

Fyziologické adaptace sukulentních rostlin

II. Uhlíkový metabolismus

Jan Gloser

Metabolické přeměny uhlíkatých sloučenin, které začínají asimilací oxidu uhličitého, jsou základním pilířem fungování všech autotrofních rostlin, nejen sukulentů. Uhlík jako základní složka organických látek tvoří téměř polovinu hmotnosti sušiny rostlinných orgánů. Ale nejen to, při vazbě CO_2 do sacharidů rostlina současně váže energii slunečního záření do chemické formy energie, bez níž by nemohla existovat.

Základní schéma biochemických procesů

Dnes už sotva můžeme zjistit, kdo poprvé zpozoroval, že zelené části sukulentních rostlin mají v nočních hodinách ostře kyselou chuť, která v průběhu dne mizí. Jisté však je, že již začátkem minulého století bylo u nich dokázáno i nápadně velké kolísání obsahu sacharidů (cukrů, škrobu), které mělo přesně opačný průběh než hromadění a mizení organických kyselin. Také byl tehdy u tučnolistých rostlin dokázán záhadný příjem oxidu uhličitého v nočních hodinách. Uspokojivě vysvětlit biochemické pozadí pozorovaných změn se však podařilo až za dalších více než 100 let, a řada detailů svérázného uhlíkového metabolismu sukulentních rostlin není známa dodnes.

Oxid uhličitý vstupující za světla z vnějšího vzduchu do asimilačních orgánů rostlin se nejčastěji navazuje na pětiuhlíkatý fosforylovaný cukr ribulózu-1,5-bisfosfát (RUBP) za vzniku 2 molekul kyseliny 3-fosfoglycerové (karboxylace RUBP), které se pak dále redukuje na jednoduché cukry. Tento způsob asimilace CO_2 , označovaný po svém objeviteli jako Calvinův cyklus, probíhá v chloroplastech a je nepostradatelnou součástí uhlíkového metabolismu všech rostlin.

Existuje však ještě další možnost, jak vázat CO_2 (přesněji řečeno hydrogenuhličitanové ionty, které z něho v nitrobuňkách roztocích vznikají), a sice na tříuhlíkatou sloučeninu fosfoenolpyruvát (PEP). K tomu dochází přímo v základní buněčné hmotě (cytosolu), tedy mimo chloroplasty. Vznikající oxaloacetová kyselina přechází na kysel-

linu jablečnou, která je ovšem převážně disociována na volné jablečnanové a vodíkové ionty. Tato reakce je vcelku běžná u všech rostlin, ale obvykle nevede k tvorbě cukrů. Je využívána hlavně pro doplňování organických kyselin v respiračním citrátovém cyklu a pro regulaci kyselosti cytosolu. U sukulentů se však ze spojení obou uvedených typů fixace stala svérázná komplexní cesta fotosyntetické asimilace uhlíku.

V typickém případě se oxid uhličitý váže nejprve na PEP a vytvořená jablečná kyselina je ukládána do vakuol. Tento proces nevyžaduje energii slunečního záření, a proto může probíhat (a také téměř výlučně probíhá) v noci. Ukládání jablečné kyseliny do vakuol je nutné, neboť zvýšení kyselosti cytosolu by vážně ohrozilo činnost mnoha enzymů. Kromě toho i vlastní enzym zprostředkující vazbu CO_2 (PEP-karboxyláza) citlivě reaguje na zvýšení koncentrace jablečnanových iontů snížením své aktivity. Za světla je kyselina postupně transportována zpět do cytosolu a enzymaticky rozkládána (dekarboxylována) na pyrohroznovou kyselinu (pyruvát) a CO_2 . Ten je znovu vázán, ale tentokrát v chloroplastech na RUBP a po redukcii v Calvinově cyklu (s využitím zářivé energie vázané ve fotochemických procesech fotosyntézy) zabudován do molekul cukrů. Také pyruvát z rozložení kyseliny jablečné je využit k syntéze sacharidů, které se obvykle ukládají v chloroplastech ve formě škrobu. Vytvoření velké zásoby sacharidů v buňkách v průběhu dne je nutné pro tvorbu dostatečného množství fosfoenolpyruvátu (zmíněné sloučeniny vázající CO_2) v nočních hodinách.

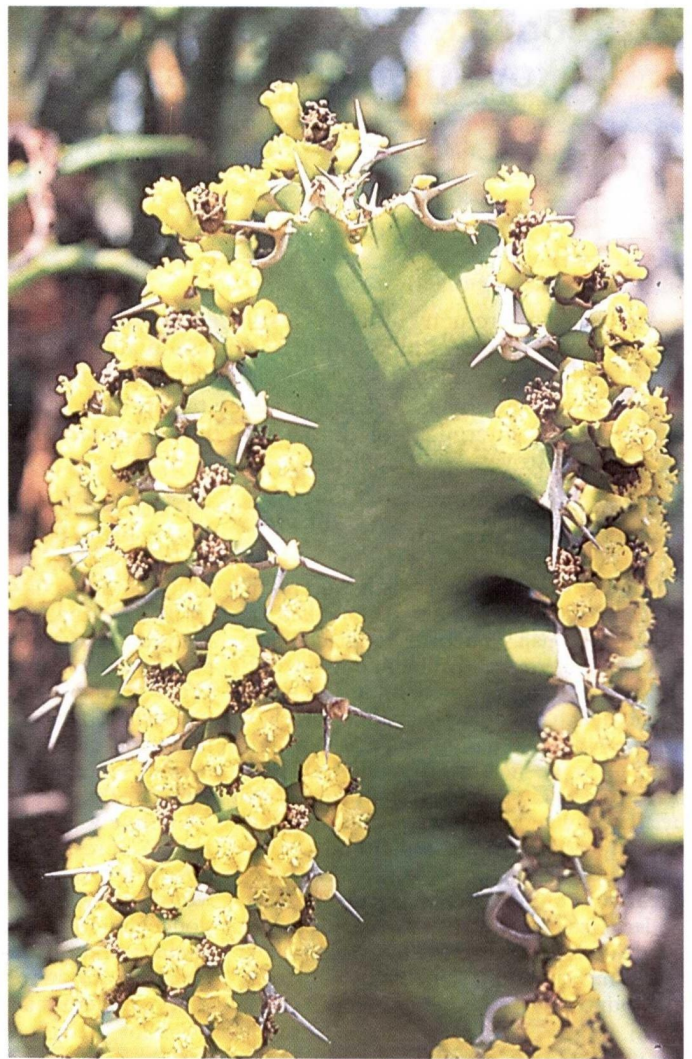


*U našich sukulentních rostlin z čeledi tlusticovitých (Crassulaceae) je metabolismus typu CAM aktivován nedostatkem vody a vysokou teplotou. Za příznivých vlhkostních a teplotních podmínek převažuje příjem oxidu uhličitého v denních hodinách. Příkladem může být druh *Jovibarba sobolifera**

Vývoj a rozrůznění uhlíkového metabolismu sukulentů

Uvedené základní schéma navazujících biochemických reakcí bylo poprvé popsáno u listů druhu *Kalanchoe pinnata* z čel. Crassulaceae, a proto dostalo označení Crassulacean Acid Metabolism (zkráceně CAM). Další výzkum prokázal výskyt CAM u naprosté většiny ostatních sukulentních rostlin (chybí u několika rarit např. z čel. *Peperomiaceae*, *Fabaceae*, *Moraceae*, *Cucurbitaceae*). Postupně byla také objevována obrovská plasticita této metabolické cesty, umožňující rostlinám optimalizovat svoje funkce za měnících se vnějších podmínek.

Není pochyb o tom, že původní cestou fixace uhlíku byl u všech rostlin Calvinův cyklus, a to pouze ve spojení s karboxylací RUBP Metabolismus CAM s opakovanou a časově oddělenou karboxylací představuje jen jakési vylepšení původního postupu. Prvním stupněm k rozvoji CAM byla zřejmě fixace CO_2 uvolněného z respiračních procesů v nočních hodinách pomocí PEP-karboxylázy, přičemž příjem nového CO_2 z vnějšího vzduchu probíhal pouze za světla. Tento typ fixace můžeme i dnes pozorovat u primitivních kaktusů (zástupci rodů *Peireskia* a *Cylindropuntia*), či u některých méně sukulentních



druhů čel. tlusticovitých (např. r. *Aeonium*). Přejít na dokonalou cestu CAM byl podmíněn nejen strukturálně (zvětšením vakuol v buňkách), ale hlavně významnými změnami v regulaci enzymů metabolismu cukrů, organických kyselin a v řízení transportu metabolitů mezi buněčnými oddíly (cytosol, vakuola, plastidy, mitochondrie). Také bylo nutno vyladit způsob aktivace obou přítomných karboxylačních enzymů, aby nedocházelo k soupeření o CO_2 a některé metabolity. Stručně řečeno, činnost PEP-karboxylázy je za světla utlumena, zatímco RUBP-karboxyláza/oxygenáza se světlem aktivuje a za tmy naopak ztrácí katalytické schopnosti. Detailní popis všech regulačních mechanismů způsobujících změny aktivity enzymů by už přesahoval rámec tohoto článku.

K rozvoji CAM docházelo v průběhu evoluce opakovaně, nezávisle na sobě. Důsledkem toho je značná biochemická rozrůzněnost — ke stejnému účelu mohou být používány odlišné biochemické cesty. Tak např. uvolňování oxidu uhličitého dekarboxylací jablečné kyseliny u některých skupin sukulentů probíhá pomocí jablečného enzymu v cytosolu, u jiných pouze v mitochondriích. Známe také sukulenty, u nichž se na dekarboxylaci podílí zvláštní enzym PEP-karboxykináza. K těmto druhům patří některé bromeliovitě (včetně ananasu) a pryšcovitě rostliny. Je zajímavé, že tento metabolický typ sukulentních rostlin nehromadí škrob v plastidech, jak bývá obvyklé, ale cukry (monosacharidy a sacharózu) ve vakuole.

Bromeliovitě rostliny rodu Hechtia bromadi v listech ve srovnání s kaktusy mnohem méně vody, avšak přesto jsou díky metabolismu CAM schopny stejně úspěšně přežít na extrémně suchých stanovištích. Vodu přijímají jen kořeny, nikoli listy jako některé jiné rody čeledi Bromeliaceae (vlevo) ♦ Většina sukulentních pryšců má zcela zvláštní typ rozkladu jablečné kyseliny a místo plastidového škrobu bromadi sacharózu ve vakuolách (Euphorbia cooperi)

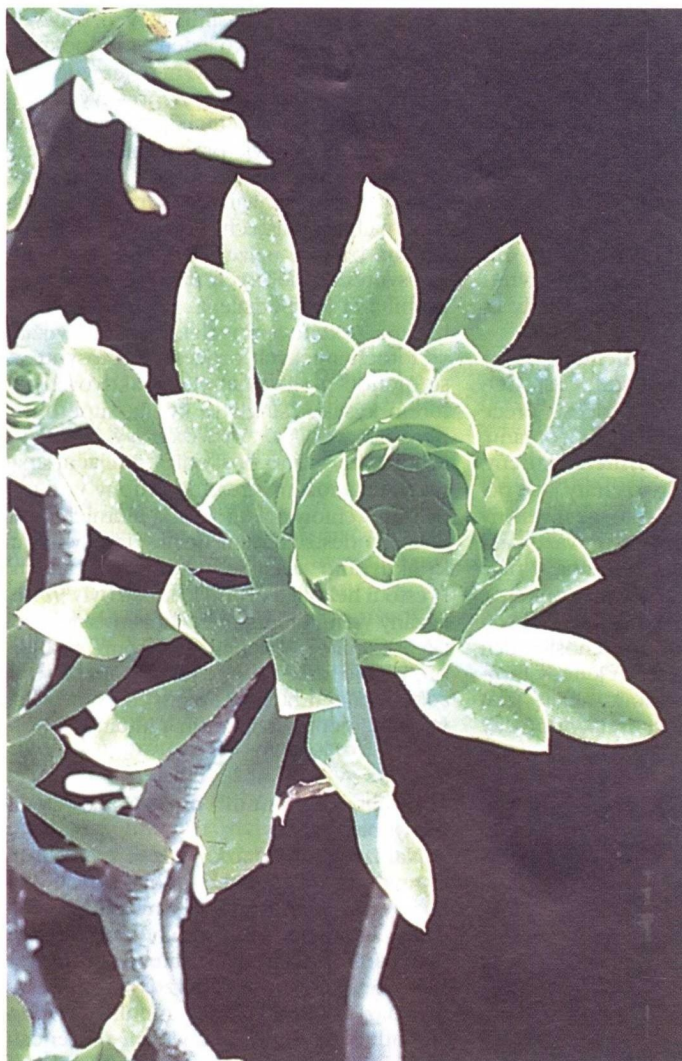
Plasticita ve využití metabolické cesty CAM rostlinami

Popsaný denní průběh sledu reakcí CAM předpokládá, že na světle je v Calvinově cyklu zpracováván pouze CO_2 uvolněný rozkladem jablečné kyseliny. Co však brání tomu, aby nemohl být také zpracováván CO_2 přijímaný přímo z vnějšího vzduchu? Pokud byla vytvořena v nočních hodinách dostatečně velká zásoba kyseliny jablečné, pak koncentrace v buňce vzniklého CO_2 při jejím rozpadu mnohonásobně převyšuje koncentraci CO_2 v okolním vzduchu, a tudíž jeho difuze zvnějšku do listu ani není možná. Avšak někdy je zásoba kyseliny jablečné spotřebována ještě před soumrakem, a v tom případě je pokles vnitřní koncentrace CO_2 signálem pro otevírání průduchů a přímou fixaci CO_2 . Stejně tak ráno po východu slunce téměř jednu hodinu trvá, než se dostatečně rychle rozběhne transport a dekarboxylace kyseliny jablečné, a tak v této přechodné fázi může být opět zpracováván v Calvinově cyklu CO_2 z vnějšího vzduchu. Množství CO_2 , které je přijímáno v denních hodinách (jaksi navíc

k nočnímu příjmu), se může měnit v dosti širokých mezích v závislosti na mnoha okolnostech. Patří k nim např. velikost vakuol, jakožto ukládacího prostoru pro kyselinu jablečnou, světelné a teplotní podmínky v průběhu dne určující rychlost asimilace CO_2 v Calvinově cyklu, ale také stáří rostliny či orgánu.

Existuje mnoho sukulentních rostlin, které mohou dokonce metabolismus CAM dočasně zcela vypnout a přejít na příjem CO_2 a jeho přímé zpracování pouze v denních hodinách, tedy způsobem běžným u nesukulentních rostlin. K těmto tzv. fakultativním CAM rostlinám patří celá řada druhů čeledi *Crassulaceae* a *Mesembryanthemaceae*, zatímco např. kaktusovitě a agávovitě patří mezi obligátní CAM rostliny, které noční příjem CO_2 nikdy neopouštějí. Přejít na přímou fixaci u fakultativních CAM rostlin je za příznivých vnějších podmínek výhodný, neboť jim umožňuje dosahovat vyššího celodenního zisku uhlíku, a tím i rychlejšího růstu. Ovšem za nedostatku vody, za vyšší teploty či po zasolení půdy je opět indukován (zapnut) metabolismus CAM.

Střídání metabolických cest je závislé nejen na působení vnějšího prostředí, ale i na vnitřních faktorech řídících růst a vývoj. U mladých rostlin nebývá fixační cesta CAM řádně vyvinuta (někdy zcela chybí), až teprve v průběhu stárnutí se stává postupně výraznější. Také změnou délky dne u fotoperiodicky citlivých druhů lze navodit metabolické změny. U rostlin *Kalanchoe blossfeldiana* vyvolá zkrácení fotoperiody (= doby trvání světla části dne) pod



kritickou hodnotu rychlé nastolení cesty CAM, která (na rozdíl od indukce CAM suchem či zasolením) již není vratná po opětovném prodloužení světelné části dne.

Využití záření ve fotosyntéze

Rychlost fotosyntézy obecně závisí na množství záření, které je zachyceno asimilačními barvivy, a dále na účinnosti, s jakou je zachycená radiační energie využita pro tvorbu organických látek. Asimilační orgány sukulentů obvykle nemají z hlediska účinného zachytu a konverze zářivé energie tu nejlepší stavbu. Jejich plocha (na jednotku sušiny) je obvykle malá, navíc s malým počtem průduchů a intercelulár, což zpomaluje rychlost difuze CO_2 do buněk s chloroplasty. Asimilační pletivo (chlorchym) má sice tloušťku i několik milimetrů, ale k vnitřním vrstvám buněk proniká jen málo záření. K malému využití dopadajícího záření přispívají u některých druhů i ochranné povrchové struktury (husté trichomy, trny, voskové šupinky, nezelená barviva). Energetické náklady na fixaci jednotkového množství CO_2 jsou u metabolické cesty CAM asi o 10 % vyšší než u přímé fixace, neboť přesuny kyseliny jablečné do vakuoly a zpět vyžadují jistou vnitřní energetickou podporu. Maximální dosažitelné hodnoty celodenního úhrnu asimilovaného uhlíku mohou být také omezeny kapacitou vakuol pro ukládání kyseliny jablečné.

Metabolická cesta CAM má však na druhé straně i významné výhody. Zcela zásadní význam CAM pro možnost uzavření průdu-

U rodu Aeonium existuje plynulý přechod mezi výrazně sukulentními druhy s trvale převažujícím nočním příjmem oxidu uhličitého až po málo sukulentní s příjmem v denních hodinách. Vyobrazený druh A. arboreum se nachází zhruba uprostřed mezi oběma krajními typy (vlevo) ♦ Všechny druhy kaktusů se vyznačují trvalým zapojením metabolické cesty CAM bez možnosti přechodu na přímou denní asimilaci oxidu uhličitého za příznivých podmínek (Ferocactus glaucescens a Mammillaria parkinsonii, střední Mexiko)

chů v denních hodinách, a tím i pro šetření s vodou, byl již zmíněn v předcházejícím příspěvku. Nemenší význam má i úsporné hospodaření s uhlíkem. Vysoká koncentrace CO_2 uvolněného rozkladem kyseliny jablečné v buňkách sukulentů zrychluje a zefektivňuje jeho zpracování Calvinovým cyklem. Klíčový enzym této klasické fixační cesty — RUBP-karboxyláza/oxygenáza — má totiž jednu nepěknou vlastnost: je schopen přenášet na stejný substrát (RUBP) nejen CO_2 , ale i kyslík. Za normální koncentrace CO_2 a O_2 v listech tak skutečně činí, a to z jedné čtvrtiny své kapacity. Tím je vlastně část organických látek znehodnocována rozkladem v řetězu navazujících reakcí označovaných souhrnně jako fotorespirace. Za zvýšené koncentrace CO_2 v buňkách sukulentů však k fotorespiračním procesům nedochází a veškerý enzym RUBP je využit k vazbě CO_2 .

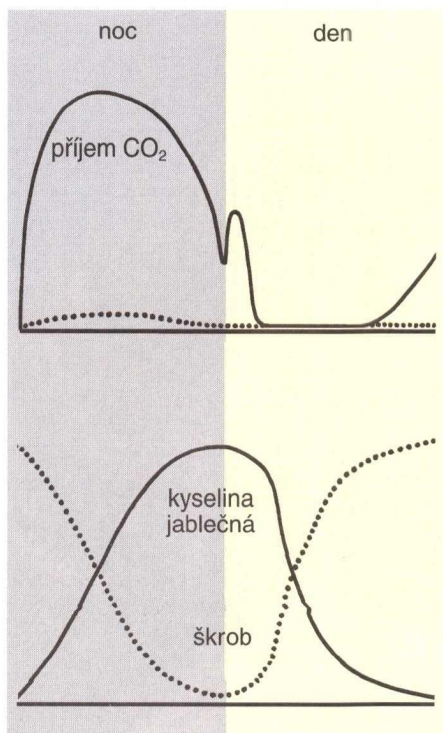
Minimalizace ztrát uhlíku a hospodaření se zásobami energie

Další výhoda CAM vyplývá ze skutečnosti, že fixace CO_2 probíhá ve dne i v noci.

Tím jsou podstatně omezeny jeho ztráty. Z listů běžných rostlin totiž v noci vydýchaný CO_2 nezadržitelně odchází do okolního vzduchu a jeho nahrazování novým příjmem v denních hodinách je draze placeno ztrátami vody. Nepřetržité zpracovávání vydýchaného CO_2 u sukulentních rostlin má zvláště velký význam pro přežívání dlouhých období sucha s trvale uzavřenými průduchy.

Na tomto místě je nutné znovu připomenout úzkou souvislost mezi uhlíkovou a vnitřní energetickou bilancí rostlin. Pokud hovoříme o úsporném hospodaření s CO_2 (a obecně s uhlíkem), znamená to i úsporné hospodaření se zásobami energie. Je nutno mít stále na paměti, že vyčerpání energetických rezerv při dlouhodobém působení nepříznivých podmínek prostředí může mít pro rostlinu neméně katastrofální následky jako ztráta vody.

Schopnost dlouhodobě uzavřít průduchy není jen výsadou sukulentů, k tomuto kroku jsou donuceny všechny rostliny při dlouhotrvajícím nedostatku vody. Ovšem právě jen u sukulentů s metabolismem CAM je možná velmi dokonalá vnitřní recyklace CO_2 , spojená s neustávajícím převáděním energie slunečního záření do chemické formy. Tak je zabezpečeno i trvalé nahrazování energetických výdajů v respiračních procesech. Respirace totiž musí probíhat neustále, a to i u rostlin se zcela zastaveným růstem. I za zdánlivě úplného vegetačního klidu je nezbytné ve všech živých buňkách nahrazovat enzymy a jiné proteiny s krátkou dobou životnosti



Schematické znázornění denního průběhu rychlosti příjmu oxidu uhličitého a změn v koncentraci jablečné kyseliny a škrobu v listech *Agave albescens* za dostateku vody (relativní hodnoty). Za nedostatku vody byl pozorován jen velmi malý příjem CO_2 (čárkovaně v horní části obrázku) a změny koncentrace metabolitů (kyselina, škrob) byly prakticky neměřitelné

za nové, tedy za nově (a energeticky nákladně) syntetizované. Kromě toho uvnitř buněk neustále probíhají přesuny řady látek, které také spotřebovávají energii.

Popravdě řečeno, ani sukulentům se nedaří zabránit určitým ztrátám. Část CO_2 uvolněného z respiračních procesů přece jen uniká do okolí, a to především z orgánů, ve kterých neprobíhá fotosyntéza (kořeny, nezelené stonky), ovšem tyto ztráty jsou poměrně malé. Je tomu tak proto, že u většiny sukulentních rostlin naprosto převažují asimilující orgány, a to buď listy (např. u růžicových sukulentů se zakrnělým stonkem), nebo zelené stonky (např. u kaktusovitých a pryšcovitých). Nápadnou zelenost všech nadzemních orgánů sukulentů je tedy možno očima fyziologa hodnotit nejen jako adaptační znak umožňující zvětšení plochy

pro tvorbu nových asimilátů v příznivých částech roku, ale i jako jeden z předpokladů pro dlouhodobé zachování energetických rezerv v obdobích krajně nepříznivých.

Udržování asimilačních procesů v neustálé aktivitě je navíc prospěšné pro ochranu asimilačního aparátu před destruktivními účinky nadbytku zářivé energie absorbované v chloroplastech. Příjem záření asimilačními barvivy nelze nijak zastavit, i když fotosyntéza z nějakých důvodů zrovna neprobíhá či je zpomalena. Energeticky obohacené (excitované) elektrony, nevyužité ve fotochemických procesech fotosyntézy, se mohou podílet na tvorbě aktivovaných forem kyslíku (singletní kyslík, superoxid, peroxid vodíku, hydroxylový radikál), schopných vážně poškodit asimilační aparát (tzv. oxidační stres). Podrobný výzkum ochrany chloroplastů u sukulentních rostlin před destruktivními účinky fotosynteticky aktivního záření je v úplných začátcích. Přesto u několika druhů kaktusů byly již dokázány velmi účinné mechanismy zneškodnění excitace energie elektronů rychlou přeměnou na teplo, a to především díky vysoké koncentraci ochranných xantofylových pigmentů (zeaxantin a lutein).

Kaprad' hřebenitá – vzácná nebo přehlížená?

Pavel Rada

Autor věnuje honorář Nadaci Živa

V olšínách, při březích rybníků či potoků se můžeme setkat s rostlinou, která je v současné době na seznamu kriticky ohrožených druhů České republiky. Jde o kaprad' hřebenitou (*Dryopteris cristata*). Je však otázkou, zda této kapradině opravdu hrozí vymizení, či zda jsou floristické údaje neúplné a nepřesné. Nesporně však je tento druh na ústupu a lokalit vhodných pro jeho přežití stále ubývá. Proto jsem se pokusil uspořádat seznam recentních ověřených lokalit tohoto druhu v jižních a západních Čechách.

Dryopteris cristata je rostlina poměrně malého vzrůstu (trofofyly kolem 20–30 cm, trofosporofyly okolo 40 cm, výjimečně až 50 cm), nenápadná, rostoucí v řídkém trsu. Při běžném pohledu je zaměnitelná s mladými rostlinami druhů *D. carthusiana* či *D. filix-mas*. S těmito kapradinami se může vyskytovat i na společné lokalitě, přičemž s druhem *D. carthusiana* se může i křížit.

Kaprad' hřebenitá je nejčastěji popisována v porostech svazu *Alnion glutinosae*, kde se nejčastěji vyskytuje i ve sledovaných lokalitách. Pouze na dvou lokalitách je kapradina součástí jiného společenstva, a to v Českých Budějovicích (v porostu druhotného náletu krušiny olšové — *Frangula alnus*) a u rybníka Rod u obce Klec, kde je součástí ostrčíového společenstva asociace *Caricetum lasiocarpae*. Olše je ale zastoupena i na těchto lokalitách. Půdy, ve kterých se druh *D. cristata* vyskytuje nejčastěji, jsou humózní, silně zvodnělé, s kyselou reakcí (pH 4,5–5,5). Roste na přímo slunečných stanovištích ale na rozdílnou intenzitu osvětlení je do určité míry přizpůsobivý.



Kaprad' hřebenitá (*Dryopteris cristata*) v CHKO Třeboňsko; v detailu rubová strana listu s výtrusnicemi. Snímky J. Hlásek

Ústup druhu *D. cristata* není zaznamenán náhle, jeho mizení z naší přírody je postupné. V botanických pracích z počátku tohoto století je kaprad' hřebenitá často zmiňována z olšín, okrajů rybníků či niv potoků (Domin 1904, Ambrož 1935). Postupně se její výskyt omezuje jen na některé oblasti, zvláště v jižních Čechách (Dostál 1953), kde byl druh ještě hojný. V současné době je však výskyt zaznamenán v jižních a západních Čechách pouze na 10 lokalitách (viz tabulka).

Mizení druhu *D. cristata* můžeme největší měrou připsat úbytku lokalit, kde jsou pro výskyt této kapradiny optimální podmínky. Rostlina je velmi pevně vázána na vysokou hladinu podzemní vody, mnohdy dosahující až k povrchu. Pokud voda z lokality zmizí, může rostlina přežít jen úči-

té období (z vlastního pozorování cca do 3 let), pak hyne.

Nabízí se také otázka, zda je tento druh opravdu tak vzácný, nebo je-li pouze přehlížen či zaměňován s jinými, podobnými druhy kapradin. Mnohý z botaniků by se nyní mohl urazit, ale vezměme do úvahy, kolik lidí, odborníků i vzdělaných laiků prochází krajinou, avšak mnohdy si této kapradiny nevšimnou. Z vlastní zkušenosti vím, že determinovat tento druh při prvním nálezu není zcela jednoduché, zvláště není-li rostlina plně vyvinutá. Avšak naproti tomu jsem kapradinu našel téměř pokaždé, když jsem podle přírodních podmínek odhadoval, že by se mohla na dané lokalitě vyskytovat. Do budoucna by tedy bylo velmi vhodné si ověřit, zda právě ve vámi sledovaných mokřadech neroste tato nenápadná, avšak vzácná kapradina.

Tab. Výskyt kapradě hřebenité v jižních a západních Čechách

| Jižní Čechy | | | |
|-----------------------|-------------|--------------|---------------|
| Lokalita | Rok ověření | Ověřil | Počet jedinců |
| <i>Třeboňsko:</i> | | | |
| Široké blato | 1995 | J. Hlásek | nad 100 |
| Kozohlůdky | 1994 | J. Hlásek | do 50 |
| r. Horusický | 1995 | L. Rektoris | do 50 |
| r. Nový Vdovec | 1994 | J. Hlásek | 2 |
| r. Rod | 1996 | P. Rada | 4 |
| <i>Č. Budějovice:</i> | | | |
| r. Černiš | 1994 | P. Rada | do 100 |
| Západní Čechy | | | |
| <i>Plzeň:</i> | | | |
| Na Petrovských | 1998 | P. Rada | 70–80 |
| <i>Bor u Tachova:</i> | | | |
| r. Tážný | 1995 | P. Mudra | 50–60 |
| Otročin u Stříbra | 1998 | P. Rada | 9 |
| Žebráky (Český les) | 1995 | L. Pivoňková | do 50 |

*) Jeden z uváděných výskytů (za posledních 5 let neověřený) je i na rybníce Olšina u Horní Plané na Šumavě. Rybník — r.