

رویان زایی و نمو بافت‌های بذر

تألیف

رضا توکل افشاری

(استاد پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران)

ایمان نعمتی

(دانشجوی دکتری دانشگاه محقق اردبیلی)

سمیه قلی‌زاده

(دانشجوی دکتری دانشگاه تبریز)



شماره مسلسل ۹۵۰۹

شماره انتشار ۳۹۴۳

انتشارات دانشگاه تهران

سرشناسه	: توکل افشاری، رضا، ۱۳۴۴-
عنوان و نام پدیدآور	: رویان‌زایی و نمو بافت‌های بذر / تألیف رضا توکل افشاری، ایمان نعمتی، سمیه قلی‌زاده.
مشخصات نشر	: تهران: دانشگاه تهران، مؤسسه انتشارات، ۱۳۹۷.
مشخصات ظاهری	: ۴۳۴ ص: مصور، جدول، نمودار.
فروست	: انتشارات دانشگاه تهران؛ شماره انتشار ۳۹۴۳.
شابک	: 978-964-03-7193-0
وضعیت فهرست‌نویسی	: فیبا
یادداشت	: واژه‌نامه.
یادداشت	: کتابنامه.
موضوع	: رویان‌زایی کالبدی گیاهی
موضوع	: بذرها، مصنوعی
موضوع	: باروری گیاهان
موضوع	: گیاهان-- تولیدمثل
شناسه افزوده	: نعمتی، ایمان، ۱۳۵۹-
شناسه افزوده	: قلی‌زاده، سمیه، ۱۳۵۹-
شناسه افزوده	: دانشگاه تهران. مؤسسه انتشارات
رده‌بندی کنگره	: ۱۳۹۷ الف۷/ت۹/۴۶/۱۱۸ SB
رده‌بندی دیویی	: ۵۷۱/۸۶۲
شماره کتابشناسی ملی	: ۵۱۳۳۸۴۵

این کتاب مشمول قانون حمایت از حقوق مؤلفان و مصنفان است. تکثیر کتاب به هر روش اعم از فتوکپی، ریسوگرافی، تهیه فایل‌های pdf، لوح فشرده، بازنویسی در وبلاگ‌ها، سایت‌ها، مجله‌ها و کتاب، بدون اجازه کتبی ناشر مجاز نیست و موجب پیگرد قانونی می‌شود و تمامی حقوق برای ناشر محفوظ است.



عنوان: رویان‌زایی و نمو بافت‌های بذر
 تألیف: دکتر رضا توکل افشاری - ایمان نعمتی - سمیه قلی‌زاده
 ویرایش ادبی: مرضیه ثمره حسینی
 نوبت چاپ: اول
 تاریخ انتشار: ۱۳۹۷
 شمارگان: ۱۰۰ نسخه
 ناشر: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران
 چاپ و صحافی: مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران

«مسئولیت صحت مطالب کتاب با مؤلفان است»

بها: ۴۳۰۰۰۰ ریال

خیابان کارگر شمالی - خیابان شهید فرش، مقدم - مؤسسه انتشارات دانشگاه تهران
 پست الکترونیک: press@ut.ac.ir - تارنما: <http://press.ut.ac.ir>
 پخش و فروش: تلفکس ۸۸۳۳۸۷۱۲



فهرست مطالب

پیشگفتار ز

فصل اول: تشکیل یاخته‌های جنسی نر و ماده ۱

۱-۱ نمو دودمان تولیدمثلی گیاه ۴

۲-۱ ارتباط تولیدمثل جنسی و آپومیکیسی با یکدیگر ۶

۳-۱ پذیرش و محدودیت سرنوشت تولیدمثلی ۹

۴-۱ تاثیر تنش‌های غیرزیستی و اکسایشی بر میوز و پذیرش سرنوشت دودمان زاینده ۱۳

۵-۱ مسیرهای تنظیمی اپی‌ژنتیک در تخصصی شدن دودمان زاینده و تولیدمثل جنسی ۱۴

در برابر آپومیکیسی

۶-۱ قطبیت و تعیین سرنوشت یاخته‌ای در طول مگاکامت‌زایی ۱۸

۱-۶-۱ عوامل تنظیم‌کننده انتخاب FMS ۱۹

۲-۶-۱ نقش اکسین و سیتوکینین در استقرار و حفظ قطبیت ۲۰

۳-۶-۱ تنظیم اپی‌ژنتیک و پساترجمه‌ای نمو گامتوفیت ۲۲

منابع ۲۴

فصل دوم: تلاقی یاخته‌های جنسی نر و ماده و باروری دوگانه ۳۳

۱-۲ شروع ارتباط نر و ماده ۳۴

۲-۲ برهمکنش‌های دانه‌گرده با یاخته‌های نوک کلاله در زمان چسبیدن و آبگیری ۳۶

۳-۲ ارتباط متقابل بین لوله‌گرده و مادگی طی رشد رشته انتقال ۳۹

۴-۲ هدایت لوله‌گرده توسط تخمک ۴۴

۵-۲ ارتباط متقابل در زمان پذیرش لوله‌گرده ۴۹

۶-۲ برهمکنش گامت‌ها طی باروری دوگانه ۵۳

۷-۲ علامت‌های دفع و پیشگیری از پلی‌اسپرمی ۵۴

۸-۲ سیستم‌های خودناسازگاری ۵۶

ث □ رویان‌زایی و نمو بافت‌های بذر

۵۷.....	۱-۸-۲	تقابل در خودناسازگاری براسیکا.....
۵۹.....	۲-۸-۲	علامت‌دهی خودناسازگاری S-RNASE.....
۶۰.....	۳-۸-۲	سیستم خودناسازگاری PAPAVER.....
۶۶.....		منابع.....

فصل سوم: الگوبندی و نمو رویان..... ۷۷

۷۷.....	۱-۳	الگوی تقسیم یاخته‌ای در رویان اولیه.....
۷۹.....	۲-۳	تعیین بخش‌های درونی و بیرونی.....
۸۳.....	۳-۳	شکل‌گیری الگوی بافت زمینه‌ای.....
۸۶.....	۴-۳	تقسیم‌های به‌وجودآورنده آوندها در رویان اولیه.....
۸۹.....	۵-۳	تعیین قلمرو اندام هوایی و ریشه.....
۹۱.....	۶-۳	استقرار اولین یاخته‌های بنیادین.....
۹۷.....	۷-۳	سوسپانسر، پیدایش و نقش آن در رویان‌زایی.....
۹۹.....	۱-۷-۳	نقش سوسپانسر در نمو رویان.....
۱۰۰.....	۲-۷-۳	انتقال مواد غذایی و عوامل رشد به رویان اصلی.....
۱۰۰.....	۳-۷-۳	بیوسنتز هورمون‌های گیاهی.....
۱۰۲.....	۴-۷-۳	استفاده از ژنومیکس برای شناسایی عملکرد سوسپانسر.....
۱۰۳.....	۵-۷-۳	تمایز سوسپانسر از یاخته بیسال.....
۱۰۴.....	۶-۷-۳	توزیع نامتقارن رونوشت‌های تخم برای یاخته بیسال.....
۱۰۵.....	۷-۷-۳	نقش سیگنالینگ یاخته-یاخته در تمایز سوسپانسر.....
۱۰۶.....	۸-۷-۳	توالی‌های cis-regulatory فعال کننده رونویسی ویژه سوسپانسر.....
۱۰۷.....	۹-۷-۳	کنترل نسبی ماهیت سوسپانسر توسط رویان اصلی.....
۱۱۰.....		منابع.....

فصل چهارم: نمو اندوسپرم و برهمکنش با رویان اصلی..... ۱۲۳

۱۲۳.....	۱-۴	جنبه‌های مختلف نمو اندوسپرم.....
۱۲۴.....	۱-۱-۴	فاز سنسشومی.....
۱۲۶.....	۲-۱-۴	یاخته‌ای شدن.....
۱۲۸.....	۳-۱-۴	فاز یاخته‌ای و بلوغ.....

فهرست □ ج

۱۲۹.....	۲-۴ حالات متفاوت نمو اندوسپرم.....
۱۳۰.....	۳-۴ الگوبندی اندوسپرم.....
۱۳۰.....	۱-۳-۴ سازماندهی قطبی.....
۱۳۲.....	۲-۳-۴ سازماندهی شعاعی.....
۱۳۴.....	۴-۴ کنترل اندازه اندوسپرم و تاثیر آن بر اندازه بذر.....
۱۳۴.....	۱-۴-۴ کنترل فیزیولوژیک رشد اندوسپرم.....
۱۳۶.....	۲-۴-۴ کنترل ژنتیکی اندازه اندوسپرم.....
۱۳۷.....	۳-۴-۴ کنترل پدری رشد اندوسپرم.....
۱۳۸.....	۴-۴-۴ رشد هماهنگ اجزای بذر با منشأ مادر و تخم.....
۱۳۹.....	۵-۴ فیزیولوژی هورمونی اندوسپرم <i>A. thaliana</i>
۱۴۱.....	۶-۴ تنظیم اپی ژنتیک اندوسپرم.....
۱۴۱.....	۱-۶-۴ وضعیت اپی ژنتیکی غیرطبیعی اندوسپرم.....
۱۴۳.....	۲-۶-۴ علامت گذاری در اندوسپرم.....
۱۴۳.....	۱-۲-۶-۴ مکانیسم های مولکولی کنترل کننده علامت گذاری.....
۱۴۴.....	۲-۲-۶-۴ کنترل به وسیله متیلاسیون DNA.....
۱۴۴.....	۳-۲-۶-۴ کنترل علامت گذاری به وسیله متیلاسیون هیستون.....
۱۴۵.....	۴-۲-۶-۴ ژن های علامت گذاری شده بیان شده پدری.....
۱۴۵.....	۵-۲-۶-۴ ژن های علامت گذاری شده عملکردی.....
۱۴۶.....	۶-۲-۶-۴ تکوین ژن های علامت گذاری شده.....
۱۴۸.....	۷-۴ همکاری رویان و اندوسپرم در تکوین بذر.....
۱۴۸.....	۱-۷-۴ تاثیر تغییرات نمو اندوسپرم بر نمو رویان.....
۱۵۱.....	۲-۷-۴ مسیرهای ارتباطی بین رویان و اندوسپرم.....
۱۵۳.....	۳-۷-۴ علامت دهی بین رویان و اندوسپرم با مداخله small RNAs.....
۱۵۶.....	منابع.....
۱۷۱.....	فصل پنجم: رویان زایی سوماتیک.....
۱۷۲.....	۱-۵ مقایسه نمو رویان های سوماتیک با زایگوتی.....
۱۷۳.....	۲-۵ تنظیم جوانه زنی سوماتیک.....
۱۷۳.....	۱-۲-۵ اجزای دیواره یاخته ای.....

۱۷۴	۲-۲-۵ پروتئین‌های خارج یاخته‌ای
۱۷۸	۳-۲-۵ پروتئین‌های آرابینوگالاکتان (AGPs)
۱۷۹	۴-۲-۵ الیگوساکاریدها
۱۷۹	۵-۲-۵ دریافت و ترارسانی علامت‌های برون‌یاخته‌ای
۱۸۱	۶-۲-۵ عوامل رونویسی
۱۸۸	۳-۵ مکانیسم‌های اپی‌ژنتیکی
۱۸۸	۱-۳-۵ متیلاسیون DNA
۱۸۹	۲-۳-۵ اصلاحات پساترجمه‌ای هیستون
۱۹۰	۳-۳-۵ Micro RNAs
۱۹۱	۴-۵ مرگ برنامه‌ریزی شده یاخته (PCD)
۱۹۱	۱-۴-۵ نقش سوسپانسر
۱۹۲	۲-۴-۵ PCD واکوئلی در سوسپانسر
۱۹۶	۳-۴-۵ پروتئازهای مرگ یاخته‌ای
۲۰۰	منابع

۲۱۵	فصل ششم: نمو بافت‌های آوندی
۲۱۷	۱-۶ استقرار اولیه بافت‌های آوندی ریشه
۲۱۹	۱-۱-۶ کنترل علامت‌های موقتی الگوبندی بافت آوندی
۲۲۳	۲-۱-۶ بررسی نمو اولیه آوند آبکش
۲۲۵	۲-۶ تمایز آوند چوب و آوند آبکش
۲۲۵	۱-۲-۶ شکل‌گیری عناصر تراکیدی
۲۲۸	۲-۲-۶ تمایز آوند آبکش
۲۲۸	۳-۶ مریستمی در درون مریستم ریشه
۲۳۱	منابع

۲۳۷	فصل هفتم: نقش هورمون‌ها در هماهنگی نمو بذر در گیاهان تک لپه و دو لپه
۲۳۷	۱-۷ نقش اکسین در نمو گیاهان تک لپه و دولپه
۲۳۹	۲-۷ بیوسنتز اکسین
۲۴۳	۳-۷ انتقال قطبی اکسین

۲۴۷	۴-۷ ترارسانی علامت.....
۲۵۰	۵-۷ تخصیص مواد غذایی و اکسین در اندوسپرم ذرت.....
۲۵۲	۶-۷ نقش سایر هورمون‌های گیاهی در نمو بذر.....
۲۵۲	۱-۶-۷ سیتوکینین.....
۲۵۴	۲-۶-۷ براسینواستروئیدها.....
۲۵۶	۳-۶-۷ آبسزیک‌اسید و جیبرلین‌ها.....
۲۵۷	۷-۷ نقش هورمون‌ها در کنترل اپی‌ژنتیک نمو آندوسپرم توسط علامت‌گذاری ژنومی.....
۲۶۰	۸-۷ کنترل نمو بذر از طریق miRNA.....
۲۶۲	منابع.....

فصل هشتم: تکوین خواب و قدرت جوانه‌زنی در بذر..... ۲۸۱

۲۸۲	۱-۸ تنظیم مثبت خواب بذر.....
۲۸۲	۱-۱-۸ ژنی با نقش مرکزی و نقش ناشناخته فیزیولوژیک در خواب بذر.....
۲۸۳	۲-۱-۸ تغییرات احتمالی و الگوهای DOG1.....
۲۸۷	۳-۱-۸ طولیل شدن رونویسی در ژن‌های خواب بذر.....
۲۸۸	۴-۱-۸ یوبی‌کوئیناسیون و متیلاسیون هیستون مرتبط با طولیل شدن رونویسی.....
۲۹۰	۵-۱-۸ سرکوبی ژن‌های جوانه‌زنی بذر از طریق داستیلاسیون هیستون.....
۲۹۳	۲-۸ تنظیم منفی خواب بذر.....
۲۹۳	۱-۲-۸ سرکوبی ژن‌های خواب بذر و فعال‌سازی ژن‌های جوانه‌زنی از طریق داستیلاسیون هیستون.....
۲۹۴	۲-۲-۸ خاموشی ژن‌های خواب بذر از طریق متیلاسیون هیستون و DNA.....
۲۹۷	۳-۸ نظریات جدید در ارتباط با جوانه‌زنی.....
۲۹۷	۱-۳-۸ باقی ماندن موانع جوانه‌زنی.....
۲۹۹	۲-۳-۸ برهمکنش رویان و اندوسپرم.....
۳۰۱	۳-۳-۸ ژن‌های لمس در بذرهای Arabidopsis.....
۳۰۵	منابع.....

فصل نهم: پروتئین‌های فراوان در اواخر رویان‌زایی (LEA)..... ۳۱۵

۳۱۶	۱-۹ طبقه‌بندی پروتئین‌های LEA.....
-----	------------------------------------

۳۱۹.....	۲-۹ ویژگی‌های بیوشیمیایی و ساختمانی پروتئین‌های LEA
۳۲۰.....	۳-۹ قرارگرفتن پروتئین‌های LEA در یاخته و نیمرخ بیان آن‌ها
۳۲۲.....	۴-۹ عملکرد پروتئین‌های LEA
۳۲۲.....	۱-۴-۹ محافظت از پروتئین‌ها
۳۲۳.....	۲-۴-۹ حفاظت از غشا
۳۲۴.....	۳-۴-۹ اتصال به یون‌ها و نقش آنتی‌اکسیدانی
۳۲۴.....	۴-۴-۹ سایر عملکردها
۳۲۵.....	۵-۹ بیان دهیدرین‌ها در بذر
۳۲۶.....	۱-۵-۹ تشابه خشک شدن زمان بلوغ با تنش خشکی در بذر
۳۲۹.....	منابع

۳۳۹..... فصل دهم: رویان‌زایی در بازدانگان

۳۴۰.....	۱-۱۰ رویان‌زایی در بازدانگان و نهاندانگان
۳۴۳.....	۲-۱۰ رویان‌زایی سوماتیک در مخروطیان
۳۴۴.....	۳-۱۰ رویان‌زایی و نمو بذر در بازدانگان
۳۴۴.....	۱-۳-۱۰ تاثیر مادری و پدری بر پتانسیل رویان‌زایی
۳۴۶.....	۲-۳-۱۰ بیان ژن در سوسپانسر
۳۵۲.....	۳-۳-۱۰ مرگ برنامه‌ریزی شده یاخته در رویان مخروطیان
۳۵۴.....	۴-۳-۱۰ علامت‌دهی یاخته‌ای در رویان‌زایی گیاهی
۳۵۶.....	۵-۳-۱۰ بیان ژن در طول رویان‌زایی مخروطیان
۳۵۶.....	۴-۱۰ ژن‌های تنظیم‌کننده رویان‌زایی با توالی مشابه در بازدانگان و نهاندانگان
۳۵۸.....	۵-۱۰ ژن‌های ضروری برای رویان‌زایی در Arabidopsis با توالی مشابه
	(اورتولوگ‌های بالقوه) با کاج کندر
۳۶۱.....	منابع

۳۷۵..... فصل یازدهم: ژنتیک رویان‌زایی و نمو بذر

۳۷۷.....	۱-۱۱ طبقه‌بندی ترانسکریپتوم بذر
۳۷۸.....	۲-۱۱ استفاده از ریز آرایه DNA برای شناسایی نیمرخ بذر
۳۷۸.....	۳-۱۱ نیمرخ بذر با استفاده از ریزتشریح لیبری (LMD) و ریز آرایه

۳۸۰	۴-۱۱ استفاده از NGS برای تعیین نیمرخ بذر
۳۸۳	۵-۱۱ ژنومیک نمو رویان
۳۸۳	۶-۱۱ شرکت ژنوم‌های مادری و پدری در نمو رویان اولیه
۳۸۴	۶-۱۱ نقش microRNAs در انتقال از فاز مورفوژنز به بلوغ
۳۸۵	۷-۱۱ شبکه تنظیم ژن‌های بلوغ
۳۸۹	۸-۱۱ ژنومیک نمو آندوسپرم
۳۹۰	۹-۱۱ بخش‌های مختلف اندوسپرم، عملکردهای مجزا و مشترک دارند
۳۹۱	۱۰-۱۱ ژنومیک علامت‌گذاری و کنترل اندازه بذر
۳۹۱	۱۱-۱۱ ژنومیک نمو پوشش بذر (Sc)
۳۹۴	۱۲-۱۱ تنظیم رونویسی در پوسته بذر
۳۹۵	۱۳-۱۱ تنظیم رونویسی رنگ بذر
۳۹۶	۱۴-۱۱ تنظیم رونویسی در پوسته بذر شالازی
۳۹۶	۱۵-۱۱ شناسایی شبکه‌های تنظیمی برای برنامه‌ریزی بذر Arabidopsis
۴۰۰	۱۶-۱۱ شناسایی عوامل رونویسی ضروری برای بذر
۴۰۱	منابع
۴۱۳	واژه‌نامه

پیشگفتار

یکی از عمده‌ترین مشکلات در مطالعات مربوط به رشد و نمو گیاهان، شناسایی مکانیزم‌های دخیل در رویان‌زایی، به عنوان پدیده‌ای که گیاه را قادر می‌سازد تا الگوی رشدی اصلی (الگوی رشدی ریشه ساقه) و چگونگی تمایز بافت‌ها را مشخص کند، است. هرچند پیشرفت در این زمینه با انواع سیستم‌های حیوانی چشمگیر بوده است، ولی هنوز درک مفصلی از وقایع حاکم بر رویان‌سازی گیاه به دست نیامده است. یکی از موانع دستیابی به این هدف، محل قرار گرفتن رویان درون گیاه و عدم دسترسی نسبی به آن، جهت تحقیقات و دست‌ورزی‌های آزمایشی، به ویژه در مراحل اولیه رویان‌زایی است. در گیاهان گلدار، فرایندهای تولیدمثل در اندام‌های سلول تخم نیز در تخمدان، که ساختاری چند سلولی است، قرار دارد و در زیر چندین لایه از سلول‌های مادگی قرار دارد. از آنجا که لقاح، تشکیل سلول تخم و رویان‌زایی در مادگی روی می‌دهند، بررسی رویدادهای پراهمیتی که در مراحل اولیه رشد گیاهان رخ خواهند داد، بسیار مشکل است. رویان‌زایی به طور خلاصه اشاره به رخدادها و فرایندهای سلولی دارد که در فاصله میان تشکیل تخمک لقاح یافته تا بذر بالغ روی می‌دهند. به تازگی امکان جداسازی سلول‌های تخم‌های گیاهی و بارورسازی آن‌ها در محیط آزمایشگاهی به منظور بررسی وقایع اولیه رویان‌زایی امکان‌پذیر شده است. علاوه بر آن، روش‌های ژنتیکی نیز جهت شناسایی ژن‌های مورد نیاز برای فرایندهای مختلف رویان‌زایی، از جمله تشکیل الگوی رشد، مورد استفاده قرار گرفته‌اند. در این کتاب، ما یافته‌های اصلی را که از مطالعات جهش‌های رویانی *Arabidopsis* استخراج شده‌اند، به همراه مطالعات ژنتیکی در سایر گیاهان را که اطلاعات جدیدی در مورد فرایندهای تنظیم رویان‌زایی گیاهان ارائه می‌دهند، مورد بررسی قرار خواهیم داد. هر دو رویکرد ژنتیکی و مولکولی در این کتاب نشان می‌دهند که گیاهان عالی دارای ساختاری منظم هستند که از چندین منطقه تشکیل شده و طی رویان‌زایی مستقل تشکیل خواهند شد.

کتاب حاضر می‌تواند در کلیه مقاطع تحصیلی رشته‌های کشاورزی و زیست‌شناسی گیاهی مورد استفاده دانشجویان و اساتید دانشگاه قرار گیرد.