Zmiany w budowie kwiatów i kwiatostanów owsa (*Avena sativa* L.) w warunkach niedoboru miedzi

E. WERYSZKO¹, M. RUSZKOWSKA², A. TOMASZEWSKI¹

¹ Zakład Botaniki Instytutu Przyrodniczych Podstaw Produkcji Roślinnej, Akademii Rolniczej w Lublinie

² Pracownia Żywienia Roślin Instytutu Uprawy, Nawożenia i Gleboznawstwa w Puławach

(Otrzymano: dn. 24.11.1981)

E. W e r y s z k o¹, M. R u s z k o w s k a², A. T o m a s z e w s k i¹ (¹ Department of Botany, Institute of Natural Foundations of Plant Production, Agricultural University, Akademicka 15, 20-934 Lublin, Poland; ² Plant Nutrition Laboratory, Institute of Soil Science and Plant Cultivation, Osada Pałacowa, 24-100 Puławy, Poland) Acta Agrobotanica 36 (1-2): 49-57, 1983.

Changes in oat (Avena sativa L.) flowers and inflorescences under conditions of copper deficiency

Abstract

The anatomy and morphology of oat (*Avena sativa* L.) cv. 'Udycz Żółty' flowers and inflorescences formed at different copper levels (0, 5, 125 mg Cu/pot) was investigated. Considerable changes in the structure of the generative elements of oat flowers occurred under conditions of severe copper deficiency (Cu = 0): the stamens showed considerably smaller anthers, with changed shape; the anther chambers were significantly diminished in size and did not open after the formation of pollen; the pollen grains were sterile, deformed and of smaller dimensions. The pistils and ovules were also smaller; outgrowths on the pistil stigmas were smaller and of a different shape. A decrease in the dimensions of the inflorescences was observed in both early and later phases of development. In moderately copper-deficient plants (Cu = 5) the flowers were heteromorphic: functionally male — with great anthers and small pistils, functionally female — with great pistils and small anthers and hermaphrodite — with great pistils and anthers.

WSTĘP

Przy niedoborze miedzi w podłożu obserwowano zaburzenia w fazie kwitnienia i owocowania roślin prowadzące do nieprawidłowego formowania owoców i nasion (A s m u s, 1961; P o l u c h i n a i M a s l a n a j a, 1962; S m i l d e i H e n k e n s, 1967; O z o l i n i a i L i w d a n e, 1971; G r a h a m, 1975; K r ä h m e r, 1975; N a m b i a r, 1976; R u s z k o w s k a i in., 1983).

U zbóż, w warunkach niedoboru miedzi, obserwuje się opóźnianie kłoszenia (N a m b i a r, 1976) lub też zahamowanie tego procesu. W tym przypadku zawiązki kwiatostanów pozostają wewnątrz pochew liściowych (R u s z k o w s k a i in., 1983).

U roślin z niedoborem Cu obserwowano zmiany w budowie kwiatów, polegające na niedorozwoju słupka (G r a h a m, 1975) oraz pręcików (G r a h a m, 1975; N a m b i a r, 1976).

O z o l i n i a i L i w d a n e (1971) opisują, że w warunkach ostrego niedoboru następowało masowe obumieranie słupków w kwiatach jęczmienia, a pręciki przypominały wyglądem słupki ze znamionami. P o l u c h i n a i M a s l a n a j a (1962) stwierdziły, że przy deficycie Cu mikro- i makrosporo-geniza w kwiatach owsa przebiegała w sposób normalny lecz w wolniejszym tempie niż u roślin kontrolnych, a procesy degeneracji ziarniaka następowały dopiero w stadium kilkukomórkowego zarodka. Autorki obserwowały w większości ziarniaki mniejsze i zdeformowane, odznaczające się brakiem zarodka i endospermy, których miejsce zajmowała pusta strefa wewnątrz pokurczonej owocni. Z badań G r a h a m a (1975) wynika, że przy deficycie miedzi słupki kwiatów pszenicy pozostawały płodne, natomiast ziarna pyłku były sterylne, małe i zdeformowane.

Nieprawidłowy przebieg fazy generatywnej roślin przy deficycie miedzi oraz upośledzony rozwój owoców nie zostały dotychczas w pełni wyjaśnione. Celem pracy było wstępne zbadanie cech anatomicznych i morfologicznych kwiatów i kwiatostanów owsa, których rozwój przebiegał w warunkach niedoboru miedzi. Praca obejmuje część wyników kilkuletnich badań dotyczących fizjologicznej roli miedzi w plonowaniu zbóż, prowadzonych w IUNG w Puławach.

MATERIAŁ I METODY

Do badań wybrano owies (*Avena sativa* L.) odmiany 'Udycz Żółty', jako gatunek charakteryzujący się dużą wrażliwością na niedobór miedzi. Doświadczenie prowadzono w roku 1979, w wazonach Mitscherlicha, w torfie mszysto-turzycowym o pH 6,7, z niedoborem miedzi. Rośliny wysiano w pierwszej połowie kwietnia, po 10 w każdym wazonie i umieszczono w hali wegetacyjnej. Zastosowano pożywkę mineralną o następującym składzie: NH_4NO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KNO_3 , KH_2PO_4 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ w ilości mg/wazon: N — 1750, P_2O_5 — 1400, K_2O — 2100, MgO — 350 oraz 25 ml 1% cytrynianu żelaza, 10 mg H_3BO_3 , 30 mg MnSO_4 , 20 mg ZnSO_4 , 0,5 mg $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$. Nawożenie miedzią stosowano przed wschodem roślin, w formie $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, w trzech poziomach: 0,5 i 125 mg Cu/wazon.

Próbki materiału pobierano w okresie formowania zawiązków kwiatowych, przed kwitnieniem, w czasie kwitnienia oraz w różnych etapach dojrzewania

ziarniaków. Porównywano dolne kwiaty pochodzące z kłosek położonych na szczycie wiechy pędu głównego.

Materiał do badań anatomicznych (zawiązki wiech, pręciki, słupki) utrwalano w FAA, przeprowadzano przez ciąg alkoholowo-benzenowy i zatapiano w parafinie. Skrawki mikrotomowe o grubości 8-15 μm barwiono fioletem gencjanowym lub safraniną i zielenią jasną. Do badań żywotności pyłku stosowano płyn Bellinga.

WYNIKI

Kwiatostany

Porównywano zawiązki wiech w różnych fazach rozwoju, formowanych przy różnych poziomach Cu. Zaobserwowano różnice morfologiczne polegające na występowaniu najmniejszych zawiązków wiech, a także najmniejszych kłosek przy Cu = 0 i odpowiednio większych przy Cu = 5 oraz Cu = 125 (rys. 1). Różnice te utrzymywały się w ciągu następnych etapów rozwojowych (rys. 2). W warunkach ostrego niedoboru miedzi rośliny nie wykłasyły się.

Kwiaty

Stwierdzono różnice w wielkości i szczegółach morfologicznych elementów generatywnych kwiatów w zależności od dawki Cu (rys. 3). Najmniejsze słupki obserwowano przy Cu = 0. Słupki te miały mniejszą załącznię niż przy Cu = 125, a na znamionach krótsze i węższe wyrostki (rys. 4), które utworzone były z mniejszych komórek, ułożonych zwarcie bez wyraźnych występow na brzegach; przeciwnie niż przy Cu = 125. Wyrostki na znamionach słupków formowanych przy Cu = 5 miały pośrednią wielkość między Cu = 0 i Cu = 125. Na przekrojach podłużnych przez słupki stwierdzono, że załączki powstające przy Cu = 0 były mniejsze niż przy Cu = 125 (tab. 1).

Pręciki formowane przy stosowaniu różnych dawek Cu różniły się wyraźnie wielkością i kształtem główek (rys. 5). Przy Cu = 0 główki były najmniejsze. Dotyczy to zarówno ich długości, jak też szerokości mierzonej w połowie długości główki pręcikowej (tab. 1). U roślin pozbawionych miedzi nasada główki rozszerzała się strzałkowato, podczas gdy przy dawce Cu = 125 główka pręcika ulegała lekkiemu zwężeniu na obu końcach. Przy Cu = 5 główki odznaczały się pośrednimi cechami. Zmniejszeniu rozmiarów główek pręcikowych towarzyszyło proporcjonalne zmniejszenie średnicy komór pyłkowych (tab. 1, rys. 6). Przy Cu = 0 woreczki pyłkowe w ogóle nie pękały i następowało szybkie zasychanie pylników. Ciasno ułożone ziarna pyłku zalegały komory pyłkowe, z których trudno je było wypreparować.

Tabela 1 – Table 1

Wymiary niektórych elementów kwiatowych przy różnych poziomach miedzi w podłożu
(w μm)

Dimensions of some flower elements at various Cu levels in substrate (μm)

Elementy kwiatowe Flower elements	Dawka Cu w mg/wazon Cu dose, mg/pot		
	Cu = 0	Cu = 5	Cu = 125
Szerokość główki pręcikowej Width of stamen head	585,3	740,5	905,4
Długość główki pręcikowej Length of stamen head	2261,6	3073,5	3298,6
Średnica komory pyłkowej Pollen sac diameter	115,2	122,3	175,7
Średnie i (ekstremalne) średnice ziarn pyłku Mean (and extreme) size of pollen grains	42:37 (35-50:30-42,5)	43:37 (32,5-50:30-42,5)	52:46 (50-57,5:37,5-55)
Szerokość zalążków na przekroju podłużnym słupka Breadth of ovules on longitudinal section of pistil	288	—	306

Rys. 1. Zawiązki kwiatostanów owsa przy różnych dawkach Cu w mg na wazon: od lewej Cu = 0, Cu = 5, Cu = 125 (28 V 79)

Fig. 1. Inflorescence primordia of oat plants at various Cu doses (mg/pot): from left: Cu = 0, Cu = 5, Cu = 125 (28 May, 1979)

Rys. 2. Wiechy owsa przy różnych poziomach Cu: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125 (5 VI 79)

Fig. 2. Oat panicles at various Cu levels: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125 (5 June, 1979)

Rys. 3. Kwiaty roślin owsa uprawianych na podłożu o różnej zawartości Cu: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125 (8 VI 79)

Fig. 3. Flowers of oat plant grown on medium with various Cu content: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125 (8 June, 1979)

Rys. 4. Wyrostki na znamionach słupków owsa przy niedoborze i w obecności Cu: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125 (5 VI 79). Pow. ok. 170 $\times$

Fig. 4. Outgrowths on pistil stigmas in deficit and presence of Cu: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125 (5 June, 1979). ($\times$ ca 170)

Heteromorfizm kwiatów

Przy niewielkiej dawce miedzi ($\text{Cu} = 5$) w obrębie poszczególnych wiech zaobserwowano występowanie trzech typów kwiatów (rys. 7):

- 1) obupłciowych — o dużych słupkach i dużych pręcikach (rys. 7a),
- 2) funkcjonalnie żeńskich — o dużych słupkach i szczególnie dużych znamionach. Kwiaty te miały pręciki o małych główkach i długich nitkach (rys. 7b),
- 3) funkcjonalnie męskich — o dużych główkach pręcikowych i krótkich nitkach oraz małych słupkach (rys. 7c).

Porównano ziarna pyłku pochodzące z pręcików kwiatów funkcjonalnie męskich i żeńskich. Stwierdzono, że ziarna pyłku kwiatów pierwszego rodzaju były większe i mniej zdeformowane (rys. 8).

Rys. 8. Ziarna pyłku owsa pochodzące z kwiatów heteromorficznych przy $\text{Cu} = 5$ (20 VI 79): a — z kwiatów funkcjonalnie żeńskich, b — z kwiatów funkcjonalnie męskich

Fig. 8. Oat pollen grains from heteromorphic flowers at $\text{Cu} = 5$ (20 June, 1979): a — from functionally female flowers, b — from functionally male flowers

Rys. 5. Pokrój ogólny pręcików owsa przy różnych poziomach Cu w podłożu: a — $\text{Cu} = 0$, b — $\text{Cu} = 5$, c — $\text{Cu} = 125$ (8 VI 79). Pow. ok. $7 \times$

Fig. 5. General habit of oat stamens at various Cu levels: a — $\text{Cu} = 0$, b — $\text{Cu} = 5$, c — $\text{Cu} = 125$ (5 June, 1979). ($\times$ ca 7)

Rys. 6. Przekroje poprzeczne główek pręcikowych owsa przy różnych poziomach Cu w podłożu: a — $\text{Cu} = 0$, b — $\text{Cu} = 125$ (5 VI 79). Pow. ok. $140 \times$

Fig. 6. Cross sections through oat stamen heads at various Cu levels in medium: a — $\text{Cu} = 0$, b — $\text{Cu} = 125$ (5 June, 1979). ($\times$ ca 140)

Rys. 7. Heteromorficzne kwiaty roślin owsa uprawianych na podłożu przy $\text{Cu} = 5$ (20 VI 79): a — kwiat obupłciowy, b — kwiat funkcjonalnie żeński, c — kwiat funkcjonalnie męski. Pow. ok. $5, 7 \times$

Fig. 7. Heteromorphic flowers of oat plants grown on medium with $\text{Cu} = 5$ (20 June, 1979): a — bisexual flower, b — functionally female flower, c — functionally male flower ($\times$ ca 5, 7)

Rys. 9-10. Ziarna pyłku owsa wykształcone przy różnych dawkach Cu w podłożu: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125, rys. 9 – materiał roślinny z 5 VI 79, rys. 10 – materiał roślinny z 8 VI 79

Figs. 9-10. Oat pollen grains developed at various Cu doses in the medium: a – Cu = 0, b – Cu = 5, c – Cu = 125, Fig. 9 – plant material from 5 June, 1979, Fig. 10 – plant material from 8 June, 1979

Ziarna pyłku

Morfologię dojrzałych ziarn pyłku badano na materiale pobieranym w dwóch terminach: 5 VI i 8 VI. Ziarna pyłku owsa mają kształt lekko owalny i zaopatrzone są w jeden porus. Mierzono długość osi biegunowej i osi równikowej 80 ziarn pyłku przy każdym poziomie Cu (tab. 1). Przy Cu = 125 ziarna były największe i w materiale z obu terminów uzyskano podobne wyniki (rys. 9, 10). Pod wpływem płynu Bellinga treść komórkowa barwiła się intensywnie, co potwierdziło ich żywotność. Średnie długości osi ziarn wynosiły: 52:46 μm .

Przy Cu = 5 stwierdzono, że ziarna pyłku z 5 VI były zbliżone pod względem wielkości do ziarn występujących przy Cu = 125 (rys. 9). W materiale z 8 VI obserwowano występowanie ziarn mniejszych, zniekształconych (rys. 10). Wskazywałoby to na szybko postępujące procesy degeneracji. Ziarna te nie barwiły się już płynem Bellinga, były więc martwe. Średnie długości osi ziarn wynosiły 43:37 μm .

Przy Cu = 0 ziarna pyłku miały w obu terminach zbliżoną wielkość, były jednak znacznie mniejsze niż przy Cu = 125 i pokurczone (rys. 9, 10). Średnie długości osi tych ziarn wynosiły 42:37 μm . Ziarna te były sterylne. Wśród ziarn małych obserwowano bardzo nieliczne odpowiadające wielkością ziarnom występującym przy Cu = 125, które w przeciwieństwie do małych barwiły się płynem Bellinga.

Z obserwacji przekrojów poprzecznych pręcików wynika, że w niedojrzałych ziarnach pyłku, przy wszystkich poziomach Cu, występowały komórki wegetatywne i generatywne, które barwiły się intensywnie safraniną.

Ziarniaki

Zawiązywanie owoców i wykształcanie normalnych ziarniaków następowało tylko przy poziomie Cu = 125 (rys. 11). Przy umiarkowanym niedoborze miedzi (Cu = 5) w kłoskach pędów głównych znaleziono jedynie degenerujące słupki,

Rys. 11. Przekwitające kwiaty owsa przy: a — Cu = 0, b — Cu = 5 oraz niedojrzały ziarniak (c) przy Cu = 125 (20 VI 79)

Fig. 11. Overblowing oat flowers at: a — Cu = 0, b — Cu = 5 and an unripe caryopse (c) at Cu = 125 (20 June, 1979)

ziarniaki natomiast formowały się tylko na pędach bocznych. W warunkach ostrego niedoboru miedzi ($\text{Cu} = 0$) obserwowano w przeważającej większości kwiatów degenerujące i zasychające słupki, a ziarniaki występowały tylko sporadycznie.

DYSKUSJA

W warunkach niedoboru miedzi ($\text{Cu} = 0$) zalążki i słupki w kwiatach owsa ulegały zmniejszeniu. Również znamiona słupków miały mniejsze, słabiej rozczłonkowane wyrostki, których budowa wskazywać może na zmniejszoną ich funkcjonalność. Zmniejszenie wielkości słupków, ale bez utraty zdolności do zapłodnienia, obserwował w kwiatach pszenicy u roślin z niedoborem miedzi G r a h a m (1975).

Przy braku miedzi w kwiatach owsa tworzyły się mniejsze pręciki o odpowiednio zmniejszonych komorach pyłkowych i charakterystycznym kształcie główek. Woreczki pyłkowe w fazie kwitnienia nie otwierały się, ziarna pyłku pozostawały wewnątrz nich, stopniowo degenerując i zasychając. O występowaniu mniejszych pręcików, zawierających znacznie mniej ziarn pyłku w kwiatach pszenicy przy niedoborze miedzi, donosi również G r a h a m (1975). N a m b i a r (1976) opisuje zjawisko niedorozwoju pręcików u pszenicy, jęczmienia i owsa, przejawiające się brakiem pylenia. Obserwacje ich są zbieżne w pewnej mierze z obserwacjami poczynionymi w niniejszej pracy.

Występowanie kwiatów heteromorficznych u owsa przy niskich dawkach miedzi ($\text{Cu} = 5$) wydaje się być interesującą cechą wskaźnikową, indukowaną przez określoną zawartość tego mikroelementu w podłożu.

W pracy stwierdzono, że ziarna pyłku owsa w warunkach niedoboru Cu ($\text{Cu} = 0$ i $\text{Cu} = 5$) zamierają, chociaż miały przedtem komórkę wegetatywną i generatywną. Procesy degeneracji protoplastu postępują w nich szybko i towarzyszy im kurczenie się oraz deformacja powierzchni ziarn. Sterylność ziarn pyłku jest prawdopodobnie warunkowana fizjologicznie i uzależniona od braku Cu. G r a h a m (1975) sugeruje, że występowanie nieżywotnego pyłku jest wywołane brakiem akumulacji skrobi w rozwijającym się ziarnie.

Przedstawione w niniejszej pracy wyniki wstępnych badań zawierają nowe dane wskazujące na zróżnicowanie morfologiczne główek pręcikowych, jak też daleko posunięte odchylenia w budowie słupków, a szczególnie ich znamion w warunkach niedoboru miedzi. Uzyskane dane wskazują również na indukowanie przez umiarkowany niedobór miedzi heteromorfizmu kwiatów owsa.

STRESZCZENIE

Przeprowadzono badania anatomiczne i morfologiczne kwiatów i kwiatostanów owsa (*Avena sativa* L.) odmiany 'Udyc Żółty', tworzących się przy różnych poziomach miedzi w podłożu: 0, 5, 125 mg Cu na wazon.

Stwierdzono, że niedobór miedzi ($\text{Cu} = 0$) prowadzi do znacznych zmian w budowie elementów generatywnych w kwiatach owsa: pręciki miały znacznie mniejsze główki o zmienionym kształcie; komory pyłkowe uległy silnemu zmniejszeniu i nie otwierały się po osiągnięciu dojrzałości przez pyłek; ziarna pyłku były nieżywotne, zdeformowane i miały mniejsze rozmiary. Słupki były mniejsze, w załączniach stwierdzono obecność mniejszych zalążków, znamiona słupków miały mniejsze i inaczej uformowane wyrostki. Zaobserwowano zmniejszenie rozmiarów całych kwiatostanów we wczesnych i późniejszych fazach ich rozwoju.

Przy umiarkowanym niedoborze miedzi ($\text{Cu} = 5$) stwierdzono występowanie kwiatów heteromorficznych: 1) funkcjonalnie męskich — z dużymi główkami pręcikowymi i małymi słupkami, 2) funkcjonalnie żeńskich — z dużymi słupkami i małymi główkami pręcikowymi, 3) obupłciowych — z normalnej wielkości słupkami i główkami pręcikowymi. Ziarna pyłku pochodzące z kwiatów męskich i obupłciowych były większe niż z kwiatów żeńskich. Wszystkie były zdeformowane i nieżywotne.

LITERATURA

- A s m u s F., 1961. Der Einfluss von Cu auf die Pflanzenqualität. Deutsch. Landwirtsch. 1: 1-3.
- G r a h a m R. D., 1975. Male sterility in wheat plants deficient in copper. Nature (Lond.) 254: 514-515.
- K r ä h m e r R., 1975. Erhöhung der Effektivität der Stickstoffdüngung durch Kupfer (Cu) Düngung. Speziell Berichte für die Landwirtschaft nr 5. Mikronährstoffe. VVB Agrochemie und Zwischenprodukte. Zentralstelle für Anwendungsforschung. Agrochemie Cunnnersdorf: 33-40.
- N a m b i a r E. K. S., 1976. Genetic differences in the copper nutrition of cereals. I. Differential Responses of Genotypes to Copper. Aust. J. Agric. Res. 27: 453-463.
- O z o l i n i a G. R., L i w d a n e B. A., 1971. Formirovanie zernovok jačmenija i ich bielkovyj sostav pri deficicie medi. [W:] Mikroelementy — regulatory žiznedejatelnosti i produktivnosti rastenij. Riga: 37-64.
- P o l u c h i n a I. N., M a s l a n a j a M. K., 1962. Vlijanie medi na razvitie zaviazej i zernovok u kulturnych zlakov. Izv. T. S. Ch. A. 1: 74-86.
- R u s z k o w s k a M., Ł y s z c z S., Ś l u s a r c z y k M., W o j c i e s k a U., W o l s k a E., Z i n k i e w i c z E., 1983. Badania nad fizjologiczną rolą miedzi w plonowaniu roślin zbożowych. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 242: 167-176.
- S m i l d e K. W., H e n k e n s Ch. H., 1967. Sensitivity to copper deficiency of different cereals and strains of cereals. Neth. J. Agric. Sci. 15: 249-258.