گرده‌شناسی

(رشتهٔ زیست شناسی)

دکتر غلامرضا بخشی خانیکی

فهرست

پیشگفتار مؤلف هفت

فصل اول. گل و ساختار آن ۱

مقدمه
ساختار عمومی گل
اندامهای پوششی گل
اندامهای جنسی گل
تولید دانهٔ گرده
انواع مختلف گرده‌افشانی و واکنشهای کلاله
جذب آب در رویش دانه گرده و طویل‌شدن لولهٔ گرده
زیرساختار درون لولهٔ گرده
حرکت هسته‌ها و رابطه‌های کالوزی
مادگی گل
ساختار تخمک
کیسهٔ جنینی
رویش دانهٔ گرده و تشکیل لولهٔ گرده
لقاح
تنوع ساختار گل
آرایش بخشهای گل
گل منظم و گل نامنظم
پیوستگی و گسستگی اجزای گل
بخشهای گل در ترازهای مختلف
گل‌آذین
۱- گل‌آذینهای نامحدود
۲- گل‌آذین محدود (گرزن)
دیاگرام گل

فصل دوم. کاربرد گرده‌شناسی

مقدمه
تاریخچه
کاربرد گرده‌شناسی

مطالعات تاکسونومیکی
بررسیهای تکاملی و ژنتیکی
مطالعات مربوط به شهد و عسل
مطالعات مربوط به آلرژی
مطالعات مربوط به تاریخچهٔ گیاهان و ردیابی پوششهای گیاهی
مطالعات تغییرات آب و هوایی
مطالعه تأثیر انسان بر روی گیاهان در گذشته
واده‌های راسته ایلیکالس

فصل سوم. جمع‌آوری و کشت نمونه‌های دانهٔ گرده
مقدمه
برشهای بیرونی رسوبات
نمونه‌برداری از بخشهای میانی رسوبات دریاچه‌ای و توربی
نمونه‌گیر هیلر
نمونه‌گیر روسی
نمونه‌گیر پیستونی
نمونه‌گیرهای منجمد (یخ‌بستن نمونه‌ها)
نمونه‌های سطحی خاک
نقل و انتقال و ذخیره‌سازی نمونه‌ها
روشهای جمع‌آوری دانهٔ گرده برای بررسی پاسخهای فیزیولوژیک
روشهای نگه‌داری دانه گرده
انتخاب محیط کشت مناسب و شرایط بهینهٔ رشد و رویش دانه و لوله گرده
روش تهیهٔ ۱۰۰ میلی‌لیتر از محیط کشت
روشهای کشت دانه گرده
ترکیبات آلی اضافه شده به محیط کشت
ویتامینهای گروه B
اسیدهای چرب اشباع
اسیدهای چرب غیر اشباع
سوکروز
ترکیبات معدنی اضافه شده به محیط کشت
روش مشاهده دانه و لولهٔ گرده
رنگ‌آمیزی با روش اناپانیهام یا روش براشه
رنگ‌آمیزی به روش Fast Green FCF
روش رنگ‌آمیزی و مشاهده دانه و لوله گرده با میکروسکوپ فلورسانس
روش مطالعه دانه گرده با میکروسکوپ الکترونی
مطالعات تکمیلی

فصل چهارم. اسپورها و دانه‌های گرده
مقدمه
ترکیب و ساختار دانهٔ گرده
دیوارهٔ داخلی گرده (اینتین)
دیوارهٔ خارجی گرده (اگزین)
اسپوروپولنین
محتویات سلولی گرده‌ها
ترکیبات شیمیایی
۱- ترکیبات کانی
۲- مواد آلی
الف) قندها
ب) چربی‌ها، اسیدهای چرب و الکلها

ج) پروتیدها
د) نوکلئوپروتئینها و اسیدهای نوکلئیک
هـ) آنزیمها
تکامل دانهٔ گرده با تأکید بر توسعه دیواره‌ها
تشکیل میکروسپورانژ
مراحل تشکیل دانه گرده
ویژگی دیواره میوزی (دیواره ویژه)
نقش زیستی دیواره ویژه
الف) دخالت سلولهای گامتوفیتی
نقش سلولهای تاپی (مغذی)
از مرحلهٔ میکروسپور جوان تا میکروسپور بالغ
چگونگی تقسیم میتوزی میکروسپور
میکروسپورزایی
تشکیل و تکامل دیواره‌ها
کاربرد مورفولوژی در شناسایی دانهٔ گرده
الف) منافذ و شکافها
ب) تزئینات
ج) طرز تجمع
د) تقارن
هـ) قطبیت
شکل عمومی گرده‌ها
اندازه گرده‌ها
پوشش گرده (اسپورودرم)
اهمیت مورفولوژی دانهٔ گرده
دما
فشار نسبی دی‌آکسید کربن و اکسیژن
مقدار گرده

فصل پنجم. تیمار و روشهای آماده‌کردن نمونه‌های دانه گرده
مقدمه
مقدمات تهیهٔ نمونه
روشهای جمع‌آوری دانه گرده
تجزیه با هیدروکسید پتاسیم
نحوهٔ عمل هیدروکلریک اسید
نحوهٔ عمل هیدروفلوئوریک اسید
استولیزکردن
تغییر رنگ‌دادن
فراهم‌کردن ژل گلیسیرین
مشکلات اندازه دانه گرده
روشهای متداول در گرده‌شناسی
رنگ‌آمیزی با روش برائت

فصل ششم. گرده‌شناسی و کاربرد آن در رده‌بندی گیاهان
مقدمه
گرده‌شناسی و رابطه آن با رده‌بندی گیاهان
امکان تشخیص اسپور و گرده
وضعیت تک‌لپه‌ایها و دولپه‌ایها با معیار گرده‌شناسی
جنسهای یک خانواده با معیار گرده‌شناسی
تعیین محل یک جنس در رده‌بندی با معیار گرده‌شناسی

رده‌بندی گونه‌های یک جنس با معیار گرده‌شناسی
تکامل دانه‌های گرده
اسپور در سرخسهای اولیه
اسپور در سرخسهای دیگر
گرده‌های اولیه و گردهٔ بازدانگان
گروه در نهاندانگان
۱- گرده تک‌لپه‌ایها
۲- گرده دولپه‌ایها
طول عمر و پراکنش گرده
تعداد گرده تولید شده
استفاده از کلید برای شناسایی هاگ (اسپور) و دانه گرده

فصل هفتم. تکوین و رشد و نمو دانهٔ گرد
مقدمه
تأثیر محیط کشت پایه، زمان و دما بر رویش دانه و رشد لوله‌های گرده
تأثیر سوکروز و تغییرات آن بر رشد و رویش دانه‌های گرده
تأثیر کلسیم و تغییرات آن بر رشد و رویش دانه‌های گرده
تأثیر بور بر رشد و رویش دانه‌های گرده
بررسی نحوه و میزان رشد و رویش دانه‌های گرده در اثر ترکیبات آلی
الف) تأثیر ویتامینها بر رشد و رویش دانه‌های گرده
ب) تأثیر اسیدهای چرب اشباع و غیراشباع بر رشد و رویش دانه‌های گرده
ج) تأثیر اسید اگزالواستیک بر رشد و رویش دانهٔ گرده
رشد و نمو دانه گرده
تفکیک لایه‌های بساک
میکروسپوروژنز
آغاز میوز
سنتز ماکرومولکولها
تشکیل‌شدن دوباره سیتوپلاسم
سینسیتیوم و جداسازی
اهمیت جدید سازمان‌یابی و جداسازی سیتوپلاسمی
میکروگامتوژنز
سلولهای رویشی و زایشی
سلولهای اسپرم
دوشکلی سلولهای اسپرم و ساختمان واحد جنسی نر
تپتوم (لایهٔ مغذی)
تپتوم ترشحی
تپتوم پلاسمودیال
غشاء تپتال
نقش تپتوم
تهیهٔ مواد غذایی برای رشد گرده
شکستن دیواره کالوزی اطراف تترادهای میکروسپورها
تهیه اسپورروپولنین
تهیه مواد پوششی گرده و پروتئینهای اگزین
بیان ژن در طی رشد بساک
انتشار پاتوژنها از طریق دانه گرده
بلوغ گرده و شکوفایی بساک

فصل هشتم. گرده‌افشانی و رویش گرده
مقدمه
گرده‌افشانی واقعی

رویش گرده، رشد لوله گره، لقاح
بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی
نتایج حاصل از کشت دانه‌های گردهج
قدرت رویش (جوانه‌زنی)
تکامل ساختمانی و فراساختمانی
تشکیل دیواره لوله‌های گرده
اثر برخی عوامل بر روی رویش گرده و رشد لوله گرده
سازگاری و ناسازگاری دانه گرده
مثالهایی در مورد ناسازگاری
الف) ترب سیاه
ب) کتان
ج) گل مغربی
د) گوجه‌فرنگی، بادمجان
هـ) پامچال
حذف ناسازگاری
حذف ناسازگاری به‌وسیله ترشحات یا عصارهٔ اسپورودرمی
مکانیسمهای ممکن ناسازگاری
فرضیه اول: فرضیهٔ ایمنی
فرضیه دوم: بروز اپرانها
فرضیه سوم: نظریه کنونی

فصل نهم. نتایج حاصل از مطالعهٔ دانه گرده چند گونه گیاهی
مقدمه
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده زیتون
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده لی‌سیانتوس
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده نرگس
نتایج حاصل از مطالعه گردهٔ گلایول
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده داتوره
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده گل آفتابگردان
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده گل توری
نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده گل ختمی

فصل دهم. اصطلاحات علمی

فهرست منابع

پیشگفتار مؤلف

کلیه گونه‌های گیاهی در مراحلی از زندگی خود اجزاء بسیار کوچکی را تولید می‌نمایند که به‌وسیله پوسته مقاومی احاطه شده‌اند و گرده نامیده می‌شوند. تعداد این اجزاء گیاهی بسیار زیاد است و در آب آشامیدنی و هوایی که استنشاق می‌کنیم و همچنین در خاک همیشه به فراوانی موجود می‌باشد. متأسفانه افراد کمی علاقه‌مند به مطالعه گرده و اسپور هستند، مگر آنکه متخصص گرده‌شناسی باشد.

محتویات اسپور و گرده به آسانی حتی در زیر میکروسکوپ دیده نمی شود و اختلافهای ساختمانی آنها معلوم نمی‌گردد. آنچه در رده‌بندی اسپور و گرده استفاده می‌شود همان غشاء مقاوم است که شکل و اندازه مشخص دارد و ساختمان آن برای بعضی از واحدهای رده‌بندی مشخص است. همین غشاء مقاوم فاقد حیات دارای ترکیب شیمیایی مخصوص می‌باشد و در برابر عوامل شکننده و فرسایش دهنده مقاومت زیادی دارد و می‌تواند برای مدتهای طولانی در آب و یا در رسوبات ساحلی و دریاچه‌ای و همچنین در تورب‌زارها و خاک زندگی کند.

گرده‌شناسی، مطالعهٔ دانه‌های گرده و هاگها است. این دو گروه از نظر عملکردشان به‌طور قابل توجهی با هم فرق دارند، اما هر دو حاصل یک تقسیم سلولی هستند که شامل کاهش نیمی از محتویات کروموزوم است و هر دو گروه به‌خاطر انجام نقش‌شان به جابه‌جایی و انتقال نیازمندند.

در واقع گرده و اسپور هر دو نیاز به پراکنش دارند و وظیفه آنها منجر به شباهتهایی در شکل ظاهریشان شده است. آنها از نظر اندازه، که اغلب در حدود ۲۰

میکرومتراند، مشابه هستند و هردوی آنها به‌وسیله دیواره‌های محکم و مقاومی که اغلب به روشهای مجزایی ساخته شده‌اند احاطه گردیده‌اند. از نظر آیرودینامیکی، اسپورها و گرده‌های انتقال یافته با باد، رفتار مشابهی دارند و شباهتهایشان باعث شده است که با هم در علم گرده‌شناسی مورد بررسی قرار گیرند. در گرده‌شناسی به ساختار و شکل‌گیری دانه‌های گرده و هاگها، و همچنین به پراکنش و حفاظت آنها تحت تأثیر شرایط محیطی خاصی پرداخته می‌شود. یک دیدگاه گرده‌شناسی، مطالعه دانه‌های گرده فسیل شده، هم در دوران گذشته و هم تا حدودی شامل عصر حاضر است، و آن دیدگاه علمی تجزیه گرده است که این کتاب آن را مورد بررسی قرار می‌دهد.

این کتاب مشتمل بر ده فصل است. در فصل اول به‌دلیل اینکه گلها مولد و حاصل گرده هستند ساختار گل به تفصیل مورد بررسی قرار گرفته است. در فصل دوم کتاب به کاربرد گرده‌شناسی و ارتباط آن با سایر علوم و زندگی انسان پرداخته شده است. به نحوهٔ جمع‌آوری و کشت نمونه‌های دانه گرده از سطوح مختلف با ذکر چند مثال و همچنین ترکیبات آلی و معدنی دانه گرده در فصل سوم پرداخته شده و فصل چهارم کتاب ساختار مورفولوژیکی و همچنین زیرساختار دانهٔ گرده که حاصل مطالعات میکروسکوپی است بحث کرده است. نحوهٔ تیمار و روشهای آماده‌کردن دانه گرده برای مطالعات مختلف از جمله مطالعه گرده با میکروسکوپ الکترونی در فصل پنجم بررسی شده است به‌دلیل اطلاعات مهمی که در ساختار دانه گرده نهفته است استفاده از این اطلاعات در طبقه‌بندی گیاهی در فصل ششم تشریح شده است وفصل هفتم کتاب هم بیشتر به مسائل تکوینی و فیزیولوژی دانه گرده پرداخته است. گرده‌افشانی و رویش دانه گرده و نتایج حاصل از مطالعهٔ دانه گرده در چند گونه گیاهی در فصل هشتم و نهم مطرح شده است. فصل ده کتاب به مهمترین اصطلاحات متداول در علم گرده‌شناسی پرداخته است. امید است این مجموعه که با تکیه بر منابع داخلی و خارجی گردآوری و تدوین شده است به کمبود منبع درسی برای دانشجویان دانشگاه پیام‌نور و سایر علاقمندان کمک نماید. در پایان از جناب آقای دکتر یونس عصری عضو محترم هیأت علمی مؤسسه تحقیقات جنگلها و مراتع که ویراستاری این نوشتار را به عهده داشته‌اند صمیمانه تشکر و قدردانی می‌نمایم.

فصل اول

گل و ساختار آن

مقدمه

به‌دلیل اهمیت و نقشی که گل در تولید دانه گرده دارد، ساختار آن در این فصل به‌طور مفصل شرح داده می‌شود. گل با دارابودن اندامهای نر (پرچمها) و ماده (مادگی) دستگاه زایشی گیاه محسوب می‌شود. این اندامها پس از دو مرحله دیپلوییدی و هاپلوییدی، سلول‌های جنسی نر و ماده را تولید می‌کنند و هنگامی که دو سلول جنسی باهم می‌آمیزند، سلول تخم حاصل می‌شود که منشأ گیاه جدیدی خواهد بود.

اصطلاح گل‌دادن در زبان عام به معنی شکفتن گل است، درحالی که در گیاه‌شناسی عبارت است از مجموعه تغییرات ساختاری و فیزیولوژیکی که در جوانه‌های رویشی صورت می‌گیرد و باعث تبدیل آنها به جوانه‌های زایشی مولد گل می‌گردد. به عبارت دیگر گلدهی عبارت است از گذر از مرحله رویشی به مرحله زایشی در گیاهان.

با پیدایش گل، تولیدمثل جنسی گیاه آغاز می‌شود و رشد شاخه‌ای که گل روی آن قرار دارد موقتاً متوقف می‌گردد. جوانه‌های توام یا جوانه‌های شاخه‌ای همراه، رشد شاخه را همزمان با تولید گل در گیاهان چوبی باعث می‌گردند. اثر تغییرات شرایط محیطی بر ساختار و شکل گل، در مقایسه با دیگر اندامهای گیاهان گلدار، ناچیز است. شکل برگ تحت تأثیر عوامل محیطی نظیر نور، آب، تغذیه تغییر می‌کند، ولی این عوامل بر گل و میوه چندان تأثیری ندارند و شکل آنها عموماً ثابت می‌ماند. به همین دلیل گل و میوه مهمترین اندامهای گیاه در رده‌بندی محسوب می‌شوند.

بلافاصله بعد از کاسبرگها به طرف درون گل قرار دارند. گلبرگها نیز ممکن است پیوسته یا جدا از هم باشند. به مجموعه کاسبرگها و گلبرگها در اصطلاح گلپوش گویند. نافه گل مجموعه اندامهایی به نام پرچم است که غالباً از هم جدا هستند و اندام نر گیاه محسوب می‌شوند. هر پرچم از دو بخش متمایز میله و بساک تشکیل شده است. بساک محتوی دانه‌های گرده است. اندامهای ماده، برچه نامیده می‌شوند که مجموعاً مادگی را می‌سازند. هر مادگی یک یا چند برچه دارد. هر برچه از سه بخش متمایز کلاله، خامه و تخمدان تشکیل شده است. تخمدان بخش زیرین برچه و بزرگتر از دو قسمت دیگر است. درون تخمدان یک یا چند تخمک قرار دارد. خامه میله باریکی است که کلاله را به تخمدان متصل می‌کند. کلاله بخش انتهایی برچه یا مادگی است.

انتهای دمگل که عموماً برآمده است و چهار بخش اصلی گل روی آن قرار دارند، نهنج نامیده می‌شود. نهنج ممکن است محدب (نظیر تیره آلاله) یا مقعر (نظیر تیره گل سرخ) باشد. در تعدادی از گلها چند برگ کوچک (برگک) کمی پایین‌تر از کاسبرگها به‌صورت فراهم دیده می‌شود. مجموعه این برگکها را گریبان می‌نامند.

اندامهای پوششی گل

چنانکه گفته شد، مجموعه کاسبرگها و گلبرگها را پوشش گل (گلپوش) گویند که بخش نازای گل را تشکیل می‌دهد. بعضی گلها فاقد پوشش‌اند، خواه هرگز در آنها وجود نداشته (نظیر تیره فلفل) و خواه بعداً از بین رفته باشد (نظیر بعضی از گیاهان تیره گردو و اسفناج). در بعضی گلها پوشش گل ساده است و فقط کاسه گل را شامل می‌شود (نظیر گیاهان تیره بید و توت).

۱- کاسه گل

کاسه گل اولین پیرامونی است که پدید می‌آید وسایر قطعات گل را در برمی‌گیرد. کاسه گل سبز رنگ بوده و از نظر شکل ظاهری و ساختار تشریحی شبیه به برگ است. گاهی کاسبرگها به علت دارابودن رنگیزه‌های فلاونی (دارای آنتوسیانین یا لیپوکروم) رنگین‌اند و منظره و ساختار گلبرگها را دارند. در این صورت «گلبرگ‌نما» نامیده می‌شوند (نظیر کاسبرگهای گیاهان تیره لاله، ثعلب، تعدادی از گیاهان تیره آلاله نظیر کلماتیس و اقونیطون).

کاسه گل عموماً منظم است. گاهی یکی از کاسبرگها شکل ویژه‌ای به خود می‌گیرد (کاسه عقبی کلاهخود مانند در اقونیطون، کاسبرگ عقبی واجد مهمیز و نوشجای در گل لادن و زبان در قفا). هنگامی که این کاسبرگ ویژه در سطح قدامی ـ خلفی گل قرار می‌گیرد، کاسه گل نامنظم است. کاسبرگها ممکن است جدا از یکدیگر باشند (نظیر گیاهان تیره آلاله) و یا از قاعده به هم متصل شده به‌صورت لوله کم و بیش درازی درآیند (پامچال، گیاهان تیره نعناع). گاهی کاسه گل توسط یک کاسه فرعی دو ردیفی می‌شود (نظیر توت‌فرنگی)، قطعات تشکیل دهنده کاسه فرعی را برگکهای فرعی نامند. کاسه گل ممکن است به کرکهایی تبدیل شود (نظیر تیره‌های چتریان، روناس و کاسنی). در علف گربه (سنبل‌الطیب) کاسه گل به صورت دسته‌ای از کرکها به نام جقه (پاپوس) در می‌آیند که به انتشار میوه‌ها کمک می‌کند ساختار درونی کاسبرگ مانند برگ است، یعنی دارای بافت کلروفیلی همگن یا ناهمگنی است که توسط دو بشره محدود می‌شود و رگبرگها از آن می‌گذرند. رگبرگ حاشیه‌ای غالباً از کناره پهنک می‌گذرد.

۲- جام گل

گلبرگها صفحات نازکی هستند که معمولاً سفید یا به علت داشتن رنگیزه‌های آنتوسیانی به رنگهای متنوع آبی، بنفش، قرمز و به علت دارابودن فلاونها یا لیپوکرومها به رنگهای زرد یا نارنجی دیده می‌شوند. تنوع شکل در گلبرگها بیش از کاسبرگهاست. در گلبرگها معمولاً پهنک و بخش زیرین باریکتری به نام «ناخنک» تشخیص داده می‌شود که گلبرگ را به نهنج متصل می‌کند. غالباً در قاعده گلبرگها غده‌های ترشح کننده نوش جای دارند. گلبرگها دارای ساختار تشریحی بسیار ساده‌ای هستند که از دو بشره و پارانشیم کلروفیلی عموماً همگن بین آنها تشکیل شده است. تعداد روزنه‌هایشان کمتر از روزنه‌های کاسبرگهاست و دستگاه آوندی آنها رشد کمتری یافته است. گلبرگها ممکن است جدا از هم (در جدا گلبرگان یا گیاهان گشاده جام) و یا پیوسته به هم (در پیوسته گلبرگان یا گیاهان پیوسته جام) باشند. پرچمها در گیاهان پیوسته جام به جام گل چسبیده‌اند. جام گل معمولاً بعد از لقاح پژمرده می‌شود، گاهی ممکن است باقی بماند و به هنگام تشکیل میوه خشک گردد (شبدر، علف جارو).

اندامهای جنسی گل

نافه و مادگی اندامهای اصلی‌اند. زیرا سلول‌های جنسی در آنها به‌وجود می‌آیند.

الف) نافه گل

نافه گل از پرچمها و هر پرچم از میله و بساک تشکیل شده است.

میله رشته باریکی است که بساک را به نهنج گل مربوط می‌سازد. قسمتی از میله که بین دو قسمت بساک قرار می‌گیرد، رابط نام دارد. از درون میله یک دسته آوند چوب ـ آبکش می‌گذرد که تا درون رابط ادامه می‌یابد. میله پرچمها ممکن است دراز یا کوتاه باشد. امکان دارد میله اصلاً وجود نداشته باشد، در این صورت بساک بدون پایه به نهنج گل متصل می‌شود. میله معمولاً بدون انشعاب و فقط حامل یک بساک است، ولی بعضی اوقات منشعب می‌شود و هر شاخه‌اش، حامل یک بساک کامل می‌گردد. اتصال پرچمها هنگامی رخ می‌دهد که میله پرچمهای مجاور از کناره‌هایشان به هم متصل شوند.

بساک برجستگی کیسه‌مانندی در انتهای میله است که به وسیله شیار طولی به دو قسمت استوانه‌ای تقسیم می‌شود. این دو قسمت در تمام طول خود به وسیله بافت پارانشیمی به‌هم چسبیده‌اند. هر قسمت دو حفره دراز به نام کیسه گرده دارد که درون آنها دانه‌های گرده تولید می‌شوند. در بساک رسیده، بافتی که دو کیسه گرده هر قسمت از هم جدا می‌سازد از بین می‌رود. در نتیجه شکافی طولی در دیواره هر قسمت استوانه‌ای بساک پدید می‌آید و باعث پراکنده‌شدن دانه‌های گرده می‌شود. پرچمی را که بساک آن رشد نکند و یا قادر به تولید گرده نباشد، پرچم تحلیل‌رفته یا «پرچم‌نما» گویند چنین پرچمی نازاست.

بساک در ابتدا توده‌ای از سلول‌های مریستمی است. اطراف این توده سلول، بافتی به نام بافت مغذی قرار دارد. در مراحل نخستین تنوع سلولی، چهار دسته سلول جدا به نام سلول‌های مادر گرده در چهار کیسه گرده ظاهر می‌شوند. هر سلول مادر گرده طی تقسیم میوز چهار سلول هاپلوئید تولید می‌کند. این سلول‌ها را معمولاً میکروسپور می‌نامند. هسته هاپلوئید هریک از میکروسپورها طی تقسیم میتوزی دو هسته هاپلوئید به‌وجود می‌آورد. این دو هسته در واقع به دو سلول دارای محدوده مشترک تعلق دارند. دیواره پیرامون این سلول‌ها تدریجاً ضخیم می‌شود و هریک از آنها

به چند منفذ تبدیل شود. در گرده نوع دولپه‌ایها، ۳ منفذ گرد یا دراز وجود دارد، ولی این تعداد می‌تواند چند برابر شود (۱۲ منفذ در تیره کاسنی). بعضی از دانه‌های گرده قدرت رویشی خود را پس از دو روز از دست می‌دهند. به‌طور متوسط دورهٔ زندگی آنها از ۱۵ روز تا یک ماه است. استثنائاً گرده لوئی پس از یک‌سال نیز قادر به رویش است.

تولید دانه گرده

گلها می‌شکفند تا گرده‌های خود را آزاد سازند. گیاهان زیادی به کمک باد گرده‌های خود را منتقل می‌نمایند که گیاهان باددوست نامیده می‌شوند. گیاهانی که گرده‌های خود را به کمک حشرات منتقل می‌نمایند گیاهان حشره‌دوست نامیده می‌شوند. تعداد دانه‌های گرده تولید شده به وسیله گیاه نیز بسیار متفاوت و بر حسب نوع گونه، سن و شرایط آب و هوایی متغیر است و به تعداد صدها هزار می‌رسد.

انواع مختلف گرده‌افشانی و واکنشهای کلاله

انواع مختلف گرده‌افشانی شامل موارد زیر می‌باشد:

۱- **خود گرده‌افشانی:** گرده‌افشانی در درون یک گل منفرد یا در یک گیاه منفرد

۲- **دگر گرده‌افشانی:** حالتی که طی آن کلاله، گرده‌های بساک گیاه دیگری از همان گونه را دریافت می‌کند.

۳- **گرده‌افشانی دو رگ‌گیری:** لقاح بین گونه‌ای، مانند حالتی که گرده‌های هلو به سطح کلاله شکوفه‌های گیلاس منتقل می‌گردد.

در سالهای اخیر چهار نیروی پیوندی مستقل از هم را در اتصال گرده ـ کلاله تشخیص داده‌اند که با تناوب زمانی عمل می‌کنند. این نیروها شامل نیروهای واندروالس، اتصال آنزیمی، آگلوتیناسیون و پیوندهای هیدروژنی می‌باشد. آزمایشات نشان داده هرچه دانه گرده بزرگتر باشد رشد لوله بیشتر است و هرچه طول خامه بیشتر باشد سرعت رشد طولی لوله بیشتر است. رشد لوله گرده تا هنگامی ادامه می‌یابد که ظرفیت سنتزی خامه اجازه دهد. سنتز ترکیبات لازم در خامه معمولاً در صورت مناسب‌بودن گرده‌ها رخ می‌دهد.

مادگی اندام تولیدمثلی ماده در گیاهان گلدار است که از کلاله، خامه و تخمدان تشکیل شده است. گرچه فرایند لقاح در تخمکهای مستقر در درون تخمدان انجام می‌شود، لیکن کلاله و خامه نقش مؤثری در دریافت دانه‌های گرده، تندش آنها و رشد بعدی لوله گرده دارند.

به‌طور معمول کلاله براساس وجود مایع ترشحی کلاله‌ای در زمان گرده‌افشانی به دو نوع خشک و مرطوب تقسیم می‌شود. علی‌رغم گوناگونیهای ریختی کلاله، سطح دریافت کننده به‌طور ثابتی محتوی ترکیبات برون سلولی است. این ترکیبات شامل چربیها، پروتئینها، گلیکوپروتئینها، انواع کربوهیدراتها، اسیدهای آمینه و فنلها می‌باشند. تعدادی آنزیم، عمدتاً شامل استرازها و فسفاتازهای غیر اختصاصی نیز در سطح کلاله وجود دارند. در کلاله خشک، ترکیبات برون سلولی به شکل یک لایه آبدار بیرون کوتیکولی به نام پلیکل می‌باشند. ترکیبات پلیکل از طریق شکافهای موجود در کوتیکول به سطح کلاله ترشح می‌شوند. در کلاله مرطوب ترشحات سطح کلاله متنوع بوده و ممکن است تمام سطح کلاله یا بخشی از فضاهای بین پرزها را پر نماید. گاهی ماده ترشحی حالت چربی مانند دارد. ماده ترشحی عموماً توسط شبکه آندوپلاسمی و از طریق اگزوسیتوز ترشح می‌شود. ترکیبات مختلف ماده ترشحی کلاله علاوه بر نقششان در بر هم کنش گرده ـ مادگی در اعمال مهم دیگری مثل مرطوب نگه‌داشتن کلاله و جلوگیری از تبخیر بیش از حد (توسط لیپیدها)، میکروب‌زدایی (توسط ترکیبات فنلی) و منبع غذایی (جهت جذب حشرات) نقش دارد.

خامه اساساً بر دو نوع می‌باشد: توپر (بسته) و تو خالی (باز). در خامه توپر که در گروه‌های زیادی از دولپه‌ایها یافت می‌شود کل طول خامه با یک بافت ناقل پوشیده شده است. در خامه توخالی خامه دارای کانالی است که به وسیله سلولهای کانالی احاطه شده است. ماده مترشحه در کانال خامه‌ای غنی از هیدرات کربن و پروتئین و دارای فعالیت استرازی و اسید فسفاتازی می‌باشد وجود لیپید نیز در آن گزارش شده است.

نمو تخمک بر روی جفت انجام می‌شود. تخمک دارای یک یا دو پوشش بیرونی، بافت خورش و کیسه رویانی است. کیسه رویانی بالغ شامل یاخته مرکزی، توده تخمزای سه یاخته‌ای در انتهای سفتی و سه سلول متقاطر در انتهای شالازی می‌باشد.

جذب آب در رویش دانه گرده و طویل‌شدن لوله گرده

دانه گرده عموماً درست قبل از گرده‌افشانی آب از دست می‌دهند و این امر حالت خفته‌ای را برای گرده به‌وجود می‌آورد و در طی دوره پراکندگی، توانایی مقاومت و تحمل را نسبت به فشارهای محیطی نظیر آب، باد، حشرات یا حیوانات فراهم می‌آورد و این موضوع ممکن است پیش‌نیاز مبرمی برای کارایی گرده و رویش بعدی آن به‌شمار آید. هنگامیکه دانه گرده بر سطح یک کلاله مناسب می‌افتد آبگیری کرده و این عمل منجر به افزایش حجم آن می‌گردد. ضمناً تغییراتی در اکتین دیواره اسکلتی ایجاد می‌شود. همچنین RNA، پروتئینها و مولکولهای کوچک و فعال زیستی به سرعت مقدمات جوانه‌زنی و تندش جوانه‌زنی و تندش لوله گرده و رشد و نفوذ آن به داخل خامه را فراهم می‌سازد. این رشد در جهت سر لوله می‌باشد و سلولهای زایشی و رویشی را حمل می‌کند و در نهایت سبب تحویل دو یاخته اسپرمی از لوله گرده به کیسه رویانی می‌گردد.

نحوه طویل‌شدن لوله گرده و گسترش آن متفاوت از سایر سلولهای گیاهی است. چرا که رشد لوله از ناحیه سر آن می‌باشند (مثل هیف قارچها). بنابراین محققین به‌دنبال تئوری واحدی هستند که تنظیم رشد سر سلولهای گیاهی را در بر می‌گیرد. مهمترین خصوصیت رشد لوله‌های گرده جریان ستوپلاسمی فعال و زیاد آن است. از آنجا که برای این جریان یک اسکلت سلولی مبتنی بر اکتینومیوزین مورد نیاز می‌باشد. بنابراین اسکلت سلولی نقش عمده‌ای را در تنظیم رشد لوله دارد.

به نظر می‌رسد پروفیلینهای گرده نقش مهمی را از طریق تنظیم تشکیل میکروفیلامنتها ایفا می‌کنند. مدارک زیادی وجود دارد که اسکلت سلولی علاوه بر نقش مهم ساختاری نقش سیگنالی نیز دارد. همچنین پروفیلین با تأثیر بر سیگنالها بر فسفوریلاسیون پروتئینهای متعددی تأثیر می‌گذارد. از طریق یک جریان سیتوپلاسمی فعال و هماهنگ ویزیکولهایی که حامل پکتین و سایر ترکیبات دیواره سلولی هستند به سمت نوک گرده انتقال یافته و سبب افزایش طولی لوله گرده می‌گردند (شکل ۱-۵).

زیر ساختار درون لوله گرده

در زیر میکروسکوپ نوری منطقه شفافی در رأس لوله گرده دیده می‌شود که کلاهک نام دارد. همانطور که گفته شد رشد از ناحیه سر توسط جریانهای سیتوپلاسمی و تراکم

در مادگی ساده (یک برچه‌ای) تمکن کناری است. چهار نوع تمکن دیگر در مادگیهای مرکب دیده می‌شوند. هنگامی که حجره‌های برچه‌ها از هم جدا باشند و تخمکها روی محور تخمدان چند خانه‌ای (که از اتصال کناره‌های داخلی برچه‌ها به‌وجود می‌آید) قرار گیرند، چنین تمکنی را محوری گویند، مانند لاله. اگر بین برچه‌ها دیواره وجود نداشته باشد و سبب تشکیل تخمدان یک‌خانه‌ای شود، و تخمکها در دیواره تخمدان قرار گیرند، تمکن را جانبی گویند. تخمدان ساده یک‌برچه‌ای و چند تخمکی معمولاً از نوع تمکن جانبی است.

در تخمدان با مادگی مرکب که در آن دیواره وجود ندارد و تخمکها روی ستون مرکزی که ادامه قاعده تخمدان است قرار دارند، چنین تمکنی را مرکزی گویند. مانند گیاهان تیره میخک و پامچال. اگر ستون مرکزی وجود نداشته باشد و تخمکها مستقیماً در کف تخمدان قرار گیرند، تمکن را قاعده‌ای گویند.

خامه بخش دراز و باریک برچه است که در بعضی گلها دراز، در برخی کوتاه و در عده‌ای (نظیر آلاله، خشخاش) اصلاً وجود ندارد. هر رشته کاکل ذرت که روی بلال دیده می‌شود یک خامه است. خامه‌ها ممکن است آزاد یا به هم متصل باشند. در این صورت در وسط ستونی که از اتحاد خامه‌ها ایجاد می‌شود یک یا چند مجرا به‌وجود می‌آید و این مجاری در حقیقت راه عبور لوله گرده برای رسیدن به تخمک است. خامه معمولاً انتهایی است، یعنی ادامه محور تخمدان است ولی امکان دارد بر اثر نمو غیرعادی مادگی به‌صورت جانبی یا زیرین درآید. قسمت انتهایی خامه را کلاله گویند که ممکن است در نوک خامه نازک و باریک باقی بماند و یا برجسته شده و به شکلهای مختلف ظاهر شود.

از نظر کلی، کلاله انتهای بافت هادی است که در رأس لوله خامه منبسط شده و به شکل کلاله درآمده است. کلاله در بیشتر گلها پس از گرده‌افشانی پژمرده شده می‌خشکد ولی در بعضی گلها، مانند کلماتیس، فعال باقی می‌ماند و به اندامی تبدیل می‌شود که به پراکندگی میوه کمک می‌کند. سطح کلاله اکثراً دارای سلول‌های کرک‌مانند و کوتاهی است که در جذب و نگاهداری گرده مؤثرند. کلاله بعضی از گیاهان مایعی چسبنده و قندی به نام مایع کلاله ترشح می‌کند. در گیاهانی که گرده‌افشانی آنها به وسیله باد انجام می‌گیرد (نظیر گیاهان تیره گندم) کلاله منشعب و

ج) تخمک واژگون، این نوع تخمک در اغلب گیاهان گلدار دیده می‌شود. دو این حالت تخمک واژگون گشته و سفت مجاور جفت قرار می‌گیرد و بند یا پایه کاملاً یا تا حدی با پوست ادغام می‌شود.

کیسه جنینی

در اوایل تشکیل تخمک، تمام سلول‌های بافت خورش یکسان‌اند. اما به زودی یکی از این سلول‌ها که نزدیک سفت است متمایز می‌شود و نسبت به سایر سلول‌های اطراف خود بزرگتر و دارای پروتوپلاسم متراکمتر می‌گردد. این سلول را «سلول مادر مگاسپور» می‌نامند. هسته این سلول (۲n کروموزومی)، طی دو تقسیم متوالی میوزی، چهار سلول به نام مگاسپور (n کروموزومی) تولید می‌کند. سه مگاسپور که به سفت نزدیکترند عموماً متلاشی می‌گردند، اما چهارمین مگاسپور که از سفت دورتر است بزرگ می‌شود و بالاخره کیسه جنینی را تشکیل می‌دهد. مراحل تشکیل کیسه جنینی به قرار زیر است:

۱- **سلسله تقسیمات میتوزی:** تنها هسته مگاسپور تقسیم شده کیسه جنینی دو هسته‌ای را تولید می‌کند. هریک از این دو هسته نیز تقسیم می‌شوند و کیسه جنینی دارای چهار هسته می‌گردد. هرکدام از این چهار هسته نیز تقسیم می‌شود و کیسه جنینی هشت هسته‌ای (n کروموزومی) به‌وجود می‌آید.

۲- **مهاجرت هسته‌ها پس از اولین تقسیم:** هریک از دو هسته حاصل به یکی از قطبهای کیسه جنینی می‌رود و پس از آخرین تقسیم، یکی از چهار هسته‌ای که در هر قطب کیسه جنینی قرار دارد، به طرف مرکز حرکت می‌کند.

۳- **تبدیل هسته‌ها به سلول‌ها:** هر هسته و مقداری از سیتوپلاسم پیرامون آن یک سلول را به‌وجود می‌آورد. شش هسته با سیتوپلاسم پیرامون خود به ٦ یاختهٔ کامل و مجزا تبدیل می‌شوند. دو هستهٔ قطبی نیز یک سلول دو هسته‌ای (n کروموزومی) را تشکیل می‌دهند. در نتیجه عده سلول‌های کیسه جنینی به هفت عدد کاهش می‌یابد. هفت سلول نامهای خاصی دارند: در کیسه جنینی، مجاور سفت، یک سلول تخمزا، همراه با دو سلول قرینه قرار دارند. تشخیص تخمزا از دو سلول قرینه دشوار است و به همین علت مجموع این سه سلول را دستگاه تخمزا می‌نامند. دو هسته‌ای که به طرف مرکز کیسه جنینی مهاجرت کرده‌اند به یکدیگر نزدیک و با هم ترکیب می‌شوند و هسته

ثانویه (۲n کروموزومی) را به‌وجود می‌آورند که آن را سلول مادر آندوسپرم نیز می‌گویند. سه هسته باقیمانده، که در کیسه جنینی دور از سفت قرار دارند، سلول‌های متقاطر نامیده می‌شوند، عمر قرینه‌ها از متقاطرها کوتاهتر است. چنین به‌نظر می‌رسد که قرینه‌ها قبل از بارورسازی از نظر متابولیسمی فعال‌اند و سرشار از مواد غذایی ذخیره‌ای هستند و احتمالاً در جذب و انتقال غذا از بافت مادری اطراف به تخمزا نقش دارند. کیسه جنینی، که می‌توان آن را مجموعه‌ای هفت سلولی به شمار آورد، در این مرحله از رشد آماده لقاح است (شکل ۱-۱۳).

برای انجام لقاح قبلاً باید پدیده‌هایی صورت گیرند که عبارت‌اند از:

۱- گرده‌افشانی.

۲- رویش دانه گرده و عبور لوله گرده از خلال بافتهای برچه و تخمک.

انتقال دانه گرده از بساک به کلاله را گرده‌افشانی گویند. در گلهای نر ـ ماده اگر گرده یک گل روی کلاله همان گل رویش یابد، گرده‌افشانی را مستقیم ولی اگر بر روی کلاله گل دیگر رشد کند، گرده‌افشانی را غیر مستقیم گویند. با آنکه غالب نهاندانگان دارای گلهای نر ـ ماده هستند، ولی به عللی گرده‌افشانی در آنها غیر مستقیم انجام می‌گیرد. علل و عوامل گرده‌افشانی مستقیم بر دو نوع‌اند:

۱- گرده‌افشانی پرچم یک گل همزمان با پذیرش گرده توسط کلاله مادگی همان گل انجام می‌گیرد.

۲- حرکات طبیعی پرچمها (نظیر گیاهان تیره گزنه) یا حرکات گل توسط باد و حشرات دانه گرده گل را بر روی کلاله همان گل قرار می‌دهد.

شرایطی که مانع گرده‌افشانی مستقیم یا به سود گرده‌افشانی غیر مستقیم‌اند عبارت‌اند از: ویژگیهای ساختاری گل، همزمان نرسیدن پرچمها و مادگی (دیکوگام)، تک‌جنس‌بودن و خود ناسازگاری گل. وضعیت ریخت‌شناسی بعضی گلها انتقال مستقیم دانه گرده را بر روی کلاله آنها ناممکن می‌سازد. مثلاً در زنبقها، کلاله به سه بخش بزرگ گلبرگ‌نما تقسیم می‌شود که به طرف خارج خمیدگی حاصل کرده سه پرچم را می‌پوشانند. چون سطح زایای کلاله در بخش بالایی کلاله قرار دارد، لذا انتقال گرده بر روی کلاله بدون دخالت حشرات میسر نیست. در گلهای دیکوگام اغلب بساکها قبل از آنکه کلاله آماده پذیرش گرده شود می‌رسند.

آب غوطه‌ورند انجام می‌گیرد. دانه‌های گرده این گیاهان دیواره کوتینی ندارند و این کیفیت سبب خیس‌شدن آنها می‌شود (نظیر هزار نی). گرده‌افشانی توسط باد بیشتر در گیاهانی صورت می‌گیرد که دانه گرده یا گل آنها سبک و کوچک است. از سوی دیگر، این گونه‌ها گلها (نظیر گندم) اکثراً فاقد نوش و رنگ و بوی مشخص‌اند و در نتیجه توجه حشرات را جلب نمی‌کنند. به‌علاوه، کلاله نیز دارای زایده‌های پر مانند است و بدین وسیله سطح وسیعی را برای پذیرش دانه‌های گرده معلق در هوا ایجاد می‌کند. گلهایی که گرده‌افشانی آنها توسط حشرات یا پرندگان انجام می‌گیرد، اغلب دارای شکل و رنگ چشمگیرند. این نوع گلها اکثراً دارای گلپوش رنگین و پرزرق و برق‌اند و ماده شیرین و معطر به نام نوش می‌سازند. همه این صفات به نحوی در جلب ناقلان دانه گرده مؤثرند. غدد ترشح‌کننده نوش از نظر شکل و موقعیت بسیار متغیرند و ممکن است با یکی از اجزای گل ارتباط داشته باشند. نوش در گل لادن درون لوله درازی قرار دارند؛ زنبور برای رسیدن به نوش خرطوم خود را به درون این لوله می‌فرستد و ضمن این عمل خرطوم با کلاله تماس پیدا می‌کند و انتقال دانه گرده انجام می‌گیرد. گلبرگهای گل گونه‌ای از ثعلب به شکل و رنگ زنبور ماده است و به همین جهت زنبور نر به طرف آنها جلب می‌شود.

پس از گرده‌افشانی، دانه گرده بر سطح مرطوب و چسبناک کلاله قرار می‌گیرد و با جذب مایع سطح کلاله متورم می‌شود. به علت سختی لایه اگزین، فشار درونی آن افزایش می‌یابد و در نتیجه نقاطی از دیواره سلولز درونی که مقاومت کمتری دارند، یعنی در محل منافذ دانه گرده، برآمدگیهایی به نام لوله گرده ایجاد می‌شود و چون غالباً تعداد منافذ بیش از یکی است، در ابتدا ممکن است چندین لوله گرده از آن خارج شوند ولی فقط یکی از آنها سبقت گرفته شد می‌کند و از راه خامه خود را به تخمدان می‌رساند. زمان پذیرش کلاله خیلی کوتاه است و غالباً از یک روز یا چند ساعت تجاوز نمی‌کند. در دانه گرده رسیده دو هسته وجود دارد که غالباً از نظر شکل متفاوتند: هسته رویشی (رونده) که کروی و حجیمتر است و هسته زایشی (زاینده) که کم و بیش عدسی شکل و بسیار رنگ‌پذیر است. هسته زایشی غالباً قبل از رویش تقسیم می‌شود و دو سلول نر (اسپرم) را به‌وجود می‌آورد. هسته رونده بر حسب نوع گیاه ممکن است در ابتدا از بین برود یا تا مرحله رشد کامل لوله گرده باقی بماند.

می‌کند. در این موقع هسته رویشی از بین می‌رود و فقط دو سلول نر باقی می‌مانند. این دو سلول جنسی معمولاً برهنه‌اند و در نهاندانگان فاقد مژک‌اند و به‌نظر می‌رسد که حرکات خاصی دارند. هنگامی که انتهای لوله گرده ژله‌ای می‌شود، دو سلول جنسی به درون کیسه می‌ریزند.

لقاح

آمیزش دو سلول نر و ماده را با یکدیگر لقاح گویند. شکل و اندازه سلول‌های نر و ماده (گامتها) در گیاهان گلدار متفاوت است و آنها را به ترتیب اسپرم (سلول نر) و تخمزا (سلول ماده) می‌نامند. از ترکیب هسته هاپلوئید اسپرم با هسته هاپلوئید تخمزا، یک هسته دیپلوئید به نام سلول تخم (زیگوت) به‌وجود می‌آید. دومین اسپرم با هسته ثانویه (سلول مادر آندوسپرم) ترکیب می‌شود و آندوسپرم نخستین را تشکیل می‌دهد که دارای 3n کروموزوم است. ترکیب همزمان دو سلول نر یکی با تخمزا و دومی با سلول مادر آندوسپرم، لقاح مضاعف گویند و تخم پس از تقسیمهای متوالی جنین کوچکی را تشکیل می‌دهد که در یک سوی آن گیاهک دانه به‌وجود می‌آید. سلول آندوسپرم نخستین در همه گیاهان بافت آندوسپرم را تولید می‌کند. این بافت در تغذیه گیاهک هنگام رشد نقش مهمی دارد. هر دانه شامل گیاهک و مقداری غذای اندوخته جهت تأمین رشد آن است. توجه کنید که آندوسپرم نخستین دارای 3n کروموزوم و در نتیجه تریپلوئید است. ولی ضمن رشد جنین به مصرف آن می‌رسد و بدین ترتیب در تعداد کروموزومهای سایر بخشهای گیاه اثر نمی‌گذارد.

تنوع ساختار گل

۱- گل کامل و گل ناقص

هر گلی که دارای بخشهای چهارگانه کاسبرگها، گلبرگها، پرچمها و مادگی باشد کامل نامیده می‌شود (نظیر بادام، زردآلو). در صورتی که گل فاقد یک یا چند بخش از اجزای چهارگانه باشد، آن را گل ناقص نامند، مانند گل شیپوری، که فاقد کاسه گل و گل کلماتیس که فاقد جام است. گلهایی که فقط پرچم یا برچه دارند بسیار فراوان‌اند، مانند گل ذرت، بلوط، گردو، بید سپیدار، کدو، رازک، مارچوبه، درخت خرما (شکل ۱-۱۵).

بخشهای گل در ترازهای مختلف

در بعضی گلها مانند لاله، سوسن و ماگنولیا که داری نهنج محدب یا مخروطی‌اند، هریک از چهار بخش گل بالای دیگری قرار دارند. تخمدان این گونه گلها را که بالاتر از بخشهای دیگر گل قرار دارد زبرین می‌گویند. در بعضی گلها، تخمدان در سطحی پایین‌تر از بخشهای دیگر گل واقع است. این گونه تخمدان را زیرین می‌گویند که در گلهای نرگس و آفتاب‌گردان دیده می‌شود. اگر کاسبرگها، گلبرگها و پرچمها در پیرامون تخمدان قرار گیرند، چنین تخمدانی را میانی گویند مانند گلهای گیلاس و بادام.

گل آذین

طرز قرارگرفتن گلها را روی شاخه‌ها گل‌آذین می‌نامند که به دو صورت نامحدود و محدود دیده می‌شوند (شکل ۱-۱۸).

۱- **گل‌آذین نامحدود.** در گل‌آذین نامحدود محور اصلی حامل گلها دارای چند شاخه است و هر شاخه به یک گل منتهی می‌شود. در این حالت هر گل روی شاخه‌ای کوتاه، یعنی دمگل، قرار دارد و محور اصلی گل به‌طور نامحدود به رشد خود ادامه می‌دهد ولی غالباً به علل تأثیر برخی عوامل دورنی مانند شرایط فیزیولوژیک و یا اثر عوامل محیطی و بوم شناختی نمو محور مزبور کم شده و ممکن است به یک گل ختم گردد. در حالت اخیر چون جوانترین گل در انتهای محور پدید می‌آید لذا چنین به نظر می‌رسد که گل مزبور انتهایی است، این حالت را که نوعی گل‌آذین خوشه‌ای تحلیل رفته است (نظیر ماش) نباید با گل‌آذین محدود اشتباه کرد. در گل‌آذین نامحدود، گلهای مسن‌تر در پایه گل‌آذین و گلهای جوانتر در نوک آن قرار دارند و ممکن است در قسمت پایه، میوه‌ها نرسیده باشند، ولی در نوک گل‌آذین گلها هنوز به صورت غنچه‌های جوان دیده شوند (نظیر خردل). در این نوع گل‌آذینها در بغل هر برگ یک گل ظاهر می‌شود.

گل‌آذین نامحدود به دو صورت ساده و مرکب دیده می‌شوند. در گل‌آذین نامحدود ساده گلهای روی محور اصلی بدون انشعاب‌اند. انواع گل‌آذین نامحدود ساده عبارت‌اند از: خوشه‌ای، سنبله‌ای، سنبله‌ای نر یا ماده، چتری، کلاپرکی و دیهیم.

گل‌آذین خوشه‌ای. گلها با دمگلهای برابر در فاصله‌ای مساوی روی محور اصلی قرار دارند. در قاعده هر دمگل یک برگک وجود دارد (نظیر شب‌بو).

گل‌آذین سنبله‌ای. گلها بدون دمگل در حول محور اصلی در فاصله‌های نسبتاً مساوی به آن چسبیده‌اند (نظیر بارهنگ).

گل‌آذین سنبله‌ای نر یا ماده. هر گل‌آذین سنبله‌ای فقط دارای گلهای نر یا گلهای ماده است (نظیر بید و گردو).

گل‌آذین چتری. دمگلهای یک اندازه از انتهای محور اصلی خارج می‌شوند. و منظره‌ای چتر مانند دارند (نظیر پیاز، گیلاس، شمعدانی).

گل‌آذین کلاپرکی. تعداد زیادی گلهای بدون دمگل با پیوستگی نزدیک روی نهنج برجسته جمع شده‌اند (نظیر گیاهان تیره کاسنی).

گل‌آذین دیهیم. نوعی گل‌آذین خوشه‌ای است، با این تفاوت که دمگلهای آن نابرابرند. دمگل در گلهای پایینی درازترند و در گلهای بالاتر به‌تدریج کوتاهتر می‌شوند به نحوی که همه آنها در یک سطح قرار می‌گیرند. دیهیم شکلی است حد واسط خوشه و چتر.

گل‌آذین نامحدود در صورتی مرکب است که دمگلهای روی محور اصلی منشعب‌اند. این نوع گل‌آذین به سه صورت خوشه‌ای مرکب، سنبله‌ای مرکب (نظیر گندم، جو، چاودار) و چتری مرکب (نظیر هویج و شلغم) دیده می‌شود. گل‌آذین خوشه‌ای مرکب از چند گل‌آذین خوشه‌ای ساده تشکیل شده است (نظیر برنج، یولاف).

گل‌آذین محدود (گرزن). محور اصلی این نوع گل‌آذینها به یک گل ختم می‌شود که تمامی بافت زاینده یا مریستمی را در بر می‌گیرد و در نتیجه رشد محوری که گل روی آن ظاهر شده متوقف می‌گردد. گل‌آذین محدود را عموماً گرزن گویند که به سه صورت یکسویه، دوسویه (در نوعی گل فراموشم‌نکن) و چند سویه (در بسیاری از گیاهان تیره نعناع) دیده می‌شود. گرزن یکسویه بر دو نوع است: گرزن دم‌عقربی یا حلزونی (نظیر گیاهان تیره گاوزبان)، گرزن بال ملخی (نظیر زنبق).

دیاگرام گل

به‌منظور ساده نشان دادن اجزای گل از نظر تعداد، مکان و جدایی یا پیوستگی آنها از طرحی استفاده می‌شود که آن را دیاگرام می‌نامند. این دیاگرام در حقیقت نشان‌دهنده تصویر اجزای گل روی سطحی فرضی عمود بر محور گل است. در رسم دیاگرام برای

فصل دوم

کاربرد گرده‌شناسی

مقدمه

کلیه گونه‌های گیاهی در مراحلی از زندگی خود اجزاء بسیار کوچکی را تولید می‌نمایند که به‌وسیله پوسته مقاومی احاطه شده‌اند و در جلبکها، قارچها، خزه‌ها و نهانزادان آوندی، اسپور و در گیاهان گلدار، گرده نامیده می‌شوند. تعداد این اجزاء گیاهی بسیار زیاد است و در آب آشامیدنی و هوایی که استنشاق می‌کنیم و همچنین در خاک همیشه به فراوانی موجود می‌باشد. متأسفانه افراد کمی علاقه‌مند به مطالعه گرده و اسپور هستند، مگر آنکه متخصص گرده‌شناسی باشد. برای مثال گرده درخت کاج را در فصل گرده‌زایی بهار در نظر می‌گیریم که به وسیله باران شسته شده سطح خاک را می‌پوشاند و بر روی آب لایه زرد رنگی تشکیل می‌دهد. این لایه را در گذشته بارانهای گوگردی تصور می‌کردند.

محتویات اسپور و گرده به آسانی حتی در زیر میکروسکوپ دیده نمی شود و اختلافهای ساختمانی آنها معلوم نمی‌گردد. آنچه در رده‌بندی اسپر و گرده استفاده می‌شود همان غشاء مقاوم است که شکل و اندازه مشخص دارد و ساختمان آن برای بعضی از واحدهای رده‌بندی مشخص است. همین غشاء مقاوم فاقد حیات دارای ترکیب شیمیایی مخصوص می‌باشد و در برابر عوامل شکننده و فرسایش دهنده مقاومت زیادی دارد و می‌تواند برای مدتهای طولانی در آب و یا در رسوبات ساحلی و دریاچه‌ای و همچنین در تورب‌زارها و خاک زندگی کند.

گرده‌شناسی، مطالعهٔ دانه‌های گرده (تولید شده به‌وسیله گیاهان دانه‌دار یا پیدازادان، نهاندانگان و بازدانگان) و هاگها (تولید شده به‌وسیله سرخسها، خزه‌گیان،

قارچها و جلبکها) است. این دو گروه از نظر عملکردشان به‌طور قابل توجهی با هم فرق دارند، اما هر دو گروه (به جز بعضی از جلبکها و قارچها) حاصل یک تقسیم سلولی هستند که شامل کاهش نیمی از محتویات کروموزوم است (تقسیم میوز) و هر دو گروه به‌خاطر انجام نقش‌شان به جابه‌جایی و انتقال نیازمندند.

در واقع گرده و اسپور هر دو نیاز به پراکنش دارند و وظیفه آنها منجر به شباهتهایی در شکل ظاهریشان شده است. آنها از نظر اندازه، که اغلب در حدود ۲۰ میکرومتراند، مشابه هستند و هردوی آنها به‌وسیله دیواره‌های محکم و مقاومی که اغلب به روشهای مجزایی ساخته شده‌اند احاطه گردیده‌اند. از نظر آیرودینامیکی (هواپویایی‌شناسی)، اسپورها و گرده‌های انتقال یافته با باد، رفتار مشابهی دارند و شباهتهایشان باعث شده است که با هم در علم گرده‌شناسی مورد بررسی قرار گیرند. در گرده‌شناسی به ساختار و شکل‌گیری دانه‌های گرده و هاگها، و همچنین به پراکنش و حفاظت آنها تحت تأثیر شرایط محیطی خاصی پرداخته می‌شود. یک دیدگاه گرده‌شناسی، مطالعه دانه‌های گرده فسیل شده، هم در دوران گذشته و هم تا حدودی شامل عصر حاضر است، و آن دیدگاه علمی تجزیه گرده است که این فصل آن را مورد بررسی قرار می‌دهد. تأکید این فصل بیشتر بر روی مطالعات مربوط به دوران چهارم زمین‌شناسی است که مربوط به گرده‌شناسی حدود ۲ میلیون سال پیش می‌شود.

تاریخچه

نقوش روی سنگهای قرن نهم قبل از میلاد مسیح، یادداشتهای هرودوت در ۵۰۰ سال قبل از میلاد، آریستوت و شاگردانش تئوفراست در ۳۰۰ سال قبل از میلاد، آیینهای مذهبی را مجسم می‌سازد که در آنها پیشوای مذهبی گل آذینهای ماده خرما را به منظور ایجاد محصول فراوان با گل‌آذینهای نر تماس می‌دهد. بنابراین نقش دانه‌های گرده را به نحوی از زمانهای بسیار گذشته می‌شناخته‌اند. تا قرن نوزدهم آگاهیها در مورد دانه‌های گرده پیشرفتی نداشت، تنها عده معدودی از گیاه‌شناسان مثل کلوس و وان‌ژسر در قرن شانزدهم وجود جنس نر و ماده در گیاهان را مطرح ساختند. تا آن زمان دانه گرده را محصولی از تباهی اندامهای ترشح‌کننده یعنی پرچمها می‌دانستند.

ابداع میکروسکوپ به تدریج امکان مشاهدات دقیق‌تر و کشف آگاهیهای نسبی

بیشتری در مورد گرده را فراهم ساخت و اطلاعات در مورد ویژگیها و نقش دانه گرده به سرعت رو به تکامل نهاد. در سال ۱٦۹٤ ردولف ژاکوب کامراریوش رئیس باغ گیاه‌شناسی توبینگن نشان داد که در غیاب پایه‌های نر در مجاورت پایه‌های ماده، میوه‌ها فقط دارای دانه‌های عقیم هستند. این مشاهده به او امکان داد که به کمک تجربیاتی ساده و در عین حال دقیق نظر خود را به شکلی بسیار علمی به این ترتیب مطرح سازد که کشت پایه‌های ماده گیاه سلمه، مجزا از پایه‌های نر امکان تشکیل دانه‌ها را فراهم نمی‌کند. کامراریوس در پایه‌های جوان برنج، پرچمها و در پایه‌های جو و ذرت، کلاله‌ها را قطع می‌کند و نشان می‌دهد که این گیاهان نازا می‌مانند. او چنین نتیجه‌گیری می‌کند که پرچمها، اندامهای نر و مادگی، اندام ماده گیاهان است و معتقد است که در قلمرو گیاهان تشکیل دانه امکان‌پذیر نیست مگر آنکه پرچمها گیاهکهای جوان موجود در تخمدان را بوجود آورند. در سال ۱۷٦۱ ژوزف گوتلیب کلرومر، فیزیکدان و استاد تاریخ طبیعی نقش تعیین کننده حشرات گرده‌افشان را با انجام آزمایشاتی در توتون و میخک به اثبات رساند. او ثابت کرد که اگر کلاله‌ای دانه‌های گرده مختلفی را دریافت کند که عده‌ای از آنها از پرچمهای همان گونه و عده‌ای از گونه‌های دیگر باشند، تنها دانه‌های گرده خودی نقش مفیدی در باروری دارند.

در سال ۱۸۸۲ سپر نگل ویژگی عمومی لقاح متقابل و نقش اساسی گرده انتقال یافته توسط باد و حشرات در پدیده لقاح را مشخص می‌سازد. در سال ۱۸۳۰ آمیسی از طویل‌شدن لوله‌های گرده تا رسیدن به تخمکها بحث می‌کند و معتقدند است این لوله‌ها به نحوی رشد می‌کنند که به هر تخمک تنها یک لوله گرده می‌رسد.

در سال ۱۸٤۸ هونسیتر نظر جالبی را در مورد تشکیل تترادها (میکروسپورها) ارائه داد. در سالهای ۱۹٤۰ و ۱۹٤۵ کوپریانو طبقه‌بندی گرده‌ها را با توجه به ویژگیهای ریخت‌شناسی و فیلوژنی (تکامل گونه‌ای) آنها مخصوصاً در تیره‌های گل سرخ و نیز در تک‌لپه‌ای انجام داد و تحول گرده‌های تیپ بدون منفذ با یک شیار را به تیپ منفذدار تک‌لپه‌ایها را مطرح ساخت.

در طول سه دهه اخیر میکروسکوپ الکترونی به دلیل قدرت درشتنمایی زیادی که دارد آگاهیهای زیادی در مورد دانه‌های گرده را فراهم کرد. به نظر می‌رسد اولین مشاهدات انجام شده با این دستگاه بر روی دانه‌های گرده کارهای فوماندز ـ موران و

دال در سال ۱۹۵۲ بر روی دانه‌های گرده برگ‌بیدی باشد. در سال ۱۹٤٤ هایدوسپس و در سال ۱۹٤٥ کوزو پولینسکی بررسی دانه‌های گرده آلرژی‌زا را شروع کردند و به دنبال این بررسیها پژوهشهای بسیار پیشرفته‌ای را با استفاده از روشهای گوناگون در ارتباط با دانه‌های گرده و آلرژیهای ناشی از آنها به عمل آورند که در فصلهای بعدی در آن باره بحث خواهد شد. با توجه به آنچه گذشت می‌توان گفت که قدما ارزش و اهمیت گرده را می‌شناخته‌اند کما اینکه بر روی سنگهای قصر آسور بانیپال که نه قرن قبل از میلاد مسیح میزیسته است نقش اشخاصی موجود است که با استفاده از گرده‌افشانی در حال بارورکردن درخت خرما هستند. سیصد و پنجاه سال بعد پلین برخلاف عقیده ارسطو اظهار نمود که تمام گیاهان دارای دو جنس نر و ماده می‌باشند و گرده وسیله لقاح می‌باشد. این عقیده مترقی قرنها در بوته فراموشی باقی ماند. و تا قرن شانزدهم تعداد معدودی موافق آن بودند. در اواخر قرن هفدهم میلادی کامراریوس گیاهان دو جنسی را جدا از هم پرورش و نشان داد که در گیاه ماده زمانی میوه و بذر تشکیل می‌شود که با گرده گیاه نر بیامیزد و همچنین ثابت کرد که گرده به‌وسیله پرچمها تولید می‌شود.

نقش حشرات در نقل و انتقال گرده به‌وسیل کول رویتر در قرن ۱۸ کشف شد. در سال ۱۸۱۲ سپرنگل نقش کلی عمل لقاح و دخالت حشرات و باد را در آن نشان داد. فرایسیس بارور گیاه‌شناس و نقاش درباره ژرژ سُوم که عمری ار در باغ گیاه‌شناسی کیو در انگلیس گذرانید از گرده ۱۷۵ گیاه نقاشی نمود. ساختمان میکروسکوپ هر روز تکامل یافت و در نتیجه وان مول درسال ۱۸۳٤ اولین رده‌بندی گرده را که تا به امروز ارزش علمی خود را حفظ کرده است تهیه نمود. مطالعات فریچ بیشتر به ساختمان شیمیایی و مطالعه لایه‌های غشاء اختصاص داشت.

در اواخر قرن نوزدهم میلادی فیشر غشاءهای گرده را به‌خوبی مطالعه نمود. این اقدامات دانشمندان مختلف را در سال ۱۹۳۵ رپ ودهاوس مدون نمود و کتابی به نام دانه‌های گرده را به رشته تحریر درآورد.

کرکمان برای تعیین آلرژی انسان نسبت به انواع گرده و نون برای رفع حساسیت انسان آزمایشهای ارزشمندی انجام داد.

کاربرد گرده شناسی

مطالعه دانه‌های گرده، مربوط به دوران اخیر و گذشته، می‌تواند در زمینه‌های زیر با ارزش باشد:

۱- مطالعات تاکسونومیکی
۲- مطالعات مربوط به شهد و عسل
۳- علم حقوق و دعاوی
٤- مطالعات مربوط به آلرژی
۵- تاریخچه گیاهان و ردیابی پوششهای گیاهی
٦- مطالعات تغییرات آب و هوایی
۷- مطالعه تأثیر انسان بر روی گیاهان در گذشته

دانه‌های گرده و اسپورها به دلایل زیر مورد استفاده قرار می‌گیرند. اولاً آنها آنچنان پوشش بیرونی سفت و محکمی دارند که باعث تداوم بهتر و طولانی‌تر آنها نسبت به مواد زیستی دیگر می‌شود. مواد شیمیایی موجود در پوستهٔ دانه گرده باعث مقاومت آنها در برابر فساد و پوسیدگی می‌شود، و هر وقت که فعالیت میکروبی، با افزایش رطوبت، درجه شوری و کاهش اکسیژن محدود می‌شود، احتمال ماندگاری اسپور و گرده افزایش می‌یابد.

مطالعات تاکسونومیکی

تاکسونومیستها برقراری ارتباط تکاملی موجود را میان جمعیتهای گیاهی بررسی می‌کنند و آنها را به سطوح سازمان‌یافته و ویژه‌ای طبقه‌بندی می‌کنند. بررسی فسیلها ممکن است به این فرآیند کمک کند، امّا مطالعات مورد نیاز اغلب به‌دلیل فقدان گرده‌های فسیل ناقص است و باید از طریق شباهتهای میان افراد زنده، به ارتباطات آنها از قدیم تا کنون پی ببرند. در چنین شرایطی، احتمالات باید به همان اندازه ویژگیها و صفات در تعیین قرابتها درنظر گرفته شوند و دانه‌های گرده و اسپورها نقش مهمی را در این رابطه بازی می‌کنند. برای مثال تریتون (۱۹٦۸) در رابطه با تنوع و گوناگونی اسپور در سرخسها، ۲۵۰ نوع گرده را مورد بررسی قرار داد. او توانست ۵ نوع اصلی اسپور را براساس منفذ ظاهری، ساختار دیواره و شباهت سطحی تشخیص دهد که با طبقه‌بندی

فعلی این دسته براساس تمام صفات ریخت‌شناسی گیاه منطبق است.

کاربرد گرده در رده‌بندی گیاهان و شناخت خویشاوندی آنها بسیار حائز اهمیت است اختصاصی‌بودن گرده در بسیاری از گروههای گیاهی از یک سو و سهولت نسبی مطالعه دانه‌های گرده از سویی دیگر امکان داده است که با توجه به ویژگیهای ریخت‌شناسی و ساختمانی گرده‌ها بتوان نوع گیاه مولد آن و حتی جایگاه و اهمیت آن را در رده‌بندی و تقسیمات گیاه‌شناسی مشخص کرد و خویشاوندی جنسها و حتی گونه‌ها را مورد بررسی دقیق قرار داد. به‌طور کلی اطلاعات گرده‌شناسی در سطوح مختلف تاکسونومی (آرایه‌شناسی) می‌تواند مورد استفاده قرار گیرد.

۲- مطالعات مربوط به شهد و عسل

بررسی کمی و کیفی دانه‌های گرده خورده شده توسط زنبورهای عسل در محتویات شهد (عسل) ارزش اقتصادی قابل توجهی را در صنعت غذایی دارد. یک کلنی متوسط از زنبورهای عسل به مقدار زیادی گرده نیاز دارند، گاهی در یک فصل بین ۲۰ تا ٤٠ کیلوگرم برداشت می‌کنند. رفتار و عادت زنبورهای عسل به‌وسیله بررسی مقدار دانه‌های گرده‌شان، می‌تواند پیگیری شود.

برای تشخیص ارزش غذایی و مرغوبیت عسل تعیین نوع و تراکم گرده‌های موجود در آن روش مناسب و دقیقی است و هیچیک از تجزیه‌های شیمیایی معمولی، تعیین قند و ... نتوانسته است همانند بررسیهای گرده‌شناسی ارزش غذایی عسل را روشن سازد. شناخت نوع دانه‌های گرده و میزان تراکم آنها در عسل نه‌تنها موجب آگاهی از کیفیت عسل و میزان ناخالصیهای آن می‌شود بلکه اطلاعات ارزشمندی را از نظر محل پرورش زنبور عسل، نوع گیاهان مورد علاقه نژادهای مختلف و تهیه عسلهایی با طعم و بوی دلخواه را به‌دست می‌دهد و به‌طور کلی بهبود و گسترش صنعت زنبورداری را موجب می‌گردد.

۳- علم حقوق و دعاوی

فراوانی گرده در محیط، ویژگیهای ظاهری و دوام آنها موجب شده است که در علم فورنسیک (آزمایشات علمی که پلیس برای شناسایی یک مجرم انجام می‌دهد) مورد بررسی قرار گیرند. خاک، خاکبرگ و لاشبرگ و حتی گرد و خاک (غبار)، محتوی

دانه‌های گرده‌ای هستند که ممکن است سرنخی ، برای منطقه جغرافیایی خاصی باشند. خاک مربوط به کفشها، تمیزکردن ناخنها یا گرد و غباری که در حین پوشیدن لباس ایجاد می‌شود، دارای گرده کافی برای بررسی جرم هستند.

ارتمن (۱۹٦۹) به یک مورد کشف جرم در اتریش اشاره می‌کند که در آن قاتل به‌وسیله روشهای گرده‌شناسی شناسایی شد. مردی به‌خاطر قتل یک زن هنگام قایق‌سواری در امتداد سواحل دانوب در نزدیکی شهر وین متهم شناخته شد، اگرچه هیچ جسدی پیدا نشده بود. بررسی یک نمونه خاک از کفش مرد بازداشت شده، گرده‌های زیادی از گیاهان توسکا و کاج را نشان داد. خوشبختانه، تنها یک منطقه در امتداد دانوب شناخته شده بود که کاج و توسکا همزمان با هم در دوران سوم می‌رویدند.به‌طوری که وقتی متهم با این واقعیت روبه‌رو شد آنقدر از این نتیجه‌گیری شوکه شده بود که به محل دقیق جنایت و مخفیگاه جسد اعتراف کرد.

٤- مطالعات مربوط به آلرژی

گرده موجود در هوا، باعث عکس‌العمل و ایجاد حساسیت در بسیاری از مردم می‌شود. در یک بررسی در کشور سوئد ۳۰ درصد افرادی که به آلرژی مبتلا شده بودند در اثر دانه گرده بوده‌اند و بقیه به خاطر غذا (حدوداً ۱۹ درصد)، گرد و غبار خانه اثر (۱۱ درصد) و کرک و موی یا پوست حیوانات مختلف (حدوداً ٤٥ درصد) بودند. بیمارانی که نسبت به گرده حساس هستند علائم بیماری را به هنگامیکه تراکم گرده در هوا، بیشتر از ۵۰ دانه در متر مکعب می‌شود نشان می‌دهند. نسبت حساسیت مردم به گرده از حدوداً ۳ درصد جمعیت مردم انگلستان تا حدوداً ۱۵ درصد مردم در ایالات متحده تغییر می‌کند.

دانه‌های گرده از هوا، داخل قرنیه چشم می‌شوند و به سطح نای و نایژه‌ها برخورد می‌کنند جایی‌که واکنشهای حساسیت‌زا در آنجا به‌وجود می‌آید. به‌خاطر اندازه نسبتاً بزرگشان و میزان اغتشاش هوا در دستگاه تنفسی فوقانی، بعید به‌نظر می‌رسد که آنها به درون ریه‌ها نفوذ کنند.

حساسیت‌زاهایی که باعث واکنش شیمیایی می‌شوند، پروتئینها و گلیکوپروتئینهایی هستند که از طریق جایگاه ذخیره‌سازی‌شان، به داخل ساختار دانه گرده نفوذ می‌کنند. نقش احتمالی آنها در طبیعت در فرآیند شناسایی است که میان دانه گرده و سطح کلاله

رخ می‌دهد. ورود گرده در یک کلاله می‌تواند یک رویداد نسبتاً تصادفی باشد خصوصاً در مورد گونه‌هایی که به وسیله باد منتشر می‌شوند. یک دانه گرده به‌وسیله پروتئینهایی که تراوش می‌کند، شناسایی می‌شود. بافتهای انسانی به همین روش پروتئینهای بیگانه را تشخیص می‌دهند و با آنها واکنش انجام می‌دهند. اما بعضی از مردم حساس‌تر از دیگران هستند.

کنترل خطرات مربوط به تب یونجه در زمانهای مختلفی از سال، می‌تواند به‌وسیله تعیین تراکم گرده در هوا انجام شود. ترکیب و تراکم گرده‌ها در هوا با تغییرات آب و هوایی تغییر پیدا می‌کند، زیرا باران ذرات کوچک را از هوا می‌شوید. مشکل آلرژی‌زایی در شرایط آب و هوای گرم و خشک بیشتر است. در ایالات متحده بسیاری از این بیماری رنج می‌بردند که از طریق زندگی‌کردن در مناطقی با پوشش گیاهی تُنک، نظیر نواحی بیابانی و خشک، تسکین پیدا کردند. اما تمایل شدید انسان به گیاهان باعث توسعه و گسترش نواحی حاصلخیز، پارکها و چمنزارها در شهرهای بیابانی نظیر آریزونا و توکسون شده است که این مسأله در حال حاضر گرده موجود در هوا و شیوع بیماری تب یونجه در چنین شهرهایی را افزایش داده است.

۵- مطالعات مربوط به تاریخچه گیاهان و ردیابی پوششهای گیاهی

یکی از بیشترین کاربردها در گرده‌شناسی، بررسی تاریخچه گیاهان است. این امر، ارزش زیادی در پالئواکولوژی و دیرین‌شناسی دارد.

با استفاده از دانه های گرده در رسوبات دریاچه‌ای می‌توان به تاریخچه گروههای گیاهی گذشته هر منطقه پی برد. کاربرد گرده‌شناسی در مطالعه تاریخچه گیاهان بعداً مورد بحث قرار می‌گیرد.

٦- مطالعات تغییرات آب و هوایی

روشهای زیادی برای مطالعه آب و هوا در گذشته وجود دارد که یکی از آنها مطالعه انواع گیاهان در گذشته از طریق گرده‌شناسی است در چند دهه قبل از گرده‌شناسی برای تشخیص آب و هوای گذشته استفاده می‌شد، اما به‌رغم اطلاعات باارزش آن مسایلی نیز از جمله تأثیر خاک محلی، تأثیر کشت توسط انسان و واکنش کند گیاهان (خصوصاً جنگل) در مقابل تغییر آب و هوایی، باعث گردید که استفاده از

این اطلاعات با احتیاط انجام گیرد.

۷- مطالعه تأثیر انسان بر روی گیاهان در گذشته

درک وضعیت اقتصادی و وضعیت زیست محیطی و روش زندگی انسانهای ماقبل تاریخ با استفاده از مطالعات گرده‌شناسی امکان‌پذیر می‌باشد.

فصل سوم

جمع‌آوری و کشت نمونه‌های دانهٔ گرده

مقدمه

بسیاری از بررسیهای دانه گرده از نمونه‌گیری معادن زغال‌سنگ و لایه‌های رسوبی انجام می‌گیرد. در شرایط ایده‌آل می‌توان این نمونه‌ها را از سطوح رسوبات جدا کرد که در نتیجه فرسایش طبیعی بدین صورت درآمده‌اند، نظیر رسوبات روی صخره‌ها و زغال‌سنگهای فرسایش یافته و یا اینکه از طریق حفاری می‌توان بخشی از این نمونه‌ها را جمع‌آوری کرد. زمانیکه حفاری محل امکان‌پذیر نباشد تجهیزات خاصی بایستی برای نمونه‌برداری در عمقهای مشخص به‌کار رود. چنین نمونه‌برداریها را می‌توان بدون اینکه آسیب جدی به لایه‌های محتوی گرده وارد شود، انجام داد و بدین منظور ابزارهای نمونه‌برداری تهیه شده است که هریک از آنها برای وظایف و لایه‌های به‌خصوصی در نظر گرفته شده‌اند.

برشهای بیرونی رسوبات

ارائه نمای کاملی از رسوبات مزیتهای متعددی دارد، حال این لایه تورب یا رسوبات رودخانه‌ای باشد. روشهای بسیار ساده‌ای را می‌توان جهت ارزیابی تغییرات جانبی رسوب به‌کار گرفت.

باربر (۱۹۷٦) در برخی از مقالات خود روشهای گوناگونی را معرفی کرده است که می‌توان جهت بررسی نمای بیرونی زغال‌سنگ استفاده کرد. او ابتدا سطح را با رنده یا ماله‌ای تمیز کرد و سپس نمونه‌برداری انجام داد و در انتها سطح را با حرکات افقی چاقو تمیز نمود تا مانع از آلودگی سطح عمودی شود. معمولاً بهتر است مشخصات و

رنگها ظاهری را در این مرحله ثبت نمود، زیرا در صورتی که سطح تراش خورده و در معرض اکسیژن قرار گیرد باعث تیرگی سریع آن می‌شود و ممکن است مشخصاتی به صورت لایه‌های زرد جلبکی و آسفاگنومی یا خطوط سیاهی پدیدار شود.

نمونه‌برداری از بخش میانی رسوبات دریاچه‌ای و توربی

زمانیکه برشهای سطح رویی رسوبات را نتوان به‌دست آورد بخش میانی را بایستی از محل تشکیل رسوب جدا و استخراج کرد. نمونه‌برداری از بخش میانی رسوبات تورب به مراتب ساده‌تر از رسوبات دریاچه‌ای می‌باشد، زیرا می‌توان بخش میانی را با دست از سطح جدا کرد. ولی درصورتی که لایه‌های مورد نظر سفت باشد می‌توان از استخراج‌کننده‌های خاصی استفاده کرد.

نمونه‌برداری از رسوبات دریاچه‌ای با استفاده از دو قایق کوچک که توسط سکوی نمونه‌برداری به هم متصل شده‌اند امکان‌پذیر می‌باشد. یکی دیگر از راهها آن است که زمانیکه سطح دریاچه را یخ فراگرفته است. می‌توان نمونه‌ها را از دریاچه جدا کرد. انواع گوناگونی از ابزارآلات نمونه‌برداری که مناسب شرایط و لایه‌های متفاوت و می‌باشند، ابداع شده است.

نمونه‌گیر هیلر

محفظه نمونه‌گیر مجهز به یک مته می‌باشد که ضمن ورود به داخل نمونه می‌چرخد این امکان را فراهم می‌کند که حتی درون لایه‌های بسیار سخت فرو رود. با چرخیدن نمونه‌گیر در جهت مخالف نمونه‌ای را از رسوبات جدا می‌کند، اگرچه این وسیله بسیار قوی و پر قدرت است، اما معایبی را نیز دارد. مواد نمونه‌برداری به جهت فروروندگی مته تا حدی از بین می‌رود. مته مواد را تا عمق ۱۰ تا ۲۰ سانتیمتری از زیر سطح نمونه‌برداری از بین می‌برد.

نمونه‌برداری و شستشوی نمونه‌گیر پیش از برداشت نمونه بعدی حتی با وجود چرخش دهانه باریک بسیاری از نمونه‌گیرها به دشواری انجام می‌شود. توماس نمونه‌گیر مجهزتری را تهیه کرد. در دستگاه نمونه‌برداری وی نمونه‌گیر داخلی را می‌توان از نمونه‌گیر خارجی بدون تماس با آن جدا و تعویض کرد. اگر لایه‌های قلع اندود یا پلاستیکی درون محفظه داخلی جای داده شود می‌توان لایه‌ها را به صورت

پلی‌اتان درآورد و برای نمونه‌گیری بعدی به آزمایشگاه منتقل کرد. با بازکردن سر مته می‌توان داخل محفظه نمونه‌گیر را پاک و تمیز کرد و خطر آلودگی نمونه‌ها را کاهش داد.

نمونه‌گیر روسی

این نمونه‌گیر توسط یک محقق روسی به‌نام جوسی (۱۹٦٦) طراحی شد. از این نمونه‌گیر برای لایه‌برداری رسوبات تورب به‌طور گسترده‌ای استفاده می‌شود و به لحاظ کارکرد و شستشوی سریع آن کارایی قابل توجهی دارد. این نمونه‌گیر متفاوت از نمونه‌گیر فرورونده است و فاقد مته می‌باشد و نمونه‌گیر روسی باید به‌طور عمودی در رسوبات فرو رود و کاربرد این نمونه‌گیر به مواد نسبتاً نرم محدود می‌باشد. اما مزیت قابل توجه آن این است که لایه‌های عبور یافته از درون این نمونه‌گیر به‌واسطه زیر و روشدن از بین نمی‌روند. تیغه اصلی نمونه‌گیر از مواد عبور می‌کند و چرخش ۱۸۰ درجه محفظه متحرک آن نیمه‌ای از استوانه تورب را برش می‌زند و آن را بر روی سطح تیغه می‌کشاند. وقتی نمونه‌گیر عقب کشیده می‌شود، دهانهٔ آن تمامی نمونه را سالم برداشت می‌کند که برای ارزیابی محیط و مشخصات دقیق بسیار ایده‌آل می‌باشد.

مزیتهای این نمونه‌گیر بیش از نمونه‌گیر هیلر می‌باشد.

۱- لبه بالها طوری طراحی شده‌اند که مواد فیبری گیر نکند و آن را به سمت پایین پروفیل هدایت می‌کند.

۲- بهم ریختگی لایه‌ها و رسوبات به حداقل می‌رسد.

۳- شستشو و تمیزکردن سطوح به‌واسطه تماس کامل بین نمونه‌ها آسانتر می‌شود.

٤- نیازی به بازکردن مته نمی‌باشد. بنابراین تمامی روند نمونه‌برداری سریع و کارآمد می‌باشد و نمونه‌ها در معرض هوای آزاد قرار می‌گیرد.

این نمونه‌گیر مخصوصاً برای کارهای تحقیقاتی اولیه و جهت بررسی گرافیکی لایه‌های تورب مفید می‌باشد این نمونه‌گیر جهت تحقیق بر روی لایه‌ها و رسوبات معدنی سخت و همچنین گل و لایهای ناپایدار و بسیار نرم در زیر آب مناسب نمی‌باشد.

نمونه‌گیر پیستونی

هر دو نمونه‌گیر فوق‌الذکر با توجه به رسوبات نرم یا در زیر آب ارزش نسبتاً محدودی دارند. در این حالت نمونه‌گیر پیستونی بسیار مناسب می‌باشد. نمونه‌گیر پیستونی را می‌توان در تورب تا اندازه‌ای که این نمونه‌ها بسیار سخت یا شکننده نباشند استفاده کرد. نمونه‌گیر پیستونی آن است که لوله توخالی به‌طور عمودی در رسوبات فرو برده می‌شود، اما در همان موقع لوله بازکن (تلمبه) لوله را به سمت بالا می‌کشد، لوله‌ای که فشار منفی ایجاد کرده و مانع از فشردگی و از هم پاشیدگی ستون رسوبات شده است. معمولاً عمق نمونه‌بردای حداکثر یک متر می‌باشد و بایستی نمونه‌ها از گودالهای مجزا استخراج شوند تا امکان همپوشانی بین نمونه‌ها و ارزیابی فشردگی و به‌هم ریختگی آنها میسر شود.

نمونه‌گیرهای پیستونی معمولاً در رسوبات زغال‌سنگ استفاده نمی‌شود که قطعاً به خاطر مسائل مربوط به بقایای فیبری گیاهان می‌باشد. رایت و همکاران نمونه‌گیر پیستونی مجهزتری را طراحی کردند به‌طوری که لبهٔ برنده استوانه نمونه‌گیر دندانه‌دار می‌باشد و امکان برش چنین موادی را آسانتر می‌کند. هسته‌گیر به گونه‌ای مجهز می‌شود که محفظه و نمونه‌گیر را می‌توان به سمت عقب و جلو حرکت دارد و لذا حرکت برش را بیشتر می‌کند.

نمونه‌گیرهای منجمد (یخ بستن نمونه‌ها)

علت اینکه به دشواری می‌توان لایه‌های سطح رسوبات تورب را به صورت سالم دریافت کرد. بدین خاطر است که رسوبات دریاچه با سطح آب در تماس می‌باشند. یکی از راههای دریافت رسوبات مثل سطح دریاچه‌ها و برکه‌ها بهره‌گیری از نمونه‌گیرهایی است که مواد موجود در نمونه‌گیر منجمد می‌شود و نمونه‌ها را در حین اینکه منجمد می‌شوند برداشت می‌کند. شاپیرو این روش را نخستین بار ارائه کرد و تحول زیادی در این زمینه ایجاد کرد. یکی از مهمترین نمونه‌گیریها را سارنیستو (۱۹۸۵) ابداع کرد. این نمونه‌گیر از یک لوله فلزی تشکیل یافته که تا ٤ متر طول دارد و ضخامت نوع پلاستیکی آن ۸ سانتیمتر می‌باشد که نوک آن به سمت پایین کشده شده و به‌طور منظم با یخ خشک و تری‌کلرواتیلن، بوتانل و اتانل در تماس است. نوک تیوب

پلی‌اتیلن باز می‌باشد که امکان خروج گاز را میسر می‌کند و به درون آب قایق چکه می‌کند و امکان نفوذ به رسوبات سطح را تحت وزن خود میسر می‌کند. در مدت ۱۵ دقیقه لایه رسوبی به ضخامت حدود ۳ سانتیمتر یخ می‌بندد و زمانی که نمونه‌گیر نمونه را برداشت می‌کند، سالم باقی می‌ماند. تمامی ابزار به صورت منجمد به آزمایشگاه منتقل می‌شود و آن را در کاغذ آلومینیومی می‌پیچیدند تا مانع از خشک‌شدن آنها شوند یا ممکن است یخ خشک آن را خالی کنند و در آب داغ قرار دهند که در آن صورت می‌توان سطح منجمد شده رسوب را جدا کرد.

این روش جهت بررسی سالیانه رسوبات دریاچه در مناطقی نظیر کانادا مؤثر می‌باشد که مطالعهٔ تاریخچهٔ زمین را در سالهای اخیر امکان‌پذیر ساخته است.

نمونه‌های سطح خاکی

محدوده نمونه‌های سطح خاکی به الگوی رشد گیاهان بستگی دارد. شعاع نمونه‌برداری در بیشه‌زارها و بوته‌زارها۲-۱ متر و در جنگلها ۳۰-۲۰ متر است. در پوشش ماکی اسپانیا و در بوته‌زارهای بیابانهای ایران از محدوده‌های ۱۰ متر × ۱۰ متر استفاده می‌شود و حداقل ۵ نمونه سطحی به‌طور تصادفی از قطعه زمین برداشت می‌شود. این نمونه‌ها احتمالاً باهم ترکیب می‌شوند یا به صورت چند نمونه در می‌آیند ویا به‌طور مجزا مورد بررسی قرار می‌گیرند.

نقل و انتقال و ذخیره‌سازی نمونه‌ها

نمونه‌ها را بایستی به ظروف در بسته منتقل کرد. باید تلاش شود تا مطمئن گردیم که نمونه‌ها در حین حمل به آزمایشگاه خشک نشوند. نمونه‌های جدا شده از سطوح خارجی یا مواد سطحی می‌تواند در لوله‌های پلی‌تن و یا کیسه‌های پلی‌تن نگهداری شوند. نمونه‌ها باید در ورقه‌های پلی‌تن به‌خوبی پیچیده شوند و خارج ورقه مثل داخل آن جهت شناسایی با مایع ضد آب برچسب زده شود.

در شرایط ایده‌آل، برای نگهداری طولانی مدت بایستی نمونه‌ها در یخچال بین دمای ۲ الی ۵ درجه سانتیگراد قرار گیرند. یخ‌زدن می‌تواند باعث انبساط و تغییر شکل نمونه‌ها گردد و در این دماها امکان فعالیت میکروبها و تخریب گرده‌ها بسیار اندک است.

روشهای جمع‌آوری دانه گرده برای بررسی پاسخهای فیزیولوژیک

برای بررسی پاسخهای فیزیولوژیک بهترین راه استفاده از دانه‌های گرده‌ای می‌باشد که بلافاصله پس از رهایی از بساک جمع‌آوری شده‌اند. اگر گرده‌ها از گلها و گیاهان متعدد جمع‌آوری شوند و همه تحت یک تیمار با شرایط مشخص آزمایشگاهی قرار گیرند کمترین مقدار اختلاف حاصل خواهد شد. روشهای جمع‌آوری متفاوت می‌باشد که به چند مورد اشاره می‌گردد.

روش اول. می‌توان شاخه گلدار را شب قبل چید و یک شبانه روز در آزمایشگاه نگه داشت درحالی که ساقه در آب قرار دارد روز بعد بساکها شکفته می‌شود و سپس با زدن ضربات آرامی بر روی بساکها دانه‌های گرده را به آسانی می‌توان جدا کرد. همچنین شاخه‌ها را می‌توان چند روز در آب نگه داشت تا گلهای زنده تولید کنند.

روش دوم. این روش شامل جداکردن بساکهای بالغ قبل از شکفتن و قراردادن در شرایط کم رطوبت و سپس الک‌کردن آن برای جداسازی گرده‌ها از خرده بساکها می‌باشد.

روش سوم. واژگون‌کردن گل چیده شده بر روی یک ظرف پتری و زدن ضربه‌های آرام به آن طوری که گرده‌ها جدا گردد.

روش نگهداری دانه گرده

امروزه از توان تحمل سرمایی دانه‌های گرده و حفظ قدرت رویش آن برای مدت طولانی استفاده می‌گردد و برای این منظور به ساختن بانکهای گرده‌ای سرمایی مبادرت می‌ورزند. گرده‌هایی که در ازت مایع (۱۹۲-) نگهداری شده‌اند حتی پس از گذشت ده سال توان رویشی خود را حفظ کرده‌اند.

بررسیها نشان داده است که هرچه مقدار رطوبت نسبی، فشار و دما در طول مدت نگهداری کمتر باشد، طول عمر دانه گرده افزایش می‌یابد. برای مثال در گونه‌ای زیتون که در دمای ۱۷- درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی صفر در خلاء به مدت ۳۷٤ روز نگهداری شده بود درصد جوانه‌زنی قبل و بعد از نگهداری یکسان بوده است.

همچنین معمول است که دانه‌های گرده را در ظروف پلاستیکی دردار درون یک دیسیکاتور و داخل یخچال در دمای ٤ درجه سانتی‌گراد نگهداری نمود. البته مشاهدات

نشان داده است هرچه طول مدت این نوع نگهداری افزایش یابد درصد دانه‌های گرده زنده کاهش می‌یابد.

انتخاب محیط کشت مناسب و شرایط بهینه رشد و رویش دانه و لوله گرده

گامتوفیت نر گیاهان عالی یکی از اجزاء مناسب برای مطالعات آزمایشگاهی می‌باشد. زیرا هنگامی که در یک محیط غنی و شرایط مناسب دمایی قرار گیرد، به راحتی رشد کرده و بستر مناسبی برای مطالعات سیتولوژیکی، تکوینی، فیزیولوژی و باروری و تولیدمثل فراهم می‌آورد. تحقیقات نشان می‌دهد که محیط کشت پایه جهت رشد گرده می‌بایست حتماً حاوی سوکروز، بور و کلسیم باشد. این مواد جزء تنظیم‌کننده‌های اولیه رشد لوله گرده به حساب می‌آیند.

اولین محیط تهیه شده شامل ۰/۳٤ مول سوکروز، ۱۰ میکرومول کلرید کلسیم، ۱ میکرومول اسید بوریک، یک میلی‌مول نیترات پتاسیم، یک میلی‌مول سولفات منیزیم و ۵ میلی‌مول اسید کلریدریک با pH=۵ بود.

روش تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر از محیط کشت اول. طرز تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر بافر: ۱۲/۱۱٤ گرم اسیدکلریدریک در کمی آب حل می‌شود. سپس با کمک pH متر و اسید کلریدریک غلیظ pH آن بر روی محیط ۵ تنظیم می‌گردد و با اضافه‌نمودن آب به حجم ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانده می‌شود.

۱۰۰ میلی‌لیتر محلول کلرید کلسیم:حاوی ۰/۱٤۷ گرم کلرید کلسیم در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر می‌باشد.

۱۰۰ میلی‌لیتر محلول اسید بوریک حاوی ۰/۰۰٦ گرم اسید بوریک در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر می‌باشد.

۱۰۰ میلی‌لیتر محلول نیترات پتاسیم حاوی ۱۰/۱۱ گرم نیترات پتاسیم در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر می‌باشد.

۱۰۰ میلی‌لیتر محلول سولفات منیزم حاوی ۲٤/٦٤ گرم سولفات منیزیم در ۱۰۰ میلی‌لیتر آب مقطر می‌باشد.

۱۱/٦٤ گرم سوکروز در کمی آب حل می‌شود. از هر یکی از ۵ محلول فوق ۱۰۰ میکرولیتر به آن اضافه کرده و حجم به ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانده شد. بدین ترتیب ۱۰۰

میلی‌لیتر محیط کشت تهیه می‌شود.

دومین محیط کشت تهیه شده شامل ۳/۴۲ مول ساکارز، ۱/۶۲ میلی‌مول اسید بوریک و ۱۲۷ میکرومول نیترات کلسیم می‌باشد.

روش تهیه ۱۰۰ میلی‌لیتر از محیط کشت دوم. ۱۰ گرم ساکارز، ۱۰ میلی‌گرم اسید بوریک و ۳ میلی‌گرم نیترات کلسیم با کمی آب مقطر حل می‌گردد. سپس به بالن ۱۰۰ میلی‌لیتر انتقال و با آب مقطر به حجم ۱۰۰ میلی‌لیتر رسانده می‌شود. این محیط رویش گرده‌ها را تسهیل می‌کند.

پس از کشت دانه گرده دمای محیطی که ظرفهای حاوی دانه گرده در آن قرار می‌گیرند بر روی رشد و رویش لوله گرده تأثیر مستقیم و به‌سزایی دارند. معمولاً بهترین دما ۲۰ درجه سانتی‌گراد است. در دمای پایین (۱۵ درجه سانتیگراد) رشد تقریباً متوقف می‌شود و یا سرعت آن بسیار کند می‌گردد. در دمای ۳۰-۲۵ درجه سانتی‌گراد آلودگی محیط کشت (به وسیله قارچها) امکان مطالعه را محدود می‌کند و ضمناً سرعت رشد نیز کند می‌شود.

روشهای کشت دانه گرده

کشت در محیط مایع عبارت است از اضافه‌نمودن دانه‌های گرده به ظروف حاوی محیط کشت مایع. کشت در محیط نیمه جامد عبارت است از اضافه‌نمودن دانه‌های گرده به ظروف حاوی محیط کشت نیمه جامد. از آنجا که محیط کشت محل مناسبی برای آلودگی قارچی است قبل از انتقال دانه‌های گرده به محیط کشت کلیه ظروف و وسایل و محیط کشتی که در حین کار از آنها استفاده می‌شود استریل می‌نمایند. برای این منظور وسایل در کاغذ آلومینیوم پیچیده شده و مدت ۲۰ دقیقه اتوکلاو می‌شوند. پس از خارج نمودن وسایل و محیط کشت از اتاق دارای لامپ فرابنفش جهت سردشدن استفاده می‌شود. عمل انتقال دانه‌های گرده به ظروف حاوی محیط کشت در زیر هود لامینار انجام می‌گیرد ۲۰ دقیقه قبل از شروع به کار هود UV روشن و پس از این زمان با الکل ۷۰ درصد و پنبه کاملاً زیر هود تمیز می‌شود و وسایل به زیر هود منتقل می‌شود. پس از اتمام کار درب ظروف پتری را گذاشته و به انکوباتور در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد منتقل می‌گردد.

ترکیبات آلی اضافه شده به محیط کشت

پس از آماده‌سازی محیط کشت پایه و بررسی رشد دانه‌های گرده معرفی شده در این محیط با افزودن برخی ترکیبات آلی به محیط کشت پایه و یا با تغییر غلظت مواد آلی تشکیل دهنده محیط پایه، تغییرات رشد و رویش دانه گرده‌ها بررسی می‌شود.

ویتامینهای گروه B

۵۰ میلی‌گرم تیامین ـ اسیدکلریدریک و ۲۵ میلی‌گرم پیریدوکسین اسید کلریدریک و ۲۵ میلی‌گرم اسید نیکوتینیک به آرامی و کم‌کم در آب مقطر حل و به حجم ۵۰ میلی‌لیتر رسانده می‌شود. در موارد لزوم جهت حل بهتر از یک تا ۲۰ قطره هیدروکسید سدیم استفاده می‌گردد. از این کمپلکس ویتامینی بر حسب مورد ۵۰ تا ۳۰۰ میکرولیتر به هر ظرف پتری کشت نموده اضافه می‌شود. لذا مقدار نهایی آن در محیط کشت گرده به ترتیب ۵ تا ۳۰ میکروگرم تیامن اسیدکلریدریک، ۲/۵ میکروگرم پیریدوکسین اسید کلریدریک و ۲/۵ تا ۱۵ میکروگرم نیکوتینیک اسید بوده است.

اسیدهای چرب اشباع

اسیدهای کربوکسیلیک با زنجیره طویل اسید چرب نامیده می‌شوند و فرمول کلی آنها $CH_3-(CH_2)_n-COOH$ می‌باشد. پنج اسید چرب اشباع یا غیر اشباع با زنجیره‌های متفاوت به محیط کشت پایه اضافه می‌شود و تغییرات ناشی از این مواد در رشد و رویش دانه گرده روی مورد بررسی قرار می‌گیرد. اسیدهای چرب اشباع به کار رفته عبارتند از اسید میریستیک با ۱۴ اتم کربن ($C_{14}H_{28}O_2$ و وزن مولکولی ۲۲۸/۳۸ گرم)، اسید پالمیتیک با ۱۶ اتم کربن ($C_{16}H_{32}O_2$ و وزن مولکولی ۲۵۶/۴۳ گرم)، اسید استئاریک با ۱۸ اتم کربن ($C_{18}H_{36}O_2$ و وزن مولکولی ۲۸۴/۴۹ گرم)، اسید آراشیدیک با ۲۰ اتم کربن ($C_{20}H_{40}O_2$ و وزن مولکولی ۳۱۲/۵۴ گرم)، اسید بهینیک با ۲۲ اتم کربن ($C_{22}H_{44}O_2$ و وزن مولکولی ۳۴۰/۶۰ گرم).

در بین اسیدهای چرب اسیدهای ۱۶ و ۱۸ کربنه در سیستمهای گیاهی فراوان دیده شده از و همچنین اسید مریستیک و اسید استئاریک در دانه گرده وجود دارد.

اسید چرب غیر اشباع (اسید لینولئیک)

اسید لینولئیک اسید چرب غیر اشباع موجود در ساختمان دانه گرده می‌باشد. این اسید چرب غیر اشباع دارای فرمول بسته $C_{۱۸}H_{۳۲}O_۲$ و فرمول گسترده $C(CH_۲)_۷COOH = CH_۳(CH_۲)_۴CH=CH-CH_۲-CH$ و وزن مولکولی ۲۸۰/٤٥ گرم می‌باشد.

سوکروز

سوکروز همان قند معمولی یا قند نیشکر است که در عالم گیاهی به وفور یافت می‌شود. این ماده از اجتماع یک مولکول گلوکز و یک مولکول فروکتوز حاصل شده است و یک دی‌ساکارید می‌باشد. نقشهای بسیار عمده و زیادی در رشد و رویش دانه و لوله گرده دارد. پروسه‌های توسعه و تکامل دانه گرده و رشد آن مبتنی بر جذب و متابولیسم قندهای گرده است.

برای تهیه تیمارهای مختلف غلظت سوکوروز به نصف دو برابر و سه برابر غلظت آن در محیط کشت پایه تغییر داده می‌شود.

ترکیبات معدنی اضافه شده به محیط کشت

با تغییر و غلظت یونهای بور و کلسیم محیط کشت پایه تأثیر این تغییرات را بر رشد و رویش دانه گرده و لوله گرده می‌توان بررسی نمود.

الف) بور. بور یکی از عناصر مهم در تنظیم رویش دانه گرده است. تأثیر بر منطقه‌بندی پکتین و کالوس در دیواره‌های لوله گرده مشخص شده است.

ب) کلسیم. کلسیم یکی از عناصر مهم در تنظیم رشد لوله گرده می‌باشد. تأثیر کلسیم بر پروسه‌های متعدد سلولی از جمله انتشار وزیکولی، جریانهای سیتوپلاسمی و اسکلت سلولی و سیگنالهایی که منجر به رشد لوله گرده می‌شوند مشخص شده است.

روش مشاهده دانه و لولهٔ گرده

الف) روش رنگ‌آمیزی و مشاهده دانه و لوله گرده با میکروسکوپ نوری.

مشاهده ساختمانهای زیستی به دلیل کوچک‌بودن و شفاف‌بودن سلولها با نور مرئی دشوار است. ابداع ابزارهای جدید و دقیق نتیجه تلاشهای زیادی است که جهت

مشخص‌کردن هرچه بهتر ساختمانهای سلولی و حتی رسیدن به حد مولکولی صورت گرفته است.

مطالعات مستقیم دانه گرده گیاهان با ریختن کمی از گرده بر روی لام و افزودن یک قطره آب به آن پس از قراردادن لامل انجام می‌شود. برای وضوح بهتر دانه‌های گرده روغنی (نظیر آفتابگردان) و یا دارای رابطه‌های اگزینی (نظیر ختمی) قبل از انتقال بر روی لام ۵ دقیقه با هگزان شستشو داده می‌شوند. ابعاد گرده با خط‌کش واقع در اکولر اندازه‌گیری می‌شود. برای ایجاد کنتراست مناسب و مطالعه دقیق‌تر از رنگ‌آمیزی دانه گرده با روش براشه و رنگ Fast Green FCF استفاده می‌گردد.

رنگ‌آمیزی با روش اناپاینهام یا روش براشه

محلول رنگ با مخلوط ۱/۵ گرم سبز متیل، ۲/۵ گرم پیرونین، ٦/۸ گرم کلرور سدیم و ۳/٦ میلی لیتر اسید کلریدریک خالص تهیه می‌شود و پس از ۲٤ ساعت مورد استفاده قرار می‌گیرد. نمونه‌ها برای مدت ۲۷ ساعت در محلول رنگ قرار داده می‌شوند و پس از شستشوی آنها با آب مقطر، آب‌گیری با درجات الکلی رو به افزایش هریک به مدت ۲ دقیقه انجام می‌شود. در این روش هسته‌ها (DNA) در اثر سبز متیل به رنگ سبز و سیتوپلاسم (RNA سیتوپلاسمی) تحت تأثیر پیرونین به رنگ صورتی می‌شود.

رنگ‌آمیزی به روش Fast Green FCF

محلول رنگ با مخلوط ۰/۱ گرم پودر Fast Green FCF در ۱۰۰۰ میلی‌لیتر از آب مقطر به دست آمد. برای رنگ‌آمیزی ۱ قطره از محلول فوق بر روی نمونه قرار داده می‌شود و پس از چند دقیقه با میکروسکوپ نوری مطالعه می‌شود.

ب) روش رنگ‌آمیزی و مشاهده دانه و لوله گرده با میکروسکوپ فلورسانس (پرتوهای فرابنفش)

برای مطالعه لوله گرده با میکروسکوپ فلورسانس گرده‌های کشت شده بر روی لام منتقل می‌شوند. یک قطره از آبی آنیلین به آنها اضافه می‌شود و سپس با میکروسکوپ فلورسانس مشاهده و عکس‌برداری می‌شوند. کالوز موجود در دیواره لوله‌های گرده آنها را به راحتی قابل مشاهده می‌سازد.

روش مطالعه دانه گرده با میکروسکوپ الکترونی

جهت مطالعه سطح دانه گرده از میکروسکوپ نگاره (SEM) استفاده می‌شود. در این میکروسکوپ الکترونهای ثانویه یا برگشته از روی جسم، تصویر تشکیل داده و بنابراین آرایش سطح دانه گرده و تصویر سه بعدی ویژگیهای سطح دانه گرده به خوبی مشخص می‌گردد. این تفکیک بالا ویژگیهایی را آشکار می‌کند که با میکروسکوپ نوری دیده نمی‌شود. برای مشاهده با میکروسکوپ SEM ابتدا گرده خشک گیاه یا گرده شسته شده با هگزان خشک شده و بر روی پایه ویژه‌ای حاوی نوار چسب دو رویه (چسب کربن دولایه‌ای) سوار می‌شوند. سپس در دستگاه روکش دهنده با اسپوتر به کمک تبخیر در خلاء پوششی از کربن بر روی آنها داده می‌شود. مدت کت‌دادن نیم دقیقه در فشار ۵×۱۰^{-۲} میلی‌بار می‌باشد.

مطالعات تکمیلی

آزمایشات تکمیلی با هدف کمک به محیط کشت پایه برای رشد دانه‌های گرده‌ای که به خوبی رشد نمی‌کنند انجام می‌گیرد. مقایسه رشد و رویش دانه گرده در داخل خامه گل و در محیط کشت و بررسی توانایی نفوذ لوله گرده بر سطح برگ انجام می‌گیرد. به منظور تحریک تندش دانه‌های گرده گیاهانی نظیر گلایول که به خوبی رشد نمی‌کنند تعدادی کلاله و خامه آنها به همراه کمی آب مقطر ساییده و صاف می‌شوند. از عصاره فوق به محیط کشت پایه افزوده می‌شود و در این محیط رشد و رویش دانه گرده بررسی می‌گردد.

کلاله و خامه گلایول یک روز پس از گرده‌افشانی مصنوعی با FAA (Formaline-Acetic Acid-Alcohol) به مدت یک روز تثبیت می‌شوند. سپس نیم ساعت در آب و بعد از آن با درجات الکلی رو به افزایش ۳۰-۵۰-۷۰ هریک به مدت ۵ دقیقه شست و شو داده می‌شوند. پس از این مرحله ٦ ساعت در هیدروکسید سدیم یک نرمال و در آخر ۱۸ ساعت در آب (چهار بار تعویض در طی ۱۸ ساعت) قرار می‌گیرند. برشهای طولی کلاله و خامه بر روی لام اسکواش می‌شود و با آنیلین بلو جهت مطالعه با میکروسکوپ فلوئورسانس رنگ‌آمیزی می‌گردند.

در آزمایش تکمیلی دیگر توانایی نفوذ لوله گرده بر سطح برگ و با استفاده از

دانه‌های گرده انجام می‌شود. به این صورت که اپیدرم سطح برگ را برداشته و سپس برگ روی کاغذ صافی درون ظرف پتری قرار داده می‌شود. محیط کشت پایه به ظرف پتری اضافه می‌گردد. دانه‌های گرده بر روی برگ ریخته می‌شوند و با گذاشتن درب پتری و قراردادن در انکوباتور ۲۰ درجه سانتی‌گراد رشد دانه و لوله گرده در ساعات مختلف مورد بررسی قرار می‌گیرد.

فصل چهارم

اسپورها و دانه‌های گرده

مقدمه

در گیاهان دانه‌دار، (نهاندانگان و بازدانگان) دیوارهٔ دانه گرده نقش مهمی در حفاظت گامتوفیت نر (گرده) در مدت زمان گرده‌افشانی یعنی حرکت و انتقال دانه گرده از بساک به کلاله مادگی دارد. در گیاهان پست نظیر نهانزادان آوندی و خزه‌ها دیوارهٔ هاگ عمل مشابهی در حمایت و حفاظت از بافت گامتوفیت به‌عهده دارد که البته در اینجا عمده‌ترین نقش حفاظتی دیواره در طی پراکنش هاگ از اسپوروفیت گیاه به محلی مرطوب و مناسب برای جوانه‌زدن و رویش آن می‌باشد. با چنین نقشی که دیواره گرده دارد می‌توان تصور نمود که باید از اجزایی سخت و محکم تشکیل شده باشد. دیواره‌ها معمولاً دارای تعدادی منفذ و شیار می‌باشند و سطح تعداد زیادی از آنها دارای تزئینات گوناگونی می‌باشد. بیان مفهوم عملی انواع تزئینات و نقش مشخص هرکدام در دانه‌های گرده و هاگها مشکل است و لازم است که قبل از پرداختن به این موضوع ساختار دقیق دیواره مشخص شود.

ترکیب و ساختار دانهٔ گرده

پوشش گرده یا اسپورودرم دارای ترکیبی پیچیده و شامل مواد زیر است:قندها شامل سلولز (۳ تا ۱۰ درصد)، همی‌سلولزها، کالوز و پلی‌ساکاریدهای مختلف دیگر؛ چربیها شامل اسیدهای چرب، کاروتنوئیدها، اسپوروپولنین (۳ تا ۲۵ درصد)؛ پروتئینها، آنزیمها، مواد پروتئینی آلرژی‌زا از دیگر مواده سازنده دیواره گرده هستند. همچنین مواد کانی و

معدنی در ساختار دانه گرده‌ها وجود دارند.

مقدار سلولز و اسپوروپولنین در پوشش گرده چند گونه گیاهی در جدول ٤-١ آمده است.

جدول ٤-١ مقادیر سلولز و اسپوروپولنین در پوشش گرده چند گونه مختلف

گونه	درصد سلولز	درصد اسپوروپولنین
Pinus sylvestris	٦	٢٤
Pinus montana	٧	٢٤
Sambucus nigra	٢	١٢
Alnus glutinose	٥	١١
Lilium henryi	٣	٥
Phleum prtatense	٢/٧	٣/٥

دیواره داخلی گرده (اینتین)

ترکیب اصلی اینتین سلولزی است، اما در آن ، کیتینها، کالوز و پروتئینها نیز وجود دارند. در بین این پروتئینها آنزیمهای مختلف (آمیلازها، پکتینازها، پروتنازها، فسفاتازها و ریبونوکلئازها) نیز وجود دارند. ترکیب شیمیایی دقیق این پروتئینهای آلرژی‌زا هنوز به خوبی شناخته نشده است، اما می‌دانیم که از نوع هولو یا هتروپروتئینهایی با وزن مولکولی ٥٠٠٠ تا ٣٨٠٠٠ دالتون هستند که به ویژه در گونه‌های Amberosia، Pratense، Phleum، Lolium و Betula وجود دارند. در Amberosia، ٦ درصد پروتئینهای گرده‌ای را این پروتئینهای آلرژی‌زا را تشکیل می‌دهند.

دیواره خارجی گرده (اگزین)

در گرده‌های فسیل‌شده یا پس از استولیز، تنها پوشش اگزینی گرده‌ها باقی می‌ماند. مواد تشکیل‌دهنده اگزین که بسیار متفاوتند تنها در مونواتانول آمین حل می‌شوند و به همین دلیل جداسازی و شناخت ترکیبات سازندهٔ اگزین تا مدتها با اشکال مواجه بوده است. اگزینهای در حال تشکیل دارای مواد لیپیدی و ترکیباتی هستند که با معرفهای مشخص‌کنندهٔ گروههای آلدئیدی واکنش دارند. پلی‌هولوزیدها (جز سلولز و چوب)، پروتئینها و ترکیبات اشباع نشده نیز در آن موجودند. وجود و سپس محو این واکنشها نشانهٔ تغییرات عمده ترکیبات اگزین ضمن تشکیل آن می‌باشد. ترمینولوژی اگزین در شکل ٤-١ نشان داده شده است.

نتایج به‌دست آمده در مورد ترکیب شیمیایی اسپوروپولنین در مورد سایر گیاهان نیز به‌تدریج تأیید شده و حالت عمومی پیدا کرده است. به‌طور کلی اسپوروپولنینهای اشباع نشده و قابل اکسیدشدنی از کاروتنوئیدها و استرهای کاروتنوئیدی هستند که با میکروفیبریلهای سلولزی به‌ویژه در حد اگزین داخلی اتصال و اشتراک دارند. تریفین و (پولن کیت) pollenkitt از نظر ویژگیها و ترکیب شیمیائیشان در مقابل یکدیگر قرار می‌گیرند. پولن‌کیت در گروههای گیاهان باددوست(گرده افشانی توسط باد) اساساً دارای لیپیدهای آب‌گریز است. تریفین گرده‌های حشره‌دوست (گرده افشانی توسط حشرات) و باددوست مخلوطی از مواد آب‌دوست پروتئینی و قندی (قندهای پلی‌ساکاریدی) است که ترکیب دقیق آن هنوز به‌خوبی شناخته نشده است. این مواد از مجاری باریکی (احتمالاً شبکه آندوپلاسمی) می‌گذرند و به سطح اگزین می‌رسند. با این مواد آنزیمها (هیدرولازها) و رنگیزه‌ها شامل کاروتنوئیدها و فلاونوئیدها نیز مخلوط می‌شوند.

نقشهای مختلفی را به شرح زیر برای مواد سازنده پولن‌کیت و تریفین می‌توان در نظر گرفت:

۱- نگهداری گرده‌ها در برابر اثر آب و پرتوهای فرابنفش.

۲- دخالت در گرده‌افشانی، جلب حشرات و چسبیدن به بدن آنها.

۳- نگهداری مولکولهایی که به هنگام رویش گرده به کار می‌آیند، مثل مولکولهای مؤثر در شناسایی گرده ـ کلاله.

٤- آزادکردن آنزیمهای لازم برای نفوذ لوله گرده در خامه.

محتویات سلولی گرده‌ها

از نظر ساختاری و فراساختاری، سلول یا سلولهای گرده مثل دیگر سلولهای گیاهی دارای پوششی هستند که پیکر سلولی را می‌پوشانند. پیکر سلولی هر سلول شامل بخشهای زیر است:

۱- یک غشای سلولی (پلاسمالم)

۲- سیتوپلاسم که خود شامل سیتوپلاسم زمینه‌ای (سیتوزول، هیالوپلاسم) و محتویات سیتوپلاسما است. این محتویات سیتوپلاسمی عبارتند از: اندامکها مانند

میتوکندریها، دیکتیوزومهای کم و بیش پرشمار که هریک از ٤ تا ٥ ساکول تشکیل شده و اطرافشان از حفره‌های زیاد گلژی پر شده است، پلاستها (لوکوپلاستها، آمیوپلاستها). (یادآور شویم که در دانه‌های گرده کلروپلاستها وجود ندارند)، شبکه آندوپلاسمی صاف و دانه‌دار کم و بیش متراکم، واکوئلها که جز در گرده‌های دارای آب قابل توجه، تعدادی از گرده‌های بازدانگان و ... یا وجود ندارند و یا تعدادشان کم است، ریبوزومهای منفرد و پلی‌زومها. محتویات بی‌جان شامل ذرات نشاسته، که در آمیلوپلاستها ذخیره می‌شوند است. این ذرات در گرده برخی گیاهان مثل خرما (Phoenix dactylifera) وجود ندارد. برعکس، در گرده برخی گیاهان مثل ذرت، ساروتامنوس Sarothamnus و پروانه‌آساها درشت و فراوانند. از محتویات بی‌جان دیگر گرده‌ها، ذرات چربی هستند که به صورت آزاد در سیتوپلاسم یا ذخیره در اُلئوپلاستها دیده می‌شوند. گرده‌های گل نرگس چربی زیادی دارند. ذخایر نشاسته‌ای و چربی بیشتر در نواحی مرکزی گرده‌ها قرار دارند و در برخی گرده‌ها مثل خانواده نخود با هم در هر گرده دیده می‌شوند.

یک هسته با پوشش هسته‌ای دارای منافذ زیاد، شیره هسته، کروماتین و هستکهایی است که به خوبی قابل رویتند. در گرده‌های چندسلولی بین سلولهای سازنده گرده به طور معمول تفاوتهای آشکاری به شرح زیر وجود دارد:

الف) در بازدانگان اولیه و بازدانگان هسته سلولها معمولاً مشابهند ولی در عین حال گرده‌های برخی بازدانگان مثل کاج واجد سلولهای مرده یا سلولهایی کم عمر هستند (سلولهای پروتالی).

ب) در نهاندانگان تنوع زیادی در تعداد و ویژگیهای سلولهای سازنده هر گرده وجود دارد. در اینجا به حالت عمومی‌تر که گرده‌های دو سلولی می‌باشند می‌پردازیم.

ج) سلولهای رویشی: شکل کروی، سیتوپلاسم فراوان و دارای اندامکهای زیاد و به خوبی تمایز یافته است. این سلولها به‌طور معمول دارای مواد ذخیره‌ای زیاد هستند که هسته سلول رویشی اغلب لبه دار و کروماتین آن کم پرتراکم است.

د) سلول زایشی: دوکی شکل یا کمان‌مانند است. سیتوپلاسم کمی دارد، اندامکها در سیتوپلاسم نادرند و تمایز کمی دارند، واکوئلها کوچکند یا وجود ندارند، نشاسته و چربی در این سلول خیلی کم است. در برخی مواد مثل گردهٔ جو هیچ پلاستی در سلول

زایشی وجود ندارد. بنابراین هسته زایشی سلول کوچک، دوکی، کروی‌شکل، کم و بیش کشیده یا خیمده و دارای کروماتین متراکم است.

دیواره‌های سلولی: در بازدانگان اولیه (سیکاس، ژنکگو)، بازدانگان حقیقی (کاج) و عده زیادی از نهاندانگان سلولهای درونی گرده به وسیله دیواره‌های پکتوسلولزی یا مجموعه‌ای از پکتوسلولز و کالوز که ضخامت متفاوتی دارد از یکدیگر جدا شده‌اند. این دیواره دارای تعدادی پلاسمودسم است که در برخی از راسته‌ها از جمله سیکادالسی به خوبی قابل رویتند. در برخی گونه‌ها نیز که گرده‌های دو یا سه هسته‌ای دارند بین سلولها دیواره جداکننده‌ای تشکیل نمی‌شود.

با توجه به مواردی که شرح داده شد به‌نظر می‌رسد که گرده‌های نهاندانگان نسبت به بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی تکامل بیشتری دارند.

ترکیبات شیمیایی

گرده مثل هر سلول زنده دیگری دارای ترکیبات کانی و مواد آلی‌اند.

۱- ترکیبات کانی

آب: با قراردادن گرده‌ها به مدت ۲٤ ساعت در دمای ۹۰ درجه سانتیگراد بین ٤ تا ۸۰ درصد وزن آنها کاهش می‌یابد که این کاهش وزن مشخص میزان آب گرده‌ها است. مقدار آب گرده‌ها بر حسب گونه و نیز میزان جذب رطوبت سیتوپلاسمی تغییر می‌کند. اگر دانه‌های گرده گیاهان آبزی را نادیده بگیریم در بقیه گرده‌ها مقدار آب ناچیز یا بسیار ناچیز است (جدول ٤-۳).

جدول ٤-۳. درصد و میزان آب در گرده تعدادی از گیاهان

گونه‌ها	مقدار (درصد)
Jugland regia	۳/۹
Typha	٦
Phoenix jactylifera	۱۷
Gramineis	۱۰-۵۰
Zostera	۷۰ یا بیشتر

نمکهای معدنی: پس از سوزاندن گرده‌ها نمکهای معمولی به صورت خاکستر باقی می‌مانند که حدود ۲/۵ تا ٦/۵ درصد وزن خشک گرده را شامل می‌شوند. نمکهای

معدنی به صورت ماکروالمنت (عناصر پر مقدار) و میکروالمنت (عناصر کم مقدار) در ترکیب گرده‌ها وجود دارند. عناصر المنتهای گرده‌ای عبارتند از پتاسیم، فسفر، کلسیم، گوگرد، کلسیم و منیزیم. این جدول تغییرات و تنوعات ویژه و برخی وابستگیهای بین ترکیب شیمیایی و محیط زندگی گرده‌ها را نشان می‌دهد.

جدول ٤-٤ خاکستر، مواد آلی و المنتهای معدنی جدا شده از گرده‌های چند گونه گیاهی (مقادیر بر حسب مقدار درصد وزن خشک گرده‌ها محاسبه شده است).

گونه‌ها	خاکستر	قندها	پروتئینها	چربیها	پتاسیم	فسفر	کلسیم	منیزیم
Zea mays	۲/۵۵	۳۷	۲۰	٤	۰/٦۷	۰/۲٦	۰/۱۰	۰/۲۱
Pinus radiata	۲/۵۹	١٤	۱۳	۱/۸	۰/۸۷	۰/۳٦	۰/۰۲	۰/۰۹
Typha latifolia	۳/۸۲	۱۸	۱۹	۱/۱	۰/۹۷	۰/۲٦	۰/۳۰	۰/۲٤
Phoenix dactylifera	٦/٦٦	۱/۲	۳۰	+	۱/۱٤	۰/۷۱	۱/۱۸	۰/۳۸

به مقدار قابل توجه عناصر معدنی در خرما و همبستگی این مقادیر با ترکیب آنها در خاکی که در آن روییده است (خاک غنی از کلسیم) توجه نمایید. گرده‌های Atriplex patula و Chenopodium (گیاه شورپسند) به ترتیب ۲۷ و ۱۰ درصد خاکستر برجای می‌گذارند که میزان تجمع کانی توسط این گیاهان را نشان می‌دهد. این ویژگی برای دستگاه رویشی این گیاهان به خوبی شناخته شده است.

میکرو المنتها از جمله عناصر Al، Cu، Fe، Mn، Ni، Ti، Zn، Bo، موادی هستند که مقدار آنها نسبت به ماکروالمنتها بسیار کم بوده و از گونه‌ای به گونه دیگر و نیز از یک سال به سال دیگر تغییر پیدا می‌کند. بدون شک منشأ این تغییرات مربوط به ترکیب آنها در شرایط محیطی، حالت فیزیولوژی گیاه و نیز روش اندازه‌گیری است. گرده‌های خانواده غلات (گرامینه) و سیپراسه، همانند دستگاه رویشی این گیاهان دارای سیلیس‌اند که مقدار آن به ۳ درصد (یا بیشتر) وزن خاکستر گرده می‌رسد. به‌نظر می‌رسد که این تجمع مفهوم ویژه‌ای داشته باشد (جدول ٤-۵).

برخی از اولیگوالمنتها یا برخی ماکروالمنتها در مکانهای کاملاً مشخصی جای دارند و در ساختمان بخشهای زنده سهم دارند. برای مثال آهن در آنزیمها و سیتوکرومها، کلسیم در دیواره، منیزیم در ریبوزومها، فسفر در فسفوپروتئینها، نوکلئوزیدها و دهیدروژنازها و گوگرد در اسیدهای آمینه (سیستئین، میتونین) دیده می‌شوند.

جدول ٤-٥ میکروالمنتهای اصلی گرده‌ای برحسب میکروگرم بر گرم وزن خشک

گونه‌ها	Al	Cu	Fe	Mn	Ni	Ti	Zn	Si
Corylus avellana	۰/۳	۱/۵	۱۲۰	۳۷	۰	۰/۳	۳۰	-
Anemon nemorosa	۲۷	۱٤	۲۸٦	۱٤۲	۷۵	۱/۵	۱۵۰	
Typha latifolia	-	-	-	۷۰	-	-	-	۱۰

۲- مواد آلی

مواد آلی به‌طور معمول بیش از ۵۰ درصد وزن خشک گرده‌ها را تشکیل می‌دهند و شامل قندها، پروتئینها، لیپیدها، الکلها، اسیدهای آلی مختلف، ویتامینها و هورمونها می‌باشند.

الف) قندها

مقدار متوسط قندها، حدود ۳۳ درصد وزن خشک گرده‌ها است. قندها از ترکیبات اصلی گرده‌ها هستند که بخش مهمی از آنها در ترکیب پوشش گرده‌ای وارد می‌شوند. قندهای موجود در گرده می‌تواند از پلی‌ساکاریدها (نشاسته)، اولیگوساکاریدها و به‌ویژه دی‌ساکاریدها (ساکارز، لاکتوز) و مونوساکاریدها یا قندهای ساده (گلوکز، فروکتوز) باشند (جدول ٤-٦).

جدول ٤-٦ قندهای مختلف گرده‌ای (مقدار درصد وزن خشک).

گونه‌ها	مقدار کل	قندهای احیاکننده	قندهایی که احیاکننده نیستند	نشاسته
Phoenix dactylifera	۱/۲	۱/۱	۰/٤	۰
Pinus sabiniama	۱۳/۱	۷/۵	۳/۵	۲/۱
Pinus radiata	۱۳/۹	۰/۰۵	۱۱/٤۵	۲/٤
Typha latifolia	۳۱/۹۳	۰/۰٤	۱۸/۹	۱۳
Zea mays	۳٦/٦	٦/۹	۷/۳	۲۲/٤

مقدار نشاسته از صفر تا ۳۰ درصد در گرده برخی از انواع ذرت تغییر می‌کند. در برخی از گرده‌ها، نشاسته‌ای که به هنگام تشکیل گرده‌ها به‌وجود می‌آید به‌طور نسبی یا کامل ناپدید می‌شود و به موازات آن قندهای احیاکننده افزایش می‌یابد. مقدار نشاسته از صفر تا ۳۰ درصد در برخی از انواع ذرت تغییر می‌کند. در برخی از گرده‌ها نشاسته‌ای که به هنگام تشکیل گرده‌ها به‌وجود می‌آید به‌طور نسبی یا کامل ناپدید می‌شود و به موازات آن قندهای احیاکننده افزایش می‌یابد. برخی از قندهای گرده‌ای به مولکولهای مواد آلی دیگر پیوسته‌اند (گلیکوپروتئینها، فلاوونوئیدها)، اما بیشتر قندها به حالت

محلول در سیتوپلاسم زمینه‌ای، شیره هسته و شیره واکوئلی وجود دارند. این قندها عبارتند از: ساکارز، فروکتوز، گلوکز، رامنوز، گزیلوز، آرابینوز، مالتوز، لاکتوز، گالاکتوز، مانوز. توضیح اینکه این متابولیتها به هنگام ذخیره گرده‌ها به سرعت کاهش می‌یابند.

ب) چربی‌ها، اسیدهای چرب و الکلها

با به‌کارگیری اتر به عنوان حلال بین ۱ تا ۲۰ درصد از وزن خشک گرده‌ها را که چربی‌ها به‌ویژه تری‌گلسیریدها تشکیل می‌دادند، از آنها جدا کرده‌اند. اسیدهای چرب اصلی موجود در گرده‌ها یا اسیدهای چرب اشباع نشده‌اند اسید لینولئیک و اسید لینولنیک و یا از اسیدهای چرب اشباع شده‌اند (اسید پالمیتیک و اسید استاریک). علاوه بر گلیسیرین، الکلهای دیگری نیز در ترکیب چربیهای گرده‌ای وجود دارند که عبارتند از: اینوزیتول، استرونهای مختلف مثل کلسترولها و مشتقات آن. برخی محققان وجود تستوسترون، اُسترون و اُسترادیول را در برخی گرده‌ها مثل گرده‌های خرما گزارش کرده‌اند. لیپیدها در تشکیل بخشهای فعال گرده و نیز به حالت ذخیره در سیتوپلاسم یا در اولئوپلاستها وجود دارند. این ذخایر به هنگام رویش گرده مورد استفاده قرار می‌گیرند.

ج) پروتیدها

اسیدهای آمینه، پلی‌پپتیدها، پروتئینها و پروتیدها حدود ۱۰ تا ۳۰ درصد وزن خشک گرده‌ها را شامل می‌شوند. تمام انواع مختلف اسیدهای آمینه طبیعی (زیستی) در گرده‌های مختلف شناخته شده‌اندکه بیشتر آنها در ترکیب پروتئینها دارند. در گل اطلسی اسیدهای آمینه پس از ئیدرولیز پروتئینها، ۲۵ درصد وزن خشک گرده را شامل می‌شوند که از این مقدار، ٦ درصد در ساختمان پلی‌پپتیدها، ۱۳ درصد در ساختمان پروتئینها و ٦ درصد به‌صورت اسیدهای آمینه آزادند.

پروتئینهای گرده‌ای که از نوع هولوپروتئینها (گلوتلینها، پرولامینها، هیستونها، آلبومنها و گلوبولینها) و هتروپروتئینها (نوکلئوپروتئینها، فسفوپروتئینها، لیپوپروتئینها و گلیکوپروتئینها) هستند در ساختمان بخشهای زنده گرده وجود دارند و یا در اعمال سوخت و سازی (آنزیمها) نقش اساسی به عهده دارند.

د) نوکلئوپروتئینها و اسیدهای نوکلئیک.

هر دو گروه اسیدهای نوکلئیک یعنی اسیدهای ریبونوکلئیک و دزوکسی‌ریبونوکلئیک به مقدار متوسط ۱/۵ درصد و ۰/۵ درصد وزن خشک در دانه‌های گرده وجود دارند و در بخشهای مختلف سلولی به شرح زیر جایگزین شده‌اند: DNA در هسته، میتوکندریها و پلاستها و RNA در هسته (هستک)، ریبوزومها (r RNA، از نوع S ۲۵، ۱۶S، ۵S) و نیز در سیتوزول t RNA، m RNA و بالاخره مقداری RNA هم در میتوکندریها، پلاستها و پوشش گرده‌ای وجود دارد.

بخشی از DNA و RNA موجود در پوشش گرده‌ای به احتمال در نتیجهٔ اختلاط مواد رسیده از سلولهای تابی (لایه مغذی) با گرده‌ها است.

در هسته، DNA به هیستونها متصل می‌شود (نوکلئوپروتئینهای کروماتینی). میزان مختلف پیوستگی DNA با هیستونها در هسته سلول رویشی و زایشی یکی از دلایل اختلاف رنگ‌پذیری آنها در گرده نهاندانگان است. در هر حال به‌طور معمول هر هسته دانه گرده از نظر مقدار تنها نیمی از DNA سلولهای گیاهی را دارد که آن را به‌وجود آورده است. در عین حال در برخی دانه‌های گرده مثل گرده‌های توتون و جو، هر سلول رویشی یا زایشی یا گامت (در جو) مقدار غیر عادی و دوبرابر روند عادی DNA وجود دارد. به‌نظر می‌رسد که در این گرده‌ها ارتباطی بین مقدار DNA و هیستونهای هسته‌ای وجود ندارد. از سویی به‌نظر می‌رسد که بین مقدار RNA و حجم سلول ارتباطی وجود داشته باشد و به همین دلیل مقدار RNA در سلول رویشی و زایشی یکسان است.

ه) آنزیمها

تعداد قابل توجهی آنزیم در پوشش گرده‌ای و در درون سلولهای (حفره‌های گلژی، غشاها، میتوکندریها، پلاستها، هسته‌ها و سیتوزول) و برای گرده‌های مختلف شناخته شده است که مهمترین آنها عبارتند از: حدود ۲۰ نوع از اکسیدوردوکتاز (دهیدروژنازها، اکسیدازها و پراکسیدازها)، حدود ۲۰ نوع ترانسفراز (کینازها و فسفریلازها)، حدود ۳۰ نوع هیدرولاز (فسفاتازها، گلوسیدازها به‌ویژه آمیلازها، سلولازها، DNases، Rnaese، لیپازها، پروتئازها، ATP آزها و استرازها)، حدود ۱۰ نوع از لیازها

(دکربوکسیلازها، کربوکسیلازها و آلدولازها)، حدود ۵ ایزومراز، ٤ لیگاز و آنزیمهای دیگر.

یادآور می‌شویم که به‌ویژه تمام آنزیمهای گلیکولیز، چرخهٔ کربن و زنجیر تنفسی از گرده‌ها جدا شده‌اند و بسیاری از آنزیمهای گرده‌ای از زمان خاصی پدیدار می‌شوند، عمل می‌کنند و سپس ناپدید می‌شوند (به‌ویژه به هنگام رویش گرده). تعداد زیادی از آنزیمهای گرده‌ای برای فعالیت خود به عوامل همراه (کو فاکتورهای) آلی یا معدنی نیاز دارند کوفاکتورهای آلی گرده‌ای عبارتند از: ویتامینها شامل ویتامین C (اسید آسکوربیک)؛ NAD و ADP، B_1 (تیامین)؛ B_2 (ریبوفلاوین)، FAD (فلاون ـ آدنین ـ دی‌نوکلئوتید)؛ B_6 (فسفوتیامین)، H (کربوکسیلاز) ویتامین E و گلوتامین. سیتوکرومهای a، b و c (که سیتوکروم اکسیدازها را تحت تأثیر قرار می‌دهند). نوکلئوزیدها (ADP، ATP، UDP، GDP). UDP و GDP وابسته به قندهایی مثل گلوکز، کالاکتوز، گزیلوز، آرابینوز، مانوز به صورت کوفاکتور یا سوبسترا در انتقال قندها به هنگام سنتز سلولزها و همی‌سلولزها و ترکیبات پکتیکی به‌کار گرفته می‌شوند (تشکیل دیواره‌ها). کوفاکتورهای کانی مثل یونهای Fe^{++}، Co^{++}، Mo^{++}، Mg^{++}، K^+ و BO آنزیمهای زیادی را فعال می‌کنند، درحالی که Na^+، Ag^+، Hg^{++} بر آنها نقش بازدارندگی دارند.

و) عوامل رشد (هورمونها). ثابت شده است که گرده و لقاح، رشد تخمدان را تحریک می‌کنند و به‌تدریج زمینهٔ رهاشدن یک عامل رشد به وسیلهٔ گرده (و لوله گرده‌ای) شکل می‌گیرد. عملاً عصاره‌های گرده‌ای موجب طویل‌شدن کولئوپتیل غلات، رویش دانه‌ها و ریشه‌زایی می‌شوند. این عوامل محرک یا بازدارنده رشد از هورمونهای گیاهی شامل اکسینها، جیبرلینها، سیتوکنینها، اسید ابسیسیک و نیز عامل تنظیم‌کنندهٔ اتیلن و هورمونها یا عوامل دیگری هستند که کمتر شناخته شده‌اند.

اکسینها (AIA، اسید اندول استیک): روشهای کروماتوگرافی این امکان را داده است که در دانه‌های گرده حضور اکسینهای مشابه اکسینهای موجود در بخشهای دیگر گیاهان شناسایی می‌شود.

جیبرلینها (GA): عصاره گرده‌های کاج، مو، لاله و بسیاری از گیاهان دیگر دارای انواع مختلفی از جیبرلینند و به‌ویژه GA_2 و GA_3 بوده است.

سیتوکینینها: گرچه در حقیقت در گرده‌ها موجودند اما مشخص‌کردن آنها تاکنون دشوار و حتی گاه وجودشان مورد تردید بوده است.

اتیلن (C_2H_4): هر گرم گردهٔ پرتغال حدود ۱۸ نانولیتر اتیلن در ساعت آزاد می‌کند. این اتیلن به هنگام رویش نقش دارد.

اسید آبسیسیک: در گرده گیاهان مختلفی حضور عوامل بازدارنده رشد از نوع اسید آبسیسیک یا موادی نزدیک به آن شناخته شده است. در گرده‌های تیرهٔ زیتون مقدار این بازدارنده‌ها بیشتر است.

ز) **عوامل دیگر.** عصاره گرده برخی از گیاهان نظیر کمل و توسکا دارای عوامل تنظیم‌کننده رشد دیگری هستند که از مشتقات گلیسیریدهای اشباع نشده یا استرهای گلوکوزیدی اسیدهای چربی می‌باشند که آنها را در اصطلاح انگلیسی براسینها (brassines) می‌نامند. این ترکیبات هم تقسیم سلولی و نیز رشد میان گره‌های را تحریک می‌کنند. ساختمان و نقش دقیق این ترکیبات هنوز به‌خوبی شناخته نشده است.

به‌طور کلی به جز گرده‌های گیاهان آبزی غوطه‌ور، سایر گرده‌ها به‌دلیل داشتن ترکیبات پیچیدهٔ مختلف و نیز به‌دلیل وجود پوشش قوی و مقاوم که نفوذپذیری کمی دارد و همچنین به دلیل آنکه اغلب مقدار آب کمی دارند در برابر شرایط دشوار محیطهای خشک مقاوم و پایدارند.

تکامل دانهٔ گرده با تأکید بر توسعهٔ دیواره‌ها

به هنگام شکفتن بساک، میکروسپورانژهای کم و بیش خشک شدهٔ بازدانگان اولیه (سیکاس، ژنکگو)، بازدانگان (کاج) و خانه‌های گرده نهاندانگان که از به‌هم پیوستن دو کیسه گرده (میکروسپورانژها) تشکیل می‌شوند، واجد تعداد قابل توجهی دانه گرده می‌باشند. این میکروسپورانژها بر روی پرچمها یا میکروسپوروفیلهایی قرار دارند که در سیکاس، کاج فلسی‌شکل، ژنکگو و نهاندانگان ساده‌اند. در بساک هر پرچم جوان از خارج به داخل لایه‌های زیر دیده می‌شود:

الف) بشره که به‌طور معمول کوتینی شده و روزنه‌دار است.

ب) یک یا چند لایه مکانیکی با سلولهایی که در سطوح مختلف به جز سطح خارجی، تزئینات چوبی شده دارند. این لایه که آن را آندوتسیوم نیز می‌نامند در

نهاندانگان وجود دارد.

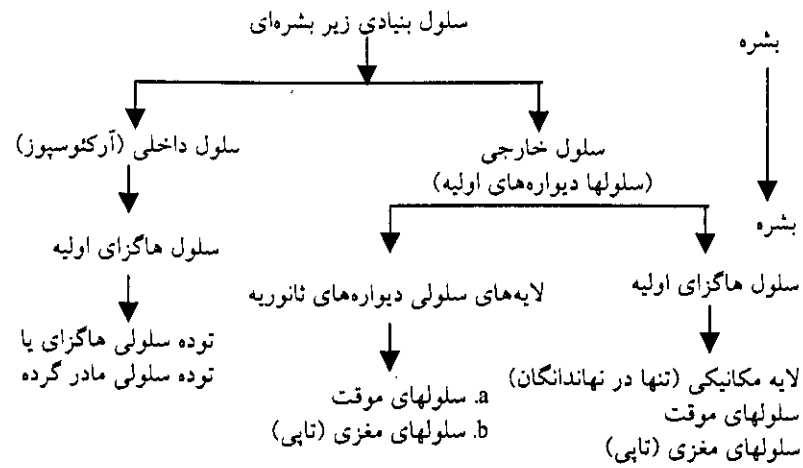
ج) ۲ تا ۳ لایه سلولهای حاشیه‌ای (سلولهای موقت)

د) یک یا دو لایه سلولهای تاپی یا سلولهای مغذی

هـ) یک توده سلولهای هاگزایی یا سلولهای مادر گرده که تقسیمات و تکامل آنها موجب تشکیل دانه‌های گرده می‌شود.

تشکیل میکروسپورانژ

بر روی طرحهای اولیه پرچم در نتیجهٔ تکثیر توده‌های مریستمی میکروسپورانژهای آینده تشکیل می‌شوند که در درون آنها یک سلول زیر بشره‌ای حاشیه‌ای از سایر سلولها تمایز می‌یابد. این سلول یا سلول بنیادی در جهت مماسی تقسیم می‌شود و دو سلول را به‌وجود می‌آورند. سلول داخلی را ارکئوسپور و سلول به‌طرف خارج را سلول دیواره‌های یا حاشیه‌ای نامند تقسیمات منظم و حماسی سلولهای حاشیه‌ای به‌تدریج لایه‌های منطبق و هم سلول را به‌وجود می‌آورد که تمایز آنها به‌تدریج لایه مکانیکی (در نهاندانگان)، سلولهای لایه موقت و سلولهای لایه مغذی (تاپی) تشکیل می‌شوند. از تقسیمات در جهات مختلف ارکئوسپور توده سلولی هاگزای یا سلولهای مادر گرده به‌وجود می‌آیند. این نحوه تکامل سلولها را می‌توان در نمای زیر خلاصه کرد.



سلولهای اطراف سلولهای مادر گرده در تحولات و تکامل دانه گرده نقش عمده‌ای دارند، اما تشکیل دانه‌های گرده به‌هر حال نتیجه تغییرات و تحولات مادر گرده

است. این تحولات در دو مرحله صورت می‌گیرد:

۱. **مرحله میکروسپورانژ:** که از سلولهای مادر گرده تا تشکیل تتراد (میکروسپور) را شامل می‌شود.

۲. **مرحله پولینوژنز:** که از گرده جوان (میکروسپور) تا رسیدن به گرده رسیده (بالغ) است.

مراحل تشکیل دانه گرده

در یک گیاه وقتی مریستم گل تشکیل می‌شود ابتدا پریموردیوم پرچمی تشکیل می‌شود، به تدریج پریموردیوم پرچمی از یک برجستگی کوچک بدون تمایز سلولی که ویژگی سلولی خاصی در آنها به جز آثار میتوزی در تعدادی دیده نمی‌شود، شروع می‌گردد. پس از پریموردیوم پرچمی به طرح اولیه پرچم می‌رسیم که اثر تشکیل میله و بساک در آن دیده می‌شود. همچنین گسترش سلولی و تشکیل بساک و تمایز آن از میله قابل مشاهده است. در بساک جوان یک توده سلولی وجود دارد که بخشهای خارجی آن اپیدرم می‌باشد. این اپیدرم می‌تواند کوتینی و روزنه‌دار شود و در زیر آن مجموعه سلولهای پارانشیمی قابل بررسی است. به‌تدریج بساک رشد می‌کند و تمایز در سلولها آغاز می‌گردد. در ٤ گوشه بساک از تمایز سلولهای پارانشیمی سلولهای درشتی با هسته درشت پدیدار می‌شوند که سلولهای آرکئوسپور یا دیرینه‌ای نامیده می‌شوند. در بخشهای وسطی بساک در امتداد میله نیز به‌تدریج اثر یک دسته آوندی تمایز می‌یابد. این دسته آوندی در امتداد دسته آوندی چوب و آبکش میله بوده و بقیه بخشهای باقیمانده پارانشیمی است. سلول آرکئوسپور، تقسیم میتوز انجام داده و دو سلول را می‌سازند که یکی زیر اپیدرم به‌نام سلول حاشیه‌ای و یکی سلول داخلی که عده‌ای معتقدند آرکئوسپور واقعی است و عده‌ای نیز معتقدند که آن سلول اولیه مادری میکروسپور است. سلول حاشیه‌ای با تقسیمات مماسی خود چند لایه سلولی را می‌سازد که در مجموع دیواره کیسه گرده را تشکیل می‌دهد.

طبقات سلولی عبارتند از چند لایه سلولی ظریف و کوچک که یک لایه آنها به‌طور معمول به لایه مکانیکی تبدیل می‌گردد که به‌دلیل تمایز نیافتن کامل بهتر است گفته شود «لایه مکانیکی در حال تشکیل»، زیر آن یک تا دو لایه سلولهای ظریف و

کوچک به‌نام سلولهای موقت یا گذرا وجود دارد که عمر کوتاهی دارند و لایه سلولی داخلی که سلولهای آن از بقیه بزرگترند به‌نام تاپی یا تیپتوم یا لایه مغذی. سلولهای مادر میکروسپور با تقسیمات خود توده سلولی درشتی را می‌سازد که سلولهای مادر میکروسپور هستند و به‌صورت توده‌ای می‌باشند. از اپیدرم تا سلولهای لایه مغذی دیواره کیسه گرده یا دیواره بساک می‌باشد. لایه مکانیکی دیواره به جز در بخشهای تماس، اپیدرم کامل نیست یعنی سطح خارجی تزئینات چوبی پیدا می‌کند و بخش در تماس با اپیدرم پکتوسلولزی باقی می‌ماند. ممکن است تمام بخشهای دیواره چوبی شده و حالت نعل اسبی پیدا کند و یا اینکه تزئینات چوبی روی وجوه روبروی هم تشکیل شود. درجه چوبی‌شدن و نوع آن و شکل تزئینات صفت گونه‌ای است. مواد سلولهای لایه‌گذرا به‌تدریج تحلیل رفته و مواد خود را به سلولهای مجاور می‌دهند. سلولهای تاپی در عده‌ای از گیاهان دو هسته‌ای و برخی تک‌هسته‌ای می‌باشند. سلولهای مادر میکروسپور که داخلی‌ترین لایه‌اند سولهای درشت با هستهٔ درشترند.

در هر بساک ٤ کیسه گرده وجود دارد که به‌وسیله بافت پارانشیم به‌هم متصل‌اند. کم‌کم کیسه‌های گرده می‌رسند و پارانشیم حد واسط تحلیل رفته و دو کیسه گرده به‌هم رسیده و از اجتماع آنها خانه گرده ایجاد می‌شود. در بساک رسیده ۲ خانه موجود می‌باشد. سلول مادر گرده ۲n کروموزومی است و مثل هر سلول گیاهی دارای دیواره سلولی، زیر آن با فاصله پلاسمالم و بعد سیتوپلاسم و اندامکهای مختلف وجود دارد. سلول مادر میکروسپور تقسیم میوز انجام می‌دهند که ضمن میوز چند ویژگی خاص دیده می‌شود:

۱. از آغاز میوز یک دیواره ویژه را در اطراف خود تشکیل می‌دهند که در حدواسط دیواره سلولی با پلاسمالم تشکیل می‌شود. روی این دیواره بررسیهای زیادی صورت گرفته که بعداً نقش آن ذکر می‌شود.

۲. تشکیل کمپلکس سیناپتونمال (کمپلکس پروتئینی متصل کننده کروموزومها) به‌خوبی مشخص و قابل رویت است.

۳. مسلماً محصول میوز ایجاد تتراد است و ٤ سلول باید حاصل شود.

پس از مرحله میوز I، دو سلول یا دیاد از هم جدا و تفکیک شده و فاصله می‌گیرند. دیادهای جدا شده هریک به مرحله میوز II می‌روند که در جهت عمود بر

میوز I دیواره‌بندی می‌کنند، سپس سلولها تفکیک می‌شوند. به‌دلیل آنکه سلولها در دو مرحله جدا می‌شوند که پس از میوز I است، به آن تقسیم ناهمزمان یا نامتقارن یا متاکرونال می‌گویند که ویژگی تک‌لپه‌ایهاست. در دولپه‌ایها، جداشدن پس از مرحله میوز II انجام می‌گیرد. بدین صورت که در یک سلول با تقسیمات هسته‌ای ٤ هسته n کروموزومی به‌وجود می‌آید. پس به‌طور همزمان و در جهت عمود بر هم دو دیواره به تدریج شکل می‌گیرد و رشد می‌کند و به یک‌باره ٤ موناد از هم جدا می‌شوند. این نوع تقسیم به‌نام تفکیک همزمان یا متقارن می‌باشد که ویژه دولپه‌ایهاست.

ویژگی دیواره میوزی (دیواره ویژه)

تشکیل این دیواره از اوایل میوز شروع می‌شود و از آغاز میوز اولین آثار این دیواره به‌صورت مواد اسموفیل به‌خصوص در گوشه‌های سلول شروع به تشکیل می‌کند، با درشتنمایی بالای میکروسکوپ الکترونی مشاهده می‌شود که این مواد مجموعه مواد فیبری و دانه‌ای هستند. به‌تدریج مقدار این مواد افزایش یافته و به سوی مرکز این مواد در اطراف سلول مادر گرده رسوب می‌کنند، به‌نحوی که وقتی این سلول میوز را گذراند و ٤ هسته‌ای شد (در دولپه‌ایها) دیواره ویژه به حدی ضخیم می‌شود که با غشاء بر روی پلاسمالم سلول مادر گرده آن را از حالت چندوجهی خارج کرده و تقریباً به صورت کروی درمی‌آورد. بخشهای قدیمی دیواره ویژه کوچک شده و تحلیل می‌روند که اول در بخشهای قدیمی‌تر و آرام آرام در بخشهای جوان‌تر حفره‌هایی پدیدار می‌شوند. مطالعات نشان می‌دهد که حتی تا وقتی آثار اگزین روی میکروسپور پدیدار می‌شود بقایای دیواره کالوزی یا دیواره ویژه قابل تشخیص است. پس پایداری نسبی دارد و تا زمانی که دیواره همزمان برای جداسازی تتراد به‌وجود می‌آید و هریک به‌صورت موناد شروع به ایجاد اگزین می‌کنند، دوام می‌یابد و دیده می‌شود.

قطعات ER (شبکه آندوپلاسمی) و نیز حفرات ویژه آندوپلاسمی با منشأ نامشخص در سازمان‌دهی این دیواره سهم دارند. بررسیهایی که به‌وسیله روشهای سیتوشیمی انجام شده نشان می‌دهد که جنس این دیواره در انواع گونه‌ها متفاوت است، اما اساساً دیواره‌ای است کالوزی که در آن پلی‌ساکاریدهای اسیدی (عامل بازوفیلی این دیواره و سهولت رنگ‌پذیری رنگهای بازی مثل آبی تولوئیدن)، مقداری ترکیبات لیپیدی (عامل رنگ‌پذیری با سودان B) و ترکیبات موسیلاژی نیز یافت می‌شود. بنابراین

جنس این دیواره کمپلکس است، اما زیربنا و مقدار عمدهٔ دیواره از کالوز تشکیل شده است.

نقش زیستی دیواره ویژه

دیواره ویژه نقشهای زیستی فراوانی دارد که می‌توان به موارد زیر اشاره کرد:

۱. مستقل‌کردن سلولهای مادری گرده در حال میوز از بقیه سلولهای بساک که این استقلال موجب می‌شود تا بساک با وضعیت عادی به ادامه رشد خود ادامه دهد.

۲. نقش پشتیبانی زیادی به این دیواره نسبت داده می‌شود که بیش از همه در برابر اشعه ماورای بنفش سلول مادری گرده را محافظت می‌کند. چون سلول پوشش هسته‌ای ندارد و آسیب‌پذیری زیادی خواهد داشت. میزان اشعه ماورای بنفش در فصل آفتابی که زمان رسیدن گرده‌هاست، زیاد است. همچنین عمل دیگر حفاظتی آن در برابر سرمای موقت فصل بهار است.

۳. به‌نظر می‌رسد که مواد حاصل از تجزیه دیواره ویژه در سازمان‌دهی بخشهایی از اسپورودرم یا پوشش گرده‌ای مؤثر است.

٤. در سلول مادر گرده درحال تقسیم میوز، دیواره ویژه‌ای از جنس کمپلکسهای مختلف دارد که کاملاً کالوز خالص نیست و ضمن مقاوم‌بودن، نفوذپذیری کمی هم دارد، بنابراین بین لایه مغزی و سلول مادری، در میوز اتصال برقرار می‌کند و نقش اتصالی ـ هدایتی را ایفا می‌کند تا انتقال مواد به سلول مادری انجام شود. بنابراین می‌تواند رابطی بین سلولهای اسپروفیتی و گامتوفیتی باشد.

پس از انجام میوز و تبدیل میکروسپور جوان به میکروسپور بالغ باید مراحلی طی شود که از ویژگیهای مهم این مراحل عبارتند از:

۱. فعال‌شدن زیاد دیکتیوزومها در هر میوسپور: این دیکتیوزومهای جوان، کوچک و بسیار خمیده‌اند. حفرات گلژی با محتویات پلی‌ساکاریدی ایجاد می‌کنند که به‌طرف پلاسمالم مهاجرت می‌کنند و محتویات خود را به بقایای دیواره ویژه در سطح میوسپوری می‌ریزند.

۲. پدیدارشدن پروپلاستها و تمایز آنها به پلاستهای دارای محتویات اسمیوفیل، این محتویات از لحاظ وضعیت رنگ‌پذیری، ویژگیهای ترکیبات لیپیدی یا لیپوپروتئینی را دارند.

۳. در بسیاری از گیاهان مطالعه شده تفکیک میوسپورها بر خلاف روند معمول در سلولهای گیاهی به شکل سانتریپت و با ایجاد شیار، مانند سلولهای جانوری صورت می‌گیرد.

٤. تا مدتی به‌وسیله پلهای سیتوپلاسمی میوسپورها چسبیده به‌هم می‌مانند و سپس تفکیک می‌شوند.

۵. در دیواره ویژه که اطراف سلولهای مادری گرده را می‌گیرد، ضمن میوز و پس از آن پلهای سیتوپلاسمی وسیعی بین دو سلول تشکیل می‌شود و از طریق این پلها سلولها مرتبط شده و حتی آثاری از عبور اندامکها از سلولی به سلول دیگر از محل این پلهای سیتوپلاسمی که از لابه‌لای دیواره ویژه عبور می‌کند دیده می‌شود. پس دیواره ویژه مانع ارتباط سلولهای مادری گرده باهم نیست، اما رابطه این سلولها را با سایر سلولها مستقیماً قطع می‌کند.

٦. به‌تدریج که میوسپورها در جهت تشکیل میکروسپور جوان پیش می‌روند، تغییر شکل می‌دهند. شکل نامنظم آنها به‌حال کم و بیش بیضی‌شکل و سپس به‌تدریج کروی که در اغلب گرده‌ها وجود دارد تغییر می‌کند.

۷. از ویژگیهای مهم دیگر تشکیل اگزین است. در تشکیل اگزین هم خود سلولهای گامتوفیتی و هم سلولهای لایه مغزی (تاپی) یعنی سلولهای اسپوروفیتی نقش دارند.

الف) دخالت سلولهای گامتوفیتی

با فعال‌شدن دیکتیوزومها در میوسپورها به‌تدریج اطراف هر میوسپور از یک توده زمینه‌ای گرانولار با زیربنای پلی‌ساکاریدی آمیخته شده با مواد لیپیدی پوشیده می‌شود. دکتیوزومها حفرات گلژی را می‌سازد که محتویات آنها لایه گرانولار یا توده گرانولار را تشکیل می‌دهد که اطراف میکروسپور در حال تشکیل را می‌گیرد. به‌تدریج تراکم ماده زمینه‌ای با افزایش مواد زیاد شده و در داخل آن مواد گرانولهای درشتی شروع به تشکیل می‌کنند که با نظم شعاعی پشت سر هم ردیف می‌شوند و به تدریج فشرده و متراکم شده و به‌صورت مجموعه‌های خطی یا رشته‌ای با آرایش شعاعی درمی‌آیند. نظر بر این است که بخشهای رشته‌ای، طرحهای اولیه باکولا (Baculla) یا کلوملاها یا ستونکها در اگزین هستند. به‌تدریج ضمن افزایش مواد در اطراف میکروسپور در حال

تشکیل از یک سو و تحلیل‌رفتن و حفره‌دارشدن بیش از پیش دیواره ویژه (به‌همین دلیل معتقدند مواد آن برای سازماندهی اگزین به‌کار می‌رود)، بخشی از اگزین در زیر ستونکها یعنی لایه پایه (Foot layer) شکل می‌گیرد. کمی بعد قسمتهای بیرونی باکولاها یا ستونکها پهن و گسترده شده و بخش سطحی اگزین را به‌وجود می‌آورند. سر ستونکها پهن‌تر می‌گردد و آماده اتصال به هم می‌شوند، وقتی در بخشهایی به‌هم می‌چسبند این بخش بیرونی به‌نام تکتوم نامگذاری می‌شود. بدین ترتیب اگزین خارجی نیز تشکیل می‌شود. در زیر آن اگزین داخلی ایجاد می‌شود که به‌طور معمول ساختمان متراکم و یکنواخت دارد.

ب) نقش سلولهای تاپی (مغذی)

مطالعات زیادی در گیاهان مختلف انجام شده است. دو نوع تاپی در گیاهان در نظر گرفته می‌شود:

۱. تاپی ترشحی

۲. تاپی آمیبی یا پلاسمودیال

تاپی‌های ترشحی در جای خودشان یعنی در اطراف کیسه گرده‌ای باقی می‌مانند اما به‌تدریج و ضمن تشکیل میکروسپورها دیواره آنها در بخش مجاور به کیسه گرده تحلیل می‌رود و سپس در سیتوپلاسم آنها فعالیت شدید بیوسنتزی شروع می‌شود و پلاستهای دارای مواد بسیار متراکم اسمیوفیل فراوان می‌شوند و قطعات فراوانی از ER شکل می‌گیرد. این قطعات در برخی قسمتها هیدراته و وسیع می‌شوند. همچنین حفره‌هایی با ابعاد مختلف (کوچک و بزرگ) در سیتوپلاسم این سلولها پدیدار می‌شود که محتویات این سلولها با آزمون پیتایری که مخصوص بخشهای پلی‌ساکاریدی است پاسخ مثبت می‌دهد. به‌دنبال این فعال‌شدنها ذرات متراکم شدت اسمیوفیلی که با معرفهای لیپیدی رنگ می‌شود و به نام Ubish bodies معروفند پدیدار می‌شوند. این ذرات به‌تدریج به ستوپلاسم حاشیه‌ای آمده و از پلاسمالم می‌گذرند و در فضاهای کیسه گرده‌ای رها می‌شوند. به‌دنبال این مرحله فعالیتهای حفره‌های دارای محتویات پلی‌ساکاریدی و ترکیبات موسیلاژی در سلولهای تاپی افزایش یافته و پس از خروج در فضاهای کیسه گرده‌ای آزاد می‌گردند. با تورم این مواد فشار روی یوبیش‌بادی آورده شده و آنها را به سمت میکروسپورهای در حال تشکیل می‌رانند و سپس از نزدیکی

اگزین در حال تشکیل، تغییر شکل داده و از حالت کروی به بیضی و سپس به حالت مخروطی نوک تیز در می‌آیند و به دنبال آن به اگزین وارد شده و در سازمان اگزین سهیم می‌شوند.

یوبیش‌بادیها علاوه بر دخالت در سازماندهی اگزین در اعمال دیگر نقش دارند از جمله در ممانعت از رشد گرده بر روی کلاله همان گیاه و ایجاد آلرژی نیز می‌تواند سهیم باشد. همچنین به ترتیبی که دیده شد در سطح اگزین بخشهایی ایجاد می‌شود که بر حسب نوع گرده پولن‌کیست یا تریفنین است که بخشی از این مواد می‌تواند منشأ تپتومی باشند.

از مرحله میکروسپور جوان تا میکروسپور بالغ

میکروسپور جوان دارای خصوصیات زیر است:

الف) اگزین که روی دانه گرده را پوشانده است که در زیر آن انتین و در زیرانتین نیز پلاسمالم قرار دارد.

ب) هسته درشت و مرکزی که n کروموزومی می‌باشد.

ج) سیتوپلاسم که اندامکهای مختلف اما ذخیره زیادی ندارد.

جالب است بدانید که وقتی دانه گرده مسن‌تر می‌شود این تغییرات مشاهده می‌گردد:

الف) رشد سیستم واکوئلی به دو صورت یکی از فراوان‌شدن واکوئلها و دیگری افزایش حجم واکوئلها.

ب) جابه‌جایی هسته از حالت مرکزی به کناری.

ج) یکی از مهمترین تغییرات، افزایش حجم است که گاهی به ۵۰-۱۰ برابر می‌رسد. این افزایش حجم ناشی از چند مرحله است. یکی به‌طور بدیهی رشد سیستم واکوئلی است. دلایل دیگر ماده‌سازی و تشکیل ذخایر گرده‌ای است.

د) آماده‌شدن میکروسپور برای انجام تقسیم میتوزی (همانندسازی).

هـ) آخرین مرحله بلوغ واقعی ورود به فاز تشکیل ذخایر است. گاهی مقدار ذخایر به حدی زیاد می‌شود که تشخیص هسته و اندامکها مشکل می‌شود. ذخایر اغلب از دو نوع می‌باشند، یکی نشاسته که در آمیلوپلاستها جمع می‌شوند و دیگر لیپیدها که فراوان‌ترند. ذخایر در سلول رویشی بیش از سلول زایشی است.

چگونگی تقسیم میتوزی میکروسپور

تقسیم میتوزی با بازگشت هسته به مرکز همراه است و به روند معمول یک میتوز اتفاق می‌افتد، ولی نامتقارن است و موجب می‌شود که یک هسته حجیم و درشت و یک هسته متراکم تشکیل شود. این هسته حجم زیربنای تشکیل سلول رویشی می‌شود و هسته متراکم که بیضی یا دوکی شکل است برای تشکیل سلول زایشی آماده می‌گردد.

به‌طور بدیهی تا اوایل تشکیل هسته‌ها تفاوتی بین دو هسته نیست، اما پس از مدتی یکی با پیچیدگیهای زیاد ماده ژنتیکی متراکم می‌شود و دیگری روان و حجیم باقی‌می‌ماند. مطالعات روبرت و همکارانش نشان می‌دهد که تفاوتهایی بین پروتئینهای هسته‌ای و هیستونها (به‌ویژه) بین این دو سلول و هسته‌هایشان وجود دارد. هسته‌ای که به‌عنوان هسته سلول رویشی ساخته می‌شود به صورت حجیم باقی می‌ماند. بعد از تقسیم وقتی رشته‌های دوکی از بین رفتند به تدریج یک دیواره به اصطلاح کالوزی (که بخش عمده‌اش از کالوز است) بین دو سلول به‌وجود می‌آید. بدین ترتیب دو سلول یکی رویشی با حجم بیشتر و دیگری زایشی با حجم کمتر به‌وجود می‌آید. بیشتر اندامکها در سلول رویشی جایگزین می‌شود سپس یک نوع قطبیت شدیدی ایجاد می‌شود و اختلافاتی را بین سلولهای رویشی و زایشی به‌وجود می‌آورد. برخی از اندامکها مخصوصاً پلاستها در سلول زایشی شناخته شده‌اند، درحالی که در سلول رویشی، ER پلاست دیده می‌شود. میتوکندری و سایر اندامکها در هر دو سلول دیده می‌شوند.

میکروسپورزایی

میکروسپور برای تبدیل به گرده نهایی دو مرحله تکاملی را می‌گذراند، یکی مرحلهٔ رسیدگی و دیگری مرحلهٔ بلوغ.

۱. مرحلهٔ رسیدگی

این مرحله با دو تحول عمده همراه است که عبارتند از رشد قابل توجه میکروسپور و دیگری تقسیم آن (در گرده‌های چند سلولی).

الف) رشد. سیتوپلاسم گرده واجد واکوئلهای زیادی می‌شود. این واکوئلها به تدریج به هم پیوسته واکوئل درشتی را می‌سازند که سیتوپلاسم و هسته را به کناره‌ها و

به سوی قطب پیشین گرده‌ای می‌راند. همزمان با این تغییرات حجم گرده نیز سه تا ده برابر افزایش می‌یابد و از حدود ده میکرون که اندازه متوسط میکروسپورها در حالت تتراد است به حدود ۳۰ میکرون که اندازه متوسط گرده است می‌رسد. در Zostera افزایش اندازه در این مرحله بسیار زیاد است و اندازه میکروسپور از شصت میکرون به گردهٔ ۲۵۰۰ میکرونی می‌رسد. در این مرحله اگزین رشد و گسترش می‌یابد و انتین نیز تشکیل می‌گردد. در پایان این مرحله میکروسپور عملاً اندازه نهایی یعنی اندازه گرده رسیده را به‌دست می‌آورد و واکوئل نیز به حد رشد خود می‌رسد.

ب) تقسیمات سلولی. جز در مورد گرده‌های تک‌سلولی که تا هنگام شکفتن بساک به حالت «میکروسپور» می‌ماند، در بقیهٔ نمونه‌ها سلول میکروسپور و نیز سلولهای حاصل از تقسیم آن تقسیماتی را می‌گذرانند که تعداد این تقسیمات به حسب انواع گونه‌ها مختلف متفاوت است. در گیاه آروکاریا سلولهای پروتالی ۱ و ۲، پنج تا شش بار تقسیم می‌شوند.

کیفیت تقسیم: در بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی اندامکهای سلولی در سیتوپلاسم سلول رویشی و زایشی توزیع مشابهی پیدا می‌کنند. اما در نهاندانگان بخش زیادی از اندامکها در سلول رویشی می‌مانند و به سلول زایشی اندامک زیادی نمی‌رسد.

حفره‌هایی که به احتمال بیشتر حفره‌های گلژی‌اند بین دو سلول جمع شده و به روش گریز از مرکز تا رسیدن به حد انتین به یکدیگر می‌پیوندند. در بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی سلول کوچکتری که تشکیل می‌شود در جای خود باقی‌مانده و سلول پروتالی و یا سلول قاعده‌ای را به‌وجود می‌آورد در نهاندانگان سلول کوچکتر سلول زایشی را تشکیل می‌دهد که درون سلول رویشی جابه‌جا شده و در کناری از آن قرار می‌گیرد. در جو هستهٔ سلول زایشی قبل از جابه‌جایی تقسیم می‌شود.

تقسیمات متوالی (بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی) همواره در قطب پیشین و به نحوی انجام می‌شود که سلولهای جوانتر به طرف مرکز دانه گرده قرار می‌گیرند. در خارج پس از انجام تقسیمات، سلولهای پروتالی به تدریج از بین می‌روند. در اواخر مرحلهٔ رسیدگی کم و بیش آب خود را از دست می‌دهد (برحسب گونه) و به همین دلیل حجم آن تا حدی کم می‌شود. در عده‌ای از گرده‌ها این کاهش حجم موجب چین‌خوردگی در محل شیارها می‌شود مثل گردهٔ ژنکگو.

۲- مرحلهٔ بلوغ

گرده‌ای که از بساک شکفته شده خارج می‌شود واجد ویژگیهای نهایی خود شده که آنها را تا هنگام رویش حفظ می‌کند.

از دیدگاه سلولی، گرده‌های بازدانگان اولیه و بازدانگان روند تکاملی متفاوتی از نهاندانگان دارند. در هریک از این گروهها توقف تکامل گرده در زمانهایی متفاوت امکان مشخص‌کردن نوع گرده را فراهم می‌کند.

تشکیل و تکامل دیواره‌ها

۱- **دیواره ویژه.** پس از تشکیل سلولهای مادر گرده این سلولها به سرعت و با دخالت حفره‌های گلژی در اطراف خود، دیواره‌ای کالوزی را به‌وجود می‌آورند که گاه به آن ترکیبات همی‌سلولزی نیز افزوده می‌شود. تشکیل این دیواره که از آغاز میوز با دخالت پلاسمالم، شبکهٔ آندوپلاسمی، حفره‌های کوچک و بزرگ سیتوپلاسمی در مواردی گویچه‌های لیپیدی شروع می‌شود موجب می‌گردد که در پایان میوز اطراف هر سلول مادر گرده یا اطراف تترادها به وسیلهٔ این دیواره پوشیده شود و عملاً تترادها از هم مجزا باشند.

در مرحلهٔ پس‌میوزی، هیدرولازهای (بتا ۱ ـ ۳ گلوکوزیدازها) که از میکروسپورها ترشح می‌شوند، از خلال اگزین اولیه می‌گذرند و یا از سلولهای تاپی ترشح می‌گردند و موجب تجزیه بخشهای کالوزی دیواره و ناپدیدشدن تدریجی آن می‌شوند. این وضع موجب آزادشدن میکروسپورها می‌گردد. در برخی موارد (سیکادالها) تترادها تا مدتی در یک کیسهٔ همی‌سلولزی که از بقایای دیواره ویژه است مشترک باقی می‌مانند. در تمام این فرآیندها حفره‌های گلژی که بسیار فراوانند و نیز شبکه آندوپلاسمی که به خوبی در سلول گسترش دارد نقش اساسی را به‌عهده دارند. لوله‌های کوچک فراوان و نیز حفره‌هایی که منشأ آنها کاملاً شناخته شده نیست همچنین گویچه‌های لیپیدی و گویچه‌های اسمیوم‌دوست (اسپوروپولنین آینده) به‌خوبی بر روی تصاویر گرفته شده با میکروسکوپ الکترونی مشخص هستند. طرح زمینه‌ای پیش اگزین بر سطح میکروسپورها تشکیل می‌شود و به تدریج اگزین خارجی وضع نهایی خود را به‌دست می‌آورد (ضخامت حاصل از رسوب اسپوروپولنین).

الف) اگزین. اگزین خارجی بر روی اگزین داخلی و پیرامون میکروسپور و اغلب از سوی قطب پیشین به سوی قطب پسین تشکیل می‌شود. در محل منافذ اگزین خارجی یا به درون چین می‌خورد و یا تشکیل نمی‌شود.پس از گسترش مجدد پلاسمالم به‌وسیلهٔ الحاق حفره‌های گلژی، در زیر اگزین خارجی، اگزین داخلی با دخالت حفره‌های گلژی و مواد حاصل از تخلیه آنها به صورت لایه‌های منطبق بر هم ایجاد می‌شود، این لایه‌ها به یکدیگر فشرده می‌شوند به نحوی که در پایان مرحلهٔ رسیدگی به صورت پوشش همگنی درمی‌آیند. لبه چین‌دار این پوشش امکان گسترش آن را ضمن رشد گرده امکان‌پذیر می‌سازد. پوشش سطح گرده و تریفین خاستگاهشان از لایه پوشاننده (تاپی) است.

ب) انتین. پس از مرحلهٔ رشد به هنگام بلوغ گرده از محتویات حفره‌های گلژی انتین در زیر اگزین تشکیل می‌شود.

ج) چند حالت ویژه. در ژنکگو، اگزین خارجی در سطح پشتی میکروسپور تشکیل نمی‌شود. در کاج (و دیگر بازدانگان حقیقی) به هنگام بلوغ گرده در نتیجه از دست‌رفتن مقداری از آب دانه گرده، اگزین خارجی به شدت و به‌طور ناحیه‌ای از اگزین داخلی جدا می‌شود و بالها تشکیل می‌شوند.

در این گیاهان انتین در دو مرحله تشکیل می‌گردد. ابتدا انتین خارجی که کالوزی و نامتد است (در قطب پسین وجود ندارد) و سپس انتین داخلی که پکتوسلولزی و بدون گسستگی است به‌وجود می‌آید.

تکامل اندامکها و محتویات درونی میکروسپور: در طول مرحلهٔ رسیدگی بارها به فعالیت شدید دستگاه گلژی و نقش آن در تشکیل دیواره ویژه، بخشهای مختلف اگزین و انتین اشاره کرده‌ایم. اما اندامکهای دیگر سلولی مثل پلاستها، میتوکندریها، شبکهٔ آندوپلاسمی، ریبوزومها، واکوئلها و محتویات درون سلول سیتوپلاسمی مثل ذرات چربی نیز تحولاتی را در این مرحله می‌گذرانند. در گرده‌های دو سلولی یا سه سلولی نهاندانگان، اندامکهای سلول زایشی از نظر فیزیولوژیکی به حالت استراحت به‌نظر می‌رسند و تکامل چندانی ندارند.

کاربرد مورفولوژی در شناسایی دانهٔ گرده

در مطالعهٔ دانه‌های گرده و هاگها پیچیدگی ساختار و الگوی تزئینات متنوع باعث شده است تا اصطلاحات گوناگونی وارد علم گرده‌شناسایی شود. علاوه بر این محققین و مؤلفین مختلف نیز نامهای متفاوتی برای هر قسمت تعریف کرده‌اند که این هم باعث پیچیدگی و سردرگمی نامگذاری قسمت و یادگیری آنها به‌ویژه برای خواننده می‌شود. آنچه که در اینجا بیشتر مورد تأکید قرار خواهد گرفت ترمینولوژی استفاده شده توسط فوگری ـ ایورسون و ارتمن خواهد بود.

الف) منافذ و شکافها

تریفین گرده‌های حشره‌دوست و باددوست مخلوطی از مواد آب‌دوست پروتئینی و قندی (قندهای پلی‌ساکاریدی) است که ترکیب دقیق آنها هنوز به‌خوبی شناخته نشده است. این مواد از مجاری باریکی (احتمالاً شبکه آندوپلاسمی) می‌گذرند و به سطح اگزین می‌رسند.

با این مواد آنزیمها (هیدرولازها) و رنگیزه‌ها شامل کاروتنوئیدها و فلاوونها نیز مخلوط می‌شوند. نقشهای مختلفی را به شرح زیر برای مواد سازنده پولن‌کیت و ترفین می توان در نظر گرفت:

۱. نگهداری گرده‌ها در برابر اثر آب و پرتوهای فرابنفش.

۲. دخالت در گرده‌افشانی، جلب حشرات و چسبیدن به بدن آنها.

۳. نگهداری مولکولهایی که به هنگام رویش گرده به‌کار می‌آیند مثل مولکولهای مؤثر در شناسایی گرده ـ کلاله.

٤. آزادکردن آنزیمهای لازم برای نفوذ لوله گرده در خامه.

سوراخها مناطق کم‌مقاومتری هستند که خروج لوله گرده در نهاندانگان را به هنگام رویش گرده ممکن می‌سازند و همچنین تغییرات حجم گرده در برابر میزان رطوبت محیط و جذب آب توسط محتویات گرده را امکان‌پذیر می‌کند. این سوراخها در دانه‌های گردهٔ بیشتر بازدانگان و برخی نهاندانگان مثل ارکیده‌ها، آلاله‌ها و صنوبر وجود ندارند و یا به سختی قابل تشخیص‌اند. در بسیاری از گونه‌های دیگر سوراخها به دو حالت شکاف و منفذ یا روزن دیده می‌شوند.

گرده‌های دارای شکاف را به ترتیب زیر نامگذاری می‌کنند. گرده‌های یک شکافه مثل سیکاس، ژنکگو، لاله، ماگنولیا، گرده‌های دو شکافه تا شش شکافه.

گرده‌های دارای منفذ را به ترتیب زیر نامگذاری می‌کنند. گرده‌های دارای یک منفذ، این حالت بیشتر در تک‌لپه‌ایها دیده می‌شود. گرده‌های دارای دو منفذ، گرده‌های دارای سه منفذ مانند توس و فندق و گرده‌های دارای ٤ تا ٥ منفذ مانند گرده‌های توسکا و ممرز. ۷ تا ۹ منفذی مثل آنمون، ریبیس و گردو، گرده‌های ۱۲ منفذی مانند بعضی از مرکبان، گرده‌های ۱۸ تا ٥۰ منفذی مثل تاج‌خروس، گرده‌های دارای حدود ۱۰۰ منفذ مثل خشخاش

گرده‌های دارای یک شکافی یا یک منفذی به‌عنوان تیپ تک‌لپه‌ای و سه شکافی یا سه منفذی (یا حالات دیگر) به عنوان تیپ دولپه‌ای درنظر گرفته می‌شود.

منافذ و شکافها را نبایستی با ناهمواریهای ساده یا پیچیده و بدون تمایز اسپورودرمی در قطب نزدیک یا پیشین (محل اتصال میکروسپورها در حالت تتراد) اشتباه کرد. برای معرفی گرده‌های دارای این ناهمواریها از اصطلاحات گرده‌های ترنلیت (وقتی که ناهمواری سه شعبه‌ای باشد) و یا مونولت (وقتی که ناهمواری ساده یا مستطیلی باشد) استفاده می‌شود (شکل ٤-۳).

ب) تزئینات

علاوه بر سوراخها و شکافها یک‌سری برآمدگیها و فرورفتگیها در سطح دانهٔ گرده وجود دارد که به تزئینات (Sculpturing) سطح دانه گرده معروف است. برحسب وضع تزئینات سطحی دانه‌های گرده را به شرح زیر نامگذاری می‌کنند (شکل ٤-٤).

الف) صاف. سطح گرده‌ها صاف است و تزئینات قابل رویت مشخصی ندارد. به عبارت دیگر ناهمواریها مجزا و کوچکتر از یک میکرون هستند. مثل گردهٔ سیکاس، ژنکگو، ذرت و توس.

ب) **چاله‌دار.** سطح گرده دارای فرورفتگیهای مجزا و کوچک تا حدود یک میکرون است.

ج) **میله‌ای.** تزئینات سطح اگزین منظرهٔ میله‌ای دارند.

د) **چوگانی.** برجستگیهای سطح اگزین چوگانی‌شکل اند یعنی در پایین باریکتر

و در بالا گویچه‌ای شده‌اند.

هـ) خاردار. تزئینات سطح گرده نوک‌تیز و خارمانند هستند مثل تیرهٔ ختمی، مرکبان و خشخاش.

ز) جوانه‌دار، مثل گردهٔ Nephiea.

ژ) پایه‌دار، برجستگیهای سطح اگزین ابتدا به صورت میله‌های موازی و بعد گرد می‌شوند، مثل گردهٔ Meremrioilis.

ح) فرورفتگی‌دار. فرورفتگیهای سطح اگزین شبیه بطری‌های مجاور هم هستند، مثل گردهٔ Cerastium.

ط) زگیل‌دار. سطح اگزین برجستگیهای پراکندهٔ زگیل‌مانند دارند.

ی) شبکه‌ای (تورینه‌ای). تزئینات سطح اگزین شبیه شبکهٔ درهم رفته است. مثل شبدر

ک) **نامنظم (Rugulate).** عناصر تزئینی به‌صورت نامنظم‌اند. مثل کلماتیس

ل) برجستگی کروی (Scabrate). تزئینات سطح گرده به صورت برجستگیهای کوچک کروی کوچکتر یا مساوی یک میکرون، برحسب حالت بر سطح گرده‌اند مثل گردهٔ صنوبر.

م) رگه‌دار: عناصر تزئینی کم و بیش به‌صورت خطوط موازی هستند.

ن) ستونک‌دار (Columela). تزئینات سطح گرده به‌صورت ستونکهایی با طرفین برآمده‌اند که به وسیلهٔ گودیهایی از هم جدا می‌شوند.

ث) Intectate. گرده‌های بدون ناحیهٔ بام.

مهمترین نوع مربوط به گرده‌های با سطح صاف، دانه‌دار، مشبک و خاردار می‌باشند.

ج) طرز تجمع

یکی از ویژگیهای ریخت‌شناسی گرده‌ها طرز تجمع آنها به حالتهای مختلف زیر است: تک‌تایی (حالت غالب)، دوتایی، چهارتایی، تودهک (توده‌مانند)، انبوهک.

د) تقارن

عوامل مشخص‌کننده تقارن دانه‌های گرده را می‌توان به صورت یک مرکز، برای دانه‌های کروی بدون منفذ، متقارن و سطوح تقارن در نظر گرفت. در گرده‌های دارای تقارن شعاعی، دانه‌های گرده دارای بیش از دو سطح تقارن یا بیشتر تعداد نامحدودی سطح تقارن هستند. در گرده‌های دارای تقارن دوجانبی دو سطح تقارن عمود برهم وجود دارد.

هـ) قطبیت

از نظر قطبیت گرده‌ها را به انواع زیر تقسیم می‌کنند:

بی‌قطب

دانه‌های گرده‌ای که پس از مرحلهٔ تتراد قطب مشخصی ندارند.

الف) جور قطب (Isopolar). دانه‌های گرده که در امتداد سطح استوایی دو نیمه (قطب) همانند دارند، به عبارت دیگر سطح بخش دور و بخش نزدیک آنها همانند است (قبل از جداشدن تترادها بخش مجاور به هم آنها را قطب نزدیک و بخش مقابل به آن را در هریک از اجزای تتراد قطب دور نامند.

ب) ناجور قطب (Heteropolar). گرده‌هایی را که دو سطح قطبی متفاوت دارند، ناجور قطب نامند (مثلاً یک قطب دارای منفذ یا شکاف است و قطب دیگر آن را ندارد). (شکلهای ٤-٥ و ٤-٦).

شکل عمومی گرده‌ها

از نظر شکل عمومی دانه‌های گرده را به گرده‌های کروی مثل Juniperus، کدو و ذرت؛ گرده‌های بیضی‌شکل (بیشتر تک‌لپه‌ایها) و انگور؛ گرده‌های تقریباً استوانه‌ای یا تقریباً مکعب‌مستطیلی مثل هویج و نخود؛ گرده‌های سه‌گوش مثل فندق؛ گرده‌های منشوری مثل تیره Cyperaceae؛ گرده‌های رشته‌مانند مثل Zostera؛ گرده‌های بالدار یا بالونی مثل Picea، Pinus و گرده‌های زایده‌دار (دارای برآمدگی) مثل Taxodium تقسیم می‌کنند.

اندازهٔ گرده‌ها

اندازه متوسط تقریبی گرده‌ها حدود ۳۰ میکرومتر است اما گرده‌ها برحسب گونه‌های گیاهی اندازه‌های بسیار متفاوتی دارند مثل اندازه گرده در Myosotis به ۲/۵ میکرومتر و در کدو به ۲۰۰ میکرومتر و در Zostera به ۲۵۰۰ میکرومتر می‌رسد. به‌طور کلی گرده‌های کوچکتر از ۱۰ میکرومتر را بسیار کوچک، از ۱۰ تا ۲۵ میکرومتر را کوچک، بین ۲۵ تا ۵۰ میکرومتر را متوسط، از ۵۰ تا ۱۰۰ میکرومتر را بزرگ و از ۱۰۰ تا ۲۰۰ میکرومتر را بسیار بزرگ و بالاخره بیش از ۲۰۰ میکرومتر را غول‌پیکر می‌نامند.

گرده‌های جوان نهاندانگان در مرحله‌ای که آنها را هنوز میکروسپور نامند، دارای یک سلولند در بیشتر نهاندانگان این گرده‌ها با گذرانیدن یک تقسیم میتوزی به مرحلهٔ دو هسته‌ای و سپس به مرحلهٔ داشتن دو سلول کامل می‌رسند. این سلولها به وسیلهٔ دیواره‌ای اساساً کالوزی از یکدیگر جدا می‌شوند.

گرده‌های رسیدهٔ اکثر نهاندانگان مثل بعضی از گیاهان تیرهٔ گاوزبان، مرکبان، غلات و چتریان سه هسته‌ای هستند. در برخی بازدانگان مثل سیکاس، دانه‌های گرده سه سلولی هستند. این گرده‌ها دارای یک سلول رویشی درشت و یک سلول زایشی کوچک و یک سلول پروتالی (پهنکی) هستند. بالاخره در برخی بازدانگان مثل ژنکگو و برخی کاجها دانه‌های گرده چهارسلولی و در برخی دیگر از بازدانگان (کاج معمولی) ۵ سلولی‌اند. دانه گرده دارای دو بال پر از هوا نیز می‌باشد که بین اگزین درونی و اگزین بیرونی با تجمع هوا تشکیل شده‌اند. بعضی از بازدانگان مثل آروکاریا گرده‌های چند سلولی دارند.

باید توجه داشت که در گرده‌های چند سلولی، سلولها عمل و طرز نامگذاری همانندی ندارند و نامگذاری آنها با توجه به وضع تکاملی سلولها و رویش دانه گرده مشخص می‌شود.

پوشش گرده (اسپورودرم)

اسپورودرم دو پوشش منطبق بر هم را مشخص می‌سازد که عبارتند از:

الف) انتین (پوشش داخلی)

ب) اگزین (پوشش خارجی) که از طرف داخل به خارج شامل اگزین درونی

دیواره گرده حفاظت از سلولهای زاینده را در طی انتقال گرده از پرچم به کلاله به عهده دارد. این انتقال باعث فشارهای مکانیکی می‌شود و پوشش آن باید چرم‌مانند و سفت باشد، به‌طوری که در مقابل خردشدن و شکسته‌شدن مقاومت کند. همچنین باید نسبت به خشکی مقاومت کند و بنابراین مانع از دست‌دان آب اضافی از سلولهای حساس باشد.

ممکن است تعدادی از دانه‌های گرده آب خود را از دست بدهند و حالت خواب در آنها پدیدار شود که بعداً به‌وسیله آبگیری مجدد گیرنده‌های کلاله حالت خواب برطرف شود.

پهنای کلپی‌ها ممکن است در اثر پیوند با آب دوبرابر شود. تغییرات ممکن است در شکل الاستیک غشاهای منافذ، در حجم سیتوپلاسم، شکل دانه گرده و محور قطبی ایجاد شود.

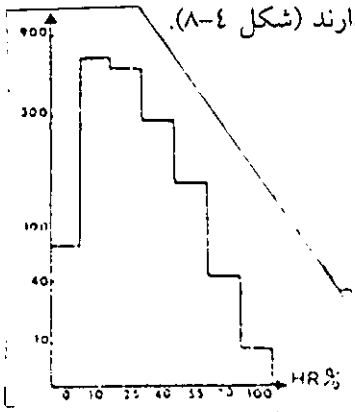
عمل مشخصی سوراخها این است که به لوله زاینده گرده اجازه عبور می‌دهند و موقعیت بهتری برای بیرون‌آوردن لوله گرده از سطح کلاله دارند. اما سوراخها دارای پروتئینهایی هستند که در عمل لومینای شبکه‌ای در مرحله تشخیص سیگنالها ممکن است دخالت کنند.

بقا و مقاومت گرده‌ها

به منظور بررسی طول و میزان مقاومت دانه‌های گرده یا آنها را بر روی محیطهای کشت ویژه در شرایط مناسب آزمایشگاهی می‌رویانند و یا مستقیماً بر روی کلاله‌های مناسب و قابل لقاح قرار می‌دهند. نتایج گاه متناقضی که به دست آمده نشان می‌دهد که دانه گرده‌ای می‌تواند در شرایط طبیعی بر روی کلاله رویش یابد. در حالی که در شرایط آزمایشگاهی در محیط کشت قابلیت رویش ندارد، یا آنکه دانه گرده بر روی کلاله یا در محیط کشت می‌روید. اما قدرت باروری و لقاح را ندارد (وضع دانه‌های گرده کاج پس از ۱۵ سال نگهداری و سپس کشت آنها)

طول عمر گرده‌ها بر حسب گونه بسیار متفاوت است. در غلات در هوای معمولی گرده‌ها چند ساعت بیشتر زنده نمی‌مانند. در حالی که در گونه‌ای دیگر این مدت ممکن است چند هفته تا چند ماه به طول انجامد. مثلاً در تیره آلاله طول عمر

گرده‌ها حدود ۷۵ روز، در تیره لاله حدود ۸۰ روز و در گل سرخیان حدود ۱۰۰ روز است. عوامل مختلف فیزیکی و شیمیایی از جمله رطوبت نسبی، دما و مقدار گاز کربنیک و اکسیژن بر طول عمر و بقای گرده‌ها اثر می‌گذارند (شکل ٤-٨).



شکل ٤-٨ طول عمر گرده گلابیها (گلابی معمولی) به حسب رطوبت نسبی و برای قدرت رویش حدود ۵۰ درصد، در گرمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد.

رطوبت نسبی

با افزایش رطوبت نسبی توان رویش گرده‌ها به سرعت کاهش می‌یابد. مقدار مناسب رطوبت نسبی در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد بر حسب گونه بین ٦ تا ٦۰ درصد (۲۰ درصد به‌طور متوسط) می‌باشد.

در گلابیها طول عمر گرده‌ها حدود ٤۰۰ روز برای یک رطوبت نسبی بین ۱۰ تا ۱۵ درصد است. در غلات این مدت حدود ۲٤ ساعت می‌باشد. به جز ذرت که گرده‌ها در رطوبت نسبی ٦۰ درصد و در گرمای ۷ درجه سانتی‌گراد حدود ٦ تا ۱۰ روز زنده می‌مانند.

از دست دادن شدید آب (دهیدراتاسیون) تحت تأثیر شرایط رطوبت نسبی موجب توقف فعالیتهای آنزیمی لازم برای رویش و به ویژه کاهش فعالیت گامتهای دانه‌های گرده سه سلولی در نهاندانگان می‌شود. در غلات حضور مقدار زیاد آب در گرده، اگزین نازک و میزان کم ماده اسپوروپولنین عواملی برای از دست‌دادن زیاد آب توسط گرده‌ها در محیط خشک می‌باشند، به همین دلیل عمر گرده‌های غلات کوتاه است.

دما

به طور معمول هرچه دمای محیط کمتر باشد گرده‌ها بهتر حفظ می‌شوند. بعضی از آنها بین ۱ تا ۳ سال در صفر درجه تا ۱۵- و در رطوبت نسبی بین ۱۰ تا ۵۰ درصد زنده می‌مانند. گرده‌های لاپینوس سرمای ۱۸۰- را نیز تحمل می‌کنند و به نظر می‌رسد در چنین سرمایی به طول نامحدود زنده می‌مانند. در بیشتر موارد برای انتقال گرده‌ها به سرما یک مرحله آبگیری مقدماتی لازم است تا تشکیل بلورهای یخ موجب تخریب ساختمانهای گرده نشود. همچنین با استفاده از روش لیوفیلیزاسیون (سردکردن و گرفتن آب خلاء) اغلب گرده‌ها (به جز غلات) به مدت چند ماه تا چند سال زنده می‌مانند. مشروط به آن که پس از لیوفیلیزاسیون در سرمای ۸۰- تا ۱۸۰- قرار گیرند (به‌منظور آزمون قدرت رویش این گرده پس از بازگردانیدن تدریجی آنها به دمای معمولی یک آب‌دهی مقدماتی لازم است). کاهش دما با متوقف‌کردن فرایندهای بیوشیمیایی از تجزیه سریع مواد گرده‌ای جلوگیری می‌کند.

فشار نسبی دی‌اکسید کربن و اکسیژن

بعضی از دانه‌های گرده مثل گرده‌های لیمو، لاله، سیب، گلابی و آلو در خلاء کم و بیش زنده می‌مانند، برعکس گرده‌های نیشکر و جو در فشار کم می‌میرند. گرده‌های یونجه (Midicago sativa) در سرمای ۲۱- درجه سانتی‌گراد و در خلاء به مدت یازده سال و گرده کاج یا غان در ۵ درجه سانتی‌گراد و در خلاء به مدت ۲۱ تا ۲۲ سال زنده می‌ماند و درحالی که در فشار معمولی و در ۵ درجه سانتی‌گراد عمر آنها بیش از ٤۰۰ روز نیست.

به‌نظر می‌رسد که فشار نسبی دی‌اکسید کربن و اکسیژن نیز یکی از عوامل مؤثر بر بقای گرده‌ها می‌باشند. طول عمر گرده با افزایش دی‌اکسید کربن، بیشتر و با افزایش اکسیژن کمتر می‌شود. با توجه به این عوامل مختلف و در نظرگرفتن مجموعه آنها تعیین شرایط مناسب برای نگهداری گرده‌های عده زیادی از گیاهان را امکان‌پذیر ساخته است (جدول ٤-۷).

تخریب گرده‌ها تا حدودی مربوط به تغییر در وضع و عمل آنزیمها است که موجب تجزیه مواد ساختمانی گرده و از جمله هیدرولیز بخشی از ذخایر قندی به

اسیدهای آلی است که به تدریج در گرده جمع می‌شوند. همچنین با هیدرولیز پروتئینها هیدرولیز و اکسیداسیون لیپیدها و تخریب هورمونهای گیاهی لازم برای رشد صورت می‌گیرد.

جدول ٤-٧ شرایط نگهداری و طول عمر و قدرت رویش در عده‌ای از گرده‌ها

گونه	شرایط نگهداری			طول مدت	درصد رویش در شیشه	
	دما	رطوبت نسبی	هوای معمولی n خلاء V		قبل از نگهداری	بعد از نگهداری
غان	+٥	٠	V	٩٢٠	٦٠	٢٠
ژنکگوبیلوبا	+٥	٠	n	٧٠٠	٩٠	٤٠
جو دوسر	+١٠	٣٠ . ٦٠ . ٩٠	n	١	٤٠	٠
لیلیوم هنری	+٠/٥	٣٥	n	١٩٤	٦٩	٥٣
لاپینوس پولی‌میلوس	-١٩٠	٣٠ . ٧٠	n	٩٣	٧٨	٧٨
یونجه	-١٧	٠	v	٣٤	٨٨	٩٠
کاج نقره‌ای	+٢	٢٥ .٧٥	n	٣٦٥	٩٠	٢٠
گلابی	+٨ . +٢	٥٠	n	١٤٦١	٧٥	٦٤
گلابی	-١٧	٠	v	٣٨٥	٩٢	١٢
انگور	-١٢	٢٨	n	١١٦١	٤٣	٦٥
ذرت	+٤	٩٠ . ١٠٠	n	٨	٩٠	

مقدار گرده

مقدار گرده‌های ایجاد شده بر حسب گونه‌های مختلف بسیار متفاوت است. در برخی گیاهان مثل عده‌ای از بازدانگان از جمله کاج دانه‌های گرده به حدی زیاد است که واقعاً مانع عبور و مرور در برخی جاده‌ها می‌شوند (باران گوگردی) مقدار گرده تولید شده با توجه به عوامل مختلف مانند رطوبت نسبی محیط با حجم گردها موقعیت گیاه (بیشترین مقدار گرده در بخش رو به نور تشکیل می‌شود)، محل پرچمها بر روی گیاه (پرچمهایی که نزدیک به رأسند گرده بیشتری می‌سازند)، زمان گل‌دادن (پرچمهای کمتری در پایان فصل رویش می‌شکفند) شرایط اقلیمی و به‌طور مسلم در گونه‌ها یا نژادهای مختلف متفاوت است (جدول ٤-٨ و ٤-٩). یک پایه ذرت حدود 10^7 تا 10^8 دانه گرده تشکیل می‌دهد در حالی که یک پایه گیاه *Vallisneria* تنها ٧٠ تا ١٥٠ گرده تشکیل می‌دهد. به هر حال گیاهان بادپسند (بازدانگان، غلات *Salicaceae* *Fagaceae*) به‌طور معمول تعداد گرده بسیار بیشتری از گیاهان حشره‌پسند (ارکید، مرکبان، نعناع و برخی پروانه‌آسا) یا گیاهان آبزی ایجاد می‌کند.

جدول ۵-۸ مقدار گرده ایجاد شده در برخی درختان بادپسند

جنس	گل یا مخروط شا شاتونهای گیاه	مقدار بر حسب سانتی‌متر مکعب
Larix	۱۰۰ مخروط	۰/۳
Pinus	۱۰۰ مخروط	۱۵۰
Psedotsuga	۱۰ مخروط	۲
Alnus	۱۰۰ شاتون	٤
Betula	۱۰۰ شاتون	۱۲
Liquidamoar	۱۰۰ گل	۲۵
Populus	۱۰۰ گل	۷۵

جدول ٤-۹. مقدار گرده ایجاد شده به‌وسیله یک درخت در مدت ۵۰ سال

گونه	کیلوگرم / درخت / ۵۰ سال
Picea abies	۲۰
Fagus sylvestris	۷/٦
Pinus sylvesteris	٦
Corylus avellana	۲/۸
Alnus sp.	۲/۵
Betula sp.	۱/۷

در برخی موارد گرده‌های تولید شده بخش قابل توجهی از مواد آلی خاک را تشکیل می‌دهند. گیاه چاودار *(Secale cereale)* در هر هکتار حدود ۱۰ کیلوگرم گرده پخش می‌کند که داری یک کیلوگرم پروتئین و یک کیلوگرم لیپید قابل استفاده به‌وسیله میکروارگانیسمهای خاک می‌باشد.

فصل پنجم

تیمار و روشهای آماده‌کردن نمونه‌های دانهٔ گرده

مقدمه

جمع‌آوری و در صورت لزوم ذخیره نمونه‌های کوچک حاوی دانه گرده مرحلهٔ بعدی آماده‌کردن نمونه‌ها است. به این منظور لازم است نمونه‌های کوچک (در حدود یک سانتیمتر مکعب یا کوچکتر) از مواد اصلی تهیه گردند. مسأله مهم در این مرحله آن است که ممکن است در جریان آماده‌کردن، نمونه‌ها توسط دانه‌های گرده موجود در هوا آلوده شوند. در شرایط مطلوب، آزمایشگاه باید مجهز به سیستم فیلتر هوا باشد تا از ورود دانه‌های گردهٔ جدید جلوگیری شود. درصورتی که استفاده از چنین سیستم تصفیه هوایی امکان‌پذیر نباشد، با استفاده از پوشش گلیسیرین بر روی نمونه‌های میکروسکوپی می‌توان دانه‌های گرده موجود در هوا را تشخیص داد.

جهت کاهش احتمال آلودگی نمونه‌ها به دانه‌های موجود در هوا می‌توان از روشهای زیر استفاده کرد:

۱- معمولاً پنجره‌ها باید بسته نگه داشته شوند.

۲- حیوانات خانگی نباید در آزمایشگاه نگهداری شوند.

۳- هرباریوم یا محل خشک‌کردن مواد گیاهی نباید در داخل آزمایشگاهی که دانه گرده را استخراج می‌کنند، واقع شود.

٤- در صورت امکان استخراج در فصل زمستان وقتی که دانه گرده موجود در هوا بسیار کم است انجام شود.

٥- کمترین میزان دانه گرده در هوا معمولاً در بعدازظهر می‌باشد، بنابراین زمان مناسبی برای عمل استخراج است.

٦- ظروف شیشه‌ای جداگانه‌ای باید معمولاً برای فسیل و انواع مواد استفاده شود.

مقدمات تهیه نمونه

برای آماده‌کردن نمونه‌های کوچک ابتدا نمونه‌ها در یک طبق پهن می‌گردند و سپس نقاطی به‌طور تصادفی نمونه‌برداری می‌شوند.

یک سانتیمتر نمونه می‌تواند با یک اسکالپل یا کاردک جدا شود تعیین دقیق اندازهٔ نمونه نیاز به دقت زیادی ندارد. مقدار دانه گرده در نهایت به صورت درصد استخراج می‌شود و بنابراین اثری بر اندازهٔ نمونه ندارد.

از خط‌کش و اسکالپل برای تهیه نمونه می‌توان تا ضخامت ۰/۵ ـ ۰/۲۵ سانتیمتر استفاده نمود، اما اگر نمونه‌های باریکتری مورد نیاز باشد سیستم پیشرفته‌تری لازم است و آن انجماد نمونه مورد نظر و برش‌گیری از آن توسط میکروتوم است. برای این منظور نمونه‌ها در فریزر در دمای ۲۰- درجه سانتیگراد برای مدت ۷۲ ساعت قرار گرفتند. سپس به ابعاد ۲/۵ سانتیمتری نمونه‌برداری شدند و در اتاق سرد در میکروتوم دستی برشهایی به ضخامت یک میلیمتر تهیه شد. مشکلی که در انجماد نمونه‌ها رخ می‌دهد، انبساط و تغییر شکل نمونه‌ها است.

روش دیگر نمونه‌برداری استفاده از یک سری از تیغه‌های نصب شده بر روی میکروتوم است که می‌توان با فشارآوردن آن بر روی نمونه برشهای نازک نزدیک به هم را تهیه کرد. با این وسیله می‌توان نمونه‌هایی با ضخامت ۲ میلیمتر تهیه نمود.

روشهای جمع‌آوری دانه گرده

جمع‌آوری دانه گرده به شکل قابل شمارش از مواد دریاچه‌ای توربی و نفتی مستلزم استخراج آنها است. روشهای متعددی برای این منظور وجود دارد که به دو روش ساده که از مواد شیمیایی استفاده می‌کنند، اشاره می‌شود.

پیچیدگی فرآیند جمع‌آوری دانه گرده بستگی به نوع مواد بستر دارد. در بیشتر پیتهای امبروتروفیک بستر اغلب متشکل از مواد آلی است، درحالی که در پیتها بیشتر رسوبهای دریاچه‌ای (و همچنین نفتی) بستری از مواد معدنی به صورت سیلیکاتی یا آهکی دارند. اگر تجمع مواد بیشتر معدنی باشد آن وقت لازم می‌شود که آنها جدا

شوند.

فرآیندهای شیمیایی مختلفی برای استخراج نمونه‌های دانه گرده گسترش یافته‌اند که در اینجا به ذکر آنها می‌پردازیم:

تجزیه با هیدروکسید پتاسیم

این روش می‌تواند تجمع مناسب دانه گرده از برخی پیتها را سبب شود که به صورت زیر است:

۱. حدود یک سانتیمتر از نمونه در یک لوله ریخته شده و ۱۰ میلی‌لیتر از هیدروکسید پتاسیم به آن اضافه می‌شود. سپس لوله را برای ۱۵-۱۰ دقیقه در حمام آب گرم قرار داده و مواد در حال تجزیه را با یک میله همزن شیشه‌ای هم می‌زنیم. برای جلوگیری از افزایش غلظت بیش از ۱۰ درصد هیدروکسید پتاسیم آب مقطر اضافه می‌شود. زمان قراردادن در حمام آب گرم نبایستی بیشتر شود زیرا باعث تورم دانه گرده می‌شود. این فرآیند نه تنها بافت را تجزیه می‌کند بلکه مواد هوموس‌دار را حل کرده و تولید محلول قهوه‌ای تیره می‌کند.

۲. نمونه از میان یک صافی ظریف (فلزی یا پلاستیکی) عبور داده می‌شود، منافذ ۱۲۰ —۱۰۰ میکرومتر، احتمالاً مناسبترین اندازه‌ای است که امکان عبور همه دانه‌های گرده و اسپورها را می‌دهد، اما ذرات بزرگتر مانند دانه‌های شن و قطعه‌های گیاهی را نگه می‌دارد. این بقایا ممکن است برای بررسی ماکروفسیلها و شرح فرآیندهای رسوبگذاری بسیار مفید باشند. به همین دلیل باید در آب شسته شوند و در لوله‌ها ذخیره شده تا در آزمایش بعدی با استفاده از میکروسکوپ دوچشمی تجزیه و تحلیل شوند. بعد از اتمام کار مواد عبور از میان صافی باید در لوله سانتریفوژ پلی‌پروپلین ریخته شود.

۳. با استفاده لوله آب مقطر در دستگاه سانتریفوژ موازنه ایجاد کرده و به مدت ۳ دقیقه در سرعت ۳۰۰۰ دور در دقیقه سانتریفوژ می‌کنیم. در نتیجه گلوله‌های کوچک مواد در ته لوله ته‌نشین می‌شود. هرچند ممکن است رنگ تیره محلول هوموس‌دار باعث شود که ذرات دیده نشوند. محصول بعدی ذراتی لکه‌مانند بر روی کنارهٔ لوله هستند.

٤. انتقال مایع در لوله که عمدتاً بستگی به کلوئیدهای آلی دارد. ممکن است

ترجیح داده شود که مایع به داخل یک بشر انتقال داده شود تا از حضور گلوله‌های باقی‌مانده مطمئن شد.

۵. مجدداً ذرات در آب مقطر با استفاده از مخلوط‌کن مکانیکی معلق می‌شوند. اگر مجموعه‌ای از قسمتهای پوده‌ای نازک یافت شود معمولاً می‌توان با اضافه‌کردن چند قطره از یک مادهٔ پاک‌کننده مانند سدیم لوریل سولفات سدیم و ۵ درصد برطرف نمود.

٦. سانتریفوژ مانند قبل انجام می‌شود و سپس فرآیند شستن در آب مقطر مانند مرحله ٤ و ۵ در بالا تکرار می‌شود.

نحوه عمل هیدروکلریک اسید

اگر در رسوبات، کربنات کلسیم به فراوانی وجود داشته باشد، مانند نمونه‌های دریاچه‌ای، در این صورت بهتر است از هیدروکلریک اسید استفاده شود. در بررسی رسوبات دوره پیش از کواترنری عمدتاً رسوبات هیدوکلریک اسید مخلوط می‌شوند، به دنبال آن هیدروفلوئوریک اسید و سپس تجزیه در حضور هیدروکسید باریم انجام می‌شود. رسوب هیدروکلریک اسید مطمئناً باید قبل از دیگر مواد انجام گیرد. به‌علاوه تجزیه با هیدروفلوئوریک اسید و هر مادهٔ رسوبی باید با چند قطره از اسید کلریدریک رقیق شده آزمایش شود تولید هیدروکسید کربن به صورت کف نشان‌دهنده حضور کربناتها است. این عمل با افزودن اسید کلریدریک ۱۰ درصد سرد انجام می‌گیرد. اسید کلریدریک گرم موجب پوسیدگی دیوارهٔ دانه گرده خواهد شد.

نحوه عمل هیدروفلوئوریک اسید

وقتی مقدار زیادی سیلیکا در نمونه وجود دارد در آن صورت زدودن سیلیکا ضروری است تا از پوشیده‌شدن دانه گرده جلوگیری شود. برای این منظور مواد سیلیکاتی را در هیدروفلوئوریک اسید گرم حل می‌کنند. همیشه لازم است که کربناتها از رسوبات جدا شوند (با استفاده از اسید کلریدریک) و اینکه هیدروکسید باریم پس از افزودن هیدروفلوئوریک اسید هیچ چیز را از نمونه نمی‌زداید. همیشه هنگام کار از لباس حفاظتی و دستکش و عینک استفاده شود. هر تماس با پوست می‌تواند بسیار خطرناک باشد، بنابراین کرم درمان سوختی HF یعنی یک قسمت اکسید منیزیم با ۱/۵ قسمت ژل گلیسیرین تهیه شود. در صورت تماس با HF باید کاملاً با آب شستشو داده شود

(۲۰ دقیقه زیر شیر آب) و از کرم سوختگی استفاده گردد و به دنبال آن فرد سریع در بیمارستان تحت مراقبت قرار گیرد.

فرآیند آماده‌کردن نمونه شامل مراحل زیر است:

۱. حدود ٦ میلی‌لیتر HF غلیظ (۳۰ تا ٤۰ درصد) برای شستن ذرات نمونه در لولهٔ سانتریفوژ پلی‌پروپیلن (NB و HF شیشه و بعضی پلاستیکها را حل می‌کند) اضافه می‌شود.

۲. دوباره ذرات با یک میلهٔ همزن پلی‌پروپیلن غوطه‌ور می‌شوند.

۳. نمونه‌ها در حمام آب گرم در ۱۰۰ درجه سانتیگراد به مدت ۱۵ دقیقه قرار می‌گیرند. وقتی همه سیلیکا جدا گردید مرحلهٔ بعدی آغاز می‌شود.

٤. ظرف حاوی نمونه‌ها به داخل یک ظرف پلی‌پروپلین انتقال داده می‌شود، و سپس باید محتاطانه با مخلوطی از کربنات سدیم خنثی شود. تست بالیتموس انجام می‌شود تا خنثی‌شدن مشخص شود.

٦. دوباره ذرات در HCl ۱۰ درصد قرار داده می‌شوند. در طی عمل HF سیلیکوفلوئوریدها جدا می‌شوند و در سانتریفوژ قرار می‌گیرند و به همان روش مرحله قبلی عمل می‌شود.

۷. برای اطمینان از خروج آثار باقی‌مانده HF نمونه‌ها با آب شستشو داده می‌شوند.

استولیزکردن

سلولز یک پلی‌ساکارید است و می‌تواند به‌طور مؤثر با اسید هیدرولیز شود. روشی که اینجا بیان شده در واقع به‌وسیلهٔ ارتمن بیان شده است.

معرفهای استفاده شده در استولیز، اسید سولفوریک غلیظ و استیک انیدرید هستند که نه تنها فرساینده هستند بلکه به شدت با آب واکنش نشان می‌دهند. از این رو باید هنگام دست‌زدن و گرفتن آنها دقت شود. نمونهٔ دانه گرده باید قبل از اینکه در معرض استولز قرار گیرد آب‌زدایی شود. روش عمل به ترتیب زیر است:

۱. ذرات در استیک اسید سرد معلق و شسته می‌شوند در این حالت مواد آلی آب‌گیری می‌شوند. پس از سانتریفوژ شده به ظرف دیگر منتقل می‌شود. مواد شناور دور ریخته می‌شوند.

۲. حدود ٦ میلی‌لیتر از مخلوط استولیزی به ذرات اضافه کرده و دوباره ذرات را با همزدن توسط همزان غوطه‌ور می‌کنیم. مخلوط استولیزی شامل مخلوط انیدرید استیک با اسید سولفوریک غلیظ به نسبت ۹:۱ است. مخلوط باید به تازگی در هر روز ساخته شود. مخلوط این دو مایع همان درجه حرارتی که از ترکیب اسید سولفوریک غلیظ با آب ایجاد می‌شد را به‌وجود نمی‌آورند . در اینجا مقداری گرما آزاد می‌شود. اسید سولفوریک باید قطره قطره به انیدرید استیک اضافه شده و به هم زده شود. بعضی وقتها رنگ قهوه‌ای تیره‌ای ایجاد می‌شود. دورریزی اضافی مخلوط استولیزی با ریختن محتاطانهٔ آن به داخل آب جاری انجام می‌گیرد.

۳. برای ۳ دقیقه در حمام آب گرم قرار می‌دهید مدت طولانی‌تر ممکن است برای انواع دانه‌های گرده و اسپورها زیان‌آور باشد. اسپورهای اسفاگنوم و پتریدیوم در اثر طولانی‌ترشدن استولیز تخریب می‌گردند.

٤. سانتریفوژ مانند بالا انجام می‌شوند و با دقت مواد محلول به داخل آب روان ریخته شوند.

۵. نمونه‌ها دوباره در اسید استیک سرد غوطه‌ور می‌شوند. ذرات اکنون آماده آبگیری مجدد بدون هر خطری از واکنشهای گرمازا هستند.

٦. دوباره نمونه‌ها در آب مقطر غوطه‌ور شده و سپس سانتریفوژ می‌گردند و مواد محلول دور ریخته می‌شود.

لازم است رسوب اسید استیک به‌طور کامل شسته شود وگرنه اگر ژل گلیسیرین استفاده شود بعد کریستالهایی تشکیل خواهند شد.

تغییر رنگ دادن

استولیز معمولاً باعث ایجاد رنگ زرد نمونه‌ها می‌شود که لازم است طی مراحل زیر تغییر رنگ انجام گیرد:

۱. پس از استولیز بهتراست که چند قطره محلول KOH ۱۰ درصد در پایان شستشو اضافه شود. این عمل اسید باقی‌مانده در نمونه را خنثی می‌کند و تغییر رنگ به نحو مؤثرتری رخ می‌دهد.

۲. جهت تمیزکردن ذرات خنثی حدود ۲ میلی‌لیتر آب مقطر به اضافهٔ دو قطره محلول سافرانین آبدار ۵ درصد اضافه می‌شود. اگر مقدار زیادی از بقایای آلی در این

مرحله مانده باشد در این صورت به بیش از دو قطره نیاز است تا تغییر رنگ به اندازه کافی به‌دست آید، اما از تغییر رنگ زیاد باید اجتناب شود که در غیر این‌صورت ساختمان دیواره تیره خواهد شد.

۳. بر روی نمونه‌ها آب مقطر اضافه شده و سپس هم زده می‌شوند و پس از سانتریفوژ به ظرف دیگر منتقل می‌گردد. در نهایت ذرات باید رنگ قرمز شوند و باید فقط متشکل از مواد آلی باشند. در صورت وجود مواد معدنی اضافه گردد.

فراهم‌کردن ژل گلیسیرین

استفاده از ژل گلیسیرین مزیت زیادی دارد و آن اینکه به آسانی در دسترس است، در حمام آب گرم ذوب می‌شود، اما در دمای اتاق (در دمای معمولی) جامد است. همچنین خواص نوری خوبی دارد. اشکال عمده‌ای که دارد این است که رطوبت هوا را جذب می‌کند و این باعث می‌شود وقتی که دانه‌های گرده در آن قرار می‌گیرد متورم شوند. غالباً اندازه آنها حدود ۱/۵ ـ ۱/۲۵ مرتبه بزرگتر می‌شود. در دوره‌های خیلی طولانی یعنی ده‌ساله، دانه‌ها خراب می‌شوند و ساختار دیوارهٔ آنها هموار می‌شود. برای استفاده از ژل گلیسیرین مراحل زیر انجام می‌شود:

۱. ژل گلیسرین را در یک بشر قرار گرفته در حمام آب گرم ذوب می‌کند. دوبرابر حجم ذرات به آنها ژل اضافه می‌نمایند. این میزان معمولاً در حدود ۱/۵ ـ ۱ میلی‌لیتر ژل است، درصورتی که نمونه‌های اصلی یک میلی‌لیتر از مواد رسوبی باشند. اما این میزان ظاهراً به تراکم دانه‌های گرده و دیگر بخشهای آلی ظریف بستگی دارد.

۲. لوله در حمام آب گرم نگهداشته می‌شود و کاملاً مخلوط می‌گردد تا سوسپانسیون یکنواختی از جامدات قرمز رنگ در ژل شفاف پدیدار شود.

۳. یک اسلاید میکروسکوپی تمیز را حرارت داده و روی یک سینی اسلاید خشک‌کن قرار داده می‌دهند و بخشی از سوسپانسیون را در داخل اسلاید پخش می‌کنند.

نمونه‌ها با سلولز خالص در استن (روغن جلای خشک خالص برای این منظور مفید است تثبیت می‌شوند. یک تثبیت‌کنندهٔ مفید اسلاید BDH گلوکز است بعد از سردکردن نمونه‌ها باید آنها را برچسب زده و در سینیها به‌صورت افقی نگهداری کرد. نگهداری عمودی در قفسه‌ها مناسب نیست، به‌ویژه خطر بالارفتن درجه حرارت وجود

داشته باشد. برای ژل نرم و در درجه اتاق در آب و هوای معتدل خطری وجود ندارند به شرطی که نمونه‌ها دور از نور مستقیم خورشید نگهداری شوند. ژل گلیسیرین برای آب و هوای گرمسیری خیلی مناسب نیست.

مشکلات اندازه دانه گرده

یکی از معیارهایی که ممکن است در تشخیص دانه‌های گرده مفید باشد اندازه آنهاست. بعضی از مراحل روشهای شرح داده شده ممکن است سبب تغییر در اندازه دانه‌های گرده و همچنین باعث برخی تغییرات در شکل آنها مثلاً عرض شیارها شود.

روشهای زیر بر اندازه یا شکل دانه گرده مؤثر گزارش شده‌اند:

۱. در مورد عملکرد هیدروکسید پتاسیم نظریاتی وجود دارد که کارکردن طولانی با هیدروکسید پتاسیم ۱۰ درصد می‌تواند سبب تورم دانه گرده شود.

۲. استولیز نیز باعث تورم می‌گردد. استولیز برحسب ترکیب دقیق مخلوط و مدت زمانی که مخلوط می‌جوشد تأثیر قابل توجهی بر روی شکل نهایی شیارها و سوراخها دارد. حتی تغییر جزیی از نسبت ۹:۱ انیدریک استیک به اسید سولفوریک می‌تواند به تغییرات ساختمانی در دانه‌های گرده منجر شود.

۳. عملکرد هیدروفلوئوریک اسید بر روی دانه‌های گرده به طریقی است که دانه‌های گرده تیمار شده با HF اغلب کوچکتر از دانه‌های تیمار نشده با آن هستند.

روشهای متداول در گرده‌شناسی

به دلیل اندازه کوچکی که دانه‌های گرده دارند بررسی آنها نیاز به مشاهدات میکروسکوپی دارد. مشاهده مستقیم دانه‌های گرده به علت دیواره ضخیمشان (اسپورودرم) که اغلب واجد رنگیزه‌های مختلف است و نیز به دلیل محتویات سلولی زیاد و ذخایر فراوان که شفافیت آن را می‌کاهند دشوار است. روش مشاهده بایستی با هدف بررسی متناسب باشد. مهمترین روشهای بررسی گرده‌ها عبارتند از:

۱. مشاهدهٔ مستقیم میکروسکوپی؛ در این روش بساک رسیده را در قطراتی از محلول قندی حدود ۸ درصد بر روی لام خرد کرده و پس از کنارزدن قطعات خرد شده بساک و قراردادن لامل بر روی قطرات مایع دارای گرده آنها را مشاهده کنید. این روش اطلاعات زیادی را دربر ندارد و مشاهده مستقیم می‌تواند به کمک میکروسکوپ

زمینه تاریک و یا میکروسکوپ فاز متضاد نیز انجام شود.

۲. شفاف‌کردن نسبی دانه‌های گرده. این کار با خردکردن قطعات بساک بر روی لام و قطراتی از الکل انجام می‌شود. الکل یا ستون بخشی از محتویات گرده به‌ویژه رنگیزه‌های موجود در بخشهای مختلف را حل می‌کند. شفاف‌کردن نسبی گرده‌ها مشاهده میکروسکوپی آنها را آسان می‌سازد. این روش نیز به جز اطلاعات مرفولوژی نتایج بیشتری را ارائه نمی‌کند.

۳. شفاف‌کردن با استفاده از اسیدها، بازها و حلالهای شیمیایی، در این روشها ابتدا بساکها را بر روی لام در قطراتی از اسید سولفوریک، اسید نیتریک، اسید کلریدریک، اسید لاکتیک و یا در قطراتی از یک باز قوی مثل سود یا پتاس خرد کرده، خرده‌های بساک را کنار می‌زنند. پس از تبخیر اسید یا باز در حرارت آزمایشگاه اثر اسید به‌کار رفته را با افزودن قطراتی از یک بازو یا برعکس اثر باز به‌کار رفته را با قطراتی از اسید خنثی می‌کنند. در مرحلهٔ بعد قطراتی از یک حلال مثل الکل، ستون، اتر و لاکتونفل بر روی لام افزوده می‌شود و با قراردادن لامل گرده‌ها را در زیر میکروسکوپ مشاهده می‌شوند.

٤. روش وودهاوز wood house، این روش به‌منظور شفاف‌کردن دانه‌های گرده با خروج بخشی از محتویات آن به‌ویژه رنگیزه‌ها و مواد چربی همراه است. بساک را بر روی لام در قطراتی از الکل خرد می‌کنند و با کنارزدن خرده‌های بساک لام را به آرامی و بدون آن که الکل جوش آید گرم می‌نمایند. هر قطره الکل پس از حرارت دیدن و ضمن تبخیر خود هاله‌ای در اطراف گرده برجای می‌گذارد که محتوی مواد محلول در الکل است. می‌توان با دو تا سه بار چکانیدن الکل و گرم‌کردن آرام لام این عمل را تکرار کرد. سپس یک قطره ژلاتین گلیسیرین‌دار و یکی دو قطره سبز متیل ۱ درصد را مخلوط کرده و با هم به‌کار برد. در تمام روشهای مذکور دو اشکال عمده وجود دارد:

الف) پوشش گرده به‌طور کامل شفاف نمی‌شود.

ب) رنگ به‌کار رفته دوامی ندارد و پس از مدتی نمونه برای مشاهده مناسب نمی‌باشد.

۵. روش استولیز؛ این روش یکی از روشهای بسیار متداول در مطالعات ریخت‌شناسی دانه‌های گرده است که اولین‌بار در سال ۱۹٦۰ توسط محقق سوئدی به

نام ارتمن به کار گرفته شد. این روش به صورت زیر انجام می‌شود:

بساکها را بر روی لام تمیزی در قطراتی از آب یا محلول ۸ درصد ساکارز یا بهتر در قطراتی از اسید استیک ۵ تا ۱۰ درصد فرو می‌برند. پس از کنارزدن خرده‌های بساک، به کمک پی‌پت تمیزی محلول دارای دانه‌های گرده را به ته لوله سانتریفوژ منتقل می‌سازیم (انتخاب مقدار زیادی دانه گرده ضروری است) آن را حدود ۵ دقیقه در ۱۵۰۰ دور سانتریفوژ می‌کنند. پس از خارج‌کردن مایع، بر روی گرده‌های باقی‌مانده در ته لوله مخلوطی از ۹ حجم اسید انیدریک استیک و ۱ حجم اسید سولفوریک غلیظ را که قبلاً آماده شده است، اضافه می‌شود. لوله‌ها را مدت ۵ تا ۱۰ دقیقه در بن‌ماری با حرارت تا ۱۰۰ درجه سانتیگراد قرار می‌دهند. سپس با سانتریفوژ مجدد در ۱۰۰۰ دور و مدت ۱۰ دقیقه دانه‌های گرده استولیز شده را در ته لوله سانتریفوژ رسوب داده و مایع باقی‌مانده را در سطح آنها جدا می‌کنند و به ترتیب گرده‌های باقیمانده را با اسید استیک خالص، آب مقطر مخلوط با گلیسیرین (۱ حجم آب مقطر و ۱ حجم گلیسیرین) شستشو می‌دهند. در هر مرحله یک سانتریفوژ سبک لازم است.

دانه‌های گرده‌ای که در آخرین مرحله به‌دست می‌آیند و به وسیلهٔ ژلاتین گلیسیرین‌دار بین لام و لامل قرار می‌گیرند.

گاهی پس از حرارت‌دادن گرده‌ها در بن‌ماری برای شستشو و شفاف‌کردن بیشتر آنها به جای بکارگیری اسید استیک از مخلوط اسید کلریدریک و کرات پتاسیم به نسبت (۵ سی‌سی به ۱ سی‌سی) استفاده می‌شود.

با روش استولیز محتویات دانه گرده توسط اسید استیک هیدرولیز و حل شده و از دانه گرده خارج می‌شود و تنها اگزین باقی می‌ماند. این گرده‌های بدون محتوا (نوعی فسیل‌کردن مصنوعی گرده‌ها) را با میکروسکوپهای نوری مشاهده می‌کنند.

۶. مشاهده دانه‌های گرده خالی شده می‌تواند به کمک میکروسکوپهای الکترونی انجام می‌شود. به این منظور دانه‌های گرده استولیز شده را به کمک امواج فراصوت می‌شکنیم. این عمل در یک محیط مایع الکلی و با افزایش حدود ۴۰ Kc/sec بنا به روش سرسو و کی‌راش (۱۹۷۰) انجام می‌شود. گرده‌های خرد شده را به وسیلهٔ میکروپی‌پت بر روی حامل مخصوص قرار می‌دهیم. پس از خشک‌شدن آنها را با غباری از فلز مثلاً (طلا ـ پالادیوم) به ضخامت ۲۰۰ آنگستروم می‌پوشانند و سپس با

میکروسکوپ الکترونی نگاره مشاهده می‌کنند.

۷. رنگ‌آمیزی زیستی دانه‌های گرده. این عمل در مراحل مختلف رشد گرده‌ها با استفاده از محلول آبی ۱ درصد قرمز خنثی یا با همین غلظت از آبی کرزیل انجام می‌شود.

مقایسه گرده‌های زنده در محلول ساکارز ۸ درصد یا ژلاتین گلسیرین‌دار با این گرده‌های رنگ شده امکان بررسی بخشهای حساس گرده‌ها به این رنگهای به‌کار برده شده را مشخص می‌سازد.

۸. بررسی گرده‌های تثبیت شده و رنگ‌آمیزی شده؛ در این روش غنچه‌های کوچک یا پرچمها به‌وسیله فیکساتورهای مختلفی به شرح زیر تثبیت می‌شوند.

فیکساتور F.A.A. شامل فرمل ۳۷ تا ٤۰ درصد ۲ میلی‌لیتر اتانول ۹۵ درصد. ۱۷ میلی‌لیتر و اسید استیک خالص ۰/۵ تا ۱ میلی‌لیتر.

زمان تثبیت نمونه‌ها با این فیکساتور بین ٦ تا ۲٤ ساعت بر حسب درشتی و نوع نمونه می‌باشد.

فیکساتور هلّی. محلول A شامل: کلرور مرکوریک ۵ گرم، بی‌کرومات پتاسیم ۲/۵ گرم، سولفیت سدیم (خنثی) یک گرم، آب مقطر ۱۰۰ سانتیمتر مکعب.

محلول B شامل: فرمل ۳۷ تا ٤۰ درصد خنثی شده.

هنگام استفاده محلول A و B به نسبت حجمی ۹ به ۱ مخلوط می‌شوند.

زمان ۱۲ تا ۲٤ ساعت با عوض‌کردن فیکساتور.

رنگ‌آمیزی با روش براشت

برشهای تهیه شده از نمونه‌های تثبیت شده با F.A.A را توسط محلول رنگ کننده سبز متیل ـ پرونین (سبز متیل ۱/۵ گرم، استات سدیم ۳/۹ گرم، کلرورسدیم ٦/۸ گرم، آب مقطر ۱۰۰۰ میلی‌لیتر) به مدت ۱۲ تا ۲٤ ساعت رنگ کرده و پس از دهیدراتاسیون سریع، به‌وسیلهٔ کانادا والزام لامل می‌پوشانند. در این روش DNA به رنگ سبز مایل به آبی و RNA و بخشهای غنی از RNA به رنگ قرمز درمی‌آید.

بدیهی است با روشهای مختلف سیتوشیمی می‌توان به‌طور اختصاصی پلی‌ساکاریدهای دیواره‌ای یا ذخیره‌ای، پروتئینها، لیپیدها، کالوز، کوتین و ... را در

بخشهای مختلف گرده‌ها بررسی کرد.

۹. بررسی دانه‌های گرده فسیل شده؛ به منظور بررسی گرده‌های فسیل بایستی نمونه رسوبات به نحوی برداشت شود که موقعیت و وضعیت نسبی لایه‌های حفظ شده رسوبات مربوط به چینه‌های مختلف مخلوط نگردد. همچنین بایستی از نفوذ و آمیخته‌شدن گرده‌های کنونی با گرده‌های فسیل، ضمن جداسازی آنها جلوگیری شود. به‌طور بدیهی برداشت نمونه از مناطقی که شکستگی، یا گسل در لایه‌ها ایجاد شده باشد آسانتر است. رسوبات نرم را در لوله‌های شیشه‌ای متناسب با اهداف نمونه‌برداری برداشت می‌کنند و بلافاصله دو انتهای آنها را می‌برند. برای نمونه‌برداری از رسوبات نرم که احتمال ریزش آنها وجود داشته باشند از سوندهای ویژه‌ای استفاده می‌شود که به صورت استوانه‌هایی بجوشند و نمونه‌های طبقات را با همان آرایشی که دارند در خود جای می‌دهند. برای نمونه‌برداری از طبقات سخت. در گودال با ایجاد بریدگیهای مصنوعی و به‌کارگیری مته‌های مخصوص انجام می‌گیرد. به‌طور معمول نمونه‌های برداشت‌شده در مخلوطی از اسید استیک و گلیسرین نگهداری می‌شود تا از هوازدگی و اکسیدشدنشان جلوگیری شود.

پس از نمونه‌برداری با استفاده از روشهای فیزیکی و شیمیایی در مراحل مختلفی رسوبات را حذف کرده و دانه‌های گرده را نگهداری می‌کنند. مقاومت زیاد پوششهای گرده و یا هاگها (اسپورودرم) امکان تأثیر حلالها و عوامل شیمیایی مختلف را برای تجزیه رسوبات فراهم می‌کند. مراحل اصلی به‌صورت زیر است:

الف) ریز کردن. در این مرحله قطعات نمونه برداشت شده را که حجم متوسطی حدود ۵ تا ۱۰ سانتیمتر مکعب دارند در هاون و یا در منگنه خرد می‌کنند تا درشتی متوسط آنها به ۱ تا ۲ میلیمتر مکعب برسد. بدیهی است در این مرحله بسیاری از گرده‌ها که ابعادشان حدود ۱۰۰ تا ۲۰۰ میکرون است سالم می‌مانند.

ب) انحلال مواد اصلی سنگ. در این مرحله به حسب جنس و نوع سنگ از حلالهای مختلف استفاده می‌شود. سنگهای آهکی (کربناتی) در اسید کلریدریک و سنگهای سیلیسی در اسید فلوریدریک حل می‌شوند و با استفاده از آب گرم سنگهای نمکی را شستشو می‌دهند.

برای حل بخشهای آلی و بدون گرده سنگها از مواد مختلفی استفاده می‌شود. یک

روش متداول استفاده از اسیدهای قوی مثل اسید نیتریک و بعد حل مواد در محلول نرمال سود و پتاس است.

برای حل توربها و لینگینهای جدید، قطعات نمونه را مدّت کوتاهی (چند لحظه) در پتاس ۱۰ درصد می‌جوشانند و برای حل ذغالهای قدیمی از اسید فرمیک، برم یا پیریدین استفاده می‌کنند.

ج) **جداسازی مواد سنگین.** این عمل را با شناورساختن مواد سبک انجام می‌دهند. به این منظور بیشتر از مخلوطی از بروموفرم (ترکیبی از فرم آلوئید با یک برمور) D = ۲/۹ و الکل D = ۰/۸ استفاده می‌کنند. این مخلوط وزن مخصوص کمی پایین‌تر از سیلیس D = ۲/۲ دارد. با این روش تمام موادی که دارای وزن مخصوص بیشتر از ۲/۲ هستند و به‌ویژه اجزای سیلیسی جدا می‌شوند.

د) **غربال‌کردن.** عمل غربال‌کردن با استفاده از غربالهایی صورت می‌گیرد که سوراخهای آنها از ۵ تا ۱۰ میکرون قطر دارد. سپس از غربالهایی با سوراخهای ۱۵۰ تا ۲۰۰ میکرون استفاده می‌شود و به این ترتیب مواد باقی‌مانده‌ای را که قطرشان از قطر دانه‌های گرده بیشتر یا کمتر است از نمونه جدا می‌کنند.

پس از مراحل یاد شده با روش استولیز محتوای گرده‌ها را خالی کرده، برای رویت بهتر آنها را با فوشین بازی رنگ می‌کنند.

۱۰. نمونه‌برداری و مطالعه گرده‌های موجود در هوا؛ روشهای مختلفی برای جمع‌آوری و بررسی گرده‌های موجود در هوا به‌کار گرفته می‌شوند که برخی از آنها به شرح زیر است:

الف) حجم معینی از هوا را به وسیلهٔ تلمبه از یک کاغذ خشک‌کن یا صافی عبور می‌دهند و سپس با شستشوی صافی یا کاغذ خشک‌کن به‌وسیلهٔ مخلوطی از انیدریک استیک و اسید سولفوریک گرده‌ها را در این مایع جمع‌آوری می کنند. با سانتریفوژ مایع می‌توان گرده‌ها را جدا کرد. صافیها جنسهای مختلفی دارند. در سال ۱۹۲۶، کیت و جونس صافی از سلولز ساختند و به‌وسیلهٔ تلمبه مقداری برابر ۶۰ فوت مکعب در ساعت هوا را از آن عبور داده و گرده‌ها را جمع‌آوری کردند.

ب) لام شیشه‌ای کاملاً تمیز و عاری از گرده را به گلیسیرین آغشته کرده در محل مناسبی در مسیر جریان هوا قرار می‌دهند. گرده‌ها به گلیسیرین می‌چسبند.

جمع‌آوری به‌طور معمول ۲٤ ساعت طول می‌کشد. محل مناسب بایسیتی مرتفع، روباز و دور از موانع بلند باشد. ساختمانهای بلند، دیوارها و برجها معمولاً به دلیل الکتریسیته ساکنی که ایجاد می‌کنند گرده‌ها را به خود می‌گیرند. بنابراین لامهای نمونه‌گیری بایستی دور از این مکانها قرار گیرند.

یکی از روشهای متداول کنونی قراردادن در لام آغشته به گلیسیرین در دو جهت افقی و قائم بر روی بخش متحرک دستگاه بادسنج است. با این روش می‌توان مقدار کافی گرده را جمع‌آوری کرد لامهای قائم معمولاً غنی‌تر خواهند بود.

به منظور کسب اطلاعات آماری صحیح تعداد گرده‌ها را در واحد سطح لام یا در واحد حجم هوا اندازه‌گیری می‌کنند.

فصل ششم

گرده‌شناسی و کاربرد آن در رده‌بندی گیاهان

مقدمه

همانطور که گفته شد گرده‌شناسی علم مطالعه دانه‌های گرده است که با عنوان گامتوفیت نر گیاهان دانه‌دار شناخته می‌شوند. محققین بسیاری با اهداف و دیدگاههای متفاوت به بررسی این علم پرداخته‌اند. برای اولین‌بار با ملاحظه فسیلهای حاوی دانه گرده، تئوفراست به ارزش آن در علم دیرین زمین‌شناسی پی برد و پس از آن با کشف میکروسکوپ و ملاحظه دانه‌های گرده دانشمندانی نظیر گلو، ژاکو و پروتر به ارزش حیاتی دانه گرده جهت باروری گیاهان دانه‌دار پی بردند.

امروزه با استفاده از میکروسکوپ الکترونی جنبه‌های کاربردی این علم مشخص‌تر گردیده است و ارزش علم گرده‌شناسی به عنوان ابزاری برای بازسازی رستنی‌ها گذشته و محیط‌شان و کاربرد آن در مطالعه تغییرات آب و هوایی گذشته زمین، دیرین زمین‌شناسی، علم آلرژی، زنبورداری، علوم جنایی و پزشکی قانونی، اکولوژی باستان‌شناسی و گیاه‌شناسی به خوبی شناخته شده است.

گرده‌شناسی و رابطه آن با رده‌بندی گیاهان

گرده‌شناسی به سبب سهولت نگهداری و اختصاصی‌بودن شکل گرده و اسپور برای واحدهای رده‌بندی گیاهی به‌طور روزافزون کاربرد بیشتری یافته است. از اختصاصی‌بودن شکل گرده و اسپور برای واحدهای رده‌بندی چنین استنباط می‌شود که با شناسایی شکل گرده و اسپور می‌توان نوع گیاه مولد آن را تعیین نمود.

ژوگلانداسه که گرده مشخص دارد.

گرده در یک واحد رده‌بندی دیگری یعنی پینوس اکیناتا درآمریکای شمالی از این هم قدمی فراتر گذاشته و مشخص‌کننده زیر گونه‌های جغرافیایی است. تغییراتی که در فوق ذکر شد کار تشخیص گرده را مشکل می‌کند.اشکال دیگری که در این مجموعه باید افزود آن است که شباهت دانه‌های گرده در واحدهای مختلف رده‌بندی گیاهی دلیل بر آن نیست که آن گرده‌ها و گیاهان مولدشان از نظر تکاملی به یکدیگر نزدیک هستند. مانند گرده بید و گرده درمنه که ارتباط تکاملی بسیار دوری با یکدیگر دارند متشابه‌اند، در صورتی که گرده‌های بید و تبریزی که از نظر ارتباط تکاملی خیلی به هم نزدیک و متعلق به یک خانواده می‌باشند چنین شباهتی به ندارند.علاوه بر ناهنجاریهای فوق که در کار گرده‌شناسان موجود است تولید گرده و اسپور در هر گونه با شرایط محیطی ارتباط دارد. به این ترتیب اگر سلولهای مادر گرده که در پرچم قرار دارند در هوای طوفانی و یا در شرایط اقلیمی با درجه حرارت متغییر تقسیم گردند، گرده‌ها بزرگتر از معمول می‌گردند و برعکس بزرگی گرده تحت شرایط فیزیولوژیکی مخصوص از قبیل ازدیاد مواد ذخیره که موجب زودرسی گرده می‌شود محدود می‌گردد. عوامل داخلی نیز در بزرگی گرده دخالت دارد. از آن جمله باید از گیاهانی مانند پامچال و فرندل نام برد که در اصطلاح گیاه‌شناسی به هترواستیله(ناجورخامه‌ای) مشهور هستند. در گلهای پامچال طول میله‌های پرچمها متفاوت است و این تفاوت که معمولاً در روی پایه‌های مختلف مشهود می‌باشد، گاهی در یک گیاه نیز دیده می‌شود به‌طوری که بعضی از گلها دارای میله بلند هستند و بعضی دیگر میله کوتاه دارند. در گیاه فرندل سه نوع گل دیده می‌شود:

بعضی از این گلهای زیبا که در نقاط مرطوب سرتاسر کشور ما می‌روید دارای مادگی بلند، بعضی دیگر دارای مادگی متوسط و بقیه دارای مادگی کوتاه هستند. پرچمها نیز به سه طول مختلف دیده می‌شوند. با این تفاوت که در هر گل دو دسته پرچم مختلف الطول است که ممکن است متوسط و کوتاه، بلند و متوسط باشد. این سه نوع گل عبارتند از خامه بلند و دو دسته پرچم متوسط و کوتاه، خامه متوسط و دو دسته پرچم بلند و کوتاه و بالاخره خامه کوتاه و دو دسته پرچم بلند و متوسط. در این گیاهان گرده‌هایی با ابعاد مختلف دیده می‌شود. چون هرچه خامه طویل‌تر باشد طول

لوله گرده‌ای که تشکیل می‌گردد بایستی بیشتر گردد تا امکان باروری فراهم آید . در صورتی که بزرگی گلهای یک گونه متفاوت باشد این تفاوت در دانه‌های گرده نیز منعکس می‌گردد. ممکن است تعداد روزنه‌های گرده‌ها زیادتر از حد معمول بشود و این در صورتی است که اندازه گرده بیش از اندازه طبیعی باشد. تغییرات مذکور در فوق معمولاً در ساختمان این روزنه‌ها و محل نسبی آنها بر روی دانه گرده مؤثر نمی‌باشند. بعضی از گیاهان به وسیله حشرات تلقیح می‌گردند و در اصطلاح به آنها آنتوموگام می‌گویند. در این گیاهان تزئینات گرده ممکن است از نظر بزرگی و کوچکی تفاوت نماید ولی نظم و ترتیب و همچنین تعداد آنها در واحد سطح دانه گرده بدون تغییر می‌ماند.

امکان تشخیص اسپور و گرده

اشکالاتی که به آنها اشاره شد تشخیص گرده و اسپور را مشکل جلوه می‌دهد و در حقیقت این کار بسیار مشکل و دقیق است و به هیچ وجه با تشخیص گیاهان که به وسیله فلورها و منابع دیگر امکان‌پذیر است قابل مقایسه نیست. کلیدهایی جهت تشخیص گرده تهیه شده است و در این کلیدها از صفات مختلفی که در ابتدای این بحث ذکر شد از قبیل ساختمان روزنه‌ها و ساختمان لایه بیرونی پوشش گرده استفاده می‌کنند.

تهیه کلید شناسایی گرده و اسپور نیز با تهیه کلید شناسایی گیاهان اختلاف اساسی و فاحشی دارد. از این رو که در تهیه آن از اختصاصات تئوریک نمی‌توان استفاده کرد بلکه کلیه اختصاصات را عملاً باید مشاهده و ارزش هریک را تعیین نمود.با این همه اشکالی که در تهیه کلید و پس از آن در تعیین اختصاصات گرده نامعلوم و کلیدکردن آنها موجود است استفاده از کلید همیشه مناسب نیست و محقق خود را در برابر اسم یک یا چند خانواده یا چند جنس می‌یابد. گاهی هم نتیجه تفحص آن است که کلید گرده محقق را به یک جنس راهنمایی می‌کند ولی این جنس آنقدر بزرگ است که تنها تشخیص گونه می‌تواند مفید باشد. آخرین قدم در تشخیص گرده استفاده از مشاهده گرده مربوط به واحدهای رده‌بندی نزدیک و همتراز گرده نامعلوم می‌باشد. این قسمت بسیار مشکل است و وقت و حوصله زیادی می‌خواهد. در این کار کلیه اختصاصات گرده‌های مجاور را مشاهده و مجموعه آنها را یادداشت می‌کنند و

مقایسه آنها ممکن است راهی جهت تشخیص گرده به‌دست بدهد.

گرده‌شناسان اسکاندیناوی از کارتهای مخصوصی استفاده می‌کنند که دور تا دور آنها سوراخهای متعددی تعبیه شده است. هر سوراخ نماینده یکی از صفات کمی یا کیفی است که در شناسایی گرده با آنها روبه‌رو هستیم. برای هر گرده معلوم یک کارت اختصاصی داده‌اند و در ازاء هر صفت یکی از سوراخهای دور تا دور کارت را به صورت شکافی باز نموده‌اند و این کارت به صورت یک مجموعه برای مراجعه موجود است. برای گرده نامعلوم کارت دیگری تعبیه نموده و این کارت را با مجموعه کارتهای معلوم‌الهویه مقایسه می‌نمایند تا تشخیص دهند کارت گرده نامعلوم به کدام کارت شباهت دارد.با وجود کلیه مشکلاتی که در تشخیص گرده وجود دارد این علم ارمغانهای زیادی جهت حل مسائل پیچیده گیاه‌شناسی آورده است چون گرده‌شناسی وسیله و روشی است که بر مبنای اختصاصات عضو تولیدمثلی نر گیاه پایه‌گذاری شده است و هر قدر هم در حال حاضر محدود باشد باز هم شامل اطلاعاتی است که سایر رشته‌های گیاه‌شناسی از دادن آن عاجز می‌باشند.

دانه‌های گرده گیاهان دورگه اغلب غیر طبیعی هستند. با مطالعه گرده یک گیاه می‌توان به دورگه‌بودن یا پولی‌پلوئید بودن یا طبیعی بودن گیاه پی برد، چون که در گیاهان دورگه تقسیمات سلولهای مادر گرده غیرطبیعی است و سبب تولید گرده‌های غیرطبیعی می‌شود.

گیاه سوربوس لاتی‌فولیا مخصوص جنگلهای فون‌تن‌بلو از این نظر مطالعه و معلوم شده است که هشتاد درصد گرده‌های این گیاه غیر طبیعی است.

بعضی از گرده‌های گیاهان دورگه از نظر مورفولوژیکی طبیعی هستند و ظاهراً با گرده والدین شباهت کامل دارند ولی از نظر شیمیایی اختلافاتی ظاهر می‌سازند. اگر این گرده‌ها را در یک معرف رنگین فروبرندرنگ به‌خود نمی‌گیرند، در صورتی که گرده والدین با این ماده رنگین می‌شود.

گرده‌شناسی به علم کاریوسیستماتیک که یک رشته جدید رده‌بندی گیاهی است کمک شایان می‌کند. موضوع این علم مطالعه ناهنجاریهای کروموزومی و اثر آن ناهنجاریها بر مورفولوژی و طرز زندگی گیاهان است.

همانطوری که قبلاً ذکر شد ازدیاد تعداد کروموزومها یا پلی‌پلوئیدی سبب

طویل‌شدن دانه‌های گرده می‌گردد ولی باید در نظر داشت که این ارتباط اجباری و همیشگی نیست چون که آزمایشهای جدید مطالب ذیل را روشن نموده است:

۱- تتراپلوئیدی (دوبرابر شدن تعداد کروموزوم در گیاه دیپلوئید) معمولاً با رشد قابل ملاحظه محور قطبی و قطر استوایی گرده همراه است و این ازدیاد ابعاد بین ۱۱۰ تا ۱۲۹ درصد اندازه‌گیری شده است. اگر مقادیر ازدیاد حجم را محاسبه کنیم خواهیم دید که حجم گرده تتراپلوئید نسبت به دیپلوئید بین ۱۹۲ تا ۲۰۹ درصد اضافه شده است.

۲- تریپلوئیدی و پولی‌پلوئیدیهای مهم مثلاً اکتوپلوئیدی (چهار برابر شدن تعداد کروموزومهای گیاه دیپلوئید) سبب می‌شود که گرده به اندازه معمولی خود بماند.

۳- دانه‌های گرده که در حال طبیعی به شکل بیضی یا شبیه بیضی هستند در نتیجه تتراپلوئیدی به شکل کروی درمی‌آیند و از این جهت در این گرده‌ها نسبت محور قطبی به استوایی کم می‌شود.

٤- معمولاً در تولید گرده‌های پولی‌پلوئید تعداد زیادی گرده معیوب حاصل می‌شود. بین شانزده تا هشتاد و چهار درصد دانه‌ها خالی می‌مانند و از دو تا دوازده درصد نارس هستند.

۵- پولی‌پلوئیدی دانه گرده سبب ازدیاد تعداد روزنه‌ها می‌گردد ولی معمولاً محل روزنه‌های اضافی به صورتی است که نقش اصلی دانه گرده بی‌تغییر می‌ماند و تقارن آن را به هم نمی‌زند. معهذا ممکن است روزنه‌های جدید به وضع نامرتب قرار گیرند و تقارن گرده را به هم بزنند. مثلاً در گرده‌های سته فانوپوره شیارهای جدید نئوسیون بین شیارهای طبیعی گرده قرار گرفته و بین شیارها فضاهای نامتساوی به‌وجود آورده است.

بنابراین گرده‌شناسی کمک مهمی برای تحقیق درباره گونه که واحد اساسی رده‌بندی است می‌نماید ولی کمک این علم به رده‌بندی گیاهی به همین جا خاتمه پیدا نمی‌کند چون گرده‌شناسی در تشخیص واحدهای بالاتر از گونه نیز مؤثر می‌باشد. برای توضیح چند مثال ذکر می‌گردد.

وضعیت تک‌لپه‌ایها و دولپه‌ایها با معیارگرده‌شناسی

گرده‌شناسی خط فرضی بین گیاهان تک‌لپه‌ای و دولپه‌ای را مورد تردید قرار داده و اساسی بودن این طبقه‌بندی را که سالها راهنمای گیاه‌شناسان بوده متزلزل ساخته است.

تک‌لپه‌ای را در خانواده دولپه‌ای پی‌پراسه مشاهده و ذکر نموده‌اند و اخیراً گرده‌شناسی نیز همین اختلافات را تأیید نموده است.

حدود خانواده‌های گیاهی با معیارگرده‌شناسی

گرده‌شناسی به نزدیکی بعضی از گیاهان خانواده‌های مختلف کمک کرده و از این جهت موانعی را که سبب جداشدن خانواده‌ها از یکدیگر شده است در بعضی موارد برطرف ساخته است. مثلاً مشاهده شده است که در بین گیاهان خانواده اوفوربیاسه گرده بعضی از جنسها مانند کروتون یا کرچک هندی با گرده خانواده‌های کالیتریکاسه و تیملیاسه شباهت داشته و گرده برخی دیگر از جنسها شباهتی با گرده خانواده تی‌لیاسه دارند.

جنسهای یک خانواده با معیار گرده‌شناسی

گرده‌شناسی در بسیاری از موارد نشان داده است که گیاهان یک خانواده را می‌توان به چند زیر خانواده که شباهت گرده‌ای خاصی با یکدیگر دارند تقسیم نمود. مثلاً تقسیم خانواده اولماسه به دو زیر خانواده سل‌تی‌دوئیده و اول‌موئیده با استفاده از گرده‌شناسی میسر است. همچنین در این خانواده تعیین وضع جنس زل‌کووا که بین دو زیر خانواده فوق است با مطالعه گرده معلوم می‌گردد در صورتی که طرح گل جنس فوق‌الذکر نمی‌تواند به این آسانی و وضوح محل آن را تعیین نماید.

تعیین محل یک جنس در رده‌بندی با معیارگرده‌شناسی

گرده‌شناسی در بسیاری از موارد قادر است تعلق گیاه نامعلوم را به خانواده و جنس مربوط تعیین نماید. برای مثال اخیراً گرده گیاهی را که از تانگانیکا آورده بودند به دانشمند معروف گرده‌شناسی ارت‌مان ارائه دادند. چون تشخیص نمونه گیاه از طریق مطالعه خواص مورفولوژیکی مشکل به نظر می‌رسد مطالعه گرده بدون در نظر گرفتن اختصاصات گیاه مربوطه نشان داد که این گیاه به یکی از دو جنس خانواده ساکسی‌فراگاسه که هریک فقط یک گونه دارند تعلق دارد و این دو جنس عبارتند از مون‌تی‌نیا، بومی آفریقای جنوبی و گره‌وآ بومی ماداگاسکار. جالب آنجاست که این گیاه در مؤسسه کیودر انگلستان مطالعه شد و تعلق آن به جنس دوم معلوم گردید.

رده‌بندی گونه‌های یک جنس با معیار گرده‌شناسی

چنین به نظر می‌رسد که گرده‌شناسی می‌تواند کمک بزرگی به تعیین گونه‌های یک جنس بنماید. مثلاً گونه‌های جنس پولی‌گونوم از نظر گرده‌شناسی به دو زیر جنس طبیعی تقسیم می‌شوند. رده‌بندی بعضی از جنسها ظاهراً بدون استعانت از گرده‌شناسی غیر ممکن به‌نظر می‌رسد.

گرده‌شناسی و رابطه آن با تکامل گیاهان

گرده‌شناسی از دو راه با تکامل گیاهان ارتباط دارد و به تعیین تاریخچه تکاملی که در اعصار گذشته پیموده شده است کمک می‌کند.

اولاً ابتدا گونه‌ها یا جنسهایی را که از نظر تکاملی جایگاهشان معلوم شده است مطالعه و دیرینه‌شناسی گیاهان مطالعه شده را از نظر گرده‌های آنها تعبیر می‌نمایند. سپس گونه‌هایی را که می‌خواهند از نظر تکاملی مطالعه کنند در نظر گرفته از نوع گرده چنین گیاهانی آنها را در رده‌بندی‌ای که قبلاً شده است جا می‌دهند. وان‌کامپو در تحقیقات درخشان خود بر روی گیاهان خانواده آبیه‌تینه در ابتدا نوع گرده گیاهان راسته کوردائی‌تالها را که جزء اجداد گیاهان مورد نظر شناخته شده‌اند مطالعه نمود و سپس گرده گیاهان دیگری را که مسلم بود هریک در درجه مختلفی تکامل هستند بررسی کرد و در نتیجه معلوم داشت کدام اختصاصات گرده دلیل تکامل تدریجی آنها می‌باشد. نتیجه مطالعات او تعیین تغییراتی در گرده است که تکامل آن را مشخص می‌کند. این تغییرات طبق نظریه وی او از این قرار است:

۱- ازدیاد طول گرده

۲- حذف دستگاه هوایی گرده به شرح ذیل

الف) حذف کیسه هوایی

ب) حذف برآمدگی سرتاسری حاشیه‌ای

ج) تقلیل ضخامت کالوت

د) ازدیاد سطح کالوت

هـ) سادگی انتین

وان‌کامپو سپس کلیه گونه‌های مختلف گیاهان خانواده آبیه‌تینه را دقیقاً و

مشروحاً مطالعه کرد و هریک را در جایگاه خود در سیستم رده‌بندی تکاملی قرار داد و نتایج جالبی که مبین ارتباطات خویشاوندی و تکامل این گیاهان بود کسب کرد. گو آنکه مطالعاتی از این قبیل در مورد بازدانگان دیگر شده و با موفقیت توأم بوده است، معهذا در ذیل فقط نتایجی که مطالعه مخروطیان به دست داده است ذکر می‌گردد. در این خانواده پنج مسیر تکاملی مختلف تشخیص داده شده است از این قرار:

۱- مسیر تکاملی کاجها (پی‌نوس) در ابتدای خود اپی‌سه‌آ را منشعب نموده است.

۲- مسیر تکاملی تسوگا به موازات مسیر فوق جلو آمده است.

۳- مسیر تکاملی سدروس که آبیسها را منشعب کرده است.

٤- مسیر تکاملی پسودوساز که در انتهای خود که‌ته‌له‌ریا را منشعب کرده است.

۵- مسیر لاریکس که در ابتدای خود پسودوتسوگا را منشعب نموده است. سه مسیر اخیر از نظر تکاملی جدید می‌باشند و به همین جهت متقارب به نظر می‌رسند.

ثانیاً روشی که در زیر بیان می‌شود برعکس روش فوق است به این معنی که ابتدا گرده گیاهان مورد بررسی را کاملاً مطالعه نموده و آنها را در یک سری که حتی‌الامکان مسیر تکاملی را نشان می‌دهد قرار می‌دهند. نمونه این قبیل مطالعات از وودهاوس ذکر می‌گردد. این دانشمند گیاهان خانواده آبروزیه را مطالعه کرده آنها را در یک ردیف منطقی از جنس اوکسی‌تنیا تا جنس گزان‌تیوم قرار داد. اختصاصی که گرده این گیاهان دارند و بر طبق این اختصاص آنها را مرتب نمود عبارت از کاسته‌شدن تدریجی ضخامت دیواره و همچنین کوچک‌شدن طول خارهای دیواره بود.

شادفو پس از مطالعاتی در همین زمینه به این نتیجه رسید که گرده گیاهان خانواده فلاژلاریاسه شباهت زیادی به گیاهان خانواده گرامینه دارند. همین مطالعه این سؤال را پیش آورد که اصل گیاهان خانواده گرامینه کدام است و این فرضیه مطرح شد که در سابقه تکاملی خانواده گرامینه اجداد فلاژلاریاسه وجود داشته‌اند. نتیجه این فرضیه پیدایش نظریه‌ای است که طبق آن گرامینه را منشعب از کومه‌لی‌ناسه یا خانواده برگ بیدیها می‌دانند.

تکامل دانه‌های گرده

با استفاده از نظریات دانشمند مشهور دیرینه‌شناسی گیاهان، پل‌برتراند، تکامل دانه‌های

گرده به شرح ذیل خلاصه می‌شود:

اسپور در سرخسهای اولیه

اسپورها چهار به چهار تشکیل می‌گردند و به هر چهار اسپور هم‌زاد یک تتراد می‌گویند. مرکز هریک از اسپورها بر روی یکی از چهار رأس یک هرم مثلث‌القاعده منظم فرضی قرار دارد. بنابراین چهار دانه گرده به وسیله سطحی که نزدیک به مرکز این هرم مثلث‌القاعده فرضی است و قطب نزدیک نام دارد به هم متصل می‌باشند. در اسپورهای اولیه هر اسپور در محل اتصال با اسپورهای سه‌گانه دیگر در قطب نزدیک دارای سه سطح کوچک بوده است که به وسیله یک شیار سه انشعابی از هم جدا می‌شده‌اند ولی در قطب دور چین برآمدگی دیده نمی‌شود.

شکفتن پوسته اسپور در هنگام جوانه‌زدن از محل قطب نزدیک و در امتداد شیار سه انشعابی میسر بوده است. سطح نزدیک دارای شیار بزرگی بوده است که در طول آن جدار گرده نازک بوده و قابلیت چین‌خوردگی و اتساع داشته است.به نظر می‌رسد که این نازکی جدار جهت تغییر حجم دانه گرده در برابر شرایط مختلف حرارت و رطوبت محیط بوده است. این نوع گرده مربوط به سرخسهای اولیه بوده است ولی در سرخس اوس‌موندا و همچنین در سرخسهای بذر دار که جزء پیش بازدانگان هستند نیز دیده می‌شود.

اسپور در سرخسهای دیگر

در سرخسهای دیگر از جمله سرخسهای امروزی فقط شیار نزدیک سه انشعابی برجا می‌ماند و یا آنکه به فرورفتگی واحدی تبدیل می‌گردد (شکل ٦-٣) و گاهی هم به‌کلی از بین می‌رود.

در گرده گیاهانی که نیای بازدانگان هستند از قبیل ژینگ‌کوسی کاس و کوردائی تالها دستگاه مخصوص شکفتن که در سطح نزدیک قرار دارد بسیار کوچک شده و فقط اثری از آن باقی مانده در بعضی موارد به کلی از بین رفته است. شیار سطح دور بر جای مانده و در آن واحد عمل تنظیم حجم گرده و همچنین شکفتن دانه گرده را عهده‌دار است.

بسیار کوچک شده و بالاخره از بین می‌رود. برآمدگیهای اطراف شیار سطح دور گیاهان استفانوسپرمه و بال گرده‌های اولیه در گیاهان راسته کوردائی تالها از این قبیل زوائد هستند.

به‌طوری که دیده می‌شود بازدانگان از نظر شیار سطح دور وضع دقیق و مشخصی ندارند. ضمناً وجود بال نیز در این دسته از گیاهان از نظر تکاملی دارای وضع روشن و مستقلی نیست. از همین جهت باید وضع گرده بازدانگان را در بین کلیه گیاهان وضع استثنائی دانست.

زائده‌هائی که شیار قطب دور را احاطه می‌نماید در بازدانگان دارای چهار شکل متفاوت است که ذیلاً به اختصار شرح هریک داده می‌شود:

۱- درآروکاریا یک حلقه اکسین ضخیم.

۲- در مخروطیان و پودوکارپاسه، دو یا سه کیسه دیده می‌شود که تبدیل به دستگاه هوایی می‌گردند.

۳- در تاک سودیاسه و کوپرساسه به پایه سوراخ داری تبدیل می‌شوند.

٤- در تاکساسه شیار سطح دور بسیار کوچک شده و یا از بین رفته است و به همین جهت هیچگونه زوائدی در آن نیست.

گرده‌هایی که فاقد دستگاه مخصوص شکفتن هستند دارای غشاء داخلی (انتین) ضخیم هستند که در وقت تندش گرده آماس کرده و اکسین را که نازک است می‌ترکاند.

به‌طوری که دیده شد سطح دور دانه گرده در بسیاری از گیاهان دارای شیاری است و این شیار در گیاهان مختلف دستخوش تغییراتی می‌گردد. این تغییرات مشخص هستند. مثلاً در گیاهان خانواده کلاسی‌دوسپرمه این شیار به تدریج کوچک می‌شود، به‌طوری که در جنس ولوی‌چیا کوچک و در جنس افدرا به‌کلی از بین می‌رود.

کشف برآمدگیهای طولی مذکور در بالا برای اولین‌بار در گرده‌های فسیلی که اخیراً در رسوبات لیاس تحتانی حوزه پاریس پیدا شده‌اند، کمک بزرگی به تعیین اختصاصات تکاملی نموده است. گرده فسیل ذکر شده از یک طرف سه شیار طولی داشته است که شیار میانی آن بزرگ و دو جانب آن مدور بوده است و از طرف دیگر برآمدگیهای طولی به موازات شیارها داشته است که شبیه برآمدگیهای کلامی دوسپرمومها

می‌باشد. در پای هریک از این برآمدگیهای طولی دو شیار کوچک دیگر وجود دارد. به‌نظر می‌رسد که این دو شیار ثانوی زمانی ظاهر شده‌اند که ظهور برآمدگیها فشاری بر سطح دانه گرده وارد آورده و بعداً سبب از بین رفتن آنها شده‌اند. بعدها هم که برآمدگیها به کلی از بین رفتند، شیارهای ثانوی بزرگتر شده و نوع گرده معروف به تری‌کول‌پوره را به‌وجود آورده‌اند که در آن شیار در سطح دور موجود است و دو شیار جانبی. این فرضیه نشان می‌دهد که توجیه اعضای یک گیاه فسیل با در نظر گرفتن مورفولوژی تطبیقی سبب بروز و ظهور مسائل اساسی می‌گردد.

گرده در نهاندانگان

در گیاهان گل‌دار، دو شکل اساسی گرده موجود است که هریک جداگانه شرح داده می‌شود.

۱ـ گرده تک‌لپه‌ایها

شیار سطح دور در گرده تک‌لپه‌ایها کاملاً مشخص و محدود است. تغییرات آن که در خانواده‌های مختلف دیده می‌شود از این قرار است: در خانواده‌های لیلیاسه و پالماسه و بعضی از خانواده‌های دیگر نازک می‌گردد. در خانواده گرامینه تبدیل به سوراخی می‌شود و در خانواده‌های موزاسه و کاناسه به کلی از بین می‌رود. گرده در خانواده‌های اخیر دارای انتین ضخیم است و از این جهت شبیه گرده‌های بدون سوراخ بازدانگان است.

نوع گرده خانواده‌های دولپه‌ای ذیل نیز مشابه با انواع فوق است: ماگنولیاسه، پی‌پراسه. ضمناً می‌توان جنس نمفارا که در اطراف شیار آن حلقه‌ای موجود است جزو همین نوع گرده دانست.

۲ـ گرده دولپه‌ایها

آثار دو نوع شیار مذکور در جنس شیزاندر دیده می‌شود. در این جنس علاوه بر شکل سه انشعابی در سطح نزدیک که در اینجا شیاری شکل است، سه شیار جانبی دیگر بر روی پهلوی گرده دیده می‌شود.

به‌نظر می‌رسد که گرده‌های ذیل نیز با شکل شرح داده شده در بالا ارتباط داشته

باشند.

۱- گرده دری‌میس که به گرده دولپه‌ایهای تک‌لپه‌نما نزدیک است.

۲- گرده رازیانه که فقط دارای یک شیار سطح نزدیک می‌باشد.

۳- گرده دولپه‌ایهای دیگر که در آنها فقط سه شیار جانبی برجا می‌ماند و این شیارها به اشکال مختلف در می‌آیند.

ارزش حقیقی این مطالعه آن است که جای هریک از شیارها و اشکال مختلف آنها را در تکامل گرده از ابتدای ظهور آن در هرم اصلی پیدا کنیم. از مطالب فوق لزوم تجدید نظر اساسی در علم رده‌بندی استنباط می‌شود چون گرده‌شناسی محقق را به طرف سیستماتیک جدیدی هدایت می‌کند. در این رده‌بندی جدید اطلاعات ذیل جزء مطالب اساسی خواهد بود:

۱- گرده بازدانگان در برابر گرده گروههای دیگر مستقل بوده و با هیچیک از آنها ارتباط مستقیمی ندارد. اصل گرده بازدانگان معلوم نیست و در بین گرده‌های بسیار ابتدایی و کم تکامل مفقود می‌گردد.

۲- گرده‌های نهاندانگان دارای انواع مختلفی می‌باشند. این اختلافها ظاهری و جدید نیستند بلکه از اعماق دورانهای گذشته زمین‌شناسی سرچشمه می‌گیرد. مطالعه این گرده‌ها نشان می‌دهد که نهاندانگان یک طبقه خالص نیستند.

۳- گرده گیاهان خانواده ماکنولیاسه شباهتی به گرده‌های تکامل نیافته دولپه‌ایها دارند. این حقیقت نظریه بسیاری از علمای رده‌بندی جدید را تثبیت و تأیید می‌نماید.

طول عمر و پراکنش گرده

گرده بعضی از گیاهان عمر کوتاهی دارند و پس از تولید خیلی زود قوه نامیه خود را از دست می‌دهد و می‌میرد، در صورتی که گرده گیاهان دیگر می‌تواند به مدت مدیدی حتی چندین سال زنده بماند چنانکه توانسته‌اند دانه‌های گرده را تا مدت پانزده سال زنده نگه دارند.

در مطالعات صورت گرفته نشان داده است که گرده گیاهان مورد آزمایش تحت نفوذ هورمونها و اشعه‌های مختلف فعالیت حیاتی متفاوتی از خود ظاهر می‌سازند. بدین معنی که گرده‌ای که ظاهراً مرده است و در محیطهای کشت معمولی لوله‌ای از خود

خارج نمی‌کند، پس از آنکه بعضی از هرمونها به محیط کشت افزوده گردد به فعالیت می‌افتد.در مطالعات دیگران به پوشه‌های محتوی گیاهان خشک یک هرباریوم توسل جسته و دانه‌های گرده گیاهان خشک شده را با ذکر تاریخ جمع‌آوری گیاه استخراج می‌کنند. سپس گرده‌ها را در محیط مناسب کشت داده و طول عمر آنها را یادداشت نموده‌اند.

در نتیجه مطالعات مختلف معلوم شده است که طول عمر گرده کلرپا کریسناتا که یک گرامینه (خانواده گندمیان) است فقط یک روز می‌باشد. عمر گرده بارهنگ انگلیسی یازده روز و راش چهل و یک روز است. برای مطالعه گرده آن را به وسیله ماده جاذب‌الرطوبه خشک و در یخچال در حرارتی معادل صفر درجه سانتی‌گراد نگاه می‌دارند.

تعداد گرده تولید شده

گرده‌افشانی به وسیله باد سبب از بین‌رفتن تعداد زیادی گرده می‌شود و شاید به همین علت است که تعداد گرده تولید شده به وسیله بعضی از گیاهان خیلی زیاد است. برای مثال گیاه آمبروزیا را ذکر می‌کنیم. در چند فصل گرده‌زایی تعداد گرده تولید شده توسط این گیاه مطالعه شد و آمار ذیل به دست آمد. در هر متر مربع زمینهای نزدیک به این گیاه در حدود هشت هزار میلیون دانه گرده وجود داشت. در یک مزرعه کوچک این گیاه که وسعتی برابر با پنجاه متر مربع دارد در مدت سه روز، نیم لیتر دانه گرده تولید گردیده و جمع‌آوری شد. یکی از محققان تعداد گرده‌ای را که این گیاه در سرتاسر ممالک متحده آمریکای شمالی تولید می‌کند در یک فصل رویش حساب و برای آن وزنی معادل یک میلیون تن ذکر نموده است.

دانه‌های گرده را در اقیانوسها حتی تا فاصله پنجاه و پنج کیلومتری از ساحل بر روی عرشه کشتی‌ها مشاهده نموده‌اند و مسلم گردیده است که این فاصله را گرده‌ها توسط باد پیموده‌اند. تعداد دانه‌های گرده که در مشاهدات سابق‌الذکر نمونه‌برداری و شمارش شده است برای هر میلی‌متر مربع ۲۱۵ عدد بوده است.

حداکثر فاصله پیموده شده به‌وسیله گرده که تا کنون اندازه‌گیری شده در حدود ششصد و پنجاه کیلومتر یعنی فاصله بین آلاسکا و ایالات شمال غربی ممالک متحده آمریکای شمالی است.

قارچها نیز قدرت گسترش خارق‌العاده‌ای دارند. مثلاً اسپورزنگ گندم در فاصله پنج کیلومتری سطح زمین دیده شده است. علاوه بر این مایر، اسپور قارچها را در فاصله دوازده کیلومتری سطح زمین در استراتوسفر در حرارت ۸۸- درجه سانتی‌گراد مشاهده نموده است.

تأثیر حرکت باد در گسترش گرده از سال ۱۹۳۳ از زمان پرواز لیند برگ مشهود گردیده است. مایر نشان داده است که طبقات جو به‌طور مساوی از گرده و اسپور باکتریها برخوردار نیستند، بلکه فاصله پنجاه تا هفتاد متری بالای سطح زمین ممکن است از این نظر عقیم باشد در صورتی که در فاصله بین سه هزار تا پنج هزار متری سطح زمین توانسته‌اند این موجودات را کشت بدهند.

گرده گندمیان ابرهایی تشکیل می‌دهند که به وسیله هواپیما تا ارتفاعات در حدود ۵۵۰۰ متری از سطح زمین دیده شده است.

آب و هوا از دو نظر بر گرده‌زایی مؤثر است:

۱- شروع فصل گرده‌زایی،

۲- تعداد گرده‌ای که روزانه تولید می‌گردد.

طبق مطالعات دورهام بهترین شرایط محیط جهت عمل اسپورزایی حرارتهای ۲۱ تا ۲۷ درجه سانتی‌گراد و مقدار نزولات تابستانه در حدود ۲۵ تا ۹۰ سانتی‌متر است. بهترین شرایط برای رسیدن و انتقال گرده روزهای آفتابی است که متعاقب شبهای کم باران باشد. روی هم رفته باد شدید و رطوبت کم برای گرده‌زایی مناسب هستند.

تولید گرده در ساعات مختلف روز متفاوت است به‌طوری که در بعضی از گیاهان آفتاب بعد از ظهرها به گرده‌زایی کمک می‌کند. ولی در گیاهان دیگر مانند آمبروزیا آفتاب صبحگاهان مؤثر است و این در صورتی است که هوای صبحگاهان بارانی و مرطوب نباشد چه در این صورت رطوبت هوا کیسه‌های گرده را بسته نگاه می‌دارد و از بازشدن آنها جلوگیری می‌کند.

استفاده از کلید برای شناسایی هاگ(اسپور) و دانه گرده

برای شناسایی هر نوع هاگ و دانه گرده ابتدا لازم است تا براساس نوع تزئینات تعداد و محل آنها دانه‌های گرده طبقه‌بندی شوند. وقتی که دانه‌های گرده در گروههای مختلف و مشخص قرار گرفتند آنها براساس نوع منافذ و شیارها و همچنین نوع و تنوع تزئینات

از همدیگر قابل تفکیک هستند. کلیدهای ارائه شده در اینجا دو شاخه‌ای بوده، بنابراین در هر محل تقسیم حالت به وسیله علامتهای a و b مشخص شده‌اند. تا آنجایی که امکان داشته است فقط صفات یا مبهم‌بودن آنها در دانه گرده و هاگ مدنظر قرار نگرفته است. پس از اینکه هر گیاه تیپ مشخصی از دانه گرده را به خود اختصاص داد برای آشنایی بیشتر با آن شکل دانه گرده همراه با تاکسونی که آن صفت را حمل می‌کند در جلو کلید مشخص می‌گردد. باید یادآوری شود که فقط استفاده از شکلها برای تعیین تیپ گرده کافی نیست لذا توصیه می‌شود برای هر شکل توضیح مربوطه نیز مدنظر قرار گیرد. در بعضی از موارد به ویژه زمانی که دانه‌های گرده به‌خوبی تهیه نشده و مورفولوژی مبهمی دارند یا اینکه به خانواده‌های گیاهی با گونه‌های متنوع (مثل روزاسه و کمپوزیته) تعلق دارند، شناسایی بدون وجود دانه‌های گرده تیپ مشکل و یا غیرممکن خواهد بود. به‌طور ایده‌آل همه دانه‌های گرده شناسایی شده توسط کلید و مقایسه شده با شکل آنها باید با نمونه‌های تیپ مطابقت داده شوند. وقتی که با دانه‌های گرده تثبیت شده بر روی ژل گلیسیرین سر و کار داریم ممکن است این مشکل به‌وجود آید که محور قطبی و قطبهای دور و نزدیک گرده به دلیل نحوه قرارگرفتن آنها بر روی لام به خوبی مشخص نباشند در این حالت لازم است که با فشار ملایمی بر روی لامل دانهٔ گرده اندکی جابه‌جا شود تا در جایگاه واقعی و دید حقیقی قرار گیرد. هاگهای تعدادی از نهانزادان آوندی و خزه‌ها در اینجا در گروهی از تزئینات قرار گرفته است که با این ویژگیها می‌توان دانه گرده گیاهان گلدار را از هم جدا کرد. به عبارت دیگر معیارهای استفاده شده برای طبقه‌بندی و جداسازی گرده اسپور نهانزادان آوندی، خزه‌ها و گیاهان گلدار یکی در نظر گرفته شده است. تلاش شده تا از اندازه‌های حداقل استفاده شود به دلیل اینکه اندازه دانه گرده و تزئینات آن در اثر استفاده از تیمارهای مختلف در نمونه‌های حتی یک گونه تغییر می‌کند. توضیح این که کلید براساس نمونه‌های طراحی شده که با KOH (هیدروکسید پتاسیم) پیش تیمار شده و سپس استولیز گردیده به وسیله مخلوطی از اسید سولفوریک آنهیدریک استیک و در ادامه به وسیله گلیسیرین تثبیت شده‌اند. گفته شده که هیدروکسید پتاسیم باعث تورم دانه گرده و ممکن است که حدود ۲۵ درصد اندازه گرده را افزایش دهد. دانه‌های گرده تثبیت شده در ژل گلیسیرین همیشه بزرگتر از دانه‌های گرده تثبیت شده در روغن

سیلیکون به‌نظر می‌رسد بنابراین محققین باید نهایت دقت را در مورفومتری و استفاده از اندازه‌ها در آنالیز دانه‌های گرده بنماید. گلیسیرین حتی ممکن است در مقایسه با سیلیکون باعث یک و نیم برابرشدن اندازه دانه‌های گرده شوند. کلید تهیه شده در اینجا براساس دانه‌های گرده گونه‌هایی از آمریکای جنوبی اروپای جنوب غربی و تعدادی از مناطق مدیترانه‌ای می‌باشد و چیزی بالغ بر ٤٥٠ گونه را در بر می‌گیرند.

بزرگنمایی استاندارد ۱۰۰× برای بیشتر نمونه‌های مطالعه شده با میکروسکوپ نوری (LM) در نظر گرفته شده است. البته در مواردی که دانه‌های گرده خیلی بزرگ بوده‌اند از بزرگنمایی کوچکتر (مثلاً ۵۰×) هم استفاده شده است. از طرفی در نمونه‌های خیلی کوچک از بزرگنمایی ٤۰۰× و ۵۰۰× استفاده شده است. استفاده از بزرگنمایی استاندارد ۱۰۰× این اجازه را به ما می‌دهد تا بتوانیم دانه‌های گرده را به راحتی مقایسه نماییم. از طرفی این مقایسه دقیق این امکان را می‌دهد تا بتوانیم اندازه واقعی دانه گرده و تزئینات آن را داشته باشیم و برای آن معیاری در حد میکرومتر یا میلی‌متر تعریف نماییم. مثلاً هر هزار میکرومتر یک میلی‌متر در نظر گرفته می‌شود. به‌عنوان مثال در گونه‌های آرمریا ماریتیما و لیمونیوم ولگار شعاع دانه گرده ۷۲ میلی‌متر، ضخامت اگزین ۹ میلی‌متر و بلندی عناصر تزئینی کمتر از یک میلی‌متر است. بنابراین قطر دانه گرده ۷۲ میکرومتر و ضخامت اگزین ۹ میکرومتر خواهد بود.

در تصاویر و شکلهایی که توسط میکروسکوپ الکترونی اسکن (SEM) تهیه شده‌اند، دستگاه قادر است تا به‌طور خودکار اندازه دانه گرده را برحسب میلی‌متر و میکرومتر مشخص نماید. بزرگنمایی در این میکروسکوپها نیز استاندارد بوده و از ۱۰۰× گرفته تا ۸۰۰۰× قابل تغییر است. این ویژگی اندازه‌گیری آسان دانه گرده و مقایسه منطقی آنها را با همدیگر امکان‌پذیر می‌سازد.

کلید اصلی برای گروههای مختلف هاگ و دانه گرده

1a- دانه‌های گرده به هم چسبیده و گروهی (چندتایی)

دو دانه گرده ← دیاد

چهار دانه گرده ← تتراد

بیشتر از چهار دانه گرده ← پولیاد

1b- دانه‌های گرده به‌صورت منفرد (تک‌تایی) ← ۲

۲a- دانه گرده فاقد تزئینات (شیار یا روزنه) ← ۳

۲b- دانه گرده دارای تزئینات (شیار، روزنه یا ترکیبی از هر دو) ← ۵

۳a- تزئینات به صورت برآمدگیهای توخالی از پیکره اصلی

۳b- غشاء دانه گرده فاقد برآمدگیهای توخالی از پیکره اصلی ← ٤

٤a- دانه گرده در اثر تزئینات تورینه‌ای زیاد به وسیله مناطق فشرده از هم جدا می‌شوند لذا شکل دانه گرده نامشخص است.

٤b- دانه‌های گرده فاقد تزئینات تورینه‌ای زیاد بوده و در اثر عدم وجود تزئینات شکل آن واضح و مشخص است.

۵a- انشعابات تزئینات سه تایی و به شکل Y می‌باشد

۵b- تزئینات کم و بیش دایره‌ای (روزنه) یا به شکل تخمرغی ← ٦

تزئینات کشیده و باریک (شیار) هستند. تزئینات همچنین می‌تواند مخلوطی از روزنه و شیار باشد.

٦a- دانه گرده فقط دارای روزنه ← ۷

٦b- دانه گرده فقط دارای شیار یا ترکیبی از شیار و روزنه ← ۹

۷a- دانه گرده دارای یک روزنه ← Monoporate

۷b- دانه گرده دارای بیشتر از یک روزنه ← ۸

۸a- دانه گرده با روزنه‌های مرتب شده در محور استوایی:

دو روزنه‌ای (دو منفذی) ← Dezonoporate

سه روزنه (سه منفذی) ← Terizonoporate

چهار روزنه در یک محور استوایی ← Tetrozonoporate

پنج روزنه در یک محور استوایی ← Pentazonoporate

شش روزنه در یک محور استوایی ← Hexanoporate

۸b- دانه گرده در تمام سطح غشاء پراکنده است و با فاصله از هم قرار دارد

چهار روزنه‌ای ← Tetrapantoporate

پنج روزنه‌ای ← Pentapantoporate

شش روزنه‌ای ← Hexapantoporate

بیشتر از شش روزنه ← Polypantoporate

۹a- دانه گرده فقط دارای شیار

۹b- دارای یک روزنه و یک شیار ← ۱۰

۱۰a- دارای یک شیار آزاد ← Monocolpate

۱۰b- دارای بیش از یک شیار ← ۱۱

۱۱a- شیارها به هم چسبیده و به صورت ترکیب ← Cyncolpate

۱۱b- شیارها در انتها آزاد هستند ← ۱۲

۱۲a- شیارها در منطقه استوایی دانه گرده مرتب شده‌اند

دو شیار در هر منطقه ← Dizonocolpata

سه شیار در هر منطقه ← Trizonocolpate

چهار شیار در هر منطقه ← Tetrazonocolpate

پنج شیار در هر منطقه ← Pentazonocolpate

بیشتر از شش شیار در هر منطقه ← Polyzonocolpate

۱۲b- دانه گرده شیاردار با شیارها پراکنده در تمام سطح دانه گرده

دانه گرده چهار شیاره ← Tetrapantocolpate

دانه گرده پنج شیاره ← Pentantocolpate

دانه گرده شش شیاره ← Hexapantocolpate

دانه گرده دارای بیش از شش شیار ← Polypantocolpate

۱۳a- دانه گرده دارای تعدادی شیار که با ← Heterocolpate
روزنه‌ها مخلوط و ترکیب‌شده‌اند

۱۳b- دانه گرده که تمام تزئینات آن از ← ۱٤
نوع شیار می‌باشد و در مرکز هر شیار روزنه قرار دارد.

سه شیار + منفذ ← Trizonocolporate

چهار شیار + منفذ ← Tetrazonocolporate

پنج شیار + منفذ ← Pentazonocolporate

شش شیار + منفذ ← Hexanocolporate

بیشتر از شش شیار + منفذ ← Polyzonocolporate

۱٤b- شیار + منفذ پراکنده در تمام سطح گرده

Tetrapantocolporate ←	چهار شیار + منفذ
Pentapancolporate ←	پنج شیار + منفذ
Hexapantocolporate ←	شش شیار + منفذ

فصل هفتم

تکوین و رشد و نمو دانه گرده

مقدمه

گرده در داخل پرچم تکوین پیدا می‌کند و در هنگام بلوغ محصولاتی از بروز ژنهای اسپوروفیتی ناشی از لایه‌های مغذی دیواره پرچم و همچنین ژنهای گامتوفیتی از هسته مولد می‌گردد. مرحله پروگامیک این نمو با وضعیت آب زدایی گرده آغاز گشته که این وضعیت یک کمک ماندگار در طی مراحل انتشار به شمار می‌رود. هنگامی که یک دانه گرده بر روی یک کلاله پذیرا بیفتد، RNA موجود، پروتئین و مولکولهای کوچک فعالی زیستی باعث رویش سریع و خارج‌شدن لوله گرده و سوراخ‌کردن و نمو در محدوده خامه گل می‌گردد. جهت چسبیدن لوله گرده بخشهایی از خامه به‌طور متوالی ترشحات چسبناکی را تولید می‌کند که لوله گرده را به خامه می‌چسباند. شواهد مستقیمی در دست است که پکتنها در چسبندگی سلول دخیل هستند.

علائمی که تنظیم‌کننده رشد لوله گرده می‌باشد و آن را راهنمایی می‌کند عبارت است از مراحل تنظیم‌کننده یون کلسیم به ویژه تنظیم رشد لوله گرده به وسیله یون کلسیم، پروتئینهای پوشش گرده و سیگنالهای لیپیدی که برای چسبیدن و رشد مورد نیاز است. در این میان فلاونولها ژنهای خاص و پروتئینها نیز نقش فعالی در رشد و نمو بازی می‌کنند. در پژوهشی به شناخت ترکیبات معدنی و آلی مؤثر بر جوانه‌زدن و تندش دانه گرده ۹ گیاه اقدام گردید که به جز ۲ مورد بقیه پاسخهایی متناسب با ساختار فیزیولوژیکی و ژنتیکی خود به تغییرات ایجاد شده داده‌اند و تقریباً به شناخت محیط کشت مناسب و رشد و رویش آنها منجر گردید.

۲۳۲۴
۲۵۴

تأثیر محیط کشت پایه، زمان و دما بر رویش دانه و رشد لوله‌های گرده

ساده‌ترین محیط کشت که توسط اولین محققین در زمینه دانه گرده مطرح گردیده بود برای مطالعات فوق استفاده شد و تأثیر هریک از مواد تشکیل‌دهنده آن به‌طور مستقل بررسی شد.

مسئله حائز اهمیت در کار با دانه گرده نوع نگهداری آن پس از برداشت از گیاه می‌باشد. عوامل مهمی در زنده‌ماندن دانه گرده در مدت نگهداری تأثیر دارند که عبارتند از رطوبت نسبی، دما و اتمسفر اطراف دانه گرده. طول عمر دانه گرده به طور منفی با رطوبت نسبی در طی نگهداری ارتباط دارد. به عبارتی کاهش رطوبت نسبی تا ٦ درصد طول عمر دانه گرده را در مدت نگهداری افزایش می‌دهد. دما نیز یکی از عوامل مهم در زنده‌ماندن دانه گرده است. هرچه میزان دما در مدت نگهداری کاهش یابد طول عمر دانه گرده بیشتر می‌شود.

هرچه فشار اتمسفر در طول نگهداری دانه گرده کمتر باشد طول عمر دانه گرده بیشتر می‌گردد. برای مثال در گونه‌هایی از زیتون که در دمای ۱۷- درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی صفر درصد در خلاء به مدت ۳۷٤ روز نگهداری شدند درصد جوانه‌زنی قبل و بعد از نگهداری یکسان بود.

در دمای ۲ درجه سانتی‌گراد درون دیسیکاتور هرچه زمان نگهداری افزایش یابد درصد دانه‌های گرده زنده کاهش می‌یابد. در تحقیق حاضر دانه‌های گرده ۹ گیاه پاسخ مشابهی در این مورد دادند و در لی‌سیانتوس، گل توری، داتوره و گلایول این مسأله آزمایش شد و به وضوح کاهش درصد جوانه‌زنی با گذشت زمان و از دست دادن آب ملاحظه گردید. در محیط طبیعی مراحل گرده‌افشانی تا لقاح در دمای پایین‌تر از ۱۰ درجه سانتی‌گراد تقریباً متوقف می‌گردد. دمای مطلوب جهت رشد و تندش لوله گرده بین ۱۵ تا ۲۱ درجه سانتی‌گراد می‌باشد.

اگرچه دمای بالاتر از ۳۲ درجه سانتی‌گراد در طبیعت سرعت کار را می‌افزاید اما به علت خشک‌شدن سطح کلاله و از بین‌رفتن کیسه رویان زیان‌آور است.

از طرفی مراحل توسعه و تکامل دانه گرده و رشد آن مبتنی بر جذب و متابولیسم قندهای گرده است که به کمک فروکتوکیناز و هگزوکیناز انجام می‌شود. فعالیت فروکتوکیناز در گرده تحت کنترل است و در طی بلوغ زیاد می‌شود در حالی که فعالیت

وجود دارد که برای اسکلت سلولی علاوه بر نقش مهم ساختاری نقش سیگنالی هم در نظر می‌گیرند. لوله گرده شامل پکتین، همی‌سلولز و سلولزی و یک لایه دوم داخلی از کالوز است. جداره کالوز در قسمت سر لوله گرده وجود ندارد. ویزیکولهایی حامل پکتین و ترکیبات دیواره سلولی به سمت نوک لوله انتقال می‌یابند که به‌وسیله یک جریان سیتوپلاسمی فعال و هماهنگ می‌شوند و به این ترتیب لوله گرده از ناحیه نوک طولش افزوده می‌شود.

بنابراین می‌توان تصور کرد اسکلت سلولی به‌طور مستقیم یا غیرمستقیم تحت نفوذ نوسانات غلظت کلسیم انتهایی است. هنگامی که یون کلسیم به داخل دیواره متصل می‌گردد یون هیدروژن آزاد شده و باعث ادامه اگزوسیتوز می‌شود. در این حالت پکتین به داخل منطقه انتهایی وارد می‌شود و در نتیجه غشاء پلاسما را می‌کشد و منجر به توسعه سر لوله می‌شود. همچنین این عمل به ورود یونهای کلسیم در انتها منجر می‌گردد که این یک سیستم خود تنظیم‌کننده است. چون یون کلسیم ورودی در داخل دیواره سلول محبوس می‌شود و غلظت یون کلسیم کاهش می‌یابد. در این حال یون کلسیم آزاد در دیواره سلول با پکتین ترکیب می‌شود که این مراحل اگزوسیتوز و رشد را آرام می‌کند. رشد لوله گرده یک عمل تنظیم شده است و هر تغییراتی که در یون کلسیم ایجاد شود قابلیت تأثیرگذاری بر فرآیندهای متعدد سلولی را دارد از جمله انتشار ویزیکولی، جریانهای سیتوپلاسمی و اسکلت سلولی. ما گرچه می‌دانیم تغییرات یون کلسیم شامل تنظیم و رشد لوله گرده است لیکن ماهیت این سیگنالها و تداخل آنها و ترکیباتی که براساس آنها عمل می‌کند هنوز ناشناخته است. اینکه یون کلسیم نیاز اساسی رشد لوله گرده می‌باشد سالهای زیادی است مورد قبول قرار گرفته، آزمایشات با استفاده از $^{45}Ca^{+2}$ نشان داده است که یون کلسیم توسط گرده جذب می‌شود و جلوگیری از جذب یون کلسیم منتج به محدود شدن سریع رشد لوله گرده می‌شود. نتایج نیز نشان داد که کاهش کلسیم محیط کشت درصد جوانه‌زنی و رشد طولی را به جز در گل توری کاهش داده است.

تأثیر بور بر رشد و رویش دانه‌های گرده

اهمیت بور به عنوان یک عامل تنظیم‌کننده در رشد و رویش لوله گرده به وسیله محققین فراوانی گزارش شده است. نتایج حاصل از کشت دانه‌های گرده در محیطهای

کشت با بور متفاوت نشان می‌دهد غلظت بور محیط کشت پایه متناسب بود و در اکثر دانه‌های گرده به جز دانه گرده لی‌سیانتوس درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده را کاهش داده است.

در محیط کم بور کالوس در انتهای لوله گرده جمع می‌شود. همچنین پکتین اسیدی در مناطق نوک در محیط کم بور تجمع می‌یابد. افزایش کمی در محتوی فنولیک و کربوکسی لیک اسید و کاهش قابل توجه در محتوی استرهای اشباع در لوله‌های گرده با بور اندک در مقایسه با لوله‌های گرده نرمال مشاهده می‌گردد. اجتماع پکتین اسیدی نتیجه افزایش کربوکسی‌لیک اسید است. بنابراین بور یک نقش تنظیمی در رشد گرده و لوله بازی می‌کند.

افزایش بور برای گلایول سمی و از رشد دانه گرده به‌طور کامل جلوگیری می‌کند (غلظت ۲۰ میلی‌مولار بور سمی است و از رشد لوله‌های گرده ممانعت می‌کند.

در حالیکه رشد دانه و لوله گرده گل توری با افزایش بور افزایش می‌یابد. علت مشاهده کاهش رشد طولی لوله گرده با افزایش بور (درلی‌سینانتوس و چای) ترکیب بور بارامنوگالاکتورونال II است که به عنوان یکی از ترکیبات فرعی دیواره اولیه سلولها می‌باشد و باعث توقف یا کندی رشد طولی لوله گرده می‌شود.

بررسی نحوه و میزان رشد و رویش دانه‌های گرده در اثر ترکیبات آلی

الف) تأثیر ویتامینها بر رشد و رویش دانه‌های گرده

بررسیها علمی نشان داده است که گرده شامل مقادیری ویتامین A، B_{12}، D، E، C و K می‌باشد. همچنین شامل اینوزیتول، بیوتین، تیامین، ریبوفلاوین، اسید نیکوتینیک، اسید فولیک و اسید پانتوتونیک نیز می‌باشد. همچنین گرده شامل ویتامین B_1، B_2 و E نیز است. رشد و رویش دانه گرده در محیط حاوی ویتامینهای گروه B (تیامین، پیروکسیدین و نیکوتینیک) بسیار کند یا متوقف می‌گردد که علت آن نیاز به مطالعات بیشتری دارد.

همچنین دانه‌های گرده نسبت به ویتامین K_1 پاسخهای متفاوتی داده‌اند. برای مثال باعث افزایش رشد و رویش در دانه گرده گل توری و کاهش رشد دانه گرده چای می‌شود که علت آن نیز نامشخص است. در برخی منابع به نقش ویتامین K_1 در

ناباروری اشاره شده است.

ب) تأثیر اسیدهای چرب اشباع و غیر اشباع بر رشد و رویش دانه‌های گرده

گرده‌افشانی و باروری موفق نیازهای قطعی برای تولید مثل جنسی در گیاهان عالی می‌باشد. آبگیری گرده در حال رویش و نفوذ در کلاله توسط لوله گرده تحت تأثیر ترشحات روی کلاله مرطوب و با به وسیله پوشش گرده در برخی گونه‌ها با کلاله خشک می‌باشد. ترشحات اجازه می‌دهد لوله گرده در داخل کلاله به‌طور مستقیم رشد کند. تحقیقات نشان داده است که لیپیدها عامل اساسی مورد نیاز برای رشد لوله‌های گرده برای نفوذ به داخل کلاله است. لیپیدها رشد لوله گرده را از طریق کنترل جریان آب به داخل گرده در گونه‌های با کلاله خشک و مرطوب هدایت می‌کند. این لیپیدها شامل مقادیر زیادی اسیدهای چرب اشباع شده و نشده می‌باشند.

اسیدهای چرب غیر اشباع مانند الئیک و لینولئیک اسید منجر به نفوذ لوله گرده نمی‌شود در حالی که تری‌اسیل گلیسیریدهای اشباع نشده سیس مانند تری‌لینولئین باعث نفوذ لوله گرده به داخل خامه می‌شود. اسیدهای چرب اشباع با زنجیره بلند برای تحریک آبگیری نقش مهمی بازی می‌کنند در حالی که لیپیدها با زنجیره کوتاه باعث عدم آبگیری کافی می‌شوند.

در جنسهای با کلاله خشک لیپیدها از اگزین خارج می‌شوند و لایه‌ای را بین گرده و سطح کلاله تشکیل می‌دهند. پوشش گرده ممکن است به ضخامت لیپیدهای مترشحه باشد و نشان می‌دهد که لیپیدها ممکن است برای نفوذ لوله گرده در گونه‌هایی با کلاله خشک مورد نیاز باشند.

از بین محیطهای حاوی ۵ نوع اسید چرب اشباع بیشترین رشد و جوانه‌زنی دانه و رویش لوله گرده در محیط کشت حاوی اسیدهای چرب غیر اشباع با زنجیره بلند دیده شد. عدم رشد و یا کاهش شدید رشد دانه و رویش لوله گرده در محیط حاوی اسید لینولئیک مشاهده گردید. نتایج فوق در تأیید نقش اسیدهای چرب اشباع و غیر اشباع بر رشد و تندش دانه‌های گرده می‌باشد.

ج) تأثیر اسید اگزالواستیک بر رشد و رویش دانه گرده

اسید اگزالواستیک یکی از قوی‌ترین اسیدهای ارگانیک می‌باشد. این اسید با کاربردهای

زیاد در زندگی شهری و همچنین در ارگانیسمهای متعدد شناسایی شده است. تولید این اسید در گیاهان در ارتباط با فتوسنتز و متابولیسم هیدراتهای کربن می‌باشد. این اسید با کاتیونهای غیر ارگانیکی مانند پتاسیم، سدیم، کلسیم و منیزیم ترکیب می‌گردد. برای مثال همان گونه که کلسیم برای رشد و نمو خیلی اساسی است در غلظتهای بالاتر سمی است. ترکیب کلسیم با اگزالیک و تشکیل کریستالهای اگزالات کلسیم به عنوان عاملی برای سمیت زدایی مقادیر اضافی کلسیم و نیز مهار سمیت اگزالواستیک در گیاهان می‌باشد.

تأثیر بازدارنده و یا کاهش‌دهنده رشد و رویش دانه گرده در محیط کشت حاوی اسید اگزالواستیک نیز بر مبنای ترکیب با کلسیم و در نتیجه توقف رشد دیواره سلولی می‌تواند قابل تفسیر باشد. بررسی نتایج افزودن عصاره کلاله و خامه گلایول و عدم رشد دانه گرده نشان از نیاز به مواد با سیگنالهایی است که در محیط آزمایشگاهی تأمین نشده است. بررسی نتایج حاصل از گرده‌افشانی مصنوعی دانه گرده گلایولی که در محیط کشت حاوی عصاره کلاله و خامه خود رشد نکرده است، در محیط طبیعی و روی کلاله و خامه رشد و رویش داشته و لوله گرده تا انتهای خامه نیز نفوذ کرده است. بررسی رشد دانه گرده لی‌سیانتوس روی سطح برگ روشن می‌سازد که در این حالت رشد انجام می‌گیرد ولی برای جهت‌دار نمودن آن به برخی لیپیدها مثل تری‌لینولئین نیاز می‌باشد تا لوله‌های گرده به داخل فضای داخل سلولی برگ نفوذ کنند. بنابراین دانه گرده بدون توجه به نوع سلولی که گرده با آن روبرو است رشد می‌کند و این نوع لیپیدها باعث رشد جهت‌دار لوله گرده می‌شوند.

رشد و نمو دانه گرده

رشد دانه‌های گرده گیاهان گلدار در بساک صورت می‌گیرد. یک بساک جوان شامل یک توده هموژن از سلولهای مریستمی است که به وسیله یک اپیدرم احاطه می‌شود. به علاوه رشد و نمو بساک شامل نتیجه تمایز اولیه سلولهای بافتهایی با تخصص‌یافتگی بالا می‌باشد. بعضی از انواع این سلولها هنگامی که بقیه سلولها در حال از بین رفتن هستند شروع به تمایز می‌کنند. وقایع تمایز و از بین رفتن در یک فاصله زمانی و مکانی در یک بساک روی می‌دهد و نتیجه آن رشد و نمو و پراکنش دانه‌های گرده است.

از سلولهای جداکننده دو کیسه گرده هر نیمه بساک در طول استومیوم می‌باشد (دیواره اینتراسپورانژیال / سلولهای کروی خوشه‌ای). وقایع تمایز بافتی بساک مشتقات لایه‌های هیپوردرمال L_1 را محدود می‌کند. در ادامه رشد بساک به نظر می‌رسد که چهار لوب و چهار گروه از سلولهای ارکوسپوریال، چهار میکروسپرانژ مشابه (یکی در هر لوب بساک) با اختلاف در موقعیت هیپودرمال ظاهر می‌شوند. سلولهای ارکوسپوریال به آسانی از دیگر سلولها به وسیله سیتوپلاسم متراکم و هسته بزرگ قابل تشخیص است. سلولهای ارکوسپوریال به صورت پری‌کلینال به شکل یک لایه جداری اولیه خارجی و یک لایه اسپوروژن اولیه داخلی تقسیم می‌شوند. تعدادی از تقسیمات پری‌کلینال دستحوش تغییر می‌شود. ۲ یا ۳ لایه میانی و آستر خارجی تپتوم خارج از سطح لکوسهای بساک از اندتسیوم ناشی می‌شود. لایه‌های اسپوروژن اولیه تعداد کمی تقسیمات میتوزی را انجام می‌دهند و دو سلول مادر میکروسپور به‌وجود می آید و تپتوم جایگاه فعالیت متابولیکی زیاد در طی میتوز می‌باشد.

میکروسپوروژنز

میوز یکی از مهمترین وقایع در طی میکروسپوروژنز می‌باشد که منتهی به رشد و نمو دانه‌های گرده می‌شود. کاهش در تعداد کروموزومها، تسهیل ترکیب‌شدن ژنتیکی بیشترین اعمال در طی تولیدمثل جنسی هستند. بساکها یک سیستم جالب برای مطالعه میوز هستند زیرا:

الف) آنها برای انجام آزمایشات به آسانی در دسترس وجود دارند.

ب) هر بساک شامل تعداد زیادی میوز می‌باشد که کم و بیش در یک زمان قرار دارند.

ج) بساکهای مختلف جوانه یک گل اغلب هم زمانی خوبی را نشان می‌دهند از یکی از آنها می‌توان در تعیین مراحل میوز و از بقیه در آزمایشات دیگر استفاده کرد.

بساکهای *Trillium*، *Lilium* بیشترین استفاده را در آزمایشات دارند. زیرا اندازه آنها بزرگ و هم‌زمانی خوبی دارند. مراحل انجام میوز تنوع زیادی در بین گونه‌های مختلف دارد.

آغاز میوز

مرحله تغییرناپذیری میوز در پیش میوز فاز S صورت می‌گیرد. Synchronous آغاز مرحله میوز می‌باشد. با وجود مطالعات گسترده عوامل متعدد کنترل کننده میوز مشخص نمی‌باشند. بساکهای بالغ قبل از آغاز میوز به شکل کاملاً ناموفقی بزرگ می‌شوند. در چنین بساکهایی سلولهای اسپوروژن شروع به تقسیمات میتوزی می‌کنند و سلولهای پارانشیمی خالی می‌شوند. میوز به شکل محصول طبیعی نمو گلها روی نوک جوانه‌ها ظاهر می‌شود و به شکل تشکیل دانه در چنین محیطهایی آشکار می‌شود. این عمل برخی از منشاءهای تحریکات آغاز کننده میوز در دیگر قسمتهای گیاه که قبل از انجام میوز به بساک منتقل می‌شوند را تفسیر می‌کند. میتوز در بساکها بعد از شروع اولیه میوز ادامه پیدا می‌کند. در بساکها در مرحله لپتوتن چندین مرحله غیر طبیعی مشخص می‌شود. فقدان جفت کروموزومها، desunopsis، عدم تشکیل کیاسما و ناتوانی دیواره تشکیل شده اطراف میوسیتها، میوز به طور طبیعی بر روی یک ماده مغذی در بساک یا میوسیتهای جدا شده در زیگوتن یا مراحل بعدی تولید می‌شود. گزارش زیر بررسی القاء جوانه‌زنی دانه گرده در بساک بالغ می‌باشد. تکنیکهای قوی محصولات بساک / میوسیت به فهم پدیده میوز کمک می‌کند.

سنتز ماکرومولکولها

مطالعه بیوشیمیایی روی سنتز RNA و DNA و پروتئینها در طی میوز روی تعداد محدودی از گونه‌ها انجام گرفته است. اگرچه بیشتر DNA موجود در سلولهای مادر میکروسپور در طی مرحله پری‌میتوتیک فاز S سنتز می‌شود، مقدار کمی از DNA (۰/۳ درصد) در طی مرحله زیگوتن و پاکی‌تن میوز سنتز می‌شود. این یک اساس و پایه منظمی برای پدیده میوز است. جلوگیری کردن از سنتز DNA در طی زیگوتن (هنگامی که جفت‌شدن کروموزومها رخ می‌دهد) نیمه محافظتی است که تأخیر در نسخه‌برداری پروتئینهای کروموزومهایی که در فاز S نسخه‌برداری نشده‌اند را بیان می‌کند. DNA در طی مرحله پاکی‌تن سنتز می‌شود (در هنگام تشکیل کیاسما) که دارای خاصیت تعمیر در مرحله نسخه‌برداری می‌باشد.

مطالعه سنتز RNA و پروتئینها فقط بر روی تعداد کمی از گونه‌ها مانند Cosmos،

Trillum و Lilium صورت گرفته است. سنز RNA در پیش‌میوز فاز S صورت می‌گیرد. یک سری توالیهایی در سنتز RNA در طی پروفاز وجود دارد. از متافاز I به جلو تا تکمیل میوز هیچ نوع سنتزی از RNA وجود ندارد. D rop در سنتز RNA در طی پروفاز به مطالعات سیتوشیمیایی و فراساختاری بستگی دارد. انتشار یک drop متوالی در مقدار RNA از مرحله پری‌لپتوتن به جلو و دوبله‌شدن یکنواخت جمعیت کروموزومها در این مطالعات گزارش شده است. سنتز پروتئینها همچنین شباهت به الگوی سنتز RNA دارد.

سنتز پروتئینها در میوسیتهایی که به مرحله لپتوتن نزدیک می‌شوند کاهش می‌یابد و به صورت یک زیر مجموعه در مراحل میوز باقی می‌مانند. در طی دوره پیش میوز فار S تعدادی از پروتئینهای ویژه میوزی به‌خصوص هیستونها سنتز می‌شوند. یکی از پروتئینها np٤٧ می‌باشد که به طور فراوان در طی مرحله پیش میوزی اینترفاز سنتز می‌شود. در طی فاصله لپتوتن و ابتدای زیگوتن به حداکثر غلظت می‌رسد و بعد از تقسیم میوزی ناپدید می‌شود. در مطالعات ایمونولوژیکال استفاده از آنتی‌سرم np٤٧ نشان داد که این پروتئین فقط در سلولهای میوزی وجود دارد و در بافتهای رویشی دیده نمی‌شود. این پروتئین، میوتین۱ نامیده می‌شود. ظاهر شدن میوتین ۱ خشن با زمان تغییرناپذیری انجام میوز منطبق است. حدس زده می‌شود که میوزی ۱ به انجام میوتیک سلولهای ارکوسپوریال ارتباط دارد.

تشکیل شدن دوباره سیتوپلاسم

مطالعات سیتوشیمیایی و فراساختمانی تغییرات را در سازماندهی سیتوپلاسم میوسیتها در طی میوز مشخص می‌کند. چرخه میوز با یک تنزل ویژه و مهم در RNA سیتوپلاسمی و حذف قسمت اصلی ریبوزومها همراه است. تعداد ریبوزومها فقط بعد از دیاکینز به حالت اولیه برمی‌گردد (شکل ۷-۲).

بازسازی ریبوزومهای سیتوپلاسمی با تولید بسته‌های نوکلئوتید با ریبوزومها با زیرواحدهای ریبوزومی همراه می‌باشد که از هسته‌ها به طرف سیتوپلاسم بیرون می‌آیند. فقط قبل از آغاز حذف شدن ریبوزومها از سیتوپلاسم یک قسمت از سیتوپلاسم با واحدهای دوتایی یا سه‌تایی غشای دیوار چینی می‌شود. دیوار چینی سیتوپلاسمی به‌وسیله واحدهای غشایی ۱۰ تا ۱۵ درصد ناحیه سیتوپلاسمی به همراه

این گونه در طی دوباره بازسازی شدن از بین برود.

سینستیوم و جداسازی

شکل ساختمانی مهم میوز تشکیل سینستیوم سلولهای مادر میکروسپور در هر اسپرانژیوم در طی پروفاز و جداسازی بعدی سلولهای مادر میکروسپور تقسیم نشده و میکروسپورها به وسیله دیواره سلولزی می‌باشد. در بساک جوان قبل از آغاز میوز همه سلولها (لایه‌های دیواره، تپتوم و بافت اسپورانژ) ارتباطات پلاسمودسماتای بین سلولهای همان لایه و همچنین با لایه‌های مجاور را نشان می‌دهند. سلولهای تقسیم شده در هیچیک از سلولها سینکرونوس نمی‌باشند.

پس از آغاز میوز ارتباطات پلاسمودسماتایی بین لایه‌های دیواره و تپتوم و میان تپتوم و بافت اسپوروژنوس به‌طور تدریجی پاره می‌شوند. اما ارتباطات پلاسمودسماتایی میان سلولهای همان لایه باقی می‌ماند. آغاز میوز به وسیله شروع از بین رفتن دیواره اولیه سلولی می‌باشد. در ابتدا دیواره سلولی ناقص می‌باشد. تعدادی از سوراخها در محل همان پلاسمودسماتا باقی می‌ماند. این سوراخها به شکل کانالهای سیتوپلاسمی بزرگی توسعه پیدا می‌کنند (کانالهای سیتومیکتیک) و باعث ارتباط سلولهای مادر میکروسپور مجاور و همسایه با یکدیگر می‌شوند. کانالها حداکثر تمایز را در طی دوره زیگوتن و پاکی‌تن دارند و ۲۰ درصد فاصله را پوشش می‌دهند. در این مرحله بریدگی مرحله دیواره سلولی در همان فضا به حدود ۲/٤ میکرومتر می‌رسد. سیتوپلاسم و سایر اندامکها به راحتی می‌توانند از این کانالها از یک میوسیت به دیگری عبور کنند. بنابراین همه سلولهای مادر میکروسپور یک اسپرانژیوم به شکل یک جسم سیتوپلاسمی منفرد به نام سینسیتوم را تشکیل می‌دهند. سرانجام دیواره سلولی اطراف سلولهای مادر میکروسپور به کانالهای سیتوپلاسمی متصل می‌شود. این حالت در انتهای متافاز I در گونه‌هایی که تقسیم سلولهای مادر میکروسپور به‌طور متوالی در انتهای متافاز یا آنافاز II در گونه‌هایی که تقسیم همزمان صورت می‌گیرد دیده می‌شود. نتیجه اتمام تقسیم میوز تشکیل تترادهای میکروسپورها می‌باشد. همچنین گسترش دیواره سلولزی بین میکروسپورهای جدا شده نیز مشاهده می‌شود. بسته به جهت دومین تقسیم میوز تترادها ممکن است جهتهای مختلفی داشته باشند. تتراهدرال، ایزوبایلترال، خطی و T شکل که تتراهدرال در بیشتر حالت دیده شده می‌باشد.

سنسیتوم به صورت یک سیستم مؤثر در پخش مواد غذایی میان سلولهای مادر میکروسپور هر اسپرانژیوم عمل می‌کند. همزمانی میوزی قبل از تشکیل کانالهای سیتوپلاسمی برقرار می‌شود. سینسیتیوم نقشی در آغاز همزمانی بازی نمی‌کند. سینکرونی میان میوسیتها به تدریج بعد از شکستن کانالهای سیتوپلاسمی از بین می‌رود. در بعضی از ارکیده‌ها و بسیاری از خانواده Winteraceae کانالهای سیتوپلاسمی میان میکروسپورها تا میوز گرده باقی می‌مانند. بافت اسپوروژنوس در بعضی از خانواده لگومینوزه و ارکیده‌ها به‌وسیله صفحات بافت سوماتیک گسسته می‌شود و هر گروه جدا شده بافت اسپوروژنوس تشکیل یک سینسیتوم را می‌دهد. سینکرونی بین سلولهای یک سینسیتوم باقی می‌ماند. اما بین سینسیتاهای مختلف باقی نمی‌ماند. در پدوکارپوس هیچ کانال سیتوپلاسمی در طی میوز ابتدای تشکیل نمی‌شود و ارتباط سینکرونی در مرحله میوزی میان میوسیتهای یک میکرواسپورانژیوم غایب می‌باشد (شکل ۷-۳).

اهمیت جدید سازمان‌یابی و جداسازی سیتوپلاسمی

دوباره‌سازی سیتوپلاسمی در میوسیتها و جداشدن میوسیتها و میکروسپورها با یک دیواره سلولی به‌نظر می‌رسد که شکل عمومی میوز باشد. هر دوی این حالتها لزوم تغییر از حالت دیپلوفاز به هاپلوفاز را بیان می‌کند. به نظر می‌رسد از بین رفتن اسپوروفیتها برای ایجاد محیط مناسب برای حضور ژنوم گامتوفیتی لازم است . فقدان ظاهری RNA در تعدادی از ژیمنوسپرمها احتمالاً به طولانی شدن پروفاز در این گونه‌ها وابسته است. جداسازی میوسیتها به وسیله دیواره سلولی به‌نظر می‌رسد اساسی برای رشد و نمو طبیعی گرده باشد. دیواره کالوزی بسیاری از اعمال جداسازی میوسیتها و میکروسپورها را موجب می‌شود.

۱- به‌نظر می‌رسد که جداسازی برای میوسیتها به انتقال از فاز اسپوروفیت به گامتوفیت و حالت ژنوم گامتوفیتی بدون تداخل با دیگر اسپورها یا بافت اسپوروفیتی والدین لازم است. دیواره کالوزی جداسازی میوسیت / میکروسپورها را به وسیله انتخاب بعضی از ماکرومولکولها را تهیه می‌کند. برای مثال زمانی که میوسیتها به وسیله دیواره کالوزی احاطه شده‌اند، تیمیدین، فنیل آلانین و فلوئورسین دیاستات نمی‌توانند وارد آنها شوند.

سلولهای مادر میکروسپور باشد. اگزین اطراف دیواره سلولهای مادر میکروسپور را می‌پوشاند اما این پوشش در تمام طول میکروسپورهای جدا شده دیده نمی‌شود. مطالعات SEM بر روی تشکیل اگزین در پلی‌نیوم با استفاده از تکنیکهای Freeze-frac-Ture و Freeze-substitution ارتباط روشنی را بین دیواره کالوزی و قرارگرفتن اگزین نشان می‌دهد. اگزین سطح خارجی میکروسپورهای خارجی پلی‌نیوم را محصور می‌کند. بعضی از علفهای دریایی مانند Amphibolis antarctia و Halophila stipulaceae هیچگونه مورد مشخصی را اطراف تترادهای میکروسپوری نشان نمی‌دهند و دانه‌های گرده نیز هیچگونه اگزینی را نشان نمی‌دهند. همچنین موتانهای Arabidopsis که تولید دیواره کالوزی نمی‌کنند هیچ‌گونه تزئینات اگزینی را نشان نمی‌دهند.

۳- دیواره کالوزی به صورت یک منبع تغذیه‌ای برای رشد و نمو میکروسپورها به صورت کربوهیدراتهای محلول و قابل تجزیه است.

اهمیت فیزیکی یا فیزیولوژیکی جدایی در تشخیص تغییرات مسیرهای مرفولوژیکی در دیگر گروههای گیاهی دیده می‌شود. به عقیده Swamy و Desikachary هیچ سلول یا گروهی از سلولها به مسیر مورفولوژیکی جدیدی در گروههای اصلی گیاهی قدم نمی‌گذارد. آنژیوسپرمهای جلبکها معمولاً جدا می‌شوند. در گونه‌های آپومیتیک هسته‌های سلولهایی که به سوی مسیرهای امبریوژنی مبادرت می‌کنند معمولاً جداشدگی را در اطراف دیواره هسته به وسیله یک دیواره کالوزی نشان می‌دهند.

میکروگامتوژنز

دیواره سلولی میکروسپورها به وسیله فعالیت کالوزی از فعالیت باز داشته می‌شود و میکروسپورها در حفره بساک آزاد می‌شوند. اگرچه دیواره سلولی نامحلول پیش نیازی برای آزاد شدن میکروسپورها است این وضعیت ممکن است به‌طور یکنواخت باعث آزادسازی آنها نشود. این حالت در گونه‌هایی که گرده‌ها به صورت تتراد / دیادهای پارمانت آزاد می‌شوند اتفاق می‌افتد. دانه‌های گرده آرابیدوپسیس به صورت موناد آزاد می‌شود. به هر حال دو موتانی که تحت عنوان کوارتت ۱ و کوارتت ۲ خوانده می‌شوند، دانه‌های گرده را به صورت تتراد آزاد می‌کند. این حالت ناشی از یک همجوشی اگزین در مناطق اتصال میکروسپورها می‌باشد. همه دانه‌های گرده تتراد در

هر دو موتان رویش‌پذیر می‌باشند.

پس از آزادشدن تترادها میکروسپورها حاوی یک هسته در مرکز و اندامکهای سیتوپلاسمی طبیعی هستند. اسپورها به سرعت پس از آزادشدن اغلب تا ۲/۵ برابر ظرفیت گسترش پیدا می‌کنند. لایه‌های زیرین اگزین هنوز قابلیت انعطاف‌پذیری را در گسترش دانه دارد. کربوهیدراتهای آزاد شده در حفره بساک نتیجه‌ای از شکستن دیواره کالوزی می‌باشد که مواد مغذی را در طی مرحله رشد میکروسپور تهیه می‌کنند. تقسیم میکروسپورها حالت اصلی مرفولوژیکی پس از آزادشدن تترادها می‌باشد. یک واکوئل بزرگ در مرکز میکروسپور گسترش پیدا می‌کند که در این حالت هسته‌ها به طرف پیرامون رانده می‌شوند. هر دو واکوئل و عناصر سیتواسکلتی به نظر می‌رسد که در مهاجرت هسته دخالت دارند. مهاجرت هسته دوباره در سیتوپلاسم به وقوع می‌پیوندد. بیشتر پلاستها و میتوکندریها از منطقه هسته‌ها دور می‌شوند و در نتیجه قطبیت اندامکها قابل تشخیص می‌شود. عناصر سیتواسکلتی در قطبی‌شدن ارگانلها دخالت دارند. هسته‌ها دستخوش تقسیم میتوزی می‌شوند که این عمل به وسیله تشکیل یک صفحه سلولی میان هسته‌های خواهر به‌وجود می‌آید. یک دیواره سلولی میان غشاء پلاسمایی دو هسته ظاهر می‌شود وبه انتین در حاشیه می‌پیوندد. این تقسیم نامتقارن میکروسپورها باعث به‌وجود آمدن یک سلول رویشی بزرگ VC که بیشترین پلاستها و میتوکندریهای میکروسپور را دارد و یک سلول زایشی کوچکتر GC با تعداد کمتری از اندامکها می‌شود.

سلولهای رویشی و زایشی

در آغاز سلول زایشی به انتین دانه گرده متصل می‌شود. واکوئل جذب می‌شود و سلول زایشی از انتین به وسیله گسترش درونی دیواره تازه تشکیل شده جدا می‌شود. بعد از آزادشدن سلول زایشی در سیتوپلاسم سلول رویشی قرار می‌گیرد. سلول زایشی به وسیله دیواره کالوزی موقتی احاطه شده است. سرانجام دیواره کالوزی شکسته می‌شود و سلول زایشی و سلول رویشی به وسیله غشاهای سلولهای مربوطه جدا می‌شوند. مطالعات اندکی از وجود مواد دیواره‌ای غیر فیبری میان دو غشاء پلاسمایی گزارش می‌دهند. همچنین یک سری مطالعات فقدان پلاسمودسماتا را میان سلول زایشی و رویشی نشان می‌دهد. سلول زایشی در ابتدا به صورت کروی می‌باشد اما به زودی به

هسته‌های زایشی جدا شده از مواد پروتئینی پایه خاصی استفاده خواهند کرد. این مطالعه حضور ۵ پروتئین پایه‌ای خاص یا متراکم و غلیظ‌شدن در هسته زایشی با حضور توده مولکولی از ۱۸/۵ تا ۳۳ KD را نشان داد. علاوه بر این تجزیه این دو پروتئین مشخص کرد که گرچه آنها به هیستونهای H_3 و H_2B شباهت دارند. هیستونهای هسته‌ها به طور کلی قسمتهایی از واحدهای پپتیدی را نشان می‌دهند و آنتی‌بادیهای آنها با هیچیک از هیستونهای سوماتیک واکنش عرضی ندارند. یکی از پروتئینها (۲۲۰۵KD) لیزین غنی‌شده می‌باشد و دیگری (۱۸۰۵ KD) آرژنین غنی شده است. مطالعات ایمنوفلورسانس نشان داد که هر دو پروتئین فقط در هسته زایشی دیده می‌شوند و در هسته رویشی وجود ندارند (جدول ۷-۱).

جدول ۱۰-۱. تفاوتهای بین سلول رویشی و زایشی در یک دانه گرده

مشخصه	سلول رویشی	سلول زایشی
متابولیسم	فعال با مقدار زیادی RNA و سنتز پروتئین	تقریباًغیرفعال به جز برای تقسیم میتوز در گرده سه سلولی
DNA	عدم افزایش DNA	افزایش DNA
هسته	مقدار کم DNA همراه با هیستون غنی از لیزین	DNA همراه با هیستون غنی از لیزین
کروماتین	پراکنده‌پخش	خیلی متراکم

سلولهای اسپرم

در تقسیم میتوزی سلول زایشی به شکل دو اسپرم در می‌آید. در بعضی از گونه‌ها دانه‌های گرده‌ای که در مرحله دو سلولی قرار دارند سلول زایشی معمولاً در مرحله پروفاز به حالت نهفته باقی می‌ماند. در دانه‌های گرده بعضی از گونه‌ها که در مرحله سه سلولی است به صورت کامل قبل از مرحله نهفتگی تقسیم می‌شود. مطالعات میکروسکوپ الکترونی در تقسیم سلول زایشی جو مشخص کرد که تقسیم هسته‌ای سلول زایشی هنگامی که هنوز به دیواره گرده متصل است به وقوع می‌پیوندد. در مراحل ابتدایی دیواره بین دو سلول اسپرم ظاهر می‌شود و دو واحد سلولی از دیواره گرده جدا می‌شوند. سرانجام قسمتهایی از دیواره، دیواره‌های اسپرمها را که از بین رفته احاطه می‌کنند که در این حالت اسپرمها آزاد می‌شوند. مطالعات بعدی روی جو و تعداد کمی دیگر از گونه‌ها نشان داد که سلول زایشی از دیواره گرده قبل از تقسیم جدا می‌شود و صفحه سلولی منظم میان دو هسته در طی تقسیم تشکیل می‌شود. در تعدادی

دو شکلی سلولهای اسپرم و ساختمان واحد جنسی نر

به‌طور کلاسیک به نظر می‌رسد که دو سلول اسپرمی تقسیم سلول زایشی دو شکلی هستند. مطالعات اخیر در تعدادی از گونه‌ها به طور واضح اختلاف مورفولوژیکی مشخص میان دو سلول اسپرم دانه گرده را نشان می‌دهد. چنین مطالعاتی ممکن است فقط بعد از پیشرفتهای تکنولوژیکی و با کمک کامپیوتر و بازسازی اشکال سه بعدی و انتقال میکروگرافهای الکترونی نتیجه بهتری دهد. در پلامباگو سلولهای اسپرم به وسیله یک دیواره عرضی مشترک به وسیله پلاسمودسماتا به‌طور عرضی به یکدیگر متصل شده‌اند. یکی از سلولهای اسپرم SVN با هسته رویشی به وسیله یک فصل مشترک متصل شده است. همچنین دومین سلول اسپرم اختلافی را در اندازه و تعداد اندامکهای سیتوپلاسمی نشان می‌دهد. اسپرم کوچکتر که به هسته رویشی متصل نمی‌باشد. به طور میانگین شامل ۲٤ پلاستید و ٤۰ میتوکندری می‌باشد. در حالی که در اسپرم بزرگتر (svn) معمولاً هیچ‌گونه پلاستید یا تعداد خیلی کمی پلاستید و به‌طور متوسط ۲٥٦ میتوکندری دیده می‌شود. پیوند فیزیکی میان دو اسپرم و هسته‌های رویشی (اتصال همه هسته‌ها و DNA سیتوپلاسمی و واحد ژنتیکی نر) واحد زایشی نر را به‌وجود می‌آورد (MGU). MGU در پلامباگو در گرده بالغ تشکیل می‌شود و در لوله گرده رشد یافته نگهداری می‌شود.

اسپرمهای دوشکلی و MGU در بسیاری از گونه‌هایی که دارای دانه گرده سه سلولی هستند دیده می‌شوند مانند بتاولگاریس. در براسیکا دو سلول اسپرم به وسیله یک سلول مشترک متصل شده‌اند و یکی از اسپرمها با هسته رویشی (svn) تعداد بیشتری میتوکندری نسبت به دیگر سلول اسپرم (sua) دارد.

اگرچه اختلاف در محتویات در دیگر گونه‌ها ثابت نشده است، اختلاف در اندازه دو سلول اسپرم در تعداد دیگری از گونه‌ها مانند گلادیولوس و افوربیا گزارش شده است.

مفهوم MGU به گونه‌هایی که سلولهای گرده‌ای دو سلولی دارند و هسته‌های رویشی و سلول زایشی آنها به هم متصل می‌باشد گسترش می‌یابد. بعضی از گونه‌هایی که سیستم گرده‌ای دو سلولی دارند و حالت MGU را نشان می‌دهند شامل گوسیپیوم، نیکتیانا تاباکوم، پیتونیا هیبریدا، هیپاستروم ویتاتوم، رودودندرون و مدیکاگو ساتیوا.

جدول ۷-۳ . جزئیات کیفی از سلولهای دو اسپرمی در گونه پلمباگو زیلانیکا که از طریق بازسازی سه بعدی مورد مطالعه قرار گرفته است.

مشخصه	سلولهای اسپرم	واحد زایشی نر
میانگین حجم سلول (میکرومتر مربع)	٦٩/٥	٤٨/٩
میانگین سطح سلول (میکرومتر مربع)	١٤٧/٩	٨٤/٧
حجم هسته‌ای (میکرومتر مربع)	١٩/٩	١٢/١
سطح هسته‌ای (میکرومتر مربع)	٣٦٤	٢٠/٤
حجم سیتوپلاسمی (میکرومتر مربع)	٤٥/٢	٣٣/٤
تعداد میتوکندریها	٢٥٦/٢	٣٩/٨
تعداد پلاستیدها	٠/٤٥	٢٤/٣

همزمان تپتوم داخلی (رویه داخلی طرف حفره‌های بساک) از سلولهای بافت پرده‌ای بساک مشتق شده است. به‌طور کلی تپتوم یک لایه واحد می‌باشد. در بعضی از گونه‌ها، آنژیوسپرمهای گونه‌های آبزی تپتوم ٤-٢ لایه می‌باشد. سلولهای تپتال فعالیت متابولیسمی خیلی زیادی در طی دوره پیش میوزی و میوزی دارند. آنها سنتز RNA و پروتئینها را نشان می‌دهند. این حالت با حضور میتوکندریها فراوانی سیسترنهای RER و فعالیت دیکتیوزومها در سیتوپلاسم سلولهای تپتال مربوط می‌شود.

ساختمان سیتولوژیکی منحصر به فرد سلولهای تپتال آغاز افزایش در محتوی DNA را به زودی بعد از شروع میوز در سلولهای اسپوروژنوس نشان می‌دهد. این افزایش در DNA در تقسیم منظم سلولها ادامه نمی‌یابد که در نتیجه حالت غیر طبیعی سیتولوژیکی را به صورت سلولهای چند هسته‌ای، هسته پلی‌پلوئید (که به علت کامل نشدن میتوز یا تقسیم هسته‌ها می‌باشد) و پلی‌تنی نشان می‌دهد. اغلب میزان افزایش DNA در سلولهای تپتال بیشتر از ١٦ است که در سلولهای اسپوروژن وجود دارد. در خانواده‌های میموسوایدائه سلولهای تپتال به صورت بدون هسته باقی می‌مانند. در بعضی از شرایط حالتهای دو و چند هسته‌ای دیده می‌شود. دو نوع اصلی تپتوم تشخیص داده شده است. تپتوم جداری / ترشحی و تپتوم پلاسمودیال / invasive آمیبی. تفاوت زیادی در ماهیت این دو نوع سلولهای تپتال در تحلیل‌رفتن و فعالیت آنها وجود دارد. در تپتوم ترشحی سلولهای تپتوم در محل خود باقی می‌مانند و از بین بردن این نوع تپتوم در انتهای رشد دانه گرده صورت می‌گیرد. در تپتوم پلاسمودیال دیواره مماسی داخلی شکسته می‌شود و پروتوپلاست سلولهای تپتال در داخل حفره بساک وارد می‌شود. تپتوم ترشحی در دولپه‌ایها بیشتر از تک‌لپه‌ایها دیده می‌شود. طبق بررسیها

لیپیدی و پلاستیدها در داخل سیتوپلاسم قابل رویت می‌شوند. سرانجام غشاء سلول تپتال از بین می‌رود و محتوی داخل لوکال می‌شود و روی سطح گرده مانند تریفین / پولنکیت قرار می‌گیرد. در تعدادی از گونه‌های دارای ویژگی تپتوم ترشحی دانه‌های اسپوروپولنین واحدهای unisch یا اوربیکولها در سطح داخلی مماسی سلولهای تپتال قرار می‌گیرند. منشاء اوربیکولها در سیتوپلاسم سلولهای تپتال اجسام لیپیدی پیش اوربیکول است که با یک غشاء پوشیده شده است. اجسام پرواوربیکولار در زیر غشاء انباشته می‌شوند و سرانجام از سطح سلول در جایی که یک پوشش اسپوروپولنین را به دست آورده‌اند بیرون می‌آیند. اوربیکولها در گونه‌های خاصی که دارای تپتوم پلاسمودیال هستند به‌وجود می‌آیند و همچنین در تعداد کمی از گونه‌ها با تپتوم ترشحی دیده می‌شوند.

تپتوم پلاسمودیال

دیواره‌های شعاعی و مماسی داخلی سلولهای تپتال شکسته می‌شوند و پروتوپلاست به داخل حفره تکال در میان میکروسپور وارد می‌شود. در تک‌لپه‌ایهای پیشرفته این داخل‌شدن عموماً زودتر صورت می‌گیرد. در حالی که در تک‌لپه‌ایهای اولیه و دولپه‌ایها این داخل‌شدن در مرحله میکروسپو رخ می‌دهد.

یکسانی پرتوپلاستهای تپتال ممکن است باقی بماند و یا اینکه پرتوپلاستها به یکدیگر جوش بخورند و یک پری پلاسمودیوم را به‌وجود بیاورند. مطالعات فراساختمانی تپتال پلاسمودیال مشخص کرد پروتوپلاسم / پری‌پلاسمودیوم ممکن است یک فرآورده انحلالی باشند یا نباشند. اما یک واحد سازمان یافته و عملی در پراکنش طبیعی اندامکها می‌باشد. افزایش در تعداد میتوکندریها غشاء پیچ در پیچ ER در پری‌پلاسمودیوم / پروتوپلاستها گزارش شده است که این فعالیت متابولیکی زیاد را در آنها مشخص می‌کند. تپتوم پلاسمودیوم یک ارتباط زیادی با میکروسپورها / دانه گرده جوان دارد و باعث سهولت انتقال مواد از تپتوم به میکروسپورها می‌شود. در انتهای رشد گرده‌ها پروتوپلاستها / پری‌پلاسمودیوم تپتال از بین می‌رود و دانه‌های گرده به سطح پولن‌کیت می‌چسبند.

اجسام اسپوروپولنین (اوربیکولها) معمولاً در تپتوم پلاسمودیال وجود ندارند. اجسام اسپوروپولنین در تعداد کمی از گونه‌ها همراه با تپتوم پلاسمودیال وجود دارند

مانند بوتوموس و ترادسکانتیا. در بوتوموس وزیکولها به وسیله گسترش ردیفهای RER در سلولها / پروتوپلاست تولید تپتال می‌کنند که در تشکیل اجسام شبیه اسپوروپولنین و پیش اسپوروپولنین دخالت دارند.

غشاء تپتال

رشد تپتوم با تشکیل یک غشاء استولی مقاوم همراه است. اصطلاح غشاء تپتال در بعضی از گونه‌های آنژیوسپرمها هم معنی با ژیمنوسپرم است. در گونه‌هایی که دارای تپتوم ترشحی هستند غشاء تپتال معمولاً روی سطح داخلی سلولهای تپتال تشکیل می‌شود در حالی که در گونه‌هایی که تپتال پلاسمودیال دارند غشاء روی سطح خارجی تپتوم (به سوی اندوتسیوم) تشکیل می‌شود.

غشاء معمولاً از اسپروپولین زیادی ساخته می‌شود. همچنین پلی‌ساکاریدهای نامحلول مانند سلولز، کالوز و پکتین نیز به به‌نظر می‌رسد به مقدار کم وجود داشته باشند. غشاء تپتال از یک کیسه اطراف گرده در یک مرحله بعد از رشد به‌وجود می‌آید. عمل غشاء تپتال به خوبی مشخص نشده است. این غشاء به مقدار زیاد حاوی اسپوروپولنین است که ممکن است عبور آزاد مواد را به داخل و خارج توده گرده محدود کند.

نقش تپتوم

بیشتر مدارک به طور مستقیم و غیر مستقیم به وضوح نشان می‌دهد که تپتوم نقش حیاتی بر رشد گرده دارد. گرده‌های نازا (هسته‌ای / سیتوپلاسمی / محیطی) با یک تپتوم غیرطبیعی همراه است. همچنین ممکن است گرده نازا به وسیله تپتوم هدف در تکنولوژی باز ترکیبی DNA به‌وجود آید. نقش تپتوم در رشد گرده به‌نظر می‌رسد بعد از کامل شدن میوز شروع شود. اعمال اصلی تپتوم در زیر توضیح داده شده است.

تهیه مواد غذایی برای رشد گرده

تپتوم به‌طور عام به عنوان بافت پرستار برای رشد گرده شناخته شده است. تپتوم تمام اطراف بافت اسپوروژن را احاطه می‌کند. هیچ ماده مغذی بدون عبور از تپتوم وارد اسپوروژن نمی‌شود. در تپتوم ترشحی مواد مغذی از کربوهیدراتهای محلول،

آمینواسیدها و پپتیدها تشکیل می‌شوند که در لوکولار به صورت مایع آزاد می‌شوند و به صورت اگزوسیتوز یا ترشحی خارج می‌شوند و باعث رشد دانه گرده می‌شوند. در تپتوم پلاسمودیال غشاء پلاسمایی پروتوپلاست تپتال در رشد گرده و در عبور مواد از تپتوم ترشحی مؤثر می‌باشد. ذخیره مواد غذایی در گرده معمولاً با شکستن تپتوم همراه است. در سورگوم و تعدادی دیگری از خانواده پوآسه منفذ انتهایی دانه‌های گرده در مجاورت سلولهای تپتال قرار دارد. ذخیره نشاسته در گرده از منفذ انتهایی گرده آغاز می‌شود که این حالت نشان می‌دهد فرآورده‌های تپتال از میان منفذ جذب می‌شود. در تعدادی از گونه‌ها انتین در ناحیه پورال دیواره داخلی، شبه سلولهای انتقالی را تولید می‌کند. حدس زده می‌شود که دیواره داخلی جذب آب و مواد غذایی از تپتوم و لولال ثانویه بساک را تسهیل می‌کند. در آکاسیا غشاء داخلی موجود در انتین apertural در انتقال متابولیتها نیز شریک است.

شکستن دیواره کالوزی اطراف تترادهای میکروسپورها

آنزیم کالاز برای شکستن دیواره کالوزی اطراف تترادهای میکروسپور لازم می‌باشد که به وسیله تپتوم آزاد می‌شود. خود میکروسپورها از سنتز کالاز ناتوان هستند. تترادهای میکروسپورهای جدا شده از شکستن کالوز ناشی نمی‌شوند. آنالیز بیوشیمیایی کالوز در رشد بساک نشان داد که جدایی تترادها به افزایش مشخص در فعالیت کالاز وابسته است. بیشتر فعالیت در دیواره بساک متمرکز می‌شود و نه در میوسیتها. در پتروستیلیس یک لایه پروتئین مانند در دیواره مماسی داخلی سلولهای تپتال در مرحله تتراد قرار دارد. دیواره غیر طبیعی نازک می‌شود و میکروسپورها آزاد می‌گردند. حدس زده می‌شود که که در ته‌نشین شدن مواد در دیواره تپتال کالوز تأثیر دارد و این حالت قبل از شکستن کالوز صورت می‌گیرد. فعالیت کالوز تپتال مرحله مهمی در رشد طبیعی گرده می‌باشد. فعالیت کالوز در زمان نامناسب باعث تولید گرده‌های نازا می‌شود.

تهیه اسپوروپولنین پیش‌نیاز اگزین گرده

تپتوم برای تشکیل اگزین به عنوان پیش‌نیاز لازم می‌باشد. اگرچه در یک طرح کلی اگزین قبل از آزادشدن میکروسپورها قرار می‌گیرد. در بیشتر گونه‌ها حجم اگزین بعد از آزادشدن میکروسپورها کاهش می‌یابد. اوربیکولهای تولید شده در تپتوم ترشحی به نظر

می‌رسد که محصول انتهایی متابولیسم باشند.

تاکنون آنزیمی که توانایی از بین بردن اسپوروپولنین را داشته باشد شناسایی نشده است. بنابراین به نظر نمی‌رسد که اوربیکولها در تشکیل اگزین شرکت داشته باشند. پیش‌نیاز نامعلومی در ترشح همانند تپتوم پلاسمودیال در تشکیل اگزین دخالت دارد شواهد نشان می‌دهد که اسپوروپولنین مشتق شده از آن است. رشد اندگزین به صورت سنتزی پتال به وسیله ته‌نشینی اسپروپولینهای مشتق شده از پروتوپلاست گرده و ته‌نشین‌شدن روی کناره‌های غشاء می‌باشد. در بوتوموس سلولهای تپتال قبل از تشکیل پری‌پلاسمودیوم به داخل لوکالهایی دفع می‌شوند که تجمع الکترونی در آن صورت گرفته است. این تجمع شبیه اگزین اولیه و یک پارچگی در رشد اکتواگزین می‌باشد. اسپوروپولنینهای تولید شده از تپتوم روی اکتواگزین رشد یافته قرار می‌گیرند. سپس تپتوم پلاسمودیال تولید می‌شود و به‌طور کامل میکروسپورها را دربر می‌گیرد.

تهیه مواد پوششی گرده و پروتئینهای اگزین

تپتال منشاء مواد پوششی گرده می‌باشد که عموماً پولن‌کیتها و تری‌فین می‌باشد. محل پروتئینها، حفره‌های اگزین دانه (تکتیت‌دار) یا در سطح حفره‌ها (دانه‌های بدون تکتیت) می‌باشد. در طی میوز پروتئینها و لیپیدها در سلولهای تپتال تجمع پیدا می‌کنند. پس از شکستن سلولهای تپتال این پروتئینها و لیپیدها در حفره تکال آزاد می‌شوند و در اگزین قرار می‌گیرند. ترکیبات لیپیدی عموماً روی سطح دانه گرده باقی می‌مانند. پولن‌کیت غالباً از لیپیدها ساخته می‌شود. فلاونوئیدها و کارتنوئیدها از تپتوم ساخته می‌شوند و نقش مهمی در پراکنش و عمل گرده بازی می‌کنند. تریفین اغلب از پولن‌کیتها تشخیص داده می‌شود. کمپلکسی مرکب مخلوطی از مواد هیدروفیلیک مشتق شده از سلولهای تپتال شکسته شده تشکیل می‌شود.

در پتروستیلیس پولن‌کیتها به صورت چسبی عمل می‌کند که دانه‌های گرده را به هم متصل می‌کند و یک پلی‌نیوم را تشکیل می‌دهند. در این گونه هیچ پلی از اگزین بین دانه‌های گرده وجود ندارد.

بیان ژن در طی رشد بساک

در طی دو دهه گذشته بیان ژن در طی رشد بساک و دانه گرده فعالیت زیادی از

محققین را به خود اختصاص داده است. اطلاعات بدست آمده توسط میاسکارنهاس (۱۹۹۲-۱۹۹۰)، گولدبرگ و همکاران (۱۹۹۳)، مک‌کورمیک (۱۹۹۳) و ماسکاراناه و هامیلتون (۱۹۹۷) ارائه شده است که خلاصه‌ای از آن در زیر آمده است:

بیش از ۲٤۰۰۰ RNA مختلف در گرده بالغ گزارش شده است. حدود ٦٥ درصد این ژنها در بافتهای اسپوروفیتیک بیان می‌شوند و باقیمانده به نظر می‌رسد که به‌طور انحصاری و فراوان‌تر در بساک و گرده بیان شوند. بیان این ژنها به دو صورت فضایی و موقتی تنظیم می‌شوند. تعدادی از ژنهای ویژه بساک و یا DNA آنها جدا شده است. تعدادی از ژنها فقط در تپتوم بیان می‌شوند. در حالی که بعضی دیگر از بافتهای همبند، اندوتسیوم و لایه‌های میانی بیان می‌شوند. در mRNA ویژه بساک در کد انتهایی یک ردیفی از پروتئینها مانند پروتئینهای انتقالی لیپیدها، بازدارنده‌های پروتئاز، تیول اندپپتیداز، گلیسین غنی شده و پرولین غنی شده پکتات لیازها، کالکون سنتتاز دیده می‌شود. مطالعات گسترده روی بیان ژنها در طی رشد گرده انجام شده است. بیان ژنها در گرده به دو گروه از ژنهای اولیه و ثانویه بستگی دارد. mRNA ژنهای اولیه به زودی بعد از میوز قابل شناسایی شدن است و به حداکثر خود در اینترفاز می‌رسند و پس از آن کاهش پیدا می‌کنند. بیان بعدی ژنها در یا بعد از میوز میکروسپورها شروع می‌شود و به حداکثر تعداد در مرحله گرده بالغ می‌رسند.

ژنهای ثانویه از تعدادی ژنهای ویژه گرده شناسایی شده است. گمان می‌شود که ژنهای اولیه با رشد گرده ارتباط دارند. همزمان ژنهای ثانویه احتمالاً در بلوغ گرده، جوانه‌زدن و رشد لوله گرده نقش بازی می‌کنند. cDNA فراوان به‌طور ویژه در ژنهای ثانویه تشخیص داده شده است. بعضی از اینها شامل Bp۱۰ (Brassica napus)، Bcpl (B. campestris)، NTP۳۰۳ (تنباکو)، LAT٥۱ (گوجه فرنگی)، ZM۱۳ (ذرت)، Org cl (برنج) و Betvl (غان سفید) می‌باشند.

رشته LAT٥۱ به نظر می‌رسد که شامل رشته‌های همانند و یکسانی می‌باشد که در گونه‌های مختلف گیاهان یافت می‌شوند. بیشتر پروتئینهای مشخص شده ژنهای مختلف رشته همولوگی را نشان می‌دهند که این پروتئینها فعالیت آنزیمهای دیواره را مانع می‌شوند مانند پروتئینهای سیتواسکلتون و آلرژنها.

یکی از ژنها Bcp۱ به خوبی در تپتوم میکروسپورها بیان می‌شوند که اساسی

برای باروری گرده در آرابیدوبسیس می‌باشد. Pex۱ ژن موجود در ذرت که منحصراً در گرده بیان می‌شود دومین اکتنسین مانند دارد. یک ژن ویژه گرده در برنج Ps۱، سطوح قابل ملاحظه‌ای از همولوژی ثانویه که در ذرت (ZMB) و گوجه‌فرنگی (LAT۵۱) بیان می‌شوند را نشان می‌دهد.

انتشار پاتوژنها از طریق دانه گرده

فقط تعداد کمی از مطالعات مشخص کرد که آیا پاتوژنها می‌توانند از طریق دانه‌های گرده به طرف پروژنها عبور کنند. بعضی از گزارشات انتقال ویروسها را در میان گرده‌ها نشان می‌دهند. مطالعات میکروسکوپ الکترونی دانه‌های گرده گیاهان آلوده درصدی از ویروسها را نشان داد و انتقال آشکار ویروس نوع موزائیک از طریق گرده به وسیله مطالعات فراساختار مادگی گیاهان سالم گرده‌افشانی شده با گرده آلوده به ویروس ثابت شد. ذرات ویروس نه تنها در لوله گرده بلکه در زیگوت و جنین به‌وجود آمده و آندوسپرم نیز کشف شد. همچنین مطالعات اخیر گزارش کرد که گرده‌ها منبع بعضی از آلودگیهای باکتریایی نیز هستند. اما هیچگونه گزارشی قاطعی مبنی بر انتقال باکتریهای بیماریزا از طریق گرده وجود ندارد.

بلوغ گرده و شکوفایی بساک

به‌طرف انتهای رشد، ساختمان گرده‌ها موادی نشاسته‌ای و لیپیدی را ذخیره می‌کنند. پلاستیدها به صورت آمیلوپلاستهای مختلف می‌باشند. در تعدادی از گونه‌ها دانه‌های گرده بالغ حاوی دانه‌های نشاسته است. براساس آنالیز گرده ۱۲٤ خانواده مشخص شد که خانواده‌های اولیه به گرده‌های نشاسته‌دار تمایل دارند و خانواده‌های پیشرفته به گرده‌های بدون نشاسته تمایل نشان می‌دهند. همچنین خانواده‌های آنتوموفیلوس (گونه‌هایی که به وسیله حشرات گرده‌افشانی می‌کنند) که به وسیله پرده بالان و دوبالان گرده‌افشانی می‌شوند عموماً گرده‌های بدون نشاسته دارند و آنهایی که به وسیله پولک‌بالان و پرندگان گرده‌افشانی می‌شوند دانه گرده نشاسته‌دار تولید می‌کنند. دانه‌های گرده نشاسته‌دار از نوع بدون نشاسته بزرگتر هستند. علی‌رغم ذخیره شدن مواد طبیعی موجود در گرده بالغ پلاستیدها از لحاظ رشد نشاسته و یا در طی رسیدن میکروسپرها ثابت هستند. در بعضی از گونه‌ها وجود نشاسته در آمیلوپلاستها به عنوان منبع

کربوهیدرات در گرده بالغ می‌باشد وسیتوپلاسم فاقد مواد PAS-Positive می‌باشد (مانند لیلیوم و کوکوربیتا). در تعدادی از گونه‌ها نشاسته به‌طور کامل در طی رسیدن گرده هیدرولیز می‌شود و گرده بالغ بدون نشاسته می‌شود. اما سیتوپلاسم حاوی مواد PAS- Positive و بعضی از قندها مانند گلوکز و فروکتوز می‌باشد (مانند لیکوپرسیکون و بوراگو).

بررسیهای اخیر دانه‌های گرده ۹۰۱ گونه وابسته به ۱۰٤ خانواده دولپه‌ایها و ۱۵ خانواده تک‌لپه‌ایها نشان داد که تنوع در ویژگیهای فیزیکوشیمیایی نشاسته در شدت رنگ بستگی به رنگیزه‌های I-KI و حضور و غیاب شکست نور تحت نور پلاریزه‌شده دارد. نتایج به دست آمده مشخص کرد که دانه‌های گرده بدون نشاسته در خشکی مقاومت بیشتری نسبت به دانه‌های نشاسته‌دار دارند. مقاومت به خشکی به مولکولهای با وزن کم کربوهیدرات در سیتوپلاسم دانه‌های بدون نشاسته وابسته است. شکوفایی بساک نتیجه دقیق جداسازی و یا از بین رفتن لایه‌های سلول بساک و دهیدروژناز آنها می‌باشد. اگرچه دامنه مطالعات روی جزئیات رشد گرده‌ها بحث می‌کند. فقط تعداد محدودی از اطلاعات قابل استفاده فیزیولوژیکی و ساختمانی به شکوفایی بساک در لیکوپرسیکون اسکولانتوم انجام شد. اخیراً بررسیها بر روی سلولهای اینتراسپورانژیال دیواره ISS یا سلولهای کروی خوشه‌ای صورت گرفته است. در خانواده سولاناسه تعداد زیادی از کریستالهای اگزالات کلسیم در سلولهای ISS به تشکیل کریستالها بستگی ندارد. از بین رفتن ISS به فعالیت تعدادی از آنزیمهای هیدرولیتیک مانند سلولاز و پکتیناز و اسید فسفاتاز وابسته است. انحلال سلولهای ISS همچنین با اختلاف استومیوم در لایه اپیدرمی در ناحیه شکوفایی بساک بستگی دارد. برعکس سلولهای اپیدرمی مجاور که گسترش را به صورت کوتیکول ضخیم نشان می‌دهند، استومیوم کوچک باقی می‌ماند و با کوتیکول ظریفی پوشیده می‌شود و بنابراین یک نقطه سستی را در دیواره بساک ایجاد می‌کند. پروتوپلاست سلولهای استومیوم و اپیدرمی از بین می‌رود و همزمان با انحلال لایه‌های اپیدرمی، سلولهای اندوتسیوم گسترش پیدا می‌کنند و ضخیم می‌شوند. سرانجام سلولهای دیواره بساک کاملاً خشک شده و می‌ریزند. در نتیجه یک شکاف باریک در طول استرمیوم به‌وجود می‌آید.

با استفاده از برداشتن سلولهای مخصوص توسط گولدبرگ و بالز مشخص شد

که شکوفایی بساک به عمل استومیوم وابسته است. برداشتن سلولها در ناحیه استومیوم به نقصان در انحلال بساک منتهی می‌شود. برداشتن میلامنتهای بساکها، شکوفایی بساک را در هنگامیکه هنوز به گلها متصل هستند به تأخیر می‌اندازد. در تعدادی از خانواده‌های پوآسه به علت درازشدگی میله‌های بساک قبل از شکوفایی باعث می‌شود که بساکها در بالاتر از سایر اندامکهای گلزا قرار می‌گیرند. در طی این طویل‌شدگی آب از بساکها جمع می‌شود و به داخل میله‌ها حرکت می‌کند. در نتیجه همزمان بدون آب شدن بساک و رفتن آب به واکوئلهای سلولهای میله‌ها، طویل شدن بساکها آسان صورت می‌گیرد. شکوفایی به فعالیت تعدادی از ژنها مخصوصاً رمز آنزیمهای هیدرولیتیک نیاز دارد. یکی از ژنها TA ٥٦ (تیول پپتیداز) در تنباکو به نظر می‌رسد که جریان شکوفایی را باعث می‌شود. mRNA، TA٥٦ اول در ISS قبل از تخریب و سپس در استومیوم و سرانجام در اتصالات انباشته می‌شود.

فصل هشتم

گرده‌افشانی و رویش گرده

مقدمه

انتقال گرده از پرچمها به کلاله (در نهاندانگان) یا به تخمکها (بازدانگان اولیه و مخروطیان) پدیدهٔ گرده‌افشانی است که نیاز به آزادشدن دانه‌های گرده از هاگدانها یا از خانه‌های گرده دارد. در پایان گرده‌زایی اندازه هاگدانها و پرچمها به میزان قابل توجهی افزایش می‌یابد و به‌طور معمول این اندامها می‌شکفند و گرده‌ها را آزاد می‌کنند. در اغلب موارد گرده‌ها مستقل از هم و گاه به صورت گروههای دوتایی، چهارتایی (مثل اریکاسه، پیرولاسه، برخی زبان‌گنجشکها) یا گروههای ۳ تا ۱۰تایی به هم پیوسته‌اند.

گاهی عده زیادی از گرده‌ها به کمک ماده‌ای به نام ترفین به هم چسبیده می‌مانند که این چسبیدگی شامل ۲۵ تا ۸۰ درصد کل گرده‌ها می‌شود، گاهی نیز گرده‌ها در درون بساکی که نمی‌شکفد به هم می‌چسبند که وجود توده‌ای به هم چسبیده از گرده‌ها تحت نام پولینی در گیاهان خانواده ارکیداسه (ثعلب) گزارش شده است (شکل ۸-۱).

گرده‌افشانی واقعی

الف) گیاهان خودبارور (خودباروری)

در بعضی موارد در گلهایی که پرچمها نمی‌شکفند (کلیستوگامی) مثل بنفشه، ژنکوس و برخی غلات و یا در گلهایی که پرچمها می‌شکفند (کاسموگامی) مثل کاج، لوبیا و زرشک باروری به وسیله گرده‌های همان گل یا گل دیگری از همان پایه انجام می‌شود. این خودباروری اغلب به دلایل مختلفی امکان‌پذیر نیست که می‌توان به موارد زیر اشاره کرد:

در تمام موارد فوق گرده‌افشانی به صورت متقابل صورت می‌گیرد.

ب) گیاهان دگر بارور (گرده‌افشانی متقابل یا آلوگامی)

در این گیاهان گرده‌ها توسط ناقلها به فواصل مختلفی منتشر می‌شوند. ناقلهای اصلی عبارتند از باد، حیوانات (به‌ویژه حشرات) و آب.

۱- گرده‌افشانی توسط باد (گیاهان بادپسند یا آنموفیلی). گردهٔ گیاهان بادپسند کوچک، سبک و صاف است. وزن کم این گرده‌ها عاملی برای انتشار به مناطق دور است. این گرده‌ها به آرامی فرو می‌نشیند و تا فاصله‌های زیادی از پایه سازنده خود انتشار می‌یابند. یک خرمای نر می‌تواند پایه‌های ماده را تا فاصله ۷۵ کیلومتری بارور سازد (شکل ۸-۲). توضیح آنکه انتشار گرده به وسیله بالها تسهیل می‌شود (مانند گرده‌های کاج). در جدول ۸-۱ وزن، قطر، سرعت ته‌نشینی و پراکنش دانه‌های گرده چند گونه گیاهی ارائه شده است.

جدول ۸-۱ وزن، قطر، سرعت ته‌نشینی و پراکنش دانه‌های گرده چند گونه گیاهی

گونه‌ها	وزن متوسط یک دانه گرده $\times 10^{-9}$ گرم	قطر متوسط برحسب میکرومتر	سرعت ته‌نشینی در هوای آرام (سانتی‌متر بر ثانیه)	پراکنش بر حسب کیلومتر(سرعت باد ۱۰ متر در ثانیه)
Alnus sp	۹/٤	۲٤	۲/۸	٥٤٦
Corylus avellana	۹/٥	۲٤	۲/۹	۲٦۸
Dactylis glomreata	۲۲	۳۳	۳/۱	۱۷٤
Picea excelsa	۹۳	۱۰۰	۷	۲۲
Pinus sylvestris	۳۰	٤٥	۳/۷	۲٦۸
Cucurbita pepo	۱۰٦۸	۲۱۳		
Zea mays	۲٤۷	۱۰۷		

گرچه امکان قرارگرفتن گرده بر روی کلاله مادگی در گیاهان بادپسند کم است، اما فراوانی گرده‌ها، درشتی کلاله و یا وجود کلاله‌های پرمانند و بالدار این مشکل را جبران می‌کند. در بازدانگان اولیه و مخروطیان کلاله وجود ندارد و گرده یا به‌طور مستقیم توسط قطره سفتی به دام می‌افتد مثل تاکسوس از بازدانگان اولیه و یا توسط باد به اطاقک گردهٔ تخمک آورده می‌شود که در این حالت گرده‌ها از لابه‌لای پولکهایی که به‌طور موقت در مخروطهای جوان از هم فاصله دارند می‌گذرند و پس از ورود به اطاقک گرده توسط قطره سفتی به دام می‌افتد.

گرده‌های گیاهان بادپسند که به تعداد زیاد تشکیل می‌شوند امکان پراکنش در فاصله‌های دور را دارند و از عوامل آلرژی‌زا نیز می‌باشند.

۲- گرده‌افشانی توسط حیوانات (گیاهان حیوان‌پسند یا آنتموفیل).حیوانات، گیاهان حیوان پسند، گرده‌هایی را که توسط حشرات انتقال می‌یابند، حشره‌پسند بر خلاف گرده‌های گیاهان بادپسند اغلب درشت و سنگین هستند، زبر یا خاردارند و به وسیله پولن‌کیت یا تریفین احاطه می‌شوند که چسبیدن آنها را به بدن حشرات آسان می‌کند.

بعضی از حیوانات دیگر نیز می‌توانند عامل گرده‌افشانی باشند برای مثال نوعی از موشها در گرده‌افشانی بامبوها دخالت می‌کند.

۳- گرده‌افشانی توسط آب (آب‌پسندی یا هیدروفیلی). این نوع گرده‌افشانی که در گیاهان آبزی دیده می‌شود حالتهای مختلفی دارد. در جنسهای سراتوفیلوم و زوسترا، گرده‌ها وزن مخصوصی حدود وزن مخصوص آب شناور شده در آن را دارند و به حالت معلق همراه جریان آب به کلاله‌های بسیار طویل منتقل می‌شوند. در روپیا و والیزنریا قبل از آنکه گرده‌ها به عمق آب بروند، گلهای ماده با بازشدن حالت فنری دمگلها به سطح آب می‌آیند و گرده‌ها را به خود می‌گیرند.

رویش گرده، رشد لوله گرده، لقاح

در بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی نسبت به نهاندانگان تحولات و تکامل عمومی گرده‌ها به هنگام رویش اختلافاتی دارد که به شرح آنها می‌پردازیم.

نهاندانگان

وقتی گرده بر روی کلاله‌ای مناسب قرار گیرد رویش خود را آغاز می‌کند. در برخی گیاهان مثل نیشکر و سورگوم رویش بلافاصله آغاز می‌شود. در جو دو سر، گل قاصدک و ذرت و پنج دقیقه پس از رسیدن گرده‌ها به کلاله، در پنبه یک ساعت، در چغندر دو ساعت، در اسپرک سه ساعت و بالاخره درگونه‌ای مثل Carrya elliptica ۲ روز بعد از گرده‌افشانی رویش گرده آغاز می‌شود.

گرده به هنگام رویش با جذب آب از ناحیه منافذ یا از خلال اگزین متورم و واکوئل‌دار می‌شود. جنبشهای سیکلوزی در آن شدت می‌یابند و کمی بعد از

مشخص‌شدن این جنبشها ۲ ساعت در فندق و بید) لوله گرده از محل یکی از منافذ رویشی خارج می‌شود. واکوئل که آن را واکوئل فشار می‌نامند همیشه در قطب مقابل به محل خروج لوله گرده قرار می‌گیرد و به تدریج بزرگ می‌شود و پس از اشغال حفره درونی گرده به درون لوله گرده جابه‌جا می‌شود، در حالی که سیتوپلاسم و هسته سلول رویشی را پیشاپیش خود به انتهای لوله گرده می‌راند. در این موقع سلول زایشی یا سلولهای جنسی حاصل از آن در مجاورت یکی از ناهمواریهای هسته سلول رویشی قرار دارند. وقتی لوله گرده تا حدی رشد کرد بخشهای کالوزی آن را می‌پوشاند، این بخشها ابتدا در نواحی نزدیک به جسم گرده و سپس در بخشهای دورتر آن تشکیل می‌شوند با ایجاد این بخشهای کالوزی سیتوپلاسم سلول رویشی از بخشهای انتهایی لوله گرده جدا می‌شود.

پس از آنکه لوله گرده تشکیل شد از حد کرکهای کلاله گذشته و یا در برخی گیاهان مثل تیره شب‌بو به زیر بخش کیتینی کلاله نفوذ کرده و در بافتهای کلاله‌ای و سپس خامه‌ای نیز نفوذ می‌کند که بافتهای خامه‌ای ممکن است دو وضعیت داشته باشد یا باز (خالی) هستند یعنی در بین آنها مجرایی وجود دارد که کم و بیش از مایع چسبنده‌ای ترشح شده توسط سلولهای (ترشحی یا کرک‌مانند)، بشره درونی که مجرا را محدود می‌کند پر شده است مثل اریکاسه، خشخاش و بسیاری از تک‌لپه‌ایها (لاله).

و یا اینکه پر (محکم) است که در این حالت ممکن است دارای بافت‌های محوری (متشکل از سلولهای استوانه‌ای که به وسیله تیغه میانی پکتیکی از هم مشخص می‌شوند) است مثل تاتوره، گوجه‌فرنگی، اغلب گیاهان تیره بادمجان و پنبه و یا فاقد بافت هادی است نظیر (اقاقیا، بید و بسیاری از غلات).

در خامه‌های باز، لوله گرده بر سطح سلولها به سرعت پیش می‌رود و در خامه‌های پر از درون تیغه میانی می‌گذرد (هیچ‌گاه لوله گرده از درون سلولها عبور نمی‌کند). با رسیدن لوله گرده به حفره تخمدانی، لوله گرده بر سطح دیواره تخمدان (در امتداد ردیفهایی از سلولهای کرک‌مانند که در طول مجرای خامه و یا در امتداد بافت راهنما قرار دارند) پیش می‌رود و به تخمک نفوذ می‌کند. این نفوذ یا از ناحیه سوراخ سفت انجام می‌شود که حالت عمودی است یا از ناحیه بن مثل خانواده تاج خروس، گردو و یا از عبور پوسته‌های تخمک مثل کدو صورت می‌گیرد.

آلبومن یا تخم ضمیمه را به‌وجود می‌آورد که به طور معمول تریپلوئید است.

به‌نظر می‌رسد که در این اعمال سلولهای قرینه نقش اساسی داشته باشند. زیرا در برخی موارد قبل از رسیدن لوله گرده تحلیل می‌روند یا اصلاً تشکیل نمی‌شوند. این لقاح مضاعف (دوتایی) نهاندانگان را مشخص می‌سازد البته حالتهای متنوعی هم وجود دارد مثلاً در گیاه زوسترا Zostera که دانه گرده بدون منفذ رویشی و دارای پوشش گرده‌ای بسیار نازک است به هنگام رویش چندین برآمدگی ایجاد می‌شود اما تنها یکی از آنها رشد می‌کند و به لوله گرده تبدیل می‌شود.

در خانواده‌های کامپانولاسه، کدو و تیره پنیرک دانه گرده می‌تواند تا ١٤ لوله دیگر به‌وجود آورد. ایجاد انشعاب گاهی در یک کیسه رویانی به نحوی است که یکی از انشعابات یکی از هسته‌ها را به سوی تخمزا هدایت می‌کند و انشعابات دیگر به سوی هسته‌های قطبی می‌رود. مدت زمان رویش در گونه‌های مختلف متفاوت است. این مدت به عوامل زیادی از جمله سرعت رشد لوله گرده، فاصله کلاله تا کیسه رویانی و نظم رشد بستگی دارد. لوله گرده با سرعت متوسطی حدود ١/٥ تا ٣ میلی‌متر بر ساعت رشد می‌کند اما این سرعت بر حسب گونه‌ها متغیر است. سرعت حرکت آن در زنبق ٤ میلی‌متر و در ذرت حدود ٣٥ میلی‌متر در ساعت است.

فاصله کلاله تا کیسه رویانی نیز از یک تا چندین میلی‌متر و حتی تا ٤٠ سانتی‌متر (در ذرت) متفاوت است. در جنسهای نارون، بلوط و فندق لوله گرده به‌طور متناوبی توقف رشد دارد. با توجه به این عوامل مختلف لقاح به‌طور متوسط حدود ٢٤ تا ٤٨ ساعت پس از رویش گرده صورت می‌گیرد. این زمان تا حد قابل توجهی به علت خشکی و کاهش دما تغییر می‌کند (حرارت مناسب رویش بین ٢٠ تا ٣٠ درجه سانتی‌گراد است). در گیاه جو دمای مناسب ٢٣ درجه سانتی‌گراد و برای گوجه‌فرنگی ٢١ درجه می‌باشد. در پایین‌تر از ٥ درجه سانتی‌گراد گرده نمی‌روید و دمای بالاتر از ٣٥ درجه سانتی‌گراد نیز امکان رشد لوله گرده را فراهم نمی‌کند (شکل ٨-٥).

بازدانگان اولیه و بازدانگان حقیقی

در این گیاهان دانه گرده در اطاق گرده تخمک به آهستگی می‌روید و در ناحیه رویشی (منفذ وجود ندارد) که در قطب مقابل به محل قرارگرفتن سلولهای پروتالی است لوله گرده را تشکیل می‌دهد. این روش پس از جذب رطوبت، تورم و واکوئل‌دار شدن

سرعت متوسطی حدود ۵ تا ۲۰ میکرومتر در دقیقه طویل می‌شود.

در آغاز تشکیل لوله گرده دانه، گرده که وضع تکامل آن قبلاً بیان شد کانونی از فعالیتهای سیتوپلاسمی خواهد بود که به وسیله سیکلوز و تغییر وضع اندامکها مشخص می‌گردد. تغییراتی به شرح زیر در سلولهای رویشی روی می‌دهد.

در لوله‌های گرده جوان واکوئلها نامشخص‌اند اما به‌تدریج با جذب آب توسط بخشهایی از شبکه آندوپلاسمی و واکوئلها پدیدار می‌شوند و روی تصاویر گرفته شده با میکروسکوپ الکترونی به‌خوبی مشخص می‌گردند.

به‌هنگام رویش و رشد لوله گرده، دیکتیوزومهای زیادی در آن سازمان می‌یابند که با جوانه‌زدن خود تعداد زیادی حفره‌های گلژی را به‌وجود می‌آورند که به ویژه در انتهای (رأس) لوله گرده فراوانند.

قطعات شبکه آندوپلاسمی که در گرده وجود داشته‌اند متورم شده، درهم می‌روند و بخشهای جدید شبکه‌ای نیز از جوانه‌زدن پوشش خارجی هسته به‌وجود می‌آیند. ریبوزومهای آزاد یا چسبیده به غشا شبکه فراوان می‌شوند و ریبوزومهای آزاد سیتوپلاسمی هم حالت پلی‌زومهای پیچ و خم‌دار در می‌آیند. میتوکندریها در لوله گرده فراوانند، اغلب تا حدی کشیده و دارای تیغه‌های (کرتهای) مشخص هستند (نشانه فعالیت تنفسی). آمیلوپلاستها و پدیده نشاسته‌سازی که در عده‌ای از گرده‌های بالغ (به حسب گونه‌ها) فراوان و شدید است. در زمان رویش گرده و رشد لوله گرده به‌تدریج ناپدید می‌شوند (تجزیه نشاسته)، بیشتر به حالت لوکوپلاستها برمی‌گردند. همواره به حالت نامنظم (لب‌دار) است و در یکی از لبهای آن سلول زایشی یا آنتروزوئیدها قرار دارند.

در سلول زایشی و سلول جنسی هم تغییراتی حاصل می‌شود. این سلولها با داشتن اندامکهای کم که تمایزهای چندانی هم ندارند مشخص می‌شوند. تعداد کمی میتوکندری، با تیغه‌های کم، تعداد کمی دیکتیوزومهای غیر فعال با ساکولهای کم، واکوئلهایی کوچک (در برخی گونه‌ها) یا نبود واکوئلها، تعدادی لوکوپلاست، قطعاتی از شبکه اندوپلاسمی با ریبوزومهای آزاد یا پلی‌زومهای فراوان در این سلولها دیده می‌شوند.

در بازدانگان حقیقی و بازدانگان اولیه رویش بسیار کند (۳ تا ۷ هفته) و رشد

بسیار ضعیف است. بنابراین کشتها بایستی در محیطی سترون انجام شود. گرده‌های کشت شده بازدانگان (به‌جز جونیپروس) به خلاف گرده‌های نهاندانگان تکامل خود را قبل از تشکیل سلولهای جنسی متوقف می‌سازند. در گروه بازدانگان فعالیت و سوخت و سازها ضعیف و سیکلوز بسیار کند است و فعالیت شدید سنتز نشاسته قبل از مرحله تجزیه نشاسته دیده می‌شود.

تکامل اندامکها که کمتر از نهاندانگان چشمگیر است با رقیق‌شدن شیره واکوئل آغاز و سپس با ناپدید شدن آمیلوپلاستها، فعالیت مختص جوانه‌زدن دیکتیوزومها که تعدادشان همواره کم است ادامه می‌یابد و با افزایش کمی در شبکه آندوپلاسمی همراه است. هسته سلول رویشی شکل کروی خود را حفظ می‌کند و از سلول زایشی فاصله زیادی دارد. در جونیپروس به‌هنگام رویش اگزین جدا می‌شود به‌نحوی که کمی بعد تنها دو لایه انتین قابل تشخیص است.

تشکیل دیواره لوله‌های گرده

به هنگام رویش لوله گرده، انتین گرده‌ای را می‌فشرد و با این عمل دیواره لوله گرده به صورت ممتد با انتین باقی می‌ماند. به هنگام رشد در زیر دیواره اصلی پکتوسلولزی کالوز تشکیل می‌شود که تجمع موضعی آن موجب ایجاد سرپوشهای کالوزی (در نهاندانگان) و توده‌های کالوزی (در عده‌ای از بازدانگان) می‌شود.

طویل‌شدن زیاد لوله گرده (به‌ویژه در نهاندانگان) تشکیل قابل توجه دیواره را از مواد پیش‌ساز درونی و سپس برون گرده‌ای ایجاب می‌کند. در بازدانگان در بخش انتهایی لوله گرده تعداد زیادی از حفره‌هایی که خاستگاه گلژی یا شبکه‌ای دارند و سرشار از قندهای ساده، مرکب و پروتئین (و نیز آنزیمها) هستند در مجاورت پلاسمالم باز می‌شوند و همگام با این تحولات دیواره تشکیل می‌شود. تشکیل دیواره لوله گرده با به‌کار گیری مهارکننده‌های سنتز پروتئینی متوقف می‌شود.

مشاهده با میکروسکوپ فلورئوسانس امکان داده است که با دقت ناحیه رشد لوله مشخص گردد. این رشد در نهاندانگان و در جونیپروس در حالت جوانه لوله، انتهایی است و در لوله‌های گرده‌های مسن جونیپروس و شاید همه نهاندانگان نزدیک به انتهایی است (اشکال ۸-۸ و ۸-۹).

کاهش وزن (وزن خشک)، هضم سطح کلاله، مایع‌کردن تیغه‌میانی بافتهای راهنما (وضع خامه‌های پر). به‌علاوه کشت آزمایشگاهی لزوم وجود آب (رطوبت)، مواد مختلف و یونها و نیز ارتباطات بین گرده و لوله گرده از یک سو و روابط بین بخشهای مختلف مادگی (کلاله، خامه و تخمدان) را نشان می‌دهد. دانه گرده در تماس با کلاله متورم می‌شود. جذب تدریجی آب توسط گرده موجب برقراری فشار متعادلی در آن می‌گردد. در حالی که گرده غوطه‌ور شده در آب خالص می‌ترکد و در محلولهای بسیار غلیظ گرده نمی‌روید. ترکیبات گرده با ریزش باران به‌ویژه در درختان میوه صورت می‌گیرد.

ترشحات کلاله‌ای، فشار اسمزی را برای رویش گرده فراهم می‌سازد. با توجه به این مسئله کلاله‌های گلهای نهاندانگان را به دو گروه تقسیم می‌کنند:

۱- **کلاله‌های مرطوب (با ترشح مایع)**. این نوع کلاله در گیاهان مختلفی مثل تیره زنبق، گل سرخ و بادنجان دیده می‌شود.

ترشح کلاله‌ای لاله واجد مواد کانی (آب ۹۹ درصد، نمکهای کانی) و مواد آلی شامل قند (۷ درصد وزن خشک ترشح) (پلی‌ساکاریدها، موکوپلی‌ساکاریدها، اولیگوساکاریدها، اولیگوزیدها و قندهای ساده مثل گالاکتوز، آرابینوز، گزیلوز و اسیدهای اورونیک)، چربیهای به حالت امولسیون، پروتئینها (۷٪ وزن خشک عصاره) و ترکیبات فنلی است.

چنین ترشحی دارای نقش چندگانه است که عبارتند از قاپیدن گرده (چسبندگی ناشی از موکوپلی‌ساکاریدها)، جذب آب تدریجی توسط گرده و آزادکردن ترکیبات اسپور و پولنینی. این ترکیبات به ویژه بخش لیپیدی آن مانع خشک‌شدن سطح کلاله و مانع نفوذ عوامل بیماری‌زا به کلاله می‌شود. قندهایی که از عصاره کلاله در اختیار گرده قرار می‌گیرد موجب تغییر نفوذپذیری دیواره گرده‌ای و نیز فعال‌شدن آنزیمهای گرده می‌شود.

۲- **کلاله‌های خشک**. در تیره مرکبات، شب‌بو، غلات و غیره قشری پروتئینی متشکل از پیش‌سازهای ساخته شده توسط کلاله که از دیواره پکتوسلولزی و نیز پوستک کلاله گذشته و سطح آن را می‌پوشانند موجب مرطوب‌شدن و رویش گرده می‌شوند.

جدول ۸-۳ وضعیت ژنها در فرضیه کنترل دیپلو ـ دیپلوئیدی

آمیزش		گرده	خامه	ژنهای موجود	نتیجه
پرچم	مادگی				
Ss	Ss	Ss	ss	Ss ss	سازگاری
ss	Ss	Ss	Ss	Ss ss	سازگاری
Ss	Ss	Ss	Ss	Ss Ss	ناسازگاری
ss	ss	ss	ss	Ss ss	ناسازگاری

و) **شبدر.** نتایج به دست آمده از آمیزشهای مختلف نشان می‌دهد که ژنهای زیادی به حالت چند اللی در ناسازگاری این گیاه دخالت دارند. این ژنها را با حروف A.S یا حروف دیگری مشخص می‌کنند. در شبدر بیش از ۱۵۰ آلل برای ژن S (S۱، S۲، S۳ ... Sn) و کمی کمتر برای ژن A (A۱، A۲ و ...An) شناخته شده است. این آللها در ژنوم گیاهان دیپلوئید به صورت جفت وجود دارد مثلاً A۲A۳، S۱S۲به علاوه این ژنهای چند آللی ارتباطات غالب و مغلوبی (... و S٤ > S۳ > S۲ > S۱) ارتباطات متقابل تعادل ـ اپی‌ستازی و غیره دارند. در شبدر ژن A۱ عمل ژن S۱ را در گرده و نه در خامه حذف می‌کند در حالی که عملی بر ژن S۲ ندارد.

به‌طور خلاصه حضور یک آلل Sx در گرده که در مادگی نیز وجود دارد موجب نازایی می‌شود (رشد لوله‌های گرده کند یا متوقف می‌شود) برای مثال به موارد زیر توجه می‌کنیم).

پرچم S۱S۲، گرده S۱ یا S۲ و مادگی S۱S۲ ⟵ ناسازگاری کامل

پرچم S۱S۲، گرده S۱ یا S۲ و مادگی S۳S٤ ⟵ سازگاری کامل

پرچم S۱S۲، گرده S۱ یا S۲ و مادگی S۱S۳ ⟵ تنها گرده‌های S۳ می‌تواند موجب لقاح شوند و نه حالات مختلف دیگر.

حذف ناسازگاری

در برخی موارد ناسازگاری را می‌توان به صورت نسبی یا کامل و به‌طور مصنوعی به روشهای زیر از بین برد.

۱- قراردادن گرده (ناسازگار) روی بخش پایینی خامه Oencthera روش مناسبی است در حالی که سد بازدارنده کلاله‌ای می‌باشد.

۲- گرده‌افشانی در داخل جوانه‌ها (وقتی خامه‌ها بسیار کوتاه هستند) و بعد از

قطع عرضی پرچمها موجب توقف نسبی رشد طولی خامه می‌شود (گل اطلسی). این روش برای باروری که بازدارندگی موجب توقف رشد لوله‌های گرده در خامه می‌شود مناسب است.

۳- تلقیح مستقیم گرده به درون تخمدان (خشخاش). روش مناسبی برای مواردی است که بازدارندگی مربوط به تخمدان نمی‌باشد.

٤- قراردادن عصاره کلاله سازگار بر روی کلاله ناسازگار قبل از گرده‌افشانی. برعکس قراردادن عصاره کلاله ناسازگار بر روی کلاله سازگار (پایه درون خامه‌های خالی) موجب نازایی می‌شود.

٥- قراردادن عصاره اسپوردرمی گرده‌های سازگار بر روی کلاله ناسازگار به هنگام گرده‌افشانی با گرده‌های ناسازگار گیاه صنوبر، در این موارد مشاهده می‌شود که وجود توأم لوله‌های گرده‌ای سازگار و ناسازگار موجب حذف ناسازگاری در برابر لوله‌های ناسازگار نمی‌شود.

٦- گرما یا سرما در گونه اُنوترا خامه‌های نامناسب (جدا شده و یا به وضع طبیعی) که در آب ٥٠ درجه سانتی‌گراد به مدت ٥ دقیقه قرار گیرد سازگار می‌شوند.

پدیده ناسازگاری به عوامل مختلفی از جمله پروتئینها، آنزیمهای مؤثر در فرایند سوخت و سازی، سنتزها، ژنها، وابستگیها و اشتراک عمل مولکولهای دارای شکل و ساختمان فضایی ویژه بستگی دارد.

در گیاه لاله تیماری مشابه (٥٠ درجه سانتی‌گراد و مدت ٦ دقیقه) موجب تشکیل دانه‌ها می‌شود. در عین حال مقدار دانه کم است. در Oenotrhera organensis قراردادن خامه‌های ناسازگار در دمای کمتر از ٥ درجه سانتی‌گراد قبل و بعد از گرده‌افشانی (ناسازگار) به میزان قابل توجهی پدیده دفع یا عدم پذیرش را کاهش می‌دهد.

تیمارهای دیگر شیمیایی (عوامل رشد) بر حسب گونه‌ها، وضع فیزیولوژیکی گیاه و نیز فصل موجب نتایج متفاوتی می‌شود. در تمام این حالتها تیمار می‌بایستی به هنگام گرده‌افشانی انجام شود. بنابر آنچه گفته شد می‌توان گفت که مهاری که موجب ناسازگاری به ویژه خود سازگاری می‌شود در حد کلاله، خامه یا تخمدان (جفت یا تخمک) صورت می‌گیرد.

در حد کلاله این عمل بازدارندگی مانع رویش گرده می‌شود و یا از نفوذ لوله

گرده به بخشهای عمقی جلوگیری می‌کند (نبود حل کننده پوستک در ترب سیاه، تشکیل سرپوشهای کالوزی در ترب، نبود رطوبت کافی در کتان، رشد شیار محدود لوله گرده‌ای و غیره).

بادنجان در حد خامه، بازدارندگی رشد لوله گرده‌ای را محدود می‌کند و ترکیدن آن را تحریک می‌نماید (کتان، Lycopersicum، پرتغال ...).

در حد جفت لوله گرده به وسیله تخمک جلب نمی‌شود (پرتغال).

در حد تخمک، به دنبال آمیختگی سیتوپلاسمی (پلاسموگامی) آمیختگی هسته‌ای (کاریوگامی) صورت نمی‌گیرد (کاکائو) و یا تخم تقسیم نمی‌شود (گاو زبان).

حذف ناسازگاری به وسیله ترشحات یا عصاره اسپورودرمی

وجود برهم‌کنشهای بین مواد سازنده این ترکیبات را نشان می‌دهد. اثر دما در حذف ناسازگاری حساسیت این ترکیبات نسبت به حرارت را نشان می‌دهد و مشخص می‌سازد که این مواد بایستی پروتئینها یا پلی‌پپتیدها باشند که وضع فضایی و عمل اختصاصیشان بر حسب دمای محیط تغییر می‌کند.

وضع مواد ساخته شده به وسیله سلولهای دیپلوئید به صورت دیپلو ـ دیپلوئید یا اسپوروفیتی است. وضع متقابل مواد ساخته شده توسط میکروسپور جوان و سپس خود گرده (انتین) و مواد ترشح شده از کلاله یا خامه (سلولهای دیپلوئید) به صورت هاپلو ـ دیپلوئید یا گامتوفیتی مطرح می‌شود. در مورد حد اُاسفر از کنترل هاپلو ـ هاپلوئیدی بحث می‌شود.

کنترل دیپلو ـ دیپلوئیدی در کلاله جنبه جانبی دارد و خیلی زود مشخص می‌شود. در حالی که کنترل هاپلو ـ دیپلوئیدی در حد خامه است که در آنجا دیواره خارجی لوله گرده امتداد انتین با سلولهای دیپلوئیدی تماس می‌یابد (تماس پس از رویش)، این کنترل دیرتر بروز می‌کند. عدم تماس نزدیک (فشرده) بین لوله گرده سلولهای خامه به لوله گرده امکان می‌دهد که بدون مهار طویل شود. گیاهان دارای مهار تخمدانی عملاً دارای خامه‌های خالی‌اند.

به نظر می‌رسد تیره غلات با مهار کلاله‌ای و کنترل هاپلو ـ دیپلوئیدی وضعی استثنایی دارند. گرده‌های این گیاهان با داشتن اگزینی کم ضخامت و نفوذپذیری زیاد انتشار سریع مواد محلول موجود در انتین را امکان‌پذیر می‌سازد که می‌تواند عاملی برای

کنترل هاپلو ـ دیپلوئیدی باشند. اگزین می‌ترکد مواد انتینی روی کلاله پخش می‌شود. عامل ناسازگاری بررسیهای سیستماتیک نشان می‌دهد که مهار کلاله‌ای به ویژه مربوط به گرده‌های سه سلولی و مادگی‌شان دارای سه کلاله خشک می‌باشد (کنترل یا مهار به هنگام رویش)، در حالی که مهار در حد خامه (و پایین‌تر از آن) به طور معمول مربوط به گرده‌های دو ستونی و خامه‌های دارای کلاله مرطوب می‌شود (بنابراین رویش طبیعی است). البته حالات مختلف استثنایی از این نظم معمولی وجود دارد.

ایجاد ناسازگاری با دخالت تعدادی از ژنها صورت می‌گیرد که پراکنشی به صورت زیر دارد:

دو الل در هر لوکوس (جایگاه) و جایگاههای زیاد (s، S یا x، X ...) برای واکنشهای دیپلو ـ دیپلوئیدی یا اسپوروفیتی.

n آلل در هر جایگاه (سری چند آللی) و تنها یک یا دو جایگاه برای کنترلهای هاپلو ـ دیپلوئیدی یا گامتوفیتی و دیپلو ـ دیپلوئیدی یا اسپوروفیتی (گونه‌های جور ریخت در این حالت).

بررسیهای دقیق سوخت و سازی در توتون، ترب سیاه و گل اطلسی امکان داده است که مسئله ناسازگاری به سطح بیوشیمی سلولها کشیده شود.

در ترب سیاه، آمیزشهای ناسازگار، مهار پراکسیدازها و در توتون با تغییر شکل ساختمانی گلیکوپروتئینها همراه است.

در گل اطلسی در آمیزشهای ناسازگار، آنزیمهایی مانند سیتوکروم اکسیداز، آمیلاز و فسفاتازها فعال می‌شوند در حالی که آنزیمهای دیگری مانند گالاکتوزیدازها، گلوکز آمینوزیدازها، مانوزیدازها و غیره غیر فعال می‌گردند.

بنابراین پدیده‌هایی که موجب آمیزشهای ناسازگار می‌شوند آنزیمها و به دنبال آن تمام پدیده‌های سوخت و سازی را تحت تأثیر قرار می‌دهند.

مکانیسمهای ممکن ناسازگاری

پدیده ناسازگاری به عوامل مختلفی از جمله پروتئینها، آنزیمهای مؤثر در فرایند سوخت و سازی، سنتزها، ژنها، وابستگیها و اشتراک عمل (پدیده پیچیده) مولکولهای دارای شکل ساختمان فضایی ویژه بستگی دارد که در ارتباط با این عوامل فرضیه‌های مختلفی مطرح شده‌اند و در همه موارد فرضیه مورد نظر بایستی به نکات زیر توجه داشته باشید:

شناسایی وضعیت ژنتیکی، برقراری بیش و کم سریع فرایندهای بیوشیمیایی که می‌تواند موجب رویش گرده، رشد لوله گرده، لقاح و یا بالاخره نمو رویان شوند.

نتایج به دست آمده:

در کشتهای آزمایشگاهی (رویش گرده منفک، رشد آرام یا کند لوله‌های گرده‌ای)

در شرایط طبیعی در آمیزشهای مناسب (رشد سریع و پشتیبانی شده لوله‌های گرده‌ای، در آمیزشهای ناسازگار (عدم رویش گرده، رشد کند و کم‌دوام لوله گرده، ترکیدن لوله گرده، عدم آمیختگی هسته‌ها و یا عدم تقسیم) مجموعه این حالات موجب این تصور می‌شود که به طور کلی دو گروه از پدیده‌های متقابل را بایستی در نظر بگیریم. یکی از پدیده‌های مهار کننده (بازدارنده) در آمیزشهای ناسازگار و دیگری پدیده‌های فعال کننده در آمیزشهای سازگار.

فرضیه اول: فرضیه ایمنی (۱۹۲۶-۱۹۲۹).

بنابراین فرضیه در آمیزشهای نامناسب آنتی‌ژنها و آنتی‌کدها سنتز شده در گرده و خامه (نسبت به همدیگر) با رسیدن به یکدیگر مجموعه‌ای را می‌سازند که رشد لوله گرده را مهار می‌کند.

گرده ژن S ← mRNA ← پروتئین x آنتی‌ژن

مجموعه (x , y) ۲ بار ← ناسازگاری

خامه ژن S´ ← mRNA ← پروتئین y آنتی‌کور

این فرضیه به دلیل اینکه نمی‌تواند چگونگی نقش فعال‌کنندگی عوامل را بیان کند کامل و کافی نیست.

فرضیه دوم: بروز اپرانها. در این فرضیه دانه گرده یا لوله گرده پلی‌پپتیدی را به عنوان مونومر می‌سازد که می‌تواند یک پلی‌پپتید تشکیل شده در خامه ترکیب شود (دیمر). این ترکیب سیستم اپران یا اپرانهایی (G) را مهار می‌کند که مسئول سنتز موادی هستند که رشد لوله گرده در خامه را امکان‌پذیر می‌سازند.

این فرضیه نیز تنها مربوط به کنترل نوع هاپلو ـ دیپلوئیدی ناسازگاری می‌باشد. در آمیزشهای سازگار سوخت و سازهایی که به وسیله خامه به راه می‌افتد اپران C را فعال

می‌کند.

فرضیه سوم: نظریه کنونی. بر طبق این نظریه، گرده‌افشانی موجب سنتزهایی در خامه می‌شود که در بازگشت خود به گرده موجب فعال‌شدن واکنشهای بیوشیمیایی می‌شوند که امکان رشد لوله گرده را فراهم می‌سازند.

پروتئینها یا پلی‌پپتیدهایی که از گرده سنتز شده و به کلاله می‌رسند با پروتئینهای ویژه سلولهای کلاله‌ای متحد یا متداخل می‌شوند (بازشناسی)، سپس خامه پلی‌پپتیدهایی را می‌سازد که شکل فضایی ویژه آنها به وسیله ژن s (و سایر ژنها) مشخص می‌شود. این پلی‌پپتیدها در مجرای خانه‌ای یا بافت راهنما نفوذ می‌کند و در تماس با پلی‌پپتیدهای دیواره گرده قرار می‌گیرند.

در حال ناسازگاری، پلی‌پپتیدهای خامه‌ای با پلی‌پپتیدهای لوله گرده متحد شده و یا غیر فعال می‌شوند. اپرانهای گرده به حالت مهار شده می‌مانند، رشد لوله گرده نیز با مصرف شدن و اتمام ذخایر گرده‌ای متوقف می‌شود.

در حالت سازگاری، پلی‌پپتیدهای خامه‌ای با پلی‌پپتیدهای گرده‌ای واکنشی ندارد. این پلی‌پپتیدها در گرده یا لوله گرده‌ای نفوذ می‌کنند و اپرانهای گرده‌ای را فعال می‌سازند که سنتزها و به ویژه سنتز آنزیمهای سوخت و سازی را امکان‌پذیر می‌نمایند. بنابراین پلی‌پپتیدهای ایجاد شده توسط خامه غیر فعال نمی‌شوند و سنتز آنها ادامه می‌یابد و با روشی ناشناخته سلولهای خامه سوبستراها یا عوامل رشد و غیره را آزاد می‌کند که برای رشد مناسب لوله گرده ضرورت دارند.

با وجود آگاهیهایی که در سالهای اخیر در مورد مسئله پیچیده چگونگی ناسازگاری به دست آمده است هنوز همه دلایل این پدیده به دقت شناخته نشده است.

فصل نهم

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده چند گونه گیاهی

مقدمه

مطالعه دانه گرده ابتدا توسط گیاه‌شناسانی که علاقمند به جغرافیای گیاهی و یا فسیل‌شناسی بودند پیشرفت نمود. از آنجایی که دیواره دانه گرده یا میکروسپور در شرایط خاصی کاملاً پایدار و بادوام باقی می‌ماند نمونه‌هایی از دانه گرده در باتلاقهای قدیم و یا بستر دریاچه‌ها تا به امروز برجا مانده‌اند که بیشتر مربوط به دانه گرده گیاهانی هستند که توسط باد گرده‌افشانی شده‌اند مانند کاج، بید و بلوط.

امروزه با استفاده از میکروسکوپ الکترونی مطالعات چندی در مورد ساختمان دانه گرده در نمونه‌های فسیل انجام شده است. ویژگیهای دانه گرده تعداد بسیاری از گیاهان به عنوان صفات تاکزونومیکی به کار گرفته می‌شود. تفاوتهای اساسی بین دانه‌های گرده مربوط به نوع گرده‌افشانی می‌باشد. گیاهانی که توسط باد گرده‌افشانی می‌کنند (آنموفیلوس) معمولاً دارای اسپور یا دانه‌های گرده کوچک، صاف و پودری هستند و به مقدار بسیار زیاد تولید می‌شوند.

دانه‌های گرده که توسط حشرات پراکنده می‌شود معمولاً بزرگ و با سطح ناصاف یا خاردار و بیشتر به صورت توده‌ای و چسبنده به یکدیگر می‌باشند و تعداد آنها هم کمتر است.

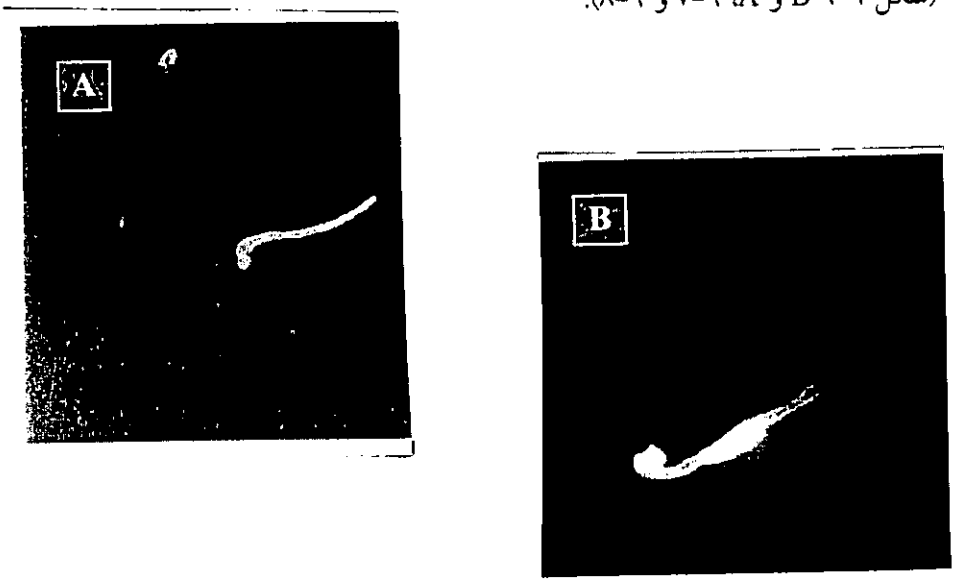
در بعضی از خانواده‌های گیاهی نظیر ثعلب دانه‌های گرده به صورت توده‌ای به نام پولینیا تشکیل می‌شود که صفت مشخصه این گروه می‌باشد.

صفات تاکزونومی دانه گرده شامل صفات مربوط به شکل کلی دانه گرده، وجود منافذ و شیارهای حاصل در دیواره دانه گرده، تزئینات و ساختمان دیواره و اندازه دانه

شستشوی دانه گرده با هگزان (به‌منظور حذف تریفین) و کشت آن در محیط پایه و بررسی در ساعات ذکر شده نیز رشد را نشان نداد. کاهش کلسیم در محیط کشت تا ٦٣/٥ میکرومول و افزایش آن تا ٢٥٤ میکرومول نیز بر رشد و رویش دانه گرده زیتون تأثیری نداشت (شکلهای ۹-۳، ۹-٤ و ۹-٥).

شکل ۹-٥ دانه گرده زیتون در محیط کشت حاوی ٢٥٤ میکرومولترات کلسیم ۲ ساعت پس از کشت بزرگنمایی ۳۳۰۰ میکروسکوپ نوری

کشت دانه‌های گرده زیتونی که از زمان برداشت و نگهداری آن در داخل دیسیکاتور و درون یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد هشت ماه گذشته بود در محیط کشت پایه بعد از ٢٤ ساعت ۲ درصد رشد نشان داد و طول لوله گرده به ۲۸۰ میکرون رسید (شکل ۹-٦ B و A، ۹-۷ و ۹-۸).



شکل ۹-٦. دانه گرده زیتون در محیط کشت پایه شکل A ٢٤ ساعت پس از کشت، بزرگنمایی ۳۳۰، میکروسکوپ فلورسانس شکل B ٤٨ ساعت پس از کشت، بزرگنمایی ٦٦۰، میکروسکوپ فلورسانس.

محیط حاوی ۰/۸۱ میلی‌مول بور درصد جوانه زنی دانه گرده نسبت به شاهد اندکی کاهش یافت ولی رشد طولی لوله گرده به بیش از ۲ برابر شاهد رسید.

افزایش کلسیم محیط کشت تا ۲۵٤ میکرومول و کاهش آن تا ٦۳/۵ میکرومول تأثیری بر درصد جوانه‌زنی دانه گرده نداشت و رشد طولی و فقط اندکی لوله گرده را نسبت به شاهد افزایش داد. دانه گرده لی‌سیانتوس پس از سه ماه نگهداری در یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد در محیط کشت پایه رشد نکرد. همین دانه گرده در محیط حاوی ۸٤/ ٦ مول سوکروز تنها ۱ درصد جوانه زده و طول لوله گرده به ۱۱۰ میکرون رسید.

نتایج بررسی رشد و رویش دانه گرده لی‌سیانتوس تحت تأثیر ترکیبات آلی

محیط حاوی ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرولیتر TPN درصد جوانه‌زنی دانه گرده و رشد طولی لوله گرده را کاهش داد این کاهش با افزایش مقدار TPN در محیط رشد بیشتر شد. محیط حاوی ٦/٤۲ میکرومول اسید لینولئیک درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده را کاهش داد. محیط حاوی ۱/۱ نانومول ویتامین K۱ درصد جوانه‌زنی دانه گرده را اندکی کاهش داد و رشد طولی نیز نسبت به شاهد اندکی افزایش یافت. محیط حاوی ۵ میلی‌مول اسید اگزالواستیک سبب کاهش درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده شد. اضافه‌نمودن هریک از اسیدهای آلی شامل اسید بهینیک (۰/۱٤۷ میلی‌مول)، اسید آراشیدیک (۰/۱٦ میلی‌مول)، اسید استناریک (۰/۱۷٦ میلی‌مول)، اسید پالمیتیک (۰/۱۹۵ میلی‌مول) و اسید میریستیک (۰/۲۱۹ میلی‌مول) سبب تحریک جوانه‌زنی دانه گرده تا ۸۰ درصد گردید ولی نسبت به سایر اسیدها رشد طولی لوله گرده در محیط حاوی اسید بهینیک از شاهد بیشتر بود. و کمترین رشد طولی در محیط حاوی اسید استناریک و مریستیک دیده شد.

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده نرگس

نتایج بررسی دانه گرده نرگس با استفاده از میکروسکوپ الکترونی

مشاهده دانه نرگس با میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که این گروه یک شیار و آراستار آن ناودار می‌باشد. نتایج حاصل از بررسی تأثیر محیط کشت پایه و تغییرات آن بر رشد و رویش دانه گرده نرگس استفاده از دانه گرده نرگس تازه در محیط کشت پایه بعد از ٤ ساعت منجر به جوانه‌زدن ۳۰ درصد دانه‌های گرده شد و طول لوله گرده به

۴۱۰ میکرون رسید. درصد جوانه‌زنی دانه گرده و رشد طولی لوله گرده در محیط کشت حاوی ۱/۷۱ مول سوکروز پس از ٤ ساعت نسبت به شاهد کاهش داشت. افزایش کلسیم تا ۲۵٤ میکرومول و کاهش آن تا ٦۳/۵ میکرومول در محیط کشت باعث کاهش درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده نرگس نسبت به شاهد شد. افزایش بور (٦/٤۸ میلی‌مول) و کاهش آن (۰/۸۱ میلی‌مول) در محیط کشت سبب کاهش درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده نسبت به شاهد شد.

نتایج مطالعه رشد و رویش دانه گرده نرگس تحت تأثیر ترکیبات آلی

محیط کشت حاوی ۱۰۰ میکرولیتر TPN رشد دانه گرده گرده نرگس را متوقف کرد. محیط کشت حاوی ٦/٤۲ میکرومول اسید لینولئیک درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده را نسبت به شاهد کاهش داد. محیط کشت حاوی ۵ میلی‌مول اگزالواستیک اسید رشد دانه گرده نرگس را متوقف کرد. افزودن ۱/۱ نانومول ویتامین K۱ به محیط کشت نرگس درصد جوانه‌زنی دانه گرده و رشد طولی لوله گرده را کاهش داد.

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده گلایول

مشاهده دانه گرده گلایول با میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که آراستار دانه گرده سمباده‌ای یا دانه‌دار و گرده یک شیاری است.

نتایج حاصل از مطالعه تأثیر محیط کشت پایه و تغییرات آن بر رشد و رویش دانه گرده گلایول

کشت گرده‌های گلایول که در طی یک‌ماه نگهداری درون یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد در آزمونها استفاده شد. چه به‌طور مستقیم و چه پس از شستشو با هگزان هیچگونه جوانه‌زنی و تشکیل لوله گرده را نشان نداد. همچنین این گرده‌ها در محیط کشت پایه حاوی ۲۵٤ میکرومول کلسیم یا ٦۳/۵ میکرومول کلسیم یا ۱۰/۲٦ میکرومول سوکروز نیز لوله تشکیل ندادند. دانه گرده گلایولی که بلافاصله پس از برداشت از گیاه در محیط کشت پایه ۵ درصد جوانه‌زده و طول لوله آن بعد از ۲٤ ساعت به ۸۲۰۰ میکرون رسید. با تغییرات غلظت کلسیم در محیط کشت به ۲۵٤ میکرومول و ٦۳/۵ میکرومول درصد جوانه‌زنی تقریباً مغادل شاهد بود. ولی رشد طولی لوله گرده نسبت به محیط

شاهد کاهش یافت. تغییرات سوکروز در محیط کشت با نتایج زیر همراه بود. در محیط کشت حاوی ۱/۷۱ مول سوکروز درصد جوانه زنی برابر شاهد ولی رشد طولی لوله گرده کاهش یافت. در محیط کشت حاوی ٦/٨٤ مول سوکروز پس از ٤٨ ساعت درصد جوانه‌زنی سه برابر شاهد ولی رشد طولی لوله گرده از شاهد کمتر بود. درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده در محیط حاوی ۰/۸۱ میلی‌مول بور نسبت به شاهد کاهش یافت و در محیط ٦/٤٨ میلی‌مول اسید بوریک متوقف شد.

نتایج مطالعه رشد و رویش دانه گرده گلایول تحت تأثیر ترکیبات آلی

استفاده از دانه‌های گرده گلایولی که یک ماه از نگهداری آن می‌گذشت در محیط کشت پایه واجد ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرولیتر TPN هیچگونه تندشی را در گرده‌ها نشان نداد. افزودن ۱/۱ نانومول ویتامین K۱ به محیط کشت دانه گرده گلایول تازه درصد جوانه‌زنی را ٤٨ ساعت پس از کشت کمی افزایش داد ولی بر افزایش رشد طولی لوله گرده نسبت به شاهد تأثیری نداشت. اضافه‌نمودن ۰/۱٤۷ میلی‌مول اسید بهینیک به محیط کشت پایه درصد جوانه‌زنی و رشد طولی را نسبت به شاهد کاهش داد. در محیط حاوی ٥ میلی‌مول اسید اگزالواستیک لوله گرده گلایول تندش نکرد.

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده داتوره

نتایج بررسی دانه گرده داتوره با میکروسکوپ الکترونی

مشاهده دانه گرده داتوره با میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که آراستار دانه گرده سوراخدار و گرده دارای سه روزن است.

نتایج مطالعه تأثیر محیط کشت پایه و تغییرات آن بر رشد و رویش دانه گرده داتوره

دانه‌های گرده داتوره‌ای بعد از یک هفته نگهداری درون دیسیکاتور در داخل یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد در محیط کشت پایه رشد نکرد. دانه گرده داتوره بلافاصله بعد از برداشت در محیط کشت پایه بعد از ٢٤ ساعت ۷۰ درصد جوانه زده و طول لوله گرده به ۱۰۰۰ میکرون رسید. دانه گرده داتوره شش ماه پس از نگهداری درون یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد در محیط کشت حاوی ٦/٨٤ مول سوکروز بعد از ٢٤ ساعت ٦ درصد جوانه زده و طول لوله گرده آن به ۱۰۰ میکرون رسید.

نتایج حاصل از مطالعه رشد و رویش دانه گرده داتوره تحت تأثیر ترکیبات آلی

دانه گرده داتوره بعد از یک هفته نگهداری درون یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد در محیط کشت حاوی ۱۰۰ میکرولیتر TPN نیز رشد نکرد.

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده آفتابگردان

نتایج بررسی دانه گرده آفتابگردان با میکروسکوپ الکترونی

مشاهده دانه آفتابگردان با میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که آستارا دانه گرده خاردار است.

و نتایج بررسی رشد و رویش دانه گرده آفتابگردان تحت تأثیر ترکیبات آلی در محیط حاوی ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرولیتر TPN B٥ نیز رشدی انجام نشد. و افزودن ۱/۱ نانومول ویتامین K۱ به محیط کشت نیز تأثیری بر رشد و جوانه‌زنی دانه گرده آفتابگردان نداشت.

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده گل توری

مشاهده دانه گرده گل توری با میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که آراستار دانه گرده چاله‌دار و دارای سه شیار و سه روزن است. دانه گرده گل توری در محیط کشت ۲٤ ساعت پس از کشت ۲۱ درصد جوانه زده و طول لوله گرده به ۱۷ میکرون رسید. محیط کشت حاوی ٦۳/٥ میکرومول کلسیم درصد جوانه‌زنی و طول لوله گرده را نسبت به مشاهده افزایش داد. در محیط کشت حاوی ۲٥٤ میکرومول کلسیم درصد جوانه‌زنی و طول لوله گرده مشابه شاهد بود. محیط کشت حاوی ۱/۷۱ مول سوکروز درصد جوانه‌زنی دانه گرده را کاهش داد ولی رشد طولی لوله گرده به سه برابر شاهد پس از ٤۸ ساعت رسید. محیط کشت حاوی ٦/۸٤ مول سوکروز درصد جوانه‌زنی دانه گرده و رشد طولی لوله گرده را کاهش داد با کاهش بور محیط کشت (۰/۸۱ میلی مول) درصد جوانه‌زنی دانه گرده و طول لوله گرده نسبت به شاهد تغییر کرد. افزایش بور محیط کشت (٦/٤۸ میلی‌مول) درصد جوانه‌زنی دانه گرده و طول لوله گرده را افزایش داد. دانه گرده گل توری بعد از سه ماه نگهداری درون یخچال ٤ درجه سانتی‌گراد در محیط کشت رشد نکرد. این دانه در محیط کشت حاوی ٦/۸٤ مول

سوکروز نیز رشد نکرد. نتایج حاصل از بررسی رشد و رویش دانه گرده گل توری تحت تأثیر ترکیبات آلی در دانه گرده گل توری در طی دو هفته نگهداری در آزمونها استفاده شد. محیط کشت حاوی ٦/٤٢ میکرومول لینولینک اسید درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده را کاهش داد. در محیط کشت حاوی ٥ میلی‌مول اگزالواسیتک درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده بسیار کاهش یافت. در محیط کشت حاوی اسیدهای آلی بیشترین درصد جوانه‌زنی دانه گرده و رشد طولی گرده محیط حاوی اسید بهینیک (۰/۱٤۷ میلی‌مول) نسبت به شاهد دیده شد و در اسیدهای آلی با زنجیره کوتاهتر به تدریج با کوتاه‌شدن زنجیر از درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده کاسته شد. افزودن ۱/۱ نانومول ویتامین K۱ به محیط کشت سبب شد ۹۰ درصد دانه‌های گرده جوانه زده و پس از ۲٤ ساعت طول لوله گرده به ٦٤۰ میکرون رسید که نسبت به شاهد چهار برابر افزایش دارد. محیط کشت حاوی ۱۰۰ میکرولیتر TPN درصد جوانه‌زنی و رشد طولی لوله گرده را کاهش داد.

نتایج حاصل از مطالعه دانه گرده گل ختمی

مشاهده دانه گرده ختمی با میکروسکوپ الکترونی نگاره نشان داد که آراستار دانه گرده خاردار است. مطالعه دانه گرد تحت تأثیر محیط کشت پایه نشان داد که دانه گرده ختمی بلافاصله پس از برداشت در آزمونها استفاده شد. دانه گرده ختمی چه به‌طور مستقیم و چه پس از شستشو با هگزان هیچگونه جوانه‌زنی و تندشی نداشت. این گرده‌ها همچنین در محیط کشت پایه حاوی ٦/٨٤ یا ۱/۷۱ مول سوکروز و ۲٥٤ یا ٥/ ٦۳ میکرومول کلسیم و ٦/٤٨ یا ۰/۸۱ میلی‌مول بور نیز لوله تشکیل ندادند. این بررسیها تا ۷۲ ساعت پس از کشت ادامه داشت.

نتایج بررسی رشد و رویش دانه گرده ختمی تحت تأثیر ترکیبات آلی

در محیط کشت حاوی ۱۰۰ و ۲۰۰ میکرولیتر TPN نیز رشدی صورت نگرفت. محیط حاوی ۱/۱ نانومول ویتامین K۱ نیز تأثیری بر رشد دانه گرده ختمی نداشت. افزودن عصاره کلاله و خامه گلایول به محیط کشت حاوی دانه گرده گلایول و یا زیتون تأثیری بر رشد و رویش دانه گرده نداشت. رشد دانه گرده و تندش لوله گرده گلایول بعد از گرده‌افشانی مصنوعی مشاهده شد. رشد دانه گرده لی‌سیانتوس بر روی سطح

برگ مشاهده شد ولی نفوذ به بافتهای برگ صورت نگرفت.

فصل دهم

اصطلاحات علمی

Acuminatt_obtuse	شکل دانه گرده از دید و منظر استوایی جایی که قطبها وسیع و گسترده هستند ولی انتهای آنها نوک تیز نبوده و تقریباً گرد می‌باشد
Annulus	کناره یا لبه با یک منفذ که به‌وسیله ضخیم‌شدن یا نازک‌گردیدن اگزین بیرونی به‌وجود می‌آید. به‌عنوان مثال دانهٔ گردهٔ خانواده کاریوفیلاسه
Apocolpium	منطقه‌ای در قطب دانه گرده استوایی (دانه‌های گرده‌ای که منافذ و شیارها در منظرهٔ استوایی گرده متمرکز است) که به‌وسیله انتهای شیارها محدود شده است
Baculate	دانه‌های گردهٔ دارای باکولا
Baculum (Bacula جمع)	ستون یا میله که همیشه بلندتر و پهن‌تر از یک میکرومتر است. این اصطلاح توسط بعضی از محققین معادل کلوملا (ستونک) در لایه اگزین به‌کار برده می‌شود
Bify\urcated	منشعب و دوشاخه‌ای شدن به شکل y
Caput (Capita جمع)	قسمت متورم انتهایی و راسی با کلاهک یک پایه و ستون
Clava (Clavae جمع)ا	میله‌ای که بلندی آن بیشتر از پهنا بوده و به سمت قاعده باریکتر می‌شود، چماقی‌شکل، بلندتر از یک میکرومتر
Clavate	دارای سر چماق مانند
Colpate	دانهٔ گردهٔ دارای یک یا چند شیار
Colporate	دانهٔ گردهٔ دارای شیار و روزنه
Colpus (Colpi جمع)	منفذ بیضوی، منفذی که در آن نسبت طول به پهنا بیشتر از ۲ باشد یا به‌عبارتی طول آن بیشتر از دو برابر عرض باشد
Colpus membrane	غشاء شیار، لایه باریک و فاقد ساختار اگزین (لایهٔ خارجی) که شیار را در دانه‌های گردهٔ زنده می‌پوشاند و منطقه‌ای است که دانهٔ گرده از طریق آن آب را جذب کرده و یا از دست می‌دهد وقتی که دانه گرده فسیل می‌شود این غشاء از بین می‌رود
Columellae	اصطلاح کلی برای عناصر کوچک و میله‌مانند که به‌صورت شعاعی جهت‌دار شده و تشکیل لایهٔ داخلی پوشش خارجی دانه گرده را می‌دهد در تعدادی از منابع اصطلاح کلوملا یا ستونک نیز ذکر شده است

Loanalysis	آنالیز و بررسی ساختار اگزین به‌وسیله تمرکز دقیق به قسمتهای داخلی آن با بزرگنمایی ۱۰۰۰× به‌طوری که در فراساختار اگزین کانالهایی تاریک و روشن را بتوان دید
Lumen (Lamina جمع)	نرعقیمی ژنتیکی، قابلیت تشکیل دانه گردهٔ فاقد قدرت باروری
Margo	منطقهٔ اطراف یک شیار که به‌وسیلهٔ نازک‌شدن و ضخیم‌گردیدن ناگهانی بیرون پوشش اگزین یا روشهای دیگر به‌وجود می‌آید
Meridional	واژهٔ مرتبط به ویژگیهای گرده (مثلاً شیار) که در اطراف خطی که قطب نزدیک و دور را به هم وصل می‌کند در سطح دانهٔ گرده دیده می‌شود
Mesocolpium	منطقه‌ای از سطح گرده که بین دو شیار مجاور وجود دارد
Mesoporium	منطقه‌ای از سطح گرده که بین دو منفذ و روزنه مجاور وجود دارد
Microechinate	دارای برآمدگیهای نوک تیز در سطح غشاء که ارتفاع آن کمتر از یک میکرومتر است
Microgemmate	دارای جوانه‌های کوچک با ارتفاع و بلندی کمتر از یک میکرومتر
Microreticultare	تزئینات ریز شبکه‌ای، فاصلهٔ بین تورینه‌ها کمتر یا مساوی یک میکرومتر در قطر می‌باشد
Microregulate	برآمدگیهای ریز که به‌صورت نامنظم بر روی غشاء گرده قرار دارند، دانه‌های گرده‌ای که دارای برآمدگیهای نامنظم بوده به‌طوری که طول آنها کمتر از عرض و یا برابر با آن و یک میکرومتر می‌باشد
Monocolpate	دانه‌های گرده دارای یک شیار، تک‌شیاری
Monolete	اصطلاح متداول در بررسی هاگ نهانزادان آوندی به طوری که یک منفذ یا شیار بیشتر ندارد
Monoporate	دانه‌های گردهٔ دارای یک روزنه (منفذ)، تک‌روزنه‌ای
Murus (Muri جمع)	دیواره یا کمربندی که دو تزئین شبکه‌ای یا برآمدگی را از هم جدا می‌کند
Nexine	دیوارهٔ خارجی دارای ۳ لایه است. لایه بیرونی Sexin است که اصطلاحاً به آن بیرون پوشش می‌گویند و در زیر آن Nexine قرار دارد که در فارسی میانه پوشش لقب گرفته است. این لایه فاقد تزئینات و آرایش عناصر می‌باشد
Octangular	دانهٔ گرده با شکل هشت ضلعی
Operculate	دانه‌های گردهٔ درپوش‌دار و محتوی غشاء ضخیم که بر روی تمام منافذ و شیارها و یا تعدادی از آنها دیده می‌شود
Operculum	غشاء ضخیم که منافذ یا شیارهای سطح غشاء دانه گرده را می‌پوشاند
Papillae	برآمدگیهای انگشت‌مانند خالی که همیشه طول آنها بیشتر از عرضشان می‌باشد
Pentapantocolporate	دانه‌های گردهٔ دارای ۵ شیار پراکنده بر روی غشاء به‌طوری که هر شیار در مرکز خود دارای یک روزنه است
Pentapantocolpate	دانهٔ گرده ۵ شیاره که بر روی سطح دانه پراکنده شده‌اند
Pentapantoporate	دانهٔ گرده ۵ منفذه که بر روی سطح دانه گرده پخش شده‌اند
Pentazonocolpate	دانه گرده ۵ شیاره که شیارها در منطقهٔ استوایی آرایش یافته‌اند
Petazonoporate	دانهٔ گرده ۵ منفذه که منافذ در منطقه استوایی مرتب شده‌اند

Rugulate	دانهٔ گرده‌ای که عناصر تزئینی آن به‌صورت نامنظم بر روی غشاء قرار دارند
Saccate	دانه‌های گرده دارای دو برآمدگی بزرگ توخالی
Sacci	برآمدگیهای بزرگ توخالی از پیکرهٔ اصلی گرده یا هاگ
Scabrate	دانهٔ گرده‌ای که در آن غشاء خارجی دارای برآمدگیهای کوچکتر از میکرومتر است
Semitectate	دانه‌های گرده‌ای که در آن تقریباً تکتوم (بام) وجود ندارد
Sexine	لایه بیرونی اگزین
Simplicolumellate	دانه‌های گرده دارای یک ردیف تکتوم در زیر هر مور
Striate	دانه‌های گرده‌ای که در آن تزئینات به‌صورت برآمدگیهای کم و بیش موازی هستند
Suprareticulate	دانه‌های گرده که دارای تزئینات شبکه‌ای در بالای تکتوم هستند
Syncolpate	دانه‌های گرده‌ای که دارای دو یا چند شیار به‌هم چسبیده در انتهای خود هستند
Tectate	دانه‌های گرده‌ای که اگزین آنها دارای تکتوم (بام) هستند
Tectum	قسمتی از اگزین بیرونی که به ستونک متصل می‌باشد، تکتوم
Tetrad	چهار دانهٔ گردهٔ متصل به هم، تتراد، دانه گردهٔ چهارتایی
Tetrahedral	ترتیب و آرایش چهار گرده
Tetrapancolpate	دانهٔ گرده چهار شیاره که شیارها در سطح گرده پراکنده‌اند
Tetrazonocolpate	دانهٔ گرده چهار شیاره که شیارها در منطقه استوایی آرایش یافته و مرتب شده‌اند
Tetrazonocolporate	دانهٔ گرده چهار شیاره که شیارها در سطح گرده پراکنش یافته و در مرکز هر شیار یک روزنه وجود دارد
Tetrazonoporate	دانهٔ گرده چهار منفذی به‌طوری که منفذها در ناحیه استوایی گرده مرتب شده‌اند
Trilete	دانهٔ گرده با تزئینات سه‌وجهی به شکل Y این نوع تزئینات بر روی منظره و قطب دور هاگ قرار دارند
Trimorphism	سه‌شکلی، دانه‌های گرده‌ای که دارای سه شکل متفاوت هستند
Trizonocolpate	دانهٔ گرده سه شیاره به‌طوری که شیارها در منقطه استوایی گرده آرایش یافته‌اند
Trizonoporate	دانهٔ گردهٔ سه منفذی به‌طوری که منافذ در منطقه استوایی مرتب شده‌اند
Trizonocolporate	دانه‌های گرده سه شیاری به‌طوری که شیارها در ناحیهٔ استوایی گرده آرایش یافته و در مرکز هر شیار یک منفذ نیز دیده می‌شود
Zonoaperturate	دانه‌های گرده دارای منفذ یا شیار که تزئینات در ناحیهٔ استوایی مرتب شده‌اند
Zonoporate	دانه‌های گردهٔ منفذدار به‌طوری که منافذ در ناحیه استوایی آرایش یافته‌اند
Zonocolpate	دانه‌های گرده شیاردار به‌طوری که شیارها در ناحیه استوایی گرده مرتب شده‌اند
Zonocolporate	دانه‌های گرده شیاردار به‌طوری که شیارها در ناحیهٔ استوایی آرایش یافته و در مرکز هر شیار یک منفذ یا روزنه دیده می‌شود

فهرست منابع

راحمی، مجید، ۱۳۷۰. گرده‌افشانی و تشکیل میوه تألیف کارل هانس و جف‌لاندن. انتشارات دانشگاه شیراز.

قناتی، فائزه. ۱۳۷۱. اثر آلودگیهای محیطی بر ساختمان و فراساختمان و آلرژی‌زایی دانه گرده. پایان‌نامه کارشناسی ارشد دانشکده علوم دانشگاه تربیت مدرس.

قهرمان، احمد ۱۳۷۳. گیاه شناسی پایه جلد دوم. انتشارات دانشگاه تهران.

درویش، مینا. ۱۳۸۳. بررسی و تأثیر ترکیبات معدنی و آلی بر جوانه‌زنی دانه گرده و طویل‌شدن لوله گرده. پایان‌نامه کارشناسی ارشد علوم گیاهی دانشگاه پیام‌نور.

Anonymous.chaptter3 Pollen 2004. http.fao.org/docrep/w0076e/w0076e10.htm

Anonmymous. Culture report. http://www.kulturberichte.

Anonymous. Eustoma grandflorum. http://www.ejournal.sinsica.edu.tw

Anonymous.http://www.alternativesseteral.com/beepollen.htm

Anonymous.Lagesrtroemia indica. http://www.floridata.com

Anonymous.Lagesrtroemia indica- common crapemyrtle. http://www.nobleplants.com

Anonymous. Pollen Germination Lab Key. http://www.howe.k12.ok.us

Anonymous. Pollen Structure. http://www.geo.arizona. edu

Anonymous. Pollen Germination with Fast Plants. http://www.fastgreen.org

Barinova , J.et.al. 2002. Anitirrhinum majus microspore maturation and transient transformtion in vitor. Journal of Experment Botany, Vol. 53,No 371, PP. 1119-1129.

Buvukkartal H.N.2003. In vitro pollen germinatin and pollen tube characteristics in tetraploid Red Clover (Trifolium pratens L.) Turk .J. Bot. 57-61.

Caliskan. M. 2000. The Metabolism of Oxalic Acid. Turk. J.zool. 103-106.

Cetin, E et.al. Efect of Spermin and cyclohexylamine on in vitro pollen germination and tube growth in Helianthus anmuus. Plant Sci. 80:241-245.

Clude , M.J. et.al. 2000. A Lily stylar pectin is necessary for pollen tube adhesion in vitro stylar matrix. The plant cell, Vol. 12,1737-1749.

Faegri, K. and Iversen, J. (1975). Taxtbook of pollen Analysis. 3rd edition. Blackwell, Oxford and London.

Feijo , J.A et.al. 2001. Cellular oscillation and the regulation of growth: the tube paradingm. Bio. Essays 23:86-94.

Franklin, V.E-Tong. 1999. Signaling and the modulation of pollen tube growth. Plant Cell, Vol. 11,727-738

Groot, S.P.C et.al. 2003. Signation of tomato pollen germination by the flovonoid quercetion. News Letters, 43. 19-23.

Hughes , R.N. 1994. Acidic fog and temperature effects on stigmatic receptivity in two birch species. Journal Article, Vol. 123:4.

Lackie, J.M.&Dow, J.A.T. 1999. The dictionary of cell molecular biology. Academic Press. London.

Jayaprakash , P. & Sarla , N. 2001. Development of an improves medium for germination of Cajanus cajan (L.)m/Mill sp.pollen invitro. Journal of Experimental Botany, Vol. 52, No.357, PP.851-855.

Kalson S,B.A. Pollen: health food and healing http://www.germinex.com

Leahkarni & Benyaloni. 2002. Fructo kianse and hexo kinase from pollen grain of bell pepper (capsicum annuum L.): possible role in pollen germination under conditions of high temperature and CO2 enrichment. Annals of Botany 90:607-612.
Pline , W.A et.al. 2002. Use of digital image analysis, viability stains. And germination assays to estimate conventional and glyphosate-resistant cotton pollen viability. Crop Science 42:2193-2200.
Schneidereit, A et. al. 2003. Function characteriztion and expression analyses of the glucose specific at stp9 monosaccharide transporter in pollen of Arabidopsis. Plant physiology, Vol. 133, PP B.M. 182-190
Snowman B.M et. al 2002 Signal mediated depolymerization of actin in pollen the self-incompatibility response. Plant Cell, 14 (10): 2613-2626.
Taylor , L.P & Helper , P.K/ 1997. Pollen germination and tube growth. Annu . Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Boil, 48:461-491.
Tse H.L.H. & Chan , G.Y.S. Pollen germination and tube growth. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Boil, 48: 461-1-491.
Tuinstra , M,R & Wedel , J. 2000. Estimation of pollen viability in grain Sorghum. Crop Science 40:968-970.
K Wan S.C. et.al. 1969. The effect of different chemicals on pollen germination and tube growth in Allium cepal. Journal of the American 94:561-562.
Wang , Q et.al. 2003 Boron influences pollen germination and pollen tube growth. Nature 392, 818-821.
Yokota , H. & Konish , S.H. 1990. Effect of the formation of a sugar-borate complex on the growth inhibition of pollen tubes of camellia sinensis and cultured cells of nicotaina tabacum by toxis levels of borate. Plant Nutr. 36(2), 275-281.