

MODYFIKACJA BUDOWY MORFOLOGICZNEJ LIŚCI KLONU JAWORA I DŁAWISZA OKRĄGŁOLISTNEGO NA SKUTEK ZANIECZYSZCZENIA ŚWIATŁEM NOCĄ

DOI 10.34658/9788366741461.2

Anna Kołton

Wydział Biotechnologii i Ogrodnictwa, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie
anna.kolton@urk.edu.pl

Renata Wojciechowska

Wydział Biotechnologii i Ogrodnictwa, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie
renata.wojciechowska@urk.edu.pl

Monika Czaja

Wydział Biotechnologii i Ogrodnictwa, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie
monika.czaja@urk.edu.pl

Streszczenie: Rośliny wykorzystują światło jako źródło energii do fotosyntezy. Jest ono także sygnałem regulującym wzrost i rozwój roślin. Ciemność umożliwia regulację rytmów biologicznych roślin. Przeprowadzono doświadczenie, w trakcie którego jednoroczne siewki roślin drzewiastych (klon jawora i dławisz okrągłolistny) uprawiano w doniczkach. Rośliny były umieszczone w naturalnych warunkach dnia i nocy (kontrola) oraz oświetlane w trakcie nocy lampą LED (zanieczyszczenie światłem), ponadto, jedną część roślin ustawiono w szklarni, natomiast drugą poza szklarnią. Niezależnie od warunków termicznych światło w nocy wpływało na istotne zmniejszenie długości blaszek liściowych. Podobnie szerokość blaszek była mniejsza pod wpływem nocnego oświetlenia z wyjątkiem liści klonu rosnącego w szklarni. Nocne oświetlenie stymulowało zwiększenie grubości blaszek liściowych badanych roślin. Podsumowując, liście pod wpływem zanieczyszczenia światłem były mniejsze, ale grubsze, co przełoży się na dyfuzję gazów do ich wnętrza.

Słowa kluczowe: fotoperiod, stres świetlny, drzewa miejskie, wielkość liścia, grubość liścia

1. Wstęp

Rośliny są wrażliwe na światło. Taką informację możemy znaleźć nawet w doniesieniach z III–IV wieku p.n.e. [1]. Co to oznacza w dobie współczesnej nauki? Światło wpływa na rośliny w dwojaki sposób. Po pierwsze, jest źródłem energii do przeprowadzenia procesu fotosyntezy, w wyniku którego powstają związki organiczne i tlen [2]. Po drugie, jest źródłem informacji o otoczeniu, środowisku, w którym rosną rośliny [3, 4]. W trakcie dnia, ale także w ciągu roku zmienia się natężenie promieniowania słonecznego, kierunek padania promieni, długość fazy jasnej (dnia) i ciemnej (nocy) w cyklu 24-godzinnym oraz skład spektralny promieniowania [5, 6]. Rośliny reagują na zmiany zarówno ilości, jakości, kierunku padania, jak i czasu trwania promieniowania [7].

Wszystkie te informacje docierające do roślin z zewnątrz (ze środowiska) regulują metabolizm, wzrost i rozwój roślin, umożliwiają orientację w porze dnia czy roku. Nieprzypadkowo niektóre rośliny zrzucają liście jesienią, zimą pozostają w stanie bezliśnym, po czym wiosną podejmują intensywny wzrost. Jest to reakcja na zmiany zachodzące w środowisku zewnętrznym, szeroko regulowana, umożliwiająca roślinom przetrwanie trudnego okresu [8, 9]. Bodziec zewnętrzny, jakim jest światło, może być odbierany przez roślinę dzięki wielu receptorom znajdującym się w jej organizmie [10, 11]. Fotoreceptory umożliwiają zachodzenie fotosyntezy oraz zjawisk fotomorfo-genetycznych, oraz regulację zegara biologicznego [3, 12].

Znane jest zjawisko wpływu światła na budowę blaszki liściowej drzew [13, 14, 15]. Obserwowano na przykład zmiany w budowie liści buka (*Fagus sylvatica*) w warunkach naturalnej długości dnia i nocy, gdzie część korony była lepiej, a część gorzej oświetlona promieniowaniem słonecznym. Autorzy wykazali, że w części zewnętrznej korony, do której dociera więcej promieniowania, zwykle blaszki liściowe mają mniejszą powierzchnię, ale są grubsze, a dodatkowo zmienia się skład barwników w blaszce, rośnie zawartość chlorofili na jednostkę powierzchni. Natomiast w części wewnętrznej korony, do której dociera mniej promieniowania, liście mają zwykle większą powierzchnię, są cieńsze i zawierają więcej chlorofili w przeliczeniu na suchą masę [13]. Jednocześnie cytowani autorzy wykazali, że liście z dobrze oświetlanej części korony mają wyższą wydajność fotosyntetyczną. Kolejne doświadczenie prowadzone było na czterech gatunkach drzew (*Acer pseudoplatanus*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata*, *Abies alba*) [14]. Wykazano, że w pełnym słońcu powstały liście grubsze o większej zawartości chlorofili i karotenoidów w przeliczeniu na jednostkę powierzchni w porównaniu do liści rozwijających się w ocienieniu. Oba typy liści różniły się także parametrami fluorescencji chlorofilu *a*. Głęboką analizę wpływu zacienienia na morfologię liści przeprowadzono u jodły pospolitej [15]. Liście (igły) w pełni oświetlone miały dobrze rozwinięty miękisz palisadowy, więcej aparatów szparkowych i, co ciekawe, były większe niż liście rosnące w cieniu. Liście nasłonecznione charakteryzowały się także wyższą zdolnością do niefotochemicznego wygaszania zaabsorbowanej energii czy zwiększoną szybkością transportu elektronów. Z przytoczonych prac jasno wynika, że światło modyfikuje budowę

anatomiczną blaszki liściowej, a co za tym idzie także jej funkcjonowanie. Budowa liścia determinuje przebieg fotosyntezy, która odpowiada za produkcję asymilatów i jest najważniejszym procesem zachodzącym w liściach.

Warto też wspomnieć, że światło – jako czynnik zewnętrzny regulujący wzrost i rozwój – może stać się dla rośliny czynnikiem stresowym. Możemy mówić o stresie świetlnym przy nadmiarze promieniowania (widzialnego czy UV), niedoborze promieniowania, niewłaściwym składzie spektralnym lub gdy obserwujemy niewłaściwy czas oświetlania roślin. Nadmiar promieniowania prowadzić może do nadmiernego wzbudzenia fotosystemów, a w efekcie do uszkodzenia aparatu fotosyntetycznego i nawet śmierci komórek. Aby chronić aparat fotosyntetyczny przed nadmiarem promieniowania, rośliny wykształciły mechanizmy rozpraszania nadmiaru zabsorbowanego promieniowania [16].

Rośliny traktowane niską intensywnością promieniowania mogą manifestować niedobór światła na różny sposób [17]. Można zaobserwować zmiany w budowie morfologicznej rośliny: liście są cieńsze, pędy i ogonki liściowe wydłużone, położenie liści zwykle horyzontalne, u roślin rozetowych występuje rozluźnienie w budowie rozety, zwykle obserwuje się opóźnione kwitnienie. Zmieniają się także cechy fizjologiczne i biochemiczne roślin. Obserwuje się mniejsze zagęszczenie aparatów szparkowych, duże chloroplasty, niższy punkt kompensacyjny świetlny fotosyntezy, zmniejszone fotooddychanie, mniejszą zawartość antocyjanów w skórce, niższą zawartość karotenoidów czy cukrów rozpuszczalnych.

Niedobór światła może powodować uruchamianie syndromu unikania cienia [18, 19]. Jest on zwykle obserwowany u roślin, które są zacieniane przez inne rośliny, np. pod okapem koron starszych osobników. Światło docierające do takich roślin jest przefiltrowane przez liście znajdujące się nad nimi i charakteryzuje się niskim stosunkiem promieniowania czerwonego (*R red* – czerwony) do dalekiej czerwieni (*FR far red* – daleka czerwień) (*R:FR*). Takie rośliny całkowicie zmieniają swój metabolizm i budowę po osiągnięciu odpowiednich rozmiarów i lepszych warunków świetlnych. Siewki wielu drzew na początku swojego życia mają niewystarczającą ilość światła i rosną dość szybko, wytwarzają małą ilość rozgałęzień bocznych, ich pęd główny wydłuża się bardzo szybko. Gdy osiągną lepsze warunki świetlne – wyrosną ponad inne rośliny – wydłużanie ich pędu zwalnia, pojawiają się rozgałęzienia boczne, zmienia się skład chemiczny ich liści – zaczynają produkować substancje chroniące przed nadmiarem promieniowania. Sygnał dotyczący warunków zewnętrznych odbierany jest przez fotoreceptory, ale w odpowiedzi roślin biorą udział także liczne hormony roślinne.

Reakcje stresowe związane z niewłaściwym składem spektralnym były obserwowane w trakcie uprawy roślin z wykorzystaniem sztucznych źródeł promieniowania [20, 21]. Należy jednak podkreślić, że rośliny wykazują dużą plastyczność w dostosowywaniu fotosyntezy oraz swojej budowy morfologicznej i anatomicznej do danego składu spektralnego światła, w którym rosną [22]. Dużym stresem może okazać się nagła zmiana jakości promieniowania w otoczeniu rośliny, na przykład przy przenoszeniu roślin z warunków szklarniowych do środowiska naturalnego [23].

Promieniowanie UV uruchamia wtedy mechanizmy odpornościowe u roślin [24], jednak wymaga to czasu.

Niewłaściwy czas oświetlenia związany jest z działalnością człowieka i oświetlaniem roślin ze sztucznych źródeł, światłem nie pochodzącym od Słońca, Księżyca czy gwiazd. Rośliny mogą być oświetlane przez człowieka celowo w czasie uprawy pod osłonami oraz w sposób niezamierzony przy okazji oświetlenia innych obiektów, np. przez lampy uliczne [4]. Światło, które powinno służyć człowiekowi, często produkowane jest w nadmiarze, przedostaje się do środowiska powodując zanieczyszczenie światłem. Obserwujemy, że rośliny są oświetlane w porach, kiedy powinny być poddane naturalnej ciemności. Problem ten jest szczególnie istotny w miastach i na terenach silnie zurbanizowanych. Wpływ zanieczyszczenia światłem na rośliny został opisany szerzej przez Wojciechowską [25, 26], Kołton i in. [4], Czaję i in. [27].

Do najważniejszych efektów zanieczyszczenia światłem można zaliczyć zmiany fenologiczne u roślin, czyli następowanie kolejnych faz wzrostowo-rozwojowych. Obserwuje się wcześniejsze otwieranie pąków drzew i krzewów w rejonach poddanych silnemu zanieczyszczeniu światłem [28], a także opóźnienie fazy wchodzenia w spoczynek i jesiennego zrzucania liści [29]. Najnowsze badania wykazały również, że zanieczyszczenie światłem stanowi dla roślin czynnik stresowy. Kwak i in. [30] wykazali, że rośliny tulipanowca amerykańskiego *Liriodendron tulipifera* L. oświetlane nocą nawet niską intensywnością promieniowania mają niższą zawartość barwników oraz podwyższony wyciek elektrolitów, co jest popularnym markerem stresu. Warto jednak podkreślić, że ciągle powstaje niewiele prac doświadczalnych opisujących wpływ zanieczyszczenia światłem na funkcjonowanie roślin i nie wszystkie reakcje zostały wyjaśnione.

Celem pracy była ocena budowy morfologicznej liści dwóch gatunków roślin drzewiastych pod wpływem nocnego oświetlenia (zanieczyszczenia światłem). Biorąc pod uwagę dotychczasowe dane literaturowe, postawiono hipotezę badawczą, że zaburzenie rytmu dnia i nocy przez oświetlanie roślin po zmroku będzie modyfikować budowę morfologiczną blaszki liściowej.

2. Materiały i metody

Materiał roślinny wykorzystany w doświadczeniu stanowiły jednoroczne rośliny (klon jawor *Acer pseudoplatanus* – drzewo i dławisz okrągłolistny *Celastrus orbiculatus* – pnącze) uprawiane w doniczkach. Rośliny były umieszczone w naturalnych warunkach dnia i nocy (kontrola) oraz oświetlane w trakcie nocy lampą LED (zanieczyszczenie światłem), ponadto jedną część roślin ustawiono w szklarni, natomiast drugą poza szklarnią (doświadczenie prowadzono w różnych warunkach termicznych). W doświadczeniu wyznaczono cztery grupy roślin traktowanych odmiennymi warunkami, w każdej grupie znajdowało się po 5 roślin z każdego gatunku.

Doświadczenie rozpoczęto 22 lutego, gdy rośliny w fazie spoczynku zimowego ustawiono w odpowiednich miejscach. Obserwacji i pomiarów roślin przetrzymywanych w szklarni dokonano 31 maja, natomiast roślin trzymanyh poza szklarnią 24 czerwca. Średnia temperatura w trakcie uprawy w szklarni wynosiła 19,2°C, natomiast w warunkach zewnętrznych 12,1°C (różnica pomiędzy średnimi temperaturami warunków zewnętrznych i szklarnią wynosiła około 7°C, przy czym minimalna temperatura na zewnątrz w okresie doświadczenia wynosiła -7°C, a w szklarni 13°C, natomiast maksymalna na zewnątrz 34°C, a w szklarni 44°C).

Pomiarów długości i szerokości blaszki liściowej dokonano z wykorzystaniem suwmiarki elektronicznej. Ponadto wykonano pomiary grubości blaszki liściowej z użyciem grubościomierza zegarowego (Mitutoyo, Japan). Liście zeskanowano na skanerze Epson perfection V600 photo wraz ze znacznikiem długości, a następnie oznaczono powierzchnię blaszek liściowych z wykorzystaniem programu ImageJ 1.49v [31]. W przypadku klonu do pomiarów brano drugą od wierzchołka wzrostu parę liści, natomiast w przypadku roślin dławiszka mierzono liście 9–11, licząc od wierzchołka wzrostu pędu, aby porównując liście drzew traktowanych i nie traktowanych światłem w nocy wyeliminować błąd wynikający z różnicy wielkości liści w różnym wieku. Z każdej rośliny pobierano po dwa liście do oznaczeń.

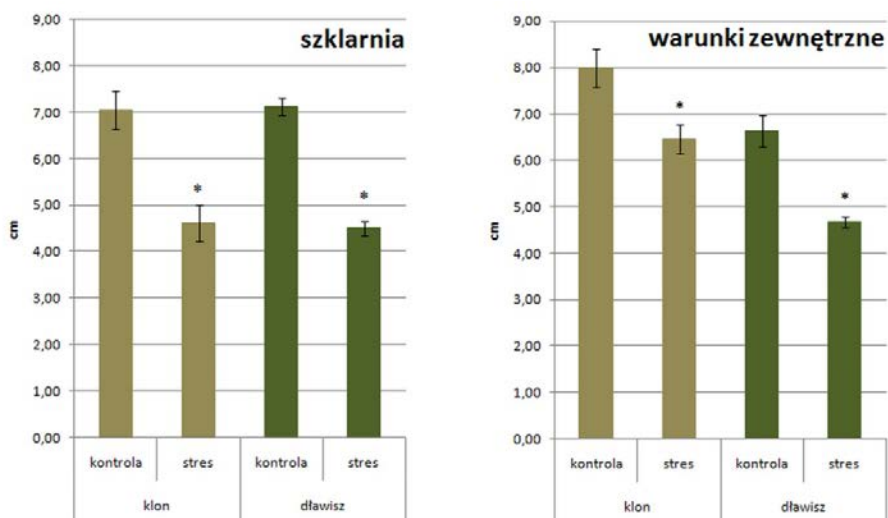
Uzyskane wyniki poddano analizie statystycznej. Zbadano podobieństwo do rozkładu normalnego danych uzyskanych w eksperymencie za pomocą testu Shapiro–Wilka oraz homogeniczność wariancji za pomocą testu Levene’a. Uzyskane wyniki pozwoliły na wykorzystanie testu t–Studenta w analizie statystycznej danych. Wszystkie testy przeprowadzono z użyciem oprogramowania STATISTICA 13 [32], przy założonym poziomie istotności $\alpha = 0,05$. Na wykresach przedstawiono średnie wartości badanych parametrów, a różnice istotne statystycznie oznaczono gwiazdką.

3. Wyniki i dyskusja

W prezentowanym doświadczeniu rośliny przetrzymywano w różnych warunkach środowiska zewnętrznego – w szklarni oraz poza nią w warunkach zewnętrznych (naturalnych). Rośliny w szklarni poddane były wyższym temperaturom – nie doświadczały przymrozków. Natomiast rośliny ustawione poza szklarnią doświadczały temperatur ujemnych, występujących w okresie trwania doświadczenia. Takie zaplanowanie eksperymentu pozwoliło ocenić wpływ zastosowanego oświetlenia w nocy w dwóch zróżnicowanych termicznie środowiskach. Wielu autorów podaje, że rozwój liści na wiosnę, następowanie faz fenologicznych czy budowa liścia to procesy regulowane przez oba czynniki – światło i temperaturę [9, 33].

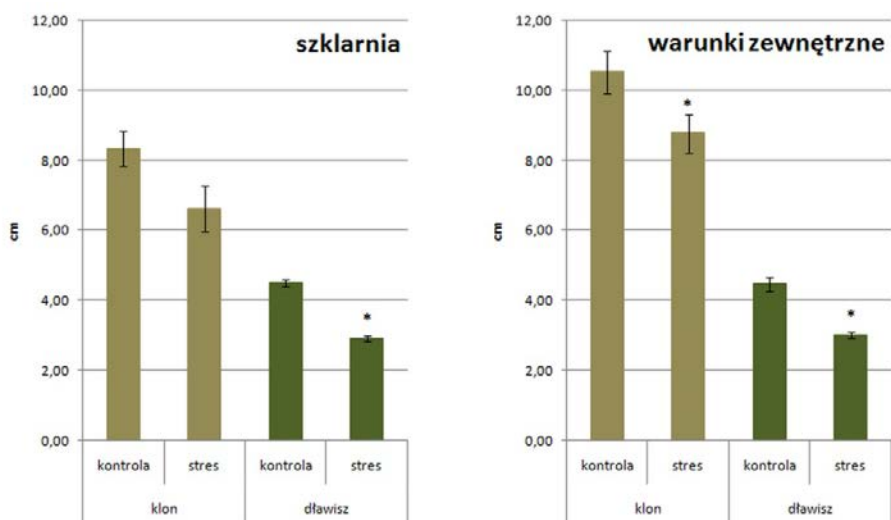
Nasze badania podejmują problem, czy niezależnie od temperatury nocne oświetlenie roślin będzie wpływać na budowę ich liści. Oświetlenie roślin w nocy promieniowaniem innym niż pochodzące od Księżycy czy gwiazd jest uznawane za traktowanie stresem zanieczyszczenia światłem [2]. To sztuczne promieniowanie pochodzi z działalności człowieka, jego źródłem może być promieniowanie emitowane z lamp ulicznych, pojazdów, reklam, oświetlenia budynków itp. [34, 35, 36].

W prezentowanym doświadczeniu wykazano, że czynnik stresowy, jakim jest oświetlanie roślin w nocy, ograniczył długość i szerokość blaszki liściowej obu badanych gatunków zarówno w szklarni, jak i poza nią (rys. 1 i 2).



Rys. 1. Długość blaszki liściowej (średnia) u dwóch gatunków roślin przetrzymywanych w szklarni lub warunkach zewnętrznych w naturalnym fotoperiodzie (kontrola – noc i dzień) oraz traktowanych światłem w nocy (stres), wąsy oznaczają \pm błąd standardowy, * wynik istotnie różny od kontroli

Źródło: opracowanie własne.



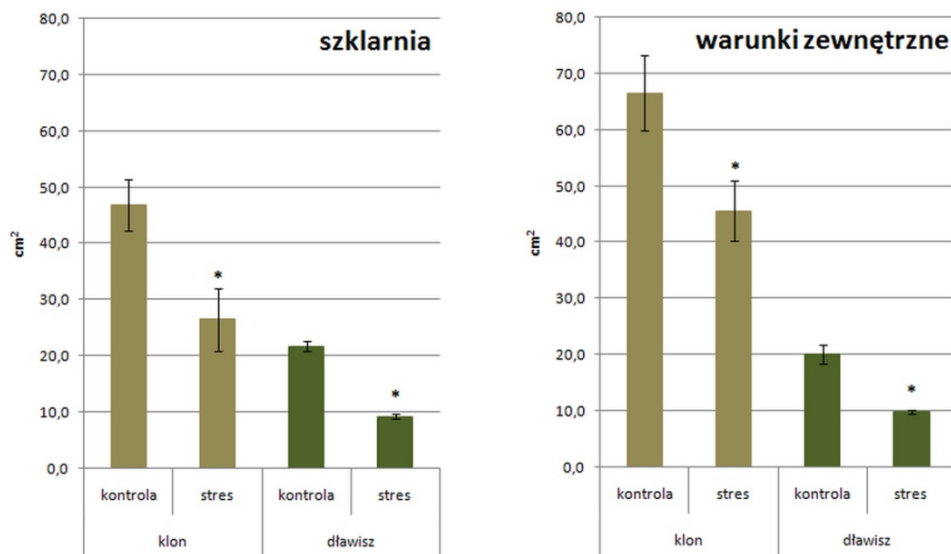
Rys. 2. Szerokość blaszki liściowej (średnia) u dwóch gatunków roślin przetrzymywanych w szklarni lub warunkach zewnętrznych w naturalnym fotoperiodzie (kontrola – noc i dzień) oraz traktowanych światłem w nocy (stres), wąsy oznaczają \pm błąd standardowy, * wynik istotnie różny od kontroli

Źródło: opracowanie własne.

Statystycznie istotnego zmniejszenia szerokości blaszki liściowej pod wpływem stresu zanieczyszczenia światłem nie udało się udowodnić tylko w przypadku klonu uprawianego w szklarni. Jednocześnie wykazano istotne zmniejszenie powierzchni blaszki liściowej obu badanych gatunków pod wpływem stresu zanieczyszczenia światłem w nocy w obu miejscach uprawy (w różnych warunkach termicznych; rys. 3).

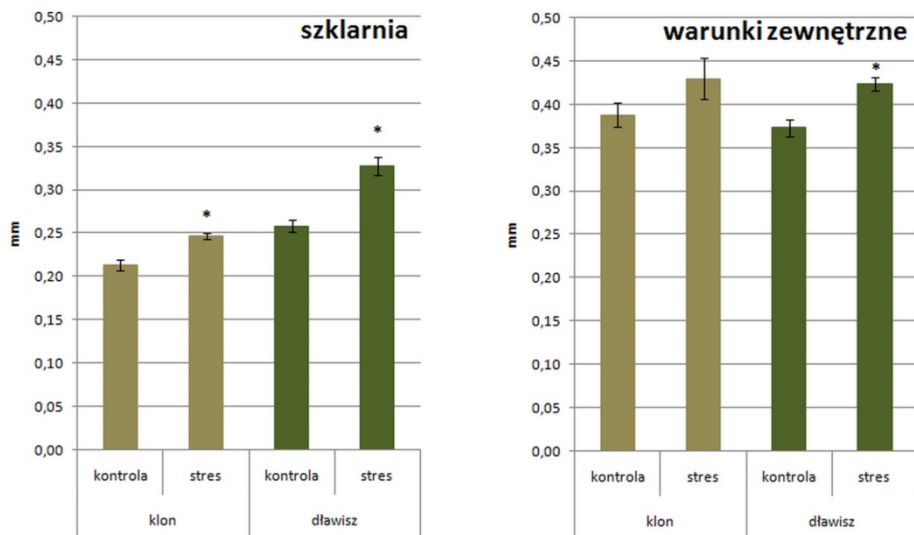
Wpływ fotoperiodu – długości dnia i nocy – na powierzchnię blaszki liściowej wykazano u chryzantemy [37]. Rośliny rosnące w oświetleniu ciągłym (fotoperiod 24h/0h) miały większą powierzchnię blaszki liściowej niż z fotoperiodu 8h/16h i 12h/12h, ale mniejszą w porównaniu do 18-godzinnego oświetlenia.

W szklarni blaszki liściowe klonu i dławisza traktowane stresem świetlnym wynikającym z oświetlania w nocy charakteryzowały się większą grubością niż u roślin rosnących w naturalnym fotoperiodzie (rys. 4). Natomiast w warunkach zewnętrznych tylko u dławisza zaobserwowano podobną reakcję zwiększenia grubości blaszki liściowej pod wpływem stresu zanieczyszczenia światłem.



Rys. 3. Powierzchnia blaszki liściowej (średnia) u dwóch gatunków roślin przetrzymywanych w szklarni lub warunkach zewnętrznych w naturalnym fotoperiodzie (kontrola – noc i dzień) oraz traktowanych światłem w nocy (stres), wąsy oznaczają \pm błąd standardowy, * wynik istotnie różny od kontroli.

Źródło: opracowanie własne.



Rys. 4. Grubość blaszki liściowej (średnia) u dwóch gatunków roślin przetrzymywanych w szklarni lub warunkach zewnętrznych w naturalnym fotoperiodzie (kontrola – noc i dzień) oraz traktowanych światłem w nocy (stres), wąsy oznaczają \pm błąd standardowy, * wynik istotnie różny od kontroli

Źródło: opracowanie własne.

Podobne obserwacje dotyczące wielkości i grubości liści przedstawiła Sarijeva i in. [38] dla liści buka i miłorzębu. Blaszkli liściowe lepiej oświetlone były mniejsze i grubsze niż te rozwijające się w gorszych warunkach świetlnych [38]. Rośliny reagują na stres środowiskowy poprzez modyfikację organów wegetatywnych [39]. Badania prowadzone na trzech gatunkach dębów (*Q. alba*, *Q. palustris* i *Q. velutina*) wykazały, że liście pobrane z zewnętrznej (lepiej oświetlonej) części korony były znacząco mniejsze (o mniejszej powierzchni), grubsze i bardziej klapowane od liści pobranych z wnętrza korony (słabiej oświetlonych). Co więcej, wykazano, że liście z południowej części korony były mniejsze lub grubsze od tych pobranych z części północnej [39].

Ten kierunek zmian morfologicznych w zależności od dostępu światła w poszczególnych partiach korony potwierdza kolejne doświadczenie. Analiza siedmiu gatunków drzew liściastych rosnących w lesie (w Japonii): olchy (*Alnus hirsuta*), brzozy (*Betula platyphylla* var. *japonica*), orzecha (*Juglans ailanthifolia* Carrière), jesionu (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*), lipy (*Tilia japonica*), wiązu (*Ulmus davidiana* var. *japonica*) i klonu (*Acer mono*) wykazała, że wielkość oraz grubość blaszek liściowych zależy od ich wertykalnego położenia i zwiększa się od wierzchołka do podstawy korony. Związane jest to z lepszym dostępem światła w górnych częściach koron drzew rosnących w zwarciu [40]. Mniejsze blaszki liściowe w warunkach lepszego dostępu do światła wykazano także u buka pospolitego (*Fagus sylvatica* L.), klonu jawora (*Acer pseudoplatanus* L.) i jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) rosnących w lesie w Niemczech [41]. Podobnie dla *Quercus acutissima* i *Robinia pseudoacacia*

(uprawianych w pojemnikach) wykazano, że wielkość blaszek liściowych była negatywnie skorelowana z dostępem światła [42].

W badaniach nad *Quercus petraea* na pięciu naturalnych stanowiskach we Włoszech wykazano, że najgrubsze liście były położone w najbardziej zewnętrznych tj. najlepiej oświetlonych częściach korony, natomiast największą maksymalną szerokość blaszek obserwowano w wewnętrznych częściach koron (nie wykazano różnic dla długości blaszek) [43]. Odmienne wyniki uzyskali Segrestin i in. [44] w badaniach na roślinach wodnych, wykazując jedynie niewielkie zmiany w budowie liści czy ich funkcjonowaniu pod wpływem zanieczyszczenia światłem. Zastosowane w doświadczeniu natężenie promieniowania w nocy było na poziomie $0,05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Promieniowanie, na które są narażone drzewa miejskie, szczególnie w bezpośrednim sąsiedztwie latarni przyulicznych jest znacznie wyższe [4].

Zmiany w budowie anatomiczno–morfologicznej liści wpływają na ich funkcjonowanie. W przypadku roślin buka i miłorzębu obserwowano zmiany w budowie liści pod wpływem zróżnicowanego promieniowania, a co za tym idzie, zmieniała się wydajność fotosyntetyczna takich blaszek [38]. Podczas fotoperiodu 24h/0h trwającego od 3 do 4 miesięcy obserwowano obniżenie wydajności fotosyntetycznej u cypryśnika błotnego i metasekwoi chińskiej [45].

W produkcji ogrodniczej od wielu lat próbuje się stosować 24-godzinne oświetlanie roślin w celu intensyfikacji wzrostu roślin i zwiększenia plonowania. Jednak wykazano, że rośliny traktowane światłem przez całą dobę mogą reagować negatywnie na brak fazy ciemności. W produkcji ogórka porównywano zastosowanie fotoperiodu 18h/6h i 24h/0h i wykazano, że ciągłe oświetlanie wpływa na niższą produkcję owoców, wywołuje chlorozy na młodych liściach i nie jest zalecane w produkcji towarowej [46]. Podobnie, negatywne efekty traktowania roślin przez 24 godziny światłem wykazano w uprawie truskawki [47], róż [48, 49] czy papryki słodkiej [50].

Badano również reakcje pomidora na oświetlanie przez 12h i 24h na dobę oraz tej samej dziennej sumie promieniowania (to samo DLI – *daily light integral*). Wykazano, że u roślin traktowanych światłem całą dobę dziesiąty liść był krótszy, ale tej samej szerokości co liście z 12h fotoperiodu. Całkowita powierzchnia liści na roślinę nie różniła się u roślin z obu traktowań [51]. Autorzy stosowali zmianę spektrum promieniowania przy ciągłym oświetlaniu, za dnia używano promieniowania czerwonego a w nocy niebieskiego. Prawdopodobnie dlatego nie obserwowano negatywnych efektów nocnego oświetlania roślin pomidora w postaci uszkodzeń liści, chloroz czy obniżonego plonowania, co obserwowali inni badacze [52, 53, 54].

W dostępnej literaturze trudno znaleźć prace innych autorów o wpływie zanieczyszczenia światłem na budowę morfologiczną blaszki liściowej drzew, jednak z wyżej przytoczonych prac jednoznacznie wynika, że traktowanie roślin światłem całodobowym modyfikuje strukturę i funkcje liści, co ma przełożenie na funkcjonowanie całych roślin. Procesy życiowe roślin zachodzą nocą w bardzo ograniczonym stopniu – transport wody i asymilatów nocą to około 10% dobowego transportu tych składników [55]. Aparaty szparkowe są wówczas w znacznym stopniu przymknięte,

a zatem ograniczona zostaje wymiana gazowa [56]. Co ciekawe, podczas działania czynnika stresowego roślina zamyka aparaty szparkowe bardziej niż w warunkach korzystnych, limitując wymianę gazową jeszcze bardziej [56]. Ciemność jest niezbędna do prawidłowego wzrostu i rozwoju roślin [57, 58], zapewnia prawidłowe funkcjonowanie aparatów szparkowych, powoduje zmniejszenie aktywności metabolicznej, obniżenie poziomu reaktywnych form tlenu i stresu oksydacyjnego – jest fazą odpoczynku i regeneracji organizmu [59, 60, 61].

4. Podsumowanie

Problem zanieczyszczenia światłem jest szeroko badany ze względu na jego negatywny wpływ na organizmy żywe. Wciąż mało jest prac badawczych, dotyczących konkretnych reakcji roślin na ten typ stresu. W przeprowadzonym doświadczeniu wykazano, że oświetlanie roślin nocą światłem LED modyfikuje budowę morfologiczną liści roślin drzewiastych. Co więcej, reakcje klonu i dławisza na stres zanieczyszczenia światłem zaobserwowano w dwóch kombinacjach doświadczenia – zarówno w warunkach, gdzie panował naturalny rozkład temperatur w tym przymrozki wiosenne, jak i w szklarni, gdzie temperatury były wyższe.

Uzyskane wyniki są zbieżne z doniesieniami dotyczącymi zmian budowy morfologicznej liści pod wpływem różnego napromieniowania w obrębie korony. Błazki liściowe klonu i dławisza w reakcji na stres zanieczyszczenia światłem charakteryzowała mniejsza powierzchnia, ale większa grubość. Należy jednak podkreślić, że obserwowane zmiany były specyficzne dla reakcji na oświetlenie nocne; nie wynikały one ze zróżnicowanego dostępu światła dziennego do różnych części korony. Reakcje roślin na stres najczęściej prowadzą do zaburzeń nie tylko struktury, ale i funkcji. Dlatego można założyć, że zanieczyszczenie światłem w nocy w efekcie zmian w budowie anatomiczno–morfologicznej liści będzie wpływało na procesy fizjologiczne i biochemiczne, zaburzając normalny wzrost i rozwój roślin.

Literatura

- [1] Schäfer E., Nagy F., *Historical overview*, [w:] *Photomorphogenesis in Plants and Bacteria*, E. Schäfer, F. Nagy (eds.), Springer, Dordrecht 2006, s. 1–12.
- [2] Bennie J., Davies T.W., Cruse D., Bell F., Gaston K.J., *Ecological effects of artificial light at night on wild plants*, *Journal of Ecology* 2016, 104, 3, s. 611–620, DOI: 10.1111/1365–2745.12551.
- [3] Kong S. G., Okajima K., *Diverse photoreceptors and light responses in plants*, *Journal of Plant Research*, 2016, 129, s. 111–114, DOI: 10.1007/s10265–016–0792–5.
- [4] Kołton A., Czaja M., Długosz–Grochowska O., *Artificial lighting and light pollution from the plant's point of view*, [w:] *Ecological and astronomical aspects of light pollution*, T.Ściężor (red.), Wydawnictwo Politechniki Krakowskiej, Kraków 2021, s. 39–55.
- [5] Strømme C.B., Julkunen–Tiitto R., Krishna U., Lavola A., Olsen J.E., Nybakken L., *UV–B and temperature enhancement affect spring and autumn phenology in *Populus tremula**, *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38, 5, s. 867–877, DOI:10.1111/pce.12338.

- [6] Chiang C., Olsen J.E., Basler D., Bånkestad D., Hoch G., *Latitude and Weather Influences on Sun Light Quality and the Relationship to Tree Growth*, *Forests*, 2019, 10, 8, s. 610, DOI: 10.3390/f10080610.
- [7] Kharshiing E., Sreelakshmi Y., Sharma R., *The light awakens! Sensing light and darkness*, [w:] *Sensory biology of plants*, S. Sopory (ed.), Springer, Singapore 2019, s. 21–57.
- [8] Olsen J.E., *Light and temperature sensing and signaling in induction of bud dormancy in woody plants*, *Plant Molecular Biology*, 2010, 73, 1–2, s. 37–47, DOI: 10.1007/s11103-010-9620-9.
- [9] Maurya J.P., Bhalerao R.P., *Photoperiod- and temperature-mediated control of growth cessation and dormancy in trees: a molecular perspective. Invited review*, *Annals of Botany* 2017, 120, 3, s. 351–360, DOI: 10.1093/aob/mcx061.
- [10] Paik I., Huq E., *Plant photoreceptors: Multi-functional sensory proteins and their signaling networks*, *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 2019, vol. 92, s. 114–121, DOI: 10.1016/j.semcdb.2019.03.007.
- [11] Galvão V.C., Fankhauser C., *Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps*, *Current Opinion in Neurobiology*, 2015, 34, s. 46–53, DOI: 10.1016/j.conb.2015.01.013.
- [12] Barneche F., Malapeira J., Mas P., *The impact of chromatin dynamics on plant light responses and circadian clock function*, “*Journal of Experimental Botany*” 2014, 65, 11, s. 2895–2913, DOI: 10.1093/jxb/eru011.
- [13] Lichtenthaler H.K., Buschmann C., Döll M., Fietz H.J., Bach T., Kozel U., Meier D., Rahmsdorf U., *Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves*, *Photosynthesis Research*, 1981, 2, s. 115–141, DOI: 10.1007/BF00028752.
- [14] Lichtenthaler H.K., Ač A., Marek M.V., Kalina J., Urban O., *Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species*, *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45, 8, s. 577–588, DOI: 10.1016/j.plaphy.2007.04.006.
- [15] Dörken V. M., Lepetit, B., *Morpho-anatomical and physiological differences between sun and shade leaves in *Abies alba* Mill. (Pinaceae, Coniferales): a combined approach*, *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41, 7, s. 1683–1697, DOI: 10.1111/pce.13213.
- [16] Lu D., Zhang Y., Zhang A., Lu C., *Non-Photochemical Quenching: From Light Perception to Photoprotective Gene Expression*, *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(2), s. 687, DOI: 10.3390/ijms23020687.
- [17] Mathur S., Jain L., Jajoo A., *Photosynthetic efficiency in sun and shade plants*, *Photosynthetica*, 2018, 56, 1, s. 354–365, DOI: 10.1007/s11099-018-0767-y.
- [18] Fernández-Milmanda G.L., Ballaré, C.L., *Shade Avoidance: Expanding the Color and Hormone Palette*, *Trends in Plant Science*, 2021, 26, 5, s. 509–523, DOI: 10.1016/j.tplants.2020.12.006.
- [19] Sessa G., Carabelli M., Possenti M., Morelli G., Ruberti, I., *Multiple pathways in the control of the shade avoidance response*, *Plants*, 2018, 7, 4, s. 102, DOI: 10.3390/plants7040102.
- [20] Goins G.D., Yorio N.C., Sanwo M.W., Brown C.S., *Photomorphogenesis, photosynthesis, and seed yield of wheat plants grown under red light-emitting diodes (LEDs) with and without supplemental blue lighting*, *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48, 312, s. 1407–1413, DOI: 10.1093/jxb/48.7.1407.
- [21] Hogewoning S.W., Trouwborst G., Maljaars H., Poorter H., van Leperen W., Harbinson J., *Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical*

composition of Cucumis sativus grown under different combinations of red and blue light, Journal of Experimental Botany, 2010, 61, 11, s. 3107–3117, DOI: 10.1093/jxb/erq132.

- [22] Naznin M.T., Lefsrud M., *An overview of LED lighting and spectra quality on plant photosynthesis*, [w:] *Light Emitting Diodes for Agriculture – Smart Lighting*, S. Dutta Gupta (ed.), Springer, Singapore 2017, s. 101–111, DOI: 10.1007/978–981–10–5807–3_6.
- [23] Wojciechowska R., Kunicki E., Długosz–Grochowska O., Kołton A., *Response of broccoli transplants to LED light during short and long–term storage*, Agronomy, 2020, 10, 7, s. 1009, DOI: 10.3390/agronomy10071009.
- [24] Dotto M., Casati P., *Developmental reprogramming by UV–B radiation in plants*, Plant Science, 2017, 264, s. 96–101, DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.09.006.
- [25] Wojciechowska R., *Czy oświetlenie nocne może zaburzać funkcjonowanie roślin? [w:] Zanieczyszczenie światłem. Źródła, obserwacje, skutki*, A. Kotarba (red.) Centrum Badań Kosmicznych PAN, Warszawa, 2019, s. 39–54.
- [26] Wojciechowska R., *Czy rośliny reagują na oświetlenie nocą?*, Aura, 2019, 5, s. 3–8.
- [27] Czaja M., Kołton A., Muras P., *The Complex Issue of Urban Trees—Stress Factor Accumulation and Ecological Service Possibilities*, Forests, 2020, 11, 9, s. 932, DOI: 10.3390/f11090932.
- [28] Ffrench-Constant R.H., Somers–Yeates R., Bennie J., Economou T., Hodgson D., Spalding A., McGregor P., *Light pollution is associated with earlier tree budburst across the United Kingdom*, Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2016, 283, art no. 20160813, DOI: 10.1098/rspb.2016.0813.
- [29] Škvareninová J., Tuhárska M., Škvarenina J., Babálová D., Slobodníková L., Slobodník B., Středová H., Mindáš J., *Effects of light pollution on tree phenology in the urban environment*, Moravian Geographical Reports, 2017, 25, 4, s. 282–290, DOI: 10.1515/mgr–2017–0024.
- [30] Kwak M.J., Je S.M., Cheng H.C., Seo S.M., Park J.H., Baek S.G., Khaine I., Lee T., Jang J., Li Y., Kim H., Lee J.K., Kim J., Woo S.Y., *Night light–adaptation strategies for photosynthetic apparatus in yellow–poplar (Liriodendron tulipifera L.) exposed to artificial night lighting*, Forests, 2018, 9, 2, s. 74, DOI: 10.3390/f9020074.
- [31] ImageJ, Image Processing and Analysis in Java, <https://imagej.nih.gov/ij/> (dostęp: 18.03.2022).
- [32] TIBCO Software Inc. 2017. Statistica (data analysis software system), version 13, <http://statistica.io> (dostęp: 18.03.2022).
- [33] Flynn D.F.B., Wolkovich E.M., *Temperature and photoperiod drive spring phenology across all species in a temperate forest community*, New Phytologist, 2018, 219, 4, s. 1353–1362, DOI: 10.1111/nph.15232.
- [34] Bennie J., Davies T.W., Duffy J.P., Inger R., Gaston K.J., *Contrasting trends in light pollution across Europe based on satellite observed nighttime lights*, Scientific Reports, 2014, 4, art. 3789, DOI:10.1038/srep03789.
- [35] Singhal R.K., Kumar M., Bose B., *Eco–physiological responses of artificial night light pollution in plants*, Russian Journal of Plant Physiology, 2019, 66, s. 190–202, DOI:10.1134/S1021443719020134.
- [36] Tabaka P., *Influence of Replacement of Sodium Lamps in Park Luminaires with LED Sources of Different Closest Color Temperature on the Effect of Light Pollution and Energy Efficiency*, Energies, 2021, 14, 19, art. 6383, DOI: 10.3390/en14196383.

- [37] Warrington I.J., Norton R.A., *An evaluation of plant growth and development under various daily quantum integrals*, Journal of the American Society for Horticultural Science, 1991, 116, 3, s. 544–551, DOI: 10.21273/JASHS.116.3.544.
- [38] Sarijeva G., Knapp M., Lichtenthaler H.K., *Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of Ginkgo and Fagus*, "Journal of Plant Physiology" 2007, 164, 7, s. 950–955, DOI: 10.1016/j.jplph.2006.09.002.
- [39] Kusi J., Karsai I., *Plastic leaf morphology in three species of Quercus: The more exposed leaves are smaller, more lobated and denser*, Plant Species Biology, 2020, 35, 1, s. 24–37, DOI: 10.1111/1442–1984.12253.
- [40] Koike T., Kitao M., Maruyama Y., Mori S., Lei T.T., *Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile*, Tree Physiology, 2001, 21, 12–13, s. 951–958, DOI: 10.1093/treephys/21.12–13.951.
- [41] Petrișan A.M., von Lüpke B., Petrișan I.C., *Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (Fagus sylvatica L.), maple (Acer pseudoplatanus L.) and ash (Fraxinus excelsior L.) saplings*, European Journal of Forest Research, 2009, 128, s. 61–74, DOI: 10.1007/s10342–008–0239–1.
- [42] Xu F., Guo W., Xu W., Wei Y., Wang R., *Leaf morphology correlates with water and light availability: what consequences for simple and compound leaves?*, Progress in Natural Science, 2009, 19, 12, s. 1789–1798, DOI: 10.1016/j.pnsc.2009.10.001.
- [43] Bruschi P., Grossoni P., Bussotti, F., *Within-and among-tree variation in leaf morphology of Quercus petraea (Matt.) Liebl. natural populations*, Trees, 2003, 17, 2, s. 164–172, DOI: 10.1007/s00468–002–0218–y.
- [44] Segrestin J., Mondy N., Boisselet C., Guigard L., Lengagne T., Poussineau S., Secondi J., Puijalon S., *Effects of artificial light at night on the leaf functional traits of freshwater plants*, Freshwater Biology, 2021, 66, 12, s. 2264–2271, DOI:10.1111/fwb.13830.
- [45] Equiza M.A., Day M.E., Jagels R., *Physiological responses of three deciduous conifers (Metasequoia glyptostroboides, Taxodium distichum and Larix laricina) to continuous light: adaptive implications for the early Tertiary polar summer*, Tree Physiology, 2006, 26, 3, s. 353–364, DOI: 10.1093/treephys/26.3.353.
- [46] Wolff S.A., Langerud A., *Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting*, European Journal of Horticultural Science, 2006, 71, 6, s. 259–261.
- [47] Hidaka K., Okamoto A., Araki T., Miyoshi Y., Dan K., Imamura H., Kitano M., Sameshima K., Okimura M., *Effect of photoperiod of supplemental lighting with light-emitting diodes on growth and yield of strawberry*, Environmental Control in Biology, 2014, 52, 2, s. 63–71, DOI: 10.2525/ecb.52.63.
- [48] Mortensen L.M., Fjeld T., *Effects of air humidity, lighting period and lamp type on growth and vase life of roses*, Scientia Horticulturae, 1998, 4(73), s. 229–237, DOI: 10.1016/S0304–4238(98)00075–2.
- [49] Arve L.E., Terfa M.T., Gislerød H.R., Olsen J.E., Torre S., *High relative air humidity and continuous light reduce stomata functionality by affecting the ABA regulation in rose leaves*, Plant, Cell & Environment, 2013, 2(36), s. 382–392, DOI: 10.1111/j.1365–3040.2012.02580.x.
- [50] Demers D.A., Gosselin A., Wien H.C., *Effects of supplemental light duration on greenhouse sweet pepper plants and fruit yields*, Journal of the American Society for Horticultural Science, 1998, 2(123), s. 202–207, DOI: 10.21273/JASHS.123.2.202.

- [51] Lanoue J., Zheng J., Little C., Thibodeau A., Grodzinski B., Hao, X., *Alternating red and blue light-emitting diodes allows for injury-free tomato production with continuous lighting*, *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10, art. 1114, DOI: 10.3389/fpls.2019.01114.
- [52] Demers D., Gosselin A., *Supplemental lighting of greenhouse vegetables: limitations and problems related to long photoperiods*, *ISHS Acta Horticulturae: International Symposium on Growing Media and Hydroponics*, 1997, 481, s. 469–474, DOI: 10.17660/ActaHortic.1999.481.54.
- [53] Demers D.A., Dorais M., Wien C.H., Gosselin A., *Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants and fruit yields*, *Scientia Horticulturae*, 1998, 74, 4, s. 295–306, DOI: 10.1016/S0304-4238(98)00097-1.
- [54] Matsuda R., Yamano T., Murakami K., Fujiwara K., *Effects of spectral distribution and photosynthetic photon flux density for overnight LED light irradiation on tomato seedling growth and leaf injury*, *Scientia Horticulturae*, 2016, 198, s. 363–369, DOI: 10.1016/j.scienta.2015.11.045.
- [55] Forster M.A., *How significant is nocturnal sap flow?*, *Tree Physiology*, 2014, 34, 7, s. 757–765, DOI: 10.1093/treephys/tpu051.
- [56] Caird M.A., Richards J.H., Donovan L.A., *Nighttime Stomatal Conductance and Transpiration in C₃ and C₄ Plants*, *Plant Physiology*, 2007, 143, 1, s. 4–10, DOI: 10.1104/ss.106.092940.
- [57] Seluzicki A., Burko Y., Chory J., *Dancing in the dark: darkness as a signal in plants*, *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40, 11, s. 2487–2501, DOI:10.1111/pce.12900.
- [58] Arora D., Sagar S., Singh A., *Dark-induced Hormonal Regulation of Plant Growth and Development*, *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11, art. 581666, DOI: 10.3389/fpls.2020.581666.
- [59] Lai A.G., Doherty C.J., Mueller-Roeber B., Kay S.A., Schippers J.H., Schippers J.H.M., Dijkwel P.P., *CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED 1 regulates ROS homeostasis and oxidative stress responses*, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2012, 109, 42, s. 17129–17134, DOI:10.1073/pnas.1209148109.
- [60] Kim J A., Kim H.S., Choi S.H., Jang J.Y., Jeong M.J., Lee S.I., *The importance of the circadian clock in regulating plant metabolism*, *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18, 12, art. 2680, DOI: 10.3390/ijms18122680.
- [61] Fricke W., *Night-time transpiration-favouring growth?*, *Trends in Plant Science*, 2019, 24, 4, s. 311–317, DOI: 10.1016/j.tplants.2019.01.007.

LEAF MORPHOLOGY MODIFICATION OF ACER PSEUDOPLATANUS AND CELASTRUS ORBICULATUS IN RESPONSE TO LIGHT POLLUTION AT NIGHT

Abstract: Plants use light as an energy source for photosynthesis. The light is also a signal that regulates the growth and development of plants. Darkness enables the regulation of the biological rhythms of plants. We carried out an experiment, during which one-year-old woody plants (sycamore maple and round-leaved choke) were grown in pots. The plants were placed in natural conditions of day and night (control) and illuminated during the night with an LED lamp (light pollution) in addition, one part of the plants was situated in the greenhouse and the other one – outside the greenhouse. Regardless of the thermal conditions, the light at night significantly reduced the length of the leaf blades. Similarly, the width of the leaf blades was smaller under the influence of night lighting, except for maple leaves growing in the greenhouse. Night illumination stimulated an increase in the thickness of the leaf blades of the studied plants. To sum up, the leaves under the influence of light pollution were smaller but thicker, which will affect the gases' diffusion into their interior.

Keywords: photoperiod, light stress, urban trees, leaf area, leaf thickness