

O PEWNEJ CHARAKTERYSTYCZNEJ WŁAŚCIWOŚCI SUKULENTÓW

Janusz Kowalik

Streszczenie: Przedstawiona została tu charakterystyka kwasowego metabolizmu węgla (CAM) – modelu fotosyntezy wykazywanej prawdopodobnie przez wszystkie rośliny sukulentyczne.

Można powiedzieć, że cechy kaktusów, te najbardziej widoczne, które sprawiają, że rośliny te cieszą się tak dużym zainteresowaniem wśród kolekcjonerów – ciernie, włosy, areole, zebra, ciekawe kształty, zostały nadane kaktusom przez naturę niejako w nagrodę za to, że te potrafiły się przystosować do często ekstremalnych warunków klimatycznych. Jednym z przystosowań, które nie są widoczne gołym okiem, jest specyficzny cykl fotosyntezy, jaki te rośliny wykształciły, zwany w skrócie CAM

Fotosynteza to bardzo złożony proces składający się z wielu reakcji, w których bierze udział wiele związków. Jak wszyscy wiemy, rośliny zielone, posiadające chlorofil, do pomyślnego rozwoju potrzebują słońca, wody, powietrza i składników pokarmowych. Większości czytelnikom chyba również znana jest ogólna, sumaryczna reakcja całego procesu fotosyntezy.



w której to dwutlenek węgla jest zamieniany na materiał roślinny. Znamy jednak trzy metody, za pomocą których rośliny wiążą dwutlenek węgla z powietrza:

- 1 metoda C_3 zwana cyklem Calvina-Bensona,
- 2 metoda C_4
- 3 CAM (ang. Crassulacean acid metabolism) – kwasowy metabolizm węgla

Nas interesować tu będzie ta ostatnia. Żeby jednak poznać istotę CAM, należy się zaznajomić również w ogólnym zarysie z pierwszymi dwiema metodami.

Mechanizm C_3 odkryli niezależnie od siebie Benson i Calvin. W fotosyntezie możemy wyróżnić dwie fazy: jasną i ciemną. Faza jasna przebiega w obecności energii słonecznej, która jest wtedy zamieniana na energię chemiczną i gromadzona przez pewne związki, określane mianem ATP i NADPH. Energia ta zostaje następnie wykorzystana w reakcjach fazy ciemnej, niezależnej od obecności energii słonecznej. W fazie ciemnej dwutlenek węgla zostaje związany z cukrem zwanym rybulozo-1,5-bisfosforan (RuBP) obecnym w chloroplastach (struktury komórek posiadające chlorofil i odpowiedzialne ze fotosyntezę – przyp. red.), który jest katalizatorem całego procesu. Powstaje wtedy związek o 3 atomach węgla w cząsteczce (stąd nazwa C_3), kwas 3-fosfoglicerynowy (phosphoglyc-

eric acid - PGA), którego część w dalszych przemianach się z powrotem przekształca w RuBP, a druga część jest w trakcie następnych reakcji przekształcana w związki budulcowe rośliny, przede wszystkim sacharozę i skrobię. Mechanizm C_3 wykazują rośliny, które posiadają chloroplasty w warstwach komórek przy powierzchni epidermy, bo tam właśnie zachodzi fotosynteza C_3 .

Do lat sześćdziesiątych sądzono, że mechanizm C_3 występuje u wszystkich roślin zielonych. Wtedy to odkryto, że u niektórych roślin w pierwszym etapie powstaje związek nie trójwęglowy, ale czterowęglowy – kwas szczawioctowy (oxaloacetic acid - OAA), co dało początek odkryciu mechanizmu C_4 . Ten mechanizm występuje u roślin, u których chloroplasty występują w wewnętrznych warstwach komórek (te warstwy to tzw. pochwa okołowiązkowa). W tych wewnętrznych warstwach zachodzą te same reakcje co w procesie typu C_3 , natomiast w warstwie zewnętrznej (mezofil), CO_2 jest, przy udziale światła, przyłączany do fosfoenolopirogronianu (PEP), dając w wyniku właśnie czterowęglowy OAA, który następnie ulega przekształceniu w inny 4-węglowy kwas dikarboksylowy, w zależności od gatunku rośliny: jabłkowy lub asparaginowy. Następnie przechodzą one do warstwy wewnętrznej i pod wpływem chloroplastów uwalniają CO_2 (powstają też inne związki, odtwarza się również PEP, który z powrotem jest transportowany do zewnętrznej warstwy komórek). To wydzielone CO_2 powiela następnie opisany już model C_3 . W mechanizmie C_4 mamy więc schemat rozdzielony na dwa etapy, przy czym każdy z tych etapów zachodzi w innej części rośliny.

Warto wiedzieć, że proces C_4 jest bardziej wydajny niż C_3 - w C_3 częściowo odtwarza się CO_2 , powstając w wyniku reakcji pobranego tlenu z PGA, który jest dalej wydalany z rośliny (tzw. proces fiorespiracji). W C_4 natomiast cały pobrany węgiel jest zagospodarowany przez roślinę, ponieważ produkcja CO_2 zachodzi w wewnętrznych warstwach, gdzie nie dociera tlen z atmosfery i nie występuje fiorespiracja. W procesie C_4 występują również mniejsze straty wody poprzez transpirację (parowanie) – to wynik tego, że pobieranie CO_2 zachodzi przy mniejszym otwarciu stomat (t.j. aparatów szparkowych w epidermie). Jednak jednocześnie C_4 wymaga więcej energii słonecznej niż C_3 – czyli przy niższym natężeniu światła korzystniejszy jest proces C_3 . Jak się nietrudno domyślić, C_4 jest bardziej odpowiednie dla roślin z bardziej gorących klimatów (wykazują go m.in. czcina cukrowa, kukurydza).

Przejdźmy teraz do fotosyntezy typu CAM (ang. Crassulacean Acid Metabolism), zwanej po polsku

kwasowym metabolizmem węgla. Jest to w gruncie rzeczy schemat podobny do schematu C_4 , który się opiera na tych samych reakcjach i zachodzi w tych samych dwóch etapach. Jednak oba etapy (C_4 i C_3) zamiast być rozdzielone przestrzennie, są rozdzielone w czasie. Etap C_4 całego procesu odbywa się w nocy. Dopiero wtedy roślina otwiera swoje aparaty szparkowe – pory w epidermie zwane stomatami, i za ich pomocą pobiera CO_2 , który jest zużywany do produkcji OAA, który to następnie jest zamieniany na czterowęglowy kwas jabłkowy (dokładniej - jabłczan). W tej postaci produkt jest magazynowany w częściach bardzo pojemnych sukulentowych komórek – zwanych wakuolami. Z kolei za dnia ma miejsce kolejny etap, C_3 .

Oczywiście taki model fotosyntezy bardzo dobrze służy sukulantom. Dzięki pojemnym komórkom sukulenty mają przede wszystkim miejsce na magazynowanie kwasów. Dodatkowo etap C_4 odbywa się to w nocy, gdy temperatury są niższe, więc i straty wody przez parowanie są niewielkie. Prowadzi to z jednej strony do tego, że wskaźnik zdolności fotosyntetycznej w stosunku do ilości jednocześnie traconej przy tym wody jest w tym procesie bardzo korzystny. Ona to, że w przeliczeniu na tę samą ilość pobranego CO_2 , metoda pierwsza wymaga zużycia przez roślinę najwięcej wody, metoda CAM najmniej. CAM jest więc metodą najefektywniejszą. Jednakże z drugiej strony, ponieważ odbywa się ona w nocy, fotosynteza zachodzi wolniej niż wtedy gdyby odbywała się w dzień i pory byłyby w pełni otwarte. Kaktusy i sukulenty mają więc mniejsze zdolności asymilacyjne niż inne rośliny. W uproszczeniu rzecz biorąc, kaktusy i sukulenty rosną wydajnie, czyli pobierają dużo energii słonecznej, a tracą przy tym mało wody, ale wolno. Wyżej wymieniony wysoki wskaźnik ma olbrzymie znaczenie dla przetrwania tych roślin w gorących i suchych środowiskach, bo samo przetrwanie w ekstremalnym środowisku jest dla rośliny ważniejsze niż szybki wzrost.

Na wolniejszy wzrost sukulentów wpływ ma również ograniczona transpiracja (parowanie). U roślin wykazujących C_3 , parowanie wody przez otwory szparkowe wysysa roślinę z wody. To z kolei powoduje zasysanie przez korzenie wody wraz z solami mineralnymi z gleby – tworzy się ciąg ssący wzdłuż rośliny. Z kolei jeśli aparaty szparkowe u sukulentów są zamknięte, to parowania wody nie ma, wobec czego zasysanie przez roślinę wody z gleby ulega zwolnieniu albo zablokowaniu, zatem i pobór z gleby składników pokarmowych, zachodzi w sumie wolniej. Pobór wody jest też oczywiście regulowany jeszcze innymi czynnikami, głównie wzajemnym stosunkiem stężeń soli w roślinie i glebie.

Ponieważ CAM to modyfikacja C_4 to podobnie jak w wypadku C_4 proces jest energochłonny – innymi słowy tym wydajniejszy im większa pada ilość energii słonecznej, czyli również i z tego powodu jest odpowiedni dla kaktusów i sukulentów, z reguły żyjących na obszarach o dużym nasłonecznieniu.

A jak wygląda rzecz z kaktusami epifitycznymi żyjącymi w lasach tropikalnych? Otóż one również wykazują model CAM, gdyż też rosną w miejscach wykazujących deficyt wody – na konarach drzew. Kaktusy tu otrzymują mniej światła, jednak mimo, że CAM jest ogólnie korzystny akurat przy dużej operacji słonecznej, to dla różnych roślin różne jest zapotrzebowanie na ilość światła do tego aby proces był dla nich optymalny – w przypadku kaktusów epifitycznych to zapotrzebowanie jest mniejsze.

Wydaje się, że prawie wszystkie sukulenty, za wyjątkiem sukulentów korzeniowych, wykazują, albo mogą potencjalnie wykazywać CAM (pozbawione chlorofilu bulwy tych ostatnich, oczywiście nie biorą udziału w fotosyntezie). Co więcej, również tillandsie, nie będące w zasadzie sukulentami, również wykazują CAM. Podobnie niektóre inne rośliny żyjące w wigotnych lasach przy stosunkowo małej ilości dochodzącego światła, np. *Aechmea magdalenae*, *Ananas comosus* i *Bromelia plumieri* – rośliny te po prostu bardzo efektywnie wykorzystując krótkie okresy intensywniejszego naświetlenia do fotosyntezy CAM – ich największy wzrost przypada na okresy suche.

Z drugiej strony niektóre sukulenty mogą też wykazywać zarówno model C_3 jak i CAM – przykładem jest już dawno pod tym względem zbadane *Mesembryanthemum crystallinum*, posiadające sukulencyjne liście i wykazujące w swoim środowisku naturalnym C_3 . Ten gatunek może jednak przejść do metody CAM przy zwiększonym zasoleniu podłoża! Podobnie jest z niektórymi *Kalanchoe*. Istnieją więc gatunki, które mogą zmieniać swój model fotosyntezy, zwykle to przejście od jednego do drugiego modelu jest wywołane zmianą wilgotności ewentualnie temperatury. Kolejne potwierdzone badaniami przypadki to: *Clusia minor*, *Portulacaria afra*, *Agave deserti*. Trzeba zaznaczyć jednak, że chodzi tu o przejście CAM/ C_3 bo przejścia CAM/ C_4 nie występują (znany wyjątek jest *Portulaca oleracea*).

Jak się nietrudno domyślić, sukulenty posiadające np. niesukulencyjne liście i sukulencyjne łodygi mogą wykazywać zarówno C_3 jak i CAM (np. niektóre euforbie).

Warto jeszcze zaznaczyć, że podczas największych upałów i wysokich temperatur przez całą dobę, aparaty szparkowe są zamknięte także i w nocy – fotosynteza wtedy praktycznie nie zachodzi wca-

le, a w roślinie odbywają się tylko te procesy życiowe, które podtrzymują ją przy życiu – odpowiada to jak wiemy letniemu spoczynkowi naszych roślin.

Ciekawostka – CAM wykazują też niektóre rośliny wodne – obecnie znamy pięć rodzajów, u których to stwierdzono: *Isoetes*, *Sagittaria*, *Vallisneria*, *Crassula* i *Littorella*. Ich CAM wynika oczywiście nie z braku wody w ich środowisku, ale z ograniczonej ilości węgla (CAM jest również efektywny pod względem gospodarki węglem) – tak się wyjaśnia przyczynę jego zaadoptowania przez te rośliny.

Warto się teraz zastanowić, w jaki sposób poznanie istoty CAM może pomóc w uprawie kaktusów i sukulentów. Żadnych większych badań ilościowych nie ma, pozostają nam jedynie rozważania o charakterze ogólnym, ale na pewno uprawa dostosowana do tego wyspecjalizowanego cyklu pomoże kaktusom.

1. Przede wszystkim nocne temperatury. Dla każdego sukulenta inna jest temperatura dla optymalnej ilości zmagazynowanego jabłczanu. Z obniżeniem temperatury w nocy rośnie wydajność CAM bo mniejsza jest wtedy respiracja i rośnie ilość jabłczanu. Oczywiście rośnie do pewnej dolnej granicy, po przekroczeniu której CAM maleje. Równie ważne jest duże nasłonecznienie w dzień, ponieważ zgodnie z tym jak już podałem, cały proces wymaga dużo energii. Badania wskazują to, czego należało się spodziewać, czyli że im większe jest nasłonecznienie w dzień tym większa ilość przetworzonego CO₂. Zatem w kolekcji powinno się zapewnić w miarę możliwości duże różnice temperatur dziennych i nocnych. To m.in. te różnice są odpowiedzialne za to, że kaktusy rosną wiosną i na jesieni, a nie w środku lata.

Wydaje się więc, że na zastopowanie wzrostu kaktusów w lecie ma większy wpływ wysoka temperatura nocna, niż dzienna – jeśli temperatura nocna jest zbyt duża, to również w nocy stomaty pozostają zamknięte. Czyli chłodzenie szklarni nocami jest równie ważne, a nawet ważniejsze niż chłodzenie za dnia. Przykładem mogą tu być kaktusy górskie, np. parodie, rebucje, lobiwie, u których okres letniego spoczynku wydaje się być bardziej restrykcyjnieznaczony niż u kaktusów nizinnych – większe jest tu prawdopodobieństwo zniszczenia rośliny podczas nawadniania w okresie spoczynku. W górach nocne temperatury są niższe niż na nizinach, wobec czego nasze gorące, letnie noce są dla górskich kaktusów znacznie powyżej normy. Przy zamkniętych w nocy stomatach ciąg wodny w roślinie jest zatrzymany, więc korzenie zamiast pobierać wodę – gniją. Z kolei dla kaktusów nizinnych optymalne nocne temperatury dla CAM są wyższe niż dla kaktusów górskich. Znajduje to swoje potwierdzenie w tym, że

okresy spoczynku kaktusów nizinnych są krótsze niż u górskich (często może ich tu wcale nie być, gdy rośliny są na zewnątrz, a nie w szklarni). Porównajmy: z jednej strony górskie parodie i lobiwie, z drugiej ich nizinne odpowiedniki, notokaktusy i echinopsisy – podlewanie tych pierwszych w środku lata skończy się dla nas szybką utratą roślin, tych drugich – raczej nie, albo przynajmniej nie tak szybko. .

2. Nie ma nigdzie zebranych danych dotyczących nocnych temperatur optymalnego przebiegu CAM dla poszczególnych grup kaktusów i sukulentów, ale można się ich domyślać, bo są one na pewno zbieżne z warunkami panującymi w naturze, a te można w dobie internetu łatwo pozyskać. W literaturze znalazłem tylko nieliczne takie temperatury.

3. Być może znaczenie ma też długość trwania zaciemnienia i krótkie noce sukulentom nie służą. Z badań Klugego i Tinga (1978) można się dowiedzieć, że po przebadaniu dwóch gatunków *Kalanchoe*, jeden zaczął wykazywać znaczne zwiększenie pochłaniania CO₂ dopiero wtedy, gdy zaczęły nastawać krótkie dni. U drugiego gatunku tego nie stwierdzono. Otwiera się tu pole do badań.

4. Warto też zwrócić uwagę na wilgotność powietrza w nocy – ogranicza ona transpirację w czasie, kiedy są otwarte stomaty, dlatego staram się w miarę wolnego czasu zraszać rośliny nocą, a nie wczesnym rankiem, jak zaleca popularna literatura.

5. Należy dołożyć wszelkich starań, by stomaty kaktusów i sukulentów mogły bez przeszkód wypełniać swoje funkcje. Należy zatem usuwać kurz z naskórka spryskując rośliny mięką wodą. Niewskazane jest dodawanie do wody przeznaczonej do spryskiwania takich samych dawek nawozu, jak przy nawożeniu doglebowym, bo pory zostaną wtedy zatkane przez wykrystalizowane sole. Ja dodaję przy spryskiwaniu mniej niż ¼ dawki doglebowej. Nie wolno też spryskiwać sukulentów twardą wodą, zawierającą zatykające pory węglany.

CAM to dziś jeszcze dużo pytań bez odpowiedzi ale badania są prowadzone i z czasem nasza wiedza będzie się zwiększać, a z pewnością będzie wzrastać praktyczne i komercyjne znaczenie badań nad CAM.

Wybrana literatura:

- BLACK, C. C. & OSMOND, C B. 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'working the night shift'. *Photosynthesis Research* 76: 329–341. Kluwer Academic Publishers.
- KLUGE, M & TING, I P. 1978. *Crassulacean acid metabolism: analysis of an ecological adaptation*. Berlin: Springer-Verlag, 1978.
- SKILLMAN, J.B., GARCIA, M., WINTER, K. 1999. Whole-plant consequences of Crassulacean Acid Metabolism for a tropical forest understory plant. *Ecology*: Vol. 80, No. 5, pp. 1584–1593.