

Zmienność strukturalna i funkcjonalna łuszczyk traw

ROMUALD KOSINA

KOSINA, R. 2006. Structural and functional variability of lodicules in grasses. *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* (13)1: 139–153. Kraków. PL ISSN 1640-629X.

ABSTRACT: The gross morphology of the lodicule was determined by correlational relations among characters of its “body” as well as its “hairiness”. Analysis of morphological variation proved that the lodicule is a developmental complex having two main components, a lower part with a cushion and membranous upper lobe with starch grains. The state of these two components determines the chasmogamic role of this organ. The “leafy” nature of lodicules is also presented here. A series of factors important for the osmotic and chasmogamic dynamics of lodicules was discovered. The role of calcium oxalate crystals, callose and a transfer-isolating layer developed at the base of the lodicule for its chasmogamic activity was documented for the first time. Levels of individual and populational variation in allogamic grasses are outlined.

KEY WORDS: lodicules, morphology, function, variation

R. Kosina, Zakład Cytogenetyki i Specjacji Roślin, Instytut Biologii Roślin Uniwersytetu Wrocławskiego, ul. Kanonia 6/8, PL-50-328 Wrocław, Polska; e-mail: kosina@biol.uni.wroc.pl

WSTĘP

Interesujące analizy systemu kojarzenia stokłosa *Bromus carinatus* przedstawił przed 60 laty HARLAN (1945). Obserwował on na roślinach tej trawy powstawanie w różnych kłoskach wiechy kwiatów chasmo- i klejstogamicznych. Dowiódł też, że typ klejstogamiczny ma wyraźnie mniejsze pręciki, znamiona i łuszczyki. Takie kwiaty rozwijały się w kłoskach ukrytych w pochwach liści i proces dojrzewania generatywnego zachodził w nich szybciej, przedwcześnie. Podobne obserwacje dla *Andropogon virginicus* zaprezentował CAMPBELL (1982). RICHARDS (1986) na przykładzie klejstogamicznych populacji *Hordeum murinum* dowiódł możliwości przepływu genów pomiędzy takimi populacjami w korzystniejszych dla allogamii warunkach klimatycznych. Wytwarzanie dużych ilości pyłku w systemie allogamii, zaś małej przez rośliny autogamiczne jest znane. U traw ta zależność była wykorzystana przez HAMMERA (1987, 1990) w badaniach systemu reprodukcyjnego rodzaju *Aegilops* i *Secale*, zaś przez MCKONE’A (1989) dla grupy auto- i allogamicznych gatunków stokłosa. KOSINA (2005) przedstawił wyniki analizy regresji pomiędzy cechami łuszczyk i długością pylnika, i dowiódł wyraźnej dodatniej ich zależności. Badania te wykonano dla osiemnastu plemion traw opisanych przez BORA (1970) w monografii traw Iranu i wykazano, że duże łuszczyki są rozwijane w systemie allogamii, zaś ich redukcja zachodzi

w autogamii i skrajnym przypadku klejstogamii. Potwierdzają to również badania HONDY i in. (2005) nad mieszańcami chasmo- i klejstogamicznych form *Hordeum vulgare*. Świadomość powyższej zależności jest istotna w świetle poglądów PETROVEJ i TSVELEVA (1974) odnoszących się do ochronnej w procesie chasmogamii oraz zapasowej funkcji łuszczyk. Ich funkcja ochronna jest wybitna u licznych bambusów, gdzie łuszczyki są dużymi liściastymi organami. W systemie allogamii wyraźna jest rola łuszczyk w chasmogamii kwiatów. Rolę zapasową cytowani autorzy widzą w przekazywaniu z nich asymilatów (skrobi) do rozwijającego się zawiązka owocu. Rozwój łuszczyk brzusznych przy plewce górnej przebiega podobnie jak rozwój primordiów liściowych, jednak łuszczyk grzbietowych przy plewce dolnej jako organów *sui generis* (MAZE i in. 1971), przynajmniej u niektórych gatunków rodzajów *Stipa* i *Oryzopsis*. Łuszczyka brzuszna jest wyraźnie cieńsza od dwóch łuszczyk grzbietowych (topografia łuszczyk wg MAZE i in. 1971). Ich rozwój rozpoczyna się zarówno w protodermie, jak i w warstwach komórek poniżej, co dla autorów jest podstawą do kwestionowania ich liściastego charakteru. MAZE i SCAGEL (1982) odnotowują rozwój grzbietowych łuszczyk u *Andropogon gerardii* w postaci dwóch primordiów, jednak PETROVA i TSVELEV (1974) określając te łuszczyki jako brzuszne (niezgodność określeń wg różnych autorów) i cytując Surikova, dowodzą ich rozwoju z jednego liściastego zawiązka. COCUCCI i ANTON (1988) przypisują plewce górnej silny hamujący wpływ morfogenetyczny na elementy kwiatu, w tym na rozwój łuszczyk.

Morfologię łuszczyk uznaje się za ważną w rozważaniach taksonomicznych (PETROVA & TSVELEV 1974). BAUM (1971) zanalizował ich morfologię u wielu heksaploidalnych owsów uprawnych i sugeruje ich ewolucję ku błoniastym formom uproszczonym. W swojej monografii rodzaju *Avena* (BAUM 1977) wyróżnił trzy morfologiczne typy łuszczyk: *strigosa*, *fatua* i *sativa*. Łuszczyki dobrze wyróżniały gatunki w jego badaniach rodzaju *Hordeum* (BAUM 1978b; BAUM & BAILEY 1986). Również badacze skandynawscy przeprowadzili szerokie studia taksonomiczne rodzaju *Hordeum*, w których wykorzystywali morfologię łuszczyk (VON BOTHMER 1979; VON BOTHMER & JACOBSEN 1979; VON BOTHMER i in. 1982; JØRGENSEN 1982). Dowiedziono w nich wybitnej wewnątrzgatunkowej zmienności morfologii łuszczyk. WATSON i in. (1984) w całej rodzinie *Poaceae*, w różnych podrodzinach i plemionach, poza specyficznymi cechami łuszczyk w tych dużych grupach taksonomicznych, takich jak: poziom waskularyzacji, błoniastości i ich owłosienia, odnotowują powszechnie ich odmienne jakościowo stany. Jeśli przyjrzymy się dużej zmienności systemów kojarzenia w jednym tylko rodzaju *Poa* (ANTON & CONNOR 1995), powyżej wspomniana zmienność morfologii łuszczyk jest zrozumiała. W doskonałym opracowaniu PISSAREK (1971) również ilustruje tę zmienność. U *Zea mays* odnotował on plewiaste łuszczyki, zaś u *Agropyron repens* komórki krótkie w odosiowych epidermach, typowe dla plew i plewek. Znaczna zmienność dotyczy morfogenezy systemu waskularnego, ksylemu i floemu oraz aparatów szparkowych łuszczyk. Zdecydowanie częściej identyfikowano elementy floemu niż ksylemu (PISSAREK 1971). Cechy morfologiczne łuszczyk wykorzystał KOSINA (1999a,b) w taksonomii numerycznej rodzaju *Bromus* i *Triticum*. Wykazał on odrębność sekcji *Ceratochloa* oraz rocznych stokłos od wieloletnich. U pszenic obserwował różnice pomiędzy różnymi poziomami ploidalności oraz ekstremalne pozycje mutantów lub młodych form mieszańcowych.

Funkcja łuszczyk w otwieraniu traw wiąże się z szybkim osiągnięciem turgoru przez bazalną ich część, poduszeczkę. Badania HESLOPA-HARRISONA i REGERA (1986) dowiodły, że takie przemiany zachodzą również w znamionach traw i o stężeniu soku komórkowego decyduje roztwór chlorku potasu (KCl). COSGROVE (1998) przedstawił rolę białek zwanych ekspansynami, które powodując rozluźnianie się ścian umożliwiają szybkie powiększanie się komórek. Między innymi ekspresję genów ekspansyn stwierdzono w rosnących znamionach *Zea mays* oraz na szczycie łagiewki pyłkowej. Z dużym prawdopodobieństwem można przyjąć, że oba czynniki, KCl i ekspansyny, uczestniczą w uzyskiwaniu turgoru przez łuszczykę. HESLOP-HARRISONOWIE (1996) dowiedli roli jonów potasu w regulacji turgoru łuszczyki oraz wzrostu nitki pręcika u żyta. Równocześnie zilustrowali szczególne układy fibryli celulozowych w ścianach komórek tych organów. U wielu traw zarówno PISSAREK (1971), jak i KOSINA (2005) udowodnili rolę magazynowanej w łuszczykach skrobi dla uzyskania turgoru przez jej komórki. Stan ścian, cytoplazmy i jąder po zapyleniu (CRAIG & O'BRIEN 1975) wskazuje na zachodzącą w nich programowaną śmierć komórek (apoptoza).

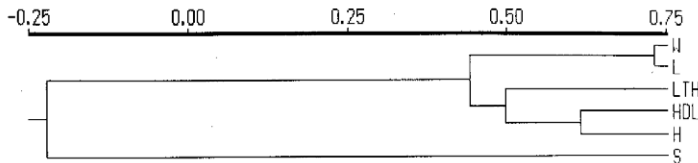
Czyniąc wstępnie rozważania o ewolucji łuszczyk jako organów kwiatu traw należy rozważyć rolę genów MADS w tej grupie roślin. Są to geny zawierające 180-nukleotydową, wysoce konserwatywną sekwencję (ang. *MADS-box*) kodującą białka u drożdży, *Arabidopsis*, *Antirrhinum* i człowieka. Geny te, na przykład u *Arabidopsis*, ulegają ekspresji w 1 i 2 okółku kwiatu (rozwój działek i płatków, funkcja A), w okółku 2 i 3 (rozwój płatków i pręcików, funkcja B) oraz w okółku 3 i 4 (rozwój pręcików i słupków, funkcja C) (THEIßEN i in. 2000). Odkrycie dalszych mutacji genów determinujących rozwój kwiatów poszerzyło model ABC o funkcje D (rozwój zalążków) i E (dodatkowe geny z ekspresją w 2, 3 i 4 okółku) (THEIßEN 2001). Jest wiele danych eksperymentalnych z zakresu molekularnej genetyki rozwoju świadczących o tym, że powyższy model rozwoju kwiatu okrytonasiennych opisywany wzorem ekspresji rodzin genów A, B, C, D i E jest adekwatny do analizy kwiatu jednoliściennych, w tym traw. Badania AMBROSE i in. (2000) nad ekspresją genu *Silky1* u męskosterylnego mutantu kukurydzy wykazały, że powoduje on homeotyczną konwersję łuszczyk w organy plewkopodobne. Zatem jest genem o funkcji B. Homologi genów roślin dwuliściennych *DEFICIENS* i *GLOBOSA* należących do grupy B, a mianowicie *OsMADS4* i *OsMADS16* u ryżu (THEIßEN & BECKER 2004) też ulegają ekspresji w okółku łuszczyk. U recesywnych mutantów ryżu *aberrant panicle organization 1 (apo1)* występuje zwiększenie liczby łuszczyk kosztem pręcików, jednak suma tych organów (8) nie jest zmieniana (IKEDA i in. 2005). Aktywność genów MADS u traw jest złożona z powodu poliploidyzacji ich genomów. Ekspresja genów funkcji B jest zmieniana przez gen *LEAFY HULL STERILE 1 (LHS1)* odmiennie u traw z akrolobazypetalnym różnicowaniem kwiatostanu. Ekspresja genu *LHS1* została stwierdzona w łuszczykach *Hordeum*, *Chasmanthium*, *Pennisetum* i *Zea* (MALCOMBER & KELLOGG 2004). Dowodzi to złożonej kontroli genowej podczas morfogenezy kwiatu traw.

SPECYFIKA MORFOLOGICZNA ŁUSZCZYK

Taksonomiczna synteza rodziny traw wykonana przez WATSONA i in. (1985) wskazuje, że łuszczyki są naturalnym organem kwiatu tych roślin. Dla takich podrodzin lub superplemion, jak: *Bambusoideae*, *Arundinoideae*, *Chloridoideae*, *Panicanae*, autorzy podają

również brak łuszczek. COCUCCI i ANTON (1988) ilustrują taki stan u *Hierochloë redolens* i *Anthoxantum odoratum*, zaś obserwowane częściowe redukcje dotyczą z reguły trzeciej łuszczyki leżącej przy plewce górnej.

Cechy opisujące morfologię łuszczyki, na przykład w rodzaju *Brachypodium*, są skorelowane w różnym stopniu. Wykazały to wcześniejsze analizy autora (KOSINA 2005). I tak, jej długość i kształt są silnie skorelowane, zaś owłosienie tego organu jest wyraźnie niezależnym zdarzeniem rozwojowym. Wynik podobnej analizy wykonanej dla 42 gatunków plemienia *Triticeae* przedstawia rycina 1. Wysoka korelacja wymiarów łuszczyki jest rozwojowo oczywista, jednak jej kształt (S) jest zupełnie odrębną charakterystyką tego organu. Cechy owłosienia (LTH, HDL, H) tworzą wyraźne skupienie. Wzrost na długość szczytowych włosków jest skorelowany na poziomie $r = 0,50$ z owłosieniem łuszczyki. BAUM (1978a) informuje o obecności krótszych lub dłuższych włosków na łuszczykach u wszystkich rodzajów plemienia *Triticeae*. Zatem analiza korelacji na rycinie 1 odnosi się do stosunkowo jednorodnego morfogenetycznie materiału.

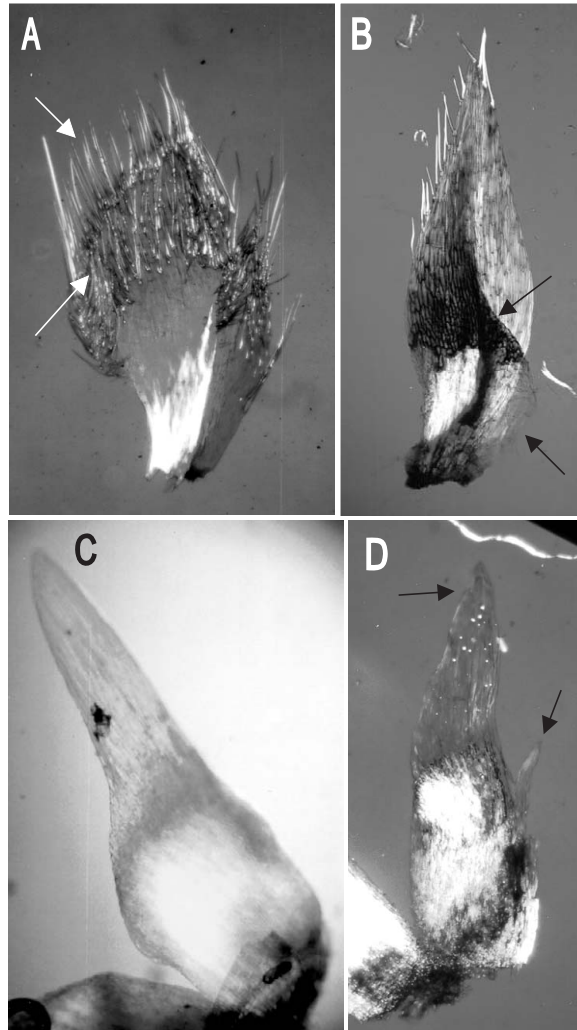


Ryc. 1. Dendrogram UPGMA cech łuszczyki 42 gatunków plemienia *Triticeae*. Podobieństwo cech obliczone w postaci współczynnika korelacji Pearsona. Cechy łuszczyki: szerokość (W), długość (L), kształt (S), długość włosków na szczycie górnego płata (LTH), owłosienie poduszeczki (HDL), owłosienie całej łuszczyki (H)

Fig. 1. An UPGMA dendrogram for lodicule characters of 42 *Triticeae* species. Similarity between characters is calculated as a Pearson's correlation coefficient. Characters of the lodicule: width (W), length (L), shape (S), length of top hairs (LTH), hairiness of the cushion (HDL) and hairiness of the lodicule (H)

Jednak różnicowanie łuszczyki w różnorodnym materiale taksonomicznym przebiega odmiennymi drogami. Ilustruje to rycina 2. Łuszczyka *Triticum urartu* (Ryc. 2A) ma silnie owłosiony brzeg górnego płata, ale włoski również otaczają górny brzeg poduszeczki. U *Brachypodium sylvaticum* (Ryc. 2B) płat górny jest owłosiony słabiej, zaś poduszeczka jest zupełnie naga. Łuszczyka *Avena abyssinica* (Ryc. 2C) jest cała naga, a u heksaploidalnego *Avena hybrida* rozwija się nieduży płat boczny. Taką łuszczykę BAUM (1977) klasyfikuje jako typ *sativa*. Powyższe korelacje cech oraz przykładowe obrazy łuszczyki wskazują, że łuszczyka jest organem morfogenetycznie złożonym i elementami tej kompleksowości są:

- płaskie ciało łuszczyki zawierające w części dolnej nabrzmiałą w antezie poduszeczkę oraz z reguły błoniasty płat górny,
- płaty boczne,
- poduszeczka jako odrębna struktura części dolnej (dowodzi tego mutant bezpoduszczkowy *Triticum compactum*),
- owłosienie płata górnego,
- owłosienie poduszeczki.



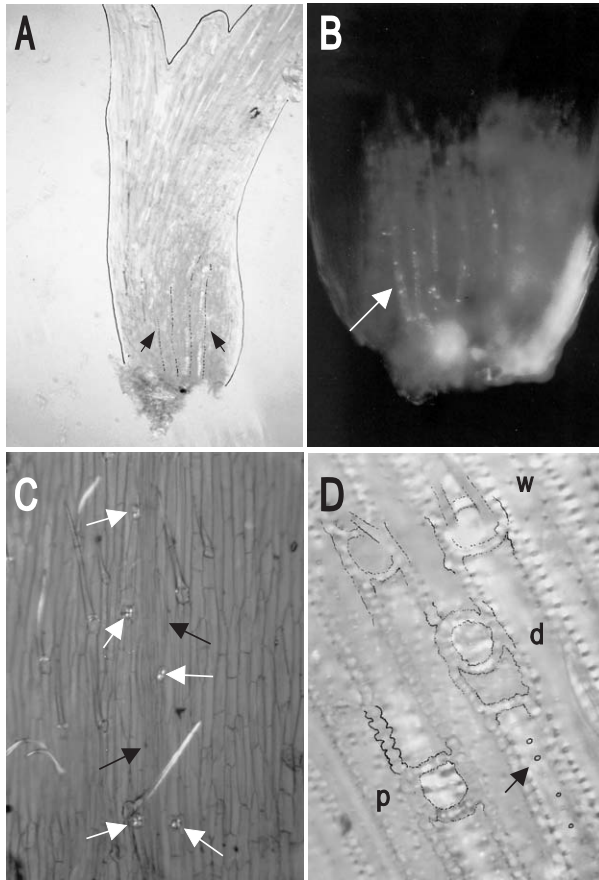
Ryc. 2. Makromorfologia łuszczyk. A – *Triticum urartu*, owłosiony brzeg górnego płata i górny brzeg poduszeczki (strzałki). B – *Brachypodium sylvaticum*, owłosiony dośrodkowy brzeg górnego płata oraz brak włosków na poduszeczce wychylonej w prawo (strzałki). C – *Avena abyssinica*, prosta, naga łuszczyka. D – *Avena hybrida*, łuszczyka naga z małym płatem bocznym – wg BAUMA (1977) typ "sativa", strzałki wskazują płat górny i boczny

Fig. 2. Gross morphology of lodicules. A – *Triticum urartu*, edge of upper lobe and edge of upper part of the cushion with hairs (arrows). B – *Brachypodium sylvaticum*, a centripetal edge of upper lobe with hairs and their absence on cushion a little turned right (arrows). C – *Avena abyssinica*, simple nude lodicule. D – *Avena hybrida*, nude lodicule with small lateral lobe, a "sativa" type acc. to BAUM (1977). Arrows show upper and lateral lobes

Występowanie łuszczyk mięsistych, z redukcją lub pozbawionych błoniastego płata górnego, jak np. u *Glyceria plicata* (BOR 1970) oraz cały kład PACC z *Panicoideae*, *Arundinoideae*, *Chloridoideae*, *Centothecoideae* (SORENG & DAVIS 1998) sugeruje, że podstawowe ciało łuszczyki ma dwie składowe: część dolną, z reguły mięsistą oraz błoniastą część górną.

LIŚCIASTY CHARAKTER ŁUSZCZEK

Liście traw mają równoległą nerwicę tworzoną przez ksylem i floem, aparaty szparkowe ustawione w pionowych, przyległych do nerwów ciągach oraz tzw. komórki krótkie i długie w epidermach. Komórki krótkie w zredukowanych liściach pod kłoskami i kwiatami, czyli w plewach i plewkach, są wybitnie wyspecjalizowane jako: papille, komórki krzemionkowe i korkowe, zaś komórki długie mają ściany silnie pofałdowane (sinusoidalne). Im wyraźniejsza jest morfogeneza powyższych cech w łuszczkach, tym bardziej można je uznać za homologiczne liściom. Rycina 3 ilustruje takie stany. U *Koeleria glauca*



Ryc. 3. Cechy „liściastości” łuszcзки. A – *Koeleria glauca*, cztery pasma ksylemu w obszarze poduszeczki (strzałki). B – *Helictotrichon parlatoresi*, fluorescencja wiązek floemu z kalozą (strzałka). C – *Brachypodium distachyon*, forma z aparatami szparkowymi (białe strzałki) rozmieszczonymi wzdłuż ciemniejszego pasma ksylemu (czarne strzałki). D – *Elymus repens*, epiderma odosiowa łuszcзки z typowymi komórkami epiderm plewek (p – papilla, d – dupleks, w – włoszek)

Fig. 3. “Leafy” characters of the lodicule. A – *Koeleria glauca*, four traces of xylem in the cushion (arrows). B – *Helictotrichon parlatoresi*, fluorescence of phloem bundles with callose (arrow). C – *Brachypodium distachyon*, a form with stomata (white arrows) distributed along a dark trace of xylem (black arrows). D – *Elymus repens*, adaxial epidermis with cells typical for epidermis of lemma or palea (p – papilla, d – duplex, w – hair)

(Ryc. 2A) widoczne są cztery pasma ksylemu, które kończą się w poduszeczce. KOSINA (2005) podkreślił tę szczególną cechę systemu przewodzącego – jego ograniczenie do tego obszaru i szczególnie wzbogacenie na granicy z płatem grzbietowym przez zaginanie lub rozgałęzianie się. PISSAREK (1971) obserwował wyraźny ksylem w plemionach *Arundineae*, *Phalarideae*, *Stipeae*, *Eragrostae*, *Oryzeae*, *Panicaceae*, *Andropogoneae* i *Maydeae*. Taki obraz pokrywa się z danymi WATSONA i in. (1985). Uprzednio odnotowano pasma ksylemu u *Lophopyrum elongatum* oraz w rodzaju *Triticum* u niektórych gatunków di-, tetra- i hek-saploidalnych (KOSINA 2005). Tę listę można uzupełnić o: *Koeleria glauca*, *Briza maxima*, *Brachypodium rupestre*, *B. phoenicoides* i *B. distachyon*. PISSAREK (1971) podkreśla zmienność w rozwoju ksylemu w różnych grupach traw odnotowując często jego brak, natomiast u większości badanych gatunków obserwował on występowanie floemu.

Zastosowanie fluorescencyjnej identyfikacji kalozy w rurkach sitowych floemu z użyciem błękitu aniliny jest niezawodne (Ryc. 3B). Spośród 23 badanych gatunków wiązki floemu zaobserwowano w żywych łuszczykach u: *Koeleria glauca*, *Avenastrum planiculme*, *Helictotrichon parlatorei*, *Brachypodium phoenicoides* i *Triticum aestivum*. Odnotowano je również u *Brachypodium distachyon* (KOSINA 2005).

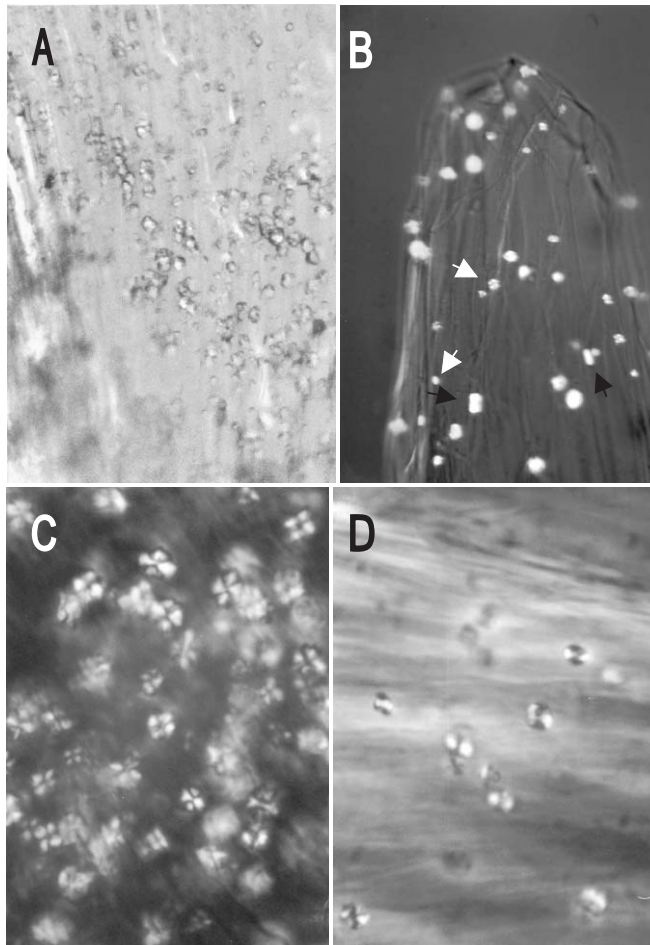
Zarówno PISSAREK (1971), jak i KOSINA (2005) rzadko obserwowali w łuszczykach aparaty szparkowe. Różnicują się one w ich odosiowej epidermie i, jak dowiedziono, z reguły w pobliżu wiązek ksylemu. Dowodzi tego również rycina 3C. Pięć aparatów jest umieszczonych po obu stronach, wzdłuż ciemniejszego nerwu, identycznie jak w liściach lub plewach. Morfogeneza aparatów szparkowych łuszczyk jest wybitnie kontrolowana genetycznie. W kolekcji traw autora wśród 20 akcesji *Brachypodium distachyon* jedynie ta dokumentowana na rycinie 3C rozwija aparaty szparkowe prawie w 100% łuszczyk. Pozostałe akcesje nie mają ich w ogóle. Merystemoidy szparek występują szczególnie licznie na granicy poduszeczki i płata górnego, gdzie też system waskularny jest bogatszy (rozgałęziony). Dowodzi tego budowa łuszczyk u *Triticum vavilovii*. Zagęszczenie merystemoidów prowadzi do rozwoju anomalnych aparatów. Odnotowuje to również PISSAREK (1971).

Specyficzną budowę epidermy łuszczyki, podobną do tej w plewkach, autor obserwował tylko u *Elymus repens* (Ryc. 3D). Jest to potwierdzenie danych PISSARKA (1971). Poza papillami występują tutaj zwykle komórki krótkie, dupleksy typu komórka korkowa + krzemionkowa oraz wyraźnie sinusoidalne ściany komórek długich. Zarówno waskularyzacja łuszczyki, jak i cechy epidermy odosiowej dowodzą, że są to struktury homologiczne liściom. Wspomniane we wstępie analizy molekularne mutantów genów MADS grupy B, ulegających ekspresji właśnie w łuszczykach (THEISSEN i in. 2000) potwierdzają taki wniosek. Rewersja łuszczyk w plewkę górną jest najczęściej obserwowaną mutacją.

DYNAMIKA FUNKCJONALNA ŁUSZCZYK

Uznając rolę łuszczyk w otwieraniu kwiatu u wielu traw za najważniejszą, musimy założyć wyjątkową aktywność tego organu podczas okresu kwitnienia. Przytoczyć należy tutaj kilka faktów. PISSAREK (1971) podaje za innymi, że to w łuszczykach gromadzi się skrobia zapasowa, która może być przekształcana w cukry osmotycznie czynne. Równocześnie

odnotowuje, że u wielu traw nie znaleziono tam skrobi lub, że jej ilość nie ulega zmianie w czasie otwierania kwiatu. Ciśnienie osmotyczne w komórkach łuszczyk podczas kwitnienia u *Elymus arenarius* i *Zea mays* osiąga nawet 18 Atm. PETROVA i TSVELEV (1974) uważają, że skrobia gromadzona w łuszczykach jest zapasem energii dla rozwijającego się ziarniaka. HESLOP-HARRISONOWIE (1996) stwierdzają ważną rolę jonów potasu w kształtowaniu turgoru łuszczyki oraz luźny układ fibryli celulozowych w ścianach jej parenchymy umożliwiające szybkie powiększanie się komórek. KEIZER i in. (1996) stwierdzają, że inny proces niż przekształcanie skrobi odpowiada za dynamikę osmotyczną łuszczyk kukurydzy.

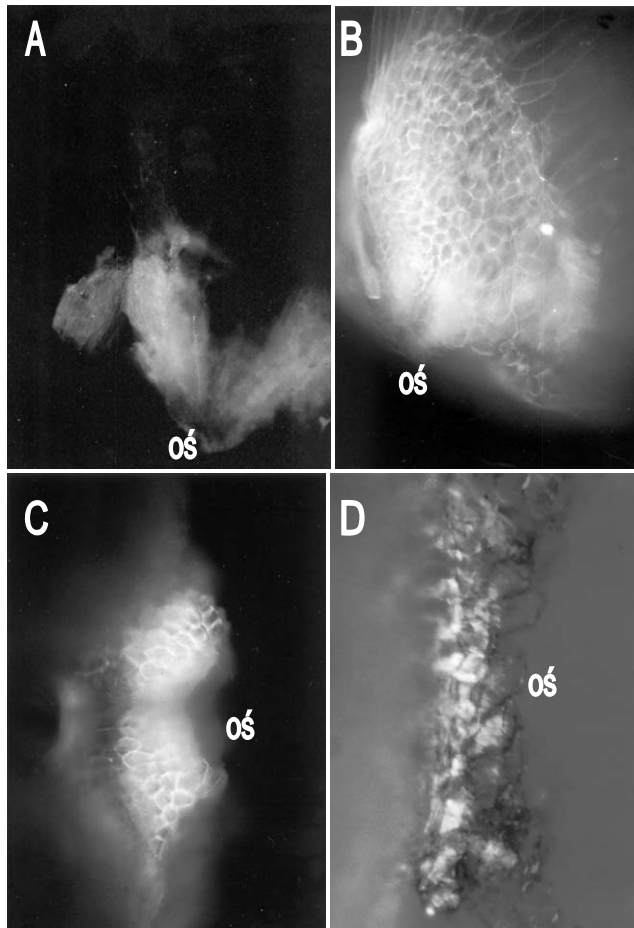


Ryc. 4. Komponenty osmotycznej dynamiki łuszczyk. A – *Elymus repens*, drobne złożone ziarna skrobi w płacie górnym. B – *Avena longiglumis*, szczyt płata górnego z monokryształami szczawianu wapnia (strzałki czarne) i drobnymi ziarnami skrobi (strzałki białe). C – *Brachypodium sylvaticum*, niezwykle obfite druzki szczawianu wapnia w poduszeczce. D – *B. distachyon*, nieliczne druzki szczawianu wapnia w poduszeczce (łuszczyka w poziomie)

Fig. 4. Components of osmotic dynamics of the lodicule. A – *Elymus repens*, small compound grains of starch in upper lobe. B – *Avena longiglumis*, top part of upper lobe with monocrystals of calcium oxalate (black arrows) and small starch grains (white arrows). C – *Brachypodium sylvaticum*, a lot of druses of calcium oxalate in the cushion. D – *B. distachyon*, a few calcium oxalate crystals in the cushion (the lodicule is put in horizontal position)

KOSINA (2005) u wielu traw notuje przekształcenia złożonych ziaren skrobi w płacie górnym oraz rozpuszczanie kryształów szczawianu wapnia w poduszeczce i przyległych obszarach płata górnego podczas otwierania plewek. Odkrywa równocześnie intensywną syntezę kalozy w poduszeczce łuszczyki u niektórych traw oraz izolującą rolę warstwy granicznej pomiędzy łuszczyką a osią kwiatka. Potwierdzeniem takich stanów są ryciny 4 i 5.

U *Elymus repens* (Ryc. 4A) w płacie górnym, szczególnie w pobliżu poduszeczki, gromadzona jest w dużych ilościach skrobia w postaci ziaren złożonych. Te drobne ziarna mogą



Ryc. 5. Kaloza w łuszczykach i struktura warstwy granicznej z osią. A – *Brachypodium distachyon*, fluorescencja kalozy w poduszeczkach obu łuszczyk. B – *B. phoenicoides*, silna fluorescencja kalozy w ścianach komórek dolnej części poduszeczki. C – *Lophopyrum elongatum*, specyficzna, silna autofluorescencja ścian maskująca fluorescencję kalozy w komórkach warstwy kontaktowej pomiędzy łuszczyką i osią. D – *Triticale*, pokład licznych krótkich cewek na styku łuszczyka – oś

Fig. 5. Callose in lodicules and the structure of connecting layer between cushion and plant axis. A – *Brachypodium distachyon*, strong callose fluorescence in cushions of both lodicules. B – *B. phoenicoides*, distinct fluorescence of callose in cell walls of lower part of cushion. C – *Lophopyrum elongatum*, very specific strong autofluorescence of cell walls masking callose fluorescence located in the contact-layer between lodicule and plant axis. D – *Triticale*, a layer of numerous tracheids at the lodicule-axis contact

ulegać szybkiej hydrolizie amylazami. Obserwowano znaczne zmniejszenie ilości skrobi podczas otwarcia kwiatka. Zarówno skrobię, jak i monokryształy można obserwować w szczycie płata, np. u *Avena longiglumis* (Ryc. 4B). Ilość kryształów szczawianu wapnia gromadzonych głównie w poduszeczce może wyraźnie się różnić na poziomie wewnątrz-, ale również międzygatunkowym (Ryc. 4C i D). Synteza kalozy zachodzi w znacznej części łuszczyki, jak u *Brachypodium distachyon* (Ryc. 5A) lub bywa ograniczona do dolnej części poduszeczki, jak u *B. phoenicoides* (Ryc. 5B). Izolująca warstwa komórek o grubych ścianach i o specyficznej autofluorescencji jest obserwowana u wielu traw, tu u *Lophopyrum elongatum* (Ryc. 5C). Kolejnym *novum* w budowie i funkcjonowaniu łuszczyki jest stwierdzenie występowania za warstwą graniczną, lub ją tworzącego, wąskiego pasa krótkich cewek (naczyni) służących zapewne intensywnemu, bliskiemu transportowi wody do łuszczyki. Skrobia, kryształy szczawianu wapnia oraz kalozy nie występują w łuszczykach wielu traw. Przed otwarciem kwiatka u *Koeleria glauca*, podobnie jak u *Avenastrum planiculme*, stwierdzono tylko obecność niewielu kryształów. Liczne kryształy występują u *Helictotrichon parlatorei*. Zupełnie „puste” łuszczyki (bez wymienionych substancji) mają *Secale cereale* i *Lolium perenne*. Znaczne ilości skrobi i jej zupełny zanik podczas kwitnienia obserwowano u *Brachypodium pinnatum*. Za KOSINĄ (2005), można sformułować następującą hipotezę dynamiki osmotycznej łuszczyki u niektórych traw:

– drobne, złożone ziarna skrobi gromadzone głównie w płacie górnym są uruchamiane przez amylazy w cukry osmotycznie czynne, a te transportowane rurkami floemu na pograniczu z poduszeczką do jej komórek parenchymatycznych, co prowadzi do szybkiego wzrostu siły osmotycznej w ich wakuolach;

– powyższe indukuje szybki wpływ wody z osi poprzez warstwę licznych krótkich cewek u podstawy łuszczyki i jej transport do poduszeczki systemem waskularnym;

– szybki napływ wody powoduje rozpuszczenie w soku wakuoli kryształów szczawianu wapnia;

– powyższa interakcja nadaje poduszeczce znaczny turgor podtrzymywany przez uwodnione kalozowe ściany oraz zablokowany podczas otwarcia kwiatu przez izolującą warstwę graniczną (kalozową?);

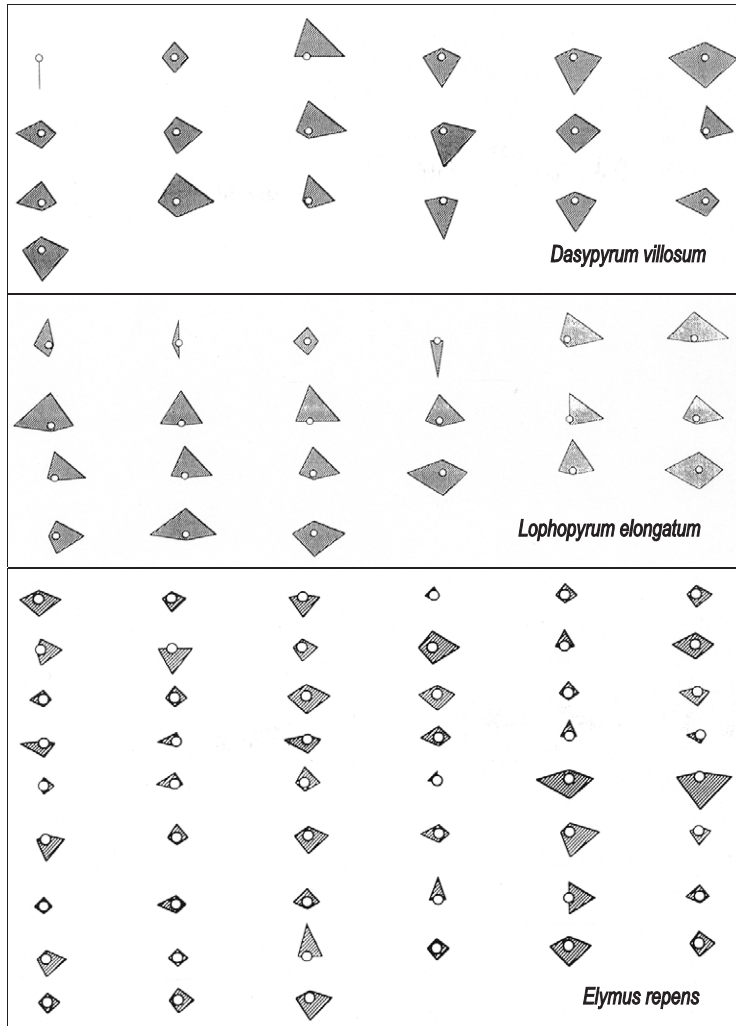
– po skutecznym zapyleniu łuszczyka traci turgor i towarzyszy temu ponowna krystalizacja szczawianu wapnia;

– stwierdzenie, po zamknięciu kwiatka, licznych kropli tłuszczu w poduszeczkach łuszczyki u *Brachypodium phoenicoides*, *B. pinnatum*, *B. rupestre*, *Lolium perenne* i *Lophopyrum elongatum* uzupełnia naszą wiedzę o dynamice metabolicznej tych organów. Prawdopodobnie są to produkty przekształceń struktur komórkowych, głównie lipidowych błon organelli, ulegających apoptozie, jak wskazują na to stany komórek degradowanych łuszczyki u pszenicy (CRAIG & O'BRIEN 1975). W tym sensie można przyjąć, że produkty tego rozpadu są wykorzystywane podczas rozwoju zawiązka ziarniaka (PETROVA & TSVELEV 1974).

Powyższe dane dowodzą, że mechanizmy funkcjonowania łuszczyki różnych traw mogą być zupełnie odmienne (patrz łuszczyki „puste”, mutanty bezpoduszeczkowe, łuszczyki bez płata górnego).

ZMIENNOŚĆ INDYWIDUALNA I POPULACYJNA

Analizę morfologiczną łuszczyk wykonano dla małej próby losowej z jednej rośliny *Dasypyrum villosum*, z jednego kłosa *Lophopyrum elongatum* o zmiennej filotaksji (distychia i spirodistychia) oraz z populacji *Elymus repens* na transekcie 2 km (*de facto* różne populacje). Łuszczyki opisano 4 cechami: szerokość, długość, kształt i długość włosków na szczycie. Cyklogramy opisujące badane łuszczyki przedstawia rycina 6. W każdej z analizo-



Ryc. 6. Cyklogramy czterech cech łuszczyk (cechy zgodnie z ruchem wskazówek zegara jak na ryc. 1) dla losowej próby z jednej rośliny *Dasypyrum villosum*, jednego kłosa di- i spirodistychicznego u *Lophopyrum elongatum* oraz z makropopulacji *Elymus repens* na transekcie 2 km

Fig. 6. Polygonal graphs for four characters of the lodicule (characters clockwise as for Fig. 1) for: a random sample from a single plant of *Dasypyrum villosum*, one distichous (in lower part) and spirodistichous (in upper one) spike of *Lophopyrum elongatum*, a sample from "macropopulation" (a transect of 2 km) of *Elymus repens*

wanych prób można wyróżnić kilka typów morfologicznych o różnych wartościach cech. Współczynniki zmienności kształtu łuszczyk wynosiły: *Dasyphyrum* – 8%, *Lophopyrum* – 16% i *Elymus* – 14%. Najwyższa zmienność u *Lophopyrum elongatum*, pomimo że jest to reprezentacja tylko jednego kłosa, jest oczywista ze względu na jego anomalię rozwojową. W dolnej jego części układ kłosek jest distychiczny i są one rozwinięte normalnie. Górną część charakteryzuje układ spirodistychii i tutaj kłoski są zmienione, występują zrosty plew, plewek i słupków. Morfologia łuszczyki jest zaburzona, nie rozwija się poduszczyka. W analizie skupień łuszczyki z próby najbardziej zmiennej, dla określonej linii fenonowej, dają największy procent skupień w stosunku do wszystkich możliwych (*Dasyphyrum* – 47%, *Lophopyrum* – 57%, *Elymus* – 88%). Dowodzi to znacznej zmienności łuszczyk w „makropopulacjach” (lub zbiorze populacji częściowo izolowanych) roślin allogamicznych.

PODSUMOWANIE

Analiza korelacyjna cech łuszczyk wykazała, że wyróżnić można tutaj dwa ich kompleksy. Jeden opisuje rozwój ciała łuszczyki, drugi dotyczy rozwoju włosków. Ujawniono kilka składowych łuszczyk, które wyznaczają ostre różnice morfologiczne tych organów. Mutacyjne formy klejstogamiczne mogą być pozbawione poduszczyki – składowej wyznaczającej chasmogamię kwiatu.

Opisując liściasty charakter łuszczyk uwzględniono zmienność rozwoju ksylemu, floemu i aparatów szparkowych pomiędzy różnymi gatunkami, a nawet akcesjami jednego gatunku. Forma *Brachypodium distachyon* z aparatami szparkowymi o prawie pełnej ich ekspresji oraz ich brak w innych akcesjach świadczy o mutacyjnym charakterze tej cechy. Istotna jest relacja przestrzenna systemu waskularnego ograniczonego w zasadzie do obszaru poduszczyki z górnym błoniastym płatem, w którym gromadzone są duże ilości drobnych, złożonych ziaren skrobi.

Liściasta natura łuszczyki jest potwierdzana w literaturze mutacjami genów MADS w drugim okółku. Są to z reguły przekształcenia łuszczyk w organy typu plewki górnej lub dolnej. Genetyczna kontrola rozwoju łuszczyk jest złożona w poliploidalnych genomach traw, czego dowodem jest zmienna ekspresja genu *LHS1* (MALCOMBER & KELLOGG 2004).

Szereg obserwacji wskazuje, że dynamika osmotyczna, a zarazem aktywność łuszczyk w otwieraniu kwiatu są osiągane na drodze szybkiego amyloolitycznego rozkładu skrobi w błoniastym płacie i transportu cukrów do poduszczyki. Turgor jej jest zwielokrotniony rozpuszczaniem kryształów szczawianu wapnia oraz szybką syntezą kalozy, przede wszystkim w poduszczyce. Ten węglowodan prawdopodobnie izoluje też łuszczykę od osi rośliny w momencie kwitnienia. Szybki transport wody z osi jest możliwy dzięki warstwie licznych krótkich cewek (naczyni) na granicy łuszczyki i osi. Metabolizm łuszczyki może być zupełnie odmienny w łuszczykach „pustych”, bez skrobi i szczawianu wapnia. Tłuszcz są częstymi metabolitami w komórkach łuszczyk ulegających po zapyleniu apoptozie.

U traw allogamicznych stwierdzono dużą zmienność morfologiczną łuszczyk w populacjach. Zbliżony poziom zmienności może przejawiać się u roślin z zaburzoną morfologią kłosek.

LITERATURA

- AMBROSE B. A., LERNER D. R., CICERI P., PADILLA C. M., YANOFSKY M. F. & SCHMIDT R. J. 2000. Molecular and genetic analyses of the *Silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. – *Molecular Cell* **5**: 569–579.
- ANTON A. M. & CONNOR H. E. 1995. Floral biology and reproduction in *Poa* (*Poaceae: Gramineae*). – *Aust. J. Bot.* **43**: 577–599.
- BAUM B. R. 1971. Organophyletic trends in several micromorphological floral traits in the hexaploid cultivated oats (*Avena*). – *Evolution* **25**: 235–241.
- BAUM B. R. 1977. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (*Poaceae*), s. 463. Thorn Press Limited, Ottawa.
- BAUM B. R. 1978a. Taxonomy of the tribe *Triticeae* (*Poaceae*) using various numerical taxonomic techniques. III. Synoptic key to genera and synopses. – *Can. J. Bot.* **56**: 374–385.
- BAUM B. R. 1978b. The status of *Hordeum brachyantherum* in eastern Canada, with related discussions. – *Can. J. Bot.* **56**: 107–109.
- BAUM B. R. & BAILEY L. G. 1986. Taxonomy of the North and South American species of *Hordeum* section *Hordeastrum*. – *Can. J. Bot.* **64**: 1745–1759.
- BOR N. L. 1970. *Gramineae*. – W: K. H. RECHINGER (red.), *Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge*, s. 573. Akademische Druck- u. Verlagsanstalt, Graz.
- BOTHMER R. VON. 1979. Revision of the Asiatic taxa of *Hordeum* sect. *Stenostachys*. – *Bot. Tidsskr.* **74**: 117–146.
- BOTHMER R. VON. & JACOBSEN N. 1979. A taxonomic revision of *Hordeum secalinum* and *H. capense*. – *Bot. Tidsskr.* **74**: 223–230.
- BOTHMER R. VON., JACOBSEN N., JØRGENSEN R. B. & NICORA E. 1982. Revision of the *Hordeum pusillum* group. – *Nord. J. Bot.* **2**: 307–321.
- CAMPBELL C. S. 1982. Cleistogamy in *Andropogon* L. (*Gramineae*). – *Amer. J. Bot.* **69**: 1625–1635.
- COCUCCI A. E. & ANTON A. M. 1988. The grass flower: suggestions on its origin and evolution. – *Flora* **181**: 353–362.
- COSGROVE D. J. 1998. Cell wall loosening by expansins. – *Plant Physiol.* **118**: 333–339.
- CRAIG S. & O'BRIEN T. P. 1975. The lodicules of wheat: pre- and post-anthesis. – *Aust. J. Bot.* **23**: 451–458.
- HAMMER K. 1987. Resistenzmerkmale und Reproduktionssystem, als Indikatoren für evolutionäre Tendenzen in der Gattung *Aegilops* L. – *Biol. Zent.bl.* **106**: 273–282.
- HAMMER K. 1990. Breeding system and phylogenetic relationships in *Secale* L. – *Biol. Zent.bl.* **109**: 45–50.
- HARLAN J. R. 1945. Cleistogamy and chasmogamy in *Bromus carinatus* Hook & Arn. – *Amer. J. Bot.* **32**: 66–72.
- HESLOP-HARRISON J. S. & REGER B. J. 1986. Chloride and potassium ions and turgidity in the grass stigma. – *J. Plant Physiol.* **124**: 55–60.
- HESLOP-HARRISON Y. & HESLOP-HARRISON J. S. 1996. Lodicule function and filament extension in the grasses: potassium ion movement and tissue specialization. – *Annals of Botany* **77**: 573–582.
- HONDA I., TURUSPEKOV Y., KOMATSUDA T. & WATANABE Y. 2005. Morphological and physiological analysis of cleistogamy in barley (*Hordeum vulgare*). – *Physiologia Plantarum* **124**: 524–531.
- IKEDA K., NAGASAWA N. & NAGATO Y. 2005. *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1* temporally regulates meristem identity in rice. – *Developmental Biology* **282**: 349–360.

- JØRGENSEN R. B. 1982. Biosystematics of *Hordeum bulbosum* L. – Nord. J. Bot. **2**: 421–434.
- KEIJZER C. J., REINDERS M. C. & LEFERINK-TEN KLOOSTER H. B. 1996. The mechanics of the grass flower: the extension of the staminal filaments and the lodicules of maize. – Annals of Botany **77**: 675–683.
- KOSINA R. 1999a. Patterns of flower microstructural variation within the genus *Bromus*. – Acta Soc. Bot. Pol. **68**: 221–226.
- KOSINA R. 1999b. Selected items of wheat variation – from palaeobotany to molecular biology. – Acta Soc. Bot. Pol. **68**: 129–141.
- KOSINA R. 2005. A contribution to our knowledge on structure and function of the *Pooideae* lodicules. – W: L. FREY (red.), Biology of grasses, s. 245–256. W. Szafer Institute of Botany, Kraków.
- MALCOMBER S. T. & KELLOGG E. A. 2004. Heterogeneous expression patterns and separate roles of the *SEPALLATA* gene *LEAFY HULL STERILE 1* in grasses. – The Plant Cell **16**: 1692–1706.
- MAZE J. & SCAGEL R. K. 1982. Morphogenesis of the spikelets and inflorescence of *Andropogon gerardii* Vit. (*Gramineae*) and the relationship between form, information theory, and thermodynamics. – Can. J. Bot. **60**: 806–817.
- MAZE J., DENGLER N. G. & BOHM L. R. 1971. Comparative floret development in *Stipa tortilis* and *Oryzopsis miliacea* (*Gramineae*). – Bot. Gaz. **132**: 273–298.
- MCKONE M. J. 1989. Intraspecific variation in pollen yield bromegrass (*Poaceae: Bromus*). – Amer. J. Bot. **76**: 231–237.
- PETROVA L. R. & TSVELEV N. N. 1974. Ob evoljucii socvetija zlakov *Poaceae*, prirode i funkcijach lodikul. – Bot. Zhurn. **59**: 1713–1720.
- PISSAREK H-P. VON. 1971. Untersuchungen über Bau und Funktion der Gramineen-Lodiculae. – Beitr. Biol. Pflanzen. **47**: 313–370.
- RICHARDS A. J. 1986. Plant breeding systems, s. 529. George Allen & Unwin, London.
- SORENG R. J. & DAVIS J. I. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (*Poaceae*): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. – Bot. Rev. **64**: 1–85.
- THEIßEN G. 2001. Development of floral organ identity: stories from the MADS house. – Current Opinion in Plant Biology **4**: 75–85.
- THEIßEN G. & BECKER A. 2004. Plant breeding: the ABCs of flower development in *Arabidopsis* and rice. – Progress in Botany **65**: 193–215.
- THEISSEN G., BECKER A., DI ROSA A., KANNO A., KIM J. T., MÜNSTER T., WINTER K.-U. & SAEDLER H. 2000. A short history of MADS-box genes in plants. – Plant Molecular Biology **42**: 115–149.
- WATSON L., CLIFFORD H. T. & DALLWITZ M. J. 1985. The classification of *Poaceae*: subfamilies and supertribes. – Aust. J. Bot. **33**: 433–484.

SUMMARY

Correlation analysis of lodicule characters exhibited two sets of attributes describing the independent development of the “body” as well as “hairiness” of this organ. Several morphological components giving sharp differences between lodicules of various grasses were characterized. Mutants with no cushion are, as a rule, cleistogamic.

The “leafy” character of the lodicule was described as an interspecific or accessional variation of xylem, phloem and stomata. The form of *Brachypodium distachyon* with stomata in abaxial epidermis as well as their absence in other accessions of the species evidences that this trait is of mutational origin.

There is an important relation between the vascular system, developed as a rule within an area of cushion, and the membranous upper lobe where a lot of small compound grains of starch are stored.

The “leafy” nature of the lodicule is confirmed in papers on mutations of MADS genes expressed in the second whorl of a flower, that means here, in lodicules. These mutations are changes of lodicules into palea- or lemma-like structures. Genetic control of lodicule development is rather complex in polyploid genomes of grasses. This is proved by the changeable expression of the *LHS1* gene (MALCOMBER & KELLOGG 2004).

Many observations show that osmotic as well chasmogamic dynamics of the lodicule are realized through a quick amylolytic transformation of compound lodicule starch grains into soluble sugars localized in the membranous lobe. Turgor is amplified by dissolving calcium oxalate crystals and is maintained by the synthesis of callose in cell walls, mainly within an area of the cushion. However, metabolism of the lodicule can be completely different in the “empty” organs with no starch and crystals. Lipids are often noted in lodicules changed after anthesis by the apoptosis process.

In allogamic grasses a large morphological variation within the population was described. A similar level of variation was noted for single spikes having deviant morphogenesis (a distichous phyllotaxy changed into spirodistichous).

Przyjęto do druku: 23.01.2006 r.