

Procesy spojené s eutrofizací mokřadů

Hana Čížková, Hana Šantrůčková

Autoři věnují honorář Nadaci Živa

Podobně jako povrchové vody jsou i mokřady obohacovány živinami (zejména dusíkem a fosforem), splachovanými ze zemědělských ploch položených výše v povodí. Dalším zdrojem jsou zbytkové koncentrace živin přítomné v předčištěných i nepředčištěných odpadních vodách vypouštěných do vodotečí, které s mokřady sousedí, či jimi protékají. Transformace těchto látek v mokřadech bývá uváděna jako jedna z ekologických funkcí mokřadů v krajině. Často však přitom nahlížíme na mokřadní ekosystém jako na černou schránku, do níž z jedné strany něco přitéká a z druhé něco odtéká, aniž bychom si kladli otázku, co se děje uvnitř. Jakmile se ale začneme procesy v mokřadech zabývat podrobněji, vidíme, že jejich vegetace i mikrobiální společenstva citlivě reagují na změny v přísunu živin i jejich následky. Ukáže se také, že jak rostlinná, tak mikrobiální společenstva mají své horní limity zátěže, kterou dokážou snést.

Mokřadní ekosystémy tvoří přechodovou zónu mezi terestrickým a vodním prostředím. Podle Ramsarské úmluvy jsou definovány jako území bažin, slatin, rašeliníšť i území pokrytá vodou, přirozená i uměle vytvořená, trvalá nebo dočasná, s vodou tekoucí či stojatou, sladkou, brakickou či slanou, včetně území s mořskou vodou, jejíž hloubka při odlivu nepřesahuje 6 m. Tato definice zahrnuje širokou škálu různorodých území, jejichž společným jmenovatelem je zaplavená půda. Pro jednoduchost budeme v našem článku za mokřad považovat ten ekosystém, který má trvale nebo dlouhodobě zaplavenou či silně zamokřenou půdu. Společným rysem mokřadů je (1) přítomnost vody na povrchu půdy nebo v kořenové zóně rostlin, (2) jedinečné půdní podmínky často odlišné od blízkého

okolí, (3) vegetace adaptovaná na zaplavení a (4) akumulace organického materiálu, který se pomalu rozkládá.

Chemické a biologické procesy v zaplavené půdě

Vodní režim je hlavním faktorem, který způsobuje odlišnost půdy mokřadů od půd ostatních suchozemských ekosystémů. Primárním důsledkem zaplavení půdy je omezená výměna plynů mezi půdou a atmosférou. Zatímco v provzdušněných půdách je kyslík přítomen ve většině půdního profilu, v zaplavených půdách je pouze v tenké vrstvičce na povrchu půdy. A tato vrstva, v níž jsou kromě kyslíku také další prvky v oxidovaném stavu (dusík ve formě NO_3^- , železo ve formě Fe^{3+} , síra ve formě SO_4^{2-}

a mangan ve formě Mn^{4+}), má zásadní význam pro udržení funkce mokřadu. Proč tomu tak je?

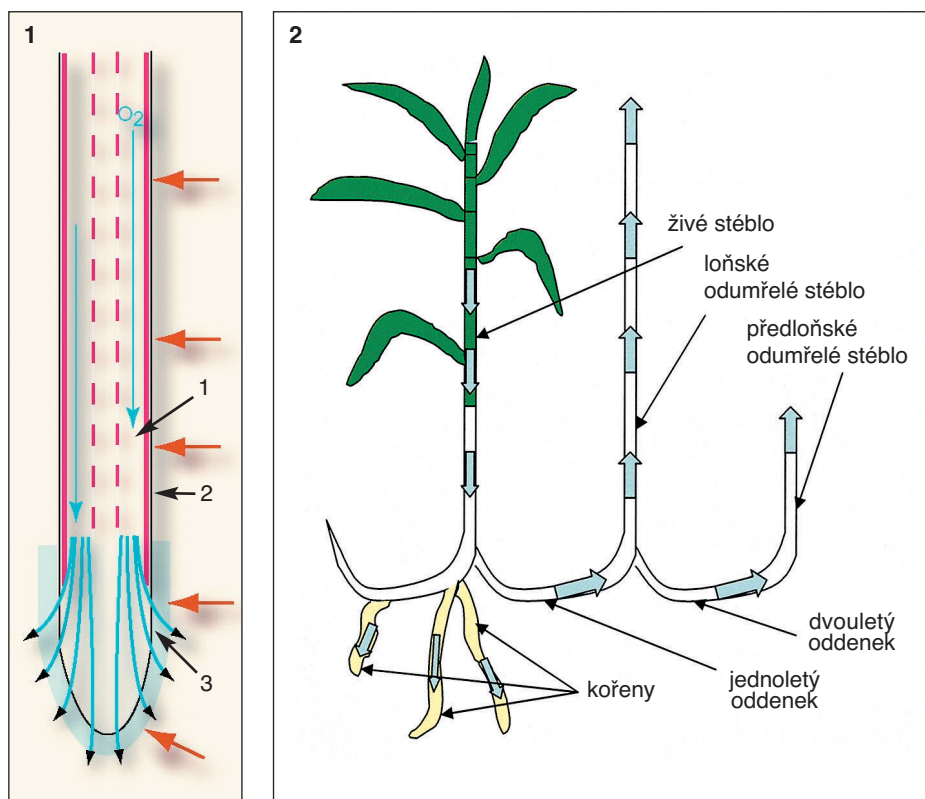
Půda je systém osídlený kořeny rostlin a nespočítaným množstvím živých organismů, které dýchají a spotřebovávají kyslík z prostředí. V provzdušněné půdě převládají aerobní organismy, které získávají pro svůj život energii v procesech aerobní respirace a při tom oxidují cukry na oxid uhličitý a spotřebovávají kyslík. Tím dochází k tzv. mineralizaci organické hmoty. V zaplavené půdě se kyslík rychle vyčerpá a aerobní organismy snižují a postupně zastavují svou aktivitu. Jsou nahrazovány anaerobními mikroorganismy, které při respiraci jako konečný akceptor elektronů místo kyslíku využívají oxidovaných forem dusíku, železa, síry a manganu v procesu tzv. anaerobní respirace. Vzniká tak opět oxid uhličitý a oxidované formy prvků se redukovávají na NH_4^+ , Fe^{2+} , S^0 nebo S^{2-} a Mn^{2+} . Tyto procesy anaerobní respirace, při kterých nevzniká mnoho meziproduktů rozkladu, mohou probíhat pouze tehdy, pokud do podpovrchových vrstev půdy pronikají z povrchové vrstvičky oxidované formy N, Fe, S a Mn nebo pokud mokřad periodicky vysychá, půda se zavzdušní a redukované formy prvků se zoxidují.

Pokud ale spotřeba oxidovaných forem prvků převáží nad jejich přísunem, zpomalují se i procesy anaerobní respirace a ve společenstvech půdních organismů začínají převládat fermentační mikroorganismy. Ty nezískávají energii v procesech respirace, ale ve fermentačních procesech, při kterých se do prostředí kromě oxidu uhličitého vylučuje mnoho organických meziproduktů rozkladu, jako jsou organické kyseliny, alkoholy a ketony. Některé z těchto produktů mohou být i v malých koncentracích pro rostliny toxické. Převaha fermentačních pochodů způsobuje, že v zaplavené půdě se zpomaluje mineralizace organické hmoty. Proto jsou také mokřady obvykle bohatší na organickou hmotu než dobře provzdušněné půdy. Fermentace ale není konečnou fází anaerobního rozkladu organické hmoty. Organické kyseliny (především kyselina octová) jsou využívány metanogenními a sulfát redukujícími bakteriemi za vzniku metanu nebo sulfanu (sirovodíku).

Z předchozího textu je zřejmé, že za procesy a přeměny prvků a organické hmoty v půdách mokřadů odpovídají různé skupiny organismů, které jsou vzájemně úzce provázány a aktivita jedné skupiny závisí na produktech metabolismu a činnosti skupiny druhé. Mluví se o anaerobním potravním řetězci, jehož fungování závisí na křehké

Obr. 1 Schéma provětrávání kořene mokřadních rostlin. Modré šipky znázorňují difuzi kyslíku, červené šipky znázorňují toxické látky v okolí kořene. 1 — mezibuněčné prostory, 2 — ochranná bariéra na povrchu diferencované části kořene, 3 — oksyložená vrstva okolo apikální části kořene, kde dosud není vytvořena ochranná bariéra. Orig. A. Soukup

Obr. 2 Schéma rostliny rákosu. V našich klimatických podmínkách jsou stébla rákosu živá pouze jednu vegetační sezonu. Oddenky rákosu se u nás dožívají 4–6 let. Modré šipky znázorňují směr provětrávání polykormonu. Za dne vzniká přetlak v pochvách živých listů, odkud proudí vzduch po spádu tlaku oddenkovým systémem a odumřelými stébly zpět do atmosféry. V kořenech probíhá výměna plynů pouze difuzí, tedy po spádu koncentrací. Orig. H. Čížková



rovnováže mezi všemi skupinami organismů, které se podílejí na přeměnách prvků a organické hmoty v rámci tohoto řetězce.

Prizpůsobení rostlin k životu v zaplavené půdě

Mokřady se vyznačují typickou vegetací, která je prizpůsobena ke specifickým podmínkám zaplavení a jeho následkům. Adaptacím rostlin k zaplavení byl věnován článek O. Votrubové a A. Soukupa (Živa 1999, 1: 12-15), zde tedy problematiku jen stručně shrneme.

Rostliny žijící v mokřadech se v první řadě musí vyrovnat s nedostatkem kyslíku v půdním prostředí. U mnoha mokřadních rostlin nalézáme adaptace metabolické, které jim umožňují přežít bez adekvátního přísunu kyslíku tím, že energii potřebnou pro udržení existence získávají anaerobními fermentačními procesy. Metabolické adaptace samy o sobě však rostlině umožňují přežít bez kyslíku pouze po určitou omezenou dobu, tj. několik hodin až několik měsíců podle míry odolnosti daného druhu. Trvalé přežití a intenzivní růst umožňují adaptace anatomické, tj. diferenciace takových typů pletiv, jejichž funkce napomáhá dlouhodobému přežití v podmínkách bez kyslíku. Anatomické adaptace jsou ve větší či menší míře vyvinuty u většiny dosud zkoumaných jednoděložných i dvouděložných bylin a některých dřevin. Další podrobnosti, zmiňované v tomto článku, v úplnosti platí pro rákos obecný (*Phragmites australis*) a většinu mokřadních jednoděložných.

Typickým znakem anatomické stavby mokřadních bylin je přítomnost rozsáhlých mezibuněčných prostor v pletivech podzemních, ale i nadzemních orgánů. Tyto vzdušné prostory jsou navzájem propojeny a slouží k tzv. vnitřnímu provětrávání (obr. 1, 2), při němž se dostává kyslík z atmosféry k buňkám podzemních orgánů, v jejichž okolí je už vyčerpán. To znamená, že buňky podzemních orgánů nejsou závislé na příjmu kyslíku z půdy, jako je tomu u rostlin citlivých k zaplavení.

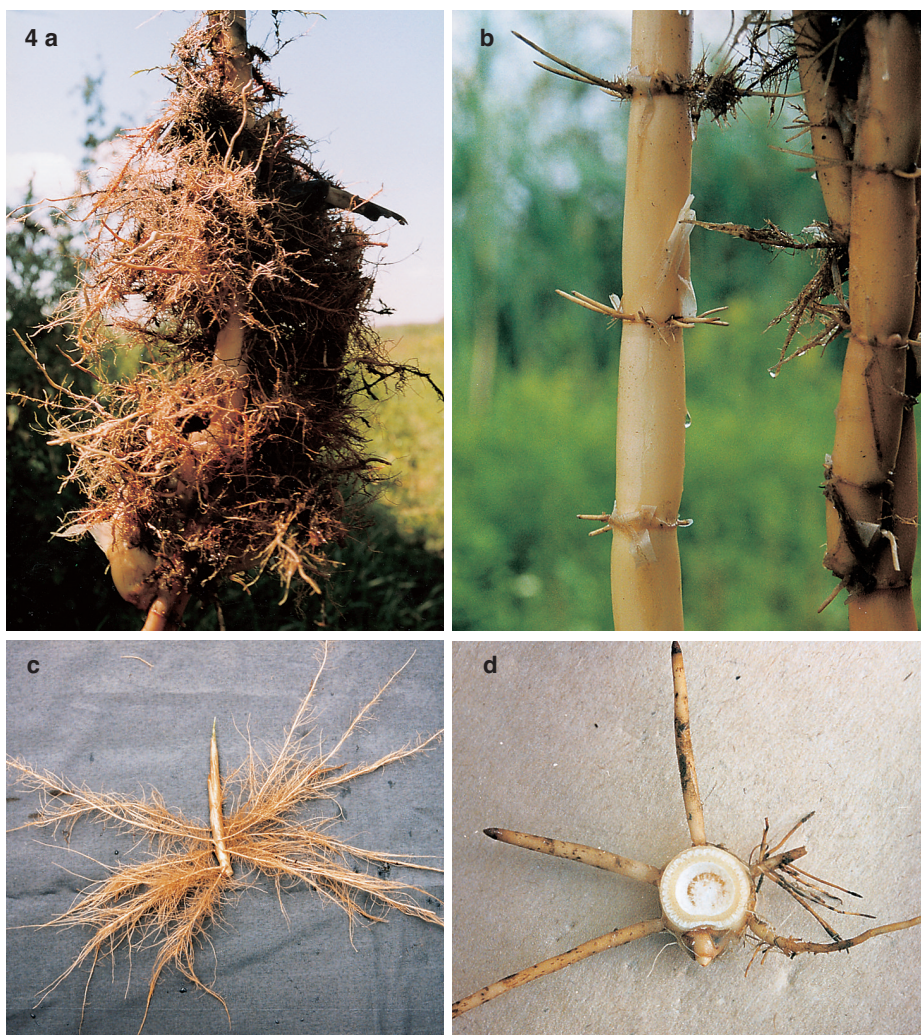
Dalším rysem anatomické stavby mokřadních rostlin jsou ochranné vrstvy zabráňující průniku toxických látek vznikajících v bezkyslíkatém prostředí (viz obr. 1). U starších částí oddenků a kořenů jsou buněčné stěny povrchových pletiv impregnovány ligninem, kutinem či suberinem. Tato povrchová vrstva zabráňuje průniku toxických látek z okolní půdy do rostlinného těla. Sou-

*Obr. 3 Rákosiny na některých jihočeských rybnících v posledních desetiletích ustoupily z míst s vyšším vodním sloupcem. Na rybníce Rožmberk byl do r. 1996 rákos obecný (*Phragmites australis*) rozšířen do hloubky asi 0,5 m (a), ale po jarní záplavě v květnu r. 1996 jeho porosty vymizely z hloubek větších než 0,2–0,3 m. Plochy pokryté zbytky odumřelých stébel, které se obnaží při vypuštění rybníka při podzimmním výlovu (b), svědčí o tom, že v předchozích letech sahaly jeho porosty ještě do větších hloubek. Typickým znakem ustupujících rákosin je ostrůvkovitá horizontální struktura (c) a akumulace organického sedimentu, patrného při obnažení dna během podzimmního výlovu (d). Snímky H. Čížkové* ♦ *Obr. 4 Na místech s nižší dostupností živin vytváří rákos bohaté větvené kořenné systémy s relativně dlouhými kořeny (a, c). Na místech s vyšší uživností jsou kořeny často krátké a tlusté (b, d), s odumřelými špičkami. Snímky A. Soukupa*

časně brání také úniku kyslíku z rostlinných pletiv do okolí. Jinak je tomu u mladých apikálních pletiv, která dosud nejsou impregnována. Povrchovými pletivy uniká kyslík do okolí a vytváří tam okysličenou vrstvu, která mladé partie rostlin částečně chrání před působením toxických látek.

Rákos jako modelový druh

Mnohé z toho, co dnes víme o prizpůsobení mokřadních rostlin k zaplavení, bylo zjištěno při studiu rákosu obecného. Tento všeobecně známý druh opakovaně sloužil jako modelová rostlina při ekologických



a ekofyziologických výzkumech. Byl vybrán pro své kosmopolitní rozšíření i značný ekologický význam. Jeho geografické rozšíření sahá od chladných oblastí mírného pásma až do tropů. Rákos často tvoří husté monodominantní porosty v litorálu jezer, podél řek a zavlažovacích či odvodňovacích

kanálů a v mělkých sladkovodních mokřadech. Porosty rákosu se významně uplatňují v prevenci eroze říčních a jezerních břehů i jako biotop vodního ptactva a dalších živočichů.

Rákos je vytrvalá rostlina z čel. lipnicovitých (*Poaceae*). Je rozšířen v širokých me-

zích dostupnosti vody od vodního sloupce jednoho až několika metrů po mezické (mírně vlhké) podmínky. Největší produkce dosahuje rákos v mělkovodních biotopech. V klimatických podmínkách České republiky dosahují nadzemní prýty obvykle výšky 2,5–3,5 m. Vyrůstají z podzemních oddenků, jimiž se také rostlina vegetativně šíří. Podle našich pozorování se oddenky rákosu v našich podmínkách dožívají stáří 4–6 let. Uvnitř zdravých, plně zapojených porostů se větví obvykle jednou ročně. Přírůstkem během několika let tak vznikají rozsáhlé, navzájem propojené polykormony. Tato oddenková síť mimo jiné zajišťuje účinné vnitřní provětrávání (obr. 2), a to nejen difúzní výměnou plynů po spádu koncentrací jednotlivých plynů, ale i mechanismy hromadného toku, kdy dochází k pohybu směsi plynů po spádu tlaku.

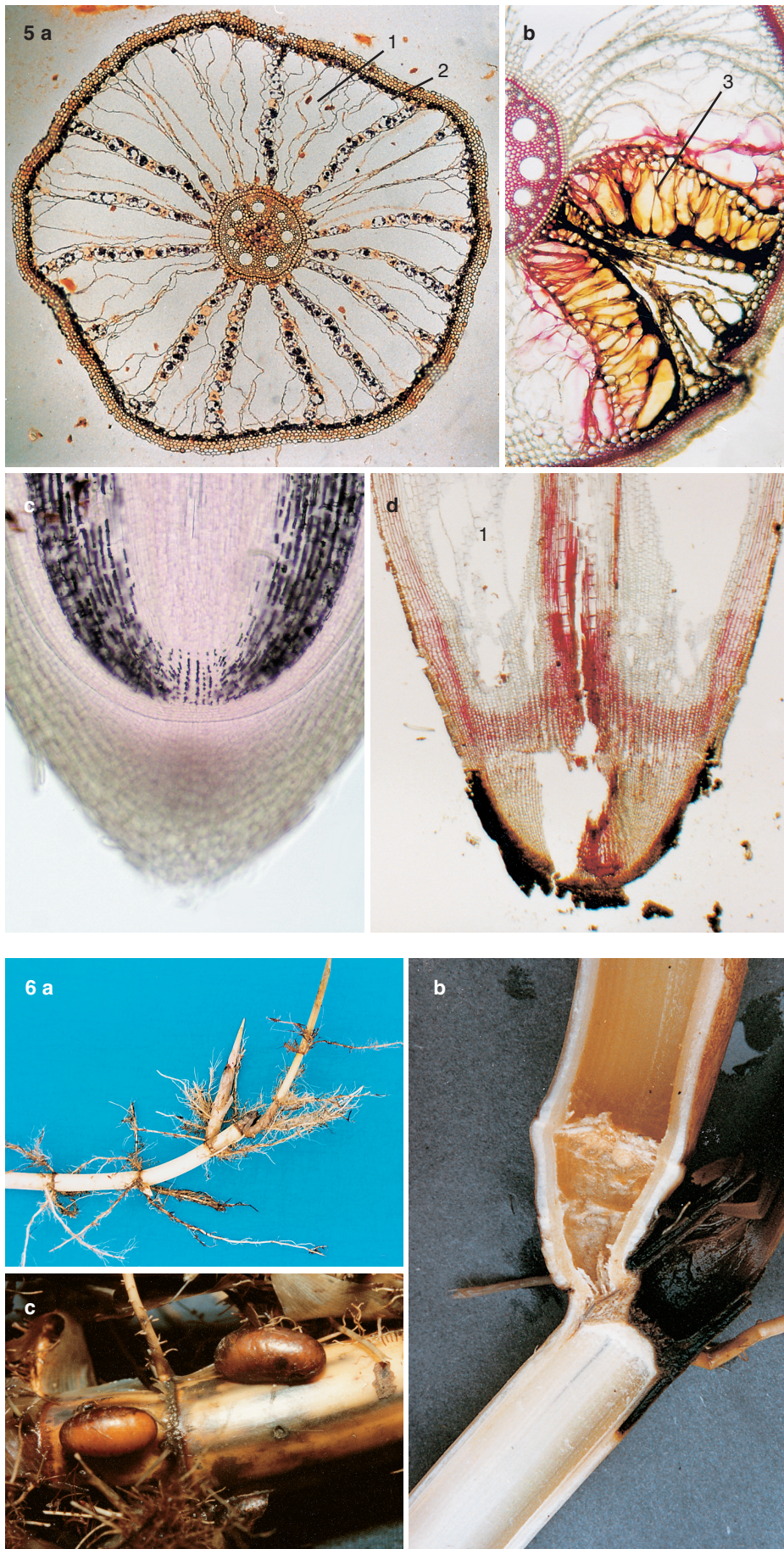
Ústup rákosu v Evropě

Od 50. let 20. stol. byl na mnoha místech Evropy pozorován velkoplošný ústup rákosin. První varovné zprávy pocházejí z většího počtu švýcarských jezer (např. Klötzli 1971). V 80. a 90. letech 20. stol. byl ústup hlášen ze zemí jižní Evropy, Holandska, Německa, Rakouska, Maďarska, Polska, Skandinávie, Anglie, Estonska a České republiky. Proběhly také první pokusy o velkoplošnou obnovu porostů rákosu na místech, kde byl ústup zaregistrován. Asi nejrozsáhlejší akcí tohoto druhu byla obnova rákosin v litorálu Bodamského jezera v 80. letech, na niž bylo vynaloženo 1 000 až 1 500 tehdejších západoněmeckých marek (dnes asi 500–800 eur) na běžný metr pobřeží.

Ústup rákosu byl obvykle zjištěn na stanovištích s dlouhodobě až trvale vyšším vodním sloupcem (nad 0,5 m). Tyto lokality zahrnovaly místa jak s tekoucí, tak stojatou vodou. Za možné příčiny ústupu rákosu se považovalo zejména: (1) mechanické poškozování rekreační činností, lodním provozem, okusem vodním ptactvem a rybí obsádkou, (2) vliv vysoké a stabilizované vodní hladiny a (3) eutrofizace.

Negativní vliv mechanického poškození se vysvětluje malou schopností regenerace rákosu. Ta byla ověřena i experimentálně a je mimo jiné podkladem pro doporučení, jak lze jeho růst a šíření potlačovat kosením. Vliv vysoké a stabilizované vodní hladiny je možno vysvětlit zesíleným působením nedostatku kyslíku na ponořené části rostliny. Se zvyšováním vodního sloupce

Obr. 5 Nahoře příčný (a, b) a podélný (c, d) řez zdravým (a, c) a poškozeným (b, d) kořenem. Blízko místa s poškozenou buněčnou stěnou vytvářejí buňky primární kůry druhotné útvary (3), které jsou vyplněny ve vodě nerozpustnými sloučeninami. Takto se poškozené místo odděluje od zdravého pletiva. 1 — vzdušné prostory v primární kůře, 2 — bariéra zabráňující ztrátám kyslíku z kořene a zároveň pronikání toxických látek do kořene. Snímky A. Pecháčkové (a) a A. Soukupa (b–d) ♦ Obr. 6 Oddenek s odumřelým apikálním pupenem. K odumření došlo buď následkem mechanického poškození, nebo v důsledku toxického vlivu (a, b). Poškození článků oddenků způsobují také larvy brouka rákosníčka *Donacia clavipes*. Snímky H. Čížkové (a), A. Soukupa (b, c)



totiž stoupají nároky na výkonnost vnitřního provětrávání, protože se zvětšují vzdálenosti, kam je kyslík vzdušnými prostorami transportován, a také vzrůstá podíl pletiv, která jsou na vnitřním provětrávání závislá. Na počátku 90. let, kdy jsme se problematikou odumírání rákosu začali zabývat, však nebylo zcela jasné, jakými mechanismy může k odumírání přispívat eutrofizace. Zvolili jsme tedy za ústřední téma svého výzkumu vliv eutrofizace mokřadních lokalit na stav porostů rákosu.

Rozdíly mezi rostlinami ze stanovišť s různou úživností

Součástí studie se stalo porovnání celkového stavu, morfologických a anatomických charakteristik rostlin na různých stanovištích, která se lišila úživností, dostupností živin. Stanoviště zahrnovala jezerní biotopy v Bavorsku a v Maďarsku a litorály rybníků Třeboňské pánve v jižních Čechách. Společným rysem rostlin na oligotrofních místech byl dobře vyvinutý kořenový systém v povrchové vrstvě půdy s bohatě větvenými relativně dlouhými bočními kořeny, pravidelně rozmístěnými podél osy mateřského kořene. Rostliny z eutrofních míst naproti tomu měly často kořeny kratší a méně větvené. Kořeny též měly často odumřelé špičky a laterální větve (obr. 4). Uvnitř poškozeného pletiva byly mnohdy identifikovány vysrážené hydratované oxidy železa. V poškozených pletivech byly dále nalezeny výplně transportních drah (xylému, floému a vzdušného pletiva — aerenchymu, obr. 5). Také apikální pupeny oddenků byly často odumřelé. Oddenkové větve či nadzemní stébka v těchto případech vyrůstaly z bočních pupenů a byly obvykle subtilnější (obr. 6).

Tento úvodní průzkum také ukázal, že na zkoumaných mokřadních lokalitách byla zvýšená dostupnost živin obvykle doprovázena zvýšenou akumulací organického sedimentu. Paralelně s terénním výzkumem tedy proběhla série kultivačních experimentů, v nichž jsme zjišťovali reakci rostlin rákosu na odstupňovaný přísun hlavních minerálních živin. Ty byly dodávány buď v anorganickém médiu (v podobě živných roztoků ve vodních či pískových kulturách), nebo v kombinaci s různými typy organické hmoty (rybniční sediment, separovaný čistírenský kal, listový opad, segmenty oddenků či odumřelých stébel). Cílem těchto pokusů tedy bylo oddělit přímý vliv přísunu minerálních živin od vlivů nepřímých, spojených s přítomností organické hmoty v zaplavené půdě. Z pokusů vyplynulo, že rákosu dobře snáší i ty nejvyšší dávky minerálních živin, pokud roste v anorganickém substrátu (tedy bez přidavku organické hmoty). V daných kultivačních podmínkách na ně reagoval zvýšením produkce (obr. 7). Všechny typy organického materiálu přidávané do zaplaveného kultivačního substrátu naopak růst rákosu omezovaly. Nepříznivý vliv přidavků organické hmoty v kulturách rákosu tedy odpovídal terénním pozorováním, kdy příznaky poškození na rostlinách rákosu se často vyskytovaly na lokalitách, kde se hromadil organický sediment. Další otázkou proto bylo zjištění, jakým způsobem přítomnost organické hmoty přispívá k poškození rákosu. Z laboratorních stanovení rychlosti mikrobiálních procesů v půdě vyplynulo, že na studovaném biotopu s odumíráním rákosem byl větší podíl fermentace



Obr. 7 Rozdíly v růstu rákosu obecného (*P. australis*) v kulturě s různými dávkami živin v živném roztoku. Dávky živin simulovaly oligotrofní (1), mezotrofní (2) a eutrofní (3) podmínky. Foto A. Soukup

(vzhledem k aerobní respiraci) než na biotopu se zdravým, stabilním porostem rákosu. Terénní odběry pak potvrdily výskyt meziproduktů anaerobního mikrobiálního metabolismu — organických kyselin — v koncentracích, které jsou pro rostliny toxické.

Nepřímý efekt zvýšené dostupnosti živin: vliv na dekompoziční procesy

Ve zdravém mokřadu existuje rovnováha mezi jednotlivými články anaerobního potravního řetězce, a tím nedochází k velkému hromadění meziproduktů rozkladu, k přemnožení jedné skupiny organismů na úkor skupiny druhé. Organická hmota se postupně rozkládá, zabudovává do půdy, stabilizuje, nebo nakonec přeměňuje na metan a oxid uhličitý. V eutrofizovaném mokřadu je ale zvýšená dostupnost živin spojena s vyšší akumulací organické hmoty a se zvýšenou činností anaerobních mikroorganismů. Pokud by se stupňovala činnost všech účastníků potravního řetězce rovnoměrně, zrychlil by se anaerobní rozklad a nic zvláštního by se nestalo. K tomu ale bohužel nedochází. Naopak, v přirozeném prostředí, kde jsou organismy dlouhodobě přizpůsobeny nedostatku živin, způsobí zvýšené dostupnosti živin úplnou revoluci a může se narušit posloupnost procesů, které na sebe navazují v anaerobním potravním řetězci. To vede k tomu, že aktivita některých skupin organismů vzrůstá a naopak aktivita jiných je inhibována, a proto se v půdě hromadí různé meziprodukty rozkladu. To, jaké látky se budou hromadit, závisí na faktorech prostředí (půdní typ, délka zamokření, klimatické podmínky), stupni eutrofizace a konečně na tom, které procesy jsou urychleny a které potlačeny. Protože anaerobní potravní řetězec má mnoho článků, vzniká nespočet možných propojení mezi odumíráním rákosu a procesy anaerobního potravního řetězce. Pro příklad uveďme ty, o nichž si myslíme, že patří k nejdůležitějším.

• Vyšší přísun dusíku a fosforu stimuluje produkci jak vyšších rostlin, tak řas, a tento vyprodukovaný rostlinný materiál je po odumření k dispozici pro rozkladné pocho-

dy, což samo o sobě může vést ke zrychlení dekompozice a k větším kyslíkovým deficitům, jak je uvedeno v dalším bodě. Zvýšený přísun dusíku a fosforu však navíc upravuje poměr mezi množstvími organicky vázaného uhlíku a množstvími N a P dostupného pro mikrobiální rozkladné pochody. Pokud byl na daném biotopu dříve rozklad limitován dostupností N a P, jeho dodávka může urychlit nejen rozklad nově vyprodukované rostlinné biomasy, ale také rozklad organické hmoty, která se v půdě nahromadila v minulosti. Důsledkem tohoto zvýšeného rozkladu může být zvýšená produkce a nahromadění látek toxických pro rostliny.

• Zvýšená rychlost metabolismu aerobních mikroorganismů vede k příliš rychlému vyčerpání kyslíku i oxidovaných forem prvků, takže se z povrchové vrstvy nestací doplňovat jejich zásoba v hlubších vrstvách půdy. To vede k převaze fermentačních procesů a nadprodukci organických kyselin i ve svrchních vrstvách mokřadu, kde obvykle probíhají procesy aerobní a anaerobní respirace. Organické kyseliny spolu s anaerobním prostředím jsou škodlivé pro kořeny a oddenky rákosu. Poškozené části rostlin mohou být napadány mikroorganismy, jejichž aktivita je podpořena vysokým obsahem živin a dostupných organických látek. To povede k tvorbě organických kyselin uvnitř dosud živých kořenů a oddenků a ke zmnohonásobení jejich poškození.

• Zrychlení metabolismu fermentačních mikroorganismů vede k nadprodukcí organických kyselin a alkoholů, což může omezovat aktivitu ostatních organismů v anaerobním potravním řetězci. Tím se poruší rovnováha a nedojde k úplnému anaerobnímu rozkladu rostlinného opadu a opět se nahromadí meziprodukty anaerobního metabolismu, které mohou být pro rostliny toxické.

Začarovaný kruh neúplné dekompozice

Výsledky experimentů a terénních šetření tedy podporují hypotézu, že eutrofizace mokřadních biotopů může podstatně přispět k odumírání rákosu na lokalitách s vyšší vodní hladinou. Nad efektem přímým (tj. zvýšený přísun minerálních živin) převažuje efekt nepřímý, tj. důsledky zvýšené akumulace organické hmoty a její dekompozice za nedostatku kyslíku. Fytotoxické látky vznikající při anaerobním rozkladu organické hmoty poškozuje zejména vrcholové části rostlin (pupeny a kořenové špičky). Na mírné poškození reaguje rostlina regenerací z bočních pupenů a vznikem nových kořenů. Při silném nebo dlouhodobějším efektu však může dojít k odumření celého porostu nebo jeho podstatné části. Odumírající porost dále posiluje dekompoziční procesy organickou hmotou, a tak podporuje začarovaný kruh neúplného rozkladu, při němž jsou dále produkovány toxické látky.