

Šídlatky na dně šumavských jezer

Šídlatka jezerní (*Isoëtes lacustris*) a šídlatka ostnovýtrusá (*I. echinospora*) jsou ponořené vodní plavuně a kriticky ohrožené druhy naší flóry. V České republice se vyskytují jen tyto dva druhy šídlatek, každý pouze v jednom jezeře na Šumavě. Posledních 15 let přitahují obě vzácné populace pozornost našich vědců, kteří zkoumají odolnost těchto živoucích fosilií (Živa 2016, 3: 110–112) kvůli silnému okyselení (acidifikaci) šumavských jezer (viz např. shrnující článek v Živě 2013, 5: 224–229 nebo Živa 2009, 2–4). Obě populace se nemohly desítky let rozmnožovat a zcela specificky reagují na současné zotavování jezer, to však není zárukou úspěšné obnovy porostů šídlatek.

Sympatrické druhy

Obě šídlatky jsou typickými zástupci vegetace oligotrofních jezer v atlantské části boreálního a subpolárního pásma Severní Ameriky a Evropy. Do temperátní střední Evropy se rozšířily v době kontinentálního zalednění a dodnes zde přežívají jako vzácné glaciální relikty v horských jezerech např. na Šumavě, v polských Krkonoších nebo v německém Černém lese (Schwarzwald). Dnešní areály obou druhů se do značné míry překrývají (sympatrie). Přestože často rostou i ve stejných jezerech, zpravidla osídlují dno v různé hloubce. Zatímco šídlatka ostnovýtrusá je typický druh mělkého litorálu (pobřežní zóny) vyskytující se nejčastěji do hloubky 1–2 m, š. jezerní sestupuje až k dolnímu okraji litorálu a optimum má většinou v hloubce 2–5 m. Pravděpodobně v důsledku rozdílného selekčního tlaku faktorů prostředí na hloubkovém gradientu se u těchto sympatrických taxonů vyvinula rozdílná, druhově specifická fenologie životního cyklu (fenologii označujeme časový průběh periodicky se opakujících životních projevů). Znalost časování životních fází je klíčem k poznání zranitelnosti druhů vnějšími faktory, včetně acidifikace jezerní vody. Současný výzkum šídlatek v České repub-

lice se zabývá především reprodukční fenologií, neboť acidifikace šumavských jezer bránila rozmnožování šídlatek několik desítek let. Následující mozaika poznatků o fenologii v přirozených podmínkách nám pomohla pochopit mechanismus, jakým okyselení působí na šumavské populace.

Fenologie listů

Šídlatky patří mezi vytrvalé zelené rostliny, jejich růžice nejsou zcela opadavé a během celého roku nesou listy. Obrat listů (doba setrvání listu v růžici) se u našich dvou druhů významně liší. Šídlatka ostnovýtrusá, adaptovaná na život v prostředí mělké vody podél břehů, kde je často vystavována vlnobití a působení ledu, tvoří ohebné (chabé) listy, které setrvávají na rostlině 7–8 měsíců (obr. 10). Jarní listy tak zvládnou během vegetační sezony dorůst řádné délky od několika cm (při dostatku světla) asi do 25 cm (v zástínu) a na své bázi vyvinout sporangia, z nichž se po odumření listů v zimě uvolní zralé spory. Listy vznikající na podzim zůstávají krátké (méně než 1 cm) po celou zimu, a pokud je nezničí hladinový led, prodlužují se až na jaře a odumírají počátkem léta, aniž by vyvinuly sporangia. Jejich funkcí je pohotově



zajišťovat fotosyntézu za příznivých podmínek, byť jen krátkodobě.

Šídlatka jezerní nese tuhé, křehké (při ohybu lámavé) listy, které na rostlině zůstávají po dobu 2–3 let. Listová růžice dospělých rostlin tedy vypadá celý rok stejně – listy dorůstají obvykle délky 5–15 cm (viz obr. 2) a průběžně odumírají. Tak dlouho trvající obrat listů, resp. zrání spor ve sporangích na rostlině, lze považovat za adaptaci š. jezerní na prostředí hlubokého okraje litorálu, kde není vystavena mechanickým disturbancím, přitom podmínky (teplota a dostupnost světla) ještě umožňují růst a vývoj spor na bázi listů. Na řádném vývoji listů, potažmo spor (sporoogeneze) ve sporangích na jejich bázi, zcela závisí rozmnožování šídlatek.

Fenologie klíčení spor

Reprodukční strategie šídlatek je stará téměř 300 tisíc let. Na rozdíl od většiny evolučně mnohem mladších vodních rostlin se šídlatky nespolehnají na klonální růst a rozmnožují se téměř výhradně pomocí



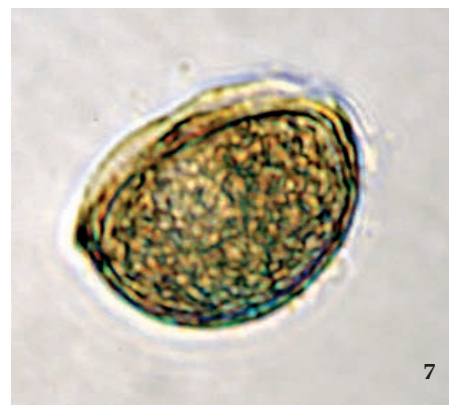
1 Letecký snímek Černého jezera na Šumavě, jediné lokality šídlatky jezerní (*Isoëtes lacustris*) v České republice. Foto P. Znachor

2 a 3 Dospělá šídlatka jezerní v Černém jezeře (obr. 2) má v hloubce 3 m listy dlouhé nejvýše 8 cm (viz také srovnání s bukovým listím okolo). Porosty (3) zde tvoří dospělé rostliny, jejichž kořeny nejsou poškozovány kyselou jezerní vodou s vysokými koncentracemi toxického iontového hliníku. Od r. 2004 přežilo do dospělosti pouhých 17 klíčících rostlin. Tisíce dalších, kořenujících ve svrchním sedimentu, každoročně zničí prosakující jezerní voda, která je v současnosti extrémně toxická už pouze přes zimu. Populace se vyskytuje v hloubce 1–4 m a lze ji sledovat jen s pomocí potápěčské techniky.

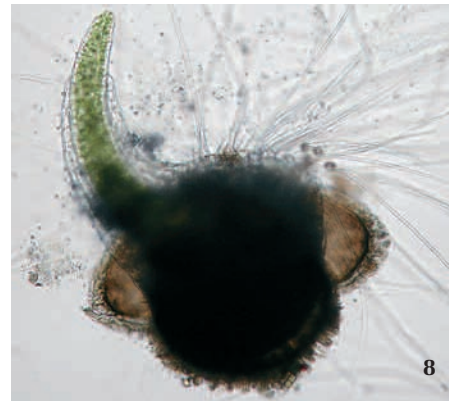
samičích makrospor a samčích mikrospor (reprodukční orgány a spory viz obr. 4–7). Zjištěné mezidruhové rozdíly v reprodukční fenologii obou šídlatek velmi pravděpodobně odrážejí časování (ne) příznivých podmínek pro reprodukci na jejich různě hlubokých stanovištích. Makro- i mikrospory š. ostnovýtrusé klíčí během tří měsíců v létě a vyhýbají se tak vymrzáni gametofytů v mělkém litorálu během zimy (gametofyty představují pohlavní generaci, haploidní stadium, která se v životním cyklu – rodozměně – střídá s diploidní nepohlavní generací, sporofytem). Makrospory šídlatky jezerní klíčí po dobu nejméně jednoho roku a makrogametofyty vždy alespoň jednou přezimují (pokud nejsou oplozeny, tak i víckrát). Zimní vymrzáni spor tomuto druhu v hlubokém litorálu nehrozí a pomalý vývoj makrogametofytů zvyšuje šanci na úspěšné oplození spermatozoidy z mikrospor klíčících jen několik týdnů, ale postupně – v mnoha kohortách – po dobu minimálně jedné vegetační sezony. Tvorbu kohort uvnitř sporangí a postupné klíčení během několika let jsme popsali u obou typů spor a obou druhů. Taková strategie umožňuje uplatnit cenný reprodukční materiál v pozdějších sezonách, kdy mohou být podmínky prostředí příznivější pro klíčení a zvyšuje se pravděpodobnost nepříbuzenského křížení při odnosu spor od mateřské rostliny. Selektivním faktorem pro rozdílnou reprodukční fenologii sympatrických šídlatek je zřejmě extrémní zimní teplota (zamrzáni vody). Pravidelné zimní období s chladnou vodou však představuje všeobecný řídicí faktor fenologie našich šídlatek. Podle experimentů L. S. Kotta a D. M. Brittona (1982) zaměřených na klíčení vyžaduje šídlatka ostnovýtrusá nízkou zimní teplotu (4 °C) po dobu 6 týdnů k prolomení dormance spor. Šídlatka jezerní zase využívá zimní období k synchronizaci vzcházení klíčících rostlin (pracovně nazývaných „sporáčky“, anglicky sporelings, obr. 8) na jaře. Klíčení spor na jaře spouští teplota okolní vody – od 8 °C výše pro spory šídlatky ostnovýtrusé a nejméně 12 °C pro š. jezerní.

Jak přežily okyselení šumavských jezer

Úspěšnost prastaré reprodukční strategie šídlatek v prostředí narušeném člověkem můžeme dlouhodobě zkoumat v silně acidifikovaných jezerech na Šumavě. Jak je uvedeno výše, v České republice se šídlatka jezerní vyskytuje pouze v Černém jezeře (viz obr. 1) a š. ostnovýtrusá pouze v Plešném jezeře (obr. 11). Působením kyselých dešťů jsou obě jezera již více než 40 let silně kyselá. Jezerní voda obsahuje vysoké koncentrace iontového hliníku (během kulminace v 80. letech 20. stol. až 1 mg.l⁻¹ iontového hliníku při hodnotě pH nižší než 4,5; viz Živa 2009, 4: 189–192), který je vymýván z půdy v povodí i ze sedimentu v jezeře. Iontový hliník se uvolňuje pouze při nízkém pH (méně než 5,5; Stumm a Morgan 1981) a je pro živé organismy toxický. V našich jezerech způsobil společně s acidifikačním stresem výrazné ochuzení bioty jako např. vyhynutí ryb a značné druhové oslabení planktonu a bentosu (Vrba a kol. 2003; Živa 2003, 1: 25–29 a 2002, 5: 265–269). U rostlin hliník blokováním vazebných míst pro vápenaté ionty



v buněčných stěnách způsobuje nedostačnou funkci desítek vápníkem aktivovaných vnitrobuněčných enzymů i zpomalení přenosu signálů. Dochází k omezení růstu a postupnému odumření rostliny. Šídlatky ovšem nepřijímají živiny z jezerní vody, ale ze sedimentu. Ten je v šumavských jezerech kontaminován kyselou jezerní vodou bohatou na toxický iontový hliník pouze v tenké svrchní vrstvě (1–2 cm), zatímco hlubší horizonty mají střední pH a hliník vázaný ve sloučeninách (netoxický). Rostliny šídlatek kořenující hluboko v sedimentu (viz zmiňovaný článek v Živě 2016, 3) by proto neměly v acidifikovaných jezerech strádat. Jaká je tedy skutečnost?

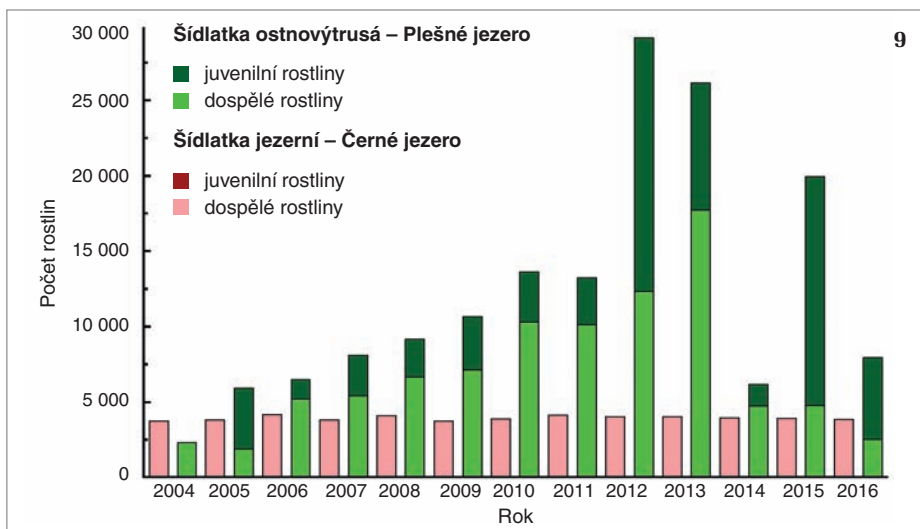


Obě populace přežily dlouhé období silného okyselení jezerní vody, ale přestaly se rozmnožovat. V populacích se vyskytovaly očividně zdravé dospělé rostliny, ale chyběla mladá generace. Navzdory současnému postupnému zotavování chemismu vod obou jezer v nich probíhá obnova populací odlišně (obr. 9). Zatímco šídlatka jezerní se stále nerozmnožuje, u š. ostnovýtrusé se obnovila reprodukce po r. 2000 a v r. 2006 zahájila prudký rozvoj. Naše terénní sledování a laboratorní pokusy prokázaly, že vysoké koncentrace iontového hliníku (100 µg.l⁻¹ a vyšší) a nízké pH (nejvýše 5) poškozují gametofyty a kořeny klíčících rostlin šídlatek, které se vyvíjejí při povrchu sedimentu, tj. v kontaktu s toxickou a kyselou jezerní vodou. Příčinou přetrvávajícího neúspěchu rozmnožování š. jezerní je velmi dlouhé klíčení – makrogametofyty a kořinky klíčících rostlin jsou vždy vystaveny extrémním zimním koncentracím hliníku v jezerní vodě proskávající do svrchní vrstvy sedimentu. Přestože kvalita vody bude pro klíčení příznivá po zbytek roku, zimní úhyň vznikajícího potomstva nadále blokuje reprodukci tohoto

druhu v Černém jezeře. Rychleji rostoucí š. ostnovýtrusá klíčí krátce během léta, kdy pH vody Plešného jezera stoupá a koncentrace hliníku klesá již natolik, že klíčící rostliny dokážou zakořenit a dosáhnout dospělosti. Obě populace šídlatek přežily dlouhé období acidifikace díky dlouhověkosti dospělých rostlin, na jejichž hluboké kořeny nepůsobí okyselená jezerní voda. Přestože délku života šídlatek neznáme, přežívající dospělé rostliny š. jezerní v Černém jezeře by dnes měly být nejméně padesátileté. Pokud přežijí i nadále, jejich reprodukce by mohla začít v následující jedné až dvou dekadách, kdy aktualizovaný matematický model (MAGIC 7, Majer a kol. 2003) předpovídá celoroční zotavení chemismu vody Černého jezera.

Další rána z čistějšího nebe

Za 8 let (2006–13) vzrostl počet dospělých rostlin v populaci šídlatky ostnovýtrusé v Plešném jezeře téměř sedminásobně a juvenilní generace pravidelně tvořila více než 20 % jedinců (obr. 9). Zdálo se, že se populace bude nadále jen zotavovat v ústraní člověka. V první zóně národního parku



4 až 8 Dospělé rostliny šídlatky jezerní z Černého jezera, jejichž kořeny sahají hluboko, nejsou postiženy acidifikací jezerní vody – ve svých samičích makrosporangíích (obr. 4, foto P. Hekera) a samčích mikrosporangíích (5) na bázích listů tvoří životaschopné makrospory (6) a mikrospory (7). Dosud extrémně nízké pH a vysoké koncentrace toxického iontového hliníku v zimě však ničí dlouho klíčící makrogametofyty (makrogametofyt s prvním archeogoniem – terčik uprostřed otevřeného makrospory na obr. 6) a klíčící rostliny (8, klíčící rostlinu s prvním listem a dosud nevyvinutým prvním kořenem vyživuje zásobní pletivo gametofytu, stále chráněného křemičitou stěnou spory, a rhizoidy – vlášení na jeho povrchu), jejichž rhizoidy nebo kořeny se vyvíjejí při povrchu sedimentu v kontaktu s kontaminovanou jezerní vodou.

9 Věková struktura šídlatek v šumavských acidifikovaných jezerech (přesné sčítání rostlin v transektech probíhá v červnu až červenci). Populace š. ostnovýtrusé (*I. echinospora*) v Plešném jezeře se rychle obnovuje od r. 2006. Díky snižující se kyselosti jezerní vody a nižším koncentracím iontového hliníku přežívají klíčící rostliny až do juvenilního (s více než čtyřmi listy a lineární symetrií růžice) a dospělého stadia (rostliny s radiální symetrií růžic a zpravidla více než 10 listy). Nicméně podzimní žir kachen divokých (*Anas platyrhynchos*) v letech 2013 a 2015 opět výrazně snížil počty dospělých rostlin tohoto druhu. Šídlatka jezerní se v Černém jezeře nerozmnožuje už více než 50 let.

10 Šídlatka ostnovýtrusá v Plešném jezeře roste v hloubce 0,3–1,0 m. Rostliny v optimální hloubce 0,3–0,4 m v zimě často přicházejí o většinu listů činností ledu, který se přitiskne až ke zvodnělému sedimentu (sapropelu). Voda jezera má přirozeně velmi nízkou průhlednost a při šnorchlování je nutné se k rostlinám v úzkých transektech (širokých 0,5 m) přiblížit na méně než 30 cm. Snímky a orig.: M. Čtvrtlíková, není-li uvedeno jinak

11 Plešné jezero na Šumavě, jediná lokalita šídlatky ostnovýtrusé v ČR. Foto P. Znachor

Šumava jsou její porosty chráněny okolním neprostupným pralesem (v krajním případě neukázněných turistů také informovanými strážci). Nečekaný zásah přišel, nebo spíše přiletěl opět ze vzduchu. Tentokrát nikoli imise, ale kachny nás přiměly sledovat regenerační schopnost šídlatky při ztrátě většiny populace. Na podzim v letech 2013 a 2015 byla populace spásena z více než 70 % pouhými několika jedinci kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Spásání proběhlo vždy od září do října, kdy jsou osy šídlatek naplněné zásobou škrobu na zimu (viz Živa 2016, 3). V prvním roce byla pozorována samice kachny se 7 odrostlými mláďaty, jak se zanořují v místě populace. Po měsíci pastvy v nejhustších porostech za sebou zanechaly holé dno s důkladně spásenými osami dospělých rostlin, zatímco početné ponechané listy plavaly na hladině podél břehů. Během následující vegetační sezony r. 2014 část dospělých rostlin zregenerovala, nicméně jejich početnost (necelých 5 000) dosahovala jedné čtvrtiny stavu v r. 2013. Ze zralých spor vytvořených z listů na hladině překvapivě nevznikly nové subpopulace klíčících rostlin podél břehů, kde se spory hromadily.

Předpokládali jsme, že lákadlem k alternativní pastvě kachen byla vysoká hustota zotavujících se porostů šídlatky, jež byly snadno k nalezení. Ovšem důsledná pastva na podzim r. 2015 znovu zredukovala již značně řídké porosty, takže krátce po žíru bylo v populaci nalezeno jen několik

stovek rostlin. Po částečné jarní regeneraci dosahuje početnost dospělých rostlin v r. 2016 okolo 2 500, tedy stavu na začátku zotavování populace z acidifikace. Domníváme se, že kachny hnězdící pravidelně na Plešném jezeře si vytvořily potravní návyk a mohly by nadále využívat šídlatku jako podzimní výživný zdroj potravy. Otázkou zůstává, zda zasáhnout a populaci uměle podpořit ochranou před spásáním, např. formou dočasného zakrytí porostů sítí během podzimních měsíců, než ptáci odletí zimovat do nížin. Šídlatka v Plešném jezeře přežívá od doby ledové a mohla být pravidelným zdrojem potravy divokých zvířat jako vodních ptáků a losů, nebo třecím substrátem ryb, jak bylo popsáno u amerických populací (Brunton a Britton 1999). O nesmírné síle přírody se přesvědčujeme mnoho let přímo nad hladinou Plešného jezera, když sledujeme přirozenou obnovu lesa oslabeného kyselými dešti a následně velkoplošným žírem kůrovce. Chceme-li se dále učit o houzevnatosti přírody, měli bychom nejen les, ale i šídlatku zanechat přirozenému osudu a spíše omezit nevhodné zásahy člověka, např. krmení kachen loudících na břehu jezera. Jakýkoli zásah člověka, byť veden dobrými úmysly, nás připraví o unikátní přírodní laboratoř a mnohá tajemství šumavských šídlatek zůstanou neobjasněna.

Článek vznikl za podpory Grantové agentury České republiky (projekt P504/12/1218) a programu Akademie věd ČR Rozmanitost života a zdravý ekosystémů v rámci Strategie AV 21.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

