

# Ekofyziologické adaptace ponořených vodních rostlin

Lubomír Adamec

Autor věnuje honorář Nadaci Živa

Ponořené (submerzní) rostliny — ač systematicky nejednotné — tvoří ekologickou skupinu s velmi výraznými anatomickými a funkčními znaky. Díky tomu dokázaly osídlit nejrůznější vodní biotopy od tropů po subarktické pásmo, vody stojaté i tekoucí, sladké i slané. Předkové dnešních ponořených rostlin rostli dlouhé období na souši a až v průběhu druhohor a třetihor sestupovali druhotně do vody a postupně se přizpůsobovali tomuto prostředí. Přitom si však tyto rostliny dodnes zachovaly řadu znaků svých suchozemských předchůdkyň.

## Zvláštnosti vodního prostředí a přizpůsobení stavby rostlin

Vodní prostředí se vyznačuje řadou pozoruhodných fyzikálně-chemických vlastností, které ho výrazně odlišují od atmosférického prostředí. V nehybné vodě je velmi pomalá difuze rozpuštěných látek (asi o 4 řády pomalejší než ve vzduchu), koncentrace rozpuštěných plynů ( $O_2$ ,  $CO_2$ ) ve vodě je obecně jiná než ve vzduchu a závisí na teplotě anebo pH. Ve vodě je naopak rozpuštěno velké množství důležitých minerálních i organických látek, které se ve vzduchu nevyskytují. Vodní prostředí je tedy kvůli svým vlastnostem dosti izolované od atmosféry a životní procesy vodních organismů mohou zásadně a rychle měnit chemismus vody a tím zpětnou vazbou ovlivňovat druhovou diverzitu. „Je obtížné rozhodnout, zda ponořené rostliny vytvářejí své prostředí, nebo zda prostředí určuje přítomné společenstvo“ (Westlake 1971).

Ponořené rostliny během svého sezónního vývoje při kolísání vodní hladiny často procházejí různými ekologickými formami. Některé druhy se běžně vyskytují i jako vzplývavé s listy na hladině nebo vnořené s prýty nad vodou. Čím mají vodní rostliny větší kontakt s atmosférou, tím nesou méně adaptačních znaků k vodnímu prostředí. U řady ponořených rostlin (lakušníky — *Ranunculus*, rdesty — *Potamogeton*) je nápadná heterofylie — pono-

řené listy jsou čárkovité nebo pentlicovité, kdežto vzplývavé či vnořené listy jsou oválné a kožovité. Ponořené rostliny mají — až na určité výjimky — malý podíl kořenů (jen 10–30 % z celkové biomasy) a některé druhy (bublinatky — *Utricularia*, růžkatce — *Ceratophyllum*) jsou bezkořenné. Suchozemské rostliny mají podíl kořenů obvykle 20–50 %. Kořenové vlásky se vyskytují jen v částech kořenů upevněných v substrátu a ve volné vodě chybějí.

Ve všech orgánech došlo k výrazné redukci mechanických pletiv a cévních svazků, zejména xylému, který u některých druhů může chybět. Prýty kryje velmi tenká kutikula (má tloušťku jen asi 60 nm), která je rudimentem po suchozemských předcích. Listy ponořených rostlin mají vždy tenkou epidermis s chloroplasty, ale zpravidla nenesou průduchy. U řady druhů list tvoří pouze 2–3 vrstvy buněk (viz obr.). Chloroplasty bývají i v primární kůře stonků. Ve všech orgánech se vyskytují různé velké vzdušné kanálky spojující celou rostlinu. Nápadnou morfologickou adaptací je vytváření přezimovacích pupenů (turionů) u mnoha vytrvalých druhů (lat. *turio* — prýt; viz Živa 1996, 4: 158–159). Ačkoli většina ponořených rostlin na celém světě může růst i jako vnořené a často k tomu v přírodě i dochází (tzv. obojživelné rostliny), adaptační přechod z vodního prostředí je pomalý a trvá týdny. Proto ponořené rostliny po vytažení z vody rychle odumírají, neboť nemají dostatečnou ochranu

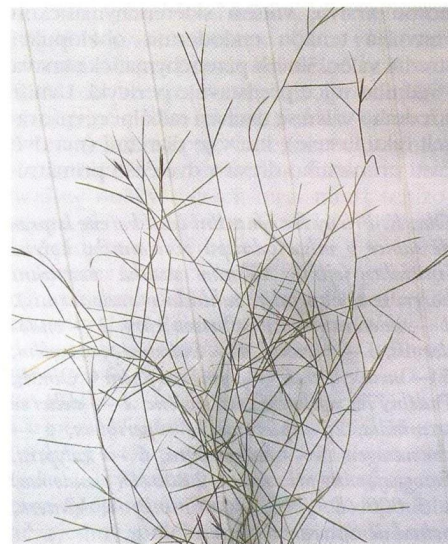
proti vysychání. Avšak opačný proces — ponoření orgánů, které jsou nad hladinou pod vodu, znamená také značný stres, protože se přeruší kontakt s atmosférou. Zcela mimo tento rámec zobecnění anatomie a morfologie stojí některé kuriózní ponořené tropické rostliny prudce tekoucích vod, které spíše připomínají mechy (čel. *Podostemaceae*, některé bublinatky).

## Vývojové adaptace ponořených rostlin

Většina ponořených rostlin, včetně striktně ponořených, se vrací do vzdušného prostředí při kvetení. Květy se zakládají na květních stopkách pod vodou, ale otevírají se a opylují nad vodou, i když plody a semena často dozrávají pod vodou. Proces opylení je tedy fylogeneticky značně konzervativní. Druhy kvetoucí pod vodou (rody *Ceratophyllum*, *Najas*, *Groenlandia*, *Zannichellia*, některé druhy r. *Callitriche* aj.) mají redukované až bezobalné květy. Přenos pylu obstarávají buď vodní živočichové (hydrozoogamie), nebo samotná voda (hydrogamie). Z kuriózních způsobů opylení pod vodou jmenujme jen přenos pylu z prašníků na bliznu pomocí plynové bubliny, která se vylučuje na čnělce v květech našeho rdestníku hustolistého (*Groenlandia densa*).

V subtropickém až subarktickém pásmu se jako významná vývojová adaptace vytvářejí u mnoha ponořených rostlin přezimovací pupeny, neboť křehké letní prýty nesnesou zamrznutí. Všechny turiony jsou pozměněné vzrostné vrcholy se zkrácenými, ztlustlými a nahloučenými listy a obsahují chlorofyl. Vznikají koncem léta a na podzim jako reakce na pokles délky dne a teploty. Turiony se tvoří obdobně i u volně plovoucích rostlin (např. okřešky — *Lemna*, závitka — *Spirodela*, vodňanka — *Hydrocharis*). Jsou značně mrazuvzdorné, ale jejich hlavní funkcí je klesnout ke dnu do teplejší vody a tam přezimovat při silném zastínění a často anaerobních pod-

*Evropská vodní bublinatka Bremova (Utricularia bremii) vytváří na podzim zelené turiony obklopené odumírajícími parožnaté větvenými vrcholovými listy (vlevo). Tento koš stáhne turion ke dnu a až po rozkladu listů přes zimu jsou přezimovací pupeny uvolněny zpět k hladině, kde kličí. Foto L. Adamec* ♦ *Striktně ponořený rdest vláskovitý (Potamogeton trichoides) patří mezi naše běžné druhy úzkolistých rdestů (vpravo). Foto Š. Husák*





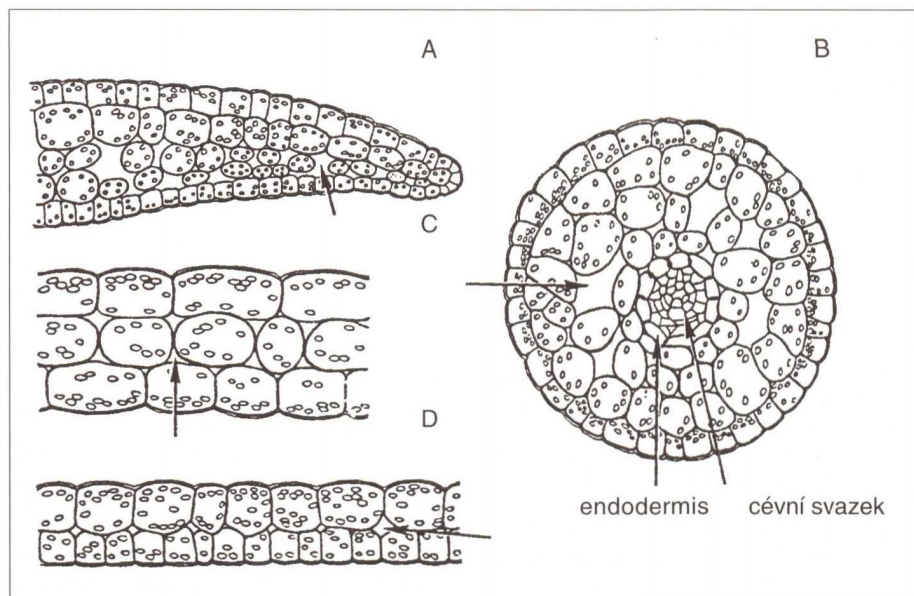
Schematizované příčné řezy listů ponořených rostlin. A — hvězdoš *Callitriche obtusangula*, B — stolísteček klasnatý (*Myriophyllum spicatum*), C — rdest maličký (*Potamogeton pusillus*), D — douška kanadská (*Eloдея canadensis*). Šipky ukazují vzdušné prostory. Orig. L. Adamec, upraveno podle Sculthorpea (1967)

mínkách. Přes zimu se zbytek prýtu do následujícího jara úplně rozloží. Turiony kořenující druhy (rdest — *Potamogeton*, stolísteček — *Myriophyllum*) i bezkořeného u dna rostoucího druhu růžkatce ostnatého (*Ceratophyllum demersum*) jsou těžší než voda a na jaře klíčí u dna i v anaerobních podmínkách. Přezimovací pupeny bezkořených druhů plovoucích pod hladinou (bublinatka — *Utricularia*, aldrovandka — *Aldrovanda*) na jaře vyplouvají k hladině a klíčí jen v aerobních podmínkách. Turiony bublinatky jsou přitom trvale lehčí než voda. Ke dnu jsou strhávány těžšími odumírajícími prýty a až po jejich uhnití se uvolňují na hladinu (viz obr.). Avšak turiony aldrovandky klesají ke dnu i stoupají k hladině aktivně. Na podzim se odlamují od mateřských prýtů a klesnou ke dnu. Nejnověji se ukazuje, že na jaře dojde k výronu plynu (snad  $\text{CO}_2$ ) do objemných přepážek v listech turionů, a tím se turiony vynořují k hladině (Adamec, nepublik.). Ekologickým signálem pro zahájení klíčení všech turionů je prodloužení dne při vyšší teplotě vody.

#### Příjem minerálních živin

Jednou z důležitých ekofyziologických adaptací ponořených rostlin je schopnost přijímat minerální živiny ponořenými prýty přímo z vody, přestože obsah dostupných minerálních živin ve dně na jednotku objemu substrátu je zpravidla o 1–3 řády vyšší než ve vodě. Tato vlastnost má velký praktický dopad, neboť z ní vyplývá potenciální schopnost ponořených druhů odstraňovat nadbytečné minerální živiny ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ) z vody. Druhy bezkořenné získávají všechny minerální živiny z vody. Značná pozornost byla v hydrobotanice vždy věnována poznání významu kořenů a prýtů v příjmu jednotlivých minerálních živin u různých druhů ponořených rostlin. Výzkum v posledních 30 letech přinesl základní odpovědi na tyto otázky.

Mnoho druhů ponořených rostlin roste 2–7× rychleji, když jsou zakořeněny v bahnitěm substrátu bohatém živinami ve srovnání s chudým substrátem. Kořeny ponořených rostlin mají tedy značnou celkovou kapacitu čerpat minerální živiny ze dna. U řečanky přímořské (*Najas marina*) však bylo zjištěno, že pokud kořeny rostou nezakořeněny ve dně, jejich význam pro celkový příjem živin je neprůkazný. U několika druhů k normálnímu růstu dostačoval příjem minerálních živin pouze prýty nebo kořeny, ale prýty byly asi 2× účinnější. Obecně se dnes uznává (např. Barko a kol. 1991), že u většiny striktně ponořených druhů rostoucích v přírodních podmínkách se nadpoloviční množství dusíku (N), fosforu (P), železa (Fe) a manganu (Mn) přijímají kořeny, kdežto většinu iontů draslíku ( $\text{K}^+$ ), vápníku ( $\text{Ca}^{2+}$ ), hořčíku ( $\text{Mg}^{2+}$ ), sodíku ( $\text{Na}^+$ ), chloru ( $\text{Cl}^-$ ) a síranových iontů ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) přijímají prýty z vody. Samotné kořeny ponořených rostlin sice přijímají různé



Tab. Relativní podíl příjmu dusíku z  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  vodními rostlinami z roztoku  $50 \mu\text{M NH}_4\text{NO}_3$ , v % z příjmu celkového dusíku z výsledků Schuurkesse et al. (1986) a Adamec (2000). Uveden je průměr pro listy a kořeny. V horní části tabulky jsou druhy tolerantní ke kyselým rašelinovým vodám, v dolní části jsou druhy rostoucí v měkkých, ale nekyselých oligotrofních vodách

Druh	Podíl příjmu N [%]	
	$\text{NO}_3^-$	$\text{NH}_4^+$
<i>Sphagnum flexuosum</i> (rašeliník zakřivený)	0	100
<i>Juncus bulbosus</i> (sítina cibulkatá)	10	90
<i>Drepanocladus fluitans</i> (srpnatka vzplývavá — vodní mech)	14	86
<i>Agrostis canina</i> (psineček psí)	15	85
<i>Aldrovanda vesiculosa</i> (aldrovandka měchýřkatá)	17	83
<i>Lobelia dortmanna</i> (lobelka vodní)	64	36
<i>Echinodorus ranunculoides</i> (šípatkovec pryskyřníkovitý)	66	34
<i>Luronium natans</i> (žabníček vzplývavý)	72	28
<i>Littorella uniflora</i> (pobřežnice jednokvětá)	74	26

minerální živiny ze živného roztoku přibližně stejnou rychlostí na jednotku hmotnosti jako olisté prýty, ale protože dostupnost mnoha živin (N, P, Fe, Mn aj.) je mnohonásobně vyšší v půdě než ve vodě, význam kořenů pro příjem těchto živin je v přírodních podmínkách i přes jejich malý podíl v celkové biomase rostlin rozhodující.

Podíl kořenů na celkovém příjmu dusíku a fosforu v sobě zřetelně odráží ekologický typ rostliny. Ponořené druhy rostlin potenciálně obojíživelné a též rostliny z ekologické skupiny isoetidů (vodní druhy s dutými kořeny a listy — rody šídlatka — *Isoetes*, lobelka — *Lobelia* a pobřežnice — *Littorella*), které rostou v oligotrofních (neživných) vodách a mají velký podíl kořenů z celkové biomasy, přijímají téměř všechny N a P kořeny. Tímto způsobem se N a P přijaté ze dna přes biomasu prýtů dostávají postupně do volné vody. Jednotlivé typy přirozených vod se výrazně liší svým poměrem koncentrací  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$  a ponořené druhy rostlin se tímto poměrem přizpůsobily. Druhy vyskytující se v kyselých nebo rašelinových vodách (převládá  $\text{NH}_4^+$ ) výrazně preferují příjem  $\text{NH}_4^+$ , kdežto druhy z měkkých oligotrofních vod (převládá  $\text{NO}_3^-$ ) příjem  $\text{NO}_3^-$ . Vazba některých druhů ponořených rostlin ke své formě dusíku je tak silná, že je možno ji využít i k bioindikaci typu dusíku ve vodách.

Z dalších živin jmenujme draslík, jehož

příjem ponořenými rostlinami má několik zvláštností. Velká většina draselných iontů se přijímá prýty a bylo dokonce prokázáno, že draselné ionty přijímané z vody se částečně uvolňují z kořenů do půdy chudé na draslík. Dlouho už je známo, že příjem  $\text{K}^+$  prýty je závislý na fotosyntéze. Nedávno bylo zjištěno, že příjem draslíku prýty ponořených rostlin se výrazně liší podle toho, zda rostliny využívají k fotosyntéze jen volný  $\text{CO}_2$  anebo i  $\text{HCO}_3^-$  (Adamec 1997). Druhy využívající jen volný  $\text{CO}_2$  přijímaly  $\text{K}^+$  menší rychlostí na světle i ve tmě. Druhy využívající i  $\text{HCO}_3^-$  přijímaly  $\text{K}^+$  větší rychlostí jen na světle při pozitivní fotosyntéze, kdežto ve tmě se část  $\text{K}^+$  zase uvolňovala z prýtů do vody. Mezi příbuznými druhy lukušníků s rozdílnou fotosyntetickou afinitou k  $\text{HCO}_3^-$  byl zjištěn zásadní rozdíl v příjmu  $\text{K}^+$ , který naznačuje i možné ekologické důsledky. Některé jezerní vody se vyznačují velmi nízkou koncentrací  $\text{K}^+$  ( $<0,2 \text{ mg.l}^{-1}$ ) a z Polska byla dokonce popsána silná kompetice o  $\text{K}^+$  mezi řezanem pilolistým (*Stratiotes aloides*) a planktonními řasami.

U ponořených rostlin sice neprobíhá transpirace, ale bezpečně byl zjištěn tok vody z kořenů do prýtů (viz Živa 1994, 1: 42), který by se mohl účastnit v tomto směru přenosu minerálních živin. Hlavní minerální živinou pro všechny rostliny je  $\text{CO}_2$ . Ponořené rostliny mají spoustu adaptačních mechanismů, jak překonat obecně nízkou dostupnost  $\text{CO}_2$ . O tom ale zase až někdy později.