Wielopostaciowość liści drzew i jej przyczyny

Polymorphism of Tree Leaves and its Causes

J. JENTYS-SZAFEROWA

Celem rozprawy jest zainteresowanie botaników pracujących nad przyczynami kształtów, a przede wszystkim fizjologów roślin, szeregiem zjawisk zachodzących w obrębie drzewa, z którymi wiąże się taki lub inny kształt liścia. Jest to próba wyłowienia z pozornego chaosu zmienności liści w obrębie poszczególnych drzew — linii, po których idzie zmienność niezależnie od siebie i powodowana każdorazowo inną przyczyną. Rozumowanie moje opieram na wynikach prac własnych lub prac wykonanych pod moim kierunkiem, w których dzięki użyciu metod statystycznych ujawniło się dużo szczegółów trudnych poprzednio do zauważenia. Częściowo posługuję się danymi zaczerpniętymi z literatury; te jednak są niestety skąpe.

I. ZWIĄZEK KSZTAŁTU LIŚCI Z WIEKIEM FIZJOLOGICZNYM DRZEWA

Pierwszą rzeczą, na którą pragnę zwrócić uwagę, są morfologiczne zmiany kształtu liści w związku z wiekiem fizjologicznym drzewa. Nie chodzi tu o zmianę kształtu liści od węzła do węzła w pierwszych stadiach życia rośliny, ale o różnicę między liśćmi drzew jednorocznych, dwuletnich, trzyletnich itd. Ta linia zmian kształtu liści w obrębie osobnika jest najtrudniejsza do obserwacji, gdyż drzewo żyje dłużej niż człowiek. Poza tym określenie wieku fizjologicznego badanych pędów napotyka trudności, drzewo bowiem traci w czasie swego życia część gałęzi, a zyskuje nowe, które regenerują często z pączków śpiących niewiedomego wieku. Toteż w tej dziedzinie mamy jeszcze mało danych w literaturze botanicznej, najważniejsze jednak z nich postaram się przedstawić.

Klasycznym przykładem zmian kształtu liści w związku z wiekiem fizjologicznym zdrewniałej rośliny są zmiany liści bluszczu *Hedera helix* L. (ryc. 1). Nie zrzuca on liści na zimę, można więc obserwować równocześnie na tym samym okazie liście powstałe w różnych okresach fizjologicznego wieku. Zjawisko to jest od dawna znane i dużo o nim pisano. Dokładne przeanalizowanie różnic w kształcie liści bluszczu i związanie ich z wiekiem fizjologicznym rośliny zawdzięczamy K r a n z o w i (1930).

Dużo danych można zaczerpnąć z prac rosyjskiego badacza Krenkego (1933 — 1940). Był on twórcą znanej teorii „cyklicznego starzenia się i odmładzania roślin“, w której

Ryc. 1. Dwuletnie sadzonki bluszczu, na lewo ze strefy młodocianej, na prawo ze strefy owocującej. Nowo rozwijające się liście mają kształt charakterystyczny dla danej strefy. Według Molischa

Two years old grafts of *Hedera helix*. On the left a graft derived from the youth zone. On the right a graft derived from the adult zone. Each graft preserves the form of leaves characteristic of the given zone. From Molisch

za kryterium starzenia się służyły zmiany kształtów liści w różnych okresach życia rośliny. Teoria Krenkego nie powstała z obserwacji drzew, jest wynikiem badań nad jednoroczną rośliną — bawełną. Krenke zastosował ją jednak również do badania drzew, starając się wyciągnąć z tego korzyści dla życia praktycznego. Obserwując z roku na rok zmiany kształtu liści siewek drzew owocowych usiłował wysortowywać na tej podstawie odmiany, które szybko zakwitną i wydadzą owoce; nagle bowiem zmiany kształtu liści były dla Krenkego dowodem szybkich przemian fizjologicznych rośliny. Z wiekiem fizjologicznym zmienia się według Krenkego nie tylko kształt liści, zmieniają się także i ich własności chemiczne, dzięki czemu na podstawie

badan morfologicznych określał on, które liście krzewów herbacianych dadzą najlepsze sorty herbaty, które liście morw będą najlepszym pokarmem dla jedwabników itp. Jest więc zgodność między Krenkiem a Kranzem i innymi badaczami wiążącymi zmiany kształtu liści ze zmianami fizjologicznymi rośliny w różnych okresach jej życia.

Trochę szczegółów dotyczących zmiany kształtów liści w związku z wiekiem fizjologicznym drzewa, opartych na pomiarach biometrycznych, znalazłam w pracy Fritzschego nad formami młodocianymi grusz i jabłoni (1948). Fritzsche zwrócił uwagę na wybitne różnice morfologiczne między częścią drzewka powstałą w okresie, kiedy miało ono 5 — 7 lat, a częścią powstałą później. Zauważył on, że w części młodocianej siewek jabłoni krótkopędy były nachylone prawie pod kątem prostym do osi głównej, w części zaś starszej — pod kątem ostrym. Przejście między jedną a drugą strefą było, jak podaje Fritzsche, dość nagłe, gdyż trwało zwykle tylko jeden sezon wegetacji. Różnicom w pędach towarzyszyły różnice w kształcie i w rozmiarach liści (ryc. 2). Fritzsche pomierzył dużo liści (po 140 — 160 liści z każdego okazu) i podał ich prze-

ciężne różnice w obrębie osobników, zaznaczające się przede wszystkim w rozmiarach blaszki. Liście ze strefy młodocianej miały powierzchnię blaszki przeciętnie 2 — 5 razy mniejszą niż liście w strefie starszej. Dane te mają oczywiście tylko znaczenie orientacyjne, gdyż Fritzsche nie

Ryc. 2. Krótkopędy siewki jabłoni: na prawo ze strefy młodocianej, na lewo ze strefy dojrzałej.

Według Fritzschego

Dwarf shoots of a pear seedling with youth form of leaves (on the right) and adult form of leaves (on the left). From Fritzsche

brał z obu stref jednakowej ilości liści do pomiarów, nie podał, ile miała dana siewka oraz ile lat trwał jej okres młodociany, które liście mierzył na krótkopędzie itp. Niemniej jednak badania te dają pojęcie o zjawisku, że drzewa w różnych okresach swego wieku wytwarzają różne liście.

Ryc. 3. *Vitis vulpina*. Siatka nerwów na liściach okazów, 3, 6, 14, 28 i 60-letnich. Im starsza roślina, tym drobniejsze oczka sieci. Według Benedicta

Vitis vulpina. The network of nerves in the leaves of plants 3, 6, 14, 28, and 60 years old. The older the plant, the smaller the eyelets. From Benedict

Do powyższej dziedziny trzeba zaliczyć również obserwacje Benedicta (1915) nad zmianami w nerwacji liści *Vitis vulpina* związanymi z wiekiem rośliny (ryc. 3). Stwierdził on, że im liście były starsze, tym gęstsza była siatka ich nerwów. To samo zauważyła Tellefsen

(1922) na liściach *Salix nigra*, a F i n a r d i (1925) na liściach *Juglans nigra* i *Fagus silvatica*. Zmianom morfologicznym towarzyszyły zmiany w asymilacji i oddychaniu.

Własnych badań nad zmianami kształtu liści w związku z wiekiem drzewa mam dotychczas niewiele. Od trzech lat zbieram w Tatrach materiały do morfogenezy liści buka. Dotychczasowe pomiary wykazały, że liście siewek jednorocznych (wytworzą one w Tatrach poza liścieniami zwykle tylko jedną parę liści prawie naprzeciwległych) są wybitnie różne od liści dwuletnich siewek, a te są inne niż liście form dojrzałych (ryc. 4). Pracę moją ułatwia to, że buk owocuje w Tatrach obficie tylko raz na kilka lat. W 1951 r. był tak zwany „rok nasienny“, dzięki czemu w odpowiednich do kiełkowania miejscach powstały naturalne szkółki leśne tak obfite, że bez szkody, a nawet z pożytkiem dla pozostałych, można brać z nich co roku materiały do badań biometrycznych i obliczać przeciętny kształt liści siewek buka na danym siedlisku.

Ryc. 4. *Fagus silvatica*: a — siewka jednoroczna, b — siewka dwuletnia,
c — krótkopęd starego drzewa z tego samego siedliska
Fagus silvatica: a — seedling one year old, b — seedling two years old,
c — dwarf shoot from an old tree of the same place

Podobne badania można by przeprowadzać na materiale pochodzącym z hodowli, a więc: ze szkółek zakładanych w lasach przez leśników, ze szkółek w gospodarstwach ogrodniczych lub z ogrodów doświadczalnych zakładanych przez instytucje naukowe zajmujące się badaniem drzew, gdzie można znaleźć obok siebie siewki różnego wieku, pochodzące z nasion z tych samych okazów. Badania takie miałyby tę wyższość nad

rozpoczętymi przeze mnie, że można by w jednym roku zebrać liście z okazów różnego wieku, wyrosłe w jednakowych warunkach, czyli na tym samym siedlisku, w tej samej temperaturze i przy tej samej wilgotności. Toteż bardzo zachęcam do tego rodzaju badań, tym bardziej, że jak wspominałam wyżej, możliwość określania właściwości fizjologicznych drzewa na podstawie zmian kształtu jego liści może mieć znaczenie praktyczne.

II. ZWIĄZEK KSZTAŁTU LIŚCIA Z PĘDEM, NA KTÓRYM WYRASTA

Drugą rzeczą, którą z kolei omówię, będzie związek kształtu liści z ogólnym charakterem pędu lub z miejscem na pędzie, z którego liść wyrasta. Pierwszymi liśćmi pojawiającymi się na wiosnę na naszych drzewach są liście na krótkopędach; od nich więc zacznę.

A. Zależność kształtu liścia od położenia na krótkopędzie

Na dojrzałych drzewach są dwojakie krótkopędy: jedno wegetatywne z liśćmi, na innych zaś znajdują się albo same kwiaty, albo liście i kwiaty, a później owoce. Zajmiemy się najpierw krótkopędami wegetatywnymi.

Jeżeli przyjrzymy się w lecie krótkopędom wegetatywnym drzew takich, jak wiązy, dęby, buki, graby lub krzewów, jak leszczyna czy głóg, to stwierdzimy, że jeśli na krótkopędzie znajduje się więcej niż 2 liście, to zachodzi między nimi wyraźna różnica. Im wyżej liść wyrasta — to znaczy im jest bliższy końca krótkopędu — tym jest zwykle większy, przy czym zmienia się jego kształt. Lepiej niż słowa wyrażają to ryciny 5, 12b i 13a, na których mamy fotografie kolejnych liści z krótkopędów wegetatywnych niektórych wyżej wymienionych roślin. To, co widzimy na rycinach, przypomina uderzająco znane zjawisko zmian kształtu liści od węzła do węzła u form młodocianych roślin heteroblastycznych. Nie znaczy to, że rozwój krótkopędu jest powtórzeniem pierwszych stadiów rozwoju danego drzewa, bo liście na krótkopędzie są inne niż u form młodocianych. Występujące jednak tu i tam zmiany kształtów kolejnych liści nasuwają myśl, że i przyczyny zmian mogą być podobne.

Przypomnijmy sobie, jak usiłowano tłumaczyć zjawisko młodocianych form liści. W tym celu musimy cofnąć się o 50 lat wstecz, kiedy to Karol G o e b e l robił obserwacje i doświadczenia nad morfologią roślin. Z doświadczeń tych wynikło bezsprzecznie, że zarówno wskutek zmniejszania zapasów pokarmów, na przykład odłączanie pączków od bulwy ziemniaczanej, jak i wskutek hamowania asymilacji przez odpowiednio dobrane światło, koncentrację gazów itp., można przedłużyć okres tworzenia młodocianych liści przez roślinę albo wywołać powtórne ich pojawienie się. Z tego G o e b e l wyciągnął wniosek, że młodociane formy liści są związane z ubóstwem pokarmów. Zaznacza jednak wyraźnie, że myśli o po-

karmach w najszerszym tego słowa ujęciu, w zgodności z teorią „materiału i kształtu“ *S a c h s a* (*Stoff und Form Theorie*, 1887). *S a c h s* postawił hipotezę, że w organizmach roślinnych tworzą się w czasie przemiany ma-

Ryc. 5. Kolejne liście na krótkopędzie leszczyny
Successive leaves on a dwarf shoot of *Corylus avellana*

terii drobne ilości substancji, które spełniają rolę budowniczych i gdy zawędrują one z pokarmami do wierzchołka wzrostu, decydują o tym, co powstanie z jednolitych komórek odkładanych przez merystem. To samo miał na myśli *Beijerinck* (1888) w pracy nad galasówkami pisząc o „enzymie wzrostowym“ (*Wuchsenzym*). *G o e b e l* nie wymienia słowa „enzymy“, ale pisze wyraźnie, że przyczyną form młodocianych liści może być nie „ilość, ale jakość materiałów“ dostarczanych tworzącemu się liściowi przez roślinę (1908). Hipoteza *L u n d e g å r d h a*, który powiada, że w roślinie w miarę jej rozwoju tworzą się od węzła do węzła coraz to inne „enzymy“, które powodują zmianę kształtu liści, twierdzenie *K r a n z a* (1930), iż kształt liści jest wyrazem tego, co się w danej części rośliny dzieje i jest związany z wiekiem fizjologicznym miejsca, z którego wyrasta oraz *K r e n k e g o*, który uważa kształt liścia za morfologiczne kryterium wieku rośliny — to tylko dalsze rozwinięcie zagadnienia „form młodocianych“ *G o e b l a* i przesunięcie go na całe życie rośliny.

Wracając do tak podobnej do zjawiska form młodocianych zmiany kształtu liści na krótkopędzie drzewa od węzła do węzła — zastanówmy się, na czym polega podobieństwo morfologiczne i fizjologiczne obu powyższych zjawisk i jakie są między nimi różnice.

Jeżeli chodzi o podobieństwo morfologiczne, to w dawniejszych pracach, dotyczących zmian kształtu liści u roślin heteroblastycznych, zadowalniało się jedynie opisem kształtów, popartym rysunkiem lub fotogra-

fia, co nie dawało pełnego obrazu przebiegu zmian. W nowszych rozprawach spotykamy ściślejsze dane dotyczące zmian poszczególnych cech liści przedstawione w formie wyników pomiarów lub wykresów (A s h b y, W a n g e r m a n n, K r e n k e, S i r o n v a l i i n n i). Wynika z nich, że u kolejnych liści jedne cechy zmieniają się stale w określonym kierunku — to znaczy wartości otrzymane z pomiarów są coraz większe lub coraz mniejsze — u innych zaś kierunek może ulegać zmianie. Na przykład u buraka cukrowego zwiększa się od węzła do węzła kąt podstawy blaszki i nerwu głównego, dzięki czemu liście, wprawdzie klinowate, stają się coraz bardziej sercowate, a długość ogonka zwiększa się tylko do pewnego węzła, po czym stopniowo maleje (K r e n k e - B i e l s k a, 1940).

Jeśli chodzi o liście na krótkopędach, to, o ile się nie mylę, wykonano dotychczas tylko jedną pracę, w której starano się ująć ściśle morfologiczne różnice kolejnych liści na krótkopędzie. Jest to praca A. M i ł k o w s k i e j (1954). Autorka wykazała w niej na podstawie biometrycznej, że zmiany kształtów liści na krótkopędach wegetatywnych *Ulmus laevis* P a l l. są kierunkowe, to znaczy wartości wielu cech zwiększają się lub zmniejszają w miarę posuwania się od węzła do węzła (ryc. 6). Na przykład w miarę zwiększania długości i szerokości liści, zmniejszały się, czyli zaostrzały się ich kąty podstawy i wierzchołka, położenie zaś najszerszej części blaszki przesunęło się coraz wyżej. Byłaby więc analogia między morfologicznymi zmianami liści form młodocianych a morfologicznymi zmianami kolejnych liści na krótkopędzie.

Jeżeli chodzi o podobieństwo fizjologiczne między warunkami powstawania kolejnych liści u form młodocianych a powstawaniem kolejnych liści na krótkopędach drzewa to, o ile szukalibyśmy przyczyn różnic ich kształtów w dostarczanych im materiałach pokarmowych, trzeba by przyjąć podobnie, jak twierdził G o e b e l, nie ilość, ale jakość pokarmów, która byłaby inna od węzła do węzła już w chwili, kiedy liście zaczynają się tworzyć w pączku. Zapas materiałów pokarmowych w drewnie jest zwykle tak duży, że wystarcza nie tylko na jednorazowe pędzenie liści na krótkopędach, ale i na wtórne pędzenie, o ile liście wiosenne ulegną zniszczeniu pod działaniem mrozów lub szkodników. Nie można więc uważać pierwszych małych liści na krótkopędzie za formy głodowe.

Różnica między zmianami kształtów liści na pędzie rozwijającej się rośliny a zmianą kształtów liści w obrębie krótkopędów drzewa leży w tym, że pierwsze nie mają ograniczonego rozwoju i w sprzyjających warunkach roślina może wytwarzać coraz to młodsze, jeśli chodzi o czas ich powstania, liście tak długo, jak długo ma żywy merystem w wierzchołku wzrostu. Na krótkopędzie drzewa rozwija się zaś normalnie na wiosnę tylko ograniczona ilość liści, po czym merystem spoczywa. Krótkopęd ten jest już gotowy w głównych zarysach w pączku i jego liście pojawiają się prawie równocześnie, czasem tylko z różnicą paru godzin. Po okresie spo-

Ryc. 6. Wzajemny stosunek kształtu liści na krótkopędzie wiązu szypułkowego. A — najmniejszy liść, który jest jednostką porównawczą (linia pionowa prosta), B — drugi liść, C — trzeci liść, D — czwarty liść (porównaj ryc. 13a). Według Miłkowskiej

Mutual relation of forms of successive leaves of *Ulmus leavis*: A — first leaf, which is a comparative unit (vertical straight line), B — second leaf, C — third leaf, D — forth leaf. From Miłkowska (compare fig. 13 a)

czynku, który trwa dłużej lub krócej, zależnie od gatunku drzewa, a często i od warunków atmosferycznych, następuje dalsze pędzenie liści, ale tylko na niektórych krótkopędach. Jest to jednak zjawisko tworzenia długopędów i należy do innej kategorii zjawisk zachodzących w obrębie drzewa. Wynikiem ograniczenia ilości na krótkopędzie jest zjawisko, że krótkopęd ma charakter układu zamkniętego, co daje w rezultacie większą możliwość wzajemnego oddziaływania liści na siebie. Z tego powodu poza wymienionymi wyżej różnicami czynników morfogenetycznych w kolejnych węzłach oraz poza możliwością odciągania przez rosnące intensywniej na końcach pędów liście materiałów pokarmowych i wody, przez co leżące niżej byłyby odżywione słabiej, mimo że leżą bliżej źródła pokarmów, nie można wykluczyć również hamującego oddziaływania rosnących na końcach pędów liści na rosnące niżej analogicznego do hamowania przez długopęd rozwoju pędów leżących głębiej (Jost, 1935). Różnice w kształcie mogłyby być w takim przypadku wywołane albo zatrzymywaniem liści leżących niżej na wcześniejszym stadium rozwoju, albo specyficznymi substancjami kształtotwórczymi, mającymi swe źródło w pędzących silniej na końcach pędów liściach. Substancje te byłyby przeprowadzone od końców pędów w głąb rośliny.

Odpowiedź na powyższe zagadnienie dają do pewnego stopnia doświadczenia rozpoczęte w r. 1952 przez autorkę rozprawy (S z a f e r o w a, 1954). Doświadczenia z r. 1952 polegały na obcinaniu krótkopędów *Ulmus laevis* powyżej pierwszego liścia natychmiast po pojawieniu się ich pączków. Na krótkopędach zostawiono jedynie pierwszy najniżej leżący liść. Liście te zebrano w połowie sierpnia 1952 r., pomierzono i porównano z pierwszymi wyrosłymi na normalnych krótkopędach z tej samej strony korony, na tej samej wysokości drzewa. Okazało się, że liście na oberwanych krótkopędach były w rezultacie większe niż na normalnych, długość zaś ich wzrosła przeciętnie o 25%, kształt jednak nie uległ zmianie. Widocznie dalsze liście normalnego krótkopędu rosnąc odbierają najniżej położonemu liściowi część pokarmów i wody, co wpływa na zmniejszenie jego rozmiarów. Nie mają jednak wpływu na jego kształt związany z węzłem, z którego liść wyrasta. Dalsze badania nad powyższym zagadnieniem są w toku.

Ryc. 7. Kolejne liście na krótkopędach owocujących brzozy ojcowskiej
Betula oycoviensis: Successive leaves on dwarf shoots with catkins. The first leaves are the largest

Na krótkopędach owocujących sukcesja liści przebiega nieraz inaczej niż na krótkopędach wegetatywnych tych samych gatunków drzew lub krzewów. Na przykład u głogu liście zmieniają się od węzła do węzła, osiągają pewne maximum wielkości i kształtu, a następnie na końcu pędu ulegają redukcji pod względem kształtu lub wielkości i kształtu. Widać to na rycinie 12a, gdzie liść siódmy, a zarazem ostatni, jest bardziej zbliżony kształtem do czwartego niż do szóstego. U brzozy ojcowskiej (*Betula oycoviensis* Bess.), która ma krótkopędy owocujące bardziej wydłużone niż inne brzozy z grupy „albae“ i opatrzone najczęściej 4 liśćmi, największy jest zwykle pierwszy liść, a następne są stopniowo coraz mniejsze

i o coraz silniej zredukowanej blaszce (ryc. 7). Jest tu więc zjawisko odwrotne niż u *Ulmus laevis* lub w rodzaju *Crataegus* i świadczy również o tym, że nie można uważać pierwszych niedorodnych liści na krótkopędach tych drzew za formy niedożywione. Sprawa sukcesywnych zmian liści na krótkopędach roślin zdrewniałych wymaga dokładnego opracowania przy użyciu metod statystycznych.

B. Zależność kształtu liści od charakteru krótkopędu

Z tego co powiedziałam w ostatnim ustępie, wynika, że sukcesja liści przebiega nieco inaczej na krótkopędach wegetatywnych niż na krótkopędach owocujących. W rezultacie powinniśmy spotkać różnice w kształcie i zmienności między liśćmi na krótkopędach owocujących i na krótkopędach wegetatywnych tych samych osobników. Tę sprawę omówię teraz jako drugie zagadnienie dotyczące liści krótkopędów drzew. Wzajemny stosunek wiekości i kształtu liści na krótkopędach owocujących i wegetatywnych jest różny zależnie od rodzaju bądź gatunku drzewa. Dokładne badania były przeprowadzane nad pięcioma gatunkami, należącymi do rodzaju *Betula* (Szaferowa, 1937). Zbadano 10 drzew należących do następujących gatunków: *Betula verrucosa*, *B. pubescens*, *B. obscura*, *B. carpatica* i *B. oycoviensis*. Trzy pierwsze gatunki miały najczęściej na krótkopędach wegetatywnych 2 liście, na krótkopędach owocujących zaś występowała tendencja do zwiększenia ilości liści na krótkopędzie, która wyrażała się różnicą w średnich arytmetycznych wynoszącą kilka do kilkunastu setnych. U brzozy karpackiej (*Betula carpatica*) spotykałam naj-

Ryc. 8. I. Stosunek kształtu liści z krótkopędów owocujących 5 gatunków brzozy (linie łamane) do liści z krótkopędów wegetatywnych tych samych drzew (linia pionowa prosta). Stosunek ten jest podobny u wszystkich gatunków brzozy.

II. Stosunek kształtu liści *Betula verrucosa*: na długopędach (linia łamana przerywana) oraz na odrósłach (linia łamana ciągła) do liści na krótkopędach wegetatywnych tego samego drzewa

III. Stosunek kształtu liści na krótkopędach wegetatywnych ze środkowej części korony (linia łamana przerywana) oraz z górnej części korony (linia łamana ciągła) do liści z dolnej części korony z tego samego drzewa (linia pionowa prosta). Jest on bardzo podobny do stosunku, który widzimy na wykresie I.

I. Ratio of form of leaves from dwarf shoots with catkins of 5 species of *Betula* (polygonal lines) to leaves from vegetative dwarf shoots of the same trees (vertical straight line). It is alike in all samples

II. Ratio of form of leaves of *Betula verrucosa* on long shoots (broken polygonal line) and on sprouts (continuous polygonal line) to the leaves on vegetative dwarf shoots of the same tree (vertical, straight line). The leaves on long shoots and on sprouts are alike, but the latter are larger and have a lower position of the widest part and a broader apex angle

III. Ratio of form of leaves of vegetative dwarf shoots from the middle part of the crown (broken polygonal line) and of leaves from the upper part of the crown (solid polygonal line) to the leaves of the lower part of the crown of *Betula verrucosa* (vertical straight line) It resemble to the ratio of form on diagram I

Ryc. 8. (Objaśnienie na str. 216)

częściej 3 liście na krótkopędzie również z tendencją do nieznacznego zwiększania ilości liści na krótkopędach owocujących. Brzoza ojcowska (*Betula oycoviensis* Bess.), która ma z natury znacznie mniejsze liście niż wyżej wymienione, miała najczęściej po trzy liście na krótkopędach wegetatywnych, a po cztery na owocujących. Poza opisanymi 10 drzewami zbadano dwie próby lokalne, złożone z większej ilości drzew, biorąc z każdego drzewa po jednym krótkopędzie wegetatywnym i po jednym krótkopędzie owocującym. Jedna z tych prób pochodziła ze środkowej Polski (*Betula verrucosa*), druga z Tatr (*Betula carpatica*). Liście na krótkopędach były charakteryzowane pod względem 14 cech. Wyniki tych pomiarów są przedstawione graficznie na wykresie I ryciny 8. Linia pionowa z nagłówkiem „1” obrazuje tam średnie arytmetyczne z pomiarów ilości z krótkopędów wegetatywnych, 12 linii łamanych wskazuje, o ile średnie arytmetyczne z pomiarów liści z krótkopędów owocujących są większe lub mniejsze niż liście z krótkopędów wegetatywnych danego drzewa lub grupy drzew. Jest to jakby 12 wykresów. Każdy z nich odnosi się do jednego drzewa albo jednej grupy drzew, na których jednostką porównawczą były liście z krótkopędów wegetatywnych. Wykresy te nasunięto na siebie tak, że jednostki porównawcze pokryły się, tworząc jednolitą linię prostą. Wykres I na rycinie 8 jest bardzo wymowny. Widzimy na nim, że niezależnie od tego, czy przeprowadzano porównanie liści w obrębie poszczególnych osobników, czy też na całych grupach drzew — różnice między liśćmi na krótkopędach wegetatywnych i owocujących były bardzo podobne u wszystkich badanych gatunków. Szczególnie w wypadku cechy 9 wszystkie linie zbiegają się omal w jednym punkcie. Jest to stosunek długości do szerokości blaszki liściowej. Liście na krótkopędach owocujących były trochę węższe od liści na krótkopędach wegetatywnych, stosunek ten był identyczny u wszystkich gatunków, niezależnie od kształtu liści danego osobnika. Na przykład badany okaz *Betula pubescens* miał liście na krótkopędach wegetatywnych stosunkowo długie i wąskie, gdyż były one przeciętnie 1,5 razy dłuższe od swej szerokości. Dwa badane okazy *Betula carpatica* miały na krótkopędach wegetatywnych znacznie szersze liście, gdyż szerokość ich mieściła się w długości przeciętnie tylko 1,2 razy. Jeżeli jednak przeprowadziłam w obrębie tych trzech drzew porównanie między liśćmi na krótkopędach owocujących i wegetatywnych, to na wegetatywnych były one u *Betula pubescens* 1,27 razy szersze od liści na krótkopędach owocujących, u *Betula carpatica* zaś 1,22 i 1,25. U *Betula oycoviensis*, która miała blaszki liściowe 2 razy mniejsze niż *Betula pubescens* i innego kształtu, różnica w stosunku długości do szerokości między liśćmi na pędach owocujących i wegetatywnych wynosiła 1,25. Zgodność jest więc tutaj uderzająca.

Ogólna charakterystyka różnic między liśćmi przedstawiała się następująco: liście na krótkopędach owocujących miały blaszki niezależnie od

gatunku brzozy przeciętnie krótsze i stosunkowo węższe. Ogonki ich były równie długie lub zmniejszały się, ale w słabszym stopniu niż blaszki, wskutek czego liście na pędach owocujących miały na ogół dłuższe ogonki. Wyrażna różnica kształtu blaszki zachodziła w kącie podstawy, który u wszystkich liści na krótkopędach owocujących był bardziej ostry w stosunku do nerwu głównego niż na wegetatywnych (13) oraz w położeniu najszerszej części blaszki, która u tych liści leżała przeważnie dalej od podstawy (11), (ryc. 9. A. B.). Ostatnie dwie cechy mają duże znaczenie dla ogólnego kształtu liści brzoź.

Praca z r. 1937 nie była robiona dla wyjaśnienia zagadnień morfogenetycznych. Powstała ona w czasie przygotowywania materiałów do analizy zbiorowego gatunku *Betula alba* L. na podstawie pomiarów liści (Szaferowa, 1949 — 1952). Chodziło o zadecydowanie, na których liściach opierać badania, aby były one porównywalne i dały jak najlepsze rezultaty. Wyniki pracy świadczące o ścisłym związku między kształtem liści na pędach owocujących i wegetatywnych brzoź, niezależnie od gatunku, skłoniły mnie do ogłoszenia ich w osobnej rozprawie.

Zastanówmy się, jakie mogą być przyczyny tego dimorfizmu liści związanego z obecnością lub nieobecnością kotki na danym pędzie? Idąc śladem rozumowania z poprzedniego rozdziału możemy tu przyjąć działanie następujących czynników:

1. Zatrzymanie liści na wcześniejszym stadium rozwoju na skutek odebrania im części pokarmów przez rozwijającą się kotkę lub na skutek działania substancji hamujących wydzielanych przez kotkę.

2. Wydzielanie przez rosnącą kotkę specyficznych substancji, które wpływają na zmianę kształtu liści.

3. Obecność innych czynników morfogenetycznych wpływających na ilość i kształt liści w pączkach w chwili tworzenia krótkopędów z kotkami, a innych w pączkach krótkopędów wegetatywnych, czyli w bardzo wczesnych stadiach rozwoju.

Odpowiedź na pytanie, który z tych czynników jest decydujący, może dać do pewnego stopnia doświadczenie polegające na obcinaniu żeńskich kotek brzoź natychmiast po ich ukazaniu się z pączków. Jeżeli na pozbowionych kotek krótkopędach rozwiną się liście takie same, jak na krótkopędach wegetatywnych, wtedy przyczyny dimorfizmu można upatrywać w rosnącej kotce. Można wtedy będzie próbować znaleźć odpowiedź, czy kotka rosnąc hamuje tylko rozwój liści, czy też wpływa specyficznie na zmianę ich kształtów. Nie jest bowiem trudne do zbadania przy sumieniu przeprowadzonych pomiarach różnych stadiów rozwoju liści, czy kształt liści na krótkopędach owocujących jest, czy nie, jednym ze stadiów rozwojowych liści na krótkopędach, stosując na przykład metodę podobną

do tej, jaką zastosowała A. Miłkowska, badając wzrost liści wiązu (1954).

Jeżeli usunięcie kotek zaraz po pojawieniu się ich z pączków nie wpłynie na zmianę kształtu liści, to trzeba będzie przyjąć, że już w pącz-

Ryc. 9. Liście brzozy brodawkowatej: A — z krótkopędów wegetatywnych, B — z krótkopędów owocujących, C — z długopędów, D — z odrośli

Leaves of *Betula verrucosa*: A — from vegetative dwarf shoots, B — from fertile dwarf shoots, C — from long shoots, D — from sprouts (compare fig. 8 I and II)

ku w chwili powstania krótkopędu z kotką znajdują się inne właściwości morfogenetyczne niż w chwili powstawania krótkopędu wegetatywnego, czego rezultatem jest charakterystyczny kształt liści. To zjawisko tłumaczyłoby również różnice w ilości liści na krótkopędach owocujących i wegetatywnych niektórych drzew, na przykład brzozy ojcowskiej lub głogu. Trudno oczywiście będzie orzec, czy ten sam czynnik wpływa na wytwarzanie kotki i na zmianę ilości i kształtu tworzących się liści, czy też jedno zjawisko jest konsekwencją drugiego. W każdym bądź razie przyczyny dimorfizmu trzeba by tu upatrywać w czynniku wymienionym pod liczbą 3. Dalszy rozwój kotki, zakwitanie i wytwarzanie owoców, mogłyby już wtedy nie mieć wpływu na sąsiadujące z kotką liście.

Powyższe uwagi świadczą o tym, ile żywotnych wniosków można wyprowadzić z blahego na pozór doświadczenia. Podobne doświadczenia oraz szczegółowe badania biometryczne trzeba przeprowadzać na różnych drze-

wach. Objawiają się wtedy wspólne właściwości poszczególnych gatunków i rodzajów oraz zachodzące między nimi różnice, co może pomóc do wyjaśnienia niektórych ogólnych praw biologicznych. W bieżącym roku jeden z młodych pracowników Instytutu Botanicznego w Krakowie rozpoczął badania nad zmiennością liści głogu w obrębie jednego indywiduum. Praca ta ma dotyczyć zarówno zagadnienia różnic w ilości i kształcie liści na krótkopędach owocujących i wegetatywnych, jak i zagadnienia kolejnych zmian kształtu liści na krótkopędzie. Tego rodzaju opracowań potrzeba nam jak najwięcej.

C. Kształt liści na długopędzie drzewa

Następnym zagadnieniem, które pragnę omówić, będzie kształt liści na długopędach, czyli na tak zwanych pędach letnich.

Po okresie spoczynku, w czasie którego główne siły żywotne drzewa są skierowane ku kwitnieniu i zawiązaniu owoców i który trwa krócej lub dłużej zależnie od gatunku drzewa, a czasem i od warunków atmosferycznych, następuje ponowne pędzenie liści. Tym razem pędzą nie wszystkie pączki, ale prawie wyłącznie pączki krótkopędów na końcach lub blisko końców pędów z poprzedniego roku, tworząc tak zwane długopędy albo pędy letnie. Zaczyna się okres wzrostu drzewa na wysokość i powiększanie rozmiarów korony. Liście długopędów różnią się od liści krótkopędów zarówno kształtem, jak rozmiarami, co widać dobrze na ryc. 11 i 12. Dokładne badania były robione w obrębie jednej brzozy, z której zebrano materiały jesienią, kiedy liście letnie były już zupełnie wyrosnięte (S z a f e r o w a, 1937). Liście te porównane z liśćmi na krótkopędach tego samego drzewa wykazały interesujące właściwości. Miały dłuższe a stosunkowo węższe blaszki na ogonkach niezmiennionej długości, ostrzejsze wierzchołki i niżej położoną najszerszą część. Najbardziej interesujące było to, że podobnej zmianie uległy liście krótkopędu, z którego wyrósł długopęd, a więc liście wiosenne. W chwili wyrastania długopędu były one już całkiem ukształtowane i zostały pobudzone do wtórnego wzrostu. Wzrost na długość odbywał się widocznie silniej w górnej części blaszki niż w dolnej, skoro wynikiem jest opisana wyżej zmiana kształtu. Stosunek liści na długopędach *Betula verrucosa* do liści na pędach wegetatywnych przedstawia wykres II na ryc. 8. Wtórny wzrost liści krótkopędu, wywołany rośnięciem długopędu z jego pączka szczytowego, zaznacza się jeszcze silniej u gatunku *Betula oycoviensis*, która ma na krótkopędach wegetatywnych małe liście, przeciętnie 22 mm długości, liście zaś na pędach letnich niewiele różnią się wielkością od liści *Betula verrucosa*. Widać to dobrze na fotografii (ryc. 10). Rycina 11 przedstawia fotografię gałązki *Ulmus montana*, na której ze szczytowego krótkopędu wyrósł pęd letni. Na wiosnę nie ma dużej różnicy w wielkości między liśćmi na krót-

kopędach na końcach gałązek i leżących niżej, zmiana zarówno w wielkości, jak w kształcie następuje dopiero w czasie pędzenia letniego. Charakteryzuje się ona między innymi wybitnym rozszerzeniem obu kątów

Ryc. 10. Brzoza oycowska. Na lewo gałązka ścięta na początku czerwca. Pierwsze liście długopędów, które są liśćmi wiosennymi, nie są dłuższe, niż inne liście wiosenne. Na prawo dwie gałązki zebrane we wrześniu. Pierwsze liście długopędów są na nich wybitnie większe, niż leżące pod nimi liście na krótkopędach

Betula oycoviensis. On the left a twig collected early in June when the long shoots began to develop. The first leaves of the long shoots, which are really leaves from dwarf shoots, are not larger than other spring leaves. On the right twigs collected in September. The first three leaves of the long shoots are spring leaves, which became larger after the long shoots began to develop

podstawy liści, co widać dobrze na fotografii. Podobne zjawisko różnic w wielkości i kształcie liści wiosennych i letnich obserwujemy u rodzaju *Crataegus* (ryc. 12).

Jeżeli chodzi o różnicę warunków zewnętrznych w okresie pędzenia pędów wiosennych i w okresie pędzenia pędów letnich, to na pierwszy plan wysuwa się różnica w długości dnia. Prace Hardera i Witscha (1940), Hardera i Bodego (1943) oraz Ashby (1950) wykazują

niechybny wpływ długości dnia na kształt liści. Czy ten czynnik gra także rolę u drzew — odpowiedzieć może dopiero wynik doświadczenia.

Poza opisaną wyżej różnicą w kształcie liści na pędach wegetatywnych wiosennych i letnich trzeba by jeszcze zbadać, czy nie ma różnic między kształtem liści następujących po sobie kolejno na długopędzie.

Ryc. 11. Gałązka wiązu górskiego z dwoma krótkopędami oraz z letnim długopędem. Pierwsze liście długopędu są liśćmi wiosennymi, których wielkość i kształt uległ zmianie w czasie pędzenia pędu letniego. Zaznacza się to specjalnie w kątach podstawy liści

Twig of *Ulmus montana* with two dwarf shoots with spring leaves and a long shoot with summer leaves. The first three leaves of it are spring leaves which have changed in size and form after the long shoot began to develop

analogicznie do badań nad kolejnymi liśćmi na krótkopędzie opisanymi wyżej. Wiadomo, że na długopędach są duże różnice w wielkości liści; początkowo są liście coraz większe, potem maleją. Sprawa, czy zmienia się równocześnie i kształt liści, wymaga zbadania.

D. Kształt liści na odroślach

Zmienność kształtów tych liści jest od dawna znana. Dochodzą one czasem do tak fantastycznych rozmiarów i kształtów, że nie przypominają liści rośliny macierzystej. Zaznacza się to szczególnie wyraźnie u ściętych drzew, które mają zdrowe i silnie rozwinięte korzenie dostarczające obudzonemu na ściętym pniaku pączkom bądź pączkom przybyszowym na korzeniach nadmiaru wody i soli mineralnych. Liście na odroślach żyjącego

drzewa nie dorastają tak dużych rozmiarów, mają jednak swój charakterystyczny kształt (ryc. 13).

Ryc. 12. Kolejne liście na pędach *Crataegus monogyna*: a — z krótkopędów owocujących, b — z krótkopędów wegetatywnych, c — z długopędów tego samego drzewa. Tylko ostatnie dwa liście z krótkopędu wegetatywnego i odpowiednie oraz następne liście z długopędu są charakterystyczne dla *Crataegus monogyna* z systematycznego punktu widzenia

Crataegus monogyna. Above: successive leaves on a fertile dwarf shoot (a) and on a vegetative dwarf shoot (b). Below: successive leaves on a long shoot of the same tree (c). The first leaves of the long shoot are spring leaves, which have changed in size and form after the long shoot began to develop. Only the last two leaves on the vegetative dwarf shoot and the corresponding and successive leaves on the long shoot are characteristic of *Crataegus monogyna* from the taxonomic viewpoint

Już z tego, co napisałam widać, że pędy, które nazywamy popularnie odroślami, mogą być dwojakiego pochodzenia. Jedne powstają z pączków śpiących, które zawiązały się w pachwinach liści w czasie fizjologicznej

Ryc. 13. *Ulmus laevis*: a — kolejne liście na krótkopędzie, b — kolejne liście na odrośli tego samego drzewa. Różnica między nimi dotyczy nie tylko kształtu, lecz również ilości i charakteru nerwów bocznych

Ulmus laevis: a — successive leaves from a dwarf shoot, b — successive leaves from a sprout of the same tree. There is a great difference between a and b not only in form, but in number and character of lateral nerves

młodości rośliny, inne zaś — z pączków przybyszowych, które mogą się tworzyć w różnych częściach rośliny i w różnym czasie. Trudno jest nieraz zorientować się, z jakich pączków powstało odrośle, trzeba by robić dopiero badania anatomiczne, aby wykazać, czy dany pączek miał, czy nie miał połączenia z rdzeniem. Liście na pędach powstałych z pączków, które zawiązały się w czasie fizjologicznej młodości rośliny, mogą mieć kształt liści związany z młodością. Na kształt liści wyrastających z pączków przybyszowych mogą mieć wpływ całkiem odrębne czynniki.

Brzoza, u której mierzyłam w r. 1937 liście na pędach letnich, miała w dolnej części pnia odrośla. Z tych odrośli zmierzyłam również 100 liści i porównałam z liśćmi na krótkopędach wegetatywnych i na długopędach (S z a f e r o w a, 1937). Wyniki tych pomiarów obrazuje linia łamana ciągła na wykresie III (ryc. 8), fotografię zaś liści mamy na ryc. 9. Widzimy, że liście na odroślach były bardzo podobne z kształtu do liści na długopędach, były jednak jeszcze dłuższe, stosunkowo węższe, z niżej położoną najszerszą częścią, a za to mniej ostrym wierzchołkiem. Poza tym, jak na-

pisałam w r. 1937, były bardzo cienkie i „robiły wrażenie lichego towaru wytworzonego szybko i niestarannie jednak według reguł, które kierują tworzeniem innych liści letnich“.

Ryc. 14. *Betula verrucosa*. Liście: a — z dolnej, b — ze środkowej, c — z górnej części korony. Według Truchanowiczówny
Betula verrucosa: Leaves from the lower (a), the middle (b) and the upper part of the crown (c), From Truchanowiczówna

III. ZWIĄZEK KSZTAŁTU LIŚCI Z POŁOŻENIEM W KORONIE DRZEWA

Odrębne zagadnienie przedstawia związek kształtu liści z położeniem w koronie drzewa. Zagadnienie to interesowało biometryków badających liście drzew dla celów systematycznych. Chodziło o to, czy obojętne jest, z jakiego poziomu korony drzewa bierze się liście do pomiarów, badane liście muszą być bowiem porównywalne. Praca wykonana przez J. Truchanowiczównę (1954) miała na celu wyjaśnienie tego zagadnienia. Miała ona charakter wywiadu i dlatego wybrano jako materiał 5 drzew należących do odrębnych rodzajów. Wyniki pracy były dla biometryków konkretne, wykazano bowiem, że liście wszystkich badanych drzew ulegały zmianie w miarę odległości od nasady korony. Poza tym jednak wynikiem — dane orientacyjne zdobyte na podstawie pomiarów 1500 liści z 5 drzew, to znaczy po 100 liści z 50 krótkopędów wegetatywnych z dolnej, środkowej i górnej części korony każdego drzewa, nasunęły pewne problemy dotyczące zagadnień morfogenezy liści. Przytoczę parę przykładów. Na wykresie III ryciny 8 mamy przedstawiony graficznie stosunek kształtu liści brzozy ze środkowej (linia łamana przerywana) i górnej części korony (linia łamana ciągła) do kształtu liści z dolnej części korony (li-

nia pionowa prosta). Na wykresie widzimy, że liście są ku górze korony coraz mniejsze, przy czym następują kierunkowe zmiany kształtu. Jeżeli zaś porównamy wykres III na rycinie 8 z wykresem I, obrazującym stosu-

Ryc. 15. *Quercus robur*. Liście: a — z dolnej, b — ze środkowej, c — z górnej części korony. Według Truchanowiczówny
Quercus robur: Leaves from the lower (a), from the middle (b) and from the upper part of the crown (c). From Truchanowiczówna

nek liści na pędach owocujących do liści na pędach wegetatywnych brzoź, to zobaczymy, że zmiany kształtu liści są na obu wykresach bardzo podobne. Jak to należy rozumieć? W miarę oddalania od ziemi zmieniają się zarówno zewnętrzne, jak i wewnętrzne warunki życia drzewa. Górna część korony jest bardziej oddalona od źródła wody i soli mineralnych, ma natomiast za to więcej światła oraz inne warunki termiczne i atmosferyczne (wilgoć, dopływ tlenu) itd. Gdyby się udało wykazać, że liście w górnej części korony są zatrzymane niejako na wcześniejszym stadium rozwoju, można by je uważać za liście, które ze względów edaficznych nie doszły do swego maksymalnego rozwoju. Wtedy byłaby zrozumiała stopniowa zmiana kształtów liści od dołu ku górze korony. Jeżeli jednak powyższe kształty nie są odpowiednikiem jednego ze stadiów wzrostu liści, to o ile u liści na krótkopędach owocujących można było stosunkowo łatwo upatrywać w kotce czynnik, który mógł wpływać specyficznie na zmianę kształtu, trudno dopatrywać się tego samego czynnika w stopniu

oddalenia liści od nasady korony. Poza tym nie u wszystkich badanych drzew przebiega zmiana tak ściśle kierunkowo, jak u brzozy (ryc. 14). U badanej lipy (*Tilia cordata*) liście malały wprawdzie w miarę posuwania się ku górze korony, najgłębiej jednak wyciętą sercowatą podstawę i najsilniej wyciągnięty wierzchołek — czyli najbardziej typowe blaszki — miały liście w środkowej części drzewa. Dąb *Quercus robur* miał największe i najlepiej wykształcone liście w środkowej części korony, o głębiej wyciętych niż u pozostałych liści zatokach i silnie rozwiniętym systemie nerwów bocznych (ryc. 15). To wszystko świadczy, że nie można zjawiska zmiany liści w związku z położeniem w koronie drzewa uzależniać od jednego czynnika, na przykład od coraz trudniejszego transportu wody z solami mineralnymi z gleby do wyższych partii korony. Jest to niechybnie zjawisko o wiele bardziej skomplikowane. Oczywiście badania tego typu, jakie robiła J. Truchanowiczówna, trzeba przeprowadzić na większym materiale, aby wykluczyć indywidualne właściwości osobników, a wyróżnić cechy charakterystyczne dla gatunków czy też dla rodzajów drzew. Niemniej jednak wyniki jej pracy pozwalają przypuszczać, że mamy tu do czynienia z jakąś prawidłowością natury ogólnej.

UWAGI KOŃCOWE

W powyższych rozdziałach omówiłam sześć czynników, z którymi wiąże się charakterystyczna zmiana kształtu liści w obrębie jednego drzewa, a mianowicie:

1. Związek kształtu liści z wiekiem fizjologicznym drzewa.
2. Związek kształtu liści z ich położeniem na pędzie.
3. Zależność kształtu liści od obecności lub nieobecności kwiatostanu na krótkopędzie.

4. Związek kształtu liści z pędzeniem długopędów.
5. Związek kształtu liści z tworzeniem się odrośli lub pijawek.
6. Związek kształtu liści z ich położeniem w koronie drzewa.

Nie jest to z pewnością lista zamknięta. Linii tych przy sumiennej analizie biometrycznej będzie można zauważyć prawdopodobnie więcej.

Na początku rozprawy powiedziałam, że wyosobnione przeze mnie linie, po których przebiegają zmiany kształtu liści, są niezależne od siebie. Powinno się to rozumieć w ten sposób: jeżeli wykażemy na przykład zmianę kształtu liści zachodzącą z wiekiem fizjologicznym rośliny, to tej stopniowej zmianie ulegać muszą wszystkie typy liści. Starzeje się z roku na rok każdy z kolejnych liści na krótkopędzie, choć wzajemny ich stosunek może nie ulegać przy tym zmianie. Starzeją się równocześnie na osobniku liście na długopędach, na krótkopędach owocujących i na krótkopędach wegetatywnych, ale różnice między nimi mogą pozostawać nadal te same. Również w miarę posuwania się ku górze korony zmianie

ulegają prawdopodobnie wszystkie typy liści, nie tylko liście na krótkopędach wegetatywnych, jak to przedstawia w swym wywiadzie naukowym J. Truchanowiczówna. Trzeba się przekonać, czy wszystkie ulegają podobnej zmianie, czy też każdy typ liścia zmienia się na swój sposób. Równocześnie należy pamiętać, że każda sumienna rejestracja zjawisk zbliża nas do wyjaśnienia jednej z największych tajemnic świata żywego — tajemnicy powstawania kształtów. Przysnać trzeba, że mimo wspaniałego rozwoju botaniki w pierwszej połowie obecnego wieku, jak również i rozwoju biochemii, w dziedzinie powstawania kształtów nie posunęliśmy się wiele naprzód od znamienego powiedzenia G o e b l a, że „nie ilość, ale jakość materii organicznej wpływa na kształt“. Wszelkie hormony czy substancje kształtotwórcze, mimo że wykazywano nawet ich przewodzenie nie tylko w dół, ale i w górę pędu (H a r d e r i W i t s c h, A s h b y), są dotychczas teorią. Jedyną konkretną rzeczą, którą udało się wyosobnić, są auksyny wzrostowe, ale one nie tłumaczą przyczyn kształtów. Nawet przeprowadzenie dowodu, że kształt liścia jest zależny od szybkości i sposobu podziału komórek w różnych jego częściach — a podział ten jest w ścisłym związku z nagromadzeniem auksyn w odpowiednich częściach liścia — nie wyjaśni przyczyn takiego akurat, a nie innego rozmieszczenia auksyn. Toteż myśli te, które dziś wypowiadam, mają na celu zachętę do jak najliczniejszych sumiennych rejestracji zjawisk zmian kształtów zachodzących w przyrodzie. Taka rejestracja poparta o ile możliwości danymi statystycznymi może ułatwić fizjologowi badającemu przyczyny kształtów dotarcie do ich źródła. Zjawisk, jakie opisałam wyżej, sam fizjolog nie będzie mógł zauważyć, współpraca jednak morfologa i fizjologa może utorować drogę do zrozumienia i wyjaśnienia jednej z największych i najtrudniejszych do rozwiązania zagadki, jaką jest kształt w świecie przyrody ożywionej.

Zakład Botaniki PAN w Krakowie

(Wpłynęło dn. 10.IX.1954 r.)

S U M M A R Y

The aim of the author's present paper is to draw the attention of botanists interested in morphogenesis and, above all, that of plant-physiologists — to a series of phenomena occurring within a tree and with which there is associated a leaf-shape of one kind or another. The author endeavours to detect, in the apparent chaos of leaf variability within individual trees, a series of lines along which variability proceeds independently and as the result of causes that in each case are different. The author's reasoning is based on her own studies and on investigations carried out under her guidance, in the course of which the application of statistical methods revealed many details that had been previously difficult to notice. To some extent the author also makes use of data derived from literature but they are, unfortunately, scanty.

Prominent in the foreground is the problem of leaf variability in connection with the physiological age of trees. The point in question is not the change in leaf-shape from node to node during the first stage of a plant's life, but that of the differences existing between the leaves of trees whose age is one year, two years, three years, etc. Observation in this field is difficult, inasmuch as a tree lives longer than a human being; however, in the literature there is a number of indications that such a change does indeed occur. One must mention here, first of all, K r a n z's studies concerning *Hedera helix* (1930), the results of K r e n k e's investigations carried out on fruit-trees, on *Thea sinensis* and on *Morus* (1940), and F r i t z s c h e's studies pertaining to juvenile forms of apple-trees and pear-trees (1948). Included here ought to be the observations carried out by B e n e d i c t (1915), concerning the changes taking place in the leaf nervation of *Vitis vulpina*, and several similar studies pertaining to other tree-plants. Some pertinent figures are appended (fig. 1—3).

For the last several years, the author of the present paper has been conducting close observations, substantiated by leaf measurements on beech-seedlings in a natural forest-nursery in the Tatra Mountains (fig. 4). Similar investigations can be carried out in garden-nurseries or forest nurseries, of research institutes, where trees of various ages, derived from seeds of the same trees, are cultivated side by side. Such investigations deserve encouragement, especially in view of the fact that the possibility of determining a tree's physiological age on the basis of the shape of its leaves may be of great practical importance.

The second matter which the author wishes to discuss is the relation of leaf-shape to the shoot on which the leaves grow.

The author will deal, first of all, with the problem of change in leaf-shape in connection with the position of leaves on dwarf shoots. In many species of trees and shrubs the leaves appearing successively on a dwarf shoot differ both as to size and shape. Such are: *Ulmus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Corylus*, *Crataegus*, etc. (figs 5, 12a, b, 13). Striking is the resemblance of this phenomenon to that of the change in leaf-shape from node to node in youth forms of heteroblastic plants; this suggests that here the causes may also be similar.

The pioneer of experimental morphology, Karl G o e b e l, endeavoured to explain the youth forms of leaves by the meagre quantity of nutrients supplied to them (1908). He distinctly stresses, however, that he has in mind "nutrients" in the widest meaning of the term, in accordance with S a c h s' theory of material and shape (Stoff und Form Theorie); he considers, therefore, that important here is not the quantity, but the quality of the nutrients supplied to a leaf. A further development of the problem of youth forms in G o e b e l's conception and its extension to a plant's whole life is to be found in L u n d e g å r d h's hypothesis stating, in 1924, that newer and newer growth enzymes are produced in a plant as it develops from node to node; in K r a n z's

statement, in the year 1930, that leaf-shape is a function of plant-age; and also in the demonstration given in 1940 by K r a n k e and his associates, that a relation exists between leaf-shape and the chemical properties of a plant at the moment of leaf formation.

Worthy of consideration now is the question of what are the similarities and differences between changes of leaf-shape in heteroblastic plants on the one hand, and changes of leaf-shape on dwarf shoots of trees. First of all, a dwarf shoot has the character of a closed system, being entirely ready in the bud; if a long shoot does not develop out of it in summertime, nothing develops on it during the period of vegetation. In contradiction to this, in a plant developing from seed, newer and newer leaves are produced, and their number is not restricted. In connection therewith, the leaves on a dwarf shoot may affect one another in a stronger degree, because their mutual relationship is contracted. The possibility exists, therefore, that leaves growing strongly at the ends of shoots draw away nutrients, in consequence of which lower-lying leaves would be nourished worse; neither can it be excluded, however, that leaves at the ends of shoots exert an inhibitory action on lower-lying ones, analogical to the inhibition caused by a developing long shoot with regard to the growth of other shoots. Differences in shape could be caused either by specific morphogenic substances, different from node to node, or by the suspension of development in the lower-lying leaves at an earlier stage; or, finally, by substances transported from leaves, growing strongly at the ends of shoots, towards the interior of shoots. It would be perhaps incorrect to ascribe the differences in size and shape of successive leaves on a dwarf shoot to weak nourishment of the first spring leaves, inasmuch as great alimentary reserves exist in a tree, and also as short shoots exist, on which the first leaves are the largest (fig. 7).

Accurate quantitative and qualitative investigations as to changes of leaf characters in heteroblastic plants from node to node were carried out by N. K r e n k e and his associates, by E. A s h b y and E. W a n g e r m a n n and by C. S i r o n v a l. As regard changes in leaves on dwarf shoots of trees, only one such study, as far as the author knows, has been carried out, i. e. by A. M i ł k o w s k a, in Poland, on *Ulmus laevis* (1954). M i ł k o w s k a demonstrated that the changes in leaf characters on dwarf shoots are markedly directional (fig. 6), that the differences in shape between leaves already exist partly immediately after the leaves have emerged from their buds, and that partly they originate in consequence of the unequal growth of leaves. The author of the present paper, continuing the latter work, carried out a series of experiments. One of those was the plucking of dwarf shoots above the first leaf immediately following its emergence from the bud. The growth of such leaves was greater than that of normal ones, and in autumn they were, on the average, about one-fourth longer, but their shape did not undergo alteration. Consequently, shape would be associated with the location in which a leaf grows. Further experiments are in progress.

The next phenomenon pertaining to changes in leaf-shape on dwarf shoots is the difference between leaves on vegetative and fruiting shoots. It varies, depending

on the genus of the investigated tree. Detailed studies were carried out by the author of the present paper on five species of the genus *Betula* (1937). Examined were ten trees belonging to five species and, additionally, two tests were conducted, each composed of 50 trees from the same station. The results of the measurements are shown graphically in fig. 8. I. The vertical straight line designates, in the quoted figure, the leaves on vegetative dwarf shoots of each of the above-mentioned tests, while the polygonal lines denote the corresponding leaves on fruiting dwarf shoots. It is observable there that independently of the species and of the fact whether the comparison was carried out within one tree, or within a whole community, the relation of leaf-shape on fruiting dwarf shoots to leaf-shape on vegetative dwarf shoots was very similar. Especially as regards character No. 9 (i. e., ratio of blade length to blade width), all the polygonal lines converge almost in one point. The leaves on fruiting dwarf shoots were always narrower and longer, and in the same degree, regardless of species and leaf-shape of the given tree. Moreover, they were smaller, had a more acute base angle, and their widest part was situated higher (characters No. 2, 3, 11 and 13).

It is worth while to consider now what can be the cause of this dimorphism in leaves. It may be the suspension of leaf development at an earlier stage by the growing catkin in consequence of depriving the leaves of part of their nourishment, or due to the action of inhibitory substances; it may be the excretion by the catkin of specific substances exerting an influence on the change of leaf-shape; other factors of a completely different kind may also play their part here. The solution of this puzzle may be facilitated in the future by experiments consisting in the clipping of the catkin at very early stages of its development, immediately after the bud has opened.

The author now wishes to discuss the shape of leaves on long shoots and their relation to leaves on vegetative dwarf shoots.

Differences in the shape of leaves on long shoots and on vegetative dwarf shoots of trees are a known fact. They are distinctly observable in figs 9—12. Detailed investigations, carried out by the author of the present paper on a single specimen of *Betula verrucosa*, demonstrated that the leaves on long shoots were longer than those on vegetative dwarf shoots, but comparatively narrower, and their apexes were more acute, while their widest part was situated lower (fig. 8. II and 9). The most interesting was the fact that a similar change occurred in the leaves of a dwarf shoot out of which a long shoot developed; in spring the latter leaves had seemed to have terminated their development. It appears that growth had proceeded more strongly in the upper part of the blade than in the lower. Such a secondary stimulation of leaf growth on dwarf shoots is very distinctly marked in the species *Betula oycoviensis* which, from nature, has small leaves on its dwarf shoots, while on the long shoots the leaves are frequently of size of those of *Betula verrucosa*. This is clearly visible in fig. 10.

As regards the difference in external conditions during the growth of spring and summer shoots, the difference in the duration of daylight is the most important. The infallible influence of daylight-duration on

change of leaf-shape is demonstrated by the studies carried out by Harder and Witsch (1940), Harder and Bode (1943), and Ashby (1950). Only experiments can show whether the latter factor also plays a part with regard to trees.

Apart from the above-mentioned difference between leaves on long shoots and on vegetative dwarf shoots, investigations ought to be carried out to discover whether there are any differences between successive leaves on long shoots. It is a known fact that their size changes, but it should be also investigated whether their shape does not change at the same time. This requires studies with the application of statistical methods.

The last type of leaves associated with shoots, which the author wishes to discuss, are leaves on sprouts and on suckers. Such shoots can originate from dormant buds or from adventitious ones. On shoots derived from dormant buds formed during a plant's physiological youth, the leaves may be dependent in their shape on the latter. The shape of leaves growing on shoots, derived from adventitious buds, may be influenced by completely different factors (fig. 13).

The specimen of *Betula verrucosa*, on which the author measured the leaves on long shoots, had sprouts in its lower part. The results of the measurements are represented by the solid polygonal line in Graph II, in fig. 8. It is observable there that the leaves on the sprouts of the investigated birch-tree had a shape that was very similar to that of leaves on the long shoots, but they were still longer, narrower, and their widest part was located lower; on the other hand, their apex was less acute. Moreover, as already stated by the author in 1937, they were very thin and gave the impression of being produced rapidly, but according to the rules which govern the formation of other summer leaves.

A separate problem is the relation of the shape of leaves to their location in the tree-crown. A member of the staff of the Botanical Institute in Cracow, J. Truchanowiczówna, carried out a sort of survey in this field, comparing sets of 100 leaves from the vegetative dwarf shoots growing in the lower, the middle and the upper part of the crowns of five trees belonging to separate genera. The work had the practical aim of discovering whether collecting leaves for measuring purposes from various parts of the crown was of any consequence. Truchanowiczówna found out that the leaves of all the investigated trees underwent changes which were related to the distance from the crowntop. However, apart from this result, in the course of the above-mentioned work many problems arose, pertaining to the morphogenesis of leaves. Several examples will be quoted here. In Graph III of fig. 3 there is a graphic representation of the ratio of leaf-shape on vegetative dwarf shoots of one specimen of *Betula verrucosa* from the middle (polygonal broken line) and the upper part of the crown (polygonal solid line) to the leaf-shape in the lower part of the crown (straight vertical line). It is observable that towards the top the leaves were progressively smaller, moreover, similar differences in shape occur as between the leaves on fruiting shoots and on vegetative ones, shown in Graph I of the same figure (compare fig. 14). The problem requires an explanation. Furthermore, not in all of the in-

vestigated trees did the changes occur directionally, as they did in *Betula verrusoca*. In *Tilia cordata* the leaves did indeed become smaller towards the top of the crown, but the most deeply incised cordate base and the most strongly elongated apex (i. e. the most typical blades) were discovered in leaves from the middle part of the crown. *Quercus robur* had the largest and best developed leaves in the middle part, as is clearly visible in fig. 15. All this proves that the phenomenon of leaf change in relation to location in the tree-crown cannot be considered to be dependent on one factor only. Undoubtedly, the phenomenon is a complicated one and it requires further study.

Thus the author has discussed six separate factors with which is associated the characteristic change of leaf-shape in trees, i. e.:

1. Relation of leaf-shape to the physiological age of trees.
2. Relation of leaf-shape to the position of leaves on dwarf shoots.
3. Dependence of leaf-shape on the presence or absence of an inflorescence on dwarf shoots.
4. Leaves on long shoots.
5. Leaves on sprouts and suckers.
6. Relation of leaf-shape to the location of leaves in the tree-crown.

This is certainly not all. Conscientious biometrical analysis of leaf-shape within a single tree will undoubtedly reveal other lines along which the change of leaf-shape proceeds consistently and independently of previously known ones.

The independence of certain lines, along which the change of leaf-shape proceeds, with regard to other lines, ought to be understood in the following manner. If, for instance, we can prove that a change of leaf-shape in a tree runs parallel to its physiological age, then such a gradual change must affect all leaves, e. g. each successive leaf on a dwarf shoot, although their mutual relation may remain unchanged. Probably all leaves also undergo changes progressing towards the top of a tree-crown, not only those on vegetative dwarf shoots, and, furthermore, either all in a similar manner, or each type in its own way. The matter requires detailed study.

The aim of the foregoing suggestions is to encourage conscientious registration of the greatest possible number of phenomena associated with changes of leaf-shape and occurring in nature. As a matter of fact, it must be admitted that little progress has been made in explaining the causes of shapes, notwithstanding the splendid advancement in some fields of botany during the first half of the present century. Hitherto all hormones, or morphogenic substances, are but theory. The only real attainment is the discovery of growth auxins, but they do not explain the causes of shapes. Therefore, conscientious registration of phenomena, substantiated, as far as possible, by statistical data, may facilitate the endeavours of physiologists, investigating the causes of shapes, to arrive at their source. The fact is that physiologists alone will not be able to notice such phenomena as those mentioned above. Only the collaboration of plant-morphologists and plant-physiologists can pave the road, to an understanding of perhaps the greatest puzzle: that of shape in the world of animate nature.

L I T E R A T U R A

- Ashby E., 1948, Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf shape „New Phytol.“, 47, 153—176.
- Ashby E., 1948, Studies on the morphogenesis of leaves. II. The area, cell size and cell number of leaves of *Ipomea* in relation to their position on the shoot, „New Phytol.“, 47, 177—195.
- Ashby E., Wangermann E. and Winter E. J., 1949, Studies on the morphogenesis of leaves. III. Preliminary observation on vegetative growth in *Lemna minor*, „New Phytol.“, 48, 374—381.
- Ashby E. Wangermann E., 1950, Studies in the morphogenesis of leaves. IV. Further observation on area, cell size and cell number of leaves of *Ipomea* in relation to their position on the shoot, „New Phytol.“, 49, 23—35.
- Ashby E. and Wangermann E., 1950, Studies in the morphogenesis of leaves. V. A note on the origin of differences in cell size among leaves at different levels of insertion on the stem, „New Phytol.“, 49, 189—192.
- Ashby E., 1950, Studies in the morphogenesis of leaves. VI. Some effects of the length of day upon leaf shape in *Ipomea caerulea*, „New Phytol.“, 49, 375—387.
- Ashby E. and Wangermann E., 1951, Studies in the morphogenesis of leaves. VII, Part I. Effects of light intensity and temperature on the cycle of ageing and rejuvenation in the vegetative life history of *Lemna minor*, „New Phytol.“, 50, 186—199.
- Ashby E. and Wangermann E., 1951, Studies in the morphogenesis of leaves. VII, Part II. Correlative effects of fronds in *Lemna minor*, „New Phytol.“, 50, 200—209.
- Benedict H. M., 1915, Senile changes in leaves of *Vitis vulpina* L. and certain other plants, Cornell Univers. Agric-Experim. Station, New York, Mem. 7, 275—370.
- Beyerinck M. W., 1888, Über das Cecidium von *Nematus Caprea* auf *Salix amygdalina*, „Bot. Zeitung“.
- Chamberlain Ch. J., 1932, The age and size of plants, „Sc. Monthly“, 35, 481—491.
- Crocker W., 1942, Ageing in plants. Problems of ageing, ed. by E. W. Cowdry, Baltimore.
- Diels L., 1906, Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich, Berlin.
- Duchon F. a Macek K., 1936, O vlivu rostlinných živin a některých přírodních faktorů na chemické složení popela chmelových listů ve třech vegetačních stadiích, „Sbor. Českoslov. Akad. Zem.“, 11 (3), 290.
- Ensign M. R., 1919, Venation and senescence of polyembrionic Citrus plants, Finardi L., 1925, Caratteri di senilità nelle piante, „Atti Inst. Bot. Univ. Pavia“, 3 Ser. 2, 305—333.
- Fritzsche R., 1948, Untersuchungen über die Jugendformen des Apfel- und Birnbaumes und ihre Konsequenzen für die Unterlagen- und Sortenzüchtung. „Ber. Schw. Bot. Gesell.“ Bd. 58.
- „Amer. J. Bot.“, 6, 311—329.
- Goebel K., 1898, Organographie der Pflanzen, Jena.
- Goebel K., 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin.
- Griffioen 1936, Changes in the compositions of the needles of *Pinus austriaca* Link during the ageing-process, „Rec. Trav. Bot. Neerl.“, 36, 347—355.

- Herder R. and Witsch H., 1940, Über den Einfluss der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsukkulenz und den Wasseraushalt von *Kalanchoë Blossfeldiana*, „Jb. wiss. Bot.“, 89, 354.
- Jost L., 1935, Baum und Wald, Berlin.
- Klebs G., 1910, Alteration in the development and forms of plants as a result of environment, „Proc. Roy. Soc.“, London, B. 82, 547—558.
- Kranz G., 1930, Zur Kenntnis der wechselnden Blattform der Efeus und ihrer Ursachen, „Flora“, Jena, 125, 289—320.
- Krenke N. P., 1933—35, Morfogenetyczna analiza liści bawełny, 419 (po rosyjsku).
- Krenke N. P., 1940, Teoria budowy cyklicznej odmładzania się roślin i praktyczne jej zastosowanie, Sielchozgis, 32, (po rosyjsku).
- Küster E., 1921, Botanische Betrachtungen über Alter und Tod, „Abhandl. z. theoretischen Biologie“, H. 10, 3.
- Lundegårdh H., 1914, Experimentell-morphologische Beobachtungen, „Flora“, Jena, 107, 433—449.
- Milkowska A., 1954, Z badań biometrycznych nad liśćmi wiązu szypułkowego, (Biometrical studies on leaves of *Ulmus laevis* Pall), „Rocznik Tow. Dendrol.“ t. X, Warszawa.
- Molisch H., 1929, Die Lebensdauer der Pflanze, Jena.
- Sachs J., 1887, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie.
- Sachs J., 1893, Über Wachstumperioden und Bildungsreizen, „Flora“, 77, 217.
- Sironval C., 1949, Note sur les rapports entre la forme des feuilles et le développement du fraisier des quatre- saisons à fruits rouges, „Bull. Acad. Royal Belg.“, „Arch. Inst. Bot. Univ. Liège“ 19.
- Szaferowa - Jentys J., 1937, Z badań biometrycznych nad zbiorowym gatunkiem *Betula alba* L. I. Wielopostaciowość liści brzoź (I. Polymorphism of the leaves of birches) Rozprawy Inst. Bad. Lasów Państw., Warszawa, Ser. A, nr 26.
- Szaferowa - Jentys J., 1949—1951, Analysis of the collective species *Betula alba* L. Part I, II and III., „Bull. Ac. Sc. Polon.“, Cracovie.
- Szaferowa - Jentys J., 1951, Graficzna metoda porównywania kształtów roślinnych (Graphical method of comparison plants shape), „Kosmos“, 345—377, Wrocław.
- Szaferowa - Jentys J., 1953, Studia nad brzozą ojcowską (Studies on *Betula oycoviensis* Bess.), „Ochrona Przyrody“ XXI, 34—57, Kraków.
- Tellefsen M., 1922. The relation of age to size in certain root cells and in vein-islets of the leaves of *Salix nigra* Marsch. „Am. J. Bot.“ 9, 121—139.
- Truchanowiczówna I., 1954, Różnice w kształcie liści drzew z dolnej, środkowej i górnej części korony (Differences in form of leaves of trees from the lower, the middle and the upper part of the crown), „Rocznik Tow. Dendr.“, t. X, Warszawa.
- Wangermann E., 1952, Studies in the morphogenesis of leaves. VIII. A note on the effects of length of day and of removing daughter fronds on ageing of *Lemna minor*, „New Phytol.“, 51, 355—358.
- Woltereck J., 1928, Experimentelle Untersuchungen über Blattbildung amphibischer Pflanzen, „Flora“, Jena 123, 30—61.