فصلنامه

زیست شناسی تکوینی

سال هشتم، شماره ۲، بهار ۱۳۹۵

بررسی مقایسه‌ای تکوین اندام‌های زایشی (پرچم و تخمک) در مرزنجوش وحشی *Origanum vulgare*

سمیه طهماسبی[۱*]، احمد مجد[۲]، علی مهرآفری[۳]، پریسا جنوبی[۱]

[۱] گروه زیست شناسی گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه خوارزمی، تهران، ایران.

[۲] گروه زیست شناسی، واحد تهران شمال، دانشگاه آزاد اسلامی، تهران، ایران.

[۳] گروه پژوهشی کشت و توسعه مرکز تحقیقات گیاهان دارویی، پژوهشکده گیاهان دارویی جهاد دانشگاهی، کرج، ایران

E-mail: Somi.tahmasebi@gmail.com

تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۰۹/۲۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۱/۱۵

چکیده

مطالعات تکوینی و رویان‌شناختی جایگاه ویژه‌ای در علم گیاه‌شناسی دارد. در این پژوهش چگونگی تکوین تخمک و دانه‌گرده در یک گونه از سرده مرزنجوش به نام مرزنجوش وحشی (*Origanum vulgare*) مورد بررسی قرار گرفت. گل‌ها و غنچه‌ها در مراحل مختلف نمو برداشت شده، در $FAA_{۹۶}$ تثبیت و در الکل ۷۰٪ نگهداری شد. نمونه‌ها پس از قالب‌گیری در پارافین با میکروتوم برش‌گیری شدند. رنگ‌آمیزی با هماتوکسیلین و ائوزین انجام گرفت و لام‌های تهیه شده از مراحل مختلف تکوینی با دقت با استفاده از میکروسکوپ نوری بررسی گردید. بر اساس نتایج حاصل از این بررسی، تخمدان از نوع فوقانی و چهار حجره‌ای می‌باشد. در هر حجره تخمدان یک تخمک واژگون قرار دارد و در کیسه رویانی نیز رویان‌های کروی، قلبی، اژدری و لپه‌ای مشاهده شد. برش‌گیری میکروتومی اندام‌های زایشی نشان داد که لایه‌های تشکیل‌دهنده دیواره بساک از خارج به داخل عبارتند از اپیدرم، لایه مکانیکی، لایه گذر و تاپتوم. تاپتوم در ابتدای تکوین دانه گرده از نوع ترشحی و در اواخر نمو دانه گرده از نوع پلاسمودیومی می‌باشد. تترادها از نوع چهاروجهی (تتراهدرال) است. پس از بررسی دانه گرده به روش استولیز و مشاهده با میکروسکوپ الکترونی نگاره مشخص شد که دانه گرده دارای منظره قطبی شش وجهی و منظره استوایی بیضی‌شکل هستند. دانه گرده‌ها دارای شش شیاراند و تزئینات سطح دانه گرده‌ها از نوع مشبک چاله‌دار است. نسبت طول محور قطبی بر طول محور استوایی ($\frac{P}{E}$) در مرزنجوش وحشی ۱/۱۳ است.

کلیدواژه‌ها: تخمک، دانه‌گرده، کیسه رویانی، میکروسپور، *Origanum vulgare*

مقدمه

امروزه مطالعات زیست‌شناسی تکوینی زایشی که شامل مراحل مختلف تکوین گل یعنی تکوین پرچم و دانه‌گرده، تکوین مادگی، تکوین تخمک و نمو رویان می‌شود، بیشتر مورد توجه قرار گرفته است. توسعه دانش زیست‌شناسی تکوینی و مطالعه چگونگی مراحل تکوین اندام‌های تولیدمثلی برای حفظ گیاهان، به ویژه گیاهان نادر و در حال انقراض و مهم در

Archive of SID

www.SID.ir

بخش کشاورزی و دارویی ضروری است [۸].

گونه مورد بررسی به تیره نعناعیان و سرده مرزنجوش (*Origanum* L.) تعلق دارند. این تیره از رده‌ی دولپه‌ای‌ها، زیررده پیوسته گلبرگ‌ها و راسته لامیال می‌باشند. این گیاه گیاهی چندساله و خودرو با پراکنش وسیعی در نواحی مدیترانه، ایرانو- سیبرین و یورو- سیبرین است و روی شیب‌های سنگی در دامنه وسیعی از ارتفاعات (۴۰۰۰-۰متر) رشد می‌کند [۲،۳۱]. گیاه مرزنجوش وحشی در نواحی شمال (چالوس، گیلان و گرگان)، غرب (آذربایجان، اردبیل و کردستان) و شرق (اهر و بجنورد) می‌روید [۳۰]. ارتفاع این گیاه حدود ۱۰۰سانتی‌متر، ساقه راست و کرکدار و به رنگ سبز مایل به قرمز، برگ‌های آن بیضوی، به‌رنگ سبز تیره و پوشیده از کرک در سطح تحتانی پهنک و کرک‌ها دارای پوشش غده‌ای- منقوط و یا بدون آن است. دمبرگ غایب و یا تا ۲۰ میلی‌متر طول دارد. گل‌آذین به‌صورت پانیکول (سنبله‌های مرکب) افراشته به ابعاد ۸-۲ ×۳۰-۳ میلی‌متر با تعداد گل‌ها در هر چرخه دو عدد است. برگک‌ها به ابعاد ۷-۱ ×۱۰-۲ میلی‌متر، متراکم لب‌پوش و از میانه کاسه گل تا دو برابر آن طویل می‌شود، بافت برگک‌ها غشایی، علفی، به شکل واژتخم‌مرغی، بیضوی و تا حدی ارغوانی‌رنگ است. گل‌ها نر- ماده و یا گیاه واجد هم گل‌های ماده و هم گل‌های نر است، گلی یا سفید رنگ‌اند، هر یک از گل‌های آن دارای کاسه (دو تا چهار میلی‌متر) منتهی به پنج دندانه مساوی است که به طور طولی کاسه را شکافته‌اند. جام‌گل تقریبا دو و نیم برابر طول کاسه، به طول ۳ تا ۱۰ میلی‌متر، ارغوانی صورتی یا سفید رنگ است. درون جام‌گل آن چهار پرچم نابرابر (دو عدد بزرگ و دو عدد کوچک به‌طول چهار و نیم تا پنج و نیم میلی‌متر) و موازی وجود دارد که اندکی از داخل لوله جام بیرون آمده‌اند [۱].

با توجه به ارزش دارویی و وجود اسانس در گیاه مورد بررسی، این گونه به منظور مطالعات تکوینی در پژوهش حاضر انتخاب شده است [٦،٧،٢٤].بر اساس مطالعات مرجع‌شناسی به عمل آمده، پژوهش حاضر اولین گزارش در مورد تکوین اندام‌های زایشی گونه *Origanum vulgare* است.

مواد و روش‌ها

در این پژوهش بذرهای گونه مرزنجوش وحشی (*O.vulgare*) با کدهای ثبت شده ٥٥٦ از بانک بذر گیاهی پژوهشکده گیاهان دارویی جهاد دانشگاهی تهیه شد و جهت تولید نشاء در اسفندماه سال ۱۳۹۰ در خزانه کاشته شدند. در اوایل فروردین ماه ۱۳۹۱ نشاها به مزرعه تحقیقاتی این پژوهشکده منتقل شدند و در خرداد ماه و اوایل تیرماه ۱۳۹۲ از همان ابتدای نمو دستگاه زایشی نمونه‌برداری آغاز شد. نمونه‌های برداشت شده به مدت هشت ساعت در محلول تثبیت‌کننده FAA قرار داده شدند (مخلوطی از فرمالدئید ۳۷ درصد، اتانول ۹٦ درصد و اسیداستیک گلاسیال با نسبت حجمی ۱۷، ۲ و ۱ میلی‌لیتر) و پس از آن به همان مدت با آب جاری شستشو داده شدند و با درجات افزایشی الکل آبگیری شدند، سپس در نسبت‌های مختلف الکل/تولوئن شفاف‌سازی انجام شد. پس از آن اشباع‌سازی با پارافین و قالب‌گیری نیز انجام شد و در نهایت بلوک‌های پارافینی به کمک میکروتوم برش داده شدند و برش‌هایی به ضخامت ۱۰-۸ میکرومتر تهیه شد و پس از پارافین‌زدایی به کمک هماتوکسیلین-ائوزین رنگ‌آمیزی شدند و در

Archive of SID

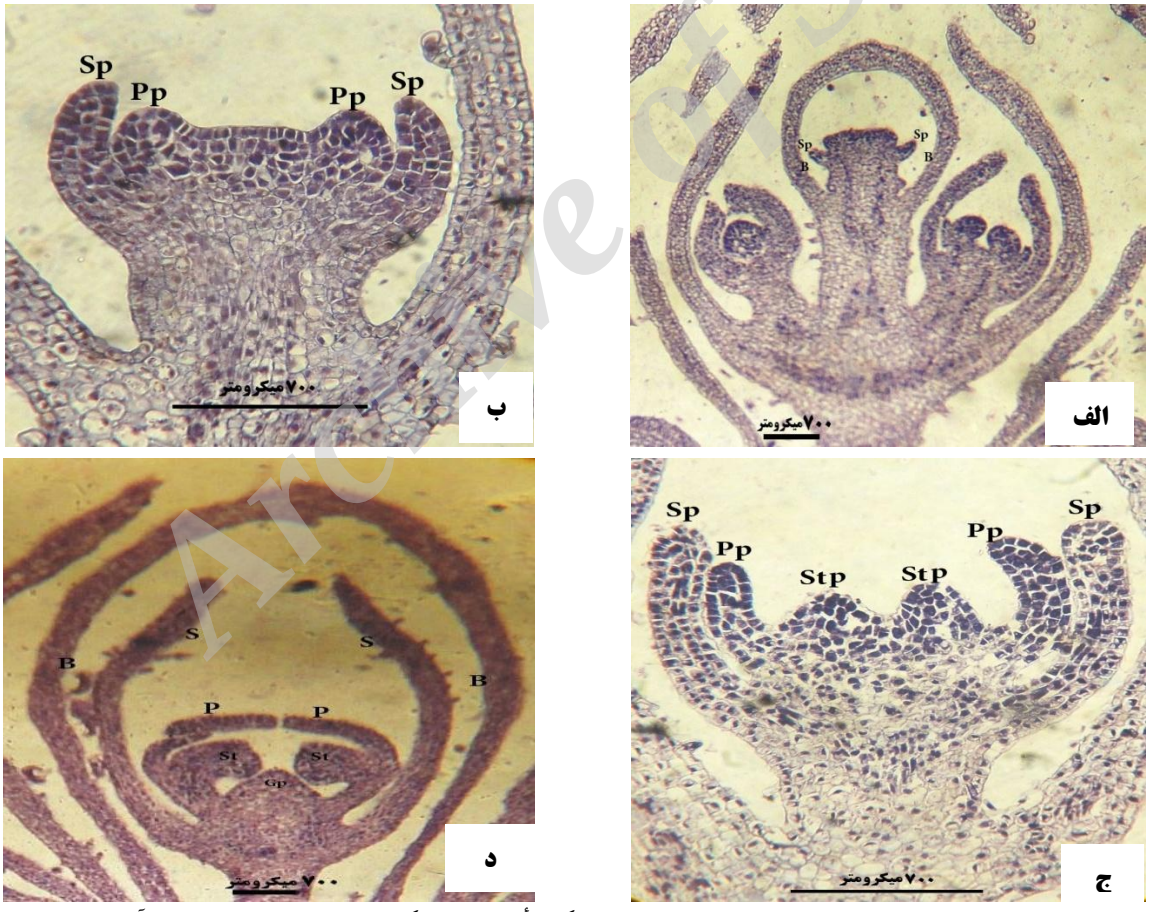
www.SID.ir

نهایت با میکروسکوپ نوری Zeiss بررسی شد. برای هر مرحله حداقل ۳۰ گل برش‌گیری و از بهترین آنها عکسبرداری شد. به منظور بررسی ساختار دانه‌گرده از روش ارتمن [۱۶]. استفاده شد و فراساختار آنها نیز به کمک میکروسکوپ الکترونی نگاره (SEM) بررسی شد [۳]

نتایج

پیدایش گل

گذر از مرحله رویشی به مرحله زایشی تدریجی بود، به نحوی که عملکرد پلاستوکرونی یا تشکیل بنیان‌های برگی به تدریج متوقف می‌شد، در صورتی که رأس انباشته از سلول‌هایی می‌شد که در اثر تقسیم مکرر سلول‌های مریستم منتظر به وجود آمدند. با عدم فعالیت تدریجی حلقه بنیادی و تمایز یافتن مریستم منتظر مرحله پیش‌گل یا گذر مشخص شد. این تغییرات منجر به تشکیل پیش گل، همراه با تکثیر سلولی فراوان گردید، این مریستم در مراحل بعدی نهنج را به وجود می‌آورد. طویل شدن سریع و زودرس سلول‌های مغز باعث برآمدگی بسیار برجسته رأس می‌شد، متعاقباً کورپوس با ایجاد پیش مریستم نهنج‌زا موجب به وجود آمدن نهنج گل، و تونیکا با تشکیل پیش مریستم هاگزا باعث ایجاد اندام‌های زایای گل (پرچم‌ها و مادگی) شد (شکل ۱).



شکل۱) برش طولی مریستم زایشی در مرزنجوش وحشی. الف) کشیدگی رأس ساقه در گذر از فاز رویش به زایشی و برآمده شدن مریستم زایشی و بروز پریموریوم‌های کاسبرگ (کاسه گل). ب) ایجاد پریموردیوم‌های گلبرگ (جام گل)، ج) ایجاد پریموردیوم‌های پرچم، د) ایجاد پریموردیوم برچه‌ای و تشکیل گل جوان. B: برگه، Sp: پریموردیوم کاسبرگ، Pp: پریموردیوم گلبرگ، Stp: پریموردیوم پرچم، Gp: پریموردیوم برچه‌ای، S: کاسبرگ، P: گلبرگ و St: پرچم.

Archive of SID

www.SID.ir

تکوین اندام زایشی نر

پرچم‌ها اندام تولیدمثلی نر هستند که ابتدا به صورت برجستگی‌های کوچک مریستمی بر روی نهنج و در زیر پوشش کاسبرگ‌ها ظاهر و سپس به سرعت رشد و نمو می‌یافتند (شکل ۱- ج). ظهور و تکوین پرچم‌ها زودتر از ظهور مادگی بود؛ به طوری که در زمان تشکیل پریموردیوم تخمکی، میله‌ها و بساک‌ها با چهار کیسه گرده و لایه‌های تشکیل‌دهنده دیواره کیسه‌های گرده قابل تشخیص بودند (شکل ۲). تعداد پرچم‌ها چهار عدد است که دو تا از آنها کوتاه و دوتای دیگر بلند بودند و دی‌دینام (Didynamous) بودند. بساک‌های پرچم‌ها به صورت جدا از هم بودند اما میله‌های آنها آزاد نبوده و در اتصال با جام‌گل یا گلبرگ‌ها بودند که اصطلاحاً اپی‌پتال (Epipetalous) خوانده می‌شوند.

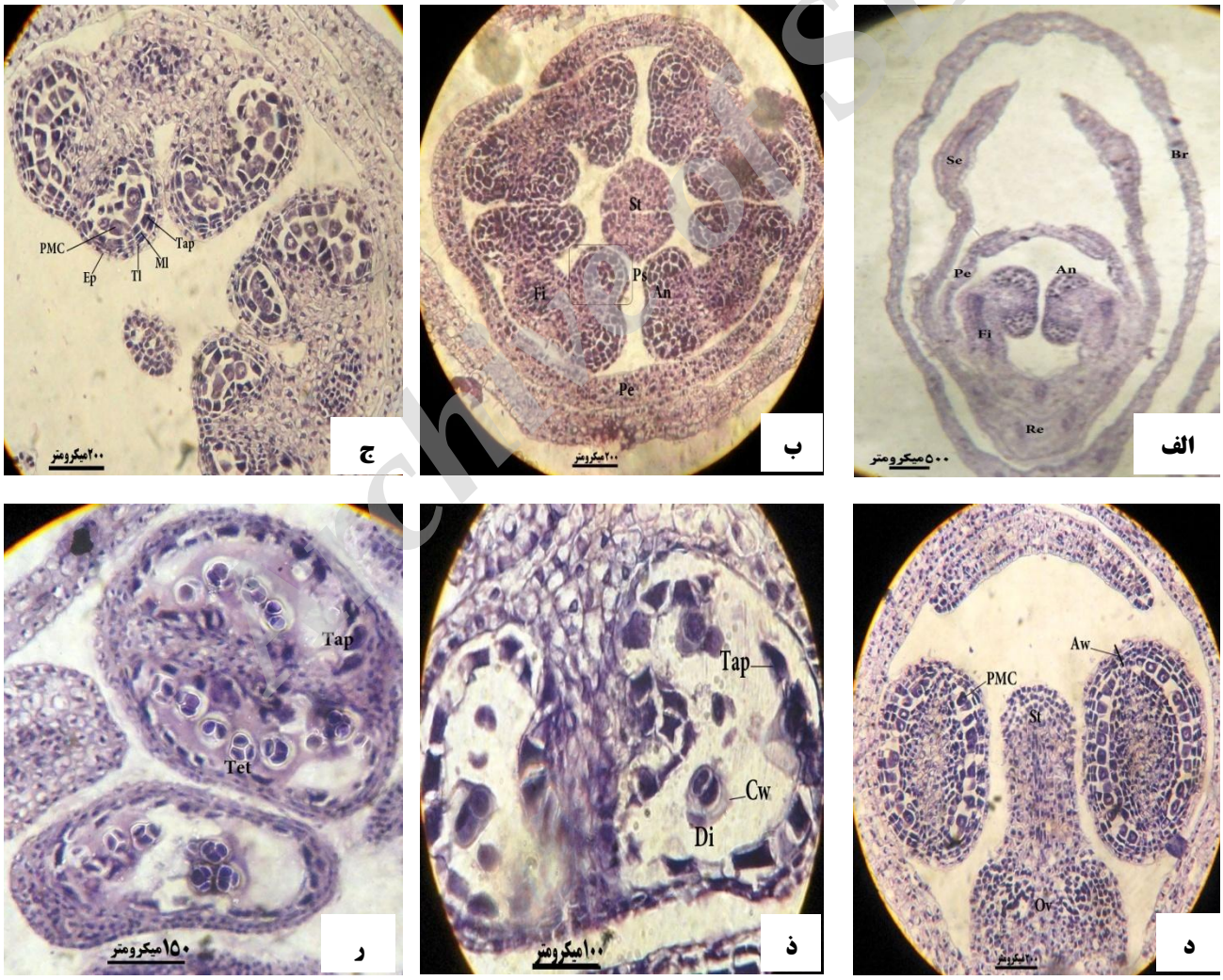
تکوین بساک: بساک‌های گونه مورد بررسی به صورت چهار کیسه گرده‌ای یا تتراسپورانژ بودند. هر میکروسپورانژ در ابتدای نمو از یک گروه سلول‌های زیر اپیدرمی به نام آرکئوسپور تشکیل یافته که با تقسیمات مماسی خود بافت هاگزا و لایه‌های جداری میکروسپورانژ را تولید کردند (شکل ۲- ب). به دنبال تقسیمات مماسی سلول‌های لایه جداری، ساختار دیواره میکروسپورانژ یا کیسه گرده به وجود آمد. دیواره مذکور چهار لایه‌ای و از سمت خارج به داخل عبارتند از: اپیدرم، لایه مکانیکی که زیر اپیدرم واقع بود، لایه میانی که بین لایه مغذی (تاپی) و مکانیکی قرار داشت و لایه مغذی که بافت هاگزای بساک را احاطه می‌کرد. هر یک از چهار لایه دیواره گرده معمولاً از یک ردیف سلول تشکیل شدند (شکل ۲- ج- د).

نمو دانه گرده: به دنبال تقسیمات میتوزی در توده سلول‌های هاگزایی که مرکز کیسه گرده را پر می‌کردند میکروسپوروسیت‌ها یا سلول‌های مادر گرده ایجاد شدند و همان طور که در شکل ۲- ج و مشخص است در حال ورود به تقسیم میوز بودند و با حجم زیاد، سیتوپلاسم متراکم و هسته‌های درشت و مشخص از سلول‌های اطرافشان قابل تشخیص بودند. با شروع میوز، کالوز در اطراف میکروسپوروسیت‌ها شروع به تشکیل می‌کرد. در طی فرآیند میکروسپورزایی، به دنبال تقسیم میوز I در میکروسپوروسیت‌ها با تشکیل صفحه سلولی در طی سیتوکینز، دو هسته دیادی شکل گرفتند (شکل ۲- ذ). بعد از تقسیم میوز II چهار هسته هاپلوئید به وجود آمدند که به سبب ناهمزمانی سیتوکینز بین چهار هسته حاصله، تفکیک تترادها از نوع ناهمزمان تشخیص داده شد. در گونه مرزنجوش وحشی آرایش تتراسپورهای ایجاد شده در داخل پوشش کالوزی، از نوع تتراهدرال (Tetrahedral) بود (شکل‌های ۲- ر). تمایز و تخصص یافتگی بیشتر سلول‌های لایه‌های دیواره میکروسپورانژ همزمان با میوز رخ می‌داد. بنابراین سلول‌های لایه تاپی که نقش اصلی آنها رساندن مواد مغذی به میکروسپورهای در حال نمو است، به طور معمول در مرحله تتراد به حداکثر اندازه رسیدند. در بساک لایه تاپی در ابتدا از نوع ترشحی و در مراحل پایانی نمو میکروسپورها با حرکت خود به سمت مرکز حفره کیسه گرده، در دسته لایه پلاسمودیومی قرار گرفتند. لایه تاپی مذکور دارای هسته‌ها بزرگی بودند و به علت نقش مغذی، بیشترین رنگ پذیری را نسبت به سایر سلول‌های دیواره کیسه گرده داشتند (شکل‌های ۲-ز). با اتمام میوز، دیواره کالوزی اطراف این

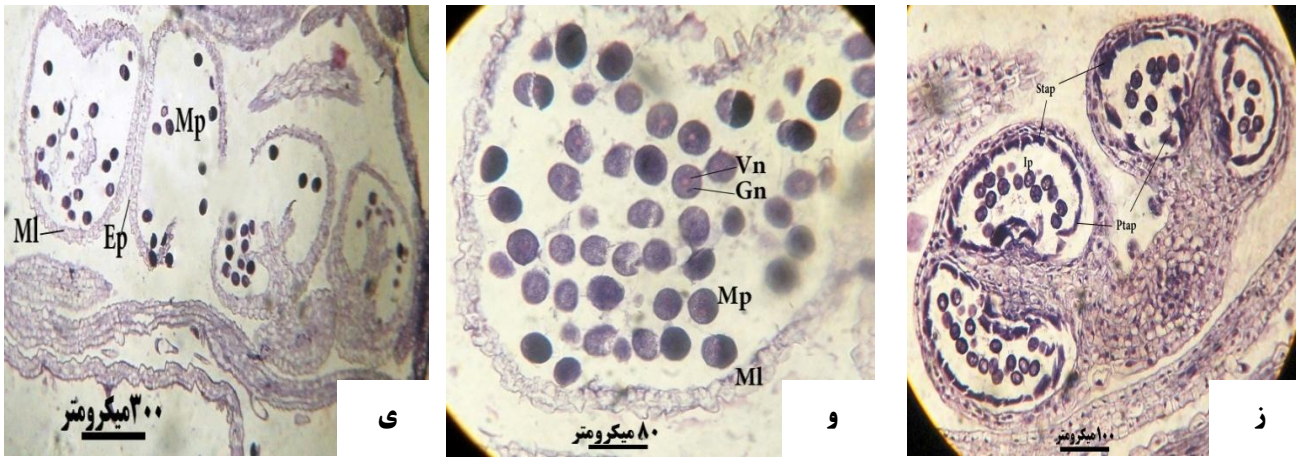
Archive of SID

www.SID.ir

سلول‌ها به صورت همزمان شروع به تجزیه سریع کرد و سرانجام میکروسپورهای جوان در یک تتراد از یکدیگر جدا شدند. رشد میکروسپورها بلافاصله پس از رهایی آنها از پوشش کالوزی به خوبی قابل مشاهده بود که همراه با آبگیری و واکوئله شدن سیتوپلاسم بود. نمو میکروسپور با انجام یک تقسیم میتوز کامل شد؛ بدین ترتیب که تقسیم میتوز نامساوی موجب تشکیل دو سلول متفاوت از نظر عملکردی و ریخت‌شناختی شد که سلول‌های رویشی و زایشی بودند. اطراف هر میکروسپور رها شده از پوشش کالوزی را دیواره اگزین اولیه در بر گرفته بود .دیواره پکتوسلولزی دیگری نیز به نام انتین، در مجاورت سیتوپلاسم تشکیل شد که در محل شیارها ضخیم‌تر بود (شکل‌های ۲- و). باز شدن بساک تتراسپورانژ با ایجاد شکاف طولی صورت گرفت و در این زمان لایه تاپی تحلیل رفته است. در گونه مورد بررسی، دانه‌های گرده بالغ آزاد شده از بساک، بیضی‌شکل بوده و همچنین شش شیار رویشی که محل‌های رویش لوله گرده هستند، بر روی سطح دیواره آنها مشاهده شد (شکل‌های ۲- ی).



www.SID.ir



شکل۲) تکوین بساک و نمو دانه گرده در مرزنجوش وحشی. الف) برش طولی گل که پیوستگی میله‌های بساک به گلبرگ مشهود است، ب) برش عرضی گل که چهار پرچم و چهار کیسه گرده هر پرچم را نشان می‌دهد و مقطع عرضی خامه نیز در بخش مرکزی مشاهده می‌شود، ج) دیواره کیسه گرده دارای چهار لایه اپیدرم، لایه مکانیکی، لایه گذر و لایه مغذی یا تاپی است که سلول‌هایی درشت، چندوجهی و با سیتوپلاسم غلیظ (سلول‌های مادرگرده) را احاطه کرده‌اند، د) برش طولی از پرچم و لایه‌های مختلف دیواره بساک، ذ) به دنبال تقسیم میوزI یک سلول دو هسته‌ای (دیاد) ایجاد می‌شود که در پیرامون آن دیواره کالوزی تشکیل می‌شود، ر) دیادها متحمل تقسیم میوزII می‌شوند و چهار هسته هاپلوییدی (تتراد) را در پوشش کالوزی ایجاد می‌کنند. حضور لایه تاپی در حین تقسیمات حائز اهمیت است، ز) میکروسپورهای نابالغ در فضای حفره بساک شروع به بالغ شدن می‌کنند و مواد غذایی خود را از سلول‌های لایه تاپی ترشحی و پلاسمودیومی می‌گیرند، و) به دنبال فرآیند بلوغ میکروسپورها در آنها تقسیم میتوز اتفاق می‌افتد و دانه گرده بالغ با دو هسته رویشی و زایشی تولید می‌شود، ی) پس از بلوغ دانه گرده‌ها و در زمان مناسب در جداره لایه مکانیکی شکفتگی اتفاق می‌افتد و پس از آن گرده‌افشانی روی می‌دهد. Re: نهنج، Fi: میله پرچم، An: بساک، Pe: گلبرگ، Se: کاسبرگ، Br: برگه، St: خامه، Ps: کیسه گرده، Ep: اپیدرم، Tl: لایه گذر، Ml: لایه مکانیکی، Tap: لایه تاپی، PMC: سلول مادر گرده، Aw: دیواره بساک، Ov: تخمدان، Cw: دیواره کالوزی، Di: دیاد، Tet: تتراد، Stap: تاپی ترشحی، Ptap: تاپی پلاسمودیومی، Ip: دانه گرده نابالغ، Mp: دانه گرده بالغ، Vn: هسته رویشی، Gn: هسته زایشی.

بررسی ساختار و فراساختار دانه گرده

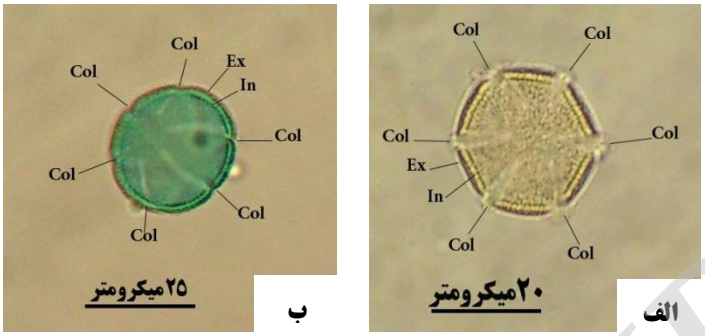
مشاهده دانه گرده به روش استولیز: بر اساس اطلاعات به دست آمده از تصاویر تهیه شده به کمک میکروسکوپ نوری مشخص شد که دانه‌های گرده از منظر قطبی کروی یا شش وجهی لب گرد (Hexahedron-obtuse) یا کاملا شش وجهی (Hexahedron) بودند و از منظر استوایی به صورت کشیده، بیضوی تا مستطیلی لب گرداند. دارای شش شیار بودند که همه آنها به موازات هم و به صورت نصف‌النهاری قرار گرفتند. رنگ گرده‌ها شیری یا مایل به زرد بود که با رنگ آمیزی به رنگ آبی مایل به سبز در آمدند و لایه‌های اگزین و انتین به وضوح قابل مشاهده بودند (شکل۳).

مشاهده دانه گرده با میکروسکوپ الکترونی نگاره (SEM): در روش‌های قبلی امکان مشاهده آراستار اگزین وجود نداشت به همین دلیل ما برای منظور دانه گرده‌ها را به کمک میکروسکوپ الکترونی نگاره بررسی کردیم. در گونه مورد بررسی شیارهای روی دانه گرده در امتداد وجه استوایی آن کشیده شدند و در قطبین حالت تنگ‌شدگی پیدا کردند. تزئینات سطح اگزین بصورت مشبک چاله‌دار (Reticulate-faveolate) بود. در گونه مرزنجوش وحشی متوسط طول محور قطبی گرده (Polar axis) ۳٤/۵۳ میکرومتر، متوسط طول سطح استوایی (Equatorial

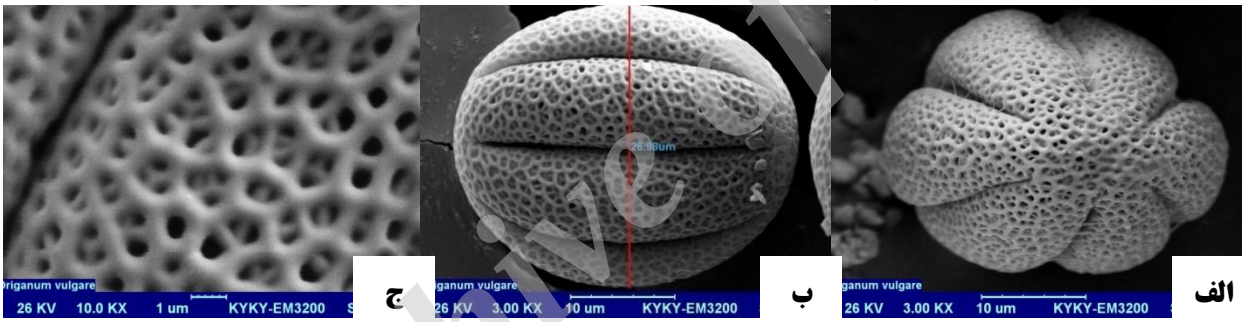
Archive of SID

www.SID.ir

plane) ۳۰/٤٥ میکرومتر و نسبت $\frac{P}{E}$ =۱/۱۳ بود. متوسط طول شیارها ۳۰/۱۱ میکرومتر، متوسط عرض شیارها ۳۷۸/۸ نانومتر و متوسط فاصله بین شیارها ۸/۵۳ میکرومتر بود. متوسط قطر چاله‌های سطح اگزین ٤٥۲/۷ نانومتر تعیین گردید (شکل٤).



شکل۳) مشاهده دانه گرده به روش استولیز. دانه گرده مرزنجوش وحشی. دانه گرده شش شیاری می‌باشد، و انتین لایه داخلی و اگزین پوشش خارجی را تشکیل می‌دهد. شکل الف بدون رنگ‌آمیزی هستند و دانه گرده‌های شکل ب با آبی‌متیل رنگ‌آمیزی شده‌اند. Col: شیار، In: انتین، Ex: اگزین.



شکل ٤) ریزنگارهای الکترونی دانه گرده مرزنجوش وحشی. الف) نمای قطبی دانه گرده، وجود شش شیار در دانه گرده، ب) نمای استوایی دانه گرده و اندازه محور استوایی آن (E)، ج) آراستار مشبک چاله‌دار در سطح اگزین.

تکوین اندام زایشی ماده

تکوین مادگی: پس از تشکیل آثار اولین پرچم، برآمدگی‌های مریستمی سازنده پرچم‌های دیگر به سرعت از توده مریستمی هاگزای از خارج به داخل یعنی به سوی قله مریستم تشکیل شدند و در نهایت توده مریستمی میانی باقیمانده به صورت پریموردیم مادگی و سپس طرح اولیه مادگی در آمدند (شکل‌های ۱-د). طرح اولیه مادگی به سرعت طویل شده و سه بخش تخمدان، خامه و کلاله دو لبی را به وجود آوردند. ضمن تکوین مادگی و همزمان با تمایز و رشد تخمدان اولین آثار تشکیل تخمک‌ها به صورت برجستگی‌های کوچک و کم و بیش کروی در جدار تخمدان پدیدار شدند. (شکل ۵).

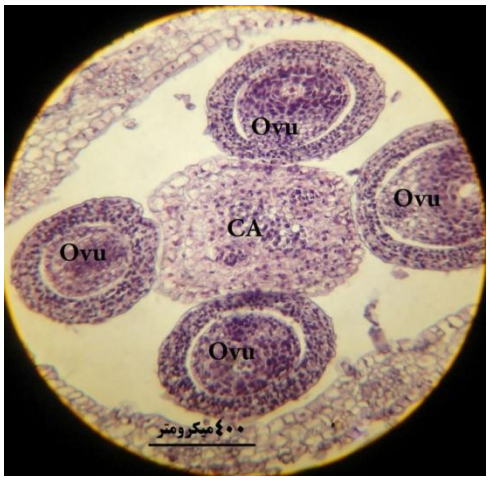
تخمدان در گونه مورد بررسی به صورت فوقانی بود بدین صورت که مادگی بالاتر از نقطه اتصال جام گل (گلبرگ‌ها) و کاسه گل (کاسبرگ‌ها) قرار دارد (Hypogynous). برش عرضی گل‌ها نشان داد که تخمدان به صورت چهار حجره‌ای بوده و تخمک‌ها

Archive of SID

www.SID.ir

با تمکن محوری در آن‌ها قرار دارند (شکل ٦).

شکل۵) برش طولی گل جوان. الف) مرزنجوش وحشی. تخمدان بالاتر از محل اتصال کاسبرگ و گلبرگ قرار گرفته است و در نتیجه از نوع فوقانی است.. در این گونه نیز تخمدان به صورت فوقانی است. Ova: تخمدان، Ovu: تخمک، Gy: خامه، Fi: میله پرچم، An: بساک، Pe: گلبرگ، Se: کاسبرگ، Br: برگه.



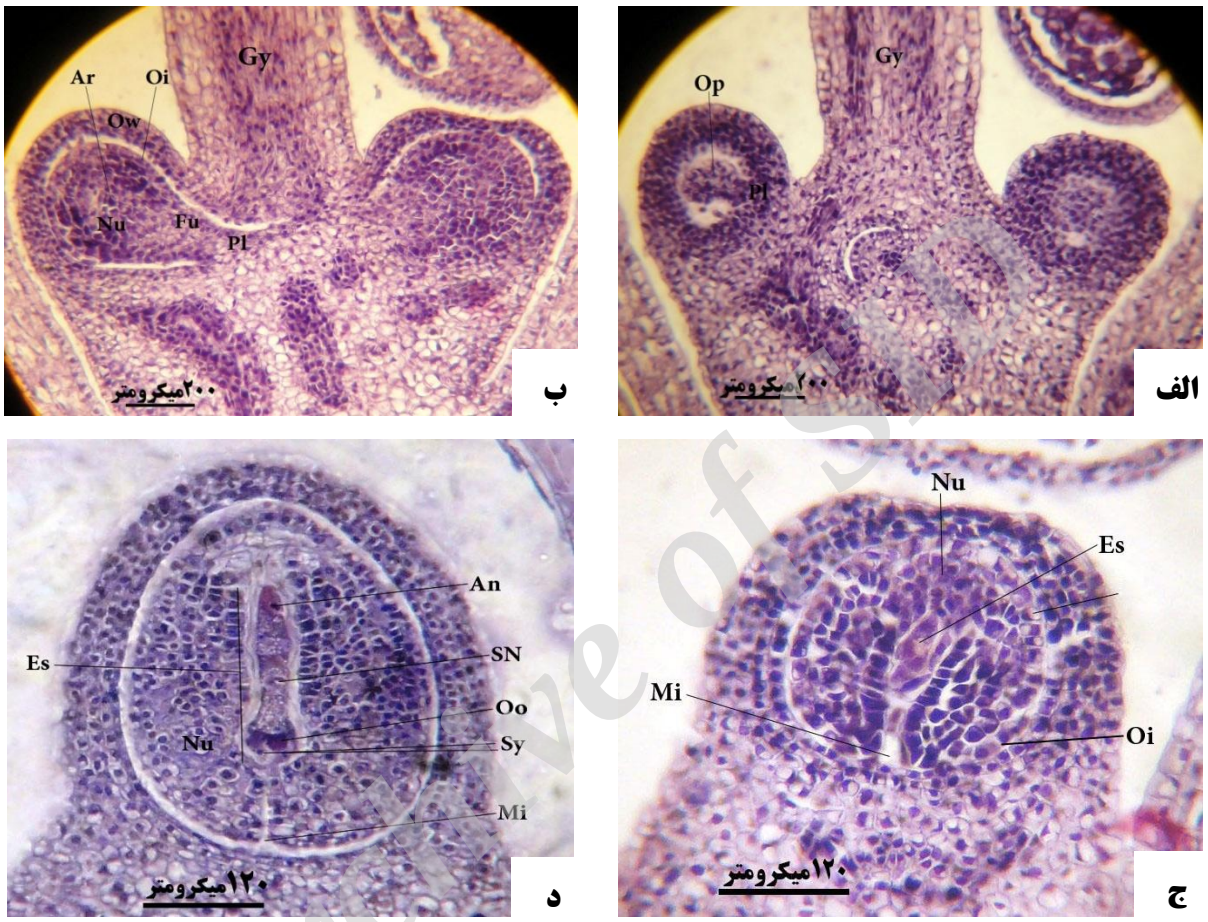
شکل ٦) برش عرضی تخمدان مرزنجوش وحشی.. Ovu: تخمک، CA: محور مرکزی تخمدان، Sep: سپتوم.

نمو تخمک و تشکیل کیسه رویانی: پریموردیوم تخمک با تقسیم پری‌کلینال سلول‌های زیر لایه سطحی جفت آغاز شد. بخش انتهایی پریموردیوم تخمکی با تقسیمات سریع سلول‌ها حجیم می‌شد و جسم اولیه تخمک را به وجود می‌آورد، در حالی که بخش قاعده‌ای آن که به جدار تخمدان چسبیده بود باریک‌تر ماند و پایه یا بند تخمک‌ها را تشکیل داد (شکل ۷- الف). تخمک در گونه مرزنجوش وحشی از نوع واژگون (Anatropous) و دو پوسته‌ای بود. پریموردیوم رشد می‌کرد و طرح اولیه تخمکی را به وجود آورد. در طرح اولیه تخمکی بر خلاف پریموردیوم، سلول‌ها کاملاً همگن نبودند و به دلیل روی دادن تمایز سلولی، بین سلول‌ها تفاوت‌هایی ایجاد می‌شد. برخی از سلول‌ها با رشد و افزایش حجم قابل توجه خود از سایر سلول‌ها تمایز یافته و سلول آرکئوسپوری را ایجاد کردند و سلول‌های اطراف آنها بافت خورش و پوسته‌های تخمک را به وجود آوردند (شکل۷- ب). سلول آرکئوسپوری پس از گذراندن میوز، چهار سلول هاپلوئید را ایجاد کرد که تنها یکی از آنها باقی ماند که سلول مادر کیسه رویانی را به وجود آورد. سلول مادر کیسه رویانی به سرعت رشد نموده و حجم آن تا چندین برابر سلول‌های بافت خورش رسید و ظاهری کیسه مانند پیدا کرد که هسته آن به خوبی مشخص بود. بین سلول‌های خورش و سلول مادر کیسه رویانی فضای روشنی ایجاد شد که در برخی قسمت‌های آن آثار بخش‌های تحلیل‌رفته‌ای از سلول‌های خورش قابل تشخیص بود (شکل۷- ج). سلول مادر کیسه رویانی سه تقسیم میتوز متوالی را انجام داد و تشکیل کیسه رویانی هشت هسته‌ای را داد. کیسه رویانی کشیده و کم و بیش نامنظم بود، اطراف آن به وسیله سلول‌های خورش آثار و بقایای سلول‌های در حال تخریب بافت خورش دیده شد. پس از این مرحله هسته‌ها جایابی کردند، بدین صورت که سه هسته در قطب مجاور سُفت، سه هسته

Archive of SID

www.SID.ir

در قطب دور از سُفت و دو هسته در وسط کیسه رویانی قرار گرفتند و پس از آن جداربندی هر هسته به همراه مقداری سیتوپلاسم انجام شد. سلول‌های مجاور سُفت (دو سلول سینرژیک در طرفین سلول تخمزا قرار داشتند) پیش از بقیه سلول‌ها ساختمان سلولی پیدا کردند. سلول‌های قطب مقابل سُفت نیز آنتی‌پودال یا پابُنی را به وجود آوردند (شکل۷- د).



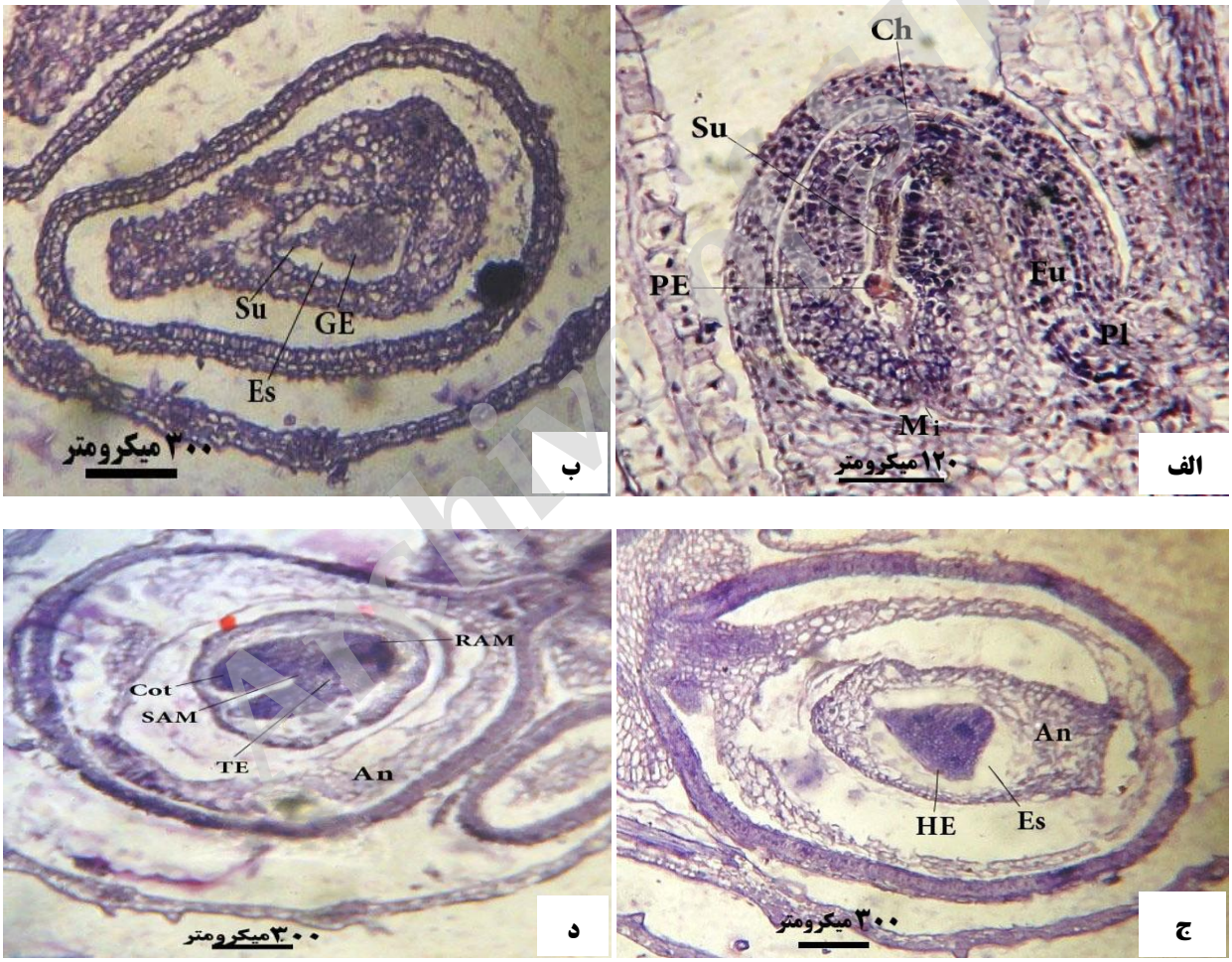
شکل ۷) نمو تخمک و کیسه رویانی در مرزنجوش وحشی. الف) تشکیل پریموردیوم تخمک، ب) تشکیل طرح اولیه تخمکی، ج) تقسیم سلول مادر مگاسپور و ایجاد کیسه رویانی، د) سه تقسیم متوالی در کیسه رویانی انجام شده است و کیسه رویانی هشت هسته‌ای شکل می‌گیرد. Gy: خامه، Op: پریموردیوم تخمک، Pl: جُفت، Fu: فونیکول، Nu: نوسل، Ow: دیواره تخمدان، Ar: سلول آرکئوسپوری، Oi: پوسته بیرونی، Ii: پوسته درونی، Es: کیسه رویانی، Mi: میکروپیل، An: سلول‌های آنتی‌پودال یا متقاطر، SN: هسته ثانویه، Oo: اُاسفر، Sy: سلول‌های سینرژید یا پابُنی.

نمو رویان: پس از گرده‌افشانی و راه‌یابی دانه گرده به درون کیسه رویانی، یکی از سلول‌های آنتروزوئید با سلول تخمزا لقاح یافت و سلول تخم تشکیل شد و سلول آنتروزوئید دوم با سلول ثانویه ترکیب شد و آندوسپرم تریپلوئید را به وجود آورد که رویان برای تغذیه خود از آن استفاده می‌کرد و پس از آن تقسیمات متوالی در سلول تخم آغاز شد و این سلول دیپلوئید وارد مرحله پیش‌رویان شد (شکل ۸- الف). با نمو خود رویان، دو سلول از تقسیم سلول قاعده‌ای مشتق شده و آویزه (Suspensor) را تشکیل داد. نزدیک‌ترین سلول آویز به سُفت بزرگ و کیسه‌ای شد و نزدیک‌ترین سلول آویز به رویان، هیپوفیز نام دارد

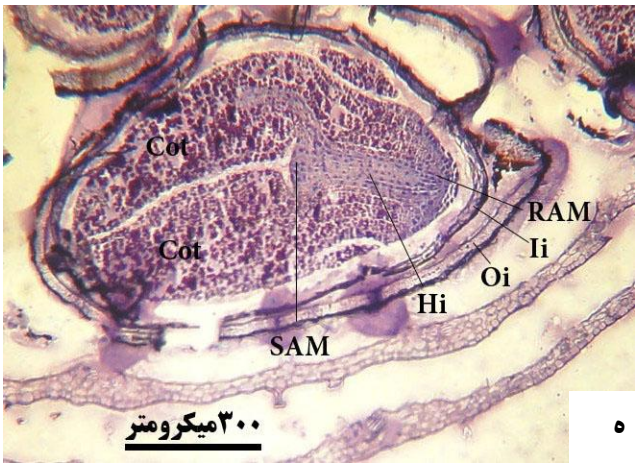
Archive of SID

www.SID.ir

که قسمتی از رویان را به وجود آورد (شکل۸- الف) در مرحله پیش‌رویان سرعت تقسیمات بسیار بالا بود و در مدت زمان اندکی مجموعه‌ای کروی شکل از سلول‌ها ایجاد شد که به عنوان رویان کروی شناخته می‌شد (شکل۸-ب). سلول‌های رویان به خصوص در ناحیه‌ای که لپه‌ها ایجاد می‌شدند به تقسیم ادامه می‌دادند، در این مرحله در نمای طولی رویان قلبی تشکیل شد (شکل۸- ج)، در این مرحله طرح اولیه پرومریستم ساقه‌ای در حد فاصل بین دو قسمت برآمده رویان قلبی و طرح پرومریستم ریشه‌ای در محل اتصال به هیپوفیز تشکیل شد. ضمن ادامه رشد در رویان، افزایش حجم رویان و طول لپه‌ها و کاهش مقدار آندوسپرم را شاهد بودیم و رویان وارد مرحله رویان اژدری شد (شکل ۸- د). پس از آن رویان با افزایش رشد به خصوص در ناحیه لپه‌ها، تجزیه سوسپانسور و آندوسپور، تشکیل مریستم ریشه و ساقه کامل شد و رویان لپه‌دار تشکیل شد (شکل۸- ه).



www.SID.ir



شکل۸) نمو رویان در مرزنجوش وحشی. الف) اندکی پس از لقاح سلول تخم تقسیمات خود را آغاز می‌کند و پیش‌رویان شکل می‌گیرد، ب) رویان کروی، ج) رویان قلبی شکل، د) رویان اژدری، ه) برش طولی رویان لپه‌دار. Pl: جُفت، Fu: فونیکول، Su: سوسپانسور، PE: پیش‌رویان، Mi: میکروپیل، GE: رویان کروی، Es: کیسه رویانی، An: آندوسپرم، HE: رویان قلبی شکل، RAM: مریستم رأس ریشه، SAM: مریستم رأس ساقه، Cot: لپه، TE: رویان اژدری، Ii: پوسته درونی، Oi: پوسته بیرونی، Hi: هیپوکوتیل.

بحث

پیدایش گل

به هنگام گلدهی پس از رسیدن گیاه به مرحله بلوغ، مریستم رأسی ساقه با تحولاتی که می‌گذراند به مریستم زایشی یا مریستم گل تبدیل می‌شود. این تحولات به این ترتیب رخ می‌دهند که ابتدا تقسیماتی در سلول‌های قاعده کورپوس و در بخش بالایی مریستم مغزی بروز می‌کند، تقسیمات از نوع مماسی است و موجب افزایش تعداد لایه‌های سلول‌های کورپوس می‌شود. فشار ناشی از این لایه‌ها موجب فعال شدن سلول‌های تونیکا شده و این سلول‌ها شروع به تقسیمات متعدد میتوزی از نوع شعاعی می‌کند و موجب افزایش سطح مریستم می‌شوند. طویل شدن سلول‌های قاعده مریستم مغزی موجب افزایش حجم و بلندی مریستم می‌گردد، در این بین کاهش نسبی در حجم و فعالیت حلقه بنیادی مشاهده می‌شود. پس از تشکیل مریستم گل، بخش‌های مختلف گل به تدریج پدیدار می‌شوند. از ادامه فعالیت بخش باقی‌مانده حلقه بنیادی ابتدا برگه پای گل، سپس کاسبرگ‌ها به وجود می‌آیند. از قسمت‌های جانبی پرومریستم بارده یا هاگزای، پریموردیوم‌های پرچمی به وجود می‌آیند که بعدها پرچم‌ها را می‌سازند. و از نواحی مرکزی و عمقی‌تر مریستم هاگزای، پریموردیوم برچه‌ایی به وجود می‌آید که بعدها مادگی را می‌سازد. از بخش‌های محیطی و مجاور تشکیل خارجی‌ترین پرچم‌ها در مریستم گل، پریموردیوم‌های گلبرگی به وجود می‌آیند. گل‌آذین گیاه مورد مطالعه نامحدود است، بنابراین جوانه انتهایی محور گل‌دهنده تا مدتی طولانی به رشد خود ادامه می‌دهد و محور گل‌دهنده ضمن گل دادن، رشد طولی می‌کند و گل‌ها از جوانه‌های جانبی ایجاد می‌شوند. مجموعه این مشاهدات با گزارش‌های محققانی از جمله Plantefol (۱۹۶۲) و عطری (۱۳۷۰) همسویی دارد.

تکوین اندام زایشی نر

تکوین بساک: بررسی‌های ما روی گیاه مورد آزمایش نشان داد که بساک‌ها دارای چهار کیسه بساک‌اند که در تیره نعناعیان رایج است و همسو با

Archive of SID

www.SID.ir

گزارشات Daskalova & Yurukova (۱۹۹۵ و ۲۰۰۲) است. در شروع تمایز بساک، بافت هاگزا از چند سلول به هم چسبیده چندوجهی با رنگ‌پذیری زیاد تشکیل شده است که توسط یک لایه زیراپیدرمی احاطه شده است، این لایه ضمن تقسیم و تمایز لایه‌های سازنده دیواره کیسه گرده را ایجاد می‌کند. دیواره بساک به صورت چهار لایه‌ای می‌باشد که شامل اپیدرم، لایه مکانیکی، لایه گذر و لایه تاپی (مغذی) است که همسو با پژوهش‌های انجام شده توسط Johri و همکاران (۱۹۹۲)، Jose و همکاران (۱۹۹٦) است. در نهاندانگان دو تیپ اصلی نمو لایه تاپی قابل تشخیص است: ترشحی و آمیبی. در گونه مرزنجوش لایه تاپی ابتدای نمو میکروسپورها از نوع ترشحی است و در حاشیه کیسه‌های گرده به خوبی قابل تشخیص است و در اواخر نمو دانه گرده به صورت آمیبی در می‌آید و در مجاورت دانه‌گرده‌های نابالغ مشاهده می‌شود. لایه مکانیکی از مرحله دانه گرده تک هسته‌ای به بعد همگام با تجزیه لایه تاپی، شروع به چوبی شدن می‌کند که همسو با گزارشات Tsikov & Tsikova (۱۹۸۱) است. در تأیید یافته‌های Dzevaltovsky & Kamellina (۱۹۸۷) در خصوص تیره نعناعیان، لایه گذر (میانی) لایه‌ای موقتی و گذرا است که عمر کوتاهی دارد و در همان مراحل ابتدایی دژنره می‌شود.

نمو دانه گرده: پس از تقسیمات انجام شده در سلول‌های هاگزا، سلول‌های مادر گرده ایجاد می‌شوند. در ابتدای تقسیم میوزI دیواره‌ای کالوزی در اطراف سلول‌های مادر گرده شروع به تشکیل شدن می‌کند و تا تشکیل تتراسپورها باقی می‌ماند. این دیواره سلول‌های در حال تقسیم را از برهمکنش‌های احتمالی با سلول‌های مجاور مصون می‌دارد. تشکیل و پایداری این دیواره با یافته‌های Davis (۱۹٦٦) و Dzevaltovsky (۱۹۷۹) همسویی دارد. در پایان میوزII چهار سلول هاپلوئید (تتراد) درون دیواره کالوزی با آرایش چهاروجهی قرار می‌گیرند و تقسیم سیتوپلاسمی که موجب تفکیک سلول‌های تتراد می‌شود از نوع همزمان است. این ویژگی‌های در دولپه‌ای‌ها رایج است و مخالف با گزارشات Poddubnaya (۱۹۸۲) و Daskalova & Genova (۱۹۹٦a,b) در مورد تیره نعناعیان است. همراه با تمایز سلول مادر گرده و آمادگی آنها برای میوز، لایه تاپی شروع به فعالیت کرده و اندازه سلول‌های آن زیاد می‌شود و ضمن افزایش حجم کیسه گرده، این سلول‌ها از یکدیگر و از لایه گذر جدا می‌شوند. پس از مرحله دو هسته‌ای شدن، سیتوپلاسم این سلول‌ها شروع به تحلیل رفتن می‌کند و پس از تشکیل میکروسپورهای نابالغ شروع به تجزیه شدن می‌کند. این تغییرات که بیانگر نقش پشتیبانی سلول‌های لایه مغذی در فرآیند نمو دانه گرده است با نتایج Pacini و همکاران (۱۹۸۵) و Blackmore & Barnes (۱۹۹۰) همسویی دارد. در پایان نمو دانه گرده اپیدرم به صورت یک لایه سلولی همچنان روی لایه مکانیکی قرار دارد و لایه مکانیکی با جذب آب شروع به شکافته شدن می‌کند و متعاقب آن اپیدرم نیز شکافته می‌شود و نهایتا شکفتگی بساک صورت می‌گیرد.

بررسی ساختار و فراساختار دانه گرده: به منظور بررسی ساختار دانه گرده بالغ از روش شفاف‌سازی تکمیلی و روش استولیز استفاده شد. در این بررسی لایه‌های اگزین و انتین و شش شیار در دانه گرده مشاهده شد. Erdtman (۱۹٤۵) پیشنهاد داد که خانواده نعناع از حیث تعداد شکاف‌ها و همچنین

Archive of SID

www.SID.ir

تعداد هسته‌ها در دانه گرده بالغ به دو زیرخانواده تقسیم شوند. زیرخانواده‌ی Lamioideae دارای گرده‌هایی سه شیاره‌اند و در مرحله‌ی دو سلولی رها می‌شوند، در حالیکه زیرخانواده‌ی Nepetoideae شش شکافه‌اند (بندرت ۱۲–۸ شکاف) و در مرحله سه سلولی رها می‌شوند؛ با توجه به قرار گرفتن جنس مرزنجوش در زیر خانواده‌ی Nepetoideae و مطابق با یافته‌های ارتمن (۱۹٤٥) و Moon & Hong (۲۰۰۳) دانه گرده مرزنجوش دارای شش شیار است. بر اساس مطالعات انجام شده روی دانه گرده‌های جنس *Salvia* .L، اکثرا دارای شش شیار با تقارن شعاعی هستند و اگزین آنها به صورت مشبک و سوراخ‌دار است که شباهت زیادی با سطح دانه گرده‌ی مورد مطالعه ما دارد به جز اینکه آراستار اگزین دانه گرده مرزنجوش به صورت مشبک چاله‌دار است. در راستای پژوهش انجام شده توسط Ozler و همکاران (۲۰۱۱)، دانه گرده مرزنجوش از نظر اندازه شبیه به دانه گرده *Salvia verticillata* subsp. *Amasiaca* است اما در مقایسه با متوسط جنس *Salvia* کوچکتر هستند. از نظر شکل کلی و تزئینات سطحی، دانه گرده مرزنجوش وحشی قابل تفکیک نیستند. به همین علت صفت شکل و آراستار دانه گرده نمی‌تواند شاخص مناسبی برای طبقه‌بندی گونه‌های این جنس باشد؛ اما اندازه دانه گرده با هم متفاوت است و دانه گرده مرزنجوش وحشی با اندازه بزرگتر قابل تفکیک است. بخشی از یافته‌های ما مانند شکل، آراستار اگزین و تعداد شیارهای با پژوهشی که Akyalcin (۲۰۰۳) روی مورفولوژی دانه گرده‌های جنس مرزنجوش در ترکیه انجام داده است، مطابقت دارد اما از لحاظ اندازه همخوانی ندارند؛ دانه‌گرده‌های گونه‌های مرزنجوش مورد مطالعه ما کوچکتر از دانه‌گرده‌های مورد آزمایش آکیالسین (۲۰۰۳) است، که این تفاوت‌ها می‌تواند ناشی از تفاوت‌های موجود بین حالت فیزیولوژیکی گیاهانی که گرده‌ها را تشکیل داده‌اند و شرایط زیست آنها (تغذیه معدنی، نور و دما) در دو کشور ایران و ترکیه باشد که روی اندازه دانه گرده‌ها تأثیر داشته است. Lau & Stephenson (۱۹۹۳) در تحقیقی تأثیر مقدار نیتروژن خاک مزرعه روی خصوصیات مختلف دانه گرده *Cucurbita pepo* ارزیابی کردند و به این نتیجه رسیدند که افزایش نیتروژن موجب تشکیل دانه گرده‌هایی بزرگتر می‌شود.

تکوین اندام زایشی ماده

تکوین مادگی: بنا به گزارشات Gorenfolot (۱۹۸۳) پس از تشکیل پریموردیوم مادگی از توده مریستمی هاگزای، طرح اولیه مادگی به سرعت طویل شده و سه بخش تخمدان، خامه و کلاله را به وجود می‌آورد. ضمن تکوین مادگی و همزمان با تمایز و رشد تخمدان اولین آثار تشکیل تخمک‌ها در جدار تخمدان پدیدار می‌شود. تخمدان گونه ی مورد بررسی به صورت فوقانی و چهار حجره‌ای می‌باشد و تخمک‌ها با تمکن محوری در آن‌ها قرار دارند که با مشاهدات Ruta & Fortunato (۱۹۹٦) در مورد جنس مرزنجوش و Dzevaltovsky & Kamellina (۱۹۸۷) و Toma و همکاران (۲۰۰۳) روی گونه‌های مختلف تیره نعناعیان همخوانی دارد.

نمو تخمک و تشکیل کیسه رویانی: تخمک‌های مرزنجوش از نوع واژگون و دو پوسته‌ای هستند که با یافته‌های Ruta & Fortunato (۱۹۹٦) در مورد جنس مرزنجوش و نتایج Toma (۲۰۰۳) روی *Salvia officinalis* هم‌سویی دارد. با رشد پریموردیوم تخمک (با تقسیم پری‌کلینال سلول‌های زیر لایه سطحی جفت

Archive of SID

www.SID.ir

آغاز می‌شود) طرح اولیه تخمکی ایجاد می‌شود در طرح اولیه تخمکی برخی از سلول‌ها با رشد و افزایش حجم قابل توجه خود از سایر سلول‌ها تمایز یافته و سلول آرکئوسپوری را ایجاد می‌کنند و سلول‌های اطراف آنها بافت خورش و پوسته‌های تخمک را می‌سازند. طبق یافته‌های ما در گونه مورد بررسی، در تخمک تنها یک سلول آرکئوسپوری در لایه‌های چهارم یا پنجم از بقیه سلول‌ها تمایز می‌یابند که همسو با نتایج Ruta & Fortunato (۱۹۹٦) است اما در پژوهشی که توسط Dzevaltovsky & Kamellina (۱۹۸۷) روی گونه‌های جنس سالویا از تیره نعناعیان انجام شده است، در هر تخمک دو سلول آرکئوسپوری از سلول‌های لایه زیراپیدرمی تمایز می‌یابد که مغایر با نتایج ما است؛ این یافته‌های می‌تواند در شناسایی گونه‌های جنس‌های مختلف تیره نعناعیان مفید واقع شود. سلول آرکئوسپوری پس از گذراندن میوز تتراد را تشکیل می‌دهد که یکی از آنها باقی می‌ماند و سلول مادر کیسه رویانی را به وجود می‌آورد. سلول مادر کیسه رویانی به سرعت رشد می‌کند و پس از رشد کافی، سه تقسیم میتوز متوالی را انجام می‌دهد و تشکیل کیسه رویانی هشت هسته‌ای را می‌دهد. پس از آن هسته‌ها جایابی می‌کنند، بدین ترتیب که سه هسته در قطب مجاور سُفت، سه هسته در قطب دور از سُفت و دو هسته در وسط کیسه رویانی قرار می‌گیرند و پس از آن جداربندی هر هسته به همراه مقداری سیتوپلاسم انجام می‌شود. یافته‌های ما با گزارشات محققانی مانند Gorenflot (۱۹۸۳)، Gales و همکاران (۲۰۱۰) و Maheshwari و همکاران (۱۹۵۰) همسویی دارد. تحقیقات نشان داده است که رایج‌ترین فرم نموی کیسه رویانی در تیره نعناعیان، الگوی تیپ علف هفت بند یا پلی‌گونوم است که در مورد گونه‌های مورد بررسی ما نیز صحت دارد و همسو با پژوهش‌های Davis (۱۹٦٦)، Kamellina & Dzevaltovsky (۱۹۸۷) و Tzvetana (۲۰۰٤) است.

نمو رویان: در مراحل اولیه نمو رویان، سلول تخم وارد مرحله پیش‌رویان می‌شود. در مرحله پیش‌رویان سلول‌ها به سرعت تقسیم می‌شوند و در مدت زمان اندکی مجموعه‌ای کروی شکل از سلول‌ها ایجاد می‌شود که به عنوان رویان کروی شناخته می‌شود. سلول‌های رویان به خصوص در ناحیه‌ای که لپه‌ها ایجاد می‌شوند به تقسیم ادامه می‌دهند و رویان قلبی تشکیل می‌شود، در این مرحله طرح اولیه پرومریستم ساقه‌ای در حد فاصل بین دو قسمت برآمده رویان قلبی و طرح پرومریستم ریشه‌ای در محل اتصال به هیپوفیز تشکیل می‌شود. ضمن ادامه رشد در رویان، افزایش حجم رویان و طول لپه‌ها و کاهش مقدار آندوسپرم را مشاهده می‌کنیم و رویان وارد مرحله رویان اژدری می‌شود. پس از آن رویان با طی مراحلی از جمله: افزایش رشد به خصوص در ناحیه لپه‌ها، تجزیه سوسپانسور و آندوسپور، تشکیل مریستم ریشه و ساقه کامل می‌شود و دانه تشکیل می‌شود. پژوهش‌های محققینی مانند Maheshwari و همکاران (۱۹۵۰)، Emberger (۱۹٦۰)، Davis (۱۹٦٦)، Ruta & Fortunato (۱۹۹٦) و Tzvetana (۲۰۰٤) که بیشتر آنها روی گونه‌های تیره نعناع انجام شده است، حاکی از وجود چنین توالی رویانی در گیاهان مورد آزمایش دارند و همسو با نتایج رویان‌زایی گونه ی مرزنجوش وحشی در پژوهش حاضر است.

منابع

افشاری‌پور س. ۱۳۸۳. فارماکوپه گیاهی ایران (مرزنجوش). وزارت بهداشت، درمان و آموزش

Archive of SID

www.SID.ir

پزشکی، کمیته تدوین فارماکوپه گیاهی ایران.

[۲] **زرگری ع.** ۱۳٤۷. گیاهان دارویی، جلد دوم. انتشارات امیرکبیر.

[۳] **شریعت‌زاده م.ح و مجد ا.** ۱۳۷۹. میکروسکوپ الکترونی و هیستوتکنیک در میکروسکوپی الکترونی و نوری. انتشارات آییژ.

[٤] **عطری م.** ۱۳۷۰. ارگانوژنز و مورفوژنز گیاهی. انتشارات جهاد دانشگاهی ارومیه.

[5] Akyalcin H. 2003. Pollen morphology of Origanum L. (Labiatae) Taxons in Turkiye. Asian Jornal of Plant Sciences; 2(1): 28-41.

[6] Barazandeh M. M. 2000a. Identification of the essential oil composition from Origanum vulgare L. cultivated in Iran Botanical Garden. Pajohesh and Sazandegi Journal; 14 (3): 65-67.

[7] Barazandeh M. M. 2000b. Identification of the essential oil composition from Origanum majorana L. Pajohesh and Sazandegi Journal; 14 (4): 38-40.

[8] Batygina T. B. 1987. Embryology of flowering plants: terminology and concepts. Science Publishers, New York.

[9] Blackmore S. and Barnes S. H. 1990. Pollen wall development in angiosperms. In: Microspores: Evolution and ontogeny. (Ed. S. Blackmore & B. R. Knox). Academic Press, London; 173-192.

[10] Daskalova T. Z. and Genova E. 1996b. Histological structures of the anthers and microsporogenesis in Hyssopus officinalis ssp. aristatus (Godr.) Brig. – Bot. Jahrb. Syst; 118(3): 297-302.

[11] Daskalova T. Z. and Genova E. 1996a. Histological structure of the anthers and microsporogenesis of Salvia tomentosa. Mill. J. Herbs Spices Med. Plants; 4(2): 63-68.

[12] Davis G. l. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. Acad. Press, New York.

[13] Dzevaltovsky, A. 1979. Embryology of the mint family (Labiatae Juss.). Bot. Zhurn. (Leningrad); 64(1): 100-111 (in Russian).

[14] Emberger L. 1960. Les vegetaux vasculires. Tomell Fascicule Masson. Paris.

[15] Erdtman G. 1945. Pollen morphology and plant taxonomy. IV. Labiatae, Verbenaceae and Avicenniaceae. Avensk Bot. Tidskr; 39: 279-285.

[16] Erdtman G. 1960. The acetolysis method. Svensk. Bot. Tidskr; 54: 561-564.

[17] Fortunato I. M. and Ruta C. Flower biology in Origanum majorana L. Proceedings of the IPGRI International Workshop on Oregano. 8-12 May 1996. Ciheam, Valenzano, Bari, Italy.

[18] Gales R., Preotu A. and Toma C. 2010. Aspects of floral structure and morphogenesis in Melissa officinalis. Analele ştiinţifice ale Universităţii "Al. I. Cuza" Iaşi Tomul LVI, fasc. 1, s. II a. Biologie vegetală.

[19] Johri B. M., Ambegaokar K. B. and Srivastava P. S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Springer, Berlin, Heidelbeg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.

[20] Jose L. U. J, Fernandez P. H., Schlga M. G. and Hesse M. 1996. Pollen and tapetum development in male fertile Rosmarinus officinalis L. (Lamiaceae). Grana; 34: 305-316.

[21] Kamellina O. and Dzevaltovsky A. 1987. Comparative embryology of flowering plants, Lamiaceae. In: Batygina, M. & Yakovlev, T. B. (eds),: 225-236. (In Russian).

[22] Lau T. C. and Stephenson A. G. 1993. Effects of soil nitrogen on pollen production, pollen grain size and pollen performance in Cucurbita pepo (Cucurbitaceae). American Journal of Botany; 80(7): 763-768.

[23] Maheshwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill, New York.

[24] Mockute D., Bernotiene G. and Judzentiene A. 2003. The ß-ocimene chemotype of essential oils of the inflorescences and the leaves with stems from Origanum vulgare ssp. vulgare growing wild in Lithuania. Biochemical Systematics and Ecology; 31: 269-278.

[25] Moon H. K. and Hong S. P. 2003. Pollen morphology of the genus Lycopus (Lamiaceae). Ann. Bot. Fennici; 40: 191-198.

[26] Ozler H., Pehlivan S., Kahraman A., Dogan M., Celep F., Baser B., Yavru A., Bagherpour S. 2011 .Pollen morphology of the genus Salvia L. (Lamiaceae) in Turkey. Flora; 206: 316–327.

[27] 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.

[28] Plantefol. 1962. Stroctureet fonctionnement du meristem terminal de la tige.

[29] Poddubnaya A. V. 1982. Characteristics of the Angiosperms families by cytoembriologycal features. Nauka, Moscow (in Russian).

[30] Rechinger K. H. 1982. Labiatae, In: Flora Iranica. Graz: Akademische Druck und Verlagsanstalt; 150(17): 527-532.

[31] Snogerup S. 1971. Evolutionary and plant geographical aspects of Chasmophytic communities. In Davis P. H., Harper P. C. and Hedge I. C. (Eds.), Plant life of South-West Asia; 157-170.

Archive of SID

www.SID.ir

[32] Toma I., Toma C. and Zamfirache M. M. 2003. Floral morphogenesis of Salvia officinalis (Lamiaceae). Lucrari Stiintifice U.S.A.M.V.B., Seria B, vol. xlvi.
[33] Tsikov D and Tsikova E. 1981. Genetics and cytology of the cytoplasmic male sterility in Nicotiana. Bulg. Acad. Publishing House, Sofia (in Bulgarian).
[34] Tzvetana D. 2004. Histological structure of the microsporangia, microsporogenesis and development of the male gametophyte in Nepeta cataria (Lamiaceae). Phytologia Balcanica; 10 (2-3): 241–246.
[35] Yurukova G. P. and Daskalova T. Z. 1995. Microsporogenesis and development of male gametophyte in Hyssopus officinalis L. (Lamiaceae). Phytol. Balcan; 1: 89-92.
[36] Yurukova G. P. and Daskalova T. Z. 2002. Embryological study of Agastache foeniculum (Pursh) Kuntze (Lamiaceae). Phytol. Balcan; 8: 73-80.

Archive of SID

www.SID.ir