

## بررسی ویژگی‌های تکوینی دانه گرده و تخمک در گونه *Centaurea iberica* Trevir. ex Spreng

عبدالکریم چه‌رگانی<sup>۱\*</sup>، ناصر حسینی<sup>۲</sup>، منا ناظمی<sup>۲</sup> و حسین لاری یزدی<sup>۲</sup>

<sup>۱</sup> گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه بوعلی سینا، همدان

<sup>۲</sup> گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه آزاد اسلامی واحد بروجرد، بروجرد

<sup>۳</sup> گروه گیاهان دارویی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه اراک، اراک

### چکیده

مطالعات رویان‌شناختی جایگاه ویژه‌ای در علم گیاه‌شناسی و تاکسونومی گیاهی دارند. در این پژوهش مراحل و چگونگی تکوین تخمک و دانه گرده در گیاه *Centaurea iberica* بررسی شد. گل‌ها و غنچه‌ها در مراحل مختلف نمو برداشت شده، در FAA<sub>70</sub> تثبیت و در الکل ۷۰٪ نگهداری شد. نمونه‌ها پس از قالب‌گیری در پارافین با میکروتوم برش‌گیری گردید. رنگ‌آمیزی با هماتوکسیلین و انوزین انجام گرفت. لام‌های تهیه شده از مراحل مختلف تکوینی با دقت با استفاده از میکروسکوپ نوری بررسی گردید. بر اساس نتایج حاصل از این بررسی، تخمک به شکل واژگون، دوپوسته‌ای و کم‌خورش بوده و تکوین کیسه رویانی از طرح تک اسپوری و تیپ پلی‌گونوم پیروی می‌کند. پس از تقسیم میوز تترادهای مگاسپور آرایش خطی دارند. کیسه رویانی ابتدا بسیار کوچک است؛ به طوری که هسته‌های آن آرایش خطی فشرده را به خود می‌گیرند، اما در جریان بلوغ، کیسه رشد طولی قابل توجهی پیدا می‌کند. بساک به صورت چهار کیسه‌ای است. در *C. iberica* لایه تاپی از نوع پلاسمودیومی با یاخته‌های دو هسته‌ای است. آرایش تترادهای میکروسپور در این گونه به صورت تتراهدرال، تراگونال و خطی و دانه‌های گرده از نوع سه شکافه و دو یاخته‌ای است.

**واژه‌های کلیدی:** دانه گرده، تخمک، کیسه رویانی، میکروسپور، *Centaurea iberica*

### مقدمه

۲۳۰۰۰ گونه دارد. در این تیره تقسیم‌بندی سرده‌ها و تشخیص مرز بین آنها اغلب مشکل‌زا بوده و برخی از آنها باید پی در پی به زیر گروه‌های کوچک‌تر تقسیم شوند

تیره آفتابگردان (Asteraceae) بزرگترین تیره گیاهی است (Bremer, 1994). بر اساس گزارش‌های باغ گیاه‌شناسی سلطنتی کیو، این تیره بیش از ۱۶۰۰ سرده و

(Richards, 1997; 2001)، افزایش یاخته‌های آنتی‌پود (Harling, 1951)، تکوین کیسه رویانی ۴ یاخته‌ای (Davis, 1968) و وجود آپومیکیسی (Chaudhury, et al., 2001).

در مقایسه با اطلاعات گردآوری شده درباره نمو دانه گرده، شناخت کمتری از نمو گامتوفیت ماده و ارتباط کیسه رویانی با تخمک قبل و بعد از لقاح، در دسترس است. مقداری اطلاعات درباره اولین مراحل نمو تخمک نیز صرفاً در گزارش‌های Roth (۱۹۵۷) و Schulz و Jensen (۱۹۸۱) یافت می‌شود. بر پایه شباهت‌های زیاد در ساختار کیسه رویانی (تکوین نوع نرمال یا تیپ علف هفت‌بند) که در بخش عمده‌ای از نهادانگان وجود دارد و عمومیت مطلق لقاح مضاعف در بین آنها، به نظر می‌رسد این ویژگی‌ها یکباره در تاریخ تکاملی نهادانگان، به وجود آمده‌اند (Romanov, 1944; Maheshwari, 1950). اطلاعات جدید تهیه شده توسط شاخه‌های مختلف علوم زیستی از قبیل ریخت‌شناسی، زیست‌شناسی تولید مثلی و زیست‌شناسی تکوینی، بایستی مطالعات رویان‌شناسی با دیدگاه تکاملی را تکمیل نمایند که در این زمینه پژوهش‌های متعددی به ویژه در ارتباط با جنبه‌های مختلف رویان‌زایی توصیفی و مقایسه‌ای صورت گرفته است (Johri et al., 1992).

تاکسون مورد بررسی در این پژوهش، گونه *Centaurea iberica* Trevir. ex Spreng. که متعلق به تیره Asteraceae و طایفه *Cynareae* است. هدف از انجام این بررسی، تجزیه و تحلیل مراحل تکوینی گامتوفیت نر و ماده است. علاوه بر آن، در این پژوهش سعی شد تا کلیه صفات ارزشمند در مورد اندام‌های زایشی، با استناد به مطالعات مرجع شناختی، در تاکسون مورد مطالعه، بررسی

(Hind et al., 1995). یکی از مشکلات اساسی آرایه‌شناختی در این تیره ارتباطات بین سرده‌ها، طایفه‌ها و همچنین وجود گونه‌های چند شکل (پلی‌مورف) است (Torrell et al., 1999)، که مطالعات تکوینی و رویان‌شناختی می‌تواند به حل مشکلات آرایه‌شناختی در این تیره نیز کمک نماید.

سرده‌ها و گونه‌های فراوان این تیره، پراکنش جهانی، و این حقیقت که شامل تعداد زیادی گیاه مفید و دارویی است این تیره را موضوع مطالعات متعددی نموده است (Watanabe, 2002). بسیاری از گیاهان این تیره از جمله *Centaurea* از نظر دارویی و داشتن اسانس، ارزش ویژه‌ای دارند (Valles et al., 2005). مطالعات متعدد کاربولوژیک و فیتوشیمی در این آرایه صورت گرفته است (Valles et al., 2005). اما با وجود این، به نظر می‌رسد که مطالعات تکوینی و رویان‌شناختی محدودی در این تیره انجام شده است، بنابراین هنوز انجام مطالعات جدید تکوینی برای افزایش دانش و آگاهی درباره گیاهان این تیره ضروری است (Shamrov, 1998). همچنین پیش‌بینی می‌شود مطالعات تکوینی و رویان‌شناختی بتواند در کنار سایر مطالعات در حل مشکلات آرایه‌شناختی این گروه نیز همانند سایر تیره‌های گیاهی استفاده شود (Johri et al., 1992). بر اساس مطالعات رویان‌شناختی محدود که در این تیره انجام شده است، ویژگی‌های استثنایی و نادر متعددی در این گیاهان این تیره گزارش شده است. برخی از موارد استثنایی و نادر مشاهده شده در گیاهان این تیره عبارت است از: وجود پدیده Nemece یعنی تشکیل ساختارهایی شبیه به کیسه رویانی در دانه گرده (Davis, 1964; Batygina, 1987)، افزایش یاخته‌های قرینه (سینرژیدها) در کیسه رویانی (Cichan and Palser, 1982; Pandey,

ظهور و تکوین پرچم‌ها زودتر از ظهور مادگی است؛ به طوری که در زمان تشکیل پریموردیوم تخمکی، میله‌ها و بساک‌ها با چهار کیسه گرده و لایه‌های تشکیل دهنده دیواره کیسه‌های گرده قابل تشخیص هستند (شکل 1B). تعداد پرچم‌ها در گونه مورد بررسی پنج عدد است که به صورت جدا از هم و با آرایش چرخه‌ای بر روی یک دایره قرار گرفته‌اند و کیسه‌های بساک از پهلو به یکدیگر متصل می‌شوند و استوانه‌ای را در اطراف خامه تشکیل می‌دهند (شکل 1F).

### تکوین بساک

بساک به صورت تتراسپورانژ یا چهار کیسه گرده‌ای است (شکل 1E). هر میکروسپورانژ در ابتدای نمو از یک گروه یاخته‌های زیر اپیدرمی به نام آرکسپور تشکیل یافته که با تقسیمات مماسی خود بافت هاگزا و لایه‌های جداری میکروسپورانژ را تولید می‌کنند (شکل 1B). به دنبال تقسیمات مماسی یاخته‌های لایه جداری، ساختار چهار لایه‌ای دیواره میکروسپورانژ یا کیسه گرده به وجود می‌آید که این لایه‌ها از سمت خارج به داخل عبارتند از لایه مکانیکی که زیر اپیدرم واقع است، لایه میانی که بین لایه مغذی (تابی) و مکانیکی قرار دارد و لایه مغذی که بافت هاگزای بساک را احاطه می‌کند. هر یک از چهار لایه مذکور صرفاً از یک ردیف یاخته تشکیل شده‌اند (شکل 1B).

به دنبال تقسیمات میتوزی در توده یاخته‌های هاگزایی که مرکز کیسه گرده را پُر می‌کنند میکروسپوروسیت‌ها یا یاخته‌های مادر گرده ایجاد می‌شوند و همان‌طور که در شکل 1B مشخص است در حال ورود به تقسیم میوز هستند و با حجم زیاد، سیتوپلاسم متراکم و هسته‌های درشت و

شوند. از آنجا که اغلب پژوهش‌هایی که با دیدگاه سیستماتیک بر روی اندام‌های زایشی صورت گرفته، به دلیل سادگی نسبی کار و کثرت دانه‌های گرده، بر روی خصوصیات دانه گرده بوده است، به نظر می‌رسد که مطالعه اندام زایشی ماده، به ویژه مراحل تکوین کیسه رویانی ارائه‌دهنده ویژگی‌های ارزشمند و بسیار متنوعی است که می‌تواند از دیدگاه سیستماتیک مورد توجه واقع شود.

### مواد و روش‌ها

گل‌ها و جوانه‌های گونه مورد مطالعه در اوایل تابستان از گل‌دشت بروجرد جمع‌آوری شد، و نمونه هرباریومی گونه مورد نظر در هرباریوم دانشگاه بروجرد (BUH) نگهداری می‌شود. گل‌ها و غنچه‌ها در مراحل مختلف تکوین جهت تثبیت در (Formalin Acetic acid Ethanol) FAA70% قرار داده شد. سپس ذخیره‌سازی در الکل 70٪ صورت گرفت. پس از جاسازی، برش‌گیری نمونه‌ها در قالب‌های پارافین با میکروتوم در اندازه 10-5 μm صورت گرفت (Xue and Li, 2005). شفاف‌سازی نمونه‌ها مطابق روش Yeung (1984) و رنگ‌آمیزی مضاعف هسته و سیتوپلاسم به وسیله هماتوکسیلین و اتوزین صورت گرفت. نمونه‌های مورد مطالعه با میکروسکوپ نوری Olympus CX21FS1 (Japan) بررسی شد و عکس‌برداری به کمک دوربین دیجیتال مدل Canon Pc. 1049 انجام گرفت.

### نتایج

#### تشکیل پرچم

پرچم‌ها ابتدا به صورت برجستگی‌های کوچک مریستمی بر روی نهنج و در زیر پوشش کاسبرگ‌ها ظاهر شده (شکل 1A) و سپس به سرعت رشد و نمو می‌یابند.

رویشی و زایشی هستند. اطراف هر میکروسپور رها شده از پوشش کالوزی را دیواره آگزین اولیه در بر گرفته است. دیواره پکتوسلولزی دیگری نیز به نام انتین، در مجاورت سیتوپلاسم تشکیل می‌شود که در محل شیارها ضخیم‌تر است. باز شدن بساک تتراسپورانژ با ایجاد شکاف طولی صورت می‌گیرد و در این زمان لایه تاپی تحلیل رفته است. در این گونه، دانه‌های گرده بالغ آزاد شده از بساک، بیضی شکل بوده و همچنین سه شیار رویشی که محل‌های رویش لوله گرده هستند، بر روی سطح دیواره آنها مشاهده می‌شود (شکل ۱F).

### تکوین تخمک

در نمونه مورد بررسی، تخمک‌ها از نوع واژگون، دو پوششی با خورش کم هستند (شکل ۲A). تخمک‌ها در ابتدا به صورت برجستگی کوچک در جدار تخمدان پدیدار می‌شوند. پریموردیوم تخمکی کمی انحنای برمی‌دارد و کم و بیش هلالی شکل می‌شود. بنیان‌گذاری پوسته‌های تخمک در طرفین جسم تخمک و در قاعده خورش ابتدا به صورت برجستگی‌های چند یاخته‌ای صورت می‌گیرد. هر چند زمان تشکیل پوسته درونی زودتر است (شکل ۲B)، ولی پوسته بیرونی نسبت به پوسته درونی از رشد سریع‌تری برخوردار است. انتهای آزاد پوسته‌ها در قطب سفیدی تخمک ایجاد مجرای باریک میکروپیلی یا سفیدی را می‌کند، که شکل میکروپیل به صورت خطی راست، با کمی انحنای داسی شکل است. وجود یا عدم لایه آندوتلیوم نیز اهمیت تاکسونومیک دارد. یاخته‌های این لایه دارای هسته کاملاً واضح و سیتوپلاسمی متراکم هستند که از پایداری زیادی برخوردار است، به طوری که در زمان تشکیل رویان نیز حضور دارند (شکل ۲F). به دنبال رشد

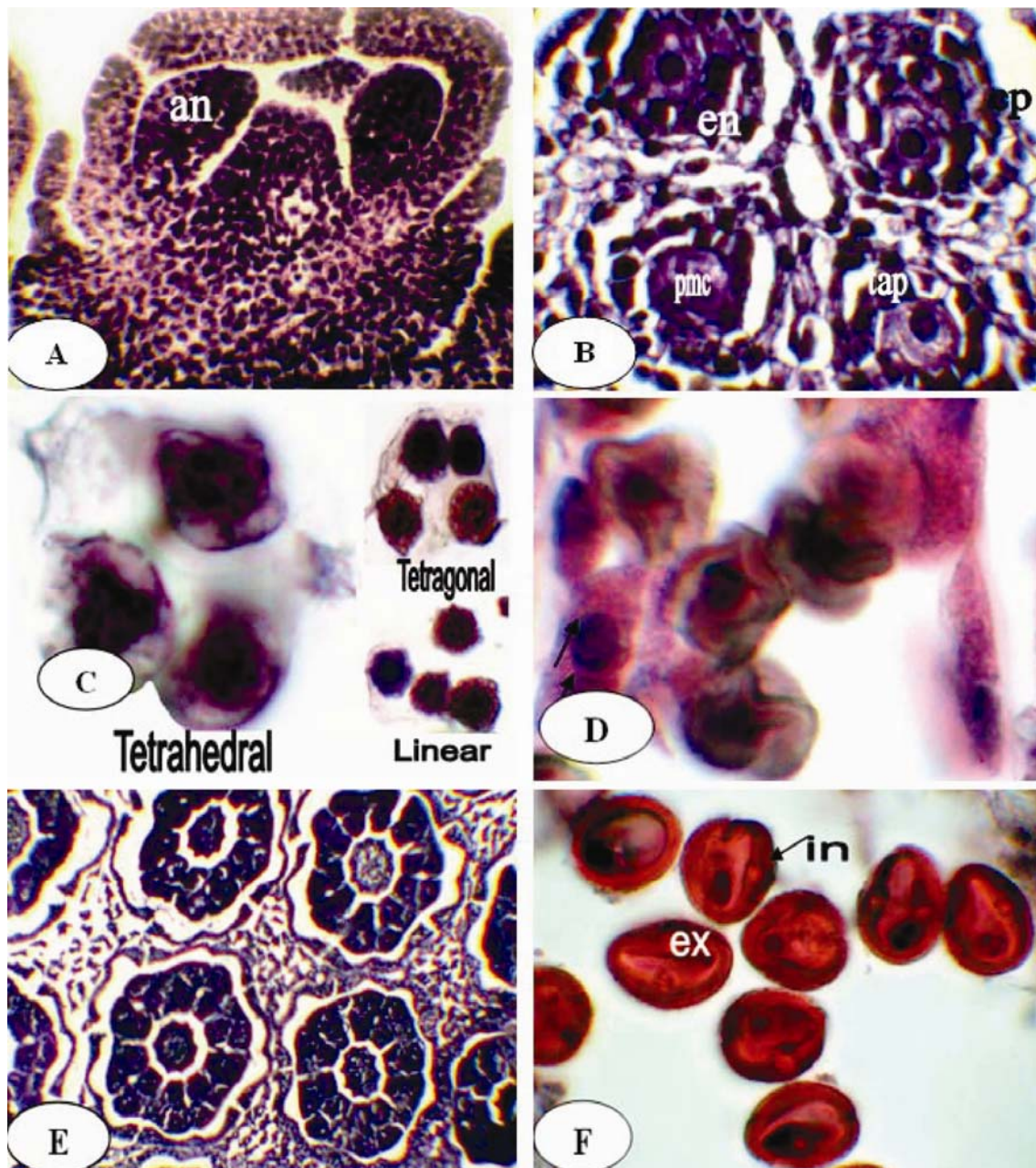
مشخص از یاخته‌های اطرافشان قابل تشخیص هستند. با شروع میوز، کالوز در اطراف میکروسپوروسیت‌ها شروع به تشکیل می‌کند. در طی فرآیند میکروسپورزایی، به دنبال تقسیم میوز I در میکروسپوروسیت‌ها بدون تشکیل صفحه یاخته‌ای، دو هسته دیادی در یک سیتوپلاسم مشترک قرار می‌گیرند. بعد از تقسیم میوز II چهار هسته هاپلوئید به وجود می‌آید و به طور همزمان بین چهار هسته حاصله سیتوکینز رخ می‌دهد (شکل ۱C). در *C. iberica* آرایش تتراسپوره‌ای ایجاد شده در داخل پوشش کالوزی، از نوع تترگونال، تتراهدراال و خطی است (شکل ۱C). تمایز و تخصص‌یافتگی بیشتر یاخته‌های لایه‌های دیواره میکروسپورانژ همزمان با میوز رخ می‌دهد. بنابراین، یاخته‌های لایه تاپی که نقش اصلی آنها رساندن مواد مغذی به میکروسپوره‌ای در حال نمو است، به طور معمول در مرحله تتراد به حداکثر اندازه می‌رسند. در بساک *C. iberica* لایه تاپی از نوع پلاسمودیومی است. یاخته‌های تاپی در گونه مذکور دو هسته‌ای هستند و هسته‌ها بزرگ و کاملاً مشخص‌اند (شکل ۱D). همچنین یاخته‌های تاپی به علت نقش مغذی، بیشترین رنگ‌پذیری را نسبت به سایر یاخته‌های دیواره بساک دارند (شکل ۱B). با اتمام میوز، دیواره کالوزی اطراف این یاخته‌ها به صورت همزمان شروع به تجزیه سریع می‌کند و سرانجام میکروسپوره‌ای جوان در یک تتراد از یکدیگر جدا می‌شوند. رشد محسوس میکروسپورها بلافاصله پس از رهایی آنها از پوشش کالوزی به خوبی قابل مشاهده است که همراه با آبگیری و واکوئل شدن سیتوپلاسم است. نمو میکروسپور با انجام یک تقسیم میتوز کامل می‌شود؛ بدین ترتیب که تقسیم میتوز نامساوی موجب تشکیل دو یاخته متفاوت از نظر عملکردی و ریخت‌شناختی می‌شود که یاخته‌های

گونه، دو قطبی، هفت یاخته‌ای و هشت هسته‌ای و از نوع پلی‌گونوم است. همچنین دو هسته یاخته مرکزی به تدریج به هم نزدیک‌تر شده و همزمان به سمت دستگاه تخم مهاجرت می‌کنند (شکل ۲E)، تا این که در نزدیکی دستگاه تخم و مصادف با تمایز دستگاه تخم، یعنی زمانی که دستگاه تخم گلابی شکل می‌شود و دیواره مشخصی پیدا می‌کند، با هم تلفیق می‌شوند و هسته ثانویه را ایجاد می‌کنند (شکل ۲E). آنتی‌پودها یا یاخته‌های قطب شالازی نیز به طور سریع و قبل از عمل لقاح در کیسه رویانی از بین می‌روند. بدین ترتیب، کیسه رویانی بالغ که در آن تمایز یافتگی اجزا نشان‌دهنده خصوصیات ویژه تاکسون است، کامل شده، و در این حالت کیسه رویانی آماده لقاح است (شکل ۲E). به دنبال لقاح یاخته تخم‌زا با یکی از اسپرم‌های لوله گرده و تشکیل یاخته تخم، رویان کروی شکل ایجاد می‌شود (شکل ۲F) و شروع به تکوین می‌نماید. در گونه *C. iberica* از ترکیب هسته ثانویه با دومین اسپرم و تقسیمات پی در پی یاخته حاصله، بافت ذخیره‌ای آلبومن (آندوسپرم) سنسیتیوم به وجود می‌آید. هسته‌های حاصل از تقسیم تخم ضمیمه، به علت فقدان دیواره جداکننده، توده‌ای سیتوپلاسمی با هسته‌های بی‌شمار به نام آلبومن هسته‌ای (سنسیتیوم) را تشکیل می‌دهند. رویان کروی در رأس یک سوسپانسونور بلند قرار دارد (شکل ۲F).

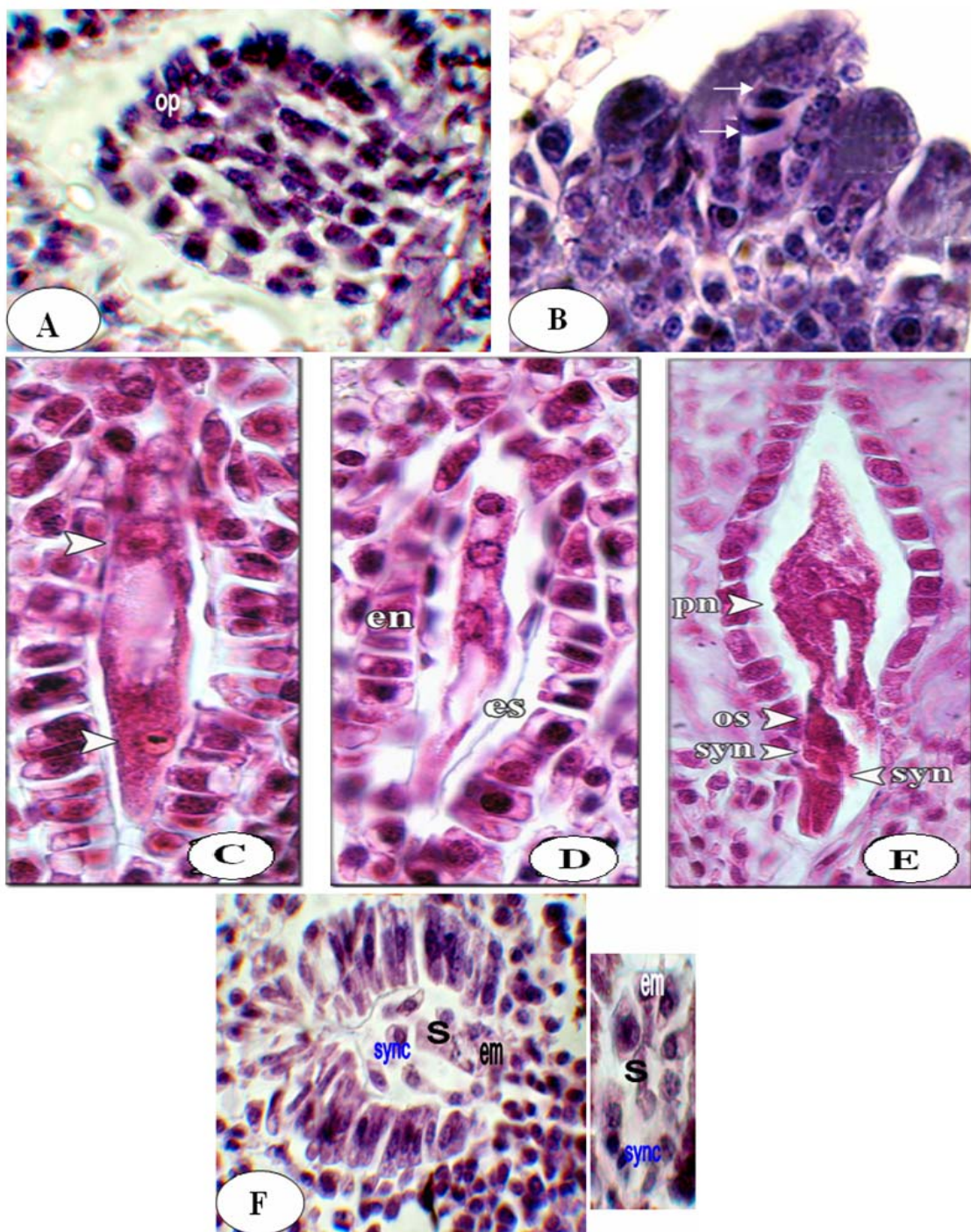
سریع یکی از یاخته‌های خورش، یاخته‌ای به نام آرکسپور یا یاخته مادر مگاسپور تمایز می‌یابد. سپس یاخته مادر مگاسپور به دنبال افزایش حجم، متحمل تقسیم میوز می‌شود. اولین تقسیم میوزی مگامتوسیت موجب تشکیل دو یاخته دیاد می‌گردد (شکل ۲B)، و دومین تقسیم میوزی آن موجب تشکیل چهار یاخته تتراد می‌شود. آرایش تترادها در این گونه از نوع خطی است که در این مرحله از نمو، پوسته‌های تخمک بیشتر از سه چهارم از جسم تخمک را بر گرفته‌اند. سپس سه یاخته تحلیل رفته و تنها یاخته باقی‌مانده که مگاسپور فعال یا عملکردی نامیده می‌شود، به کیسه رویانی تحول می‌یابد.

### نمو کیسه رویانی

هسته یاخته بنیادی کیسه رویانی در این گونه سه تقسیم میتوزی متوالی را انجام می‌دهد. نخستین تقسیم میتوزی موجب تشکیل کیسه رویانی دو هسته‌ای می‌شود (شکل ۲C). به دنبال انجام دومین تقسیم میتوزی در هر کیسه رویانی، چهار هسته تشکیل می‌شود (شکل ۲D). حاصل تقسیم سوم، کیسه رویانی هشت هسته‌ای است که شامل یک یاخته میانی تخم‌زا و دو یاخته قرینه (سینرژید) است و در قسمت بُنی، سه یاخته آنتی‌پود به وجود می‌آید. یک یاخته مرکزی هم شامل دو هسته قطبی جدا شده از قطب‌های بُنی و سفتی است که بیشترین حجم کیسه رویانی توسط آن اشغال می‌گردد. بنابراین، کیسه رویانی در این



شکل ۱- مراحل تکوین بساک و دانه گرده در *Centaurea iberica*: (A) پرچم‌ها (an) به صورت برآمدگی‌های کوچکی بر روی نهنج پدیدار شده‌اند؛ (B) میکروسپوروسیت‌ها (pmc) با سیتوپلاسم متراکم، اندازه بزرگ و هسته‌های مشخص از یاخته‌های بافت احاطه‌کننده متمایز شده‌اند و در اطراف آنها کالوز شروع به تشکیل می‌کند. سه لایه دیواره بساک قابل تشخیص است: اپیدرم (ep)، لایه مکانیکی (en)، لایه تاپی (tap)؛ (C) آرایش میکروسپورها در داخل پوشش کالوزی از نوع تراهدرال، تراگونال و خطی است؛ (D) لایه تاپی پلاسمودیومی و دو هسته‌ای (↑↑)؛ (E) برش عرضی از پرچم‌ها و بخشی از گل‌آذین که نشان‌دهنده گلچه‌ها، که در آن پرچم‌های متصل بساک نیز قابل مشاهده هستند؛ (F) شکل نمای قطبی دانه گرده بالغ بیضی شکل دو یاخته‌ای و سه لوبه با سه فرو رفتگی مربوط به سه شیار مشاهده می‌شود، اگرین (ex) که در محل شیارها وجود ندارد و انتین (in) که در محل شیارها ضخیم‌تر بوده و به صورت کمی بیرون‌زده قابل تشخیص است.



شکل ۲- مراحل تشکیل تخمک و کیسه رویانی در *Centaurea iberica*: (A) پریموردیوم تخمکی (op)، یک تخمک تمایز نیافته جوان، به صورت برجستگی کوچک تقریباً کروی و در جدار تخمدان پدیدار می‌شود؛ (B) تشکیل دو یاخته دیاد (↑↑)؛ (C) تشکیل کیسه رویانی دو هسته‌ای (↑↑)؛ (D) ایجاد کیسه رویانی (es) با چهار هسته، لایه آندوتلیوم (en) با رنگ پذیری بیشتر نسبت به یاخته‌های اطراف قابل تشخیص است؛ (E) کیسه رویانی بالغ (es) که آماده لقاح است: یاخته تخم‌زا (os)، سینرژیدها (syn)، هسته قطبی (pn)؛ (F) رویان کروی شکل (em) در رأس یک سوسپانسور بلند (s) قرار دارد.

## بحث

### تکونین بساک و دانه گرده

در گونه مورد مطالعه، نمو سه لایه‌ای دیواره بساک بر اساس تیپ دو لپه‌ای انجام می‌گیرد که با نظریه Davis (۱۹۶۶) و Pullaiah (۱۹۷۹) در مورد گیاهان تیره Asteraceae همسویی دارد. یاخته‌های لایه تاپی درجه بالایی از پلوئیدی را نشان می‌دهند که نمایانگر فعالیت متابولیسمی بالای آنهاست و از این نظر شبیه به یاخته‌های آنتی‌پود کیسه رویانی هستند (Maheshwari, 1950). در نهان‌دانگان دو تیپ اصلی نمو لایه تاپی بساک قابل تشخیص است (Pacini et al., 1985): ترشچی (جداری) و آمیبی (Periplasmodial). در گیاه مورد مطالعه، لایه تاپی از نوع پلاسمودیومی است که در آن تکثیر هسته‌ها صورت گرفته و تعداد هسته‌ها در هر یاخته به دو یا سه افزایش می‌یابد. لایه تاپی آمیبی برای گونه‌های متعددی از تیره Asteraceae گزارش شده است (Pacini et al., 1985). گزارش ما در مورد لایه تاپی گونه *C. iberica* با نظر Gotelli و همکاران (۲۰۰۸) در مورد *Helianthus annuus* مطابقت می‌کند. آرایش میکروسپوره‌های داخل دیواره کالوزی در *C. iberica* از نوع تتراهدراک و تترائگونال مشاهده شد، در صورتی که در مورد برخی گونه‌های دیگر تیره Asteraceae مانند *Helianthus annuus* (Gotelli et al., 2008) و *Eupatorium laevigatum* (Coleman, 2005) آرایش میکروسپوره‌ها تنها از نوع تتراهدراک گزارش شده است. میکروسپورها در زمان آزاد شدن از تترادها هیچ واکنشی نداشته و دارای یک سیتوپلاسم متراکم، شکل منظم با یک هسته حجیم قرار گرفته در بخش میانی هستند. هسته‌ها با روش میتوز تقسیم شده و دو هسته نابرابر را به وجود می‌آورند که هسته

بزرگتر رویشی و هسته کوچکتر زايشی است. بنابراین، دانه گرده در گونه مورد مطالعه به صورت دو یاخته‌ای و سه شیاره دیده شد که بر خلاف گزارش‌های Pullaiah (۱۹۷۹) و Johri و همکاران (۱۹۹۲) است که بیان داشته‌اند دانه گرده در گیاهان تیره Asteraceae به صورت سه یاخته‌ای است. دانه گرده سه شیاره از خصوصیات دولپه‌ای‌های پیشرفته است (باتی گینا، ۱۳۸۷).

### تکونین تخمک و کیسه رویانی

نتایج این مطالعه نشان داد که در هر تخمدان فقط یک تخمک واژگون کم خورش وجود دارد. در لایه زیر اپیدرمی تخمک فقط یک یاخته آرکتوسپوری وجود دارد که با پیشرفت رشد و تکونین تخمک، مستقیماً به یاخته مادر مگاسپور تمایز می‌یابد. موقعیت زیر اپیدرمی یاخته مگاکامتوسیت در سایر گیاهان این تیره نیز گزارش شده است (Johri et al., 1992).

مطالعه مگاسپوروژنر گونه مورد مطالعه، نشان می‌دهد که شکل تتراد به صورت خطی است. وجود تترادهای خطی در گیاهان این تیره به وسیله پژوهشگران متعددی گزارش شده است (Kapil and Bhatnagar, 1981; Rangaswamy and Pullaiah, 1986; Huang and Russell, 1992). سه مگاسپور دیگر که به صورت غیر عملکردی هستند توسط کالوز احاطه شده و نهایتاً تخریب می‌شوند، که بر اساس نظریه Webb و Gunning (۱۹۹۰) وظیفه اصلی کالوز در طی مگاسپوروژنر، متوقف کردن عملکرد مگاسپور غیر عملکردی است. زمان ترکیب هسته‌های قطبی با توجه به الگوی نموی کیسه رویانی می‌تواند متفاوت باشد (Haig, 1990; Huang and Russell, 1992)، که در گونه *C. iberica* این ترکیب قبل از لقاح است. وجود سه یاخته آنتی‌پودال از جمله ویژگی‌های تیپ



تشکیل می‌شود، به گونه‌ای که هسته‌های حاصل از تقسیم تخم ضمیمه به علت فقدان دیواره جدا کننده، توده‌ای سیتوپلاسمی با هسته‌های بی‌شمار به نام بافت نموی را تشکیل می‌دهد. در این مرحله جنین کروی در رأس یک سوسپانسر بلند قابل مشاهده است.

در تخمک این گونه، بر اثر تغییر شکل یاخته‌های داخلی خورش که بعداً در تماس با کیسه رویانی قرار می‌گیرند، یک لایه از یاخته‌های ترش‌چی به نام آندوتلیوم تشکیل می‌شود (Areakal, 1963). در گونه بررسی شده، آندوتلیوم از پایداری زیادی برخوردار است و یاخته‌های آن طرح‌های منظم و یکنواختی را نشان می‌دهند.

پلی‌گونوم است (Maheshwari, 1950; Newcomb, 1972)، که در گونه مورد مطالعه نیز سه یاخته آنتی‌پودال مشاهده می‌شود. الگوی تیپ علف هفت‌بند یا پلی‌گونوم متداول‌ترین الگوی نموی کیسه رویانی است که در ۷۰ درصد از گیاهان گل‌دار وجود دارد (Maheshwari, 1950; Haig, 1990; Huang and Russell, 1992).

سینرژیدها یاخته‌های ناپایداری هستند که قبل از لقاح تخریب می‌شوند (Maheshwari, 1950). در این گونه، تخریب سینرژیدها قبل از لقاح است که مطابق با نظریه Newcomb (۱۹۷۲) و Yan و همکاران (۱۹۹۰) است. در گونه *C. iberica* در ابتدای رویان‌زایی آندوسپرم هسته‌ای

#### منابع

باتی گینا، تی. بی. (۱۳۸۷) رویان‌شناسی گیاهان گل‌دار. ترجمه رضائزاد، ف. و چهرگانی‌راد، ع. انتشارات دانشگاه شهید باهنر، کرمان.

- Areakal, G. D. (1963) Embryological studies in Canadian representatives of the tribe Rhinanthae and Scrophulariaceae. Canadian Journal of Botany 41:267-305.
- Batygina, T. B. (1987) Embryology of flowering plants: terminology and concepts. Science Publishers, New York.
- Bremer, K. (1994) Asteraceae, Cladistics and Classification. Timber Press, Portland, Oregon.
- Chaudhury, A. M., Koltunow, A., Payn, T., Luo, M., Tucker, M. R., Dennis, E. S. and Peacock, W. J. (2001) Control of early seed development. Annual Review of Cell and Developmental Biology 17: 677-699.
- Cichan, M. A. and Palser, B. F. (1982) Development of normal and seedless achenes in *Cichorium intybus* (Compositae). American Journal of Botany 69: 885-895.
- Coleman, J. R. (2005) Embryology and cytogenetic of *Eupatorium laevigatum* (Asteraceae). Genetics and Biology 28: 123-128.
- Davis, G. L. (1964) Embryological studies in the Compositae. IV. Sporogenesis, gametogenesis, and embryogeny in *Brachycome ciliaris* (Labill.) Less. Australian Journal of Botany 12: 142-151.
- Davis, G. L. (1966) Systematic embryology of the Angiosperms. John Wiley and Sons, New York.
- Davis, G. L. (1968) Apomixis and abnormal anther development in *Calotis lappulacea* Benth (Compositae). Australian Journal of Botany 16: 1-17.
- Gotelli, M. M., Galati, B. G. and Medan, D. (2008) Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). Annales Botanici Fennici 45:81-96.
- Haig, D. (1990) New perspective on the angiosperm female gametophyte. Botanical Review 56: 236-274.
- Harling, G. (1951) Embryological studies in the Compositae: Anthemideae -Chrysantheminae.

- Acta Horticulture Bergiani 16: 1-56.
- Hind, D. J. N. (1995) Compositae (ed. Stannard, B. L.) 187-278. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Huang, B. Q. and Russell, S. D. (1992) Female germ Unit: Organization, isolation and function. International Review of Cytology 140: 233-292.
- Johri, B. M., Ambegaokear, K. and Srivastava, P. S. (1992) Comparative embryology of Angiosperms. Springer-Verlag. Berlin, Germany.
- Kapil, R. N. and Bhatnagar, A. K. (1981) Ultrastructure and biology of female gametophyte in flowering plants. Cytology 70: 291-337.
- Maheshwari, J. K. (1950) An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill, New York.
- Newcomb, W. (1972) The development of the embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) after fertilization. Canadian Journal of Botany 51: 879-898
- Pacini, E., Franchi, G. G. and Hesse, M. (1985) The tapetum: its form, function and possible phylogeny in Embryophyta. Plant Systematics and Evolution 149:155-185.
- Pandey, B. P. (2001) A textbook of botany, Angiosperms. Taxonomy, Anatomy, embryology (including tissue culture) and economic botany. McGraw Hill, New York.
- Pullaiah, T. (1979) Embryology of *Adenostemma*, *Elephantopus* and *Vernonia* (Compositae). Botanica Notiser 32: 51-56.
- Rangaswamy, V. and Pullaiah, T. (1986) Studies in the embryology of *Senecio candicans* DC. (Compositae). Journal of Indian Botanical Society 65: 509-512.
- Richards, A. J. (1997) Plant breeding systems. Chapman and Hall, New York.
- Romanov, I. D. (1944) The evolution of angiosperm embryo sacs. Ph.D. Thesis, Tashkent, Uzbekistan.
- Roth, I. (1957) Die Histogenese der Integumente von *Capsella bursa-pastoris* Und, ihre morphologische Bedeutung. Flora 145: 212-235.
- Schulz, P. and Jensen, W. A. (1981) Pre-fertilization ovule development in *Capsella*: ultrastructure and ultracytochemical localization of acid phosphatase in the meiocytes. Protoplasma 107: 27-45.
- Shamrov, I. (1998) Ovule classification in flowering plants- new approach and concepts. Botanische Jahrbucher fur Systematik 120: 377-400.
- Torrell, M., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. and Valles, J. (1999) Phylogeny of *Artemisia* (*Asteraceae-Anthemideae*) inferred from nuclear ribosomal DNA (ITS) sequences. Taxon 48: 721-36.
- Valles, J., Garnatje, T., Garcia, S., Sanz, M. and Korbkov, A. (2005) Chromosome numbers in the tribes Anthemideae and Inuleae (*Asteraceae*) from Kazakstan. Botanical Journal of the Linnean Society 148: 77-85.
- Watanabe, W. (2002) Index to chromosome numbers in *Asteraceae*. Retrieved from <http://www.asteraceae.cla.kobeu.ac.jp/index.html>. On: 15 August 2008.
- Webb, M. C. and Gunning, B. E. S. (1990) Embryo sac development in *Arabidopsis thaliana*: Megasporogenesis, including the microtubular cytoskeleton. Sexual Plant Reproduction 3: 244-256.
- Xue, C. Y., Li, D. Z. (2005) Embryology of *Megacodon stylophorus* and *Veratilla baillonii* (*Gentianaceae*): description and systematic implication. Botanical Journal of the Linnean Society 147: 317-331.
- Yan, H., Yang, H. Y. and Jensen, W. (1990) Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization. Canadian Journal of Botany 69:191-202.
- Yeung, E. C. (1984). Histological and histochemical staining procedures. In: Cell culture and somatic cell genetics of plants (ed. Vasil, I. K.) 689-697, Academic Press, Orlando, Florida.