

SVEU ILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATI KI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE MANGROVE
VEGETACIJE
PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS IN MANGROVE
VEGETATION
SEMINARSKI RAD

Anja Rimac
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: prof. dr. sc. Branka Pevalek-Kozlina

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ

1.	UVOD	3
2.	GEOGRAFSKA RASPROSTRANJENOST	4
3.	UTJECAJ FIZIOLOŠKIH ADAPTACIJA NA STRUKTURU ŠUME	6
4.	BIOLOŠKE ADAPTACIJE NA OKOLIŠNE EKSTREME	8
4.1	SALINITET.....	8
4.2	MANJAK KISIKA	11
4.3	INTENZITET OSVJETLJENJA.....	13
4.4	TEMPERATURA	14
4.5	MANJAK HRANJIVIH TVARI	14
5.	REPRODUKTIVNE ADAPTACIJE	15
5.1	VIVIPARIJA	15
5.2	RASPROSTRANJIVANJE.....	17
6.	LITERATURA	18
7.	SAŽETAK.....	19
8.	SUMMARY.....	20

1. UVOD

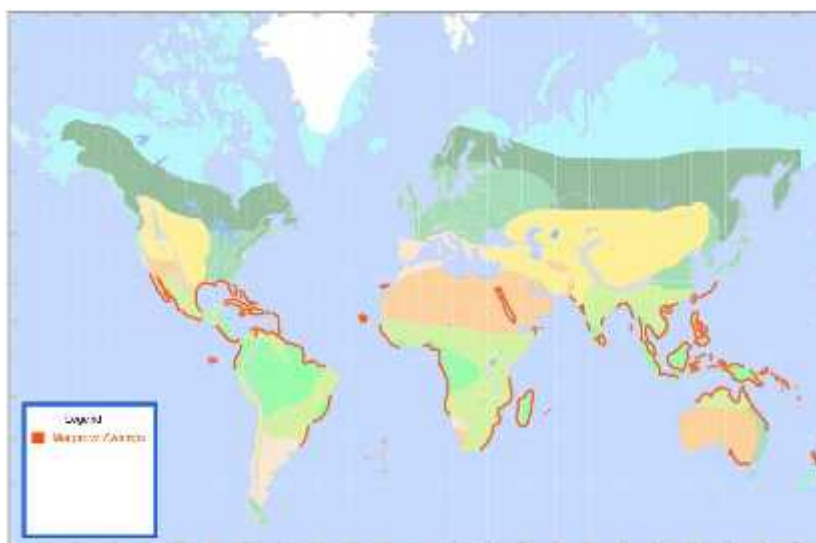
Naziv mangrove objedinjuje biljne vrste koje naseljavaju zonu plime i oseke u tropskom i subtropskom području. Okolišni uvjeti takvog staništa zahtijevaju itav niz adaptacija koje mangrove vegetaciju čine iznimnom i vrlo interesantnom. Upravo su morfološke i fiziološke prilagodbe tih organizama, te njihova potpuna vjernost staništu u kojem vladaju ekstremni okolišni uvjeti, kriteriji koji ih okupljaju u ovu netaksonomsku kategoriju. Ona se sastoji od pedesetak biljnih vrsta iz šesnaest porodica, a dominiraju rodovi *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Sonneratia* i *Avicennia*. Šume mangrova razvijaju se na muljevitim obalama, posebice u zaljevima i estuarijima. Dominantni abiotički faktori koji limitiraju rast biljaka na takvim staništima su intenzivno poplavljanje tla, visok salinitet, manjak hranjivih tvari i nedostatak kisika u tlu, te temperaturni ekstremi, kao posljedica geografskih širina u kojima mangrove dolaze (Feller i Sitnik, 1996).

Iako mangrove posjeduju izvanredne adaptacije na uvjete koji vladaju u zoni plime i oseke, ekstremne vrijednosti abiotičkih faktora mogu negativno djelovati na rast, reprodukciju i preživljavanje biljaka. Uz adaptacije (genetički uvjetovane značajke koje pojačavaju sposobnost organizma da se nosi s izazovima okoline u kojoj živi), mangrove pokazuju i određen stupanj aklimatizacije (promijene u fenotipu koje se javljaju kao odgovor na promjene u okolini) (Feller i Sitnik, 1996).

Šume mangrova predmet su interesa mnogih stručnjaka i znanstvenika. Nekada su smatrane tranzicionalnim zajednicama niske produktivnosti, no danas su ekosistemi mangrova prepoznati kao vrlo bitni i atraktivni visokoproduktivni sustavi. Šume mangrova su staništa mnogih morskih beskralježnjaka i riba, koje se tamo mrijeste. U krošnjama se gnijezde ptice, a izvor su hrane te sklonište mnogim drugim životinjama. Ekosustav mangrova zasniva se na detritusnom tipu hranidbene mreže. Otpalo lišće mangrova u vodi postaje hrana mnogim detritivorima, a produkcija detritusa je toliko obilna da ima utjecaja i na produktivnost u otvorenim vodama. Mangrove pridonose formaciji tla, pomažu u stabilizaciji obale, djeluju kao filter koji sprječava prodiranje slane morske vode duboko uz obalu (Feller i Sitnik, 1996).

2. GEOGRAFSKA RASPROSTRANJENOST

Distribucija mangrova je cirkumtropska, tj. ve ina populacija se pojavljuje od 30° s.g.š. do 30° j.g.š. (Sl. 1.). Nekada je mangrove vegetacije bila razvijena na ak 75% obala tropskoga pojasa. Danas je ta brojka znatno reducirana zbog antropogenog utjecaja u obalnim zonama. Postoje dva centra diverziteta mangrova: isto na grupa (Australija, Jugoisto na Azija, Indija, Isto na Afrika i zapadna obala Pacifika) gdje je broj vrsta oko 40 i zapadne grupa (Zapadna Afrika, Karibi, Florida, J. Amerika te pacifi ka obala S. Amerike) s tek 8 zabilježenih vrsta.



Slika 1.: Karta rasprostranjenosti šuma mangrova

(www.marietta.edu)

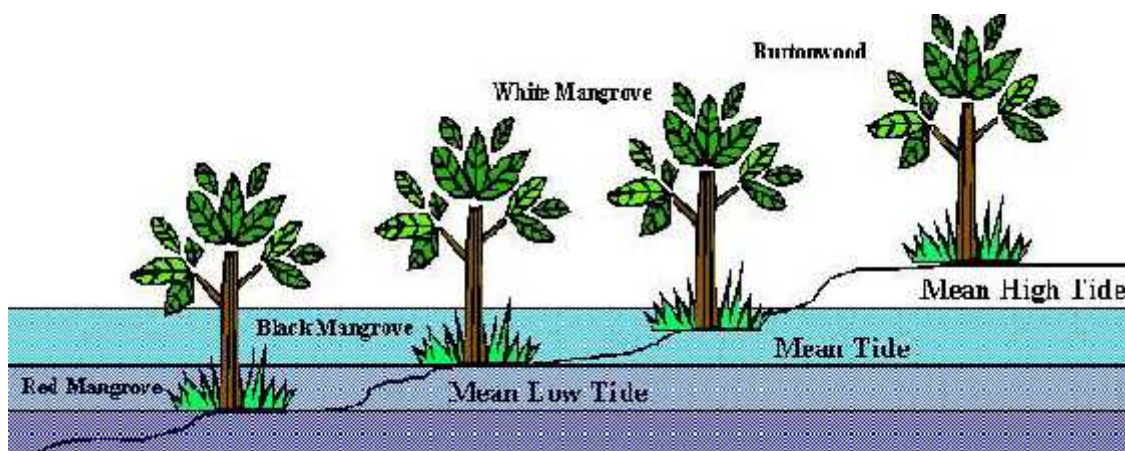
Intenzivan razvoj mangrova tipičan je u estuarijima. Primjer su rijeke Ganges u Bangladešu, Fly River na Papui Novoj Gvineji te delta rijeke Mekong u Vijetnamu. Na ušima dviju najvećih rijeka, Amazone i rijeke Kongo, mangrove nisu razvijene zbog obilnog dotoka slatke vode (Feller i Sitnik, 1996).

Glavni faktori koji uvjetuju distribuciju mangrova su klima, salinitet, fluktuacije u plimi i oseki, kvaliteta sedimenta i energija valova. Mangrove su tropske vrste koje ne podnose preniske temperature. Pogoduje im tropska vlažna i topla klima s mnogo padalina. Salinitet nema direktnu ulogu u distribuciji mangrova, budući da većina vrsta može rasti i u slatkoj vodi. Ipak, mangrove se ne javljaju uz vode niskog saliniteta jer u tim uvjetima nisu dovoljno

dobri kompetitori pa ih slatkovodne vrste istiskuju. Salinitet je bitan jer eliminira druge biljne vrste koje nemaju adaptacije za rast na slanom staništu. Sli no, ni utjecaj plime i oseke nije direktno povezan s distribucijom mangrova. Poplavljivanje slanom morskom vodom ima indirektan u inak preko zaslanjivanja tla koje se poplavljuje. U aridnim podru jima, gdje je evaporacija intenzivna, salinitet je vrlo visok što ima negativan u inak na rast i razvoj mangrova. U tom slu aju izmjena plime i oseke smanjuje salinitet tla ispiru i ga. Razvoju tako er doprinose muljeviti sediment te slaba snaga valova. Naime, jaki valovi onemogu uju zakorjenjivanje propagula, otkrivaju plitak korijenov sustav te spre avaju taloženje novog sedimenta (Feller i Sitnik, 1996).

3. UTJECAJ FIZIOLOŠKIH ADAPTACIJA NA STRUKTURU ŠUME

U mnogim ekosistemima u kojima postoji izražen gradijent određenih okolišnih imbenika prisutna je karakteristična prostorna varijacija u pojavljivanju vrsta te u njihovoj abundanciji. Zonacija je posebice naglašena kod biljnih zajednica koje dolaze na staništima u zoni plime i oseke. Upravo je zonacija biljnih vrsta u trake paralelne s obalom jedna od najuočljivijih osobina strukture šuma mangrova. Jednostavan je primjer zonacije mangrova uzorak prisutan na obalama Floride i Kariba (Sl. 2.). Prvu zonu do mora naseljava *Rhizophora mangle* (crvena mangrova) koja je vrlo otporna na prisutne uvjete okoliša, što joj omogućuje rast u morskoj vodi ili vrlo blizu vode. Zatim slijedi zona vrste *Avicennia germinans* (crna mangrova) i najdalje od mora, zona vrste *Laguncularia racemosa* (bijela mangrova). Na kraju dolazi tzv. drvo gumb (buttonwood, *Conocarpus erectus*). Ova biljka nije prava mangrova, nije otporna na visok salinitet, nije viviparna, niti ima specijalizirano korijenje (Feller i Sitnik, 1996).



Slika 2. : Zonacija šume
(www.summer-camps-adventures.com)

Znanstvenici su predložili nekoliko teorija koje pokušavaju objasniti zonaciju mangrova, a to su :

1. zonacija je rezultat izgradnje obale i sukcesije;
2. geomorfološki procesi uzrokuju zonaciju;

3. djelovanje plime i oseke fizički razvrstava propagule različitih vrsta duž gradijenta zbog njihove različite veličine i težine;
4. zonacija je uzrok diferencijalne predacije propagula duž zone plime i oseke;
5. fiziološke adaptacije određuju pojavljivanje određene vrste u jednom dijelu gradijenta duž zone plime i oseke;
6. zonacija je rezultat interspecijske kompeticije.

četiri posljednje teorije najbolje objašnjavaju zonaciju mangrova, međutim, relativna važnost tih procesa za zonaciju nije poznata te se pretpostavlja da varira u različitim geografskim regijama (Feller i Sitnik, 1996.).

Ideja da fiziološke adaptacije uvjetuju zonaciju je dominantna tema u vegetacijskoj ekologiji te je za temu ovog seminara najinteresantnija. Potkrijepljena je mnogim dokazima koji ukazuju na njenu važnost, ali i na usku povezanost fizioloških adaptacija i kompeticije pri nastanku zonacije.

U zoni plime i oseke postoje gradijenti fizičkih i kemijskih čimbenika na koje su biljke fiziološki prilagođene, a među njima je najočitiji gradijent saliniteta porne vode. Mangrove su fakultativni halofiti te uspjevaju i u vodi niskog saliniteta. Za većinu vrsta optimalni salinitet je 10-20‰, ali zbog fizioloških adaptacija toleriraju i ekstremne vrijednosti saliniteta. One vrste koje su najbolje adaptirane uvjetima visokog saliniteta dolaze u zoni koja je najbliža moru i gdje je utjecaj plime najizraženiji, ili zoni najudaljenijoj od mora, ukoliko je riječ o aridnim područjima, gdje je salinitet porne vode izrazito visok zbog jake evaporacije. U toj grupi se nalaze vrste koje toleriraju vrijednosti saliniteta dva do tri puta veće od saliniteta morske vode. Druga grupa objedinjuje vrste koje podnose salinitet niži od 40‰. To su vrste koje dolaze u zonama bliže gornjoj granici plime (*Rhizophora mucronata*). Takve vrste mogu dominirati i u zonama neposredno do mora, ali samo u područjima s obilnim padalinama koje snižavaju salinitet (*Pelliciera rhizophoreae*) (Feller i Sitnik, 1996).

4. BIOLOŠKE ADAPTACIJE NA OKOLIŠNE EKSTREME

Stanište na kojem dolaze mangrove karakterizira itav spektar ekstremnih vrijednosti okolišnih imbenika. U takvim uvjetima, opstanak, normalan rast, razvoj i reprodukciju mangrova, omogu uju specijalne fiziološke i morfoliške adaptacije. Dominantni abioti ki faktori koji limitiraju rast mangrova su: intenzivno poplavljanje tla, hipersalinitet, temperaturni ekstremi, visok intenzitet osvjetljenja, te manjak hranjivih tvari. Iako mangrove pokazuju itav niz strategija kojima pove avaju otpornost na stres, biljke nisu zašti ene u istoj mjeri tijekom razli itih faza životnog ciklusa. Sijanci su najosjetljiviji na okolišne ekstreme prisutne u zoni plime i oseke, a ta faza životnog ciklusa mangrova je najkriti nija, o njoj ovisi i opstanak i širenje populacije. Juvenilna faza je najsposobnija za aklimatizaciju. U odrasloj fazi okolišni faktori djeluju na asimilacijske procese, na cvjetanje, formiranje ploda i razvoj propagula (Feller i Sitnik, 1996.).

Otpornost na stres mangrove postižu pomo u dva tipa strategija, a to su tolerancija ili izbjegavanje stresa. Op enito, uspješnije su strategije koje omogu uju izbjegavanje stresa.

4.1 Salinitet

Visok salinitet na staništu mangrova rezultat je djelovanja plime i oseke, ali na njega utje u i koli ina padalina, intenzitet evaporacije te dotok slatke vode rijekama (u estuarijaima). Salinitet porne vode najviši je uz more, oko 35‰. Prema gornjoj granici plime salinitet se smanjuje i do 1‰ u šumama mangrova koje se razvijaju u estuarijima. To je rezultat velikog priljeva slatke vode. U aridnim podru jima salinitet u podru ju gornje granice plime može dosegnuti i do 90‰ zbog jake evaporacije (Feller i Sitnik, 1996).

Ve ina vrsta mangrova su fakultativni halofiti. Te biljke toleriraju znatno više vrijednosti saliniteta od nehalofita, ali mogu rasti i u slatkoj vodi. Razvoj mangrova je opsežniji pri nižim salinitetima i utvr eno je da pri visokom salinitetu troše više energije za održanje vodne ravnoteže, nego za primarnu produkciju. Ipak, dominiraju na slanim staništima. Zahvaljuju i fiziološkim adaptacijama podnose takve uvjete koji ne podržavaju rast nehalofita. Mangrove su slabi kompetitori na neslanim podru jima gdje ih istiskuje mo varna vegetacija.

Visok salinitet ima negativan utjecaj na biljku jer otežava primanje vode korijenom, a ioni soli djeluju toksično u visokim koncentracijama. Visoka koncentracija otopljenih soli u pornoj vodi tla, snižava vodni potencijal tla. Da bi održala vodnu ravnotežu, biljka mora održati gradijent vodnog potencijala između u tla i listova. Dakle, visok salinitet može dovesti do dehidracije. Visoke koncentracije Na^+ i Cl^- djeluju toksično: inhibiraju enzime, inhibiraju sintezu proteina, mijenjaju stopu respiracije, te inhibiraju fotosintezu (Pevalek-Kozlina, 2003).

Mangrove posjeduju velik broj strategija koje im omogućuju toleranciju solnog stresa.

Strategije izbjegavanja:

1. **Isključivanje soli ultrafiltracijom.** *Rhizophora*, *Bruguiera* i *Ceriops* posjeduju mehanizam ultrafiltracije. Ioni se isključuju zahvaljujući niskoj propusnosti membrane korijena za njih. Vrste koje isključuju soli dopuštaju ulazak samo 10% od ukupne koncentracije soli u morskoj vodi (Feller i Sitnik, 1996).
2. **Izlučivanje soli.** Biljke koje nemaju sposobnost ultrafiltracije, višak soli izbacuju u obliku koncentrirane otopine soli. Solne žlijezde se nalaze na površini listova te uklanjaju NaCl iz mezofilnih stanica. Izlučivanje je aktivan proces, ekskretorne stanice su bogate mitohondrijima pa se energija za ekskreciju osigurava staničnim disanjem u samim žlijezdanim stanicama. Solne žlijezde imaju mangrove rodova *Acanthus*, *Avicennia*, *Aegialitis* i *Aegiceras* na kojima se listovima mogu naći kristali i izlučene soli (Sl. 3. i 4.). Ekskrecija pokazuje pravilan dnevni ritam s minimalnom aktivnošću noću. Noću se puči i zatvaraju, smanjuje se transpiracija, primanje vode iz tla pa tako i unos soli. Struktura solne žlijezde vrlo je slična kod svih vrsta mangrova koje se na ovaj način rješavaju viška soli te je odličan primjer konvergentne evolucije (Saenger, 2002).
3. **Halofitna sukulencija.** Neke vrste mangrova smanjuju koncentraciju soli svojih staničnih sokova povećavajući i sadržaj vode u tkivima. Zadržavanje soli u listovima popraćeno je sukulencijom. Proučavajući i napredak nekih mangrova u slatkoj vodi i vodi visokog saliniteta, znanstvenici su utvrdili da je sukulencija mangrova primarno odgovor na prisutnost visokih koncentracija Na^+ i Cl^- . Ova pojava je prvi puta opisana kod vrste *Laguncularia racemosa* koja nema solne žlijezde (Saenger, 2002).



Slika 3. : Kristali i soli na listovima vrste
Acanthus ilicifolius
(<http://picasaweb.google.com>)



Slika 4. : Kristali i soli na listovima vrste
Aegiceras corniculatum
(www.flickr.com)

4. **Akumuliranje soli.** Neke mangrove (*Excoecaria*, *Lumnitzera*, *Avicennia*, *Osbornia*, *Bruguiera*, *Sonneratia*) odlažu sol u kori stabla i korijena te u starijim listovima. Npr., mangrove roda *Sonneratia* odlažu ione natrija i klora u starijim listovima prije njihovog otpadanja. U senescentnim listovima vrste *Rhizophora mangle* uo ene su visoke koncentracije Na^+ te vrlo niske koncentracije K^+ . U roda *Bruguiera* koncentracija Na^+ i Cl^- iona povećala se za oko 40 – 45 % tijekom senescencije, dok su koncentracije N, P i K^+ snižene za oko 50 %. Na taj način se biljka rješava viška soli, a nutrijenti se konzerviraju (Saenger, 2002).

Strategije toleriranja:

1. **Pohranjivanje soli u vakuoli.** Neke biljke uklanjaju ione iz metabolički aktivnih dijelova stanice, nakupljaju ih u vakuolama te tako koncentraciju soli u citoplazmi održavaju niskom. U tom slučaju nužna je i sinteza organskih kompatibilnih tvari (osmoliti) koje povećavaju osmotski tlak citosola, tj. održavaju vodnu ravnotežu između vakuole i citosola. Takve tvari nemaju negativan utjecaj na funkciju citoplazmatskih enzima. Npr., vrste *Aegiceras corniculatum* i *Aegialitis annulata*

akumuliraju manitol i prolin u citoplazmi. Tako er postoje dokazi da neki od osmoregulatora štite enzime citoplazne od štete koju bi im nanijela visoka temperatura (Saenger, 2002).

4.2 Manjak kisika

Tlo u šumama mangrova karakterizira nedostatak kisika. Budu i da je redovito poplavljavano morskom vodom, deficit kisika te akumulacija fitotoksina u tlu problemi su s kojima se mangrove susre u. U tlu koje je dobro drenirano, pore između estica tla su ispunjene zrakom te korijenov sustav raste u aerobnoj okolini. U šumama mangrova su te pore ispunjene vodom. Respiratorna aktivnost korijena te mikroorganizama u tlu vrlo brzo potroše kisik prisutan u poplavljenom tlu. Potrošnja kisika je izrazito velika u šumama mangrova zbog jake biorazgradnje otpalog liš a i uginulih organizama. Potrošeni kisik se u takvim uvjetima ne može dovoljno brzo nadomjestiti jer je difuzija kisika u vodi 10 000 puta sporija nego u zraku te tlo postaje anaerobno. Nedostatak kisika dovodi do smanjenja stope disanja i metabolizma korijena, reducirana je produkcija energije potrebne pri uzimanje hranjivih tvari, za procese transporta te sintezu. U anoksi nim uvjetima mikroorganizmi u tlu ne koriste kisik kao krajnji akceptor elektrona, nego neki oksidirani anorganski spoj. Spojevi koji nastaju potencijalno su toksi ni. Npr., sumporovodik djeluje kao dišni otrov, inhibira respiratorne enzime (Feller i Sitnik, 1996) .

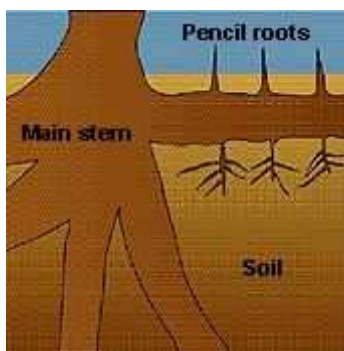
Mangrove imaju mnogo adaptacija na uvjete nedostatka kisika.

Strategije izbjegavanja:

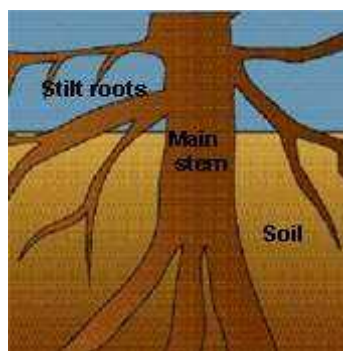
1. **Zra no korijenje.** Zra no korijenje koje je razvijeno iznad površine tla omogu uje opskrbu kisikom dijela korijena koji se nalazi u anaerobnom tlu.
2. **Razvoj aerenhima u podru ju korijena.** U korijenu mangrova su opsežno razvijeni me ustani ni prostori koji su ispunjeni zrakom, takvo tkivo omogu uje transport kisika iz dijelova biljke koji su izloženi zraku sve do vršaka korijena u tlu.
3. **Lenticle na zra nom korijenju.** One omogu uju direktnu opskrbu korijena kisikom, tj. ulazak kisika iznad površine tla.
4. **Stvaranje oksidirane riozofere.** Zra no korijenje opskrbljuje dio korijena u tlu

kisikom, dio tog kisika završava u rizosferi te dolazi do oksidacije toksi nih spojeva kao što je sumporovodik (Tomlinson, 1986).

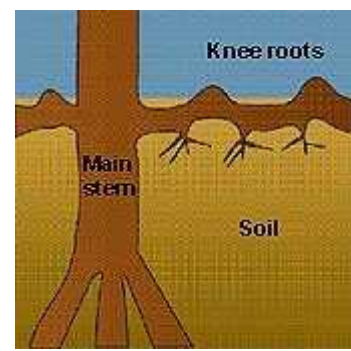
U anaerobnim uvjetima odvija se samo glikoliza. Dio energije kiji je pohranjen u glukozi pohranjuje se u obliku NADH (izvoru visokoenergiziranih elektrona) i ATP-a. Zahvaljuju i glikolizi, mangrove mogu donekle tolerirati nadostatak kisika u tlu. Me utim, glikolizom se osloba a samo mali dio energije u odnosu na energiju oslobo enu aerobnim disanjem. Upravo je zato kriti na prilagodba mangrova na deficit kisika u tlu razvoj razli itih tipova zra noga korijenja koje omogu uje prozra ivanje. Korijenov sustav mangrova je plitak, podloga na kojoj rastu je muljevita, a izmjenjivanje plime i oseke dodatno pridonosi potencijalnoj nestabilnosti tih biljaka na njihovom supstratu. Mangrove imaju razvijene razli te tipove korijenja kojima je funkcija prozra ivanje ili osiguravanje stabilnosti biljke, a naj eš e kombinirana.



Slika 5. : Pneumatofori
(www.marinebiology.co.uk)



Slika 6. : Potporno korijenje
(www.marinebiology.co.uk)



Slika 7.: Koljenasto korijenje
(www.marinebiology.co.uk)

Pneumatofore (Sl. 5.) imaju razvijene mangrove rodova *Avicennia*, *Sonneratia*, *Laguncularia*. Pneumatofori su uspravni dijelovi korijenovog sistema koji se odvajaju od horizonatalno položenog dijela korijena (plitko u supstratu). U kontaktu su s atmosferom te se barem dio dana ne nalaze pod vodom. Pneumatofori roda *Avicennia* visoki su oko 30 cm, dok vrste roda *Sonneratia* mogu imati pneumatofore visoke i do 3 m, a prosje na visina je oko 50 cm. Kod roda *Laguncularia* pneumatofori su maleni, oko 20 cm, a razvoj im je fakultativan te nije zabilježen kod svih populacija (Tomlinson, 1986).

Potporno korijenje, karakteristi no za rod *Rhizophora* (Sl. 6. i 8.), zapravo su razgranati nastavci koji se odvajaju od stabla i nižih grana. Sli no je i štakasto korijenje rodova

Bruguiera i *Ceriops*. Takvo korijenje osigurava stabilnost biljke, a sudjeluju i u prozraivanju. Vrste *Avicennia alba* i *A. officinalis* ponekad imaju štakasto korijenje, a kod vrste *A. germinans* uočeno je da se takvo zračno korijenje razvija kao odgovor na ranjavanje (Tomlinson, 1986).



Slika 8. : Potporno korijenje vrste *Rhizophora mangle* (www2.stetson.edu)

Kod vrsta rodova *Bruguiera* i *Ceriops* javlja se i koljenasto korijenje (slika 7.). Horizontalno položeno korijenje raste naizmjenice, u smjeru suprotnom od djelovanja sile teže pa u smjeru djelovanja sile teže. Ponavljanjem takvog rasta horizontalno položeno korijenje razvije seriju koljena u pravilnim intervalima. Koljenasto korijenje također ima dvojak ulogu (Tomlinson 1986).

4.3 Intenzitet osvjetljenja

Prejak ili preslab intenzitet osvjetljenja rezultira narušavanjem metaboličkih procesa. Sunčeva zračenja djeluje i na temperaturu biljke i njezine razvojne procese. Prejak intenzitet osvjetljenja može uzrokovati fotoinhibiciju, fotodestrukciju klorofila te denaturaciju nukleinskih kiselina i proteina. Fotoinhibicija je posljedica zasićenja fotosintetskog aparata. U takvim uvjetima nastaju vrlo toksični radikali kisika i singletni kisik koji reagiraju s lipidima, proteinima, nukleinskim kiselinama te ih fotooksidacijski razgrađuju. Biljke od negativnog utjecaja prejakog intenziteta svjetlosti štite karotenoidi i reakcije detoksikacije radikala kisika te sinteza molekula koje apsorbiraju UV-svjetlost (npr. tanini) (Pevalek-Kozlina, 2003).

4.4 Temperatura

Mangrove su izložene visokim temperaturama te posjeduju različite mehanizme kojima izbjegavaju oštećenja uzrokovana temperaturnim ekstremima kao i strategije koje im omogućuju da takve temperature podnose.

Strategije izbjegavanja :

1. Heliotropizam. Listovi se orijentiraju u položaj najpovoljniji s obzirom na Sunčevu radijaciju.
2. Listovi su prekriveni dlačicama i voskom koji reflektiraju svjetlost.
3. Evaporativno hlađenje transpiracijom.
4. Rast u zasjenjenim područjima.

Strategije toleriranja :

1. Prisutnost proteina koji su otporni na više temperature.
2. Sposobnost brze sinteze proteina da bi se nadoknadili oni koji su denaturirali.
3. Sinteza tvari koje štite proteine od oštećenja.
4. Sinteza rezervnih ugljikohidrata koji se troše zbog povišene stope respiracije što je inducirano visokim temperaturama. (Feller i Sitnik, 1996).

4.5 Manjak hranjivih tvari

Jedan od bitnih faktora na staništu mangrova je koncentracija hranjivih tvari. U šumama mangrova protok hranjivih tvari ovisi o asimilaciji biljaka i mikrobiološkoj razgradnji, mineralizaciji. Koncentracije fosfora i dušika su niske, biljke fosfor primaju u obliku fosfata, a dušik je prisutan u uglavnom kao amonijev ion (posljedica anoksičnih uvjeta u tlu). Mangrove posjeduju mehanizme konzervacije hranjivih tvari. U područjima gdje je razvoj mangrova limitiran fosforom vrsta *Rhizophora mangle* razvija krute, dugoživu i listove, sklerofile što je vjerojatno adaptacija koja omogućuje konzervaciju hranjivih tvari u oligotrofnim staništima. Također je ustanovljeno da fotosintetski aktivni, mladi i listovi sadrže znatno više koncentracije hranjivih tvari od senescentnih listova. To je rezultat povlačenja hranjivih tvari iz listova koji stare u mladi i dijelove biljke prije njihova otpadanja (Soto, 1992).

5. REPRODUKTIVNE ADAPTACIJE

5.1 Viviparija

Nakon oprašivanja i oplodnje, nastale dijaspore mangrova rasprostranjuju se vodom. Upe atljiva osobina ve ine vrsta mangrova je produkcija neobi no velikih struktura za rasprostranjivanje. One se nazivaju propagulama. Ovaj termin se koristi jer ono što napušta roditeljsku biljku, kod ve ine mangrova, nije ni sjemenka ni plod, nego sijanac. Naime, nakon oplodnje, sjemenke se razvijaju u sijance na roditeljskoj biljci te su o njoj ovisni i do nekoliko mjeseci.

Uobi ajena reprodukcija biljaka rezultira razvojem sjemenke koja ne e odmah proklijati. Prva faza razvoja sjemenke uklju uje stani ne diobe, razvoj embrija i tkiva endosperma. Drugu fazu karakterizira prestanak stani nih dioba, dehidracija te ulazak sjemenke u dormanciju. Dormancija sjemenkama osigurava dodatno vrijeme za rasprostranjivanje, spre ava klijanje u nepovoljnim uvjetima, a sjemenke toleriraju dehidraciju. Apscizinska kiselina (ABA) poti e i održava dormanciju, bitna uloga joj je poticanje sinteze proteina uklju enih u toleranciju isušivanja (Pevalek-Kozlina, 2003). Kod viviparnih vrsta mangrova u propagulama je prisutna znatno niža razina apscizinske kiseline nego u ostatku biljke. Kod vrste *Rhizophora mangle* razina apscizinske kiseline je u propaguli viša, ali je tkivo propagula neosjetljivo na taj biljni hormon. Dakle, propagula ne dehidrira, ne postaje dormantna, stani ne diobe i sinteza DNA se nastavlja te se produžuje embrionska os i pove avaju kotiledoni. Me utim, korjen i se ne razvija dok se propagula nalazi na roditeljskoj biljci. Kada propagula napusti roditeljsku biljku, nije dormantna, niti može podnijeti isušivanje. Budu i da mangrove dolaze u tropskom pojasu gdje su uvjeti relativno stalni kroz godinu, te voda nije limitiraju i faktor, produkcija dormantnih sjemenki koje podnose isušivanje nije prednost (Hogarth, 2007).

Viviparija je naizraženija kod vrsta roda *Rhizophora* (Sl. 9.). Nakon fertilizacije razvija se embrio koji nastavlja s rastom. Hipokotil se produžuje i naposljetku probija perikarp ploda te se razvije u vretenastu strukturu. Sijanac po inje aktivno fotosintetizirati još dok se nalazi na maj inskoj biljci, koja mu osigurava vodu i hranjive tvari, ali i dio ugljikohidrata. Tkivo sijanca sadrži niske razine soli. Sijanac ostaje na roditeljskoj biljci i do šest mjeseci. Kod vrste *Rhizophora mangle* dostiže duljinu od 20 do 25 cm, a kod vrste *Rhizophora mucronata*, iz JI Azije, na roditeljskoj biljci uo eni su sijanci dugi i do 1 m. Naposljetku, sijanci padaju na tlo ili u vodu te zapo inju samostalan život (Hogarth, 2007).



Slika 9. : Propaguli vrste *Rhizophora mangle* (www.selby.org)

Rodovi *Aegiceras* i *Avicennia* imaju sličan način reprodukcije koji se naziva kriptoviviparija. I u ovom slučaju embrio nastavlja rasti na roditeljskoj biljci, ali hipokotil ne probija perikarp ploda, nego ostaje skriven (Hogarth, 2007).

Stopa preživljavanja ve ih sijanaca viviparnih vrsta je viša te je o to da je velika prednost. Ve i sijanci se brže potonuti te ih more ne e odnijeti predaleko. Time se povećava vjerojatnost njihovog zakorjenjivanja na povoljnom području, u kojem vladaju slični okolišni uvjeti kao na mjestu s kojeg su potekli, a istovremeno se izbjegava njihovo zakorjenjivanje u sjeni roditeljskih biljaka. Općenito, zakorjenjivanje propagula je brže na mjestima koja su dobro osvijetljena. Na zasjenjenim mjestima propagule se sporije zakorjenjuju, a to ostavlja mogućnost da ih plima još jednom ponese, a morske struje odnesu na povoljniji položaj. Zakorjenjivanje, respiracija i rast propagula, u početku su mogu i zbog zaliha škroba pa u samom početku, sijanci nisu ovisni o vlastitoj fotosintetskoj aktivnosti (Hogarth, 2007).

Viviparija i kriptoviviparija predstavljaju veliko ulaganje roditeljskih biljaka u potomstvo, tj. u održanje i širenje vrste. Međutim, biljke u određenom mjeri mogu modulirati tu investiciju. Viviparija se može spriječiti tako da biljka ograniči opskrbu embrija vodom. Tada turgor nije dovoljno visok da bi podržao rast stanica. Također, povećanje razine abscizinske kiseline u embriju može trajno inhibirati ili odgoditi vivipariju (Hogarth, 2007).

5.2 Rasprostranjivanje

Jedinica rasprostranjivanja mangrova može biti sjemenka (*Excoecaria*), plod s jednom ili više sjemenki (*Cynometra*, *Sonneratia*, *Xylocarpus*) ili sijanci viviparnih i kriptoviviparnih vrsta (*Avicennia*, *Aegiceras*, *Rhizophora*, *Ceriops*, *Bruguiera*). Značajka svih propagula je sposobnost plutanja, što je prilagodba na rasprostranjivanje vodom (hidrohorija). Kod različitih vrsta, različiti dijelovi propagula su specijalizirani da cijeloj strukturi omoguće plutanje: radikula u rodu *Rhizophora*, perikarp i kotiledoni u rodu *Avicennia*, kotiledone uroda *Pelliciera*, sjemenka lupina u rodu *Sonneratia* itd. (Saenger, 2002).

Rasprostranjivanje omogućuje da se propagule ne zakorijene u sjeni roditeljskih biljaka, nego ih more odnosi dalje. Naposljetku propagule gube sposobnost plutanja, tonu, te razvijaju korijen, a plima ih nanosi na obalu. Uostrotako je da salinitet igra ulogu u rasprostranjivanju. Kod nekoliko vrsta mangrova zabilježeno je da propagule dulje zadržavaju sposobnost plutanja u vodama nepovoljnog saliniteta. Propagule roda *Avicennia* teže i period zadržati perikarp, koji im omogućuje plutanje, te se prije potonuti u braki nego u vodi preniskog ili previsokog saliniteta. Ova prilagodba omogućuje zakorijenjivanje u povoljnijoj okolini s obzirom na salinitet (Hogarth, 2007.).

6. LITERATURA

Feller, I.; Sitnik, M. (1996): Mangrove Ecology: A Manual for a Field Course. Smithsonian Institution, Washington DC, str. 2-8, 36-38

Hogarth, P. (2007): The Biology of Mangroves and Seagrasses. Oxford University Press Inc., New York, str. 30-36

Pevalek-Kozlina, B.(2003): Fiziologija bilja. Profil International, Zagreb, str. 399, 516-519

Saenger, P. (2002) : Mangrove Ecology, Silviculture and Conservation. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, str. 57-62, 91

Soto, R. (1992): Nutrient concentration and retranslocation in coastal vegetation and mangroves from the Pacific coast of Costa Rica. *Brenesia*, **37** : 33-50

Tomlinson, P. B. (1986) : The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, Cambridge, str. 30-36

7. SAŽETAK

Šume mangrova uključuju različite drveće i grmove tolerantne na visoke koncentracije soli. Pojam mangrove se ne odnosi na specifičnu taksonomsku kategoriju, nego uključuje vrste koje su prilagođene životu na vlažnom, slanom staništu, gdje su izložene periodičnom poplavljanju. Takve šume nalazimo uglavnom između 30 stupnjeva sjeverno i 30 stupnjeva južno od ekvatora u zaštićenim područjima s velikom količinom padalina. Mangrove su najobilnije razvijene na obalama Azije, zatim Afrike i Južne Amerike. Šume mangrova prekrivaju površinu od oko 150 000 km², od toga 41% otpada na četiri zemlje (Indonezija, Brazil, Nigerija i Australija). Iako u šumama mangrova dolazi velik broj biljnih vrsta, samo se oko 54 vrste, iz 16 porodica, smatraju „pravi“ mangrove vrstama, koje rijetko dolaze izvan staništa mangrova. Takve vrste se uspješno nose s uvjetima koji vladaju u zoni djelovanja plime i oseke. Posjeduju fiziološke adaptacije zbog kojih nadilaze probleme poput anoksije, visokog saliniteta i čestog poplavljanja. Svaka vrsta ima vlastitu kombinaciju rješenja što rezultira i u zonaciji pojedinih vrsta mangrova na nekim obalama.

Šume mangrova su visokoproduktivni, ekološki vrlo značajni sustavi. Mangrove štite obalna područja od razornih vjetrova i uragana, jakih valova i poplavljanja. Također, pomažu u sprečavanju erozije jer stabiliziraju sediment svojim opsežnim i zamršenim korijenjem, održavaju kakvoću i prozirnost vode. Šume mangrova su jedan od najugroženijih tropskih ekosistema. Više od 35% svjetskih mangrova je uništeno. Ta brojka je još veća, oko 50%, u zemljama kao što su Indija, Filipini i Vijetnam. Od velike je važnosti zaštita staništa mangrova jer je pritisak brzog razvoja u obalnim područjima sve veći.

8. SUMMARY

Mangrove forests consist of diverse, salt-tolerant tree and other plant species, ranging from small shrubs to tall trees. The term mangrove does not refer to a specific taxonomic group of species, but all are adapted to living in wet soil, saline habitat, and periodic tidal submergence. These forests are found between 30 degrees north and 30 degrees south of the equator, in sheltered, inter-tidal areas that receive a high annual rainfall. The most extensive area of mangroves is found in Asia, followed by Africa and South America. The total mangrove area is around 150 000 km². Four countries (Indonesia, Brazil, Nigeria, and Australia) account for about 41% percent of all mangroves. Although a wide variety of plant species are found in mangrove forests, only some 54 species belonging to 16 families are recognized as "true mangroves" - species which are rarely found outside mangrove habitats. Plants in mangals are diverse but all are able to exploit their habitat (the intertidal zone) by developing physiological adaptations to overcome the problems of anoxsia, high salinity and frequent tidal inundation. Each species has its own solutions to these problems, this may be the primary reason why, on some shorelines, mangrove tree species show distinct zonation. Mangrove forests are highly productive, ecologically important systems. Mangroves protect shorelines from damaging storm and hurricane winds, waves, and flooding. Mangroves also help prevent erosion by stabilizing sediments with their tangled root systems, and they maintain water quality and clarity. Mangrove forests are one of the world's most threatened tropical ecosystems. More than 35% of the world's mangroves are already gone. The figure is as high as 50% in countries such as India, the Philippines, and Vietnam. Due to the increasing pressure from rapidly expanding development along the coasts, it is critical that mangrove habitats are protected from further destruction.