

# Fyziologické adaptace sukulentních rostlin

## I. Hospodaření s vodou

Jan Gloser

Dlouhá období sucha ohrožují život rostlin zhruba na jedné třetině plochy všech kontinentů. Mnoho rostlinných druhů se přizpůsobilo krutým podmínkám aridního klimatu výraznou sezónní cykličností růstu. V nepříznivé části roku u nich převážná část nadzemních orgánů zasychá a přežívají pouze podzemní cibule, hlízy, oddenky, báze stonků s meristémy, či v krajním případě jen semena. O to větší obdiv sklízí ty rostliny, které i za dlouhotrvajícího sucha zůstávají v dokonale funkčním stavu. Z nich především rostliny sukulentní, jejichž elegantní listy či stonky blahobytně naplněné vodou vždy velmi nápadně kontrastují s okolní vyprahlou krajinou.

### Rozmanitost forem sukulence

Výraznou sukulenci nacházíme u více než 10 tis. druhů rostlin z několika desítek čeledí, často příbuzensky značně vzdálených. Sukulence se vyvíjela u celé řady taxonů souběžně, a z toho také vyplývá i neobyčejná pestrost jejího projevu. Vyskytuje se u rostlin všech životních forem, od efemérních letniček až po dlouhověkové stromy. Postihuje často jen některé orgány a stupeň jejich zdužnatění může být také velmi rozmanitý. Přesto u velkého počtu druhů, a to především z čeledí na sukulenty nejbohatších [např. kaktusovitě (*Cactaceae*), tlusticovitě (*Crassulaceae*), kosmatcovitě (*Mesembryanthemaceae*) či agávovitě (*Agavaceae*)] lze najít poměrně velké množství společných adaptačních znaků umožňujících přežívání sucha v aktivním stavu. Právě k těmto typickým sukulentům, představujícím značně koherentní ekologickou kategorii, se budeme vztahovat následující řádky.

Je však třeba předem upozornit, že v rámci popisovaných hlavních adaptačních trendů existuje u dílčích skupin sukulentů nescíslné množství drobných úprav a variací. Velká plasticita fenotypo-

vých projevů je dána kromě jiného i tím, že nedostatek vody nebyl v průběhu evoluce jediným stresovým faktorem, který formoval adaptační znaky sukulentů. Obvykle spolupůsobila i vysoká teplota vzduchu, silné sluneční záření či zasolení půdy a také poměrně velké ohrožení býložravými živočichy. A jak už tomu bývá, nejlepší řešení v daných podmínkách směřovalo spíše ke kompromisu než k maximální odolnosti pouze k jednomu faktoru.

### Nejde jen o hromadění vody

Hromadění zásob vody v obřích vakuolách buněk zdužnatělých pletiv se na první pohled zdá jako jednoduchý a zároveň velmi účinný způsob, jak dlouhodobě odolávat nedostatku vody v prostředí a přitom si zachovat všechny důležité fyziologické funkce. Ve skutečnosti to zas tak jednoduché není. Strukturní, tedy anatomicko-morfologické zvláštnosti jsou sice tím nejnapadnějším znakem sukulentních rostlin, ovšem v jejich pozadí je skryta i celá řada zvláštností funkčních (fyziologických), bez kterých by přežívání extrémně nepříznivých podmínek v přírodě nebylo možné. Uvážíme-li jen, že u obyčejných nesuku-

lentních rostlin se může z povrchu asimilačních orgánů o velikosti 100 cm<sup>2</sup> vypařit za jediný den až 0,5 l vody, musíme dojít k závěru, že bez úsporného hospodaření by ani poměrně velká zásoba na mnoho dní nevystačila. A právě toto hospodaření je podmíněno funkčními adaptacemi směřujícími k mimořádně účinnému řízení příjmu a výdeje vody.

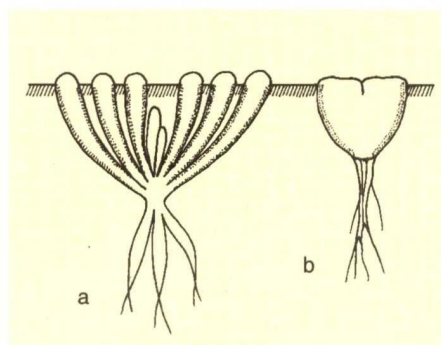
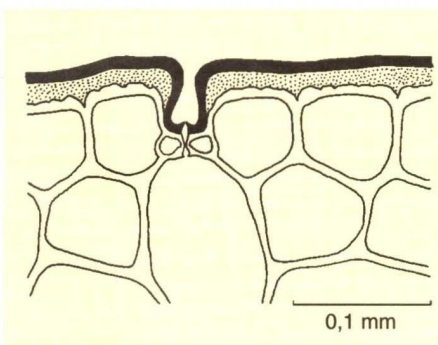
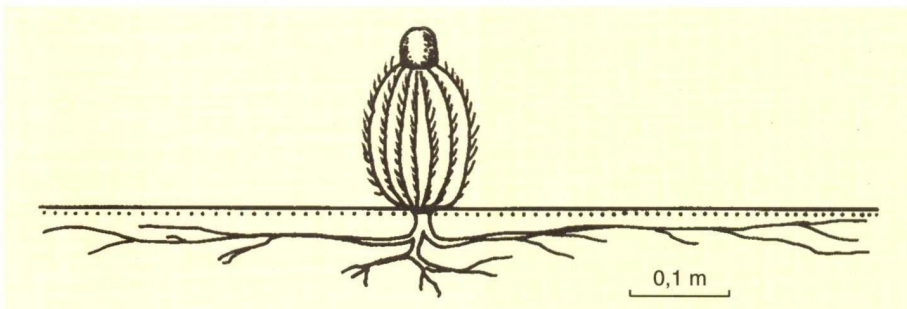
### Řízená funkce kořenů

Zdánlivě suchá půda v pouštích a polopouštích není nikdy zcela bez vody. I ve svrchních horizontech půdy se jistě množství vody udržuje v jemných půdních pórech. Avšak tuto vodu mohou přijímat pouze rostliny, jejichž kořeny i ostatní orgány obsahují velké množství osmoticky aktivních látek. Příjem vody je totiž možný jen při vhodném rozdílu chemického potenciálu vody mezi půdou a rostlinou. Má-li se voda přesunovat z půdy do kořenů a ne naopak, musí být její chemický potenciál v kořenech nižší (vlivem přítomných organických i anorganických osmotik) než v půdě, kde je zase snižován vazbou na půdní částice a rozpuštěnými solemi.

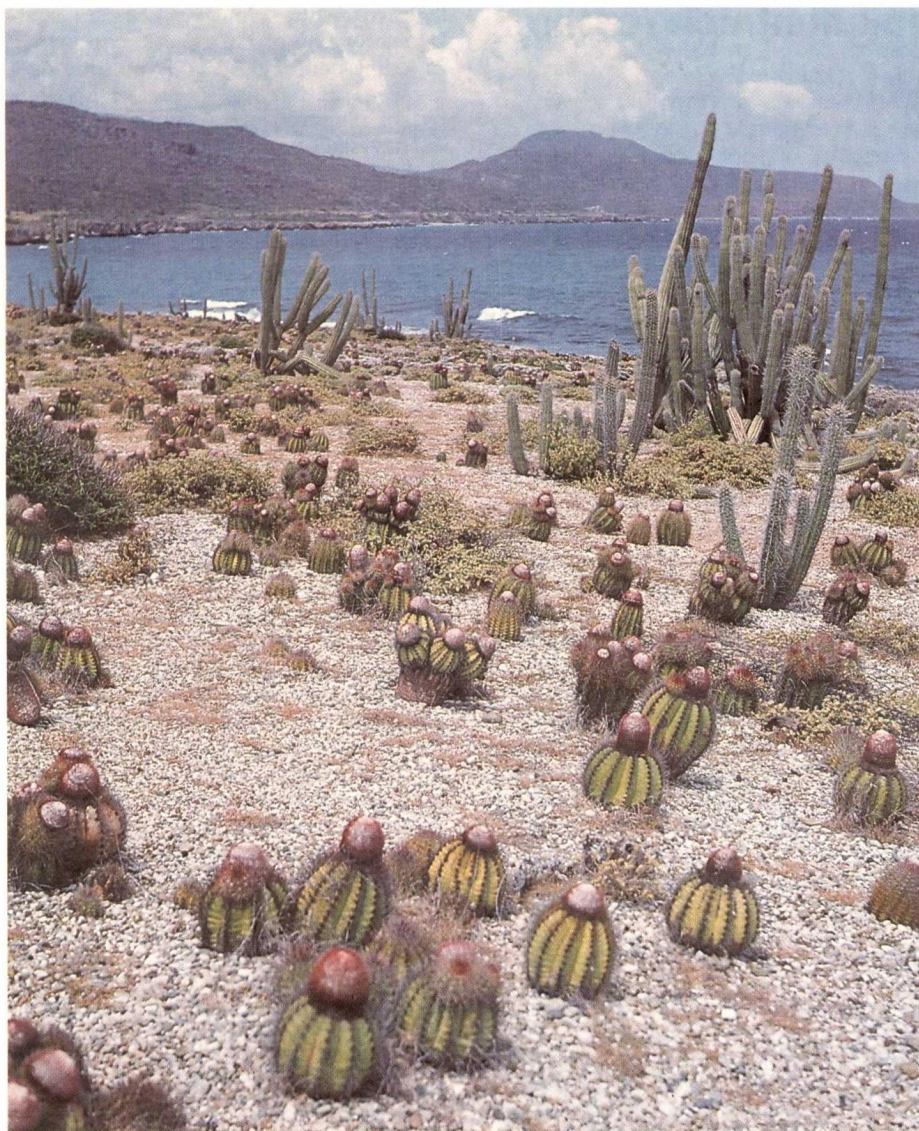
Na rozdíl od mnoha jiných suchovzdorných rostlin (xerofytů) však sukulenty těžce dostupnou vodu přijímat nemohou. Nejsou totiž schopny patřičně „koncentrovat“ obsah buněčných šťáv v kořenech, kromě jiného i proto, že by to mohlo vyvolat nežádoucí opačný transport vody z nadzemních orgánů do kořenů (opět po spádu chemického potenciálu!). Voda ve zdužnatělých pletivech má obvykle malý obsah osmoticky aktivních látek, a proto její chemický potenciál je vysoký. Tím jsou velice usnadněny veškeré biochemické procesy v buňkách. Hodnoty osmotického tlaku bývají u sukulentů nejčastěji od 0,3 do 0,8 MPa, což je méně než u běžných mezofytů (1 až 2 MPa). U nesukulentních tuhostlých xerofytů mohou být ještě podstatně vyšší. Zcela zvláštní skupinu tvoří slanomilné sukulenty s vysokým obsahem solí v buňkách, a tudíž i s trvale sníženým chemickým potenciálem vody.

Naprostá většina sukulentních rostlin je tedy odkázána jen na příjem snadno dostupné vody po ovlhčení půdy náhodným deštěm či rosou. K tomu ovšem dochází jen v té nejsvrchnější několikacentimetrové vrstvě půdy. Proto sukulenty mají kořenový systém velmi mělký (jen asi 3–15 cm pod povrchem půdy), ale zato rozprostřený do šířky i několika metrů. Toto řešení má však jednu vadu: vrchní vrstva půdy se za slunných dnů silně přehřívá a kořenům hrozí ztráta vody výparem. U pokožky kořenů není vyvinuta kutikula, která je u nadzemních orgánů hlavní bariérou chránící

*Nahoře příklad mělkého kořenění sukulentních rostlin i na hlubších půdách (Melocactus harlowii) ♦ Ukázka typických struktur chránících sukulentů před ztrátami vody z nadzemních orgánů: silná kutikula (vyznačena černě), kutinizovaná buněčná stěna (tečkovaně) a zahloubeně uložený průduch u listu Agave albescens (zcela vlevo) ♦ Příčný řez rostlinami Fenestraria aurantiaca (a) a Lithops hallii, (b) které žijí v přírodě převážně pod povrchem půdy. Asimilační pletivo (chlolenchym) je vyznačeno tečkovaně. Záření k němu proniká zevnitř průsvitnými „okénky“ v horní části listů a bezbarvým vodním parenchymem vyplňujícím vnitřek listů*







*Kamenitá půda, stálý vítr a zasolení půdy na pobřežních terasách potlačují růst většiny druhů rostlin, které i v oblastech bohatých na srážky paradoxně trpí nedostatkem vody. Sukulentní rostliny (v popředí druh *Melocactus harlowii*) jsou schopny úspěšně kolonizovat i tato území (Macambo, jihovýchodní Kuba) — nahoře ♦ *Fenestraria aurantibaca* patří k rostlinám chránícím se před nepřízní Namibské pouště zanořením do písku. Snímek je z naleziště poblíž města Lüderitz (jižní Namibie)*

buňky před ztrátami vody. Bez ochrany však v tomto případě být nelze. Proto při růstu kořenů sukulentů dochází velmi brzy k vyztužení buněčných stěn ligninem a ne-zrídka i k tvorbě silné korkové vrstvy. Ochrana před výparem vody je tím zajištěna velmi dokonale, avšak za dosti vysokou cenu: kořeny ztrácejí schopnost příjmu vody a rozpuštěných látek. Příjmovou aktivitu mají zachovanu pouze kořeny velmi mladé, u kterých dosud nedošlo ke zkorovatění vnějších buněk.

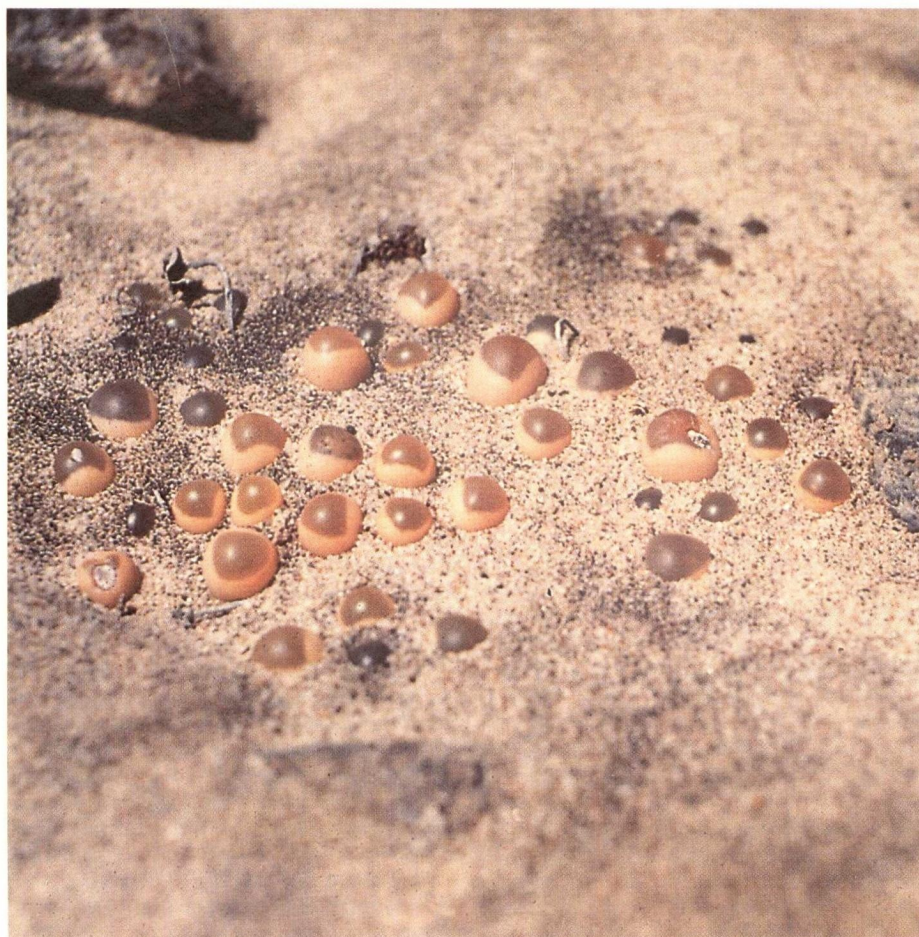
Na přírodních stanovištích sukulentů se obvykle střídají delší období sucha (většina kořenů ztrácí schopnost přijímat vodu), s krátkodobým ovlhčením, kdy se vytvářejí mladé aktivní kořínky. Růst nových kořenů lze pozorovat někdy již za několik hodin po dešti, obvykle však za 1–3 dny. Vyrůstají bočně z mnoha bodů po celé délce starších kořenů a vytvářejí tak rozsáhlou síť s vysokou příjmovou kapacitou. Je zajímavé, že v tomto aktivovaném stavu je schopnost starších kořenů transportovat vodu cévními svazky (přesněji řečeno hydraulická vodivost xylému) velmi vysoká. V období sucha většina nově vytvořených tenkých kořenů zasychá a hydraulická vodivost starších (živých) kořenů se dočasně snižuje až na jednu setinu hodnoty vodivosti za vlhka. To přispívá k omezení nežádoucího transportu vody z nadzemních částí do kořenů a posléze do suché půdy.

Naznačené obecné schéma má řadu modifikací u jednotlivých skupin sukulentů. Tak např. u tlusticovitých či kosmaticovitých rostlin lze často najít i za dlouhého období sucha jisté množství vláskových kořínků, které jsou nepochybně schopny využívat i půdní rosu. U kaktusů se již za sucha zakládají několikamilimetrové špičky bočních kořenů (čekací kořínky), které na ovlhčení půdy reagují okamžitým růstem a příjmem vody. Někdy bývá pozorována náhlá tvorba nových kořenů po ovlhčení nadzemních částí slabým deštěm, i když půda v kořenové zóně se nestačila ještě provlhčit. Jakým způsobem se může informace o začátku deště přenášet z listů do kořenů, není dosud známo.

#### **Minimalizace ztrát vody z nadzemních orgánů**

Nadzemní části všech rostlin mají podstatně složitější stavbu a rozmanitější funkce než kořeny. Zajišťují většinu metabolických procesů včetně fotosyntetické asimilace uhlíku a dusíku a v neposlední řadě i procesy reprodukční. Při otevřené expozici ke slunečnímu záření, k větru a suchému vzduchu jsou mnohem více ohroženy ztrátou vody výparem než kořeny. Přitom i pro sukulenty platí totéž, co pro ostatní homoiohydričné (vyschnutí nesnášející) rostliny: pokles vody v buňkách zhruba na polovinu maximálního obsahu vede k jejich uhynutí.

K morfoložickým znakům sukulentů,





Vpravo nahoře nabloučené listy s průsvitnou horní částí a chráněné silnou voskovou vrstvou představují velmi účinnou ochranu před ztrátami vody při zachování plné fyziologické aktivity (*Frithia pulchra*, Mesembryanthemaceae)

◆ Dlouhověkost listů (často více než 10 let) u agávovitých přispívá k velmi úspornému hospodaření s vodou i s organickými látkami (*Agave victoria-reginae*, Agavaceae; severní Mexiko)

kteří přispívají k omezení výparu, patří silná redukce povrchu nadzemních orgánů (někdy absolutní, ale vždy v relativním měřítku, tedy velikost povrchu na jednotku objemu), mocně vyvinuté ochranné vrstvy na pokožce (silná kutikula, kutinizovaná buněčná stěna, voskové šupinky, trichomy atd.) a zahloubené průduchy. Početnost průduchů je malá, jen asi 30 až 50 na 1 mm<sup>2</sup> pokožky, zatímco u běžných mezofytních rostlin jich bývá nejčastěji 100 až 300 na 1 mm<sup>2</sup>. Kutikula (= souvislá membrána ze složité směsi voskových sloučenin na vnější straně pokožky) má u sukulentů nejen velkou tloušťku (3 až 15 μm), ale díky převažujícím typům vosků a jen velmi malému množství polysacharidových přísad je méně propustná pro vodní páru, než kutikula mezofytních rostlin.

Z funkčních adaptací chránících sukulentů před většími ztrátami vody má zcela zásadní význam zvláštní způsob průduchové regulace výměny plynů. Průduchy jsou vyvinuty pouze v pokožce kryjící zelená asimilační pletiva stonků a listů. Na rozdíl od průduchů ostatních rostlin méně reagují na sluneční záření a jsou během světlé části dne převážně zavřené. K otevření dochází hlavně v nočních hodinách, někdy i v pozdním odpolední, ale vždy je velmi přesně řízeno vnitřním rytmem metabolických procesů a stavem vody v buňkách. V nočních hodinách je na přírodních stanovištích sukulentů vzduch relativně chladný a vlhký, a proto ztráty vody výparem z otevřených průduchů jsou minimální. Při nepříznivé vodní bilanci rostliny mohou zůstat průduchy trvale uzavřené i po dobu několika měsíců.

Zvláštní způsob průduchové regulace výdeje vodní páry je umožněn zcela unikátními úpravami uhlíkového metabolismu sukulentů, souhrnně označovanými jako metabolismus typu CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Na tomto místě je ale nutno připomenout, že výdej vody není primární funkcí průduchů, ty slouží hlavně k zajištění dostatečně rychlého toku oxidu uhličitého ze vzduchu do rostliny pro zpracování v procesech fotosyntézy. Současný výdej vody otevřenými průduchy je proces spíše nežádoucí, a nelze mu zabránit. Je však možné omezit jeho velikost načasováním příjmu CO<sub>2</sub> do nočních hodin. Běžným typem metabolismu (u nesukulentních rostlin) však není možno zpracovávat CO<sub>2</sub> za tmy, a tak otvírání průduchů probíhá jen za světla. Biochemické podstatě uhlíkového metabolismu sukulentních rostlin, jeho regulaci a rozmanitým modifikacím v závislosti na vnějších podmínkách se budeme blíže věnovat v další části tohoto seriálu.

### **Celková hospodárnost vodního provozu a přežívání extrémního sucha**

Vhodným měřítkem pro posuzování hospodárnosti vodního provozu rostlin







Některé sukulenty — zde *Lophophora williamsii* — přežívají i na dnech zasolených terénních depresí. Je tomu tak hlavně díky schopnosti uvést kořeny do dlouhodobě inaktivního stavu a tím se vlastně vyhnout negativnímu působení nadbytku soli. Zásobu vody doplňují jen po vydatnějších deštích, zmírňujícím slanost půdy (severní Mexiko). Snímky J. Glosera

v příznivých obdobích roku (kdy aktivně asimilují, a tudíž i pravidelně otevírají průduchy) je velikost ztráty vody na jednotku přijatého  $\text{CO}_2$  či vytvořené sušiny. Absolutní hodnoty tohoto poměru jsou silně závislé na teplotě a vlhkosti vzduchu, neboť tyto faktory ovlivňují mnohem více výpar než asimilaci  $\text{CO}_2$ . Za průměrných podmínek letního dne ztrácejí běžné rostliny asi 0,5–1 l vody, mají-li vytvořit 1 g sušiny. Sukulentní rostliny jsou často více než 10x úspornější, naměřené hodnoty u různých druhů se pohybují v rozmezí 0,03–0,1 l na 1 g vytvořené sušiny. Také výdej vody kutikulární transpirací za dlouhodobého sucha, kdy jsou průduchy trvale uzavřené, je velmi malý, u dospělých rostlin nejčastěji v rozmezí 0,1–5 mg vody na 1 g hmotnosti v čerstvém stavu za den. To umožňuje mnoha druhům kaktusů a jiných sukulentů v přírodě snášet několika-

měsíční (a v některých případech i několikaleté) bezsrážkové období, aniž by obsah vody v jejich tělech klesl pod kritickou hranici.

Sukulentní rostliny nacházíme i v těch nejsušších částech světa, ke kterým nepochybně patří Namibská poušť v jihozápadní Africe a poušť Atacama na tichomořském pobřeží Jižní Ameriky. K přežívání rostlin na těchto krajně nehostinných místech, kde i slabý déšť bývá zcela výjimečnou událostí, přispívají kromě dříve zmíněných i některé další specifické adaptace struktury a funkce.

V Namibské poušti nachází sporá vegetace útočiště na vyvýšených skalnatých kupách a hřebenech. Ve štěrbinách skal přežívají drobné sukulentní rostliny hlavně díky vodě z rosy a mlhy, která po vysrážení na svlých stěnách stéká k jejich úpatí. Písečné roviny vypadají na první pohled zcela

pusté, ale při troše štěstí i zde nalezneme sukulentní rostliny téměř celé ukryté v písku. Jejich ukrytí je záměrné, nejde tedy jen o pasivní zavátí pískem. K zatahování stonků a listů pod půdní povrch napomáhají kontraktální (smrštitelné) kořeny. Slunečnímu záření a suchému vzduchu jsou vystaveny pouze průsvitné koncečky listů. Záření pronikající těmito „okénky“ je rozváděno bezbarvým středem listů jako světlovodem a rovnoměrně ozařuje zelená pletiva na jejich obvodu. Fotosyntéza a s ní spojená výměna plynů probíhá tedy pod povrchem půdy. K těmto okénkatým typům sukulentních rostlin patří celá řada kosmatcovitých, zejména z rodů *Lithops*, *Fenestraria* a *Conophytum*. Jejich převážně podzemní způsob života není výhodný jen z hlediska omezení ztrát vody, ale chrání rostliny i před nadměrným zářením a před okusem býložravci.

Extrémní podmínky pobřežního pásu pouští v Peru a Chile mnohdy nejsou schopny přežít ani kaktusy, avšak ani tam není suchý písek zcela bez rostlin. Na rozsáhlých plochách jsou na jeho povrchu rozloženy sukulentní bromeliovitě rostliny rodu *Tillandsia* (hlavně *T. paleacea*, *T. purpurea* a *T. latifolia*). Nemají sice kořeny, ale zato mistrně využívají vodu z občasných mlh. Rychlý příjem kapiček mlhy usnadňují zvláštní sorpční trichomy na povrchu listů, kterými jsou ostatně vybaveny i epifytické rostoucí tilandsie. K těm se ještě podrobněji vrátíme v některé z dalších částí tohoto seriálu.

## Víte, co je kanola?

Jaroslav Drobník

Koho by nepotěšila zjara krásná žlutá polí kvetoucí řepky. Zvláště z letadla můžeme pozorovat rok co rok se zvětšující počet žlutých koberců. Chválu si řepka zaslouží nejen pro krásu kvetoucích polí. Její olej používali k vaření a ke svícení v čínských a indických kuchyních již před 4 000 lety.

Řepka patří do čeledi brukvovitých rostlin (*Brassicaceae*) stejně jako zelí, kapusta, křen, brokolice, květák nebo ředkvička. Však se také prozradí charakteristickou silicí této čeledi. U nás se dříve pěstovala řepka *Brassica campestris*, nyní se v Evropě, Kanadě a Číně pěstuje hlavně *B. napus* a *B. rapa*, v jižní Číně a Indii *B. juncea* a v Etiopii *B. carinata*. Řepka *B. napus* vznikla patrně mezdruhovou hybridiza-

cí dvou diploidních druhů *B. oleracea* a *B. rapa*; má chromozomy obou, a je proto tetraploidní (allotetraploidní). Tam, kde to klima umožňuje, se používají jak jarní, tak ozimé odrůdy řepky.

Dříve se pěstovala pro technický olej, protože obsahoval mnoho kyseliny erukové (chemicky cis-13-dokosenová kyselina s 22 uhlíky v řadě), která je nepoživatelná, a olej byl dobrý hlavně jako mazivo, palivo a ke svícení. Také výlisky se nehodily pro krmování pro svůj obsah glykosidů, způsobujících potíže dobytku. Šlechtěním se však podařilo snížit obsah kyseliny erukové a posléze i obsah glykosidů a vznikly tak odrůdy OO, na které v 80. letech přešlo i naše zemědělství. V r. 1974 kanadský šlechtitel Baldur Stefansson vytvořil jarní

odrůdu (s jarními odrůdami se snáze pracuje) s obsahem erukové kyseliny pod 2 % a méně než 30  $\mu\text{mol}$  glykosidu ve výliscích. Chráněný obchodní název sestavil ze slov Canada a colza (francouzsky řepka), a tak vznikla canola (v české podobě kanola jako Kanada).

Kanola ovšem nebyla jediná odrůda s požitelným olejem. Olej řepky je potravinářsky velmi cenný: obsahuje pouze 7 % nasycených mastných kyselin, 61 % kyseliny olejové, 21 % linolenové a 11 % alfa-linolenové kyseliny. Existují i odrůdy s 89 % olejové a 0,7 % linolenové kyseliny.

Průmysl se však řepky nevzdal a jiný směr šlechtění vedl až k odrůdám s 50 % erukové kyseliny (např. odrůda Oáza). Ta je pro svůj dlouhý řetězec nejen dobrým mazivem, ale významnou surovinou pro farmaceutický a kosmetický průmysl.

Dalším šlechtěním se podařilo získat odrůdy necitlivé na herbicidy na bázi imidazolinonu, sulfonylmočoviny, imazetapyru, atrazinu a další. Kupodivu nezbudily pozornost „ochránců přírody“, kdežto odrůdy, které získaly necitlivost k herbicidům pomocí metod genového inženýrství, jsou vědeckým předmětem jejich populističké antipropagandy. Řepka je sice většinou samosprašná, ale asi 30 % květů opylují včely. Samosprašnost byla překážkou pro získání heterozygního osiva. Po-