

Ekofizjologia epifitycznej paproci *Platycerium bifurcatum* (Cav.) C. Chr

Grzegorz RUT

RUT G. 2014. **Ecophysiology of epiphytic fern *Platycerium bifurcatum* (Cav.) C. Chr.** *Wiadomości Botaniczne* 58(1/2): 17–26.

The epiphytic fern *Platycerium bifurcatum* grows in different habitats characterized by periodical water deficit. One of the most important adaptations of some epiphytic ferns to water deficit is Crassulacean acid metabolism (CAM) pathway. Many species of the genus *Platycerium* possess two classes of morphologically different leaves: sporophyll and cover leaves (niche leaves). Sporophyll leaves mainly responsible for photosynthesis also produce spores. The gametophytes of the examined fern belong to plants supplied with water in a continuous manner and are very sensitive to damages caused by water stress. Sporophyll leaves lose water slowly, and they are sensitive to damages caused by lack of water manifested in a rapid decrease in photosynthesis intensity. Cover leaves are photosynthetically active for a longer period of time therefore they are an important source of carbon compounds, and are able to accumulate water. In the case of longer periods of drought, this leaf serves as a water reservoir for the sporophyll leaf.

Differences in morphological and anatomical structure of the leaves can suggest also differences in metabolism. Day/night fluctuations in malate concentration in gametophytes and sporophyll leaves are very low but in the cover leaves there is a significant accumulation of malate at night and this compound can serve as a source of CO₂ during daytime. Malate content fluctuations and photosynthetic activity measurements of *P. bifurcatum* suggest the C₃ type of carbon metabolism for both haploid generation and sporophyll leaves, while in cover leaves they clearly show CAM type.

KEY WORDS: cover leaves; Crassulacean acid metabolism (CAM); malate; prothallium; sporophyll leaves; water stress

Grzegorz Rut, Zakład Fizjologii Roślin, Instytut Biologii, Uniwersytet Pedagogiczny, ul. Podchorążych 2, 31-084 Kraków, e-mail: grui@up.krakow.pl

WSTĘP

Paprocie z rodzaju *Platycerium* (17 gatunków, rodzina *Polypodiaceae*) stanowią charakterystyczny element flory lasów tropikalnej i subtropikalnej Afryki, Ameryki Południowej oraz południowo-zachodniej Azji. *P. bifurcatum* jest rośliną lasów eukaliptusowych Australii i Nowej Gwinei, o wybitnie kseromorficznej budowie. Paproć

ta jest rośliną epifityczną; nie będąc pasożytem wykorzystuje inne rośliny jako podłoże do życia (Benzing 1986, Zenkteler 1994). Liście tej rośliny charakteryzują się specyficzną budową i wykazują cechy roślin gruboszowatych. Zgodnie z powszechnie przyjętą koncepcją, najstarsze paprotniki były prawdopodobnie zimozielonymi roślinami rosnącymi w warunkach wilgotnego i gorącego klimatu równikowego. Można się

spodziewać, że powstanie form zrzucających liście a także form poikilohydrycznych umożliwiło wegetację paproci w siedliskach okresowo suchych (Kornaś 1993, Zenkteler 1994, Cieszek 1999).

Epifity zajmują ekofizjologicznie zróżnicowane siedliska; określa się je niekiedy jako „pasożyty przestrzeni życiowej”, ponieważ nie nawiązują one stosunku pasożytniczego, a korzystają z innego gatunku rośliny jako podpory, odżywiając się najczęściej samodzielnie (Griffiths 1989, Zenkteler 1994, Holtum, Winter 1999, Haslam et al. 2003). Rośliny te wykazują szereg ciekawych przystosowań, zarówno w ich anatomii i morfologii, jak i specyficznym metabolizmie. Do tej pory opisano ponad 25 000 gatunków epifitów, co stanowi około 10% flory roślin naczyniowych na świecie. Grupa ta jest zdominowana przez paprotniki i kilka rodzin roślin okrytozalążkowych. Ogromna większość epifitów należy do czterech rodzin: *Polypodiaceae*, *Araceae*, *Bromeliaceae* i *Orchidaceae* (Kornaś 1988, Zenkteler 2006, Zotz et al. 2001). Są to specyficzne rośliny, które osiedlając się na pniach i w koronach drzew często uzyskują w ten sposób lepsze warunki świetlne. Stopień uzależnienia od gospodarza, czyli forofitu, sięga od przypadkowego (epifity przygodne), poprzez epifity przechodzące część cyklu rozwojowego na podporze (hemiepifity), do ścisłego (holoepifity). Rośliny te mogą występować zarówno w siedliskach dobrze zaopatrzonych w wodę i substancje mineralne, jak i na ubogich stanowiskach, często kserofitycznych. Epifity rosną powoli, najczęściej wskutek ograniczenia dostępu do wody i związków mineralnych podobnie jak i inne rośliny wykazujące odporność na działanie czynników stresowych (Benzing 1986, Lüttge 1989, Zenkteler 1994, Zotz, Hietz 2001). Dostęp do wody bardziej niż jakakolwiek inna cecha determinuje miejsce wegetacji poszczególnych typów epifitów i stanowi jedno z kryteriów klasyfikacji systematycznej. Epifity można podzielić na zaopatrywane w wodę w sposób ciągły – CS (ang. *continuously supplied*) i takie, które narażone są na okresowe niedobory – PS (ang. *pulse supplied*) (Hsiao 1973, Benzing 1986, Biswal 1997).

Wśród epifitów opisano szereg rodzajów fotosyntetycznych szlaków wiązania dwutlenku węgla. Szlak metaboliczny typu C_3 występuje zwykle u gatunków posiadających dostęp do stosunkowo dużych ilości wody. Rośliny te bytują w wilgotnych środowiskach, zwykle bogatych w substancje humusowe, gdzie rzadko narażone są na stres suszy. Epifity siedlisk suchych należą do grupy roślin okresowo zaopatrywanych w wodę i uzyskują ją głównie dzięki opadom atmosferycznym. U roślin tych w toku rozwoju ewolucyjnego powstały dodatkowe mechanizmy, które umożliwiają im funkcjonowanie w okresowo niekorzystnych warunkach. Wykształciły one specyficzną możliwość asymilacji CO_2 w okresie ciemności (Lüttge 1989). Główne ekofizjologiczne korzyści wynikające z metabolizmu typu CAM (Crassulacean acid metabolism) wiążą się z faktem, że ten typ fotosyntezy umożliwia wykorzystanie różnych źródeł CO_2 przy niskich stratach wody w procesie transpiracji (Ong et al. 1997, Zotz, Hietz 2001, Lüttge 2002, 2004). Paprocie to systematycznie najniższej uorganizowana grupa roślin, u której opisano zdolność do wykształcenia metabolizmu typu CAM (Benzing 1986, Sayed 2001, Black, Osmond 2003). W rodzinie *Polypodiaceae* stwierdzono obecność metabolizmu typu CAM u siedmiu gatunków, m.in.: *Drymoglossum piloselloides*, *Pyrrosia dielsii*, *Pyrrosia longifolia* i *Pyrrosia rupestris* (Sayed 2001).

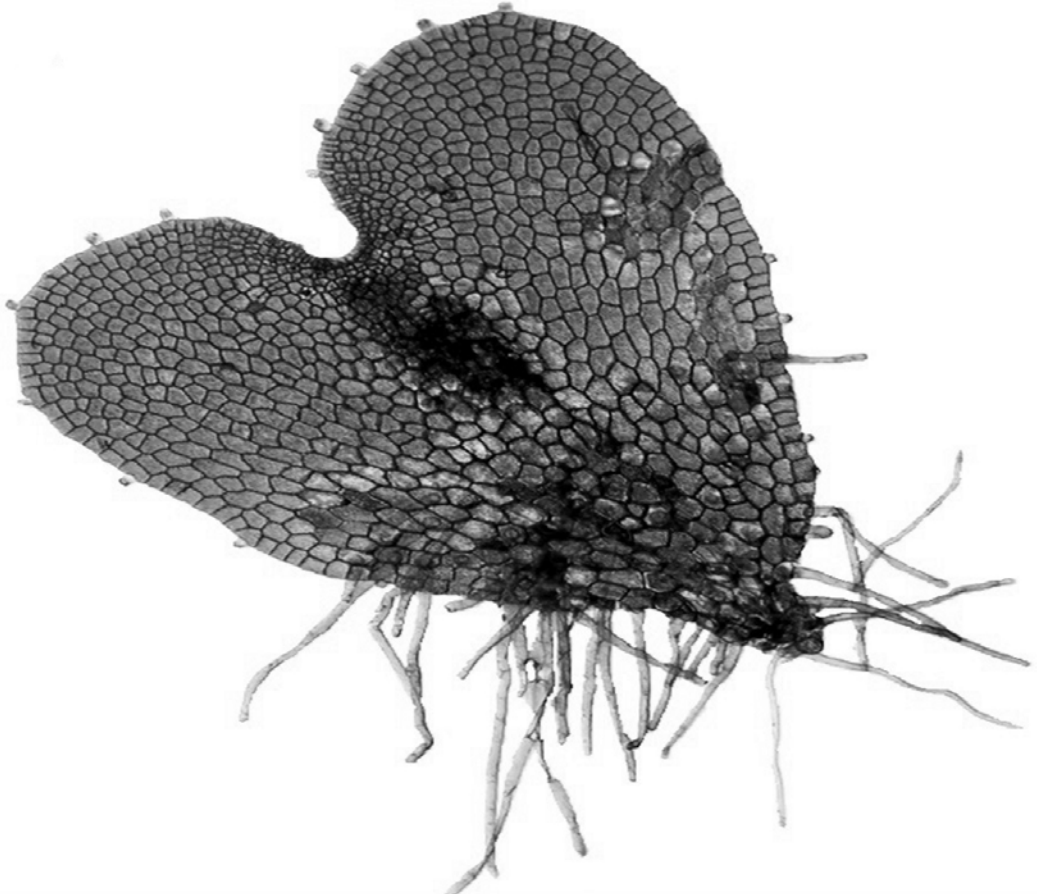
CYKL ROZWOJOWY PAPROCI *PLATYCTERIUM BIFURCATUM*

Cykl rozwojowy *Platycterium bifurcatum*, podobnie jak i innych paproci, jest ściśle powiązany z dostępnością wody, szczególnie w trakcie rozwoju pokolenia haploidalnego. Sporofit paproci *P. bifurcatum* wykształca dwa rodzaje liści: sporofilowe i okrywowe. Powstające na liściach sporofilowych zarodnie mają jednowarstwową ścianę i umieszczone są na tzw. trzoneczkach. Ich otwieranie odbywa się poprzez pierścień (łac. *annulus*) utworzony z szeregu komórek o silnie zgrubiałych ścianach, które przy dojrzewaniu i wysychaniu zarodni rozsuwają jej ścianę.

Ściana zarodników (sporoderma) zbudowana jest z warstwy zewnętrznej (skleryna) i wewnętrznej (intyna). Skleryna jest twarda i odporna na działanie substancji chemicznych, ale przepuszczalna dla wody. Głównym jej składnikiem jest sporopolenina, która jest odporna na procesy gnilne zapewniając tym samym zarodnikom dużą żywotność i odporność na niekorzystne warunki zewnętrzne. Najbardziej wewnętrzną, miękką i elastyczną część ściany – intyna – jest zbudowana z celulozy z domieszką pochodnych fenoli (Zenkter 1994, Ambrozić-Dolinšek, Camloh 1997, Zenkter 2006, Liao, Wu 2011).

Z szeregu czynników zewnętrznych wpływających na kiełkowanie zarodników paproci szczególne znaczenie ma woda i światło (Banks

1999, Racusen 2002). Kiełkujące zarodniki *P. bifurcatum* przechodzą przez stadium nitki, następnie łopatki, aż do sercowatego przedrośla, które zbudowane jest z jednej warstwy komórek z bardzo licznymi chloroplastami (Ryc. 1). Na przedroślu powstają anterydia (plemnie) z plemnikami i archegonia (rodnie) z komórką jajową; proces płciowy zachodzi w środowisku wodnym. Jego efektem jest powstanie diploidalnej zygoty, z której rozwija się zarodek zapoczątkujący rozwój pokolenia diploidalnego. Dojrzały sporofit *P. bifurcatum* po osiągnięciu wieku 4–5 lat wytwarza zarodniki, co rozpoczyna kolejny cykl życiowy (Zenkter 1994, Ambrozić-Dolinšek, Camloh 1997, Banks 1999, Rut et al. 2003, Liao, Wu 2011).



Ryc. 1. Przedrośle epifitycznej paproci *Platycterium bifurcatum* (fot. G. Rut).

Fig. 1. Prothallium of epiphytic fern *Platycterium bifurcatum* (photo G. Rut).

BUDOWA POKOLENIA DIPLOIDALNEGO

Sporofit paproci *Platycterium bifurcatum* wykształca dwa rodzaje liści. Jedne to liście sporofilowe będące głównym organem asymilacyjnym, na których powstają zarodniki w zarodniach skupionych w akrostichoidach na zakończeniach rozgałęzień. Liście te mają charakterystyczny kształt i są dychotomicznie rozgałęzione (Ryc. 2a). Młode liście pokryte są bardzo gęstym kutnerem zbudowanym z krzaczkastych włosków, który w miarę rozwoju liścia staje się coraz rzadszy. Liście te posiadają nerwicę widlastą o dychotomicznie rozgałęziających się nerwach. Górna epiderma zbudowana jest z jednej warstwy komórek o zgrubiałych ścianach, pokryta jest grubą warstwą kutikuli, natomiast w dolnej epidermie aparaty szparkowe znajdują się w zagłębieniach między większymi komórkami, wskutek czego powstaje osłonięta przed zmianami wilgotności przestrzeń bogata w parę

wodną. Pod skórką znajduje się warstwa dużych bezbarwnych kulistych komórek. Mięksisz w tych liściach jest mało zróżnicowany anatomicznie, z dużymi przestworami międzykomórkowymi. Liście sporofilowe są skórzaste i sztywne dzięki tkance wzmacniającej, która otacza wiązki przewodzące (Rut et al. 2002, Liao, Wu 2011).

Liście okrywowe (okapowe, niszowe) tworzą wielowarstwową konchę płasko przylegającą do podpory. Pod zewnętrznymi zielonymi liśćmi występują warstwy liści ulegające powolnemu rozkładowi. Tworzą one specyficzny zbiornik, którego głównym zadaniem jest gromadzenie wody i substancji odżywczych w postaci próchnicy (Ryc. 2b). Budowa anatomiczna tych liści wskazuje, że odgrywają one istotną rolę w magazynowaniu wody. Pokolenie diploidalne epifitycznej paproci *P. bifurcatum* jest znacznie lepiej przystosowane do zmiennych warunków zaopatrzenia w wodę niż pokolenie haploidalne (Rut et al. 2002).



Ryc. 2. Sporofit epifitycznej paproci *Platycterium bifurcatum*: a – liście sporofilowe, b – liście okrywowe (fot. G. Rut).

Fig. 2. Sporophyte of epiphytic fern *Platycterium bifurcatum*: a – sporophyll leaves, b – cover leaves (photo G. Rut).

PLATYCTERIUM BIFURCATUM A ŚRODOWISKO

W trakcie ewolucji opanowanie środowiska lądowego przez rośliny było możliwe dzięki powstaniu licznych przystosowań, tak na poziomie morfologicznym, anatomicznym, jak też metabolicznym. Ograniczenie w dostępie do wody lub jej całkowity brak nazywamy stresem suszy. Siedliska ubogie w zasoby wodne stwarzają warunki, w których mogą egzystować rośliny wyposażone w odpowiednie mechanizmy adaptacyjne. Głównym czynnikiem umożliwiającym roślinom egzystowanie w wielu tzw. „trudnych siedliskach” staje się tolerancja na stres suszy (Bohnert et al. 1995, Bray 1997, Xiong et al. 1999, Bartels, Salamini 2001, Stiller et al. 2003). Obecność wody jest kluczowym czynnikiem w utrzymaniu aktywności enzymatycznej, niezbędnej dla przebiegu szlaków metabolicznych, a więc wpływa na istotne procesy życiowe roślin (Banks 1999, Ślesak, Miszański 1999). Jednym z lepiej poznanych procesów zależnych od ilości wody w środowisku jest fotosynteza. Niedobór wody powoduje istotne zmiany w strukturach komórkowych związanych z reakcjami fotochemicznymi i enzymatycznymi, przyczyniając się do obniżenia natężenia fotosyntezy, a w konsekwencji do spadku produktywności roślin (Biswal 1997, Kacperska 1998, Bruce et al. 2002, Stiller et al. 2003, Kacperska 2012). Rośliny w warunkach deficytu wody wykazują zahamowanie wzrostu i obniżenie turgoru tkanek (Bruce et al. 2002, Farrant, Oliver 2004). Skutki stresu suszy dla roślin wynikają ze zbyt małej ilości wody pobranej z otoczenia lub z nadmiernej transpiracji wywołanej wysoką temperaturą lub niską wilgotnością względną powietrza (Hsiao 1973, Bray 1997). Zaburzenia bilansu wodnego w liściach powodują początkowo zahamowanie procesu fotosyntezy i dystrybucji asymilatów z liści do innych części roślin. Do okresowych braków wody najlepiej przystosowane są rośliny poikilohydryczne. Do roślin tych należą nie tylko plechowce, ale również mchy i nieliczne rośliny naczyniowe; występują one w środowiskach, w których okresy suszy przeplatają się z okresami zwiększonej

wilgotności. Organizmy te charakteryzują się obecnością niezbyt dużych wakuoli w komórkach, co umożliwia w trakcie wysuszania równomiernie kurczenie się i uniknięcie zniszczenia ich ultrastruktury (Hsiao 1973, Bartels, Salamini 2001, Kacperska 2012). W miarę utraty wody wszystkie podstawowe procesy fizjologiczne w tych organizmach ulegają stopniowemu zahamowaniu. W okresach dobrego zaopatrzenia w wodę zwiększa się uwodnienie tkanek, procesy metaboliczne ulegają aktywacji, a w konsekwencji zdolność do wzrostu i rozwoju zostaje przywrócona.

Do mechanizmów obronnych umożliwiających przeżycie okresów suszy u epifitów rosnących w warunkach ograniczonej ilości wody można zaliczyć specyficzny typ wiązania dwutlenku węgla – CAM oraz zdolność do zachowania w trakcie wysuszania odpowiedniej aktywności metabolicznej wystarczającej do reaktywacji procesów życiowych po rehydracji (Lüttge 1989, Zotz, Hietz 2001, Proctor 2003).

Kielkowanie zarodników, wzrost przedrośla i proces zapłodnienia wymagają stosunkowo dużej ilości wody w środowisku. Pokolenie haploidalne jest szczególnie wrażliwe na zmiany w dostępności wody i pod względem morfologicznym oraz metabolicznym przypomina glony. Banks (1999) zasugerowała, że gametofity paproci mogą być uznane za organizmy modelowe w badaniach odpowiedzi roślin na działanie czynników środowiskowych ze względu na specyficzną budowę anatomiczną oraz typ wzrostu i rozwoju. W literaturze można znaleźć jedynie nieliczne doniesienia na temat fizjologii tego stadium rozwojowego paproci (Ambrozić-Dolinsek, Camloh 1997, Racusen 2002, Zenktele 2006).

Pokolenie haploidalne paproci *Platycterium bifurcatum* można zaliczyć do roślin CS (ang. *continuously supplied*), czyli zaopatrywanych w wodę w sposób ciągły i bardzo wrażliwych na uszkodzenia wywołane stresem wodnym. Wyniki pomiarów aktywności fotosyntetycznej pokolenia haploidalnego *P. bifurcatum* świadczą o metabolizmie węgla typu C_3 . Egzogenny kwas abscysynowy (ABA), którym traktowano przedrośla badanej paproci, zmniejsza uszkodzenia wywołane stresem symulowanej suszy osmotycznej

indukowanej mannitolem i prawdopodobnie odgrywa istotną rolę w mechanizmach adaptacyjnych do okresowego deficytu wody (Rut et al. 2003).

Sporofit *Platyserium bifurcatum* jest pokoleciem troficznie niezależnym i dobrze przystosowanym do zmiennych warunków zaopatrzenia w wodę. Liście sporofilowe *P. bifurcatum* pełnią przede wszystkim funkcję asymilacyjną, wolno tracą wodę, ale są wrażliwe na uszkodzenia wywołane stresem suszy, co manifestuje się gwałtownym spadkiem natężenia fotosyntezy. Na podstawie szybkości reaktywacji procesów fizjologicznych paproci *P. bifurcatum* (fotosynteza, oddychanie) ustalono, iż istnieje możliwość naprawy uszkodzeń powstałych w okresie suszy (Rut et al. 2002).

Budowa anatomiczna liści okrywowych, a w mniejszym stopniu sporofilowych *P. bifurcatum*, wskazuje na istnienie pewnych cech charakterystycznych dla roślin poikilohydrycznych. Liść okrywowy charakteryzuje się interesującą budową anatomiczną, a mianowicie w dolnej i górnej epidermie występują aparaty szparkowe, co ułatwia dyfuzję dwutlenku węgla do wnętrza liścia. Komórki miękiszowe są duże o kształcie w przybliżeniu kulistym, zaś przestwory międzykomórkowe niewielkie. Chloroplasty rozmieszczone są równomiernie, jednak w liczbie wyraźnie mniejszej niż w liściu sporofilowym. Liście okrywowe są aktywne fotosyntetycznie także w warunkach stresu suszy i dlatego mogą stanowić istotne źródło związków węgla dla rośliny (Rut et al. 2001). Liście okrywowe *P. bifurcatum* zbudowane są z tkanek, które łatwo chłoną i magazynują wodę. Można domniemywać, iż w młodym liściu okrywowym zachodzą intensywne procesy metaboliczne umożliwiające pobieranie i magazynowanie wody. W trakcie rozwoju, w przypadku dłuższych okresów suszy liść ten może służyć jako rezerwuuar wody dla liścia sporofilowego.

PLATYCERIUM BIFURCATUM – FIZJOLOGICZNY FENOMEN

Dane literaturowe wskazują, że pewne gatunki paproci mogą wykazywać metabolizm typu CAM

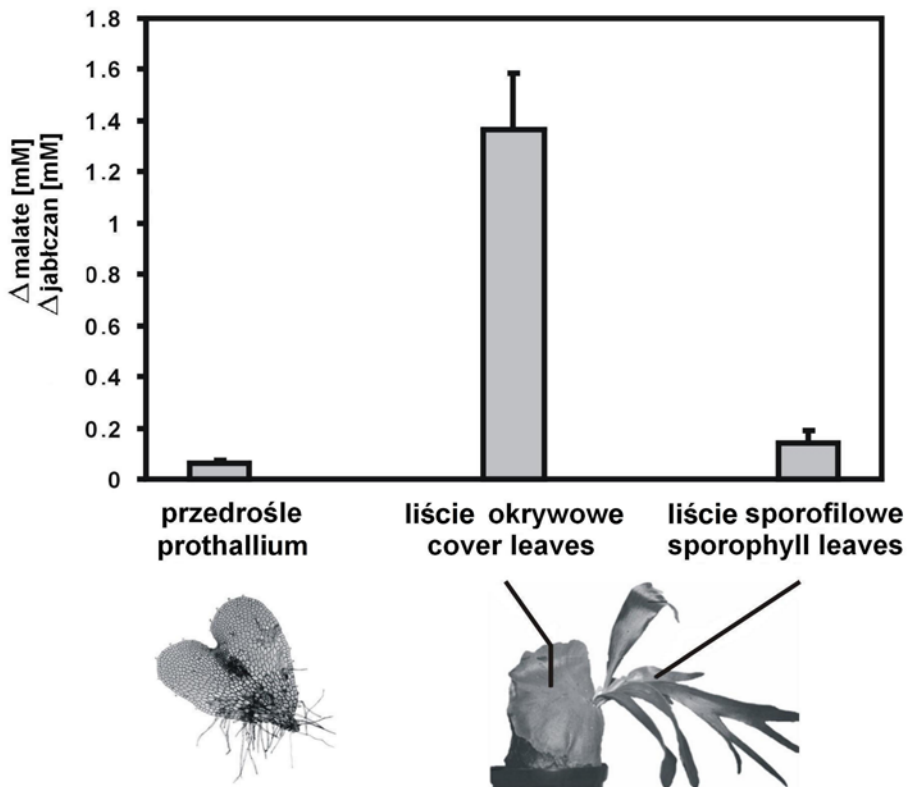
(Lüttge 1989, Holtum, Winter 1999). Rośliny typu CAM charakteryzują się oszczędną gospodarką wodną oraz czasowym rozdziałem procesów karboksylacji i dekarboksylacji (Lüttge 2004). W nocy, a przynajmniej w pewnych jej okresach, otwarcie aparatów szparkowych umożliwia pobranie dwutlenku węgla. Przyłączany jest on do fosfoenolopirogronianu tworząc szczawioocetan, z którego powstaje jabłczan akumulowany w wakuoli. W dzień jabłczan wypływa z wakuoli i ulega dekarboksylacji pod wpływem enzymów jabłczanowych. Powstający w chloroplastach CO₂ kierowany jest do cyklu Calvina (Cushman, Borland 2002). Wymiana CO₂ u roślin typu CAM obejmuje cztery fazy w cyklu dobowym. Równocześnie z dobowym rytmem kwasowości w roślinach CAM zmieniają się parametry wodne liścia. Podczas dnia, gdy stężenie wcześniej magazynowanego jabłczanu obniża się, całkowity potencjał wodny liścia staje się mniej ujemny. Uważa się, że wzrost ciśnienia osmotycznego spowodowany przez akumulację jabłczanu ułatwia pobieranie wody (Black, Osmond 2003). Jabłczan odgrywa również istotną rolę u roślin w wielu ważnych metabolicznych procesach związanych z przemianami energii, biosyntezą związków organicznych i w odżywianiu mineralnym. Dynamiczne przemiany tego związku w komórkach liści roślin typu C₃ są istotne dla stanu osmotycznego komórki, turgoru i zmian pH w cyklu dobowym.

Niektóre gatunki roślin mogą przechodzić z fotosyntezy typu C₃ do CAM. Największą plastyczność pod tym względem wykazują rośliny z rodzaju *Clusia*. U *C. minor* nawet przeciwległe liście na tym samym węźle są zdolne do przeprowadzania różnych typów wiązania dwutlenku węgla (Borland et al. 1998). W licznych badaniach wykazano, że niekiedy czynniki stresowe, takie jak: zasolenie, susza czy nadmiar światła wywołują przejście z metabolizmu typu C₃ do CAM (Chu et al. 1990, Miszański et al. 1998, Sayed 2001, Cushman, Borland 2002, Haslam et al. 2003). Deficyt wody może również indukować powstanie CAM cyklicznego, charakteryzującego się dzienną asymilacją CO₂ przy otwartych aparatach szparkowych, oraz wykorzystaniem

CO₂ z oddychania w nocy, akumulowanego w postaci jabłczanu przy zamkniętych aparatach szparkowych (Cushman 2001, Hafke et al. 2001, Cushman, Borland 2002, Lüttge 2002). Indukcja CAM cyklicznego w zależności od gatunku może przyczynić się do ograniczenia strat wody od 5% do 70% w ciągu dnia (Borland 1996, Hafke et al. 2001).

Platyterium bifurcatum należy do roślin bytujących w koronach drzew, gdzie panuje znacznie mniejsza wilgotność względna powietrza niż na dnie lasu, a w warunkach silnego nasłonecznienia może dochodzić do stresu wodnego i oksydacyjnego (Rut et al. 2001). Strategie adaptacyjne poszczególnych faz rozwojowych paproci *P. bifurcatum* do ograniczonego dostępu do wody są bardzo zróżnicowane. W przeprowadzonych

badaniach stwierdzono jedynie niewielkie różnice w stężeniu jabłczanu (0.08–0.17 mM) między nocą a dniem w przedroślach i liściach sporofilowych badanej paproci w warunkach kontrolnych (Rut et al. 2008). Świadczy to o braku akumulacji jabłczanu w ciemności. Wyniki te sugerują, że w przedroślach i liściach sporofilowych nie dochodzi do wykształcenia metabolizmu typu CAM (Ryc. 3). Natomiast w liściach okrywowych następuje znacząca akumulacja jabłczanu w nocy, a różnica w stężeniu tego związku między okresem ciemności i światła wynosi około 1.37 mM i dlatego związek ten może stanowić źródło CO₂ dla rośliny (Ryc. 3). Wzmoczona nocna akumulacja jabłczanu oraz natężenie wymiany gazowej w ciągu dnia w liściach okrywowych mówią o metabolizmie typu CAM cyklicznego. Nocna



Ryc. 3. Dobowe różnice w zawartości jabłczanu (Δ jabłczanu) w gametofitach (przedrośle), liściach okrywowych i sporofilowych *Platyterium bifurcatum* uprawianych w warunkach kontrolnych (Rut et al. 2008, zmodyfikowane).

Fig. 3. Diurnal malate fluctuations (Δ malate) in gametophytes (prothallium), cover leaves and sporophyll leaves of *Platyterium bifurcatum* under control growth conditions (Rut et al. 2008, modified).

akumulacja jabłczanu świadcząca o pojawieniu się CAM sugeruje również, że metabolizm ten może być jednym z elementów przystosowawczych do niekorzystnych warunków środowiska (Rut et al. 2008).

W liściach okrywowych *P. bifurcatum* dobowe fluktuacje jabłczanu większe od kontrolnych stwierdzono w odpowiedzi na niekorzystne warunki zewnętrzne (wysokie natężenie światła, stres wodny) (Rut et al. 2008). Dobowy poziom fluktuacji jabłczanu jest najwyższy w liściach okrywowych rosnących w warunkach wysokiego natężenia światła i osiąga wartość około 2.7 mM. Jeśli w liściach okrywowych *P. bifurcatum* wywoływano stres wodny do utraty 20% lub 30% względnej zawartości wody, to różnica w stężeniu jabłczanu między nocą a dniem rośnie do około 1.65 mM. Wyniki badań jednoznacznie wskazują, że zarówno wysokie natężenie światła, jak i w mniejszym stopniu deficyt wody, są czynnikami przyspieszającymi indukcję metabolizmu CAM cyklicznego, co jest zgodne z danymi literaturowymi (Cushman, Borland 2002, Haslam et al. 2003).

Zgodnie z istniejącą wiedzą uzyskane wyniki dotyczące pomiaru dobowych fluktuacji jabłczanu i wymiany gazowej były pierwszymi, które świadczą, że w określonych warunkach u *P. bifurcatum* może dojść do indukcji metabolizmu typu CAM cyklicznego.

do pełnienia różnych funkcji. Liście sporoflowe są organem asymilacyjnym, na którym wytwarzane są zarodniki, a budowa anatomiczna liści okrywowych wskazuje, że odgrywają one istotną rolę w magazynowaniu wody.

Różnice w budowie morfologicznej i anatomicznej liści badanej paproci potwierdzają różnice w ich metabolizmie fotosyntetycznym. Niewielkie dobowe różnice w stężeniu jabłczanu stwierdzono u przedrośli i liści sporoflowych. Natomiast w liściach okrywowych stwierdzono znaczące różnice w akumulacji jabłczanu pomiędzy dniem a nocą i dlatego związek ten może stanowić źródło CO₂ dla rośliny w trakcie dnia. Wysokie natężenie światła oraz stres suszy wywoływały znaczący wzrost dobowych fluktuacji jabłczanu w liściach okrywowych. Wyniki te wskazują na obecność tzw. CAM cyklicznego u *P. bifurcatum* oraz możliwość indukcji tej drogi metabolicznej pod wpływem czynników stresowych. Z przedstawionych danych wynika, że pokolenie diploidalne, mimo że zróżnicowane morfologicznie, może funkcjonować w zmiennych warunkach różnej dostępności do wody. Zwiększona zawartość jabłczanu stanowić może ważny element strategii przystosowawczej do naturalnych warunków, w których rośnie *P. bifurcatum* oraz umożliwia dużą plastyczność zmian w metabolizmie tej paproci.

PODSUMOWANIE

Platyserium bifurcatum jest epifityczną paprocią zajmującą siedliska zróżnicowane ekofizjologicznie. W trakcie rozwoju ontogenetycznego paproci *P. bifurcatum* można wyróżnić pokolenie haploidalne i diploidalne o zupełnie innej budowie i fizjologii. Pokolenie haploidalne w postaci przedrośla wymaga stałej obecności wody w otoczeniu i jest szczególnie wrażliwe na zmiany w dostępności wody. Natomiast sporofit jest pokoleniem morfologicznie bardziej przystosowanym do zmiennych warunków zaopatrzenia w wodę, wykształca dwa rodzaje liści asymilacyjnych, z których każdy wykazuje przystosowania

LITERATURA

- AMBROZIĆ-DOLINSEK J., CAMLOH M. 1997. Gametophytic and sporophytic regeneration from bud scales of the fern *Platyserium bifurcatum* (Cav.) C. Chr. *in vitro*. *Ann. Bot.* **80**: 23–28.
- BANKS J. A. 1999. Gametophyte development in ferns. *Annual. Rev. Pl. Physiol. Pl. Molec. Biol.* **50**: 163–183.
- BARTELS D., SALAMINI F. 2001. Desiccation tolerance in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. A contribution to the study of drought tolerance at the molecular level. *Pl. Physiol.* **127**: 1346–1353.
- BENZING D. H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* **9**: 23–43.
- BISWAL B. 1997. Chloroplasts, pigments, and molecular response of photosynthesis under stress. W: M. PESSARAKLI

- (red.), Handbook of Photosynthesis. Marcel Dekker, New York – Basel – Hong Kong, s. 877–885.
- BLACK C. C., OSMOND C. B. 2003. Crassulacean acid metabolism photosynthesis: 'working the night shift'. *Photosynthesis Research* **76**: 329–334.
- BOHNERT H. J., NELSON D. E., JENSEN R. G. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* **7**: 1099–1111.
- BORLAND A. M. 1996. A model for the partitioning of photosynthetically fixed carbon during the C₃-CAM transition in *Sedum telephium*. *New Phytol.* **134**: 433–444.
- BORLAND A. M., TECST L. I., LEEGOOD R. C., WALKER R. P. 1998. Inducibility of crassulacean acid metabolism (CAM) in *Clusia* species: physiological/biochemical characterisation intercellular localization of carboxylation and decarboxylation processes in three species which exhibit different degrees of CAM. *Planta* **205**: 342–351.
- BRAY E. A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* **2**(2): 48–54.
- BRUCE W. B., EDMANDES G. O., BARKER T. C. 2002. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *J. Exp. Bot.* **53**(366): 13–25.
- CHU C., DAI Z., KU M. S. B., EDWARDS G. E. 1990. Induction of crassulacean acid metabolism in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid. *Pl. Physiol.* **93**: 1253–1260.
- CIESZKO J. 1999. Ekologia populacji paprotników (*Pteridophyta*) *Wiadom. Bot.* **43**(3–4): 7–17.
- CUSHMAN J. C. 2001. Crassulacean acid metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Pl. Physiol.* **127**: 1439–1448.
- CUSHMAN J. C., BORLAND A. M. 2002. Induction of crassulacean acid metabolism by water limitation. *Pl. Cell Environ.* **25**: 295–310.
- FARRANT J. M., OLIVER M. J. 2004. Desiccation tolerance and sensitivity in plants. *Physiol. Pl.* **122**(1): 1–2.
- GRIFFITHS H. 1989. Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes. W: U. LÜTTGE (ed.), Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Ecological Studies, 76. Springer Verlag, Berlin – New York, s. 42–84.
- HAFKE J. B., NEFF R., HUTT M. T., LÜTTGE U., THIEL G. 2001. Day-to-night variations of cytoplasmic pH in a crassulacean acid metabolism plant. *Protoplasma* **216**: 164–170.
- HASLAM R., BORLAND A., MAXWELL K., GRIFFITHS H. 2003. Physiological responses of the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. *J. Pl. Physiol.* **160**(6): 627–634.
- Holtum J. A. M., WINTER K. 1999. Degrees of crassulacean metabolism in tropical epiphytic and lithophytic ferns. *Austral. J. Pl. Physiol.* **26**(8): 749–757.
- HSIAO T. C. 1973. Plant response to water stress. *Annual Rev. Pl. Physiol.* **24**: 519–570.
- KACPERSKA A. 1998. Reakcje roślin na czynniki stresowe. W: J. KOPCEWICZ, S. LEWAK (red.), Podstawy fizjologii roślin. Wydaw. Naukowe PWN, Warszawa, s. 575–633.
- KACPERSKA A. 2012. Reakcje roślin na stresowe czynniki środowiska. W: J. KOPCEWICZ, S. LEWAK (red.), Fizjologia roślin. Wydaw. Naukowe PWN, Warszawa, s. 634–708.
- Kornaś J. 1988. Strategie przystosowawcze paprotników w strefie sawannowej Afryki tropikalnej. *Wiadom. Bot.* **32**(1): 21–46.
- KORNAŚ J. 1993. Zasięgi geograficzne i wymagania siedliskowe paprotników w strefie sawannowej Afryki tropikalnej. *Wiadom. Bot.* **37**(3/4): 161–165.
- LIAO Y. K., WU Y. H. 2011. *In vitro* propagation of *Platynerium bifurcatum* (Cav.) C. Chr. via green globular body initiation. *Bot. Stud.* **52**: 455–463.
- LÜTTGE U. 1989. Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology. Ecological Studies, 76. Springer Verlag, Berlin – New York, s. 5–10.
- LÜTTGE U. 2002. CO₂-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *J. Exp. Bot.* **53**(378): 2131–2142.
- LÜTTGE U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Ann. Bot.* **93**: 629–652.
- MISZALSKI Z., ŚLESIAK I., NIEWIADOMSKA E., BĄCZEK-KWINTA R., LÜTTGE U., RATAJCZAK R. 1998. Subcellular localization and stress responses of superoxide dismutase isoform from leaves in the C₃/CAM intermediate halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Pl. Cell Environ.* **21**(2): 169–179.
- ONG B. L., KOH C. K. K., WEE Y. C. 1997. Relationship between fern development and CAM in *Pyrrosia piloselloides* (L.) Price. *Photosynthetica* **34**: 147–149.
- PROCTOR M. C. F. 2003. Comparative ecophysiological measurements on the light responses, water relations and desiccation tolerance of the filmy ferns *Hymenophyllum wilsonii* Hook. and *H. tunbrigense* (L.) Smith. *Ann. Bot.* **91**: 717–727.
- RACUSEN R. H. 2002. Early development in fern gametophytes: interpreting the transition to prothalia architecture in terms of coordinated photosynthate production and osmotic ion uptake. *Ann. Bot.* **89**: 227–240.
- RUT G., KRUPA J., RZEPKA A. 2001. Wpływ stresu wodnego na natężenie wymiany gazowej liści okrywowych paproci *Platynerium bifurcatum* (CAV.) C. Chr. W: E. ZENKTELER (red.), Botanika w dobie biologii molekularnej, Materiały sesji i sympozjów 52 Zjazdu PTB. Polskie Towarzystwo Botaniczne, Poznań, s. 75.
- RUT G., KRUPA J., RZEPKA A. 2002. Natężenie fotosyntezy i oddychania liści sporofitowych epifitycznej paproci *Platynerium bifurcatum* w warunkach stresu wodnego. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **481**: 243–251.

- RUT G., KRUPA J., RZEPKA A. 2003. The influence of simulated osmotic drought on functioning of the photosynthetic apparatus in gametophytes of the epiphytic fern *Platycerium bifurcatum*. *Polish Journal of Natural Sciences. Supplement 1*: 144–145.
- RUT G., KRUPA J., MISZALSKI Z., RZEPKA A., ŚLESIAK I. 2008. Crassulacean acid metabolism in the epiphytic fern *Platycerium bifurcatum*. *Photosynthetica* **46**: 156–160.
- SAYED O. H. 2001. Crassulacean acid metabolism 1975–2000, a check list. *Photosynthetica* **39**: 339–352.
- STILLER V., LAFITTE H. R., SPERRY J. S. 2003. Hydraulic properties of rice and the response of gas exchange to water stress. *Pl. Physiol.* **132**: 1698–1706.
- ŚLESIAK I., MISZALSKI Z. 1999. Reakcje stresowe u *Mesembryanthemum crystallinum* L. *Wiadom. Bot.* **43**(1–2): 47–58.
- XIONG L., ISHITANI M., ZHU J. K. 1999. Interaction of osmotic stress, temperature, and abscisic acid in the regulation of gene expression in *Arabidopsis*. *Pl. Physiol.* **119**: 205–211.
- ZENKTELER E. 1994. Paprocie w domu, parku i ogrodzie. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Poznań, s. 104–109.
- ZENKTELER E. 2006. Cykl życiowy paproci w warunkach eksperymentalnych. *Wiadom. Bot.* **50**(1–2): 5–20.
- ZOTZ G., HIETZ P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *J. Exp. Bot.* **52**(364): 2067–2078.
- ZOTZ G., HIETZ P., SCHMIDT G. 2001. Small plants, large plants: the importance of plant size for the physiological ecology of vascular epiphytes. *J. Exp. Bot.* **52**(363): 2051–2056.