

ACTA AGROBOTANICA

Vol. 59, z. 1 2006

s. 49-59

**Mikromorfologia powierzchni nektarnika jarzębu szwedzkiego
(*Sorbus intermedia* Pers.) w różnych fazach kwitnienia**

**ELŻBIETA WERYSZKO-CHMIELEWSKA,
AGATA KONARSKA**

Katedra Botaniki, Akademia Rolnicza w Lublinie, ul. Akademicka 15, 20-950 Lublin
Department of Botany, Agricultural University,
ul. Akademicka 15, 20-950 Lublin

**Micromorphology of *Sorbus intermedia* Pers. nectary surface in different phases
of blooming**

(Otrzymano: 20.04.2005)

S u m m a r y

The structure of floral nectary surface of *Sorbus intermedia* in different phases of flower development was examined using scanning electron microscopy. Nectaries in *S. intermedia* flowers represent a receptacle type. The sculpture of cuticle on nectary epidermis and overlaying cells was described. The differences in the size of striae on the outer cell wall of epidermis during the flower development were stated. Nectarostomata were situated in small hollows. In the buds, they were closed and not fully developed. During pollen release phase, the outer ledges of the guard cells were better developed than at the beginning of blooming. Depressions on nectary epidermis cell walls were observed in the final phase of blooming.

Key words: floral nectaries, *Sorbus intermedia*, Rosaceae

WSTĘP

Jarząb szwedzki (*Sorbus intermedia* Pers.) jest jednym z pięciu gatunków z rodzaju *Sorbus* (Rosaceae) występujących w stanie dzikim w Polsce. Spotykany jest na nielicznych stanowiskach naturalnych w północnej części kraju i podlega ochronie. Stosowany jest często w nasadzeniach miejskich oraz wzdłuż dróg. Odnacza się dużą odpornością na zanieczyszczenia powietrza (Maurizio i Grafl, 1969).

Wymieniony gatunek jest drzewem lub wielopniowym krzewem, osiagającym niekiedy 20 m (Seneta i Dolatowski, 2004). Pojedyncze, eliptyczne liście są piłkowane i płytko klapowane. Górna powierzchnia blaszki jest ciemnozielona, a dolna pokryta szarym kutnerem. Okres kwitnienia przypada na maj i czerwiec. Białe kwiaty zebrane są szczytowe podbaldachy. Jabłkowate, pomarańczowo-czerwone owoce mają walory dekoracyjne i utrzymują się długo na drzewie. Są chętnie zjadane przez ptaki. Zawierają witaminy i są wykorzystywane do wyrobu konfitur (Seneta i Dolatowski, 2004).

Kwiaty jarzębu szwedzkiego wytwarzają receptakularne nektarniki o znacznej miąższości, wydzielające pokaźne ilości nektaru (Kulijew, 1959; Weryszko-Chmielewska i Konarska, 1996; Weryszko-Chmielewska i in., 1996). Nektar *Sorbus* należy pod względem składu cukrów do „typu *Pyrus*” i zawiera mało sacharozy oraz więcej glukozy niż fruktozy. Kwiaty jarzębu stanowią także źródło pyłku dla owadów, z którego pszczoły formują zielonkawo-szare obnóża (Maurizio i Graf, 1969).

Przedstawiona praca stanowi kontynuację naszych badań dotyczących struktury nektarników kilkunastu przedstawicieli rodziny Rosaceae, podrodziny Pomoideae (Weryszko-Chmielewska i Konarska, 1995, 1996; Weryszko-Chmielewska i in., 1996, 1997, 2003a, 2003b, 2004).

Celem pracy było określenie cech morfologicznych powierzchni nektarnika oraz zmian występujących w budowie epidermy gruczołu nektarnikowego *Sorbus intermedia* w czasie rozwoju kwiatu. Dotychczas stwierdzono dużą zmienność struktury nektarników między gatunkami i rodzajami z wymienionej podrodziny, co może być związane ze zróżnicowaną obfitością wydzielanego nektaru. Zaobserwowano również, że zmianom ulega w czasie kwitnienia powierzchnia nektarników niektórych gatunków roślin.

MATERIAŁ I METODY

W skaningowym mikroskopie elektronowym badano zmiany w strukturze powierzchni nektarników kwiatowych jarzębu szwedzkiego (*Sorbus intermedia* Pers.), obserwowane w czasie rozwoju nektarnika. Materiał stanowiły kwiaty zebrane w czterech fazach rozwojowych:

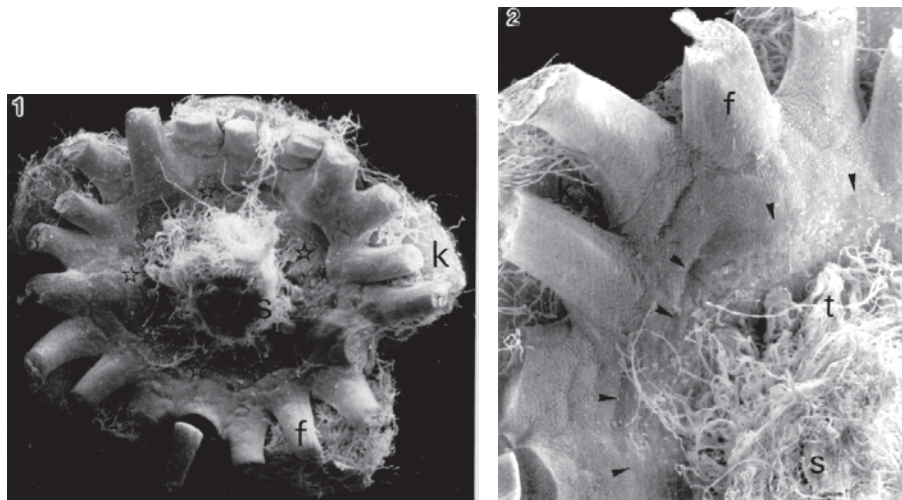
- I. Faza białego pąka – kwiaty o białych, całkowicie stulonych płatkach korony,
- II. Początek kwitnienia – kwiaty o rozchylonych płatkach korony i pręcikach z zamkniętymi pylnikami,
- III. Pełnia kwitnienia – kwiaty z widocznym nektarem, o płatkach odgiętych nieco ku dołowi i pylących pylnikach,
- IV. Koniec kwitnienia – kwiaty z widocznym jeszcze nektarem, odpadającymi płatkami korony i brązowymi zasychającymi pylnikami.

Fragmety kwiatów po usunięciu okwiatu i pręcikowia utrwalono w 2% aldehydzie glutarowym z 2,5% paraformaldehydem w 0,75 M buforze fosforanowym o pH 6,8 przez 12 godzin w 4°C. Następnie materiał odwadniano w seriach alkoholowych i acetonowych oraz wysuszono w punkcie krytycznym w ciekłym CO₂ i napyłono złotem przy użyciu CS 100 *Sputter Coater*. Powierzchnię nektarników obserwowano w mikroskopie skaningowym typu BS-300 Tesla.

WYNIKI

Morfologia kwiatu i położenie nektarnika.

Okwiat jarzębu szwedzkiego tworzy 5 silnie owłosionych działek kielicha (ryc. 1) oraz 5 białych płatków korony. Pręcikowie składa się z 20 pręcików, których jasnożółte nitki są pozbawione włosków. Pylniki mają jasnorożową barwę. Górną część dna kwiatowego wyściela tkanka nektarnikowa, zajmująca powierzchnię między nasadą pręcików a dwiema szyjkami słupka (ryc. 1, 2). Poniżej nektarnika wyrastają z dna kwiatowego długie, nitkowate włoski, osłaniające górną część zalążni i częściowo powierzchnię nektarnika, zabezpieczając nektar przed wysychaniem. Długość życia kwiatu wynosi 3-4 dni.



Ryc. 1. Fragment kwiatu *Sorbus intermedia* z widocznym nektarnikiem (SEM).

Strefę nektarnika oznaczono gwiazdkami, k działki kielicha, f fragmenty nitki pręcikowej, s szyjka słupka, x 15.

Fig. 1. Fragment of a *Sorbus intermedia* flower with a visible nectary (SEM). The nectary zone is marked with asterisks, k sepals, f fragments of stamen filaments, s pistil style, x 15.

Ryc. 2. Część kwiatu z odsłoniętą powierzchnią nektarnika (strzałki), k działki kielicha, f fragmenty nitki pręcikowej, t włoski, s szyjka słupka, x 35.

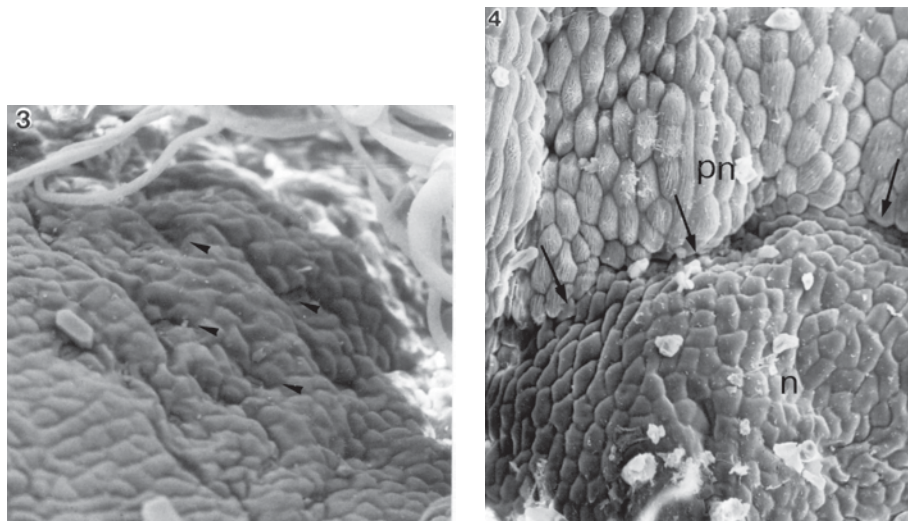
Fig. 2. Part of a flower with the uncovered surface of the nectary (arrows), k sepals, f fragments of stamen filaments, t trichomes, s pistil style, x 35.

Budowa nektarnika.

Receptakularny, ze względu na utworzenie z tkanek dna kwiatowego, nektarnik jarzębu szwedzkiego należy równocześnie do grupy „nectaria persistentia”, ponieważ stanowi trwały element kwiatu, pozostający po jego przekwitnięciu w szczytowej części formującego się owocu. Tkanka nektarnikowa pokrywa górną powierzchnię dna kwiatowego, które w tym regionie ma kształt zbliżony do kielicha. Powierzchnia nektarnika jest pofałdowana (ryc. 3).

Makroskopowo tkanka nektarnikowa wyróżnia się zielonkawą barwą, która kontrastuje z żółtymi nitkami pręcików. Ponadto między epidermą nektarnika, a epidermą wyżej położonej strefy zaznacza się wyraźna granica wynikająca z różnicy w wielkości komórek oraz ze zróżnicowania powierzchni ich ścian zewnętrznych. Niekiedy górną granicę nektarnika stanowi wyraźne zagłębienie oddzielające te dwa rodzaje tkanki epidermalnej (ryc. 4).

Komórki epidermy leżące powyżej nektarnika, sąsiadujące z bazalną częścią nitek pręcikowych, miały większe rozmiary niż komórki epidermy sekrecyjnej gruczołu nektarnikowego (ryc. 4, 5, 7). Oglądane z góry komórki obu rodzajów epidermy



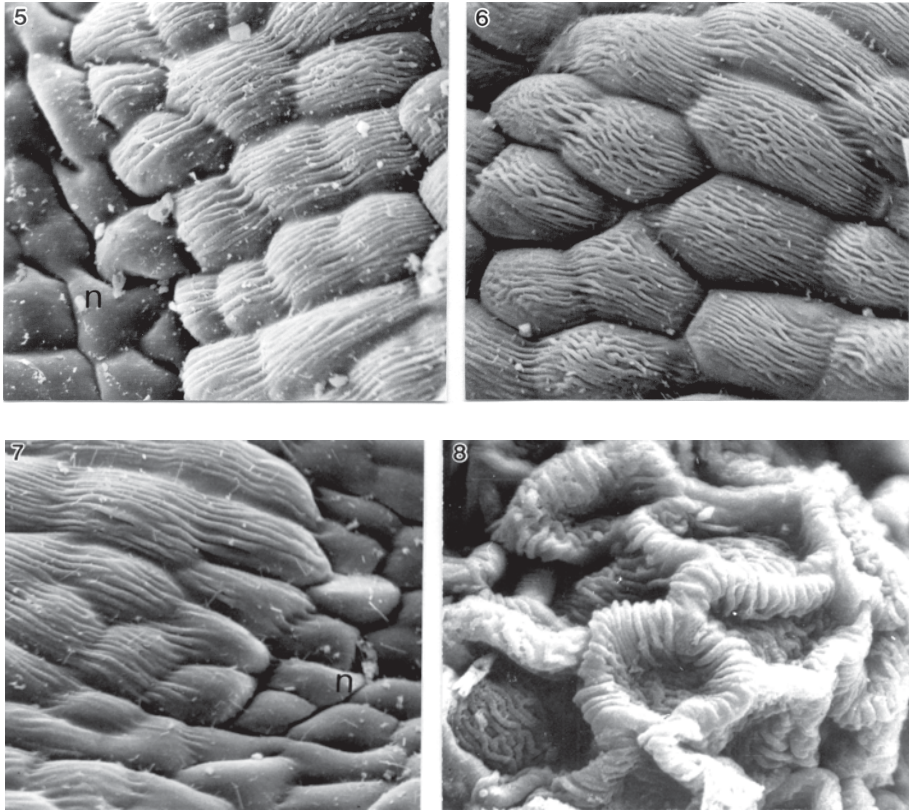
Ryc. 3. Fragment pofałdowanej powierzchni nektarnika. W zagłębieniach (strzałki) położone są aparaty szparkowe, x 285.

Fig. 3. Fragment of the corrugated nectary surface. In depressions (arrows) stomata are situated, x 285.

Ryc. 4. Komórki epidermy nektarnika (n) i strefy położonej ponad nektarnikiem (pn). Widoczne zagłębienie (strzałki) oddzielające epidermę obu stref, x 285.

Fig. 4. Cells of the nectary epidermis (n) and those of the zone situated above the nectary (pn). A visible depression (arrows) separating the epidermis of both zones. x 285.

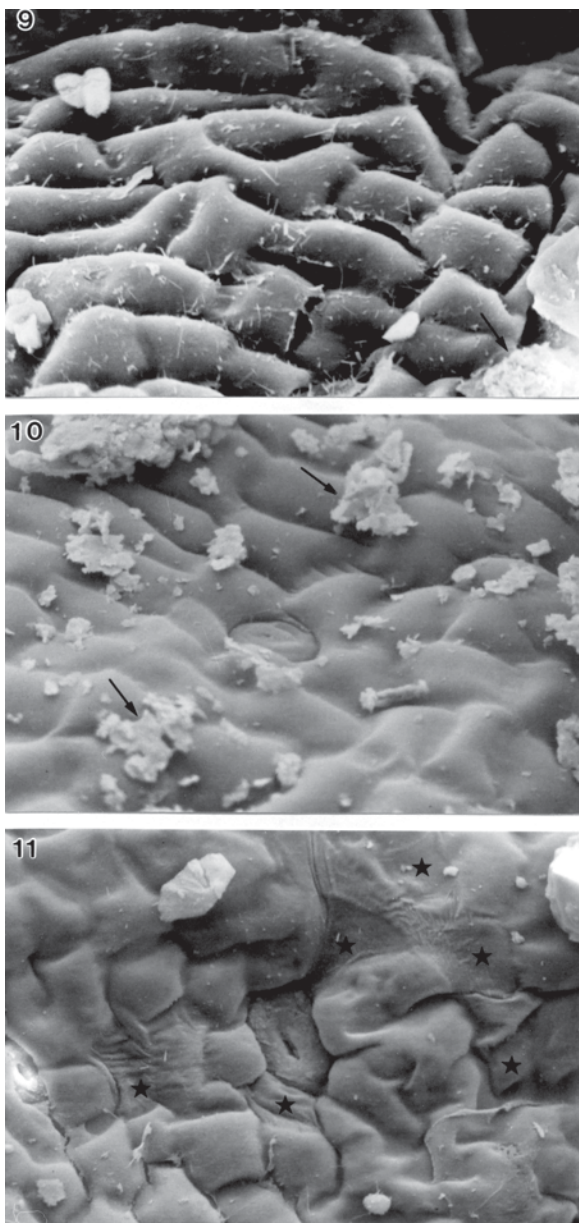
miały kształt wielokątów, a ich zewnętrzne ściany wykazywały znaczne uwypuklenia. Powierzchnia komórek skórki ponadnektarnikowej strefy wyróżniała się obecnością charakterystycznej, prążkowanej kutykuli. W czterech badanych stadiach rozwojowych kwiatów obserwowano występowanie wyraźnych prążków o przebiegu równoległym lub wykazującym niewielkie pofałdowania (ryc. 5, 6, 7). Prążki były już w pełni uformowane w stadium nabrzmiałego pąka, jednakże zauważono, że w fazie postsekrecyjnej miały największą grubość (ryc. 7). Po przekwitnięciu kwiatu



Ryc. 5 8. Powierzchnia komórek epidermy strefy ponadnektarnikowej z wyraźnymi prążkami kutykularnymi w różnych fazach rozwoju kwiatu; 5 faza II, 6 faza III, 7 faza IV, 8 po opadnięciu płatków.

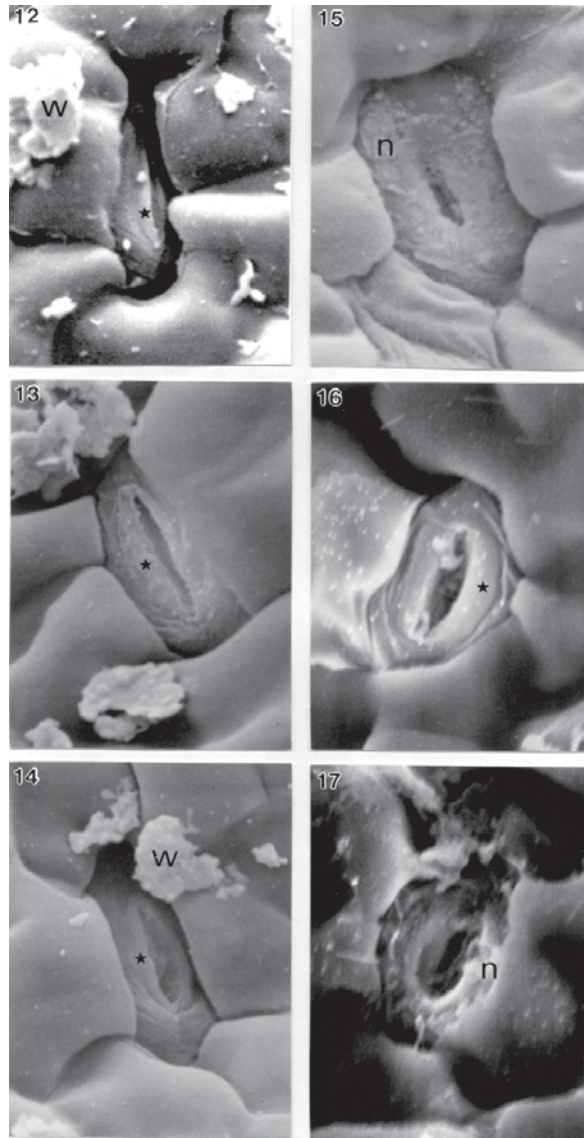
Na fot. 5 i 7 widoczne są komórki strefy nektarnika (n) o gładkiej powierzchni. Fot. 5, 6, 7 x 1000, fot. 8 x 1600.

Figs 5 8. The surface of epidermis cells of the zone above the nectary with distinct cuticular strae in different phases of flower development; 5 phase II, 6 phase III, 7 phase IV, 8 after petals fall. In Figs. 5 and 7 cells of the nectary zone with smooth surface are visible (n). Figs. 5, 6, 7 x 1000, Fig. 8 x 1600.



Ryc. 9-11. Powierzchnia komórek epidermy nektarnika w różnych fazach rozwoju kwiatu. 9, 10 – faza II, 11 – faza III. Skupienia wosku oznaczono strzałkami. Na fot. 11 widoczne są komórki o zapadniętych ścianach zewnętrznych (gwiazdki). Fot. 9, 10 – x 1000, fot. 11 – x 830.

Figs 9-11. The surface of nectary epidermis cells in different phases of flower development. 9, 10 – phase II, 11 – phase III. Wax clusters marked with arrows. In Fig. 11 cells with depressed outer cells are visible (arrows). Figs. 9, 10 – x 1000, Fig. 11 – x 830.



Ryc. 12-17. Aparaty szparkowe występujące w epidermie nektarników w różnych fazach rozwoju kwiatu: 12-14 faza I, 15 faza III, 16, 17 faza IV. Na powierzchni epidermy widoczne są płytki wosku (w), pozostałości nektaru (n) oraz różnej wielkości zewnętrzne listwy kutykularne aparatów (gwiazdki). Fot. 12 x 1800, fot. 13, 16, 17 x 2500, fot. 14, 15 x 2200.

Figs 12-17. Stomata occurring in the nectary epidermis in different phases of flower development: 12-14 phase I, 15 phase III, 16, 17 phase IV. On the epidermis surface wax plates (w), remaining nectar (n) and different sized outer cuticular ledges of the stomata are visible (asterisks). Fig. 12 x 1800, Figs. 13, 16, 17 x 2500, Figs. 14, 15 x 2200.

i stopniowym wysychaniu tkanek, prążkowana powierzchnia ulegała pomarszczeniu, tworząc miejscami układ retikularny, odpowiadający konturom komórek (fot. 8). Komórki epidermy strefy ponadnektarnikowej o silnie prążkowanych ścianach zewnętrznych stanowiły zwieńczenie kielichowatego zbiorniczka, w którym gromadził się nektar.

Epiderma sekrecyjnej części nektarnika odznaczała się gładką powierzchnią kutykuli i występującym miejscami niewielkim nalotem woskowym w formie nieregularnych, płytkowatych skupień (ryc. 9, 10). Zgrupowane w niżej położonej części nektarnika aparaty szparkowe występowały pojedynczo i były oddzielone od siebie kilkoma komórkami epidermy (ryc. 11). Były one usytuowane w niewielkich zagłębieniach i częściowo osłonięte sąsiednimi komórkami epidermy (ryc. 12-17). Liczba komórek skórki otaczających aparat szparkowy wynosiła 5-7, a najczęściej obserwowano 6 komórek. Strefę nektarnika z aparatami szparkowymi osłaniały długie, splecione włoski (ryc. 2, 3).

W fazie nabrzmiałego pąka aparaty szparkowe nektarnika były już wyraźnie wykształcone lecz zamknięte membraną kutykularną. Wokół osłoniętego poru występowały słabo uformowane zewnętrzne listwy kutykularne (fot. 12-14). W fazie sekrecji nektaru (faza III) oraz w fazie postsekrecyjnej (faza IV) wszystkie aparaty były otwarte i miały zbliżone rozmiary (ryc. 15-17). Z tego powodu można sądzić, że rozwój komórek szparkowych odbywał się synchronicznie. Na powierzchni aparatów szparkowych pozostawały niekiedy resztki wydzielin (ryc. 15). W fazie postsekrecyjnej obserwowano najlepiej rozwinięte (największe) zewnętrzne listwy kutykularne komórek szparkowych (ryc. 16).

Oprócz zaobserwowanych zmian następujących w czasie kwitnienia, dotyczących stopniowego rozwoju aparatów szparkowych oraz warstwy kutykularnej na powierzchni epidermy, stwierdzono zwiększanie się rozmiarów komórek epidermalnych oraz stopniowy wzrost wielkości nektarnika, postępujący w kolejnych fazach.

Po rozchyleniu się płatków korony (faza II) obserwowano wyraźne uwypuklenie zewnętrznych ścian komórek epidermy nektarnika (fot. 9), natomiast w fazach III i IV, które były związane z końcowym etapem i zakończeniem sekrecji nektaru, stwierdzono zapadanie się i fałdowanie ścian wielu komórek tej tkanki (ryc. 11).

DYSKUSJA

Funkcjonujący w ciągu 3-4 dni życia kwiatu nektarnik *Sorbus intermedia* jest przykładem tkanki wydzielniczej o intensywnej lecz krótkiej aktywności fizjologicznej. W czasie działalności sekrecyjnej tkanek nektarników różnych gatunków roślin stwierdzono liczne zmiany w komórkach tych tkanek (N e p i i n., 1996; F a h n i S h i m o n y, 2001; R a d i c e i G a l a t i, 2003).

W obecnej pracy wykazano zmiany zachodzące na powierzchni epidermy nektarnika *Sorbus intermedia* w różnych fazach kwitnienia, zarejestrowane w skaningowym mikroskopie elektronowym. Zaobserwowano otwieranie się aparatów szparkowych gruczołu nektarnikowego dopiero w fazie dojrzewania pręcików (II faza). Otwarte

pory aparatów szparkowych obserwowano również w fazie postsekrecyjnej (IV faza) w czasie opadania płatków. Fakt ten wskazuje na występowanie w nektarnikach *S. intermedia* zmodyfikowanych aparatów szparkowych, bez możliwości zamykania porów, podobnie jak u niektórych innych gatunków roślin (Fahn, 1979, 2000; Davis i Gunning, 1992). W okresie dojrzałości pręcików (III faza), w komórkach szparkowych stwierdzono obecność lepiej wykształconych zewnętrznych listew kutykularnych, niż w aparatach szparkowych nektarników występujących w pąkach kwiatowych. Schöner i Bukovac (1972) wykazali, że obecność w aparatach szparkowych wykształconych w określony sposób zewnętrznych i wewnętrznych listew kutykularnych odgrywa istotną rolę przy wydostawaniu się wody na powierzchnię liścia z przestrzeni międzykomórkowych. Podobne znaczenie dla wypływającego nektaru może mieć lepsze wykształcenie tych listew w aparatach szparkowych dojrzałego nektarnika *Sorbus intermedia*.

U badanego w pracy gatunku stwierdzono synchroniczny rozwój aparatów szparkowych w nektarnikach kwiatowych, przeciwnie niż zaobserwowano u niektórych gatunków *Eucalyptus* (Davis, 1997) i *Digitalis* (Gaffali in., 1998), gdzie w nektarnikach występowały aparaty szparkowe różnej wielkości, które dojrzewały w różnym czasie.

U *Sorbus intermedia* pod koniec okresu kwitnienia kwiatu zaobserwowano wykształcenie szerszych, wyraźniejszych prążków kutykularnych na powierzchni komórek epidermy położonych bezpośrednio nad strefą nektarnika. Jedną z ważnych funkcji kutykuli, okrywającej wszystkie zewnętrzne powierzchnie pędów rośliny, jest osłona przed nadmiernym promieniowaniem słonecznym (Juniper i Cox, 1973). Prążki kutykularne powodują silniejsze odbicie światła (Juniper i Jeffrey, 1983).

Pod koniec sekrecji nektaru oraz w fazie postsekrecyjnej zauważono zapadanie się i fałdowanie ścian komórek epidermy nektarnika. Wymienione zmiany są ściśle związane ze zróżnicowaniem aktywności nektarnika w czasie życia kwiatu. Przez cały okres funkcjonowania kwiatu *S. intermedia* komórki epidermy nektarnika były drobne, wielokątne i przypominały tkankę merystematyczną. Obserwacje te są zbieżne z opisem epidermy nektarników przedstawicieli Asteraceae (Gulyas i Pesti, 1966).

LITERATURA

- Davis A. R., 1997. Influence of Floral Visitation on Nectar Sugar Composition and Nectary Surface Changes in *Eucalyptus*. *Apidologie*, 28 (1): 27-42.
- Davis A. R., Gunning B. E. S., 1992. The Modified Stomata of the Floral Nectary of *Vicia faba* L. 1. Development, Anatomy and Ultrastructure. *Protoplasma*, 166: 134-152.
- Fahn A., 1979. Ultrastructure of Nectaries in Relation to Nectar Secretion. *Am. J. Bot.* 66 (8): 977-985.

- Fahn A., 2000. Structure and Function of Secretory Cells. *Adv. Bot. Res.* 31: 37 75.
- Fahn A., Shimony C., 2001. Nectary Structure and Ultrastructure of Unisexual Flowers of *Ecballium elaterium*. 1. A. Rich (*Cucurbitaceae*) and Their Presumptive Pollinators. *Ann. Bot.* 87: 27 33.
- Gaffal K. P., Heimler W., El Gammal S., 1998. The Floral Nectary of *Digitalis purpurea* L. Structure and Nectar Secretion. *Ann. Bot.* 81: 251 262.
- Gulyás S., Pesti J., 1966. Angaben zur Anatomie der Nektarien der *Centaurea*. *Acta Biol. (Acta Universitatis Szegediensis)*, Szeged, Hungaria, XII, (1 2): 17 24.
- Juniper B. E., Cox G. C., 1973. The Anatomy of the Leaf Surface: The First Line of Defence. *Pestic. Sci.* 4: 543 561.
- Juniper B. E., Jeffrey C. E., 1983. *Plant Surfaces*. Edward Arnold, London.
- Kulijew A. M., 1959. Morfologičeskaja evolucija nektarnikov pokrytosiemiannyh rastenij. Kirovobad. Tipografija Az.S.C.H.I.
- Maurizio A., Grafli I., 1969. *Das Trachtpflanzenbuch*. Ehrenwirth Verlag, München.
- Nepi M., Pacini E., Willemse M. T. M., 1996. Development and Ultrastructure of *Cucurbita pepo* Nectaries of Male and Female Flowers. *Ann. Bot.* 78: 95 104.
- Radice S., Galati B. G., 2003. Floral Nectary Ultrastructure of *Prunus persica* L. Batch cv. Forastero (Newcomer), an Argentine Peach. *Plant Syst. Evol.* 238: 23 32.
- Schöner J., Bukovac M. J., 1972. Penetration of Stomata by Liquids. *Plant Physiol.* 49: 813 819.
- Seneta W., Dolatowski J., 2004. *Dendrologia*. Wyd. Naukowe PWN, Warszawa.
- Weryszko Chmielewska E., Chwil M., Konarska A., 2004. Anatomical Traits of Nectaries and Nectar Secretion by the Flowers of *Cotoneaster lucidus* Schlecht. and *C. nanshan* Mottet. *J. Apicult. Sci.* 48(1): 57 64.
- Weryszko Chmielewska E., Chwil M., Skrzypek H., 2003a. Charakterystyka kwiatów i nektarowanie irgi misczkwatej (*Cotoneaster hjelmqvistii*). *Ann. Univ. Mariae Curie Skłodowska, sect. EEE, Hortic.* 13: 137 142.
- Weryszko Chmielewska E., Konarska A., 1995. Porównanie struktury nektarników wybranych gatunków z podrodziny Pomoideae (Rosaceae). *Acta Agrobot.* 48 (1): 33 44.
- Weryszko Chmielewska E., Konarska A., 1996. Anatomia nektarników kwiatów wych dziewięciu gatunków z podrodziny Pomoideae (Rosaceae). *Acta Agrobot.* 49 (1 2): 95 105.
- Weryszko Chmielewska E., Masierowska M., Konarska A., 2003b. Characteristics of Floral Nectaries and Nectar in Two Species of *Crataegus* (Rosaceae). *Plant Syst. Evol.* 238: 33 41.
- Weryszko Chmielewska E., Masierowska M., Konarska A., 1997. Surface of the Nectaries and Nectar Production of Four *Pomoideae* Representatives (Rosaceae). *Acta Hort.* 437: 359 367.
- Weryszko Chmielewska E., Masierowska M., Konarska A., Pezda M., 1996. Wielkość nektarników i obfitość nektarowania niektórych gatunków *Cotoneaster*, *Crataegus* i *Sorbus*. *Ann. Univ. Mariae Curie Skłodowska, sect. EEE, Hortic.* 17: 134 140.

Streszczenie

Zmiany w strukturze powierzchni receptakularnych nektarników kwiatowych *Sorbus intermedia* w czterech fazach kwitnienia badano w skaningowym mikroskopie elektronowym. Zaobserwowano różnice w urzeźbieniu kutykuli epidermy nektarnika oraz epidermy komórek leżących powyżej tego gruczołu. W czasie rozwoju kwiatów stwierdzono wzrost rozmiarów prążków kutykularnych na zewnętrznej ścianie epidermy położonej powyżej nektarników. Zgrupowane w dolnej części nektarnika aparaty szparkowe usytuowane były w niewielkich zagłębieniach. W stadium pąka szparki były zamknięte i nie w pełni rozwinięte. Zewnętrzne listwy kutykularne aparatów szparkowych były najsilniej wykształcone w fazie postsekrecyjnej. Pod koniec okresu kwitnienia zaobserwowano również zapadanie się i fałdowanie ścian komórek epidermy nektarnika.

