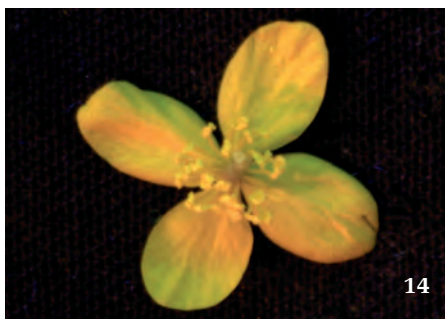


14 a 15 Vlaštovičník větší
(*Chelidonium majus*)

16 a 17 Mák vlčí (*Papaver rhoeas*).
Snímky P. Pecháčka

už se v tomto ohledu jeví o poznání zajímavěji (obr. 14 a 15). Jeho korunní lístky odrážejí UV paprsky se značnou intenzitou, zatímco tyčinky a pestík je s podobnou účinností pohlcují a na UV snímku se zobrazují téměř černé. Opět tak vzniká typický kontrast, ve viditelném spektru nepostizitelný.

Jednoznačně nejpozoruhodnějším zástupcem čeledi je mák vlčí. Práce zabývající se zrakem hmyzu, a především opylovačů, často zmiňují, že mnozí z nich postrádají červený fotoreceptor. Týká se to hlavně blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera), tedy i včel. Absence fotoreceptoru citlivého na červené části světelného spektra by mohla mít za následek, že červené květy např. včela vidí ve srovnání s květy ostatních barev jako méně nápadné. Červeně kvetoucí rostliny by proto teoreticky měly být navštěvovány především opylovači s fotoreceptory citlivými na červené světlo (mimo jiné někteří motýli a mouchy), ptáčími nebo savčími opylovači, případně jsou opylovány větrem. Zároveň však mnozí badatelé dodávají, že v praxi na červených květech často nacházíme zástupce blanokřídlých. V předchozím textu jsme naznačili, že květ, který se nám zdá červený, může v menší míře odrážet i paprsky o vlnových délkách, na něž je hmyz citlivý. Také je ale možné, že červená barva přechází až do vlnových délek, jež se nám jeví oranžové a které dokáží vybudit ze-



lehlý receptor opylovače (přehledně o zraku opylovačů, především včel, viz článek J. Straky, Vesmír 2003, 9: 507–512). Ultrafialová podoba máku vlčího (obr. 16 a 17) však jasně ukazuje, že jeho květy jsou i ve srovnání s dosud uvedenými rostlinami značně UV-reflektantní. Lze tedy předpokládat, že budou pro včely a další hmyz, který není citlivý na červené vlnové délky, velmi nápadné. A jelikož UV paprsky mnohé druhy hmyzu silně přitahují, měl by být pro ně květ máku takřka neodola-

teľný. Situace u jiných rostlin s červenými květy může být však docela odlišná.

V závěrečném dílu se pokusíme shrnout a zhodnotit informace, které nám představené snímky poskytují.

Článek vznikl za podpory projektu Grantové agentury Univerzity Karlovy v Praze (GA UK 764313).

Použitá literatura a snímky některých dalších druhů jsou uvedeny na webu Živý.

Martina Čtvrtlíková

Životní strategie šídlatek prověřená stovkami milionů let

Šídlatky (rod *Isoëtes*) jsou prastaré plavuně s pozoruhodnými adaptacemi na nedostatek živinových zdrojů ve svém prostředí. Jejich unikátní životní strategie je dodnes úspěšná, ne však bezmezně odolná vůči globálním změnám prostředí. Šídlatky tvoří významnou složku vyhraněných vodních i suchozemských ekosystémů a citlivě indikují jejich stav. Detailní znalost anatomie, fyziologie a ekologie těchto živoucích fosilií je klíčem k pochopení fungování a zranitelnosti jejich často rozsáhlých biotopů a zajištění ochrany, případně obnovy.

V učebnicích bývají šídlatky uváděny jako poslední a jediný pozůstatek dávno vyhynulé větve permo-karbonského řádu *Lepidodendrales* – mohutných výtrusných rostlin stromovitého vzrůstu, jejichž těla dala vznik slojím kamenného uhlí. Zprvu byla přijímána hypotéza, podle které vznikly první šídlatkám podobné rostliny (*Isoëti-*

tes) postupnou velikostní redukcí karbonových stromovitých výtrusných rostlin – přes mezičlánek vyhynulých druhohorních rodů *Pleuromeia* a *Nathorstiana* ze spodní křídly – až ca před 150 miliony let. Pod tlakem početných nálezů šídlatkovitých fosilií starých 240 milionů let, tj. ze spodního triasu, však byla tato domněnka opuštěna.

Definitivním důkazem mnohem většího stáří prašídlatek se stala úspěšná rekonstrukce fosilní šídlatky *I. beestonii* ze spodního triasu v Austrálii (Retallack 1997), při níž se podařilo sloučit šišticím podobné fosilie s pozůstatky růžic listů a dokonce s makrosporami a mikrosporami. Bohatost a tvarová pestrost těchto fosilií může znamenat pouze to, že prašídlatky již na začátku druhohor disponovaly značnou druhovou diverzitou, takže musely vzniknout dříve než rod *Pleuromeia*. G. J. Retallack tyto počátky klade až do karbonu (před 360–300 miliony let), kdy v mokřadech vedle stromovitých kapradorostů již existovaly malé přizemní vodní rostliny s šídlovitými listy, jež přežily velké vymírání druhů na rozhraní permu a triasu (ca před 250 miliony let) a v druhohorách expandovaly po celé prapevnině. Domnívá se dokonce, že dužnaté báze těchto rostlin mohly sloužit jako důležitý zdroj bílkovin a škrobu pro malé býložravé ještěry therapsidy, z nichž později vznikli savci.

V evoluci šídlatek hraje významnou roli vztah k vodnímu prostředí. Vnitřní vzduchové kanálky (lakuny) s přehrádkami v listech jsou patrné i u nejstarších šídlatkovitých fosilií, což svědčí o tom, že rod *Isoëtes* je primárně rodem ponořených (submerzních) vodních rostlin. Po rozpadu Gondwany a zvláště po vzniku indického subkontinentu však u řady taxonů došlo k adaptaci na terestrické podmínky, a následně k druhotnému přizpůsobení vodní-

mu prostředí. Soudobé taxony šídlatek pak opanovaly širokou škálu stanovišť a disponují formami ponořenými, obojživelnými i suchozemskými. V Evropě se nyní vyskytuje asi 11 druhů ponořených a obojživelných šídlatek a jejich kříženců. Dva ponořené druhy se nacházejí také v České republice, kde přežívají zhruba 10 tisíc let ve dvou horských karových jezerech na Šumavě jako glaciální relikty – jde o šídlatku jezerní (*I. lacustris*) v Černém jezeře a š. ostnovýtrusou (*I. echinospora*) v Plešném jezeře (Tomšovic 1979 a Procházka 2000).

Anatomické a fyziologické adaptace

Základní stavba těla šídlatek je v rostlinné říši ojedinělá (obr. 3) a, přestože zahrnuje mnoho archaických a primitivních rysů, propůjčuje šídlatkám mimořádnou toleranci vůči stresovým podmínkám i značnou fenotypovou plasticitu. Krátkou druhotně tloustnoucí osu mají ponořenou v sedimentu, z jejího apikálního vrcholu vyrůstá přízemní růžice krátkých šídlovitých listů, z bazálního vrcholu dlouhé větvené kořeny (2–3× delší než listy) prostupující hluboko do sedimentu (obr. 4). Mezi hlavní anatomické a fyziologické adaptace, které primárně vodním prašídlatkám poskytly významnou evoluční výhodu pro přežití v málo živných (oligotrofních) vodách, patří drobný vzrůst, velmi pomalý růst, vytrvale zelená růžice listů s nepropustným povrchem (s kutikulou a nefunkčními průduchy – v případě ponořených rostlin, u listů/rostlin nad vodou jsou průduchy aktivní), silně propustné a hluboko v sedimentu ponořené kořeny schopné přijímat z okolí oxid uhličitý, rozsáhlý systém lakun, schopnost fixace CO₂ pomocí CAM metabolismu (viz dále v textu) a tvorba sekundárních zásobních pletiv.

Vodní šídlatky získávají živiny a oxid uhličitý převážně ze sedimentu, který vždy nabízí bohatší zdroj než oligotrofní voda. Přítomnost velkých spojitých lakun v listech i kořenech, nepropustný povrch listů (kromě bází) a naopak vysoce propustné kořeny zajišťují rychlý příjem CO₂ pro fotosyntézu, ale i sycení sedimentu kyslíkem uvolněným při fotosyntéze. Podle A. J. P. Smolderse a jeho spolupracovníků (2002) tak šídlatky ve své silně okysličené rhizosféře zásadně mění dostupnost živin, které se tím stávají hůře využitelné pro většinu vodních rostlin – potenciální konkurenty. Např. oxidací dvojmocných iontů železa vznikají ionty trojmocné, které imobilizují fosfáty v nerozpustném fosforečnanu železitém. Takový fosfor rostliny nedokáží využít, šídlatky ho však zřejmě přijímají prostřednictvím mykorhizních hub, pro jejichž růst je rovněž nezbytná prokysličená rhizosféra. V ní dochází také k nitrifikaci amonných iontů a vzniku dusičnanů, opět sloužící jako zdroj dusíku pro šídlatky, nikoli pro většinu vodních rostlin. Získávání dusíku z dusičnanů je pro růst rostliny energeticky náročnější a jejich zvýšená dostupnost či příjem tedy nejsou pro šídlatky bezmezně výhodné. Nicméně v anaerobní vrstvě sedimentu pod prokysličenou rhizosférou dochází k neustálé ztrátě dusíku denitrifikací a uvolňování plynného dusíku do atmosféry. Výsledně se v sedimentu vyskytuje dusík v koncentracích i formách optimálních

pro šídlatky. V prokysličené rhizosféře také rychle mineralizují snadno rozložitelné složky organického materiálu a při mikrobiálním dýchání (respiraci) vzniká CO₂ – výhradní zdroj uhlíku pro fotosyntézu šídlatek.

Šídlatky si tedy své oligotrofní prostředí do značné míry samy vytvářejí (Smolders a kol. 2002). Tolerance k nedostatkům a nevyužívaným formám živin je možná pouze díky pomalému růstu a nízkým nárokům na zdroje. Při významném zvýšení obsahu živin v jezerní vodě (eutrofizaci) dochází k rozvoji rychle rostoucích a nepoměrně větších rostlin, které čerpají živiny efektivněji z vodního sloupce a jejich zvýšená produkce a opad postupně změni i vlastnosti sedimentu. Zástin, větší sedimentace, enormní nárůst a následná absence vhodných forem živin v redukčním prostředí sedimentu eutrofizovaných jezer jsou pro přízemní a pomalu rostoucí šídlatky zpravidla devastující.

Druhotně zásobní pletivo v ose umožňuje šídlatkám vytrvalý růst, a tedy přezimování listů a pohotový metabolismus i v krátkodobě příznivých podmínkách (při oteplení vody a zvýšení průhlednosti např. po roztátí ledu). Zachovaly si druhotně tloustnutí (sekundární růst) a jsou jedinými recentními zástupci třídy *Lycopodiopsida* s funkčním kambiem (sekundární dělivé pletivo, meristém). U šídlatek má však kambium značně neobvyklé umístění i aktivitu, což vyvolává také nezvyklý sekundární růst. Je umístěno vně primárního floému (na rozdíl od semenných rostlin) a směrem dovnitř produkuje pouze zanedbatelné množství sekundárního vodivého pletiva, zatímco vně vytváří velké množství (více než 90 % průměru osy; obr. 5) zásobního parenchymatického pletiva bohatého na škrob, který rostlina postupně vyčerpává a znovu doplňuje (Eames 1936).



1 Porost šídlatky jezerní (*Isoetes lacustris*) v norském jezeře Mjåvatnet

2 Horské jezero Atnsjøen ve středním Norsku osidlují šídlatka jezerní a š. ostnovýtrusá (*I. echinospora*). Vegetační sezona s teplotou vody přes 10 °C zde může trvat pouhý měsíc – jde o extrémní podmínky subpolárního klimatu.

Nejvýznamnější ekofyziologickou adaptací šídlatek je CAM metabolismus (Keeley 2014; viz např. Živa 1999, 3: 105–108), umožňující celodenní (noční) příjem CO₂, jeho fixaci a akumulaci nejprve v podobě kyseliny jablečné (malátu). Tento proces nepotřebuje energii slunečního záření a může probíhat ve dne i v noci, dokud není



vyčerpán zdroj CO_2 v prostředí rostliny. Oxid uhličitý snadno difunduje pletivy kořenů či nezelenýchází listů se slabou kutikulou a systémem objemných lakun se v plynné formě rychle dostává do zelenýchází listů. Tam je vázán do kyseliny jablečné, dočasně ukládané do vakuol, kde tvoří zásobní zdroj uhlíku pro Calvinův cyklus (C_3 fotosyntéza) probíhající pouze ve dne. CAM metabolismus vyvinuly vodní a obojživelné šidlatky o 100 milionů let dříve než suchozemské sukulenty z čeledi tlusticovitých (*Crassulaceae*), dlouho považované za průkopníky této adaptace – metabolismus byl podle nich také nazván (Crassulacean Acid Metabolism). U šidlatek jde o adaptaci na kritický nedostatek rozpuštěného CO_2 ve vodním prostředí. Přitom zásadní podmínkou pro kořenový příjem CO_2 je nízký vzrůst a duté kořeny – tedy velmi rychlá difuze CO_2 v plynné formě (kutikula pak zabraňuje difuzi získaného CO_2 z listů zpět do vody). V přechodných tůních tento plyn přes den vyčerpá bujná vegetace, obojživelné šidlatky však mohou pomocí CAM využít jeho vysoké noční a ranní koncentrace, které vznikají důsledkem intenzivního dýchání vegetace. V oligotrofních jezerech je CO_2 trvale limitujícím zdrojem uhlíku, vodní šidlatky však využívají CAM ke zdvojnásobení doby jeho příjmu, aby pokryly spotřebu přes den. Při obnažení vodních a obojživelných šidlatek ztrácí CAM adaptace význam, obnoví se funkce přítomných průduchů a rostliny využívají pouze C_3 fotosyntézu, třeba jen lokálně na obnažených částech listů. Zajímavé je, že CAM metabolismus se neaktivuje po zaplavení nepočetných suchozemských druhů šidlatek, s výjimkou dvou endemických druhů původně odlišovaného rodu *Stylites* (dnes řazeného do rodu *Isoetes*) v peruánských Andách. Tyto andské endemity rostou téměř celé zanořené v půdě, z níž čerpají CO_2 kořeny nebo povrchem nezelenýchází listů a transportují ho lakunami do nadzemních, zelenýchází listů, kde je jediným zdrojem uhlíku pro CAM metabolismus potažmo Calvinův cyklus. Zelené vrcholky listů těchto suchozemských šidlatek jsou kvůli silné kutikule a nefunkčním průduchům hermeticky uzavřené vůči zdrojům CO_2 v atmosféře.

U dalších vodních rostlin není CAM metabolismus příliš rozšířen. Popsán byl u obojživelných druhů, jako je pobřežnice jednokvětá (*Littorella uniflora*), šípatka šidlatá (*Sagittaria subulata*), a dokonce u obojživelných (ne však suchozemských) druhů tlustic jako např. masnice vodní (*Tillaea aquatica*, dříve *Crassula aquatica*). Tyto obojživelné rostliny využívají CAM metabolismus podobně jako šidlatky jen pod vodou. To je zajímavé především u tlustic – příbuzných suchozemských sukulentů z čeledi tlusticovitých, které vyvinuly CAM jako adaptaci na nedostatek atmosférického CO_2 během horkých dní, kdy mají zavřené průduchy.

Reprodukční strategie

Růstová forma a ke stresu tolerantní životní strategie šidlatek je v základních rysech typická pro funkční skupinu isoetidů – taxonomicky nepřibuzných druhů vodních a obojživelných rostlin adaptovaných na nedostatek živin a CO_2 ve vodě (vedle



3 Typická růstová forma šidlatek (zde šidlatka jezerní). Tělo tvoří přizemní růžice šidlovitých listů, zkrácená osa a rozsáhlý kořenový systém.

4 Detail zkrácené, druhotně tloustnoucí osy šidlatky jezerní, z jejíhož apikálního vrcholu vyrůstá růžice listů a z bazálního vrcholu dlouhé kořeny.

5 Příčný řez osou šidlatky. V centrálním válci je patrné primitivní protostélé (centrální cévní svazek) a na obvodu silná vrstva sekundárního parenchymu, který má zásobní funkci. Škrobnatý parenchym (bílé pletivo) rostlina spotřebovává v podmínkách nepříznivých pro růst. Zkorovatělý (hnědý) povrch osy tvoří spotřebované zásobní pletivo, které se postupně odlupuje.

6 Na bázi listů (trofosporofylů) heterosporických šidlatek se pod blanitým pajazýčkem (lingula) v jamce zvané fovea vyvíjejí výtrusnice – samčí mikrosporangium (vlevo) nebo samičí makrosporangium (vpravo). Šidlatky se rozmnožují až na výjimky pohlavním způsobem, pomocí výtrusů. Snímky M. Čtvrtlíkové

šidlatky třeba pobřežnice jednokvětá nebo lobelka *Lobelia dortmanna*). Tato skupina přizemních rostlin např. dominuje vegetaci „tisíců“ skandinávských a severoamerických jezer, což mimo jiné vypovídá o obdivuhodné úspěšnosti jejich životní strategie. Zajímavý rozdíl mezi šidlatkami a ostatními isoetidy z řad mnohem mladších semenných rostlin nacházíme v reprodukční strategii. Heterosporické šidlatky se rozmnožují téměř výhradně pohlavním způsobem pomocí výtrusů – mikro- a makrospor (vznikají v samčích mikrosporangích a samičích makrosporangích, obr. 6). Na rozdíl od ostatních isoetidů a vodních rostlin (dokonce i blízkých příbuzných suchozemských plavuní) nevyužívají pro přežití nepříznivých podmínek klonální růst. Jediným a vzácným případem vegetativního rozmnožování je rozdělení apikálních vrcholů u hodně starých rostlin, které zřejmě během několika desítek let postupně vytvoří dvě oddělené růžice. Vzhledem k minimálnímu výskytu takto starých jedinců a délce trvání zdvojení nelze toto dělení považovat za progresivní způsob vegetativního rozmnožování.

Šidlatky patří mezi nejpomaleji rostoucí vodní rostliny s nejnižší mortalitou a jejich délka života se odhaduje až na několik desítek let. Lze se jen domnívat, že tyto vlastnosti a efektivní zásobování živinami zajistily prašidlatkám konkurenceschopnost i při omezení na ryze pohlavní rozmnožování. Šidlatky proto velmi citlivě a přímočaře indikují nepříznivé změny svého prostředí v důsledku lidské činnosti. K tomu, aby mohly být používány jako biologické indikátory, jsou však potřeba detailní terénní a experimentální studie. V příštím čísle seznámíme s výzkumem šidlatek v kyselých šumavských jezerech a možnostmi dlouhodobé ochrany jejich přirozených stanovišť.

Článek vznikl za podpory programu Akademie věd ČR Rozmanitost života a zdraví ekosystémů v rámci Strategie AV 21.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.