

JAN BIAŁCZYK, ZBIGNIEW LECHOWSKI

FIZJOLOGICZNE ASPEKTY NYKTYNASTYCZNYCH RUCHÓW LIŚCI

PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF NYCTINASTIC LEAVES MOVEMENT

Rośliny, których liście lub listki wykazują w ciemności orientację werytykalną (zamkniętą) nazywane są nyktynastycznymi. Nazwa pochodzi od greckich słów: *nyctos* — noc, *nastos* — zamknięcie. Po oświetleniu takich roślin, liście ich przyjmują orientację horyzontalną (otwartą). Liście nyktynastycznych roślin wykonują w cyklu dobowym (dzień/noc) charakterystyczne ruchy. Rytm tych ruchów są także zależne od wewnętrznego zegara biologicznego. Mechanizm uruchamiający zmianę położenia liści jest zlokalizowany w poduszczkach liściowych i wiąże się z dobowymi zmianami ciśnienia turgorowego w pewnych partiach komórek. Zmiany turgoru wywołują odwracalne zmiany kształtu i objętości komórek poduszczek liściowych. Nyktynastyczne ruchy mogą występować również u liści młodych, których poduszcзки nie zostały jeszcze w pełni wykształcone. Omawiany typ ruchów wykazują głównie rośliny należące do *Leguminoseae* i *Oxalidaceae*.

Kierunek ruchu liści

Ruchy liści złożonych takich gatunków jak *Mimosa pudica*, *Albizzia julibrissin* czy *Samanea saman* stanowią skomplikowany system. Liście tych roślin są podwójnie pierzasto złożone. U podstawy liścia znajduje się poduszcзка pierwszego rzędu (1°), następnie u podstawy osadek występują poduszcзки drugiego rzędu (2°), a poduszcзки trzeciego rzędu (3°) położone są u nasady listków. Ruch otwarty charakteryzuje się oddzieleniem od siebie par poduszczek oraz horyzontalnym

rozkładem listków. Natomiast ruch senny (zamknięty) powoduje zbliżenie do siebie par poduszczek, osadek liściowych i połówek górnych powierzchni listków. Nyktynastyczne ruchy liści *Albizzia* i *Mimosa* zachodzą w kierunku akropetalnym, natomiast liście *Samanea* wykonują ruch w kierunku bazipetalnym. Każdy listek trójlistnej koniczyny przyrośnięty jest poprzez poduszczkę do ogonka liściowego. Kierunek ruchu dwóch lateralnych listków jest bazipetalny, natomiast środkowy listek porusza się w dół lub w górę zmieniając położenie w zakresie od 0° do 180° lub nawet większym.

Pierwsze jednoliścienne liście *Phaseolus* posiadają dwie poduszcзки, poduszcзка 1° znajduje się u podstawy ogonka liściowego i kontroluje kąt pomiędzy łodygą i ogonkiem liściowym, natomiast poduszcзка 2° występująca u podstawy blaszki liściowej odpowiedzialna jest za zmianę kąta pomiędzy blaszką a ogonkiem liściowym. Zmiany turgoru komórek poduszcзки 2° prowadzą do większych wygięć liści w porównaniu z wygięciami kontrolowanymi przez poduszczkę 1° .

Pomiaru ruchu liści dokonywano w określonych odcinkach czasu, ręcznie lub z zastosowaniem automatycznych technik rejestracji ciągłej: kimografu [9, 14, 64], metody fotograficznej [33, 37], metody opartej na pomiarze wartości siły przyłożonej z zewnątrz, a koniecznej do zatrzymania ruchu [91], systemu fotoelektrycznego [22, 101] i ostatnio stosowanego systemu TV [55].

Biologiczna rola ruchów nyktynastycznych

Biologiczna funkcja ruchów nyktynastycznych nie została do tej pory w pełni wyjaśniona. W zasadzie postulowane są dwie hipotezy: pierwsza zakłada, że odpowiednie ułożenie liści ochrania je przed nadmierną utratą energii cieplnej w okresie nocnym, natomiast według drugiej, dzięki ruchom, liście zabezpieczane są przed niekorzystnym oddziaływaniem światła księżycowego i związanego z tym wydłużaniem cyklu fotoperiodycznego. Pierwszą hipotezę sformułował Darwin w 1881 roku. Powracano do niej wielokrotnie i badania przeprowadzone w latach siedemdziesiątych na roślinach rozetowych [97] dostarczyły danych, które wydawały się potwierdzać tę hipotezę. Natomiast mniej zadowalające wyniki uzyskano w przypadku liści *Glycine max*, u których nie stwierdzono wyraźnej różnicy temperatury pomiędzy liściem zamkniętym i otwartym. Również szybkość zamarzania liści zamkniętych i otwartych, w obydwu przypadkach była podobna [93].

Zdaniem Bünninga i Mosera [11] nyktynastyczne ruchy ochraniają górne powierzchnie liści przed działaniem światła księżycowego poprzez zmianę kąta ustawienia listków (np. u *Phaseolus*) lub wzajemne osłanianie złożonych połówek listków (np. u *Albizzia* i *Mimosa*) przyczyniając się do znacznego obniżenia absorpcji światła księżycowego. Na przykład wykazano, że zamknięcie liści *Glycine max*, *Trifolium repens*, *Arachis hypogea*, obniżało absorpcję światła księżycowego od 85 do 95%. Natężenie pełnego światła księżycowego może osiągnąć na szerokości geograficznej 50° wartość nawet 0,3 lux. Z drugiej strony doświadczenia przepro-

wadzone na 12 odmianach *Glycine max* [8] wykazały, że ruchy nyktynastyczne liści występują głównie u odmian wrażliwych fotoperiodycznie. Odmiany wymagające krótkiego dnia dla inicjacji kwitnienia wykazują silne ruchy nyktynastyczne, a odmiany dnia neutralnego charakteryzują się słabym ruchem lub jego brakiem.

Struktura poduszeczki liściowej

Podstawowy mechanizm nyktynastycznych ruchów liści związany jest ze zmianami stanu fizjologicznego komórek dwóch przeciwległych partii poduszeczki. Poduszeczki liściowe mają kształt cylindryczny i są wyraźnie odgraniczone poprzez poprzeczne bruzdy. Na przekroju poprzecznym w centralnej części występują wiązki przewodzące okrążone przez pierścień komórek sklerenchymatycznych. Warstwa korowa znajdująca się pomiędzy epidermą a sklerenchymą zbudowana jest w zależności od gatunku z 7 do 20 warstw komórek miękkiszowych [55, 75, 86]. Komórki te mają kształt heksagonalny i są ułożone w podłużnych rzędach. W obrębie tej warstwy występuje zróżnicowanie w wielkości i kształcie komórek. Komórki subepidermalne i przylegające do sklerenchymy mają małe rozmiary, a pomiędzy nimi występują warstwy komórek o rozmiarach znacznie większych. Wszystkie komórki warstwy korowej noszą nazwę komórek motorycznych, ponieważ zmiany w ich kształcie i objętości kontrolują ruchy liści. Największe zmiany wykazują komórki motoryczne położone w warstwach subepidermalnych. Kolejne warstwy komórek wykazują zmiany kształtu i objętości coraz mniejsze, a przylegające do sklerenchymy mogą ich nie wykazywać wcale.

Komórki subepidermalne są połączone ze sobą nielicznymi plasmodesmami, podczas gdy sąsiadujące ze sklerenchymą posiadają ich wiele, a w tym drugim przypadku plasmodesmy są zebrane w polach plasmodesmalnych [19]. Zróżnicowanie w liczbie i sposobie rozmieszczenia plasmodesm stwarza możliwości funkcjonowania różnych dróg transportu w warstwie korowej.

Wspólną cechą komórek motorycznych jest także występowanie różnic w liczbie i wielkości wakuoli. Wakuole w komórkach motorycznych zajmują około 90% objętości komórek. Ich liczba i rozmiary ulegają rytmicznym zmianom, zwłaszcza w subepidermalnie położonych komórkach. Natomiast w komórkach położonych najbardziej wewnątrz ich wielkość jest w zasadzie stała [16, 18, 86]. Rozmiary wakuoli i ich liczba ulegają cyklicznym zmianom w dwóch przeciwległych częściach poduszeczki w ścisłym powiązaniu z fazami ruchu. Te cykliczne zmiany są wyjątkowym ewenementem w świecie roślin wyższych. Poza komórkami motorycznymi duża liczba wakuoli występuje jedynie w komórkach merystematycznych, zawsze jednak ulega ona redukcji w miarę wzrostu komórki do jednej dużej wakuoli. Fragmentacja centralnej wakuoli na kilka mniejszych, podczas zmniejszania objętości komórki, jest mechanizmem ochraniającym tonoplast przed dezintegracją [16]. W czasie wzrostu objętości komórki, małe wakuole łączą się i odtworzona zostaje jedna duża centralna wakuola. Cyklicznej, dobowej zmianie podlega również wielkość agregatów tanino-pochodnych materiałów, które występują w du-

zych wakuolach komórek motorycznych u niektórych gatunków [86, 104, 107, 108], co zdaniem Setty i Jaffe [94] może być kontrolowane przez fitochrom.

W licznych badaniach wykazano połączenie strukturalne tanin z tonoplastem. Taniny mogą w fazie spoczynkowej ruchu przejmować rolę związków wiążących jony Ca^{+2} [104], odgrywać rolę w regulacji turgoru [106], bądź dostarczać dodatkowo cukrów niezbędnych dla uzyskania energii w procesach oddechowych [102]. Proponowane hipotezy nie wyjaśniają w sposób zadowalający roli tych związków w mechanizmie ruchu liści.

W cytoplazmie, zwłaszcza w wielowakuolarnych komórkach subepidermalnych [86] wykazano liczne sferosomy. Są one zlokalizowane głównie w pobliżu retikulum endoplazmatycznego [30] oraz dużych wakuoli. Prawdopodobnie zawierają one liczne enzymy hydrolityczne.

Liczni badacze stwierdzili na obszarze cytoplazmy obecność mikrofibryli. Vanden Dressche [109, 110] postulował, że są one zbudowane z kurczliwych białek typu kompleksów aktyno-miozynowych, a ich własności kurczliwe regulowane są przez poziom jonów Ca^{+2} . Doświadczenia ze związkami chelatującymi Ca^{+2} , (np. EDTA, EGTA) potwierdziły te przypuszczenia. Wykazano również, że podczas ruchu liści fibryle występują w komórce w formie uporządkowanej [86, 108].

Na przekrojach poprzecznych poduszeczek *Mimosa* i *Samanea* wykryto dwa rodzaje chloroplastów [60]. W komórkach mięksizowych towarzyszącym elementom przewodzącym, oraz w komórkach motorycznych jednej lub dwóch warstw najgłębiej położonych, chloroplasty mają kształt owalny, zawierają nieliczne grana oraz duże ziarna skrobi nie ulegające degradacji w ciemności. Przypuszcza się, że pełnią one funkcję statolitów kontrolujących odpowiedź na oddziaływanie sił grawitacji. W pozostałych komórkach motorycznych chloroplasty mają kształt wydłużony, zawierają liczne grana i po dłuższym okresie zaciemnienia pozbawione są skrobi.

Z nielicznych badań nad budową ścian komórek motorycznych wynika, że istnieją różnice w ich grubości pomiędzy komórkami abaksialnej i adaksialnej strony poduszeczki [55, 102]. Błazka środkowa ściany komórkowej zbudowana jest z kwasu pektynowego, a nie jak w innych przypadkach z pektynianu wapnia, co wydatnie zwiększa zdolność jej elastycznego wygięcia [105]. Przeprowadzone obserwacje w mikroskopie polaryzacyjnym wykazały, że celulozowe mikrofibryle w dłuższych ścianach komórki wykazują równoległą względem siebie, pierścieniową orientację, natomiast w ścianach poprzecznych układ mikrofibryli jest wyraźnie nieuporządkowany. Przy wzroście ciśnienia turgorowego anizotropia w ułożeniu mikrofibryli zezwala na wzrost objętości poprzez wydłużanie komórek przy jednoczesnym zachowaniu ich niezmięionej średnicy [55].

Przyjmowana w literaturze terminologia dla określania komórek motorycznych położonych na abaksialnej i adaksialnej stronie była przez autorów stosowana dowolnie, co często utrudnia interpretację wyników. Koniecznym wydaje się więc przypomnienie najczęściej stosowanych nazw dla określenia powierzchni liści: wentralna, tj. górna, lub adaksialna i dorsalna, tj. dolna, lub inaczej powierzchnia

abaksialna [24]. Fakt, że pewne liście wykonują ruch w fazie nocnej w kierunku wentralnym, a inne w kierunku bazipetalnym, a także to, że ruch może przebiegać w kilku płaszczyznach, dodatkowo komplikuje stosowanie właściwej terminologii [75].

Komórki motoryczne poduszcзки cyklicznie zmieniają swoją objętość, na skutek cyklicznych zmian wartości ciśnienia turgorowego. Te funkcjonalne zmiany stanowiły podstawę do przyjęcia zapożyczonych z fizjologii zwierząt terminów: zwieracz i prostownik [81, 82]. Komórki motoryczne charakteryzujące się wzrostem ciśnienia turgorowego w fazie otwierania liści i jego obniżaniem w fazie zamykania noszą nazwę komórek motorycznych prostownika. Występujące w przeciwległej części poduszcзки komórki, które w identycznych fazach ruchu wykazują przeciwstawne zmiany wartości turgoru określane są nazwą komórek zwieracza.

Komórki motoryczne zwieracza są średnio o około 1/3 mniejsze od komórek motorycznych prostownika, a ich ściany są około 60% grubsze [55, 86]. Przeciętny wzrost objętości komórek prostownika w świetle może wynosić nawet 80—90% w porównaniu z ich objętością w ciemności. Natomiast objętość komórek zwieracza w ciemności jest około 40% większa w odniesieniu do ich objętości w świetle. Objętość pojedynczych komórek motorycznych może ulegać zmianom nawet w większym zakresie.

Rytmy dobowe w ruchach liści

Ruchy nyktynastyczne wykazują oscylacje, których rytm w naturalnych warunkach dnia i nocy wynosi w przybliżeniu 24 godz. Rytm ruchu ma charakter endogeny. Z wielu badań przeprowadzonych w kontrolowanych warunkach światła, temperatury, stężenia CO₂ i wilgotności wynika jednak, że większość roślin zachowuje rytmikę ruchu niezgodną z cyklem dobowym. Na przykład pewne odmiany *Phaseolus vulgaris* wykazywały rytmikę w cyklu 13,8 godz. [38], *Trifolium repens* — 4,8 godz. [91], *Samanea saman* — 4—5 godz. [95], *Mimosa pudica* — 0,5—1 godz. [27] i *Gossypium hirsutum* 0,5—3 godz. [59].

Brak synchronizacji ruchu może wystąpić nawet w pojedynczej roślinie [1] i jest on tak znaczny, że obejmuje poduszcзки 1° i 2°. Czas działania światła i ciemności nastawia zegar fizjologiczny. Rytmika ruchów zależna jest od stosunków długości okresów światła do ciemności. Przeniesienie roślin z naturalnego fotoperiodu do warunków ciągłego oświetlenia zachowuje u *Phaseolus* wcześniej utrwaloną rytmikę ruchów nawet przez okres 4 tygodni [37], natomiast rośliny *Samanea* umieszczone w warunkach stałej ciemności nie zmieniają cyklu dobowego ruchu przez okres kilku kolejnych dni [96]. Inne badania [57] wykazały, że światło o bardzo niskich natężeniach powodowało brak synchronizacji ruchu poduszczek 1° i 2°. Efektów takich nie obserwowano przy działaniu światłem wysokich natężeń lub w ciemności. Rośliny o ustalonym cyklu dobowym poddane oświetleniu bardzo wysokimi natężeniami światła zmieniały fazy rytmów w kierunku ich wydłużania [62]. Działanie światła w okresie fazy ciemnej w zależności od rodzaju sto-

sowanego światła i czasu naświetlania w istotny sposób modyfikuje długość cyklu [32].

W warunkach naturalnych rytm ruchu liści w małym stopniu zależy od dobowych wahań temperatury. Jednakże przetrzymywanie roślin w temperaturze 5°C przez okres około 18 godzin prowadzi do zmian w długości cyklu [115]. Efekt ten występuje tylko wówczas, gdy rośliny poddane zostały działaniu niskiej temperatury w okresie nocy [13] i w konsekwencji takiego traktowania wcześniej rozpoczyna się faza dzienna ruchu [76]. Okresowe zamarzanie roślin powoduje także modyfikację faz rytmów [10]. Efekty te tłumaczy się zmianami turgorowymi powiązаныmi z otwieraniem i ograniczaniem drożności przepływu jonów [117], albo zmianą w stężeniu kwasu absycynowego [69].

Brown i wsp. [5] sugerowali, że dzienne zmiany natężenia ziemskiego pola magnetycznego mogą być współodpowiedzialne za dobowe ruchy roślin. Doświadczalnie uzyskane dane nie potwierdziły tej hipotezy [101]. Brak informacji nie pozwala określić ewentualnej roli zmian w stężeniu CO₂ i wilgotności na przebieg ruchu i jego cykliczność.

W ostatnich latach zbadano wpływ wielu oscylatorów, czyli czynników fizycznych i związków chemicznych, na długość cykli lub na ich częstotliwość. Na przykład działanie walinomycyną w fazie nocnej może prowadzić do nieznacznego otwarcia liści, a więc indukować fazę dzienną rytmów [12, 23]. Rytmika dobową ulega również zmianom po potraktowaniu imidazolem [2] lub niektórymi metyloksantynami — teofiliną, kofeiną i teobrominą [56, 58]. Związki te, zmieniając pośrednio własności membran komórkowych, prowadzą do wzrostu stężenia wewnątrzkomórkowego jonów Ca⁺². Stwierdzono również, że zmiany w stężeniu cAMP mogą wpływać, podobnie jak imidazole, na zmianę cyklu dobowego [2]. Niektórzy badacze [2] postulowali, że poziom endogennego cAMP stanowi część mechanizmu sterującego rytmem. Wątpliwość budzi jednakże fakt, że zmiany w stężeniu cAMP i imidazole wywołują podobne oddziaływanie na fazy rytmów i stymulują identyczne efekty, podczas gdy z badań na komórkach zwierzęcych wynika, że imidazole aktywują fosfodiesterazę odpowiedzialną za obniżenie endogennego poziomu cAMP [71]. Wynikałaby stąd oczywista, trudna do interpretacji sprzeczność. W świetle dotychczasowych badań budowa i działanie naturalnych oscylatorów wymaga dalszych badań.

Endogenny charakter oscylacji postulowało wielu autorów, dopiero jednak badania z chirurgicznym wypreparowaniem poduszczek lub ich części pozwoliły tę hipotezę udowodnić. Odcięte liście *Samanea* i *Albizzia* zanurzone w wodzie zachowywały rytmikę ruchu także po odcięciu blaszek liściowych [81]. Palmer i Asprey [65] usuwali z poduszczek liściowych *Samanea* przemiennie komórki prostownika i zwieracza i stwierdzili, że rytmika w niewypreparowanej części poduszcзки pozostawała niezmienną. Dane te wskazują na fakt lokalizacji mechanizmu zegara fizjologicznego w poduszczkach liściowych [78, 79, 81, 82]. Za takim założeniem przemawiają również doświadczenia z selektywnym oświetleniem poduszcзки lub blaszki liściowej [47, 114].

Wpływ światła na ruchy liści

Ruchy liści są kontrolowane przez dwa systemy fotoreceptorów: barwnik absorbujący niebieski zakres promieniowania oraz fitochrom. Fotoreceptor światła niebieskiego nie został do tej pory zidentyfikowany. Przypuszcza się jednak, że podobnie jak w przypadkach innych procesów, funkcję tę pełni flawina lub flawoproteid [4]. Szczyt aktywności światła niebieskiego występuje przy 480 nm u *Mimosa* [29] lub 440 nm u *Albizzia* [25]. Światło niebieskie wydłuża fazę dzienną rytmu oraz wpływa na rytmikę i częstotliwość faz [32]. Oświetlenie światłem niebieskim lub dalekiej czerwieni (około 730 nm/FR) pobudza otwieranie liści [25, 29, 41, 42, 82, 83]. Zamykanie natomiast następuje dużo szybciej, jeżeli liście oświetli się przez krótki okres czasu światłem czerwonym (około 660 nm/R) poprzedzającym okres ciemności [28, 34, 41, 82]. Forma fitochromu P_{fr} stymuluje więc zamykanie, a forma P_r otwieranie liści. Światło niebieskie znosi aktywne działanie P_{fr} . W ciemności w miarę ubytku P_{fr} obserwuje się osłabienie tendencji do zamykania liści. Rośliny hodowane od wykiełkowania w ciemności nie wykazują dobowych rytmów. Oświetlenie ich światłem czerwonym (R) nastawia zegar fizjologiczny i uruchamia rytmikę ruchu liści. Efektu takiego nie uzyskano po naświetlaniu FR [50]. Krótkie naświetlanie R w kilku następujących po sobie cyklach dobowych prowadzi do utrwalenia stałej amplitudy oscylacji, podczas gdy podobne traktowanie FR obniża stopniowo amplitudę kolejnych cykli [96]. Do indukcji ruchów oraz utrzymania rytmicznej oscylacji konieczna jest forma P_{fr} . Warto dodać, że stosunek energii R/FR w świetle słonecznym obniża się szybko przy zachodzie słońca, a wzrasta również szybko po jego wschodzie [36]. Wiadomo również, że poziom P_{fr} u roślin rosnących w warunkach naturalnych ulega obniżeniu w ciemności, a wzrasta przy wschodzie słońca. Przedstawione efekty działania światła niebieskiego i czerwonego związane są prawdopodobnie z oddziaływaniem na różne składowe mechanizmy zegarowego.

W kilku pracach wykazano, że światło zielone ($\lambda = 550$ nm) nie wpływa na szybkość zamykania liści, jednakże równoczesne naświetlanie światłem o długości fali 550 nm i 710 nm lub 730 nm w istotny sposób przyspiesza ten proces [25, 83, 100]. Postuluje się obecność w poduszczykach bliżej nie określonego fotoreceptora światła zielonego uaktywnianego poprzez układ fitochromowy. Zarówno natura tego fotoreceptora jak i ewentualne współdziałanie z opisanymi już dwoma systemami fotoreceptorów są jeszcze nieznanne.

Lokalizacja, orientacja fotoreceptorów w komórkach motorycznych, budowa molekularna czy ewentualne zmiany polarności cząsteczek fotoreceptorów wywołane działaniem światła nie uzyskały dotąd zadowalającej interpretacji teoretycznej. Nieliczne wyniki eksperymentalne dały autorom podstawę do sformułowania prawdopodobnych hipotez [111, 112, 113] wyjaśniających recepcję światła w dwóch przeciwległych częściach poduszczyki:

- 1) może wystąpić różnica w absorpcji światła wewnątrz komórki związana:
 - a) z uprzywilejowaną orientacją cząsteczek fotoreceptora,
 - b) ze strukturą komórek epidermy wywołującą efekty soczewkowe, ognis-

kując wiązki światła i przekazując je dalej na wewnętrzne ściany komórek motorycznych,

c) z potencjalną możliwością cieniującego działania bocznych ścian komórek motorycznych,

2) teoretycznie prawdopodobna jest także różnicowa absorpcja światła pomiędzy poszczególnymi warstwami komórek poduszcзки.

Obecny stan badań nie pozwala na preferencję jednej z przedstawionych hipotez. W skomplikowanym systemie fotorecepcji komórek motorycznych nie można wykluczyć równoczesności i współdziałania kilku z wymienionych czynników.

Po oświetleniu ruchy liści pozostają w ścisłej korelacji ze zmianami wartości potencjałów membranowych komórek motorycznych w poduszczkach liściowych. Potencjał membranowy komórek zwieracza u *Samanea* ulega maksymalnej depolaryzacji w ciągu kilkudziesięciu minut działania światła białego, w ciemności natomiast następuje hyperpolaryzacja membran [68]. Światło niebieskie jest bardziej efektywne w porównaniu ze światłem białym, np. powoduje ono szybszą depolaryzację błon. Światło czerwone wywołuje hyperpolaryzację membran i jeśli działa bezpośrednio po świetle białym lub niebieskim, obserwuje się kilkunastominutowe opóźnienie w osiągnięciu maksymalnego efektu. Daleka czerwień (*FR*) odwraca działanie światła czerwonego (*R*), pełna depolaryzacja błon zachodzi w ciągu kilkudziesięciu sekund. Pomiedzy depolaryzacją a hyperpolaryzacją obserwowano zawsze krótką fazę relaksacji [68, 92]. Dłuższy okres czasu niezbędny dla uzyskania maksimum hyperpolaryzacji po działaniu światła niebieskiego wykazuje podobieństwo do czasów przebiegu innych reakcji uzależnionych od światła krótkofalowego. Na przykład cytochrom *b* jest szybko redukowany w świetle, jego zaś utlenianie odbywa się znacznie wolniej w ciemności [67]. Krótkie kilkudziesięciosekundowe przerwy występujące pomiędzy depolaryzacją i hyperpolaryzacją są prawdopodobnie konieczne dla konwersji fitochromu. Potencjały membranowe w komórkach motorycznych prostownika i zwieracza przyjmują przemienne maksymalne wartości, zachowując w cyklach dobowych wyraźną rytmiczność [68]. Dobbowe zmiany potencjałów membranowych są duże i wynoszą dla obydwu części poduszcзки odpowiednio od -30mV do -100mV .

Regulacja turgoru w poduszczkach liściowych

Wraz z cyklicznymi zmianami potencjału membranowego zmieniają się odpowiednio wartości ciśnienia turgorowego komórek motorycznych prostownika i zwieracza. Zmiany te są ściśle skorelowane ze zmianami stężenia jonów oraz innych substancji osmotycznie czynnych w obydwu częściach poduszcзки [79, 81, 82, 87]. Badania nad zmianami turgoru i przemieszczaniem się jonów w poduszczkach stanowiły centralny problem badań i będą miały duże znaczenie dla wyjaśnienia mechanizmów ruchu.

W dotychczasowych badaniach stosowano różnorodne metody dostarczające często unikalnych informacji, a dotyczących stężenia oraz rozmieszczenia jonów

i substancji osmotycznie czynnych w różnych partiach poduszczek w zależności od fazy ruchu. Z wielu stosowanych metod, szczególnie przydatne okazały się: metody histochemiczne [103], metoda krioskopowa [61], metody izotopowe [52, 53, 54], spektrofotometrii masowej [45, 54, 81, 92] i badania przekrojów anatomicznych poduszczek z zastosowaniem promieni X [31, 87, 90]. Stosowanie tak licznych technik było konieczne ze względu na złożoność procesów zachodzących w poduszczkach równocześnie, a każda z nich dostarczała informacji nieosiągalnej na innej drodze.

Uzyskane wyniki różnią się co do wartości bezwzględnych. We wszystkich przypadkach obserwowano jednak cykliczność zmian stężenia jonów K^+ i Cl^- przy czym całkowite stężenie tych jonów w całych poduszczkach mierzone w okresie pełnej fazy otwarcia lub zamknięcia liścia nie wykazuje istotnych zmian [45]. Znaczące zmiany stężenia pojawiają się dopiero przy analizie zawartości jonów oddzielnie w zwieraczu i prostowniku w zależności od cyklu dobowego. Wzrostowi ciśnienia turgorowego komórek motorycznych prostownika i zwieracza towarzyszy przesunięty nieco w czasie wzrost stężenia jonów K^+ i Cl^- . Zmiany w stężeniu jonów mają wyraźnie cykliczny charakter i jak wynika z badań Mayera [54] i innych autorów pozostają one w związku z fazami ruchu liścia. Otwieraniu liści towarzyszy depolaryzacja membran, wzrost ciśnienia turgorowego, wzrost stężenia jonów K^+ oraz podwyższenie stężenia anionów w obrębie komórek motorycznych prostownika, przy równoczesnej hyperpolaryzacji membran, obniżeniu stężenia jonów K^+ i anionów oraz obniżeniu ciśnienia turgorowego komórek zwieracza. Podczas zamykania liści procesy te przebiegają w odwrotnym kierunku [54, 81, 82]. Występuje stała różnica w bezwzględnej wartości stężenia jonów K^+ pomiędzy komórkami motorycznymi prostownika i zwieracza. Stężenie to jest około 20% wyższe w prostowniku niż w zwieraczu [54].

W przypadku *Samanea* stężenia jonów K^+ i Cl^- [41] wykazywały około dwukrotnie wyższe wartości w protoplastach komórek zwieracza niż w protoplastach komórek prostownika.

Stężenie jonów K^+ w prostowniku podczas dziennej fazy cyklu przyjmuje około 80—90% wyższe wartości w stosunku do stężenia tych jonów w fazie ciemnej. Mniejsze różnice obserwowano w cyklu dobowym w komórkach motorycznych zwieracza, różnica wynosiła około 50% [80]. Interesującym było stwierdzenie, że depolaryzacja membran jak i zmiana stężenia jonów K^+ w prostowniku rozpoczyna się na kilka godzin przed działaniem światła, a hyperpolaryzacja i obniżanie stężenia jonów K^+ podobnie poprzedza rozpoczęcie fazy ciemnej. Przeciwnastawne procesy w analogicznych fazach rytmu występują w komórkach motorycznych zwieracza.

Wśród substancji osmotycznie czynnych na jony K^+ przypada około 50%. Jony Ca^{+2} stanowią około 10%, a Mg^{+2} około 7% wartości stężenia jonów K^+ [44]. Stężenia innych kationów są jeszcze niższe. Stężenia jonów Ca^{+2} , Mg^{+2} , Na^+ nie wykazują zmian w cyklu dobowym i przez to nie wywierają bezpośredniego wpływu na zmiany ciśnienia turgorowego w komórkach motorycznych.

Zmianom w stężeniu jonów K^+ towarzyszą cykliczne zmiany w stężeniu anio-

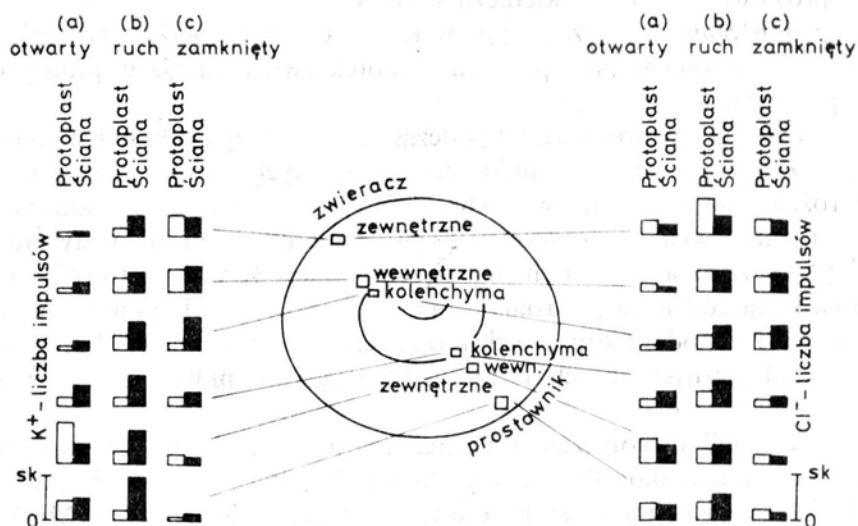
nów, a w szczególności jonów Cl^- . Odpowiednie stężenie anionów związane jest z koniecznością zachowania w komórkach elektrycznej równowagi. Z licznych badań wynika, że stężenie jonów Cl^- może osiągnąć około 40–60% stężenia jonów K^+ [17, 45, 87, 90]. Ponadto kwasy organiczne, NO_3^- , H_2PO_4^- przyczyniają się do utrzymania równowagi elektrycznej [39, 44].

Wśród substancji osmotycznie czynnych cukry proste i aminokwasy nie odgrywają znaczącej roli, gdyż ich stężenie komórkowe wynosi około 1–2%.

Ruch jonów jest niewątpliwie związany z przepływem wody pomiędzy komórkami prostownika i zwieracza. Trudno jest odpowiedzieć na pytanie czy przemieszczanie jonów wyprzedza przepływ wody, czy też odbywa się równocześnie.

Drogi transportu jonów K^+ i Cl^-

W cyklu dobowym jony K^+ i Cl^- przemieszczają się w poduszczykach kanałem apoplastycznym lub kanałem symplastycznym bądź obydwoma drogami równocześnie. Wydaje się, że zasadniczą rolę odgrywa ta pierwsza droga transportu. Stosując izotopy $^{43}\text{K}^+$ i $^{36}\text{Cl}^-$ Campbell i wsp. [17] określił stężenie jonów K^+ i Cl^- w trakcie otwarcia, zamknięcia liścia, jak również podczas ruchu w ścianach i protoplastach komórek motorycznych prostownika i zwieracza *Samanea* (ryc. 1). W czasie trwania ruchu podwyższony poziom jonów K^+ i Cl^- wykrywano w obrębie ścian komórkowych (ryc. 1b). Podczas fazy otwarcia lub zamknięcia liścia widoczna jest, zależna od fazy zmiana koncentracji jonów K^+ i Cl^- w protoplastach i ścianach komórkowych prostownika i zwieracza (ryc. 1a, c). Wyniki uzyskane w badaniach wykonanych na poduszczykach *Trifolium* potwierdziły przewagę



Ryc. 1. Schemat rozmieszczenia jonów K^+ i jonów Cl^- na przekroju poprzecznym poduszczyki *Samanea*: a — listki otwarte w świetle; b — listki w procesie zamykania się po przeniesieniu ze światła do ciemności; c — listki zamknięte w ciemności. Skala odpowiada 8000 impulsów rejestrowanych podczas 150 s działania promieniami X [17].

transportu kanałem apoplastycznym [92]. Z licznych badań eksperymentalnych wynika, że zmiany stężeń jonów K^+ i Cl^- w obrębie ścian komórkowych i protoplastów są ze sobą ściśle powiązane. Większemu stężeniu jonów w protoplastach odpowiada większe ich stężenie w obrębie ścian komórkowych. Apoplast stanowi ogniwo łączące dwie przeciwległe części poduszeczki, będąc równocześnie głównym magazynem jonów [17, 26]. Jak wynika z badań nad *Phaseolus coccineus* przemieszczeniu ulega około $1,26 \text{ mM } K^+ \times g^{-1}$ suchej masy w prostowniku natomiast tylko $0,76 \text{ mM } K^+ \times g^{-1}$ suchej masy w zwieraczu [54]. Jony K^+ nie są więc przemieszczane w stosunku 1:1, co nasuwa pytanie skąd pochodzi i jak jest transportowana pozostała część jonów K^+ i Cl^- . Schrempf i wsp. [90] sugerowali, że boczne brzeżne warstwy komórek w poduszeczkach *Samanea* i *Albizzia* stanowią dodatkowy rezerwuar jonów. Istotną rolę w magazynowaniu jonów odgrywają także komórki kolenchymy przylegające do tkanki naczyniowej [17, 26] oraz komórki motoryczne wewnętrznej warstwy korowej. Wykorzystując metody autoradiograficzne stwierdzono, że jony $^{86}Rb^+$ i $^{43}K^+$ u *Oxalis*, *Trifolium* i *Phaseolus* dostają się do komórek poduszeczki bezpośrednio z prądu transpiracyjnego, a gromadzą się w komórkach miękiszowych przylegających do elementów przewodzących [52, 53].

Transport symplastyczny zachodziłby poprzez komórki transferowe, umożliwiając pokonanie silnie suberynizowanej bariery występującej pomiędzy warstwą korową a wiązkami przewodzącymi [26]. Ściany tych komórek zawierają liczne plasmodesmy zebrane w polach plasmodesmalnych [19, 60, 70]. Bez udziału tych komórek kontakt pomiędzy komórkami warstwy korowej a wiązkami przewodzącymi byłby całkowicie niemożliwy. Poprzez komórki transferowe prowadzi droga symplastycznego transportu, stanowiąc równocześnie ważny pomost kontaktujący dwa odcinki transportu apoplastycznego [66]. Ponadto w komórkach kolenchymy *Samanea* wykazano wysoki poziom Mg^{+2} i P_i [82], co wskazywałoby na występowanie w nich zależnej od Mg^{+2} ATP-azy. Ten rodzaj ATP-azy był wykazany również w innych typach komórek np. transferowych haustorii mechów [51]. Zdaniem Satter i Galston [80] transport jonów K^+ w komórkach transferowych jest transportem aktywnym związanym z aktywnym wydzielaniem jonów H^+ . Podczas otwierania liści czynna jest aktywna pompa H^+/K^+ nie tylko w komórkach transferowych, lecz również w komórkach motorycznych prostownika.

Wykorzystywanie kanału symplastycznego do transportu jonów wiąże się z koniecznością nakładu energii. W klasycznych już dzisiaj badaniach Bünning [8] wyróżnił dwie fazy w ruchu liści: energetycznie zależną — (otwieranie liści) oraz energetycznie niezależną — (zamykanie liści). Wyniki wielu nowszych prac potwierdzają konieczność nakładu energii dla aktywnego transportu jonów w fazie otwierania liści, podczas gdy procesy zamykania wiążą się z pasywnym transportem jonów. Wartość współczynnika Q_{10} dla procesów związanych z otwieraniem liści u *Albizzia* i *Samanea* wynosi 2,5 do 3,0, a w procesach zamykania Q_{10} przyjmuje wartość poniżej 1,0 [76, 81]. Dobowa konsumpcja tlenu zmienia się także rytmicznie w zależności od fazy ruchu liści, przyjmując maksymalne wartości dla fazy otwarcia [84]. Niska temperatura lub NaN_3 efektywnie hamuje procesy oddechowe, co indukuje zamykanie się liści nawet w świetle.

Hipotetyczny mechanizm rytmicznego transportu jonów

Istotną rolę w mechanizmie ruchów nyktynastycznych przypisuje się działaniu fitochromu oraz aktywnemu transportowi jonów H^+ . Zarówno w komórkach motorycznych prostownika jak i zwieracza stwierdzono obecność fitochromu. Konwersja fitochromu prowadząca do przewagi formy P_{fr} powoduje spadek aktywności pompy H^+ i wzrost pasywnego transportu jonów H^+ w komórkach motorycznych zwieracza. Reakcja ta jest skorelowana z równoczesnym obniżeniem stężenia jonów K^+ oraz anionów. Forma P_{fr} w komórkach motorycznych prostownika wywołuje efekty odwrotne [78, 79, 82, 87]. Prawdopodobnie ta sama forma fitochromu uruchamia odmienny łańcuch reakcji w sąsiadujących ze sobą komórkach motorycznych prostownika i zwieracza. Podobne oddziaływania fitochromu znane są także w innych procesach np. P_{fr} pobudza wzrost liści siewek *Pisum* przy równoczesnym hamowaniu wzrostu pędu, u *Vigna* P_{fr} aktywuje akumulację jonów K^+ i Cl^- i P_i w wierzchołkach hypokotylu, a hamuje wbudowywanie tych samych jonów w partiach subapikalnych [6, 7]. Dla wyjaśnienia działania fitochromu w tego typu procesach Roux i wsp. [73] zaproponowali model, w którym założono, że forma P_{fr} pobudza dyfuzję jonów Ca^{+2} ze ścian do wnętrza komórek [33], a także powoduje przemieszczanie jonów Ca^{+2} z mitochondriów do cytoplazmy [15]. Na przykład P_{fr} pośredniczy we wbudowywaniu Ca^{+2} do komórek koleoptile owsa [33], plech *Nitella* [116] i komórek *Mougeotia*, indukując w nich profilowy układ chloroplastu [21]. Model ten wykorzystywany jest również dla wyjaśnienia opisanych wcześniej efektów działania fitochromu w procesach ruchowych liści. Wzrost stężenia jonów Ca^{+2} w cytoplazmie aktywuje kompleks kalmodulin, a przez to aktywność wielu układów enzymatycznych oraz reguluje szereg procesów transportowych w komórkach [20, 46, 74]. Zastosowanie inhibitorów kalmodulin hamuje ruch liści [55, 72].

Poziom jonów Ca^{+2} odgrywa również rolę w regulacji aktywności od Ca^{+2} zależnej ATP-azy [20]. Przemieszczanie jonów Ca^{+2} do wnętrza komórek prowadzi do zmian własności elastycznych ścian [98], co ułatwia ruch poduszcзки poprzez zmiany objętości komórek przy równoczesnym otwieraniu dróg dyfuzyjnych dla jonów w wyniku zmian w strukturze i własnościach membran [43].

Zdaniem Iglesias i Satter [40] w mechanizmie kontrolującym ruchy liści, obok fitochromu podstawowe znaczenie ma aktywność pompy H^+/K^+ w komórkach poduszcзки liściowej. Wydzielaniu jonów H^+ towarzyszy równoczesny wzrost stężenia jonów K^+ w komórce, co zawsze związane jest z uruchamianiem mechanizmów otwierania liści.

Dla wyjaśnienia udziału aktywnej sekrecji jonów H^+ w mechanizmie ruchu liści przeprowadzono wiele doświadczeń, w wyniku których ściśła zależność pomiędzy obydwojma procesami wydaje się nie budzić wątpliwości. Stymulowana sekrecja jonów H^+ z komórek motorycznych przez fuzykokocynę [3, 31], auksyny [48, 49, 85] oraz glicynę [63] powodowała otwieranie liści w ciemności. Z drugiej strony wanad, inhibitor sekrecji jonów H^+ [77, 99] hamował dobową rytmikę ruchu liści [88] i aktywność P_{fr} u *Albizzia* [77]. Podobnie jak wanad działa ABA [3, 89].

Z przedstawionych wyżej faktów wynika, że w ostatnich latach uzyskano wiele ważnych informacji na temat ruchu liści. Wyjaśniony został wpływ różnorodnych czynników na ten ruch, pomimo to przebieg reakcji na poziomie molekularnym, przemiany energetyczne, sposób wywoływania i sterowania zmianami turgoru komórek w czasie dobowych rytmów ruchu liści stanowi nadal otwarty, interesujący problem przyszłych badań.

LITERATURA

- [1] Alford D. K., Tibbetts T. W., 1970. Circadian rhythm of leaves of *Phaseolus angularis* plants grown in a controlled carbon dioxide and humidity environment. *Plant Physiol.* 46: 99—102.
- [2] Bolling I., Mayer K., Mayer W., Engelmann W., 1978. Effects of cAMP, theophylline, imidazole, and 4-/3,4-dimethoxybenzyl/-2-imidazolidone on the leaf movement rhythm of *Trifolium repens* — a test of the cAMP hypothesis of circadian rhythmus. *Planta* 141: 255—260.
- [3] Bonnemain J—L., Roblin G., Gaillochet J., Fleurat-Lessard P., 1978. Effects de L'acide abscissique et de la fusicoccine sur les réactions motrices des pulvinus du *Cassia fasciculata* Michx. et du *Mimosa pudica* L. *C. R. Soc. Biol. Ser. D* 286: 1681—1686.
- [4] Briggs W. R., 1976. The nature of the blue light photoreceptor in higher plants and fungi. *Light and Plant development.* Smith H., (ed). London—Boston, str. 7—18.
- [5] Brown F. A. Jr., Hasting J. W., Palmer J. D., 1970. *The Biological Clock Two Views.* New York—London: Academic Press.
- [6] Brownlee C., Kendrick R. E., 1979. Ion fluxes and phytochrome protons in mung bean hypocotyl segments. I. Fluxes of potassium. *Plant Physiol.* 64: 206—210.
- [7] Brownlee C., Kendrick R. E., 1979. Ion fluxes and phytochrome protons in mung bean hypocotyl segments. II. Fluxes of chloride, protons and orthophosphate in apical and subhook segments. *Plant Physiol.* 64: 211—213.
- [8] Bünning E., 1948. Weitere Versuche über die Beziehung zwischen endogener Tagesrhythmik und Photoperiodismus. *Z. Naturforsch. Teil B* 3b: 457—464.
- [9] Bünning E., Moser I., 1966. Response-Kurven bei der circadianen Rhythmik von *Phaseolus*. *Planta* 69: 101—110.
- [10] Bünning E., Moser I., 1968. Einfluss des Wassers auf die circadiane Rhythmik von *Phaseolus*. *Naturwissenschaften* 55: 450—451.
- [11] Bünning E., Moser I., 1969. Interference of moonlight with the photoperiodic measurement of time by plants, and their adaptive reaction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 62: 1018—1022.
- [12] Bünning E., Moser I., 1972. Influence of valinomycin on circadian leaf movements of *Phaseolus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 69: 2732—2733.
- [13] Bünning E., Tazawa M., 1957. Über den Temperatureinfluss auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. *Planta* 50: 107—121.
- [14] Bünning E., Zimmer R., 1962. Zur Deutung der Phasenverschiebungen und „Transients“ nach exogener Störung endogener Rhythmen. *Planta* 59: 1—14.
- [15] Cadel T. E., Roux S. J., 1980. Modulation of a mitochondrial function by oat phytochrome *in vitro*. *Plant Physiol.* 66: 704—709.
- [16] Campbell N. A., Garber R. C., 1980. Vacuolar reorganization in the motor cells of *Albizia* during leaf movement. *Planta* 148: 251—255.
- [17] Campbell N. A., Satter R. L., Garber R. C., 1981. Apoplastic transport of ions in the motor organ of *Samanea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 2981—2984.
- [18] Campbell N. A., Thomson W. W., 1977. Multivacuolate motor cells in *Mimosa pudica* L. *Ann. Bot.* 41: 1361—1362.
- [19] Chaudhri J., Satter R. L., Berlyn G., 1977. Anatomical studies of the *Samanea pulvini*. *Plant Physiol. Ann. Supp.* 59: 85.

- [20] Cheung W. Y., 1980. Calmodulin plays a pivotal role on cellular regulation. *Science* 207: 19—27.
- [21] Dreyer E. M., Weisenseel M. H., 1979. Phytochrome-mediated uptake of calcium in *Mougeotia* cells. *Planta* 146: 31—39.
- [22] Engelmann W., Karlsson H. G., Johnsson A., 1973. Phase shifts in the *Kalanchoë* petal rhythm caused by light pulses of different duration. A theoretical and experimental study. *Int. J. Chronobiol.* 1: 147—156.
- [23] Engelmann W., Schrempf M., 1980. Membrane models for circadian rhythms. *Photochem. Photobiol. Rev.* 5: 49—86.
- [24] Esau K., 1953. *Plant Anatomy*, 2nd ed. New York—London—Sydney, Wiley.
- [25] Evans L. T., Allaway W. G., 1972. Action spectrum for opening of *Albizzia julibrissin* pinnules, and the role of phytochrome in the closing movements of pinnules and of stomata of *Vicia faba*. *Aust. J. Biol. Sci.* 25: 855—893.
- [26] Fleurat-Lessard P., Bonnemain J.-L., 1978. Structural and ultrastructural characteristics of the vascular apparatus of the sensitive plant *Mimosa pudica* L. *Protoplasma* 94: 127—143.
- [27] Fondéville J. C. 1965. Les rythmes endogenes chez *Mimosa pudica*. *Soc. Savantes de Paris, Nice*, 2: 391—401.
- [28] Fondéville J. C., Borthwick H. A., Hendricks S. B., 1966. Leaflet movement of *Mimosa pudica* L. indicative of phytochrome action. *Planta*: 69: 357—364.
- [29] Fondéville J. C., Schneider M. J., Borthwick H. A., Hendricks S. B., 1967. Photocontrol of *Mimosa pudica* L. leaf movement. *Planta* 75: 228—239.
- [30] Frederick S. E., Newcomb E. H., Vigil E. L., Wergin W. P., 1968. Fine structural characterization of plant microbodies. *Planta* 81: 229—252.
- [31] Gorton H. L., Satter R. L., 1984. Extensor and flexor protoplasts from *Samanea saman* pulvini. II. X-ray analysis of potassium, chlorine, sulfur, phosphorus, and calcium. *Plant. Physiol.* 76: 685—690.
- [32] Halaban R. 1969. Effects of light quality on the circadian rhythm of leaf movement of a short-day-plant. *Plant Physiol.* 44: 973—977.
- [33] Hale C. C., Roux S. J., 1980. Photoreversible calcium fluxes induced by phytochrome in oat coleoptile cells. *Plant Physiol.* 65: 658—662.
- [34] Hillman W. S., Koukkari W. L., 1967. Phytochrome effects in the nyctinastic movements of *Albizzia julibrissin* and some other legumes. *Plant. Physiol.* 42: 1413—1418.
- [35] Holdsworth M., 1964. The leaf movement of soybean a short day plant. *J. Exp. Bot.* 15: 391—398.
- [36] Holmes M. G., Smith H., 1977. The function of phytochrome in the natural environment. I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photochem. Photobiol.* 25: 533—538.
- [37] Hoshizaki T., Hamner K. C., 1964. Circadian leaf movements: Persistence in bean plants grown in continuous high-intensity light. *Science* 144: 1240—1241.
- [38] Hoshizaki T., Hamner K. C., 1969. Computer analysis of the leaf movements of pinto beans. *Plant Physiol.* 44: 1045—1050.
- [39] Hosokawa Y., Kiyosawa K., 1983. Diurnal K^+ and anion transport in *Phaseolus* pulvinus. *Plant and Cell Physiol.* 24: 1065—1072.
- [40] Iglesias A., Satter R. L., 1983. H^+ fluxes in excised *Samanea* motor tissue II. Rhythmic properties. *Plant Physiol.* 72: 570—572.
- [41] Jaffe M. J., Galston A. W., 1967. Phytochrome control of rapid nyctinastic movements and membrane permeability in *Albizzia julibrissin*. *Planta* 77: 135—141.
- [42] Kadman-Zahavi A. 1972. Persistence of P_{fr} and other manifestations of phytochrome in the nyctinastic leaf movements of peanut (*Arachis hypogea* L.). *Israel J. Bot.* 21: 142—149.
- [43] Keifer D. W., Lucas W. J., 1982. Potassium channels in *Chara corallina*. Control and interaction with the electrogenic H^+ pump. *Plant Physiol.* 69: 781—788.

- [44] Kiyosawa K., 1979. Unequal distribution of potassium and anions within the *Phaseolus pulvinus* during circadian leaf movement. *Plant and Cell Physiol.* 20: 1621—1634.
- [45] Kiyosawa K., Tanaka H., 1976. Change in potassium distribution in a *Phaseolus pulvinus* during circadian movement of the leaf. *Plant and Cell Physiol.* 17: 289—298.
- [46] Klee C. B., Crouch T. H., Richman P. G., 1980. Calmodulin. *Ann. Rev. Bioch.* 45: 239—266.
- [47] Koukkari W. L., Hilman W. S., 1968. Pulvini as the photoreceptors in the phytochrome effect on nyctinasty in *Albizia julibrissin*. *Plant Physiol.* 43: 698—704.
- [48] Krieger K. G., 1978. Early time course and specificity of auxin effects on turgor movement of the bean pulvinus. *Planta* 140: 107—109.
- [49] Kumon K., Tsurumi S., Suda S., 1984. IAA-induced hyperpolarization of the membrane potential in isolated cell from *Mimosa pudica*. *Bot. Mag. Tokyo* 97: 483—487.
- [50] Lörcher L., 1958. Die Wirkung verschiedener Lichtqualitäten auf die endogene Tagesrhythmik von *Phaseolus*. *Zeitsch. Bot.* 46: 207—241.
- [51] Maier K., Maier U., 1972. Localization of beta-glycerophosphatase in a moss haustorium and the relation of these enzymes to the cell wall labyrinth. *Protoplasma* 75: 91—112.
- [52] Maier-Maercker U. 1984. Turgor mediated leaf movements in analogy with stomatal function and under the general aspect of water flux through the plant. I. Microautoradiographic localization of ^{86}Rb and ^{43}K in the laminar pulvinus of *Phaseolus*. *J. Plant Physiol.* 115: 405—418.
- [53] Maier-Maercker U., 1984. Turgor mediated leaf movements in analogy with stomatal function and under the general aspect of water flux through the plant. II. Rhythmic transport of ^{86}Rb and ^{43}K in *Trifolium repens* L. and *Oxalis acetosella* L. *J. Plant Physiol.* 115: 419—425.
- [54] Mayer W., 1977. Kalium und Chloridverteilung im Laminargelenk von *Phaseolus coccineus* L. während der circadianen Blattbewegung im tagesperiodischen Licht-Dunkelwechsel. *Z. Pflanzenphysiol.* 83: 127—135.
- [55] Mayer W. E., Flach D., Wiech E., 1985. Cation chelating agents affect leaf movement via leakage and not by inhibition of contractile proteins. *J. Plant Physiol.* 118: 79—90.
- [56] Mayer W., Gruner R., Strubel H., 1975. Periodenverlängerung und Phasenverschiebungen der circadianen Rhythmic von *Phaseolus coccineus* L. durch Theophyllin. *Planta* 125: 141—148.
- [57] Mayer W., Sadleder D., 1972. Unterschiedliche Lichtintensitätsabhängigkeit der Spontanperioden als Ursache interner Dysynchronisation circadianen Rhythmen bei *Phaseolus coccineus*. *Planta* 108: 173—178.
- [58] Mayer W., Secherer I., 1975. Phase shifting effect of caffeine in the circadian rhythm of *Phaseolus coccineus* L. *Z. Naturforsch. Teil C* 30: 855—856.
- [59] Miller C. S., 1975. Short interval leaf movements of cotton. *Plant Physiol.* 55: 562—566.
- [60] Morse M. J., Satter R. L., 1979. Relationships between motor cell ultrastructure and leaf movements in *Samanea saman*. *Plant Physiol.* 46: 338—346.
- [61] Mosebach G., 1938. Zur Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. *Berl. Deutsch. Bot. Ges.* 55: 121—224.
- [62] Ninomiya S., 1984. Response of the rhythmic leaf movements of soybean (*Glycine max* L. Merr.) to the light intensity of light/dark cycles. *Plant and Cell Physiol.* 25: 1451—1457.
- [63] Ossiogo-Oyabi H., Roblin G., 1984. Effects of glycine on dark- and light-induced pulvinal movements and modifications of proton fluxes in the pulvinus of *Mimosa pudica* during glycine uptake. *Planta* 161: 404—408.
- [64] Palmer J. H., Asprey G. F., 1958. Studies in the nyctinastic movement of the leaf pinnae of *Samanea saman* (Jacq) Merrill. I. A general description of the effect of light on the nyctinastic rhythm. *Planta* 51: 757—769.
- [65] Palmer J. H., Asprey G. F., 1958. Studies in the nyctinastic movement of the leaf pinnae of *Samanea saman* (Jacq) Merrill. II. The behaviour of upper and lower half-pulvini. *Planta* 51: 770—785.
- [66] Pate J. S., Gunning B. E. S., 1972. Transfer cells. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 23: 173—196.

- [67] Poff K. L., Buttler W. L., 1974. Absorbance changes induced by blue light in *Phycomyces blakesleanus* and *Dictyostelium discoideum*. *Nature* 248: 799—801.
- [68] Racusen R. H., Satter R. L., 1975. Rhythmic and phytochrome-regulated changes in transmembrane potential in *Samanea pulvini*. *Nature* 255: 408—410.
- [69] Raschke K., 1979. Movements of stomata. W: *Encyklopedia of Plant Physiology*, New Serie Vol. VII. *Physiology of Movements*, ed. Haupt W., Feinleib M. E. Berlin: Springer, str. 383—441.
- [70] Robards A. W., 1976. Plasmodesmata in higher plants. W: *Interacellular communication in plants: Studies on Plasmodesmata*, ed. Gunning B. E. S., Robards A. W., Berlin: Springer, str. 15—57.
- [71] Robinson G. A., Butcher R. W., Sutherland E. W., 1971. *Cyclic AMP*. New York: Academic.
- [72] Roblin G., Fleurat-Lessard P., 1984. A possible mode of calcium involvement in dark- and light-induced leaflet movements in *Cassia fasciculata* Michx. *Plant and Cell Physiol.* 25: 1495—1499.
- [73] Roux S. J., McEntire K., Slocum R. D., Cedel T. E., Hale C. C., II. 1980. Phytochrome induces photoreversible calcium fluxes in a purified mitochondrial fraction from oats. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*.
- [74] Salimath B. P., Marmé D., 1983. Protein phosphorylation and its regulation by calcium and calmodulin in membranes fractions from zucchini hypocotyl. *Planta* 158: 560—568.
- [75] Satter R. L., 1979. Leaf movements and tendril curling. W: *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol. VII. ed. A. Pirson, M. H. Zimmermann, Berlin—Heidelberg—New York: Springer-Verlag, str. 442—477.
- [76] Satter R. L., Applewhite P. B., Kreis D. J. Jr., Galston A. W., 1973. Rhythmic leaflet movement in *Albizzia julibrissin*: effect of electrolytes and temperature alteration. *Plant Physiol.* 52: 202—207.
- [77] Satter R. L., Fries C., 1981. Vanadate inhibition of phytochrome effects on leaflet movement in *Albizzia julibrissin*. *Plant Sci. Lett.*
- [78] Satter R. L., Galston A. W., 1971. Potassium flux: a common feature of *Albizzia* leaflet movement controlled by phytochrome or endogenous rhythm. *Science* 174: 518—520.
- [79] Satter R. L., Galston A. W., 1971. Phytochrome-controlled nyctinasty in *Albizzia julibrissin*: III. Interaction between endogenous rhythm and phytochrome in control of potassium flux and leaflet movement. *Plant Physiol.* 48: 740—746.
- [80] Satter R. L., Galston A. W., 1981. Mechanisms of control of leaf movements. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32: 83—110.
- [81] Satter R. L., Geballe G. T., Applewhite P. B., Galston A. W., 1974. Potassium flux and leaf movement in *Samanea saman*. I. Rhythmic movement. *J. Gen. Physiol.* 64: 413—430.
- [82] Satter R. L., Geballe G. T., Galston A. W., 1974. Potassium flux and leaf movement in *Samanea saman*. II. Phytochrome controlled movement. *J. Gen. Physiol.* 64: 431—442.
- [83] Satter R. L., Guggino S. E., Lonergan T. A., Galston A. W., 1981. The effects of blue and far-red light on rhythmic movements in *Samanea* and *Albizzia*. *Plant Physiol.* 67: 965—968.
- [84] Satter R. L., Hatch A. M., Gill M. K., 1979. A circadian rhythm in oxygen uptake by *Samanea saman* pulvini. *Plant Physiol.* 64: 379—381.
- [85] Satter R. L., Marianoff P., Galston A. W., 1972. Phytochrome controlled nyctinasty in *Albizzia julibrissin*. IV. Auxin effects on leaflet movement and K flux. *Plant Physiol.* 50: 235—241.
- [86] Satter R. L., Sabnis D. D., 1970. Phytochrome controlled nyctinasty in *Albizzia julibrissin*. *Am. J. Bot.* 57: 374—381.
- [87] Satter R. L., Schrempf M., Chaudhri J., Galston A. W., 1977. Phytochrome and circadian clock in *Samanea*: rhythmic redistribution of potassium and chlorine within the pulvinus during long dark periods. *Plant Physiol.* 59: 231—235.
- [88] Saxe H., Satter R. L., 1979. Effect of vanadate on rhythmic leaflet movement in *Albizzia julibrissin*. *Plant Physiol.* 64: 905—907.
- [89] Schrempf M., 1980. The action of abscisic acid on the circadian petal movement of *Kalanchoë blossfeldiana*. *Z. Pflanzenphysiol.* 100: 397—407.

- [90] Schrempf M., Satter R. L., Galston A. W., 1976. Potassium-linked chlorine fluxes⁻ during rhythmic leaf movement of *Albizia julibrissin*. *Plant Physiol.* 58: 190—192.
- [91] Scott B. I. H., Gulline H. F., 1972. Natural and forced circadian oscillations in the leaf of *Trifolium repens*. *Austr. J. Biol. Sci.* 25: 61—76.
- [92] Scott B. I. H., Gulline H. F., Robinson G. R., 1977. Circadian electrochemical changes in the pulvinules of *Trifolium repens* L. *Austr. J. Plant Physiol.* 4: 193—206.
- [93] Schwintzer C. R., 1971. Energy budgets and temperatures of nyctinastic leaves on freezing nights. *Plant Physiol.* 48: 203—207.
- [94] Setly S., Jaffe M. J., 1972. Phytochrome-controlled rapid contraction and recovery of contactile vacuoles in the motor cells of *Mimosa pudica* as an intracellular correlate of nyctinasty. *Planta* 108: 121—131.
- [95] Simon E., Satter R. L., Galston A. W., 1976. Circadian rhythmicity in excised *Samanea pulvini*. I. Sucrose- white light interactions. *Plant Physiol.* 58: 417—420.
- [96] Simon E., Satter R. L., Galston A. W., 1976. Circadian rhythmicity in excised *Samanea pulvini*. II. Rosetting the clock by phytochrome conversion. *Plant Physiol.* 58: 421—425.
- [97] Smith A. P., 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica* 6: 263—266.
- [98] Tagawa T., Bonner J., 1957. Mechanical properties of the *Avena* coleoptile as related to auxin and ionic interactions. *Plant Physiol.* 32: 207—212.
- [99] Taiz L., Jacobs M., 1980. Vanadate inhibition of auxin-induced H⁺ secretion and elongation in pea epicotyls and oat coleoptiles. *Plant Physiol.* 65: 131 (Abstr).
- [100] Tanada T., 1982. Effects of far-red and green irradiation on the nyctinastic closure of *Albizia julibrissin* leaflets. *Plant Physiol.* 70: 901—904.
- [101] Tibbitts T. W., Nutter G. D., Hoshizaki T., Badean R. R., 1973. Modified photoelectric device for recording leaf movements. *Plant Physiol.* 51: 812—814.
- [102] Toriyama H., 1954. Observational and experimental studies of sensitive plants. II. On the changes in motor cells of diurnal and nocturnal condition. *Cytologia* 19: 29—40.
- [103] Toriyama H., 1955. Observational and experimental studies on sensitive plants. VI. The migration of potassium in the primary pulvinus. *Cytologia* 20: 367—377.
- [104] Toriyama H., 1973. Tannins and the tannin vacuole in the motor organ of higher plants. *Science Reports of Tokyo Woman's Christian Coll.* Nos. 29—31, 369—382.
- [105] Toriyama H., Jaffe M. J., 1972. Migration of calcium and its role in the regulation of seismonasty in the motor cell of *Mimosa pudica* L. *Plant. Physiol.* 49: 72—81.
- [106] Toriyama H., Komada Y., 1971. The recovery of the tannin vacuole in the motor cell of *Mimosa pudica* L. *Cytologia* 36: 690—697.
- [107] Toriyama H., Satô S., 1968. On the membrane of the tannin vacuole in the motor cell of *Mimosa*. *Proc. Jpn. Acad.* 44: 949—953.
- [108] Toriyama H., Satô S., 1971. On the contents of the central vacuole in *Mimosa* motor cell. *Cytologia* 36: 359—375.
- [109] Vanden Dressche T., 1978. The molecular mechanism of *Mimosa* leaf seismonastic movement. A re-evaluation. *Arch. Biol.* 89: 435—449.
- [110] Vanden Dresscher T., 1980. The seismonastic leaf movement of *Mimosa pudica* and the nyctinastic leaf movement. W: *Photoreceptors and Plant development*. ed. De Greef J., University Press, Antwerpen, str. 599—616.
- [111] Vogelmann T. C., 1984. Site of light perception and motor cells in a sun-tracking lupine (*Lupinus succulentus*). *Plant Physiol.* 60: 335—340.
- [112] Vogelmann T. C., Björn L. O., 1983. Response to directional light by leaves of a sun-tracking lupine (*Lupinus succulentus*). *Physiol. Plant.* 59: 533—538.
- [113] Vogelmann T. C., Björn L. O., 1984. Measurement of light gradients and spectral regime in plant tissue with a fiber optic probe. *Physiol. Plant.* 60: 361—368.

- [114] Watanabe S., Sibaoka T., 1973. Site of photo-reception to opening response in *Mimosa* leaflets. *Plant and Cell Physiol.* 14: 1221—1224.
- [115] Wassermann L., 1959. Die Auslösung endogen- tagesperiodischer vorgänge bei Pflanzen durch einmalige Reize. *Planta* 53: 647—669.
- [116] Weisenseel M. H., Ruppert H. K., 1977. Phytochrome and calcium ions are involved in light-induced membrane depolarization in *Nitell*. *Planta* 137: 225—229.
- [117] Zimmermann U., 1978. Physics of turgor and osmoregulation. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 29: 121—148.

Dr Jan Białczyk

Dr Zbigniew Lechowski

Zakład Fizjologii Roślin Uniwersytetu Jagiellońskiego

al. Mickiewicza 3, 31-120 Kraków