زیست‌شناسی گیاهی، سال پنجم، شماره پانزدهم، بهار ۱۳۹۲، صفحه ۳۱-۴۴
تاریخ دریافت مقاله: ۱۳۹۰/۰۸/۰۷
تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۹۱/۰۲/۱۲
تاریخ بررسی مجدد: ۱۳۹۱/۰۴/۰۶
تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۱/۰۴/۰۷

مطالعه ریخت‌شناسی و نمو گل خارشتر (*Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Desv.) و برخی ویژگی‌های تشریحی اجزای آن

زهرا هاشمی و فرخنده رضانژاد*
گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه شهید باهنر، کرمان، ایران

چکیده

در پژوهش حاضر، گل خارشتر (*Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Desv.) از لحاظ ریخت‌شناسی و نمو اجزای گل بررسی شد. اجزای گل بدون کُرک ترشحی و پوششی، کاسه گل پیوسته، جام پروانه‌آسا، بال‌ها دارای رنگ تیره و سلول‌های اپیدرمی با دیواره برآمده به سمت بیرون، ناوها پیوسته و همراه با درفش به صورت جام بسته، نافه دو دسته‌ای و ناجور ریخت، بساک‌ها برون‌گشا و شکوفایی طولی، دیواره کیسه گرده از نوع دولپه‌ای، سلول‌های لایه مغذی بساک مستطیلی شکل و از نوع ترشحی هستند. پس از تقسیم میوز، جداره‌بندی یا تقسیم سیتوپلاسم از نوع همزمان است و در مرحله بلوغ میکروسپورها هنوز کیسه رویانی در مرحله تقسیم میتوز است و هسته‌های کیسه جنینی به طور کامل تشکیل نشده‌اند. مادگی یک برچه‌ای، تخمدان یک خانه و فوقانی، تخمک‌ها واژگون و پرخورش، خامه توخالی و میوه نیام ۲-۵ دانه‌ای است. لایه اپیدرمی و زیراپیدرمی کاسه گل، جام گل، تخمدان و نیز بافت رابط بساک دارای مواد فنلی (تانني) و مواد با زیربنای چربی هستند.

واژه‌های کلیدی: خارشتر، گل پروانه‌آسا، مواد فنلی (تانني)، میکروسپورزایی

مقدمه

تاکنون ساختمان گل در بسیاری از گیاهان تیره پروانه‌آسا (Fabaceae) بررسی شده است (Tucker, 1998؛ Tucker, 2002؛ Benlloch *et al.*, 2003؛ Tucker, 2003b؛ Etcheverry *et al.*, 2008). مطالعات نشان داده‌اند بیشتر گل‌های تیره پروانه‌آسا دوجنسی، با تقارن دو جانبی هستند و ۵ کاسبرگ پیوسته، سه نوع گلبرگ به تعداد ۵ عدد (درفش، دو بال و دو ناو)، ۱۰ پرچم به حالت دو دسته‌ای و یک برچه تک خانه دارند (Tucker, 2003a). پرچم‌ها ناجورشکل و بساک چهار کیسه گرده‌ای است. در بین تیره‌های گیاهی چهار نوع نمو دیواره بساک توصیف شده است که بر اساس نوع لایه‌های میانی تعیین می‌شود: نوع پایه (type I)، نوع دولپه‌ای (type II)، نوع تک‌لپه‌ای (type III) و نوع

*نویسنده مسؤول: نشانی پست الکترونیک: frezanejad@uk.ac.ir، شماره تماس: ۰۳۴۱۳۲۰۲۰۷۳

Archive of SID
www.SID.ir

کاهش یافته (type IV). به طور معمول، هر تیره گیاهی نوع خاصی از نمو دیواره را نشان می‌دهد (Liu and Huang, 1999). در تیره پروانه‌آسا نوع I (با دو لایه میانی) (Liu and Huang, 1999؛ Teixeira *et al.*, 2002؛ Liu and Huang, 2003؛ Rezanejad, 2007) و نیز نوع دولپه‌ای (با یک لایه میانی) (Wilson, 2001; Galati *et al.*, 2006) گزارش شده است. در بیشتر گیاهان تیره پروانه‌آسا، مانند *Phaseolus vulgaris* L. لایه مغذی ترشحی و تقسیم سیتوپلاسم از نوع همزمان است (Suzuki *et al.*, 2001؛ Liu and Huang, 1999؛ Wilson, 2001؛ Teixeira *et al.*, 2002؛ Liu and Huang, 2003؛ Rezanejad, 2007؛ Feng *et al.*, 2006؛ Chehregani *et al.*, 2008). در زیرتیره Papilionoideae تخمک دو پوسته‌ای، واژگون و پرخورش و میکروپیل زیگزاگ و کیسه جنینی از نوع پلی‌گونوم است (Akhalkatsi *et al.*, 1999؛ Benlloch *et al.*, 2003؛ Moco and Mariath, 2003؛ Soverna *et al.*, 2003؛ Moco and Mariath, 2004؛ Galati *et al.*, 2006؛ Rezanejad, 2006؛ Rodriguez-Riano *et al.*, 2006؛ Rodriguez-Pontes, 2007) و در برخی موارد در تیره پروانه‌آسا تخمک خمیده نیز دیده می‌شود (Benlloch *et al.*, 2003؛ Moco and Mariath, 2003؛ Soverna *et al.*, 2003؛ Rodriguez-Pontes, 2007). هر دو نوع تتراد خطی و T شکل در طی مراحل مگاسپورزایی دیده شده است (Moco and Mariath, 2003؛ Soverna *et al.*, 2003؛ Galati *et al.*, 2006).

گیاه خارشتر از جنس *Alhagi* از زیرتیره Papilionoideae، بوته‌ای چندساله، علفی مهاجم، به ارتفاع ۵۰-۸۰ سانتی‌متر، بدون کُرک، سبزرنگ با منشأ ناحیه ایرانی-تورانی، متعلق به تیره پروانه‌آسا، دارای خارهای فراوان است و در استان کرمان در گویش محلی به نام آدور شناخته می‌شود (Bazoobandi *et al.*, 2006) و در خاک‌های خشک، صخره‌ای و نمکی یافت می‌شود (Hassanein and Mazen, 2001). خارشتر به علت چندساله بودن و پراکنش وسیع، تپه‌های شنی را پایدار نگه می‌دارد و از فرسایش خاک جلوگیری می‌کند (Fanjiang *et al.*, 2002). این گیاه همچنین، به عنوان گیاهی دارویی مورد توجه بوده است و در درمان اختلالات گوارشی، سنگ کلیه و دردهای روماتیسمی استفاده می‌شود. گل‌ها کوچک، دارای دم‌گل کوتاه و صورتی رنگ، بر روی محورهای نوک تیز خاردار و روی بخش‌های بالایی گیاه استقرار یافته‌اند. میوه‌ها قهوه‌ای تا قرمز رنگ هستند (قهرمان، ۱۳۷۳؛ Gharibnaseri and Mard, 2007). با وجودی که به علت پوست دانه سخت و وزن ۱۰۰۰ دانه زیاد گونه‌ها به راحتی توسط بذر تکثیر و گسترش نمی‌یابند (Bazoobandi *et al.*, 2006) و به میزان زیادی از طریق تکثیر رویشی گسترش می‌یابند، اما این امر از اهمیّت گل‌ها در تولید نسل بعد نمی‌کاهد، زیرا گل‌ها نیز به علت ساختار پروانه‌آسا و توانایی در جلب گرده‌افشان‌های خاص به ویژه زنبور عسل، به عنوان عاملی اساسی در تولید گونه‌های هیبرید و ایجاد تنوع زیستی درخور اهمیت هستند و به نظر می‌رسد مطالعه ساختمان گل این گیاه و نحوه تکوین اندام‌های زایشی نر و ماده از اهمیّت خاصی برخوردار باشد. بنابراین، در این پژوهش، ساختار گل و نحوه نمو اجزای آن با تأکید بر مقایسه اهمیّت گلبرگ‌ها در گرده‌افشانی مطالعه شده است.

Archive of SID

www.SID.ir

مواد و روش‌ها

در این بررسی، گل‌های خارشتر (*Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Desv.) در مراحل مختلف نموی (جدول ۱) در اردیبهشت‌ماه سال ۱۳۸۸ از شهر کرمان جمع‌آوری و در محلول FAA (حاوی الکل اتانول ۷۰ درصد، استیک اسید، فرم‌آلدئید به ترتیب به نسبت‌های ۹۰: ۵: ۵) تثبیت شدند. پس از آب‌گیری (dehydration) در درجات رو به افزایش الکل، به منظور تهیه بلوک‌های پارافینی در مخلوط‌های رو به افزایش الکل-تولوئن، تولوئن-پارافین و پارافین خالص قرار گرفتند. برش‌گیری نمونه‌ها توسط میکروتوم چرخان با ضخامت ۸-۱۱ میکرومتر انجام و برش‌های حاصل پس از پارافین‌زدایی، با هماتوکسیلین و ائوزین الکلی رنگ‌آمیزی شدند. نمونه‌های مناسب توسط دوربین دیجیتال Canon و میکروسکوپ نوری Olympus عکس‌برداری و مطالعه شدند (Rezanejad, 2007).

جدول ۱- مراحل نموی مختلف گل خارشتر. غنچه‌های گل در چهار مرحله نموی بر اساس اندازه تقسیم‌بندی شدند.

مراحل نموی گل	اندازه غنچه‌های گل (mm)	ویژگی ریخت‌شناختی
مرحله نموی ۱	۱-۲	جام نهفته در کاسه گل
مرحله نموی ۲	۲-۵	جام نهفته در کاسه گل
مرحله نموی ۳	۵-۱۰	جام نیمه باز
مرحله نموی ۴	۱۰	گل بالغ با جام مشخص

نتایج

ریخت‌شناسی گل و گل‌آذین در خارشتر

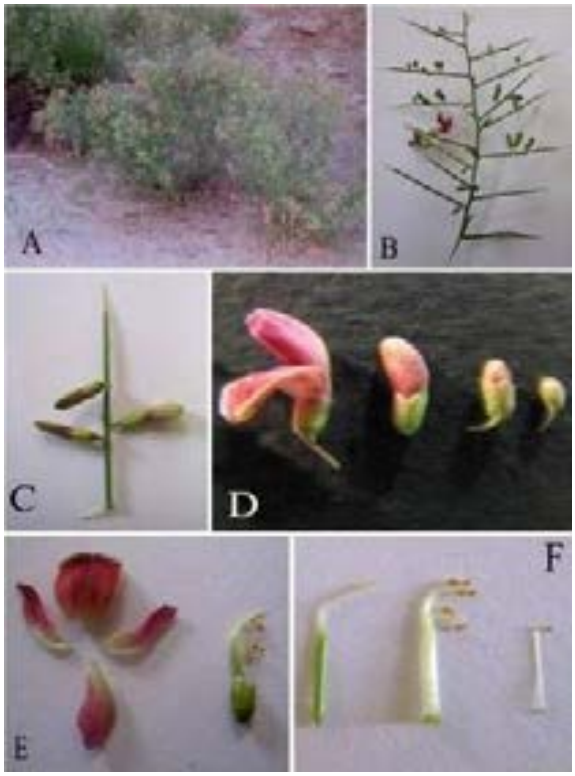
ارتفاع این گیاه از حدود ۰/۵ تا ۰/۸ متر متفاوت است (شکل 1A). در زاویه بین برگ‌ها (ساده) با ساقه اصلی، محور گل‌آذین خوشه‌ای رشد می‌کند که انتهای آن تبدیل به خار شده است، در نتیجه در روی یک گل‌آذین، گل‌های مختلف از نظر مراحل نموی را می‌توان دید که به طور معمول ۲-۵ عدد هستند (شکل 1B-C).

گل خارشتر دارای تخمدان فوقانی، دوجنسی، با تقارن دوجانبی، پروانه‌آسا، و به رنگ صورتی تیره است (شکل 1B- E). اجزای گل در چهار حلقه قرار دارند: کاسه گل از ۵ کاسبرگ پیوسته تشکیل می‌شود که در انتها دندانه‌دار است و در مراحل اولیه نمو، پوششی را به وجود می‌آورند که تمام اجزای گل را در بر می‌گیرد (شکل 1D). جام گل ۵ گلبرگ دارد که در سه شکل ظاهر می‌شوند: یک گلبرگ درفش، دو گلبرگ بال، دو گلبرگ ناو. درفش حاشیه‌های توسعه یافته‌ای دارد و همه اجزای گل را در بر می‌گیرد و در پایه گل به رنگ سفید و در رأس به رنگ صورتی است. در یک گل جوان طی بزرگ شدن جوانه گل، درفش به تدریج نمایان می‌شود، در حالی که اجزای دیگر تا هنگام شکوفایی کامل گل، توسط درفش پوشیده می‌شوند. در گل‌های بالغ ناوها به هم پیوسته و یک گلبرگ واحد را می‌سازند (شکل 1D-E). پرچم‌ها در حلقه سوم گل در دو پیرامون ۵ پرچمی به حالت دو دسته‌ای (diadelphus) قرار دارند، به این معنی که یکی از پرچم‌ها از بقیه جدا است و ۹ پرچم دیگر از محل قاعده میله‌ها به هم متصل می‌شوند و لوله پرچم را تشکیل می‌دهند، اما در رأس از یکدیگر جدا می‌شوند (شکل 1E, F). پرچم‌ها ناجور ریخت هستند یعنی ۵ پرچم بلند و ۵ پرچم کوتاه است (شکل 1F). در مرحله بلوغ، میله پرچم‌ها نسبت به مادگی کوتاه‌تر است (شکل 1F). مادگی که

Archive of SID

www.SID.ir

داخلی ترین حلقه گل است، از یک برچه با یک خامه که در انتها باریک می‌شود و یک کلاله نوک‌تیز تشکیل شده است (شکل 2A-D). میوه این گیاه دارای دیواره صاف، بند بند، خمیده و حاوی ۱ تا ۵ بذر است (شکل 2E).



شکل ۱- ساختار رویشی و زایشی خارشتر. A و B- ریخت بوته‌ای گیاه و گل‌آذین‌های خوشه؛ C- گل‌آذین خوشه با گل‌های صورتی رنگ؛ D- گل خارشتر در مراحل نموی مختلف؛ E- ساختار جام گل و گل بدون جام با کاسه، پرچم و مادگی؛ F- مادگی و نافه دو دسته‌ای.

ساختار تشریحی گل خارشتر در مراحل نموی مختلف

ساختار تشریحی غنچه جوان در گل خارشتر نیز پیوسته بودن کاسبرگ‌ها، جام پروانه‌آسا با رشد درخور توجه درفش، یک برچه‌ای بودن و تمکن کناری تخمدان را نشان می‌دهد (شکل 3A). به طور کلی، در هیچ مرحله نموی روی سطح خارجی اپیدرم، هیچ یک از اجزا ضمایم خاصی مانند کُرک‌های ترشحی یا پوششی وجود ندارند (شکل‌های 3A و 4A).

در مراحل نخستین نمو، ساختار تشریحی پرچم‌ها نیز ناجور شکلی آنها را نشان می‌دهد (شکل 3A). در پرچم‌ها اگر چه توده هاگزا از دیواره‌های بساک از هم قابل تشخیص هستند، اما هیچ آثاری از تمایز دیواره‌های سازنده بساک دیده نمی‌شود (شکل 3A-C).

شکل ۲- تخمدان و میوه خارشتر. A- ساختار کل مادگی، با بزرگنمایی 1X، B- ساختمان تخمدان با دیواره صاف؛ C- ساختمان خامه بدون کُرک؛ D- انتهای خامه که به یک کلاله نوک‌تیز می‌رسد، پیکان به گرده‌های سطح کلاله اشاره می‌کند؛ E- میوه نیام. B- D، با بزرگنمایی 4X.

مادگی، یک برچه‌ای با اپیدرم تمایز یافته است که سلول‌های اپیدرمی دارای مواد فنلی (تانن) و موادی با زیربنای چربی هستند، اما کُرک ندارند (شکل 3D). از بافت پارانشیمی تخمک برجستگی کوچکی رشد می‌کند و پریموردیوم بافت تخمک را می‌سازد (شکل 3D,E). به طور جالب توجه از همان مراحل نخستین نمو، مواد فنلی (تانن) و مواد با زیربنای چربی در

Archive

www.SID.ir

سلول‌های اپیدرمی تخمدان، بافت رابط پرچم‌ها و لایه زیر اپیدرمی کاسه گل توسعه زیادی دارند که این حالت در بخش وسیعی از جام گل نیز دیده می‌شود و مواد زیادی درون اپیدرم آنها وجود دارد (شکل ۳A). در این مرحله، گلبرگ درفش نسبت به سایر گلبرگ‌ها توسعه یافته‌تر است، با وجود این، هم‌پوشانی بین گلبرگ‌ها دیده نمی‌شود و همه گلبرگ‌ها در یک حلقه قرار دارند (شکل ۳A) و تجمع مواد فنلی (تاننی) و موادی با زیربنای چربی درون سلول‌های اپیدرم بیرونی گلبرگ درفش شروع می‌شود (شکل‌های ۳A و ۴B,C). چنین تمایزی در گلبرگ بال و ناو دیرتر رخ می‌دهد (شکل‌های ۳A، ۴D-F)، به طوری که در ناو فقط چند سلول از بافت اپیدرمی از مواد فنلی (تاننی) و مواد با زیربنای چربی انباشته شده‌اند (شکل ۴D,E) و در بال هنوز تغییر خاصی دیده نمی‌شود. رنگ‌پذیری زیادی نیز در دو گوشه گلبرگ‌ها دیده می‌شود که نشان‌دهنده تقسیمات سلولی فراوان در این بخش‌ها است (شکل ۴C,D,F). اپیدرم درونی در گلبرگ درفش به صورت خطی است (شکل ۴B,C). در گلبرگ ناو نیز تمایز مختصری در اپیدرم بیرونی قابل مشاهده است، با وجود این، اپیدرم درونی پارانشیمی است و دیواره رأسی سلول‌ها به سمت بیرون برآمدگی‌هایی دارد و سلول‌ها خطی و منظم نیستند (شکل‌های ۳A و ۴D,E). در گلبرگ بال نیز سلول‌ها خطی است و هیچ نوع موادی در دیواره آن دیده نمی‌شود (شکل ۴F).

در بساک با نمو سلول‌های بافت هاگزای به سلول‌های مادر گرده، اندازه این سلول‌ها افزایش یافته، هسته آنها حجیم، پررنگ و مرکزی می‌شود (شکل ۵A-C)، در این مرحله، لایه‌های دیواره بساک به ویژه لایه مغذی در مجاورت سلول‌های مادر گرده قابل تشخیص هستند (شکل ۵A-C). سپس با انجام تقسیمات میوزی سلول‌های مادر گرده سلول‌های دیادی (شکل ۵D) و تترادی (شکل ۵E) را تولید می‌کنند. در این زمان، لایه‌های دیواره نیز سازمان می‌یابند که شامل لایه مغذی، لایه گذر (بینابینی) و لایه مکانیکی در زیر اپیدرم هستند (شکل ۵C-E). سلول‌های لایه مغذی در جهت شعاعی کشیده و دوکی شکل می‌شوند. به طور جالب توجه سلول‌های با مواد فنلی (تاننی) و مواد با زیربنای چربی در اطراف میله پرچم‌ها دیده می‌شوند (شکل ۵A, B, E). در این مرحله، بافت کاسبرگ‌ها تغییر چندانی نکرده است و فقط فضای بین سلولی آن افزوده شده است و لایه‌های اپیدرمی و زیراپیدرمی با محتوای فنلی و مواد با زیربنای چربی هم دیده می‌شود (شکل‌های ۵A و ۶A). رنگ‌پذیری گلبرگ‌ها به ویژه در دو گوشه انتهایی آنها بیشتر از کاسبرگ‌ها است. تمایز در اپیدرم درونی گلبرگ‌ها نیز گسترش یافته، اما به طور کامل پیشرفت نکرده است و بخشی از اپیدرم درونی از سلول‌های پارانشیمی مستطیلی با هسته قاعده‌ای تشکیل شده است (شکل ۶B-E). فضای بین سلولی در بافت زمینه گلبرگ‌ها نیز تا حدودی افزایش یافته است و بافت زمینه به حدود ۳-۴ لایه سلولی می‌رسد. بافت اپیدرمی و زیراپیدرمی تخمدان نیز تمایز می‌یابند و از مواد فنلی (تاننی) و مواد با زیربنای چربی پر می‌شوند. رشد بافت خورش به صورت برجستگی به داخل حفره تخمدان بیشتر شده، اما هنوز تمایز خاصی در ساختمان آن دیده نمی‌شود (شکل ۶F).

Archive of SID

www.SID.ir

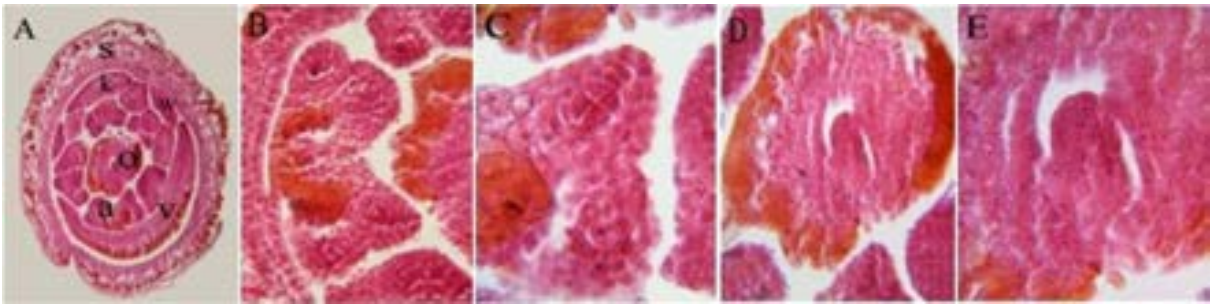
با افزایش تمایز گل، میکروسپورزایی ادامه می‌یابد و تترادهای چهار وجهی که هنوز در دیواره کالوزی احاطه شده‌اند تشکیل می‌شوند (شکل ۷A-D). در این مرحله بساک‌ها چهار حفره‌ای هستند و هنوز تیغه (سپتوم) بین کیسه‌های گرده وجود دارد. دیواره‌های بساک از یکدیگر قابل تشخیص هستند، به طوری که شروع تجزیه لایه مغذی که از نوع ترشحی است دیده می‌شود، لایه میانی تحلیل رفته و در زیر اپیدرم لایه مکانیکی به صورت بدون تمایز دیده می‌شود. اطراف رابط بساک بافت سازمان یافته‌ای متشکل از مواد فنلی (تانینی) و مواد با زیربنای چربی دیده می‌شود (شکل ۷A-D). اطراف تخمدان نیز چنین بافتی تشکیل می‌شود که بافت تخمک در حال تمایز را احاطه می‌کند. تخمک تا حدودی به صورت خمیده شده است، اما هنوز واژگون نیست و سلول مادر مگاسپور مشاهده نشده است (شکل ۷E, F). هم زمان با انجام تغییرات یاد شده، در گلبرگ‌ها نیز تغییراتی شامل تمایز بیشتر سلول‌های اپیدرمی، افزایش فضای بین سلولی و ایجاد فضاهایی با رنگ‌پذیری بیشتر در بافت زمینه‌ای اتفاق می‌افتد (شکل ۸A-F). تغییرات در سلول‌های اپیدرمی درفش زودتر از گلبرگ‌های دیگر انجام می‌شود و شدت بیشتری دارد (شکل ۸D)، اما میزان حفرات یا مجاری ترشحی با رنگ‌پذیری بالا در بال به مراتب بیشتر از دیگر گلبرگ‌ها است (شکل ۸E و C)، این ساختارها در گلبرگ ناو هم وجود دارند، اما در گلبرگ درفش به ندرت دیده می‌شوند (شکل ۸F و B). در این مرحله، در اثر رشد حاشیه‌های گلبرگی، هم‌پوشانی اتفاق افتاده و گلبرگ درفش در خارجی‌ترین حلقه، گلبرگ‌های دیگر و اندام‌های داخلی‌تر را در بر می‌گیرد و ناو نیز به حدی رشد می‌کند که حاشیه‌های دو گلبرگ ناو در سطح مقابل درفش به هم رسیده و ساختمان ناوی شکل به وجود می‌آید (شکل ۷A) و در حقیقت آرایش خاص ناو و درفش باعث می‌شود درفش از سمت پشتی و ناو از سمت شکمی اندام‌ها را در برگیرند و محیط بسته‌ای را به وجود آورند (شکل ۷A). بال‌ها بین درفش و ناو قرار می‌گیرند (شکل ۸A, C, E).

در مرحله بلوغ گل، در حلقه سوم پرچم‌های پیوسته به هم لوله پرچمی را تشکیل می‌دهند که مادگی در داخل این لوله قرار می‌گیرد (شکل ۹A). در این مرحله میکروسپورهای بالغ را می‌توان دید (شکل ۸C- D). تیغه بین دو کیسه گرده تحلیل رفته، شکوفایی طولی در دیواره بساک رخ می‌دهد. دیواره بساک از یک لایه مکانیکی و یک لایه اپیدرمی تشکیل شده است (شکل ۸D). در این مرحله هر کدام از گلبرگ‌ها به مرحله بلوغ نمو خود رسیده، دارای بافت اپیدرمی تمایز یافته هم در سطح درونی و هم در سطح بیرونی هستند (شکل ۸B و A).

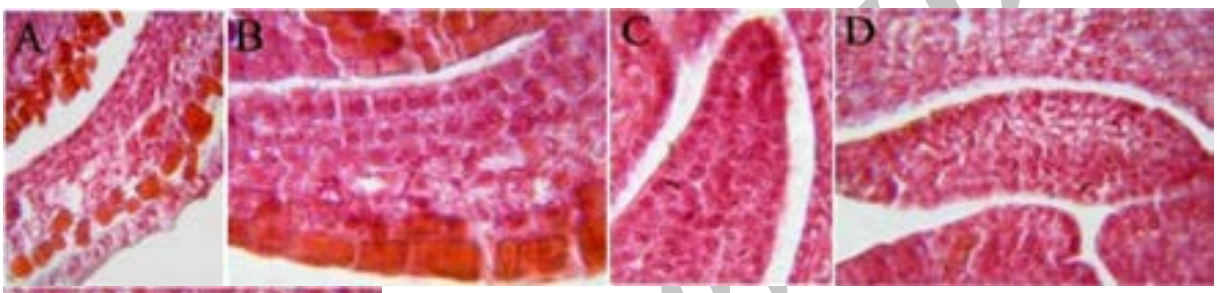
مراحل تشکیل کیسه جنینی در مادگی با تأخیر بیشتری نسبت به تمایز دانه گرده اتفاق می‌افتد و در مرحله بلوغ کیسه گرده که دانه‌های گرده در حال آزاد شدن هستند، کیسه جنینی در مرحله‌ای است که سلول مگاسپور تقسیمات میتوز خود را انجام می‌دهد (شکل ۹E, F). اپیدرم تخمک نیز در حال تمایز است و سلول‌ها مواد فنلی (تانینی) و مواد با زیربنای چربی دارند و تغییراتی نیز در بافت‌های اطراف کیسه جنینی رخ داده است و لایه‌های اندوتلیال (endothelial) در حال شکل‌گیری هستند (شکل ۹F). تخمک نیز از نوع واژگون است (شکل ۹E, F).

Archive of SID

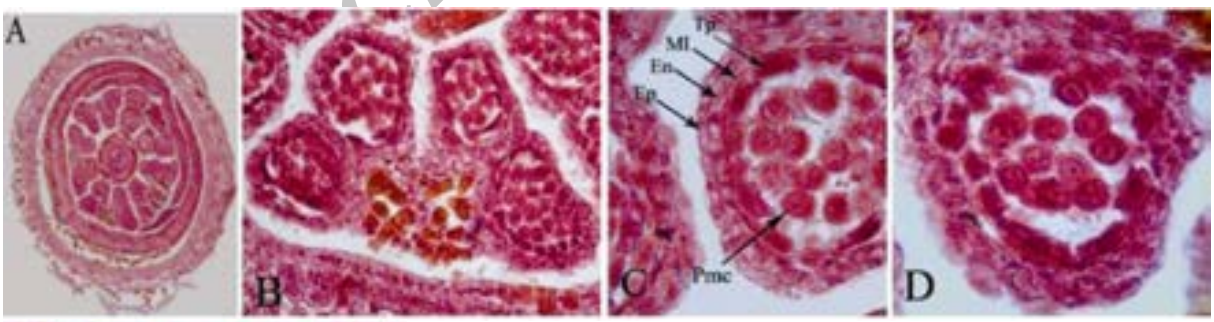
www.SID.ir



شکل ۳- برش عرضی غنچه جوان گل و اجزای آن در خارشتر. A, B- برش عرضی غنچه جوان، با بزرگنمایی ۱۵X؛ B, C-بساک که در آن بافت اسپوروژن و لایه‌های دیواره‌ای از هم قابل تشخیص هستند، با بزرگنمایی ۴۰X و ۲۰۰X؛ D- تخمدان با بزرگنمایی ۱۰۰X؛ E-برجستگی تخمک با بزرگنمایی ۲۰۰X. a: بساک؛ b: براکته؛ v: درفش؛ w: بال؛ k: ناو؛ o: تخمدان؛s: کاسبرگ.

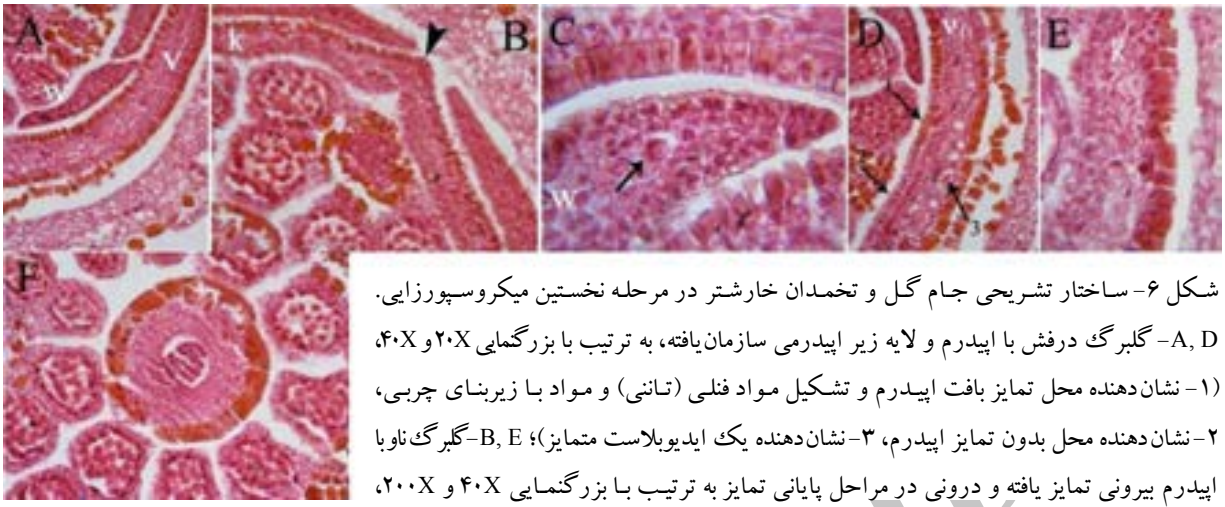


شکل ۴- ساختار تشریحی کاسه و جام گل در مرحله غنچه جوان گل در خارشتر. A- کاسبرگ، با بزرگنمایی ۱۰۰X؛ B, C- درفش، (در شکل B با اپیدرم بیرونی تمایز یافته و اپیدرم درونی صاف و بدون تمایز با بزرگنمایی ۲۰۰X و در شکل C حاشیه انتهایی گلبرگ درفش بدون تمایز با بزرگنمایی ۲۰۰X)؛ D, E- گلبرگ ناو (D- آثار تمایز در سطح بیرونی ناو، با بزرگنمایی ۱۰۰X، E- گلبرگ ناو با بزرگنمایی بیشتر ۲۰۰X)؛ F- گلبرگ بال با بزرگنمایی ۲۰۰X.

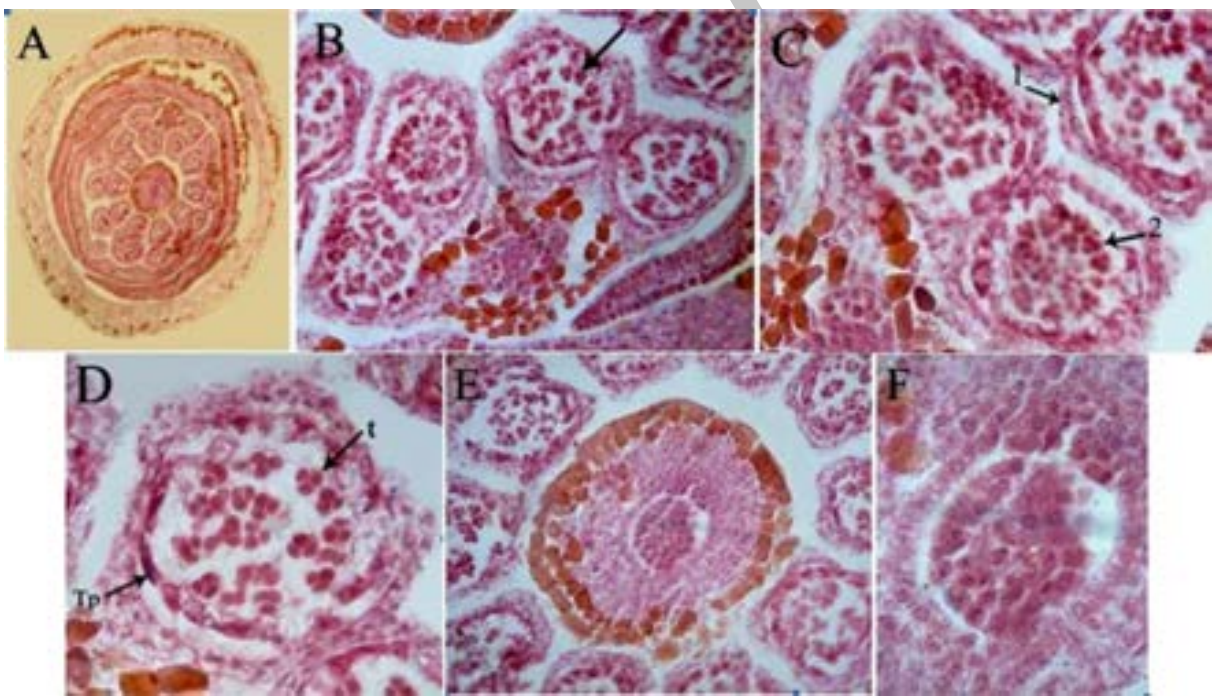


شکل ۵- A- ساختار تشریحی گل خارشتر طی مرحله اولیه میکروسپورزایی، ۱۰X؛ B- ساختمان بساک دارای چهار کیسه گرده و بافت ترشحی در محل رابط، ۲۰X؛ C- کیسه گرده با تمام لایه‌های دیواره‌ای مشخص، ۲۰۰X؛ D- کیسه گرده با سلول‌های مادر میکروسپور در حال تقسیم با دو هسته، ۲۰۰X؛ E- تشکیل سلول‌های تترادی در کیسه گرده، دو سلول از سلول‌های رشد یافته با محتویات رنگی که اطراف رابط را احاطه کرده‌اند در میدان دید آشکار هستند، ۲۰۰X؛ Ep: دیواره اپیدرمی؛ En: لایه مکانیکی؛Ml:لایه میانی؛ Tp: لایه مغذی؛ pmc: سلول‌های مادر دانه گرده؛ Tm: سلول‌های تترادی.

www.SID.ir



شکل ۶- ساختار تشریحی جام گل و تخمدان خارشتر در مرحله نخستین میکروسپورزایی. A, D- گلبرگ درفش با اپیدرم و لایه زیر اپیدرمی سازمان‌یافته، به ترتیب با بزرگنمایی ۲۰X و ۴۰X، (۱- نشان‌دهنده محل تمایز بافت اپیدرم و تشکیل مواد فنلی (تاننی) و مواد با زیربنای چربی، ۲- نشان‌دهنده محل بدون تمایز اپیدرم، ۳- نشان‌دهنده یک ایدیوبلاست متمایز)؛ B, E- گلبرگ ناو با اپیدرم بیرونی تمایز یافته و درونی در مراحل پایانی تمایز به ترتیب با بزرگنمایی ۴۰X و ۲۰۰X، (پیکان شکل B نشان‌دهنده ناحیه اتصال دو گلبرگ ناو به یکدیگر و تمایز اپیدرم بیرونی است)؛ C- گلبرگ بال با اپیدرم بیرونی در مراحل نخستین تمایز، (پیکان نشان‌دهنده یک ایدیوبلاست است)، با بزرگنمایی ۲۰۰X؛ F- تخمدان با دیواره بیرونی سازمان یافته که برجستگی کوچکی برای ایجاد تخمک به وجود آمده، با بزرگنمایی ۴۰X. v: درفش؛ w: بال؛ k: ناو.



شکل ۷- برش عرضی گل خارشتر در مراحل پایانی میکروسپورزایی. A- غنچه گل در مرحله تتراد که هنوز در دیواره کالوزی ویژه قرار دارند، با بزرگنمایی ۱۰X؛ B, C- ساختار بساک با تترادهای چهار وجهی (پیکان نشان‌دهنده تترادهاست، لایه گذر از بین رفته است، شروع تجزیه لایه مغذی دیده می‌شود؛ لایه مکانیکی تمایز خاصی نشان نمی‌دهد و در اطراف بافت رابط پرچم‌ها سلول‌های دارای مواد فنلی(تانی)و مواد با زیربنای چربی دیده می‌شود)، به ترتیب با بزرگنمایی ۴۰X و ۱۰۰X؛ E, F- ساختمان تخمدان با دیواره تمایز یافته و شروع تمایز تخمک، به بافت سازمان یافته اطراف تخمدان توجه شود، به ترتیب با بزرگنمایی ۴۰X و ۲۰۰X. t: تتراد؛ Tp: لایه مغذی؛ ۱- لایه‌های دیواره‌ای بساک؛ ۲- تترادهای چهار وجهی.

www.SID.ir

شکل ۸- ساختار گل‌پوش در خارشتر. A- جام گل واجد درفش، بال با حفرات یا مجاری ترشحی و ناو،با بزرگنمایی ۴۰X؛ B, F- گلبرگ ناو با اپیدرم بیرونی تمایز یافته و اپیدرم درونی در حال تمایز، به ترتیب با بزرگنمایی ۸۰X و ۱۰۰X؛ C, E- بال با اپیدرم بیرونی و درونی تمایزیافته، به ترتیب با بزرگنمایی ۸۰X و ۱۰۰X؛ D- حفره یا مجرای ترشحی (پیکان) در درفش با اپیدرم بیرونی تمایزیافته. پیکان‌ها در شکل‌های A-F مجاری (حفرات ترشحی) را نشان می‌دهند.v: درفش؛ w: بال؛ k: ناو.

شکل ۹- ساختار گل خارشتر در مرحله بلوغ. A- برش عرضی گل بالغ، با بزرگنمایی ۱۰X؛ B- جام گل و پرچم، لایه‌های سطحی با سلول‌های تمایز یافته دارای مواد فنلی (تانني) و مواد با زیربنای چربی همه اجزای گل پوش دیده می‌شود، با بزرگنمایی ۴۰X؛ C, D - بساک کامل با لایه مکانیکی رشد یافته (پیکان‌ها) و گرهای در حال رها شدن، تیغه جدا کننده بین دو خانه بساک از بین رفته است و محل شکوفایی بساک (نوک پیکان) آشکار است، به ترتیب با بزرگنمایی ۴۰X، ۸۰X؛ E, F- ساختار تخمدان با لایه‌های سطحی تمایز یافته و پر از مواد فنلی (تانني) و مواد با زیربنای چربی، شروع تمایز این سلول‌های تمایز یافته در تخمک نیز آشکار است،به ترتیب با بزرگنمایی ۴۰X و ۱۰۰X. Ep: اپیدرم؛ En: لایه مکانیکی.

بحث

در خارشتر ساختار گل از الگوی کلی موجود در Papilionoideae پیروی می‌کند و تقارن دو جانبی پشتی-شکمی دارد (Tucker, 2003a). این نوع تقارن نوعی سازگاری تکاملی است که دگرلقاحی را از طریق جذب گرده‌افشان‌ها آسان می‌کند (Feng *et al.*, 2006). از طرفی، این پدیده عامل انتخاب گروه کمتری از گرده‌افشان‌هاست و به نظر می‌رسد زنبورهای بزرگ، گرده‌افشان‌های اصلی گل‌های نامتقارن باشند (Etcheverry *et al.*, 2003). زنبورها شکل‌های پیچیده را به راحتی تشخیص می‌دهند و بنابراین، نامنظم بودن بسیاری از گل‌های لگوم را خوب می‌شناسند (Cronk,

www.SID.ir

(2006. در بررسی ریخت‌شناختی مشخص شد که سطح اپیدرمی اندام‌ها بدون کُرک است. بال‌ها باریک هستند اما هیچ تغییر رنگی در آنها دیده نمی‌شود، شاید ساختار بال به عنوان پایه برای پاهای حشره باشد (Etcheverry *et al.*, 2008). ادغام دو گلبرگ ناو که ویژگی معمول پروانه‌آساها در نظر گرفته شده است، در خارشتر نیز به نوعی محل جمع شدن گرده گل است. به نظر می‌رسد ناو پیوسته به گرده‌افشانی از نوع پیستون کمک می‌کند، زیرا در این حالت دانه گرده توسط خامه بیرون از ناو کشیده می‌شود (Etcheverry *et al.*, 2003). توسعه لایه اپیدرمی تمایزیافته دارای مواد فنلی (تانن) و مواد با زیربنای چربی در جام گل و تخمدان خارشتر از مرحله‌ای که بساک در حال تولید بافت اسپورزاست، آغاز می‌شود. اما تمایز لایه اپیدرمی در بال دیرتر رخ می‌دهد.

تمایز اپیدرم تخمدان و کاسبرگ خارشتر هنگامی که بافت‌های دیگر تمایز خود را شروع نکرده‌اند، آغاز می‌شود. به نظر می‌رسد این نوع تمایزها در حفاظت از اندام‌های داخلی گل نقش دارند. در مراحل پایانی نمو، سلول‌های بافت زمینه گلبرگ‌ها توسعه یافته، فضای بین سلولی رشد یافته‌ای داشتند. همچنین، نقاط قرمز رنگی در بافت زمینه بال‌ها و ناوها در مرحله سلول مادر میکروسپور دیده شد که به نظر می‌رسد مجاری ترشحی باشند که در جذب گرده‌افشان‌ها مؤثرند. تراکم آنها در ناو کمتر از بال و در درفش نیز به مراتب کمتر هستند. تشکیل مجاری ترشحی بسیار معمول است و در تاکسون‌های مختلف از جمله بقولات (Fabaceae) نیز پیشنهاد شده است (Paiva *et al.*, 2009). الحاق پرچم‌ها باعث لوله‌ای شدن آنها می‌شود که ویژگی برجسته‌ای در گل‌های پروانه‌آساست و باعث محدود شدن رفتار گرده‌افشان می‌شود (Etcheverry *et al.*, 2003). پرچم‌ها ناجورشکل (heteromorphy) هستند یعنی میله‌های آنها کوتاه و بلند بوده، بساک‌ها نیز بزرگ و کوچک هستند. درون بساک، کیسه‌های گرده نیز از نظر مراحل نموی یکسان نیستند، یعنی نمو آنها ناهمزمان است (Mansano and Teixeira, 2008). ناهمزمانی نمو در بساک‌های بیرونی و درونی گیاه *Crotalaria micans* Link نیز دیده می‌شود و بنابراین، هنگام ملاقات گرده‌افشان بساک‌های بیرونی که زودتر از کلاله نمو دارند، دانه‌های گرده خود را به گرده‌افشان می‌دهند و سپس، یک حالت خود گرده‌افشانی با رشد بساک‌های درونی به سمت کلاله ایجاد می‌شود که نوعی خود گرده‌افشانی تأخیری است (Etcheverry *et al.*, 2003؛ Mansano و Teixeira همچنین، ناهمزمانی نمو در *Holocalyx blansae* Micheli و *Zollernia magnifica* A. M. Carvalho & Barneby گزارش شده است (Mansano and Teixeira, 2008). ناجورشکلی و دو دسته‌ای بودن پرچم‌ها در سایر گیاهان زیرتیره پروانه‌آسا نیز دیده می‌شود (Tucker, 2003a). بساک‌ها چهار کیسه گرده‌ای (Liu and Huang, 1999؛ Teixeira *et al.*, 2002؛ Liu and Huang, 2003؛ Galati *et al.*, 2006؛ Chehregani *et al.*, 2008) با دیواره چهار لایه‌ای متشکل از: اپیدرم، لایه مکانیکی، لایه میانی با یک ردیف سلول و لایه مغذی در اطراف بافت اسپورزا است. بنابراین، دیواره کیسه گرده از نوع دولپه‌ای (dicotyledonous) است (Galati *et al.*, 2006; Wilson, 2001). در حالی که در گیاهان *Dumasia*

Archive of SID

www.SID.ir

Uraria miaoliensis (Liu and Huang, 2003)؛ *Spartium junceum* L. (Liu and Huang, 1999)؛ *Dahlstedtia Malme* (Rezanejad, 2007) و متشکل از دو لایه میانی و از نوع پایه است (Teixeira *et al.*, 2002) (Liu and Huang, 1999).

لایه‌های دیواره کیسه گرده در خارشتر در مرحله‌ای که سلول‌های مادر میکروسپور تقسیمات میوزی را آغاز می‌کنند، به خوبی از یکدیگر متمایز می‌شوند، سازمان یابی و حضور کامل سلول‌های لایه مغذی نیز در این مرحله دیده می‌شود. لایه مغذی، تک هسته‌ای است که از این نظر مشابه اکثر گیاهان مطالعه شده از این تیره است (Liu and Huang, 1999؛ Suzuki *et al.*, 2001؛ Teixeira *et al.*, 2002؛ Liu and Huang, 2003؛ Galati *et al.*, 2006؛ Rezanejad, 2007؛ Chehregani *et al.*, 2008)، اما در گیاه *Onobrychis schahuensis* Bornm. سلول‌های لایه مغذی تک هسته‌ای و دو هسته‌ای هستند (Chehregani *et al.*, 2008). در خارشتر لایه مغذی تا اواخر میوز و تولید میکروسپورهای آزاد باقی می‌ماند که ویژگی شاخص تیره لگوم است. در تیره Oxalidaceae لایه‌های مغذی طی مرحله تتراد تجزیه و سلول‌های خود را از دست می‌دهد و تیره Cabombaceae حتی لایه مغذی خود را زودتر در طی مرحله سلول مادر میکروسپور از دست می‌دهد (Moco and Mariath, 2004). لایه مغذی ترشحی و تقسیم سیتوپلاسم همزمان و آرایش میکروسپورها درون دیواره کالوزی چهار وجهی (tetrahedral) است که با نتایج مطالعات قبلی از این تیره مشابه است (Liu and Huang, 1999؛ Suzuki *et al.*, 2001؛ Teixeira *et al.*, 2002؛ Wilson, 2001؛ Liu and Huang, 2003؛ Galati *et al.*, 2006؛ Rezanejad, 2007؛ Chehregani *et al.*, 2008).

ساختار مادگی، یک برچه‌ای با تمکن کناری، تخمک واژگون (anatropous) و پُرخورش است که مطابق مطالعات پیشین و ویژگی معمول در این زیرتیره است (Moco and Mariath, 2003؛ Soverna *et al.*, 2003؛ Galati *et al.*, 2006؛ Rezanejad, 2006؛ Riahi and Zarre, 2009؛ Rodriguez-Pontes, 2007؛ Chehregani and Tanaomi, 2010).

در خارشتر نمو کیسه رویانی با تأخیر همراه است و در مرحله بلوغ میکروسپورها، کیسه رویانی هنوز در مرحله تقسیم میتوز است و تمام هسته‌ها تشکیل نشده‌اند. مراحل مربوط به نمو کیسه رویانی در گیاه مورد مطالعه به طور کامل مشاهده نشد، اما در مطالعات پیشین وجود هر دو نوع تتراد خطی (Moco and Mariath, 2003؛ Soverna *et al.*, 2003؛ Rodriguez-Riano *et al.*, 2006؛ Chehregani and Tanaomi, 2010) و T-شکل (Rodriguez-Pontes, 2007؛ Soverna *et al.*, 2003) در گیاهان این تیره گزارش شده است. کیسه رویانی بالغ از نوع پلی گونوم است که از ویژگی‌های معمول در این زیرتیره است (Akhalkatsi *et al.*, 1999؛ Moco and Mariath, 2003؛ Soverna *et al.*, 2003؛ Moco and Mariath, 2004؛ Galati *et al.*, 2006؛ Rezanejad, 2006؛ Rodriguez-Riano *et al.*, 2006؛ Rodriguez-Pontes, 2007). روی اپیدرم تخمدان و تخمک کوتیکول دیده نمی‌شود، اما مواد فنلی (تانی) و مواد با زیربنای چربی درون سلول‌ها وجود دارند. وجود کوتیکول ضخیم در اطراف دانه در Mimosoideae و

Archive of SID

www.SID.ir

Caesalpinoideae نسبت به Papilionoideae معمول‌تر است. این پدیده با داده‌های تجربی اخیر که پیشنهاد می کنند نفوذپذیری اندک پوشش دانه لگوم باعث ایجاد شرایط کم اکسیژنی (hypoxy) می‌شود که برای نمو رویان مورد نیاز است، انطباق دارد (Rodriguez-Pontes, 2007).

منابع

قهرمان، ا.، (۱۳۷۳) کورموفیت‌های ایران. انتشارات مرکز نشر دانشگاهی. تهران.

Akhalkatsi, M., Pfauth, M. and Calvin, C. L. (1999) Structural aspects of ovule and seed development and nonrandom abortion in *Melilotus officinalis* (Fabaceae). Protoplasma 208: 211-223.

Bazoobandi, M., Barati, M. and Haghighi, S. (2006) Physiological response of *Alhagi pseudoalhagi* to root exhausting management during fallow season. Iranian Journal of Weed Science 2: 84-95.

Benlloch, R., Navarro, C., Bltran, J. P. and Canas, L. A. (2003) Floral development of the model legume *Medicago truncatula*: ontogeny studies as a tool to better characterize homeotic mutations. Sexual Plant Reproduction 15: 231-241.

Chehregani, A. and Tanaomi, N. (2010) Ovule ontogenesis and megagametophyte development in *Onobrychis schahuensis* Bornm. (Fabaceae). Turk Journal of Botany 34: 241-248.

Chehregani, A., Tanaomi, N. and Ranjbar, M. (2008) Pollen and anther Development in *Onobrychis schahuensis* Bornm. (Fabaceae). International Journal of Botany 4: 241-244.

Cronk, Q. C. B**.** (2006) Legume flowers bear fruit. Proceedings of the National Academy of Siences 103: 4801-4802.

Etcheverry, A. V., Protomastro, J. J. and Westerkamp, C. (2003) Delayed autonomous self-pollination in the colonizer *Crotalaria micans* (Fabaceae: Papilionoideae): structural and functional aspects. Plant Systematic and Evolution 239: 15-28.

Etcheverry, A.V., Aleman, M. M. and Fleming, T. F. (2008) Flower morphology, pollination biology and mating system of the complex flower of *Vigna caracalla* (Fabaceae: Papilionoideae). Annals of Botany 102: 305-316.

Fanjiang, Z., Ximing, Z., Foetzki, A., Xiangyi, L., Xiaoming, L. and Runge, M. (2002) Water relation characteristics of *Alhagi sparsifolia* and concequences for a sustainable management. Science in China 45: 125-131.

Feng, X., Zhao, Z., Tian, Z., Xu, S., Luo, Y., Cai, Z., Wang, Y., Yang, J., Wang, Z., Weng, L., Chen, J., Zheng, L., Zheng, L., Guo, X., Luo, J., Sato, S., Tabata, S., Ma, W., Cao, X., Hu, X., Sun, C. and Luo, D. (2006) Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicas*. Proceedings of the National Academy of Siences 103: 4970-4975.

Galati, B. G., Rosenfeldt, S. and Tourn, G. M. (2006) Embryological studies in *Lotus glaber* (Fabaceae). Annales Botanici Fennici 43: 97-106.

Gharibnaseri, M. K. and Mard, S. A. (2007) Gastroprotective effect of *Alhagi camelorum* on experimental gastric ulcer in rats. Physiology and Pharmacology 10: 343-350.

Hassanein, A. M. and Mazen, A. M. A. (2001) Adventitious bud formation in *Alhagi graecorum*. Plant Cell, Tissue and organ culture 65: 31-35.

Liu, C. C. and Huang, T. C. (1999) Microsporogenesis and exine substructure in *Uraria crinita* (Fabaceae). Grana 38: 277-283.

Liu, C. C. and Huang, T. C. (2003) Anther and pollen wall development in *Dumasia*

Archive of SID

www.SID.ir

miaoliensis Liu and Lu (Fabaceae). Taiwania 48: 273-281.

Mansano, V. F. and Teixeira, S. P. (2008) Floral anatomy of the Lecointea clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae sensu lato). Plant Systematic Evolution 273: 201-209.

Moco, M. C. C. and Mariath, J. E. A. (2003) Ovule ontogenesis and megasporogenesis in *Adesmia latifolia* (Spreng.) Vog. (Leguminosae-Papilionoideae). Revista Brasil Botany 26: 495-502.

Moco, M. C. C. and Mariath, J. E. A. (2004) Female gametophyte development in *Adesmia latifolia* (Spreng.) Vog. (Leguminosae- Papilionoideae). Revista Brasilian Botany 2: 241-248.

Paiva, E. A. S., Oliveria, D. M. T. and Machado, S. R. (2009) Anatomy and ontoigeny of the pericarp of *Pterodon emarginatus* Vogel (Fabaceae, Faboideae), with emphasis on secretory ducts. Annals of the Brazilian Academy of Sciences 80: 455-465.

Rezanejad, F. (2006) Zygotic Embryogenesis in *Spartium junceum* L. (Fabaceae): Development of embryo and suspensor. International Journal of Botany 2: 113-16.

Rezanejad, F. (2007) The effect of air pollution on Microsporogenesis in *Spartium Junceum* L. (Fabaceae). Turk Journal of Botany 31: 183-191.

Riahi, M. and Zarre, S. (2009) Seed development in *Astragalus cemerinus* and *A. ruscifolius* (Fabaceae), and its systematic implications. Acta Biological Cracoviensia 51: 111-117.

Rodriguez-Pontes, M. (2007) Development of megagametophyte, embryo and seed in *Senna corymbosa* (Lam,) H. S. Irwin & Barneby (Leguminosae- Caesalpinioideae). Botany Journal of Linnean Society 153: 169-179.

Rodriguez-Riano, T., Valtuena, F. J. and Ortega-Olivencia, A. (2006) Megasporogenesis, Megagametogenesis and Ontogeny of the Aril in *Cytisus striatus* and *C. multiflorus* (Leguminosae: Papilionoideae). Annals of Botany 98: 777-791.

Soverna, A. F., Galati, B. and Hoc, P. (2003) Study of ovule and megagametophyte development in four species of subtribe Phaseolinae (Leguminosae). Acta Biologica Cracoviensia 45: 63-73.

Suzuki, K., Takeda, H., Tsukaguchi, T. and Egawa, Y. (2001) Ultastructural study on degeneration of tapetum in anther of Snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. Sexual Plant Reproduction 13: 293-299.

Teixera, S. P., Forni-Martins, E. R. and Ranga, N. T. (2002) Development and cytology of pollen in *Dahlstedtia Malme* (Leguminosae: Papilionoideae). Botanical Journal of the Linnean Society 138: 461-471.

Tucker, S. C. (1998) Floral ontogeny in Legume genera *Petalostylis*, *Labichea*, and *Dialium* (Caesalpinoidea: Cassieae), A series in floral reduction. American Journal of Botany 85: 184-208.

Tucker, S. C. (2002) Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). III. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia Purpurea*. American Journal of Botany 89: 748-757.

Tucker, S. C. (2003a) Floral Development in Legumes 1. Plant Physiology 131: 911-926.

Tucker, S. C. (2003b) Floral ontogeny in Swartzia (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): distribution and role of the ring meristem. American Journal of Botany 90: 1271-1292.

Wilson, C. A. (2001) Floral stages, ovule development, and ovule and fruit success in *Iris tenax*, focusing on var. Gormanii, a taxon with low seed set. American Journal of Botany 88: 2221-2231.

Archive of SID

www.SID.ir

Morphological and developmental study of *Alhagi pseudoalhagi* (M. B.) Desv. flower and anatomical features

Zahra Hashemi and Farkhondeh Rezanejad *

Department of Biology, Faculty of Sciences, Shahid Bahounar University, Kerman, Iran

Abstract

In this stydy, flowers of *Alhagi pseudoalhagi* were structurally investigated with respect to cell-tissue manners in several developmental stages. Flowers had synsepalous calyx, papilionoid corolla and dark color wings with outstanding epidermal cells, attached keels which made closed corolla with vexillium, diadelphous and heteromorphy androecium. None of the organs had protective or secretary hairs. Anther characters were: tetrasporange, extrorse, longitudinal dehiscence, four wall layers (dicotyledonous) and secretory tapetum. Epidermal and subepidermal layers of calyx, corolla, ovary and attaching tissue of anther had phenolicic (tanin) and fatty based materials. Gynoecium was monocarpellate and epigynous, with anatropous and crassinucelate ovules, open style and disk shaped stigma. After miosis cytokinesis was simultaneous. When microspores were in mature stage embryo sac had not yet passed mitosis and nucleus were not made totally.

Key words: *Alhagi pseudoalhagi*, Papilionoid flower, Phenolic materials (tanin), Microsporogenesis

Archive of SID

* Corresponding Author: frezanejad@uk.ac.ir

www.SID.ir