

LUDWIK FREY

ENDOSPERMA PŁYNNĄ JAKO CECHA W SYSTEMATYCE TRAW**LIQUID ENDOSPERM AS A CHARACTER IN GRASS TAXONOMY**

Endosperma, tkanka rozwijająca się z zapłodnionej komórki centralnej woreczka zalążkowego i posiadająca triploidalną liczbę chromosomów stanowi, jak wiadomo, materiał zapasowy dla rozwijającego się zarodka.

Ze względu na okres powstawania ścian komórkowych wyróżnia się trzy główne typy endospermy: jądrowy (nuklearny), komórkowy (celularny) i helobialny (pośredni).

Poszczególne typy endospermy są na ogół stałe w rodzinach i zwykle typowe dla gatunku. Usiłowania podejmowane w celu rozstrzygnięcia, który typ endospermy jest filogenetycznie pierwotniejszy, nie dały zadowalających wyników. Opinie są podzielone; jedni badacze skłaniają się do twierdzenia, że to endosperma jądrowa jest pierwotniejsza [11], inni uważają za taką endospermę komórkową [13, 17].

Dla *Gramineae* charakterystyczny jest typ jądrowy, przy czym ściany komórkowe zakładają się dopiero po sformowaniu dużej liczby jąder [2].

Endosperma ziarniaków traw początkowo płynna w swej konsystencji staje się, w czasie dojrzewania nasion, twarda i sucha. Zdarzają się jednak wyjątki i w takich ziarniakach endosperma pozostaje miękka, lub nawet zachowuje postać płynną. W skład tego płynu wchodzi białka, skrobia, tłuszcze i oleje [8, 1]. Endosperma może zachować postać płynną przez wiele lat. Np. u *Sphenophalis obtusa* stwierdzono endospermę płynną w nasionach 47 letnich, półpłynną w 65 letnich, a miękka nawet w 104 letnich. Podobny czas zachowania płynności przez endospermę stwierdzono w nasionach *Apera spica-venti* [16].

Na fakt istnienia miękkich nasion zwrócił uwagę po raz pierwszy Hartz w r. 1885 [8]. Autor znalazł u kilku gatunków *Alopecurus* i *Dactylis* endospermę, którą określił jako „mięsistą”, u *Avena pratensis* „mięsisto-miękką”, zaś u *A. pubescens* „papkowatą”.

W 1912 r. Matlakówna [8] podczas badań nad *Avena desertorum* stwierdziła w nasionach tego gatunku występowanie miękkiej endospermy i to zarówno w nasio-

nach zebranych bezpośrednio po dojrzewaniu, jak i w kilka miesięcy później. Zachęcona tym odkryciem zbadała większą liczbę gatunków. W wyniku badań 89 gatunków z 13 plemion okazało się, że 69 gatunków miało endospermę twardą, natomiast 20 miękką. Ponadto autorka opisała fizyczne i chemiczne cechy miękkiej endospermy.

W latach późniejszych niewiele było prac dotyczących zagadnienia występowania endospermy płynnej w nasionach traw.

Martin [7], który badał nasiona wielu *Angiospermae* stwierdził, że przedstawiciele siedmiu rodzajów traw mają miękkie nasiona. Nie poczynił jednak bliższych uwag o endospermie.

W 1955 r. Brown [1] przebadął płynną endospermę u *Limnodea arkansana*, dał jej charakterystykę stwierdzając, że pozostaje w stanie płynnym przez wiele lat.

Dore [3] wymienił 18 gatunków z rodzajów *Helictotrichon* (= *Avenastrum*), *Koeleria*, *Trisetum* i *Sphenophalis*, które mają endospermę płynną, dyskutował jej cechy charakterystyczne oraz systematyczne powiązania wymienionych przez siebie gatunków.

Musil (1963, cyt. za [16]) podał wiele traw mających w nasionach miękką lub półpłynną endospermę.

Jak dotąd endosperma płynna i miękka zostały znalezione tylko u przedstawicieli podrodziny *Pooideae*. Zwrócono uwagę na fakt, że spośród wszystkich plemion *Pooideae*, tylko u *Triticeae* spotyka się wyłącznie endospermę twardą. Pozostałe plemiona mają obydwa typy endospermy z całą gamą zróżnicowania stopnia płynności [6]. Dalej okazało się, że wszystkie rodzaje z endospermą miękką, a tylko niektóre z endospermą twardą posiadają lipidy (Rosengurtt i in. 1972, cyt. za [6]). Lipidy występują więc u *Agrostideae*, *Aveneae*, *Monermeae* i u prawie połowy *Poeae*, podczas gdy u *Triticeae*, *Bromeae*, *Brachypodieae* i u reszty *Poeae* lipidów brak. Wreszcie stwierdzono, że ziarna złożone skrobi występują u gatunków mających płynną lub półpłynną endospermę (m. in. u *Aveneae*, *Agrostideae*, *Poeae*, *Monermeae*), natomiast ziarna proste spotyka się wyłącznie u *Triticeae*, *Bromeae* i *Brachypodieae* [14, 15].

Uogólniając można zatem powiedzieć, że występowanie endospermy płynnej lub miękkiej związane jest z obecnością lipidów i ziarn złożonych skrobi, a endosperma twarda występuje zwykle tam, gdzie brak lipidów i ziarna skrobi są proste.

Pierwszą próbę podsumowania wcześniejszych danych w połączeniu z własnymi badaniami przedstawił Terrell [16]. Podjął też zagadnienie użyteczności tej cechy w systematyce traw oraz wprowadził określenia na różne stany miękkiej endospermy, wyróżniając trzy stopnie: miękką, półpłynną i płynną. Terrell przebadał ogółem 169 rodzajów traw z blisko 30 plemion. Podał zestawienie 139 rodzajów z endospermą twardą (solid endosperm), z których tylko 9 (*Amophila*, *Amphibromus*, *Arrhenatherum*, *Bellardiochloa*, *Catapodium*, *Corynephorus*, *Cutandia*, *Monerma*, *Phenopus*) miało, według określenia Terrella, „semi-solid endosperm”. Natomiast w każdym z pozostałych 30 rodzajów znalazł się przynajmniej jeden gatunek z miękką lub płynną endospermą. Znaczne zróżnicowanie stopnia płynności endospermy znaleziono u *Agrostis* (od płynnej do twardej), *Alopecurus* (od półpłynnej do mięk-

kiej), *Briza* (od półpłynnej do twardej) i *Calamagrostis* (od miękkiej do twardej). W rodzaju *Avena*, spośród sześciu przebadanych gatunków, cztery miały endospermę twardą, zaś dwa gatunki, *A. longiglumis* i *A. ventricosa* — miękką.

Zdaniem Terrella, jak i wcześniej Dore'a [3] dane dotyczące stanu endospermy mogą być pomocne przy ocenie związków pokrewieństwa pomiędzy rodzajami. Z tym jednak zastrzeżeniem, że cecha ta zostanie użyta w powiązaniu z innymi, zwłaszcza morfologicznymi.

Większość rodzajów z endospermą miękką i płynną należy do plemion *Aveneae*, pozostałe zaliczono do *Agrostideae*, *Festuceae* i *Monermeae*. Terrell [16] zwrócił szczególną uwagę na plemiona *Aveneae* i *Agrostideae*, między którymi zawsze brak było wyraźnie ustalonej granicy. Na podstawie danych dotyczących konsystencji endospermy w połączeniu z cechami morfologii kwiatów, przeniósł niektóre rodzaje z *Agrostideae*, do których były tradycyjnie zaliczane, do *Aveneae*. Są to: *Agrostis*, *Apera*, *Calamagrostis*, *Cinna*, *Lagurus* i *Limnodea*. Zdaniem Terrella jest to zgodne z tym, co wcześniej sugerowali Stebbins i Crampton [12] oraz Gould [4] opierający się na morfologii zewnętrznej. Ponadto zaliczył do *Aveneae* rodzaj *Beckmania* włączany niekiedy do *Chlorideae* lub *Festuceae*, lub też uważany za blisko związany z *Agrostideae* [10], dalej borealny rodzaj *Artagrostis* należący wcześniej do *Agrostideae* lub *Festuceae* oraz *Dichelachne*, rodzaj australijski uważany poprzednio za przedstawiciela *Agrostideae* [5] lub *Stipeae* [9]. Natomiast z plemienia *Aveneae* wyłączył rodzaj *Aiopsis*, posiadający miękką endospermę i kwiaty podobne do *Briza*, przenosząc go do *Festuceae*. Tak więc Terrell zaliczył ostatecznie rodzaje z gatunkami posiadającymi płynną i miękką endospermę do trzech plemion: *Aveneae*, *Festuceae* i *Monermeae* (tab. 1).

TABELA 1

Rodzaje traw z gatunkami posiadającymi endospermę płynną lub miękką (wg Terrella 1971)

Plemię	Rodzaj
<i>Aveneae</i>	<i>Agrostis</i> , <i>Alopecurus</i> , <i>Apera</i> , <i>Artagrostis</i> , <i>Avena</i> , <i>Beckmania</i> , <i>Calamagrostis</i> , <i>Cinna</i> , <i>Dichelachne</i> , <i>Gaudinia</i> , <i>Gaudinopsis</i> , <i>Helictotrichon</i> , <i>Holcus</i> , <i>Koeleria</i> , <i>Lagurus</i> , <i>Limnodea</i> , <i>Peyritschia</i> , <i>Pilgerochloa</i> , <i>Sphenopholis</i> , <i>Trisetaria</i> , <i>Trisetum</i> , <i>Ventenata</i>
<i>Festuceae</i>	<i>Aiopsis</i> , <i>Ammochloa</i> , <i>Briza</i> , <i>Dactylis</i> , <i>Erianthecium</i> , <i>Lamarckia</i>
<i>Monermeae</i>	<i>Parapholis</i> , <i>Pholiurus</i>

Inaczej natomiast widzą przynależność rodzajów do poszczególnych plemion w podrodzynie *Pooideae* dwaj badacze z Australii, Macfarlane i Watson [6]. W oparciu o numeryczną analizę oryginalnych i kompilowanych morfologicznych i anatomicznych danych stworzyli nową klasyfikację tej podrodziny, wyróżniając dwie główne, duże grupy nazwane przez autorów super- czy nadplemionami. Nad-

plemię *Triticanae* obejmuje plemiona *Triticeae*, *Bromeae* i *Brachypodieae* co stanowi 17% wszystkich rodzajów. Natomiast w skład nadplemienia *Poanae* weszły pozostałe plemiona. Spośród 90 cech wziętych pod uwagę przy układaniu tej klasyfikacji, trzy z nich dotyczą ściśle endospermy. Przeciwstawiono więc endospermę miękką lub płynną — twardej, endospermę z lipidami — endospermie bez lipidów a z ziarnami prostymi — endospermie z ziarnami złożonymi.

Plemiona *Aveneae* i *Agrostideae*, będące w przeszłości przedmiotem kontrowersji, znalazły się, co prawda, w systemie Macfarlane'a i Watsona w jednym nadplemieniu *Poanae*, jednakże ich skład rodzajowy jest zupełnie inny niż w poprzednich opracowaniach. Autorzy ci bowiem, zastosowali inne kryteria morfologiczne. W wyniku tych manipulacji rodzaje mające miękką lub płynną endospermę i zaliczane uprzednio do jednego plemienia *Aveneae*, znalazły się w dwóch różnych plemionach; *Holcus*, *Koeleria*, *Trisetum* i *Ventenata* w *Agrostideae*, a *Helictotrichon* (= *Avenastrum*) w *Aveneae*.

Jak widać, próby łączenia występowania określonej postaci endospermy z innymi cechami, zwłaszcza morfologicznymi, nie dały, jak dotychczas zadowalających wyników. Powodem takiego stanu rzeczy było różne podejście do tych zagadnień przez różnych autorów. Wobec tego na obecnym etapie badań należałoby raczej stwierdzić, że cecha ta nie znajduje zastosowania w systematyce *Gramineae* w takim stopniu, jak się tego spodziewano. Niemniej sam fakt występowania endospermy miękkiej, czy też, zwłaszcza płynnej jest interesujący i zasługuje na odnotowanie.

LITERATURA

- [1] Brown W. V., 1955. A species grass with liquid endosperm. Bull. Torrey Bot. Club 82: 284—285
- [2] Davis G. L., 1966. Systematic embryology of the *Angiosperms*. New York, London, Sydney, J. Wiley Inc.
- [3] Dore W. G., 1956. Some grass genera with liquid endosperm. Bull. Torrey Bot. Club 83: 335—337.
- [4] Gould F. W., 1968. Grass Systematic. Mc Graw-Hill, New York.
- [5] Hubbard C. E., 1959. *Gramineae*. W: Hutchinson J., The Families of Flowering Plants. 2. *Monocotyledons*. 2nd ed., Oxford, Clarendon Press.
- [6] Macfarlane T. D., Watson L., 1982. The classification of *Poaceae* Subfamily *Pooideae*. Taxon 31 (2): 178—203.
- [7] Martin A. C., 1946. The comparative internal morphology of seeds. Am. Midl. Nat. 36: 513—660.
- [8] Matlakówna M., 1912. Über Gramineenfrüchte mit weichem fettendosperm. Bull. Acad. Sc. Cracov. Ser. B 405—416.
- [9] Pilger R., 1954. Das System der *Gramineae*. Bot. Jahrb. 76: 281—384.
- [10] Reeder J. R., 1953. Affinities of the grass genus *Beckmannia* Host. Bull. Torrey Bot. Club 80: 187—196.
- [11] Sporne K. R., 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among *Dicotyledons*. Phytomorphology 4: 275—278.
- [12] Stebbins G. L., Crampton B., 1961. A suggested revision of the grass genera of temperate North America. Recent Advances in Botany 1: 133—145.
- [13] Swamy B. G. L., Ganapathy P. M., 1957. On endosperm in *Dicotyledons*. Bot. Gaz. 119: 47—50.
- [14] Tateoka T., 1954. On systematic significance of starch grains of seeds in *Poaceae*. J. Jap. Bot. 29: 341—347.

- [15] Tateoka T., 1962. Starch grains of endosperm in grass systematic. *Bot. Mag. (Tokyo)* 75: 377—383.
- [16] Terrell E. E., 1971. Survey of occurrence of liquid or soft endosperm in grass genera. *Bull. Torrey Bot. Club* 98: 264—268.
- [17] Wunderlich R., 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den *Angiosperm.* *Österr. Bot. Z.* 106: 203—293.

Dr Ludwik Frey

Zakład Systematyki Roślin Naczyniowych, Instytut Botaniki PAN

ul. Lubicz 46, 31-512 Kraków