

## مقایسه موم‌های اپیکوتیکولی سطح سوزن‌ها و ساقه‌های کاج الدار با دو شکل طبیعی به وجود آمده از آن\*

Comparison of epicuticular wax on the needles and stems of *Pinus eldarica*  
with its two naturally generated forms

فاطمه شایان‌مهر\*، سید غلامعلی جلالی، فائزه قناتی و داود کرتولی‌نژاد  
گروه جنگلداری و گروه علوم گیاهی، دانشگاه تربیت مدرس

پذیرش: ۱۳۸۶/۶/۲۵

دریافت: ۱۳۸۵/۱۰/۱۲

### چکیده

پژوهش حاضر روی ویژگی‌های میکروموفولوژی موم و کوتیکول سوزن‌ها و ساقه کاج‌های الدار (*Pinus eldarica*), کله‌قندی و توپی انجام شده است. نتایج میکروسکوپ SEM نشان داد که سطح ساقه و اتاقک‌های زیر روزنه با کریستال‌های موم لوله‌ای در هر سه نوع کاج پوشیده شده است. سطح زیرین سوزن‌ها نیز که بیشتر توسط موم‌های بی‌شکل یا ورقه‌ای پوشیده شده، از نظر مقدار و نیز ساختار در کاج توپی با سایرین متفاوت بوده است. اما بازترین تفاوت مربوط به سطح رویی سوزن‌های کاج توپی بوده که از نظر ساختار نسبت به دو کاج دیگر متمکمال‌تر به نظر می‌رسد. در این سطح، کریستال‌های لوله‌ای روی توده‌های بی‌شکل موم به چشم می‌خورند در حالی که در کاج الدار، موم‌ها اغلب بی‌شکل یا ورقه‌ای هستند و کاج کله‌قندی نیز دارای گرانول‌های به هم پیوسته می‌باشد. نتایج این تحقیق حاکی از نوعی سیر تکاملی موم‌ها از کاج الدار به سمت کله‌قندی و توپی است.

**واژه‌های کلیدی:** میکروموفولوژی، کریستال‌های لوله‌ای، کوتیکول، کاج توپی، کاج کله‌قندی

\* بخشی از پایان‌نامه کارشناسی ارشد نگارنده اول به راهنمایی دکتر سید غلامعلی جلالی ارایه شده به دانشگاه تربیت مدرس  
\*\* مسئول مکاتبه (E-mail: fshayanmehr@yahoo.com)

**مقدمه**

یاخته‌های بشره در سطوح خارجی ساقه‌ها، برگ‌ها و ریشه‌ها بنابر موقعیت خود با یک لایه محافظ با ضخامت‌های مختلف از مواد لیپیدی که در آن کوتین و یا سوبرین موجود است، پوشیده شده‌اند (Hauke & Schreiber 1998, Matas *et al.* 2003, Neinhuis *et al.* 2001, Bird & Gray 2003). این لایه حفاظتی، در قسمت‌های هوایی گیاه، کوتیکول نامیده می‌شود. موم‌ها که سطوح کوتیکول گیاهان را احاطه می‌کنند تنوع شیمیایی و فراساختمانی (ultra structure) قابل ملاحظه‌ای داشته و امروزه اهمیت خاصی در سیستماتیک و رده‌بندی دارند (Barthlott *et al.* 1998, Jetter & Riederer 2000, Whang & Pak 2001, Barthlott *et al.* 1998, Cameron *et al.* 2002, Cameron *et al.* 1998). زیرا گونه‌های مختلف، حتی اگر در شرایط مشابهی روییده باشند، موم‌هایی با ساختمان متنوع (از جمله دانه‌ای، لوله‌ای، ورقه‌ای، میله‌ای، دودکشی و ...) تولید نموده که مقدار آن نیز در هر گونه متفاوت است (Barthlott *et al.* 1998, Guignard *et al.* 2004). موم‌ها در آب غیر محلول بوده و نسبت به تجزیه مقاوم‌اند و به طوری که آن‌ها را در فسیل‌هایی چون ذغال‌سنگ و سنگ‌های رسی که قرن‌های متمادی بدون تجزیه باقی مانده‌اند، می‌توان یافت (Mösle *et al.* 1998). فرآیند تولید موم در گیاهان ژنتیکی بوده و مقاومت به خشکی، آفات و بیماری‌ها که ناشی از افزایش مقدار موم و ترکیبات آن بر سطح گیاه می‌باشد، به نوبه خود متأثر و بیانگر تفاوت‌های ژنتیکی در گیاهان مختلف است و پتانسیل استفاده در برنامه‌های بهنژادی و انتخاب ژنتیکی برتر را دارد (Cameron *et al.* 2002, Schreiber *et al.* 1997).

گونه مورد مطالعه در این تحقیق، کاج الدار (*Pinus eldarica* Medw.) بوده که رویشگاه طبیعی آن در یک محیط نیمه‌بیابانی جنوب نقليس گرجستان، روی کوه کم ارتفاعی به نام Oukhi Eller، در ارتفاع ۲۰۰ تا ۶۰۰ متر از سطح دریا پراکنش دارد. کاج الدار، کاج کمیاب با پراکنش محلی است که تنها سطحی حدود ۵۵۰ هکتار را پوشانده که ۱۱۰ هکتار آن کمابیش خالص است. این کاج که از بقایای دوره الیگوسن است، در گذشته سطوح بیشتری را پوشانده بود (Mirov 1967). تاریخ احتمالی ورود این درخت به ایران را برخی از صاحب نظران، حدود ۸۰۰ سال پیش تخمین زده‌اند، در حالی که برخی دیگر، با توجه به بنای تخت جمشید، تاریخ آن را به زمان هخامنشیان نسبت می‌دهند. به طور کلی، وجود درختان تنومند این گونه، در نقاطی نظیر کاشمر، نیشابور، تربت جام و زنجان قدمت آن را در این سرزمین تایید می‌کند (سرد/بی ۱۹۸۹، میربادین و همکاران ۱۹۹۴). یکی دیگر از مناطقی که کاج الدار در آن کاشته شده و به خوبی با شرایط محیطی سازگار شده است منطقه نشتیفان خوفاست. در این منطقه برخی از پایه‌های کاج الدار از حالت و فرم طبیعی پایه‌های مادری خود، فاصله گرفته و

دچار تغییراتی از نظر ظاهری شده‌اند که باعث به وجود آمدن پایه‌هایی با تاج توپی شکل و کله‌قندی (مخروطی) شده‌اند و تحت عنوان همین نام‌ها یعنی کاج توپی و کله‌قندی مشهورند. زیبایی و جذابیت ظاهری و قامت کوتاه آن‌ها نسبت به پایه‌های مادری کاج الدار، باعث شده که توسط افراد محلی به طور گستردگی تولید شده و به سایر شهرها جهت کاشت در فضای سبز، به فروش برسند. از آنجا که تاکنون هیچ پژوهشی در زمینه تغییرات میکرومورفولوژی گونه نام برده شده، صورت نگرفته و اطلاعات مدونی در مورد کاج‌های به وجود آمده در منابع ذکر نشده است، لذا تحقیق حاضر در جهت مقایسه برخی ویژگی‌های میکرومورفولوژی موم‌های اپی‌کوتیکولی سوزن‌های کاج توپی، کله‌قندی و الدار انجام شده است.

### روش بررسی

جهت انجام مقایسه موم و کوتیکول، تعداد هفت نهال سه ساله از هر یک از کاج‌های توپی، کله‌قندی و الدار، از منطقه نشتیفان خوف در دی ماه ۱۳۸۴ تهیه و به گلخانه منتقل گردید. نمونه‌های مورد نیاز جهت مطالعه میکروسکوپی به صورت تکه‌های برشده شده از سوزن‌ها و ساقه‌ها (تقریباً سه میلی‌متری) بوده که با چسب نقره، روی استتاب‌های (stub) آلومینیومی چسبانده شده و به مدت پنج دقیقه در هوای اتاق خشک گردیدند. سپس استتاب‌ها در دستگاه لایه نشانی طلا، نوع Sputter Coater مدل SCDOOS (ساخت شرکت BAL-TEC) کشور سوییس) قرار داده شده و روی نمونه‌ها روکشی از طلای خالص کشیده شد و با استفاده از میکروسکوپ الکترونی نگاره (Scanning Electron Microscope) مدل XL30 (ساخت شرکت فیلیپس هلند) بررسی گردیدند. بزرگنمایی میکروسکوپ بین  $۹۲ \times$  تا  $۳۰۰۰۰ \times$  ولتاژ آن ۲۵ کیلوولت بوده است (Tomaszewski 2004, Barthlott *et al.* 1998).

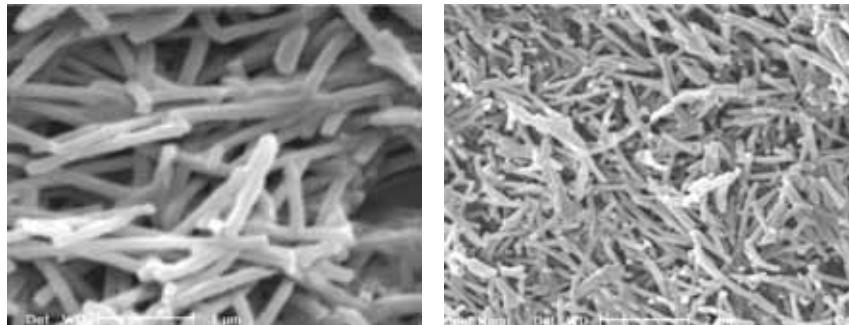
### نتیجه

نتایج حاصل از بررسی‌های موم و کوتیکول در سطح سوزن‌ها و ساقه‌های این کاج‌ها، حاکی از وجود تفاوت‌هایی در سطح زبرین (abaxial surface) و بوبیه سطح روپی (adaxial surface) سوزن‌ها می‌باشد که در ذیل توصیف شده است. همچنین نوع ساختارهای شناسایی شده از هر یک، بر اساس روش طبقه‌بندی بارتلت و همکاران (۱۹۹۸) نامگذاری گردیده است.

#### - سطح ساقه و اتفاقک‌های روزنه‌ای

سطوح ساقه‌ها در هر سه نوع کاج نام برده توسط لایه متراکمی از کریستال‌های لوله‌ای (tubular crystalloids) در ابعاد و اندازه‌های مشابه (به قطر ۲۰۰ نانومتر و طول ۱-۲ میکرومتر)

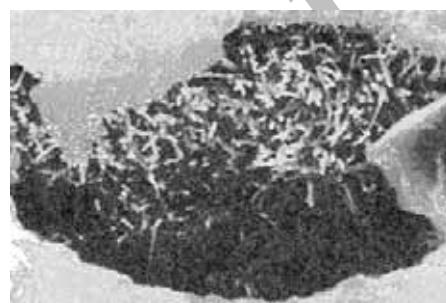
پوشیده شده است. این کریستال‌های لوله‌ای، بدون جهت‌گیری خاص و به طور نامنظم، روی هم، به گونه‌ای قرار گرفته‌اند که سطح کوتیکول تنها در برخی نقاط، به سختی قابل رویت است (شکل ۱).



شکل ۱- سطح ساقه در هر سه نوع کاج: کریستال‌های لوله‌ای.

Fig. 1. Stem surface of all three forms of pine: tubular crystalloids.

همچنین سطوح خارجی اتفاک‌های روزن‌های نیز به وسیله لایه متراکم کریستال‌های لوله‌ای پوشیده شده که از نظر ابعاد، جهت‌گیری و نحوه قرارگیری کریستال‌ها، دقیقاً مشابه مومهای سطوح خارجی ساقه بوده و این الگو در هیچ یک از سه نوع کاج تفاوتی را نشان نداده است (شکل ۲).

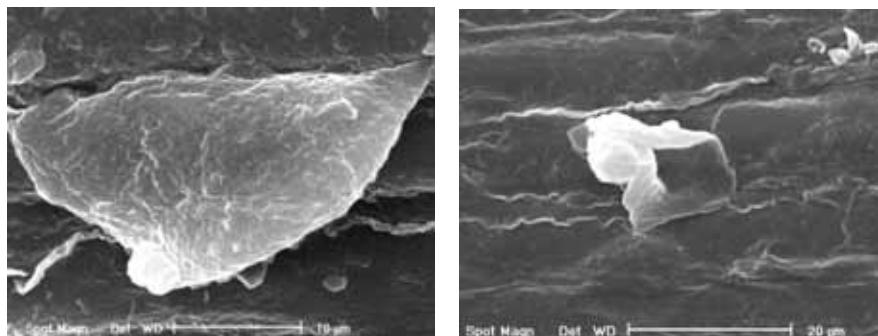


شکل ۲- سطح خارجی اتفاک‌های زیر روزن: کریستال‌های لوله‌ای.

Fig. 2. Exterior surface of stomata chambers: tubular crystalloids.

#### - سطح رویی و زیرین سوزن‌ها

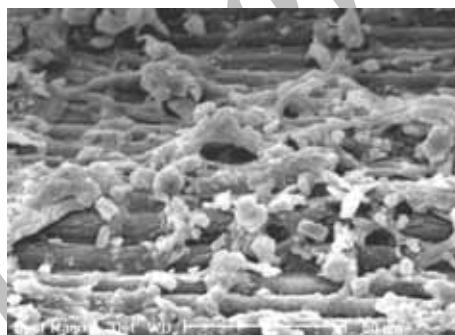
سطح زیرین سوزن‌های کاج کله‌قندی فاقد کریستال‌های موم بوده و تنها در برخی نقاط به صورت بسیار پراکنده و جزیی، توده‌های از موم بی‌شکل (amorphous wax) به ابعاد ۱۰-۳۵ میکرومتر ظاهر می‌شوند (شکل ۳، چپ). در سطح کوتیکول حقیقی نیز، خطوط مواجی به چشم می‌خورد که مومهای اپیکوتیکولی در طول این خطوط، در حال تشکیل شدن هستند (شکل ۳، راست).



شکل ۳- سطح زیرین سوزن‌های کاج کله‌قندی: توده‌های بی‌شکل موم به صورت بسیار پراکنده (چپ) و خطوط مواجی که موم‌های ابی‌کوتیکولی در امتداد آن‌ها در حال تشکیل هستند (راست).

Fig. 3. Abaxial needle surface of conical-shaped pine: masses of amorphous and so scattered wax (left) and the corrugated lines with epicuticular waxes are forming along them (right).

سطح رویی سوزن‌های کاج کله‌قندی دارای گرانول‌هایی به ابعاد تقریبی ۳-۱۸ میکرومتر بوده که به صورت شبکه‌هایی به یکدیگر متصل‌اند (interconnected granules). حفره‌های روزنه نیز در برخی موارد مرکز این شبکه‌ها را تشکیل می‌دهند (شکل ۴). در کل، مقدار موم در سطح رویی بسیار بیشتر از سطح زیرین سوزن‌های کاج کله‌قندی بوده است.

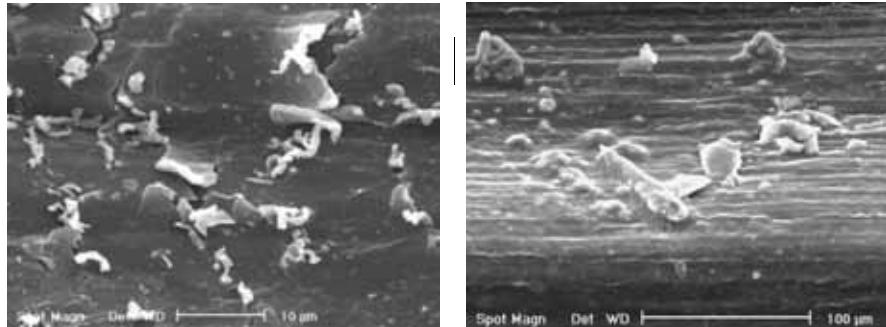


شکل ۴- سطح رویی سوزن‌های کاج کله‌قندی: شبکه‌هایی از گرانول‌ها که اغلب روزنه‌ها را احاطه می‌کنند.

Fig. 4. Abaxial needle surface of conical-shaped pine: interconnected granules usually surround stomata.

در سطح زیرین سوزن‌های کاج الدار، مقادیر بیشتری از موم‌های بی‌شکل، در مقایسه با کاج کله‌قندی مشاهده گردید. این موم‌ها به صورت پراکنده و با اندازه‌های متفاوت از قطعات

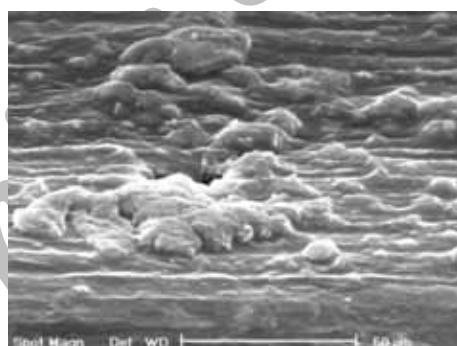
کوچک به هم چسبیده تا تکه‌های ۲۰ میکرومتر که در کنار یکدیگر مجتمع شده‌اند، تشکیل شده است (شکل ۵، راست). علاوه بر این، در برخی نقاط ورقه‌های صاف (smooth layer) که حاشیه آن‌ها به سمت خارج برگشته و حتی گاه بین آن‌ها ترک و شیارهایی به وجود آمده است، نیز دیده می‌شوند (شکل ۵، چپ).



شکل ۵- سطح زیرین سوزن‌های کاج الدار: مومهای بی‌شکل و پراکنده (راست) و ورقه‌های صاف با حاشیه برگشته به خارج (چپ).

Fig. 5. Abaxial surface of Mondell pine: amorphous and scattered waxes (right) and smooth layer with retorted edges (left).

در سطح رویی سوزن‌های کاج الدار، در مقایسه با سطح زیرین آن، مومهای بی‌شکل بیشتری مشاهده شد. این مومها از دانه‌هایی (granules) کوچک به ابعاد ۵ میکرومتر تا قطعات ۶۰ میکرومتر دیده می‌شوند که معمولاً به یکدیگر متصل هستند. همچنین در امتداد خطوط برجستگی‌های طولی سوزن، مومهای در حال تشکیل، مشاهده می‌گردد (شکل ۶).

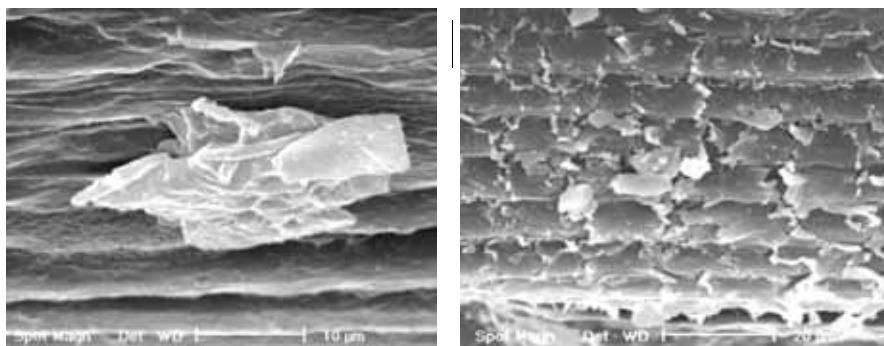


شکل ۶- سطح رویی سوزن‌های کاج الدار: مومهای بی‌شکل و دانه‌ای کوچک.

Fig. 6. Adaxial surface of Mondell pine: amorphous waxes and fine granules.

در سطح زیرین سوزن‌های کاج توپی، ورقه‌های تقریباً مستطیلی به صورت سلیمانی و تکه تکه، با مرزهای کاملاً مشخص، جدا شده‌اند و بیرون زدگی‌ها و برگشتگی‌های حاشیه در

مقایسه با کاج الدار بسیار بیشتر به چشم می‌خورد. ابعاد این ورقه‌های مستطیلی ۱۰-۲۰ میکرومتر است (شکل ۷، راست). در برخی دیگر از نقاط، ورقه‌های موم به خوبی، سطوح خارجی کوتیکول را نشان داده و فاقد ترک یا شکاف است و روی آن‌ها گاهی موم‌های بی‌شکل با ابعاد ۱۰-۳۰ میکرومتر روبرو شود (شکل ۷، چپ).



شکل ۷- سطح زیرین سوزن‌های کاج توپی: موم‌های بی‌شکل (چپ) و ورقه‌های مستطیلی (راست).

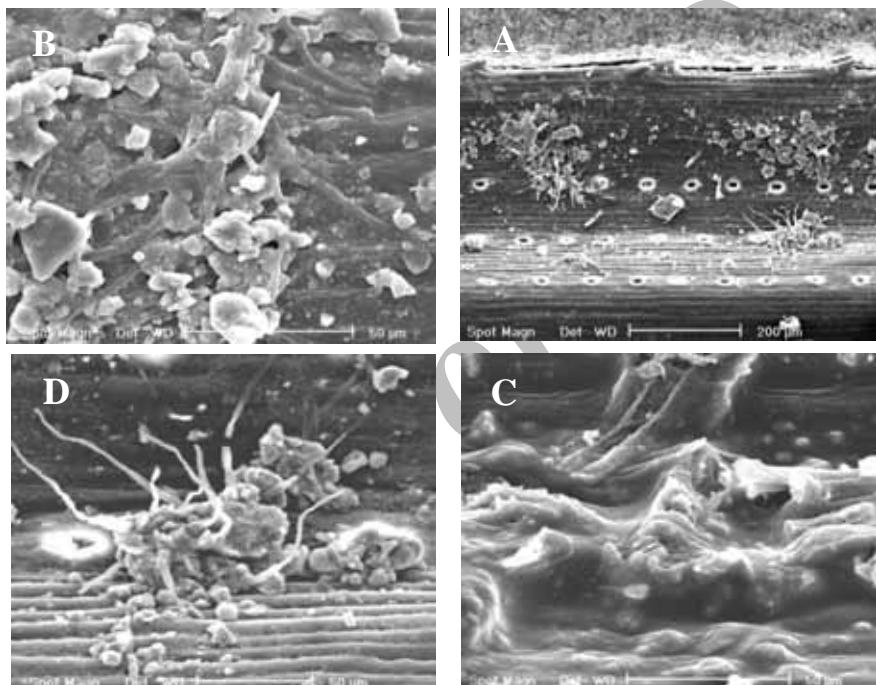
Fig. 7. Abaxial needles surface of ball-shapeed pine: amorphous waxes (left) and rectangular layers (right).

در سطح رویی سوزن‌های کاج توپی، موم‌ها اغلب به سه حالت زیر دیده می‌شوند: موم‌هایی به شکل تخته سنگ با ابعاد حداقل ۳۰ میکرومتر که در برخی نقاط مجتمع هستند (شکل ۸، A)، توده‌های بی‌شکل، با ابعاد حدود ۷۵ میکرومتر و ارتفاع ۳۰ میکرومتر که روی آن‌ها کریستال‌های لوله‌ای به طول تقریبی ۵۰ میکرومتر با مقطع دایره‌ای (نامنظم) به صورت شعاعی خارج می‌شوند. این توبول‌ها در طول محور خود همواره قطر آن‌ها کاهش یافته و دارای انحنا و خمیدگی‌های زیادی هستند (شکل ۸، D). در برخی دیگر از نقاط، موم به صورت عسلی و مواج (soft waxes) سطح کوتیکول را می‌پوشاند (شکل ۸، C).

## بحث

ارزیابی‌های انجام شده در این مطالعه، وجود اختلاف‌های قابل ملاحظه میان هر یک از سه کاج نام برد از لحاظ ساختار لایه‌های موم را تایید می‌نماید. بارزترین تفاوت در این کاج‌ها، مربوط به سطح فوقانی سوزن‌های کاج توپی است که موم‌ها در این سطح به سه حالت زیر دیده شدند: (الف) بیرون زدگی‌های تخته سنگ مانند در برخی نقاط خاص، (ب) تجمعات موم‌های بی‌شکل که توبول‌های دارای اعوجاج به صورت شعاعی از آن خارج می‌شوند و (ج) توده‌های موم عسلی و مواج. این در حالی است که در سطح رویی کاج کله‌قندی شبکه‌ای از

مومهای گرانولی، بویژه در اطراف روزنه‌ها ظاهر می‌شوند و کاج الدار نیز در سطح رویی، تنها توده‌هایی از مومهای بی‌شکل به صورت بیرون‌زدگی از سطح کوتیکول را نشان می‌دهد. مقایسه سطوح زیرین این کاج‌ها نشان داد که موم بی‌شکل در هر سه وجود داشته که مقدار آن در کاج کله‌قندی، کمتر از سایرین بوده است. تنها ساختار مشاهده شده در سطح زیرین کاج کله‌قندی ساختار بی‌شکل بوده است، در حالی که در کاج الدار و توپی علاوه بر این، ساختار ورقه‌ای یا لایه‌ای نیز مشاهده می‌شود، که در کاج الدار این ساختار بیشتر شبیه به لایه‌های صاف در طبقه‌بندی بارتلت و همکاران (۱۹۹۸) است، در کاج توپی این ورقه‌ها به خوبی از هم جدا شده و حالتی شبیه به لایه‌های شکافدار (fissured layers) را نشان می‌دهد. البته به نظر می‌رسد که مقدار موم در سطح زیرین کاج توپی بیشتر از کله‌قندی و الدار باشد.



شکل ۸- سطح رویی سوزن‌های کاج توپی: A. نمای کلی سطح سوزن، B. مومهای تخته سنگی، C. موم عسلی و موج، D. توده‌های بی‌شکل موم که کریستال‌های لوله‌ای به صورت شعاعی از آن‌ها خارج می‌گردند.

Fig. 8. Adaxial surface of ball-shaped pine: A. perfect view of needle surface, B. rock shape waxes, C. Soft wax, D. Mass of amorphous waxes, which tubular crystalloids come out radially.

ویژگی مشترک در سطح فوقانی و تحتانی هر یک از کاج‌ها این است که موم‌ها هیچ‌گاه، کلیه سطوح کوتیکول را نپوشاند، بلکه به صورت بسیار پراکنده و موضعی (local) ظاهر شدند. اما سطح کوتیکول ساقه و نیز اتفاق‌های زیر روزنه کاملاً توسط کریستال‌های لوله‌ای پوشیده شده بود. قطر این کریستال‌ها در تمام طول محور میله ثابت بوده و از نظر ظاهری و نحوه قرارگیری بر سطوح کوتیکول بسیار شبیه به لوله‌های بتادی‌کتون بسیار نامنظم و بدون جهت‌یافتنگی خاصی بر سطح کوتیکول قرار داشته، به طوری که گویی بر سطح کوتیکول پاشیده شده‌اند. بنابراین، سطوح پیوسته و صاف کوتیکول ساقه، تنها در برخی از قسمت‌ها و به سختی قابل مشاهده هستند. لوله‌های بتادی‌کتون از جمله موم‌های خاص سوزنی‌برگان بوده که اغلب در زیر میکروسکوپ الکترونی، با کریستال‌های میله‌ای با مقطع دایره‌ای (terete rodlets) اشتباہ گرفته می‌شوند (Barthlott *et al.* 1998).

در اطراف روزنه‌ها، لایه ضخیمی از موم بی‌شکل با درخشش زیادی در تصاویر حاصل از میکروسکوپ الکترونی SEM دیده می‌شود که احتمالاً به دلیل ترکیبات متفاوت و ویژه آن موم‌ها می‌باشد (Müller & Riederer 2005) (شکل A و D).

وجود کریستال‌های لوله‌ای خاص موجود بر سطح سوزن‌های کاج توبی، تنها روی توده‌های مجتمع موم بی‌شکل، تشکیل شده‌اند و در هیچ مکانی به طور مستقیم بر سطح کوتیکول دیده نشدنند. به نظر می‌رسد این کریستال‌های لوله‌ای، از موم‌های بی‌شکل به وجود آمده باشند و ساختار نهایی موم در سطح کوتیکول کاج توبی باشند. اگرچه شباهت‌هایی میان کریستال‌های موم موجود در این کاج‌ها با کریستال‌های طبقه‌بندی شده توسط بارتلت و همکاران (1998) وجود دارد، اما اغلب این کریستال‌ها را نمی‌توان به طور مستقیم به یکی از اشکال موم در این طبقه‌بندی نسبت داد. به طور کلی، ساختار کریستال‌های میله‌ای در کاج توبی و وجود ساختار شبکه‌های گرانولی در کاج کله‌قندی و نیز بی‌شکل بودن موم‌ها در کاج الدار، نوعی سیر تکاملی موم‌ها را از کاج الدار به سمت توبی اثبات می‌کند. تکامل و تحول موم از نظر ساختار و مقدار در کاج به وجود آمده و جدید توبی می‌تواند یک استراتژی خوب در جهت کاهش تبخیر و تعرق و هدر رفت آب و نیز افزایش مقاومت در برابر عوامل بیماری‌زا و خشکی محیط باشد (Cameron *et al.* 2002, Müller & Riederer 2005, Schreiber *et al.* 1997). امروزه سهولت استخراج و آنالیز و ارزیابی موم و نیز نقش موم‌های کوتیکولی در مقاومت به خشکی، آفات و بیماری‌ها به همراه سایر خصوصیات (بویژه شکل و ترکیب شیمیایی کریستال‌های موم‌ها باعث شده که از آن‌ها در برنامه‌های بهمنزادی، انتخاب ژنتیک‌های برتر و حتی رده‌بندی سیستماتیک استفاده کنند (Cameron *et al.* 2002).

#### منابع

جهت ملاحظه منابع به متن انگلیسی مراجعه شود.

**نشانی نگارندگان:** فاطمه شایان‌مهر و داود کرتولی‌نژاد (عضو باشگاه پژوهشگران جوان و دانشجو) و دکتر سید غلامعلی جلالی، مازندران، نور، دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی، دانشگاه تربیت مدرس، صندوق پستی ۴۶۴۱۴-۳۵۶ و دکتر فائزه قناتی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه تربیت مدرس، تهران.

## References

- BARTHLOTT, W., NEINHUIS, C., CUTLER, D., DITSCH, F., MEUSEL, I., THEISEN, I. and WILHELM, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular wax. *Botanical Journal of the Linnean Society* 126: 237-260.
- BIRD, S.M. and GRAY, J.E. 2003. Signals from the cuticle affect epidermal cell differentiation. *New Phytologist* 157: 9-23.
- CAMERON, K.D., TEECE, M.A., BEVILACQUA, E. and SMART, L.B. 2002. Diversity of cuticular wax among *Salix* species and *Populus* species hybrids. *J. Phytochemistry* 60: 715-725.
- GUIGNARD, G., POPA, M.E. and BARALE, G. 2004. Ultrastructure of early Jurassic fossil plant cuticles: *Pachypterus grandinarui* Popa. *Tissue and Cell* 36: 263-273.
- HAUKE, V. and SCHREIBER, L. 1998. Ontogenetic and seasonal development of wax composition and cuticular transpiration of Ivy (*Hedera helix* L.) sun and shade leaves. *Planta* 207: 67-75.
- JETTER, R. and RIEDERER, M. 2000. Composition of cuticular waxes on *Osmunda regalis* Fronds. *Journal of Chemical Ecology* 26 (2): 399-412.
- MATAS, A., SANZ, M.J. and HEREDIA, A. 2003. Studies on the structure of the plant wax nonacosan-10-ol, the main component of epicuticular wax conifers. *International Journal of Biological Macromolecules* 33: 31-35.

- MIRBADIN, A., SHEIBANI, H.A., MOHAMMADI, M. and MIRKAZEMI, S.Z. 1994. The physiological weakness causes of *Pinus elderica* in Chitgar park. Research Institute of Forests & Rangelands Publication. Tehran, 61 pp. (In Persian).
- MIROV, N.T. 1967. The genus *Pinus*, University of California, Berkley, The Roland Press Company, New York, 602 pp.
- MÖSLE, B., COLLINSON, M.E., FINCH, P., STANKIEWICZ, B.A., SCOTT, A.C. and WILSON, R. 1998. Factors influencing the preservation of plant cuticles: a comparison of morphology and chemical composition of modern and fossil examples. Pergamon 29(5-7): 1369-1380.
- MÜLLER, C. and RIEDERER, M. 2005. Plant surface properties in chemical ecology. Journal of Chemical Ecology 31(11): 2621-2651.
- NEINHUIS, C., KOCH, K. and BARTHLOTT, W. 2001. Movement and regeneration of epicuticular waxes through plant cuticles. Planta 213: 427-434.
- SARDABI, H. 1989. Monograph on *Pinus elderica*. Research Institute of Forests & Rangelands Publication. Tehran, 68-100 (In Persian).
- SCHREIBER, L., SCHORN, K. and HEIMBURG, T. 1997.  $^2\text{H}$  NMR study of cuticular wax isolated from *Hordeum vulgare* L. leaves: identification of amorphous and crystalline wax phases. Eur. Biophys. J. 26: 371-380.
- TOMASZEWSKI, D. 2004. The wax layer and its morphological variability in four european *Salix* species. Flora 199: 320-326.
- WHANG, S.S. and PAK, J.H. 2001. Cuticle micromorphology of leaves of *Pinus* (Pinaceae) from Mexico and Central America. Botanical Journal of Linnean Society 135: 349-373.