تاریخ چاپ زمستان ۱۳۹۲

# بررسی مراحل تکوین دانهٔ گرده و کیسه‌های ترشحی گلبرگ در دارابی از تیرهٔ مرکبات

سعید آیریان*، عاطفه دارش؛ دانشگاه خوارزمی، دانشکده علوم زیستی

## چکیده

گونه‌های جنس *سیتروس* در مناطق مختلف استان فارس یافت می‌شود. هدف از این پژوهش بررسی مراحل و چگونگی تکوین دانهٔ گرده و کیسه‌های ترشحی گلبرگ در گیاه دارابی[۱] است. برای این پژوهش گل‌ها و غنچه‌ها از باغ‌های جهرم، برداشت شدند، در فیکساتور FAA تثبیت و سپس در الکل ۷۰% نگه‌داری شدند. نمونه‌ها پس از آماده‌سازی و قالب‌گیری در پارافین، با میکروتوم برش‌گیری گردید و برای بررسی کیسه‌های ترشحی و گلبرگ در مخلوط الکل و گلیسیرین قرار داده شد و پس از برش دستی در زیر میکروسکوپ نوری مشاهده شدند. نتایج نشان داد که در این گیاه بساک‌ها دارای ۴ کیسهٔ گرده است. سیتوکینز همزمان است و تترادهای میکروسپور فقط از نوع تتراهدرال[۲] است. دانه‌های گرده در زمان انتشار دو یاخته‌ای، دارای چهار شکاف رویشی با تزئینات شبکه‌ای و چاله‌ای هستند. در گلبرگ‌های مراحل اولیه، سه گروه بافتی دارای سلول‌های کاملا فشرده و در حال تقسیم بودند و طی تکوین، تقسیم در سلول‌های اپیدرمی کاهش یافت. تمایز بافت پارانشیمی منحصر به افزایش ابعاد سلول‌ها، ضخامت دیواره‌ای و فضای بین سلولی شد و تعداد و اندازهٔ دسته‌های آوندی نیز طی مراحل نمو افزایش یافت. شکل‌گیری کیسه‌های ترشحی در گلبرگ، به این صورت است که بنیان گذاری کیسهٔ منحصر به اولین مرحلهٔ تکوین است و همزمان با مراحل تکوین گلبرگ، این ساختار فقط افزایش ابعاد می‌دهد.

## مقدمه

در سال‌های اخیر به زیست‌شناسی تکوینی زایشی که بررسی مراحل مختلف تکوین، یعنی اندام‌زایی، تکوین پرچم و دانه گرده، تکوین تخمک و مگاگامتوفیت را شامل می‌شود، بیش‌تر توجه شده است. توسعهٔ دانش زیست‌شناسی تکوینی و بررسی چگونگی و مراحل تکوین اندام‌های تولید مثلی، برای حفظ گیاهان، به‌ویژه گیاهان نادر و در حال انقراض و مهم در بخش کشاورزی ضروری است [۹].

گیاهان متعلق به جنس *سیتروس* معروف به مرکبات، به‌علت ویژگی‌های اختصاصی از جمله وجود کیسه‌های ترشحی و تولید اسانس با رایحهٔ مطبوع و داشتن میوه‌های خوراکی، در مناطق مختلف کشت می‌شوند [۱].

محصول فراوان مرکبات در سواحل دریای خزر و جنوب ایران، این کشور را به‌عنوان یکی از تولید کننده‌های

**واژه‌های کلیدی**: میکروسپورزایی، تکوین کیسهٔ ترشحی، تیره سدابیان
دریافت ۹۱/۱۱/۷ پذیرش ۹۲/۴/۹
***نویسنده مسئول** irian@khu.ac.ir

۱. *Citrus grandis* L. ۲. tetrahedral



[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

مهم مرکبات به جهان معرفی کرده است [۲]. رایحهٔ خوش مرکبات همیشه انگیزه‌ای برای استخراج اسانس‌های روغنی معطر است و به‌همین علت محصول دوم مرکبات به‌شمار می‌آید. اسانس این گیاهان در صنعت داروسازی نیز به‌دلیل خواص ضد میکروبی و ضد قارچی، استفاده بسیار دارد [۱۰].

دارابی از اجداد گریپفوروت است و مانند آن دارای پوستی ضخیم است که به‌راحتی از قسمت خوراکی جدا می‌شود. گلبرگ‌های دارابی به رنگ سفید مایل به زرد و با اندازه‌ای حدود ۱/۵-۳/۵ سانتی‌متر و تا حدودی در خارج دارای کرک و نقاط سبز و زرد غده‌دار هستند [۱۱].

با توجه به این‌که تا کنون بر روی گیاه دارابی بررسی‌های بافت‌شناسی و تکوینی صورت نگرفته است، به همین سبب پژوهش حاضر از جنبهٔ تشریحی به این مسئله پرداخته است.

## مواد و روش‌ها

برای بررسی تکوین دانه‌های گردهٔ *سیتروس گرندیس*، گل‌ها و غنچه‌های گیاه بررسی شده از گیاهان طبیعی رویش یافته در باغ‌های شهرستان جهرم، واقع در جنوب استان فارس، در مراحل مختلف نمو برداشت شدند و در تثبیت کنندهٔ FAA و در الکل ۷۰% نگه‌داری شدند. نمونه‌ها پس از قالب‌گیری در پارافین با میکروتوم برش‌گیری شدند. رنگ‌آمیزی با ائوزین و هماتوکسیلین انجام گرفت. مراحل تکوین پرچم در چندین برش با میکروسکوپ نوری بررسی شد. برای هر مرحله حداقل ۱۰ گل برش‌گیری و از بهترین آن‌ها عکس‌برداری شد. برای بررسی کیسه‌های ترشحی گلبرگ دارابی، گلبرگ‌ها در مراحل تکوینی جوان و میان‌سال و بالغ جمع‌آوری و در محلول گلیسیرین و الکل قرار داده شد و بعد از سپری شدن زمان لازم، با استفاده از یونولیت و تیغ از هریک از قطعات به‌صورت جداگانه برش‌های عرضی به ضخامت ۲۵ تا ۳۰ میکرون تهیه شد. برش‌ها پس از شستشو با آب مقطر در آب ژاول ۵% قرار گرفتند و برای حذف کامل محتویات سلولی و نیز خنثی شدن اثر باقی‌مانده آب ژاول، برش‌ها ۳ تا ۵ دقیقه در اسید استیک ۳% قرار گرفتند و سپس عمل شستشو با آب مقطر دوباره انجام شد. با رنگ آمیزی مضاعف آبی متیل و کارمن زاجی برش‌ها رنگ‌آمیزی شدند، سپس برش‌های رنگ‌آمیزی شده بر روی لام قرار گرفتند و در زیر میکروسکوپ نوری مشاهده شدند.

## نتایج

### تکوین بساک و دانه گرده

بساک به‌صورت تتراسپورانژ یا چهار کیسهٔ گرده‌ای است که با دیواره‌های خارجی و داخلی احاطه شده‌اند (شکل۱ A) در این گونه میکروسپوروسیت‌ها با سیتوپلاسم متراکم، اندازهٔ بزرگ و هسته‌های مشخص با یاخته‌های بافت احاطه کننده متفاوتند که به‌صورت چند سلول چند وجهی قرار گرفته‌اند. هر میکروسپورانژ در ابتدای نمو از یک گروه یاخته‌های زیر اپیدرمی به‌نام آرکسپور تشکیل شده که با تقسیمات مماسی خود بافت‌هاگـزا



[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

و لایه‌های جداری میکروسپورانژ را تولید می‌کنند (شکل ۱ B). با شروع میوز، در اطراف میکروسپوروسیت‌ها، کالوز شروع به تشکیل می‌کند که در تصاویر میکروسکوپی تهیه شده به‌صورت لایه‌ای ضخیم و شفاف در اطراف میکروسپوروسیت‌ها (شکل ۱ C) و تترادها (شکل ۱ D) قابل رؤیت است. با تقسیم میوز I، در یاخته‌های مادر گرده، دو یاخته n کروموزومی و با تقسیم میوز II، ۴ یاخته n کروموزومی (هاپلوئید) که تتراسپور نام دارد، به‌وجود می‌آید. چنان‌که در شکل‌ها دیده می‌شود، ضمن تکوین دانه‌های گرده، دیواره‌های بساک نیز دست‌خوش تغییراتی مانند تحلیل و از بین رفتن لایه تاپی (مغذی) می‌شوند (شکل ۱ C).

هر میکروسپور از مراحل میوز عبور می‌کند، به‌طوری‌که ابتدا وارد پروفاز I می‌شود، سپس به‌ترتیب از مراحل متافاز I عبور می‌کند و بدین ترتیب تقسیم اول میوز کامل می‌شود. یاخته‌های‌هاپلوئید حاصل از میوز I بلافاصله وارد تقسیم میوز II می‌شوند و از مراحل متافاز II ، آنافاز II و تلوفاز II عبور می‌کنند که به تشکیل تترادهای میکروسپوری منجر می‌شود. تترادها فقط از نوع تتراهدرال هستند (شکل۱ D).

پس از تکمیل میوز II تقسیم سیتوپلاسم به‌طور هم‌زمان صورت می‌گیرد و (سیتوکینز از نوع هم‌زمان)، چهار یاختهٔ میکروسپور (تتراد) به‌وجود می‌آید (شکل ۱ D). در این مرحله دیوارهٔ کالوزی در اطراف تترادها و لابه‌لای مونادها به‌خوبی مشخص است. میکروسپورها در زمان آزاد شدن هنوز واکوئله نیستند و دارای سیتوپلاسم متراکم، شکل منظم با یک هستهٔ مشخص و قرار گرفته در مرکز یاخته هستند (شکل ۱ E)، اطراف هر میکروسپور را دیواره‌ای اگزینی فرا گرفته است. پس از تحلیل دیواره کالوزی از اطراف تتراسپور و آزادی میکروسپورهای جوان، دیواره انتین در مجاورت سیتوپلاسم تشکیل می‌شود (شکل ۱ E). در این گونه، چهار شیار رویشی بر روی دیوارهٔ گرده وجود دارد. با توسعهٔ واکوئل بزرگ، سیتوپلاسم و هسته دانهٔ گرده را به کناره‌ها می‌راند (شکل ۱ F)، سپس هسته به‌روش میتوز تقسیم می‌شود و دو هسته نابرابر را به‌وجود می‌آورد: یک هستهٔ بزرگ رویشی و یک هستهٔ کوچک زایشی که به تشکیل دانه گرده دو هسته‌ای و نهایتاً دو یاخته‌ای منجر می‌شود (شکل ۱ G) که پس از شکوفایی بساک آزاد می‌شوند (شکل ۱ H)، در این‌جا لایهٔ مکانیکی دیوارهٔ بساک ضخیم و دارای تزئینات چوبی می‌شود. بنا بر این در گونه *سیتروس گرندیس* دانه‌های گرده بالغ آزاد شده از بساک دو یاخته‌ای است، دانه‌های گرده تقریبا کروی شکل و دارای چهار شیار روی دیوارهٔ گرده هستند که در محل شیارها اگزین وجود ندارد و انتین ضخیم‌تر است.

**تکوین کیسه‌های ترشحی**

نتایج برش عرضی از گلبرگ در مراحل مختلف تکوین، نشان می‌دهد که بافت اپیدرم به تدریج دارای افزایش ابعاد سلول‌ها، کوتیکول ضخیم‌تر و تعداد روزنه کم‌تر از نوع هم سطح می‌شود. در این مراحل، در دیواره‌های سلولی به‌خصوص دیواره‌های آنتی کلین، افزایش ضخامت دیده می‌شود (شکل۲).



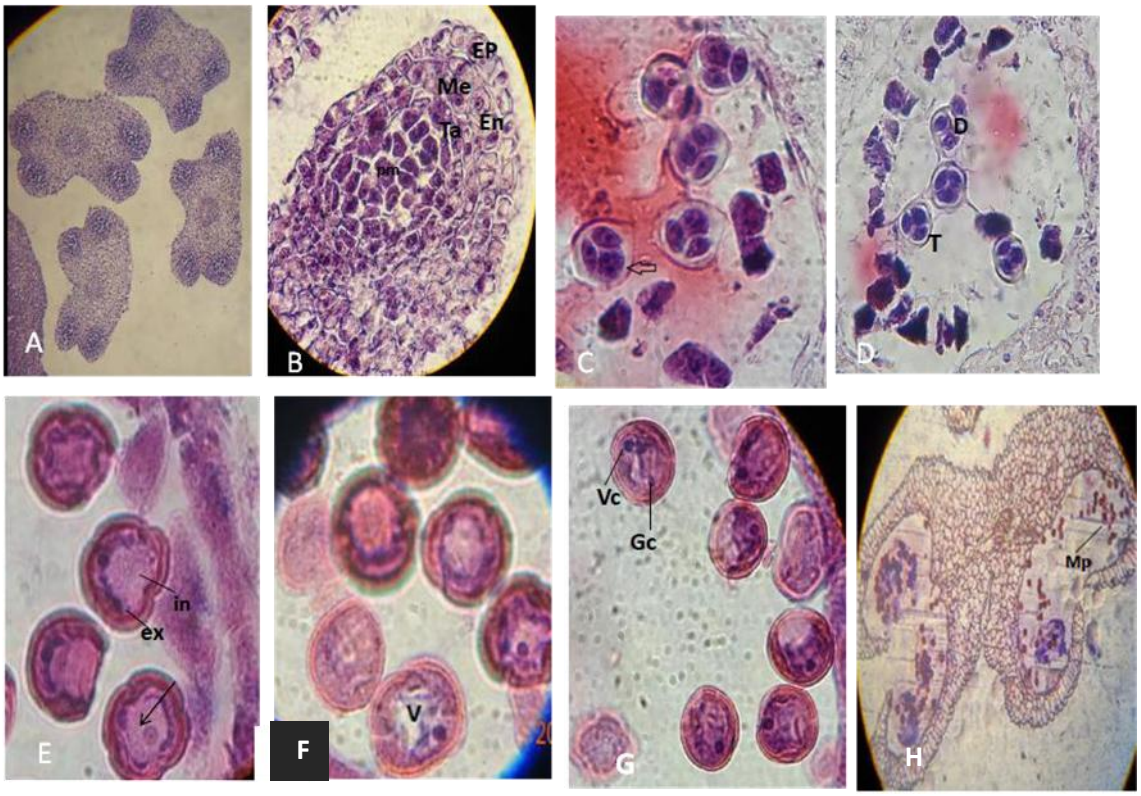
[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

سلول‌های پارانشیمی در زیر اپیدرم با فضای سلولی قرار گرفته‌اند که به‌تدریج به‌سمت درون گلبرگ این فضاها بیش‌تر شده است. این سلول‌ها در قسمت درونی به فرم کشیده در آمده‌اند و به‌نظر می‌رسد از طریق بازوهایی که به‌سمت هم می‌فرستند، با یک‌دیگر ارتباط برقرار می‌کنند (شکل ۲).

در تکوین کیسه‌های ترشحی، مشاهده‌های بافت‌شناسی، روند تکوینی مشابهی را در کیسه‌های ترشحی میوه نشان می‌دهد. برای بررسی تغییرات این ساختار ۵ مرحله در نظر گرفته شده است:

۱. مرحلهٔ ۲-۶ سلولی، ۲. مرحلهٔ تشکیل توده‌ای کروی شکل نامتمایز، ۳. مرحلهٔ تمایز بین سلول‌های داخلی و خارجی کیسهٔ ترشحی، ۴. شروع تحلیل رفتن سلولی، ۵. کامل شدن کیسه ترشحی.

بعد از این مرحله تمایز بین سلول‌ها آغاز می‌شود و سلول‌های داخلی[۱] دارای دیواره نازک و سیتوپلاسم غلیظ می‌شوند. سلول‌های اطراف را که دیواره‌ای ضخیم و سیتوپلاسمی رقیق‌تر دارند سلول‌های مرزی[۲] می‌نامند (شکل۳ A).



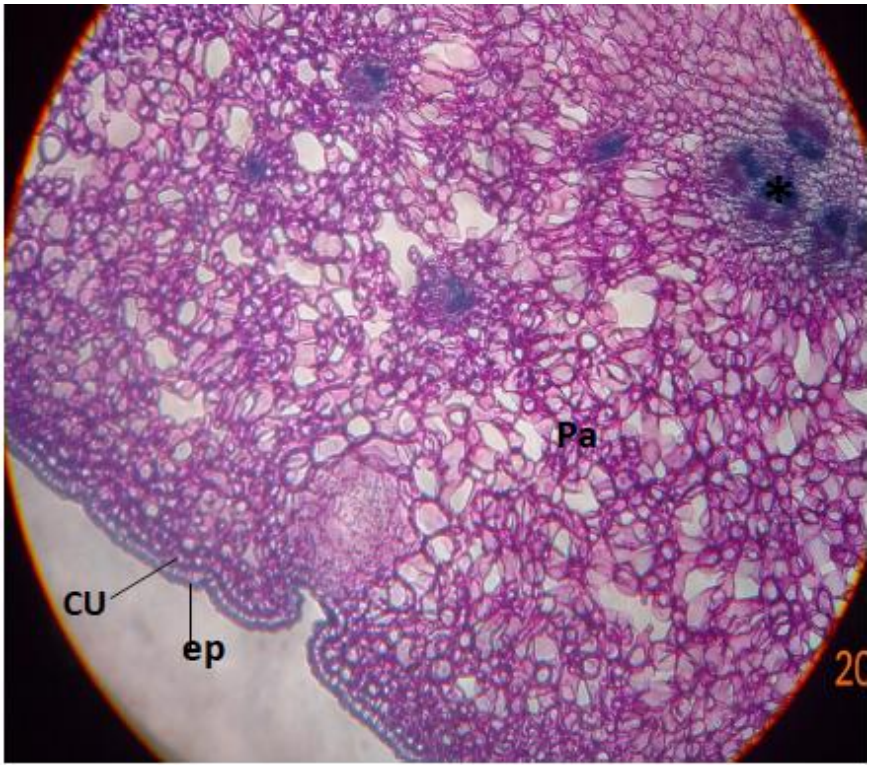

**شکل ۱. مراحل تکوین بساک و دانهٔ گرده در *سیتروس گرندیس*: A) بساک دارای چهار خانه، B) میکروسپوروسیت‌ها (pmc) با سیتوپلاسم متراکم، اندازهٔ بزرگ و هسته‌های مشخص از یاخته‌های بافت احاطه کننده متمایز شده‌اند و در اطراف آن‌ها کالوز تشکیل می‌شود. سه لایه دیوارهٔ بساک قابل تشخیص است: اپیدرم (EP)، لایه مکانیکی (En)، لایه تاپی (Tap)، C) سیتوکینز از نوع همزمان در شکل مشاهده می‌شود، D) آرایش میکروسپورها در داخل پوشش کالوزی از نوع تتراهدرال است. میکروسپورها (گرده‌های جوان) رها شده از تتراد، E) شکل میکروسپورها منظم و هسته منفرد آن‌ها قابل مشاهده است؛ چهار شیار رویشی دانه گرده دیده می‌شود و اگزین (ex) و انتین (in) که در محل شیارها وجود ندارد در شکل علامت گذاری شده است، F) سلول رویشی (VC) و سلول زایشی (GC)، G) باز شدن بساک و خروج دانه‌های گرده بالغ از آن، H) بزرگ شدن واکوئل و به کنار راندن هسته**

۱. inner cell ۲. boundary cell

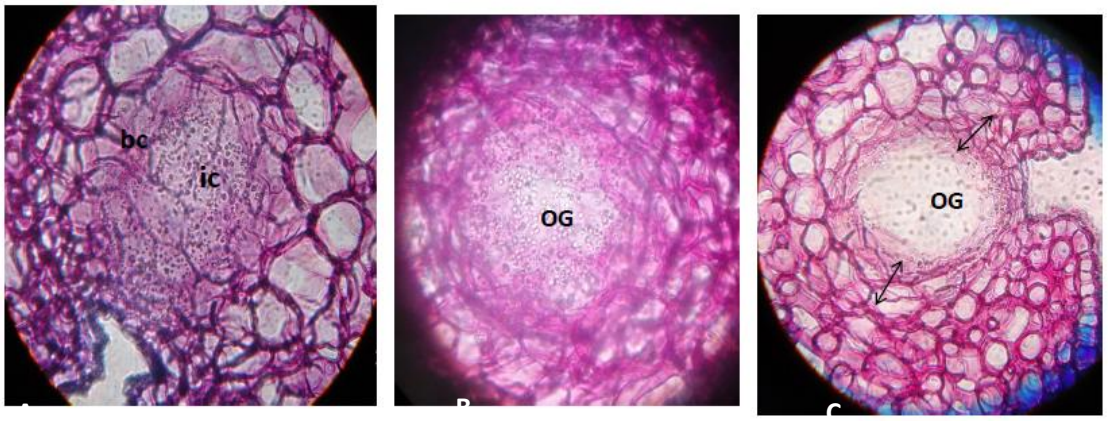


[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

در مرحلهٔ تجزیهٔ سلولی، ابتدا به‌علت از هم پاشیدن و از بین رفتن سلول مرکزی، حفرهٔ کوچکی تشکیل می‌شود که در نهایت به حفره‌ای بزرگ تبدیل می‌شود. سلول‌هایی که اطراف حفره قرار دارند، در مقایسه با سلول‌های کشیده بیرونی دارای دیوارهٔ نازک و سیتوپلاسم غلیظتری هستند که به‌صورت غلاف، سلول‌های ترشحی را در بر می‌گیرد. ضخامت دیواره‌ها احتمالاً به‌منظور استحکام بخشیدن به کیسهٔ ترشحی است (شکل ۳ A, B, C). کیسه‌های ترشحی در گلبرگ دارابی در نزدیکی اپیدرم فوقانی قرار دارند. به‌تدریج به‌سمت گلبرگ در گل بالغ، حجم و تعداد لایه‌های کیسه‌های ترشحی افزایش می‌یابد و سلول‌های ترشح کنندهٔ اسانس، سیتوپلاسم خود را از دست می‌دهند.




**شکل ۲. اپیدرم (Ep)، کوتیکول (Cu)، پارانشیم (Pa) * دستجات اوندی**




**شکل۳. مراحل تمایز سلول‌های کیسهٔ ترشحی (OG). سلول‌های داخلی (ic)، سلول‌های مرزی (bc)**



[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

## بحث

### بساک و دانه گرده

در گونهٔ بررسی شده، در مراحل اولیه، بساک تنها شامل پروتودرم (یا اپیدرم) و یک تودهٔ مریستم زمینه است. نمو چهارلایه‌ای دیواره بساک بر اساس تیپ دو لپه‌ای انجام گرفت [۱۲]. در شروع تمایز بساک، بافت‌هاگزا از چند سلول به‌هم چسبیدهٔ چندوجهی با رنگ‌پذیری زیاد تشکیل شده است که با لایه‌ای زیراپیدرمی احاطه شده است. این لایه ضمن تقسیم و تمایز، لایه‌های سازنده دیوارهٔ کیسه گرده را ایجاد می‌کند که داخلی‌ترین لایهٔ آن لایه مغذی است. در نهان‌دانگان دو تیپ اصلی نمو لایهٔ مغذی (تاپی) بساک قابل تشخیص است: ترشحی (جداری) و آمیبی (پلاسمیدی) [۱۳]. پس از تقسیم تودهٔ هاگزا، سلول‌های حاصل بزرگ می‌شوند و به سلول‌های مادر گرده سازمان می‌یابند. از ابتدای پروفاز ۱ دیوارهٔ کالوزی ویژه در اطراف سلول‌های مادر گرده شروع به تشکیل می‌کند و تا تشکیل تتراسپورها باقی می‌ماند.این دیواره سلول‌های در حال تقسیم را از برهم‌کنش با سلول‌های دیگر مصون نگه می‌دارد. تشکیل و پایداری این دیواره با یافته‌های دیگر محققان هم‌خوانی دارد [۱۴]، [۱۵]، [۱۶]، [۱۷]، [۱۸].

قبل از آزادی دانهٔ گرده، دیوارهٔ بساک (لایهٔ مکانیکی) ضخیم شده است، اما دیوارهٔ خارجی که به اپیدرم نزدیک‌تر است ضخیم نمی‌شود. ضخامت‌ها U شکل است و شکاف آن به‌سمت اپیدرم قرار می‌گیرد. به این لایهٔ سلولی اندوتسیوم[۱] می‌گویند که دارای تزئینات چوبی زیادی است و باز شدن کیسهٔ گرده به‌دلیل این لایه است. امجد[۲] در ۱۹۹۲ نشان داد که در شرایط حرارت‌های بالا نمو لایهٔ مکانیکی متوقف می‌شود و بساک‌ها به‌صورت بسته باقی می‌مانند، بنا بر این این لایه در شکافتگی بساک دخالت دارد [۱۹]. لایه یا لایه‌های سلولی زیر اندوتسیوم قابل ارتجاع هستند و در طی نمو کیسهٔ گرده به‌هم فشرده می‌شوند. این لایه‌ها در برخی گیاهان از بین رفته‌اند چنان‌که تشخیص آن‌ها در بساک بالغ قبل از شکوفایی مشکل است [۲۰].

لایهٔ میانی دو لایهٔ سلولی موقت یا ناپایدار است و در مرحلهٔ جدا شدن تتراسپورها از یک‌دیگر تجزیه می‌شود. در برخی از گونه‌های گیاهی مانند سیاه دانه و سوسن، تعداد لایه‌ها به ۲ تا ۵ می‌رسد و تا زمان شکوفایی بساک پایدار باقی می‌ماند. موقت بودن این لایه در پروانه آساها نیز نشان داده شده است [۲۱]، [۳]، [۴]، [۲۲].

روند تکوین در بساک دارابی از جمله تشکیل میکروسپور و دانه‌های گرده، تشکیل بافت مغذی، ایجاد ضخامت در لایهٔ مکانیکی اندوتسیوم و عدم وجود ضخامت در لایه پری‌کلین خارجی سلول‌های آن وجود تزئینات چوبی در لایهٔ مکانیکی، نحوهٔ باز شدن کیسهٔ گرده و ساختار دانهٔ گرده با یافته‌های دیگر پژوهش‌گران در بارهٔ گیاهان گلدار هم‌خوانی دارد [۲۰]، [۲۳].

با آغاز میوز و آمادگی سلول‌های مادر میکروسپور برای تقسیم، دیوارهٔ کالوزی در اطراف آن‌ها تشکیل می‌شود و پس از تشکیل تتراسپورها این دیواره تجزیه می‌شود، به‌نظر می‌رسد این دیواره سلول‌های در حال تقسیم

۱. endothecium ۲. Ahmed



[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

را از برهم‌کنش با سایر سلول‌ها و مواد سیتوپلاسمی در مرحلهٔ حساس میوز حفظ می‌کند. مشابه اغلب دو لپه‌ای‌ها، تقسیم سیتوپلاسمی در این گیاه از نوع همزمان است. همچنین مراحل تکوین گرده در دارابی با مراحل تکوین گرده در سایر نهاندانگان دولپه‌ای همانند است و با تحقیقات دیگر پژوهش‌گران همخوانی دارد [۲۱]، [۸]، [۵]، [۶]، [۷].

**تکوین کیسه‌های ترشحی**

در این پژوهش به بررسی مراحل تکوینی کیسه‌های ترشحی میوه پرداخته شده است. بر اساس نتایج به‌دست آمده، اندازهٔ کیسه‌های ترشحی اسانس ارتباطی با درجهٔ بلوغ آن‌ها ندارد. بررسی‌های ساختاری نشان می‌دهد که همهٔ کیسه‌های ترشحی با پایه‌ای مخروطی شکل، متشکل از چندلایه سلولی به اپیدرم متصل هستند. نایت[۱] و همکاران با بررسی میوهٔ پرتقال واریته ناول گزارش کردند کیسه‌های ترشحی از همان مراحل اولیهٔ تکوین با ساختاری پایه‌ای به اپیدرم متصلند و سلول‌های تشکیل دهندهٔ پایه نسبت به سلول‌های پارانشیمی اطراف اندازهٔ کوچک‌تر و شکلی متفاوت دارند[۲۴].

کیسهٔ ترشحی ساختاری سه بعدی دارد و با توجه به این‌که برش از چه قسمتی از آن گرفته شود، به‌صورت پایه‌دار یا بدون پایه قابل مشاهده است. اگر برش‌گیری از قسمت وسط کیسه ترشحی انجام شود، این ساختار به‌صورت پایه‌دار و اگر از قسمت‌های کناری برش‌گیری شود، به‌صورت بدون پایه مشاهده می‌شود. بر اساس تعداد و ویژگی‌های یاخته‌ای کیسهٔ ترشحی، تکوین تدریجی این ساختار به پنج مرحله تقسیم می‌شود. نتایج مذکور با گزارش نایت و همکاران در سال ۲۰۰۱ که مراحل تکوین کیسه‌های ترشحی را در میوه پرتقال ناول با در نظر گرفتن ویژگی‌های سلولی بافت، به شش مرحله تقسیم کردند، شباهت دارد [۲۴]. همچنین گزارش بوسابالیدیس[۲] و تسکوس[۳] در مورد ابتدایی‌ترین مرحلهٔ تکوین کیسه‌های ترشحی گونهٔ *سیتروس دلیسیوسا*[۴] مبنی بر دخالت دو سلول اپیدرمی و زیر اپیدرمی است [۲۵]. بر اساس مشاهدات پژوهش حاضر، به‌نظر می‌رسد که تشکیل حفرهٔ مرکزی کیسه‌های ترشحی اسانس در میوه دارابی از طریق لیزوژنی باشد. تامسون[۵] و همکاران با بررسی روی تکوین کیسه‌های ترشحی اسانس در پرتقال، تشکیل حفره را از طریق شیزوژنی[۶] اعلام کرده و جدایی دیوارهٔ سلول‌های مرکزی را نتیجهٔ کاهش مواد استحکام بخش می‌دانند. تونر[۷] و همکاران پدیدهٔ لیزوژنی در کیسه‌های ترشحی *سیتروس لیمون*[۸] را اعلام کردند [۲۶]، [۲۷]. در پژوهش حاضر مشخص شد که همزمان با بلوغ برگ کیسه‌های ترشحی افزایش ابعاد می‌دهند.

---

۱. Knight ۲. Bosabalidis ۳. Tsekos ۴. *Citrus deliciosa* L. ۵. Thamson
۶. schizogeny ۷. Tuner ۸. *Citrus lemon* L.



[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

## جمع‌بندی

پژوهش حاضر از جنبهٔ تشریحی به بررسی تکوین بساک و دانهٔ گرده در دارابی و نیز بررسی کیسه‌های ترشحی در گلبرگ آن با برش گیری‌های دستی و میکروتومی از طریق میکروسکوپ نوری پرداخته است و آن‌ها را از دیدگاه بافت‌شناسی بررسی کرده است. از این پژوهش می‌توان نتیجه گرفت که مراحل تکوین گرده در دارابی با مراحل تکوین گرده در سایر نهان‌دانگان دولپه‌ای یکسان است و همچنین تشکیل کیسهٔ ترشحی در دارابی از نوع لیزوژن است.

## منابع


۱. سلطنت خویی، *اصول تغذیه مرکبات*، مؤسسهٔ تحقیقات خاك و آب، مرکز تحقیقات کشاورزی مازندران (۱۳۷۱).

۲. ولفانگ دلفر فرتیس، *مرکبات کاشت و تغذیه*، ترجمهٔ دکتر محمود عظیمی تبریزی، انتشارات دانشگاه شهید چمران (۱۳۶۹).

۳. احمد مجد، مصطفی عبادی، *نمو گیاهی اساس یاخته ای* (ترجمه)، انتشارات مروارید (۱۳۷۵).

۴. احمد مجد، *بررسی برخی ویژگی‌های تشکیل دانه‌های گرده (میکروسپور) در لوبیای روغنی (سویا)*، مجلهٔ علوم دانشگاه آزاد اسلامی، جلد اول (۱۳۷۰).

۵. احمد مجد، سارا محمدی کلاجان، *بررسی تاثیر سموم مورد استفاده در سمپاشی سویا و برخی آلوده کننده‌های محیط بر تکوین گرده سویا*، مجلهٔ علوم دانشگاه آزاد اسلامی (۱۳۷۱).

۶. لیلا امجد، *بررسی مراحل تکوینی دانه‌های گرده، خواص آلرژی‌زایی و ضد آلرژی گرده‌های برخی گونه‌هایی از تیرهٔ اسفناجیان*، پایان نامهٔ کارشناسی ارشد، دانشگاه تربیت معلم تهران (۱۳۷۸).

۷. مهرنوش زنگنه ناصری، *بررسی ساختار تشریحی اندام‌های رویشی و زایشی، تکوین دانه‌های گرده و توان آلرژی‌زایی گرده‌های گیاه ابریشم مصری*، پایان نامهٔ کارشناسی ارشد، دانشگاه علوم و تحقیقات (۱۳۸۱).

۸. فاطمه موسوی، فرخنده رضانژاد، احمد مجد، سعید آیریان، *ساختار گل و نمو بساک و دانه گرده در درخت آسمانی (سیماروباسه)*، نشریه علوم دانشگاه خوارزمی، جلد۱۰، شمارهٔ ۴ (۱۳۹۱).

۹. عبدالکریم چهرگانی‌راد، سمیه حاجی صادقیان، فریبا محسن‌زاده، *مطالعهٔ مراحل تکوین دانه گرده و تخمک در Inula aucheriana DC.*، زیست‌شناسی گیاهی، جلد ۲، شمارهٔ ۶ (۱۳۸۹).

10. "Methods of sterilisation In: British Pharmacopoeia", 2 (1993) Appendixc M-A 149, London.

11. Y. Min Yin, "Study on the diverse centre of origin of pummelo germplasm", China Citrus 26 (1997) 3-5.

12. S. Irian, A. Majd, A. Hosseinzadeh, P. Jonubi, "A study on the allergenicity and ontogeny of *Acacia farnesiana* pollen in guinea pigs", Aerobiology, 29 (2012) 21-29.




[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

13. E. Pacini, G. G. Franchi, M. Hesse, "The tapetum: its form, function and possible phylogeny in Embryophyta", Pl. Syst. Evol, 149 (1985) 155-185.

14. X. Dong, Z. Hong, M. Sivaramakrishnan, M. Mahfouz, D.P.S. Verma, "Callose synthase (CalS5) is required for exine formation during microgametogenesis and for pollen viability in *Arabidopsis*", Plant J 42 (2005) 315-328.

15. S. Blackmore, A. H. Wortley, J. J. Skvarla, J. R. Rowley, "Pollen wall development in flowering plants", New phytologist 174 (2007) 483-498.

16. R. J. Scott, M. Spielman, H. G. Dickinson, "Stamen structure and function. Plant Cell", 16 (2004) 46-60.

17. C. Zhang, F. C. Guinel, B. A. Moffatt, "A comparative ultrastructural study of pollen development in *Arabidopsis thaliana ecotype*", Columbia and male-sterile mutant apt1-3, Protoplasma 219 (2002) 59-71.

18. M. Tucker, N. Paech, M. Willemse, A. Koltunow, "Dynamics of callose deposition and beta-1,3-glucanase expression during reproductive events in sexual and apomictic *Hieracium*", *Planta* 212 (2001) 487-498.

19. F. E. Ahmed, A. E. Hall, D. A. DeMason, "Heat injury during floral development in cowpea (*Vigna unguiculata*, *Fabaceae*)", Am. J. Bot 79 (1992) 784-791.

20. A. Fahn, Plant Anatomy, "Pergamon Press", Oxford, London (1989).

21. P. A. Busse, D. F. Galen, N. R. Lersten, "Pollen and tapetum development in *Desmodium glutinosum* and *D. Illinoense* (Papilionoideae; Leguminiosae)", *American Journal of Botany*, *56* (1969) 1203-1208.

22. A. Majd, H. Rolan, "Evolution de la pavoi special au coure de la microsporogenesis du *Soja hispida*", Grana 26 (1978) 213-221.

23. R. Goldberg, "Anatomy and histology of the Eureka lemon", Bot.Gaz., 104 (1993) 288-305.

24. T. G. Knight, A. Klieber, M. Sedgley, "The Relationship between oil gland and fruit development in Washington navel orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck)", Annals of Botany, 88 (2001) 1039-1047.

25. A. Bosabalidis, I. Tsekos, "Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten. II. Development of the essential oil-accumulating central space of the gland and process of active secretion", Protoplasma 112 (1982) 63-70.



[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]

26. W. W. Thomson, K. A. Platt-Alola, A. G. Endress, "Ultrastructureof oil gland development in the leaf of *Citrus sinensis*", Bot. Gaz, 137 (1976) 330 -340.

27. G. W. Turner, A.M. Berry, E.M. Cifford, "Schizogenous secretorycavities of *Citrus limon* (L.) Burm. F. and a reevaluation of the lysigenousgland concept", International Journal of plant Science, 159 (1998) 75-88.

[ Downloaded from c4i2016.khu.ac.ir on 2024-04-20 ]