دانشگاه کردستان
دانشکده کشاورزی
گروه علوم باغبانی

گیاهشناسی ۱

تشریح و فیزیولوژی گیاهی

ویرایش اول (۱۳۹۲)

تهیه و تدوین
یاور وفایی

با تشکر از مهندس آزاد احمدی

Chapter 1: Introduction

فصل اول: مقدمه

فصل اول: مقدمه

Chapter 1: Introduction

۱-۱- مقدمه‌ای برگیاه‌شناسی و اهمیت آن

جمعیت دنیا در سال ۲۰۱۲ چیزی حدود هفت میلیارد و ۱۰۱ میلیون نفر بوده است و این عدد در سال ۲۰۵۰ به ۸ تا ۱۰ میلیارد نفر خواهد رسید. افزایش جمعیت انسان تاثیر منفی بر محیط زیست به خصوص گیاهان خواهد داشت. تامین غذای این جمعیت عظیم با منابع محدودی که انسان در اختیار دارد، یکی از چالش‌های علم کشاورزی می‌باشد. درکشاورزی سر وکار ما با موجودات زنده‌ای بنام گیاه می‌باشد و منافع شخصی و اجتماعی بشر چه از نظر تغذیه و چه از نظر داشتن محیطی مطلوب برای زندگی ایجاب می‌کندکه سعی نمائیم شرایط زمانی و مکانی را آنچنان فراهم آوریم که این موجودات بتوانند زندگی و رشد کنند. تأمین عوامل محیطی لازم در هر یک از مراحل زندگی هر گیاه مستلزم شناخت هر یک از خواسته‌های آن و پی بردن به رموز اجزای تشکیل دهنده و واکنشهای مربوط به هر کدام از آنهاست. گیاهان موجودات اتوتروف Autotrophe(خود غذا) هستند که علاوه بر تولید و تهیه غذای مورد نیاز خود، غذای انسان و بسیاری از جانوران دیگر را تهیه می‌کند. گیاهان تنها جاندارانی هستند که بطور مستقیم تولیدکننده‌اند. گیاهان با انجام فتوسنتز در ثابت ماندن دو گاز O_2 و CO_2 در هوا اهمیت زیادی دارند. یکی از بارزترین علل پیدایش تمدن‌ها، نیاز به وجود گیاهان مورد تغذیه به مدت یک دوره زیستی یعنی از هنگام کاشت تا برداشت محصول بوده است. لذا بشر گیاهان را در راه رفع احتیاجات خویش شناسایی و از ریشه، ساقه، برگ، میوه و دانه آنها تغذیه می‌نمود. علم گیاه‌شناسی کمک فراوانی به بهبود وضع زندگی انسان کرده است. گیاهان با تنوع ۳۳۰/۰۰۰ گونه‌ای محصولاتی مثل روغن‌ها، عطرها، موم، لاستیک، رزین‌ها، انواع سم (شوکران)، چوب پنبه و الیاف را به انسان هدیه می‌دهند و نیز تولیدکننده ترکیبات دارویی مثل تاکسول هستند که در علم پزشکی کاربرد دارند (کادر ۱)

کادر ۱- Taxol ترکیب ضدسرطان است که از سُرخدار (yew) *Taxus bacata* به دست می‌آید. این متابولیت گیاهی ساختار پیچیده‌ای دارد اما به صورت شیمیایی طی ۲۶ مرحله قابل سنتز است. امروزه با شناسایی ژن‌های کد کننده مسیر بیوشیمیایی این ترکیب می‌توان آن را حتی در باکتری‌ها و گیاهان از طریق مهندسی ژنتیک تولید نمود

۱-۲- تقسیمات علم گیاه شناسی

گیاه‌شناسی یکی از بخش‌های مهم زیست‌شناسی است و برای شناسایی گیاهان باید از علوم دیگری نظیر بیوفیزیک، بیوشیمی، ریاضیات و غیره بهره‌جویی نمود. گیاه‌شناسی علم بررسی استفاده از انواع مختلف گیاهان، چگونگی رشد، زندگی و پراکنش آن‌ها در کره زمین، مکانیسم واکنش گیاه نسبت به محیط، بیماری‌های گیاهی و بالاخره اثر گیاه بر محیط زیست و روابط متقابل گیاهان را نسبت به یکدیگر مورد مطالعه قرار می‌دهد. گستره علم زیست‌شناسی گیاهی به حدی است که یک زیست‌شناس در سطح سلول و اندامک‌های آن مثل کلروپلاست کار می‌کند درحالی که دیگری تاثیر جوامع گیاهی بر گرم شدن کره زمین را بررسی می‌کند. بنابراین گیاه‌شناسی را می‌توان از جنبه‌های زیر مورد بررسی قرار داد:

۱-۲-۱- ریخت‌شناسی گیاهی یا مورفولوژی (Plant Morophology): مورفولوژی مباحثی است که به بررسی ساختمان داخلی و شکل اندام‌های گیاه (رویشی و زایشی) و تغییراتی که در محیط‌های مختلف در اعضاء گیاه ظاهرگردد می‌پردازد که خود شامل دو دسته است:

۱- مورفولوژی خارجی که بررسی اندام ها و اعضاء مختلف گیاه از نظر ساختمان و شکل ظاهری است.

۲- مورفولوژی داخلی (آناتومی) که به تشریح ساختمان داخلی اعضاء و اندام‌های مختلف گیاه از نظر نوع بافت‌شناسی و سلول‌شناسی می‌پردازد.

۱-۲-۲- فیزیولوژی گیاهی (Plant physiology): فیزیولوژی گیاهی یعنی دانستن متابولیسم و شناسایی اعمال و فعالیت‌های داخلی گیاهان، به عبارت دیگر چگونگی فتوسنتز، جذب و انتقال مواد و تبدیل آن به مواد دیگر و بالاخره تولید مواد مختلف گیاهی می‌باشد.

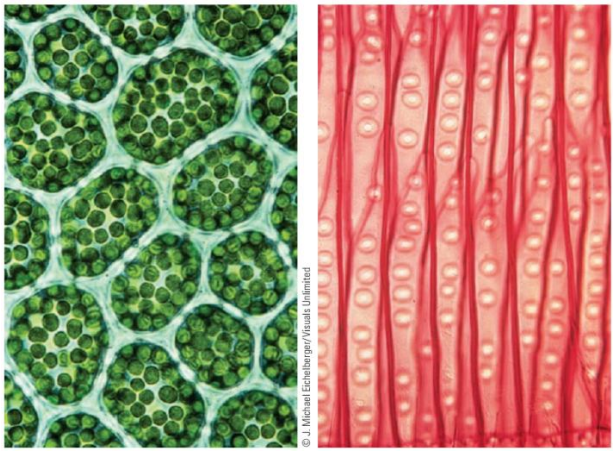
۱-۲-۳- سیستماتیک یا تاکسونومی (Plant Taxonomy or systematic): طبقه‌بندی یا رده‌بندی گیاهی علمی است که گیاهان را بر پایه معیارهایی طبقه‌بندی نموده است. نامگذاری گیاهان تابع قوانین بین‌المللی گیاه‌شناسی است. لینه (Carolus Linnaens) دانشمند معروف سوئدی اولین کسی بود که نامگذاری نباتات و جانوران را به صورت فعلی وضع نمود. لینه سیستم نامگذاری دو اسمی را برای گیاهان به کار برد. او برای

هر موجود زنده یک نام علمی دو کلمه‌ای وضع کرد. در این نامگذاری نخست نام جنس و سپس نام گونه می‌آید و چون زبان لاتین زبان علمی لینه بوده به همین جهت وی از این زبان استفاده نموده که تا به امروز متداول است. بطور مثال یونجه که نام علمی آن *Medicago sativa L.* است، *Medicago* جنس یونجه و *sativa* گونه آن است که حرف اول جنس را با حروف بزرگ می‌نویسند. یکی از زیر شاخه‌های سیستماتیک گیاهی دیرینه‌شناسی گیاهی Paleobotany می‌باشد که هدف آن مطالعه بیولوژی و تکامل گیاهان در دوران زمین‌شناسی می‌باشد.

۱-۲-۴- اکولوژی گیاهی (Plant Ecology): به بررسی متقابل گیاه و محیط به عبارت دیگر به ارتباط دو جانبه گیاه و محیط‌زیست می‌پردازد. در این علم چگونگی سازگاری گیاه با محیط، عوامل محیطی کنترل کننده رشد و نیز واکنش گیاه در برابر عوامل مختلف بررسی می‌شوند.

۵- زیست‌شناسی مولکولی گیاهی (Plant molecular biology): مطالعه ساختار و وظایف مولکول‌های زیستی مهم همانند پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک که شامل فرآیندهایی مثل همانندسازی DNA، رونویسی، ترجمه، پیام‌رسانی و دیگر وقایع مهم در سلول می‌باشد.

۶- **بیوتکنولوژی گیاهی (Plant Biotechnology)**: هرگونه استفاده از گیاهان یا جلبک‌ها برای تولید یک محصول ویژه مثل آنزیم‌ها، پروتئین‌ها، متابولیت‌های ثانویه یا ایجاد تغییراتی در آن‌ها برای بهبود صفات کیفی و کمی گیاهان می‌باشد. با استفاده از نشانگرهای مولکولی (Molecular marker)، مهندسی ژنتیک (Genetic Engineering) و کشت بافت گیاهی (Plant tissue culture) می‌توان ژن مربوط به صفات مختلف را شناسایی کرد و با روش‌های ویژه آن‌ها را به گیاهان منتقل کرد.همچنین بسیاری از متخصصان زیست‌شناسی گیاهی در سایر جنبه‌های کاربردی علم گیاهشناسی همانند زراعت (Agronomy)، باغبانی (Horticulture) و جنگلداری (Forestry) فعالیت دارند.

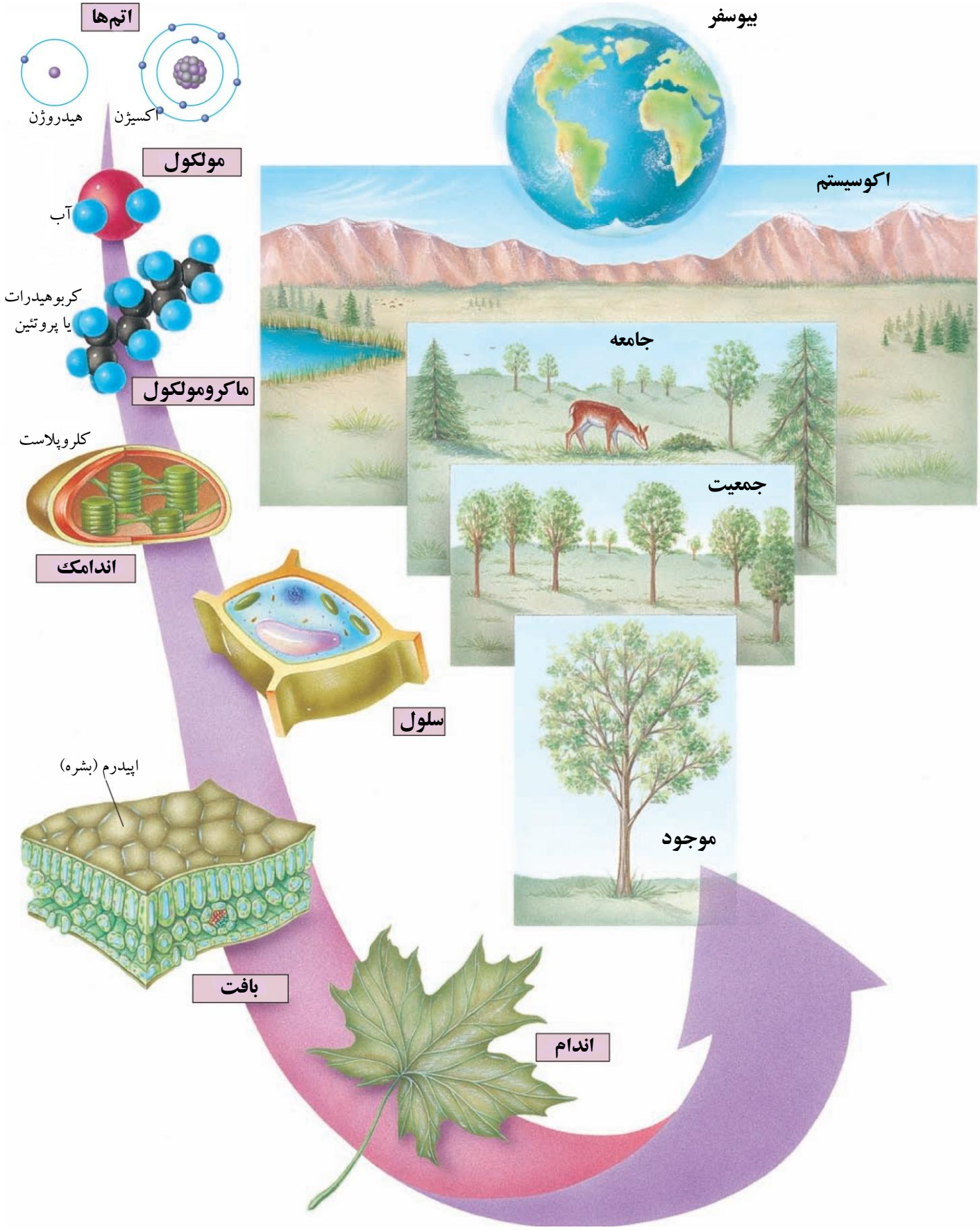


شکل ۱-۱ سمت‌راست: گروهی از سلول‌های هدایت‌کننده آب (تراکئید) در کاج. سمت‌چپ: سلول‌های برگ خزه با تعداد فراوان کلروپلاست

خصوصیات کلی گیاهان

گیاهان از سلول به عنوان کوچک‌ترین واحد حیات تشکیل شده‌اند (شکل ۱-۱). در واقع هزاران میلیارد سلول با یک نظم خاص سازمان گیاه را تشکیل می‌دهند. از لحاظ مواد تشکیل دهنده، سلول‌ها در پایین‌ترین سطح از اتم‌ها تشکیل شده‌اند (شکل ۱-۲). پیوند شیمیایی بین اتم‌ها، مولکول‌ها را به وجود می‌آورد که ممکن است از یک یا چندین اتم تشکیل شده باشند. تجمع مولکول‌ها نیز درشت‌مولکول‌ها (Macromolecule) مثل پروتئین‌ها، کربوهیدرات‌ها و اسیدهای نوکلئیک را به وجود می‌آورد. در یک سطح بالاتر، این درشت مولکول‌ها نیز سنگ بنای ساخت اندامک‌های سلول (Cell organell) مثل کلروپلاست، میتوکندری، هسته و دیواره سلولی خواهند بود. همانطور که مشخص است در نهایت سلول که کوچکترین واحد زیستی است از تعدادی اندامک تشکیل شده که توسط غشاهایی محصور شده است و در گیاه، سلول‌های مختلف فعالیت‌های متفاوت دارند.

در بیشتر موجودات چندسلولی، سلول‌هایی که ساختار مشابه و وظیفه مشترک دارند، بافت (Tissue) را تشکیل می‌دهند که هر بافت نیز وظایف مخصوص خود را دارد. مثلاً می‌توان بافت پوششی اپیدرم (Epidermis) را نام برد که وظیفه محافظت از گیاه را برعهده دارد یا بافت‌های آوندی که امکان نقل و انتقال آب و مواد معدنی را برای گیاه فراهم می‌سازد. هنگامی که چندین بافت با نظم و ارتباط مشخص در کنار هم قرار می‌گیرند، اندام (Organ) شکل می‌گیرد همانند ریشه، ساقه، برگ یا گل. یک گیاه کامل مجموعه‌ای از اندام‌های مختلف با هماهنگی بالا و نظم و ارتباط دقیق می‌باشد. وقتی تعداد زیادی گیاه از یک گونه در یک زمان و مکان در مزرعه یا گیاه مرتعی گون در طبیعت کنار هم زندگی می‌کنند، یک جمعیت گیاهی (Plant population) را شکل می‌دهند. با قرار گرفتن چند جمعیت در کنار هم یک جامعه گیاهی (Plant community) تشکیل می‌شود. در نهایت اکوسیستم (Ecosystem) را داریم که به معنی زیست چندین جامعه گیاهی و جانوری است که با یکدیگر وبا محیط اطرافشان در ارتباط هستند. مجموع اکوسیستم زمین که شامل دریا، خشکی و اتمسفر می‌باشد، با نام بیوسفر (Biosphere) شناخته می‌شود.



شکل ۱-۲ اجزای تشکیل دهنده یک موجود زنده از اتم تا گیاه و در نهایت بیوسفر

از خصوصیات دیگر گیاهان این است که همراه با جلبک‌ها و برخی باکتری‌ها تنها موجوداتی هستند که می‌توانند نور آفتاب را جذب کنند و طی فرآیند فتوسنتز (Photosynthesis) این انرژی نورانی را در ترکیب با دی اکسید کربن به انرژی شیمیایی تبدیل کنند که خروجی نهایی آن تولید ترکیباتی مثل گلوکز و آزاد شدن اکسیژن می‌باشد که برای اکوسیستم اهمیت زیادی دارد. همانند دیگر موجودات زنده در گیاهان نیز طی فرآیند تنفس (Respiration) با مصرف اکسیژن و آزاد شدن قندهایی مثل گلوکز، انرژی مورد نیاز برای رشد و نمو و دیگر اعمال گیاه فراهم می‌شود.

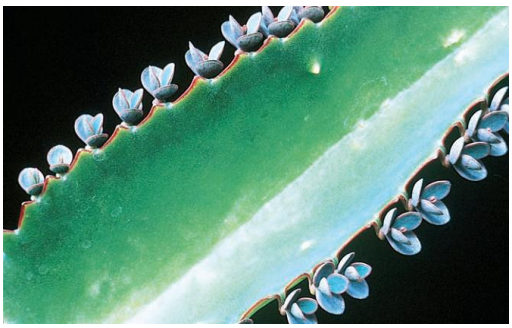
گیاهان به محرک‌های (Stimuli) اطراف خود مثل جهت، شدت و طول موج نور، دما، جهت جاذبه و ترکیب‌های شیمیایی خاک، هوا و آب عکس‌العمل نشان می‌دهند. به عنوان نمونه ریشه در جهت نیروی جاذبه و ساقه در جهت عکس آن رشد می‌کند طوری که اگر یک گیاه گلدانی را در حالت خوابیده قرار دهیم ساقه به طرف بالا و ریشه به طرف پایین رشد می‌کنند (شکل ۱-۳). عکس‌العمل گیاهان به محرک‌ها به نسبت کند است اما برخی گیاهان حشره‌خوار، دارای سنسورهایی در بخش داخلی برگ‌های خود هستند که به محض تشخیص وجود حشره به سرعت بسته می‌شوند. سپس آنزیم‌هایی برای هضم حشره از سطح درون برگ ترشح پیدا می‌کند.

شکل ۱-۳ عکس‌العمل گیاه به جهت نیروی جاذبه. ساقه برخلاف نیروی جاذبه و ریشه در جهت نیروی جاذبه رشد می‌کند.

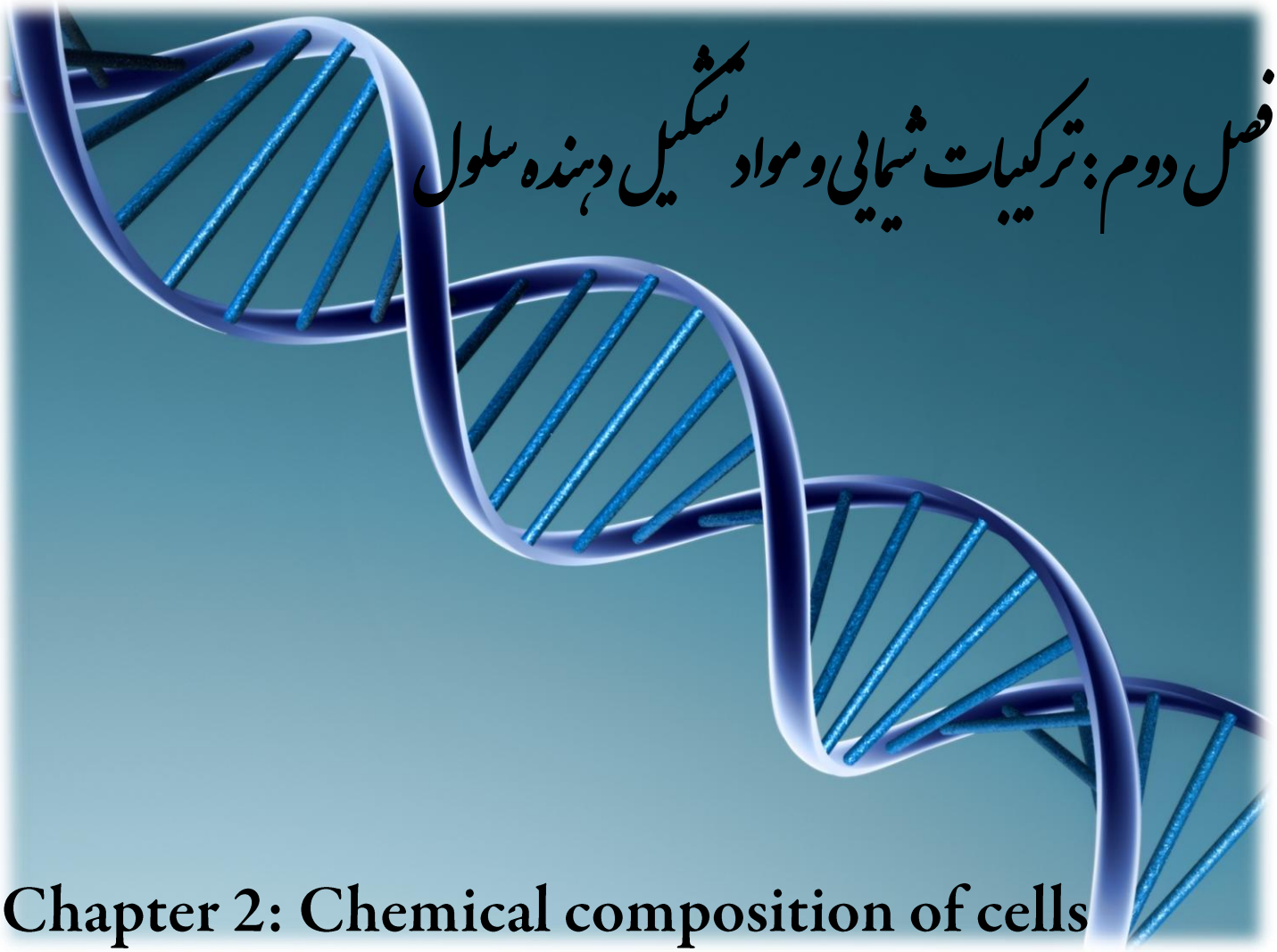
رشد (Growth) شامل فرآیند افزایش اندازه و وزن یک موجود می‌باشد که در گیاهان رشد ناشی از افزایش تعداد و اندازه سلول‌ها می‌باشد. بسیاری از گیاهان تا پایان عمر خود همچنان در حال رشد هستند در حالی که انسان‌ها و سایر حیوانات فقط تا زمان بلوغ رشد می‌کنند. در واقع رشد بخشی از فرآیند نمو (Development) می‌باشد که فرآیندی است شامل تمام تغییرات که در گیاه از زمان شروع زندگی در مرحله جوانی تا مرحله بلوغ و مرگ اتفاق می‌افتد. به عنوان نمونه زندگی یک درخت بلوط از یک سلول تخم بارور شده (Zygote) شروع می‌شود که در ابتدا به یک جنین چندسلولی دارای ساختارهای ابتدایی ریشه، ساقه و برگ تبدیل می‌شود و با نمو بیشتر گیاهچه از درون بذر و از زیر خاک سر بر می‌آورد (شکل ۱-۴) بعد از چندین سال این گیاهچه به یک درخت بالغ تبدیل می‌شود.

تولید مثل (Plant reproduction) فرآیندی است که گیاهان جدید به صورت جنسی یا غیرجنسی از گیاه مادری تشکیل می‌شوند. در تولید مثل جنسی (Sexual reproduction) گیاه جدید حاصل از اتحاد گامت‌های نر و ماده می‌باشد و خصوصیات ترکیبی از هر دو والد دارد. اما در تولید مثل رویشی (Asxual reproduction) (قلمه یا پاجوش) گیاه به صورت رویشی تکثیر می‌شود و تمام گیاهان حاصل خصوصیاتی شبیه گیاه مادری دارند. مثلاً گیاه بریوفیلیوم bryophyllum در کناره برگ خود گیاهان جوانی تولید می‌کند که هرکدام به یک گیاه کامل تبدیل می‌شود و گیاهان حاصل شبیه گیاه مادری هستند (شکل ۱-۵).

شکل ۱-۴ بذر در حال جوانه زنی درخت بلوط قرمز (Quercus rubra). اولین نشانه جوانه‌زنی ظهور ریشه‌چه می باشد



شکل ۱-۵ بریوفیلوم که در کناره برگ خود گیاهانی جوان کوچک تولید می‌کند. این گیاهان وقتی به اندازه معینی رسیدند از گیاه می‌افتند و در خاک ریشه تولید می‌کنند.



فصل دوم: ترکیبات شیمیایی و مواد تشکیل دهنده سلول

Chapter 2: Chemical composition of cells

فصل دوم: شیمیایی و مواد تشکیل‌دهنده سلول‌ها

Chapter 2: Chemical composition of cells

۲-۱- گذری بر علم شیمی

زمین و موجودات روی آن از جمله گیاهان از عناصر شیمیایی تشکیل شده‌اند (کلاً ۹۲ عنصر از هیدروژن به عنوان سبک‌ترین عنصر تا اورانیوم به عنوان سنگین‌ترین عنصر). گیاهان بیشتر عناصر مورد نیاز خود را از طریق ریشه‌ها از خاک جذب می‌کنند. برخی عناصر برای حیات گیاه ضروری هستند و گیاه بدون آن‌ها نمی‌تواند چرخه زندگی خود را کامل کند. جدول ۲-۱ برخی عناصر شیمیایی و وظایف آن‌ها را در گیاهان نشان می‌دهد.

جدول ۲-۱ برخی از عناصر ضروری برای حیات گیاه و نقش آن‌ها در حیات گیاهان

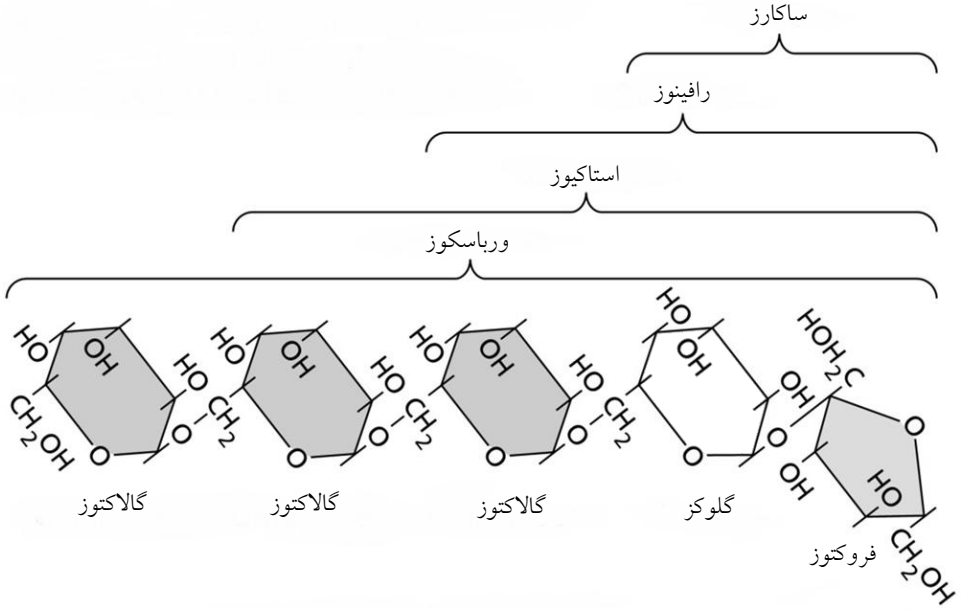
نام عنصر	علامت‌اختصاری	وظایف
کربن	C	سنگ بنای مولکول‌های آلی مثل کربوهیدرات‌ها و پروتئین‌ها
اکسیژن	O	حضور در مولکول‌های آلی، مورد نیاز برای تنفس، شرکت در ساختار مولکول آب
هیدروژن	H	در ساختار بیشتر مولکول‌های آلی
نیتروژن	N	در ساختار پروتئین‌ها، اسیدهای نوکلئیک و کلروفیل
فسفر	P	در ساختار اسیدهای نوکلئیک و مولکول‌های مبادله کننده انرژی مثل ATP
پتاسیم	K	کمک به تعادل یونی در گیاهان، نقش در باز و بسته شدن روزنه‌ها
منیزیم	Mg	عنصر مرکزی کلروفیل
آهن	Fe	حضور در ساختار بیشتر آنزیم‌ها از جمله آنزیم‌های مسیر ساخت کلروفیل
کلسیم	Ca	شرکت در ساختار دیواره سلولی، شرکت در واکنش‌های انتقال انرژی در سلول

مولکول‌های هر عنصر خود از اجزای کوچکتری به نام اتم تشکیل شده‌اند. این اتم‌ها می‌توانند با هم پیوند خورده و ترکیب‌های شیمیایی دیگری تشکیل دهند به عنوان نمونه مولکول‌های آب H_2O از هیدروژن و اکسیژن به نسبت ۲ به ۱ تشکیل شده‌اند یا قند گلوکز $C_6H_{12}O_6$ از ۶ کربن، ۱۲ هیدروژن و ۶ اکسیژن تشکیل شده است. اتم‌ها با استفاده از انواع مختلف پیوند به هم متصل شده و انواع مولکول‌ها را می‌سازند. یکی از انواع پیوندهای اتمی، پیوند هیدروژنی (Hydrogen bond) می‌باشد که جزو پیوندهای ضعیف و کم انرژی می‌باشد. مولکول‌های آب با پیوند هیدروژنی بین اتم‌های هیدروژن و اکسیژن تشکیل می‌شود و حالت‌های مختلف آب از جمله مایع، جامد و گاز مدیون این پیوندهای هیدروژنی می‌باشد. در گیاه پیوندهای هیدروژنی بر شکل و عمل پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک (مولکول‌های پیش‌ساز DNA) تاثیر می‌گذارند.

۲-۲- ترکیبات آلی تشکیل‌دهنده سلول‌ها

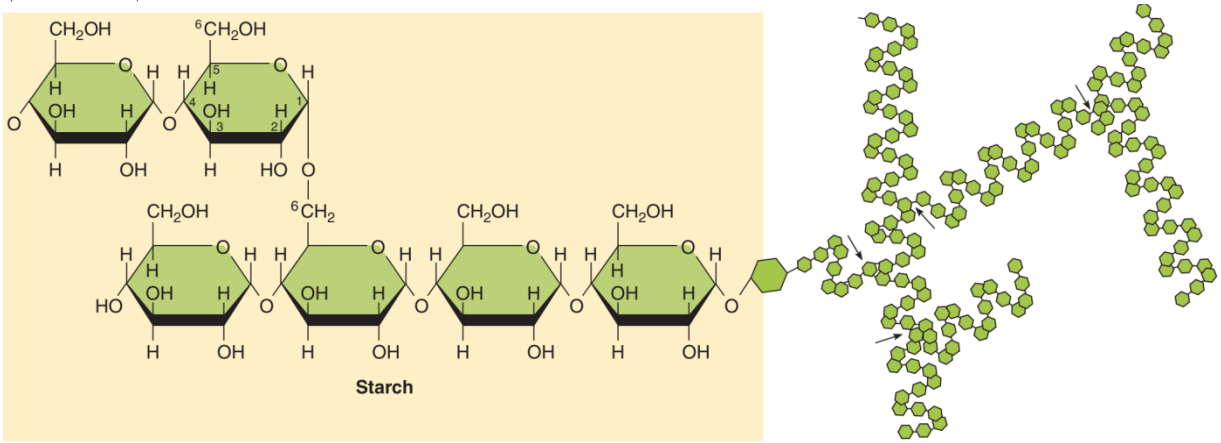
یک سلول از انواع مختلف مواد آلی همانند کربوهیدرات‌ها، پروتئین‌ها و مولکول‌های چربی تشکیل شده است. **کربوهیدرات‌ها** شامل ترکیباتی مثل قندها، نشاسته و سلولز می‌باشد که گیاهان این مولکول‌ها را به عنوان منبع سوخت سلولی یا در ساخت اسکلت سلول استفاده می‌کنند. کربوهیدرات‌ها به سه دسته تقسیم می‌شوند. گروه اول **مونوساکاریدها** (قندهای ساده) مثل **گلوکز** می‌باشد. گیاهان گلوکز را طی فتوسنتز تولید می‌کنند و بلافاصله آن را به سایر ترکیبات تبدیل می‌کنند. **فروکتوز**، مونوساکارید دیگری است که قند عامل شیرین کننده انواع میوه‌ها می‌باشد. **گالاکتوز** دیگر مونوساکارید مهم می‌باشد. در کل مونوساکاریدها، کربوهیدرات‌هایی هستند که سلول با تجزیه آن‌ها انرژی مورد نیاز برای فعل و انفعالات خود را فراهم می‌کند. گروه دوم کربوهیدرات‌ها، **دی‌ساکاریدها** هستند که از دو قند ساده (مونوساکارید) تشکیل شده‌اند. ساکارز

معروفترین دی ساکارید می‌باشد که اصلی‌ترین قند انتقالی در سیستم آوندی گیاهان است. نیشکر (*Sacharum officinarum*) و چغندر قند (*Beta vulgaris*) ساکارز را در خود ذخیره می‌کنند. ساکارز از یک مولکول گلوکز به علاوه یک ملکول فروکتوز تشکیل شده است. برخی از انواع قندها همانند **رافینوز**، **استاکیوز** و **ورباسکوز** از بیش از دو قند تشکیل شده‌اند که به عنوان **الیگوساکارید** شناخته می‌شوند. شکل ۲-۱ انواع مونوساکاریدها، دی‌ساکاریدها و الیگوساکاریدها را نشان می‌دهد.

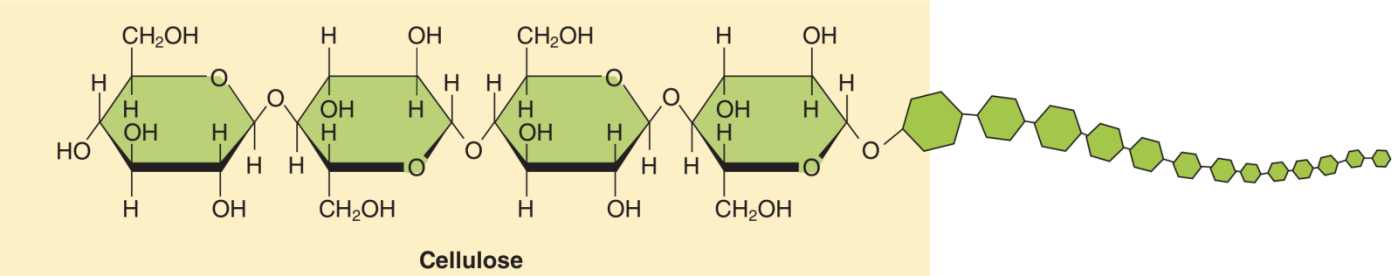


شکل ۲-۱ مونوساکاریدهای گلوکز، فروکتوز و گالاکتوز سنگ بنای ساخت دی‌ساکاریدها (ساکارز) و الیگوساکاریدها (رافینوز، استاکیوز و ورباسکوز) و همچنین پلی‌ساکاریدها (نشاسته و سلولز) می‌باشند.

یکی دیگر از انواع مهم کربوهیدرات‌ها، **پلی‌ساکاریدها** می‌باشند که زنجیره‌های بلند متشکل از تعداد زیادی مولکول مونوساکارید (گلوکز، فروکتوز یا گالاکتوز) می‌باشند. نشاسته و سلولز مهم‌ترین نوع پلی‌ساکاریدها می‌باشند (شکل ۲-۲). نشاسته (Starch) که از هزاران واحد گلوکز تشکیل شده است، کربوهیدرات ذخیره‌ای اصلی در گیاهان می‌باشد که به عنوان منبع انرژی عمل می‌کند. انسان نیز از این ذخایر نشاسته‌ای به عنوان غذا استفاده می‌کند از جمله سیب‌زمینی (*Solanum toberosum*)، ذرت (*Zea mays*) و برنج (*Oryza sativa*) که مقادیر فراوانی نشاسته دارند. **سلولز** (Cellulose) اصلی‌ترین ترکیب دیواره سلول گیاهی است. سلولز فراوان‌ترین ماده آلی کره زمین است که ۵۰٪ کل مواد آلی را شامل می‌شود. سلولز نیز مثل نشاسته از واحدهای گلوکز اما با پیوندهای متفاوت تشکیل شده است. بسیاری از موجودات از جمله انسان نمی‌توانند سلولز را تجزیه کنند. با این حال فیبرهای گیاهی موجود در سبزیجات غنی از سلولز هستند که برای کارکرد مناسب سیستم گوارش لازم هستند.

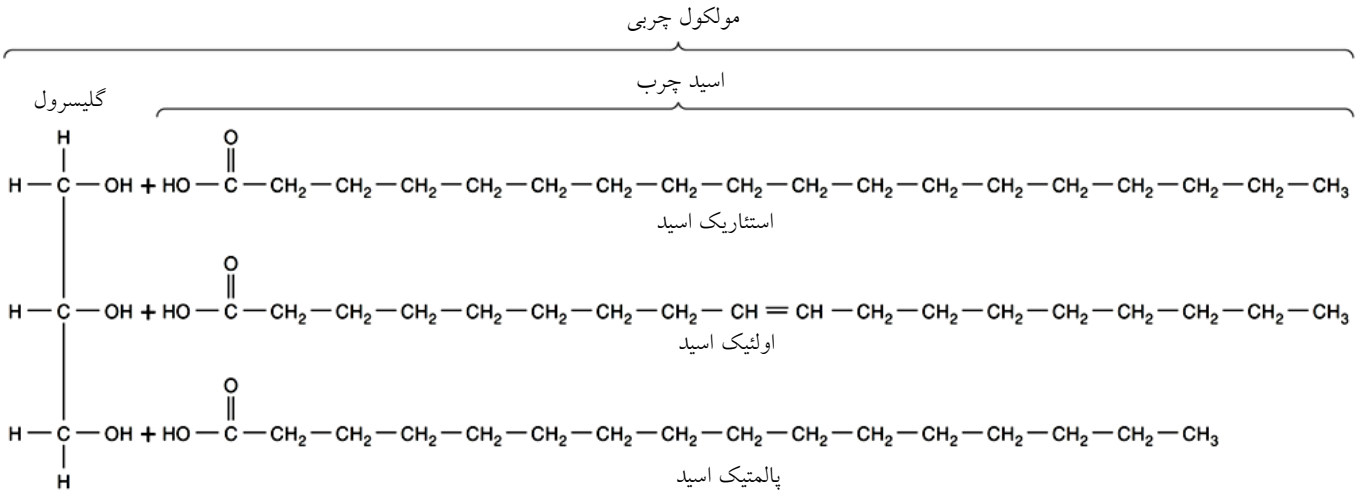


شکل ۲-۲ نشاسته از مولکول‌های گلوکز تشکیل شده است. از لحاظ ساختاری نشاسته یک مولکول منشعب می‌باشد.



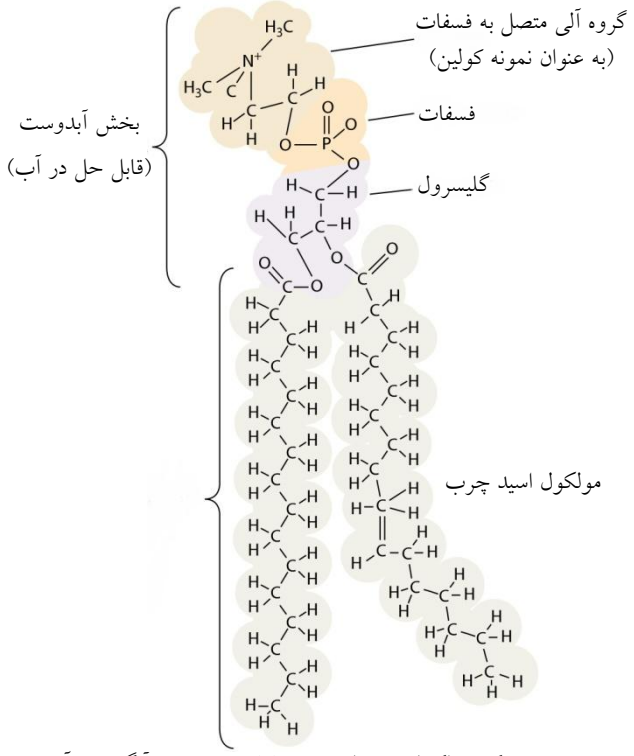
شکل ۲-۳ سلولز یک پلی‌ساکارید غیر منشعب تشکیل شده از حدود ۱۰۰۰ واحد گلوکز می‌باشد

لیپیدها (Lipids) ترکیبات جامد یا مایعی هستند که در آب غیر قابل حل هستند. لیپیدها عمدتاً از کربن و هیدروژن تشکیل شده‌اند اما نسبت به کربوهیدرات‌ها دارای اکسیژن کمتری می‌باشند. در تمام سلول‌ها، لیپیدها به عنوان مولکول‌های سوخت و نیز در ساختار غشا ایفای نقش می‌کند. علاوه بر این در گیاهان، لیپیدها به عنوان پوشش‌های ضد آب (همانند کوتیکول) در تمام سطح گیاه انجام وظیفه می‌کنند یا در ساختار مولکول‌های دریافت کننده نور مثل **کلروفیل** (Chlorophyll) **و کاروتنوئیدها** (Carotenoids) حاضر می‌باشند. لیپیدها شامل چربی‌ها (Fat) و روغن‌ها (Oils)، فسفولیپیدها، استروئیدها، رنگدانه‌های ویژه و موم‌ها (Waxes) می‌باشند. فرق چربی (Fat) و روغن (Oil) این است که چربی در دمای اتاق جامد اما روغن مایع است. در کل تمام لیپیدها هنگام تجزیه میزان زیادی انرژی فراهم می‌کنند، طوری که یک گرم چربی دو برابر انرژی بیشتری از یک گرم کربوهیدرات دارد. ساختار چربی‌ها و روغن‌ها به این صورت است که از یک مولکول گلیسرول به علاوه دو یا سه مولکول اسید چرب تشکیل شده است (شکل ۲-۴). اسیدهای چرب مولکول‌های طویلی هستند که نوع این اسید چرب تعیین کننده خصوصیات مولکول چربی یا روغن می‌باشد. معمول‌ترین اسید چرب **اولئیک اسید** (Oleic acid) است که دارای ۱۸ اتم کربن می‌باشد.



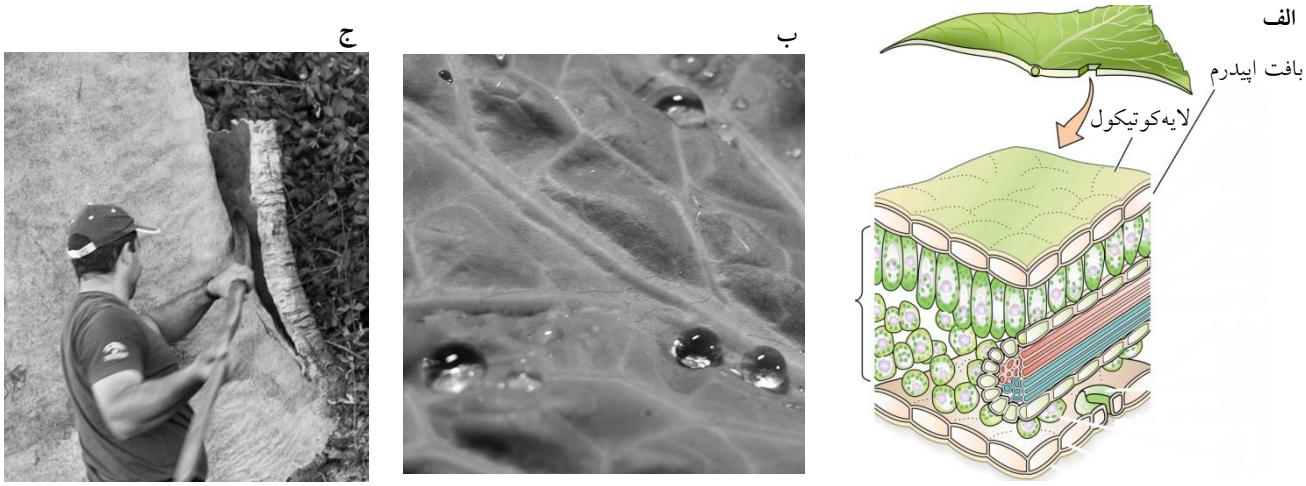
شکل ۲-۴ هر مولکول چربی از یک گلیسرول به علاوه ۳ مولکول اسید چرب تشکیل شده که نوع اسیدهای چرب تعیین کننده خصوصیات مولکول چربی می‌باشد.

فسفولیپیدها (Phospholipids) گروه مهم دیگری از لیپیدها هستند که در ساختار غشاهای سلولی حضور دارند. فسفولیپیدها دارای یک مولکول گلیسرول هستند که در یک انتها به دو مولکول اسید چرب و در انتهای دیگر به یک گروه فسفات متصل هستند که این گروه فسفات نیز به دیگر مولکول‌های آلی مثل سرین، کولی یا اینوزیتول متصل هستند و نوع این مولکول‌های آلی متصل به فسفات، تعیین کننده خصوصیات فسفولیپیدها است. یکی از خصوصیات جالب فسفولیپیدها این است که بر خلاف اسیدهای چرب که کاملاً در آب غیر قابل حل هستند، دارای خصوصیات بینابین هستند. یعنی در یک سمت مولکول، زنجیره بلند اسیدهای چرب به فسفولیپید خاصیت آبگریزی (غیر قابل حل بودن در آب) می‌دهد در حالی که سمت گروه‌های آلی متصل به گروه فسفات آبدوست بوده و در آب قابل حل است (شکل ۲-۵).



شکل ۲-۵ ساختار شیمیایی یک مولکول فسفولیپید که دارای دو بخش آبگریز و آبدوست می‌باشد.

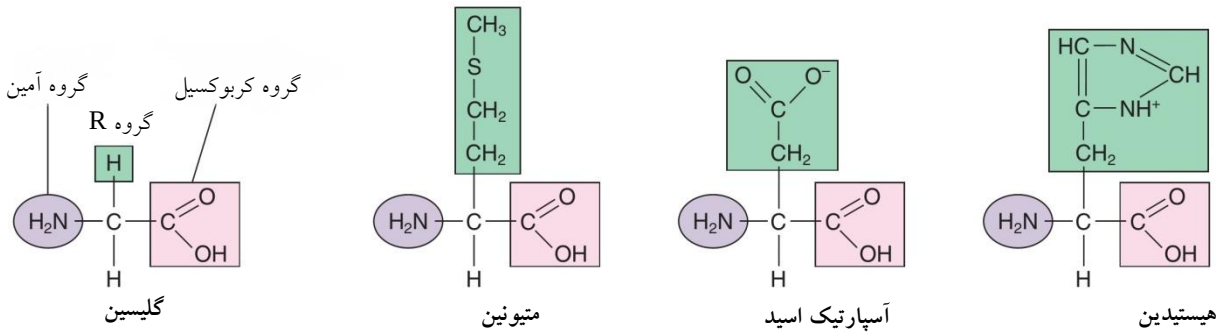
موم (Wax) یکی از ترکیبات لیپیدی مهم می‌باشد. **کوتین** (Cutin) یک ترکیب مومی است که در دیواره خارجی سلول‌های اپیدرمی حضور دارد و یک سطح محافظتی به نام کوتیکول (Cuticle) را بروی برگ‌ها تشکیل می‌دهد. **سوبرین** (Suberin) یک ترکیب لیپیدی دیگر است که در دیواره سلول‌های بافت چوب‌پنبه (پوست خارجی ساقه درختان چوبی) مشاهده می‌شود. هم کوتین و هم سوبرین به عنوان بافت‌های محافظت کننده باعث می‌شوند که شاخ و برگ گیاهان آب کمتر از دست دهند.



شکل ۲-۶ **الف)** لایه کوتیکول هر دو سطح برگ را می‌پوشاند و بروی بافت اپیدرم قرار می‌گیرد. **ب)** وجود ترکیب موم (Wax) که جزو لیپیدها است در لایه کوتیکول باعث می‌شود سطح برگ حالت آبگریزی داشته باشد. **ج)** ترکیب سوبرین جزء اصلی لایه چوب پنبه‌ای است که از ساقه درخت بلوط به دست می‌آید

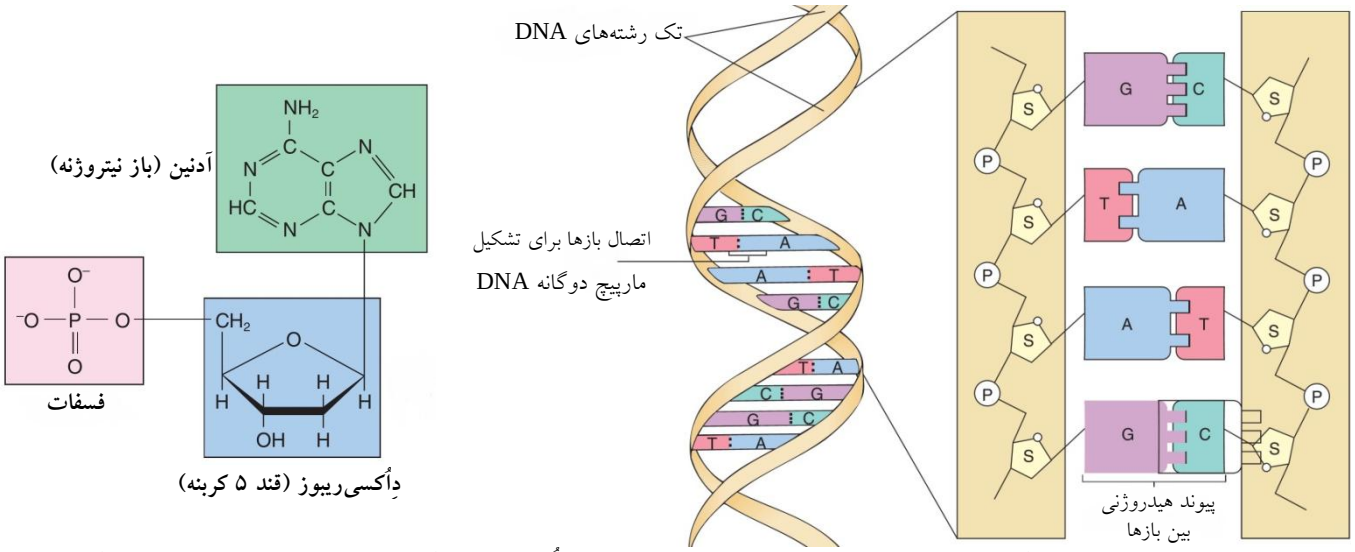
پروتئین‌ها یکی دیگر از انواع اصلی ماکرومولکول‌های تشکیل دهنده ساختار سلول‌ها و بافت‌ها می‌باشد. پروتئین‌ها در قالب **آنزیم‌ها** (Enzymes) تنظیم‌کننده فرآیندهای بیوشیمیایی سلول هستند. آنزیم‌ها در زندگی یک گیاه دارای نقش حیاتی می‌باشند. زیرا بدون حضور آنزیم‌ها فرآیندهای شیمیایی خیلی کند جلو می‌رود. به عنوان مثال آنزیم سوکراز (Sucrase) قند دی‌ساکارید ساکارز را به اجزای تشکیل‌دهنده آن یعنی گلوکز و

فروکتوز تجزیه می‌کند بدون ین آنزیم سال‌ها طوب می‌کشد تا ساکارز تجزیه شود. پروتئین‌ها از اجزایی به نام **اسیدهای آمینه** (Amino acids) تشکیل شده‌اند. از لحاظ ساختاری اسیدهای دارای یک گروه آمین (-NH2) و یک گروه کربوکسیل (-COOH) و یک زنجیره جانبی (-R) می‌باشند. حدود ۲۰ نوع اسید آمینه وجود دارد که همگی در گروه آمین و کربوکسیل مشترک هستند. تفاوت اسیدهای آمینه در شاخه R می‌باشد (شکل ۲–۷). گیاهان می‌توانند تمام اسیدهای آمینه را خود سنتز کنند اما بدن انسان و حیوانات نمی‌تواند برخی اسیدهای آمینه ضروری (Essential amino acids) را سنتز کنند و باید آن‌ها را دیگر منابع مثل گیاهان به دست بیاورند. اسیدهای آمینه با پیوندهای پپتیدی Peptide bond به هم متصل شده و زنجیره‌های پپتیدی را می‌سازند و یک یا چند زنجیره پپتیدی به هم متصل شده و پروتئین‌ها را تشکیل می‌دهند.



شکل ۲–۷ ساختار چند اسید آمینه. تمام اسیدهای آمینه در گروه آمین و کربوکسیل مشترک هستند اما این تفاوت در گروه R است که نوع اسیدآمینه را مشخص می‌کند

اسیدهای نوکلئیک (Nucleic acids) یکی دیگر از انواع ماکرومول می‌باشد که از عناصر کربن، اکسیژن، هیدروژن، نیتروژن و فسفر تشکیل شده‌اند. دو نوع اسید نوکلئیک یعنی **دِاکسی‌ریبونوکلئیک اسید** (Deoxy ribonucleic acid-DNA) و ریبونوکلئیک اسید (Ribonucleic acid-RNA) وجود دارد. DNA و RNA تمام جنبه‌های زندگی یک موجود را کنترل می‌کنند و در انتقال وراثت از یک نسل به نسل دیگر نقش دارند. DNA حاوی اطلاعات مورد نیاز برای ساخت تمام پروتئین‌های سلول می‌باشد. ژن‌ها Genes توالی‌هایی از DNA هستند که واحدهای توارث را تشکیل می‌دهند در حالی که RNA در تبدیل و ترجمه اطلاعات نهفته در توالی DNA به صورت پروتئین نقش دارند. همانند پروتئین‌ها که از اسیدهای آمینه تشکیل شده‌اند، اسیدهای نوکلئیک نیز از واحدهایی به نام **نوکلئوتید** (Nucleotide) تشکیل شده‌اند. هر نوکئوتید از ۳ بخش تشکیل شده‌اند: ۱– یک باز نیتروژنه ۲– یک قند پنج کربنه (ریبوز) و ۳– گروه فسفات. برای ساخت رشته DNA یا RNA، گروه فسفات یک نوکلئوتید به قند نوکلئوتید دیگر متصل می‌شود (شکل ۲–۸). توالی نوکلئوتیدها پست سر هم در نهایت رشته DNA یا RNA را می‌سازد.



شکل ۲–۸ سمت چپ: ساختار شیمیایی یک نوکلئوتید از سه قسمت باز نیتروژنه، فسفات و قند دِاُکسی‌ریبوز تشکیل شده است. سمت راست: بعد از اینکه نوکلئوتیدها با اتصال به هم یک رشته DNA را تشکیل دادند، بازهای یک رشته با بازهای رشته دیگر پیوند هیدروژنی برقرار کرده و یک مارپیچ دوگانه DNA می‌سازند

سوالات متداول

۱- کدامیک از موارد زیر در هسته دیده نمی‌شود؟

الف) ریبوزوم‌های فعال ب) کروماتین‌های فشرده شده به صورت کروموزوم ج)هستک د) تمام اشکال RNA

۲- کدام یک از موارد زیر از خصوصیات یک گروه آبدوست (Hydrophilic) می‌باشد؟

الف) جذب مولکول آب می‌شود. ب) یک گروه قطبی و یا یونی است. ج) در انتهای مولکول‌های اسید چرب دیده می‌شود د)در مقابل گروه آبگریز قرار دارد. ج) تمام موارد ذکر شده

۳- کدامیک از موارد زیر باعث می‌شود که سلولز برای انسان قابل هضم نباشد؟

الف) پلیمری زیرواحدهای گلوکز **ب)**پروتئین رشته‌ای **ج)**پیوند بین مولکول‌های گلوکز **د)**پیوند پپتیدی بین اسیدهای آمینه ه) گروه‌های کربوکسیل

۴- تفاوت بین یک عنصر و یک ترکیب؟ یک اتم و یک مولکول؟ یک اتم و یک یون چیست؟

۵- مونوساکاریدی مثل گلوکز را با یک دی‌ساکارید مثل ساکارز مقایسه کنید. همچنین یک مونوساکارید را با پلی‌ساکارید نشاسته مقایسه کنید.

۶- چند ترکیب لیپیدی در گیاهان و وظیفه آن‌هارا شرح دهید؟

۷- ساختار یک اسید آمینه را نشان دهید؟

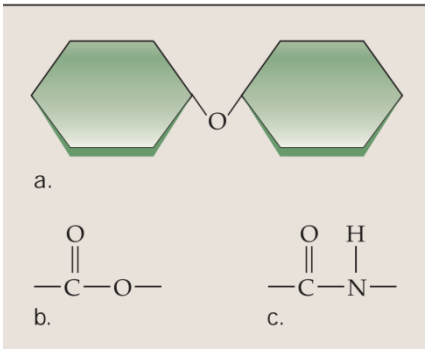
۸- آنزیم‌ها جزو کدام دسته از ماکرومولکول‌ها هستند و چرا برای سلول اهمیت دارند؟

۹- اسیدهای نوکلئیک، انواع و وظایف آن‌ها را توضیح دهید؟

۱۰- به چه ترکیباتی ترکیبات آلی گفته می‌شود؟

۱۱- کربوهیدرات‌ها، چربی‌ها و پروتئین‌ها چه تفاوت‌هایی با یکدیگر دارند؟

۱۲- کدام یک از موارد زیر نشان‌دهنده یک پیوند پپتیدی هستند؟

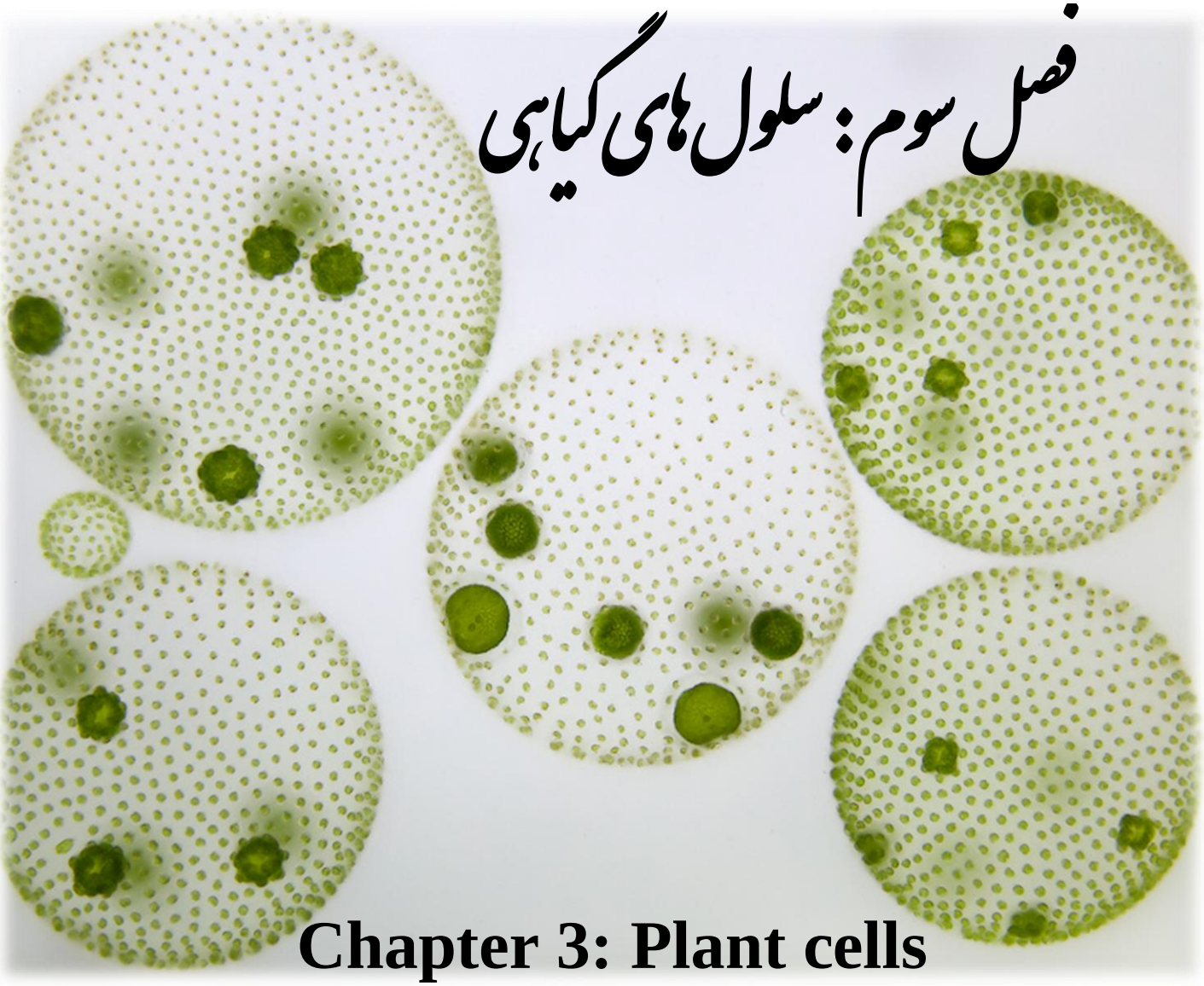


سوالات مفهومی

۱۳- احتمال زیاد شما این تجربه را داشته‌اید که چربی‌ها و روغن‌ها در آب محلول نیستند. با رسم شکل با توجه به ساختار چربی‌ها و روغن‌ها دلیل عدم قابلیت حل این ترکیبات در آب را توضیح دهید.

۱۴- ارتباط بین DNA سلول و آنزیم‌ها که واکنش‌های بیوشیمایی را کاتالیز می‌کنند، چیست؟

۱۵- چه اتفاقی می‌افتاد اگر آنزیم‌ها در نصف سرعت معمولشان کار می‌کردند؟



فصل سوم: سلول های گیاهی

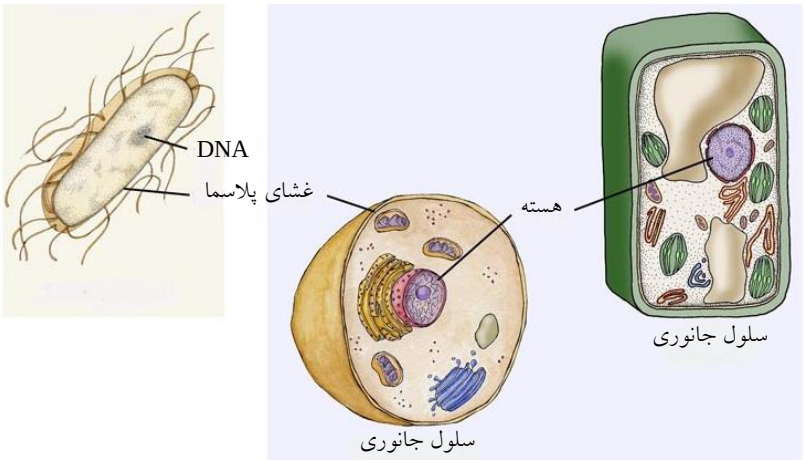
Chapter 3: Plant cells

فصل سوم: سلول گیاهی

Chapter 3: Plant cells

۳-۱ سلول‌های یوکاریوتی (هسته‌داران) و پروکاریوتی (شبه‌هسته‌داران)

سلول‌ها شامل توده‌ای ژله مانند به نام **سیتوپلاسم** (Cytoplasm) است که به وسیله یک غشای پلاسما احاطه شده‌اند. همانطور که قبلاً توضیح داده شد، اطلاعات ژنتیکی سلول بروی رشته DNA در قالب ژن‌ها وجود دارند که در واقع کنترل کننده تمام فعالیت‌های سلول هستند. در **سلول‌های یوکاریوتی** (Eukaryotic cells) این اطلاعات ژنتیکی در ساختار ویژه‌ای به نام **هسته** (*nucleus*) قرار دارد که به وسیله یک غشا احاطه شده است. **سلول‌های پروکاریوتی** (Prokaryotic cells) فاقد هسته و دیگر اندامک‌ها بوده در نتیجه اطلاعات ژنتیکی در سیتوپلاسم قرار دارد. آرکئی‌ها (Archaea) و باکتری‌ها (Bacteria) جزو پروکاریوت‌ها می‌باشند. در نقطه مقابل سلول‌های یوکاریوتی ساختار پیچیده‌تری داشته و علاوه بر هسته دارای اندامک‌های غشادار دیگری (میتوکندری، پراکسی‌زوم و ....) هستند(شکل ۳-۱). بیشتر موجودات روی کره زمین از جمله جلبک‌ها، گیاهان و حیوانات یوکاریوت می‌باشند.



شکل ۳-۱ مقایسه سلول باکتری به عنوان یک پروکاریوت (چپ) با سلول‌های گیاهی و جانوری به عنوان سلول یوکاریوت (راست). سلول‌های گیاهی و جانوری ساختار پیچیده‌ای دارد و اندامک‌های مختلفی از جمله هسته را دارد که حاوی اطلاعات ژنتیکی می‌باشد، در حالی که در باکتری DNA به صورت آزاد در سیتوپلاسم رها شده است

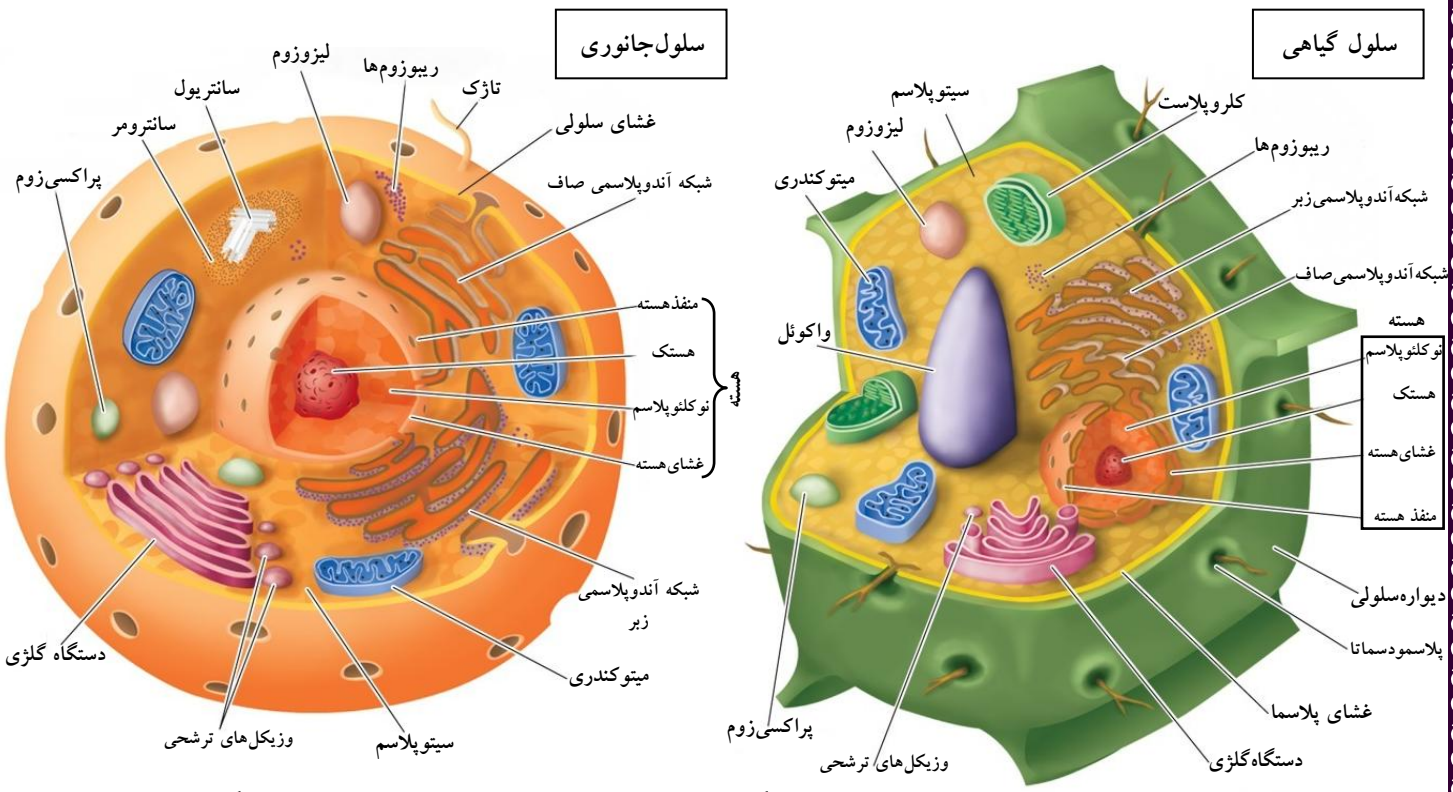
۳-۲- سلول گیاهی

هرچند گیاهان از خارج به شکل یک ساختمان همگن به نظر می‌رسند ولی در حقیقت می‌توان نباتات را به صورت مجموعه‌ای از ساختمانهای میکروسکوپی بنام سلول مجسم نمود. تحقیق و پژوهش درباره سلول و بافتهای گیاهی از سال ۱۶۶۵ توسط فیزیکدان انگلیسی به نام رابرت هوک آغاز شده است و همچنان ادامه دارد. هوک با مشاهده بافت چوب‌پنبه و حفره‌های میان‌تهی آن کلمه سلول را برای واحدهای تشکیل دهنده این بافت به کار برد. با بررسی‌های فراوانی که در سال ۱۸۳۸ بوسیله" شوان " جانورشناس آلمانی و" اشلیدن " گیاه‌شناس بلژیکی انجام گرفت همانندی واحدهای ساختاری گیاهان و جانوران معلوم شد. آنها نظریه سلولی موجودات زنده را به صورت زیرانتشار دادند:

"*سلول cellul (یاخته) کوچکترین واحد ساختمانی موجودات زنده است که دارای نشانه‌های ویژه ماده زنده مانند ترکیب شیمیایی منحصر به فرد، متابولیسم، رشد، تولید مثل و تشکیلات ساختمانی است.*"

بعد از شناخته شدن سلول‌های گیاهی تا مدت‌ها ازمیکروسکوپ‌های نوری برای دیدن سلول‌ها استفاده می‌شد اما امروزه با کشف میکروسکوپ‌های الکترونی مطالعه و بررسی اجزای بسیار کوچک سلول در سطح اندامک نیز امکان‌پذیر شده است. در نباتات عالی و چند سلولی، سلول یک واحد حیاتی است که تغذیه و تولیدمثل می‌نماید و بالاخره می‌میرد. در نباتات چند سلولی سلولها به وسیله ماده مخصوصی بنام ماده بین سلولی به یکدیگر متصل می‌شوند که فقط توسط وسایل شیمیایی از هم جدا می‌گردند. هر سلول گیاهی شبیه یک شهر کوچک با مرکز کنترل،

نیروگاه‌های برق و کارخانه‌های مختلف می‌باشد که یکسری محصولات را تولید، بسته‌بندی و حمل و نقل می‌کنند و در کنار این سیستم‌ها دارای یک سیستم دفع ضایعات و نیز یک سیستم ارتباطی قوی با دیگر سلول‌ها می‌باشد. سلول‌های گیاهی با سلول‌های جانوری دارای تفاوت‌های ساختاری و کارکردی هستند. این تفاوت‌ها شامل این موارد می‌باشند (شکل ۳-۲): ۱- سلول‌های گیاهی بزرگ‌تر هستند (سلول برخی جلبک‌های سبز حدود ۵ سانتی‌متر طول دارند). ۲- سلول‌های گیاهی دیواره سلولی سخت دارند که به سلول شکل مشخص (چندوجهی) می‌دهد اما سلول‌های جانوری فاقد دیواره سلولی هستند. ۳- سلول‌های گیاهی دارای اندامکی به نام کلروپلاست هستند که به سلول گیاهی امکان فتوسنتز و تولید ترکیبات آلی را می‌دهد اما سلول‌های جانوری کلروپلاست ندارند. ۴- برخلاف سلول‌های جانوری، سلول‌های گیاهی دارای منافذ ارتباطی بین سلولی (پلاسمودسماتا) از یک سلول به سلول دیگر هستند. ۵-سلول‌های جانوری دارای بخش‌هایی مثل سانتریول می‌باشند که سلول‌های گیاهی فاقد آن هستند. ۶- بیشتر حجم سلول گیاهی توسط اندامک واکوئل اشغال شده است که در سلول‌های جانوری بسیار کوچک می‌باشد.



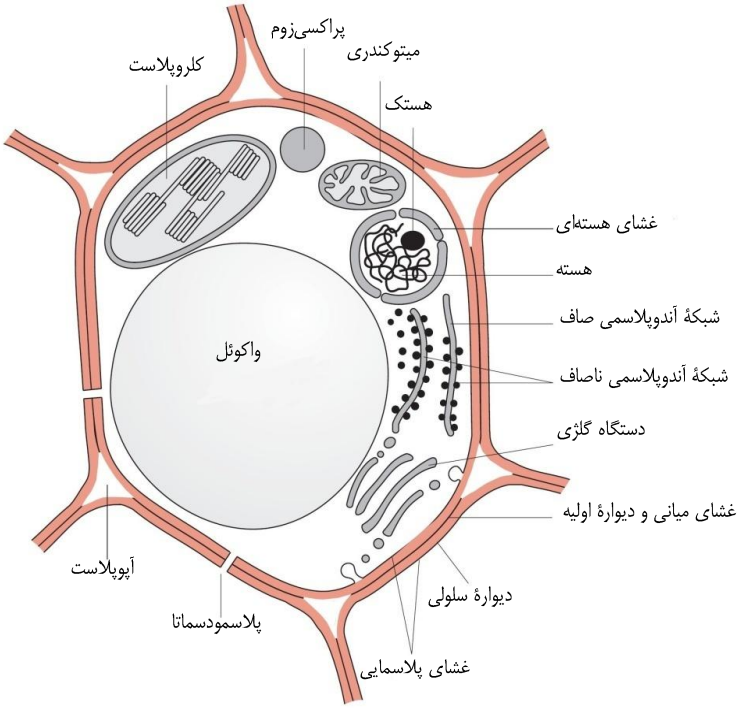
شکل ۳-۲ مقایسه سلول باکتری به عنوان یک پروکاریوت (چپ) با سلول‌های گیاهی و جانوری به عنوان سلول یوکاریوت (راست). سلول‌های گیاهی و جانوری ساختار پیچیده‌ای دارد و اندامک‌های مختلفی از جمله هسته را دارد که حاوی اطلاعات ژنتیکی می‌باشد، در حالی که در باکتری DNA به صورت آزاد در سیتوپلاسم رها شده است

۳-۳- اجزای سازنده سلول گیاهی

معمولاً سلول‌های گیاهان عالی حدود ۱۰ تا ۱۰۰ میکرومتر طول دارند و این اندازه کوچک باعث می‌شود کنترل انتقال مواد راحت‌تر صورت بگیرد. در یک گیاه ممکن است میلیاردها سلول وجود داشته باشد. برای نمونه یک برگ بالغ درخت گلابی چیزی حدود ۵۰ میلیون سلول دارد . سلول شامل سه قسمت اساسی غشای سلول، هسته و سیتوپلاسم می‌باشد. هسته و سیتوپلاسم (**سیتوسول**) از لحاظ اهمیت حیاتی دارای ارزش زیادی می‌باشند که مجموعه هسته و سیتوپلاسم را **پروتوپلاسم** می‌نامند. به طور کلی هر سلول گیاهی شامل دو بخش پروتوپلاسم و دیواره است. پروتوپلاسم فعالترین بخش زنده سلول به شمار می‌رود. دور سیتوپلاسم را غشایی به نام غشای سلولی (یا پلاسمالما) فراگرفته که بین دیواره سلولی و سیتوپلاسم واقع است. در سیتوپلاسم اندامکهای متفاوتی وجود دارد. هسته حاوی مواد وراثتی بوده و به وسیله غشایی احاطه می‌شود (شکل ۲-۲). در نتیجه اندام ها و اجزای گیاهی از خارج به داخل عبارتند از:

۱- دیواره اسکلتی
۲- غشای سلولی — دیواره سلولی
۳- سیتوپلاسم
۴- هسته — پروتوپلاسم

در سلول نقش و کارکرد هر اندامک اختصاصی است و هماهنگی بین اندامک‌های مختلف باعث کارکرد نهایی سلول می‌شود (جدول ۳-۱). اگر بخواهیم دوباره ساختار یک سلول گیاهی را با یک تصویر ساده‌تر از ذهن بگذرانیم بر اساس شکل ۲-۳، واکوئل بزرگ‌ترین اندامک سلولی است که حدود ۸۰ درصد از حجم یک سلول گیاهی را اشغال می‌کند. پس از واکوئل، کلروپلاست‌ها دومین اندامک بزرگ سلول هستند و بقیهٔ حجم سلول به میتوکندری، پراکسی‌زوم‌ها، هسته، شبکهٔ آندوپلاسمی، اجسام گلژی و فضای بین آنها یعنی سیتوپلاسم (سیتوسول) اختصاص می‌یابد. علاوه بر این، در شبکهٔ آندوپلاسمی اجسام چربی نیز وجود دارند. این اجسام که در بذرها و برخی بافت‌های دیگر (مانند گرهک‌های ریشه) یافت می‌شوند، محل ذخیرهٔ تری‌گلیسریدها هستند. در بخش‌های بعدی، اندامک‌های یک سلول گیاهی به تفصیل توضیح داده شده است.



شکل ۳-۳ دیاگرام یک سلول گیاهی

جدول ۳-۱ بخش‌های زیرسلولی یک سلول مزوفیل و برخی نقش‌های آنها در حیات سلول گیاهی.

اجزای سلولی	درصد حجم اشغال شده سلول	فعالیت
واکوئل	٪۷۹	حفظ تورژسانس سلول، ذخیرهٔ آب، املاح و ترکیبات ضایع سلولی
کلروپلاست	٪۱۶	فتوسنتز، سنتز نشاسته و لیپید
سیتوسول	٪۳	محل انجام واکنش‌های متابولیکی عمومی، سنتز ساکارز
میتوکندری	٪۰/۵	تنفس سلولی
هسته	٪۰/۳	محل نگهداری ژنوم سلول، جایگاه واکنش‌های همانندسازی و رونویسی
پراکسی‌زوم‌ها	–	محل انجام واکنش برای فرآیندهایی که طی آن ترکیبات واسطه‌ای سمی تولید می‌شوند
شبکهٔ آندوپلاسمی	–	ذخیرهٔ یون‌های کلسیم، شرکت در خروج پروتئین‌ها از سلول و انتقال پروتئین‌ها به واکوئل
اجسام چربی (اولئوزوم‌ها)	–	ذخیرهٔ تری‌اسیل‌گلیسرول‌ها
دستگاه گلژی	–	پردازش و دسته‌بندی پروتئین‌هایی که از سلول‌ها خارج و یا اینکه به داخل واکوئل منتقل شوند.

۳-۳-۱- دیواره سلولی یا دیواره اسکلتی Cell Wall

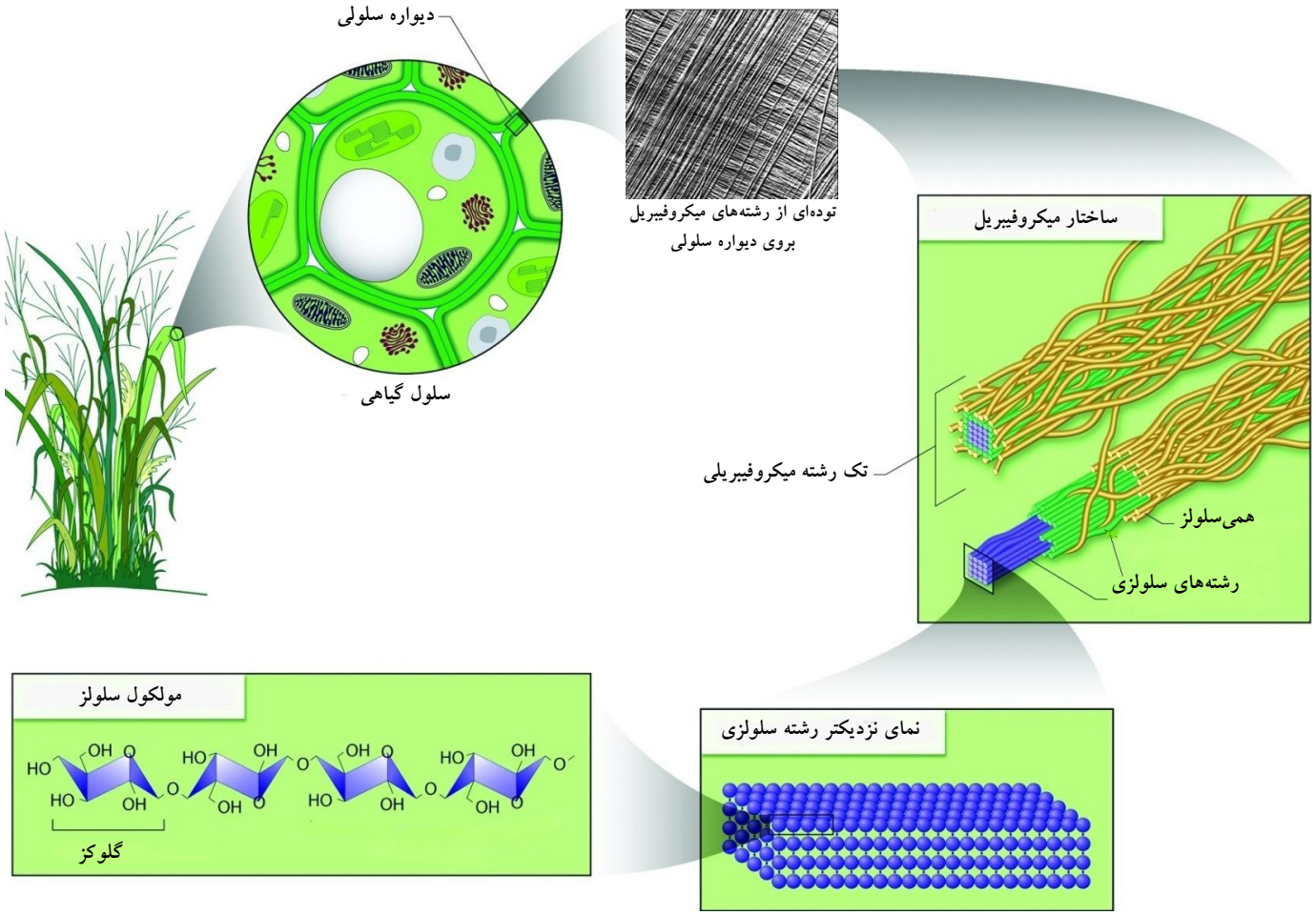
ویژگی مشخص اختلاف بین سلولهای گیاهی و جانوری دیواره سلولی است. در بخش خارجی غشای سیتوپلاسمی هر سلول گیاهی دیواره‌ای به نام دیواره سلولی وجود دارد. این دیواره به منزله اسکلت خارجی سلول بوده، به آن شکل می دهد و از محتویات درون آن محافظت می‌کند و همچنین مسئول استحکام وسختی بعضی از بافتهای گیاهی است (تحمل ده‌ها تن وزن شاخ و برگ توسط درختان غول‌آسا) و دریچه‌هایی در این دیواره‌های سلولی برای انتقال آب و مواد محلول از سلولی به سلول دیگر به وجود می‌آید. دیواره سلولی شامل مخلوطی از پلی‌ساکاریدها و سایر پلیمرها است که به وسیله پروتوپلاسم ترشح و ساخته می‌شود. علاوه بر وظایف فیزیولوژیک غشا که به آن اشاره شد، دیواراه سلولی گیاهان از لحاظ اقتصادی منشا بسیاری از محصولات مورد استفاده توسط انسان از جمله کاغذ، منسوجات، الیاف (از جمله پنبه، کتان و کنف)، ذغال، الوار چوب و محصولات چوبی می‌باشد. سلولز به عنوان اصلی‌ترین جزء دیواره سلولی بعد از تجزیه گیاهان در خاک منبع اصلی مواد آلی هستند.

در یک گیاه عالی دیوارهٔ سلولی از ۹۰٪ کربوهیدرات و ۱۰٪ پروتئین تشکیل شده است. مهم‌ترین کربوهیدرات دیواره، سلولز است. هر رشته سلولز از حدود ۲۵۰۰۰-۲۰۰۰ مولکول گلوکز تشکیل می‌شوند، حدود ۳۶ زنجیره سلولز به هم متصل شده و **میکروفیبریل** (Microfibril) را تشکیل می‌دهند (شکل ۳-۳) که قابلیت انبساط بالایی دارد و در برابر تجزیه‌کننده‌های شیمیایی و بیولوژیک آنقدر مقاوم است اما بسیاری باکتری‌ها (در نشخوارکنندگان) و قارچ‌ها، آنزیم‌های هیدرولیز کنندهٔ سلولز (سلولاز) را دارند. همی‌سلولز و پکتین از دیگر ترکیبات سازنده سلولی می‌باشند که همانند یک ماده چسبناک و بتنی به رشته‌های میکروفیبریل استحکام می‌بخشند. **پکتین** (Pectin) پلیمری متشکل از قندِ گالاکتورونیک اسید است که توسط یون‌های کلسیم و منیزیم (پکتات کلسیم و منیزیم) این پلیمرهای پکتین به هم متصل می‌شوند. هنگامی که یون‌های مذکور وجود نداشته باشند، پکتین به صورت ژل قابل تغییری در آمده و به آسانی آماسیده و متورم می‌شود. در صنایع غذایی از این ویژگی پکتین برای تهیهٔ ژل خوراکی استفاده می‌شود. گلیکوپروتئین‌ها (پروتئین‌های دارای کربوهیدرات) نیز استحکام دیواره سلولی را ارتقا می‌دهند. اما برای رشد سلول گیاهی، باید دیوارهٔ محکم سلول به طور کنترل شده سست شود. این با پروتئین **اکسپانسین** (Expansin) تسهیل می‌شود که از طریق شکستن پیوندهای هیدروژنی بین میکروفیبریل‌های سلولزی و پلی‌ساکاریدهای دیواره در سلول‌های در حال رشد این کار را انجام می‌دهد. دیواره سلولی در گیاهان به صورت چند لایه می‌باشد که این لایه‌ها شامل موارد زیر است (شکل ۳-۴ و ۳-۵):

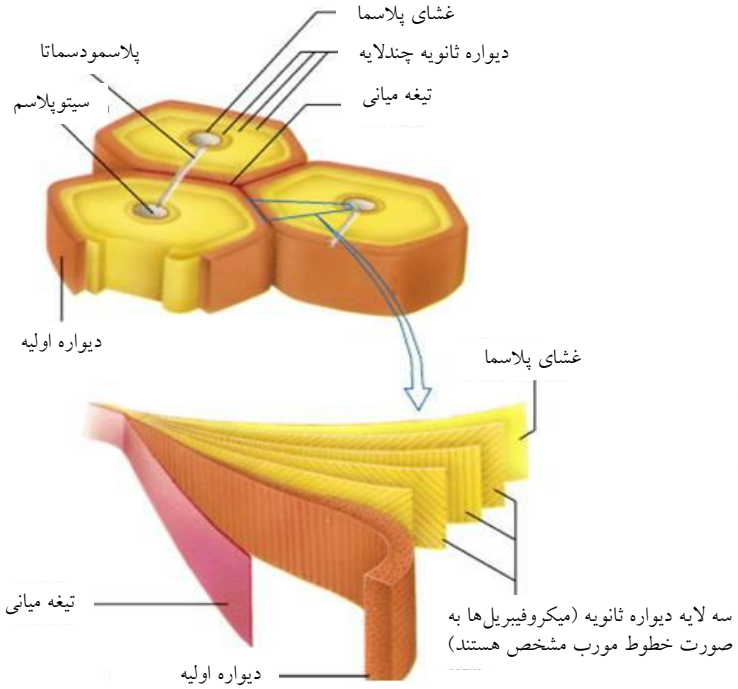
۱- **تیغه میانی Middle Lamella**: نخستین دیواره‌ای است که در خارجی‌ترین بخش سلول تشکیل می‌شود و برای دو سلول همجوار مشترک است. این دیواره اسکلت آغازین سلول است. تیغه میانی از ترکیبات پکتینی و لیگنینی تشکیل شده و سلول‌های همجوار را به هم می‌چسباند.

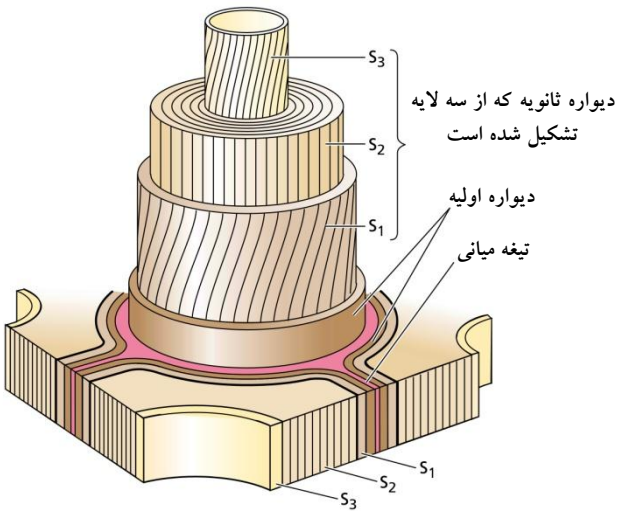
۲- **دیواره نخستین یا اولیه Primary Cell Wall**: همه سلولهای گیاهی دارای دیواره اولیه‌اند و اولین دیواره‌ای است که در سلول در حال رشد تشکیل می‌شود و به مراتب نازک‌تر از دیواره ثانویه است. از سلولز ، همی سلولز ، مواد پکتیکی و گلیکوپروتئین تشکیل شده است. این دیواره مواد پکتیکی فراوانی دارد که به دیواره سلول خاصیت کششی غیر قابل برگشت می‌دهد. سلول‌های مریستمی و عناصر آبکشی همیشه دیواره اولیه دارند. در برخی بافتهای گیاهی مثل پارانشیم و کلانشیم دیواره ثانویه نیز تشکیل می‌شود. این دیواره به آب نفوذپذیر است و در محل‌هایی که پلاسمودسم وجود دارد دیواره نازک شده و منافذی تشکیل می‌شود. پکتین به دیواره قابلیت ارتجاعی می‌بخشد و همراه با گلیکوپروتئین‌ها و همی‌سلولزها زمینه‌ای به وجود می‌آورد که در آن میکروفیبریل‌های سلولزی قرار می‌گیرند.

۳- **دیواره پسین یا ثانویه Secandary Cell Wall**: بعد از اینکه سلول به اندازه نهایی خود رسید، دیواره ثانویه تشکیل می‌شود. ماده اصلی آن عمدتاً سلولز همراه با ماده زمینه‌ای همی‌سلولز است و فاقد پکتین است. این دیواره سخت و خشک است و انعطاف‌پذیر نیست و در سلولهای تمایز یافته نظیر تراکئیدها و آوندهای چوبی وجود دارد. دیواره ثانویه شامل سه لایه به نامهای S1 ، S2، S3 می‌باشد (شکل ۲-۵). ورود لیگنین به داخل دیواره ثانویه سبب لیگنینی شدن اندام‌ها و بافت‌ها می‌شود که به معنای مرگ سلول است، پس از آن سلول‌های مرده فقط نقش حمایتی دارند (به طور مثال برای تشکیل شاخه‌ها و ترکه‌های چوبی در درختان). پس از سلولز، لیگنین فراوانترین مادهٔ آلی موجود در کرهٔ زمین است.



شکل ۳-۴ نحوه تشکیل رشته‌های میکروفیبریل در دیواره سلولی. بافت برگ گیاهان از تعداد زیادی سلول مزوفیل تشکیل شده است. وقتی که سلول را با ابعاد نزدیک‌تر بررسی می‌کنیم، میبینیم که در دیواره سلولی، رشته‌های میکروفیبریل متعددی بروی هم تنیده شده‌اند. برای تشکیل ساختار میکروفیبریل، باید رشته‌های سلولزی کنارهم قرار گیرند تا همراه همی‌سلولز یک ساختار لوله‌مانند را تشکیل دهند. خود رشته‌های سلولزی درواقع پلیمری از مولکول‌های گلوکز هستند که در کنار هم قرار گرفته‌اند.





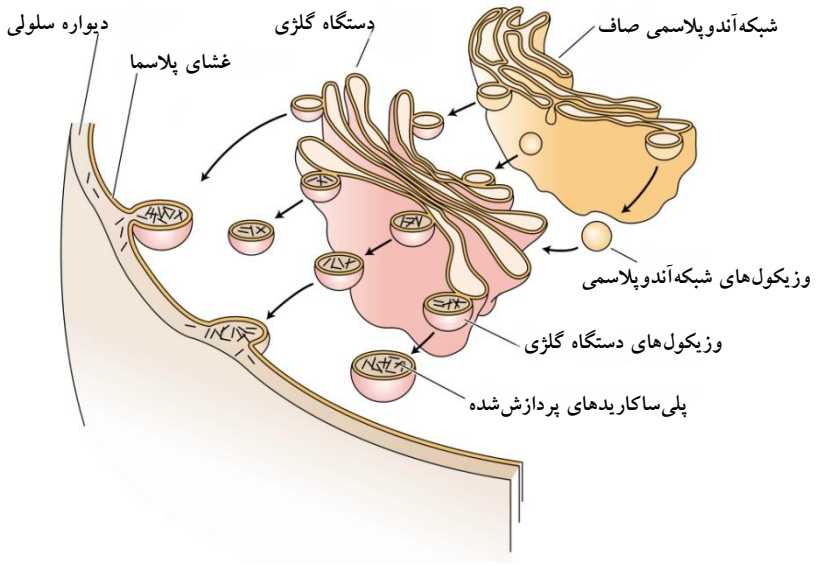
شکل ۳-۵ دیواره سلول‌های گیاهان از سه قسمت تیغه میانی، دیواره اولیه و دیواره ثانویه تشکیل شده است که از دم نمای مختلف نشان داده شده است

۳-۳-۱-۱- نحوه تشکیل دیواره سلولی

دیواره نخستین طی مراحل نهایی تقسیم سلولی شروع به ظاهر شدن می‌کند. برای این کار ابتدا صفحه سلولی (Cell plate) دو سلول دختری را از هم جدا می‌کند و به صورت یک دیواره پایدار تبدیل می‌شود که می‌تواند همانند یک مانع فیزیکی فشار تورژسانس را خنثی کند. شبکه آندوپلاسمی و دستگاه گلژی به ترتیب وظیفه ایجاد وزیکول‌ها و ساخت ماکرومولکول‌ها (همانند پروتئین‌ها و کربوهیدرات‌ها) و پردازش آن‌ها را برعهده دارند. بنابراین بعد از اینکه شبکه آندوپلاسمی و دستگاه گلژی در حین تقسیم سلولی تشکیل شد، این دو اندامک نیز وزیکول‌هایی می‌سازند (اجسام گرد آبکی که حاوی پلی‌ساکاریدها و ترکیبات پردازش شده برای تشکیل غشا و دیواره سلولی هستند) که این وزیکول‌ها در بین لوله‌های شبکه آندوپلاسمی قرار می‌گیرند (شکل ۳-۶). سپس این وزیکولها به همدیگر ملحق شده و وزیکولهای بزرگتری را به وجود می‌آورند. غشای وزیکول‌ها با غشای پلاسما تلفیق می‌شوند و بدین صورت غشای پلاسمای سلول‌های دختری تازه تشکیل شده را به وجود می‌آورند. محتویات همین وزیکول‌ها که از شبکه آندوپلاسمی و دستگاه گلژی به وجود می‌آیند، در واقع زیربنای تشکیل تیغه میانی و دیواره اولیه در سلول‌های تازه تشکیل شده خواهد بود (این وزیکول‌ها به طرف غشای پلاسما رفته و محتویات درون خود را فضای بین‌سلولی ترشح می‌کنند تا دیواره سلولی شکل گیرد، فرآیندی که اگزوسیتوز Exocytosis نام دارد). بعد از اینکه مواد درون وزیکول‌ها (پلی‌ساکاریدها، همی‌سلولز، پکتین، گلیکوپروتئین‌ها) به فضای بین‌سلولی ترشح شدند، این ترکیبات با هم مجتمع شده و با چیدمان فیزیکی و پیوندهای مخصوص دیواره سلولی را تشکیل می‌دهند. ضخیم شدن دیواره از بیرون به درون صورت می‌گیرد.پس مراحل ساخت دیواره سلول‌های گیاهی به ترتیب زیر می‌باشد:

سنتز←ترشح← اجتماع(مونتاژ)←انبساط (در سلول‌های در حال رشد) ←اتصال عرضی و تشکیل دیواره ثانویه

چون دیواره اولیه قابلیت کشسانی دارد تا هنگام رشد سلول فقط دیواره اولیه وجود دارد. بعد از توقف رشد سلول، دیواره ثانویه تشکیل می‌شود. دومین دیواره جوان‌تر بوده و مجاور غشای سیتوپلاسمی است پس هرچه دیواره‌سازی بیشتر صورت گیرد فضای درون سلول کوچکتر می‌شود. ساختار و ترکیب دیواره ثانویه با دیواره اولیه متفاوت است زیرا درصد بالایی سلولز و در برخی حالات لیگنین دارد. لیگنین در همان محل دیواره سلولی از اسید آمینه فنیل‌آلانین تشکیل می‌شود و در اتصال با سلولز یک شبکه آبگریز تشکیل می‌دهد که از رشد سلول جلوگیری می‌کند. وجود لیگنین در دیواره سلولی، قابلیت هضم علوفه‌ها را کاهش می‌دهد، با مهندسی ژنتیک می‌توان میزان لیگنین علوفه‌ها را کاهش داد.



شکل ۳-۶ نحوه ساخت دیواره سلولی. ابتدا وزیکول‌ها در شبکه آندوپلاسمی تشکیل شده و به سمت دستگاه گلژی حرکت می‌کند. دستگاه گلژی، پلی‌ساکاریدها و دیگر ترکیبات مورد نیاز برای ساخت دیواره سلولی را در این وزیکل‌ها بسته‌بندی می‌کند، سپس وزیکل‌ها به سمت فضای بین سلولی حرکت کرده و محتویات خود برای ساخت دیوراه سلولی رها می‌کند. غشای این وزیکول‌ها در غشای پلاسما تلفیق شده تا علاوه بر دیواره سلولی به ساخت غشای پلاسما هم کمک شود

۳-۳-۱-۲- تغییرات شیمیایی دیواره اسکلتی:

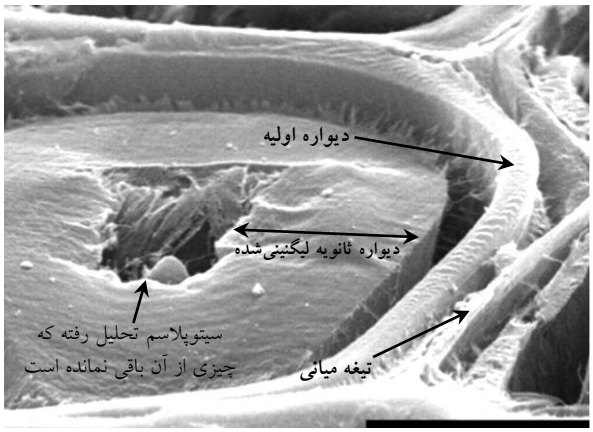
دیواره سلولی بافتهای گوناگون به تناسب کاری که انجام می‌دهند تغییرات جالبی حاصل می‌کنند که عبارتند از:

۱- **چوبی شدن یا لیگنیفیکاسیون (Lignification)**: اکثر بافتهای چوبی داخلی درختان و پوست سخت میوه‌جات و بخشی از الیاف و بافتهای چوبی دچار این تغییرات شده ودیواره سلولی آنها چوبی می‌گردد. مانند: هسته گردو فندق. در این حالت لیگنین یا چوب توسط پروتوپلاست سلول ساخته شده و دیواره آغشته به چوب می‌شود (۳-۷). لیگنین بین میکرو فیبریلهای سلولزی در نواحی خالی قرار می‌گیرد و تشکیل شبکه می‌دهد و استحکام دیواره را افزایش می‌دهد. لیگنین در بافتهای هادی و مقاوم مثل اسکلرانشیم مشاهده می‌شود.

۲- **کوتینی شدن یا کوتینیزاسیون (Cutinisation)**: دیواره خارجی سلولهای اپیدرم برگ و ساقه‌های جوان که با محیط خارج تماس دارند غالباً آغشته به کوتین است که ماده‌ای غیرقابل نفوذ است و بافت زیرین را از تغییرات محفوظ می‌کند. این تغییر دیواره موجب کاهش نفوذپذیری آن می‌شود. در این حالت مشتقات چربیها مثل کوتین ، موم و سوبرین در دیواره سلولها رسوب کرده و نفوذپذیری دیواره‌ها را کاهش می‌دهد.

۳- **چوب‌پنبه‌ای شدن یا سوبریفیکاسیون (Subrification)**: رسوب مواد چوب‌پنبه‌ای در داخل دیواره نخستین شروع می‌شود و به تدریج کامل و جانشین دیواره دوم می‌شود و مانند کوتین غیرقابل نفوذ است. مانند: پوست زردرنگ سیب‌زمینی و طبقات قطور چوب‌پنبه در درخت بلوط.

۴- **مومی شدن یا سریفیکاسیون (Cerification)**: ذرات موم در سطح خارجی اپیدرم برگ، ساقه، جوانه‌ها و حتی دانه بعضی از گیاهان وجود دارد. مانند برگ کلم، خرما و آلو.



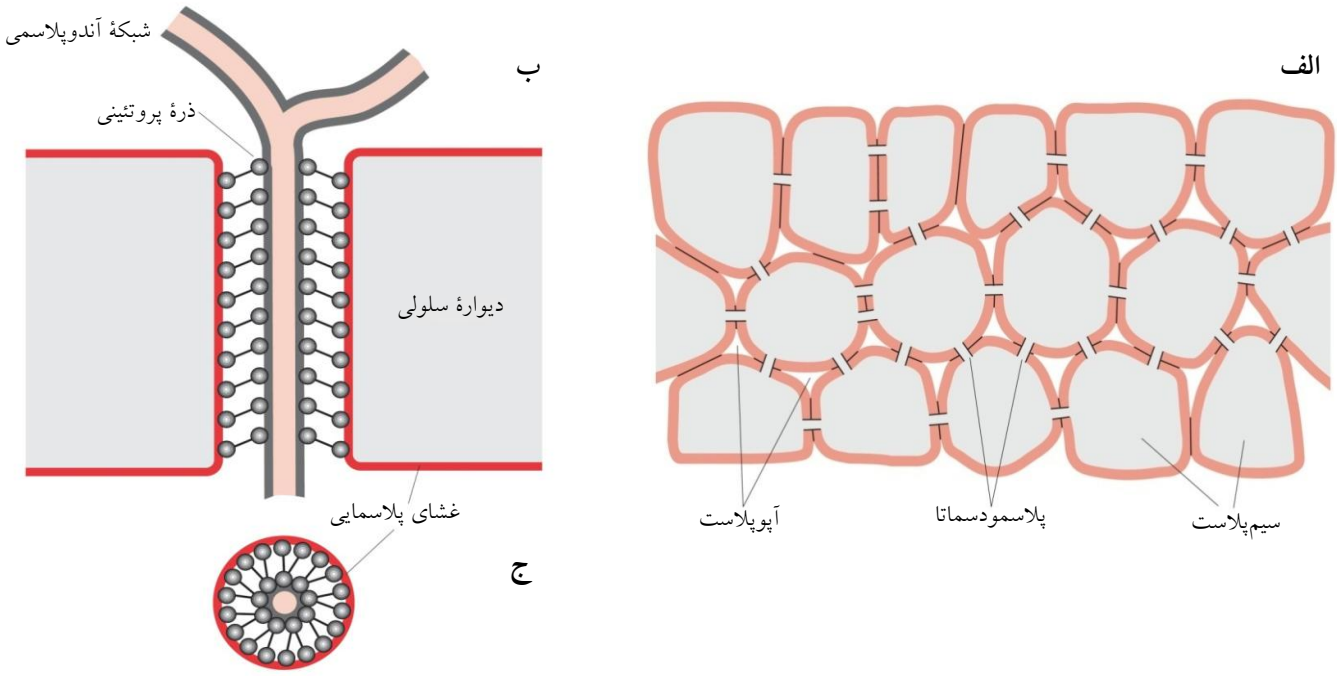
شکل ۳-۷ تصویر میکروسکوپ الکترونی از یک سلول مرده گیاهی که دیواره ثانویه آن لیگنینی شده است (لیگنیفیکاسیون)

۵- **ژله‌ای شدن یا ژلیفیکاسیون (Gelification)**: در میوه‌های بالغ ، مواد پکتیکی تیغه میانی از حالت نامحلول به حالت محلول در آب درمی‌آید که این عمل ژله‌ای شدن نامیده می‌شود. مانند گوجه فرنگی، انگور، خربزه و دانه کتان.

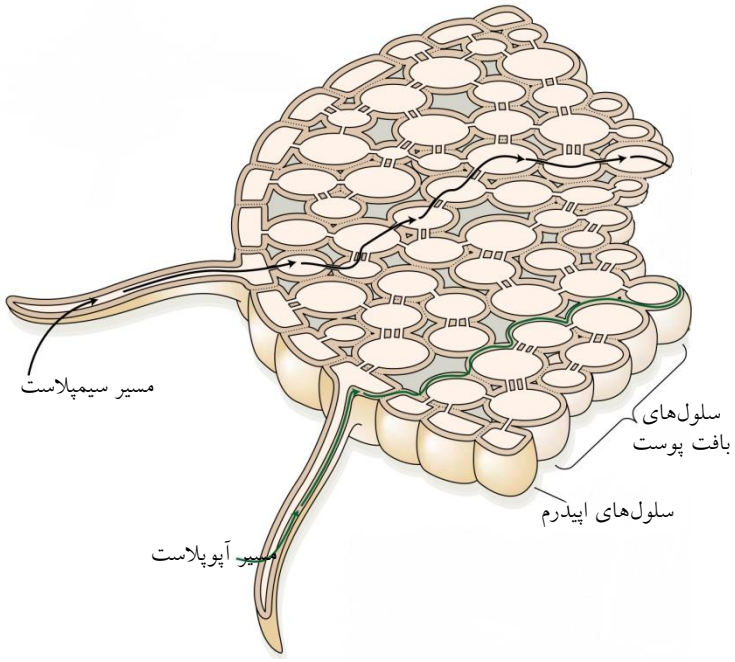
۶- **معدنی شدن یا مینرالیزسیون (Mineraliztion)**: مواد معدنی نیز به درون لایه سلولی نفوذ می‌کنند و استحکام دیواره را افزایش و نفوذپذیری را کاهش می‌دهد. دو نوع معدنی شدن در گیاهان اتفاق می‌افتد: ۱- کالسیفیکاسیون یا کلسیمی شدن که در آن دیواره سلولی به ماده معدنی به نام کربنات کلسیم آغشته می‌گردد که به آن آهکی شدن هم می‌گویند. مانند سلولهای اپیدرم گل گاو زبان، کدو و سلولهای اپیدرم توت و انجیر. ۲- سیلیسیفیکاسیون یا سیلیسی شدن که در آن دیواره سلولی حاوی سیلیس است و سبب تیزی در برگ می‌شود مانند تیره گندم، جگن و خرما که باعث افزایش مقاومت سلول‌ها می‌شود.

۳-۳-۱-۳- پلاسمودسماتا Plasmodesmata

بین سلول‌های گیاهی شبکه‌های ارتباطی وجود دارد که از طریق آن رشته‌های سیتوپلاسمی یک سلول با سلول دیگر در ارتباط خواهد بود و آنها را به صورت یک واحد متابولیکی بزرگ در می‌آورند که در آن، متابولیت‌های موجود در سیتوپلاسم بین سلول‌های مجاور مبادله می‌شوند، به هر رشته سیتوپلاسمی ارتباط دهنده، **پلاسمودسم** Plasmodesm و به مجموع آنها **پلاسمودسماتا** Plasmodesmata می‌گویند (شکل ۳-۸). این مجاری نسبت به ترکیباتی مثل قندهای محلول، اسیدهای آمینه و نوکلئوتیدهای آزاد قابل نفوذ هستند. یک سلول گیاهی ۱۰۰۰ تا بیش از ۱۰۰۰۰ مجاری پلاسمودسماتایی دارد. پلاسمودسماتا به صورت شبکه‌ای ارتباطی، بسیاری از سلول‌های گیاهی را به هم مرتبط کرده چنین فضای ارتباطی پیوسته که سلول‌های یک بافت را به هم مرتبط می‌کند، سیم‌پلاست و فضاهای بین‌سلول‌ها که به هم متصل نیستند، فضای خارج‌سلولی یا آپوپلاست نامیده می‌شوند (شکل ۳-۹). برخی ویروس‌های گیاهی با تغییر اندازهٔ مجاری پلاسمودسماتا اسیدهای نوکلئیک خود را از آن عبور می‌دهند. از این رو، پس از آلودگی یک سلول در پیکر گیاه، ویروس در کل مسیر سیم‌پلاست انتشار و گیاه را به صورت سیستمیک آلوده می‌کند.



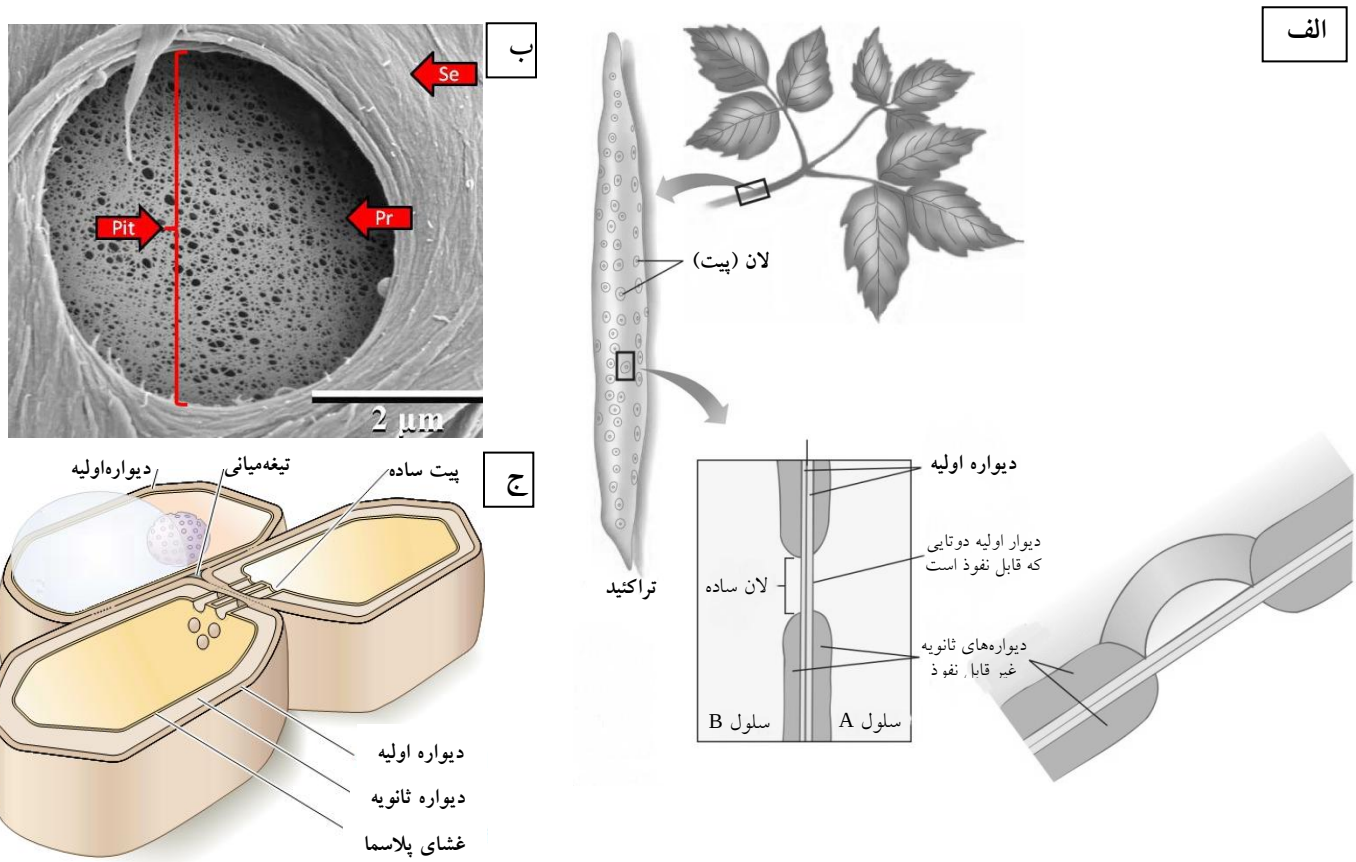
شکل ۳-۸ **الف**) پلاسمودسماتا سلول‌های مجاور را به هم متصل کرده و شبکه‌ای ارتباطی موسوم به سیمپلاست تشکیل می‌دهند. فضاهای خارج‌سلولی بین دیواره‌های سلولی، آپوپلاست نام دارد. هر یک از اتصالات پلاسمودسماتایی، از تعداد بسیار زیادی پلاسمودسماتا تشکیل شده است که در شکل **ب**) نمای برش عرضی و در شکل **ج**) برش عمودی آن نشان داده شده است. مجاری لوله‌مانند بین سلول‌های مجاور پیوسته بوده و آنها را به هم متصل می‌کنند، به وسیلهٔ غشای پلاسمایی آراسته می‌شوند.



شکل ۳-۹ مسیرهای جذب آب و مواد معدنی در ریشه گیاهان. همانطور که توضیح داده شد، در مسیر سیمپلاست، مواد باید از عرض غشا و از راه منافذ پلاسمودسماتا عبور کنند. اما در مسیر آپوپلاست مولکول‌ها (آب، مواد معدنی، مولکول‌های آلی) از فضای بین سلول‌ها عبور می‌کنند و در این حالت کنترل چندانی بر ورود و خروج مواد وجود ندارد. در شکل روبه‌رو چگونگی جذب آب و مواد معدنی از ریشه و مسیرهای انتقال آن به درون گیاه نشان داده شده است. در انتقال سیم‌پلاست، مولکول‌ها باید از مسیر پلاسمودسماتا عبور کنند.

۳-۳-۱-۴- لان یا پیت Pits

ضخامت دیواره اسکلتی بین دو سلول مجاور در همه نقاط یکسان نیست. به نقاطی که دیواره ثانویه در آن نازک باقی می‌ماند و یا به وجود نمی‌آید لان می‌گویند. در محل لانها معمولاً تعدادی پلاسمودسماتا وجود دارد که از راه آنها تبادل بین سلولها امکانپذیر می‌شود. دیواره ثانویه هم مانند دیواره اولیه ضخامت یکنواخت نداشته و در برخی قسمتها ضخیم و در برخی قسمتها نازک است. گاهی محل لانها توسط مواد دیواره کاملا پوشیده می‌شود. برخی مواقع پلاسمودسمها در محل لان دیده نمی‌شوند. چون سلولی که دیواره ثانویه دارد، سلولی مرده است (شکل۳-۱۰).



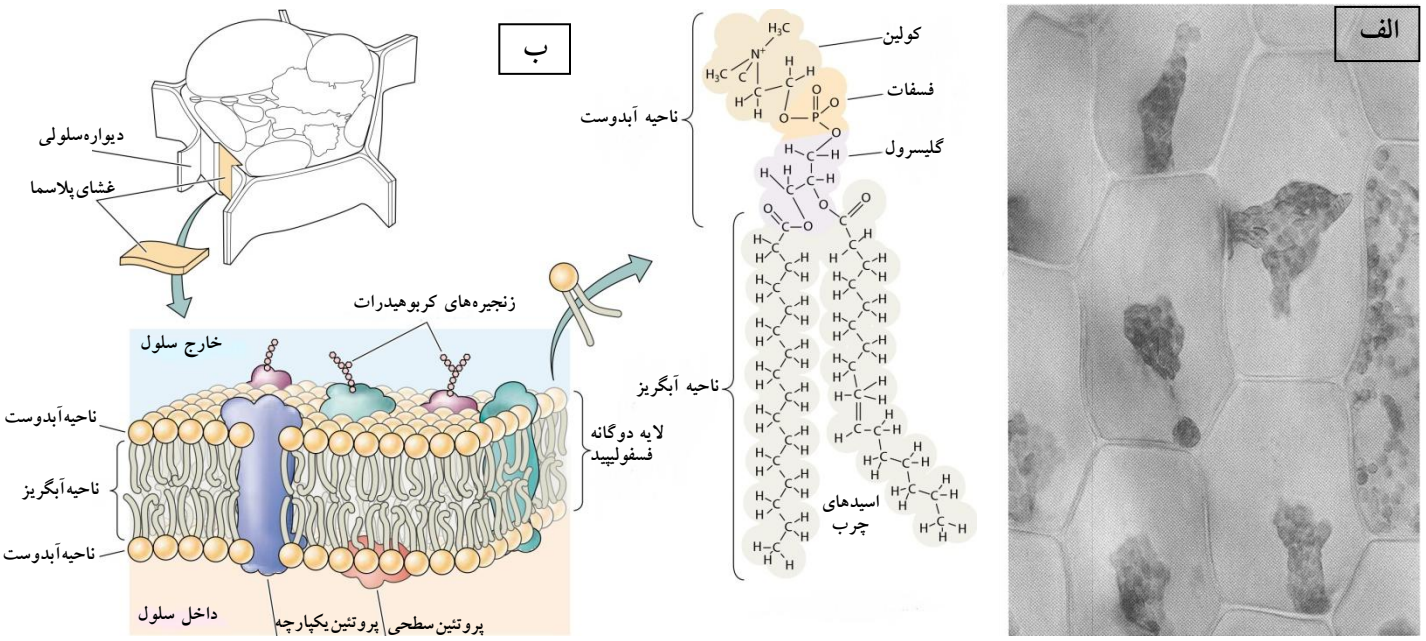
شکل ۳-۱۰ **لان** (Pit) از نماهای مختلف. (**الف**) یک تراکئید (از اجزای آوند چوبی که در انتقال شیره خام نقش دارد) دارای تعداد زیادی لان می‌باشد که برای انتقال جانبی شیره خام به دیگر سلول‌ها استفاده می‌شود. همانطور که در نمای نزدیک‌تر مشخص است، در محل لان دیواره ثانویه حذف شده است و فقط دیواره اولیه باقی مانده است و چون دیواره قابل نفوذ است امکان رد و بدل مواد از این لان‌ها بین سلول و A و B امکان‌پذیر است. (**ب**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از یک لان. Se: دیواره ثانویه. Pr: دیواره اولیه (رشته‌های سلولزی و منافذ بین آن‌ها مشخص است که نشان دهنده قابل نفوذ بودن آن است). (**ج**) ایجاد ارتباط بین دو سلول توسط لان‌ها از نمایی دیگر

۳-۳-۲- غشای پلاسمایی(پلاسمالما)یا غشای سلولی (Cell Memberane (Plasmalema

سطح خارجی سلول‌های گیاهی توسط **غشای پلاسما** Plasma membrane پوشیده شده است که یک لایه بسیار نازک با قطر حدود ۸ میلیونم میلی‌متر (۰/۰۰۰۰۰۰۰۸ میلی‌متر) می‌باشد. یعنی اگر ۱۲۵۰۰ غشای پلاسما را روی هم قرار بدهیم ضخامت آن به اندازه ضخامت یک کاغذ خواهد بود. غشای سلول به وسیله قسمت زنده سلول (پروتوپلاسم) ترشح و نگهداری می‌شود. بر اساس مدل موزائیک سیال (Fluid mosaic) تمام غشاهای بیولوژیک ساختار مولکولی یکسان دارند. یعنی از یک لایه دوگانه فسفولیپید تشکیل شده است که در آن مولکول‌های پروتئین غوطه‌ور هستند (پروتئین‌ها تا ۵۰٪ وزن غشا را به خود اختصاص می‌دهند) (شکل ۳-۱۱). با استفاده از ترکیبات شوینده می‌توان این پروتئین‌ها را از سلول جدا و مطالعه کرد. در مورد فسفولیپیدها نیز قبلاً صحبت شد. در غشای پلاسما دو لایه فسفولیپید وجود دارد انتهای اسیدهای چربشان (بخش آبگریز) به هم متصل هستند و سر (Head) آن که آبدوست است به سمت خارج قرار دارد (شکل ۳-۱۱) خصوصیات غشای پلاسمای سلول‌های گیاهی به صورت زیر می‌باشد:

۱- به عنوان یک واسط برای تبادل مواد بین سیتوپلاسم و بیرون سلول عمل می‌کند. این کار به صورت انتخابی (Selective) توسط ناقل‌ها انجام می‌شود. یعنی این ناقل‌ها به یک سری مواد اجازه عبور می‌دهند و از عبور دیگر مواد جلوگیری می‌کنند. مثلاً لایه دوگانه چربی (Bilayer lipid) به یون‌ها و مولکول‌های قطبی غیرقابل نفوذ است. پس یون‌های با شارژ الکتریکی مثل Na^+ و Cl^- اجازه ورود و خروج از غشا را ندارند. اما تمام مواد و ترکیباتی که برای زنده ماندن سیتوپلاسم لازم هستند مثل ترکیبات غذایی، دی‌اکسیدکربن و اکسیژن اجازه عبور و مرور دارند.

۲- علائم هورمونی که برای کنترل رشد و تمایز از خارج به سلول می‌رسد را تشخیص داده و آنها را برای سلول ترجمه می‌کند. یعنی مولکول‌های پیام‌رسان (همانند هورمون‌ها) به گیرنده‌های روی غشا متصل شده و سلول از خود عکس‌العمل نشان می‌دهد (همانند حمله عوامل بیماری‌زا).
۳- در سنتز و سازماندهی میکروفیبریل‌های دیواره سلولی نقش دارند. همانطور که توضیح داده شد، وزیکول‌های حاوی پلی‌ساکاریدهای فرآوری شده که توسط دستگاه گلژی تولید می‌شوند از عرض غشای پلاسما عبور کرده و محتویات خود را برای تشکیل دیواره‌سلولی خالی می‌کنند
۴- غشای پلاسمایی در حالت عادی قابل تشخیص نبوده و فقط در موقع پلاسمولیز قابل رویت است. سلول‌ها به دلیل فشار تورژسانس (وارد شدن آب به درون سلول در اثر فشار منفی)، به غشای پلاسما فشار آورده و آن را به دیواره سلولی میچسباند. اگر گیاه و در نهایت سلول‌ها دچار کم آبی شوند به دلیل کاهش فشار تورژشانس، غشای پلاسما شل شده و از دیواره سلولی جدا می‌شوند (پلاسمولیز Plasmolysis).



شکل ۳-۱۱ (**الف**) هنگامی که سلول با کم‌آبی مواجه می‌شود **غشای پلاسما** از دیواره جدا شده و محتویات سلول (پروتوپلاسم) چروکیده می‌شود. (**ب**) اگر یک تکه از غشای پلاسما را بزرگنمایی کنیم، میبینیم از یک لایه دوگانه فسفولیپید تشکیل شده که از دنباله آبگریزشان به هم متصل هستند و در وسط آن ذرات پروتئین شناور هستند و دنباله‌های کربوهیدرات به پروتئین‌ها وصل‌اند. یک فسفولیپید از کولین، فسفات و گلیسرول متصل به دو مولکول اسید چرب تشکیل شده است (یک سر آبگریز و یک سر آبدوست)

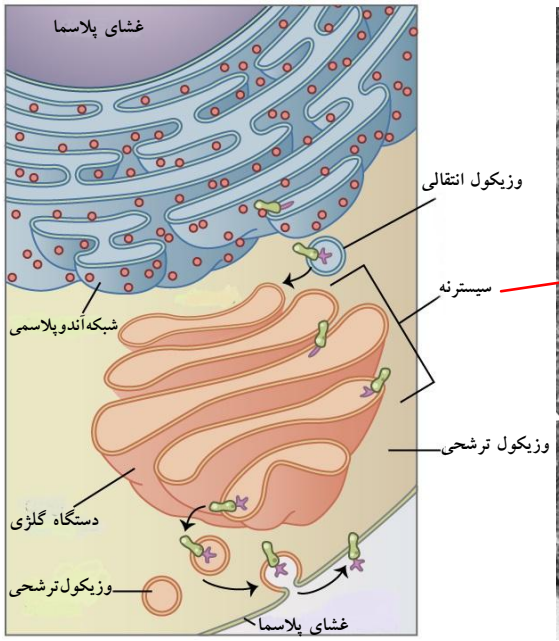
۳-۳-۳- سیتوپلاسم Cytoplasm

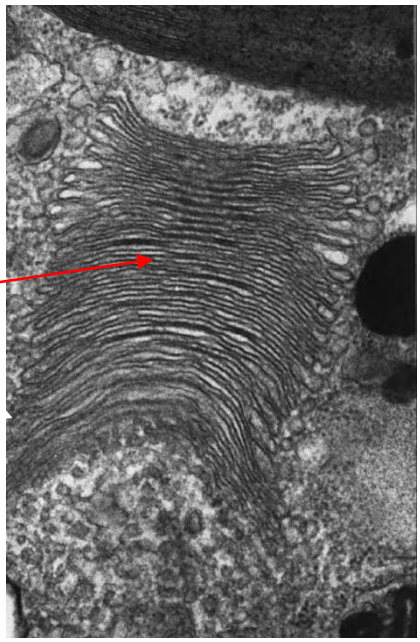
سیتوپلاسم بخشی از سلول است که مجموعه ای از اندامکها در داخل آن قرارگرفته‌اند. در واقع سیتوپلاسم یک محیط برای غوطه‌ور ساختن اندامک‌ها فراهم می‌کند. قسمت مایع سیتوپلاسم شفاف وبی‌رنگ، یکنواخت و متحدالشکل، کلوئیدی و شبیه به سفیده تخم‌مرغ است که آن را سیتوسول (Cytosol) یا هیالوپلاسم (Hyaloplasm) می‌نامند. سیتوسول یک محلول کلوئیدی است که عمدتاً از آب (۸۵ درصد)تشکیل شده است و حاوی RNAها، اسیدهای آمینه، پروتئین، لیپیدها، کربوهیدراتها و یونهاست. PH سیتوسول ۶/۸ است. سیتوزول حاوی هزاران آنزیم است که برای تجزیه گلوکز، بیوسنتز قندها، اسیدهای چرب و اسیدهای آمینه به کار می‌روند. در سیتوزول مولکولها شکسته می‌شوند تا اندامک‌ها از آن استفاده کنند. مثلاً، قبل از شروع تنفس، گلوکز در سیتوزول شکسته می‌شود و سپس به میتوکندری می‌رود. در سیتوزول یک ساختار اسکلتی به نام " اسکلت سلولی" هم وجود دارد که به سلول شکل می‌دهد و به حرکت سلول نیز کمک می‌کند. در یک سلول زنده مایع سیتوسول همراه با اندامک‌های درون آن با مصرف انرژی همیشه در حال حرکت و چرخش می‌باشند که سیکلوز (Cyclosis) نام دارد.

۳-۴- اندامکهای درون سیتوپلاسم

۳-۴-۱- دستگاه گلژی (Golgi apparatus) یا دیکتوزوم Dictozome

دستگاه گلژی یک سیستم غشایی ویژه است که از روی هم قرار گرفتن کیسه‌های پهن و قرصی شکل با وزیکولهایی در لبه آن تشکیل شده‌اند که به این کیسه‌ها **سیسترن** یا **سیسترنا** Cisterna گفته می‌شود. البته واحد ساختاری بزرگ‌تر برای دستگاه گلژی، **دیکتیوزوم** Dictozome می‌باشد که هر دیکتیوزوم خود از ۴ تا ۸ سیسترن ساخته شده است. منشا دستگاه گلژی، شبکه آندوپلاسمی صاف می‌باشد، دستگاه گلژی در ساخت دیواره سلولی و مواد پلی‌سارکارید، گیلکوپروتئین و گلیکولیپید نقش دارد. همچنین با تعداد زیادی وزیکل، مواد را به غشای سلولی منتقل می‌کنند تا از سلول خارج شوند. دستگاه گلژی محل پردازش و بسته‌بندی مواد مورد نیاز برای سلول می‌باشد. گلژی مسوول کنترل ترافیک مولکولی در سلول نیز می‌باشد. تقریباً تمام مولکولها در دوره‌ای که در سلول هستند مجبورند از دستگاه گلژی بگذرند. نامگذاری دستگاه گلژی به افتخار کامیلو گلژی، دانشمند ایتالیایی، صورت گرفت که در سال ۱۸۹۸ برای نخستین بار وجود آنها را در یاخته‌های عصبی گزارش کرده است (شکل ۳-۱۲)

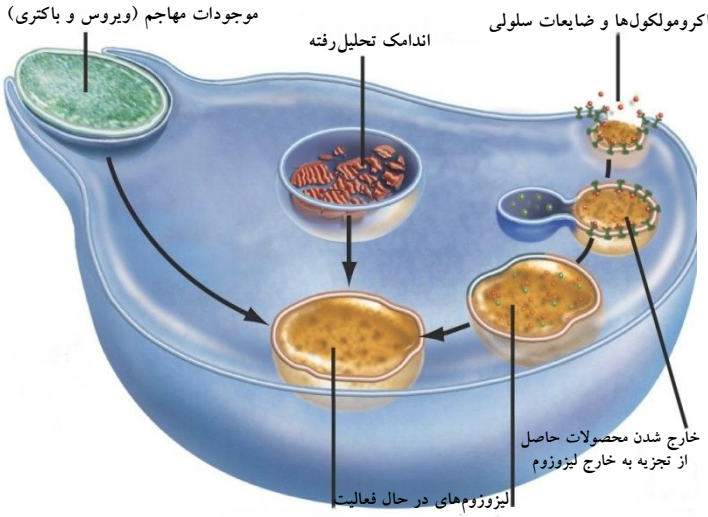




شکل ۳-۱۲ ساختار **دستگاه گلژی** که در مجاورت شبکه آندوپلاسمی قرار دارد. دستگاه گلژی از تعدادی سیسترنه که در مجموع دیکتوزم نامیده می‌شود، تشکیل شده است. سیسترنه‌ها دارای تعداد زیادی وزیکول هستند. وزیکول‌ها از شبکه آندوپلاسمی پروتئین‌ها را دریافت کرده و آن به دستگاه گلژی تحویل می‌دهند. در دستگاه گلژی پروتئین‌ها، پلی‌ساکاریدها و دیگر ماکرومولکول‌ها پردازش شده و دوباره توسط وزیکول‌ها از سلول خارج می‌شوند. تصویر میکروسکوپی سمت راست نیز چین‌خوردگی‌های دستگاه گلژی را نشان می‌دهد. بسته‌بندی و فرآوری مواد و ترشح آن‌ها و نیز ساخت آنزیم‌ها از وظایف دستگاه گلژی است که به عنوان یک سیستم ترافیکی برای مواد سلول عمل می‌کند.

۳-۴-۲- لیزوزوم‌ها Lysosome

لیزوزوم کیسه‌ای حاوی آنزیم‌های مختلف از جمله پروتئازها، نوکلئازها و فسفولیپازها می‌باشد. لیزوزومها را در حکم کیسه‌های خودکشی و یا نارنجک درون سلولی می‌دانند که تخریب غشای آن می‌تواند موجب تجزیه مواد و اجزای درون سلول می‌شود. اما آنزیم های هضم کننده درون لیزوزوم در pH اسیدی حدود ۵ فعال هستند و در pH خنثی سیتوسول چندان فعال نیستند. به دلیل ساختار غشای لیزوزوم، آنزیم‌های هضم‌کننده روی خود لیزوزوم اثری ندارند. ماکرومولکول‌ها، اندامک‌های از رده‌خارج، سلول‌های مرده و عوامل بیماری‌زا مثل ویروس‌ها و باکتری‌ها همگی توسط آنزیم‌های درون لیزوزوم هضم و تجزیه می‌شوند و مواد حاصل از آن‌ها برای استفاده سلول بازیافت می‌شوند (۳-۱۳).



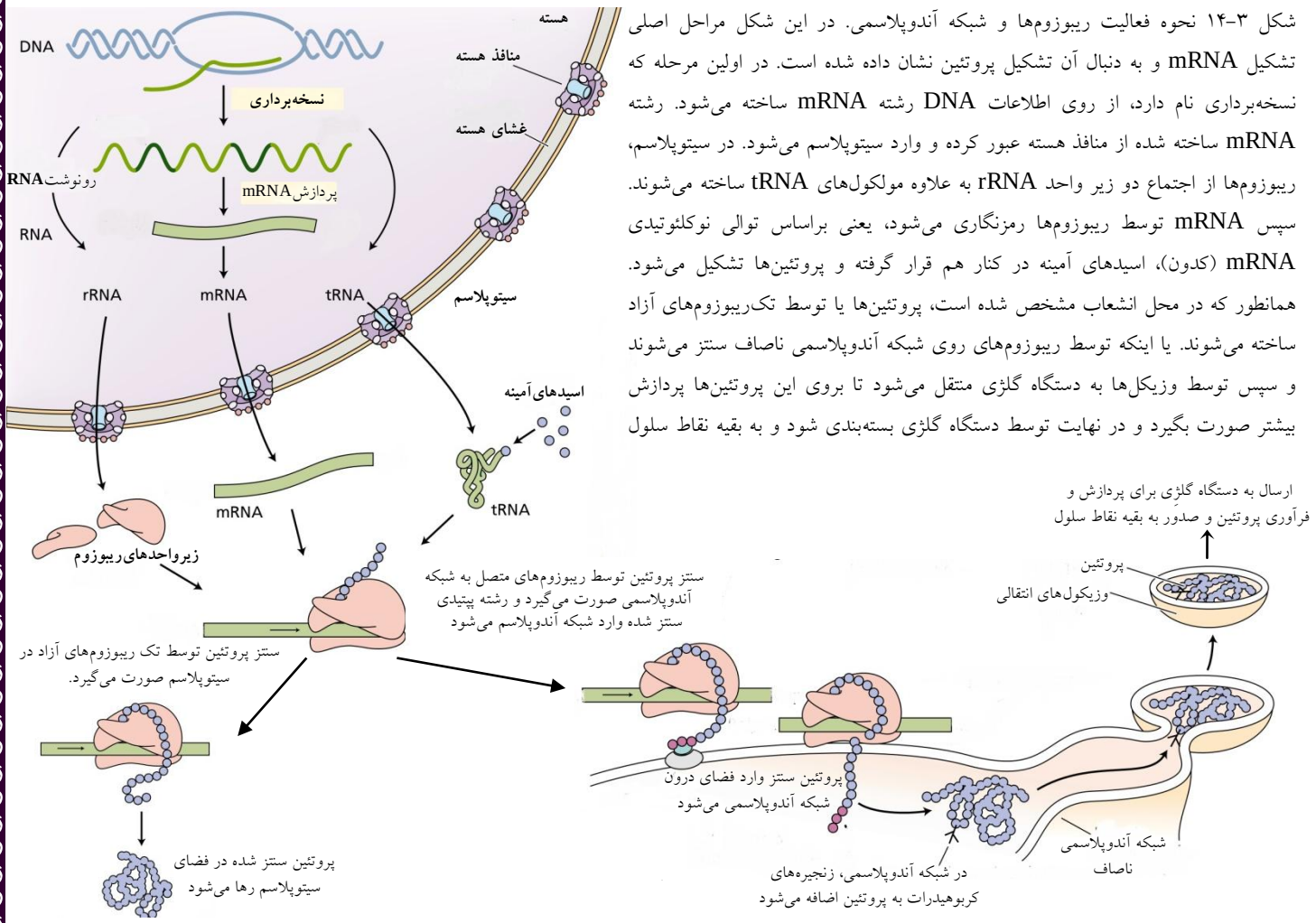
شکل ۲-۱۳ سلول‌های مهاجم (ویروس یا باکتری) یا دیگر سلول‌های مرده هم نوع، اندامک‌های تحلیل رفته و ماکرومولکول‌ها همگی توسط **لیزوزوم** تجزیه می‌شوند

۳-۴-۳- ریبوزوم ها Ribosome

ریبوزوم ها ذرات کوچک و کروی شکل هستند که در تمام سلول پراکنده‌اند و از پروتئین و RNA تشکیل شده‌اند. ریبوزوم ها را دو زیر واحد کوچک و بزرگ تشکیل می دهند که توسط یون منیزیم (Mg^{+2}) محکم بهم متصل می شوند. نقش اصلی ریبوزومها سنتز پروتئینهاست. به این صورت که طی فرآیند رونویسی (Transcription) اطلاعات DNA هسته به صورت توالی mRNA رمزنگاری می‌شود سپس این اطلاعات از هسته وارد سیتوپلاسم شده و در آنجا، ریبوزوم‌ها اطلاعات رشته‌های RNA را به صورت پروتئین که چیدمانی از اسیدهای آمینه است، ترجمه می‌کند که این عمل ترجمه (translation) نامیده می‌شود (شکل ۳-۱۴) برخی ریبوزوم‌ها به صورت تکی و آزاد در سیتوپلاسم رها هستند (مونوزوم) اما تعداد زیادی ریبوزوم به یک رشته mRNA برای سنتز همزمان پروتئین متصل می‌شوند که پلی‌زوم نامیده می‌شوند. متوسط عمر هر ریبوزوم ۶ ساعت می‌باشد. اندامک‌هایی مانند کلروپلاست و میتوکندری به عنوان اندامک‌های مستقل دارای ریبوزوم‌های مخصوص خود هستند.

۳-۴-۴- شبکه آندوپلاسمی Endoplasmic Reticulum

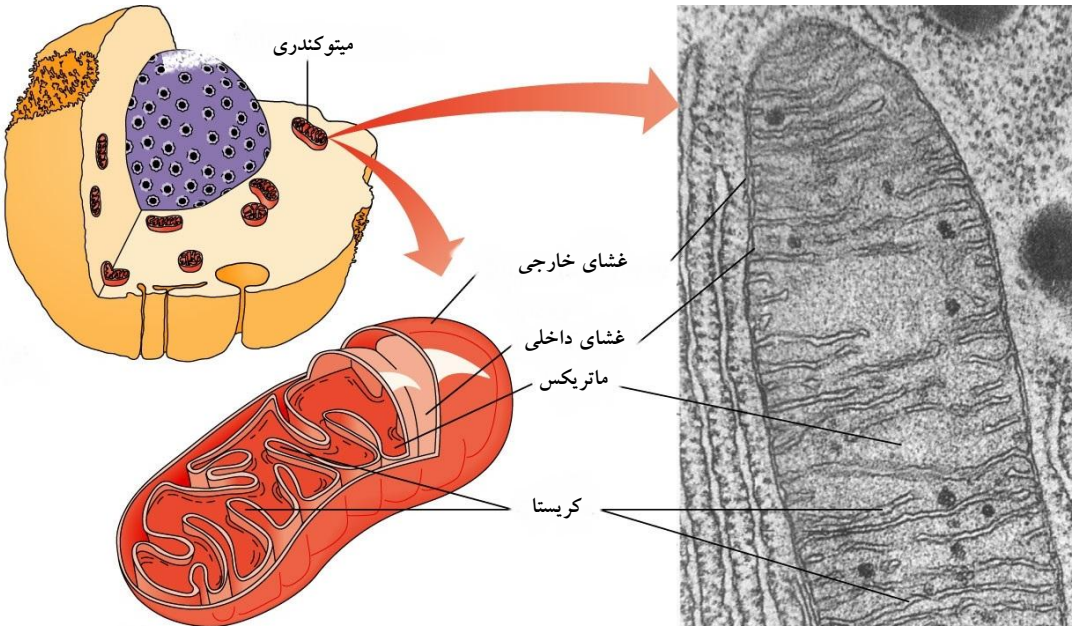
شبکه آندوپلاسمی از بخش‌های اصلی تولید مواد در سلول است که به صورت یک سیستم غشایی وجود دارد و در قسمتهای مختلف داخل سلول گسترده شده و به عنوان یک شبکه ارتباطی عمل می‌کند. در سلول‌های گیاهی دو نوع شبکهٔ **آندوپلاسمی صاف** (Smooth ER) و **شبکهٔ آندوپلاسمی ناصاف** (Rough ER) وجود دارند. تفاوت آن‌ها در این است که شبکهٔ آندوپلاسمی ناصاف (زبر)، از سمت بیرون توسط ریبوزوم‌ها پوشیده شده است. اما شبکهٔ آندوپلاسمی صاف بیشتر از لوله‌های منشعبِ بدون پوشش ریبوزومی تشکیل شده است. قسمت زبر پروتئین را سنتز می‌کند (شکل ۳-۱۴) و قسمت صاف در سنتز چربی دخالت دارد. همچنین شبکه آندوپلاسمی در تبادل مواد بین هسته و سیتوپلاسم اهمیت دارد و شکل سلول را نیز حفظ می‌کند. از طرف دیگر منشا غشای بسیاری از اندامک‌ها و خود اندامک‌ها نیز همین شبکه آندوپلاسمی است.



شکل ۳-۱۴ نحوه فعالیت ریبوزوم‌ها و شبکه آندوپلاسمی. در این شکل مراحل اصلی تشکیل mRNA و به دنبال آن تشکیل پروتئین نشان داده شده است. در اولین مرحله که نسخه‌برداری نام دارد، از روی اطلاعات DNA رشته mRNA ساخته می‌شود. رشته mRNA ساخته شده از منافذ هسته عبور کرده و وارد سیتوپلاسم می‌شود. در سیتوپلاسم، ریبوزوم‌ها از اجتماع دو زیر واحد rRNA به علاوه مولکول‌های tRNA ساخته می‌شوند. سپس mRNA توسط ریبوزوم‌ها رمزنگاری می‌شود، یعنی براساس توالی نوکلئوتیدی mRNA (کدون)، اسیدهای آمینه در کنار هم قرار گرفته و پروتئین‌ها تشکیل می‌شود. همانطور که در محل انشعاب مشخص شده است، پروتئین‌ها یا توسط تک‌ریبوزوم‌های آزاد ساخته می‌شوند. یا اینکه توسط ریبوزوم‌های روی شبکه آندوپلاسمی ناصاف سنتز می‌شوند و سپس توسط وزیکل‌ها به دستگاه گلژی منتقل می‌شود تا بروی این پروتئین‌ها پردازش بیشتر صورت بگیرد و در نهایت توسط دستگاه گلژی بسته‌بندی شود و به بقیه نقاط سلول

۳-۴-۵- میتوکندری‌ها Mitochondria

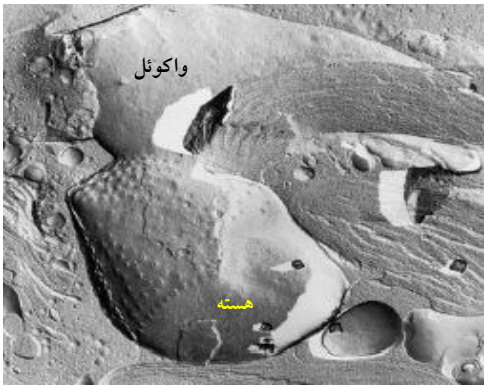
میتوکندری (Mitochondrion) هم در سلول جانوری و هم در سلول گیاهی وجود دارد و به عنوان نیروگاه‌های سلول شناخته می‌شوند. میتوکندریها دارای غشای دو لایه بوده که لایه بیرونی صاف ولی لایه داخلی دارای چین‌خوردگی زیادی است که کریستا (Crista) نام دارد. فضای داخلی میتوکندری که محدود به لایه داخلی است ماتریکس (Matrix) گفته می‌شود (شکل ۳-۱۵). در داخل ماتریکس DNA، RNA، ریبوزوم، یونهای مختلف و آنزیم‌های چرخه کربس وجود دارد. میتوکندری‌ها جایگاه‌های تنفس سلولی (Cell Respiration) می‌باشند، فرآیندی که در آن انرژی آزاد شده از متابولیسم قندها برای تولید انرژی به شکل مولکولهای ATP استفاده می‌شود. همچنین اسکلت کربنی و اسیدهای چربی که در میتوکندری ساخته می‌شوند برای ساخت دامنه وسیعی از ترکیبات آلی مورد استفاده قرار می‌گیرند میتوکندری دارای DNA و ریبوزم‌های مخصوص به خود می‌باشد در نتیجه در سنتز پروتئین‌ها نیز فعالیت دارند. بنابراین میتوکندری‌ها اندامک‌های نیمه خودمختار هستند.



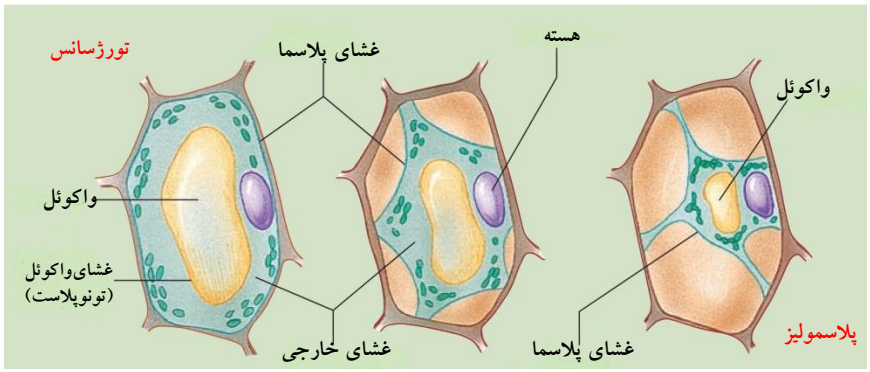
شکل ۳-۱۵ ساختار میتوکندری. در سمت راست دیاگرام سلول نشان داده شده است که میتوکندری‌ها به صورت ذرات لوبیایی شکل مشخص است. در دمای نزدیک، میتوکندری دارای یک غشای دو لایه است که لایه داخلی آن دارای چین خوردگی‌های فراوان می‌باشد که کریستا نام دارد. فضای داخل میتوکندری نیز ماتریکس نام دارد. در سمت راست نیز تصویر میکروسکوپی یک میتوکندری و بخش‌های آن مشاهده می‌شود.

۳-۴-۶- واکوئول ها Vacuole

واکوئل‌ها اندامک‌های بزرگ و آبکی با یک غشای تک لایه به نام تونوپلاست(Tonoplast) می‌باشند. واکوئولهای بزرگ ویژه سلولهای گیاهی است و در سلولهای جانوری یافت نمی‌شود. سلول‌های گیاهی کوچک تعداد زیادی واکوئل کوچک دارند، با رسیدن سلول به حجم و رشد نهایی، واکوئل‌های کوچک با هم ادغام شده و یک واکوئل بزرگ مرکزی تشکیل می‌دهند. افزایش حجم یک سلول بالغ طی رشد، بیشتر ناشی از بزرگ‌شدن واکوئل است. شیره واکوئل شامل آب و مواد محلول متعددی است که PH آن کمی اسیدی است. واکوئل باعث حفظ **تورژسانس سلول (Cell turgor)** می‌شود. برای این هدف، نمک‌ها و اسیدهای آلی و معدنی در واکوئل انباشته می‌شوند که همین سبب جذب آب به داخل واکوئل شده و در نتیجه آن تونوپلاست به پروتوپلاسم و دیوارهٔ سلولی پیرامون خود فشار می‌آورد. تورژسانس عامل سفتی و استحکام بخش‌های علفی گیاه است. هنگام کمبود آب، تورژسانس کاهش یافته و گیاه پژمرده می‌شود (پلاسمولیز Plasmolysis) (شکل ۳-۱۶). وظیفه دیگر واکوئل، بازیافت اجزا و بخش‌های آسیب‌دیده سلول است. مثلاً میتوکندری‌ها به واکوئل انتقال داده شده و با اثر آنزیم‌ها، هضم می‌شوند و ترکیبات حاصل (اسیدهای‌آمینه و کربوهیدرات‌ها) در اختیار سلول قرار می‌گیرند. این در هنگام پیری و قبل از ریزش برگ‌ها، که ترکیبات ساختمانی به بافت‌های در حال رشد و یا ذخیره‌ای انتقال می‌یابند، اهمیت دارد. واکوئل‌ها همچنین محل انباشته شدن مواد زائد و سمی در سلول هستند. برگ‌ها قادر به دفع ترکیبات و متابولیت‌های اضافی و زائد سمی مثل علف‌کش‌ها نیستند. این ترکیبات در واکوئل رسوب و انباشته می‌شوند. واکوئل‌های ذخیره‌ای قندها، اسیدهای آمینه، ترکیبات یونی و اسید آلی را در خود ذخیره می‌کنند. آخرین وظیفه واکوئل‌ها، انباشت رنگدانه‌های آنتوسیانین می‌باشد.

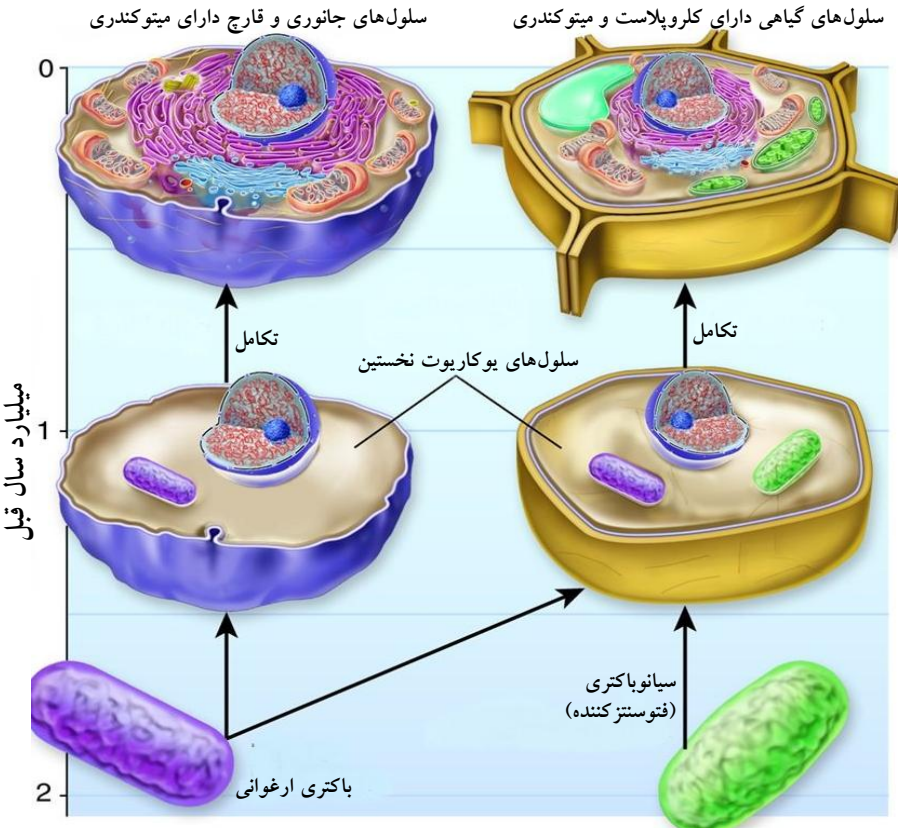


شکل ۳-۱۶ سمت بالا: تصویر یک تراش انجمادی از سلول. هسته همراه با منافذ روی آن به صورت نقطه‌هایی مشخص است. بالاتر از هسته نیز واکوئل قرار دارد. تصویر سمت چپ: در حالت مناسب که گیاه به خوبی آبیاری می‌شود. واکوئل‌ها آب زیادی به خود جذب می‌کنند و در نتیجه بزرگ شدن واکوئل، به دیواره سلول فشار می‌آید (فشار تورژسانس) که باعث قائم نگه داشتن بافت‌های گیاهی و خود گیاه در گیاهان علفی می‌شود. اما اگر گیاه کمبود آب داشته باشد حالت پلاسمولیز اتفاق می‌افتد که در آن واکوئل آب از دست می‌دهد که غشای پلاسما از سلول جدا می‌شود و بافت‌ها شل می‌شوند و در نهایت گیاه پژمرده می‌شود.



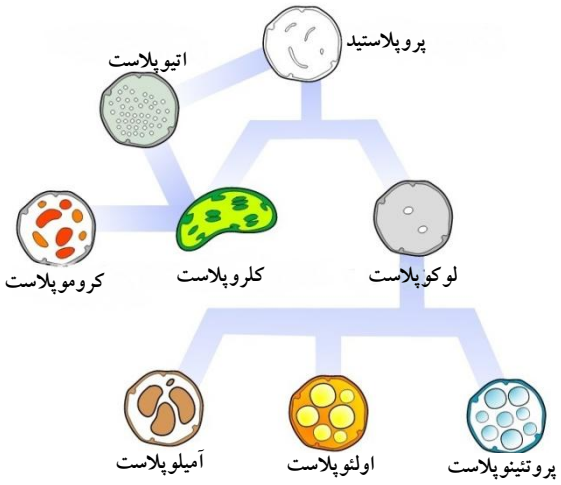
۳-٤-۷- پلاستها(پلاستیدها) Plastids

پلاستیدها (Plastids) اندامک‌های مختص سلول‌های گیاهی که مجموعه آن‌ها، پلاستیدوم (Plastidum) نام دارد. همانند تقسیم سلولی، این اندامک‌های نیز از طریق تقسیم‌شدن، تکثیر پیدا می‌کنند و معمولاً به وسیله والد مادری به ارث می‌رسند. این یعنی تمامی پلاستیدهای یک گیاه از پیش‌پلاستیدها (پروپلاستیدها Proplastides) منشأ یافته‌اند. این پروپلاستیدها ساختارهای ابتدایی هستند که طی تمایز سلولی به انواع پلاستیدها تبدیل می‌شوند. منشأ پلاستیدها، سلول‌های پروکاریوتی (باکتری‌ها) بوده‌است که حدود ۱/۵ میلیارد سال پیش با سلول گیاهی همزیستی پیدا کرد (نظریه همزیستی). سلول گیاهی آن‌ها را به درون خود راه داد، و طی زمان این سلول به اندامکی تبدیل شد که همه نقش‌های خود جز فتوسنتز را از دست داد، در مقابل، سلول همه مواد لازم برای این کار را در اختیار او می‌گذاشت (شکل ۳-۱۷).



شکل ۳-۱۷ بر اساس یک نظریه برخی پلاستیدها همانند کلروپلاست و حتی اندامک‌هایی مثل میتوکندری در ابتدا باکتری‌هایی بوده‌اند که وارد سلول‌ها شده‌اند و بعد از همزیستی، طی میلیون‌ها سال تبدیل به این اندامک‌ها شده‌اند. در سمت چپ تصویر سلول‌های ارغوانی (باکتری‌های هوازی) وارد سلول‌شده و طی فرآیند تکامل تبدیل به اندامک میتوکندری شده‌اند. در سمت راست نیز سیانوباکتری (باکتری فتوسنتز کننده) بعد از وارد شدن سلول طی سال‌ها به اندام کلروپلاست تبدیل شده‌اند. توالی DNA این اندامک‌ها با باکتری‌های ذکر شده شباهت بالایی دارد.

بیشتر پلاستیدها دارای یک غشای دولایه و یک فضا درونی هستند که یا محل ذخیره رنگدانه‌ها و ترکیبات ذخیره‌ای هستند یا محل انجام واکنش‌های فعال سلولی مثل فتوسنتز. انواع پلاستیدها عبارتند از: کلروپلاست، کروموپلاست، لوکوپلاست. که کلروپلاست، کروموپلاست و لوکوپلاست پلاستهای اصلی هستند و آمیلوپلاست، اولئوپلاست و پروتئینوپلاست سه نوع لوکوپلاست هستند. تمام پلاستیدها از پروپلاستید منشا می‌گیرند که اندامک‌های کوچک سبز رنگ و هم‌اندازه میتوکندری می‌باشند (شکل ۳–۱۸). در زیر انواع پلاستیدها توضیح داده شده‌اند:



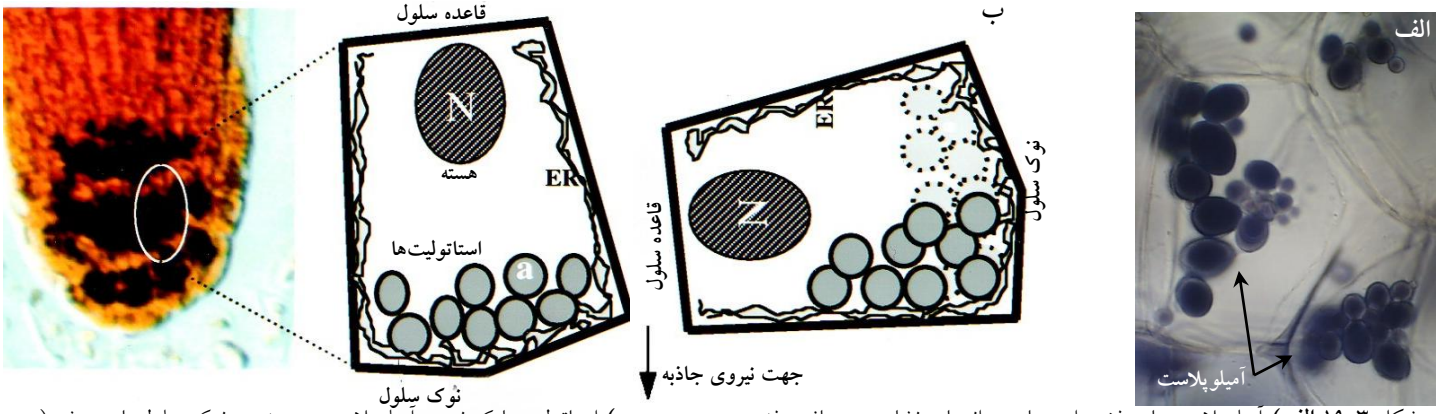
شکل ۳–۱۸دسته‌بندی انواع پلاستید که از پروپلاستید منشا می‌گیرند

۱–لوکوپلاستها (Leucoplast): پلاستیدهای بیرنگ هستند و غالباً در سلولهای اندوخته‌ای بذر، ریشه‌ها، ساقه‌های زیرزمینی و اندامهایی که در معرض نور نیستند، یافت می‌شوند. وظیفه آن‌ها ذخیره نشاسته، چربی و پروتئین می‌باشد اما برخی لوکوپلاست‌ها در سنتز اسیدهای چرب، تعدادی از اسیدهای آمینه و ترکیباتی مثل هِم (Heam) دخالت دارند. لوکوپلاستها اگر در مجاورت نور قرار گیرند ممکن است به کلروپلاست تبدیل شوند (همانند سبز شدن غده سیب‌زمینی). مهمترین لوکوپلاستها عبارتنداز:

آمیلوپلاست(Amyloplast): لوکوپلاستهای آکنده از نشاسته هستند که در سلول‌های ذخیره‌ای بذر، ریشه و ساقه مشاهده می‌شود. همچنین آمیلوپلاست‌های ویژه‌ای در نوک ریشه به نام **استاتولیت** (Statolith) وجود دارند که به عنوان حسگرهای نیروی جاذبه باعث می‌شوند ریشه همیشه به طرف پایین رشد کند. استاتولیت‌ها در ساقه نیز وجود دارند که باعث رشد عمودی ساقه برخلاف نیروی جاذبه می‌شوند (شکل ۳–۱۹).

اولئوپلاست (Oleoplast): لوکوپلاستهای حاوی چربیها را اولئوپلاست می‌نامند. این اندامک‌ها به ویژه در بذرهای دارای چربی فراوان مثل بذر کلزا، کتان، کرچک، گلرنگ و حتی در بافت گوشتی میوه‌های چرب مثل نارگیل و آواکادو مشاهده می‌شود.

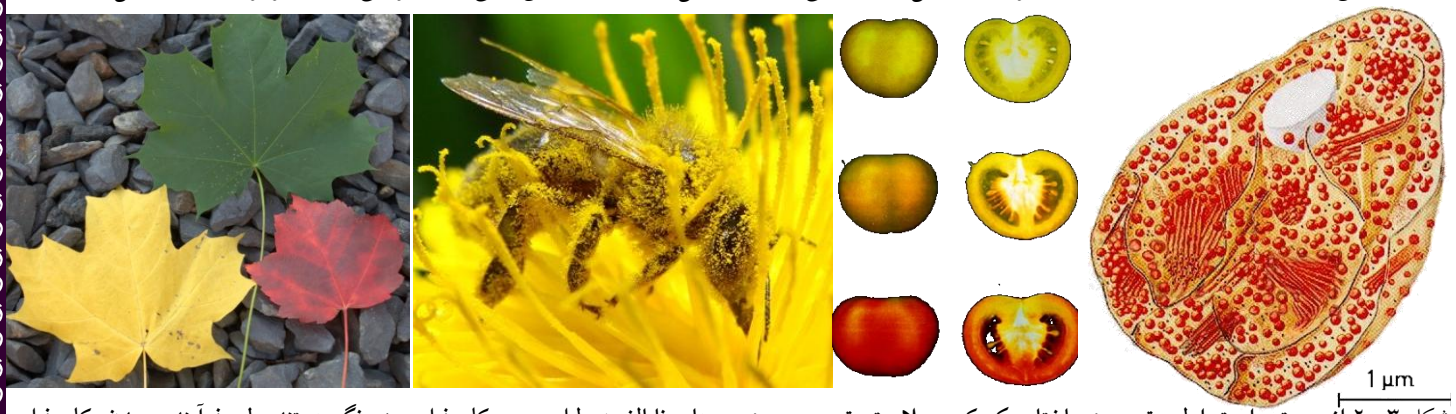
پروتئینوپلاست (Proteinoplast): لوکوپلاستهای حاوی پروتئین‌ها را پروتئینوپلاست می‌گویند و امروزه کمتر از این واژه استفاده می‌شود زیرا بیشتر سلول‌های پلاستیدی دارای پروتئین (انواع آنزیم‌ها که جزو پروتئین‌ها محصوب می‌شوند) هستند.



شکل ۳–۱۹ **الف)** آمیلوپلاست‌های ذخیره‌ای حاوی دانه‌های نشاسته در بافت غده سیب‌زمینی. **ب)** استاتولیت‌ها که نوعی آمیلوپلاست هستند در نوک سلول‌های ریشه (بر خلاف سلول‌های ساقه، در ریشه نوک سلول‌ها به طرف پایین و قاعده آن‌ها به طرف بالا است) به عنوان حسگرهای نیروی جاذبه عمل می‌کنند. یعنی اگر گلدان حاوی یک گیاه به صورت افق قرار داده شود استاتولیت‌ها به طرف کف سلول سرازیر می‌شوند و باعث می‌شوند ریشه جهت جاذبه را تشخیص داده و مسیر رشد خود را تغییر دهد.

۲–کروموپلاستها (Chromoplast): پلاستیدهای مجل انباشت رنگدانه‌های مختلف غیر از کلروفیل (رنگ سبز) می‌باشد. این پلاستیدها رنگدانه‌های کاروتنوئیدی سنتز می‌کنند که سبب تولید رنگ زرد، نارنجی و قرمز در بسیاری از گلها، برگهای پائیزی، میوه‌ها و تعدادی از ریشه‌ها می‌گردند. رنگدانه‌های مزبور در آب غیرمحلول ولی در چربی به خوبی حل می‌گردند وبه این دلیل نیز به آنها **لیپوکروموم** هم میگویند. رنگیزه‌های

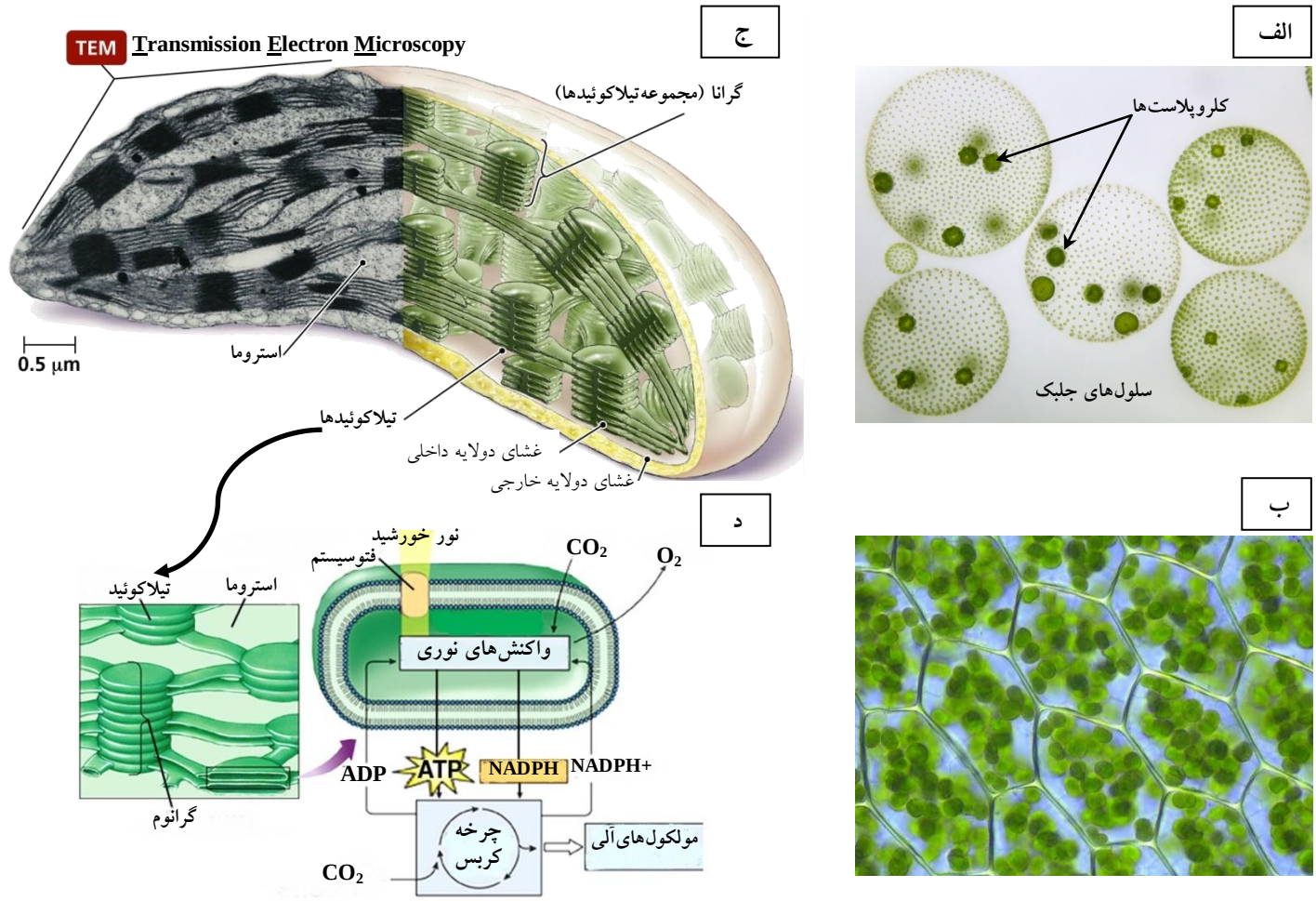
کاروتنوئیدی عبارتند از: **کاروتن** Carotene (رنگیزه نارنجی) در هویج، لیکوپن Lyopene (رنگیزه قرمز) در گوجه فرنگی و هندوانه و گزانتوفیل xanthophylls (رنگیزه زرد) در گلبرگهای زرد. در کلروپلاست‌ها غیر از رنگیزه سبزِ کلروفیل، کاروتنوئیدها نیز وجود دارند که به علت سبزی کلروفیل رنگ آن‌ها پوشیده است. هنگامی که کلروفیل به عللی در پلاست از بین برود رنگ زرد گزانتوفیل و نارنجی کاروتن‌ها ظاهر می‌شود. این مسئله در پائیز در برگهای گیاهان و همچنین در میوه‌های سبز در حال رسیدن رخ می‌دهد. گلبرگ‌های رنگی دارای کروموپلاست‌ها باعث می‌شوند حشرات جذب گل‌ها شوند و دانه گرده و بذر این گل‌ها را به بقیه نقاط منتقل کنند که این از راه‌های بقای گیاهان می‌باشد. البته غیر از کاروتنوئیدها که عامل اصلی رنگ‌های قرمز، نارنجی و زرد هستند و در کروموپلاست‌ها وجود دارند، دسته دیگری از رنگیزه‌ها به نام **آنتوسیانین** Anthocyanin هستند که بیشتر در واکوئل انباشته می‌شوند و عامل رنگ‌های بنفش، آبی و در برخی موارد قرمز هستند (شکل ۳-۲۰).



شکل ۳-۲۰ **از سمت راست اولین تصویر: ساختار یک کروموپلاست. تصویر دوم: میوه‌های نابالغ به دلیل وجود کلروفیل سبز رنگ هستند، طی فرآیند رسیدن، کلروفیل تجزیه شده و به جای آن رنگدانه‌های کاروتنوئیدی ظاهر می‌شوند. تصویر سوم**: بافت گلبرگ اکثر گل‌ها دارای کروموپلاست‌های حاوی رنگدانه‌های کاروتنوئیدی می‌باشند که جذب کننده حشرات گرده‌افشان هستند. تصویر چهارم: قبل از ریزش برگ‌ها، کلروفیل تجزیه شده و رنگیزه‌های پنهان (کاروتنوئیدها) ظاهر می‌شوند.

۳-کلروپلاستها (Chloroplast): مهمترین پلاستید به شمار می‌رود که عامل رنگ سبز در گیاهان و جلبک ها می‌باشند. کلروفیل، رنگدانه‌های درون غشای دوگانه کلروپلاستها هستند که طی فرآیند فتوسنتز انرژی تابش خورشید را تبدیل به انرژی شیمیایی می‌کنند و با ترکیب کردن آب و دی‌اکسیدکربن، مولکول‌های پرانرژی همانند ATP، NADPH و کربوهیدرات را تولید کرده و اکسیژن آزاد می‌کنند (۳-۲۱). غیر از فتوسنتز، کلروپلاست‌ها در سنتز اسیدهای چرب و نیز پاسخ‌های ایمنی گیاه نقش دارند. کلروپلاست‌ها اندامک‌های بزرگی هستند که تا ۱۲۵ عدد از آن‌ها می‌تواند در سلول وجود داشته باشد و تا ۷۰٪ حج سلول را اشغال می‌کنند. سلول‌های برگ (به ویژه سلول‌های مزوفیل نردبانی و مزوفیل اسفنجی) محل اصلی کلروپلاست‌ها هستند اما در ساقه‌ها و دیگر اندام‌های سبز رنگ نیز وجود دارند. کلروپلاست‌ها همانند دیگر پلاستیدها از پروپلاستیدها به وجود می‌آیند، لازمه تشکیل کلروپلاست‌ها نور می‌باشد. حتی اتیوپلاست‌ها در صورت تابش نور به کلروپلاست تبدیل می‌شوند.

ساختمان کلروپلاست: هرکلروپلاست به وسیله دو غشای داخلی و خارجی احاطه می‌شود. درون کلروپلاست از ماده‌ای به نام استروما پر شده است که این ماده حاوی ذرات چربی، مولکول DNA، مولکولهای نشاسته، ریبوزومها و تیغه‌ها می‌باشند. کلروپلاستها در داخل دارای کیسه‌های پهن شده‌ای به نام **تیلاکوئید** (Thylakoid) هستند. به مجموع تیلاکوئیدها که روی هم قرار می‌گیرند **گرانوم** (Granum) می‌گویند و به مجموعه گرانومها **گرانا** (Grana) می‌گویند (۳-۲۱). طی تمایز کلروپلاست‌ها، غشای پوششی داخلی برای تشکیل تیلاکوئیدها به صورت غلاف در آمده و سپس دو انتهای باز آن، بسته می‌شود. از این رو، سطح بزرگ غشا، جایگاهی برای دستگاه فتوسنتزی فراهم می‌کند. ماده رنگی کلروفیل در غشای تیلاکوئیدها قرار دارد. کلروپلاستها در جلبکها نیز وجود دارند و به آنها **کروماتوفور** گویند. اما در جلبک‌های قرمز و قهوه‌ای، رنگدانه‌های دیگری وجود دارند که رنگ سبز کلروفیل را می‌پوشانند. کلروپلاست‌ها عدسی‌شکل بوده و قادرند حالت قرارگیری خود را طوری در داخل سلول تغییر دهند که مقدار بهینهٔ نور را جذب کنند. در گیاهان عالی طول کلروپلاست‌ها از ۳ تا ۱۰ نانومتر متفاوت است. بیشتر فعالیتهای درون کلروپلاستها به وسیله ژنهای هسته سلول کنترل می‌شود. اما بعضی از فعالیتهای کلروپلاست در کنترل مولکول DNA درون خود کلروپلاست است.

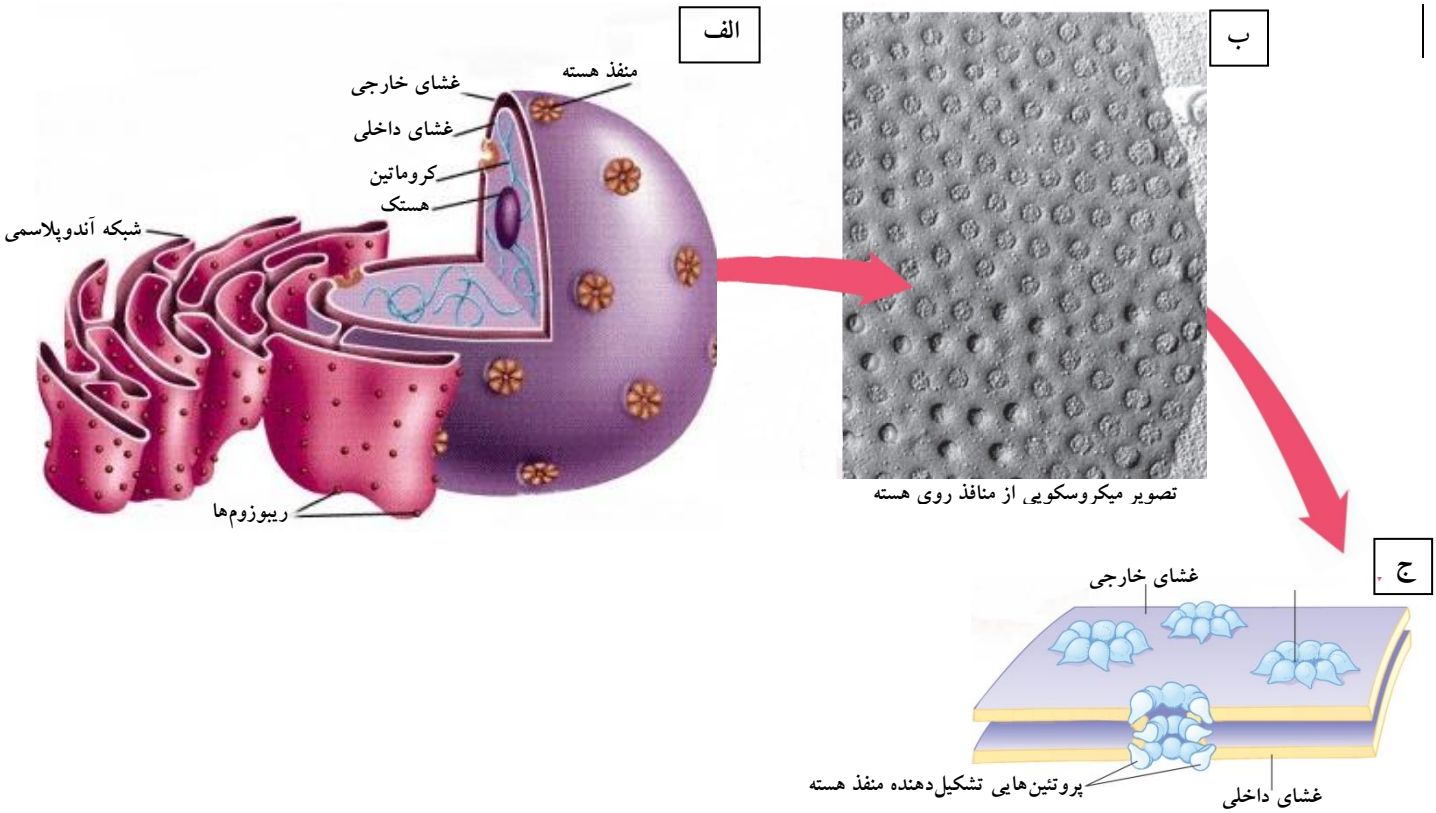


شکل ۳-۲۱ **الف)** تک‌سلول‌های نوعی جلبک که در آن اندامک کلروپلاست کاملاً مشخص است. این جلبک‌ها تعدادی کمی کلروپلاست دارند، اما سلول‌های گیاهی برای ماده‌سازی و عملکرد بالاتر تعداد زیادی کلروپلاست را به خدمت می‌گیرند (شکل **ب**). در شکل (**ج**) تصویر میکروسکوپی و نیز دیاگرام کلروپلاست نشان داده شده است. جزئیات ساختاری یک تیلاکوئید و جذب نور توسط فتوسیستم موجود در غشای تیلاکوئید و دیگر واکنش‌های تولید انرژی و مولکول‌های آلی در شکل (**د**) آورده شده است.

۳-۴-۸- هسته Nucleus

یکی از بزرگترین و واضح‌ترین اندامک‌هایی که به وسیله میکروسکوپ در سلول دیده می‌شود، هسته است که به شکلهای کروی یا تخم‌مرغی وجود دارد. هسته که به عنوان مرکز کنترل سلول در نظر گرفته می‌شود، در سلولهای جوان بزرگتر از سلولهای پیر است. قسمت اعظم ساختمان هسته را ماده‌ای ژله‌مانند بنام **کاریولنف** (Karyolynph) تشکیل می‌دهد که درون آن ماده وراثتی DNA به صورت رشته‌های در هم‌تنیده‌ای به نام **کروماتین** Chromatin شناور می‌باشد. رشته‌های کروماتین بیرنگ بوده و در زیر میکروسکوپ به خوبی دیده نمی‌شود اما در موقع تقسیم سلول، کروماتین به تعداد معینی رشته مشخص و منظم کروموزوم تبدیل می‌گردد که هر کدام حاوی ژنهای بخصوص گیاه می‌باشد و در زیر میکروسکوپ به خوبی قابل مشاهده هستند. هر کدام از موجودات زنده از جمله گونه‌های گیاهی دارای تعداد مشخصی کروموزوم هستند (تربچه: ۱۸؛ گیاه آرابیدوپسیس: ۱۰؛ نوعی سرخس: حدود ۱۲۰۰). هسته سلولهای یوکاریوتی دارای غشای دو لایه‌ای است که غشای بیرونی با شبکه آندوپلاسمی ارتباط دائمی داشته و غشای داخلی به **نوکلئوپلاسم** (Nucleoplasm) یا شیره هسته متصل است. روی غشای دولایه‌ای هسته، یکسری منافذ وجود دارند که رد و بدل مواد ژنتیکی، آنزیم‌ها، پروتئین‌ها و دیگر متابولیت‌ها از طریق این منافذ صورت می‌پذیرد. درون نوکلئوپلاسم یک یا چند **هستک** (Nucleolus) وجود دارند که در ساخت و سرهم‌بندی اندامک‌های ریبوزوم دخالت دارند، هستک‌ها در موقع تقسیم سلول از بین می‌روند. هسته مرکز کنترل خواص ارثی و ژنتیکی سلول است که این کنترل را از طریق مولکولهای DNA موجود در کروماتین

انجام می‌دهد و هر مولکول DNA مولکول RNA مخصوص را تولید کرده (نسخه‌برداری Transcription) و هر توالی مولکول RNA تولید شده ساختمان مولکول پروتئین بخصوصی را دیکته و هدایت می‌کند (ترجمه Translation). مولکولهای تولید شده RNA در هسته از جدار هسته وارد سیتوپلاسم شده و در این محل با ساخت مولکولهای پروتئین وآنزیمهای مختلف متابولیسم گیاه را کنترل می‌کنند. این مراحل در بخش ۳-۴-۴ و شکل ۳-۱۴ توضیح داده شده است. هسته مرکز فرماندهی سلول است اکثر سلولها دارای یک هسته و بعضی دو یا چند هسته دارند. زمانی که سلول تقسیم می‌شود از DNA موجود در هسته‌کپی‌برداری می‌شود و سلول‌های حاصل از تقسیم همگی اطلاعات ژنتیکی یکسان دارند.



شکل ۳-۲۲ دیاگرامی از هسته یک سلول گیاهی. (**الف**) هسته به صورت یک جسم کروی است که دارای یک پوشش دو لایه است. لایه خارجی به شبکه آندوپلاسمی متصل است. درون هسته علاوه بر DNA که به شکل کروماتین دیده می‌شود، هستک نیز وجود دارد. (ب) ارتباط بین سیتوپلاسم و هسته از راه منافذ هسته‌ای صورت می‌گیرد که تصویر میکروسکوپی آن نشان داده شده است و در شکل (**ج**) نمای نزدیک این منافذ نشان داده شده است که از یکسری پروتئین‌ها تشکیل شده‌اند

۳-۴-۹- میکروبادی‌ها (ریز اجسام) Microbodies

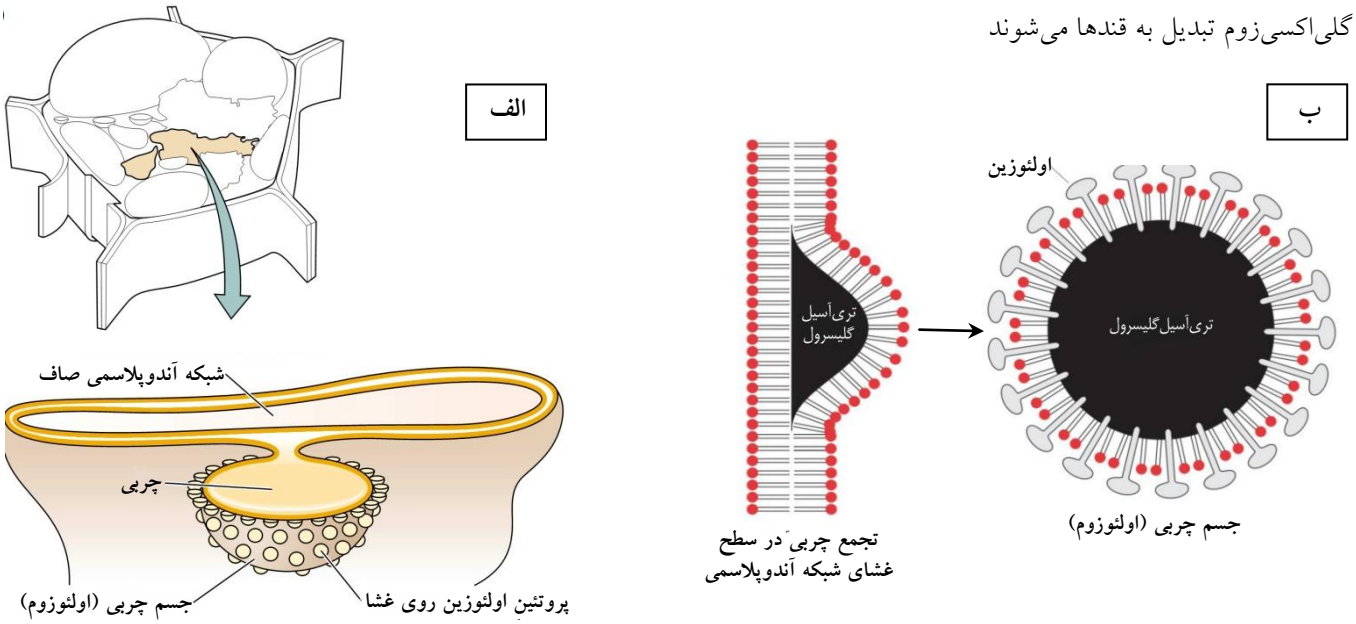
پراکسی‌زوم‌ها (Peroxisomes) که به آنها ریزاجسام هم گفته می‌شود، اندامک‌های کوچک و کروی شکل که برخلاف پلاستیدها و میتوکندری‌ها دارای غشای یک‌لایه هستند. ماتریکس (محیط درون) پراکسی‌زوم، جایگاه واکنش‌هایی است که در آنها متابولیت‌های حدواسط سمی تولید می‌شوند. اکسیداسیون برخی مواد باعث تشکیل آب اکسیژنه (H_2O_2) می‌شود آنزیم **کاتالاز**[1] پراکسی‌زوم بلافاصله H_2O_2 تشکیل شده را که برای سلول سمی است، تجزیه می‌کند که در نتیجه این تجزیه آب و اکسیژن که مولکول‌های خنثی هستند، تشکیل می‌شوند.

گلی‌اکسی‌زوم‌ها (Glyoxysomes) نوع دیگری از میکروبادی‌ها هستند که در بذرها و دانه‌های روغنی وجود دارند و در تبدیل چربی‌ها به کربوهیدرات‌ها نقش محوری دارند. تبدیل چربی‌ها به کربوهیدرات‌ها طی چرخه‌ای به نام چرخه گلی‌اکسالات Glyoxylate صورت می‌گیرد و قندهای حاصل به سایر نقاط سلول برای تولید انرژی یا سایر فعالیت‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرند. این چرخه به ویژه هنگام جوانه‌زنی بذرهای دارای چربی (همانند بذر خیار، کدو) اهمیت دارد که برای جوانه‌زنی باید چربی‌های به کربوهیدرات‌های ساختاری و سایر ترکیبات تبدیل شوند.

[1]. Catalase

۳-۴-۱۰- اولئوزوم Oleosomes

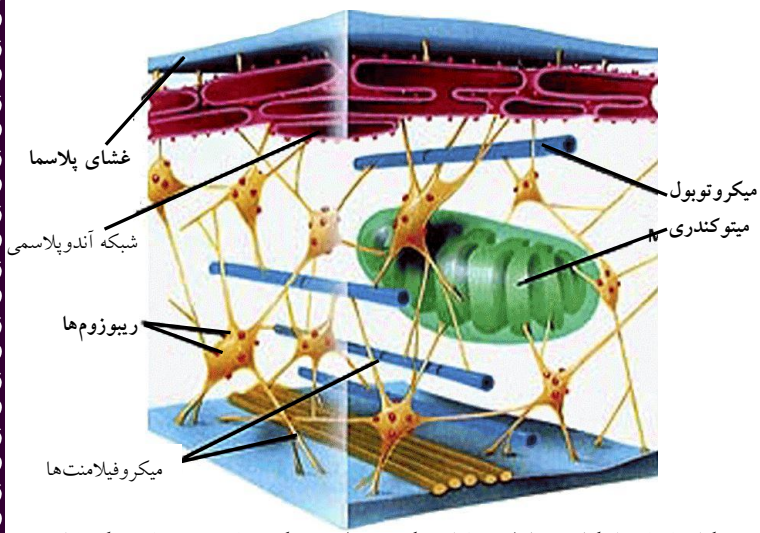
غیر از نشاسته و پروتئین که به ترتیب در آمیلوپلاست و پروتئینوپلاست ذخیره می‌شوند، بسیاری از گیاهان طی نمو بذر، مقادیر زیادی چربی در این بذرها ذخیره می‌کنند. این چربی‌ها در اندامک‌هایی به نام اولئوزوم (Oleosome) ذخیره می‌شوند که با نام اجسام روغنی (Oil body) یا اسفروزوم (Spherosome) نیز شناخته می‌شوند. تفاوت اولئوزوم‌ها با دیگر اندامک‌ها وجود یک غشای فسفولیپیدی تک لایه می‌باشد که سمت آبگریز آن به طرف داخل (محل ذخیره چربی و روغن) و سمت آبدوست آن به طرف خارج قرار دارد (شکل ۳-۲۳). پروتئینی به نام اولئوزین Oleosine در سطح خارجی اولئوزوم‌ها وجود دارد که از ادغام اولئوزوم‌ها جلوگیری می‌کند و آن‌ها را به صورت یک اندامک مستقل نگه می‌دارد. بهمانطور که قبلاً گفته شد، طی جوانه‌زنی بذر، چربی‌های موجود در اولئوزین‌ها به اندامک گلی‌اکسی‌زوم منتقل می‌شوند و در آن‌جا طی چرخه گلی‌اکسی‌زوم تبدیل به قندها می‌شوند



شکل ۳-۲۲ (**الف**) نحوه تشکیل یک اولئوزوم از غشای شبکه آندوپلاسمی. تشکیل اولئوزوم‌ها از غشای شبکه آندوپلاسمی تا حدودی شبیه به تشکیل وزیکل‌ها از شبکه آندوپلاسمی و دستگاه گلژی می‌باشد. (**ب**) تشکیل اولئوزوم از شبکه آندوپلاسمی از نمایی دیگر. ساختارهای کبریت‌مانند همان فسفولیپیدهای تشکیل‌دهنده اولئوزوم‌ها می‌باشد.

۳-۴-۱۰- اسکلت سلولی Cytoskeleton

در سیتوسول شبکه سه بعدی از پروتئین‌های رشته‌ای به نام **اسکلت‌سلولی** وجود دارد که امکان قرارگیریِ فضایی اندامک‌ها را در سلول فراهم می‌کند و همچون یک داربست حرکت اندامک‌ها و اجزای سلول را امکان‌پذیر می‌کند. همچنین در تقسیم میوز، میتوز، تقسیم سیتوپلاسم (سیتوکینز)، تشکیل دیواره سلولی، حفظ ساختار سلول و تمایز سلولی نقش دارد. اجزای اصلی اسکلت سلولی شامل **میکروتوبول** (Microtubule)، **میکروفیلامنت** (Microfilament) و می‌باشد. میکروتوبول‌ها و میکروفیلامنت‌ها از سرهم‌بندی پروتئین‌های کروی‌شکل به وجود می‌آیند. میکروفیلامنت‌ها در جریان سیتوپلاسمی که سیکلوز (Cyclosis) نام دارد، نقش کلیدی دارند. این جریان سیتوپلاسمی به کلروپلاست‌ها کمک می‌کند طی روز با تغییر مسیر نور، جایگاه خود را برای دریافت بهتر نور و عملکرد بهتر عوض کنند.



شکل ۳-۲۳ اسکلت سلولی شامل میکروتوبول و میکروفیلامنت همانند یک داربست اندامک‌ها سلولی را نگه می‌دارند و به چرخش و حرکت این اندامک‌ها در سلول کمک می‌کنند. میکروتوبول‌ها به صورت طولی و میکروفیلامنت‌ها به صورت عرضی این وظیفه را انجام می‌دهند.

۳-٤- سؤالات متداول

۱- جنس دیواره نخستین ، تیغه میانی و دیواره دوم به ترتیب:

الف) پکتات کلسیم- پکتوسلولزی- فیبریل　　ب) پکتات- لیگنین

ج) پکتوسلولزی- پکتات کلسیم- سلولز　　د) پکتاز- پکتات کلسیم- سلولز

۲- بزرگترین و واضح‌ترین جسمی که به وسیله میکروسکوپ در سلول دیده می‌شود.....

الف) واکوئول　　ب) میتوکندری　　ج) کلروپلاست　　د) هسته

۳- تنظیم آب درون سلول کار اساسی کدام است؟

الف) واکوئولها　　ب) سلولهای ترشحی　　ج) سیتوپلاسم　　د) اپیدرم

۴- تفاوت بین سلول‌های پروکاریوتی (شبه‌هسته‌داران) و سلول‌های یوکاریوتی (هسته‌داران) چیست؟

۵- مرکز کنترل سلول کدام اندامک است و چگونه این کنترل را انجام می‌دهد؟

۶- میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها چقدر به هم شبیه هستند و چقدر با هم متفاوتند؟

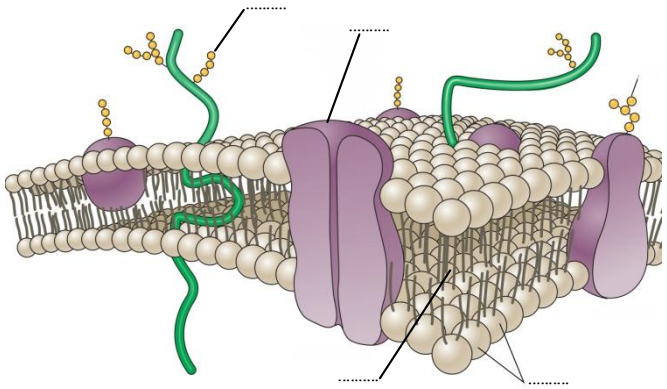
۷- یک سلول گیاهی پروتئینی را ترشح می‌کند. تولید، بسته‌بندی و آزاد شدن پروتئین از سلول را ترسیم کنید؟

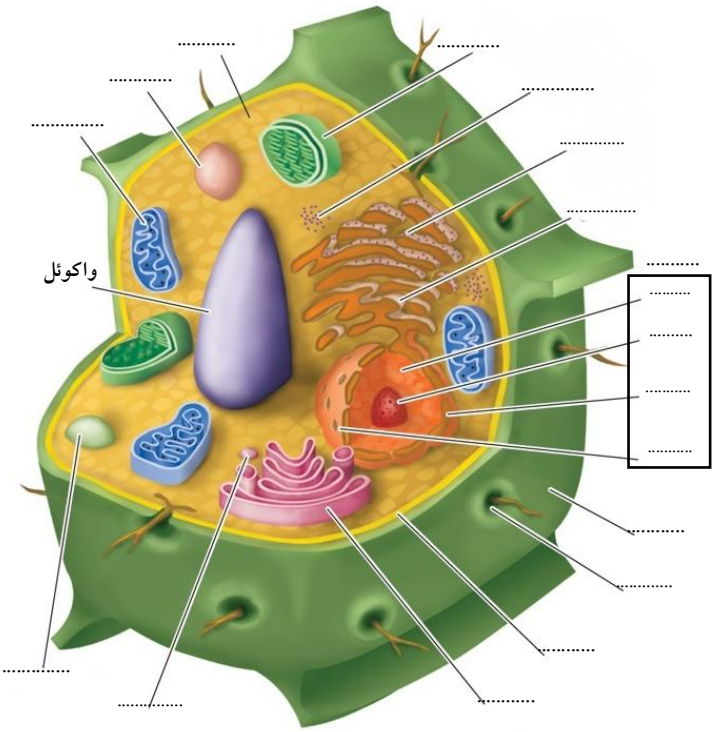
۸- قائم بودن و استوار بودن بدن جانوران به دلیل وجود سیستم استخوان‌بندی می‌باشد. اما گیاهان علفی و درختان علیرغم نداشتن استخوان‌بندی، تا صدها متر رشد می‌کنند و به خوبی سرِپا هستند. چگونگی این پدیده را هم برای گیاهان چوبی و هم برای گیاهان علفی توضیح دهید.

۹- شباهت‌ها و تفاوت‌های بین سلول‌های گیاهی و سلول‌های جانوری را بنویسید.

۱۰- مفهوم از مدل موزائیک سیال چیست (برای توضیح از واژه‌های آبگریز، آبدوست، فسفولیپید، پروتئین، غشای دولایه استفاده کنید).

۱- جاهای خالی را در شکل زیر پر کنید.





سؤالات مفهومی

۱- سرونوشت یک سلول بدون میتوکندری چه خواهد بود؟چرا؟

۲- اگر در یک سلول دیواره سلولی یا غشای پلاسما وجود نداشته باشد به ترتیب چه اتفاق‌هایی خواهد افتاد؟

۳- چرا هویج یا کرفس با گذشت زمان شل و پلاسیده می‌شوند؟ چگونه می‌توان‌ها آن‌ها را به حالت ترد و عادی برگرداند؟

فصل چهارم: بافت های گیاهی

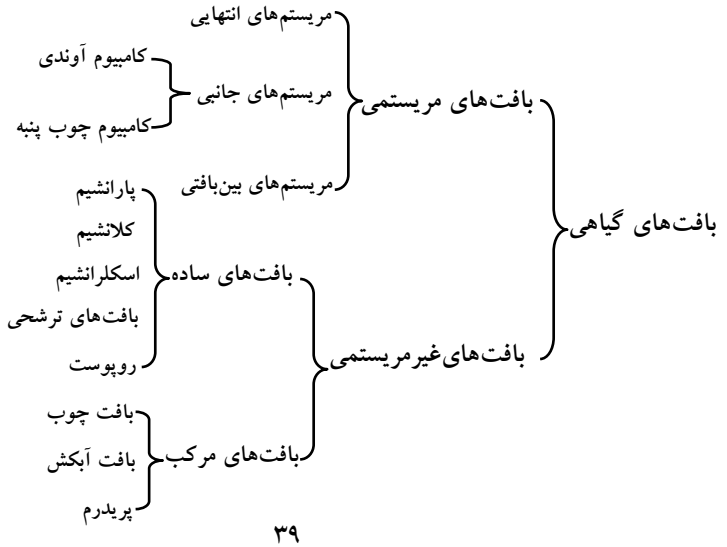
Chapter 4: Plant tissues

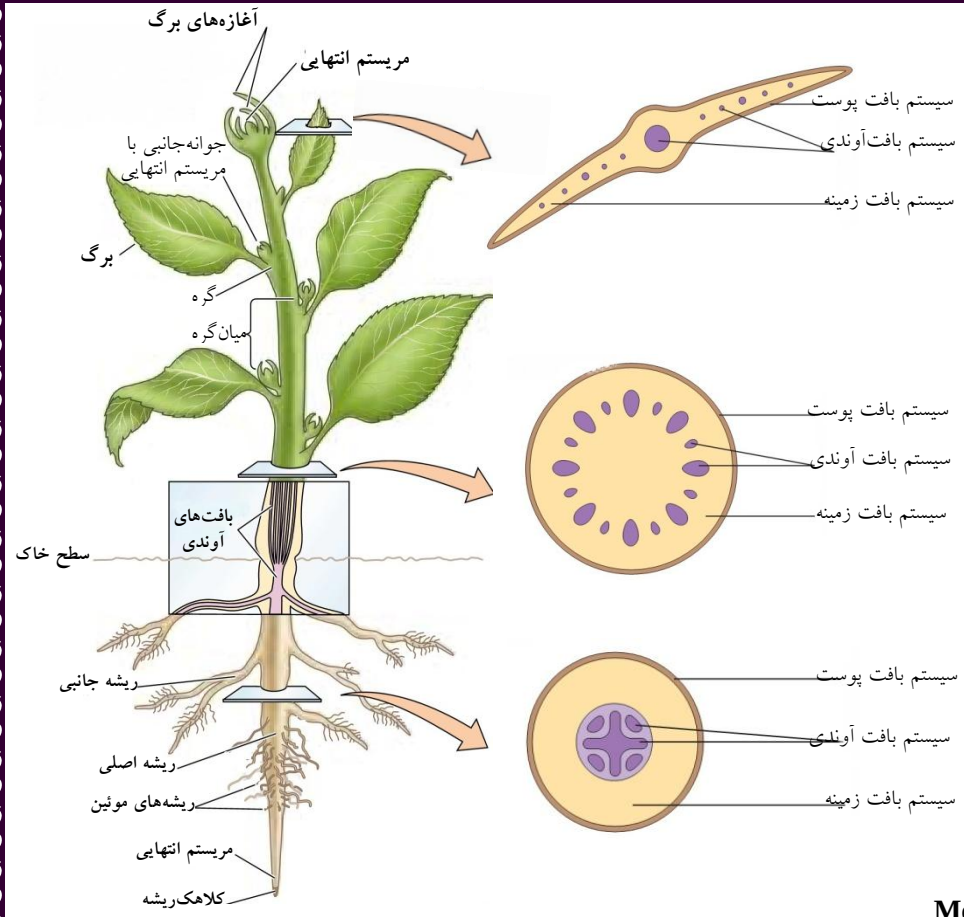
فصل چهارم: بافت‌های گیاهی Chapter 4: Plant tissues

در فصل‌های قبل، اجزای تشکیل دهنده سلول‌ها را به عنوان کوچکترین واحد زندگی بررسی کردیم و دیدیم که پیوند اتم‌ها باعث تشکیل مولکول می‌شود و زمانی که چند مولکول با هم ترکیب شوند، ماکرومولکول‌ها تشکیل می‌شوند که مهمترین ماکرومولکول‌ها کربوهیدرات‌ها، پروتئین‌ها، چربی‌ها و اسیدهای نوکلئیک (DNA و RNA) بودند. همانطور که گفته شد، سلول‌ها خود از تعدادی اندامک و سایر ساختارها مثل انواع غشا تشکیل شده‌اند که خود این اندامک‌ها و غشاها متشکل از ماکرومولکول‌های مختلف هستند. در عالم گیاهی اگر تمام سلول‌های گیاه را مورد بررسی قرار دهیم می‌بینیم که انواع مختلفی از سلول‌ها با کارکردهای مختلف وجود دارند که با نظم ویژه‌ای در کنار هم قرار می‌گیرند و بافت‌ها را تشکیل می‌دهند. سلول‌های درون این بافت‌ها از طریق راه‌های ارتباطی مثل پلاسمودسماتا با هم در نقل و انتقال متابولیت‌ها ، هورمون‌ها و سایر ترکیبات با هم همکاری دارند. در حقیقت بسته به اینکه سلول‌ها چه وظایفی را در سلول بر عهده دارند بافت‌ها از هم تفکیک می‌شوند. مثلا وظیف برخی سلول‌ها انتقال مواد و وظیفه برخی ذخیره کردن مواد است. در ادامه بافت و انواع آن توضیح داده شده است.

۴-۱- تعریف بافت و انواع آن:

به مجموعه سلولهایی که ساختار یکسانی داشته باشند و کار واحد و مشخصی را انجام می‌دهند، **بافت** Tissue گوئیم، چند بافت مختلف هم که در کنار هم قرار می‌گیرند، **اندام‌ها** Organ را تشکیل دهند. برخی بافت‌های ساده Simple tissue تنها از یک نوع سلول تشکیل شده‌اند در حالی که بافت‌های پیچیده Complex tissue از بیش از یک نوع سلول تشکیل شده‌اند. منشأ تمام بافتهای گیاهی سلولهای مریستمی است. سلولهای حاصل از تکثیر مریستم طی مراحل رشد و نمو تغییر حاصل کرده و بافتهای گیاهی را بوجود می‌آورند. سلولهای مریستمی محصول رشد سلولهای مرحله جنینی است که از رشد سلول تخم در شرایط مناسب بدست می‌آیند. می‌توان بافت‌ها را بر اساس وظیفه‌ای که دارند به سه دسته **سیستم بافت زمینه‌ای** (Ground tissue system)، **سیستم بافت آوندی** (Vascular tissue system) و **سیستم بافت پوستی** (Dermal tissue system) تقسیم می‌شوند (۳-۱). بافت‌های زمینه‌ای دارای وظایف متعددی مثل فتوسنتز، ذخیره و حمایت می‌باشند که از مریستم زمینه Ground meristem منشا می‌گیرند. بافت‌های آوندی که از پروکامبیوم Procambium منشا می‌گیرند، همانند یک سیستم لوله‌کشی، ترکیبات مختلف مثل آب، عناصر معدنی و ترکیبات آلی را در کل پیکره گیاه جابجا می‌کنند و در قائم نگه‌داشتن گیاه نیز نقش دارند و به عنوان یک سیستم حمایتی عمل می‌کنند. بافت‌های پوستی نیز از پروتودرم Protoderm به وجود می‌آیند و سطح خارجی گیاه را به عنوان یک حفاظ می‌پوشانند. اما از نظر منشأ، درکل بافتهای گیاهی به دو گروه عمده تقسیم می‌شوند: بافتهای مریستمی Meristematic tissues و بافتهای غیرمریستمی Non-Mersitematic tissues.

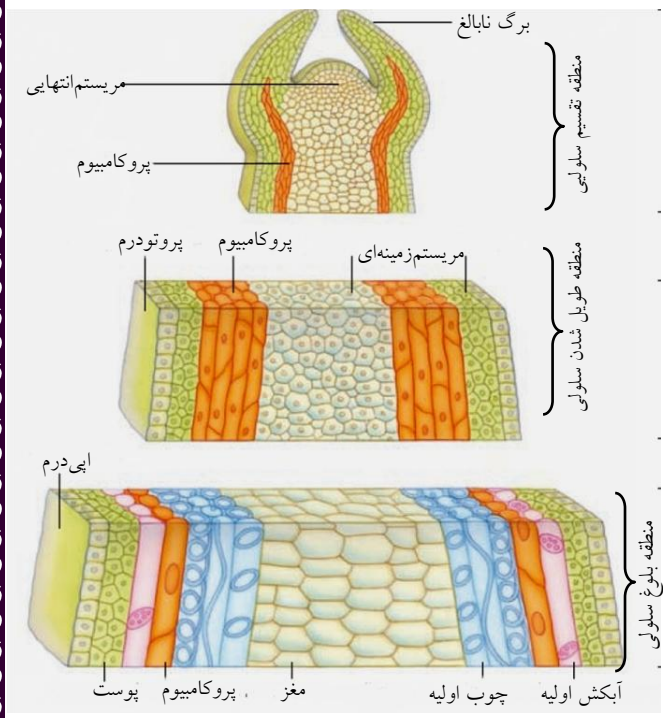




شکل ۳-۱ اندام‌های اصلی یک گیاه شامل برگ، ساقه و ریشه از سه نوع سیستم بافتی تشکیل شده‌اند: ۱- سیستم بافت پوست؛ ۲- سیستم بافت آوندی؛ ۳- سیستم بافت زمینه‌ای. سیستم بافت پوست شامل سلول‌های اپیدرمی می‌باشد که با ترکیباتی مثل موم پوشیانده شده است و ساختارهای مختلف مثل کرک، خار را نیز دارد که وظیف محافظت گیاه در مقابل دشمنان طبیعی و شرایط محیطی از جمله خشکی را بر عهده دار. همانطور که در متن نیز گفته شد، سیستم بافت آوندی وظیفه انتقال آب و مواد معدنی از ریشه به سایر نقاط گیاه و همچنین انتقال مواد تولید شده طی فتوسنتز را به کل پیکر گیاه بر عهده دارد. البته در مواردی تولید برخی ترکیبات در ساختار بافت‌های آوندی (مانند تولید لیگنین در آوند چوبی) باعث ایجاد استحکام در درختان و درختچه‌های چوبی می‌شود. سیستم بافت زمینه‌ای نیز حد فاصل بین سیستم بافت پوستی و سیستم بافت آوندی را پر می‌کند. منشا ایجاد تمام این بافت‌ها، سلول‌های در حال تقسیم هستند که در کنار هم مریستم‌ها را تشکیل می‌دهند. مریستم‌های انتهایی مسئول رشد طولی گیاه هستند و مریستم‌های جانبی (کامبیوم) مسئول رشد قطری هستند

۴-۲- بافتهای مریستمی Meristematic tissues

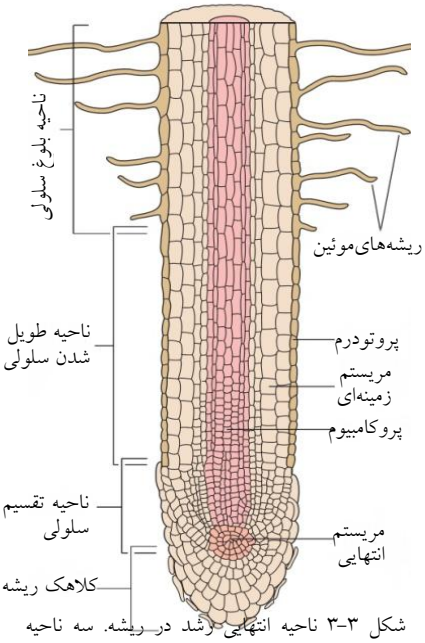
رشد گیاهان شامل سه مرحله تقسیم سلولی (Cell division)، طویل شدن سلول (cell elongation) و تمایز سلولی (Cell differntiation) می‌باشد. تقسیم سلولی یکی از مهم‌ترین مراحل رشد است که طی آن تعداد سلول‌ها افزایش پیدا می‌کند. برخلاف جانوران که تمام بدنشان رشد می‌کند، در گیاهان رشد و تقسیم سلولی تنها در نواحی محدودی به نام **مریستم** (Mersitem) صورت می‌گیرد. سلولهای این بافت توانائی تقسیم شدن، سازندگی و سازماندهی دارند. این اهمیت کار مریستم را در زندگی گیاه مشخص می‌سازد. بافت مریستمی سلولهای چندوجهی با دیواره نازک، سیتوپلاسم متراکم و هسته درشت و واکوئولهای ریز دارند و در بین سلولهایش فضای خالی وجود ندارد. همچنین فاقد انواع پلاستیدها (کلروپلاست، کروموپلاست، لوکوپلاست) هستند و در عوض دارای پروپلاستیدها هستند که به محض تعیین سرنوشت سلول مریستمی، به یکی از انواع پلاستیدها تبدیل می‌شوند. این سلول‌ها به تدریج که بالغ می‌شوند برحسب نقش نهایی خود، شکل‌ها و اندازه‌های متفاوتی ایجاد می‌کنند. از نظر منشا و محل فعالیت مریستم‌ها دو نوع رشد در گیاهان اتفاق می‌افتد:



شکل ۳-۲ دیاگرام ناحیه انتهایی رشد در ساقه. سه ناحیه تقسیم سلولی، طویل شدن سلولی و بلوغ سلولی مشاهده می‌شود. سه مریستم اصلی (پروتودرم، پروکامبیوم و مریستم زمینه‌ای در ناحیه طویل شدن سلولی) در ناحیه طویل شدن سلولی باعث تمایز سلول‌ها به ناحیه بلوغ می‌شوند

۱- **رشد اولیه** Primary growth: یعنی فعالیت مریستم‌های انتهایی باعث بوجودآمدن ساختمان اولیه و نمو طولی گیاه می‌شوند. کل رشدِ گیاهان علفی و نیز گیاهان جوان فقط از رشد اولیه است. نقاط انتهایی جوان در درختان و درختان چوبی نیز دارای رشد اولیه هستند (شکل ۳-۲ و ۳-۳).

۲- **رشد ثانویه** Secondary growth: این نوع رشد، بیشتر شامل رشد قطری گیاه می‌باشد که بیشتر در گونه‌های درختی دولپه مشاهده می‌شود. بافت‌هایی که در اثر رشد ثانویه تشکیل می‌شوند شامل چوب و پوست می‌باشند که تنه درختان را تشکیل می‌دهند. گیاهان یکساله و علفی مثل گل آفتابگردان یا شمعدانی دارای رشد ثانویه محدود و در نیجه فاقد بافت‌های پوست و چوب هستند. در رشد اولیه و رشد ثانویه انواع مختلفی از مریستم‌ها درگیر هستند که از نظر منشأ و محل فعالیت این مریستم‌ها به انواع زیر تقسیم می‌شوند، یعنی در کل مریستم‌ها به انواع زیر تقسیم می‌شوند:

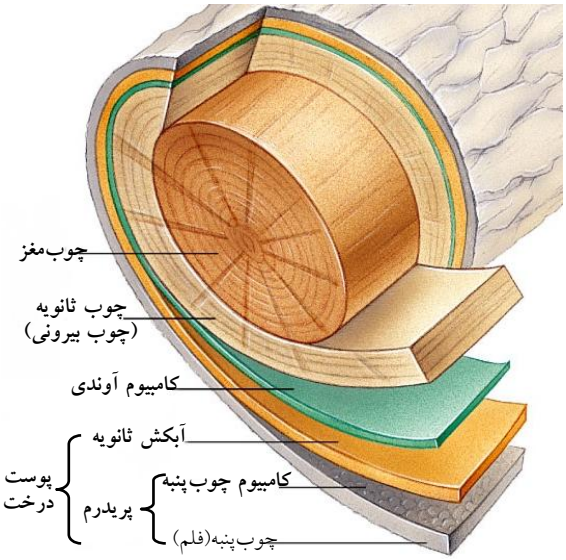


شکل ۳-۳ ناحیه انتهایی رشد در ریشه. سه ناحیه تقسیم‌سلولی، طویل شدن‌سلولی و بلوغ‌سلولی دیده می‌شود. کلاهک، مریستم‌انتهایی را از صدمات مکانیکی حفظ می‌کند. سلول‌هایی که در ناحیه تقسیم‌سلولی تشکیل شده‌اند، در ناحیه طویل شدن سلولی، افزایش حجم و طول پیدا می‌کنند و درنهایت در ناحیه بلوغ، به انواع بافت‌ها تمایز پیدا می‌کنند.

۴-۲-۱- مریستم‌های انتهایی Apical meristems: مریستم‌های انتهایی در راس ساقه و ریشه قرار دارند و با تولید سلول‌های جدید، رشد طولی می‌کنند. سه مریستم اولیه شامل پروتودرم Protoderm (منشأ اپیدرم)، مریستم زمینه‌ای Ground meristems (منشأ پوست و مغز) و پروکامبیوم Procambium (منشأ بافت‌های چوب و آبکش اولیه) و همچنین برگ‌های جنینی و جوانه از هر کدام از مریستم‌های نوک ایجاد می‌شوند (شکل ۳-۲). مریستم‌های انتهایی مسئول رشد اولیه در گیاهان می‌باشند. مثلاً رشد ریشه توسط این مریستم‌ها صورت می‌گیرد. هنگام رشد مریستم انتهایی ریشه ممکن است به سنگ و موانع سخت در خاک برخورد کند، یک لایه محافظ سلولی به نام **کلاهک ریشه** (Root cap) روی مریستم را می‌پوشاند و بعد از ناحیه مریستم که منطقه تقسیم سلولی است، ناحیه طویل شدن سلولی قرار دارد، که در این منطقه سلول‌های تقسیم شده افزایش حجم و طول دارند. در این منطقه دیگر هیچ تقسیم سلولی صورت نمی‌گیرد اما فشار ناشی از رشد سلول‌ها در این منطقه باعث هِل دادن و افزایش نیروی مریستم به درون خاک برای رشد بیشتر می‌شود(شکل ۳-۳).

۴-۲-۲- مریستم‌های جانبی Lateral meristems

این مریستمها در نقاط مختلف گیاه جای دارند و برخلاف مریستم اولیه که از مریستم واقعی منشأ می‌گیرد از تغییر شکل سلولهای دیگر بوجود می‌آیند. مریستمهای جانبی می‌تواند به شکل لایه حلقه‌ای از سلول بنام لایه‌زاینده درآمده که لایه مزبور ایجاد بافتهای تازه و تشکیلات جدیدی در ریشه و ساقه می‌کند. ساختارهای حاصل از این مریستم‌ها رشد ثانویه نام دارد و سبب رشد قطری گیاه می‌شود. لایه زاینده در ابتدای تشکیل به صورت قطعات جدا از هم هستند و به تدریج به هم پیوسته و حلقه مسدودی به نام حلقه مریستمی Meristematic ring می‌سازد که چنانچه این حلقه در بین دستجاب چوب و آبکش باشد کامبیوم آوندی Vascular Cambium و چنانچه در ناحیه پوست ایجاد شود آن را کامبیوم چوب‌پنبه Cork cambium یا فلوژن Phellogen می‌نامند. بافت‌هایی که از رشد ثانویه این مریستم‌ها تشکیل می‌شوند شامل چوب ثانویه، آبکش ثانویه و پریدرم می‌باشد (شکل ۳-۴). مریستم‌های جانبی شامل دو دسته می‌باشند:

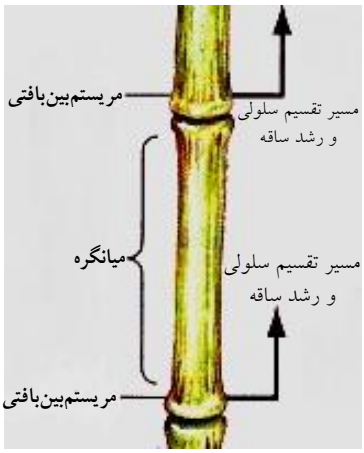


شکل ۳-۴- مریستم‌های جانبی و رشد ثانویه. کامبیوم آوندی لایه نازکی از سلول‌های مریستمی بین پوست و چوب مرکزی می‌باشد که بافت چوب ثانویه را به طرف درون و آبکش ثانویه را به طرف بیرون می‌سازد. کامبیوم چوب پنبه نیز پریدردم را می‌سازد که جایگزین اپیدرم (ساختار اولیه) در گیاهان علفی شده است

۴-۲-۲-۱- کامبیوم آوندی (Vascular cambium): به آن لایه زاینده چوب و آبکش نیز گفته می‌شود که به صورت استوانه‌ای نازک و گاه منشعب در طول ساقه یا ریشه بین چوب و پوست تنه درختان و درختچه‌ها قرار دارد که در تمام طول ساقه به جز در نوک آن‌ها امتداد دارد. کامبیوم آوندی در گیاهان چندساله و گیاهان علفی یکساله حضور دارد و مسئول رشد ثانویه (رشد قطری) گیاه می‌باشد. سلول‌های منفرد و پایدار کامبیوم آوندی **سلول‌های بنیادی** Stem cells نامیده می‌شوند. سلول‌های واقع در کامبیوم آوندی به دلیل مریستمی بودن، تقسیم سلولی انجام می‌دهند و باعث رشد قطری هم به طرف چوب ثانویه و هم به طرف آبکش ثانویه می‌شوند (شکل ۳-۴).

۴-۲-۲-۲- کامبیوم چوب‌پنبه (لایه زاینده پوست) (Cork cambium) یا فلوژن Phellogene: کامبیوم چوب‌پنبه مانند کامبیوم آوندی به صورت استوانه باریک است که در طول ساقه یا ریشه گیاهان امتداد پیدا می‌کند. مکان آن بیرون کامبیوم آوندی است طوری که در برش عرضی، کامبیوم آوندی به شکل لوله‌ای است که قطر آن کمتر از کامبیوم چوب‌پنبه بوده و درون آن قرار دارد. وظیفه کامبیوم چوب پنبه تولید پوست خارجی گیاهان چوبی است. در مجموع، سلول‌های چوب‌پنبه، کامبیوم چوب‌پنبه و پارانشیم چوب‌پنبه **پریدرم** Periderm را تشکیل می‌دهند (شکل ۳-۴). این لایه بر اساس گونه و خصوصیات ژنتیکی گیاه منشأ متفاوتی دارد، مثلاً در سیب و گلابی از سلول‌های اپیدرمی و در انگور از بافت آبکش بوجود می‌آید. لایه زاینده پوست در اثر فعالیت خود به طرف اپیدرم، چوب پنبه و بطرف مرکز، پارانشیم آبکش ثانویه را می‌سازد. فلوژن در گیاهان علفی وجود ندارد و در گیاهان چوبی در اثر فعالیت خود سبب رشد قطری گیاه می شود.

۴-۲-۳- مریستم‌های بین‌بافتی Intercalary meristems



شکل ۳-۵- مریستم‌های بین بافتی در گندمیان

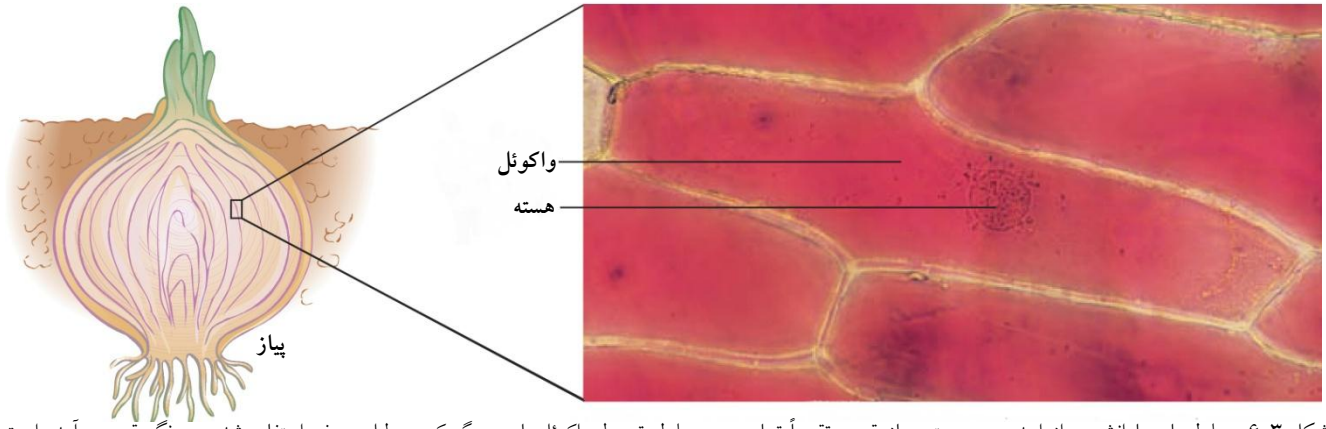
گیاهان علفی، هیچکدام از کامبیوم‌های آوندی و چوب‌پنبه را ندارند ولی دارای مریستم انتهایی و مریستم دیگری به نام مریستم بین‌بافتی (میان یقه‌ای) هستند که در مجاورت و محل گره‌ها (محل اتصال برگ) و در فواصلی در طول ساقه قرار می‌گیرند. مریستم بین‌بافتی همانند مریستم انتهایی باعث افزایش طول ساقه می‌شود. این مریستم‌ها در ترمیم بخش‌های گیاه که به واسطه شکارچیان یا محیط تخریب شده است، نقش دارند. این مریستم‌ها در محل پهنک برگ برگ گیاهان خانواده گندمیان (همانند گندم، جو، نیشکر) وجود دارند و مستقل از مریستم انتهایی بر طول گیاه می‌افزایند. (۳-۵) این مریستم‌ها همانند مریستم‌های انتهایی دارای سلول‌های تمایز نیافته‌ای هستند که به سرعت تقسیم شده و بر رشد طولی می‌افزایند اما امکان دارد که سلول‌های تمایز یافته نیز در آن وجود داشته باشد.

۴-۳- بافتهای غیرمریستمی Non-meristematic tissues

به بافتهای غیرمریستمی بافتهای دائمی نیز می‌گویند. سلولهای حاصل از تقسیم بافت مریستم به تدریج تمایز یافته هر دسته شکل ویژه‌ای پیدا می‌کنند و کار معینی به عهده می‌گیرند. در واقع تمایز Differntiation مجموعه تغییراتی است که در ساختار و عملکرد یک سلول حاصل می‌شود. به این ترتیب از بافت مریستمی بافتهای گوناگون حاصل می‌آید که حالت مریستمی ندارند. طی تمایز سلول ها از لحاظ مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی متفاوت از یکدیگر و همچنین متفاوت از سلول‌های مریستمی می‌شوند ،که آنها را به وجود آورده‌اند. در گیاهان تقریبا کلیه تمایزها برگشت‌پذیر می‌باشند، مشروط براینکه سلول تمایزیافته زنده باشد، دارای پروتوپلاسم هسته‌دار باشد و فاقد دیواره ثانویه باشد. در علم **کشت بافت گیاهی**، با قرار دادن بافت‌های غیرمریستمی و تمایزیافته بروی محیط‌کشت‌های دارای هورمون‌های گیاهی اکسین و سیتوکنین، بافت‌های تمایزیافته دوباره به حالت مریستمی در آمده و به انواع بافت‌های دیگر تبدیل می‌شوند. بافتهای غیرمریستمی عبارتند از: پارانشیم،بافت‌های نگه‌دارنده (کلانشیم و اسکلرانشیم)، بافت‌های محافظ (اپیدرم و پریدرم) بافت ترشحی و بافتهای هدایت کننده (بافت آوند چوبی و آوند آبکش).

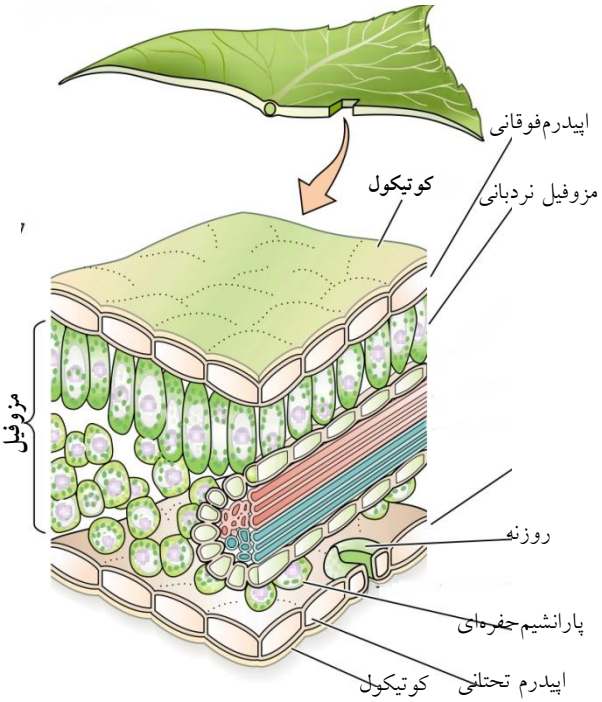
۴-۳-۱- بافت پارانشیم Parenchyma tissue

سلول‌های پارانشیمی فراوان‌ترین نوع سلول‌ها هستند که از بافت مریستم بنیادی یا مریستم زمینه تشکیل می‌شوند و با دستجات آوندی که از پروکامبیوم تشکیل می‌شوند در ارتباط هستند. سلول‌ها در ابتدای پیدایش کم و بیش تخم مرغی شکل هستند اما با افزایش تعداد، به هم فشار می‌آورند و به خاطر دیواره نازک و نرمشان، ضمن رشد، تغییر شکل می‌دهند. جدار سلولهای آن سلولزی و نازک و در بعضی موارد ضخیم می‌گردد. اغلب حفره‌های پروتوپلاسمی و همچنین فضای کوچک و بزرگ بین‌سلولی دارند که وسیله ارتباط گازها است. سلول‌های پارانشیمی در ابتدا واکوئل‌های کوچک داشته و پس از مسن‌شدن، واکوئل‌های بزرگی به وجود می‌آورند (شکل ۳-۶) که حاوی مواد گوناگون مانند اسیدها، نمک‌های محلول و انواعی از بلورها، کربوهیدرات‌ها، مواد پروتئینی، آلکالوئیدها، تانن‌ها و آنتوسیانین‌ها می‌باشد. سلول‌های بافت پارانشیم اغلب زنده‌اند و علاوه بر فتوسنتز، ذخیره و ترشح مواد، در جذب و انتقال مواد نیز نقش فعال دارند. بافت پارانشیم را بافت رویشی Vegetative tissue نیز می‌نامند زیرا در تمام اندامها موقع رویش دیده می‌شود. بافت پارانشیم با توجه به عمل و مواد موجود در سلولها به انواع زیر تقسیم می‌شوند:



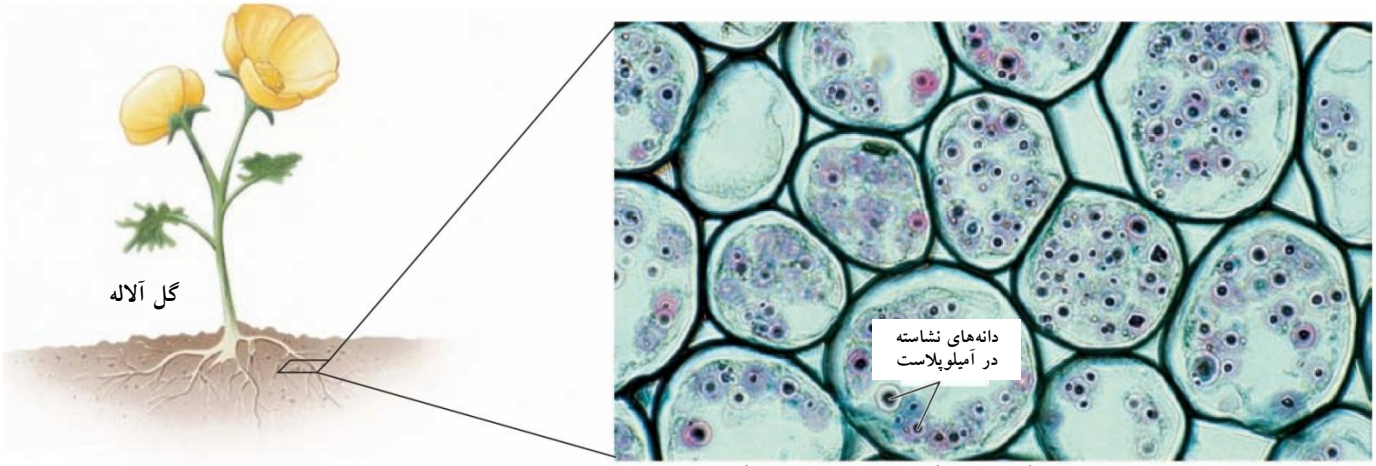
شکل ۳-۶- سلول‌های پارانشیمی از اپیدرم روپوستی پیاز قرمز. تقریباً تمام حجم سلول توسط واکوئل‌های بزرگ که به دلیل معرف استفاده شده به رنگ قرمز درآمده است، اشغال شده است. هسته و رشته‌های سیتوپلاسمی با در زیر و روی واکول قرار دارند یا بین واکوئل و غشای پلاسما.

۱- پارانشیم کلروفیلی (کلرانشیم) Chlorenchyma: مهمترین نوع پارانشیم کلرانشیم است که سلولهای آن دارای کلروپلاست است. کلرانشیم بافت اصلی را در برگها، ساقه‌های سبز و کاسبرگ تشکیل می‌دهد. کلرانشیم در گیاهان تک‌لپه‌ای و علفی اغلب ساختمان یکنواخت دارد ولی ساختمان آن در دو لپه‌ای‌ها معمولاً یکنواخت نیست. بافت کلرانشیم در پهنک برگ **مزوفیل** Mesophyll نام دارد. در نوعی از این بافت مزوفیل، سلولهای پارانشیم به علت لعابی شدن تیغه میانی، پیوستگی خود را از دست داده‌اند، به همین دلیل به صورت سلول‌های مدوری درآمده‌اند که دارای حفره‌های بین سلولی بزرگی می‌باشند **مزوفیل** یا **پارانشیم حفره‌ای** Mesophyll Spongy نامیده می‌شوند. در فتوسنتز به ورود دی‌اکسید کربن و خروج اکسیژن از برگ نیاز است، این فضاها در مزوفیل اسفنجی برای ردوبدل این گازها تعبیه شده‌اند. در نوع دیگر سلول های مزوفیل، سلولها به شکل استوانه‌ای است که آن را **مزوفیل** یا **پارانشیم نرده‌ای** Palisadic parenchyma می‌نامند که هر دو بافت اصلی برگ را تشکیل می‌دهند (شکل ۳-۷).



شکل ۳-۷- دیاگرامی از برش یک قطعه کوچک از برگ. حد فاصل بین دو اپیدرم ، بافت مزوفیل قرار دارد که خود از دو نوع کلرانشیم اسفنجی و نرده‌ای تشکیل شده‌اند. این بافت‌ها به دلیل دارا بودن کلروپلاست نقش فتوسنتز و ماده‌سازی را بر عهده دارند

۲- **پارانشیم ذخیره‌ای Storage Paranchyma**: به آن پارانشیم ساده Simple Paranchyme نیز می‌گویند. سلولهای آن فاقد کلروفیل بوده و به اشکال مدور، بیضی، چندوجهی و حتی ستاره‌ای دیده می‌شوند. دیواره سلولی ضخیمی دارند که دارای همی‌سلولز هستند این بافت اغلب در قسمتهای داخلی و خصوصاً در اعضای ریشه و ریزوم و همچنین بذرها وجود دارد (شکل ۳-۸). بخش اندوخته‌ای سیب‌زمینی به طور عمده شامل پارانشیم آمیلوپلاست‌دار است. غیر از نشاسته پارانشیم‌های ذخیره‌ای می‌توانند موادی مانند آب، چربی‌ها، نمک‌ها را در خود ذخیره کنند. این ترکیبات درون پلاست‌ها یا واکوئل‌ها و یا بصورت پراکنده در سیتوپلاسم مشاهده می‌شود، مانند آندوسپرم دانه‌های خرما ، قهوه و مارچوبه . یا به صورت نشاسته در غده های سیب زمینی خوراکی و سیب زمینی ترش *Helianthus toberosus* و پارانشیم‌های گوشت میوه‌های آبدار.



شکل ۳-۸- پارانشیم ذخیره‌ای در ریشه گیاه آلاله حاوی آمیلوپلاست است که در آن دانه‌های نشاسته مشخص است. گیاهان دوساله‌ای که در طبیعت می‌رویند (همانند هویج وحشی) در سال اول رشد رویشی دارند و در زمستان اندام هوایی آن‌ها از بین می‌رود. در سال دوم ترکیبات ذخیره شده در پارانشیم ذخیره‌ای ریشه باعث بوجود آمدن اندام هوایی می‌شود.

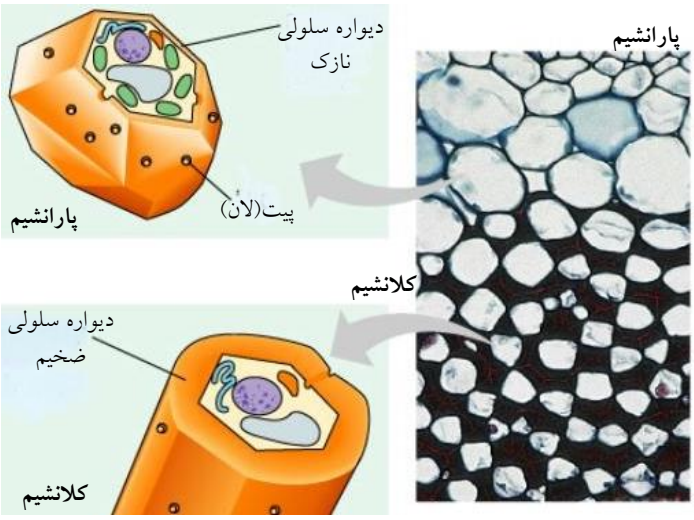
۳- **پارانشیم هوایی Aeranchyma**: در برگ‌ها ساقه و ریشه برخی گیاهان آبزی مانند نیلوفر آبی، سلولهای پارانشیم دارای فضاهای بین سلول توسعه یافته و پر از هوا می‌باشند که **پارانشیم هوایی** یا **آئرانشیم** Aerenchyma گفته می‌شوند (شکل ۳-۹). این حفره‌های پر از هوا همانند یک مسیر ارتباطی بین اندام‌های هوایی بیرون از آب و اندام‌های غوطه‌ور در آب برای مبادله گازهایی همانند اکسیژن و اتیلن عمل می‌کنند. در بسیاری از زمین‌های مرطوب که زهکش چندانی ندارند گیاهان به عنوان یک مکانیسم سازگاری، در اندام‌های خود آئرانشیم را گسترش می‌دهند.

شکل ۳-۹- از راست تصویر میکروسکوپی پارانشیم هوایی که فضاهای خالی در آن مشخص است. حتی با چشم عادی نیز فضاهای خالی در برش عمودی ساقه دیده می‌شود. گیاه نیلوفر آبی کبیر *Victoria amazonica* دارای برگ‌هایی به عرض ۳ متر می‌باشد که بروی آب شناور می‌مانند درحالی که ریشه و ساقه در زیر آب غوطه‌ور است.

۴- **پارانشیم آبی**: دارای واکوئل های خیلی درشت و منفرد که آب جمع می کنند. این پارانشیم در گیاهان گوشتی مثل کاکتوس دیده می شوند. کاکتوس‌ها در مناطقی رشد می‌کنند که در سال ممکن است چندبارندگی محدود رخ دهد، به همین دلیل مجبورند آب را در پارانشیم‌های آبی ذخیره کنند تا در سایر زمان‌های سال که بارندگی وجود ندارد از این آب ذخیره شده استفاده کنند. پارانشیم های آبی دارای دیواره نازک بوده و فضای بین سلولی دارند که در حفره های آن آب جمع می‌شود.

۴-۳-۲- بافتهای نگهدارنده (بافت‌های استحکامی)

این بافت‌ها بیشتر نقش مکانیکی دارند و سبب استحکام و سرپا نگه‌داشتن گیاه می‌شوند. استحکام، انعطاف و قابلیت‌ارتجاع ساقه در نتیجه ویژگیهای خاص و ساختار بافت نگاهدارنده است. این بافت‌ها دارای غشای ضخیم و محکم می‌باشند که ضخیم شدن غشای آنها ضمن رشد و نمو گیاه صورت می‌گیرد. ساختمان آنها تا حدی به سن و نیاز گیاه بستگی دارد، هر قدر گیاه بزرگتر شود احتیاج آن به بافت مقاوم بیشتر خواهد شد. بعضی از این بافتها سلولهای گرد و بعضی سلولهای دراز دارند. بعضی جدار سلولزی دارند و برخی جدار چوبی دارند. بافتهای استحکامی را بر اساس ترکیب شیمیایی غشای یاخته‌ای به دو گروه **کلانشیم** (یاخته‌های زنده با دیواره سلولزی) و **اسکلرانشیم** (یاخته‌های مرده با دیواره کم و بیش چوبی شده) تقسیم می‌کنند. البته بافت‌های آوندی علاوه بر نقش هدایت، به علت چوبی بودن دیواره سلولی نقش حمایتی نیز دارند.



شکل ۳-۱۰- مقایسه سلول‌های پارانشیم و کلانشیم

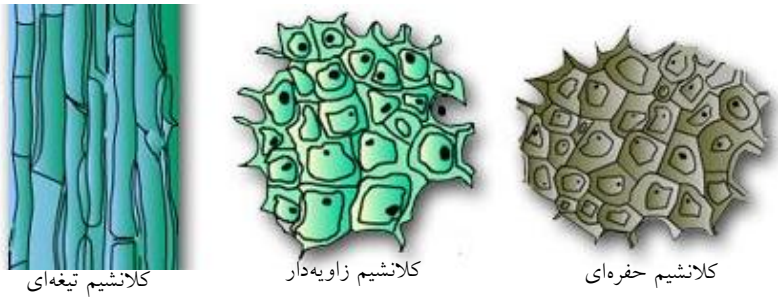
۱- **بافت کلانشیم Collenchyma**: سلولهای این بافت همانند سلولهای بافت پارانشیمی زنده هستند. وجود پروتوپلاست زنده در این بافت نشان‌دهنده شباهت‌های فیزیولوژیک نزدیک با سلول‌های پارانشیمی است (۳-۱۰). به عبارت دیگر کلانشیم نوعی پارانشیم تمایز یافته است با این تفاوت که سلول‌های کلانشیمی بلندتر و باریک‌تر از سلول‌های پارانشیمی هستند و دیواره سلول‌های آن نیز در اثر انباشت سلولز و همی‌سلولز و پکتین ضخیم‌تر بوده و موجبات استحکام اندام‌های هوایی را فراهم می‌آورد (شکل ۳-۱۰). دیواره پکتوسلولزی سلولهای کلانشیمی قابل انعطاف و شکل‌پذیر است و در جایی که وجود دارد مانع رشد اندام نمی‌شود. این ویژگی به برگشت‌پذیری و قابلیت انعطاف گیاه کمک شایانی می کند. بافتهای کلانشیمی بیشتر در گلبرگ، برگ، دمبرگ و ساقه‌های جوان و علفی در حال رشد وجود دارد و چون معمولاً در مقابل نور به رشد و تکامل می‌رسند در نتیجه در گیاهان سایه‌پسند و گیاهان تک‌لپه کمتر دیده می‌شود. بافت کلانشیمی معمولاً بلافاصله در زیر اپیدرم و در مواردی یک یا دو لایه پارانشیم بین آنها وجود دارد. رشته‌های دمبرگ کرفس، دمبرگ کدو، گوشه‌های ساقه نعنا، ساقه رازیانه و رازک نمونه‌هایی از بافت‌های کلانشیمی هستند. دیواره سلول‌های کلانشیمی به طور نامنظم ضخیم می‌شوند که بر این اساس سلول‌های کلانشیم به انواع زیر تقسیم می‌شوند (شکل ۳-۱۱):

۱- **کلانشیم زاویه‌ای Angular collenchyma**: دیواره سلولی در گوشه‌های سلول یعنی جایی که چندین سلول با همدیگر در تماس هستند ضخیم می‌شوند. این نوع کلانشیم در گیاهان علفی مثل کدو (ساقه)، سیب زمینی، نعناع و دمبرگ کرفس، بگونیا، توت و شاهدانه دیده می‌شود.

۲- **کلانشیم حلقوی Annular collenchyma**: در زاویه‌ای، اگر ضخامت دیواره افزایش یافت یا به طوری که حفرات سلول در براش عرضی مدور شود، کلانشیم حلقوی تشکیل می‌شود.پس کلانشیم حلقوی یک نوع کلانشیم زاویه ای است. مانند برگ خرزهره.

۳- **کلانشیم مماس** یا تیغه‌ای **Lamellar collenchyma**: ضخامت دیواره‌های افقی بیشتر از دیواره عمودی است در نتیجه در نقاط اتصال سلول‌ها، جدارهای جانبی نازک بوده و در برش عرضی نوارهای موازی و افقی ضخیم دیده می‌شود مانند ساقه آقطی و عناب.

۴- **کلانشیم حفره‌ای Lacunar collenchyma**: در این نوع، فضاهای بین‌سلولی فراوان وجود دارد و ضخیم شدن در بخشهایی از دیواره رخ می دهد که روبه روی این فضاهای خالی قرار گرفته‌اند. مانند دمبرگ کاسنی ، پنیرک ، مریم‌گلی و ختمی.

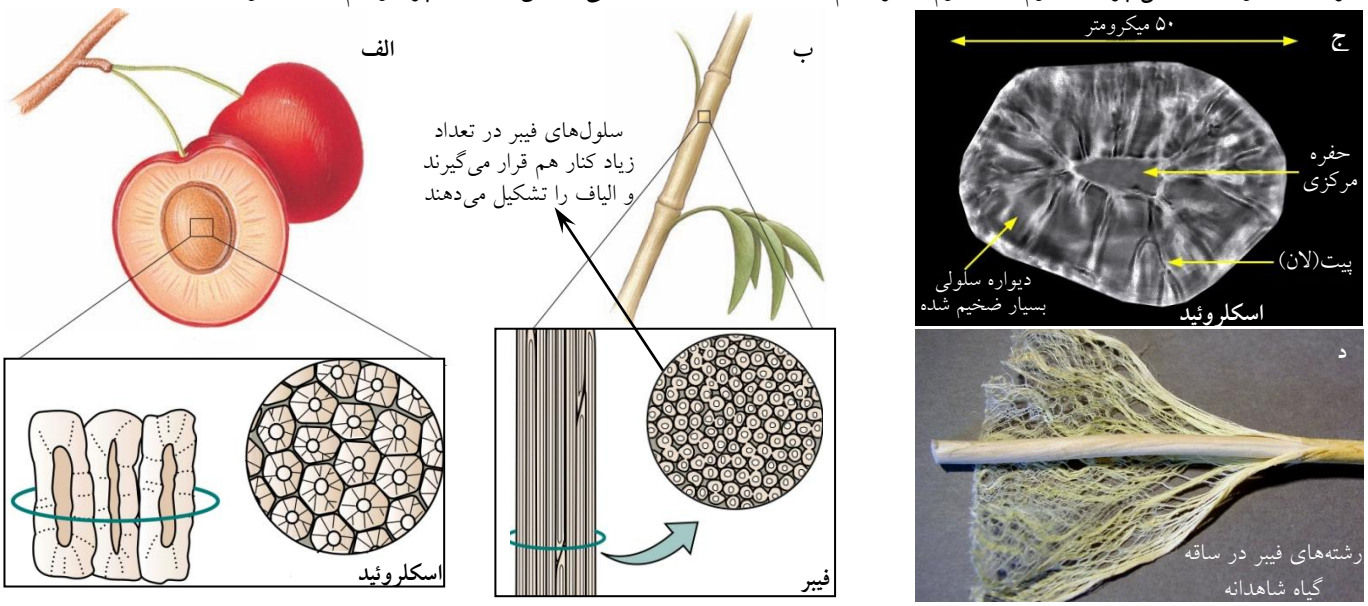


شکل ۳-۱۱- ساختار انواع سلول‌های کلانشیمی. به ترتیب کلانشیم

۲- بافت اسکلرانشیم Sclerenchyma: سلولهای اسکلرانشیمی دیواره ثانویه ضخیم، خشن و اغلب چوبی‌شده دارند که نقش اصلی آنها استحکام بخشیدن به گیاه است. سلول‌های اسکلرانشیمی در ابتدای تشکیل زنده هستند اما در سن بلوغ پروتوپلاست و هسته خود را از دست داده و می‌میرند و در این حالت فضایی درون سلول با انشعابات کانالی ایجاد می‌شود.سلول‌های اسکلرانشیم بیشتر کیفیت الاستیکی (کشندگی و ارتجاع) دارند تا کیفیت پلاستیکی (شکل پذیری). معمولاً سلول‌های اسکلرانشیمی با ضخیم شدن تدریجی غشای اسکلتی و تبدیل آن به مواد لیگنینی به وجود می‌آیند. این عمل را **لیگنیفیکاسیون** می‌نامند (فصل ۳). وجود اسکلرانشیم در اندامهای مختلف مقاومت آنها را در برابر عواملی نظیر کشش، خم شدن، وزن و فشار افزایش می‌دهد. این سلول‌ها در شکل و ساختمان و منشأ متفاوتند. دو نوع بافت اسکلرانشیمی وجود دارد:

الف- اسکلروئیدها Sclereids: با شکل‌های متنوع به صورت ستاره‌ای، ستون مانند، کرک‌مانند و غیره دیده می‌شوند. اسکلروئیدها ممکن است به طور پراکنده در بین سلولهای سایر بافتها یافت شوند. برای مثال دانه‌های سفتی که در هنگام خوردن گلابی در زیر دندانها احساس می‌شود توده‌هایی از سلولهای اسکلروئیدی هستند که سلول‌های سنگی Stone cell نیز نامیده می‌شوند. این بافت گاهی بخشهای محکم و چوبی بعضی از اندامها را به وجود می‌آورد. پوسته سخت هسته آلبالو، زردآلو، هلو، پسته و میوه فندق همگی از بافت اسکلروئیدی درست شده‌اند. دیواره آنها اغلب چوبی شده است و تعداد زیادی فرورفتگیهای مجرا مانند در آنها دیده می‌شوند(شکل ۳-۱۲). برخی سلول‌های اسکلروئیدی تاحدودی یک اندازه هستند و به جای اینکه در بافت‌ها پخش شوند، در محل‌های خاصی (مثلاً حاشیه برگ‌های کاملیا) ظاهر می‌شوند

ب- فیبرها یا بافت لیفی Fibers: این بافت شامل سلولهای کشیده (دارای دو انتهای باریک) و دوکی شکل با دیواره ثانویه ضخیم (لیگنینی شده) می‌باشد که فضایی را در مرکز سلول به وجود می آورد . گاهی دیواره به اندازه ای ضخیم می شود که همه حفره میانی را پر می کند (شکل ۳-۱۳). فیبر در دولپه‌ای‌ها در بین دستجات آوندی بصورت فیبر آبکشی و فیبر چوبی و در تک لپه‌ای‌ها اطراف دستجات آوندی قرار دارد که موجب استحکام بافت‌های همراه می‌شوند. اگر فیبرها به صورت غلاف دور دستجات آوندی قرار گیرد، در این حالت غلاف آوندی (bundle sheat) نامیده می‌شود. در کتان و کنف سلول‌های فیبر طویل (تا ۸ سانتی‌متر طول) هستند و به جای دیواره چوبی دارای دیواره سلولزی هستند که به صورت دسته‌های به هم فشرده بین پارانشیم پوستی ساقه قرار می‌گیرند، در نتیجه به عنوان الیافی مناسب برای تهیه پارچه‌های کتانی و کنفی استفاده می‌شود. در حال حاضر از ۴۰ خانواده گیاهی به صورت تجاری در صنعت نساجی استفاده می‌شود. در گیاه رامی (*Boehmeria nivea*) طول این الیاف به ۵۵ سانتی‌متر می‌رسد بر اساس شواهد باستان‌شناسی بشر مدت ۱۰۰۰۰ هزار سال است از الیاف گیاهی استفاده می‌کند. سلول ای فیبری از تحول و تکامل پرو کامبیوم ، کامبیوم و مریستم بنیادی (زمینه‌ای) و حتی ممکن است از پروتودرم نتیجه شود.



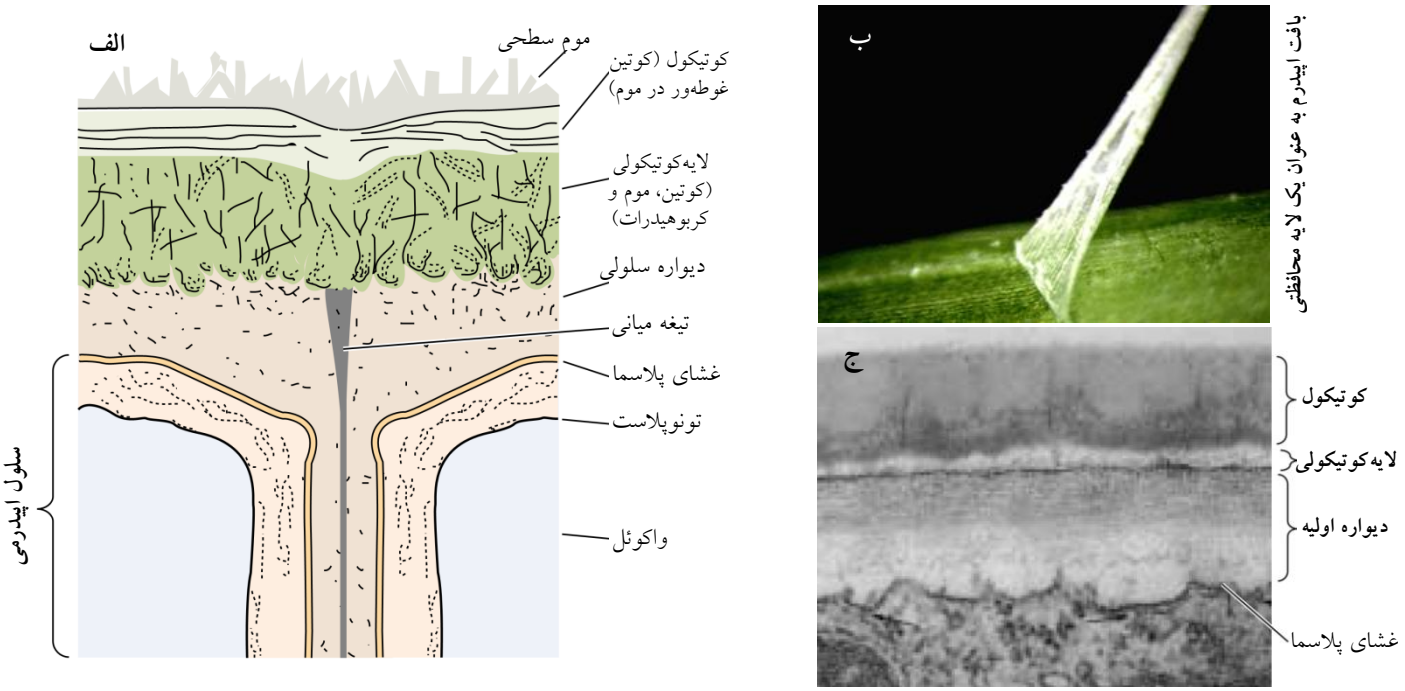
شکل ۳-۱۲- هسته آلبالو از سلول‌های اسکلروئید که به طور متراکم در کنار هم قرار گرفته‌اند ، تشکیل شده است (الف) و تصویر میکروسکوپی یک سلول اسکلروئیدی (ج). فیبرها: سلول‌های اسکلرانشیمی طویل در ساقه که در کنار هم الیاف گیاهانی همانند پنبه، کتان و رامی را تشکیل می‌دهند (ب). رشته‌های فیبر در شاهدانه (د)

۴-۳-۳- بافتهای محافظ

بافتهای محافظ در سطح خارجی گیاه است که قسمتهای داخلی را از عوامل محیطی مثل گرما، سرما، خشکی و رطوبت حفظ می‌کنند. در گیاهان علفی بافت محافظ فقط اپیدرم است که به صورت یک لایه نازک کل پیکره گیاه را در بر می‌گیرد (مانند سطح خارجی یک میوه سیب). اما گیاهان چوبی که در جوانی فقط اپیدرم دارند همزمان با افزایش قطر، بافت‌های چوبی اضافی در زیر اپیدرم تشکیل می‌دهند که **پریدرم** نام دارد و در ساقه و ریشه گیاهان چوبی چند ساله جایگزین اپیدرم می‌شود.

۴-۳-۳-۱- بافت اپیدرم (بشره) Epidermis: خارجی‌ترین لایه سلولها در همه اندامهای جوان گیاه **اپیدرم** یا **روپوست** نام دارد. از آنجا که سلولهای اپیدرمی به طور مستقیم با محیط بیرون تماس دارند تغییرات سازشی مخصوصی حاصل کرده و معمولاً شامل چند نوع‌اند. بافت اپیدرمی اغلب شامل یک ردیف سلول است اما در گیاهانی مانند کائوچوی زینتی یا فیکوس شامل چند ردیف سلول است. بیشتر سلولهای اپیدرمی یک ماده مومی (Waxy) از گروه چربیها به نام به **کوتین** Cutin ترشح می‌کنند که در سطح خارجی سلولها رسوب کرده و یک لایه محافظ به نام **کوتیکول** Cuticul را به وجود می‌آورد. ضخامت کوتیکول در گیاهان مناطق بیابانی بیشتر است در نتیجه تبخیر آب از طریق سلولهای اپیدرم کمتر خواهد بود. لایه کوتیکول همچنین از ورود باکتریها و قارچها دیگر به درون اندام گیاهی جلوگیری می‌کند. جالب آنکه دوام کوتیکول به اندازه‌ای است که توانسته‌اند آن را از گیاهان فسیل که میلیونها سال پیش می‌زیسته‌اند جدا سازند. گاهی لایه مومی کوتیکول بعضی گیاهان استفاده می‌شود، مثلاً از لایه مومی ضخیم موجود در کوتیکول نوعی نخل در ساختن ماده براق کننده استفاده می‌کنند. سلولهای اپیدرم ریشه **ریزودرم** Rhizoderm نام دارد. ریشه‌های جوان فاقد کوتیکول و روزنه هستند. عده‌ای از آنها دارای دنباله‌های ظریفی به نام تارهای کشنده هستند که در عمل جذب آب و کاتیونها نقش اساسی دارند. به علاوه کرکهای روی ساقه‌های جوان و برگها از سلولهای اپیدرمی خاستگاه سلولهای نگهبان روزنه هستند.

سلولهای اپیدرم دارای دیواره اولیه و اغلب فاقد دیواره ثانویه هستند و کلروفیل ندارند به همین دلیل بی‌رنگ می‌باشند اما در برخی گیاهان سلول‌های اپیدرم دارای مواد رنگی آنتوسیانین Anthocyanin می‌باشند و بواسطه همین ماده برگ بعضی از گیاهان مانند گوجه، کلم و تاج‌خروس به رنگهای قرمز و عنابی دیده می‌شوند. سلولهای اپیدرمی اغلب زنده هستند سیتوپلاسم، هسته، واکوئول و حتی لوکوپلاست آنها به خوبی دیده می‌شود. در بافت اپیدرمی چند نوع سلول وجود دارد که عبارتند از: سلولهای اصلی تشکیل دهنده بافت (Ordinary Cell)، سلولهای روزنه‌ای (Guard Cell)، زوائد کرکی (Trichom) و سلولهای تخصص یافته. در ادامه روزنه‌ها و زواید اپیدرمی مانند خار مورد بحث قرار می‌گیرند.

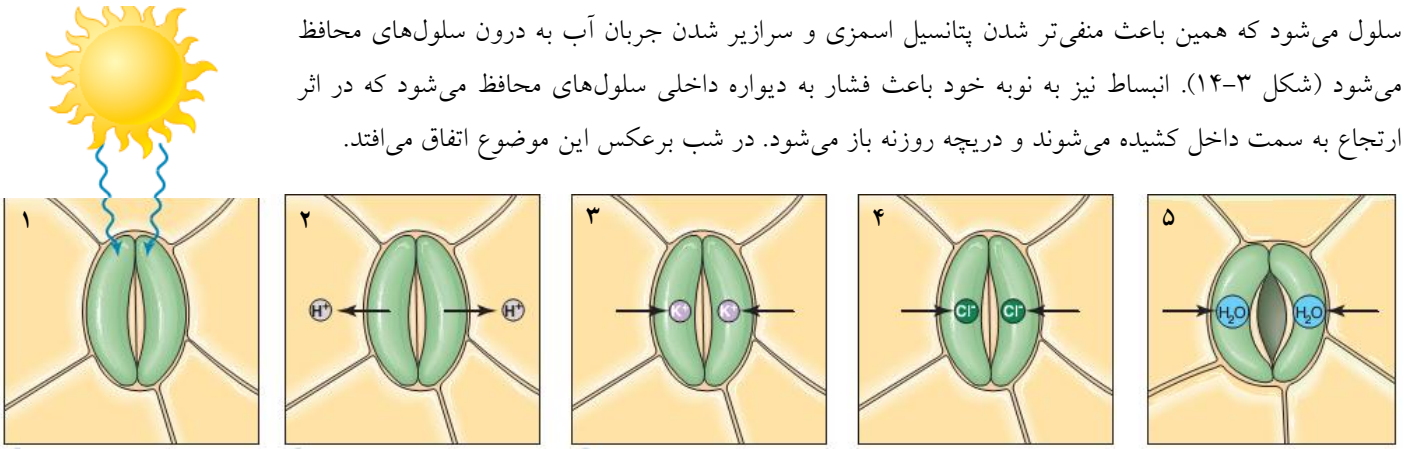


شکل ۳-۱۲ (الف) ساختار بافت اپیدرم: به ترتیب لایه موم سطحی، لایه‌های کوتیکولی و سلول‌های اپیدرم (ب) بافت اپیدرم جدا شده از سطح گیاه. (ج) تصویر میکروسکوپی اپیدرم

الف- روزنه‌ها (Stomates): اگرچه تمام سطح گیاه را بافت اپیدرم فرا گرفته است اما چون برای اعمال مهم گیاه همانند فتوسنتز و تنفس باید مبادلات گازهای Co_2، اکسیژن و نیز بخار آب بین گیاه و محیط بیرون صورت پذیرد. وجود منافذی برای ارتباط با بیرون لازم است. این منافذ یا مجاری **روزنه** نام دارند که تبادلات گازی و دفع آب اضافه در گیاه را تامین می‌کنند. روزنه شامل دو سلول لوبیایی شکل به نام **سلول‌های محافظ** Guard cell می‌باشد که بین آن‌ها دریچه‌ای به نام اُستیول Ostiol وجود دارد و محفظه زیر دو سلول محافظ نیز **اطاق زیرروزنه** نام دارد. سلول‌های محافظ از سلول‌های اپیدرمی کوچک‌تر و دارای سیتوپلاسم فراوان و هسته درشت و برعکس سایر سلول‌های اپیدرم دارای کلروپلاست و نشاسته می‌باشند. اطراف سلولهای محافظ را تعدادی سلولهای همشکل به نام سلولهای همراه Subsidiary cell یا آنِکس Annex قرار دارند که از سلولهای اپیدرمی مجاور کوچکتر هستند. سلولهای روزنه از تغییر شکل سلولهای اپیدرمی بوجود می‌آیند. روزنه‌ها طی روز که فتوسنتز صورت می‌گیرد باز و شب‌ها بسته هستند (شکل ۳-۱۳). البته در مواقع تنش خشکی گیاه برای کاهش از دست رفتن آب، روزنه‌ها را می‌بندند.

شکل ۳-۱۳ (الف) ساختار یک روزنه. سلول‌های محافظ رو به روی هم قرار دارند که یک منفذ را تشکیل می‌دهند. اطراف سلول‌های محافظ سلول‌های اپیدرمی قرار دارند که سلول‌های همراه نامیده می‌شوند. دیواره سلول‌های محافظ که سمت داخل منفذ قرار دارند ضخیم‌تر هستند و دیواره‌های سمت سلول‌های همراه نازک‌تر هنگام حالت تورژسانس همین ویژگی باعث باز شدن روزنه می‌شود. (**ب و ج**) تصویر میکروسکوپ از یک روزنه در حالت بسته و باز. در شکل ۳-۱۴ مکانیسم باز و بسته شدن روزنه نوضیح داده شده است.

تعداد روزنه‌ها از ۱۰۰۰ تا بیش از ۱/۲ میلیون در سانتی‌متر مربع سطح متغیر است. یک برگ آفتابگردان در سرتاسر برگ خود حدود ۲ میلیون روزنه دارد. چون سلول‌های محافظ دارای کلروپلاست هستند فتوسنتز انجام می‌دهند و همین به عمل این سلول‌ها کمک می‌کند. دیوراه سلول‌های محافظ در سمتی که به طرف منفذ روزنه (اُستیول) قرار دارد، ضخامت بیشتری دارد اما کاملاً انعطاف‌پذیر است. در روز که نور وجود دارد و فتوسنتز صورت می‌گیرد، یون‌های هیدروژن (H^+) از سلول‌های محافظ خارج شده و به جای آن یون پتاسیم (K^+) و سپس یون کلر (Cl^-) وارد سلول می‌شود که همین باعث منفی‌تر شدن پتانسیل اسمزی و سرازیر شدن جریان آب به درون سلول‌های محافظ می‌شود (شکل ۳-۱۴). انبساط نیز به نوبه خود باعث فشار به دیواره داخلی سلول‌های محافظ می‌شود که در اثر ارتجاع به سمت داخل کشیده می‌شوند و دریچه روزنه باز می‌شود. در شب برعکس این موضوع اتفاق می‌افتد.

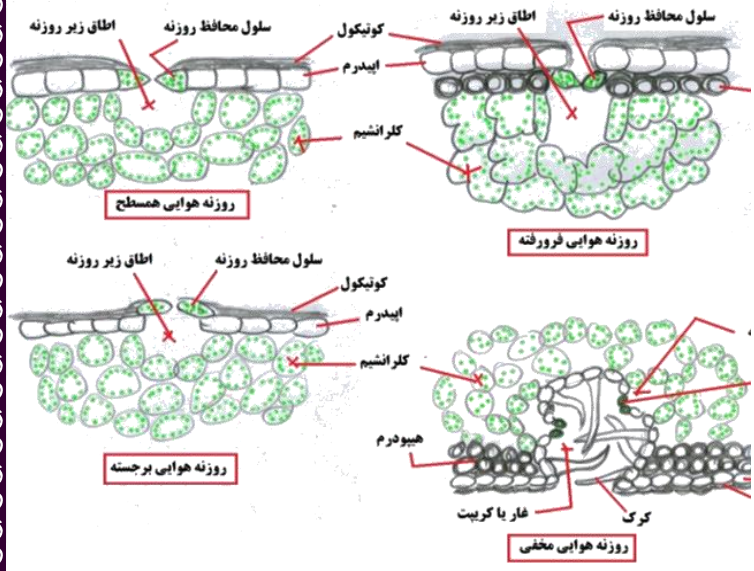


شکل ۳-۱۴ سازوکار باز و بسته شدن روزنه‌ها. با تابش نور خورشید (۱)، سلول‌های محافظ فتوسنتز انجام می‌دهند که نتیجه آن پمپاژ یون‌های H^+ به خارج سلول است (۲) برای جبران بار مثبت سلول یون‌های پتاسیم (دارای بار مثبت) وارد سلول می‌شوند (۳) به دنبال ورود پتاسیم، یون‌های کلر (بار مثبت) وارد سلول محافظ می‌شوند (۴)، انباشت این یون‌ها غلظت شیره سلول‌های را افزایش می‌دهد (منفی شدن پتانسیل اسمزی)، همین باعث می‌شود از سلول‌های اپیدرمی اطراف، آب وارد سلول‌های محافظ شود و حالت تورژسانس (تورم سلولی) به وجود می‌آید (۵). همانطور که در شکل ۳-۱۳ نشان داده شد، غشای سلول‌های محافظ در دو طرف ضخامت‌های متفاوتی دارند که باعث می‌شود در حالت تورژسانسِ سلول‌های محافظ، روزنه باز بماند و در حالت پلاسمولیز (از دست رفتن آب در سلول‌های محافظ)، روزنه‌ها بسته شوند.

بطور کلی روزنه‌ها را به دو دسته روزنه‌های هوایی و آبی تقسیم می‌کنند.

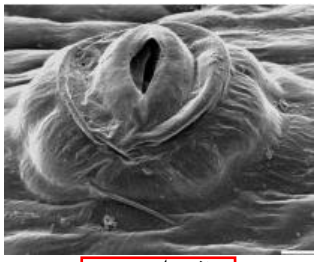
۱- **روزنه‌های هوایی** (Stomate Aeriffere): در پوشش اپیدرمی اندامهای هوایی مانند برگ و ساقه‌های سبز و قطعات گل و میوه دیده می‌شود. از اختصاصات استوماتهای هوایی وجود کلروفیل فراوان در سیتوپلاسم است. بر اساس وضع و موقعیت قرار گرفتن استوماتهای هوایی در بافت اپیدرمی انواع استوماتها زیر را می‌توان مشاهده نمود (۳-۱۵):

- ✓ **روزنه سطحی**: در این نوع، سلول‌های روزنه با سلولهای اپیدرمی مجاور خود در یک سطح قرار دارند. مانند تره و زنبق.
- ✓ **روزنه** برجسته: در این نوع، سلول‌های روزنه بالاتر از سلولهای مجاور خود قرار داشته و ایجاد برجستگی می‌کنند. مانند چمن Festuca.
- ✓ **روزنه عمقی**: در این نوع، سلول‌های روزنه پائین‌تر از سلولهای اپیدرمی و در زیر سلولهای همراه قرار دارند. مانند کاج و دمبرگ کدو.
- ✓ **استوماتها نهفته یا مخفی**: این نوع استوماتها در فرورفتگی مخصوصی از بافت اپیدرم به نام کریپت قرار دارند. مانند خرزهره.



روزنه هوایی همسطح

روزنه هوایی فرورفته

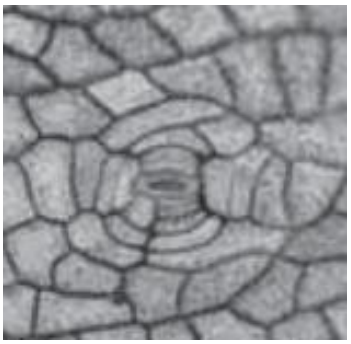

روزنه هوایی برجسته

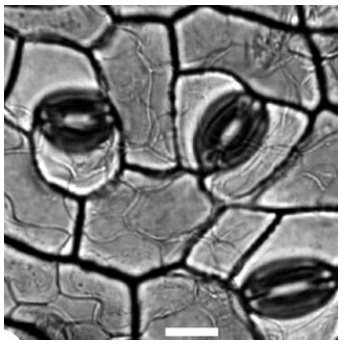
روزنه هوایی مخفی

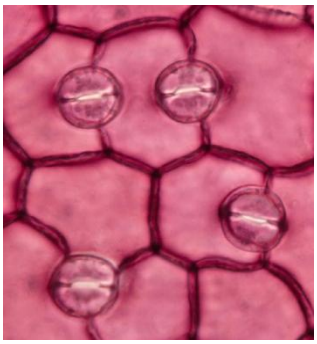
شکل ۳-۱۵- انواع روزنه‌های هوایی بر اساس وضع و موقعیت قرار گرفتن روزنه‌ها در بافت اپیدرم. سمت چپ دیاگرام و سمت راست تصاویر میکروسکوپ الکترونی از روزنه‌ها.

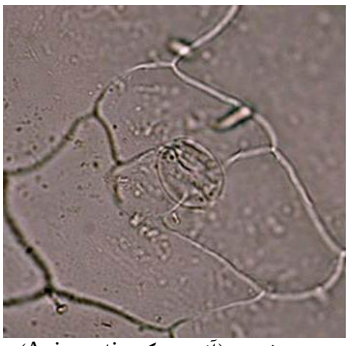
روزنه‌ها بر حسب موقعیت سلولهای همراه در گیاهان دولپه شامل تیپ‌های زیر هستند (شکل ۳-۱۶):

- ✓ **روزنه تیپ آلاله (آنموسیتیک Anemocytic)**: سلولهای همراه از سلولهای عادی اپیدرمی قابل تشخیص نیستند.(ختمی، کدوئیان و آلاله)
- ✓ **روزنه تیپ روناس (پاراسیتیک Paracytic)**: دو سلول همراه متمایز از سلولهای عادی اپیدرمی و موازی با سلولهای استوماتی هستند.
- ✓ **روزنه از تیپ میخک یا دیاسیتیک (Diacytic)**: در این تیپ جدار عرضی دو سلول همراه عمود بر جدار طولی سلولهای استوماتی است.
- ✓ **روزنه از تیپ شب بو یا آنیزوسیتیک (Anisocytic)**: سه سلول همراه اطراف روزنه قرار دارند که یکی از دیگری کوچکتر یا بزرگتراند.


تیپ آلاله (آنموسیتیک Anemocytic)


تیپ روناس (پاراسیتیک Paracytic)

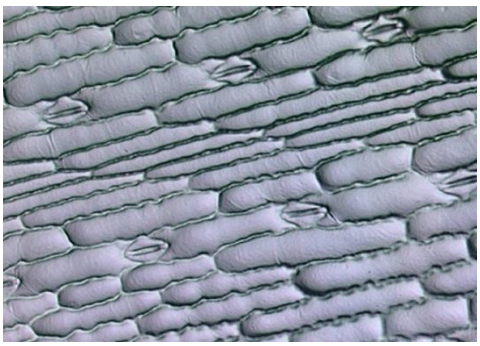

تیپ میخک (دیاسیتیک Diacytic)


تیپ شب‌بو (آنیزوستیک Anisocytic)

شکل ۳-۱۶- روزنه‌ها بر حسب موقعیت سلولهای همراه در گیاهان دولپه

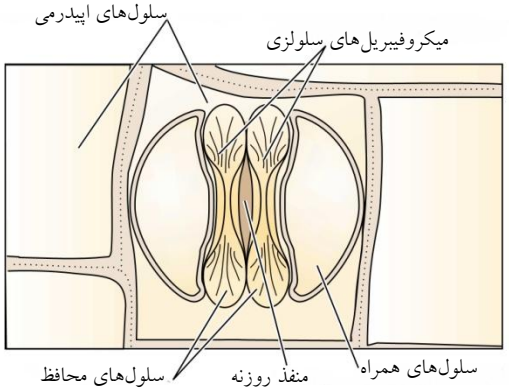
انواع استوماتها بر حسب موقعیت سلولهای همراه در گیاهان تک‌لپه:

- ✓ **تیپ زنبق**: سلولهای اپیدرم دراز و کشیده‌اند و سلولهای محافظ در انتهای این سلولها قرار دارند و نمی‌توان سلولهای همراه را مشاهده نمود.
- ✓ **تیپ برگ بیدی**: چهار سلول همراه دو به دو بر هم عمودند. دو تای کوچکتر موازی با دو سلول محافظ روزنه قرار داشته دو سلول همراه بزرگتر بر این چهار سلول عمودند.
- ✓ **تیپ گندم**: در تیپ گندم سلول های محافظ روزنه دمبلی شکل هستند و دارای دو سلول همراه موازی هستند.



تیپ زنبق

تیپ برگ بیدی



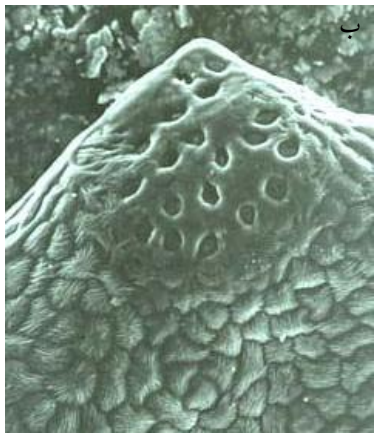
تیپ گندم

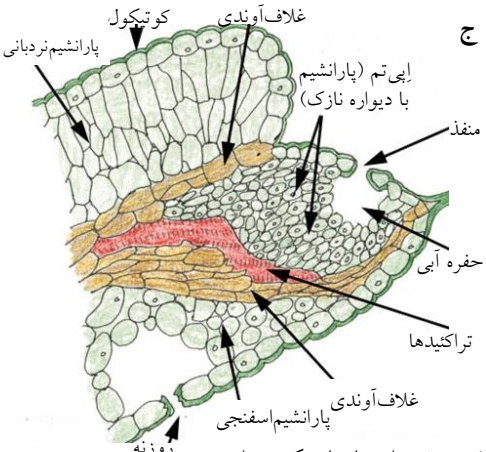
شکل ۳-۱۷- روزنه‌ها بر حسب موقعیت سلولهای همراه در گیاهان تک‌لپه

انواع استومات از لحاظ انتشار و پراکندگی در برگ عبارتند از:

- ✓ هیپواستوماتیک (Hypostomatic): استوماتها در سطح زیرین برگ بوجود می‌آیند (در گندم و ذرت).
- ✓ اپی‌استوماتیک (Epistomatic): استوماتها در سطح اپیدرم بالایی برگ بوجود می‌آیند (در نیلوفر آبی).
- ✓ آمفی‌استوماتیک یا جورروزنه (Amphystomatic): روزنه‌ها در هر دو سطح فوقانی و تحتانی برگ بوجود می‌آیند (تره و زنبق).

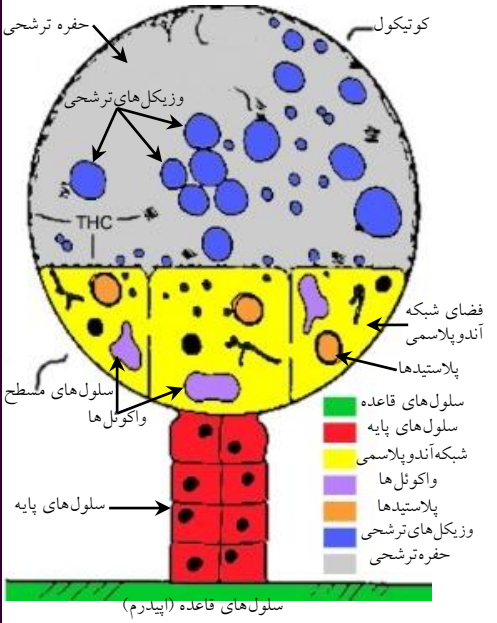
۲- **استوماتهای آبی یا هیداتود** (Aquatic stomata or Hydathode)**:** وظیفه این روزنه‌ها **تعریق** (Gutation) یعنی از دست دادن آب بصورت قطرات مایع می‌باشد. اگر آب کافی در اختیار گیاه باشد اما به دلیل پایین بودن دمای محیط یا بالا بودن رطوبت نسبی محیط و یا هر عامل دیگر تعرق صورت نگیرد، آب اضافی گیاه بصورت تعریق دفع می‌شود. روزنه‌های آبی در نوک یا حاشیه برگها وجود دارند و حتی در بخشهای غوطه‌ور در آب دیده می‌شود. سلولهای روزنه آبی نیز لوبیایی شکل و دارای کلروپلاست هستند و در زیر آنها به جای اطاق زیرروزنه، بافت پارانشیمی مخصوص به نام **اپی‌تم** (Epitheme) وجود دارد. سلولهای این بافت کوچکتر از سایر سلولهای پارانشیم برگ بوده و فاقد دانه‌های کلروپلاست هستند. انتهای آوندها به این محل منتهی می‌شود. مجموعه روزنه آبی و اپی‌تم را بافت هیداتود (Hydathode) گویند. در اثر فشار ریشه‌ای (جذب آب توسط ریشه‌ها و پمپاژ آن به درون آوندها)، شیره خام درون رگبرگ‌ها از طریق هیداتودها به صورت قطرات بیرون می‌رود (شکل ۳-۱۷).

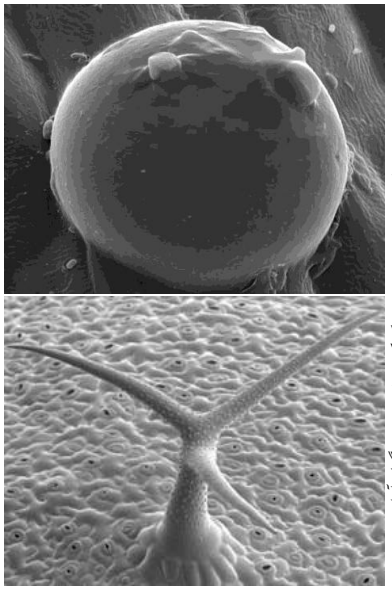


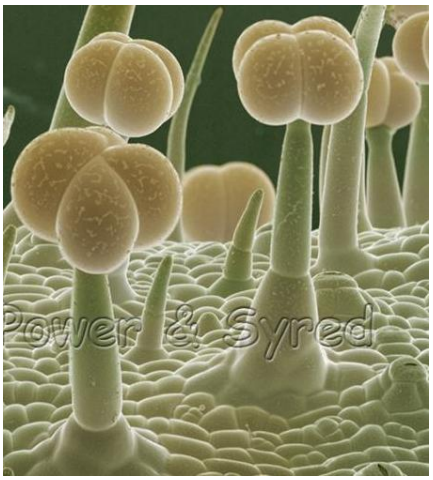


شکل ۳-۱۷- (الف) تعریق از هیداتودهای برگ توت‌فرنگی (ب) تصویر میکروسکوپی از منافذ یک هیداتود. (ج) برش عرضی از ساختار یک هیداتود

ب- زوائد اپیدرمی موها (Polis) یا کرکها (Trichomes): کرکها ضمائم یک یا چند سلولی بافت اپیدرم می‌باشند که در اثر تقسیم یک سلول اپیدرمی به وجود می‌آیند و دارای غشای سلولزی بوده که کوتیکول سطح آنها را فرا گرفته است. در بعضی از نباتات سطح برگ، میوه و ساقه را می‌پوشانند. شکل کرکها و تعداد سلول‌های آنها در نباتات مختلف متفاوت است. چنانکه تارهای کشنده ریشه و کرکهای چندسلولی در سطح داخلی تخمدان مرکبات و موهای ساقه شمعدانی و کرکهای گزنه که محتوی اسید فرمیک(ترکیبی که در نیش مورچه‌ها نیز وجود دارد) و باعث سوزش انسان می‌گردند، همگی ضمائم سلولی بافت اپیدرم می‌باشند. کرک‌ها به صورت تک سلولی و چند سلولی وجود دارند (شکل ۳-۱۸). خارهای انواع گل سرخ و نسترن با جدار سخت و چوبی، کرکهای برگ گردو و کرکهای کدو جزو کرکهای چند سلولی اپیدرم می‌باشند. بعضی از کرکها حفاظت گیاه را به عهده داشته و آنرا از تابش مستقیم آفتاب، حرارت، سردی و گرمی حفظ می‌کنند و عده‌ای خاصیت ترشحی دارند و مواد مختلف از قبیل اسانس‌ها و اسیدهای آلی مثل اسید فرمیک در خود ذخیره می‌کنند و گاهی وسیله دفاعی گیاه محسوب می‌گردند و گیاه را از حمله جانوران محفوظ می‌دارند. گیاهان مقاوم به شوری، نمک‌هایی را که از خاک جذب می‌کنند را در کرک‌های سطح برگ انباشته و خنثی می‌کنند.



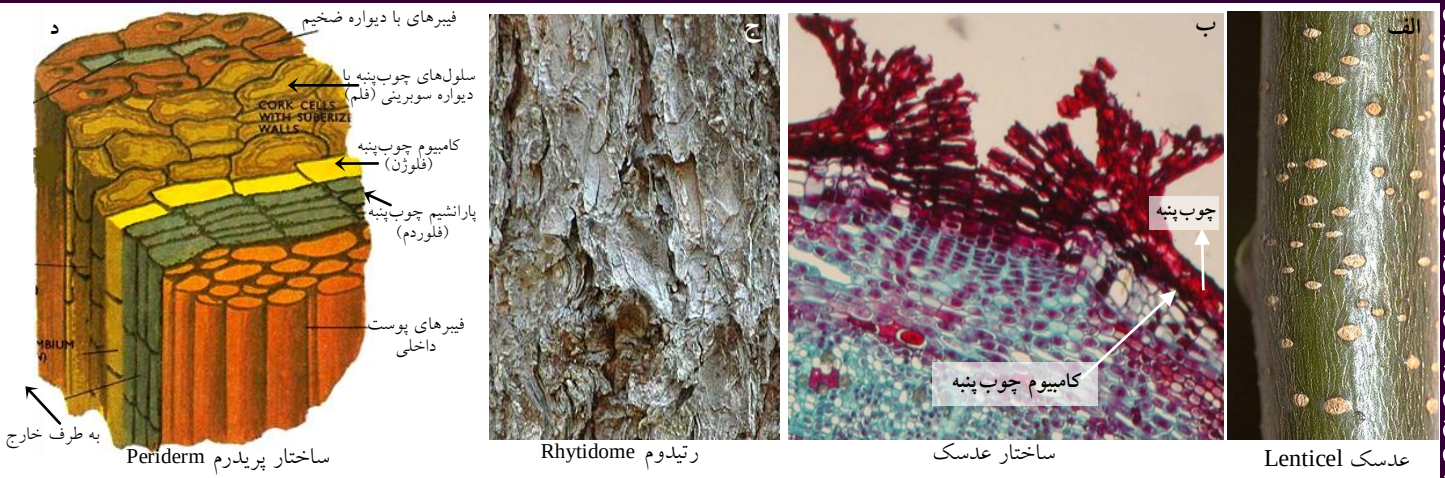




کرک سطح برگ گوجه فرنگی دارای غده‌های ترشحی

شکل ۳-۱۸- **سمت چپ**: ساختار یک کرک (تریکوم) چند سلولی. سلول‌های مسطح (Disc cell) که وظیفه تولید متابولیت‌ها و انتقال آن‌ها را به حفره ترشحی برعهده دارند، را دارند از طریق سلول‌های پایه به اپیدرم وصل هستند. پلاستیدها وظیفه ترشح مواد ترشحی را برعهده دارند که این مواد به شبکه آندوپلاسمی رفته و در آنجا درون وزیکل‌ها بسته‌بندی شده و درون حفره ترشحی آزاد می‌شود. **سمت راست**: انواع کرک‌های دارای غده‌های ترشحی (کروتون و گوجه‌فرنگی) و بدون غده‌های ترشحی (آرابیدوپسیس).

۴-۳-۳-۲- پریدرم یا بافت چوب‌پنبه‌ای Periderm: در ساقه و ریشه درختان و درختچه‌های چوبی، پس از مدتی اپیدرم از بین رفته و به جای آن بافت **پریدرم** Periderm جایگزین می‌شود که از کامبیوم چوب‌پنبه (فلوژن) تشکیل می‌شود. پریدرم که بیرونی‌ترین بخش تنه یک درخت است و سلولهای مکعبی شکل مرده‌ای را شامل می‌شود، به عنوان یک بافت مرکب از فلوژن (کامبیوم چوب‌پنبه)، فلودِرم (پارانشیم چوب‌پنبه) و فِلم (سلول‌های چوب‌پنبه) تشکیل شده است. پارانشیم پروتوپلاسم این سلولها در هنگام جوانی ماده‌ای از جنس چربی به نام **سوبرین** Suberin تولید می‌کند که تمام سطوح سلول را آغشته می‌سازد. لایه سوبرین نسبت به آب و گازها نفوذناپذیر است. بنابراین بافت پریدرم برای حفاظت از بافتهای زیرین خود سازگار شده است (همانند پوست غده سیب‌زمینی). در بلوط (*Quercus suber*) ضخامت لایه چوب‌پنبه آنقدر زیاد است که از آن برای ساختن چوب‌پنبه در بطری استفاده می‌شود. پوشش چوب‌پنبه شیاردار ساقه **رتیدوم** Rhytidome نام دارد. لایه چوب‌پنبه‌ای نسبت به گازها نفوذناپذیر است، برای آنکه بین بافتهای داخلی ساقه و محیط اطراف مبادلات گازی انجام می‌گیرد، ساختارهایی به نام **عدسک** (Lenticell) در این بافت به وجود می‌آید. در محل عدسک سلول‌ها برخلاف سایر قسمتهای پریدرمی، کروی‌شکل بوده و از هم فاصله دارند و از فواصل بین سلولها گازها مبادله می‌شوند. عدسک‌ها به صورت برآمدگیهای کوچک بروی ساقه درختان سیب و گلابی قابل تشخیص‌اند(شکل ۳-۴ و ۳-۱۹).



عدسک Lenticel ساختار عدسک رتیدوم Rhytidome ساختار پریدرم Periderm

شکل ۳-۱۹- **(الف)** عدسک‌های روی ساقه درخت سیب. (ب) ساختار یک عدسک. همانطور که روزنه‌ها در برگ وظیفه تبادل گازها و رطوبت را دارند عدسک‌ها در ساقه این وظیفه را بر عهده دارند. **(ج)** رتیدیوم در حال ریزش ساقه یک گونه کاج. (د) لایه‌های مختلف بافت پریدرم که ساختمان ثانویه درخت را تشکیل می‌دهند.

۴-۳-۴- ساختارهای (بافت‌های) ترشحی (Secretory structure)

جدا شدن فرآورده‌های متابولیسمی سلول‌های زنده از پروتوپلاست را **ترشح** Secretion گویند(مانند هورمون‌ها، آنزیم‌ها). حال اگر فرآورده‌های متابولیسمی به کلی از مسیر واکنشهای متابولیسمی گیاه خارج شوند ، چنین پدیده‌ای را **دفع** Excretion گویند.ترشح در گیاهان یک پدیده عمومی است. تغییر وضع دیواره سلولی و کوتیکول، چوب‌پنبه‌ای شدن (Suberization)، تولید موم (Wax)، انتقال و جابجایی مواد از سیتوپلاسم به درون واکوئل‌ها، انتقال پلی‌ساکاریدها به دیواره سلولی همه جزو عملیات ترشح در گیاه است. مواد ترشح شده ممکن است ترکیبات زاید یا ترکیبات حدواسط حاصل از سوخت و ساز سلول‌ها باشد (این ترکیبات یا دیگر به درد سلول نمی‌خورند یا اینکه برای سلول حالت سمی پیدا می‌کنند) و یا ترکیباتی باشد که نقش فیزیولوژیکی خاص بر عهده داشته باشد، مانند آنزیم‌ها و هورمون‌ها. از مهم‌ترین فرآورده های متابولیسمی زاید می‌توان ترپن‌ها Terpens، رزین‌ها Resin، تانن‌ها Tannins و آلکالوئیدها Alkaloids را نام برد. دو گروه ساختارهای ترشحی درونی (شامل سلول‌های ترشحی، بافت‌های ترشحی، حفره‌های ترشحی، مجاری ترشحی و لوله‌های ترشحی) و ساختارهای ترشحی بیرونی (شامل کرک‌های ترشحی و غده‌های ترشحی) وجود دارند. ابتدا انواع ساختارهای ترشحی بیرونی توضیح داده می‌شود:

۱- **سلول‌های ترشحی(Secretory Cell)**: سلول‌های حجیم دارای واکوئل بزرگ و دیواره ضخیم و پروتوپلاست متراکم و غنی از مواد پروتئینی می‌باشند که از بافت‌های اطراف قابل تشخیص هستند. این سلول‌ها آیدیوبلاست Idioblast نیز نامیده می‌شوند. سلول‌های ترشحی حاوی ترکیبات متنوعی هستند که می‌توان از آن‌ها برای دسته‌بندی گیاهان استفاده کرد. مثلاً خانواده شیپوری، فلفل و کاسنی مواد اسانس‌دار دارند، در خانواده‌های میخک و صنوبر، رزین یافت می‌شود و خانواده ماگنولیا حاوی ترکیبات روغنی هستند. در گل‌سرخ و برخی گیاهان دیگر، تانن وجود دار (۳-۲۰).

سلول ترشح کننده اسانس (روغن ضروری) سلول ترشح کننده موسیلاژ (لعاب)

شکل ۳-۲۰- برخی از نواع سلول‌های ترشحی. اسانس‌ها ترکیبات فراری هستند که در نعنا، ریحان و گل محمدی وجود دارد. موسیلاژها نیز ترکیبات لعاب‌دار هستند که در بذر خاکشیر، بذر به، و تعدادی از دیگر گیاهان وجود دارد. بیشتر گونه هایی که با نام گیاهان شناخته می‌شوند دارای سلول‌های ترشحی هستند که چنین ترکیباتی تولید می‌کنند

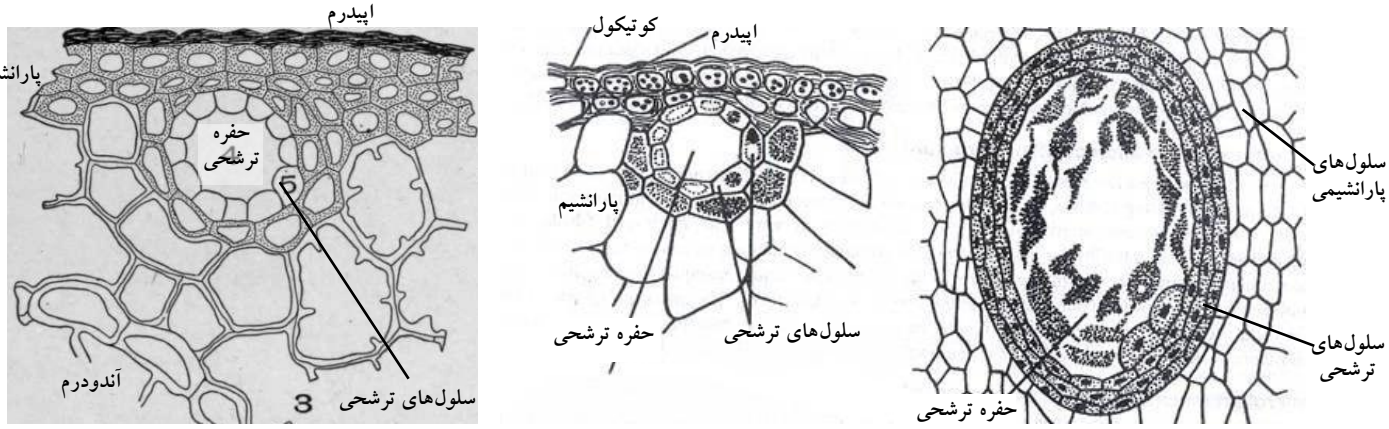
۲- **بافت‌های ترشحی (Secretory tissue)**: از اجتماع تعدادی از سلول‌های ترشحی در درون اندام های گیاهی ایجاد می‌شوند.

۳- **کیسه‌های ترشحی (Secretory cavities)**: فضاهایی مخصوص درون بافت‌های گیاهی به ویژه پارانشیم هستند که فرآورده‌های ترشحی سلول‌های اطراف آن‌ها شامل انواع لعاب‌ها، تانن‌ها، شیرابه‌ها و لاتکس‌ها به درون فضای بین‌سلولی ترشح می‌شوند. فضاها ابتدا کوچک و مدورند، اما با افزایش مواد درونی، به حفره‌ای وسیع و کیسه‌مانند تبدیل می‌شوند. کیسه‌های ترشحی بر اساس نحوه تشکیل به ۳ دسته تقسیم می‌شوند (۳-۲۱):

۱- *کیسه لیزیژن* ***Lysigenous*** در این نوع کیسه‌ها، دیواره و غشای سلول‌ها در اثر تجمع مواد مترشحه از بین رفته و جای آنها به صورت حفره‌ای پر از مواد ترشح شده باقی می‌ماند. مانند اوکالیپتوس.

۲- *کیسه شیزوژن* ***Schizogen*** حفره بر اثر لعابی شدن سلول‌ها و دور شدن جدار سلول‌های مجاور از یکدیگر، ایجاد می‌شود در واقع فضای مرکزی که توسط این سلول‌ها محدود شده است کیسه را می‌سازد. مانند گل راعی.

۳-*کیسه شیزولیزیژن* ***Schizolysigene*** ابتدا کیسه شیزوژن تشکیل می‌شود و سپس سلول‌های احاطه کننده فضای بین سلولی شروع به تقسیم مماسی می‌کنند. بنابراین فضای جمع‌کننده توسط چند لایه سلولی بر روی هم احاطه می‌شود. در مرحله بعد درونی‌ترین سلول‌ها متلاشی می‌شوند و در درون حفره بقایای این سلولها یافت می‌شود. مانند مرکبات.



کیسه شیزولیزیژن *Schizolysigene* — کیسه شیزوژن *Schizogen* — کیسه لیزیژن *Lysigenous*

شکل ۳-۲۱- انواع کیسه‌های ترشحی.

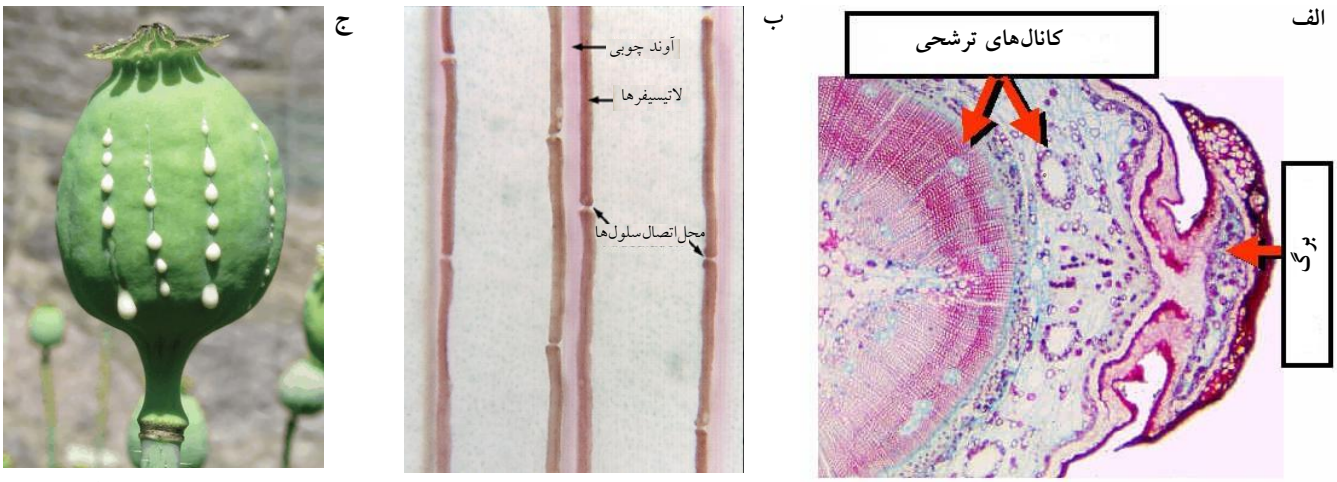
۴- **مجاری ترشحی Secretory canals**: مجاری ترشحی در واقع همان کیسه‌های ترشح کننده هستند که دراز شده‌اند و به روش شیزوژن تشکیل می‌شوند که در این حالت سلول‌های ترشحی در اطراف فضای باریک مجرا مانند قرار گرفته و فرآورده‌های ترشحی خود را در آن می‌ریزند. نقش این مجاری بیشتر هدایت شیره‌های گیاهی است و برعکس لوله‌های شیرابه‌دار سرتاسری نیستند (۳-۲۲ الف). مجاری ترشحی دارای صمغ، ترپانتین، رزین‌ها، اسانس‌ها، صمغ‌ها و روغن‌های اِتری هستند. این مجاری بیشتر در کاج و مرکبات دیده می‌شود.

۵- **لوله‌های شیرابه‌دار (لاتیسیفرها) Tube Laticifer**: با برش برگ یا ساقه درخت انجیر، مایع سفید رنگی به نام شیرابه یا **لاتکس** Latex خارج می‌شود. این شیرابه در لوله‌های شیرابه‌دار جریان دارد که از تک سلول‌های ترشحی دراز یا از به هم پیوستن عده‌ای سلول‌های ترشحی به وجود می‌آیند که یک لوله را تشکیل می‌دهند یعنی هر لوله شیرابه‌دار از سلولهای زنده‌ای که دنبال هم قرار گرفته‌اند، ساخته شده‌اند (شکل ۳-۲۲ب و ج). گاهی دیواره عرضی بین سلولها از بین رفته و درکل لوله‌ای شامل تعدادی هسته، سیتوپلاسم و ماده‌ترشحی بوجود می‌آید (خشخاش). گاهی لوله‌ها به هم متصل و شبکه‌ای را تشکیل می‌دهند. مانند کاهو (شیرابه سفید)، شنگ، فرفیون، خرزهره (شیرابه بی‌رنگ) و مامیران (شیرابه نارنجی).

ساختارهای ترشحی بیرونی شامل موارد زیر هستند:

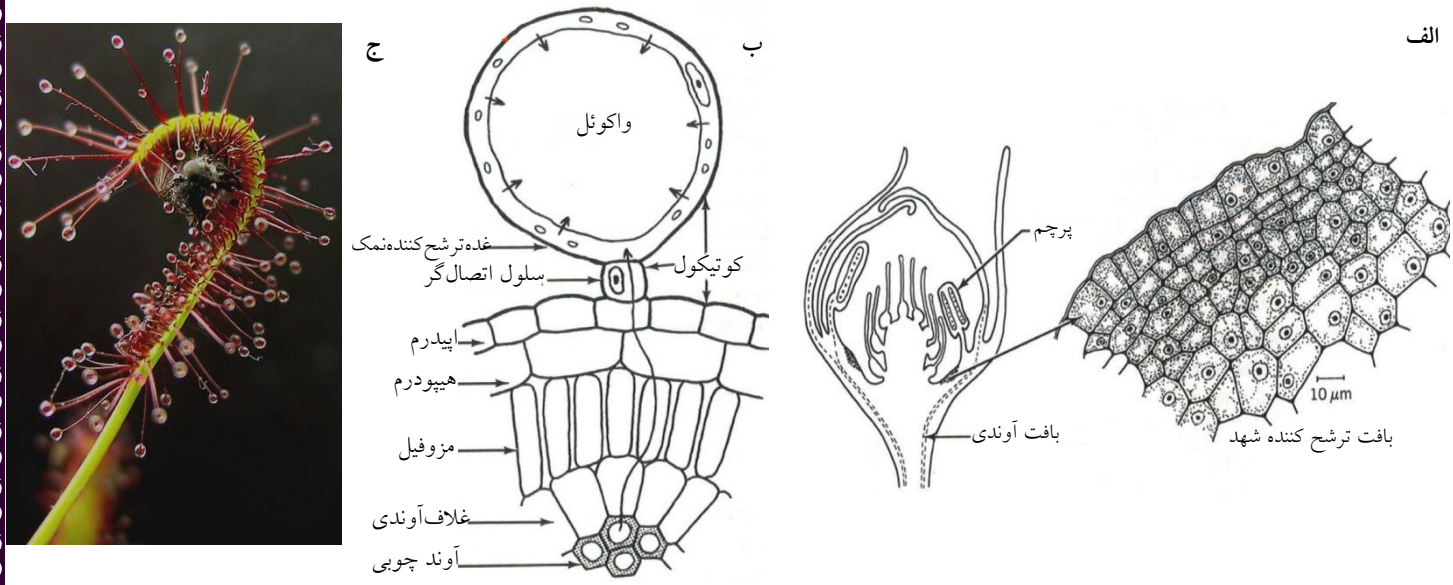
۱- **کرک‌های ترشحی (Secretory trichomes)**: کرک‌های ترشحی هم در اپیدرم و هم در بافتهای دیگر یافت می‌شود. کرک‌های ترشحی اپیدرمی به علت دارا بودن سلولهای ترشحی که در راس آنها قرار می‌گیرند از کرکهای پوششی یا محافظ قابل تشخیص هستند (۳-۱۸). مواد مترشحه در

کرکهای ترشحی پس از ترشح در فضای بین کوتیکول و دیواره سلولزی متراکم شده و با کمترین فشار کوتیکول شکسته و مواد مترشحه به بیرون ترشح می‌شود. کرک‌های نعناع، رازک و زیتون اسانس ترشح می‌کنند و کرکهای گزنه اسید فرمیک و آنزیم تجزیه کننده مواد پروتئینی ترشح می‌کنند. کرکهای سرخس در داخل پارانشیم پوست ساقه زیرزمینی قرار دارد و روغنهای اسانس‌دار را در فضای بین‌سلولی ترشح می‌کنند.



شکل ۳-۲۲- برخی از دیگر ساختارهای ترشحی درونی. (**الف**) کانال‌های ترشحی در برش عرضی ساقه کاج. (**ب** ساختار لوله‌های شیرابه‌دار که در کنار آوند چوبی قرار گرفته‌اند. لاتکس خارج شده از کپسول خشخاش. لاتکس خشخاش حاوی ترکیبات مختلف از جمله انواع آلکالوئیدها می‌باشد.

۲- غده‌های ترشحی (**Secretory glands**): ساختار تکامل‌یافته‌تر دارند و در ترشح نمک، قند، ترپن و صمغ‌ها نقش دارند و شامل موارد هستند:
الف) هیداتود (Hydathod):در اثر فشار ریشه‌ای، منافذ آن در اپیدرم بازشده و مواد حاوی اسیدهای آلی خارج می‌شود(بخش روزنه، شکل ۳-۱۷).
ب) غده‌های‌ترشح‌کننده‌نمک: در گیاهان مقاوم به شوری بیابانزی دیده می‌شود (اسفناج‌وحشی Atriplex و درخت‌گز Tamarix)(شکل ۳-۲۳ ب).
ج) غده‌های ترشحی گیاهان گوشتخوار: حاوی آنزیم پروتئاز است که باعث تجزیه و گوارش موادپروتئینی بدن حشرات می‌شود (شکل۳-۲۲ ج).
د) غده‌های ترشح کننده شهدگل (نکتاری): مایع قندی توسط غددِ قاعده کاسبرگ، گلبرگ، پرچم یا نهنج گل تولید می‌شود (مانند گل نسترن).
ه) تارهای ترشحی : شبیه تریکوم‌ها هستند اما مواد چسبناک تولید می‌کنند. مانند تارهای ترشحی روی فلس گل‌سرخ، فندق و قهوه (شکل ۳-۲۳).



شکل ۳-۲۳- (**الف**) بافت ترشح کننده شهد در گل توت‌فرنگی. (**ب**) سلول‌های ترشح کننده نمک در اسفناج وحشی (Atriplex). نمک‌هایی که از ریشه جذب می‌شوند در واکوئل این سلول‌ها انباشته می‌شوند تا دیگر سلول‌ها و بافت‌ها از گزند این نمک‌ها در امان باشند. این یکی از راهکارهای گیاهان مقاوم به شوری برای زندگی در اراضی شور و لم یزرع بیابانی می‌باشد (**ج**) غده‌های ترشح کننده آنزیم‌های هضمی در برگ گیاهان گوشتخوار. پروتئین موجود در بدن حشرات به دام افتاده توسط آنزیم پروتئاز هضم می‌شود و مواد حاصل از آن که اسیدهای آمینه می‌باشند، به مصرف گیاه می‌رسد

ترشحات گیاهی و اهمیت آن‌ها

تانَن‌ها Tannins: تانن‌ها جزو کربوهیدرات‌هاست که اغلب در برگ‌ها و میوه‌های نارس وجود دارد و چون باعث انعقاد پروتئین‌های موجود در بزاق می‌شود، مزه گس ایجاد می‌کند (همانندطعم گس برگ چای و میوه خرمالو). جوهر خوشنویسی از ترکیب تانن‌ها با نمک‌های آهن به دست می‌آید. در صنعت چرم‌سازی نیز برای جلوگیری از فساد پوست به آن‌ها تانن زده می‌شود.

اسانس‌ها یا روغن‌های ضروری (Essential oil): مواد معطری که در بعضی از بافت‌های ترشحی ساخته می‌شوند و از ترکیب‌های متفاوتی ساخته می‌شوند، اسانس تربانتین در کاج یا در درخت وَن (پسته وحشی) از جنس کربوهیدرات، اسانس گل سرخ (گلاب) از جنس الکل، اسانس گل میخک از جنس فنل می‌باشد. در تولید و فرآوری گیاهان دارویی، ادویه‌ای و نوشابه‌ای که شاخه‌ای از علم باغبانی می‌باشد با استفاده از دستگاهی به نام کلِونجر از بافت، برگ، گل و ساقه انواع گیاهان اسانس به دست می‌آید. در ایران اسانس گل محمدی با نام گلاب و اسانس نعناع با نام عرق نعناع شناخته می‌شود.

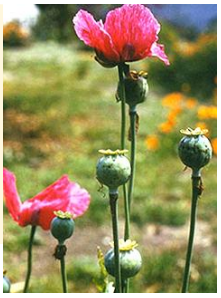
صمغ‌ها : به وسیله سلول‌های مخصوص ترشح می‌شوند و یا از تجزیه دیواره سلولی حاصل می‌آیند. صمغ‌ها در الکل حل نمی‌شوند، ولی در آب به حالت ژله یا لعاب در می‌آیند. صمغ‌ها جزو کربوهیدرات‌ها هستند، همانند صمغ آکاسیا یا صمغ عربی. صمغ‌ها در داروسازی مصرف می‌شوند.

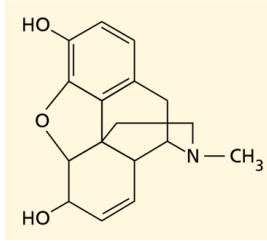
رزین‌ها: رزین‌ها در مجاری ترشحی سوزنی‌برگان وجود دارد که زردرنگ و در آب غیرمحلول اما در الکل و تربانتین قابل حل است. در خود گیاه، رزین‌ها به عنوان ترکیبات دفاعی بر علیه آفات و بیماری‌ها عمل می‌کند. اضافه کردن رزین به چوب موجب استحکام و دوام آن می‌شود.

آلکالوئیدها: ترکیبات پیچیده نیتروژن‌دار، تلخ مزه هستند که بسیاری از آن‌ها سمی هستند. آلکالوئیدها معمولاً در ریشه ساخته شده و به دیگر نقاط گیاه انتقال داده می‌شوند. حدود ۲۰۰ آلکالوئید در گیاهان شناسایی شده‌اند که برخی از آن‌ها شامل مُرفین (خشخاش)، نیکوتین (تنباکو)، تِئین (چای)، کافئین (قهوه)، کوکائین (درخت کوکا)، سولانین (گوجه‌فرنگی نارس).

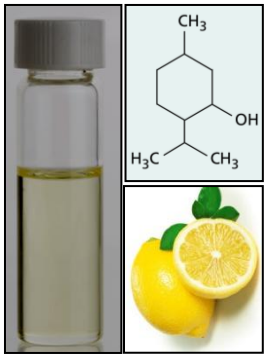
شیرابه‌ها (لاتکس): شیرابه مخلوطی از مواد زاید است که معمولاً شیری رنگ است ولی به رنگ‌های زرد و قرمز نیز دیده می‌شود. شیرابه حاوی قندها، دانه‌های نشاسته، پروتئین‌ها، روغن‌ها، صمغ‌ها، رزین‌ها، تانن‌ها، آلکالوئیدها، کائوچو و غیره می‌باشد. شیرابه میوه خشخاش، تریاک نام دارد که حاوی آلکالوئیدهای مختلف است که پس از استخراج به صورت خمیر در می‌آید. همچنین از شیرابه درخت کائوچو، لاستیک به دست می‌آید.

لاتکس درخت کائوچو *Hevea brasiliensis* برای تولید لاستیک طبیعی

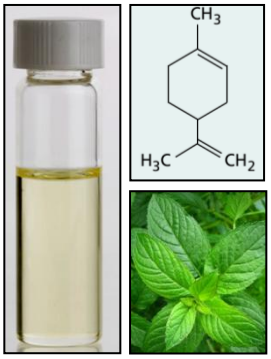




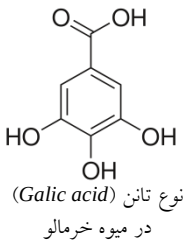
آلکالوئید مورفین Morphine



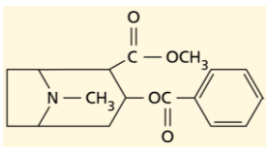
اسانسِ لیمونن Limonen



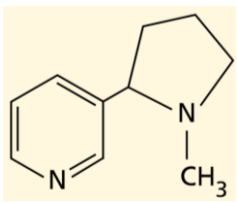
اسانسِ منتول Menthol



نوع تانن (*Galic acid*) در میوه خرمالو



آلکالوئید کوکائین Cocaine

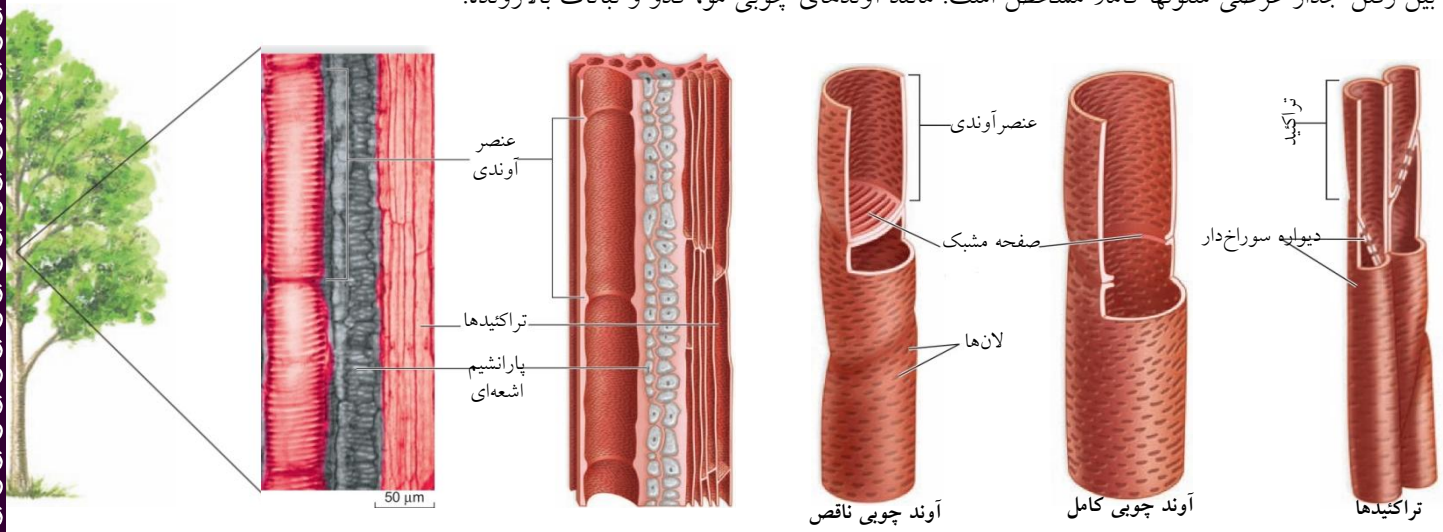


آلکالوئید نیکوتین Nicotine

۴-۳-۵- بافت‌های هدایت کننده یا بافت‌های آوندی Conducting or Vascular tissue

این بافت‌ها به صورت لوله‌هایی درون بافت‌های زمینه‌ای قرار گرفته‌اند و دارای سلولهای طویل کشنده‌ای است که معمولاً در هسته و سیتوپلاسم و دیواره‌های انتهایی سلول را از دست داده و تشکیل لوله‌هایی را می‌دهند که برای انتقال شیره گیاهی (شیره خام و شیره پرورده) در گیاه به کار می‌روند. گیاهان پست مانند قارچها، جلبکها و خزه‌ها فاقد آوند هستند. آوند وجه تمایز گیاهان پست با گیاهان عالی (Higher plants) است. در ابتدای رشد یک گیاهچه که مریستم‌های انتهایی مسئول ساختن تمام بافت‌ها و اندام‌ها هستند، بافت‌های آوندی اولیه از این مریستم‌های انتهایی تشکیل می‌شوند، اما با پیشرفت رشد، بافت‌های آوندی ثانویه از کامبیوم آوندی تشکیل می‌شوند. بافت‌های آوندی جزو بافت‌های پیچیده هستند زیرا از چند نوع بافت تشکیل شده‌اند. بافت‌های آوندی به دو دسته تقسیم می‌شوند:

۴-۳-۵-۱- بافت آوندهای چوبی (زایلم) Xyleme: یکی از اجزای مهم سیستم هدایت کننده در گیاهان است که همانند یک سیستم لوله‌کشی آب و نمک‌های محلول که شیره خام نام دارد را در گیاه توزیع می‌کند. بافت آوند چوبی یک بافت ناهمگن است که از سلول‌های مرده و زنده تشکیل شده است. یک بافت آوند چوبی از عناصر آوندی (Vessel elements)، تراکئیدها (Tracheids)، سلول‌های اسکلرانشیمی (فیبرها)، سلول‌های پارانشیمی (سلول‌های اشعه) (۳-۲۴). عناصر آوندی و تراکئیدها وظیفه اصلی انتقال آب و مواد محلول را بر عهده دارند. عناصر آوندی بیشتر در گیاهان گل‌دهنده (Floweing plants) دیده می‌شود که به صورت لوله‌های بلندی است که در دو انتها دارای صفحات مشبک (Perforation) دارد و در انتقال عمودی شیره خام نقش دارد. عناصر آوندی بزرگ‌تر و کاراتر از تراکئیدها می‌باشند و از راه لان‌ها (Pits) و به کمک پارانشیم اشعه‌ای می‌تواند شیره خام را به صورت جانبی نیز انتقال دهد . اما سیستم هدایت شیره خام در بازدانگان (کاج و سرو) و نهانزادان آوندی (سرخس) تراکئید است (شکل ۳-۲۴). هر تراکئید یک سلول دراز، مرده، تو خالی و دوکی شکل است. تراکئیدها در انتها به هم چسبیده‌اند اما مانند آوندها دیواره بین آنها از بین نرفته است و لوله پیوسته‌ای را پدید نمی‌آورند. جریان شیره خام از تراکئید به تراکئید دیگر از طریق پلاسمودسماتا صورت می‌گیرد. سلول‌های اسکلرانشیمی (فیبرها) موجود در بافت آوند چوبی، دیواره چوبی ضخیمی دارند و وظیفه آنها نگهداری و در صورت زنده بودن سلولها، ذخیره نیز می‌باشد. بافت چوب دارای سلولهای پارانشیمی نیز است که هم در چوب اولیه و هم در چوب ثانویه دیده می‌شود. سلول‌های اشعه‌ای (همان سلول‌های پارانشیمی) دارای دیواره اولیه و ثانویه هستند و علاوه بر ذخیره ترکیبات، در انتقال جانبی آب و مواد محلول نیز دخالت دارد. اگر سلولهای بافت آوندی جدار عرضی داشته باشند و لوله واحدی را تشکیل ندهند، آوند ناقص گفته می‌شود که بخشی از تشکیلات اولیه گیاه است. آوند پس از رشد جدار عرضی خود را از دست داده و آن را آوند کامل می‌گویند که در این آوندها محل از بین رفتن جدار عرضی سلولها کاملاً مشخص است. مانند آوندهای چوبی مو، کدو و نباتات بالارونده.



شکل ۳-۲۴- ساختار بافت آوند چوبی. با بزرگنمایی بخشی از تنه یک درخت نهاندانه می‌توانیم عناصر آوندی، تراکئیدها پارانشیم اشعه‌ای را تصور کنیم. عنصر آوندی نقش اصلی را در هدایت شیره خام دارد. در بازدانگان (همانند کاج و سرو) این وظیفه بر عهده خود تراکئیدها می‌باشد. همانطور که در تصویر مشخص است، لان‌ها که بخش‌های فاقد دیواره ثانویه هستند، برای انتقال عرضی شیره خام تعبیه شده است که سلول‌های پارانشیمی در این راه کمک‌رسان هستند.

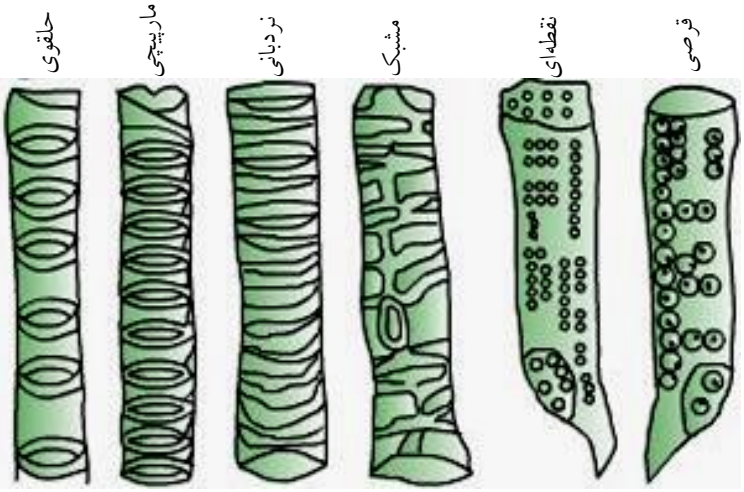
انواع آوندهای چوبی

۱- آوندهای حلقوی Annular: جزو آوندهای ناقص بوده و اولین آوندی است که در گیاه بوجود می‌آید. سلول‌های آن از نوک بهم متصل می‌شوند. جداره انتهایی آنها مورب است و پروتوپلاسم آنها ماده چوبی می‌سازد. مانند آوندهای شمعدانی و برگ‌بیدی.

۲- آوندهای مارپیچی Spiral: جزو آوندهای ناقص با جدار عرضی مورب و ۱ یا ۲ رشته مارپیچی ضخیم در جدار داخلی هستند

۳- آوندهای مخطط Rayes: از آوندهای کامل و دارای جدار عرضی مورب‌اند. در ریشه پیاز دیده می‌شود.

۴- آوندهای مشبک Reticules: شبیه آوندهای مخطط و مانند آوند منشعب ریشه پیاز است.



شکل ۳-۲۵- انواع عناصر آوندی در گیاهان با توجه به چیدمان لان‌ها (Pits).

۵- آوندهای نردبانی Scalariformes: از آوندهای ناقص و دارای جدار عرضی مورب یا لان‌های نرده‌ای هستند و بیشتر در نهانزادان آوندی و سرخس‌ها وجود دارد. مانند درخت توس.

۶- آوندهای نقطه‌ای Pitted: از آوندهای کامل و فاقد جدار عرضی هستند که روی جدار سلولی وجود دارند. مانند آوند نقطه‌ای درخت بید.

۷- آوندهای قرصی Border pitted: دارای لان‌های مرکزی Y شکل، دارای جدار عرضی مورب و از آوندهای ناقص است. به لبه‌های لان که حاشیه مخروط را به وجود می‌آورد مارگو Margo می‌گویند.

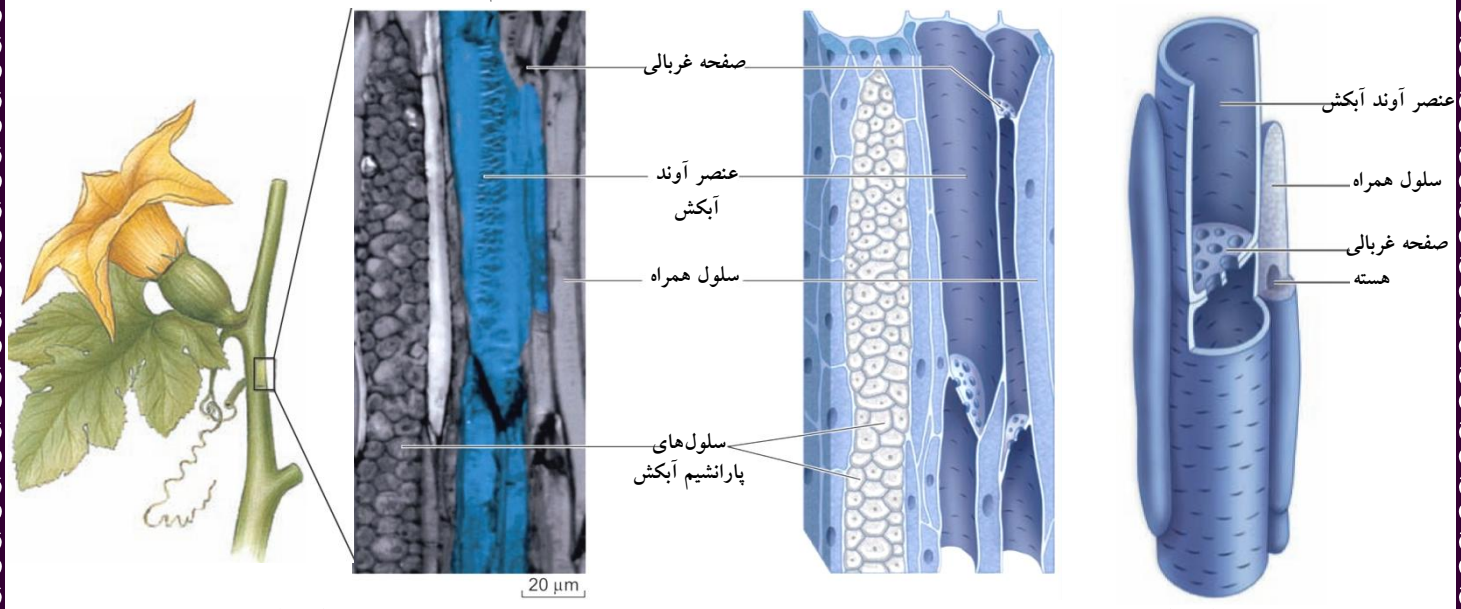
۴-۳-۵-۲- بافت آوندهای آبکش Phloem:

این بافت شیره پرورده را از مراکز ساخت (اندام‌های فتوسنتزکننده) مانند برگها و دیگر اندامها به تمام بخش‌های گیاه انتقال می‌دهد. همانند بافت آوند چوبی، یک بافت پیچیده بوده (متشکل از بیش از ۱ بافت) و از بخش‌های زیر تشکیل شده است: **۱**-عناصر آبکش (Vessel element) شامل دو نوع سلول‌های آبکش (Sieve cell) و لوله‌های آبکش (Sieve tube) **۲**-سلول‌های همراه (Companion cells)، **۳**-سلول‌های پارانشیمی (Parenchyme cells)، **۴**-سلول‌های آلبومن‌دار (Albuminous cells) و فیبر تشکیل شده است.

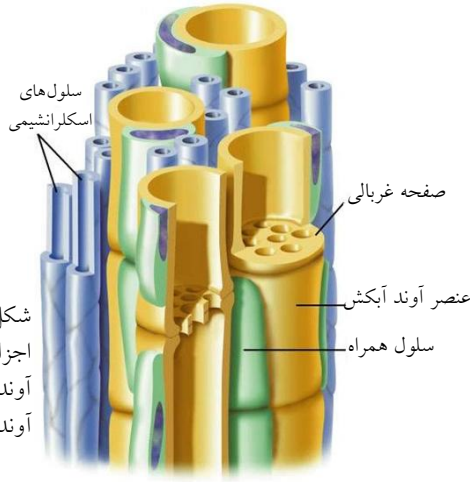
لوله‌های آبکش: هر آوند آبکش از سلول‌های درازی تشکیل شده‌اند که در عرض به هم متصل و در طول در یک امتداد قرار دارند. با بلوغ اجزای لوله‌های آبکش، دیواره حد فاصل آنها به صورت صفحه‌ای سوراخ‌دار در می‌آید که آن را صفحه آبکشی (Sieve plate) می‌نامند. لوله‌ها و سلول‌های آبکشی در ابتدا، پروتوپلاست و کلیه اندامک‌های سلولی مثل میتوکندری، پلاستید و دیکتیوزوم را دارند. شیره پرورده در درون واکوئول جای دارد و سیتوپلاسم موجود با فعالیتهای حیاتی خود به حرکت شیره پرورده درآوند آبکش کمک می‌کند. با بلوغ و متمایز شدن عناصر آبکشی، میزان سیتوپلاسم کاهش می‌یابد، طوری که فقط به صورت لایه نازکی در اطراف سلول باقی می‌ماند. در مراحل نهایی بلوغ هسته متلاشی شده، ریبوزوم‌ها ناپدید می‌شوند و شبکه آندوپلاسمی محدود می‌شود. در این مرحله پروتئین خاصی به نام پروتئین P به صورت رشته‌های مجزا در سیتوپلاسم و منافذ آبکش دیده می‌شود. دیواره آوندهای آبکش، سلولزی باقی مانده و در آن بخشهای چوبی شده به وجود نمی‌آید. سوراخهای آبکشِ صفحه آبکشی (قطر ۱ تا ۱۵ میکرون) باعث ارتباط پروتوپلاست سلول‌های مجاور با یکدیگر می‌شوند. در اطراف این سوراخ‌ها، پلی‌ساکاریدی بنام کالوز (Callose) وجود دارد که با رسوب در محل سوراخ‌ها موجب بسته شدن سوراخ‌های آبکش شده و جریان شیره پرورده در لوله‌های آبکش متوقف می‌کند. منشأ تشکیل آبکش اولیه مانند چوب اولیه از پروکامبیوم است. آبکش ثانویه نیز از کامبیوم آوندی در ریشه و ساقه گیاهان دارای ساختمان ثانویه (رشد قطری) بوجود می آید. در زمستان که گیاه وارد حالت رکود و خواب می‌شود، بافت کالوز لوله‌های آبکش را مسدود می‌کند و در بهار با شروع رشد کالوز تجزیه می‌شود. همچنین ارتباط شاخه‌ها و ریشه‌های خشک و آفت زده را نیز قطع می‌کند.

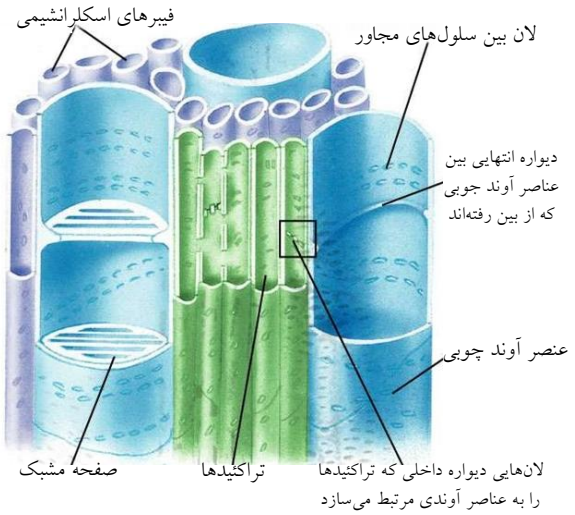
سلول‌های همراه و سلول‌های آلبومین‌دار: سلول‌های زنده و هسته‌داری هستند که در کنار آوندهای آبکش نهاندانگان (Gymnosperms) و با ذخیره و تسهیل و تنظیم شیره پرورده به آوندهای آبکش کمک می‌کنند. سلولهای همراه و عناصر آبکش هر دو از مریستم منشأ می‌گیرند و از لحاظ فیزیولوژیکی هم در ارتباط نزدیک می‌باشند. یعنی با مرگ عناصر لوله‌های آبکش، سلولهای همراه نیز می‌میرند. معمولاً یک سلول همراه یا گاهی بیش از یک سلول همراه در لوله‌های آبکش وجود دارد (۳-۲۶). برخلاف عناصر آبکش، این سلول‌ها دارای هسته و سایر اندامک‌ها می‌باشند، P پروتئین ندارند و اغلب به صورت سلول‌های پارانشیمی ناقل عمل می‌کنند. در نهانزادان و بازدانگان (Angiosperms) سلول‌های آبکش کامل تشکیل نمی‌شوند، زیرا سلول‌ها به طور کامل از انتها به هم نمی‌چسبند، بنابراین صفحه سوراخ‌دار بین سلول‌ها ممکن است در پهلوها پدید آید. همچنین فاقد سلول‌های همراه هستند و به جای آن در بازدانگان ،سلولهای آلبومین‌دار وجود دارد. وظیفه سلول‌های آلبومین‌دار مشابه سلول‌های همراه است و هردو (سلولهای آلبومین دار و سلولهای همراه) انرژی متابولیکی لازم جهت پرشدن و خالی شدن عناصرآبکش را فراهم می کند. ولی سلولهای آلبومین دار برخلاف سلولهای همراه منشا جداگانه دارند و فاقد لان هستند.

عناصر اسکلرانشیم و سلول های پارانشیمی: بافت آبکش علاوه بر سلول‌های همراه دارای تعدادی سلولهای پارانشیمی زنده دیگر هستند که در انتقال و ذخیره مشارکت دارند. این سلول‌ها دارای دیواره اولیه هستند و بعضاً با ایجاد دیواره ثانویه، به اسکلرید یا فیبر تمایز می‌یابند. فیبر در آبکش اولیه و ثانویه وجود دارد که سلول‌های مرده بعضاً زنده هستند و وظیفه نگهداری و استحکام را برعهده دارند.



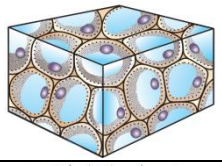
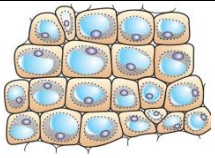
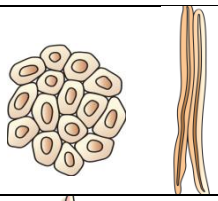
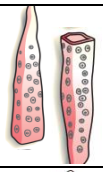
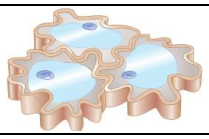
شکل ۳-۲۶- ساختار بافت آوند آبکش. با بزرگنمایی بخشی از ساقه یک بوته کدو در حد ۲۰ میکرون (نشانگر)، می‌توان ساختار بافت آوند آبکش را مشاهده کرد که اجزایی همانند عنصر آبکش، سلول‌ها همراه، صفحه غربالی و سلول‌های پارانشیم آبکش تشکیل شده است. در سمت راست نیز دیاگرام یک عنصر آبکش به تصویر کشیده شده است.





شکل ۳-۲۸- نحوه قرارگیری اجزای تشکیل‌دهنده بافت‌های آوندی در کنار هم. **راست**: بافت آوند چوبی. **چپ**: بافت آوند آبکش

جدول ۴-۱ مروری بر انواع بافت‌های گیاه و سلول‌های تشکیل دهنده آن‌ها

دیاگرام سلول	نوع سلول	خصوصیات	وظیفه	موقعیت
	سلول پارانشیم	سلول‌های زنده با دیواره‌های اولیه نازک	ترشح، ذخیره، فتوسنتز	در تمام قسمت‌های گیاه
	سلول کلانشیم	زنده، دارای دیواره اولیه که به طور ناهمگن ضخیم شده‌اند	حمایت و استحکام	درست در زیر اپیدرم ساقه، در طول رگبرگ‌ها
	سلول اسکرانشیم (فیبر)	معمولاً در حالت بلوغ مرده‌اند؛ دیواره‌های ثانویه ضخیم	حمایت و استحکام	در تمام قسمت‌های گیاه؛ بیشتر در ساقه‌های و برخی برگ‌های ویژه
	تراکئید	در حالت بلوغ مرده‌اند، در نواحی لان فاقد دیوار ثانویه	هدایت آب و مواد معدنی؛ استحکام و حمایت	بافت آوند چوبی
	عناصر آوند چوبی	در حالت بلوغ مرده‌اند؛ در نواحی لان فاقد دیوار ثانویه؛ محل اتصال سلول‌ها مشبک می‌باشد	هدایت آب و مواد معدنی؛ استحکام و حمایت	بافت آوند چوبی
	عناصر آوند آبکش	زنده؛ انتهای سلول غربالی‌شکل؛ سلول‌بالغ فاقد هسته و سایراندامک‌ها	انتقال موادمحلول و کربوهیدرات‌ها (شیره‌پرورده)	بافت آوند چوبی
	سلول همراه	زنده؛ دارای ارتباطات سیتوپلاسمی با عناصر آوند آبکش	کمک به عناصر آوندی برای انتقال شیره پرورده	بافت آوند چوبی
	سلول‌های اپیدرمی	زنده؛ سلول‌ها به طور کامل در کنار هم قرار می‌گیرند؛	ایجاد یک لایه محافظ در تمام سطح گیاه	خارجی‌ترین لایه سلول

۳-۴- سؤالات متداول

۱- تراکئیدهای قرصی و نردبانی به ترتیب مخصوص کدام دسته از گیاهان هستند؟

الف) بازدانگان – نهاندانگان ب) بازدانگان- نهانزادان آوندی ج) نهانزادان آوندی- کاج و سرو د)نهاندانگان – نهانزادان آوندی

۲- سلول‌های این نوع بافت دارای شکلهای متنوعی بوده ممکن است به صورت ستاره‌ای مانند کرک مانند دیده شود؟

الف)فیبرها ب)بافت کلانشیم ج) اپیدرم د) اسکلروئیدها

۳- نعناع و گزنه دارای کدام بافت ترشحی می‌باشند؟

الف) کیسه‌های ترشحی ب) مجاری ترشحی ج) کرک‌های ترشحی د) اپیدرم ترشحی

۴- کدام یک از این سلول‌ها زنده نیستند؟

الف) پارانشیم ب) کلانشیم ج) اسکلرانشیم د) سلول‌های اپیدرمی ه) سلول‌های محافظ

۵- قسمتی از بافت‌های مریستمی که بافت اپیدرم را به وجود می‌آورد ..... نام دارد.

الف)پروکامبیوم ب) بافت زمینه ج)اپیدرم د)پروتودرم ه)پریدرم

۶- رشد ثانویه ساقه در ..... اتفاق می‌افتد.

الف)تمام بازدانگان (مثل کاج و سرو) ب) بیشتر تک‌لپه‌ای‌ها (مثل خرما و نارگیل) ج) بسیاری از دولپه‌ای‌ها (مثل اقاقیا و چنار) د)تعدادی از دو لپه‌ای‌ها

۷- بیرونی‌ترین بخش تنه یک درخت که دارای سلولهای مکعبی مرده است چه نام دارد؟

الف)کلانشیم ب) اسکلرانشیم ج)پریدرم د) اپیدرم

۸- سلول بالغ آوند آبکش فاقد کدام عضو است ؟

الف) واکوئول ب)هسته ج)سیتوپلاسم د) دیواره غربالی

۹- بافتهای دائمی به کدام گزینه زیر اطلاق می‌شوند؟

الف) بافتهای مریستمی ب)بافتهای غیر مریستمی ج)پارنتشیم و کلرانشیم د)بافتهای هدایت کننده

۱۰- بافتهای مریستمی:

الف) فضای خالی بین سلولهایشان ندارند، هسته درشت و واکوئولهای ریز دارند.

ب) دیواره نازک دارند، واکوئول ندارند و هسته درشت دارند.

ج) توانایی تقسیم دارند،واکوئول ریز دارند و فاقد دیواره نازک‌اند.

د) چند وجهی با دیواره کلفت، هسته ریز و واکوئول درشت دارند.

سوالات تشریحی

۱۱- مریستم‌ها در کجا قرار دارند و چگونه عمل می‌کنند؟

۱۲-چگونه می‌توان بافت‌های پارانشیم، کلانشیم و اسکلرانشیم را از هم تشخیص داد؟

۱۳- تفاوت‌های بین اپیدرم و پریدرم را بنویسید.

۱۴-عمل بافت چوب و آبکش چیست؟ چه نوع سلول‌هایی در فعالیت عادی آن‌ها دخالت دارند؟

سوالات مفهومی

۱۵- چرا بافت مریستمی برای گیاه اهمیت زیادی دارد؟ اگر ما تمام مریستم‌های گیاه را حذف کنیم چه اتفاقی می‌افتد؟

۱۶-چمن‌ها مریستم‌های ویژه‌ای در قاعده برگ خود دارند، چه ارتباطی بین این موضوع با آنچه در مورد کوتاه‌کردن چمن‌ها می‌دانید، وجود دارد؟

۱۷- سلول‌های اسکلرانشیم همانند استخوان‌های جانوری وظیفه استحکام و حمایت گیاه را برعهده دارد اما سلول‌های اسکلرانشیمی مرده‌اند، ولی سلول‌های استخوان جانوران زنده‌اند. به نظر شما گیاه از اینکه برای سرپا نگه‌داشتن خود از سلول‌های مرده استفاده می‌کند، چه مزیت‌هایی دارد؟

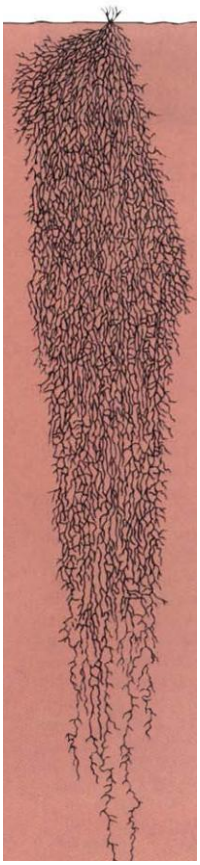
فصل پنجم: ریشه

Chapter 5: Root

فصل پنجم

مورفولوژی ریشه Plant Morphplogy

۵-۱- مقدمه


شکل ۵-۱ ریشه چاودار

گیاهان از نظر اندازه و نحوه رشد تنوع بالایی دارند اما تمام گیاهان از کاکتوس‌هایی که در بیابان‌ها رشد می‌کنند گرفته تا نیلوفر آبی که در برکه‌ها و دریاچه‌ها رشد می‌کنند، همگی دارای ساختارهای مشترکی هستند. قسمتهای مختلف گیاهان که از نظر مورفولوژی و ساختمانی شبیه به هم باشند را یک **اندام** Organ می‌گویند. هر اندام گیاهی از اجتماع چندین سلول هم شکل با ساختمان مشابه تشکیل شده است. گیاهان ۳ اندام اصلی در **دستگاه رویشی** Vegetative structure (ریشه، ساقه، و برگ) و یک عضو در **دستگاه زایشی** Reproductive structure (گل) دارند. هر اندام گیاهی مسئول انجام نقش خاصی در گیاه می‌باشد. در ادامه در هر فصل یکی از اندام‌های گیاه مورد بررسی قرار می‌گیرد.

۵-۲- ریشه

ریشه یکی از اندام‌های گیاهی است که وظیفه جذب آب و مواد غذایی و نگهداری گیاه را بر عهده دارد. ریشه‌ها همچون لنگری گیاهان را در خاک نگه می‌دارند. شاید چون ریشه‌ها در زیر خاک قرار دارند، اهمیت آن‌ها چندان به چشم نمی‌آید. ریشه گونه‌های مختلف گیاهی از لحاظ نحوه و میزان رشد با هم متفاوت هستند. مثلاً ریشه یک گیاه ذرت (*Zea mays* L.) تا عمق ۲/۵ متری رشد می‌کند، اما ریشه درخت گز که در مناطق بیابانی رشد می‌کند، در جستجوی آب تا عمق ۵۰ متری نیز رشد می‌کند. بدون در نظر گرفتن ریشه‌های موئین، کل حجم ریشه‌های یک گیاه چاودار (*Secal sereale* L.) بیش از ۵۰۰ کیلومتر می‌باشد و این گیاه هر روز ۱۰۰ میلیون سلول ریشه موئین تولید می‌کند! زمانی که یک خاک را با ریشه از خاک در می‌اوریم بخش عظیمی از ریشه‌های کوچک آن در خاک باقی می‌ماند به همین دلیل هنگام نشاکاری محصولاتی مثل گوجه‌فرنگی و کاهو بهتر است که ریشه را همراه با خاک اطراف آن منتقل کنیم. برخی گیاهان مانند کاکتوس‌ها دارای ریشه سطحی هستند. نقش اصلی ریشه‌ها جذب آب و مواد معدنی است، اما برخی ریشه‌ها وظایفی دیگر مقل ذخیره مواد غذایی را بر عهده دارند که در ادامه توضیح داده شده است. برخلاف بیشتر گیاهان که ریشه‌های خود را در خاک می‌گسترانند گیاهانی مثل نیلوفر آبی و ثعلب‌ها ریشه‌هایشان به ترتیب در آب و هوا (ریشه هوایی) رشد می‌کنند.

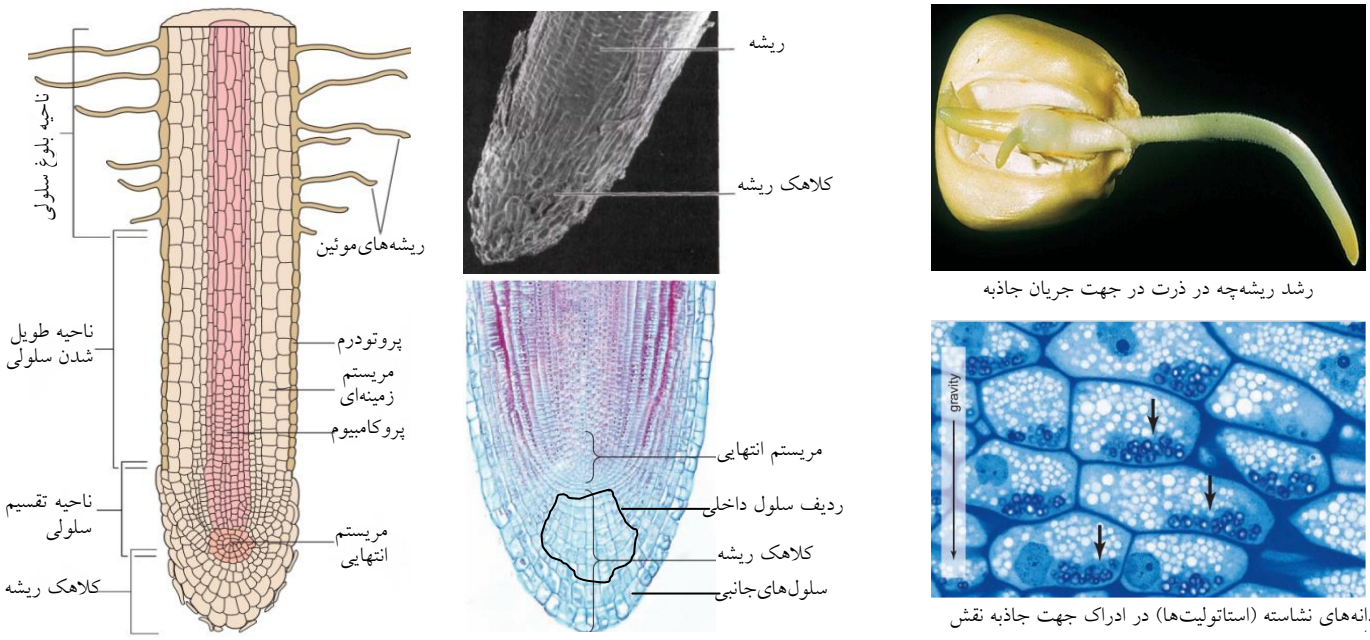
۵-۳- مورفولوژی خارجی ریشه External root morphology

از لحاظ مورفولوژی خارجی گیاه‌شناسان ۴ ناحیه را در ریشه‌های جوان تشخیص داده‌اند که مرز چندان دقیقی با هم ندارند. سلول‌های هر منطقه به تدریج به سلول‌های منطقه بعدی تبدیل می‌شوند. بسته به گونه گیاهی وسعت این مناطق متفاوت می‌باشد. این نواحی شامل موارد زیر است:

۱-کلاهک Root Cap

کلاهک، قسمت کوتینی شده انتهای ریشه است که از توده فنجانی‌شکلی از سلول‌های پارانشیمی نشاسته‌دار تشکیل شده است و در دیگر اندام‌هایی گیاهی وجود ندارد. کلاهک در برخی گیاهان بزرگ و واضح و در برخی دیگر تقریباً ناپدید است اما طول کلاهک و شکل آن در یک گیاه ثابت می‌ماند. کلاهک بافتهای مریستمی ریشه را محافظت می‌نماید و از سایر قسمتهای ریشه مقاوم‌تر و تیره‌تر است. کلاهک از دو نوع سلول شامل ردیف سلول داخلی (Inner columella) و سلول‌های لایه خارجی (Outer layer) تشکیل شده است . سلول‌های مریستمی در اثر بخورد با ذرات نوک‌تیز و زاییده خاک از بین می‌روند. اجسام گلژی ذرات خارجی‌تر کلاهک، مواد لزجی را به سطح سلول‌ها ترشح و آزاد می‌کنند که

روی دیواره سلول‌ها قرار گرفته و به کمک موادی که از سلول‌های فرسوده ایجاد می‌شود حرکت ریشه را به درون خاک آسان می‌سازد. این مواد موسیلاژی محیط کشت مناسبی را برای رشد و تکثیر باکتری‌های مفید ایجاد می‌کند. اگر کلاهک ریشه را برداریم یا در اثر صدمات مکانیکی از بین برود، کلاهک جدیدی ساخته شده و جایگزین آن خواهد شد. سلول‌های ردیف داخلی (کولومِلا) با داشتن دانه‌های نشاسته (استاتولیت) در درک قوه جاذبه زمین نقش دارند و خاصیت زمین‌گرایی Geotropism ریشه را کنترل می‌کند (بخش ۲-۴-۷ و شکل‌های ۲-۱۹ و ۲-۲۰).



شکل ۵-۲- ساختار بافت آوند چوبی. ناحیه انتهایی رشد در ریشه. سه ناحیه تقسیم‌سلولی، طویل شدن‌سلولی و بلوغ‌سلولی دیده می‌شود. کلاهک، مریستم‌انتهایی را از صدمات مکانیکی حفظ می‌کند. سلول‌هایی که در ناحیه تقسیم‌سلولی تشکیل شده‌اند، در ناحیه طویل شدن سلولی، افزایش حجم و طول پیدا می‌کنند و درنهایت در ناحیه بلوغ، به انواع بافت‌ها تمایز پیدا می‌کنند.

۲- ناحیه تقسیم سلولی Region of Cell Division

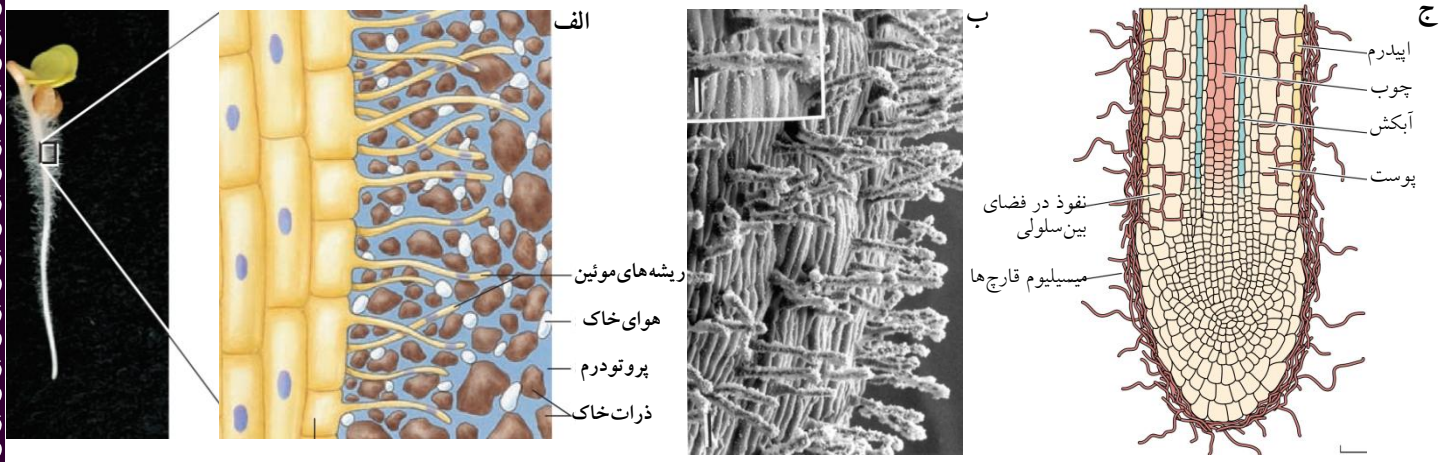
بالاتر از کلاهک ریشه، مریستم انتهایی ریشه قرار دارد که به سرعت درحال تقسیم هستند و سبب رشد طولی ریشه می‌گردد. اگر این قسمت قطع گردد رشد طولی ریشه نیز قطع می گردد. خود کلاهک که وظیفه حمایت را دارد از این سلول‌های مریستمی تشکیل می‌شود. در مریستم انتهایی ریشه بیشتر تقسیمات سلولی در ناحیه فنجانی شکلی که درست بالای کلاهک قرار دارد، انجام می‌گیرد که حدوداً هر شبانه‌روز یکبار تقسیم می‌شوند اما ناحیه بالاتر از این دارای سرعت تقسیم خیلی کندی است که **منطقه آرام** (Quiescence center) نام دارد. سلول‌های که از ناحیه دارای تقسیم سلولی فعال تشکیل می‌شوند، فشرده و مکعبی شکل هستند با واکوئل‌های کوچک و هسته مرکزی هستند که سلول‌های دختری مریستم نامیده می‌شوند. این سلول‌ها دوباره تقسیم شده و سه بافت اولیه گیاه یعنی پروتودرم (سازنده اپیدرم)، پروکامبیوم (سازنده بافت‌های آوند چوب و آبکش) و مریستم زمینه (سازنده سلول‌های پارانشیمی) را تشکیل می‌دهند.

۳- ناحیه رشد طویل شدن یا ناحیه نمو Region of elongation

این ناحیه دارای مرز مشترکی به سلول‌های مریستمی می‌باشد و حدود ۱ سانتیمتر بالاتر از رأس ریشه قرار دارد. در این ناحیه، سلول‌هایی که در اثر تقسیم تشکیل شده‌اند، در اثر رشد طولشان چندین برابر عرض می‌شود هرچند که از پهنا هم کمی رشد می‌کنند. در سلول‌های این ناحیه، واکوئل‌های کوچک با هم ادغام شده و یک واکوئل بزرگ مرکزی تشکیل می‌دهند که ۹۰٪ حجم سلول را اشغال می‌کند.بالاتر از این ناحیه دیگر هیچ رشد سلولی وجو ندارد. بنابرای فقط کلاهک و منطقه مریستمی است که در خاک فرو می‌رود. غیر از نوک ریشه و بافت‌های ثانویه به طور دائم و بدون تغییر در ریشه‌ها می‌مانند

۴- منطقه بلوغ (تمایز) یا منطقه تارهای کشنده Region of matuaration

سلول‌ها در ناحیه بلوغ می‌توانند به انواع سلول‌های ویژه با وظایف مشخص تمایز پیدا کنند. این قسمت، ناحیه تارهای کشنده نیز نام دارد. زیرا از اپیدرم سلول‌های خارجی این ناحیه تارهای بسیار نازک به درون خاک وارد می‌شود که طول‌شان گاهی به چند میلی‌متر می‌رسد. تارهای کشنده سلول‌های مجزایی نیستند، در حقیقت هسته سلول‌های اپیدرم تغییر مکان داده و به درون برآمدگی‌ها می‌روند. تارهای کشنده برای افزایش سطح جذب کننده آب و مواد غذایی ایجاد شده‌اند. یک گیاه چاودار حدود ۱۴ میلیارد تار کشنده دارد که سطح کل آن‌ها به اندازه یک زمین فوتبال می‌باشد. روی ریشه، مجموع تارهای کشنده در ریشه به شکل مخروطی است، که رأس آن به طرف کلاهک متمایل می‌باشد. سلولهای اپیدرم در ناحیه رشد طولی که پایین‌تر از این مخروط قرار گرفته به تدریج در اثر نمو طولی خود موهای کشنده جدیدی در رأس مخروط به وجود می‌آورد. بنابراین تارهای کشنده گیاه بتدریج محل خود را تغییر داده و در عین حال فاصله آنها از انتهای ریشه همیشه ثابت می‌ماند. ریشه گیاهان آبزی فاقد تارهای کشنده هستند. در واقع می‌توان تارهای کشنده را مثل میسیلیوم‌های قارچ در نظر گرفت. حتی در درخت کاج برای افزایش جذب آب و مواد معدنی مثل فسفر، برخی قارچ‌ها به طور همزیست بروی ریشه رشد می‌کنند که میکوریزا (Mycorrhiza) نامیده می‌شوند و میسیلیوم‌های آن مثل تارهای کشنده در جذب بهتر آب و مواد غذایی عمل می‌کند و ریشه نیز مواد غذایی لازم برای رشد آن‌ها را فراهم می‌کند (شکل ۵-۳)



شکل ۵-۳- (**الف**) ریشه‌های موئین در گیاه تربچه (*Raphanus sativus*) که در منطقه بلوغ (تمایز) قابل مشاهده هستند و دیاگرام آن نشان‌دهنده نفوذ ریشه‌هایی موئین بین ذرات خاک است. (**ب**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از ریشه‌های موئین. (**ج**) رشته‌های تیره همان میسیلیوم قارچ‌های میکوریزا هستند که به درون فضای بین‌سلولی ریشه نفوذ و با سلول‌ها ارتباط برقرار می‌کنند. این رشته‌های میسیلیومی دقیقاً شبیه ریشه‌های موئین گیاه هستند و در بین ذرات خاک نفوذ کرده و عناصر غذایی را جذب میکنند.

بر حسب منشأ لایه تارهای کشنده دو نوع گیاه داریم:

۱- گیاهان لوریز(Liorhize): در این گیاهان لایه‌های کلاهک به طور کامل می‌افتند و اثری از آنها باقی نمی‌ماند در نتیجه سطح بیرونی ریشه صاف است. این نوع ریشه درنهانزادان آوندی، تک‌لپه‌ایها، آلاله‌ها و خانواده نیلوفر آبی وجود دارد.

۲- گیاهان کلیما کوریز (Climacorhize): در این گیاهان جدا شدن کلاهک از ریشه بطور ناقص صورت می‌گیرد و چون سلولهای داخلی کلاهک که سازنده آن هستند بر سلولهای خارجی پوست تکیه دارند لذا جدا نمی‌شوند و سطح ناصافی تشکیل می‌شود همانند دولپه‌ایها و بازدانگان.

۵-۴- مورفولوژی داخلی ریشه Internal root morphology

الف- ساختمان اولیه ریشه

ساختمان داخلی نوک ریشه بیشتر شامل سلول‌های مریستمی هستند که بعداً به انواع بافت‌ها تمایز پیدا می‌کنند. اما در برش عرضی ریشه در ناحیه بلوغ یا تمایز با میکروسکوپ می‌توان قسمت‌های مختلفی را از خارج به داخل مشاهده کرد. این بافت‌ها از ریشه به ساقه دچار تغییر می‌شوند که در ادامه بررسی می‌شوند. سه قسمت اصلی ساختمان داخلی شامل اپیدرم (Epidermis)، پوست (Cortex) و استوانه مرکزی (Style) می‌باشد:

۵-۴-۱- اپیدرم Epiderm

سطح خارجی ریشه از یک طبقه سلولهای مکعبی شکل و مشابه با جدار سلولزی نازک تشکیل شده که پوشیده از تارهای کشنده است. برخلاف ساقه، اپیدرم ریشه فاقد روزنه و سلول‌های روزنه‌ای بوده و لایه کوتیکول نیز ندارد (به دلیل خاصیت آبگریز بودن از جذب آب جلوگیری می‌کند). در عوض سلولز در سلول‌های اپیدرم همانند یک اسفنج آب را به خود جذب می‌کنند. تفاوت دیگر ریشه‌های موئین است که در ساقه حضور ندارد. عناصر معدنی به صورت مواد بسیار رقیق از راه تارهای کشنده جذب می‌گردد و به بافت‌های داخلی انتقال می‌یابد. ریشه گیاهان آبزی (نیلوفرآبی و وانیل) و ریشه هوائی ارکیده‌ها فاقد تار کشنده هستند و جذب مواد از راه اپیدرم که جدار نازک گلوسیدی دارند، صورت می‌گیرد.

۵-۴-۲- پوست یا کورتکس Cortex

بافت پوست ریشه قطورتر از پوست ساقه است و از سلول‌های پارانشیمی بدون کلروپلاست تشکیل شده که بیشتر وظیفه ذخیره مواد غذایی را دارند (در بهار هنگام رشد مجدد گیاهان چندساله). سلول‌های تشکیل‌دهنده پوست زنده بوده و دارای فواصل بین‌سلولی بزرگی هستند. بافت پوست ریشه فاقد اسکلرانشیم هستند و به ندرت در دوران پیری دارای اسکلرانشیم می‌شوند. لایه پوست از بخش‌های زیر تشکیل شده است:

۱- لایه چوب‌پنبه‌ای یا اگزودرم Exoderme: این لایه بلافاصله در زیر اپیدرم قرار گرفته و غشای آنها پس از نابودی تارهای کشنده، چوب‌پنبه‌ای شده و به این ترتیب ریشه را از خطر تغییرات شدید محیط خارج به ویژه تغییرات رطوبت خاک مصون نگه می‌دارد. لایه چوب‌پنبه‌ای در حقیقت همان اپیدرم تغییر شکل یافته است که پروتوپلاسم خود را از دست داده است.

۲- پوست خارجی Outer cortex: این پوست از بافت پارانشیم غیرمنظم تشکیل یافته و سلولهای آن چندوجهی و کنار هم قرار می‌گیرد و فاقد فضای بین سلولی هستند.در نزدیک این لایه کامبیوم چوب‌پنبه قرار دارد که به طرف خارج بافت ثانویه ساقه (پریدرم) را می‌سازد.

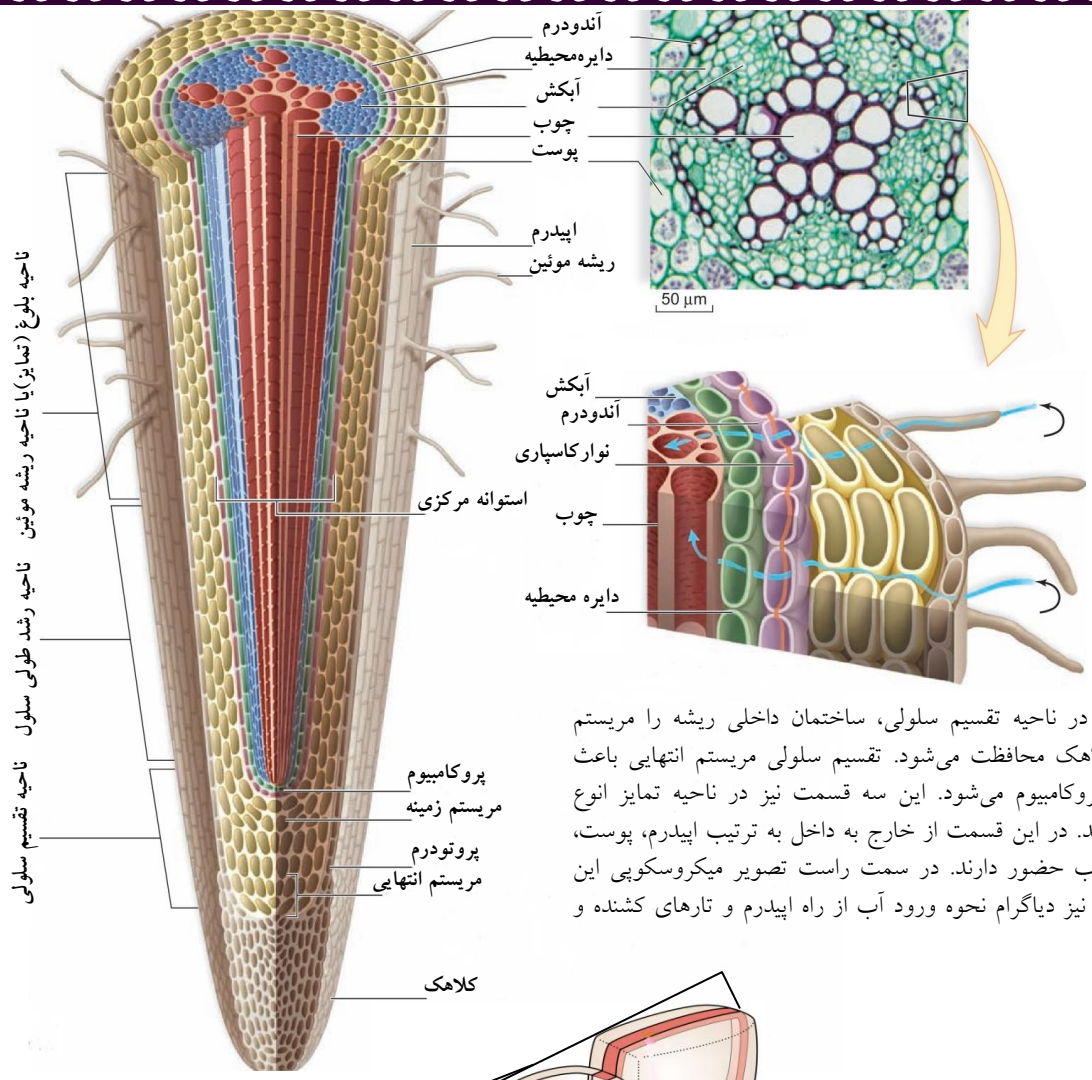
۳- پوست داخلی Inner cortex: این پوست در زیر پوست خارجی بوده و دارای پارانشیم منظم بوده و سلولهای آن به طور منظم در کنار هم قرار دارند. سلولها ممکن است کروی یا بیضی باشند و دارای فضای بین سلولی هستند. جدار سلولهای این ناحیه معمولاً سلولزی و گلوسیدی است.

۴- آندودرم Endoderme: درونی‌ترین لایه پوست است که استوانه مرکزی را احاطه می‌کند و فقط در ریشه وجود دارد. سلول‌های آن کوچکتر از سایر سلولهای پوست بوده و تعداد زیادی دانه نشاسته دارد و در برش عرضی ریشه از سلولهای پوستی متمایز می‌گردد. غشای سلول‌های آندودرمی کاملاً سلولزی نبوده بلکه بخشی از آن چوب‌پنبه‌ای شده و نوار کاسپاری Casparian strip را تشکیل می‌دهد که عبور آزاد آب و مواد معدنی را تحت کنترل درمی‌آورد. یعنی آب و عناصر معدنی از راه فضای بین‌سلولی (آپوپلاست) وارد ریشه شده و از اپیدرم و لایه‌های پوست عبور می‌کنند اما نوار کاسپاری مانع عبور از فضای بین سلولی می‌شود و آب و مواد معدنی مجبورند از داخل سلول (سیمپلاست) رد شوند. برخی فلزات سمی مثل آرسنیک، سرب و کادمیوم به سلول‌های گیاه صدمه وارد کنند که نوار کاسپاری از ورود اینها جلوگیری می‌کند (شکل ۵-۵).

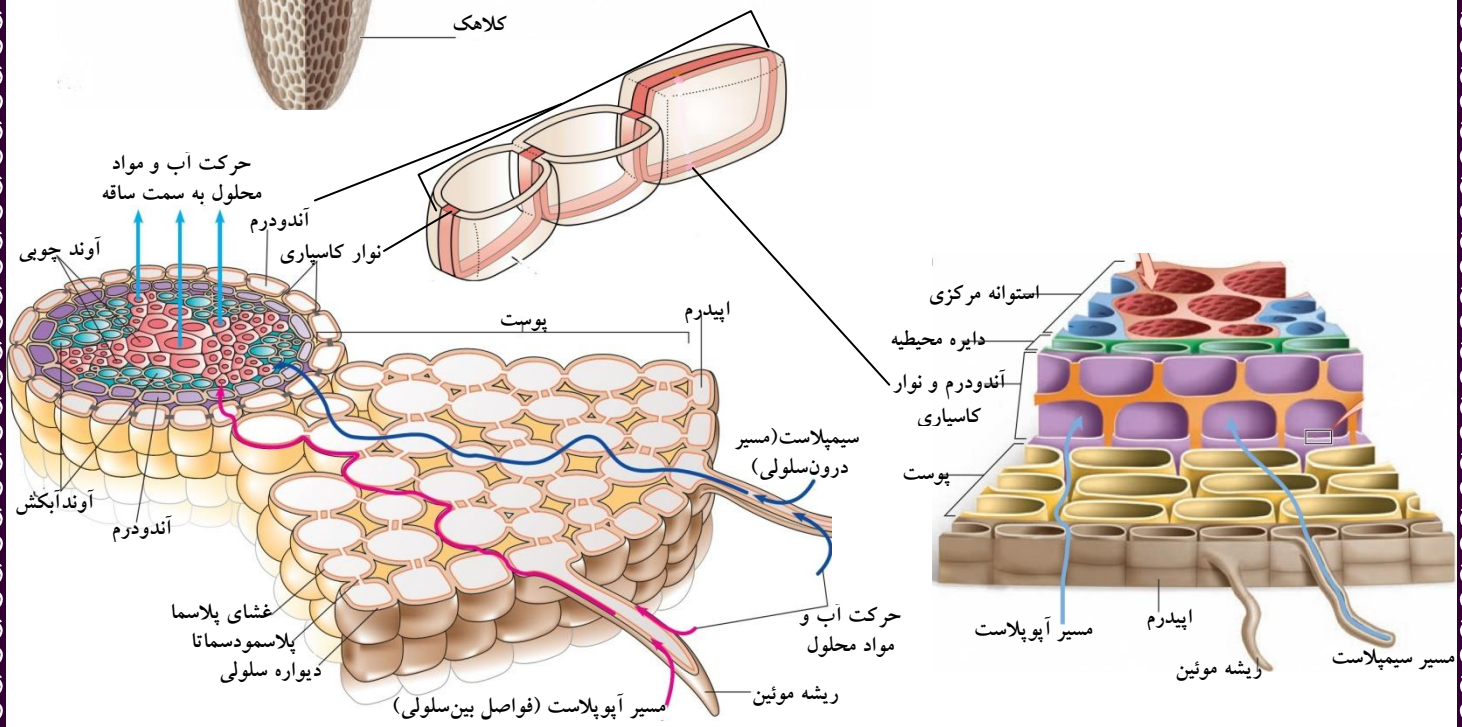
۵-۴-۲- استوانه مرکزی یا استوانه آوندی Stele

تمام بافت‌های داخل لایه آندودرم استوانه مرکزی نامیده می‌شوند که قطر کمتر از پوست است و دارای سلولهای با شکلهای مختلفی می‌باشد. بعضی از ریشه‌ها فقط یک استوانه مرکزی دارند که به آنها منواستیل MonoStele می‌گویند مانند ریشه ثعلب و گیاهان تیره بقولات. استوانه مرکزی شامل قسمتهای زیر است:

۱- دایره محیطیه یا لایه ریشه‌زا Pericycle: دایره محیطیه یک لایه تک سلولی یا چندسلولی پارانشیمی است که در داخل لایه آندودرم و خارج دستجات آوندی قرار گرفته است. سلولهای این لایه اغلب دارای خصوصیات مریستمی بوده و لایه کامبیوم آوندی از این سلولها به وجود می‌آیند. سلولهای این طبقه که در مقابل آوندهای چوبی واقع شده‌اند در اثر تقسیم، ریشه‌های فرعی یا Radicle را تولید می‌نمایند. دایره محیطیه در بعضی از گیاهان تیره غلات مانند نی وجود ندارد.

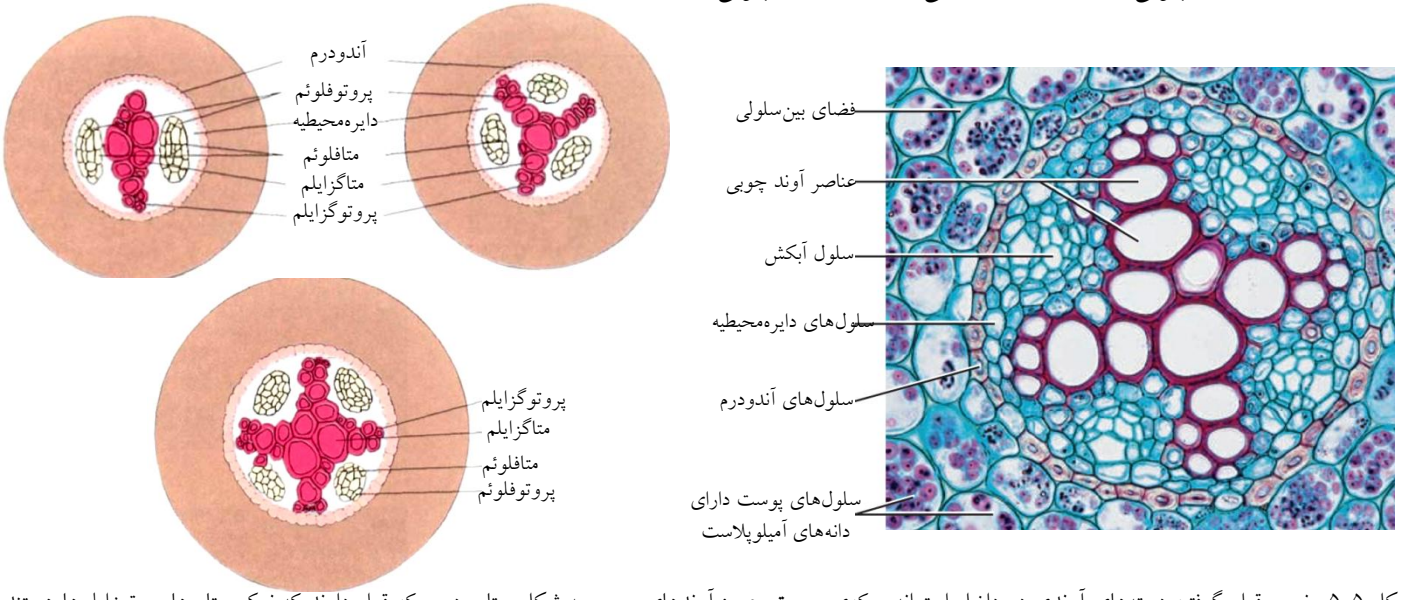


شکل ۵-۴- ساختمان داخلی ریشه. در ناحیه تقسیم سلولی، ساختمان داخلی ریشه را مریستم انتهایی تشکیل می‌دهد که توسط کلاهک محافظت می‌شود. تقسیم سلولی مریستم انتهایی باعث تشکیل پروتودرم، مریستم زمینه و پروکامبیوم می‌شود. این سه قسمت نیز در ناحیه تمایز انوع بافت‌های اختصاصی را تشکیل می‌دهند. در این قسمت از خارج به داخل به ترتیب اپیدرم، پوست، آندودرم، دایره محیطیه، آبکش و چوب حضور دارند. در سمت راست تصویر میکروسکوپی این لایه‌های دیده می‌شود که در پایین آن نیز دیاگرام نحوه ورود آب از راه اپیدرم و تارهای کشنده و ورود به آوند چوبی مشاهده می‌شود.



شکل ۵-۵- نحوه ورود آب و مواد غذایی به درون سلول‌های ریشه. سمت راست نمای روبه‌رو سمت چپ دیاگرام برش عرضی را نشان می‌دهد. همانطور که از هر دو تصویر مشخص است، آب و مواد غذایی از دو مسیر سیمپلاست و آپوپلاست وارد سلول‌های ریشه می‌شوند. در مسیر سیمپلاست، آب و عناصر معدنی از همان ابتدا از درون سلول عبور می‌کنند اما در مسیر آپوپلاست، آب و عناصر غذایی از فضای بین سلولی عبور می‌کنند تا به لایه آندودرم می‌رسند. چون فضای بین سلولی لایه آندودرم توسط مواد چوب‌پنبه‌ای به نا حلقه کاسپاری پوشیده شده است، آب و عناصر معدنی مجبورند از داخل سلول عبور کنند تا به درون اوند چوبی منتقل از آنجا به تمام نقاط گیاه توزیع شوند

۲- چوب یا هادروم Xylem or Hadrome: بافت‌های آوند چوبی که از مریستم انتهایی ریشه تشکیل می‌شود، چوب اولیه Primary xylem نام دارد. چوب اولیه در ریشه دولپه‌ای‌ها و بازدانگان به صورت دسته‌های آوندی در مرکز استوانه مرکزی به شکل ستاره قرار گرفته‌اند که هادروم Hadrome نیز نامیده می‌شوند (شکل ۵-۵). اما در گیاهان تک لپه‌ها دسته‌های آوند چوبی به صورت مجزا قرار دارند و یک حلقه را می‌سازند که در وسط آن بافت مغز (Pith) قرار دارد که در ادامه توضیح داده می‌شود. تعداد دسته‌های آوند چوبی در گیاهان مختلف متفاوت است. مثلاً در سرخس‌ها دو، در نخود سه، در لوبیا چهار، در پیاز پنج و در خرما بیش از صد دسته چوبی قرار دارد. دسته‌های چوبی ریشه تقریباً مثلثی شکل است که قاعده آن به سمت مرکز و نوک آن به سمت آندودرم متوجه می‌باشد. آوندهای خارجی که مجاور آندودرم هستند باریکتر از آوندهای داخلی بوده و دیرتر از آوندهای داخلی تشکیل می‌شوند که پروتوگزیلم Protoxylem خوانده می‌شوند و جزو آوندهای مارپیچی یا حلقوی‌اند. تشکیل آوندهای چوبی در ساختمان اولیه ریشه بر خلاف ساقه و ساختمان پسین ریشه از خارج به داخل تولید می‌شوند. آوندهای چوبی داخلی که از آوندهای کامل نقطه‌ای تشکیل شده است، قطورتر از آوندهای خارجی است و متاگزیلم Metaxylem نامیده می‌شود. بنابراین رشد چوب در جهت رو به مرکز است یعنی تولید آوندها از خارج به داخل صورت می‌گیرد و در این صورت چوب را برون‌زا Centripete گویند. هر بازوی ساختار ستاره‌ای آوند چوبی، یک دسته آوندی می‌باشد که بازوی چوبی Xylem arm نام دارد.

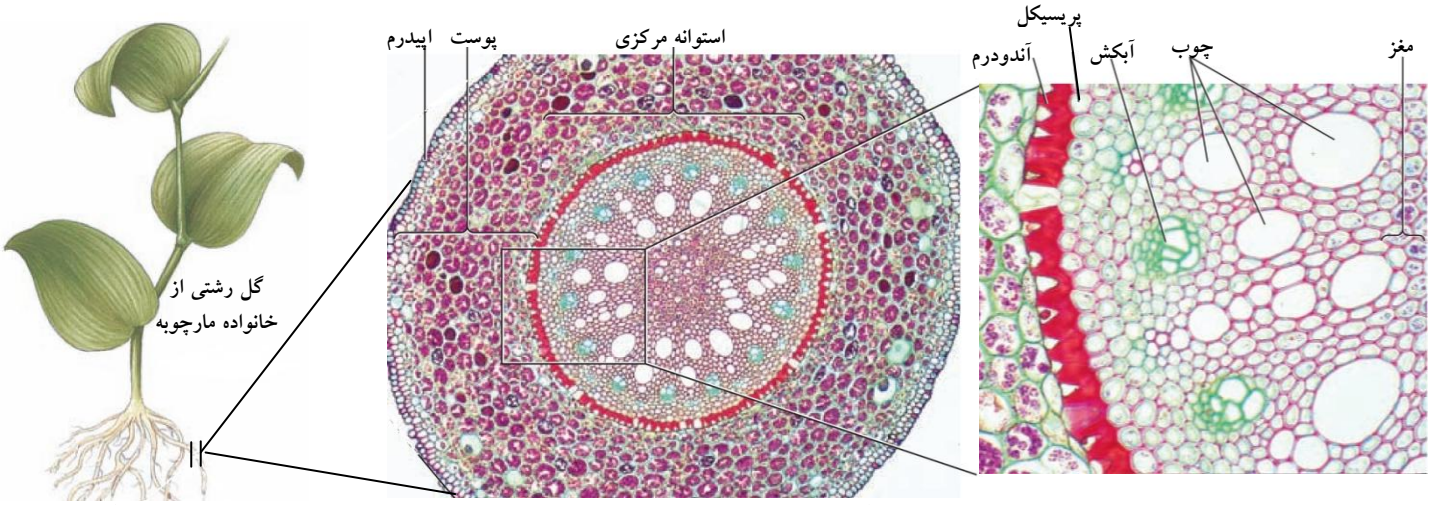


شکل ۵-۵- نحوه قرار گرفتن دسته‌های آوندی در داخل استوانه مرکزی. **سمت چپ**: آوندهای چوبی به شکل ستاره در مرکز قرار دارند که نوک ستاره‌ها پروتوزایلم‌ها هستند که قبل از متاگزایلم تشکیل می‌شوند. تعداد شاخه‌های ستاره (پروتوگزایلم) در گیاهان می‌تواند دو، سه یا چهار شاخه باشد. همچنین آوندهای آبکش به صورت دسته‌های مجزا بین دستجات آوندی قرار گرفته‌اند. تعداد دسته‌جات آوند آبکش مساوی دسته‌جات آوند چوبی می‌باشد. همانند آوند چوبی در آوند آبکش نیز سلول‌ها ابتدا از خارج پروتوفلوئم و سپس متافلوئم را می‌سازند. سمت راست: تصویر میکروسکوپی از برش عرض ریشه. دستجات آوند چوب و آبکش کاملاً مشخص می‌باشد

۳- دسته‌های آبکش یا فلوئم Phloeme or Leptome: در فواصل دسته‌های چوبی ریشه آوندهای آبکش قرار دارند که از سلولهای زنده و کوچک و منظم و نسبتاً مشابه دارای غشای سلولزی تشکیل شده است که سلولهای غربالی هم نامیده می‌شوند. تعداد این دسته‌ها با دسته‌های چوبی مساوی است و به موازات آنها در طول ریشه قرار دارد. دسته‌های غربالی از لوله‌های غربالی یا آبکشی تشکیل یافته‌اند که دارای جدار عرضی مشبک و در کنار هر لوله غربالی، سلولهای همراه قرار گرفته‌اند (بخش ۴-۳-۵ و شکل ۳-۲۶). ساختمان آوند آبکشی اغلب ریشه‌ها، ساده و فاقد الیاف هستند.

۴- اشعه وسطی Medulaires: سلولهای پارانشیمی که در فاصله گزیلم‌ها و فلوئم‌ها قرار گرفته‌اند **اشعه وسطی** نامیده می‌شود. دیواره این سلول‌ها نازک است. سلول‌های این ناحیه در ساختمان اولیه ریشه به خوبی مشخص نبوده و به شکل محوری از مرکز به سمت خارج کشیده شده است.

۵- مغز Pith: در ریشه تک‌لپه‌ای‌ها، آرایش دسته‌جات چوب و آبکش متفاوت با دولپه‌ای‌ها است. یعنی دسته‌جات آوندی به صورت حلقه‌هایی روی دوایر متحد المرکز قرار گرفته‌اند. سلول‌های پارانشیمی مرکز این دایره مغز (Pith) نامیده می‌شود. سلولهای مغز در ریشه زنبق چوبی و ضخیم هستند و در پیاز جای خود را به یک آوند مشترک واگذار نمایند. طوری که دسته‌های چوبی با یک آوند قطور مشترک بهم متصل شده‌اند.



شکل ۵-۶- ساختار داخلی ریشه در گیاهان تک‌لپه. در گیاهان دولپه آوندهای چوبی به صورت ستاره‌ای شکل در مرکز قرار داشتند اما در گیاهان تک‌لپه دستجات آوند چوبی به صورت یک دایره فرضی در می‌آیند که وسط این دایره بافت مغز قرار دارد. دسته‌جات آوند آبکش نیز در کنار دسته‌جات آوند آبکش، یک دایره با شعاع بزرگ‌تر تشکیل می‌دهند.

۵-۵- ساختمان پسین ریشه

نحوه تشکیل ساختمان ثانویه (پریدرم) در بخش ۴-۲-۲ و ۴-۳-۳-۲ توضیح داده شد. در ریشه نیز بافت‌های اصلی که در ابتدا ریشه را تشکیل می‌دهند از پروکامبیوم که خود از مریستم انتهایی تشکیل می‌شود، منشا می‌گیرند. ساختمان پسین ریشه بیشتر در گونه‌های چوبی همانند درختان چندساله دیده می‌شود که باعث رشد قطری ریشه‌ها می‌شوند. ریشه تک‌لپه‌ای‌ها همانند ساقه آن‌ها فاقد معمولاً فاقد مریستم ثانویه و رشد ثانویه هستند. ساختمان پسین ریشه به وسیله دو لایه زاینده خارجی و داخلی تشکیل می‌شود:

۵-۵-۱- کامبیوم چوب‌پنبه یا فلوژن (Cork Cambium (Phellogene

در ریشه همچنان که مریستم انتهایی رشد فعال است، رشد طولی صورت می‌گیرد. پس از آنکه فعالیت تارهای کشنده و ریشه متوقف گردید، جدار سلولهای پوست ریشه چوب‌پنبه‌ای و غیرقابل نفوذ می‌شود و یک مریستم جانبی در پارانشیم پوست ظاهر می‌گردد که فلوژن یا کامبیوم چوب‌پنبه نامیده می‌شود که از طرف خارج سلول‌های چوب‌پنبه (Phellem) و از داخل پارانشیم چوب‌پنبه (Phelloderm) تولید می‌کند. ولی طبقه مولد خارجی ریشه غالباً در ناحیه پریسیکل ظاهر می‌گردد و بنابراین پس از مدتی به واسطه تولید قشر غیرقابل نفوذ چوب‌پنبه و نرسیدن مواد غذائی اولیه ریشه که معمولاً قطورتر از استوانه مرکزی است خشک شده و از ریشه جدا می‌شود. این عمل باعث نقصان قطر ریشه می‌گردد. قطر سلول‌های چوب‌پنبه (فِلم) در ریشه خیلی زیاد نبوده و چند میلی‌متر تجاوز نمی‌نماید اما قطر طبقات فلودرم آن خیلی زیاد می‌شود و جای سلولهای پوست اولیه را می‌گیرد. جایی که مواد غذائی مختلف و دانه‌های نشاسته در آنجا ذخیره می‌شود. همانند ساقه، در ریشه نیز ساختمان ثانویه پوست که به وسیله فلوژن به وجود می‌آید پریدرم Periderm نامیده می‌شود و طبقاتی که در زیر فلوژن و در سمت داخل تولید می‌شود فلودرم Phelloderm گفته می‌شود. طبقات مولد خارجی ریشه پس از چند سال محل خود را تغییر می‌دهد و بنابراین در ریشه‌های کهن هر سال طبقات پریدرم سالهای قبل از سطح ریشه جدا گشته و می‌افتد. ریشه گیاهان عالی دارای عدسک‌های زیادی می‌باشد که تعداد آنها در ریشه بسیار زیاد بوده و حتی در ریشه گیاهان علفی و یکساله دیده می‌شود.

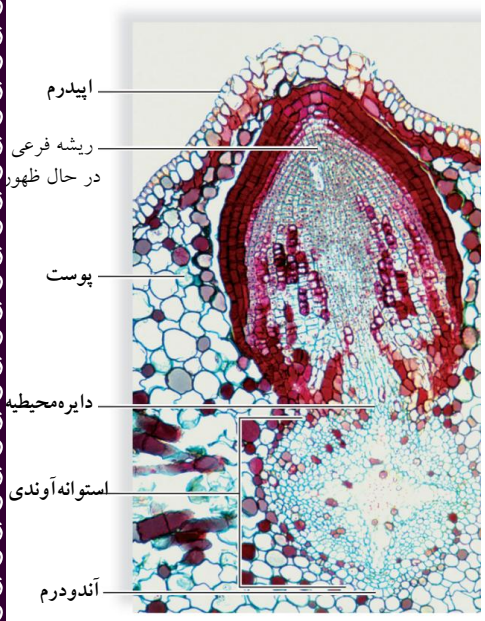
۵-۵-۲- کامبیوم آوندی Vascular cambium

به آن لایه زاینده چوب و آبکش نیز گفته می‌شود. در ساختمان اولیه ریشه دسته‌های چوب و آبکش به طور متناوب در داخل استوانه مرکزی قرار گرفته‌اند. کامبیوم آوندی در ریشه بین دسته‌های چوبی و آبکش ظاهر شده و منحنی سینوسی شکلی تشکیل می‌دهد. کامبیوم آوندی در فصول مساعد شروع به فعالیت می‌نماید و ابتدا فعالیت آن موضعی می‌باشد. یعنی در سمت انحنای داخلی خود عناصر چوبی به وجود می‌آورد و بدین طریق دسته‌های آبکش اولیه را به خارج می‌راند و لایه زاینده که ابتدا سینوسی شکل است مدور و استوانه‌ای شکل می‌گردد ولی طولی نمی‌کشد

که کلیه سلولهای طبقه مولد داخلی شروع به فعالیت نموده، از سمت خارج خود آبکش ثانویه و از سمت داخل چوب ثانویه تولید می‌نماید. کامبیوم آوندی ریشه مرتباً در هر سال از سمت داخل چوب ثانویه (هادروم) و از سمت خارج آبکش ثانویه (لپتوم) را تولید می‌نماید و در پائیز رشد آن متوقف می‌گردد. آوندهای چوبی ثانویه که به وسیله کامبیوم آوندی تشکیل می‌شود، دارای اختلاف ساختمانی می‌باشد. چوب بهاره آن از چوب پائیزه به خوبی مشخص و متمایز می‌گردد. آوندهای چوبی که در فصل بهار یعنی زمانی که شیره گیاهی فراوانی تولید می‌شود از آوندهای چوبی پائیز قطورتر و غشای آن نازکتر می‌باشد و با وجودی که تولید بافت چوبی و الیاف در ساختمان ثانوی ریشه کمتر از ساقه است و تشخیص طبقات مختلف آن به سختی صورت می‌گیرد، اما همانند ساقه‌ها در ریشه نیز از روی ظاهر این لایه‌ها می‌توان سن ریشه را تخمین زد.

۵-۶- ریشه‌های فرعی یا جانبی (Radicele or Secondary Roots)

اولین ریشه‌ای که از گیاه خارج می‌شود و اغلب به صورت عمودی در خاک فرو می‌رود **ریشه اصلی** Primary root نام دارد که ممکن است موادی در خود ذخیره کند. مانند ریشه چغندر وکوکب که در هر کدام به ترتیب ساکارز و اینولین ذخیره می‌شود. از ریشه اصلی پس از مدتی ریشه‌های فرعی یا جانبی منشعب می‌گردد که خود آنها نیز به نوبه خود دارای انشعاب‌هایی می‌باشند. بطور کلی ریشه‌های فرعی بالایی بلندتر از ریشه‌های انشعاب پایینی هستند. منشأ ریشه‌های فرعی در دولپه‌ای‌ها همیشه درونی (Endogone) است و از تقسیم سلولهای دایره محیطیه (پریسیکل) و یا آندودرم به وجود می‌آیند. محل ریشه‌های فرعی ارتباط مستقیمی با بافتهای چوب و آبکش دارد. اگر تعداد دستجات چوبی بیش از دو دسته باشد، محل پیدایش روبروی دسته‌های چوبی یا گزیلم خواهد بود (ایزوستیک) و اگر تعداد دستجات چوب دو دسته باشد محل پیدایش در حد فاصل دستجات چوب و آبکش خواهد بود (دیپلوستیک). برای تشکیل ریشه فرعی، سلولهای پریسیکل یا آندودرم که در اصل پارانشیمی هستند شروع به تقسیم کرده و توده‌ای سلولی با جداربندی مشخص به وجود می‌آید که علاوه بر فشار مکانیکی ناشی از سلولها، بلکه سلولهای بیرونی با خاصیت گوارشی که دارند بتدریج با هضم و حذف بافتهای پارانشیم پوششی و اپیدرم راه خود را به خارج باز می‌کنند. زاویه‌ای که ریشه‌های فرعی با ریشه‌های اصلی می‌سازند در هر گیاه ثابت است (شکل ۵-۷).

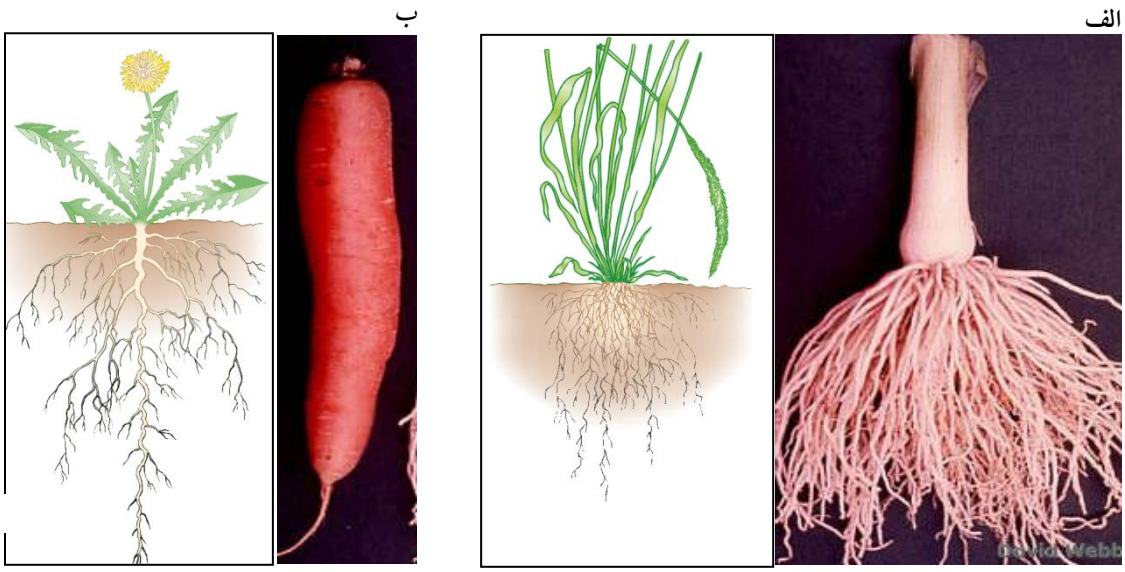


شکل ۵-۷- ظهور ریشه‌های فرعی از درون بافت ریشه اصلی. سلول‌های لایه دایره محیطیه خصوصیات مریستمی پیدا می‌کنند و با فشار مکانیکی بر سلول‌های بیرونی و هضم آنها، از بافت خارج می‌شود.

بر اساس ریشه‌های فرعی دو نوع سیستم ریشه‌ای در گیاهان وجود دارد (شکل‌های ۵-۱ و ۵-۸):

۱- **سیستم ریشه‌ای راست (Tap root)**: ریشه راست یا ریشه اصلی از رشد ریشه‌چه جنینی به وجود می‌آید و بدنبال ساقه قسمتی از محور گیاه را تشکیل می‌دهد. ریشه اصلی مستقیماً در خاک نفوذ کرده و از آن ریشه‌های فرعی منشأ می‌گیرند و همیشه قطر و طول ریشه اصلی از ریشه‌های فرعی بیشتر است. بنابراین در این نوع سیستم ریشه اصلی محور است. این نوع ریشه در دولپه‌ای‌ها (گل قاصدک Dandelion) و بازدانگان (کاج) یافت می‌شود. برخی از گیاهان مانند درخت گردوی آمریکایی (Hickory) با افزایش سن یک ریشه اصلی ضخیم و طویل تشکیل می‌دهند.

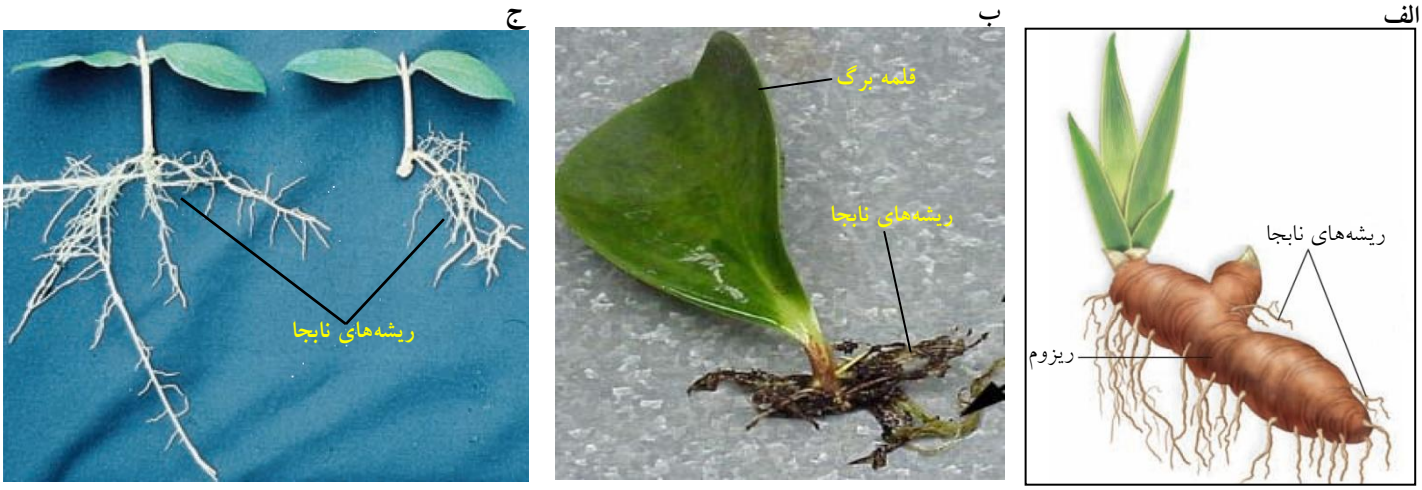
۲- **سیستم ریشه‌ای افشان (Fibrous root)**: در این نوع سیستم ریشه اصلی یا محور اصلی معمولا عمر کوتاهی دارد و بزودی از بین می‌رود و ریشه‌های فرعی یا نابجا که از ساقه منشأ می‌گیرند جای ریشه اصلی را می‌گیرند و معمولا این ریشه‌ها بصورت رشته‌ای در قاعده ساقه ظاهر می‌شوند. این نوع سیستم ریشه در تک‌لپه‌ای‌ها مانند تیره غلات Apoacacae یافت می‌شود. این نوع ریشه برعکس ریشه‌های راست که به عمق خاک نفوذ می‌کنند به طور سطحی در خاک نفوذ می‌کنند و به علت چسبندگی زیاد با خاک پوشش گیاهی مناسب تولید می‌کند و از فرسایش خاک جلوگیری می‌کند. مانند ریشه پامچال، کرچک، ذرت وگندم.



شکل ۵-۸- انواع سیستم‌های ریشه بر اساس نحوه رشد ریشه اصلی و ریشه فرعی. (الف) ریشه افشان. تعداد زیاد ریشه‌های فرعی باعث می‌شود که تمام رطوبت ممکن از محیط خاک جذب شود. (ب) سیستم ریشه راست. در این سیستم ریشه، ریشه اصلی به اعماق خاک فرو رفته و رطوبت این منطقه از خاک را جذب می‌کند. ریشه هویج که در واقع بخش خوراکی آن است نیز جزو سیستم ریشه راست می‌باشد. در شکل ریشه پیازچه ژاپنی به عنوان ریشه یک گیاه تک لپه نشان داده شده است.

۵-۷- ریشه‌های نابجا Adventitious roots

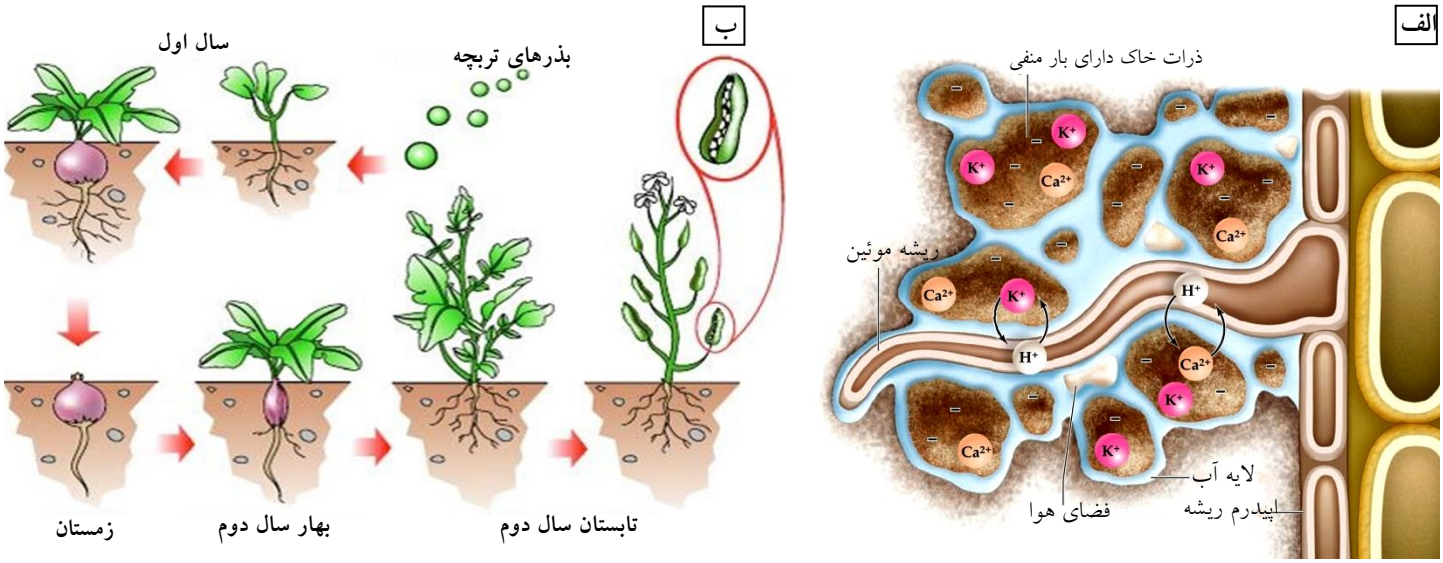
اگر ریشه در محل اصلی خود یعنی از ریشه‌چه گیاهان در حال جوانه‌زنی تشکیل نشود و بروی اندام‌هایی چون ساقه و برگ و لپه‌ها رشد کند، **ریشه نابجا** Adventitous root نامیده می‌شود. ریشه‌های نابجا مانند ریشه‌های فرعی منشأ درونی دارند. ریشه‌های نابجا اغلب در محل گره برگ، ساقه یا ریزوم ظاهر می‌شوند (شکل ۵-۹). ریشه‌های نابجا غیر از محل گره ممکن است در هر نقطه ساقه نیز تشکیل شود. مثل ریشه‌های نابجا در نعناع و زنبق که از ساقه زیرین یا ریزوم خارج می‌شود، یا ریشه‌های جانبی و نابجا که از جوانه‌های سیب‌زمینی و ساقه رونده توت‌فرنگی می‌رویند. همچنین اگر برگ بعضی از گیاهان گوشتی مانند بگونیارکس، ساقه عروس و بنفشه آفریقایی در محیط مرطوب قرار گیرند، تولید ریشه‌های نابجا می‌کنند. در باغبانی و تکثیر گیاهان، تشکیل ریشه‌های نابجا از اهمیت زیادی برخوردار است چون ریشه‌هایی که بروی قلمه‌ها تشکیل می‌شوند، ریشه‌های نابجا هستند و در برخی گیاهان که قلمه آن‌ها به سختی ریشه‌دار می‌گردد، برای سرعت در ریشه‌دار شدن قلمه آن‌ها از هورمون‌های گیاهی **اکسین** Auxin استفاده می‌شود. همچنین در کشت بافت گیاهی برای تشکیل گیاهان کامل از ریزنمونه‌ها، نیاز به تشکیل ریشه‌های نابجا وجود دارد. در گیاهان گرمسیری مانند درخت انجیر معابد ریشه‌های نابجای متعددی از شاخه‌های قطور و افقی آن ظاهر می‌گردد که به طرف زمین متوجه شده و داخل خاک می‌گردد و مواد غذایی از زمین جذب کرده که خود تکیه‌گاه خوبی برای نگهداری درخت است.



شکل ۵-۹- تشکیل ریشه‌های نابجا. (**الف**) ریزوم زنبق. ریزوم یک ساقه متورم شده است که در خود مواد غذایی ذخیره می‌کند و همانند ریشه در زیر زمین رشد می‌کند اما برخلاف ریشه دارای گره می‌باشد. از محل این گره‌ها ریشه‌های نابجا شروع به ظاهر شدن می‌کنند. هر تکه از ریزوم که دارای ریشه است را می‌توان جدا کرد و دوباره کاشت تا بعد از تشکیل ساقه از محل گره یک گیاه کامل داشته باشیم. (**ب** و **ج**) ریشه‌های نابجای تشکیل شده به ترتیب بروی برگ و ساقه.

۵-۸- وظایف اصلی ریشه Root functions

اصلی‌ترین وظیفه ریشه جذب آب و مواد معدنی از خاک می‌باشد. همانطور که گفته شد، گیاهان با داشتن تارهای بسیار کوچک به نام ریشه موئین سطح جذب آب و مواد غذایی را میلیون‌ها برابر افزایش می‌دهند. با دستکاری ژنتیکی، می‌توان گیاهان با ریشه‌های موئین بهبود یافته به دست آورد و از این طریق مقاومت به خشکی را در این گیاهان افزایش داد. ذرات خاک دارای عناصر معدنی مورد نیاز گیاه هستند که بیشتر آن‌ها همانند کلسیم Ca^{2+}، Mg^{2+} و K^{+} کاتیون، بوده و دارای بار مثبت هستند. برای اینکه گیاه بتواند این عناصر را جذب کند، محیط اطراف ریشه خود را اسیدی می‌کند. یعنی یون‌های H^{+} را از ریشه آزاد می‌کنند و این H^{+} موقتاً جای عناصر موجود بروی ذرات خاک را می‌گیرند تا برای ریشه آزاد شده و قابل دسترس باشند. قابلیت خاک‌ها برای تبادل کاتیون‌ها با H^{+} ظرفیت تبادل کاتیونی Cation Exchang Capacity (CEC) نامیده می‌شود که برای خاک‌های مختلف متفاوت است (شکل ۵-۱۰ الف). دومین وظیفه ریشه نگه‌داشتن گیاهان درون خاک می‌باشد که این بیشتر در مورد درختان بزرگ اهمیت پیدا می‌کند. برخی درختان مانند درخت غول *Sequia sequidenderon* صدها تن وزن دارد و نیاز به یک ریشه قوی و منشعب درون خاک برای حمایت از چنین وزنی می‌باشد. در نهایت ریشه‌ها وظیفه ذخیره مواد غذایی را برعهده دارند. بیشتر گیاهان زراعی مانند گندم، جو و خیار دارای ریشه‌های یکساله Annual هستند که مواد غذایی چندانی در خود ذخیره نمی‌کنند. یعنی با فرارسیدن سرما که اندام‌های هوایی از بین می‌رود، ریشه‌ها نیز از بین رفته و در همان سال اول زندگی گیاه خاتمه می‌یابد. برخی دیگر از انواع ریشه‌ها همانند شلغم، هویج و چغندر دوساله Beinnial بوده که اغلب دارای ریشه‌های متورم و غنی از مواد کربوهیدراتی هستند. در سال اول زندگی گیاه، با فرا رسیدن زمستان اندام‌های هوایی گیاه از بین می‌رود، اما ریشه متورم که در زیر خاک قرار دارد، زنده باقی می‌ماند در بهار با مهیا شدن شرایط، مواد غذایی موجود در این ریشه ذخیره‌ای برای ساخت اندام‌های هوایی جدید و در نهایت تشکیل بذر مورد استفاده قرار می‌گیرد.



شکل ۵-۱۰- (**الف**) نحوه جذب عناصر معدنی توسط ریشه‌ها. ریشه برای سهولت آزاد شدن کاتیون‌ها از ذرات خاک، با آزاد کردن یون هیدروژن محیط اطراف خود را اسیدی می‌کند. (**ب**) ذخیره مواد غذایی توسط ریشه‌های دوساله که ذخیره این ریشه‌ها بعداً توسط خود گیاه در سال دوم برای تشکیل اندام‌های هوایی و تشکیل بذر استفاده می‌شود.

۵-۹- انواع ریشه

همانطور که گفته شد، وظیفه اصلی ریشه‌ها، جذب آب و مواد غذایی، استقرار گیاهان در خاک و ذخیره مواد غذایی بود. ساختار اغلب ریشه شبیه هم هستند و در حالت عادی از ریشه اصلی و ریشه‌های فرعی تشکیل شده‌اند. اما در برخی گونه‌ها ریشه‌ها دچار تغییرات ظاهری (مورفولوژی) و داخلی (آناتومی) می‌شوند که این تغییرات برای این است که ریشه‌ها بتوانند وظایف دیگری غیر از وظایف اصلی خود انجام بدهند. به این نوع ریشه‌ها، **ریشه‌های تخصیص یافته** Specialized root گفته می‌شود. در ادامه انواع ریشه‌های تخصیص‌یافته توضیح داده می‌شود:

۵-۹-۱- ریشه‌های غده‌ای یا ذخیره‌ای Tuberculate or Storage Roots

این نوع ریشه بعد از طی رشد و نمو معمولی، از انتها رشدش متوقف می‌شود و بتدریج در بافت‌های آن مواد غذائی ذخیره، متراکم و انباشته شده که موجب قطور شدن و متورم شدن ریشه می‌گردد. درچغندر علاوه بر ریشه محور هیپوکوتیل هم قطور و متورم شده و مواد قندی در آن ذخیره می‌گردد. بیشتر ریشه‌هایی که در این گروه قرار دارند به عنوان مواد غذایی به خصوص منبع مواد کربوهیدراتی استفاده می‌شوند. به عنوان مثال در سیب‌زمینی شیرین، سلول‌های کامبیوم تکثیر شده و تعداد زیادی سلول پارانشیمی می‌سازد که محلی برای ذخیره کربوهیدرات‌ها می‌شود غیر از چغندرقند از ریشه‌های متورم می‌توان شلغم، هویج (منبع بتاکاروتن به عنوان پیش‌ساز ویتامین A) و یام (یا کاساوا که سبزی ریشه‌ای مناطق گرمسیری است) نام برد (شکل ۵-۱۱). این نوع ریشه‌ها معمولاً جزو ریشه‌های دوساله هستند که در بخش قبلی توضیح داده شد.

شکل ۵-۱۱- انواع ریشه‌های غده‌ای یا ذخیره‌ای که ارزش زیادی در سبد غذایی انسان دارند. به ترتیب از راست: چغندر لبویی (*Beta vulgaris .L*)، ترب (*Raphanus sativus L.*)، هویج (*Daucus carota L.*) و یام (*Manihot esculenta L.*).

۵-۹-۲- ریشه‌های هوایی Aeral roots

انواع مختلفی از ریشه‌های هوایی در گیاهان وجود دارد. ارکیدها در جنگل‌های گرمسیری بروی تنه درختان زندگی می‌کنند که اصلاحاً به آن‌ها اپی‌فیت (Epiphyte) گفته می‌شود. ریشه ارکیدها چند لایه‌ای و دارای یک پوشش به اسم ولامن Velamen که به تنه درخت متصل هستند. گیاهان رونده مثل عشقه و موچسب نیز با استفاده از ریشه‌های هوایی از تنه درختان یا سطح دیوارها بالا می‌روند. ریشه‌های هوایی برخی گیاهان (ارکید وانیلی) مانند برگ یا ساقه جوان دارای کلروپلاست است و عمل فتوسنتز را انجام می‌دهد. نمونه دیگری از ریشه‌های هوایی در انجیر معابد دیده می‌شود. در این درخت نواحی حاره، از شاخه‌ها، ریشه‌های هوایی قطوری شروع به ظاهر شدن می‌کنند که در نهایت به سطح زمین رسیده و درون خاک نفوذ می‌کنند و ظاهر عجیبی به درخت می‌دهند. به نظر می‌رسد که این ریشه‌ها نقش پایه را برای شاخه‌ها ایفا می‌کنند (شکل ۵-۱۲).

شکل ۵-۱۲- انواع مختلف ریشه‌های هوایی از سمت راست: درخت انجیر معابد، ریشه هوایی ارکید رشد کرده بروی تنه درخت و ریشه گیاه عشقه برای بالا رفتن از درخت

۵-۹-۳- ریشه‌های ذخیره کننده آب Water storage roots

بعضی گیاهان خانواده کدوئیان (*Cucurbitacea*) ریشه‌های بزرگ ذخیره کننده آب دارند. ذخیره آب از ویژگی گیاهان مناطق خشک، یعنی جایی که برای چند ماه بارندگی وجود ندارد، می‌باشد. بعضی از این ریشه‌ها دارای وزنی حدود ۳۰ کیلوگرم هستند (شکل ۵-۱۳) ریشه اصلی گیاه کالابازیلا (*Calabazilla*) با حدود ۷۲/۱۳ کیلوگرم وزن مشاهده شده است. این آب ذخیره شده زمانی مصرف می‌شود که گیاه در مضیقه باشد.

۵-۹-۴-ریشه‌های تنفس‌کننده یا پنوماتوفورها Respiratory or Pnephoremato Roots

میزان اکسیژن درون آب $\frac{1}{30}$ اکسیژن هوا می‌باشد در نتیجه گیاهانی که ریشه‌هایشان در آب است با کمبود آب مواجه می‌شوند. بعضی از گیاهان باتلاقی و گیاهان مانند درخت حرّا یا مانگرو (*Avicennia germinans*) دارای ریشه‌های تنفس کننده می‌باشند که مانند ساقه از زمین خارج شده و در هوا رشد می‌کنند و تبادلات گازی انجام می‌دهند (شکل ۵-۱۳ الف).

۵-۹-۵- ریشه‌های نگه‌دارنده Prop Root

نوعی ریشه نابجا هستند که از اطراف قاعده ساقه یا تنه ظاهر شده و در خاک نفوذ می‌کنند و در نتیجه همانند یک پایه یا داربست از پایین ساقه، بوته یا درخت را نگه می‌دارند. این نوع ریشه بیشتر در گیاهان تک‌لپه مثل ذرت و سورگوم و نیز گونه‌های دولپه مثل درختچه پاندانوس (Pandanus) دیده می‌شود (شکل ۵-۱۳ ب). نوعی دیگری از ریشه‌های نگهدارنده در درخت انجیر معابد (Banyan) دیده می‌شود. در این درخت ریشه‌های بزرگ در نزدیک تنه درخت به صورت لایه‌هایی بالا می‌آیند طوری که شبیه بخشی از تنه به نظر می‌رسند (شکل ۵-۱۳ ج)

الف **ب** **ج**

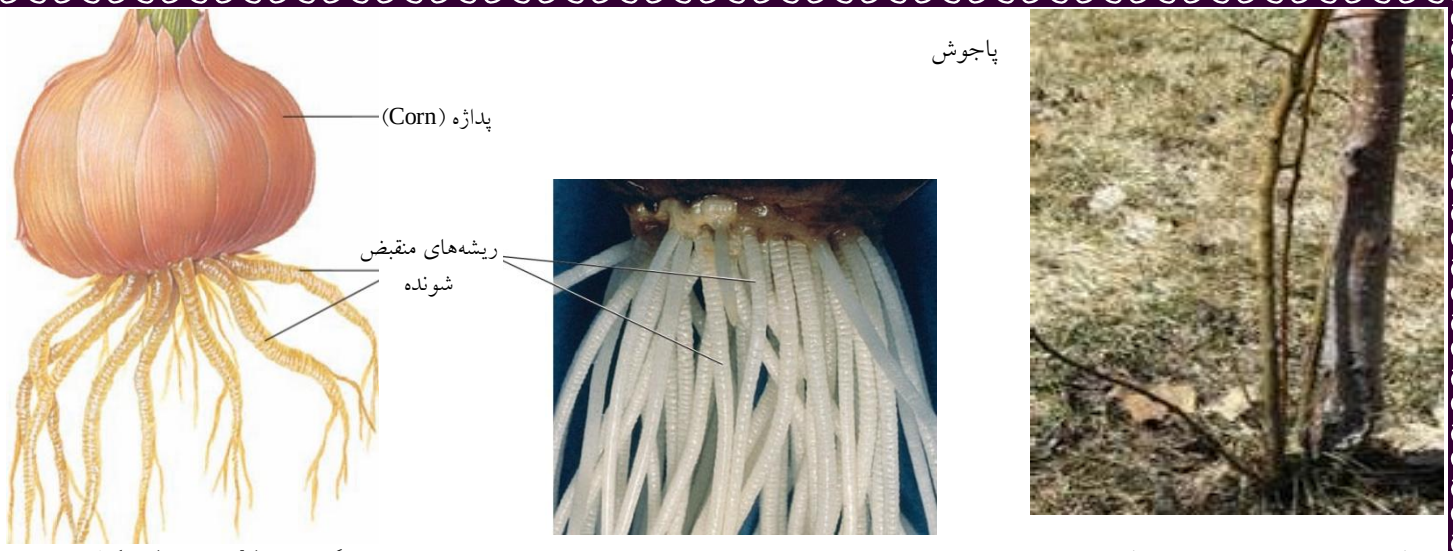
شکل ۵-۱۳- (**الف**) ریشه‌های تنفس‌کننده یا پنوماتوفورها در درخت حرّا (مانگرو). (**ب**) ریشه نگهدارنده در پاندانوس. (**ج**) ریشه نگهدارنده در درخت انجیر معابد

۵-۹-۶- ریشه‌های منقبض‌شونده Contractile Root

گیاهانی مثل سوسن، زنبق و ترشک که دارای پیاز (Bulb) یا پداژه (Corm) هستند، از این نوع ریشه دارند.. این ریشه‌ها گیاه را به داخل خاک می‌کشانند طوری که باعث می‌شوند پیاز یا پداژه در حال تشکیل به اعماق خاک برده شود (شکل ۵-۱۴). برگ‌های گل قاصدک به نظر مستقیماً از خاک خارج شده‌اند، به این علت که ساقه با انقباض سالانه ریشه‌ها تدریجاً پایین رفته است. سازوکار این عمل به دلیل انقباض در سلول‌های پارانشیمی است و باعث می‌شود عناصر چوبی همانند فنر جمع شوند. به نظر این ریشه‌ها در استقرار و کشاندن ساقه‌ها بدرون خاک نقش دارند.

۵-۹-۷- ریشه‌های تکثیرشونده Propagative roots

ریشه های بعضی از گیاهان همانند خرما، آلبالو، گلابی، انار و تمشک تولید جوانه‌های نابجایی در سطح زمین می‌کنند که قادرند ساقه‌های هوایی به نام **پاجوش** Sucker تولید کنند. این پاجوش‌ها بعد از جدا شدن از ریشه اصلی به تنهایی قابل رشد می‌باشند و می‌توان از آن‌ها برای تکثیر این درختان استفاده می‌شود. برخی از علف‌ها و درختچه‌های هرز از این طریق برای گیاهان و محصول اصلی مزاحمت ایجاد می‌کنند (شکل ۵-۱۴).



شکل ۵-۱۴- **راست**: پاجوش‌های تکی یا چند تایی در محل طوقه درخت. **چپ**: ریشه‌های منقبض شونده که در قسمت تحتانی پداژه گل سنبل (Hyacynth) **تشکیل می‌شود**

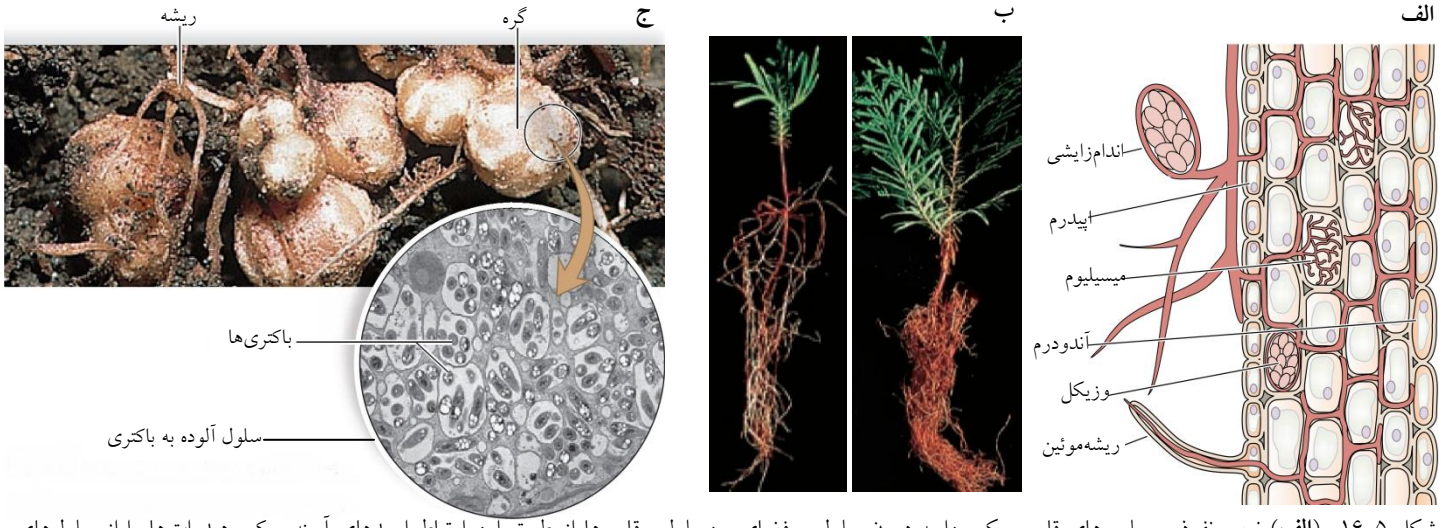
۵-۹-۸- ریشه‌های انگلی Parasitic roots

تعدادی از گیاهان مانند سِس Dodder (*Cuscuta campestris* L.) و گل جالیز Broomrape (*Orobanche sp.*) فاقد کلروفیل هستند و درنتیجه نمی‌توانند فتوسنتز انجام دهند و برای زنده ماندن متکی به تغذیه از گیاهان کلروفیل‌دار می‌باشند (شکل ۵-۱۵). این گیاهان به وسیله برآمدگی‌های ریشه‌مانند به نام **مکنده** Haustorium که در طول ساقه ایجاد می‌کنند، تغذیه می‌کنند. این مکنده‌ها در بافت خارجی میزبان نفوذ می‌کنند و با بافت‌های آوندی ارتباط برقرار می‌کنند (شکل ۵-۱۵ ب). البته علف‌هرز دارواش Mistletoe (*Viscum album* L.) نیز دارای مکنده می‌باشد اما چون تاحدی توانایی فتوسنتز دارند، این مکنده‌ها فقط آب و مواد محلول را جذب می‌کنند

شکل ۵-۱۵- (**الف**) نحوه نفوذ ریشه‌های انگلی گیاه دارواش به درون بافت ساقه یک درخت سرو. (**ب**) نمایی از یک گیاه دارواش که بعد از نفوذ در تنه درخت میزبان همانند شاخه‌ای از این درخت میزبان به نظر می‌رسند. (**ج**) گیاه گل جالیز با گل‌های بنفش رنگ. این گیاه انگل یکی از مشکلات کشت‌های گلخانه‌ای می‌باشد. (**د**) نحوه اتصال اندام‌های مکنده علف هرز سِس به میزبان. همانطور که در قسمت الف نشان داده شد این اندام‌های مکنده مستقیماً به درون آوندهای گیاه میزبان متصل می‌شوند.

۵-۹-۹- میکوریزا و ریزوبیوم

همانطور که در شکل ۵-۳ نشان داده شد، **میکوریزا** Mycorrhiza قارچ‌هایی هستند که با گیاهان به ویژه درختان سوزنی‌برگ مثل کاج همزیستی دارند. یعنی قارچ بروی ریشه شبکه گسترده‌ای از میسلیوم‌ها را تشکیل می‌دهد که به جذب آب و عناصر معدنی درخت کمک می‌کند در عوض ریشه نیز اسیدهای آمینه و کربوهیدرات‌ها را در اختیار قارچ قرار می‌دهد (شکل ۵-۱۶ الف). بین گیاهان و باکتری‌ها نیز همزیستی گسترده‌ای وجود دارد که بسته به اهداف مختلف متفاوت می‌باشد. مثلاً گونه باکتری **ریزوبیوم** که در گره‌های ریشه گیاهان خانواده لگومینوز مثل نخود، لوبیا و اقاقیا دیده می‌شود می‌تواند نیتروژن هوا را که برای گیاه غیر قابل استفاده است به صورت آمونیوم تثبیت و آن را در اختیار گیاه قرار دهد. برخی دیگر از باکتری‌ها عناصر دیگر خاک مثل فسفر را برای گیاه قابل دسترس می‌کنند این باکتری‌ها اجزای اصلی کودهای زیستی Biofertilizer می‌باشند (شکل ۵-۱۶ ب).



شکل ۵-۱۶- (**الف**) نحوه نفوذ میسیلیوم‌های قارچ میکوریزا به درون سلول و فضای بین‌سلولی. قارچ‌ها از طریق این ارتباط اسیدهای آمینه و کربوهیدرات‌ها را از سلول‌های ریشه دریافت می‌کنند، در عوض مسیلیوم‌هایی که همانند ریشه‌های موئین در فضای خاک قرار گرفته‌اند، آب و عناصر معدنی به ویژه فسفر را برای گیاه جذب می‌کنند. (**ب**) تاثیر استفاده از قارچ میکوریزا بر میزان رشد قلمه‌های درخت سدر قرمز (*Thuja plicata*). سمت چپ بدون استفاده از میکوریزا، سمت راست کاربرد میکوریزا (**ج**) گره‌های موجود بروی ریشه گیاهان تیره لگومینوز. درون این گره‌ها، باکتری‌های همزیست از گونه ریزوبیوم وجود دارند که نیتروژن‌ها را توسط آنزیم‌های خود به آمونیوم تبدیل می‌کند.

ریشه‌ها و انسان

انسان از زمان‌های دوردست، ریشه‌های ذخیره‌ای تعداد از گیاهان از جمله هویج (*Daucus carota*)، سیب‌زمینی شیرین (*Ipomea batatas*)، چغندرقند (*Beta vulgaris*)، شلغم (*Brassica campestris*) و تربچه (*Raphanus sativus*) را به عنوان غذا مورد استفاده قرار داده است. ریشه این گیاهان دارای سلول‌های پارانشیمی غنی از آمیلوپلاست می‌باشد در نتیجه کربوهیدرات خیلی زیادی دارند اما از نظر پروتئینی فقیر هستند. در حال حاضر چغندر قند یکی از منابع اصلی تولید شکر می‌باشد. واریته‌های اولیه چغندر قند دارای فقط ۲٪ ساکارز بودند اما با توسعه ارقام جدید از طریق **اصلاح گیاهان** Plant breeding این ارقام تا ۲۰ درصد ساکارز ذخیره می‌کنند. بسیاری از ریشه‌های خوراکی دارای **رنگیزه** (Pigment) می‌باشند. به عنوان نمونه رنگ بنفش چغندرلبویی ناشی از وجود رنگیزه **آنتوسیانین** Anthocyanin می‌باشد. آنتوسیانین‌ها عامل رنگ‌های آبی، بنفش صورتی و تا حدودی قرمز می‌باشند. همچنین رنگ نارنجی هویج که یکی از عوامل تعیین کننده کیفیت هویج می‌باشد، ناشی از رنگیزه **بتاکاروتن** Betacarotene می‌باشد. بتاکاروتن جزو **کاروتنوئیدها** Carotenoids می‌باشد. بیشتر رنگیزه‌های گیاهی دارای خصوصیات دارویی و تاثیر مثبت بر سلامتی انسان هستند. مثلاً آنتوسیانین‌ها دارای خصوصیات آنتی‌اکسیدانی هستند که رادیکال‌های آزاد تولید شده در بدن را از بین می‌برند. همچنین بتاکاروتن موجود در هویج پیش‌ساز ویتامین A می‌باشد. به این صورت که د ر بدن انسان هر مولکول بتاکاروتن به دو مولکول **رتینول** Retinol تبدیل می‌شود که در شبیکه چشم مورد استفاده قرار می‌گیرد.

ریشه، برگ و میوه درخت جینسنگ

ریشه تعدادی از گیاهان دارای ترکیبات موثره دارویی Phytochemical هستند. و معمولاً در طب سنتی یا طب مدرن از ریشه بسیاری از گیاهان برای درمان بیماری‌ها استفاده می‌شود. در کل به گیاهانی که دارای ترکیبات موثره دارویی هستند و آن‌ها را برای استخراج این ترکیبات کشت وکار می‌کنند، گیاهان دارویی (Medicinal plant) می‌نامند. مثلاً گیاه جینسنگ (*Panax ginseng*) یکی از گیاهان دارویی معروف است که فقط در نیمکره شمالی می‌روید. ریشه این درخت دارای ترکیبات ضد سرطانی، و تقویت کننده قوای جنسی می‌باشد.

۴-۵- سؤالات متداول

۱- ساختمان ریشه در گیاهان آبزی.....

الف) معمولاً فاقد تارهای کشنده است.
ب) دارای تارهای کشنده است.
ج) فاقد کلاهک است.
د) دارای کرک مخملی در سطح خارجی است.

۲- در چغندر موادی قندی در کدام بخش ذخیره می‌شود؟

الف) ریشه غده‌ای
ب) ریشه غده‌ای + هیپوکوتیل
ج) هیپوکوتیل
د) ساقه غده‌ای

۳- منشأ ریشه‌ها فرعی کجاست؟

الف) از تقسیم سلولهای دایره محیطیه
ب) خارج از دایره محیطیه
ج) تقسیم سلولهای آندودرم
د) ریشه اصلی

۴- کلمه هادروم به کدام گزینه اطلاق می‌شود؟

الف) دسته‌های چوبی ریشه که بیش از سایر قسمتها جلب نظر می‌کند.
ب) دسته‌های آبکش ریشه که بیش از سایر قسمتها جلب نظر می‌کند.
ج) دسته‌های چوبی-آبکش ریشه که بیش از سایر قسمتها جلب نظر می‌کند.
د) دسته‌های آبکش ساقه که بیش از سایر قسمتها جلب نظر می‌کند.

۵- گندم و پیاز دارای چه نوع ریشه‌هائی هستند؟

الف) ریشه افشان
ب) ریشه راست
ج) ریشه فرعی ندارند.
د) ریشه نابجا

۶- گیاهان انگلی یا نیمه‌انگلی دارای چه نوع ریشه‌ای هستند؟

الف) ریشه‌های مرکب
ب) ریشه نابجا
ج) ریشه مکنده
د) ریشه جانبی

۷- کدام گزینه درست است؟

الف) پوست ریشه نازکتر از پوست ساقه است.
ب) پوست ریشه قطورتر از پوست ساقه است.
ج) بافت پارانشیمی پوست ریشه دارای دانه‌های کلروپلاست است.
د) سلولهای پوست ریشه غیرزنده‌اند.

۸- بخش چوب‌پنبه‌ای غشای سلولهای آندودرمی ریشه چه نام دارد؟

الف) استوانه مرکزی
ب) هادروم
ج) پروتوگزیلم
د) نوار کاسپاری یا کاسپارین

۹- رشد ریشه در گیاهان تیره بقولات دارای.....

الف) چند استوانه مرکزی‌اند.
ب) یک استوانه مرکزی دارند.
ج) نوار کاسپاری ندارند.
د) قطر استوانه مرکزی بیشتری نسبت به پوست دارند.

۱۰- ساختمان ثانویه پوست ریشه در کدام بخش به وجود می‌آید؟

الف) اپیدرم　　ب) پریدرم　　ج) فلوژن　　د) فلودرم

۱۱- نوار کاسپاری بر کدام یک از موارد زیر تاثیر می‌گذارد؟

الف)کنترل ورود آب و مواد معدنی به درون آوندهای چوبی　　ب)ترکیب بافت آوندی　　ج)تاثیر بر اعمال ذرات خاک

د)کنترل ورود و خروج مواد آلی به درون بافت آوند آبکش　　ه) الف و د صحیح می‌باشند.

۱۲- بافت آوند چوبی شامل تمام موارد زیر است غیر از:

الف) عناصر چوبی　　ب) سلول‌های اشعه‌ای　　ج) تراکئیدها　　د) سلول‌های همراه

۱۳- دو نوع اصلی سیستم‌های ریشه کدام‌ها هستند؟ برای هر کدام مثال‌های بیاورید.

۱۴- وظایف ریشه را توضیح دهید و بگوئید کدام بافت مسئول هر یک از این وظایف می‌باشند؟

۱۵- چگونه می‌توان ریشه موئین را از یک ریشه فرعی کوچک تشخیص داد؟

۱۶- اگر مقطع برش خورده یک ریشه اصلی را در زیر میکروسکوپ مشاهده کنیم، چگونه می‌توان تشخیص داد که ریشه متعلق به گیاه تک لپه است یا دولپه؟

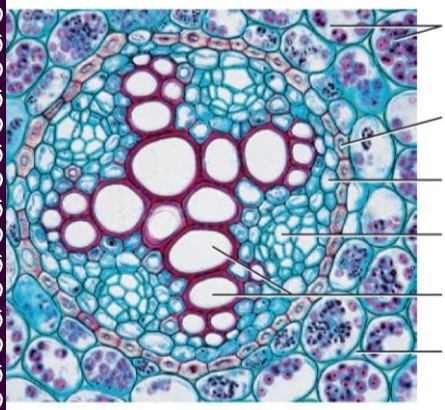
۱۷- مسیر ورود آب از خاک به داخل ریشه را در یک گیاه تک‌لپه علفی ترسیم کنید.

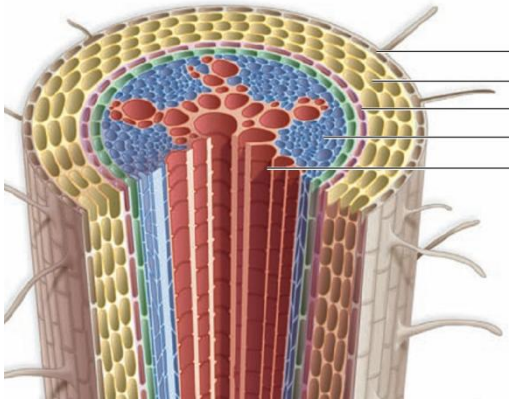
۱۸- مسیر سیمپلاست و آپوپلاست را ترسیم کنید.

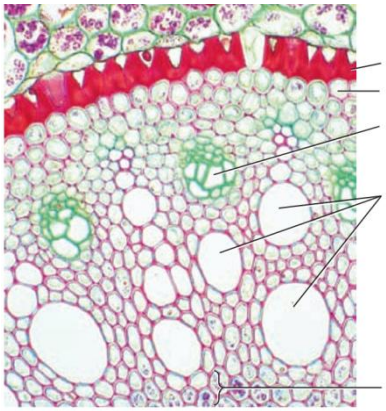
۱۹- نقش آندودرم و دایره محیطیه (پریسیکل) را همراه با شکل شرح دهید.

۲۰- تفاوت انواع ریشه‌های اختصاص یافته زیر را یکدیگر بنویسید: ریشه‌های نگه‌دارنده؛ ریشه‌های انگلی؛ ریشه‌های منقبض شونده؛ پنوماتوفورها.

۲۱- محل‌های خالی را در شکل‌های زیر پر کنید.







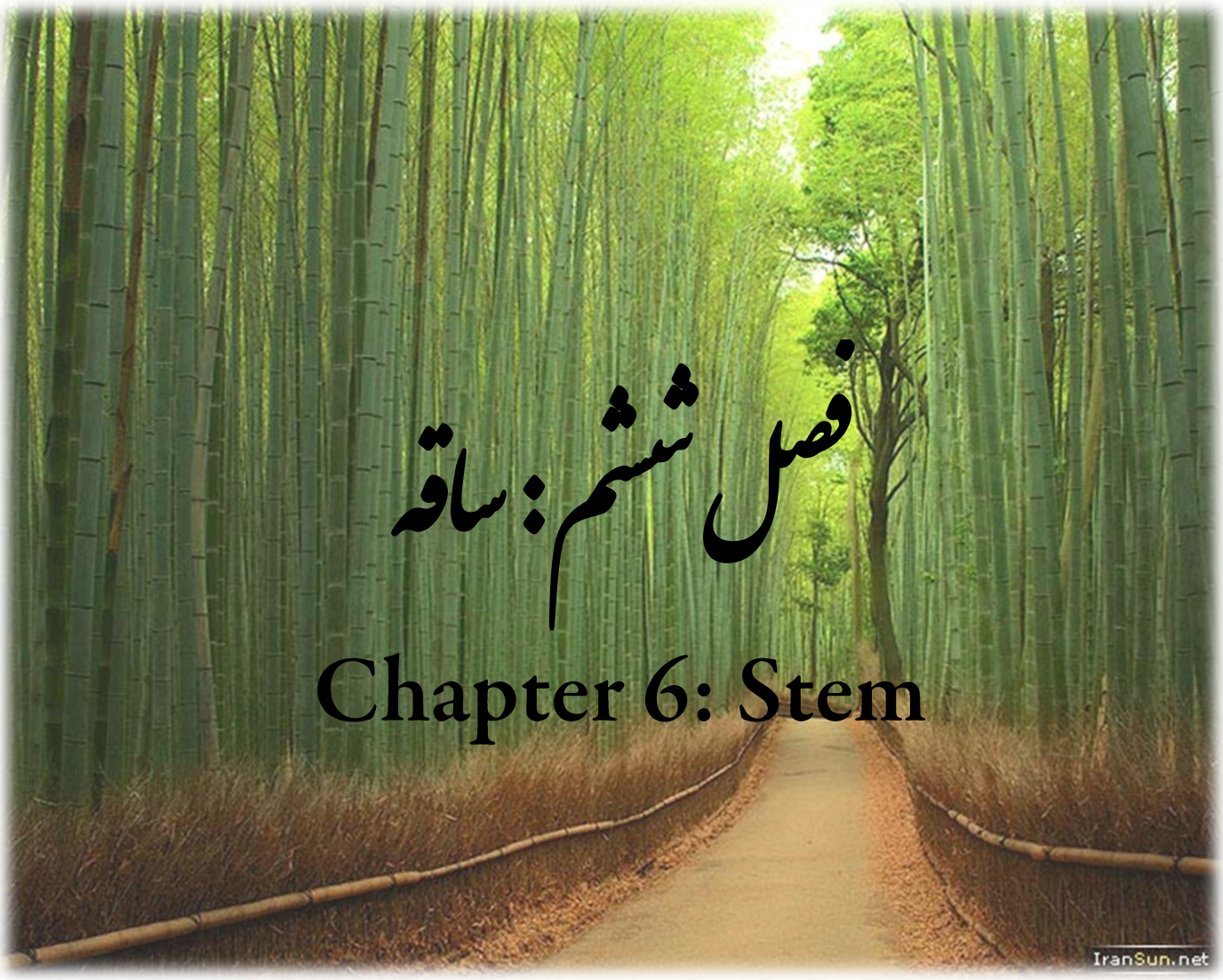
۴-۶- سؤالات مفهومی

۱- همانطور که در متن توضیح داده شد، کلاهک ریشه باعث می‌شود که رشد ریشه در جهت میرویه جاذبه زمین باشد، گیاه از اینکه ریشه‌هایش به طرف پایین رشد می‌کند چه سودی می‌برد؟

۲- باغبان‌های ژاپنی با هرس مداوم ریشه طی سالیان متمادی، درختان مینیاتوری به اسم بونسای ایجاد می‌کنند. توضیح دهید که چگونه هرس ریشه می‌تواند رشد گیاهان را کنترل کند و منجر به تولید گیاهان مینیاتوری زیبا شود؟

۳- در درختان میوه برای افزایش محصول عملیات پوست‌برداری انجام می‌دهند . به این صورت که یک برش سطحی دورتادور شاخه مورد نظر ایجاد می‌شود. با این کار شاخه مورد نظر هم زودتر به محصول می‌رود و هم محصولش افزایش می‌یابد. مکانیسم این کار را توضیح دهید.

یک درخت بونسای با بیش از ۱۰۰ سال عمر

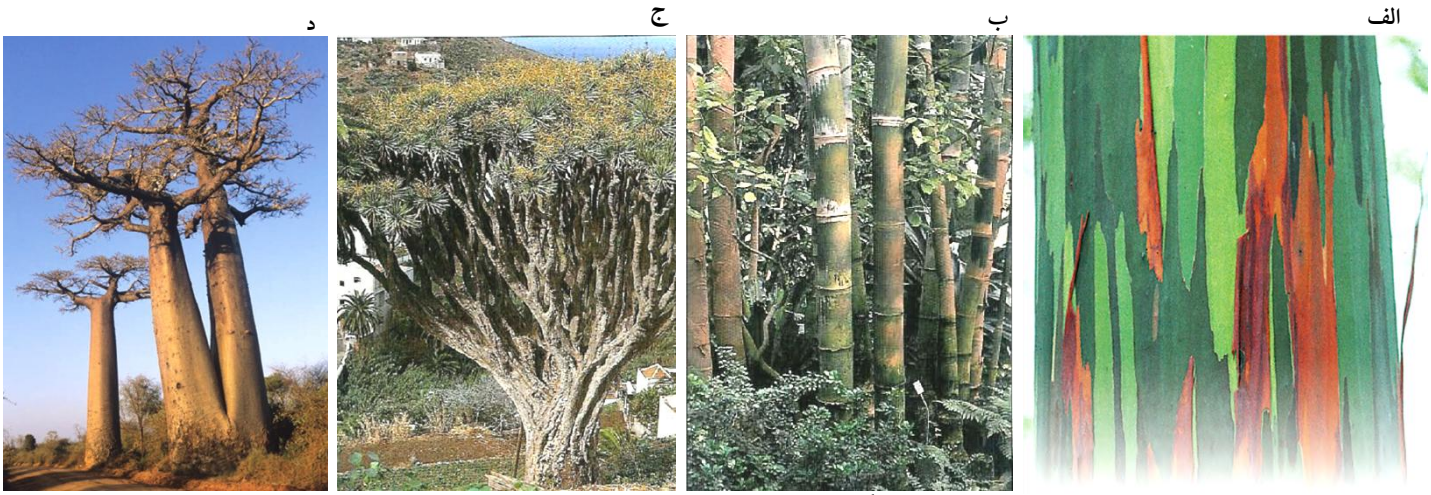

فصل ششم: ساقه
Chapter 6: Stem
IranSun.net

فصل ششم

مورفولوژی ساقه Stem morphology

۶-۱- مقدمه

ما در زندگی همیشه با ساقه گیاهان و درختان سروکار داریم. چه هنگامی که یک ساقه گل رز به کسی هدیه می‌دهیم یا هنگامی که از خلال دندان استفاده می‌کنیم. در درختان مثمر و غیر مثمر پیوند زدن (Grafting) عملی است که اغلب بروی ساقه درختان صورت می‌گیرد. همچنین خانه‌های چوبی، مصنوعات چوبی، کاغذ همگی از ساقه و تنه درختان به دست می‌آیند. ساقه اندامی است در امتداد ریشه و در هوا و روی خاک یا در زیر خاک و حتی در آب نیز قرار گرفته و حاصل برگها و اندام‌های زایشی است. ساقه در گیاه دارای وظایف مهمی می‌باشد. اولین وظیفه، نگه‌داری دیگر اندام‌های مثل برگ‌ها و اندام‌های زایشی مثل گل و میوه است. طرز قرارگیری شاخه و آرایش برگ‌ها بروی این شاخه‌ها که **فیلوتاکسی** Phyllotaxy نامیده می‌شود، باعث می‌شود که گیاهان از حداکثر نور خورشید برای فتوسنتز و ماده‌سازی استفاده کنند. اندام‌های زایشی مثل گل‌ها، بذرها و میوه‌ها نیز در راس شاخه‌ها و ساقه‌ها طوری قرار گرفته‌اند که آزادانه در معرض فعالیت‌حشرات گرده‌افشان مثل زنبور عسل، جریان باد و فعالیت پرنده‌ها قرار دارند. نقش نقل و انتقال عناصر معدنی و مواد غذایی بین ریشه، برگ‌ها و گل ومیوه می‌باشد که هدایت شیره خام از ریشه تا برگ و برگرداندن شیره پرورده از برگ به سایر اندامها و تولید بافتهای جدید می‌باشد. برخی ساقه‌ها که سبز رنگ بوده و دارای کلروفیل هستند، وظیفه فتوسنتز را نیز بر عهده دارند. غیر از وظایفی که ذکر شد، ساقه برخی گیاهان در تولید مثل غیر جنسی دخالت دارند که در ادامه توضیح داده می‌شود. همچنین همانند آنچه در مورد ریشه توضیح داده شد، در ساقه برخی گونه‌های گیاهی نیز تغییراتی ایجاد شده است که وظایفی غیر از وظایف اصلی خود را انجام می‌دهند (همانند ذخیره مواد غذایی). ساقه‌ها تنوع گسترده‌ای از لحاظ شکل خارجی و آناتومی داخلی دارند (شکل ۶-۱). برخلاف جانوران گیاهان قادرند بطور نامحدودی رشد کنند. رشد طولی آن‌ها به وسیله مریستم‌های انتهایی و رشد قطری توسط مریستم‌های دیگر که صدها و یا هزاران سال ممکن است طول بکشد. در ساقه‌ها سلول‌های تولید شده به وسیله مریستم سیستم ساقه هوایی برافراشته شناخته شده و شاخه‌ها و برگ‌ها را ایجاد می‌کند؛ ولی در گیاهان خاصی مانند سرخس‌ها یا چمن‌های چندساله این سیستم ساقه‌ای ممکن است بطور افقی زیر یا در سطح زمینی رشد نموده و در گیاهان دیگر ساقه‌ها ممکن است خیلی کوتاه یا نامشخص باشند طوری که به نظر می‌رسد وجود ندارند. همانند ریشه در ساقه نیز هم رشد اولیه و هم رشد ثانویه وجود دارد. رشد اولیه بیشتر شامل رشد طولی است که توسط مریستم انتهایی صورت می‌گیرد. گیاهان علفی یکساله مثل گندم، خیار، گل همیشه‌بهار فقط رشد اولیه دارند. رشد ثانویه که ناشی از فعالیت مریستم‌های جانبی مثل کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب‌پنبه است باعث رشد قطری و استحکام گیاه می‌شود و بیشتر در گیاهان چوبی چندساله دیده می‌شود.



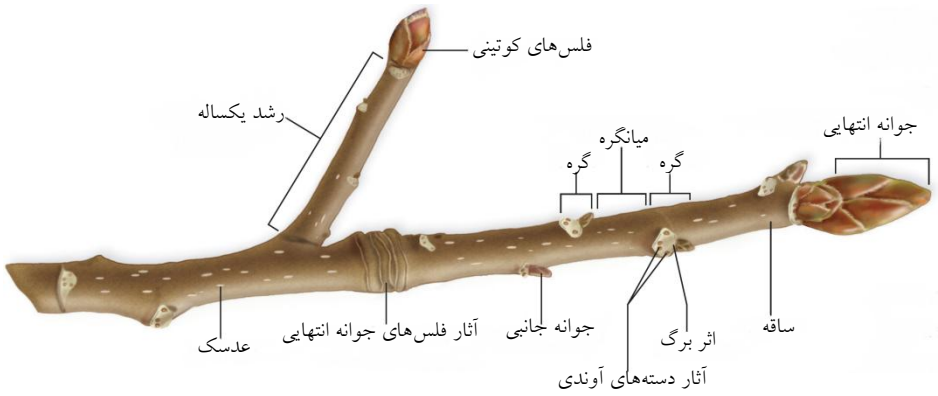
شکل ۶-۱- انواع مختلف ساقه. (الف) ساقه دارای پوست رنگی در نوعی اکالیپتوس (*Eucalyptus deglupta*). (ب) ساقه‌های درخت بامبو (*Denderocalamus giganteus*). (ج)ساقه تنومند در درخت خون‌سیاوشان (*Dracaena draco*).

۶-۲- مورفولوژی خارجی ساقه

جوانه اولیه بذر که پس از رشد و خارج شدن ریشه ظاهر می‌گردد به رشد و نمو ادامه داده و بر خلاف ریشه به طرف بالا رشد کرده و ساقه اصلی گیاه را تشکیل می‌دهد. **جوانه** Bud ساقه خیلی کوتاهی است که اغلب به وسیله برگهای جوان و کوچک و گاهاً با فلس‌های سخت و قهوه‌ای رنگ با لایه کوتینی غیرقابل نفوذ پوشیده شده است که بافت مریستم و سلولهای مولد ساقه را حفظ می‌کند. وجود برگهای کوچک در اطراف جوانه و نقش حفاظتی آنها در درختان سردسیری که فصل زمستان را به حالت غیرفعال می‌گذرانند، اهمیت زیادی دارد. روی ساقه اصلی بتدریج برگهای سبز ظاهر شده و گیاه کاملی به وجود می‌آید. انتهای ساقه اصلی گیاه به یک **جوانه انتهایی** (Terminal bud) منتهی می‌گردد انشعاب شاخه تولید نمی‌کند و فقط رشد و نمو طولی دارد. فلس‌های جوانه انتهایی هنگامی که در بهار می‌افتند، اثر یا زخم‌هایی را در اطراف شاخه ایجاد می‌کنند. سن شاخه یک درخت را می‌توان به وسیله شمارش تعداد ضخم‌های مربوط به فلس‌های جوانه تعیین نمود. جوانه گیاهان علفی و عده‌ای از گیاهان چوبی فاقد فلس حفاظتی هستند و آنها را **جوانه برهنه** می‌گویند. با ادامه رشد گیاه، برگهای درشت‌تر شده و فاصله‌شان از نوک ساقه بیشتر می‌گردد و برگهای کوچک دیگری به جای آنها ظاهر می‌گردد. محل اتصال برگ به ساقه را گره (Node) می‌نامند که معمولاً برجسته است. فاصله بین دو گره را میان گره (Internode) می‌نامند.

در طول شاخه در فواصل مختلف جوانه‌های دیگری به نام جوانه‌های جانبی Lateral buds or Auxillary buds دیده می‌شود که هر یک از آنها از یک برگ خارج شده‌اند. جوانه‌های جانبی ممکن است ایجاد انشعاب نموده و یا دارای بافت‌هایی باشند که تولید گل‌های فصل آینده را بکنند. در کنار هر برگ گاهی چند جوانه بسیار کوچک کنار هم قرار گرفته‌اند که به آنها جوانه‌های چندتایی Multiple buds می‌گویند. معمولاً یکی از این جوانه‌ها به رشد و نمو خود ادامه می‌دهد و جوانه‌های دیگر به حالت رکود باقی می‌مانند. جوانه‌های فرعی ممکن است چندین سال به حالت رکود در داخل ساقه مخفی بمانند که در این صورت آنها را جوانه‌های خفته Dormant buds می‌گویند. علاوه بر این جوانه‌هایی به نام جوانه‌های نابجا Adventitious buds در محلی غیر از گره‌های ساقه مثلاً بین دو گره و یا حتی در روی ریشه و برگ به وجود می‌آید و تولید ساقه‌های نابجا می‌کنند. رشد این جوانه‌ها پس از قطع ساقه اصلی سریعتر می‌گردد. جوانه‌های نابجا گاهی در نتیجه زخم و یا هرس در گیاه به وجود می‌آیند. ساقه‌هایی که از ریشه درخت گلابی، تمشک، تبریزی، آلبالو و آقاقیا و یا ساقه‌هایی که پس از کاشت برگ بگونیارکس به دست می‌آید از رشد جوانه‌های جانبی حاصل شده‌اند. درختان و درختچه‌های زینتی خزان کننده (Deciduous tree) بعد از ریختن برگ اثر مشخص برگی دارند که آثار کوچک دستجات آوندی در محل عبور آب و مواد غذایی در محل آثار برگی مشاهده می‌شود. در زمستان برگی و جوانه در حال رشدی روی درخت نیست، با این آثار می‌توان گونه‌های گیاهی را شناسایی نمود.

در موقع قطع تنه درختان علاوه بر اینکه جوانه‌های خفته به رشد خود ادامه می‌دهند، تعداد زیادی پاجوش نیز در اطراف تنه اصلی درخت خارج می‌گردند. ساقه‌هایی که به این طریق از تنه اصلی می‌رویند، **تنه‌جوش** Offset و آنهایی که از ریشه‌ها خارج می‌گردند **پاجوش** Sucker نامیده می‌شوند. اصل و مبدأ جوانه‌های محوری و خفته عموماً خارجی (Exogene) و از برجسته شدن بافت مریستمی تولید می‌گردد. در صورتی که مبدأ جوانه‌های نابجا داخلی (Endogene) و از فعالیت بافت داخلی ریشه ایجاد می‌گردد. جوانه‌ها از نظر اندامی که تولید می‌کنند به جوانه برگ و جوانه گل و جوانه مرکب تقسیم می‌شوند.



شکل ۶-۲- مورفولوژی خارجی یک شاخه کوچک

۶-۳- انشعابات ساقه

ساقه گیاه به تدریج در اثر رشد و نمو جوانه‌های انتهایی طویل‌تر می‌گردد و برگهای جدیدی در سطح آن ظاهر می‌گردد. اگر جوانه انتهایی از بین برود یکی از جوانه‌های محوری که به انتهای ساقه نزدیک‌تر است بطور قائم رشد کرده و جای جوانه انتهایی را می‌گیرد. در اثر رشد و نمو جوانه‌های جانبی، ساقه‌های فرعی در گیاه به وجود می‌آید که خود انشعاباتی را تولید می‌کند. انشعابات مزبور که به انشعابات محوری ساقه موسوم است فرم پیکر درخت را مشخص می‌سازد و شکل و فرم خاصی به آن می‌بخشد. پس تشخیص و شناسایی درختان مختلف از روی شکل ظاهری آنها امکان‌پذیر است. طوریکه تاج درخت نارون چتری و کروی شکل و درخت تبریزی باریک و مخروطی به نظر می‌رسد. ساقه اصلی برخی گیاهان مثل خرما تولید انشعابات فرعی نمی‌کند. اگر جوانه انتهایی این درختان صدمه ببینند و از بین برود رشد و نمو گیاه متوقف شده و گیاه خشک می‌شود. ساقه نخل رشد قطری نداشته و قطر در طول ساقه یکسان است. زیاد بودن قطر پایین به علت کوتاه بودن میانگره‌های آن است.

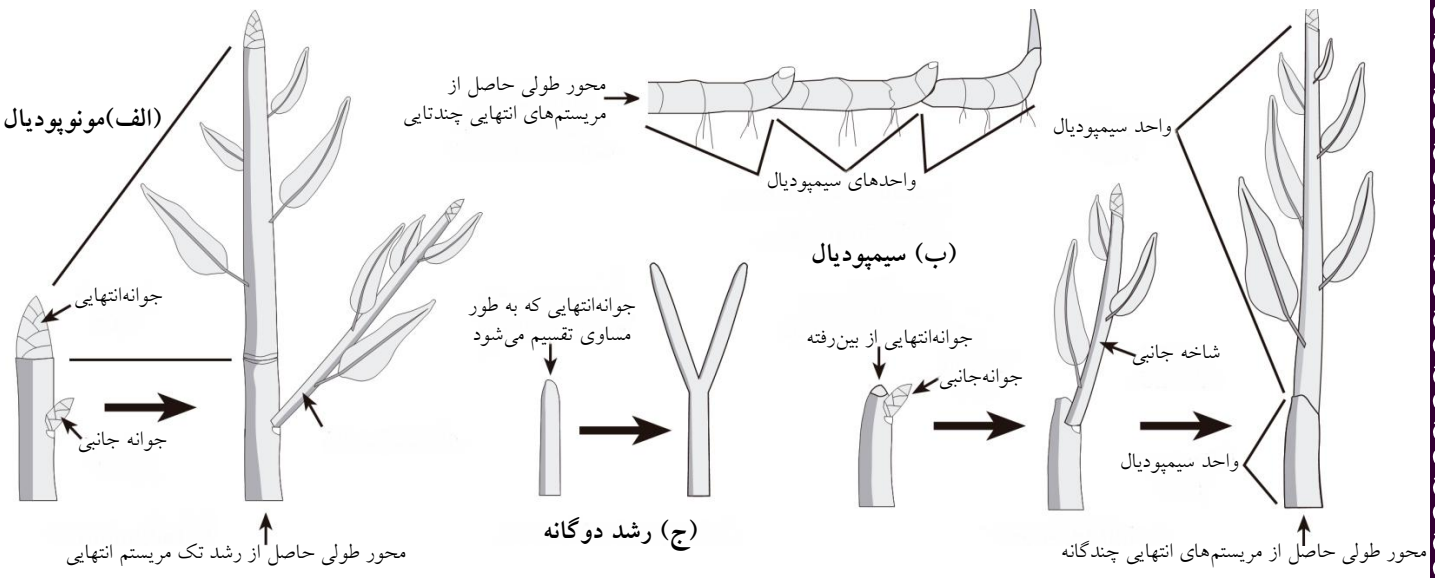
مشخصات ظاهری ساقه‌های فرعی شباهت زیادی به ساقه اصلی گیاه داشته و در آنها نیز جوانه انتهایی و محوری وجود دارند. جوانه انتهایی از رشد و نمو جوانه‌های جانبی جلوگیری می‌کند، این پدیده **چیرگی انتهایی** Apical dominance نامیده می‌شود. در برخی درختان برای افزایش تعداد پاجوشها هر سال ساقه را از سطح خاک قطع (کف بُر) می‌کنند و درنتیجه جوانه‌های جانبی در قاعده ساقه به رشد ادامه داده و تولید پاجوش‌های طویل می‌کند که این نوعی عملیات جوان‌سازی است. انشعابات ساقه‌ها در گیاهان عالی دارای سه حالت است (شکل ۶-۳ و ۶-۴):

۶-۳-۱- انشعابات خوشه‌ای یا مونوپودیال Monopodiale: در این حالت رشد محور اصلی نامحدود است و جوانه انتهایی مرتباً به رشد خود ادامه می‌دهد و در نتیجه رشد جوانه‌های آن ساقه‌های فرعی ظاهر می‌گردد و در نتیجه شکل ظاهری درخت مخروطی می‌شود. مانند بلوط، راش و کاج. اگر جوانه انتهای آسیب ببینند یکی از جوانه‌های جانبی مجاور فعال شده و محور اصلی را ادامه می‌دهد.

۶-۳-۲- انشعابات گرزنی یا سیمپودیال Sympodiale: در این حالت رشد و نمو جوانه انتهایی پس از مدتی متوقف شده و جوانه‌های فرعی جای آن را گرفته و به رشد خود ادامه می‌دهد. مانند بید، نارون، زبان گنجشک، ممرز و مهرسلیمان. ریزوم‌ها نیز دارای چنین رشدی می‌باشند.

۶-۳-۳- انشعابات دوتایی یا Dichotomous: زمانی که مریستم انتهایی به طور مساوی تقسیم شده و یک انشعاب دوگانه را تشکیل دهد، به این حالت رشد دوگانه یا دیکتوموس گفته می‌شود.

این سه الگوی رشدی گیاهان در طبیعت رخ می‌دهد. اما با ایده‌برداری از همین الگوهای رشد، انسان می‌تواند رشد درختان و درختچه‌ها را به کنترل خود در بیاورد. به عنوان نمونه در علم باغبانی (Horticulture) در شاخه میوه‌کاری (Pomology) انواع سیستم‌های هرس (Pruning) درختان میوه وجود دارد که براساس رفتار رشدی جوانه‌های انتهایی و جانبی که توضیح داد شد، درختان هرس و تربیت می‌شوند.

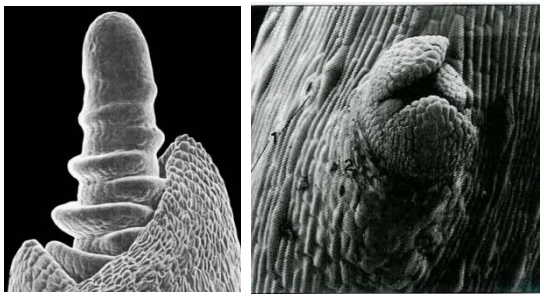


شکل ۶-۳- الگوهای رشد ساقه و انشعابات آن با توجه به رشد جوانه انتهایی و جوانه‌های فرعی. (الف) انشعابات مونوپودیال. (ب) انشعابات سیموپودیال. (ج) انشعابات دوگانه

شکل ۶-۴- الگوهای رشد ساقه (الف) رشد مونوپودیال در نخل سفید. فقط مریستم انتهایی رشد می‌کند. (ب) انشعابات سیموپودیال. (ج) انشعابات دوگانه

۶-۴- رشد و نمو طولی ساقه

نمو طولی ساقه گیاه به وسیله بافت مریستمی که در جوانه انتهایی واقع است صورت می‌گیرد (شکل ۶-۵). معمولاً فاصله میان‌گره‌های ساقه با یکدیگر مساوی نیستند. میان گره‌های قسمت تحتانی ساقه طویلتر از میان گره‌های فوقانی و انتهایی است و به تدریج که به انتهای ساقه نزدیک می‌شویم طول میان گره‌ها تقلیل می‌یابد و بالاخره به جوانه انتهایی که دارای میان گره‌های فوق‌العاده کوتاهی است منتهی می‌گردد. رشد طولی ساقه در ادامه مفصل توضیح داده شده است.



شکل ۶-۵- تصویر میکروسکوپی جوانه انتهایی (چپ) و جوانه جانبی (راست)

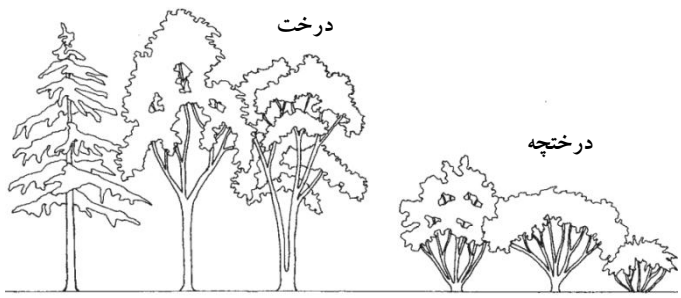
۶-۵ دوام و عمر و ارتفاع ساقه

عمر گیاهان برحسب نوع و جنس آن متفاوت است بعضی یکساله و عده‌ای چندساله‌اند. ساقه‌های یکساله عموماً علفی، سبز و نازک می‌باشند که به نام علف (Herb) معروف‌اند. در عده‌ای از گیاهان ممکن است ساقه‌ها یکساله، دو یا سه ساله ولی ریشه‌ها چندساله باشند. مانند فرفیون‌ها که دارای ساقه دوساله و ریشه چندساله هستند. ساقه‌های چند ساله عموماً چوبی اند و از نظر عادت رشدی ساقه، گیاهان به سه دسته تقسیم می‌شوند:

۱- *بوته‌ها:* ارتفاع کمی دارند (از ۱۰ سانتی‌متر تا ۲ متر). معمولاً انشعابات زیادی دارند.

۲- *درختچه‌ها:* نسبت به درخت‌ها ارتفاع کمی دارند و از نیم متر تا ۲-۳ متر می‌توانند رشد کنند. البته ارتفاع کمتر در تعریف درختچه‌ها نقش دارد و بشتر انشعابات است که تعیین کننده درخت یا درختچه بودن گیاه می‌باشد. درختچه‌ها فاقد یک ساقه اصلی هستند و همزمان چندین ساقه از محل طوقه یا از بالای طوقه رشد کرده‌اند (شکل۶-۶)

۳- *درختها:* از ۲-۳ متر (درختانی همانند سرو، اقاقیا) تا صدهامتر (درخت غول) رشد می‌کنند و اغلب دارای یک انشعاب (تنه) راست می‌باشند.سن ساقه گیاهان نیز متفاوت است و ممکن است به چند صد سال و حتی چندهزار سال برسد. همانطور که در ادامه نیز توضیح داده شده است، از طریق حلقه‌هایی که در برش عرضی تنه مشاهده می‌شود می‌توان سن درخت را حدس زد. درخت بائوباب (Baobab) دارای عمری در حدود ۶۰ سال و قطری حدود ۶ متر است. ارتفاع ساقه همیشه با قطر ساقه متناسب نیست مثلاً گیاهی از تیره خرما به نام کالوموس (Calomus) دارای طول ۳۰۰ متر و حداکثر قطر ۵ سانتی‌متر است.



۶-۶- تغییرات ساقه بر حسب شرایط محیطی

۶-۶-۱- تغییرات ظاهری ساقه بر حسب شرایط آب و هوائی (Climatic changes)

شرایط اقلیمی مثل حرارت، بارندگی، رطوبت، خشکی، حداقل و حداکثر دمای سال در ساقه گیاهان تغییرات ظاهری ایجاد می‌کند که عبارتند از:

۱- *مناطق معتدل:* در مناطق معتدل معمولاً ارتفاع درختان چندان زیاد نیست و بالعکس دارای قطر زیاد می‌باشند. یعنی درخت از طریق رشد ثانویه بافت‌های محافظی مثل پریدرم (شامل سلول‌های چوب‌پنبه‌ای) ایجاد می‌کند.

۲- *مناطق حاره:* به دلیل دما و رطوبت بالا، ارتفاع گیاهان زیاد و ساقه آنها بدون انشعاب یا فقط دارای انشعاب انتهائی است (مانند نخل‌ها شکل ۶-۵ الف). تیره گرامینه در مناطق معتدل به صورت علفی دیده می‌شود اما در مناطق حاره ساقه نمو زیاد کرده و ارتفاع آنها به ۳۰ متر می‌رسد. در این نواحی گیاهانی در خانواده نعناعیان (*Labiateae*) و فرفیون‌ها (*Euphorbiaceae*) به صورت درختچه هستند.

۳- *مناطق خشک:* در نواحی خشک اصولاً ارتفاع گیاهان کم و اندامهای مختلف آن قطور می‌شوند و ریشه آنها رشد زیادی حاصل می‌کند. گیاهان مناطق خشک اغلب به صورت بوته‌ای بوده و کمتر به صورت درختی و درختچه‌ای می‌باشند. مانند بعضی از گون‌ها، گاوزبان‌ها و خارشتر. تغییرات ساقه به عنوان یک مکانیسم مقاومت به خشکی طی سالیان متمادی در گیاه ایجاد شده است. مثلاً گیاهان خانواده کاکتوس دارای ساقه‌های ضخیمی می‌باشند که بعد از بارندگی در خود آب ذخیره می‌کنند (شکل ۶-۷ د). در گذشته گاوچران‌های آمریکایی از آب موجود در ساقه این کاکتوس‌ها برای رفع تشنگی استفاده می‌کردند.

۴- *مناطق مرطوب:* در نواحی مرطوب برعکس نواحی خشک اصولاً گیاهان با وجود کمبود بافت استحکامی، نمو قابل ملاحظه‌ای دارند و افزایش خارج از رطوبت تغییرات خاصی در ساقه آنها ایجاد می‌کند که این تغییرات در گیاهان آبزی باتلاقی شدیدتر و متفاوت است.

۶-۶-۲- تغییرات ظاهری ساقه بر حسب شرایط خاک (Edaphic changes)

شرایط و عوامل ادافیک شامل جنس خاک، ارتفاع محل و جهت تابش نور و ارتفاع از سطح دریا در وضع ساقه گیاهان مناطق کوهستانی و استپی کاملاً محسوس است. در مناطق استپی معمولاً گیاهان کوتاه و عاری از برگ و اغلب شورپسند می‌باشند. در ارتفاعات بلند نیز بر اثر کم بودن حرارت و فشار اتمسفر و همچنین تاثیر نور شدید و تبخیر شدید خاک باعث کوتاه شدن ساقه گیاهان این مناطق می‌شوند که بی‌شباهت به گیاهان نواحی خشک نیست. اصولاً در مناطق کوهستانی سرما و اکسیداسیون کم مواد آلی خاک سبب اختلال در تغذیه گیاه شده و رشد و نمو ساقه کم می‌شود. طوریکه یک گونه گیاهی در ارتفاعات بلند دارای ساقه کوتاه است اما اگر به نواحی جلگه‌ای منتقل شود ساقه بلندی پیدا می‌کند.

شکل ۶-۷- برخی از تغییرات مورفولوژیکی ساقه در گیاهان که بر اساس شرایط آب و هوا یا شرایط خاک اتفاق می‌افتد. (**الف**) درختان نخل، گیاهان تک لپه ویژه مناطق گرمسیر هستند که دارای یک ساقه راست بدون انشعاب می‌باشند. (**ب**) گیاهان مناطق مرتفع به دلیل فشار پایین اتمسفر و نیز میزان بالای نور ماورای بنفش کوتاه قد و استپی هستند. (**ج** و **د**) به ترتیب گیاه لوبلیا (*Lobelia telekii*) و نوعی کاکتوس (*Carnegiea gigantea*) که ویژه مناطق خشک هستند و در ساقه خود آب ذخیره می‌کنند

۶-۷- انواع ساقه

ساقه اغلب دارای مقطعی دایره‌ای است اما در بعضی از موارد به صورت مثلثی (اویارسلام) یا مربعی (نعناعیان) و یا پنج‌ضلعی (کدوئیان) نیز دیده می‌شود. بیشتر ساقه‌ها توپرند ولی بعضی از آنها توخالی هستند (ساقه ماشوره‌ای اغلات). بطور کلی ساقه‌ها را به ۳ دسته تقسیم می‌کنند که عبارتند از: ساقه‌های هوائی، ساقه‌های زیرمینی و ساقه‌های آبی.

۶-۷-۱- ساقه‌های هوائی

ساقه‌های هوائی دارای برگهای سبز می‌باشند و در پارانشیم پوست ساقه‌های یکساله اغلب دانه‌های کلروپلاست و در نتیجه رنگ سبز دیده می‌شود. ساقه‌های هوائی از نظر طول عمر به ساقه‌های علفی و چوبی تقسیم می‌شوند. ساقه‌های علفی معمولاً بیش از یک سال عمر نمی‌کنند و سیستم چوب-آبکش در آنها توسعه زیادی نمی‌یابند. اما ساقه‌های چوبی دارای طول عمر زیاد، دستجات چوب و آبکش در آنها توسعه یافته و بصورت بوته، درخت و درختچه در می‌آید. ساقه‌های هوائی از نظر شکل ظاهری دارای انواع مختلفی می‌باشند که عبارتند از:

۱- **ساقه‌های افراشته**: معمول‌ترین نوع ساقه در گیاهان می‌باشد. ساقه به صورت عمودی است و شاخه‌های فرعی به صورت مایل‌اند. این ساقه‌ها انشعابات پیچیده دارند و به سه شکل بوته، درختچه و درخت دیده می‌شوند.

۲- **ساقه‌های رونده یا استولون‌ها (Stolones (Runners**: این ساقه‌ها در گیاهان علفی وجود دارد چون قطر ساقه باریک و طول آن زیاد است روی زمین به صورت افقی یا مورب رشد میکند. مانند پیچ تلگرافی. استولون در توت‌فرنگی و ساکسیفراژ در بعضی نقاط آن ریشه‌ها ظاهر می‌گردد و گیاه جدیدی ایجاد می‌کند و در صورت جدا نمودن آنها از گیاه مادر به رشد و نمو خود ادامه داده و شاخه‌های جدید تولید می‌کند (شکل ۶-۸). گیاه سیب‌زمینی نیز در زیر زمین استولون‌هایی ایجاد می‌کند که غده‌ها بروی این استولون‌ها تشکیل می‌شود (شکل ۶-۹).

۳- **ساقه‌های پیچنده یا پیچک Tendril**: این نوع ساقه به طور قائم از زمین رشد کرده و به دور تکیه‌گاهی به طرف بالا می‌پیچند. جهت پیچیدن ساقه‌ها در هر گیاه ثابت است. مثلاً ساقه رازک و لوبیا در جهت موافق عقربه‌های ساعت (راست به چپ) و در نیلوفر در جهت عکس حرکت عقربه‌های ساعت (چپ به راست) به دور تکیه‌گاهی می‌پیچند. در برخی گیاهان مانند خیار این پیچک‌ها وزن ناشی از میوه‌ها را تحمل می‌کنند.

۴- **ساقه‌های بالارونده یا پیچها Vines**: برای حرکت به طرف بالا باید به تکیه‌گاه نیاز دارند، مثلاً تمشک و گل سرخ به وسیله خارهائی که دارند به تکیه‌گاه می‌چسبند. در عده‌ای از گیاهان به کمک ریشه‌های نابجا (عشقه) و در تعدادی به وسیله تغییر شکل شاخه به وجود می‌آیند (انگور).

۵- **خارها Epine**: ساختمان بعضی از ساقه‌ها در اثر احتیاج گیاه تغییر نموده و به خار تبدیل می‌شود. خار غالباً فاقد برگ و دارای ساختمان چوبی است که به نوک باریک و تیزی منتهی می‌گردند. مانند خارهای زالزالک، مرکبات و گلابی جنگلی. خارهای گل سرخ و تمشک زائده‌های اپیدرمی هستند و نباید آنها را با خارهای ساقه اشتباه نمود. خارها در گیاهان مناطق خشک برای مقاومت در برابر کم‌آبی طی دوران تکامل به وجود آمده است اما در گیاهانی دیگر مثل تمشک بیشتر برای محافظت گیاه در برابر حیوانات گیاه‌خوار ایفای نقش می‌کنند.

۶- **فیلوکلادها Phylloclades**: یکی از تغییرات ساقه‌های هوائی تبدیل آن به عضو پهن و سبز رنگی است که به برگ شباهت زیادی دارد و وظیفه برگ را در گیاه انجام می‌دهد. در وسط هر کلادوفیل گرهی وجود دارد که به آن برگ های فلس‌مانند کوچکی در کنار جوانه جانبی متصل می‌باشند. مانند ساقه کوله خاس و برخی ارکیدها. ظاهر پر مانند اندام هوایی مارچوبه نیز به دلیل وجود کلادوفیل‌ها می‌باشد. فیلوکلادها نیز در گیاه به منظور کاهش سطح تبخیر کننده به وجود آمده است.

۷- **ساقه‌های گوشتی**: ساقه بعضی از گیاهان نواحی حاره قطور و گوشتی و اغلب سبز و دارای دانه‌های کلروپلاست هستند و عمل فتوسنتز را انجام میدهند. مانند کاکتوس و کالانکوئه. البته این ساقه‌های گوشتی بیشتر مربوط به گیاهان نواحی خشک می‌باشند. طوری که مقادیر زیادی آب در بافت‌های پارانشیمی خود ذخیره می‌کنند. این گیاهان جزو گیاهان CAM محسوب می‌شوند که در شب فتوسنتز انجام میدهند (فصل متابولیسم)

۸- **ساقه‌های ماشوره‌ای**: ساقه گیاهان خانواده غلات، ساقه نی، گندم و خیزران توخالی است و ماشوره‌ای نامیده می‌شود که فقط در محل گره‌ها ساقه‌ها توپر هستند. این ساقه‌ها در گیاهانی مثل خیزران که در باتلاق‌ها می‌رویند دارای پارانشیم‌های هوایی برای ذخیره اکسیژن هستند.

شکل ۶-۸- انواع ساقه‌های هوایی تغییریافته. از سمت راست: استولون در علف هرز مَرغ؛ پیچ در خیار؛ خار در گل رز و کلادوفیل در نوعی کاج (*Phyllocladus alpinus*)

۶-۷-۲- ساقه‌های زیرزمینی

ساقه‌های زیرزمینی ساقه‌هائی هستند که در داخل خاک قرار دارند و تمایز آنها از ریشه به واسطه دارا بودن جوانه و برگهای کوچک فلسی شکل و فقدان کلاهک است. در علم باغبانی و شاخه تکثیر گیاهی (Plant propagation)، ساقه‌های زیرزمینی همراه با ساقه‌های رونده (استولون) از اهمیت بالایی برخوردار هستند و در تولید مصل غیرجنسی Asexual repdoduction نقش دارند. انواع ساقه‌های زیرزمینی عبارتند از:

۱- ساقه‌های زیرین یا ریزوم‌ها Rhizome: ریزومها ساقه‌های زیرزمینی هستند که دارای جوانه و برگهای فلسی شکل‌اند و در زیر خاک به صورت افقی قرار می‌گیرند و فاقد کلروفیل‌اند. در سطح زیرین ریزوم‌ها ریشه‌های نابجا تولید می‌شوند. ریزومها خصوصاً در تک‌لپه‌ایها دیده می‌شود. مانند ریزومهای زنبق، مرغ، نعنا و مهرسلیمان. یک ریزوم ممکن است ضخیم و ذخیره‌کننده مواد غذایی باشد همانند ریزوم زنبق یا باریک باشد، همانند تعداد زیادی از علف‌های چند ساله و برخی سرخس‌ها. گیاهانی مانند مَرغ با داشتن چنین ریزوم‌های به علف‌های هرز خطرناکی تبدیل شده‌اند

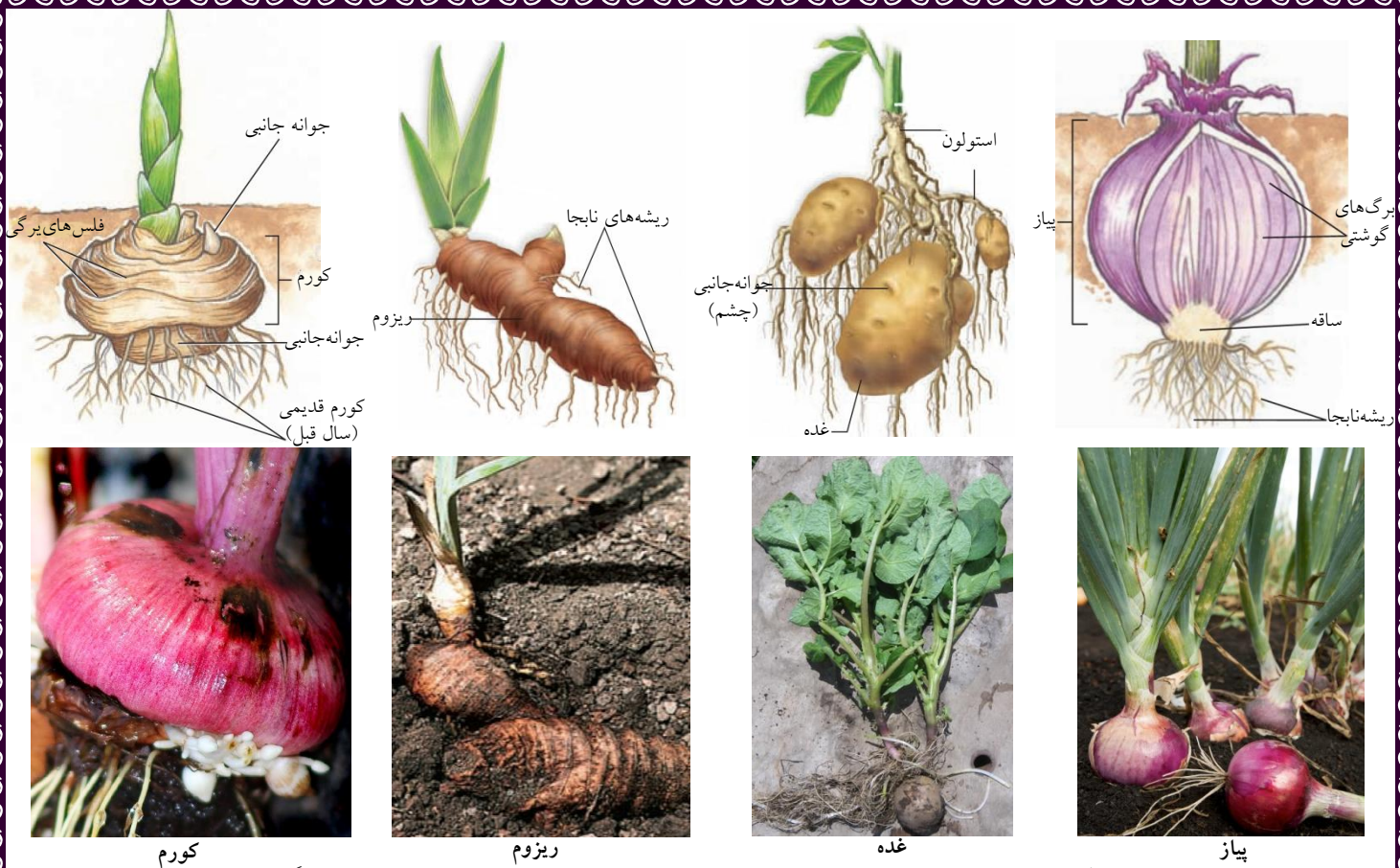
۲- غده‌ها Tuber: معمولاً یک یا چند میانگره ساقه به طور غیرطبیعی قطور شده و مقدار زیادی مواد غذائی در خود ذخیره می‌کنند. در روی هر غده سیب‌زمینی یک جوانه انتهائی و در نقاط دیگر سطح آن چشمها (گره‌ها) مشاهده می‌شوند که جوانه‌هائی هستند که در کنار پولکهای کوچک که همان برگهای تحلیل رفته هستند قرار دارند. این چشمها در سال آینده ساقه هوائی جدید را تولید می‌کنند. سیب‌زمینی نشاسته و سیب‌زمینی ترش اینولین در خود ذخیره می‌کند. گوش فیلی یا کالادیوم (*Caladium*) نیز یک گیاه زینتی است که دارای غده می‌باشد.

۳- پیازها یا سوخ‌ها Bulbs: سوخ عبارت است از ساقه‌های زیرزمینی کوتاه متورم و ضخیم که ترکیبات مختلف همانند کربوهیدرات‌ها در فلسهای برگ‌مانند و اطراف آنها (نرگس و پیاز خوراکی) جای دارد که این مواد غذائی جهت رشد جوانه انتهائی گیاه مصرف می‌گردد و ساقه هوائی از آن می‌روید و در نتیجه گلها شکفته می‌شوند. مانند پیاز خوراکی، سیر، سوسن، لاله و نرگس.

۴- کورم Corms: کورم ظاهراً شبیه پیاز است و همانند پیاز عمل ذخیره مواد غذایی را بر عهده دارند، ولی از پیاز به واسطه اینکه تقریباً بطور کامل از بافت ساقه تشکیل شده است متمایز می‌شود. در کورم به جز چند برگ فلسی کاغذی که اطراف آن را می‌پوشاند، برگ دیگری وجود ندارد. ریشه‌های نابجا در قاعده ساقه تشکیل می‌شود. بروی کروم اصلی کورم‌های ریزی تشکیل می‌شوند که بعداً برای تکثیر می‌توان استفاده کرد. از گیاهان کورم‌دار می‌توان زعفران، گلایول و سیکلامن را نام برد.

۶-۷-۳- ساقه‌های آبی

این ساقه‌ها که در آب شناور هستند دارای اپیدرم نازک حاوی کلروپلاست و فاقد روزنه اما پوست ضخیم و پارانشیم آن دارای حفره‌های زیاد است که عامل سبکی و شناوری ساقه به حساب می‌آید. مانند نیلوفر آبی و آلاله آبی.



شکل ۶-۹- انواع ساقه‌های زیرزمینی. از سمت راست: پیاز خوراکی؛ غده سیب‌زمینی؛ ریزوم زنبق؛ کورم گلایل

۶-۸- مورفولوژی داخلی ساقه

در بخش ۶-۳ همین فصل، مورفولوژی خارجی ساقه و بخش‌های تشکیل دهنده آن مورد بحث قرار گرفت. ساقه همانند ریشه از لایه‌های مختلف متشکل از انواع بافت‌ها تشکیل شده است. همانند ریشه در ساقه نیز رشد اولیه و رشد ثانویه داریم. ساقه گیاهان علفی فقط دارای رشد اولیه هستند که این رشد ناشی از مریستم انتهایی می‌باشد. اما در گونه‌های چوبی شامل درختان و درختچه‌ها، بعد از تکمیل رشد اولیه ساقه‌ها، رشد ثانویه شروع شده و به این ترتیب بافت‌های محافظ بر قطر ساقه اضافه می‌کنند همانند تنه‌های قطور درختان که گاهی دارای چند متر قطر هستند. در زیر ابتدا ساختمان اولیه در گونه‌های دولپه و تک لپه توضیح داده می‌شود و سپس ساختار ثانویه به تصور کشیده می‌شود. از لحاظ مورفولوژی داخلی و خارجی، ساقه و ریشه دارای تفاوت‌هایی هستند که در جدول ۶-۱ آورده شده است.

جدول ۶-۱ تفاوت‌های کلی بین ریشه و ساقه در گیاهان دولپه

ریشه	ساقه
فاقد گره و میانگره	دارای گره و میانگره
فاقد برگ و جوانه	دارای برگ و جوانه
فاقد توانایی فتوسنتز	توانایی انجام فتوسنتز
فاقد بافت مغز	دارای بافت مغز
فاقد کوتیکول	دارای کوتیکول
دارای کلاهک	فاقد کلاهک
ریشه موئین	کرک (تریکوم)
دارای دایره محیطیه (پریسیکل)	فاقد دایره محیطیه
دارای آندودرم	به ندرت آندودرم دیده می‌شود
ریشه‌های جانبی منشأ درونی دارند و از سلول‌های دایره محیطیه تشکیل می‌شوند	ساقه‌های فرعی دارای منشا خارجی هستند و از جوانه‌های جانبی تشکیل می‌شوند

۶-۸-۱- ساختمان اولیه ساقه

مریستم انتهایی که طی جوانه‌زنی بذر تشکیل می‌شود، تقسیم میتوزی انجام می‌دهند و ۳ مریستم اولیه ایجاد می‌نمایند. خارجی‌ترین این مریستم‌های اولیه پروتوردم است که اپیدرم را به وجود می‌آورد. اپیدرم توسط یک لایه نازک چربی به نام کوتیکول محافظت می‌شود. در بخش درونی پروتودرم استوانه نازکی به نام پروکامبیوم وجود دارد که سلول‌های چوب و آبکش اولیه را تولید می‌کند. باقیمانده بافت مریستم، مریستم زمینه‌ای است که تولید بافت پارانشیمی مغز ساقه را می‌کند. سلول‌های مغز، سلول‌های بزرگی بوده که پس از مدت کوتاهی متلاشی له می‌شوند و یک استوانه توخالی را باقی می‌گذارند. پوست (Cortex) بافت دیگری است که توسط مریستم زمینه‌ای تولید می‌شود. پارانشیم پوست همراه با مغز وظیفه ذخیره مواد غذایی را دارند و در مواقعی که دارای کلروپلاست هستند، تولید مواد غذایی نیز می‌کنند.

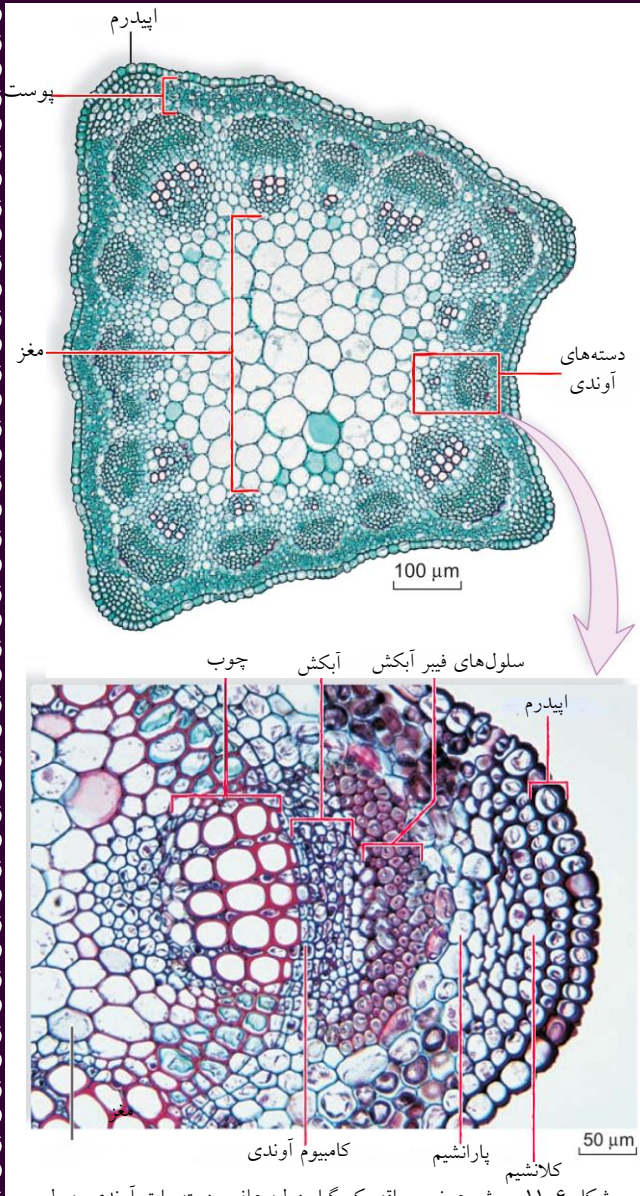
تمام پنج بافتی که به وسیله مریستم انتهایی تولید می‌شود (اپیدرم، چوب اولیه، آبکش اولیه، مغز و پوست)، مادامی که ساقه در حال رشد طولی است به آن‌ها بافت‌های نخستین یا اولیه گفته می‌شود. همزمان با تشکیل بافت همانطور که گفته شد، ساختمان اولیه ساقه بیشتر در گیاهان علفی و مرحله نونهالی درختان دیده می‌شود. عامل اصلی رشد اولیه که اغلب رشد بافت‌های اولیه، پریموردیای برگ و جوانه به برگ‌ها و جوانه‌های بالغ رشد می‌کنند. یک ردیف باریک سلولی بین چوب اولیه و آبکش اولیه می‌تواند طبیعت مریستمی خود را حفظ نماید که بنام کامبیوم آوندی موسوم است و به طور نامحدودی به تقسیم شدن ادامه می‌دهند. بافت‌های ثانویه از کامبیوم آوندی تولید می‌شوند؛ بنابراین بجای رشد طولی به قطر آن اضافه می‌شود. اگر میخی را در قسمتی از درخت بکوبیم و آن را در مدت چندین مشاهده کنیم، تفاوت بین فعالیت مریستم انتهایی و کامبیوم آوندی آشکار می‌شود. میخ در نتیجه رشد قطری درخت احاطه می‌شود ولی همیشه در همان ارتفاع از سطح زمین باقی می‌ماند چون رشد طولی فقط در نوک ساقه اتفاق می‌افتد.

شکل ۶-۱۰- سمت چپ: مریستم انتهایی شاخساره و نحوه تشکیل ساختمان اولیه ساقه. سمت راست: بافت‌های تشکیل‌دهنده ساختمان اولیه ساقه. مریستم انتهایی ابتدا پروتودرم، مریستم زمینه و پروکامبیوم را تشکیل می‌دهد و این بافت‌ها نیز به ترتیب اپیدرم، پوست و بافت‌های آوندی را تشکیل می‌دهند.

سلول‌هایی که به وسیله کامبیوم آوندی تولید می‌شوند به تراکئیدها، آوندها، فیبر و اجزای دیگر چوب ثانویه (به سمت داخل و مرکز مریستم) تبدیل می‌شوند یا به عناصر آبکش، سلول‌های همراه و قسمت‌های دیگر آبکش ثانویه (به سمت خارج و سطح مریستم) تبدیل می‌شوند. عمل این بافت‌های ثانویه، انتقال مواد است طوری که چوب ثانویه، آب و املاح را هدایت می‌کند، در حالی که آبکش ثانویه موادی که به وسیله فتوسنتز در ستاسر گیاه ساخته می‌شوند را به صورت محلول هدایت می‌کنند.

۶-۸-۱-۱- ساختمان اولیه ساقه در دولپه‌ای‌ها Primary stem structure in dicot plants

ساختار درونی ریشه در تک‌لپه‌ای‌ها با دولپه‌ی متفاوت بود. در گیاهان تک لپه نیز ساختار اولیه با گیاهان دولپه و بازدانگان (همانند کاج‌ها و سروها) متفاوت است. در گیاهان دولپه استوانه آوندی در مرکز قرار دارد و دور استوانه مرکزی را دسته‌های آوند چوبی و بکش فرا گرفته‌اند. اما در تک‌لپه‌ای‌ها دسته‌جات آوند چوبی به صورت دایره‌وار کنار هم قرار می‌گیرند و در شعاع داخلی آن نیز دستجات آوند آبکش قرار می‌گیرند و در فضای داخل نیز سلول‌های مغز قرار دارند. در برش عرضی ساقه گیاهان دولپه‌ای و بازدانگان قسمتهای زیر مشاهده می‌شود:



شکل ۶-۱۱- برش عرضی ساقه یک گیاه دولپه علفی. دسته‌جات آوندی به طور متحدالمرکز در کنار هم قرار گرفته‌اند و سلول‌های مغز در وسط قرار دارند

۱- اپیدرم یا بشره Epiderm

خارجی‌ترین لایه ساقه است که همانند یک حفاظ بین محیط بیرون و بافت‌های داخلی ساقه قرار می‌گیرد تا از دست رفتن آب از ساقه را کاهش دهد و از نفوذ بیماری‌ها و آفات نیز جلوگیری کند. این لایه از یک طبقه سلولهای مسطح فاقد کلروفیل تشکیل شده است. جدار خارجی این سلولها ضخیم و از کوتیکول پوشیده شده است که در اپیدرم ریشه وجود ندارد. اپیدرم ساقه‌های جوان دارای روزنه و نیز دارای موهای یک یا چندسلولی ساده و یا منشعب و ترشح کننده می‌باشد.

۲- پوست یا کورتکس Cortex

کورتکس در ساقه شامل دو قسمت است:

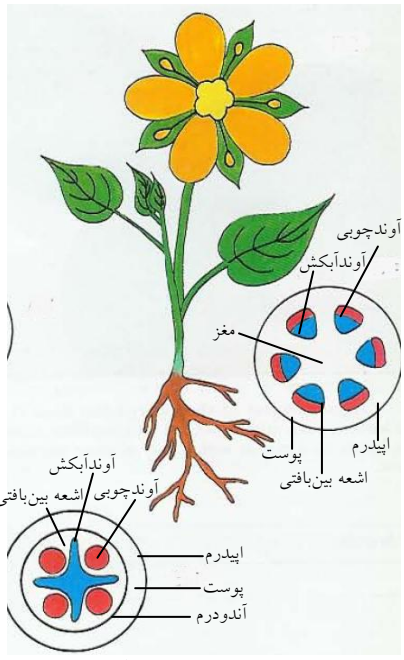
الف- پوست: ناحیه‌ای استوانه‌ای است که از زیر اپیدرم شروع شده و تا نزدیک دسته‌های آوندی امتداد پیدا می‌کند. سلولهای پوستی که در زیر اپیدرم واقع شده‌اند منظم‌تر و فاقد فضای بین‌سلولی هستند. اما سلولهای داخلی پوست کروی شکل و بین آنها فضای بین سلولی وجود دارد. بیشتر سلول‌های این بافت پارانشیمی هستند، اما پوست خارجی دارای بافتهای مقاوم‌تر متشکل از سلول های کلانشیمی می‌باشد. علاوه بر این سلولهای پوست داخلی به عنوان اندام ذخیره‌ای نشاسته و سایر ترکیبات عمل می‌نمایند. پس بسته به سلول‌های تشکیل دهنده پوست، وظایفی همچون فتوسنتز، ذخیره و حمایت را بر عهده دارد.

ب- آندودرم: ساقه به ندرت آندودرم دارد. سلول‌ها به طور منظم کنار هم قرار گرفته و استوانه مرکزی را احاطه می‌کنند و داخلی‌ترین لایه پوست است. سلولهای آندودرم به علت داشتن دانه‌های نشاسته فراوان از سلول‌های پوست قابل تشخیص‌اند. در ساقه تمام پوست را سلول‌های پارانشیمی تشکیل می‌دهند.

۳- استوانه مرکزی Stele

همانطور که در شکل ۶-۱۱ نشان داده شده است، استوانه مرکزی در ساقه گیاهان دولپه علفی از چوب اولیه، آبکش اولیه، و مغز تشکیل شده است. ساده‌ترین شکل استوانه مرکزی پروتواستیل (Protostele) نامیده می‌شود که به صورت توده‌ای از بافت‌های آوندی است و معمولاً آبکش در سمت بیرون و چوب در سمت داخل قرار دارد. پروتواستیل معمولاً در گیاهان دانه‌دار ابتدایی وجود داشته که از بین رفته‌اند و همچنین در خویشاوندان سرخس‌ها مثل پسیلوتوم‌ها و پنجه‌گرگیان دیده می‌شود. سیفونواستیل (Siphonosteles) نوع دیگری از استوانه مرکزی می‌باشد که به شکل لوله‌ای است و در وسط آن مغز پارانشیمی قرار دارد و در بیشتر سرخس‌ها وجود دارد. اکثر گیاهان گلدار امروزی و مخروطداران یواستیل (Euostele) دارند که در آن چوب اولیه و آبکش در دسته‌جات آوندی قرار گرفته‌اند. استوانه آوندی به شکل یواستیل دارای بخش‌های زیر است:

الف- دایره محیطیه یا پریسیکل: معمولاً ساقه فاقد دایره محیطیه می‌باشد و برعکس ریشه که ریشه‌های فرعی منشا داخلی داشتند و از پریسیکل منشا می‌گرفتند، شاخه‌ها فرعی منشأ بیرونی دارند و از جوانه‌های جانبی تشکیل می‌شوند. پریسیکل غالباً از چند لایه سلولی تشکیل شده است. این لایه بین آوندها و آندودرم قرار دارد. دایره محیطیه ممکن است سلولزی باقی بماند ولی اغلب اسکلرانشیمی می‌باشد و بافت اسکرانشیم از دسته‌های فیبر و یاخته‌های چوبی تشکیل شده است.



شکل ۶-۱۲ ساختار درونی ساقه در گیاه علفی دولپه

ب- **دسته‌های چوب و آبکش Vascular bundels**: هر دسته آبکش در ساقه همواره با یک دسته چوب همراه است. این دسته‌های آوندی با دسته‌های آوندی ریشه تفاوت دارند. در ساقه دو دسته روی یک خط شعاعی قرار گرفته و دسته واحدی به نام چوب و آبکش را تشکیل می‌دهد. آوندهای چوبی در این دسته عموماً متوجه مرکز و دسته‌های آبکش متوجه خارج است (شکل ۶-۱۲). نخستین لوله‌های آبکش در مجاورت دایره محیطیه تمایز می‌یابند سپس تمایز به سمت مرکز پیش می‌رود بنابراین رشد آن برعکس ریشه رو به مرکز و برعکس رشد عناصر چوب در جهت گریز از مرکز (به طرف داخل) است. یعنی نخستین آوندها در نوک دسته به سمت مغز قرار دارند و این عناصر همیشه آوندهائی از نوع حلقوی یا مارپیچی هستند (شکل ۶-۱۴). عناصری که بعداً ظاهر می‌شوند تکامل یافته‌ترند، مانند آوندهای منقوط نهاندانگان. در برخی گیاهان دیگر در طرفین دسته‌های چوبی، بافت آبکش قرار دارد مانند سیب‌زمینی و کدو. در تعدادی دیگر از گیاهان عناصر چوب به وسیله آبکش‌ها کاملاً احاطه شده و به صورت دسته‌های متحدالمرکز دیده می‌شود مانند زنبق. ولی در گیاهانی مانند سرخس‌ها دسته‌های آبکش به وسیله عناصر چوب احاطه شده است. کامبیوم آوندی بین دو دسته چوب و آبکش به به صورت لایه‌ای از سلول‌های نازک و سلولزی قرار دارد از طرق داخل چوب و از خارج آبکش می‌سازد.

۳- **اشعه وسطی یا بین‌آوندی Ray**: اشعه وسطی یا بین آوندی سلولهای پارانشیمی است که در فواصل دو دسته چوبی و آبکش قرار گرفته است.

۴- **مغز یا حفره مرکزی Pith**: بخش مرکزی ساقه است که از سلول‌های پارانشیمی بزرگ غالباً سلولزی و گاهی چوبی تشکیل شده است. سلولهای مغزی که در مجاورت راس آوندهای چوبی قرار دارند کوچکتر از یاخته‌های مرکزی مغز بوده که در بعضی گیاهان این ناحیه به صورت توخالی دیده می‌شود. سلول‌های مغز بیشتر وظیفه ذخیره مواد غذایی را دارند.

۶-۸-۱-۲- ساقه تک‌لپه‌ای‌ها

ساختمان ساقه تک‌لپه‌ایها شباهت زیادی به دولپه‌ای‌ها دارد اما با دولپه‌ای‌ها دارای اختلافهای زیر است (شکل ۶-۱۲):

۱- در تک‌لپه‌ای‌ها تشخیص پارانشیم پوستی از استوانه مرکزی بدلیل کمی قطر پوست اغلب مشکل و حتی گاهی غیرممکن است.

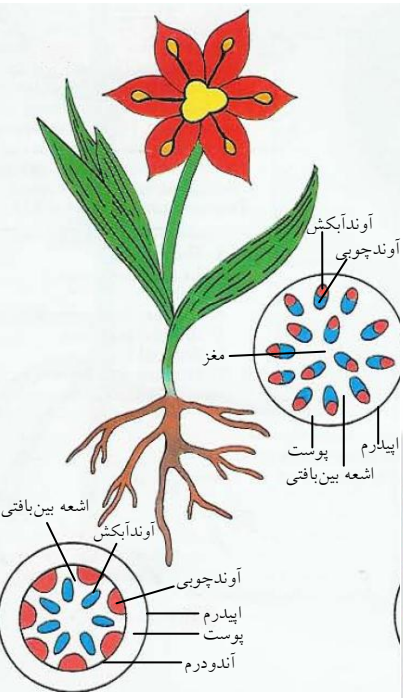
۲- تک‌لپه‌ای‌ها برخلاف دولپه‌ای‌های چوبی رشد ثانویه ندارند یعنی فاقد کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب‌پنبه هستند.

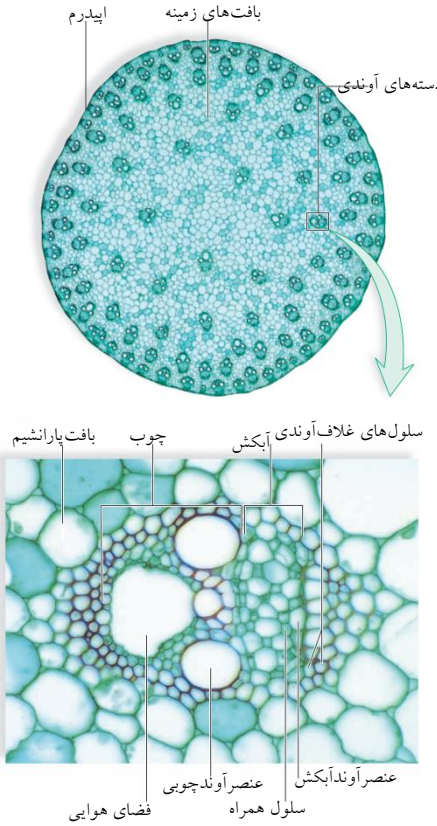
۳- در تک‌لپه‌ای‌ها بندرت دسته‌های چوب و آبکش بر روی یک دایره قرار گرفته‌اند.

۴- لایه کامبیوم در بین دسته‌های چوب و آبکش یافت نمی‌شود.

۵- بافت مغز اکثراً تحلیل رفته است و به صورت کوچک در مرکز قرار دارد.

۶- حلقه کاسپارین در آندودرم سلولهای نعلی شکل دارد.

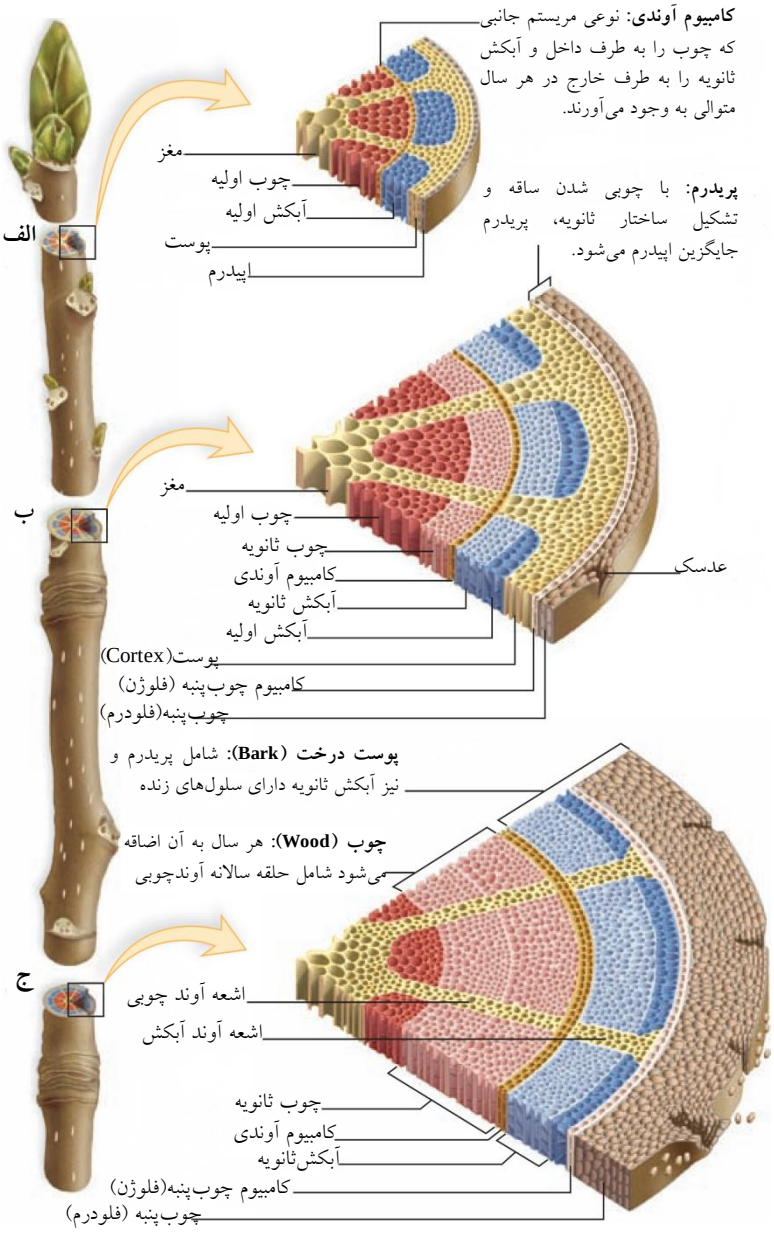




شکل ۶-۱۲ ساختار درونی ساقه در یک گیاه تک لپه. در ساقه دسته‌های آوندی به صورت پراکنده قرار دارند

۶-۸-۲- رشد ثانویه Secondary growth

رشد و ساختمان ثانویه در ۴-۲-۲ فصل چهارم نیز توضیح داده شده است. مراحل اولیه نمو ساقه در گیاهان دولپه‌ای علفی جوان، گیاهان چوبی و درختان مخروطی (کاج و سرو) همگی به یک روش و شیوه می‌باشد. یعنی تمام رشد ناشی از مریستم انتهایی و یا مریستم‌های حاصل از مریستم انتهایی (پروتودرم، پروکامبیوم و مریستم زمینه) می‌باشد که قسمت اعظم رشد به صورت طولی صورت می‌گیرد (شکل۶-۱۳ الف). بافت‌های که بعد از رشد اولیه در گیاه به وجود می‌آیند شامل اپیدرم، پوست، دسته‌های آوندی، مغز و اشعه بین‌بافتی بودند. اما در بسیاری از گونه‌های چوبی مثل چنار، بلوط، راش، سپیدار، تمام درختان میوه بعد از توقف رشد اولیه (Primary growth)، کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب‌پنبه به عنوان مریستم‌های ثانویه شروع به فعالیت می‌کنند. نتیجه فعالیت کامبیوم آوندی بافت‌های آوند چوب ثانویه و آوند آبکش ثانویه و نتیجه فعالیت کامبیوم چوب پنبه تولید پریدرم می‌باشد (شکل ۶-۱۳ ب-ج و شکل ۶-۱۴). در واقع ضخامت عظیم تنه درختان چوبی ناشی از این رشد ثانویه می‌باشد. و اصطلاح چوب که در زندگی انسان استفاده‌های فراوانی دارد ناشی از این رشد ثانویه می‌باشد. وجود بافت ثانویه می‌تواند برای گیاه مزیت‌های زیادی داشته باشد. مثلا در مورد سیستم آوندی، گیاهان علفی که دارای شاخ و برگ چندانی نیستند و سطح تبخیر شونده آن‌ها خیلی گسترده نیست، همان آوندهای اولیه که از مریستم انتهایی به وجود می‌آید برای انتقال آب و مواد غذایی کفایت می‌کند. بنابراین یک درخت که دارای تعداد بسیار زیادی برگ می‌باشد برای تامین آب این برگ‌ها نیاز به وجود لول‌های آوند چوبی بسیار زیادی است که رشد ثانویه و تشکیل آوندهای چوبی ثانویه این مشکل را رفع کرده است. همچنین این تعداد بیشمار برگ، حجم عظیمی از قند و مواد آلی را تولید می‌کنند که توسط آوندهای آبکش اولیه و ثانویه به سمت ریشه، جوانه‌ها و دیگر اندام‌های گیاه صادر می‌شود. به عنوان نمونه درختی با قطر ۱۰/۵ را در نظر بگیرید و تصور کنید که در سال قبل یک لایه ۰/۵ سانتی چوب (بافت آوند چوبی) تشکیل داده است در نتیجه درخت ۳۲/۲ سانتی‌متر مربع چوب جدید دارد که آب را از ریشه به اندام‌های هوایی هدایت می‌کند. فرض کنید که هر برگ مولکول‌های آب را در ظرفیت هدایت ۰/۱ سانتی‌متر از چوب تبخیر می‌کند. پس تنه این گیاه توانایی هدایت و تامین آب برای ۳۲۳ عدد برگ را دارند. اگر درخت در سال جاری ۰/۵ سانتی‌متر دیگر بر قطر تنه خود اضافه کند، حلقه جدید چوب سطح مقطعی حدود ۳۳/۸ سانتی‌متر مربع خواهد داشت. حلقه جدید بزرگ‌تر از حلقه سال قبل است و می‌تواند انتقال آب ۳۳۸ برگ دیگر را تامین کند. نتیجه رشد ثانویه که در تنه اتفاق می‌افتد این است که ظرفیت گیاه برای تولید سالانه بذر و ترکیبات دفاعی افزایش پیدا می‌کند. مریستم‌های عامل رشد ثانویه شامل موارد زیر می‌باشد:

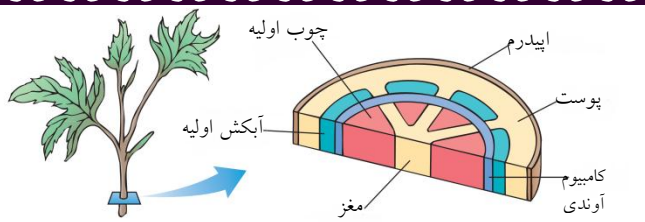


شکل ۶-۱۳- ساختار درونی ساقه چوبی (Woody stem). (**الف**) رشد اولیه توسط مریستم انتهایی منجر به تولید مغز، چوب و آبکش اولیه، پوست و اپیدرم می‌شود. (**ب و ج**) در ادامه فعالیت کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب‌پنبه به ترتیب آوندهای ثانویه و پریدرم را به وجود می‌آورد

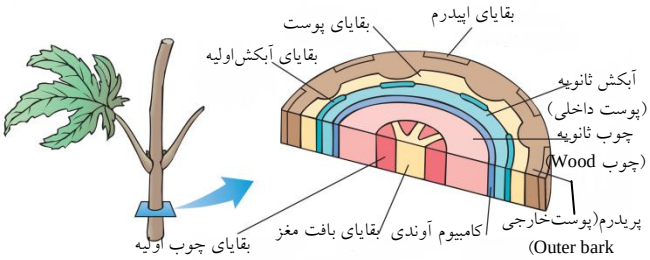
۶-۸-۲-۱- کامبیوم چوب‌پنبه (فلوژن) Cork cambium or phellogen

کامبیوم چوب‌پنبه یا فلوژن یک بافت مریستم ثانویه بوده که اکثراً از تقسیم سلولهای زیراپیدرم (بلوط، راش و نارون) ویا از تقسیم سلولهای اپیدرم (گلابی، سیب‌زمینی و بید) و یا از سلولهای پریسیکل (انگور فرنگی و توت‌فرنگی) یا از سلولهای دیگر پارانشیم و یا آندودرم تولید می‌گردند. سلولهای بافت فلوژن به صورت کناری یا جانبی بوده و سلولهای آن اغلب به صورت چندوجهی می‌باشند و بیشتر محتویات داخلی آنها را کلروپلاست تشکیل می‌دهد. سلول‌های چوب پنبه‌ای که توسط فلوژن تشکیل می‌شود در مقابل گاز و آب نفوذناپذیر هستند، در نتیجه برای تبادل گاز و رطوبت منافذی به اسم عدسک در ساقه ایجاد می‌شود (شکل ۳-۱۹ ب).

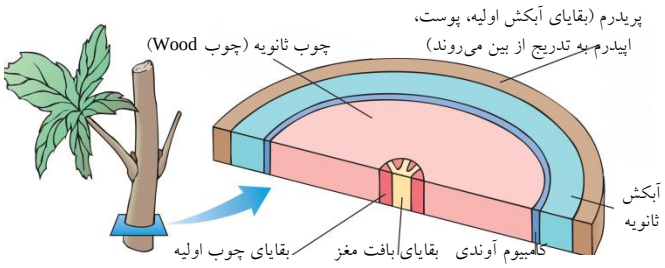
پس از اینکه رشد سلولهای فلوژن به پایان رسید به صورت شعاعی تقسیم می‌شوند که در نتیجه این تقسیم، دو سلول جوان به وجود می‌آید که یکی از آنها یعنی سلول داخلی غالبیت تقسیم خود را حفظ می‌کند و مانند سلول قبلی پس از آنکه به انتهای رشد خود رسید مجدداً تقسیم می‌شود و سلولهای جدیدی از سمت داخل تولید می‌نمایند و در این حالت سلول فلوژن بین دو سلول جوان قرار می‌گیرد. در مرحله بعد سلول فلوژن دوباره تقسیم شده و این بار سلول جوان به سمت خارج قرار می‌گیرد و این عمل به طور مداوم انجام می‌گیرد و در سمت خارج و داخل به طور متناوب سلولهای جدیدی تولید می‌گردد. لایه‌های سلولی که به طرف داخل تولید می‌شوند پارانشیم چوب‌پنبه یا فلودرم Phelloderm نامیده می‌شوند. لایه‌های سلولی که در قسمت خارج فلوژن تشکیل می‌شوند **لایه‌چوپنبه‌ای** یا **فلم** Phellem نامیده می‌شوند. در کل ساختمان ثانویه پوست ساقه که به وسیله کامبیوم چوب پنبه یا همان فلوژن تشکیل می‌شود، پریدرم Periderme نامیده می‌شود. شکل‌های ۶-۱۳ و ۶-۱۴ هر دو نحوه فعالیت کامبیوم چوب پنبه و تشکیل‌لایه‌های حاصل از آن که در مجموع پریدردم است را نشان می‌دهد. بنابراین پریدرم شامل لایه‌های فلوژن، فلودرم، و چوب‌پنبه یا فلم می‌باشد. لایه پریدرم درخت را از صدمات مکانیکی، آتش‌سوزی‌ها، حمله حشرات و بیماری‌ها، نوسانات دمایی و کمبود آب محافظت می‌کند. همچنین پارانشیم چوب پنبه که به طرفه داخل تولید می‌شود می‌تواند به عنوان ذخیره‌کننده آب و مواد غذایی عمل کند. در درخت بلوط ضخامت لایه فلم آنقدر زیاد است که چوب پنبه از درخت جدا شده و به صورت تجاری در ساخت در بطری و دیگر وسایل استفاده می‌شود (شکل ۲-۶ ج) سرعت و نحوه تقسیم سلولی در کامبیوم چوب پنبه بین درختان مختلف متفاوت است به همین دلیل پوست درختان در شکل‌های صاف، زبر، پوسته پوسته یا به صورت فلس‌مانند دیده می‌شود (شکل ۶-۵).



(الف) با شروع رشد ثانویه، کامبیوم آوندی در پارانشیم بین دسته‌های آوندی (که در سلول‌های اشعه بافت مغز قرار دارد) نشکیل می‌شود که نتیجه آن تشکیل استوانه‌ای از سلول‌های مریستمی می‌باشد (حالت نیم دایره که به رنگ آبی تیره نشان داده شده است).



(ب) با شروع فعالیت و تقسیم سلولی در کامبیوم آوندی، چوب ثانویه از طرف داخل و آبکش ثانویه از طرف خارج تشکیل می‌شود.

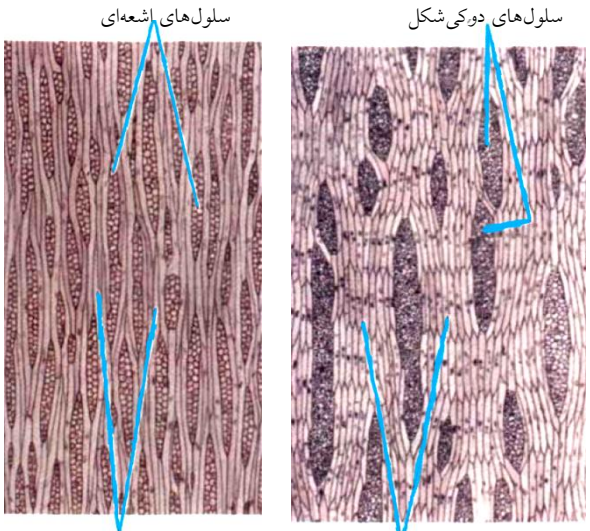


(ج) در یک ساقه چوبی جوان، کامبیوم آوندی چوب ثانویه بیشتری تولید میکند تا آبکش ثانویه.

شکل ۶-۱۴- نحوه فعالیت کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب‌پنبه و در نتیجه تشکیل ساختارهای ثانویه. این شکل تصویری دقیق‌تر از شکل ۶-۱۳ در رابطه با تشکیل ساختارهای ثانویه می‌باشد. یک درخت چوبی تا صدها سال سن دارد، اما سلول‌های گیاهی فقط ۲ تا ۳ سال زنده می‌مانند. در رشد ثانویه سلول‌های جدید جای سلول‌های قدیمی را می‌گیرند طوری که این سلول‌ها همچنان به هم متصل هستند.

شکل ۶-۱۵ (الف) پوست درخت بلوط‌سفید *Quercus macrocarpa* ترک‌های عمیقی دارد. (ب) در نوعی درخت گردوی آمریکایی *Carya ovata* پوست درخت به صورت کرک‌دار (پرز دار) می‌باشد (ج) پوست کاج نروژی *Pinus resinosa* به صورت فلس‌مانند می‌باشد. (د) پوست درخت توس *Betula papyrifera* به صورت پوسته پوسته می‌باشد

۶-۸-۲-۲- کامبیوم آوندی Vascular cambium



شکل ۶-۱۶ در کامبیوم‌آوندی دو نوع سلول اشعه‌ای و دوکی‌شکل وجود دارد

در دولپه‌ایها و بازدانگان قسمتی از سلولهای پروکامبیومی حتی پس از اتمام رشد اولیه بصورت مریستمی باقی می‌ماند و لایه کامبیوم را به وجود می‌آورد. این لایه معمولاً بین دستجات آوندهای چوبی و آبکش قرار دارد. پس از اتمام ساختمان اولیه لایه کامبیوم یا لایه مولد داخلی شروع به تقسیم می‌کند و به طرف خارج آبکش ثانویه و به طرف داخل چوب ثانویه را به وجود می‌آورد. مجموع آنها ساختمان پسین یا ثانویه استوانه مرکزی را به وجود می‌آورند.

لایه کامبیوم از هر دو طرف دارای فعالیت است و هنگامی که یک سلول تقسیم می‌شود، یکی از دو سلول تولید شده به وسیله تقسیم به حالت مریستمی باقی می‌ماند. سلول دیگر هم ممکن است چندین بار تقسیم سلولی انجام دهد اما در نهایت تقسیم شدن آن متوقف می‌شود و به بافت‌های ثانویه بالغ تمایز پیدا می‌کند.

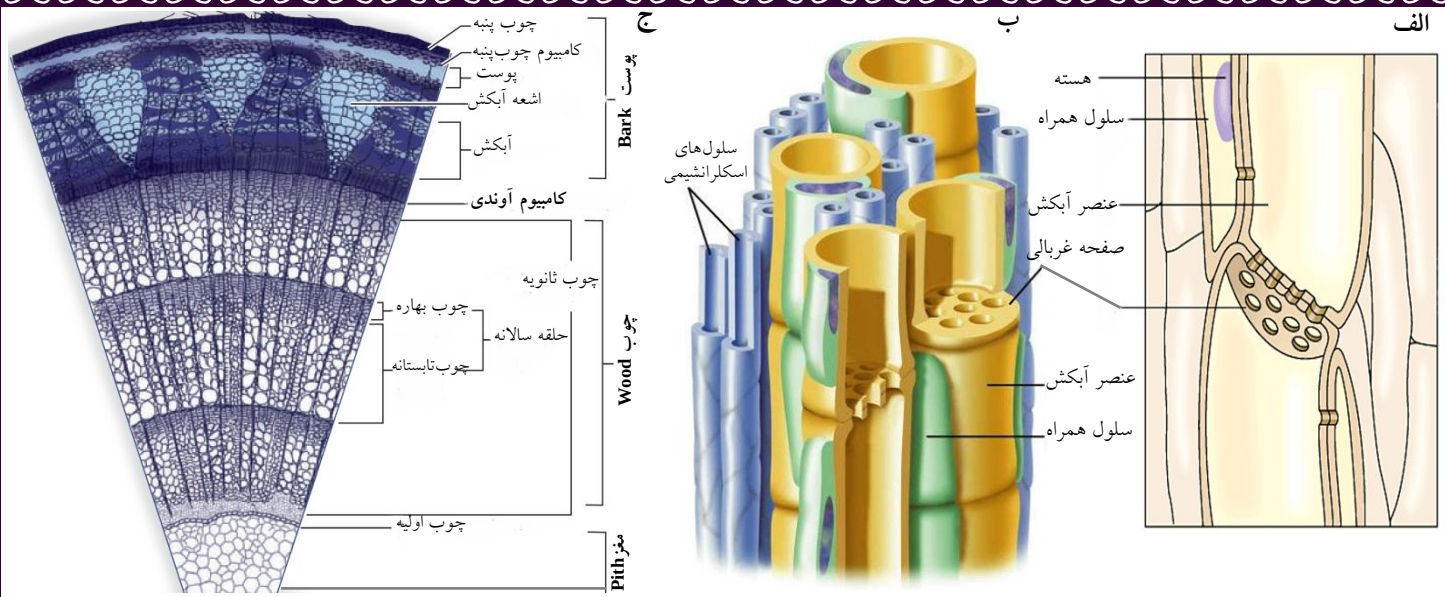
ابتدا لایه کامبیوم آوندی از دو نوع سلول تشکیل شده است (شکل ۶-۱۶):

۱- **سلولهای دوکی‌شکل Fusiform initials**: این سلولها دارای دیواره نازک و پروپلاستید (پیش‌پلاستید) بوده، از دو طرف باریک شده و شبیه دوک می‌شوند و از آن‌ها عناصری که به صورت عمودی قرار می‌گیرند به وجود می‌آیند مانند عناصر آوندی، تراکئید، صفحات آبکش، پارانشیم چوب و فیبرها. از سلول‌های دوکی‌شکل، سلول‌های دختری باریک تشکیل می‌شوند که طی تمایز بزرگ می‌شوند. بعد از تقسیم هسته این سلول‌ها، یک صفحه سلولی (Phragmoplast) به طرف دو انتهای سلول تشکیل می‌شود که هر ساعت ۵۰ تا ۱۰۰ میکرومتر رشد می‌کند. تقسیم سلول‌های دوکی خیلی دراز ممکن است ۱۰ روز طول بکشد درحالیکه چرخه سلولی در مریستم انتهایی همان گیاه فقط ۱۹ ساعت است (شکل ۶-۱۶).

۲- **سلولهای اشعه‌ای Ray initials**: کوچک‌تر از سلول‌های دوکی بوده و کمتر حالت مکعبی دارند. تقسیم این سلول‌ها از تمام جهات صورت می‌گیرد و بعد از تقسیم سلولی، یکی از سلول‌های دختری به صورت کامبیومی باقی می‌مانند و بقیه سلول‌ها اگر در طرف خارج قرار داشته باشند تبدیل به پارانشیم چوب می‌شوند و اگر در طرف خارج باشند، تبدیل به پارانشیم آبکشی می‌شوند. تفاوت اصلی بین سلول دوکی‌شکل و سلول اشعه‌ای این است که سلول دوکی‌شکل اجزای طویل آوندهای چوبی (تراکئیدها، عناصر آوندی و فیبرها) و آوندهای آبکش (سلول‌های آبکش، عناصر لوله آبکش، سلول‌های همراه و فیبرها) را می‌سازند اما سلول‌های اشعه‌ای سلول‌های کوتاهی را به وجود می‌آورند که بیشتر شامل پارانشیم ذخیره‌ای و در بازدانگان شامل سلول‌های آلبومن‌دار می‌باشد از اینها اشعه آوندی که به صورت افقی قرار می‌گیرند به وجود می‌آید (شکل ۶-۱۶).

۶-۸-۲-۳- ساختمان آوند آبکش ثانویه Secondary phloem

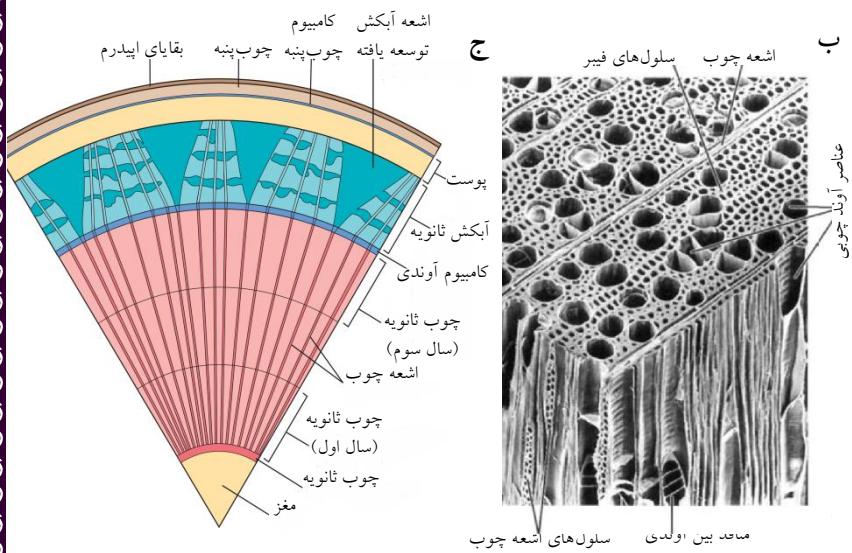
در آبکش ثانویه دو نوع سلول عمودی و افقی یافت می‌شود. سلولهای عمودی شامل لوله‌های غربالی، سلولهای همراه، فیبرهای آبکشی و پارانشیم آبکش است که وظیفه انتقال عمودی کربوهیدرات‌ها و مواد حاصل از فتوسنتز را به ریشه، ساقه و سایر نقاط گیاه بر عهده دارند. هرچند سلول‌های فیبر نیز که به طور عمودی قرار دارند، استحکام و سرپانگه داشتن ساقه را باعث می‌شوند. در برخی گونه‌ها ممکن است نوارهایی از سلول‌های فیبر وجود داشته باشد که به طور متناوب با عناصر آوند آبکش قرار گرفته‌اند که با حلقه‌های سالانه که در ادامه توضیح داده می‌شود اشتباه گرفته می‌شود. سلولهای افقی شامل سلولهای پارانشیمی است که سلول‌های اشعه آبکش Phloem ray نیز نامیده می‌شود. سلول‌های اشعه بیشتر نقش ذخیره‌کننده مواد را دارند آبکش ثانویه به صورت حلقه‌های منظم و متحدالمرکز مشاهده می‌شود و چون مشابه صفحات کتاب است آن را بافت کتابی نیز می‌گویند (شکل ۶-۱۷). حلقه‌های رشدی به این دلیل قابل تشخیص هستند، چون سلولهائی که در ابتدا تشکیل می‌شوند معمولاً به صورت طولی رشد می‌نمایند اما سلولهای آخر فصل مسطح و پهن هستند. آبکش‌های ثانویه در سالهای نخستین غیرفعال است ولی پس از آنکه مواد پروتوپلاسمی را از دست دادند و یا صفحات غربالی در پائیز توسط پلی‌ساکارید کالوز مسدود شد لوله‌های آبکش جدیدی ساخته می‌شود.



شکل ۶-۱۷- ساختار آبکش ثانویه در ساقه گیاهان. (**الف**) اجزای تشکیل دهنده بافت آوند آبکش در ساقه. این اجزا در بافت آبکش اولیه نیز وجود دارد. عناصر آبکش وظیفه انتقال عمودی مواد محلول و ترکیبات حاصل از فتوسنتز را بر عهده دارند. سلول‌های همراه به عناصر آوندی در انتقال مواد کمک می‌کنند. (**ب**) نحوه قرارگیری این اجزا در کنار یکدیگر. سلول‌های اسکلرانشیمی همان فیبرها هستند که باعث ایجاد استحکام در بافت ساقه می‌شود. (**ج**) دیاگرام بافت تنه یک درخت که بیشتر شامل بافت‌های ثانویه می‌باشد

۶-۸-۲-۴- ساختمان چوب ثانویه (Secondary xylem)

در نتیجه فعالیت کامبیوم آوندی آوندهای چوبی ثانویه به طرف مرکز استوانه مرکزی تشکیل می‌شود. عناصر چوبی شامل تراکئیدها، عناصر آوند چوبی، سلولهای پارانشیمی و فیبرهاست یعنی تمام اجزایی که در چوب اولیه نیز وجود دارد. تنها تفاوت چوب اولیه با چوب ثانویه منشأ سلول‌ها و نیز نحوه چیدمان آن‌ها می‌باشد. در چوبهای ثانویه هر دو نوع سلول عمودی و افقی یافت می‌شود. عناصر عمودی شامل تراکئیدها، عناصر آوندی، پارانشیم چوبی و فیبرهاست که از سلول‌های دوکی شکل منشأ می‌گیرند و وظیفه انتقال آب و مواد معدنی را در جهت عمدی بر عهده دارند. عناصر افقی شامل پارانشیم چوبی که اشعه چوبی Xylem Ray نیز نامیده می‌شود از سلول‌های اشعه‌ای به وجود می‌آیند. در سلولهای اشعه چوبی مواد مختلفی می‌تواند ذخیره می‌شود. در اثر فعالیت لایه کامبیوم چوب‌های ثانویه ساخته شده که حفره مرکزی Pith و چوب اولیه را می‌پوشاند. همچنین عناصر چوب اولیه نقشی در انتقال مواد نخواهند داشت. آوندهای چوبی درختان مخروط دار مانند کاج بیشتر شامل تراکئیدها بوده و فاقد آوندهای چوبی و فیبر هستند و چوب آن‌ها نرم‌تر از چوب درختان واجد فیبر می‌باشد که **چوب نرم** نامیده می‌شود اما چوب درختان دولپه چوب سخت خوانده می‌شود. در تعدادی از درختان مخروط‌دار کانال‌ها رزین نه تنها در در چوب بلکه در سرتاسر بافت‌های دیگر تجمع پیدا می‌کند.



شکل ۶-۱۸- ساختار چوب ثانویه در ساقه گیاهان دولپه. (**الف**) تصویر الکترونی سلول‌های پارانشیم چوب و عناصر آوندی. سلول‌های پارانشیم با منافذی که در دیواره عرضی خود دارد در انتقال جانبی آب و مواد محلول دخالت دارد. (**ب**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از مقطع چوب ساقه درخت صنوبر سفید یا درخت‌لاله(tulipifera Liriodendron) (**ج**) دیاگرام سطح مقطع تنه یک درخت دولپه و نحوه تشکیل چوب ثانویه طی سال‌های مختلف.

از لحاظ واژه‌های غیرتخصصی، چوب ثانویه به عنوان **چوب** Wood شناخته می‌شود. تمام بافت‌های خارج از کامبیوم آوندی، **پوست** Bark گفته می‌شود و بخش پریدرم که از کامبیوم چوب پنبه تشکیل می‌شود به عنوان **پوست خارجی** Outer bark شناخته می‌شود. **رتیدیوم** Rhytidome لایه‌های خارجی پریدرم هستند که در ابتدای تشکیل پریدرم به وجود می‌آیند. **پوست داخلی** Inner bark نیز به آبکش ثانویه گفته می‌شود.

۶-۸-۳- حلقه سالیانه Annual rings

شکل ۶-۱۹- رشد نامتعادل چوب بهار و تابستانه، حلقه‌های سالیانه را تشکیل می‌دهد.

به محض اینکه کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب پنبه شروع به فعالیت کردند، اختلافات آشکاری ظاهر می‌شود که بارزترین آن‌ها در رابطه با چوب ثانویه است (شکل ۶-۱۹). برخی درختان گرمسیری مانند خرمالو که کامبیوم‌های آوندی و چوب‌پنبه آن‌ها در تمام طول سال فعال هستند، چوب بکنواختی تولید می‌کنند اما چوب بیشتر درختان در هر صورت رشد فصلی را به نمایش می‌گذارند. درختان اقلیم‌های معتدله، تمام رشد خود را در بهار و تابستان انجام داده و در بقیه سال رشد متوقف می‌شود. با پیرشدن درخت ، پروتوپلاست سلول‌های پارانشیمی آوند و تراکئیدها از راه مناقذ دیواره عناصر آوندی نفوذ کرده و برآمدگی‌های درون حفرات این عناصر می‌نمایند و گاهی بیشتر حفره آوندی و تراکئید را پر می‌کنند که این حالت **تیلوز** (Tylosis) نام دارد که از هدایت بیشتر آب و مواد محلول جلوگیری می‌کند. در چنین مواقعی رزین‌ها، صمغ‌ها، تانن‌ها و رنگیزه‌ها انباشته شده و رنگ چوب را تغییر می‌دهند. این چوب مسن و تیره چوب مرکزی Heartwood نام دارد، درحالیکه به قسمت روشن‌تر که نزدیک کامبیوم قرار دارد و هنوز به عنوان آوند چوبی فعال است چوب نرم Sapwood یا چوب فعال گف ته می‌شود. قلب چوب تنها باعث استحکام و مقاوت گیاه می‌شود و هیچ ماده‌ای را هدایت نمی‌کند. بنابراین، یک درخت ممکن است بعد از اینکه چوب مرکزی پوسیده شد و از بین رفت و حتی اگر درون درخت خالی شود به حیات خود ادامه دهد (شکل ۶- ۲۰).

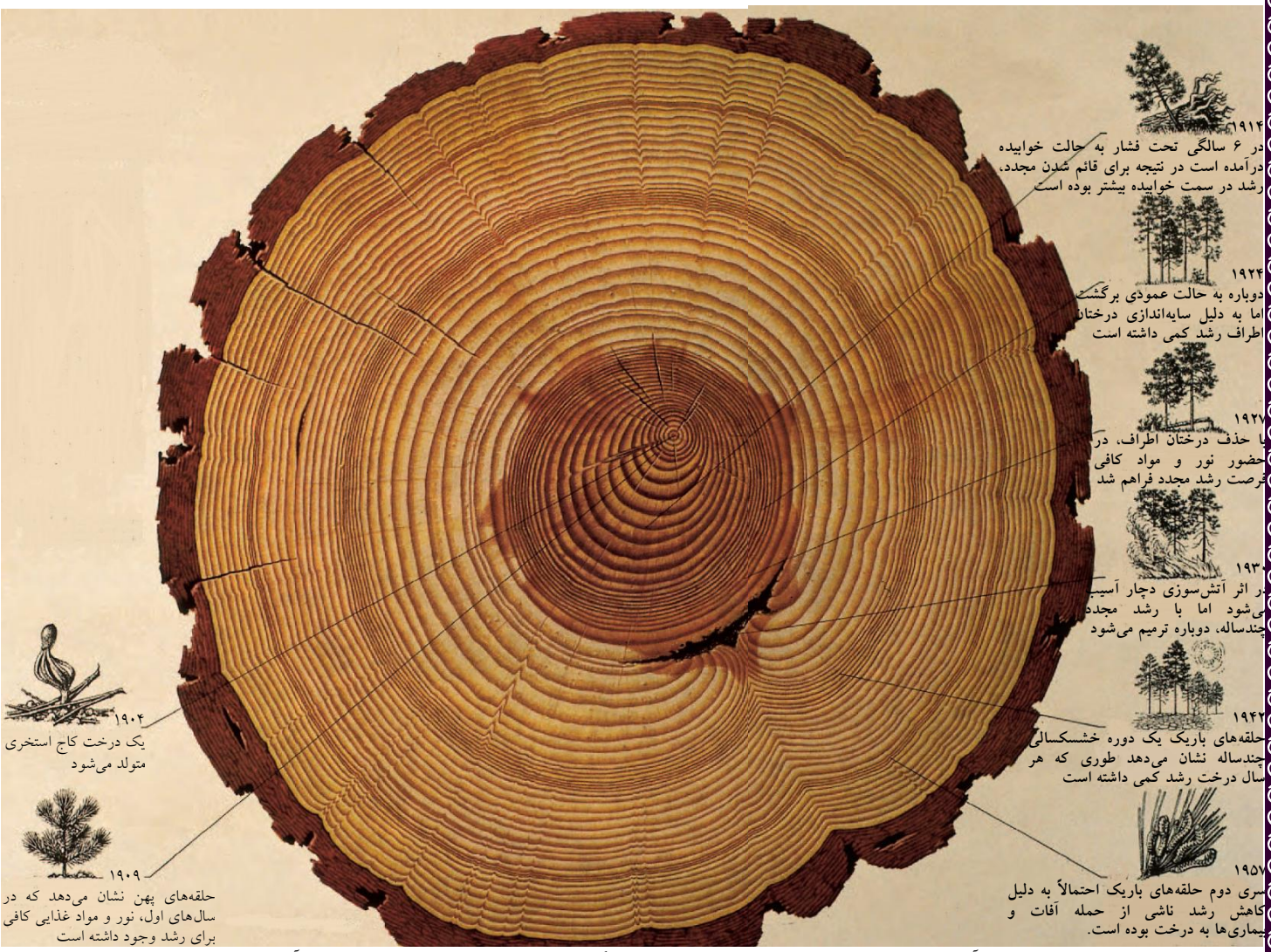
شکل ۶-۲۰- درخت غول با از دست دادن چوب مرکزی و کمی از چوب نرم، همچنان زنده مانده است

با گذشت فصل، کامبیوم آوندی ممکن است آوندهای چوبی با قطر بسیار کمتری را تولید کند، و یا ممکن است تعداد این آوندها نسبت به تراکئیدها کمتر شود، طوری که تراکئید (گاهی هم فیبر) فراوان‌تر دیده شود. این چوب که بعد از چوب بهاره تولید شده آوندهای چوبی کوچک‌تر و کمتر و تراکئیدهای بیشتری دارد، چوب تابستانه نامیده می‌شود. در فصلهای مختلف سال در یک ساقه بعلت یکسان نبودن فعالیت گیاه متغیر و با یکدیگر متفاوت است. بر همین اساس دو نوع چوب پائیزه و بهاره در طول سال تشکیل می‌شود.

۱- چوب بهاره: وقتی کامبیوم آوندی در یک درخت برگ پهن در بهار فعال می‌شود، آوندهای چوبی نسبتاً بزرگی در چوب ثانویه تولید می‌شود. چنین چوبی، چوب بهاره نام دارد.آوندهای چوبی به این دلیل در بهار درشت‌تر و قطورتر و تعداد آنها بیشتر است زیرا جریان شیره خام در این فصل بالا است. همچنین رشد گیاه و تولید چوبهای ثانویه بهاره به دلیل فراوانی مواد غذائی در این فصل بیشتر است. پس بافت چوبی و فیبرهای کمتر تولید می‌گردد و فشردگی آنها نیز کم است. مقطع عرضی روشن و به دلیل وجود آوندهای بزرگتر متخلخل به نظر می‌رسد (شکل ۶-۱۹).

۲- چوب تابستانه: در تابستان جریان شیره کاهش پیدا می‌کند و همچنین تعداد آوندها نیز کاهش پیدا می‌کند و همچنین آوندهای کوچکتری در تابستان به وجود می‌آید و در عرض پارانشیم چوبی و فیبر زیاد تولید می‌گردد که در نتیجه فشرده‌تر و تیره‌رنگ می‌باشند. بنابراین تفاوت تشکیلات بهاره و تابستانه سبب می‌شود تا در هر سال یک حلقه روشن بهاره و یک حلقه تیره تابستانه در چوب به وجود آید و از روی این حلقه‌ها می‌توان عمر یک درخت را تعیین کرد.

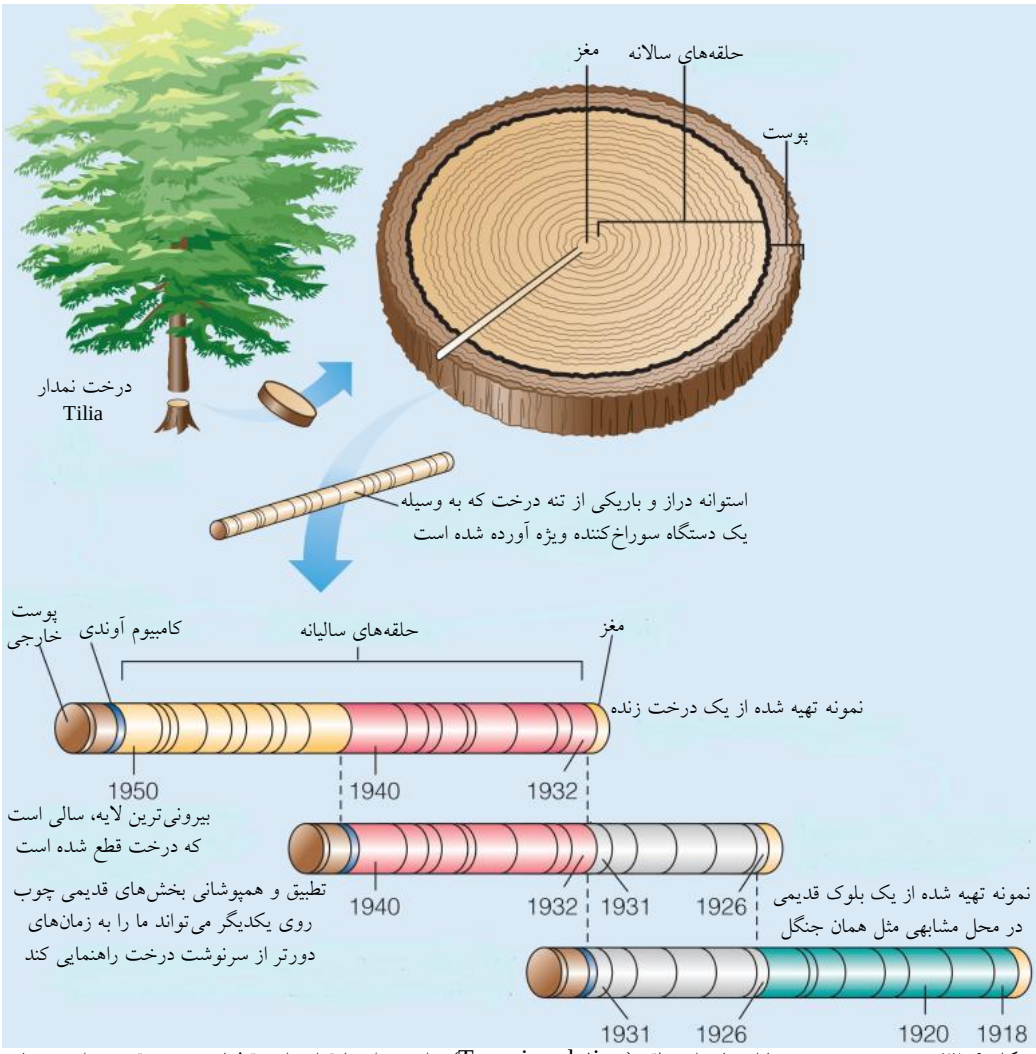
پس از چندین سال پیاپی حاصل این نوه تفاوت بین رشد بهاره و تابستانه یک سری دوایر منجدالمرکزی از سلول‌های روشن و تیره می‌باشد. مقدار چوب در هر سال را حلقه سالیانه می‌گویند (شکل ۶-۱۹). در حقیقت تمام لایه‌هایی که در یک فصل رویشی تولید می‌شوند یک حلقه سالیانه را می‌سازند (نه فقط لایه‌های تیره). کامبیوم آوندی، چوب ثانویه بیشتری را نسبت به آبکش ثانویه تولید می‌کند. علاوه بر این، سلول‌های چوب دیواره‌های سخت‌تری نسبت به آبکش دارند، درنتیجه کمتر تحت تاثیر فشار تخریب قرار می‌گیرند. پس می‌توان گفت که اکثر حجم تنه درخت در نتیجه حلقه‌های سالانه چوب ثانویه تشکیل شده است. حلقه‌های سالانه نه تنها سن درخت را نشان می‌دهند بلکه آنه می‌توانند شرایط محیطی و اقلیمی را که یک گیاه در طول زندگی خود گذرانیده است به ما بازگو نمایند (شکل ۶-۲۱). به عنوان مثال اگر در یک سال بارندگی بیش از حد معمول باشد، حلقه سالیانه آن سال از حد طبیعی وسیع‌تر است. گاهی کرم‌های ساقه‌خوار یا ملخ‌ها که مدت کوتاهی پس از پیدایش برگ‌ها باعث از بین رفتن آن‌ها می‌شوند باعث کاهش رشد ساقه شده و در نتیجه دو حلقه سالیانه خیلی نزدیک به هم قرار می‌گیرند.



شکل ۶-۲۱- این درخت از میان سال‌ها آتش‌سوزی، و خشکسالی و شرایط مساعد نامساعد گذشته است و همه اینها در حلقه‌های رشد آن ثابت شده است، هر بهار و تابستان یک درخت لایه‌های چوب جدیدی را به تنه اضافه می‌کند. چوبی که در بهار ایجاد می‌شود خیلی سریع رشد می‌کند و سبک‌تر است به علت اینکه از سلول‌های بزرگ‌تری تشکیل شده‌اند. در تابستان رشد کندتر صورت می‌گیرد لذا سلول‌های چوب کوچک‌تر و تیره‌تر هستند. بنابراین، هنگامی که درخت بریده می‌شود لایه‌ها به صورت حلقه‌های روشن و تیره متناوب ظاهر می‌شوند. از طریق شمارش حلقه‌های تیره می‌توان سن گیاه را مشخص نمود. اگر حلقه‌ها را با دقت بیشتری مطالعه کنیم، می‌توانیم اطلاعات بیشتری به دست بیاوریم. در رشد درخت عوامل زیادی تاثیرگذار هستند در نتیجه شکل، ضخامت، رنگ و نظم حلقه‌ها، تحت تاثیر این عوامل قرار می‌گیرند. برای رجیس مقدس (St. regis) این حلقه‌ها هر کدام معنی خاصی دارند. اینها افزایش دائمی الیافی هستند که برای کاغذهای چاپی و یادداشت‌های با ارزش مورد استفاده قرار می‌گیرند و همچنین برای دیگران، کاغذها، تخته‌ها، جعبه‌های بسته‌بندی، مواد و مصالح ساختمانی و محصولات دیگر را تهیه نموده‌اند.

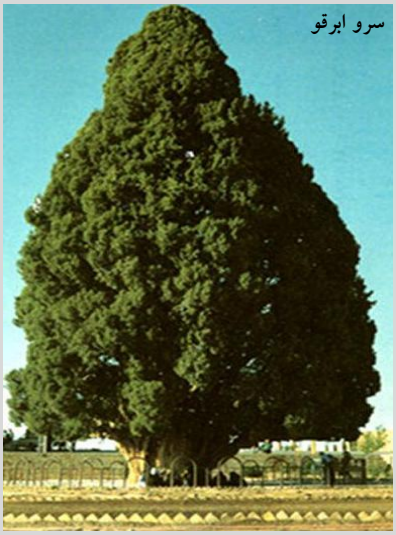
اثر آتش‌سوزی و زمان آن را نیز در این حلقه‌های سالیانه می‌توان ردیابی کرد. یعنی آخرین فصل رشد مستقیماً مجاور کامبیوم آوندی قرار دارد، فقط کافی است حلقه‌های بعد از آن شمارش شده و بدین صورت پی به سال آتش‌سوزی برد (شکل ۶-۲۱). در شکل ۶-۲۰ داستان زندگی یک درخت نشان داده شده است که چه اتفاق‌هایی بر سر آن آمده است و حتی راز درختان اطراف آن را نیز بر اساس حلقه‌های سالیانه می‌توان پیش‌بینی کرد.

برای تعیین سن درخت نیاز به بریدن آن نیست. گیاه‌شناسان و جنگل‌بانان یک قطعه میله‌ای شکل از چوب تنه را عمود بر آن برمی‌دارند (۶-۲۲). حلقه‌های سالیانه در این قطعه چوب شمارش می‌شود. سپس سوراخ باقیمانده روی تنه درخت را با مواد ضدعفونی کننده پر می‌کنند تا از ورود بیماری به آن جلوگیری می‌شود.



شکل ۶-۲۲- تعیین سن درخت با استفاده از حلقه (Tree-ring dating). دانشمندان با قرار دادن قطعات چوب قدیمی از درختان یک منطقه جغرافیایی در کنار یکدیگر، یک تاریخ‌نگاری گسترده از درختان آن منطقه توسعه داده‌اند. این دانشمندان سپس با تطبیق حلقه‌های تنه درختان این منطقه با استفاده از برنامه‌های کامپیوتری سن واقعی این درختان را تخمین می‌زنند.

قدیمی‌ترین درختان جهان


سرو ابرقو

پاندو: پاندو مجموعه‌ای از کلونی‌های صنوبر لرزان است که در یوتای آمریکا قرار داد. این کلونی ۱۰۵ هکتاری، در حقیقت از مجموعه‌ای از درخت‌هایی تشکیل شده است که همگی از نظر ژنتیکی یکسان هستند و به یک سیستم ریشه‌ای متصل هستند. این صنوبرهای غول‌پیکر ۸۰۰۰۰ سال پیش متولد شده‌ان یعنی زمانی که اجداد ما در آفریقا به سر می‌بردند. پاندو همچنین با ۶/۶۱۵ تن وزن، سنگین‌ترین موجود روی کره زمین می‌باشد.

سرو ابرقو: سرو ابرقو که سرو زرتشتی نیز نامیده می‌شود در استان یزد قرار دارد و تخمین زده می‌شود که ۴۰۰۰ سال عمر داشته باشد و از زمان آغاز تمدن در فلات ایران با بشر همراه بوده است. این درخت سرو که یکی از کهن‌ترین موجودات زنده دنیا است به عنوان یک اثر تاریخی در سازمان میراث فرهنگی به ثبت رسیده است.

۶-۹- سؤالات متداول

۱- تبدیل ساقه هوائی به عضو پهن وسبز رنگی که به برگ شباهت دارد و وظیفه اصلی برگ را در گیاه انجام می‌دهد چه نام دارد.؟

الف) ساقه گوشتی ب) ساقه آبی ج) پیچک د) فیلوکلاد

۲- ساقه‌های آبی.....

الف) حاوی کلروپلاست و فاقد روزنه هستند. ب) کلروپلاست ندارند و روزنه زیادی دارند.

ج) پوست ضخیم دارند و روزنه نیز دارند. د) فاقد کلروپلاست و فاقد روزنه هستند.

۳- رشد و نمو طولی گیاه ناشی از رشد..... است.

الف) جوانه‌های انتهائی ساقه و ریشه ب) جوانه‌های جانبی ریشه

ج) جوانه‌های نابجا د) جوانه‌های خفته

۴- رازک و نیلوفر دارای چه نوع ساقه‌ای هستند؟

الف) ساقه پیچیده ب) ساقه مکنده ج) ساقه ماشوره‌ای د) فیلوکلاد

۵- خارهای گل سرخ و تمشک.....

الف) از خارهای ساقه است. ب) زائده‌های اپیدرمی است. ج) منشاء داخلی دارد. د) برگ تغییرشکل یافته است.

۶- یک ساقه زیرزمینی که یک یا چند میان‌گره انتهائی آن به طور غیرطبیعی قطور شده است چه نام دارد؟

الف) توبرکول ب) ساقه زیرزمینی ج) پیاز د) ریزوم

۷- در کدام ناحیه ارتفاع گیاه کم و اندامهای مختلف آن قطورتر می‌شود و ریشه رشد زیادی می‌کند؟

الف) ناحیه مرطوب ب) ناحیه سرد ج) ناحیه خشک د) نواحی معتدل

۸- در یک ساقه چوبی بین پوست (Bark) و چوب (Wood) یک لایه مریستمی به نام ..... وجود دارد؟

الف) کامبیوم چوب پنبه ب)کامبیوم آوندی ج)مریستم انتهایی د)ناحیه تقسیم سلولی ه)پروکامبیوم

۹- حلقه‌های سالیانه ..... هستند.

الف) جوانه‌های درون ساقه ب)حلقه دسته‌های آوندی در ساقه تک‌لپه‌ای‌ها ج) لایه‌های چوب در یک ساقه چوبی

د)لایه‌های پوست در یک ساقه چوبی ه) موارد ب و ج صحیح می‌باشند.

۱۰- کدام یک از موارد زیر ساقه می‌باشد؟

الف) ریشه اصلی هویج ب) استولون‌های توت‌فرنگی ج) خارهای کاکتوس د) ریشه‌های نگه‌دارنده ه) موارد ب و ج صحیح می‌باشد.

۱۱- ساقه تک لپه‌ای‌ها دارای ..... هستند.

الف) دسته‌های آوندی با چیدمان دایره‌ای ب)کامبیوم آوندی ج) دسته‌های آوندی پراکنده د)کامبیوم چوب‌پنبه ه) مغز و Cortex جدا و واضح

۱۲- رشد ثانویه در ساقه .... اتفاق می‌افتد.

الف) تمام نهاندانگان(Angiosperms) ب) بیشتر تک‌لپه‌ای‌ها(Monocots) ج)بسیاری دولپه‌ای‌ها(Eudicots) د)تعدادی از دولپه‌ای‌ها

۱۳- وظیفه فلس‌های جوانه و عدسک چیست؟

۱۴- چگونه می‌توان سن یک درخت را تعیین کرد؟

۱۵- پروکامبیوم، کامبیوم آوندی و کامبیوم چوب‌پنبه را از هم متمایز کنید.

۱۶- وقتی مقطع یک ساقه جوان را نگاه می‌کنید چگونه می‌توانید بگویید این ساقه متعلق به گیاه تک‌لپه است یا دولپه؟

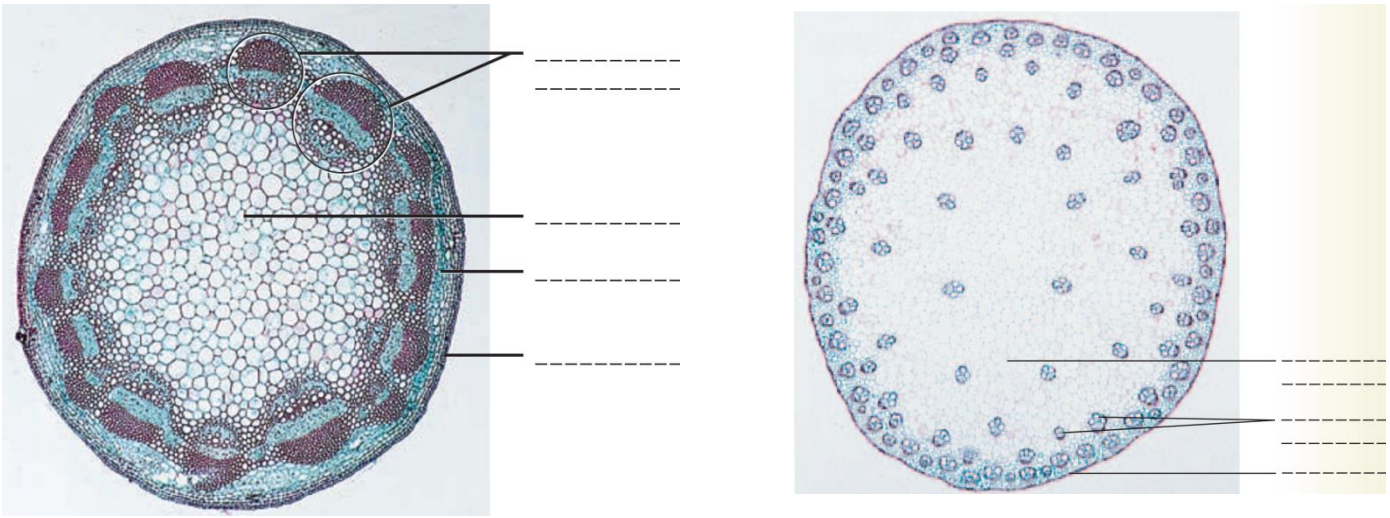
۱۷- وظایف ساقه را توضیح دهید و بگوئید که برای هر وظیفه کدام بافت نقش دارد؟

۱۸- دو نوع ساختار که در ریشه وجود دارد ولی در ساقه وجود ندارد و نیز دو نوع ساختار که در ساقه هست و در ریشه نیست را نام ببرید؟

۱۹- وقتی که پوست درخت را می‌کنیم در واقع چه بافت‌هایی را حذف کرده‌ایم؟

۲۰- انواع ساقه‌های تخصص یافته را نام برده و برای هر یک مثال بیاورید.

۲۱- جاهای خالی را در شکل زیر پر کنید و وظیفه هر بافت را که اسم‌گذاری می‌کنید بنویسید.



سؤالات مفهومی

۲۲- وقتی که رشد ثانویه شروع می‌شود، سلول‌های ویژه‌ای حالت مریستمی پیدا می‌کنند. آیا سلول‌های تراکئیدی می‌توانند حالت مریستمی پیدا کنند؟ یا یک عنصر آوند آبکش؟ چرا بله چرا نه؟

۲۳- چرا بسیاری از درختان گرمسیری فاقد حلقه‌های سالیانه هستند؟

۲۴- شخصی قسمتی از یک گیاه را که در خاک افتاده است پیدا کرده و آن را به شما می‌دهد و از شما می‌خواهد که تعیین کنید که اندام پیدا شده بخشی از ساقه است یا ریشه. بدون میکروسکوپ شما چگونه این کار را انجام می‌دهید؟ با میکروسکوپ چطور؟

۲۵- در متن اشاره شد که اگر میخی را در نقطه‌ای از درخت فرو ببریم، میخ در طول حیات درخت دقیقاً در همان فاصله از زمین باقی خواهد ماند، چرا؟

Chapter 7: Leaf

فصل هفتم: برگ

فصل هفتم: مورفولوژی برگ
Leaf morphology

۷-۱- مقدمه

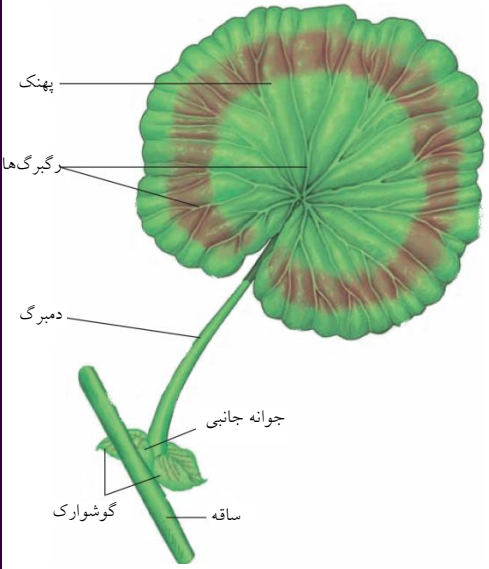
دنیای امروزی تکیه زیادی بر سوخت‌های فسیلی دارد اما این سوخت‌های غیرقابل تجدید به زودی ته می‌کشند و نیاز به دیگر منابع انرژی از هم اکنون نمود پیدا کرده است. یکی از منابع جایگزین و غیر محدود، انرژی خورشیدی می‌باشد. گیاهان قرن‌هاست که صفحات مخصوص خود به نام برگ را برای استفاده از نور خورشید گسترانیده‌اند. برگها اندام‌های سبز رنگی هستند که در طول ساقه و شاخه دیده می‌شوند و در اثر رشد و نمو جوانه انتهائی ساقه و جوانه‌های محوری آن در روی ساقه گیاه ظاهر می‌گردند. برگ یک ساختار خارق‌العاده می‌باشد که از لحاظ جذب و تبدیل انرژی بسیار موثرتر از سلول‌های خورشیدی هستند که انسان‌ها برای تبدیل انرژی خورشید به انرژی الکتریسیته استفاده می‌کنند. برگ‌ها با مصرف دی‌اکسید کربن و آب طی فرآیند فتوسنتز انرژی نور خورشید را در مولکول‌های قند ذخیره می‌کنند. برگ‌ها نه تنها برای گیاه بلکه برای بسیاری از موجودات دیگر شامل انسان مهم می‌باشد. تبادل گازهای دی‌اکسید کربن و اکسیژن و نیز بخار آب از طریق منافذی به نام روزنه‌ها Stomata صورت می‌گیرد. برگ‌ها دارای وظایف دیگری نیز می‌باشند به عنوان مثال تمام برگ‌های زنده تنفس می‌کنند که طی مراحل تنفس و دیگر فعالیت‌های متابولیکی، مواد زاید تولید می‌شوند. این مواد هنگامی که برگ در پاییز بعد از انسداد قاعده دمبرگ می‌افتد، به خارج گیاه هدایت می‌شوند. برگ‌ها همچنین در حرکت آب جذب شده توسط ریشه‌ها انتقال آن به سراسر گیاه دخالت دارند. در بعضی گیاهان در شب که فتوسنتز انجام نمی‌شود، فشار ریشه آب را با نیرو به خارج از هیداتودها، روزنه‌های آبی ویژه در راس برگ‌ها، هدایت می‌کند. بنابراین، آب خارج شده ممکن است حاوی یون‌های جذب شده به وسیله سلول‌های ریشه باشد. برگ‌ها در ساقه‌های زیرزمینی (ریزوم) و حتی گیاهان نواحی خشک به صورت فلسی دیده می‌شوند و گاهی در گیاهان به شکل تیغ در می‌آیند. بعضی از دانشمندان برگ را ساقه تغییر شکل یافته‌ای می‌دانند که تقارن محوری خود را از دست داده و دارای تقارن سطحی شده است. معمولاً برگهائی که در جوانه‌ها و انتهای ساقه قرار دارند جوان‌تر و کوچکتر از سایر برگها هستند. گیاه‌شناسان متخصص در زمینه تکامل گیاهی بر این عقیده هستند که برگ‌ها در کل به دو صورت تکامل یافته‌اند و در گیاهان آوندی (Vascular plants) ۵ لاین اولیه برگ بوجود آمده است. در گیاهان بذری و در سرخس‌ها عقیده بر این است که برگ‌ها نشان‌دهنده یک تغییر تکاملی ساقه به برگ هستند. این فرضیه بر این اساس است که گیاهان اولیه که اجداد گیاهان امروزی هستند فاقد برگ بوده‌اند اما دارای سیستم ساقه‌های جانبی کوچک و منشعب بوده‌اند. شواهد فسیلی نشان می‌دهد که طی زمان سیستم سه بعدی این ساقه‌ها به صورت مسطح درآمده و در نهایت تبدیل به برگ شده‌اند. بر این اساس برگ‌ها به چند دسته برگ‌های پهن Foliage leaves (که نقش فتوسنتز کننده دارند)، کاتافیل‌ها Cataphylls (فلس‌ها و جوانه‌های فلسی روی ساقه‌های زیرزمینی که نقش محافظت یا ذخیره را دارند)، هیپوسوفیل‌ها Hyposophylls (براکته‌های گل‌آذین که به نظر دارای نقش محافظتی می‌باشد)و کوتیلدون یا لپه‌ها Cotyledons (اولین برگ‌هایی که در جنین تشکیل می‌شود که با مواد ذخیره‌ای موجود در خود را در دسترس نشاهای درحال رشد قرار می‌دهد). Phyllome در اصطلاح شامل همه برگ هاست.

۷-۲- مورفولوژی خارجی برگ External root morphology

برگ‌ها متنوع‌ترین اندام گیاهی می‌باشد طوری که گیاه‌شناسان سری کاملی از واژه‌های گیاهشناسی را برای شکل، حاشیه و الگوی آوندی و چگونگی اتصال آن‌ها به ساقه توسعه داده‌اند. از آنجائیکه هر برگ منعکس کننده خصوصیات یک گونه می‌باشد، بسیاری از گیاهان را می‌توان از روی شکل برگ‌ها آن‌ها شناسایی نمود. برگ‌ها ممکن است گرد، سوزنی، فلس‌مانند، استوانه‌ای، قلبی‌شکل، بادبزنی و نازک و باریک باشد. اندازه برگ‌ها می‌تواند از برگ نخل ماداگاسکار (*Raphia ruffia*) که دارای برگ‌های ۲۰متری می‌باشد تا برگ گیاه عدس آبی (*Wolffia*) که ۱۶ برگ آن در فضای ۲/۵ سانتی‌متری قرار می گیرد، متغیر باشد. اگرچه برگ‌ها تنوع گسترده‌ای در مورفولوژی و آناتومی دارند اما تمام برگ‌ها دارای بخش مشترکی می‌باشند. یک برگ کامل از قسمتهای زیر تشکیل شده است:

۷-۲-۱-پهنک Lamina or Blade

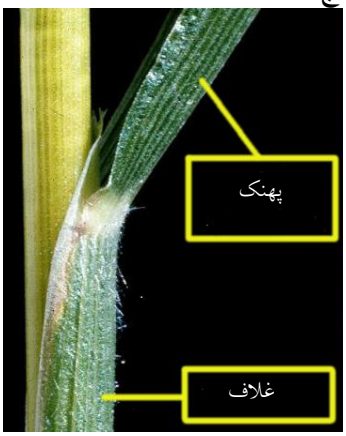
پهنک صفحه‌ای سبز رنگ است که قسمت فعال و اصلی برگ می‌باشد. پهنک بعلت داشتن کلروفیل سبزرنگ است و محل اصلی فتوسنتز می‌باشد به ویژه اسنکه سلول‌های کلروفیل‌دار اصلی یعنی سلول‌های مزوفیل اسفنجی و مزوفیل نردبانی هر دو در پهنک وجود دارند. در تعدادی از گیاهان پهنک وجود ندارد یا بسیار کاهش پیدا کرده است. شکل پهنک بسیار متغیر است در برخی گیاهان مانند گل ناز گوشتی، در مخروطیان سوزنی و در برخی تک‌لپه‌ای‌ها لوله‌ای شکل است . در پهنک رگبرگ‌ها قرار دارند که ادامه بافت هادی ساقه می‌باشد. گاهی اوقات پهنک در طول دمبرگ ادامه پیدا می‌کند که در این صورت پهنک را **بال‌ور** و **دمبرگ** را بالدار می‌نامند. مانند گل انگشتانه. در سیستم اسم علمی دوتایی *Bionmial* اسم گونه بعضی گیاهان نشأت گرفته از شکل برگ‌های آن‌ها می‌باشد به عنوان نمونه در درخت *Acacia longifolia* دارای برگ‌های کشیده هستند که از اسم گونه *longifolia* منشا گرفته است یا گیاه شبدر با اسم علمی *Medicago trifoilum* دارای برگچه‌های سه تایی می‌باشد که از واژه tri به معنی عدد ۳ و folium به معنی برگ نشأت گرفته است. گیاهان تک‌لپه مثل گندمیان و نخل‌ها پهنک‌های طویلی دارند و به گیاهان باریک‌برگ معروف هستند در حالی که اکثر دولپه‌ای‌ها پهنک گسترده‌تری دارند و **گیاهان پهن‌برگ** نامیده می‌شوند. نخل‌ها، گیاهان خانواده Araceae (مثل فیلودندرون) و گل مرغ بهشتی به نظر دارای پهنک و دمبرگ هستند اما عقیده بر این است که گلبرگ آن‌ها در واقع نوع تغییر یافته پهنک برگ است.

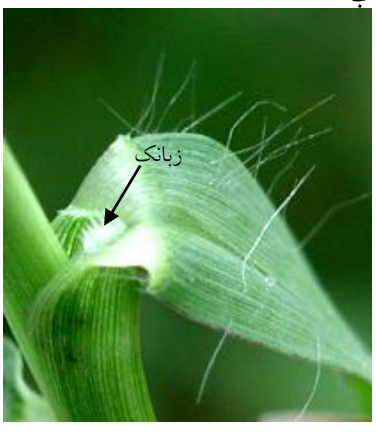


شکل ۷-۱- مورفولوژی خارجی یک برگ شمعدانی. پهنک، رگبرگ‌ها، دمبرگ، جوانه جانبی، ساقه و گواشوارک قسمت‌های قابل مشاهده هستند. این نمونه‌ای از برگ یک گیاه دولپه می‌باشد.

۷-۲-۲- غلاف یا نیام برگ Leaf Sheath or Leaf Base

نیام Sheath بخش پهن انتهای دمبرگ است که ساقه را بطور کامل یا قسمتی از آن را در بر می‌گیرد و در گیاهان تک‌لپه مثل غلات، انواع زنبق، انواع سوسن، یوکا و بسیاری از گیاهان خانواده چتریان (Apiaceae) دیده می‌شود. برگ غلات فاقد دمبرگند و نیام در محل گره به وجود می‌آید و به شکل غلافی میان‌گره بعدی و حتی گره‌های بالای خود را می‌پوشاند. در محل اتصال پهنک به نیام تیغه کوچکی به نام **زبانک** Ligule یافت می‌شود. علاوه بر این‌ها در قاعده دمبرگ‌ها دو صفحه یا زوائد کوچک بنام **گوشوارک** Stipule وجود دارد که در برخی گیاهان سبز رنگ بوده و در فتوسنتز نقش دارند ولی وظیفه اصلی آنها محافظت از برگهای تازه تشکیل شده است (شکل ۷-۲). گیاهان گوشوارک‌دار Stipulate و گیاهان بدون گوشوارک Extipulate نامیده می‌شوند. گوشوارکها در نخود فرنگی و خلر رشد فوق‌العاده داشته و جای پهنک را می‌گیرند. در بعضی از درختان مانند آقاقیا و سیاه‌تلو گوشوارک به خار تبدیل شده است. نحوه قرارگیری گوشوارک‌ها در گونه‌های گیاهی Stipulation نام دارد.





شکل ۷-۲- زوائد برگ. (الف) گوشوارک Stipule در گیاه باقلا. (ب) زبانک Ligule در گیاه ارزن. (ج) غلاف Sheath در گیاهان تیره گندمیان. باید توجه داشت که ساختارهایی همانند نیام و زبانک در گیاهان تک‌لپه به ویژه خانواده غلات دیده می‌شود

۷-۲-۳- دمبرگ Petiol

دمبرگ میله باریکی است که در بین پهنک و قاعده برگ یا نیام قرار دارد و وظیفه انتقال مواد فتوسنتز از برگ به ساقه و توزیع آن در ساقه به تمام نقاط گیاه می‌باشد و آب و مواد معدنی را نیز از ساقه به برگ تحویل می‌دهد بنابراین ساختاری شبیه ساختار ساقه دارد. وجود دمبرگ باعث می‌شود که برگ در برابر وزش باد مقاومت کند و با لرزاندن برگ، سطحی از هوای تازه و منبعی از دی‌اکسید کربن در اختیار برگ قرار گیرد. در درخت Koa (*Acacia koa*) دمبرگ‌ها پهن شده و تبدیل به فیلود یا کلادوفیل Phyllode or Chladophyll می‌شوند که در ادامه توضیح داده می‌شود. در گیاهانی که نیام ندارند دمبرگ مستقیماً در محل گره به ساقه متصل می‌شود. دمبرگ در سطح زیرین محدب و در سطح بالائی مقعر، مسطح و یا محدب است. دمبرگ سرخس‌ها Stip نام دارد. در گیاهانی که دمبرگ و گوشوارک ندارند پهنک مستقیماً به ساقه متصل شده است این گیاهان بی‌پایه (*sessile*) نامیده می‌شوند. برای مثال گیاه بشقابی (*Aeonium tabuliforme*) که در مناطق خشک و آفتابی رشد می‌کند دارای برگ‌های گوشتی است که به طور متراکم به هم متصل شده‌اند. چون در منطقه رشد این گیاه نور شدید است حتی با وجود سایه‌اندازی برگ‌ها روی یکدیگر، به اندازه کافی نور دریافت می‌کنند. فشردگی بالای برگ‌ها باعث می‌شود که تبخیر کمتر صورت گرفته و آب کمتری از دست برود (شکل ۷-۲) در برخی سبزی‌ها همانند کرفس و ریواس، دمبرگ بخش خوراکی را تشکیل می‌دهد. دمبرگ‌های کاذب Pseudopetiole ساختارهای دمبرگ‌مانندی هستند که بین پهنک و غلاف برگ تشکیل می‌شود و در برخی گیاهان تک لپه مثل موز و بامبو دیده می‌شود.

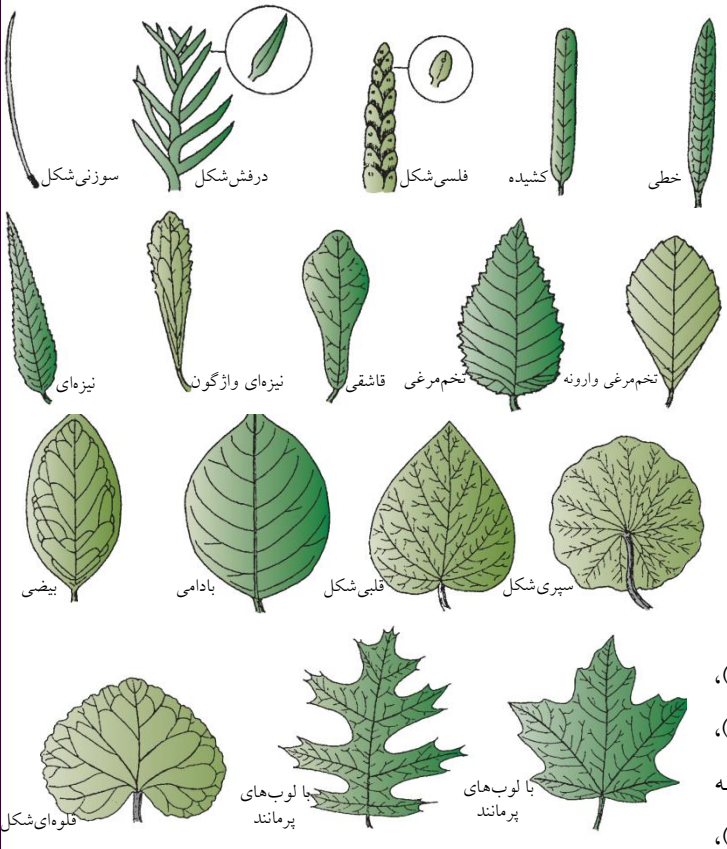
شکل ۷-۲- گیاه بشقابی *Aeonium tabuliforme* فاقد دمبرگ بوده و با برگ‌های فشرده‌ای که دارد از تبخیر زیاد آب جلوگیری می‌کند

۷-۳- انواع برگ Leaf types

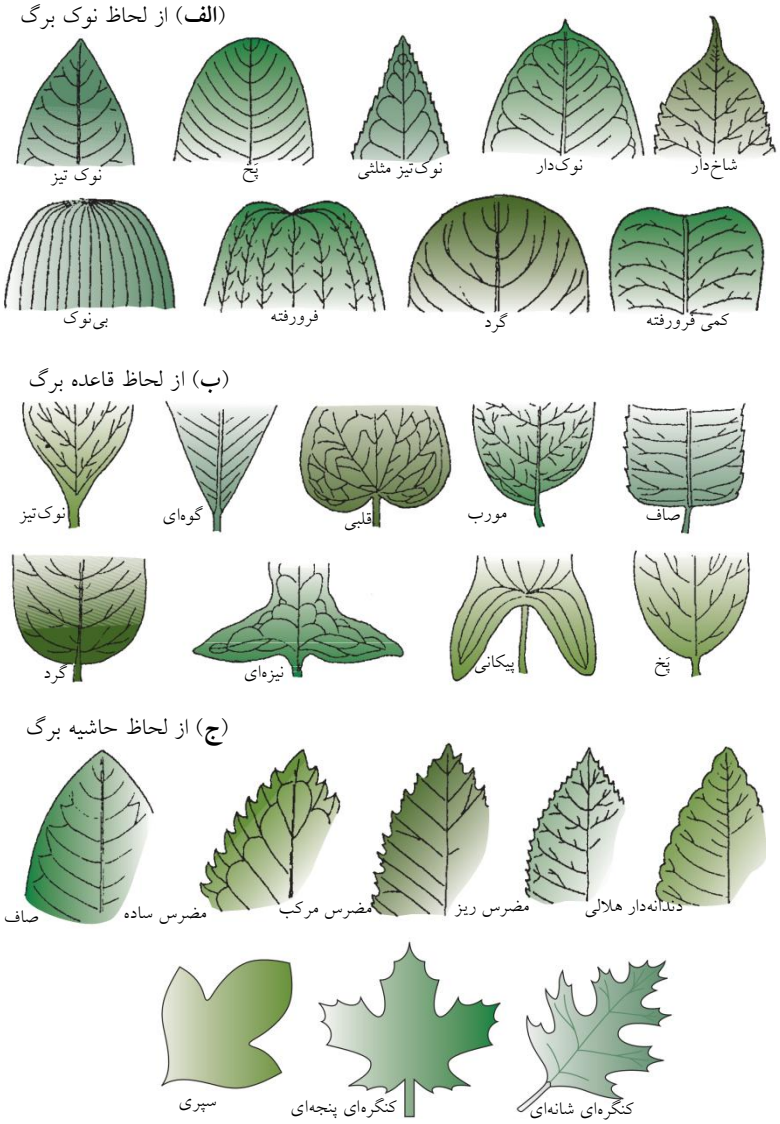
بسیاری از حدود ۲۷۵۰۰۰ گونه گیاهان مختلف برگ‌هایی تولید می‌کنند که تنها از طریق آن‌ها می‌توانند از یکدیگر متمایز شوند. به علاوه تعدادی از گیاهان مانند سوسن‌ها، سرخس‌ها و درختان کاج بروی یک گیاه انواع مختلفی از برگ را تولید می‌کنند مانند برگ‌های فلسی و کاغذی. تنوع شکل، اندازه و بافت برگ‌ها ظاهراً نامحدود به نظر می رسد. برگها را بر اساس اختلاف شکل ظاهری که در نتیجه رشد متفاوت و غیرمنظم در گیاهان مختلف به وجود می‌آید به دو دسته اصلی تقسیم می‌کنند.

۷-۳-۱- برگهای ساده Simple leaves

برگی که دمبرگ آن فاقد انشعاب باشد برگ ساده است یعنی فقط دارای یک **برگچه** Leaflet هستند. پس این برگها فقط یک پهنک دارند. از لحاظ شکل پهنک برگ‌ها به انواع سوزنی‌شکل (Needle-like)، درفش‌شکل (Awl-like)، فلسی‌شکل (Scale-like)، کشیده (Oblong)، خطی (Linear)، نیزه‌ای (Lanceolate)، نیزه‌ای واژگون (Oblanceolate)، قاشقی (Oblanceolate)، تخم‌مرغی (Ovate)، تخم‌مرغی وارونه (Obovate)، بیضی (Elliptic)، بادامی (Oval)، قلبی‌شکل (Cordate)،



شکل ۷-۳- انواع برگ‌ها از لحاظ شکل پهنک



شکل ۷-۴- انواع برگ‌ها از لحاظ نوک برگ (**الف**)، قاعده برگ (**ب**) و حاشیه برگ (**ج**)

سپری‌شکل (Peltate)، قلوه‌ای شکل (Reniform)، دارای لوب‌های پرمانند (Pinnately lobed) و دارای لوب‌های پنجه‌ای تقسیم می‌شوند (شکل ۷-۳). از لحاظ نوک برگ، انواع نوک‌تیز (Acute)، پِخ (Obtuse)، نوک‌تیز مثلثی (Acuminate)، نوک‌دار (Mucronate)، شاخ‌دار (Cuspidate)، بی‌نوک (Truncate)، فرورفته (Emarginate)، گرد (Round) و کمی فرورفته (Retuse) وجود دارند. همچنین با توجه به شکل قاعده برگ اشکال نوک‌تیز (Acute)، گوه‌ای (Cuneate)، قلبی (Cordate)، مورب (Oblique)، صاف (Truncate)، گرد (Rounded)، نیزه‌ای (Hastate)، پیکانی (Sagittate) و پَخ (Obtuse) قابل شناسایی هستند. از لحاظ برگهای ساده با توجه به ویژگیهای حاشیه و شکل پهنک به انواع زیر تقسیم می‌گردد (شکل ۷-۴).

۱- *برگهای صاف یا راست* (Entire): این برگها فاقد بریدگی و دندانه هستند. مانند برگ یاس، اطلسی و پیچ امین‌الدوله.

۲- *برگهای مضرس ساده یا دندانه‌دار* (Serrate): در این برگها پهنک دارای دندانه کوچک و یا بزرگ است. مانند ریحان و راش.

۳- برگ‌های مضرس مرکب (Double serrate): نوک برگ دارای دندانه‌های مضرس دوشاخه می‌باشد مانند نارون و ممرز

۴- برگ‌های با دندانه ریز (Serrulate): دارای دندانه‌های بسیار ریز می‌باشد همانند گیاه آبزی جگن (*Ceratophyllum sp.*)

۳- *برگهای دندانه‌دار هلالی* (Creanate): این برگها شبیه برگهای دندانه‌دار است ولی دندانه‌ها به جای اینکه به نوک باریک منتهی گردند هلالی شکل هستند. مانند شمشاد.

۴- *برگهای کنگره‌ای* (Lobed): این برگها بریدگی درشت دارند. نوع کنگره‌ای پنجه‌ای در مو و کنگره‌ای شانه‌ای در بلوط و مازو دیده می‌شوند.

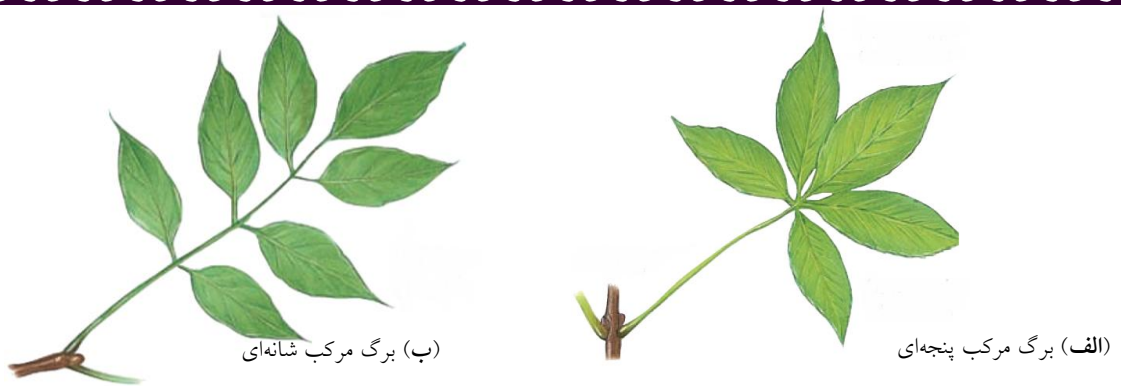
۵- *برگهای سپری* (Tri-lobed): در این برگها دمبرگ به وسط پهنک متصل شده است. مانند لادن.

۷-۳-۲- برگهای مرکب Compound levaves

برگی که دمبرگ آن منشعب باشد برگ مرکب است که در این حالت هر برگ از برگچه‌های متعدد Leaflet تشکیل شده است (اختلاف برگچه با برگ در این است که در کنار برگچه‌ها هیچ وقت جوانه ظاهر نمی‌شود). در واقع پهنک به تعدادی برگچه تقسیم می‌شود که هر برگچه به وسیله دمبرگچه Petiolule برگهای مرکب به دو گروه تقسیم می‌شوند (شکل ۷-۵):

برگهای مرکب شانه‌ای: برگچه‌ها در طرفین یک رگبرگ اصلی به نام Rachis قرار می‌گیرند. مانند آقاقیا، گل‌سرخ، شب‌خسب و آکاسیا.

۱- *برگهای مرکب پنجه‌ای:* هرگاه برگچه‌ها به انتهای دمبرگ اصلی متصل شوند برگ مرکب پنجه‌ای تولید می‌شود. مانند شاهدانه، لوپن و شاه‌بلوط.



(**الف**) برگ مرکب پنجه‌ای (**ب**) برگ مرکب شانه‌ای

شکل ۷-۵- انواع برگ‌های مرکب (**الف**) برگ مرکب پنجه‌ای در شاه‌بلوط و (**ب**) برگ مرکب شانه‌ای در زبان گنجشک سفید

شکل ۷-۶- بالا: نیلوفر آبی کبیر. پایین: برگ گیاه لوبیا در جوانی (راست) و بلوغ (چپ)

برگ‌های ساده به دلیل داشتن پهنک بزرگ در مقابل باد مقاومت کمی دارد و به زودی پاره می‌شود. همچنین حشرات با تخم‌گذاری و قارچ‌ها با گسترش میسلیوم خود می‌تواند تمام سطح پهنک یک برگ ساده را آلوده و در نهایت از بین ببرند در حالی که برگ‌های مرکب این چنین نیستند. گیاه آبزی نیلوفر آبی کبیر (*Victoria amazonica*) دارای پهنک بزرگی با شعاع تا ۲ متر می‌باشد. چون برگ این گیاه روی آب شناور است بنابراین نیاز کمی به بافت‌های محافظتی مانند اسکلرانشیم دارند. شکل برگ در یک گونه گیاهی معمولاً ثابت است و گاهی اوقات در روی یک گیاه بیش از یک نوع برگ مشاهده می‌شود، این حالت را **چندشکلی** یا **پلی‌مورفیسم** (Polymorphism) می‌نامند. مانند آلاله (*Ranunculus nanus*)، گل استکانی (*Digitalis purpurea*) و لوبیا (*phaseoulus vulgaris*) که به این گیاهان هتروفیل (Heterophyl) یا ناجور برگ نیز می‌گویند. در لوبیا برگ‌هایی که در ابتدا از برگ تشکیل می‌شوند ساده هستند اما با رشد گیاه برگ‌های مرکب تشکیل می‌شوند. محققین عقیده دارند که تکامل تمایل به تبدیل برگ‌های مرکب به برگ‌های ساده دارد، حتی برخی از درختان که برگ‌های مرکب شانه‌ای دارند مانند **کرات** یا **لیکلی** که در جنگل‌های شمال ایران می‌رویند، برگچه‌های برگ‌های مرکب در حال چسبیدن به هم برای تبدیل شدن به یک پهنک واحد هستند.

۷-۴- طرز قرار گرفتن برگهای روی ساقه (فیلوتاکسی Phyllotaxy)

فیلوتاکسی عبارت از نظم و ترتیب آرایش برگ روی ساقه است. برای آنکه گیاه تقارن خود را حفظ کند و حداکثر استفاده از نور آفتاب را بنماید برگها و شاخه‌های فرعی آن به طریق متقارن روی ساقه اصلی قرار می‌گیرند، این طرز قرار گرفتن برگها روی ساقه را **فیلوتاکسی** Phyllotaxy گویند که اصولاً در هر نوع گیاه همیشه ثابت است و دو نوع فیلوتاکسی به نام نظم چرخه‌ای یا متقابل Opposite و نظم متناوبی یا منفرد Alternate or Spiral در گیاهان وجود دارد.

۱- نظم چرخه‌ای یا متقابل Opposite: فراوان‌ترین نوع فیلوتاکسی نظام چرخه‌ای است که در تعدادی از گیاهان وجود دارد. در این حالت دو یا چند برگ در هر گره ساقه ظاهر شده و تشکیل چرخه‌ای از برگها را می‌دهد. هر برگ یک چرخه با برگ چرخه قبل یا بعد خود بطور متناوب قرار می‌گیرد. هر گاه دو برگ از یک گره ساقه خارج شود برگهای متقابل و چرخه را چرخه دوتایی یا دیمر (Dimer) گویند. مانند یاس، نعناع و پیچ امین‌الدوله و هرگاه چند برگ از یک گره خارج شوند برگهای پیرامونی گویند که بر حسب تعداد برگ در هر گره نامگذاری می‌شوند. مثلاً در بعضی مانند خرزهره از هر گره سه برگ خارج می‌شود که آنها را چرخه سه‌تایی یا تریمر (Trimer) گویند. عده‌ای مانند بریفیلوم و روناس چرخه چهاربرگی یا ترامر (Tetramer) دارند و بالاخره گیاهانی مانند هیپوریس از هر گره ساقه تعداد بی‌شماری برگ می‌روید که آنها را چرخه چندبرگی یا پلی‌مر (Polymer) گویند.

۲- نظم تناوبی یا برگهای متناوب و منفرد Alternate: در این نوع فیلوتاکسی در هر گره فقط یک برگ وجود دارد و بر حسب اینکه این برگها منفرد و در امتداد خطوط طولی ساقه قرار گرفته باشند و یا بر روی خطوط مارپیچی به دو دسته تقسیم می‌شوند.

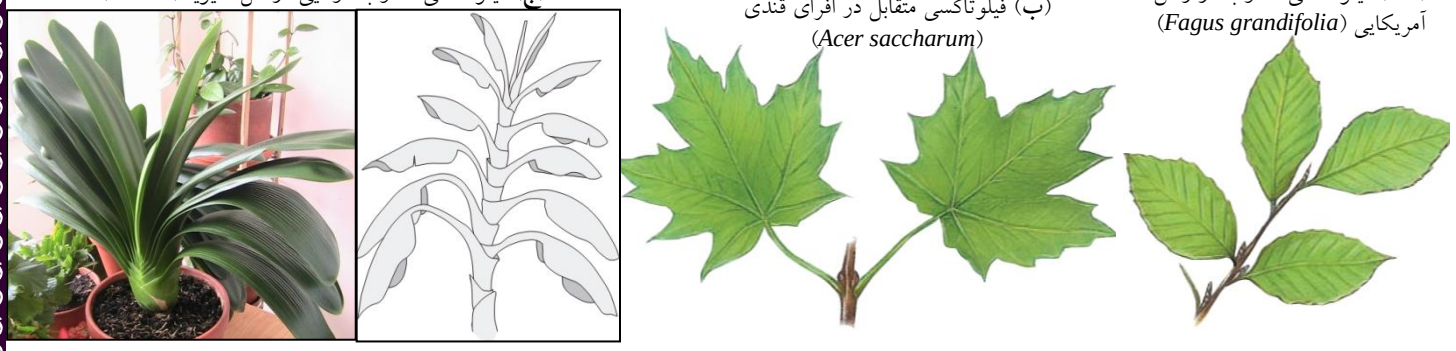
الف- نظم خطی: برگهای متناوب بر روی خطوط منظم و موازی در امتداد طولی ساقه قرار دارند که هر یک از این خطوط منظم را ارتوستیک (Orthosteque) گویند. حال اگر برگها در روی دو خط موازی منظم باشند آن را تناوب **دوتایی** یا **دی‌ستیک** (Distichous) گویند که بیشتر در تک‌لپه‌ایها مانند ذرت و عده‌ای از دولپه‌ایها مانند نارون دیده می‌شود. خطوط منظم ارتوستیک ممکن است بیش ار دو تا باشد مانند توس که دارای سه ارتوستیک است و به آن تری‌ستیک (Tristichous) گویند و چنار دارای ۵ و زرشک دارای ۸ ارتوستیک است.

ب- **نظم مارپیچی** Spiral: برگها بر روی یک خط خمیده یا مارپیچی در طول ساقه قرار می‌گیرند که آن را اسپیروستیک (Spirostichous) می‌گویند که باز در روی ساقه ممکن است یک اسپیروستیک یا چند اسپیروسیتیک قرار داشته باشد. مانند کتان و آلوئه (شکل ۷-۷ د). بطور کلی در نظم مارپیچی هیچگاه برگها در تمام طول ساقه در روی یک خط راست قرار نمی‌گیرند بلکه بصورت خط مارپیچی قرار می‌گیرند.

(**الف**) فیلوتاکسی متناوب در راش آمریکایی (*Fagus grandifolia*)

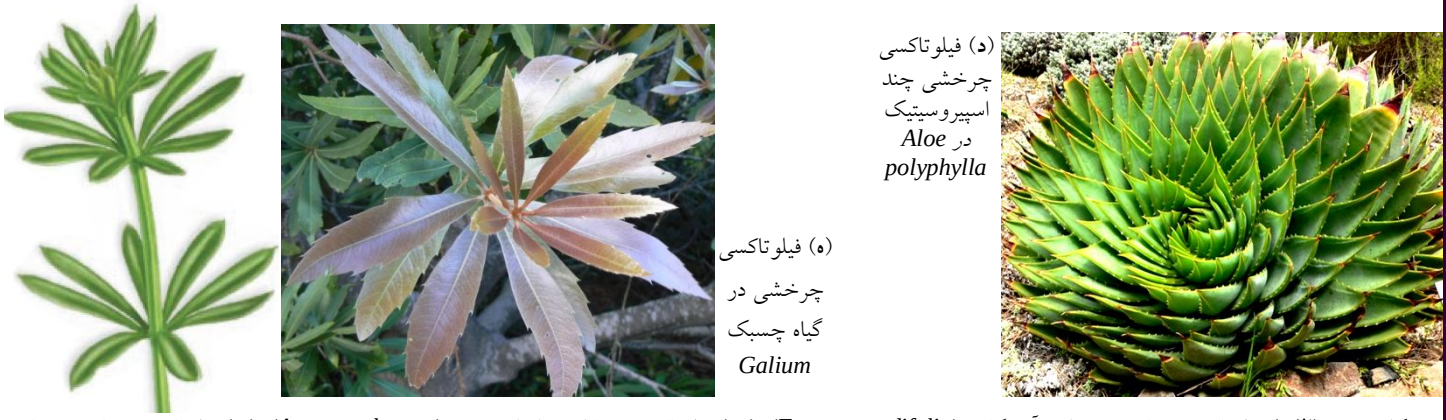
(**ب**) فیلوتاکسی متقابل در افرای قندی (*Acer saccharum*)

(**ج**) فیلوتاکسی متناوب دوتایی در گل کلیویا (Clivia)



(**د**) فیلوتاکسی چرخشی چند اسپیروسیتیک در *Aloe polyphylla*

(**ه**) فیلوتاکسی چرخشی در گیاه چسبک *Galium*



شکل ۷-۷- (**الف**) فیلوتاکسی متناوب در راش آمریکایی (*Fagus grandifolia*)؛ (**ب**) فیلوتاکسی متقابل در افرای قندی (*Acer saccharum*)؛ (**ج**) فیلوتاکسی متناوب دوتایی در گل کلیویا (*Clivia*)؛ فیلوتاکسی چرخشی چند اسپیروسیتیک در *Aloe polyphylla*؛ (د) فیلوتاکسی چرخشی اسپیروستیک در

۷-۴-۱- زاویه انحراف

یکی از راههای شناسایی گیاهان نیز طرز قرار گرفتن برگها در روی ساقه و همچنین زاویه انحراف این برگهاست. زاویه انحراف سطح تقارن دو برگ متوالی با یکدیگر را تشکیل می‌دهند. این زاویه همواره در هر نبات عدد ثابتی است و معمولاً به صورت کسری نسبت به ۳۶۰ درجه نشان داده می‌شود. برای تعیین زاویه انحراف برگ در ساقه، کافی است یک برگ مشخصی را در ساقه در نظر بگیریم و به طرف بالا شروع به شمردن برگها نموده تا به نقطه‌ای برسیم که درست برگی در روی ارتوستیک برگ اول قرار گرفته باشد. حال اگر تعداد دوری که در ساقه پیموده‌ایم به N و تعداد برگهای بین دو برگ در یک ارتوستیک قرار گرفته‌اند به P نمایش دهیم زاویه انحراف برابر خواهد بود با: $\frac{N\times 360}{P}$= زاویه انحراف و $\frac{N}{P}$ = کسر زاویه انحراف. زاویه انحراف در نعناع ۱۸۰ درجه و کسر انحراف آن ۰/۵ است. زاویه انحراف در توس ۱۲۰ درجه و کسر انحراف آن ۰/۳۳ است و زاویه انحراف چنار ۱۴۴ درجه و کسر انحراف آن ۰/۴ است.

۷-۵- رگبندی برگ‌ها Leaf Venation

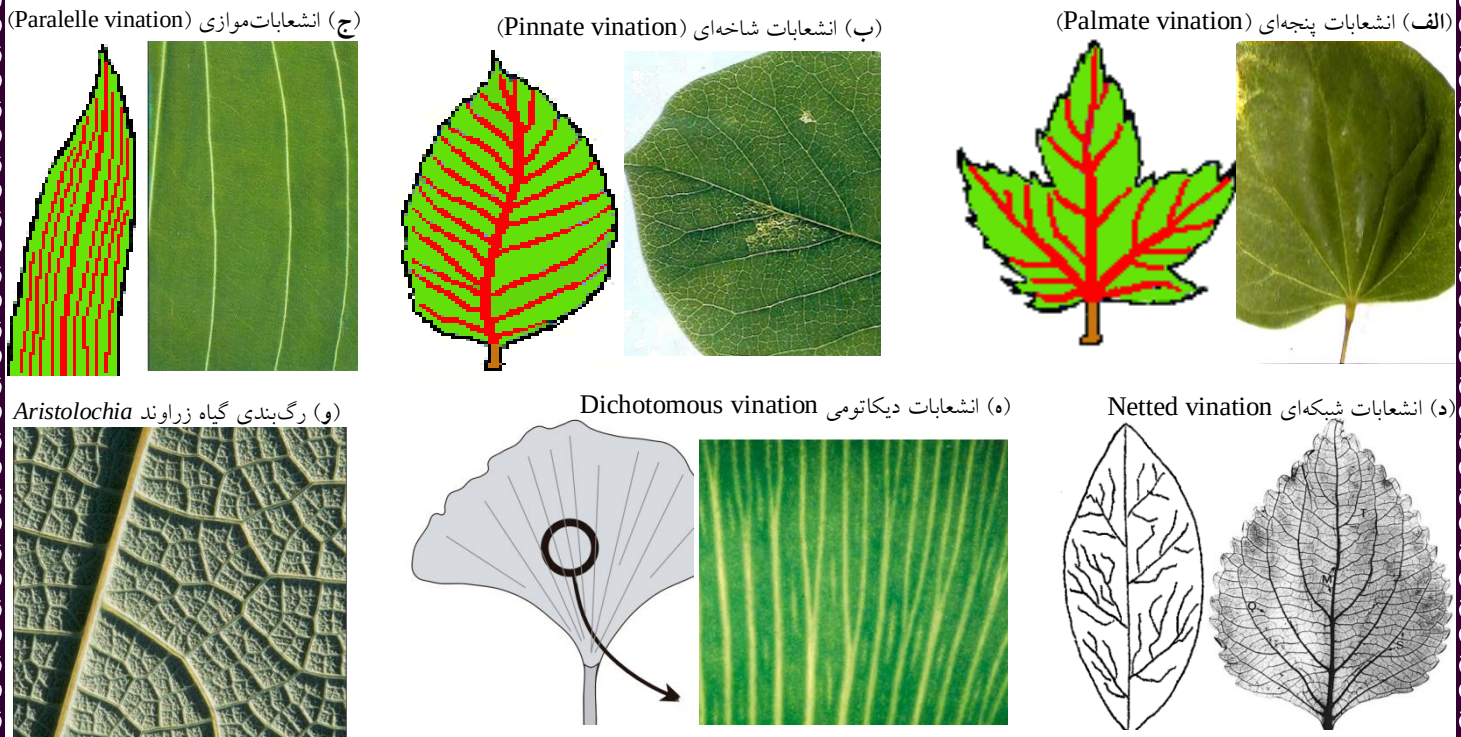
رگبرگ عبارت است از انشعابات دسته‌های چوب و آبکش ساقه که به وسیله دمبرگ وارد پهنک می‌گردد و آب و مواد معدنی را از ریشه‌ها به برگ‌ها می‌رساند و مواد فتوسنتزی را از برگ‌ها به سایر اندام‌ها منتقل می‌کنند. رگبرگی که مستقیماً از دمبرگ وارد پهنک می‌شود **رگبرگ اصلی** Primary vein و رگبرگهای دیگر را که از انشعابات رگبرگ اصلی به وجود آمده‌اند **رگبرگ فرعی** Secondary veins می‌نامند که از آن ممکن است رگبرگ‌های ثالث Teritary vein منشعب شوند. در برخی گیاهان آوندی برگ‌ها فقط دارای یک رگبرگ هستند اما در بیشتر گونه‌ها، رگبرگ‌ها منشعب هستند و **رگبندی برگ** Leaf venation را تشکیل می‌دهند. در برگ ساده رگبرگ اصلی Midrib یا Costa نیز گفته می‌شود. رگبرگ اصلی در برگچه برگ‌های مرکب Midvein نام دارد. در دولپه‌ایها رگبرگ اصلی پس از آنکه وارد پهنک شد انشعاب پیدا نموده و به صورت شبکه در هم پیچیده‌ای درمی‌آید در صورتی که در تک‌لپه‌ایها که اغلب فاقد دمبرگ‌اند، رگبرگها به طور موازی از نیام وارد پهنک شده و اغلب بدون انشعاب در طول پهنک امتداد می‌یابند. برگ برخی درختان همانند ژنکوا *Ginkgo* بدون رگبرگ اصلی یا دیگر رگبرگ‌های بزرگ هستند و به جای آن رگبرگ‌ها دوانشعابی بوده و از قاعده پهنک تا حاشیه پهنک تا حاشیه مقابل پیش می‌روند، این رگبندی موسوم به **رگبندی دیکاتومی** یا **دوبخشی** Dichotomous venation می‌باشد (شکل ۷-۸ ه). طرز قرار گرفتن رگبرگها و انشعابات آنها در پهنک گیاهان مختلف متفاوت است و به شرح زیر می‌باشد (شکل ۷-۸):

۷-۵-۱- انشعابات شاخه‌ای Pinnately: رگبرگهای فرعی منظم و موازی از رگبرگ اصلی منشعب شده‌اند و هر کدام به نوبه خود انشعابات فرعی دیگری تشکیل می‌دهند. مانند برگ راش و گیلاس (شکل ۷-۸ ب).

۷-۵-۲- انشعابات پنجه‌ای Palmately: فاقد رگبرگ اصلی بوده و دستجات چوب و آبکش به محض وارد شدن در پهنک به رگبرگهای جزئی و متساوی منشعب می‌گردد. مانند شاهدانه (شکل ۷-۸ الف) .

۷-۵-۳- انشعابات موازی Paralelle: در برگهای دراز و کشیده مانند تک‌لپه‌ایها از قبیل لاله و زنبق و غلات دیده می‌شود (شکل ۷-۸ ج).

۷-۵-۴- **انشعابات‌شبکه‌ای Netted**: شبیه انشعابات پنجه‌ای اما آنقدرپیچیده است که یک شبکه درهم‌تنیده را تشکیل می‌دهد مانند حسن‌یوسف.



شکل ۷-۸- انواع رگبندی برگ‌ها بر اساس نحوه قرار گرفتن رگبرگ‌ها

۷-۶- برگ‌های تغییر یافته Modified leaves

اگرچه فتوسنتز وظیفه اصلی برگ‌ها می‌باشد اما تغییر شکل برگها بر اساس سازش‌های محیطی و نوع وظیفه‌ای که برگها بر عهده دارند فرق می‌کند. مثلاً در تعدادی از گیاهان برای صرفه‌جویی در آب و جلوگیری از تعرق برگها به صورت خار درآمده و در تعدادی جهت جذب املاح بصورت ریشه درآمده‌اند. در تعدادی نیز بصورت ذخیره مواد عمل کرده و در بعضی بعنوان اندام شکارکننده حشرات عمل می‌کند. بعضی از برگها نیز برای محافظت قسمتی از اعضای نبات مانند جوانه بکار می‌روند. اگر برگ‌های تمام گیاهان تحت هر شرایطی معمولی عمل می‌کردند، تغییرات گوناگون برگ‌ها برای گیاهان مزیت خاصی نمی‌داشت. ولی شکل و ساختمان گیاهان جنگل‌های بارانی استوایی به آن‌ها اجازه رشد در شرایط بیابانی را نمی‌دهد. کاکتوس اگر در رودخانه‌ای کاشته شود بزودی از بین می‌رود، زیرا ساختار، شکل و چرخه زندگی آن با عوامل محیطی یعنی درجه حرارت، رطوبت، نور و آب و شرایط خاک وفق داده شده است. برهمین اساس همانند ریشه و ساقه، در برگ نیز تغییراتی برای اهداف مختلف ایجاد شده است که شامل موارد زیر است:

۷-۶-۱- برگ‌های ذخیره‌ای Storage leaves: در گیاهان بیابانی، سلول‌های پارانشیمی با دیواره نازک، واکوئل بزرگ و فاقد کلروفیل که زیر بافت کلرانشیم قرار دارند توانایی ذخیره آب را دارند. بافت این برگ‌ها فاقد فضاهای گازی Air spaces هستند که باعث می‌شود فضای کمی برای تبخیر و از دست رفتن آب باقی بماند، همچنین برگ‌ها حالت شفاف پیدا می‌کنند طوری که نور تا بافت‌های اعماق خاک نفوذ کرده و سبب می‌شود که سلول‌های تمام بافت گیاه فتوسنتز انجام دهند. گیاه سنگی (*Lipthos*) دارای برگ‌های بسیار شفافی است که شبیه شنگ است در سطح خاک که خنک است قرار می‌گیرد (شکل ۷-۹) همچنین برگ‌هایی وجود دارند که در زیر زمین و در روی ساقه‌های زیرزمینی قرار گرفته و کلروفیل خود را از دست داده‌اند. مانند پیاز، سوسن و نرگس که سوخ آنها با برگهای بیرنگ پوشیده شده و مواد غذایی زیادی در آنها ذخیره می‌گردد. این فلسها اغلب جهت محافظت گیاه و جوانه آن بکار می‌روند (شکل ۷-۹).

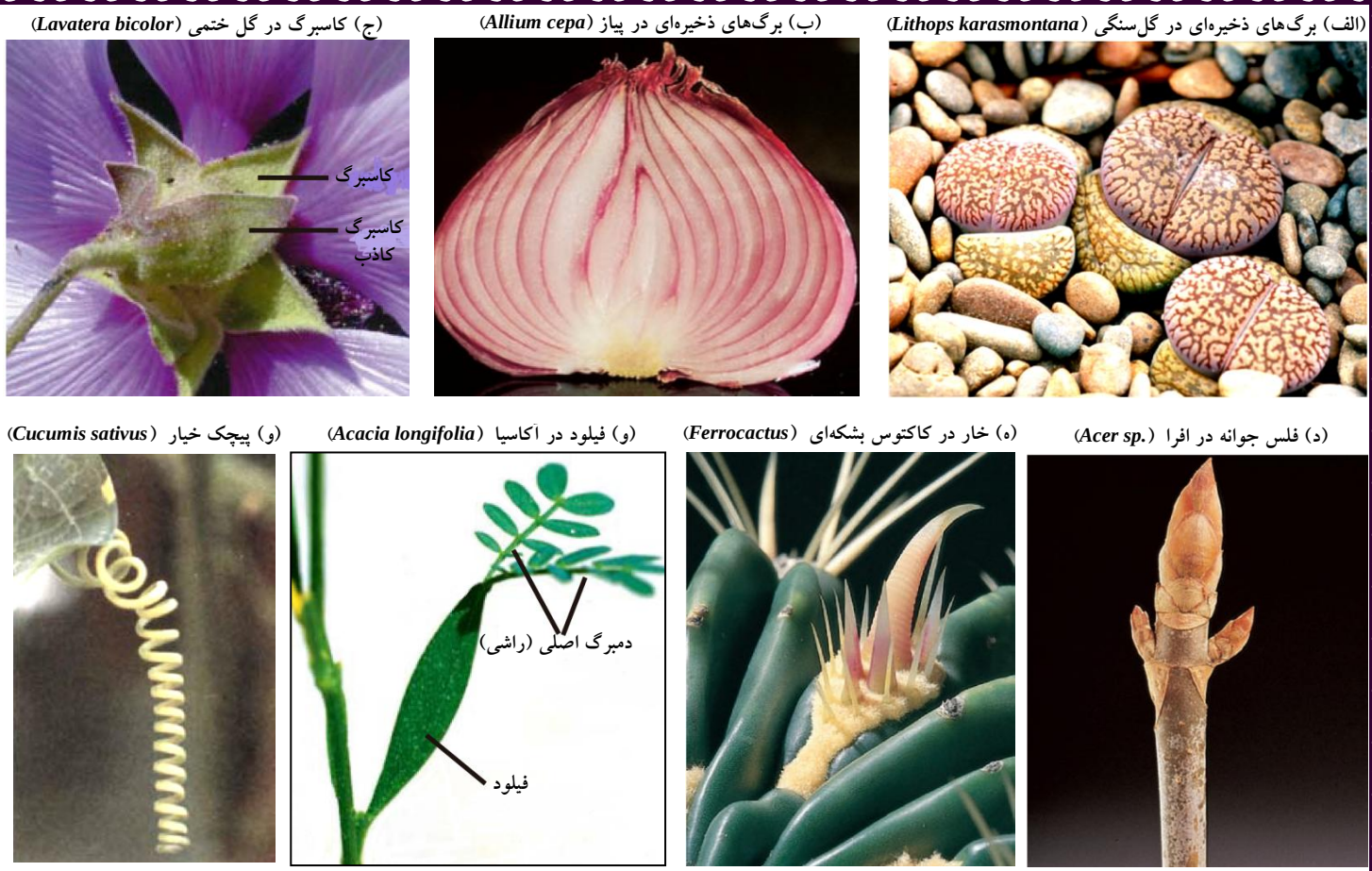
۷-۶-۲- کاسبرگ Calyx: از قسمت‌های حفاظت کننده گل هستند که اغلب سبز رنگ بوده و برگ‌های تغییر یافته‌ای هستند که توانایی فتوسنتز نیز دارند. در برخی گیاهان مانند چغندرقند، گل فاقد کاسبرگ می‌باشد به این نوع گل‌ها که فاقد یکی از اندام‌ها هستند، گل ناقص گفته می‌شود.

۷-۶-۳- فلس‌های جوانه Bud scales: در درختان معتدله، جوانه‌ها برای حفاظت از سرما، حشرات و بیماری‌ها برگ‌های تغییر یافته کوچک و غیرفتوسنتزی دارند که وظیفه محافظت جوانه و بافت‌های مریستمی از شرایط محیطی و عوامل زنده را برعهده دارند، این برگ‌ها **فلس** نام دارند.

۷-۶-۴- خار Spines or thorn: در گیاهان بیابانی، برگ‌ها به خار تبدیل شده‌اند که این باعث کاهش سطح برگ و جلوگیری از هدررفت آب می‌شود. در بقیه گیاهان این خارها گیاه را از حملات جانوران محفوظ می‌دارد. مانند برگ کنگر و زرشک و برگ گیاهان گوشتی (کاکتوس) که به خار تبدیل می‌شوند که اغلب بافت برگ به وسیله اسکلرانشیم جایزگزین شده است. ساقه کاکتوس به علت دارا بودن کلروفیل عمل کربن‌گیری را انجام می‌دهد. ساختمان و اصل و مبدأ خارهای برگ با خارهای ساقه متفاوت است. خارهایی که از تغییرات ساقه به وجود آمده‌اند عموماً از کنار برگ ظاهر می‌گردند و خود ممکن است حامل برگ و جوانه باشند در صورتی که در روی خارهایی که از تغییرات برگ به وجود آمده‌اند هیچ وقت برگ و جوانه دیده نمی‌شوند. تیغ‌های رز و تمشک نه برگ هستند و نه ساقه بلکه نتیجه رشد خارجی اپیدرم یا بافت پوست زیر آن می‌باشد.

۷-۶-۵- فیلودها Phyllodes: برگهایی هستند که از نمو پهن دمبرگ حاصل می‌شوند و شباهت زیادی به برگ معمولی دارند مانند درخت آکاسیا. فیلود از لحاظ تکاملی از برگ‌های مرکب منشأ گرفته است یعنی محور اصلی برگچه‌ها (راکیس) از بین رفته و فیلود به وجود آمده است.

۷-۶-۶- پیچکها Tendril: برگ برخی گیاهان مثل نخودفرنگی، خیار و انواع کدو برای اتصال به سطوح و بالارفتن خود به پیچک تبدیل می‌شوند. این نوع برگ‌ها با حس کردن سطوح، محکم به دور اجسام سخت حلقه زده و به بالارفتن گیاهان کمک می‌کنند. وقتی که پیچک به یک سطح می‌چسبد سلول‌های نزدیک سطح چسبنده رشدشان متوقف می‌شود و با تشکیل بافت‌های اسکلرانشیمی، محکم به سطح می‌چسبند درحالی که سلول‌های دورتر از سطح متصل شده تقسیم شده و رشد می‌کنند طوری که پیچک دور جسم می‌پیچد. در نخودفرنگی نیز برگچه‌ها انتهایی به پیچ تبدیل می‌شوند. پیچک عشقه و انگور ساقه تغییر یافته هستند.



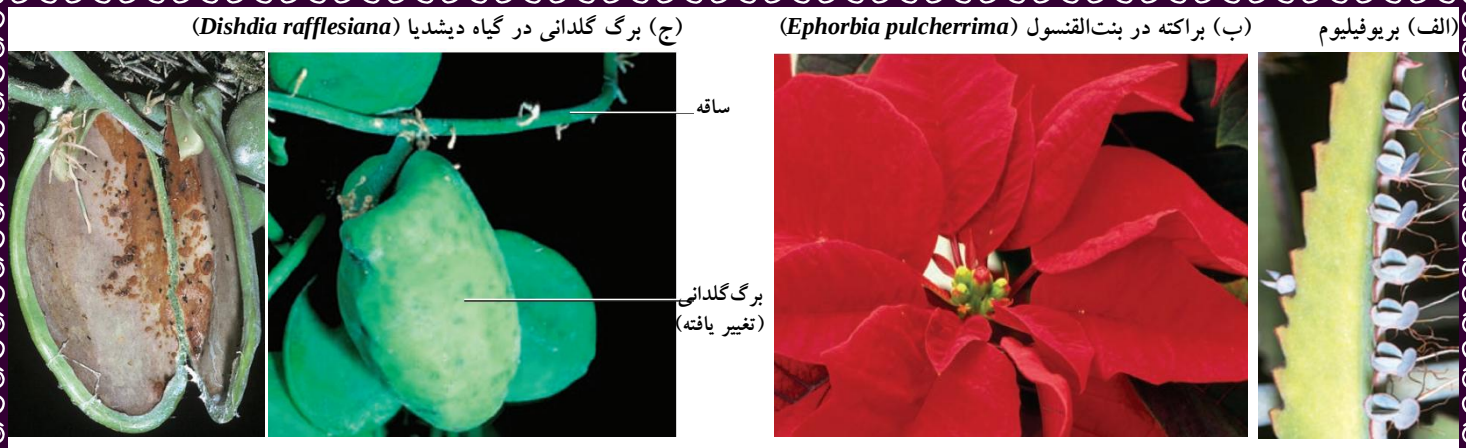
شکل ۷-۹- انواع برگ‌های تغییر یافته.

۷-۶-۷- براکته Bract: برگ‌های تغییر یافته در پایه گل یا دمگل می‌باشند. در بنت‌القنسول گل‌ها فاقد گلبرگ هستند و در عوض دارای براکته‌های رنگی زیبا هستند که گل‌های کوچک بدون گلبرگ را احاطه می‌کنند (شکل ۷-۱۰ ب). ذغال اخته نیز دارای گل‌های کوچک خوشه‌ای دکمه‌ای شکل با گلبرگ‌های نامشخص می‌باشد اما براکته‌های درشت سفید تا صورتی رنگ گل‌آذین را احاطه می‌کنند و شبیه گلبرگ به نظر می‌رسند.

۷-۶-۸- برگ گیاهان آبزی Aquatic plant leaf: در گیاهان آبزی برگهایی که در داخل آب قرار گرفته‌اند با برگهای هوایی آن کاملاً مختلف‌الشکل(هتروفیل) می‌باشند. بهترین نمونه آن تیرکمان آبی است که برگهای داخل آب باریک و بی‌پایه است، در صورتی که برگهای شناور (در سطح آب) قلوه‌ای شکل و مانند برگ هوایی دارای دمبرگ طویل و پهنک به دو استطاله طویل منتهی می‌گردد که برگ را مشابه هم می‌سازد از این جهت به آن **تیرکمان** گویند.

۷-۶-۸- برگ‌های گلدانی Flower-pot leaves: برگ گیاه دیشیدیا (*Dichidia*) یک گیاه گلخانه‌ای مرموز به صورت کیسه‌های کوزه‌مانند رشد می‌کند که در آن‌ها مورچه‌ها به صورت کلنی زندگی می‌کنند. مورچه‌ها خاک را به درون برگ‌ها برده و مواد زاید ازت‌دار به برگ اضافه می‌کنند و با رطوبتی برگ‌ها و روزنه‌ها یک محیط رویشی مناسبی ایجاد می‌شود که در آن ریشه‌های نابجا از همان برگ ایجاد شده رشد می‌کنند. پس این گیاه نه تنها از طریق معمول ایجاد ریشه می‌نماید بلکه به کمک مورچه‌ها و محیط ایجاد شده نیز ریشه‌های نابه‌جا تولید می‌کند (شکل ۷-۱۰ ج).

۷-۶-۹- برگ‌های تولیدمثلی Reproductive leaves: سرخس‌های رونده در راس خود می‌توانند گیاه جدید تشکیل دهند و گاه سه نسل در کنار هم دیده می‌شوند. برگ‌های آبدار گیاهی به نام بریفویلیوم دارای زوائدی در حاشیه برگ هستند که می‌توانند تولید گیاهچه‌های کوچکی را بنمایند که دارای ریشه و برگ می‌باشند (شکل ۷-۱۰ الف و همچنین شکل ۱-۵). حتی اگر یک برگ از یک گیاه جدا شود هر یک از گیاهچه‌ها می‌تواند در شرایط مناسب به یک گیاه بالغ تبدیل شوند. در ازدیاد گیاهان Plant propagation از این توانایی برای تکثیر گیاهان استفاده می‌شود.



شکل ۷-۱۰- دیگر انواع برگ‌های تغییر یافته و برگ گیاهان حشره‌خوار

۸- برگ گیاهان گوشتخوار: حدود ۲۰۰ گونه گیاه گوشتخوار وجود دارند که در نواحی مردابی می‌رویند که دارای خاک‌های فقیر هستند. در نتیجه گیاه عناصر غذایی مورد نیاز خود را از قسمت‌های نرم حشرات که به وسیله برگ‌ها به دام می‌افتند، به دست می‌آورند. تمام این گیاهان دارای کلروفیل هستند و بدون نیاز به حشرات نیز می‌توانند زندگی کنند. سه سیستم برگی در گیاهان حشره‌خوار وجود دارد:

گیاهان حشره‌خوار نپنتس (*Nepenthes sp.*) دارای بخش کوزه‌ای شکل در انتهای برگ می‌باشد که با یک بوی مخصوص حشرات را درون محفظه برگ پر از مایع به دام می‌اندازند. سپس حشره به وسیله باکتری‌ها و غده‌های گوارشی هضم می‌شوند (شکل ۷-۱۰ د). گیاهان حشره‌خوار دروزرا (*Drosera sp.*) گیاهان کوچک با برگ‌های تخم‌مرغی حاوی ۱۵۰ تا ۲۰۰ کرک می‌باشند که دارای ماده چسبناک محتوی آنزیم‌های گوارشی می‌باشد. کرک‌ها به دلیل حساسیت استثنایی، حتی به وزن کمتر از یک هزارم میلی‌گرم عکس‌العمل نشان می‌دهند و به سرعت خم می‌شوند. حشراتی که وارد شده‌اند طی چند دقیقه به دام می‌افتند و با اثر آنزیم‌های گوارشی طی چند روز هضم می‌شوند. جالب است که سنسورهای روی این برگ‌ها قادرند پروتئین‌ها و مواد غیر خوراکی مثل ذرات گرد و غبار را از همدیگر تشخیص دهند، در نتیجه گیاه به ذرات غبار عکس‌العمل نشان نمی‌دهند. افرادی که از این گیاهان به عنوان گیاهان زینتی آپارتمانی استفاده می‌کنند، با استفاده از خرده‌های همبرگر و سفیده تخم‌مرغ این گیاهان را تغذیه می‌کنند (شکل ۷-۱۰ ه). تله مگس ونوس (*Dionaea*) فقط در ایالت کارولینای آمریکا می‌روید و دارای برگ‌های شبیه تله‌های فولادی قدیمی است. دو نیمه پهنک برگ همانند این است که گیاه در رگبرگ میانی دارای لولایی است و در حواشی تیغ‌های محکمی قرار دارد. در سطح داخلی هر نیمه برگ، سه کرک کوچک موجود است که اگر دو عدد از آن‌ها لمس شود دو نیمه پهنک فوراً بسته می‌شود و حشره به دام می‌افتد و بدن حشره به تدریج تجزیه و هضم می‌شود. همانند دروزرا، تله مگش ونوس نیز به ذرات غیر زنده واکنش نشان نمی‌دهد (شکل ۷-۱۰ و).

۷-۷- سازش برگها

با توجه به زیستگاه گیاهان و همچنین وظایفی که بر عهده آنهاست و در اختیار بودن آب سازشهای گوناگونی در برگها بوجود آمده است. یعنی برگ گیاهان مختلف با توجه به شرایط اقلیمی برای مقاومت در برابر تنش‌های محیطی و غیر محیطی در برگ‌های خود تغییراتی ایجاد کرده‌اند که بر همین اساس انواع گیاهان زیر قابل شناسایی هستند:

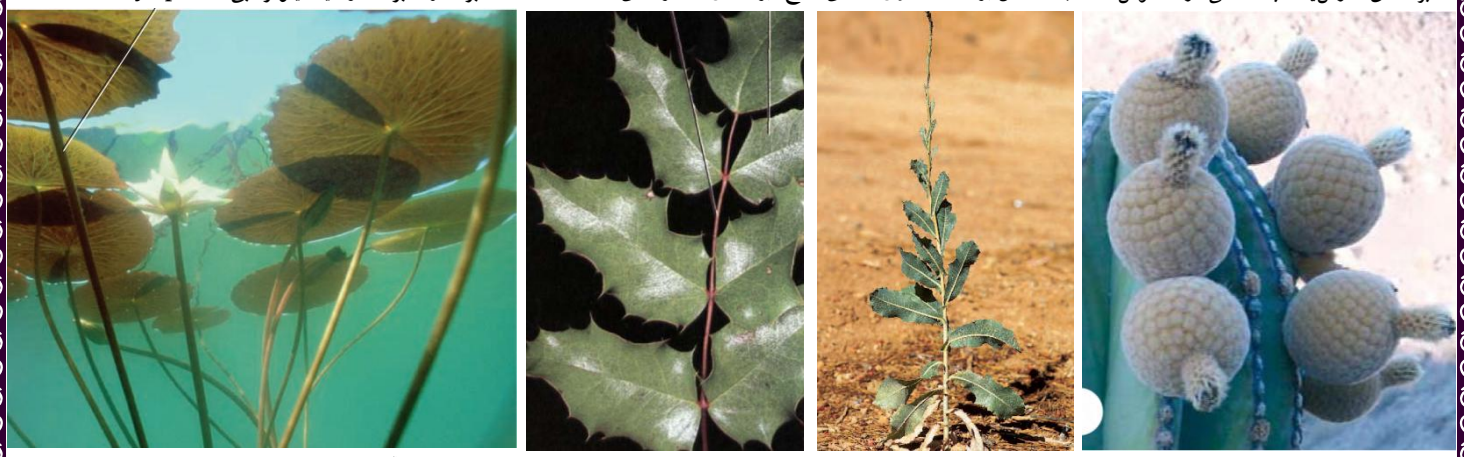
۷-۷-۱- گیاهان خشکی‌زی یا زِروفیت‌ها (Xerophyta): زروفیت‌ها گیاهانی هستند که به مناطق و زیستگاه‌های خشک سازگاری پیدا کرده‌اند. بنابراین برگهای این گیاهان با توجه به کمبود آب در این مناطق تغییراتی پیدا کرده‌اند تا تعرق کاهش پیدا کند. مثلا کاهش سطح خارجی برگ، وجود پوستک ضخیم، قرار گرفتن روزنه‌ها در داخل کریپت‌ها (غارها)، وجود بافت‌های آبدار، فراونی کرکها و افزایش لایه کوتیکولی و غیره. علاوه بر تغییرات در سطح برگ، داخل برگ هم تغییراتی پیدا می‌کند. مثلا افزایش قطر دیواره سلولی، افزایش تعداد سلول‌های پارانشیم نردبانی، همچنین فعالیت اندامها تحت تاثیر عوامل محیطی قرار می‌گیرد. مثلاً بسته شدن روزنه‌ها در طول فصل گرم و خشک مانند خرزهره و کاکتوس (شکل ۷-۱۰ الف). این گیاهان که گیاهان Crassulaceae acid methabolism (CAM) نام دارند در کربن‌گیری می‌کنند و در شب فتوسنتز انجام می‌دهند. زیرا به دلیل دما و خشکی بسیار بالای هوا اگر در روز روزنه‌های خود را بازد کنند آب زیادی از دست می‌دهند. از طرف دیگر برگ‌های کاهوی وحشی (*Lactuca serriola*) به سمت شرق و غرب طوری قرار گرفته است که صفحه برگ عمود بر زمین است تا وقتی که خورشید مستقیماً از بالا می‌تابد تنها به حاشیه برگ برخورد می‌نماید و بدین ترتیب کاهش رطوبت به حداقل می‌رسد (شکل ۷-۱۰ ب).

۲- گیاهان آبزی یا هیدروفیت‌ها (Hydrophyta): گیاهانی هستند که با محیطهای آبی سازش پیدا کرده‌اند. در این گیاهان تمام یا قسمتی از گیاه با آب تماس دارد. اپیدرم فاقد روزنه بوده و انتقال مواد غذایی و آب و تبادلات گازی از طریق سلولهای معمولی اپیدرمی صورت می‌گیرد (گاهی ممکن است اپیدرم فوقانی روزنه داشته باشد). کوتیکول بسیار نازک و اپیدرم دارای دانه‌های کلروپلاست است. در تعدادی از گیاهان سلولهایی بنام هیدروپوت (Hydropot) وظیفه انتقال مواد غذایی و مبادلات گازها را بر عهده دارند. پارانشیم از نوع حفره‌ای، عناصر آوندی چوبی کاهش پیدا کرده و همچنین بافتهای نگهدارنده نیز کاهش پیدا کرده و اغلب پهنک از نوع دندانه‌دار یا رشته رشته است. مانند نیلوفرآبی و آلاله آبی.

۳- گیاهان میان‌زی یا مزوفیت‌ها (Mesophyta): گیاهانی هستند که به تعداد کافی آب و هوای نسبتا خشک نیاز دارند. اغلب گیاهان که در روی کره زمین هستند از این نوع می باشند. این گیاهان بین دو دسته قبلی قرار می‌گیرند.

غیر از سه دسته بالا نوعی از برگ‌ها به نام برگ‌های اسکلروفیلی Sclerophyllous leaves وجود دارند. برگ‌های عادی برای ساخت مواد غذایی همانند قندها باید فتوسنتز انجام دهند و این باعث می‌شود با تشکیل هر برگ جدید انرژی از دست برود و میزان اسکلرانشیم برگ‌ها محدود باشد. در برخی گونه‌ها (زرشک، راج و یوکا) برگ‌ها چندساله هستند و به همین دلیل برای محافظت در برابر حیوانات، قارچ‌ها، یخبندان و نور UV برگ‌ها دارای یک لایه اسکلرانشیمی درست در زیر لایه اپیدرم می‌باشند که به گیاه استحکام می‌بخشدو برگ حالت خشبی دارد.

(ه) برگ‌های سازش‌یافته به خشکی در کاکتوس (ب) سازش برگ در کاهوی وحشی (ج) برگ‌های اسکلروفیلی در زرشک (د) برگ و دمبرگ در گیاه نیلوفر آبی (*Nymphea*)



شکل ۷-۱۱- انواع سازش برگ در گیاهان. (الف) برگ کاکتوس؛ (ب) برگ کاهوی وحشی؛ (ج) برگ گیاه زرشک؛ (د) برگ نیلوفر آبی (تمام روزنه‌ها سطح بالایی برگ قرار دارند)

۷-۸- ساختمان داخلی برگ Internal leaf structure

برگ نهاندانگان (Angiosperm) علاوه بر تنوع مورفولوژیکی از لحاظ آناتومی (ساختار داخلی) تنوع بالایی دارند. برگ یک اندام بسیار پیچیده با تعداد متنوعی بافت می‌باشد که هماهنگی تمام این بافت‌ها منجر به فتوسنتز و تولید و انتقال فتوسنتزی به تمام نقاط گیاه و همچنین دریافت آب و عناصر معدنی ارسال شده از ریشه توسط برگ می‌باشد. برگ شامل دو قسمت اصلی دمبرگ و پهنک می‌باشد:

۷-۸-۱- ساختمان دمبرگ Petiole structure

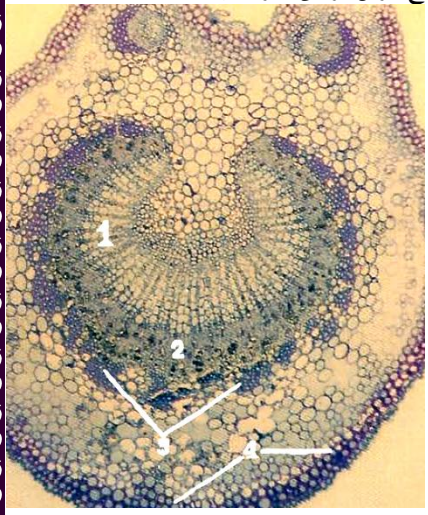
اگرچه دمبرگ بخشی از برگ می‌باشد اما ساختار داخلی آن بیشتر شبیه ساقه است. دمبرگ مانند پهنک دارای تقارن دو جانبی است اگر چه ساختمان دمبرگ تا حدی مشابه ساقه است اما به علت نداشتن تقارن محوری از آن متمایز می‌گردد. اپیدرم دمبرگ بیرونی‌ترین لایه دمبرگ است که در امتداد اپیدرم ساقه است. اپیدرمی که سطح دمبرگ را می‌پوشاند مانند اپیدرم ساقه و برگ کوتینی است و گاهی دارای روزنه ویا موهای یک یا چند سلولی است. در داخل اپیدرم دمبرگ، بافت پارانشیم غیرمنظمی است که از سلولهای گرد و بیضی شکل تشکیل یافته که در بعضی موارد حاوی دانه‌های کلروپلاست هستند اما فضای بین‌سلولی آن‌ها کمتر از پارانشیم برگ می‌باشد. آخرین طبقه پوست آندودرم است که به شکل حلقه مسدودی دستجات چوب وآبکش را از پوست جدا می‌کند که در این حالت آن را منومریستل (Monomeristele)گویند. اما گاهی هر کدام از این دستجات چوب و آبکش با یک طبقه آندودرم احاطه می‌گردند که در این حالت آن را شیزومریستل (Schizomeristele)گویند. بافت مقاوم کلانشیم و اسکلرانشیم در مقابل دستجات چوب در داخل پارانشیم یافت می شود (شکل ۷-۱۲ ج).

در داخل پارانشیم دمبرگ دسته‌های چوب و آبکش به طور منظم قرارگرفته‌اند که انشعابات دسته‌های چوب و آبکش ساقه می باشند که در پهنک منشعب شده و رگبرگها را تشکیل می‌دهند. آوندها به صورت دسته‌های یک‌تایی، سه‌تایی، پنج‌تایی و یا بیشتر می‌باشند که **ردپای برگ** Leaf traces نامیده می‌شوند (شکل ۷-۱۲ الف) برخی گونه‌ها مانند انواع نخل چند صد دسته آوندی در دمبرگ وجود دارد (شکل ۷-۱۲ ب). بنابراین دسته‌های آبکشی که در ساقه در سمت خارج قرارگرفته‌اند در دمبرگ و پهنک در سطوح پایین و دسته‌های چوب که در سمت داخلی ساقه قرار دارند در دمبرگ و پهنک در سطح فوقانی دیده می‌شوند. معمولاً طرز قرار گرفتن دسته‌های چوب و آبکش در داخل دمبرگ هلالی شکل می‌باشد و نسبت به سطح تقارن برگ قرینه است (شکل ۷-۱۲ ج). بنابراین مقطع آنها تقارن دوجانبی دمبرگ را مجسم می‌سازد. دسته‌های چوب و آبکش که از سطح تقارن عبور می‌نماید و به رگبرگ اصلی پهنک منتهی می‌شود درشت‌تر از سایر دسته‌ها می‌باشند و هر قدر دسته‌های چوبی و آبکش از سطح تقارن برگ دورتر می‌شوند از قطرشان کاسته می‌شود، دسته‌هایی که در طرفین هلال قرار گرفته‌اند، کوچکتر از سایر دسته‌ها می‌باشند. تعداد زیاد دسته‌های آوندی این اطمینان را می‌دهد که در برگ‌های بزرگ تمام سلول‌ها با سیستم آوندی در ارتباط می‌باشند. تعداد دسته‌های چوب و آبکش در دمبرگ در هر گونه از گیاهان تقریباً ثابت است. دمبرگ نیز مانند ساقه دارای بافتهای مقاوم است و دارای اسکلرانشیم و کلانشیم و الیاف می‌باشد. این بافت‌های مقاوم معمولاً در پوست و در مقابل دسته‌جات چوب و آبکش قرار گرفته‌اند.

(الف) نحوه ورود دسته‌های آوندی از ساقه به دمبرگ و پهنک

(ب) برش عرضی دمبرگ در نخل *Attalea*

(ج) برش عرضی دمبرگ لوبیا (*Phseolous vulgaris*)



شکل ۷-۱۲- (**الف**) ساقه دارای ۱۱ دسته آوندی که سه دسته آوندی وارد دمبرگ شده و ردپای برگ را به وجود می‌آورد (**ب**) تعداد بیشمار دسته‌های آوندی در نخل *Attalea* (ج) برش عرض در دمبرگ لوبیا که در آن رگبرگ اصلی به صورت هلالی در مرکز و دو رگبرگ فرعی درسمت چپ دیده می‌شوند (1: آوند چوبی؛ ۲: آوند آبکش؛ ۳: رشته‌های فیبر؛ ۴: اسکلرانشیم).

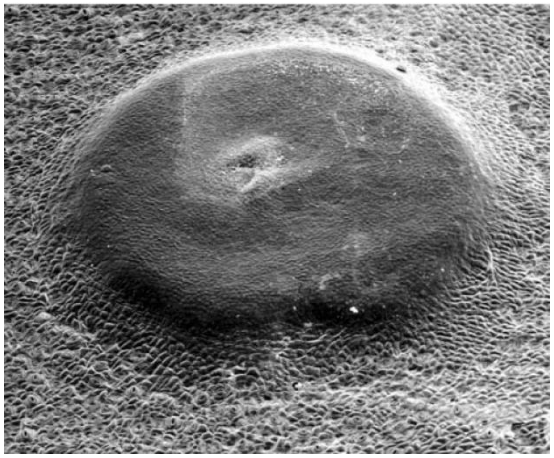
۷-۸-۲- ساختمان پهنک Lamina structure

ساختمان پهنک نسبت به محیطی که در آن قرار گرفته در گیاهان مختلف متفاوت است خصوصاً ساختمان پارانشیم آن نسبت به احتیاج گیاه تغییر حاصل می‌کند. بطور کلی در ساختمان پهنک ۳ بخش دیده می‌شود: اپیدرم، پارانشیم و دسته‌های چوب و آبکش.

۷-۸-۲-۱- اپیدرم (Epiderme): اپیدرم برگ در حقیقت همان اپیدرم ساقه است که در برگ نیز امتداد دارد و سطح فوقانی و تحتانی آن را می‌پوشاند (شکل ۷-۱۴). سلولهای اپیدرم از یک یا چند طبقه سلولهای متحدالشکل و منظم و فاقد دانه‌های کلروپلاست تشکیل شده که در مقطع عرضی مستطیل‌شکل می‌باشند و سطح آن را به استثنای گیاهان آبزی لایه غیرقابل نفوذی به نام کوتیکول Cuticule می‌پوشاند. کوتیکول سطح فوقانی ضخیم‌تر از سطح تحتانی برگ است و در بعضی گیاهان کاملاً سخت می‌شود مثل برگ غلات و خرما که کوتیکول سیلیسی شده است. قطر کوتیکول در گیاهان مختلف متفاوت است چنانکه در گیاهان دائم برگ (همیشه سبز) قطر زیاد کوتیکول در سطح فوقانی، برگ را براق می‌نماید. معمولاً اپیدرم تحتانی دارای سلولهای روزنه می‌باشد و به واسطه منفذ روزنه، ارتباط داخلی برگ را با محیط خارج برقرار می‌سازد (توس و بلوط) (شکل ۷-۱۵ الف). البته در بعضی گیاهان سلولهای روزنه در دو سطح برگ وجود دارد (تک‌لپه‌ایها). وجود روزنه‌ها در سطح تحتانی باعث می‌شود که آب کمتری از برگ تبخیر شود. همچنین وقتی اسپور قارچ‌ها و نیز باکتری‌ها روی سطح فوقانی برگ فرود می‌آیند، اگر گیاهی روزنه‌هایش بیشتر در سطح فوقانی باشد، این عوامل بیماری‌زا خیلی زود درون بافت‌های گیاه نفوذ می‌کنند. تعداد روزنه‌ها در سطح فوقانی و تحتانی برخی گیاهان در جدول ۷-۱ آورده شده است. در فصل چهارم بخش ۴-۳-۳-۱ در مورد روزنه‌ها توضیح داده شده است. سطح خارجی اپیدرم گاهی دارای کرک‌های چند سلولی یا تک سلولی (شکل ۳-۱۸ و شکل ۷-۱۵ ب) و دارای دانه‌های کلروپلاست هستند، این برگها به علت عدم احتیاج و محیطی که در آن قرار گرفته‌اند فاقد روزنه هستند. اپیدرم برگ معمولاً از یک طبقه سلول تشکیل شده است ولی در برگ خرزهره و فیکوس و برگ انجیر هندی که گیاهان نواحی گرمسیری هستند، در زیر اپیدرم چند ردیف سلول بیرنگ که منشأ اپیدرمی دارند دیده می‌شوند. این سلولها در خود آب ذخیره نموده و در مواقع خشکی آن را به مصرف گیاه می‌رسانند که این سلولها را **مخزن آب** می‌گویند که ممکن است از خود سلولهای اپیدرمی یا از سلولهای اپیدرمی باشند و یا اینکه هر دو نوع سلول تشکیل مخزن آب را بدهند. در برگ بعضی از غلات مانند نی چند تا از سلولهای اپیدرم متورم و محتوی آب شده در مقابل سلولهای بی‌رنگ و درشت پارانشیم برگ قرار گرفته و جمعاً مخزن آب را تشکیل می‌دهند که در تمام طول برگ به موازات رگبرگها قرار گرفته‌اند و در مواقع خشکی بیش از حد آب خود را از دست داده و باعث پیچیده و لوله شدن برگ می‌گردند و بدین ترتیب از تبخیر شدید سطح برگ می‌کاهد. انواع روزنه‌ها و مکانیسم باز و بسته شدن آن‌ها در بخش ۴-۳-۳-۱ قسمت (ب) به طور کامل توضیح داده شده است. در بخش ۴-۳-۳-۱ قسمت (ب) انواع کرک‌های موجود در سطح برگ توضیح داده شدند. گاهی اوقات به جای کرک‌ها در سطح فوقانی اپیدرم برخی گیاهان غده‌های ترشح کننده شهد وجود دارد (شکل ۷-۱۳).

جدول ۷-۱ تعداد روزنه‌ها در سطح فوقانی و تحتانی برخی گونه‌های گیاهی

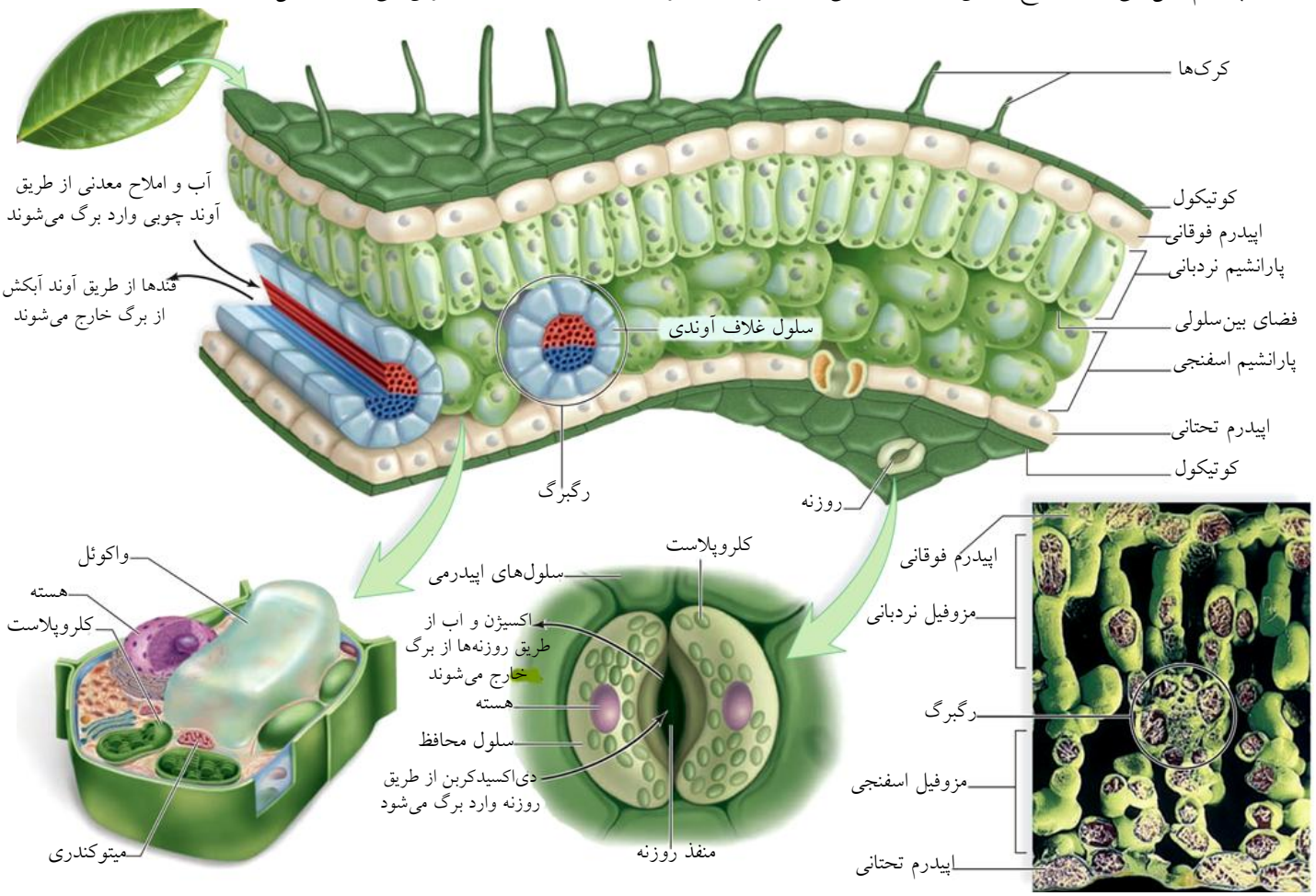
اسم علمی	اسم‌معمولی	تعداد روزنه در سانتی‌متر مربع	
		تحتانی	فوقانی
Tilia europea	نمدار	–	۳۷۰۰۰
Allium cepa	پیاز	۱۷۵۰۰	۱۷۵۰۰
Helianthus annus	آفتابگردان	۱۲۰۰۰	۱۷۵۰۰
Pinus sylvesteris	کاج‌نقره‌ای	۱۲۰۰۰	۱۲۰۰۰
Zea mays	ذرت	۹۸۰۰	۱۰۸۰۰
Vicia faba	باقلا	۶۵۰۰	۷۵۰۰
Sedum spectabilis	گل‌ناز	۲۸۰۰	۳۵۰۰
Larix decidua	کاج‌اروپایی	۱۴۰۰	۱۶۰۰



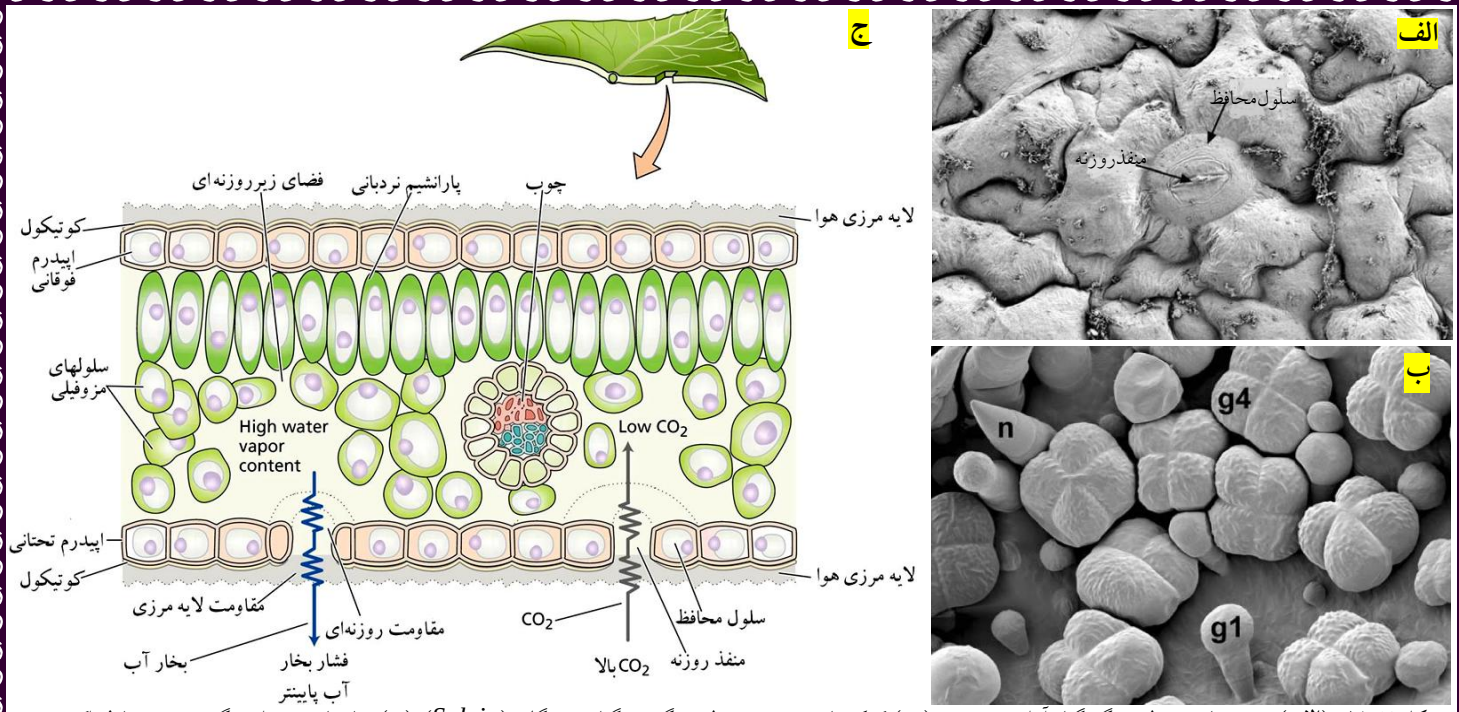
شکل ۷-۱۳- غده ترشح کننده شهد در سطح برگ نوعی فرفیون *Omphalea diandra*

۷-۸-۲-۲- پارانشیم برگ یا مزوفیل (Mesophylle): در بین دو طبقه اپیدرم برگ سلولهایی با جدار نازک دیده می‌شوند که حاوی مقدار تعداد دانه‌های کلروپلاست می‌باشند و پارانشیم کلروفیلی برگ که **کلرانشیم** Chlorenchyma نامیده می‌شود، را تشکیل می‌دهند (شکل ۷-۱۴ و ۷-۱۵). این بافت را **مزوفیل** Mesophyll می‌گویند که عمل فتوسنتز (تثبیت دی‌اکسید کربن) را انجام می‌دهد که نتیجه آن تولید ترکیبات آلی همانند قندهایی مثل گلوکز می‌باشد. بافت پارانشیمی در اغلب برگها هتروژن (ناهمگن) می‌باشد یعنی از دو نوع پارانشیم نردبانی و پارنشیم اسفنجی تشکیل شده است. مانند برگ گیاهان دولپه و اکثر گیاهان تک‌لپه. اما کاج‌ها دارای پارانشیم یکنواخت (هموژن) می‌باشند. یعنی فقط از یک نوع پارانشیم تشکیل شده است. در مزوفیل فضای خالی بین‌سلولی (آئرانشیم) وجود دارد که تا ۷۰٪ حجم برگ را در برمی‌گیرد و این فضای خالی باعث می‌شود تا برگ گیاهان آبزی روی آب شناور بماند.

الف- پارانشیم نردبانی (Palissade): سلولهائی هستند که به طور منظم و به موازات هم و عمود بر سطح برگ و معمولاً در زیر اپیدرم فوقانی قرار گرفته‌اند و از شدت تشعشعات آفتاب و تبخیر شدید برگ می‌کاهد و در بعضی از گیاهان ممکن است در دو سطح برگ مشاهده شود. سلولهای پارانشیم نردبانی دارای دانه‌های کلروپلاست فراوان می‌باشند. این پارانشیم ممکن است به صورت چندلایه وجود داشته باشد که بستگی به شدت نور دارد یعنی هرچه شدت تابش نور بیشتر باشد تعداد لایه‌های پارانشیم نردبانی بیشتر می‌باشد. غیر از کشیده بودن سلول‌های پارانشیم نردبانی، یکی دیگر از تفاوت‌های آن با پارانشیم اسفنجی وجود فضای بین‌سلولی (آئرانشیم) کمتر در پارانشیم نردبانی می‌باشد. به دلیل متراکم قرار گرفتن سلول‌های پارانشیم نردبانی در کنار یکدیگر، سطح زیادی از این سلول‌ها در معرض دی‌اکسید کربن هوا قرار دارد. چون دی‌اکسید کربن به تدریج در سیتوپلاسم حل می‌شود، سطح تماس زیاد باعث می‌شود میزان حداکثر محلول شدن دی‌اکسید کربن می‌شود (شکل ۷-۱۴ و ۷-۱۵).



شکل ۷-۱۴- ساختار مزوفیل برگ و اجزای تشکیل دهنده آن که شامل اپیدرم، پارانشیم نردبانی، پارانشیم اسفنجی، روزنه‌ها و رگبرگ‌ها. در قسمت پایین سمت راست تصویر میکروسکوپی از مزوفیل برگ نشان داده شده است.

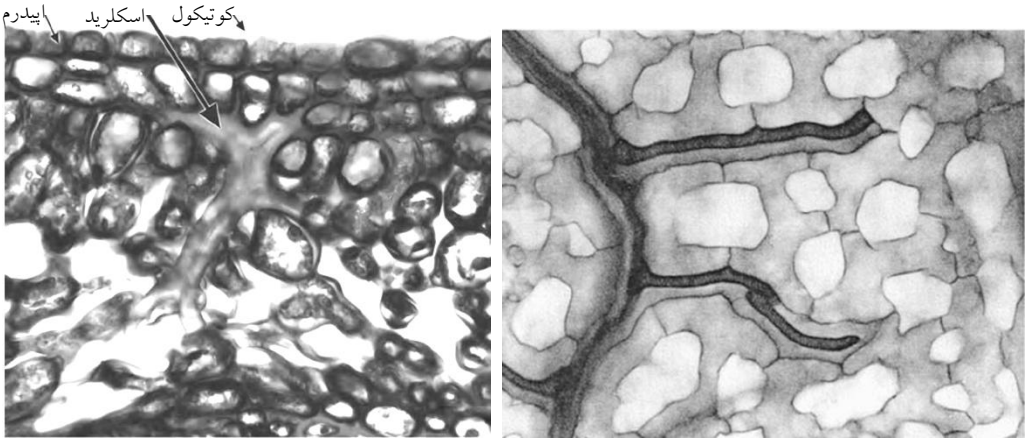


شکل ۷-۱۵- (**الف**) روزنه‌ها در سطح برگ گیاه آرابیدوپسیس. (**ب**) کرک‌های ترشحی سطح برگ در گیاه مریم‌گلی (*Salvia*). (**ج**) ساختار مزوفیل برگ و نحوه تبادل اکسیژن و دی‌اکسید کربن. چون فشار بخار آب در فشای درون برگ یعنی بین سلول های مزوفیل اسفنجی بیشتر از بیرون است در نتیجه بخار آب به خارج از روزنه هدایت می‌شود. برعکس دی‌اکسید کربن از جایی که غلظتش بیشتر است (بیرون برگ) به جایی که غلظتش کمتر است (داخل برگ) وارد می‌شود

ب- پارانشیم حفره‌ای یا متخلخل (Irregulier): در زیر پارانشیم نردبانی، سلولهای بیضی یا گرد، چندوجهی نامنظم وجود دارد. این بافت که بین اپیدرم تحتانی برگ و پارانشیم نردبانی قرار گرفته، دارای تعداد سلول کمتری نسبت به پارانشیم نردبانی می‌باشد، از این جهت است که سطح تحتانی برگ اغلب گیاهان کمرنگ‌تر از سطح فوقانی آنها به نظر می‌رسد. در برگ بعضی از گیاهان نواحی خشک و گرم همانند *Ficus* و *Ilex* جهت جلوگیری از شدت تبخیر و کاستن تشعشع آفتاب در زیر اپیدرم فوقانی لایه‌های سلولی بنام هیپودرم (Hypoderm) وجود دارند که دارای دیواره‌های ضخیم و فاقد کلروپلاست می‌باشند که در برخی گونه‌ها لیگنین می‌شوند. وظیفه این لایه ذخیره کردن آب و همچنین حفاظت از سلولهای کلروفیل‌دار در مقابل نور شدید است. مانند:خرزهره، موز و انجیر. کاجها و انواع غلات دارای برگها مرکزی‌اند. همانطور که اشاره شد، مزوفیل این گیاهان فقط از سلولهای چندوجهی تشکیل یافته و پارانشیم نردبانی و اسفنجی در آنها تشخیص داده نمی‌شود و سلولهای آنها دارای ضمائمی است که در پروتوپلاسم فرورفته و موجب استحکام پارانشیم برگ می‌شود. فضای بین‌سلولی زیادی که در پارانشیم اسفنجی وجود دارد باعث می‌شود که تبادل دی‌اکسید کربن و اکسیژن و نیز خروج بخار آب برگ از طریق روزنه‌ها به آسانی انجام بگیرد. در برخی از گونه‌های خانواده لوبیاسانان (*Fabaceae*) همانند سویا، رگبرگ‌ها به سلول‌های پارانشیمی به نام **مزوفیل بین‌رگبرگی** Paraveinal mesophyll متصل هستند که ساختاری شبیه به خود رگبرگ‌ها دارند و در انتقال مواد فتوسنتزی و ترکیبات نیتروژنه بین مزوفیل و آوندها نقش دارند (شکل ۷-۱۶ الف).

در گیاهان آبزی نیز فقط پارانشیم حفره‌ای با مجاری هوائی وسیع دیده می‌شود. پارانشیم در برگهای زیرزمینی نیز یکنواخت بوده و در آن نمی‌توان پارانشیم نردبانی یا حفره‌ای را مشخص نمود. این برگها اغلب فاقد کلروپلاست بوده و در عوض حاوی مواد ذخیره‌ای دیگر می‌باشند. در بعضی از گیاهان مانند غلات همانگونه که اشاره شد تعدادی از سلولهای پارانشیمی تبدیل به مخزن آب شده و در مقابل سلولهای مخزن آب اپیدرمی قرار می‌گیرند و در تمام طول برگ امتداد دارند. پارانشیم کلروفیلی برگ علاوه بر اینکه به وسیله اپیدرم محافظت می‌گردد به واسطه دارا بودن بافتهای مقاوم از تاشدن و پاره شدن حفظ می‌شوند. بافتهای مقاوم برگ اغلب از بافت لیگنینی می‌باشند در برگ چای الیاف **اسکلریت** در داخل مزوفیل و در زنبق الیاف در حاشیه برگ و در سوزنی برگها در زیر اپیدرم قرار گرفته‌اند.

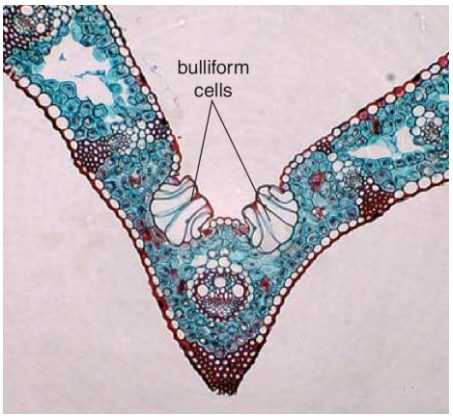
غیر از پارانشیم‌های نردبانی و اسفنجی که در مزوفیل برگ وجود دارند، معمولاً سلول‌های اسکلرانشیمی و آیدیوبلاست‌ها (سلول‌هاس اسکلریدی که متفاوت از سلول‌های مجاور خود می‌باشد) به صورت پراکنده در داخل بافت مزوفیل به خصوص در لبه برگ پراکنده هستند و به صورت داربست‌هایی از دسته‌های آوندی تا اپیدرم توسعه پیدا کرده است. فیبرهای اسکلرانشیمی به صورت گروهی همراه با دسته‌های آوندی یا در کناره برگ مشاهده می‌شود اما اسکلریدها به صورت جداگانه در مزوفیل دیده می‌شود. برای مثال اسکلریدهای ستاره‌ای شکل Astrosclereids (فصل چهارم ۴-۳-۲ الف) در برگ نیلوفر آبی *Nymphaea* و دمبرگ کاملیا *Camellia* وجود دارد (شکل ۷-۱۵). اسکلریدهای استخوانی Osteosclereids ویژگی گونه‌هایی با برگ‌های مرکزی همانند گل متکایی (Hakea) می‌باشد. سایر انواع آیدیوبلاست‌ها نیز ممکن است در مزوفیل پیدا شود، به عنوان نمونه سلول‌های میروزین ترشحی (Secretory myrosin cells) اغلب در برگ بسیاری از گیاهان خانواده کلمیان *Brassicacea* همانند خردل دیده می‌شود. همچنین در برگ گیاهانی همانند فرفیون (*Ephorbia*) و فیکوس (*Ficus*) لاتیسیفرها دیده می‌شوند که حاوی لاتکس هستند.



شکل ۷-۱۶- (**الف**) برش عرض که پارانشیم که پارانشیم بین‌رگبرگی را نشان می‌دهد. این پارانشیم حالت شبکه‌ای دارد و بین سلول‌های پارانشیمی مزوفیل و دسته‌های آوندی رگبرگ قرار می‌گیرد. (**ب**) برش عرضی رگبرگ در برگ گیاه کاملیا (*Camellia japonica*) که در آن اسکلریدهای منشعب در پارانشیم زمینه دیده می‌شود

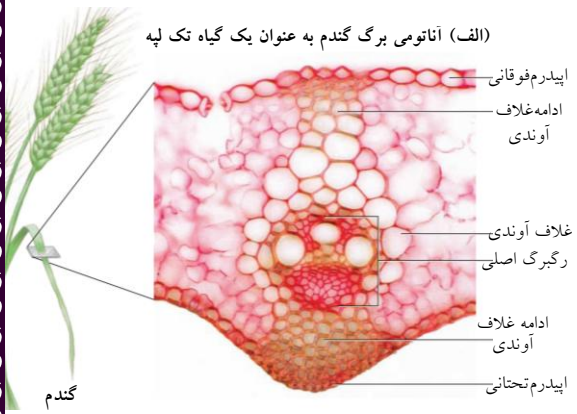
ج) سیستم آوندی (رگبرگ‌ها) **Leaf Vasculature or Viens** انشعاباتی گسترده که از دستجات چوب و آبکش ساقه منشعب و پس از عبور از دمبرگ در پهنک قرار می‌گیرند و با انشعابات فرعی خود، **رگبرگ‌ها** Veins را تشکیل می‌دهند. رگبرگ‌ها گذشته از اینکه به واسطه استحکام برگ را از خطر شکستن و تا شدن حفظ می‌کنند، بر اثر اتصال انشعابات انتهایی خود در حاشیه برگ آن را از خطر پاره شدن محفوظ می‌دارند. یکی از تفاوت بین گیاهان تک لپه با دولپه سازمان‌بندی رگبرگ‌ها می‌باشد که در گیاهان دولپه به صورت منشعب و در گیاهان تک‌لپه به صورت موازی می‌باشد، هرچند استثناهایی وجود دارد مثلاً گیاه شنگ (*Tragopogon dubius*) و بارهنگ (*Plantagus major*) هر دو دولپه اما رگبرگ‌های موازی دارند. رگبرگ‌ها شیره خام را که همان مواد محلول معدنی است و در آوندهای چوبی جریان دارد به پارانشیم کلروفیلی برگ می‌رسانند و از طرف دیگر شیره آبکش که حاوی قندهای تولید شده در فتوسنتز است را به به وسیله دستجات آبکش رگبرگ به تمام نقاط گیاه از جمله ریشه منتقل می‌کند. گاهی آب به فاصله ۱۰۰ متر با برگ‌ها فاصله دارد، که توسط آوندهای چوبی از ریشه دریافت شده و در اختیار برگ قرار می‌گیرد. در برش عرضی پهنک برگ رگبرگ‌ها به صورت دسته‌های آوندی مشاهده می‌شود که درون غلاف آوندی (بخش بعدی را نگاه کنید) جای گرفته‌اند. دسته‌های چوبی که بیشتر شامل تراکئیدها هستند در قسمت داخلی و دستجات آبکش به طرف خارج استوانه مرکزی قرار می‌گیرند. بنابراین پس از دخول در برگ دستجات چوبی به سمت اپیدرم فوقانی و دستجات آبکش در زیر آن یعنی به سمت اپیدرم تحتانی قرار می‌گیرند (شکل ۷-۱۴ و ۷-۱۵ الف). اپیدرم مجاور رگبرگها فاقد روزنه بوده و پارانشیم مجاور آنها نیز فاقد کلروپلاست می‌باشد. در رگبرگ‌های بازدانگان مانند کاج در طرفین آوندهای چوبی و آبکش آنها سلولهای پارانشیمی خاصی در دو ردیف دیده می‌شود که دارای لان‌های حجره‌ای است و به آنها **بافت تراونده** می‌گویند. آوندهای چوبی برگ اغلب ناقص و دارای پونکتوآسیون مارپیچی و یا حلقوی می‌باشند که در انشعابات خود تدریجاً باریکتر شده و بالاخره آخرین سلول آنها که منتهی الیه رگبرگ را تشکیل می‌دهند و به وسیله بافت پارانشیم برگ احاطه می‌گردند، در بعضی موارد به بافت پارانشیمی و اسفنجی اپی‌تم (Epitheme) که فاقد کلروپلاست است منتهی شده و به وسیله آن به روزنه‌های آبی مربوط می‌گردند.

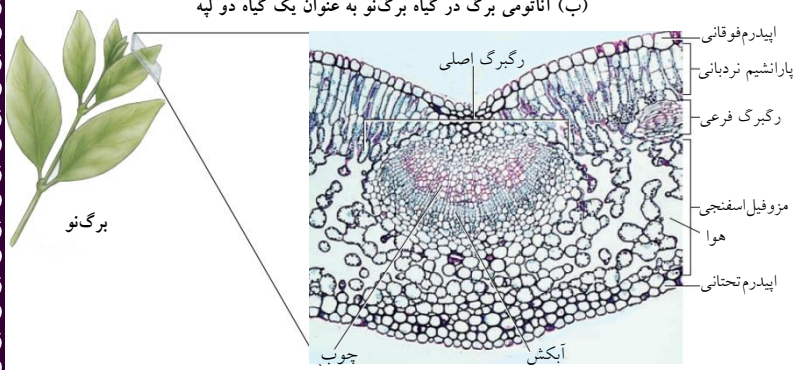
۷-۸-۲-۳- غلاف آوندی (Bandle sheath) و ساختار کرانز (Kranz anatomy): بافتهای آوندی رگبرگ‌ها بندرت با فضای بین سلولی مزوفیل تماس دارند به همین دلیل رگبرگهای بزرگ با سلولهای پارانشیم که کلروپلاست اندکی دارند محصور شده‌اند در حالی‌که رگبرگهای کوچک بوسیله یک یاچند لایه از سلولهای پارانشیمی، کلانشیمی یا اسکلرانشیمی بنام غلاف آوندی (Bundle shaeth) بطور فشرده احاطه شده‌اند. غلاف آوندی تا انتهای رگبرگ‌ها کشیده شده و این مسله سبب می‌شود تا کلیه موادی که خارج و یا داخل آوندها می‌شود باید اول از غلاف آوندی عبور کند. بنابراین این غلاف نقشی مشابه آندودرم ریشه دارد. همچنین غلاف آوندی باعث می‌شود آفات مکنده همانند شته‌ها به سختی بتوانند نیش خود را وارد آوندهای آبکش بکنند و از شیره پرورده گیاه استفاد نمایند. منشا غلاف آوندی متفاوت می‌باشد طوری که در برخی گونه‌ها از پروکامبیوم و در برخی دیگر از مریستم‌های زمینه به وجود می‌آیند. رگبرگ‌های بزرگ در دولپه‌ای‌ها به وسیله سلولهای کلانشیم یا اسکلرانشیم محصور می‌شوند که به برگ استحکام می‌بخشد. در برگ تک‌لپه‌ای‌ها رگبرگ ممکن است با فیبر احاطه شود. همچنین اپیدرم فوقانی برخی از غلات دارای سلوهای بزرگ با دیواره نازک به نام سلول‌های حبابی‌شکل (Bulliform) در هر دو طرف رگبرگ اصلی می‌باشد (شکل ۷-۱۷ الف). این سلوها در پیچش و تاب خوردن برگ غلات هنگام تنش خشکی نقش دارند. هنگامی که آب کافی در اختیار غلات می‌باشد این سلول‌ها در حالت تورژشانس قرار دارند و همین باعث ایجاد فشار به دو طرف برگ می‌شود و برگ را باز می‌کند. اما اگر گیاه در حالت خشکی قرار داشته باشد، این سلول‌ها چروکیده و برگ‌ها بسته می‌شوند. بسته شدن برگ باعث کاهش میزان تبخیر و تعرق از برگ و مقاومت به کم‌آبی می‌شود

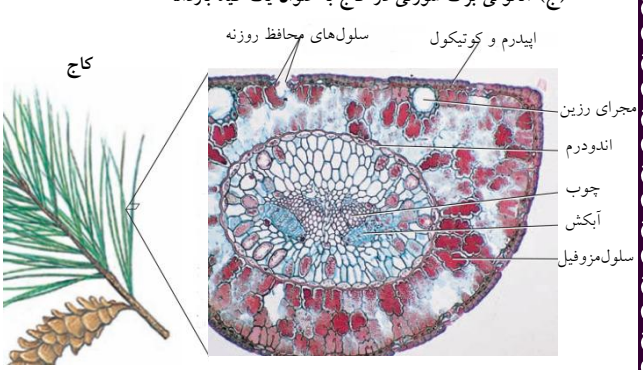


شکل ۷-۱۷- سلول‌های حبابی‌شکل در محل اتصال پهنک در برگ غلات که در حالت تورژسانس قرار دارد

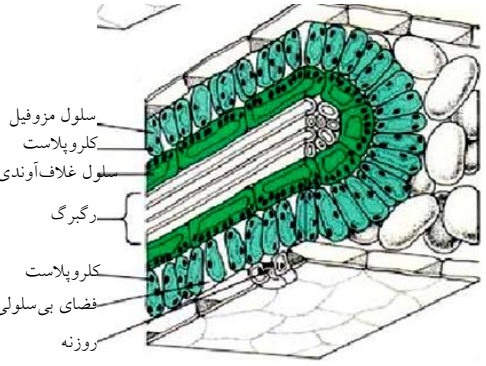
گیاهان C_3 و C_4: در برگ گیاهان C_3 (گیاهانی که اولین ترکیب تثبیت CO_2، ترکیب ۳ کربنی ۳-فسفوگلیسرات است) سلولهای مزوفیل و سلولهای غلافی دستجات آوندی بطور فشرده کنار هم قرار نگرفته‌اند همچنین سلولهای کوچک غلاف آوندی فاقد کلروپلاست یا مقدار خیلی کم کلروفیل دارند و نشاسته در آنها ذخیره می‌گردد. مانند گندم. اما در گیاهان C_4 (گیاهانی که اولین ترکیب تثبیت CO_2، ترکیب ۴ کربنی اگزالواستات است) سلول‌های مزوفیل و غلاف آوندی دو لایه متراکم و مرتب در اطراف دستجات ایجاد می‌کنند و سلولهای غلاف آوندی حاوی تعدادی زیاد کلروپلاست درشت می‌باشند (به این ساختار کرانز Kranz هم می‌گویند). مانند ذرت (شکل ۷-۲۰)



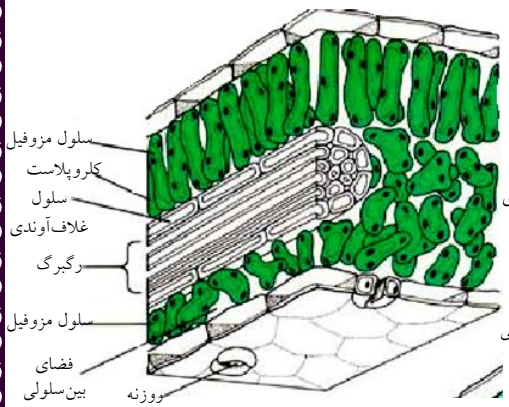




شکل ۷-۱۸- (**الف**) گندم یک گیاه تک‌لپه می‌باشد که دارای رگبرگ‌های موازی می‌باشد و مشخصه اصلی آن داشتن غلاف آوندی احاطه کننده بافت‌های هادی می‌باشد. (ب) ساختار برگ در برگ نو که دارای یک رگبرگ اصلی و رگبرگ فرعی می‌باشدو سلول‌ها غلاف آوندی در آن دیده نمی‌شود. (**ج**) برخلاف برگ گیاهان نهادانه (مانند گندم و برگ نو) برگ بازدانگانی مثل کاج فقط دارای یک نوع پارانشیم می‌باشد. همچنین دارای آندودرم و نیز مجاری رزینی (بافت‌های ترشح‌کننده می‌باشد)



ساختار برگ در یک گیاه C4



ساختار برگ در یک گیاه C3

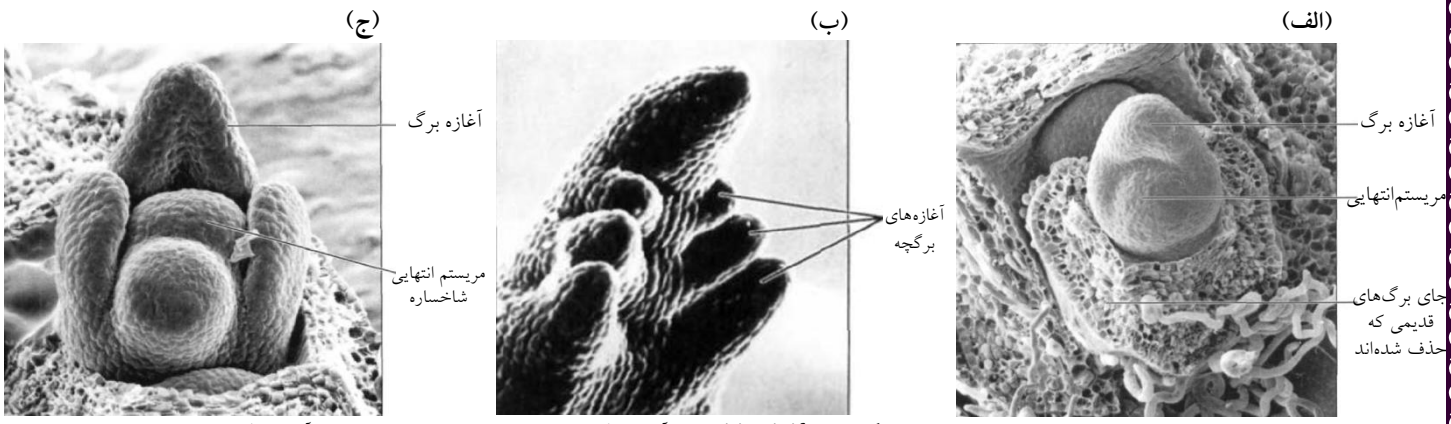
شکل ۷-۲۰- تفاوت ساختار برگ گیاهان C3 و گیاهان C4. برگ گیاهان ۴ کربنه ساختار کرانز دارد. در این برگ‌ها، غلاف آوندی دارای لوله‌های غربالی بوده و مجاری آوند چوبی به وسیله سلول‌های غلاف آوندی احاطه شده‌اند، اطراف سلول‌های غلاف آوندی را سلول‌های مزوفیل فرا گرفته است. سلول‌های مزوفیل با فضای گازی بین‌سلولی در ارتباط هستند. سلول‌های مزوفیل و غلاف آوندی با یک دیواره سوبرینی غیر قابل نفوذ به گازها از هم جدا هستند. در گیاهان C4 در سلول‌های مزوفیل اگزالواستات تشکیل می‌شود که به سلول‌های غلاف آوندی منتقل شده و در آنجا به دی‌اکسید کربن آزاد شده و در اختیار کلروپلاست قرار می‌گیرد

۶-۹- رشد و نمو برگ و ساختمان آن

دولپه‌ای‌ها: برگ‌ها از فعالیت مریستم انتهایی شاخساره به وجود می‌آیند. در قاعده مریستم سلول‌های که درست در داخل پروتودرم قرار دارند به طرف بیرون شروع به تقسیم شدن می‌کنند و یک برآمدگی به نام **آغازه برگ** Leaf primordium (شکل ۷-۲۱ الف) را تشکیل می‌دهند که همانند یک مخروط باریک با رشد سریعی که دارد بلندتر از مریستم انتهایی شاخساره می‌شود. طی این مرحله آغازه برگ شامل پروتودرم برگ و مریستم زمینه‌ای برگ می‌باشند یعنی تمام سلول‌های آغازه مریستمی هستند و دارای سیتوپلاسم متراکم و واکوئل‌های کوچک می‌باشند. در مرکز آغازه برگ، رشته‌ای از سلول‌ها به بافت‌های آوند چوب و آبکش تمایز پیدا می‌کنند که به دسته‌های آوندی جوان در ساقه متصل می‌شوند. در برگ‌های مرکب هر آغازه یک برگچه را تشکیل می‌دهد (شکل ۷-۲۱ ب). با نمو پهنک، روزنه‌ها، کرک‌ها و غلاف آوندی و دمبرگ نیز تشکیل می‌شوند.

همچنان که آغازه برگ به طرف بیرون رشد می‌کند و ضخامتش زیاد می شود، شروع به تشکیل رگبرگ اصلی می‌کند. دوباره ردیفی از سلول‌ها در کناره آغازه به طرف بیرون تقسیم می‌شود و پهنک برگ را به وجود می‌آورد (شکل ۷-۲۱ ب). در نتیجه برگ‌های جوان دارای یک رگبرگ اصلی با دو بال کوچک (پهنک) می‌باشند. سلول‌هایی که در لبه پریموردیا قرار دارند همچنان مریستمی باقی می‌مانند و پهنک را گسترش می‌دهند (شکل ۷-۲۱ ب). در بسیاری از گیاهان چندساله (Perennial)، برگ‌ها در تابستان یا پاییز شروع به تشکیل شدن می‌کنند و وقتی به مرحله نموی که در بالا ذکر شد، رسیدند وارد دوره خفتگی (Dormancy) شده و بخشی از جوانه انتهایی یا جانبی در حال خواب می‌شوند. در بهار که جوانه‌ها باز می‌شوند، آغازه‌های برگ با جذب آب در واکوئل‌هایشان متورم شده و به سرعت تقسیم می‌شوند. با بلوغ برگ سنتز کلروفیل، کوتین و موم ادامه پیدا می‌کند. مبدأ تولید آن در گیاهان گلدار در سلولهای اپیدرم و پوست ساقه می‌باشند. یعنی بر اثر تقسیم بعضی از سلولهای اپیدرم ساقه، اپیدرم پهنک و دمبرگ به وجود آمده و در اثر تقسیم سلولهای پوست نیز بافتهای داخلی برگ به وجود می‌آیند.اگر سلولهای ابتدائی مولد برگ در قاعده برگ واقع باشد نمو برگ را بازپیت (Basipete) گویند. یعنی ابتدا قسمتهای انتهایی و سپس قاعده پهنک تولید می‌گردد. مانند نمو برگ گندم، زنبق، بلوط، مو، کنگر و سوسن. اما اگر کانون نمو برگ در قسمت انتهایی قرار گرفته باشد یعنی رشد برگ از قاعده شروع و به انتهای آن ختم گردد آن را بازیفوژ (Basifuge) گویند. مانند برگ هویج و آقاقیا.

تک‌لپه‌ای‌ها: برگ تک‌لپه‌ای‌ها نیز از آغازه برگ تشکیل می‌شود. قسمتی از مریستم انتهایی شاخساره همراه با آغازه تقسیم می‌شودو در نهایت یک ساختار کلاهک‌مانند ساخته می‌شود (شکل ۷-۲۲الف). با ادامه تقسیم سلولی در آغازه برگ و نیز مریستم انتهایی، آغاز برگ به صورت یک استوانه کاملاً مریستم انتهایی را دربر می‌گیرد. همزمان که محور فوقانی (مریستم انتهایی) رشد می‌کند و بافت ساقه و برگ‌های جدید را می‌سازد، آغاز هم که دور این محور انتهایی قرار دارد غلاف احاطه کننده برگ را می‌سازد. گیاهان تک لپه همانند چمن‌ها حتی در اثر چَرا توسط دام‌ها خورده شوند یا توسط آتش و حشرات از بین بروند، مریستم می‌تواند مجدداً فعال شود و یک پهنک جدید بسازد. این قابلیتی است که باعث می‌شود بتوان چمن‌ها را سرزنی کرد و آن‌ها مجدداً رشد کنند. هم در تک‌لپه‌ای‌ها و هم در دولپه‌ای‌ها برگ‌های جوان که فاقد بافت‌های محافظتی هستند تحت حمله آفات مکنده مثل شته، تریپس و کنه قرار می‌گیرند (شکل ۷-۲۲ ج)



شکل ۷-۲۱- (**الف**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از مریستم انتهایی در انگور (***Vitis vinifera***). به آغازه برگ در بالای مریستم انتهایی توجه کنید. آغازه برگ قدیمی‌تر که در پایین مریستم انتهایی قرار داشته است، حذف شده است. (**ب**) تصویر میکروسکوپی مریستم انتهایی در انگور. انگور دارای برگ پنجه‌ای‌شکل می‌باشد. آغازه‌ای که در بالاترین نقطه قرار دارد، در واقع قدیمی‌ترین آغازه می‌باشد که لوب اصلی را در برگ پنجه‌ای تشکیل می‌دهد و آغازهای دیگر بقیه لوب‌ها را تشکیل می‌دهند. (**ج**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از یک برگ مرکب که دارای تعداد زیادی آغازه برگ می‌باشد و هر آغازه یک برگچه را در برگ مرکب تشکیل می‌دهد.

شکل ۷-۲۲- در یک گیاه تک‌لپه بعد از اینکه آغازه برگ مرکزی تشکیل شد (الف)، نواحی مجاور مریستم انتهایی شاخساره فعال شده و به صورت جزئی از آغازه برگ تبدیل می‌شود. این در واقع همان غلاف برگی است که ساقه را در میان می‌گیرد (ب). برگ‌های جوان فاقد بافت های حفاظتی و استحکامی می‌باشند و در نتیجه به راحتی تحت حمله آفات مکنده مثل شته و تریپس قرار می‌گیرند.

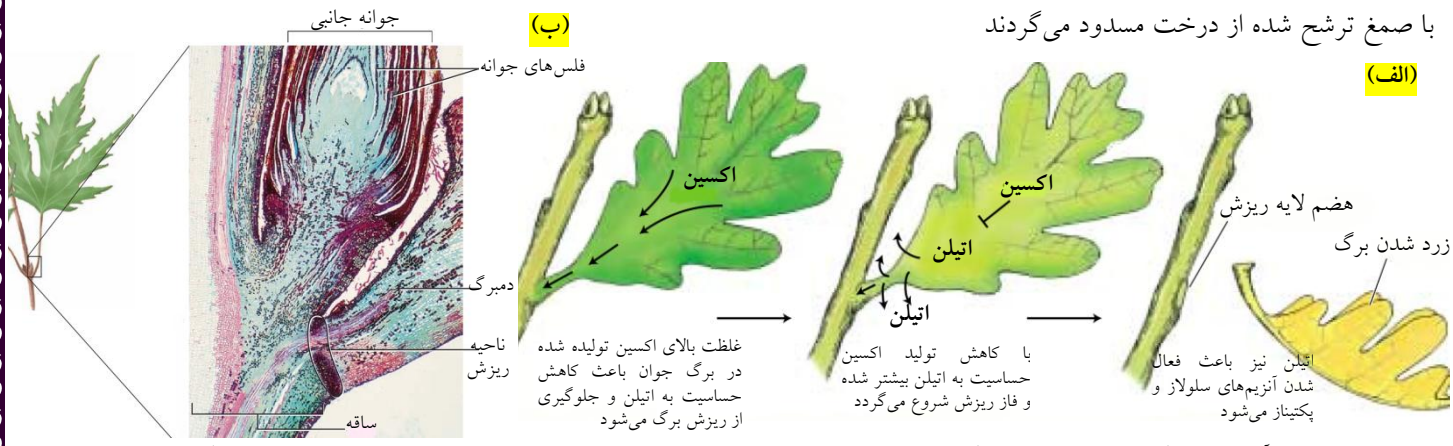
۶-۱۰- دوام برگ

برگ اغلب گیاهانی که در نواحی معتدله می‌رویند در بهار شکفته شده و در پائیز می‌افتد مانند اختر و تبریزی.که این قبیل برگها را کدوک (Cadueques) گویند. برگ بعضی از درختان مانند بلوط و راش یکسال کامل در روی درخت باقی مانده و با وجودی که در پائیز زرد می‌شود اما در اول بهار یعنی موقع شکفتن جوانه محوری و در نتیجه فشار وارده از ساقه جدا می‌گردد و آنها را مرسسانت (Mercescentes) گویند. برگهای شمشاد و کاج دو یا چند سال روی درخت باقی می‌ماند و آنها را برگهای دائم یا پرزیستانت (Persistantes) گویند. درختانی که دارای برگهای دائم‌اند کاملاً خزان نمی‌کنند بلکه قسمتی از برگهای آن هر سال روی درخت باقی می‌ماند از این جهت آنها را همیشه سبز گویند.

۶-۱۱- ریزش برگ

درختان و درختچه‌های چندساله مناطق معتدله با فرارسیدن فصل پاییز و احساس سرما برگ‌هایشان را می‌ریزند و وارد دوره رکود می‌شوند. به این گیاهان **خزان‌کننده** Deciduous گفته می‌شود. در گیاهان دائم‌سبز برگ‌ها به تدریج می‌ریزند و برگ‌های دیگر جایگزین آن می‌شوند. به همین دلیل گیاه همیشه سبز به نظر می‌رسد. در محل جدا شدن برگ از ساقه معمولاً اثر مشخصی قابل مشاهده است. در درخت عرعر که دمبرگ قطور و غلاف پهن دارد حتی دسته‌های چوبی و آبکش در محل ریزش برگ، با چشم شمرده می‌شود. برگ درخت خرما کاملاً در قاعده دمبرگ جدا نمی‌شود و قسمتی از دمبرگ روی ساقه باقی می‌ماند و در نتیجه ساقه درخت خرما بر عکس سایر درختان پله‌پله و نردبانی‌شکل به نظر می‌رسد. بخشی از بافت دمبرگ که برگ از آن‌جا می‌ریزد، **لایه ریزش** Abscission layer نام دارد که یک لایه چوب‌پنبه‌ای است و با بافت‌های اطراف

خود ساختار متفاوتی دارد (شکل ۷-۲۳). این لایه در آخر فصل پائیز تولید می‌شود و در ابتدا برگ فقط از طریق دستجات چوب و آبکش به ساقه متصل باقی می‌مانند. این عمل باعث به تعویق انداختن سقوط برگ می‌گردد. در این حالت اگر انشعابات و اتصال دسته‌های چوب و آبکشی وجود نداشته باشد برگ بدون مانع از ساقه جدا شده و می‌افتد. در نهایت برگ با اثر کمترین نسیم و یا سنگینی خود برگ از ساقه جدا می‌شود. دلیل اینکه در برگ‌ها ریزش اتفاق نمی‌افتد، تولید هورمون اکسین و عدم تولید هورمون اتیلن می‌باشد. یعنی تعادل بین این دو هورمون تعیین‌کننده ریزش برگ می‌باشد. اما با فرا رسیدن پاییز و درک حرارت پایین توسط گیاه و نیز در شرایطی که گیاه تحت تنش خشکی یا حمله آفات قرار می‌گیرد، این تعادل به هم خورده و هورمون اتیلن بیشتر تولید می‌شود که در نتیجه آنزیم‌های هضم کننده تیغه میانی سلول‌ها (همانند آنزیم سلولاز که هضم کننده سلولز است و آنزیم پکتیناز که هضم کننده پکتین می‌باشد) شروع به فعالیت می‌کنند. جدیداً مشخص شده است که پروتئین اکسپانسین Expansion نیز در ریزش برگ‌ها نقش دارد. بعد از اینکه برگ از ساقه جدا شد، برای کاهش از دست رفتن آب و نیز جلوگیری از نفوذ عوامل بیماری‌زا، یک لایه محافظ Protective layer در محل ریزش تشکیل می‌شود طوری که سلول‌های این لایه مملو از سوبرین هستند و با صمغ ترشح شده از درخت مسدود می‌گردند



شکل ۷-۲۳- (**الف**) فرآیند ریزش برگ در درختان خزاندار. برگ‌های جوان به دلیل تولید اکسین عکس‌العملی به تولید اتیلن نشان نمی‌دهند و این باعث می‌شود که برگ همچنان روی ساقه باقی افزایش سن برگ، میزان تولید اکسین کاهش پیدا می‌کند در نتیجه اتیلن که یک هورمون گیاهی است تولید می‌شود .اتیلن تولید شده باعث تحریک فعالیت آنزیم‌های هضم کننده پلی‌ساکارید موجود در دیواره سلولی (همانند آنزیم‌های پکتیناز و سلولاز) می‌شود که نتیجه ریزش برگ می‌باشد. (ب) ساختار دمبرگ در ناحیه ریزش برگ در درخت افرای نقره‌ای

۶-۱۲- تغییر رنگ برگ‌ها در پاییز

برگ بسیاری درختان مثمر و درختان غیر مثمر هنگامی که به دوره پیری می‌رسند، سلول‌هایشان به دلیل برهمکنش بین پروتئین‌ها و تانن‌های ذخیره شده در واکوئل دچار مرگ می‌شوند. این شبیه واکنشی است که در صنعت پوست‌سازی استفاده می‌شود و وقتی به پوست جدا شده از حیوانات تانن اضافه می‌شود به شکل یک چرم قهوه‌ای و سفت در می‌آیند و سلول‌هایشان می‌میرند. با این حال برگ بسیاری از درختان خزان‌کننده قبل از مرگ و ریزش دچار تغییر رنگ از سبز به رنگ‌های قرمز، زرد و نارنجی می‌شوند. کلروپلاست برگ‌های بالغ دارای انواع رنگیزه‌های **کلروفیل** Chlorophyll (سبز) و **کاروتنوئیدها** Carotenoids (رنگیزه‌های عامل رنگ زرد، قرمز و نارنجی) می‌باشد. همچنین انواع دیگری از رنگیزها به نام **آنتوسیانین‌ها** Anthocyanins در واکوئل‌ها وجود دارند که عامل رنگ‌های صورتی، بنفش و آبی هستند و در اندام‌هایی مثل ریشه چغندر لبویی و میوه انگور وجود دارند و بعضاً در برگ‌های در حال ریزش در پاییز نیز دیده می‌شود. چون میزان کلروفیل نسبت به بقیه رنگیزه‌ها در برگ بیشتر است، در نتیجه برگ سبزرنگ دیده می‌شود. در پاییز با کاهش دمای هوا، رنگیزه کلروفیل تجزیه می‌شود و رنگیزه‌های کاروتنوئیدی که در زیر کلروفیل نهفته بودند، ظاهر می‌شوند. برخی درختان همانند درخت طوس برگ‌های‌شان که در پاییز در حال ریزش است، فقط یک رنگ را بروز می‌دهند و درخت از دور به صورت تک‌رنگ دیده می‌شود اما بسیاری از درختان همانند صنوبر، افرا، زبان‌گنجشک و بیشتر درختان میوه، به دلیل داشتن انواع کاروتنوئیدها داکنه گسترده‌ای از رنگ‌های زرد، قرمز و نارنجی را نشان می‌دهند. برخی از درختان حتی در حالت فصل اصلی رشد یعنی بهار و تابستان دارای برگ‌های رنگی هستند همانند افرای قرمز که در فضای سبز زیبایی خاصی به مناظر می‌دهد.

رابطه اکولوژیکی برگ‌ها و انسان

بسیاری از سبزی های زراعی برای برگ‌های خوراکیشان کشت و کار می‌شوند. برگ‌ها به ویژه برگ‌های سبز تیره منبع غنی ویتامین‌های A و C و نیز املاح معدنی مثل آهن و کلسیم می‌باشند. کلم، کاهو، اسفناج، کرفس و ریواس از جمله این سبزی‌ها می‌باشند. همچنین برگ بسیاری از گیاهان که دارای ترکیبات موثره گیاهی Phytochemical هستند همانند نعنا، ریحان، ترخون، آویشن، مرزه، پونه، شوید و تره ایرانی به عنوان ادویه جهت بهبود طعم به غذاها اضافه می‌شود. کلم (*Brassica oleraceae*) یک گیاه دوساله می‌باشد که به عنوان گیاه یکساله برداشت می‌شود. چون کلم سازگار به آب وهوای مدیترانه‌ای می‌باشد از حدود ۴۰۰۰ سال پیش کشت و کار می‌شود. بخش خوراکی کلم شامل یک ساقه فشرده می‌باشد که در آن برگ‌ها به طور لایه لایه جوانه مرکزی را احاطه کرده‌اند. کاهو (*Lactuca sativa*) یک سبزی یکساله بومی نواحی مدیترانه‌ای است که حدود ۲۵۰۰ سال کشت و کار می‌شود. سه نوع کاهوی پیچ، برگی و کاهوی پَرَک وجود دارد (شکل پایین) که به صورت تازه‌خوری و در سالاد مورد استفاده قرار می‌گیرند. بعضی از رنگ‌ها (مانند رنگ زرد از انگور خرسی، رنگ قرمز از حنا و رنگ آبی از زبان‌گنجشک) از برگ‌ها استخراج می‌شوند. بسیاری از الیاف جهت تهیه طناب و ریسمان از برگ‌ها به دست می‌آید. از گونه‌های مختلف آگاو حدود ۸۰ درصد محصولات لیفی جهان حاصل می‌شود. در کوهستان‌های مرتفع شیلی و پرو از برگ‌های گیاه آزورلا (*Azorella*) جهت سوخت استفاده می‌شود. این گیاه دارای رزین فرواوانی می‌باشد که هنگام سوختن شعله فوق‌العاده گرمی ایجاد می‌کند. برگ‌های بسیاری از گیاهان تولید روغن می‌کنند. برای مثال روغنی از برگ‌های واریته‌ای از درخت پرتقال استخراج می‌شود. از اسطوخودوس برای معطر کردن صابون‌ها و بعضی مواد بهداشتی استفاده می‌شود.

برگ‌ها منبع مهمی از داروهای مورد استفاده در پزشکی و نیز مواد مخدر و سمی هستند. کوکائین که از **درخت کوکا** (*Erythroxylon coca*) بومی آمریکای جنوبی به دست می‌آید، به عنوان یک داروی بی‌هوشی و نیز یک ماده مخدر استفاده می‌شود. سرخ‌پوست‌ها با مصرف کوکا برای ساعت‌ها بدون خوردن غذا کار می‌کردند. زیرا ترکیبات موجود در آن عصب‌های مربوط به گرسنگی را غیرفعال می‌کردند. **بلادون** *Belladona* دارویی پیچیده است که از برگ گیاه *Solanum nigrum* به دست می‌آید. و تاکنون چندین دارو از جمله آتروپین از آن جدا شده‌اند که در درمان شوک، اتساع چشم، تخفیف دردهای موضعی و کنترل ترشحات به کار می‌رود. برگ گل انگشتانه *Digitalis purpurea* دارای ترکیب دیجیتالیس می‌باشد که برای تنظیم فشار خون و ضربان قلب استفاده می‌شود. توتون *Nicotiana tobacco* از دیگر محصولات برگی است که منبع آلکالوئید نیکوتین می‌باشد و هر ساله ۱ میلیون تن از برگ آن مصرف می‌شود. ماری‌جوانا یا شاهدانه (*Cannabis sativa*) یک ماده مخدر برگی دیگر می باشد که ماده فعال آن تتراهیدرول کانابنیول (THC) می‌باشد که برای کاهش حالت تهوع در بیماران شیمی‌درمانی استفاده می‌شود. از برگ تعدادی از گیاهان انواع نوشابه‌ها و نوشیدنی‌ها تهیه می‌شود. به عنوان نمونه گیاه چای (*Cameillia sinensis*) که دارای ماده موثره **تئین** می‌باشد در بسیاری از کشورهای دنیا از جمله ایران برای تهیه نوشیدنی چای مورد استفاده قرار می گیرد. اگر به ترکیبات سازنده انواع آبجوهای غیرالکلی توجه کنید یکی از اجزای سازنده آن عصاره برگ گیاه رازک (*Humulus lupulus*) می‌باشد که برای تهیه این دست از نوشیدنی‌ها استفاده می‌شود.

انواع سبزی‌های برگی که استفاده فراوانی در زندگی روزمره انسان‌ها دارند. به ترتیب از سمت راست: کلم پیچ، ریواس، کاهوی پیچ، کرفس و اسفناج.

۶-۱۲- سؤالات متداول

۱- اختر، بلوط و کاج به ترتیب از نظردوام برگ چگونه‌اند؟

الف) پرزیسانت، کدوک و مرسسانت　　ب) مرسسانت، پرزیسانت و کدوک

ج) کدوک، مرسسانت و پرزیسانت　　د) کدوک، پرزیسانت و مرسسانت

۲- محل ارتباط بافتهای آوندی برگ و جوانه‌ها با بافتهای آوندی ساقه چه نامیده می‌شود؟

الف) میان‌گره　　ب) جوانه نابجا　　ج) جوانه خفته　　د) گره

۳- در پاییز هنگام تغییر رنگ برگ رنگیزه ..... از بین رفته و رنگیزه‌های ..... ظاهر می‌شوند.

الف) کلروفیل-کلروفیل　　ب) کاروتنوئیدی-کلروفیل　　ج)کلروفیل-کاروتنوئیدی　　د)کاروتنوئیدی-کاروتنوئیدی

۴- ساختار کرانز (Kranz) در کدام یک از گیاهان زیر وجود دارد؟

الف) گیاهان C3　　ب) گیاهان دولپه‌ای　　ج) گیاهان C4　　د) گیاهان تک‌لپه

۵- چرا برگ‌ها آوندهای ثانویه ندارند؟

۶- براکته‌ها چه هستند؟

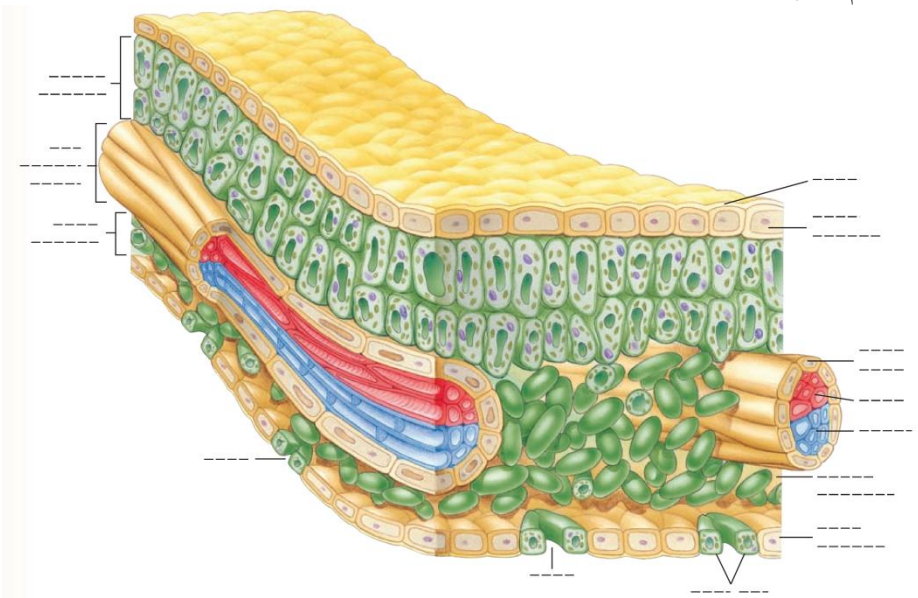
۷- چرا رنگ برگ‌ها در پاییز تغییر می‌کند؟

۸- با یک شکل انواع برگ‌های ساده، مرکب و نیز انواع فیلوتاکسی متقابل، متناوب و چرخشی و همچنین انواع رگ‌بندی در برگ‌ها را نشان دهید.

۹- تفاوت‌های ساختاری بین برگ گیاهان دولپه و گیاهان تک‌لپه را چه به صورت چشمی و چه در زیر میکروسکوپ شرح دهید.

۱۰- چگونگی ریزش برگ و دخالت هورمون‌های گیاهی در این فرآیند را توضیح دهید.

۱۱- قسمت‌های خالی را در دیاگرام زیر پر کنید.



سوالات مفهومی:

۱۲- مزایا و معایب داشتن برگ‌های بزرگ چیست؟ برعکس اگر یک گیاه برگ‌های ریز ولی فراوان داشته باشد چه مزایا و معایبی خواهد داشت؟

۱۳- در فصل ۳ گفته شد که سلول‌های گیاهی دارای کانال‌های ارتباطی به نام پلاسمودسماتا هستند که رد و بدل مواد بین سلول‌ها را برقرار می‌کنند، به نظر شما با وجود پلاسمودسماتا آیا وجود رگبرگ‌ها برای تبادل شیره خام و شیره پرورده در پیکره گیاه ضروری است؟

۱۴- به نظر شما چرا خالق هستی برگ‌ها را به گونه‌ای آفریده که در نیمه بالایی پارانشیم نردبانی و در نیمه پایین پارانشیم مزوفیل وجود دارد؟

۴- پیچک‌ها و خارها ساقه یا برگ تغییر شکل‌یافته هستند، چگونه می‌توان تشخیص داد که این ساختارها از ریشه منشأ می‌گیرند یا ساقه؟

فصل هشتم: گل، میوه و بذر

Chapter 8: Flower, Fruit and Seed

فصل هشتم: گل، میوه و بذر

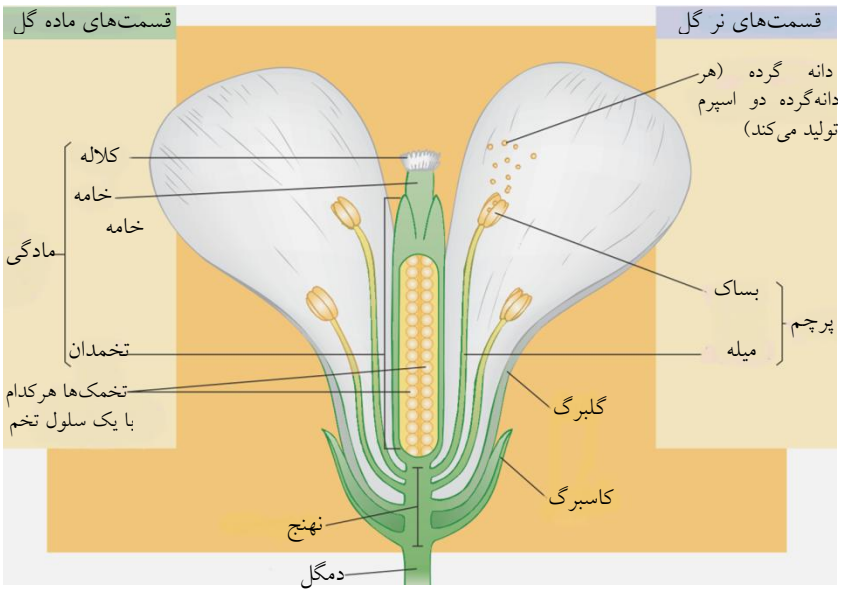
Chapter 8: Flower, fruit and seed

۸-۱- مقدمه

در عالم حدود ۳۰۰۰۰۰ گونه گیاه گلدهنده وجود دارد. تولید مثل در گیاهان عالی (Higher plant) فرآیند پیچیده‌ای می‌باشد که به دو صورت تولید مثل جنسی Sexual reproduction و تولیدمثل غیرجنسی Asexual reproduction صورت می‌گیرد. تولید مثل جنسی در گیاه شامل دو مرحله اصلی اسپوروفیت Sporophyte (دیپلوئید 2n) و گامتوفیت Gametophyte (هاپلوئید n) می‌باشند. بیشتر گیاهان عالی شامل بازدانگان، نهاندانگان و سرخس‌ها در بدنه رویشی خود دارای سلول‌های اسپوروفیت هستند یعنی هر سلول رویشی دارای دو دسته کروموزومی (2n) می‌باشد تمام این سلول‌ها از سلول تخم (Egg cell) منشأ می‌گیرند. در حالی که در مرحله گامتوفیتی، گامت نر (Sperm) و **گامت ماده** (Egg) تولید می‌شوند که با عمل **لقاح** Fertilization و امتزاج با یکدیگر سلول تخم را به وجود می‌آورند که در اینجا گیاه از مرحله گامتوفیتی وارد مرحله اسپوروفیتی می‌شود. گل دستگاه تولیدمثل در گیاهان عالی است و در پیدازادان (Phanerogame) خصوصاً نهاندانگان (Angiospermes) به حد اعلای رشد خود می‌رسد و اغلب دارای عطر و رنگ مخصوصی است که جلب توجه می‌کند. درباره منشا گل نظریات مختلفی بیان شده است. نظریه‌ای که مدتها مورد قبول دانشمندان بوده و ممکن است امروز هم عده‌ای از دانشمندان علوم بیولوژی به آن معتقد باشند نظریه دگردیسی یا متامورفوز (Metamorphose) است. دانشمندان طرفدار این نظریه مانند انگلر (Engler) گیاهشناس آلمانی پس از بررسی و مطالعه اجزای مختلف گل بیان کردند که هر گل شاخه کوتاهی است با نمو محدود که برگهای آن تغییر شکل یافته و به اجزای گل تبدیل شده است. به عبارت دیگر این دانشمندان دستگاه تولیدمثل را در گیاهان از مجموع برگهای تغییر یافته می‌دانند. عده‌ای دیگر از دانشمندان بر این عقیده‌اند که فقط کاسبرگها منشأ برگی داشته و بقیه اجزای گل یعنی گلبرگها، پرچمها و مادگی منشأ برگی نداشته و مستقل هستند. موفقیت گیاهان گل‌دهنده (Angiosperm) به دلیل تکثیر به صورت جنسی و غیرجنسی می‌باشد. این به دلیل داشتن رنگ، عطر و ساختارهای مختلف در گل می‌باشد.

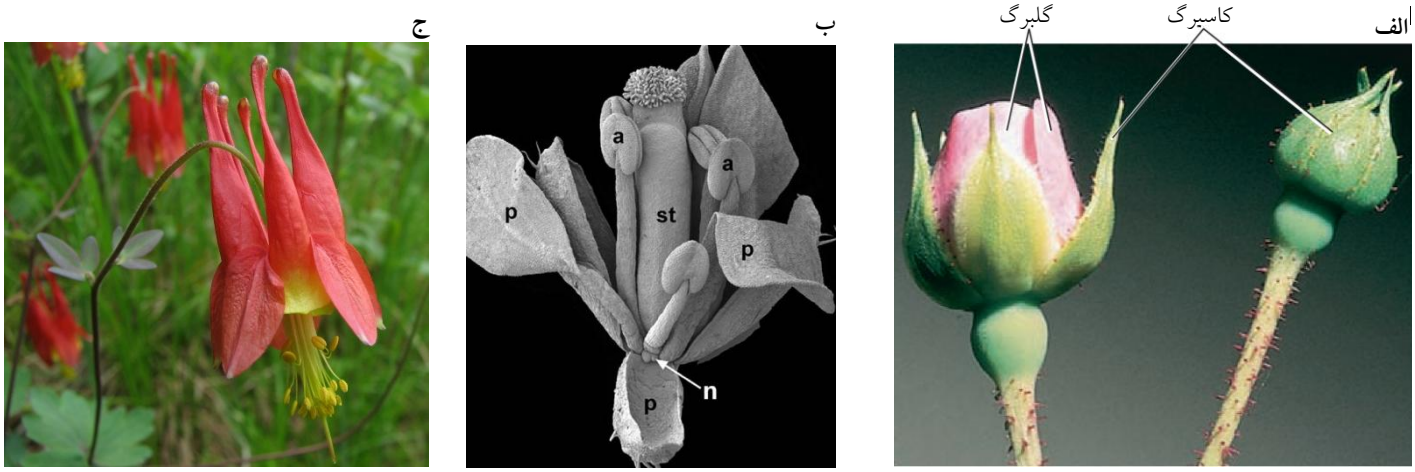
۸-۲- ساختمان گل Flower structure

گل ساختار مخصوص نهاندانگان (Angiosperm) می‌باشد و مانند جوانه‌ها از کنار برگ کوچکی بنام براکته (Bract) خارج می‌شود و روی قسمتی از ساقه بنام پایه گل (Pedicel or peduncle) یا دمگل قرار گرفته است. صرف نظر از شکل، تمام گل‌ها دارای مشخصات کلی و مشترک هستند. بخش انتهای دمگل متورم شده و قسمتهای مختلف گل بروی آن قرار می‌گیرد که نهنج (Receptacle or Thalamus) نامیده می‌شود. یک گل شامل چهار قسمت کاسبرگ (Sepal)، گلبرگ (Petal)، پرچم (Stamen) و مادگی (Pistil). به مجموعه کاسبرگ‌ها و گلبرگ‌ها پوشش گل (Perianth or Pergounnium) گفته می‌شود که در زیر محل اتصال پرچم و تخمدان به نهنج متصل می‌گردد. همچنین مجموع پرچم و مادگی اندام‌های زایای گل را تشکیل می‌دهند.



شکل ۸-۱- دیاگرام برش عرض گل در آرابیدوپسیس. هر گل دارای چهار گلبرگ، چهار کاسبرگ، ۶ پرچم و یک مادگی می‌باشد.

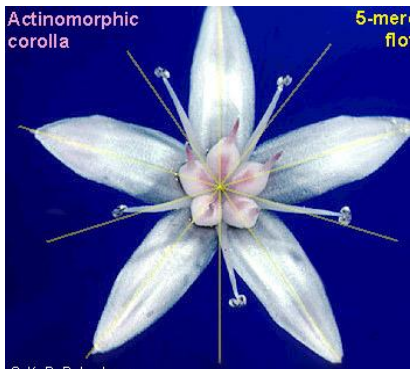
۸-۲-۱- کاسه گل (Calix) یا کاسبرگ (Sepal): کاسه گل از مجموعه قطعات سبزرنگ شبیه به برگ، بنام **کاسبرگ** ساخته شده و چون مانند برگ دارای کلروپلاست کلروفیل‌دار می‌باشد در نتیجه توانایی فتوسنتز دارد ولی نقش اصلی آن حفاظت از سایر قسمت‌های گل به ویژه در مرحله غنچه می‌باشد (شکل ۸-۲ الف). کاسبرگ‌ها اولین قسمت از گل هستند که ظاهر می‌شوند. در تصاویر حاصل از میکروسکوپ الکترونی می‌توان قسمت‌های در حال تشکیل مشاهده کرد (شکل ۸-۲ ب) گاهی مواقع کاسبرگ‌ها رنگی و شبیه گلبرگ‌ها هستند. به این نوع کاسبرگ‌ها **پتالوئید** یا **تپال** (Petaloid or Tepal) گفته می‌شود. مانند آلاله، کلماتیس و زنبق. به مجموعه کاسه گل و جام گل مشابه به هم **پریگون** گفته می شود. تعداد کاسبرگ در یک گونه گیاهی معمولاً ثابت است. مثلاً در تک‌لپه‌ای‌ها سه عدد و در اکثر دولپه‌ای‌ها پنج عدد می‌باشد. کاسه گل معمولاً نظم و تقارن محوری گل را حفظ می‌کند در گیاهانی مانند لادن و زبان درقفا (*Aquilegia*) یکی از کاسبرگ‌ها به لوله تو خالی طویل بنام **مهمیز** (Spur) تبدیل شده است که نوش‌گل یا نوشجای (Nectary) که مایع معطری است را ترشح می‌کند (شکل ۸-۳ ج). دوام کاسبرگ‌ها در گیاهان مختلف متفاوت است مثلاً در شقایق و خشخاش با شکفته شدن گل، کاسبرگ‌ها می‌افتند ولی در میخک و بنفشه، بادمجان و خرما پس از رسیدن میوه کاسبرگ‌ها روی گل باقی می‌مانند. کاسه گل برخی از نباتات مانند گون (*Astragalus sp.*) و عروسک پشت پرده در مدت نمو میوه نیز به نمو خود ادامه داده و حجیم گشته و میوه را کاملاً در بر می‌گیرند و پس از رسیدن میوه رنگین و زینتی می‌شوند، یا مانند کاسبرگ‌های توت گوشتی و آبدار شده و قسمت خوراکی را تشکیل می‌دهند. اگر کاسه بعضی از گلها منظم و تقارن محوری خود را حفظ نمایند آن را کاسبرگ منظم گویند مانند پامچال و میخک و در غیر اینصورت کاسبرگها را نامنظم گویند مانند کاسبرگهای لادن، شبدر و آقاقیا. در گل توت‌فرنگی، میخک و ختمی به کاسه گل یک کاسه فرعی دیگر به نام کالیکول (Calicule) ضمیمه می‌شود که با کاسبرگ‌های اصلی بطور متناوب قرار می‌گیرد. اگر کاسبرگها جدا از هم باشند جداکاسبرگ (Dialysepalous) و در صورتی که به هم پیوسته باشند پیوسته کاسبرگ (Gamosepalous) گفته می‌شوند.



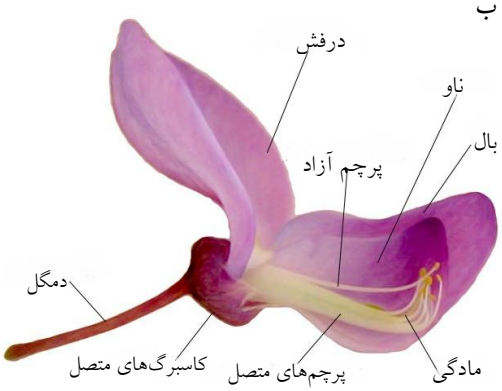
شکل ۸-۲- (الف) کاسبرگ‌های جدا در گل رز در مرحله غنچه نقش حفاظتی دارند. (ب) تصویر میکروسکوپ الکترونی از گل در حال تشکیل آرابیدوپسیس (*Arabidopsis taliana*) (a: بساک؛ n: نوش‌جای (محل تولید شهد)؛ p: گلبرگ؛ st: خامه). (ج) مهمیز در گل زبان در قفا (*Aquilegia canadensis*)

۸-۲-۲- جام گل (Corolla) یا گلبرگ (Petal): جام گل از گلبرگ‌ها که دارای رنگهای مختلفی هستند، تشکیل شده است. شکل گلبرگ‌ها در گیاهان مختلف متفاوت است. بعضی ساده و بعضی دیگر مانند تاج‌الملوک قیفی شکل و به مهمیزی منتهی می‌شود. در شب‌بو و میخک گلبرگها به نوک باریکی منتهی می‌شود که قسمت پهن آن را پهنک و انتهای آن را ناخنک یا زبانک می‌نامند.گل‌های منظم (Actinomorphic) مانند شب‌بو و میخک دارای تقارن محور و منظم هستند (شکل ۸-۳ الف). اما در آقاقیا و میمون جام گل نامنظم (Zygomorphic) می‌باشند. در تیره نخود جام از ۵ گلبرگ آزاد و منظم تشکیل یافته که هر یک به اسامی مخصوصی به نام **درفش، بال** و **ناف** خوانده می‌شوند (شکل ۸-۳ ب). بعضی از گلبرگها به هم پیوسته‌اند و آنها را گاموپتال (Gamopetalous) می‌نامند(شکل ۸-۳ ج). مانند نیلوفر، توتون و میمون. برخی دیگر دارای گلبرگهای جدا و آزاد هستند که آنها را جدا گلبرگ (Diallypetalous) می‌نامند. بعضی از گلها فاقد گلبرگ می‌باشد که آنها را گیاهان بدون گلبرگ می‌گویند. مانند غلات. رنگین بودن گلبرگ‌ها در گیاهان به استثنای گندم و امثال آن به علت رنگیزهای آنتوسیانین و کاروتنوئید می‌باشد.

الف



ب

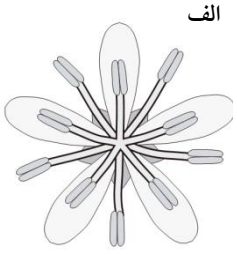


ج

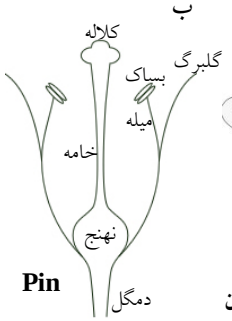
شکل ۸-۳- (الف) ساختار یک گل منظم در نوعی کراسولا (*Crassula argentea*) که دارای تقارن محوری می‌باشد. (ب) ساختار یک گل نامنظم در نخود (تیره لوبیاسانان *Fabaceae*) که دارای ۵ گلبرگ می‌باشد که در بین آن‌ها درفش، بال و ناو مشخص شده است. (ج) ۵ گلبرگ در گل‌های پیچ امین‌الدوله (*Lonicera japonica*) به هم متصل می‌شوند و یک لوله را تشکیل می‌دهند

۸-۲-۳- مجوع پرچم‌ها یا نافه گل (Androecium): به مجموع پرچم‌های گل **نافه گل** گفته می‌شود که سومین حلقه گل از خارج به داخل بوده و یکی از قسمت‌های اساسی گل و جزو دستگاه تولید مثل جنسی بشمار می‌رود. پرچم‌ها (Stamen) مولد دانه گرده و گامت نر هستند و همانند بقیه قسمت‌های گل از مریستم انتهایی گل منشأ می‌گیرند. تعداد پرچم‌ها در گیاهان مختلف متفاوت است در تک‌لپه‌ای‌ها اصولاً تریمر یعنی قطعات گل در آنها مضربی از ۳ و در دولپه‌ایها پنتامر یعنی ۵ و یا مضربی از آن است. اگر تعداد پرچم‌ها با قطعات گلبرگ و کاسبرگ برابر باشند در این حالت پرچم‌ها روی یک حلقه قرار دارند و به آن ایزواستمون یا مونواستمون (Monostemonous) گویند. چنانچه تعداد پرچم‌ها دو برابر تعداد گلبرگ و کاسبرگ‌ها باشد در این صورت معمولاً پرچم‌ها در روی دو پیرامون قرار می‌گیرند. که به آن **دیپلواستمون** یا **دی‌استمون** (Distemonous) گویند (شکل ۸-۴ الف) و بالاخره اگر تعداد پرچمها از تعداد گلبرگها و کاسبرگها کمتر باشد آن را الیگو استمون گویند (Oligostemonous). از لحاظ شکل ظاهری نیز پرچم یا به صورت پهن (Laminar) یا به صورت میله‌ای (Filamentous) می‌باشند (شکل ۸-۴ د). پرچم پهن در انتها دارای دو کیسه گرده (محل تولید دانه گرده که theca نامیده می‌شود) را می‌توان یک برگ تغییر شکل یافته در نظر گرفت. در بیشتر گونه‌ها پرچم‌های میله‌ای معمول می‌باشند که دارای یک بساک مشخص در انتها و یک میله می‌باشند که بساک را به پایه گل (نهنج) متصل می‌کند. در برخی گونه‌ها پرچم زایا نیست و تبدیل به بخش‌های دیگر گل مثل گلبرگ می‌شوند که در این حالت پتالوئید (Petaloid) نامیده می‌شود و در سوسن و هویج دیده می‌شود (شکل ۸-۴ ج) که در هویج باعث ایجاد نرعقیمی (Male sterility) می‌شود که در علم اصلاح گیاهان (Plant breeding) برای تولید بذرهای هیبرید استفاده می‌شود. در حالت عادی در بیشتر گل‌ها، پرچم‌ها بالاتر از مادگی قرار دارند که راحت‌تر گرده‌افشانی صورت می‌گیرد و این حالت Thrum نام دارد اما در حالتی که Pin نامیده می‌شود مادگی بالاتر از پرچم‌ها است که این باعث ناسازگاری (Incompatibility) می‌شود که یکی از دلایل دگر گشنی در گیاهان است (شکل ۸-۴ د).

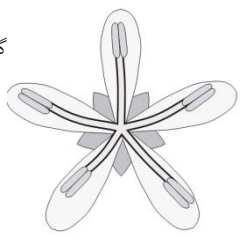
الف



ب



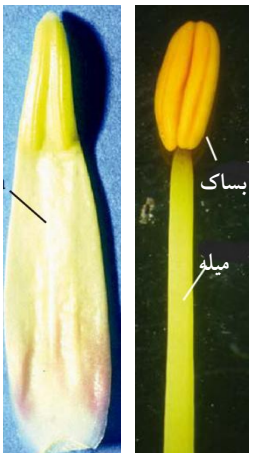
Pin



دی‌استمون　　مونواستمون

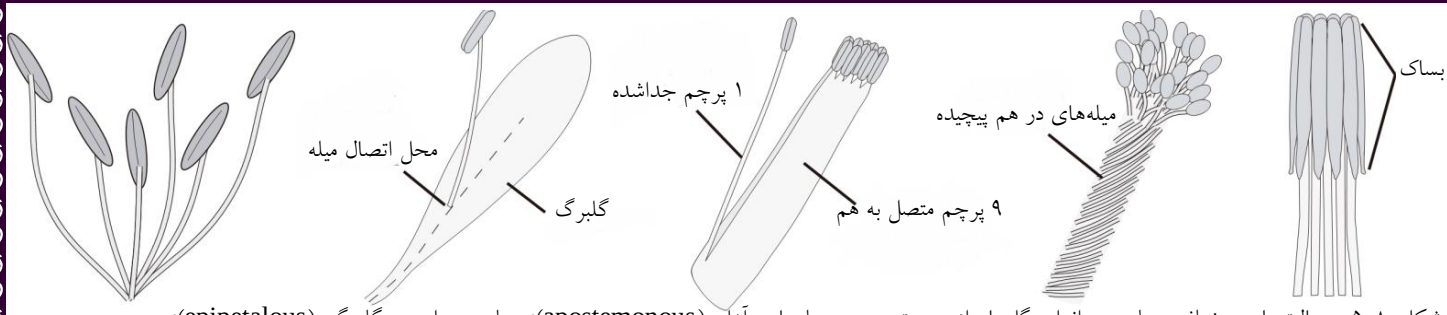
ج

د



پرچم میله‌ای　　پرچم پهن

شکل ۸-۴- (**الف**) در حالت دی‌استمون تعداد پرچم‌ها دو برابر تعداد کلبرگ‌ها و کاسبرگ‌ها می‌باشد اما در حالت مونواستمون یا همان ایزواستمون تعداد پرچم‌ها برابر تعداد گلبرگ‌ها یا کاسبرگ‌ها می‌باشد. (**ب**) حالت Pin که مادگی بالاتر از پرچم‌ها قرار دارد. (**ج**) پتالوئید در سوسن (*Iris*) که در آن پرچم‌ها تبدیل به گلبرگ شده‌اند و (**د**) انواع پرچم میله‌ای و پهن.



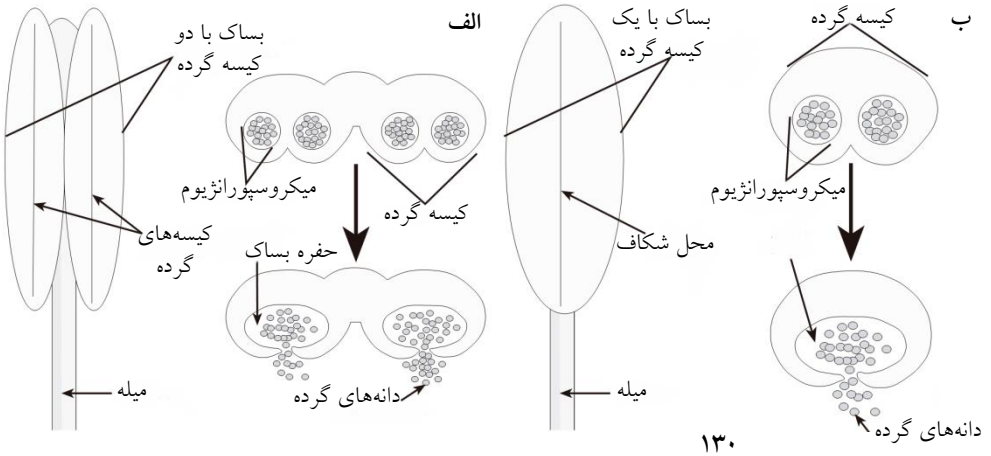
شکل ۸-۵- حالت‌های مختلف میله در انواع گل‌ها. از سمت چپ: میله‌های آزاد (apostemonous)؛ میله متصل به گلبرگ (epipetalous)؛ به هم پیوسته (diadelphous)؛ به هم پیچیده (monadelphous)؛ متصل از ناحیه بساک (syngenesious).

هر پرچم از دو قسمت تشکیل شده است:

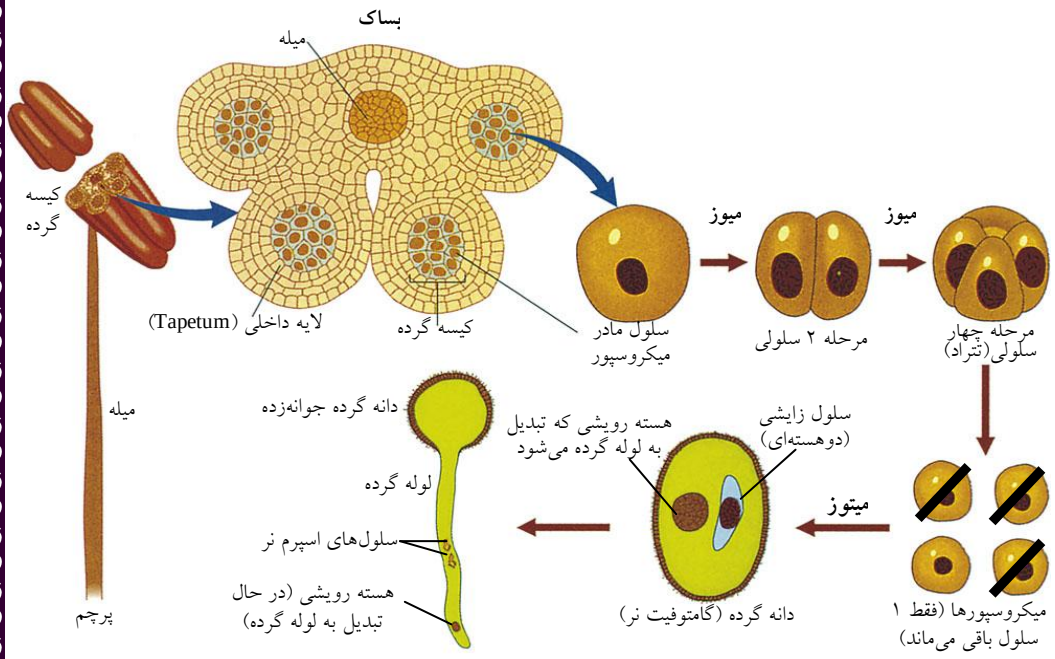
۱- **میله(Filament)**: رشته‌ای باریک که پرچم را به نهنج متصل می‌کند و در اغلب گل‌ها طویل و استوانه‌ای و گاهی مسطح (پیاز) و یا کوتاه (سیب‌زمینی و پامچال) می‌باشد. همچنین اغلب آزاد (شب‌بو)، یا دارای پرچم‌های به هم چسبیده (ختمی) هستند (شکل ۸-۵).

۲- **بساک(Anther)**: برجستگی کیسه مانند در انتهای میله که با شیارهای طولی به چند قسمت تقسیم می‌شود که هر قسمت دارای حفره‌هایی به نام **کیسه گرده** (Pollen sac or theca) است که حاوی دانه‌های گرده می‌باشد (شکل ۸-۶). در بساک رسیده در نتیجه شکافی طولی در دیواره هر قسمت استوانه بساک ظاهر شده و باعث پراکنده شدن دانه‌های گرده می‌شود. بساک‌ها دارای سلول‌های مادری میکروسپور Microspore mother cell هستند که با تقسیمات سلولی دانه‌های گرده را تشکیل می‌دهند. در ادامه نحوه تشکیل دانه‌های گرده (میکروسپورانژ) توضیح داده می‌شود.

۸-۲-۳-۱ تشکیل دانه گرده (میکرواسپورانژ Microsporogenesis): یک بساک دارای ۴ کیسه گرده می‌باشد و هر کیسه گرده دارای سلول‌های مادری میکروسپور می‌باشد. تشکیل دانه گرده از سلول‌های MMC را میکروسپورانژ یا اسپورزایی می‌نامند (شکل ۸-۷). خود MMC از سلول‌های اسپورزای بسیار اولیه تشکیل می‌شوند. در اولین مرحله بافت اسپورانژزا از چهار سلول زایا که در روی چهار زاویه بساک قرار دارند بوجود می‌آید. بعد هر کدام از این سلول یک تقسیم مماسی انجام داده و تبدیل به دو سلول می‌شود. دوباره هر کدام از این سلول‌ها بصورت محیطی تقسیم شده و دو لایه را به وجود می‌آورند. لایه خارجی (Endothecium) دیواره کیسه را بوجود می‌آورد. این لایه دارای سلول‌های بزرگ با دیواره ثانویه ضخیم می‌باشد که در آزاد کردن دانه‌های گرده نقش ایفا می‌کند. لایه داخلی (Tapetum) دارای سلولهای غذا دهنده می‌باشد که نقش تغذیه سلول مادرمیکروسپور و در نهایت دانه‌های گرده را بر عهده دارد. سلولهای لایه داخلی دیپلوئید بوده و به وسیله تقسیم میتوزی تعداد آن زیاد شده و سلولهای اولیه اسپورانژزای کیسه گرده را بوجود می‌آورد. این سلول‌ها بعد از اینکه رشدشان کامل شد به سلول‌های MMC تبدیل می‌شوند. هر MMC با تقسیم میوز به یک تتراد یا چهار هسته میکروسپور هاپلوئید تبدیل می‌گردد. جداربندی بین هسته‌ها در گیاهان متفاوت می‌کند. در تک‌لپه‌ای‌ها هسته سلول مادری میکروسپور به دو هسته هاپلوئید تقسیم شده و بلافاصله بین آن‌ها غشا ایجاد می‌شود و این دو سلول دوباره تقسیم شده و بین آنها دوباره غشأ تشکیل می‌شود. بنابراین جداربندی بین هسته‌ها متوالی است اما در دولپه‌ایها ابتدا هسته پس از تقسیم به چهار هسته تبدیل می‌شود سپس همزمان بین هسته‌ها غشا یا دیواره ایجاد می‌گردد. بنابراین جداربندی در این گروه همزمان بین هسته‌ها به وقوع می‌پیوندد.

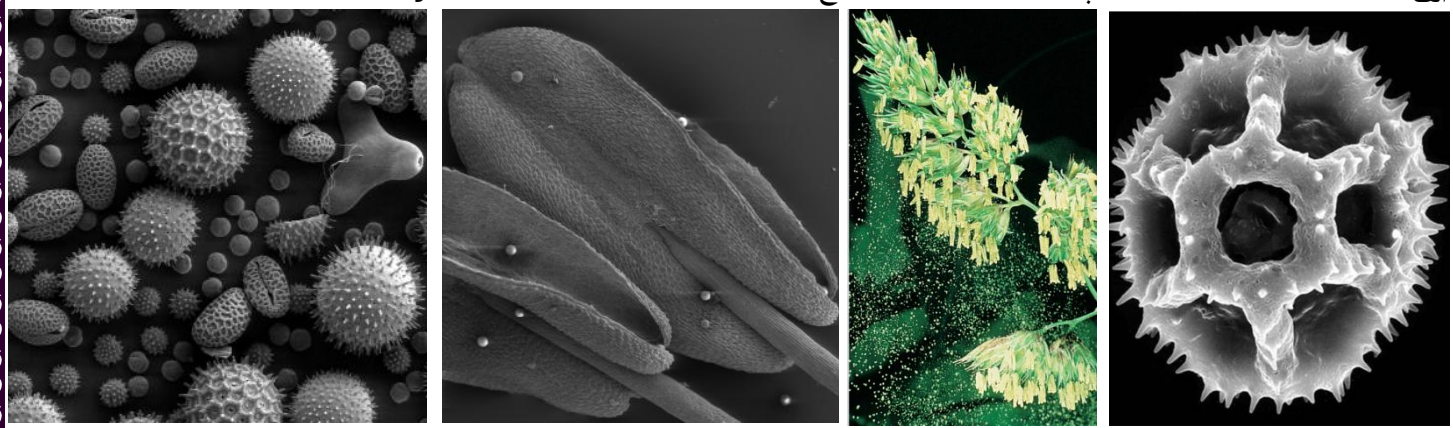


شکل ۸-۶- انواع بساک در نهاندانگان. (الف) دوکیسه‌ای (Dithecal). در این حالت بساک از دو کیسه حاوی دانه‌های گرده تشکیل شده است. (ب) تک‌کیسه‌ای (Dithecal) که فقط دارای یک کیسه گرده می‌باشد. هنگام بلوغ دانه‌های گرده از محل اتصال کیسه‌های گرده از هم جدا شده و با شکاف کیسه گرده، دانه‌های گرده آزاد می‌شوند



شکل ۸–۷– مراحل تشکیل دانه گرده. سمت چپ: یک پرچم با برش عرضی از بساک‌ها. در برش عرضی، ۴ کیسه گرده دیده می‌شود که هر کدام دارای سلول‌های مادری میکروسپور (MMC) می‌باشند و این سلول‌ها به وسیله لایه Tapetum احاطه شده است که وظیفه تغذیه این سلول‌ها را بر عهده دارند. هر کدام از این سلول‌ها با دو تقسیم میوز یک ۴ هسته‌ای (تتراد) را تشکیل می‌دهد. ۳ تا از این ۵ هسته از بین رفته و فقط یکی از آن‌ها باقی می‌ماند که آن هم با دو تقسیم میتوز سلول یک سلول دانه گرده با ۳ هسته (۲ هسته زایشی و ۱ هسته رویشی) را تشکیل می‌دهد. در حین جوانه‌زنی هسته رویشی تبدیل به لوله گرده شده و ۲ هسته زایشی و ارد تخمدان می‌شوند.

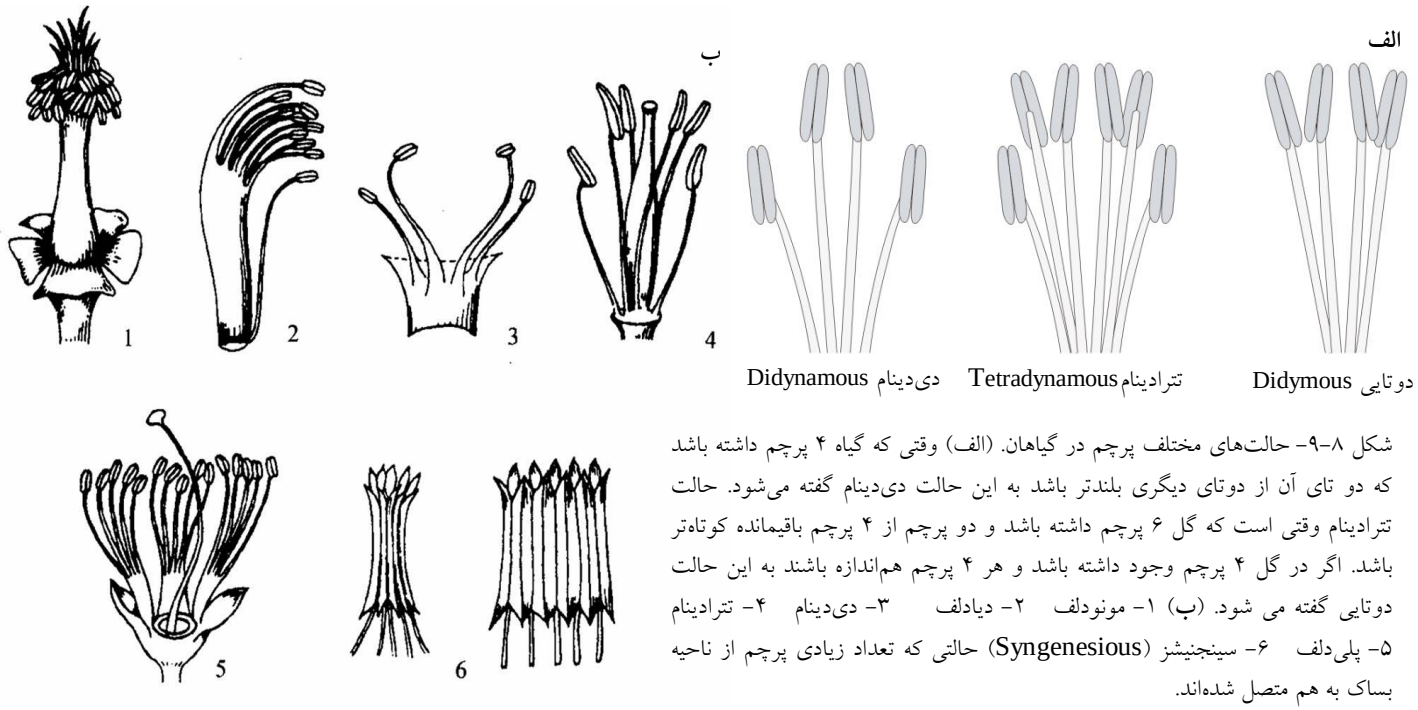
میکروسپوها در کیسه گرده پراکنده می‌شوند و در مجاورت مایعات مغذی قرار می‌گیرند. این میکروسپورها در انجا به کمال و بلوغ می‌رسند و از آنها دانه گرده بالغ بوجود می‌آیند. هر دانه گرده توسط دو دیواره خارجی (Exine) و داخلی (Intine) احاطه شده است. جنس دیواره خارجی از ماده‌ای بنام اسپورپولنین(Sporopolenin) می‌باشد که ترکیبی از پلی‌مرهای اکسید شده کاروتنوئیدهاست. اما جنس دیواره داخلی از ترکیبات پکتوسلولزی می‌باشد. بنابراین خاصیت انعطاف‌پذیری داشته و در هنگم لقاح آنزیم‌هایی از این لایه به بیرون ترشح شده و روزنه تخمدان را هضم می‌نماید و به نفوذ لوله گرده به درون تخمدان کمک می‌کند. لایه اگزین خود شامل دو لایه خارجی (Sexine) و داخلی(Nexine) می‌باشد. همچنین در طول رسیدن و کامل شدن دانه گرده همزمان با تشکیل دیواره‌ها هسته تقسیم میتوزی انجام می‌دهد و به دو هسته تبدیل می‌شود. این دو هسته بوسیله دیواره نازک پکتوسلولزی از هم جدا می‌شوند. هسته بزرگ هسته رویشی است که در اطراف آن مواد ذخیره‌ای زیادی وجود دارد. اما هسته کوچک هسته زایشی می‌باشد که یک تقسیم میتوزی انجام داده و به دو هسته تبدیل می‌گردد. بنابراین در یک دانه گرده رسیده سه هسته، یکی هسته رویشی و دیگری دو هسته زایشی یافت می‌شود. دانه‌های گرده از لحاظ مورفولوژی تفاوت‌های قابل ملاحظه‌ای با هم دارند که از این تفاوت‌ها می‌توان برای دسته‌بندی گونه‌های گیاهی استفاده کرد. در برخی گیاهان تعداد بسیار زیادی دانه گرده تولید میشود (شکل ۸–۸). این دانه‌های گرده بسیار سبک بوده و توسط جریان‌های باد به کیلومترها آنطرف‌تر مهاجرت می‌کنند



شکل ۸–۸– (**الف**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از دانه گرده در گل قاصدک (*Taraxacum officinale*) که دیواره خارجی آن (Exine) دارای تورفتگی‌هایی می‌باشد. (**ب**) گرده‌افشانی در علف‌هرز قیاق (*Dactylus glomerata*) که می‌تواند هزاران دانه گرده را در هر بار گرده‌افشانی آزاد کند. (**ج**) تصویر میکروسکوپ الکترونی از یک بساک که دانه‌های گرده در حال آزاد شدن به صورت دانه‌های فلزی براق دیده می‌شود. (**د**) انواع مختلف دانه‌های گرده از نظر مورفولوژی

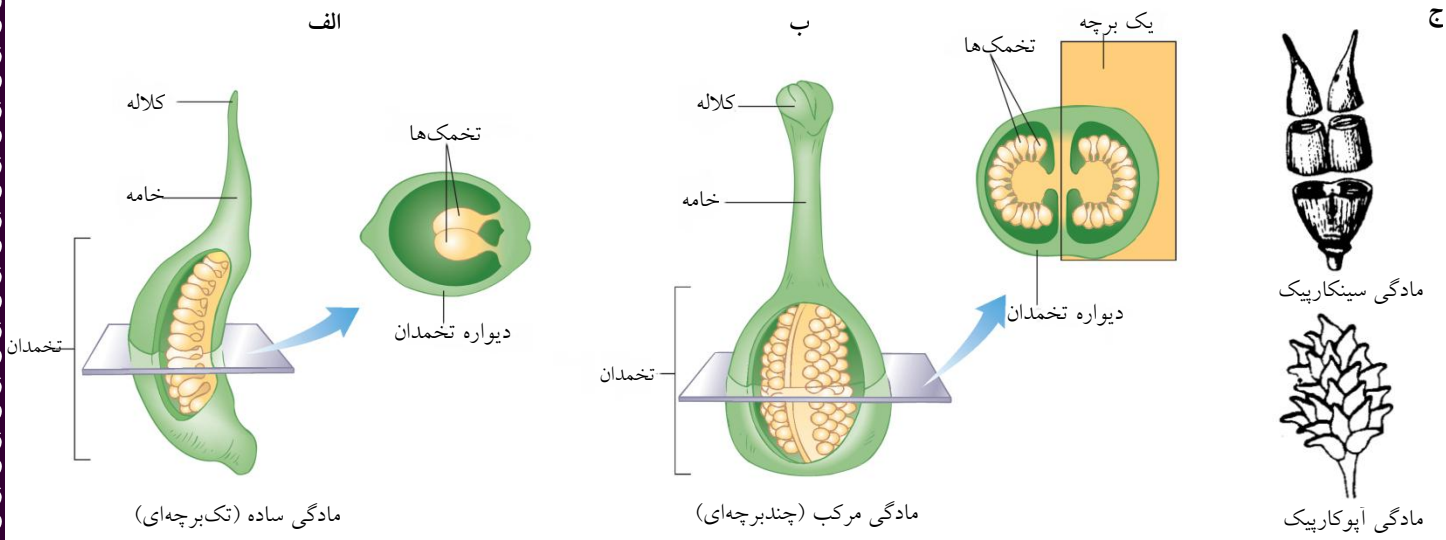
۸-۲-۳-۲- باز شدن بساک (آزاد شدن دانه‌های گرده): در بساک رسیده لایه زیر اپیدرم که به لایه مکانیکی Mechanical layer معروف است در هوای خشک تغییر شکل می‌دهد و موجب باز شدن بساک در طول خطوطی می‌باشد که مقاومت کمتری دارند. یاخته‌های تشکیل دهنده لایه مذکور تا مدتی دیواره نازک سلولز و دانه‌های نشاسته فراوانی را در خود جمع می‌کنند اما در آخر تکامل بساک دیواره آنها ضخیم و چوبی می‌شود. بنابراین سلول‌ها می‌میرند. چوب بر روی این سلولها به صورت (u) شکل بر دیواره قرار می‌گیرد که قاعده (u) به طرف داخل و شاخه های آن دیواره‌های شعاعی را اشغال می‌کند. در هنگام رسیدن کامل دانه‌های گرده مایع مغزی اطراف را جذب می‌کند در نتیجه بساک خشک می‌شود و دیواره سلولزی سلول‌های u شکل به طرف بیرون جمع شده در نتیجه لایه مکانیکی در محل اتصال دو کیسه یک حجره در اثر خشک شدن شکاف برمی‌دارد و گرده‌ها به بیرون می‌ریزند.

۸-۲-۳-۴- پیرایش و تنوع پرچمها: بطور کلی نافه‌هایی که دارای پرچمهای جدا از هم هستند دیالی‌استمون و اگر میله‌ها به هم چسبیده باشند آن را گامواستمون می‌گویند. حال ممکن است پیوستگی پرچمها فقط در طول میله پرچم باشد مانند اتصال میله‌های پرچم در گیاهان تیره لگومینوز و کدو و یا اینکه بساکها به اتفاق میله‌ها به هم چسبیده و تشکیل توده پرچمی یک‌پارچه را بدهند. وقتی میله پرچمهای یک گل با هم متحد شوند و توده پرچمی واحدی را تشکیل دهند آنها را مونادولف (Monadelphous) می‌گویند. اگر میله پرچمها در دو دسته مختلف به هم چسبیده باشند آن را دیادلف (Diadelphous) گویند. مانند گیاهان لگومینوز و به همین ترتیب در صورتی که میله‌های پرچم در ۳، ۴، ۵ و یا چند دسته به هم چسبیده باشند آنها را تریادلف (Triadelphous)، ترادلف (Tetradelphous)، و پنتادلف (Pantadelphous) یا پلی‌دلف (Polydelphous) گویند (شکل ۸-۹ ب). در گل بعضی از گیاهان ممکن است تمام پرچمها از نظر طول یکسان نباشد. گلهایی که دارای پرچمهای دو به دو مساوی هستند دی‌دینام (Didinamous) و آنهایی که دارای ۴ پرچم بزرگ و ۲ پرچم کوتاه باشند تترادینام (Tetradinamous) گویند که این حالت در تیره کلمیان (*Brassicaceae*) مشاهده می‌شود (شکل ۸-۹ الف). از نظر گیاهشناسی اگر چند پرچم از ناحیه بساک‌ها به هم متصل شوند و یک توده بساکی را تشکیل دهند این حالت سینجنیشز (Syngenesious) نامیده می‌شود. اگر میله‌های پرچم به گلبرگ چسبیده باشند و در موقع کندن گلبرگها پرچمها از گل جدا شود آن را کالسی‌فور یا اپی‌پتالوس می‌نامند (شکل ۸-۵) و چنانچه پرچمها با مادگی کاملاً بر هم چسبیده باشد تشکیل ژینوستم Gynostemous را می‌دهد و بالاخره ممکن است در بعضی گیاهان پرچمهایی وجود داشته باشد که فاقد بساک باشند که آنها را پرچمهای عقیم یا ناپرچمی می‌نامند این پرچمها اغلب بساک نداشته و قدرت تولید گرده نیز ندارند و فقط به صورت میله پرچم هستند.



شکل ۸-۹- حالت‌های مختلف پرچم در گیاهان. (الف) وقتی که گیاه ۴ پرچم داشته باشد که دو تای آن از دوتای دیگری بلندتر باشد به این حالت دی‌دینام گفته می‌شود. حالت تترادینام وقتی است که گل ۶ پرچم داشته باشد و دو پرچم از ۴ پرچم باقیمانده کوتاه‌تر باشد. اگر در گل ۴ پرچم وجود داشته باشد و هر ۴ پرچم هم‌اندازه باشند به این حالت دوتایی گفته می شود. (ب) ۱- مونودلف ۲- دیادلف ۳- دی‌دینام ۴- تترادینام ۵- پلی‌دلف ۶- سینجنیشز (Syngenesious) حالتی که تعداد زیادی پرچم از ناحیه بساک به هم متصل شده‌اند.

۸-۲-۴- مادگی گل (Pistil) یا ژینسه (Gyneceae): مادگی داخلی‌ترین قسمت گل بوده و اندام سازنده گامت ماده است. مادگی مانند جام و نافه از برگهای تغییر شکل یافته به نام برچه (Carpel) تشکیل یافته شده است و مولد تخمک و گامت ماده می‌باشد. یکی از راه‌های شناسایی گل و گیاهان که اساس طبقه‌بندی را تشکیل می‌دهد شکل تخمدان و برچه‌هاست. مثلاً برچه‌ها در بازدانگان باز بوده و تخمک‌ها در کنار آن قرار دارند ولی در نهاندانگان برچه بسته و پیچیده است و حجره‌ای را تشکیل می‌دهد که تخمکها را درون خود جای می‌دهد. ساختمان مادگی گل به تعداد آرایش برچه بستگی دارد که ممکن است از یک یا چند برچه جدا یا پیوسته به هم تشکیل یافته باشد. اگر مادگی یک برچه‌ای باشد آن را **مادگی ساده** Simple pistil یا مونوکارپ (Monocarpous) گویند مانند نخود و اگر مادگی چند برچه‌ای باشد آن را مادگی مرکب Compound pistile می‌گویند مانند لاله. در صورتی که مادگی از برچه‌های جدا از هم تشکیل شده باشد به آن آپوکارپ (Apocarpic) گویند و بنابراین در این حالت هر برچه تخمدان جدایی دارد مانند خانواده گل‌ناز و نیلوفر آبی و توت‌فرنگی. اما اگر از برچه‌های به هم پیوسته تشکیل شده باشد به آن سینکارپیک (Sincarpic) گویند و خود به دو گروه تخمدان یک خانه‌ای و تخمدان چندخانه‌ای تقسیم می‌گردد. در تخمدان یک خانه‌ای برچه‌ها از ابتدای تشکیل به همدیگر متصل شده و بنابرین یک تخمدان مشترک بوجود می‌آیدکه تخمدان یا روی محل اتصال برچه‌ها به همدیگر قرار داشته یا در انتهای نهنج یا در روی دیواره برچه ها خواهد بود. در حالتی که تخمدان چندخانه‌ای باشد برچه‌ها ابتدا به طور مجزا رشد کرده کمی بعد به هم نزدیک شده و از سطح جانب به همدیگر متصل شده بنابراین تخمدان مرکب دارای خانه‌های مشخصی است که تعداد خانه نشان دهنده تعداد برچه‌هاست مانند اسفناج، اویارسلام، پامچال و علف هفت بند.



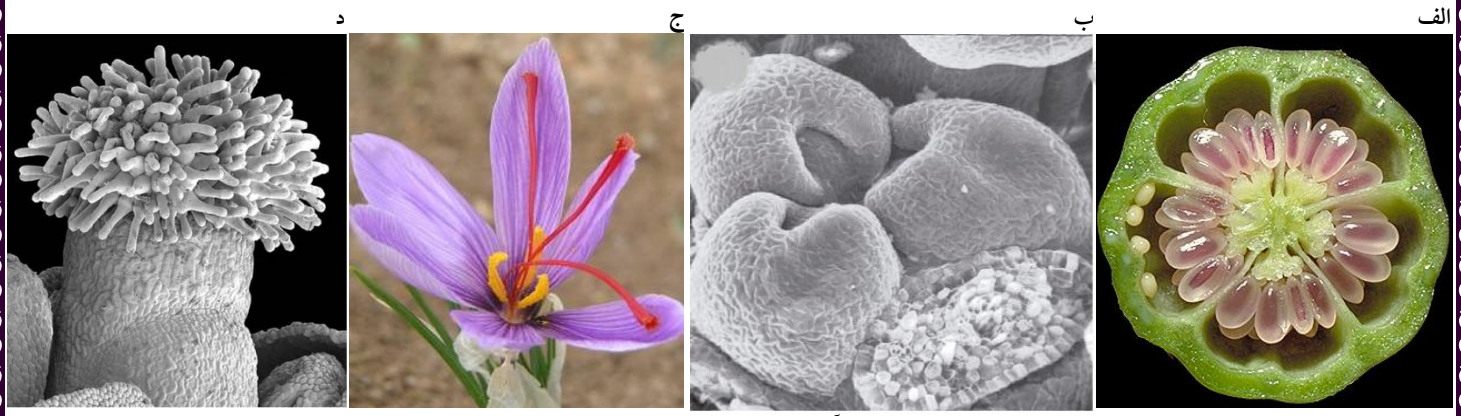
شکل ۸-۱۰- حالت‌های مختلف مادگی (Pistil). (**الف**) یک مادگی ساده که فقط از یک برچه (Carple) تشکیل شده است. (ب) اما مادگی مرکب از بیش از یک برچه تشکیل شده است. (**ج**) دو نوع مادگی آپوکارپیک و سیکارپیک که به ترتیب دارای برچه‌های متصل به هم و جدا از هم تشکیل شده است.

ساختمان قسمت‌های مختلف یک برچه: از نظر تشریحی ساختمان دیواره برچه شبیه ساختمان برگ است و از نظر فیلوژنی نیز منشأ برگی دارد. اگر مادگی گیاه زبان در قفا را که از یک برچه به‌وجود آمده تسطیح نماییم مشابهت آن را با برگ خواهیم دید. همچنین در مراحل رشد تکامل گل این شباهت دیده می‌شود (شکل ۸-۱۱ الف و ب). در یک برچه سه قسمت اساسی وجود دارد. قسمت پایینی که در قاعده قرار دارد تخمدان (Ovary) نام دارد که درون آن تخمکها (Ovules) قرار داشته و به وسیله برجستگی‌های کوچکی به‌نام جفت (Placenta) به جدار تخمدان متصل می‌گردند. قسمت دوم لوله مانند است که خامه (Style) نام دارد. انتهای خامه که اغلب قطور و مسطح می‌باشد کلاله (Stigma) نام دارد (شکل ۸-۱۰). سطح خارجی کلاله را موهای کوچک کرک مانند می‌پوشاند که در بعضی از گیاهان دارای ترشحات چسبنده‌ای است که برای رشد و نمو و جذب دانه گرده به کار می‌رود.

۸-۲-۴-۱- کلاله (Stigma): کلاله انتهایی تقریباً مسطح و قطور می‌باشد که شکل آن در نباتات مختلف متفاوت است. مثلاً در پامچال مسطح، در سوسن گرد و در غلات دارای دو کلاله پر مانند می‌باشند. در زنبق و زعفران کلاله رشد و نمو زیادی نموده و پتالوئید گشته است. زعفرانی که در بازار به فروش می‌رسد همان کلاله سه شاخه گلهای آن است (شکل ۸-۱۱ ج). به‌طور کلی می‌توان گفت که کلاله انتهای بافت هادی است که در رأس خامه منبسط شده و به شکل کلاله درمی‌آید. شکل کلاله نیز می‌تواند یکی از راههای شناسایی گیاهان باشد (شکل ۸-۱۱ د)

۸-۲-۴-۲- خامه (Style): خامه زائده باریکی است که تخمدان را به کلاله وصل می‌کند. به‌عبارت دیگر بخش دراز و باریک برچه را خامه می‌نامند. خامه در بعضی از گلها دراز و در برخی کوتاه و در عده‌ای اصولاً و جود ندارد. هر رشته کاکل ذرت روی بلال یک خامه است. خامه ممکن است آزاد یا به هم چسبیده باشد. مجاری خامه که وظیفه هدایت لوله گرده را به عهده دارد از بافت پارانشیم تشکیل یافته است.

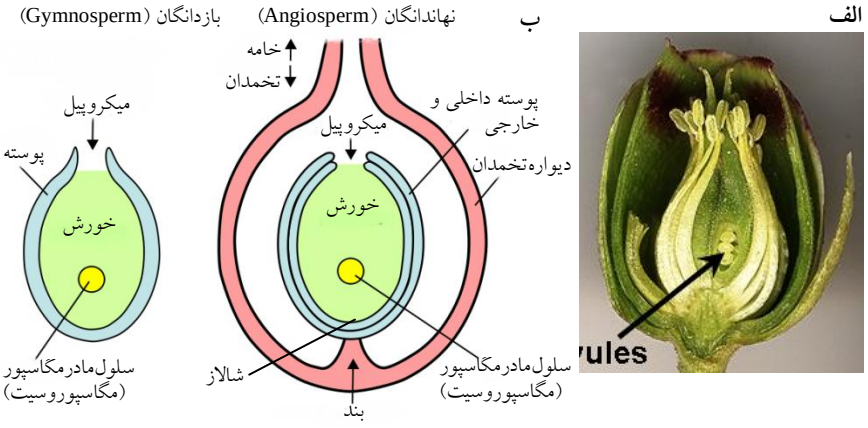
۸-۲-۴-۳- تخمدان (Ovary): تخمدان قسمت برجسته و متورم و میان‌تهی است یک یا چند خامه دارد. در داخل آن تخمکها به‌وسیله برجستگی کوچکی به نام جفت به جدار تخمدان متصل می‌شوند. پایه‌ای که تخمک را به جفت متصل می‌کند بند (Funiculus) نامیده می‌شود. ناحیه‌ای که بند به تخمک متصل می‌شود ناف (Hilus) گویند.



شکل ۸-۱۱- (الف) مادگی چند برچه‌ای که تبدیل به میوه شده و در داخل آن بذرها تشکیل شده است. (ب) برچه‌های درحال نمو (ج) کلاله‌های گل زعفران که بخش خوراکی آن را تشکیل می‌دهند. (د) سطح کلاله در گیاه آرابیدوپسیس که حالت پرز دار است و این احتمال دریافت دانه‌های گرده را افزایش می‌دهد

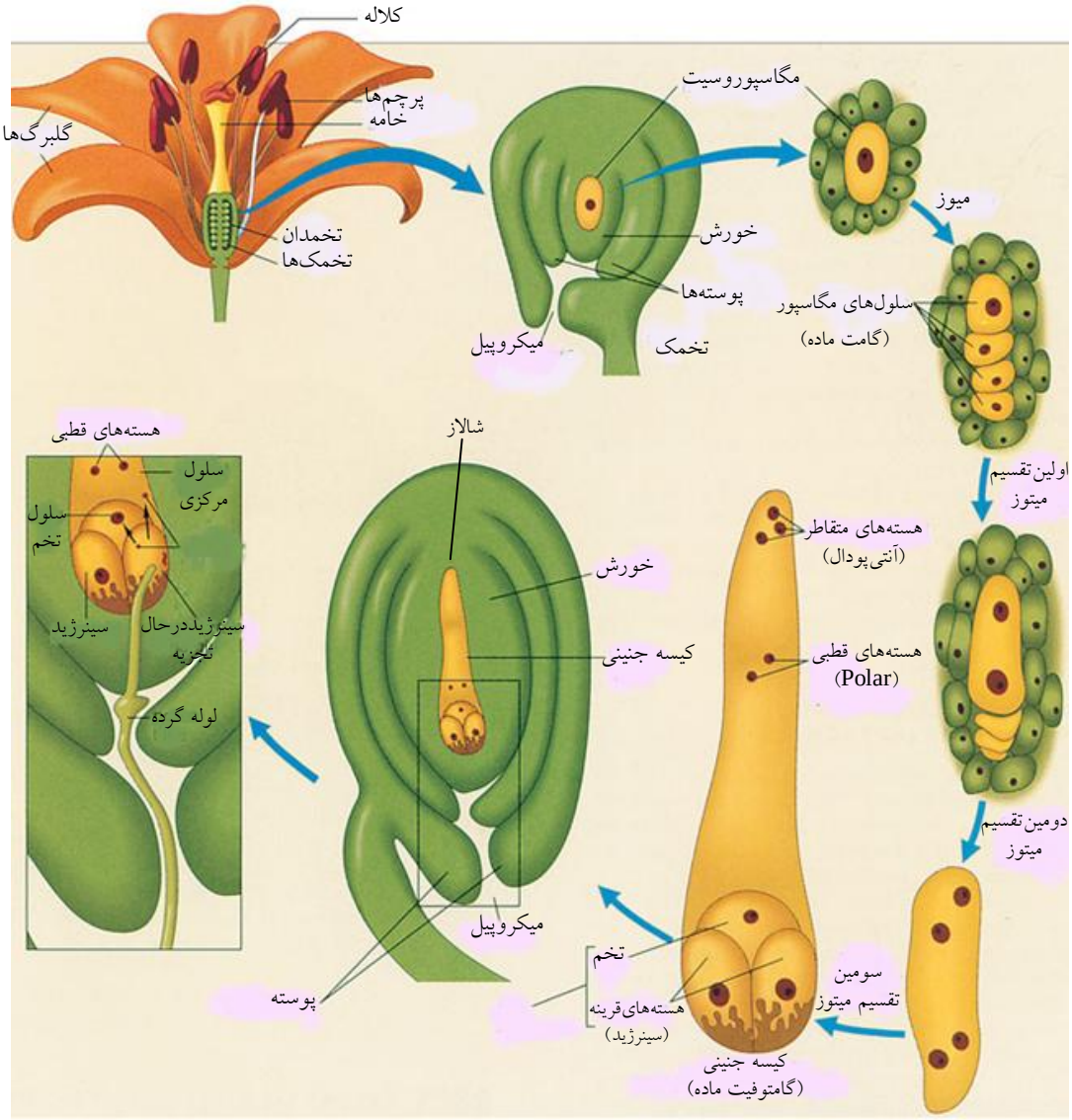
ساختمان تخمک (Ovule): ساختار تخمدان در شکل ۸-۱۲ نشان داده شده تخمک‌ها که درون تخمدان قرار دارند شامل قسمت‌های زیر است:

۱- بند (Funiculus) ۲- خورش (Nucelle) ۳- پوشش تخمک (Integument). سطح خارجی تخمک را دو پوسته به‌نام اینتگومان خارجی (Primene) و تگومان داخلی (Secondine) تشکیل می‌دهد که تگومان خارجی ضخیم‌تر است و انشعابات دسته‌های چوبی و آبکش از آن عبور می‌کنند. در داخل تگومان توده‌ای سلول به‌نام خورش (Nucelle) قرار گرفته و سلول مادر کیسه جنینی را احاطه می‌کند. قسمت انتهای نوسل (خورش) به وسیله دو تگومان پوشیده شده و مجرای باریکی به‌نام **سُفت** یا **میکروپیل** (Mycropyll) تولید می‌کند. دسته‌های چوب و آبکش گاهی بدون انشعاب وارد تگومان می‌شوند. ولی غالباً در ناحیه ناف منشعب می‌گردند. محلی که دسته‌های چوب و آبکش منشعب می‌شوند **شالاز** (Chalaze) نامیده می‌شود.



شکل ۸-۱۲- (الف) محل تخمک‌ها در درون تخمدان گیاه *Helleborus foetidus*. تخمدان و اجزای آن در گیاهان بازدانه و نهاندانه

۸-۲-۴-۴- نحوه تشکیل کیسه جنینی (Embryo sac formation): در اوایل تشکیل تخمک تمام سلولهای بافت نوسل یکسان و یک شکل‌اند. اما به‌تدریج یکی از سلولها که نزدیک میکروپیل است متراکم و بزرگ شده وسلول مادر مگاسپور (Mother Megaspore) را تشکیل می‌دهد. این سلول ۲n کروموزمی است ولی در تقسیم متوالی میوزی تولید چهار هسته n کروموزمی بنام مگاسپور یا ترادها (Tetrades) را می‌نماید. سه تا از این سلولهای مگاسپور که به میکروپیل نزدیک‌ترند عموماً پس از مدتی از بین می‌روند. اما چهارمین سلول که نزدیک به میکروپیل قرار دارد بزرگتر شده و سرانجام کیسه جنینی را تشکیل می‌دهد. تنها هسته مگاسپور باقی‌مانده پس از جذب مواد غذایی و متورم شدن به‌وسیله تقسیم میتوزی به دو هسته تقسیم می‌شود که این دو هسته نیز به نوبه خود تقسیم شده، ابتدا چهار و سپس هشت هسته n کروموزمی در داخل کیسه جنینی به‌وجود می‌آورند که به صورت دو دسته چهارتایی در دو قطب شالاز قرار می‌گیرند. سپس یک هسته از گروه بالایی با یک هسته از گروه پایینی با هم ادغام شده و هسته واحدی بنام هسته ثانویه کیسه جنینی را بوجود می‌آورند (هسته دیپلوئید). در هر قطب سه هسته و دو هسته قطبی ۲n کروموزمی بنام هسته ثانوی در کیسه جنینی تشکیل می‌شوند. در نتیجه تعداد هسته‌های کیسه جنینی به ۷ عدد می‌رسد که هر کدام دارای اسم خاصی هستند. در قطب مجاور میکروپیل ۳ هسته وجود دارد که هسته میانی را هسته تخمزا یا اووسفر (Oosphere) می‌نامند که این هسته گامت ماده نبات را تشکیل می‌دهد و دو هسته اطراف آن را هسته‌های قرینه یا همکار (Synergyd) می‌گویند. دو هسته‌ای که در مرکز تشکیل هسته ۲n کروموزومی را داده‌اند سلول مادر آندوسپرم و ۳ هسته باقیمانده را که در قطب دیگر قرار دارند هسته‌های متقاطر یا آنتی‌پودال (Antipodale) می‌نامند. پس بنابر آنچه گذشت کاهش کروموزومی چه در بساک و چه در تخمک، در تقسیم سلول مادر صورت گرفته و کلیه هسته‌هایی که از تقسیم آن به وجود آمده‌اند هاپلوئید هستند.



شکل ۸-۱۳- چگونگی تشکیل کیسه جنینی در گیاه پنبه. در اولین قسمت دیاگرام ساختار یک گل نشان داده شده است. سپس قسمت‌های تشکیل دهنده تخمک (Ovule) که درون تخمدان قرار دارد، به تصویر کشیده شده است. سلول مادر مگاسپور یا همان مگاسپوروسیت با انجام دو تقسیم میوز پی در پی، چهار هسته هاپلوئید (n) تشکیل می‌دهد. از این ۴ هسته فقط یک هسته باقی می‌ماند که با انجام اولین تقسیم میتوز دو هسته، با انجام دومین تقسیم میتوز ۴ هسته و در آخرین مرحله با انجام سومین تقسیم میتوز، یک کیسه جنینی دارای ۸ هسته را به وجود می‌آورد. این ۸ هسته شامل ۳ هسته متقاطر (آنتی‌پُدال) در سمت شالاز، هسته‌های قطبی (Polar) در وسط و هسته‌های قرینه (سینرژید) همراه با سلول تخم در سمت میکروپیل کیسه جنین می‌باشد.

۸-۲-۴-۵- اقسام تخمک: تخمک‌ها را از نظر چگونگی و طرز قرار گرفتن در تخمدان و همچنین شکل آن می‌توان به اقسام زیر تقسیم کرد:

الف- تخمک راست یا اورتوتروپ (Orthotrope): در این نوع تخمک قسمت‌های مختلف تخمک شامل بند و ناف و میکروپیل (سفت) در امتداد یک محور قرار می گیرند. این نوع تخمک در بازدانگان مانند تیره علف هفت‌بند و نهاندانگان اولیه وجود دارد.

ب- تخمک واژگون (Anatrope): در این نوع تخمک، تخمک در انتهای یک بند قرار می گیرد در ناحیه ناف تخمک به طرف پایین برمی‌گردد و به بند می‌چسبد. به قسمتی از تخمک که به بند می‌چسبد رافه(Rophe) می‌گویند، مانند تیره گلسرخ. چنانچه رافه کوتاهتر از خود تخمک باشد و ناف بین شالاز و سفت قرار گیرد در این صورت تخمک را نیم‌واژگون گویند.

ج- تخمک خمیده (Campylotrope): در این نوع تخمک بافت خورش بر روی خود به نحوی خم می شود که سفت نزدیک ناف و بن قرار می‌گیرد و در دولپه‌ای‌هایی مانند اسفناج، توت، کلم و نخود وجود دارد.

د- تخمکهای آپوتروپ و اپی‌تروپ (Apotrope and Epitrope): آنهایی هستند که در سمت راست جفت و در جهت عقربه‌های ساعت پیچیده و تخمکهای اپی‌تروپ آنهایی هستند که که در سمت راست جفت و در جهت مخالف حرکت عقربه های ساعت پیچیده شده باشند.

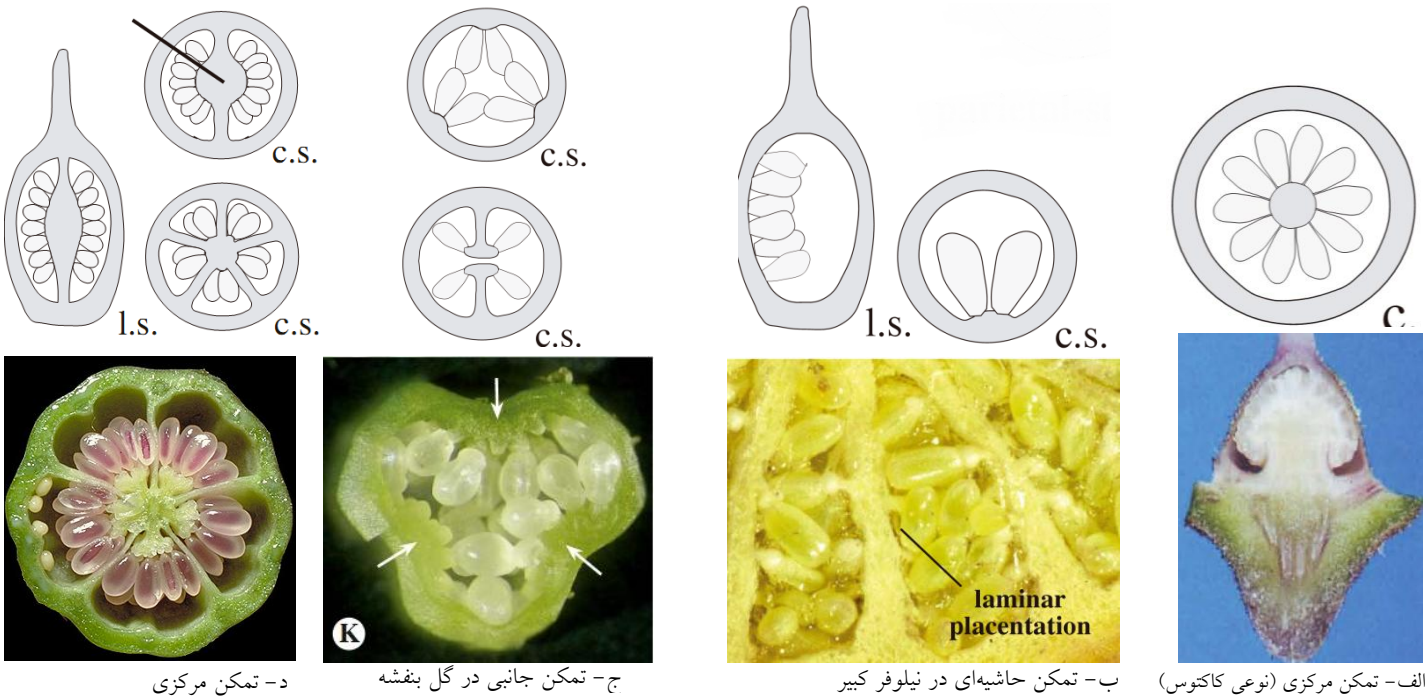
۸-۲-۴-۵- تمکن (جفت بندی): طرز قرار گرفتن تخمکها در داخل تخمدان را تمکن (Placention) گویند. انواع تمکن عبارتند از (شکل ۸-۱۴):

***الف-** تمکن مرکزی(Central):* در تمکن مرکزی مادگی یک برچه‌ای است و تخمکها برروی برجستگی کوچکی ستون مرکزی در حفره داخلی تخمدان قرار دارند. مانند پامچال و میخک و برخی کاکتوس‌ها.

***ب-** تمکن محوری (Axile):* در تمکن محوری کنار برچه‌های یک مادگی در محور گل به یکدیگر پیوسته بنابراین تخمکها به این محور متصل می‌گردند. در این نوع تمکن تعداد خانه در یک تخمدان برابر تعداد برچه‌هاست. مانند: نرگس، لاله و زنبق.

***ج-** تمکن کناری یا جانبی (Parietal):* در این تمکن دیواره‌های داخلی از بین رفته بنابراین دیواره های جانبی برچه‌ها وجود خواهد داشت که به همدیگر متصل می‌گردند و یک خانه را بوجود می آورند. تخمکها در محل اتصال برچه‌ها به دیواره تخمدان چسبیده‌اند. مانند ثعلب، بید، خشخاش، گل جالیز و کاکتوس و بنفشه.

***د-** تمکن حاشیه‌ای (Marginal):* تخمک‌ها در دیواره کناری تخمدان‌های ساده (دارای یک برچه) قرار دارند، همانند تیره Fabaceae و نیلوفر آبی



الف- تمکن مرکزی (نوعی کاکتوس) ب- تمکن حاشیه‌ای در نیلوفر کبیر ج- تمکن جانبی در گل بنفشه د- تمکن مرکزی

شکل ۸-۱۴- انواع تمکن (Placentation) در گیاهان که نشان‌دهنده نحوه قرارگیری تخمک‌ها درون برچه‌ها می‌باشد. (الف) تمکن مرکزی در کاکتوس کریسمس (ب) تمکن حاشیه‌ای در نیلوفر آبی کبیر (Victoria amazonica). (ج) تمکن جانبی در گل شقایق. (د) تمکن مرکزی. (c.s: برش عرضی؛ l.s: برش طولی)

۸-۳- انواع گل Flower types

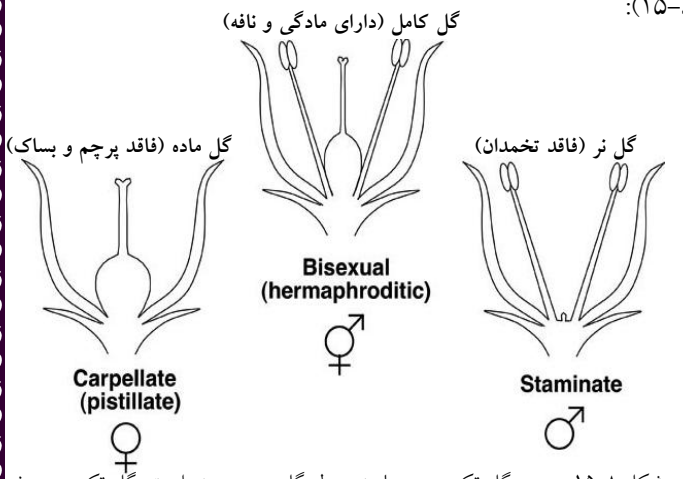
به طور کلی گل‌ها از نظر داشتن بخش‌های اصلی یعنی کاسبرگ، گلبرگ، نافه و مادگی به دو دسته تقسیم می‌شوند:

۸-۳-۱- گل‌های کامل Complete flower: به گلهایی گفته می‌شود که چهار عضو (کاسبرگ، گلبرگ، پرچم و مادگی) را دارا باشند. مانند شبدر، سویا، پنبه، و سیب‌زمینی.

۸-۳-۲- گل‌های ناقص Incomplete flower: به گلهایی اطلاق می‌گردد که فاقد یک یا چند عضو گل باشند. مانند گلهای گیاهان خانواده گرامینه از جمله گندم، جو، یولاف، برنج، ذرت، ارزن و ذرت خوشه‌ای. این گلها فاقد کاسبرگ و گلبرگ می‌باشند.گل اسفناج و چغندرقند دارای کاسبرگ ولی فاقد گلبرگ است. کلماتیس فاقد گلبرگ است که کاسبرگهایش به علت رنگین بودن به شکل گلبرگ درآمده‌اند.

گل‌ها براساس داشتن جنسهای نر و ماده به دو دسته تقسیم می شوند (شکل ۸-۱۵):

۸-۳-۳- گلهای دو جنسه Hermaphrodite: این گلها شامل هر دو اندام جنسی یعنی پرچم و مادگی می‌باشند که به آنها گل دوجنسی (Hermaphrodite) نیز گفته می‌شود. مانند شب‌بو، میخک، اطلسی، اغلب گیاهان زراعی از جمله گندم، یولاف، جو، برنج، سویا، شبدر، کتان، نیشکر و اغلب گیاهان علوفه‌ای خانواده گرامینه و بقولات.



شکل ۸-۱۵- چپ: گل تک‌جنسی ماده؛ وسط: گل دوجنسی؛ راست: گل تک‌جنسی نر

۸-۳-۴- گلهای یک جنسه: گلهایی هستند که فقط دارای اندام نر (پرچم) و یا اندام ماده (مادگی) هستند. اگر گل فقط اندام نر داشته باشد آن را Staminate می‌گویند و چنانچه اندام ماده داشته باشد به آن Pistillate می‌گویند. بدیهی است که گلهای نر یا ماده جزء گلهای ناقص محسوب می‌گردند. گلهای خرما، بید، توت و بلوط به صورت گلهای نر و ماده جدا از یکدیگر می‌باشند. انواع گیاهان براساس گلهای تک جنسه و دو جنسه عبارتند از:

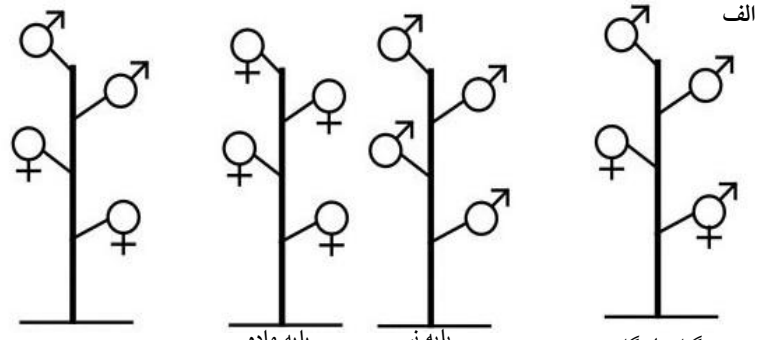
الف- گیاهان یک پایه (Monoecious): به گیاهانی که گل نر و ماده آن‌ها روی یک پایه (یک بوته) اما به صورت جدا قرار دارند گیاهان یک‌پایه گفته می‌شود. مانند ذرت، کرچک، کائوچو، خیار، بلوط، فندق، گردو و زیتون و انواع کدو که جزو گلهای یک جنسه هم محسوب می‌گردند.

ب- گیاهان دو پایه (Diecious): به گیاهانی گفته می‌شود که گلهای نر و ماده آنها روی دو پایه یا دو بوته متفاوت قرار دارند و برای تشکیل میوه و بذر هر دو گیاه نر و ماده باید کنار هم قرار داشته باشند. مانند خرما، بید، شاهدانه، کنف و رازک.

ج- گیاهان پلی‌گام (Polygames): در صورتی که در روی یک پایه هم گلهای هرمافرودیت و هم گلهای یک جنسی دیده شوند آن را پلی‌گام گویند. مانند توت و زبان گنجشک.

ب

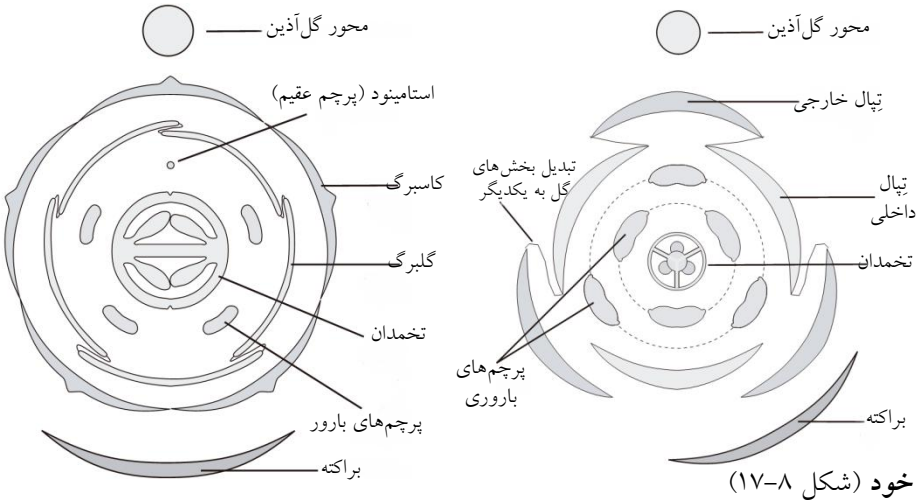
گل نر و ماده در کدوی تنبل (*Cucurbita maxima*)



شکل ۸-۱۶- انواع گیاهان یک‌پایه، دوپایه و پلی‌گامی با توجه به دارا بودن گل‌های تک جنسی یا دو جنسی. (**الف**) گیاهانی همانند ذرت، خیار، گردو و انواع کدو دارای گل‌های نر و ماده به صورت جدا روی یک بوته هستند به این گیاهان یکپایه گفته می‌شود. درخت خرما دارای گیاهان نر و ماده هستند زیرا درخت ماده فقط دارای گل‌های تک‌جنسی ماده و درخت نر برعکس دارای گل‌های تک جنسی نر هستند. گیاه پلی‌گامی هم دارای گل‌های کامل و هم دارای گل‌های دوجنسه می‌باشند. (**ب**) تصویر گل نر و گل ماده در کدوتنبل

۸-۴- طرز قرار گرفتن اجزای گل نسبت به یکدیگر

در بعضی از گیاهان مانند تیره آلاله، نیلوفر آبی و ماگنولیا تعداد قطعات گل فوق‌العاده زیاد بوده و در روی یک خط مارپیچی واقع شده‌اند. این قبیل گلها را سیلیک Cyclic flower گویند. ولی در اغلب گیاهان تعداد اجزای گل محدود هستند. گلهایی که دارای تعداد اجزای قطعات یک گل در پیرامونهای مختلف با هم مساوی باشند ایزوسیکلیک Isocyclic می‌گویند مانند شمعدانی و اگر تعداد قطعات گل و اجزای گل در پیرامونهای مختلف متفاوت باشد آنها را هتروسیکلیک Heterocyclic گویند مانند اطلسی و شب‌بو.



شکل ۸-۱۶- دیاگرام گل که ارتباط بین بخش‌های مختلف گل مثل براکته‌ها، کاسبرگ‌ها، گلبرگ‌ها، تپال‌ها (کاسبرگ‌های گلبرگ‌نما) پرچم‌ها و بخش مادگی گل را با یکدیگر نشان می‌دهد. این نوع تصویربرداری از مورفولوژی گل نشان‌دهند چرخه‌های گل Glower cyclic را به تصویر می‌کشد که یکی از خصوصیات مهم در سیستماتیک گیاهی برای تقسیم‌بندی گونه‌ها می‌باشد.

۸-۵- طرز قرار گرفتن اجزای گل نسبت به محور خود (شکل ۸-۱۷)

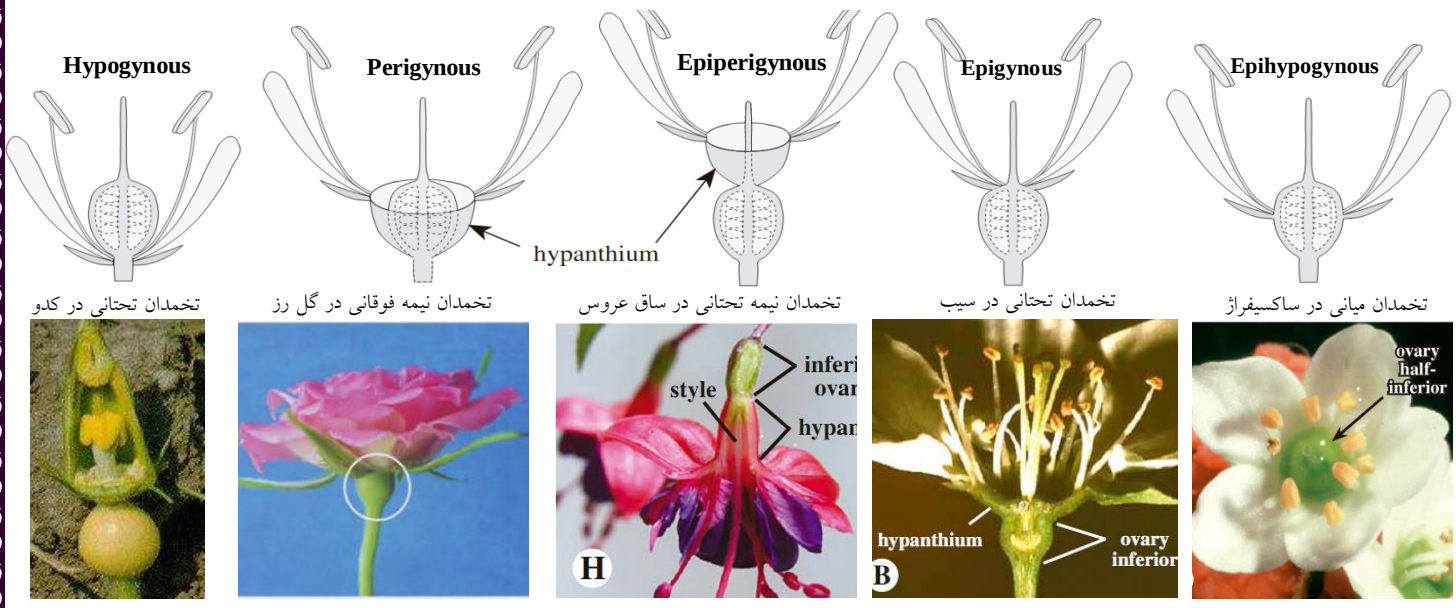
۸-۵-۱- تخمدان فوقانی (Epigyinous): کاسبرگ و گلبرگ و پرچم زیر تخمدان به نهنج متصل شوند(ماگنولیا، آفتابگردان، آلاله و میخک).

۸-۵-۲- تخمدان تحتانی (Hypoyyinous): کاسبرگها و گلبرگها و برچمها در بالای تخمدان قرار بگیرند در این حالت تخمدان نسبت به اجزای گل تحتانی خواهد بود. مانند نرگس، سوسن، زنبق، لاله، گلابی و هویج، خیار و انواع کدو.

۸-۵-۳- تخمدان نیمه فوقانی (Perigyinous): در این حالت تخمدان مشابه گل‌های اپی‌ژن است ولی سایر اجزای گل مشابه هیپوژن می‌باشد. مانند گلهای بادام، زرد آلو و گیلاس.

۸-۵-۴- تخمدان نیمه تحتانی (Epiperigynous): در این حالت نهنج و تخمدان از هم جدا هستند طوری که نهنج بالای تخمدان قرار دارد (ساق عروس).

۸-۵-۵- تخمدان نیمه‌زیرین یا نیمه‌زبرین یا پری‌ژنی



شکل ۸-۱۷- انواع گل‌ها با توجه به نحوه قرار گرفتن تخمدان نسبت به اجزای گل.

۸-۶- گل‌آذین (Inflorescence)

گل‌آذین عبارت است از طرز قرار گرفتن گلها روی ساقه یا اجتماع گلها روی ساقه که به صورتهای مختلف قرار دارند و برای هر گونه گیاهی ثابت است. در صورتی که گل‌آذین منفرد باشد به صورت جانبی (مانند پیچ تلگرافی و بنفشه) یا انتهایی (مانند لاله و زعفران) قرار می‌گیرند. اما در حالی که گیاه بیش از یک گل داشته باشد محور اصلی انشعاب پیدا می‌کند مانند آفتابگردان و مینا. بطور کلی گل‌آذین را به دو نوع گل‌آذین نامحدود و گل‌آذین محدود تقسیم می‌کنند (شکل ۸-۱۸ و ۸-۱۹)

الف- گل‌آذین نامحدود Indeterminate inflorescence: در این نوع گل‌آذین محور اصلی به یک گل ختم نمی‌شود و رشدشان اساساً نامحدود است یعنی مرتباً به رشد و نمو خود ادامه داده و غنچه‌های جدید تولید می‌کند. گل‌آذین نامحدود خود به دو نوع **ساده** Simple و **مرکب** Compound تقسیم شده‌اند. گل‌آذین نامحدود مرکب مانند خوشه‌ای مرکب، سنبله‌ای مرکب و چتری مرکب می‌باشد.

۸-۶-۱- گل‌آذین خوشه‌ای (Raceme): محور اصلی حاصل شاخه‌های جانبی است و رشد آن‌ها از قاعده به نوک ساقه کاهش پیدا می‌کند هر گل دارای دمگل بوده که در روی برگی قرار گرفته است. شکل این گل‌آذین هرمی است مانند اقاقیا وانگور. گل‌آذین خوشه‌ای ممکن است ساده یا مرکب باشد. در خوشه‌ای ساده شاخه‌های فرعی منشعب نمی‌گردد مانند شب‌بو. اما در گل‌آذین خوشه‌ای مرکب شاخه‌های فرعی منشعب می‌شود مانند یاس و انگور.

۸-۶-۲- گل‌اذین سنبله (Spike): این گل‌آذین در حقیقت همان گل‌آذین خوشه‌ای است که گلهای آن بدون دمگل بوده و مستقیماً به محور اصلی یا محورهای فرعی متصل می‌شوند. گل‌آذین سنبله نیز ممکن است ساده باشد مانند بارهنگ و یا مرکب باشد مانند غلات. در گل‌آذین سنبله ممکن است گلهای نر و ماده بر روی یک سنبله باشند مانند تیره شیپوری که در این حالت گلهای نر در قسمت بالای سنبله و گلهای ماده در قسمت پایین سنبله که این نوع سنبله را **اسپادیکس** Spadix می‌گویند. بعضی از گیاهان مانند گردو دارای گل‌آذین سنبله‌ای فقط با گل‌های نر یا فقط با گل‌های ماده می‌باشند و گیاهانی مانند بلوط، بید و توس همزمان دارای سنبله نر و سنبله ماده هستند. این نوع گل‌آذین **شاتون** Catkin نام دارد. گل‌آذین **سنبله مرکب** Panicle همان گل‌آذین سنبله می‌باشد با این تفاوت که گل‌های دمگل بوده و انشعابات فرعی دارند همانند ذرت.

۸-۶-۳- گل‌آذین دیهیم (Corymebe): در این نوع گل‌آذین رشد نسبی شاخه‌ها به نحوی است که تمام گل‌ها در یک سطح قرار می‌گیرند مانند آلبالو، گلابی و گیلاس.

۸-۶-۴- گل‌آذین چتری (Ombelle): در گل‌آذین چتری کلیه پایه‌های گلها از یک نقطه خارج شده یعنی تمام گلها در یک سطح قرار می‌گیرند. در این حالت برگه‌ها در قاعده محور اصلی مجتمع شده و گریبان را می‌سازند. در چتر مرکب به مجموعه برگه‌هایی که در قاعده پایک‌های فرعی قرار می‌گیرند **گریبانک** Involucre گفته می‌شود. گل‌آذین چتر می‌تواند ساده باشد مانند شمعدانی و یا مرکب باشد مانند هویج و جعفری. معمولاً رشد گلهای چتر از خارج به طرف داخل است و از این نظر قابل مقایسه با گل‌آذین خوشه‌ای است.

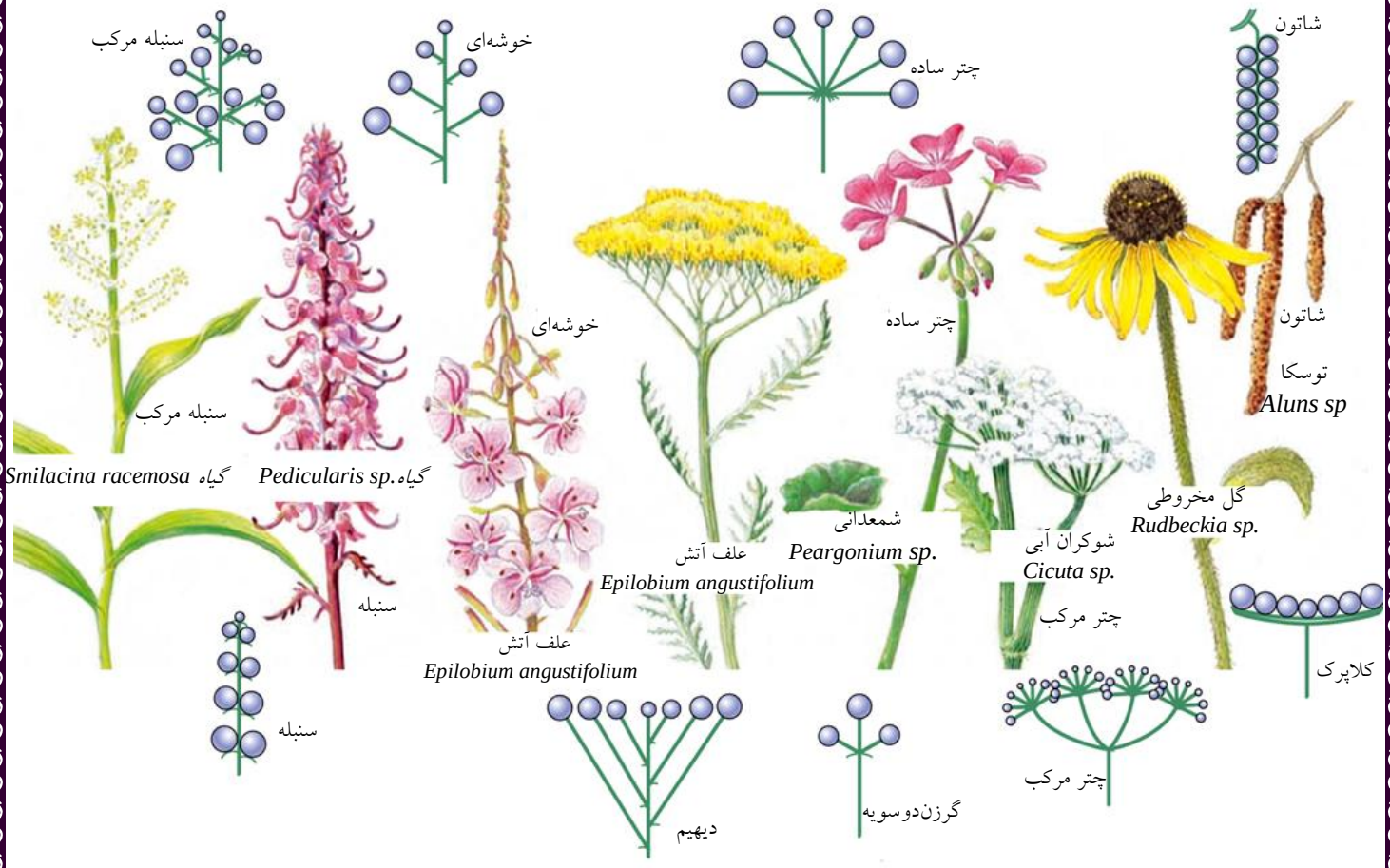
۸-۶-۵- گل‌آذین کلاپرک یا کپه‌ای (Cpitale): در این نوع گل‌آذین ساقه گل‌دهنده یا دمگل وجود ندارد. بنابراین گلها روی نهنج قرار می‌گیرند. گلهای کوچک گلچه گفته می‌شود مانند آفتابگردان و کنگر فرنگی.

ب- گل‌آذین محدود یا گرزنی Indeterminate inflorescence: این گل‌آذین‌ها محدودند زیرا محور اولیه به یک گل ختم می‌شود و موجب توقف نمو رشد محوری گل می‌گردد. این گل‌آذین‌ها دارای شاخه‌های فرعی هستند. هر یک از آنها نیز به یک گل ختم می‌شوند. تمام گل‌های خوشه‌ای جانبی‌اند در حالی که تمام گلهای گل‌آذین محدود (گرزنی) گلهای انتهایی هستند. در تشریح انواع گل‌آذین محدود سه واژه وجود دارد:

۱- *همودروم:* یعنی جهت فیلوتاکسی ساقه همیشه ثابت است.

۲- *آنتی‌دروم:* یعنی جهت فیلوتاکسی تغییر نموده و مخالف جهت اولیه قرار می‌گیرد.

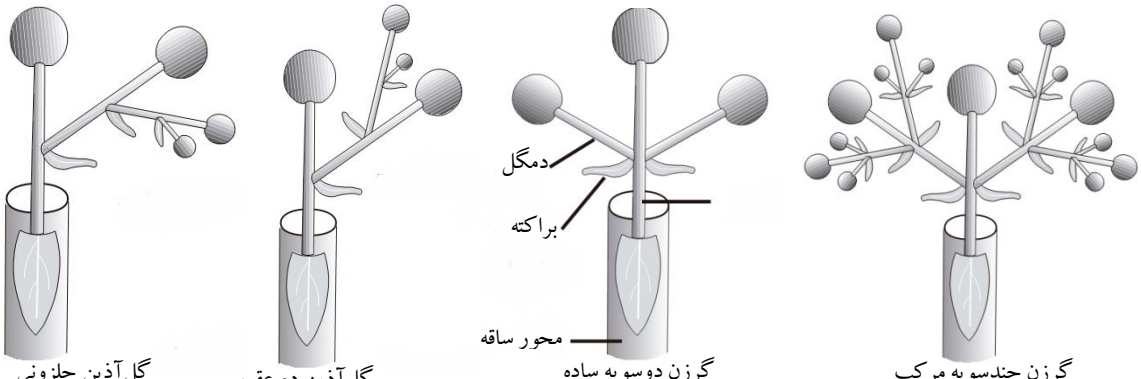
۳- *هترودروم:* یعنی هم دارای انشعابات همودرم و هم دارای انشعابات آنتی‌دروم باشند.



شکل ۸-۱۸- انواع مختلف گل آذین در گیاهان و نمونه‌ای از گونه‌های دارای این نوع گل‌آذین‌ها

۸-۶-۶- گل‌آذین گرزن یک سویه: در آن فقط یک محور فرعی بیش از محور اصلی رشد می‌نماید مانند خانواده گاوزبانیان (*Boraginaceae*). اگر در هر انشعاب جهت محور فرعی به ترتیب در سمت راست و چپ تغییر کند یعنی فقط ساقه‌های آنتی‌دروم باقی بمانند مجموع گل‌آذین به شکل مارپیچ درمی‌آید که آن را **گل‌آذین مارپیچی** یا **بال‌ملخی** (شکل ۸-۱۹) گویند و اگر محورها متوالیاً در یک سمت راست یا چپ به وجود آید **گل‌آذین گرزن حلزونی** خوانده می‌شود و در این حالت انشعابات آنتی‌دروم ساقه حذف شده است مانند گاوزبان.

۸-۶-۶- گل‌آذین گرزن دو سویه: که در آن انشعابات فرعی از دو جانب خارج می‌شوند و اگر انشعابات فرعی انشعابات دیگری نداشته باشند در این حالت گرزن دوسویه فقط دارای سه گل می‌باشند ولی معمولاً محورهای فرعی نیز به نوبه خود دارای انشعابات فرعی‌تر می‌باشند مانند خانواده میخک و سیب‌زمینی و گرزن چندسویه یا چندجانبی که در این نوع گل‌آذین معمولاً در زیر گل انتهایی بیش از ۲ محور فرعی به وجود می‌آید که نوع مشخص آن در تیره فرفیون دیده می‌شود (شکل ۸-۱۹).



شکل ۸-۱۹- انواع گل‌آذین‌های محدود شامل گل‌آذین حلزونی، گل‌آذین دم‌عقربی، گرزن دوسویه و گرزن چندسویه مرکب

۸-۷- دیاگرام گل

نمایش وضع ساختمان گل و موقعیت قطعات آن نسبت به هم را در روی یک صفحه فرضی عمود بر محور گل، **دیاگرام گل** گویند. در گذشته به منظور نشان دادن وضع هر گل دانشمندان از فرمول‌ها و شکلهای مختلفی استفاده می‌کردند که خالی از اشکال نبود. ولی دانشمندانی نظیر تایر و ساش به منظور نشان دادن اجزای گل، تعداد، پیوستگی یا جدا بودن آنها، منظم و نامنظم بودن آنها از طرحی به نام دیاگرام استفاده نمودند. جهت نشان دادن قسمتهای مختلف گل امروزه در سطح بین‌المللی علائمی بکار می‌رود. اگر اجزای و قطعات گل به همان صورتی که دیده می‌شوند در دیاگرام تصویر شوند آن را دیاگرام تجربی (آمپریک) گویند در صورتی که علاوه بر آنچه دیده می‌شود منظور از رسم دیاگرام اطلاع از چگونگی تمام اعضا و احتمالاً اجزایی که از دست رفته‌اند باشد آن را دیاگرام متوریک می‌نامند. شکل ۸-۱۶ دیاگرام دو نوع گل را نشان می‌دهد.

۸-۸- لقاح (Fertilization)

به ترکیب گامت‌های نر و ماده که منجر به تشکیل سلول تخم یا زیگوت (Zygote) می‌گردد **لقاح** گویند. لقاح در نهاندانگان شامل مراحل گرده‌افشانی(Pollination)، جوانه‌زدن دانه گرده (Pollen germination) و عمل لقاح یا آمیزش (Fertilization) می‌باشد که به صورت زیر است:

۸-۸-۱- گرده‌افشانی (Pollination): آزاد شدن دانه گرده هنگام رسیدگی کیسه گرده را **آنتزیز** (Anthesis) می‌نامند. انتقال دانه گرده آزاد شده به سطح کلاله از اندام ماده را **گرده‌افشانی** می‌گویند.گرده افشانی به دو شکل صورت می‌گیرد:

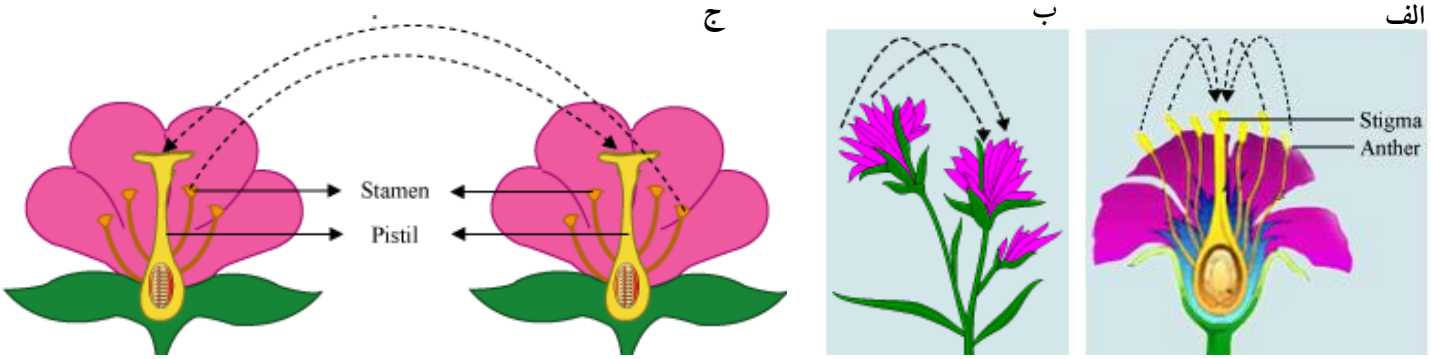
۸-۸-۱-۱- خودگرده‌افشانی یا اتوگامی (Autogamy): اگر گرده یک گل بر روی کلاله همان گل یا کلاله گل دیگر روی همان گیاه قرار گیرد (شکل ۸-۲۰ الف-ب). خودباروری یا اتوگامی گویند. گاهی آتوگام کاملا اجباری است در این موقع گلها باز نمی‌شوند و در این حالت دانه گرده بر روی کلاله گل دیگر قرار نمی‌گیرد زیرا دانه گرده در خود کیسه گرده می‌روید و لوله گرده مستقیما به تخمدان می‌رسد این نوع تولیدمثل را **کلیستوگامی** (Cleistogamy) گویند. مانند بنفشه و جو. عوامل و مکانیسم‌هایی که سبب خودگرده‌افشانی یا خودگشنی می‌شوند عبارتند از:

۱- گلها ممکن است باز نشوند، این نوع گیاهان صددرصد خودگشن هستند.

۲- گرده‌افشانی ممکن است قبل از باز شدن گل صورت گیرد. مانند جو.

۳- گلها در زیر اندامهای محافظتی پنهان شده باشند. مثل غلات.

۴- کلاله ممکن است بعد از باز شدن کیسه پرچم در استوانه‌ای که پرچمها تشکیل شده‌اند رشد نماید.



شکل ۸-۲۰- حالت‌های مختلف گرده‌افشانی در گیاهان که تعیین کننده سیستم اصلاح آن گیاه می‌باشد. خودگرده افشانی با انتقال دانه گرده یک گل به کلاله همان گل(**الف**)؛ یا به سطح کلاله از دیگر گل‌های همان بوته (**ب**) صورت می‌گیرد. دگرگرده‌افشانی یعنی انتقال دانه‌های گرده از گل‌های یک گیاه به سطح کلاله گیاه دیگر (ج).

۸-۸-۱-۲- دگر گرده‌افشانی یا آلوگامی (Allogamy یا Cross pollination): در این حالت گرده یک گل بر روی کلاله گل دیگر از گیاه دیگر قرار می گیرد. بنابراین به این حالت دگرباروی یا **آلوگامی** یا **هتروگامی** گفته می‌شود (شکل ۸-۲۰ ج). لقاح غیرمستقیم تقریبا در تمام گلها امکان‌پذیر است اما در تعدادی از گیاهان اجباریست که این گیاهان شامل گلهای تک جنسی و گلهایی که اندامهای جنسی نر و ماده در یک زمان نمی‌رسند به این حالت دیکوگامی (Dichoyamy) گفته می‌شود. مانند جعفری و لاله. دیکوگامی دارای دو حالت است:

الف- پروتاندری Protandry: رسیدن دانه گرده قبل از مادگی گل را گویند. در خانواده نعنا و میخک، ذرت، چغندرقند و آفتابگردان وجود دارد.

ب- پروتوژنی: رسیدن مادگی قبل از دانه گرده در یک گل را پروتوژنی گویند. در خانواده آقطی یا فلفل و توت‌فرنگی و پنبه وجود دارد.

گل‌هایی که به علت اوضاع ریخت‌شناسی آنها انتقال مستقیم دانه گرده در آنها غیرممکن است را هرکوگام (Herkogame) گویند. مانند زنبق و ارکیده‌ها. عوامل و مکانیسم‌هایی که سبب دگرگرده‌افشانی می‌شوند عبارتند از:

۱- گل‌ها یا ساختمان گل به گونه‌ای است که مانع خودگرده‌افشانی می‌شوند.

۲- زمان رسیدن کلاله و گرده متفاوت است (همان دیکوگامی).

۳- گیاه دارای سیستم خودعقیمی و یا خوداسازگاری Self incompatibility باشد.

۴- گلهای نر و ماده روی یک پایه و یا دو پایه قرار گرفته باشد.

مهم‌ترین عواملی که باعث انتقال دانه گرده در گیاهان می‌شود عبارت‌اند از:

۱- باد: در بعضی از گیاهان مثل ذرت عمل گرده‌افشانی توسط باد صورت می‌گیرد. اغلب گیاهان علوفه‌ای خانواده گرامینه از جمله چاودار توسط گرده‌هایی که با باد آورده شده‌اند گرده‌افشانی می‌شوند (شکل ۸-۲۱ ه). این گیاهان را آنموفیل(Anemophilous) گویند. مانند کاج.

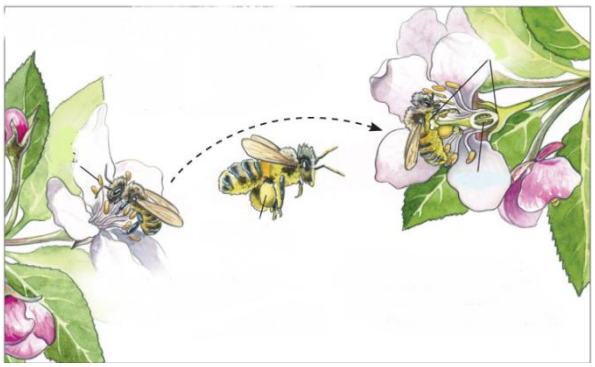
۲- *حشرات:* در بسیاری از گیاهان خانواده بقولات مثل یونجه و شبدر دانه گرده توسط حشرات از گلی به گل دیگر انتقال می‌یابد. این مکانیسم در گیاهان روغنی (آفتابگردان، گلرنگ و کلزا) صادق است. این گیاهان را آنتموفیل یا زوگام (Antemophilous یا Zoogame) گویند (۸-۲۱ ب).

۳- *آب:* این گیاهان را هیدروفیل (Hydrophilous) گویند. در نهانزادان آوندی مانند خزه‌ها.

۴- *پرندگان:* در آناناس مرغ مگس‌خوار و کاکتوس خفاش عامل انتقال گرده می‌باشد. این سیستم در بامیه و توتون هم هست (شکل ۸-۲۱ ج-د).

۵- *نیروی جاذبه:* در گندم وجود دانه گرده مستقیماً توسط وزن خود روی کلاله انتقال می‌یابد. در گیاهان خودبارور این بیشتر اتفاق می‌افتد.

الف



ب

ج

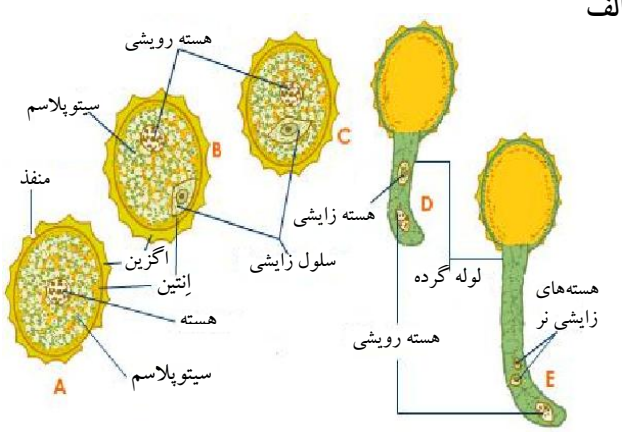
د

ه

شکل ۸-۲۱- انواع گرده‌افشانی گل. (الف) گرده‌افشانی توسط زنبور عسل (آنتموفیل)، زنبور عسل هنگام استفاده از شهد یک گل و نشستن بروی گل‌های دیگر همرمان دانه‌های گرده را که با بدنش چسبیده است، به گل‌های دیگر منتقل می‌کند. (**ب**) سمت راست: تصویر یک گل پامچال (*Oenothera parviflora*) از زاویه دید انسان و سمت راست: تصویر همان گل از نگاه یک زنبورعسل. (**ج**) گل‌هایی که توسط مرغ مگس‌خوار گرده‌افشانی می‌شوند حالت خمیده دارند تا شهد راحت در اختیار پرنده قرار بگیرد. (ج) گل‌هایی که توسط خفاش گرده‌افشانی می‌شوند، دارای گل‌های بزرگ و دهنه گرد دارند. (ه) گرده‌افشانی توسط باد (آنِموفیل). گرده‌های این گیاهان بسیار سبک و فراوان هستند.

۸-۸-۲- رویش دانه گرده Pollen germination: بعد از اینکه ساختمان دانه گرده کامل شد (شکل ۸-۲۲ الف) پس از پاره شدن بساک گرده‌ها بوسیله عوامل مختلف به روی کلاله منتقل می‌شوند. بوسیله ماده چسبناکی که در سطح کلاله وجود دارد گرده‌ها ثابت میگردند. در مرحله بعد دانه گرده به علت سرشار بودن از مواد با نیروی اسمزی بالا آب مایع کلاله را جذب می‌کند و تورژسانس آن زیاد می‌شود اما تورژسانس به علت وجود پوسته سخت اگزین نمی‌تواند سبب تورم کلی دانه گرده شود. بالا رفتن فشار داخلی در محل منافذ که نقاط کم مقاومت پوسته گرده بوده فقط دارای غشای انتین هستند و برجستگی بنام لوله گرده تولید می‌کند. چون تعداد زیادی منافذ وجود دارد بنابراین در ابتدا تعدادی لوله تشکیل می‌شوند ولی یکی از آنها رشدش سریع بوده و به تخمدان می‌رسد با رشد این لوله رشد سایر لوله‌های دیگر متوقف می‌گردد. در اکثر حالات لوله گرده از راه سوراخ سفت یا میکروپیل وارد تخمک می‌شود به همین جهت آنرا پوروگامی (Porogamy) گویند (شکل ۸-۲۲ ب). اما در تعدادی از گیاهان لوله گرده از راه بُن (شالاز) وارد تخمک می‌شود که این حالت را شالازوگامی (Chalazogamy) گویند مانند درخت توس. هسته زایشی دانه گرده از طریق تقسیمات میتوز ایجاد دو هسته زایشی (Sperm) می‌نماید. این هسته‌های زایشی داخل لوله گرده بوده و همزمان با ورود لوله گرده در داخل تخمدان رها می‌شوند. از زمان جوانه زدن دانه گرده روی کلاله و سپس تشکیل لوله گرده و رسیدن آن به کیسه جنینی حدود ۲۰ دقیقه تا ۲ ساعت طول می‌کشد که این مدت زمان بستگی به گیاه و درجه حرارت دارد. شکل ۸-۲۲ ج یک دانه گرده جوانه‌زده را نشان می‌دهد.

الف

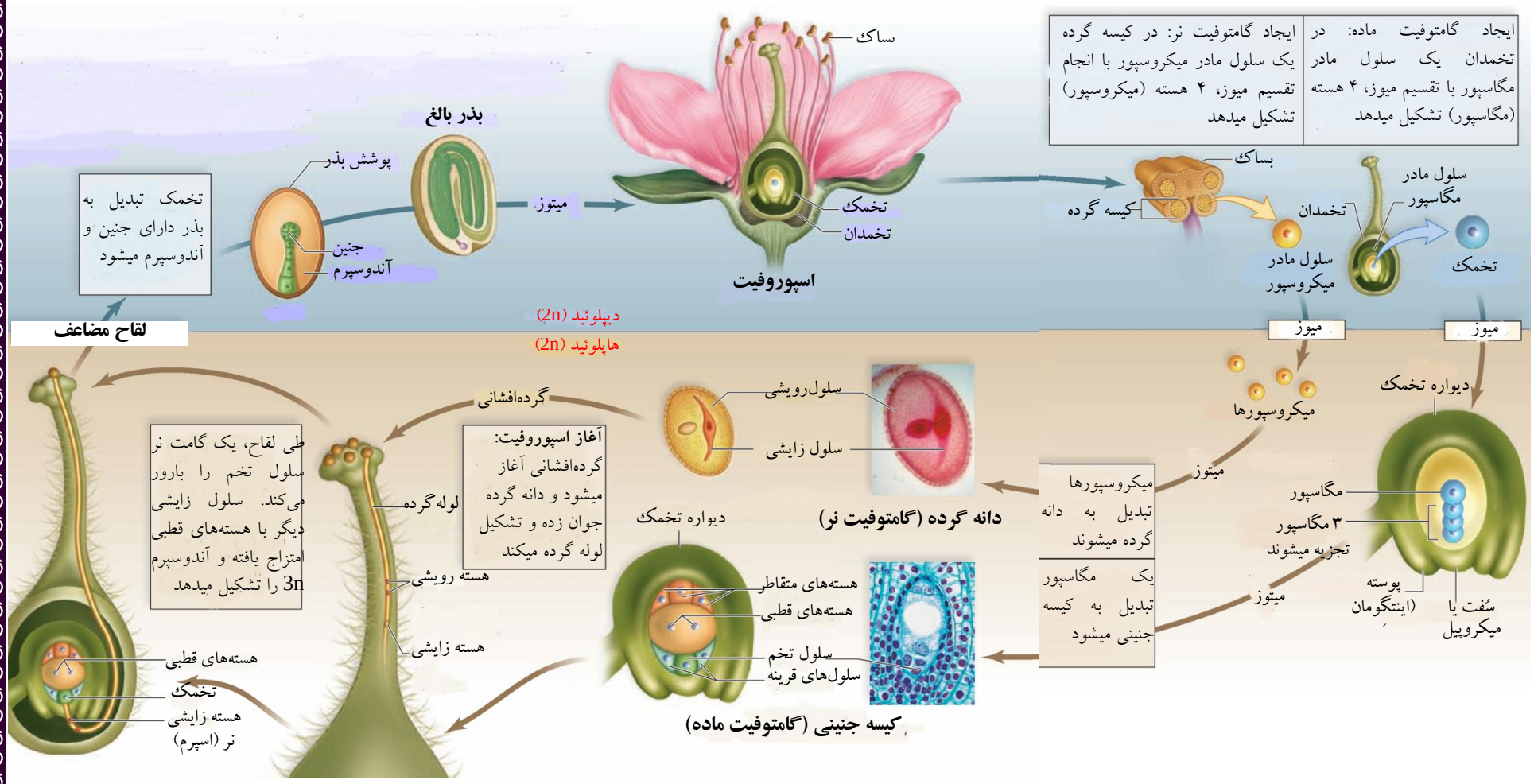


ب

ج

شکل ۸-۲۲- انواع گرده‌افشانی گل. (الف) گرده‌افشانی توسط زنبور عسل (آنتموفیل)، زنبور عسل هنگام استفاده از شهد یک گل و نشستن بروی گل‌های دیگر همرمان دانه‌های گرده را که با بدنش چسبیده است، به گل‌های دیگر منتقل می‌کند. (ب) سمت راست: تصویر یک گل پامچال (*Oenothera parviflora*) از و فراوان هستند.

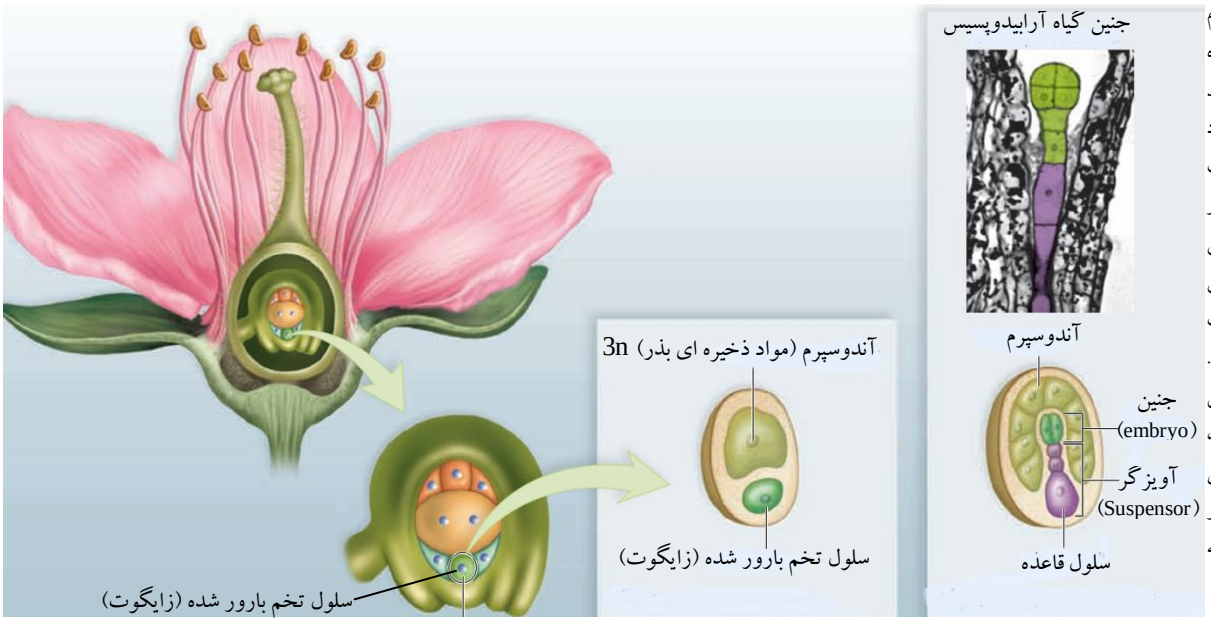
۸-۸-۳- لقاح مضاعف Double fertlization: لوله گرده که پس از عبور از خامه به مجاور تخمک می رسد و در این موقع لوله گرده از طریق سفت (میکروپیل) از بین سلولهای قرینه و یا از درون یکی از آنها عبور کرده و آن را متلاشی می‌کند در همین زمان هسته رویشی دانه گرده و سلولهای قرینه از بین می‌روند (شکل ۸-۲۳). اما بعد از اینکه لوله گرده به داخل کیسه جنینی وارد شد قسمت انتهای لوله گرده به صورت ژله‌ای درآمده و پاره می‌شود و در این هنگام دو هسته زایشی (اسپرم) وارد سیتوپلاسم کیسه جنینی شده سپس یکی از هسته‌های زایشی با سلول تخمزا (اووسفر) ترکیب شده و سلول جدیدی بنام تخم (زیگوت) حاصل می‌شود که این سلول تخم منشا جنین آینده خواهد بود اما هسته دوم زایشی با هسته ثانویه کیسه جنینی ترکیب شده و سلول مادر آلبومن یا آندوسپرم را بوجود می‌آورند. باتوجه به اینکه هسته زایشی n کروموزمی بوده و هسته ثانویه ۲n کروموزمی بوده بنابراین سلول مادر آلبومن و یا سلول مادر آندوسپرم ۳n کروموزمی خواهد بود. به ترکیب هسته دوم با ثانویه که سبب ایجاد سلول ۳n کروموزمی مادر آلبومن می‌گردد لقاح مضاعف یا دوبل گویند. نطفه ایجاد شده تبدیل به جنین و نهایتاً بذر می‌شود. آندوسپرم بذر هم از طریق تقسیمات متوالی زیاد هسته اولیه آندوسپرم و متعاقباً دیواره‌های دانه‌ها را تولید می‌کند. بافت آندوسپرم محل ذخیره نشاسته، روغن و یا پروتئین است. هنگامیکه بذر در خاک کاشته می‌شود جنین شروع به رشد نموده و گیاه جدیدی تولید می‌نماید. مواد ذخیره شده در بذر که به آن آندوسپرم گویند صرف جوانه زدن و رشد اولیه جنین می‌گردد. پوسته بذر (Seed coat) از رشد سلولهای اطراف تخمک به وجود می‌آید (شکل ۸-۲۳).



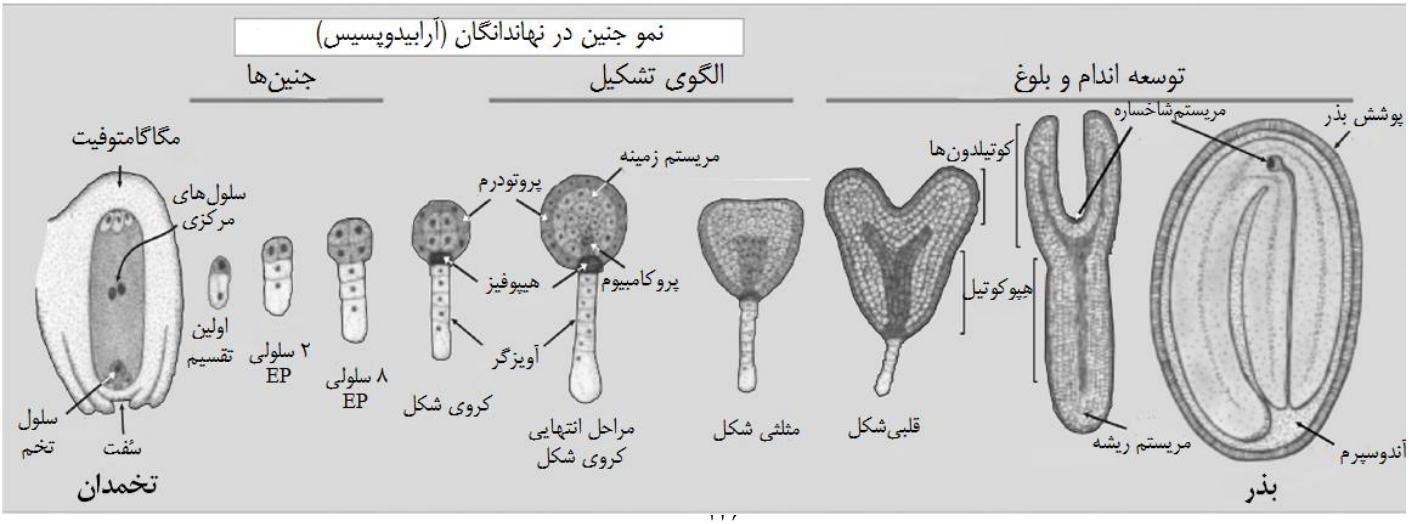
شکل ۸-۲۳- **تشکیل گامتوفیت‌ها:** کیسه گرده در بساک دارای سلول‌های مادر میکروسپور می‌باشد که با تقسیم میوز، میکروسپورها را به وجود می‌آورد. یک میکروسپور به دانه گرده تبدیل می‌شود که دانه گرده نیز وقتی جوانه می‌زند دارای دو اسپرم (هسته زایشی نر) خواهد بود. در آن طرف، تخمدان دارای سلول مادر مگاسپور است که این نوع سلول با انجام تقسیم میوز مگاسپور را به وجود می‌آورد. مگاسپور تبدیل یک کیسه جنینی دارای ۸ هسته می‌شود که یکی از این هسته‌ها سلول تخم (egg) می‌باشد. **تشکیل اسپوروفیت:** یک دانه گرده وقتی که روی سطح کلاله جوانه می‌زند لوله گرده تشکیل می‌دهد و درون لوله گرده دارای ۲ هسته زایشی نر (اسپرم) می‌باشد. با رسیدن این دو هسته زایشی نر به درون تخمدان، یکی از آن‌ها با هسته‌های قطبی (polar nuceli) ترکیب شده و بافت ذخیره‌ای آندوسپرم (3n دارای اندوخته غذایی برای جنین که هنگام جوانه‌زنی مصرف می‌شود) و دیگری با سلول تخم ترکیب شده و تخم بارور (zygote) که 2n می‌باشد را تشکیل می‌دهد.

۷-۹- دانه

سلول تخم حاصل شده در عمل لقاح بوسیله غشای کربوهیدراتی احاطه شده است و شروع به تقسیم می‌کند و در تقسیم عرضی دو سلول حاصل می‌شود که سلول پائینی نزدیک سفت به طریق عرضی تقسیم شده و رشته‌ای چند سلولی به نام رابط بند یا سوسپانسور (Suspenseur) را به وجود می‌آورد اما سلول دیگر بالایی به طور طولی و عرضی تقسیم میتوزی انجام داده که در ابتدا به چهار و بعد هشت سلول تقسیم می‌گردد و از تقسیم این سلولها سلولهای دیگری بوجود می‌آید که جنین گیاه را بوجود می آورند و بتدریج جنین در داخل کیسه جنینی قرار می‌گیرد و از مواد غذایی سوسپانسور و کیسه جنینی تغذیه می کند و به رشد و نمو خود ادامه می‌دهد (شکل ۸-۲۴). نقش بند یا سوسپانسور تسهیل تغذیه جنین در جریان رشد است. همچنین در ضمن این عمل جنین را به نواحی عمقی آلبومن یا آندوسپرم می‌راند. وجود سوسپانسور موقتی است و به زودی از بین می‌رود. توده جنینی در ابتدا گردی شکل ولی سپس استوانه‌ای شکل می‌شود و در انتهای آن یک یا دو لپه (Cotyledone) ظاهر می‌گردد. تا رسیدن به این مرحله تفاوتی بین تک‌لپه‌ایها و دولپه‌ایها وجود ندارد و از این مرحله به بعد تفاوت حاصل کرده و آن داشتن یک یا دو لپه است. نوک ساقه‌چه گیاهک دولپه‌ای از دولپه پوشیده شده در صورتی که در تک‌لپه‌ایها فقط یک لپه در یک طرف ساقچه دیده می‌شود. بافت نوسل (خورش)، آندوسپرم و پوششهای تخمک به تدریج با رشد جنین رشد می‌کنند. نوسل امکان دارد در مراحل اولیه رشد از بین برود و در بعضی مانند چغندرقند به صورت پریسپرم باقی مانده و در بیشتر تک‌لپه‌ایها خصوصاً تیره گندم به صورت بافت ذخیره‌ای باقی مانده و پوششهای تخمک نیز در اغلب دانه‌ها سخت و محکم شده و پوست دانه را تشکیل می‌دهد.



شکل ۸-۲۴- بعد از انجام لقاح، سلول تخم بارور شده شروع به تقسیم سلولی می‌کند که در نهایت جنین را به وجود می‌آورد. شکل سمت چپ نحوه تشکیل جنین را بعد از لقاح در گیاه آرابیدوپسیس نشان می‌دهد. در تصویر پایین نیز همین فرآیند با جزئیات بیشتر نشان داده شده است. طوری که بعد از لقاح جنین مراحل ۲سلولی، ۴سلولی، ۸سلولی، کروی‌شکل، مثلثی شکل، قلبی‌شکل را گذرانده و در آخرین مرحله تبدیل به جنین و نهایتاً بذر می‌شود

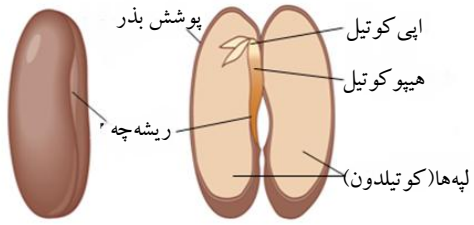


ساختمان دانه: بطور کلی می‌توان ساختمان یک دانه را پس از پایان یافتن رشد و نمو به صورت زیر خلاصه نمود:

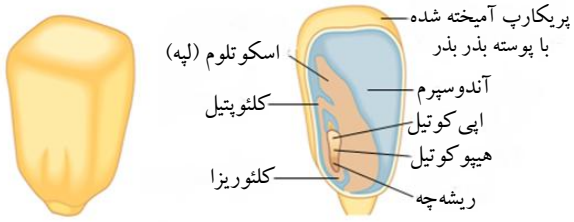
۱-پوسته (Tegument): دانه گیاه با یک یا دو پوسته نازک بنام تگومان پوشیده شده است. پوسته خارجی که ضخیم‌تر است تستا (Testa) و پوسته داخلی را تگومان (Tegumem) می‌نامند. سطح خارجی تستا گاهی صاف و یا دندانه‌دار و یا از موهایی پوشیده شده مثلاً در پنبه اپیدرم خارجی تستا را موهای طویلی می‌پوشاند که هم به انتشار دانه کمک کرده و هم در صنعت ریسندگی مورد استفاده قرار می‌گیرد. تگومان خارجی بعضی از دانه‌ها مانند دانه انگور سخت، در بعضی مانند بادام و زردآلو نازک، در انار گوشتی و در بعضی مانند به‌دانه و قدومه غشاء اپیدرم آنها لعابی است.

۲- مغز (Amande): در داخل پوشش دانه بخشهای دیگری قرار دارد که عموماً مغز نامیده می‌شود که شامل جنین و آلبومن است. جنین نهال فوق‌آلعاده کوچکی است که ریشه اولیه، ساقه اولیه و لپه‌ها و جوانه اولیه در آن دیده می‌شود. مواد غذایی بعضی از دانه‌ها مانند غلات و کرچک و خشخاش در داخل آلبومن (آندوسپرم) ذخیره می‌شود. و در این صورت لپه‌ها نازک و غشائی باقی می‌ماند. این دانه‌ها را دانه‌های آلبومن‌دار گویند. اغلب دانه‌ها فاقد آلبومن می‌باشند و مواد غذایی دانه آنها در داخل لپه‌ها ذخیره می‌گردد و لپه‌ها فضای داخل دانه را اشغال می‌کنند. این قبیل دانه‌ها را دانه‌های بدون آلبومن می‌گویند مانند نخود و لوبیا. جنین لوبیا دارای دو منطقه انتهای ریشه و انتهای ساقه است که هر دو انتها از سلولهای مریستمی تشکیل یافته که در تمام عمر گیاه در انتهای ریشه و ساقه این سلولها فعالیت می‌کنند. در مراحل بعدی از فعالیت هر یک از این قسمتها اندامهای هوایی و اندامهای زیرزمینی گیاه بوجود می‌آید. در لپه گندم نیز جنین داری ریشه و جوانه اولیه می‌باشد که هر کدام از در غلاف خاصی به نام کلئوپتیل (Coleoptyle) یا غلاف جوانه و کلئوریز (Coleorhieze) یا غلاف ریشه قرار دارد. فاصله بین دو غلاف نیز مزوکوتیل (Mezocotyle) گویند که از قاعده آن ریشه فرعی ظاهر می‌شود. درکل فاصله‌ای که بین لپه‌های گیاه و اولین موهای کشنده قرار دارد طوقه یا محور هیپوکوتیل (Hypocotyle) و محوری که بالای لپه‌هاست و بعدها ساقه را تشکیل می‌دهد اپی‌کوتیل (Epicotyle) می‌نامند.

(الف) بذر کرچک به عنوان یک بذر دولپه با پوسته نازک)



(ب) بذر لوبیا به عنوان یک بذر دولپه با پوسته ضخیم)

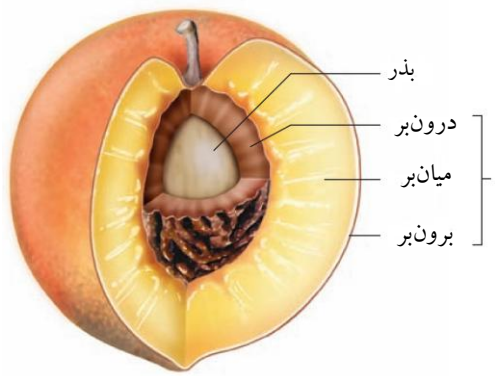


(ج) بذر ذرت به عنوان یک بذر تک‌لپه)

شکل ۸-۲۵- قسمت‌های مختلف بذر در گیاهان تک لپه و دولپه. (الف) بذر کرچک به عنوان یک گیاه دولپه با پوسته نازک؛ (**ب**) بذر لوبیا به عنوان یک گیاه دولپه با پوسته ضخیم و در نهایت (**ج**) بذر ذرت به عنوان بذر یک گیاه تک لپه

۷-۱۰- میوه Fruit

در اصطلاح علمی گیاهشناسی تخمدان رسیده را میوه می‌گویند. پس از عمل لقاح در جریان تبدیل تخمک به دانه دیواره‌های تخمدان به میوه تغییر شکل می‌دهد. در ضمن رشد و تغییرات بعدی که منجر به تبدیل دیواره‌های تخمدان به میوه می‌گردد سایر قسمتهای گل پلاسیده شده و از بین می‌روند. در تعدادی از گیاهان قسمتهای از گل باقی مانده و حتی رشد کرده زوایدی را بوجود می‌آورد که در انتشار میوه نقش دارد مانند آلاله و شقایق. همانطور که قبلا گفته شد دیواره تخمدان میوه یا فرابر یا پریکارپ (Pericarpe) را بوجود می‌آورد. فرابر یا پریکارپ از سه قسمت تشکیل شده است (شکل ۸-۲۶):



شکل ۸-۲۶- قسمت‌های مختلف بذر در گیاهان تک لپه و دولپه. (الف) بذر کرچک به عنوان یک

۱- برون بر(اپی کارپ Epicarpe): از اپیدرم خارجی تخمدان تشکیل می‌شود.

۲- میان بر(مزوکارپMsocarpe): از مزوفیل یا پارانشیم برگ برچه‌ها ساخته شده است.

۳- درون بر(اندوکارپEndocarpe): از اپیدرم داخلی تشکیل شده است.

۷-۱۰-۱- پارتنوکارپی (Parthenocarpy)

از مهم‌ترین عوامل رشد اولیه فرابر(پریکارپ) وجود هورمون در درون لوله گرده است اما در مراحل بعدی هورمون‌های موجود در دانه که شامل هورمون‌های اکسین، جیبرلین و سیتوکنین است نقش اساسی دارند. پارتنوکارپی یا بکرزایی بیشتر در رشته باغبانی کاربرد دارد. بعضی از گیاهان ایجاد میوه بدون هسته می‌نمایند مانند انگور و پرتقال بدون هسته و آناناس. تخمک این نوع گیاهان بدون تحریک دانه گرده و باروری تلقیح رشد می‌نماید. در پارتنوکارپی میوه بدون لقاح گامتهای نر و ماده تولید می‌شود و ضمنا بذر هم تولید نمی‌نمایند. میوه‌های پارتنوکارپ نمی‌توانند تولیدمثل و ایجاد نسل نمایند. پدیده پارتنوکارپی را می‌توان مصنوعاً در بعضی از گیاهان مثل گوجه‌فرنگی و خربزه از طریق آغشته نمودن کلاله با عصاره دانه گرده تولید کرد.

۷-۱۱- انواع میوه Fruit types

میوه‌ها را با توجه به تعداد برچه‌های مادگی، اختلاف ساختمان پریکارپ و شکوفایی و ناشکوفایی آنها و ساختمان تخمدان و غیره تقسیم‌بندی می‌نمایند. میوه‌ها به دو گروه ساده و مرکب تقسیم می‌شوند. میوه‌های ساده میوه‌هایی هستند که از رشد یک تخمدان حاصل می‌شوند البته ممکن است تخمدان یک یا چند برچه‌ای باشد. میوه‌های مرکب میوه‌هایی هستند که که از اجتماع چند میوه ساده که از رشد برچه‌های یک یا چند گل بوجود می‌آیند تشکیل می‌گردند. البته گاهی ممکن است بخشهای دیگر گل همراه تخمدان رشد کرده و بخشی از میوه را تشکیل دهند که این میوه‌ها را میوه کاذب می‌گویند. مانند توت‌فرنگی و انجیر که از رشد نهنج و توت معمولی که از رشد کاسبرگها بوجود می‌آیند. آناناس از رشد برگچه‌های اطراف گل (براکته) و بادام هندی از رشد دمگل بوجود می‌آید.

۷-۱۱-۱- میوه‌های ساده Simple fruit: به دو دسته میوه‌های آبدار و میوه‌های خشک تقسیم می‌شوند:

۷-۱۱-۱-۱- میوه‌های گوشتی یا آبدار (Fresh Fruit): در میوه‌های گوشتی برون‌بر از سلولهای گوشتی و میانبر و درونبر آنها در خود آب و مواد مختلف ذخیره می‌کند. سلولهای میانبر دیواره نازک سلولزی خود را حفظ کرده و اغلب بزرگ‌اند. واکوئل بزرگ و حاوی مواد ذخیره ای مانند قندها، اسیدهای آلی، مواد روغنی، نشاسته و رنگیزه‌های کاروتنوئید هستند.

۱- سته (Berry): درونبر (آندوکارپ) در این میوه‌ها آبدار و یا به صورت پرده نازکی درمی‌آیند. بنابراین در این حالت تقریبا تمام قسمتهای میوه گوشتی یا آبدار می‌شوند. این نوع میوه می‌تواند تک دانه‌ای باشد مانند برگ‌بو، فلفل و خرما و یا ممکن است چند دانه‌ای باشد. مانند: انگور، انگورفرنگی، سیب‌زمینی، موز، زرشک، پرتقال، گوجه فرنگی، کدو، خیار، گلابی، سیب، به، خربزهره و هندوانه.

۲- *شفت (Drope)*: *در این نوع میوه‌ها* درونبر و بخشهایی از میانبر چوبی و استخوانی شده تشکیل هسته می‌دهد. شفت‌های تک‌دانه‌ای مانند گوجه، گیلاس، هلو و زردآلو. شفت‌های چنددانه‌ای مانند نارگیل، زالزالک و عشقه. میوه نارگیل نیز شفت است که میانبر دارای الیاف سخت و چوبی زیادی است و آندو کارپ سخت و اسکرانشیمی میوه را احاطه نموده است (شکل ۸-۲۷).

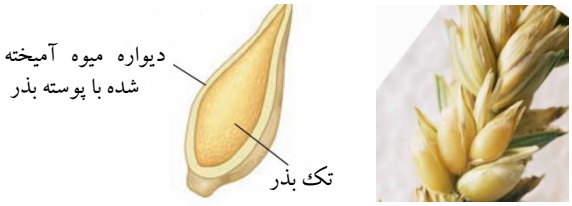
۳- میوه کاذب (*Accesory fruit*): بخش‌های خوراکی میوه از قسمت‌های غیر از تخمدان مثل نهنج تشکیل میشود (۸-۱۸).

۷-۱۱-۱-۲- میوه‌های خشک (Dry fruit): در این میوه‌های فرابر خشک و غیرقابل نفوذ شده و در هنگام رسیدن دانه‌ها بخش برونبر آن به تحلیل رفته و حالت غشایی پیدا می کند. میوه‌های خشک دو دسته‌اند:

الف- میوه‌های خشک شکوفا (Dehiscent): میوه‌هایی هستند که در موقع رسیدن دانه شکافته شده و باز می‌شوند. میوه‌های خشک شکوفا عبارتند از:

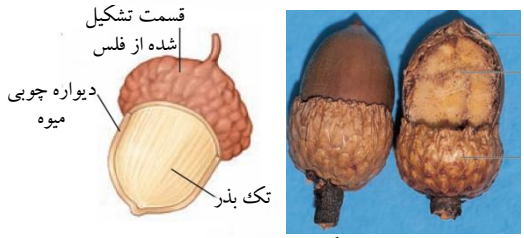
۱- برگه (Follicule): میوه‌هایی که از یک برچه بوجود آمده و بوسیله یک شکاف باز می‌شوند. مانند ماگنولیا، بارهنگ، آلاله و خرزهره.

۲- *نیام (لگوم Legume)*: میوه‌هایی هستند که از یک برچه بوجود آمده‌اند. بنابراین شبیه برگه هستند فقط در هنگام رسیدن دانه به جای یک شکاف بوسیله دو شکاف باز می‌شوند.مانند بقولات (خانواده لگومینوزه یا نخود).

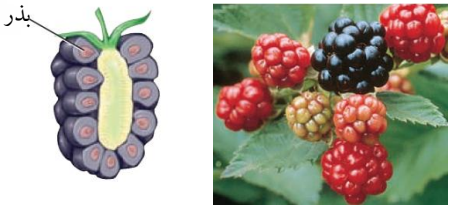


میوه کاریوپسیس در گندم (*Triticum aestivum*)

میوه فندقه در گل آفتابگردان (*Helliantus annus*)

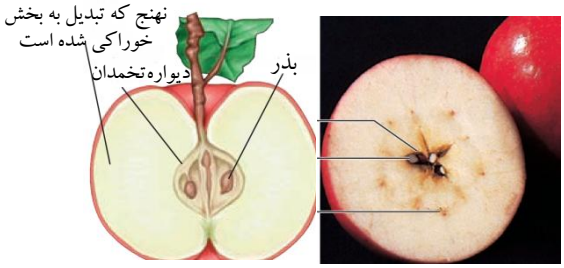


میوه خشک (nut) در بلوط (*Quercus*)

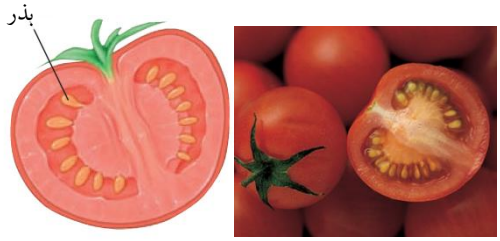


میوه مجتمع در تمشک (*Rubus*)

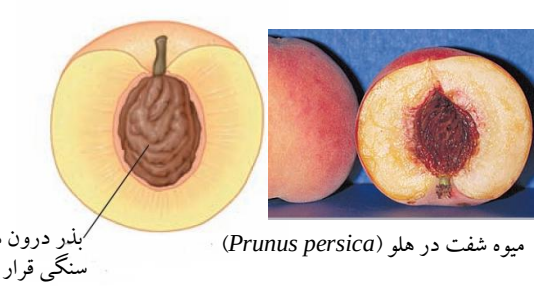
میوه مرکب در توت و آناناس



میوه کاذب در سیب (*Malus*)



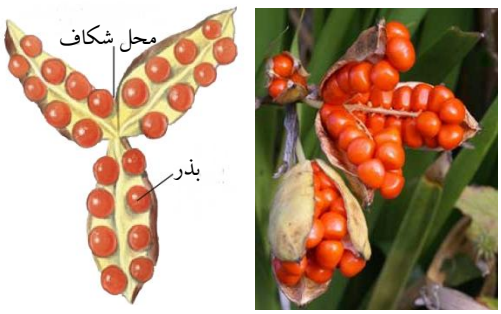
میوه سته در گوجه‌فرنگی (*Lycopersicum esculemtum*)



میوه شفت در هلو (*Prunus persica*)

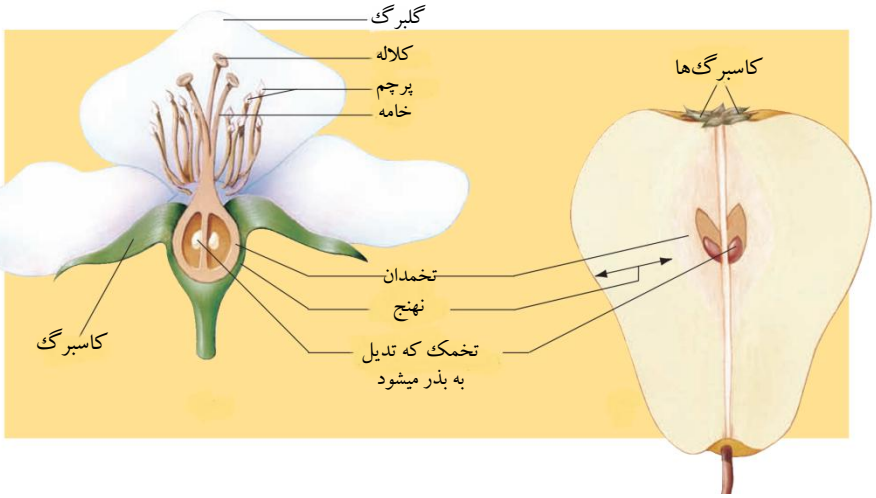
میوه برگه در علف شیری (*Sonchus oleraceus*)

میوه نیام در باقلا (*Vicia faba*)



میوه در زنبق در باقلا (*Vicia faba*)

شکل ۸-۲۷- انواع میوه‌ها در گیاهان شامل میوه سته (berry)، میوه شفت (drop)، میوه برگه (Folicle)، میوه نیام (pod)، میوه خورجین (capsul)، میوه گندمه (Caryposis)، میوه فندقه (Achen)، میوه خشک (Nut)، میوه مجتمع (Aggregate)، میوه مرکب (Multiple fruit) و میوه کاذب (accessory fruit)



شکل ۸-۲۸- نحوه تشکیل میوه گلابی (Pyrus commonis) (به عنوان یک میوه کاذب) که در آن بخش خوراکی از لوله گل (Floral tube) تشکیل می‌شود که دور تادور تخمدان را فراگرفته است. برش عرضی گل به خوبی نشاندهنده بخش‌های مختلف گل به بخش‌های مختلف میوه می‌باشد

۳- *خورجین (سیلیک Silique)*: این میوه‌ها از دو برچه به هم پیوسته تشکیل شده که بوسیله دیواره کاذب به دو خانه تقسیم می‌شوند. دانه روی دیواره کاذب قرار دارد و میوه بوسیله چهار شکاف طولی که دو به دو مجاور یکدیگر قرار دارند باز می‌شوند مانند خانواده شب‌بو، خاکشیر و شقایق زرد (اگر میوه دراز باشد مانند شب‌بو خورچین یا سیلیک و اگر کوتاه باشد مانند ارغوان کوهی آن را سیلیکول گویند).

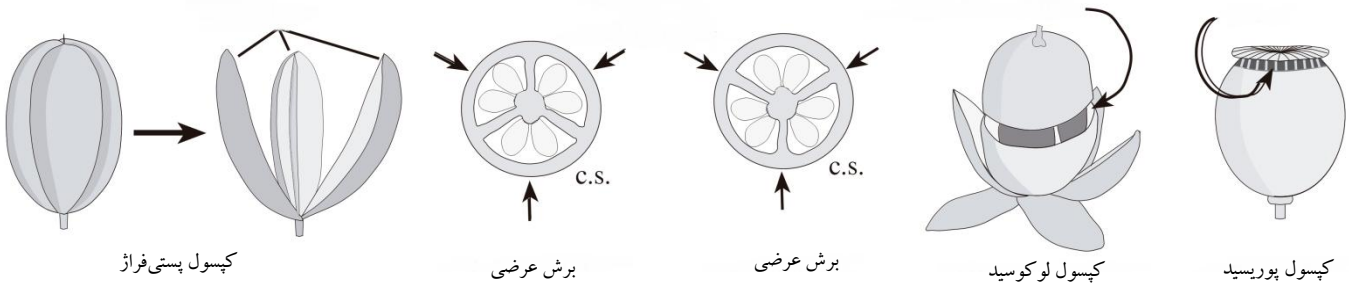
۴-*کپسول (Capsule)*: میوه‌هایی هستند که از چند برچه تشکیل شده است ولی کپسولها به روشهای مختلف باز می‌شوند که عبارتند از:

۱- کپسول پستی‌فراژ(جداری): پس از باز شدن یک ستون مرکزی در آن باقی می‌ماند. مانند تاتوره و نیلوفر.

۲- کپسول پوریسید (منفذی): کپسول بوسیله سوراخهای ریز یا منافذی بازمی‌شود. مانند خشخاش، شقایق و گل میخک.

۳- کپسول پیکسید (شیاری): کپسولها از منطقه پشتی و میانی برچه‌ها باز می‌شوند. مانند گل حسرت، شمعدانی و بارهنگ.

۴- کپسول لوکولوسید (قاچی): کپسوها در حد فاصل اتصال برچه‌ها و به صورت قاچ باز می‌شوند. مانند زنبق، لاله و بنفشه.



شکل ۸-۲۹- انواع میوه‌های کپسول در گیاهان

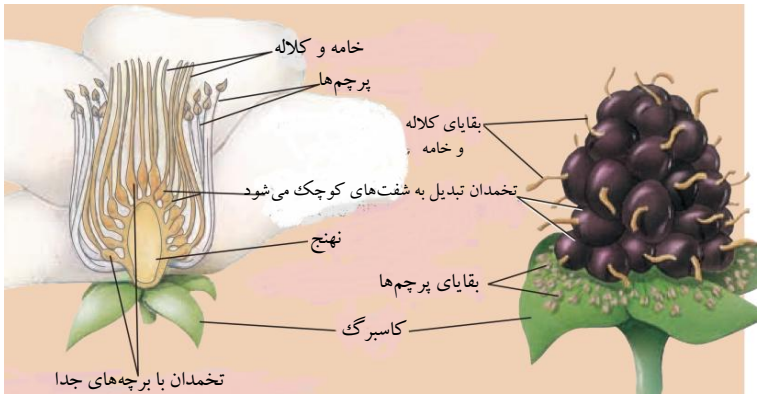
ب- **میوه‌های خشک ناشکوفا (Indehiscent)**: میوه‌هایی هستند که در موقع رسیدن دانه باز نمی‌شوند. میوه‌های خشک ناشکوفا شامل انواع مختلفی است که عبارتند از (شکل ۸-۲۷):

۱-*فندقه (آکن Achene)*: میوه‌ای یک برچه‌ای و اغلب یک دانه‌ای است که فرابر کم و بیش چوبی می‌باشد. مانند فندق، بلوط و آفتابگردان، گل سرخ و آلاله که یک برچه‌ای و هویج و گاوزبان دوبرچه‌ای هستند.

۲- *فندقه بالدار (سامار Samare)*: در این نوع میوه برونبر (اپی‌کارپ) به صورت بال غشایی در آمده است که ممکن است یکدانه‌ای باشد مانند نارون و زبان گنجشک و یا دودانه‌ای باشد مانند افرا و عرعر.

۳- *گندمه (کاریوپسیس Caryopsis)*: در این نوع میوه‌ها آلبومن دانه پوشش دانه را کاملا هضم و جذب می‌کند. بنابراین دانه کاملا به برونبر چسبیده است. مانند خانواده گرامینه یا غلات (گندم و جو).

۴- *شیزوکارپ (Schizocarp)*: در این نوع میوه تخمدان از برچه‌های به هم چسبیده تشکیل شده و هر کدام از برچه‌ها به یک فندقه تبدیل شده که مریکارپ نام دارد. باز شدن این میوه شبیه فندقه است. مانند نعناع چهارفندقه، چتریان و روناس دوفندقه، چغندرقند و پنیرکان چندفندقه.

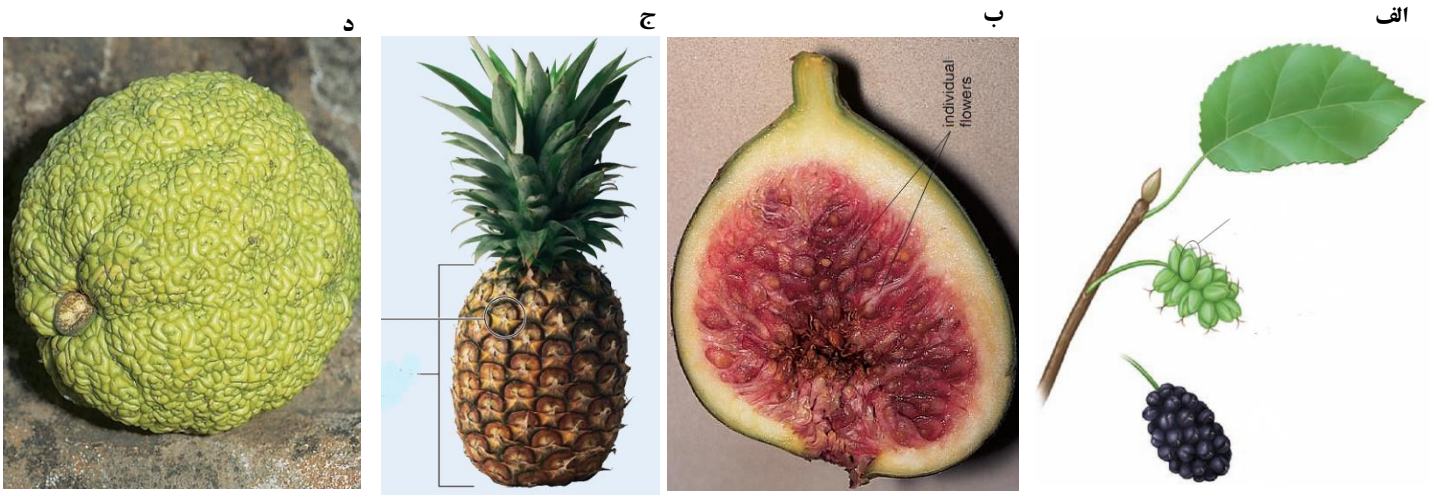


شکل ۸-۳۰- نحوه تشکیل میوه مجتمع در تمشک

۱۷-۱۱-۲- میوه‌های مرکب (Multiple fruits): میوه‌های مرکب میوه‌هایی هستند که از تجمع چند میوه ساده که از رشد برچه‌های یک گل یا چندگل به وجود می‌آیند تشکیل می‌شود که آنها را به میوه‌های تک‌گلی و چند گلی تقسیم می‌کنند (شکل ۸-۳۱).

۱- **میوه‌های مرکب تک‌گلی**: از رشد برچه‌های جدا از هم یک گل که بر روی یک نهنج مشترک قرار دارند به وجود می‌آیند. این نوع میوه‌ها را نیز به انواع مختلف شکوفا، ناشکوفا، فندقه و شفت نیز تقسیم‌بندی کرده‌اند. بطور مثال توت‌فرنگی دارای برچه‌های جدا از هم فراوان است که همه بر روی یک نهنج مشترک قرار دارند و هر برچه دارای یک تخمک است که تخمدان پس از رشد به میوه خشک ناشکوفای فندقه تبدیل می‌شود ولی نهنج آن بزرگ، گوشتی و آبدار می‌شود. میوه توت‌فرنگی مجموعه‌ای از فندقه‌ها و نهنج آبدار می‌باشد.

۲- **میوه‌های مرکب چندگلی**: که از رشد تخمدانهای چندگل به هم پیوسته تشکیل می‌شود مانند انجیر و آناناس که قسمت آبدار و خوراکی انجیر نهنج گل می‌باشد (شکل ۸-۳۱).



شکل ۸-۳۱- انواع میوه‌های مرکب به ترتیب از سمت راست: (الف) شاه‌توت (Morus) که از تعداد زیادی گل‌های به هم چسبیده تشکیل شده است. (ب) انجیر در واقع گل‌آذین دارای تعداد زیادی گل می‌باشد که به طرف داخل برگشته‌اند و گل‌ها بخش خوراکی را تشکیل می‌دهند. (ج) آناناس نیز میوه مرکبی می‌باشد که هر برآمدگی آن در واقع یک تک گل تبدیل شده به بخش خوراکی می‌باشد. (د) توت آمریکایی یک میوه مرکب با ظاهر عجیب و غریب می‌باشد (maclura)

۷-۱۲- سؤالات

۱- اگر تعداد پرچمها از تعداد گلبرگها و کاسبرگها کمتر باشد آن را چه می‌نامند؟

الف) ایزواستمون ب) مونواستمون ج) تریپلواستمون د) الیگواستمون

۲- گیاهان لگومینوزه از نظر پیرایش پرچم به چه صورت هستند؟

الف) دیادلف ب) ترادلف ج) مونادلف د) پلی‌دلف

۳- از نظر گیاهشناسی اگر میله‌های پرچم به کاسبرگ چسبیده باشد آن را چه می‌نامند؟

الف) ژینوستم ب) دی‌دینام ج) کالسی‌فور د) ناپرچمی

۴- در کدامیک از انواع تمکن تخمکها بر روی یک برجستگی کوچک و کروی شکل درون تخمدان قرار گرفته‌اند و این نوع تمکن در کدام گیاه دیده می‌شود.؟

الف) محوری/ زنبق ب) مرکزی/ پامچال ج) جانبی/ پامچال د) مرکزی/ بنفشه

۵- کدامیک ازگیاهان زیر تک پایه نیستند؟

الف) خیار و خرما ب) گردو و فندوق ج) خرما و بید د) کدو و بید

۶- گل‌آذین کدامیک از گیاهان زیر به صورت اسپادیس می‌باشد و این نوع گل‌آذین محدود است یا نامحدود؟

الف) گلابی- محدود ب) شیپوری- نامحدود ج) بید- نامحدود د) یاس- محدود

۷- تستا در بذر به چه معنا است؟

الف) پوسته خارجی بذر ب) پوسته داخلی بذر ج) مواد ذخیره‌ای بذر د) مجموعه جنین و آلبومن

۸- بذر کدامیک از گیاهان زیر آلبومن‌دار می‌باشد؟

الف) لوبیا ب) خشخاش و غلات ج) خشخاش، لوبیا د) نخود ولوبیا

۹- میوه کدام گیاه از رشد کاسبرگها به وجود می‌آید؟

الف) توت معمولی ب) توت فرنگی ج) انجیر د) فندق

۱۰- غلافی که جوانه گیاه را می‌پوشاند چه نام دارد؟

الف) کلئوریز ب) مزوکوتیل ج) هیپوکوتیل د) کلئوپتیل

۱۱- میوه خرما جزء کدامیک از انواع میوه‌ها قرار می‌گیرد؟

الف) شفت ب) نیام ج) سته د) میوه مرکب

۱۲- در کدام دسته از میوه‌ها مزوکارپ گوشتی شده و آندوکارپ آنها سخت و استخوانی می‌گردد؟

الف) فندقه ب) سامار ج) شفت د) کپسول

۱۳- نوع میوه خشخاش چیست؟

الف) کپسول پوریسید ب) کپسول پیکسید ج) کپسول لوکولیسید د) خورجین

فصل نهم: رشد و نمو

Chapter 9: Growth and development

فصل نهم: رشد و نمو

Chapter 8: Growth and development

۹-۱- مقدمه

فرایند رشد و نمو شامل همه رویدادهایی می‌شود که به ساخته شدن یک جاندار کامل با همه اجزای پیکرش می‌انجامد. بر این اساس رشد و نمو، هم جنبه کمی دارد و هم جنبه کیفی. جنبه کمی این فرایند را رشد و جنبه کیفی آن را نمو گویند. رشد شامل بزرگ شدن بخشهای تشکیل‌دهنده یک موجود زنده است این بزرگ شدن برگشت‌ناپذیر است. بنابراین بزرگ شدن سلولها در اثر پدیده تورژسانس رشد به شمار نمی‌آید، زیرا سلول با از دست دادن آب دوباره به اندازه اولیه خود برمی‌گردد. بنابراین رشد شامل بزرگ شدن موجود زنده است که با افزایش تعداد سلولهای بدن و یا با افزایش برگشت‌ناپذیر ابعاد آنها صورت می‌گیرد. نمو شامل گذشتن از مراحل مختلف است. که هر مرحله ویژگیهای خاص خود را دارد و با مراحل دیگر از لحاظ کیفی متفاوت است. برای مثال در زندگی یک گیاه مراحل مختلفی را مشاهده می‌کنیم. پس از طی مراحل رویانی، گیاهک به‌طور غیرفعال در داخل دانه مستقر است. در مرحله رویش دانه، فعالیتهای حیاتی تشدید می‌شوند و پس از مدتی اندامهای مختلف گیاه پدید می‌آیند. آنگاه مرحله گل دادن فرا می‌رسد که ضمن آن بعضی از جوانه‌ها به گل تبدیل می‌شوند و سرانجام پس از گرده‌افشانی در گل، میوه و سپس دانه به وجود می‌آید. باید توجه داشت که رشد و نمو اغلب همراه با یکدیگرند و به‌طور هماهنگ با هم انجام می‌گیرند.

۹-۲- جوانه‌زنی Germinattion

شروع نمو فعال بذر که باعث پاره شدن پوسته بذر و خروج گیاهچه از آن می‌شود را جوانه‌زنی می‌گویند. در اکثر گیاهان اگر طول ریشه‌چه به ۲ میلی‌متر برسد می‌گوئیم که بذر جوانه زده است.

۹-۲-۱-مراحل جوانه‌زنی:

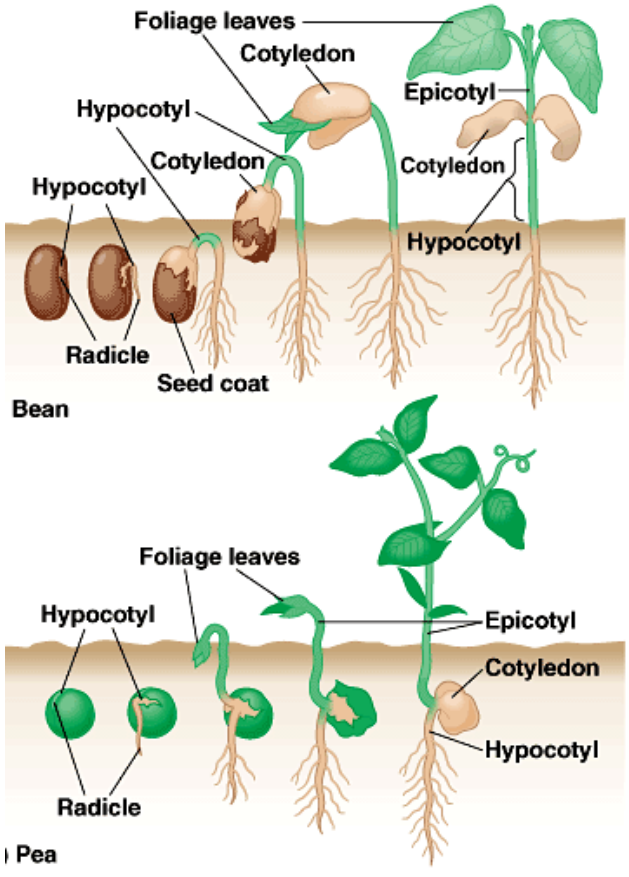
۱- جذب آب توسط بذر ۲- جذب اکسیژن ۳- افزایش فعالیت آنزیم پروتئیناز برای تجزیه مواد ذخیره‌ای دانه جهت رشد گیاهچه ۴- رشد ریشه‌چه و ساقه‌چه ۵- خروج ریشه‌چه و ساقه‌چه از بذر ۶- جوانه‌زنی

هورمون‌های موثر بر جوانه‌زنی: ۱- **سیتوکنین**: باعث تقسیم سلولها می‌شود. ۲- **اکسین**: باعث افزایش اندازه سلولها می‌شود. ۳- **جیبرلین**: باعث تولید آنزیم الفا آمیلاز می‌شود که نشاسته داخل بذر را تجزیه می‌کند.

انواع جوانه‌زنی (شکل ۹-۱):

۱- **جوانه‌زنی اپی‌جیال (اپی‌جیل) یا برون زمینی(Epigeal)**: در این نوع جوانه‌زنی محور زیرلپه یا قسمت بالای ریشه‌چه یا هیپوکوتیل رشد طولی نموده و لپه‌ها را از خاک خارج می‌سازد در این قبیل دانه‌ها لپه‌ها خارج از خاک باز می‌شوند. مانند کرچک، لوبیا و سویا.

۲- **جوانه‌زنی هیپوجیال (هیپوجیل) یا درون زمینی(Hypogeal)**: در این نوع جوانه‌زنی محور روی لپه یا اپی‌کوتیل یا اولین میانگره رشد طولی نموده و لپه‌ها زیر خاک باقی می‌مانند. مانند چمن‌ها، آفتابگردان، بلوط، نخود و گندم.



شکل ۹-۱- انواع جوانه‌زنی با توجه به خارج شدن یا نشدن لپه‌ها. بالا: جوانه‌زنی بذر لوبیا به صورت اپی‌جیل که لپه‌ها از خاک بیرون می‌آید. پایین: جوانه‌زنی به صورت هیپوجیل در نخودفرنگی که لپه داخل خاک باقی می‌ماند

۹-۳- مراحل رشد و نمو

در گیاهان، رشد در همه نقاط گیاه انجام نمی‌گیرد بلکه مخصوص بخشهایی به نام مناطق رشد و نمو است. مناطق رشد و نمو عبارتند از: نوک ساقه، نزدیک نوک ریشه، جوانه‌های جانبی و حلقه‌های زاینده. این حلقه‌ها مریستمهایی هستند که در ریشه و ساقه پدید می‌آیند و با فعالیت خود باعث افزایش قطر ریشه و ساقه می‌شوند. در هر یک از مناطق رشد و نمو تمایز طی مراحل زیر انجام می‌گیرد:

۱- **مرحله تکثیر**: در این مرحله سلولهای مریستمی به سرعت تقسیم می‌شوند و بر تعداد خود می‌افزایند.

۲- **مرحله بزرگ شدن**: به دنبال مرحله اول انجام می‌گیرد. در این مرحله سلولهای حاصل از تقسیم توانایی تقسیم را از دست می‌دهند ولی بر ابعاد آنها افزوده می‌شود و این بزرگ شدن تا آنجا ادامه می‌یابد تا سلولها به حداکثر اندازه خود برسند.

۳- **مرحله تمایز**: در این مرحله هر دسته از سلولها به تناسب کاری که انجام می‌دهند تغییر ساختاری می‌دهند و بافتهای گوناگون را پدید می‌آورند.

۹-۴- رشد نخستین Primary growth

رشد نخستین بیشتر شامل رشد طولی ریشه و ساقه و پیدایش شاخه‌ها و ریشه‌های فرعی است. با این توصیف رشد نخستین در همه گیاهان چوبی و علفی عمومیت دارد. رشد پسین همان‌طور که قبلاً هم اشاره کردیم شامل افزایش قطر ریشه و ساقه است. نهانزادان آوندی و اغلب نهانداگان تک‌لپه‌ای رشد قطری ندارند و در آنها ساختمان پسین به‌وجود نمی‌آید. بنابراین رشد پسین مخصوص نهاندانگان دولپه‌ای و بازدانگان است.

۹-۴-۱- رشد طولی ریشه: تمرکز رشد ریشه نزدیک به انتهاست. سلولهای مریستمی در منطقه تقسیم واقع‌اند. این سلولها به وسیله سلولهای اولیه‌ای به نام سلولهای بنیادی تولید می‌شوند. در نهانزادان آوندی یک سلول بنیادی، در اغلب بازدانگان دو ردیف و در نهاندانگان چند ردیف سلول بنیادی وجود دارد. سلولهای بنیادی منشأ مریستم انتهایی و مریستم انتهایی خاستگاه کلاهک، پیش‌پوست، مریستم زمینه‌ای و پیش‌کامبیوم هستند. از تمایز و تغییر شکل پیش‌پوست روپوست ریشه، از مریستم زمینه‌ای پوست و از پیش‌کامبیوم استوانه مرکزی حاصل می‌شود.

۹-۴-۲- رشد طولی ساقه: در ساقه رشد طولی در نوک ساقه و در منطقه وسیعتری به طول چنده سانتیمتر انجام می‌شود. در برش طولی محور جوانه انتهایی ساقه نیز ۳ منطقه مریستمی قابل تشخیص است. این سه منطقه عبارتند از پیش‌پوست یا پروتودرم، مریستم زمینه‌ای و پیش‌کامبیوم. از پیش‌پوست اپیدرم، از مریستم زمینه‌ای پوست و از پیش‌کامبیوم بافتهای آوندی حاصل می‌شوند.

۹-۴-۳- ساخت و کار مریستم نوک ساقه

در نوک ساقه انواعی از سلولهای مریستمی که از دیدگاه سلول‌شناسی با یکدیگر متفاوت‌اند دیده می‌شود. در بیرونی‌ترین بخش جوانه انتهایی چندین لایه سلول سطحی به نام پوسته و در زیر آنها توده‌ای سلولهای مریستمی به نام مریستم مغز و در بین پوست و مغز، مریستم دیگری به نام مریستم خفته وجود دارد. مریستم خفته شامل پیش‌مریستم هاگزا و پیش‌مریستم نهنج‌زا است. این مریستمها در هنگام فعالیت رویشی گیاه فعالیت ندارند و به همین جهت به آنها مریستمهای خفته می‌گویند ولی در هنگام گلزایی این مریستمها فعال می‌شوند و بخشهای مختلف گل را به وجود می‌آورند. پیش‌مریستم نهنج‌زا خاستگاه نهنج، محور گل و گاهی گلبرگ است و از پیش‌مریستم هاگزا پرچمها و مادگی پدید می‌آیند. علاوه بر این مریستمها، در کناره‌های نوک ساقه چند مرکز مریستمی فعال به نام حلقه بنیادی دیده می‌شوند. در هنگام رشد طولی ساقه از فعالیت این مریستم برگها به وجود می‌آیند. تشکیل گلبرگ موجب می‌شود تعدادی سلول به صورت مریستم در کنار آن پدید آید که مریستمهای جانبی یا کناری خوانده می‌شوند. مریستمهای کناری ممکن است خاستگاه جوانه‌های جانبی مولد شاخه‌ها باشند. حلقه بنیادی در هنگام گلزایی کاسبرگها و گاهی گلبرگها را پدید می‌آورد.

۹-۴-۴- پیدایش ریشه‌های فرعی Lateral root formation

ضمن بررسی و مطالعه و ساخت و کار مریستمهای نوک ساقه با نحوه پیدایش برگها، گلها و شاخه‌ها آشنا شدید. در اینجا چگونگی پیدایش ریشه‌های فرعی را بررسی می‌کنیم. در برش عرضی ریشه دیدیم که خارجی‌ترین لایه استوانه مرکزی لایه ریشه‌زا است. علت نامگذاری این لایه بدین مناسبت است که سلولهای آن پس از تقسیمات متوالی، خاستگاه ریشه‌های فرعی می‌شوند. به این ترتیب که از تقسیم سلولهای لایه ریشه‌زا که در مقابل آوندهای چوبی قرار دارند سلولهای بنیادی شبیه آنچه نزدیک به انتهای ریشه است به‌وجود می‌آیند. در اثر فعالیت سلولهای بنیادی ریشه فرعی، سلولهای پوست ریشه اصلی هضم شده و ریشه فرعی از آن خارج می‌شود. این ریشه‌ها خود خاستگاهی برای ریشه‌های فرعی دیگرند. در نهانزدان آوندی منشأ ریشه فرعی یکی از سلولهای لایه آندودرمی است.

۹-۵- رشد پسین Secondary growth

رشد پسین مربوط به فعالیت مریستمهای پسین است. فعالیت این مریستمها موجب رشد قطری ساقه و ریشه می‌شود. این مریستمها به‌صورت دایره (در برش عرضی) و استوانه (در طرح فضایی) در استوانه مرکزی و به صورت نیم حلقه‌هایی در پوست ریشه و ساقه وجود دارند. مریستم پوست را لایه زاینده چوب‌پنبه-پوست و مریستم پسین استوانه مرکزی را لایه زاینده چوب- آبکش یا کامبیوم می‌نامند. سلولهای لایه زاینده استوانه مرکزی (کامبیوم) در سمت خارج بافتهای آبکش پسین و در سمت داخل بافتهای چوبی پسین را به وجود می‌آورند و با این عمل بر قطر استوانه مرکزی می‌افزایند. ضخامت چوب پسین جز در موارد استثناء بیشتر از آبکش پسین است به طوری که چوب پسین یک درخت بخش عمده تنه اصلی گیاه را شامل می‌شود و مجموع کامبیوم، آبکشهای پسین، پارانشیمهای پوستی و چوب‌پنبه قشر نازکی را به وجود می‌آورند که در اصطلاح همگانی پوست درخت گفته می‌شود. در مناطق معتدل چوبهای پسین بر حسب اینکه در بهار یا در پائیز به وجود آیند از نظر ویژگیهای ریختی نسبت به یکدیگر متفاوت‌اند. چوبهای بهاری نسبت به چوبهای پائیزی قطر بیشتری دارند و درشت‌تر و روشن‌ترند. بنابراین در این مناطق دوایر تیره و روشن مجاور هم نماینده فعالیت سالانه کامبیوم است و با شمارش دوایر تیره و روشن می‌توان سن یک گیاه را مشخص کرد.

۹-۶- لایه زاینده چوب‌پنبه-پوست

چوب‌پنبه و پوست از لایه ویژه‌ای به وجود می‌آید که بر خلاف کامبیوم جایگاه مشخصی ندارد و به صورت حلقه پیوسته نبوده و فعالیت آن همیشگی نیست و ممکن است در زیر اپیدرم یا در بخشهایی از پوست تشکیل شود و برای دوره‌ای فعالیت کند و سپس از عمل باز ایستاده و دوباره در بخش دیگری از ریشه یا ساقه به وجود آید. از تقسیم سلولهای این لایه از خارج بافت چوب‌پنبه و از داخل پارانشیمهای پوستی به وجود می‌آید. به علت نفوذناپذیر بودن بافت چوب‌پنبه طبقات سطحی به صورت صفحه حلقه و نوار از تنه درخت جدا شده و می‌ریزد. در گونه-ای بلوط فعالیت لایه زاینده پوست منتهی به تشکیل لایه‌هایی از بافت چوب‌پنبه می‌شود که آن را از سطح گیاه بریده و در صنعت مورد استفاده قرار می‌دهند. به طور کلی بافت چوب‌پنبه در گیاه به ویژه در بخشهای زیرزمینی نقش حفاظتی را به عهده دارد. با پیدایش بافتهای چوب‌پنبه‌ای در سطح خارجی ساقه و ریشه و نفوذناپذیر بودن این بافت تبادلات گازی بین محیط و این اندامها متوقف می‌شود و به همین مناسبت با پیدایش بافتهای چوب‌پنبه در پوست تشکیلاتی به نام عدسک به صورت برجستگیهایی در این اندامها به وجود می‌آید.

۹-۷- عوامل موثر در رشد

رشد در گیاهان تداومی پیوسته ندارد، زمانی سریع و گاهی آهسته است و در آن معمولاً رکود موقتی پیش می‌آید. همه تغییرات در چرخه زندگی گیاه مربوط به مرحله رشد آن است. عوامل فیزیکی، عوامل و شرایط محیطی و اختصاصات درونی گیاه همه می‌توانند سبب تغییر سرعت رشد که به آن تناوب رشد می‌گویند شوند.

۱- اثر چرخه حیاتی گیاه در رشد: سرعت رشد گیاه در گیاهان یکساله مدتی پس از رویش دانه زیاد شده، در دوره قبل از تشکیل گل کمی کاهش پیدا می‌کند و پس از آن نسبت به گونه گیاه و فصل کم و بیش افزایش می‌یابد. رشد در گیاهان پایا و چندساله متناوب و فصلی است. در بهار و پائیز رشد این گیاهان زیاد شده، در گرمای تابستان بطئی است و در شرایط نامساعد زمستان تقریباً متوقف می‌شود. سرعت رشد گیاهان معمولاً در شب و روز متغیر بوده، وزن گیاه در پایان روز حداکثر و در پایان شب حداقل است.

۲- اثر عوامل فیزیکی بر رشد: عوامل متجانس و عوامل فیزیکی یکنواخت محیط عبارت است از حرارت یا دما و روشنایی.

۱-اثر حرارت: حد موثر دما و فعالیت مناسب برای رشد گیاه بین ۵ تا ۱۰ درجه سانتی‌گراد برای حرارت پائین و ۴۵ درجه سانتی‌گراد برای حرارت بالا است.برخی از مخروطیان سیبری به طور عادی تا ۶۵ درجه زیر صفر به زندگی ادامه داده و کاکتوسهای صحرای آریزونا تا ۶۰ درجه سانتی-گراد بالای صفر را تحمل می‌کنند.

۲-اثر نور و روشنایی: منظور از روشنایی، شدت روشنایی و یا به عبارت دیگر اثر روشنایی است که به صورت شدت نور و انرژی نوری بر سطوح اندامهای گیاه می‌رسد. اگر گیاهی مدتی در تاریکی قرار گیرد رشد آن متوقف می‌شود. اما اگر گیاه در تاریکی قرار گرفته و به قدر کافی در اندامهای خود ذخیره داشته باشد اثر تاریکی نوعی تحریک برای رشد سریع ساقه آن خواهد بود. مانند سیب‌زمینی و لوبیا که در چنین شرایطی ساقه‌ای طویل با برگهای بسیار کوچک می‌دهند و در لاله و سنبل تاریکی سبب رشد غیر عادی برگ می‌شود. نبود روشنایی علاوه بر تاخیر در رشد گیاه همراه با از بین رفتن کلروفیل موجود در بافتهای سبز سبب بی‌رنگی گیاه که به بی‌رنگ شدن موسوم است می‌شود.

آلومتری (Allometric): روابط بین سرعت رشد اجزای منفرد یک عضو یا یک موجود زنده را آلومتری می‌گویند.

شاخص برداشت (Harvested Index): تعریف شاخص برداشت در رشته‌های مختلف متفاوت است. بطور کلی نسبت عملکرد اقتصادی به عملکرد کل گیاه را شاخص برداشت می‌نامند. در رشته‌های زراعت نسبت وزن دانه به وزن کل گیاه را شاخص بداشت می‌نامند ولی در رشته‌های مرتعداری نسبت وزن علوفه سبز به وزن کل گیاه را شاخص برداشت می‌گویند.

انواع گیاهان بر اساس رشد رویشی و زایشی

۱- گیاهان رشد محدود (Determinate): در این نوع گیاهان با شروع رشد رایشی رشد رویشی متوقف می‌شود. مانند گندم.

۲- گیاهان رشد نامحدود (Indeterminate): در این نوع گیاهان با شروع رشد زایشی رشد رویشی متوقف نشده و به رشد خود ادامه می‌دهد ولی ممکن است سرعت رشد رویشی کاهش یابد. مانند سویا.

۸-۸- تروپیسم Tropism

اگر گیاه یا اندامی از آن تحت شرایط متفاوتی از یک عامل فیزیکی قرار گیرد تغییراتی به صورت رشد نامتقارن در آن پدید می‌آید. تاثیر نابرابر عوامل محیطی که سبب رشد اندام در جهت معینی شود پدیده تروپیسم نام دارد. تروپیسم خمیدگی اندام به علت رشد نابرابر دو سطح آن در جهت مشخص است. شرط لازم پیدایش تروپیسم، اثر نامتجانس عوامل خارجی و محیطی بر اندام در حال رشد است. ظهور تروپیسم یعنی خم شدن اندام در جهتی مشخص همیشه ناشی از اثر یک عامل خارجی است. بعبارت دیگر خم شدن جهت‌دار اندام (تروپیسم) معرف رشد نامتقارن آن بر اساس دخالت یک یا چند عامل داخلی است. اگر خم شدن اندام در جهت تاثیر یک جانبه عوامل محیطی مانند نور، حرارت و ترکیبات شیمیایی و غیره تروپیسم را مثبت و اگر خم شدن در جهت عکس عامل خارجی ایجاد شود، یعنی اندام خود را از معرض تاثیر عامل خارجی دور کند تروپیسم را منفی می‌گویند. انواع تذوپیسم‌ها را در گیاهان می‌توان به صورت زیر دسته‌بندی کرد

۹-۸-۱- فتوتروپیسم: رشد ناشی از اثر نابرابر شدن روشنایی در اطراف یک اندام که سبب خم شدن به طرف نور یا در جهت خلاف تابش می‌شود.

۹-۸-۲- ژئوتروپیسم: رشد اندام گیاه بر اثر نیروی ثقل است. اندامهای گیاهان می‌توانند به طرف بالا یعنی عکس جهت نیروی ثقل یا به طرف پائین در جهت نیروی ثقل یا عمود بر نیروی ثقل با زاویه‌های مختلف، قائمه، تند یا باز نسبت به راستای نیروی ثقل رشد کنند (شکل ۹-۲).

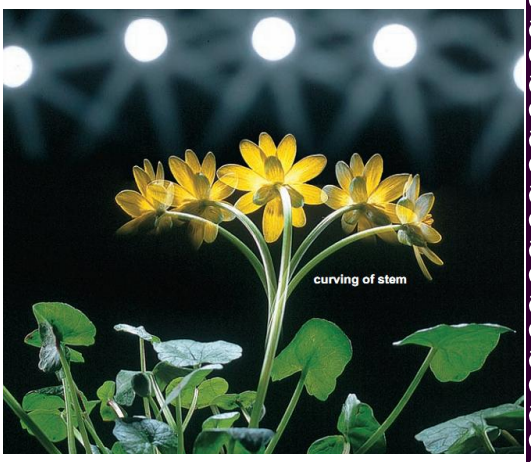
۹-۸-۳- ترموتروپیسم: اگر اندام گیاهی نسبت به حرارت حساس باشد تحت اثر حرارت یک جانبه واکنش نشان خواهد داد.

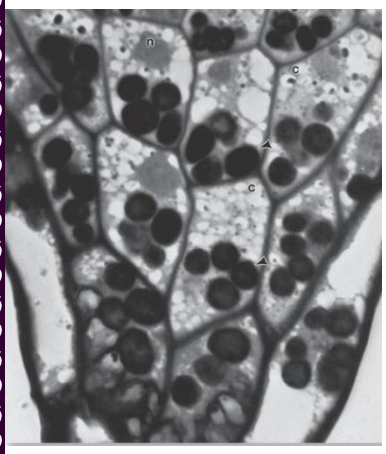
۹-۸-۴- شیمیوتروپیسم: واکنش اندام در برابر اثر یک جانبه مواد شیمیایی است. لوله‌های حاصل از تنیدن دانه‌های گرده در روی کلاله، همیشه به طرف ترکیبات ترشح شده از کلاله که به طرف پایین آن انتشار دارد رشد کرده، به طرف بافتهای خامه و تخمدان هدایت می‌شوند.

۹-۸-۵- تیگموتروپیسم: نوعی خمیدگی حاصل از تماس یک جسم سخت با اندام در حال رشد گیاه است در حقیقت معرف بطئی شدن رشد در سطح مورد تماس اندام است. پیچکهای گیاهان پیچکدار نیز بر اثر تیگموتروپیسم به دور تکیه‌گاه می‌پیچند.

۹-۸-۶- هیدروتروپیسم: حساسیت اندامهای در حال رشد مانند ریشه به رطوبت است که سبب رشد ریشه به طرف رطوبت می‌شود.

۷- رئوتروپیسم: حساسیت اندامهای در حال رشد به جریان آب است. بر اساس این تروپیسم اندامهای گیاهان آبزی در خلاف جهت جریان آب رشد می‌کنند.





شکل ۹-۲- (**الف**) نورگرایی ناشی از عمل هورمون اکسین می‌باشد که توسط مریستم در جوانه‌های انتهایی تولید می‌گردد. (**ب**) ریشه به دلیل زمین‌گرایی همیسه به سمت پایین و ساقه به سمت بالا رشد می‌کند که این به دلیل وجود دانه‌های آمیلوپلاست به نام استاتولیت (**ج**) و همچنین دخالت هورمون اکسین می‌باشد

۸-۹- سؤالات

۱- کدامیک از گیاهان زیر فاقد رشد پسین می‌باشند؟

الف) سرخسها ب) گندمیان ج) کاجها د) نخلها

۲- مراحل رشد و نمو به ترتیب کدام است؟

الف) تکثیر-بزرگ شدن-تمایز ب) تکثیر-تمایز-بزرگ شدن ج) بزرگ شدن-تمایز-تکثیر د) تمایز-تکثیر-بزرگ شدن

۳- تعداد سلولهای بنیادی در کدام گروه از همه کمتر است؟

الف) بازدانگان ب) نهاندانگان تک‌لپه‌ای ج) نهاندانگان دولپه‌ای د) نهانزادان آوندی

۴- در نهانزادان آوندی منشأ ریشه فرعی چیست؟

الف) لایه آندودرمی ب) پریدرم ج) اپیدرم د) پریسرم

۵- مریستم پسین استوانه مرکزی چه نام دارد؟

الف) پیش‌کامبیوم ب) کامبیوم ج) سلول بنیادی د) لایه زاینده چوب‌پنبه-پوست

۶- عدسکها در کدام یک از بافتهای گیاهی ایجاد می‌شوند؟

الف) چوب‌پنبه ب) کامبیوم ج) مریستم د) پیش کامبیوم

۷- از فعالیت پیش مریستم هاگزا کدام اندامک به وجود می‌آید؟

الف) نهنج ب) محور گل ج) مادگی د) گلبرگ

۸- خارجی‌ترین لایه استوانه مرکزی کدام لایه است؟

الف) لایه ریشه‌زا ب) لایه چوب‌پنبه‌ای ج) لایه بنیادی د) لایه اپیدرمی

۹- از فعالیت سلولهای کامبیوم علاوه بر تولید عناصر آوندی کدامیک از موارد زیر نیز تولید می‌شود؟

الف) سلولهای پارانشیمی ب) سلولهای همراه ج) بافتهای نگهدارنده د) همه موارد

۱۰- چوبهای تشکیل شده در بهار نسبت به پائیز چه ویژگی دارند؟

الف) قطر کمتری دارند ب) تیره‌تر هستند ج) درشت‌تر هستند د) همه موارد

فصل دهم: فتوسنتز

Chapter 10: Photosynthesis

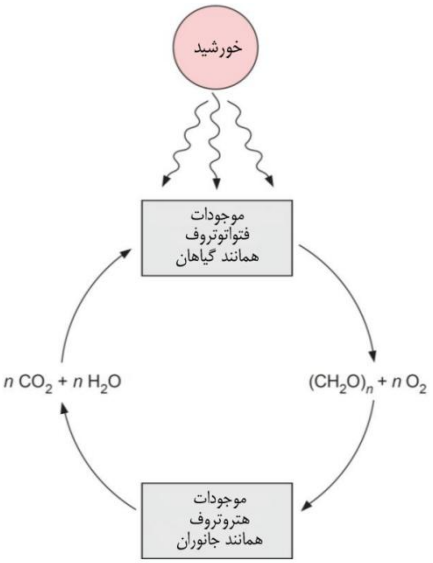
فصل دهم: فتوسنتز

Chapter 10: Photosynthesis

۱۰-۱- مقدمه

سلولهای بدن جانداران برای تأمین انرژی لازم، برای ادامه زندگی مولکولهای غذایی را تجزیه می‌کنند و انرژی حاصل از این تجزیه در مولکولهای مخصوصی که به اختصار ATP نامیده می‌شوند اندوخته می‌شود. سپس در موقع نیاز مولکولهای ATP تجزیه و انرژی اندوخته‌ای را آزاد می‌سازند. به کمک این انرژی مولکولهای جدید و مورد نیاز در سلول ساخته می‌شوند. این عمل سلول را ماده‌سازی می‌گویند که به رشد سلول منجر می‌شود. به مجموعه این واکنشهای شیمیایی پیوسته که ضمن آن انرژی ذخیره آزاد یا تبدیل می‌شود متابولیسم (سوخت و ساز) می‌گویند. مهمترین فرآیندی که ضمن آن انرژی لازم برای اعمال حیاتی همه جانداران به دام می‌افتد و ذخیره می‌شود فتوسنتز نام دارد.

۱۰-۲- فتوسنتز Photosynthesis



فتوسنتز فرآیند انرژی اندوزی است که در حضور نور در جانداران سبزینه‌دار رخ می‌دهد. ضمن این فرآیند انرژی نور خورشید به دام می‌افتد و در مولکولهای قند که از ترکیب CO۲ و H_2O حاصل می‌آیند ذخیره می‌شود. فتوسنتز انرژی خورشیدی را به انرژی شیمیایی تبدیل می‌کند. وقتی در کلروپلاستها آب و دی‌اکسید کربن با هم ترکیب می‌شوند قند حاصل می‌آید و اکسیژن به عنوان یک ماده دفعی آزاد و وارد جو می‌شود. فرآیند فتوسنتز در کلروپلاستها صورت می‌گیرد و برای انجام آن دی‌اکسید کربن، آب و نور مورد نیازند. چنانکه کلروپلاستها را سالم از درون سلول بیرون آورده در شرایط مناسب قرار دهند، فرآیند فتوسنتز انجام می‌گیرد و فرآورده‌های حاصل از آن تولید می‌شود. بعد از هسته کلروپلاست بزرگترین اندامک داخل سلول است. غشاء کلروپلاست نسبت به اکسیژن نفوذپذیر است. عمل اصلی فتوسنتز روی غشاء تیلاکوئیدها صورت می‌گیرد. غشای تیلاکوئید نسبت به اکسیژن نفوذپذیر و نسبت به ئیدروژن نفوذناپذیر است که همین مسئله اساس تولید ATP در کلروپلاست است. مایع داخلی تیلاکوئید را لیومن و مایع خارج تیلاکوئید را استروما می‌نامند.

۱۰-۲-۱- دی اکسید کربن

مقدار این گاز در جو بطور متوسط حدود ۰/۰۳ درصد است. این گاز از طریق روزنه‌های هوایی وارد برگ می‌شود سپس از طریق انتشار وارد سلولها می‌شود و به کلروپلاستها می‌رسد. مقدار دی‌اکسید کربن که به‌طور دائم در طول روز به وسیله همه گیاهان سبز از جو گرفته می‌شود بسیار زیاد است. دی‌اکسید کربن مصرف شده در فتوسنتز، کربن و اکسیژن موجود درساختمان قند را تأمین می‌کند.

۱۰-۲-۲- آب

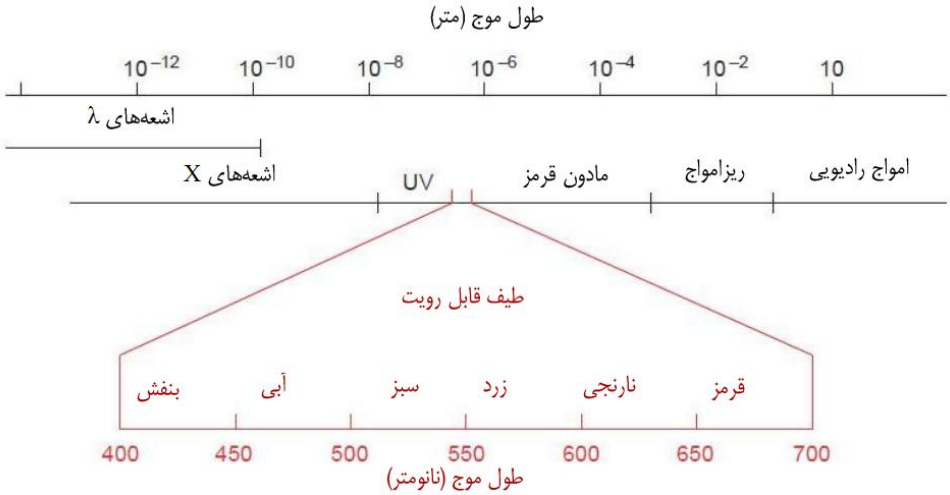
کمتر از ۱ درصد از آبی که گیاه جذب می‌کند در فتوسنتز مصرف می‌شود و بقیه تبخیر و در تورژانس و فعالیتهای دیگر سلولها بکار می‌رود. با آنکه در دی‌اکسید کربن هم اکسیژن وجود دارد اما اکسیژنی که در فتوسنتز در گیاه دفع می‌شود از تجزیه آب حاصل می‌آید. هرگاه مقدار آب در محیط کم باشد می‌تواند به‌طور غیرمستقیم بر میزان فتوسنتز اثر بگذارد زیرا در محیط خشک روزنه‌ها بسته می‌شوند و تأمین دی‌اکسید کربن مختل می‌شود.

$$6Co_2^{16} + 6H_2O^{18} \xrightarrow{\text{انرژی نورانی}} C_6H_{12}O_6^{16} + 6O_2^{18}$$

۱۰-۲-۳- نور

طیف وسیعی از پرتوها از خورشید به فضا منتشر می‌شود. میزان انرژی این پرتوها در هر ثانیه را معادل یک میلیون برابر تمام ذخایر سوختهای فسیلی کره زمین محاسبه کرده‌اند. این پرتوها به‌صورت ذرات کوچکی به نام فوتون یا کوانتوم متراکم و پراکنده می‌شوند. فوتونها دارای تواتر بوده و انرژی هر فوتون بستگی به میزان تواتر آن دارد. فوتونها یا پرتوهایی که طول موج کمتری داشته باشند انرژی و قدرت نفوذ بیشتر، و آنهایی‌که طول موج بیشتری دارا باشند انرژی و قدرت کمتری دارند. در ضمن هر قدر پرتوها دارای انرژی بیشتری باشند نیروی بیشتری برای جابه‌جا کردن الکترونهای یک ماده خواهند داشت.

انرژی نورانی خورشید یا نور سفید به صورت امواج مختلف در فضا پخش می‌شود ولی این نور متجانس مرکب از طیف رنگهاست. رنگهای طیف خورشید به ترتیب اهمیت قرمز، نارنجی، زرد، سبز، نیلی، آبی و بنفش است. هر یک از این رنگها در محدوده طول موج خاصی قرار دارند. طول موجهایی که نور آنها برای انسان مرئی است در محدوده ۳۹۰ تا ۷۶۰ نانومتر قرار دارد. طول موجهایی که از خورشید به زمین می‌رسد از ۳۰۰ نانومتر در ماورای بنفش تا ۲۶۰۰ نانومتر در مادون قرمز است. تقریباً نصف انرژی خورشیدی که به سطح زمین می‌رسد در ناحیه مادون قرمز نامرئی قرار دارد. برگ تنها می‌تواند پرتوهای با طول موجهای ۳۹۰ تا ۵۰۰ نانومتر و ۶۵۰ تا ۷۴۰ نانومتر را جذب می‌کند که مربوط به رنگهای قرمز، آبی، نیلی و بنفش است. در پرتوهای نوری هرچه طول موج کوتاهتر باشد انرژی آن بیشتر و هرچه طول موج بلندتر باشد انرژی کمتر است. برای مثال انرژی طول موج ۵۰۰ نانومتر بیشتر از ۷۰۰ نانومتر است (شکل ۱۰-۱).



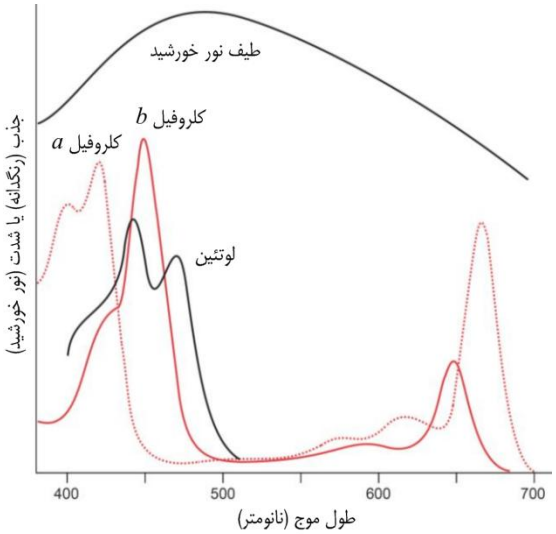
شکل ۱۰-۱- طول موج‌هایی که از طرف خورشید به زمین می‌رسد. نور مرئی بین ۴۰۰ تا ۷۰۰ نانومتر می‌باشد

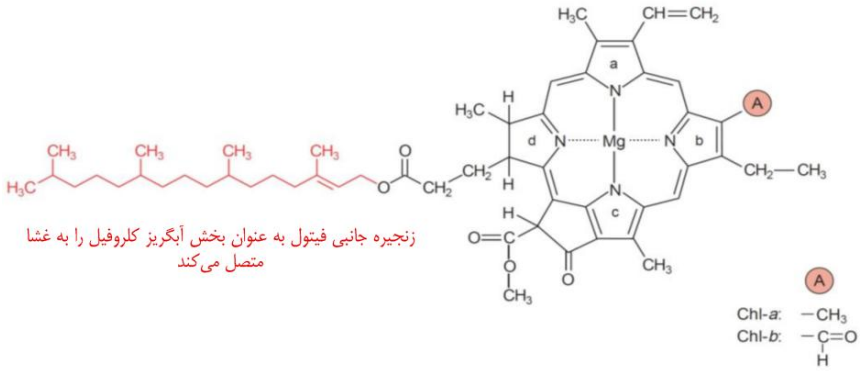
۱۰-۲-۴- رنگیزه‌های کلروپلاست

رنگ سبز، رنگ همه جهان گیاهی است. بجز در مواقع استثنایی، برگها مانند سایر اندامهای گیاهی از جمله ساقه‌های نیمه‌چوبی و ساقه‌های غیرچوبی، میوه‌های جوان و کاسبرگهای گل سبز رنگ هستند. به ماده سبز رنگ گیاهان که اکثراً در برگها و اندام سبز قرار دارند کلروفیل گفته می‌شود. اگرچه انواع مختلفی از کلروفیلها در گیاهان موجود است. علاوه بر کلروفیل در گیاهان رنگیزه‌های دیگری نیز وجود دارد که یکی از آنها باعث بروز رنگ زرد در برگها و سایر اندامهای گیاهی می‌شود. البته این رنگیزه به ندرت ظاهر می‌شود. مثلاً گیاهچه‌های برگ ذرت در تاریکی کلروفیل نمی‌سازند و به علت وجود رنگیزه‌های زرد به رنگ زرد در می‌آیند. رنگیزه زرد کلروپلاست برگها به گروهی از ترکیبات تعلق دارد که کاروتنوئید نامیده می‌شود. علاوه بر این رنگیزه در بعضی از انواع جلبکها رنگیزه مایل به قرمز یا یا مایل به آبی به نام فیکوبیلین وجود دارد.

۱۰-۲-۴-۲- کلروفیل‌ها Chlorophylls: فرمول شیمیایی کلروفیلها شبیه نوزاد قورباغه است. این مولکول با یک مجموعه ۴ حلقه‌ای به نام حلقه پورفیرین نامیده می‌شود به همراه یک زنجیره به نام فیتیل $C_{20}H_{39}$ مولکول کلروفیل را تشکیل می‌دهد. جزء فلزی مولکول کلروفیل یعنی منیزیم در مرکز این حلقه‌ها قرار دارد. اگر در زنجیره جانبی مولکول کلروفیل CH_3 وجود داشته باشد آنرا کلروفیل a می‌نامند و اگر در زنجیره جانبی CHO

به جای CH_3 قرار گیرد آنرا کلروفیل b می‌نامند. کلروفیل a سبز روشن و کلروفیل b سبز متمایل به زرد است. بطور معمول مقدار کلروفیل a در کلروپلاست ۳ برابر مقدار کلروفیل b است. کلروفیل b در همه گیاهان عالی و جلبکهای سبز یافت می‌شود ولی در جلبکهای سایر تیره‌ها وجود ندارد. کلروفیل c در جلبکهای قهوه‌ای و دیاتومه‌ها که کلروفیل b ندارند وجود دارد. همچنین جلبک قرمز حاوی کلروفیل d و فاقد کلروفیل b است. در باکتری فتوسنتز کننده ارغوانی نوعی دیگر از کلروفیل به نام باکتریوکلروفیل وجود دارد. در صورتی که باکتری فتوسنتز کننده سبز حاوی ماده رنگی مشابه کلروفیل به نام کلروبیوم است. کلروفیلها از نظرشیمیایی شبیه هموگلوبین خون است که در کلروفیل منیزیم و در هموگلوبین آهن به عنوان بخش فلزی حلقه پورفیرین است.





فرمول ساختاری کلروفیل *a* در کلروفیل *b* در حلقه b به جای گروه متیل یک گروه فرمیل قرار گرفته است. زنجیرهٔ جانبی فیتول عامل حلالیت کلروفیل در مولکول‌های چربی است.

شکل ۱۰-۲- ساختار کلروفیل *a* و b (راست)؛ و طیف جذب رنگیزه‌های مختلف (چپ). لوتئین یک نوع کاروتنوئید است

عوامل موثر در ساخته شدن کلروفیل‌ها:

۱- **عوامل ژنتیکی**: بعضی از ارقام ذرت بطور ژنتیکی قادر به تشکیل کلروفیل نیستند که به این گونه گیاهان اصطلاحاً آلبینو می‌گویند. چنین گیاهانی به محض اتمام مواد غذایی بذر از بین می‌روند.

۲- **نور**: تولید کلروفیل در تاریکی کمتر است. شدت نور نسبتاً کم در ساخته شدن کلروفیل موثر است. نور شدید باعث از بین رفتن کلروفیل برگها می‌شود که این حالت را سولاریزاسیون (Solarization) می‌نامند. در نور شدید ساخته شدن و تجزیه کلروفیل در برگها همزمان انجام می‌گیرد.

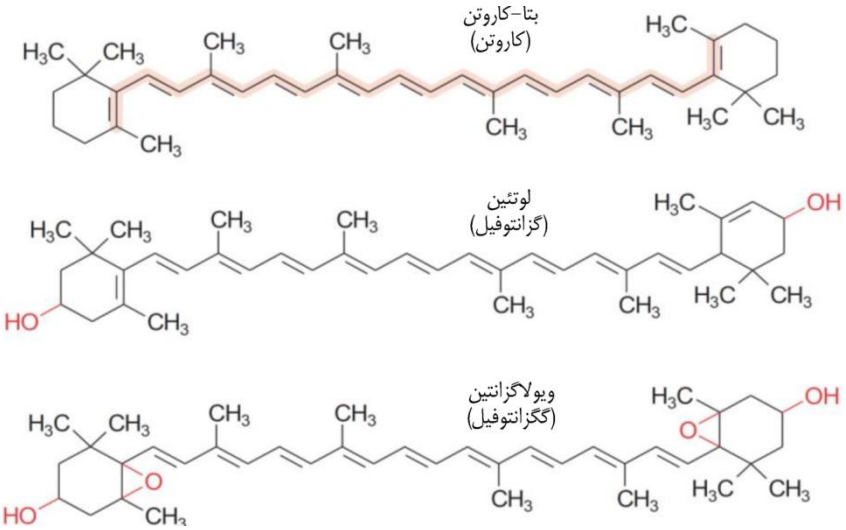
۳- **اکسیژن**: در غیاب اکشیژن گیاهچه‌های بی‌رنگ کلروفیل تولید نمی‌کنند، حتی اگر تحت شرایط روشنایی مناسب باشند.

۴- **کربوهیدارتها**: ذخیره مواد غذایی و کربوهیدراتها برای تشکیل کلروفیل لازم است.

۵- **ازت**: ازت بخشی از کلروفیل است و کمبود آن موجب کند شدن کلروفیل‌سازی می‌شود.

۱۰-۲-۴-۲- کاروتنوئیدها Carotenoids: این دسته از زنگیزه‌ها نارنجی، قرمز، زرد و مایل به قهوه‌ای هستند. رنگیزه کاروتن نارنجی مایل به زرد که اولین بار از ریشه هویج جدا شد از این دسته است. بتا کاروتن فراوانترین کاروتن در گیاهان است که از آن ویتامین A ساخته می‌شود. لیکوپن رنگیزه قرمز رنگی است که در میوه گوجه‌فرنگی، فلفل قرمز، گل سرخ و سایر گونه‌ها وجود دارد. گزانتوفیلها اغلب به رنگ زرد مایل به قهوه‌ای هستند و لوتین فراوانترین گزانتوفیل در برگهاست (شکل ۱۰-۳).

۱۰-۲-۴-۳- فیکوبیلینها Phycobillins: فیکوبیلینها گروهی از رنگیزه‌های مایل به قرمز یا مایل به آبی هستند که در انواع بسیاری از جلبکها یافت می‌شوند. فیتوکروم یک ماده رنگی فعال آنزیمی در گیاهان عالی است که ظاهراًیک فیکوبیلین است.



شکل ۱۰-۳- ساختار ۳ نوع ترکیب کاروتنوئیدی. بتاکاروتن عامل رنگ نارنجی می‌باشد و پیش ساز ویتامین A به ویژه در سبزی‌هایی همانند هویج محسوب می‌شود. لوتئین نیز جزو کاروتنوئیدهاست که رنگ نارنجی در گلبرگ‌های گل همیشه بهار را باعث می‌شود اما در کلروپلاست‌ها نیز وجود دارد. ویولا گزانتین نیز دیگر رنگیزه کاروتنوئیدی است که دستگاه فتوسنتزی را در برابر نورهای شدید محافظت می‌کند.

۱۰-۳- فرآیند کلی فتوسنتز

اوایل قرن بیستم مشخص شد که گاز CO_2 و H_2O در فرآیند فتوسنتز شرکت می‌کنند و انرژی لازم برای این فرایند از نور به دست می‌آید و این فرایند در سلولهای حاوی کلروفیل صورت می‌گیرد. $6Co_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$

بر اساس این فرمول شش مولکول CO_2 همراه با شش مولکول آب تشکیل یک قند شش کربنه با شش مولکول اکسیژن می‌دهد. در این فرایند اکسیژن آزاد می‌شود و اولین محصولی که به سهولت قابل تشخیص است یک کربوهیدرات است. برای انجام واکنش فتوسنتز به ۹ تا ۱۰ فوتون نور نیاز است. کارآیی فتوسنتز در کلروپلاست ۲۶/۵ درصد است یعنی ۲۶/۵ درصد از انرژی نوری که به کلروپلاست می‌رسد در طی فرآیند فتوسنتز به انرژی شیمیایی تبدیل می‌شود. در گیاهان آوندی فتوسنتز عمدتاً در برگها انجام می‌شود. برگهای این گیاهان نازک و پهن هستند و دارای سطح خارجی وسیع نسبت به حجمشان هستند، یعنی اینکه برگ گیاهان به طریقی از نظر فیزیولوژیکی به وجود آمده است که دارای سطح بیشتری نسبت به حجمش است. این نوع ساختمان امکان می‌دهد که نسبت به سطح برگ مقدار زیادی سلول کلروپلاست‌دار در معرض نور قرار گیرد. پیچ و خم فضای بین‌سلولی درون برگ چنان گسترده است که هر سلول سبز با اتمسفر درونی برگ در تماس است و به خاطر این نظم ساختمان سلولی، سطح داخلی برگ خیلی بیشتر از سطح سلولهای بشره‌ای در مجاور اتمسفر خارجی قرار می‌گیرد. مثلاً در برگ یاس خوشه‌ای سطح داخلی تقریباً سیزده برابر سطح خارجی آن است. بیشتر گاز CO_2 که توسط سلولهای کلروفیل‌دار مستقیماً جذب می‌شود ابتدا از طریق روزنه‌ها به درون برگ انتشار یافته و از فضای بین‌سلولی به درون آنها راه می‌یابد. اگرچه مقداری هم ممکن است از راه سلولهای بشره‌ای جذب شود. بنابراین بیشتر حجم گازهای مبادله شده از طریق روزنه‌ها صورت می‌گیرد در حالی که امکان تبادل گازها از طریق سلولهای اپیدرمی نیز وجود دارد. وجود فضای بین‌سلولی در برگ یک سطح جذب CO_2 خیلی وسیع‌تری را نسبت به جذب مستقیم از سطوح خارجی فراهم می‌سازد.

واکنشهای فتوسنتز به دو بخش واکنشهای تاریکی و واکنشهای روشنائی تقسیم می‌شود:

۱- واکنشهای نوری یا روشنائی: فرمول کلی واکنشهای روشنائی به صورت زیر است:

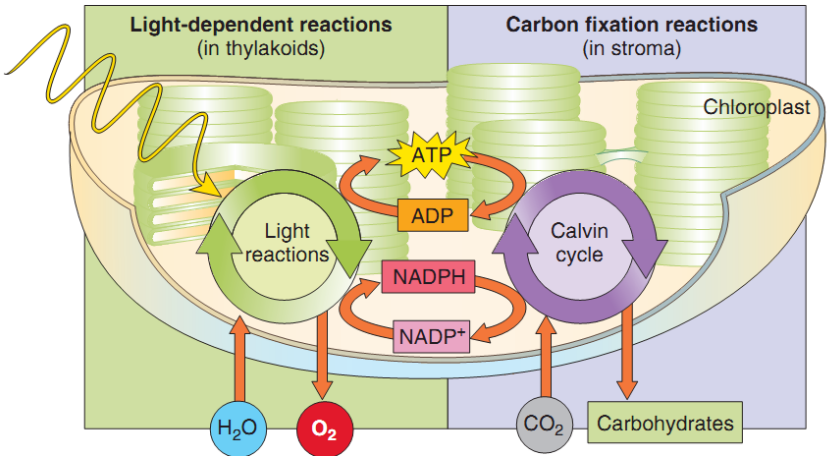
$$H_2O + ADP + P_i + NADP^+ \rightarrow ATP + NADPH + H^+ + \frac{1}{2}O_2$$

P_i: فسفر معدنی $NADP^+$: نیکوتین آمید دی نوکلئوتید فسفات

۱- واکنشهای تاریکی: فرمول کلی واکنشهای تاریکی به صورت زیر است:

$$CO_2 + ATP + NADPH + H^+ \rightarrow CH_2 + ADP + P_i + NADP^+$$

واکنشهای تاریکی هم در حضور نور و هم در تاریکی انجام می‌گیرد ولی در شب که فتوسنتز صورت نمی‌گیرد واکنشهای نوری انجام نشده و واکنشهای تاریکی قابل انجام است. آنزیمهایی که در واکنشهای تاریکی وجود دارند با وجود نور فعالیت آنها بیشتر می‌شود.



شکل ۱۰-۴- ارتباط واکنشهای روشنایی و تاریکی در فتوسنتز

۱۰-۴- جزئیات فتوسنتز

گیاهان بر اساس سیستم فتوسنتزی به ۳ دسته تقسیم می‌شوند:

۱- گیاهان ۳ کربنه (C_3) ۲- گیاهان ۴ کربنه (C_4) گیاهان کراسولاسه‌ای (CAM)

۱۰-۵-جزئیات فتوسنتز در گیاهان ۳ کربنه (C_3)

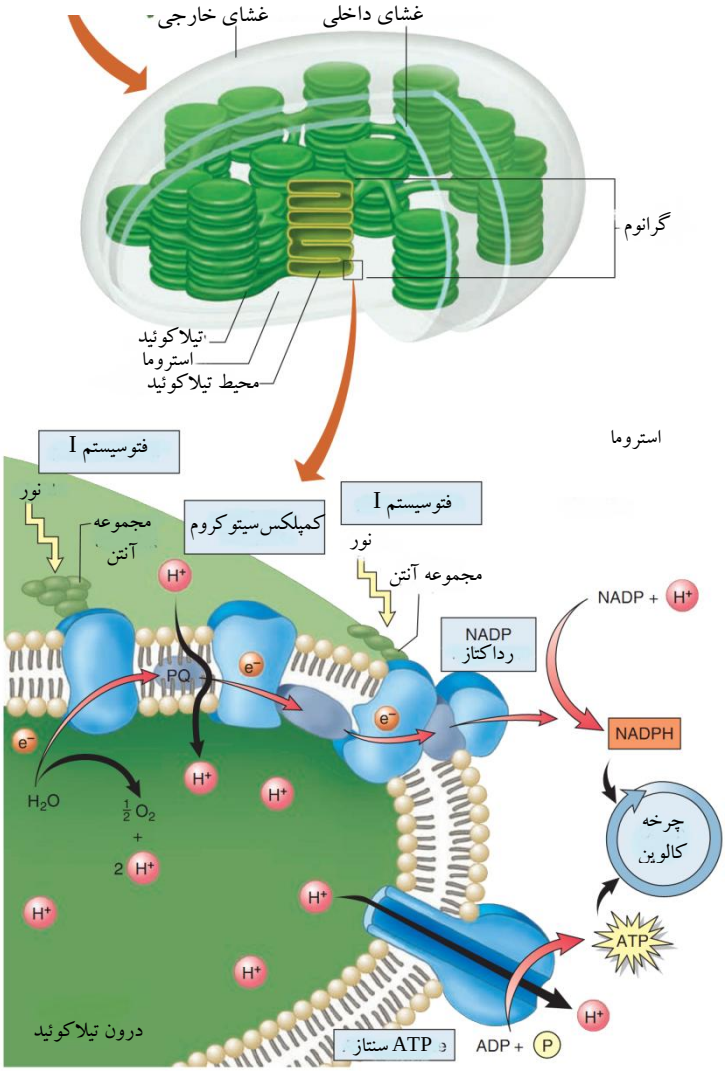
در این نوع گیاهان نیز فتوسنتز شامل دو مرحله روشنایی و تاریکی می‌باشد. که در ادامه هر دوی این فرآیندها با جزئیات توضیح داده می‌شود:

۱۰-۵-۱- واکنشهای روشنائی Light reactions

فتوسنتز با برخورد نور به غشای تیلاکوئید آغاز می‌شود. نور با طول موج ۶۸۰ نانومتر به غشای تیلاکوئید برخورد کرده و پس از ورود به فتوسیستم II به هسته واکنش (کلروفیل a و b) برخورد کرده و الکترون فعال شده و از هسته واکنش به کوئینون A منتقل می‌شود و کوئینون A بار منفی می‌گیرد. در اطراف هسته واکنش ترکیبات کمپلکس رنگریزه پروتئینی وجود دارد که با برخورد نور به آنها الکترون خود را به هسته واکنش انتقال می‌دهند. اگر طول موج ۵۰۰ نانومتر به کمپلکس رنگیزه پروتئینی برخورد کند الکترون حاصل از آن انرژی زیادی دارد که به تدریج که به هسته واکنش می‌رسد انرژی آن کم شده و معادل الکترونی خواهد بود که با طول موج ۶۸۰ نانومتر فعال شده باشد و این الکترون هم به کوئینونA منتقل می‌شود. مجموع هسته واکنش و کمپلکسهای رنگریزه پروتئین و کوئینونA را فتوسیستم II می‌نامند. نتیجه ورود فوتون و انتقال الکترون، مثبت شدن فتوسیستم II است، در نتیجه باید الکترون بگیرد. فتوسیستم II از ترکیبی در زیر خود با نام کمپلکس تولید کننده اکسیژن الکترون (OEC) در یافت می‌کند. در نتیجه OEC نیز مثبت می‌شود و برای جبران بار مثبت روی آب اثر گذاشته و آن را تجزیه می‌کند و۲ الکترون آب به OEC منتقل شده و کمبود الکترون آن خنثی می‌شود. واکنش تجزیه آب را فتولیز می‌گویند. اکسیژنی که در فتوسنتز تولید می‌شود از شکستن آب حاصل می‌شود. اکسیژن می‌تواند از تیلاکوئید خارج شده و وارد اتمسفر شود ولی ئیدروژن نمی‌تواند از غشاء تیلاکوئید عبور کند.

$$H_2o \rightarrow 2H_+ + \frac{1}{2}O_2 + 2e^-$$

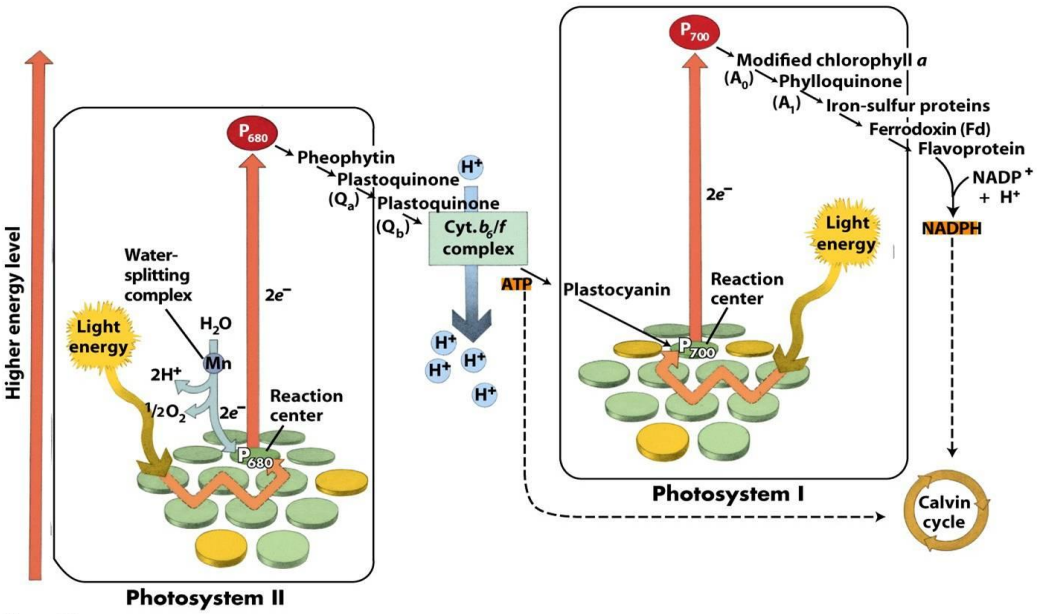
کوئینونA پس از جذب الکترون به کوئینونB تبدیل می‌شود که بار منفی دارد. کوئینونB که بار منفی دارد می‌تواند از سمت غشای نزدیک استروما پروتون یا H^+ در یافت نمایدکه در این حالت به آن پلاستوکینون گفته می‌شود. پلاستوکینون الکترون را به کمپلکس سایتوکروم bf تحویل می‌دهد این ترکیب H^+ ها را تحویل لیومن می‌دهد. سایتوکروم bf الکترون را به ترکیبی به نام پلاستوسیانین تحویل می‌دهد. پلاستوسیانین الکترون را انتقال داده و به فتوسیستمI تحویل می‌دهد. فتوسیستمI مانند فتوسیستمII است با این تفاوت که فتوسیستمI با طول موج ۷۰۰ نانومتر فعال می‌شود. با برخورد نور به فتوسیستمI الکترون فعال شده و به فرودوکسین(Fd)انتقال می‌یابد. الکترون از فرودوکسین به ترکیبی به نام فرودوکسین محلول (Sfd)انتقال می‌یابد. فرودکسین محلول در سمت استرومایی قرار دارد و به راحتی الکترون را به مولکولهای دیگر تحویل می‌دهد. مولکولی که الکترون را از Sfd می‌گیرد $NADP^+$ است که از ترکیب الکترون و ئیدروژن و $NADP^+$ مولکول $NADPH+H^+$ تولید می‌شود. به ازای هر چهار فوتون رسیده به هر دو فتوسیستمI و فتوسیستمII چهار پروتون یاH^+ در لیومن تجمع پیدا می‌کند. PH استروما حدود ۸ است و PH لیومن حدود ۴ است یعنی غلظت H^+ در لیومن بیشتر از استروما است. در روی غشای تیلاکوئید کمپلکسی وجود دارد که دو قسمتی است و محل انتقال H^+ از لیومن به استروما است. این کمپلکس همراه کننده یا CF نام دارد که یک ترکیب ۴ قسمتی از پروتئین است. H^+ از طریق کمپلکس CF به خارج از لیومن راه می‌یابد. با خروج هر $3H^+$ از لیومن مقداری انرژی حاصل می‌شود که باعث سنتز ATP می‌شود پس کمپلکس CF را کمپلکس سنتز ATP نیز می‌نامند. ترکیب ADP با P_i و تولید ATP را فسفوریلاسیون می‌گویند. در واکنشهای نوری به ازای تولید هر NADPH به سه عدد ATP نیاز است. پنج ترکیب مهم روی غشای تیلاکوئید عبارتند از: ۱- کمپلکس تولید کننده اکسیژن یا OEC ۲- فتوسیستم ۱ یا PSI ۳- فتوسیستم ۲ یا PSII ۴- سیتوکروم bf یا Cyt bf ۵- کمپلکس همراه کننده CF.



شکل ۱۰-۵- غشای تیلاکوئید محل فتوسیستم I و II و نیز پروتئین‌های ناقل الکترون می‌باشد. که طی فسفریلاسیون نوری ATP و NADPH2 تولید می‌کنند

فسفوریلاسیون نوری غیرچرخه‌ای: ترکیب ADP با Pi در خارج از لیومن که در حضور نور صورت می‌گیرد و تولید ATP می‌کند و الکترون از فتوسیتم ۲ به فتوسیستم ۱ انتقال می‌یابد را را فسفوریلاسیون نوری می‌گویند.

فسفوریلاسیون نوری چرخه‌ای: ممکن است فرودوکسین محلول الکترون خود را به +NADP ندهد بلکه حرکت کرده و الکترون خود را به کوئینونA بدهد سپس به کوئینونB و سپس به سیتوکرومbf و پلاستوسیانین و در نتیجه به فتوسیستمI تحویل داده می‌شود. در این چرخه که به فتوسیستمII نیازی نیست و H^+ در لیومن تجمع یافته و باعث سنتز ATP می‌شود را فسفوریلاسیون نوری چرخه‌ای می‌نامند. فسفریلاسیون نوری چرخه‌ای کمبود ATP را جبران می‌کند. در واکنشهای نوری به ازای هر مولکول CO_2 به دو مولکول آب نیاز است. در کل واکنش روشنائی عبارت است از: $H_2O + 38ADP + 38P_i + 2NADP^+ \rightarrow 38ATP + 2NADPH + 38H^+ + O_2$



شکل ۱۰-۶- چرخه انتقال الکترون و فسفریلاسیون نوری چرخه‌ای و غیرچرخه‌ای در واکنشهای روشنایی فتوسنتز

نکات مهم در ارتباط با واکنشهای نوری فتوسنتز

۱- نسبت ATP تولیدی به NADPH تولیدی همیشه ۳ به ۲ یا ۱/۵ است.

۲- نسبت کلروفیل a به کلروفیل b در برگ گیاهان C_3 حدود ۲/۷ است.

۳- نسبت کلروفیل a به کلروفیل b در برگ گیاهان C_4 حدود ۴ است.

۴- PS680 یعنی کلروفیل a در هسته واکنش فتوسیستم II طول موج ۶۸۰ نانومتر را بشدت جذب می‌کنند.

۵- PS700 یعنی کلروفیل a در هسته واکنش فتوسیستم I طول موج ۷۰۰ نانومتر را بشدت جذب می‌کنند.

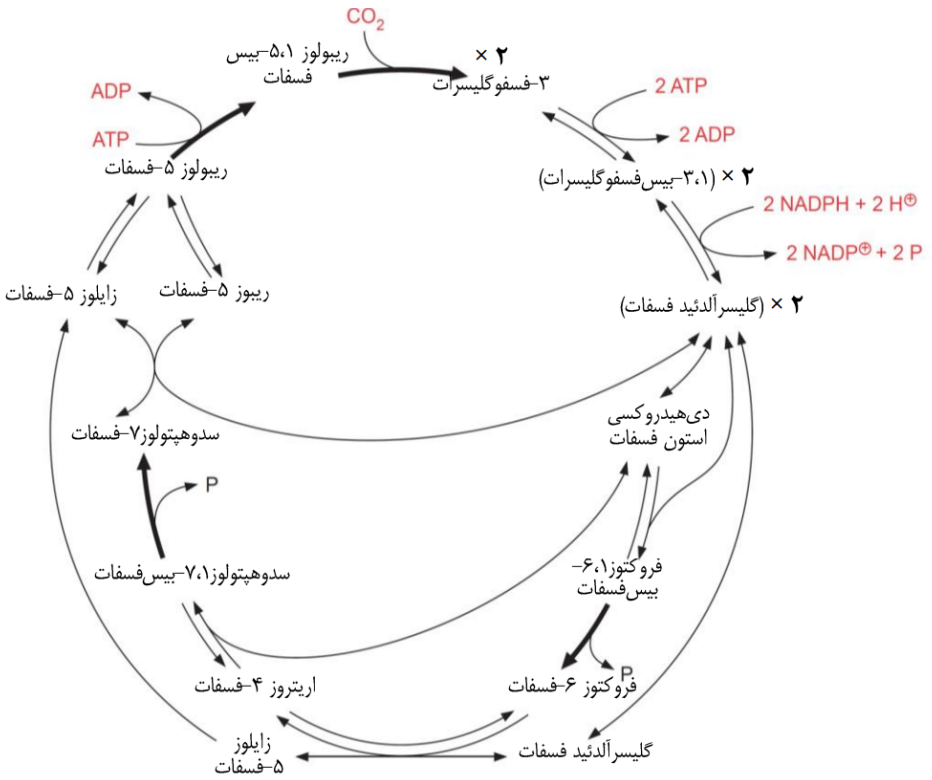
۶- کلروفیل a در هسته واکنش فتوسیستمI و II وجود دارد.

۱۰-۵-۲- واکنشهای تاریکی یا احیای CO_2 به قند

محصول کلی واکنش روشنائی فتوسنتز ATP و NADPH است. این مواد به عنوان نیروی احیاکننده و منبع انرژی در تبدیل گاز کربنیک به قند بکار می‌آید که اصطلاحاً این فرایند را واکنشهای تاریکی فتوسنتز می‌نامند. مسیری که طی آن CO_2 به قند احیا می‌شود به خاطر کارهای کلوین به نام او ثبت شده است. در چرخه کالوین گیرنده CO_2 از هوا قند ۵ کربنه ریبولوز بیس فسفات Rup است. برای تبدیل این قند ۵ کربنه به ۲ مولکول اسید فسفو گلیسریک (PGA)، آنزیم روبیسکو (ریبلوز بیس فسفات کربوکسیلاز) لازم است. بعد از تولید ۲ مولکول اسید فسفو گلیسریک با استفاده از انرژی فسفات ATP و احیاء به وسیله NADPH نهایتاً گلیسرآلدئید۳فسفات تولید می‌شود. از واکنش بین دو ایزومر اولین قند ۶ کربنه تولید می‌شود. در کل یک ششم کربن تثبیت شده در فتوسنتز از چرخه خارج و به صورت ساکارز و نشاسته ذخیره می‌شود و پنج ششم کربن تثبیت شده در چرخه کالوین مانده و Rup را تولید می‌کند. واکنش نهایی تاریکی به صورت زیر است:

$$12H_2O + 6Co_2 \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

در گیاهان C_3 اولین ترکیب پایدار با CO_2 فسفوگلیسرآلدئید است. گیاهان C_3 مانند گندم و جو. فرایند تولید تریوز فسفات در داخل کلروپلاست صورت می‌گیرد.



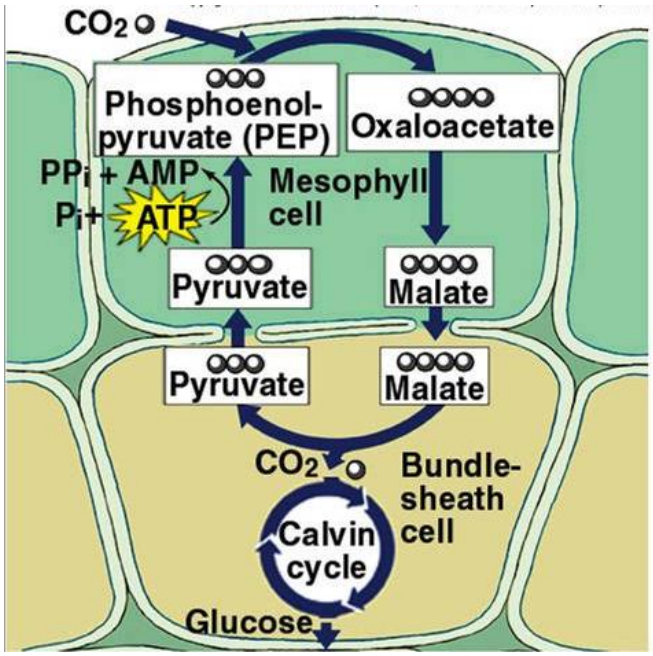
شکل ۱۰-۷- واکنشهای تاریکی فتوسنتز در گیاهان ۳ کربنه یا C_3

۱۰-۵-۳- جزئیات فتوسنتز در گیاهان ۴ کربنه (C_4)

گیاهان ذرت، نیشکر و گندمیان نواحی استوائی گیاهان C_4 هستند. در گیاهان C_4 هر دسته آوندی برگ با لایه‌ای از سلولهای بزرگ پارانشیمی به نام غلاف آوندی احاطه شده است که این غلاف آوندی حاوی کلروفیل است که چنین ترتیب سلولی را اصطلاحاً کرانز می‌گویند. کلروپلاست سلولهای غلاف آوندی از نظر شکل از کلروپلاست سلولهای مزوفیلی متفاوت است. کلروپلاست سلولهای غلاف آوندی حاوی دانه‌های نشاسته بزرگ و اغلب فاقد گرانوم است در حالی که کلروپلاست سلولهای مزوفیلی گرانولهای مشخص داشته و مقدار کمی نشاسته در آنها دیده می‌شود. فعالیت فسفو انول پیووات کربوکسیلاز (که افزوده شدن CO_2 به PEP را کاتالیز می‌کند) در سلولهای مزوفیل بیشتر از سلولهای غلاف آوندی است. در حالی که فعالیت ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز (روبیسکو) و سایر آنزیمهای چرخه کالوین در سلولهای غلاف آوندی از سلولهای مزوفیل بیشتر است. بنابراین در گیاهان ۴ کربنه دو گروه سلول در تبدیل CO_2 به قندهای ۶ کربنه و تولید نشاسته همکاری می‌کنند. اولین واکنش در سلولهای مزوفیل صورت می‌گیرد که طی آن PEP با CO_2 اتمسفری ترکیب می‌شود تا اسید اگزالواستیک به وجود آید. این اسید در برخی از گیاهان به اسید مالیک و در بعضی دیگر به اسید آسپارتیک تبدیل می‌شود. سپس اسید مالیک یا اسید آسپارتیک از سلولهای مزوفیل به سلولهای غلاف آوندی منتقل می‌شود و در آنجا دکربوکسیله شده و CO_2 و یک ترکیب ۳ کربنی (اسید پیرووبک) تولید می‌کند. این ترکیب سه کربنی طی انتشار به مزوفیل برگشته و مجدداً فسفو انول پیرووات تولید می‌شود و چرخه کربوکسیلاسیون به همراه یک مولکول CO_2 اتمسفری دوباره تکرار می‌شود. در همین حال CO_2 آزاد شده در سلول غلاف آوندی در چرخه کالوین وارد شده و با ریبولوز بیس فسفات ترکیب می‌شود تا فسفو گلیسر آلدئید و سایر فرآورده‌های واسطه به وجود آید که نهایتاً به تولید قند فسفاته ۶ کربنه تریوز فسفات می‌انجامد بدین ترتیب کسب کربن خالص حتی در گیاهان C_4 حتی از طریق ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز انجام می-گیرد و واکنش نهایی متضمن تبدیل هگزوز به نشاسته در سلولهای غلاف آوندی صورت می‌گیرد. گیاهانC_4 از نظر فتوسنتز کارایی بیشتری نسبت به گیاهان C_3 دارند. علت این امر تا حدودی این است که تنفس نوری در آنها به میزان قابل توجهی نیست و به تبع آن اتلاف کربن تثبیت شده کم است که شاید علت این امر ساختار کرانز باشد.

جدول ۱- تفاوتهای گیاهان C_3 و C_4

موارد اختلاف	گیاهان C_4	گیاهان C_3
نقطه موازنه CO_2	۰ تا ۵ قسمت در میلیون	۳۰ تا ۱۰۰ قسمت در میلیون
محصول کربوکسیلاسیون	اسید اگزالواستیک	اسید فسفوگلیسریک (PGA)
گیرنده CO_2	فسفو انول پیرووات	ریبولوز ۱ و ۵ بیس فسفات
تاثیر O_2	صفر	بازدارنده
تنفس نوری	صفر	زیاد
بازده فتوسنتز	زیاد	کم تا زیاد
اثر دمای زیاد	جذب CO_2 تحریک می‌شود	مانع جذب CO_2 می‌شود



شکل ۱۰-۸- واکنشهای تاریکی فتوسنتز در گیاهان ۴ کربنه یا C_4

۱۰-۴-۴- جزئیات فتوسنتز در کراسولاسه‌ای (CAM)

گیاهان CAM، CO_2 را در شب از اتمسفر جذب کرده و به صورت اسیدهای آلی ۴ کربنی (عمدتاً اسید مالیک) دکربوکسیله تبدیل می‌کند. در این گیاهان همانند گیاهان C۴ گیرنده CO_2 ترکیب سه کربنی فسفو انول پیرووات است. در روشنایی روز با فعالیت کلروفیل در اثر نور اسید مالیک دکربوکسیله شده و یک ترکیب سه کربنه به نام پیرووات و CO_2 تولید می‌کند. گاز CO_2 حاصله از طریق چرخه کالوین به قند ۶ کربنه تبدیل می‌شود. فسفو انول پیرووات به دست آمده از پیرووات مجدداً به عنوان گیرنده CO_2 عمل می‌کند. این الگوی شبانه‌روزی اسیدی شدن در شب و غیراسیدی شدن در روز به خاطر گیاهان تیره کراسولاسه (بسیاری از گیاهان گوشتی را شامل می‌شود) متابولیسم اسید کراسولاسه‌ای یا CAM نامگذاری شده است. چون اولین بار در این گیاهان مشاهده شد. بنابراین در گیاهان C۴ بین دو قسمت تثبیت کننده CO_2 فاصله مکانی وجود دارد ولی در گیاهان CAM این فرایندها در همان سلولها و در زمان مختلف انجام می‌گیرد. گیاهان CAM اکثراً کویری هستند. علاوه بر خانواده کرسولاسه این نوع فتوسنتز در آناناس و خانواده کاکتوس و ثعلب دیده می‌شود.

خصوصیات فیزیولوژیکی گیاهان CAM:

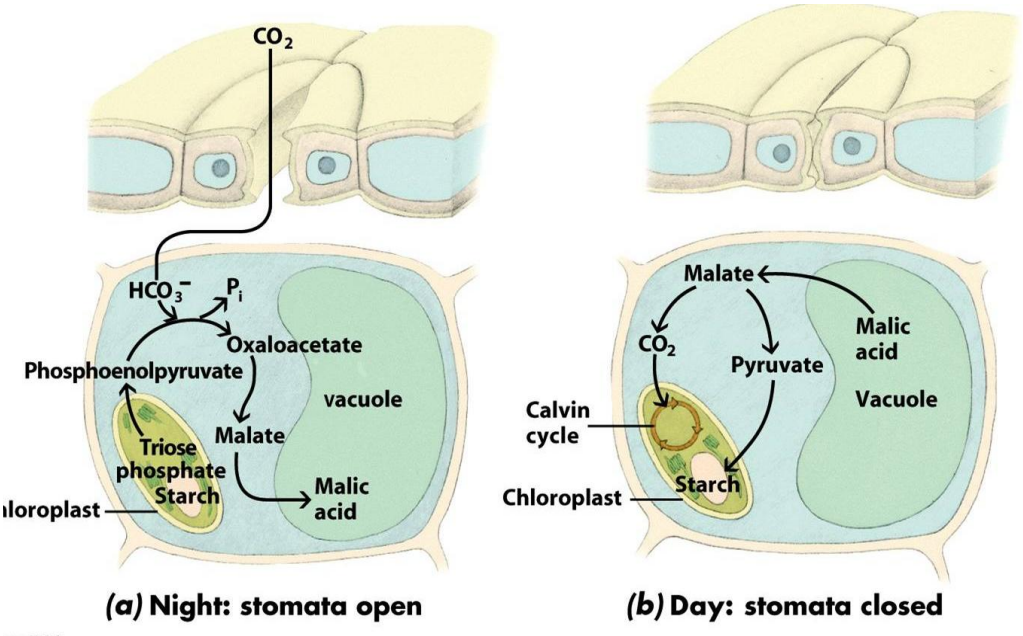
۱- مهمترین خاصیت آنها تثبیت CO_2 در تاریکی است یعنی در این گیاهان انرژی مورد نیاز در روشنایی تامین و در شب مصرف می‌شود.

۲- روزنه‌ها در طول روز بسته و باعث عدم ورود CO_2 به برگها می‌شود.

۳- آنزیم فسفو انول پیرووات کربوکسیلاز در تاریکی فعال است و آنزیم ریبولوز ۱ و ۵ بیس فسفات در شب فعالیت ندارد.

۴- برگهای این گیاهان از سلولهای مزوفیلی حاوی کلروپلاست تشکیل شده‌اند و برخلاف گیاهان C_4 فاقد سلولهای غلاف آوندی هستند.

۵- در گیاهان CAM کربوکسیلاسیون در تاریکی و دکربوکسیلاسیون در روشنایی انجام می‌شود.



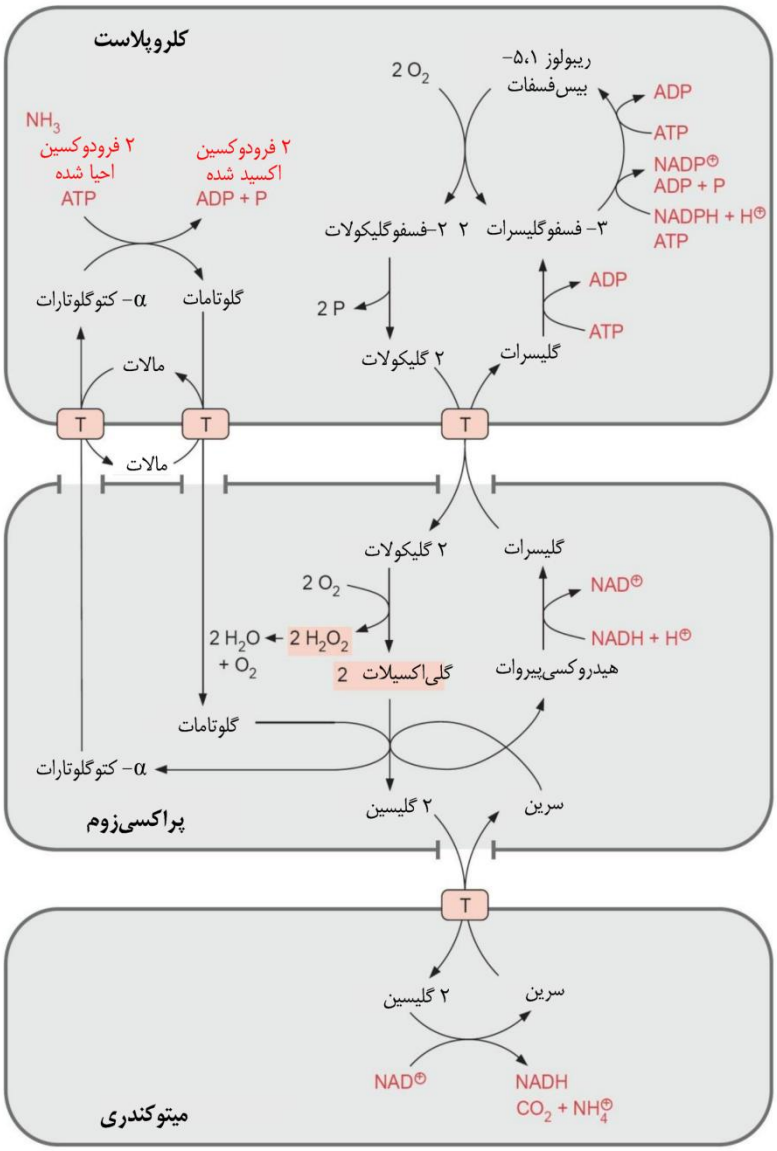
شکل ۱۰-۹- واکنشهای تاریکی فتوسنتز در گیاهان کراسولاسه یا CAM

۱۰-۶- تنفس نوری Photorespiration

شذت نوری که در آن اکسیژن مصرف و CO_2 تولید می‌شود را تنفس نوری می‌گویند. در گیاهان C_3 بخش قابل توجهی از کربن تثبیت شده در فتوسنتز بلفاصله طی واکنشهایی که اکسیژن مصرف و CO_2 تولید می‌کنند مصرف می‌شود. چون این فرایند فقط در معرض نور انجام می‌شود تنفس نوری نامیده می‌شود. علت وقوع تنفس نوری این است که آنزیم ریبولوز بیس فسفات کربوکسیلاز (روبیسکو) چرخه کالوین علاوه بر نقش معمولی خود (کربوکسیلاسیون) در افزودن CO_2 به ریبولوز بیس فسفات در معرض اکسیژن به عنوان ریبولوز بیس فسفات اکسیژناز عمل می‌کند (اکسیژناسیون). آنزیم مزبور در نقش اکسیژناز به ریبولوز بیس فسفات اکسیژن می‌افزاید و آن را به جای تبدیل به به دو مولکول فسفو گلیسریک اسید (PGA) سه کربنی به یکمولکول فسفوگلیکولات دوکربنی و یک مولکول فسفو گلیسر آلدئید تبدیل می‌کند. بنابراین در صورت انجام این واکنش عمل تثبیت کربن روی نمی‌دهد. فسفوگلیکولات با از دست دادن فسفات به گلیکولات تبدیل می‌شود که به اندامک دیگری به نام پراکسی‌زوم منتقل می‌شود. در پراکسی‌زوم، گلیکولات با اکسیژن ترکیب شده گلی‌اکسیالات و آب اکسیژنه (H_2O_2) تولید می‌کند که ترکیب اخیر بلافاصله به آب و اکسیژن تجزیه می‌شود. گلی‌اکسالات سپس به اسید آمینه گلیسین تبدیل می‌شود، در خارج از پراکسی‌زوم دو گلیسین به هم پیوند یافته و علاوه بر تولید CO_2 اسید آمینه سرین را تشکیل می‌دهد (که ممکن است مستقیماً در ساخته شدن پروتئین بکار رود یا بعد از تبدیلات متعدد به گلوکز تبدیل شود). به این ترتیب بخشی از کربن که با زحمت زیادی طی چرخه کالوین تثبیت یافته قبل از استفاده توسط گیاه از بین می‌رود. در گیاهان C_3 ممکن است ۵۰ درصد کربن فتوسنتزی از طریق تنفس نوری از دست برود. CO_2 زیاد، O_2 کم و نور ضعیف تنفس نوری را محدود می‌سازد.

۱۰-۷- عوامل موثر بر شدت فتوسنتز

میزان اکسیژن دفع شده از گیاه به محیط در واحد زمان یا میزان دی اکسید کربن جذب شده از محیط توسط گیاه را شدت فتوسنتز می‌نامند. شدت فتوسنتز در گندمیان نواحی نیمه‌استوائی مانند ذرت، نیشکر و ذرت خوشه‌ای بیش از دو برابر گیاهانی نظیر گندم، اسفناج، برنج و لوبیاست. شدت فتوسنتز در گیاهان C_4 بیشتر از گیاهان C_3 و در گیاهان C_3 بیشتر از گیاهان CAM است.



شکل ۱۰-۱۰- تنفس نوری که در گیاهان C3 دیده می‌شود، بین سه اندامک کلروپلاست، پراکسی زوم و میتوکندری صورت می گیرد

الف- عوامل بیرونی

۱- غلظت CO_2: با افزایش میزان CO_2 در محیط شدت فتوسنتز افزایش می‌یابد ولی گیاهان C_3 نفع بیشتری می‌برند.

۲- نور: با افزایش میزان نور میزان فتوسنتز افزایش می‌یابد. گیاهان را بر اساس شدت نور به ۳ دسته تقسیم می‌کنند. دسته اول گیاهان آفتاب‌پسند مانند جو و پنبه، دسته دوم گیاهان با نیاز متوسط نور مانند گندم و دسته سوم گیاهان سایه‌پسند مانند درختان جنگلی.

نقطه جبرانی نور: شدت نوری که در آن با میزان فتوسنتز و تنفس برابر است را نقطه جبرانی نور می‌گویند.

نقطه اشباع نوری: شدت نوری که در آن با افزایش شدت نور فتوسنتز افزایش پیدا نکند را نقطه جبرانی نور می‌گویند. گیاهان C_3 زودتر به نقطه جبرانی نور و دیرتر به نقطه اشباع نوری می‌رسند و عملکرد آنها کمتر است. گیاهان C_4 نقطه اشباع نوری ندارند.

۳- دما: افزایش میزان دما از طریق افزایش شدت نور است که شدت فتوسنتز را افزایش می‌یابد.

۴- آب: با افزایش میزان رطوبت میزان فتوسنتز نیز افزایش می‌یابد ولی تاثیر افزایش رطوبت بر فتوسنتز نیست بلکه از طریق روزنه‌های هوایی است. چنانکه با افزایش رطوبت روزنه‌ها باز شده و دی اکسید کربن بیشتری وارد گیاه می‌شود.

۵- عناصر معدنی در خاک: از آنجا عناصر معدنی ازت و منیزیم در فتوسنتز کاربرد دارند افزایش آنها در خاک باعث افزایش شدت فتوسنتز می‌شود.

ب- عوامل درونی

از عوامل موثر درونی در شدت فتوسنتز نوع ساختار برگ و محتوی کلروفیل آن، وجود آنزیمهای ضروری در سیتوپلاسم برای فتوسنتز و غیره است. در برگهای کوچک و جوان شدت فتوسنتز بیشتر است و مواد تولیدی صرف رشد اندامها می‌شود. در برگهای مسن شدت فتوسنتز کمتر است.

۹-۵- سؤالات

۱- فرآیند فتوسنتز در کدامیک از اندامهای سلول گیاهی صورت می‌گیرد؟

الف) میتوکندری ب) پراکسی‌زوم ج) هسته د) کلروپلاست

۲- اکسیژن آزاد شده در فتوسنتز از کجا حاصل می‌شود؟

الف) تجزیه آب ب) اکسیژن موجود در آب ج) اکسیژن جذب شده در تنفس د) دی اکسید کربن

۳- در ساختمان کلروفیلها کدام عنصر بکار رفته است؟

الف) پتاسیم ب) سدیم ج) منیزیم د) مس

۴- کدامیک عامل ایجاد رنگ زرد در گیاهان است؟

الف) لیکوپن ب) گزانتوفیل ج) کاروتن د) فیکوبیلین

۵- عمل تجزیه آب در حضور نور چه نام دارد؟

الف) فتوتروپیسم ب) فتوپریودیسم ج) فتوسیستم د) فتولیز

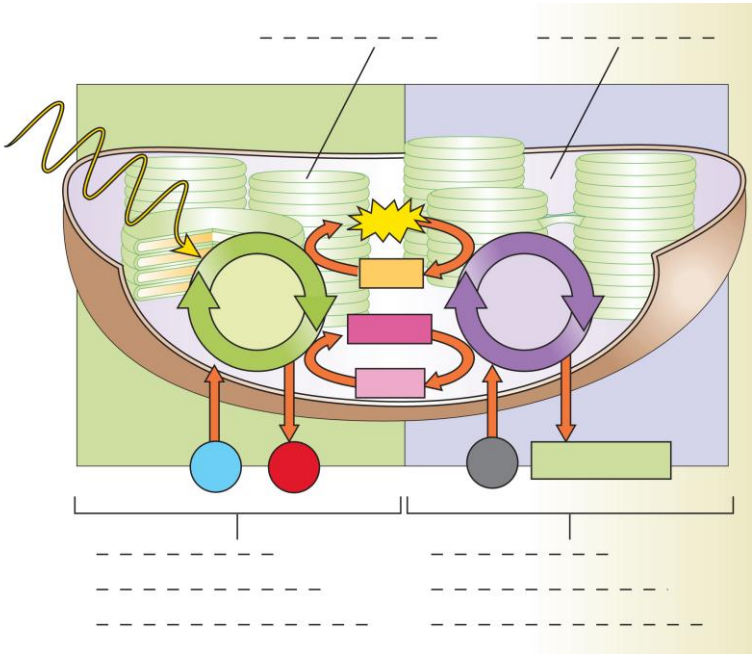
۶- در ساختمان سیتوکرومها کدام عنصر بکار رفته است؟

الف) روی ب) نیتروژن ج) آهن د) فسفر

۷- برای انجام فتوسنتز کدامیک ضروری نیست؟

الف) نور ب) آب ج) گرما د) دی اکسید کربن

۸- جاهای خالی را در شکل زیر با اسامی مناسب پر کنید.



فصل یازدهم:
هورمون‌های گیاهی

Chapter 11:
Photosynthesis

فصل یازدهم: هورمون‌های گیاهی

Chapter 11: Plant hormones

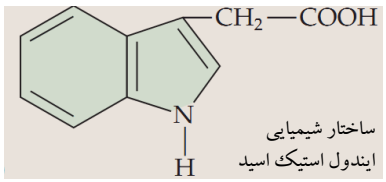
۱۱-۱- مقدمه

عوامل بیرونی و درونی در رشد گیاهان موثر هستند. از مهم‌ترین عوامل درونی، هورمونها و از مهم‌ترین عوامل بیرونی نور و دما را می‌توان نام برد. هورمونها عهده‌دار تنظیم و هماهنگی فرایندهایی هستند که در نقاط مختلف پیکر گیاهان صورت می‌گیرند. این مواد از ترکیبات آلی هستند که در بافتهای ویژه‌ای ساخته می‌شوند و مستقیماً از سلولی به سلول دیگر یا از طریق آوندها در سراسر گیاه انتقال می‌یابند و در محل هدف تاثیر می‌گذارند. بعضی از هورمونها نیز اثر بازدارندگی دارند. بطور کلی رشد و نمو طبیعی یک گیاه بیشتر توسط اثرمتقابل هورمونهای تحریک کننده و بازدارنده تنظیم می‌شود. بعضی از هورمونهای گیاهی محرک رشد هستند، در حالی که هورمونهای دیگری همین فرایندها را کند می‌کنند یا به تاخیر می‌اندازند. هورمون واژه‌ای است یونانی به معنی محرک که فرایندهای برنامه‌ریزی شده ویژه‌ای را در سلولهای هدف آغاز می‌کنند.

۱۱-۲- انواع هورمونهای گیاهی

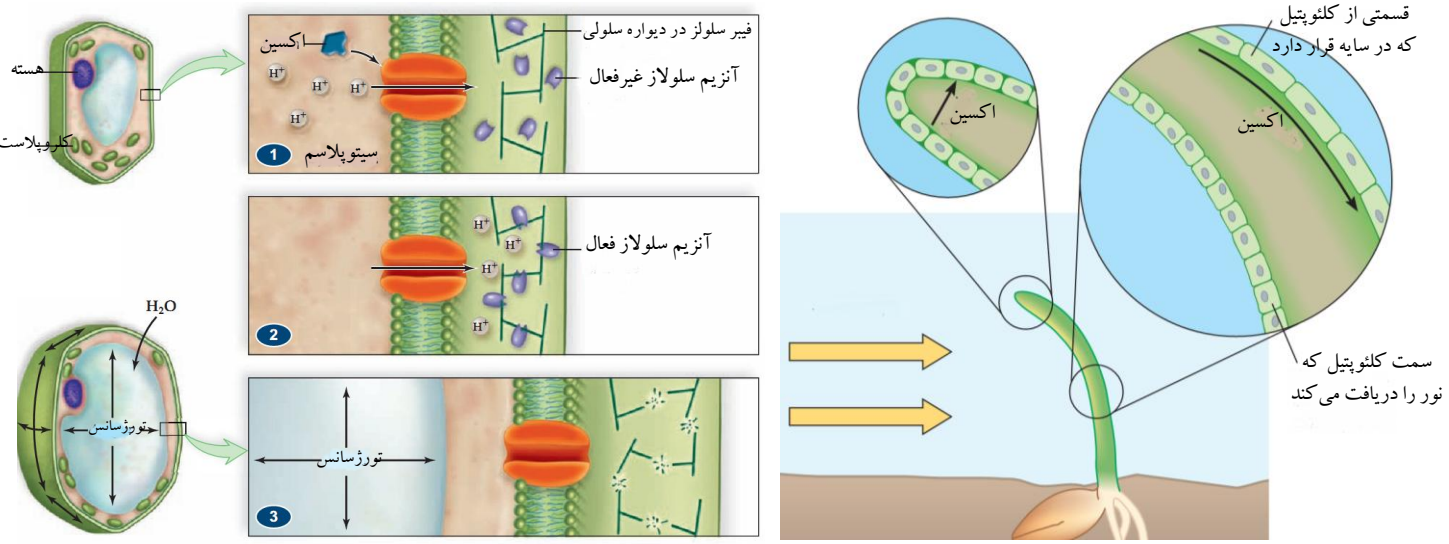
انواع هورمونهای گیاهی عبارتند از :۱- اکسین ۲- جیبرلین ۳- سیتوکنین ۴- اتیلن ۵- اسید آبسزیک

۱۱-۲-۱- اکسین‌ها Auxins



ساختار شیمیایی ایندول استیک اسید

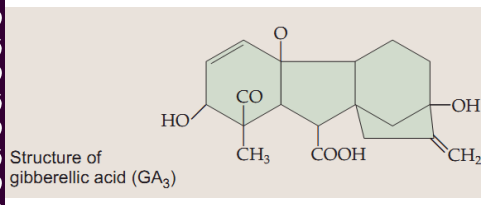
فراوانترین اکسین طبیعی اسید ایندول استیک است. مناطقی از گیاه که فعالیتهای رشد و نمو در آنها شدید است بیشترین مقدار اکسین را دارند. پس مریستم نوک ساقه، مریستم نوک ریشه و کامبیوم‌ها سرشار از اکسین هستند. اکسین‌ها علاوه بر تاثیری که در افزایش طول سلول دارند (شکل ۱۱-۱) در کنترل ریزش پاییزی برگ و میوه، جلوگیری از رشد ریشه‌های نابجا و رشد گل و میوه در بسیاری گیاهان دخالت می‌کنند. اکسین به مقدار کم برای رشد ریشه لازم است و افزایش جزیی آن از رشد ریشه جلوگیری می‌کند. اکسین سبب نسخه‌برداری RNA از DNA و افزایش سنتز پروتئین می‌شود. در بسیاری دولپه‌ای‌ها، رشد جوانه‌های جانبی به وسیله اکسین متوقف می‌شود. اکسین در بازدارندگی فعالیت فصلی کامبیوم آوندی و نمو چوب پسین نیز نقش دارد. اکسین عامل غالبیت انتهایی (Apical dominance) نیز می‌باشد (شکل ۱۱-۲).



شکل ۱۱-۱- سمت راست: نقش اکسین در نوگرایی. بعد از دریافت نور توسط نوک کلئوپتیل، اکسین به قسمت سایه مهاجرت می‌کند و باعث افزایش رشد سلول‌های آن قسمت می‌شود. در نتیجه این عدم تعادل در رشد دو قسمت، نوک گیاهچه به سمت نور خم می‌شود. سمت چپ: نقش اکسین در رشد سلولی. مرحله یک: اکسین باعث فعال شدن پمپ پروتون (انتقال دهنده H به فضای دیواره سلولی)، در نتیجه محیط دیواره سلولی اسیدی می شود که همین باعث فعال شدن آنزیم‌های تجزیه کننده مثل سلولاز و تجزیه سلولز می‌شود در نهایت با فضار واکوئل به دیواره سلول بزرگ‌تر می‌شود

شکل ۱۱-۲- **سمت راست:** نقش اکسین در ریشه‌زایی پیچ امین‌الدوله (*Lonicera*). در بیشتر گیاهان با قرار دادن ته قلمه در محلول اکسین، میزان و سرعت ریشه‌زایی قلمه‌ها بالا می‌رود. **سمت چپ:** جوانه‌های انتهایی اکسین تولید کرده که این اکسین از رشد جوانه‌های جانبی جلوگیری می‌کند به این حالت غالبیت انتهایی (apical dominance) گفته می‌شود. اما اگر نوک گیاه (حاوی مریستم انتهایی) قطع شود تولید اکسین نیز قطع شده در نتیجه از غالبیت انتهایی جلوگیری می‌شود و جوانه‌های جانبی شروع به رشد می‌کنند

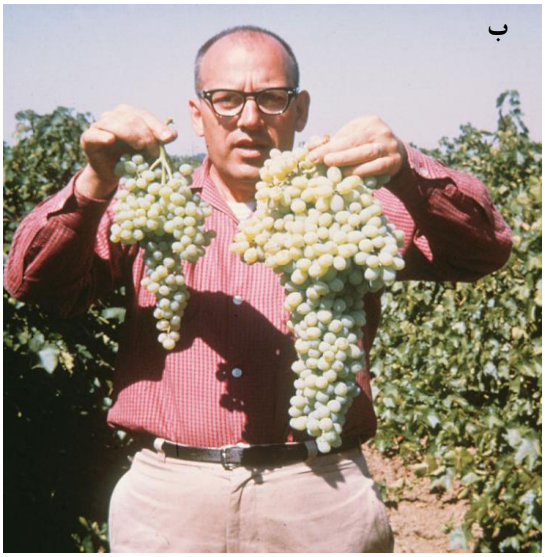
۱۱-۲-۲- جیبرلین‌ها Gibberellins

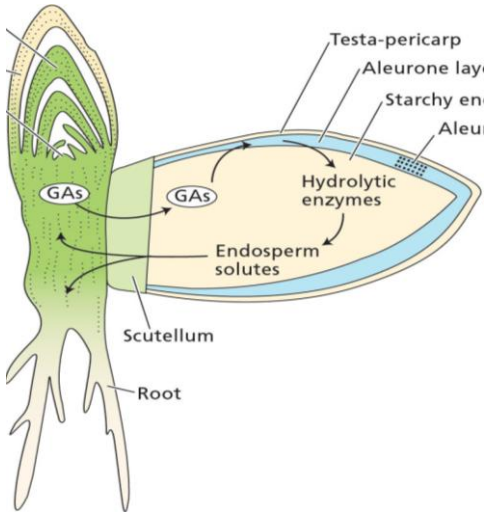


Structure of gibberellic acid (GA_3)

نوعی بیماری قارچی برنج باعث دراز شدن غیرطبیعی گیاه جوان می‌شود. این قارچ ماده‌ای به نام جیبرلین A را ترشح می‌کند که وقتی آن را روی بوته‌های سالم برنج بپاشند در آن هم نشانه بیماری مشاهده می‌شود. جیبرلین A مخلوطی از شش نوع ترکیب شیمیایی کاملاً متمایز است. تاکنون در حدود ۸۴ نوع جیبرلین متفاوت بطور طبیعی در گیاهان شناخته شده‌اند. مهم‌ترین اثر جیبرلینها در افزایش طول ساقه‌هاست. جیبرلینها همچنین سبب تمایز یاخته‌ای می‌شوند. در گیاهان چوبی، جیبرلینها سبب تحرک کامبیوم آوندی جهت تولید آبکش پسین می‌شوند. بطور کلی تمام جنبه‌های مختلف رشد و نمو در گیاهان از رویش دانه تا تشکیل میوه می‌توانند تحت تأثیر جیبرلینها قرار بگیرند. اثر تحریک کنندگی جیبرلین در رشد ساقه، بویژه در ساقه گیاهان طوقه‌ای با افزایش ایعاد یاخته و تعداد آن جیبرلینها به مقادیر مختلف در همه بخشهای گیاه وجود دارند. ولی بیشترین مقدار آنها در دانه‌های نارس دیده شده است. بطور کلی رویش دانه در نتیجه تغییر واکنشهای متابولیسمی از صورت کاتابولیسمی به آنابولیسمی حاصل می‌شوند و جیبرلین باعث افزایش فعالیت یا سنتز گروه ویژه‌ای از آنزیمها می‌شود که متابولیسم قطعات ۲ کربنی را تغییر داده موجبات سنتز ترکیبات حد واسط را فراهم می‌آورد (شکل ۱۱-۳).

ج

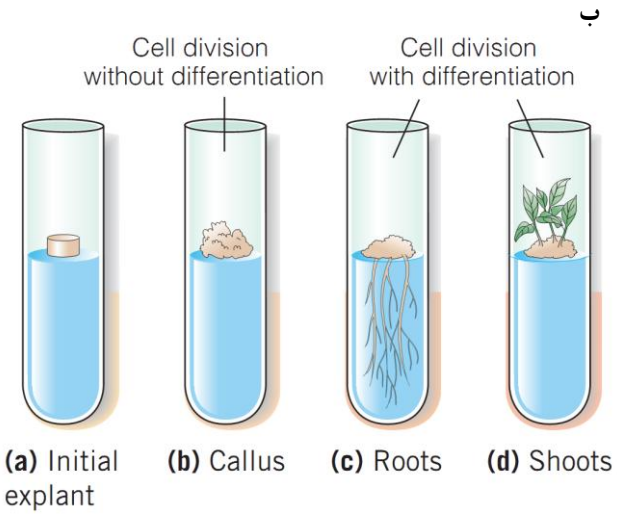

ب



شکل ۱۱-۳- **الف:** در بذر جو، هنگام جوانه‌زنی جنین جیبرلین تولید می‌کند که این باعث فعال شدن آنزیم‌های تجزیه‌کننده نشاسته (آلفا آمیلاز) در لایه آلورون می‌شود. (**ب**) استفاده از جیبرلین در انگور هم باعث افزایش سایز دانه‌های میوه می‌شود و هم باعث ایجاد میوه‌های بدون دانه (Seedles fruit) می‌شود. (**ج**) گیاهان دوساله مثل کلم در سال اول رشد رویشی دارند و با گذاردن سرما در سال دوم، با تشیل یک ساقه گلدهنده وارد فاز زایشی و گل می‌شوند. استفاده از جیبرلین جایگزین سرما شده و گیاه همان سال اول به گل می‌رود.

۱۱-۲-۳- سیتوکینین‌ها Cytokinins

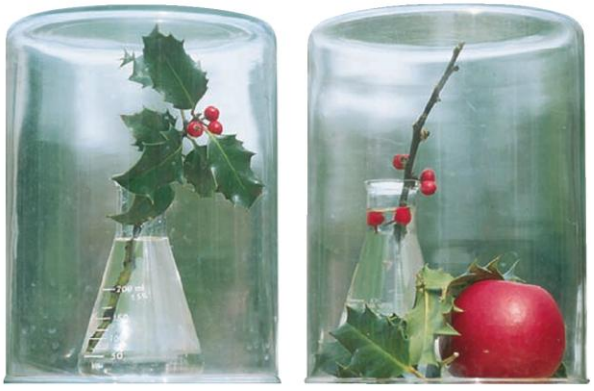
سیتوکینین‌ها شامل گروهی از ترکیبات محرک رشد هستند که فرآیند تقسیم را در یاخته‌ها تحریک می‌کنند. سیتوکینین‌ها در تمام مراحل رشد گیاهان نقش دارند. این ترکیبات روی متابولیسم از جمله فعالیت آنزیمها و بیوسنتز مراحل رشد تأثیر می‌گذارند و همچنین در ظهور اندامک‌ها و انتقال مواد غذایی در گیاهان مؤثر بوده و مقاومت گیاه را نسبت به عواملی مانند پیری، آلودگیهای ویروسی و علف‌کش‌ها و همچنین دمای پایین افزایش می‌دهند. سیتوکینین‌ها ابتدا در شیر نارگیل که آندوسپرم مایع است پیدا شدند. اگر به محیط کشت بافت ساقه تنباکو سیتوکینین اضافه شود، یاخته‌های غول‌پیکر به وجود می‌آیند یعنی سیتوکینین باعث بزرگ شدن یاخته‌ها می‌شود. سیتوکینین مصنوعی که بیشتر در تحقیقات به کار می‌رود، کینتین نام دارد. مجموع کینتین و اسید آندول استیک سبب تسریع تقسیم یاخته‌ای و در نتیجه تولید یاخته‌های بیشمار می‌شود. سیتوکینین‌ها در چیرگی رأسی(تسلط انتهایی) دخالت دارند، با وارد کردن این هورمون در محل جوانه‌ها از رشدشان جلوگیری می‌شود. نقش دیگر سیتوکینین‌ها جلوگیری از پیری برگهاست (شکل ۱۱-۳).



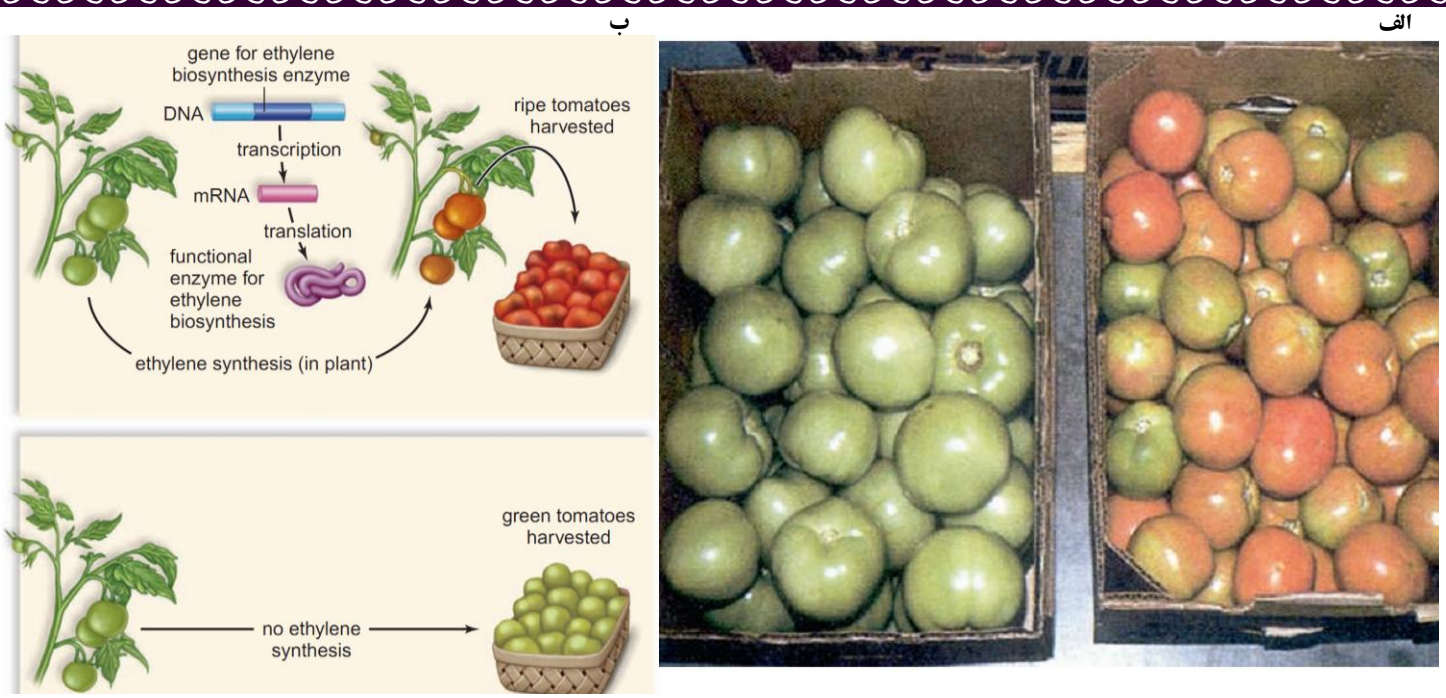
شکل ۱۱-۳- **الف**: یکی از نقش‌های سیتوکینین جلوگیری از پیی برگ‌ها می‌باشد. در این تصویر استفاده از سیتوکنین در مقایسه با گیاه شاهد عمر برگ‌ها را افزایش داده است. **ب:** در کشت بافت گیاهی (plant tissue culture) استفاده همزمان از هورمون‌های اکسین و سیتوکنین باعث تولید بافت نامنظم کالوس می‌شود

۱۱-۲-۴- اتیلن Ethylene

اتیلن از لحاظ آن که به حالت گاز است یک هورمون غیرطبیعی است. در اوایل قرن نوزدهم، پرورش‌دهندگان میوه کوشیدند تا رنگ و طعم مرکبات را با قرار دادن آنها در اتاقی که با بخاری زغال‌سنگی گرم می‌شد مرغوب‌تر کنند. مدتها تصور می‌شد که گرما سبب رسیدن میوه می‌شود. سپس پژوهشهای فراوان نشان داد که در حقیقت فرآورده‌های کروسن سبب رسیدن میوه‌ها می‌شوند. از بین این فرآورده‌ها، گاز اتیلن، بسیار فعال تشخیص داده شد. بدنبال آن دانسته شد که اتیلن بوسیله گیاهان هم تولید می‌شود. این گاز قبل از رسیدن میوه‌ها در گیاه تولید می‌شود و مسئول تغییرات رنگ بافت و ترکیبات شیمیایی هنگام رسیدن آنهاست. اکسین در تراکم معین سبب تولید مقدار زیادی اتیلن در گیاه می‌شود. هنگامی‌که پیری برگ آغاز می‌شود اتیلن تنظیم‌کننده اصلی ریزش برگ است. این گاز سبب تسریع در سنتز آنزیم سلولاز و آزاد شدن آن می‌شود. این آنزیم دیواره‌های یاخته را از بین می‌برد. اگر بیش از آغاز پیری برگ اکسین به آن اضافه شود از پیری برگ جلوگیری می‌شود ولی پس از تشکیل لایه ریزش، اکسین ریزش برگ را با تحریک تولید اتیلن تسریع می‌کند (شکل ۱۱-۵).



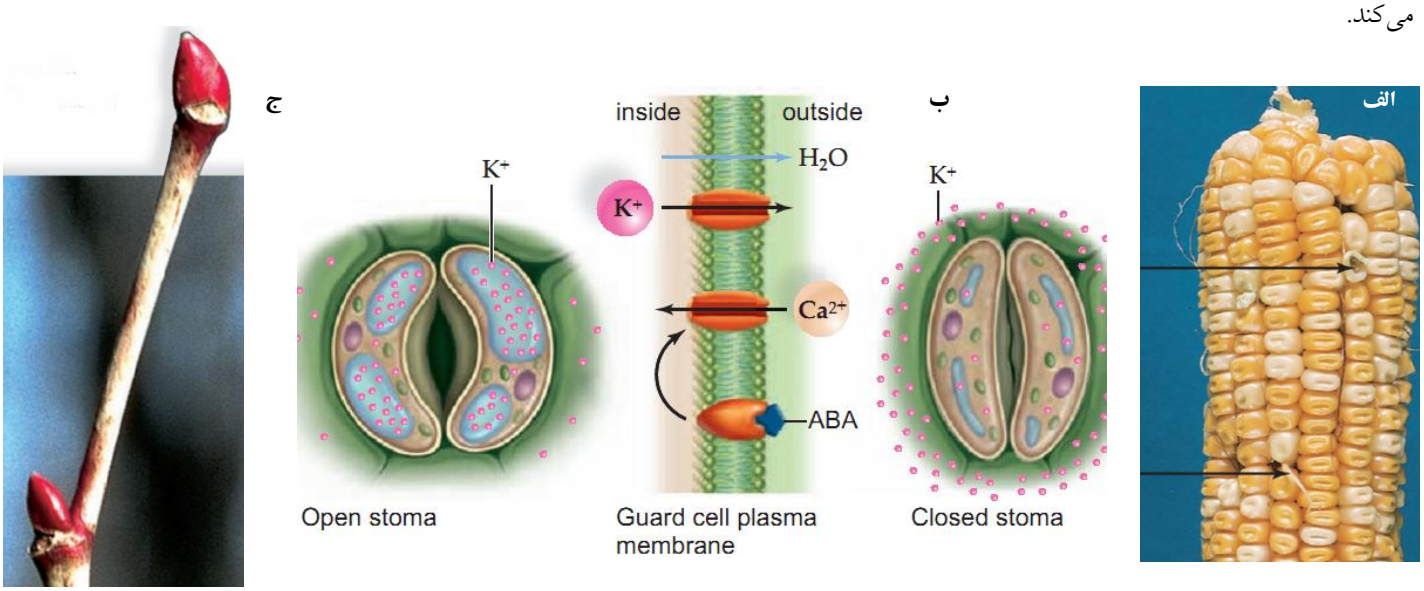
شکل ۱۱-۵- میوه‌های در حال رسیدن مثل میوه سیب تولید هورمون اتیلن می‌کنند. یکی از اثرات هورمون اتیلن تسریع ریزش اندام‌هایی مثل برگ می‌باشد به همین دلیل گذاشتن یک سیب در کنار یک ساقه حاوی برگ باعث ریزش برگ می‌شود



شکل ۱۱-۶- **الف**- کاربرد اتیلن در میوه‌های نارس موز یا گوجه‌فرنگی باعث رساندن مصنوعی این میوه‌ها می‌شود. (**ب**) با غیرفعال کردن ژن‌های کد کننده آنزیم‌های مسیر تولید اتیلن می‌توان گیاهانی تولید کرد که عمر انبارداری بسیار بیشتری از میوه‌های معمول دارند.

۱۱-۲-۵- اسید آبسزیک Abcsesic acid

این هورمون سبب خواب گیاه می‌شود. آغشته کردن جوانه‌های رویشی به اسید آبسزیک آنها را به جوانه‌های راکد تبدیل می‌کند. بدین ترتیب که این اسید بیرونی‌ترین برگهای مریستمی را به پولک مبدل می‌سازد. این هورمون در دانه‌های بسیاری از گونه‌های گیاهی وجود دارد و سبب خواب دانه می‌شود. اسید آبسزیک سبب بسته شدن روزنه‌ها به هنگام کم‌آبی می‌شود تا از تعرق جلوگیری کند. بدین سبب این هورمون به عنوان محافظ گیاه در مقابل شرایط نامساعد شناخته شده است. اسید آبسزیک همچنین از تاثیر جیبرلین بر تولید جوانه‌ها جلوگیری می‌کند و این بازدارندگی به وسیله سیتوکنین برگشت‌پذیر است. اسید آبسزیک علاوه بر تاثیر بر خواب جوانه و دانه و جدا شدن برگ و میوه از گیاه بر رشد گیاه و تشکیل گل نیز اثر بازدارنده یا گاهی محرک دارد. این ماده بر رشد قسمتهای مختلف گیاهان اثر بازدارنده داشته و اثر ترکیبات طبیعی محرک رشد را خنثی می‌کند.



شکل ۱۱-۷- **الف**- ABA در بذرهای از جوانه‌زنی بذر روی بوته مادری جلوگیری می‌کند. **ب**- نقش ABA درباز و بسته شدن روزنه. **ج**- ABA عامل به خواب رفتن جوانه درختان در فصل زمستان می‌باشد

۱۱-۳- سؤالات

۱- کدام دسته از مواد تنظیم کننده رشد خاصیت بازدارندگی رشد دارند؟

الف) اکسین ب) جیبرلین ج) سیتوکنین د) اسید آبسزیک

۲- کدام یک از اثرات زیر مربوط به اکسینها نیست؟

الف) تقویت ریشه‌زایی ب) فتوتروپیسم ج) تسریع گلدهی د) غلبه انتهایی

۳- کدامیک از مواد رشد گیاهی زیر به طور طبیعی در گیاهان وجود دارد؟

الف) نفتالینها ب) اسید ایندول استیک ج) ترکیبات فنوکسی د) بوتریکها

۴- کدام دسته از هورمونها سبب جلوگیری از پیری برگها می‌شوند؟

الف) اکسین ب) جیبرلین ج) سیتوکنین د) اسید آبسزیک

۵- بسته شدن روزنه‌های هوایی اثر کدام هورمون است؟

الف) اکسین ب) آبسزین ج) جیبرلین د) سیتوکنین

۶- کدام هورمون از رویش دانه‌ها در داخل میوه جلوگیری می‌کند؟

الف) اتیلن ب) اسید آبسزیک ج) اکسین د) جیبرلین

منابع مورد استفاده Refrences

۱- گیاه شناسی پایه جلد اول تألیف : دکتر احمد قهرمان انتشارات دانشگاه تهران

۲- گیاه شناسی (۱) تألیف : دکتر روح انگیز نادری انتشارات دانشگاه پیام نور

۳- بیوشیمی گیاهی، (ویرایش اول)، ترجمه: علیرضا عباسی، شفیع رحمانی و یاور وفایی، انتشارات دانشگاه تهران.

۴- فیزیولوژی گیاهی جلد اول تألیف : تایز و زایگر ترجمه: دکتر محمد کافی و همکاران انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد.

۴- زندگی گیاه سبز تألیف : گالستون، دیویس و ساتر ترجمه: مسعود مجتهدی و حسین لسانی انتشارات دانشگاه تهران

۵- مبانی فیزیولوژی گیاهی تألیف : مایر، آندرسون، بونینگ و فراتیان ترجمه: لسانی و مجتهدی انتشارات دانشگاه تهران

۶- فیزیولوژی گیاهان زراعی تألیف : گاردنر، پی‌یرس و میشل ترجمه: دکتر عوض کوچکی و غلامحسین سرمدنیا انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد

۷- گیاهشناسی (تشریح و فیزیولوژی گیاهی) تألیف : دکتر شهرام صداقت‌حور انتشارات موسسه فرهنگی هنری دیباگران تهران

7- Stern, K., Jansky, Bidlack., J.E. (2009) **Introductory Plant Biology**, 9th Edition. *The McGraw–Hill publication*

8- Lang, G.M. (2008) **Botany: The plant, people and environment**. 2nd Edition, *Thomson Brooks Publishing*.

9- Mauseth, J.D. (2008) **Botany: Introduction to plant biology**, *John's and Bartlett publication*

10- Mader, S.S. (2008) **Biology,** 10th edition, Mac Graw Hill publication

جدول تبدیل واحدهای مختلف

Metric System of Measurement

APPLICATION	INTERNATIONAL SYSTEM OF UNITS	ENGLISH SYSTEM EQUIVALENTS
Length	Kilometer	0.62137 mile
	Meter	39.37 inches
	Centimeter	0.3937 inch
	Millimeter	0.03937 inch
	Micrometer	0.00003937 inch
	Nanometer	0.00000003937 inch
	Angstrom	0.0000000003937 inch
Mass (Weight)	Metric ton	2,200 pounds
	Kilogram	2.2 pounds
	Gram	0.03527 ounce
	Milligram	0.00003527 ounce
Volume	Liter	1.06 quart
	Milliliter	0.00106 quart
	Cubic meter	35.314 cubic feet
	Cubic centimeter	0.061 cubic inch
Area	Hectare	2.471 acres
Temperature	To convert Celsius to Fahrenheit, multiply the Celsius figure by 9, divide the total by 5, and add 32.	

Conversion Table

TO CONVERT	TO	MULTIPLY BY
Millimeters	Inches	0.039
Centimeters	Inches	0.39
Inches	Centimeters	2.54
Feet	Centimeters	30.48
Ounces	Grams	28.35
Pounds	Grams	453.6
Pounds	Kilograms	0.4536
Grams	Ounces	0.035
Kilograms	Pounds	2.205
Fluid ounces	Milliliters	29.57
Quarts	Liters	0.9463
Milliliters	Fluid ounces	0.03
Liters	Quarts	1.057

برخی از آدرسهای اینترنتی مفید مرتبط با زیست‌شناسی

www.ijbio.ir/
انجمن زیست شناسی ایران

http://highered.mcgraw-hill.com
انتشارات مک‌گراو هیل منتشر کننده کتاب‌های زیست‌شناسی

www.**botany**.org/
انجمن زیست‌شناسی آمریکا

آدرس برخی از ژورنال‌های معتبر زیست‌شناسی

http://aob.oxfordjournals.org/
http://www.rbge.org.uk/
http://www.nature.com/
http://www.science.com/
www.amjbot.org
www.ijbio.ir/

دیگر سایت‌های مفید
www.botany.com/
www.botany.org
www.botany.wisc.edu
www.botany.si.edu
www.harunyahya.com