

IWONA SZTENCEL, WŁODZIMIERZ ŻELAWSKI
*Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego — Akademia Rolnicza
w Warszawie*

AKUMULACJA SUCHEJ MASY W ROŚLINIE W FAZIE TZW. „WZROSTU WYKŁADNICZEGO”

We wczesnych etapach wzrostu organizmu roślinnego przyrost masy jest w przybliżeniu proporcjonalny do osiągniętych rozmiarów. W związku z tym wyróżnia się tzw. wykładniczą, lub logarytmiczną fazę wzrostu. Jej występowanie traktuje się często jako fakt oczywisty, nie wymagający specjalnego uzasadnienia. W literaturze wiele jest przykładów, które zdają się wskazywać, że faza wykładnicza rozciąga się nawet na dość znaczną część życia rośliny. Tymczasem dokładna analiza danych doświadczalnych wykazuje, że rzeczywisty wzrost wykładniczy występuje rzadko i na ogół trwa krótko; rozciąganie fazy wzrostu wykładniczego do momentu przegięcia krzywej wzrostu [4] jest natomiast całkowicie nieuzasadnione. Wokół opisu wzrostu nagromadziło się więc wiele nieporozumień, które warto wyjaśnić, przypominając pewne historyczne aspekty problemu i wskazując niebezpieczeństwa związane z nie dość krytycznym stosowaniem prawa wzrostu wykładniczego do opisu wczesnych etapów rozwoju rośliny.

Prawo wzrostu wykładniczego w zastosowaniu do populacji komórek w organizmie

Wzrost liczebności populacji, której rozwój nie jest ograniczony przez warunki zewnętrzne, odbywa się w sposób wykładniczy wg prawa Malthusa. Jeśli potraktuje się żywy organizm jako populację komórek, to można przez analogię zastosować prawo wzrostu wykładniczego do opisu zmian liczebności tej narastającej populacji.

Analizą zmian liczebności komórek w miarę wzrostu tkanek roślinnych zajmował się m.in. Richards [5]. Autor rozważał najpierw wzrost liczebności samych komórek merystematycznych, a następnie sytuację nieco bardziej skomplikowaną, gdy tylko część nowoutworzonych komórek zachowuje zdolność do podziału, przy czym jednak utrzymuje się stały stosunek ich liczby do ogólnej liczby komórek. Zakładając wzrost wykładniczy komórek merystematycznych Richards wykazał, że także

w przypadku stałej frakcji merystemów wzrost ogólnej liczby komórek przebiega według funkcji wykładniczej. Jego rozumowanie było następujące. Niech N_0 będzie początkową liczbą komórek, które wszystkie zachowują zdolność do podziału. Liczba tych komórek przyrasta wykładniczo, czyli w chwili t , $N(t) = N_0 e^{rt}$, gdzie r jest wielkością stałą. Stąd $\frac{dN}{dt} = rN$, zatem r można interpretować jako względną szybkość namnażania komórek, czyli stosunek przyrostu liczby komórek do aktualnej liczby komórek.

Niech teraz p będzie frakcją komórek merystematycznych w stosunku do ogólnej liczby komórek. Przy stałych wielkościach r i p przyrost całkowitej liczby komórek jest proporcjonalny do wielkości Np , tj.

$$\frac{dN}{dt} = rpN, \quad \text{czyli} \quad \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = rp, \quad \text{a} \quad \frac{1}{pN} \frac{dN}{dt} = r$$

Widać stąd, że podział komórek merystematycznych zachodzący ze względną szybkością r pociąga za sobą wzrost wykładniczy liczby wszystkich komórek, przy czym ten wzrost odbywa się z wykładnikiem rp (należy zaznaczyć, że z szybkością względną r są tworzone łącznie komórki merystematyczne i niemerysystematyczne, a przyrost liczby samych komórek merystematycznych następuje ze względną szybkością rp). Można też pokazać zależność odwrotną: jeśli wzrost ogólnej liczby komórek jest wykładniczy, to także wykładniczy musi być wzrost liczby komórek merystematycznych i niemerysystematycznych. Istotnie, jeśli frakcja merystemów jest stała i równa p , to przyrost liczby merystemów ΔM w czasie Δt wynosi $p \cdot \Delta N$, gdzie ΔN oznacza przyrost liczby wszystkich komórek. Określając przez N_0 początkową liczbę wszystkich komórek, po przejściu granicznym mamy

$$\frac{dM}{dt} = p \frac{dN}{dt} = kpN_0 e^{kt}, \quad \text{bo } N = N_0 e^{kt}, \quad \text{a stąd}$$

$$M = pN_0 e^{kt}, \quad N - M = (1 - p) N_0 e^{kt}$$

czyli liczba komórek merystematycznych i niemerysystematycznych przyrasta wykładniczo ze względną szybkością k , co odpowiada iloczynowi rp z pierwszej części dowodu.

Analogie między wzrostem liczby komórek i gromadzeniem suchej masy w roślinie

Potraktowanie wzrostu jako procesu gromadzenia się suchej masy w trwałych elementach struktury organizmu roślinnego nasuwa analogię z omawianym wyżej podziałem na merystemy i komórki niemerysystema-

tyczne. Odpowiednikiem merystemów byłaby w tym wypadku tkanka asymilacyjna, która jest producentem znakomitej części suchej masy gromadzonej przez roślinę. Względna szybkość akumulacji suchej masy zależy od aktywności fotosyntetycznej tej tkanki, tak jak względna szybkość wzrostu liczby komórek zależała od aktywności podziałowej merystemów, wyrażonej wielkością wykładnika r . Wynika stąd, że akumulacja suchej masy w roślinie mogłaby przebiegać według funkcji wykładniczej, gdyby frakcja tkanek tworzących nowe produkty pozostawała stała i gdyby nie zmieniała się aktywność fotosyntezy. W rzeczywistości w rosnącej roślinie żadna z tych wielkości nie pozostaje stała w dłuższym okresie, lecz obie wykazują tendencję spadkową, a zatem rozpatrywany przez Richardsa przypadek stałej frakcji ma znaczenie czysto teoretyczne.

Wzrost wykładniczy jako uogólnienie prawa procentu składanego w zastosowaniu do akumulacji suchej masy w roślinie

Prawo wzrostu wykładniczego wprowadził do fizjologii roślin Blackman [1], opisując nim przebieg akumulacji suchej masy. Blackman wskazał na analogię pomiędzy wzrostem masy roślinnej, a wzrostem kapitału złożonego w banku na pewien procent. Punktem wyjścia jego rozważań było stwierdzenie, że zmiany różnych wielkości występujących w przyrodzie są proporcjonalne do tychże wielkości.

W przypadku rośliny zwiększenie powierzchni liści powoduje wzrost produkcji asymilatów, co z kolei umożliwia szybszy przyrost ogólny i dalsze zwiększenie powierzchni asymilacyjnej. Blackman zauważył, że przy stałej intensywności procesów fotosyntezy i oddychania oraz przy zachowaniu stałej proporcji masy tkanki asymilacyjnej do masy całej rośliny — względna szybkość produkcji nowego materiału jest proporcjonalna do masy całej rośliny, wobec czego znajduje tutaj zastosowanie prawo procentu składanego. Tak jak osiągnięta po pewnym czasie wielkość kapitału zależy od kapitału wyjściowego złożonego w banku, stopy procentowej oraz czasu (dokładniej czasu „przebywania na koncie”), tak przyrost suchej masy jest uwarunkowany wielkością masy początkowej, wskaźnikiem względnej szybkości wzrostu oraz czasem trwania procesu wzrostu. Stąd $W = W_0(1+r)^t$, gdzie W — waga końcowa, W_0 — waga początkowa, r — wskaźnik względnej szybkości wzrostu (stopa wzrostu), t — czas wyrażający się całkowitą liczbą jednostek.

Wzór na procent składany dotyczy sytuacji, gdy interesująca nas wielkość zmienia się skokowo, po zakończeniu kolejnych okresów obliczeniowych. Wzrost masy roślinnej jest jednak procesem ciągłym, jeśli

się go analizuje w skali stosowanych zazwyczaj jednostek czasu (miesiące, tygodnie, dni).

Żeby otrzymać wzór nadający się do opisu zmian, które zachodzą w sposób ciągły, należy zamiast wielkości r ($r = \frac{\Delta W}{W \cdot \Delta t}$, gdzie ΔW oznacza przyrost suchej masy w jednostce czasu Δt) rozpatrywać $R = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$, to jest znany z literatury wskaźnik względnej szybkości wzrostu. Jeśli R jest wielkością stałą, to $\frac{dW}{dt} = RW$, a stąd $W = W_0 e^{Rt}$.

Blackman uważał, że wykładnik R jest wskaźnikiem wydajności będącej rezultatem reakcji rośliny na działanie warunków zewnętrznych i że w tych samych warunkach różne gatunki roślin mają różne wartości R . Wartość wskaźnika wydajności wynika z różnic intensywności procesów asymilacji, oddychania i rozdziału nowoutworzonego materiału pomiędzy poszczególne części rośliny; wskaźnik wydajności R jest wg Blackmana cechą charakterystyczną gatunku. Ilustruje to przykład dwóch roślin, hodowanych w tych samych warunkach: *Helianthus macrophyllus* miał wskaźnik dziennej wydajności $R=0,1763$, podczas gdy *Helianthus cucumerifolius nanus* osiągnął zaledwie $R=0,1042$. Późniejsze badania wielu autorów wykazały, że u różnych roślin występuje duża rozpiętość wskaźnika wzrostu. Przykładowo rośliny drzewiaste, które budują silny system korzeniowy, pień i gałęzie, mają niskie wartości wskaźnika R , natomiast różne rośliny zielne, u których większość produktów fotosyntezy jest zużywana na rozbudowę aparatu asymilacyjnego często charakteryzują się wysokimi wartościami R [3].

Blackman nie sugerował istnienia wzrostu wykładniczego ze stałym wykładnikiem w ciągu całego życia rośliny lub jakiejś znaczniejszej jego części. Zauważył on bowiem ogólną tendencję spadku względnej szybkości wzrostu i na ogół używał pojęcia średniego R . Blackman zdawał sobie sprawę z tego, że wzrost wykładniczy byłby możliwy pod warunkiem nie zmieniającej się intensywności procesów fotosyntezy i oddychania i przy zachowaniu stałej proporcji udziału tkanki asymilacyjnej w stosunku do pozostałych części rośliny. Warto zauważyć, że ze względów metodycznych, znajomość rzeczywistego przebiegu procesów fizjologicznych w okresie wzrostu rośliny była w czasach prac Blackmana jeszcze bardzo znikoma.

Blackman mylił się jednak uważając, że ważna w funkcji wykładniczej wartość początkowa W_0 charakteryzuje wagę nasienia, z którego wyrasta roślina. To założenie jest niesłuszne, ponieważ wzrost w fazie kiełkowania odbywa się na koszt substancji zapasowych, liścieni lub bielmy i dopóki nie rozpocznie się aktywny proces fotosyntezy sucha

masa całości nie tylko nie wzrasta, lecz jeszcze zmniejsza się (następuje jedynie przesunięcie masy z tkanek zapasowych do zarodka).

Warunki występowania fazy wzrostu wykładniczego

Względna szybkość wzrostu jest jednym z podstawowych pojęć analizy wzrostowej. Wielkość ta występuje w wielu wzorach i w powiązaniu z innymi ważnymi charakterystykami wzrostu rośliny. Następujący wzór wiąże względną szybkość wzrostu R z intensywnością asymilacji netto i stosunkiem powierzchni asymilacyjnej do masy całej rośliny [2].

$$R = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = \frac{W_L}{W} \times \frac{1}{W_L} \frac{dW}{dt}$$

gdzie: W_L jest wagą liści.

Istotne jest tutaj zastosowanie wersji wzoru, w której występuje waga liści, a nie powierzchnia. Częściej spotykane sformułowanie tej zależności

$$R = \frac{A}{W} \times \frac{1}{A} \frac{dW}{dt}$$

gdzie asymilacja netto jest liczona na jednostkę powierzchni liści (A), zatracą istotę powyższego związku, ponieważ stosunek powierzchni asymilacyjnej do masy całej rośliny $\left(\frac{A}{W}\right)$ nie jest miarą frakcji.

Względna szybkość wzrostu (R) jest więc iloczynem frakcji liści i intensywności asymilacji netto, obliczonej na jednostkę masy liścia. Może być ona wielkością stałą i równą wykładnikowi wzrostu funkcji wykładniczej tylko wtedy, gdy obie wielkości występujące w równaniu są stałe lub zmieniają się w sposób odwrotnie proporcjonalny. Jest to możliwe jedynie w początkowej fazie życia rośliny, w okresie jej przejścia od kiełkowania do stadium siewki, która jest już organizmem autotroficznym, na wczesnych etapach rozwoju siewki tworzy się intensywnie aparat asymilacyjny i frakcja udziału liści w masie całej rośliny wzrasta (teoretycznie byłby wtedy możliwy nawet wzrost szybszy od wykładniczego, gdyby intensywność asymilacji netto $\left(\frac{1}{W_L} \frac{dW}{dt}\right)$ nie zmieniała się lub malała wolniej niż wzrasta udział tych organów w masie całej rośliny). Sytuacja taka utrzymuje się jednak krótko, a w ciągu znacznej części dalszego okresu wzrostu obie wymienione wielkości wykazują tendencję spadkową.

Wydaje się słusznym przyjęcie za moment rozpoczęcia wzrostu t_0 ,

dowolnej chwili z początkowej części autotroficznej fazy życia siewki, kiedy wzrost jest wykładniczy lub maksymalnie zbliżony do wykładniczego, wówczas $W_0 = W(t_0)$. Wyliczony dla tego okresu wykładnik wzrostu, charakteryzujący względną szybkość wzrostu, jest wówczas maksymalny, bowiem udział organów asymilujących w ogólnej masie rośliny jest wtedy maksymalny. Ten maksymalny wskaźnik względnej szybkości wzrostu, przy uwzględnieniu wartości początkowej W_0 , może być interpretowany jako miara potencjalnych możliwości wzrostowych rośliny. Jest on charakterystyką podstawowej „strategii” rozdziału wytworzonych w procesie fotosyntezy substancji między asymilującą i nieasymilującą część organizmu [7]. W miarę wzrostu rośliny wskaźnik względnej szybkości wzrostu (R) zmniejsza się, tzn. w roślinie coraz większa część produktów fotosyntezy zostaje przeznaczona na rozbudowę struktur nie będących bezpośrednio organami fotosyntetyzującymi. Maksymalne względne szybkości wzrostu, liczone dla różnych roślin w początkowym okresie życia wykazują duże rozpiętości wartości [3]. Ogólny trend spadku względnej szybkości wzrostu, związany z oddziaływaniem czynników wewnętrznych i zewnętrznych, powoduje, że średnia wartość R nie jest tak dobrą charakterystyką potencjalnych możliwości rośliny, jak jego wartość maksymalna.

Względna szybkość wzrostu jest wielkością bezpośrednio związaną z ukształtowaniem się proporcji organów asymilacyjnych i nieasymilacyjnych rośliny, ale taka interpretacja ma sens jedynie w autotroficznej fazie życia. W okresie kiełkowania można interpretować względną szybkość wzrostu (R) wyłącznie jako miarę zdolności przetwarzania substancji zapasowych nasienia w elementy struktury zarodka. Wartości R charakterystyczne dla okresu kiełkowania mają jednak zasadnicze znaczenie, ponieważ warunkują wielkość W_0 istotną dla dalszego opisu wzrostu.

Przyczyny niewłaściwej interpretacji wzrostu wykładniczego

Ponieważ frakcja organów asymilacyjnych i intensywność asymilacji netto nie są wielkościami stałymi, a w sposób kompensacyjny mogą zmieniać się tylko w ciągu krótkiego okresu, przeto w życiu rośliny faza wzrostu wykładniczego trwa krótko, jako jedna z wielu możliwości realizacji wzrostu. Jednak większość przyrodników jest głęboko przekonana o występowaniu dość długotrwałej fazy wykładniczej, obejmującej znaczną część okresu wzrostu. Są przypuszczalnie dwie przyczyny niedokładnego zrozumienia tego zagadnienia: często myli się średnią wartość wykładnika wzrostu R z początkową i maksymalną wartością

tego wykładnika, co powoduje pozorne wydłużenie fazy wzrostu wykładniczego. Druga z tych przyczyn wynika z nieumiejętności stosowania metod statystycznych. Już tylko graficzne przedstawienie danych eksperymentalnych pozwala często zauważyć ogólną tendencję spadku szybkości wzrostu. Tymczasem zastosowanie transformacji logarytmicznej, w celu dopasowania krzywej wykładniczej do danych doświadczalnych, daje wysoki współczynnik korelacji, a taki wynik zdaje się sugerować trafność wyboru tej funkcji do opisu wzrostu. Należy jednak pamiętać, że zastosowanie transformacji logarytmicznej powoduje „spłaszczenie” danych, które i tak na ogół nie różnią się więcej niż o dwa rzędy wielkości ($e \approx 2,7$ i 100 różnią się o dwa rzędy wielkości gdy tymczasem $\ln e = 1$ i $\ln 100 \approx 4,6$ to ciągle ten sam rząd wielkości); ta sytuacja sprzyja uzyskiwaniu wysokiego współczynnika korelacji. Nawet do danych leżących na linii prostej można z wysokim współczynnikiem korelacji dopasować krzywą wykładniczą, o ile dane te nie różnią się więcej niż o dwa lub trzy rzędy wielkości (im większa rozpiętość danych tym oczywiście niższy współczynnik korelacji).

Przypuszczalnie żaden wskaźnik liczbowy, w szczególności współczynnik korelacji nie jest wystarczającym kryterium wyboru określonej krzywej do opisu wzrostu. Nieco lepsze pojęcie o stopniu dopasowania krzywej można uzyskać używając, oprócz współczynnika korelacji, jakiegoś dodatkowego wskaźnika zmienności. Na przykład Whittaker i Woodwell [6] liczą prócz tego jeszcze błąd względny regresji

$$\frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{(n-1)}}}{\bar{y}}$$

gdzie:

- y_i — wartości obserwowane
- \hat{y}_i — wartości przewidywane
- \bar{y} — wartość średnia
- n — liczba obserwacji

Warto jednak zaznaczyć, że jeśli dane doświadczalne odchylają się w niewielkim stopniu od proponowanej krzywej, ale odchylenie ma charakter systematyczny (np. po transformacji logarytmicznej uzyskuje się krzywą nieznacznie tylko odbiegającą od linii prostej), to żaden z wymienionych wskaźników nie ukaże tej tendencji. W takich przypadkach pożyteczna jest wstępna analiza graficzna danych, oraz zastosowanie testu serii, który ujawni ewentualną nielosowość odchyżeń.

Z powyższych rozważań wynika, że nie należy przeceniać roli współ-

czynnika korelacji w ocenie zgodności rzeczywistego przebiegu wzrostu z kształtem krzywej wykładniczej w tym znaczeniu, że wysoka wartość tego współczynnika wcale jeszcze nie świadczy o występowaniu wykładniczej fazy wzrostu.

Podsumowanie

W ontogenezie rośliny faza wzrostu wykładniczego nie dotyczy na ogół tak długiego okresu jak się często sądzi, lecz występuje jedynie w krótkim okresie życia, na początku fazy autotroficznej. Obliczona w tym okresie względna szybkość wzrostu osiąga swoją największą wartość. Ta maksymalna względna szybkość wzrostu jest cechą charakteryzującą potencjalną zdolność rozdziału produktów fotosyntezy pomiędzy części asymilujące i nieasymilujące. Drugą wielkością warunkującą tempo wzrostu rośliny jest waga początkowa W_0 . Jako wartość W_0 powinno się przyjmować wagę siewki z początku fazy autotroficznej, gdy występuje wzrost maksymalnie zbliżony do wykładniczego; nieuzasadnione jest przyjmowanie wagi nasienia jako wartości początkowej wzrostu.

Przyczyną nieporozumień w analizowaniu przebiegu wzrostu we wczesnych etapach życia rośliny jest utożsamianie średniej wartości względnej szybkości wzrostu R z jej wartością maksymalną i interpretowanie jej jako wykładnika wzrostu; powoduje to pozorne wydłużenie fazy wzrostu wykładniczego. Maksymalna względna szybkość wzrostu R wraz z wartością początkową wzrostu W_0 stanowią łącznie miarę potencjału wzrostowego rośliny, który jest właściwością genotypu.

Praca wykonana w ramach problemu MR II-7, koordynowanego przez PAN

LITERATURA

1. Blackman V. H.: *Ann. Bot.*, 33, 353—360, 1919.
2. Evans G. C.: *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, pp. 734, 1972.
3. Grime J. P., Hunt R.: *Journal of Ecology*. 63, 393—422, 1975.
4. Leopold A. C., Kriedemann P. E.: *Mc Grow Hill*. 77—105, 1975.
5. Richards F. J.: *Plant physiology*. Ed. by F. C. Steward. Vol. V A. Academic Press, New York and London. 3—76, 1969.
6. Whittaker R. H., Woodwell G. M.: *Journal of Ecology*. 56, 1—25, 1968.
7. Żelawski W., Sztencel I.: *Acta Physiol. Plant* 3, 85—94, 1981.