

RUCHY HELIOTROPOWE ORGANÓW ROŚLINNYCH I ICH ZNACZENIE W PRODUKTYWNOŚCI ROŚLIN

Heliotropic plant organ movements and their influence on plant productivity

Jan BIAŁCZYK, Zbigniew LECHOWSKI

Summary. In natural conditions of the environment leaves of numerous plant species respond to the action of vectorial light by the specific ability of rapidly changing their spatial orientation. In general, reactions of this kind are identified as heliotropic (solar tracking). Periodical rapid changes in the position of the leaf blade in relation to the stem and the horizontal plane are associated with the directed action of blue light, the movement itself is brought about by changes of turgor in motor cells of pulvini (*Fabaceae*) or specialized cells in certain parts of the petiole and the adjacent leaf blade (*Malvaceae*). Changes in the spatial orientation of the leaf blade and its movement are correctly described by the value of cosinus of the angle between the direction of incidence of solar radiation and the vector perpendicular to the leaf blade ($\cos i$). Basing on this criterion, two kinds of this type of movement reaction were differentiated: diaheliotropism and paraheliotropism. Leaves of plants with the diaheliotropic orientation preserve a constant value of about 1. In morning hours an advancement occurs in the spatial orientation of leaves while in afternoon hours a slight lagging appears in relation to the angle of incidence of solar radiation (about 12° – 15°). Leaves of the paraheliotropic type of the spatial orientation demonstrate the ability of modifying the $\cos i$ value within the range from 0 to 1. In this case the decisive role is played by the resultant of the action of ambient environmental factors while the momentary spatial orientation of leaf blades permits the maximum absorption of solar energy by plants, or its considerable limitation. Rapid movements of leaves make it possible to respond to changes of such factors of the environment as light intensity, temperature, or accessibility of water. Changes in the orientation of leaves periodically modify the intensity of both, the photosynthetical processes and the transpiration, and hence, in longer time intervals affect the productivity of plants. Experimental data suggest that plants of diaheliotropic orientation of leaves can increase the absorption of solar energy by 30–40% compared with plants of a fortuitous angle of leaf orientation. The paraheliotropic movements constitute an important mechanism of adaptation of plants to life in habitats of periodically unfavourable conditions (protection against strong solar irradiation and, in consequence, against the destruction of the photosynthetic apparatus, excessive transpiration, and overheating of leaves). These two types of movement affect the productivity of plants, the more so as in numerous plant species they may appear alternatively in different hours of the day. On the basis of rather insufficient information available so far, the article also contains current hypotheses concerning the mechanism of the movement, means of perceiving the light signal, and its transmission and transduction, which account for changes in the turgor of cells responsible for the spatial orientation of leaf blades.

Key words: heliotropism, leaf movement, plant productivity

Dr Jan Białczyk, dr Zbigniew Lechowski, Zakład Fizjologii i Biologii Rozwoju Roślin Uniwersytetu Jagiellońskiego, Al. Mickiewicza 3, 31–120 Kraków

W naturalnych warunkach środowiska, liście wielu gatunków roślin wykazują specyficzną zdolność do szybkiej zmiany orientacji przestrzennej blaszek liściowych w odpowiedzi na

działanie bodźców zewnętrznych. Zmieniające się w czasie położenie liści w stosunku do łodygi i płaszczyzny poziomej blaszki liściowej jest kontrolowane poprzez zmiany turgoru komórek

motorycznych w poduszczykach liściowych lub w partiach komórek miękiszowych ogonka liściowego bezpośrednio przylegających do blaszki liściowej. Pewną komplikację w klasyfikacji ruchów liści wywołanych zmianami turgoru w określonych partiach komórek stanowi fakt, że zależą one od działania różnego typu bodźców zewnętrznych, uruchamiających w efekcie odmienny łańcuch transdukcji bodźca, a także, że często występują one u tych samych gatunków równocześnie. Wśród ruchów wywołanych zmiennym w czasie stanem turgescencji pewnych partii komórek można wyróżnić trzy główne rodzaje: a) ruchy nyktynastyczne będące odpowiedzią wynikającą ze współdziałania dobowych rytmów światła i ciemności oraz wewnętrznego zegara biologicznego; b) ruchy sejsmonastyczne indukowane działaniem bodźca mechanicznego oraz c) ruchy heliotropowe będące odpowiedzią na zmieniający się w ciągu dnia kąt padania promieni słonecznych [8, 13, 14, 64]. Dwa pierwsze wymienione typy ruchu opisano szeroko we wcześniej publikowanych artykułach [2, 3].

W porównaniu z ruchami nyktynastycznymi czy sejsmonastycznymi, ruchy heliotropowe liści zostały do tej pory znacznie słabiej poznane i opracowane. W wielu wcześniejszych publikacjach stosowano na ich określenie terminy: „helionastia” lub „heliotroponastia” [11]. Z uwagi na charakter ruchu opartego na zmianach turgoru, a także percepcję kierunkowo działającego bodźca świetlnego, obydwa terminy nie zostały utrzymane we współczesnej literaturze. Termin „helionastia” sugeruje reakcje na niekierunkowo działający bodziec, natomiast „heliotroponastia” kojarzy się raczej z odpowiedzią organu roślinnego na kierunkowo działający bodziec, sugerując jednak odpowiedź typu wzrostowego. Ruch heliotropowy stanowi więc jedyny przykład tropizmu w świecie roślin wyższych gdy za reakcję na kierunkowo działający bodziec nie są odpowiedzialne efekty typu wzrostowego, a wyłącznie zmiany turgoru [9]. Zmiany orientacji blaszki liściowej i jej ruch dobrze charakteryzuje cosinus kąta zawartego pomiędzy kierunkiem pa-

dania promieni słonecznych, a wektorem prostopadłym do blaszki liściowej ($\cos i$). W oparciu o to kryterium wyróżniono dwa podtypy ruchów: diaheliotropizm i paraheliotropizm. U liści wykazujących ruch diaheliotropowy wartość $\cos(i)$ nie ulega zasadniczym zmianom i wynosi około 1, w tym przypadku nie występuje związanie lub zagięcie blaszki liściowej. W czasie dziennego ruchu następuje w godzinach rannych wyprzedzenie w orientacji liści, a w godzinach popołudniowych nieznaczne opóźnienie w stosunku do kierunku padania promieni słonecznych. Liście o paraheliotropowym typie orientacji wykazują zdolność modyfikacji wartości $\cos(i)$ w zakresie od 0 do 1 [13, 18, 37, 42, 50, 60]. W tym przypadku decydujący wpływ wywiera wypadkowa działających czynników środowiskowych, a orientacja liścia umożliwia maksymalną absorpcję energii słonecznej lub jej ograniczenie [11, 22, 24, 37, 50].

Na podstawie badań przeprowadzonych na gatunkach roślin nie wykazujących zdolności do ruchu heliotropowego stwierdzono, że kąty ułożenia ich liści w stosunku do wektora światła słonecznego przyjmują różne i przypadkowe wartości [13, 40]. Szybkie ruchy liści umożliwiają odpowiedź na zachodzące w środowisku zewnętrznym zmiany takich czynników jak: natężenie światła, temperatura czy dostępność wody [33, 36, 47, 50]. Zmiana w orientacji liści modyfikuje okresowo zarówno natężenie procesu fotosyntezy jak i transpiracji, a poprzez to w dłuższym okresie czasu w istotny sposób określa produktywność roślin. Zdolność heliotropowej zmiany w przestrzennej orientacji liści występuje u gatunków reprezentujących zarówno C₃ jak i C₄ fotosyntetyczną drogę redukcji CO₂, jak również nie wykazuje zależności od ich taksonomicznych powiązań.

W dotychczasowych badaniach ruchy heliotropowe były szczegółowo analizowane zaledwie u kilku gatunków należących do rodzin: *Asteraceae*, *Fabaceae* i *Malvaceae*, ale ich występowanie wykazano także u szeregu gatunków należących do innych rodzin (*Aizoaceae*, *Amaranthaceae*, *Boraginaceae*, *Capparidaceae*,

Euphorbiaceae, Martyniaceae, Nyctaginaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Solanaceae i Zygophyllaceae) [8, 13, 32, 40, 45, 47, 51, 57].

DIAHELIOTROPOWE RUCHY LIŚCI

W diaheliotropowym ruchu liści prostopadłe ustawienie ich powierzchni do wektora promieni słonecznych umożliwia im maksymalne wykorzystanie energii słonecznej. Z drugiej strony, nadmierna absorpcja energii słonecznej może wywoływać niekorzystne skutki poprzez: wzrost temperatury liścia, bardziej intensywny proces transpiracji, a w skrajnych przypadkach nawet inaktywację procesu fotosyntezy [47, 50, 34]. Na podstawie rezultatów licznych badań wykazano, że przestrzenna orientacja liści może być z różną dokładnością dostosowana do wektora promieni słonecznych [1, 7, 24, 45, 53, 60, 62]. Wynika z nich także, że w przypadku tego typu ruchu aktywność fizjologiczną wywołuje wyłącznie światło niebieskie [10, 49, 58, 60]. Stosowano w dotychczasowych badaniach szeroki zakres światła niebieskiego, jednak bez precyzyjnego określenia widma czynnościowego. Jedynie w przypadku ruchu liści *Oxalis oregano* wykazano, że światło czynne obejmuje zakres od 440 do 490 nm [5]. Działające kierunkowo światło niebieskie może podlegać recepcji w różnych strukturach liścia i zależy od gatunku rośliny: a) w poduszczykach liściowych 1° lub 1° i 2° (np. u szeregu przedstawicieli rodzin Oxalidaceae i Fabaceae [10, 49, 58]; b) w poduszczykach i ogonku liściowym (np. *Melilotus indicus*) [46, 64] oraz c) w większych promieniście ułożonych wiązkach przewodzących (lub w ich bezpośrednim sąsiedztwie u niektórych gatunków z rodziny Malvaceae (np. *Malva neglecta*, *Lavatera cretica*) [28, 47, 48, 49]. W postulowanym sposobie recepcji kierunkowo działającego światła niebieskiego występują jednak istotne różnice. Wynikają one zarówno ze sposobu powstawania zróżnicowanego gradientu światła w komórkach, w zależności od budowy anatomicznej organów receptorowych, a także transdukcji sygnału świetlnego oraz reakcji ru-

chowej liści. Wydaje się więc celowe omówienie przestrzennej orientacji liści w warunkach kierunkowo działającego światła niebieskiego oddzielnie dla poszczególnych typów.

W rodzinie Fabaceae diaheliotropową reakcję ruchową liści szczegółowo badano u *Lupinus succulentus* i *Lupinus arizonicus* [20, 58, 60, 62] (liście dłoniasto-złożone), u *Macroptilium atropurpureum* [36, 37, 44, 53], *Glycine max* [10] i *Phaseolus vulgaris* [64] (liście 3-listkowe). Kierunkowo działające światło niebieskie jest u tych gatunków absorbowane przez komórki motoryczne górnych powierzchni poduszczyków liściowych 1° i 2°. Listki reagują wówczas wykazując niezależną orientację przestrzenną, a wzajemne przekazywanie sygnału świetlnego pomiędzy sąsiadującymi poduszczykami liściowymi jest minimalne, ponieważ posiadają one własny system fotorecepcji, umożliwiający samodzielne określenie wektora działającego bodźca świetlnego oraz ich indywidualną orientację przestrzenną [58, 64]. Percepcja bodźca świetlnego następuje w tym przypadku w obrębie około 4 warstw komórek motorycznych subepidermalnej górnej partii poduszczyki liściowej. Oświetlenie kierunkowo działającym światłem przeciwległej dolnej części poduszczyki liściowej wywoływało słabą lub całkowity brak reakcji ruchowej liścia [58, 60]. W warunkach naturalnych liście *Lupinus arizonicus* i *L. succulentus* wykazują ustawienie wyprzedzające w godzinach przedpołudniowych o kąt około 15° i o podobną wartość opóźnienie w godzinach popołudniowych, w stosunku do wektora promieni słonecznych [13, 20, 58, 60, 62]. Okres bezpośrednio po wschodzie słońca, wynoszący około 1 h obejmuje fazę lag, podczas której liść pozostaje poza kierunkiem wektora promieni słonecznych i dopiero po tym okresie występuje właściwa faza ruchu [13, 62]. U tych roślin po wyłączeniu światła ruch liści może być kontynuowany jeszcze przez okres 1 h [49]. Wynik ten sugeruje, że w naturalnych warunkach okresowe zachmurzenie nie prowadzi do zaburzenia normalnego cyklu ruchu [64]. Interesujące jest także zróżnicowanie wartości progowej kąta pada-

nia promieni słonecznych dla reakcji ruchowej poduszcerek liściowych 1° i 2° . Dla poduszcerek 1° wartość progowa kąta dla percepcji kierunkowo działającego bodźca wynosi od około 0° do 20° , podczas gdy dla poduszcerek 2° występuje odpowiednio pomiędzy 20° - 70° . Szybkość ruchu liścia wynosi około 15° h^{-1} , co umożliwia utrzymanie odpowiedniego kąta w stosunku do zmieniającego się w ciągu dnia wektora światła słonecznego [58, 60, 64]. Budowa anatomiczna poduszczerki liściowej może także w istotny sposób wpływać na percepcję kierunkowo działającego bodźca świetlnego, modyfikując diaheliotropową odpowiedź liści. Dobrym przykładem jest liść *Phaseolus vulgaris* [64]. Górna, wrażliwa i odpowiedzialna za fotorecepcję powierzchnia poduszczerki liściowej, może w wyniku zmiany orientacji blaszek liściowych wraz ze zmianą kierunku padania promieni słonecznych ulegać zacienieniu, modyfikując przez to indywidualną odpowiedź listków oraz całego liścia. Budowa strukturalna poduszczerki liściowej roślin heliotropowych należących do rodziny *Fabaceae* [58] jest w zasadzie podobna do występujących u roślin nyktynastycznych [2, 43]. Zasadniczą różnicę stanowi jednak miejsce percepcji bodźca świetlnego. U roślin heliotropowych wrażliwa na bodziec jest wyłącznie górna, subepidermalna część poduszczerki liściowej, a zmiany turgoru i objętości komórek w tej części decydują o stopniu jej krzywizny i odpowiedzi na kierunek światła. Komórki dolnej warstwy nie reagują na bodziec świetlny znaczącymi zmianami objętości [42, 58]. Wzrost turgoru i objętości komórek motorycznych, podobnie jak w przypadku ruchów nyktynastycznych, wiąże się prawdopodobnie także w tym przypadku z aktywnym transportem jonów K^+ , stowarzyszonym z transportem innych jonów, głównie Cl^- oraz osmotycznym przepływem wody [62].

Inny rodzaj percepcji kierunkowo działającego bodźca świetlnego obserwowano u *Melilotus indicus* [46, 64]. Selekttywne napromienianie poduszczerki liściowych 1° i ogonka liściowego wywoływało reorientację listków, po-

mimo zaciemnienia blaszek liściowych. Użyty skany rezultat sugeruje, że światło absorbowane przez ogonek i poduszczerki liściowe 1° może podlegać preferencyjnie transmisji do bardziej reaktywnych górnych powierzchni poduszczerki 2° . Prawdopodobne wydaje się również, że zamiast bezpośredniej transmisji światła następuje transport produktów wtórnych łańcucha reakcji, indukowanej jego działaniem. Wyjaśnienie przedstawionych hipotez wymaga jednak dalszych eksperymentalnych badań.

W rodzinie *Malvaceae* (*Malva neglecta*, *Lavatera cretica*) reprezentującej trzeciej z wymienionych sposobów percepcji wektorowego bodźca świetlnego, orientacja liści w słoneczny dzień nie odbiegała od kierunku padania promieni słonecznych więcej niż o 12° [61]. Przeniesienie roślin tej grupy do ciemności natychmiast przerywa ruch. Zaciemnienie jedynie ogonka liściowego nie wywierało wpływu na stopień orientacji blaszki liściowej. Wynika z tego, że za percepcję bodźca świetlnego odpowiedzialna jest blaszka liściowa [47, 49, 61]. Poprzez selektywne zaciemnianie blaszki liściowej [48] wykazano, że miejsce percepcji bodźca jest związane z głównymi wiązkami przewodzącymi, a nie międzywiązkową powierzchnią blaszki liściowej. Wybiórcze zaciemnienie głównych wiązek przewodzących ogranicza wrażliwość liści na kierunek padającego światła. Taki rezultat pozwala sądzić, że wrażliwy system receptory wymaga udziału wszystkich większych wiązek przewodzących, pomimo że $\cos(i)$ może być w przypadku poszczególnych wiązek przewodzących różny [47]. Rozmiar reakcji ruchowej liścia zależy zarówno od wartości PFD^* jak i kąta padania światła z maksimum przy około 40° - 45° . Wzrost kąta padania światła obniża efektywną odpowiedź, co tłumaczy się zwiększonym wówczas odbiciem światła od górnych

*Wykaz stosowanych skrótów: F_m - fluorescencja maksymalna, F_o - fluorescencja przemijająca, F_v - fluorescencja różnicowa ($F_v = F_m - F_o$), PAR - promieniowanie fotosyntetycznie aktywne, PFD - gęstość strumienia fotonów, PS - fotosystem, ψ_w - potencjał wodny.

powierzchni wiązek przewodzących. W optymalnych warunkach szybkość ruchu liści *Lavatera cretica* może wynosić około $90^{\circ} \text{ h}^{-1}$ [48]. Główne wiązki przewodzące liścia wykazują zarówno strukturalną jak i funkcjonalną polarność w blaszce liściowej. Duże wiązki przechodzą z końcowego odcinka blaszki do ogonka liściowego, łącząc się w jedną centralnie ułożoną wiązkę, będącą jednocześnie miejscem odbioru kilku sygnałów świetlnych. Diaheliotropowa odpowiedź liścia jest poprzedzona wektorowym wzbudzeniem fotoreceptora zlokalizowanego w pobliżu (lub w) promieniście ułożonych w blaszce głównych wiązek przewodzących [47, 48, 49]. Odpowiedź ruchowa wywołana jest natomiast zmianami turgoru w przylegających do blaszki komórek ogonka liściowego [47]. U *Lavatera cretica* i *Malva neglecta* odcinek ogonka liściowego około 2–3 mm przylegający do blaszki i około 0.5 mm w obrębie blaszki liściowej, grupuje komórki zdolne do zmian turgoru w odpowiedzi na bodziec świetlny [30, 47]. Budowa strukturalna tej partii liścia, w związku z promienistą symetrią umożliwia jej wielokierunkowe wygięcie [16, 17, 47]. Epiderma, chlorenchyma, peryferyczna kolenchyma i parenchyma w warstwie korowej tworzą promienistą pochwę wokół wiązkowego rdzenia. Ściany komórkowe epidermy i kolenchymy zawierają alternatywnie grube i cienkie elementy strukturalne, stanowiące mechaniczny szkielet, zachowujący jednak swoją elastyczność i zdolność wygięcia [63]. Ściany komórek chlorenchymy i parenchymy są natomiast cienkościenne oraz wykazują przewodzącą podłużną orientację mikrofibryli w odniesieniu do osi ogonka liściowego. Taka budowa zezwala na zachowanie zdolności do szybkich i odwracalnych zmian objętości. Reakcją na kierunkowo działające światło jest odpowiednie wygięcie ogonka liściowego, jako wynik równoczesnej ekspansji komórek turgorowych oraz kontrakcji zlokalizowanych po przeciwległej stronie [2, 48]. Funkcjonalnie wrażliwy fragment ogonka liściowego *Lavatera cretica* wykazuje zarówno strukturalne [47, 49] jak i funkcjonalne różnice w odniesieniu do poduszek li-

ściowych przedstawicieli rodziny *Fabaceae* [29]. Główne różnice dotyczą: a) braku dwubocznej symetrii występującej u przedstawicieli rodziny *Fabaceae*, związanej z przeciwległą orientacją tkanek motorycznych (prostownik i zwieracz) [2, 43]; b) dużej u *Lavatera cretica* różnorodności tkanek parenchymatycznych oraz c) braku typowych tkanek motorycznych charakterystycznych dla poduszek liściowych, a wystąpieniem odmiennego anatomicznie i strukturalnie kompleksu. Napromieniowanie wiązek przewodzących światłem kierunkowym prowadzi do reakcji ruchowej, niezależnie od tego czy są one poddane działaniu światła od górnej czy dolnej ich powierzchni. Zmiana kierunku napromieniowania wywołuje jednak diametralnie odmiennie efekty w obrębie tej samej partii komórek efektorowych [29]. Komórki te ulegają wydłużaniu w przypadku napromieniowania górnych powierzchni wiązek przewodzących, a przeciwną reakcję ich kurczenia indukuje kierunkowe oświetlenie od dolnej strony wiązek przewodzących. W obydwu przypadkach wzbudzeniu podlega prawdopodobnie ten sam system fotorecepcji, uruchamiając reakcję wygięcia ogonka liściowego prowadzącą do reorientacji blaszki liściowej do pozycji prostopadłej do wektora światła. W przypadku kierunkowego napromieniowania od dolnej strony powierzchni wiązki, ruch liścia występuje bez fazy lag i prowadzi do wygięcia liścia w kierunku dolnym [29, 47, 55]. Przeciwstawne efekty wywołuje napromieniowanie kierunkową wiązką od strony górnej, występuje jednak wówczas około 1 h faza lag oraz przeciwstawne wygięcie liścia. Opisana powyżej reakcja jest, jak się wydaje, raczej specyficzna gatunkowo, ponieważ odwrotną zależność na kierunkowo działające światło obserwowano np. u *Stachys silvatica* [14].

Szczególną cechą liści gatunków rodziny *Malvaceae* jest ich nocna reorientacja, umożliwiająca przyjęcie konfiguracji przestrzennej wyprzedzającej nadejście wschodu słońca [49]. W czasie nocnej reorientacji zaznaczone są wyraźnie trzy fazy. Pierwsza rozpoczyna się natychmiast po zachodzie słońca gdy blaszki li-

ściowe zwrócone są w kierunku zachodnim. W fazie tej następuje wyrównanie turgoru w przeciwległych partiach komórek efektorowych, prowadząc do ustawienia blaszki i ogonka liściowego w jednej płaszczyźnie (47, 48, 49). W kolejnej fazie trwającej przez okres kilku godzin ustalona wcześniej pozycja liścia nie ulega zmianie. Wydaje się prawdopodobne, że czas trwania fazy ustabilizowanej jest kontrolowany poprzez działanie wewnętrznego zegara biologicznego i u jednej rośliny jest we wszystkich liściach zbliżony. W fazie trzeciej następuje reorientacja liści, wyprzedzając kolejny wschód słońca. Na orientację przestrzenną liści w tym etapie wywiera wpływ kierunek padania promieni słonecznych w okresie 3–4 dni poprzedzających wschód słońca. Jak się postuluje, informacja ta ma charakter fototropiczny i jest przez rośliny zachowana przez okres 3–4 dobowych cykli, pomimo przemieszczenia ich na ten okres do warunków ciemności lub fotoperiodycznego niekierunkowego napromieniowania. Tak więc pomimo, że reorientacja liści zachodzi w całkowitej ciemności, jej zależność od uprzednio działającego wektora światła jest określana jako nocna część dziennego fototropizmu. W eksperymentach, w których rośliny obracano o 180° , ich liście podczas nocnego ruchu orientowały blaszki liściowe do pozycji pierwotnie wyprzedzającej kierunek padania promieni słonecznych i wymagały kilku dni adaptacji dla ustalenia nowej, wyprzedzającej wschód słońca orientacji liści [49]. Nocna reorientacja liści była również obserwowana u *Lupinus arizonicus* [62] i u *Macroptilium atropurpureum* [53], ale brak jest obecnie bardziej szczegółowych informacji dotyczących tej fazy ruchu.

HIPOTETYCZNY MECHANIZM PERCEPCJI ŚWIATŁA KIERUNKOWEGO ORAZ SYSTEMÓW KONTROLI RUCHÓW HELIOTROPOWYCH LIŚCI

Heliotropowe reakcje ruchowe liści charakteryzuje wysoka precyzja w dostosowaniu orientacji ich blaszek liściowych do występują-

cego w środowisku kierunku padania promieni słonecznych. Z szerokiego spektrum światła słonecznego, aktywność fizjologiczną w sterowaniu i kontroli tych procesów wykazuje wyłącznie światło niebieskie (BL). Ograniczony zasób informacji nie pozwala obecnie na wyjaśnienie skomplikowanego sposobu percepcji światła kierunkowego, jego transmisji oraz transformacji bodźca prowadzącej do heliotropowej odpowiedzi. Wyniki dotychczasowych badań doprowadziły jedynie do sformułowania odmiennych hipotez tłumaczących percepcję światła u przedstawicieli dwóch rodzin: *Fabaceae*, posiadających typową budowę poduszeczki liściowej oraz *Malvaceae*, o odmiennej strukturze aparatu efektorowego.

U przedstawicieli rodziny *Fabaceae* wykazano, że zmiana kąta padania promieni słonecznych aktywuje system fotoreceptorowy w komórkach górnej części poduszeczki. W tym przypadku postuluje się powstawanie gradientu światła wewnątrz poduszeczki liściowej. Gradient światła może być tworzony zarówno na poziomie komórkowym jak również tkankowym. Budowa strukturalna poduszeczki liściowej może być włączona w tworzenie w niej gradientu kierunkowo działającego światła niebieskiego. Odpowiedź ruchowa liści na kierunek padania światła może być wynikiem jego różnicowej absorpcji:

a) w samym wnętrzu komórki poprzez ewentualne nierównomierne rozmieszczenie fotoreceptora w jej wnętrzu. Jednak w oparciu o sugestie Vogelmann [58] można przypuszczać, że występuje minimalne prawdopodobieństwo asymetrycznego rozmieszczenia fotoreceptora w komórce;

b) w wielowarstwowej strukturze poduszeczki liściowej mogą występować efekty soczewkowe, powstające w wyniku transmisji światła poprzez warstwę komórek epidermy. Takie zorganizowane wiązki światła mogłyby być kierowane na wewnętrzne kompartmenty komórek motorycznych, tworząc różnicowe gradienty w ich obrębie [23]. Skąpe informacje wskazują, że w niektórych liściach komórki epidermalne peł-

nią rolę soczewek ogniskujących światło, które następnie zostaje transmitowane do głębiej położonych warstw [6, 23, 59]. Występująca wówczas absorpcja, jak i rozproszenie światła przez struktury komórkowe, tworzyłaby w obrębie samej komórki lub warstw komórek gradient czystelnie informujący o kierunku działania światła. Zróżnicowane kształty i rozmiary komórek, różne ich elementy strukturalne, obecność barwników itp. tworzą strukturę o dużych powikłaniach optycznych. Wyniki badań uzyskane nad efektem soczewkowym światła w komórkach motorycznych poduszek liściowych *Lupinus succulentus* wykazały jednak, że z uwagi na budowę epidermy ich udział w tworzeniu gradientu światła nie ma większego znaczenia. Alternatywny mechanizm percepcji światła kierunkowego może być związany z różnicową jego absorpcją w kolejnych warstwach komórek motorycznych. Efekt ten polega na kierunkowej transmisji światła i zmianie jego gradientu [10];

c) gradient taki może powstawać także w następstwie cieniającego działania poprzecznych ścian komórkowych. Różnicowa absorpcja światła wewnątrz komórki wydaje się być bardzo prawdopodobna. Fotoreceptor światła niebieskiego kontrolujący wiele procesów fizjologicznych jest zlokalizowany w plazmolemie lub ektoplazmie. Takie jego rozmieszczenie wraz z efektem cieniającym, wywieranym przez poprzeczne ściany komórkowe, daje możliwość tworzenia specyficznego gradientu światła, zmieniającego się w ciągu dnia wraz ze zmianą kierunku padania promieni słonecznych. Różnicowa absorpcja światła wzdłuż podłużnych i poprzecznych ścian komórkowych była postulowana przez Zurzyckiego i Lechowskiego [67] w przypadku dichroicznie zorientowanego fotoreceptora światła niebieskiego, kontrolującego ruchy chloroplastów w komórkach wielu gatunków roślin wyższych. Podobny mechanizm, uwzględniający jednak efekty rozproszenia światła w komórce mógłby być ewentualnie rozpatrywany w przypadku ruchów liści, sterowanych kierunkowo działającym światłem niebieskim.

Odmienne niż u omawianych powyżej gatunków z rodziny *Fabaceae*, liście *Lavatera cretica* [49] (*Malvaceae*) zmieniają przestrzenną orientację ich blaszek pod wpływem działania światła spolaryzowanego, a rozmiary tej reakcji zależą także od płaszczyzny polaryzacji jego wektora elektrycznego. Na tej podstawie sugeruje się anizotropową orientację fotoreceptora światła niebieskiego w komórce. Wydaje się również, że u tego gatunku ewentualne soczewkowe efekty komórek epidermalnych mogłyby, poprzez kierowanie skoncentrowanych wiązek światła na asymetrycznie rozmieszczone cząsteczki fotoreceptora wewnątrz komórek receptorowych, ułatwić rozpoznawanie kierunku i rodzaju polaryzacji światła [29, 30, 31]. Postuluje się ponadto, że cząsteczki fotoreceptora nie są zlokalizowane wzdłuż subepidermalnej płaszczyzny, ale raczej w obrębie komórkowej warstwy cytoplazmy w płaszczyznach poprzecznych w stosunku do dłuższej osi wiązki przewodzącej [30]. Przy takim rozmieszczeniu fotoreceptora mogłoby wystąpić zróżnicowanie stanu wzbudzenia w przeciwnych biegunach komórki. Pewnym argumentem wzmacniającym przedstawioną hipotezę są obserwacje blaszki liściowej podczas ruchu diaheliotropowego. W ustalonych warunkach świetlnych, blaszki liściowe nie utrzymują trwale prostopadłej pozycji do kierunku działania światła, ale wykazują orientację przestrzenną zbliżoną do niej w wyniku ciągłej oscylacji. Koncepcja dichroicznej orientacji cząsteczek fotoreceptora była postulowana na podstawie odmiennych efektów działania światła liniowo spolaryzowanego o różnych wektorach elektrycznych [31]. Liniowo spolaryzowane światło z wektorem elektrycznym wiążącym równoległe do długiej osi wiązki przewodzącej było dwukrotnie bardziej efektywne w kontrolowaniu ruchu, w porównaniu z działaniem światła spolaryzowanego o wektorze elektrycznym prostopadłym.

Odmienne koncepcja wyjaśniająca działanie światła kierunkowego u *Lavatera cretica* została zaproponowana przez Fisher i Fisher [16]. Podstawę jej stanowi przyjęcie założenia, że kierun-

kowo działające światło prowadzi do zróżnicowania natężenia fotosyntezy. W obrębie komórek floemu obserwowano asymetrię w rozmieszczeniu ziarn skrobi. Kierunkowo działające światło byłoby odpowiedzialne za powstawanie gradientu produktów fotosyntezy w poprzek floemu oraz nierównomierny ich transport wzdłuż wiązki przewodzącej. Taka asymetria w dystrybucji asymilatów byłaby odpowiedzialna za zróżnicowanie turgoru w przeciwnych partiach komórek efektorowych. Postulowano również, że w wyniku heliotropowego ruchu blaszki liściowej, a zwłaszcza jej wygięcia, dochodzi do zacielenia pewnych jej partii i dodatkowego wzrostu gradientu w rozmieszczeniu produktów fotosyntezy. Na poparcie przedstawionej argumentacji, podawane były wyniki wskazujące na zanik reakcji orientacji przestrzennej liści w przypadku braku atmosferycznego CO₂ [19]. Hipoteza ta wykazuje jednak wiele słabych punktów, z których trudnym do zrozumienia wydaje się fakt, że czynne fotosyntetycznie światło czerwone nie wywiera wpływu na ten typ ruchu liści. Prawdopodobnie opisywany efekt CO₂ jest już raczej wtórny i jest ewentualnie związany z łańcuchem transdukcji bodźca świetlnego.

Przy braku pełnej informacji o własnościach optycznych komórek i tkanek roślinnych, w warunkach kierunkowo działającego światła, jak również braku pełnej znajomości strukturalnej organizacji wrażliwych partii liścia, weryfikacja przedstawionych hipotez wydaje się być szczególnie trudna.

PARAHELIOTROPOWE RUCHY LIŚCI JAKO MECHANIZM OCHRONNY PRZED DZIAŁANIEM ŚRODOWISKOWYCH CZYNNIKÓW STRESOWYCH

Liście wielu gatunków roślin wykazują zdolność paraheliotropowej orientacji. Ruchy te występują w przypadku działania niekorzystnych czynników środowiska na całe organizmy roślinne. W różnych okresach ich wzrostu i rozwoju, a zwłaszcza w zależności od: zajmowanego siedliska życia, działania stresu wodnego, silne-

go nasłonecznienia, wysokiej temperatury liści, mogłyby indukować nieodwracalne uszkodzenia. W tych warunkach paraheliotropowa zmiana przestrzennej orientacji blaszki liściowej stanowi ważny czynnik ochronny. Reakcją liści na wzrost deficytu wody jest ruch paraheliotropowy [1, 11], który może być kontynuowany aż do momentu osiągnięcia punktu trwałego wędnięcia [20]. Niektóre gatunki roślin wykazują w godzinach rannych i popołudniowych diaheliotropową orientację liści, ulegającą w godzinach południowych zmianie do pozycji paraheliotropowej (np. *Strophostyles hebvola*, *Amphicarpa bracteata*, *Vigna unguiculata*, *Macroptilium atropurpureum*, *Lupinus arizonicus*) [20, 22, 37, 41, 50]. Okresy trwania paraheliotropowej orientacji liści mogą ulegać wydłużaniu wraz z pogłębianiem się deficytu wody [15, 44]. Mechanizm i sposób przestawiania ruchu liści w warunkach stresowych środowiska z diaheliotropowej na ich paraheliotropową orientację przestrzenną jest dotychczas całkowicie nieznaną. Ruch paraheliotropowy wykazuje liniową zależność $\cos(\theta)$ od ψ_w ksylemu [56] i oporności dyfuzyjnej szparek dla CO₂ [1]. Ruch ten redukuje ilość absorbowanej energii świetlnej [13, 18, 20], wykazując jednocześnie ścisłą korelację ze stopniem otwarcia szparek. Zamknięcie aparatów szparkowych, u większości roślin ogranicza możliwość wykorzystania produktów etapu jasnego fotosyntezy poprzez redukcję dostępności CO₂. Ograniczenie natężenia transpiracji w wyniku zamknięcia aparatów szparkowych, w znacznym stopniu redukuje także możliwość rozpraszania nadmiaru energii cieplnej, prowadząc do podwyższania temperatury liści. Występujący w tych warunkach ruch paraheliotropowy, eliminuje lub ogranicza rozmiar uszkodzeń termicznych i fotoinaktywacji aparatu fotosyntetycznego [21]. Każdy mechanizm, który w warunkach stresu wodnego zmniejsza absorpcję światła, odciąża system transportu elektronów w fotosystemach, obniżając poziom akumulacji energii wzbudzenia [34, 35]. Przedstawione rezultaty zakładające, że ruch paraheliotropowy liści wywiera istotny wpływ na ograniczenie usz-

kodeń termicznych, świetlnych lub występujących w wyniku ich wzajemnej interakcji, wykazano zaledwie u kilku gatunków roślin [18, 20, 34, 36, 50].

Liście *Macroptilium atropurpureum* wykazują wysoką wrażliwość na niedobór wody i jeżeli w tkankach ψ_w wynosi -2.4 MPa, rośliny obumierają. Do zamykania aparatów szparkowych dochodzi przy stosunkowo wysokiej wartości ψ_w wynoszącej od -1.3 do -2.0 MPa [36, 37], a rośliny wykazywały wówczas silny paraheliotropizm liści [18]. W przypadku jednak pełnego uwodnienia podłoża, liście przyjmowały diaheliotropową orientację, utrzymywaną nawet w warunkach wysokich PFD [36]. W naturalnych siedliskach obniżenie ψ_w gleby jest często stowarzyszone z wysoką temperaturą otoczenia. W tych warunkach paraheliotropowa orientacja redukuje temperaturę liścia poprzez ograniczenie absorpcji energii świetlnej [36]. Mechaniczne unieruchomienie liści *Macroptilium atropurpureum* w pozycji prostopadłej do kierunku padania promieni słonecznych, w warunkach wysokich PFD i stresu wodnego, prowadziło do wzrostu ich temperatury o około +15°C w porównaniu z podobną orientacją blaszek liściowych roślin nie poddanych działaniu stresu wodnego. W porównaniu z liśćmi roślin poddanych działaniu czynników stresowych, ale nie unieruchomionych mechanicznie, wzrost ten wynosił około +11°C. We wszystkich seriach doświadczeń temperatura otoczenia wynosiła +35°C [36]. Zarówno liście poddane działaniu stresu wodnego jak i liście w pełnym stanie turgorescencji (kontrola), pozostające w pozycji horyzontalnej, absorbowwały podobną ilość energii świetlnej. Pełna turgorescencja liści ułożonych horyzontalnie, a poddanych działaniu wysokich PFD, jak również liści poddanych działaniu warunków stresowych lecz mogących wykonywać ruchy paraheliotropowe, nie prowadziła do powstawania istotnych różnic w charakterystyce fluorescencji w 77 K, tak w górnej jak i dolnej powierzchni blaszki liściowej [36, 37]. W przypadku horyzontalnej

orientacji liści poddanych działaniu warunków stresowych, wygaszaniu ulegała zarówno F_m jak i F_v wskazując na inaktywację reakcji pierwotnych fotosyntezy w PS II [34, 37]. Rozmiar tych uszkodzeń był uzależniony od czasu ekspozycji i wartości PFD. Występujące w tych warunkach zmiany w F_o zachodzące w górnej i dolnej powierzchni liścia sugerują, że fotoinaktywacja fotosyntezy powodowana przez stres wodny związana jest przede wszystkim z efektami termicznymi. Tłumaczy to również fakt, że PAR docierające na górną i dolną płaszczyznę liścia przyjmuje wartość 10:1 [37]. Inną korzystną konsekwencją redukcji temperatury liścia w wyniku jego paraheliotropowej orientacji, było obniżenie fotooddychania, co w kontekście redukcji natężenia fotosyntezy daje większą możliwość przeżycia roślinom w tych stresowych warunkach środowiska [20]. Dodatkowe wyniki badań [40, 52] wykazały, że efekt ciemniowej redukcji CO₂ może być realizowany bez większych zakłóceń u gatunków, które wykazują paraheliotropową orientację w odniesieniu do wektora promieniowania słonecznego, pomimo niekorzystnych stosunków wodnych. Natężenie fotosyntezy w tym przypadku zależy w większym stopniu od wzajemnej relacji pomiędzy świetlnym i ciemniowym etapem. Efektywność etapu ciemnego fotosyntezy zależy jednak od sprawności dyfuzyjnej CO₂ w liściu. Taka podwójna zależność była szczególnie widoczna w paraheliotropowym ruchu listków *Lupinus arizonicus*, prowadzącym do ich kubkowatego wygięcia. Poprzez taki układ listków następuje redukcja absorpcji PAR, ograniczając powstawanie świetlnych produktów fotosyntezy, co jest jednocześnie skorelowane z obniżeniem dyfuzji CO₂ do liści oraz natężeniem fotosyntezy rzeczywistej [20, 40]. Efektów stresu wodnego może być jednak wiele, a rozmiar ich może być bardzo niekorzystny dla rośliny [54]. Każdy mechanizm, poprzez który roślina może zwiększyć szansę przeżycia stresu wodnego, będzie stanowić istotną wartość w konkurencji o środowisko. Ruchy paraheliotropo-

we mogą więc także ułatwiać roślinom przeżywanie trudnych okresów suszy.

RUCHY HELIOTROPOWE KWIATÓW

Ruchy kwiatów kontrolowane kierunkowym działaniem światła słonecznego, pomimo że zostały zaobserwowane już przez Darwina [8], do chwili obecnej nie doczekały się szczegółowych badań fizjologicznych. Mechanizm percepcji bodźca świetlnego i przetwarzanie go w fizjologiczną odpowiedź pozostaje nadal nieznany. Na podstawie nielicznych opracowań postuluje się jedynie, że poprzez regulację temperatury elementów kwiatowych, ruchy kwiatów i kwiatostanów mogą pośrednio wywierać wpływ na proces zapylenia, a następnie rozwoju nasion.

Młode, nierozwinięte w pełni koszyczki *Helianthus annuus*, podobnie jak i liście tego gatunku, wykazują typowe ruchy diaheliotropowe [33]. O ile diaheliotropowe ruchy liści wywierają bezpośredni wpływ na stopień absorpcji światła i natężenia procesu fotosyntezy, to w przypadku kwiatostanów efekty te są wyraźnie ograniczone [33]. W pełni rozwinięte kwiatostany redukują amplitudę ruchu i ostatecznie przyjmują stałą orientację w kierunku wschodu słońca. Pełna redukcja ruchu kwiatostanu zostaje osiągnięta w momencie otwierania się pylników kwiatowych. U tego gatunku występuje także niezwykle interesująca wielokierunkowa korelacja pomiędzy przyjęciem stałej orientacji kwiatostanu, zachodząca wraz z redukcją amplitudy ruchów liści w momencie osiągnięcia przez nie maksymalnej powierzchni [33, 51, 52]. Pytanie, jaki jest mechanizm tak skomplikowanych zależności i jaki jest sposób transmisji sygnałów oraz ich charakter do odległych organów, pozostaje dotychczas bez odpowiedzi. Orientacja w kierunku wschodnim w pełni rozwiniętych koszyczków kwiatowych redukuje w godzinach południowych ich nasłonecznienie. Jak wykazały rezultaty uzyskane przez Lang'a i Begg'a [33], temperatura powierzchni kwiatostanów była od 3°C do 8°C niższa w porównaniu z temperaturą kwiatostanu mechanicznie ustawionego

prostopadle do wektora promieni słonecznych. W przypadku dna kwiatostanów zorientowanych w kierunku wschodnim, różnica temperatury w stosunku do otoczenia wynosiła od 0°C do 4°C i wzrastała od 3°C do 12°C w przypadku wymuszonej prostopadłej orientacji koszyczka do słońca (przy temperaturze otoczenia od 22°C do 28°C). Przypuszcza się, że unikanie bezpośredniego działania słońca w godzinach południowych poprzez redukcję temperatury kwiatostanu, może mieć istotne znaczenie dla dojrzewania pyłku i procesu zapylenia. Naturalna w kierunku wschodnim orientacja w pełni wykształconych kwiatostanów przyspiesza natomiast wysuszanie rosy i obniża prawdopodobieństwo infekcji grzybów. Nachylenie koszyczka w kierunku podłoża w okresie dojrzewania nasion ogranicza negatywne działanie deszczów.

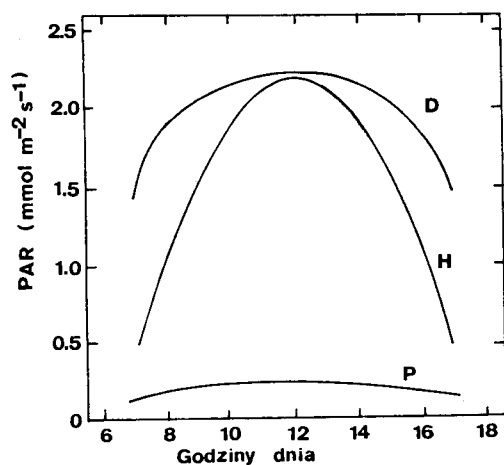
Odmienny efekt diaheliotropowych ruchów kwiatów był wykazany u roślin środowisk subarktycznych m. in. u *Dryas integrifolia*, *Dryas octopetale* i *Papaver radicum* [26, 27]. Płatki kwiatowe tych roślin odbierają promienie słoneczne kierując je na słupek, powodując wzrost jego temperatury. Zostało to dobrze wykazane w doświadczeniach Kjelberga i współpracowników [27] poprzez pomiar temperatury słupka, w przypadku całych kwiatów lub po usunięciu ich płatków. Okazało się wówczas, że temperatura słupka w przypadku całych kwiatów wzrasta w godzinach południowych od 3.2 do 10°C. Różnic takich nie stwierdzono w opisanym drugim wariancie doświadczenia. Wykazano także, że wzrost temperatury słupka był ściśle skorelowany ze wzrostem ciężaru nasion o około 50%. U gatunków subarktycznych podwyższenie temperatury kwiatów ułatwia wabienie owadów umożliwiając zapylenie. Innym ważnym efektem jest także zwiększenie masy nasienia poprzez lepszy rozwój zarodka oraz wykształcenie bardziej obfitej tkanki endospermu. W trudnych warunkach środowiska nasiona takie stwarzają roślinom lepszą szansę rozwoju w początkowych etapach, a także przetrwania w terenach o krótkim sezonie wegetacyjnym.

ZMIANY PRZESTRZENNEJ ORIENTACJI LIŚCI JAKO CZYNNIK PRODUKTYWNOŚCI ROŚLIN

W ekosystemach naturalnych szereg czynników natury wewnętrznej i zewnętrznej wywiera wpływ na produktywność roślin. Trzy główne grupy czynników związane bezpośrednio z własnościami samych roślin są odpowiedzialne za korelację natężenia fotosyntezy w odpowiedzi na warunki świetlne siedliska: a) ich struktura morfologiczna i anatomiczna; b) fizjologiczne i biochemiczne własności oraz c) zdolność orientacji ich liści względem kierunku padania promieni słonecznych, będąca jednocześnie mechanizmem regulującym zużycie wody oraz chroniącym przed przegrzaniem [33, 51]. Różnice związane ze stopniem wpływu poszczególnych czynników na produkcję pierwotną ekosystemów są funkcją długości trwania sezonu wegetacyjnego.

W środowiskach o długich okresach wegetacyjnych, istnieje dostatecznie długi czas dla rozwoju organów wegetatywnych, prowadzący w efekcie do ich wzajemnego zacieniania. W konsekwencji prowadzi to do wzajemnej konkurencji o dostęp do światła zarówno pomiędzy poszczególnymi osobnikami, jak również poszczególnymi liśćmi danej rośliny. Wynikiem interakcji pomiędzy środowiskiem a rośliną przy współzawodniczeniu o warunki świetlne jest wykształcenie szeregu cech morfologicznych, takich jak: powierzchnia liści, ich wzajemne rozmieszczenie na różnych poziomach środowiskowego układu wywierającego wpływ na kąt ich ustawienia, długość międzywęźli, gęstość ulistnienia oraz grubość blaszki liściowej związanej z liczbą warstw komórek miękiszu asymilacyjnego. Redukcja oświetlenia działającego na przeciętny liść, w ekosystemach o długim okresie wegetacyjnym, wywiera mniejszy wpływ na ostateczną wartość produkowanej biomasy w porównaniu z ekosystemami o krótkich okresach wegetacyjnych. W tych ostatnich, czas w którym może nastąpić rozwój wewnętrznego środowiska świetlnego oraz odpowiednia adap-

tacja morfologiczna jest relatywnie krótszy. Czynniki natury fizjologicznej i biochemicznej (m.in.: aktywność enzymów fotosyntetycznej redukcji CO₂, skład i rozmiar fotosystemów, sprawność dyfuzyjna aparatów szparkowych dla CO₂) będą miały większe znaczenie w efektywnym wykorzystywaniu działającego światła. Wzrost natężenia fotosyntezy jest w tym przypadku ograniczony poprzez jej maksymalną wydajność kwantową, która dla indywidualnych roślin C₃ wynosi około 0.053 mol CO₂ x kwant⁻¹ [12]. Wartość produktywności pierwotnej roślin będzie wówczas determinowana poprzez odpowiednią orientację blaszki liściowej do kierunku padających promieni słonecznych. Diaheliotropowa orientacja liści była obserwowana u szeregu roślin zbożowych, pastewnych i przemysłowych [33, 51, 60] rosnących w kulturach rolniczych. Indywidualnie rosnące rośliny wykazują większą zdolność do efektywnego ustawienia liści do kierunku padania promieni słonecznych, a dzienne ustawienie blaszki liściowej oscylowało wokół wartości $\cos(i) = 1$. U roślin rosnących w uprawach rolniczych efektywność ta jest słaba i jest uzależniona od gęstości ich rozmieszczenia w rzędach [2, 3, 58]. Pomimo ograniczonej liczby informacji wydaje się jednak, że zdolność do diaheliotropowej odpowiedzi liści zależy nie tylko od gatunku, ale różnice te mogą dotyczyć również poszczególnych odmian. Postulat taki potwierdzają wyniki badań prowadzonych na *Gossypium hirsutum* [42] i *Glycine max* [8]. Wpływ ruchu diaheliotropowego na produktywność roślin został wykazany jedynie w kilku przypadkach [8, 43, 44, 57]. Na podstawie uzyskanych wyników oszacowano, że rośliny wykazujące zdolność diaheliotropowej orientacji liści absorbują w ciągu dnia o około 30 do 40% więcej energii słonecznej w porównaniu z roślinami o przypadkowym kącie ich ustawienia (Rys. 1) [33, 44]. Ehleringer i Forseth [51] poprzez porównawcze studia nad natężeniem fotosyntezy roślin dwuliściennych typu C₃ wykazali, że gatunki które reagowały na kierunek padania promieni słonecznych, osiągały wysycenie fotosyntezy w natężeniach światła



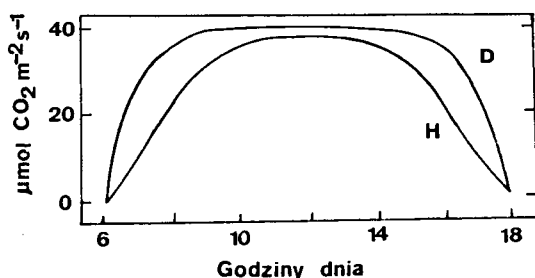
Rys. 1. Promieniowanie fotosyntetycznie czynne (PAR) docierające w ciągu dnia do powierzchni liści o orientacji przestrzennej: D – diaheliotropowej, H – horyzontalnej i P – paraheliotropowej [10, 51].

Fig. 1. Photosynthetically useful solar radiation (PAR) incident over the course of the day on leaves with orientation: D – diaheliotropic, H – horizontal and P – paraheliotropic [10, 51].

poniżej świetlnego punktu wysycenia. Takie warunki świetlne w zbiorowiskach roślinnych były spowodowane ich wzajemnym ocienianiem. Cecha ta jest niezmiernie istotna w uprawach rolniczych, gdzie wzajemne zacienianie roślin często może redukować natężenie docierającego światła do wartości znacznie poniżej punktu wysycenia fotosyntezy. W konsekwencji diaheliotropowego ruchu liści, dzienna produktywność roślin wzrasta w tym przypadku proporcjonalnie do wzrostu absorpcji promieniowania słonecznego. Natężenie fotosyntezy ulega podwyższeniu szczególnie rano i w godzinach popołudniowych. Natężenie promieniowania słonecznego jest wówczas niższe od wysycającego proces fotosyntezy oraz występują zazwyczaj bardziej korzystne relacje stosunków wodnych (Rys. 2). Niewielkie dobowe różnice we wzroście dziennej produktywności roślin sumują się jednak w okresie całego sezonu wegetacyjnego i mogą prowadzić do znaczących różnic w globalnej produkcji biomasy. Pośrednich argumentów podkreślających znaczenie ruchu diaheliotropowego dla podwyższenia produktywności w

uprawach rolniczych dostarczyły obserwacje wzrostu jednorocznych chwastów. Wśród wszystkich gatunków chwastów rosnących w uprawach rolniczych stanu Arizona (USA), około 53% wykazywało diaheliotropowe ruchy liści [33, 51]. Inną specyficzną zdolnością adaptacyjną jednorocznych chwastów (szczególnie sievek) jest ich diaheliotropowa orientacja pędu [51]. Ten typ orientacji ma szczególne znaczenie w konkurencji o środowisko we wczesnych etapach wzrostu.

W ekosystemach o ograniczonej dostępności wody i wysokich PFD, szereg gatunków roślin wykazuje paraheliotropowy ruch liści [1, 7, 10, 37, 43]. W zależności od stopnia stresu wodnego, liście wykazują szybkie i odwracalne zmiany $\cos(i)$ w zakresie od 0 do 1. Ruch paraheliotropowy liści zezwala roślinom na utrzymanie faworyzującej orientacji, unikając przy tym termicznej degradacji podczas krótkich okresów suszy. Ruchy te umożliwiają roślinie przeżycie w ekstremalnych warunkach środowiska przy równoczesnym ograniczeniu produkcji biomasy. Paraheliotropową orientację liści obserwowano u kilku gatunków roślin uprawnych [1, 7, 10, 43] i zawsze była ona związana z wystąpieniem suszy glebowej. Liczba gatunków roślin uprawianych w kulturach rolniczych, wykazujących



Rys. 2. Dienne natężenie fotosyntezy rzeczywistej liści *Malvastrum rotundifolium* z diaheliotropową (D) i horyzontalną (H) orientacją. Horyzontalna orientacja liści utrzymana została w ciągu dnia poprzez ich mechaniczne unieruchomienie [11, 51].

Fig. 2. Diurnal of net photosynthetic rates for *Malvastrum rotundifolium* leaves oriented diaheliotropic (D) and horizontal (H). Horizontal leaves orientation during the day was kept mechanically [11, 51].

paraheliotropową orientację liści nie jest znana. Pewne praktyczne znaczenie mogłoby mieć jednak bliższe poznanie dia- i paraheliotropowych ruchów liści jednorocznych chwastów w związku z ich specyficzną zdolnością do podnoszenia produkcji biomasy podczas okresów oddziaływania niesprzyjających czynników środowiskowych. Wymaga to jednak szczegółowych badań i poznania cech morfologicznych i fizjologicznych tych roślin. Informacje uzyskane na tej drodze mogłyby być pomocne przy selekcji odmian roślin uprawnych, prowadząc w ten sposób do uzyskania bardziej efektywnych systemów fotosyntetycznych, zdolnych do lepszego wykorzystania energii słonecznej przy jednoczesnym wzroście odporności na stresowe czynniki środowiska.

LITERATURA

- [1] BEGG J. E., TORSEL B. W. R. 1974. Diaphotonastric and parahelionastic leaf movements in *Stylosanthes humilis* HBK (Townsville Stylo). *R. Soc. NZ Bull.* 12: 277–283.
- [2] BIALCZYK J., LECHOWSKI Z. 1986. Fizjologiczne aspekty nyktynastycznych ruchów liści. *Wiad. Bot.* 30: 145–162.
- [3] BIALCZYK J., LECHOWSKI Z. 1988. Ruchy sejsmonastyczne organów roślinnych. *Wiad. Bot.* 32: 209–226.
- [4] BJÖRKMAN O. 1981. Responses to different quantum flux densities. W: L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND, H. ZEIGER (red.), *Encyclopedia of Plant Physiology, New Ser.* Vol. 12A. *Physiological Plant Ecology* I. O. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, ss. 57–107.
- [5] BJÖRKMAN O., POWLES S. B. 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta* 161: 490–504.
- [6] BONE R. A., LEE D. W., NORMAN J. M. 1985. Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. *Appl. Opt.* 24: 1408–1412.
- [7] BONHOMME R., VARLET-GRANCHER C., ARTIS P. 1974. Utilisation de l'énergie solaire par une culture de *Vigna sinensis* II. Assimilation nette et accroissement de matière sèche, influence du phototropisme sur la photosynthese des premières feuilles. *Ann. Agron.* 24: 49–60.
- [8] DARWIN C. 1881. "The Power of Movement in Plants". D. Appleton and Co., New York.
- [9] DENNISON D. S. 1979. Phototropism. W: W. HAUPT, M. E. FEINLEIB (red.), *Encyclopedia of Plant Physiology (N. S.)*, Vol. 7., *Physiology of Movements*, Springer-Verlag, Berlin, ss. 506–566.
- [10] DONAHUE R. A. 1988. Leaf orientation of soybean seedlings. II. Receptor sites and light stimuli. *Symp. Americ. Soc. Plant Physiol.*
- [11] DUBETZ S. 1969. An unusual photonastrism induced by drought in *Phaseolus vulgaris*. *Can. J. Bot.* 47: 1640–1641.
- [12] EHLERINGER J. R., BJÖRKMAN O. 1977. Quantum yields for CO₂ uptake of C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. *Plant Physiol.* 59: 86–90.
- [13] EHLERINGER J., FORSETH I. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 210: 1094–1098.
- [14] EHLERINGER J., FORSETH I. 1989. Diurnal leaf movements and productivity in canopies. W: G. RUSSELL, B. MARSHALL, P. G. JARVIS (red.), *Plant Canopies: their growth, form and function. SEB Seminar Series, 31*, Cambridge University Press, Cambridge, ss. 129–142.
- [15] FISHER F. J. F., FISHER P. M. 1982. Differential photosynthetic patterning: a new mechanism for diaheliotropism (suntracking). Joint Meeting of Canadian Botanical Association and Canadian Society of Plant Physiologists, University of Regina, June, 1982, (Abstract).
- [16] FISHER F. J. F., FISHER P. M. 1983. Photosynthetic patterning: a mechanism for sun tracking. *Can. J. Bot.* 61: 2632–2640.
- [17] FISHER F. J. F., FISHER P. M. 1983. Differential starch deposition: a "memory" hypothesis for nocturnal leaf movements in the sun-tracking species *Lavatera cretica* L. *New Phytol.* 94: 531–536.
- [18] FISHER F. J. F., LUDLOW M. M. 1983. Responses of *Macroptilium atropurpureum* to water stress. W: J. A. SMITH, V. W. HAYS (red.), *Proc. XIV Int. Grassland Congr., Lexington, Ky., USA*, Westview Press, Boulder, Colo., USA, ss. 396–398.
- [19] FISHER F. J. F., WRIGHT M. 1984. The dependence of sun-tracking in *Lavatera cretica* L. upon carbon dioxide availability. *New Phytol.* 98: 241–248.
- [20] FORSETH I. N., EHLERINGER J. R. 1980. Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia* 44: 159–163.
- [21] FU Q. A., EHLERINGER J. R. 1989. Heliotropic leaf movements in common beans controlled by air temperature. *Plant Physiol.* 91: 1162–1167.
- [22] GRANCHER C. V., BONHOMME R. 1972. Utilisation de l'énergie solaire par une culture de *Vigna sinensis*. *Ann. Agron.* 23: 407–417.
- [23] HABERLANDT O. 1914. Physiological plant anatomy. W: *The Motor System. Optical Sense-Organs*. Ch. XI, Translated from the 4th German edition by M. Drummond. (1965 reprint edition). Today and Tomorrow's Printers and Publishers, India, ss. 613–631.
- [24] KAWASHIMA R. 1969. Studies on the leaf orientation-adjusting movement in soybean plants. I. The leaf orientation-adjusting movement and light intensity on leaf surface. *Crop. Sci. Soc. Japan Proc.* 38: 718–729.

- [25] KAWASHIMA R. 1969. Studies on the leaf orientation-adjusting movement in soybean plants. II. Fundamental pattern of the leaf orientation-adjusting movement and its significance for the dry matter production. *Crop Sci. Soc. Japan Proc.* 38: 730–742.
- [26] KEVAN P. G. 1975. Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects. *Science* 189: 723–726.
- [27] KJELBERG B., KARLSSON S., KERSTENSSON I. 1982. Effects of heliotropic movements of flowers of *Dryas octopetala* L. on gynoecium temperature and seed development. *Oecologia* 54: 10–13.
- [28] KOLLER D., COHEN M. 1989. After-effects of vectorial photo-excitation in solar-tracking leaves of *Lavatera cretica* L. - A kinetic analysis. *J. Plant Physiol.* 133: 702–709.
- [29] KOLLER D., LEVITAN I., BRIGGS W. R. 1985. The vectorial photo-excitation in solar-tracking leaves of *Lavatera cretica* (Malvaceae). *Photochem. Photobiol.* 42: 717–723.
- [30] KOLLER D., LEVITAN I., BRIGGS W. R. 1985. Components of vectorial photo-excitation in solar-tracking leaves of *Lavatera cretica* (Malvaceae). *Physiol. Vég.* 32: 913–920.
- [31] KOLLER D., SCHÄFER E., BRIGGS W. R. 1985. Action dichroism in the perception of vectorial photo-excitation in the solar-tracking leaf of *Lavatera cretica*. *Eur. Symp. Photomorphogenesis in Plants, Wageningen, The Netherlands* (Abstract).
- [32] LANG A. R. G. 1973. Leaf orientation of a cotton plant. *Agric. Meteorol.* 11: 37–51.
- [33] LANG A. R. G., BEGG J. E. 1979. Movements of *Helianthus annuus* leaves and heads. *J. App. Ecol.* 16: 299–305.
- [34] LECHOWSKI Z., BIALCZYK J. 1989. Fotoinaktywacja procesu fotosyntezy. *Wiad. Bot.* 33: 153–170.
- [35] LUDLOW M. M. 1980. Stress physiology of tropical pasture plants. *Trop. Grassl.* 14: 136–145.
- [36] LUDLOW M. M., BJÖRKMAN O. 1983. Paraheliotropic leaf movement as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions. *Carneg. Inst. Wash Yearb.* 82: 89–91.
- [37] LUDLOW M. M., BJÖRKMAN O. 1984. Paraheliotropic leaf movement in Siratro as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. *Planta* 161: 505–518.
- [38] LUDLOW M. M., CHU A. C. P., CLEMENTS J. R., KERSLAKE R. G. 1983. Adaptation of species of *Centrosema* to water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 10: 119–130.
- [39] MANDOLI D. F., BRIGGS W. R. 1982. The photoreceptive sites and the function of tissue light-piping in photomorphogenesis of etiolated oat seedlings. *Plant Cell Environ.* 5: 137–145.
- [40] MOONEY H. A., EHRLINGER J. R. 1978. The carbon gain benefits of solar tracking in a desert annual. *Plant Cell Environ.* 1: 307–311.
- [41] PRICHARD J. M., FORSETH I. N. 1988. Photosynthetic responses of two heliotropic legumes from contrasting habitats. *Plant Cell Environ.* 11: 591–601.
- [42] POWLES S. B., BJÖRKMAN O. 1981. Leaf movement in the shade species *Oxalis oregana* II. Role in protection against injury by intense light. *Carnegie Inst. Washington Year Book* 80: 63–66.
- [43] SATTER R. L. 1979. Leaf movements and tendril curling. W: W. HAUPT, M. E. FEINLEIB (red.), *Physiology of Movement. Encyclopedia of Plant Physiology* (N. S.) W. 7: 442–484.
- [44] SHERIFF D. W., LUDLOW M. M. 1985. Diaheliotropic responses of leaves of *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro. *Aust. J. Plant Physiol.* 12: 151–171.
- [45] SCOTT D., WELLS S. J. 1969. Leaf orientation in barley, lupin and lucerne stands. *NZ J. Bot.* 7: 372–385.
- [46] SCHWARTZ A., GILBOA S., KOLLER D. 1986. Photonastric control of leaflet orientation in *Melilotus indicus* (Fabaceae). *First Eur. Symp. Photobiol.* (Grenoble, France). (Abstract).
- [47] SCHWARTZ A., KOLLER D. 1978. The phototropic response to vectorial light in leaves of *Lavatera cretica* L. *Plant Physiol.* 61: 924–928.
- [48] SCHWARTZ A., KOLLER D. 1980. Role of the cotyledons in the phototropic response of *Lavatera cretica* seedlings. *Plant Physiol.* 66: 82–87.
- [49] SCHWARTZ A., KOLLER D. 1986. Diurnal phototropism in the solar tracking leaves of *Lavatera cretica*. *Plant Physiol.* 80: 778–781.
- [50] SHACKEL K. A., HALL A. E. 1979. Reversible leaflet movements in relation to drought adaptation of cowpeas, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Aust. J. Plant Physiol.* 6: 265–276.
- [51] SHELL G. S. G., LANG A. R. G., SALE P. J. M. 1974. Quantitative measures of leaf orientation and heliotropic response in sunflower, bean, pepper and cucumber. *Agric. Meteorol.* 13: 25–37.
- [52] SHELL G. S. G., LANG A. R. G. 1976. Movements of sunflower leaves over a 24-period. *Agric. Meteorol.* 16: 161–170.
- [53] SHERIFF D. W., LUDLOW M. M. 1985. Diaheliotropic responses of leaves of *Macroptilium atropurpureum* cv. Siratro. *Aust. J. Plant Physiol.* 12: 151–171.
- [54] SLATYER R. O. 1973. Effects of short periods of water stress on leaf photosynthesis. W: R. O. SLATYER (red.), *Plant Response to Climatic Factors*. Paris. UNESCO, ss. 271–276.
- [55] SNOW R. A. 1947. A test for Sachs's theory of the plagiotropism of laminae. *New Phytol.* 46: 258–261.
- [56] TRAVIS R. L., REED R. 1983. The solar tracking pattern in a closed alfalfa canopy. *Crop Sci.* 23: 664–668.
- [57] VAN OVERBEEK J. 1939. Phototropism. *Bot. Rev.* 5: 655–681.
- [58] VOGELMANN T. C. 1984. Site of light perception and

- [58] VOGELMANN T. C. 1984. Site of light perception and motor cells in a sun-tracking lupine (*Lupinus succulentus*). *Physiol. Plant* 62: 335–340.
- [59] VOGELMANN T. C. 1989. Penetration of light into plants. *Photochem. Photobiol.* 50: 895–902.
- [60] VOGELMANN T. C., BJÖRN L. O. 1983. Response to directional light by leaves of a sun-tracking lupine (*Lupinus succulentus*). *Physiol. Plant* 59: 533–538.
- [61] VÖCHTIG H. 1888. Über der Lichtstellung der Laubblätter. *Bot. Zeitung*. 46: 501–560.
- [62] WAINWRIGHT C. M. 1977. Suntracking and related leaf movements in a desert lupin (*Lupinus arizonicus*). *Amer. J. Bot.* 64: 1032–1041.
- [63] WERKER A., KOLLER D. 1987. Structural specialization of the site of response to vectorial photo-excitation in the solar-tracking leaf of *Lavatera cretica*. *Amer. J. Bot.* 74: 1339–1349.
- [64] WIEN H. C., WALLACE D. H. 1973. Light induced leaflet orientation in *Phaseolus vulgaris* L. *Crop Sci.* 13: 721–724.
- [65] WILSON W. P., GREENMAN J. M. 1892–1897. Preliminary observations on the movement of the leaves of *Melilotus alba* L. and other plants. *Penn. State Univ. Bot. Lab. Contrib.* 1: 66–73.
- [66] WOOLLEY J. I., ALFICH R. A., LARSON E. M. 1984. Direct measurement of irradiance upon phototropic soybean leaves throughout the day. *Crop Sci.* 24: 614–616.
- [67] ZURZYCKI J., LECHOWSKI Z. 1969. Action dichroism in the chloroplast rearrangements in various plant species. *Acta Soc. Bot. Pol.* 37: 493–506.
- [68] YIN H. C. 1938. Diaphototropic movement of the leaves of *Malva neglecta*. *Am. J. Bot.* 25: 1–62.