

بررسی اندام‌زایی گل در گونه گل کاغذی (*Bougainvillea spectabilis* Willd.)

غلامرضا گوهری، سمیه نقی لو، علی موافقی^۱، محمدرضا دادپور^{۲*}

^۱ گروه زیست‌شناسی گیاهی، دانشکده علوم طبیعی، دانشگاه تبریز

^۲ گروه باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز

چکیده

گل کاغذی (*Bougainvillea spectabilis* Willd.) عضوی از تیره نیکتاژیناسه (Nyctaginaceae Juss.)، دارای اهمیتی اساسی در باغبانی و نیز علوم داروسازی، کشاورزی و محیطی است. علی‌رغم آن، نمو گل در این گونه هنوز به خوبی شناسایی نشده است. گل‌های دو جنسی و فاقد گلبرگ گل کاغذی، دارای یک گلپوش لوله‌ای پنج‌بخشی، ۸ پرچم با میله‌های نابرابر و یک برچه است که توسط براکته‌های نمایان و قرمزرنگ احاطه می‌شود. اپی‌فیلی، فیلو تاکسی و تمکن از مسائل مورفولوژیک مهم در گل‌های این گونه است. برای درک بهتر این مسائل، برای اولین بار مطالعه دقیق اندام‌زایی گل در این گونه توسط میکروسکوپ نوری انعکاسی انجام گرفت. نتایج حاصله نشان داد بخش‌های مختلف گل به ترتیب از سمت خارج به داخل تکوین می‌یابند. گلپوش اولین اندامی است که با الگوی ماریچی در حاشیه مرستم گل ظاهر می‌گردد. بلافاصله ۸ پرچم به طور متوالی در ماریچ ۳/۸ تشکیل می‌شوند. در نهایت، دیواره مادگی با رشد حاشیه‌ای اپکس گل تولید می‌گردد و سپس تخمک منفرد با برآمدگی تدریجی و تغییر شکل رأس مرستم گل ایجاد می‌گردد. بر مبنای نتایج به دست آمده، اپی‌فیلی که در گل کاغذی اتفاق می‌افتد، پس از کامل شدن نمو گل و در نتیجه الحاق بین بخش قاعده‌ای جوانه گل و براکته ایجاد می‌گردد.

واژه‌های کلیدی: اپی‌فیلی، تمکن، فیلو تاکسی، گل کاغذی، نمو گل

مقدمه

گیاهان زینتی شناخته شده‌ای است که به‌طور رایج در مناطق مختلف جهان پرورش داده می‌شود (Gillis, 1976). این گونه به لحاظ دارویی نیز از اهمیت ویژه‌ای برخوردار است و مطالعات اخیر، وجود خاصیت ضد ویروسی را در آن نشان داده است (Balasaraswathi et al., 1998).

گل کاغذی از تیره نیکتاژیناسه (Nyctaginaceae Juss.) و مشتمل بر ۱۸ گونه درختچه‌ای، بوته‌ای و پیچ است (Mabberley, 1997). از میان گونه‌های مختلف، گل کاغذی (*Bougainvillea spectabilis* Willd.)، از جمله

از دیگر صفت‌های با ارزش تاکسونومیکی است که در طی بررسی نمو گل قابل پی‌گیری هستند. با توجه به ویژگی‌های خاص ریخت‌شناختی گل در گونه گل کاغذی و نیاز به بررسی‌های تکوینی جهت آشکارسازی این صفات، در پژوهش حاضر بررسی جزئیات اندام‌زایی گل در این گونه مورد توجه قرار گرفت. هدف از این بررسی، تعیین الگوی نمو گل در گونه گل کاغذی و درک بهتر ویژگی‌های ریخت‌شناختی این گونه، از جمله حالت اپی‌فیلی و نمو تخمک‌های قاعده‌ای است.

مواد و روش‌ها

ابتدا از گیاهان کشت شده در گلخانه ایستگاه تحقیقاتی خلعت‌پوشان، وابسته به دانشکده کشاورزی دانشگاه تبریز، در فصل گلدهی نمونه‌برداری انجام گردید. نمونه‌برداری از اوایل اردیبهشت ماه تا اواسط خرداد ماه سال ۱۳۸۸، از هر پنج روز یک‌بار انجام شد. انتهای شاخه‌ها در اندازه‌ها و سنین مختلف جمع‌آوری و در تثبیت‌کننده FAA تثبیت گردید. به دنبال دوره ۲۴ ساعته تثبیت، آنگیری نمونه‌ها به مدت ۴۸ ساعت در غلظت‌های متوالی الکل ۷۰٪ و سپس الکل ۹۶٪ انجام گرفت. با پایان یافتن آنگیری از نمونه‌ها، رنگ‌آمیزی آنها توسط نیگروزین ۵/۰٪ محلول در الکل ۱۰۰٪ صورت گرفت (Dadpour et al., 2008). در مرحله بعد، فلس‌زدایی نمونه‌ها در زیر استرومیکروسکوپ Nikon SMZ1500 انجام گردید. در پایان، نمونه‌های آماده شده با بهره‌گیری از میکروسکوپ نوری بازتابشی Nikon E600D که دارای فیلتر بازتابشی زمینه تاریک و ابژکتیوهای کاتادیوپتريک بود، بررسی شدند. بدین منظور، هر نمونه در ظرف مخصوص محتوی الکل ۹۶٪ که در بخش مرکزی آن سوزن ظریفی تعبیه شده بود، استقرار

(Joseph et al., 2005; Ali et al., 2005) بر پایه یافته پژوهشگران، شبه انسولین پینیتول (pinitol) که برای نخستین بار از برگ‌های *B. spectabilis* به دست آمد، می‌تواند در مکمل‌های غذایی بیماران دیابتی، به عنوان پیش‌سازی برای انسولین استفاده شود (Sarah et al., 2004; Campbell et al., 2000).

محققانی که پیش از این گل کاغذی را بررسی کرده‌اند، بیشتر بر روی جنبه‌های رده‌بندی گیاهی (Standley, 1931)، به کارگیری تیمارهای فیتوهورمونی برای بهبود گلدهی (Steffen et al., 1988; Norcini et al., 1994) و همچنین بر روی به نژادی و تولید و تکثیر کولتیوارهای جدید متمرکز شده‌اند. علی‌رغم اهمیت زینتی گل‌های این گونه، تاکنون مطالعه محدودی بر روی تکوین و نمو بخش‌های مختلف گل انجام شده است. تنها مطالعه قابل ذکر در این زمینه، به سال ۱۹۸۲ (Sattler and Perlin) بر می‌گردد که در آن نمو گل در چند گونه تیره نیکتاژیناسه، از جمله گونه گل کاغذی مورد توجه قرار گرفته است. اگرچه این مطالعه تا حدی به روشن شدن الگوهای نمو گل در این گونه منجر شده، اما پیچیدگی‌های ریخت‌شناختی گل در این گونه، هنوز به طور کامل شناسایی نشده است.

از جمله ویژگی‌های درخور توجه در گل کاغذی، پیدایش گل‌ها در بخش میانی براکته است که این حالت اپی‌فیلی نامیده می‌شود. بروز اپی‌فیلی این سؤال را مطرح می‌کند که آیا گل از ابتدا در مرکز براکته ظاهر می‌گردد، یا این پدیده به دنبال جایگزینی تدریجی گل در مرکز براکته روی می‌دهد؟ (Cooper, 1932). وجود یک تخمک قاعده‌ای که از ویژگی‌های تیره نیکتاژیناسه است،

(شکل ۲C). ظهور چهارمین پریموردیوم گلپوش در سطح شکمی و در فاصله گلپوش اول و دوم اتفاق می‌افتد و در نهایت، آخرین پریموردیوم گلپوش در سطح پشتی و مقابل گلپوش سوم تشکیل می‌شود (شکل ۲C). بدین ترتیب، الگوی ماریپیچی در جریان تشکیل حلقه گلپوش مشهود است. در ادامه، اندام‌زایی گل با ظهور پریموردیوم‌های پرچمی دنبال می‌شود. الگوی ماریپیچی در جریان تکوین پرچم‌ها نیز قابل رؤیت است. دو پریموردیوم اول پرچمی به صورت دو برآمدگی کوچک در مقابل گلپوش اول و دوم در سطح شکمی ظاهر می‌گردند. به دنبال آن، ظهور سومین پریموردیوم پرچمی در سطح پشتی و در فاصله دو گلپوش سوم و پنجم اتفاق می‌افتد (شکل ۲D)، نمو خامه گل با تشکیل پریموردیوم پرچمی چهارم، در فاصله دو گلپوش اول و دوم و پریموردیوم پنجم در فاصله گلپوش اول و سوم دنبال می‌شود. ششمین پریموردیوم پرچم در فاصله گلپوش دوم و پنجم در سطح جانبی و هفتمین پریموردیوم پرچمی در مقابل چهارمین گلپوش ظاهر می‌گردند (شکل ۲E). در نهایت، پریموردیوم پرچم هشتم، آخرین پریموردیوم پرچمی است که در مقابل گلپوش سوم شکل می‌گیرد (شکل ۲F). با کامل شدن ظهور حلقه پرچمی و زمانی که هر هشت پریموردیوم پرچمی به‌طور متمایز قابل رویت اند، پریموردیوم برچه به صورت یک برآمدگی در مرکز گل نمایان می‌گردد (شکل‌های ۲G و ۲F). ظهور برچه پایان بخش مرحله اندام‌زایی گل است. به دنبال کامل شدن تکوین اندام‌ها الحاق بافتی بین بخش قاعده‌ای گل و براکته آغاز می‌گردد (شکل ۲I) و نتیجه آن در نهایت جای‌گیری گل بالغ در مرکز براکته خواهد بود.

یافت. تصاویر خام دیجیتالی توسط دوربین Nikon DXM1200 با وضوح ۱۳ مگا پیکسل، از سطوح مختلف فوکال نمونه برداشت شده، از آنها لایه‌های تصویری هم‌آوری شده به دست آمد. لایه‌های تصویری برای بهبود عمق میدان و به دست آوردن تصویر نهایی با کیفیت مطلوب ادغام و فرآوری گردیدند. برای این منظور، از روش‌های نوین فرآوری تصویر بهره‌گیری شد (Dadpour *et al.*, 2008).

نتایج

اندام‌شناسی گل

گل کاغذی واجد گل‌آذین گرزن سه‌گله است (شکل ۱A). هر یک از این گل‌ها توسط یک براکته بزرگ قرمز رنگ احاطه شده که بخش قاعده‌ای براکته به دمگل اتصال یافته است (شکل ۱B). برخلاف براکته‌های رنگی و نمایان، گل‌ها کوچک و غیرمشخص‌اند. گل‌های دو جنسی فاقد گلبرگ و دارای یک گلپوش ۵ بخشی لوله‌ای شکل هستند که اندام‌های داخلی را احاطه می‌کند (شکل ۱C). به دنبال حذف گلپوش، پرچم‌ها و برچه که مشتمل بر یک تخمک قاعده‌ای است، دیده می‌شوند (شکل ۱D).

تکوین گل

بررسی انجام گرفته نشان داد که اندام‌های گل در توالی رو به محور تکوین می‌یابند. گلپوش، نخستین حلقه گل است که در بخش پیرامونی مریستم گل ظاهر می‌گردد. دو بخش اول گلپوش با توالی سریع در بخش شکمی مریستم گل ظاهر می‌شوند (شکل‌های ۲A و ۲B). با فاصله اندکی، سومین پریموردیوم گلپوش در سطح پشتی تکوین می‌یابد

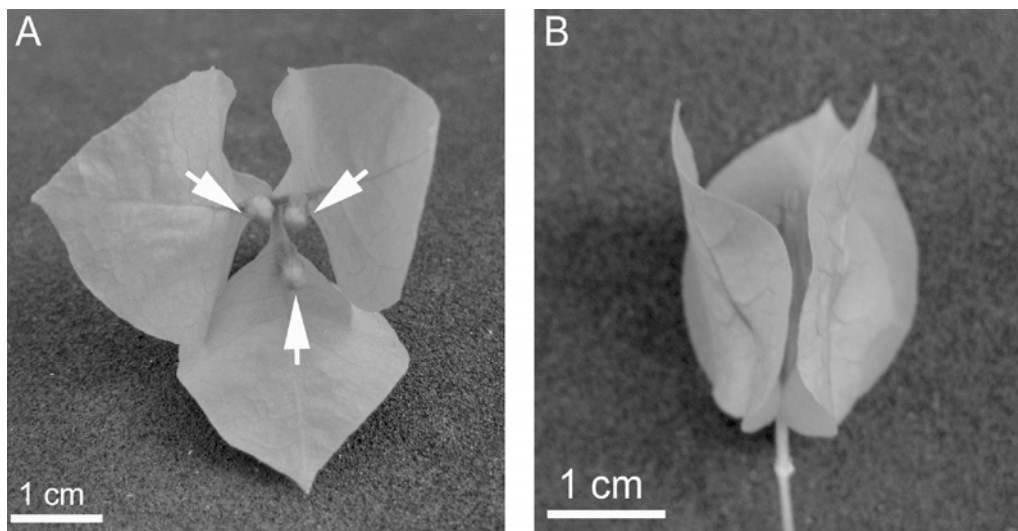
نمو اندام‌ها

به دنبال کامل شدن حلقه گلپوش رشد بینابینی در قاعده گلپوش‌های مجزا، به تشکیل حلقه پیوسته‌ای منجر می‌گردد (شکل ۳A). با ادامه نمو، این حلقه به شکل بخشی لوله‌مانند بالا آمده، کاملاً اندام‌های داخلی را احاطه می‌کند؛ به طوری که برای رؤیت نمو اندام‌های داخلی باید اقدام به حذف آنها نمود (شکل ۳B). تشکیل کرک‌ها بر روی حلقه گلپوش از مراحل میانی شروع شده، در نهایت، به صورت یکنواخت سطح لوله گل را می‌پوشاند (شکل ۳C).

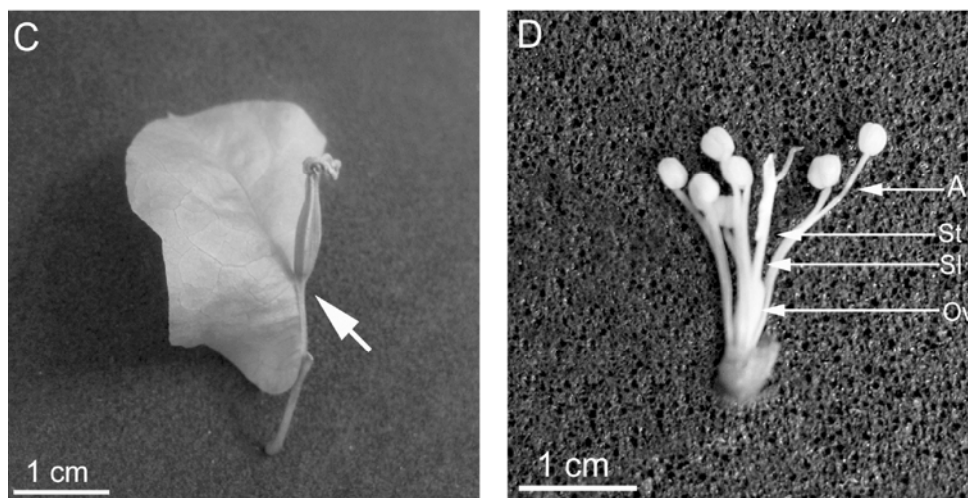
به دنبال رشد پریموردیوم‌های پرچمی، یک برجستگی در بخش رأسی پریموردیوم پرچمی نمایان می‌شود که نشانه تمایز بساک است (شکل‌های ۳D و ۳E). به دنبال آن، دو شکاف جانبی و شکاف شکمی در بساک‌ها تشکیل می‌گردد و همزمان با آن، رشد طولی میله پرچمی نیز اتفاق می‌افتد (شکل ۳F). در مراحل پایانی پرچم‌های کاملاً

تمایز یافته با بساک‌های دو لوبی و میله‌های نابرابر که در بخش قاعده‌ای اندکی به هم الحاق شده است، قابل رؤیت هستند (شکل ۳G).

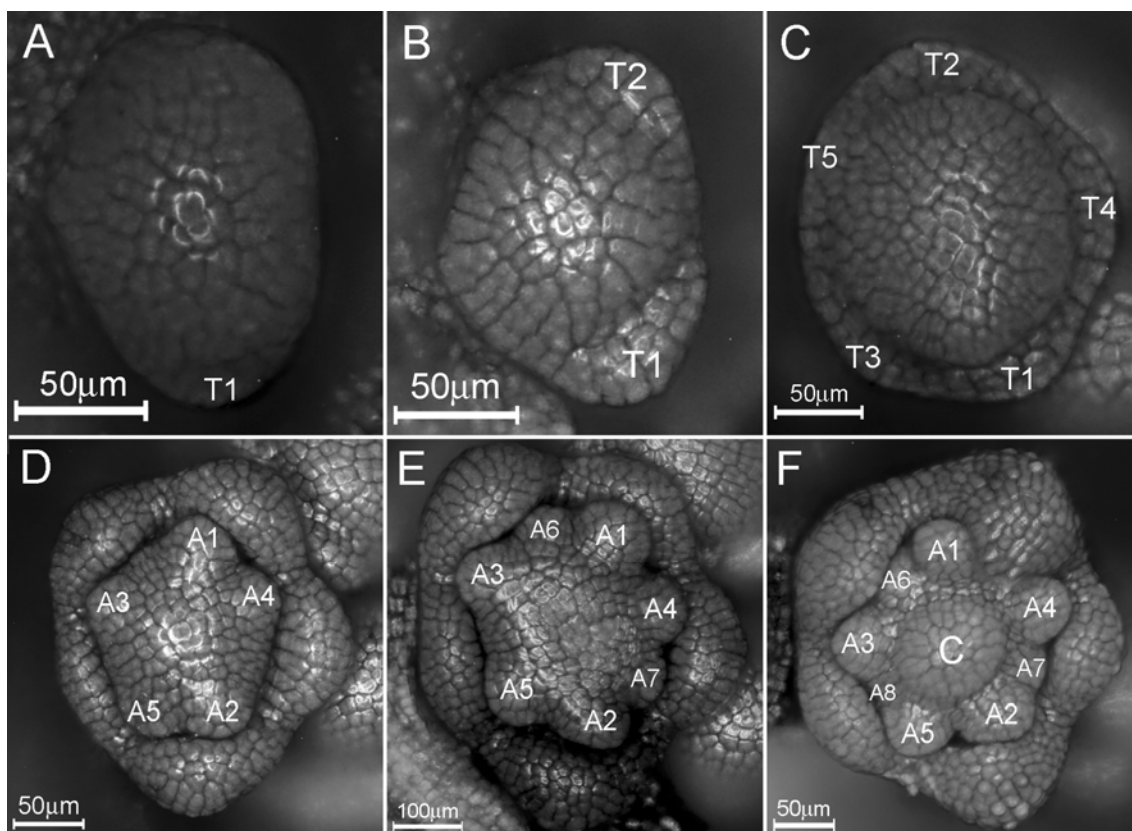
نمو مادگی با رشد نابرابر بخش شکمی و پشتی پریموردیوم برچه دنبال می‌شود که به تشکیل دیواره مادگی در بخش پشتی منجر می‌گردد و به دنبال آن، تخمک منفرد در مرکز حفره مادگی تکوین می‌یابد (شکل‌های ۲G و ۲H). تشکیل این تخمک در بخش قاعده‌ای، نتیجه رشد رأسی و تغییر شکل مریستم رأسی در این ناحیه است (شکل ۳H). به دنبال تشکیل تخمک، حفره مادگی به واسطه الحاق حاشیه‌های مجاور هم بسته می‌شود (شکل ۳I). در این هنگام، بخش پشتی دیواره مادگی به سمت بالا رشد یافته، خامه کوتاه و کلاله طویل‌گردد را تشکیل می‌دهد (شکل ۳J).



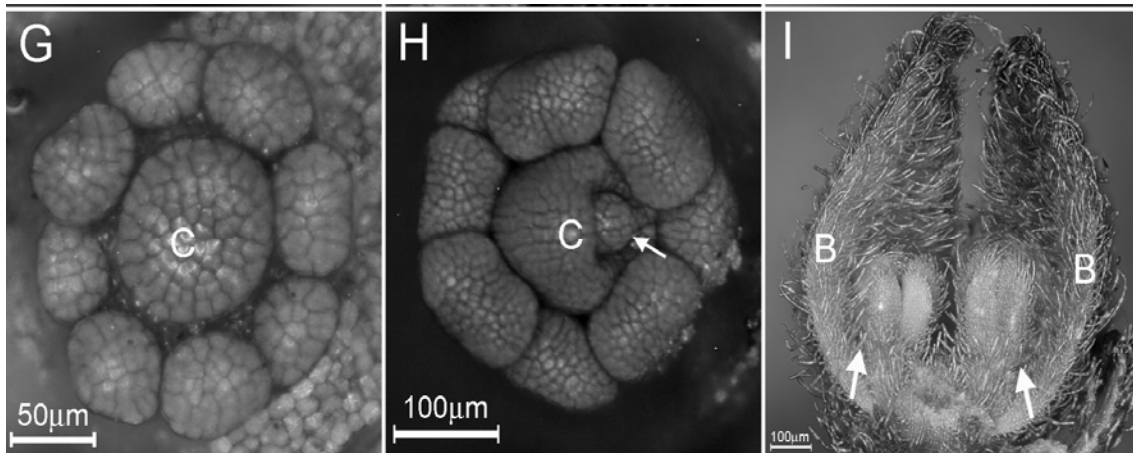
شکل ۱- ریخت‌شناختی گل: A و B) نمو گل آذین‌های گرزن سه‌گله در سطح فوقانی براکنه‌های رنگی و نمایان (گل‌ها با پیکان نشان داده شده است)؛



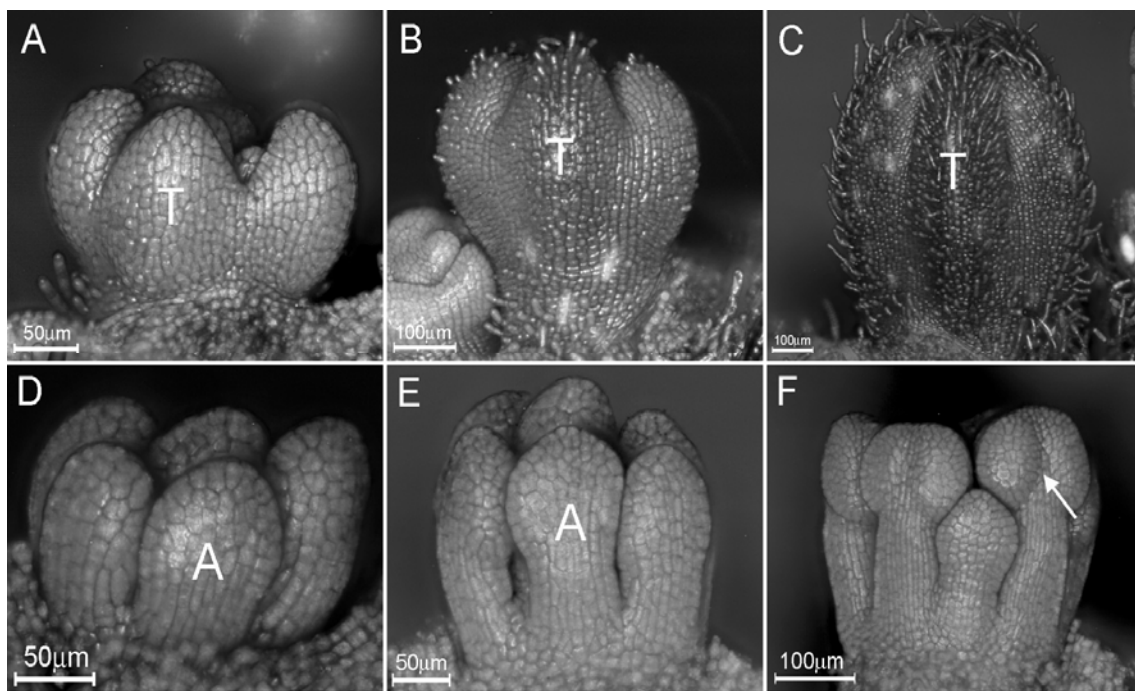
ادامه شکل ۱- ریخت‌شناختی گل: C) بروز اپی‌فیلی با اتصال دمگل با بخش قاعده‌ای براکته (محل اتصال با پیکان نشان داده شده است)؛ D) مشاهده پرچم‌های واجد بساک دو لوبی و میله‌های نا برابر و مادگی واجد کلانه پُر مانند. A: پرچم، Ov: تخمدان، SI: خامه، St: کلانه.



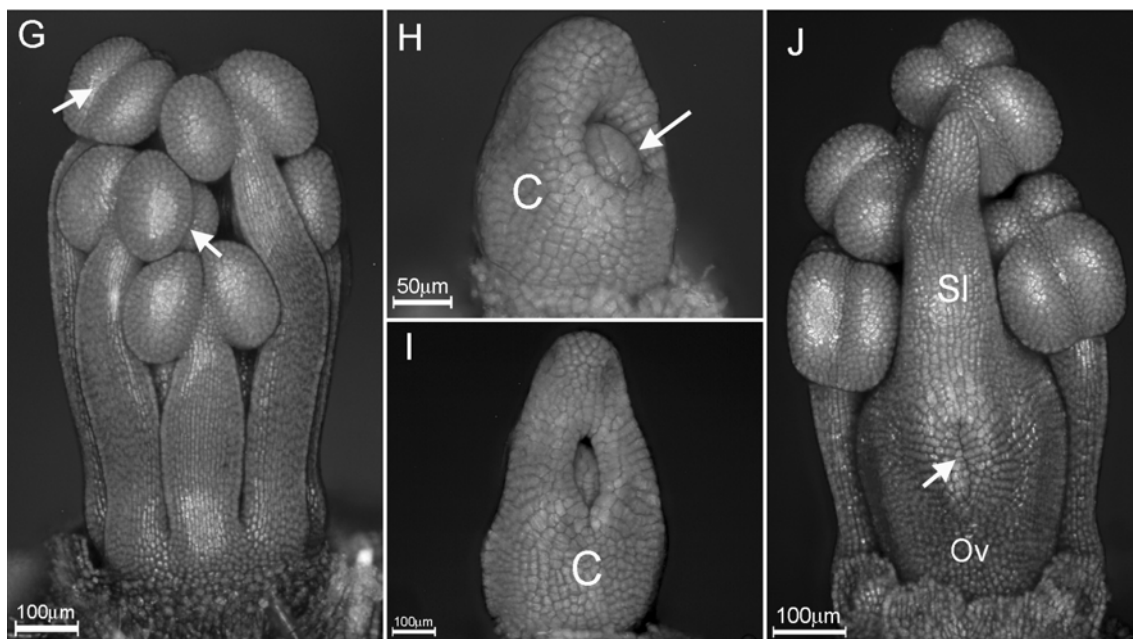
شکل ۲- روند تکوین اندام‌های گل: A) تکوین اولین بخش گلپوش در سطح شکمی؛ B) تکوین دومین بخش گلپوش در سطح شکمی؛ C) تکوین سومین بخش گلپوش در سطح پشتی و گلپوش چهارم و پنجم به ترتیب در سطوح شکمی و پشتی؛ D) ظهور اولین تا پنجمین پرموردیوم پرچمی با روند مارپیچی؛ E) تکوین ششمین و هفتمین پرموردیوم پرچمی در ادامه روند مارپیچی؛ F) کامل شدن تکوین پرچم‌ها و ظهور پرموردیوم برچه؛



ادامه شکل ۲- روند تکوین اندام‌های گل: (G: مشاهده پریموردیوم‌های پرچمی نمو یافته و برچه پس از حذف گلپوش؛ H) ادامه نمو پرچم‌ها و برچه و شکل‌گیری پریموردیوم تخمک در قاعده برچه (با پیکان نشان داده شده است)؛ I شروع الحاق سلولی بین بخش قاعده‌ای گل نمو یافته و براکت (با پیکان نشان داده شده است). A: پرچم، B: براکت، C: برچه، T: گلپوش.



شکل ۳- روند نمو اندام‌های گل: (A) آغاز به تشکیل حلقه گلپوش؛ (B) کامل شدن لوله گلپوش و احاطه اندام‌های داخلی توسط آن؛ (C) پوشیده شدن لوله گلپوش توسط کرک؛ (D) آغاز تمایز بساک با پهن‌شدگی بخش انتهایی پریموردیوم‌های پرچمی؛ (F) کامل شدن نمو پرچم‌ها با تشکیل شیار جانبی و میانی در بساک (با پیکان نشان داده شده است) و طولی شدن میله‌های پرچمی با طول‌های نابرابر؛



ادامه شکل ۳- روند نمو اندام‌های گل: G) کامل شدن نمو پرچم‌ها با تشکیل شیار جانبی و میانی در بساک (با پیکان نشان داده شده است) و طویل شدن میله‌های پرچمی با طول‌های نابرابر؛ H) تشکیل تخمک قاعده‌ای در حفره برچه (با پیکان نشان داده شده است)؛ I) الحاق بافتی حاشیه‌های برچه؛ J) تمایز مادگی و خامه در برچه نمو یافته. A: پرچم، C: برچه، Ov: تخمدان، SI: خامه، T: گلپوش.

بحث

نتایج بررسی حاضر در توافق با نتایج ارائه شده توسط Sattler و Perlin (۱۹۸۲) نشان داد که تکوین و نمو گل‌ها در هر گل آذین به صورت ناهمزمان اتفاق می‌افتد و ظهور اندام‌های هر گل در جهت رو به محور است. از ویژگی‌های بارز ریخت‌شناختی در گل کاغذی، وقوع حالت اپی‌فیلی است. اپی‌فیلی می‌تواند نتیجه فرآیندهای نموی کاملاً متفاوتی باشد؛ برای مثال در *Phyllonoma integerrima* (Turcz.) Britton از تیره *Phyllonomaceae* گل آذین در بخش فوقانی برگ جوان تکوین می‌یابد (Dickinson and Sattler, 1974). در بسیاری گونه‌های دیگر، مثل *Helwingia japonica* (Thunb.) F. Dietr. گل آذین در قاعده برگ تشکیل شده، سپس در طی نمو به بخش فوقانی برگ منتقل می‌شود (Dickinson and Sattler, 1975). به طور مشابهی دیده

شد که در گل کاغذی نیز گل‌ها در قاعده براکت تکوین می‌یابند و به دنبال کامل شدن نمو گل در نتیجه الحاق سلولی بین بخش قاعده‌ای گل در حال نمو و براکت، به تدریج در مرکز براکت جایگزین می‌شود. تشکیل تخمک قاعده‌ای در گونه گل کاغذی، یکی از اختصاصات مهم تیره نیکتاژیناسه است که بحث‌های زیادی درباره تعریف کلاسیک ارائه شده برای برچه به همراه داشته است. بر اساس این تعریف، مادگی مانند سایر اندام‌های گل، زایده‌ای برگ‌تلقی می‌شود که تخمک‌ها بر روی بافت‌های آوندی آن ظاهر می‌گردند. با وجود این، در تیره‌هایی مانند نیکتاژیناسه، اکثر محققان نشان داده‌اند که تخمک مستقل از دیواره برچه و به عنوان قسمتی جدا شده از محور گل تکوین می‌یابد (McDonald and Sattler, 1973; Kam, 1974; Galle, 1977) و بنابراین، از تعریف کلاسیک برچه پیروی نمی‌کند. در مقابل، اگر تعریف

تشکر و قدردانی

بدینوسیله از مدیریت امور پژوهشی دانشگاه تبریز برای فراهم نمودن زمینه‌های انجام این کار علمی تشکر و قدردانی می‌شود.

دیگر برچه به عنوان زاینده‌ای که تخمک‌ها را احاطه می‌نماید، در نظر گرفته شود (Sattler and Perlin, 1982)، نمو برچه و تخمک در تیره نیکتاژیناسه توجیه‌پذیر است.

منابع

- Ali, M. S., Ibrahim, S. A., Ahmed, F. and Pervez, M. K. (2005) Color versus bioactivity in the flowers of *Bougainvillea spectabilis* (Nyctaginaceae). *Natural Product Research* 19 (1):1-5.
- Balasaraswathi, R., Sadasivam, S., Ward, M. and Walker, J. M. (1998) An antiviral protein from *Bougainvillea spectabilis* roots; purification and characterisation. *Phytochemistry* 47(8): 1561-1565.
- Campbell, W. W., Haub, M. D., Fluckey, J. D., Ostlund, E. J. R., Thyfault, J. P., Morse-Carrithers, H., Hulver, M. W. and Birge, Z. K. (2004) Pinitol supplementation does not affect insulin-mediated glucose metabolism and muscle insulin receptor content and phosphorylation in older humans. *Journal of Nutrition* 4: 2998-3003.
- Cooper, D. C. (1932) The anatomy and development of the floral organs of *Bougainvillea glabra*. *American Journal of Botany* 19: 814-822.
- Dadpour, M. R., Grigorian, W., Nazemieh, A. and Valizadeh, M. (2008) Application of epillumination light microscopy for study of floral ontogeny in fruit trees. *International Journal of Botany* 4(1): 49-55.
- Dickinson, T. A. and Sattler, R. (1974) Development of the epiphyllous inflorescence of *Phyllonoma integerrima* (Turcz.) Loes.: Implications for comparative morphology. *Botanical Journal of the Linnean Society* 69:1-13.
- Dickinson, T. A. and Sattler, R. (1975) Development of the epiphyllous inflorescence of *Helwingia japonica*. (Helwingiaceae). *American Journal of Botany* 69:962-973.
- Galle, P. (1977) Untersuchungen zur Blütenentwicklung der Polygonaceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 98: 449-489.
- Gillis, W. T. (1976) *Bougainvilleas* of cultivation (Nyctaginaceae). *Baileya* 20: 34-41.
- Joseph, O., Adebay, O., Adesokan, A. A., Olatunji, L. A., Buoro, D. O. and Soladoye, A. O. (2005) Effect of ethanolic extract of *Bougainvillea spectabilis* leaves on hematological and serum lipid variables in rats. *Biochemistry* 17 (1): 45-50.
- Kam, Y. K. (1974) Developmental studies of the floret in *Oyzopsis uirescens* and *O. hpenoides*. *Canadian Journal of Botany* 52: 125-149.
- Mabberley, D. J. (1997) *The Plant Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McDonald, A. D. and Sattler, R. (1973) Floral development in *Myruagale* and the controversy over floral concepts. *Canadian Journal of Botany* 51: 1965-1976.
- Norcini, J. G., Aldrich, J. H. and McDowell, J. M. (1994) Flowering response of *Bougainvillea* cultivars to dickegulac. *HortScience* 29: 282-284.
- Sarah, H. B., Jones, R. B. and Bailey, C. J. (2000) Insulin-like effect of pinitol. *British Journal of Pharmacology* 30: 1944-1948.
- Sattler, R. and Perlin, L. (1982) Floral development of *Bougainvillea spectabilis* Willd., *Boerhaavia diffusa* L. and *Mirabilis jalapa* L. (Nyctaginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 84: 161-182.
- Standley, P. C. (1931) The Nyctaginaceae and Chenopodiaceae of northwestern South America. *Botanical series Field Museum of Natural History* 11: 73-114.
- Steffen, J. D., Sachs, R. M. and Hackett, W. P. (1988) Growth and development of reproductive and vegetative tissues of *Bougainvillea* cultured *in vitro* as a function of carbohydrate. *American Journal of Botany* 75 (8): 1219-1224.

The study of floral organogenesis in *Bougainvillea spectabilis* Willd.

Gholamreza Gohari, Somayeh Naghiloo, Ali Movafeghi¹ and Mohammad Reza Dadpour^{2*}

¹ Department of Plant Biology, Faculty of Sciences, University of Tabriz

² Department of Horticultural Sciences, Faculty of Agriculture, University of Tabriz

Abstract

Floral development in *Bougainvillea spectabilis* Willd., (Nyctaginaceae), together with the horticultural, pharmaceutical and agroforestry importance, is not yet well understood. The hermaphroditic and apetalous flowers of *B. spectabilis* have a 5-lobed tubular perianth, eight stamens with unequal filaments and one carpel. Epiphyllly, phyllotaxis and placentation are all important morphological problems in the flowers of this species. To understand these problems better, a detailed study on floral organogeny in the species was first completed using epi illumination light microscopy. Our results revealed that organs of one flower develop regularly from the outer to the inner. Tepals, were the first organs which appeared helically in the margins of floral meristem. Soon after, eight stamens arised sequentially in a 3/8 spiral. Finally, the gynoecial wall was produced by the peripheral growth of the floral apex and then, the single ovule was formed from the gradual upgrowth and transformation of the floral apex. Our results showed that epiphyllly was a result of cellular fusion between the base of the floral bud and subtended bract in *B. spectabilis*, which occured when floral development was completed.

Key words: Epiphyllly, Placentation, Phyllotaxis, *Bougainvillea spectabilis*, Floral development

*Corresponding Author: dadpour@tabrizu.ac.ir