

## SPORODERM OLUŞUMU İLE İLGİLİ SUBMİKROSKOPİK ARAŞTIRMALAR

Dr. Özden İNCEOĞLU

Hacettepe Üniversitesi, Biyoloji Enstitüsü

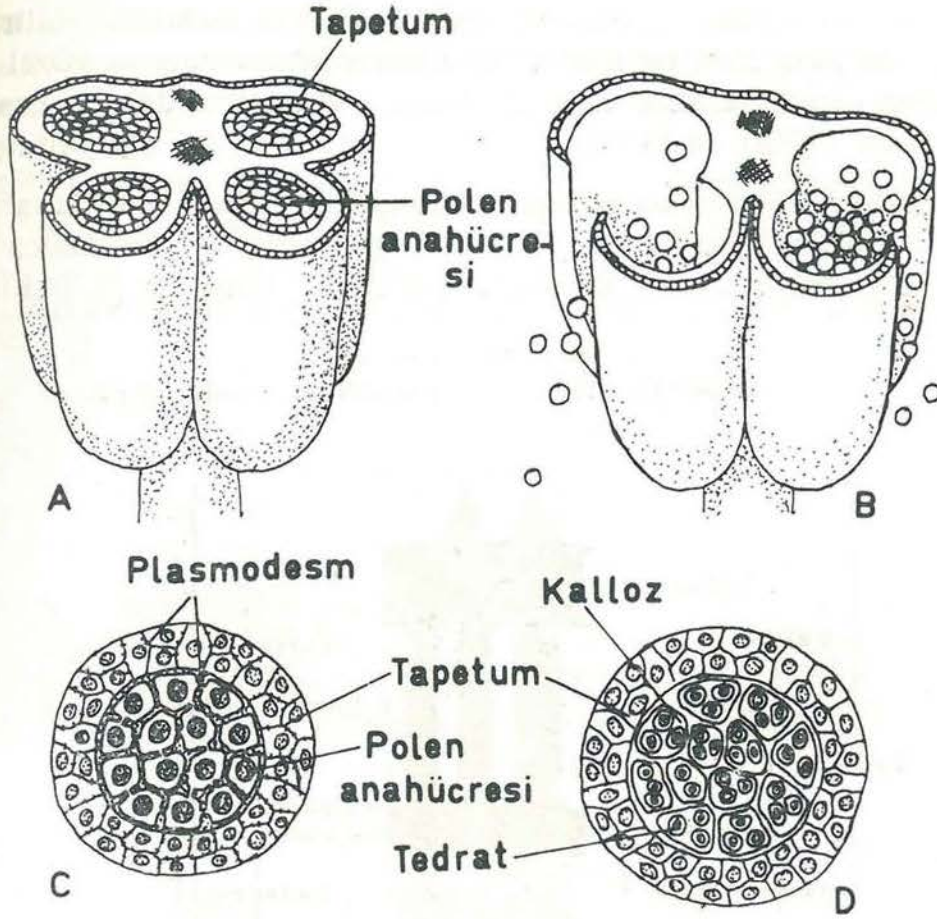
Angiosperm çiçeğinin Stamen'leri, Flament denilen bir sap ve onun ucunda Anter denilen bir başcıkdan oluşur. Anter iki Teka'dan meydana gelir. Her bir Teka iki Polen kesesi ihtiva eder. Polen keselerinde bulunan Polen anahücreleri meiosis bölünmesi ile haploid kromozom taşıyan dört Polen (Mikrospor) meydana getirir. Polenler olgunlaştıktan sonra Polen keselerini birbirinden ayıran doku eriyerek iki Polen kesesi birleşir. Böylece Anter'de dört Polen kesesi sayısı ikiye iner. Anter genellikle Angiosperm'lerde Teka hücrelerinin birbirlerinden ayrılması ile boyuna yarılr ve Polenler dışarı atılır. Polen keselerinin etrafında protoplazmaca zengin Tapetum hücreleri bulunur. Şekil 1, (A, B).

Olgun bir polenin protoplazması İntin denilen bir tabaka ile çevrilidir. ERDTMAN (1960) a göre İntin'in üzerinde Ekzin olarak adlandırılan dış tabaka, altta Nekzin, üstte Sekzin'den ibarettir. Sekzin Endosekzin ve Ektosekzin olmak üzere iki, Nekzin, Nekzin<sup>1</sup>, Nekzin<sup>2</sup>, Nekzin<sup>3</sup> olmak üzere üç tabakadan teşekkül eder.

FAEGRİ ve IVERSEN (1964) e göre Ekzin, dışta Ektekzin, içte Endekzin'den ibarettir. Endekzin aşağıdan itibaren Taban tabakası, Kolumella ve Tektum'dan meydana gelir. Poleni saran İntin ve Ekzin ERDTMAN tarafından Sporoderm olarak adlandırılır. (Şekil 2).

**SPORODERM GELİŞMESİ** : Palinolojinin bir çok ilme faydası anlaşıldıktan sonra Sporoderm'in gelişmesi bazı araştırmacıların dikkatini çekmiştir. Son yıllar içinde Sporoderm'in gelişmesini anlamak amacıyla Elektron Mikroskobu ile çalışmalar yapılmıştır.

SKAVARLA ve LARSON (1960) Elektron mikroskobu ile Zea mays polenlerinde Sporoderm'in gelişmesini erken safhadan itibaren açıklar.



Şekil: 1 — (A): Anter'den enine kesitte, Tapetum dokusu ve Polen ana hücreleri, (B): Anterin boyuna yarılması ile polenlerin dışarı çıkması, (C): Erken safhada Polen kesesinden alınan enine kesitte, Tapetum hücreleri kendi aralarında, Polen ana hücreleri kendi aralarında Plazmodesm'lerle birleşmesi, (D): Kallos ile çevrili mikrosporlar (EHLİN'den, 1968)

mışlardır. Bu müşahedeler çok az bir farkla diğer spesiyes polenlerin teşekkülünde de aynıdır.

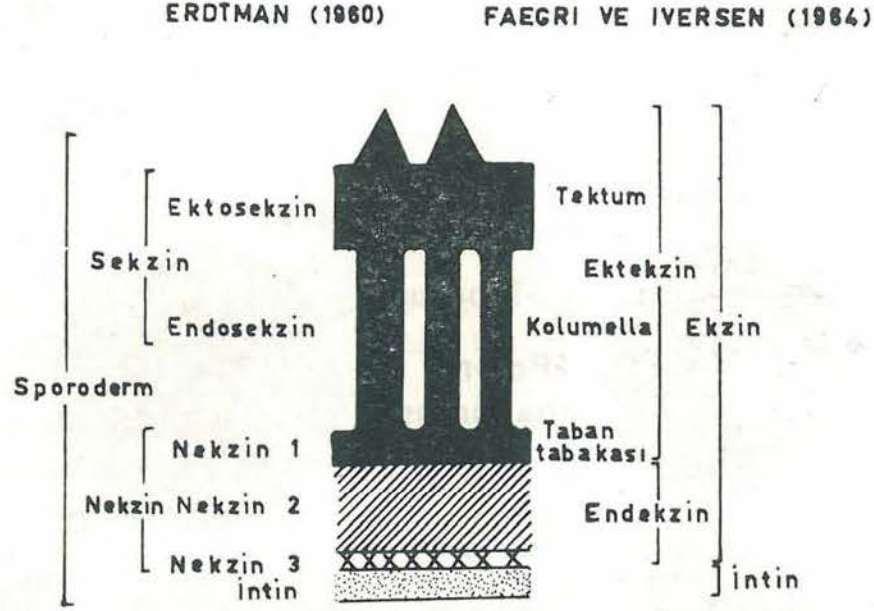
Polen anahücreleri ve Tapetum hücreleri kendi aralarında Plasmodesm denilen sitoplazmik uzantılara sahiptir. Fakat bu iki doku arasında sitoplazmik uzantılar mevcut değildir. (EHLİN 1968). Plazmodesm'ler vasıtası ile Polen anahücreleri sitoplazmik bir bütün teşkil ederler. (Şekil 1). (C).

SKAVARLA ve LARSON (1960) a göre Sporoderm inkişafının en erken safhası, Tapetum hücreleriyle çevrili olan Polen keselerindeki Polen anahücrelerinin meiosis bölünmesiyle başlar. Polen anahücrelerinin meiosis bölünmeleri müddetince selüloz çeperleri altına protoplazmaları tarafından **Kalloz** birikmesi olur. Bu birikme meiosis müddetin-



ce vuku bulur. Kalloz amorf bir hücre çeperi maddesidir. Bu devrede fonksiyonu Polen anahücreleri arasında bir duvar teşkil etmektedir. Kalloz çeper ilk defa 1911 de BEER tarafından keşfedilmiş ve «Özel polen anahücresi çeperi» olarak adlandırılmıştır. Bu çeper daha sonra Heslop-Harrison (1966) ve ECHLİN (1968) tarafından da zikredilmiştir.

Kalloz'un polen anahücreleri arasında bir duvar meydana getirmesiyle sitoplazma bu hücreler arasında paylaşılmış olur. Kalloz depolanması Plazmalema'nın çeperden ayrılması ile daha da ilerletilir. Çe-



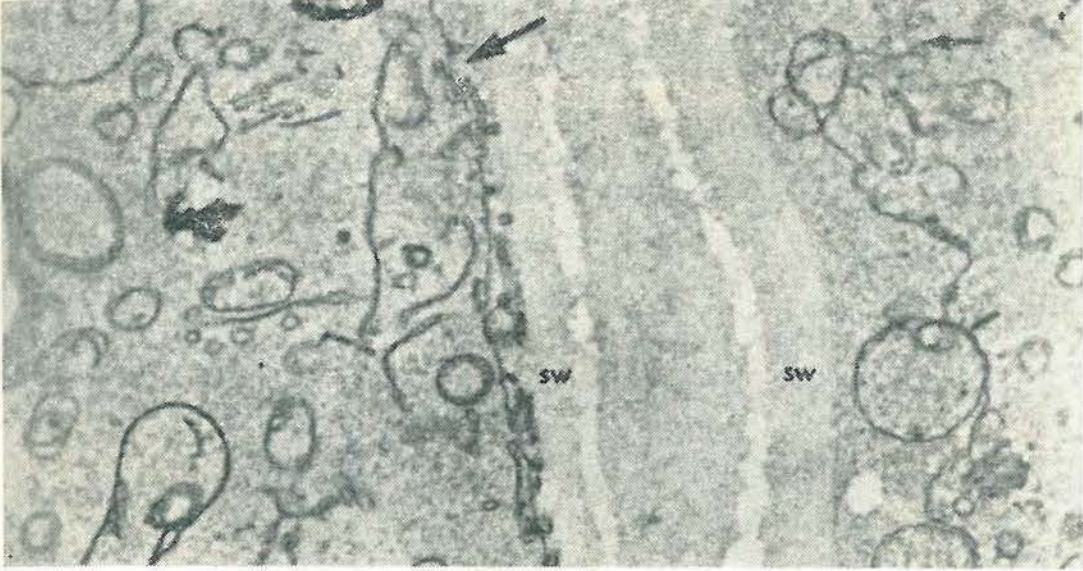
Şekil 2 — Ekzin tabakalanması. Solda ERDTMAN (1960), sağda FAEGRI ve İVERSEN (1964) nin terminolojileri görülmektedir.

kılme sonucu Plazmalema gelişi güzel noktalardan kırılır ve üzerinde bir bölge meydana gelir. Bu bölgede, kırılma noktalarından geçen çeşitli ölçüde Vesikül ve Kanalcıklar görülür. Vesikül ve Kanalcıklar hem Endoplazmik Retikulum'dan hem de Diktiyozom'lardan meydana getirilir. Kalloz'un sentezi için materyelin salınmasında veya enzimatik faaliyette bulunarak rol oynarlar. Sitoplazmik organellerin gönderilmesi, Kalloz depolanması devam ettiği müddetçe vuku bulur. (Resim 1).

Telofaz II nin sonunda Mikrosporlar arasında Pektin bileşiklerinden ibaret ince bir çeper teşekkül eder. Mikrosporları birbirinden ayıran bu çeper altına da Kalloz birikmesi olur. Böylece Mikrosporlar özel Kalloz çeperleri arasında izole edilirler. (Şekil 1.) (D). Kalloz depolan-



ması bittikten sonra kırılmış Plazmalema düz bir şekil gösterir ve üzerindeki bölgede bulunan sitoplazmik organeller çok az miktardadır. Kalloz birikmesi sona erdikten sonra da Plazmalema'nın geri çekilmesi devam eder. Böylece Kalloz çeper ile Plazmalema arasında ince ve



(Resimler *Zea mays* poleni Sporoderm'inin enine kesitinden Elektron Mikroskopu ile çekilen resimleri göstermektedir.) (SKAVARLA ve LARSON'dan, 1960) X21.000

Resim: 1 — Plazmalema'nın Polen anahüresi selüloz çeperinden çekildikten sonra Kalloz birikmesinin erken safhası. Ok, kırılan Plazmalema noktasını göstermektedir. Vesikül ve Kanalcıklar Plazmalema üzerinde görülmektedir. (sw): Kalloz çeper. X15.000

Elektron geçiren bir saha meydana gelir. Çekilme ilerledikçe içinde ekzin taslağının teşekkül edeceği bu sahanın kalınlığı artar. (Resim 2). İkinci defa çekilmede Plazmalema mikrosporun Kalloz çeperinden tamamen ayrılmaz. Apertürlerin (Por, Kolpus) teşekkül edeceği bölgelerde çepere bitişik kalır. Çekilme bittikten sonra Endoplazmik Retikulum Kalloz çepere doğru dikine çıkıntılar yapar. Bu çıkıntılar ekseriya Endoplazmik Retikulum'un tek kanalcığını ihtiva eder. (Resim 3).

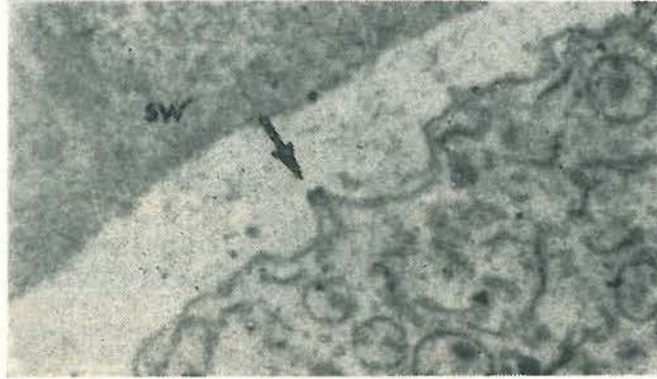
Bundan sonraki safhada Endoplazmik Retikulum'un çıkıntıları artar. Bu çıkıntılar Kolumella'ların menşeyini meydana getirir. Kalloza doğru meydana gelen çıkıntılarla Ekzin taslağının teşekkülü başlamış olur. Bu safhada Endoplazmik Retikulum'un Plazmalema'nın altında yüzeye paralel olarak yer aldığı görülür. (Resim 4).

Kolumella'lar teşekkül ettikten sonra Tektum da belirmeğe baş-

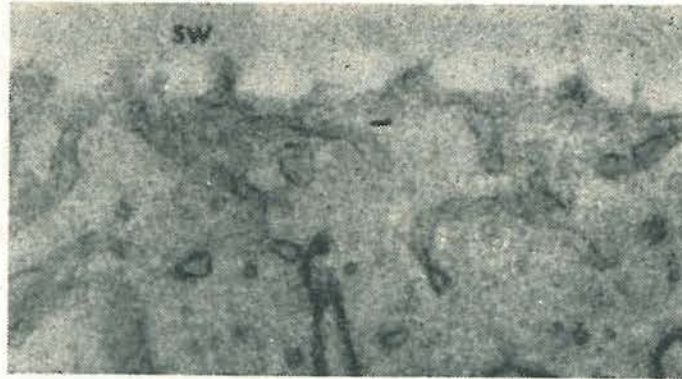




Resim: 2 — Kalloz çeperin teşekkülü sona erdikten sonra, Plazmalema apertür bölgeleri hariç çekilerek Plazmalema ile Kalloz çeper arasında Elektron geçiren bir saha (tr) teşekkül etmiştir. X15.000



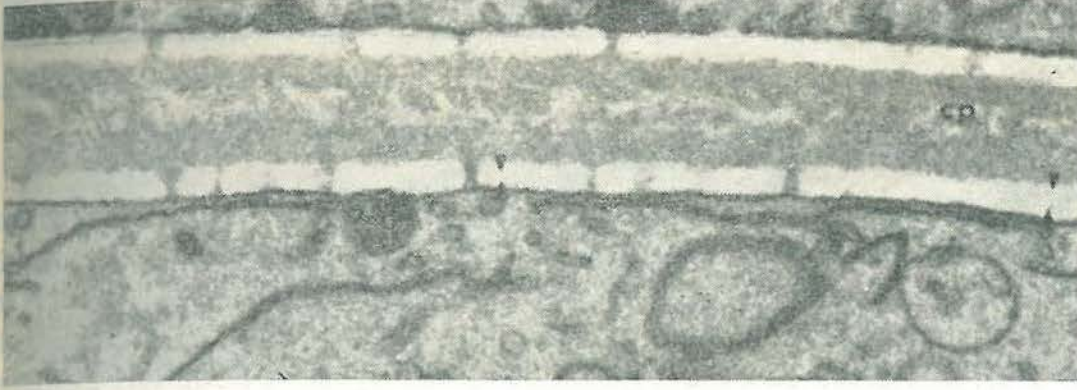
Resim: 3 — Endoplazmik Retikulum'un Kalloz çepere doğru meydana getirdiği çıkıntılar. X15.000



Resim: 4 — Ekzin taslağının erken safhası. X33.000



lar. Tektum Kolumella'ların orta kısımlarından çıkan uzantıların birleşmesiyle meydana gelir. Kolumella'lar Tektum üzerinde devam ederek Spinülleri meydana getirir. Bu safhada da Endoplazmik retikulum'un yüzeye paralel olarak yer aldığı görülür. Ekzin taslağının son şeklinde Mikrospor halâ Kallos çeperin içindedir. (Resim 5).



Resim: 5 — Ekzin taslağının geç safhası. Oklar arasındaki bölge, Kolumella'ların orta kısımlarından yanlara doğru büyüyen çıkıntıların birleşmesi ile meydana gelen Tektum'u göstermektedir. (cp): Mikroskoplar arasında teşekkül eden hücre plağı, X30.000

Bundan sonra Kallos eriyerek Mikrosporlar Polen kesesi içinde serbest kalır. Bu safhada ekzin tam olarak teşekkül etmemiştir. Normal kalınlığının ancak 1/3 ü kadardır. Kallosu eriyen Mikrosporların Taban tabakası teşekkül etmeğe başlar. Kolumellalar kalınlıklarını artırır. Tektum gelişmesine devam eder. Taban tabakası Plazmalema'nın üzerinde yer alır. Paralel bir tabakalanma neticesi yapısı çizgili görülür. *Zea mays* poleninde spinüller Kolumellaların tektum üzerinde uzantısıdır. Ekzin teşekkül ettikten sonra yeni bir spinül teşekkülüne raslanmamıştır. Bu safhada, Kolumella ve spinül arasındaki devamlılık açıkça görülmektedir (Resim 6). Tektum ve Taban tabakasının iyi gelişmiş bu safhasında her iki tabakada da yatak yönde bir devamsızlık görülür. Bu devamsızlık daha sonraki safhada ekzinde görülecek olan boyuna kanalların teşekküllerinin başlangıcıdır. Kolumella'lara paralel teşekkül eden bu kanallar Ekzinin kalınlığı arttıkça barizleşir. Bu kanallara Mikrospordan sitoplazmik bir geçişin olduğu görülmemiştir. Daha sonraki safhada Endekzin Taban tabakasının altına teşekkül ettirilir. Endekzin granüllü bir yapı gösterir. Bu tabakanın teşekkülü Polenin hemen hemen olgunluğa eriştiğini ifade eder. (Resim 7). Bundan sonra çeperin son komponenti olan İntin, Endekzin altında teşekkül eder.

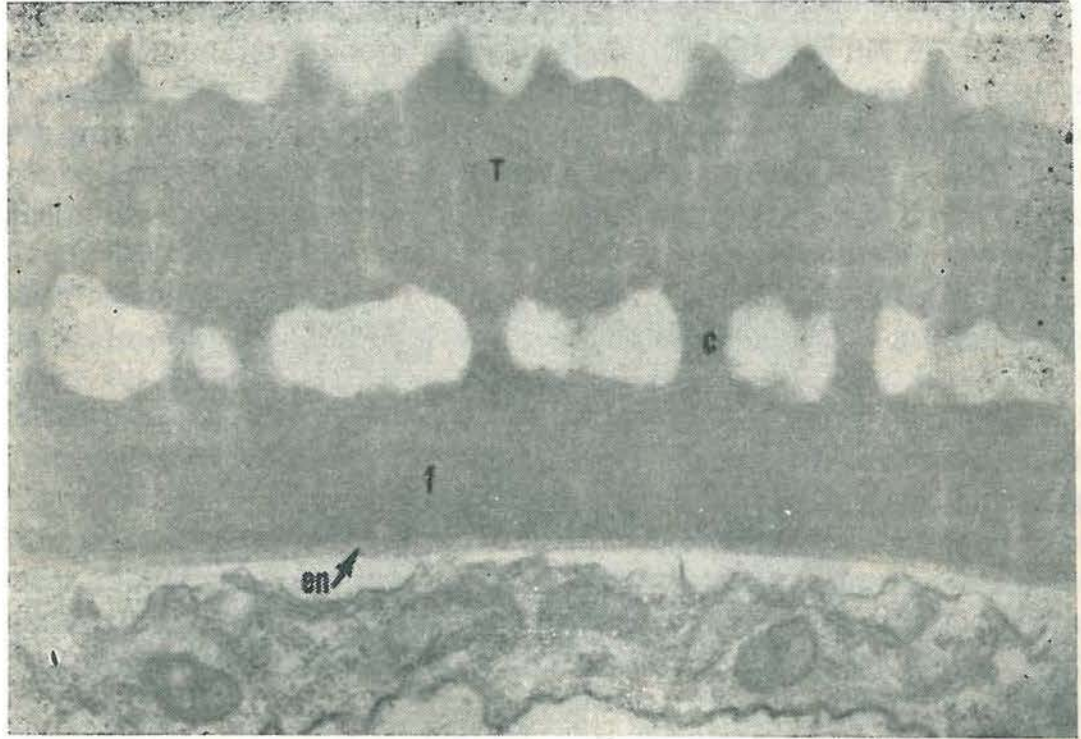
Ekzin taslağının teşekkülünden sonra, üzerine Ekzin materyelinin (Sporopolenin) depolanması gerekir. Bu da Kallos'un erimesiyle ilgi-





Resim: 6 — Daha bariz bir şekilde teşekkül etmiş taban tabakası ve Tektum. Oklar her iki tabakadaki devamsızlığı göstermektedir. X15.000

lidir. Kallosun erimesiyle Polen kesesi içinde serbest kalan Mikrosporların Ekzin taslağı üzerine Ekzin materyelinin depolanması olur. Ekzin materyelinin Mikrospordan mı? yoksa Tapetum hücrelerinden mi? teşekkül ettirildiği münakaşalı bir konudur. Ekzin teşekkülü esnasında Tapetum hücrelerinde de değişiklikler olur. Tapetum hücreleri genişler ve içlerinde çukurlu, sferoid, kap, yassı plak şeklinde cisimcikler belirir. Bu cisimler G. VON UBİSCH tarafından 1927 de keşfedilmiştir ve *Ubisch* cisimcikleri olarak adlandırılırlar. Ekzinle aynı derecede boyandıkları için HESLOP-HARRISON (1962) tarafından Ekzinle kimya-

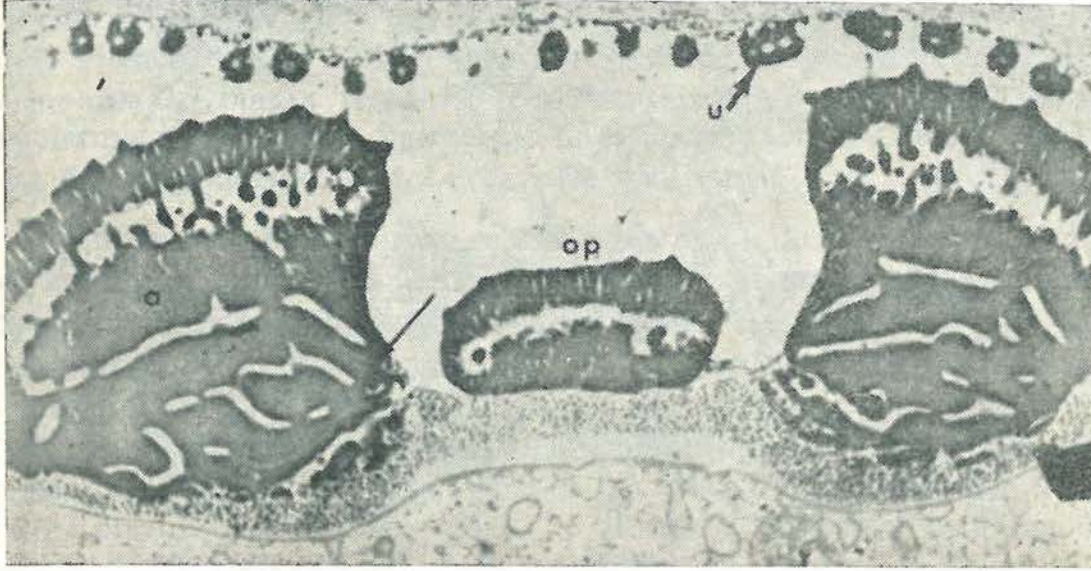


Resim: 7 — Teşekkülü hemen hemen tamamlanmış Ekzin. (T): Tektum, (C): Kolumella, (f): Taban tabakası, (en): Granüllü Endekzin. X43.000



sal bakımından aynılık gösterdikleri belirtilir. Yine aynı araştırmacı tarafından Mitokondri gibi krista ihtiva ettikleri açıklanır. (Resim 8).

Ubisch cisimcikleri Tapetum hücrelerinde teşekkül ettikten sonra Tapetum hücrelerinin selüloz çeperleri erimeye başlar. Sitoplazmalar daha az yoğun olur. Sitoplazmik elemanları da daha az barizdir. Hemen hemen görünmez olur. Hücreler ince sitoplazmik bir membranla çevrilir. İşte bu safhada Ubisch cisimcikleri çeperi delerek Anter boşluğuna geçer.

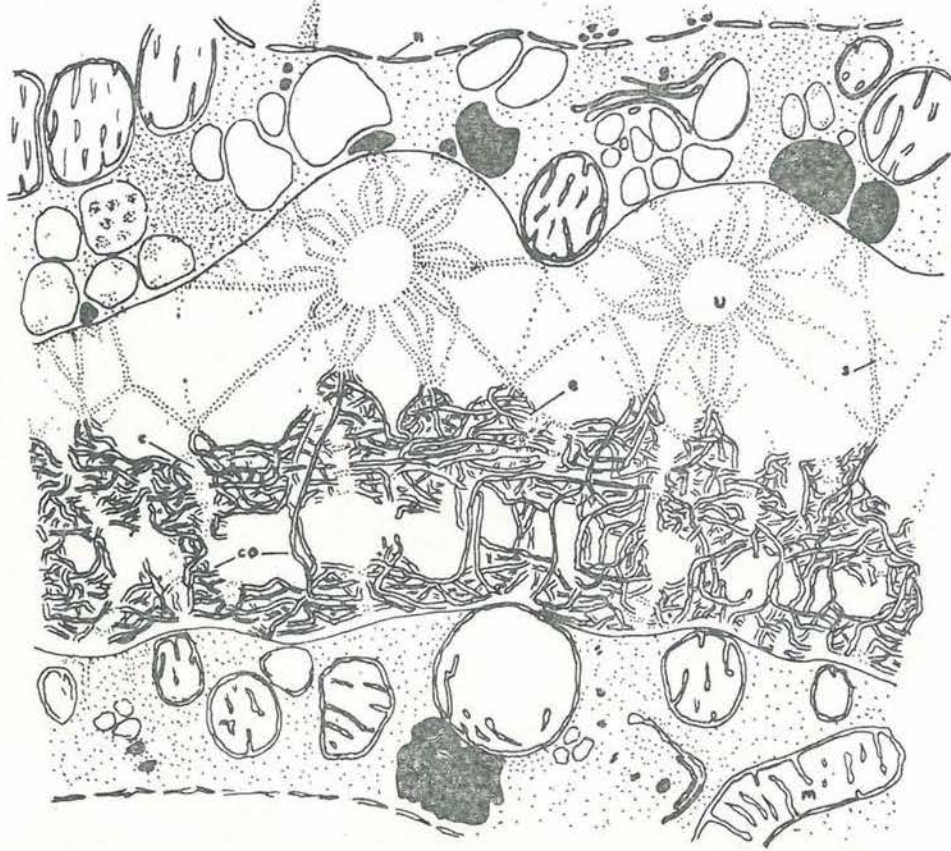


Resim: 8 — İyi inkişaf etmiş, operkulum'u olan olgun bir porun enine kesitinin görünüşü. Ok, anulus tabakalarının porun kenarında birleştiğini göstermektedir. Ektekin, granüllü endekzin üzerinde operkulum'dan anulus'a doğru ince bir membran halinde uzanmaktadır. (op): Operkulum. (a): Anulus tabakası, (U): Ubisch cisimciği.

ROWLEY (1962) e göre bu cisimcikler Anter boşluğuna geçtikten sonra Tapetum hücreleri ile Mikrosporlar arasında sitoplazmik ipliklerle bağlıdır. Orta kısımları da kesif bir madde ile doludur. Bu safhada Ekzin selüloz mikrofibrillerinden oluşur. Demetlerin her biri 50 A° çapındadır. Ekzini boyuna kateden kanallar daima spinüller arasından çıkmaktadır. Tapetum hücreleri ile Mikrosporlar arasındaki sitoplazmik iplikler Spinüllerle birleşmektedir. Tapetum hücreleri Mikrospordan ayrıldıktan sonra Ubisch cisimciklerinin merkezleri boşalır. Sitoplazmik iplikler de kaybolur. (Şekil 3). Bu safha Ekzin materyelinin en fazla depo edildiği safhadır. Ubisch cisimciklerinin çeperleri ekzin ile aynı materyelle ve aynı anda meydana getirilir. Yine ROWLEY'e göre ekzin son şeklini ve kalınlığını Tapetum hücreleri ile çevrili iken



kazanır. Bundan sonra da ekzin ipliksi yapısını kaybeder ve homojen olur. ROWLEY Tapetum hücreleri ile Mikrosporlar arasında iki yolun ekzin materyelinin taşınmasında rol oynadığını söyler. Bunlardan biri sitoplazmik ipliklerle, diğeri Anter boşluğu içindeki sıvı iledir. Sito-



Şekil: 3 — *Poa annua* poleni ile (altta), Tapetum hücreleri (üstte) arasında Ubisch cisimciklerini gösterir şematik resim. (u): Ubisch cisimcikleri, (c): Ekzinde kanallar, (s): Tapetum ile Ekzin arasındaki sitoplazmik iplikler, (co): Kolumella, (e): Ekzin yapısını meydana getiren 50 A° çapındaki selüloz mikrofibrilleri, (m): Mitokondri, (n): Nukleus zarı, (g): Golgi aygıtı.

(ROWLEY'den, 1962).

plazmik ipliklerden gelen materyel, kısmen spinüller arasındaki kanallardan aşağı akıtılır. Arada bulunan Ubisch cisimcikleri de ekzin materyeli ihtiva eder ve ekzin teşekkülüne yardımcı olduğu tahmin edilir.

Ekzin normal kalınlığını aldıktan sonra Tapetum hücreleri geri çekilir. Ubisch cisimcikleri serbest kalır. (Resim 8). Ekzin depolanmasında rolü olduğu tahmin edilen Ubisch cisimciklerinin bu olayda direkt alâkasının ve kati vazifesinin ne olduğu araştırmacılar tarafından belirtilmemiştir.



MEPHAM ve LANE (1968) ekzin materyelinin Mikrospor tarafından depolanması yapıldığını, Tapetum hücrelerinin bu işte hiç bir rolü veya çok az rolü olabileceğini belirtmişlerdir. Böylece Ekzin materyelinin Tapetum hücrelerinden mi? Mikrosporlardan mı? depo ettirildiği hakkında yapılan açıklamalar bir sonuca varamamıştır.

**POR TEŞEKKÜLÜ** : Daha evvel söylenildiği gibi Apertürlerin yerleri, Ekzinin erken safhasında tayin edilir. Kallozun iç yüzü ile Mikrosporun plazmaleması arasındaki münasebet devam ettirilerek por meydana getirilir. Yine SKAVARLA ve LARSON (1966) nun araştırmalarına göre *Zea mays* poleninde porun etrafındaki Anulus, tabakalar halinde Plazmalema ve Taban tabakası arasında meydana getirilir. Birbirine paralel olarak teşekkül eden bu tabakalar ekzin materyelinin depolanması neticesinde kalınlaşır. Lamellerin kalınlığı Taban tabakasına doğru gidildikçe tedrici artar. En yeni lamel ince lameldir.

Anulusu meydana getiren ve Ekzin materyeli ile kalınlaşan lameller por kenarında birleşirler. Bir tek ince membran porun yüzeyini örter. Ektezine ait bu membran üzerinde Ektekzin kalıntısı olarak bilinen **Operkulum** bulunur. Operkulumun yapısı Anulusun değil Ektekzinin aynıdır. Olgun Operkulumda Taban tabakası, Kolumella ve Spinullü Tektum bulunur. Porun ince Ektezin membranı altında granüllü Endekzin yer alır ve Anulusun altında da devam eder. Bundan sonra yalnız porun altındaki bölgede Kalloz tabakası bulunur. İntin bu tabakaların altında teşekkül eder. (Resim 8).

Bu yazımızda Sporodermin teşekkülünü submikroskopik olarak izahe çalıştık. Polenle ilgili konularla uğraşanlara faydalı olacağı kanısındayız.

#### BİBLİYOGRAFYA

- 1 — ECHLIN, P. (1968) : Pollen. Scien. Amer. 218, 4; 81-90.
- 2 — ERDTMAN, G. (1960) : Notes on the finer structure of some pollen grains. Botan. Notiser, 113 (3) : 285-288.
- 3 — FAEGRI, K. and IVERSEN, J. (1964) textbook of Modern Analysis. Munksgaard, Copenhagen.
- 4 — HESLOP — HARRISON, J. (1962) : Origin of exine. Nature ,195 : 1069-1071
- 5 — MEPHAM, R.H. and G.R. LANE. (1968) : Exine and the role of the Tapetum in Pollen development. Nature, 219 : 961-962.
- 6 — SKAVARLA, J.J. and D.A. LARSON. (1966) : The fine structural studies of *Zea mays* pollen. 1 — Cell membranes and Exine ontogeny. Amer. Jour. Bot. 53 : (10), 1112-1125.
- 7 — ROWLEY, R.J. (1962) : Nonhomogenous sporopollenin microspores of *Poa annua*. Gra. Paly, 3 : 3-19.