

**GRZEGORZ ISZKUŁO**

ORCID: 0000-0003-2067-729X  
e-mail: iszkulo@man.poznan.pl

Instytut Dendrologii Polskiej Akademii Nauk,  
ul. Parkowa 5, 62-035 Kórnik  
Institute of Dendrology Polish Academy of Sciences,  
Parkowa Str. 5 62-035 Kórnik, Poland

## **Ząbkowane brzegi liści: Hipotezy, mechanizmy i zależności klimatyczne**

**Toothed leaf margins: Hypotheses, mechanisms,  
and climatic relationships**

[https://doi.org/1036921/kos.2024\\_3009](https://doi.org/1036921/kos.2024_3009)

### **Abstrakt**

Liście są kluczowymi organami roślin, a ich morfologia jest niezwykle zróżnicowana. W artykule omówiono różne hipotezy dotyczące ząbkowania brzegów liści, w tym hipotezę odstraszenia owadów, ciśnienia korzeniowego, upakowania pąków, podtrzymywania-dostawy oraz wymiany gazowej na początku sezonu wegetacyjnego. Każda z tych hipotez oferuje potencjalne wyjaśnienia obecności ząbków na brzegach liści w różnych warunkach środowiskowych. Najbardziej uzasadniona jest hipoteza wymiany gazowej na początku sezonu wegetacyjnego, która wyjaśnia ząbkowanie jako mechanizm poprawiający fotosyntezę w wczesnym etapie wzrostu rośliny. Artykuł podkreśla również znaczenie analizy morfologii liści w paleobiologii i jej ograniczenia, szczególnie w przypadku roślinności obszarów o chłodniejszym klimacie.

Słowa kluczowe: analiza brzegu blaszki liściowej, morfologia liści, klimat

## Abstract

Leaves are plants' crucial organs and their morphology is highly diverse. This article discusses various hypotheses concerning the serration of leaf margins, including the insect deterrence, root pressure, bud packing, support-supply, and early season gas-exchange hypothesis. Each of these hypotheses provides potential explanations for the presence of teeth on leaf margins under different environmental conditions. The early season gas-exchange hypothesis is the most accepted, explaining serrations as a mechanism to enhance photosynthesis during the early stages of plant growth. The article also highlights the importance of leaf morphology analysis in paleobiology and their limitations, especially in the case of vegetation in areas with a colder climate.

Key words: leaf margin analysis, leaf morphology, climate

## WSTĘP

Liście jako organy asymilacyjne są kluczowe dla wzrostu i rozwoju roślin, a jednocześnie mają bardzo plastyczną morfologię. Procesy adaptacyjne w zmieniającym się przez miliony lat środowisku wykształciły ogromną różnorodność ich form. Przykładem może być wielkość liści, która waha się od mniej niż 1 mm<sup>2</sup> do ponad 1 m<sup>2</sup> (Díaz i współaut. 2016). Wiadomo również, że warunki środowiskowe wpływają na zmienność morfologiczną liści. W środowiskach ciepłych i wilgotnych liście będą większe niż w chłodnych i suchych (Wright i współaut. 2017).

ślane jako „ząbkowane liście” (ang. toothed leaves), odróżniając je od liści całobrzegich. Sama definicja ząbka w literaturze anglosaskiej najczęściej oznacza unaczynione przedłużenie brzegu liścia wcięte mniej niż ¼ odległości do nerwu głównego (Royer i Wilf 2006).

Pozostając przy tym prostym podziale na liście całobrzegie i ząbkowane warto zadać sobie pytanie „dlaczego rośliny mają ząbkowane liście”? Poniżej przedstawiono kilka hipotez dotyczących możliwych przyczyn i mechanizmów powstawania ząbkowania liści oraz zależności filogenetycznych, które również mogą wpływać na tę cechę morfologiczną.



**Ryc. 1.** Listek jarzębu pospolitego (od lewej) oraz liście brzozy brodawkowatej, leszczyny pospolitej, klonu zwyczajnego oraz wierzby iwy.

Morfologia brzegu blaszki liściowej jest również bardzo zróżnicowana (Ryc. 1.). Klasycznie, blaszki liściowe mogą być ząbkowane, piłkowane, karbowane, faliste oraz całobrzegie. Dla uproszczenia przekazu, w tym artykule, wszystkie te typy brzegu blaszki liściowej będą okre-

## HIPOTEZY

### *Hipoteza odstraszania owadów*

Jedną z często przytaczanych hipotez jest możliwość odstraszania owadów, które mogłyby żerować lub składać jaja na ząbkowanych

liściach. Ząbki mogą symulować żer innych owadów (Brown i Lawton 1991). Jednak badania eksperymentalne nie potwierdziły unikania ząbkowanych liści przez owady (Rivero-Lynch i współaut. 1997), z wyjątkiem mechanicznej obrony liści kolczasto-ząbkowanych przed innymi niż owady roślinożercami, np. u ostrokrzewu czy berberysu (Edwards i współaut. 2017).

#### *Hipoteza ciśnienia korzeniowego*

Ząbki liściowe mają często hydrotody, czyli specjalne struktury na powierzchni liści, które zazwyczaj znajdują się na zakończeniach wiązek przewodzących i są odpowiedzialne za usuwanie nadmiaru wody. Taka budowa zwiększających się ząbków ułatwia pozbywanie się wody w wyniku gutacji (Feild i współaut. 2005). Hydrotody pomagają roślinie zwiększyć przepływ soków, co pozwala zmniejszyć nadmierne ciśnienie w korzeniach, zapobiegając zalaniu przestrzeni międzykomórkowych w liściu, a w chłodniejszych obszarach klimatycznych zapobiega powtarzającym się cyklom zamarzania i rozmrażania wody w naczyniach, co może prowadzić do utraty funkcji przewodzących (Feild i współaut. 2005).

#### *Hipoteza upakowania pąków*

Gęsto upakowane i poprzeplatane nawzajem liście rozwijają na swoich brzegach ząbki, które mogą być wynikiem nacisków i wzrostu w ograniczonej przestrzeni. Ząbki mogą być więc konsekwencją ścisłego ułożenia liści w pąku spoczynkowym. Takie ułożenie liści w pąku minimalizuje przestrzeń powietrzną, co może ograniczać ryzyko uszkodzeń przez mróz (Edwards i współaut. 2016). U niektórych gatunków liście, które były upakowane w zimowych pąkach, posiadają ząbki, podczas gdy liście powstające później są całobrzegie, co może potwierdzać prawdziwość hipotezy upakowania pąków (Edwards i współaut. 2016; Spriggs i współaut. 2018).

#### *Hipoteza podtrzymywania-dostawy*

Chłodniejszy klimat sprzyja cieńszym liściom, które wymagają silnego systemu wiązek przewodzących, z nerwami dochodzącymi

do brzegu blaszki liściowej, aby zapewnić wytrzymałość mechaniczną i optymalny przepływ wody oraz składników pokarmowych (Givnish 1979; Givnish i Kriebel 2017).

#### *Hipoteza wymiany gazowej na początku sezonu wegetacyjnego*

Młode, rozwijające się liście mają większe ząbki w porównaniu z liśćmi dojrzałymi (Baker-Brosh i Peet 1997). Ząbki dojrzewają wcześniej i są miejscem intensywnej wymiany gazowej (Canny 1990). Wynika to z mniejszego stężenia gazów na brzegu liścia w porównaniu do jego centralnej części a w efekcie większej dostępności CO<sub>2</sub> i mniejszej wilgotności powietrza. Intensywna wczesnowiosenna transpiracja zapewnia dostawę wody i składników odżywczych do młodych, rozwijających się liści, czyniąc ząbki liściowe „gorącymi punktami” wymiany gazowej (Li i współaut. 2016), co umożliwia szybki wzrost na początku sezonu wegetacyjnego (Baker-Brosh i Peet 1997; Peppe i współaut. 2018). Ta poprawa intensywności fotosyntezy wczesną wiosną może być korzystna dla roślin w obszarach, gdzie jest stosunkowo krótki sezon wegetacyjny. Dodatkowo młode liście o niewielkich rozmiarach ułatwiają przenikanie światła do dolnych części korony. Jednocześnie ząbki powodują załamywanie się światła, jego rozproszenie i w konsekwencji lepszą jego przenikalność do dolnych partii korony (Niklas 1989; Nicotra i współaut. 2011). Minusem większej wymiany gazowej młodych, ząbkowanych liści może być rozrzutne gospodarowanie wodą. Jednak w warunkach chłodnych wczesną wiosną dostępność wody jest najczęściej wysoka (Dana L. Royer i Wilf 2006; Peppe i współaut. 2018). Pośrednim dowodem na prawdziwość tego wnioskowania jest lokalnie większa liczba gatunków ząbkowanych na obszarach o wilgotnym klimacie (Peppe i współaut. 2011; Royer i współaut. 2012).

Powyżej przedstawiono hipotezy dotyczące możliwych przyczyn i mechanizmów powstawania ząbkowania u liści. Teraz analiza zostanie rozszerzona o dwa kluczowe czynniki wpływające na te procesy: zależności filogenetyczne oraz zależności klimatyczne. Zależności

filogenetyczne pozwalają zrozumieć, jak wspólna ewolucyjna historia może wpływać na ząbkowanie, natomiast zależności klimatyczne wyjaśniają, w jaki sposób warunki klimatyczne wpływają na zmienność i zasięg geograficzny ząbkowania.

### ZALEŻNOŚCI FILOGENETYCZNE

Na ząbkowanie brzegu blaszki liściowej ma wpływ pochodzenie oraz pokrewieństwo danej rośliny (Little i współaut. 2010). Ząbki liściowe występują powszechnie w 42 rzędach oraz 173 rodzinach roślin okrytozalążkowych (Rios i współaut. 2020). Uważa się, że liście mające ząbki wyewoluowały wiele razy niezależnie u niespokrewnionych grup roślin i że jest to cecha zmienna, wskazująca na przystosowania adaptacyjne oraz odpowiedź na warunki środowiskowe, gdzie temperatura odgrywa istotne znaczenie (Jones i współaut. 2009; Iszkulo i Myślicka 2015; McKee i współaut. 2019).

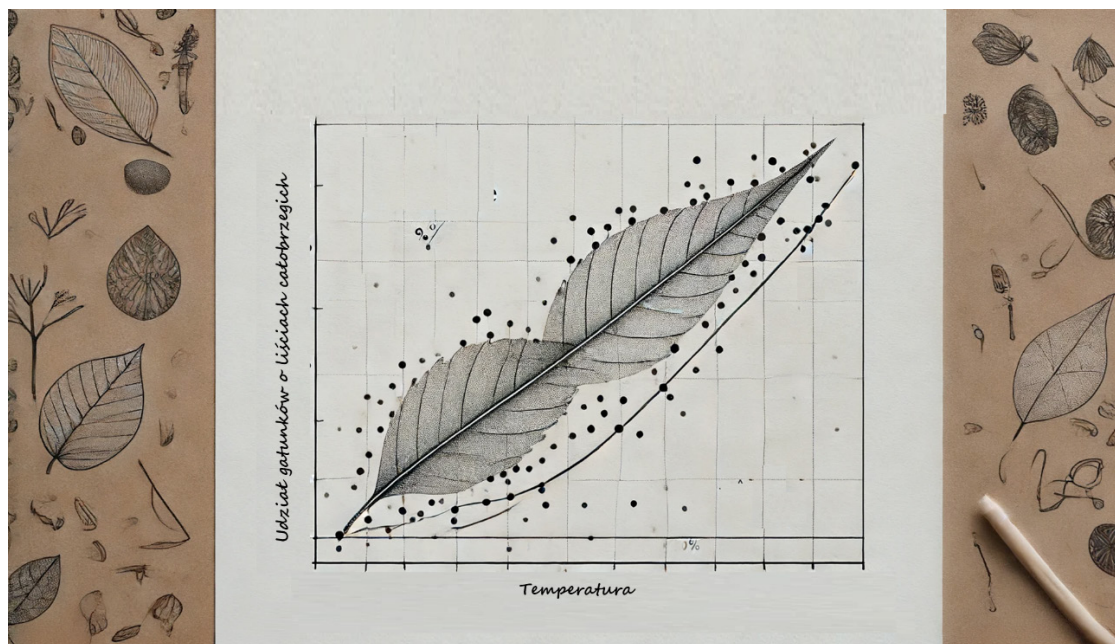
### ZALEŻNOŚCI KLIMATYCZNE

Hipotezy dotyczące funkcjonalności i mechanizmów ząbkowania liści rozwijały się w opar-

ciu o zależność zaobserwowaną ponad 100 lat temu. Już na początku dwudziestego wieku zauważono, że udział w roślinności gatunków drzewiastych dwuliściennych o liściach całobrzegich zwiększa się na obszarach o klimacie ciepłym (Bailey i Sinnott 1915; 1916). Ta zależność została ujęta matematycznie w drugiej połowie XX wieku (Wolfe 1979; Peppe i współaut. 2011). Analiza brzegu blaszki liściowej (ang. leaf margin analysis: LMA) jest powszechnie stosowana w paleobiologii do szacowania paleotemperatury na podstawie zachowanych fosylnych liści z danego stanowiska kopalnego. Znając udział gatunków całobrzegich w stosunku do ząbkowanych oraz stosując odpowiednią funkcję liniową można obliczyć przypuszczalną wartość średniej rocznej temperatury powietrza w danym okresie w przeszłości (Ryc. 2).

### PROBLEMY Z DOKŁADNOŚCIĄ SZACOWANIA ŚREDNIEJ ROCZNEJ TEMPERATURY POWIETRZA NA PODSTAWIE ANALIZY BRZEGU BLASZKI LIŚCIOWEJ

Do analizy brzegu blaszki liściowej wykorzystuje się rośliny drzewiaste, ponieważ korelacja



**Ryc. 2.** Zależność pomiędzy średnią roczną temperaturą i udziałem gatunków o liściach całobrzegich w stosunku do ząbkowanych. Wraz ze wzrostem temperatury zwiększa się udział gatunków o liściach całobrzegich. Projekt: Chat GPT 4.0.

w przypadku roślin zielnych jest znacznie słabsza (McKee i współaut. 2019; Wilf 1997). Silniejsza korelacja może wynikać z konserwatywności reakcji na warunki środowiskowe związanej z długowiecznością drzew (Šímová i współaut. 2018; Iszkuło i współaut. 2024). Dokładność szacowania średniej rocznej temperatury powietrza jaka towarzyszyła roślinności w przeszłości na podstawie analizy brzegu blaszki kopalnych liści, stosowana w paleobiologii, oscyluje w granicach od 2 do 4°C w zależności od przyjętej metodyki i regionu, z którego pochodzi flora kopalna (Chen i współaut. 2014; Peppe i współaut. 2011). Oznacza to, że otrzymana temperatura może być nawet o kilka stopni niższa bądź wyższa od rzeczywistej wartości średniej rocznej temperatury w przeszłości. Dokładność tej metody jest więc niezbyt wysoka. Dodatkowo, ostatnie badania wykazały, że w warunkach chłodnego klimatu (średnia roczna temperatura do około +5°C) istnieje korelacja odwrotna od klasycznej. Wykorzystywanie więc analizy brzegu blaszki liściowej do oceny średniej rocznej temperatury powietrza w przypadku kopalnej roślinności chłodnego klimatu może okazać się niewystarczająco efektywne (Iszkuło i współaut. 2024).

## PODSUMOWANIE

Hipoteza wymiany gazowej na początku sezonu wegetacyjnego wydaje się najlepiej zbadana i jest najczęściej przyjmowaną hipotezą tłumaczącą zjawisko ząbkowania liści. Średnia roczna temperatura jest skorelowana z długością okresu wegetacyjnego. Im krótszy jest okres wegetacji, tym rośliny muszą go lepiej wykorzystać, co prowadzi do preferencji gatunków o ząbkowanym brzegu blaszki liściowej. Inne hipotezy, takie jak podtrzymywanie-dostawy, upakowania pąków czy ciśnienia korzeniowego, również mogą wyjaśniać to zjawisko, stąd nadal nie wiemy wszystkiego o przyczynach tworzenia ząbkowanych liści przez rośliny.

## BIBLIOGRAFIA

- Bailey I. W., Sinnott E. W., 1915. *A botanical index of cretaceous and tertiary climates*. Science 41, 831–34.
- Bailey I. W., Sinnott E. W. 1916. *The climatic distribution of certain types of angio-sperm leaves*. Am. J. Bot. 3, 24–39.
- Baker-Brosh, K F., Peet R. K., 1997. *The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees*. Ecology 78, 1250–55.
- Brown V. K., Lawton J. H., 1991. *Herbivory and the evolution of leaf size and shape*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 333 (1267), 265–72. <https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0076>.
- Canny M. J., 1990. *What becomes of the transpiration stream?* New Phytol. 114 (3), 341–68. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00404.x>.
- Chen, W.-Y., Su, T., Adams, J. M., Jacques, F. M. B., Ferguson, D. K., Zhou, Z.-K., 2014. *Large-scale dataset from china gives new insights into leaf margin-temperature relationships*. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 402, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.03.016>.
- Couturier, E., Courrech du Pont, S., Douady, S. 2011. *The filling law: a general framework for leaf folding and its consequences on leaf shape diversity*. J. Theor. Biol. 289, 47–64. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.08.020>.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., i współaut., 2016. *The global spectrum of plant form and function*. Nature 529 (7585), 167–71. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- Edwards, E. J., Chatelet, D. S., Spriggs, E. L., Johnson, E. S., Schlutius, C., Donoghue, M. J., 2016. *Unpacking a century-old mystery: winter buds and the latitudinal gradient in leaf form*. Am. J. Bot. 103 (6), 975–78. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600129>.
- Edwards, E. J., Spriggs, E. L., Chatelet, D. S., Donoghue, M. J., 2017. *Correlation, causation, and the evolution of leaf teeth: a reply to Givnish and Kriebel*. Am. J. Bot.

- 104 (4), 509–15. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700075>.
- Feild, T. S., Sage, T. L., Czerniak, C., Iles, W. J., 2005. *Hydathodal leaf teeth of Chloranthus japonicus (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll*. Plant, Cell & Environ. 28 (9), 1179–90.
- Givnish, T. 1979. On the adaptive significance of leaf form. [W:] *Topics in Plant Population Biology*. Solbrig O. T., Jain S. Johnson G. B., Raven P. H. (red.) 375-407. Columbia University Press. New York, USA, 375-407.
- Givnish, T. J., Kriebel, R., 2017. *Causes of ecological gradients in leaf margin entirety: evaluating the roles of biomechanics, hydraulics, vein geometry, and bud packing*. Am. J. Bot. 104 (3), 354–66. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600287>.
- Iszkulo, G., and Myślicka, K., 2015. *Is climate warming advantageous for plants with untoothed leaves?* Basic Appl. Ecol. 16 (5), 386-93. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.04.011>.
- Iszkulo, G., Tyrała-Wierucka, Ż., Thomas, P. A., Terlecka, M., Walas, Ł., Tomaszewski, D., 2024. *Should the relationship between leaf margin and temperature be re-defined for areas with colder climates?* J. Biogeogr. 51(10), 1842–1851. <https://doi.org/10.1111/jbi.14855>.
- Jones, C. S., Bakker, F. T., Schlichting, C. D., Nicotra, A. B., 2009. *Leaf shape evolution in the South African genus Pelargonium L'Her. (Geraniaceae)*. Evolution 63 (2), 479-97. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00552.x>.
- Kobayashi, H., Kresling, B., & Vincent, J., 1998. *The geometry of unfolding tree leaves*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 265, 147–54. <https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0276>.
- Li, Y., Wang, Z., Xu, X., Han, W., Wang, Q., & Zou, D. 2016. *Leaf margin analysis of Chinese woody plants and the constraints on its application to palaeoclimatic reconstruction*. Glob. Ecol. Biogeogr. 25 (12), 1401–15. <https://doi.org/10.1111/geb.12498>.
- Little, S. A., Kembel, S. W., Wilf, P., 2010. *Paleotemperature proxies from leaf fossils reinterpreted in light of evolutionary history*. Edited by Andrew Allen Farke. PLoS ONE 5 (12), e15161. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015161>.
- McKee, M. L., Royer, D. L., Poulos, H. M., 2019. *Experimental evidence for species-dependent responses in leaf shape to temperature: implications for paleoclimate inference*. PLoS ONE 14 (6), e0218884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218884>.
- Nicotra, A. B., Leigh, A., Boyce, C. K., Jones, C. S., Niklas, K. J., Royer, D. L., Tsukaya, H., 2011. *The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms*. Funct. Plant Biol. 38 (7), 535. <https://doi.org/10.1071/FP11057>.
- Niklas, K. J. 1989. *The effect of leaf-lobing on the interception of direct solar radiation*. Oecologia 80 (1), 59–64. <https://doi.org/10.1007/BF00789932>.
- Peppe, D. J., Baumgartner, A., Flynn, A., Blonder, B., 2018. *Reconstructing paleoclimate and paleoecology using fossil leaves*. [W:] *Methods in paleoecology: reconstructing Cenozoic terrestrial environments and ecological communities, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Croft D. A., Su D. F., Simpson S. W. (red.). Springer International Publishing 289–317. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-94265-0\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-319-94265-0_13).
- Peppe, D. J., Royer, D. L., Cariglino, B., Oliver, S. Y., Newman, S., i współaut., 2011. *Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications*. New Phytol. 190 (3), 724-39. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x>.
- Rios, A. B. M., Menino, G. C. de O., Dalvi, V. C., 2020. *Leaf teeth in eudicots: what can anatomy elucidate?* Bot. J. Linn. Soc. 193 (4), 504–22. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa028>.
- Rivero-Lynch, A. P., Brown, V. K., & Lawton, J. H. 1997. *The impact of leaf shape on the feeding preference of insect herbivores:*

- experimental and field studies with Capsella and Phyllotreta*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 351 (1348), 1671–77. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0149>.
- Royer, D. L., Peppe, D. J., Wheeler, E. A., Niinemets, U., 2012. *Roles of climate and functional traits in controlling toothed vs. untoothed leaf margins*. Am. J. Bot. 99 (5), 915–22. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100428>.
- Royer, D. L., Wilf, P., 2006. *Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy*. Int. J. Plant Sci. 167 (1), 11–18.
- Šímová, I., Violle, C., Svenning, J.-C., Kattge, J., Engemann, K., i współaut., 2018. *Spatial patterns and climate relationships of major plant traits in the new world differ between woody and herbaceous species*. J. Biogeogr. 45 (4), 895–916. <https://doi.org/10.1111/jbi.13171>.
- Spriggs, E. L., Schmerler, S. B., Edwards, E. J., Donoghue, M. J., 2018. *Leaf form evolution in Viburnum parallels variation within individual plants*. Am. Nat. 191 (2), 235–49. <https://doi.org/10.1086/695337>.
- Wilf, P., 1997. *When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis*. Paleobiology 23 (3), 373–90.
- Wolfe, J. A., 1979. *Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia*. U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1106, 1–37.
- Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M., i współaut., 2017. *Global climatic drivers of leaf size*. Science 357 (6354), 917–21. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>.

