

Fyziologické adaptace sukulentních rostlin

IV. Atmosférické bromélie

Jan Gloser

Trvalé spojení rostlin s půdou se obvykle považuje za samozřejmou podmínku jejich úspěšné kolonizace souší na naší planetě. Půda je pro rostliny nejen spolehlivým zdrojem minerálních živin, ale jako vysoce porézní materiál je schopna zachytit vodu z rychle pomíjivých srážek a poskytovat ji rostlinám po mnoho dalších dní. Bez vody zadržené v půdě či alespoň ve štěrbinách skal by nepřežila ani většina sukulentních rostlin, jejichž velmi dokonalé adaptační mechanismy byly popsány v předcházejících příspěvcích tohoto seriálu. O to větší obdiv zaslouhují epifytní rostliny, které opustily ochrannou náruč půdního prostředí a dokázaly, že je možné dlouhodobě přežít i v korunách stromů či na hladkých stěnách skal.

Dobývání prostoru epifytní cestou

Vést samostatný život přisedle na jiné rostlině je jednou z možných alternativ způsobu přežití pro drobné, pomalu rostoucí druhy, které neobstály v konkurenci se stromovou vegetací a nedokázaly se přizpůsobit trvalému nedostatku záření v jejich podrostu. Cesta za světlem do korun stromů je však vždy spojena se značným zhoršením podmínek

pro příjem minerálních živin, hospodaření s vodou, ale i pro klíčení semen a růst semenáčků. Horní část korun stromů bývá skutečně velmi nehostinné místo, a to i ve vlhkých tropech. Právě zde dochází k největší přeměně dopadajícího záření na teplo, což spolu s relativně sušším vzduchem a silnějším větrem představuje mimořádně velké nebezpečí ztrát vody. Rostliny, které nejsou spojeny kořeny s půdou a nemohou tedy do-

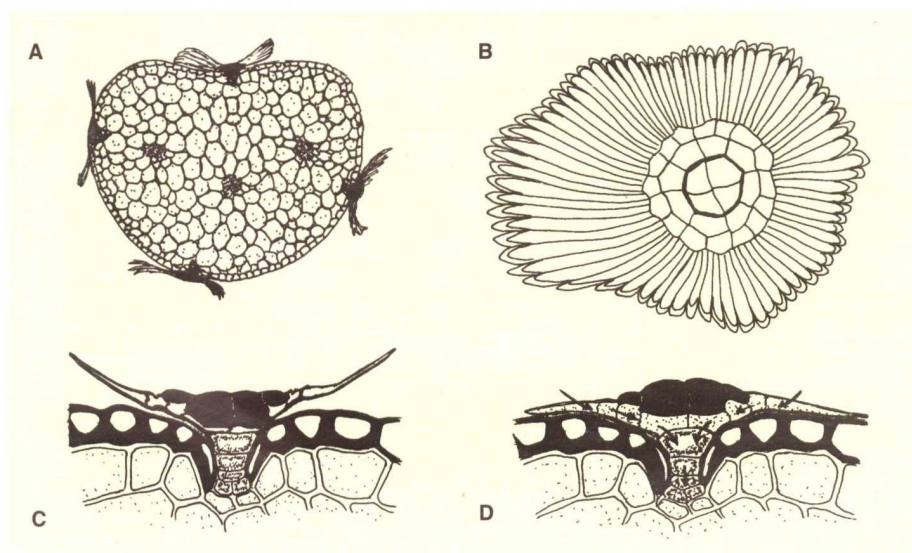
plňovat vodu ani v nočních hodinách, nesou tyto ztráty zvláště těžce.

Úspěšný rozvoj epifytů by nebyl možný bez celé řady specifických fyziologických adaptací. Jedním z možných adaptačních mechanismů, který využívají především stovky druhů řas, lišejníků a mechů, je schopnost tolerovat velké ztráty vody v buňkách a rychle obnovit své životní funkce po ovlhčení. Většina vyšších cévnatých rostlin však tuto schopnost nemá, ale přesto asi 10 % z jejich celkového počtu je schopno epifytního způsobu života. Jde vesměs o druhy tropického a subtropického pásma z několika desítek čeledí, přičemž výrazně převažují rostliny jednoděložné. Na epifyty nejbohatší čeledí jsou orchidejovité (přibližně s 20 tis. epifytními druhy), a broméliovité (asi 1 100 epifytních druhů). Epifytní orchideje ani bromélie laická veřejnost obvykle nepovažuje za sukulentní rostliny, ovšem jak z hlediska anatomické stavby, tak i funkčně (metabolismus CAM (viz Živa 1999, 3: 105–108) naprostá většina z nich mezi sukulenty patří. Zejména to platí pro druhy označované jako extrémní či atmosférické epifyty, které využívají vodu a živiny transportované pouze vzduchem, a nikoli tedy z podložky (např. ze spár v kůře stromů, na kterých jsou uchyceny, či z kapes humusu v rozsochách větví).

Hlavní adaptační trendy u atmosférických bromélií

Broméliovité epifytní rostliny jsou sice co do počtu druhů mnohem menší skupinou než epifytní orchideje a navíc je jejich výskyt omezen pouze na americký kontinent, přesto však jasně vedou co do pestrosti a účinnosti adaptačních mechanismů. To se koneckonců projevuje i v jejich masovém výskytu (počtu jedinců) ve všech oblastech neotropů i v dominantním postavení mezi epifyty z hlediska množství vytvářené biomasy.

U broméliovitých rostlin jsou strukturně i funkčně nejdůležitějším orgánem vždy listy. U epifytních druhů byl význam listů ještě dále posílen, neboť stonek v mnoha případech zakrňuje. Také drobné kořeny obvykle brzy ztrácejí sorpční funkci a po zdřevnatění slouží pouze k upevnění rostliny k pevnému podkladu. U listů tak dochází k pozoruhodné kumulaci všech vegetativních funkcí — nejsou jen orgánem pro příjem oxidu uhličitého a záření pro fotosyntézu, ale slouží i k příjmu veškeré vody a minerálních živin. Vzhledem k této multifunkčnosti byly na jejich velikost a tvar kladeny velmi rozporné požadavky a výsledné



Na starých solitérních stromech (*Ceiba pentandra*, Kuba) se vytvářejí bohatá společenstva několika desítek druhů epifytních rostlin. Schematické znázornění některých přizpůsobení sukulentních rostlin. A — Příčný průřez listem drobné broméliovité rostliny *Tillandsia usneoides* se stavbou mezofyllových pletiv typickou pro sukulentní rostliny. Na vnějším povrchu jsou patrné šupinovitě sorpční trichomy. B — Schéma stavby sorpčních trichomů u *Tillandsia* v pořadí kolmo na povrch listu. C — Příčný řez listem znázorňuje trichom za sucha, kdy jeho silně kutinizovaná horní část (vyznačena černě) jako zátku dosedá na střední sloupek živých buněk (hustě tečkováno). Po ovlhčení se mrtvé buňky křídélka naplní vodou a zprostředkují její transport přes střední sloupek do mezofylu — D. Kreslil J. Gloser

řešení bylo nutně otázkou kompromisu. Tak např. pro omezení ztrát vody je důležité mít co nejmenší a málo propustný povrch na jednotku objemu, ovšem pro příjem záření, vody a živin je naopak malý a nepropustný povrch nevýhodný.

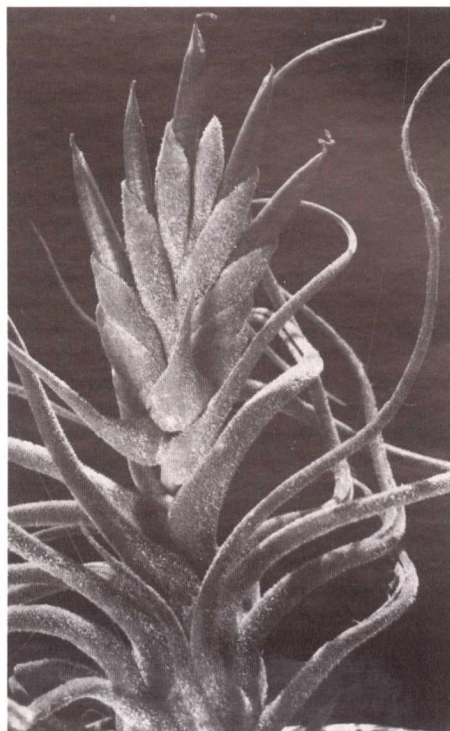
U epifytních broméliovitých lze rozlišit dvě rozdílné adaptační strategie, které pomáhají těmto rostlinám vyrovnat se s velmi špatnými a navíc nestabilními dodávkami vody a živin z vnějšího prostředí. Jednou z nich je schopnost zadržovat vodu, prach a organické látky (například opadávající listy z hostitelského stromu, mrtvý hmyz) v husté růžici listů. Báze listů mohou být tak těsně nahloučené, že zadržená voda z jednoho deště v nich vydrží po několik týdnů a postupně může být přijímána jejich povrchem. Voda v růžici vytváří příznivé podmínky i pro mikrobiální mineralizaci napadených organických látek a vzniká tak vlastně vydatný živý roztok.

Druhá skupina epifytních broméliovitých, považovaná často za ty skutečně pravé atmosférické rostliny, listové růžice vůbec nevytváří, anebo natolik volně, že nejsou schopny vodu ani organické zbytky zadržovat. Spolehnají na velmi rychlý a účinný příjem vody a rozpuštěných látek celým povrchem listů, který je k tomuto účelu vybaven hustou sítí zcela unikátních sorpčních trichomů ve tvaru malých šupinek. Rostliny takto vybavené patří převážně do početného r. *Tillandsia*.

Stavba a funkce sorpčních trichomů

Sorpční trichomy vznikají při růstu nových listů zvláštním typem dělení některých buněk pokožky. Lze na nich pozorovat dvě funkčně zcela odlišné části (viz

Hustý pokryv šupinových trichomů plní u tillandsií nejen významnou příjmovou funkci, ale také zadržuje na povrchu listů velké množství vody a prachových částic. Kromě toho za sucha díky vysoké odrazivosti pro záření chrání listy před přehříváním (Tillandsia pruinosa), vlevo ♦ *Robustní Tillandsia fasciculata je mimořádně úspěšným epifytem kombinujícím strategii hromadění vody a opadu v listových růžicích s perfektní funkcí sorpčních trichomů*



kresba). Nad povrchem pokožky je rozložena vnější část trichomu — plochý útvar s vnitřním tlustostěnným diskem obklopeným tenkostěnnými buňkami (křídélko trichomu až 1 mm dlouhé). Pod tímto útvarem z mrtvých buněk, který má funkci převážně ochrannou, proniká pokožkou sloupeček několika živých buněk s tenkými stěnami. Ty mají rozhodující význam pro rychlost příjmu vody i pro selektivitu příjmu iontů solí.

Po ovlhčení listů se značné množství vody okamžitě zadrží ve vnitřních prostorech mrtvých buněk trichomu a pod křídélky, odkud je voda transportována přes střední sloupek do mezofylu listu. V průběhu 2–3 hodin po ovlhčení dojde obvykle k úplnému dosycení i listů, které mají velký deficit vody. Nutno však připomenout, že transport vody přes živé buňky středního sloupku není zcela pasivní proces — jeho rychlost se řídí změnami hydraulické vodivosti membrán (i pro vodu jsou v membránách specifické transportní proteiny!). Proto u listů poškozených různými typy stresů či metabolickými poruchami může být rychlost dosycování mnohem pomalejší. I u epifytních broméliovitých však platí, že voda může být přijímána pouze po spádu jejího chemického potenciálu, a protože tento potenciál je v jejich buňkách trvale vysoký, příjem vody v plynném skupenství (s nízkým potenciálem) není možný. Kapalná voda však nemusí přicházet jen s deštěm, ale i ve formě rosy či jemných kapének mlhy. Právě tento zdroj vody, obtížně využitelný běžnými kořenujícími rostlinami, může mít v některých oblastech (např. mlžné horské lesy) pro přežívání extrémních epifytů zcela zásadní význam.

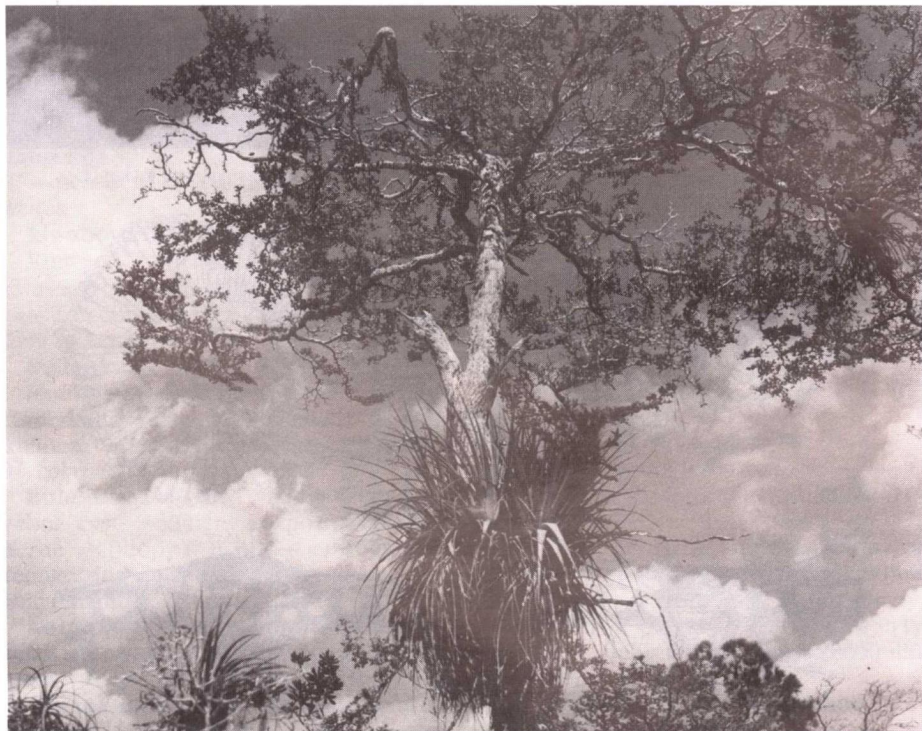
Sorpční trichomy broméliovitých jsou velmi důležité i pro jejich minerální výživu. Za křídélky trichomů se zachycují jemné prachové částice, které bývají často hlavním zdrojem nezbytných minerálních živin. Jak ukázala dlouhodobá pozorování rostlin v přírodě, živiny obsažené v dešťové vodě mohou pokrýt pouze 10 až 20 % skutečné potřeby rostlin. Příjem iontů minerálních živin (zejména fosforu a dusíku) je mimořádně rychlý díky perfektní funkci

transportních proteinů v buňkách sloupku trichomů. Vzhledem k trvalému nedostatku makro- i mikroelementů ve vnějším prostředí však epifyty nemají vytvořen dostatečně spolehlivý mechanismus bránící nadměrnému příjmu, na což je potřeba myslet při jejich pěstování a přihnojování. Také selektivita příjmu iontů je malá, což může vést k hromadění toxických kovů (např. olova, kadmia), pokud se vyskytují v prostředí. Na Floridě a v některých latinskoamerických státech se proto využívají epifytní broméliovité (např. hojně rozšířená *Tillandsia usneoides*) jako integrující indikátory znečištění vzduchu.

Hospodaření s vodou a živinami

Růžicové typy broméliovitých se schopností schraňovat vodu a humus v nepropustných nálevkách mají zajisté život snadnější než ostatní typy epifytů. Proto je u nich méně výrazná sukulence listů a méně druhů využívá fixační cestu CAM. Jinak je tomu ovšem u druhů bez schopnosti zadržovat vodu. Pro extrémní epifyty r. *Tillandsia* je fixační cesta CAM nepostradatelnou výbavou k zajištění mimořádně úsporného hospodaření s vodou a uhlíkatými látkami. V listech těchto drobných rostlin nelze pochopitelně hromadit velké zásoby vody, o to úspornější musí být její výdej. Dokonalé uzavření průduchů a silně kutinizovaná stěna pokožkových buněk brání výdeji vody v denních hodinách až s neuvěřitelnou účinností. I za velmi teplého dne bývají její ztráty jen obtížně měřitelné. K relativně větší ztrátě vody by mohlo dojít pouze v nočních hodinách, kdy probíhá příjem oxidu uhličitého otevřenými průduchy. Regulační funkce průduchů jsou však u epifytů v mnoha směrech dokonalejší než u jiných rostlin, a to včetně běžných terestrických sukulentů. Svěrací buňky u epifytních broméliovitých mají pozoruhodnou schopnost monitorovat vlhkost vzduchu v okolí listu a rychle reagovat uzavřením průduchů při jejím větším poklesu. Tedy ještě dříve, než vůbec může ke ztrátě vody dojít.

U epifytních sukulentů bývá pravidelně





zjišťována dokonalá recyklace (refixace) vydýchaného oxidu uhličitého omezující ztráty jednou přijatého uhlíku na minimum. K dalšímu omezení ztrát přispívá relativně dlouhá funkčnost a délka života listů. Ta je důležitá i pro vysokou efektivitu využití přijatých živin. Ztráty živin vymýváním z listů jsou pravidelně menší než u jiných typů vegetace.

Klíčení semen a růst semenáčků

Jak bylo zmíněno v předcházejícím příspěvku (Živa 1999, 4: 153–155), v raných fázích růstu jsou běžné sukulentní rostliny mimořádně citlivé na nepříznivé působení vnějšího prostředí. V suchých semenech je sice embryo dobře chráněno před poškozením zvláštní skupinou bílkovin (dehydriny) a řadou dalších neproteinových metabolitů, avšak s počátkem jeho růstu při klíčení účinek ochranných látek rychle slábne. Proto osud klíčících semen závisí na co nejrychlejší vytvoření kořenů a na doplňování vody z vlhké půdy nejméně po dobu několika týdnů. Teprve pak je mladá rostlinka více odolná. U extrémních epifytů je všechno jinak. Proto jsou také schopny vyklíčit a růst na místech, která během několika minut po

dešti vysychají (např. na lesklé, vodoodpudivé kůře některých stromů, na hladké pokožce kaktusů, dokonce i na telefonních drátech).

Chceme-li pozorovat klíčení semen tillandsií, musíme se vyzbrojit velkou trpělivostí a silnou lupou. Semena sice během několika hodin nabobtnají, ale pak se po několik týdnů či dní nic zjevného neděje, a to i když jsou pravidelně vlhčena. Marně vyhlížíme růst prvních kořínků — k tomu dojde obvykle až po půl roce od začátku klíčení. Semena jsou naštěstí přidržována k podložce dlouhými vláskovitými výrůstky, které také slouží, podobně jako chmýr u semen hvězdicovitých rostlin (*Asteraceae*), k šíření na dlouhé vzdálenosti. Podrobnějším pozorováním vejčitého útvaru povolna vznikajícího z klíčících semen v prvních měsících života můžeme sledovat růst několika miniaturních listů a jejich zelenání. Tyto listy jsou jen asi 2 až 3 mm dlouhé, silně zdužnatělé a chráněné hygroskopickými zbytky vláskovitých výrůstků semene.

Schopnost mladých semenáčků přežít i několikadenní sucho v kterékoli růstové fázi je skutečně až neuvěřitelná, bohužel však o její podstatě nic podrobnějšího dosud nevíme. Proto se můžeme jen domní-

Tillandsia usneoides (připomínající řetizkové lišejníky r. *Usnea*) je malým zázrakem mezi epifyty; bez jakýchkoli kořenů se snadno uchytí na nejrůznějších podkladech, i bez listových růžic vyniká rychlým růstem, má velmi tenké listy a přitom je vysoce suchovzdorná (vlevo nahoře)

♦ *Drobná Tillandsia recurvata* je schopna růstu na jakémkoli podkladu včetně hladkých těl sloupovitých kaktusů. Patří mezi mimořádně suchovzdorné druhy osídlující keřovou xerofytní vegetaci i v těch nejsušších místech Mexika (vpravo nahoře) ♦ Vlevo dole husté růžice tenkých stříbrných listů xerofytních broméliovitých umožňují efektivně využít sebemenší ovlhčení z rosy a mlhy, a to i pod převisy skal (*Tillandsia atroviridipetala*) ♦ Uspořádání listů u tillandsií je často velmi bizarní, ale přitom vždy účelné (*Tillandsia flexuosa*). Snímky J. Glosera

vat, že nesmírně pomalý růst klíčících rostlin (který nelze urychlit častější dodávkou vody ani bohatou nabídkou živin!) s vysokou odolností vůči stresům příčné souvisí. Růst je pravděpodobně inhibován vnitřně programovaným mechanismem až do té doby, než se v mladých rostlinkách vytvoří dokonale funkční metabolický aparát (včetně CAM) a odolná krycí pletiva, schopná účinně regulovat příjem a výdej vody.