



مطالعه مراحل تکوین دانه گرده و تخمک در *Tanacetum parthenium* L.

عبدالکریم چهرگانی^{*}، فریا محسن زاده^۱، سمیه حاجی صادقیان^۱

۱- گروه زیست شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه بوعلی سینا، همدان

نویسنده مسئول، پست الکترونیکی chehregani@basu.ac.ir

چکیده

در این پژوهش مراحل و چگونگی تکوین تخمک و دانه گرده در گیاه *Tanacetum parthenium* مورد بررسی قرار گرفت. گلها و غنچه ها در مراحل مختلف نمو برداشت شده، در FAA70 تثبیت و در الکل ۷۰٪ نگهداری شد. نمونه ها پس از قالب گیری در پارافین با میکروتوم برش گیری گردید. رنگ آمیزی با پرئودیک اسید شیف ونیز با همتاکسیلین انجام گرفت. نتایج نشان داد که بساک ها دارای ۴ کیسه گرده بوده و لایه مغزی آن از نوع ترشچی است. سیتو کینز همزمان بوده و تترادهای میکروسپور از نوع چهارضلعی (تتراهدرال) و یا چهار گوش (تتراگونال) می باشند. دانه های گرده در زمان انتشار دو یاخته ای، دارای سه شکاف رویشی و با تزئینات سوزنی شکل هستند. تخمک از نوع واژگون، تک پوسته ای و کم خورش است. لایه آندوتلیوم از یک ردیف یاخته تشکیل شده است. نمو کیسه رویانی بر اساس الگوی مونوسپوریک و تیپ پلی گونوم صورت می گیرد. پس از تقسیم میوز تترادهای مگاسپور آرایش تتراهدرال دارند. در این گونه، مگاسپور عملکردی موقعیت سفتی دارد. کیسه رویانی ابتدا بسیار کوچک است به طوریکه هسته های آن آرایش خطی فشرده را به خود می گیرند، اما در جریان بلوغ کیسه رویانی اگرچه باریک باقی می ماند اما رشد طولی قابل توجهی پیدا می کند. افزایش یاخته های آنتی بود در برخی از گلچه ها به ۶ عدد و در برخی دیگر تا ۱۰ عدد مشاهده شد و هسته آنها حجیم و حالت پلی پلوئیدی دارد. بر اساس نتایج این پژوهش در دیواره مادگی کانال ترشچی بزرگی وجود دارد که دور تا دور مادگی را شامل می شود. در سطح بیرونی مادگی نیز کرکهای گرز مانند چند یاخته ای فراوان مشاهده گردید.

واژه های کلیدی: Asteraceae، میکروسپورزایی، مگاسپورزایی، تخمک، دانه گرده، *Tanacetum parthenium*

مقدمه

بخش کشاورزی ضروری است (۱). تیره Asteraceae بزرگترین تیره گیاهی است (۲). بر اساس گزارشهای باغ گیاهشناسی سلطنتی کیو این تیره بیش از ۱۶۰۰ سرده و ۲۳۰۰۰ گونه دارد. در این تیره تقسیم بندی سرده ها و تشخیص مرز بین آنها اغلب مشکل زا بوده و برخی از آنها باید پی در پی به زیر گروه های کوچک تر تقسیم شوند (۴). یکی از مشکلات اساسی آرایه شناختی در این تیره ارتباطات بین سرده ها، طایفه ها و همچنین وجود گونه های چند شکل (پلی مورف) است (۵)، که مطالعات

زیست شناسی تکوینی زایشی که مطالعه مراحل مختلف تکوین گل یعنی اندام زایی، تکوین پرچم و دانه گرده، تکوین مادگی، تکوین تخمک و مگاسپوریت را شامل می شود، هنوز به قدر کافی تکامل نیافته و در سالهای اخیر مورد بیشتر توجه قرار گرفته است. توسعه دانش زیست شناسی تکوینی و مطالعه چگونگی و مراحل تکوین اندامهای تولید مثلی، حفظ گیاهان، به ویژه برای حفظ گیاهان نادر و در حال انقراض و نیز گیاهان مهم در

گلها و غنچه های گیاه مورد مطالعه از گیاهان طبیعی رویش یافته در منطقه ذکر شده ، در مراحل مختلف نمو برداشت شده ، در فیکساتور FAA70 تثبیت و در الکل ۷۰٪ نگهداری شدند. نمونه ها پس از قالب گیری در پارافین با میکروتوم برش گیری گردید. رنگ آمیزی با پرئودیک اسید شیف ونیز با همتاکسیلین طبق روش پیشنهادی توسط Yeung (۲۲) انجام گرفت. هر یک از مراحل تکوین تخمک و پرچم در چندین برش به وسیله میکروسکوپ نوری Zeiss Axiostar Plus بررسی شد. برای هر مرحله حداقل بیست گل برش گیری شده و از بهترین آنها با دوربین دیجیتالی Canon عکس برداری شد.

نتایج

تشکیل مادگی در *T. parthenium*

بلافاصله پس از ایجاد پریموردیوم پرچم، برجستگی مریستمی جهت تشکیل مادگی شکل می گیرد، به طوری- که تشکیل پرچم و مادگی تقریباً همزمان به نظر می رسند. اما رشد مادگی بسیار سریع صورت می گیرد به گونه ای که قبل از تکوین پرچم، پریموردیوم تخمک به صورت برجستگی کوچک پایه گرا دیده می شود (شکل ۱). در این نمونه نیز برچه ها دو عدد و پیوسته است و هنگامی که پریموردیوم تخمکی بوجود می آید، برچه ها هنوز بسته است (شکل ۱). خامه دو شاخه ای، بلند، در انتها مقطع، و بافت کلاله ای به شکل دوخط حاشیه ای بر روی هر شاخه خامه دیده می شود و تا پایین خامه امتداد دارد (شکل های ۱۷، ۱۸).

تکوین تخمک در *T. parthenium*

قبل از تکمیل تکوین بخشهای فوقانی تخمدان و تشکیل خامه و کلاله، به تدریج اولین آثار تشکیل تخمک (پریموردیوم تخمک) در کف جدار تخمدان پدیدار می شود (شکل ۱)، یعنی تمکن از نوع قاعده ای است. تخمک *T. parthenium* از نوع کم خورش است که دارای یاخته های به مقدار کم توسعه یافته با دیواره نازک می باشد. یاخته های دیپلوئید بافت خورش در این نمونه کروی شکل و فشرده است (شکل ۶).

تکوینی و رویان شناختی می تواند به حل مشکلات آرایه شناختی در این تیره نیز کمک نماید.

سرده ها و گونه های فراوان این تیره، پراکنش جهانی، و این حقیقت که شامل تعداد زیادی گیاه مفید و دارویی می باشد این تیره را موضوع مطالعات متعددی نموده است (۳). بسیاری از گیاهان این تیره از جمله *Tanacetum parthenium* از نظر دارویی و داشتن اسانس، ارزش ویژه ای دارند (۶، ۷، ۸). مطالعات متعدد کاربولوژیک و فیتوشیمی در این آرایه صورت گرفته است (۹، ۱۰)، اما با این وجود به نظر می رسد که مطالعات تکوینی و رویان شناختی محدودی در این تیره انجام شده است، بنابراین هنوز انجام مطالعات جدید تکوینی برای افزایش دانش و آگاهی در مورد گیاهان این تیره ضروری است (۱۱). همچنین پیش بینی می شود مطالعات تکوینی و رویان شناختی بتواند در کنار سایر مطالعات در حل مشکلات آرایه شناختی این گروه نیز همانند سایر تیره های گیاهی مورد استفاده قرار گیرد (۱۱، ۱۲). بر اساس مطالعات رویان شناختی محدود که در این تیره انجام شده است، ویژگی های استثنایی و نادر متعددی در این گیاهان این تیره گزارش شده است. برخی از موارد استثنایی و نادر مشاهده شده در گیاهان این تیره عبارتست از: وجود پدیده Nemec یعنی تشکیل ساختارهای شبیه کیسه رویانی در دانه گرده (۱۳، ۱۴)، افزایش یاخته های قرینه (سینرژیدها) در کیسه رویانی (۱۵، ۱۶)، افزایش یاخته های آنتی پود (۱۷، ۱۸)، تکوین کیسه رویانی ۴ یاخته ای (۱۹) وجود آپومیکسی (۲۰، ۲۱). بر اساس مطالعات مرجع شناختی به عمل آمده، پژوهش حاضر اولین گزارش در مورد تکوین اندامهای زایشی گونه *Tanacetum parthenium* و همچنین سرده *Tanacetum* است و گزارش دیگری در این خصوص در دسترس نیست.

مواد و روش ها

برای مطالعه تکوین اندامهای زایشی *T. parthenium* ، گیاهان از زیستگاههای طبیعی در همدان جمع آوری شده و در هرباریوم دانشگاه بو علی سینا (BASH) نگهداری می شوند. مشخصات محل جمع آوری آن به صورت زیر مشخص شد: همدان، جاده همدان به امام زاده محسن، روستای سولان، ارتفاع ۱۶۰۰ متری. علاوه بر این

این نشان می‌دهد که رشد پوسته‌های تخمک در این نمونه سریع است.

از چهار یاخته حاصل از میوز (تتراد)، سه یاخته تحلیل می‌روند و در این نمونه موقعیت یاخته باقی‌مانده یا مگاسپور عملکردی در ناحیه سفتی قرار گرفته است و نهایتاً به کیسه‌روییانی تحول می‌یابد (شکل ۶). هسته یاخته بنیادی کیسه‌روییانی سه تقسیم میتوزی متوالی را انجام می‌دهد. نخستین تقسیم میتوزی، موجب تشکیل دو هسته هاپلوئید جدید شده و کیسه‌روییانی دو هسته‌ای را ایجاد می‌کند (شکل ۷). هر هسته نسبتاً حجیم بوده و دارای هستک یا هستک‌های حجیم و باز دوست است. دومین تقسیم میتوزی نیز موجب پیدایش چهار هسته هاپلوئید و در نتیجه کیسه‌روییانی چهار هسته‌ای می‌شود (شکل ۸). در نهایت تقسیم سوم، کیسه‌روییانی هشت هسته‌ای را بوجود می‌آورد (شکل ۹). در این مرحله کیسه‌روییانی به قدر کافی رشد نکرده‌است و بنابراین هسته‌های کیسه‌روییانی به صورت خطی فشرده و نزدیک هم قرار دارند. با رشد طولی کیسه‌روییانی، در بین هشت هسته ذکر شده، واکنش‌هایی ایجاد می‌شود. در نتیجه، چهار هسته در انتهای سفتی و چهار در انتهای بنی قرار می‌گیرند (شکل ۱۰). سپس یاخته‌ای شدن در کیسه‌روییانی رخ داده و موجب تشکیل کیسه‌روییانی بالغ می‌شود. پدیده یاخته‌ی شدن کیسه‌روییانی همزمان با مهاجرت هسته‌های قطبی صورت می‌گیرد. سه یاخته در قطب مجاور سفت دستگاه تخم را ایجاد می‌کند (شکل ۱۱) که شامل یک یاخته میانی (تخم‌زا) و دو یاخته کناری (قرینه‌ها) سینرژید است (شکل ۱۲).

یاخته تخم‌زا کروی شکل بوده و به واسطه استقرار یک هسته درشت در قطب بنی خود قابل تشخیص است و دو یاخته سینرژید کشیده و گلابی‌شکل‌اند (شکل ۱۲). در قطب بنی یاخته‌های آنتی‌پود به وجود می‌آید (شکل‌های ۱۳-۱۴). دو هسته قطبی جدا شده از قطب‌های سفتی و بنی در قسمت مرکزی کیسه‌روییانی قرار می‌گیرند و تشکیل یاخته مرکزی را می‌دهند (شکل‌های ۱۴، ۱۵).

در *T. parthenium* یاخته‌های آنتی‌پود تقسیم شده و تعداد آنها افزایش می‌یابد، به طوری که آنها در برخی از گل‌ها ۸ و در برخی دیگر به ۱۰ یاخته می‌رسد. آنها تا تشکیل رویان از بین نمی‌روند (شکل‌های ۱۵-۱۴).

تخمک از نوع واژگون است و پرموردیوم تخمک، خمیدگی را از همان مراحل اولیه آغاز می‌کند. بنیانگذاری پوشش تخمک در زمانی آغاز می‌شود که تخمک حدود 110° چرخش حاصل کرده است (شکل‌های ۶-۲). با افزایش میزان خمیدگی ضمن رشد، تخمک به حالت خمیده در می‌آید به طوری که در آغاز تشکیل کیسه-روییانی، تخمک کاملاً واژگون شده است (شکل ۶) و در نتیجه با اتصال بخشی از پوسته به بند رافه تشکیل می‌شود (شکل‌های ۶-۵).

تخمک تک‌پوسته‌ای است و با تقسیمات شعاعی یاخته‌های درمی از پرموردیوم تخمک، بنیانگذاری پوسته تخمک در طرفین جسم تخمک و در قاعده خورش بصورت برجستگی چندیاخته‌ی صورت می‌گیرد (شکل ۲). اپیدرم خورشی در نمونه مورد بررسی فقط شامل لایه دیواره مگاسپورانژ است که یاخته مادر مگاسپور را احاطه می‌کند (شکل ۳). اپیدرم خورشی در این نمونه قبل از لقاح تجزیه می‌شود.

در رأس خورش تنها یک یاخته آرکنوسپوری وجود دارد که در داخل پرموردیوم تخمک، این یاخته به واسطه حجم زیاد، سیتوپلاسم متراکم و هسته بزرگ آن قابل تشخیص است (شکل ۲). یاخته مادر مگاسپور که از یاخته آرکنوسپوری تمایز یافته است و موقعیت آن در گونه *T. parthenium*، در لایه دوم است (شکل ۳).

مگاسپورزایی و نمو گامتوفیت ماده *T. parthenium*

مگاسپوروسیت با حجم زیاد، هسته درشت، متراکم و حجیم و شکل چند وجهی خود به خوبی از سایر یاخته‌های خورش قابل تشخیص می‌باشد (شکل ۳). مگاسپوروسیت با انجام میوز مگاسپورها را تشکیل می‌دهد که ضمن رشد گامتوفیت ماده یا کیسه‌روییانی را تولید می‌کنند.

اولین تقسیم میوزی مگاسپوروسیت موجب تشکیل دو یاخته دیاد هاپلوئید می‌گردد (شکل ۴) و دومین تقسیم میوزی موجب تشکیل چهار یاخته تتراد می‌شود. بررسی تعداد زیادی از برش‌ها نشان داد که تترادها در این گونه از نوع تتراهدال هستند (شکل ۵). در *T. parthenium* وقتی میوز با تشکیل تترادها به پایان می‌رسد، پوسته تخمک حدوداً تمام جسم تخمک را می‌پوشاند (شکل ۵) و

میانگین محور عرضی تخمک 106μ ، میانگین طول بند تخمک $33/5\mu$ و میانگین قطر بند تخمک 35μ محاسبه شد. همچنین میانگین محور طولی کیسه‌رویانی بالغ 147μ و میانگین محور عرضی کیسه‌رویانی بالغ 19μ است. مقیاس در تصویرها 50μ می‌باشد.

تکوین پرچم در *T. parthenium*

در این گونه تمایز و تکوین پرچم خیلی زود صورت می‌گیرد؛ به طوری که در مرحله‌ای که هنوز طرح اولیه مادگی تشکیل نشده، پرچم به صورت توده‌ای از یاخته‌های می‌رستمی تشکیل شده است. پرچم‌ها پنج عدد هستند و بساک آنها پیوسته است. بساک دارای چهار کیسه گرده (تراسپورائژی) است (شکل ۱۹). در مراحل اولیه نمو بساک در زیر اپیدرم ۵ تا ۸ ردیف یاخته آرکئوسپوری تمایز پیدا می‌کند. دیواره بساک در این نمونه متشکل از سه لایه است که شامل لایه اپیدرم، لایه مکانیکی و لایه مغذی می‌شود، که تعداد هر یک از این لایه‌ها در این گونه از یک تجاوز نمی‌کند (شکل ۲۰). اپیدرم در این نمونه فاقد هر گونه تزئین یا کرک است. لایه میانی دیواره بساک، در این گونه گیاهی نمو پیدا نمی‌کند. ضخیم‌شدگی‌های فیبری لایه مکانیکی در مرحله پایانی نمو دانه‌های گرده دویاخته‌ای، صورت می‌گیرد. یاخته‌های لایه مغذی یک لایه مشخص را تشکیل می‌دهند که بافت هاگزای بساک را احاطه می‌کند (شکل ۲۰). در این گونه یاخته‌های لایه تاپی بیضی‌شکل بوده و دو هسته‌ای هستند (شکل ۲۰).

از آنجایی که یاخته‌های لایه تاپی در مراحل ابتدایی نمو بساک و دانه‌های گرده در جای خود ثابت باقی مانده و تحلیل نمی‌روند (شکل‌های ۲۸-۲۲) و وقتی که میکروسپورها در حال نمو به دانه‌گرده بالغ هستند ضمائم از یاخته‌های تاپی به سمت حفره بساک تشکیل می‌شود (شکل ۳۱)، بنابراین لایه تاپی پری پلاسمودیومی کاذب است. در مرحله دانه‌های گرده دویاخته‌ای، یاخته‌های تاپی تقریباً تحلیل می‌روند (شکل ۳۲).

میکروسپورزایی و نمو گامتوفیت نر در *T. parthenium*

در این گونه، یاخته‌های بافت هاگزای بوجود آمده از یاخته‌های آرکئوسپور مستقیماً به میکروسپوروسیت تمایز می‌یابند. میکروسپوروسیت‌ها با سیتوپلاسم متراکم، اندازه

آنتی‌پودها یا یاخته‌های قطب بنی کوچکترین یاخته‌های کیسه‌رویانی هستند و در این گونه گیاهی به صورت خطی در قطب بنی ردیف می‌شوند (شکل ۱۵). دو هسته قطبی (یاخته مرکزی) به تدریج به سمت دستگاه تخم مهاجرت کرده و به طور معمول دو هسته قطبی نزدیک هم می‌آیند (شکل ۱۴).

در این نمونه دو هسته در مجاورت دستگاه تخم‌زا و بعد از لقاح با هم تلفیق می‌شوند و ایجاد یک هسته ثانوی را می‌کنند که دارای $2n$ کروموزوم است. کیسه‌رویانی در این نمونه از نوع پلی‌گونوم می‌باشد و دوکی‌شکل منظم است (شکل‌های ۱۲، ۱۴ و ۱۵).

با توسعه یافتن پوسته پوشاننده خورش کانال سفت بوجود می‌آید که در این نمونه مورد بررسی، مجرای سفت شکل صاف با انحنا داسی‌شکل دارد (شکل ۱۵). یاخته‌های لایه اندوتلیوم به صورت شعاعی امتداد یافته، چسبیده به کیسه‌رویانی است و دارای هسته کاملاً واضح و سیتوپلاسمی متراکم است (شکل‌های ۱۵-۱۰) و از پایداری زیادی برخوردار می‌باشند به طوری که در زمان تشکیل رویان نیز حضور دارند. در این گونه منطقه میکروپیلی واجد بافت جانبی رشته‌ای (بافت راهنمای گرده) است (شکل ۱۵). در هر تخمدان یک عدد تخمک وجود دارد (شکل‌های ۱۶، ۱۷). در این گونه مادگی دارای کاکل فلسی است (شکل‌های ۱۶، ۱۷) که همزمان با تشکیل پرچم و مادگی شروع به تشکیل می‌کند (شکل ۱). در مادگی این گونه نوشجای وجود دارد که در رأس تخمدان قرار گرفته است، اما به حد کافی رشدیافته نیست (شکل‌های ۱۶، ۱۷). از نکات جالب توجه در این نمونه حضور کانال ترشچی در دیواره مادگی است (شکل ۱۷). علاوه بر این در *T. parthenium* سطح مادگی پوشیده از کرک‌های گرزمانند ۸ یاخته‌ای است (شکل ۱۶). کلاله مادگی دوشاخه است که دو شاخه آن قبل از شکوفایی گل، چسبیده به هم قرار دارند (شکل ۱۸).

اندازه گیری ویژگی‌های کمی نشان داد که در این مرحله از تکوین، تخمک بالغ ویژگی‌های کمی دارد که عبارتست از: میانگین طول تخمدان، عرض تخمدان و ضخامت دیواره تخمدان در این مرحله از نمو به ترتیب $498/5\mu$ ، $187/5\mu$ و $38/5\mu$ اندازه‌گیری شد. میانگین محور طولی تخمک در این مرحله از نمو حدود 392μ .

هسته نابرابر را بوجود می‌آورد: یک هسته بزرگ رویشی و یک هسته کوچک زایشی که منجر به تشکیل دانه‌گرده دو هسته‌ای و نهایتاً دو یاخته‌ای می‌شود (شکل ۳۲).

بنابراین در گونه *T. parthenium* دانه‌های گرده بالغ آزاد شده از بساک دو یاخته‌ای است (شکل ۳۲)، که دانه‌های نشاسته نیز در آنها به چشم می‌خورد. دانه‌های گرده تقریباً کروی و دارای سه شیار بر روی دیواره گرده است که در محل شیارها اگزین وجود ندارد و انتین ضخیم-تر می‌باشد. سطح اگزین پوشیده از تزئینات خار مانند است. نمای قطبی دانه‌گرده سه لوبه با سه فرورفتگی عمیق می‌باشد (شکل ۳۲). مقیاس خطی در تصویرها برابر 20μ می‌باشد.

بحث و نتیجه گیری

تخمک و گامتوفیت ماده

نتایج این مطالعه نشان داد که در هر تخمدان فقط یک تخمک واژگون کم خورش وجود دارد. در لایه زیر اپیدرمی تخمک فقط یک یاخته آرکنوسپوری وجود دارد که با پیشرفت رشد و تکوین تخمک، مستقیماً به یاخته مادر مگاسپور تمایز می‌یابد. موقعیت زیر اپیدرمی یاخته مگاکامتوسیت در سایر گیاهان این تیره نیز گزارش شده-است (۱۲). در گونه مورد مطالعه تتراد مگاسپورها از نوع تتراهدراال است. مگاسپور بنی تتراد که بوسیله دیواره کالوزی پوشیده نشده است، موجب تشکیل کیسه رویانی مونوسپوری تیپ پلی گونوم می‌شود و سه مگاسپور دیگر به سرعت از بین می‌رود. وجود تترادهای خطی در گیاهان این تیره به وسیله پژوهشگران متعددی گزارش شده است (۲۵، ۲۹، ۳۲) اما وجود تتراد تتراهدراال یک حالت نسبتاً نادر می‌باشد. مگاسپور پایا، کیسه رویانی هشت هسته‌ای را بوجود آورده که سپس به کیسه رویانی بالغ تمایز می‌یابد. در کیسه رویانی بالغ سه یاخته در مجاورت سفت تمایز می‌یابند که شامل یک تخمزا و دو یاخته قرینه است. در این مطالعه هر دو یاخته قرینه در کیسه رویانی بالغ قابل مشاهده است. دو هسته آزاد قطبی در بخش میانی کیسه رویانی قرار دارند که به سمت دستگاه تخم مهاجرت می‌کنند که تلفیق آنها در مجاورت دستگاه تخم و قبل از لقاح صورت می‌گیرد و باعث تشکیل هسته ثانویه می‌شود. در این گیاه تقسیمات تخم ضمیمه قبل از

بزرگ و هسته‌های مشخص از یاخته‌های بافت احاطه کننده متفاوت هستند و در این گونه گیاهی در یک ردیف قرار گرفته‌اند (شکل ۲۰). در طی شروع میوز، کالوز اطراف میکروسپوروسیت‌ها شروع به تشکیل می‌کند که در تصاویر میکروسکوپی تهیه شده به صورت یک لایه ضخیم و شفاف در اطراف میکروسپوروسیت‌ها (شکل ۲۲) و تترادها (شکل ۲۹) قابل رویت است. زمانی که یاخته‌های مادر گرده وارد مرحله تقسیمات میوز می‌شوند، به ترتیب ۲ یاخته n کروموزومی و ۴ یاخته n کروموزومی (هاپلوئید) که تتراسپور نام دارد، بوجود می‌آید.

هر میکروسپور از مراحل میوز را به طور واضح عبور می‌کند، به طوری که ابتدا وارد پروفاز I شده (شکل ۲۲)، و سپس به ترتیب از مراحل متافاز I (شکل ۲۳)، آنافاز I (شکل ۲۴) و تلوفاز I (شکل ۲۵) عبور می‌کند و به این ترتیب تقسیم اول میوز کامل می‌شود. یاخته‌های هاپلوئید حاصل از میوز I بلافاصله وارد تقسیم دوم میوز می‌شوند و از مراحل متافاز II (شکل ۲۶)، آنافاز II (شکل ۲۷)، تلوفاز II (شکل ۲۸) عبور می‌کنند که منجر به تشکیل تترادهای میکروسپوری می‌شود. بین هسته‌های حاصل از تلوفاز II دیواره بوجود نمی‌آید (شکل ۲۸). تترادها هم از نوع تترگونال و هم از نوع تتراهدراال هستند (شکل ۲۹). پس از تکمیل میوز II تقسیم سیتوپلاسم به طور همزمان صورت گرفته (سیتوکینز از نوع همزمان) و چهار یاخته میکروسپور (تتراد) به وجود می‌آید. در این مرحله، دیواره کالوزی در اطراف تترادها و لابه‌لای موناها به خوبی مشخص است. میکروسپورها در زمان آزاد شدن هنوز واکوئله نبوده و دارای سیتوپلاسم متراکم، شکل منظم با یک هسته مشخص و قرار گرفته در مرکز یاخته هستند (شکل ۳۰).

اطراف هر میکروسپور را دیواره‌ای اگزینی فراگرفته است. پس از تحلیل دیواره کالوزی از اطراف تتراسپورها و آزادی میکروسپورهای جوان، دیواره انتین در مجاورت سیتوپلاسم تشکیل می‌شود (شکل ۳۱). در این گونه سه شیار رویشی عمیقی بر روی دیواره گرده وجود دارد (شکل‌های ۳۱-۳۲). با توسعه واکوئل مرکزی هسته به موقعیت کناری رانده می‌شود. یعنی یک واکوئل بزرگ، سیتوپلاسم و هسته دانه‌گرده را به کناره‌ها می‌راند (شکل ۳۱). سپس هسته با روش میتوز تقسیم می‌شود و دو

از این نظر شبیه به یاخته‌های آنتی‌پود کیسه رویانی هستند (۲۷). در نهان‌دانگان دو تیپ اصلی نمو لایه تاپی بساک قابل تشخیص است (۲۸): ترش‌حی (جداری) و آمیبی (periplasmodial). در گیاه مورد مطالعه لایه تاپی از نوع ترش‌حی است که در آن تکثیر هسته‌ها صورت گرفته و تعداد هسته‌ها در هر یاخته به دو یا سه افزایش می‌یابد. لایه تاپی آمیبی برای گونه‌های متعددی از تیره Asteraceae گزارش شده است (۲۹) که با نتایج ما همسویی ندارد. در گیاه مورد مطالعه، یاخته‌های اولیه هاگزا مستقیماً به یاخته‌های مادر گرده تمایز پیدا می‌کنند که به صورت یک ردیفه در بخش میانی بساک استقرار دارند. گونه‌های معدودی وجود دارند که چنین ویژگی (استقرار یک ردیفه یاخته‌های مادر گرده) را از خود نشان دهند (۳۰). متأسفانه هنوز اهمیت استقرار یک ردیفه یاخته‌های مادر گرده از نظر تبارزایی گیاهی ناشناخته است (۳۱). میوز در هر میکروسپوریت منجر به تشکیل تتراد می‌شود. تترادها بیشتر از نوع تتراهدردال و به ندرت از نوع تترագونال هستند. وجود تترادهای تتراهدردال و صلیبی شکل در گیاهان تیره Asteraceae گزارش شده است (۲۷). تکوین میکروسپورهای همه کیسه گرده هم جوار، هم زمان است. میکروسپورها در زمان آزاد شدن از تترادها هیچ واکنشی نداشته و دارای یک سیتوپلاسم متراکم، شکل منظم با یک هسته حجیم قرار گرفته در بخش میانی می‌باشند. هسته‌ها با روش میتوز تقسیم شده و دو هسته نابرابر را بوجود می‌آورند که هسته بزرگتر رویشی و هسته کوچکتر زایشی است بنابراین این دانه گرده دو هسته‌ای و سپس دانه گرده دو یاخته‌ای تشکیل می‌شود. نتایج پژوهش‌های Lakshmi و Pullaiah (۲۹) نشان داده است که دانه‌های گرده در مرحله بلوغ سه یاخته‌ای اند که با یافته‌های ما متفاوت است.

راهنمای تصاویر

تصاویر ۱۸-۱: مراحل تکوین تخمک و مگاسپور زایی و تکوین مگامتوفیت در *Tanacetum parthenium*. (۱) برش طولی از غنچه گل که نشان دهنده تکوین پرچم‌ها و مادگی است. در قاعده مادگی پریموردیوم تخمک قابل رویت است. (۲) تخمک جوان در حال تکوین،

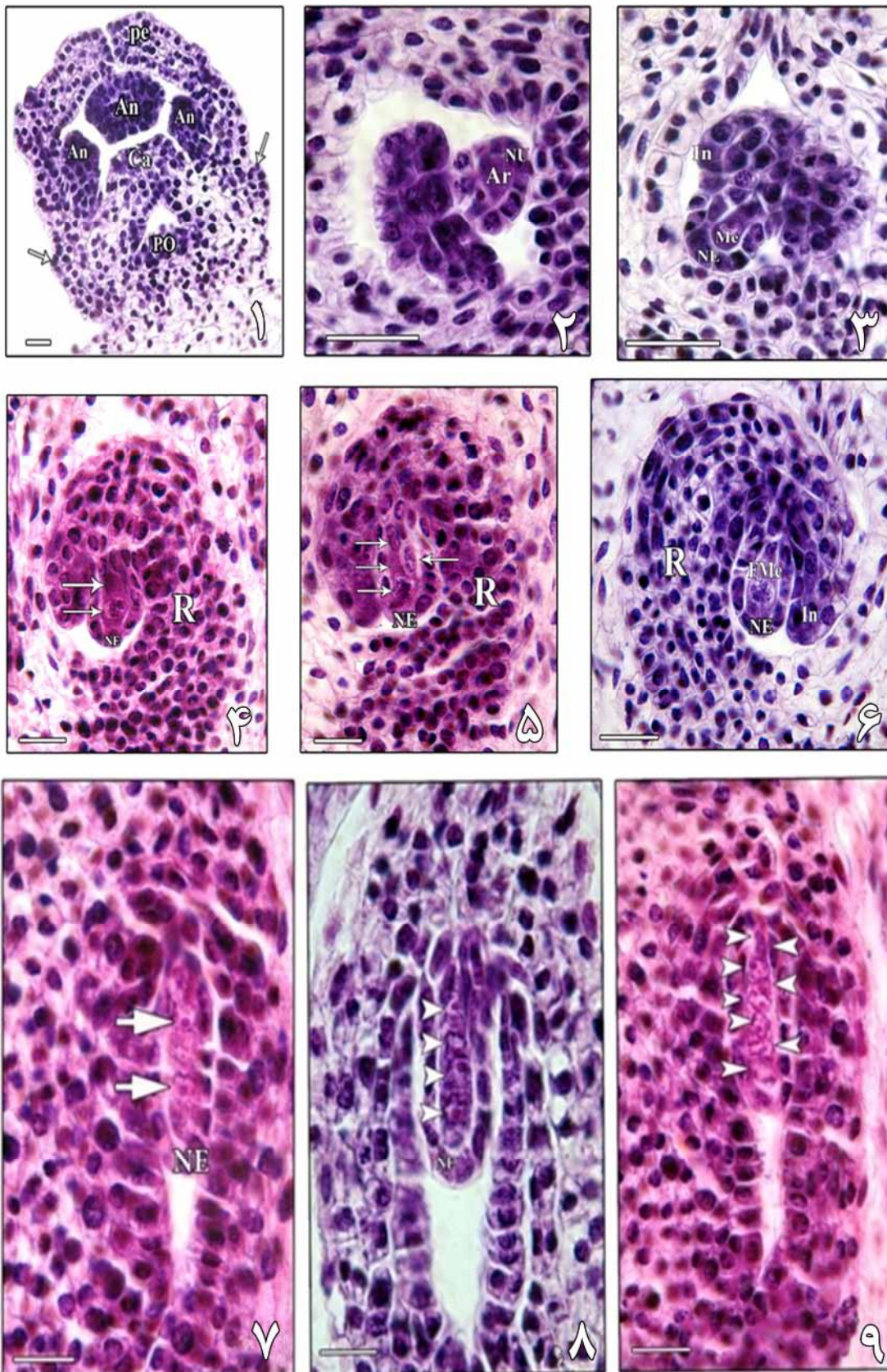
تخم اصلی آغاز می‌شود. در کیسه رویانی تیپ پلی‌گونوم یاخته‌های آنتی‌پود در قطب مقابل یاخته تخم قرار دارند که معمولاً سه عدد بوده و از نظر اندازه (۲۷، ۳۳، ۳۴)، و هم چنین از نظر تعداد (۲۵)، در گونه‌های مطالعه شده این تیره تنوع نشان داده‌اند. بر اساس نتایج ما افزایش یاخته‌های آنتی‌پود از اختصاصات کلیه گل‌های گیاه مورد پژوهش است و در در کلیه گلچه‌های مورد مطالعه مشاهده گردید. از ویژگی‌های منحصر به فرد گونه مورد مطالعه، وجود کانال ترش‌حی در دیواره مادگی است که براساس مطالعات مرجه شناختی ما در گونه مورد مطالعه و نیز دیگر گیاهان این تیره گزارش نشده است و گزارش حاضر اولین گزارش در این خصوص است. از آنجائیکه *T. parthenium* به عنوان یک گیاه دارویی شناخته شده است (۶، ۷، ۸)، احتمالاً کانال بسیار وسیع موجود در دیواره مادگی محل انباشته سازی مواد ترش‌حی و موثره این گونه گیاهی است. از نکات جالب توجه دیگر این است که در *T. parthenium* سطح مادگی پوشیده از کرک‌های گرز مانند ۸ یاخته‌ای است که به فراوانی در سطح مادگی پراکنده‌اند. کرک‌های فوق نیز می‌توانند محتوی اسانس و مواد موثره این گیاه دارویی باشند.

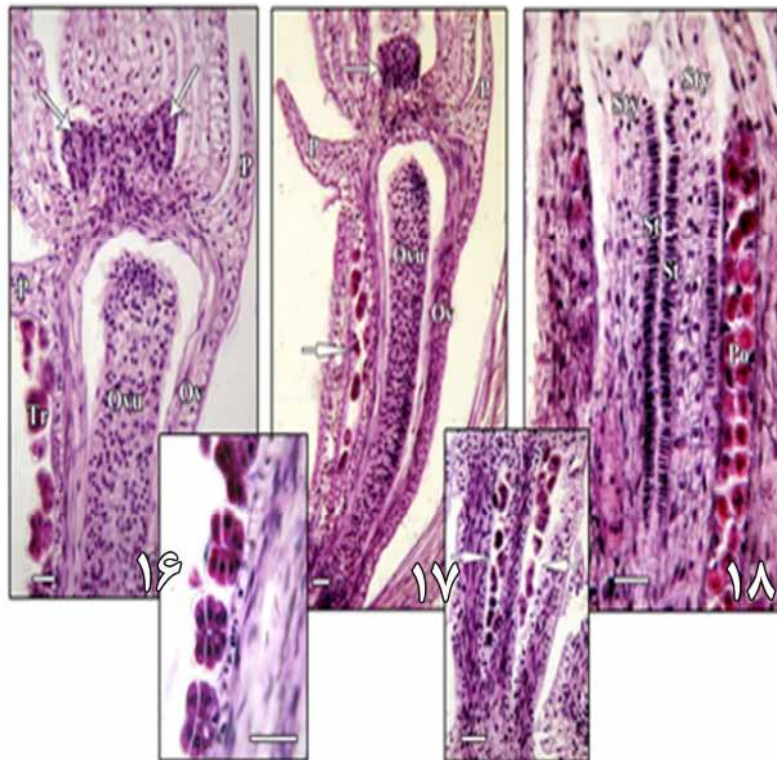
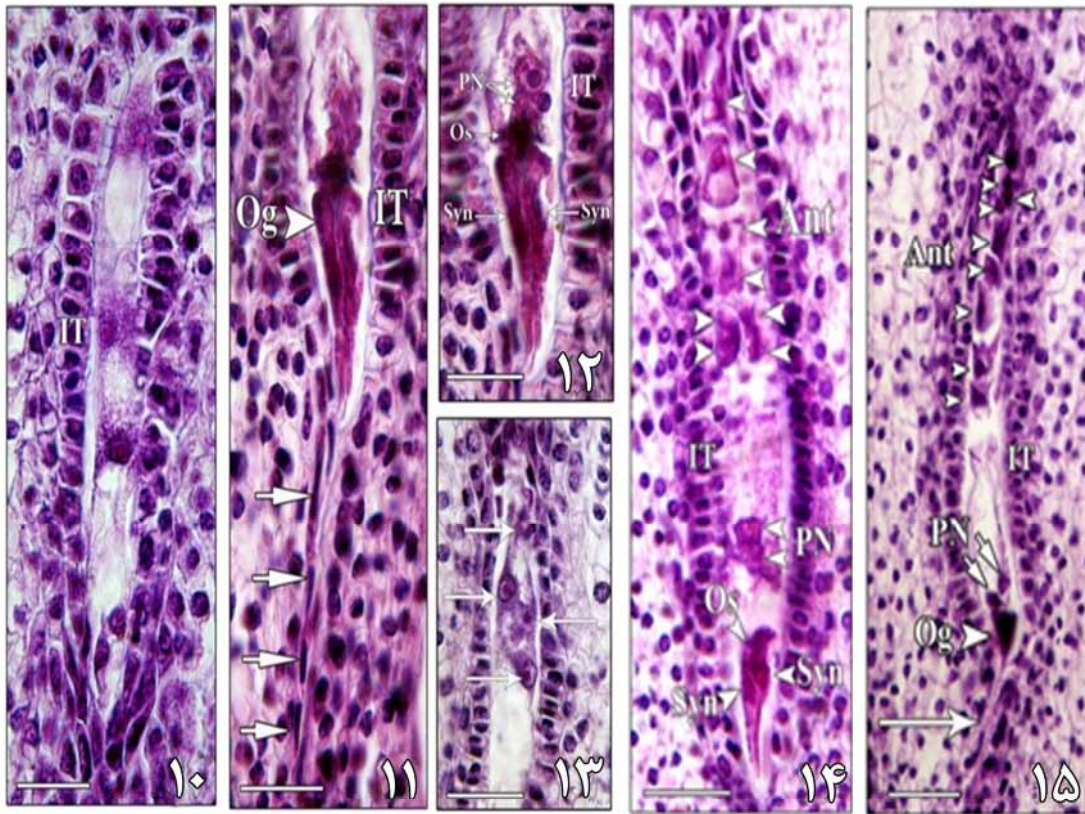
بساک و گامتوفیت نر

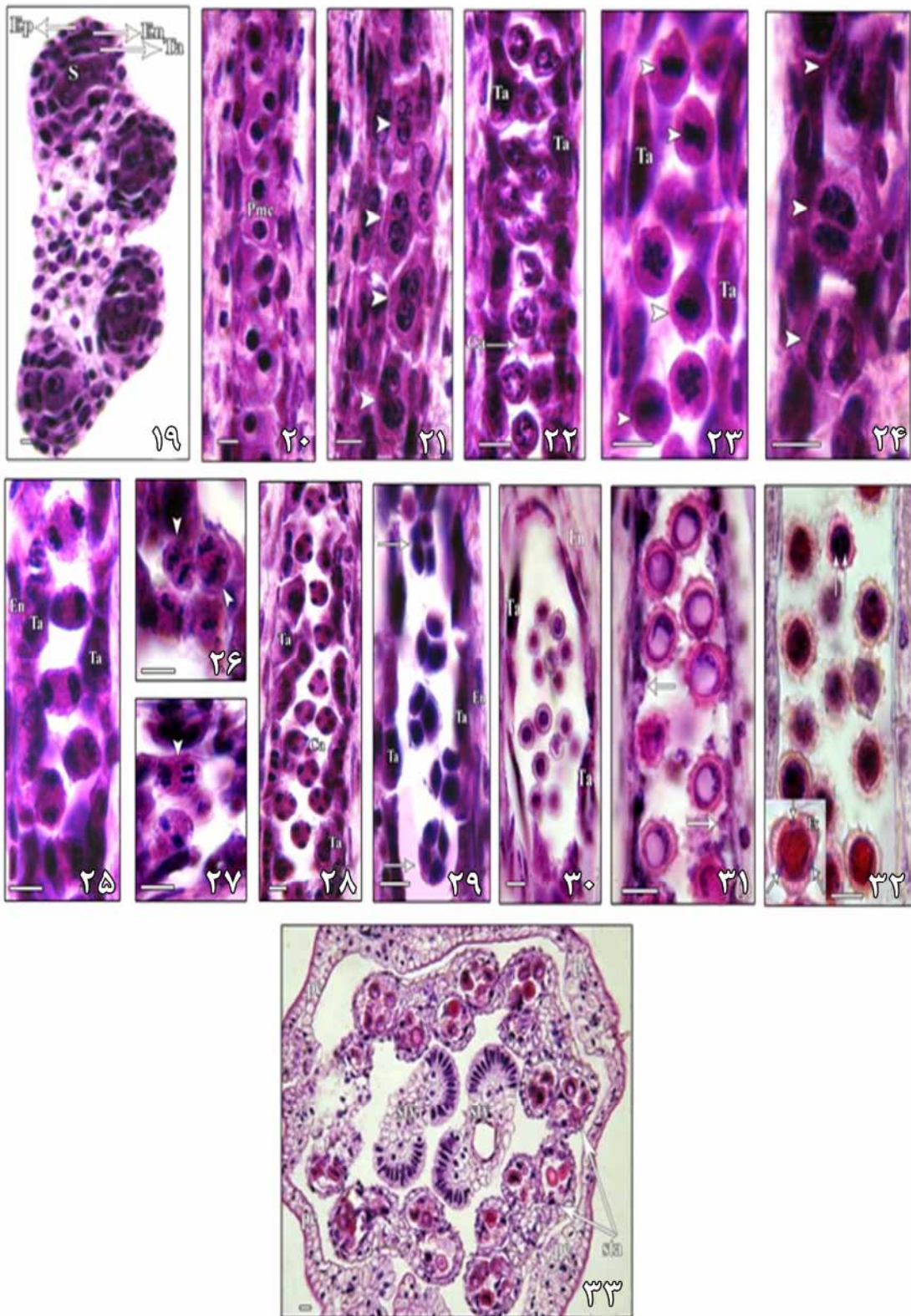
در گونه مورد مطالعه، نمو سه لایه‌ای دیواره بساک بر اساس تیپ دو لپه‌ای انجام می‌گیرد (۱۴). یاخته‌های آرکتوسپوری با سیتوپلاسم متراکم و هسته حجیم خودشان قابل تشخیص‌اند. این یاخته‌ها به صورت مماسی تقسیم شده و تشکیل یاخته جداری بیرونی و هاگزای درونی را می‌دهد (۲۳). ضخیم شدگی‌های فیبری لایه مکانیکی با مشاهدات میکروسکوپی به خوبی قابل تشخیص نیست (۲۴). اگرچه وجود لایه میانی به وسیله Pullaiah و Rangaswamy (۲۵) در گیاهان این تیره گزارش شده است، اما بر اساس نتایج ما به نظر می‌رسد که در گونه مورد مطالعه لایه میانی نمو پیدا نمی‌کند. یک همبستگی آشکار بین تقسیمات میوزی در یاخته‌های مادر گرده و نمو لایه تاپی بساک وجود دارد که برای سایر گونه‌های این تیره نیز گزارش شده است (۲۶). یاخته‌های لایه تاپی درجه بالایی از پلوئیدی را نشان می‌دهند که نمایانگر فعالیت متابولیسمی بالای آنهاست و

تصاویر ۱۴-۱: تکوین پرچم، دانه گرده، میکروسپورزایی و تشکیل گامتوفیت نر در *Tanacetum parthenium*. (۱۹) برش عرضی از بساک که نشان دهنده چهار کیسه گرده در حال تکوین است. (۲۰) برش طولی از بساک که نشان دهنده دیواره بساک به ویژه لایه مغذی (ta) و یاخته‌های مادر گرده (pm) است که در یک ردیف مستقر هستند. (۲۱) برش طولی از بساک که از لایه مغذی عبور نموده و تقسیمات میتوزی در یاخته‌های مغذی را نشان می‌دهد که منجر به دو هسته ای شدن و یا پلی پلوئیدی در یاخته‌های لایه مغذی می‌گردد. (۲۲) برش طولی از بساک که نشان دهنده آغاز تقسیم میوز در یاخته‌های مادر گرده است (پروفاز I). (۲۳) مرحله متافاز I (۲۴) آنافاز I. (۲۵) تلوفاز I. (۲۶) متافاز II. (۲۷) آنافاز II. (۲۸) تلوفاز II. (۲۸) برش طولی بساک در مرحله تتراد میکروسپور. (۳۰) برش طولی بساک در مرحله میکروسپورهای (گرده‌های جوان) رها شده از تتراد. شکل میکروسپورها منظم و هسته منفرد آنها قابل مشاهده است. لایه مغذی از نوع ترش‌جی بوده و یاخته‌های آن در جای خود باقی مانده اند. (۳۱) در گرده‌های جوان تشکیل دیواره (اگزین) مشهود است. (۳۲) برش طولی از بساک در مراحل پایانی نمو و بلوغ دانه‌های گرده. ضخیم‌شدگی دیواره دانه گرده و تشکیل اگزین مشهود است. دانه‌های گرده از نوع دو هسته‌ای بوده و ضمائم پری پلاسمودیومی حاصل از یاخته‌های مغذی که به سمت حفره بساک تشکیل شده مشهود است. (۳۳) برش عرضی از یک گل با پنج بساک دارای ۴ کیسه گرده که نمو دانه‌های گرده در کلیه کیسه‌های گرده همزمان است. شاخص معادل ۳۰ میکرومتر است. مخففها: ep، اپیدرم؛ en، لایه مکانیکی؛ pm، یاخته مادر گرده؛ sta، پرچم؛ ta، لایه مغذی.

تشکیل پوسته تخمک و سلول آرکئوسپور دیده می‌شود. (۳) برش طولی از تخمک جوان با یاخته مادر مگاسپور (me) و پوسته‌های تخمکی در حال تشکیل. (۴) سلولهای حاصل از اولین تقسیم میوزی (دیداد). (۵) تخمک در مرحله تتراد، پوسته تخمک بخش عمده‌ای از جسم تخمک را فرا گرفته است. (۶) برش طولی تخمک با مگاسپور عملکردی (fme) بنی. (۷) برش طولی تخمک نشان دهنده کیسه رویانی دو هسته‌ای. (۸) برش طولی تخمک نشان دهنده کیسه رویانی چهار هسته‌ای. (۹) برش طولی تخمک با کیسه رویانی ۸ هسته‌ای، به دلیل کوچک بودن کیسه رویانی هسته‌ها به هم فشرده هستند. (۱۰) برش طولی از کیسه رویانی نشان دهنده مهاجرت و دور شدن هسته‌ها از یکدیگر. (۱۱) برش طولی از کیسه رویانی در حال سلولی شدن، دستگاه تخم متشکل از یاخته تخمزا (OS) و قرینه‌ها (SYN) در مجاورت مجرای سفت قابل رویت است. (۱۲) دستگاه تخم تمایز یافته در قطب سفتی کیسه رویانی. (۱۳) برش طولی از کیسه رویانی بالغ نشان دهنده هسته‌های قطبی (pn). (۱۴) کیسه رویانی بالغ، بخش‌های مختلف کیسه رویانی قابل رویت است. سلولهای آنتی پود در حال افزایش تعداد دیده می‌شوند. (۱۵) تقسیم در یاخته‌های آنتی پود که موجب افزایش تعداد آنها شده است. (۱۶) برش طولی مادگی که نشان دهنده تخمک درون آن، کرکهای چند سلولی در سطح مادگی و نوشجای در بخش فوقانی مادگی است. (۱۷) برش طولی مادگی که نشان دهنده وجود مجرای ترش‌جی در دیواره مادگی است. (۱۸) برش طولی از ناحیه بالایی مادگی که نشان دهنده دو بخش کللهای در مجاورت یکدیگر است. شاخص معادل ۵۰ میکرومتر است. مخففها: en، آندوتلیوم؛ mc، یاخته مادر مگاسپور؛ fme، مگاسپور عملکردی؛ pn، هسته قطبی (بعد از تلقیح هسته ثانویه)؛ ant، آنتی پودها؛ syn، قرینه‌ها؛ OS، تخمزا.







منابع

- ۱- رضا نژاد، ف؛ چهرگانی، ع. رویان شناسی گیاهان گلدار، واژگان و مفاهیم (ترجمه). انتشارات دانشگاه شهید باهنر کرمان. چاپ اول. ۱۳۸۷.
- 2- Bremer, K. Asteraceae, Cladistics and Classification. Timber Press, Portland, Oregon. 1994.
- 3- Watanabe, W. 2002. Index to chromosome numbers in Asteraceae. <http://www-asteraceae.cla.kobe-u.ac.jp/index.html>
- 4- Hind, DJN, Jeffrey C & Pope GV (eds.), Advances in Compositae systematics. - Royal Bot. Gardens, Kew. 1995.
- 5- Torrell, M., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. and Valles, J. Phylogeny of Artemisia (Asteraceae-Anthemideae) inferred from nuclear ribosomal DNA (ITS) sequences. Taxon., 48: 721-36. 1999.
- 6- Awang, D.V. Prescribing therapeutic feverfew (*Tanacetum parthenium* (L.) Schultz Bip., syn. *Chrysanthemum parthenium* (L.) Bernh.). Integrative Medicine 5: 11-13. 1998.
- 7- Christensen L.P., Jakobsen H.B., Paulsen E, Hodal L, Andersen KE . Airborne Compositae dermatitis: monoterpenes and no parthenolide are released from flowering *Tanacetum parthenium* (feverfew) plants. Archive Dermatol Res 291: 425-431. 1999.
- 8- Goren, N., Demirci, B., Baser, K.H.C. Composition of the essential oils of *Tanacetum* spp. from Turkey. Flavor Fragrance J 16: 191-194. 2001.
- 9- Valles, J., Garnatje, T., Garcia, S., Sanz, M. and Korbkov, A. A., Chromosome numbers in the tribes Anthemideae and Inuleae (Asteraceae). Kazakhstan. Bot. J. of the Linnean Society, 148: 77-85. 2005.
- 10- Valles, J., Torrell, M., Garcia-Jacas, T., Yilatersana, N. and Susanna, A. The genus *Artemisia* and its allies: phylogeny of subtribe Artemisineae (Asteraceae) based on nucleotide sequence on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS). Plant Biol., 5: 274-278. 2003.
- 11- Shamrov, I. Ovule classification in flowering plants- new approach and concepts. Botanische Jahrbucher fur Systematik., 120: 377-400. 1998.
- 12- Johri, B. M., Ambegaokear, K., Srivastava, P. S., Comparative embryology of Angiosperms. Springer-Verlag. Berlin. Germany. 1992.
- 13- Chehregani, A., Mehanfar, N. New chromosome counts in the tribe Anthemideae (Asteraceae) from Iran. Cytologia, 73: 189-196. 2008.
- 14- Davis, G. L., Embryological studies in the compositae. IV. Sporogenesis, gametogenesis, and embryogeny in *Brachycome ciliaris* (Labill.). Less. Aust. J. Bot. 12: 142-151. 1964.
- 15- Batygina, T.B. Embryology of flowering plants: terminology and concepts. USA, Science Publishers. 1987.
- 16- Cichan, M. A., Palser ,B. F. Development of normal and seedless achenes in *Cichorium intybus* (Compositae). American J of Botany, 69: 885-895. 1982.
- 17- Pandey, B. P. A textbook of botany, Angiosperms. Taxonomy, Anatomy, embryology (including tissue culture) and economic botany. Mc Grew Hill. 2001.
- 18- Richards, A. J. Plant breeding systems. Chapman and Hall. 1997.
- 19- Harling, G. Embryological studies in the Compositae. 2. Anthemideae-Chrysantheminae. Acta Horti Bergiani, 16: 1-56. 1951.
- 20- Davis, G. L. Apomixis and abnormal anther development in *Calotis lappulacea* Benth. (Compositae). Australian J. Botany, 16: 1-17. 1968.
- 21- Chaudhury, A.M., Koltunow, A., Payn, T., Luo, M., Tucker, M.R., Dennis, E.S., Peacock, W.J. Control of early seed development. Annual review of cell and developmental biology, 17, 677-699. 2001.
- 22- Yeung, E. C. Histological and histochemical staining procedures. In: Vasil, I. K. (ed.) Cell culture and somatic cell genetics of plants. Orlando. Florida : Academics Press. pp. 689-697. 1984.
- 23- Xue, C.Y., Li, D.Z. Embryology of *Megacodon stylophorus* and *Veratrilla baillonii* (Gentianaceae): descriptions

- and systematic implications. Bot. J. Linn. Soc. 147, 317–331. 2005.
- 24- Yurukova-Grancharova P., Robeva-Davidova P. and Vladimirov V. On the embryology and mode of reproduction of selected diploid species of Hieracium s.l. (Asteraceae) from Bulgaria. Flora, 201: 668-675. 2006.
- 25- Rangaswamy, V., Pullaiah, T. Studies in the embryology of *Senecio candicans* Dc. (Compositae). J. Indian Botanical Society, 65: 509-512. 1986.
- 26- Gustafsson L. Apomixis in higher plants. Part I. The mechanism of apomixis. Acta Univ. Lund, 42: 1–67. 1946.
- 27- Maheshwari, P. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. Mc Graw-Hill, New York. 1950.
- 28- Pacini, E., Franchi G. G. and Hesse M. The tapetum: its form, function and possible phylogeny in Embryo-phyta. Plant Sys. and Evolut. 149: 155-185. 1985.
- 29- Lakshmi S. P. and Pullaiah T. Embryology of *Senecio tenuifolius* Burm. F. (Asteraceae). Taiwania, 32: 208-213. 1979.
- 30- Hu, S.Y. Embryology of Angiosperm. High Education Press, Beijing, p 30 (in Chinese). 1982.
- 31- Pan, K.Y., Wen, J., Zhou, S. L. Embryological study on *Mosla chinensis* (Lamiaceae). Acta Bot. Sin., 39: 111–116. 1997.
- 32- Kapil, R. N., Bhatnagar, A. K. Ultrastructure and biology of female gametophyte in flowering plants. Cytology, 70: 291–337. 1981.
- 33- Xiao, D. X., Yuan, Z. Embryogenesis and seed development in *Sinomanglietia glauca* (Magnoliaceae). J. Plant Res., 119: 163–166. 2006.
- 34- Cameron, B. G., Prakash, N. Variations of the megagametophyte in the Papilionoidea. Advances in legume systematics Struct. Bot., 6: 97–115. 1994.
- 35- Pullaiah T. Studies in the Embryology of Compositae. IV. The Tribe Inuleae. American J. of Botany, 66: 1119-1127. 1979.
- 36- Reiser, L., Fischer, R. L. The ovule and the embryo sac. Plant Cell, 5: 1291–1301. 1993.