

STRESZCZENIE

Już na początku XX wieku zwrócono uwagę na przewagę gatunków o nieregularnym brzegu blaszki liściowej w klimacie chłodniejszym. Liniowa zależność pomiędzy średnią temperaturą roczną a udziałem gatunków o liściach całobrzegich w połączeniu z analizą składu gatunkowego flor kopalnych jest obecnie wykorzystywana przez paleobotanikę w celu ustalenia warunków klimatycznych dla danego miejsca w przeszłości. Jednak zauważono również, że w wyższych szerokościach geograficznych taka prosta zależność nie występuje. Być może odpowiada za to wysoki udział zimozielonych chamefitów zimujących pod śniegiem. Zaburzona relacja między liczbą gatunków o liściach ząbkowanych i całobrzegich w takim wypadku może wynikać z innej prawidłowości, a mianowicie takiej, że wśród gatunków zimozielonych wyraźnie dominują te o liściach całobrzegich.

Liście ząbkowane ewoluowały wielokrotnie w niespokrewnionych grupach roślin i wiele wskazuje na to, że jest to cecha związana z przystosowaniem do warunków środowiska. Otwarte jest zatem pytanie, na ile pokrewieństwo filogenetyczne przekłada się na udział gatunków o liściach całobrzegich czy ząbkowanych w danej grupie roślin.

Jak się wydaje, fotosynteza przebiega intensywniej w strefach liścia, gdzie występują ząbki. Może mieć to szczególne znaczenie wczesną wiosną, gdy istnieje podwyższone zapotrzebowanie na asymilaty w związku z szybkim wzrostem blaszki. Warunki środowiskowe sprzyjają intensyfikacji fotosyntezy, ponieważ w glebie wody jest w tym okresie pod dostatkiem, a światło bez przeszkód dociera do liści znajdujących się niżej w koronie. Prowadzono do tej pory nieliczne badania wskazujące na zmniejszanie się udziału ząbków w powierzchni blaszki liściowej wraz ze wzrostem liści. Nie wiadomo jednak, ani czy zależność ta występuje powszechnie u roślin drzewiastych, ani czy zmiana oświetlenia w trakcie rozwoju korony wiosną wpływa na udział ząbkowania w blaszce liściowej.

W ramach badań zostały postawione następujące hipotezy:

1. W warunkach chłodniejszych brak jest pozytywnej zależności pomiędzy temperaturą a udziałem gatunków całobrzegich.
2. Za brak takiej zależności w klimacie chłodnym odpowiada duża liczba gatunków zimozielonych.
3. Pokrewieństwo filogenetyczne ma wpływ na występowanie ząbkowania liści.
4. Zjawisko zmniejszania się udziału nieregularności brzegu blaszki liściowej w stosunku do pozostałej części blaszki liściowej wraz z jej wiekiem jest uniwersalne dla roślin drzewiastych.

5. Liście typu cienistego są bardziej nieregularne w porównaniu z liśćmi typu słonecznego, a zmniejszanie się udziału ząbków w stosunku do pozostałej części blaszki liściowej w czasie wzrostu i rozwoju liścia jest wolniejsze w przypadku liści typu cienistego.

Aby zweryfikować wpływ klimatu na stosunek gatunków o liściach całobrzegich do ząbkowanych przeanalizowano skład florystyczny kwadratów 10×10 km w transektach o szerokości 20 km na terenie Finlandii (z północy na południe), Polski (ze wschodu na zachód i z północnego wschodu na południowy zachód) oraz Niemiec (ze wschodu na zachód). Informacje pozyskano z dostępnych internetowych baz danych. Gatunki notowane w kwadratach wykorzystano do analizy filogenetycznej z wykorzystaniem narzędzia Phylomatic.

Jednocześnie, co 10 dni czyli 6 razy, analizowano udział nieregularności brzegu blaszki liściowej w wybranych gatunkach drzewiastych: trzech gatunkach światłożądnych: brzoza brodawkowata (*Betula pendula* Roth), jarząb pospolity (*Sorbus aucuparia* L.), wierzba iwa (*Salix caprea* L.) oraz trzech gatunkach cienioznośnych: klon pospolity (*Acer platanoides* L.), leszczyna pospolita (*Corylus avellana* L.) i grab pospolity (*Carpinus betulus* L.). Liście pobierano z miejsc nasłonecznionych (liście typu słonecznego) oraz zacienionych (liście typu cienistego).

W wyniku przeprowadzonych badań wykazano istnienie istotnej negatywnej zależności pomiędzy średnią roczną temperaturą a udziałem gatunków o liściach całobrzegich, co wynika z faktu, że w wyższych szerokościach geograficznych obserwuje się wyraźnie niższy udział gatunków o liściach tego typu. Jest to wynik odwrotny do trendu wcześniej zaobserwowanego i opisywanego w literaturze przedmiotu. Charakterystyczne jest jednak to, że spadek udziału gatunków drzewiastych o liściach całobrzegich odnotowywany jest jedynie w wyższych szerokościach geograficznych (do wartości średniej temperatury rocznej około $2-4^{\circ}\text{C}$). Przy czym nie wykazano zwiększonego udziału gatunków zimozielonych na północy Finlandii. Nie wiadomo więc, z czego może wynikać odwrotna od obserwowanej w większości opracowań zależność wykazana w niniejszych badaniach.

Analiza związku ząbkowania liści u poszczególnych taksonów z pokrewieństwem filogenetycznym wykazała duży wpływ pokrewieństwa na prawdopodobieństwo występowania ząbkowania u analizowanych rodzin roślin drzewiastych oraz stosunkowo niewielki wpływ pokrewieństwa dla gatunków traktowanych łącznie.

Badania analizujące zmniejszanie się nieregularności brzegu blaszki liściowej wraz z rozwojem liści wykazały, że te zjawisko to jest powszechne, także u gatunków uznawanych

za rośliny o liściach z reguły całobrzegich. Kluczowe dla kształtowania się stosunku powierzchni ząbków do całej blaszki liściowej jest pierwszych kilkanaście dni, potem udział ząbkowania w powierzchni całej blaszki liściowej się stabilizuje.

W wyniku prowadzonych badań została wykazana różnica pomiędzy liśćmi typu słonecznego i cieniściego. Liście pierwszego typu na ogół miały większą powierzchnię oraz mniejszą nieregularność brzegu blaszki liściowej, jednak, wbrew przypuszczeniom, zależność ta była raczej stała i w niewielkim stopniu zależna od wieku liścia.

SUMMARY

Already at the beginning of the 20th century, attention was paid to the predominance of species with an irregular leaf margin in cooler climates. Correlation between the mean annual temperature (MAT) and the share of species with entire-margined (untoothed) leaves, combined with the analysis of fossil floras, is used now by palaeobotany in order to determine the climatic conditions of a particular site in the past. However, it was also noticed that at higher latitudes such a simple relationship does not exist. Perhaps the high proportion of evergreen chamaephytes which winter under the snow is responsible for it. In this case, the disturbed relationship between the number of species with toothed and untoothed leaves may be explained by another regularity, namely that among evergreen species, those with entire-margined clearly dominate.

Toothed leaves have evolved many times in unrelated groups of plants and there are many indications that this feature is related to adaptation to environmental conditions. Therefore, to what extent the phylogenetic relationship is connected with sharing of species with toothed or untoothed leaves remains an open question.

It seems that photosynthesis is more intense in areas of the blade where teeth are present. This may be of particular relevance when there is an increased need for assimilates due to the rapid growth and development of the leaf early in the spring. The environmental conditions favour the intensification of photosynthesis as soil water is abundant at that time, and the light reaches the leaves that grow lower in the crown without obstacles. So far, few studies have been carried out indicating a decrease in the proportion of leaf teeth in the leaf surface during the growth of leaves. However, it is not known whether this relationship is common in woody plants, or whether the change in lighting during crown development in spring affects the share of the area with teeth in the blade.

The following hypotheses were put forward as part of the research:

1. In colder climate conditions, there is no positive relationship between the temperature and the share of species with entire-margined leaves.
2. A large number of evergreen species is responsible for the lack of such dependence in cold climates.
3. Phylogenetic relationship influences the occurrence of leaf teeth.
4. The phenomenon of decreasing the share of the irregularity of leaf margin in relation to the rest of the leaf blade along with its age is universal for woody plants.

5. The shade leaves are more irregular in comparison to the sun leaves, and the reduction in the proportion of leaf teeth to the rest of the leaf blade during leaf growth and development is slower in the case of the shade leaves.

In order to verify the influence of the climate on untoothed to toothed species ratio, floristic composition of 10 × 10 km squares in 20 km wide transects in Finland (N-S), Poland (E-W and NE-SW) and Germany (E-W) were analysed. The information about it was obtained from online databases. Species listed in the squares were used for phylogenetic analysis performed using the Phylomatic tool. At the same time, every 10 days, i.e. 6 times, the share of leaf margin irregularity in selected woody species was analyzed: three light-demanding species: silver birch (*Betula pendula* Roth), European rowan (*Sorbus aucuparia* L.), goat willow (*Salix caprea* L.) and three shade-tolerant species: Norway maple (*Acer platanoides* L.), common hazel (*Corylus avellana* L.) and European hornbeam (*Carpinus betulus* L.). Leaves were collected from sun-exposed (sun leaves) and shaded (shade leaves) places.

The existence of a significant negative correlation between mean annual temperature (MAT) and the share of species with entire-margined leaves was demonstrated as a result of the conducted research, due to the fact that at higher latitudes a clearly lower share of species with this type of leaves is observed. This result is contrasting with the trend previously observed and described by other authors.

It is characteristic that the decrease in the share of woody species with entire-margined leaves with temperature was recorded only in higher latitudes (with the mean annual temperature below 2-4°C). However, at the same time, evergreen species in the north of Finland were not responsible for the higher participation of species with untoothed leaves. Therefore, it is not known what could be a reason for the different relationship which is contrasting with the trend observed in most studies.

The analysis of the link between presence/absence of toothed leaves in different taxa and the phylogenetic affiliations among them showed a high impact of the relationship on the probability of teeth presence in the analyzed families of woody plants and, at the same time, a relatively minor impact if the species are treated jointly.

The study that analyzed the decrease in the proportion of the area occupied by leaf margin irregularities with the development of the leaves, showed that this phenomenon is common, also in species considered plants with leaves usually entire-margined. The first several days are of key importance for the ratio between teeth surface and the entire blade area which is dynamic first, but stabilizes very soon.

As a result of the research, the difference between the sun and shade leaves was demonstrated. The sun leaves generally had a larger surface area and a smaller irregularity of the leaf margin, however, contrary to assumptions, this relationship was rather constant and slightly dependent on the age of the leaf.