

# Jak přežít — strategie rostlin v Negevské poušti

## Yitzchak Guttermann

Z původních textů přeložil a upravil Jan Krekule

### Místo

Negevská poušť. Písečný trojúhelník území Izraele, jehož vrchol se na jihu Eilatem koupe v Rudém moři a na severu začíná základnou na úrovni biblické Ber Ševy. Negev je součástí dvou největších horkých pouští světa — Sahary a Arabské pouště. Pro existenci rostlin jsou limitující dešťové srážky, které se zde vyskytují pouze v teplotně mírném zimním období a jsou rozloženy v poměrně strmém gradientu od 150 mm ročního průměru na severu až po 25 mm na jihu. Průměry dlouhodobých meteorologických údajů ovšem zakrývají záluďnou okolnost vysoké variability jejich časového rozložení. Tato variabilita se pak zvyšuje s klesajícími srážkami. Situace, která představuje i maximální riziko. Významné rozdíly jsou patrné zejména v rozložení dešťových srážek v jednotlivých letech, v době, kdy začínají či končí, v intervalu mezi jednotlivými srážkami i v jejich vydatnosti. V extrémních případech se na některých místech pouště v daném roce nemusí vyskytovat vůbec. Životně důležitý parametr je tedy poznamenán nahodilostí a nepředvídatelností. Loterie počasí, která rozhoduje o tom, kdy bude zahájen vegetační cyklus zejména bylin, jak dlouho potrvá a uskuteční-li se před začátkem dlouhého letního období sucha a vysokých teplot, jež vegetaci vylučují. S meteorologickými nejistotami nás věrohodně seznamuje grafické znázornění ročního průběhu průměrné denní teploty a relativní vzdušné vlhkosti (obr. 2) a mnohaleté údaje o sezónních srážkách (obr. 3).

### Poušť a rostliny

Rostliny Negevské pouště odpovíděly na výzvu přírody vývojem velmi rozmanitě a jedinečně řady adaptací. Musí zajistit průběh vegetace tak, aby pro její zahájení

bylo využito období podzimních a zimních dešťů a aby skončila před nástupem letního sucha. Strategie rostlin je založena především na kontrole doby, kdy je vegetační cyklus zahájen klíčením semen a v menší míře i na kontrole doby kvetení, na němž závisí míra reprodukčního úspěchu. Doplňkově se pak vyskytují různé mechanismy odolnosti či tolerance vůči suchu, soustředěné především na klíčící rostlinky. Celý tento obranný systém přizpůsobení se stává vysoce účinným teprve tehdy, je-li založen na fenotypické plasticitě chování daného druhu. Znamená to, že geneticky naprogramované stereotypy adaptací se u téhož druhu vyskytují v širokém rozmezí kvantitativně odlišných projevů. I zdánlivě stejnorodé potomstvo jedné rostliny se pak rozpadá na soubory, které reagují např. na podmínky klíčení rozdílným způsobem, část semen klíčí okamžitě, část s různým zpožděním a některá semena v příslušném vegetačním období nevyklíčí vůbec. To samozřejmě platí i pro chování semenných populací v rámci jednoho druhu. Tato různorodost projevu je spojena především s rozdílnou životní historií takových souborů. Např. s rozdílností místa na rostlině, kde semena zrála (na větvi kterého řádu, u kterého internodia apod.). V případě, že zrání probíhá po delší dobu, mohou být vlastnosti semen ovlivněny i tepelnými a světelnými podmínkami. Jiným zdrojem plasticity mohou být různá mikrostanoviště, s nimiž se semena při šíření setkávají. Čím větší je šíře těchto vnitřních i vnějších rozdílů spojená se zvyšující se mírou plasticity daného projevu, tím větší je naděje na přežití. Rizikové podmínky ohroží vždy jen část souborů či populací. Začneme s klíčením, na něž je většina adaptací pro přežití

*Pahorkatá část Negevské pouště poblíž Sede Boker, Izrael. V pozadí údolí Sede Zin. Foto S. Pekár*



rostlin v extrémních podmínkách pouště vázána. Základním fyziologickým mechanismem řízení doby klíčení je odpočinek semen (dormance), jehož projevy jsou modifikovány rozdílným fyziologickým stavem semen a zvláštnostmi stanoviště.

### Klíčení semen a jeho regulace

Semena v klidovém stavu — dormanci — nereagují na zvýšení půdní vlhkosti klíčením. Tento jev proto snižuje riziko vyklíčení semen okamžitě po uzrání, před obdobím letního sucha, které by klíčence i rostoucí rostliny zahubilo. Prerušeni dormance je pak podmínkou zahájení vegetace v podzimním a zimním období, kdy se srážky vyskytují. Jakkoli nebyl charakter dormance u pouštních rostlin ještě systematicky studován, ukazuje se, že odpočinek semen — tak jako v jiných případech — vyvolává přítomnost inhibitorů klíčení, především fytohormonu kyselina abscisová, či nepropustnost (tvrdost) semenných obalů pro plyny a vodu. Obě tyto vlastnosti mohou pak být ovlivněny podmínkami zrání či pozicí semene na rostlině. Tak u jehlice sicilské (*Ononis sicula*) a pískavice arabské (*Trigonella arabica* — bobovité) určují podmínky zrání míru propustnosti semen pro vodu. Experimentálně byl zjištěn vliv délky dne v období zrání na změny podílu tvrdých (neklíčivých) semen u pískavice arabské. U mnohoštetu kolénkatého (*Aegilops geniculata* — lipnicovité) je hladina inhibitorů spojena s umístěním obilky v klasu. I v tomto případě je výsledkem plasticity klíčení rozloženého do dlouhého období překračujícího i jednu vegetační sezonu.

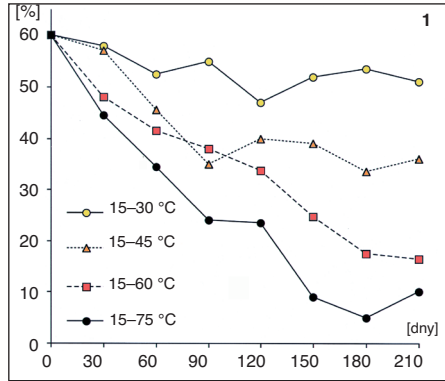
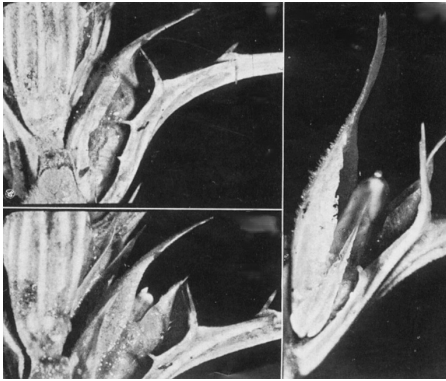
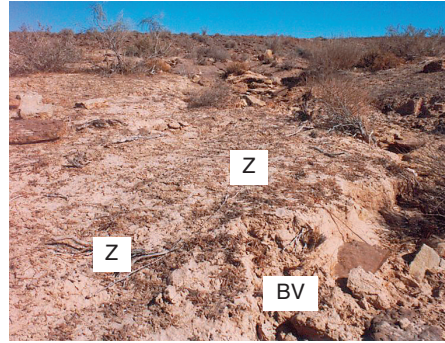
Jinou modifikací odpočinku semen a zároveň zdroj fenotypické variability mohou představovat fotoperiodické podmínky, délka dne v době zrání. Výrazné vlivy spojené s délkou dne v průběhu závěrečných 5 až 15 dnů zrání byly zjištěny např. u *Carrichtera annua* (brukvovité) a pískavice arabské i u šruchy zelné (*Portulaca oleracea*). Experimentálně byly studovány u *C. annua*. Obecně platí, že čím je den při zrání semen delší, tím rychleji semena posléze klíčí. Zobecnující fyziologické vysvětlení tohoto jevu zatím neexistuje. Jeho příčiny byly hledány v kolísání hladiny volných fytohormonů, především kyseliny abscisové, vlivem délky dne.

Signálem pro prerušeni dormance bývají často vysoké teploty, tedy podmínky v letním období. Tak u *Schismus arabicus* či jitrocele vranožky (*Plantago coronopus* ssp. *commutata*) dochází ke klíčení, působí-li pokusné teploty +70 °C po dobu více než dvou měsíců. Skladování při relativně nízkých teplotách pod +20 °C dormanci nezruší ani po dvou letech. Zvláště účinným signálem pro skončení dormance je denní střídání vysokých a nízkých teplot. Vliv teplotního gradientu se zvyšující se amplitudou dokládají pokusné údaje pro jetel podzemní (*Trifolium subterraneum*, viz obr. 1).

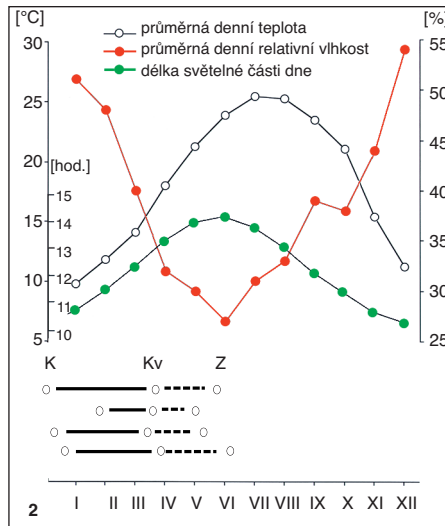
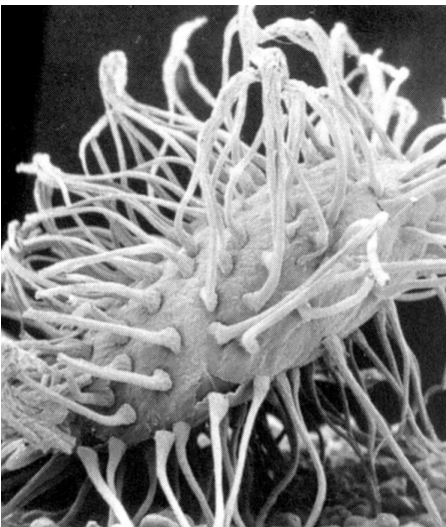
### Ekologické podmínky klíčení

Většina jednoletých a víceletých druhů Negevu zahajuje, jak jsme již uvedli, svou vegetaci v podzimním a zimním období, tedy při teplotách +15 až +20 °C a vysoké relativní vzdušné vlhkosti. V takové situaci postačí ke klíčení již malý objem srážek, asi





Vádí s porostem ječmene *Hordeum spontaneum* v blízkosti Sede Boker, Negevská pahorkatina (vlevo nahoře) ♦ Suché rostliny jitrocele vranožky (*Plantago coronopus*) a jejich vzduchem chráněná semenná banka podél břehů vádí (BV) a předtím zatopené oblasti (Z). Machtes Ramon, v blízkosti města Mizpe Ramon v Negevské poušti (uprostřed) ♦ Jitrocel vranožka na dřívě zaplavené lokalitě (vpravo nahoře) ♦ Vlevo uprostřed detaily segmentu květenství keřku *Blepharis* sp.: v pažbě se nachází jednotlivá tobolka uzavřená suchými kališními plátky (zvětšeno 5×, vlevo nahoře), oddělování horního a spodního kališního plátku po krátkodobém namočení (vlevo dole), další oddělení kališních plátků při vystavení tobolky dešti (vpravo). Délka tobolky 1 cm ♦ Vlevo dole celé semeno *Blepharis* spp. s vícebuněčným ochlupením v zorném úhlu 45°. Kořenový pól semene je přidržován k povrchu půdy lepkaými konečky chlupů (zvětšeno 12×, velikost semene 7 mm) ♦ Obr. 1 Procentuální změny v podílu tvrdých (neklíčivých) semen jetele podzemního (*Trifolium subterraneum*) v průběhu suchého skladování při různých gradientech teplot. Semena, která ztratí tvrdost, jsou klíčivá ♦ Obr. 2 Roční průběh denních průměrných teplot, relativní vzdušné vlhkosti a změny délky dne v průběhu roku v Sede Boker. V dolní části obr. je schematické znázornění vegetačního cyklu *Schismus arabicus* ve čtyřech následných letech (1962–1965). K — klíčení, Kv — kvetení, Z — zrání semen ♦ Obr. 3 Suma deštových srážek v Sede Boker za sezonu v letech 1976–1999. Podle The Desert Meteorological Unit/Desert Research Institute, Sede Boker

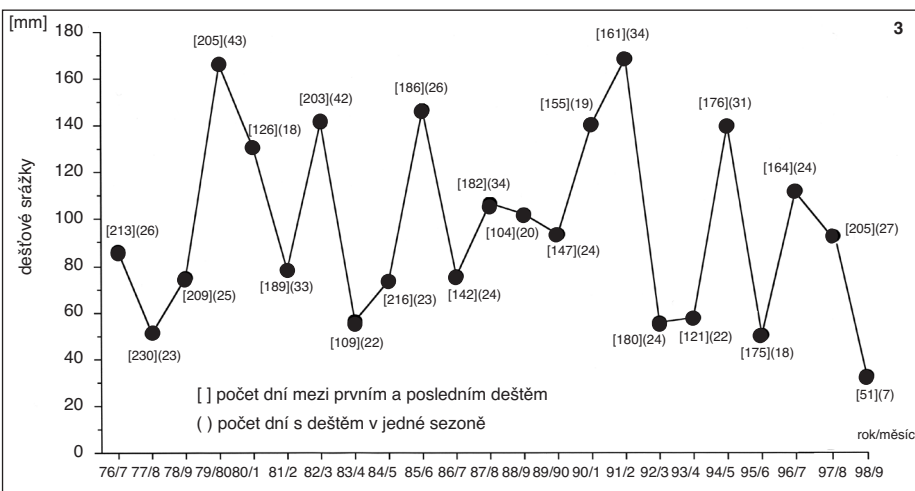


silnou vrstvou písku namočeného vodou. Jestliže však byly nažky vystaveny krátkodobému osvětlení, mohou následně klíčit pod vrstvou písku vyšší, než je uváděná kritická hranice. Lze předpokládat, že tato adaptace vylučující klíčení v hlubších vrstvách půdy zvyšuje klíčení semen na povrchu půdy, kde je i při malých deštových srážkách dostatečná půdní vlhkost.

Míra klíčení může být spojena i s biologickým charakterem a výškou půdního škraloupu. V podmínkách vyšších deštových srážek (na severu Negevu) se vytváří půdní škraloup obsahující bohatou flóru mechů, řas a hub o síle přes 1 cm. Ve středním a jižním Negevu s minimem srážek je půdní škraloup redukován na cca 1 mm a obsahuje pouze sinice. Laboratorní pokusy se semeny jitrocele vranožky, exponovanými na vzorcích půdních škraloupů z různých oblastí Negevu, ukázaly, že čím je vyšší a biologicky aktivnější vrstva škraloupu, tím nižší je míra klíčení semen, jež se na něm nacházejí.

#### Klíčení a mikrostanoviště

Nakonec rozhoduje tedy o zahájení klíčení jak fyziologický stav semene, tak konkrétní podmínky mikrostanoviště. Co nej-



10 až 15 mm. V letních měsících, při vysokých denních teplotách, dochází ke klíčení teprve při srážkách či závlivce o řád vyšší, tedy až 200 mm (předpokladem je, že byla již zrušena dormance). Takové účinné přízpůsobení bylo zjištěno např. u *S. arabicus* či ječmene *Hordeum spontaneum*.

Pro klíčení některých druhů Negevské

pouště je snad překvapivě významným signálem světlo. To se týká především druhů, u nichž jsou semenné obaly či na nich se vyskytující ochlupení lepivé a které se pak zachycují na povrchu půdy a jsou vystaveny přímému osvětlení. Příkladem je řada víceletých druhů pelyňku. Pokusy s nimi ukázaly, že mohou klíčit ještě pod 20 mm



větší areál šíření semen znamená i zaujetí maximálního počtu mikrostanovišť. Alespoň některá z nich poskytují podmínky umožňující klíčení. I v tomto případě hraje důležitou úlohu fenotypická variabilita. Např. u semen šířených větrem rozdíl v hmotnosti, případně habitu, spojené s místem jejich zrání na mateřské rostlině. Příkladem může být *Spergularia diandra*, u níž se vyskytují na mateřské rostlině ve spojení s pozicním efektem tři fenotypicky odlišné soubory semen. Liší se barvou, velikostí a ochlupením. Při větru se samozřejmě nejdale od mateřské rostliny dostanou semena s nejmenší hmotností a s největším ochlupením, nejbliže semena s velkou hmotností a minimálním ochlupením.

### Tolerance klíčících rostlin k vysušení

Většina adaptací k suchu je spojena se schopností přežít dlouhodobé vysušení. Často jsou k suchu citlivé právě kořeny, které v takových podmínkách odumírají. Přežití je pak závislé na vytvoření kořenů adventivních, na uchování meristemické aktivity. To je případ ječmene *Hordeum spontaneum* i dalších druhů z čel. lipnicovitých. U nich koleoptile (zárodečný list) snáší dlouhodobé vysušení (nebo zaschnutí), zatímco primární kořeny hynou již po několika hodinách. Rostliny regenerují pomocí adventivních kořenů. V rámci tohoto druhu pak byly zjištěny po několika generacích přetrvávající výrazné rozdíly v míře tolerance k suchu u ekotypů pocházejících z různých stanovišť Negevské pouště.

Jinou variací na stejné téma je tolerance u *Schismus arabicus* (lipnicovitě). V tomto případě přežijí klíčící rostlinky několikátý denní dehydrataci včetně klíčících kořenů, které již mohou dosáhnout délky 20 mm. I v tomto případě byla zjištěna fenotypická variabilita projevující se daleko rychlejší regenerací u klíčenců pocházejících z větších semen.

### Adaptace spojené s dobou kvetení

Doba kvetení výrazným způsobem rozhoduje o úspěšnosti reprodukce pouštních rostlin. Mezi zhruba 200 druhů jednoletých rostlin Negevu se v tomto ohledu vyvinuly dvě rozdílné strategie. Na jedné straně se vyskytují rostliny fotoperiodicky dlouhodobní, u nichž prodlužující se den urychluje kvetení, na druhé straně pak rostliny fotoperiodicky neutrální, u nichž kvetení není řízeno změnami délky dne a noci. V prvním případě, pokud se vyskytnou dostatečně intenzivní srážky na počátku zimy a rostliny vyklíčí, bude krátký den tohoto období prodlužovat dobu do kvetení. Delší vegetační doba je pak spojena s delším obdobím růstu, vyšší biomasou, mohutnější rostlinou s větším počtem semen, s „výhodnějšími“ podmínkami rozmnožování. Pokud se deště dostatečně proklíčení posunou až na konec zimy či počátek jara, kdy se již dny výrazně prodlužují, urychlí takové podmínky dobu od klíčení do kvetení. Rostliny proto dokončí svůj vegetační cyklus ještě do období letního sucha. Budou menší, s menším počtem semen než v prvním případě, ale reprodukce bude přesto zajištěna. Tak se chová v Negevu např. šťovík kyperský (*Rumex cypricus*).

U rostlin fotoperiodicky neutrálních, kam patří např. *Carrichtera annua*, dochází ke

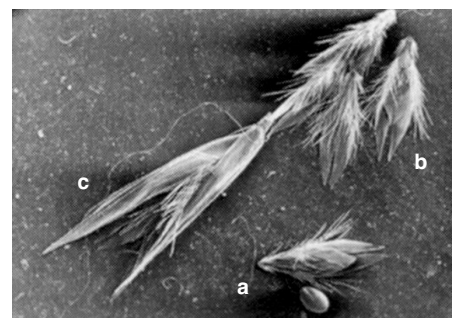
*Schismus arabicus* na přirozeném stanovišti v letním období zrání obilek. Výška rostliny 10 cm (nahore) ♦ S.E.M. fotografie (13× zvětšeno) tří samostatných jednotek šíření *S. arabicus*, a — jednotlivá obilka, b — jednotlivé obilky kryté horní a dolní pluchou, c — jednotlivý klásek, v němž se nachází několik obilek krytých pluchami a uzavřených plevami klásku. Snímky Y. Guttermanna, není-li uvedeno jinak

kvetení velmi brzy po vyklíčení. V případě, že obsah vody v půdě není limitujícím faktorem, vytvoří rostlina více listů, bohatěji větvi a přinese i více semen. V opačné situaci, s pozdními dešti či podprůměrnými srážkami, se vyvinou jen malé rostliny s malým počtem semen. Dvě odlišné strategie tak vedou ke stejnému konečnému výsledku.

### Příklady rozdílných strategií přežití

U *Blepharis* spp. (*Acanthaceae*) se nachází většina semen v nadzemní bance, jejíž listeny a kališní lístky jsou opatřeny trny (viz obr.). Vždy jen malá část semen je každoročně uvolněna z tobolek hydrochastickým mechanismem (tj. hydrostatickým tlakem, kdy vyschlé tobolky pukají při bobtnání) závisejícím na množství srážek (viz obr.). Semena mají lepivý povrch jako ochranu před hmyzími škůdci a ulpívají na povrchu půdy (viz obr.). Klíčí v příhodných vlhkostních podmínkách v širokém teplotním rozmezí nezávisle na světle. Pokud se semena nacházejí ve vádích (koryta periodicky vysychajících vodních toků) a jsou zachycena a šířena přívalovou vodou, brání jejich lepivý povrch přístupu vzduchu a ke klíčení dojde, až voda opadne. Kvetení nastává po vytvoření šesti listů, nezávisle na délce dne.

*Schismus arabicus* je běžnou rostlinou Negevu. Aktivně vegetuje i při deštových srážkách hluboko pod běžným průměrem. Vytváří půdní semennou banku obilek, z nichž každou vegetační sezonu klíčí pouze část. To je podmíněno výraznou fenotypickou plasticitou spojenou s podmínkami zrání semen i jejich pozicí na mateřské rostlině. Dlouhý den v době zrání souvisí s rychlejší klíčením semen. Časnější klíčení je pozitivně závislé i na hmotnosti obilek. Velmi malé, prachu podobné obilky se šíří větrem a dostávají se do půdních prohlubní či trhlin, kde je zaspává písek. To je chrání před hmyzími škůdci a vytváří výše zmíněnou semennou banku. Obilky charakterizuje výrazné období klidu, jež brání klíčení v období předcházejícímu letnímu vysušení. Je porušeno sumou vysokých teplot. Teplotní rozdíly různých mikrostanovišť přispívají k fenotypickým rozdílům počátku klíčení. V této souvislosti se uvádí i výrazně nižší teplota dikobrazích nor, kam se semena běžně dostávají. K samotnému klíčení dochází velmi rychle (4–6 hod) vlivem velmi nízkých srážek (7–10 mm). Podmínkou klíčení je světlo a vzhledem k jeho nezbytnosti, záleží i na tom, zda srážky připadají na den či noc. *S. arabicus* má dlouhodobní fotoperiodické požadavky na kvetení. Nepřekvapí, že druh spojený s tolika adaptacemi rozložený do celého vegetačního období patří v Negevské poušti mezi nejrozšířenější. Srovnání fenologických údajů (zachycení časového průběhu růstových a vývojových změn, obr. 2) o průběhu vegetačního cyklu *S. arabicus* ve čtyřech následných letech ukazuje, jak tento probíhá v reálných podmínkách Negevu.



Klíčení obilek *Schismus arabicus* v závislosti na velikosti a hmotnosti obilek

obilky		míra klíčení
velikost [μ]	hmotnost [mg/1000 ob.]	
500–425	90	██████████
425–350	70	██████████
350–300	47	██████████
300–250	33	██████████

### Závěrem

Uvedli jsme příklady adaptací rostlin na extrémní podmínky Negevské pouště. Odpověď fylogenetického vývoje na nízký objem deštových srážek, jejichž distribuce je těžko předvídatelná a jež jsou provázeny následnou suchou sezonou. Předpokladem přežití druhu je existence rozsáhlé a dlouhodobě využitelné semenné banky chráněné před živočišnými škůdci i ekologickými vlivy. Její funkce závisí na mechanismech zajišťujících využití pouze části semen v každé vegetační sezoně. Jsou založeny na fenotypické plasticitě chování celé banky i na regulaci klíčení. Úspěšný průběh vegetace závisí pak na toleranci vůči suchu i na časování doby kvetení s ohledem na letní vysušení.

Příroda vytvořila pro přežívání rostlin v poušti bezpočet variací. Můžeme je zatím demonstrovat jen nepočtenými příklady, neboť celkový přehled je teprve na počátku. Uváděné příklady pak mají převážně podobu popisování jevů. Dosud chybí v dostatečně širí i hloubce poznání jejich fyziologické podstaty. Z toho vyplývá i nezbytnost rozvinout rozsáhlý srovnávací výzkum, který je zatím na samém počátku.

Jedním z míst, kde systematicky takový výzkum probíhá, je autorovo pracoviště Jacob Blaustein Institute for Desert Research and Department of Life Sciences v Sede Boker Campus. Dosavadní výsledky jsou dobře shrnuty v monografii Y. Guttermanna: *Survival Strategies of Annual Desert Plants*, Springer, Heidelberg, 2002.