

Dorota Jarowiecka*, Jan Krupa*

Regulacja aktywności metabolicznej epifitów w warunkach stresu wodnego

Streszczenie

Przedmiotem niniejszego opracowania jest wpływ stresu wodnego na aktywność metaboliczną epifitów. Rośliny te opanowały siedliska o zróżnicowanej charakterystyce ekofizjologicznej. Cechą wspólną dla większości tych stanowisk jest niedostatek wody. Rośliny zamieszkujące te stanowiska charakteryzują się obecnością mechanizmów obronnych, gwarantujących przeżycie stanu wysuszenia. Do mechanizmów tych należy, u epifitów, specyficzny typ asymilacji dwutlenku węgla oraz zdolność do zachowania w trakcie wysuszenia aktywności metabolicznej wystarczającej do „odbudowania” procesów życiowych po rehydracji.

Wprowadzenie

Pośród roślin naczyniowych epifity stanowią ok. 10% wszystkich gatunków. Do tej pory odkryto ich ok. 25 000 gatunków. Grupa ta jest zdominowana przez wyższe paprotniki i kilka taksonów okrytonasiennych. Prawie 80% epifitów to przedstawiciele czterech rodzin: *Polypodiaceae*, *Araceae*, *Bromeliaceae* i *Orchidaceae* (Benzing 1987). Epifity naczyniowe nie przejawiają jednolitego profilu systematycznego, czy też biologicznego, choć posiadają kilka cech jakościowych,

*Zakład Fizjologii Roślin Instytutu Biologii Wyższej Szkoły Pedagogicznej w Krakowie

które identyfikują je jako samodzielny typ ekologiczny. Jako istotne kryterium dla jego zdefiniowania uważa się naturę uzależnienia wegetacyjnego, preferencje ekspozycyjne, środowisko wzrostu.

Epifity można określić jako rośliny, które nie ukorzeniają się w glebie, a umocowują na innym podłożu, zwykle w koronach drzew, zwanych tu forofitami. Epifity posiadają specyficzne cechy przystosowawcze ułatwiające przytwierdzenie do podłoża, ale także uzyskanie substancji odżywczych i wody odbywa się u nich często w sposób nowatorski. Stopień uzależnienia od gospodarza, czyli forofitu sięga od przypadkowego do ścisłego, przy czym określenie epifity jest zarezerwowane dla gatunków wolnożyjących, nie włączając półpaszytów (Benzing 1986). Występują one zarówno w siedliskach dobrze zaopatrzonych w wodę i substancje mineralne, jak i na ubogich stanowiskach, często kserofitycznych. Niewątpliwie czasowy dostęp do wilgoci, bardziej niż jakakolwiek inna cecha, determinuje miejsce, gdzie poszczególne typy epifitów przeżyją, i stanowi ich kryterium podziału na epifity CS (*continuously supplied*) czyli zaopatrywane w sposób ciągły i PS (*pulse supplied*) – zaopatrywane okresowo. Stałe dostosowanie do szybko zmieniających się warunków wilgotności musi być osiągnięte między innymi poprzez mechanizm regulacji szparkowej i fotosyntetycznej.

Zależnie od taksonu i środowiska, epifity wykazują zróżnicowany mechanizm wiązania węgla i zaopatrywania w wodę i substancje mineralne. Wyżej wymienione substancje pobierane są z widocznie odmiennych źródeł, włączając w to kilka zwykle niedostępnych dla innych roślin (Kluge et al. 1989a). Wiążą się z tym pewne cechy przystosowawcze morfologiczne i anatomiczne, aczkolwiek nie odbiegają one od wzorców prezentowanych przez rośliny glebozależne, występujące w siedliskach suchych i jałowych. Również równowaga woda/węgiel jest zapewniana dzięki godnej rozważenia różnorodności mechanistycznej. W jednym przypadku niektóre korono-zależne *Pteridophyta* zmieniają się kolejno pomiędzy stanem wilgotnym – aktywnym i suchym – nieaktywnym, zależnie od mikroklimatu. Z drugiej strony, wiele gatunków *Bromeliaceae* i *Orchidaceae* podlega ciągłemu stresowi wysuszenia. Przeżycie jest tu często oparte na ekstensywnej zdolności do ekonomicznego zużycia wody i zdolności do szybkiego

wyjścia ze stresu. Równowaga wodna jest wspomagana przez specjalne tkanki absorpcyjne, które przedłużają kontakt z przepływającym roztworem (np. welamen korzeni orchidei). Tak samo jak inne rośliny tolerancyjne na stres, epifity rosną powoli, cecha ta łagodzi wymagania dotyczące zasobów, ale podwyższa wrażliwość na uszkodzenia, zmienność środowiskową i inne zjawiska wpływające na podwyższoną płodność (Benzing 1986).

Jak wynika z powyższych rozważań, epifity należą do roślin zamieszkujących środowiska, w których permanentny bądź okresowy stres wodny jest zjawiskiem częstym. W tej pracy ukazano kilka aspektów reakcji fizjologicznych epifitów w warunkach wysuszenia, jakiemu są poddawane w naturalnym środowisku.

CAM jako ścieżka asymilacji CO₂ typowa dla epifitów

Wykazano, iż wśród flory epifitycznej występują wszystkie mechanizmy wiązania węgla. Szlaki metaboliczne typu C₃ występują przeważnie u gatunków CS – zaopatrywanych w sposób ciągły. Są to epifity okupujące siedliska wilgotne (głównie lasy deszczowe) i rosnące na podłożu humusowym gromadzonym w zbiornikach utworzonych przez ich liście niszowe. Podlegają one rzadko stresowi wodnemu pomiędzy okresami deszczu dzięki gromadzeniu wody i substancji mineralnych w wyżej wymienionych zbiornikach. Gatunki usytuowane w bardziej eksponowanych stanowiskach, w lasach wilgotnych, sezonowych bądź suchych należą do grupy okresowo zaopatrywanych i uzyskują wodę wyłącznie dzięki opadom atmosferycznym. Stres przez to wywołany redukuje produktywność fotosyntetyczną, mimo iż strumień fotonów może być wystarczająco gęsty. Dodatkowym elementem stresu jest niedostatek kilku makroelementów i adaptacji zwiększających wydajność zużycia wody, co uniemożliwia osiągnięcie wysokiej wydajności kwantowej. U roślin takich siedlisk w toku rozwoju ewolucyjnego powstały dodatkowe mechanizmy służące maksymalizacji ekonomicznej gospodarki zasobami. Polegają one na dostrojeniu strumienia transpiracyjnego do zmieniających się warunków w celu

osiągnięcia pożądanego zużycia wody. W wyniku zmian turgoru komórek szparkowych, niezależnych od potencjału wodnego liścia, został ograniczony wypływ pary wodnej. Równocześnie obniżone zostało pobieranie dwutlenku węgla niezależnie od zdolności fotosyntetycznej. Niezbędnym okazało się uzyskanie przez rośliny mechanizmu asymilacji CO₂ oddzielonego czasowo od fazy świetlnej. Mechanizm ten jest zbliżony do fotosyntezy u roślin typu C₄, gdzie CO₂ jest włączany do kwasów dwukarboksylowych, a następnie do cyklu kwasów trójkarboksylowych. Różnica polega tu na odmiennym sposobie rozdziału tych dwu etapów. U roślin typu C₄ funkcjonuje rozdział przestrzenny pomiędzy wyspecjalizowanymi komórkami o ograniczonych zdolnościach metabolicznych. Natomiast w przypadku fotosyntezy typu CAM – metabolizmu kwasowego gruboszowatych, występującego u dużej części epifitów, asymilacja CO₂ odbywa się w nocy przy równoczesnym tworzeniu kwasów dwukarboksylowych (głównie jabłczanu) jako rezerwuaru CO₂. Kwasy te w ciągu dnia ulegają dekarboksylacji i CO₂ następnie wchodzi do właściwego cyklu fotosyntetycznego.

Klasyczny wzorzec wymiany CO₂ typu CAM obejmuje cztery fazy w cyklu dobowym: pierwsza faza – nocne pobieranie CO₂; II faza – poranny szczyt pobierania CO₂; III faza – południowe obniżenie pobierania CO₂; IV faza – pobieranie CO₂ podczas ostatniej części okresu oświetlenia (Osmond 1978). Powiązany z tym jest dzienny rytm kwasowości wynikający z fluktuacji koncentracji kwasu jabłkowego. Równoległe z rytmem kwasowości zmieniają się parametry wodne liścia. Podczas okresu światła, gdy stężenie wcześniej zmagazynowanego jabłczanu spada, całkowity potencjał wodny liścia staje się mniej ujemny. Zarówno ψ_{π} (potencjał osmotyczny soku komórkowego) i $\psi_{\text{całk.}}$ są najniższe pod koniec nocy, gdy poziom jabłczanu jest najwyższy (Lüttge, Ball 1974). Uważa się, że spadek ciśnienia osmotycznego spowodowany przez akumulację jabłczanu ułatwia pobieranie wody przez rośliny, a w szczególności w postaci rosy (Lüttge 1987). Produkcja jabłczanu wydaje się być również ważna dla utrzymania równowagi ładunku w takich procesach u roślin, jak akumulacja azotanu (Blevins, Hiatt, Lowe 1974), wzrost wydłużeniowy komórki (Haschke, Lüttge 1975), absorpcja potasu przez korzenie (Epstein 1972) i pęcznienie komórek szparkowych. We wszystkich tych procesach jabłczan służy

jako przeciwjon, kiedy absorpcja K^+ lub Na^+ przewyższa towarzyszące pobieranie Cl^- lub innych anionów nieorganicznych (Blevins, Hiatt, Lowe 1974, Cram 1974). Przyjmuje się, że główne korzyści ekofizjologiczne wynikające z CAM wiążą się z faktem, iż ten wariant fotosyntezy umożliwia wykorzystanie zewnętrznego CO_2 przy niskich stratach w przeliczeniu na straty wody w transpiracji (Kluge, Ting 1978, Osmond 1978, Kluge 1982, Winter 1985). Taka przewaga jest zależna od otwarcia szparek i zużycia zewnętrznego CO_2 w nocy, podczas gdy w dzień, kiedy wymagania transpiracyjne są większe, szparki pozostają zamknięte.

Aktywność metaboliczna w warunkach stresu wodnego

Większość epifitów występuje w siedliskach, gdzie jednym z ważniejszych zmiennych elementów jest zaopatrzenie w wodę. Natężenie stresu wodnego w tych zróżnicowanych warunkach ekofizjologicznych sięga od „lekkiego” podczas krótkich okresów suszy w wilgotnych lasach do „ciężkiego” – w siedliskach kserycznych. Inaczej na wysuszenie reagują gatunki poikilohydryczne, które co prawda szybciej tracą wodę, ale posiadają pewną odporność na to zjawisko, inaczej homoiohydryczne, które opóźniają utratę wody, ale są dużo bardziej wrażliwe na uszkodzenia wywołane wysuszeniem. U jednych, jak i drugich stres wodny wyraża się zmianą aktywności podstawowych procesów fizjologicznych, uwidaczniającą się zewnętrznie w postaci wędnięcia i wysychania rośliny w zależności od jej przystosowań morfologicznych. U higrofitów następuje pod wpływem nawet lekkiego stresu bardzo szybkie wysychanie i zwijanie się liści i łodyg, co początkowo może ograniczyć efektywną powierzchnię transpiracji. Natomiast kserofity posiadające zróżnicowane organy zrzucają ulistnienie w okresie suszy, wchodząc w stan ograniczonej aktywności wegetacyjnej.

W zależności od typu rośliny, długość i szybkość okresu wysuszenia wpływa w sposób widoczny na homeostatyczny status wodny. Dla przykładu, u paproci epifitycznej *Drymoglossum piloselloides* poddanej 5-dniowemu okresowi suszy stwierdzono widoczne wędnięcie rośliny, obniżenie względnej zawartości wody i soczystości liści (to ostatnie

wykazano na podstawie zmniejszenia grubości liścia), bardziej ujemny potencjał liścia i zwiększenie naprężenia ksylemu. Równocześnie stres prowadzi do obniżania pobierania dwutlenku węgla w nocy (Kluge et al. 1989b). Dane dotyczące pobierania CO₂ sugerują, iż w wysuszonych roślinach szparki były otwarte w nocy, co pokrywa się z odkryciami innych badaczy (Sinclair 1983). Wykazano również, że nocna akumulacja kwasu jabłkowego w trakcie CAM prowadzi do wzrostu ciśnienia osmotycznego i korelacja ta jest bardziej ścisła w odniesieniu do rośliny poddanej działaniu stresu wodnego (Luttge, Ball 1977, Smith et al. 1986). Możliwe jest, iż spadek ψ_{π} wywołany gromadzeniem kwasu jabłkowego jest przyczyną wzmożonego pobierania wody przez rośliny, szczególnie w postaci rosy.

W wielu badanych roślinach spadkowi całkowitego potencjału wodnego liścia towarzyszy stałe obniżanie pobierania CO₂ zarówno na świetle, jak i w ciemności. Powrót wymiany gazowej w czasie rehydracji do poziomu sprzed działania stresu zależy od czasu trwania wysuszenia (Kluge et al. 1989b). W przypadku badanej paproci epifitycznej *Drymoglossum piloselloides* okres 10 dni suszy powoduje spadek wymiany gazowej do zera, co pokrywa się z amplitudą fluktuacji kwasu jabłkowego. W trakcie rehydracji wymiana CO₂ nie ulega pełnemu unormowaniu, a wizualnie roślina pozostaje zwiędła (Ong, Kluge, Friemert 1986). Trzeba zauważyć, iż mimo spadku wymiany gazowej do zera, dzienny rytm kwasowości pozostawał widoczny. Sytuacja ta jest określana jako bieg jałowy CAM – kiedy CAM zależy w całości od krążenia oddechowego CO₂.

W warunkach stresu wodnego zmienia się aktywność enzymatyczna. Według badań Eickmeiera przetrzymywanie roślin w stanie wysuszonym w różnych warunkach temperaturowych obniża zawartość enzymu: powoduje redukcję specyficznej aktywności karboksylazy RuBP w porównaniu do roślin kontrolnych. W przypadku nitrogenezy aktywność maleje do 50%, o ile materiał roślinny jest przetrzymywany w 35°C, przy temperaturze wyższej przechowywanie w stanie wysuszonym całkowicie eliminuje aktywność tego enzymu (Kershaw, MacFarlane 1978). Poziom syntezy białek zostaje znacząco zahamowany w roślinach poddanych działaniu stresu wodnego. W trakcie rehydracji proces ten zostaje wznowiony, ale jego powrót do poziomu normalnego zależy

jest od czasu przetrzymywania w stanie wysuszonym. Innym wskaźnikiem uszkodzeń wywołanych stresem wodnym jest poziom zawartości ATP w wysuszonych roślinach. W zależności od okresu wysuszania i gatunku rośliny zawartość ATP ulegała znaczącym zmianom. W ciągu początkowego okresu rehydracji wraca ona do normy, o ile roślina nie jest poddana stresowi ekstremalnemu. Odłączenie produkcji ATP od przepływu elektronów było sugerowane jako jedno ze źródeł uszkodzeń powstałych w tkanach roślin pod wpływem stresu wodnego (Zholkevich, Rogacheva 1967). Byłoby to zgodne z degradacją obserwowaną w strukturach błony mitochondriów i chloroplastów podczas wysuszania (Nir et al. 1969). Zawartość ATP powinna odzwierciedlać zmiany we względnym poziomie procesów wytwarzających i konsumujących ATP. Według wyników badań procesy związane z produkcją ATP są wyraźnie bardziej wrażliwe na ekstremalny stres wodny (Krochko, Winner, Bewley 1979). Na podstawie znacznego wzrostu w przeciekaniu elektrolitów można wykazać uszkodzenia ciągłości błony komórkowej. Można stwierdzić, iż kluczowymi cechami uszkodzeń pod wpływem stresu wodnego, wywołujących dysfunkcję metaboliczną, jest inaktywacja enzymów labilnych termicznie i rozerwanie błony. Redukcja poziomu fotosyntezy netto i aktywności enzymatycznej oraz wyższy stopień przeciekania elektrolitów są pospolitą manifestacją uszkodzeń (Eickmeier 1985). Wyniki doświadczeń nad działaniem stresu wodnego dostarczają różnorodnego materiału, na podstawie którego można określić stopień uszkodzeń wywołanych działaniem stresu i zdolność poszczególnych gatunków do reakcji obronnych.

Siedliska ubogie w zasoby wymuszają u roślin specyficzne reakcje: jeśli wymagania środowiskowe rosną, głównym czynnikiem sukcesu staje się tolerancja roślin na stres. Przewyższa ona swą ważnością żywotność i zdolność do zacieniania sąsiadów, jako elementy konkurencji w mniej oligotroficznym środowiskach. Środowisko życia epifitów jest przeważnie dalekie od zrównoważonego, stąd konieczność wykształcenia przez nie mechanizmów umożliwiających przeżycie w zmiennych warunkach.

Literatura

- Benzing D.H., 1986, *The vegetative basis of vascular epiphytism*. Selbyana 9, 23–43
- Benzing D.H., 1987, *Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity*. Ann. Missouri Bot. Gard. 74, 183–204
- Blevins D.G., Hiatt A.J., Lowe R.H., 1974, *The influence of nitrate and chloride uptake on expressed sap pH, organic acid synthesis, and potassium accumulation in higher plants*. Plant Physiol. 54, 82–87
- Cram W.J., 1974, *Effects of Cl⁻ on HCO⁻ and malate fluxes and CO₂ fixation in carrot and barley root cells*. J. Exp. Bot. 25, 253–268
- Eickmeier W.G., 1985, *The correlation between high temperature and desiccation tolerances in a poikilohydric desert plant*. Can. J. Bot. 64, 611–617
- Epstein E., 1972, *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. John Wiley and Sons, New York
- Haschke H.P., Lüttge U., 1975, *Interaction between IAA, potassium and malate accumulation and growth in Avena coleoptiles segments*. Z. Pflanzenphysiol. 76, 450–456
- Kluge M., 1982, *Crassulacean acid metabolism (CAM)*. In: *Photosynthesis: development, carbon metabolism and plant productivity*. Vol. 11. Ed. H. Govindjee. Acad. Press, New York. 231–62
- Kluge M., Avadhani P.N., Goh C.J., 1989(a), *Gas exchange and water relations in epiphytic tropical ferns*. In: Lüttge U. (ed). *Vascular plants as epiphytes*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 87–108
- Kluge M., Friemert V., Ong B.L., Brulfert J., Goh C.J., 1989(b), *In situ studies of Crassulacean Acid Metabolism in Drymoglossum piloselloides, an epiphytic fern of the humid tropics*. J. Exp. Bot. 40, 441–452
- Kluge M., Ting I.P., 1978, *Crassulacean Acid Metabolism: Ecological studies*. Springer, Berlin, 45–72
- Krochko J.E., Winner W.E., Bewley J.D., 1979, *Respiration in relation to adenosine triphosphate content during desiccation and rehydration of a desiccation-tolerant and desiccation-intolerant moss*. Plant Physiol. 64, 13–17
- Lüttge U., 1987, *Carbon dioxide and water demand: Crassulacean acid metabolism, a versatile ecological adaptation exemplifying the need for integration in ecophysiological work*. New Phytologist 106, 593–629
- Lüttge U., Ball E., 1974, *Mineral ion fluxes in slices of an acidified and de-acidified leaves of a CAM plant Bryophyllum diagremontianum*. Z. Pflanzenphysiol. 73, 339–348
- Lüttge U., Ball E., 1977, *Water relation parameters of the CAM plant Kalanchoe daigremontiana in relation to diurnal malate oscillations*. Oecologia 31, 85–94
- Nir I., Klein S., Poljakoff-Mayber A., 1969, *Effects of moisture stress on submicroscopic structure of maize roots*. Aust. J. Biol. Sci. 23, 17–33

- Ong B.L., Kluge M., Friemert V., 1986, *Crassulacean acid metabolism in the epiphytic ferns Drymoglossum piloselloides and Pyrrosia longifolia: studies on the responses to environmental signals*. Plant, Cell and Environment 9, 547–57
- Osmond C.B., 1978, *Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context* Ann. Rev. Plant Physiol. 29, 379–414
- Sinclair R., 1983, *Water relations in tropical epiphytes: performance during droughting*. J. Exp. Bot. 34, 1664–1675
- Smith J.A.C., Griffiths H., Luttge U., 1986, *Comparative ecophysiology of CAM and C₃ bromeliads I. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad*. Plant. Cell and Environment 9, 359–76
- Winter K., 1985, cyt. za: Kluge et al. 1989b.
- Zholkevich V.N., Rogacheva A.Y., 1967, *Effect of respiratory inhibitors on the uptake of oxygen by wilting plants*. Soviet. Plant. Physiol. 14, 424–428

Dorota Jarowiecka, Jan Krupa

Metabolic Activity of Epiphytes under Water-stress Conditions

S u m m a r y

This paper presents an attempt to view the literature of a few studies on responses of epiphytic plants to water stress expressed in metabolic activity. Epiphytes grow in various habitats, which are diverse in ecophysiological terms. Poor and changing moisture supply is the feature of most of these sites. Plants adapted to survive in these habitats usually share the mechanisms of static and dynamic defense against drought. Among the most advantageous mechanisms of defense are specific type of carbon assimilation (identified as a CAM) and capacity to maintain metabolic activity during droughting, which assure the plant its ability to recovery after rehydration.