

Hoře, hořce, hořečky

V. Hořký osud hořečnicků

Po čtyřech dílech seriálu věnovaných hořečkům (*Gentianella*; viz Živa 2013, 2, 4 a 5 a 2014, 1), tedy rostlinám jemným, často křehkým, jednoletým nebo dvouletým, jejichž aktuální vzácnost, až vysoký stupeň ohrožení mnohé nepřekvapuje, přicházejí na řadu hořce (*Gentiana*) – rostliny vytrvalé, mohutnějšího vzrůstu, od kterých by leckdo čekal větší odolnost, a tedy i schopnost přežít v naší postkulturní krajině. Ale osud prvního z druhů, které si nyní představíme – hořce hořečnicku (*G. pneumonanthe*), je stejně hořký jako osud hořečků. V následujících řádcích si popíšeme, proč se kdysi dosti hojný druh, jehož vytrvalé dlouhověké exempláře produkují relativně velké množství semen, stal silně ohroženým, a závěrem si připomeneme, že je také hlavní živnou rostlinou modráska hořcového (*Phengaris alcon*, dřívě *Maculinea alcon*). Tento motýl svou extrémní specializací zatím skoro zázrakem ještě nezapltil vlastní existenci.

Areál a stanoviště

Hořec hořečnick je vytrvalá bylina náležející do čeledi hořcovitých (*Gentianaceae*), sekce *Pneumonanthe*. Většina druhů této sekce roste v Severní Americe a východní Asii, z evropských zástupců sem dále patří hořec tolitovitý (*G. asclepiadea*). Na rozdíl od hořce tolitovitého, horské rostliny, roste hořečnick na lokalitách v nižších nadmořských výškách. Bez ohledu na rozdílné oblasti výskytu jsou oba druhy dobře odlišitelné morfologicky, a to i přes značnou morfologickou plasticitu hořečnicku (viz obr. 2–4), která vedla k popsání různých poddruhů a variet. Jejich taxonomická hodnota je však diskutabilní. Dospělé rostliny vytvářejí (15)20–40(60) cm vysoké a většinou nevětvené lodyhy, přízemní listová růžice chybí. Spodní listy jsou malé, často šupinaté, horní kopinaté, vzácněji vejčité, na vrcholu tupé, obvykle podvinuté. Květenství nevětvená a jednotlivé lodyhy nesou 1–25, zřídka více pětičetných květů. Zvonkovitě nálevkovitá koruna (2,5–4 cm dlouhá) je azurově modrá, vzácně bílá, u báze a ve světlejších pruzích bývá zeleně tečkovaná (obr. 1). Ve vretenovitém semeníku dozrává 300–700 (až 1 000) drobných zploštělých a mírně křídlatých semen.

Hořec hořečnick se vyskytuje v mírném pásu Evropy a nejzápadnější Asie, kde jeho areál zasahuje až do oblasti jihozápadní Sibíře. V západní Evropě roste na vlhkých kyselých vřesovištích, kterým dominují vřesovec čtyřřadý (*Erica tetralix*) a vřes obecný (*Calluna vulgaris*), dále také na okrajích rašelinišť a na vlhkých loukách. Ve střední Evropě najdeme hořečnick na nehojených, střídavě vlhkých loukách a extenzivních pastvinách, často na stanovištích s kolísající hladinou podzemní vody. Půdní pH na těchto biotopech se pohybuje mezi neutrálním až mírně zásaditým. Objevuje se též na lesních světlích, pasekách a v okrajích borových nebo

olšových lesů. V těchto případech jde ale obvykle o zbytkové populace v místech bývalých luk či pastvin. Hořečnick představuje diagnostický druh vysýchavých bezkolencových luk svazu *Molinion* (obr. 5). Mnohé recentní lokality nacházející se na fragmentech současných nebo častěji bývalých pastvin lze fytoocenologicky zařadit k vegetaci krátkostébelných luk svazu *Violion caninae* nebo zaplavovaných luk svazu *Cnidion venosii*. V České republice tvořily těžiště výskytu hořečnicku zejména oblasti s úvalovými, slatinovými a lesními loukami. V současné době patří hořečnick mezi druhy silně ohrožené, a to jak podle nejnovějšího červeného seznamu, tak podle vyhlášky Ministerstva životního prostředí. Ale není tak vzácný jako např. hořec jarní (*G. verna*), jehož nížinná forma dozívá na poslední lokalitě v jižních Čechách, v Je-



seníkách existují jen tři populace horské formy. Jak jsme již upozornili, hořec hořečnick náleží k typickým představitelům vzácných rostlin, které byly ještě v 60. letech 20. stol. dosti hojné. Např. ze 16 lokalit uváděných Josefem Vaněčkem (1969) na Horažďovicku zůstaly v současnosti dvě, ze čtyř lokalit na Plzeňsku (Hadač a kol. 1968) dozívá poslední. V rámci jižních Čech se druh dnes hodnotí jako vzácný a jen někde roztroušený (Lepší a kol. 2013). Podobný osud postihl hořečnick i v mnoha dalších evropských zemích, u všech nejbližších sousedů se řadí mezi rostliny silně nebo kriticky ohrožené.

Stručně bychom mohli konstatovat, že velké množství lokalit zaniklo v souvislosti s odvodněním, ukončením pastvy a kosení luk. Většina hořečnicků přežívá nebo dokonce žije v izolovaných a málo početných populacích. Obecně to jistě platí, avšak pro účinnou ochranu zbývajících populací je nutné co nejlépe porozumět životním strategiím druhu a přetavit znalosti v efektivní způsob péče o rezervace vyhlášené k jeho ochraně.

Dlouhověký, přesto zranitelný

Hořec hořečnick označujeme jako dlouhověký hemikryptofyt (s obnovovacími pupeny při povrchu půdy), dospělé rostliny mohou žít i několik desítek let (Oostermeijer a kol. 1994b, Rose a kol. 1998). Přesnější věk nelze u tohoto druhu určit bez vyrytí rostliny. Stáří jedinců se dá odhadnout na základě stavby podzemních orgánů. U mladých rostlin s 2–4(8) páry listů je primární kořen nahrazen kořeny adventivními většinou již v průběhu prvního, maximálně druhého roku života. Každým rokem vyrůstají vodorovně v nejvyšší části kořenového systému nové adventivní kořeny, které tak vytvářejí patra, naznačující stáří jedince (obr. 6 a 7). Tímto způsobem růstu se báze rostliny stále udržuje na povrchu půdy i na stanovištích, kde každoročně dochází k velké akumulaci odumřelé biomasy. Dospělé rostliny tak mohou dosti dlouho přežít na neobhospodařovaných lokalitách. Nicméně pokud hořečnick příliš intenzivně a po dlouhé období zastíní okolní vegetace, mají polehlé lodyhy, květů jen několik, řada z nich není vůbec opylena a většinu semeníků zničí plíseň nebo herbivoři. Na takových lokalitách zároveň nemohou přežít semenáčky a populace celkově chradne.

Fenologicky patří hořečnick k druhům pozdnějším – kvetou od července do konce srpna a semena dozrávají v září až říjnu. Od konce srpna se na bázi rostliny objevují tzv. přezimující lodyhy (z anglického overwintering shoots), což jsou pouze několik cm vysoké výhony porostlé šupinatými listy. Z těchto přezimujících orgánů vyrůstají v následujícím roce nové lodyhy.

S ohledem na sezonní výkyvy počasí může v jednotlivých letech dojít k posunu fenologických fází. Mezi populacemi existují značné rozdíly, často způsobené adaptací rostlin na pravidelný termín obhospodařování lokality. Špatně načasovaný zásah může zhatit šanci hořečnicků na úspěšné kvetení a tvorbu semen. Bezkolencové louky se dřívě kosily na stelivo, ideálním obdobím pro kosení hořečnickových lokalit je doba, kdy většina květů



1 Detail květu hořce hořečnicku (*Gentiana pneumonanthe*). Květy jsou azurově modré, vzácně bílé, často u báze a ve světlejších pruzích zeleně tečkované.

2 až 4 Morfologická plasticita hořce hořečnicku je velmi široká. Především na dlouhodobě neobhospodařovaných lokalitách mohou být rostliny značně vysoké, ale také polehlé (obr. 2). Nízké, téměř putátní exempláře (obvykle jde o posečené, ale někdy ukousnuté, ulomené nebo zakrnělé jedince) se širšími listy rostou nejčastěji na pastvinách (obr. 3). V některých populacích se vyskytuje významný podíl rostlin s nachovými lodyhami a spodní částí listů (obr. 4).

5 Radochovická draha – jedna z úředně nechráněných lokalit hostí početné populace hořečnicku i modráška hořcového (*Phengaris alcon*, dříve *Maculinea alcon*). Bohužel v posledních letech jsou hořečnický i modrásci ohroženi zcela nevhodným managementem. Část lokality v popředí se dlouhodobě neobhospodařuje a postupně zarůstá. Naopak druhá část (s balíky senáže v pozadí) je opakovaně strojově kosena v polovině července, pokosené hořce tak již nemohou obrazit. Z pohledu modráस्कů se populace hostitelské rostliny výrazně zmenšila. Strojově kosené plochy nejsou vhodné ani pro hostitelské mravence modráška hořcového patřící do rodu *Myrmica*.

6 a 7 Každým rokem vyrůstají z nejvyšší části kořenového systému hořce hořečnicku horizontálně nové adventivní kořeny, naznačující stárání jedinců.

odkvetla a nejméně polovina semeníků dozrála, tj. velmi pozdní léto nebo začátek podzimu. Při kosení v červenci nebo srpnu dojde k odstranění kvetoucích rostlin, což znamená nulovou produkci semen. Jarní nebo časné letní kosení dává naději, že hořce ještě obrazí. Z adventivních pupenů mohou vytvořit nové výhony a květy, nicméně produkce zralých semen v těchto náhradních květech se blíží nule. Obdobný efekt jako špatně načasované kosení má také okus. Spárkatá zvěř a pasoucí se dobytek s oblibou vyhledávají hořce a využívají je na podporu trávení. U početnějších populací hořců některé rostliny odolají, ale pokud se na pastvině vyskytuje pouze



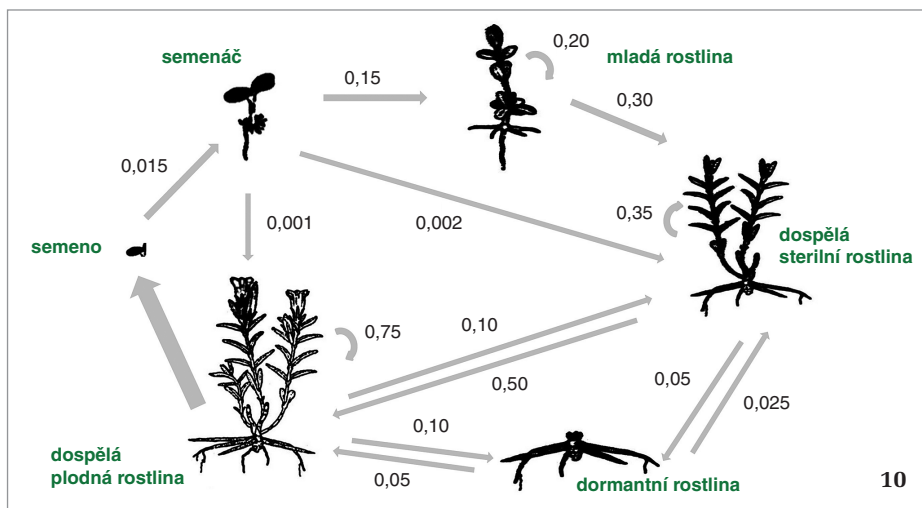
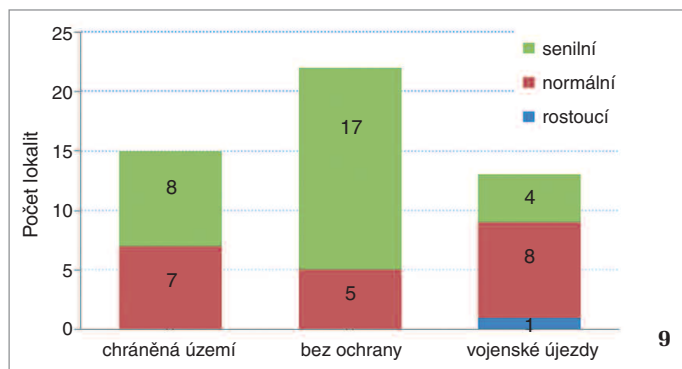
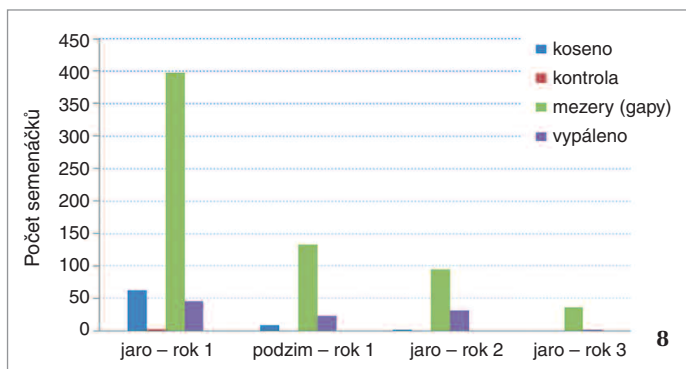
několik kvetoucích jedinců, bývají zcela okousány. Důležitá je také doba okusu – počátkem sezony rostliny ještě regenerují, byť produkce semen zůstává velmi nízká, ale pozdější okus má z hlediska tvorby semen fatální následky. Hořec hořečnick se na rozdíl od některých jiných druhů hořců rozmnožuje pouze semeny. Opylení zajišťují hlavně čmeláci, květy jsou schopné i samoopylení, byť s menší produkcí semen. Drobná (1,5 mm v průměru) mírně křídlatá semena se ze semeníku roznášejí mechanicky a částečně větrem, pouze však na malé vzdálenosti.

Gap neboli mezera

Obdobně jako ostatní hořce, hořečky i mnohé další druhy rostlin potřebují hořečnický pro úspěšné přežívání správný typ narušení stanoviště (tzv. maloplošnou disturbance), a to se správnou intenzitou a ve vhodnou dobu (viz také druhý a třetí díl

seriálu; Živa 2013, 4: 154–156 a 5: 206–209). Z abiotických faktorů mohou působit na lokalitách hořečnicků především zaplavení a oheň. Tyto faktory vždy hrály větší roli na západoevropských vřesovištích než na lokalitách ve střední Evropě. V ČR se hořečnickové lokality, na rozdíl např. od Anglie, nikdy pravidelně nevypalovaly. Některé české populace jsou nepravidelně zaplavené a rostlinám to nijak nevedí. Právě naopak, protože krátkodobé záplavy narušují půdní pokryv, a tak pozitivně ovlivňují klíčení semen. V našich oblastech se z různých typů disturbance nejčastěji uplatňují pravidelná narušení travního drnu při pastvě nebo sečení luk.

V rámci terénního experimentu byl testován vliv různých podmínek na klíčení a uchycení semenáčků. Semena hořečnicku jsme vyseli (Křenová a Lepš 1996) do různých připravených ploch simulujících odlišné typy obhospodařování (posečená louka,



8 Průměrné počty vyklíčených a přežívajících semenáčků hořce hořepníku v průběhu tří let v různě obhospodařovaných plochách louky: pokosené, vypálené, s mezerami v porostu (s narušeným zapojením drnu) a nepokosené jako kontrola. Plochy byly uspořádány do pěti bloků rozmístěných na lokalitě s výskytem dospělých hořepníků, ale v dostatečné vzdálenosti od plodných rostlin, aby se zabránilo samovolnému výsevu semen. Na jaře prvního roku bylo do každé pokusné plochy vyseto 2 000 semen.

9 Typy populací hořce hořepníku na příkladu 50 populací v jihozápadních Čechách – 15 populací se nachází v chráněných územích, ostatní nemají žádný statut ochrany. Z nich 14 se vyskytuje na území vojenských újezdů. Nadpoloviční podíl všech tvoří populace „senilní“, ve kterých zcela chybějí semenáče a juvenilní rostliny – tyto populace stárnou, a pokud nedojde k brzkému zmlazení, hrozí jim vyhynutí. Pouze jediná studovaná populace byla hodnocena coby „rostoucí“, tj. s vysokým zastoupením semenáčků a mladých rostlin; nachází se ve vojenském újezdu, tedy v plochách s výraznějším narušením, které ale s ohledem na útlum vojenských cvičení radikálně ubývají. Orig. Z. Křenová (obr. 8 a 9)

10 Životní cyklus hořce hořepníku s vyznačením pravděpodobnosti setrvání nebo přechodů mezi jednotlivými ontogenetickými stadii. Podle: J. G. B. Oostermeijer a kol. (1994a) a Z. Křenová (2001)

11 Hořepník je u nás hlavní živnou rostlinou modráška hořcového. Samičky kladou vajíčka na poupata koncem června nebo v průběhu července. Malé housenky vyvírají nezralé semeníky. Po několika týdnech opustí květy a v blízkosti hořců čekají na adopci mravenci rodu *Myrmica*, v jejichž mraveništech přezimují.

12 Na dlouhodobě neobhospodařovaných lokalitách mohou dospělé kvetoucí rostliny přežívat řadu let, ale bez radikálního zásahu umožňujícího zmlazení jsou populace odsouzeny k zániku.

13 Páření kriticky ohroženého modráška hořcového na květenství kohoutku lučního (*Lychnis flos-cuculi*). Snímky Z. Křenové, pokud není uvedeno jinak

14 Pernatouška *Stenoptilia pneumo-nanthes*. Larvy tohoto drobného motýla požírají květy, zelené nezralé semeníky i listy hořepníků. Foto Z. Laštůvka

louka s vypálenou stařinou, louka s drnem narušeným bránami, nepokosená louka bez managementu jako kontrola). Průkazně nejvyšší klíčivost byla zaznamenána na plochách s narušeným drnem, nejméně semen vyklíčilo na kontrolních místech (obr. 8). Také v přežívání vyklíčených semenáčků se projevily rozdíly mezi jednotlivými typy zásahů. Po dvou letech zůstaly semenáčky pouze v plochách s narušeným drnem. Z tohoto pokusu i dalších terénních pozorování víme, že hořec hořepník patří mezi druhy rostlin, které k úspěšnému vyklíčení semen a uchycení semenáčků potřebují tzv. bezpečná místa (safe sites). Pro hořepníky je představují plochy s obnaženým půdním povrchem (gaps neboli mezery), a na rozdíl od dospělých rostlin, jež mohou mnoho let přežívat na neobhospodařovaných lokalitách s hustou vegetací a vysokou vrstvou opadu, je pro klíčení semenáčků nezbytné narušení zapojeného drnu. Jak důležitou roli hraje velikost a hloubka mezery, ale také načasování jejího vytvoření a trvanlivost při různých typech obhospodařování lučních porostů, jsme testovali v průběhu čtyřletého experimentu. Ve skleníku předpěstované semenáčky hořepníku jsme vysadili do mezer o průměru 5, 10, nebo 20 cm a do ploch bez mezer v porostu. Gapy, vytvořené polní lopatkou velmi mělce (zhruba 5 cm pod úroveň terénu), byly umístěny v kosených a nekosených plochách vlhké a živinami chudé louky, kde se přestalo hospodařit 14 let před zahájením pokusu. Celková úmrtnost rostlin během experimentu byla vysoká. V průběhu první zimy uhynulo více než 50 % jedinců. Ze všech přeživších jich 25 % ve čtvrtém roce vykvetlo. Množství uhynulých v různých velkých mezerách v porostu a odlišně

obhospodařovaných plochách se měnilo v jednotlivých letech. Přestože byla na velkých obnažených místech zaznamenána na začátku experimentu vyšší úmrtnost způsobená extrémními výkyvy mikroklimatických podmínek, jsou větší mezery nezbytné v dlouhodobě neobhospodařovaných loukách. V pravidelně obhospodařovaných porostech stačí existence přirozeně vznikajících malých mezer.

Život jedince a život populace

Jak funguje celá populace hořepníků? Nejenže není možné nedestruktivně zjistit věk jednotlivých rostlin, ale ani to nemá z hlediska fungování populace smysl. Podobně jako u jiných organismů je vhodnější zkoumat roli nebo zranitelnost rostlin z jednotlivých vývojových stadií. U hořce hořepníku jich bylo popsáno pět: semenáčky, mladé (juvenilní) rostliny, sterilní dospělé rostliny, plodné dospělé rostliny a dormantní jedinci. Dostupné informace o biologii druhu a výsledky provedených experimentů spolu s dlouhodobým terénním sledováním především ve vyschavých bezkolencových loukách umožnily sestavit diagram životního cyklu s odhady pravděpodobnosti přechodů mezi jednotlivými ontogenetickými stadii (viz obr. 10). Schéma dokumentuje skutečnost, že kritickým momentem pro zachování populace je úspěšné klíčení a uchycení semenáčků. Dospělé rostliny jsou poměrně odolné i k nepřítisň příznivým vlivům. Poněkud tajemnou fází životního cyklu hořepníku je dormance dospělé rostliny, kdy nedojde k vytvoření nadzemních částí po dobu jedné či více sezon. Dormantní rostliny se mohou vrátit do stadia sterilního nebo plodného jedince, ale také se „propadnout“ do kategorie uhynulých.

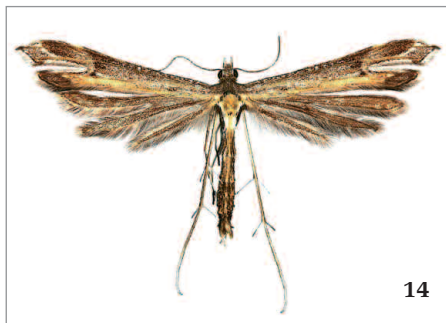


označit jako „rostoucí“, v odborné literatuře nazývané „invazní“. Ve „stabilní“ populaci jsou všechna vývojová stadia zastoupena rovnoměrně a u „stárnoucích“ neboli „senilních“ chybějí semenáčky a juvenilní rostliny, přežívají pouze dospělí jedinci. Situaci českých populací hořepníku můžeme ilustrovat na výběru z 50 dlouhodobě sledovaných lokalit v jihozápadních Čechách (obr. 9). Nadpoloviční podíl tvoří populace „senilní“, mnohé velmi málo početné a stojící na prahu vyhynutí. Jednu až dvě populace lze hodnotit jako „rostoucí“ a zbývající mají víceméně rovnoměrné zastoupení všech vývojových stadií.

Populačně genetické studie prováděné na hořci hořepníku v západní Evropě mimo jiné v souladu s teoretickými předpoklady potvrdily, že v malých populacích tohoto druhu dochází ke snížení genetické variability i zastoupení heterozygotů, což je bráno jako důkaz genetické nestability malých populací. Studie vybraných českých populací ukázaly, že snížení heterozygotity a genetické variability v nich není tak výrazné jako v západní Evropě, přesto zde určitý pokles variability byl zaznamenán.

Hořká chutná

O tom, že hořkou chuť hořepníku má v oblíbené spárkatá zvěř, ovce i skot, jsme se již zmínili, ale nejsou sami. Je zde také řada hmyzích herbivorů. Např. larvy drobného motýla pernatušky *Stenoptilia pneumonantha* (obr. 14) požírají květy, nezralé semeníky i listy, a kukly mohou setrvávat na prýtech hořců nebo okolní vegetaci několik týdnů. Na hořepnicích byly nalezeny i larvy bejломorky *Dasineura gentianae* (dvojkřídlí – *Diptera*), vyžírající semeníky. Ale tím asi nejzajímavějším herbivorem hořepníku je modrásek hořcový (obr. 13), který je jeho monofágem, tedy druhem žijícím pouze na hořci hořepníku. Detailně jsme o myrmekofilních (v určitých fázích vývoje závislých na mravencích) modráscích rodu *Maculinea* (v současnosti *Phengaris*) v Živě už psali (viz 2002, 4: 169–171), proto zde jen připomenou, že modrásek hořcový a m. Rebelův (*P. rebeli*, syn. *M. rebeli*), jehož hlavní živnou rostlinou je hořec křížatý (*G. cruciata*), byli po jistou dobu považováni za dva různé druhy. Novější informace, včetně výsledků mole-



kulárně genetických analýz, však ukázaly, že modrásek hořcový a m. Rebelův k sobě mají blíže než některé asijské populace modráska hořcového, takže m. Rebelova nelze pokládat za samostatný druh, ale pouze za ekologickou rasu nebo poddruh (*P. alcon rebeli*), který se odlišuje především typem preferovaných stanovišť, rozdílnými hostitelskými rostlinami a mravenci. Modrásek hořcový je v ČR kriticky ohrožený, a to i přesto, že se v druhé polovině 90. let 20. stol. podařilo v oblasti jihozápadních Čech, kde byla původně známa jediná lokalita, objevit výskyt tohoto druhu na dalších 18 lokalitách hořce hořepníku. Bohužel některé z těchto populací modrásků v následujících letech zanikly. Na sledovaných místech byly zaznamenány stanovištní charakteristiky s cílem odhalit klíčové faktory limitující výskyt motýla. Nejlepším parametrem se ukázala velikost populace hostitelské rostliny. Samozřejmě existují i další faktory ovlivňující vitalitu populace motýla a jeho hostitelských mravenců. Není žádným překvapením, že tento modrásek, který životně závisí na ubývajícím a silně ohroženém hořci hořepníku, je sám kriticky ohrožený a jeho vyhlídka na dlouhodobé přežití nejsou valné.

Péče tak akorát

Pokusme se dosavadní znalosti o biologii hořepníků shrnout do pravidel správného managementu hořepníkových a případně modráskových lokalit.

Víme, že pro populace hořce hořepníku je hlavní klíčení a přežívání semenáčků, které úspěšně probíhá pouze v mezerách v porostu s obnaženým půdním povrchem. Zjednodušeně můžeme říci, že na pravi-

delně obhospodařovaných lokalitách jsou za vhodnější považovány menší gapy ve větší hustotě. V minulosti se takové plošky vytvářely při tradičním způsobu hospodaření. Bezkolencové louky se ručně kosily koncem léta a následně přepásaly dobyt看em. Nízkostébelná lada, pastviny s krátkostébelnými lučními porosty svazu *Violion caninae* a tzv. obecní draha se celoročně extenzivně přepásala různými druhy dobytka. Mezery pro klíčení a růst hořepníků vznikaly vyšlapáváním drnu zvířaty, v místech, kde projel povoz, nebo třeba při nevydařeném záseku kosy nezkušeného sekáče. Dnes však gapy na řadě lokalit (včetně chráněných území) chybějí. Na dlouhodobě neobhospodařovaných plochách lze degradující populace hořců zmladit radikálním asanačním zásahem, při kterém dojde v okolí dospělých rostlin k vytvoření obnažených míst vhodných pro klíčení a růst semenáčků. Jako velmi vhodné se ukázalo pokosení křovinosezem a přepasení skotem, který úspěšně rozšlapává trsy dominantních trav, jako jsou bezkolenc modrý (*Molinia caerulea*) nebo metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa*). Lepší je intenzivní a krátkodobá pastva začátkem léta (tj. před vytvářením květů) a následně na podzim (po dozrání semen). Za úspěšný model managementu lokalit se stabilními populacemi hořce hořepníku můžeme označit každoroční a dobře načasovanou kombinaci seče a pastvy ovčí nebo skotu. Na mnoha místech, včetně chráněných území, však nahrazuje tradiční hospodaření pouhá seč, protože správci území nejsou schopni zajistit pastvu, případně dříve častou kombinaci pastvy a seče. Pouhým kosněním, které bývá často spojené s nedostatečným vyhrabáním posečené biomasy, sice dominantní trávy nevytvářejí vysoké trsy, ale drn je příliš hustě zapojený. Dochází také k částečnému hromadění opadu a v porostu chybějí místa pro klíčení. V chráněných územích s výskytem různých předmetů ochrany, ale i na jiných lokalitách, kde není snadné optimalizovat dobu kosnění nebo pastvy pouze s ohledem na fenologii hořce, se doporučuje organizovat obhospodařování v blocích a střídat ob rok plochy kosené a nekosenými. Tento způsob údržby vyhovuje také ekologickým nárokům mravenců rodu *Myrmica*,