Archive of SID

Iranian Journal of Plant Biology, Vol. 9, No. 3, 2017

Study of Stamen and gynoecium ontogeny in floral *Falcaria vulgaris* Bernh.

Ahmad Abdullahi, Fatemeh Mahmoudi Kordi*
Department of biology, Faculty of Science, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran

Abstract
Falcaria vulgaris is a biennial herbaceous pastureland plant belongs to Apiaceae family, which has been recorded in Iranian traditional medicine. In this report developmental reproductive steps were studied. Flower buds at different developmental stages were collected and fixed in FAA then maintained in Ethanol (%70). After preparation and embedding samples in paraffin, the samples were sectioned by microtome and stained with Hematoxyline-Eosine respectively. Results showed that initiation patterns of flower and floral organ development is acropet. Stamen and gynoecium formation occurred with the time interval. Several schizogenical secretion channels exist in the ovary wall. The flower consists of five sepals, five isolated petals, five stamens and the inferior ovary with two carpels. The anthers are tetra sporangiate type and pollen grains are binuclear and have three colpates. Ovule is anatropous, unitegmic and tenuinucellate. Embryo sac is formed corresponding to the polygonum type.
Keywords: *Falcaria vulgaris*, Floral development , Gynoecium, Pollen grain

* Corresponding Author: ac.mahmoodi@azaruniv.ac.ir

Copyright©2017, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/BY-NC-ND/4.0), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially

www.SID.ir

Archive of SID

زیست‌شناسی گیاهی ایران، سال نهم، شمارهٔ سی و سوم، پاییز ۱۳۹۶، صفحهٔ 78-63
تاریخ دریافت مقاله: 1395/08/20
تاریخ بررسی مجدد: 1396/02/26
تاریخ پذیرش نهایی: 1396/04/24

بررسی آنتوژنی پرچم و مادگی در گل *Falcaria vulgaris* Bernh.

احمد عبداللهی، فاطمه محمودی کردی *
گروه زیست‌شناسی، دانشکدهٔ علوم پایه، دانشگاه شهید مدنی آذربایجان، تبریز، ایران

چکیده

گیاه غازایاقی (*Falcaria vulgaris*) یکی از گیاهان مرتعی، یکساله و پایا از تیرهٔ Apiaceae (چتریان) است که در طب سنتی ایران، گیاهی با خواص دارویی شناخته می‌شود. در پژوهش حاضر مراحل تشکیل گل و اجزای آن درگیاه غاز ایاقی بررسی شدند. گل‌ها و غنچه‌ها در مراحل مختلف نمو برداشت شدند و در FAA تثبیت و سپس در الکل 70 درصد نگه‌داری شدند. نمونه‌ها پس ازآماده‌شدن و قالب‌گیری در پارافین، با میکروتوم برش‌گیری و با هماتوکسیلین-ائوزین رنگ‌آمیزی شدند. نتایج نشان دادند توالی بنیان‌گذاری اندام‌های گل از ترتیب راس‌گرایی پیروی می‌کند و تشکیل پرچم و مادگی با فاصلهٔ زمانی اندکی رخ می‌دهد. ساختار گل شامل پنج کاسبرگ، پنج گلبرگ سفید جدا، پنج پرچم، تخمدان دو برچه‌ای، دوخانه‌ای و زیرین است. کانال‌های ترشحی شیزوژنی در دیوارهٔ تخمدان مشاهده شدند. میکروسپورزایی ازنوع هم‌زمان و بساک از نوع چهارکیسه‌ای است. دانهٔ گردهٔ، دوسلولی و سه‌شیاری است. تخمک از نوع واژگون، تک‌پوسته‌ای و کم‌خورش است. نمو کیسهٔ رویانی براساس الگوی تک‌اسپوری و نوع پلی‌گونوم انجام می‌شود.

واژه‌های کلیدی: آنتوژنی گل، تخمک، دانهٔ گرده، غازایاقی

* نگارندهٔ مسؤول: نشانی پست الکترونیک: ac.mahmoodi@azaruniv.ac.ir، شمارهٔ تماس:04134327500

Copyright©2017, University of Isfahan. This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/BY-NC-ND/4.0), which permits others to download this work and share it with others as long as they credit it, but they cannot change it in any way or use it commercially.

www.SID.ir

Archive of SID

مقدمه

نموگل، یکی از مباحث پیچیدهٔ زیست‌شناسی است که به‌صورت تشکیل توده‌ای کوچک از سلول‌های تمایزنیافته شروع می‌شود؛ اما به ساختاری پیچیده سازمان می‌یابد که درآن اندام‌های مختلف، موقعیت‌های مشخص و دقیقی را اشغال می‌کنند. به‌علاوه، هر اندام، انواع سلول‌ها، سازمان‌یابی و عملکرد ویژهٔ خود را دارد. بررسی ساختار و نمو گل و ویژگی‌های گرده‌افشانی آن در پیشرفت روش‌های دو رگ‌گیری، انجام بررسی‌های ژنتیکی و درنتیجه، بهبود کیفیت گل و گیاه مفید است. همچنین مجموعه‌ای مناسب برای درک تمایز سلولی و سازوکارهای سلولی لازم برای اندام‌زایی است (Rezanejad and Majd, 2012).

گیاهان تیرهٔ Apiaceae (چتریان) بیشتر در نیم‌کرهٔ شمالی انتشار دارند و در مناطق استوایی گرمسیری بسیار کمیاب هستند. ایران یکی از مراکز اصلی تجمع و پراکنش انواع بی شماری از تیرهٔ چتریان است (Ghahreman, 1993). در ایران 114 جنس و 420 گونه از این تیره وجود دارد (Mozaffarian, 2003). گیاه غازایاقی با نام علمی *Falcaria vulgaris* Brnth. گیاهی علفی و پایا با خواص شناخته‌شدهٔ دارویی و خوراکی از تیرهٔ چتریان است (Korman, 2011). نام فارسی این گیاه، پنجه غازی و در زبان ترکی به‌نام غازایاقی معروف است (Khazaei and Salehi, 2006)33. این گیاه، خودرو است و تاکنون اهلی نشده است (Piya *et al*., 2012). پژوهش‌هایی دربارهٔ گسترش جغرافیایی این گیاه (United States Department of Agriculture Animal and Plant Health Inspection, 2012)، ترکیب شیمیایی (Kubeczka, K. H., 1979)، اثر آنتی اکسیدانی (Monfared *et al*, 2012) و تاثیر عوامل بیماری زا بر این گیاه (Koubek, 2011) انجام شده است. اما تا کنون پژوهشی دربارهٔ ریخت‌زایی و چگونگی تشکیل اندام‌های رویشی و زایشی گیاه انجام نشده است. در پژوهش حاضر مراحل تشکیل گل، دانه‌های گرده، تخمک و کیسهٔ رویانی بررسی شدند.

مواد و روش‌ها

بررسی‌های تکوینی نیازمند جمع‌آوری منظم و دقیق نمونه‌های گیاهی است تا امکان بررسی همهٔ مراحل مد نظر فراهم باشد. گیاه *F. vulgaris* هر ساله از اواسط بهار تا اواسط تابستان (بسته به شرایط مکان رویش)، به مرحلهٔ گل‌دهی وارد می‌شود. هرگونه تاخیر در جمع‌آوری نمونه می‌تواند به ازدست‌رفتن بخشی از مراحل ابتدایی تکوین منجر شود. باتوجه‌به زمان رویش و همچنین ظهور نخستین جوانه‌های گل‌آذین‌ساز تا مرحلهٔ رسیدن میوه، موارد لازم پیش‌بینی شد و از پایان اردیبهشت تا پایان مرداد، اندام‌های گیاهی از رویشگاه طبیعی واقع در مراتع چمن‌باشی، روستای گویجه‌سلطان، ازتوابع شهرستان ورزقان استان آذربایجان شرقی با مختصات جغرافیایی 46 درجه و 62 دقیقهٔ طول شرقی و 38 درجه و54 دقیقهٔ عرض شمالی جمع آوری شدند. تعدادی گیاه کامل (شامل: بخش‌های رویشی و زایشی) برای تهیهٔ نمونهٔ هرباریومی، جمع‌آوری و طبق راهنما برای نگهداری در

www.SID.ir

Archive of SID

هرباریوم آماده شدند. برای بررسی اندام‌های زایشی و بررسی به‌صورت برش‌های میکروتومی، نمونه‌ها پس از جمع‌آوری، درون محلول تثبیت‌کنندهٔ FAAقرار گرفتند؛ سپس تا انجام سایر مراحل آزمایش در الکل 70 درصد نگهداری شدند. پس از انجام مراحل متداول برای آماده‌کردن نمونه‌ها (Xue and Li, 2005)، نمونه‌ها در قالب‌های پارافینی قالب‌گیری و با دستگاه میکروتوم روتاری (مدل 4050، شرکت Micro tec، کشور آلمان) به ضخامت 5 تا 10 میکرون برش‌گیری شدند. شفاف‌کردن نمونه‌ها و رنگ‌آمیزی مضاعف هسته و سیتوپلاسم، با هماتوکسیلین و ائوزین مطابق روش Yeung (1984) انجام شد؛ سپس نمونه‌های مد نظر با میکروسکوپ نوری بررسی و عکس‌برداری شدند.

نتایج

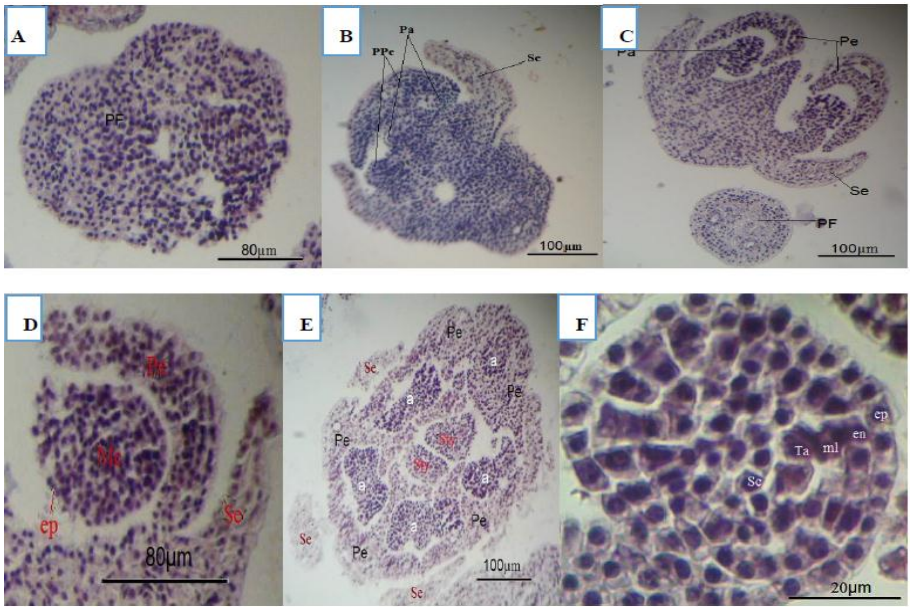
تکوین گل: در مرحلهٔ ظهور پریموردیوم گل، سلول‌ها بدون تمایز و هسته‌ها با رنگ‌پذیری زیاد دیده می‌شوند. در این مرحله بین سلول‌های سازندهٔ گلبرگ‌ها و پرچم‌ها تمایزی دیده نمی‌شود (شکل‌های A-1 تا C)

تشکیل پرچم و تکوین بساک: در مراحل ابتدایی نمو، تمایز ویژه‌ای در بافت بساک دیده نمی‌شود و سلول‌ها همگن‌اند؛ به‌طوری‌که بساک جوان از یک تودهٔ سلول‌های مریستمی بدون تمایز تشکیل می‌شود که یک لایهٔ اپیدرمی، آن را احاطه کرده است (شکل‌های C-1 و D). درابتدا بساک دایره‌ای تا بیضی‌شکل است و همزمان با نمو، ساختارچهارلوبی پیدا می‌کند که هر لوپ (لب)، یک میکروسپورانژیوم یا کیسهٔ گرده را به وجود می‌آورد. (شکل E-1). سلول‌های لایهٔ حاشیه‌ای با تعدادی تقسیمات پریکلینال (موازی با سطح)، لایه‌های دیوارهٔ بساک را به وجود می‌آورند. این لایه‌ها از بیرون به درون شامل اپیدرم، لایهٔ مکانیکی، لایهٔ میانی و لایهٔ مغذی یا تاپی هستند. سلول‌های هاگزای با تقسیمات میتوزی، سلول‌های مادر گرده را به وجود می‌آورند (شکل F-1).

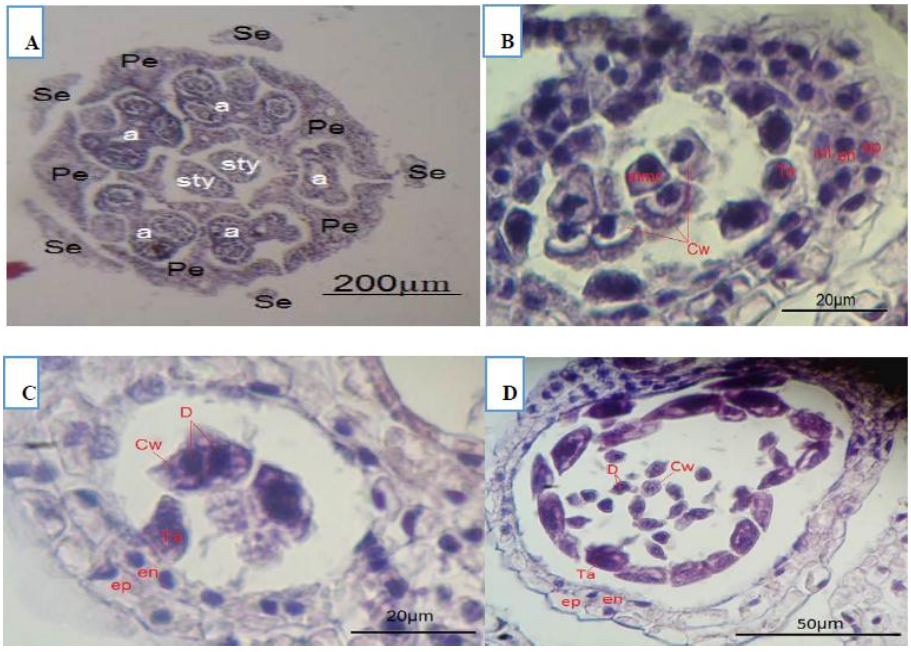
در مرحلهٔ بعد به‌دنبال تقسیم میتوزی در تودهٔ سلول‌های هاگزای که مرکز کیسهٔ گرده را پر می‌کنند، سلول‌های مادر گرده (میکروسپوروسیت‌ها) ایجاد می‌شوند که آمادهٔ ورود به تقسیم میوزند وبا اندازهٔ درشت‌تر، سیتوپلاسم متراکم و هستهٔ بزرگ و مشخص از سلول‌های اطراف قابل تشخیص هستند (شکل‌های A-2 و B). با شروع میوز دیوارهٔ کالوزی در اطراف آنها تشکیل می‌شود (شکل B-2). در فرآیند میکروسپورزایی، هر سلول مادر میکروسپور، با گذراندن میوز I و تشکیل دیاد (شکل C-2 و D) و سپس میوز II و تتراد (شکل 3)، چهار میکروسپور را به وجود می‌آورد. تقسیم سیتوپلاسم از نوع هم‌زمان است. تترادهای میکروسپور از نوع چهار وجهی هستند و با دیواره‌های کالوزی احاطه می‌شوند. تخصص‌یافتگی سلول‌های لایه‌های دیوارهٔ میکروسپورانژ هم‌زمان با میوز رخ می‌دهد و اندازهٔ یاخته‌های لایهٔ تاپی که نقش اصلی آنها رساندن مواد مغذی به میکروسپورهای درحال نمواست، درمرحلهٔ تتراد افزایش می‌یابد.

www.SID.ir

Archive of SID



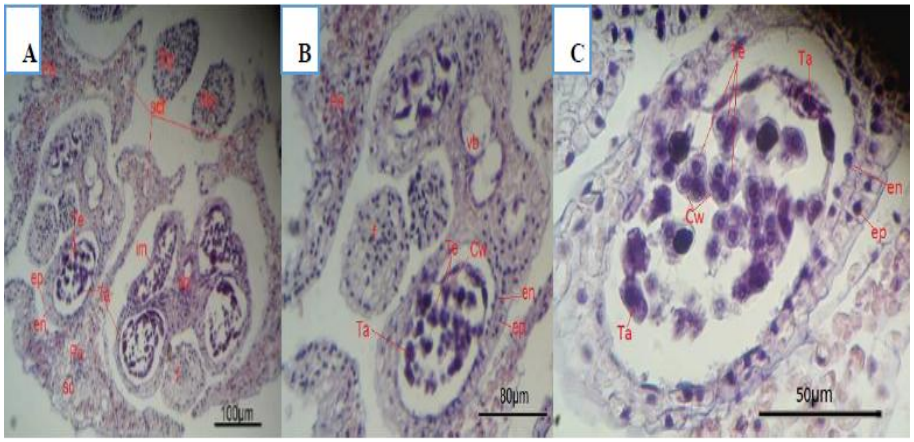
شکل 1- گل و تشکیل بساک: A و B (پریموردیوم گل)، C و D (سلول‌های مریستمی سازندهٔ بساک)، E (برش عرضی گل در مرحلهٔ ایجاد دیواره‌های بساک)، F (دیواره‌های بساک)، PF (پریموردیوم گل)، Pa (پریموردیوم پرچم)، PPe (پریموردیوم گلبرگ)، Se (کاسبرگ)، Pe (گلبرگ)، Sty (خامه)، a (بساک)، Mc (سلول مریستمی)، en (لایهٔ مکانیکی)، ml (لایهٔ میانی)، Ta (لایهٔ تاپی) و Sc (سلول هاگزای)



شکل 2- تشکیل کیسهٔ گرده تا مرحلهٔ دیاد: A (برش عرضی گل در مرحلهٔ میوزI)، B (کیسهٔ گرده و سلول مادر میکروسپور در آغاز میوزI)، C و D (کیسهٔ گرده و پایان میوزI و تشکیل دیاد و ازبین‌رفتن لایهٔ میانی، Se (کاسبرگ)، Pe (گلبرگ)، Sty (خامه)، a (بساک)، ep (اپیدرم)، en (لایهٔ مکانیکی)، ml (لایهٔ میانی)، Ta (لایهٔ تاپی)، mmc (سلول مادر میکروسپور)، Cw (دیوارهٔ کالوزی) و D (دیاد)

www.SID.ir

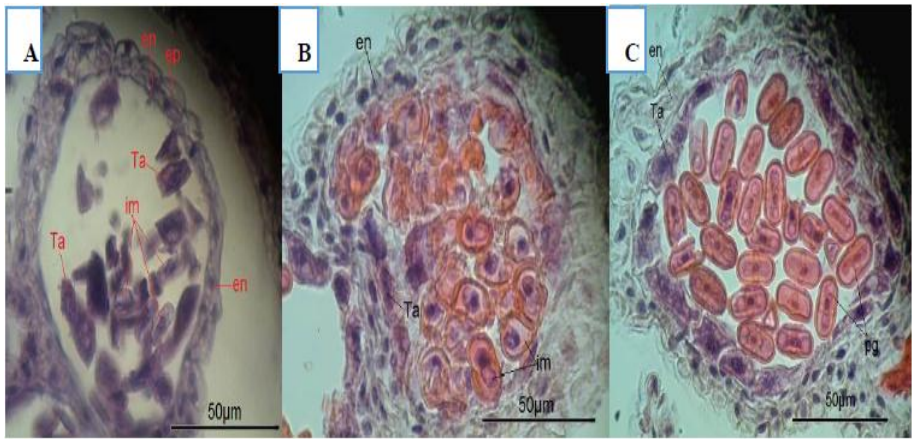
Archive of SID



شکل 3- تکوین کیسهٔ گرده و مرحلهٔ تتراد: A (برش عرضی گل در مرحلهٔ میوزII)، B (بساک درحال تشکیل تتراد)، C (کیسهٔ گرده و تترادهای درون آن) Pe (گلبرگ)، Sty (خامه)، ep (اپیدرم)، en (لایهٔ مکانیکی)، Ta (لایهٔ تاپی)، Cw (دیوارهٔ کالوزی)، Te (تتراد)، vb (دستجات آوندی)، f (میله) و Sd (مجرای ترشحی)

در مرحلهٔ بعد، دیوارهٔ کالوزی تجزیه می‌شود؛ میکروسپورهای تتراد از هم جدا می‌شوند و دانه های گردهٔ جوان را ایجاد می‌کنند. افزایش اندازهٔ دانهٔ گرده و تغییر شکل پس از تجزیهٔ دیوارهٔ کالوزی در شکل A-4 مشاهده شده است. لایهٔ اپیدرمی بساک در مرحلهٔ میکروسپورهای درحال بلوغ از لایهٔ مکانیکی تشخیص داده نمی‌شود، همچنین لایهٔ مغذی به مقدار اندک رشد یافته است.

بساک‌ها میکروسپورهای نابالغی دارند که به‌تدریج شکل دانهٔ گردهٔ بالغ پیدا کرده و در یک فضای فشرده و بدون فاصله از هم قرار می‌گیرند. لایهٔ مغذی به‌صورت رشدیافته، لایهٔ گذر (موقت) که قبل از مرحلهٔ دیاد تجزیه می‌شود و لایهٔ اپیدرم کاهش‌یافته و چسبیده روی لایهٔ مکانیکی دیده می‌شوند (شکل 4).

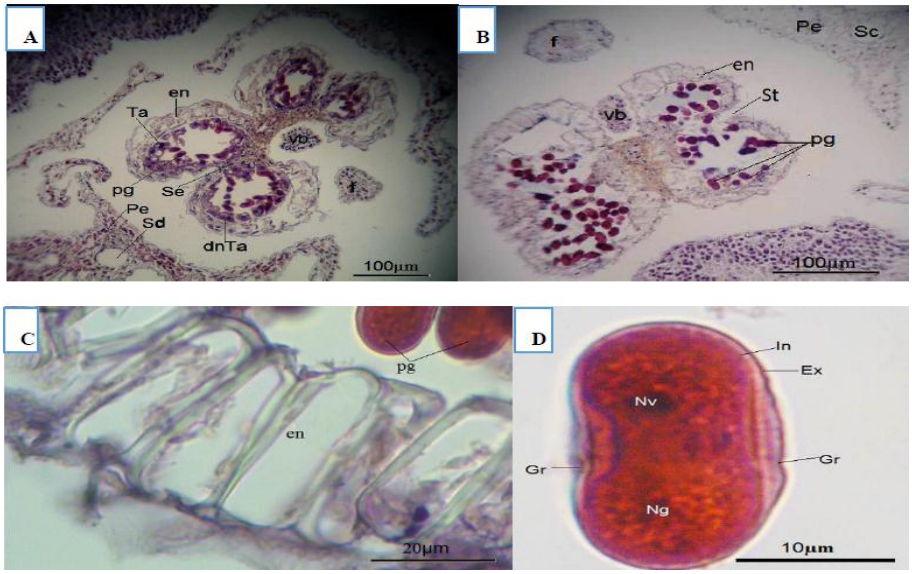


شکل 4- تشکیل دانهٔ گردهٔ بالغ: A (تجزیهٔ کالوز و آزادشدن دانه‌های گردهٔ نابالغ و حذف تدریجی لایهٔ اپیدرم)، B (دانه‌های گردهٔ نابالغ با هستهٔ مرکزی و حرکت سلول‌های تاپی در بعضی جاها بین آنها (تاپی آمیبی))، C (دانه‌های گردهٔ بالغ و تاپی در اطراف آن)، ep (اپیدرم)، en (لایهٔ مکانیکی)، Ta (لایهٔ تاپی)، im (میکروسپور نابالغ) و pg (دانهٔ گرده)

www.SID.ir

Archive of SID

دانه‌های گردهٔ بالغ آزادشده از بساک، بیضی‌شکل هستند و دو هستهٔ رویشی و زایشی دارند (شکل 5). همهٔ بساک‌های مشاهده‌شده در مقطع عرضی گل در مرحلهٔ شکوفایی طولی قرار دارند. تیغهٔ جداکنندهٔ دو حفرهٔ بساک در هر نیمهٔ بساک، تجزیه می‌شود؛ درنتیجه، دو کیسهٔ گرده به‌شکل یک ساختار واحد در می‌آیند و خانهٔ گرده را تشکیل می‌دهند (شکل 5). در این مرحله دیوارهٔ بساک تنها شامل لایهٔ مکانیکی است که سلول‌های آن به میزان چشمگیری بزرگ شده‌اند و ضخیم‌شدگی‌های فیبری را روی دیواره‌های شعاعی و مماسی داخلی خود ایجاد کرده‌اند و بقایایی از سلول‌های اپیدرمی روی آنها مشاهده می‌شود. در محل شکوفایی، گسستگی سلول‌های لایهٔ مکانیکی که تزیینات فیبری ندارند، به رهاکردن دانه‌های گرده منجر می‌شود (شکل 5).



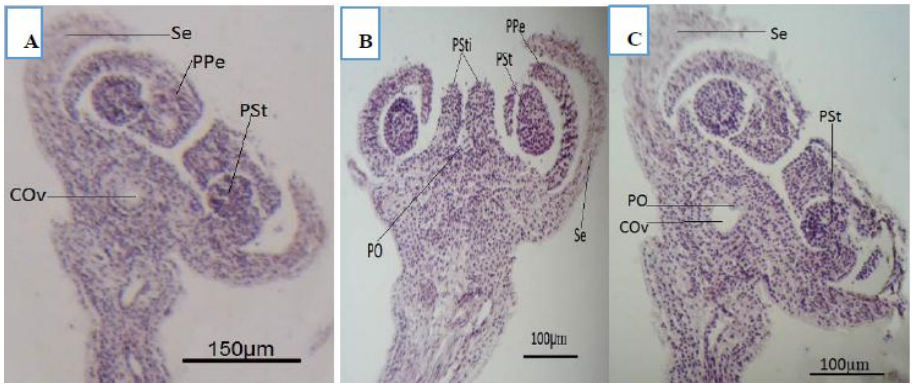
شکل 5- ادامهٔ بلوغ و رهاسازی دانهٔ گرده: A (بساک با دانهٔ گردهٔ رسیده)، B (ازبین‌رفتن رابط بین دو خانهٔ بساک و یکی‌شدن حفره‌ها)، C (لایهٔ مکانیکی با ضخیم‌شدگی فیبری وU شکل و آثاری از سلول‌های اپیدرمی که درحال بازشدن است)، D (دانهٔ گردهٔ بالغ با هستهٔ رویشی و زایشی و شیارهای رویشی)، en (لایهٔ مکانیکی)، Ta (لایهٔ تاپی)، vb (دستهٔ آوندی بساک)، f (میله)، Sd (مجرای ترشحی)، Pe (گلبرگ)، pg (دانهٔ گرده)، dnTa (تاپی دوهسته‌ای)، St (محل شکوفایی بساک)، Se (رابط بین دو خانهٔ بساک)، Ex (اگزین)، In (انتین)، Gr (شیار رویشی)، Nv (هستهٔ رویشی) و Ng (هستهٔ زایشی)

مراحل تشکیل دستگاه زایشی ماده: برش‌های طولی گل نشان می‌دهند در مرحلهٔ تشکیل برچه، اندکی پس از تشکیل پریموردیم پرچم، تودهٔ مریستمی به‌شکل یک برآمدگی نیم‌کروی در قسمت مرکزی ظاهر می‌شود و حفرهٔ تخمدانی را در پایین به وجود می‌آورد (شکل 6-A). به‌این‌ترتیب تشکیل پرچم و مادگی با فاصلهٔ زمانی اندکی رخ می‌دهند (شکل 6-B). در مرحلهٔ دوم، هنگامی‌که پریموردیوم تخمکی ازمحل جفت ایجاد می‌شود، سلول‌های پریموردیومی به داخل مهاجرت می‌کنند و پریموردیوم ایجادکنندهٔ کلالهٔ دو شاخه را به وجود می‌آورند. رنگ‌پذیری زیاد سلول‌ها و

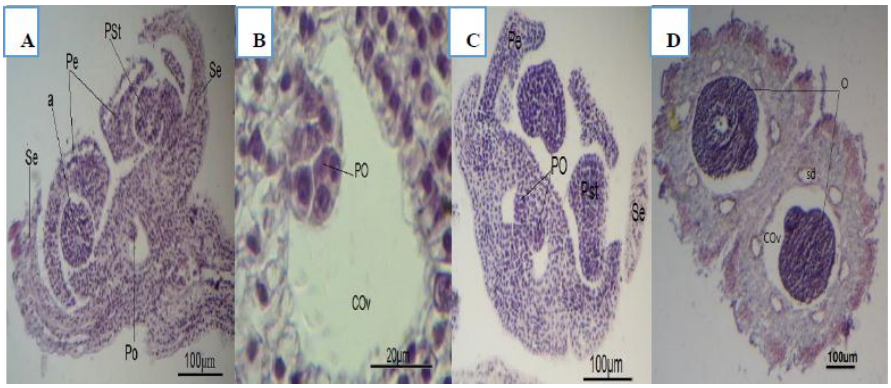
www.SID.ir

Archive of SID

جهت حرکت به سمت داخل مریستم تشکیل‌دهنده دیده می‌شود (شکل 6-A). تشکیل کلالهٔ دو شاخه و خامه تقریبا هم‌زمان با تخمک (پریموردیوم تخمک) انجام می‌شود (شکل‌های 6-A و B و شکل‌های 7-A تا C). در مرحلهٔ سوم از مراحل تکوین مادگی، هر تخمک پس از تشکیل پایه و جسم تخمکی به‌تدریج پوستهٔ تخمکی و بافت خورش تشکیل می‌شوند (شکل 8). سلول‌های مریستمی تشکیل‌دهندهٔ مادگی با تقسیمات میتوزی افزایش می‌یابند و پریموردیوم‌های دو برچه رشد می‌کنند و محفظهٔ تخمدان دوبرچه‌ای را به وجود می‌آورند (شکل 7-C). رنگ‌پذیری زیاد و تراکم سلول‌های پریموردیوم تخمکی، آنها را از سایر سلول‌ها متمایز می‌کند (شکل‌های 9- A تا C).



شکل 6- مرحلهٔ اول تکوین مادگی و ایجاد حفرهٔ تخمدان: A (پریموردیوم گل و ایجاد حفرهٔ تخمدانی)، B (شکل‌گیری پریموردیوم کلاله و تخمک پس از پریموردیوم پرچم)، C (بنیان تخمکی که به‌صورت برآمدگی در سطح شکمی تخمدان تشکیل شده است.)، Se (کاسبرگ)، PPe (پریموردیوم گلبرگ)، PSt (پریموردیوم پرچم)، PSti (پریموردیوم کلاله)، COv (حفرهٔ تخمدان)، PO (پریموردیوم تخمک)



شکل 7- مرحلهٔ دوم تکوین مادگی و تشکیل بنیان تخمک و تخمدان دوخانه‌ای: A (گل در حالت پریموردیوم تخمک)، B (حفرهٔ تخمدان با بزرگ‌نمایی بیشتر)، C (تخمدان دوخانه‌ای و تشکیل بنیان تخمکی در هرکدام از آنها)، Se (کاسبرگ)، Pe (گلبرگ)، PSt (پریموردیوم پرچم)، COv (حفرهٔ تخمدان)، PO (پریموردیوم تخمک)، a (بساک)، Sd (مجرای ترشحی)، O (تخمک)

در مرحلهٔ چهارم، یکی از سلول‌های خورش تمایزیافته و سلول مادر مگاسپور (آرکئسپور) را به

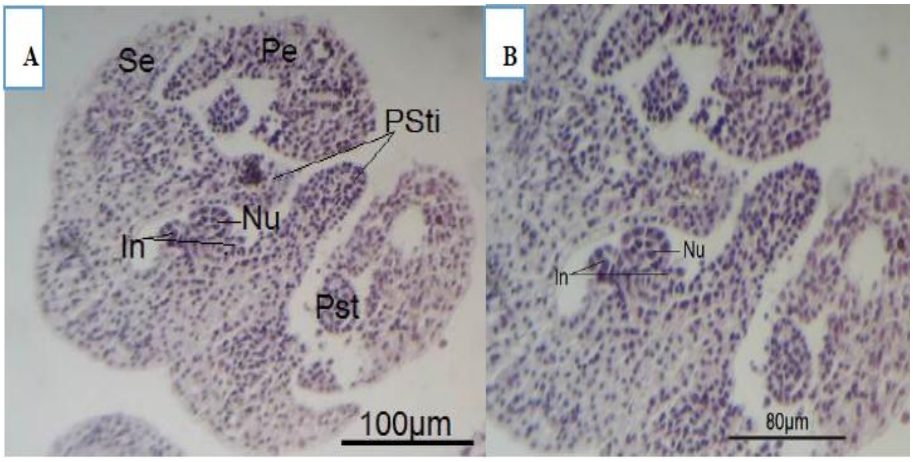
www.SID.ir

Archive of SID

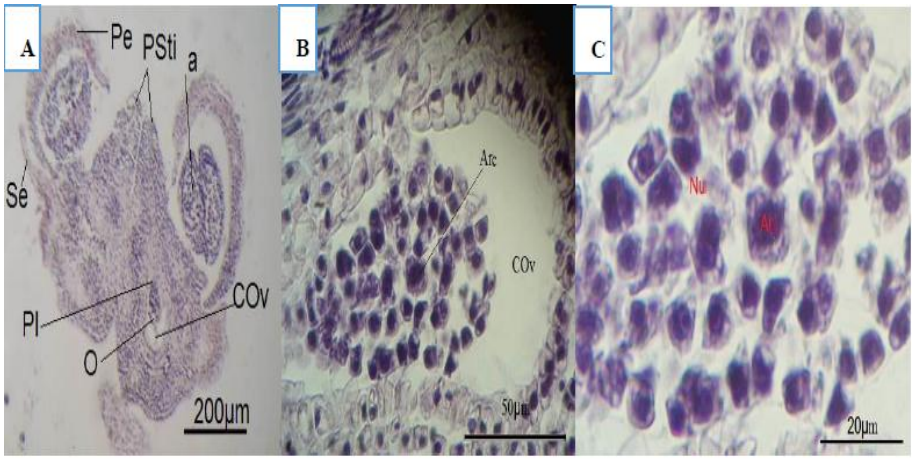
وجود می‌آورد. مگاسپوروسیت با حجم زیاد، هستهٔ درشت، متراکم و حجیم از سایر سلول‌های خورش متمایز و کاملاً قابل تشخیص است (شکل 9).

در مرحلهٔ پنجم تکوین مادگی، سلول مگاسپوروسیت دو تقسیم میوزی را می‌گذراند و دیاد هاپلوئید و سپس چهار سلول تتراد ایجاد می‌کند که به‌شکل خطی، مجاور هم قرار می‌گیرند (شکل 10).

از چهار سلول حاصل از میوز، سلول باقی‌مانده در موقعیت شالازی، مگاسپور عملکردی یا سلول مادرکیسهٔ رویانی نامیده می‌شود و آغازکنندهٔ کیسهٔ رویانی هشت‌هسته‌ای است و هم‌زمان با به‌وجودآمدن مگاسپور فعال، شکل‌گیری دیوارهٔ کیسهٔ رویانی (آندوتلیوم) نیز آغاز می‌شود (شکل 10-C).



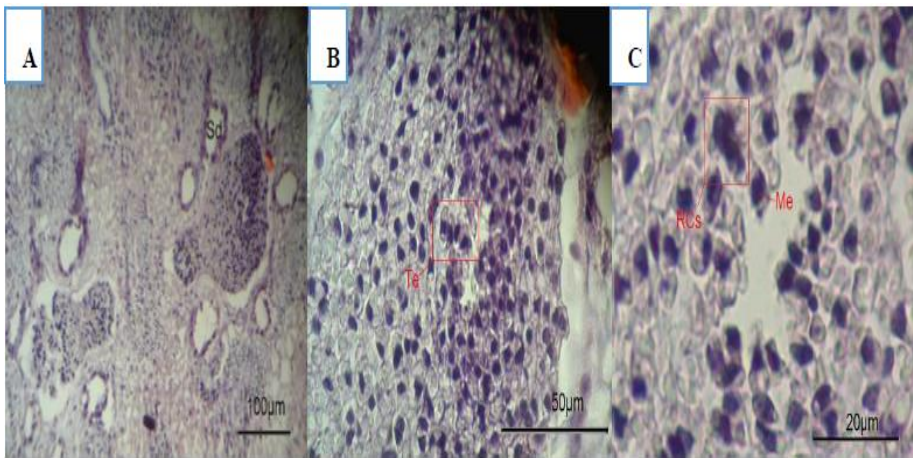
شکل 8- مرحلهٔ سوم تکوین مادگی، A (تشکیل بافت خورش و پوستهٔ تخمک)، B (همان مرحله با بزرگ‌نمایی بیشتر)، Se (کاسبرگ)، Pe گلبرگ، PSti (پریموردیوم کلاله)، In (پوستهٔ تخمک)، Nu (خورش)، PSt (پریموردیوم پرچم)



شکل 9- مرحلهٔ چهارم تکوین مادگی و تشکیل آرکئسپور: A (برش طولی گل در مرحلهٔ تشکیل آرکئسپور)، B (تبدیل یکی از سلول‌های خورش به آرکئسپور)، C (تخمک هنگام تشکیل آرکئسپور با بزرگ‌نمایی بیشتر)، Se (کاسبرگ)، Pe (گلبرگ)، PSti (پریموردیوم کلاله)، Nu (خورش)، Pl (جفت)، a (بساک)، O (تخمک)، Arc (آرکئسپور) و COv (حفرهٔ تخمدان)

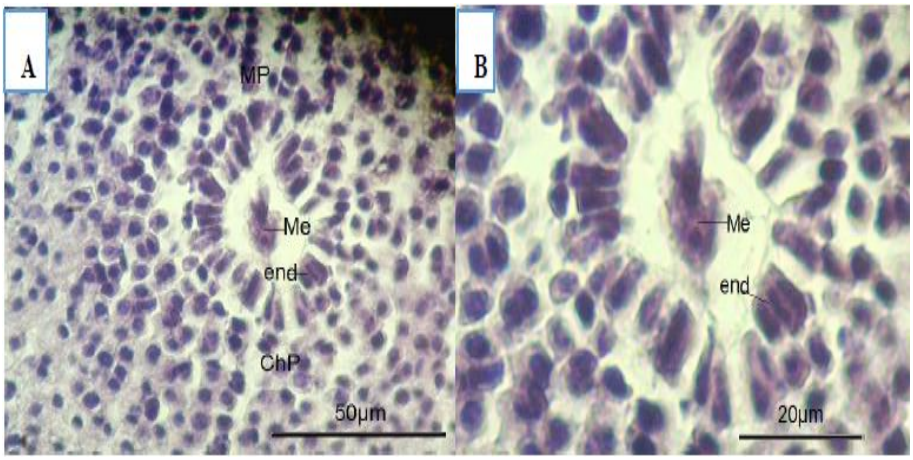
www.SID.ir

Archive of SID



شکل 10- مرحلهٔ پنجم تکوین مادگی و تشکیل مگاسپور عملکردی: A (مادگی دوخانه‌ای و تخمک‌های درون آن درحال تقسیم میوز و تشکیل تتراد)، B (اواخر میوز II و تشکیل تتراد خطی)، C (ازبین‌رفتن سلول قطب سفتی و باقی‌ماندن مگاسپور عملکردی در سمت شالازی و تشکیل دیوارهٔ آندوتلیوم)، Sd (مجرای ترشحی)، Te (تتراد)، Me (مگاسپور عملکردی) و RCs (سلول‌های مگاسپوری حذف‌شده)

باتوجه‌به‌اینکه از رویدادهای مهم در تشکیل کیسهٔ رویانی و نخستین مرحله برای تبدیل مگاسپور زایا به کیسهٔ رویانی، افزایش حجم این سلول است، به‌این ترتیب در مرحلهٔ ششم حجم این سلول تا چندین برابر سلول‌های بافت خورش افزایش می‌یابد و در امتداد محورسفتی-شالازی کشیده می‌شود. به‌تدریج بین سلول مادر کیسهٔ رویانی و سلول‌های خورش فضای خالی بیشتری شکل می‌گیرد و لایهٔ آندوتلیومی، منظم‌تر می‌شود (شکل 11). در ادامه، هستهٔ سلول بنیادی کیسهٔ رویانی، سه تقسیم متوالی میتوزی انجام می‌دهد. هم‌زمان با تغییرات نموی برای تشکیل کیسهٔ رویانی، کانال‌های ترشحی از نوع شیزوژنی، اطراف هر برچه کامل می‌شوند (شکل 10-A).

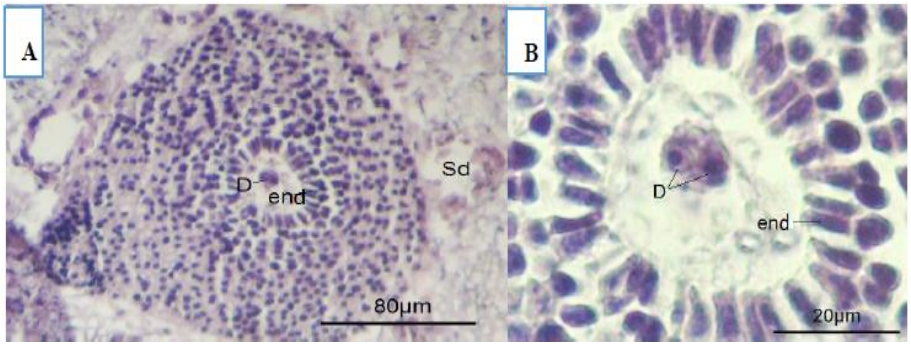


شکل 11- مرحلهٔ ششم تکوین مادگی و واکوئله وکشیده‌شدن سلول مادر کیسهٔ رویانی: A و B (افزایش حجم سلول مگاسپور عملکردی و آمادگی برای تقسیم میتوز)، MP (قطب سفتی)، ChP (قطب شالازی)، Me (مگاسپور عملکردی) و end (آندوتلیوم)

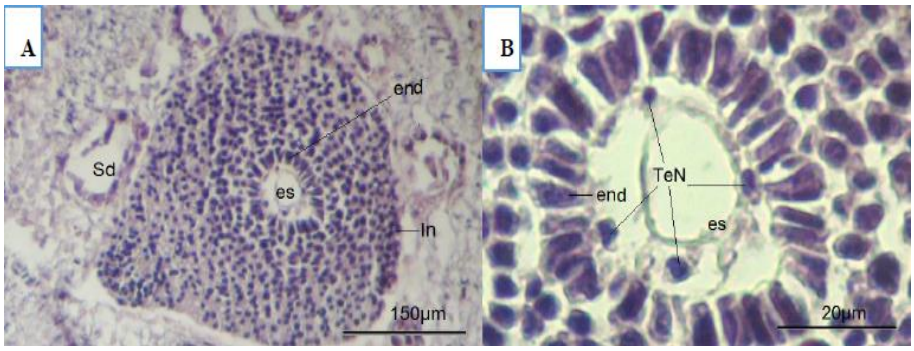
www.SID.ir

Archive of SID

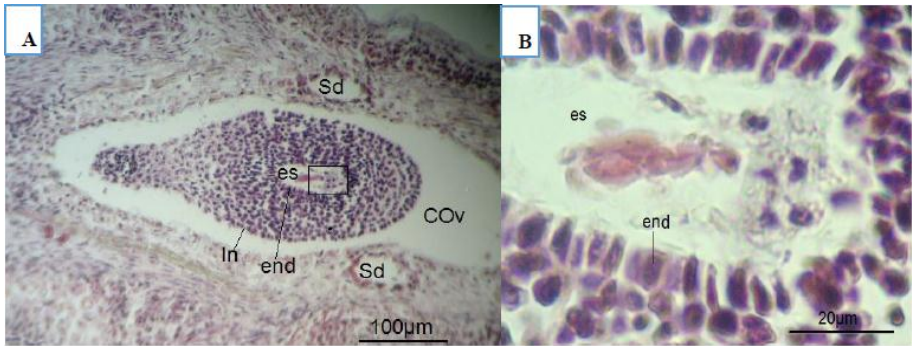
در مرحلهٔ هفتم از تکوین مادگی، مگاسپور عملکردی، نخستین تقسیم میتوزی را انجام می‌دهد که نتیجهٔ آن تشکیل کیسهٔ رویانی با دو هستهٔ هاپلوئیدی حجیم است (شکل 12). در مرحلهٔ هشتم، دومین تقسیم میتوزی، تشکیل کیسهٔ رویانی چهارهسته‌ای را موجب می‌شود (شکل 13) و در مرحلهٔ نهم، سومین تقسیم میتوزی، کیسهٔ رویانی هشت هسته‌ای را ایجاد می‌کند (شکل 14).



شکل 12- مرحلهٔ هفتم تکوین مادگی و نخستین تقسیم میتوز: A (تخمک درحال تقسیم اول میتوز)، B (دیاد کیسهٔ رویانی)، end (آندوتلیوم)، D (دیاد)، Sd (مجرای ترشحی)



شکل 13- مرحلهٔ هشتم تکوین مادگی وتقسیم دوم میتوز: A (تخمک درحال تقسیم دوم میتوز)، B (هسته‌های چهارتایی کیسهٔ رویانی)، end (آندوتلیوم)، Sd (مجرای ترشحی)، es (کیسهٔ رویانی)، In (پوستهٔ تخمک) و TeN (هسته‌های چهارتایی)



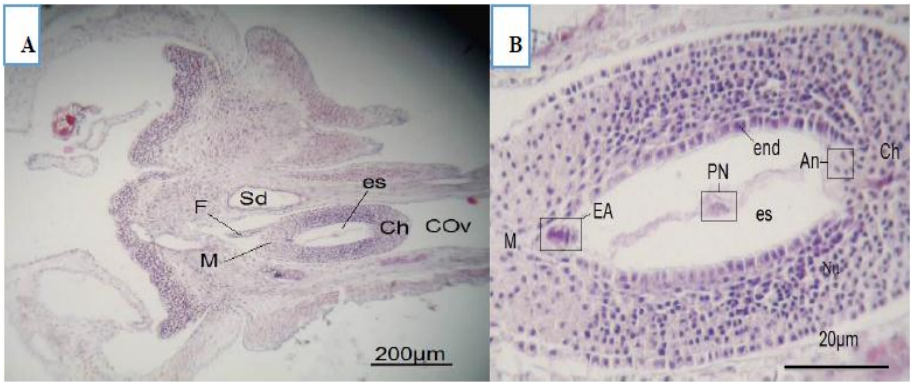
شکل 14- مرحلهٔ نهم تکوین مادگی و تقسیم سوم میتوز و ایجاد کیسهٔ هشت‌هسته‌ای: A (تخمک درحال تقسیم سوم میتوز)، B (کیسهٔ رویانی هشت‌هسته‌ای)، end (آندوتلیوم)، Sd (مجرای ترشحی)، es (کیسهٔ رویانی)، In (پوستهٔ تخمک) و COv (حفرهٔ

www.SID.ir

Archive of SID

تخمدان)

در مرحلۀ دهم و آخرین مرحله از تکوین مادگی و ایجاد کیسۀ جنینی هفت‌سلولی، کیسۀ رویانی که به‌طورکامل تشکیل شده است، مرحلۀ سازمان‌دهی سلولی را می‌گذراند و هسته‌هایی که در مرحلۀ قبلی ایجاد شده‌اند، ساختارسلولی می‌یابند. سلولی‌شدن در کیسۀ رویانی، هم‌زمان با مهاجرت هسته‌های قطبی انجام می‌شود. به‌تدریج سه هسته به سمت مجرای سفت مهاجرت می‌کنند و دستگاه تخم را می‌سازند. این دستگاه شامل یک سلول مرکزی به‌نام تخم‌زا و دو سلول مجاور آن یا قرینه‌ها است. سلول تخم‌زای کروی‌شکل در قطب سفتی تشخیص داده می‌شود و دو سلول قرینه، تقریبا کروی یا بیضی‌شکل هستند و در دوسوی تخم‌زا قرار دارند و تا حدی تخم‌زا را دربرگرفته‌اند. در قطب شالازی، سلول‌های آنتی‌پود دیده می‌شوند. دو هستۀ قطبی به سوی میانۀ کیسۀ رویانی حرکت می‌کنند و هستۀ دوتایی (هستۀ ثانویه) را می‌سازند. به‌این‌ترتیب محل هفت سلول هشت‌هسته‌ای کیسۀ جنینی تعیین می‌شود (شکل 15). در این مرحله، تخم‌زا آمادۀ لقاح است و در صورت آماده‌بودن شرایط دیگر، ازجمله رویش لولۀ گردۀ سازگار و وقوع لقاح، جنین به وجود می‌آید. در گیاه بررسی‌شده، سلول‌ای آنتی‌پود تقسیم می‌شوند و تعداد آنها افزایش میابد؛ به‌طوری‌که در برش‌های مختلف، تعداد آنها بین 6 تا 8 عدد متغیر است.



شکل 15- مرحلۀ دهم تکوین مادگی و سازمان‌دهی کیسۀ رویانی هشت‌سلولی: A (برش طولی گل در حالت سلولی‌شدن هسته‌های کیسۀ رویانی و تشکیل سلول تخم‌زا)، B (کیسۀ رویانی و تشکیل سلول تخم‌زا با بزرگ‌نمایی بیشتر)، end (آندوتلیوم)، Sd (مجرای ترشحی)، es (کیسۀ رویانی)، COv (حفرۀ تخمدان)، F (بند)، M (سفت)، Ch (شالاز)، EA (دستگاه تخم‌زا)، PN (هسته‌های قطبی)، An (آنتی‌پودها) و Nu (بافت خورش)

بحث

مراحل تکوین بساک: در نهاندانگان دو نوع اصلی نمو لایۀ تاپی بساک تشخیص داده شده‌اند که شامل ترشحی (سلولی یا جداری) و آمیبی (پلاسمودیومی) هستند (Batygina, 2002 ;Sheikhbahaei *et al.*, 2014). در گیاه غازایاقی، لایۀ تاپی بیشتر از نوع ترشحی است و در مراحلی نوع آمیبی نیز مشاهده می‌شود. لایۀ تاپی تا مراحل پایانی نمو میکروسپورها

www.SID.ir

Archive of SID

در دیوارهٔ بساک حضور دارد که این با نتایج پژوهش‌های Majd و همکاران (2014) و Naderi و همکاران (2015) مطابقت دارد. سلول‌های لایهٔ تاپی که هستهٔ درشت دارند و بیشتر دو هسته‌ای هستند، در ارتباط مستقیم با دانه‌های گرده قرار دارند. گاهی سلول‌های تاپی، بین دانه‌های گردهٔ درحال تجزیه و حرکت مشاهده شدند که این مسئله، نوع پلاسمودیومی سلول‌های تاپی را در بخشی از دورهٔ تکوین دانه‌های گرده نشان می‌دهد. وجود لایهٔ تاپی آمیبی در گیاهان مختلف ازجمله تیرهٔ آفتاب‌گردان (Asteraceae) و برگ‌بیدی (Commelinaceae) گزارش شده است (Batygina, 2002).

پس از تقسیم تودهٔ هاگزا، سلول‌های حاصل بزرگ می‌شوند و به سلول‌های مادرگرده سازمان می‌یابند. با آغاز میوز و آمادگی سلول‌های مادرگرده برای تقسیم (ابتدای میوز I)، تشکیل دیوارهٔ کالوزی ویژه، اطراف سلول‌های مادرگرده آغاز می‌شود و تا تشکیل تتراسپورها باقی می‌ماند. این دیواره، سلول‌های درحال تقسیم را از برهم‌کنش با سلول‌های دیگر مصون می‌دارد. چهار سلول در یک دیوارهٔ کالوزی مشترک قرار می‌گیرند و همچنین با کالوز از هم جدا می‌شوند. تشکیل و پایداری این دیواره با نتایج Hoseini وهمکاران (2015) مطابقت دارد. قبل از رهاشدن دانهٔ گرده، لایهٔ مکانیکی (آندوتسیوم) ضخیم می‌شود و برای آزادشدن دانه‌های گرده الزامی است. این ضخیم‌شدگی هم‌زمان با تجزیه‌شدن سلول‌های تاپی رخ می‌دهد (Chehregani Rad, *et al.*, 2014)؛ درحالی‌که دیوارهٔ خارجی لایهٔ مکانیکی، لایهٔ نزدیک‌تر به اپیدرم، ضخیم نمی‌شود. شکل ضخیم‌شدگی، U شکل است و شکاف آن به سمت اپیدرم قرار دارد. بازشدن کیسهٔ گرده به‌دلیل شکافتگی در این لایه است (Naderi, 2015).

بررسی‌های تصاویر میکروسکوپی نشان دادند که میکروسپورزایی در این گیاه، مشابه بیشتر دولپه‌ای‌ها، از نوع هم‌زمان است که با بررسی‌های Majd و همکاران (2014) و Naderi و همکاران (2015) مطابقت دارد. تترادها از نوع چهاروجهی‌اند که با دیوارهٔ کالوزی احاطه می‌شوند و گاهی کیسه‌های گردهٔ یک بساک و بساک‌های مختلف یک گل از نظر مراحل تقسیم میوز هماهنگ نیستند و هرکدام در مرحله‌ای عقب‌تر یا جلوتر نسبت به دیگری به سر می‌برند که این حالت در بررسی Sheikhbahaei و همکاران (2014) نیز نتیجه‌گیری شده است. یک نظریهٔ پیشرفته در این مورد بیان می‌کند که در سیتوکینز هم‌زمان، تنها تترادهای چهاروجهی تشکیل می‌شوند که درنتایج پژوهش حاضر نیز تایید شد (Batygina, 2002). در سیتوکینز متوالی، همهٔ انواع تترادهای میکروسپور، به استثنای چهاروجهی تشکیل می‌شوند (Seyedi and Mirazi, 2012).

دانه‌های گرده ممکن است دوسلولی یا سه سلولی باشند. در دولپه‌ای‌ها، دانه‌های گردهٔ دوسلولی در 195 تیره معمول است؛ درحالی‌که انواع سه‌سلولی در 98 تیره دیده می‌شوند. هر دو نوع دانهٔ گرده در نظم‌هایی در سطوح مختلف مجموعهٔ تبارزایی (فیلوژنتیک) گیاهان گل‌دار وجود دارند (Batygina,2002). میکروسپورها در

www.SID.ir

Archive of SID

زمان آزادشدن از تترادها بدون واکوئل هستند و سیتوپلاسم متراکم و شکل منظم دارند. بر اثر تقسیم میتوز در هستهٔ میکروسپورها، دو هستهٔ نابرابر ایجاد می‌شوند که هستهٔ بزرگ‌تر، رویشی و هستهٔ کوچک‌تر، زایشی است. نتایج پژوهش حاضر نشان می‌دهند که دانه‌های گرده، بیضی‌شکل هستند و در زمان انتشار، سه شکاف رویشی و در مرحلهٔ دوهسته‌ای یا دو سلولی از بساک آزاد می‌شوند که از ویژگی‌های دولپه‌ای‌های پیشرفته است (Batygina, 2002; Naderi 2015).

تکوین تخمک: نتایج پژوهش حاضر نشان دادند که در گیاه *F. vulgaris* تخمک از نوع واژگون (Carmichael and Sarena, 1999) تک‌پوششی و از نوع کم‌خورش است. تخمک در تک‌لپه‌ای‌ها و بیشتر جداگلبرگان (بجز گیاهان تیرهٔ چتریان) معمولا دو پوسته و در پیوسته‌گلبرگان (بجز راستهٔ پامچال) تنها یک پوشش دارد (Ghahreman, 1994). تخمک که در ابتدا به‌صورت برجستگی کوچکی در جدار تخمدان تشکیل می‌شود (Chehregani rad *et al*., 2010a)، با رشد سریع یکی از یاخته‌های خورش سلول آرکئسپوری (مادر مگاسپور) به وجود می‌آید و تقسیمات میوزی سلول مادر مگاسپور به تشکیل تتراد منجر می‌شود که در گیاه غازایاقی، تتراد از نوع خطی است (Chehregani rad *et al*., 2010a; Tavakoli *et al*., 2015) درنهایت پس از حذف سه سلول حاصل یکی از آنها برای ایجاد مگاسپور فعال باقی می‌ماند. مگاسپور عملکردی از نوع بنی (شالازی) است که با گزارش Chehregani rad و همکاران (2010b) و Rezanejad (2008) منطبق است. کیسهٔ رویانی هشت‌هسته‌ای حاصل، مگاسپور عملکردی است و سپس به کیسهٔ رویانی بالغ تمایز می‌یابد. در کیسهٔ رویانی بالغ، سه سلول در مجاورت سفت تمایز می‌یابد که شامل یک سلول تخم‌زا و دو سلول قرینه است. دو هستهٔ آزاد و قطبی در بخش میانی کیسهٔ رویانی قرار دارند که به سمت دستگاه تخم‌زا حرکت می‌کنند و یکی‌شدن آنها قبل از لقاح انجام می‌شود و هستهٔ ثانویه را تشکیل می‌دهند. قبل از لقاح، سلول تخم‌زا سیتوپلاسمی متراکم و متمایز دارد و کیسهٔ جنینی درون بافت خورش با اندازه‌ای بزرگ دیده می‌شود.

کیسهٔ رویانی در نمونهٔ بررسی‌شده، الگوی نموی علف هفت‌بند یا پلی‌گونوم را دنبال می‌کند که متداول‌ترین الگوی نموی 70 درصد از نهاندانگان است (Chehregani rad *et al*., 2010a). لبه‌های پوستهٔ تخمک به هم می‌رسند و سد پوستکی را با منشاء تخمکی می‌سازند. به‌طورکلی سدهای تخمکی، هنگام تشکیل کیسهٔ رویانی به وجود می‌آیند و در زمان ورود لولهٔ گرده به حفرهٔ تخمدان به‌طور کامل نمو می‌یابند. در گونهٔ بررسی‌شده، سد تخمکی در مراحل ابتدایی شکل می‌گیرد و در پایان رشد تخمک کامل می‌شود که با نتایج پژوهش Naderi و همکاران (2015) مطابقت دارد. روند تکوین مادگی در پژوهش حاضر ازجمله مگاسپورزایی، کیسهٔ رویانی مونواسپوری، تخمک تک‌پوسته‌ای و کم‌خورش، تشکیل لایهٔ آندوتلیوم و نوع کیسهٔ رویانی با یافته‌های Rezanejad (2008) در بررسی گیاه

www.SID.ir

Archive of SID

اطلسی و یافته‌های Naderi (2015) در بررسی گیاه *Ferulago angulata* هم‌خوانی دارد.

جمع‌بندی

بررسی‌های انجام‌شده نشان دادند که بیشتر ویژگی‌های مراحل تکوین دانهٔ گرده و تخمک در گیاه *Falcaria vulgaris* با نتایج بررسی‌های تکوینی تاکنون انجام‌شده بر سایر گیاهان تیرهٔ چتریان مشابهت دارد. پنج پرچم گل قبل از سایر اندام‌های گل ظاهر می‌شوند و بساک‌ها 4 کیسهٔ گرده دارند و لایهٔ مغذی آنها از نوع ترشحی است. تترادهای میکروسپور از نوع چهاروجهی هستند. دانه‌های گرده در زمان انتشار، دویاخته‌ای هستند و سه شکاف رویشی دارند. تخمدان زیرین بوده وهریک از دو برچه، محتوی دو تخمک از نوع آویختهٔ واژگون، تک‌پوسته‌ای و با خورش کم است. آندوتلیوم از یک لایهٔ سلولی تشکیل شده است. نمو کیسهٔ رویانی براساس الگوی مونوسپوریک و نوع پلی‌گونوم انجام می‌شود.

سپاسگزاری

نگارندگان از معاونت پژوهشی دانشگاه شهید مدنی آذربایجان بابت حمایت مالی پژوهش حاضر، بخشی از پایان‌نامهٔ دورهٔ کارشناسی ارشد رشتهٔ زیست‌شناسی سلولی و تکوین گیاهی، سپاسگزاری می‌کنند.

References

Batygina, T. B. (2002) Embryology of flowering plants. Science Publishers, Michigan.

Carmichael, J. S. and Selbo, S. M. (1999) Ovule, embryo sac, embryo, and endosperm development in leafy spurge (*Euphorbia esula*). Canadian Journal of Botany 77(4): 599-610.

Chehregani rad, A., Hajisadeghian, S. and Mohsenzadeh, F. (2010a) Study on the developmental stages of ovule and pollen grains of *Inula aucheriana* DC, Journal of Plant Biology 2(6): 15-28 (in Persian).

Chehregani rad, A., Hosseini, N., Nazemi, M. and Lari Yazdi, H. (2010b) Study on pollen grain and ovule developmental properties in *Centaurea iberica* Trevir. ex Spreng. Journal of Plant Biology 2(5): 63-74 (in Persian).

Chehregani Rad, A., Mohsenzadeh, F., Ekhtari, S. and Tajik Esmaeili, S. (2014) Ovule and megagametophyte development in *Adonis flammea* Jacqu: Report of ovule and embryo abortion. Journal of Cell and Tissue 4(4): 397-405 (in Persian).

Ghahreman, A. (1993) Iran chormophyta. University Press Center, Tehran (in Persian).

Ghahreman, A. (1994) Basic Botany vol. 2, University of Tehran Press, Tehran. (in Persian).

Hoseini, N., Zamani Bahramabadi, E. and Rezanejad, F. (2015) Study of morphological and anatomical traits of male flower, developmental stages of anther and pollen grain of pistachio (*Pistacia vera* L.) Iranian Journal of Plant Biology 28(1):116-125 (in Persian).

Khazaei, M. and Salehi, H. (2006) Protective effect of *Falcaria vulgaris* extract on ethanol induced gastric ulcer in rat. Iranian Journal of Pharmacology and Therapeutics 5(1): 43-46.

Korman, B. L. (2011) Biology and Ecology of Sickleweed (*Falcaria vulgaris*) in the Fort Pierre National Grassland of South

www.SID.ir

Archive of SID

America.

Koubek, T. (2011) Population biology of plants infected by systemic pathogens. United States Department of Agriculture Animal and Plant Health Inspection. Weed Risk Assessment for *Falcaria vulgaris* Bernh. (Apiaceae)-Sickleweed United States,Version 1.

Kubeczka, K. H. (1979) Germacrene-d from *Falcaria vulgaris*. Phytochemistry 18(6): 1066-1067.

Majd, A., Rangin, A., Tajadod, G., Mehrabian, S. and Mirzai, M. (2014) The study of reproductive organs development in *Scrophularia striata* Boiss. Journal of Cell and Tissue 5(3): 233-243 (in Persian).

Monfared, K., Ebrahimi, Z., Rafiee, S. and Jafari, M. (2012) Phenolic content and antioxidant activity of *Falcaria vulgaris* extracts. Analytical Chemistry Letters 2(3): 159-170.

Mozaffarian, V. (2003) Plant classification (dicotyledons). Amir-Kabir press, Tehran (in Persian).

Naderi, B. (2015) The comparison of anatomical structures from vegetative to reproductive steps in chavill plant (*Ferulago angulata* (Schlecht) Boiss). MSc thesis, Azarbaijan Shahid Madani University, Tabriz, Iran (in Persian).

Piya, S., Nepal, M. P., Neupane, A., Larson, G. E. and Butler, J. L. (2012) Inferring introduction history and spread of *Falcaria vulgaris* Bernh.(Apiaceae) in the United States based on herbarium records. In Proceedings of the South Dakota Academy of Science 9: 113-129.

Rezanejad, F. (2008) Development of ovule, female gametophyte, embryo and endosperm in petunia hybrid grandiflora. Research Journal of University of Isfahan "Science" 31(2): 57-66 (in Persian).

Rezanejad, F. and Majd, A. (2012) The development of inflorescence, flower Dakota. MSc thesis, South Dakota State University, Brookings, United States of and pollen in *Tajetes patula* (Asteraceae): flower structural traits in plant-pollinator relationships. Journal of Plant Biology 4(12): 51-66 (in Persian).

Seyedi, S. R. and Mirazi, N. (2012) Evaluation of embryology characters in some species of Apiaceae. MSc thesis, Bu Ali Sina University, Hamedan, Iran (in Persian).

Sheikhbahaei, N., Rezanejad, F. and Mirtadzadini, S. M. (2014) The morphological and anatomical studies of inflorescence and male flower in *Pycnocycla nodiflora* Decne. ex Boiss. (Apiaceae). Iranian Journal of Plant Biology 6(19): 73-96 (in Persian).

Tavakoli, M., Chehregani, A. and Lari Yazdi, H. (2015) Study on different concentrations effects of lead acetate on ovule developmental stages on eggplant (Solanum melongena L.) .Iranian Journal of Biology 28(1): 63-71 (in Persian).

United States department of agriculture animal and plant health inspection (2012) Weed risk assessment for Falcaria vulgaris Bernh. (Apiaceae)-Sickleweed United States, Version 1.

Xue, C. Y. and Li, D. Z. (2005) Embryology of *Megacodon stylophorus* and *Veratrilla baillonii* (Gentianaceae): description and systematic implication. Botanical Journal of the Linnean Society 147: 317-331.

Yeung, E. C. (1984) Histological and histochemical staining procedures. In: Cell culture and somatic cell genetics of plants (Ed.Vasil, I. K.) 689-697. Academics Press, Orlando, Florida.

www.SID.ir