ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
vol. XXXIX — nr 4
1970

Wybrane zagadnienia z morfogenezy liści drzew

I. Kształt liści w obrębie krótkopędów wiązu szypułkowego (*Ulmus laevis* Pall.)

Studies on the morphogenesis of tree-leaves

I. The shape of leaves on short shoots of *Ulmus laevis* Pall.

I. WIĘCKOWSKA

WSTĘP

W literaturze botanicznej spotykamy wiele danych o zjawisku różnopostaciowości liści. W przeważającej części obserwacje te były jednak wykonane na roślinach zielnych; w obrębie roślin drzewiastych zagadnieniem tym zajmowano się niewiele.

Według jednej grupy badaczy (Hutchinson 1934; Stephens 1944, 1945 i in.) różny kształt liści na tej samej roślinie uwarunkowany jest czynnikami genetycznymi. Natomiast inni większą rolę przypisują konkurencji w zdobywaniu substancji odżywczych (np. Goebel 1908; Ashby 1948 i in.). Pewnego rodzaju potwierdzeniem słuszności obu poglądów są wyniki badań biometrycznych nad liśćmi wiązu szypułkowego wykonanych przez A. Miłkowską (1955).

Niniejsza rozprawa zawiera opis jednego z doświadczeń poświęconych wybranym zagadnieniom z morfogenezy liści drzew. Jako cel postawiono sobie zbadanie zależności kształtu liści od ich położenia na krótkopędach oraz zbadanie wzajemnego oddziaływania liści na siebie w obrębie krótkopędu.

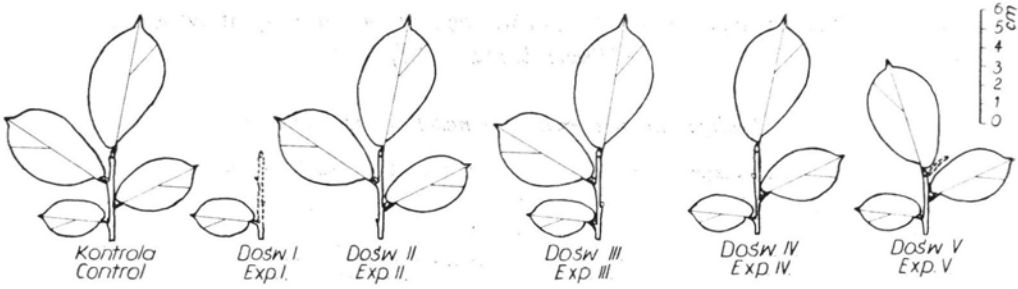
Składam serdeczne podziękowanie prof. dr Janinie Jentys-Szaferowej za zasugerowanie mi tego tematu oraz opiekę w czasie jego opracowania.

METODA PRACY

Badania przeprowadzono na tym samym drzewie, na którym wykonała swoją pracę Miłkowska. Był to wysoki okaz *Ulmus laevis*, rosnący w Ogrodzie Botanicznym U. J. w Krakowie, liczący około 150 lat.

Obserwacje rozpoczęto w dniu 14 kwietnia. Wiosenne chłody opóźniały jednak rozwój liści, tak że dopiero w dniu 2 maja otworzyła się większość pączków na drzewie. Młodziutkie krótkopędy miały przeważnie po cztery liście; krótkopędy trójlistne lub pięciolistne występowały rzadko.

Na wybranych gałęziach przeprowadzono następujące doświadczenia: na gałęzi nr I usunięto wszystkie liście z wyjątkiem pierwszego, znajdującego się u nasady krótkopędu. Na gałęzi oznaczonej nr II usunięto



Ryc. 1. Schematyczny obraz przeprowadzonych zabiegów na krótkopędach wiązu szypułkowego. Wszystkie liście narysowane są na podstawie średnich arytmetycznych z pomiarów, wykonanych po ustaniu wzrostu liści.

Fig. 1. A schematic representation of the experiments carried out on the short shoots of *Ulmus laevis* Pall. All leaves are drawn on the basis of the arithmetic means obtained from measurements of leaves after they have ceased to grow.

z każdego czterolistnego krótkopędu jego pierwszy liść. Na gałęzi nr III usunięto z każdego krótkopędu liść drugi, na gałęzi nr IV liść trzeci, a na gałęzi nr V liść czwarty. Schemat doświadczeń przedstawia ryc. 1. Kontrolne pomiary wykonano na liściach z osobnych gałęzi. Wszystkie wymienione gałęzie znajdowały się na tym samym poziomie drzewa w ekspozycji południowo-wschodniej (Truchanowicz 1955).

Na gałęzi nr I po kilkunastu dniach zaczęły pędzić pączki pachwinowe pozostałe u nasady odciętych liści. Pojawiające się nowe krótkopędy natychmiast usuwano.

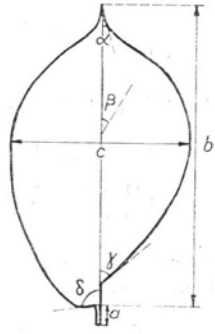
Materiały do badań biometrycznych zebrano w dniach od 17 do 30 sierpnia w tym czasie bowiem liście wiosenne były już w pełni wyrośnięte (Miłkowska 1955). Z każdej gałęzi doświadczalnej, jak również z kontrolnej „K" zebrano po 100 krótkopędów. Zebrany materiał starannie zasuszono. Pomiary wykonano jednak tylko na 50 krótkopędach z każdej próby, ponieważ wstępne badania wykazały, że liczba ta jest wystarczająca dla scharakteryzowania rozmiarów i kształtu liści badanego drzewa. Jedynie w doświadczeniu nr I zmierzono całą setkę zebranych liści.

Każdy liść charakteryzowało 12 następujących cech:

1. Długość ogonka
2. Długość blaszki

3. Szerokość blaszki
4. Liczba par nerwów bocznych
5. Kąt nerwu powyżej najszerszej części blaszki
6. Szerszy kąt podstawy
7. Węższy kąt podstawy
8. Kąt wierzchołka
9. Stosunek długości blaszki do długości ogonka
10. Stosunek długości do szerokości blaszki
11. Przeciętna odległość nerwów
12. Położenie najszerszej części w %% długości blaszki.

Sposób mierzenia cech przedstawiono na ryc. 2. Wyniki pomiarów opracowano metodą graficzną linii kształtu (J. Jentys-Szaferowa 1948—51, 1959).



Ryc. 2. Sposób mierzenia liści wiązu:
a — długość ogonka, *b* — długość blaszki, *c* — szerokość blaszki, mierzona w najszerszym miejscu, α — kąt wierzchołka, β — kąt nerwu powyżej najszerszej części blaszki, γ — węższy kąt podstawy, δ — szerszy kąt podstawy

Fig. 2. The way of measuring the leaves of *Ulmus laevis* Pall.:
a — length of petiole, b — length of blade, c — width of blade measured at the widest part, α — apical angle, β — angle of nerve above the widest part of blade, γ — narrower basal angle, δ — wider basal angle.

Oprócz badań morfologicznych przeprowadzono również obserwacje częstotliwości występowania podziałów mitotycznych w rozwijających się listkach. Materiał do tych badań pochodził z tego samego okazu wiązu, na którym wykonane było opisane wyżej doświadczenie, ale zebrany był w innym sezonie wegetacyjnym. Starano się jednak uchwycić to samo stadium rozwojowe liści, na jakim znajdowały się one w chwili przeprowadzania eksperymentu. Podziały mitotyczne kontrolowano na trwałych rozgniotach wykonanych metodą celofanową Murina (1960).

WYNIKI

A. Liście na krótkopędach kontrolnych

Linie kształtu liści na czterolistnych krótkopędach „K", na których nie przeprowadzono żadnych zabiegów, przedstawia ryc. 3A. Układ linii charakterystycznych dla kolejnych liści jest zupełnie podobny do wykresu z ryc. 2. w pracy Miłkowskiej (1955).

Tabela 1
Table

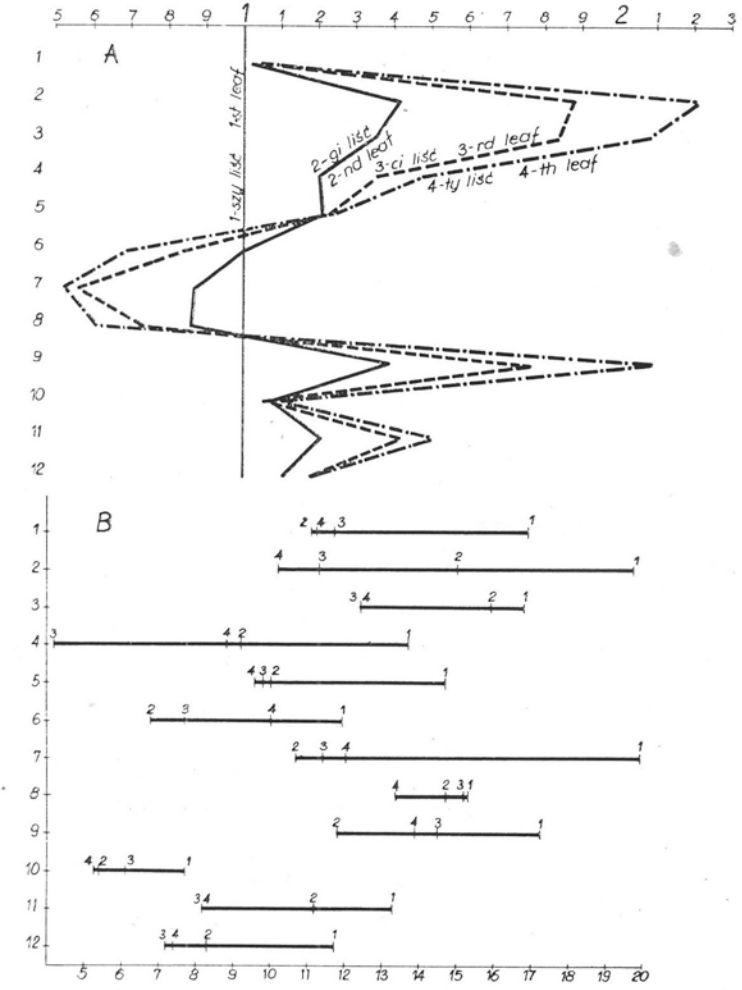
Stosunek długości blaszki do jej szerokości (cecha 10)

Ratio of length to width in blade (character 10)

Kolejne liście Successive leaves		Pierwszy First	Drugi Second	Trzeci Third
	M ± m	Diff ± m_{Diff}	Diff ± m_{Diff}	Diff ± m_{Diff}
Pierwszy - First	1,55 ± 0,02			
Drugi - Second	1,66 ± 0,01	0,11 ± 0,02		
Trzeci - Third	1,63 ± 0,01	0,08 ± 0,02	0,03 ± 0,01	
Czwarty - Fourth	1,71 ± 0,01	0,16 ± 0,02	0,05 ± 0,01	0,08 ± 0,01

Na ryc. 3A widać, że różnice w kształcie są wyraźnie kierunkowe. Największe zmiany zaszły w rozmiarach blaszek liściowych (cechy 2 i 3), przebiegały one jednak bardzo równomiernie, dzięki czemu stosunek długości do szerokości blaszki (cecha 10) należy na ryc. 3A, obok długości ogonka (cecha 1) do cech najmniej różniących badane liście między sobą (tabela 1). Dane z tabeli 1 świadczą o bardzo małych różnicach w średnich arytmetycznych (M), które mieszczą się w granicach od 1,55 dla liścia pierwszego do 1,71 dla liścia czwartego. Te niewielkie różnice pomiędzy kolejnymi liśćmi są jednak istotne (patrz Diff ± m_{Diff} w tabeli 1). Jedynie w przypadku liścia drugiego i trzeciego, u których wartość Diff jest równa trzykrotnemu błędowi (m_{Diff}) można przyjąć, że pod względem tej cechy oba liście są niemal identyczne (Johannsen 1913). Z kolei niska wartość współczynników zmienności cechy 10-tej (ryc. 3B) podnosi znaczenie stosunku długości do szerokości blaszki przy rozpatrywaniu różnic między kolejnymi liśćmi.

Na podstawie ryc. 3 oraz fotografii A na tablicy I można stwierdzić, że z każdym węzłem w obrębie krótkopędu związany był charakterystyczny kształt liścia. Pierwszy liść posiadał kształt owalny z najszerszą częścią położoną poniżej połowy blaszki liściowej, podstawę wyraźnie asymetryczną i najmniej ostry wierzchołek. W drugim liściu asymetria powiększyła się nieznacznie, ale najszersza część przesunęła się wyżej



Ryc. 3. A. Krzywe kształtu kolejnych liści na kontrolnych krótkopędach czterolistnych (K). Jednostką porównawczą jest liść pierwszy (linia pionowa). Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

B. Współczynniki zmienności cech, którymi charakteryzowano liście z krótkopędów. Punkty na liniach poziomych odpowiadają wartościom „v"; cyfry 1—4 oznaczają kolejne liście.

Fig. 3. A. Lines of the shape of successive leaves on control four-leaved short shoots (K). The first leaf (vertical line) serves as the comparative unit. Characters 1—12 as on page 766.

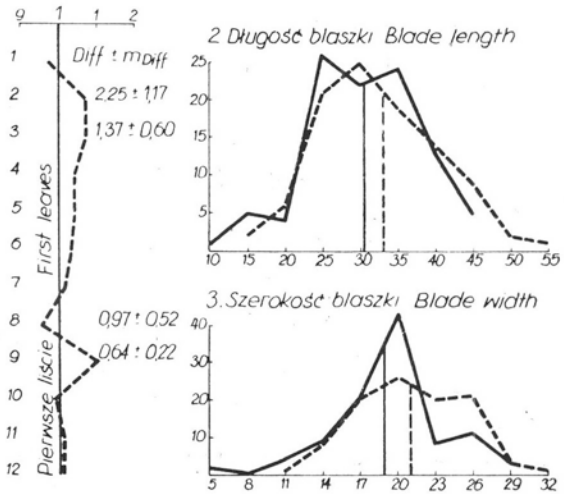
B. Coefficients of variability of the characters with which the leaves on short shoots were marked. The points on horizontal lines correspond to the values „v"; the numerals 1—4 denote the successive leaves.

i kąt wierzchołka zaostrzył się. W liściu trzecim i czwartym asymetria zmalała, położenie najszerszej części znalazło się w górnej partii blaszki i wierzchołek zaostrzył się jeszcze wyraźniej. Największą zmienność wykazywał liść pierwszy. U pozostałych liści wartość „v" mieściła się w granicach od 4,2 do 22,2 (ryc. 3B).

Poza tym stwierdzono, że układ kolejnych liści w obrębie krótkopędu był różny: raz liście pierwszy i trzeci znajdowały się z prawej strony osi krótkopędu, kiedy indziej z lewej strony (p. tablica I). Natomiast ustawienie liści na krótkopędach było takie, że tworzyły one płaszczyznę i zawsze zwrócone były szerszym kątem podstawy do osi krótkopędu.

B. Liście z krótkopędów doświadczalnych

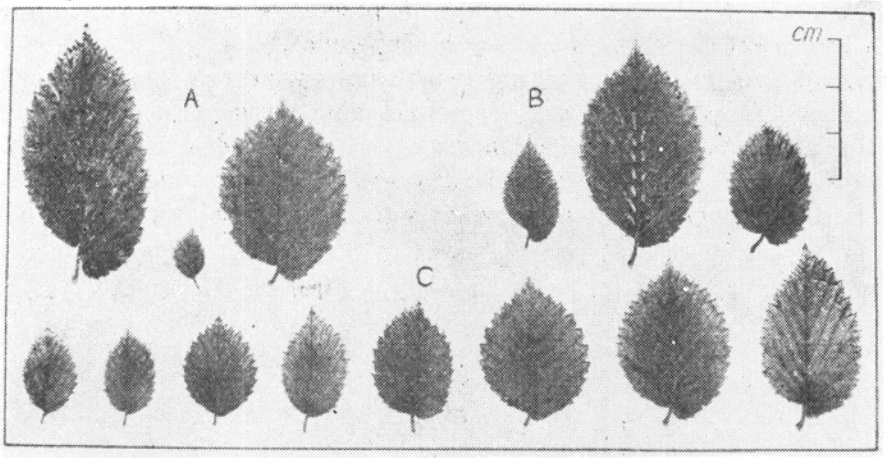
Krótkopęd ma charakter układu zamkniętego, co przypuszczalnie daje dużą możliwość wzajemnego oddziaływania liści na siebie (Jentys-Szaferowa 1955). Stopień tego oddziaływania miały określić doś-



Ryc. 4. Doświadczenie I. Porównanie kształtu liści pierwszych z gałęzi I do kontrolnych (K). Dla dwóch cech: długości blaszki i szerokości blaszki przedstawiono szeregi rozdzielcze; ——— pierwsze liście „K", — — — — pierwsze liście z gałęzi I. Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

Fig. 4. Experiment I. Comparison of shape of the first leaves on branch I with the control leaves (K). Frequency distribution for two characters, i.e. length of blade and width of blade are represented; ——— first leaves „K", — — — — first leaves from branch I. Characters 1 — 12 as on page 766

wiadczenia. Przy pomocy linii kształtu porównywano kolejne liście zebrane z krótkopędów poddanych eksperymentom z liśćmi krótkopędów kontrolnych, przyjmując zawsze za jednostkę porównawczą liście z krótkopędów „K".



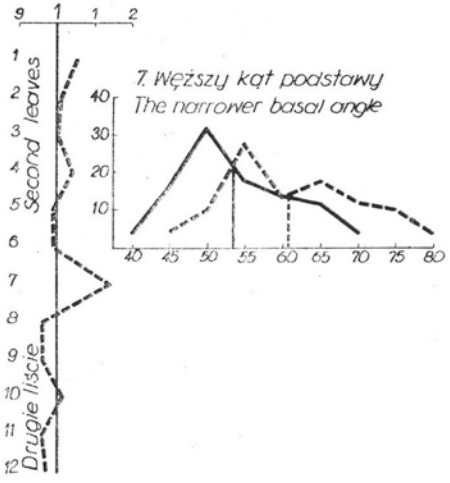
Ryc. 5. Zmienność liści pierwszych (doświadczenie I). A — liście najdłuższy i najszerszy, w środku najkrótszy i równocześnie najwęższy. B — w środku liść o kącie wierzchołka najczęściej spotykanym, boczne o najsmuklejszym i najszerszym kącie wierzchołka. C — szereg ilustrujący zmienność podstawy blaszki.

Fig. 5. Variability of first leaves (experiment I). A — the longest and the broadest leaves. Centre: the shortest and at the same time the narrowest leaf. B — the central leaf shows the most frequently encountered apical angle, the lateral leaves show the slimmest and the broadest apical angle. C — frequency distribution illustrating the variability of the base of leaf blade.

Doświadczenie I. Na gałęzi „I" oberwano wszystkie liście, z wyjątkiem pierwszych. Pomimo tego nie powiększyły one wyraźnie swoich rozmiarów ani nie zmieniły kształtu (ryc. 4). Obserwowane różnice mieszczą się w granicach błędu co zaznaczono na ryc. 4. Badane liście stały się jedynie bardziej skórzaste i ciemniej zabarwione oraz były jeszcze bardziej zmienne pod względem pięciu cech niż liście z gałęzi kontrolnej. Aby zmienność tę lepiej uchwycić oparto się na próbach obejmujących po 100 liści a na ryc. 5 zestawiono ekstremy znajdowane w badanym materiale. Z ryc. 5 wynika, że największą zmiennością cechuje się nasada blaszek. U jednych liści jest ona prawie symetryczna i oba kąty podstawy są ostre, u innych asymetria jest bardzo wyraźna i kąty mocno zróżnicowane.

Pierwsze liście otrzymywały pokarm przeznaczony dla całego krótkopędu, poza tym były pozbawione wpływu następnych liści, rozwijających się na krótkopędzie i, jak się okazało podczas przeglądu preparatów cytologicznych, znajdowały się one w czasie doświadczenia, w okresie bardzo intensywnych podziałów mitotycznych. Mimo to nie zareagowały nawet wyraźnym powiększeniem swoich rozmiarów. Nie wykorzystując zupełnie uprzywilejowanych warunków utrzymywały swój kształt w granicach wyznaczonych im przypuszczalnie przez geny (Hutchinson 1934; Silow 1939; Hammond 1941; Stephens 1944, 1945).

Doświadczenie II. Na ryc. 6 przedstawiony jest kształt drugich liści z krótkopędów, na których oberwano pierwsze liście (p. ryc. 1, dośw. II). Zabieg ten nie wpłynął jednak na powiększenie rozmiarów blaszek liści leżących wyżej, jakie obserwowano u *Ipomoea coerulea* Koen. ex Roxb. i *Ipomoea hederacea* Jacq. (Ashby 1948) oraz u *Ipomoea purpurea* (L.) Roth. (Staszkiewicz 1968). Natomiast uległa zmianie cecha siódma. Zwiększył się mianowicie węższy kąt podstawy średnio o 7,70

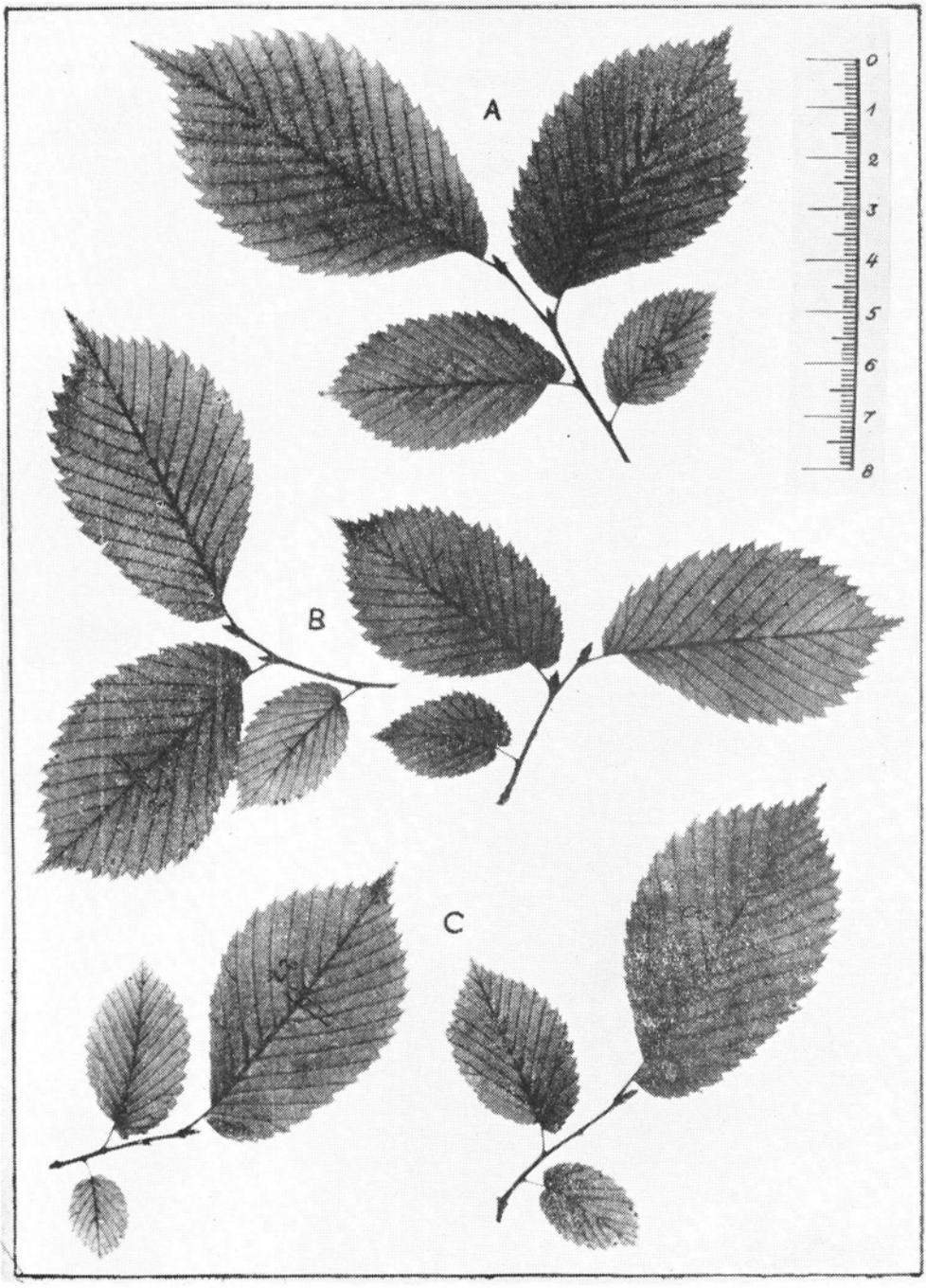


Ryc. 6. Doświadczenie II. Porównanie kształtu liści drugich z gałęzi II do liści z gałęzi „K" (jednostka porównawcza). Dla cechy 7 przedstawiono szereg rozdzielczy; ——— drugie liście „K", — — — — drugie liście z gałęzi II. Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

Fig. 6. Experiment II. Comparison of the shape of the second leaves from branch II with those from branch „K" (comparative unit). Frequency distribution of character 7; ——— second leaves „K", — — — — second leaves from branch II. Characters 1 — 12 as on page 766

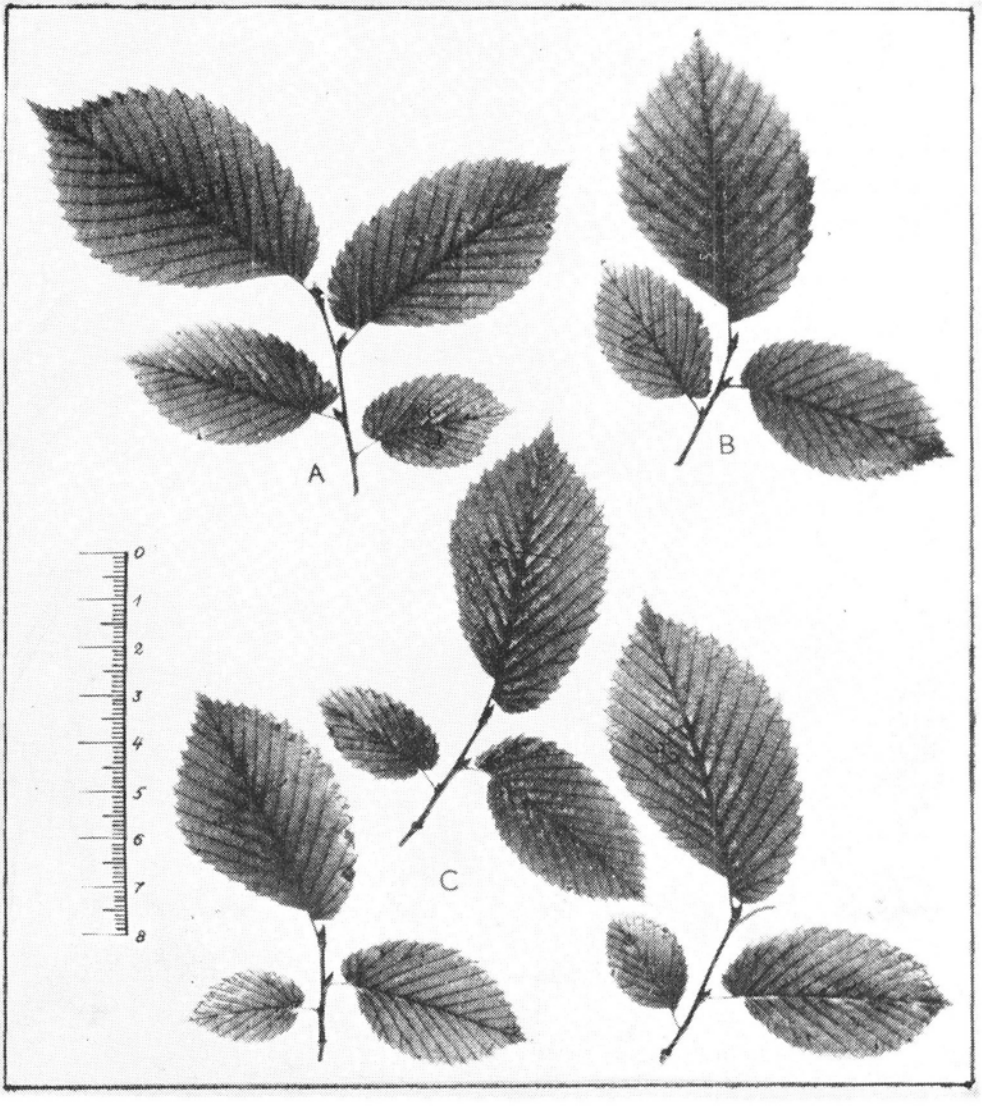
stopni. Nastąpiło to niewątpliwie na skutek oberwania liścia pierwszego. Była to jedyna cecha, która w istotny sposób zmieniła się w liściu drugim pochodzącym z krótkopędu pozbawionego liścia pierwszego. Upodobniła ona nieco liść drugi do pierwszego czyniąc jego podstawę mniej smukłą.

Doświadczenie III. Oberwano ze wszystkich krótkopędów drugi liść (ryc. 1, dośw. III; tablica IB). Na ryc. 7 przedstawiono różnicę między wszystkimi trzema liśćmi, które pozostały na krótkopędach doświadczalnych, a analogicznymi liśćmi na krótkopędach kontrolnych. Z danych tych wynika, że wszystkie liście, z doświadczalnych krótkopędów były nieco mniejsze niż kontrolne (cechy 2 i 3) tak, jakby okaleczenie krótkopędów przez usunięcie z nich drugich liści odbiło się ujemnie na całości



Krótkopędy *Ulmus laevis* Pall. A — krótkopęd czterolistny kontrolny (K). B — dwa krótkopędy, z których usunięto liście drugie (doświadczenie III). C — dwa krótkopędy, z których usunięto liście trzecie (doświadczenie IV).

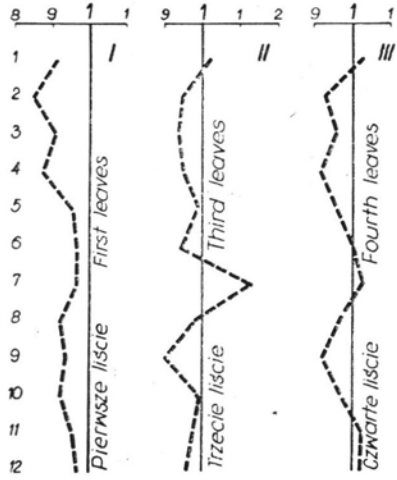
The short shoots of *Ulmus laevis* Pall. A — the control four-leaved short shoots (K). B — two short shoots from which the second leaves were removed (experiment III). C — two short shoots from which the third leaves were removed (experiment IV).



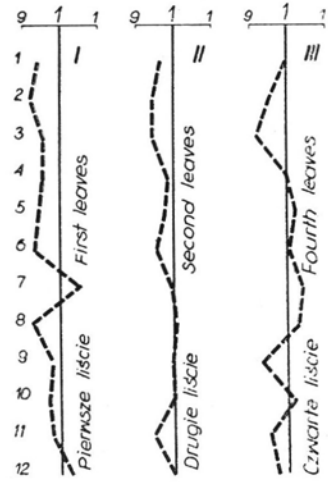
Krótkopędy *Ulmus laevis* Pall. A — krótkopęd czterolistny kontrolny (K). B — normalny krótkopęd trójlistny. C — trzy krótkopędy, z których usunięto liście czwarte (doświadczenie V).

Short shoots of *Ulmus laevis* Pall. A — the control four-leaved short shoot (K). B — a normal three-leaved short shoot. C — three short shoots from which the fourth leaves were removed (experiment V).

krótkopędów. Dotyczyło to jednak głównie blaszek, a nie ogonków (cechy 1 i 9). Oprócz tego u liścia trzeciego, a więc leżącego bezpośrednio nad oberwanym, wystąpiło podobnie jak na ryc. 6 poszerzenie węższego kąta podstawy (cecha 7). Poza tym nie zauważono innych wyraźnych różnic w kształcie.



Ryc. 7



Ryc. 8

Ryc. 7. Doświadczenie III. Porównanie kształtu liści pierwszych (wykres I), trzecich (wykres II) i czwartych (wykres III) z gałęzi III do analogicznych liści z kontrolnych krótkopędów. Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

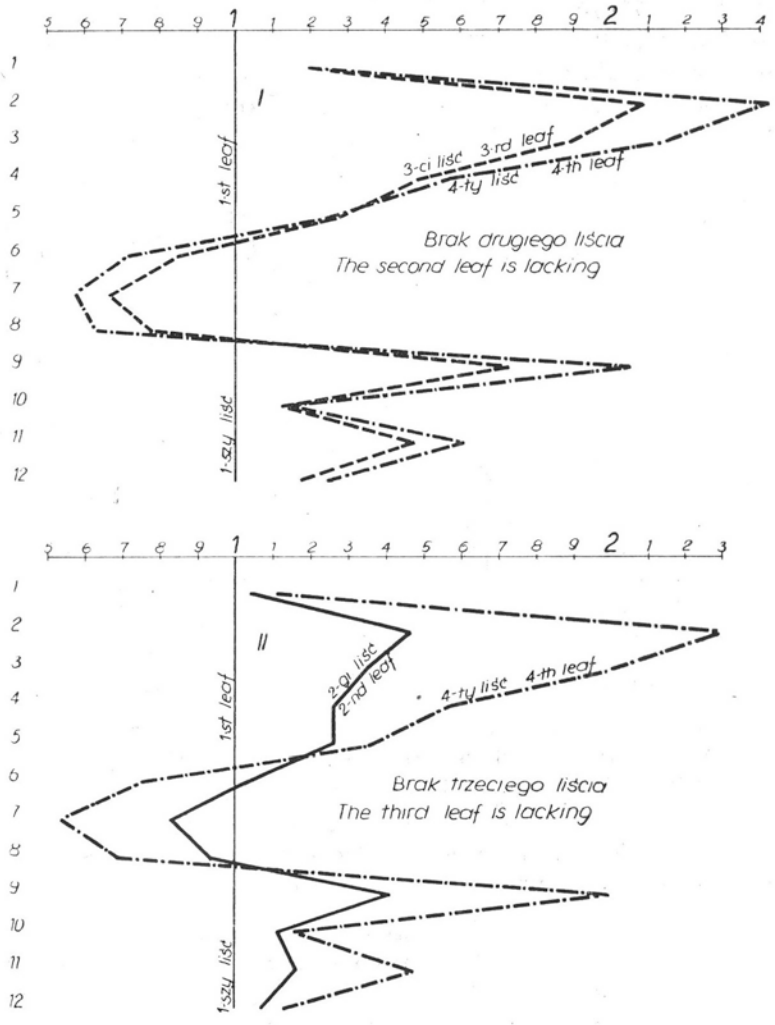
Fig. 7. Experiment III. Comparison of the shape of first leaves (diagram I), third leaves (diagram II), and fourth leaves (diagram III) from branch III with the corresponding leaves on control short shoots. Characters 1 — 12 as on page 766

Ryc. 8. Doświadczenie IV. Porównanie kształtu liści pierwszych (wykres I), drugich (wykres II) i czwartych (wykres III) do analogicznych liści z kontrolnych krótkopędów. Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

Fig. 8. Experiment IV. Comparison of the shape of first leaves (diagram I), second leaves (diagram II) and fourth leaves (diagram III) with the corresponding leaves on control short shoots. Characters 1 — 12 as on page 766

D o ś w i a d c z e n i e IV. Oberwano z krótkopędów trzecie liście (ryc. 1, dośw. IV; tablica IC). W materiale doświadczalnych krótkopędów, na których oberwano trzeci liść zmierzono również, jak w doświadczeniu III, wszystkie pozostałe liście. Jak wynika z ryc. 8 blaszki ich były, tak jak w poprzednim doświadczeniu nieco mniejsze, niż kontrolne, ale w ich kształcie nie zaszły wyraźne zmiany.

Drobne różnice w morfologii liści, o których wspomniano wyżej, ujawniły się tylko dlatego, że zastosowana metoda była precyzyjna. W większości przypadków okazały się one nawet statystycznie nie istotne, zwrócono na nie jednak uwagę, gdyż się stale powtarzały. Żadna z tych róż-



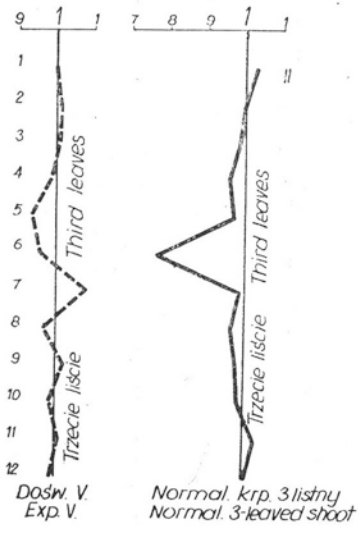
Ryc. 9. Linie wielkości i kształtu liści z krótkopędów, które pozbawiono drugiego liścia (wykres I) i trzeciego liścia (wykres II). Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

Fig. 9. Lines of size and shape of the leaves on short shoots from which the second leaf (diagram I) and the third leaf (diagram II) were removed. Characters 1 — 12 as on page 766

nic nie była tak duża aby można było zauważyć ją bez wykonania pomiarów. Doskonałą ilustracją tego są wykresy na ryc. 9. Są one analogiczne do wykresu na ryc. 3 tylko odnoszą się do krótkopędów, które pozbawiono drugiego (wykres I) i trzeciego (wykres II) liścia. Porównując te wykresy z ryc. 3 widzimy, że usunięcie wymienionych liści nie wywołało żadnych wyraźnych zaburzeń we wzroście i kształcie pozostałych liści. W doświadczeniu III liść trzeci nie stał się pośrednim między

pierwszym a czwartym, ani w doświadczeniu IV liść drugi pośrednim między pierwszym a czwartym. Zupełny brak reakcji morfologicznej na tak wczesne okaleczenie krótkopędu zdumiewa.

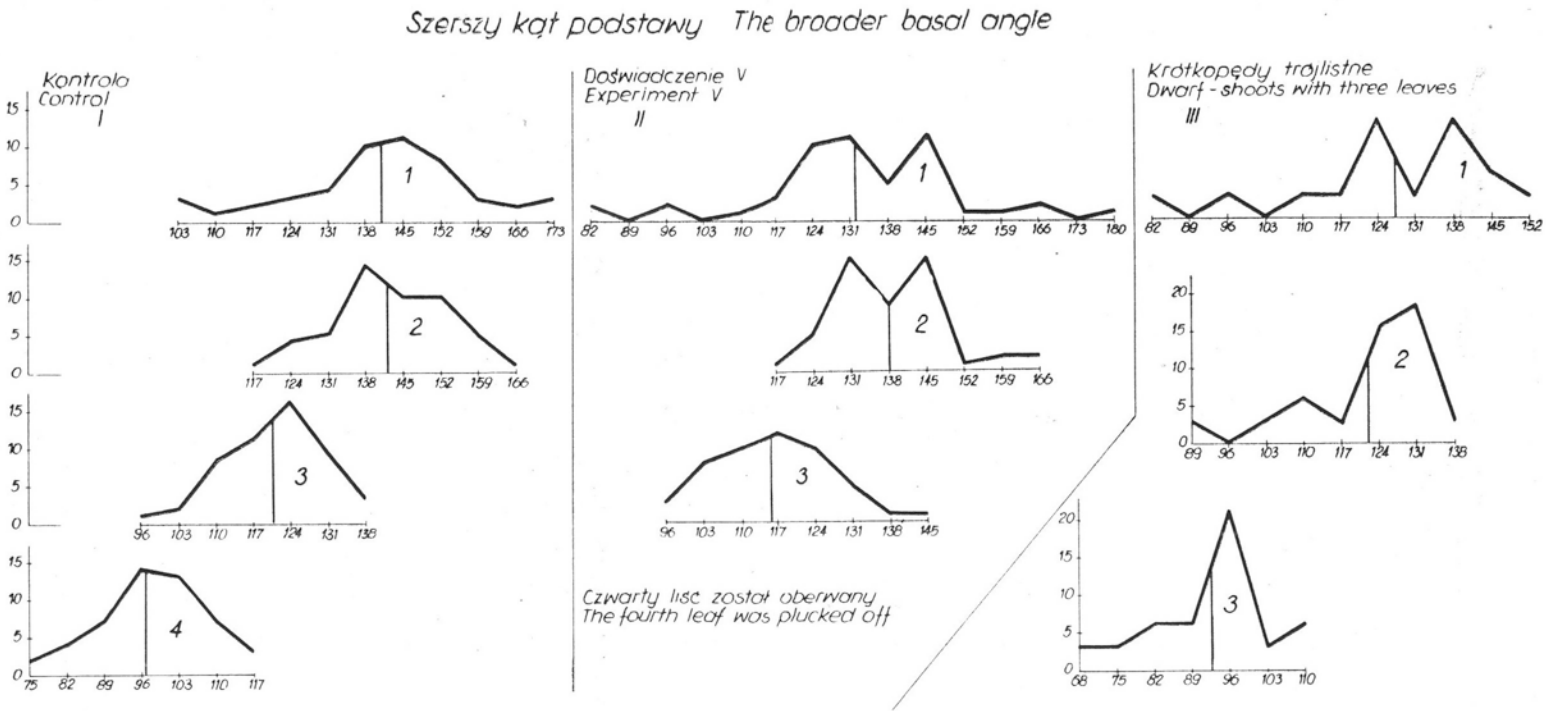
Doświadczenie V. (Ryc. 1; dośw. V). Wyniki tego doświadczenia ilustrują ryciny 10 i 11 oraz tablica II. Doświadczenie polegało na oberwaniu czwartego czyli ostatniego liścia na każdym krótkopędzie razem z towarzyszącym mu pączkiem pachwinowym. Spowodowało to dwie zmiany dotyczące trzeciego liścia: 1. — przyjął on położenie osiowe, jak



Ryc. 10. Doświadczenie V. Wykres I — linia wielkości i kształtu liści trzecich z gałęzi, na której usunięto liście czwarte. Wykres II — linia wielkości i kształtu liści trzecich z normalnych krótkopędów trójlistnych. Jednostką porównawczą na obu wykresach są liście trzecie z kontrolnych krótkopędów czterolistnych. Cechy 1 — 12 jak na str. 752—753

Fig. 10. Experiment V. Diagram I — the line of size and shape of the third leaves on the branch from which the fourth leaves have been removed. Diagram II — the line of size and shape of the third leaves from normal three-leaved short shoots. The third leaves from control four-leaved short shoots serve as the comparative unit in either of thesetwo diagrams. Characters 1 — 12 as on page 766

w normalnych krótkopędach trójlistnych, oraz 2. — nastąpiło u niego nieznaczne zmniejszenie kąta nerwu i szerszego kąta podstawy przy równoczesnym rozszerzeniu węższego kąta, przez co liście te stały się mniej smukłe niż normalne szczytowe (ryc. 10, cechy 6 i 7). Poza tym nie było żadnych różnic między okaleczonymi krótkopędami a liśćmi wyrosłymi na gałęzi kontrolnej. W porównaniu z normalnymi krótkopędami trójlistnymi wyglądały one jednak wskutek szerokiej nasady ostatniego liścia inaczej, tak że bez trudu można było wysegregować je z mieszaniny tych pędów. Liście z normalnych trójlistnych krótkopędów miały wybit-



Ryc. 11. Szeregi rozdzielcze szerszego kąta podstawy kolejnych liści na krótkopędach wiązu szypułkowego. W kolumnie I przedstawiono wartości dla czterech liści (liczby 1—4) krótkopędów kontrolnych, w II przedstawiono wartości dla liści z krótkopędów, z których usunięto czwarty liść, w III przedstawiono wartości dla liści z normalnych krótkopędów trójlistnych.

Fig. 11. Frequency distribution of the wider basal angle of the successive leaves on the short shoots of *Ulmus laevis* Pall. In column I the values for four leaves (numerals 1—4) of the control short shoots are represented; in column II are shown the values for the leaves on the short shoots from which the fourth leaf was removed; column III includes the values for the leaves on normal three-leaved short shoots.

nie smuklejszą podstawę, czym przypominały bardziej szczytowe liście z czterolistnych krótkopędów niż ich trzecie liście.

W związku z powyższą obserwacją nasunęło się pytanie, czy może wszystkie szczytowe liście były do siebie podobne, niezależnie od tego czy wyrosły one na trójlistnych, czterolistnych lub pięciolistnych krótkopędach. Zagadnienie to wyjaśniają dane zestawione na ryc. 11. W kolumnie I przedstawiono szeregi rozdzielcze szerszego kąta podstawy u czterech liści z krótkopędów kontrolnych. Liście pierwszy i drugi były do siebie podobne pod względem tej cechy; tylko pierwszy wykazywał większą zmienność. Liść trzeci miał mniejsze wartości tego kąta, liść czwarty jeszcze mniejsze (por. ryc. 3, cecha 6). Analogicznie zachowywała się ta cecha na krótkopędach z oberwanym czwartym liściem, którego na wykresie wyraźnie brak (kolumna II). Natomiast z kolumny III wynika, że pierwsze liście normalnych krótkopędów trójlistnych były podobne do pierwszych liści z kolumny I i II, trzeci i ostatni z kolumny III do czwartego i ostatniego z kolumny I, zaś liść drugi był u normalnych krótkopędów trójlistnych pośredni między pierwszym a trzecim.

Obserwacje cytologiczne. Brak reakcji na wyżej opisane zabiegi mógł nasunąć przypuszczenie, że podziały mitotyczne w liściach, w czasie wykonywania doświadczeń, były już zakończone. W celu sprawdzenia tego wykonano szereg trwałych preparatów z kolejnych listków wypreparowanych z pąków, które zbierano w okresie od lutego do maja.

Podczas przeglądania preparatów stwierdzono, że już w próbie z lutego trafiały się sporadyczne podziały mitotyczne. W ciągu marca nieliczne tylko komórki znajdowały się w stadium podziałów. Natomiast w kwietniu liczba podziałów mitotycznych w listkach gwałtownie wzrosła. Największą częstotliwość stwierdzono 13.IV, kiedy łuski pąkowe były mocno rozluźnione i 17.IV, w dniu otwarcia się pąków. Na tym właśnie stadium rozwojowym krótkopędów było wykonane opisane wyżej doświadczenie. Dalsza kontrola wykazała, że jeszcze około dwóch tygodni po wyjściu krótkopędów z łusek pączkowych trwały w ich listkach podziały mitotyczne, ale ze słabnącym już nasileniem.

Z przedstawionych wyżej danych wynika, że widocznie w zamkniętym jeszcze pączku liście miały już wyznaczone ramy swego ostatecznego kształtu poza które nie były w stanie wyjść.

DYSKUSJA

U większości naszych drzew liściastych i krzewów oraz u wielu gatunków roślin zielnych istnieje ścisła zależność pomiędzy kształtem liścia a węzłem z którego on wyrasta. Na krótkopędach wiązu zależność ta ma charakter kierunkowy, to znaczy wartości otrzymane z pomiaru cech charakteryzujących kolejne liście na krótkopędzie są coraz większe lub coraz mniejsze.

Na zmiany kształtu liści od węzła do węzła zwracano uwagę już dawniej i zagadnieniu temu poświęcono wiele rozpraw naukowych.

Jedni badacze twierdzili, że morfologiczne zmiany kształtu liści są związane z wiekiem fizjologicznym rośliny (Kranz 1930, Krenke 1940). Inni uważali, że odmienny kształt kolejnych liści na pędzie jest zależny od materiałów pokarmowych dopływających do nich, lecz przypuszczalnie jak twierdził już Goebel (1908) nie chodzi tu „o ilość, ale o jakość materiałów" dostarczanych tworzącemu się liściowi przez roślinę. Twierdzenie Goebla zostało poparte przez następnych badaczy jak: Lundegårdh 1915, Harder & Witsh 1940, Sironval 1949, Ashby 1948. Inna grupa uczonych dowodziła, że kształt i rozmiary organów roślinnych mieszczą się w granicach wyznaczonych im przez geny (Hutchinson 1934, Silow 1939, Hamond 1941, Stephens 1944, 1945), nie negowali oni przy tym pewnego wpływu warunków zewnętrznych.

Prawidłowość i powtarzalność tego zjawiska wskazywałaby na istnienie ścisłego, wzajemnego związku pomiędzy liśćmi na pędzie. Dane zaczerpnięte z literatury i obserwacje autorki świadczą o różnym stopniu tej zależności u poszczególnych gatunków. U *Ipomoea purpurea* (L.) Roth. oberwanie liścia powodowało za każdym razem silniejszy wzrost liścia znajdującego się powyżej (Staszkiewicz 1968). U *Ipomoea coerulea* Koen. ex Roxb. i *Ipomoea hederacea* Jacq. Ashby (1948) stwierdził iż wzrost określonego liścia zależny był od dwóch lub trzech liści znajdujących się poniżej niego. Oberwanie tych liści powodowało powiększenie rozmiarów następnych. W związku z tym Ashby przypuszcza, że rosnące liście działają równocześnie hamująco na inne, wyrastające powyżej. Oddziaływanie to byłoby powodowane, jak przypuszcza przez dyfuzję substancji, która wstrzymuje podziały komórek, albo też przez odciąganie od najmłodszych liści substancji pobudzających podziały. W przypadku wiązu usunięcie konkurencji jednego z liści w czterolistnych krótkopędach nie powodowało silniejszego rozwoju pozostałych liści, mimo że mogły one korzystać ze zwiększonej ilości dopływających pokarmów zarówno mineralnych, jak i asymilatów. Nasuwa to myśl o istnieniu specyficznych substancji kształtotwórczych, znajdujących się w pączkach w czasie tworzenia się zawiązków liściowych, które decydują o kształcie przyszłych liści. Przekonano się jednak, że u wiązu szypułkowego przedwcześnie wypędzone liście, które powinny wyrosnąć dopiero w następnym sezonie kształtem swym wyraźnie odbiegały od normalnie wykształconych. Widać z tego, że osiągnięcie normalnego kształtu wymaga również pewnego określonego czasu.

W czasie badań nad wpływem kwiatostanu żeńskiego na kształt liści u *Betula verrucosa* Ehrh. (Więckowska 1965) stwierdzono, że odpowiednio wczesne usunięcie kotki żeńskiej z krótkopędu odbijało się na kształcie towarzyszących jej liści; zabieg ten wpłynął na upodabnianie

się ich do liści z krótkopędów wegetatywnych. W tym przypadku zmiana w kształcie liści następowała po ukazaniu się ich z pączka, a przyczyna tego leżała w kwiatostanie. Na podstawie doświadczenia wykonanego na krótkopędach wiązu szypułkowego nie udało się wskazać źródła kształtotwórczych substancji liści ani ewentualnego kierunku ich wędrówki.

ZESTAWIENIE WYNIKÓW BADAŃ

Z powyższej pracy wyciągnięto następujące wnioski:

1. Na krótkopędach wiązu istnieje ścisły związek kształtu liścia z węzłem, z którego on wyrasta.

2. Zmiany w kształcie i wielkości liści w obrębie krótkopędu mają charakter kierunkowy. Wartości cech charakteryzujących kolejne liście wzrastają względnie maleją zależnie od węzła krótkopędu.

3. Wpływ usuwania poszczególnych liści na pozostałe liście krótkopędu był nieznaczny. Pierwsze liście pozbawione konkurencji reszty krótkopędu stały się jedynie bardziej skórzaste, ciemniej zabarwione oraz wykazywały większą zmienność pod względem kilku cech. Drugie liście, na skutek usunięcia pierwszych poszerzyły tylko węższy kąt podstawy, nie zmieniając poza tym innych cech. Podobna zmiana zaszła u liści trzecich pozbawionych wpływu drugich, przy czym nastąpiło nieznaczne zmniejszenie rozmiarów blaszek. Liście czwarte nie zareagowały na usunięcie liści trzecich; wystąpiło u nich jednak także zmniejszenie ogólnych rozmiarów. Natomiast liście trzecie po oberwaniu czwartych przyjęły położenie osiowe nie zmieniając kształtu swojej podstawy.

4. Okaleczenie krótkopędu przez usunięcie któregoś z liści nie zmieniało prawdopodobnie charakteru podziałów komórek, które odbywały się w liściach jeszcze po ukazaniu się ich z pączków. Wynika z tego, że kształt tych liści uwarunkowany jest czynnikami genetycznymi dzięki którym w każdym węźle krótkopędu znajdują się specyficzne substancje kierujące podziałem i rozrostem komórek.

Zakład Zmienności Roślin
Instytutu Botaniki PAN

(Wpłynęło dn. 20.5.70 r.)

SUMMARY

The theme discussed was brought to the present author's mind in connection with A. Miłkowska's (1955) observations. That author proved that the leaves on short shoots of *Ulmus laevis* Pall. change in shape as we pass from the base towards the apex of the short shoot they grow on (fig. 3). This directive tendency seemed to indicate that there exist a close connection between the leaf and the nodus from which it grows out and a strong interrelationship among the leaves. To elucidate this supposition experiments were carried out, which followed the scheme submitted in fig. 1. From the branches, appropriately marked, leaves were remo-

ved in a sequence as follows: from branch I — all leaves except the first one growing at the base of the short shoot, from branch II — the first leaf from each four-leaved short shoot, from branch III — the second leaf from each short shoot, from branch IV — the third leaf, and from branch V — the fourth leaf. The short shoots were collected when the leaves were full-grown. The short shoots which did not undergo any treatment served as the control sample and comparative material (Plates I A and II A).

The leaves were investigated according to the twelve characters as follows:

1. Length of petiole
2. Length of blade
3. Width of blade
4. Number of lateral nerves
5. Angle of nerve above the widest part of blade
6. Wider basal angle
7. Narrower basal angle
8. Apical angle
9. Ratio of blade length to petiole length
10. Ratio of length to width in blade
11. Average distance between nerves
12. Position of the widest part in percents of blade length.

The results of experiment I are represented in fig. 4. Basing upon them it was established that the first leaves left solitary on short shoots increased in size but very little. They became leathery, darker in colour, and showed a greater variability (fig. 5).

The results of experiment II are compared in fig. 6. After the removal of the first leaves, the second widened their basal angle, in consequence of which they became less assymetrical.

The response of the third leaves to the removal of the second leaves was similar (experiment III, fig. 7); the leaves decreased slightly in size. The first and fourth leaves (fig. 7) on these short shoots were also measured but they, too, did not show any essential changes except that they decreased slightly in size.

In the fourth leaves, not even the narrower basal angle was established to have become wider (experiment IV, fig. 8). The first and second leaves were also measured in that experiment. It appeared that the deviations visible in fig. 8 are within the limits of error.

On the other hand, the third leaves took an axial position on the short shoots after the removal of the fourth leaves (experiment V, plate II C), but their base did not acquire the slimness which is characteristic of all apical leaves (see figs. 10 and 11).

Besides these biometrical studies on leaves, observations were also carried out on the frequency of occurrence of mitotic divisions in the developing leaves. It was established that during the experiments, i.e. just after the short shoots appeared from buds, there occurred very intensive mitotic divisions in their leaves, so that the leaves were able to change their shape. The treatment applied to the leaves did not at all influence the character of the division of cells. Hence it results that the shape of leaves was decided while the short shoots were still in buds.

Thus, the final shape of the leaves of *Ulmus laevis* Pall. is conditioned genetically and the direct shape-forming factors are most probably found in the buds and act already at the time when the primordia of leaves are formed.

The Laboratory of Plant Variability
of the Botanical Institute of the Polish
Academy of Sciences in Cracow, Poland.

LITERATURA

Ashby E., 1948, Studies in the morphogenesis of leaves. II The area, cell size, and cell number of leaves of *Ipomoea* in relation to their position on the shoot, New Phytologist 47 (2): 177—195.

Goebel K., 1908, Einleitung in die Experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig—Berlin, 1—260.

Hammond D., 1941, The expression of genes for leaf shape in *Gossypium hirsutum* L. and *Gossypium arboreum* L. Amer. J. Bot. 28: 138—150.

Harder R., Witsch H., 1940, Über den Einfluss der Tageslänge auf den Habitus, besonders die Blattsukkulenz und den Wasserhaushalt von *Kalanchoë Blossfeldiana*, Jb. wiss. Bot. 89: 354—411.

Hutchinson J. B., 1934, The genetics of cotton. X. The inheritance of leaf shape in Asiatic *Gossypium*, J. Genet. 28: 437—513.

Jentys-Szaferowa J., 1948—1951, Graficzna metoda porównywania kształtów roślinnych (The graphical method of comparison plants shape), Kosmos „A" 66 (1—3): 346—377.

Jentys-Szaferowa J., 1955, Wielopostaciowość liści drzew i jej przyczyny (Polymorphism of Tree Leaves and its Causes), Acta Soc. Bot. Pol. 24 (1): 207—236.

Jentys-Szaferowa J., 1959, Graficzna metoda porównywania kształtów roślinnych, Nauka Pol. 7 (3): 79—110.

Jentys-Szaferowa J., 1959, Graficzeskij mietod srawnienija rastitielnych form, Żurn. Polsk. Akad. Nauk 4 (1): 9—38.

Jentys-Szaferowa J., 1959, A graphical method of comparing the shapes of plants, Rev. Pol. Acad. Sc. 4 (1): 9—38.

Johannsen W., 1913, Elemente der exakten Erblichkeitslehre mit Grundzügen der biologischen Variationsstatistik, Verl. Gust. Fischer Jena 1—723.

Kranz G., 1931, Zur Kenntnis der wechselnden Blattform der Efeus und ihrer Ursachen, Flora 125: 289—320, Jena.

Krenke N. P., 1940, Tieorija cikliczeskowo starienija i omołożenija, Sjelchozgiz, Moskwa.

Lundegårdh H., 1915, Experimentell-morphologische Beobachtungen, Flora 107: 433—449. Verl. Gust. Fischer Jena.

Miłkowska A., 1955, Z badań biometrycznych nad liśćmi wiązu szypułkowego (*Ulmus laevis* Pall.), Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB 10: 97—120.

Murin A., 1960, Substitution of cellophane for glass covers to facilitate preparation of permanent squashes and smeres, Stain Technology 35 (6): 351—353.

Silow R. A., 1939, The genetics of leaf shape in diploid cottons and the theory of gene interaction, J. Genet. 38: 229—276.

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: 614—623.

Staszkiewicz J., 1968, Obserwacje nad wzrostem liści powojnicy purpurowej *Ipomoea purpurea* (L.) Roth (Investigations on the growth of leaves of *Ipomoea purpurea* (L.) Roth.), Acta Soc. Bot. Pol. 37 (1): 157—172.

Stephens S. G., 1944, The genetic organisation of leaf shape development in the genus *Gossypium*, J. Genet. 46: 28—50.

Stephens S. G., 1945, Genetic survey of leaf shape in New World cottons, J. Genet. 46: 313—330.

Truchanowicz J., 1955, Różnice w kształcie liści drzew z dolnej, środkowej i górnej części korony, Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB 10: 121—163.

Więckowska I., 1965, Wpływ kwiatostanu żeńskiego na kształt liści brzozy brodawkowatej (The influence of the female inflorescence on the from of leaves of *Betula verrucosa* Ehrh), Acta Soc. Bot. Pol. 34 (2): 273—286.