Budowa nektarników kwiatowych, obfitość nektarowania i skład cukrów w nektarze 7 gatunków z rodzaju *Vicia* L. *Fabaceae*.

MAŁGORZATA STPICZYŃSKA, JACEK PIELECKI*

Akademia Rolnicza, Katedra Botaniki, ul. Akademicka 15, 20-950 Lublin

*Katedra Technologii Przemysłu Rolno-Spożywczego, ul. Skromna 8, 20-704 Lublin

Stpiczyńska M., *Pielecki J. (Department of Botany, Agricultural University, Akademicka 15, 20-950 Lublin, *Department of Food Technology, Agricultural University, Skromna 8, 20-704 Lublin, Poland).

Structure of floral nectaries, nectar production and sugar composition in nectar of 7 species of *Vicia* L. *Fabaceae*.

(Otrzymano dn. 10.11.1999)

Summary

Nectaries of investigated species of *Vicia* were ranked into 3 morphological types : automorphic (*V. sepium* L.), transitoric (*V. angustifolia* L., *V. sativa* L., *V. villosa* Roth, *V. cracca* L.) and flat, epimorphic (*V. hirsuta* (L.) S. F. Gray and *V. tetrasperma* (L.) Schreb.). The best nectaring was connected with well defined nectary structure, and moreover quantity of nectar was correlated with nectary size but was not depended on number of secretory stomata. Sucrose dominated in the nectar of 6 species of vetches, the exception was balanced nectar of *V. tetrasperma*.

Key words: *Vicia*, *Fabaceae*, nectary, nectar

WSTĘP

Nektar wydzielany przez nektarniki kwiatowe stanowi o atrakcyjności kwiatów dla potencjalnych zapylaczy. Ilość pożywienia, jaka może być uzyskana podczas odwiedzin kwiatu wydaje się mieć decydujące znaczenie dla skutecznego zapylenia (Heinrich 1975).

Nektar jest roztworem wielu związków chemicznych, w którym dominującą rolę odgrywają cukry. Glukoza, fruktoza, sacharoza, melibioza, rafinoza oraz wolne aminokwasy (białkowe i nieliczne nie białkowe) generalnie występują we wszystkich

analizowanych nektarach. Oprócz tego, u wielu roślin stwierdzono obecność lipidów, antyutleniaczy, protein (przypuszczalnie enzymów), oraz substancji takich jak alkaloidy, saponiny, związki fenolowe oraz jony nieorganiczne, które mogą działać odstraszająco na pewne grupy zwierząt - głównie są to potencjalni „rabusie nektaru” (Baker i Baker 1977, 1983). Spośród tych związków chemicznych cukry są niewątpliwie najważniejsze ze względów energetycznych. Zarówno ich skład jakościowy jak i koncentracja w istotny sposób wpływają na preferencje zapylaczy, co wiąże się bezpośrednio z procesem zapylenia kwiatów (Percival 1961, Cruden i wsp. 1983, Baker i Baker 1990).

Niektóre rodziny botaniczne np. *Brassicaceae*, *Ranunculaceae*, *Asteraceae* wykazują konserwatyzm w proporcji różnych cukrów w nektarze, w innych natomiast występują znaczne różnice, nawet pomiędzy pokrewnymi gatunkami lub w obrębie gatunku (Percival 1961).

Ilość i jakość wydzielanego nektaru ma związek z budową nektarnika. Gruczoły znajdujące się w kwiatach ewolucyjnie wyspecjalizowanych wydzielają znacznie większe ilości cukrów prostych w porównaniu do tych o pierwotnych cechach (Percival 1961, Harborne 1982). Ponadto u motylkowatych Gulyas i Kincsek (1982) stwierdzili obfitsze nektarowanie gatunków o bardziej zdefiniowanej strukturze morfologicznej nektarników.

W obrębie rodzaju *Vicia* występują gatunki o zróżnicowanym stopniu rozwoju nektarników: od prawie płaskich, poprzez częściowo wypukłe do całkowicie wypukłych, zygomorficznych gruczołów (Stpiczyńska 1995). Celem tej pracy było zbadanie zależności pomiędzy ilością wydzielanego nektaru i jakością zawartych w nim cukrów a budową nektarników wybranych gatunków z rodzaju *Vicia*.

MATERIAŁY I METODY

Przeprowadzone w latach 1994-1997 badania obejmowały nektarowanie następujących gatunków z rodzaju *Vicia*: *V. hirsuta* (L.) S. F. Gray, *V. tetrasperma* (L.) Schreb., *V. cracca* L., *V. villosa* Roth, *V. angustifolia* L., *V. sativa* L., *V. sepium* L.. Gatunki te pochodziły z naturalnych stanowisk w okolicy Lublina i wszystkie zbierane były w promieniu jednego kilometra, w okresie od 5 do 20 czerwca.

Pomiary średnicy nektarników oraz liczby występujących tam zmodyfikowanych aparatów szparkowych wykonano na podstawie preparatów parafinowych oraz ręcznie krojonych skrawków ze świeżego materiału.

Przed rozpoczęciem kwitnienia całe kwiatostany zaizolowane zostały gęstą, nylonową siatką w celu wyeliminowania odwiedzin owadów. Kwiaty były znakowane w pąkach w celu ustalenia długości ich życia. Analiz nektaru dokonywano u wszystkich gatunków w godzinach 9-12, w ostatnim dniu kwitnienia kwiatu. Nektar z 30 kwiatów pobierano szklaną mikropipetą i od razu ważono. Stężenie procentowe cukrów w nektarze ustalono na podstawie odczytu z refraktometru Abbego (PZO, RL-1) za wyjątkiem *V. hirsuta*, gdzie zbyt mała masa nektaru nie pozwalała na dokładny odczyt. Z masy pobranego nektaru i procentowej zawartości w nim cukrów obliczono masę cukrów w poszczególnych próbie. Suma masy cukrów z 3 prób dzielona przez 90 dawała średnią masę cukrów w jednym kwiecie.

Analizę jakościowego i ilościowego składu cukrów w nektarze przeprowadzono przy użyciu techniki HPLC. W tym celu zastosowano chromatograf cieczerwowy typu LC-5a składający się z pompy LC-8, zaworu dozującego z pętlą objętościową 20 μ l, kolumny chromatograficznej Lichrosorb NH_2 (300 mm), detektora refraktometrycznego RIDK-102, rejestratora Yt. Próbkę nektaru pobranego z 30 kwiatów wymywano z pipet 500 μ l wody destylowanej i bezpośrednio po tym наносono na kolumnę przez zawór dozujący. Identyfikację jakościową i ilościową poszczególnych cukrów przeprowadzono w stosunku do wzorców fruktozy, glukozy i sacharozy. Przed wykonaniem analiz sprawdzono efektywność rozdzielów mieszaniny wyżej wymienionych cukrów.

WYNIKI

Wybrane do badań gatunki z rodzaju *Vicia* różniły się wielkością kwiatów i budową nektarników położonych na dnie kwiatowym (Tab.1).

Automorficzny nektarnik *V. sepium* (Rys.1 i 2) wykształcony w postaci pierścienia dookoła zalążni z języczkowatym wyrostkiem po przeciwnej stronie wolnego pręcika miał największą średnicę -1467,3 μ m i charakteryzował się również największą liczbą szparek wydzielniczych - średnio 28, poprzez które następowała eksudacja nektaru. U wszystkich badanych gatunków szparki wydzielnicze występowały w szczycowej części wypukłości gruczołów.

Nektarniki *V. angustifolia* (Rys.3) i podobnie zbudowane nektarniki *V. sativa* (Rys.4) miały automorficzny fragment w postaci języczkowatego wyrostka i płaską pozostałą część wokół dna kwiatowego (Rys.5). Średnica ich wynosiła odpowiednio 1147,5 μ m oraz 1260,2 μ m, zaś liczba szparek wydzielniczych średnio 23 i 25.

Częściowo automorficzne (tranzytoryczne) nektarniki znajdowały się również na dnie kwiatowym *V. villosa* (Rys.6) i *V. cracca* (Rys.7), lecz wypukłość tkanki gruczołowej miała u tych gatunków kształt trapezowaty (Rys.8). Nektarnik *V. cracca*, o średnicy 819 μ m miał 18 szparek, natomiast u *V. villosa* średnicę 714 μ m i 20 szparek wydzielniczych.

Najmniejsze nektarniki, prawie płaskie (epimorficzne), z niewielką tylko wypukłością położone były na dnie kwiatowym *V. hirsuta* (Rys. 9,11) i *V. tetrasperma* (Rys. 10,12). Średnica gruczołu *V. tetrasperma* wynosiła 454,2 μ m z 9 szparkami wydzielniczymi, zaś u *V. hirsuta* 449,8 μ m z 6 szparkami wydzielniczymi.

Pomiędzy poszczególnymi typami morfologicznymi nektarników stwierdzono znaczne różnice w masie wydzielonego nektaru oraz w masie cukrów. Najobficiej nektarowały kwiaty z automorficznymi, zaś najslabiej z płaskimi gruczołami (Tab.1). Większa masa wydzielonego nektaru charakteryzowała również gatunki o dużej średnicy nektarnika, lecz nie wiązała się z większą liczbą zmodyfikowanych aparatów szparkowych.

Koncentracja cukrów w nektarze badanych gatunków wyki wahała się w granicach 9.5-56.0 %.

Na podstawie analizy chromatograficznej stwierdzono, że badane gatunki wyki mają nektar o przewadze sacharozy nad cukrami prostymi (glukozą i fruktozą), które występują w przybliżonym stosunku 1:1. Wyjątek stanowi zbalansowany nektar *V. tetrasperma* o zrównoważonym stosunku poszczególnych cukrów.

Tabela 1
Wielkość nektarników kwiatowych 7 gatunków rodzaju *Vicia*, obfitość nektarowania oraz proporcje cukrów w nektarze

Table 1
Nectary size of 7 species of *Vicia*, nectar production and proportion sugars in the nectar

Gatunek (species)	Średnica nektarnika (nectary diameter) (μm)	Liczba szparek wydzielniczych (number of secretory stomata)	Masa nektaru z 10 kwiatów (number of secretory stomata)	Koncentracja cukrów w nektarze (concentration of sugars in nectar) %	Masa cukrów z 10 kwiatów (mass of sugars from 10 flowers) (mg)	Wzajemny stosunek cukrów w nektarze* (proportion of sugars in nectar) f g s
<i>V. sepium</i>	$1467 \pm 102,02$	$28 \pm 3,57$	14,0	56	$7,8 \pm 1,68$	1,2 : 1,0 : 4,8
<i>V. sativa</i>	$1260 \pm 84,35$	$25 \pm 4,49$	3,8	44	$1,67 \pm 0,15$	3,2 : 1,0 : 7,9
<i>V. angustifolia</i>	$1147 \pm 35,10$	$23 \pm 1,31$	6,6	26,5	$1,75 \pm 0,61$	1,0 : 1,0 : 3,0
<i>V. cracca</i>	$819 \pm 38,03$	$18 \pm 3,03$	4,2	28	$1,18 \pm 0,27$	1,0 : 1,0 : 2,1
<i>V. villosa</i>	$714 \pm 20,21$	$20 \pm 1,41$	5,2	30	$1,66 \pm 0,25$	0,8 : 1,0 : 5,8
<i>V. tetrasperma</i>	$454 \pm 29,15$	$9 \pm 0,82$	2,5	9,5	$0,21 \pm 0,32$	1,4 : 1,0 : 1,2
<i>V. hirsuta</i>	$450 \pm 44,56$	$6 \pm 0,82$	1,8	—	—	1,1 : 1,0 : 4,2

* f – fruktoza, g – glukoza, s – sacharoza

Kwiaty badanych gatunków były bardzo słabo oblatywane przez owady lub w ogóle nie oblatywane, za wyjątkiem *V. sepium* masowo odwiedzanej między godziną 10 a 14 przez pszczołę miodną (*Apis mellifera*) i obrostkę (*Dasypoda*) oraz *V. villosa* odwiedzanej przez trzmiele (*Bombus sp.*).

DYSKUSJA

Nektarowanie roślin zależne jest od bardzo wielu czynników takich jak rodzaj podłoża, warunki pogody (temperatura, wilgotność, nasłonecznienie, ruchy powietrza), okres życia kwiatu, faza dojrzałości (pręcikowa, słupkowa), płeć oraz wiele innych (Baker 1983, Cruden 1983). Ponieważ z kwiatów wszystkich badanych gatunków wyki nektar pobierano w tych samych dniach i w tej samej fazie rozwojowej, w dyskusji pominięty został wpływ wyżej wymienionych czynników na uzyskane wyniki.

W kwiatach badanych gatunków wyki wyróżniono 3 grupy nektarników: autormorficzne, najbardziej wyspecjalizowane morfologicznie u *V. sepium*, typ pośredni (tranzytoryczny) u *V. sativa*, *V. angustifolia*, *V. villosa*, *V. cracca* oraz najslabiej wykształcone, płaskie (epimorficzne) u *V. hirsuta* i *V. tetrasperma*. Poszczególne typy morfologiczne nektarników różniły się masą wydzielanego nektaru, przy czym autormorficzne gruczoły nektarowały najlepiej, zaś płaskie najslabiej. Zależność taką Gullias i Kincsek (1982) obserwowali również w przypadku innych gatunków z rodziny *Papilionaceae*, przy czym autorzy ci wymieniają *V. sepium* jako przykład gatunku o płaskim nektarniku i niskiej wydajności nektarowej, czego nie potwierdzają wyniki niniejszej pracy.

Nie bez znaczenia jest również sama wielkość gruczołów. Nektarniki *Vicia* o największej średnicy charakteryzowały się też największą wydajnością nektarową (*V. sepium*). Jednakże w grupie nektarników tranzytorycznych nie zawsze te o większej średnicy dna kwiatowego wykazywały obfitsze nektarowanie (*V. sativa*). Z nielicznych badań dotyczących struktury nektarników w powiązaniu z jakością i ilością wydzielanego nektaru wynika, że produkcja nektaru zależy również od takich cech jak wielkość kwiatu, objętość tkanki wydzielniczej, średnica szypułki kwiatowej i powierzchnia czynnego floemu. Niektóre z tych cech charakteryzują się wysoką odziedziczalnością, co może być przydatne w pracach hodowlanych nad lepiej nektarującymi odmianami czy liniami (Murrell i wsp. 1982).

Wydzielanie nektaru na powierzchnię odbywało się u *Vicia* przez zmodyfikowane aparaty szparkowe znajdujące się na powierzchni wypukłości nektarników, podobnie jak w przypadku innych motylkowatych (Teuber i wsp. 1980, Davis i wsp. 1988, Davis i Gunning 1991, Eriksson 1977, Erickson i Garment 1979, Webster i wsp. 1982). Murrell i wsp. (1982) podają, że objętość nektaru wydzielanego przez kwiaty nostrzyku była ujemnie skorelowana z liczbą aparatów szparkowych. W naszych badaniach masa nektaru nie była zależna od liczby szparek wydzielniczych. Davis i Gunning (1992) wykazali, że szparki wydzielnicze bobu nie są zaangażowane w regulację przepływu nektaru, ponieważ nie stwierdzili zależności pomiędzy ich stadium rozwojowym czy też wielkością poru szparki a stadium wydzielniczym nektarników. Jednakże istotna pozytywna korelacja pomiędzy produkcją cukrów przez kwiaty tego gatunku i liczbą aparatów szparkowych sugeruje, że może być ona użyteczna jako kryterium selekcji do celów hodowlanych (Davis i Gunning 1991).

Zależność pomiędzy budową wiązki przewodzącej nektarnika a jakością i ilością wydzielanego nektaru wyki jest niejednoznaczna. Nektarniki tych gatunków, gdzie do tkanki wydzielniczej docierały odgałęzienia floemu produkowały nektar zarówno o najwyższej zawartości cukrów (56% u *V. sepium*) jak i średniej - ok. 30% u większości pozostałych gatunków. Jednakże nektarniki *V. tetrasperma* z pasmami floemu i ksylemu wydzielaly bardzo mało nektaru i o niskim stężeniu cukrów w nektarze -

9,5%. Frey-Wyssling (1955) oraz Gulyas i Kincsek (1982) są zdania, że nektarniki do których dociera floem i ksylem produkują znaczne ilości rozrzedzonego nektaru, natomiast te zaopatrywane wyłącznie przez floem nektarują mniej obficie, lecz ich wydzielina jest bogatsza w cukry. Z kolei w przebadanym nektarze 9 gatunków z rodziny *Labiatae* Dafni i wsp. (1988) nie wykazali korelacji między typem tkanki przewodzącej nektarnika a stężeniem cukrów. Niska była również korelacja pomiędzy stężeniem cukrów i objętością nektaru u *Capsicum* (Rabinovitz i wsp. 1993), natomiast objętość nektaru i masa cukrów były ściśle skorelowane. Wyniki uzyskane przez tych autorów wskazują na obecność genetycznych różnic w wydzielaniu nektaru u *Capsicum* co stwarza możliwość selekcji odmian obficie nektarujących bez negatywnego wpływu na ilość cukrów w nektarze.

Nektar większości badanych gatunków wyki zawierał sacharozę jako cukier dominujący, bez względu na kształt i wielkość nektarnika. Wyjątek stanowił jedynie nektar *V. tetrasperma* o zrównoważonym wzajemnym stosunku cukrów. Przewagę sacharozy w nektarze bobiku i wyki siewnej stwierdzili także Zaurałow i Jakovleva (1973). Według Percival (1961) nektary z dominującą sacharozą są charakterystyczne dla kwiatów rurkowatych, które chronią nektar przed wysychaniem oraz dla kwiatów zapyłanych przez pszczoły długojęzyczkowe. Niska atrakcyjność kwiatów wyki dla owadów (za wyjątkiem *V. sepium* i *V. villosa*) może być spowodowana zbyt długą rurką korony i niską koncentracją cukrów w nektarze, zwłaszcza gatunków wykazujących tendencje do samopylności jak *V. sativa*, *V. angustifolia*, *V. cracca* czy *V. hirsuta*. Jednakże analizy pyłkowe miodów wykonane przez Warakomską (dane niepublikowane) wykazały częstą obecność pyłku *Vicia* (od 1.1% do 41% ogólnej liczby ziarn pyłku roślin nektarodajnych). Wskazuje to na istotną rolę niektórych gatunków wyki jako roślin pożytkowych.

Spis ilustracji

Tablica I. Morfologia kwiatów i budowa nektarników wyki. (Flower morphology and structure of *Vicia* nectaries.)

Fig.1. Kwiat *V. sepium*. (Flower of *V. sepium*).

Fig.2. Przekrój dna kwiatowego z automorficznym nektarnikiem *V. sepium*. (The longitudinal section of the *V. sepium* receptacle with automorphic nectary).

Fig.3. Kwiat *V. angustifolia*. (Flower of *V. angustifolia*).

Fig.4. Kwiat *V. sativa*. (Flower of *V. sativa*).

Fig.5. Przekrój dna kwiatowego z tranzytorycznym nektarnikiem *V. sativa*. (Longitudinal section of the *V. sativa* receptacle with transitoric nectary).

Tablica I (cd). Morfologia kwiatów i budowa nektarników wyki. (Flower morphology and structure of *Vicia* nectaries.)

Fig.6. Kwiat *V. villosa*. (Flower of *V. villosa*).

Fig.7. Kwiat *V. cracca*. (Flower of *V. cracca*).

Fig.8. Przekrój dna kwiatowego *V. villosa* z tranzytorycznym nektarnikiem. (Longitudinal section of the *V. villosa* receptacle with transitoric nectary.)

Fig. 9. Kwiat *V. tetrasperma*. (Flower of *V. tetrasperma*).

Fig.10. Kwiat *V. hirsuta*. (Flower of *V. hirsuta*).

Fig.11. Przekrój przez kwiat *V. hirsuta* z płaskim nektarnikiem na dnie kwiatowym – strzałki. (Longitudinal section of the *V. hirsuta* flower with flat, epimorphic nectary on the receptacle – arrows).

Fig.12. Przekrój dna kwiatowego *V. tetrasperma* z epimorficznym nektarnikiem. (Longitudinal section of the *V. tetrasperma* nectary with epimorphic nectary)

Skróty (abbreviations): N – nektarnik (nectary), G – zalążnia (ovary).

Tablica I

Tablica I (cd)

LITERATURA

- Baker H.G. 1977. Non - sugar constituents of nectar. *Apidologie* 8: 349-356.
- Baker H.G., Baker I. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. The biology of nectaries. Ed. Barbara Bentley and Thomas Elias. Columbia University Press, New York 1983.
- Baker H., Baker I. 1990. The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Isr. Journ. Bot.* 39: 157-166.
- Cruden W.C., Herman S.H., Peterson S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. The biology of nectaries. Ed. Barbara Bentley and Thomas Elias. Columbia University Press, New York 1983.
- Dafni H., Lensky Y., Fahn A. 1988. Flower and nectar characteristics of nine species of *Labiateae* and their influence on honeybee visits. *J. Apic. Res.* 27: 103-114.
- Davis A.R., Peterson R.L., Shuel R.W. 1988. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (*Leguminosae*). *Can. J. Bot.* 66: 1435-1448.
- Davis A.R., Gunning B.E.S. 1991. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 2. Stomatal number and distribution as selection criteria for breeding for high nectar sugar production. *Acta Hort.* 288: 329-334.
- 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.
- Erickson E.H., Garment M.B. 1979. Soya-bean flowers nectary ultrastructure, nectary guides, and orientation on the flowers by foraging honeybees. *J. Apic. Res.* 18: 3-11.
- Eriksson M. 1977. The ultrastructure of the nectary of red clover (*Trifolium pratense*). *J. Apic. Res.* 16: 184-193.
- Frey-Wyssling A. 1955. The phloem supply to the nectaries. *Acta Bot. Neerl.* 4: 359-369.
- Gulyas S., Kincsek I. 1982. Floral nectaries of species of *Papilionaceae*. *Acta Bot. Szeged* 28: 53-63.
- Harborne J.B. 1982. Introduction to ecological biochemistry, 2nd ed. Academic Press, London, New York: 57-65.
- Heinrich B. 1975. Energetics in pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 139-170.
- Murrell D., Shuel R.W., Tomes D.T. 1982. Nectar production and floral characteristics in birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus* L.). *Can. J. Plant Sci.* 62: 361-371.
- Percival M.S. 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytol.* 60: 235-285.
- Rabinovitz H.D., Fahn A., Tal Meir, Lensky Y. 1993. Flower and nectar attributes of pepper (*Capsicum annuum* L.) plants in relation to their attractiveness to honeybees (*Apis mellifera*). *Ann. appl. Biol.* 123: 221-232.
- Stpiczyńska M. 1995. The structure of nectaries of some species of *Vicia* L. (*Papilionaceae*). *Acta Soc. Bot. Pol.* 64:327-334.
- Teuber L.R., Albertsen M.C., Barnes D.K., Heichel G.H. 1980. Structure of floral nectaries of alfalfa (*Medicago sativa* L.) in relation to nectar production. *Amer. J. Bot.* 67: 433-439.
- Webster B., Ross R., Evans T. 1982. Nectar and the nectary of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 107: 497-503.
- Zauralov O.A., Jakovleva E.P. 1973. Sostav sacharov v nektarie niekotorych miododajnyh rastenij. *Rastitielnyje Resursy* 9: 441-451.

Streszczenie

Nektarniki badanych gatunków wyki można zaliczyć do trzech typów morfologicznych: automorficzne (*V. sepium*), tranzytoryczne (*V. angustifolia*, *V. sativa*, *V. cracca*, *V. villosa*) i płaskie, epimorficzne (*V. tetrasperma*, *V. hirsuta*). Najlepiej nektarowały kwiaty z dobrze wykształconymi nektarnikami, ponadto masa nektaru okazała się zależna od wielkości gruczołu, natomiast nie była uzależniona od liczby szparek wydzielniczych. Sacharoza dominowała w nektarze 6 badanych gatunków *Vicia*, wyjątek stanowiła tylko *V. tetrasperma*, gdzie nektar zawierał fruktozę, glukozę i sacharozę w niemal zrównoważonej proporcji.