

تکوین گل آذین، گل و گرده در گل جعفری (*Tajetes patula*) (Asteraceae): ویژگی‌های ساختاری گل در ارتباط با گرده‌افشانی

فرخنده رضانژاد^{۱*} و احمد مجد^۲

^۱ گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه شهید باهنر، کرمان، ایران

^۲ گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه خوارزمی، تهران، ایران

چکیده

نمو گل سیستمی مناسب برای فهم تمایز سلولی و مکانیسم‌های ژنتیکی لازم برای اندام‌زایی است. گل جعفری (*Tajetes patula*) گونه‌ای زیتنی و علفی است که به تیره Asteraceae تعلق دارد. در این مطالعه ساختار و نمو گل آذین، گل و گرده و ویژگی‌های آنها در ارتباط با گرده‌افشانی بررسی شد. گل آذین، کپه یا سرمانند است که طی نمو ابتدا براکته‌های پای گل آذین نمو یافته، سپس پریموردیوم‌های گلچه‌ها به روش به سوی مرکز بنیان‌گذاری می‌شوند. در محل هر پریموردیوم گلچه، فرورفتگی‌ای ایجاد شده که در پیرامون آن ابتدا جام گل بنیان‌گذاری و سپس بخش‌های زایشی به روش به سوی مرکز ایجاد می‌شوند. نظم تشکیل گلچه‌ها، به صورت یک ردیف گلچه‌های شعاعی (زبان‌های) با گل‌های ماده و عقیم و تعداد زیادی (۶۰-۷۰) گلچه دیسکی (لوله‌ای) با گل‌های نر ماده و زایاست. هر دو گلچه دارای کاسبرگ‌های براکته‌مانند، تخمدان زیرین، خامه منفرد و کلاله دو شاخه است. سطح کلاله دارای سلول‌های پاپیل مانند است. پرچم‌ها متصل بساک و لایه مغذی (تاپی) ابتدا ترش‌حی و سرانجام آمیبی می‌شود. لایه مکانیکی فیبری و شکافتگی بساک برون‌گشا و طولی است. تقسیم سلول‌های مادر گرده از نوع هم‌زمان و دانه‌های گرده حاصل ضمن تمایز به رنگ زرد، کروی-نیمه کشیده، سه شکاف-منفذی، خاردار با سوراخ‌های ریز در قاعده خاها هستند. میوه حاصل فندقه سیاه رنگ و کشیده است. ویژگی‌هایی مانند گل آذین کپه، رنگ گل آذین، بشره ترش‌حی کرک‌مانند در بخش درونی گلبرگ‌های هر دو نوع گلچه، رنگ دانه گرده و تزیینات آن، رشد و دو شاخه‌ای شدن کلاله و پاپیل‌های سطح آن، سبب جذب حشرات (گرده‌افشان) به سمت این گل آذین و تسهیل گرده‌افشانی توسط آنها می‌شود.

واژه‌های کلیدی: بساک، خامه، گرده، گل آذین کپه، لایه تغذیه‌ای (تاپی)، *Tajetes patula*

مقدمه

که به صورت تشکیل یک توده کوچک از سلول‌های

تمایز نیافته شروع شده، اما به ساختاری پیچیده سازمان

نمو گل، یکی از مباحث پیچیده زیست‌شناسی است

و پریموردیوم مادگی دو لسی پدید می‌آید. نمو گلچه‌های شعاعی از این جهت با گلچه‌های دیسکی متفاوت است که دو لب جام گل رشد خود را در گلچه‌های شعاعی متوقف می‌کند، پرچم‌ها نیز در مرحله پریموردیومی باقی مانده و یا تولید استامینودهای عقیم می‌نمایند. پس از این مرحله، پریموردیوم‌ها به اندام‌های گل سازمان یافته، سپس براکته‌ها باز شده و گل‌ها ظاهر می‌شوند. طی سازمان‌یابی اندام‌های تولید مثلی، تمایز گامتوفیت نر (دانه‌گرده) و ماده (کیسه رویانی) نیز انجام می‌شود (Kuklina, 2003).

سلول‌های آرکتوسپوری زیر بشره‌ای بساک با تقسیمات مماسی، سلول‌های کناری اولیه و سلول‌های اسپوروژن اولیه را تشکیل می‌دهند. سلول‌های لایه کناری اولیه با تقسیمات بیشتر، دیواره‌های بساک که شامل لایه مکانیکی، لایه میانی (که در اغلب موارد زود تجزیه می‌شود) و لایه مغذی است را تشکیل می‌دهند. سلول‌های لایه مغذی در ابتدا تک‌هسته‌ای هستند، اما سپس بر حسب نوع گیاه، دو تا چند هسته‌ای می‌شوند. سلول‌های اسپوروزا با انجام تقسیمات بیشتر، سلول‌های مادر گرده را تشکیل می‌دهند. لایه مکانیکی به ضخیم‌شدگی‌های فیبری معمول نمو می‌یابد (Deng *et al.*, 2010).

کلاله، یک پشتیبان کافی برای آب‌گیری (hydration)، رویش و رشد اولیه لوله گرده فراهم می‌کند. چون این فرآیند در دوره‌ای محدود و در زمانی مشخص طی نمو گل رخ می‌دهد، قابلیت پذیرش کلاله آثار مهمی در موفقیت تولید مثلی افراد، زیست‌شناسی گرده‌افشانی جمعیت‌ها و سیستم تولید مثلی گونه‌ها دارد (Wyatt, 1983; Kalisz *et al.*, 1999; Cowan *et al.*, 2000; Heslop-Harrison,

می‌یابد که در آن اندام‌های مختلف موقعیت‌های مشخص و دقیقی را اشغال می‌نمایند. به علاوه، هر اندام، انواع سلول‌ها، سازمان‌یابی و عملکرد ویژه خود را دارد (Meyerowitz *et al.*, 1989).

گل آذین متراکم (کپه یا کلاپرک) ویژه گیاهان تیره مرکبان (گل ستاره) است. این گل آذین به عنوان یک خوشه یا سنبله متراکم شده، در نظر گرفته می‌شود (Schultz-Bipontinus, 1861; Cronquist, 1977; Harris, 1994). تشکیل این نوع گل آذین در تعداد زیادی از گیاهان این تیره توسط محققان مختلف انجام شده است. جامع‌ترین مطالعات در این زمینه به Harris (۱۹۹۴، ۱۹۹۵، ۱۹۹۹a و ۱۹۹۹b) و Harris و همکاران (۱۹۹۱) مربوط می‌شود. در Asteraceae، اختلافات ساختاری بین مریستم گل آذین و مریستم رویشی به خوبی مشخص است؛ به طوری که ضمن تبدیل مریستم رویشی به زایشی در پاسخ به شرایط محیطی اختصاصی، اندازه آن افزایش یافته، شکل کلی آن پهن و وسیع می‌شود (Harris, 1999a, 1999b). سرانجام مریستم زایشی برای گل‌دهی شروع به فعالیت می‌کند، برای مثال، پریموردیوم‌های براکته‌ها و سپس گل‌ها (گلچه‌ها) شروع به سازمان‌یابی می‌کنند (Harris, 1999a, 1999b). گل‌ها اغلب به روش به سوی سر یا به سوی مرکز و یا خوشه‌مانند (racemose) تمایز می‌یابند (Cronquist, 1977; Harris, 1999a, 1999b)، اما در برخی موارد به شکل به سوی قاعده یا مرکز گریز نیز سازمان می‌یابند که در این حالت گل آذین محدود نامیده می‌شوند (Harris, 1999a, 1999b). طی تمایز گلچه‌ها، فررفتگی‌ای روی نوک پریموردیوم هر گلچه ظاهر شده که در پیرامون آن ابتدا جام گل تشکیل می‌شود. درون جام در حال نمو، ۵ پریموردیوم پرچمی

صدها گل است که از نظر جنسیت، ریخت‌شناسی، تقارن، رنگیزه آنتوسیانین و الحاق اندام‌های گل (organ fusion) - میزان و چگونگی اتصال هر یک از پیرامون‌های گل با یکدیگر یا با پیرامون دیگر، برای مثال اتصال گلبرگ‌ها یا بساک‌ها (synandrous) به یکدیگر - متفاوت است (Bremer, 1994; Harris, 1999). مطالعات نشان می‌دهد که موقعیت یک گل واحد در کپه، عامل مهمی در تعیین سرنوشت نمودی آن است، اگر چه فعالیت ژن‌های درگیر در نمود اندام‌های گل نیز در این پدیده مؤثر است. این ویژگی نشان می‌دهد که سیگنال‌های جهت‌دهنده نمود کپه در تعیین سرنوشت گل‌های انفرادی عمل می‌کنند (Kotilainen *et al.*, 1999).

گل جعفری گیاهی زینتی از تیره گل ستاره (*Asteraceae*) است که با بیش از ۲۰۰۰۰ گونه با پراکنش جهانی، یکی از بزرگ‌ترین تیره‌های گیاهی است (Kotilainen *et al.*, 1999). Funk و همکاران (۲۰۰۷) گزارش کردند که این خانواده با ۲۳۰۰۰-۳۰۰۰۰ گونه گیاهی، بیشترین تعداد گونه را در خانواده‌های گیاهی گل‌دار دارد. گیاهان این خانواده توزیع جهانی داشته، در مناطق معتدل و حاره‌ای (tropical) پراکنده‌اند (Funk *et al.*, 2007). این تیره توسط گل آذین کپه (کلاپرک) مشخص می‌شود. مطالعات ساختار و نمود گل و ویژگی‌های گرده‌افشانی آن در پیشرفت روش‌های دورگ‌گیری و انجام مطالعات ژنتیکی، در نتیجه بهبود کیفیت گل و گیاه مفید است. همچنین، سیستمی مناسب برای فهم تمایز سلولی و مکانیسم‌های ژنتیکی لازم برای اندام‌زایی است. بررسی‌های انجام شده درباره این تحقیق،

(2000). گلبرگ‌ها ممکن است در سه روش عمل کنند: جلب‌کننده و کمک‌کننده (برای مثال فراهم کردن یک محل فرود آمدن) گرده‌افشان‌های حیوانی، حفاظت چرخه‌های تولید مثلی درونی و در برخی موارد ترشح‌کننده نکتار. شکل و اندازه گلبرگ‌ها به میزان بالایی متفاوت بوده که به علت ارتباطات گیاه-گرده‌افشان است (Kotilainen *et al.*, 1999).

پوشش سطح‌گزین برای چسبیدن دانه گرده به ناقلین و نیز به کلاله، نقش بنیادی داشته، بنابراین در امکان تولید مثل مؤثر است (Dickinson *et al.*, 2000). این پوشش دارای ترکیبات متعددی از جمله فلاونوئیدهاست. مطالعات نشان می‌دهد که فلاونوئیدهای گرده، در نمود دانه گرده، رویش و رشد لوله گرده، انتقال قطبی اکسین، حفاظت در برابر تنش‌های مختلف و ... نقش مهمی دارند. به علاوه، این ترکیبات به عنوان سیگنال‌های بصری (visua) برای جانوران گرده‌افشان، نقش مهمی در گرده‌افشانی دارند (Murphy *et al.*, 2000; Woo *et al.*, 2005). بنابراین، هر یک از اجزای گل توسط جذب گرده‌افشان‌ها و تسهیل دگر گرده‌افشانی، در تولید مثل شرکت می‌نمایند، در نتیجه طرح تولید مثلی، یکی از عوامل کلیدی است که به فراوانی، پراکنش و تنوع ژنتیکی موجودات منجر می‌شود (Castro *et al.*, 2008).

به طور معمول در گل آذین کپه (سر)، اندام‌های گل به میزان بالایی سازمان یافته هستند و کلاپرک به خوبی برای گرده‌افشانی توسط حشرات سازش یافته است. این نوع گل آذین، یک خوشه (raceme) شامل ده‌ها یا

جایگزین اتانول با تولوئن (گزیلن) رو به افزایش که حلال پارافین است؛ پارافین دهی یا جانشین کردن حلال پارافین با پارافین مذاب یا مرحله نفوذ با عبور دادن تدریجی نمونه‌ها از محلول‌های رو به افزایش پارافین مذاب (۶۰-۶۲ درجه سانتیگراد)؛ قالب‌گیری یا تهیه بلوک‌های پارافینی؛ برش‌گیری با میکروتوم دستی (Leitz 1512 microtome, West Germany) و تهیه برش‌های ۸-۱۲ میکرومتری؛ چسبانیدن برش‌ها روی لام با چسب هاپت؛ پارافین‌زدایی با تولوئن؛ آب‌دهی با درجات اتانولی رو به کاهش؛ رنگ‌آمیزی با هماتوکسیلین-ئوزین؛ شفاف کردن نهایی با قرار دادن لام‌ها در تولوئن؛ سوار کردن نهایی (چسبانیدن لامل) با چسب انتالن؛ مطالعه و عکس‌برداری؛ ۱۰ گل آذین و غنچه گل برای هر مرحله مطالعه و بررسی شد.

برای مطالعه ساختار کلاله و گرده‌های روی آن با میکروسکوپ الکترونی نگاره (SEM) کلاله‌های بالغ در مخلوط گلو تار آلدئید ۳ درصد و پارا فرمالدئید یک درصد در بافر فسفات ۰/۱ مولار و اسیدیته ۷/۲ به مدت ۵ ساعت در دمای آزمایشگاه تثبیت شدند (Suzuki and Tajeda, 2001). پس از شستشو با بافر شوینده (بافر فسفات ۰/۲ مولار با اسیدیته ۷/۲)، نمونه‌ها به مدت ۲ ساعت در ۴ درجه سانتیگراد در تتراکسیداسمیوم یک درصد در بافر فسفات ۰/۱ مولار قرار داده شدند. پس از ۲ بار شستشو با آب مقطر در یک سری الکل‌های ۳۰، ۵۰، ۷۰، ۹۰ و ۱۰۰ (دو بار)، الکل خشک شده با گل (دو بار) و هر یک به مدت ۲۰-۳۰ دقیقه آب‌گیری شدند. پس از آب‌گیری کامل، نمونه‌ها توسط دستگاه خشک کننده نقطه بحرانی (Critical Point Drying apparatus) (Balzers UNION, CPD) توسط دی‌اکسید کربن

اطلاعات منتشر شده خاصی را روی نمو گل این گیاه نشان نداد، اگر چه روی برخی گیاهان این تیره مطالعات نمودی و ژنتیکی وسیعی انجام شده است (Kotilainen *et al.*, 1999).

مواد و روش‌ها

به منظور بررسی آزمایش‌های مورد نظر، گل آذین‌های جوان و غنچه‌های گل در مراحل مختلف نمودی گل جعفری رقم ماری‌گلد (*Tajetes patula* cv. Marigold) از تیره گل ستاره (Asteraceae) از باغ گیاه‌شناسی تهران (پیکان‌شهر) جمع‌آوری شد. برخی نمونه‌ها پس از جمع‌آوری برای مطالعات میکروسکوپ نوری و میکروسکوپ الکترونی نگاره تثبیت شد. مطالعات ساختاری دانه‌های گرده نیز با استفاده از نمونه‌های خشک شده در شرایط آزمایشگاه به کمک میکروسکوپ نوری و میکروسکوپ الکترونی نگاره انجام شد. مطالعات ریخت‌شناختی گرده با استفاده از فرهنگ لغت واژگان گرده و اسپور مشخص و نام‌گذاری شد (Punt *et al.*, 2007).

برای تهیه برش‌های پارافینی میکروتومی از روش‌های معمول سلول-بافت‌شناختی به روش زیر استفاده شد (Ruzin, 1999).

تثبیت گل آذین‌های جوان و غنچه‌های گل در مراحل مختلف نمودی به مدت ۱۲-۲۴ ساعت در تثبیت‌کننده FAA (فرمالین-اتانول-استیک اسید)؛ شستشو با آب جاری به منظور از بین بردن اثرات تثبیت‌کننده؛ آب‌گیری با قرار دادن نمونه‌ها در محلول اتانول با درجات رو به افزایش؛ شفاف‌سازی و

جام گل انجام می‌شود. سپس پریموردیوم‌های پرچمی و سرانجام پریموردیوم مادگی بنیان‌گذاری می‌شوند. اگر چه فاصله زمانی بین بنیان‌گذاری جام و اندام‌های زایشی خیلی زیاد نیست، اما این تفاوت آشکار و محسوس است، به طوری که اندازه بزرگ‌تر جام گل نسبت به ساختارهای درونی دیده می‌شود (شکل ۲A-F). طی بلوغ، گل آذین جوان یا نابالغ (Imi) شکافته شده و گل آذین بالغ (Mi) که متراکم و کپه یا سرمانند است آشکار می‌شود (شکل ۱). گل آذین از نظر جنسی از گل‌های ماده و نر-ماده (هرمافرودیت) تشکیل شده است، بنابراین یک گل آذین ماده-نر-ماده (Gynomonoecious) است. هر گل آذین بالغ از یک ردیف گلچه‌های زبانه‌ای یا شعاعی (Radial floret, RF) و تعداد نسبتاً زیادی (۶۰-۷۰) گلچه‌های لوله‌ای دیسکی (Disc floret, Df) مرکزی تشکیل شده است (شکل‌های ۱ و ۲A-C). گلچه‌های لوله‌ای، نر-ماده و زایا و گلچه‌های زبانه‌ای، ماده و عقیم هستند (شکل‌های ۲B, C, E, F). جام گل در گلچه‌های لوله‌ای ۵ گلبرگی به هم پیوسته و لوله‌ای شکل منظم است که در انتها به تعداد گلبرگ‌ها، لب یا کنگره دیده می‌شود (شکل ۱).

خشک شده، پس از چسباندن روی پایه‌های آلومینیوم توسط واحد پوشش‌دهنده طلا (sputter coating unit) پوشش‌دهی و سپس با میکروسکوپ الکترونی SEM (JSM-633 OF) متصل به کامپیوتر مطالعه و عکس‌برداری شدند.

برای مطالعه دانه‌های گرده بالغ و خشک با میکروسکوپ الکترونی نگاره، ابتدا نوعی نوار چسب مخصوص که دارای سطحی زبر است، روی پایه‌های آلومینیومی چسبانده و دانه‌های گرده مورد آزمایش روی آن پخش شد، پس از پوشش‌دهی توسط طلا، همان طور که در بالا یاد شد، توسط میکروسکوپ الکترونی نگاره SEM متصل به کامپیوتر (JSM-633 OF) دانه‌های گرده مطالعه و عکس‌برداری شدند. همچنین، مقداری از دانه‌های گرده بالغ روی لام قرار داده، با میکروسکوپ نوری مطالعه و عکس‌برداری شدند.

مطالعات ریخت‌شناسی گل آذین و گل نیز با استفاده از استریو میکروسکوپ (لوپ) انجام شد.

نتایج

چرخه گل‌دهی گل جعفری طولانی بوده، به طور معمول از اواسط بهار شروع شده و تا اواسط پاییز ادامه می‌یابد. طی نمو گل آذین، ابتدا برگه یا براکته‌های اطراف گل آذین که در یک ردیف وجود دارند، سازمان می‌یابند (شکل ۱). مریستم زایشی گل آذین مسطح و بنیان‌گذاری گلچه‌ها روی آن به روش به سوی مرکز انجام می‌شود، بدین شکل که روی این گل آذین در محل بنیان‌گذاری گلچه‌ها، فرورفتگی‌هایی پدید می‌آید که در پیرامون این فرورفتگی‌ها، بنیان‌گذاری



شکل ۱- ساختار گل آذین کپه جوان (Imi)؛ گل آذین بالغ (Mi)؛ گلچه‌های زبانه‌ای یا شعاعی (Rf)؛ گلچه‌های لوله‌ای دیسکی (Df) مرکزی و میوه‌های فندقه (A) که در بخش رأسی آنها کاسبرک‌های براکته‌مانند (Bs) دیده می‌شود. در تجمع، متراکم شدن و رنگی بودن گلچه‌ها، سازمان یافتگی گل آذین در گرده‌افشانی توسط حشرات را نشان می‌دهد. بزرگ‌نمایی ۲۰. Io: تخمدان تحتانی.

Imi: Immature inflorescence; Mi: Mature inflorescence; Rf: Radial floret; Df: Disc floret; A: Achene like; Bs: Bracket like sepals; Io: Inferior ovary.

تخمدان در هر دو نوع گلچه تحتانی است که ضمن نمو در گلچه‌های لوله‌ای، میوه فندقه سیاه‌رنگ که دارای کاسبرک‌های براکته‌مانند است، تولید می‌کند (شکل‌های ۱ و F، ۲E).

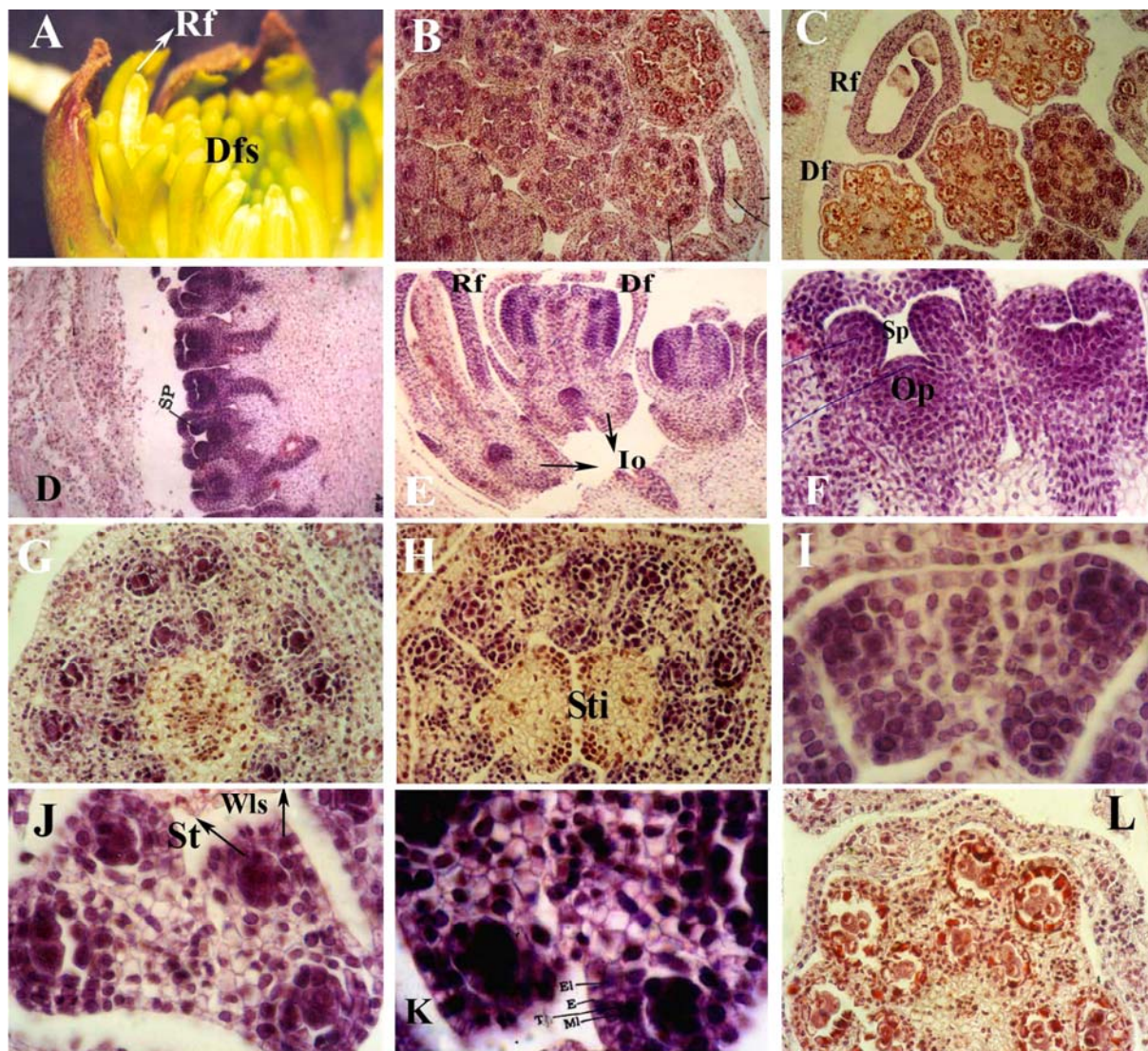
در برش عرضی کپه، گلچه‌های لوله‌ای نر-ماده که در بخش مرکزی گل آذین قرار دارند، در مراحل نموی مختلف دیده می‌شوند، بدین شکل که گلچه‌های مرکزی جوان‌تر از انواع پیرامونی هستند. همچنین، گلچه‌های زبانه‌ای به شکل پیرامونی و از نظر جنسیت ماده هستند (شکل‌های C، ۲B). در شکل‌های ۲D-F برش تشریحی و طولی گل آذین کپه دیده می‌شود که پرموردیوم‌های گلپوش و پرچمی قابل رؤیت هستند. در هر دو نوع گلچه، تخمدان به صورت تحتانی دیده

جام گل در گلچه‌های شعاعی شامل ۵ گلبرگ به هم پیوسته است که در بخش پایینی جام، گلبرگ‌ها در تمام سطوح به هم پیوسته بوده، ساختاری لوله‌مانند را ایجاد نموده‌اند، اما در بخش بالایی که بخش عمده جام را تشکیل می‌دهد، کناره‌های گلبرگ‌های حاشیه‌ای از هم جداست، در نتیجه ساختاری پهنک‌مانند یا زبانه‌مانند ایجاد نموده که در انتها به تعداد گلبرگ‌ها لب (کنگره) دارد (شکل ۱). در گونه مورد مطالعه، در گل‌های نابالغ و قبل از لقاح، کاسبرگ‌ها به شکل رشد نیافته دیده می‌شوند، اما ضمن نمو و پس از لقاح، این ساختارها در گلچه‌های لوله‌ای تا حدودی رشد یافته، حالت براکته‌مانند (برگ‌های کوچک) آنها آشکارتر می‌شود (شکل ۱).

(شکل‌های ۱، ۲K و ۳A). پس از آن میوز I و II انجام و سلول‌های دیادی و تترادی ایجاد می‌شوند (شکل‌های ۳B, C) که با انجام تقسیم سیتوپلاسم از نوع همزمان به تتراد چهار وجهی (تتراهدرال) سازمان می‌یابند (شکل ۳D). سپس دیواره کالوزی تجزیه شده، میکروسپورهای تترادها از هم جدا می‌شوند و دانه‌های گرده جوان را ایجاد می‌کنند (شکل ۳E). از مرحله تشکیل سلول تترادی، تجزیه دیواره مماسی درونی لایه تاپی (نوع ترشچی) آشکار می‌شود (شکل‌های ۳C-E) و طی بلوغ گرده به نوع آمیبی سازمان می‌یابد (شکل‌های ۳F-I) و سبب تمایز گرده به ویژه تمایز پوشش‌های گرده‌ای می‌شود که در این گونه به صورت تریینات خاردار دیده می‌شوند (شکل ۳L). با نمو دانه‌های گرده، بساک‌ها از محل منفذ در لایه مکانیکی شکافته شده و دانه‌های گرده رها می‌شوند. در این گونه، شکافتگی بساک از نوع طولی و بیرون‌گشاست (شکل‌های ۳J, K).

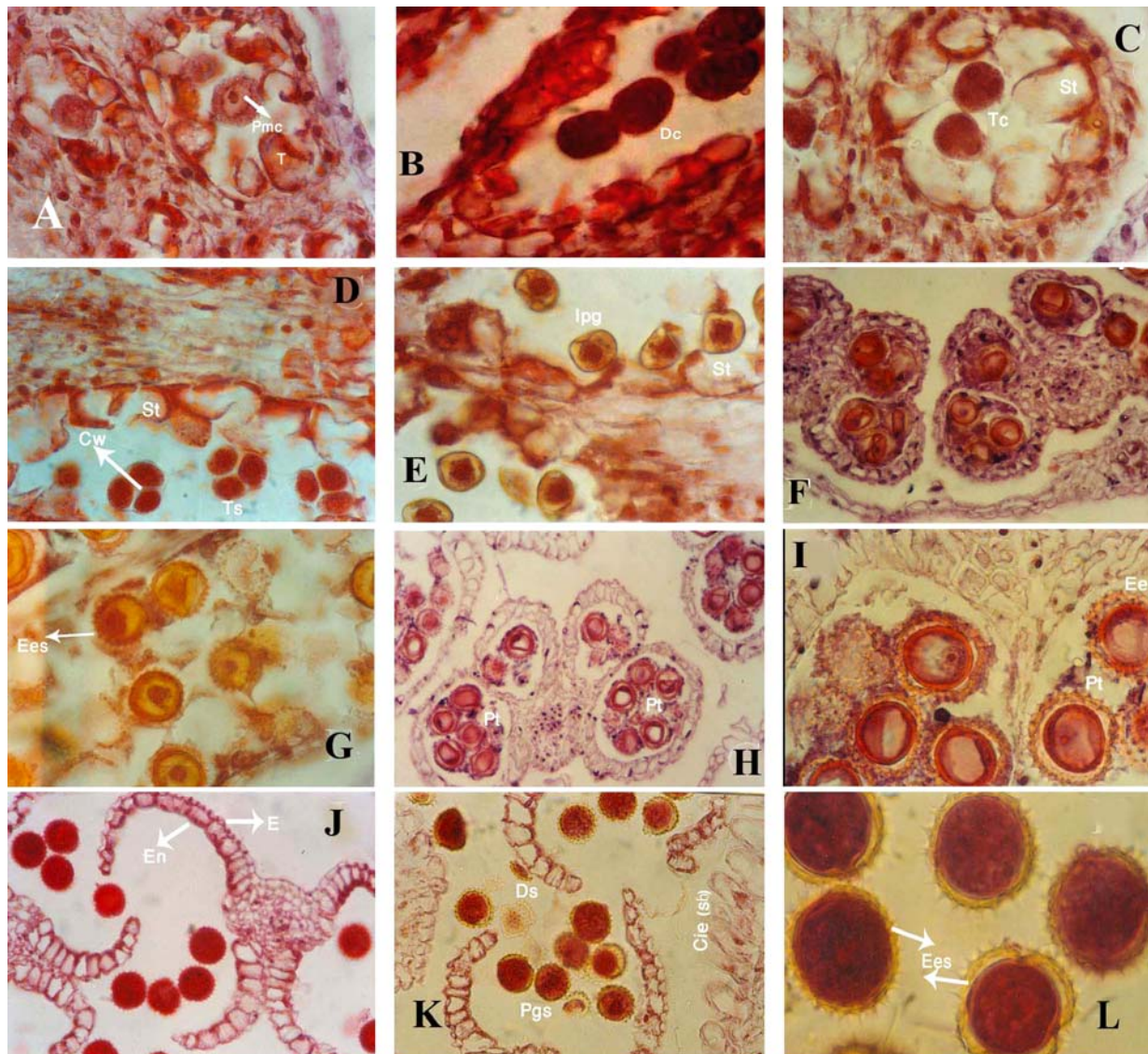
ساختار گلپوش نشان می‌دهد که سلول‌های بشره‌ای در هر دو نوع گلچه در مراحل اولیه نمو در هر دو سطح بیرونی و درونی مشابه هم بوده، فاقد ساختارهای ترشچی هستند (شکل‌های ۲G-L و ۲C و ۳F و ۴A)، اما طی نمو ساختارهای ترشچی در بشره درونی تمایز می‌یابد که ظاهر کرکی شکل یا تارمانند دارند (شکل‌های ۳K و ۴B, C). مطالعه ساختار کلاله و خامه نشان می‌دهد که خامه منفرد و ساده، اما کلاله به شکل دو شاخه دیده می‌شود (شکل ۵A-C). کلاله به طور جالب توجه در سطح خود دارای پاپیل‌های (تارهای) رشد یافته است، همچنین خامه به شکل توپُر دیده می‌شود (شکل‌های ۴A, C و ۵A-C, E-H).

می‌شود (شکل ۲E). نافه ۵ پار و پرچم‌ها متصل بساک هستند (شکل‌های ۲B, C, G, L)، اما در برخی موارد به علت اثرات برش‌گیری، در محل اتصال بساک‌ها مقداری شکافتگی دیده می‌شود (شکل ۲H). در گل‌های لوله‌ای، در مراحل آغازی نمو بساک، یک لایه پیرامونی و یک توده هاگرای درونی در زیر اپیدرم پدید می‌آید (شکل‌های ۲G-I). کلاله دو شاخه نیز در شکل ۲H مشخص است. لایه‌های دیواره‌ای که از لایه پیرامونی تشکیل می‌شوند، در ابتدا از یکدیگر قابل تشخیص نیستند، اما ضمن ادامه تمایز، یعنی در مرحله تقسیم میتوزی توده هاگزا و پروفاز میوز، لایه مغذی ترشچی ایجاد می‌شود که اندازه سلول‌های آن نسبت به سایر لایه‌ها افزایش می‌یابد (شکل‌های ۲K, L و ۳A). در مرحله میوز و تمایز گرده، سلول‌های این لایه واکوئل‌دار شده، اندازه آنها افزایش بیشتری می‌یابد، سپس دیواره داخلی (مماسی) آنها تجزیه می‌شود تا بتوانند ترشحات و محتویات خود را به درون کیسه بساک رها کنند. ضمن این تغییرات، لایه تاپی ترشچی به تاپی آمیبی تبدیل می‌شود و در لایه‌های دانه‌های گرده رها می‌شود (شکل‌های ۳B-F). لایه مکانیکی با تریینات فیبری در زیر اپیدرم شروع به تمایز می‌نماید که در هنگام بلوغ بساک سبب شکوفایی بساک می‌شود (شکل‌های ۳G-H). لایه میانی که در ابتدای تشکیل لایه‌های دیواره‌ای، همراه با سایر لایه‌های دیواره‌ای ایجاد می‌شود (شکل ۲J)، خیلی زود در مرحله پروفاز میوز از بین می‌رود (شکل‌های ۲K, L). سلول (های) توده هاگرای ابتدا تقسیمات میتوزی را می‌گذرانند (شکل‌های ۲G-J) و ضمن افزایش اندازه از یکدیگر جدا و به سلول‌های مادر گرده سازمان می‌یابند



شکل ۲ A تا L- ساختار گل آذین کپه (کلاپرگ) و گلچه‌ها در گل جعفری (*Tagetes patula*): A: نمای یک گل آذین جوان با استریومیکروسکوپ، گلچه زبانه‌ای (Rf)، گلچه لوله‌ای (Df)؛ B و C: ساختار کپه جوان در برش عرضی (ساختار نافه متصل بساک یا سیناتره دیده می‌شود)؛ D و F: ساختار کپه جوان در برش طولی، به ترتیب $40 \times$ ، $100 \times$ و $100 \times$ ، پریموردیوم‌های پرچمی (Sp)، تخمدانی (Op) و گلپوش در حال نمو هستند. تخمدان تحتانی (Io) نیز آشکار است؛ G و H: برش عرضی گلچه‌ها به ترتیب از محل خامه و کلاله (دو شاخه)، $100 \times$. نافه متصل بساک هستند؛ I-K: برش عرضی بساک در مراحل مختلف نموی، توده هاگزا، لایه‌های دیواره‌ای تمایز نیافته (J) و تمایز یافته (K)، $40 \times$. St: بافت هاگزا، Wls: لایه‌های دیواره‌ای، E: بشره، En: لایه مکانیکی، T: لایه مغذی (تاپی)، MI: لایه مکانیکی. L: برش عرضی بساک در شروع پروفاز میوز، لایه تاپی به شکل رشد یافته و مشخص دیده می‌شود، $100 \times$.

Sp: Stamen promordia; Op: Ovary primordia; St: Sporogenous tissue; Wls: Wall layers; E: Epidermis; En: Endothecium layer; T: Tapetum; MI: Middle layer.

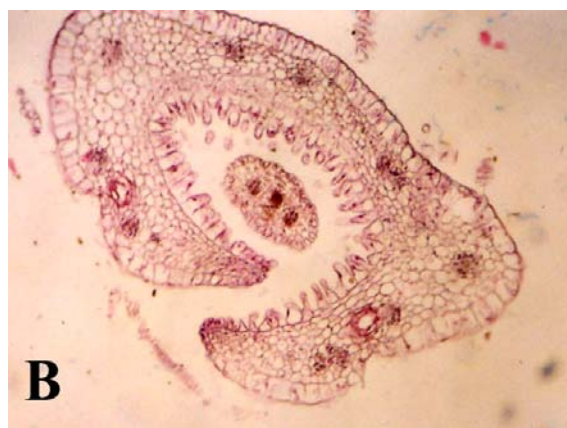
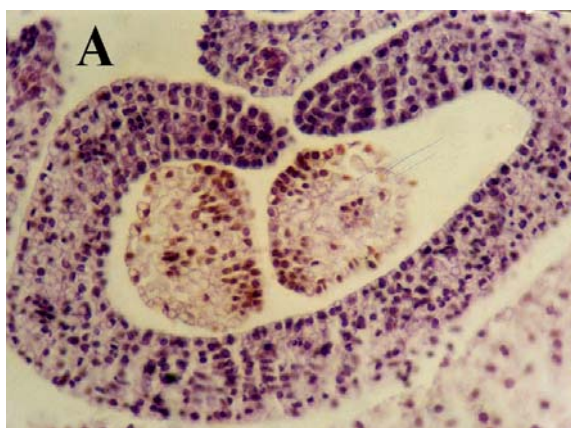


شکل ۳ A تا L - ساختار گل آذین کپه (کلاپرگ) و گلچه‌ها در گل جعفری (*Tagetes patula*): A - سلول‌های مادر گرده (Pmc) و شروع پروفاز I، B؛ $400\times$ ، C - به ترتیب میوز I و II و تشکیل سلول‌های دیادی (Dc) و تترادی (Tc)، در مرحله سلول‌های تترادی، تاپی ترشچی (St) با سلول‌های واکوتلی و دیواره درونی در حال تجزیه دیده می‌شود، $400\times$ D - تقسیم همزمان سیتوپلاسم و تشکیل تتراد (Ts)، تاپی از نوع ترشچی است، $400\times$ E - دانه‌های گرده جوان (Ipg) نامنظم با هسته مرکزی و مجاورت با لایه مغذی ترشچی، $400\times$ F-I - نمو دانه‌های گرده و حرکت تاپی (T) در لابه‌لای دانه‌های گرده (تاپی آمیبی یا پلاسمودیومی، Pt)؛ F و H با درشت‌نمایی $400\times$ و G و I با بزرگ‌نمایی $1000\times$ ؛ J و K - شکوفایی برون‌گشای بساک (D) و رهایی دانه‌های گرده (Pg)، در K سلول‌های بشره‌ای درونی جام گل [Cie (sh)] به شکل کرک‌های ترشچی رشد یافته سازمان یافته‌اند (مؤثر در جلب گرده‌افشان‌ها)، $400\times$ L - دانه‌های گرده بالغ با تزیینات خاردار (Es) و رنگی (مؤثر در جلب گرده‌افشان‌ها)، $1000\times$.

Pmc: Pollen mother cell; T: Tapetum; Dc: Diad cell; Tc: Tetrad cell; St: Secretory tapetum; Ts: Tetraspore; Cw: Callosic wall; Ipg: Imature pollen grain; E: Epidermis; En: Endothecium; Ds: Dehiscence space; Cie (sh): Corolla inner epidermis (secretory hair); Ees: Echinate exine sculpture..

(شکل‌های ۵H و ۶A-D) که در میکروگراف‌های الکترونی ساختار این خارها نشان داد، در قاعده آنها سوراخ‌های کوچکی در حلقه‌ای پیرامونی دیده می‌شوند (شکل‌های ۶C, D). رنگ دانه‌های گرده زرد و حاوی میزان بالایی فلاونوئید و پروتئین (اطلاعات نشان داده نشده است) است (شکل‌های ۳L و ۷).

مطالعات میکروسکوپ نوری و الکترونی دانه گرده نشان داد که دانه‌های گرده دارای اندازه ۳۱ میکرومتر، کروی (Spheroidal) ($P/E=0.88-1.14$) تا نیمه کشیده (Subprolate) ($P/E=1.14-1.33$)، سه دریچه‌ای (سه شکاف - منفذی) (colporate) و دارای تزئینات خارمانند (سوزن‌مانند) (echinate) هستند



شکل ۴ تا C - برش عرضی تشریحی گلچه‌های شعاعی (زبان‌های) نشان دهنده بشره ترش‌چی درونی گلبرگ‌ها طی نمود، در A و C، برش از بخش بالایی گلچه یعنی از محل کلالة دو شاخه گرفته شده است و در B، برش از بخش‌های میانی گلچه یعنی از محل خامه پُر (بسته) گرفته شده است، بزرگ‌نمایی ۴۰۰.

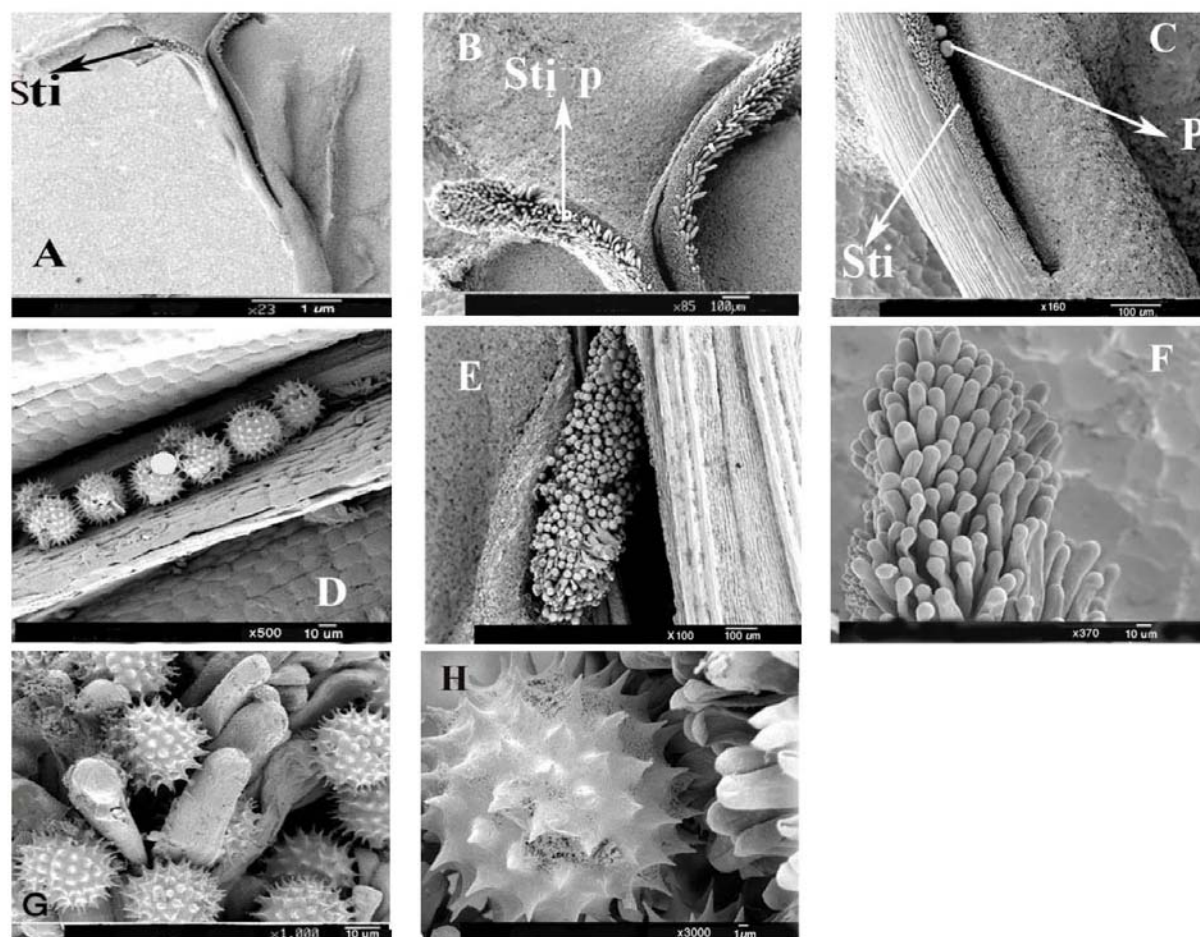
گلچه‌های لوله‌ای، نر-ماده و زایا و گلچه‌های زبان‌های، ماده و عقیم است. جام گل در هر دو گلچه ۵ گلبرگی پیوسته که در گلچه‌های نر-ماده لوله‌ای منظم و در انتها به تعداد گلبرگ‌ها، لب یا کنگره دیده می‌شود، اما در گلچه‌های شعاعی، در بخش پایینی جام، گلبرگ‌ها در تمام سطوح به هم پیوسته هستند و ساختاری لوله‌مانند را ایجاد می‌کنند، اما در بخش بالایی که بخش عمده جام

بحث

طی نمو گل آذین و شکافتگی براکته‌های اطراف گل آذین، گلچه‌ها که از دو نوع زبان‌های (گلچه‌های پیرامونی) و لوله‌ای (مرکزی) هستند، آشکار می‌شوند. گل آذین به شکل متراکم و کپه یا سرمانند است که به میزان بالایی برای گرده‌افشانی توسط حشرات سازمان یافته است. گل آذین ماده-نر-ماده است که در آن

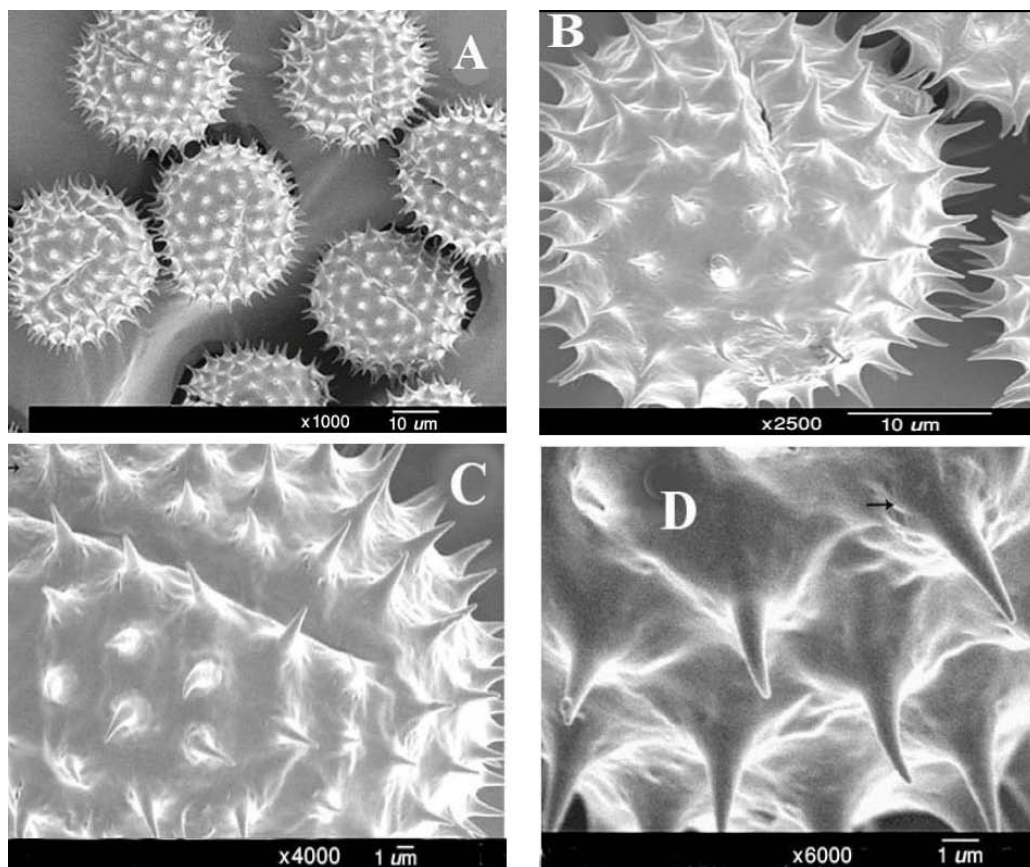
را ایجاد نموده‌اند و دو گلبرگ (لب) دیگر به شکل رشد نیافته و مقدماتی، لب دوم جام گل را تشکیل می‌دهند (Kotilainen *et al.*, 1999; Kuklina, 2003). Deng و همکاران (۲۰۱۰) نیز جام گل در گلچه‌های لوله‌ای را ۵ گلبرگی پیوسته، اما جام گل در گلچه‌های زبانه‌ای را تک گلبرگی معرفی نمودند که با نتایج این مطالعه و نیز نتایج اغلب محققان متفاوت است.

را تشکیل می‌دهد، کناره‌های گلبرگ‌های حاشیه‌ای از هم جدا است، در نتیجه ساختاری پهنک‌مانند یا زبانه‌مانند ایجاد می‌کنند که در انتها به تعداد گلبرگ‌ها، لب (کنگره) دارد. درباره تعداد و چگونگی اتصال گلبرگ‌های جام زبانه‌ای نظرات مختلفی وجود دارد. برخی از محققان جام زبانه‌ای را یک جام ۵ گلبرگی دو لبی معرفی نموده بدین شکل که سه گلبرگ (لب) به هم متصل و ساختاری پهنک یا زبانه‌ای



شکل ۵ A تا H - میکروگراف‌های میکروسکوپ الکترونی نگاره خامه، کلاله و دانه‌های گرده. A: ساختار خامه و کلاله دو شاخه، خامه نیز در بخش انتهایی دو شاخه می‌شود؛ B: بخش بالایی کلاله دارای پاپیل‌ها یا تارهای کلاله‌ای؛ C و D: به ترتیب بخش پایینی (C) و بالاتر (D) خامه‌ای دو شاخه واحد دانه‌های گرده؛ E-H: بخشی از کلاله واجد پاپیل‌ها و دانه‌های گرده.

Sti: Stigma; P: Pollen; Sti p: Stigma papilla.



شکل ۶ A تا D - میکروگراف‌های میکروسکوپ الکترونی نگاره دانه‌های گرده. A-D: دانه‌های گرده و تزیینات خاردار آنها؛ A: دانه‌های گرده خاردار سه شکاف منفذی؛ A-C: ساختار شکاف و تزیینات خاردار سطح گرده که در قاعده هر خار سوراخ‌ها به صورت یک حلقه دیده می‌شود؛ D: ساختار خار و سوراخ‌ها، پیکان‌ها در C و D سوراخ‌های قاعده-خارها را نشان می‌دهند.



شکل ۷- دانه‌های گرده که رنگ آنها نشان‌دهنده وجود رنگیزه‌ها در انگیز و پوشش گرده‌ای (pollen coat) برای جلب گرده‌افشان است.

پیرامونی بساک را تشکیل می‌دهند در ابتدا از یکدیگر قابل تشخیص نیستند، اما ضمن ادامه تمایز، یعنی در مرحله تقسیم میتوزی سلول‌های مادر گرده و مراحل اولیه میوز، لایه مغذی (tapetal layer) ترشحي با سلول‌های رشد یافته تمایز می‌یابد. سلول‌های این لایه، در ادامه مرحله میوز و تمایز گرده، واکوئل دار شده، اندازه آنها افزایش بیشتری نشان می‌دهد و سپس دیواره داخلی (مماسی) آنها تجزیه می‌شود تا بتوانند ترشحات و محتویات خود را به درون کیسه بساک رها کنند. ضمن این تغییرات لایه مغذی ترشحي به لایه مغذی آمیبی تبدیل می‌شود و در لابه‌لای دانه‌های گرده در حال تمایز رها شده، سبب تمایز آنها به ویژه تمایز پوشش‌های گرده‌ای می‌شود که در این گونه به صورت تزیینات خاردار دیده می‌شود. لایه مکانیکی با تزیینات فیبری و U شکل در زیر اپیدرم شروع به تمایز می‌نماید که در هنگام بلوغ بساک، سبب شکوفایی بساک می‌شود. لایه میانی که در ابتدای تشکیل لایه‌های دیواره‌ای، همراه با سایر لایه‌های دیواره‌ای ایجاد می‌شود، خیلی زود در مرحله پروفاز میوز از بین می‌رود. تقسیم سیتوپلاسم در تترادهای حاصل از میوز سلول‌های مادر گرده از نوع همزمان است که در اغلب گیاهان این تیره نیز این نوع تقسیم گزارش شده است (چهرگانی‌راد و همکاران، ۱۳۸۹؛ مجد و همکاران، ۱۳۸۰؛ Pacini and Keijzer, 1989; Deng *et al.*, 2010). مراحل نموی یاد شده مشابه مراحل نموی معمول در این تیره است، اما مسأله درخور توجه درباره تغییرات لایه مغذی طی بلوغ است که همان گونه که یاد شد در این گونه گذر از لایه مغذی ترشحي به پلاسمودیال (آمیبی) دیده می‌شود. Pacini و Keijzer (۱۹۸۹) در *Cichorium intybus* گذر از لایه

کاسبرگ‌ها در گل‌های نابالغ و قبل از لقاح، به شکل رشد نیافته دیده می‌شوند، اما ضمن نمو و پس از لقاح در گلچه‌های لوله‌ای (زایا) مقداری رشد یافته و حالت براکته‌مانند (برگ‌های کوچک) آنها آشکارتر می‌شود. در برخی گیاهان این تیره از جمله گل قاصد، کاسبرگ‌ها حالت جقه یا تارمانند دارند. مطالعات محققان متعدد نشان داده است که در تیره *Asteraceae*، کاسه گل واقعی که ظاهر برگ‌مانند دارد، دیده نمی‌شود و به طور معمول جام گل توسط کاسبرگ‌های پاپوس (جقه‌مانند) یا براکته‌های کوچک برگ‌مانند احاطه می‌شود، گاهی مواقع نیز این حلقه به طور کامل از بین می‌رود (Kotilainen *et al.*, 1999; Yu *et al.*, 1999).

تخمندان در هر دو نوع گلچه تحتانی است که ضمن نمو در گلچه‌های لوله‌ای، میوه فندقه سیاه رنگ دارای کاسبرگ‌های براکته‌مانند را تولید می‌کند. تراکم گل‌ها (گلچه‌ها) و ایجاد گل آذین کپه یا کلاپرک و همچنین، رنگی بودن جام گل در هر دو نوع گلچه به خوبی سازمان‌یافتگی برای گرده‌افشانی توسط حشرات را نشان می‌دهد. Bremer (۱۹۹۴) نیز متراکم شدن این نوع گل آذین و تشکیل رنگیزه‌های آنتوسیانین (از گروه فلاوئوئیدها) را به منظور ویژه شدن برای گرده‌افشانی توسط حشرات می‌داند.

نظم به سوی مرکز گلچه‌ها در جهت بنیان‌گذاری، بلوغ و شکوفایی و نامحدود بودن گل آذین را نشان می‌دهد، به طوری که گلچه‌های مرکزی جوان‌تر از انواع پیرامونی هستند. طی نمو بساک در گل‌های لوله‌ای، ابتدا لایه‌ای پیرامونی و یک توده هاگزای درونی در زیر اپیدرم پدید می‌آید. لایه‌های دیواره‌ای که بخش

است که بساک‌ها طویل بوده، در نتیجه تعداد گرده‌ها درخور توجه است).

سلول‌های بشره‌ای در جام گل هر دو نوع گلچه در مراحل اولیه نمو در هر دو سطح بیرونی و درونی مشابه بوده، فاقد ساختارهای ترش‌حی است، اما طی نمو، ساختارهای ترش‌حی در بشره درونی تمایز می‌یابد که ظاهر گُرکی شکل یا تارمانند دارند. حضور این کرک‌های ترش‌حی در جام گل به جلب حشرات گرده‌افشان کمک می‌کند. خامه منفرد و ساده، اما کلاله دو شاخه و دارای پاپیل‌های (تارهای) رشد یافته است که این ساختار نیز سازگاری گیاه برای جذب و نگهداری دانه‌های گرده و نیز گرده‌افشان‌ها را نشان می‌دهد. در مورد نام‌گذاری بخش‌های مختلف به کلاله و خامه نظرات مختلفی گزارش شده است. Deng و همکاران (۲۰۱۰) روی *Chrysanthemum multicaule* بخش دو شاخه را خامه معرفی نمودند که در انتهای آن کلاله قرار دارد. آنها گزارش نمودند که این ساختار دو شاخه، مشابه خامه منفرد که در بخش زیرین آن دیده می‌شود، از نوع تو خالی (باز) است. همچنین، Kimball و Crawford (۲۰۰۴) با مطالعه روی طایفه Coreopsidae خامه دو شاخه را در این تبار گزارش کردند. به هر حال برخی از محققان نیز مشابه نتایج این مطالعه، هیچ گزارش از دو شاخه بودن خامه ارائه ننمودند (Kotilainen et al., 1999; Yu et al., 1999). همچنین، نتایج این تحقیق، خامه تو پُر (بسته) را نشان داد.

اندازه دانه‌های گرده ۳۱ میکرومتر، سه دریچه‌ای (شکاف - منفذی)، کروی - نیمه کشیده و دارای تزئینات خارمانند (سوزن‌مانند) است که در قاعده آنها سوراخ‌های کوچک به شکل حلقه پیرامونی دیده

مغذی ترش‌حی به آمیبی را در شروع مرحله تتراد نشان داد و بیان کرد که مرحله گذر در مراحل مختلف نمو ممکن است رخ دهد. چهارگانی‌راد و همکاران (۱۳۸۹) در گل گندم (*Centaurea iberica*) لایه مغذی پلاسمودیومی را گزارش کردند، اما در مطالعه دیگری که Chehregani و همکاران (۲۰۱۱) روی کاسنی (*Cichorium intybus*) انجام دادند، اشاره نمودند که در این گونه گیاهی لایه مغذی ابتدا از نوع ترش‌حی و سپس پلاسمودیومی است. به هر حال، ممکن است که انواع متفاوت گزارش شده توسط محققان بسته به نوع جنس و گونه باشد و یا اینکه در گل گندم خیلی زود وارد مرحله پلاسمودیومی شده باشد که مشاهده مرحله ترش‌حی به خوبی مشخص نبوده است. جعفری (۱۳۸۰) در بابونه (*Artemisia*) لایه مغذی ترش‌حی را گزارش کرد که احتمالاً مراحل اولیه نمو لایه مغذی را بررسی کرده که دارای تاپی ترش‌حی است. همچنین، Deng و همکاران (۲۰۱۰) روی *Chrysanthemum multicaule* نوع لایه مغذی را ترش‌حی ذکر کردند، اما آنها گزارش نمودند که لایه مغذی سرانجام در لابه‌لای دانه‌های گرده رها می‌شود و از نوع پری پلاسمودیومی است. در گیاه مورد مطالعه، مرحله گذر پس از تشکیل تتراد و در مرحله نمو میکروسپورها رخ می‌دهد. همچنین، در گونه مورد مطالعه تترادهای ایجاد شده فقط از نوع چهار وجهی بودند، اما مطالعات چهارگانی‌راد و همکاران (۱۳۸۹) در گل گندم وجود تترادهای چهار گوشه (تتراگونال) و خطی و در کاسنی (Chehregani et al., 2011) چهار گوشه (تتراگونال) را نشان داد. جالب توجه است که در این گیاه به علت داشتن گل آذین کپه و کوچک بودن گلچه‌ها و بساک، قطر هر حفره بساک کوچک و حاوی ۱ تا ۳ سلول مادر میکروسپور است (شایان ذکر

(پیرامونی) و لوله‌ای است. تشکیل گل آذین به روش به سوی مرکز است، به طوری که ابتدا گلچه‌های شعاعی بنیان‌گذاری می‌شوند و گلچه‌های دیسکی مرکزی آخرین گلچه‌های نمو یافته هستند. طی نمو گل، ابتدا جام و سپس پرچم‌ها و مادگی نیز به روش به سوی مرکز بنیان‌گذاری و تمایز می‌یابند. در گلچه‌های شعاعی، پرچم‌ها وجود ندارند و گلچه‌های لوله‌ای یا دیسکی همافروdit (نر-ماده) هستند. تقسیم سیتوپلاسم از نوع همزمان و لایه مغذی از نوع ترشحی آمیوئیدی است. دانه‌های گرده سه شکاف-منفذی با تزینات خاردار و زرد رنگ است. مادگی دارای کلاله دو شاخه و از نوع باز است که پاپیل‌های زیادی روی سطح بالایی آن وجود دارد. وجود گل آذین کپه، گلچه‌های زبانه‌ای با بشره ترشحی سازمان یافته، گلچه لوله‌ای زرد رنگ، دانه‌های گرده زرد رنگ و نیز کلاله دو شاخه و پاپیل دار، سازش گیاه برای تسهیل گرده‌افشانی توسط حشرات را نشان می‌دهد.

می‌شود ساختار زرد رنگ دانه‌های گرده نیز به تسهیل گرده‌افشانی توسط حشرات کمک می‌کند. Chittka و Raine (۲۰۰۶) گزارش نمودند در حدود ۲۰۰/۰۰۰ گونه زنبور وجود دارد و آنها یکی از بزرگ‌ترین گروه گرده‌افشان‌ها هستند. گل‌های گرده‌افشانی شده توسط حشرات به طور معمول آبی یا زرد هستند و به ندرت قرمز هستند، زیرا رنگ قرمز برای حشرات سیاه دیده می‌شود. به هر حال، پروانه‌ها طیف رنگی بیشتری را می‌بینند و حتی به سمت گل‌های دارای رنگ قرمز نیز جذب می‌شوند که ضمن این بازدید عمل گرده‌افشانی را انجام می‌دهند. Miller و همکاران (۲۰۱۰) گزارش نمودند که آگزین‌گرده‌هایی که توسط حشرات گرده‌افشانی می‌شوند دارای ترکیبات رنگی هستند و به رنگ‌های سفید، زرد، آبی، قرمز یا سیاه دیده می‌شوند. این رنگ‌ها که بیشترین ترکیب آنها فلاونوئیدها (۲ تا ۵ درصد وزن خشک) هستند به عنوان سیگنال‌های بصری در جلب گرده‌افشان‌ها دخالت می‌نمایند.

نتیجه‌گیری

گل آذین در گل جعفری (*Tajetes patula*) کپه منفرد ماده-نر-ماده، گل‌ها زبانه‌ای

منابع

مجدد، ا. رضانزاد، ف. معین، م. امین‌زاده م. و شریعت‌زاده، س. م. ع. (۱۳۸۰) اثر آلودگی هوا بر نمو بساک، تکونین دانه‌های گرده و آلرژی‌زایی آنها در گل جعفری. مجله علوم دانشگاه تربیت معلم ۱ (۳ و ۴): ۱۷۲-۱۹۲.

جعفری، م. (۱۳۸۰) کشت بافت، خواص میکروبی و تشریح مقایسه‌ای دو گونه از *Artemisia* پایان‌نامه کارشناسی ارشد، دانشگاه تربیت معلم، تهران، ایران.

چهرگانی‌راد، ع. حسینی، ن. ناظمی، م. و لاری، ح. (۱۳۸۹) بررسی ویژگی‌های تکونینی دانه گرده و تخمک در گونه *Centaurea iberica* Trevir ex Spreng. مجله زیست‌شناسی گیاهی ایران ۵: ۶۳-۷۴.

- Bremer, K. (1994) Asteraceae: cladistics and classification. Timber Press, Oregon, Portland.
- Castro, S., Silveira, P. and Navarro, L. (2008) How flower biology and breeding system affect the reproductive success of the narrow endemic *Polygala vayredae* Costa (Polygalaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 157: 67-81.
- Chehregani, A., Mohsenzadeh, F. and Ghanad, M. (2011) Male and female gametophyte development in *Cichorium intybus*. International Journal of Agriculture and Biology 13: 603-60.
- Chittka, L. and Raine, N. E. (2006) Recognition of flowers by pollinators. Current Opinion in Plant Biology 9: 428-435.
- Cowan, A. A., Marshall, A. H. and Michaelson-Yeates, T. P. T. (2000) Effect of pollen competition and stigmatic receptivity on seed set in white clover (*Trifolium repens* L.). Sexual Plant Reproduction 13: 37-42.
- Cronquist, A. (1977) The Compositae revisited. Brittonia 29: 137-153.
- Deng, Y., Chen, S. and Teng, N. (2010) Flower morphologic anatomy and embryological characteristics in *Chrysanthemum multicaule* (Asteraceae). Scientia Horticulturae 124 (4): 500-505.
- Dickinson, H. G., Elleman, C. J. and Doughty, J. (2000) Pollen coating: chimaeric genetics and new functions. Sexual Plant Reproduction 12: 302-309.
- Funk, V. A., Chan, R., and Holland, A. (2007) *Cymbonotus* (Compositae: Arctotideae, Arctotidinae): an endemic Australian genus embedded in a southern African clade. Botanical Journal of the Linnean Society 153: 1-8.
- Harris, E. M. (1994) Developmental evidence for syncephalia in *Lagascea* (Heliantheae; Asteraceae). American Journal of Botany 81: 1139-1148.
- Harris, E. M. (1995) Inflorescence and floral ontogeny in Asteraceae: a synthesis of historical and current concepts. Botanical Review 61: 93-278.
- Harris, E. M. (1999a) Inflorescence and floral ontogeny in Asteraceae: a synthesis of historical and current concepts. Botanical Review 61: 93-278.
- Harris, E. M. (1999b) Capitula in the Asteridae: a widespread and varied phenomenon. Botanical Review 65: 348-369.
- Harris, E. M., Tucker, S. C. and Urbatsch, L. E. (1991) Floral initiation and early development in *Erigeron philadelphicus* L. (Asteraceae: Astereae). American Journal of Botany 78: 108-121.
- Heslop-Harrison, Y. (2000) Control gates and micro-ecology: the pollen stigma interaction in perspective. Annals of Botany 85 (Supp. A): 5-13.
- Kalisz, S., Vogler, D. and Fails, B. (1999) The mechanism of delayed selfing in: *Collinsia verna* (Scrophulariaceae). American Journal of Botany 86: 1239-1247.
- Kimball, R. T. and Crawford, D. J. (2004) Phylogeny of Coreopsidae (Asteraceae) using ITS sequences suggests lability in reproductive characters. Molecular Phylogenetics and Evolution 33: 127-139.
- Kotilainen, M., Helariutta, Y. and Mehto, M. (1999) *GEG* participates in the regulation of cell and organ shape during corolla and carpel development in *Gerbera hybrida*. Plant Cell 11 (6): 1093-1104.
- Kuklina, E. A. (2003) Flower development of greenhouse chrysanthemum. Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica 45(1): 173-176.
- Meyerowitz, E. T., Smyth, D. R. and Bowman, J. L. (1989) Abnormal flowers and pattern formation in floral development. Development 106: 209-217.
- Miller, R., Owens, S. J. and Rorslett, B. (2010) Plants and colour: flowers and pollination. Optic and laser technology 42: 1-20.
- Murphy, A., Peer, W. A. and Taiz, L. (2000) Regulation of auxin transport by

- aminopeptidases and endogenous flavonoids. *Planta* 211: 315-324.
- Pacini, E. and Keijzer, C. K. (1989) Ontogeny of intruding non-plasmodial tapetum in the wild chicory (*Cichorium intybus*). *Plant Systematics and Evolution* 167: 149-169.
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S. and Le Thomas, A. (2007) Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 1-81.
- Ruzin, S. E. (1999) *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, Oxford.
- Schultz-Bipontinus, C. H. (1861) *Cassiniaceae uniflorae, oder Verzeichniss der Cassiniaceen mit 1-blüthigen Köpfchen*. *Jahresber. Pollichia* 18/19: 157-190.
- Suzuki, K. and Tajeda, H. (2001) Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. *Sexual Plant Reproduction* 13: 293-299.
- Woo, H. H., Jeong, B. and Hawes, M. C. (2005) Flavonoids: from cell cycle to biotechnology. *Biotechnology Letters* 27: 365-374.
- Wyatt, R. (1983) Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: *Pollination biology* (ed. Real, L.) 51-95. Academic Press, Orlando, Florida.
- Yu, D., Kotilainen, M. and Pöllänen, E. (1999) Organ identity genes and modified patterns of flower development in *Gerbera hybrida* (Asteraceae). *Plant Journal* 17: 51-62.

The development of inflorescence, flower and pollen in *Tajetes patula* (Asteraceae): flower structural traits in plant-pollinator relationships

Farkhondeh Rezanejad^{1*} and Ahmad Majd²

¹ Department of Biology, Faculty of Sciences, Shahid Bahonar University, Kerman, Iran

² Department of Biology, Faculty of Sciences, Kharazmi University, Tehran, Iran

Abstract

Flower development is a mystery and provides a useful means for understanding cell differentiation and genetic mechanisms needed for organogenesis. *Tajetes patula* is an annual herbaceous ornamental species belonging to the family Asteraceae. In this study, the structure and development of inflorescence, flower and pollen grains and their characteristics related to pollination were assayed. The inflorescence was capitulum in which involucre bracts primordia subtend inflorescence meristem and then floret primordia was initiated centripetally on flattened generative meristem. A dimple appeared on the top of floret primordium, and a corolla was produced first. Inside the developing corolla 5 staminate primordia and two-lobed pistillate primordia arise. Five staminate primordia surrounded the pistillate primordium. Gynomonoecious inflorescence consisted of high number of fertile bisexual tubular florets and sterile female ray florets. Both florets consisted of small bract like sepals, inferior ovary, bifid stigmas containing numerous papillate cells and single styles which were of the closed type with a filled stylar canal. The anthers were syntherous; tapetal layer was of secretory type firstly but finally its cells enter the anther locule and was converted to amoeboid type. The endothecium was fibrous and anther dehiscence was longitudinal and extrorse. Cytokinesis was simultaneous and mature pollen grains were yellowish, 31 μm in diameter, triapertures (tricolporate) and echinate with small pores in base. Fruit was elongated and black achen. Traits such as the formation of capitulum inflorescence, its color, secretory (papillate) epidermis on the adaxial surface of petals, color and sculpture (echinate) of pollen grains, grown and bifid stigmata attract insects as pollinators and improves pollination.

Key words: Anther, Style, Pollen, Capitulum inflorescence, Tapetum, *Tajetes patula*

* Corresponding Author: frezanejad@uk.ac.ir