

Prilagodbe sukulenata za preživljavanje u pustinjskim ekosustavima

Penzar, Marta

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:792297>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-20**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

Prilagodbe sukulenata za preživljavanje u pustinjskim ekosustavima

Adaptations of succulent plants for survival in desert ecosystems

Marta Penzar
Preddiplomski studij biologije
Mentor: izv. prof. dr. sc. Renata Šoštarić

Zagreb, 2019.

Sadržaj

Uvod	3
Pustinjski ekosustavi	6
Prilagodbe sukulenata	8
1. Morfološke prilagodbe	8
2. Anatomske, histološke i stanične prilagodbe	10
3. Odgovor na apscizinsku kiselinu.....	11
4. Crassulacean acid metabolism (nadalje CAM)	13
5. Reproaktivne strategije	14
6. Druge odabrane prilagodbe	15
a. Voda iz magle.....	15
b. Opasnost od smrzavanja	15
c. Alelopatija halofita	16
d. Mutualizam s bakterijama roda <i>Azospirillum</i>	16
Zaključak.....	16
Popis literature.....	17
Sažetak	18
Summary	18

Uvod

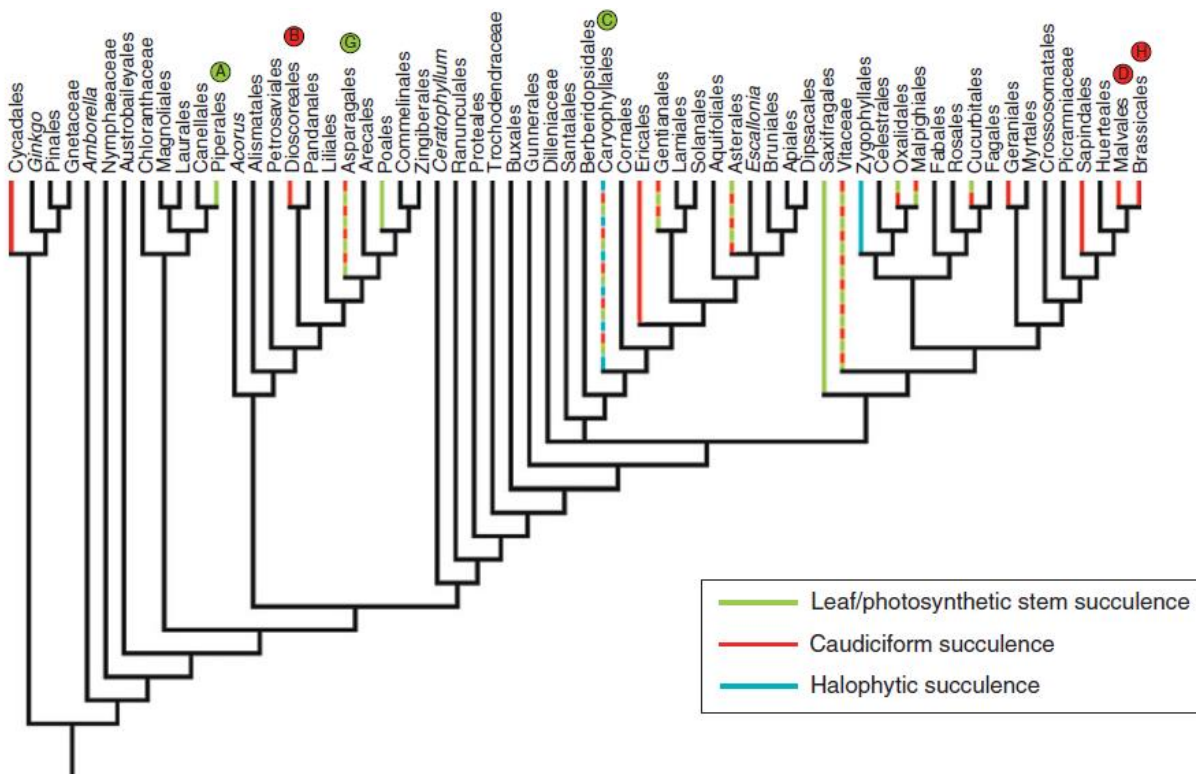
Postoje tisuće različitih vrsta biljaka koje su prilagođene na život u pustinjskim uvjetima. Među njima su česte biljke koje se klasificiraju kao sukulenti. Termin sukulent može se objasniti iz različitih perspektiva, no najčešće se koristi u smislu biljke koja ima specijalizirana tkiva za pohranu vode, što rezultira njihovim posebnim morfološkim obilježjima: debele, mesnate stabljike, listovi i/ili korijenje. Ponekad dolazi i do transformacije listova u bodlje, pri čemu fotosintetsku funkciju preuzima zadebljala zelena stabljika, u drugim slučajevima radi se o geofitima koji većinu svojeg zadebljalog tkiva za pohranu vode imaju pod zemljom, a treće je veliko drveće koje vodu pohranjuje u ogromnim nabubrenim deblima. Naravno da među biljkama postoji kontinuum od onih koje nemaju gotovo nikakva tkiva za spremanje vode prema onima koje posjeduju jako razvijena tkiva namijenjena toj svrsi pa je teško, ili čak nemoguće i netočno, govoriti o biljkama koje jesu i nisu sukulenti. Točnije bi možda bilo koristiti izraz „biljke s izraženim sukulentnim obilježjima“, ali radi jednostavnosti u ovom radu koristi se termin „sukulent“. Osim što se sukulenti definiraju po njihovim morfološkim značajkama, bitno je definirati ih i sa ekofiziološkog gledišta: sukulencija je sposobnost biljke da preživi u vodom ograničenom staništu pomoću posebnih strategija za korištenje vode. Sukulenti mogu biti različiti životni oblici (jednogodišnje ili višegodišnje, grmlje, drveće) te iz potpuno drugačijih rodova i porodica. Neke od najpoznatijih i najprepoznatljivijih svojti su skupine Cactaceae, Didiereaceae, Aizoaceae (Caryophyllales), Orchidaceae, Agavaceae, Xanthorrhoeaceae s.l. (pogotovo *Aloe* i bliske svojte) (Asparagales), Bromeliaceae (Poales), Euphorbiaceae, Clusiaceae (Malpighiales), Crassulaceae (Saxifragales), Senecioneae (Asterales), *Peperomia* (Piperales), Malvales, Cucurbitaceae (Cucurbitales), Passifloraceae (Malpighiales), Apocynaceae (Gentianales), Burseraceae and Anacardiaceae (Sapindales), Fouquieriaceae (Ericales), Ruscaceae (Asparagales) itd. (sve porodice koje sadrže sukulentne vrste popisane su u Tablici 1). Sukulencija se evolucijski javlja nepovezano u različitim taksonima, odnosno sukulentne biljke polifiletskog su podrijetla (slika 1) (Ogburn i Edwards 2010).

Tablica 1: Popis porodica koje sadrže sukulentne vrste

Preuzeto i prilagođeno s <https://succulent-plant.com/succulent-plant-families.html>

	red	porodica	
Gymnospermae	Cycadales	Boweniaceae Cycadaceae Stangeriaceae Zamiaceae	
	Welwitschiales	Welwitschiaceae	
Monocotyledonae	Arales	Araceae	
	Arecales	Arecaceae	
	Asparagales	Agavaceae Dracaenaceae Lomandriodeae Nolinaceae Ruscaceae Amaryllidaceae Doryanthaceae Asphodelaceae Aloaceae Xanthorrhoeoideae Hyacinthaceae Orchidaceae	
	Commelinales	Commelinaceae	
	Dioscoreales	Dioscoreaceae	
	Poales	Bromeliaceae Poaceae	
	Dicotyledonae	Apiales	Apiaceae Araliaceae
		Asterales	Asteraceae Campanulaceae
Brassicales		Brassicaceae Moringaceae	
Caryophyllales		Aizoaceae Amaranthaceae Cactaceae	

	Caryophyllaceae Didieraceae Portulacaceae
Celastrales	Icacinaceae
Cucurbitales	Begoniaceae Cucurbitaceae
Ericales	Balsaminaceae Fouquieriaceae
Fabales	Fabaceae
Gentianales	Apocynaceae Rubiaceae
Geraniales	Geraniaceae
Lamiales	Gesneriaceae Lamiaceae Plantaginaceae Pedaliaceae
Malpighiales	Euphorbiaceae Passifloraceae
Malvales	Bombacaceae
Myrtales	Melastomataceae
Oxalidales	Oxalidaceae
Piperales	Piperaceae
Ranunculales	Menispermaceae
Rosales	Moraceae Urticaceae
Spindales	Anacardiaceae Burseraceae
Saxifragales	Crassulaceae
Solanales	Convolvulaceae
Vitales	Vitaceae
Zygophyllales	Zygophyllaceae



Slika 1: polifiletsko podrijetlo sukulenata, preuzeto od Ogburn i Edwards (2010)

Što se distribucije tiče, sukulenti se uglavnom mogu pronaći u pustinjama i polupustinjama te u suhim mikrostaništima unutar bilo koje druge vrste staništa. Neka od najvećih aridnih područja na Zemlji su Great Basin u Sjevernoj Americi, Atacama, Monte i Patagonijska pustinja u Južnoj Americi, Namib i Kalahari na jugu te Sahara na sjeveru Afrike, Gobi, Turkestan, Taklamakan i Thar pustinje u Aziji te pustinjska područja Australije (Ogburn i Edwards 2010).

Pustinjski ekosustavi

Klasifikacija suhih područja prema Noy-Meir 1973 dijeli ih prema količini godišnje precipitacije. Ekstremno aridna područja godišnje dobiju 60-100 mm padalina, aridna područja od

60-100 do 150-200 mm, a semiaridna od 150-200 do 250-500 mm padalina godišnje. Aridna područja istovremeno imaju samo difuzno raspoređenu rijetku vegetaciju, dok je vegetacija kod ekstremno aridnih staništa uglavnom koncentrirana samo na najpovoljnijim mjestima između kojih nema nikakvih biljaka. Tri karakteristike aridnih ekosustava su: (1) voda je dominantan ograničavajući faktor za sve biološke procese, (2) precipitacija je vrlo rijetka i diskontinuirana, te (3) učestalost javljanja precipitacije je jako nepredvidljiva. Najčešće se radi o 3-15 kišnih razdoblja na godinu, pri čemu je zbroj kišnih dana 10-50 godišnje, no samo 5-6 takvih razdoblja daju dovoljno vode da bi imali učinka na živi svijet. Za vrijeme takvih događaja biomasa biljaka i životinja se drastično i naglo povećava, pojača se produkcija i reprodukcija, a čim vode nestane svi se procesi i biomasa vrte na početno stabilno stanje. Osim što padaline variraju u vremenu i u prostoru se javljaju nepredvidljivo na različitim mjestima.

Voda jest najdominantniji i najvažniji limitirajući faktor u aridnim ekosustavima, ali nije jedini koji čini život u tim područjima teškim. Radijacija se ne može nazvati limitirajućim faktorom, budući da je ima u izobilju, ali toliko je jaka da može biti opasna za fotosintetski aparat. Temperature u aridnim područjima variraju, a bitan je odnos temperature i precipitacije za biološku proizvodnju. Ako većina kiše padne za vrijeme tople sezone, organizmi imaju idealne uvjete za razvoj. Ako kiša uglavnom pada tijekom hladne sezone (s temperaturama i ispod ništice), produkcija počinje sa zakašnjenjem u odnosu na padaline, jer je ograničena niskim temperaturama. O temperaturi, radijaciji, vjetru i vlažnosti zraka ovisi evaporativnost u pustinji, ali najčešće je ona izuzetno visoka (Noy-Meir 1973).

Vrsta tla određuje sudbinu vode nakon što ona u obliku kiše padne ili se iz magle kondenzira na površini. Velika većina vode prođe duboko u tlo ili pak oteče po površini nizbrdo unutar prvih nekoliko minuta do nekoliko sati od kad se pojavila. Oticanje s glinenih površina je brže od oticanja s pjeskovitih i kamenitih podloga. Kod podloga koje su prekrivene živom ili mrtvom vegetacijom prodiranje vode u tlo je pojačano (Noy-Meir 1973).

Biljke suhих područja se dijele u nekoliko ekoloških tipova. Poikilohidrične biljke prate vodni potencijal u okolišu izjednačavajući ga uvijek s vodnim potencijalom u svojem tijelu. Čak i kad su jako dehidrirane one uspijevaju preživjeti tako što ostanu u latentnom stanju. Ovdje spadaju alge i lišajevi, kao i bakterije i miceliji nekih gljiva. Sljedeća skupina su biljke koje izbjegavaju sušu, bilo da se radi o jednogodišnjim vrstama kod kojih jedinka uvene tijekom sušnog razdoblja, ali prije toga uspije producirati sjeme i u takvom obliku preživi do sljedeće kiše. Kiša pokrene

klijanje i nova jedinka u kratkom vremenu mora izrasti, skupiti dovoljno nutrijenata za cvjetanje i oprašivanje, biti oplođena i producirati sjeme, prije nego što nastupi ponovno sušno razdoblje i biljka uvene. Višegodišnje biljke ovog tipa spadaju u geofite i hemikriptofite te pohranjuju rezerve vode i hranjivih tvari u posebna tkiva, npr. rizom iz kojeg se mogu jako brzo mobilizirati na prvi znak kiše. Povećanje biomase puno je brže nego kod jednogodišnjih, a cvjetanje je neovisno o padalinama. Kad ponovo krene sušno razdoblje, biomasa se smanji i do sljedeće kiše biljka ovisi o pohranjenim rezervama. Ako ne izbjegavaju sušu, biljke mogu koristiti i mehanizam odgađanja isušivanja te čak i za vrijeme suše fotosintetiziraju. Manje grmolike biljke često u suhom razdoblju odbace listove ili smanje cijeli nadzemni asimilirajući dio kako bi potreba za vodom bila što manja te istovremeno reduciraju i dijelove korijenskog sustava koji se nalaze u suhom gornjem sloju tla. Druge grmolike biljke, kao i većina velikih biljaka pustinja, cijele godine zadržavaju približno jednaku biomasu, mogu podnijeti jako visoke temperature talusa i jako niski unutarnji vodni potencijal. No da bi to uspjele, moraju imati visoko specijaliziran metabolizam, anatomiju, fiziologiju, morfologiju i ekologiju (Noy-Meir 1973, Pevalek-Kozlina 2003).

Prilagodbe sukulenata

1. Morfološke prilagodbe

Kao što je već spomenuto u uvodu, morfološki su sukulenti izrazito različiti. Neki imaju zadebljale listove (slika 2), drugi su geofiti s većinom talusa ispod zemlje (slika 3), postoji puno vrsta koje su listove reducirale u tanke bodlje na debeloj fotosintetizirajućoj stabljici (slika 4), kao i drvenaste vrste koje vodu čuvaju u ogromnim deblima (slika 5) (Ogburn i Edwards 2010).



Slika 2 (gore) *Anacampseros* sp.
(Anacampserotaceae,
Caryophyllales), Cederberg, Western Cape, South
Africa. Preuzeto iz Ogburn i Edwards 2010
Slika 3 (desno) *Puna clavarioides* (Cactaceae,
Caryophyllales), San Juan, Argentina. Preuzeto iz
Ogburn i Edwards 2010



Slika 4 (gore) *Lobivia formosa* (Cactaceae,
Caryophyllales), San Juan, Argentina. Preuzeto iz
Ogburn i Edwards 2010
Slika 5 (desno) *Beaucarnea gracilis* (Ruscaceae,
Asparagales) Oaxaca, Mexico. Preuzeto iz Ogburn
i Edwards 2010



Budući da se voda u pustinjama ne zadržava dugo na jednom mjestu i često jako brzo otiče, ne prodirući duboko u tlo (ovisno o vrsti tla, kao što je objašnjeno u poglavlju „Pustinjski ekosustavi“), sukulenti ovise o mreži korijenja tik uz površinu (prvih 5-40 cm ispod površine) za skupljanje većine vode nakon kiše. Zbog toga mnoge vrste kaktusa, agava i drugih skupina imaju puno plitko i izuzetno raširenog korijenja, što je prilagodba na kiše koje su nagle i kratko traju. Unutar nekoliko sati nakon što dođe kiša, pojavljuje se mnogo dodatnih brzo rastućih lateralnih korjenčića koji imaju tanke stijenke i povećavaju apsorpciju vode. Kad vode nestane, oni degradiraju (Ogburn i Edwards 2010, Noy-Meir 1973).

Nobel (1978) je proučavao značenje bodlji za biljke u pustinji. Redukcija listova nije važna samo u smislu smanjenja površine za transpiraciju, nego ima i druge korisne efekte. Kad se bodlje uklone s biljke, njezina površinska temperatura se po danu poveća za 3-6°C, a noću se smanji za 1-2°C u odnosu na površinsku temperaturu biljaka kojima su ostavljene bodlje. Drugim riječima, bodlje kaktusima i ostalim sukulentima služe za smanjenje amplitude dnevnih oscilacija temperature koje bi inače u pustinjskim uvjetima bile jako velike. Danju bodlje skupe većinu kratkovalne radijacije pa se stabljika manje zagrijava, a noću same ispuštaju dugovalnu radijaciju održavajući stabljiku na višoj temperaturi od okolnog hladnog zraka. Osim toga bodlje povećavaju koeficijent konvekcije.

2. Anatomske, histološke i stanične prilagodbe

Iako su morfološke značajke možda najprepoznatljivije, za sukulente i njihovo preživljavanje prilagodbe kreću već na staničnoj razini. Da bi biljka mogla gomilati velike količine vode, mora imati posebne organe i tkiva, a u njima specijalizirane stanice. Organel u stanici koji je zadužen za pohranu velikih količina vode i ostalih tvari je vakuola. Ona kod sukulenata zauzima preko 90% volumena stanice. Postoje biljke koje su sukulentne samo na staničnom nivou, kao na primjer *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae), koja morfološki uopće ne bi bila nazvana sukulentom (Ogburn i Edwards 2010).

Kod nekih biljaka stanice mogu asimilirati i istovremeno služe za pohranu vode, dok kod drugih postoje posebna tkiva za fotosintezu koja su odvojena od specijaliziranih tkiva za držanje vode. U takvim tkivima vodni je potencijal vrlo visok u odnosu na okoliš, a budući da se voda spontano kreće niz gradijent potencijala, to predstavlja problem zadržavanja vode u biljci. Sukulencija je, zapravo, sposobnost izbjegavanja suše na staničnom nivou, održavanje turgora i visokog vodnog potencijala zadržavajući normalne metaboličke aktivnosti unatoč suši. Primijećeno je da tijekom sušnog razdoblja stanice klorenhima ostanu hidrirane kako bi mogle nesmetano asimilirati, nauštrb stanica hidrenhima koje izgube veliki volumen vode. Ovaj je proces potpuno pasivan. Da bi to bilo izvedivo, stanice hidrenhima moraju biti izuzetno elastičnih stijenki, koje se rastežu i stežu ovisno o količini vode u stanici, održavajući turgor otprilike jednakim pri velikim i malim volumenima vakuole. Klorenhimske stanice, s druge strane, imaju manje elastičnu stijenku i za stalan turgor zahtijevaju uvijek jednaki volumen vode u vakuoli. Budući da one imaju i veću koncentraciju otopljenih tvari, voda tijekom suše pasivno izlazi iz spremišnih tkiva i ulazi u asimilirajuće stanice. Osim unutar stanica hidrenhima, voda se sprema i u apoplast, u gel od polisaharida (arabinogalaktana i pektina) (Ogburn i Edwards 2010).

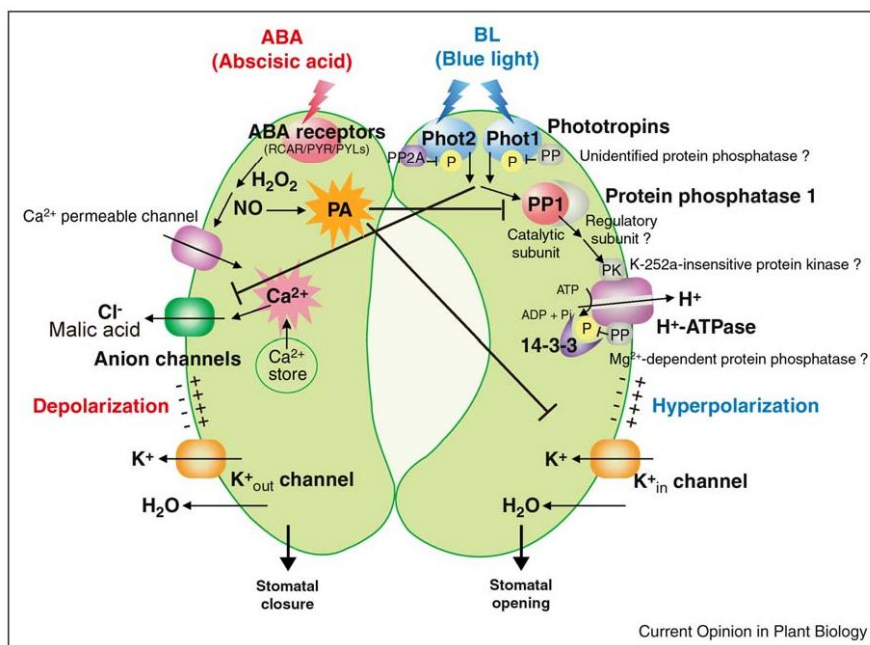
Kako bi se što više smanjilo izlaženje vode, sukulenti imaju debelu kutikulu i malu gustoću puči, koje su preko dana najčešće zatvorene. Uz to, korijenski sustav mora imati varijabilnu provodljivost vode, tako da dobro provodi vodu kad je tlo mokro, a loše kad je suho, kako voda ne bi kroz korijen izlazila iz biljke za vrijeme suše. To se postiže sušenjem korijenja zajedno s okolnim tlom te se u takvom korijenju pojavljuju embolizmi u ksilemu, lakune pune zraka u srčiki, suberinizacija endoderme i embolizmi u traheidama (Ogburn i Edwards 2010).

3. Odgovor na apscizinsku kiselinu

Ulogu u regulaciji metaboličkih i drugih procesa u biljkama igraju biljni hormoni, odnosno regulatori rasta. Glavni biljni hormon stresa je apscizinska kiselina (dalje ABA). Po kemijskom sastavu ABA je terpenoid od 15 C atoma, sintetizira se iz mevalonske kiseline, a može se pronaći u svim glavnim organima biljke. Prenosi se ksilemom i floemom, a uz djelovanja kao što su dormantnost pupova, dormantnost sjemenki te starenje i opadanje listova i plodova, jako bitnu

ulogu ima u odgovoru biljke na vodni stres (Pevalek-Kozlina 2003).

Organ koji prvi osjeti nedostatak vode je korijen. On sintetizira ABA i ona se prenosi do drugih dijelova biljke. U samom korijenu ABA stimulira rast bočnih korjenčića i generalno potiče rast korijena. Istovremeno inhibira produžni rast izdanka i listova, tako smanjujući potrebe za vodom i povećavajući uzimanje vode iz tla. Mehanizam za pojačano uzimanje vode iz tla sastoji se od toga da se pomoću iona poveća razlika u vodnom potencijalu unutar i izvan biljke, što tjera vodu da uđe u biljku. Transpiracija je glavni mehanizam izlaska vode iz organizma pa ABA djeluje i na nju. U stanicama zapornicama ABA pokreće signalni put koji rezultira inhibicijom H⁺-ATPaze, plazmatske membrane se depolariziraju, K⁺ ioni izlaze iz stanica niz elektrokemijski gradijent, povećava se vodni potencijal u stanicama, voda izlazi iz stanica, smanjuje se turgor i puč se zatvara. Sve se to dogodi unutar nekoliko minuta od dolaska ABA do stanica zapornica (slika 6). Treba napomenuti da ovaj mehanizam nije svojstven samo za sukulente, već ga koriste sve biljke (Pevalek-Kozlina 2003).



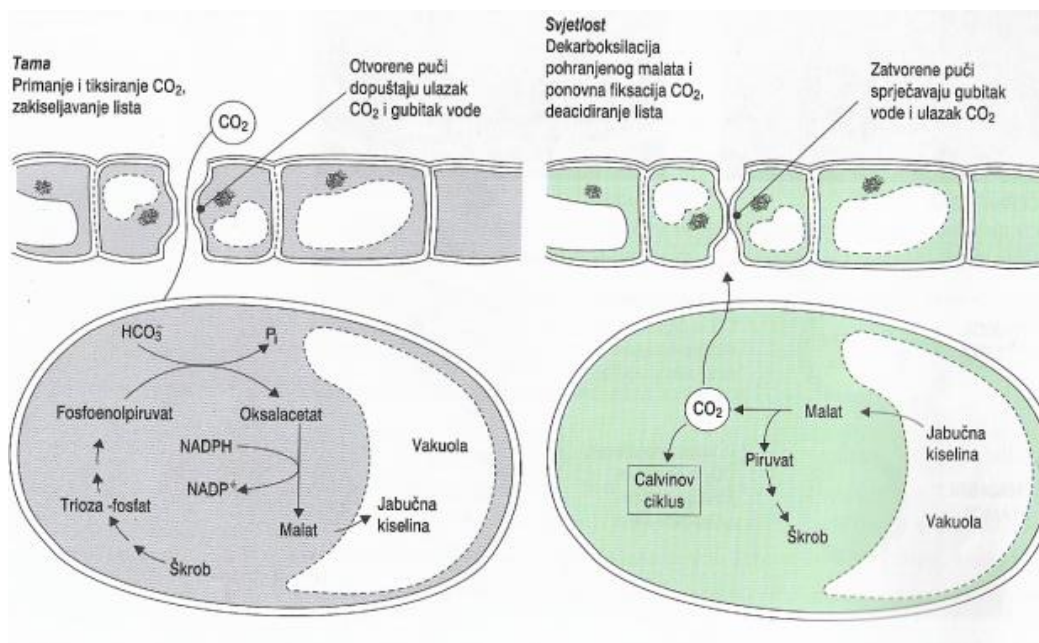
Slika 6: mehanizam djelovanja ABA (lijevo) i plave svjetlosti (desno)

Slika preuzeta od: Inoue et al. 2010

Kondo et al. (2004) primijetili su da ABA ima još jedno specifično djelovanje u stanicama

sukulentnih biljaka, odnosno biljaka koje koriste CAM metabolizam (Crassulacean acid metabolism, bit će više riječi o tome u sljedećem potpoglavlju). Prilikom vodnog stresa i pod utjecajem jake radijacije, kloroplasti svake stanice se skupe u veliku nakupinu. Prejaka radijacija može oštetiti fotosintetski aparat i dovesti do fotoinhibicije. Poznato je i da vodni stres pojačava taj efekt. Kao odgovor na kombinaciju ova dva čimbenika, sukulentne biljke brane svoje fotosintetske aparate „zgrušavanjem“ (eng. clumping) kloroplasta. Na taj način kloroplasti unutar iste stanice međusobno zasjenjuju jedan drugog, pa su oni dublje u nakupini zaštićeni od prejakog svjetla. Kad bi bili dispergirani po cijeloj stanici, kloroplasti prvih nekoliko slojeva stanica dobili bi fotoinhibirajuću količinu svjetlosti, a oni u nižim slojevima ne bi dobili dovoljno svjetlosti. Grupiranjem kloroplasta u nakupinu, svjetlost prodire i do donjih stanica, bolje je raspodijeljena među slojevima i ima manji fotoinhibitorni učinak (Kondo et al. 2004).

4. Crassulacean acid metabolism (nadalje CAM)



Slika 7: mehanizam djelovanja CAM fotosinteze. Preuzeto od Pevalek-Kozlina (2003)

CAM biljke uglavnom su sukulentni, ali među njima nalaze se i neke akvatičke biljke koje preko dana nemaju dovoljno CO₂. Kod CAM fotosinteze puči nisu otvorene danju, već noću, kada je zrak hladniji i transpiracija manja. Ta je prilagodba kod sukulenata potrebna kako bi se što je

moguće više vode zadržalo u biljci. No, budući da se sama fotosinteza i dalje mora odvijati na svijetlu, jer su neki od kompleksa i enzima koji u njoj sudjeluju ovisni o svjetlosnoj energiji, ta odvojenost procesa fiksacije CO₂ i fotosinteze predstavlja problem. CAM biljke su našle rješenje u posebnom enzimu koji je kod njih aktivan noću, a inaktivan danju. Radi se fosfoenolpiruvat (PEP) karboksilazi. Ona po mraku fiksira CO₂ koji uđe kroz puči, time iz fosfoenolpiruvata stvarajući oksaloacetat. On se nakon toga reducira u malat i u takvom obliku sprema u vakuolu. Tijekom noći vakuola postaje sve kiseliya. Ujutro se PEP karboksilaza inhibira, puči se zatvore i počinje fotosinteza. Malat iz vakuole odlazi u kloroplast, gdje se dekarboksilira, pretvara u piruvat koji se zatim sprema u obliku škroba. Navečer će se iz škroba ponovno dobiti PEP. CO₂ koji je sad oslobođen u kloroplastu fiksira se pomoću enzima Rubisco (Ribuloza-1,5-bisfosfat karboksilaza/ oksigenaza) i dalje se odvija normalan Calvinov ciklus (slika 7) (Pevalek-Kozlina 2003, Ogburn i Edwards 2010).

Velika korelacija između CAM i sukulenata nije sasvim objašnjena, ali činjenica je da je za CAM potrebna velika vakuola, a to je svojstvo i sukulentnih biljaka. Postoje i biljke koje fakultativno koriste CAM i C₃ fotosintezu. (Ogburn i Edwards 2010) Istraživanja takvih biljaka (Mooney et al. 1977) pokazala su da vrste manjeg rasta češće imaju mogućnost fiksacije CO₂ i danju i noću, ovisno o količini raspoložive vode, dok su biljke veće rastom uglavnom CAM tipa. CAM fotosinteza je, naime, energetski skuplja od C₃ fotosinteze pa se manjim biljkama tijekom kišne sezone više isplati skupiti što je više moguće energetskih zaliha. U istom istraživanju proučavan je odnos tipova fotosinteze i pokrivenosti površine vegetacijom. Područja na kojima su jake suše pa je biljni pokrov jako rijedak uglavnom su dom biljkama CAM tipa. Zajednice u kojima ima nešto više padalina, a time i više biljaka, većinom sadrže biljke koje koriste C₃ fotosintezu. Na takvim je mjestima naime veća kompeticija za prostor i svjetlost, a C₃ metabolizam osigurava više energije te time i veću kompetenciju biljke.

5. Reproduktivne strategije

Kakvu će biljka koristiti reproduktivnu strategiju ovisi uvelike o tome koliko je dug njen životni ciklus. Tako kod jednogodišnjih biljaka iz sjemenke na prvi znak kiše krene klijati mlada

biljka. Vrlo je kratko vrijeme u kojem mora narasti, dovoljno asimilirati da može stvoriti cvjetove, treba doći do oplodnje i razvoja ogromnog broja sjemenki, jer čim vode nestane, biljka umire, a vrsta se nastavlja u latentnom obliku – sjemenci. Sjemenke koje stvara moraju imati mehanizme za rasprostiranje u neposrednu blizinu majčinske biljke, jer je to mjesto očito pogodno za razvoj, ali isto tako mora postojati mogućnost da se sjemenke rašire i daleko od ishodišne točke u potrazi za potencijalnim novim staništima. Također, sjemenke moraju biti jako dugovječne kako bi se osiguralo preživljavanje do sljedeće kiše (Noy-Meir 1973).

Trajnice imaju više vremena na raspolaganju, jer neće umrijeti kad nestane vode pa se kod njih cvjetanje, oplodnja i stvaranje sjemenki odvija rjeđe i u manjim razmjerima. Njima nije toliko krucijalno da sjemenke mogu jako dugo preživjeti, tako da kod određenih vrsta nakon svega nekoliko mjeseci sjemenka propada (Noy-Meir 1973).

6. Druge odabrane prilagodbe

Kako u živom svijetu uvijek ima iznimki od pravila, zanimljivih slučajeva, neobičnih situacija i neočekivanih strategija preživljavanja, tako je naravno i kod biljaka aridnih područja. Slijedi nekoliko primjera.

a. Voda iz magle

U pustinji Namib na istočnoj strani Afrike, kao i u pojedinim obalnim pustinjama Južne Amerike, oborine gotovo nikada ne dolaze. Namib godišnje dobije u prosjeku manje od 30 L kiše. No te se pustinje smatraju vlažnima, jer se uz obalu oceana stvaraju guste magle te tamošnji organizmi preživljavaju kondenzirajući vodu iz magle (Ogburn i Edwards 2010, Reader's Digest editors 1994, Noy-Meir 1973).

b. Opasnost od smrzavanja

U pustinjskim predjelima umjerene zone tijekom hladnog razdoblja temperature se mogu spustiti i ispod 0°C. To sukulentima predstavlja veliki problem, zbog velike količine vode koja se u njihovim tkivima može smrznuti pri čemu kristali leda oštećuju stanične strukture. Kao odgovor na to, određene svojte su razvile mehanizam super-hlađenja (eng. supercooling), a druge se štite

formiranjem ekstra celularnih kristala leda (Ogburn i Edwards 2010).

c. Alelopatija halofita

Alelopatija kod pustinjskih biljaka nije jako izražena, ali jedan od relativno čestih alelopatijskih djelovanja pokazuju halofiti. Oni iz tla uzimaju vodu i soli, pohranjuju vodu, a sol izbacuju nazad u tlo, zaslanjajući tako područje oko sebe. Velika koncentracija vode u tlu smeta nehalofitnim biljkama, čiji je rast time inhibiran (Noy-Meir 1973).

d. Mutualizam s bakterijama roda *Azospirillum*

U Indijskoj pustinji je primijećena asocijacija bakterija roda *Azospirillum* s biljkama roda *Opuntia*. Poznato je da ove bakterije u mutualizmu s biljkama iz npr. porodice Poaceae koriste organske spojeve koje sintetizira biljka, za uzvrat pružajući biljci teško dostupan dušik. Smatra se da *Azospirillum* preferira koristiti organske kiseline kao izvor ugljika, a CAM biljke kao *Opuntia* koristeći PEP karboksilazu proizvode puno malata (Rao i Venkateswarlu 1982).

Zaključak

Pustinjski okoliš surov je i aridni uvjeti, kao i visoke temperature i radijacija otežavaju život svim organizmima koji se tamo nalaze. Kako bi opstale u takvim uvjetima biljke su razvile mnogobrojne prilagodbe, od stanične razine, preko posebnih tkiva za spremanje vode pa sve do velikih nabubrenih organa kao spremišta za velike količine dragocjene tekućine. Morale su izmijeniti i svoju fiziologiju te prilagoditi životne cikluse kako bi bile što uspješnije i kako bi njihova vrsta nastavila postojati. U ovom radu nabrojane su samo neke prilagodbe koje su do sada istražene. Mnoge se stvari o sukulentima još ne znaju ili nisu do kraja razjašnjene, što ostavlja puno prostora za daljnja istraživanja.

Popis literature

- Inoue, S., Takemiya, A., & Shimazaki, K. (2010). Phototropin signaling and stomatal opening as a model case. *Current opinion in plant biology*, 13 5, 587-93
- Kondo, A., Kaikawa, J., Funaguma, T. et al. (2004) Clumping and dispersal of chloroplasts in succulent plants. *Planta* 219: 500. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1252-3>
- Mooney, H.A., Troughton, J.H. & Berry, J.A. (1977) Carbon isotope ratio measurements of succulent plants in southern Africa. *Oecologia* 30: 295.
<https://doi.org/10.1007/BF003997622>
- Nobel, P. S. (1978) Surface Temperatures of Cacti - Influences of Environmental and Morphological Factors. *Ecological Society of America* 59 (5): 986-995,
<https://doi.org/10.2307/1938550>
- Noy-Meir, I. (1973) Desert Ecosystems: Environment and Producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Volume 4, pp 25-51,
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000325>
- Ogburn, R. M. & Edwards, E. J. (2010) The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants. *Advances in Botanical Research* Vol 55, pg 179-225, <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-380868-4.00004-1>
- Pevalek-Kozlina, B. (2003) Fiziologija bilja. *Profil International*, Zagreb, pp 194-197, 498-507, 524-526
- Rao, A. V. & Venkateswarlu, B. (1982) Associative symbiosis of *Azospirillum lipoferum* with dicotyledonous succulent plants of the Indian desert. *Canadian Journal of Microbiology*, 28(7): 778-782, <https://doi.org/10.1139/m82-118>
- Reader's Digest editors (original 1994, prijevod 2007) *Strange worlds amazing places: a tour of Earth's marvels and mysteries*. Marshall Editions, London, pp 26-29, 72-75
<https://succulent-plant.com/succulent-plant-families.html> , pristupljeno 11.7.2019.

Sažetak

Cilj ovog seminara bio je nabrojati prilagodbe sukulentnih biljaka koje su im nužne za preživljavanje u pustinjskim ekosustavima. Sukulenti su biljke koje imaju posebne morfološke i ekofiziološke prilagodbe za pojačano primanje i pohranu vode. Razlog zašto bez takvih prilagodbi ne bi mogle preživjeti je što žive u pustinjama i polupustinjama, aridnim područjima u kojima je voda glavni ograničavajući čimbenik. Kiša pada rijetko i uglavnom nepredvidljivo, tlo ne može primiti puno vode pa ju biljke moraju u najkraćem mogućem vremenu skupiti u što većim količinama. Neke biljke sušno razdoblje preživljavaju u obliku sjemenki, neke ispod zemlje, a neke opstaju u punoj veličini i prkose suši. Sukulenti koriste CAM fotosintezu, da bi puči mogli držati otvorene samo po noći i tako smanjiti transpiraciju. Moraju imati posebna tkiva za spremanje vode, a stanice hidrenhima moraju imati elastične stijenke kako bi mogle podnositi velike razlike u volumenu vode bez velike promjene u turgoru. Razgranat i plitak korijenski sustav pomaže u primanju vode za vrijeme kiše. Kloroplasti se od prejake radijacije, koja bi mogla izazvati fotoinhibiciju, štite skupljanjem u nakupine. Sve ove, i mnoge druge prilagodbe, čine sukulente izuzetno zanimljivom skupinom biljaka.

Summary

The goal of this seminar was to list the adaptations of succulent plants that are necessary for their survival in desert ecosystems. Succulents are plants that have special morphological and ecophysiological adaptations for increased water uptake and storage. The reason why they could not survive without such adaptations is that they live in deserts and semi-deserts, arid environments in which water is the main limiting factor. Precipitation is rare and occurs randomly, the soil cannot uptake a lot of water, so the plants have to collect as much as possible of it in the shortest possible amount of time. Some plants survive the dry period in the form of seeds, some survive mostly under the ground, while others persist above ground in their full form and defy the drought. Succulents use CAM photosynthesis in order to be able to minimize transpiration by only keeping

the stomata open at night. They have special water-storage tissues, and the hydrenchyma cells need to have high elasticity cell walls in order to withstand big differences in water volume, without a significant turgor change. The ramified and shallow root system helps uptake water during rain. Chloroplasts protect themselves from too high radiation, that could cause photoinhibition, by clustering together. All of the above, as well as many other adaptations, make succulents an extremely interesting group of plants.