

سازوکارهای مولکولی گل دهی

حمید اسدی

دبیر زیست‌شناسی ناحیه ۲ قم
کارشناس ارشد فیزیولوژی گیاهی

کلیدواژه‌ها: مریستم، L₁، L₂، L₃، تونیکا، کورپوس، سلول‌های بنیادی، CLV₁، CLV₂، CLV₃.

مقدمه

تغییرات محیطی مؤثر بر رشد، به‌عنوان نیروهای کمکی، طرح پیکر گیاهان را بعد از جنین‌زایی تنظیم می‌کنند. این انعطاف‌پذیری در نمو و اندام‌زایی را منبعی از سلول‌ها که خاصیت چندتوانی و قدرت تقسیم فراوان دارند و در ساختارهایی به نام مریستم مستقرند، فراهم می‌کنند.

دو گروه از سلول‌های مریستمی طی جنین‌زایی به‌وجود می‌آیند. این سلول‌ها در طول زندگی گیاه در دو قطب رشد می‌کنند. مریستم انتهایی ساقه معمولاً بخش‌های هوایی گیاه را ایجاد می‌کند و مریستم انتهایی ریشه ایجادکننده بخش‌های زیرزمینی است. مریستم انتهایی ساقه پیوسته سلول‌هایی تولید می‌کند که برای تولید بافت‌های ایجادکننده ساقه، اندام‌های جانبی (مانند ساقه، برگ‌ها و گل‌ها) و مریستم‌های جانبی با یکدیگر هماهنگی و همکاری می‌کنند.

وضعیت ظاهری مریستم انتهایی ساقه

بعد از یک مرحله رشد رویشی که طی آن بافت‌های ساقه و برگ‌ها شکل می‌گیرند، مریستم انتهایی ساقه و هر یک از مریستم‌های جانبی به مریستم گل‌دهنده (گل‌آذین) که گل ایجاد می‌کند، تبدیل می‌شود. گل‌ها به وسیله انواع مخصوصی از مریستم‌ها، به نام مریستم‌های گل که آن‌ها نیز از مریستم ساقه به‌وجود می‌آیند، ایجاد می‌شوند. بر حسب جایگاه سلولی، مریستم گل همان سازمان‌دهی مریستم انتهایی ساقه را دارد؛ اما از دو نظر با آن متفاوت است:

- مریستم‌های گل ساختارهای رویشی ایجاد نمی‌کنند، بلکه فقط گل ایجاد می‌کنند.

- مریستم‌های گل ساختارهایی پایان‌دهنده هستند، یعنی فعالیت

زودگذر دارند و بعد از آنکه به مقدار کافی سلول برای تشکیل اجزای گل تولید کردند کار خود را متوقف می‌کنند. پایان یافتن کار مریستم گل به فعالیت عامل‌های خاصی نیاز دارد که در مریستم ساقه حضور ندارند (Cristel et al, 2003).

ساختار مریستم انتهایی ساقه

تحلیل‌های سلول‌شناختی و بافت‌شناختی در برخی از گونه‌های

گیاهان گل‌دار (نهان‌دانگان) دو وضعیت ساختاری اصلی را برای مریستم انتهایی ساقه آشکار ساخته است: لایه‌ها و نواحی^۱ (شکل‌های ۱ و ۲).

لایه‌ها

اولین و مشخص‌ترین وضعیت مریستم انتهایی ساقه به صورت چند لایه سلولی است. در ابتدا مریستم انتهایی ساقه به تونیکا و کورپوس تقسیم می‌شود (F, 2006). ax or (E. Tax). ناحیه تونیکا، شامل ۱ تا ۵ لایه کلونی سلولی

است که در بیشتر دو لپه‌ای‌ها دو لایه‌ای (L₁ و L₂) و در تک لپه‌ای‌ها یک لایه‌ای (L₁) است (Cristel et al, 2003; GroB et al, 2003).

et al (2003) سلول‌های لایه L₁ فقط به صورت آنتی‌کلینال

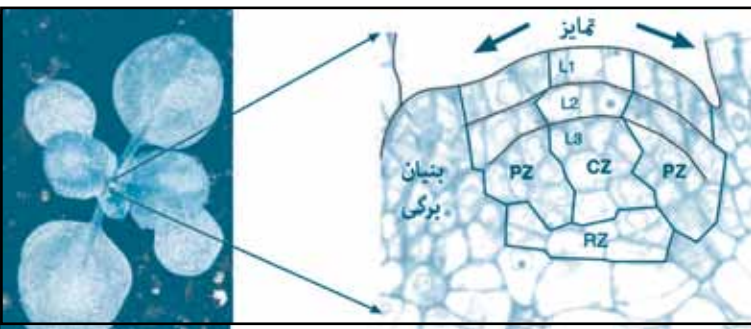
تقسیم می‌شوند که نتیجه آن حفظ لایه سلولی L₁ در مریستم است. این لایه در واقع از یک لایه سلولی ضخیم ساخته می‌شود و در طول اندام‌زایی باقی می‌ماند.

در لایه L₂ نیز تا حد زیادی تقسیم از نوع آنتی‌کلینال است که یک جمعیت سلولی کاملاً مجزا از دیگر لایه‌های سلولی را تشکیل می‌دهد. اما سلول‌های لایه L₂ طی نمو اندام‌ها علاوه بر تقسیم آنتی‌کلینال، به صورت پری‌کلینال نیز تقسیم می‌شوند، ولی از

• اولین و مشخص‌ترین وضعیت مریستم انتهایی ساقه به صورت چند لایه سلولی است. در ابتدا مریستم انتهایی ساقه به تونیکا و کورپوس تقسیم می‌شود

لایه‌های سلولی، زیرین خود L^3 تا حد زیادی جدا باقی می‌مانند.

- ناحیہ جانبی یا پیرامونی،^۴
- ناحیہ مرکزی،^۵
- ناحیہ مرکزی ہستہ (منہ)؛^۶



شکل ۲. سازمان دهی مریستم انتهایی ساقه، دانه رُست آراییدوپسیس که از انتها نشان داده شده (سمت چپ). برش طولی از مریستم انتهایی و طرح تقریبی نواحی، CZ و RZ (سمت راست).

اندام‌های جانبی از سلول‌هایی که از ناحیهٔ جانبی PZ به خدمت گرفته شده‌اند به‌وجود می‌آیند (Bowman.J.et al, 2000) در حالی که بافت‌های ساقه از سلول‌های ناحیهٔ مریستم زمینه‌ای RZ به‌وجود می‌آیند.

با استفاده از کایمراها مشخص شده است که در هر لایهٔ مریستمی در رأس ساقه دستِ کم ۳ الی ۴ سلول بنیادی وجود دارد که با یکدیگر ناحیهٔ مرکزی (CZ) را تشکیل می‌دهند. نگه‌داری این منبع سلول‌های بنیادی در ناحیهٔ مرکزی مریستم انتهایی ساقه برای اینکه مریستم انتهایی ساقه رشد نامحدود داشته باشد، لازم است (Stahl et.al, 2005).

بنابراین، ناحیه مرکزی به عنوان ذخیره‌ای از سلول‌های بنیادی عمل می‌کند که تأمین‌کننده سلول‌های لازم برای ناحیه جانبی (PZ) و نیز برای ناحیه مرستم زینه‌ای (RZ) هستند، به علاوه، یک پارچگی در ناحیه مرکزی را نیز حفظ می‌کند (Bowman et al, 2000).

البته می‌توان یک ناحیهٔ دیگر هم به این سه ناحیه اضافه کرد: ناحیه‌ای که از هم‌پوشانی L³ و ناحیهٔ مرکزی به‌وجود می‌آید و به‌عنوان مرکز سازماندهی (OC)^۷ عمل می‌کند. این منطقه شامل سلول‌های مجاور زیرین سلول‌های بنیادی است. بنابراین، منطقهٔ ناحیهٔ مرکزی شامل دو بخش است: در قسمت بالا سلول‌های بنیادی و در زیر آن منطقهٔ سازماندهی، قرار می‌گیرد (Wang et al, 2008). سلول‌های

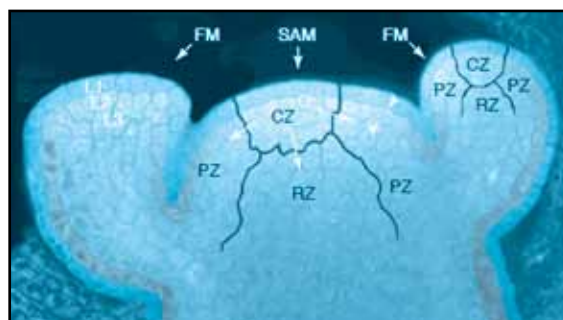
بنیادی ذخیره که در انتهای ترین نقطهٔ مریستم انتهایی ساقه واقع شده‌اند، با تجدید کردن خود، کلید رشد و نمو پیوستهٔ بخش‌های هوایی گیاهان عالی هستند.

این سلول‌های بنیادی به آرامی تقسیم و سلول‌های دختری

لایه^۳ متفاوت است و سلول‌های آن به‌طور مرتب در جهات مختلف تقسیم می‌شوند. این لایه^۳ زیرین همان کورپوس است (Clark et al, 2001).

در گیاه آراییدوپسیس لایه^۱ L۱ در ایجاد روپوست برای ساقه، برگ‌ها و گل‌ها و لایه^۲ L۲ در ایجاد بافت‌های زمینه‌ای^۲ و سلول‌های بنیادی جنینی^۲ (Clark et al 2001)، گامت‌ها (Stahl et al, 2005) و لایه^۳ L۳ در ایجاد بافت‌های آوندی ساقه و بیشتر بافت‌های درونی برگ‌ها و گل‌ها کمک می‌کنند. (Cristel et al, 2003)

L۱، L۲ و L۳ در واقع کلونی‌های سلولی هستند که در طول نمو حفظ می‌شوند. این امر امکان پذیر است، چون همان‌طور که گفتیم تقسیم سلولی در L۱ و L۲ از نوع آنتی‌کلینال است (هنگام تشکیل اندام‌ها در L۲ تقسیم پری‌کلینال هم وجود دارد؛ بنابراین، سلول‌ها در لایه‌ای که از آن ایجاد شده‌اند باقی می‌مانند و در L۳ سلول‌ها در همهٔ جهات تقسیم می‌شوند، اما به‌طور کلی سلول‌های حاصل نمی‌توانند سلول‌های لایهٔ L۲ را که در همسایگی آن‌ها هستند مورد هجوم قرار دهند. یک چنین جدایی‌های دقیق لایه‌ها در کل مریستم انتهایی ساقه، برای فعالیت سلول‌های بنیادی در هر لایهٔ مجزا ضرورت دارد (Stahl et al, 2005).

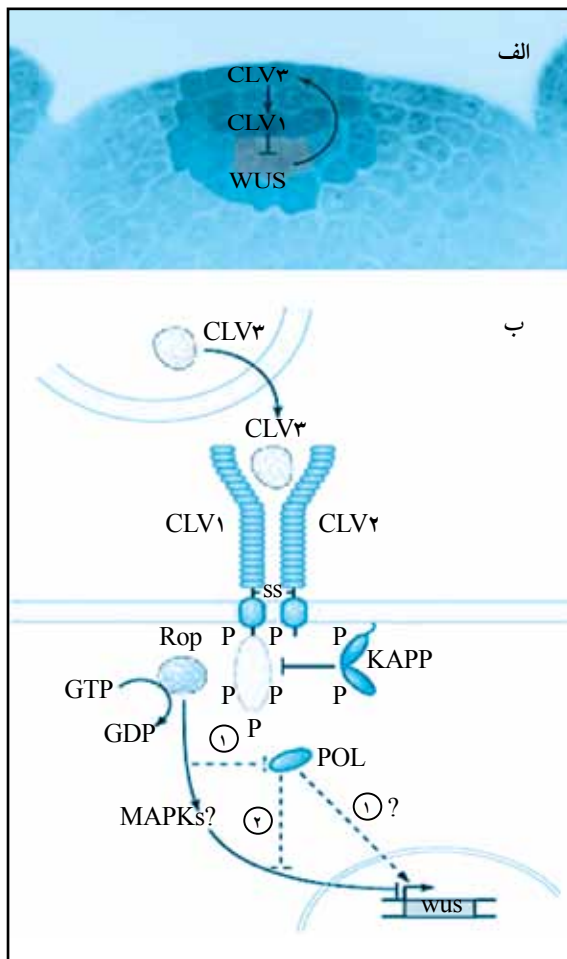


شکل ۱. در این شکل لایه‌ها و مناطق موجود در مرستیم انتهایی ساقه مشخص شده‌اند. د لایه سلولی اپیدرمی L۱ و زیر اپیدرمی L۲ و تونیکا و لایه داخلی L۳ کورپوس را تشکیل می‌دهند. دو پیکان کوتاه موجود در لایه L۲ یک سلول در حال تقسیم (عمود بر سطح یا آنتی کلیتال) را نشان می‌دهد. خطوط تیره نشان دهنده مرزهای تقریبی بین نواحی مختلف مرستیمی‌اند. سلول‌های نواحی جانبی (Pz) برای تولید اندام‌های جانبی، سلول‌های ناحیه RZ برای رشد ساقه عمل و سلول‌های ناحیه مرکزی (CZ) به عنوان مرکز تولید سلول برای RZ و PZ عمل می‌کنند. اگرچه سلول‌های ناحیه PZ و CZ از نظر بافت‌شناسی قابل تشخیص‌اند، ولی مرز مشخص و دقیقی بین آن‌ها وجود ندارد. نواحی PZ و CZ شامل سلول‌های تونیکا و کورپوس هستند در حالی که ناحیه RZ در لایه‌های عمقی کورپوس قرار دارد و زیر نواحی دیگر مدفون شده است.

نواحی

آرایش سلول‌ها براساس تراکم
سیتوپلاسم سلول‌ها و سرعت
تقسیم آن‌ها منجر به ایجاد سه
ناحیه مجزا در مرز پستم انتهایی

• در گیاه آراییدوپسیس لایهٔ L۱ در ایجاد روپوست برای ساقه، برگ‌ها و گل‌ها و لایهٔ L۲ در ایجاد بافت‌های زمینه‌ای و سلول‌های بنیادی جنینی، گامت‌ها و لایهٔ L۳ در ایجاد بافت‌های آوندی ساقه و بیشتر بافت‌های درونی برگ‌ها و گل‌ها کمک می‌کنند



شکل ۳. سلول‌های بنیادی در مریستم انتهای ساقه از طریق حلقهٔ باز خوردی CLAVATA-WUSCHEL تنظیم می‌شوند. بیان ژن CLV۳ اساساً به لایه‌های L۱ و L۲ ناحیهٔ مرکزی محدود می‌شود. ژن WUS در برخی از سلول‌های ناحیهٔ مرکزی که با همدیگر ناحیهٔ سازماندهی را تشکیل می‌دهند بیان می‌شود. حلقهٔ باز خوردی CLV-WUS تشکیل شده است از یک پیام با واسطهٔ WUS از ناحیهٔ سازماندهی که هویت سلول‌های بنیادی را در لایه‌های بیرونی تعیین می‌کند و مسیر پیام‌دهی CLV که اندازهٔ ناحیهٔ سازماندهی محل بیان ژن WUS را محدود می‌کند (الف). مسیر پیام‌دهی CLV در سطوح سلولی CLV۱،۲ گیرنده‌های پروتئینی غنی از تکرارهای لوئسینی (LRR) هستند. این گیرنده می‌تواند از طریق سیستم‌های حفاظت شدهٔ کناری ناحیهٔ LRR پل‌های دی سولفیدی (S-S) تشکیل و به صورت هومو یا هتروداایمر درآیند. اتصال CLV۳ به جایگاهی که توسط CLV۱،۲ ایجاد شده است سبب تشکیل مجموعهٔ ۴۵۰ KD می‌شود. در قسمت پائین‌دست، یک پروتئین فسفاتاز (KAPP) و یک GTP-از مشابه RhO وجود دارد. KAPP تنظیم‌کنندهٔ منفی پیام‌دهی CLV است که قادر به دفسفریله کردن ROP CLV۱ (hsj یک پیام‌گیر از طریق CLV۱ و انتقال آن به هدف‌های پائین دستی است. احتمالاً ROP از طریق آشارهای MAPK عمل می‌کند. یکی دیگر از مهارکننده‌ها POL است که تنظیم‌کنندهٔ منفی پیام‌دهی CLV۳ است و در پائین‌دست CLV۱ عمل می‌کند (ب).

می‌کند (Williams et al, 2005). اما نمی‌تواند در حفظ تعداد کافی از سلول‌های بنیادی برای حفظ طولانی مدت رشد و نمو موفق عمل کند (Cristel et al, 2003).

• با استفاده از کایمرها مشخص شده است که در هر لایهٔ مریستمی در رأس ساقه دست کم ۳ الی ۴ سلول بنیادی وجود دارد که با یکدیگر ناحیهٔ مرکزی (CZ) را تشکیل می‌دهند

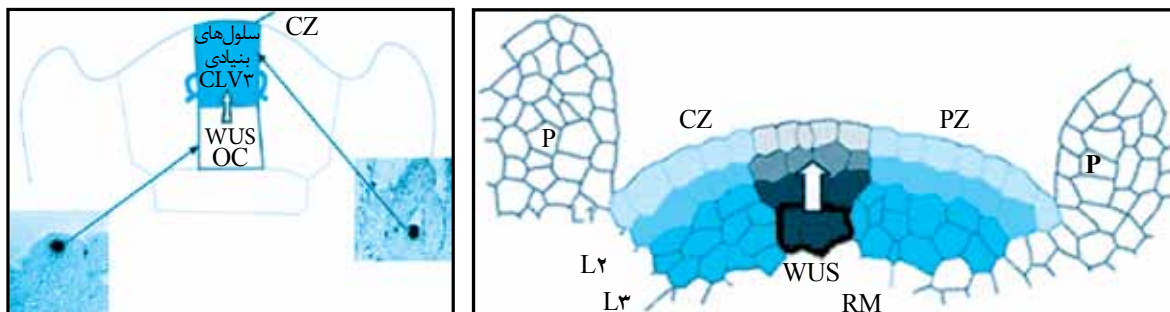
ایجاد می‌کنند که ممکن است دو نوع سرنوشت داشته باشند. آن دسته از سلول‌های دختری که در ناحیهٔ مرکزی توقف می‌کنند به شکل سلول‌های بنیادی باقی می‌مانند؛ در حالی که دیگر سلول‌های دختری به‌طور پیوسته از ناحیهٔ مرکزی به سمت بیرون، یعنی به ناحیهٔ جانبی یا به سمت پائین به قسمت‌های درونی‌تر تغییر مکان می‌دهند. این سلول‌ها نسبت به سلول‌های بنیادی مرکزی با سرعت بیشتری تقسیم می‌شوند و سلول‌هایی پایه‌گذار، هم برای تشکیل اندام‌های جانبی و هم برای ساقهٔ اصلی را فراهم می‌کنند.

اگرچه حرکت پیوستهٔ سلول‌های دختری حاصل از سلول‌های بنیادی در جهت ایجاد اندام‌های جانبی است، تعداد سلول‌های بنیادی ثابت باقی می‌ماند. این نشان می‌دهد که به‌کارگیری سلول‌ها در جهت تشکیل اندام‌های جدید به دقت از طریق تشکیل سلول‌های بنیادی جدید مشتق شده، تنظیم می‌شود (Williams et al, 2005).

حفظ مریستم انتهایی ساقه به وسیلهٔ حلقهٔ باز خوردی^۸ CLV-WUS

تعداد سلول‌های بنیادی در مریستم انتهایی ساقه آرابیدوپسیس به وسیلهٔ دو مسیر مخالف تنظیم می‌شود که فعالیت سلول‌های بنیادی را به ترتیب افزایش یا کاهش می‌دهند. این دو مسیر با تبادل سیگنال‌ها در ابتدا و نوک -قاعدهٔ محور گیاه بین سلول‌های بنیادی مریستم رأسی با سلول‌های ناحیه مرکز سازماندهی درگیرند (Stahl et al, 2005). مطالعات در آرابیدوپسیس آشکار کرده‌اند که مدار فیدبکی CLV-WUS نقش اصلی را در نگهداری فعالیت‌های مریستم انتهایی ساقه دارد (wang et al, 2008). ژن‌هایی که در این مسیر فیدبکی دخالت دارند ژن‌های CLV۳, CLV۲, CLV۱ و ژن WUS (در زبان آلمانی یعنی ژولیدگی مو) هستند. (شکل‌های ۴ و ۵). یک مدار فیدبکی بین سلول‌های بنیادی و سلول‌های مرکز سازماندهی با واسطهٔ ژن‌های CLV۳ و WUS وجود دارد. علامت‌دهی با واسطهٔ ژن WUS از مرکز سازماندهی جهت تعیین هویت سلول‌های بنیادی که در دورترین لایه‌های سلولی مریستم انتهایی واقع هستند و برگشت سیگنال از طریق ژن CLV برای محدود کردن اندازهٔ مرکز سازماندهی که بیان‌کنندهٔ ژن WUS هستند، صورت می‌گیرد.

جایگاه بیان ژن WUS به بخشی از لایهٔ L۳ محدود می‌شود که در ناحیهٔ مرکزی قرار دارد و به‌عنوان مرکز سازماندهی عمل می‌کند و سلول‌های بنیادی در بالای این منطقه در همسایگی قرار می‌گیرند (Criste et al, 2003). پس سلول‌های مرکز سازماندهی ژن WUS را بیان می‌کنند و این ژن یک فاکتور رونویسی هومئودومینی را از اعضای خانوادهٔ WOX



شکل ۴. یکی از اجزای کلیدی مسیر افزایش سلول‌های بنیادی، ژن *WUS hsj* در نبود عمل ژن *WUS* مریستم انتهایی ساقه ایجاد می‌شود.

قادرند به سیگنال‌های ژن *WUS* در خارج از جایگاه خود پاسخ بدهند؟

آن دسته از سلول‌های لایه L_1 که در ناحیه مرکزی قرار گرفته‌اند به‌طور مؤثری از طریق اتصالات سیتوپلاسمی (پلاسمودسم‌ها) با یکدیگر پیوند برقرار می‌کنند و حرکات مولکولی بین آن‌ها آسان است؛ در حالی که این سلول‌ها نسبت به سلول‌های احاطه‌کننده جانبی عایق هستند، یعنی ارتباط سیتوپلاسمی با آن‌ها ندارند، اگر این مطلب درست باشد، برای همه سلول‌های ناحیه مرکزی چنین عایق سیتوپلاسمی می‌تواند توضیح دهد که چرا سیگنال‌های با واسطه ژن *WUS* فقط سلول‌های محدود شده‌ای را در ناحیه مرکزی هدف‌گیری می‌کنند. (GroB et al, 2003)

هم‌چنین نتیجه نبود عمل ژن *WUS* تشخیص غلط سلول‌های بنیادی و پایان زودرس مریستم انتهایی ساقه است. بنابراین، ژن *WUS* برای باقی ماندن ذخیره سلول‌های بنیادی ضروری است (Williams et al, 2005).
موتان‌های ژن (*WUS*) تشکیل بنیان‌های خارج از جایگاه خود، با سلول‌های مریستمی بزرگ‌تر و با واکوئل‌های بیشتر نسبت به نوع وحشی را نشان می‌دهند (Wang et al, 2008). ژن *WUS* ابتدا در مرحله ۱۶ سلولی جنین‌زایی در سلول‌هایی که مریستم انتهایی ساقه را تشکیل می‌دهند، بیان می‌شود (Laux et al, 2004) و بعد از آن RNAی مربوط به ژن *WUS* فقط در سلول‌های ناحیه مرکز سازماندهی ظاهر می‌شود که در همسایگی و در زیر سلول‌های بنیادی واقع شده‌اند (Stahl et al, 2005; Williams et al, 2005).

سیگنال‌های *CLV* تنظیم

کننده فعالیت ژن *WUS*

در این لوپ ژن‌های *CLV1*، *CLV2* و *CLV3* جمعیت سلول‌های بنیادی را هم در مریستم انتهایی ساقه و هم در مریستم گل تعیین می‌کنند (Wang et al, 2008). ایجاد موتاسیون در یکی از این سه ژن باعث تجمع سلول‌های بنیادی

• آن دسته از سلول‌های لایه L_1 که در ناحیه مرکزی قرار گرفته‌اند به‌طور مؤثری از طریق اتصالات سیتوپلاسمی (پلاسمودسم‌ها) با یکدیگر پیوند برقرار می‌کنند و حرکات مولکولی بین آن‌ها آسان است
• افزایش اندازه مریستم در موتان‌های *CLV1* نشان می‌دهد که مسیرهای سیگنالینگ (*CLV*) اندازه سلول‌های بنیادی را محدود می‌کند

سلول‌های صلاحیت‌دار بنیادی می‌توانند به سیگنال‌های مولکولی فعال شده توسط ژن *WUS* پاسخ دهند، برای مثال، ممکن است کروماتین آن‌ها شکل فضایی خاصی داشته باشند، یا گیرنده‌های مخصوصی را بیان می‌کنند که قادرند به سیگنال‌های مولکولی پاسخ دهند. مطالعات جدید مدارکی فراهم کرده‌اند

در مریستم‌های ساقه و گل می‌شود. مریستم‌های موتان‌های *CLV* سلول‌های بنیادی بیشتری را از آنچه برای حمایت از رشد نرمال مریستمی لازم است، در ناحیه مرکزی نگهداری می‌کنند. در نتیجه، مریستم توسعه یافته و شکلی مانند کمر بند ایجاد می‌شود (شکل ۶). این افزایش اندازه ناحیه مرکزی همچنین اثر مستقیمی روی تعداد اندام‌ها دارد به‌خاطر اینکه ناحیه جانبی *PZ* که ناحیه مرکزی (*CZ*) را احاطه کرده به همان نسبت افزایش پیدا می‌کند که فرصت می‌دهد تا اندام‌های بیشتر تشکیل شود، در یک نمو نرمال و طبیعی ژن‌های *CLV* با همدیگر عمل و تکثیر سلول‌های بنیادی را محدود می‌کنند. *CLV1* یک رستپورکیناز را کد می‌کند که شامل سه بخش است:

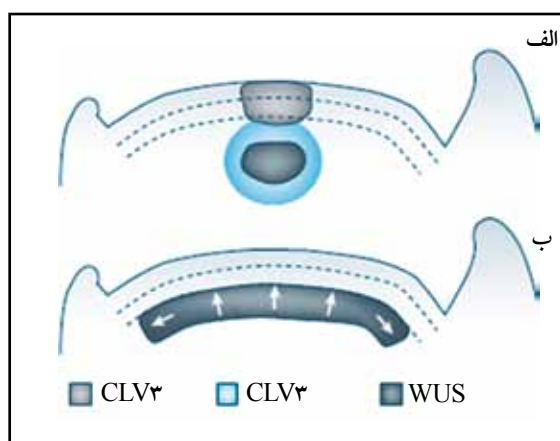
- بخش خارج سلولی، غنی از تکرارهای لوسینی *LRR*،
- *TMD*

که از تئوری سلول‌های بنیادی صلاحیت‌دار حمایت می‌کنند (Williams et al, 2005). تا به حال هیچ نشانی از اینکه پروتئین، ژن *WUS* خود به سمت بیرون و به سمت سلول‌های همسایه حرکت کند وجود ندارد. (مانند آنچه برای دیگر عامل‌های رونویسی گیاهی مشاهده شده) اما ژن *WUS* ممکن است سیگنالی ایجاد کند و هویت سلول‌های بنیادی را در همسایگی ارتقا دهد (Wang et al, 2008; stahl et al, 2005).

در مریستم انتهایی پیام‌دهی سلول‌های بنیادی و سلول‌های مرکز سازماندهی باید درست روی سلول‌های بنیادی مشخصی، هدف‌گیری بشود و از سلول‌های دیگر دور نگه داشته شود، برای مثال، چطور شناسایی سلول‌های بنیادی به سلول‌های بالای مرکز سازماندهی محدود می‌شود در حالی که بقیه سلول‌های مریستم انتهایی هم

• دُمین سرین/ترئونین کیناز سیتوپلاسمی.

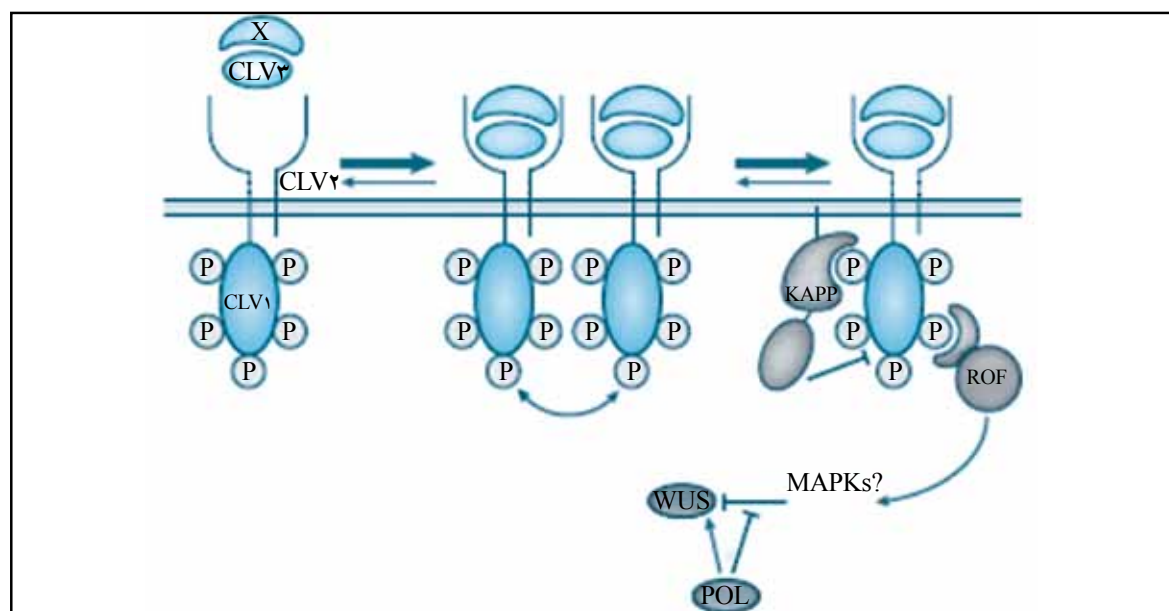
CLV₁ توسط سلول‌های لایه L₃ در ناحیه مرکزی (CZ) که سلول‌های بیان‌کننده (ژن WUS) را در برگرفته‌اند بیان می‌شود. CLV₂ پروتئینی را کد می‌کند که LRR رستپور است و فاقد نیمه‌کینازی است. محصول ژن‌های CLV₁ و CLV₂ با هم یک رستپور هتروداایمری را شکل می‌دهند تا هسته یک رستپور بزرگ‌تر و پیچیده‌تر تشکیل شود (Stahl et al, 2005, شکل‌های ۴ و ۷).



شکل ۵. نواحی تقریبی بیان (mRNA) برای ژن‌های CLV₁ و CLV₂ و WUS. توجه کنید که ژن WUS در سلول‌هایی که بلافاصله در زیر سلول‌های بنیادی قرار گرفته‌اند بیان می‌شود. عمل ژن‌های CLV₁ و CLV₂ مهار ژن WUS است. همچنان که ناحیه بیان ژن WUS و سلول‌های بنیادی در گیاهان موتان CLV توسعه پیدا می‌کنند (الف). بیان ژن WUS در موتان‌های CLV پیکان‌ها نشان می‌دهند که بیان ژن WUS به سمت نواحی جانبی و انتهایی توسعه پیدا می‌کند (ب).

افزایش اندازه مریستم در موتان‌های CLV₁ نشان می‌دهد که مسیرهای سیگنالینگ (CLV) اندازه سلول‌های بنیادی را محدود می‌کند. به عبارت دیگر CLV مخالف ژن WUS عمل می‌کند. در واقع در موتان‌های CLV، در یک محدوده وسیع ژن WUS بیان می‌شود و این نشان می‌دهد که ژن WUS به صورت منفی توسط ژن‌های CLV تنظیم می‌شود. ژن CLV₃ یک پروتئین کوچک ترشحی را کد می‌کند و فقط در سلول‌های بنیادی بیان می‌شود (Stahl et al, 2005). این پلی‌پپتید ۹۶ آمینواسیدی اساساً در لایه‌های L₁, L₂ ناحیه مرکزی بیان می‌شود (Cristel et al, 2003). مطالعات ژنتیک مدارک محکمی فراهم کرده است که این سه ژن (CLV₁, CLV₂ و CLV₃) به صورت مشترک در یک مسیر ترارسانی پیام برای نگهداری تعادل بین CZ و PZ عمل می‌کنند. پیشنهاد شده است که CLV₁ و CLV₂ تشکیل یک کمپلکس هترومریک می‌دهند که در آن CLV₁ به وسیله CLV₂ تثبیت می‌شود و پیشنهاد شده است که CLV₃ به عنوان یک لیگاند که رستپور کمپلکس CLV₁-CLV₂ را فعال می‌کند، عمل می‌کند هر چند هیچ مدرک مولکولی وجود ندارد که برهم‌کنش مستقیم بین CLV₃ با کمپلکس CLV₁-CLV₂ را در سلول نشان دهد (Wang et al, 2008).

شواهد موجود در حال حاضر از مدلی پشتیبانی می‌کند که به کمک آن CLV₃ از طریق سلول‌های بنیادی ترشح می‌شود و مسیر پیام‌رسانی CLV₁ را در سلول‌هایی که در اطراف ناحیه مرکز سازمان دهی و در زیر سلول‌های بنیادی واقع شده‌اند، جهت مهار بیان ژن WUS فعال می‌کند. از آنجا که بیان CLV₃ در سلول‌های بنیادی مریستم ساقه دوباره به بیان ژن WUS وابسته است، این تنظیم دو



شکل ۶ اتصال CLV₁ و CLV₂ از طریق تشکیل پل‌های دی‌سولفیدی بین جفت سیستئین‌های حفظ شده در کناره‌های دُمین LRR آن‌هاست (Cristel et al, ۲۰۰۳).

سعید پیرمرادی

کارشناس ارشد زیست‌شناسی سلولی مولکولی
دبیر زیست‌شناسی شهرستان دلفان (استان لرستان)

گفت‌وگوی باکتری‌ها!

گفت‌وگو

مقدمه

از زمان کشف زندگی
باکتری‌ها تصور می‌شد که
چون این موجودات ساده
زندگی تک‌سلولی دارند، تنها

هدف و کار آن‌ها تقسیم‌شدن و ایجاد تعداد بیشتری باکتری است. بر این اساس معتقد بودند که باکتری‌ها موجودات منفردی هستند و به‌صورت انفرادی به تحریکات خارجی پاسخ می‌دهند. این نظریه در سال‌های اخیر دچار تغییرات بسیاری شده است. اکنون مشخص شده است که تعداد زیادی از فرایندهای رشد و نمو و سایر رفتارهایی که در باکتری‌های منفرد وجود ندارند و معمولاً در یک موجود پرسلولی مشاهده می‌شوند، از عوامل ضروری و حیاتی در زندگی این میکروارگانیسم‌ها محسوب می‌شوند. چندین مطالعه ژنتیکی و بیوشیمیایی در سال‌های ۱۹۶۰ و ۱۹۷۰ شواهد و مدارک کاملی مبنی بر وجود یک «رفتار اجتماعی سازمان‌یافته» که سیستم‌های ارتباطی پیچیده‌ای را به خدمت می‌گیرند، ارائه کردند. اگرچه در ابتدا این پدیده نادر به‌نظر می‌رسید و شامل چندین مثال محدود بود، اما اکنون این مسئله به‌صورت فزاینده‌ای مطرح می‌شود که دامنه وسیعی از میکروارگانیسم‌ها توانایی درک کردن و پاسخ به جمعیت سلولی اطراف خود را دارند. اصطلاح «حس رسیدن به حد نصاب» برای توصیف چنین پدیده‌ای که وابسته به تراکم جمعیت است، به‌کار برده شد. اصطلاح انگلیسی «Quorum sensing» معادل «حس رسیدن به حد نصاب»، برای اولین بار در سال ۱۹۹۴ در یک مقاله مروری مورد استفاده قرار گرفت (۱) و اساساً منعکس‌کننده حداقل آستانه توده سلول‌های منفرد برای شروع یک پاسخ دسته‌جمعی و هماهنگ است.

طرفه و وابستگی متقابل بین WUS و $CLV3$ را می‌توان به صورت یک فیدبک تنظیمی مدار بسته $CLV-WUS$ -feedback loop در نظر گرفت.

پی‌نوشت‌ها

1. zones
2. ground tissue
3. germ cell
4. Peripheral Zone
5. Central Zone
6. Rib Zone (Rib or Pith Meristem)
7. Organizing Center
8. $CLV-WUS$ feedback loop
9. Wuschel

منابع

1. Bowman.J and Eshed. Y.(2000) Formation and maintenance of the shoot apical meristem., Vol. 5. No. 3 1360 - 1385/00/\$ – see front matter © 2000 Elsevier Science Ltd. All rights reserved. PII: S1360-1385(00)01569-7
2. Clark.S. (2001) Macmillan Magazines Ltd CELL SIGNALLING AT THE SHOOT MERISTEM NATURE REVIEWS | MOLECULAR CELL BIOLOGY
3. Cristel C. Carles and Jennifer C. Fletcher.(2003) Shoot apical meristem maintenance: the art of a dynamic balance USDA/UC Berkeley, Plant Gene Expression Center, 800 Buchanan Street, Albany, CA 94710, USA .TRENDS in Plant Science Vol.8 No.8 August 2003
4. Groß-Hardt R. Laux T. Stem cell regulation in the shoot meristem(2003). Journal of Cell Science 116, 1659-1666 © 2003 The Company of Biologists Ltd. doi:10.1242/jcs.00406
5. Laux.T, Würschum.T and Breuninger.H. Genetic Regulation of Embryonic Pattern formation(2004). The Plant Cell 16:S190-S202
6. Mayer.K Schoof.H, Haecker.A, Lenhard.M, rgens.G, and Laux.T*(1998) Role of WUSCHEL in Regulating Stem Cell Fate in the Arabidopsis Shoot Meristem. Cell, Vol. 95, 805–815, December 11, 1998,
7. Sablowski.R. Flowering and determinacy in Arabidopsis. Journal of Experimental Botany(2007) 58(5):899-907; doi:10.1093/jxb/erm002
8. stahl.Y and SIMON.R (2005). Plant stem cell niches. Int. J. Dev. Biol. 49: 479-489
doi: 10.1387/ijdb.041929ys
9. Tax.F or (E. Tax)F (2006) Meristems in the Movies: Live Imaging as a Tool for Decoding Intercellular Signaling in Shoot Apical Meristems The Plant Cell 18:1331-1337
10. Wang.Y. and Li.J. Molecular Basis of Plant Architecture. (2008). Annu. Rev. Plant Biol. 59:253–79. doi:10.1146/annurev.arplant.59.032607.092902
11. Williams.L and Fletcher.J. (2005). Stem cell regulation in the Arabidopsis shoot apical meristem. 1369-5266/\$ – see front matter # 2005 Elsevier Ltd. All rights reserved. DOI 10.1016/j.pbi.2005.09.010