

Fyziologické adaptace sukulentních rostlin

III. Odolnost k extrémním teplotám a růst

Jan Gloser

Mikroklima aridních subtropických oblastí s největším výskytem sukulentů se vyznačuje poměrně vysokými přízemními teplotami s maximy mezi 30–40 °C. Absorpcí slunečního záření se povrch půdy může ohřát na teplotu ještě mnohem vyšší (60–70 °C). Běžné rostliny mohou výparem vody snížit svoji teplotu o několik stupňů proti okolí, ale sukulenty jsou z tohoto hlediska ve velké nevýhodě. Jelikož mají ve dne průduchy obvykle zavřené (viz 2. díl), jejich teplota bývá pravidelně vyšší než teplota okolního vzduchu. Velikost teplotního rozdílu mezi sukulentem a okolím je závislá na odrazivosti povrchu nadzemních orgánů pro záření, na jejich rozměrech a také na rychlosti větru. Z mnoha pozorování v přírodě víme, že teplota stonků kaktusů či listů agávovitých může být za slunečného počasí o 15–25 °C vyšší než teplota vzduchu. U drobných sukulentů rostoucích těsně při povrchu půdy (např. z r. *Ariocarpus*, *Lithops*, *Fenestraria*, ale i u našich netřesků či drobných rozchodníků) je situace ještě horší, neboť jsou vyhřívány jak zářením, tak přenosem tepla z rozpálené půdy.

Přežívání vysokých teplot

Tolerance vysokých teplot je nutným předpokladem přežívání sukulentů v přírodě. Zatímco většina cévnatých rostlin bývá vážně poškozena teplotou okolo 50 °C, sukulenty běžně snášejí teploty 55–60 °C. Z několika desítek dosud testovaných druhů (hlavně kaktusů, agávovitých a kosmaticovitých) zhruba polovina přežila dokonce hodinové zahřátí na 70 °C.

Podstata odolnosti sukulentů k vysokým teplotám není ještě do všech detailů prozkoumána. Je však jisté, že mají mnohem termostabilnější buněčné membrány, především díky vyššímu podílu nasycených mastných kyselin v membránových lipidech. Jejich bílkoviny jsou také velmi odol-

né vůči nevratné denaturaci zvýšenou teplotou. Na zachování funkčnosti buněk se podílí i zvláštní skupina proteinů, jejichž tvorba je vyvolána zvýšenou teplotou (tzv. proteiny teplotního šoku). V žádném případě nejde o proteiny specifické jen pro sukulentní rostliny, ale právě u nich se vyskytují ve velmi hojném množství.

Odolnost k mrazu

Velký obsah vody ve vakuolách buněk sukulentních rostlin a jen velmi nízké koncentrace osmoticky aktivních látek, to jsou skutečně velmi nevýhodné vlastnosti pro odolnost k nízkým teplotám. Není proto divu, že rozsáhlé aridní oblasti s mrazivými zimami (např. středoasijské pouště) jsou na

sukulentní druhy nápadně chudé. Tropické a některé subtropické druhy sukulentů mohou být vážně poškozeny nejen mrazem, ale i chladem (teplotami mírně nad nulou), působí-li po několik dní. Zvláště citlivé jsou mladé rostoucí části rostlin, květní orgány a semenáčky.

Přesto jistá část sukulentních rostlin z několika čeledí (hlavně *Crassulaceae* a *Cactaceae*) se překvapivě dobře adaptovala na přežití mrazivého zimního počasí. I mrazuvzdorné druhy sukulentů jsou v růstovém období na mraz citlivé, avšak mají schopnost ještě před nástupem zimy svoji odolnost podstatně zvýšit. Navození odolnosti vůči mrazu je proces zdlouhavý, vyžadující několikátý denní pozvolný pokles teplot a obvykle i zkracování délky dne. Vlivem těchto podmínek v pozdním létě a začátkem podzimu dochází k zastavení růstu a k řadě metabolických změn. Je zajímavé, že i za dostatku vody v půdě bývá drasticky omezen její příjem. Nevytvářejí se mladé funkční kořeny a vodivost starších kořenů pro vodu je velmi snížena, avšak fotosyntéza a výdej vody z nadzemních částí probíhá normálně. V důsledku toho se snižuje obsah vody v pletivech a stoupá koncentrace solí i nově vytvářených asimilátů. Syntetizuje se široká škála látek chránících buňky před poškozením mrazem, a to nejen jednoduché organické sloučeniny (cukry, aminokyseliny, glycerol) snižující bod tuhnutí, ale i velké množství slizovitých látek a speciálních proteinů, které brání vzniku nebezpečných větších krystalů ledu. Voda pak zůstává buď v podchlazeném tekutém stavu, nebo sice tuhne, ale v amorfní (sklovité) či jemně krystalické podobě. Obě tyto formy jsou pro buňky méně nebezpečné než velké ostrohranné krystaly. Při delším trvání mrazu může dojít k poškození buněk silným odvodněním (dehydratací) cytosolu a organel, neboť voda se z nich postupně přemísťuje do narůstajících krystalů v mezibuněčných prostorech.

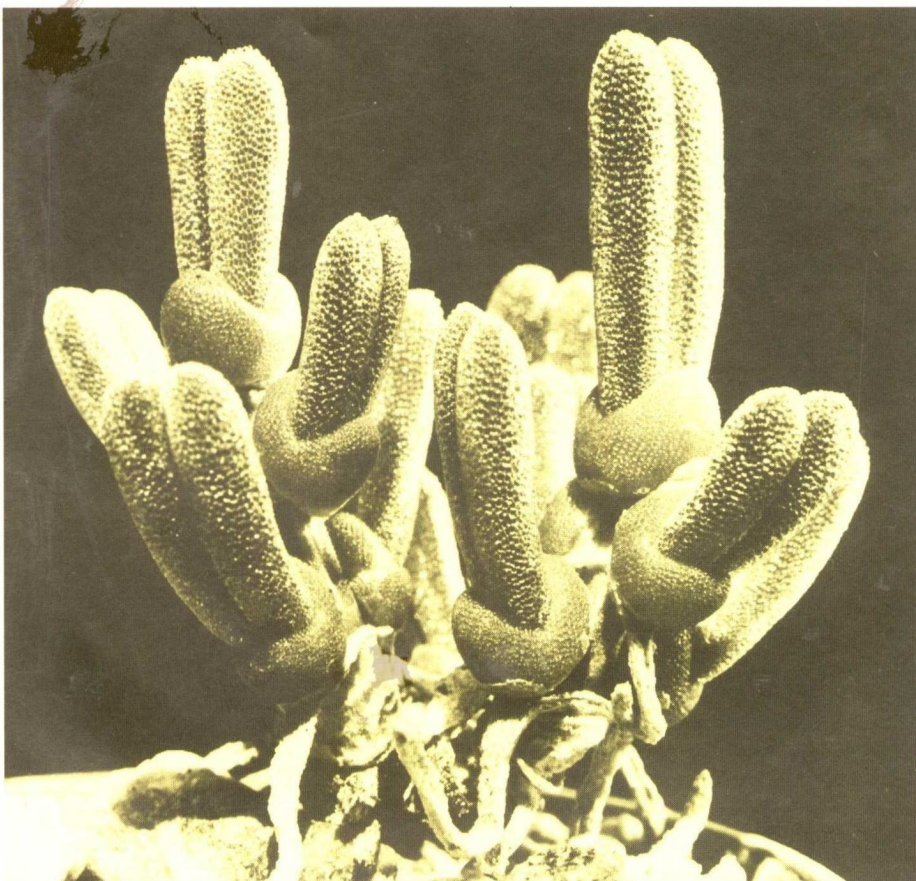
Nejvíce druhů mrazuvzdorných sukulentů patří k čeledi tlusticovitých (*Crassulaceae*). Některé druhy netřesků a rozchodníků přežívají i ty největší mrazy na velmi exponovaných místech v horských oblastech. Také mezi kaktusy lze najít několik desítek značně mrazuvzdorných druhů, schopných přežít i naše zimy. Jde především o druhy ze Severní Ameriky (dokonce i v Kanadě lze najít v přírodě kaktusy, např. *Opuntia fragilis*, *O. polyacantha*, *Escobaria vivipara*). V jihoamerických Andách rostou kaktusy r. *Tephrocactus* i ve výškách nad 4 000 m n. m., kde téměř po celý rok klesají noční teploty pod nulu. Přesto se u nich zachovala překvapivě rychlá enzymatická aktivita při fixaci CO₂ v temné fázi dne.

Uvedené fyziologické mechanismy zvyšující odolnost k mrazu jsou v plné míře rozvinuty mezi sukulentními rostlinami spíše výjimečně — naprostá většina z nich je bohužel k mrazu trvale málo odolná.

Růstové procesy a produktivita sukulentů

Rychlý růst a vysoká produktivita rostlin závisí jak na rychlosti tvorby organických látek ve fotosyntéze, tak i na způsobu rozmís-

Vodou naplněné měchýřkovité papily na povrchu některých kosmaticovitých výrazně zvyšují odrazivost pro záření i u velmi mladých listů (Monilaria pisiformis)



tění (alokace) asimilátů do jednotlivých orgánů, zejména na jejich přednostním využití ke zvětšování asimilační plochy. Na první pohled by se mohlo zdát, že sukulentní rostliny jsou ve značné nevýhodě ve srovnání s běžnými rostlinami, pokud jde o maximální možnou rychlost tvorby biomasy za příznivých podmínek. V mnoha případech tomu tak skutečně je, ale ne vždy. Podrobný srovnávací výzkum prováděný pracovníky kalifornské univerzity pod vedením profesora Parka Nobela značně otrásl představami o pomalém růstu sukulentů. Dokázali totiž, že jak funkční, tak i strukturní předpoklady pro rychlou tvorbu biomasy jsou u některých kaktusů a agávovitých dokonce lepší než u mnoha vysoce produktivních zemědělských plodin. Zkusme se zamyslet, jak je to vůbec možné.

Již v předcházejícím příspěvku (Živa 1999, 3: 105) byly zmíněny výhody a nevýhody, které má metabolismus CAM z hlediska rychlosti a účinnosti fotosyntetických procesů. Za nedostatku vody a vysoké teploty výhody sukulentů s CAM zcela převažují nad nevýhodami. Avšak i za příznivých podmínek může být u některých sukulentů celodenní zisk asimilátů na jednotku asimilační plochy vyšší než u běžných nesukulentních druhů, a to i přes energetické výdaje spojené s transportem kyseliny jablečné do vakuoly a zpět do cytosolu. Vyššího celkového zisku je dosaženo hlavně díky schopnosti zvýšit v buňkách koncentraci CO_2 a tím zrychlit a zefektivnit fixační procesy. Důležitou podmínkou je ovšem dostatek záření.

Strukturní předpoklady rychlého růstu, nebývají zas až tak nevýhodné, jak by se na první pohled zdálo. Je sice pravda, že tenké listové čepele nesukulentních rostlin jsou velmi dokonale a úsporně tvarovaným asimilačním orgánem, ale na druhé straně tyto rostliny mívají velké množství organických látek umrtveno v neasimilujících podpůrných strukturách (dřevnaté stonky, stébla, řapíky). Také do kořenů a jiných podzemních orgánů ukládají běžné rostliny obvykle více biomasy než sukulenty. U mnoha druhů sukulentů je celkové konstrukční řešení výhodnější — zdužnatělé orgány jsou do značné míry samonosné a celý povrch nadzemních částí může pokrývat souvislá vrstva asimilačního pletiva. U růžicovitých sukulentů se zakrnělým stonkem je naprostá většina vytvářené biomasy využita na tvorbu listů.

Na pokusných plantážích v Mexiku byly podrobně sledovány celoroční přírůstky biomasy rostlin vztažené na jednotku povrchu půdy (= produktivita). U testovaných druhů nopálů *Opuntia ficus-indica* a *O. amynta*, stejně tak i u *Agave tequilana* a *A. salmiana* byla zjištěna maximální produktivita 4 až 5 kg sušiny na 1 m² půdy za rok (= 40 t. ha⁻¹), což jsou zcela šokující hodnoty převyšující produktivní zemědělské plodiny (jejich roční produkce biomasy bývá nanejvýš 2 až 3 kg. m⁻²). Je pravda, že uvedené výnosy byly dosaženy za optimálních agrotechnických podmínek (husté porosty se závlahou a hnojením) a také růst uvedených druhů probíhal nerušeně po celý rok, což u zemědělských plodin nebývá pravidlem. Vezmeme-li ale v úvahu skutečnost, že pokles produktivity sukulentních rostlin za méně příznivých podmínek by byl z pochopitelných důvodů mnohem menší než u běžných plodin, pak je zřejmé, že produkční potenciál sukulentů je značný a dosud přehlížený.

Zjištěné údaje vybízejí k dalšímu výzku-



Husté svítivé bílé trny či trichomy některých druhů sukulentů chrání jejich nadzemní orgány nejen před přehříváním v průběhu dne, ale i před nadměrným ochlazováním v průběhu noci (Mammillaria geminispinosa, střední Mexiko) — vlevo nahoře ♦ Mimořádně vysokým teplotám jsou vystaveny sukulentní rostoucí v úrovni půdního povrchu (Ariocarpus kotschoubianus, střední Mexiko) — vpravo nahoře ♦ Rostliny rodu Lithops, stejně tak jako řada dalších kosmatcovitých, jsou v klidovém stadiu mimořádně odolné k extrémním teplotám v rozsahu přibližně od -10 °C až po +65 °C (Lithops otzeniana, Jihoafrická republika)

mu, tentokrát zaměřenému na co nejučelnější zpracování produkované biomasy. Dosavadní převažující způsoby praktického využití sukulentů, ať už jako ovoce (ananas, nopál), či pro výrobu vláken a destilátů (agáve), mají z hlediska celkového objemu produkce biomasy těchto rostlin jen zanedbatelný význam. Zkouší se využívatí beztrnných forem nopálů jako krmiva pro dobytek a také k výrobě etanolu zkvašováním.

Uvedené příklady vysoké produktivity některých sukulentů však neplatí obecně. Mnoho druhů sukulentních rostlin má vrozeně pomalý růst, který nelze podstatněji zrychlit ani pěstováním v optimálních pod-

Stromové druhy některých sukulentů mají dominantní postavení i na stanovištích s keřovou vegetací (Neobuxbaumia tetetzo, střední Mexiko) — nahoře ◆ Plantáže Agave sisalana a A. fourcroydes představovaly v minulosti jediné hospodářské využití aridních oblastí s kamenitou půdou. V současné době se provádějí výsadby i dalších vhodných druhů vysoce produktivních sukulentů, zejména nopálů — dole. Snímky J. Glosera

mínkách. Jeho primární příčinou nejsou totiž běžně sledované fyziologické charakteristiky produkčního procesu (rychlost a účinnost fotosyntézy, alokace asimilátů aj.), ale spíše morfogenetické, druhově specifické vlastnosti (pomalá tvorba základů orgánů v dělivých pletivech, genotypově omezená velikost a počet orgánů). Každý ze zkušebníků ví, že např. netřesk nemůže dorůst do velikosti agáve ani za těch nejpriznivějších podmínek. Také z tohoto důvodu je výskyt sukulentů často omezen na stanoviště s řídkou vegetací, kde rychlost růstu není podmínkou kompetičního úspěchu a přežití. Přesto i mezi sukulenty lze najít druhy se schopností vytvářet zapojené porosty či dokonce druhy invazního charakteru. Týká se to nejen některých hojně odnožujících kosmaticovitých rostlin (rodů *Carpobrotus*, *Lampranthus*, *Ruschbia*), ale i některých druhů nopálů po zavlečení na vhodná místa — např. do aridních oblastí Austrálie. Úspěšné jsou zejména druhy se schopností vegetativního šíření, neboť množení semeny bývá zpravidla obtížnější.

Malá odolnost semenáčku

Dosud popisované funkční předpoklady vysoké odolnosti sukulentních rostlin k suchu a horku se týkaly jen dospělých rostlin. Klíčící semena a mladé semenáčky jsou mnohem zranitelnější — právě zde bývá nejčastější příčina vymírání některých druhů v přírodě. Semena většiny druhů sukulentů nemají výraznou endogenní dormanci (vnitřně podmíněné klidové stadium) a ke klíčení dochází během několika dnů po ovlhčení. V prvních týdnech života jsou mladé rostlinky velmi špatně chráněny proti ztrátě vody. Jejich tenká kutikula je asi 100 až 1 000krát propustnější pro vodní páru než kutikula starších rostlin, mladé kořínky nemají žádnou ochrannou vrstvu. U mladých rostlinek také ještě nebývá plně vyvinuta metabolická cesta CAM, a proto nemohou využívat výhody bezpečného otevírání průduchů v nočních hodinách. Navíc jsou poměrně málo odolné k vysokým teplotám (jen asi do 50 °C) a snadno podléhají patogenním mikroorganismům.

Není tedy divu, že jen z nepatrné části všech klíčivých semen vyrostou v přírodních podmínkách dospělé rostliny. V některých letech nepřezije nedostatek vody a přehřívání povrchu půdy ani jediný semenáček. Relativně větší naději na úspěch mají semena zapadlá do štěrbin v půdním povrchu, v nichž se udržuje po delší dobu příznivější mikroklima. Věková skladba populací dlouhověkých sukulentních rostlin (např. kaktusů) má proto v přírodě obvykle velmi nespojitý charakter s převahou jen několika úspěšných ročníků. Zcela výjimečné schopnosti přežít extrémní suchu i ve stadiu mladých semenáček mají pouze některé epifytní sukulenty (zejména z čel. broméliovitých a orchidejovitých), jejichž fyziologické adaptace budou blíže popsány v dalším pokračování tohoto seriálu.

