

KAZIMIERZ OLECH

## NIKTÓRE ASPEKTY WZROSTU LIŚCI

Wzmożone zainteresowanie liściem jako najważniejszym organem fotosyntezy roślin lądowych, łączy się ściśle z narastającą ilością badań nad produktywnością roślin przy pomocy analizy wzrostowej.

W niniejszym artykule pragnę przytoczyć niektóre prace związane z wzrostem liści roślin monokarpicznych, głównie w powiązaniu z warunkami zewnętrznymi.

Miejsce i liczba zawiązków liściowych na roślinie w dużym stopniu uwarunkowane jest genetycznie, o czym świadczy względna stałość ułożenia liści na pędzie (Listowski 1970). Natomiast czas ukazywania się liści i ich tempo wzrostu w ontogenezie zależą od warunków zewnętrznych tj. temperatury, światła, długości dnia, wody, składników mineralnych oraz ilości dostępnych asymilatów (Humphries 1963, Boyer 1970, Dale 1964, 1965, Monsi i Murata 1970, Watts 1971, 1974).

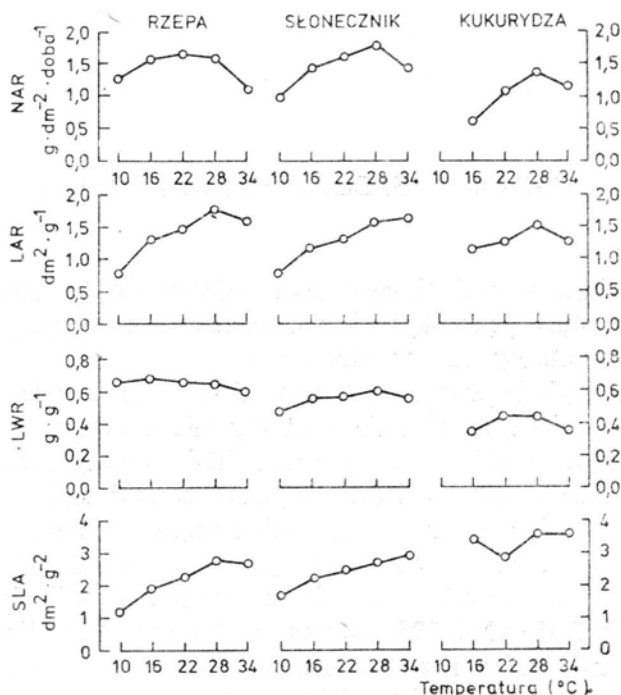
W przypadku zakłóceń w rozwoju roślin zarówno liczba jak i tempo wzrostu liści ulega poważnym modyfikacjom (Listowski 1970).

Temperatura otoczenia w bardzo silnym stopniu wpływa na wzrost powierzchni blaszki liściowej (Dale 1964, 1975, Davidson i Milthorpe 1965, Watts 1971, 1974, Čugonova i inni 1975). Najszybsze tempo podziałów komórkowych i największą powierzchnię liści u fasoli Wilson i Ludlow (1968) obserwowano przy temperaturze 25—30°C. Temperatura wyższa (35°C) oraz niższa (20°C) dawały mniejsze przyrosty. Watts (1964) podaje, że powiększanie rozmiarów liści kukurydzy kontrolował merystem apikalny. Utrzymując temperaturę tego merystemu (w warunkach naturalnych) na poziomie 30—35°C obserwowano optymalny wzrost liści niezależnie od zmian w otoczeniu tj. poza merystemem.

Z doniesień Alisona (1963) wynika, że liście rosną jedynie w ciągu dnia. Z naszych badań wynika, że liście fasoli i słonecznika rosną zarówno w dzień jak i w nocy. Tylko w przypadku niskiej temperatury podczas nocy przyrosty dzienne były większe niż nocne. Natomiast przy stałej temperaturze dnia i nocy (24°C) przyrosty nocne liści fasoli przewyższały przyrosty dzienne (Stanek 1976).

Pod wpływem temperatury otoczenia zmienia się nie tylko tempo wzrostu powierzchni blaszki, ale i inne parametry liścia. Warren-Wilson (1966) badając wpływ temperatury (w granicach 10, 16, 22, 28 i 34°C) na wskaźniki wzrostu roślin

ustalił, że wraz ze wzrostem temperatury (w całym badanym przedziale) zwiększa się co najmniej dwukrotnie (u roślin słonecznika) stosunek powierzchni liści do suchej masy roślin (LAR) oraz stosunek powierzchni liści do suchej masy liści (SLA). Również wartości LAR i SLA u roślin rzepy wzrastały bardzo wyraźnie wraz z podnoszeniem temperatury otoczenia od 10 do 28°C (ryc. 1). Jedynie zmiany wyżej wymienionych wskaźników na roślinach kukurydzy były mniej wyraźne.



Ryc. 1. Wpływ temperatury na różne wskaźniki wzrostu rzepy, słonecznika i kukurydzy. Warren-Wilson 1966

Również Rajan, Betteridge i Blackman 1973 notowali zwiększenie wartości LAR u bawełny, słonecznika, fasoli, kukurydzy w warunkach wzrastającej temperatury otoczenia od 10 do 30°C.

Podobne rezultaty otrzymali Elias i Causton (1975) dla LAR i SLA na roślinach *Impatiens parviflora* przy temperaturze w granicach od 12 do 24°C.

Warto zwrócić uwagę na fakt, że zwiększenie wartości LAR i SLA u roślin słonecznika Warren-Wilson (1966) notował zarówno przy jednoczesnym wzroście wartości asymilacji netto (w granicach temperatur 10—28°C) oraz przy spadku NAR (i temperaturze od 28 do 30°C) (ryc. 1).

Wynika z tego, że stymulacyjne działanie temperatury na wzrost powierzchni blaszek liściowych jest duże; wzrost powierzchni liści jak gdyby wyprzedza dostawę asymilatów. Z tej samej ilości materiału organicznego roślina tworzy coraz większą powierzchnię liści. Jak widać (ryc. 1) udział masy liści w biomase całej rośliny (LWR) praktycznie nie ulega zmianie niezależnie od zmiany temperatury.

Warto dodać, że odwrotność wartości SLA, tj. stosunek suchej masy liści do powierzchni, koreluje z grubością liścia u fasoli wyrosłej przy różnych reżimach temperatury (Peet, Ozbun, Wallace 1977).

Wpływ temperatury na optymalizację powierzchni liści jest zjawiskiem interesującym ponieważ inne czynniki środowiska, takie jak intensywność światła, zawartość  $\text{CO}_2$  w powietrzu oraz długość dnia działają odwrotnie i to w bardzo silnym stopniu.

Rajan, Betteridge i Blackman (1974) w swoich obszernych badaniach stwierdzili, że w miarę wzrostu intensywności światła w granicach od 10,8 do 54,0 lux, zmniejsza się wartość LAR u roślin bawełny, słonecznika, fasoli i kukurydzy. Obniżenie wartości tego wskaźnika było tym większe, im wyższa była temperatura podczas wzrostu roślin. U fasoli i słonecznika przy temperaturze około  $30^\circ\text{C}$  i najwyższej intensywności światła (54 klux) otrzymano ponad dwa razy niższe wartości LAR niż przy najniższej intensywności (10,8 klux). Natomiast Hurd i Thornley (1974) stosując różne intensywności światła stwierdzili aż pięciokrotne obniżenie stosunku powierzchni liści do biomasy roślin pomidorów przy najwyższej ilości padającej energii w porównaniu z najniższą.

Również wzrost stężenia  $\text{CO}_2$  w powietrzu oraz przedłużanie dnia wpływa na zmniejszenie stosunku powierzchni liści do suchej masy roślin (Hurd i Thornley 1974, Hurd 1973).

Dla pełnego obrazu warto dodać, że zarówno zwiększony dopływ energii świetlnej, wzrastająca koncentracja  $\text{CO}_2$  oraz przedłużanie dnia, podobnie jak temperatura, a nawet silniej, wpływały dodatnio na wartość asymilacji netto u badanych roślin.

Te dwie przeciwstawne tendencje w charakterze wzrostu liści w zależności od czynników zewnętrznych nie znalazły dotychczas wyczerpującego wyjaśnienia. Hurd i Thornley (1974) skłonni są rozważać spadek stosunku powierzchni liści do suchej masy, w warunkach intensywnego oświetlenia oraz wydłużonego dnia, jako rezultat napiętego bilansu wodnego w roślinie. Šulgin i Ničiporovič (1975) wyrażają pogląd, że liść w znacznym stopniu jest mikroanologiem fitocenozy.

### Wiek liści

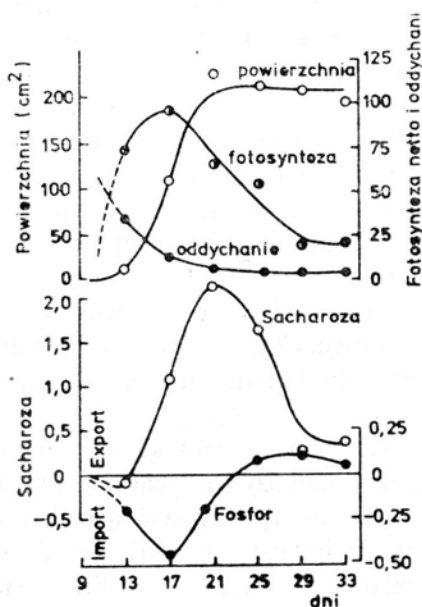
Długość życia pojedynczego liścia u roślin monokarpicznych jest różna. Znaczne wahania dotyczą różnic gatunkowych, fazy rozwojowej, jak i wpływu warunków zewnętrznych.

Każdy liść w poważnej części swego życia jest organem heterotroficznym, zależnym od dostawy asymilatów ze starszych liści (Hopkinson, 1964).

Początkowy wzrost pierwszych liści na siewce zależy od dostawy materiału organicznego z nasion. Pozbawienie młodych siewek roślin dwuliściennych chociażby jednego liścienia poważnie osłabia tempo wzrostu liści.

Liście większości roślin monokarpicznych stosunkowo szybko osiągają swoje optymalne rozmiary. Przyrosty powierzchni liści fasoli zwyczajnej w warunkach kontrolowanych obserwowano w ciągu 13—15 dni licząc od pojawienia się na ło-

dydze (Stanek 1976). Według naszych niepublikowanych danych również liście słonecznika (w warunkach komory klimatycznej) dawały przyrosty nie dłuższe niż w ciągu 13 dni. Na siewkach słonecznika z 4 liśćmi rosło 3, z 5 również 3, natomiast z 6 liśćmi przyrosty notowano w 4, dwa najstarsze zakończyły swój wzrost. Liście gorczycy w warunkach hali wegetacyjnej traciły aktywność fotosyntetyczną i zaczynały żółknąć po 20—25 dniach od pojawienia się na roślinie (Gej, 1970). W warunkach naturalnych przy mniej korzystnej temperaturze otoczenia liście rosną wolniej i dłużej np. liście słonecznika wysianego na początku maja dawały przyrosty w ciągu 20—25 dni. Wiąże się to z problemem wieku fizjologicznego — indeksu plastochronu liścia (Erikson i Michelini 1957, Maksymowych, 1973).



Ryc. 2. Zmiana powierzchni liści, tempa fotosyntezy, oddychania, importu i eksportu sacharozy oraz fosforu podczas ontogenezy drugiego liścia ogórka. W Hopkinson 1964

Znacznie dłużej rosną liście roślin dwuletnich w pierwszym roku wegetacji. Przyrosty nie tworzących główek liści kapusty głowiastej obserwowano w ciągu 60, a nawet 70 dni licząc od pojawienia się na roślinie (niepublikowane dane). Charakterystyczną cechą liści kapusty zwiniętych w główkę jest stosunkowo szybkie obumieranie po wzroście.

W miarę wzrostu, a następnie starzenia się liścia zmieniają się jego fizjologiczne właściwości, między innymi absorbowanie energii świetlnej i wymiany gazowej. Hopkinson (1964) podaje, że fotosynteza młodego liścia ogórka wzrastała do momentu osiągnięcia przez liść połowy jego końcowej powierzchni a następnie spadała (ryc. 2). Optimum eksportu asymilatów z liścia obserwowano w momencie gdy kończył się wzrost powierzchni blaszki.

Zmiany w aktywności fotosyntetycznej wraz z wiekiem liści związane są z modyfikacją struktury aparatu fotosyntetycznego na różnym poziomie jego organizacji. W miarę wzrostu i starzenia się liści zmienia się ich struktura na poziomie anatomicznym, między innymi ilość i wielkość komórek mezofilu, ich powierzchnia, ilość chloroplastów w przeliczeniu na 1 cm<sup>2</sup> liścia, ilość aparatów szparkowych na jednostce powierzchni liści i inne (Maksymowych 1973, Šulgin, Murej, Ničiporovič 1978).

W badaniach na chloroplastach zwraca się uwagę, że w miarę starzenia się liści obserwuje się ich kurczenie, zmianę kształtu, spadek objętości, destrukcję lamell (Ikeda, Ueda 1964, Ljubešič 1968, Dodge 1970, Młodzianowski, Młodzianowska 1973, Młodzianowski 1974), zmiany w zawartości i proporcjach barwników (Šestak i Čatsky 1962, Šestak 1963, Hardwick i inni 1968, Smillie i Krotkov 1961, Goodwin 1958), zmiany aktywności niektórych enzymów np. karboksylazy, rybulozo 1,5 dwufosforanu, reduktazy NADP (Smillie i Fuller 1958, Smillie 1962) oraz inne. Obszerny przegląd literatury dotyczący zmian struktury chloroplastów w starzejących się liściach można znaleźć w artykule Wolińskiej (1975).

Šulgin, Murej i Ničiporovič (1973) podają, że różnice w intensywności i efektywności fotosyntezy oraz w zawartości chlorofilu liści różnych pięt u słonecznika niwelują się jeżeli wielkości te przeliczyć na gram suchej masy liścia i na cm<sup>2</sup> powierzchni chloroplastów przy ich optymalnym rozmieszczeniu w miąższu liści.

Jest to nowe i oryginalne podejście do oceny strukturalno-funkcjonalnej organizacji aparatu fotosyntetycznego jakim jest liść.

#### LITERATURA

- Alison J. C. S., 1963. *Nature* 198, 809.  
 Boyer I. S., 1970. *Plant Physiol.* 46, 233—235.  
 Čugunova N. G., Bil K. J. Čeremnych L. N., 1975. *Fizjol. Rast.* 22:4, 688—694.  
 Dale I. E., 1964. *Ann. Bot.* 28, 127—135.  
 Dale I. E., 1965. *Ann. Bot.* 29, 114, 293—308.  
 Davidson I. L., Milthorpe F. L., 1965. *Ann. Bot.* 29, 407—417.  
 Dodge I. D., 1970. *Ann. Bot.* 34, 817—824.  
 Elias C. O., Causton D. R., 1975. *New. Phytol.* 75, 495—505.  
 Erikson R. O., Michelini F. J., 1957. *Amer. Jour. Bot.* 44, 297—305.  
 Gej B., 1967. Wzrost i intensywność fotosyntezy liści różnego wieku niektórych roślin dwuliściennych. Rozprawa habilitacyjna. SGGW. Warszawa.  
 Goodwin T. W., 1958. *Biochem J.* 68, 503—511.  
 Hardwick K., Wood M., Wolhouse H. W., 1968. *New Phytol.* 67, 79—86.  
 Hopkinson I. M., 1964. *J. Exp. Bot.* 15, 125—137.  
 Humphries E. C., 1963. *Plant Physiol.* 14, 385—410.  
 Hurd R. G., 1973. *Ann. Appl. Biol.* 73, 221—228.  
 Hurd R. G., Thornley H. M., 1974. *Ann. Bot.* 38, 375—388.  
 Ikeda T., Ueda R., 1964. *Bot. Mag.* 77, 336—341.  
 Listowski A., 1970. O rozwoju roślin. PWRiL. W-wa, 1970.  
 Ljubešič N., 1968. *Protoplasma* 66, 369—379.

- Maksymowych R., 1973. Analysis of Leaf Development. Cambridge at the University Press.
- Młodzianowski F., Młodzianowska L., 1973. Acta Soc. Bot. 42, 649—656.
- Młodzianowski F., 1974. Biologiczna aktywność cytokinin, a ich wpływ na strukturę organelli komórkowych. Rozprawa habilitacyjna. Uniwersytet A. Mickiewicza, Poznań.
- Monsi M., Murata Y., 1970. Proc. of the IBP/PP Technical meeting. Třeboň 14—21. Sept. 1969. Pudoc. Wageningen 115—130.
- Peet M. M., Ozbun I. L., Wallace D. H., 1977. J. Exp. Bot. 28, 57—69.
- Rajan A. K., Betteridge B., Blackman G. E., 1973. Ann. Bot. 37, 287—316.
- Šesták Z., Čatský I., 1962. Biol. Plant. 4, 131—140.
- Šesták Z., 1963. Photochem. Photobiol. 2, 101—110.
- Smillie R. M., Fuller R. C., 1958. Plant. Physiol. 34, 651—656.
- Smillie R. M., Krotkov G., 1961. Can. J. Bot. 39, 891—900.
- Smillie R. M., 1962. Plant. Physiol. 27, 716—721.
- Stanek R., 1976. Badania nad wpływem zróżnicowanej temperatury nocy na wzrost fotosyntezy i produktywność roślin fasoli. Rozprawa doktorska. Akademia Rolnicza w Lublinie.
- Šulgin I. A., Ničiporovič A. M., 1975. Tez. XII Meždunar. Bot. Kongr. L. 2:44.
- Šulgin I. A., Murej I. A., Ničiporovič A. M., 1978. Fizjol. Rast. 25, 76—84.
- Warren-Wilson J., 1966. Ann. of Bot. 30, 120, 753—761.
- Watts W. R., 1971. Nature 229, 5279, 46—47.
- Watts W. R., 1974. J. Exp. Bot. 25—89, 1085—1096.
- Wilson G. L., Ludlow M. M., 1968. J. Exp. Bot. 19:59, 309—321.
- Wolińska D., 1975. Wiad. Bot. 19, 165—180.