

# Ekofyziologie vodních a mokřadních rostlin (reakce rostliny na vnější podmínky)

Adaptační faktory:

Množství a spektrální složení světla

Nabídka CO<sub>2</sub>

Nabídka biogenních a stopových prvků

Teplota vody

Hypoxie až anoxie sedimentu

Pohyb vodních mas

# Světelné podmínky pro rostliny



- Na vodní hladinu v létě dopadá až  $1000 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$
- Průměrně za letní den dopadne  $6 \text{ kWh}\cdot\text{m}^{-2}$
- Na vypaření 1 litru vody se spotřebuje  $0,7 \text{ kWh}$
- V našich podmínkách vyroste za rok (sušina. $\text{m}^{-2}$ ):
  - $0,5 \text{ kg}$  submerzních (ponořených ) rostlin
  - $1\text{-}2 \text{ kg}$  emerzních (vzpřímených nad vodou) rostlin
- Spotřeba sluneční energie fotosyntézou na růst rostlin cca  $1\%$
- Kvalita světla se směrem ke dnu mění vlivem selektivní absorpce jednotlivých složek slunečního spektra

# HODNOTY EXTINKCE A PROPUSTNOSTI ČISTÉ VODY

## Sluneční záření – tři radiální složky

- ultrafialové záření (300-380 nm) cca 1-5 %
- fotosynteticky aktivní záření (PhAR) (380-770 nm) cca 47 %
- infračervené záření (770-3000 nm) cca 48 %

Barva	Vlnová délka v nm	Extinkční koeficient	Absorbované světlo v % . m <sup>-1</sup>
-	800	1,87	84,6
červená	720	1,05	65,0
oranžová	613	0,25	22,2
žlutá	565	0,043	4,2
zelená	504	0,010	0,9
modrá	473	0,005	0,46
fialová	408	0,010	0,9
-	365	0,036	3,6

Extinkční koeficient se skládá z koeficientu absorpce a koeficientu rozptylu

EXTINKCE - zadržovaný podíl světla

TRANSMISE (propustnost) – podíl pronikajícího světla

# Světelné podmínky pro rostliny



- Měření množství sluneční energie pomocí ponorných čidel:
  - - pyranometrická (rozdíl teplot mezi černým a bílým tělískem)
  - - fotovoltaická (napětí křemíkového článku)
- Vyjádření sluneční energie v energetických hodnotách:
  - Watt ( $\text{J}\cdot\text{s}^{-1}$ ), Einstein (mol fotonů), Lux (svítivost – není dostatečně definováno)
- Pro srovnání lze použít tyto přibližné převody:
  - 100 W fotosynteticky aktivního záření je 400  $\mu\text{E}$
  - 1 lux odpovídá přibližně 0,003-0,004  $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$

# Světelné podmínky pro rostliny



- Kompenzační bod fotosyntézy – fotosyntéza a dýchání je v rovnováze
- Výdej  $O_2$  fotosyntézou u ponořených rostlin převládne nad dýcháním při světelné intenzitě okolo  $1 \text{ W.m}^{-2}$  (u suchozemských rostlin 2,5 až  $20 \text{ W.m}^{-2}$  )
- Světelná intenzita nad cca  $100 \text{ W.m}^{-2}$  už nevyvolá zvýšení fotosyntézy u stínomilných rostlin
- Rychlost fotosyntézy u ponořených rostlin je obvykle 5-10x nižší než u terestrických rostlin
- Sinice rodu *Microcystis* je schopna žít v rozmezí světelného toku 1-100 klx, limitace světlem nastává nad 50 klx, optimální podmínky pro fotosyntézu 6-20 klx.

# VLIV SVĚTLA A TEPLOTY



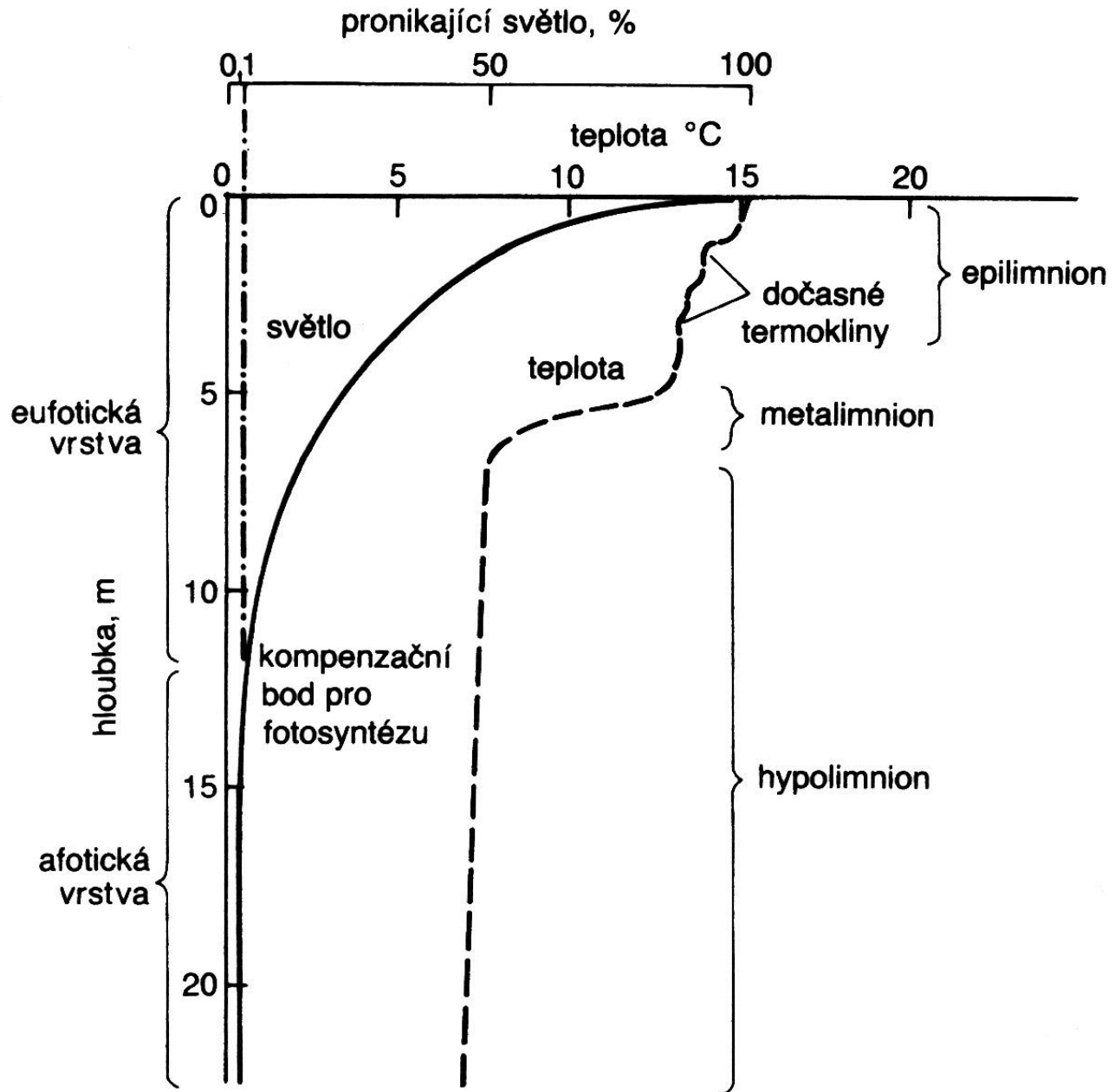
- se stoupajícím množstvím světla roste i fotosyntéza až do světelného optima
- všeobecně se stoupající teplotou se hladina světelného optima zvyšuje a naopak
- uplatňuje se rovněž kvalitativní složení primárních producentů a selektivní absorpce světla
- v hloubce kam proniká cca 1% PhAR ve srovnání s hladinou se hodnoty fotosyntézy a respirace vyrovnávají
- fytoplanktonní společenstvo má velmi vysokou přizpůsobivost k různým teplotám vody

# VLIV SVĚTLA A TEPLoty

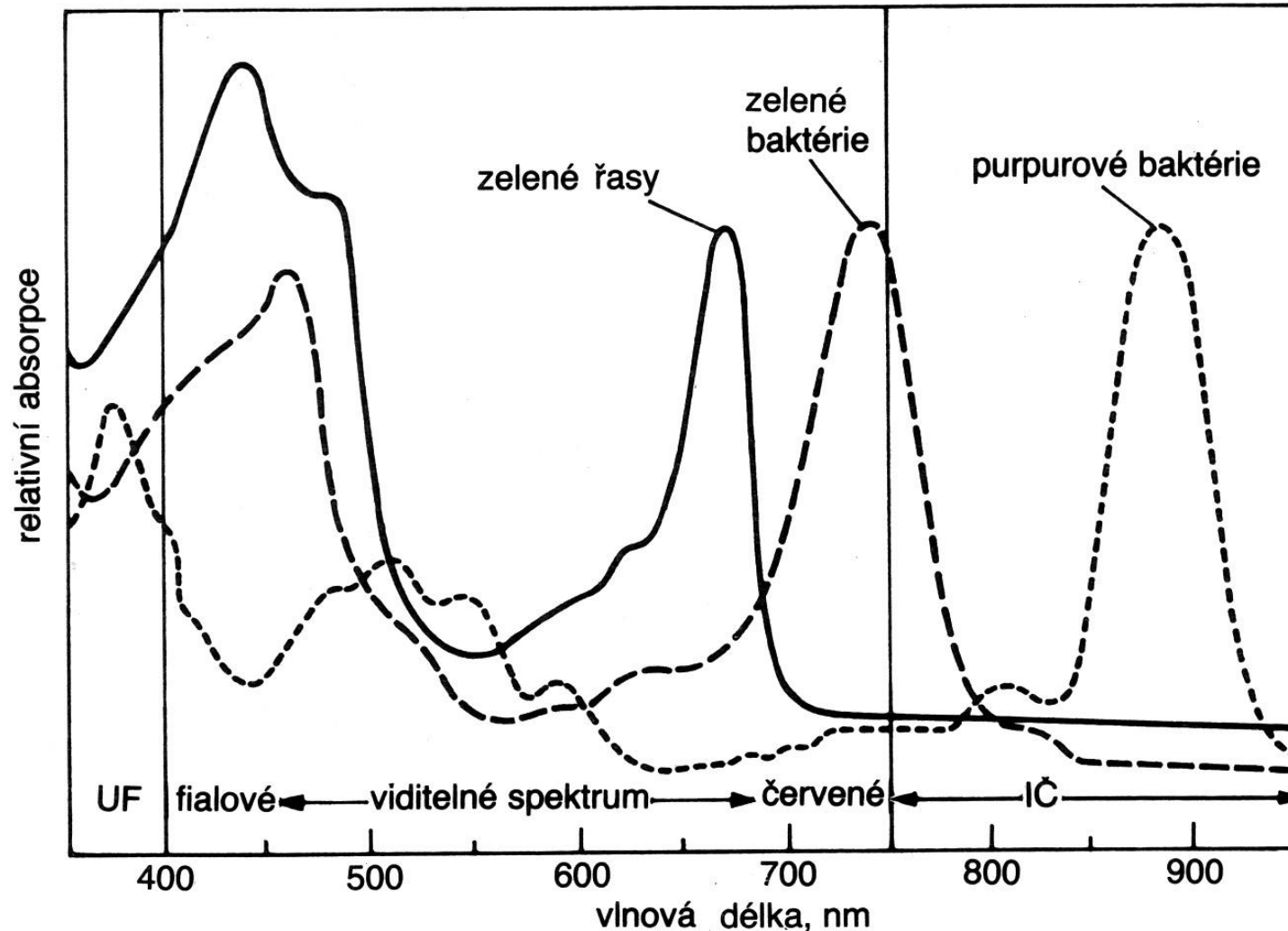


- základní fotosyntetický pigment je **chlorofyl a**
- vztah mezi produkcí a biomasou řas, ani vztah mezi produkcí a chlorofylem nejsou stálé
- povrchový fytoplankton má menší obsah chlorofylu oproti „zastíněnému“ fytoplanktonu v hloubce
- maximální koncentrace chlorofylu ve vodě tvoří pouze 1/5 množství chlorofylu suchozemské vegetace
- kombinace světelného klimatu a teploty ve vodních ekosystémech se projevuje v sezónnosti primární produkce

# Vztah teplotní a světelné stratifikace vodní nádrže v období letní stagnace.



Selektivní absorpce světla různými skupinami primárních producentů. Uvedené příklady ukazují, že sluneční energie může být v závislosti na typu fotosyntetizujících organismů využita v širokém spektrálním rozsahu

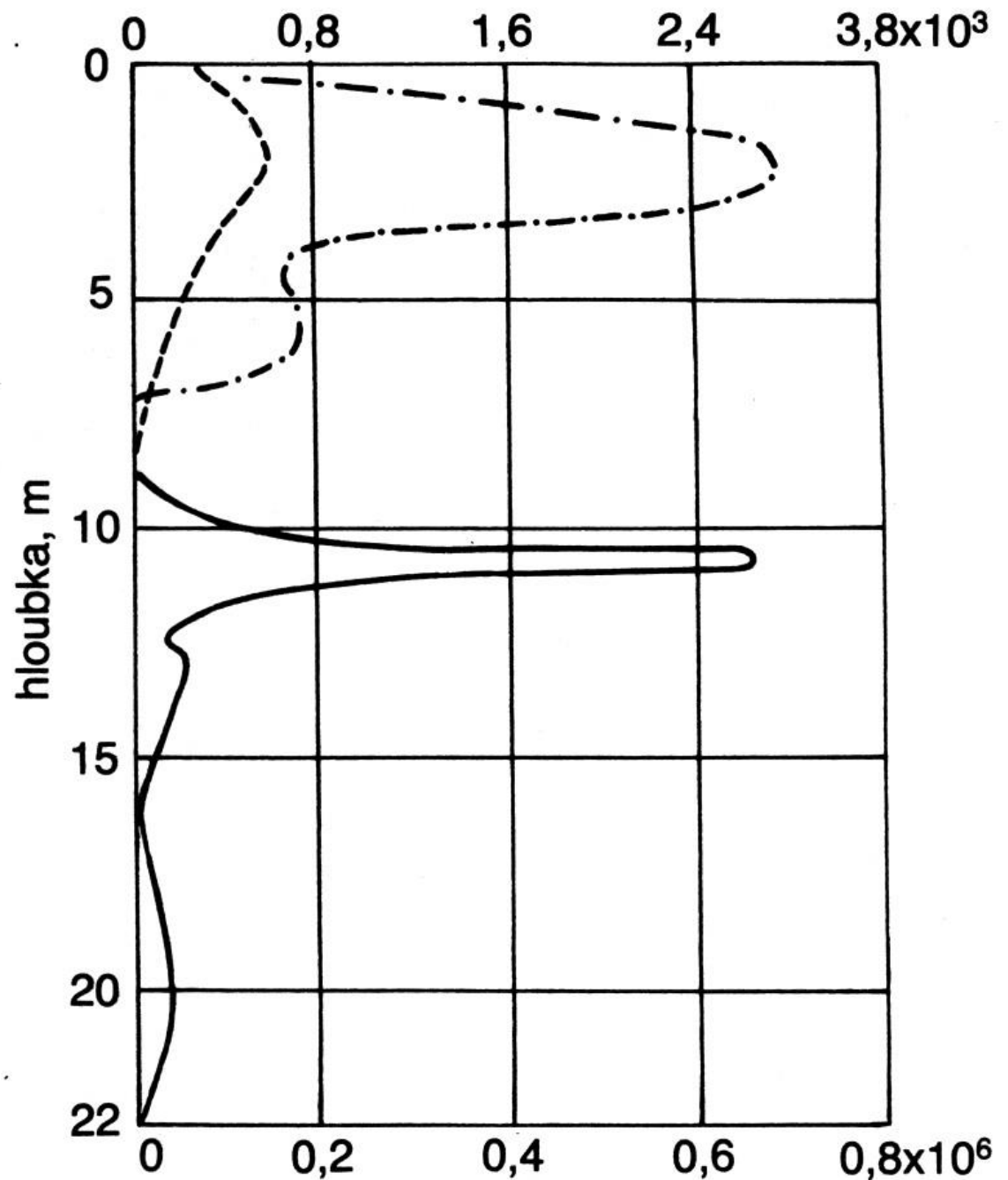


Vertikální distribuce  
vybraných příslušníků  
fytoplanktonu (počet  
jedinců v 1 ml vody)  
ilustruje rozdílné  
světelné nároky  
různých skupin  
autotrofních  
organizmů.

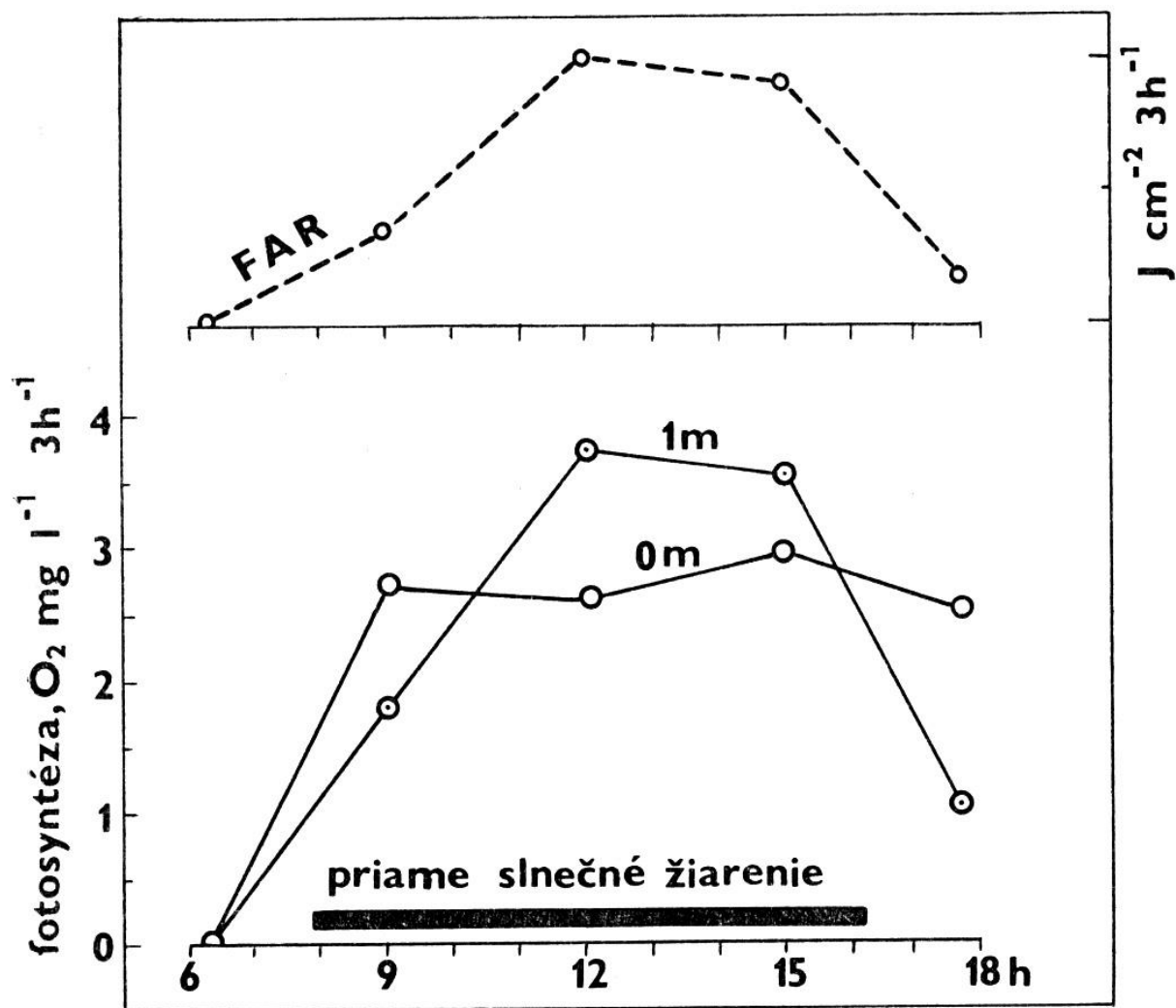
***Rozsivky***  
(přerušovaná čára)

***Oscillatoria***  
(plná čára)

***Microcystis***  
(čerchovaná čára)



Změny tříhodinových přírůstků fotosyntetického kyslíku v kultuře řas rodů *Scenedesmus* a *Chlorella* exponované u hladiny a v hloubce 1 m Slapské nádrže v průběhu letního dne.

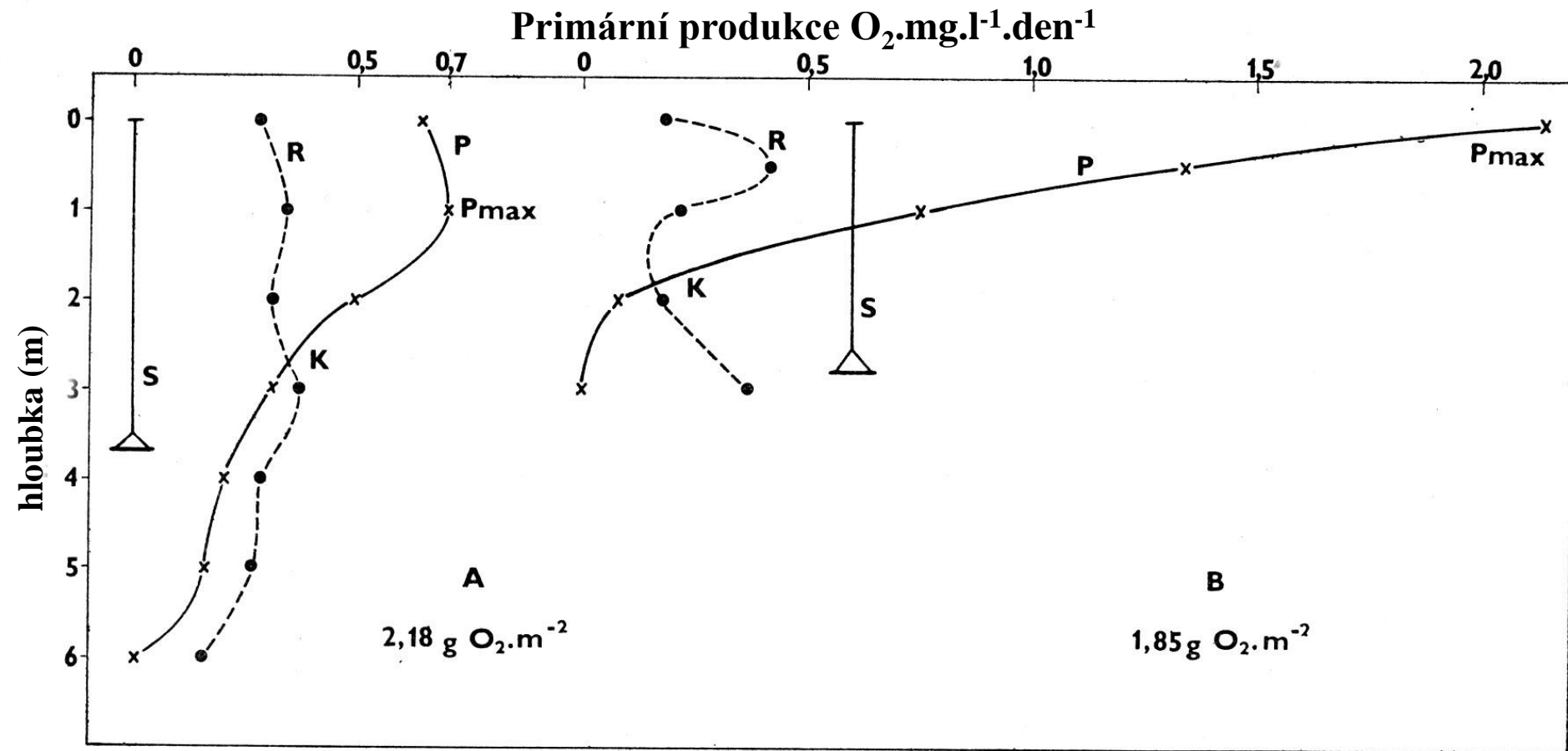


# Dva příklady vertikální zonace primární produkce (P) a respirace (R) planktonu v letní den.

A – Klíčava jako vodárenská nádrž bez vodních květů s nízkou koncentrací živin

B – Slapy jako nádrž s vodními květy a vyšší koncentrací živin

S – průhlednost Secchiho deskou, K – kompenzační bod fotosyntézy



# Ekofyziologické adaptace ponořených vodních rostlin



- V nehybné vodě je velmi pomalá difuze rozpuštěných látek (asi o 4 řády pomalejší než ve vzduchu)
- Koncentrace rozpuštěných plynů (kyslík, oxid uhličitý) ve vodě je obecně jiná než ve vzduchu, navíc závislá na teplotě a pH
- Ve vodě je naopak rozpuštěno velké množství minerálních a organických látek
- Životní procesy vodních organismů mohou rychle a zásadně měnit chemismus vody a tím zpětně ovlivňovat druhovou diverzitu
- Při kolísání vodní hladiny procházejí během sezóny často různými ekologickými formami
- Čím mají vodní rostliny větší kontakt s atmosférou, tím nesou méně adaptačních znaků k vodnímu prostředí

# Ekofyziologické adaptace ponořených vodních rostlin



- U řady ponořených rostlin je nápadná heterofylie (lakušníky, rdesty)
- Ponořené rostliny mají až na výjimky malý podíl kořenů (10 až 30% z celkové biomasy), některé druhy jsou bezkořenné (bublinatky, růžkatce)
- Výrazná redukce mechanických pletiv a cévních svazků, zejména xylému, ten může i úplně chybět
- Listy mají tenkou epidermis s chloroplasty (u řady druhů tvoří list pouze 2-3 vrstvy buněk) zpravidla bez průduchů
- Ve všech orgánech se vyskytují různě velké vzdušné kanálky spojující celou rostlinu
- Většina ponořených rostlin, včetně striktně ponořených se vrací do vzdušného prostředí při kvetení
- Druhy kvetoucí pod vodou (růžkatec, řečanka, šejdračka aj.) mají redukované až bezobalné květy

# Ekofyziologické adaptace ponořených vodních rostlin



- Přenos pylu obstarávají buď vodní živočichové (hydrozoogamie) nebo samotná voda (hydrogamie)
- Řada ponořených rostlin vytváří přezimovací pupeny (turiony), což jsou pozměněné vzrostlé vrcholy se zkrácenými, ztlustlými a nahloučenými listy obsahující chlorofyl
- Vznikají na konci léta a na podzim jako reakce na pokles délky dne a teploty
- Jsou mrazuvzdorné, jejich úkolem je klesnout ke dnu do teplejší vody přezimovat (zastínění, anaerobní podmínky)
- Turiony některých rostlin (především kořenujících) klíčí na jaře u dna i v anaerobních podmínkách
- Turiony především bezkořenných druhů na jaře vyplouvají k hladině a klíčí jen v aerobních podmínkách
- Ekologickým signálem pro zahájení klíčení všech turionů je prodlužování dne při vyšší teplotě vody



# Příjem minerálních živin



Schopnost přijímat minerální živiny ponořenými prýty přímo z vody, přesto že obsah dostupných živin je v substrátu o 1-3 řády vyšší než ve vodě

Ponořené rostliny rostou 2-7x rychleji pokud kořenují v substrátu bohatém na živiny

Většina ponořených kořenujících druhů přijímá více než 50% živin Dusíku (N), fosforu (P), železa (Fe) a manganu (Mn) ze substrátu kořeny

Draslíku ( $K^+$ ), vápníku ( $Ca^{2+}$ ), hořčíku ( $Mg^{2+}$ ) sodíku ( $Na^+$ ) chloru ( $Cl^-$ ) a síranů ( $SO_4^{2-}$ ) prýty z vody

Ponořené druhy rostlin potencionálně obojživelné a rostliny ze skupiny isoetidů (šídlatka, pobřežnice, lobelka) přijímají téměř veškerý N a P kořeny

# Příjem minerálních živin



- Některé ponořené rostliny mají výraznou vazbu na příjem určité formy dusíku ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ )
- Druhy vyskytující se v kyselých nebo rašelinných vodách (převažuje  $\text{NH}_4^+$ ) výrazně preferují příjem  $\text{NH}_4^+$
- Druhy z měkkých oligotrofních vod (převažuje  $\text{NO}_3^-$ ) výrazně preferují 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
- Příjem draslíku se výrazně liší v závislosti na schopnosti rostlin využívat k fotosyntéze nejen  $\text{CO}_2$  ale i  $\text{HCO}_3^-$
- Druhy využívající jen  $\text{CO}_2$  přijímají  $\text{K}^+$  ve dne i v noci přibližně stejnou rychlostí, druhy využívající i  $\text{HCO}_3^-$  přijímají  $\text{K}^+$  intenzivně přes den a v noci naopak  $\text{K}^+$  uvolňují do vody

# Příjem minerálních živin

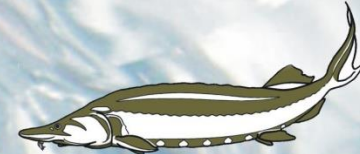


Relativní podíl příjmu dusíku z  $\text{NH}_4^+$  a  $\text{NO}_3^-$  vodními rostlinami z roztoku  $50 \mu\text{M NH}_4\text{NO}_3$  v % z příjmu celkového dusíku.

Uveden je průměr pro listy a kořeny.

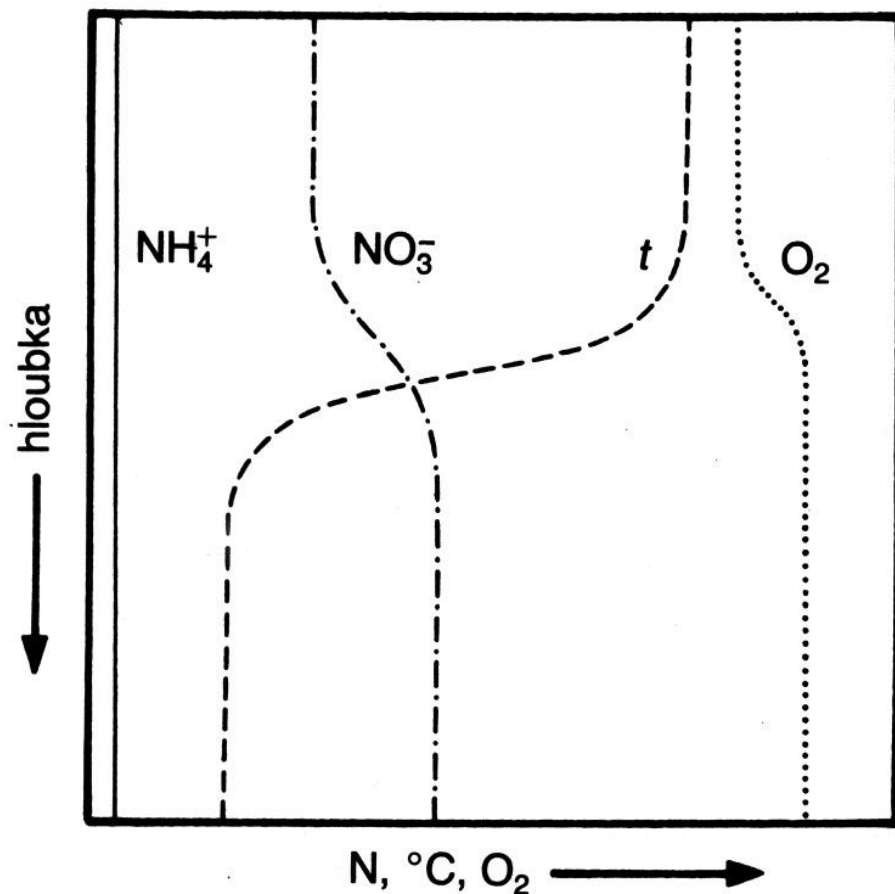
Druh	$\text{NO}_3^-$	$\text{NH}_4^+$
<i>Sphagnum flexuosum</i> (rašeliník zakřivený)	0	100
<i>Juncus bulbosus</i> (sítina cibulkatá)	10	90
<i>Drepanocladus fluitans</i> (srpnatka vzplývavá–vodní mech)	14	86
<i>Agrostis canina</i> (psineček psí)	15	85
<i>Aldrovanda vesiculosa</i> (aldrovandka měchýřkatá)	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 uniforma</i> (pobřežnice jednokvětá)	74	26

# Příjem minerálních živin

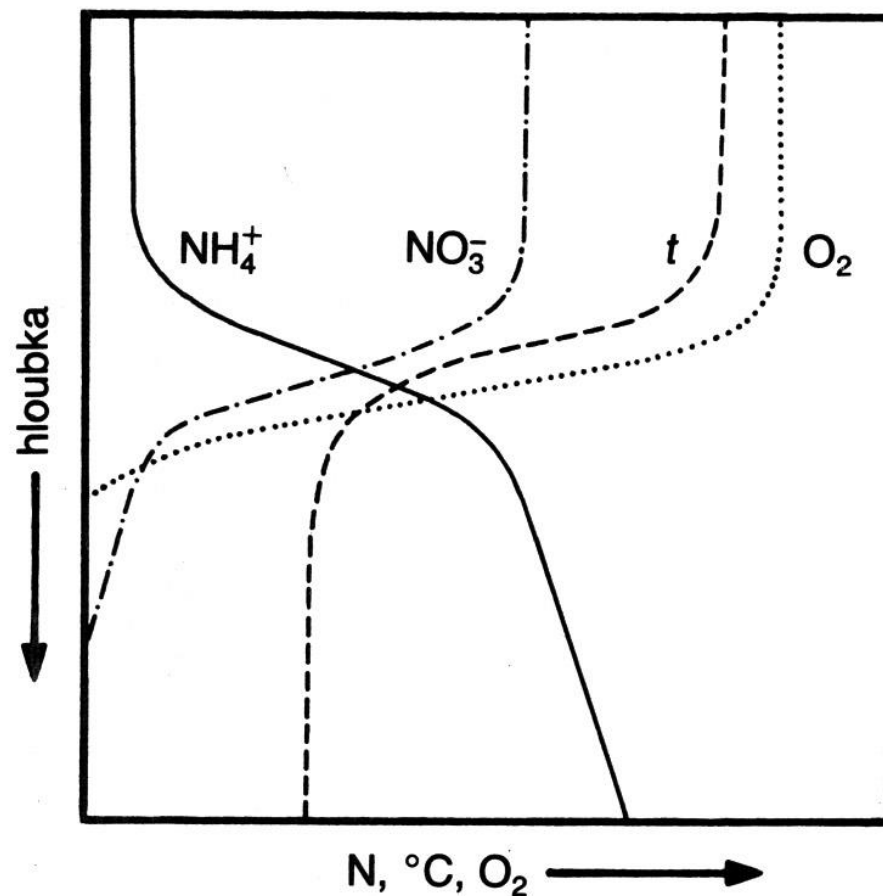


Vertikální distribuce kyslíku, dusičnanu a amoniaku v teplotně stratifikovaných jezerech s nízkou a vysokou produktivitou

oligotrofní



eutrofní



# FOTOSYNTÉZA U PONOŘENÝCH VODNÍCH ROSTLIN



- Volný  $\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3$ ) přijímají všechny druhy vodních rostlin celým povrchem listů
- Koncentrace  $\text{CO}_2$  v přirozených vodách může výrazně kolísat
- V tekoucích i stojatých povrchových vodách bývá pH nejčastěji v rozsahu 7-9, kdy je ve vodě výrazně více  $\text{HCO}_3^-$  než  $\text{CO}_2$
- Příjem  $\text{CO}_2$  do listů prostou difuzí (závislý na koncentračním spádu)
- Sinice, řasy a několik vyšších ponořených rostlin využívají i  $\text{HCO}_3^-$
- Příjem  $\text{HCO}_3^-$  je aktivním transportem (i proti koncentračnímu spádu)
- Z důvodu nízké dostupnosti anorganického dusíku ve vodě bývá rychlost fotosyntézy u ponořených rostlin 5-10x nižší než u terestrických rostlin

# FOTOSYNTÉZA U PONOŘENÝCH VODNÍCH ROSTLIN



- Jedním ze způsobů využití  $\text{HCO}_3^-$  je tzv. fotosyntéza polárních listů
- Probíhá u přibližně poloviny druhů vyšších ponořených rostlin v ČR
- Podstatou je vylučování  $\text{H}^+$  iontů enzymem ATPázou na spodní straně listů (pH 4-5) a výtok  $\text{OH}^-$  iontů na horní straně listů (pH 10-11)
- Přeměnu  $\text{HCO}_3^-$  na  $\text{CO}_2$  urychluje v buněčných stěnách enzym karbonátdehydratáza
- K vyrovnání elektroneutality buněk dochází také k příjmu  $\text{K}^+$  a jiných iontů na spodní straně a jejich vylučování na horní straně listů
- Oxid uhličitý je fixován klasickou  $\text{C}_3$  cestou v chloroplastech

# SCHÉMA FOTOSYNTÉZY POLÁRNÍHO LISTU

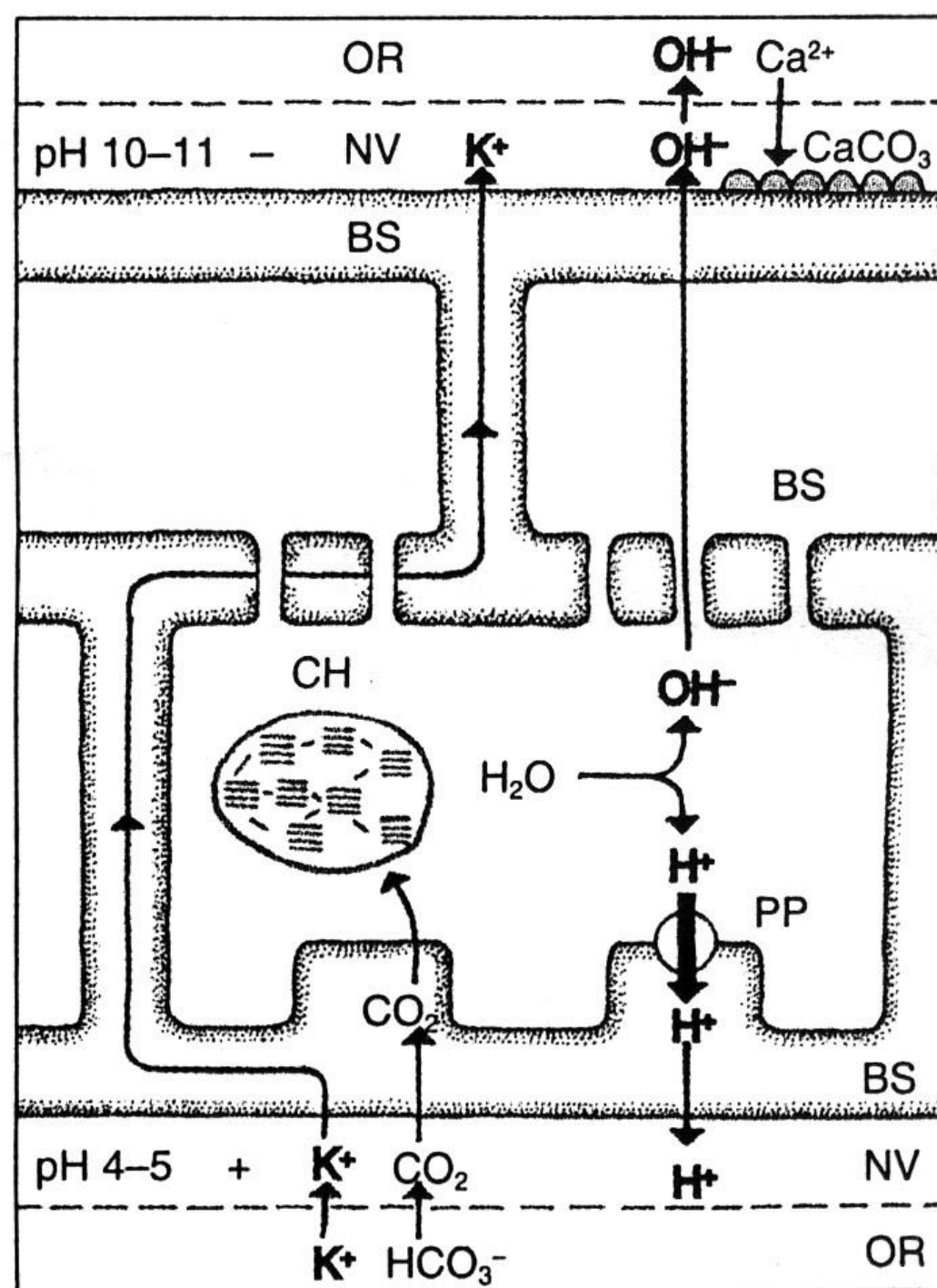
PP – protonová pumpa

BS – buněčné stěny

NV – nehybná vrstva roztoku

OR – okolní roztok

CH - chloroplasty



# FOTOSYNTÉZA U PONOŘENÝCH VODNÍCH ROSTLIN



- Polární fotosyntéza neprobíhá při vysoké koncentraci  $\text{CO}_2$  ve vodě (rostliny šetří energii, vylučování  $\text{H}^+$  je energeticky náročné)
- Dochází k celkové alkalizaci okolního roztoku až k pH 11
- Na povrchu svrchní strany listů se vlivem vysokých hodnot pH sráží uhličitan vápenatý ( $\text{CaCO}_3$ ), tzv. biologické odvápnění
- Parožnatky mají na jedné internodální buňce (dlouhá až 10 cm a široká až 1,2 mm) 2 druhy proužků širokých 2-3 mm
- V sytě zelených se výtokem  $\text{H}^+$  udržuje pH 6,5-7
- V bělavých inkrustovaných  $\text{CaCO}_3$  je vylučován  $\text{OH}^-$  (pH 10-10,5)
- Poloha proužků není stálá, mohou se posunovat
- V kyselých proužcích probíhá částečně příjem  $\text{CO}_2$  difuzí do buňky, ale hlavním zdrojem uhlíku je kotransport  $\text{HCO}_3^-$

Konečné maximální hodnoty pH dosažené vyššími i nižšími rostlinami v roztoku 1M NaHCO<sub>3</sub> na světle.  
Dolní tři druhy využívají pouze volný CO<sub>2</sub>.

Druh	pH
<i>Anabaena cylindrica</i> (planktonní sinice)	11,11
<i>Spirogyra sp.</i> (šroubatka – vláknitá řasa)	11,09
<i>Chlorela emersonii</i> (planktonní zelená řasa)	11,04
<i>Myriophyllum spicatum</i> (stolístek klasnatý)	10,84
<i>Potamogeton pectinatus</i> (rdest hřebenitý)	10,66
<i>Elodea canadensis</i> (vodní mor)	10,51
<i>Hippuris vulgaris</i> (prustka obecná)	8,80
<i>Utricularia vulgaris</i> (bublinatka obecná)	8,50
<i>Fontinalis antipyretica</i> (zdrojovka – vodní mech)	8,45

# FOTOSYNTÉZA U PONOŘENÝCH VODNÍCH ROSTLIN



- Mnoho vyšších ponořených rostlin, řasy a sinice dokáží využívat  $\text{HCO}_3^-$  aniž by vytvářely gradienty pH
- U těchto rostlin je buňkami na celém povrchu listů přijímána forma  $\text{HCO}_3^-$  a vylučován  $\text{OH}^-$ . Příjem  $\text{HCO}_3^-$  je spřažen s výtokem  $\text{OH}^-$ .
- Podobné mechanismy příjmu  $\text{HCO}_3^-$  fungují i u planktonních řas a sinic. Uplatňuje se u nich symport  $\text{Na}^+ + \text{HCO}_3^-$  anebo enzym karbonátdehydratáza.
- Využívání  $\text{HCO}_3^-$  jako zdroje uhlíku představuje značnou ekologickou výhodu především v eutrofních stojatých vodách
- Přivyknutí k efektivnímu využívání  $\text{HCO}_3^-$  trvá:
  - u planktonních sinic a řas cca jednu hodinu
  - u vyšších rostlin i několik týdnů

# Biochemické a anatomické adaptace a výměna plynů

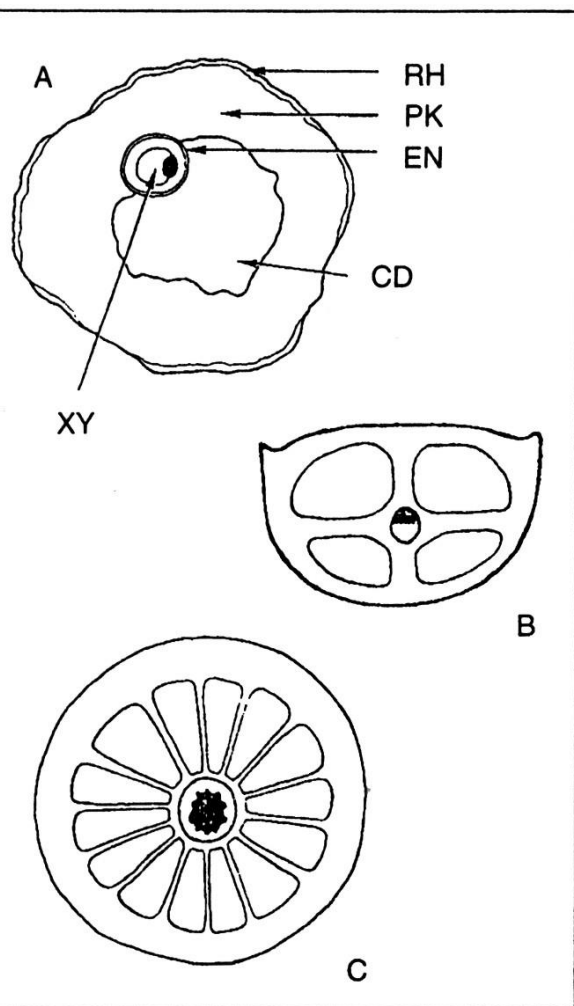
- Přijatý uhlík je u většiny ponořených rostlin fixován klasickou C3 cestou (vázáno enzymem Rubisco na 3-fosfoglycerát)
- Jediná známá ponořená rostlina využívající mírně pozměněnou C4 cestu (enzym fosfoenolpyruvátkarboxyláza PEPc na oxalacetát) je vodňankovitá rostlina *Hydrilla verticillata* (subtropy)
- U šídlatek je dlouhodobým nedostatkem CO<sub>2</sub> ve vodě vyvolána CAM fotosyntéza (fixace CO<sub>2</sub> v noci a využití ve dne)
- Podíl kořenů z celkové biomasy cca 50 %, příjem CO<sub>2</sub> z kořenů 40-90 %
- Většina jiných ponořených rostlin přijímá kořeny méně než 2 % uhlíku

# Biochemické a anatomické adaptace a výměna plynů

- Ponořené a emerzní kořenující v zaplavené půdě jsou přizpůsobeny celoročnímu nedostatku kyslíku – vnitřní pletivo **AERENCHYM**
- Výrazně odlišné složení vnitřní atmosféry od okolního roztoku
- Význam pro udržení svislé polohy prýtů
- Význam pro transport kyslíku a odvádění  $\text{CO}_2$  a dalších plynů např. metanu
- Tok plynů poháněn difuzí a hromadným tokem
- V listech je vyšší teplota nebo vlhkost oproti atmosféře
- Vzduch včetně  $\text{O}_2$  difunduje do listu a zvyšuje tlak
- Transport plynů cestou nejmenšího odporu
- Rychlost transportu u rákosu až 80 cm za minutu
- Objem vzduchu transportovaného do podzemních orgánů jedním stéblem rákosu až 16 ml za minutu

# Aerenchym u orobince širokolistého →

## Příčné řezy orgány ponořených rostlin



A – kořen šidlatky jezerní

RH – rhizodermis

PK – primární kůra

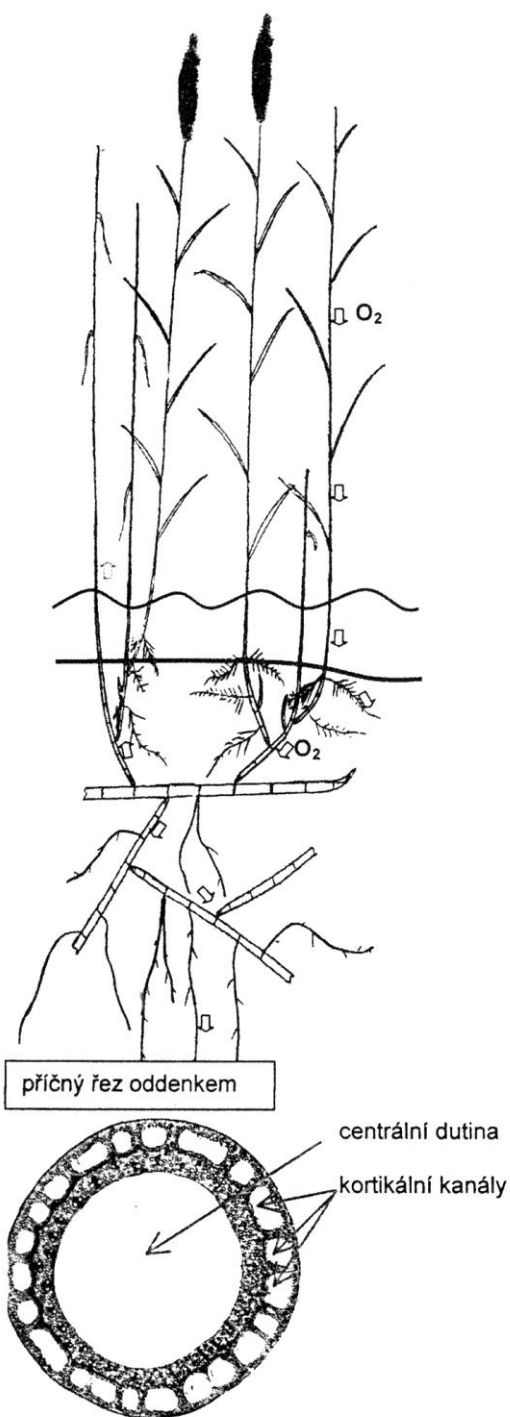
EN – endodermis

CD – centrální dutina

XY - xylém

B – list šidlatky jezerní se čtyřmi vzdušnými kanálky

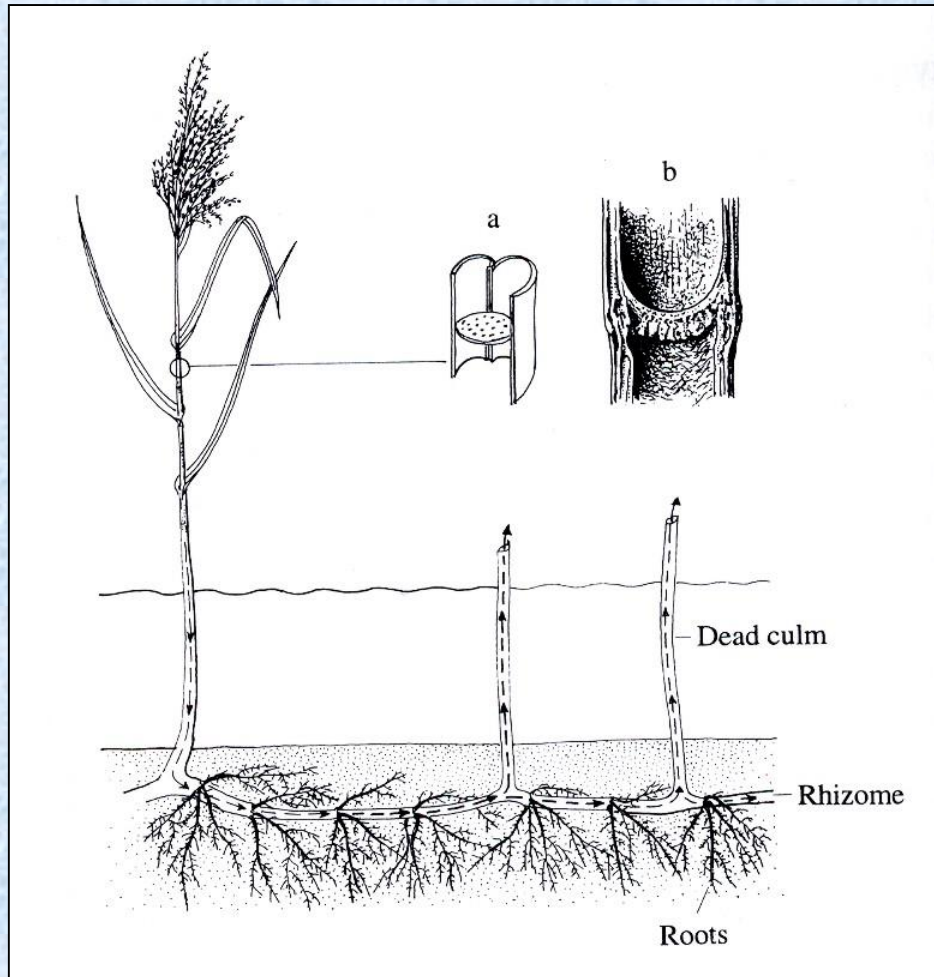
C – stonek stolítku klasnatého s paprscitě uspořádanými vzdušnými kanálky



# Transport kyslíku u rostlin



## Ventilace oddenků (rákos)



Hloubka vody, ve které mohou emerzní makrofyta růst je determinována schopností zásobovat kořenový systém kyslíkem



# Vlastnosti zaplavené půdy

**Půdní póry jsou zaplněné vodou**

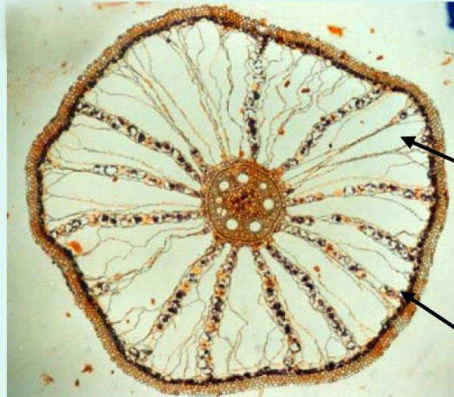


- 1. Nedostatek kyslíku**
- 2. Toxické produkty mikrobiálního metabolismu:**
  - redukované železo a mangan,
  - sulfan (sirovodík),
  - organické kyseliny aj.

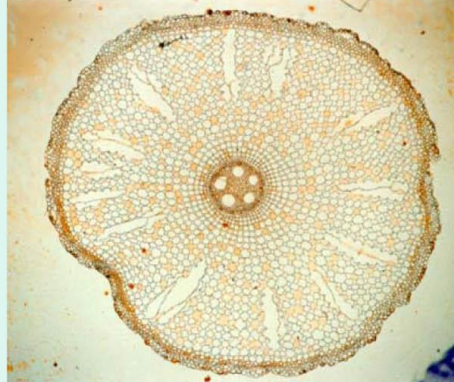




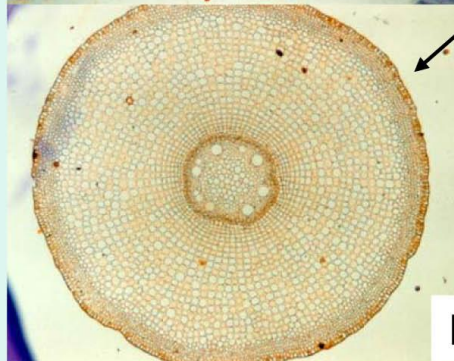
# Anatomické adaptace



**1. Aerenchym**  
(vnitřní provětrávání)



**2. Povrchové bariéry**  
(omezení úniku kyslíku, ochrana před toxiny)



**3. Oxidovaná vrstva kolem špičky**  
(oxidace toxinů)

Foto A. Pecháčková

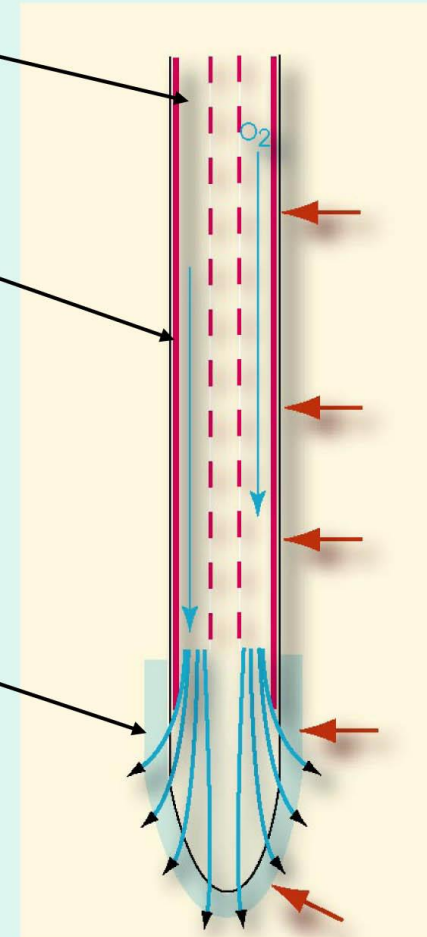
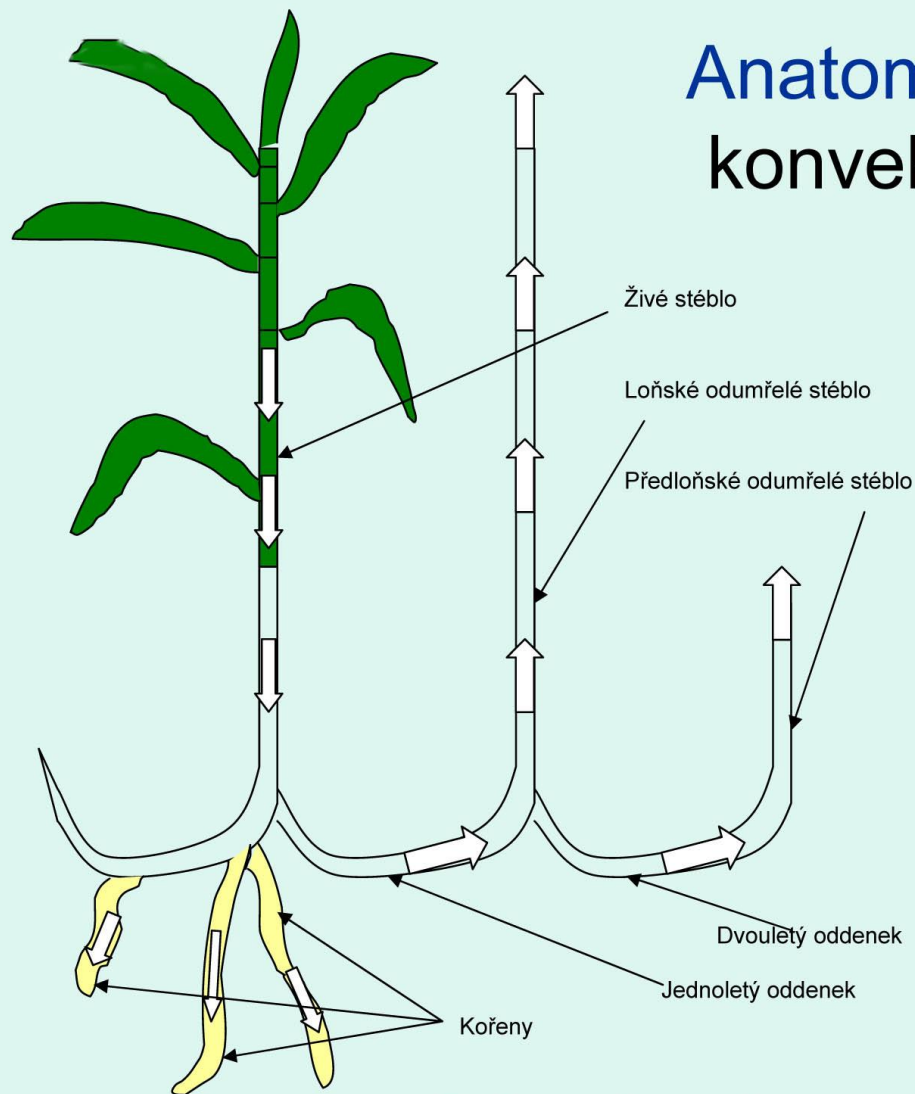


Schéma A. Soukup



## Anatomické adaptace 2 konvekce



**Rákos obecný**

*V našich klimatických podmínkách jsou stébla rákosu živá pouze jednu vegetační sezónu. Oddenky rákosu se u nás dožívají 4 až 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 výměna plynů probíhá pouze difuzí, tedy po spádu koncentrací.*



## Rezervní sacharidy

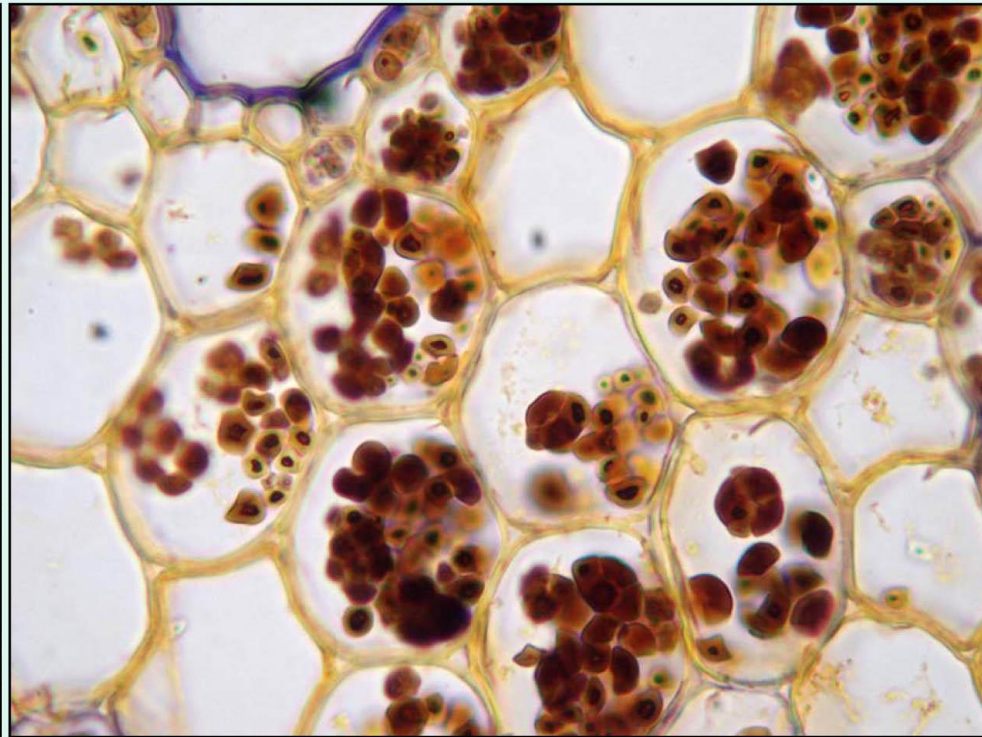
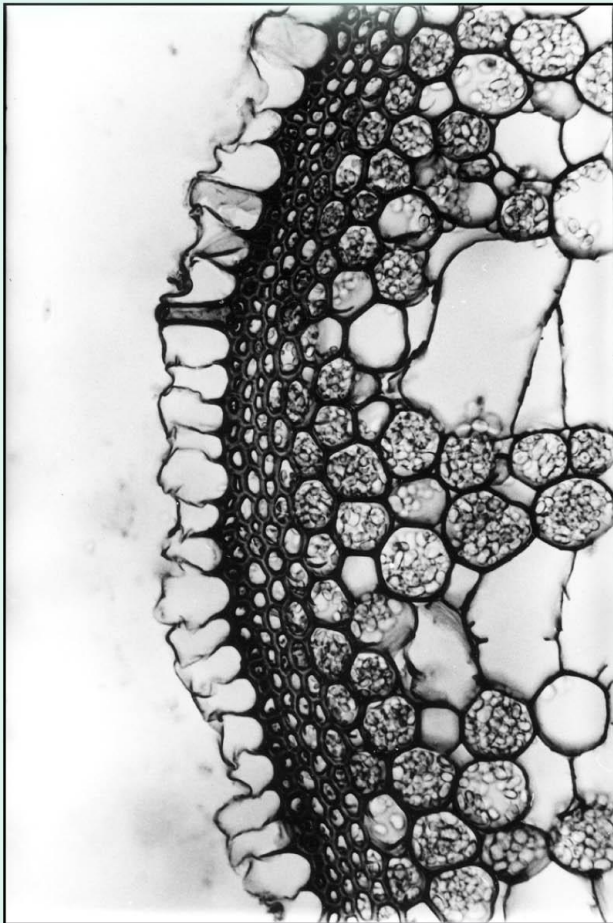


Foto A.Pecháčková



# Adaptace mokřadním rostlinám umožňují:

## **Alternativní zásobení podzemních částí kyslíkem**

- (mechanismy vnitřního provětrávání)

## **Schopnost přežít určitá období bez kyslíku**

- (anaerobní metabolismus, zásoby sacharidů)

## **Toleranci k toxickým látkám v půdě**

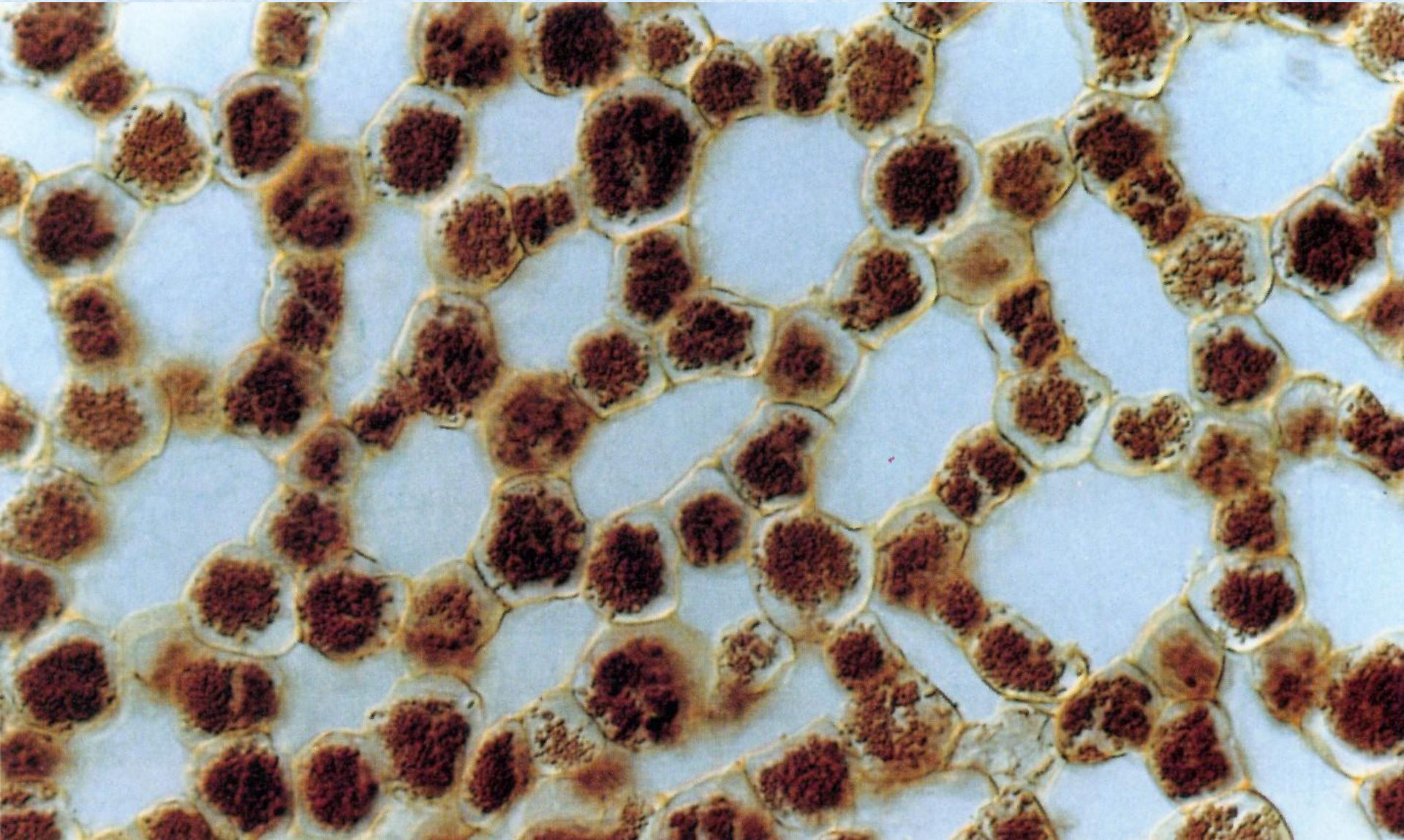
- (ochranné bariéry, oxidovaná vrstva kolem špičky, detoxikační mechanismy)

# Biochemické a anatomické adaptace a výměna plynů

- I přes adaptační mechanismy je nedostatek kyslíku běžný v přezimujících oddencích především na počátku vegetace
- Oddenky značně odolné vůči anaerobióze
- Zisk energie anaerobními fermentačními procesy
- Anaerobní rozklad 1 molekulu glukózy – 2 molekuly ATP
- Aerobní rozklad 1 molekulu glukózy – 36 molekul ATP
- Nízký zisk – nutnost dostatku rezervních látek (škrob, cukry)
- V oddencích tvoří rezervní látky až 50% sušiny
- Konečný produkt fermentace nejčastěji etanol (škodlivý)
- Odstranění rozpuštěním ve vodě obklopující podzemní orgány nebo odvedení v plynné formě mezibuněčnými prostory

# Příčný řez oddenkem puškvorce.

- značnou část tvoří mezibuněčné prostory vyplněné vzduchem
- v buňkách aerenchymu je velké množství škrobu



# Biochemické a anatomické adaptace a výměna plynů

- Kyslík se dostává z kořenů a oxiduje okolí – růst aerobní mikroflóry
- K nadměrnému úniku  $O_2$  a zabránění vniknutí škodlivých látek jsou buněčné stěny impregnovány ligninem, kutinem nebo suberinem
- Aerační systém rostlin je segmentován – zabránění zaplavení
- K průniku vody přepážkami (septy) je potřeba tlaku 25 až 40 kPa
- Ve dne výrazný tok  $O_2$  do kořenů nezávisle na množství  $O_2$  v okolní vodě
- V noci je přísun  $O_2$  do kořenů závislý na  $O_2$  v okolní vodě
- Vzdušné prostory neumožňují růst v hluboké vodě (tlak)
- Cévnaté ponořené rostliny (tj. se vzdušnými prostory) ve sladkých vodách rostou do hloubky cca 10 m
- Rostliny bez vzdušných prostor (parožnatky, vláknité řasy, mechy) až do 40 m