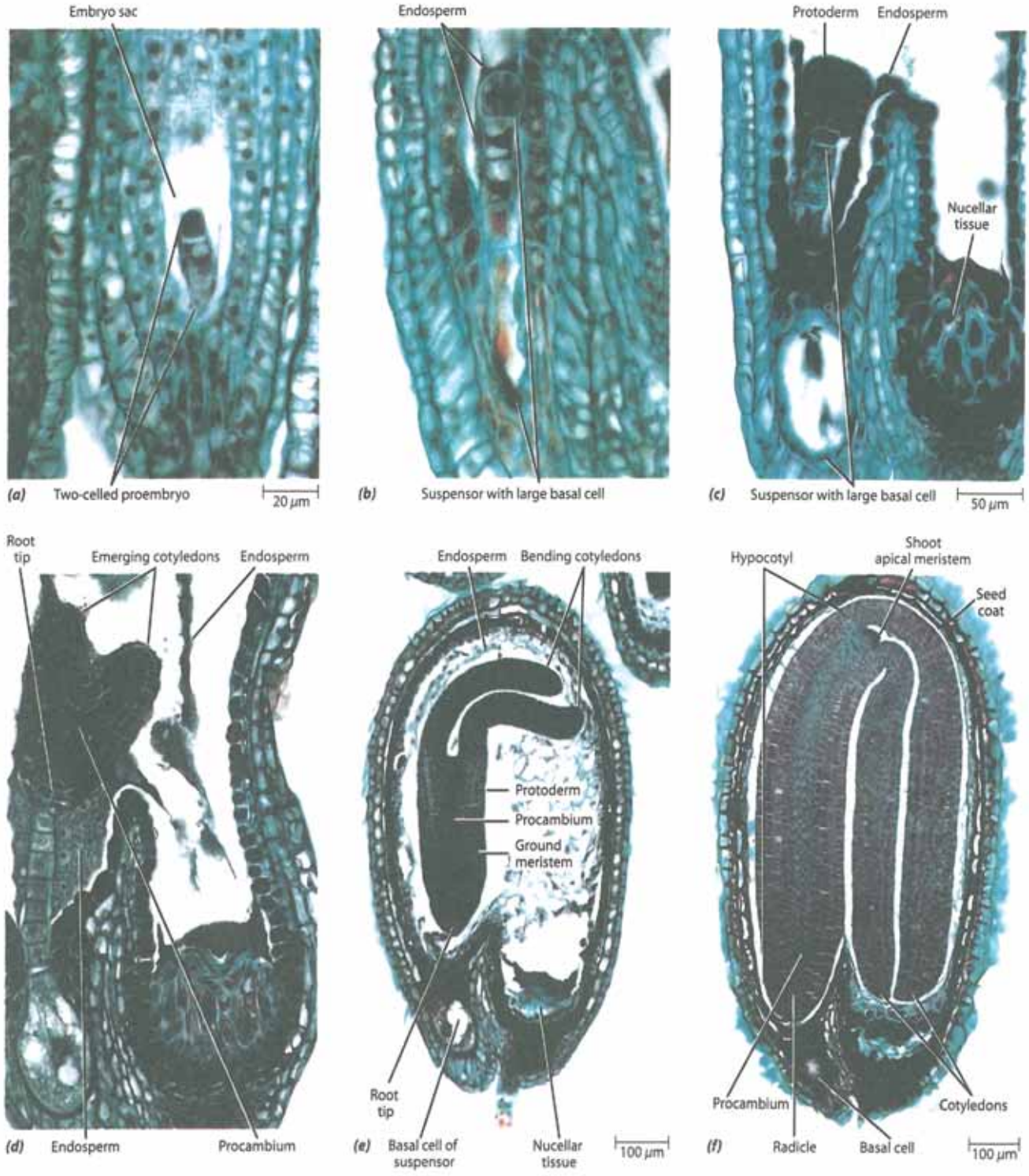
## تشکیل جنین

مراحل ابتدایی تکوین جنین، ضرورتاً در تمامی نهاندانگان یکسان است (اشکال ۲۲-۲ و ۲۲-۳). تشکیل جنین بر اثر تقسیمات زیگوت حاضر در درون کیسه جنینی موجود در داخل تخمک شروع می‌شود. در اغلب گیاهان گل‌دار، اوّلین تقسیم به طور نامتقارن و عمود بر محور طولی زیگوت رخ می‌دهد (اشکال ۲۲-۲a و ۲۲-۳a). چنین تقسیمی موجب ایجاد **قطبیت (Polarity)** در محور رأسی ـ قاعده‌ای جنین می‌شود. بخش اعظم جنین، توسط قطب بالایی (قطب شالاز) زیگوت که متشکل از *سلول رأسی (Apical Cell)* کوچکی است، ایجاد می‌شود. قطب زیرین زیگوت (قطب میکروپیلی یا سُفتی) متشکل از یک *سلول قاعده‌ای (Basal Cell)* درشت است که موجب تولید **سوسپانسوری (Suspensor)** پایه‌مانند می‌شود که باعث اتصال لنگروار جنین به میکروپیل می‌شود. میکروپیل منفذی در درون تخمک است که لوله گرده از طریق آن وارد ساختار تخمک می‌شود.

همدیگر) دخیل در مسیرهای تنظیمی مربوط به تکوین،




**شکل ۲۲-۲ تکوین جنین در تیرکمان آبی (*Sagittaria*) از گیاهان تک‌لپه‌ای.** مراحل اوّلیه: (a) مرحله دو سلولی که ناشی از وقوع تقسیم متقاطع قطبی در زیگوت است. سلول کوچک‌تر همان سلول رأسی و سلول بزرگ‌تر همان سلول قاعده‌ای است. (b) پیش‌جنین سه سلولی. در این مرحله، سلول رأسی به صورت عمود بر محور طولی، تقسیم شده است. (c) صرف نظر از سلول درشت قاعده‌ای، پیش‌جنین در مرحله چهار سلولی به سر می‌برد. هر چهار سلول موجود در این مرحله از طریق یک سری تقسیمات موجب تشکیل جنین واقعی می‌شوند. (d) تشکیل پروتودرم در پایانه انتهایی جنین واقعی، آغاز شده است. سوسپانسور در این مرحله فقط دارای دو سلول است که یکی از آنها به صورت سلول بزرگ قاعده‌ای است. مراحل بعدی: (e) یک فرورفتگی (محل تشکیل مریستم رأسی ساقه آینده) در قاعده لپه در حال ظهور، تشکیل شده است. (f) لپه‌ها انحنا پیدا کرده و جنین به بلوغ نهایی خود نزدیک می‌شود. سوسپانسور در این مرحله ناپدید شده است.




**شکل ۲۲-۳ تکوین جنین در کیسه کشیش (*Capsella bursa-pastoris*) از گیاهان دولپه‌ای واقعی.** (a) مرحله دوسلولی، که به دنبال وقوع تقسیمی عمودی بر محور طولی زیگوت رخ داده و باعث تشکیل یک سلول رأسی و یک سلول قاعده‌ای می‌شود، (b) پیش‌جنین شش سلولی. در این مرحله، سوسپانسور از دو سلول انتهایی متمایز است که این دو سلول موجب تشکیل جنین واقعی خواهند شد. آندوسپرم، مواد غذایی جنین در حال تکوین را تأمین می‌کند، (c) جنین واقعی در مرحله کروی به سر می‌برد و دارای پروتودرمی است که تبدیل به اپیدرم خواهد شد. سلول بزرگ موجود در نزدیکی قاعده، سلول قاعده‌ای سوسپانسور است، (d) مرحله جنین قلبی شکل. در این مرحله، لپه‌ها به عنوان اولین برگ‌های گیاه، شروع به پدیدار شدن می‌کنند، (e) مرحله جنین اژدری شکل. در کیسه کشیش، جنین دارای انحنا است. مریستم زمینه به عنوان مریستم ایجاد کننده بافت زمینه، پروکامبیوم را به عنوان مریستم ایجاد کننده استوانه آوندی متشکل از بافت آوندی چوبی (گزیلم) و بافت آوندی آبکشی (فلوئم) احاطه می‌کند، (f) جنین بالغ. بخش موجود در زیر جنین، نشانگر هیپوکتیل (محور زیرلپه) است. در انتهای زیرین هیپوکتیل، یک ریشه جنینی یا ریشه‌چه وجود دارد.

قطبیت عاملی مهم در تشکیل الگوهای زیستی است. واژه قطبیت به دلیل شباهت این فرآیند با ساختار آهن‌ربا به آن گفته می‌شود که دارای قطب‌های مثبت و منفی است. "قطبیت" به بیانی ساده حاکی از این موضوع است که موجود مورد نظر (گیاه، جانور، اندام، سلول یا یک مولکول) دارای بخش‌هایی متفاوت است. قطبیت در ساقه گیاهان، فرآیندی شناخته شده است. به عنوان مثال، در گیاهانی که توسط قلمه‌زنی تکثیر می‌شوند، بخش‌های زیرین ساقه تبدیل به ریشه و بخش‌های بالایی ساقه تبدیل به برگ‌ها و جوانه‌ها می‌شوند. وجود قطبیت به عنوان اولین مرحله الزامی در تکوین تمام موجودات عالی مطرح است، زیرا باعث تشکیل **محور** (Axis) ساختاری یا "اسکلت"موجود زنده می‌شود که زواید جانبی بر روی آن آرایش پیدا می‌کنند.

در برخی از نهاندانگان به دنبال لقاح، زیگوت دچار قطبیت شده و هسته سلول به همراه بخش اعظم اندامک‌های سلولی به سمت بالا منتقل شده و بخش زیرین سلول توسط واکوئلی بزرگ اشغال می‌شود. جنین با انجام تقسیماتی منظم، نهایتاً به ساختاری تقریباً کروی موسوم به **جنین واقعی** (Embryo Proper) و سوسپانسور تبدیل می‌شود (شکل ۲۲-d۲ و ۲۲-b۳ و c). به ساختارهای تشکیل شده قبل از این مرحله، **پیش‌جنین** (Proembryo) گفته می‌شود.

## پروتودرم، پروکامبیوم و مریستم زمینه، سه مریستم اولیه گیاه هستند

جنین واقعی در ابتدا به صورت توده سلولی نسبتاً تمایز نیافته است. البته این ساختار سریعاً متحمل تغییرات درون‌ساختاری شده و سبب تکوین اولیه سیستم‌های بافتی متحدالمرکز شده و بدین‌ترتیب، اولین نمود قطبیت شعاعی طی جنین‌زایی، بروز می‌کند. بخش سازنده اپیدرم آینده، را **پروتودرم** (Protoderm) گویند که از طریق تقسیمات پری‌کلینال (Periclinal Divisions) (تقسیماتی موازی با سطح) در بیرونی‌ترین لایه جنین واقعی، تشکیل می‌شود (اشکال ۲۲-d۲ و ۲۲-c۳). در ادامه، انجام تقسیماتی عمودی در درون جنین واقعی منجر به جدایی و تمایز ابتدایی بین **مریستم زمینه** (Ground Meristem) و **پیش‌کامبیوم** (Procambium) می‌شود (شکل ۲۲-d۳ و e). مریستم زمینه به عنوان مریستم سازنده بافت زمینه، پروکامبیوم را به عنوان مریستم سازنده استوانه آوندی (متشکل از فلوئم و گزیلم) احاطه می‌کند. پروتودرم، مریستم زمینه و پروکامبیوم را **مریستم‌های اولیه** (Primary Meristems) یا بافت‌های مریستمی اولیه گویند که با گسترش خود باعث تشکیل بخش‌های دیگر جنین در حال تکوین طی جنین‌زایی می‌شوند (اشکال ۲۲-e۲ و f ۲۲-e۳ و f).

## تکوین جنین طی مراحل تکوینی متوالی رخ می‌دهد

مرحله جنینی قبل از تکوین لپه (مرحله کروی جنین واقعی) را *مرحله کروی شکل* (*Globular Stage*) گویند. تکوین لپه‌ها به عنوان اولین برگ‌های گیاه، ممکن است همزمان با تشکیل ساختار قابل تشخیص پروکامبیوم و یا بعد از تشکیل پروکامبیوم شروع شود. با تکوین و گسترش لپه‌ها در دولپه‌ای‌های واقعی، جنین کروی تدریجاً شکلی دو لوبه یا قلبی شکل به خود می‌گیرد. این مرحله، *مرحله قلبی شکل* (*Heart Stage*) است (شکل ۲۲-d۳). جنین کروی در تک‌لپه‌ای‌ها، تنها یک لپه داشته و شکل جنین در این مرحله، به صورت استوانه‌ای است (شکل ۲۲-e۲). در هر دو گروه تک‌لپه‌ای‌ها و دولپه‌ای‌های واقعی، الگوی رأسی- قاعده‌ای جنین، اولین بار قبل از پدیدار شدن لپه یا لپه‌ها قابل تشخیص است. در این زمان، محور جنین به بخش‌های مریستم ساقه، لپه(ها)، هیپوکتیل (محور ساقه مانند در زیر لپه یا لپه‌ها)، ریشه جنینی و مریستم رأسی ریشه، قابل تمایز است.

با طویل شدن محور و لپه(ها) و گسترش مریستم‌های مختلف در این ساختارها، *مرحله اژدری شکل* (*Torpedo Stage*) جنین تشکیل می‌شود (شکل ۲۲-f۲ و ۲۲-e۳). طی طویل‌شدگی، جنین ممکن است به طور صاف باقی مانده و یا دچار انحناء شود. در اغلب تک‌لپه‌ای‌ها، لپه منفرد موجود در جنین به حدّی بزرگ می‌شود که بخش غالب جنین را دربرمی‌گیرد (شکل ۲۲-e۶ ملاحظه گردد).

طی مراحل ابتدایی جنین‌زایی، تقسیم سلولی در تمام بخش‌های اسپوروفیت جوان رخ می‌دهد. این در حالی است که به مرور زمان، فعالیت تقسیمی، محدود به مریستم‌های رأسی ریشه و ساقه می‌شود. **مریستم‌های رأسی** (Apical Meristems) در انتهای تمامی ساقه‌ها و ریشه‌ها قرار داشته و متشکل از سلول‌هایی با توانایی تقسیمی مکرّر هستند. مریستم‌ها بافت‌هایی هستند که همواره حالت جنینی داشته و در گسترش پیکره گیاه، دخیل هستند. در نهاندانگان (به استثنای تک‌لپه‌ای‌ها)، مریستم رأسی ساقه از ناحیه بین دو لپه ایجاد می‌شود (شکل ۲۲- f۳). این در حالی است که مریستم راسی در تک‌لپه‌ای‌ها از یک سمت لپه ایجاد شده و به طور کامل توسط یک گسترش‌یافتگی غلاف‌مانند ایجاد شده از قاعده لپه محصور می‌شود (شکل ۲۲-f۲).

مریستم‌های رأسی ریشه و ساقه از اهمیت بسیار بالایی برخوردار هستند، زیرا تقریباً تمامی سلول‌های جدید مسئول در تکوین دانه‌رست و گیاه بالغ توسط این دو مریستم، ایجاد می‌شوند.

## سوسپانسور طی حیات کوتاه خود باعث حمایت از تکوین اولیه جنین واقعی می‌شود

سوسپانسور در نهاندانگان، بر خلاف گیاهانی همچون *Selaginella* به عنوان گیاه آوندی فاقد دانه (صفحه ۴۸۱) و کاج از گیاهان بازدانه (صفحه ۵۲۴) که تنها باعث انتقال جنین به درون بافت مغذی می‌شود، دارای فعالیت متابولیکی بوده و از جنین در مراحل اولیه تکوین (جنین واقعی) به وسیله تأمین مواد غذایی و تنظیم‌کننده‌های رشد (بخصوص جیبرلین)، حمایت می‌کند. پلاسمودسماتاهای فراوان باعث ارتباط تنگاتنگ بین سلول‌های سوسپانسور با سلول‌های جنین واقعی در حال تکوین می‌شوند. سوسپانسورها از نظر ساختار و ابعاد، تنوع بالایی داشته و از یک سلول در اعضای خانواده ارکیده تا توده‌های سلولی در گونه‌ای لوبیا (*Phaseolus coccineus*) متغیر هستند. سوسپانسور دارای عمری کوتاه بوده و در مرحله جنین اژدری، متحمل مرگ *سلولی برنامه‌ریزی شده* (*Programmed Cell Death*) (صفحات ۵۶ و ۵۷) می‌شود و از بین می‌رود. بنابراین سوسپانسور در ساختار دانه بالغ وجود ندارد. البته غالباً بقایای سلول قاعده‌ای سوسپانسور، در درون دانه قابل تشخیص است (شکل ۲۲-f۳).

شواهد متعددی مؤید این موضوع است که تکوین جنین واقعی طبیعی، باعث محدودیت رشد و تمایز سوسپانسور شده و مانع از تبدیل بالقوه این سلول‌ها به جنین می‌شود (سلول‌های سوسپانسور به طور بالقوه، توانایی تبدیل به جنین دیگر را دارند). به عنوان مثال، در جنین‌های موتان آرابیدوپسیس دارای فقدان عملکردی همچون *raspberry1*، *sus* و *twn* که دچار نقص در ساختار جنین واقعی بودند، سلول‌های سوسپانسور دچار تقسیمات سلولی می‌شوند. برخی از این سلول‌ها، دارای صفات شاخص سلول‌های جنین واقعی طبیعی هستند. از بین موتان‌های آرابیدوپسیس که دارای نقص در جنین هستند، *twn* به عنوان جالب‌ترین جهش شناخته می‌شود. در افراد مبتلا به این جهش، سلول‌های سوسپانسور متحمل تغییر شکل جنینی شده و موجب تشکیل جنین‌های دوقلو و گاهی سه‌قلو در درون دانه می‌شوند (شکل ۲۲-۴). این مطالعات نشانگر وجود برهم‌کنش‌هایی بین جنین واقعی و سوسپانسور در گیاهان طبیعی است. به نظر می‌رسد که انتقال سیگنال‌های بازدارنده خاص از جنین واقعی به درون سوسپانسور، مانع از تکوین سوسپانسور به جنین می‌شود.

## ژن‌های دخیل در وقایع مهم جنین‌زایی، شناسایی شده‌اند

توصیف جنین‌زایی، اطلاعاتی در ارتباط با چگونگی تکوین و گسترش پیکره اولیه گیاه در دسترس ما قرار داده، ولی اطلاعاتی اندک در مورد مکانیسم‌های دخیل در این فرآیند ارائه می‌کند. جمعیت‌های وسیعی از گیاهان آرابیدوپسیس تیمار شده توسط مواد جهش‌زا، به طور منظم و هدفمند در ارتباط با جهش‌های مختلفی که دارای اثری بر روی تکوین گیاه بودند، جداسازی و غربال شدند. بدین‌ترتیب با شناسایی چنین گیاهان دارای فنوتیپ تغییر یافته، امکان شناسایی ژن‌های دخیل در تکوین گیاهی وجود دارد. این مرحله اوّلین قدم در تعیین عملکرد ژن‌ها است.

با این روش، نتایجی امیدبخش در ارتباط با شناسایی ژن‌های دخیل در وقایع مهم جنین‌زایی در آرابیدوپسیس به دست آمده است. تصور بر این است که حداقل ۷۵۰ مجموعه ژنی مجزای دخیل در تکوین جنین آرابیدوپسیس وجود داشته باشند. برخی از این ژن‌های تنظیمی، الگوی رأسی- قاعده‌ای جنین و دانه‌رست را تحت تأثیر قرار می‌دهند. جهش در این ژن‌ها منجر به حذف بخش‌های مختلف موجود در الگوی رأسی- قاعده‌ای می‌شود (شکل ۲۲-۵). گروه دیگری از ژن‌های آرابیدوپسیس، ژن‌های دخیل در تعیین الگوی شعاعی تمایز بافت هستند. به عنوان مثال، جهش در یکی از این ژن‌ها مانع از تشکیل پروتودرم می‌شود. گروه دیگری از ژن‌ها مسئول تنظیم تغییرات در شکل سلول بوده و سبب ایجاد شکل طویل شاخص دانه‌رست و جنین می‌شوند.

## جنین بالغ

جنین بالغ گیاهان گلدار، شامل محوری متشکل از دو لپه (اشکال ۲۲-f۳ و ۲۲-a۶ و b) و یا یک لپه در گیاهان تک‌لپه‌ای (اشکال ۲۲-f۲ و ۲۲-c۶ و d) است. در صفحات پیش رو، به مقایسه دولپه‌ای‌های واقعی و تک‌لپه‌ای‌ها به عنوان دو گروه از بزرگ‌ترین گروه‌های گیاهان نهاندانه پرداخته می‌شود.

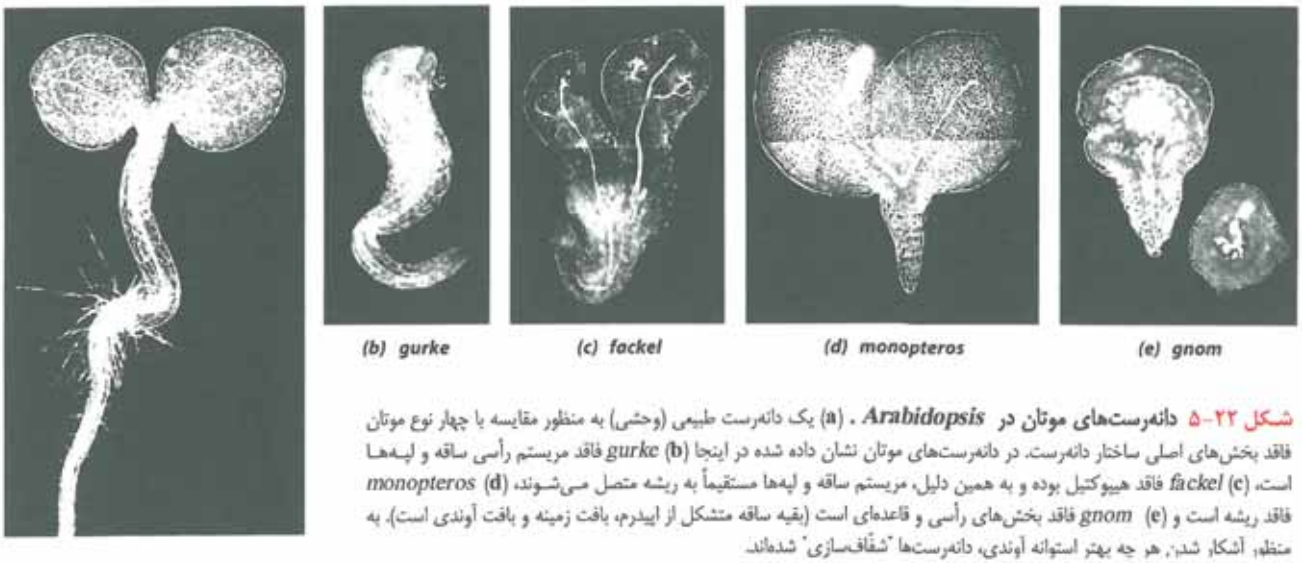
مریستم‌های رأسی ساقه و ریشه در دو سوی محور جنینی قرار دارند. در برخی جنین‌ها، در بالای لپه(ها) تنها یک مریستم رأسی حضور دارد (اشکال ۲۲-f۲، ۲۲-f۳، ۲۲-b۶ و c). در برخی دیگر از گیاهان، ساقه‌ای جنینی وجود دارد که متشکل از یک محور ساقه مانند به‌نام **محور رو لپه (Epicotyl)** بوده، که این محور

**شکل ۲۲-۴ تکوین جنین دوقلو در موتان *twn* گیاه *Arabidopsis thaliana* از گیاهان دولپه‌ای واقعی.** (a) یک جنین ثانویه مشاهده می‌شود که از سوسپانسور جنین بزرگ‌تر (جنین اولیه) تشکیل شده و در حال تکوین است. هر دو جنین در مرحله کروی‌شکل به سر می‌برند. (b) لپه‌های جنین اولیه تا حدّی تکوین یافته‌اند. تکوین لپه جنین ثانویه در مراحل ابتدایی خود به سر می‌برد. (c) دانه‌رست‌های دوقلوی ایجاد شده حاصل از جوانه‌زنی دانه. دانه‌رست سمت چپ، شبیه دانه‌رست وحشی (غیرموتان) است. دانه‌رست ثانویه، دارای یک لپه بزرگ است.

دارای یک یا چند برگ جوان و یک مریستم رأسی در بالای (*Epi-*) لپه(ها) است. این ساقه جنینی که در واقع اولین جوانه تشکیل شده در گیاه است، با نام **ساقه‌چه (Plumule)** شناخته می‌شود (اشکال ۲۲-a۶ و d و ۲۲-۷).

محور موجود در زیر (*Hypo-*) لپه(ها) همان محور زیرلپه **(Hypocotyl)** است. در انتهای پایینی محور زیرلپه ممکن است ریشه‌ای جنینی به‌نام **ریشه‌چه (Radicle)** وجود داشته باشد که این بخش، صفات شاخص ریشه را از خود نشان می‌دهد (اشکال ۲۲-f۳ و ۲۲-b۷). البته بخش انتهایی محور ریشه در اغلب گیاهان، متشکل از مریستم رأسی پوشانده شده توسط کلاهک ریشه (Rootcap) است. در صورتی که ساختار ریشه‌چه به طور مشخص قابل تشخیص نباشد، به محور جنینی زیر لپه(ها)، **محور ریشه- زیرلپه (Hypocotyl- Root Axis)** گفته می‌شود (اشکال ۲۲-c۲، ۲۲-a۷، b و c).

در بحث تکوین دانه نهاندانگان (فصل ۱۹) اشاره شد که در بسیاری از دولپه‌ای‌های واقعی، تمام یا بخش اعظم بافت مغذّی آندوسپرم و پری‌سپرم (که از بافت خورش تکوین می‌یابد)، در صورتی که وجود داشته باشد، توسط جنین در حال تکوین، به مصرف می‌رسد (صفحه ۵۵۵ ملاحظه گردد). در چنین گیاهانی، لپه‌ها به صورت ساختارهایی بزرگ، گوشتی و ذخیره کننده مواد




**شکل ۲۲-۵ دانه‌رست‌های موتان در *Arabidopsis*.** (a) یک دانه‌رست طبیعی (وحشی) به منظور مقایسه با چهار نوع موتان فاقد بخش‌های اصلی ساختار دانه‌رست. در دانه‌رست‌های موتان نشان داده شده در اینجا (b) *gurke* فاقد مریستم رأسی ساقه و لپه‌ها است، (c) *fackel* فاقد هیپوکتیل بوده و به همین دلیل، مریستم ساقه و لپه‌ها مستقیماً به ریشه متصل می‌شوند، (d) *monopteros* فاقد ریشه است و (e) *gnom* فاقد بخش‌های رأسی و قاعده‌ای است (بقیه ساقه متشکل از اپیدرم، بافت زمینه و بافت آوندی است). به منظور آشکار شدن هر چه بهتر استوانه آوندی، دانه‌رست‌ها "شفّاف‌سازی" شده‌اند.