

بررسی اندام‌زائی در درختان سیب رقم گلدن دلیشز*
Study of Organogenesis in Golden Delicious Apple Trees

ایوبعلی قاسمی و وازگین گریگوریان

دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز

تاریخ دریافت: ۱۳۷۷/۸/۲۷

چکیده

قاسمی، ا. و گریگوریان، و. ۱۳۷۹. بررسی اندام‌زائی در درختان سیب رقم گلدن دلیشز. نهال و بذر ۱۶: ۳۲۶-۳۱۳.

به منظور بررسی فرایند تشکیل جوانه‌های بارده، زمان شروع گل‌انگیزی، تمایز و تکمیل مورفولوژیکی گل آذین سیب رقم گلدن دلیشز (Golden Delicious)، نحوه اندام‌زائی در جوانه‌های این رقم سیب در شرایط اقلیمی ایستگاه تحقیقاتی خلعت پوشان تبریز مورد مطالعه قرار گرفت. برای این منظور از اوایل تابستان ۱۳۷۲ تا اردیبهشت ۱۳۷۳ از جوانه‌های موجود بر روی اسپورها (Spur) به فاصله هر ۱۰ روز یک بار نمونه برداری انجام شد. هر بار تعداد ۶۰-۵۰ عدد جوانه برداشت شده و پس از حذف فلس‌ها و برگ‌های اولیه این جوانه‌ها در ماده فیکساتور FAA تثبیت شدند. پس از طی مراحل آنگیزی، نفوذ دادن پارافین در بافت‌ها و قالب‌گیری، از جوانه‌ها برش میکروسکوپی تهیه شد و پس از رنگ آمیزی با میکروسکوپ مورد مطالعه قرار گرفتند. نتایج بررسی‌های انجام شده و مطالعه میکروسکوپی برش‌های تهیه شده نشان داد که زمان القاء گل‌انگیزی در مریستم جوانه‌های این رقم سیب در شرایط اقلیمی تبریز در اواخر تیر تا اوایل مرداد می‌باشد و اولین تمایز مورفولوژیکی در مریستم القاء شده در اواخر مرداد اتفاق می‌افتد. مراحل اندام‌زائی در این مریستم‌ها با گذشت زمان به طور متوالی صورت می‌گیرد، بدین صورت که کاسبرگ‌های اولیه در اوایل شهریور، گلبرگ‌های اولیه در اواسط شهریور و پرچم‌های جنینی در اواخر شهریور در گل انتهائی گل آذین تشکیل می‌شوند. نمو و تکامل اندام‌های تشکیل شده در جوانه‌ها به صورت تدریجی ادامه می‌یابد و ضمن نزدیک شدن به اواخر زمستان (اسفندماه) شکل‌گیری مادگی آغاز شده و تا اواخر فروردین یک گل آذین کامل در جوانه‌های بارده سیب تشکیل می‌شود. این ترتیب اندام‌زائی در گل‌های جانبی گل آذین نیز با

* قسمتی از پایان‌نامه کارشناسی ارشد نگارنده آزل.

چند روز تأخیر نسبت به گل انتهائی صورت می‌گیرد.

واژه‌های کلیدی: سیب رقم گلدن دلشز، مریستم، اندام‌زائی، گل آذین، گل انگیزی.

مقدمه

گل انگیزی رویدادی است که بر اثر ارسال پیام‌های خاصی در مقطع زمانی مشخص و در برخی از مریستم‌های جوانه درختان سیب بالغ اتفاق می‌افتد و منجر به تغییرات مورفولوژیکی و بافتی در این مریستم‌ها می‌شود. به دنبال القاء مریستم تمایزیابی و شکل‌گیری طرح‌های اولیه اندام‌های گل آغاز شده و در طی مراحل مختلف این اندام‌ها به صورت جنینی در گل آذین دیهیم بسته جوانه بارده سیب تشکیل می‌شوند. برای این که یک جوانه مستقر بر روی اسپور بتواند محرک گل‌دهی را دریافت کرده و در معرض تغییرات بعدی قرار گیرد باید این جوانه مراحل خاصی را گذرانده و شرایط ویژه‌ای را کسب نماید. این شرایط موقعی فراهم می‌شود که تعداد ۲۱ برگ (۹ برگ تغییر شکل یافته، ۳ برگ حقیقی و ۳ براکنه) و تعداد گره مورد نیاز (۱۶ عدد در رقم گلدن دلشز) روی محور پیش ساخته تولید شده باشد، عمل پلاستوکرونی (فاصله زمانی تولید و تشکیل دو برگ اولیه) کوتاه شده باشد، رشد رویشی شاخساره‌ها متوقف شده یا کاهش یافته باشد، برگ‌های روی اسپور تکامل یافته و بالغ شده باشند، میزان کربوهیدرات ذخیره شده در نواحی مریستم جوانه به حد کافی رسیده باشد، تعادل هورمونی برقرار شده باشد، شرایط محیطی (شدت نور، فتوپریودیسم، دما و رطوبت) مساعد باشد،

بنابراین زمانی که این شرایط در جوانه مهیا شود یک مریستم رویشی می‌تواند طی چهار مرحله متفاوت (القاء یا گل انگیزی (Flower induction)، گل‌آغازی (Flower initiation)، متمایز شدن (Differentiation)، نمو و تکامل (Development) پیام گل انگیزی را دریافت کرده و در جهت تبدیل شدن به مریستم زایشی تغییر مسیر داده و با به وجود آوردن اندام‌های مختلف گل، یک گل آذین را تشکیل دهد (Buban and Faust, 1982; Buban, 1981; Benko, 1976).

برگ (Bergh, 1985) فرآیند تشکیل اندام‌های مختلف گل را در سیب رقم استارکینگ (Starking) مطالعه نموده است. وی زمان القاء مریستم رویشی را در این رقم سیب در اوائل تیرماه، تشکیل کاسبرگ‌های جنینی را در اواخر تیر، تشکیل گلبرگ و پرچم‌ها را در اوائل تا اواسط مرداد و تشکیل برچه‌های جنینی را در اواخر مرداد ماه گزارش نموده است.

بینکو (Benko, 1976) شرایط و مراحل اندام‌زائی را در جوانه گل ۱۰ رقم سیب در منطقه اسلواکی بررسی و گزارش داد که زمان بحرانی تغییر مریستم جوانه‌ها از حالت رویشی به زایشی بسته به شرایط اقلیمی و نوع وارپته متفاوت بوده، ولی در ارقام مورد بررسی به طور متوسط از اواخر تیر تا اوایل مرداد این حالت اتفاق می‌افتد. وی تشکیل کاسبرگ‌ها را در سیب رقم بامانز رینت

مواد و روش‌ها

با توجه به این که حدود ۷۰ درصد از سطح سیب کاری کشورمان را رقم گلدن دلشز که یکی از بهترین ارقام تجارتي سیب دنیا می‌باشد، به خود اختصاص داده است لذا مطالعه فرایند تشکیل اندام‌های مختلف گل بر روی این رقم سیب در ایستگاه تحقیقاتی خلعت پوشان وابسته به دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز متمرکز شد. بدین منظور قبل از آغاز گل‌انگیزی و القاء مریستم رویشی تا زمان شکفتن گل‌های تشکیل شده در سال بعد (اوایل تابستان ۱۳۷۲ لغایت اواسط بهار ۱۳۷۳) از جوانه‌های موجود بر روی اسپورهای درختان ۲۵ ساله این رقم سیب که به فرم جامی و با فاصله ۶x۶ متر کاشته شده بودند به فاصله هر ۱۰ روز یک بار نمونه برداری انجام شد. در هر بار نمونه‌گیری، تعداد ۶۰-۵۰ عدد جوانه از ۱۰ درخت این رقم برداشته شد. پس از حذف شاخه و برگ‌های اضافی این جوانه‌ها به آزمایشگاه حمل گردید. در آزمایشگاه ابتدا به صورت مقدماتی نحوه تشکیل و تکامل اندام‌های گل در جوانه به وسیله بینوکولر مطالعه شد، و پس از حذف فلس‌های پوششی قهوه‌ای رنگ و برگ‌های اولیه، این جوانه‌ها را برای تثبیت و جلوگیری از هرگونه تغییرات در ساختمان اعضاء درونی به مدت ۴۸ ساعت در ماده فیکساتور (Formalin - Acetic acid - Alcohol) FAA که هر ۱۰۰ میلی لیتر آن شامل ۶۰ میلی لیتر الکل اتیلیک، ۳۰ میلی لیتر فرمالین ۳۷٪ و ۱۰ میلی لیتر اسیداستیک گلاسیال می‌باشد قرار داده تا برای مراحل بعدی تهیه برش‌های میکروسکوپی آماده و

(Baumann's Reinette) در ۷ مرداد، گلبرگ‌ها را در ۱۷ مرداد، پرچم و برچه‌ها را در ۲۵ مرداد و تشکیل گل کامل را در ۲۵ دی ماه بیان نموده است.

بובان (Buban, 1981) با انجام آزمایش‌های سیتوشیمیائی میزان سنتز اسیدهای نوکلئیک DNA و RNA و نوکلئو هیستون‌ها و پروتئین را در رابطه با تمایز یابی جوانه‌ها در اسپورهای (Spurs) باردار و بدون بار درختان سیب رقم جانانان بررسی نمود. نتایج این آزمایش نشان داد که اسپورهای بدون بار زمینه مساعدی برای تشکیل جوانه‌های گل دارند و پس از القاء در این جوانه‌ها میزان نوکلئو هیستون‌ها کمتر و در مقابل مقدار اسیدهای نوکلئیک و پروتئین بیشتر است و این مسئله ارتباط مستقیمی با گل‌انگیزی جوانه‌ها دارد.

لاک ویل (Luckwill, 1974) شرایط لازم برای تشکیل جوانه‌های گل را در داخل جوانه‌های اسپور درختان سیب رقم گلدن دلشز مطالعه نمود و نشان داد جوانه‌هایی که تا اواخر تیر یا حداکثر اوائل مرداد توانسته‌اند ۱۶ گره روی محور پیش ساخته خود به وجود بیاورند، به طور مسلم در آن‌ها گل‌آغازی صورت می‌گیرد. ولی جوانه‌هایی که نتوانند در طول فصل رویشی این تعداد گره را تولید نمایند، به صورت رویشی باقی خواهند ماند.

به دلیل اهمیت بسیار زیاد سیب رقم گلدن دلشز در ایران، هدف از مطالعه حاضر بررسی فرایند تشکیل جوانه‌های بارده این رقم سیب بوده است.

پارافین مایع در داخل انکوباتور از این جوانه‌ها بلوک پارافین تهیه شد و با استفاده از میکروتوم دستی برش‌های میکروسکوپی تهیه گردید. این برش‌ها را با استفاده از چسب مخصوص بر روی لام‌های تمیز منتقل کرده، پس از صاف، خشک کردن، پارافین زدائی و آب دادن، با روش کارمن‌زاجی و ردمتیل رنگ آمیزی شدند. برش‌های رنگ آمیزی شده با میکروسکوپ مطالعه شدند و از مراحل مختلف اندام‌زائی عکس‌های میکروسکوپی تهیه شد (Bergh, 1985; Buban, 1981; Jensen, 1962).

نتایج

مطالعات سیتولوژی و ارگانوژنی جوانه‌های بارده درختان سیب مورد مطالعه نشان داد که این جوانه‌ها طی مراحل مختلف (القاء گل انگیزی در مریستم رویشی، توقف ادامه فعالیت مریستم رویشی و تغییر جهت در آن، آماده‌سازی و گل‌آغازی مریستم، تمایز سلول‌ها و طرح ریزی اولیه اندام‌های مختلف گل، نمو و تکامل اندام‌های تشکیل شده) به وجود می‌آیند. نتایج بررسی‌های انجام شده بر روی جوانه‌های بارده سیب رقم گل‌دن دلشز و مطالعه برش‌های میکروسکوپی تهیه شده از مراحل مختلف اندام‌زائی در این جوانه‌ها نشان داد که در شرایط اقلیمی منطقه خلعت پوشان تبریز در اواخر تیر تا اوایل مرداد، شرایط لازم برای القاء گل انگیزی در مریستم این جوانه‌ها فراهم شده و مریستم‌هایی که از هر نظر آماده دریافت پیام گل انگیزی می‌باشند با دریافت این پیام فعالیت رویشی خود را متوقف نموده و وارد دوره انتظار یا

ذخیره شوند (هوشیار آذر، ۱۳۴۸؛ Jensen, 1962).

برای مطالعه دقیق ساختمان مریستم، بافت‌ها و اندام‌های رویشی و زایشی جوانه‌ها با استفاده از روش سیتو-هیستولوژیکی از جوانه‌های فیکسه شده در ماده FAA به وسیله میکروتوم برش‌های میکروسکوپی تهیه شد. برای این منظور ابتدا تعداد جوانه مورد نیاز را از ماده فیکساتور خارج کرده به مدت ۲۴ ساعت در مسیر آب جاری قرار داده تا کاملاً شسته شوند و ماده فیکساتور از داخل بافت‌ها خارج شود. در مرحله بعد برای خارج کردن آب درون بافت‌ها، این جوانه‌ها را از غلظت‌های مختلف الکل و تولوئن، الکل + تولوئن و تولوئن خالص هر کدام به مدت یک روز عبور داده، سپس برای خارج کردن تولوئن و نفوذ پارافین به داخل بافت‌ها، این جوانه‌ها به مدت یک روز در مخلوط پارافین + تولوئن و بعد به مدت ۵ روز در پارافین‌های ۱، ۲، ۳، ۴ و ۵ در داخل انکوباتور با دمای 60°C قرار گرفتند تا جایگزینی این دو به خوبی انجام شود. چون بافت محور گل آذین سیب نسبت به سایر گل‌ها خشبی‌تر و ۶-۵ عدد گل متراکم و کرکدار روی آن قرار دارد نفوذ پارافین به داخل بافت‌های آن به سختی صورت می‌گیرد. برای تعیین طول مدت قرار گرفتن گل آذین در پارافین و تعویض تعداد آن آزمایشی انجام شد. نتایج این آزمایش نشان داد که با قرار گرفتن گل آذین سیب در ۵ نوع پارافین به مدت یک روز در هر کدام به خوبی پارافین به داخل بافت‌های این گل آذین نفوذ کرده و برش‌های کاملتری از آن‌ها به دست می‌آید. پس از ۵ روز توقف جوانه‌ها در

مشاهده نمود (شکل ۱۱). با گرم شدن هوا و تکامل نهائی اندام‌های گل از اواسط فروردین سلول‌های مادری گرده و تخمک تقسیمات میوزی خود را شروع نموده و دانه‌های گرده و تخمک به وجود می‌آیند به طوریکه در اواخر فروردین یک گل کامل در جوانه بارده این رقم سیب تشکیل شده است. با سپری شدن دوره استراحت جوانه‌ها و مساعد شدن شرایط اقلیمی فعالیت‌های درونی درخت شروع شده و در اثر پدیده طویل و حجیم شدن سلول‌ها به تدریج فلس‌های پوششی قهوه‌ای رنگ جوانه‌ها کنار رفته، ابتدا برگ‌ها و سپس گل آذین حاوی ۶-۵ عدد گل نمایان می‌شود. پس از این که دم‌گل‌ها به اندازه کافی رشد نمودند، ابتدا گل انتهائی و سپس گل‌های جانبی گل آذین شکوفا می‌شوند (شکل ۱۲).

بحث

در درختان سیبی که دوره نونهالی و انتقال را طی نموده و بالغ شده‌اند زمینه تولید اعضای زایشی فراهم شده است. در این زمان ژن‌هایی در نبات فعال می‌شوند که در صورت کسب شرایط لازم می‌توانند به وظیفه خود عمل کنند و باعث تغییر حالت مریستم رویشی به زایشی شوند (Buban and Faust, 1982).

مریستم‌های رویشی وقتی تحریکات لازم را دریافت کردند فعالیت رویشی آن‌ها متوقف شده و در جهت تولید اعضای زایشی تغییر مسیر می‌دهند، این مریستم‌ها پس از دوره انتظار و آماده‌سازی وارد مرحله ارگانوژنز (اندام‌زائی) شده، اعضای گل به صورت جنینی شکل گرفته و در طول دوره

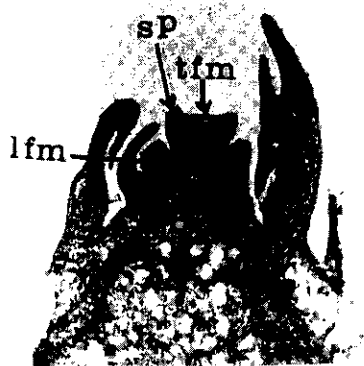
آماده‌سازی می‌شوند، این دوره معمولاً ۲۵-۲۰ روز طول می‌کشد. برش‌های تهیه شده از جوانه‌ها نشان داد که تا اوایل مرداد مریستم این جوانه‌ها فعالیت رویشی دارند (شکل ۱) و اولین تغییر حالت مرفولوژیکی در مریستم جوانه‌ها یعنی مسطح شدن نوک مریستم از حالت گنبدی در مرحله رویشی در تاریخ ۲۵ مرداد ماه اتفاق افتاد (شکل‌های ۲ و ۳). این خود دلیل مسجلی است که در شرایط مورد بررسی زمان شروع یا القاء گل‌انگیزی در مریستم جوانه‌های رویشی این رقم سیب اوایل مرداد می‌باشد و دوره آماده‌سازی مریستم‌های القاء شده از اوایل تا اواخر مرداد (۲۵ مرداد) به طول می‌کشد و بدنبال آن اندام‌زائی در مریستم‌های تغییر شکل یافته (مریستم زایشی) آغاز شده و طی مراحل مختلف و متوالی اندام‌های گل به صورت جنینی تشکیل می‌شوند، بدین صورت که کاسبرگ‌های جنینی در نیمه اول شهریور، گلبرگ‌های اولیه در نیمه دوم و پرچم‌های جنینی در نیمه سوم شهریور ماه تشکیل می‌شوند. این اندام‌های اولیه در داخل گل با چشم مسلح به وضوح قابل رؤیت می‌باشند. همچنین حالت مقعر بودن قسمت تحتانی کاسه گل که نشان از شروع تشکیل تخمدان و مادگی است در اواخر شهریور اتفاق می‌افتد (شکل‌های ۴ تا ۷). این اندام‌ها به صورت تدریجی در داخل جوانه‌های گل در طول دوره خواب زمستان درختان تکامل می‌یابند (شکل‌های ۸ تا ۱۰). از اوایل اسفند قسمت‌های مختلف تخمدان و مادگی شکل گرفته و تکامل اندام‌ها همچنان ادامه می‌یابد به طوریکه در اوایل فروردین کلاله ۵ شاخه مادگی را به خوبی می‌توان



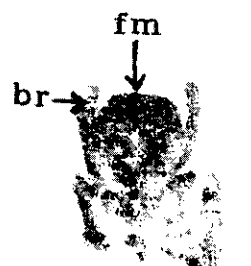
شکل ۲ - مریستم رویشی در حال تغییر به مریستم بارده (اواسط مرداد) (br) برگ‌های اولیه (rm) مریستم محدب
 Fig.2. Vegetative meristem changing to reproductive meristem (early August) (X50)



شکل ۱ - مریستم رویشی (اوایل مرداد) (br) برگ‌های اولیه (rm) مریستم محدب
 Fig.1. Vegetative meristem (mid. July) (X50)



شکل ۴ - شکل‌گیری گل‌آذین (اوایل شهریور) (br) برگ‌های اولیه، (sp) آغاز تشکیل کاسبرگ‌های جنینی (tfm) مریستم گل انتهایی
 Fig.4. Inflorescence formation (Late August) (X50)

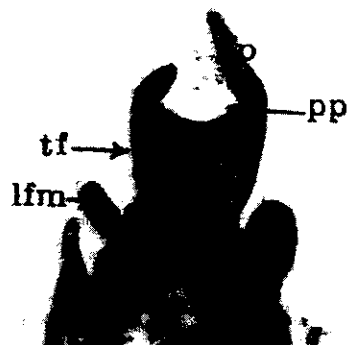


شکل ۳ - مریستم زایشی (اواخر مرداد) (br) برگ‌های اولیه (fm) مریستم سطح
 Fig.3. Reproductive meristem (mid. July) (X50)



شکل ۶ - گل انتهائی گل آذین (اواخر شهریور) (sp) کاسبرگ‌های جنینی، (pp) ندام تشکیل گلبرگ‌های جنینی، (stp) آغاز تشکیل پرچم‌های جنینی، (lf) گل انتهائی

Fig. 6. Terminal flower with petal and stamen primordia (mid. September) (X50)



شکل ۵ - گل انتهائی و جانبی گل آذین (اواسط شهریور) (sp) کاسبرگ‌های جنینی، (pp) آغاز تشکیل گلبرگ‌های جنینی، (lfm) مرینم گل‌های جانبی در حال تکامل

Fig. 5. Terminal flower with primordia and first lateral flower (early september) (X50)



شکل ۸ - گل انتهائی با گل‌های جانبی (اوایل اسفند)، (sp) کاسبرگ‌های جنینی، (pp) گلبرگ‌های جنینی، (stp) پرچم‌های جنینی، (pip) آغاز تشکیل مادگی جنینی، (lf) گل‌های جانبی

Fig.8. Terminal and laterals flower (Late Febraury) (X45)



شکل ۷ - گل انتهائی گل آذین (اواخر شهریور)، (sp) کاسبرگ‌های جنینی، (pp) تکمیل گلبرگ‌های جنینی، (stp) آغاز تشکیل پرچم‌های جنینی، (lf) گل انتهائی

Fig.7. Terminal flower (mid. September) (X50)



شکل ۱۰ - گل آذین در حال تکامل، فاز ۲ (اواخر اسفند)، (sp) کاسبرگ‌های جنبی، (pp) گلبرگ‌های جنبی، (stp) پرچم‌های جنبی، (pip) مادگی جنبی، (lf) گل انتهائی، (lf) گل‌های جانبی

Fig. 10. Inflorescence development phase 2 (mid. March) (X45)



شکل ۹ - گل آذین در حال تکامل، فاز ۱ (اواسط اسفند)، (sp) کاسبرگ‌های جنبی، (pp) گلبرگ‌های جنبی، (stp) پرچم‌های جنبی، (pip) تداوم تشکیل مادگی، (lf) گل انتهائی، (lf) گل‌های جانبی

Fig. 9. Inflorescence development phase 1 (early March) (X45)



شکل ۱۲ - گل آذین کامل فاز ۴ (اواخر فروردین)، (sp) کاسبرگ‌های جنبی، (pp) گلبرگ‌های جنبی، (stp) پرچم‌های جنبی، (pip) مادگی، (ova) تخمدان، (lf) گل انتهائی، (lf) گل‌های جانبی

Fig. 12. Complete inflorescence phase 4 (X20)



شکل ۱۱ - گل آذین در حال تکامل فاز ۳ (اوایل فروردین)، (sp) کاسبرگ‌های جنبی، (pp) گلبرگ‌های جنبی، (stp) پرچم‌های جنبی، (pip) مادگی جنبی، (ova) تخمدان، (lf) گل انتهائی، (lf) گل‌های جانبی

Fig. 11. Inflorescence development phase 3 (X30)

خواب فیزیولوژیکی درخت تکامل می‌یابد (Bergh, 1985; Buban and Faust, 1982; Benko, 1976). با توجه به این که تشکیل و تکامل اعضای جوانه گل سبب طی مراحل مختلف به وجود می‌آیند برای سهولت مطالعه این مراحل را با حروف کوچک الفبای انگلیسی مشخص نموده و به تفسیر نتایج به دست آمده در هر یک از این مراحل می‌پردازیم.

شکل‌های شماره یک لغایت ۱۲ برش‌های میکروسکوپی تهیه شده از مراحل نمو و تکامل تدریجی جوانه گل سبب رقم گلدن دلشز را از اوایل مرداد ۱۳۷۲ تا اواسط اردیبهشت ۱۳۷۳ در شرایط اقلیمی ایستگاه تحقیقاتی خلعت پوشان تبریز نشان می‌دهد. (یادآوری می‌شود که روند اندام‌زایی در جوانه گل در هر کدام از مراحل مختلف تشکیل و تکامل اندام‌ها با حروف کوچک الفبای انگلیسی که با وضعیت اندام‌زایی مطابقت دارد مشخص شده‌اند).

شکل ۱ (مرحله a) - مریستم رویشی قبل از دریافت پیام گل‌انگیزی که در آن آپکس به صورت گنبدی و محدب دیده می‌شود.

شکل ۲ و ۳ (مرحله b) - مریستم رویشی بعد از دریافت پیام گل‌انگیزی از حالت گنبدی شکل به حالت تخت تغییر شکل یافته و خود را آماده برای تغییر جهت بسوی مریستم زایشی می‌نماید.

شکل ۴ (مرحله c) - در این مرحله مریستم زایشی اندام‌زایی را آغاز نموده است، در گل انتهائی گل‌آذین، کاسبرگ‌های جنینی در حال شکل‌گیری بوده و مریستم گل‌های جانبی در حال

تشکیل شدن می‌باشند.

شکل ۵ (مرحله d) - در این مرحله در گل انتهائی گل‌آذین کاسبرگ‌ها کاملاً ظاهر شده و گلبرگ‌های جنینی در شرف بوجود آمدن می‌باشند در ضمن مریستم گل‌های جانبی در حال تکامل هستند.

شکل ۶ (مرحله e1) - در این مرحله ضمن این که کاسبرگ‌ها و گلبرگ‌های جنینی در گل انتهائی گل‌آذین ساخته می‌شوند پرموردیوم‌های پرچم‌ها نیز در حال شکل‌گیری می‌باشند.

شکل ۷ (مرحله e2) - در این مرحله پرچم‌های جنینی طرح ریزی شده‌اند.

شکل ۸ (مرحله f1) - در این شکل کاسبرگ‌ها، گلبرگ‌ها و پرچم‌های اولیه تشکیل شده و در حال نمو می‌باشند و پرموردیوم مادگی نیز طرح‌ریزی شده است.

شکل ۹ (مرحله f2) - در این مرحله اندام‌های تشکیل شده بیشتر نمو یافته و مادگی در حال شکل‌گیری می‌باشد.

شکل ۱۰ (مرحله f3) - در این مرحله مادگی و سایر اندام‌های تشکیل شده بیشتر نمو یافته و احتمال می‌رود که سلول‌های مادری دانه‌گرده تقسیمات میوزی خود را شروع کرده باشند.

شکل ۱۱ (مرحله f4) - در این مرحله کاسبرگ‌ها، گلبرگ‌ها، پرچم‌ها و مادگی به صورت جنینی ساخته شده‌اند.

شکل ۱۲ (مرحله g) - در این مرحله تمام اندام‌های گل در گل‌آذین کاملاً تکامل یافته و به تدریج با مساعد شدن شرایط محیطی گل‌ها آماده شکفتن می‌شوند.

گل انگیزی پی برد (Pratt, 1990; Buban, 1981). بررسی‌های انجام شده نشان می‌دهد که در شرایط اقلیمی تبریز معمولاً توقف یا کاهش رشد رویشی شاخه‌ها در سبب رقم گلدن دلشز در اوایل تا اواسط مردادماه اتفاق می‌افتد که می‌توان گفت زمان القاء گل انگیزی (Flower induction) مریستم جوانه‌های این رقم سبب کمی قبل از توقف رشد رویشی شاخه‌ها یعنی اواخر تیر یا اوایل مرداد صورت می‌گیرد (Buban and Faust, 1982; Benko, 1976).

مرحله b - پس از این که مریستم رویشی فرمان گل انگیزی را دریافت کرد در طول مدت دوره آمادگی با تغییرات لازم (افزایش متابولیسم اسیدهای نوکلئیک DNA و RNA، سنتز پروتئین، کوتاه شدن دوره پلاستوکرونی، افزایش فعالیت میتوئیکتی در سلول‌های بخش مریستم آماده) خود را جهت تبدیل شدن به مریستم زایشی آماده می‌کند. در این مرحله تغییرات انجام گرفته در متابولیسم و سنتز مواد در سلول‌ها به صورت نامرئی بوده و تنها با انجام آزمایش‌های سیتوهیستولوژیکی و میزان پیرونین خواهی (Pyronin phillia) سلول‌های مریستم می‌توان به این تغییرات پی برد. در اثر فعالیت‌های میتوئیکتی سلول‌های بخش کورپوس مریستم آماده به روش میتوز سریع تقسیم شده و توده قابل توجهی از سلول‌های جدید را در این ناحیه به وجود می‌آورد که در نتیجه مریستم حجیم و برجسته می‌شود. در ناحیه تونیکا نیز سلول‌ها فعال شده و در جهت شعاعی تقسیم شده و سطح مریستم را می‌پوشاند. در اثر این تقسیمات سلولی در تونیکا پیش مریستم

مرحله a - در این مرحله مریستم تمام جوانه‌های موجود بر روی درختان سیب تا قبل از دریافت پیام گل انگیزی فعالیت رویشی دارند و مریستم آن‌ها شامل ۳ بخش حلقه بنیادی، مریستم منتظر و مریستم مغزی می‌باشد. در این مرحله حلقه بنیادی با عمل پلاستوکرونی خود موجب رشد رویشی شاخه‌ها و تولید برگ می‌گردد. مریستم آماده شامل دو بخش تونیکا و کورپوس می‌باشد که بعد از القاء مریستم فعال شده و اعضای گل را بوجود می‌آورند و مریستم مغزی هم پارانشیم‌های مغزی را تولید می‌کند (عطری ۱۳۷۰ و نجاتی ۱۳۷۱). مرحله a معمولاً ۸-۶ هفته پس از شکوفه‌دهی کامل درخت تا زمانی که شرایط گل انگیزی مهیا شود ادامه می‌یابد (شکل‌های ۱ و ۲). پس از این که این شرایط فراهم شد (برگ‌های حامل اسپور بالغ شد، رشد رویشی شاخه‌ها متوقف گردید، تعادل هورمونی برقرار شد و فتوپریود مناسب فرا رسید) فیتوکروم برانگیخته شده و پیام گل انگیزی را به مریستم جوانه‌هایی که در وضعیت مناسب گل آغازی قرار گرفته‌اند ارسال می‌دارد. این مریستم با دریافت پیام، فعالیت رویشی خود را متوقف کرده و با فعال شدن سلول‌های مریستم آماده (خفته) طی یک دوره آماده سازی به سمت تشکیل مریستم زایشی تغییر ماهیت می‌دهد. اگر چه تعیین زمان دقیق القاء مریستم رویشی به دلیل عدم وجود تغییرات مرئی و مورفولوژیکی مشخص در گیاه مشکل می‌باشد اما مطالعات انجام شده نشان می‌دهد که با بروز برخی علائم مانند کاهش رشد رویشی شاخه‌ها، کوتاه شدن دوره پلاستوکرونی و بالغ شدن برگ‌ها می‌توان به زمان تقریبی القاء

اولین تغییر مورفولوژیکی در مریستم‌ها مشاهده می‌شود دوره آماده‌سازی یا انتظار مریستم‌های القاء شده می‌باشد. در مرحله b همچنین محور گل آذین و نهنج گل‌ها نیز در جوانه‌های بارده طرح ریزی می‌شوند.

مرحله c - پس از تبدیل مریستم رویشی به مریستم زایشی با ادامه فعالیت و تقسیمات میتوزی در مجموعه مریستم آماده پرومریستم بارده به مریستم بارده و پرومریستم باربر به مریستم باربر، تبدیل می‌شود و مرحله متمایز شدن (Differentiation) سلول‌ها آغاز می‌گردد و سلول‌های هر قسمت برحسب وظیفه‌ای که در آینده ایفا خواهند نمود متمایز شده و آن اندام را طرح‌ریزی می‌کنند در مرحله تمایز اجزای گل به ترتیب از خارج به داخل ابتدا کاسبرگ‌ها و گلبرگ‌ها و سپس پرچم‌ها و مادگی ساخته می‌شوند. پس از به وجود آمدن مریستم زایشی در مرحله c از ادامه فعالیت تدریجی حلقه بنیادی در بخش تحتانی و جانبی مریستم زایشی کاسبرگ‌های اولیه به وجود می‌آیند که با نمو و تکامل این کاسبرگ‌ها اولین لایه پوششی گل تشکیل می‌شود (Buban and Faust, 1982; Benko, 1976; Fulford, 1957). مطالعات انجام شده روی جوانه‌های سیب گل‌دن دلشز نشان داد که ظهور کاسبرگ‌های اولیه در شرایط مورد بررسی در اوایل شهریور ماه صورت می‌گیرد (شکل‌های ۴ و ۵).

مرحله d - پس از تشکیل مریستم باربر با افزایش فعالیت میتوتیکی و تقسیم میتوزی سریع یاخته‌های بخش کورپوس در این مرحله

بارده (Promeristeme sporogene) و در کورپوس پیش مریستم باربر (Promeristeme receptaculaive) به وجود می‌آید. در سلول‌های مریستم مغزی هم فعالیت میتوتیکی شدیدی صورت می‌گیرد و مغز پارانثیمی به وجود می‌آید که این عمل موجب افزایش حجم و برآمدگی بیشتر مریستم می‌شود و در نتیجه مریستم از حالت گنبدی به حالت مسطح تغییر شکل داده و از مرحله a وارد مرحله b می‌شود. اولین آثار وجود مریستم زایشی را می‌توان با پهن شدن انتهای مریستم جوانه در پایان این دوره مشاهده نمود (شکل ۳). بنابراین مرحله گل‌آغازی (Flower initiation) با انجام تقسیمات میتوتیکی در سلول‌های بخش تونیکا و کورپوس مریستم آماده و به وجود آمدن پرومریستم باربر و پرومریستم بارده از اواخر مرحله b شروع می‌شود (عطری ۱۳۷۰؛ نجاتی ۱۳۷۰؛ Buban, 1981؛ Fulford, 1957).

بررسی‌های انجام شده و مطالعه برش‌های میکروسکوپی تهیه شده از جوانه‌های سیب رقم گل‌دن دلشز در ایستگاه خلعت پوشان نشان داد که تا اوایل مرداد مریستم تمام جوانه‌ها در مرحله a می‌باشند ولی با القاء پیام گل‌انگیزی در مریستم‌ها اولین تغییر مورفولوژیکی در این مریستم‌ها در اواخر مرداد ماه مشاهده می‌شود (شکل ۳). بنابراین همانگونه که شکل‌های ۱ و ۳ نشان می‌دهند می‌توان گفت القاء پیام گل‌انگیزی در مریستم جوانه‌های این رقم سیب در شرایط مورد بررسی در اواخر تیر یا اوایل مرداد صورت می‌گیرد و فاصله ۲۵ - ۲۰ روز از اوایل تا اواخر مرداد که

نمی‌شود اما با تکامل اندام‌ها و ادامه روند تشکیل ساختمان مادگی از اواسط اسفند اندام‌های ناخنک مانند مربوط به کلاله مادگی در گل دیده می‌شود تا این که در اوایل فروردین کلاله ۵ شاخه و سایر اعضای گل به وضوح مشاهده می‌شوند (Pratt, 1990; Bergh 1985). این مرحله تقریباً مصادف با اواخر دوره استراحت زمستان درختان و تکامل سریع اندام‌های تشکیل شده در جوانه‌ها می‌باشد. پس از تشکیل کامل مادگی در اواخر اسفند سلول‌های مادری گرده و تخمک نیز به وجود می‌آیند و با تکامل اعضای گل در اواخر فروردین یک گل آذین کامل در جوانه بارده سبب مشاهده می‌شود (شکل‌های ۹ تا ۱۲).

مرحله g - با تشکیل تمام اعضای گل در جوانه بارده سبب سلول‌های مادری گرده و تخمک تقسیمات میوزی خود را شروع نموده و دانه‌های گرده و تخمک n کروموزومی را به وجود می‌آورند. با سپری شدن دوره استراحت جوانه‌ها و گرم شدن هوا فعالیت‌های درونی درخت شروع شده و در اثر پدیده طویل شدن سلول‌ها بر حجم اندام‌های گل افزوده می‌شود و به تدریج جوانه‌ها متورم می‌شوند، فلس‌های پوششی قهوه‌ای رنگ کنار رفته و ابتدا برگ‌ها و سپس گل آذین سبب نمایان می‌شود تا چند روز بعد محور گل آذین کاملاً رشد کرده و گل‌ها از همدیگر فاصله می‌گیرند، در این گل انتهائی و سپس گل‌های جانبی شکوفا می‌شوند (Pratt, 1990; Bergh, 1985; Buban, 1981). این مرحله در شرایط اقلیمی مورد بررسی در اواسط اردیبهشت صورت می‌گیرد (شکل ۱۲).

گلبرگ‌های جنینی به وجود آمده و با تکامل تدریجی خود دومین لایه پوششی اعضای گل را که غالباً رنگی می‌باشند تشکیل می‌دهند. این گلبرگ‌ها به صورت برجستگی‌های کوچکی در کنار کاسبرگ‌ها و به صورت متناوب و به تعداد ۵ عدد در گل‌های سبب دیده می‌شوند (Benko, 1976; Fulford, 1957). مطالعه برش‌های میکروسکوپی حاصل از جوانه‌ها نشان داد که گلبرگ‌های جنینی در اواسط شهریور ماه به وجود می‌آیند (شکل‌های ۵ و ۶).

مرحله c - با افزایش فعالیت میتوتیکی سلول‌های بخش سطحی مریستم آماده (تونیکا) پیش مریستم بارده تشکیل گردیده و با تمایز سلول‌های این مریستم اعضای زایشی گل بوجود می‌آیند در این مرحله ضمن رشد و نمو کاسبرگ‌ها و گلبرگ‌ها پرچم‌های جنینی از تقسیم و تمایز سلول‌های مریستم بارده تشکیل می‌شوند این پرچم‌ها در گل سبب دارای نظام چرخه‌ای بوده و به تعداد ۲۰-۱۵ عدد و به صورت مرکزرو ساخته می‌شوند (Benko, 1976; Fulford, 1957). بررسی‌های انجام شده نشان داد که پرچم‌های جوانه گل رقم گلدن دلشز سبب در شرایط تبریز در اواخر شهریور ماه تشکیل می‌شوند (شکل‌های ۶ تا ۸).

مرحله f - در این مرحله اندام ماده گل ساخته می‌شود. تشکیل مادگی نسبت به سایر اعضای گل نسبتاً طولانی است. پس از تشکیل پرچم‌های جنینی با گود شدن مرکز مریستم بارده در اوایل پاییز تخمدان در حال شکل‌گیری است ولی تا اوایل اسفند ماه هنوز مادگی ساخته نشده و کلاله دیده

گل با تکامل سریع میوه‌های روی درخت همزمان است و از نظر مصرف مواد غذایی و کربوهیدرات رقابت شدیدی بین میوه‌ها و مریستم جوانه‌ها وجود دارد (Monselise and Goldschemidt, 1982; Buban, 1981). برای تشکیل منظم سالیانه جوانه‌های بارده، کاهش سال آوری درختان و در نتیجه تولید محصول منظم در هر سال توصیه می‌شود. درختان سیب به خصوص رقم گلدن دلشیز که طبیعتاً عادت به تناوب باردهی دارد، در این برهه زمانی حساس باید از هر حیث تحت مراقبت و مدیریت‌های صحیح باغداری قرار بگیرند و هر گونه عملیات اجرائی در مورد افزایش یا کمک به شکل‌گیری بیشتر جوانه‌های گل بایستی قبل از شروع گل‌آغازی صورت گیرد.

سپاسگزاری

از زحمات آقای دکتر علی ناظمیه در طول انجام این تحقیق و راهنمایی‌های ایشان سپاسگزاری می‌گردد.

تغییرات مورفولوژیکی ایجاد شده در مریستم‌های القاء شده و متوالی بودن مراحل اندام‌زایی در جوانه‌های بارده سیب رقم گلدن دلشیز در شرایط اقلیمی مورد بررسی با طرح شماتیک تشکیل اندام‌های گل در درختان سیب ارائه شده توسط برگ (Bergh, 1985) و بوبان (Buban, 1981) مطابقت دارد و تحقیقات انجام شده در مورد فرآیند تشکیل اندام‌های گل و برگ درختان ارقام مختلف سیب توسط فولفورد (Fulford, 1966)، بینکو (Benko, 1976)، لاک‌ویل (Luckwill, 1974)، بوبان (Buban and Faust, 1982)، برگ (Bergh, 1985) و پرات (Pratt, 1988) را تأیید می‌نماید.

نتایج بررسی‌های انجام شده نشان می‌دهد که عواملی از جمله تعادل هورمونی، کاهش مواد بازدارنده تشکیل جوانه‌های گل (جیبرلین)، میزان عناصر غذایی، مقدار تجمع و ذخیره مواد کربوهیدرات، تابش نور و میزان محصول تولیدی درخت در تشکیل و تکامل جوانه‌های بارده سیب نقش مهمی دارند از طرفی چون تشکیل جوانه‌های

References

- منابع مورد استفاده
- ابراهیم‌زاده، ح. ۱۳۶۶. فیزیولوژی گیاهی، چاپ اول، جلد دوم، انتشارات دانشگاه تهران. ۶۴۰ صفحه.
- رسول زادگان، ی. ۱۳۷۰. میوه‌کاری در مناطق معتدله (ترجمه)، چاپ اول، انتشارات دانشگاه صنعتی اصفهان. ۷۵۸ صفحه.
- بی‌نام. ۱۳۷۲. آمارنامه کشاورزی. معاونت طرح و برنامه، وزارت کشاورزی، تهران.
- راحی، م. ۱۳۷۰. گرده‌افشانی و تشکیل میوه (ترجمه)، چاپ اول، انتشارات دانشگاه شیراز. ۱۲۰ صفحه.
- عطری، م. ۱۳۷۰. ارگانوژنز و مورفوژنز گیاهی، چاپ اول، انتشارات جهاد دانشگاهی ارومیه. ۴۷۰ صفحه.
- نجاتی، ر. ۱۳۷۱. اندام‌زایی و شکل‌زایی گیاهان، چاپ اول، انتشارات دانشگاه تهران. ۳۳۶ صفحه.
- هوشیار آذر، غ. ۱۳۴۸. روش‌های آزمایشگاهی در گیاه‌شناسی، چاپ اول، انتشارات

- Benko, B. 1976.** Morphological differentiation of flower buds in apple trees. *Biologia Plantarum* 9: 263-269.
- Bergh, O. 1985.** Morphogenesis of *Malus domestical* CV. Starking flower buds. *S.Afr. Tydskr Plant Grond* 2: 187-190.
- Buban, T. 1981.** Histological and cytochemical aspects of flower bud formation in apple. *Acta Horticulturae* 120: 113-117.
- Buban, T. and Faust, M. 1982.** Flower bud induction in apple trees : Internal control and differentiation. *Horticultural Reviews* 14: 174-203.
- Fulford, R.M. 1957.** Leaves, fruit and flower initiation. *Annals of Botany, N.S.* 29: 143-150.
- Fulford, R.M. 1966.** The morphogenesis of apple buds. II. The development of the bud. *Annals of Botany, N.S.* 30(117) : 26-38.
- Jensen, W.A. 1962.** *Botanical Histochemistry.* Freeman and Company, Publications. 408pp.
- Luckwill, L.C. 1974.** A new look at the process of fruit bud formation in apple. *Proceedings of the 19th International Horticulture Congress* 3: 237-245.
- Monselesse, S.P. and Goldscnemidt, E.E. 1982.** Alternated bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* 4: 128-173.
- Pratt, G. 1988.** Apple flower and fruit! morphology and anatomy. *Horticultural Reviews* 10: 273-307.
- Pratt, G. 1990.** Apple trees : Morphology and anatomy. *Horticultural Reveiws* 12: 265-305.