بسم الله الرحمن الرحيم
الحمد لله رب العالمين الرحمن الرحيم مالك يوم الدين
اهدنا الصراط المستقيم صراط الذين
انعمت عليهم غير المغضوب عليهم
ولا الضالين

دانشکده علوم طبیعی
گروه زیست‌شناسی گیاهی

پایان‌نامه برای دریافت درجه کارشناسی ارشد در رشته

زیست شناسی گیاهی گرایش سلولی-تکوینی

عنوان

مطالعه تکوین دانه گرده در گیاه خارخسک (*Tribulus terrestris*)

استاد راهنما

دکتر محبوبه علی اصغرپور

استادان مشاور

دکتر علی موافقی دکتر محمدرضا دادپور

پژوهشگر

سمیه اصغری

تیر ماه ۱۳۸۹

تقدیم به

عزیزترین عزیزانم

پدر و مادرم

به پاس محبتهای بی دریغشان که هرگز فروکش نمی‌کند
به پاس عاطفه سرشار و گرمای امیدبخش وجودشان که در این سردترین روزگار بهترین پشتیبان است

و تقدیم به

برادر و خواهران عزیزم

که همواره با محبت‌های خود مشوق من در کسب علم و دانش بوده‌اند.

سپاس وستایش پروردگار متعال را که بمن آموخت در زندگی لذتی بالاتر از تحصیل علم و در جهان عظمتی برتر از دانش نخواهم یافت و بمن توانایی آن را بخشید تا رهرو این طریق باشم.

بی‌تردید اتمام این رساله بدون مساعدت و همکاری اساتید گرامی و دوستان میسر نبود، از این رو بر خود لازم می‌دانم که مراتب امتنان خود را به استاد محترم و ارجمندم، سرکار خانم دکتر محبوبه علی اصغرپور که با سعه صدر و شکیبائی وصف-ناپذیر مرا در این راه یاری نموده‌اند، به جای آورم.

مراتب تشکر و سپاسگذاری خود را از اساتید گرامی آقای دکتر علی موافقی و آقای دکتر محمدرضا دادپور که همواره حمایتهای بی‌دریغ و راهنمائی‌های ارزشمندشان راه-گشای مشکلاتم بود، ابراز می‌دارم. از آقای دکتر هوشنگ نصرتی که قبول زحمت داوری پایان‌نامه را بر عهده گرفتند، قدردانی می‌نمایم.

از اساتید محترم گروه زیست‌شناسی گیاهی که در دوران تحصیلم از محضرشان کسب علم نموده و از راهنمائی‌های ارزنده‌شان بهره‌مند شده‌ام، تشکر و قدردانی می‌نمایم.

در نهایت از خانم‌ها فاطمه رجبی، فاطمه مجیدزاده، الهام مهجل و سمیه نقی‌لو که مرا در پیشبرد این پایان‌نامه یاری نمودند و تمامی همکلاسی‌ها و دوستان عزیزم کمال تقدیر و تشکر را دارم.

به یاد خاطرات شیرین دوران تحصیل

سمیه اصغری

تیر ۸۹

نام خانوادگی دانشجو: اصغری **نام**: سمیه

عنوان پایان‌نامه: مطالعه تکوین دانه گرده در گونه خارخسک (*Tribulus terrestris*)

استاد راهنما: دکتر محبوبه علی اصغرپور

استادان مشاور: دکتر علی موافقی، دکتر محمدرضا دادپور

مقطع تحصیلی: کارشناسی‌ارشد **رشته**: زیست گیاهی **گرایش**: سلولی-تکوینی **دانشگاه**: تبریز

دانشکده: علوم طبیعی **تاریخ فارغ التحصیلی**: تیر ماه ۱۳۸۹ **تعداد صفحه**: ۱۴۰

کلید واژه‌ها: بساک، تکوین، خارخسک، دانه گرده

چکیده: دانه گرده یا گامتوفیت نر، یک ساختار میکروسکوپی است که مراحل نموی خود را در بساک پرچم کامل می کند و نقش مهمی در چرخه تولیدمثلی گیاهان عالی ایفا می‌کند. از اینرو، تعداد زیادی از مطالعات بر روی نمو دانه گرده متمرکز شده‌اند. گونه خارخسک گیاهی یکساله از خانواده اسپند است که بومی نواحی گرمسیری و معتدل گرم در جنوب اروپا و آسیا، سراسر آفریقا و استرالیا می‌باشد. هدف از این پژوهش بررسی سیتولوژیکی تکوین بساک و دانه گرده در خارخسک می‌باشد. بدین منظور جوانه‌ها و گل‌های خارخسک در مراحل مختلف نمو بساک جمع‌آوری و بلافاصله در فیکساتیو مناسب تثبیت شدند. نمو بساک و دانه گرده پس از رنگ‌آمیزی متعارف، با استفاده از میکروسکوپ نوری، انعکاسی، فلورسنس و الکترونی گذاره مورد مطالعه قرار گرفت. بر اساس نتایج بدست آمده بساک متشکل از چهار کیسه گرده است و نمو دیواره آن از نوع اولیه می‌باشد که شامل یک لایه اپیدرمی، یک لایه آندوتسیومی، دو لایه میانی و تپتوم می‌باشد. تپتوم از نوع ترشحی است و سلول‌های تپتومی تک هسته‌ای می‌باشند و در یک لایه قرار می‌گیرند. میوز سلول-های مادر میکروسپور از نوع همزمان و تتراد میکروسپورها از نوع تتراهیدرال می‌باشد. دانه‌های گرده کروی شکل و دارای منافذ متعدد در تمام سطح خود می‌باشند و در مرحله سه‌سلولی از بساک آزاد می‌شوند.

فهرست مطالب

عنوان **صفحه**

مقدمه ۱

۱-۱- پرچم ٤

۱-۱-۱- تمایز بساک ٥

۱-۱-۲- میکروسپورزایی ۸

۱-۱-۳- دیواره دانه گرده ۱۰

۱-۱-۳-۱- عملکرد دیواره دانه گرده ۱۳

۱-۱-۳-۲- الگویابی دیواره دانه گرده در طی نمو ۱٥

۱-۱-۳-۳- شکاف‌ها در دیواره دانه گرده ۱۹

۱-۱-٤- نخستین میتوز دانه گرده ۲۱

۱-۱-٥- تقسیم سلول زایشی و تشکیل واحد زایشی نر ۲۲

۱-۱-٦- دانه‌های گرده قبل از شکوفایی بساک ۲٤

۱-۱-۷- شکوفایی بساک ۲٥

۱-۲- هارمومگاتی ۲۷

۱-۳- عمر دانه گرده ۲۹

۱-٤- گرده‌افشانی و برهمکنش دانه گرده-کلاله ۲۹

۱-٥- تپتوم ۳۰

۱-٥-۱- عملکرد تپتوم ۳۲

۱-٦- گرده‌شناسی ۳٤

۱-٦-۱- تاریخچه علم گرده‌شناسی و کاربرد آن در سیستماتیک گیاهی ۳٤

۱-٦-۲- لایه‌های دیواره دانه‌های گرده ۳٦

۱-٦-۳- قطبیت و تقارن دانه‌های گرده ۳۷

فهرست مطالب

۱-٦-٤- شکل دانه‌های گرده ۳۹

۱-٦-٥- دریچه‌ها ۳۹

۱-٦-٦- تزئینات سطحی گزین ٤۰

۱-۷- مشخصات عمومی تیره اسپند ٤۱

۱-۷-۱- جنس خارخسک ٤۲

۱-۷-۲- گونه خارخسک ٤۳

۱-۷-۳- خواص دارویی خارخسک ٤٤

۱-۸- اهداف پژوهش ٤٥

۲-۱- مراحل آماده‌سازی نمونه‌ها برای تهیه برش‌های میکروسکوپی و رنگ‌آمیزی ٤۸

۲-۱-۱- جمع آوری نمونه‌های گیاهی ٤۸

۲-۱-۲- بررسی‌های بافت شناختی ٥۰

۲-۱-۲-۱- تثبیت نمونه‌ها ٥۰

۲-۱-۲-۲- قالب‌گیری ٥۱

۲-۱-۲-۳- مقطع‌گیری و تثبیت برش‌ها روی لام ٥۳

۲-۱-۲-٤- تهیه لام‌های ژلاتینه ٥٤

۲-۱- ۲-٥- رنگ‌آمیزی ٥٦

۲-۱-۳- بررسی‌های هیستوشیمیایی ٦٤

۲-۱-۳-۱- شناسایی پلی‌ساکاریدها ٦٤

۲-۱-۳-۲- شناسایی لیپیدها ٦۷

۲-۱-۳-۳- شناسایی لیگنین ٦۸

۲-۲- مراحل آماده‌سازی نمونه‌ها جهت مطالعه با میکروسکوپ انعکاسی ٦۹

۲-۲-۱- جمع‌آوری نمونه‌های گیاهی ٦۹

۲-۲-۲- رنگ‌آمیزی ۷۰

فهرست مطالب

۲-۲-۳- تصویربرداری ۷۲

۲-۲-٤- فرآوری تصویر ۷۳

۲-۲-٥- مروری بر تکنیک میکروسکوپ نور بازتابشی ۷۳

۲-۲-٦- توانمندی‌های تکنیک زبرنوردهی ۷٥

۲-۲-۷- تکنیک میکروسکوپی زبرنوردهی جایگزینی مناسب برای روش SEM ۷٦

۲-۳- مراحل آماده‌سازی نمونه‌ها جهت مطالعه با میکروسکوپ الکترونی گذاره ۷۸

۲-۳-۱- تثبیت اولیه ۷۸

۲-۳-۲- شستشو ۷۹

۲-۳-۳- تثبیت ثانویه ۷۹

۲-۳-٤- شستشو ۷۹

۲-۳-٥-آبگیری ۷۹

۲-۳-٦- نفوذپذیری ۸۰

۲-۳-۷- قالب‌گیری ۸۰

۲-۳-۸- برش‌گیری ۸۱

۲-۳-۹- رنگ‌آمیزی ثانویه ۸۱

۳-۱- بررسی بافت‌شناسی و سیتوشیمیایی تکوین دانه گرده در خارخسک ۸٤

۳-۱-۱- تمایز بساک و میکروسپوروژنز ۸٤

۳-۱-۲- میکروگامتوژنز ۱۰۱

۳-۱-۲-۱- نخستین میتوز دانه گرده، تشکیل سلول رویشی و زایشی و ویژگی‌های سیتولوژیکی آن‌ها ۱۰۱

۳-۱-۲-۲- دومین میتوز دانه گرده و تشکیل اسپرم‌ها ۱۱۱

۳-۲- بررسی فراساختاری دیواره اگزین دانه گرده بالغ خارخسک ۱۱٤

۳-۳- بررسی فرآیند شکوفایی بساک توسط میکروسکوپ انعکاسی ۱۱٦

۳-٤- بررسی سطح بساک توسط میکروسکوپ فلورسنس ۱۱٦

فهرست مطالب

٤-١- کاربرد مطالعه تکوین دانه گرده گونه خارخسک در بررسی‌های سیستماتیکی و فیلوژنتیکی ١٢١

٤-٢- کالوز در خارخسک ١٢٤

٤-٣- نقش دانه‌های نشاسته طی نمو دانه‌های گرده در خارخسک ١٢٦

٤-٥- نوع تپتوم در خارخسک ١٢٧

٤-٦- مرگ سلولی برنامه‌ریزی شده در سلول‌های تپتومی و تکوین دانه گرده در خارخسک ١٢٩

منابع ١٣٤

مقدمه

چرخه زندگی گیاهان گلدار با یک تناوب بین نسل غالب اسپوروفیتی و نسل بسیار کاهش یافته گامتوفیتی مشخص می‌شود. نسل اسپوروفیت همان گونه که از نام آن مشخص است، اسپورها را به‌دنبال تقسیمات میوزی سلول‌های مادر اسپور تولید می‌کند. اسپورها نیز از طریق تقسیمات میتوزی ساده نسل گامتوفیت را تشکیل می‌دهند. تولید اسپورها و تشکیل گامت‌ها وقایع مهم در چرخه تولید مثل جنسی در گیاهان هستند. گیاهان گلدار از لحاظ مورفولوژیکی دو نوع گامتوفیت متفاوت دارند: گامتوفیت نر و گامتوفیت ماده. کیسه جنینی، گامتوفیت ماده و دانه گرده، گامتوفیت نر (میکروگامتوفیت) است. یک میکروگامتوفیت، گامتوفیت تولیدکننده گامت‌های کوچک (سلول‌های اسپرم) می‌باشد.

دانه گرده یک نسل گامتوفیتی هاپلوئید کوچک با عمر کوتاه و شامل فقط دو یا سه سلول می‌باشد. مهمترین ویژگی دانه گرده، دیواره آن است که از دیواره هر سلول گیاهی دیگر کاملاً متفاوت می‌باشد. در نهاندانگان دیواره دانه گرده معمولاً دو لایه‌ای است. لایه داخلی که پروتوپلاست دانه گرده را احاطه می-کند، انتین[1] و لایه خارجی که دارای تزئینات فراوان ومتنوعی است، اگزین[2] نام دارد. اگزین از نظر ساختاری پیچیده‌ترین دیواره سلول گیاهی می‌باشد و تنوع مورفولوژیکی بسیار زیاد آن اساس علم گرده شناسی[3] است. ویژگی‌های ساختاری دانه‌های گرده در مرزبندی تاکسون‌ها یا بررسی‌های فیلوژنتیکی بسیار باارزش می‌باشند. تقریباً تمام خانواده‌های گیاهی، بیشتر جنس‌ها و تعدادی از گونه‌های گیاهی را

1. Intine
2. Exine
3. Palynology

می‌توان از روی دانه گرده آنها بر پایه ویژگی‌هایی مانند اندازه، شکل، تعداد دریچه‌ها وتزئینات روی اگزین شناسایی کرد.

مطالعه جنبه‌های سیتولوژیکی وتکوینی میکروسپورزایی و میکروگامتوفیت‌زایی در سطح میکروسکوپ نوری، از قرن نوزدهم شروع شده است و تاکنون نیز ادامه دارد. در سال‌های اخیر مطالعات بیوشیمیایی، هیستوشیمیایی و فراساختاری اطلاعات جدیدی را در مورد چگونگی توزیع ارگانل‌ها و تجزیه و سنتز ماکروملکول‌ها در جریان میکروسپورزایی و نمو گرده، سیتوشیمی و بیوشیمی سلول‌های گرده و ساختار اسپرم فراهم آورده‌اند. بنابراین مطالعه نمو دانه گرده نه تنها برای تشریح فرایندهای مهم در تکثیر گیاه بلکه برای بررسی جنبه‌های مختلف مطالعه بیولوژی گیاه مانند تعیین سرنوشت سلول، تمایز سلول، مطالعه قطبیت سلول وغیره می‌تواند حائز اهمیت باشد. لذا هدف از پژوهش حاضر بررسی تکوین دانه گرده در گیاه خارخسک است که گیاهی علفی و یک‌ساله از تیره اسپند می‌باشد.

فصل اول:

بررسی منابع

۱-۱- پرچم

از بین اندام‌های گل اندامی که با تکثیر جنسی نر ارتباط دارد، پرچم است و به مجموع پرچم‌های یک گل، نافه[1] گفته می‌شود. در اکثر گیاهان هر پرچم به لحاظ مورفولوژیکی از دو بخش مشخص میله و بساک تشکیل شده است. بخشی از پرچم که محل نمو دانه گرده است، بساک نام دارد که اندامی دو لوبی با دو کیسه گرده (میکروسپورانژیوم[2]) در هر لوب می‌باشد. میله محوری است که بساک را حمل می‌کند و معمولاً بلند، باریک و استوانه‌ای شکل است ولی در برخی از گونه‌ها مانند نیمفهآ ادوراتا[3] مسطح و برگ مانند و در ریسینوس کامیونس[4] منشعب می‌باشد. میله و بساک در مقطع عرضی، دارای یک دسته آوند مرکزی منفرد هستند که توسط چند لایه سلول پارانشیمی احاطه می‌شود. این بخش مرکزی بساک، رابط[5] نام دارد. مانند دیگر بخش‌های گل، اپیدرم سطح میله نیز اغلب دارای کرک[6] و روزنه[7] می‌باشد (Rudall, 2007).

پرچم‌های یک گل ممکن است کاملاً جدا از هم باشند یا به طرق مختلف به یکدیگر[8] و یا به دیگربخش‌های گل متصل[9] باشند. بعضی از پرچم‌ها ممکن است عقیم باشند (استامینود[10]) که در این صورت دانه گرده تولید نمی‌کنند و در برخی گیاهان به نوشگاه[11] تمایز می‌یابند (Lersten, 2004).

1. Androecium
2. Microsporangium
3. *Nymphaea odorata*
4. *Ricinus communis*
5. Connective
6. Trichome
7. Stoma
8. Adnate
9. Connate
10. Staminode
11. Nectary

روزنه‌ها در بسیاری از پرچم‌ها وجود دارند و معمولاً در بساک نسبت به میله به تعداد بیشتر دیده می-شوند. این موضوع به خصوص در تک‌لپه‌ای‌ها صادق است به طوری که روزنه‌ها در بافت رابط بساک گندمیان مانند جو دوسر[1] نیز دیده می‌شوند (Bonnett, 1961). در بررسی که توسط کندا[2] در سال ۱۹۵۲ ۱۹۵۲ انجام گرفت، مشاهده شد که عموماً روزنه‌ها در پرچم دولپه‌ای‌ها کمتر هستند و بسیاری از گونه‌ها نیز فاقد روزنه می‌باشند ولی در بعضی از خانواده‌ها مانند نخود[3]، شب‌بو[4] و گل سرخ[5] رایج هستند. بررسی‌های اشمید[6] در سال ۱۹۷٦ نشان داد سلول‌های نگهبان[7] روزنه در پرچم‌ها همیشه باز هستند ولی در برخی از پرچم‌ها توانایی باز و بسته شدن را دارند. هسلوپ- هاریسون[8] در سال ۱۹۸۷ روزنه‌های باز در بساک‌های سوسن سفید[9] را یک ویژگی سازشی مطرح کرد که موجب افزایش سرعت از دست دادن آب و شکوفایی بساک جهت رهاسازی دانه‌های گرده می‌گردند (Lersten, 2004).

۱-۱-۱- تمایز بساک

دانه گرده در گیاهان گلدار بر اساس فرآیندی نسبتاً پیچیده درون بساک تشکیل می‌شود. رشد بساک از مرحله تشکیل پریموردیوم تا زمان تشکیل سلول‌های اسپرم با برخی تغییرات سلولی و مورفولوژیکی همراه است. در نتیجه نمو سلول‌های بساک و تمایز بافتی سلول‌های مذکور، چندین نوع سلول و بافت

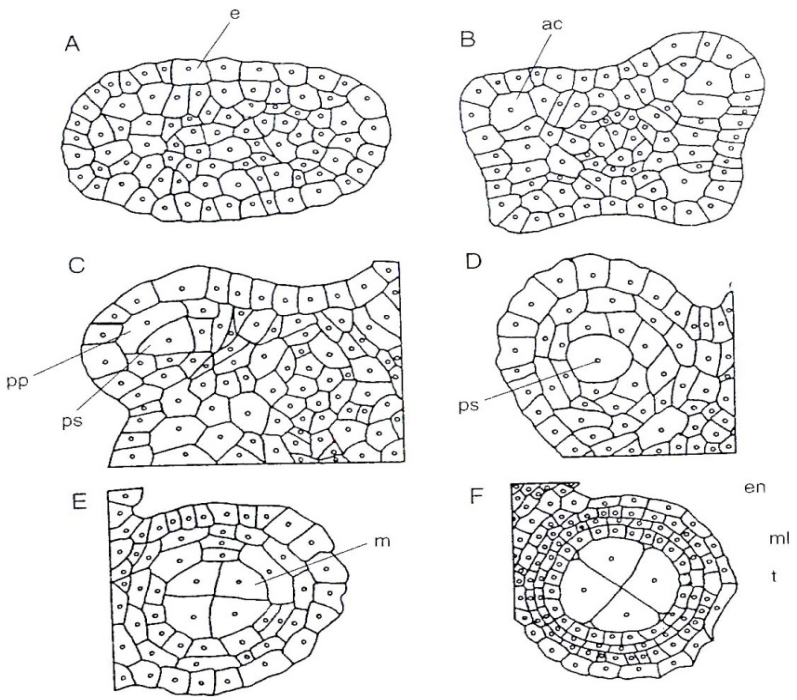
1. *Oats*
2. Kenda
3. Fabaceae
4. Brassicaceae
5. Rosaceae
6. Schmid
7. Guard cells
8. Heslop-Harrison
9. *Lily*

تخصص یافته تشکیل می‌شود. عده‌ای از این سلول‌ها به تمایز ادامه می‌دهند، در حالی‌که عده‌ای دژنره شده و از بین می‌روند. این تمایزیابی و دژنره شدن بصورت منظم از نظر زمانی و مکانی درون بساک صورت می‌گیرد و منجر به نمو، تشکیل و آزاد شدن دانه گرده می‌شود.

سلول‌ها و بافت‌های بساک، از ۳ لایه زاینده اولیه در پریموردیوم بساک منشأ می‌گیرند که از بیرون به درون عبارتند از: L1, L2 وL3. لایه L1 به اپیدرم تمایز می‌یابد. لایه L2 منشأ تشکیل سلول‌های آرکسپوریال[1] می‌شود و سلول‌های لایه L3، سیستم آوندی و بافت رابط بساک را تشکیل می‌دهند. بساک جوان متشکل از توده‌ای هموژن از سلول‌های مریستمی است که توسط یک لایه اپیدرمی پوشیده می‌شود. به‌زودی در چهار گوشه پریموردیوم بساک، چهار گروه از سلول‌های هیپودرمی به نام سلول‌های آرکسپوریال شروع به تقسیمات پری‌کلینال می‌کنند که در نتیجه آن یک سلول کناری اولیه[2] به سمت بیرون و یک سلول اسپورزای اولیه[3] به سمت درون تشکیل می‌شود. سلول اسپورزای اولیه یا مستقیماً به میکروسپوروسیت[4] (سلول مادر دانه گرده) نمو می‌یابد یا با تقسیمات میتوزی در سطوح مختلف توده‌ای از سلول‌های اسپورزای ثانویه را بوجود می‌آورد که به میکروسپوروسیت‌ها نمو می‌یابند. سلول‌های کناری اولیه به‌صورت آنتی‌کلینال و پری‌کلینال تقسیم شده که نتیجه این تقسیمات تولید لایه‌های دیواره کیسه گرده است (شکل ۱-۱) که این لایه‌ها از بیرون به درون به ترتیب عبارتند از: اپیدرم، آندوتسیوم[5]، لایه یا لایه‌های میانی[6]، تپتوم[7] (Raghavan, 1999). لایه اپیدرمی معمولاً در طی نمو بساک متحمل تقسیمات

1. Archesporial cells
2. Primary parietal cell
3. Primary sporogenous cell
4. Microsporocyte
5. Endothecium
6. Middle layers
7. Tapetum

آنتی‌کلینال می‌شود و اغلب قبل از بلوغ بساک گسسته می‌شود. خارجی‌ترین لایه حاصل از تقسیم سلول کناری که بلافاصله زیر اپیدرم بساک قرار می‌گیرد، آندوتسیوم نام دارد. سلول‌های این لایه در اواخر نمو واجد دیواره‌هایی با رشته‌های شعاعی ضخیم می‌باشند که در مکانیسم شکوفایی بساک شرکت می‌کنند. در زیر آندوتسیوم یک تا چند لایه سلول پارانشیمی با دیواره نازک وجود دارد به نام لایه یا لایه‌های میانی که عموماً در طی نمو دانه گرده به هم فشرده شده و در بسیاری از گیاهان در بساک بالغ از بین می‌روند. درونی‌ترین لایه سلولی احاطه‌کننده فضای داخلی بساک، تپتوم نام دارد که نقش اساسی در نمو دانه گرده ایفا می‌کند (Lersten, 2004).



شکل ۱-۱- دیاگرامی از مراحل اولیه نمو بساک در برنج. **A)** مرحله تشکیل پریموردیوم بساک، **B)** مرحله تشکیل سلول‌های آرکسپوریال، **C)** مرحله تشکیل سلول‌های اسپورزای اولیه، **D)** مرحله دیواره سه لایه‌ای، **E)** مرحله تمایز تپتوم، **F)** میکروسپوروسیت‌ها آماده تقسیم میوزی. ac: سلول آرکسپوریال، e: اپیدرم، en: آندوتسیوم، m: میکروسپوروسیت، ml: لایه میانی، pp: سلول‌های کناری اولیه، ps: سلول‌های اسپورزای اولیه، t: تپتوم.

۱-۱-۲- میکروسپورزایی[1]

تشکیل میکروسپور به‌دنبال تقسیم میوزی میکروسپوروسیت‌ها در محفظه[2] بساک میکروسپورزایی خوانده می‌شود. میکروسپوروسیت‌های هر لوکول به یکدیگر و به سلول‌های تپتومی از طریق پلاسمودسم‌ها متصل می‌باشند. کمی قبل از میوز، ارتباطات پلاسمودسمی بین سلول های مادر میکروسپور و تپتوم از بین می‌رود و پلاسمودسم‌های بین سلول‌های مادر میکروسپور نیز به کانال‌های سیتوپلاسمی با قطر بیش از ۰/۵میکرومتر توسعه می‌یابند که توسط آن‌ها بیشترین تبادلات سیتوپلاسمی انجام می‌شود. به نظر می‌رسد این کانال‌ها همزمانی وقایع نموی را در توده میکروسپوروسیت‌ها بالا می-برند. درست قبل از میوز کانال‌های سیتوپلاسمی اطراف هر سلول مادر میکروسپور توسط رسوب یک دیواره کالوزی[3] بین غشای پلاسمایی و دیواره سلولزی اصلی مسدود می‌شوند. سپس سلول‌های مادر میکروسپور متحمل تقسیم میوزی شده و تتراد میکروسپورها را تشکیل می‌دهند (Scott et al., 2004).

براساس جهت‌گیری دیواره کالوزی میکروسپور در تتراد، انواع مختلف تترادها وجود دارد. آرایش تتراد در گونه‌های مختلف و اغلب در یک گونه نیز فرق می‌کند (Fahn, 1990). پنج نوع متداول تتراد بر اساس آرایش دانه‌های گرده (شکل ۱-۲) عبارتند از:

۱) تترادهای چهاروجهی[4]: چهار دانه گرده، وجوه یک چهار وجهی را تشکیل می‌دهند که این نوع آرایش در اعضای تیره سیاه‌گله[5] مشاهده شده است.

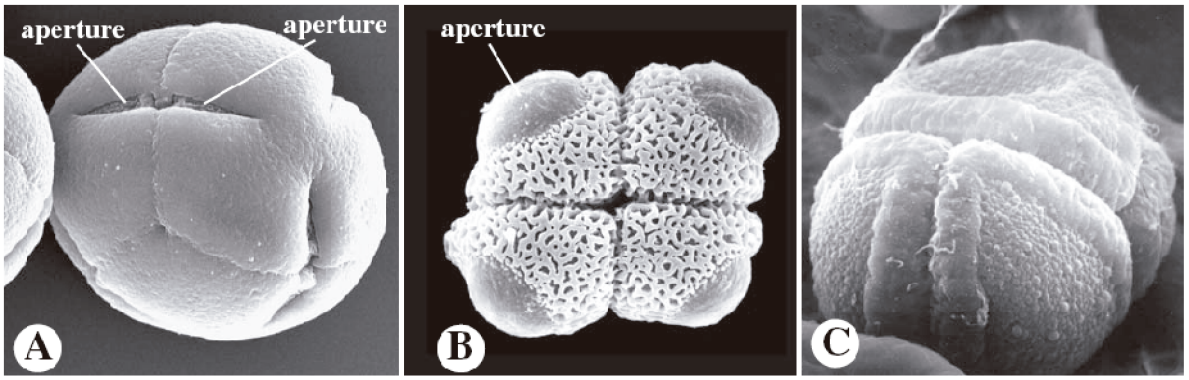
1. Microsporogenesis
2. Locule
3. Callose
4. Tetrahedral tetrads
5. Ericaceae

۲) تترادهای خطی[1]: چهار دانه گرده در یک خط مستقیم قرار می‌گیرند، مانند آنچه که در گونه‌های جنس تیفا[2] مشاهده می‌شود.

۳) تترادهای لوزی شکل[3]: چهار دانه گرده در یک سطح قرار می‌گیرند و دانه‌های گرده دو به دو به یکدیگر نزدیک‌تر می‌باشند.

٤) تترادهای چهار ضلعی[4]: چهار دانه گرده با فاصله‌های مساوی از یکدیگر در یک سطح قرار می‌گیرند.

۵) تترادهای متقاطع[5]: چهار دانه گرده در دو جفت و با زاویه قائم نسبت به یکدیگر قرار می‌گیرند (Simpson, 2006).



شکل ۱- انواع مختلف تتراد. **A)** تتراد چهاروجهی، **B)** تتراد چهارضلعی، **C)** تتراد متقاطع (Simpson, 2006).

به‌دنبال کامل شدن سیتوکینز در شروع مرحله تتراد، نمو اگزین با رسوب اگزین اولیه[6] بین غشای پلاسمایی و دیواره کالوزی میکروسپور آغاز می‌شود. اگزین اولیه یک ماده میکروفیبریلی متشکل از مقدار

1. Linear tetrads
2. *Typha*
3. Rhomboidal tetrads
4. Tetragonal (Isobilateral) tetrads
5. Decussate tetrads
6. Primexine

زیادی سلولز و گلیکوکالیکس[1] مانند می‌باشد. سپس پیش‌سازهای اسپوروپولنین[2] در مکان‌های خاصی در اگزین اولیه متراکم شده و اجزاء اصلی دیواره دانه گرده را تشکیل می‌دهند. اسکارلا و لارسن[3] در سال ۱۹٦٦، اگزین اولیه را به دلیل روش سازمان‌یافته تجمع اسپوروپولنین در مکان‌های خاص به عنوان شابلون اگزین توصیف کردند. در اکثر گونه‌ها صفحه‌ای از شبکه آندوپلاسمی در محدود کردن رسوب اگزین اولیه به نواحی غیر شکاف مؤثر می‌باشد (Heslop-Harrison, 1963, 1968, 1972). شکاف‌ها[4] نواحی هستند که در آن لایه اگزین بسیار نازک است یا تشکیل نمی‌شود. تا زمانی که میکروسپورها از تتراد آزاد شوند، اسپوروپولنین بواسطه پیش سازهای سنتز و ترشح شده توسط میکروسپور پلیمریزه می‌شود (Blackmore, 2007).

۱-۱-۳- دیواره دانه گرده

دیواره دانه گرده بالغ در نهاندانگان معمولاً شامل دو لایه مشخص و متفاوت از لحاظ شیمیایی است. لایه بیرونی اگزین و لایه داخلی انتین نام دارد. جزء اصلی سازنده اگزین اسپوروپولنین می‌باشد که یک ترکیب بی‌نظیر از لحاظ استحکام فیزیکی و مقاومت در برابر عوامل شیمیایی و بیولوژیکی است و می‌تواند میلیون‌ها سال در شرایط بی‌هوازی باقی بماند. این ویژگی‌ها شناسایی طبیعت شیمیایی و جزئیات بیوسنتزی آن را مشکل می‌سازد. ماکرومولکول اسپوروپولنین در حال حاظر به عنوان پلیمری از زنجیره‌های کوچک منومرهای آلیفاتیک راست زنجیر شناخته می‌شود (Meuter-Gerhards et al., 1999;

1. Glycocalyx
2. Sporopollenin
3. Skvarla & Larson
4. Aperture

(Bubert et al., 2002). دامینگز و همکارانش[1] در سال ۱۹۹۹، براساس آنالیزهای اسپکتروسکوپی پیشنهاد کردند که اسپوروپولنین شبکه‌ای از اسیدهای کربوکسیلیک (زنجیره‌های کربنی اشباع نشده و باندهای اتری) با نسبت بالاست که در بررسی‌های اخیر نیز این نظریه تأیید شد (Bubert et al., 2002).

در بسیاری از تاکسون‌های گیاهی، اگزین خود به دو لایه متفاوت از لحاظ شیمیایی تقسیم می‌شود. لایه بیرونی، اکت‌اگزین[2] و لایه درونی، انداگزین[3] نامیده می‌شود. انداگزین، به طور شاخص یک لایه کمابیش یکنواخت را تشکیل می‌دهد و ممکن است در بعضی از گونه‌ها وجود نداشته باشد، در حالی‌که اکت‌اگزین اشکال ساختاری گوناگونی را نشان می‌دهد. متداول‌ترین نوع اکت‌اگزین در نهاندانگان، ساختار تکتا-کلوملایی[4] است که شامل یک لایه درونی به‌نام لایه پایه[5]، یک لایه میانی به‌نام کلوملا (ستونک)[6] و یک لایه سقف مانند بیرونی به نام تکتوم[7] می‌باشد. در برخی گیاهان، لایه میانی ممکن است است شامل کلوملا نباشد و دارای اجزای دانه‌ای[8] یا نامنظم باشد. همچنین بر روی تکتوم، اجزای سوپر تکتومی[9] نیز می‌توانند وجود داشته باشند که تزئینات مختلفی را نشان می‌دهند. تاکسون‌های مختلف نهاندانگان، علاوه بر ساختار دیواره‌ای تکتا-کلوملایی ممکن است دارای دیواره‌ای باشند که به لحاظ

1. Dominguez et al.
2. Ektexine
3. Endexine
4. Tectate-Columellate
5. Foot layer
6. Columella
7. Tectum
8. Granular
9. Supratectal