KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 64 2015
Numer 3 (308)
Strony 485–499

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

RENATA BĄCZEK-KWINTA

Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolniczo-Ekonomiczny
Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie
Podłużna 3, 30-239 Kraków
E-mail: rrbaczek@cyf-kr.edu.pl

KORZENIE-SZCZOTKI, LIŚCIE NA BACZNOŚĆ, ECHOLOKACJA – JAK SZCZEGÓŁY BUDOWY ZEWNĘTRZNEJ POZWALAJĄ ROŚLINOM NA DOSTOSOWANIE SIĘ DO ŚRODOWISKA

WPROWADZENIE

W przeciwieństwie do ludzi i większości zwierząt, rośliny nie mogą się przemieszczać, a tym samym, zmieniać warunków życia. Aby przeżyć, dostosowują do nich swoją morfologię, anatomię i fizjologię. Przystosowują się zatem do środowiska, a poprzez swoją obecność to środowisko modyfikują. Umożliwiają im to liczne mechanizmy adaptacyjne, rozpoczynające się od ekspresji określonych genów. Konsekwencją są zmiany w przebiegu kluczowych procesów życiowych, prowadzące do zmian w budowie. Jeżeli takie zmiany zostają ewolucyjnie utrwalone, pozwalają roślinom danego gatunku na zasiedlanie określonych nisz ekologicznych.

Rozważając mechanizmy adaptacyjne roślin musimy mieć na uwadze ich sposób odżywiania. Każdy z nas pozyskuje węgiel i azot potrzebny mu do budowy związków organicznych (tworzących kości, mięśnie i nerwy) w sposób heterotroficzny, czyli poprzez zjedzenie innego organizmu. Roślinom do budowy łodyg, korzeni, liści i organów służących rozmnażaniu muszą wystarczyć światło, woda i dwutlenek węgla. Wraz z wodą pobierają różne pierwiastki, jak azot potrzebny np. do budowy białek. Asymilacja światła pozwala na wytworzenie energii umożliwiającej przetworzenie dwutlenku węgla i wody na cukier. Cukry zostają wykorzystane jako paliwo, ale także jako szkielet węglowy do wytworzenia np. wspomnianych już białek. W fazie jasnej fotosyntezy uwalniany jest tlen, dzięki któremu istnieje życie na całej planecie. Z kolei pochłanianie CO_2 w fazie ciemnej fotosyntezy pozbawia atmosferę nadmiaru tego gazu (czemu w obecnych czasach przypisuje się coraz większe znaczenie). Światło bywa jednak groźne, gdy jest zbyt silne, a za słabe nie tylko nie wystarcza do uruchomienia fotosyntetycznej fabryki, ale może zwiększyć zagrożenie roślin chorobami bakteryjnymi i grzybowymi.

Pierwsze rośliny, jakie pojawiły się na ziemi, były organizmami wodnymi, i właśnie dlatego woda może zająć nawet 90% masy rośliny, czyli więcej niż w przypadku masy człowieka. Woda jest niezbędna w fotosyntezie, ale i do utrzymania kształtu organów roślinnych, a ciągły jej przepływ w roślinie zakończony transpiracją jest jednym z podstawowych procesów życiowych. Jednak przy nadmiarze wody rośliny więdną, tak jakby jej nie było, i giną. Z drugiej strony, istnieje wiele gatunków roślin wodnych (hydrofitów), ale także gatunków zaadaptowanych do życia w skrajnie suchych warunkach. Gleby nie zawsze obfitują w podstawowe makroelementy, a siedliska górskie wymagają przystosowań do mrozu, suszy i niedoboru pierwiastków oraz nadmiaru promieniowania UV. Z kolei tworzenie nasion wymagało

Słowa kluczowe: adaptacja, makropierwiastki, rośliny inwazyjne, stres środowiskowy, zapylenie

wykształcenia mechanizmów służących do określonego sposobu ich rozsiewania.

Warto spróbować odpowiedzieć na pytanie: w jaki sposób utrwalone i indukowane cechy roślin mogą sprzyjać określonym gatunkom i grupom roślin? Jaki udział w tworzeniu szaty roślinnej mają globalne czynniki klimatyczne i cywilizacyjne? Odmienny wygląd znanej rośliny będzie pierwszą informacją o zmianach zachodzących w lokalnym środowisku zarówno dla bystrego, przypadkowego obserwatora, jak i dla biologa. Podobnie, pojawianie się roślin innych niż dotychczas.

ROŚLINNOŚĆ WODNA I TERENÓW PODMOKŁYCH

Obserwacja okolic zbiorników wodnych, poparta bardziej fachową ekologiczną oceną, pozwala na określenie relacji między poszczególnymi grupami roślinności (MIKULSKI 1982, CWENER i SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2012). Tak więc, przy brzegu rosną rośliny częściowo wynurzone, czyli ziemnowodne i bagienne, zwane helofitami (niektóre turzyce, pałka wodna czy tatarak). Dalej spotkamy rośliny o liściach pływających. W naszej strefie klimatycznej będzie to lilia wodna, a w tropikach, wiktoria królewska (*Victoria amazonia*) o owalnych liściach, o średnicy do 4 metrów, mogących utrzymać siedzące dziecko. W otwartej wodzie występują rośliny zanurzone, np. moczarka kanadyjska (*Elodea canadensis*). W podmokłej glebie wody jest pod dostatkiem, ale tlenu mało, a jego dyfuzja wodzie jest ok. 100 razy wolniejsza niż w powietrzu (ARMSTRONG 1979). Nic zatem dziwnego, że helofity i rośliny wodne (hydrofity) wykształciły różne przystosowania do życia w takich warunkach.

Łodygi helofitów, takich jak turzyce, są puste w środku, dzięki czemu tlen może migrować w dół do korzeni. Z kolei hydrofity mogą posiadać przestrzenie powietrzne w łodygach, co pozwala także na wynoszenie się liści na powierzchnię. Ogonki liściowe bywają niekiedy bardzo długie, a liście duże. Można to zaobserwować u marsylii czterolistnej (*Marsilea quadrifolia*), która przypomina koniczynę, ale należy do paproci różnozarodnikowych (Ryc. 1). Jej formy emersyjne (nadwodne) i rosnące w płytkiej wodzie mają ogonki o długości 5–15 cm, a blaszki liściowe tworzą wielopoziomowy układ. W głębokiej wodzie długość ogonków liściowych może sięgać nawet 140 cm, a więc należałoby je nazwać ogonami, choć nie jest to termin botaniczny. Także blaszki liściowe mogą być znacznie (nawet trzykrotnie) większe niż u roślin emersyjnych (WOŁK 2009). Duże, pływające po powierzchni wody liście są odpowiednie do prowadzenia wydajnej fotosyntezy, zwłaszcza że chlorofil gromadzony jest w górnej części liścia, gdzie docierają promienie słoneczne. Zmieniają się nawet funkcje korzeni; zamiast pobierać wodę przez włośniki, działają tylko jako kotwica. Aby jednak funkcjonować, muszą prowadzić oddychanie, dlatego wykształca się w nich miękisz powietrzny (aerenchyma), czyli system kanałów wentylacyjnych, którymi gazy mogą się swobodnie przemieszczać (HEJNOWICZ 2002).

Niezwykle interesujące i widowiskowe są lasy namorzynowe występujące w strefie międzyzwrotnikowej. Rosnące tam drzewa i krzewy wytworzyły mechanizmy dostosowawcze do nadmiaru wody i niedostatku tlenu, ale także zasolenia i ciągłego ruchu wody wywołanego falowaniem i pływami morskimi. Tak więc, rośliny wielu tamtejszych gatunków są stabilizowane przez korzenie podporowe, a wystające ponad powierzchnię wody korzenie oddechowe (pneumatofory), pobierają tlen atmosferyczny, który dzięki aerenchymie, miękiszowi powietrznemu o dużych przestworach międzykomórkowych, jest transportowany do części położonych

Ryc. 1. Wodna paproć marsylia czterolistna (*Marsilea quadrifolia,* z lewej) może wytwarzać ogonki liściowe o długości do 140 cm. Tu z salwinią pływającą (*Salvinia natans*) (fot. Waldemar Heise, Uniwersytet Jagielloński w Krakowie).

pod wodą czy warstwą mułu (ATTENBOROUGH 1984, HEJNOWICZ 2002).

Z kolei reofity, rośliny zaadaptowane do życia w rwącym nurcie rzeki, rozwijają mocny i rozgałęziony system korzeniowy. Ciekawe są też przystosowania liści. Onowodek madagaskarski (*Aponogeton madagascariensis*), należący do rzędu żabieńcowców, ma ażurowe liście zbudowane z siatki wiązek przewodzących (nerwów) otoczonych niewielką ilością miękiszu (VAN BRUGGEN 1985). Przepływ wody przez taki liść jest zatem ułatwiony, a niespotykana u innych roślin budowa onowodka powoduje, że jest on bardzo lubiany przez akwarystów.

ROŚLINY ZALEWANE

Ryc. 2. Po przejściu powodzi w terenach nadrzecznych zamierają rośliny wrażliwe na zalewanie i pojawiają się nowe gatunki, na przykład rdest plamisty *(Polygonum persicaria),* jak na wałach wiślanych w centrum Krakowa w 2010 r. (fot. Renata Bączek-Kwinta).

Po przejściu powodzi w terenach nadrzecznych relacje w lokalnym środowisku drastycznie się zmieniają. Zamierają rośliny wrażliwe na zalewanie, pozostają nieliczne odporne, pojawiają się natomiast gatunki dotychczas nieobecne, naniesione z prądem wody, które w podtopionym terenie znajdują korzystne warunki dla wzrostu i rozwoju. Należy do nich rdest plamisty (*Polygonum persicaria*). Po przejściu fali powodziowej w 2010 r. można go było zobaczyć w wielu miejscach, np. na krakowskich wałach wiślanych pod Wawelem, choć w następnym roku został wyparty przez gatunki uprzednio tam występujące (obserwacja własna) (Ryc. 2).

Rośliny nienawykłe do podtapiania i zalewania mogą przetrwać, jeśli przyjmą strategię zbliżoną do tej, która jest wykorzystywana przez rośliny wodne. Może to być wytworzenie długich pędów i pionowe ustawienie liści (VOESENEK i współaut. 2006), ale też mechanizmy analogiczne do tych występujących w lasach namorzynowych. Pierwszy sposób, zwany hyponastią, prezentują gatunki z rodzaju *Rumex* (szczaw). By wynieść liście ponad powierzchnię wody, rośliny wydłużają zarówno ogonki liści, jak i ich blaszki. Liście stają się również cieńsze, dzięki czemu zintensyfikowany zostaje przepływ gazów między liściem a otaczającą wodą (MOMMER i VISSER 2005).

W drugim przypadku rośliny wytwarzają długie korzenie z aerenchymą, a ich ultrastruktura zapobiega ucieczce tlenu z tkanek do ryzosfery (czyli tzw. radialnej utracie tlenu, ang. radial water loss). Tlen jest natomiast przemieszczany do stożka wzrostu, zapewniając dalszy wzrost korzenia. Ta strategia nie zawsze jest przez rośliny wykorzystywana; niekiedy radialna utrata tlenu zostaje utrzymana, aby w środowisku korzeniowym mogły funkcjonować np. bakterie nitryfikacyjne zapewniające dostępność azotanów dla roślin (HOSSAIN i UDDIN 2011, BANACH i współaut. 2012). A zatem, nie tylko zmiany morfologiczne decydują o przetrwaniu rośliny, niezbędne są liczne zmiany fizjologiczne i biochemiczne. Dotyczy to również tolerancji etanolu powstającego podczas oddychania beztlenowego czy wewnętrznych modyfikacji tkanek liścia służących usprawnieniu fotosyntezy (VOESENEK i współaut. 2006).

PUSTYNIA I SIEDLISKA SUCHE

Rośliny pustynne muszą sprawnie pobierać wodę, utrzymać ją w swoich tkankach i ograniczyć jej ucieczkę w procesie transpiracji. Dlatego niektóre redukują liczbę liści. Li-

ście pojawiają się, gdy nadchodzi pora deszczowa, ale głównym organem fotosyntetyzującym jest łodyga. To w niej zgromadzona zostaje woda, natomiast liście wielu gatunków często przekształcają się w ciernie, które chronią łodygi przed zwierzętami roślinożernymi. To charakterystyczna budowa tzw. kaktusów kolumnowych, które można podzielić na trzy typy: kaktusy wielołodygowe, niekiedy o drzewiastym pokroju; grubołodygowe o jednym, dużym pędzie, i kaktusy typu *cholla*. W tym ostatnim przypadku łodygi składają się z połączonych kolejno cylindrycznych fragmentów, a pokrój ten można zaobserwować u różnych gatunków opuncji (WILLIAMS i współaut. 2014).

Wodę mogą gromadzić także liście, co znamy z takich przykładów jak drzewko szczęścia (*Crassula arborescens*), ale najbardziej spektakularnym przykładem są litopsy (*Lithops* sp.), z rodziny przypołudnikowatych (Aizoaceae), czyli tzw. żywe kamienie, których liście są zwinięte parami, a roślina do złudzenia przypomina kamień. Jest to jednak „kamień" wypełniony wodą, przystosowany do prowadzenia fotosyntezy w skrajnych warunkach świetlnych, wyposażony w fizjologiczno-biochemiczne mechanizmy ochronne wobec silnego, ale też, jak wykazały ostatnie badania, słabego światła (FIELD i współaut. 2013).

Powyższe przykłady zmian w budowie są przejawami sukulentności. Prócz tej morfologicznej adaptacji, wiele sukulentów ma też fizjologię odmienną od tej spotykanej u typowych roślin klimatu umiarkowanego. Jest to fotosynteza CAM (metabolizm kwasowy gruboszowatych; ang. crassulacean acid metabolism), w której dwutlenek węgla zostaje pobrany przez rośliny nie w ciągu dnia, lecz nocą. W dzień aparaty szparkowe są bowiem zamknięte, pozwalając roślinie zatrzymać wodę w mięsistych organach. Jednakże to w ciągu dnia do roślin dociera światło pozwalające na wytworzenie energii potrzebnej do przekształcenia CO_2 w cukier. Rozwiązaniem jest przejściowe zmagazynowanie CO_2 w postaci kwasów organicznych, stąd nazwa „metabolizm kwasowy".

Strategia przeciwstawna do sukulentności, czyli funkcjonowanie w postaci suchorośla (sklerofitu), wiąże się z maksymalnym, ale kontrolowanym metabolicznie odwodnieniem liści, i jest wspólną cechą wielu gatunków roślin z różnych grup systematycznych. Można to prześledzić na przykładzie jednego z widłaków, a mianowicie pochodzącej z Ameryki Północnej widliczki łuskowatej (*Selaginella lepidophylla*) (Ryc. 3). Ta fascynująca roślina, niepoprawnie zwana różą jerychońską, w warunkach suszy zwija wszystkie liście w postać suchego kłębka, otwierającego się po ulewnym deszczu. Podobną strategię stosują niektóre mszaki (KÜRSCHNER 2004), ale i reprezentanci roślin kwiatowych. Wśród tych drugich znanych jest wiele gatunków, w tym przedstawicielka rodziny kapustowatych (Brassicaceae), anastatika rezurekcyjna (*Anastatica hierochuntica*), spotykana na Saharze oraz na pustyniach Środkowego Wschodu i Ameryki Północnej. I właśnie ten przykład pozwala na przytoczenie określenia „rośliny rezurekcyjne", czyli zmartwychwstające, choć stan, w którym się one znajdują, nie jest śmiercią, ale anabiozą. W tej właśnie postaci rośliny mogą się przemieszczać; jako części nadziemne lub kwiatostany.

Rośliny niepustynne podczas wymuszonej suszy nie mają możliwości pogrubienia łodygi, ale mogą zwijać liście, co jest strategią krótkoterminową, lub zmniejszać ich powierzchnię, ograniczając w ten sposób powierzchnię parowania wody. Stwierdzono to m.in. u robinii akacjowej (*Robinia pseudoacacia*) sadzonej w suchych miejscach Europy w celu pozyskania materiału energetycznego (MANTOVANI i współaut. 2014). Ciekawe przystosowania do malejącej wilgotności wykazują paprocie, niedostosowane do siedlisk

Ryc. 3. Pochodzącej z Ameryki Północnej widliczka łuskowata *(Selaginella lepidophylla)*, zwana niepoprawnie różą jerychońską, w warunkach suszy zwija wszystkie liście w postać suchego kłębka (z prawej strony), otwierającego się po nawodnieniu (po deszczu, ale także umieszczona w zlewce z wodą) (fot. Renata Bączek-Kwinta).

suchych ze względu na swój cykl reprodukcyjny. Badania prowadzone na paprociach z południowoamerykańskich lasów położonych na wysokościach od 500 do ponad 3500 m n.p.m. wykazały, że w wyżej położonych partiach zwiększa się udział gatunków paprotników o niepodzielonych lub słabo podzielonych blaszkach liściowych. Taki pokrój liści pozwala zaoszczędzić pobraną wodę, co jest istotne ze względu na malejącą wraz z wysokością wilgotność powietrza (KLUGE i KESSLER 2007).

Niezwykle interesujące jest występowanie mszaków na obszarach pustynnych, na Pustyni Thar położonej w Indiach i Pakistanie, nad Morzem Martwym czy na Pustyni Mojave. Rzecz jasna nie można ich spotkać pośrodku pustyń, ale w przejściowo suchych dolinach (zwanych po arabsku *wadi,* a po polsku uedy, wadi lub wadisy). Uedy wypełniają się wodą w czasie pory deszczowej; woda gromadzi się też pod głazami, gdzie rośliny mogą wykorzystać cień i wilgoć. Także w klimacie umiarkowanym można spotkać mszaki w miejscach, które wydają się im nieprzyjazne, jak miejskie mury i betonowe obwałowania rzek. Akumulującym wilgoć i stabilizującym podłoże mszakom towarzyszą nieliczne paprotniki i rośliny nasienne, co pozwala na stworzenie specyficznego i stabilnego mikrosiedliska (KÜRSCHNER 2004, CHOYAL i SHARMA 2011). Mszaki zasiedlające okresowo zalewane doliny rzeczne są zwykle ukryte w piasku i uwidaczniają się po opadach. Jako ewolucyjnie stara grupa roślin nie posiadają korzeni, ale chwytniki (ryzoidy), często zróżnicowane na grube i stosunkowo długie makroryzoidy stabilizujące roślinę, oraz sieć płytko rozesłanych mikroryzoidów zaangażowanych w pobieranie wody. Towarzyszy temu wspomniany wcześniej kseromorfizm liści, które, podobnie jak u widliczki łuskowatej, mogą się zwijać i kurczyć (KÜRSCHNER 2004).

Rozbudowa systemu korzeniowego jest też strategią roślin nasiennych, choć kierunek tej rozbudowy zależy od siedliska, ale też od grupy roślin, u której został utrwalony ewolucyjnie (FORT i współaut. 2012). Zasiedlający piaszczyste nadmorskie wydmy mikołajek nadmorski (*Eryngium maritimum*) wytwarza korzenie o długości do 4 m (KRZYŚCIAK-KOSIŃSKA i KOSIŃSKI 2008). Z kolei trawy rosnące na stepach i murawach kserotermicznych tworzą płytki i gęsty system korzeniowy, pozwalający na wykorzystywanie wody opadowej, która wolno przesiąka do gleby przez dywanowo rozesłane części nadziemne (CWENER i SUDNIK-WÓJCIKOWSKA 2012). Płytkie, rozesłane korzenie mają też kaktusy, wykorzystując każdy skąpy opad deszczu (KING 2011).

Pokrój systemu korzeniowego znalazł się w kręgu zainteresowań hodowców pracujących nad zwiększoną odpornością roślin na niedobór wody (WASSON i współaut. 2012, FORT i współaut. 2012). Odporność ta jest szczególnie ważna nie tylko w krajach o suchym i gorącym klimacie, ale i w klimacie umiarkowanym, ze względu na globalne zmiany prowadzące do występowania susz. Stwierdzono, że głęboki system korzeniowy towarzyszył stosunkowo wysokiemu plonowaniu soi i ryżu (WASSON i współaut. 2012). W przypadku pszenicy wykazano nawet zależność kąta, pod jakim rośnie młody korzonek, a głębokością systemu korzeniowego, tak więc teoretycznie już na podstawie obserwacji kiełkowania można ocenić odporność genotypów pszenicy na suszę (MANSCHADI i współaut. 2008). Należy jednak pamiętać, że odporność rośliny związana z inwestycją w rozbudowany system korzeniowy może skutkować zahamowaniem wzrostu i rozwoju części nadziemnych. Tak więc, dla rośliny i dla rolnika odporność na suszę będzie oznaczać coś całkowicie odmiennego.

Susza nie musi też oznaczać braku wody, co brzmi paradoksalnie, ale bywa prawdziwe. W niektórych siedliskach wody jest pod dostatkiem, lecz staje się ona dla roślin niedostępna w przypadku działania niskiej temperatury (głównie mrozu, choć u niektórych gatunków także chłodu), ale także w terenach nadmorskich i innych siedliskach naturalnie zasolonych chlorkiem sodu, czy też po zastosowaniu soli drogowej lub nawozów mineralnych, ponieważ wszystkie te substancje silnie wiążą wodę siłami osmotycznymi. Ta tzw. susza fizjologiczna występuje też w terenach przemysłowych, na glebach skażonych metalami ciężkimi. Rośliny zaadaptowane do takich siedlisk wykorzystują przystosowania do suszy, choć oczywiście także te, które są przydatne do życia w jałowych glebach (o czym można przeczytać w podrozdziale poświęconym niedoborowi niektórych pierwiastków) i do bezpośredniej toksyczności metali. Tak więc rośliny biało kwitnącej lepnicy rozdętej (*Silene vulgaris*), pochodzące z hałd galmanowych powstałych po wydobyciu rud cynku, miały cienkie i płożące się pędy, o wąskich, znacznie mniejszych blaszkach liściowych niż rośliny tego samego gatunku pochodzące z miejsc niezanieczyszczonych.

Stwierdzono też obfite wytwarzanie włośników, zwiększające powierzchnię chłonną korzeni. O tym, że były to przystosowania do braku wody, świadczyła dobra kondycja roślin populacji hałdowej podczas doświadczalnie wywołanej suszy (WIERZBICKA 2002). Wydaje się, że taka strategia jest często stosowana przez rośliny należące do metalofitów, które mogą nie tylko przeżywać w skażonym metalami terenie, ale nawet gromadzić je w znacznych ilościach, jak czynią to hiperakumulatory (SERRANO i współaut. 2015). Rzecz jasna, wymaga to też adaptacji morfologicznych, fizjologicznych i biochemicznych.

Wskutek obecnych zmian klimatycznych, częstsze niż dotychczas susze mogą stać się problemem także w ekosystemach górskich, ale wiele gatunków posiada utrwalone mechanizmy adaptacyjne do suszy, takie jak głęboki system korzeniowy i mniejsze liście oraz przystosowania fizjologiczne (BROCK i GALEN 2005). Jednak susza występująca kilkakrotnie w sezonie wegetacyjnym lub w innym niż zazwyczaj terminie (np. wczesnowiosenna), może zmniejszać szansę przeżycia roślin górskich, np. niektórych gatunków traw, co może znacząco zmienić lokalną szatę roślinną i zwiększyć zagrożenie erozją (GRIFFIN i HOFFMANN 2012).

SKRAJNE WARUNKI ŚWIETLNE

Pustynia i góry to także adaptacja do silnego światła słonecznego, dlatego u wielu gatunków tych siedlisk jasny kutner liści odbija część światła, a same liście w godzinach południowych zwijają się, chroniąc równocześnie przed utratą wody. Interesujący jest też wzór liści, czyli zaprogramowany genetycznie ich układ na łodydze, często spiralny, dzięki czemu blaszki liściowe mogą się częściowo zacieniać (GIVNISH 1986). Niezwykle istotne są także adaptacje biochemiczne, przede wszystkim wytwarzanie barwników karotenoidowych w dużych ilościach, oraz różne typy fotosyntezy (HATCH 1992, TOLBERT 1997), m.in. wspomniany już wcześniej metabolizm CAM (RUNDEL i GIBSON 1996).

W przeciwieństwie do gatunków pustynnych, rośliny tropikalnych lasów deszczowych wody mają pod dostatkiem, walczą natomiast o zdobycie światła, dlatego drzewa rosną tam szybko i osiągają nawet 90 m wysokości, co oznacza poziom 36. piętra wieżowca. Eukaliptusy z Nowej Gwinei mogą urosnąć nawet 8 m w ciągu roku (KING 2011), ale rekord przyrostu dobowego należy rodziny Poaceae, czyli do traw, a konkretnie do licznego (ok. 1500 gatunków) plemienia Bambuseae. Jeden z takich bambusów, *Phyllosstachys edulis*, może rosnąć w tempie 4 cm na godzinę, a więc około 1 metra dziennie (CARWARDINE 2005).

Pod gęstym okapem wysokich, obficie ulistnionych drzew rosną jednak ich młode osobniki, które na tym etapie życia są bezwzględnymi skiofitami, czyli roślinami cieniolubnymi. Skiofity to też liczne rośliny zielne. Przeżycie w takich warunkach wymaga od rośliny maksymalnego wysiłku w celu wykorzystania słabego światła do przeprowadzenia fotosyntezy, przy równocześnie niskim nakładzie węgla i energii na wytworzenie odpowiednich przystosowań.

Liście roślin zaadaptowanych do słabego światła są pozbawione włosków, gładkie i niekiedy błyszczące, co pozwala na pochłonięcie nawet o 50% więcej światła, niż gdyby posiadały kutner (EHLERINGER i BJÖRKMAN 1978). Bywają kontrastowo ubarwione (aposematycznie, czyli ostrzegawczo), co nie ma wpływu na pochłanianie światła, ale zmniejsza częstotliwość ataku roślinożerców. Jako przykład może posłużyć znana miłośnikom roślin doniczkowych *Maranta leuconeura* o charakterystycznych, symetrycznie plamkowanych liściach. W polskich borach, gdzie korony drzew nie tworzą tak gęstego okapu jak w puszczy amazońskiej, nie jest to takie łatwe do zauważenia.

O ile rośliny światłolubne mają często wzór spiralny, liście skiofitów wykazują ułożenie naprzeciwległe, zapobiegające wzajemnemu zacienianiu (GIVNISH 1986). Możemy to zaobserwować u afrykańskiej rośliny kliwii cynobrowej (*Clivia miniata*), również znanej w naszym kraju jako roślina doniczkowa, choć nie ze względu na liście (długie i gładkie, a więc typowe dla rośliny cieniolubnej), ale na okazały pomarańczowy kwiatostan.

Podobnie jak w przypadku roślin zmuszonych do znoszenia silnego światła, u skiofitów istotne są też proporcje barwników fotosyntetycznych, skutkujące ciemnozielonym kolorem liści, ze względu na dominację chlorofilu *b* nad jego postacią *a*. Tymczasem liście heliofitów często są jasnozielone, a

nawet żółtozielone. Liście gatunków cieniolubnych mogą mieć także antocyjanowe zabarwienie na spodniej stronie, co pozwala na wewnętrzne odbicie pochłoniętego już światła. Cechę tę znają miłośnicy sępolii, *Saintpaulia ionantha,* z rodziny ostrojowatych (Gesneriaceae), zwanej nieprawidłowo fiołkiem afrykańskim. Istotna jest też ultrastruktura liści: rośliny cieniolubne nie rozwijają zbytnio warstwy miękiszu palisadowego. Towarzyszą temu przystosowania fizjologiczne pozwalające na usprawnienie fotosyntezy, a więc przemieszczanie się chloroplastów w taki sposób, aby każdy z nich pozyskał jak najwięcej światła, oraz zmiany w obrębie cząsteczek chlorofilu wyspecjalizowanych w pochłanianiu światła (tzw. anten fotosyntetycznych) (RUBAN 2009).

Warto jednak pamiętać, że światło jest niezbędne nie tylko w fotosyntezie, ale reguluje ono liczne procesy związane z wzrostem i rozwojem, począwszy od kiełkowania, poprzez wzrost wydłużeniowy, skończywszy na ruchach okwiatu. W tym przypadku istotny jest skład spektralny, czyli przede wszystkim proporcje światła czerwonego do tzw. dalekiej (ciemnej) czerwieni oraz udział światła niebieskiego. I choć skład ten nie jest rejestrowany przez nasz zmysł wzroku, to wyspecjalizowane fotoreceptory roślinne odbierają różnice w opisanych proporcjach, np. przy murze i pod szpalerem drzew. Wysokość i pokrój tych samych gatunków roślin, wielkość ich liści oraz inne cechy są tam odmienne. Znajomość reguł rządzących fotomorfogenezą znajduje zastosowanie w nowoczesnym ogrodnictwie: traktowanie roślin szklarniowych światłem o określonej barwie wywołuje odmienne reakcje wzrostowe i rozwojowe, co przekłada się na kondycję i plonowanie (GŁOWACKA 2002).

ARKTYKA, ANTARKTYDA, MROZY I... SUSZA

Czy warunki polarne mogą mieć coś wspólnego z pustynnymi? Tak — brak wody. Istnieje pojęcie pustyń polarnych, czyli terenów, w których wielkość opadów nie przekracza 250 mm w ciągu roku (LONGTON 1988), obejmujących przeważające obszary północnych wysp i archipelagów w Arktyce oraz prawie całą Antarktydę. Naturalnie, woda w postaci lodu jest niedostępna dla roślin, a zatem wiele z tych, które tolerują długotrwałe i silne mrozy, musi wykształcać cechy kseromorficzne (GIEŁWANOWSKA 2013).

Małe rozmiary to jedna z podstawowych cech przystosowawczych w obszarach zdominowanych przez zimę (FALIŃSKA 2004), ale także strategia adaptacyjna do warunków zimowych w warunkach niepolarnych. Możemy to sami zauważyć obserwując zahamowanie wzrostu zielnych roślin ozimych i wieloletnich, takich jak rolniczo użytkowany rzepak (*Brassica napus L. var. napus*), czy znany z każdego trawnika, mylony z mleczem, mniszek pospolity (zwany też mniszkiem lekarskim) — *Taraxacum officinale*. Drugą morfologiczną cechą adaptacyjną jest uproszczenie architektury, czyli oligomeryzacja — mniej rozgałęzień, liści oraz kwiatów. Trzecia to kompensacja, czyli zwiększenie liczby bądź wielkości niektórych elementów budowy — kosztem innych organów. Można to zauważyć u spotykanej w Tatrach krzewinki, dębika ośmiopłatkowego (*Dryas octopetala*)z rodziny różowatych (Rosaceae), którego duże, białe kwiaty wydają się nieproporcjonalne w stosunku do macierzystej rośliny o wielkości kilku centymetrów.

Na Antarktydzie, a konkretnie na wyspach tworzących Antarktykę Morską, występują zaledwie dwa rodzime gatunki roślin wyższych: kolobant antarktyczny (*Colobanthus quitensis*), przedstawiciel rodziny goździkowatych (Caryophyllaceae), i trawa z rodziny wiechlinowatych (Poaceae), o adekwatnej do miejsca nazwie *śmiałek* antarktyczny (*Deschampsia antarctica*). Od kilkunastu lat towarzyszy im inna trawa, kosmopolityczna wiechlina roczna (*Poa annua*), która pojawiła się w tym rejonie wskutek zawleczenia, a ocieplenie klimatu sprzyja jej rozprzestrzenianiu (GIEŁWANOWSKA 2013). Najlepiej przystosowane do warunków polarnych są mszaki, których można naliczyć ok. 50 rodzajów, w tym wiele endemicznych dla tego obszaru (TAKHTAJAN 1986). Warto o tym wspomnieć, zwłaszcza w kontekście uprzednio opisanej odporności mszaków na niedobór wody. Warto też zauważyć, że antarktyczna roślina kwiatowa towarzysząca mszakom, kolobant, małymi rozmiarami i poduszkowym pokrojem kępy upodabnia się do mszaków, a zatem strategia miniaturyzacji okazuje się przydatna dla roślin z różnych grup systematycznych.

Skoro mówimy o małych rozmiarach roślin, warto wspomnieć o najmniejszym drzewie świata, które występuje nie w ekstremalnych warunkach półkuli południowej, ale na przeciwległym krańcu kuli ziemskiej. I choć jako kilkucentymetrowa roślina jest doskonale zaadaptowane do warunków arktycznych, można je spotkać także Polsce: w Sudetach, Tatrach i na Babiej Górze. To wierzba zielna (*Salix herbacea*) (REISCH i współaut 2007), która zasiedlając skały, musi się borykać się nie tylko z mrozem i suszą, ale także z nadmiarem światła i niedoborem składników mineralnych, w tym jednego z makroelementów — azotu.

NIEDOBÓR AZOTU

Bez azotu nie mogą powstać podstawowe dla życia aminokwasy, białka, kwasy nukleinowe czy chlorofil. Spośród makropierwiastków rośliny pobierają go najwięcej, a niedobór skutkuje przede wszystkim zahamowaniem wzrostu; dlatego wykorzystywane są różne strategie jego poszukiwania i pozyskiwania. Większość roślin korzysta z azotu glebowego. Nieliczne wykorzystują symbiotyczne mikroorganizmy (np. znane rolnikom *Rhizobium*, ale i wiele innych), przetwarzające wolny azot cząsteczkowy na formę amonową (KLAMA 2004). Półpasożyty czerpią związki azotowe z ksylemu rośliny-gospodarza. Występują też inne strategie, które warto przeanalizować.

W przypadku roślin pobierających azot mineralny i organiczny z gleby adaptacją morfologiczną służącą pozyskiwaniu tego pierwiastka jest wykształcenie systemu korzeniowego sięgającego w głąb profilu glebowego, a nie rozpierzchłego w płytkich warstwach podłoża (LIAO i współaut. 2006). Cecha ta może służyć podczas selekcji genotypów i odmian roślin rolniczych odpornych na niedobór azotu. Warto jednak zauważyć, iż może się ona sprawdzić w glebach lekkich, ponieważ ciężkie wymagałyby znacznie większych nakładów energii ze strony rośliny. Głęboki system korzeniowy jest też, jak już wspomniano, elementem odporności na niedobór wody. Drugą strategią jest zwiększanie powierzchni pobierania azotu poprzez przypominające szczoteczki do mycia butelek, tzw. korzenie proteoidowe. Wykryto je po raz pierwszy u roślin należących rodziny srebrnikowatych (Proteaceae), występującej przede wszystkim na półkuli południowej, w strefie międzyzwrotnikowej i podzwrotnikowej (do tej rodziny należy m.in. makadamia). W toku dalszych badań nad odpornością roślin na niedobór azotu stwierdzono ich występowanie u przedstawicieli innych rodzin botanicznych (ADAMCZYK i GODLEWSKI 2010).

Nie tylko zmodyfikowane korzenie mogą się przydać do pobierania składników pokarmowych. Miłośnicy ozdobnych paproci doskonale znają epifity *Platycerium* sp., czyli popularne łosie rogi. Znamienne jest to, że liście tej paproci przylegające do podłoża (a w warunkach naturalnych do pnia drzewa) są brązowe i pergaminowe. Nie należy ich usuwać, służą bowiem wykorzystaniu humusu tworzącego się z organicznych resztek. Oczywiście pozostałe liście są zielone, fotosyntetyzujące i służą rozmnażaniu rozsiewając zarodniki (co jest typowe dla paproci). Taki dymorfizm liściowy jest ciekawym przykładem adaptacji rośliny do samożywnego życia w oderwaniu od gleby (VASCO i współaut. 2013).

Jeszcze bardziej zaawansowaną i wyrafinowaną strategię wykształciły rośliny mięsożerne, tworząc pułapki liściowe służące też do trawienia schwytanej zdobyczy. Fascynujące jest też to, że takie przystosowanie do środowiska ubogiego w azot i inne składniki pokarmowe wyewoluowało w różnych rodzinach botanicznych roślin wodnych i lądowych, a przekształcenie liści w pułapki u roślin mięsożernych pociągnęło za sobą różne sposoby trawienia pokarmu (KRASUSKA i współaut. 2012, KRÓL i współaut. 2011). W takich samych warunkach środowiskowych ukształtowała się też myrmekotrofia, polegająca na pozyskiwaniu przez rośliny związków mineralnych z odpadów kolonii mrówek. Wydawałoby się, że te dwie strategie są nie do pogodzenia. Tymczasem owadożerny dzbanecznik dwuostrogowy (*Nepenthes bicalcarata*) pozyskuje azot nie tylko z ciał ofiar, ale z organicznych odpadów wytworzonych przez mrówki określonego gatunku, które przystosowały się do tak specyficznych warunków. Mrówki te występują tylko na tej roślinie, same nie będąc trawione (BAZILE i współaut. 2012).

NIEDOBÓR FOSFORU

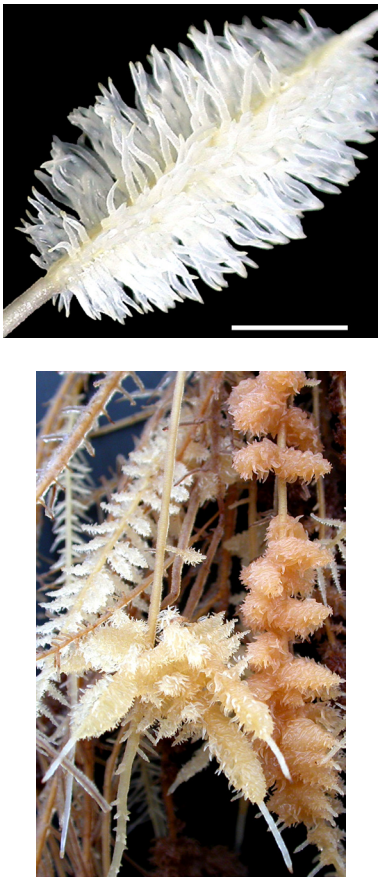
Fosfor również jest makroelementem istotnym szczególnie dla przejścia rośliny z fazy wegetatywnej do generatywnej, czyli do wytworzenia kwiatów i wydania kolejnego pokolenia. Podobnie jak azot, wchodzi w skład białek (fosfoprotein) i kwasów nukleinowych, kluczowych dla podstawowego metabolizmu. Jest także elementem fosfolipidów niezbędnych do budowy błon komórkowych. Niektóre rośliny pozyskują fosfor dzięki symbiozie mikorytycznej, czyli interakcji z grzybami, od których czerpią także azot i niektóre mikroelementy, a w zamian grzyb otrzymuje związki węgla (Błaszkowski 2004, Cruz i współaut. 2008).

Poszukując fosforu, rośliny zmieniają budowę morfologiczną korzeni w sposób podobny do tej, która była przydatna w poszukiwaniu azotu, czyli wydłużają korzenie i zwiększają ich powierzchnię poprzez wytworzenie dużej liczby korzeni bocznych oraz włośników (Lambers i współaut. 2006, Pang i współaut. 2015). Niektóre gatunki, np. żyjące w południowo-zachodniej Australii, gdzie gleby są szczególnie ubogie w fosfor, wytwarzają opisane już wcześniej korzenie proteoidowe (Delgado i współaut. 2014) (Ryc. 4), ale strategię tę stosuje też m.in. uprawiany w Polsce łubin biały (*Lupinus luteus*) (Ciereszko 2005), interesujący biologów i rolników zazwyczaj ze względu na przystosowania do pozyskiwania nie fosforu, ale azotu.

Podobną zewnętrznie formę korzeni, korzenie „marchewkokształtne" (ang. dauciform), wykształcają przedstawiciele rodziny ciborowatych (Cyperaceae), do której należy m.in. rodzaj turzyca (*Carex*). W tym przypadku korzeń główny wykształca krótkie korzenie boczne z licznymi, długimi włośnikami (Shane i współaut. 2006), a kształt takiego bardzo złożonego systemu korzeniowego przypomina marchewkę (Ryc. 5). Warto przy tym zauważyć, że fosfor występuje w glebach w różnych formach: mineralnych i organicznych, które jako nierozpuszczalne w wodzie mogą być słabo dostępne dla roślin. Dlatego na jego pobranie pozwala nie tylko rozwój powierzchni czynnej korzeni, ale i

A

B



Ryc. 4. Korzenie proteoidowe australijskich roślin wyspecjalizowanych w pobieraniu fosforu z miejsc, gdzie jest on trudno dostępny: *Hakea prostrata* (**A**) i banksji, *Banksia* sp., (**B**) (fot. Michael William Shane, Univeristy of Western Australia).

Ryc. 5. Korzenie „marchewkokształtne" południowoafrykańskiej turzycy są kolejnym przykładem specjalizacji korzeni, umożliwiającej sprawniejsze pobieranie fosforu z miejsc, gdzie jest on trudno pozyskiwany (fot. Michael William Shane, Univeristy of Western Australia).

zastosowanie mechanizmów fizjologicznych, takich jak wydzielanie kwasów organicznych i enzymów (fosfataz) (CIERESZKO 2005, GEORGE i współaut. 2005). Wykształcenie tych adaptacji w toku ewolucji musiało być istotne, gdyż, jak już wspomniano, odpowiednia ilość fosforu w roślinie jest jednym z ważnych czynników wpływających na kwitnienie, a więc zapoczątkowanie procesów mających na celu wydanie nowego pokolenia.

PRZYSTOSOWANIA KWIATÓW DO WARUNKÓW ŚRODOWISKA

Pierwszym etapem prowadzącym do wytworzenia nasion jest efektywne zapylenie, a przystosowań roślin do zapylania jest wiele. Kwiaty roślin samopylnych są często klejstogamiczne, czyli zamknięte, co można zaobserwować np. u tulipana. Okwiat jest co prawda rozchylony, ale zaglądając do wnętrza widzimy znajdujące się na podobnej wysokości, ukryte we wnętrzu, słupek i pręciki. Natomiast kwiaty męskie roślin wiatropylnych są tak skonstruowane, aby łatwo wysypał się z nich lekki pyłek i mógł zostać przeniesiony na osobniki czy kwiaty żeńskie. Znane jako wskaźniki fenologiczne przedwiośnia wierzbowe i leszczynowe kotki (łac. *amenti*), czyli męskie kwiatostany, są tego dobrym przykładem (Ryc. 6). Doskonale znamy też kwiatostany obcopylnych traw i wystające z nich, obficie pylące, długie pręciki, utrapienie alergików. Obcopylność jest jedną z cech, które umożliwiły trawom osiągnięcie ewolucyjnego i ekologicznego sukcu, co oznacza zasiedlenie rozległych obszarów na różnych kontynentach. Pozwala bowiem na wymianę materiału genetycznego między osobnikami, co skutkuje lepszą kondycją i dostosowaniem potomstwa do niekorzystnych warunków środowiska (MIZIANTY 1995). A warunki sawanny czy stepu wymagają dostosowań zarówno do niedoboru wody, jak i mrozu, oraz intensywnego nasłonecznienia.

Ryc. 6. Leszczynowe kotki, czyli kwiatostany męskie, są przykładem adaptacji do wiatropylności; lekki pyłek może łatwo zostać przeniesiony na osobniki czy kwiaty żeńskie (fot. Renata Bączek-Kwinta).

Niezwykle ciekawe są budowa i rozwój kwiatów roślin obcopylnych, dostosowanych do określonego sposobu zapylania: przez wiatr (anemogamia), wodę (hydrogamia) czy zwierzęta (zoogamia). Zapylanie roślin przez zwierzęta, które pojawiło się w toku ewolucji zapewne później niż wiatropylność, wymagało od roślin wykształcenia mechanizmów służących wabieniu zapylaczy, czyli wytwarzania sygnałów wzrokowych i zapachowych, ale także tych, które pozwoliły na sprawne przenoszenie pyłku.

Kwiat występującego w Polsce owadopylnego obuwika (*Cypripedium calceolus*) jest przykładem kwiatu pułapkowego. Dolna część obupłciowego kwiatu to warżka (kształtem przypominająca bucik, stąd nazwa rośliny), żółta, doskonale widziana przez owady. Brzeg warżki jest podwinięty do środka i silnie woskowany, więc zwabiony kolorem, a także zapachem owad wpada do jej wnętrza. Tam ociera się o duże tarczowate znamię, na którym pozostawia masę pyłkową z poprzednio odwiedzonego kwiatu, i zostaje oblepiony kolejną. Nawet około 60% zapylonych kwiatów zawiązuje nasiona, co wydawać by się mogło mało skuteczne, ale warto wiedzieć, że samozapylenie u tego gatunku jest całkowicie nieefektywne (PRZYDYBA 2003).

Niedawno pojawiły się kontrowersje dotyczące wzoru ubarwienia niektórych kwiatów owadopylnych. Badania prowadzono na drobnej, kosmopolitycznej bylinie kłączowej, pięciorniku gęsim *Potentilla anserina* z rodziny różowatych (Rosaceae) (Ryc. 7). Pięć

Ryc. 7. Wewnątrz kwiatu pięciornika gęsiego *Potentilla anserina* występuje tzw. „oczko" odbijające UV. Opis w tekście (fot. chwastowisko.wordpress.com, zamieszczone za zgodą autorki blogu).

żółtych płatków pochłaniających ultrafiolet to doskonała powabnia dla owadów, które postrzegają to pasmo promieniowania. Wewnątrz kwiatu pięciornika, u nasady każdego płatka, występuje jednak plamka o jaśniejszym odcieniu, a wszystkie plamki tworzą otaczające słupki i pręciki „oczko" (ang. bullseye) odbijające UV. Taki wzór jest powszechny u okrytonasiennych, choć często niewidoczny dla ludzkiego oka, wyposażonego w inne receptory barw światła niż owady. Pięciornik gęsi jest dobrym modelem badawczym ze względu na powszechne występowanie na całej kuli ziemskiej, a jego płatki można nawet przemalować w taki sposób, aby odwrócić wzór ubarwienia. I właśnie taki eksperyment wykazał, że oczko pochłaniające UV (a więc czarne w tym świetle) najbardziej zachęcało owady do odwiedzania kwiatów i żerowania na nich. Czarna tarcza pozwala prawdopodobnie na precyzyjne namierzenie środkowego elementu kwiatu zawierającego pyłek i nektar, więc owad szybko odnosi korzyść pokarmową, a roślinie zwiększa szansę na zapylenie (Koski i Ashman 2014). Okazuje się jednak, że im bliżej równika, tym większe jest czarne oczko kwiatów pięciornika, a przecież ze spadkiem szerokości geograficznej wzrasta poziom ultrafioletu. Koski i Ashman, którzy konsekwentnie badają kolejne hipotezy związane ze zróżnicowanym wzorcem pigmentacji kwiatów tłumaczą to zjawisko koniecznością ochrony pyłku przed szkodliwym działaniem UV, stawiając hipotezę dotyczącą naturalnej selekcji roślin przez to promieniowanie. Zjawisko jest znane w królestwie zwierząt, gdzie jednym z przykładów adaptacji jest wytwarzanie ciemnych barwników melaninowych w skórze naczelnych (Koski i Ashmann 2015).

Warto przytoczyć również kolejne, stosunkowo nowe odkrycie dotyczące zapylania przez ssaki. Endemiczne kubańskie pnącze *Marcgravia evenia* z rzędu wrzosowców (Ericales) wytwarza wymyślny abażur czerwonych kwiatostanów. Czerwień jest częstym przystosowaniem do zapylania przez ptaki, głównie kolibry, ale głównymi zapylaczami są nietoperze, zwierzęta nocne. Aby je zwabić, roślina ponad pełnym nektaru kwiatostanem wykształca kilka liści wygiętych niczym talerze anten satelitarnych. Ułożone niemal pionowo, nie mogą efektywnie wykorzystać światła do fotosyntezy, ale ich rola jest inna; fale akustyczne emitowane przez nietoperze odbijają się od nich i ułatwiają zwierzęciu namierzenie pokarmu, a kwiaty częściej otrzymują pyłek przeniesiony z innych osobników (Simon i współaut. 2011).

Przenoszenie pyłku z wodą jest uzasadnione w przypadku hydrofitów, aczkolwiek wykorzystują one także wiatro- i owadopylność. U gatunków takich rodzajów botanicznych jak *Enhalus* (nurzaniec), *Lagarosiphon* i *Vallisneria* (wszystkie rośliny z rodziny żabiściekowatych) wykształcił się ciekawy mechanizm pozwalający kwiatom męskim przenosić pyłek z prądem wody. Kwiaty te, posiadając wypukłe płatki korony, mogą przemieszczać się na powierzchni wody, natomiast pylniki sterczą ku górze. Kwiaty żeńskie wystają spod wody na długich, zwijających się szypułkach. Zderzenie obu rodzajów kwiatów pozwala na przyklejenie się pyłku do znamion słupka. Istnieją też inne rodzaje przystosowań roślin do zapylania w wodzie, a nawet pod wodą (Cox 1993). Mechanizmy te są skuteczne i pozwalają na wytworzenie dużej liczby osobników potomnych, a intensywny rozwój i duże rozmiary skusiły akwarystów z całego świata. Doprowadziło to jednak do niekontrolowanego rozprzestrzenienia się reprezentantów wszystkich trzech wymienionych wyżej rodzajów do miejsc bardzo odległych od ich naturalnego występowania, na przykład z Ameryki Południowej na Islandię (Wasowicz i współaut. 2014). Wydaje się to dziwne, ale warto zauważyć, że są to rośliny ciepłolubne, stąd geotermalne islandzkie zbiorniki wodne są dla nich odpowiednim siedliskiem. Problem dotyczy wielu ciepłolubnych gatunków roślin wodnych, które wskutek zawleczenia (niekiedy

spowodowanego nieostrożnym postępowanie akwarystów usuwających roślinne resztki do kanalizacji), kolonizują kolejne zbiorniki. Sprzyja im ciepła woda pochodząca z przemysłu, nie bez znaczenia jest też globalne ocieplenie klimatu. Inwazje nie ograniczają się zresztą do roślin wodnych, a niekontrolowane rozprzestrzenianie się gatunków obcych zagraża bioróżnorodności praktycznie wszystkich kontynentów (TOKARSKA-GUZIK i współaut. 2012).

PRZYSTOSOWANIA NASION DO ROZSIEWANIA A INWAZJE ROŚLIN

Rośliny mogą się rozprzestrzeniać w postaci wegetatywnej, ale to nasiona i owoce (propagule) charakteryzują się różnymi cechami morfologicznymi przystosowującymi je do rozsiewania. Sukces ekologiczny wszędobylskiego mniszka pospolitego wynika między innymi z wykształcania dużej liczby nasion, przystosowanych, poprzez obecność puchu kielichowego, do rozsiewania przez wiatr (anemochorii). W przypadku zoochorii, czyli transportu przez zwierzęta, elementy czepne pozwalają na przeniesienie nasion na duże odległości. Przykładem mogą być tzw. rzepy, czyli owocostany łopianu *Arctium* sp. z rodziny Asteraceae. Inny sposób możemy zobaczyć u azotolubnego, kwitnącego na żółto chwastu o nazwie glistnik jaskółcze ziele (*Chelidonium majus*, Ranunculaceae) (Ryc. 8). Jego nasiona wyposażone są w ciałko tłuszczowe (elajosom), zwane też ciałkiem mrówczym, jest ono bowiem przynętą pokarmową dla mrówek (FOKUHL i współaut. 2011). Samo nasiono nie jest przez mrówki zjadane i w sprzyjających warunkach może kiełkować, co łatwo zauważyć w warunkach miejskich przy murach, gdzie glistnik często rośnie przy wejściach do mrowisk.

Ryc. 8. Azotolubny glistnik jaskółcze ziele (*Chelidonium majus*) wytwarza nasiona wyposażone w przynętę pokarmową dla mrówek, tzw. ciałko tłuszczowe (elajosom). Opis w tekście (fot. chwastowisko.wordpress.com, zamieszczone za zgodą autorki blogu).

Hydrochoria, czyli roznoszenie przez wodę, jest możliwe w przypadku propagul lekkich lub posiadających określony kształt. Nie muszą być one małe, czego przykładem jest palma kokosowa *Cocos nucifera*. Jej nawet dwukilogramowy pestkowiec jest przenoszony przez prądy morskie na duże odległości. Podobnie dzieje się w przypadku róży pomarszczonej *Rosa rugosa*, której hypancja (owoce pozorne) i same nasiona transportowane są wzdłuż linii brzegowych, gdzie szybko rosnące rośliny mogą stworzyć zwarte zarośla łatwo odrastające po wykoszeniu i ograniczające wegetację rodzimej flory. W związku z tym, róża pomarszczona znalazła się na liście gatunków inwazyjnych paneuropejskiej sieci NOBANIS (http://www.nobanis.org/files/factsheets/Rosa_rugosa.pdf), utworzonej przez instytucje rządowe, mającej na celu gromadzenie i wymianę informacji o gatunkach inwazyjnych. Bez wątpienia silnie inwazyjny i nawet toksyczny dla zwierząt i ludzi jest barszcz Sosnowskiego (*Heracleum Sosnowskyi*), zwany, ze względu na okoliczności przybycia do Polski, „zemstą Stalina", czy podobny do niego barszcz Mantegazziego (obie z rodziny selerowatych, Apiaceae). Jedną z przyczyn ich niekontrolowanego rozprzestrzeniania się jest przystosowanie nasion do hydrochorii. W warunkach wilgotnego i względnie ciepłego nadrzecznego mikroklimatu rośliny znajdują optymalne warunki wzrostu i rozwoju, a tworzenie kolejnych licznych nasion oraz rozmnażanie wegetatywne przyczynia się do masowej kolonizacji (DAJDOK i PAWLACZYK 2009). Zwiększone ryzyko inwazyjności bynajmniej nie ogranicza się do tych trzech gatunków (Ryc. 9), dotyczy też różnych kontynentów, a globalne zmiany klimatu, prowadzące do częstszych niż dawniej powodzi, mogą zna-

Ryc. 9. Niecierpek gruczołowaty *(Impatiens glandulifera)* jest jedną z roślin inwazyjnych, które jako obce wymknęły się spod kontroli człowieka i wypierają rodzime gatunki zagrażając lokalnej bioróżnorodności (fot. Renata Bączek-Kwinta).

cząco zmieniać skład florystyczny obszarów nadrzecznych (NILLSON 2010 i współaut.).

Globalizacja i powszechny w świecie ruch drogowy także przyspieszają i intensyfikują niekontrolowane rozprzestrzenianie się nasion, sprzyjając inwazjom gatunków obcych. W badaniach przeprowadzonych w niemieckich tunelach dróg szybkiego ruchu stwierdzono, że roczny opad nasion z aut na pobocza wynosił od 635 do 1579 nasion na metr kwadratowy, a 20% gatunków roślin, których nasiona znaleziono, były gatunkami silnie inwazyjnymi. Spośród pozyskanych nasion połowa była zdolna do kiełkowania, a więc musiały wytrzymać wysoką temperaturę podczas pracy silnika czy tarcia opon. Trudno natomiast jednoznacznie stwierdzić, jaki kształt i masa predestynują nasiona do rozprzestrzeniania na duże odległości (VON DER LIPPE i KOWARIK 2007), choć jedno jest pewne — transport drogowy, a także kolejowy i lotniczy, to nowe, istotne wektory dyspersji roślin. Jeżeli są to rośliny szybko rosnące i łatwo rozmnażające się wegetatywnie i generatywnie, odporne na lokalnie występujące niekorzystne warunki klimatyczne oraz wytwarzające związki chemiczne niekorzystnie działające na wzrost i rozwój rodzimych gatunków, stają się zagrożeniem dla lokalnego ekosystemu.

Analiza przypadków przystosowań i przekształceń różnych części roślin skłania do wniosku, że podobne adaptacje morfologiczne pozwalają roślinom na przeżycie w różnych miejscach, np. na pustyni, w górach i w warunkach polarnych. Jeśli cecha przystosowawcza zostaje utrwalona w następnych pokoleniach, mówimy o adaptacji. Warto przy tym zauważyć, że różnorodność morfologiczna sprzyja przetrwaniu, ale także ekspansji oraz inwazjom obcych gatunków, pociągając za sobą zagrożenie dla bioróżnorodności. Równocześnie, chociaż wiele już wiemy o budowie i przystosowaniach morfologicznych roślin, to jednak każdego roku pojawiają się nowe doniesienia o cechach pozwalających im na lepsze dostosowanie się do środowiska. A przecież morfologia to tylko wierzchołek góry lodowej kompleksowej wiedzy o florze.

LITERATURA

ADAMCZYK B., GODLEWSKI M., 2010. *Różnorodność strategii pozyskiwania azotu przez rośliny.* Kosmos 1/2, 211–222.

ARMSTRONG W., 1979. *Aeration in higher plants.* Adv. Bot. Res. 7, 225-332.

ATTENBOROUGH D., 1984. Żyjąca *planeta.* Wydawnictwo Wilga, Warszawa.

BANACH K., VISSER E. J.W, STĘPNIEWSKA Z., BANACH A. M., 2012. *The change of root morphology of Plantago lanceolata under hypoxia conditions.* Acta Agrophys. 19, 253–263.

BAZILE V., MORAN J. A., LE MOGUÉDEC G., MARSHALL D. J., GAUME L., 2012. *A carnivorous plant fed by its ant symbiont: a unique multi-faceted nutritional mutualism.* PLoS ONE 7, e36179.

BŁASZKOWSKI J., 2004. *Przeszłość, teraźniejszość i przyszłość klasyfikacji arbuskularnych grzybów mikoryzowych.* Kosmos 2, 225–229.

BROCK M, GALEN C., 2005. *Drought tolerance in the alpine dandelion, Taraxacum ceratophorum (Asteraceae), its exotic congener T. officinale, and interspecific hybrids under natural and experimental conditions.* Am. J. Bot. 92, 1311–21.

CARWARDINE M., 2005. *Wybryki natury*, National Geographic.

CHOYAL R., SHARMA S. K., 2011. *Studies on bryophytes of Thar Desert with particular reference to Ganganagar District (Rajasthan), India.* Ind. J. Fund. Appl. Life Sci. 1, 239–245.

CIERESZKO I., 2005 *Czy można usprawnić pobieranie fosforanów przez rośliny?* Kosmos 54, 391–400.

COX P. A., 1993. *Water-pollinated plants.* Scientific American, Inc., 68–74.

CRUZ C., CORREIA P., RAMOS, CARVALHO L., BAGO A., MARTINS LOUÇÃO M.A., 2008. *Arbuscular mycorrhiza in physiological and morphological ad-*

aptations of Mediterranean plants. Mycorrhiza 733–752.

CWENER A., SUDNIK-WÓJCIKOWSKA B., 2012. *Flora Polski. Rośliny kserotermiczne*. Multico. Oficyna Wydawnicza, Warszawa.

DAJDOK Z., PAWLACZYK P., 2009. *Inwazyjne gatunki roślin ekosystemów mokradłowych Polski*. Wyd. Klubu Przyrodników, Świebodzin.

DELGADO M., SURIYAGODA L., ZUNIGA-FEEST A., BORIE F., LAMBERS H., 2014. *Divergent functioning of Proteaceae species: the South American Embothrium coccineum displays a combination of adaptive traits to survive in high-phosphorus soils.* Funct. Ecol. 28, 1356–1366.

EHLERINGER J., BJÖRKMAN O., 1978. *A comparison of photosynthetic characteristics of* Encelia *species possessing glabrous and pubescent leaves*. Plant Physiol. 62, 185–190.

FALIŃSKA K., 2004. *Ekologia roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

FIELD K. J., GEORGE R., FEARN B., QUICK W. P., DAVEY M. P., 2013. *Best of both worlds: simultaneous high-light and shade-tolerance adaptations within individual leaves of the living stone Lithops aucampiae*, PLoS ONE 8, e75671.

FOKUHL G., HEINZE J., POSCHLOD P., 2011 *Myrmecochory by small ants — beneficial effects through elaiosome nutrition and seed dispersal*. Acta Oecol. 38, 71–76.

FORT F., JOUANY C., CRUZ P., 2012. *Root and leaf functional trait relations in Poaceae species: implications of differing resource acquisition strategies*. J. Plant Ecol. 6, 211–219.

GEORGE T. S., RICHARDSON A. E., SMITH J. B., HADOBAS P. A., SIMPSON R. J., 2005. *Limitations to the potential of transgenic Trifolium subterraneum L. plants that exude phytase when grown in soils with a range of organic P content.* Plant Soil 278, 263–274.

GIEŁWANOWSKA I., 2013. *Biologiczne przystosowania roślin kwiatowych do warunków klimatycznych Antarktyki Morskiej.* Kosmos 300, 381–391.

GIVNISH T. J., 1986. *Biomechanical constraints on self-thinning in plant populations*. J. Theor. Biol. 119, 139–146.

GŁOWACKA B., 2002. *Wpływ barwy światła na wzrost rozsady pomidora (Lycopersicon esculentum Mill.)* Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus 1, 93–103.

GRIFFIN P. C, HOFFMANN A., 2012. *Mortality of Australian alpine grasses (Poa spp.) after drought: species differences and ecological patterns.* J. Plant Ecol. 5, 121–133.

HATCH M. D., 1992. *C4 photosynthesis: an unlikely process full of surprises*. Plant Cell Physiol. 33, 333–342.

HEJNOWICZ Z., 2002. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.

HOSSAIN M. A., UDDIN S. N., 2011. *Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat: morphological and metabolic adaptations under hypoxia or anoxia*. Aust. J. Crop Sci. 5, 1094–1110.

KING J., 2011. *Reaching for the Sun. How plants work.* Cambridge University Press.

KLAMA J., 2004. *Herbaspirillum seropedicae — efektywny diazotrof klimatu umiarkowanego*? Kosmos 2, 225–229.

KLUGE J., KESSLER M., 2007. *Morphological characteristics of fern assemblages along an elevational gradient: patterns and causes*. Ecotropica 13, 27–43.

KOSKI M. H., ASHMAN T.-L., 2014. *Dissecting pollinator responses to a ubiquitous ultraviolet floral pattern in the wild.* Funct. Ecol. 28, 868–877.

KOSKI M. H., ASHMAN T.-L., 2015. *Floral pigmentation patterns provide an example of Gloger's rule in plants*. Nature Plants 1, 1–5.

KRASUSKA U., GLINKA A., GNIAZDOWSKA A., 2012. *Menu roślin mięsożernych.* Kosmos 4, 635–646.

KRÓL E., PŁACHNO B. J., ADAMEC L., STOLARZ M., DZIUBIŃSKA M., TRĘBACZ K., 2012. *Quite a few reasons for calling carnivores „the most wonderful plants in the world"*. Ann. Bot. 109, 47–64.

KRZYŚCIAK-KOSIŃSK R., KOSIŃSKI M., 2008. *Leksykon roślin i zwierząt Polski — praktyczny przewodnik*. Elipsa.

KÜRSCHNER H., 2004. *Life strategies and adaptations in bryophytes from the Near and Middle East.* Turk. J. Bot. 28, 73–84.

LAMBERS H., SHANE M. W., CRAMER M. D., PEARSE S. J., VENEKLAAS E. J., 2006. *Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: matching morphological and physiological traits*. Ann. Bot. 98, 693–713.

LIAO M., PALTA J. A., FILLERY I. R. P., 2006. *Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake.* Aust. J. Agric. Res. 57, 1097–1107.

LONGTON R. E., 1988. *The biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge University Press, Cambridge, Sydney.

MANSCHADI A. M., HAMMER G. L., CHRISTOPHER J. T., DEVOIL P., 2008. *Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (Triticum aestivum L.).* Plant Soil 303, 115–129.

MANTOVANI D., VESTE M., FREESE D., 2014. *Black locust (Robinia pseudoacacia L.) ecophysiological and morphological adaptations to drought and their consequence on biomass production and water-use efficiency.* New Zeal. J. Forestry Sci. 44, 29–39.

MIKULSKI J. S., 1982. *Biologia wód śródlądowych*. PWN, W-wa.

MIZIANTY M., 1995. *Trawy — grupa roślin, która odniosła ewolucyjny sukces*. Wiad. Bot. 39, 59–70.

MOMMER L, VISSER E. J.W., 2005. *Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity*. Ann. Bot. 96, 581–589.

NILSSON C., BROWN R. L., JANSSON R., MERRITT D. M., 2010. *The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation*. Biol. Rev. 85, 837–858.

PANG J., YANG J., LAMBERS H., TIBBETT M., SIDDIQUE K. H. M., RYAN M. H., 2015. *Physiological and morphological adaptations of herbaceous perennial legumes allow differential access to sources of varyingly soluble phosphate*. Physiol. Plant. 154, 511–525.

PRZYDYBA K., 2003. *Efektywność zapylania w wyspowych populacjach gatunków z rodziny Orchidaceae w Biebrzańskim Parku Narodowym*. [W:] *Monitoring gatunków roślin. Przewodnik metodyczny. Cz. 1.* PERZANOWSKA J. (red.). Biblioteka Monitoringu Środowiska.

REISCH C., SCHURM S., POSCHLOD P., 2007. *Spatial genetic structure and clonal diversity in an Alpine population of Salix herbacea (Salicaceae).* Ann. Bot. 99, 647–651.

RUBAN A.V., 2009. *Plants in light.* Commun. Integr. Biol. 2, 50–55.

RUNDEL P. W., GIBSON A. C., 1996. *Ecological Communities and Processes in a Mojave Desert Ecosystem.* Cambridge University Press.

SERRANO H. C., ANTUNES C., PINTO M. J., MÁGUAS C., MARTINS-LOUÇÃO M. A., BRANQUINHO C., 2015. *The ecological performance of metallophyte plants thriving in geochemical islands is explained by the Inclusive Niche Hypothesis.* J. Plant Ecol. 8, 41–50.

SHANE M. W., CAWTHRAY G. R., CRAMER M. D., KUO J., LAMBERS H., 2006. *Specialized 'dauciform' roots of* Cyperaceae *are structurally distinct, but functionally analogous with 'cluster' roots.* Plant Cell Environ. 29, 1989–1999.

SIMON R., HOLDERIED M. W., KOCH C. U, VON HELVERSEN O., 2011. *Floral acoustics: conspicuous echoes of a dish-shaped leaf attract bat pollinators.* Science 6042, 631–633.

TAKHTAJAN A. L., 1986. *The Floristic Regions of the World*. UC Press, Berkeley, USA.

TOKARSKA-GUZIK B., DAJDOK Z., ZAJĄC M., ZAJĄC A., URBISZ A., DANIELEWICZ W., HOŁDYŃSKI CZ., 2012. *Rośliny obcego pochodzenia w Polsce ze szczególnym uwzględnieniem gatunków inwazyjnych*. Generalna Dyrekcja Ochrony Środowiska, Warszawa.

TOLBERT N. E., 1997. *The C_2 oxidative photosynthetic carbon cycle.* Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 48, 1–25.

VAN BRUGGEN H. W. E., 1985. *Monograph of the genus* Aponogeton *(Aponogetonaceae).* [W:] *Bibliotheca botanica.* Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 33, 1–76.

VASCO A., MORAN R. C., AMBROSE B. A., 2013 *The evolution, morphology, and development of fern leaves.* Front. Plant Sci. 4, 1–16.

VOESENEK L. A. C. J., COLMER T. D., PIERIK R., MILLENAAR F. F., PEETERS A. J. M., 2006. *How plants cope with complete submergence*. New Phytol. 170, 213–226.

VON DER LIPPE M., KOWARIK I., 2007. *Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions.* Conserv. Biol. 21, 986–996.

WASOWICZ P., PRZEDPELSKA-WASOWICZ E. M., GUÐMUNDSDÓTTIR L., TAMAYO M., 2014. *Vallisneria spiralis* and *Egeria densa (Hydrocharitaceae) in arctic and subarctic Iceland.* New J. Bot. 4, 85–89

WASSON A. P., RICHARDS R. A., CHATRATH R., MISRA S. C., SAI PRASAD S. V., REBETZKE G. J., KIRKEGAARD J. A., CHRISTOPHER J., WATT M., 2012. *Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops*. J. Exp. Bot., 63, 3485–3498.

WIERZBICKA M., 2002. *Przystosowania roślin do wzrostu na hałdach cynkowo-ołowiowych okolic Olkusza.* Kosmos 51, 139–150.

WILLIAMS D. G., HULTINE K. R., DETTMAN D. L., 2014. *Functional trade-offs in succulent stems predict responses to climate change in columnar cacti.* J. Exp. Bot. 65, 3405–3413.

WOŁK A., 2009, *Karta obserwacji Marsilea quadrifolia na stanowisku Piaskownia k. Gołąba.* [W:] *Monitoring gatunków roślin. Przewodnik metodyczny. Cz. 2.* PERZANOWSKA J. (red.). Biblioteka Monitoringu Środowiska.

RENATA BĄCZEK-KWINTA

Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolniczo-Ekonomiczny

Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie

Podłużna 3, 30-239 Kraków

KORZENIE-SZCZOTKI, LIŚCIE NA BACZNOŚĆ, ECHOLOKACJA — JAK SZCZEGÓŁY BUDOWY ZEWNĘTRZNEJ POZWALAJĄ ROŚLINOM NA DOSTOSOWANIE SIĘ DO ŚRODOWISKA

Streszczenie

W ciągu 500 mln lat istnienia na Ziemi rośliny wykształciły szereg przystosowań obejmujących między innymi szczegóły budowy zewnętrznej. Adaptacje te pozwalają na przeżycie w trudnych warunkach takich jak niedobór i nadmiar wody, niedostatek składników pokarmowych, obecność pierwiastków toksycznych, ekstremalne temperatury i oświetlenie. Inne służą skutecznemu zapylaniu lub przenoszeniu nasion przez wiatr, wodę i zwierzęta. Niektóre z nich mogą jednak zagrażać stabilności ekosystemów, co w związku z globalizacją, ułatwiającą rozprzestrzenianie się gatunków obcych, staje się poważnym problemem.

RENATA BĄCZEK-KWINTA

Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolniczo-Ekonomiczny

Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie

Podłużna 3, 30-239 Kraków

ROOTS-BRUSHES, LEAVES AT ATTENTION, ECHOLOCATION — HOW THE ANATOMICAL ARRANGEMENT ALLOWS PLANTS TO ADAPT TO THE ENVIRONMENT

Summary

Over 500 million years of their existence on Earth plants have developed a huge number of adaptations including, among others, their morphology. These adaptations allow them to survive in harsh conditions such as scarcity or excess of water, deficiency of nutrients, toxic elements, extreme temperatures and illumination. The others are effective in the case of pollination or seed dispersal by wind, water and animals. Some of them may, however, threaten the stability of ecosystems, which becomes a serious problem due to globalization, facilitating the spread of alien species..