

Tkanki wodne sukulentów. Cz. 1

Water tissues of succulents. Part 1

Dr Tomasz Wyka

Poznań, UAM, Wydział Biologii, twyka@amu.edu.pl

Spojrzenie „wgląd” na to co to znaczy być sukulentem, i w jaki sposób rośliny mogą realizować sukulentyzm. Zaprezentowano funkcjonowanie i budowę tkanek wodnych różnych sukulentów. Część 1 dotyczy sukulentów liściowych.

Przyznam, że u sukulentów zawsze najbardziej fascynowało mnie ich wnętrze. I to w sensie dosłownym, tzn. podziwiając kaktusy czy inne tłuszciochy często miałem ochotę roślinę rozkroić i zobaczyć co jest w środku. Obecnie, dzięki dostępowi do mikroskopu mogę tę ciekawość zaspokajać, poznając szczegóły budowy anatomicznej różnych gatunków. Zanim podzielę się z czytelnikami niektórymi obserwacjami i zdobytą wiedzą, parę słów wprowadzenia.

Sformułowanie ścisłej definicji sukulenta (jak i wielu innych zjawisk przyrodniczych) okazuje się dość skomplikowane. Większość sukulentów można bez trudności zaklasyfikować do tej grupy wizualnie, na podstawie posiadania przez nie pogrubionych („gruboszowatych”) organów oraz ich „soczystości” (łac. *succus* – sok). Kształt organów (liści, łodyg, korzeni) sukulentowych wynika z wymogów funkcjonalnych – u roślin tych warunki środowiskowe premiąją niski stosunek powierzchni do objętości. Objętość organów wynika przede wszystkim ze zmagazynowanej w nich wody, zaś im mniejsza powierzchnia zewnętrzna, tym mniejsze straty wody wskutek transpiracji. Idealnym sukulentem byłaby więc roślina o kształcie kuli – i rzeczywiście, do ideału zbliżają się liczne kaktusy i wilczomlecze, a wśród sukulentów liściowych prawie kuliste liście znajdziemy np. u *Senecio rowleyanus*. Jednak podobnie obłe kształty przybierają np. korzenie rzodkiewki i buraka. Choć nie sposób odmówić im soczystości, to jednak intuicyjnie tych roślin do sukulentów nie zaliczamy. Cechą wyróżniającą sukulentów jest bowiem odporność na okresową suszę siedliskową, którą zawdzięczają oszczędnej gospodarce wodą. Woda zawarta w tkankach stanowi wewnętrzny rezerwuuar rośliny, który jest napełniany w okresie dużej dostępności wody w środowisku, a następnie wykorzystywany do podtrzymania życia rośliny w czasie suszy. Wiąże się z tym wykształcenie specjalnych modyfikacji anatomicznych, pozwalających na gromadzenie wody i zapobieganie jej utracie, takich jak wyspecjalizowane **tkanki wodne** i wodoszczelna skórka. To właśnie obecność tkanek wodnych jest odpowiedzialna za korpulentne kształty naszych ulubieńców. Definicja sukulenta jest więc oparta na kryteriach ekologicznych i anatomicznych.

Zgodnie z panującym trendem, w poniższym opisie uwzględniłam tylko te organy sukulentowe (liście i łodygi), które są jednocześnie organami fotos-

An ‘inside’ look at what is it like to be a succulent and the ways a plant can perform its succulence. Functioning and structures of water tissues in various succulent plants is presented. The first part refers to leaf succulents.

What has always greatly fascinated me in succulents is their internal structure. When admiring cacti or other obese specimens, I have frequently felt the desire to dissect the plant and look inside it. Nowadays, thanks to access to the microscope, I have the opportunity to satisfy my curiosity by studying details of anatomical structure of the various species. Here I want to share some of my observations and the acquired knowledge with the readers.

To introduce the subject, let’s first look at the definition of a succulent plant. As it turned out, coming up with a strict verbal definition is a rather complicated matter. Most succulents can be included in this category based on their visual appearance, the main criterion being the possession of thickened, succulent (from Latin word *succus* meaning juice) organs. The enlarged volume of succulent organs is a direct consequence of water stored in their tissues, and the relative reduction of their surface area allows lowering of water losses to the atmosphere. Thus, the shape of succulent organs has a functional sense where habitat conditions (periodic water shortages) favor low surface to volume ratios. An ideal succulent would therefore be ball-shaped. Indeed, numerous cacti and euphorbs approximate this ideal, and even among leaf succulents there are examples of almost perfectly rounded leaves (e.g. *Senecio rowleyanus*). However, rounded shapes and juiciness are encountered among plant organs such as radish or beetroot, that clearly do not belong to the category of succulents. The differentiating characteristics of succulents is their tolerance of habitat drought that is dependent on their frugal water economy. Water contained in their tissues constitutes an internal reservoir that is filled up at times of plentiful water supply in the environment and later used to sustain vital needs of the plant during drought. This strategy is associated with the development of special anatomical structures, such as **water storage tissues** and a water-tight epidermis, enabling the storage of water and restricting its losses. Thus, the corpulent shapes of our pet plants are related to the degree of development of water tissues. Succulence has therefore both ecological and anatomical basis.

In accordance with the dominant trend in succulent science, the following description covers only those succulent organs (leaves and stems) that are also photosynthetic, i.e. contain significant amounts

yntetycznymi, a więc zawierają znaczące ilości zielonego barwnika - chlorofilu. Eliminuje to z rozważań rośliny kaudeksowe, które gromadzą wodę w organach zdrewniałych, ale także tzw. sukulentów korzeniowych. Dość arbitralnie, ale w zgodzie z tradycją, nie uwzględniam też licznych słonorośli z rodziny Chenopodiaceae, które choć zewnętrznie urodą nie grzeszą, to jednak posiadają nadzwyczaj interesujące rozwiązania anatomiczne w swych ewidentnie sukulentowych liściach i łodygach.

Komórki tkanki wodnej

Ciało rośliny zbudowane jest z mikroskopijnych przedziałów zwanych **komórkami**, z których każda otoczona jest celulozową powłoką – **ścianą komórkową**. Praktycznie wszystkie dojrzałe, żywe, zdrowe i aktywne metabolicznie komórki roślinne składają się w ponad 90% z wody (jeśli pominąć ścianę komórkową, która, zwłaszcza jeśli jest wysycona ligniną, czyli zdrewniała, może stanowić znaczną część masy komórki). Komórki zawierają w swym wnętrzu cysternę zwaną **wakuolą**, która jest otoczona błoną i zawiera wodny roztwór substancji mineralnych i organicznych. Komórki tkanki wodnej mają szczególnie wysoki stopień uwodnienia (dochodzący nawet do 97%), a zarówno ich wakuole jak i one same są szczególnie duże, co pokazuje przykładowe zestawienie komórek z sukulentowego liścia *Tacitus bellus* (fig. 1) i niesukulentowego liścia buka *Fagus sylvatica* (fig. 2). W komórkach tkanek wodnych wakuola przyciska pozostałe składniki komórki, takie jak cytoplazma i chloroplasty (pęcherzyki zawierające chlorofil i prowadzące fotosyntezę) do ściany komórkowej, gdzie tworzą one bardzo cienką warstwę (fig. 1 i 3). Jeśli w komórkach tkanki wodnej chloroplasty są obecne, to najczęściej ustawiają się one w pobliżu wypełnionych powietrzem przestworów międzykomórkowych, gdzie mają dostęp do CO₂ (fig. 3).

Ściany komórek wodnych są cienkie i elastyczne jak baloniki. W miarę gromadzenia wody w komórce, wakuola rośnie a ściany komórki rozciągają się. Przy oddawaniu wody, wakuola się zmniejsza a ściany kurczą. Początkowo utrata wody powoduje po prostu zmniejszenie rozmiaru komórki, ale następnie ściany tracą stan naprężenia i składają się w charakterystyczne harmonijki (fig. 4 i 5). Komórki wodne prawdopodobnie kontrolują pobieranie i utratę wody rozmieszczając w swej zewnętrznej błonie specjalne białka (tzw. **kanały wodne** lub **akwaporyny**) ułatwiające przepływ wody przez błonę. Dzięki elastyczności ścian, komórki te często tolerują bardzo znaczne odwodnienie. U kaktusa *Blossfeldia liliputana* Barthlott i Porembski opisali rekordową tolerancję na odwodnienie – tkanki wytrzymały utratę 80% wody.

Ciekawostką jest szczególnie typ komórek wodnych (fig. 6) spotykany w rodzaju *Sansevieria*, różniący się diametralnie od typowych komórek wodnych. Są to osobliwe, martwe komórki, które klasyfikuje się jako **cewki**, rozrzucone pojedynczo acz w

of the green pigment chlorophyll. This leaves out caudiciform plants that store water in lignified tissues and also the so called root succulents. I have also arbitrarily (but consistent with the tradition) excluded the numerous salt-tolerant members of the Chenopodiaceae family. Although their external appearance is not particularly attractive, they do nevertheless possess some extraordinary anatomical structures in their evidently succulent stems and leaves.

Water storing cells

The plant body is constructed of microscopic compartments called **cells**. Each cell is covered by a **cell wall** – an envelope made from cellulose supplemented with various other substances. Virtually all mature, live, healthy and metabolically active plant cells consist of more than 90% water (disregarding the cell wall, which may account for a large fraction of cell mass, especially if it contains a lot of lignin). In their interior, the plant cell typically contains a large cistern called **vacuole** that is surrounded by a membrane and contains an aqueous solution of mineral and organic substances. Cells specialized for storing water are particularly well hydrated (contain up to 97% water). Their vacuoles as well as the cells themselves are unusually large. This can be seen by comparing anatomical sections of a succulent leaf of *Tacitus bellus* (fig. 1) with a nonsucculent leaf of common beech *Fagus sylvatica* (fig. 2). In water storing cells, the large, central vacuole pushes other cellular components, such as cytoplasm and chloroplasts (chlorophyll containing vesicles responsible for photosynthesis) against the wall where they spread in a very thin layer (figs. 3 and 4). If chloroplasts are present in the cell, they usually position themselves near the air-filled intercellular spaces where they have easy access to CO₂ (fig. 3).

Walls of the water storing cells are thin and elastic like little balloons. As water accumulates in the cell, the vacuole grows and cell walls become stretched and expand. When water leaves the cell, volume of the vacuole decreases and the wall shrinks. Initially water loss causes simply a decrease of the cell size but later the wall loses its tension and begins to fold, forming a characteristic accordion-like pattern (figs. 4 and 5). Water cells probably control the intake and uptake of water by regulating the amount and activity of special proteins (**water channels** or **aquaporins**) in their outer membrane, just within the wall. Elasticity of the walls allows these cells to tolerate very drastic dehydration. Barthlott and Porembski have reported on a record-breaking level of dehydration tolerance in the cactus *Blossfeldia liliputana* which survived the loss of 80% of its tissue water.

A unique type of water cells has been described in the genus *Sansevieria* (fig. 6). These peculiar dead cells are classified as **tracheids** and are scattered singly but in large numbers among other

dużej liczbie wśród tkanek liścia. Ich ściany mają regularnie rozmieszczone listwy wzmacniające. Listwy te powodują, że w czasie utraty wody takie komórki skracają się tylko w jednym kierunku (prostopadłym do układu listew), a cała tkanka kurczy się w uporządkowany sposób, unikając naprężeń mechanicznych i ryzyka rozerwania.

Sukulenty liściowe

Liście magazynujące wodę mają nie tylko charakterystyczną formę zewnętrzną, ale także specyficzną budowę tkankową. Najłatwiej ją docenić, gdy porówna się budowę liści sukulentowych z liściem „konwencjonalnym”, o płaskiej i cienkiej blaszce. Na zdjęciach (fig. 2 oraz fig. 7) przedstawiony jest przekrój przez liść buka, odpowiadający typowej budowie liścia niesukulentowego, jaką omawiają wszystkie podręczniki botaniki. Najbardziej charakterystyczną cechą jego budowy jest wyraźny podział miękiszu fotosyntetycznego na warstwę palisadową i gąbczastą. Komórki palisadowe są położone pod górną skórka, gdzie intensywność światła jest największa. One też przechwytyją największą część promieniowania słonecznego, jednak funkcjonują też jak światłowody, kierując część światła w głąb liścia, do tkanki gąbczastej. Komórki tkanki gąbczastej są z kolei ułożone luźno, co rozprasza światło i zapobiega jego „ucieczce” przez dolną skórka. Ponieważ większość szparek (porów w skórce) mieści się po dolnej stronie liścia, taki układ tkanek zapewnia też odpowiednią wentylację liścia i wydajne rozprowadzanie atmosferycznego CO₂ do chloroplastów. Liść taki ma z reguły grube nerwy (żyłki), które pełnią trzy funkcje: doprowadzają wodę do komórek asymilujących, odbierają od nich cukry oraz usztywniają całą blaszkę liścia.

W liściu sukulentowym powyższe cechy ulegają mniejszej lub większej modyfikacji (fig. 8). Liście sukulentowe są przede wszystkim znacznie grubsze – u niektórych Aizoaceae i Crassulaceae mogą osiągać ponad 1 cm grubości. Jak już wspominałem, wiąże się to z faktem, że w ich komórkach zmagazynowane są dodatkowe ilości wody, które pozwolą na kontynuowanie funkcjonowania liścia w czasie suszy. Komórki tkanki fotosyntetycznej w liściach sukulentów są stosunkowo jednorodne. U większości gatunków brak jest wyodrębnionej tkanki palisadowej, choć komórki położone bezpośrednio przy powierzchni liścia mogą mieć kształty lekko wydłużone. Nie tworzy się także typowa tkanka gąbczasta, zaś komórki są upakowane ciasno, a przestwory między nimi są nieduże. Zaletą gęstego upakowania komórek jest dobre wykorzystanie objętości liścia do magazynowania wody. Czy jednak nie zakłóca to dostępu atmosferycznego dwutlenku węgla do komórek asymilujących? Otóż u tej ogromnej większości gatunków sukulentów, które prowadzą fotosyntezę typu CAM, wiązanie dwutlenku węgla ma miejsce w nocy i odbywa się za pośrednictwem specjalnego enzymu (karboksylazy fosfoenolopirogronianowej), mającego

leaf cells. Their walls have regularly spaced ridge-like thickenings that are responsible for the direction of shrinking during dehydration. Cells shrink only in the direction perpendicular to those thickenings and the entire tissue shrivels in an orderly manner, avoiding mechanical tensions that might lead to tears and other types of damage.

Leaf succulents

Water storing leaves not only have an unusual external appearance but they also often possess a unique internal structure. This is best appreciated through comparison with regular non-succulent leaves. Figs. 2 and 7 show anatomical sections through a common beech leaf, representing a typical flat-bladed leaf illustrated and discussed in all basic botany texts. Its most conspicuous feature is the division of the photosynthetic tissues into a palisade and a spongy layer. Palisade cells are slim, tightly packed and are located below the upper epidermis where light intensity is the highest. They capture the largest part of the solar radiation but they also function as optical fibers directing part of the light deeper into the leaf, to the spongy tissue. Spongy cells are distributed loosely, such that light becomes scattered and is prevented from escaping through the lower epidermis. Since majority of stomata (openings in the epidermis) are distributed in the lower epidermis, such tissue arrangement also ensures adequate air exchange and distribution of atmospheric CO₂ to the chloroplasts. Leaves of this type usually have thick main veins that fulfill three functions: delivery of water to the photosynthetic cells, export of sugars from the leaf and providing rigidity to the leaf.

In a succulent leaf these features are modified to a greater or lesser extent (fig. 8). First of all, the thickness of these leaves is much greater: leaves of some Aizoaceae and Crassulaceae can be thicker than 1 cm. As mentioned before, this is explained by the fact that additional amounts of water is stored in the leaf tissues that will allow the leaf to continue to function during drought. Photosynthetic cells in succulent leaves are relatively uniform. Majority of species do not form palisade cells, although cells located immediately below the leaf upper surface may be somewhat elongated. No typical spongy layer is formed either, and the cells are tightly packed with intercellular spaces remaining small. The benefit of such arrangement is the efficient use of leaf volume for storage of water. Does such tight cell packing not obstruct the flow of carbon dioxide to the photosynthesizing cells, especially those located at large distances from the surface? In the succulents belonging to the CAM photosynthetic group (majority of species), fixation of carbon dioxide takes place at night and is performed by a special enzyme called phosphoenolpyruvate carboxylase. This enzyme easily and efficiently catches carbon dioxide even when the concentration of this gas is low. Thus, the dense

dużą łatwość wychwytywania CO₂ nawet przy jego niskich stężeniach i utrudnionym dopływie. Zatem gęste upakowanie komórek fotosyntetyzujących współgra z mechanizmem CAM. Ponadto, duże wakuole wykorzystywane do magazynowania wody są także przydatne do akumulacji jabłczanu, związku będącego głównym ogniwem fotosyntezy CAM. Szersze omówienie metabolizmu CAM znajdzie Czytelnik w nr. 2(3) *Kaktusy i Inne* z r. 2006.

U większości sukulentów liściowych funkcje fotosyntezy i magazynowania wody realizowane są w tych samych komórkach. Dotyczy to np. licznych gruboszowatych (*Crassulaceae*), portulakowatych (*Portulacaceae*) i części przypołudnikowatych (*Aizoaceae*). Liść ma wówczas bardzo prostą, by nie rzec monotonna, budowę wewnętrzną a na przekroju jest mniej więcej jednolicie zielony (fig. 9). Sukulenty tego typu określa się angielskim mianem *all-cell succulents*. Jednak i tu, komórki położone najgłębiej (a więc najslabiej oświetlone) są największe, i zawierają stosunkowo najwięcej wody i najmniej chloroplastów, można więc mówić o ich specjalizacji funkcjonalnej do magazynowania wody kosztem fotosyntezy.

Ciekawszą budową odznaczają się tzw. liście częściowo sukulentowe (ang. *partially succulent*), które mają wyraźnie wyodrębnioną bezchlorofilową (w rzeczywistości – prawie bezchlorofilową) tkankę wodną, oddzieloną od mięksiszu fotosyntetycznego. Jest to tkanka o wysokim stopniu specjalizacji i praktycznie nie bierze udziału w fotosyntezie. Ponieważ tkanka wodna (inne nazwy: **mięksisz wodny**, **hydrenchyma**) ma charakterystyczny przejrzysty i krystaliczny wygląd, można ją rozpoznać nawet makroskopowo, wykonując przekrój przez liść. Tkanka taka może należeć do dwóch typów: zewnętrznego i wewnętrznego, w zależności od położenia w liściu i pochodzenia anatomicznego.

Tkanka wodna zewnętrzna znajduje się tuż przy powierzchni liścia. W trakcie rozwoju liścia może ona powstawać na trzy sposoby:

- 1) poprzez wytworzenie dodatkowych warstw skórki (najczęściej górnej). Ostatecznie grubość tak rozrośniętej skórki jest większa niż grubość pozostałych tkanek liścia, a tkanka przybiera charakter typowego mięksiszu, od którego różni się brakiem przestworów między komórkami. Ten typ tkanki wodnej charakterystyczny jest dla rodzaju *Peperomia* (fig. 10) oraz sukulentowych *Commelinaceae* (fig. 11);
- 2) poprzez przekształcenie komórek mięksiszu położonego pod górną skórka, a niekiedy też i nad skórka dolną w pokład komórek wodnych przez (np. liczne *Bromeliaceae*, *Senecio macroglossum* i inne starce o płaskich liściach);
- 3) przez wyodrębnienie warstwy komórek pęcherzykowych, należących do skórki, ale wysuniętych ponad jej powierzchnię (fig. 12). Takie komórki występują w liściach niektórych *Aizoaceae*, gdzie tworzą zwartą warstwę ponad właściwą skórka. W czasie suszy kurczą się, po opadach deszczu nab-

packing of photosynthetic cells is fully compatible with the mechanism of CAM. Moreover, the large volumes of vacuoles needed for water storage also provide space for storage of malate – an intermediate compound in CAM photosynthesis. More information on CAM can be found in *Kaktusy i Inne* 2(3).

In majority of leaf succulents the functions of water storage and photosynthesis are performed by the same cells. This group of plants is classified as *all-cell succulents* and includes e.g. most *Crassulaceae*, *Portulacaceae* and many *Aizoaceae*. The leaf in those species is structurally very simple, even monotonous. In a cross section it appears more or less uniformly green (fig. 9). However, the cells located in the deepest part of the leaf, i.e. receiving the least light, are usually largest and contain relatively more water and fewer chloroplasts compared to peripheral cells. Thus, some functional specialization for water storage at the expense of photosynthesis seems to exist.

Certainly a more interesting anatomical structure can be found in so called *partially succulent* leaves. They have a clearly distinguishable non-chlorophyllous water storing tissue that can be easily separated from the photosynthetic tissue. Such water tissue (other names: **water parenchyma**, **hydrenchyma**) has a characteristic translucent, crystal-like appearance and can be easily recognized with a naked eye, simply by examining the leaf section. This tissue comes in two basic types: external and internal, depending on its localization in the leaf and developmental origins.

External water tissue is located just at the surface of the leaf. In the course of leaf development it can originate in one of three ways:

- 1) through production of additional layers of the (normally single-layered) epidermis. The final thickness of such expanded epidermis is frequently greater than that of other leaf tissues combined and the cells resemble internal leaf cells rather than epidermal cells. No intercellular spaces develop, though. This type of tissue is found in genus *Peperomia* (fig. 10) and in succulent *Commelinaceae* (fig. 11);
- 2) through transformation of cells located below the upper epidermis, and sometimes also above the lower epidermis, into water tissues (e.g. numerous *Bromeliaceae*, *Senecio macroglossum* and other flat-leaved *senecios*);
- 3) through formation of a layer of bladder cells belonging to the epidermis but protruding above the leaf surface as additional layer above the epidermis proper (fig. 12). Such cells are found in some *Aizoaceae*. They shrink during drought and become turgid after rainfall, however their function is not understood well. Other than providing storage space for water they may also influence transpiration by opening and closing the space above stomata. In salt-tolerant *Aizoaceae* they accumulate and extrude the toxic salt.

bierają zaś turgoru. Ich funkcje nie są całkowicie jasne, oprócz dostarczania dodatkowej „pojemności magazynowej” do gromadzenia wody w czasie opadów, przypisuje im się zdolność regulowania transpiracji poprzez zamykanie lub otwieranie przestrzeni nad szparkami, a u gatunków słonoroślowych Aizoaceae, gromadzą one toksyczną sól i biorą udział w usuwaniu jej nadmiaru.

Tkanka wodna wewnętrzna występuje u aloesów (fig. 13), haworcji, gasterii, licznych Aizoaceae oraz starców (*Senecio*) o wałeczkowatych liściach (fig. 14). Jest to obszar komórek wodnych położonych we wnętrzu liścia, otoczony warstwą komórek fotosyntetyzujących, ulokowanych tuż pod skórą.

Z obecnością bezchlorofilowych tkanek wodnych w liściach czasem związane są tzw. **okienka** - jedne z najbardziej niezwykłych struktur anatomicznych w świecie roślin. Okienko jest to miejsce w skórce liścia, które kontaktuje się bezpośrednio z tkanką wodną (fig. 10 i 14 - strzałki). Między okienkiem a tkanką wodną nie ma więc komórek fotosyntetyzujących, zawierających chlorofil. Światło, które wnika do liścia przez okienko, wędruje w głąb przez przezroczystą tkankę wodną, gdzie jest rozpraszane i kierowane do miękiszu asymilacyjnego położonego na obwodzie liścia. Miękisz ten zostaje więc oświetlony niejako od wewnątrz liścia. U tych roślin, których liście ustawione są pionowo i pograżone w podłożu (*Lithops*, *Fenestraria*, *Ophthalmophyllum*, *Haworthia*), wychodzące nad powierzchnię gruntu okienka są jedyną drogą dostępu światła do miękiszu fotosyntetyzującego. W warunkach silnego nasłonecznienia takie rozwiązanie zmniejsza ilość światła docierającego do poszczególnych chloroplastów i zabezpiecza je przed uszkodzeniami (np. zniszczeniem chlorofilu) i przegrzaniem. Podobne okienka funkcjonują w liściach *Senecio* (np. *S. rowleyanus* i *S. talinoides*) oraz u niektórych sukulentowych peperomii (*P. dolabriformis*, *P. columella*). W rodzaju *Peperomia* tkanka wodna jest wprawdzie wytworem skórki, ale ponieważ u niektórych gatunków liść jest „złożony w pół” wzdłuż nerwu głównego i wybrzuszony, tam także wytwarza się swego rodzaju okienko (fig. 10). U *Pleiospilos* rolę okienek pełnią pojedyncze, olbrzymie bezchlorofilowe komórki wodne położone tuż pod epidermą i otoczone komórkami asymilacyjnymi. Rola okienek w liściach, które nie są ukryte w podłożu (*Peperomia*, *Senecio*, *Pleiospilos*) polega prawdopodobnie na dodatkowym doświetlaniu komórek fotosyntetycznych, do których światło i tak dochodzi przez boczne powierzchnie liścia. Jednak doświadczenia Craiga Martina i współpracowników z Uniwersytetu Kansas, którzy okienka w liściach *Senecio* zakrywali czarną taśmą, nie wykazały ich dobroczynnego wpływu na fotosyntezę. Co ciekawe, w czasie suszy okienko u *Peperomia* i *Senecio* „zamyka się” – wskutek kurczenia się tkanki wodnej krawędzie liścia schodzą się do siebie i zacinają wnętrze liścia, prawdopodobnie chroniąc tkankę asymilującą przed nadmiarem światła.

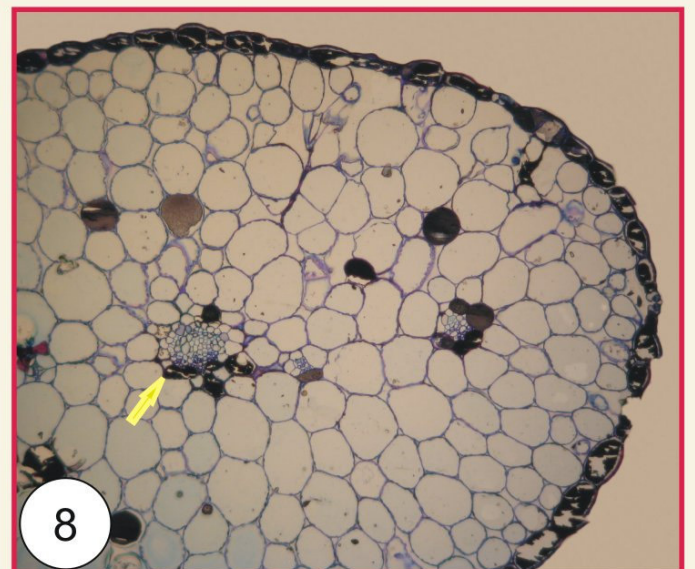
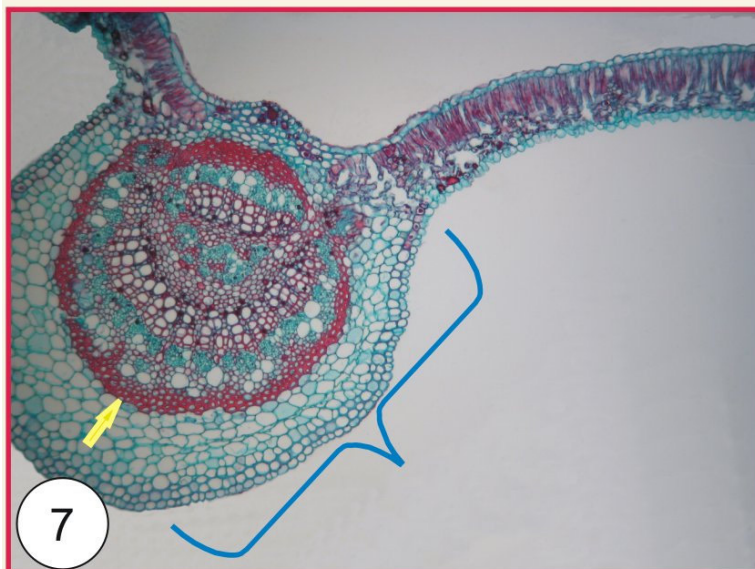
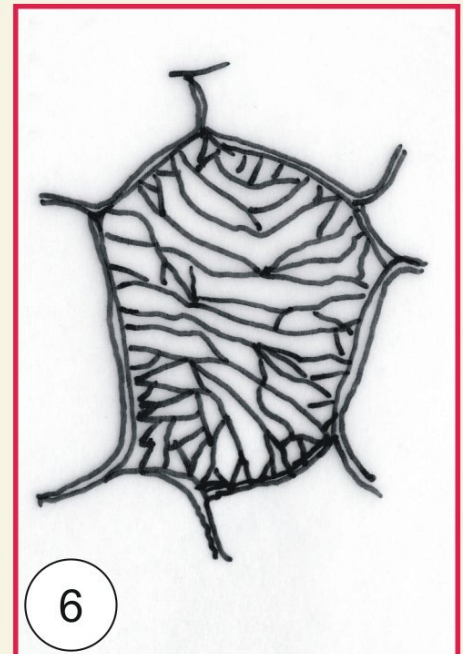
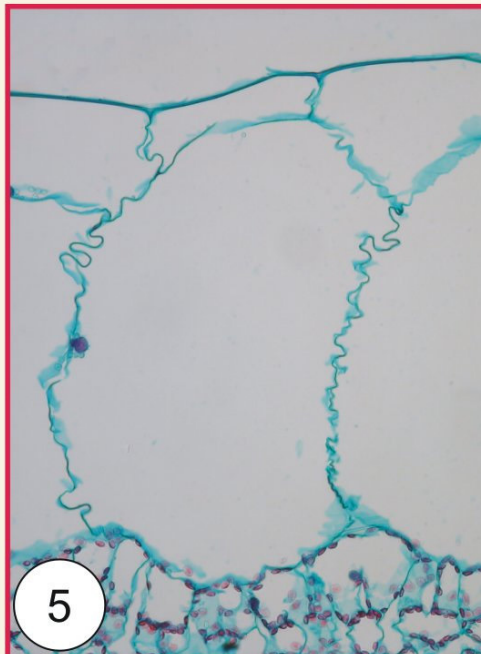
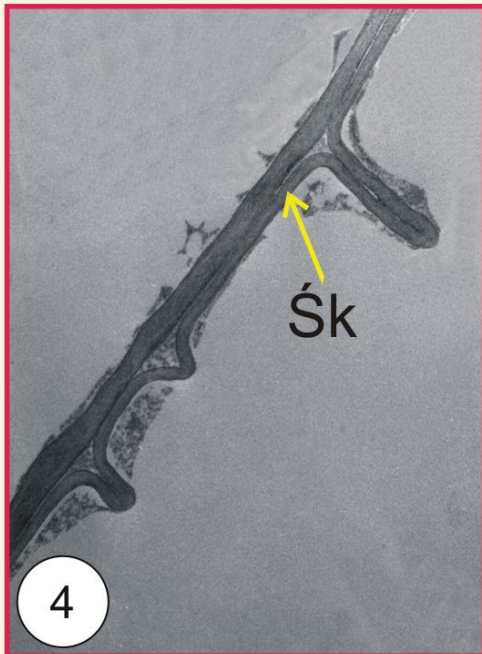
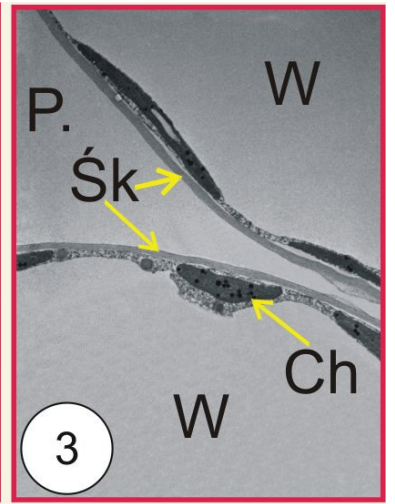
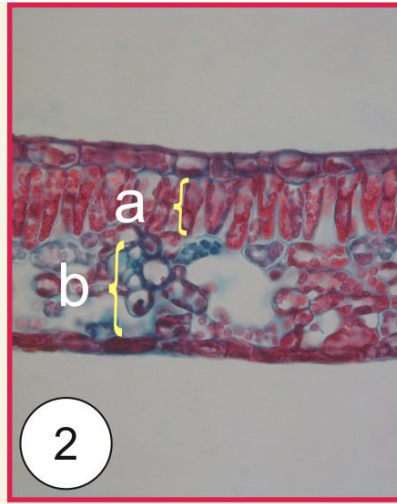
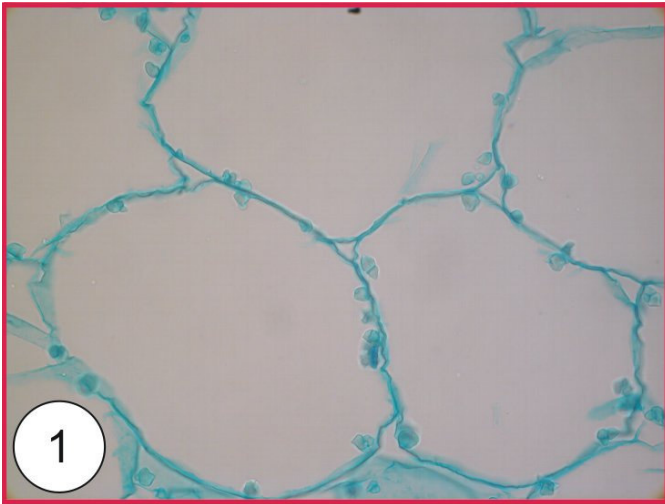
Transpiracja z liści sukulentowych odbywa się

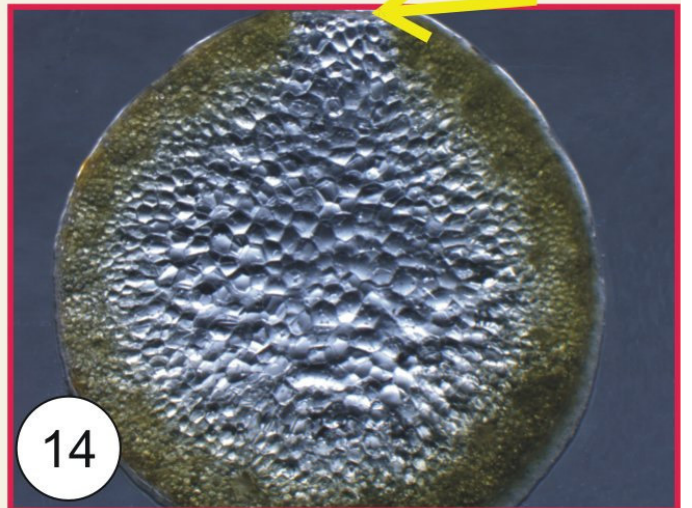
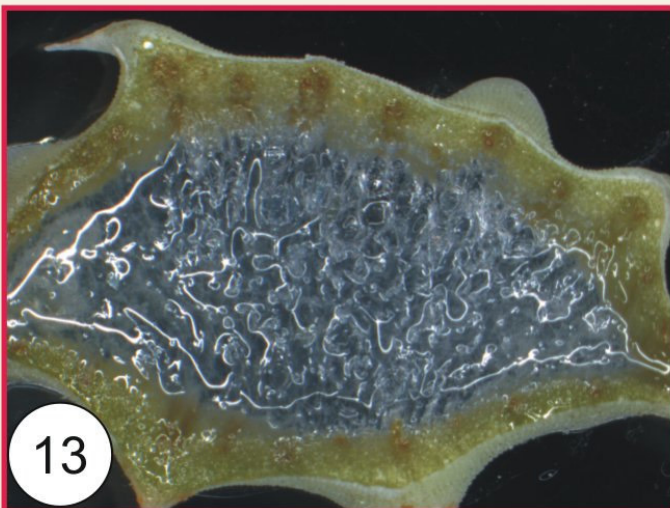
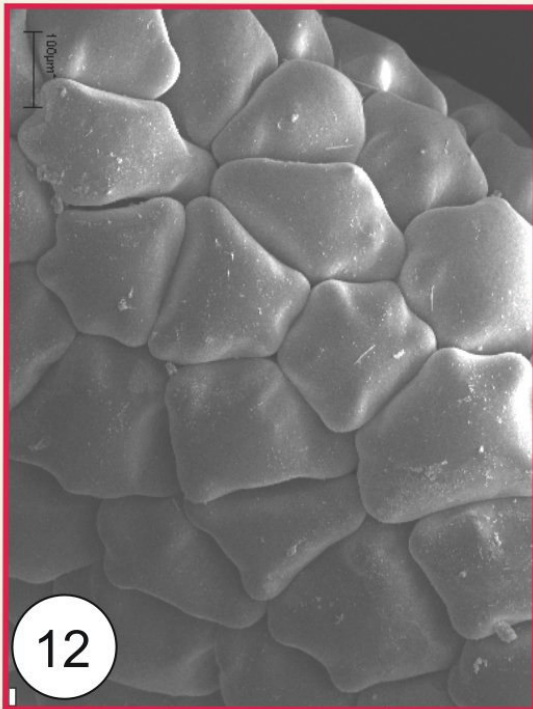
Internal water tissue is found deeper inside the leaf, surrounded by a layer of photosynthetic cells located just within the epidermis. It occurs in *Aloe* (fig. 13), *Haworthia*, *Gasteria*, numerous Aizoaceae and senecios with cylindrical leaves (fig. 14).

Achlorophyllous water tissues are sometimes accompanied by so called **windows**, which I regard among the most unusual anatomical adaptations in the plant kingdom. A window is a place in the epidermis that directly contacts the underlying water tissue, with no intervening photosynthetic, chlorophyll containing cells (figs. 10 and 14). Light that enters the leaf through the window is thus not absorbed by chlorophyll and can travel further through the transparent water tissue where it is scattered and directed to the peripheral photosynthetic cells. In those plants whose leaves are vertically oriented and embedded in the substrate (*Lithops*, *Fenestraria*, *Ophthalmophyllum*, *Haworthia*) windows are located in the apical part of the leaf and are the only gateways for light. In a high radiation environment of the desert, this manner of light distribution in the leaf clearly reduces the heat load and protects the leaf from excessive-light stress that might cause chlorophyll bleaching and other kinds of damage. Similar windows occur in leaves of some succulent senecios (e.g. *S. rowleyanus* and *S. talinoides*, Fot. 13) and peperomias (*P. dolabriformis*, *P. columella*). Although in the genus *Peperomia* entire water tissue is a product of epidermis, leaf in some species is folded in such manner as to form a window along its upper surface (Fig. 10). In *Pleiospilos* the role of windows is fulfilled by single giant achlorophyllous cells that are located just below the epidermis and are surrounded by photosynthetic cells. The role of windows in leaves that are not hidden in the substrate (*Peperomia*, *Senecio*, *Pleiospilos*) probably involves providing additional light to photosynthetic cells that already receive light through the entire epidermal surface. However, experiments by Craig Martin and coworkers of Kansas State University who covered windows in *Senecio* leaves with black tape, failed to demonstrate significant beneficial influence of windows on photosynthesis. Interestingly, during drought the windows in leaves of *Peperomia* and *Senecio* close as leaf margins come together as a result of shrinking of the water tissue. This darkens the inside of the leaf perhaps protecting photosynthetic cells from excess light.

Transpiration from succulent leaves occurs very slowly, especially during drought. Therefore the supply of water to the leaves may also proceed slowly and conductive tissues need not be very extensive. Indeed, veins in succulent leaves are often very narrow and occur at low densities as seen in a comparison of nonsucculent leaf of common beech and a succulent leaf of *Sedum reflexum* (figs. 7 and 8).

Water contained in cells provides them with turgor, i.e. pressure exerted by vacuole against the cell wall. The densely packed turgid cells constitute a





bardzo powoli, zwłaszcza w czasie suszy. Wobec tego dopływ wody do liści także może być powolny, niepotrzebne są więc rozbudowane tkanki przewodzące. Rzeczywiście, w takich liściach rozmiary żyłek są nieznaczne zaś ich zagęszczenie niewielkie, co ukazuje porównanie przekroju niesukulentowego liścia buka i sukulentowego rozchodnika (fig. 7 i 8).

Woda zawarta w komórkach nadaje im turgor, który polega na nacisku wakuoli na ścianę komórki w kierunku do zewnątrz. Gęsto upakowane, pełne turgoru komórki tworzą zwartą masę, która wypełnia przestrzeń liścia ograniczoną skórką i - podobnie jak powietrze w oponie - nadaje całemu liściowi sztywność. Rozwiązanie to nosi nazwę **hydroszkieletu** i spotykane jest także wśród niektórych prymitywnych zwierząt. U sukulentów jest ono związane z redukcją tkanek wzmacniających, które u innych roślin zazwyczaj są obecne w nerwach liściowych (por. liść buka fig. 7). Zmiany turgoru tkanek wodnych, związane z niedoborem lub dostatkami wody, powodują kurczenie i rozciąganie się całych liści, co kłóciłoby się z obecnością sztywnego szkieletu złożonego z twardych włókien. W sukulentowych liściach *Agave*, *Sansevieria* i roślin z rodziny Bromeliaceae włókna wprawdzie są obficie wykształcone, ale biegają podłużnie, w pewnych odstępach, nie tworząc sztywnej sieci wzmacniającej. Natomiast wzmocniona u sukulentów często bywa skórka, która musi wytrzymać napór napęczniałych komórek tkanki wodnej.

Ilustracje (Uwaga – kolory na przekrojach mikroskopowych pochodzą od sztucznych barwników).

Fig. 1 Komórki magazynujące wodę z liścia *Adromischus poelnitzianus*. Pod cienką, niebiesko zabarwioną ścianą komórkową obecna jest cienka warstwa cytoplazmy z chloroplastami. Przestrzeń wewnątrz komórek jest zajęta przez wakuole zawierające wodę. **Fig. 2** Fragment liścia buka (*Fagus sylvatica*) - rośliny niesukulentowej. Fotografia w tej samej skali co fig. 1 - por. wielkości komórek. Klamry wskazują miększy palisadowy (a) i gąbczasty (b). **Fig. 3** Fragmenty dwóch komórek z liścia *Sedum reflexum* – obraz z transmisyjnego mikroskopu elektronowego. Widoczne ściany komórkowe (Śk), chloroplasty (Ch), przestwór międzykomórkowy (P) i wakuole (W). **Fig. 4** Ściany (Śk) odwodnionych komórek z liścia *Sedum reflexum* - obraz z transmisyjnego mikroskopu elektronowego. Widoczne fałdy. **Fig. 5** Harmonijkowate fałdy ścian komórkowych w lekko odwodnionych komórkach wodnych z liścia *Setcreasea purpurea*. **Fig. 6** Cewka magazynująca wodę w liściu *Sansevieria deserti*. Rys. G. Winiecka, wg fotografii Kollera i Rosta (1988). **Fig. 7** Przekrój przez liść buka (*Fagus sylvatica*) – rośliny niesukulentowej. Klamra wskazuje nerw główny zawierający tkanki przewodzące. Czerwono zabarwioną warstwę komórek (strzałka) tworzą grubościennie włókna wzmacniające. **Fig. 8** Przekrój przez liść *Sedum reflexum* (ta sama skala co fig. 7). Strzałka wskazuje główną wiązkę przewodzącą, pozbawioną włókien i otoczoną tkanką wodną. **Fig. 9** Przekrój przez liść *Tacitus bellus* – sukulenta z grupy all-cell. Komórki fotosyntetyczne pełnią też funkcję magazynowania wody, co tłumaczy jednorodny wygląd całego liścia. **Fig. 10** Przekrój przez liść *Peperomia dolabriformis*. Zewnętrzna tkanka wodna powstała tu z górnej, wielowarstwowej skórki i jest wyraźnie wyodrębniona od zielonej tkanki fotosyntetycznej. Strzałka wskazuje okienko w liściu, zajmujące całą górną powierzchnię liścia. **Fig. 11** Przekrój przez liść *Setcreasea purpurea* ukazujący zewnętrzne tkanki wodne wytworzone z górnej i dolnej skórki, otaczające tkankę fotosyntetyczną. **Fig. 12** Komórki wodne u *Drosanthemum candens* są pęcherzykowatymi wypustkami skórki.

compact mass that fills the space delimited by the epidermis and give the leaf rigidity, similar to compressed air filling the tyre of an automobile. This type of mechanical support is known as **hydroskeleton** and is also present in some lower animal groups. In succulents, the functioning of hydroskeleton is paralleled by the reduction of mechanical tissues, which in other plants are frequently present in leaf veins (see beech leaf, fig. 7). Changes of water tissue turgor in response to loss or acquisition of water cause much shrinking and stretching of entire leaves. This would be difficult to reconcile with the presence of a stiff skeleton composed of hard fibers. In succulent leaves of *Agave*, *Sansevieria* and plants from the Bromeliaceae family fibers are quite plentiful but they mostly run parallel to the leaf length and do not form a stiff network. However, as a rule, these and other succulent leaves do have a strong, durable epidermis that can withstand the pressure of water tissue from within.

Figures (Note: colors in anatomical sections are from synthetic stains).

Fig. 1 Water storing cells from *Adromischus poelnitzianus* leaf. The blue-stained cell wall is lined with a thin layer of cytoplasm containing chloroplasts. Internal space of the cells is occupied by water containing vacuoles. **Fig. 2** Section of a non-succulent leaf (common beech, *Fagus sylvatica*). Scale of the photograph is the same as in fig. 1; compare cell sizes. Brackets indicate palisade (a) and spongy (b) photosynthetic tissue. **Fig. 3** View of two cells from a *Sedum reflexum* leaf under a transmission electron microscope. Labels indicate cell walls (Śk), chloroplasts (Ch), intercellular spaces (P) and vacuole (W). **Fig. 4** Walls (Śk) of dehydrated cells from a *Sedum reflexum* leaf viewed through an electron transmission microscope. Wall folding is apparent. **Fig. 5** Accordion-like folding of cell walls in slightly dehydrated water storing cells from a *Setcreasea purpurea* leaf. **Fig. 6** Water storing tracheid from a leaf of *Sansevieria deserti*. Drawing by G. Winiecka after photograph by Koller and Rost (1988). **Fig. 7** Section through a nonsucculent leaf of common beech (*Fagus sylvatica*). Bracket indicates the midrib containing conductive tissues. Red stained cell layer in the midrib (arrow) is composed of thick-walled fibers providing structural support to the leaf. **Fig. 8** Section through a *Sedum reflexum* leaf (same scale as in fig. 7). Arrow indicates the main fiberless conductive bundle surrounded by water storing tissue. **Fig. 9** Section through an all-cell succulent leaf of *Tacitus bellus*. Photosynthetic cells perform also water storage giving the leaf a uniform appearance. **Fig. 10** Section through a partial-cell succulent leaf of *Peperomia dolabriformis*. External water tissue has developed from the upper multilayered epidermis and is clearly separable from the green photosynthetic tissue. Arrow indicates the window occupying the entire upper leaf surface. **Fig. 11** Section through a partial-cell succulent leaf of *Setcreasea purpurea* showing the external water tissue formed by upper and lower epidermal layers and surrounding the photosynthetic tissue. **Fig. 12** Water cells in *Drosanthemum candens* are bladder-like projections of the epidermis. Photograph from a scanning electron microscope. **Fig. 13** Internal water tissue in an *Aloe descoingsii* leaf. **Fig. 14** Internal water tissue in a *Senecio talinoides* leaf. Arrow indicates location of the window.

Zdjęcie z mikroskopu skaningowego. **Fig. 13** Wewnętrzna tkanka wodna w liściu *Aloe descoingsii* **Fig. 14** Wewnętrzna tkanka wodna w liściu *Senecio talinoides*. Strzałka wskazuje położenie okienka.