

رویان‌شناسی درخت عرعر، یک گونه مهاجم از ایران

فاطمه موسوی^۱ و احمد مجد^{۲،۳}^۱مرکز زیست فضا و محیط زیست پژوهشگاه هوافضا، وزارت علوم، تحقیقات و فناوری، تهران، ایران؛ آگروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه خوارزمی،

تهران، ایران؛ آگروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه آزاد اسلامی، واحد تهران شمال، تهران، ایران

مسئول مکاتبات: فاطمه موسوی، moosavi@ari.ac.ir

چکیده. تیره تک‌یا Simaroubaceae متعلق به راسته Sapindales شامل ۲۲ سرده و ۱۰۹ گونه است. گونه *Ailanthus altissima* یا درخت پردیس، گونه‌ای بسیار مهاجم است که از لحاظ سیستماتیک متعلق به تیره عرعریان است. برخی از صفات تولیدمثلی برای بقا و گسترش گونه‌های مهاجم در محیط‌های جدید ضروری هستند و بررسی سیستم تولید مثلی این گونه‌ها در نوع خود جالب توجه است. تا به امروز، هیچ نوع بررسی رویان‌شناختی روی این گونه انجام نشده است و دانش ما در رابطه با رویان‌شناسی این گونه بسیار محدود است. یک مطالعه در رابطه با رویان‌شناسی گونه *A. altissima* و مقایسه تکوین بساک در گل‌های نر و ماده انجام شد تا دیدگاهی را در زمینه تعیین خصوصیات رویان‌شناختی در این گونه ارائه دهد. نتایج آزمایش‌های بافت‌شناسی نشان داد گل‌های نر دارای مادگی ناقص و بساک‌های چهارخانه‌ای هستند. پس از میوز سیتوکنیز از نوع همزمان است که تترادهای چهاروجهی را ایجاد می‌نماید. نمو دیواره بساک از نوع دولپه‌ای و تابی از نوع ترش‌چی است. گل‌های ماده دارای استامینود (پرچم‌های عقیم) هستند که سلول‌های مادر میکروسپور خیلی زود قبل از ورود به مرحله میوز تجزیه می‌شوند. تخمک‌ها واژگون، دوپسته‌ای و پرخورش هستند. نمو کیسه رویانی از نوع علف‌هفت‌بند و نمو رویان از نوع گل‌مغربی است. نمو اندوسپرم هسته‌ای آزاد است. هیپوستاز مشخص و کلاهیک خورشی تشکیل می‌شوند. این مشاهدات درک ما را از رویان‌شناسی و تشریح رویان گونه *A. altissima* به عنوان یک گونه مهاجم افزایش خواهد داد.

واژه‌های کلیدی: تخمک، درخت پردیس، بساک، رویان، هیپوستاز

The embryology of *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae): an invasive species from IranFateme Mousavi¹ & Ahmad Majd^{2,3}¹Space Biology and Environment Center, Aerospace Research Institute, Ministry of Science, Research and Technology, Tehran, Iran; ²Department of Plant Sciences, Faculty of Biological Sciences, Kharazmi University, Tehran, Iran;³Department of Biology, Faculty of Biological Sciences, Islamic Azad University, North Tehran Branch, Tehran, Iran

Correspondent author: Fateme Mousavi, moosavi@ari.ac.ir

Abstract. Simaroubaceae is a monophyletic family in the order Sapindales with 22 genera and 109 species. *Ailanthus altissima* (Mill) Swingle, also known as the tree of heaven, is a highly invasive species, which systematically belongs to Simaroubaceae. Reproductive characteristics are essential for the deployment and maintenance of invasive species in new environments and examination of the reproductive system of these species is interesting. To date, no embryological investigations had been directed to *A. altissima* and our knowledge on the embryology of this species was very limited. A study was carried out on the embryology of *A. altissima* and the comparison of anther development in male and female flowers in order to gain insights into defining embryological features in this species. According to the results of histological analysis, male flowers have rudimentary gynoecia and anthers are tetrasporangiate. Cytokinesis in meiosis is simultaneous resulting in tetrahedral tetrads. Anther wall development follows the dicotyledonous type and the tapetum is secretory. Female flowers have staminodes and microspore mother cells are degraded too early before entering the course of meiosis. Ovules are anatropous, bitegmic, and crassinucellate. The development of the embryo sac follows the polygonum type. Embryos follow the Onagrad type. The endosperm development is nuclear type. A well-developed hypostase is present and a nucellar cap is formed. These observations will advance our understanding of embryology and embryo anatomy in *A. altissima* as an invasive species.

Keywords. anther, embryo, hypostase, ovule, tree of heaven

Received 15.08.2018/ Revised 01.10.2018/ Accepted 11.11.2018/ Published 01.08.2019

دریافت ۱۳۹۷/۰۵/۲۳، اصلاح ۱۳۹۷/۰۷/۰۹، پذیرش ۱۳۹۷/۰۸/۲۰، انتشار ۱۳۹۸/۰۵/۱۰

مقدمه

نازا، کوچک، چهار لوبه و پارانشیمی فاقد هر گونه کیسه گرده‌ای و گرده هستند (Mousavi et al., 2010; Mousavi et al., 2011). صفات تولیدمثلی برای بقا و گسترش گونه های مهاجم در محیط های جدید ضروری است (Correia et al., 2014). گزارش هایی در رابطه با خصوصیات رویان شناختی برخی از اعضای تیره عرعریان موجود است (Clayton, 2008). به هر حال تا به امروز هیچ مطالعه رویان شناختی روی این گونه منتشر نشده است و دانش ما در رابطه با رویان شناسی گونه *A. altissima* بسیار محدود است. بنابراین با توجه به عدم وجود اطلاعات رویان شناختی در رابطه با این گونه، هدف از مقاله حاضر بررسی مقایسه تکوین بساک در گل های نر و ماده و تعیین خصوصیات رویان شناسی گونه *A. altissima* به عنوان یک گونه مهاجم از ایران بود.

مواد و روش ها

غنچه‌ها، گل‌ها و میوه‌ها در مراحل مختلف نمو از درختان کشت شده *A. altissima* در یک فضای سبز شهری واقع در میدان آرژانتین جمع‌آوری شدند. نمونه‌ها پس از جمع‌آوری در تثبیت‌کننده FAA (اتانول ۹۵ درصد، آب مقطر، فرمالدئید ۴۰ درصد، استیک اسید گلاسیال به نسبت ۱:۲:۷:۱۰) به مدت ۲۰ تا ۲۴ ساعت قرار گرفتند. نمونه‌ها در اتانول ۷۰ درصد ذخیره شدند. برای مشاهده نمونه‌ها توسط میکروسکوپ نوری از روش‌های استاندارد قالب‌گیری پارافینی و تهیه برش های متوالی توسط دستگاه میکروتوم چرخشی استفاده شد. برش ها با ضخامت ۸-۱۰ میکرومتر با استفاده از روش رنگ آمیزی مضاف همتوکسیلین و ائوزین رنگ آمیزی شدند و پس از آبگیری توسط سری های اتانولی رو به افزایش تا ۱۰۰ درصد، برش ها جهت شفاف سازی به زایلین یا تولوئن انتقال پیدا کرده و بر روی لام های شیشه ای چسبانده شدند. نمونه ها با استفاده از میکروسکوپ نوری (Olympus BH-2) مورد بررسی قرار گرفتند و عکسبرداری از لام های مناسب توسط یک دوربین دیجیتال انجام گرفت.

نتایج

تکوین بساک در گل های ماده

در بساک گل های ماده، سلول های پروتودرمی واقع در نهادهای پرچمی از طریق تقسیمات آنتی کلینال اپیدرم را ایجاد می-

تیره عرعریان Simaroubaceae متعلق به راسته Sapindales شامل ۲۲ سرده و ۱۰۹ گونه است که اکثریت اعضای این تیره به طور گسترده در مناطق گرمسیری و نیمه گرمسیری توزیع شده اند، این تیره با حضور کواسینوئیدها و متابولیت های ثانویه که مسئول طیف وسیعی از فعالیت های بیولوژیکی هستند شناخته می شود. (Alves et al., 2014) در تیره عرعریان از لحاظ ریخت شناسی، گل ها به طور کلی دوجنس یا تک جنس و اغلب همراه بقایایی از اندام زایشی جنس مخالف هستند (Hua & Thomas, 2008).

سرده *Ailanthus* متعلق به تیره عرعریان، با حدود ده گونه، پراکنش وسیعی در سرتاسر آسیا و استرالای شمالی دارد. مهم ترین گونه ها در این سرده عبارتند از: *Ailanthus altissima* (Mill) Swingle، *Ailanthus excelsa* (Roxb.) Swingle، *Ailanthus vilmoriniana*، *Ailanthus triphyssa integrifolia* و *Ailanthus giraldii* (Kundu & Laskar 2010 Baily, 1964).

گونه *A. altissima* (Mill) Swingle که به عنوان درخت پردیس یا عرعر هم شناخته می شود در حال حاضر به سرعت در بسیاری از مناطق به ویژه ایالات متحده آمریکا، اروپا، و اخیرا در ایران گسترش یافته است. درخت پردیس درختی دوپایه است که گل های نر و ماده آن روی درختان جداگانه ایجاد می شوند (Mousavi et al., 2016). گل ها در این گونه از لحاظ عملکردی تک جنس اما از لحاظ ریخت شناسی دوجنس و همراه با بقایایی از اندام های تولیدمثلی جنس مخالف هستند. همچنین گل ها دارای تقارن شعاعی و دارای تعداد اجزا گل برابر هستند. گل های نر شامل پنج کاسبرگ جدا از هم اما در قاعده متصل، جام گل پنج پار یا ۵ تایی، یک دیسک ده لوبی، نافه آبدیپلواستمونوس، ۱۰ پرچم عمل کردی و ناجور شکل، میله های پرچم های آنتسپالوس بلندتر از نوع آنتپالوس، بساک ها پایه چسب، میله ها بلند و بقایای یک مادگی ۵ تایی هستند. گل های ماده دارای کاسه و جام ۵ تایی، یک دیسک ۱۰ لوبه میان پرچمی (بین مادگی و نافه)، نافه آبدیپلواستمونوس، ۱۰ پرچم هترومورف و نازا، میله های پرچم های آنتسپالوس بلندتر از نوع آنتپالوس و برچه ها ۳ تا ۵ تایی با مادگی فوقانی هستند. همچنین خامه ها از نوع آپوکارپ اما به صورت پست جنیتالی به هم متصل شده اند و در راس تشکیل یک سر کللاه ای با یک کامپیوم را داده اند، برچه ها آزاد هستند. بساک های

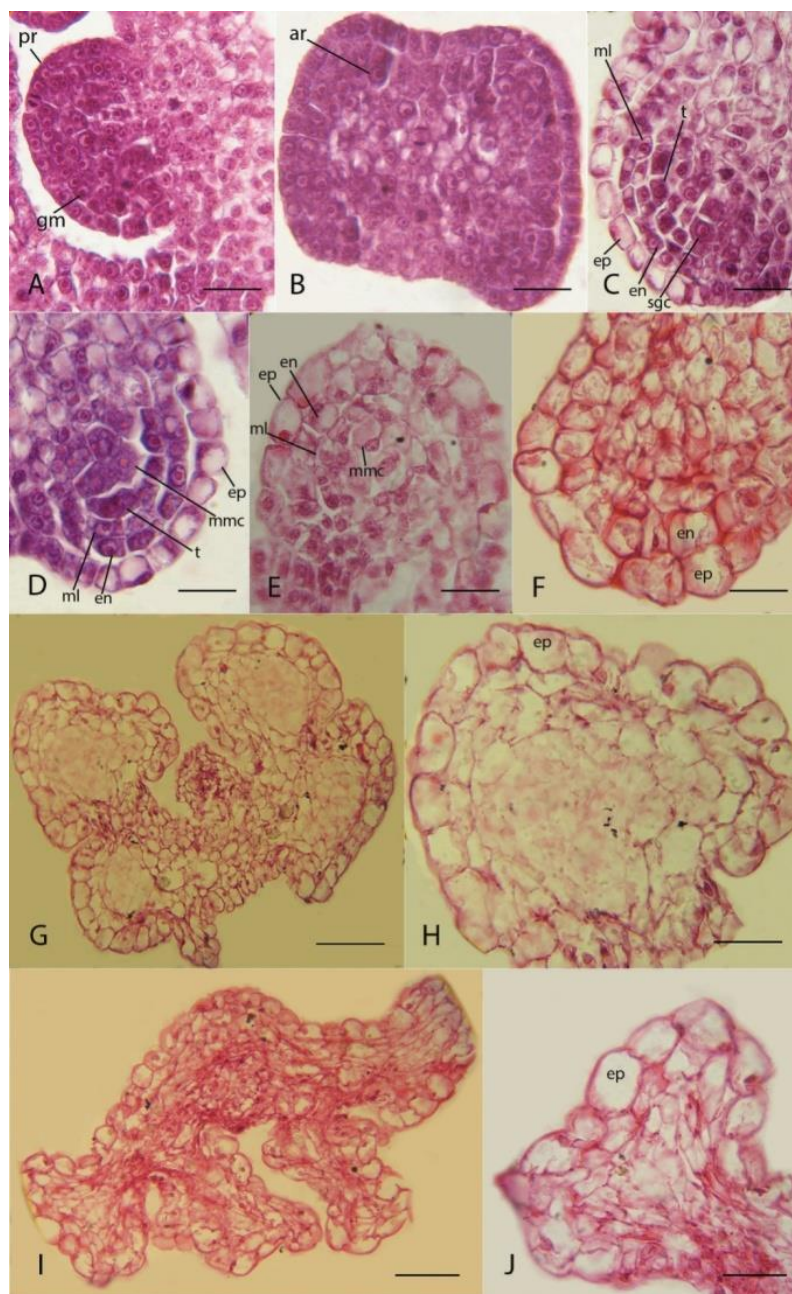
مشخص بوده و هسته به سمت قطب میکروپیلی و یا بنی تغییر مکان می‌دهد (شکل ۲ B, C). سپس سلول مادر مگاسپور متحمل میوز I و II می‌شود که به ترتیب تشکیل یک دیا و یک تتراد خطی از مگاسپورها را می‌دهد (شکل ۲ G-E). مگاسپور بنی در تتراد عمل کردی است و سه مگاسپور قطب سفتی تجزیه می‌شوند (شکل ۲ H). بواسطه رشد سریع این مگاسپور به خرج مگاسپورهای در حال تحلیل اندازه این مگاسپور به طور قابل توجهی افزایش می‌یابد (شکل ۲ I). مگاسپور عمل کردی متحمل میتوزهای متوالی می‌شود و کیسه رویانی ۸ هسته‌ای را ایجاد می‌نماید. کیسه رویانی بالغ شامل سه سلول متقاطع در قطب سفتی و یا بنی، دوسلول همراه، یک سلول تخمزا در قطب بنی و یا سفتی و دو هسته قطبی در مرکز کیسه رویانی است (شکل ۳ F-A). پس از آخرین تقسیم میتوز سلول مادر مگاسپور، یک هسته از قطب بنی و یک هسته از قطب سفتی به سمت هم حرکت نموده و تشکیل هسته ثانویه قطبی را می‌دهند (شکل ۳ B, A)، از ترکیب این هسته‌های ثانویه، سلول مرکزی حاصل می‌شود که بزرگترین سلول کیسه رویانی محسوب می‌شود (شکل ۳ C). سلول‌های آنتی‌پدال خیلی زود و قبل از لقاح تجزیه می‌شوند سلول تخمزا تازه تمایز پیدا کرده فاقد واکوئل است و از لحاظ اندازه بزرگتر از سلول‌های همراه است (شکل ۳ D, E). سپس این سلول حجم شده، قطبیت آشکاری را نشان داده و یک واکوئل بزرگ مرکزی حجم عمده سلول را اشغال نموده و هسته به کناره رانده می‌شود (شکل ۳ G). هسته آندوسپرم اولیه از لقاح سلول مرکزی با یکی از اسپرم‌های لوله کرده تشکیل می‌شود. اولین تقسیم هسته آندوسپرم مقدم بر تشکیل سلول تخم است. این تقسیمات بدون تشکیل دیواره است و نمو آندوسپرم از نوع هسته-ای آزاد است (شکل ۴ D-A). با ورود اسپرم دیگر به سلول تخمزا، این سلول به صورت دو هسته‌ای مشاهده می‌شود (شکل ۳ H) بعد از ترکیب این دو هسته، سلول تخم بزرگ و واکوئل شده (شکل ۳ I) و با یک تقسیم عرضی دو سلول را ایجاد می‌نماید: سلول قاعده‌ای و سلول راسی (شکل ۵ A). سلول قاعده‌ای به آویز و سلول راسی به پیش‌رویان نمو می‌یابد. در یاخته آویز اولین تقسیم عرضی است که تولید دو سلول به نام *m* و *ci* را می‌نماید (شکل ۵ B). در حالی که اولین تقسیم یاخته انتهایی به صورت عمودی است که دو سلول با نام *q* را ایجاد می‌نماید (مرحله پیش‌رویان دو سلولی) (شکل ۵ B). هر کدام از سلول‌های *q* با یک تقسیم طولی

نمایند (شکل ۱ C-A) و سلول‌های مرستم زمینه، سلول‌های آرکتوسپوری را بوجود می‌آورند (شکل ۱ B). سلول‌های آرکتوسپوری با تقسیمات مماسی سلول‌های هاگرا را به سمت داخل و سلول‌های حاشیه‌ای اولیه را به سمت خارج ایجاد می‌نمایند. سلول‌های حاشیه‌ای اولیه متحمل تقسیمات مماسی می‌شوند تا دو لایه حاشیه‌ای ثانویه را ایجاد نمایند لایه حاشیه‌ای ثانویه خارجی با تقسیمات مماسی و لایه‌های میانی و مکانیکی را ایجاد می‌نماید، لایه حاشیه‌ای ثانویه داخلی به تاپی نمو می‌یابد (شکل ۳ C). سلول‌های هاگرا توسط تعدادی تقسیم میتوز به سلول‌های مادر میکروسپور تمایز می‌یابند (شکل ۱ D). سلول‌های تاپی تک‌هسته-ای هستند (شکل ۱ C). سلول‌های مادر میکروسپور، لایه میانی و تاپی خیلی زود قبل از ورود میکروسپوروسیت‌ها به میوز تجزیه می‌شوند (شکل ۱ E). همزمان با نمو بساک، سلول‌های روپوست افزایش حجم داده، واکوئلی شده (شکل ۱ H-E) و کم و بیش مسطح می‌شوند (شکل ۱ I, J). سلول‌های لایه مکانیکی تک‌هسته-ای هستند که همزمان با تجزیه سلول‌های مادر میکروسپور واکوئلی شده (شکل ۱ E) و به صورت مماسی طویل می‌شوند اما دیواره آن‌ها فاقد ضخیم‌شدگی‌های فیبری است (شکل ۱ F)، سپس لایه مکانیکی شروع به تجزیه نموده (شکل ۱ G, H) و تنها بقایایی از آن در بساک بالغ مشاهده می‌شود (شکل ۱ I, J). لایه میانی تک-لایه‌ای است (شکل ۱ C) که همزمان با تجزیه سلول‌های مادر میکروسپور این لایه تجزیه می‌شود (شکل ۱ E). بنابراین دیواره بساک بالغ در گل‌های ماده شامل لایه روپوست و بقایای تجزیه شده سایر لایه‌ها است (شکل ۱ J).

تکوین تخمک

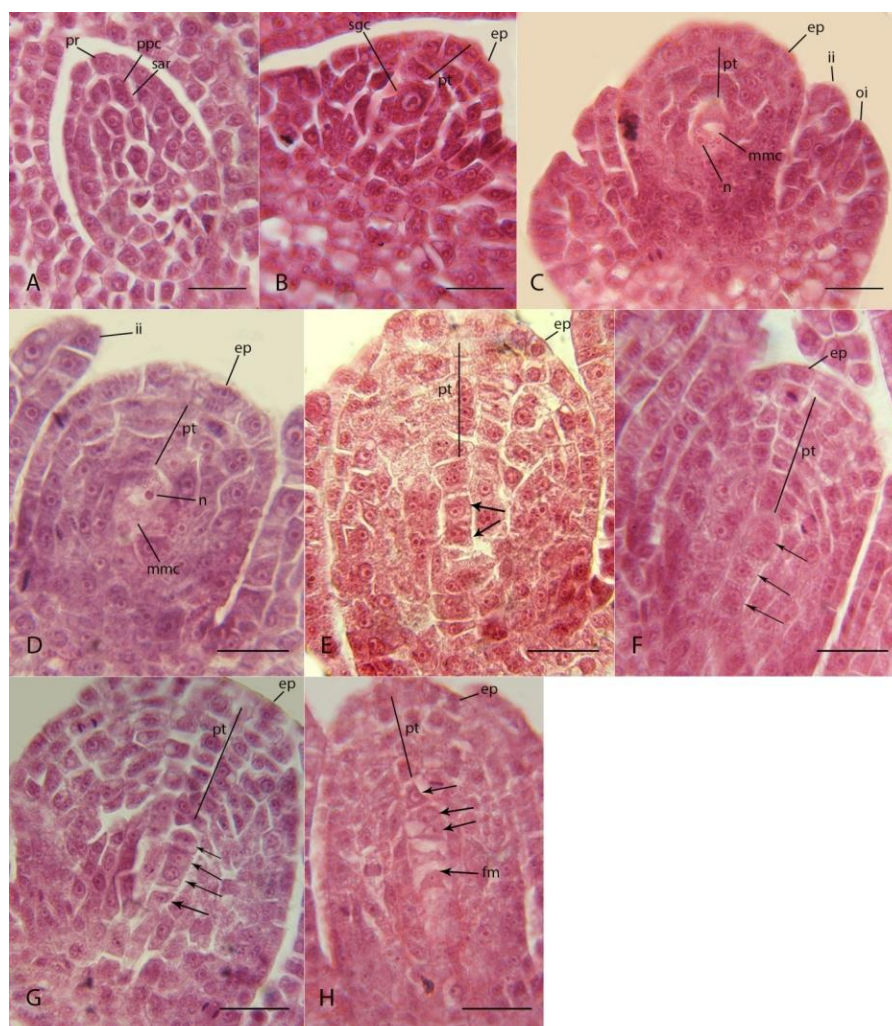
مگاسپورزایی، مگاکامت زایی و رویان شناسی در گل‌های ماده

سلول‌های آرکتوسپوری اولیه در زیر پروتوردم و در منطقه پریموردیوم راسی خورش، یک سلول حاشیه‌ای (پوشاننده) و یک سلول آرکتوسپوری ثانویه را ایجاد می‌نمایند (شکل ۲ A). سلول حاشیه‌ای متحمل تقسیمات بیشتری شده و تشکیل یک بافت حاشیه‌ای چندین لایه‌ای (۴-۸ لایه) را می‌دهد (شکل ۲ I-B)، سلول آرکتوسپوری ثانویه هم به سلول هاگرا نمو می‌یابد (شکل ۲ B). اندازه سلول هاگرا افزایش یافته و به مگاسپوروسیت (سلول مادر مگاسپور) تمایز می‌یابد (شکل ۲ C). سلول مادر مگاسپور کشیده و دارای قطبیت است؛ سیتوپلاسم آن متراکم و دارای هسته



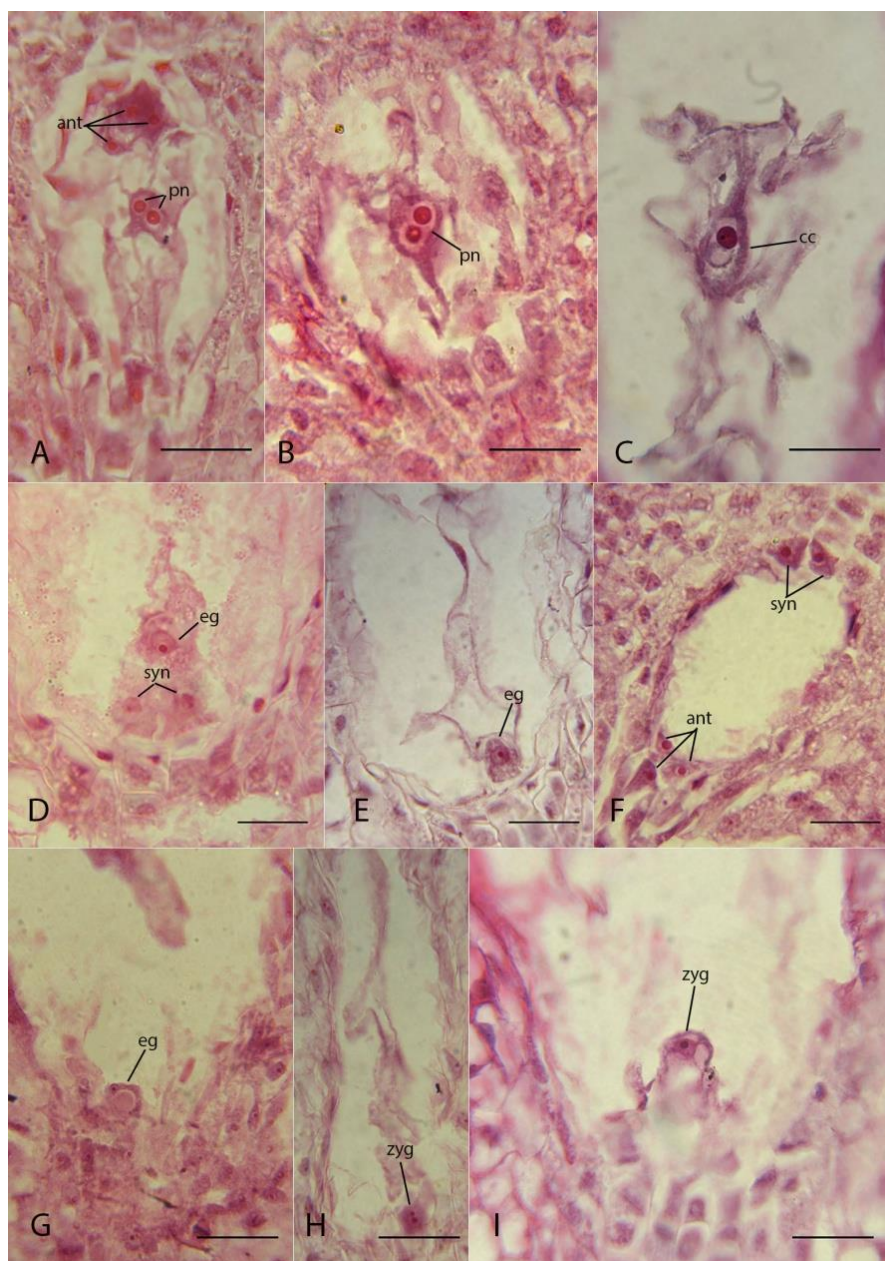
شکل ۱- نمو بساک در گل‌های ماده (*Ailanthus altissima*). **A.** پریموردیوم پرچمی با سلول‌های پیش پوست و مرستم زمینه. **B.** برش عرضی بساک جوان با سلول‌های آرکنوسپوری. **C.** تقسیمات مماسی سلول‌های آرکنوسپوری و ایجاد سلول‌های هاگزا، لایه حاشیه‌ای ثانویه خارجی نیز متحمل تقسیمات مماسی شده و لایه-های میانی و مکانیکی را ایجاد می نماید، لایه حاشیه‌ای ثانویه داخلی به تاپی نمو می یابد. **D.** تمایز سلول‌های هاگزا به سلول‌های مادر میکروسپور. **E.** تجزیه سلول‌های مادر میکروسپور، لایه میانی و تاپی. **F.** طولیل شدن مماسی سلول‌های لایه مکانیکی و افزایش حجم سلول‌های اپیدرمی. **G.** بساک بالغ. **H.** تجزیه لایه مکانیکی در بساک بالغ. **I.** جمع شدن و چروکیدگی بساک بالغ. **J.** جمع شدن و چروکیدگی بساک بالغ در نمایی بزرگ.

Fig. 1. Anther development in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** Stamen primordium with ground meristem and protodermal cells. **B.** Cross section of a young anther with archeosporial cells. **C.** Periclinal division of archeosporial cells and producing sporogenous cells, the endothecium and the middle layer are derived from the periclinal division of the outer secondary parietal cells (Dicotyledonous type). **D.** Differentiation of sporogenous cells into microspore mother cells. **E.** Degeneration of microspore mother cells, middle layer and tapetum. **F.** Tangentially elongation of endothelial cells and epidermal cells enlargement. **G.** Mature anther. **H.** Degeneration of endothelial cell layer in mature anther. **I.** shrinkage and collapse of the anther locules. **J.** shrinkage and collapse of the anther locules. Abbreviations: pr, protodermis; gm, ground meristem; ar, archeosporial cell; ep, epidermis; en: endothecium; ml, middle layer; sgc, sporogenous cell; t: tapetum; mmc, microsporemother cell. Scale bars: 40 μ m.



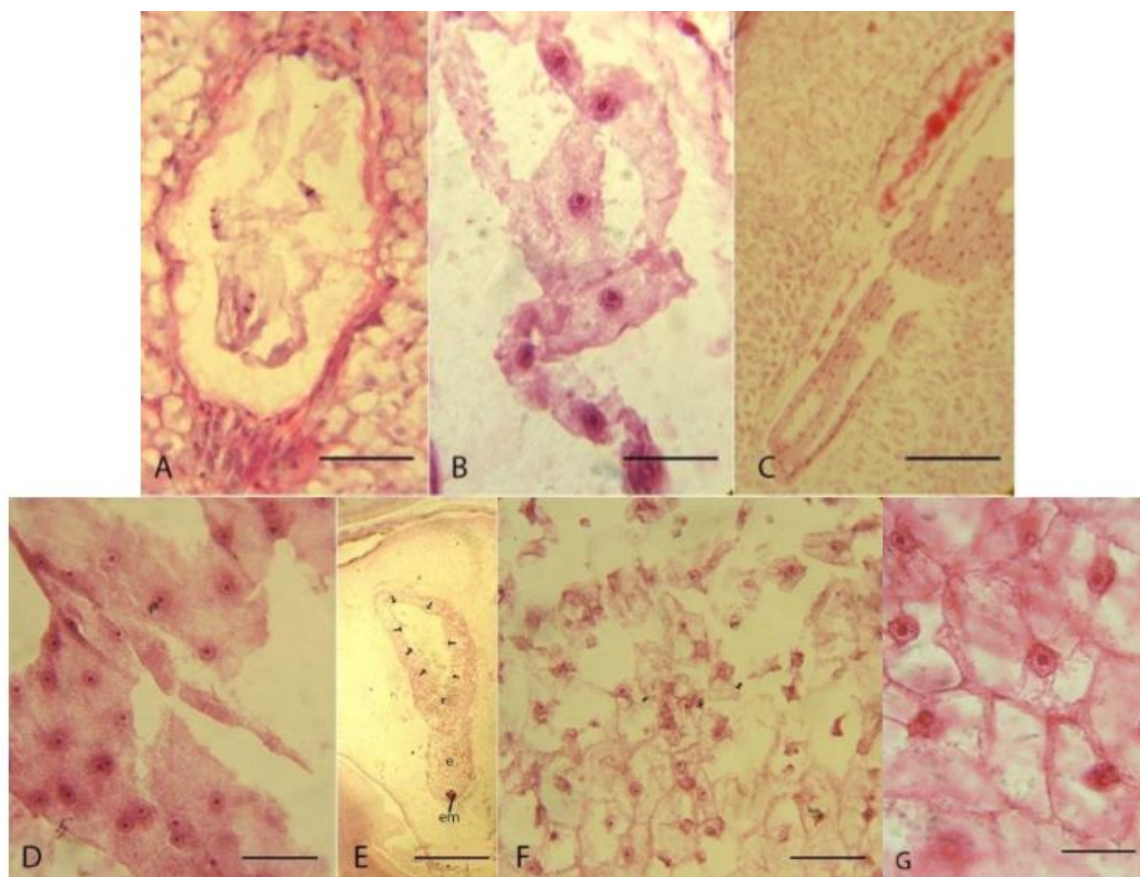
شکل ۲- مگاسپورزایی در گل‌های ماده (*Ailanthus altissima*). **A.** پریموردیوم تخمکی با سلول‌های پروتودرمی و تقسیم سلول آرکنوسپوری اولیه و ایجاد دو سلول حاشیه‌ای و آرکنوسپوری ثانویه. **B.** سلول آرکنوسپوری ثانویه به سلول هاگزا نمو یافته و سلول حاشیه ضمن تقسیمات بیشتر، یک بافت حاشیه‌ای چندین لایه‌ای را ایجاد می‌نماید. **C.** افزایش اندازه سلول هاگزا و تمایز آن به سلول مادر مگاسپور با قرارگیری هسته آن به سمت قطب سفتی. **D.** افزایش اندازه سلول هاگزا و تمایز آن به سلول مادر مگاسپور با قرارگیری هسته آن به سمت قطب بنی. **E.** مرحله میوز I سلول مادر مگاسپور و ایجاد حالت دیاد. **F.** یک دیاد و سلول دو هم در حال تقسیم. **G.** مرحله میوز II سلول مادر مگاسپور و ایجاد حالت تتراد. **H.** تحلیل سه سلول قطب سفتی و تمایز هسته و افزایش اندازه سلول مگاسپور عمل کردی. **pr**: سلول حاشیه ای اولیه؛ **sar**: سلول آرکنوسپوری ثانویه؛ **sgc**: سلول هاگزا؛ **n**: هسته؛ **pt**: بافت حاشیه ای؛ **oi**: پوسته خارجی؛ **ii**: پوسته داخلی؛ **fm**: مگاسپور عمل کردی؛ **ep**: اپیدرم؛ **mmc**: سلول مادر میکروسپور. مقیاس: ۴۰ میکرومتر.

Fig. 2. Megasporogenesis in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** An ovule primordium with protodermal cells and division of primary archeosporial cell to produce secondary archeosporial cell and parietal cell. **B.** Development of secondary archeosporial cell into sporogenous cell, more division of sporogenous cell led to formation of a multi-layer parietal tissue. **C.** The enlargement of sporogenous cell and its differentiation into megaspore mother cell with the position of the nucleus towards the micropolar pole. **D.** The enlargement of sporogenous cell and its differentiation into megaspore mother cell with the position of the nucleus towards the chalazal pole. **E.** Meiosis I of megaspore mother cell and producing dyad state. **F.** A dyad, the second cell is dividing. **G.** Meiosis II of megaspore mother cell and producing linear tetrads. **H.** Degeneration of the three megaspores on the micropolar pole and the development of the chalazal one into the megagametophyte (functional megaspore). Abbreviations: pr, protoderm; ppc, primary parietal cell; sar, secondary archesporial cell; sgc, sporogenous cell; n, nucleus; pt, parietal tissue; oi, outer integument; ii, inner integument; fm, functional megaspore; ep, epidermis; mmc, microspore mother cell. Scale bars: 40 μ m.



شکل ۳- مگاگامت‌زایی در گل‌های ماده (*Ailanthus altissima*). **A.** کیسه رویانی با هسته‌های قطبی قبل از آمیزش سیتوپلاسم‌ها و سه سلول آنتی‌پدال در قطب سفلی. **B.** هسته‌های قطبی پس از آمیزش سیتوپلاسم‌ها. **C.** ترکیب هسته‌های قطبی و ایجاد سلول مرکزی. **D.** دستگاه تخمزا شامل سینرژیدها و سلول تخمزا در قطب سفلی. **E.** سلول تخمزا در قطب سفلی. **F.** کیسه رویانی با سه سلول آنتی‌پدال و دو سینرژید. **G.** حجیم شدن یک سلول تخمزا در قطب بنی و قطبیت آشکار آن. **H.** لقاح سلول تخمزا و ایجاد سلول تخم $2n$. **I.** بزرگ و واکوئله شدن سلول تخم در قطب بنی. ant: سلول آنتی‌پدال؛ pn: هسته‌های قطبی؛ cc: سلول مرکزی؛ eg: سلول مرکزی؛ syn: سینرژید؛ zyg: زیگوت. مقیاس: ۴۰ میکرومتر.

Fig. 3. Megagametogenesis and fertilization in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** Embryo sac with polar nuclei and three antipodal cells before the fusion of cytoplasm. **B.** Polar nuclei after the fusion of cytoplasm. **C.** The fusion of two polar nuclei and the formation of a diploid central cell. **D.** The egg apparatus with two synergids and an egg cell on the micropolar pole. **E.** An egg cell at the chalazal pole. **F.** Embryo sac with three antipodal cells and two synergids. **G.** Egg cell enlargement and polarization at the chalazal pole. **H.** The fertilization of the egg cell and the formation of the zygote ($2n$). **I.** The enlargement and vacuolation of zygote at the chalazal pole. Abbreviations: ant, antipodal cell; pn, polar nuclei; cc, central cell; eg, egg cell; syn, synergid; zyg, zygote. Scale bars: 40 μ m.



شکل ۴- نمو آندوسپرم در گل‌های ماده (*Ailanthus altissima*). **A.** تقسیمات متوالی هسته آندوسپرم اولیه (مرحله متافاز). **B.** اوایل مرحله آندوسپرم هسته‌ای. **C و D.** افزایش تقسیمات در مرحله آندوسپرم هسته‌ای. **E و F.** جداربندی آندوسپرم هسته‌ای به روش به سوی مرکز (پیکان‌ها جهت را نشان می‌دهند). **F.** جداربندی آندوسپرم از نمای نزدیکتر. **G.** آندوسپرم جداربندی شده. em: رویان. ۴۰ میکرومتر.

Fig. 4. Endosperm development in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** Repeated divisions of the primary endosperm nucleus (metaphase phase). **B.** Early stages of nuclear endosperm development. **C, D.** The increase of divisions at the nuclear endosperm. **E, F.** Wall formation and cellularization of endosperm in a centripetal manner. (Arrows indicate the direction of cellularization). **G.** Cellular endosperm. Abbreviations: em: embryo. Scale bars: 40 μ m.

تقسیمات و تشکیل پریموردیوم‌های لپه‌ای، رویان وارد مرحله گذر و سپس قلبی شکل می‌شود (شکل ۵ G, H). رویان بالغ دارای دو لپه رشدیافته و بزرگ، یک کلاهک ریشه‌ای و رشته‌های پروکامبیومی است که به درون لپه‌ها گسترش یافته‌اند. لپه‌ها دارای سلول‌های بزرگی هستند که با مواد ذخیره‌ای که جنبه تغذیه‌ای دارد پر شده‌اند (شکل‌های ۵ I و ۶ A-D). در اواخر مرحله رویان گویچه‌ای، آندوسپرم جداربندی شده و سلولی می‌شود. تشکیل دیواره به روش به سوی مرکز است (شکل ۴ E-G). سلول‌های آندوسپرم تک‌هسته‌ای بوده و دارای دیواره نازک هستند، محتوی این سلول‌ها در مرحله رویان بالغ تک‌لپه‌ای، با مواد غذایی ذخیره‌ای پر می‌شود که باعث می‌شود بسیار رنگ‌پذیر باشند (شکل ۶ D).

عمود بر جهت اولین تقسیم، پیش رویان چهارسلولی را ایجاد می‌نماید (مرحله کوادرانت). سپس هر کدام از سلول‌های کوادرانت با یک تقسیم عرضی، مرحله اکتانت را ایجاد می‌نماید و سلول m هم متحمل یک تقسیم عمودی می‌شود (شکل ۵ C). چهار سلول بالایی اکتانت، راس ساقه و لپه‌ها را ایجاد می‌نمایند و چهار سلول پایینی، محور زیر لپه را بوجود می‌آورند. با ادامه تقسیمات پیش-رویان به تدریج وارد مرحله رویان گویچه‌ای می‌شود (شکل ۵ D). ضمن تقسیمات مماسی سلول‌های مرحله اکتانت، یک لایه خارجی به نام درماتوزن و یک لایه داخلی از سلول‌ها تمایز می‌یابد در این مرحله یک تقسیم عمودی در سلول ci رخ می‌دهد (شکل ۵ E). بواسطه تقسیمات سریعی که در رویان گویچه‌ای رخ می‌دهد رویان گویچه‌ای به سرعت افزایش حجم داده (شکل ۵ F) و با ادامه

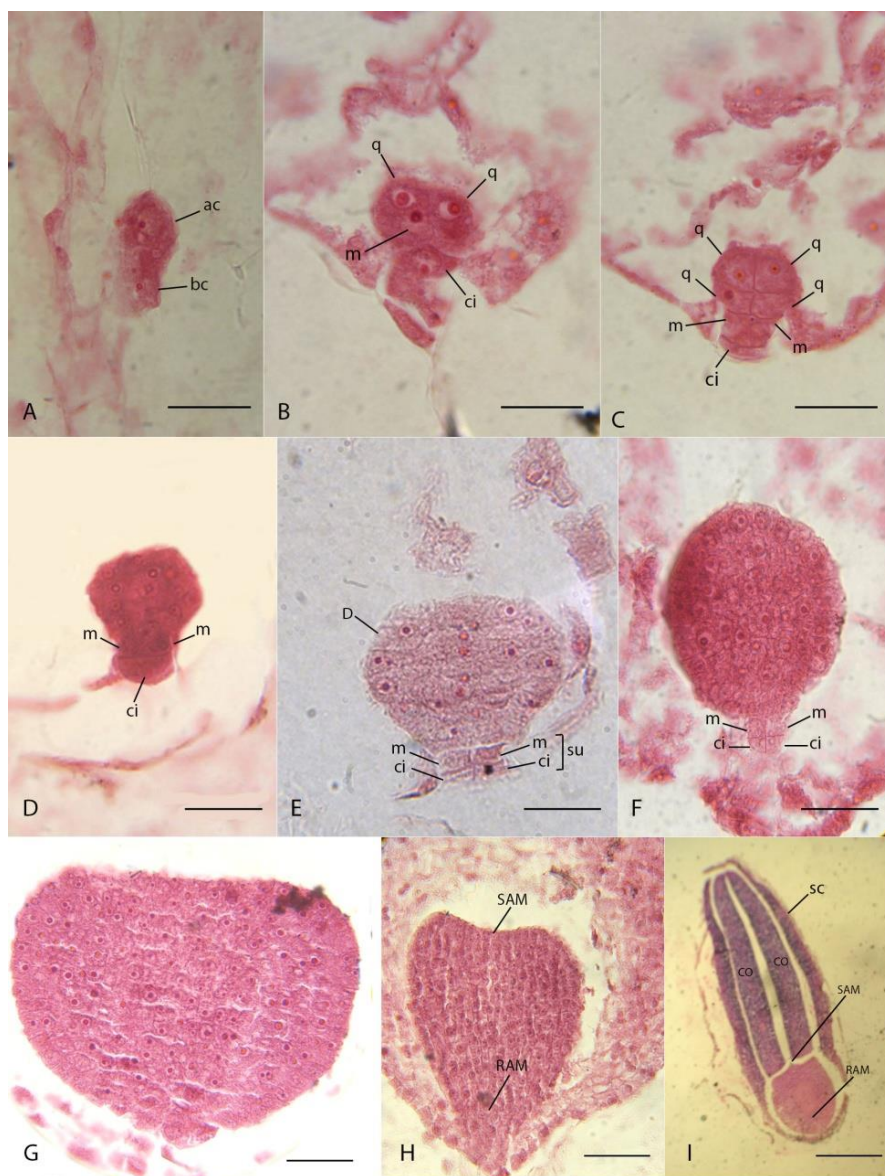
هر برچه مادگی آپوکارپ پنج برچه‌ای، شامل یک تخمک است. تخمک واژگون، دپوسته‌ای و پر خورش است (شکل ۷ D). پوسته داخلی ابتدا بنیانگذاری می‌شود و پوسته خارجی دیرتر بنیانگذاری شده و نسبت به پوسته داخلی کوتاه‌تر است (شکل ۷ D-A). ضخامت هر دو پوسته داخلی و خارجی، سه لایه سلولی است (شکل ۷ C). هیچ منبع آوندی در پوسته‌های داخلی و خارجی مشاهده نمی‌شود اما در طول مرحله تتراد مگاسپور، رشته آوندی بندی تمایز می‌یابد که تنها به محل بن گسترش می‌یابد. سفت کیسه رویانی توسط پوسته داخلی ایجاد می‌شود و به صورت زیگزاگ است (شکل ۷ G). هر دو پوسته در تشکیل پوشش دانه سهیم هستند (شکل ۶ E). در طول مگاسپورزایی سلول‌های روپوست خورش به صورت مماسی تقسیم شده و یک کلاهک خورشی برجسته را ایجاد می‌نمایند (شکل ۷ F). همچنین در هنگام نمو کیسه رویانی، بافتی به نام هیپوستاز در قاعده خورش و پوسته سازمان می‌یابد که شامل سلول‌هایی با دیواره ضخیم و دارای مواد ذخیره‌ای هستند (شکل ۷ I, H).

در گل‌های نر، سلول‌های پیش پوست واقع در نهادهای پرچمی از طریق تقسیمات شعاعی روپوست را ایجاد می‌نمایند (شکل ۱۰ A) چندین سلول آرکتوسپوری در زیر پیش پوست تخمک جوان تمایز می‌یابد (شکل ۸ B) این سلول‌ها افزایش حجم داده، هسته آن‌ها کناری شده و واکوئل می‌شوند که بدین ترتیب تمایز یافته و از حالت مرستمی خارج می‌شوند (شکل ۸ C). این سلول‌ها خیلی زود دستخوش تجزیه شده، بافت تخمک به صورت چروکیده و تحلیل رفته مشاهده می‌شود و در قسمت مرکزی این تخمک ناقص، حفره کوچکی ایجاد می‌شود (شکل ۸ D).

بحث

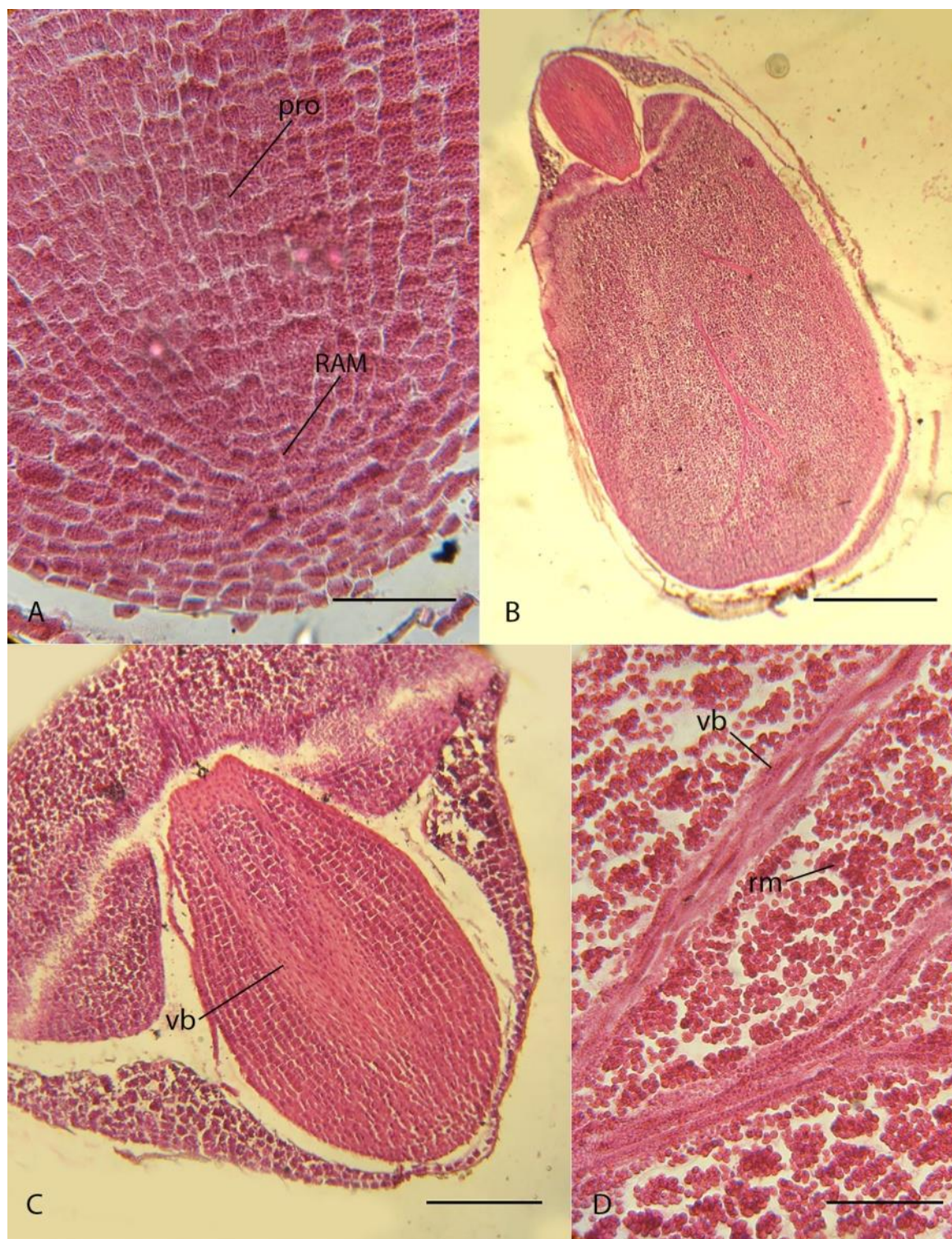
مطالعات بافت شناسی اندام‌های تولیدمثلی گونه *A. altissima* در مطالعه پیشین (Mousavi et al., 2011) و مطالعه حاضر نشان داد که خصوصیات رویان‌شناختی این گونه به شرح زیر است: بساک‌ها در گل‌های نر چهارحفره‌ای، نمو دیواره بساک از نوع تیپ دولپه، دیواره بساک در ابتدا ۵ لایه و در حالت بالغ شامل لایه مکانیکی فیبری و لایه بشره‌ای است، لایه‌های میانی تجزیه می‌شوند، تاپی از نوع ترش‌خی و دوهسته‌ای، سیتوکنیز در سلول‌های

مادر میکروسپور از نوع همزمان، تترادهای میکروسپور از نوع چهاروجهی و شکوفایی بساک از نوع طولی. بساک در گل‌های ماده از نوع چهار حفره‌ای، نمو دیواره بساک از نوع تیپ دولپه، دیواره بساک بالغ شامل لایه مکانیکی و بقایای تجزیه شده سایر لایه‌ها است، لایه مکانیکی فاقد ضخیم‌شدگی فیبری، تجزیه زودهنگام سلول‌های مادر میکروسپور، لایه میانی و سلول‌های تاپی. تخمک در گل‌های ماده واژگون، دپوسته‌ای و پر خورش، دارای چندین سلول آرکتوسپوری، تتراد مگاسپور بنی از نوع خطی، کیسه رویانی از نوع مونواسپوری پلی‌گونوم، سلول‌های آنتی‌پدال موقتی و دستگاه تخمزا متشکل از دو سلول همراه و یک سلول تخمزا، اندوسپرم از نوع هسته‌ای آزاد و تشکیل اندوسپرم مقدم بر تشکیل رویان که در نهایت اندوسپرم جداربندی می‌شود، وجود کلاهک خورشی و هیپوستاز به خوبی نمو یافته، خاتمه رشته آوندی در انتهای بنی تخمک و نمو رویان از تیپ گل مغربی، در گل‌های نر، تخمک‌های ناقص دارای چندین سلول آرکتوسپوری که پس از خارج شدن از خالت مرستمی به سرعت دستخوش تجزیه و تحلیل می‌شوند. مطالعات مروری ما نشان داد که تشریح رویان برخی از اعضای تیره Simaroubaceae بررسی شده است (Wiger, 1935) و گزارش‌هایی از تشریح رویان برای سرده‌های *Ailanthus* (Narayana, 1957)، *Samadera* (Nair & Joseph 1957)، *Brucea* (Nair & Sukumaran, 1960) و *Leitneria* (Pfeiffer, 1912) در دسترس است اما در رابطه با سایر سرده‌ها و گونه‌ها گزارشی منتشر نشده است. با توجه به گزارش‌های موجود، ویژگی‌های زیر به نوعی باید برای این تیره در نظر گرفته شود: دیواره بساک شامل یک لایه روپوست، یک لایه مکانیکی فیبری، دو تا سه لایه میانی و یک تاپی ترش‌خی چندسلولی (دو سلولی در *Ailanthus excelsa*)؛ میکروسپورزایی همزمان، تترادهای گرده چهاروجهی و تقاطعی، تخمک‌ها واژگون یا نیمه‌واژگون، پر خورش و دپوسته‌ای، پوسته داخلی تشکیل میکروپیل زیگزاگ را می‌دهد؛ خورش چندهسته‌ای و اپیدرم خورشی ضمن تقسیم یک کلاهک خورشی را ایجاد می‌نماید، آرکتوسپوریوم چند سلولی یا تک‌سلولی (*Ailanthus*)، تنها یک سلول آرکتوسپوری نمو می‌یابد؛ تترادهای مگاسپورها در آرایش خطی (تتراد T-شکل برای گونه *Ailanthus integrifolia* گزارش



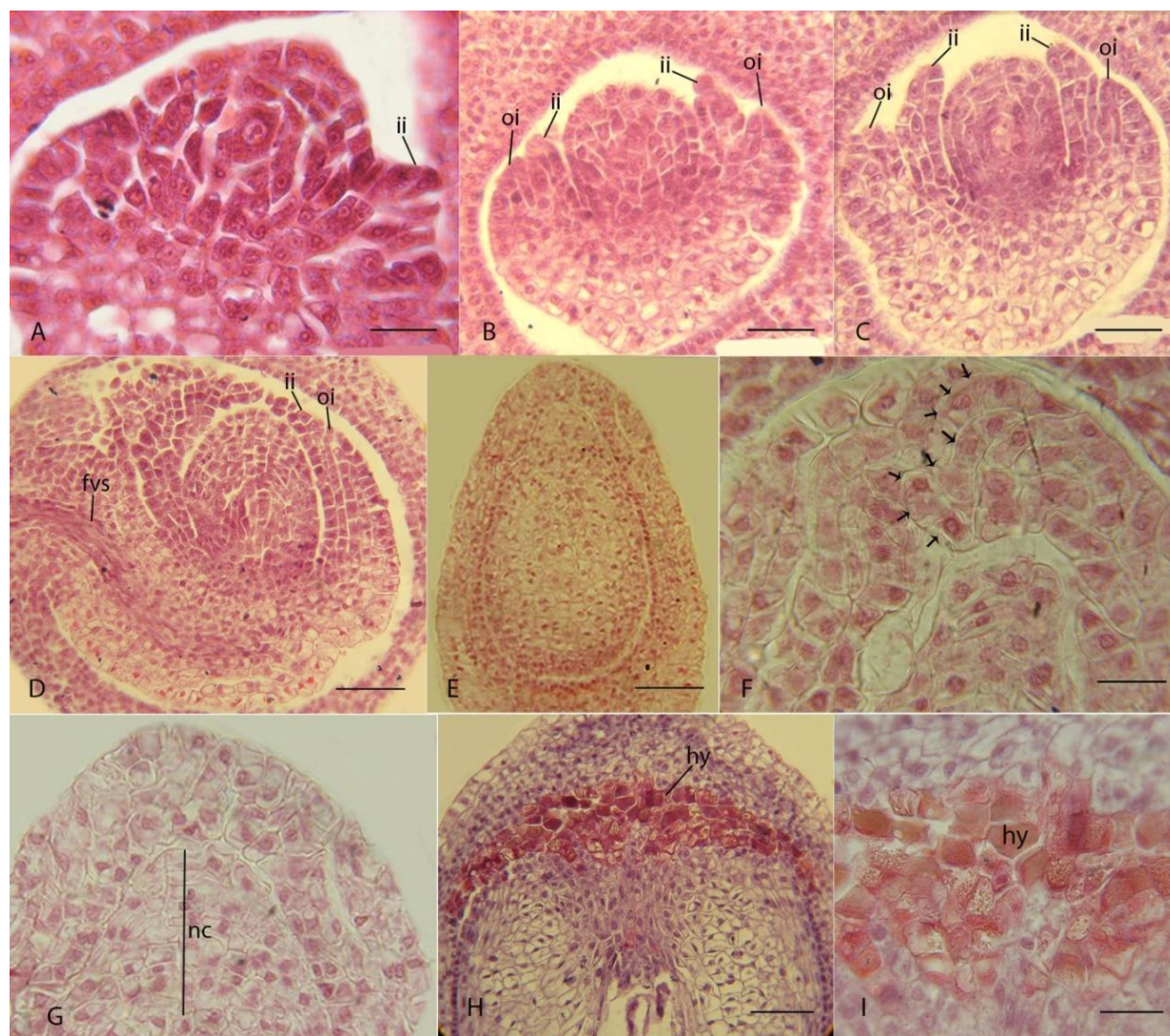
شکل ۵- نمو رویان در گل‌های ماده (*Ailanthus altissima*). **A.** تقسیم عرضی سلول تخم و ایجاد دو سلول راسی و قاعده‌ای. **B.** تقسیم عمودی یاخته راسی و تقسیم عرضی یاخته قاعده‌ای که منجر به ایجاد پیش‌رویان دوسلولی می‌شود. **C.** مرحله اکتانت یا پیش‌رویان هشت‌سلولی و تقسیم طولی سلول m. **D.** اوایل مرحله رویان گویچه‌ای. **E.** تمایز لایه درماتوژن و یک لایه داخلی از سلول‌ها ضمن تقسیمات مماسی سلول‌های مرحله اکتانت، در این مرحله یک تقسیم عمودی در سلول ci رخ می‌دهد. **F.** اواخر مرحله رویان گویچه‌ای. **G.** رویان در مرحله گذر. **H.** رویان در مرحله قلبی شکل و تمایز مریستم راس ساقه و ریشه. **I.** رویان بالغ (لپه‌ای) با لپه‌های کاملاً رشد یافته. ac: سلول راسی؛ bc: سلول قاعده‌ای؛ su: سوسپانور؛ D: درماتوژن؛ pro: پروکامبیوم؛ RAM: مریستم راس ریشه؛ vb: دستجات آوندی؛ tm: مواد غذایی ذخیره‌ای. مقیاس: ۴۰ میکرومتر.

Fig. 5. Embryo development in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** The transverse division of the zygote produces two cells. **B.** The apical cell divides vertically and gives rise to a two-celled proembryo, the basal cell divides transversely into two cells, ci and m. **C.** octant stage (8-celled proembryo) and vertical division of cell m. **D.** early globular embryo stage. **E.** Periclinal division of octant gives rise to dermatogens cell layer and an internal cell layer, at this stage, a vertical division occurs in ci. **F.** Late globular embryo stage. **G.** Transitional stage embryo. **H.** Heart stage embryo; shoot apical meristem (SAM) and root apical meristem (RAM) become specified at this stage. **J.** Advanced stage of seed formation (embryo cotyledonary stage). Abbreviations: ac, apical cell; bc, basal cell; su, suspensor; D, dermatogen; pro, procambium; RAM; root apical meristem; vb, vascular bundle; rm, reserve food material. Scale bars: 40 μ m.



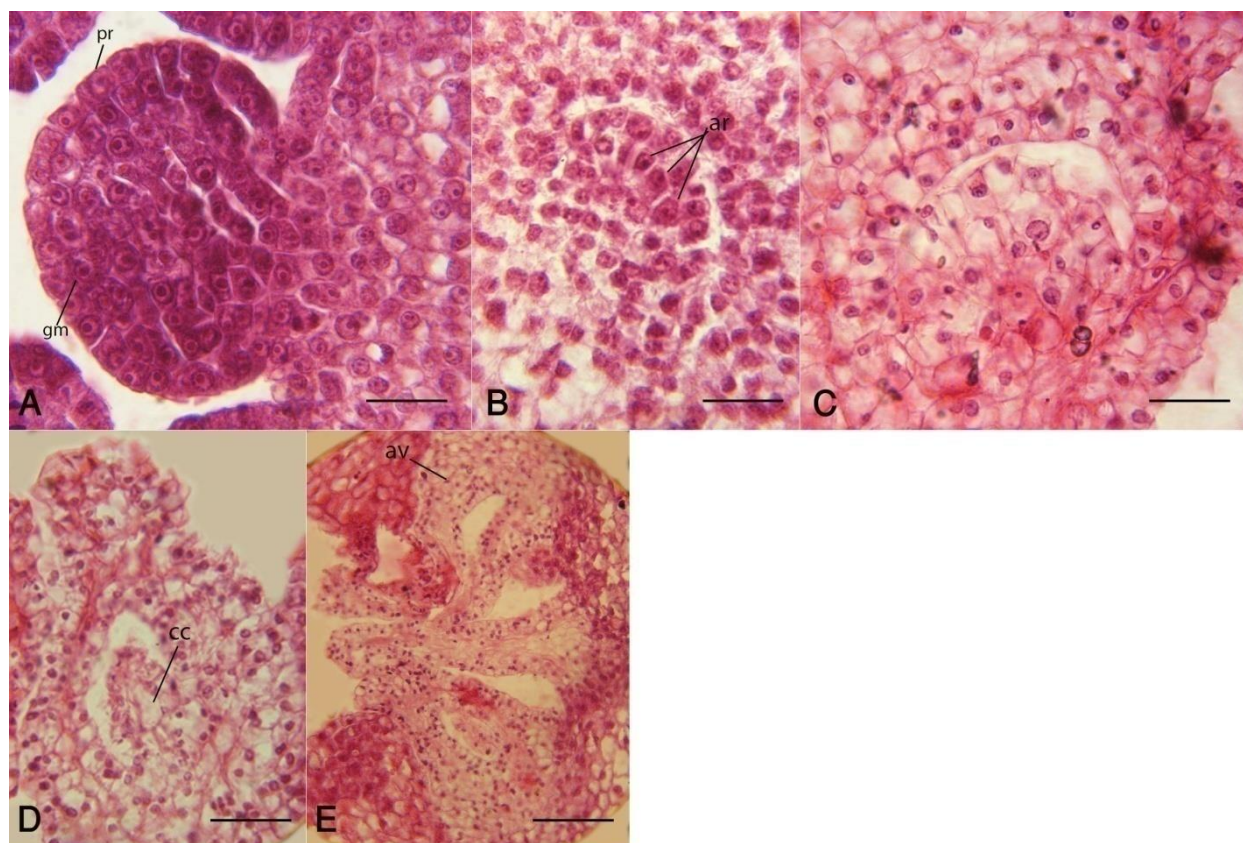
شکل ۶- نمو رویان در گل‌های ماده (*Ailanthus altissima*). **A.** ریشه‌چه در رویان بالغ (لپه‌ای). **B.** رشته‌های پروکامبیومی گسترش یافته به درون یک لپه. **C.** بافت پروکامبیومی (آوندی) در ریشه‌چه. **D.** انشعابات پروکامبیومی یا آوندی لپه در نمای نزدیکتر. e: اندوسپرم؛ em: رویان. مقیاس: ۴۰ میکرومتر.

Fig. 6. Embryo development in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** radicle in the embryo cotyledonary stage. **B.** The procambial strands extending into the cotyledon. **C.** Procambial tissue in the radicle. **D.** Procambial branches with more magnification. Abbreviations: e, endosperm; em, embryo. Scale bars: 40 μ m.



شکل ۷- نمو پوسته‌های تخمک در (*Ailanthus altissima*). **A**. بنیانگذاری پوسته‌های داخلی. **B**. بنیانگذاری پوسته‌های خارجی و رشد پوسته‌های داخلی. **C**. رشد بیشتر پوسته‌های داخلی و خارجی. **D**. رشد بیشتر پوسته‌ها و نزدیکتر شدن پوسته‌های داخلی به هم برای تشکیل سفت، در این مرحله، خاتمه رشته آوندی در انتهای بنی تخمک مشاهده می‌شود. **E**، **F**. تشکیل سفت زیگزاگ تو سط پوسته‌های داخلی. **G**. تقسیمات مماسی سلول‌های روپوست خورش و ایجاد کلاهک خورشی. **H**. تشکیل هیپوستاز در قاعده خورش و پوسته‌ها. **I**. سلول‌های تشکیل دهنده هیپوستاز با جدار ضخیم و مواد ذخیره‌ای. **ii**: پوسته داخلی؛ **Oi**: پوسته خارجی؛ **fvs**: دستجات آوندی بند؛ **hy**: هیپوستاز؛ **nc**: کلاهک خورشی. مقیاس: ۴۰ میکرومتر.

Fig. 7. The development of ovule integuments in female flowers (*Ailanthus altissima*). **A-C**. Longitudinal sections of young ovules showing inner and outer integuments initiation. **D**. The growth of inner integuments around the nucellus and the formation of the micropyle. **E**, **F**. The formation of zig-zag micropyle by inner integuments. **G**. The periclinal divisions of the nucellar epidermis cells and formation of a prominent nucellar cap. **H**. The formation of hypostase at the base of the nucellus and integuments. **I**. The hypostase consisting of thick-walled and reserved materials-containing cells. Abbreviations: ii, inner integument; oi, outer integument; fvs, funicular vascular bundle; hy, hypostase; nc, nucellar cap. Scale bars: 40 μ m.



شکل ۸- نمو تخمک در گل‌های نر (*Ailanthus altissima*). **A.** پریموردیوم تخمکی با پیش پوست و سلول‌های مریستم زمینه. **B.** تمایز چندین سلول آرکئوسپوری در زیر روپوست. **C.** تمایز سلول‌های تخمک و خارج شدن آن‌ها از حالت مریستمی. **D.** تحلیل سلول‌های تخمک و ایجاد یک حفره مرکزی. **E.** برش طولی گل با تخمک‌های ناقص. **pr:** پروتودرم؛ **gm:** مریستم زمینه؛ **ar:** سلول آرکئوسپوری؛ **cc:** حفره مرکزی. مقیاس: ۴۰ میکرومتر.

Fig. 8. Ovule development in male flowers (*Ailanthus altissima*). **A.** An Ovule primordium with protodermal and ground meristem cells. **B.** The differentiation of several archeosporial cells in the hypodermis. **C.** The differentiation of ovule cells and their exit from meristem state. **D.** The decomposition of ovule cells and the creation of a central cavity. **E.** The longitudinal section of flower, showing abortive ovules. Abbreviations: pr, protodermis; gm, ground meristem; ar, archeosporial cell; cc, central cavity. Scale bars: 40 μ m.

در گونه‌های *S. indica* و *B. Amarissima* هم گزارش شده است. عنوان شده است که هیپوستاز شامل سلول‌هایی است که قهوه‌ای و چوب پنبه‌ای یا چوبی می‌شوند اما فاقد تمایز در شکل هستند (Corner, 1976). در تحقیق دیگری هیپوستاز را سلول‌های خورشی با دیواره‌های ضخیم در انتهای بنی کیسه رویانی تعریف نمودند (Tilton, 1980). همچنین اظهار شده است که هیپوستاز در بالای سیستم آوندی بنی واقع می‌شود و بسته به شکل قاعده خورش ممکن است به صورت مجموعه‌ای از سلول‌ها یا یک صفحه سلولی فنجان مانند یا دیسک مانند باشد (Bouman, 1984). مطابق با Endress (1994)، هیپوستاز منطقه‌ای با دیواره‌های سلولی چوبی شده (لیگنینی) است که اغلب بین دستجات آوندی و قاعده کیسه رویانی توسعه می‌یابد (Teichman, 1993; Martinsa et al., 2016). برخی از مطالعات نشان داده است این

شده است)؛ مگاسپور بنی به کیسه رویانی تیپ هفت بند نمو می‌یابد؛ لقاح سالازوگامی، مزوگامی و یا پوروگامی (Wiger et al., 1953)، اما در سرده‌های *Samadera* و *Brucea* تنها پوروگامی تایید شده است؛ نمو اندوسپرم مقدم بر نمو رویان و از نوع هسته‌ای است (Clayton, 2008). بنابراین ویژگی‌های رویان‌شناختی گونه *A. altissima* قرابت و اشتراکات بسیار زیادی با ویژگی‌های رویان‌شناختی ثبت شده از این تیره به ویژه در دو گونه *S. indica* و *B. Amarissima* دارد (Nair & Joseph, 1957; Nair & Sukumaran 1960).

به نظر می‌رسد تشکیل هیپوستاز که یک بافت لیگنینی است و در قاعده تخمک در برخی از راسته‌های گیاهی مشاهده می‌شود و کلاهک خورشی که از سلول‌های روپوست راسی خوروش ایجاد می‌شود از ویژگی‌های مشخصه تخمک در اعضای این تیره باشند

در سرده‌های *Alyssum* L. (Brassicaceae)، *Capsella* Medik. (Brassicaceae)، *Catalpa* Scopoli (Bignoniaceae)، *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae)، *Heloniopsis* A.Gray (Euphorbiaceae)، *Lilium* L. (Liliaceae)، *Juncus* L. (Juncaceae)، *Lythrum* L. (Lythraceae)، *Lotus* L. (Nelumbonaceae)، *Mentha* L. (Lamiaceae)، *Myosurus* L. (Ranunculaceae)، *Ruta* L. (Rutaceae)، *Sonerila* Roxb. (Ranunculaceae)، *Trifolium* L. (Fabaceae) و *Veronica* L. (بارهنگیان) گزارش نمود. نمو رویان نوع گل مغربی در اعضای تیره Anacardiaceae و برخی از اعضای تیره Rutaceae (از راسته Sapindales) هم گزارش شده است (Czapik & Izmailow, 2001; Tobe, 2011; Gonzalez, 2016).

حضور گل‌های تک‌جنس از لحاظ عمل‌کردی (اما از لحاظ ریخت‌شناسی دوجنس) که در گونه *A. altissima* در مطالعه حاضر هم بررسی شد، به نظر می‌رسد در تیره‌های Kirkiaceae، Burseraceae، Anacardiaceae و دیگر اعضای راسته Sapindales متداول باشد (Bachelier & Endress, 2008). برای مثال در گونه *Handeliendendron bodinieri* (H.Lév.) Rehder از تیره Sapindaceae (راسته Sapindales) با گل‌های دوجنسی کاذب، پرچم‌ها در گل‌های ماده کوچک، مسطح و نازا هستند و مادگی در گل‌های نر کوچک و نازک بوده، رشد و توسعه نمی‌یابد، تخمک‌های گل‌های نر کوچک و چروکیده هستند و معمولاً در مرحله کیسه رویانی دو سلولی شروع به تجزیه نموده، پوسته‌ها و خورش جذب شده و به تدریج ناپدید می‌شوند (Cao et al., 2008).

در مجموع مطالعه حاضر اطلاعات مفیدی را در رابطه با ویژگی‌های رویان‌شناختی گونه *A. altissima* به عنوان یک عضو از تیره Simaroubaceae برای اولین بار ارائه داد این اطلاعات می‌تواند درک ما را از سیستم تولیدمثلی این گونه مهاجم به عنوان یکی از اعضای تیره Simaroubaceae افزایش دهد.

سپاسگزاری

نگارندگان از دکتر فرخ قهرمانی‌نژاد برای نظرات ارزشمندشان قدردانی می‌کنند.

بافت در مهار رشد تهاجمی اندام مکنده اندوسپرم در قسمت بنی دانه در حال نمو نقش ایفا می‌کند. در برخی از گونه‌ها، پلی-ساکاریدهای نامحلول فراوانی در دیواره‌های سلولی هیپوستاز یافت می‌شوند که اشاره به نقش این بافت در ذخیره کربوهیدرات در طول نمو آندوسپرم دارد. بسیاری از محققین معتقدند که عمل‌کرد اصلی هیپوستاز تامین مواد مغذی برای مگاکامت‌زایی است، هر چند محققان دیگر در رابطه با این فرایند اختلاف نظر دارند (Pereira & Bittencourt, 2016). هیپوستاز در شمار قابل ملاحظه‌ای از آرایه‌های Anacardiaceae هم مشاهده می‌شود. Anacardiaceae یکی از تیره‌های متعلق به راسته Sapindales است که تیره Simaroubaceae هم در این راسته جای دارد. برای مثال در گونه *Lithraea molleoides* از تیره Anacardiaceae، در ناحیه بنی، یک منطقه فنجانی شکل از سلول‌های پارانشیمی تانن‌دار، هیپوستاز را تشکیل می‌دهند (Carmello-Guerreiro & Paoli, 2005).

استقرار دستگاه تخمزا در هر دو قطب سفتی و یا بنی می‌تواند نشان‌دهنده انجام هر دو نوع لقاح پوروگامی و یا شالازوگامی در گونه *A. altissima* باشد. همانطور که قبلاً توسط Wiger (1935) هر سه نوع لقاح شالازوگامی، مزوگامی و پوروگامی در این تیره گزارش شده است.

تخمک در گونه *A. altissima* از نوع واژگون و میکروپیل به صورت زیگزاگ است که توسط پوسته‌های درونی ایجاد می‌شود. تخمک‌های نهان‌انگاران اغلب از نوع واژگون است و به ندرت انواع خمیده، راست و نیمه‌واژگون مشاهده می‌شوند. لوله‌گرده به راس بافت خورش توسط سفت هدایت می‌شود که اغلب توسط پوسته درونی یا توسط هر دو پوسته در تخمک‌های دوپوسته یا توسط یک پوسته در تخمک‌های تک‌پوسته‌ای ایجاد می‌شود. سفت زیگزاگ نوع ویژه‌ای از سفت است که در آن، پوسته خارجی روی پوسته داخلی را می‌پوشاند به روشی که دو قسمت کانال سفتی در وسط تراز نیستند بلکه دارای یک شکل زیگزاگ هستند. این نوع از سفت بیشتر در تخمک‌های خمیده یافت می‌شود (Endress, 2011).

نمو رویان در گونه *A. altissima* از تیپ گل مغربی است. تیپ گل مغربی نمو رویان در شکل معمول آن در تیره Onagraceae دیده می‌شود. Johansen (۱۹۵۰) ۱۵ تنوع از این تیپ رویانی را

REFERENCES

- Alves, I.A., Miranda, H.M., Soares, L.A. and Randau, K.P. 2014. Simaroubaceae family: botany, chemical composition and biological activities. – Rev. Bras. Farm. 24: 481-501.
- Bachelier, J.B., and Endress, P.K. 2008. Floral Structure of *Kirkia* (Kirkiaceae) and its Position in Sapindales. – Ann. Bot. 102: 539-550.
- Baily, L.H. 1964. Manual of cultivated plants. The Macmillan Co, New York, pp: 611.
- Bouman, F. 1984. The ovule. In B. M. Johri (Ed), Embryology of angiosperm. Berlin: Springer Verlag. pp: 530.
- Cao, L.M., Xia, N.H. and Deng, Y.F. 2008. Embryology of *Handeliidendron bodinieri* (Sapindaceae) and its systematic value: development of male and female gametophytes. – Plant. Syst. Evol. 274: 17-23.
- Carmello-Guerreiro, S.M. and Paoli, A.A.S. 2005. Anatomy of the Pericarp and Seed-coat of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) with Taxonomic Notes. – Braz. Arch. Boil. Technol. 48: 590-610.
- Clayton, J.W. 2008. Evolutionary history of Simaroubaceae (Sapindales): Systematics, biogeography and diversification. Ph.D thesis, University of Florida.
- Correia, M., Castro, S., Ferrero, F., Crisóstomo, J.A. and Rodríguez-Echeverría, S. 2014. Reproductive biology and success of invasive Australian acacias in Portugal. – Bot. J. Linn. Soc. 174: 574-588.
- Corner, E.J.H. 1976. The seeds of dicotyledons. 2 vols. Cambridge: Cambridge University Press. pp: 1-320.
- Czapik, R. and Izmailow, R. 2001. Zygotic Embryogenesis. Structural aspects. In: Bhojwani and Soh [eds.], Current trends in the embryology of angiosperms, 197-222. The Netherlands, Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge University Press. pp: 1-420.
- Endress, P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. – Am. J. Bot. 98: 370-96.
- Gonzalez, A.M. 2016. Floral structure, development of the gynoecium, and embryology in *Schinopsis balansae* Engler (Anacardiaceae) with particular reference to aporogamy. – Int. J. Plant. Sci. 177: 326-338.
- Hua, P. and Thomas, W.W. 2008. Simaroubaceae. – In: Flora of China: Oxalidaceae through Aceraceae. Vol. 11. Missouri. Botanical Garden Press, St. Louis. pp: 100-104.
- Kundu, P., and Laskar, S. 2010. A brief resume on the genus *Ailanthus*: chemical and pharmacological aspects. – Phytochem. Rev. 9: 379-412.
- Martinsa, F.M., Cunha-Neto, I.L. and Pereirab, T.M. 2016. Floral morphology and anatomy of *Dalechampia alata* Klotzsch ex Baill. (Euphorbiaceae), with emphasis on secretory structures. – Braz. J. Biol. 76: 233-244.
- Mousavi, F., Rezanejad, R., Majd, A. and Irian, S. 2010. Flower and Fruit morphology in *Ailanthus altissima*. – J. Develop. Biol. 7: 25-32.
- Mousavi, F., Rezanejad, F., Majd, A. and Irian, S. 2011. Flower structure and anther and pollen development in *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). – J. Sci. (Kharazmi University) 10: 1033-1046.
- Mousavi, F., Majd, A., Shahali, Y., Ghahremaninejad, F., Kardar, G. and Pourpak, Z. 2016. Pollinosis to tree of heaven (*Ailanthus altissima*) and detection of allergenic proteins: a case report. – Ann. Allergy. Asthma. Immunol. 116: 374-375.
- Nair, N.C. and Joseph, T.C. 1957. Floral morphology and embryology of *Samadera indica*. – Bot. Gaz. 119: 104-115.
- Nair, N.C. and Sukumaran, N.P. 1960. Floral morphology and embryology of *Brucea amarissima*. – Bot. Gaz. 121: 175-185.
- Narayana, L.L. 1957. Embryology of two Simaroubaceae. – Curr. Sci. 26: 323-324.
- Pereira, E.J. and Bittencourt, N.S. 2016. Comparative ovule ontogeny in some members of the *Tabebuia alliance* (Bignoniaceae). – Int. J. Plant. Sci. 177: 481-497.
- Pfeiffer, W.M. 1912. The morphology of *Leitneria floridana*. – Bot. Gaz. 53: 189-203.
- Teichman, I.V. 1993. Development and structure of the seed of *Ozoroa paniculosa* (Anacardiaceae) and taxonomic notes. – Bot. J. Linn. Soc. 111: 463-470.
- Tilton, V.R. 1980. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules. – Can. J. Bot. 58: 2059-2066.
- Tobe, H. 2011. Embryological evidence supports the transfer of *Leitneria floridana* to the family Simaroubaceae. – Ann. Mo. Bot. Gard. 98: 277-293.
- Wiger, J. 1935. Embryological studies on the families Buxaceae, Meliaceae, Simaroubaceae, and Burseraceae. Ph.D. thesis, University of Lund, Lund.

How to cite this article:

Mousavi, F. Majd, A. 2019. The embryology of *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae): an invasive species from Iran. – Nova Biol. Reperta 6: 184-197.

موسوی، ف. و مجد، ا. ۱۳۹۸. رویان‌شناسی درخت عرعر، یک گونه مهاجم از ایران. – یافته‌های نوین در علوم زیستی ۶: ۱۸۴-۱۹۷.