

TRAWY ODPORNE NA WYSYCHANIE

A report of desiccation tolerant 'resurrection' grasses from dryland areas

D. F. GAFF, Y. A. SUTARYONO, Z. MISZALSKI

Summary. A small proportion of grass species are able to survive complete air-drying without suffering injury; leaves which are literally as dry as straw, recover their full moisture content and green crisp texture in less than 24 h after rain. Following this, they recommence growth. In the dry state, they may remain quiescent but viable for two years. Thirty seven grass species possess this extraordinary resilience to rehydration. Their desiccation tolerance limits are usually at or close to the theoretical optimal limit. Preliminary field studies indicate the most productive species. Some of these species also have good levels of salt tolerance. Protein content of dry viable foliage remains close to normal levels. The underlying mechanism of desiccation tolerance appears to involve a rapid hardening process in the early stages of water stress, during which protein synthesis is increased, presumably producing stress-stable protein. Also sugar content is increased and possibly has a stabilizing effect on cell membranes. Ecologically, resurrection grasses are well adapted for colonization of shallow soils in drought-prone regions.

Key words: drought tolerance, resurrection grasses, desert reclamation, salt tolerance

Prof. dr D. F. Gaff, dr Y. A. Sutaryono, Botany and Zoology Department, Monash University, Clayton 3168, Australia

Dr Z. Miszalski, Zakład Fizjologii Roślin PAN, ul. Sławkowska 17, 31-016 Kraków

Większość roślin nie jest w stanie przeżyć utraty 40-90% normalnej zawartości wody. Jednakże wiele roślin niższych może przeżyć bardzo silne wysuszenie. Rośliny okrytozalążkowe są bardziej odporne na suszę niż paprotniki, ale z kolei mniej odporne niż porosty czy mszaki [1]. W zasadzie jedynie nasiona większości gatunków roślin kwiatowych posiadają komórki, które mogą przetrwać całkowite wysuszenie. Poza nielicznymi wyjątkami właściwość ta nie ujawnia się w obrębie organów wegetatywnych. Do 1970 roku znanych było 10 gatunków roślin kwiatowych posiadających komórki zdolne do ponownego odzyskania żywotności po wysuszeniu. Trawy charakteryzujące się zdolnością poikilohydryzmu *resurrection grasses* mogą być wysuszone do postaci siana. Na ogół są to gatunki rzadko spotykane, o niewielkim znaczeniu gospodarczym. Odkrycie traw posiadających liście zdolne

do odzyskiwania żywotności spowodowało zintensyfikowanie poszukiwań innych roślin przejawiających takie właściwości. Obecnie znanych jest 37 gatunków traw o takich cechach fizjologicznych. Trawy te mogłyby być wprowadzane na terenach narażonych na okresową suszę. W niniejszym artykule przytoczono listę gatunków potencjalnie spełniających te warunki (tab. 1).

Poszukiwania traw zdolnych do odzyskiwania żywotności prowadzono na kilku kontynentach w różnych regionach charakteryzujących się długotrwałą suszą, a szczególną uwagę zwrócono na tereny o płytkiej warstwie gleby. Podjęto próbę przebadania kilku parametrów fizjologicznych u przedstawicieli tej grupy roślin. Granicę tolerancji na wysychanie wyznaczano metodą opisaną przez Gaff i Ellis [5], pomiaru poziomu azotu dokonano metodą mikrokielดาห์ [18], zawartości fosforu metodą opisaną przez

TABELA 1. Tolerancja na wysychanie traw „rezurekcyjnych” - najniższy potencjał wodny u przeżywających liści. Potencjał wodny wyrażony w jednostkach względnej wilgotności (RH) w równowadze z odciętymi liśćmi. Równoważne wartości MPa w porównaniu do RH przy 28°C: -170 -30% ; -270 -15% ; -310 -11% ; -410 -5% ; -540; -2% ; < -650 -0%. Tereny z których pobierano materiał są zaznaczone w następujący sposób: A-Australia, B-Brazylia, E-Europa, I-Indie, K-Kenia, N-Namibia, SL-Sierra Leone, SA-Afryka południowa i Z-Zimbabwe. RWC = względna zawartość wody, * = tylko podstawa liści wykazuje tolerancję na wysychanie.

TABLE 1. Desiccation tolerance of resurrection grasses: i. e. the lowest water potential survived by leaves. Water potentials are expressed as air relative humidity (RH) in equilibrium the excised leaves. Equivalent MPa to RH at 28°C are: -170 -30%; -270 -15%; -310; -11%; -410 -5%; -540 -2%; <-650 -0%. Main collection sites are indicated: A-Australia, B-Brazil, E-Europe, I-India, K-Kenya, N-Namib area of Africa, SL-Sierra Leone, SA-South Africa, and Z-Zimbabwe. RWC = relative water content, * = only basal part of leaf is desiccation tolerant.

Gatunek Species	Miejsce Site	Tolerancja na wysychanie (% RH) Desiccn. tolerance (% RH)
<i>Brachyachne patentifolia</i> (Stent & Rattray) C.E. Hubbard	Z	0
<i>Eragrostiella bifaria</i> (Vahl) Bor	A	15
<i>Eragrostiella brachyphylla</i> (Stapf) Bor	I	0
<i>Eragrostiella nardoides</i> (Trin.) Bor	I	11
<i>Eragrostis hispida</i> K.Schum	Z	0-5
<i>Eragrostis invalida</i> Pilger	SL	0
<i>Eragrostis nindensis</i> Fic. & Hiern	N	0-2
<i>Eragrostis paradoxa</i> Launert	Z	0
<i>Micraira adamsii</i> Lazar.	A	0-2
<i>Micraira aff. dentata</i> Lazar.	A	(<5% RWC)
<i>Micraira spinifera</i> Lazar.	A	(<7,5% RWC)
<i>Micraira subulifolia</i> F.Muell.	A	5
<i>Micraira tenuis</i> Lazar.	A	(<8% RWC)
<i>Micraira sp.</i> (CANB 249543) (=sp.no. 5 Lazarides 1979)	A	(<7,5% RWC)
<i>Microchloa caffra</i> Nees	SA	0-5
<i>Microchloa indica</i> (L.f.) O.Kunze	B	0
<i>Microchloa kunthii</i> Desv.	SA	0
<i>Oropetium capensis</i> Stapf	SA	0
<i>Oropetium rozburghianum</i> (Steudel) S.Phillips	I	0
<i>Oropetium thomaeum</i> Trin.	I	0
<i>Poa bulbosa</i> L.	E	(7% RWC)*
<i>Sporobolus sp.aff.elongatus</i> (Nelson 2273 SYD)	A	0*
<i>Sporobolus festivus</i> Hochst	SA	0
<i>Sporobolus aff.fimbriatus</i> Gaff 239	K	5
<i>Sporobolus lampranthus</i> Pilg.	SA	0
<i>Sporobolus pellucidus</i> Hochst	K	0-11
<i>Sporobolus stapfianus</i> Gandoger	SA	2
<i>Tripogon capillatus</i> Jaub. & Spach	I	0
<i>Tripogon curvatus</i> Phillips & Launert	K	30
<i>Tripogon filiformis</i> Nees ex Steud.	I	2
<i>Tripogon jacquemonti</i> Stapf	I	0
<i>Tripogon lisboae</i> Stapf	I	0
<i>Tripogon loliformis</i> (F.Meull.) C.E.Hubbard	A	0
<i>Tripogon major</i> Hook.f.	SL	5
<i>Tripogon minimus</i> (A.Rich.) Hochst ex Steud	Z	0-2
<i>Tripogon polyanthus</i> Naik	I	2
<i>Tripogon spicatus</i> (Nees) Eckman	B	0-2

TABELA 2. Charakterystyka ulistnienia traw poikilohydrycznych rosnących w okresie letnim w klimacie typu śródziemnomorskiego w Melbourne. Rośliny hodowano w 20 cm doniczkach na podłożu gleby ilastej stosując regularne podlewanie i początkowo zasilanie pożywką Hoaglanda, a następnie pożywką o opóźnionej dostępności dla rośliny.

TABLE 2. Foliage characteristics of resurrection grasses, grown over summer in a mediterranean-type climate in Melbourne. Plants were raised in 20 cm pots of loam, with regular irrigation and fertilization with Hoaglands solution in the first instance, then with osmocote slow-release fertiliser.

Parametr fizjologiczny Character	Min. - max. Min. - max.	Gatunek Species
długość liści length of leaves	6 - 35 cm	<i>O. rozburghianum</i> , <i>T. filiformis</i>
wysokość kwiatostanu height of inflorescence	15 - 84 cm	<i>O. rozburghianum</i> , <i>S. aff. fimbriatus</i>
liczba pędów na cm ² powierzchni gruntu no. of shoots per cm ² basal area	1.5 - 9.3	<i>E. invalida</i> , <i>M. kunthii</i>
obumarłe stare liście po zakończeniu sezonu letniego (% s.m. wszystkich liści) dead senesced leaves after summer (% of total leaf d. wt)	15 - 48	<i>E. invalida</i> , <i>T. major</i>
odporność na wysychanie desicc. tolerance	30 - 0 RH	<i>T. curvatus</i> , <i>E. invalida</i>
zawartość azotu gN/g s.m.(%) nitrogen content gN/g dry weight (%)	1.0 - 2.3	<i>T. filiformis</i> , <i>T. major</i>
zawartość fosforu gP/g s.m. phosphorus content gP/g dry weight (%)	0.25 - 0.73	<i>T. capillatus</i> , <i>E. hispida</i>
włókno wytrącane neutr. detergentem (%) neutral-detergent fibre (%)	70 - 85	<i>S. aff. fimbriatus</i> , <i>E. hispida</i>
włókno wytrącane kwas. detergentem (%) acid-detergent fibre (%)	30 - 48	<i>T. jacquemontii</i> , <i>E. nindensis</i>
lignina (%) lignin (%)	2.7 - 6.4	<i>E. invalida</i> , <i>E. brachyphylla</i>

Humphries [11], pomiaru poziomu skrobi w reakcji J+KJ, metodą antronową oznaczono zaś cukry [20], a pomiaru zawartości włókien celulozowych i ligniny dokonano wg metody Goering i Van Soest [9]. Wyniki tych analiz przedstawiono w tab.2. Podczas, gdy przeciętnie rośliny uprawne wykazują graniczną tolerancję na wysychanie powyżej -22 MPa potencjału wodnego i powyżej 25% względnej zawartości wody, to większość opisywanych traw poikilohydrycznych jest w stanie przetrwać przy wysokości potencjału wodnego poniżej -400 MPa i poniżej 8% względnej zawartości wody (tab. 1)

Wiele traw odpornych na wysychanie jest w stanie przetrwać w atmosferze powietrza o 0% względnej wilgotności (RH) [1]. W naturalnych warunkach trawy te są w stanie przeżyć 10-miesięczną suszę. Niektóre z nich przetrwały 2 lata w warunkach suszy stosowanej w laboratorium [2]. Ich powrót do aktywności w wyniku opadów deszczu jest bardzo gwałtowny. Już po 24 godzinach przy 10 mm opadzie ujawniają się procesy wzrostowe. Trawy te pobierają wodę zarówno powierzchnią systemu korzeniowego jak i powierzchnią blaszek liściowych. W naturalnych warunkach wegetacji na płytkich gle-

bach rośliny te ulegają dość często powtórnej dehydratacji już po 1-tygodniowym okresie słabych opadów.

Odporne na wysychanie trawy poikilohydryczne pochodzą głównie z tropikalnych lub subtropikalnych stref klimatów zmiennych (podrównikowych, zwrotnikowych i podzwrotnikowych) (tab. 1). Ekotypy *Tripogon loliformis* rozprzestrzenione są w Australii w strefie klimatu śródziemnomorskiego w pobliżu Melbourne. *Poa bulbosa*, której tylko nasady liści są odporne na wysychanie zdarza się w chłodnej strefie klimatu umiarkowanego. Na terenie południowej Patagonii nie wykazano obecności traw poikilohydrycznych. Prawdopodobnie gatunki *Tripogon* w północnej Azji wykazują tolerancję na wysuszenie wraz z tolerancją na niskie temperatury, jakkolwiek nie udało się tego stwierdzić z powodu trudności uzyskania materiału roślinnego z tamtego terenu.

Tolerancja na wysychanie umożliwia trawom poikilohydrycznym zasiedlanie gleb o miąższości zaledwie 1 cm. Zdolność ta predestynuje je do wykorzystania jako gatunki pionierskie na terenach suchych pozbawionych wegetacji, tym bardziej, że są one zdolne do wzrostu przy bardzo małych zasobach mineralnych w podłożu. Rośliny rosnące w takich warunkach są na ogół bardzo niskie, jednak niektóre gatunki są w stanie osiągać większe rozmiary i wykazują większą żywotność, gdy rosną na glebach o większej miąższości. Inne przyjmują zawsze miniaturowe rozmiary, a ulistnienie takich gatunków jak *Microchloa indica*, *Oropetium spp.*, *Micraira spp.* i kilka gatunków *Tripogon spp.* jest bardzo niewielkie nawet w dobrych warunkach wzrostu. Ogranicza to ich konkurencyjność nawet na glebach o większej miąższości, jak również jest przyczyną ograniczenia potencjalnej produktywności suchej masy ich systemu korzeniowego. Najwyższe liście dochodzące do 60 cm spośród traw odpornych na wysychanie wykształcają *Tripogon lisboae* i *Eragrostis invalida*. Gatunki *Sporobolus pellucidus* i *Sporobolus aff. fimbriatus* wydają się

posiadać najwyższą produkcję suchej masy spośród wszystkich znanych gatunków traw poikilohydrycznych. *Eragrostis nindensis* wykazującą słabszą produktywność uważa się za dobrą trawę paszową dla owiec na suchych terenach pół-zach Afryki [19]. O wartościach odżywczych tych traw stanowią liście zdolne do wznowienia aktywności fizjologicznej, a nie te obumierające w czasie suszy. Wysychające trawy poikilohydryczne wykazują wysoką całkowitą zawartość białek [7]. W czasie wysychania następuje bardzo intensywna przemiana skrobi głównie w sacharozę (tab. 3) [12], co nie wpływa na poziom przyswajalnych węglowodanów. We wszystkich trawach poikilohydrycznych międzywęzła lodygi oprócz kwiatostanów są słabo rozwinięte, a wyjątek stanowią rozłogi *Micraira spp.* Przez większą część roku lodygi stanowią tylko niewielką część masy rośliny. Wysuszone ulistnienie nie stanowi paszy u *Tripogon loliformis*; odzyskuje ono jednakże wartości paszowe po okresie opadów [14]. Sytuacja taka występuje u większości traw odpornych na wysychanie.

Trzy odporne na wysychanie gatunki traw z rodzaju *Sporobolus*: *S. aff. fimbriatus*, *S. festivus* i *S. stapfianus* wykazują również umiarkowaną odporność na zasolenie gleby. Jednakże przy stężeniu 0.15 do 0.2 M NaCl ograniczają one o 50% przyrost suchej masy części nadziemnych. Jeśli chodzi o pierwszy z wymienionych gatunków roślin, odporność na zasolenie wynika głównie ze zdolności eliminacji NaCl przez system korzeniowy [21]. Zaś odporność tych roślin na wysychanie nie zmienia się istotnie dopóki nie zakumulują one dużej ilości soli.

W początkowej fazie stresu wodnego trawy poikilohydryczne ulegają aktywnej indukcji, która zwiększa ich tolerancję na wysychanie. U *Borya nitida* tolerancja ta może być indukowana poprzez aplikowanie kwasu abscysynowego [4,6]. Dostępne dane dotyczące poikilohydrycznych okrytozależkowych o podobnych właściwościach sugerują, że głównymi czynnikami

TABELA 3. Zawartość skrobi w wysuszonych liściach roślin odpornych na wysychanie wyrażona jako % poziomu skrobi w liściach uwodnionych mierzona w identycznych warunkach oświetlenia przy 25°C.

TABLE 3. Starch content of air-dry leaves of desiccation tolerant plants as a percentage of levels in hydrated leaves under identical illumination at 25°C.

<i>Boea hygroskopica</i> (Gesneriaceae)	3
<i>Borya constricta</i> (Liliaceae)	21
<i>Myrothamnus flabellifolia</i> (Myrothamnaceae)	39
<i>Pellaea viridis</i> (Sinopteridaceae)	20
<i>Sporobolus stapfianus</i> (Gramineae)	17

zaangażowanymi w indukcję tolerancji na wysychanie może być stymulacja syntezy białek oraz stabilizacja struktur membranowych. Zjawisko stymulacji syntezy białek może przeciwdziałać tendencji do wzrostu hydrolizy i denaturacji białek w czasie stresu wodnego. W czasie indukcji tolerancji mogą zachodzić również zmiany jakościowe w syntezie białek. Umożliwiają one powstanie izoprotein o większej odporności na dehydratację i prowadzą do ustalenia wysokiego poziomu wiązań dwusiarczkowych w białkach natywnych co podnosi ich stabilność [13,17].

Stabilizacja struktur membranowych przeciwko efektom wysokiej siły jonowej [10, 15, 16] może zachodzić na skutek wzrostu zawartości sacharozy po hydrolizie skrobi w czasie dehydratacji. Szczegółowo problem ten opisano w pracy Gaff [3].

W końcu należy wspomnieć, że rozpoczęto również badania nad elektrofuzją protoplastów w celu doprowadzenia do hybrydyzacji traw poikilohydrycznych ze spokrewnionymi trawami posiadającymi inne pożądane właściwości. Udało się przeprowadzić elektrofuzję pomiędzy odpornymi na wysychanie trawami *Sporobolus* spp., a żywotną, umiarkowanie odporną na stres zasolenia trawą *S. pyramidalis* wykształcającą głęboki system korzeniowy i bardzo odporną na suszę, ale nie wykazującą tolerancji na wysychanie [8]. Obecnie prowadzi się badania nad kulturami tkankowymi wyprowadzo-

nymi z tych protoplastów.

LITERATURA

- [1] GAFF D.F. 1971. Desiccation-tolerant flowering plants in southern Africa. *Science* 174: 1033-1034.
- [2] GAFF D.F. 1977. Desiccation tolerant vascular plants of southern Africa. *Oecologia*. 31: 95-109.
- [3] GAFF D.F. 1990. W: KREB K.H., RICHTER H., HINCKLEY T.M. (eds.). Structural and functional responses to environmental stresses: water shortage. SPB Academic Publ., The Hague. (w druku).
- [4] GAFF D.F., CHURCHILL D.M. 1976. *Borya nitida* Labill. - an Australian species in the Liliaceae with desiccation tolerant leaves. *Austr. J. Bot.* 24: 204-224.
- [5] GAFF D.F., ELLIS R.P. 1974. Southern African grasses with foliage that revives after dehydration. *Bothalia* 11: 305-308.
- [6] GAFF D.F., LOVEYS B.R. 1984. Abscisic acid content and effects during dehydration of detached leaves of desiccation tolerant plants. *J. Exp. Bot.* 35: 1350-1358.
- [7] GAFF D.F., MC GREGOR G.R. 1979. The effect of dehydration and rehydration on the nitrogen content of various fractions from resurrection plants. *Biolog. Plant.* 21: 92-99.
- [8] GAFF D.F., ZIEGLER H., ZIMMERMANN U. 1985. Electrofusion of protoplasts from desiccation tolerant grass species with desiccation sensitive grass protoplasts. *J. Pl. Physiol.* 120: 375-380.
- [9] GOERING H.K., VAN SOEST F.J. 1970. W: Forage Fibre Analysis, USDA, Agric. Handbook No.379, Jacket No. 387-398.
- [10] HEBER U., SANTARIUS K.A. 1964. Loss of adenosine triphosphate synthesis caused by freezing and its relationship to frost hardiness problem. *Plant Physiol.* 39: 712-719.

- [11] HUMPHRIES E.C. 1956. W: PAECH K., TRACEY M.V. Modern Methods of Plant Analysis. Springer Verl., Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- [12] KAISER K., GAFF D.F., OUTLAW Jr W.H. 1985. Sugar contents of leaves of desiccation-sensitive and desiccation-tolerant plants. *Naturwiss.* **72**: 608-609.
- [13] LEVITT J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Vol.2, 2 ed. Academic Press, New York-London.
- [14] LOW B.S., BIRK E., LENDON C., LOW W.A. 1973. Community utilization by cattle and kangaroos in mulga near Alice Springs, N.T. *Trop. Grassl.* **7**: 149-156.
- [15] SCHWAB K.B., GAFF D.F. 1986. Sugar and ion contents in leaf tissues of several drought tolerant plants under water stress. *J. Pl. Physiol.* **125**: 257-65.
- [16] SCHWAB K.B., HEBER U. 1984. Thylakoid membrane stability in drought-tolerant and drought-sensitive plants. *Planta* **161**: 37-45.
- [17] TYMMS M.J., GAFF D.F., HALLAM N.D. 1982. Protein synthesis in the desiccation tolerant angiosperm *Xerophyta villosa* during dehydration. *J. Exp. Bot.* **33**: 332-343.
- [18] UMBREIT W., BURRISS R.H., STAUFFER J.F. 1959. Manometric methods. 2 ed. Burgess Publ. Co., Minneapolis.
- [19] WALTER H., VOLK O.H. 1954. Grundlagen der Weidewirtschaft in Südwestafrika. Eugen Ulmer Verl., Stuttgart.
- [20] WHELAN W.J. 1955 W: PAECH K., TRACEY M.V. (eds.). Modern Methods of Plant Analysis. Springer Verl., Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- [21] WOOD J.N., GAFF D.F. 1990. Salinity studies with drought resistant *Sporobolus* species. *Oecologia*. (w druku).