



## Srovnávací ekologie blízce příbuzných druhů růžkatců (*Ceratophyllum submersum* L. a *Ceratophyllum demersum* L.)

Comparative ecology of closely related species of hornworts  
(*Ceratophyllum submersum* L. and *Ceratophyllum demersum* L.)

Richard Svidenský<sup>(1)</sup> • Hana Čížková<sup>(1)</sup> • Andrea Kučerová<sup>(2)</sup>

**Abstract:** We compared the seasonal growth dynamics, biomass production and type of carbon uptake of *Ceratophyllum submersum* L. and *C. demersum* L. in their natural habitats as well as in cultivation experiments, one in a fishpond and the other in an open-air tank. The plants of both species had similar and fairly high rates of extension growth under most circumstances. Also the relative growth rates (RGR) were fairly high and similar for both species, under the same cultivation conditions and part of season. However, *C. demersum* slowed down its growth earlier than *C. submersum* in the autumn. Both species preferred vegetative spreading under experimental conditions, while they flowered abundantly and formed seeds in natural populations. Both species took up carbon in the form of  $\text{HCO}_3^-$  for photosynthesis. Compared to *C. demersum*, *C. submersum* can be more sensitive to early frosts because of a more prolonged period of active growth.

**Key words:** Growth,  $\text{HCO}_3^-$  uptake, reproduction; seasonal variability, submerged macrophytes.

**Abstrakt:** Porovnávali jsme sezónní dynamiku růstu, produkci biomasy a způsob příjmu uhlíku u *Ceratophyllum submersum* L. a *C. demersum* L. v jejich přirozeném prostředí a v růstových pokusech, jeden v rybníce a druhý v nádobovém pokuse. Rostliny obou druhů měly podobné a poměrně velké délkové přírůstky ve většině případů. Také relativní růstová rychlost (RGR) byla poměrně vysoká a podobná pro oba druhy, a to za stejných kultivačních podmínek a část sezóny. Avšak na podzim *C. demersum* zpomalil svůj růst dříve než *C. submersum*. Oba druhy v pokusných podmínkách preferovaly vegetativní způsob rozmnožování, zatímco v přírodních populacích hojně kvetly a tvořily semena. Oba druhy využívaly pro fotosyntézu uhlík ve formě  $\text{HCO}_3^-$ . Ve srovnání s *C. demersum*, může být *C. submersum* citlivější na první mrazy z důvodu delšího období aktivního růstu.

**Klíčová slova:** submerzní (ponořená) makrofyta; příjem  $\text{HCO}_3^-$ ; rozmnožování; růst; sezónní proměnlivost.

### Úvod

Růžkatec bradavičnatý (*Ceratophyllum submersum* L.) patří k silně ohroženým druhům české flóry (dle Vyhlášky č. 395/1992 Sb.). Roste ve stojatých a pomalu tekoucích mezotrofních až eutrofních

1) Zemědělská fakulta, Jihočeská univerzita, Studentská 13, CZ–370 05 České Budějovice  
e-mail: svider00@zf.jcu.cz; e-mail: hana.cizkova@gmail.com;

2) Botanický ústav AV ČR v. v. i., Dukelská 135, CZ–379 01 Třeboň, e-mail: akucerova@butbn.cas.cz

vodách v hloubce 20–60 cm, nejčastěji v tůních a ramenech říčních niv, vzácněji v rybnících a lučních příkopech. Semena jsou přenášena lokálně hydrochoricky, na větší vzdálenosti ornitochoricky. Charakteristickou podmínkou výskytu je dostatek slunečního záření, které je částečně tlumené výškou vodního sloupce (heliosciofyt). Růžkatec bradavičnatý se spíše vyskytuje při zvýšeném pH a zvýšené koncentraci dostupných forem dusíku (Hejný et al. 1993, Procházka et al. 1999).

V České republice se vyskytuje především v nejteplejších oblastech (Polabí, jižní Morava), od konce 80. let je navíc udáván i na Třeboňsku (Rydlo 1994). V současné době se ovšem vyskytuje na lokalitách na Třeboňsku jen přechodně – objeví se náhle, během jednoho až dvou let se rychle rozšíří často po celé lokalitě, a poté náhle poklesne jeho početnost, nebo až vymizí (Kučerová et al. 2008). Příčiny této populační oscilace nejsou v současnosti známy, je málo dostupných informací i o biologii tohoto silně ohroženého druhu (kategorie C3, Grulich 2012). Detailní znalosti o biologii tohoto druhu (dynamika růstu, tvorba semen) jsou přitom zásadní např. při návrzích hospodaření na rybnících s jeho výskytem.

Cílem této práce bylo proto přispět k rozšíření znalostí o biologii vzácného růžkatce bradavičnatého, a to porovnáním jeho základních charakteristik růstu a rozmnožování s týmiž charakteristikami u běžně se vyskytujícího růžkatce ostnitého (*Ceratophyllum demersum* L.). Oba druhy jsou taxonomicky blízce příbuzné a po morfologické stránce jsou si oba druhy velmi podobné. Je tedy pravděpodobné, že jejich rozdílný výskyt je podmíněn rozdíly v růstové dynamice a schopnosti rozmnožování.

V práci jsme proto testovali následující hypotézy: (1) *C. submersum* a *C. demersum* se liší růstovou dynamikou během vegetační sezóny, (2) způsobem rozmnožování a (3) schopností přijímat anorganický uhlík z hydrogenuhličitanu.

## Popis lokalit

### *Velký Roubíkův*

Rybník Velký Roubíkův je v obci Mirochov asi 6 km severně od Chlumu u Třeboně. Leží v nadmořské výšce 474,3 m a jeho dno je pokryto vysokou (asi 20 cm mocnou) vrstvou organického sedimentu. V době konání pokusů rybník vlastnila firma PDG Management s. r. o. Podle terénních pozorování pracovníků CHKO Třeboňsko zde nebyla chovná rybí obsádka nejméně deset let (L. Rektoris, úst. sděl.). Díky tomu se pravděpodobně vytvořily příhodné podmínky pro rozvoj ponořených makrofyt

### *Krvavý rybník*

Krvavý rybník je 8 km jihovýchodně od Jindřichova Hradce poblíž obce Hospříz. Od roku 1994 je součástí PR Krvavý a Kačležský rybník. Rybník leží v zemědělsky obhospodařované krajině, dále sousedí se stejnověkou smrkovou monokulturou, sečenými loukami a těžební plochou rašeliny. Na jihovýchodním okraji jsou deponie vzniklé při odbahňování rybníka, které zarůstají náletovými dřevinami. Rozsáhlé pobřežní rákosiny jsou významné jako hnízdiště a úkryt pro tažné ptactvo (Albrecht et al. 2003).

### *Sbírka vodních a mokřadních rostlin*

Sbírka vodních a mokřadních rostlin je specializovaná sbírka rostlin, zřízená vědeckým ústavem, která má charakter malé botanické zahrady. Je umístěna v areálu Botanického ústavu

AV ČR, v. v. i., v Třeboni (430 m n. m.). Má rozlohu 3700 m<sup>2</sup>, pěstuje se zde přes 400 druhů vodních a mokřadních rostlin (Chytrá et al. 2010).

## Metody

### *Růstové charakteristiky přirozených populací Ceratophyllum submersum*

Na konci vegetační sezóny na lokalitě Krvavý rybník (4. 9. 2008) a na lokalitě Velký Roubíkův (9. 9. 2010) jsme provedli odběry rostlin z přirozených populací. Na obou lokalitách bylo *C. submersum* v době odběru zastoupeno řádově v tisících jedinců. Na náhodně vybraných rostlinách (vždy 10 rostlin) jsme hodnotili tyto růstové charakteristiky: celkovou délku, počet vedlejších vrcholů, počet květů a semen. Tyto odběry sloužily k ucelení představy o růstových charakteristikách přirozeně rostoucích rostlin. Růstové charakteristiky *C. demersum* jsme nestudovali, protože se tento druh nevyskytoval společně s druhem *C. submersum* na stejných lokalitách.

### *Uspořádání růstových pokusů*

Růst rostlin *C. submersum* a *C. demersum* jsme sledovali ve dvou typech prostředí: na rybníce Velký Roubíkův s přirozenou populací růžkatce (terénní pokus) a v nádrži v Botanickém ústavu v Třeboni (nádobový pokus).

Na rybníce Velký Roubíkův jsme provedli dva po sobě následující pokusy, první v období 10. 6. až 26. 7. 2010 (46 dnů), a druhý v období 29. 7. až 9. 9. 2010 (42 dnů). Oba pokusy měly stejné uspořádání. Z rybníka jsme před začátkem každého pokusu odebrali třicet přibližně stejných rostlin, které jsme zkrátily na 6 přeslenů, přičemž zůstaly zachovány vzrostné vrcholy. Tyto rostliny byly jednotlivě označeny nití mezi 3. a 4. přeslenem. Na nitích byl různý počet uzlů pro pozdější odlišení jednotlivých rostlin. Barva nitě definovala druh a původ rostliny při pozdějším zaznamenávání jejich přírůstků, větvení a konečné hmotnosti sušiny. Rostliny byly rozděleny do pěti ohrádek, vždy po šesti rostlinách od každého druhu. Ohrádku tvořila nosná lať k upevnění do substrátu, dvě drátěná oka a vak ze záclonoviny. Růstové charakteristiky jsme sledovali zhruba po 14 dnech.

Stejným způsobem jsme založili a vedli sledování v Botanickém ústavu AV ČR v Třeboni v nádrži o rozměrech 55 × 140 × 180 cm a objemu 0,9324 m<sup>3</sup>. Na dně nádrže byl hlinitopísčité substrát (18 cm). Nádrž byla stíněna laťovým roštem na přibližně 50 % dopadajícího slunečního záření. Sledování růstu jsme rozdělili do dvou nezávislých pokusů – pokus 1 měl charakterizovat růst v první části vegetačního období a trval 74 dnů (13. 5. až 26. 7. 2010). Pokus 2 probíhal v druhé části vegetačního období (29. 7. až 9. 9. 2010) a trval 42 dnů.

### *Měření přírůstků v růstových pokusech*

Pro zjištění výchozí hmotnosti sušiny jsme před zahájením pokusu usušili a zvážili dvacet rostlin upravených stejným způsobem jako rostliny použité pro založení pokusu (délka 6 přeslenů).

Pro měření přírůstků jsme z nádrže (resp. z ohrádky při terénním pokusu) vylovili všechny rostliny a podle nití určili druh a pořadové číslo rostliny. Mezi měřeními jsme rostliny uchovávali v misce s vodou z nádrže. U rostlin jsme zaznamenávali celkovou délku, počet přeslenů a vzrostných vrcholů, počet semen a květů. Po měření jsme rostliny rovnoměrně rozmístili po celé ploše nádrže (resp. byly vráceny do ohrádky při terénním pokusu). Měření jsme opakovali zhruba po 14 dnech.

Koncem července kvůli suchu zaklesla voda na stanovišti natolik, že rostliny byly částečně obnaženy.

Po ukončení pokusu jsme rostliny usušili při 60 °C do konstantní hmotnosti. Sušinu jsme zvažili na analytických vahách s přesností na tisíce gramů. Z těchto údajů jsme vypočítávali relativní růstovou rychlost (RGR neboli velikost přírůstku hmotnosti sušiny za jednotku času, vztažené na aktuální stav sušiny biomasy, Dykyjová & Jakrlová 1989). Data jsme dále využili k výpočtu doby zdvojení biomasy. Tato hodnota informuje o předpokládané době (dny), za kterou by se zdvojnásobila hmotnost sušiny (Adamec & Kovářová 2006).

#### *Měření příjmu anorganického uhlíku*

Měření příjmu různých forem anorganického uhlíku jsme provedli podle metodiky Adamce a Ondoka (1992). Rostliny odebrané v terénu (6× *C. submersum* a 6× *C. demersum*) jsme vložili do uzavíratelných zkumavek, zalili roztokem 1mM KCl a 1 mM NaHCO<sub>3</sub> tak, aby vznikla pod víčkem malá bublina. Zkumavky jsme vložili do vodní lázně o teplotě 20–25 °C kvůli stabilizaci teploty a uložili do polostínu. Zkumavky jsme každou hodinu otáčeli a kontrolovali teplotu až do ukončení pokusu, který trval 4 hodiny (dne 28. 6. 2010 od 10:45 do 14:45 a dne 10. 9. 2010 od 8:20 do 12:20). Po ukončení pokusu jsme zaznamenali teplotu vodní lázně se vzorky. Ve zkumavkách jsme změřili konečné hodnoty pH, vždy s minimální časovou prodlevou od otevření zkumavky. Celkovou alkalitu roztoku jsme zjistili titrací 0,01 M HCl do pH 4,5. Koncentrace forem CO<sub>2</sub> byly spočítány podle vzorce pro uhličitánové rovnováhy (Pokorný 1989).

#### *Statistické hodnocení*

Růstová data z terénních pokusů byla hodnocena analýzou variance hlavních efektů. Růstová data z nádobových pokusů a výsledky měření příjmu CO<sub>2</sub> byly hodnoceny t-testem. Všechny analýzy jsme provedli pomocí programu Statistica 10 firmy StatSoft.

### **Výsledky**

#### *Růstové charakteristiky přirozených populací *Ceratophyllum submersum**

Délka rostlin na konci vegetačního období běžně dosahovala 30 cm, největší rostlina měřila 78 cm (Velký Roubíkův). Rostliny na obou rybnících měly velký počet vedlejších vrcholů (4–13 Krvavý rybník a 5–19 Velký Roubíkův). Na lokalitě Krvavý rybník kvetlo 50 % rostlin (tab. 1), počet květů u jednotlivých rostlin byl 2–4. Semena vytvořilo 60 % rostlin v počtu 1 až 7 semen na rostlinu. Na lokalitě Velký Roubíkův nebyly květy nalezeny. Semena vytvořilo 90 % rostlin v počtu 1 až 8.

#### *Růstový pokus v rybníce Velký Roubíkův*

Průměrné denní délkové i hmotnostní přírůstky v první polovině sezóny (10. 6. až 26. 7. 2010, 46 dní) byly u obou druhů srovnatelné (tab. 2). Průměrné přírůstky počtu přeslenů byly v první polovině sezóny srovnatelné (*C. submersum* 0,26 za den, a u *C. demersum* 0,3 za den). V první polovině sezóny *C. submersum* kvetlo koncem června a začátkem července (tab. 4). Většina květů byla nalezena u jedné pokusné rostliny, ostatní rostliny byly takřka bez květů. Z třiceti pokusných rostlin měly

**Tab. 1** – Průměrná délka přirozeně rostoucích rostlin, procentické zastoupení rostlin s květy a semeny a celkový počet vedlejších vrcholů a semen pro soubor 10 rostlin.

**Tab. 1** – Average length of the plants, percentage of plants with flowers and seeds and total number of secondary apices and seeds, in total for 10 plants.

Lokalita	Průměrná délka (cm)	Procento kvetoucích rostlin	Procento rostlin se semeny	Celkem semen	Celkem vedlejších vrcholů
Krvavý rybník 4. 9. 2008	39,2 ± 12,33	50%	60%	14	80
Velký Roubíkův rybník 9. 9. 2010	56,1 ± 15,10	0%	90%	27	119

**Tab. 2** – Průměrné denní délkové přírůstky, průměrné hmotnostní přírůstky, relativní růstová rychlost (RGR, g.g<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>) a doba zdvojení hmotnosti sušiny obou druhů v rybníku Velký Roubíkův. V záhlaví je uvedena doba trvání pokusu v první a druhé části vegetační sezóny. Údaje představují průměr ± směrodatnou odchylku, n=4. Kvůli výraznému zaklesnutí hladiny rybníka a následnému špatnému stavu některých rostlin nebyly stanoveny pro první část sezóny RGR a doba zdvojení biomasy. Hodnoty vyznačené tučně se průkazně liší mezi druhy na hladině významnosti p<0,05.

**Tab. 2** – Average daily increases in length, average weight gain, relative growth rate (RGR, g.g<sup>-1</sup>.d<sup>-1</sup>) and doubling time of dry weight of both species in the Velký Roubíkův fishpond. The headings indicate the durations of the experiments in the first and the second part of the vegetation season, respectively. Data represent mean ± standard deviation, n = 4. Due to the significant water level decline and subsequent poor condition of some plants two characteristics have not been determined for the first part of the season. The values in bold significantly differ between species at the probability level p<0.05.

Růstová charakteristika	10.6–26. 7. 2010		29.7–9. 9. 2010			
	<i>C. submersum</i>	<i>C. demersum</i>		<i>C. submersum</i>	<i>C. demersum</i>	
Průměrný denní délkový přírůstek (mm*d <sup>-1</sup> )	0,94±0,57	0,77±0,39	F=3,40 p=0,07	<b>1,03±0,51</b>	<b>0,81±0,44</b>	<b>F=7,62 p&lt;0,01</b>
Průměrný denní hmotnostní přírůstek (mg*d <sup>-1</sup> )	0,24	0,11	F=0,25 p=0,62	0,94	1,00	F=0,61 p=0,44
RGR (g*g <sup>-1</sup> *d <sup>-1</sup> )	neměřeno	neměřeno		0,036	0,034	
Doba zdvojení biomasy (d)	neměřeno	neměřeno		20,8	21,3	

semena jen dvě. U *C. demersum* byl nalezen pouze jeden květ a žádné semeno. Rostliny obou druhů se intenzivně větvyly, postranní větve se někdy od hlavních rostlin samovolně oddělovaly.

V druhé polovině sezóny (29. 7. až 9. 9. 2010) byly průměrné denní délkové přírůstky u *C. submersum* signifikantně vyšší (tab. 2). Ve druhé polovině sezóny byly přírůstky přeslenů u druhu *C. submersum* podobné jako v první části (0,26 za den v první polovině a 0,24 za den v druhé polovině). Přírůstky přeslenů u druhu *C. demersum* byly také podobné v první i druhé polovině sezóny (0,30 za den a 0,31 za den). *Ceratophyllum demersum* zdvojilo biomasu téměř stejně rychle (tab. 2 a 3) jak v nádobovém pokuse, tak na rybníku Velký Roubíkův. *Ceratophyllum submersum* zdvojilo biomasu rychleji v nádobovém pokuse (17,3 dnů) než na Velkém Roubíkově rybníku

(20,8 dnů). V druhé polovině sezóny kvetlo *C. submersum* v první polovině srpna, většina květů byla u jedné rostliny. Na konci sezóny jsme zaznamenali dvě semena. Rostliny *C. demersum* kvetly do poloviny září, bez vzniku semen (tab. 4). Oba druhy vytvářely postranní větve, ty se ale od hlavních rostlin neoddělovaly.

**Tab. 3** – Průměrné délkové přírůstky, průměrné hmotnostní přírůstky, relativní růstová rychlost (RGR,  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ) a rychlost zdvojení hmotnosti sušiny obou druhů růžkatců v pokusné nádrži v areálu BÚ. V záhlaví je uvedena doba trvání pokusu v první a druhé části vegetační sezóny. Údaje představují průměr  $\pm$  směrodatnou odchylku. Počet opakování byl 6 rostlin v první části sezóny a 4 rostliny ve druhé. Hodnoty vyznačené tučně se průkazně liší mezi druhy na hladině významnosti  $p < 0,05$ .

**Tab. 3** – Average increases in length, average weight gain, relative growth rate (RGR,  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ) and doubling time of dry weight of both *Ceratophyllum* species in the experimental tank. The dates indicate the duration of the experiments in the first and second part of the vegetation season, respectively. Data represent the mean  $\pm$  standard deviation,  $n$  - number of replicates. The values in bold significantly differ between species at the probability level  $p < 0.05$ .

Růstová charakteristika	13. 5.–26. 7. 2010		29. 7.–9. 9. 2010			
	<i>C. submersum</i>	<i>C. demersum</i>	<i>C. submersum</i>		<i>C. demersum</i>	
průměrný denní délkový přírůstek ( $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ )	1,5 $\pm$ 0,45	1,6 $\pm$ 0,54	F=0,65 p=0,43	<b>1,6<math>\pm</math>0,63</b>	<b>0,4<math>\pm</math>0,17</b>	<b>F=18,33</b> <b>p&lt;0,01</b>
průměrný denní hmotnostní přírůstek ( $\text{mg}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0,52	0,82	F=3,62 p=0,07	<b>1,26</b>	<b>0,78</b>	<b>F=4,53</b> <b>p=0,047</b>
RGR ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ )	0,018	0,021		0,043	0,029	
Doba zdvojení biomasy ( $\text{d}^{-1}$ )	41,9	35,6		17,3	23,6	

### Růst v pokusné nádrži

V první části vegetačního období (13. 5. až 26. 7. 2010) se délkové přírůstky mezi oběma druhy průkazně nelišily ( $F = 0,65$ ;  $p = 0,43$ ). Druh *C. submersum* průměrně přirůstal o 1,5 mm za den a 0,52 mg za den. Druh *C. demersum* přirůstal o 1,6 mm za den a 0,82 mg za den (tab. 3). Počet přeslenů přibýval výrazně rychleji u druhu *C. demersum*, ke konci pokusu měly rostliny *C. demersum* v průměru o 9,5 přeslenů více. Rostliny *C. demersum* se také více větvaly (měly větší počet vedlejších vrcholů). U *C. submersum* se po rozvětvení vedlejší větve častěji oddělovaly do samostatných rostlin. V první části sezóny zdvojilo biomasu dříve *C. demersum* (za 35,6 dne) než *C. submersum* (41,9 dnů). Květy u obou druhů se tvořily od 13. 5 do 10. 6. U rostlin nevznikla žádná semena (tab. 5).

V druhé části vegetačního období (29. 7. až 9. 9. 2010) významný délkový přírůstek nastal u druhu *C. submersum* až ke konci sledovaného období, rostliny druhu *C. demersum* rostly po celé období velmi pomalu. Průměrný denní délkový přírůstek u *C. submersum* byl 1,6 mm za den, u *C. demersum* byl průkazně menší (0,4 mm za den) ( $F=26,98$ ;  $p=0,0001$ ). Přírůstek hmotnosti sušiny byl také větší u *C. submersum* (1,26 mg za den), u *C. demersum* byl srovnatelný s první částí sezóny (0,78 mg za den, tab. 3). Ve druhé části vegetačního období rychleji přibývaly přesleny u druhu *C. submersum* (0,3 přeslenů za den), u druhu *C. demersum* přibývaly přesleny pomaleji (0,2 přeslenů za den). Oba druhy se poměrně málo větvaly (tab. 5). Dříve zdvojilo biomasu *C. sub-*

*mersum* (17,3 dnů), oproti 23,6 dne u *C. demersum*. *Ceratophyllum submersum* kvetlo začátkem srpna (12. 8. 2010), byla zjištěna dvě semena. *Ceratophyllum demersum* v druhé polovině sezóny nekvetlo. Rostliny vytvořily pouze jedno semeno.

**Tab. 4** – Průměrné počty květů, semen, přeslenů a vedlejších vrcholů u *Ceratophyllum submersum* a *C. demersum* v terénním pokuse na rybníku Velký Roubíkův, n = 30. Hodnoty vyznačené tučně se průkazně liší mezi druhy na hladině významnosti  $p < 0,05$ .

**Tab. 4** – Average numbers of flowers, seeds, whorls and secondary apices in *Ceratophyllum submersum* and *C. demersum* in the field experiment at the Velký Roubíkův fishpond, n = 30. The values in bold significantly differ between species at the probability level  $p < 0.05$ .

<b>C. submersum</b>								
	<b>10. 6.–26. 7. 2010</b>				<b>29. 7.–9. 9. 2010</b>			
Den odečtu	10. 6.	28. 6.	8. 7.	26. 7.	29. 7.	12. 8.	27. 8.	9. 9.
Průměrný počet květů	0	0,89	1,25	0	0	0,95	0	0
Průměrný počet semen	0	0	0,13	0,11	0,11	0,12	0,25	0,25
Průměrný počet přeslenů	6	8,6	13,2	18	6	10,6	16,6	16,3
Průměrný počet vedlejších vrcholů	0	1	1,2	0,8	0	0,6	1,2	1,1

  

<b>C. demersum</b>								
	<b>10. 6.–26. 7. 2010</b>				<b>29. 7.–9. 9. 2010</b>			
Den odečtu	10. 6.	28. 6.	8. 7.	26. 7.	29. 7.	12. 8.	27. 8.	9. 9.
Průměrný počet květů	0	0,13	0	0	0,11	0,5	0	0
Průměrný počet semen	0	0,11	0	0	0	0	0	0
Průměrný počet přeslenů	6	8,1	16,6	20,1	6	10,8	19,5	19,1
Průměrný počet vedlejších vrcholů	0	1,3	1,1	0,8	0	0,2	0,7	0,6

### Stanovení příjmu $CO_2$

Během obou měření příjmu anorganického uhlíku vzrostlo pH z 6,96 na hodnoty přesahující pH 9 a zároveň poklesla celková alkalita. Koncentrace celkového rozpuštěného  $CO_2$  byla u obou druhů velmi malá (v řádu  $10^{-7}$  mol.l<sup>-1</sup>) (tab. 6). Druh *C. demersum* v prvním pokuse (28. 6.) využíval  $HCO_3^-$  ionty pro fotosyntézu intenzivněji než *C. submersum*, o čemž svědčí průkazně nižší konečné koncentrace  $HCO_3^-$  ( $F=5,345$ ,  $p=0,0434$ ). V druhém pokuse (10. 9.) nebyl rozdíl mezi druhy prokázán ( $F=0,484$ ,  $p=0,5125$ ).

### Diskuse

#### Mezidruhové rozdíly v růstové dynamice

Pro ponořená vodní makrofyta je za příznivých podmínek typická vysoká rychlost apikálního růstu. Rychlý apikální růst u vodních rostlin je důležitou strategií v konkurenčním boji s epifytickými řasami (Friday 1989) – rostlina vytváří rychle nová pletiva, transportuje živiny ze starých částí, které jsou již znehodnoceny nárosty řas. Také naše studie potvrzuje vysoké rychlosti apikálního růstu, a to jak v terénním, tak nádobovém pokuse (tab. 2 a 3). Vhodným metodickým nástrojem pro porovnávání rychlostí růstu u různých druhů, populací či za různých podmínek je RGR

**Tab. 5** – Průměrné počty květů, semen, přeslenů a vedlejších vrcholů u *Ceratophyllum submersum* a *C. demersum* v pokusné nádrži v areálu BÚ Třeboň, n = 10.

**Tab. 5** – Average number of flowers, seeds, whorls and secondary apices in *Ceratophyllum demersum* and *C. submersum* in the experimental tank, n = 10.

<b>C. submersum</b>										
	13. 5.–26. 7. 2010					29. 7.–9. 9. 2010				
Den odečtu	13. 5.	31. 5.	10. 6.	24. 6.	8. 7.	26. 7.	29. 7.	12. 8.	27. 8.	9. 9.
Průměrný počet květů	0,5	0,7	0,4	0	0	0	0	0,5	0	0
Průměrný počet semen	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0
Průměrný počet přeslenů	6	9	12,4	16,1	24	29,6	6	12,5	17,4	19,3
Průměrný počet vedlejších vrcholů	0	1,1	1,5	0,9	0,8	0,5	0	0,9	1,2	0,8

  

<b>C. demersum</b>										
	13. 5.–26. 7. 2010					29. 7.–9. 9. 2010				
Den odečtu	13. 5.	31. 5.	10. 6.	24. 6.	8. 7.	26. 7.	29. 7.	12. 8.	27. 8.	9. 9.
Průměrný počet květů	0,4	0,8	0,1	0	0	0	0	0	0	0
Průměrný počet semen	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0,1
Průměrný počet přeslenů	6	12,3	19,6	26,2	36	39,1	6	9	14,5	15,1
Průměrný počet vedlejších vrcholů	0	1,4	2	2,5	3,4	2,6	0	0,5	0,9	1

**Tab. 6** – Srovnání alkalizační schopnosti rostlin *Ceratophyllum submersum* a *C. demersum*. Konečné hodnoty pH a anorganického uhlíku dosažené v pokusu. Počáteční celková alkalita byla 1,34 mM pro všechna opakování v obou pokusech.

**Tab. 6** – Comparison of alkalization ability of plants of *Ceratophyllum submersum* and *C. demersum*. Final values of pH and inorganic carbon species achieved in closed experimental systems. Initial total alkalinity was 1.34 mM for all replicates in both experiments.

Datum pokusu		28. 6. 2010		10. 9. 2010	
Druh		<i>C. submersum</i>	<i>C. demersum</i>	<i>C. submersum</i>	<i>C. demersum</i>
Celková alkalita	mM	1,10±0,07	1,03±0,03	0,93±0,17	0,87±0,03
pH		9,64±0,16	9,81±0,06	9,99±0,36	10,12±0,06
Koncentrace C-CO <sub>2</sub>	μM	0,50±0,21	0,30±0,05	0,30±0,35	0,10±0,02
Koncentrace C-HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	mM	0,91±0,12	0,79±0,05	0,64±0,27	0,54±0,05
Koncentrace C-CO <sub>3</sub>	mM	0,19±0,05	0,24±0,02	0,29±0,10	0,33±0,02

(Dykyjová & Jakrlová 1989). Zjištěná RGR u *C. demersum* (tab. 2 a 3) odpovídá růstovým rychlostem dánských populací, Hyldgaard & Brix (2012) uvádí hodnoty v rozsahu 0,01–0,03 za den v závislosti na teplotě vody. Pro *C. submersum* jsme v dostupné literatuře hodnoty RGR nenalezli.

Růžkatce mají podobnou růstovou formu jako vodní masožravé rostliny, které dosahují ještě vyšších růstových rychlostí. Například *Aldrovanda vesiculosa* dosahuje rychlosti až 1,2 přeslenu



za den a *Utricularia australis* až 3,5 přeslenu za den (Adamec & Kovářová 2006). Tomu odpovídají i vysoké hodnoty doby zdvojení biomasy v rozsahu 8,4 až 23,0 dnů u druhu *Aldrovanda vesiculosa* (Adamec 1999), 9,1–33,2 u *U. australis* (Adamec & Kovářová 2006) a 6,6–9,2 dnů u *U. intermedia* a *U. stygia* (Adamec 2010). Ve srovnání s masožravými rostlinami tedy přirůstaly oba růžkatce výrazně pomaleji (tab. 2 a 3).

Zajímavým zjištěním z provedených růstových měření byl nápadně malý délkový přírůstek *C. demersum* v nádobovém pokuse v druhé části vegetační sezóny. K podobným výsledkům jsme dospěli na základě předchozích měření ve dvou vegetačních sezónách, a to jak v terénních, tak nádobových pokusech (Svidenský 2009). Pravděpodobně tedy jde o opakující se jev, který může mít adaptační význam. Všechny tyto údaje potvrzují, že u *C. demersum* se v druhé polovině sezóny dříve zkracují vzdálenosti mezi jednotlivými přesleny, než je tomu u *C. submersum*. Rostliny se tak zřejmě připravují na přezimování vytvářením nepravých turionů. Podobnou sezónní dynamiku růstu u *C. demersum* uvádějí i Best & Meulemans (1979).

#### Schopnost vegetativního a generativního rozmnožování

Rostliny *C. submersum* v rybnících na Třeboňsku kvetou a vytvářejí semena (tab. 1). Klíčivost semen zatím nebyla sledována. Pro tento druh je typické i vegetativní rozmnožování pomocí oddělování vedlejších větví od hlavního prýtu. Tyto vedlejší větve (prýty) po oddělení představují samostatné rostliny. Jak vyplývá z tab. 1, u 10 rostlin z lokality Velký Roubíkův jsme zjistili celkem 27 semen ve srovnání se 119 vedlejších větví, které mohou dát vznik novým rostlinám. Podobně na lokalitě Krvavý rybník jsme zjistili celkem 14 semen a 80 vedlejších větví. U studovaných rostlin tedy vegetativní rozmnožování převládalo nad generativním.

Podobné růstové charakteristiky u vodních masožravých rostlin (*Utricularia australis*) zjistil Adamec (2011). Průměrná délka rostlin na lokalitě s optimálními podmínkami byla 55,5 cm, kvetlo 12,5% rostlin, kvetoucí rostliny měly v průměru 18,6 vedlejších větví. Ukázalo se tak, že intenzivní větvení je hlavním způsobem rozmnožování druhu *U. australis*.

#### Příjem $CO_2$

Fotosyntetická fixace uhlíku ponořenými makrofyty je specifická tím, že  $CO_2$  rozpuštěný ve vodě je součástí uhličitánového systému společně s anionty hydrogenuhličitány ( $HCO_3^-$ ) a uhličitánovými ( $CO_3^{2-}$ ). Ve stojatých vodách, kde je malá výměna plynů s atmosférou, jsou proto ve výhodě rostliny, které jsou schopny využívat jako zdroj uhlíku pro fotosyntézu nejen rozpuštěný  $CO_2$ , ale i hydrogenuhličitan (Hejný et al. 2000).

Schopnost využívat uhlík z  $HCO_3^-$  jsme prokázali pro oba studované druhy (tab. 6). U *Ceratophyllum demersum* schopnost využívat  $HCO_3^-$  pro fotosyntézu zjistili už Adamec a Ondok (1992). Schopnost využívat  $HCO_3^-$  pro *C. submersum* nebyla v dostupné literatuře dosud uvedena. Červnové měření příjmu anorganického uhlíku ukázalo poněkud vyšší schopnost druhu *C. demersum* využívat  $HCO_3^-$  ve srovnání s *C. submersum*. Tento rozdíl se však v zářijovém měření nepotvrdil. K posouzení ekologického významu zjištěného rozdílu by byla potřeba podrobnější studie.

S intenzivním příjmem  $HCO_3^-$  rostlinami je spojen vzrůst pH. Tomu nasvědčují naměřené hodnoty pH nad 9 a koncentrace  $CO_2$  blízké nule po čtyřech hodinách expozice v uzavřených zkumavkách. Podobné hodnoty pH byly zjištěny také ve vodě z rybníka Velký Roubíkův odebrané z místa porostu *C. submersum* (Svidenský 2011). Tyto údaje ukazují, že v hustých porostech obou

růžkatců může docházet k výraznému vzrůstu pH vody až k hodnotám nebezpečným pro rybí obsádku (vznik  $\text{NH}_3$ ), podobně jako v porostech *Elodea canadensis* nebo vláknitých řas (Pokorný et al. 1988).

#### Porovnání růstových vlastností studovaných druhů

V mnoha charakteristikách se oba srovnávané druhy projevovaly velmi podobně. To se týkalo většiny růstových měření, poměru mezi vegetativním a generativním rozmnožováním i příjmu anorganického uhlíku z hydrogenuhličitanu. Tato podobnost může být důsledkem jejich genetické příbuznosti, nevysvětluje však rozdílnou četnost jejich výskytu. Běžný druh *C. demersum* zkracuje délkové přírůstky a vytváří tak přezimovací nepravé turiony dříve během vegetační sezóny než *C. submersum*, který je v jižních Čechách na severním okraji svého areálu. Jeho fenologický vývoj může být tedy nastaven na delší vegetační sezónu a rostliny tak mohou být náchylnější k poškození prvními mrazy, zejména při vypuštění rybníka kvůli výlovu. Bylo by proto zajímavé zjistit, zda útlum lokálního výskytu *C. submersum* souvisí se způsobem rybníčního hospodaření a výskytem prvních mrazů v předchozím roce.

#### Závěr

- (1) *Ceratophyllum submersum* a *C. demersum* se liší v růstové dynamice během vegetační sezóny. *Ceratophyllum demersum* dříve ukončuje růst do délky a začne tvořit nepravé turiony. *Ceratophyllum submersum* je vzácnější pravděpodobně díky delší době aktivního růstu na konci léta, tudíž je náchylnější k poškození prvními mrazy.
- (2) *Ceratophyllum submersum* a *C. demersum* se neliší způsobem rozmnožování. Oba druhy v terénním i nádobovém pokusu preferovaly vegetativní způsob rozmnožování nad generativním, na rozdíl od náhodných odečtů přirozeně se vyskytujících rostlin, které bohatě kvetly a tvořily semena.
- (3) Oba druhy dokáží přijímat anorganický uhlík ve formě  $\text{HCO}_3^-$ , avšak ve schopnosti jeho příjmu se výrazně neliší.

#### Poděkování

Publikace vznikla s podporou na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace RVO 67985939 Botanického ústavu AV ČR, v.v.i. a s příspěvím projektu 063/2013/Z GAJU. Děkujeme RNDr. Lubomírovi Adamcovi, CSc. za ochotu podělit se o své zkušenosti a poskytnutí cenných informací. Dík patří také Tereze Dušičkové za pomoc při založení pokusů včetně průběžného sběru dat.

#### Literatura

- Adamec L. & Kovářová M. (2006): Field growth characteristics of two aquatic carnivorous plants, *Aldrovanda vesiculosa* and *Utricularia australis*. – *Folia Geobot.* 41: 395–406.
- Adamec L. & Ondok J. P. (1992): Water alkalization due to photosynthesis of aquatic plants: the dependence on total alkalinity. – *Aquatic Botany* 43: 93–98.
- Adamec L. (1999): Seasonal growth dynamics and overwintering of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa* at experimental field sites. – *Folia Geobot.* 34: 287–297.

- Adamec L. (2010): Field growth analysis of *Utricularia stygia* and *U. intermedia*, two aquatic carnivorous plants with dimorphic shoots. – *Phyton* 49: 241–251.
- Adamec L. (2011): Shoot branching of the aquatic carnivorous plant *Utricularia australis* as the key process of plant growth. – *Phyton* 51:143–148.
- Albrecht J. et al. (2003): Českobudějovicko. – In: Mackovčín P. & Sedláček M. (eds), Chráněná území ČR, svazek VIII, p. 241–242, AOPK ČR a EkoCentrum Brno, Praha.
- Best P. H. & Meulemans J. T. (1979): Photosynthesis in relation to growth and dormancy in *Ceratophyllum demersum*. – *Aquatic Botany* 6: 53–65.
- Dykyjová D. & Jakrlová J. (1989): Metody studia růstu a růstová analýza. – In: Dykyjová D. (ed.): Metody studia ekosystémů, p. 435–446, Academia, Praha.
- Friday L. E. (1989): Rapid turnover of traps in *Utricularia vulgaris* L. – *Oecologia* 80: 272–277.
- Hejný S., Hroudová Z., Husák Š., Dubyna D. V., Ořahelová H., Stojko S. M., Tasenkevič L. A., Šeljag-Sonko J. R. & Jeřábková O. (1993): Charakteristika makrofitov pereuvlažnennych territorij Ukrainy i Čech-Slovakii. – In: Hejný S. & Sytník K. M. (eds), Makrofity – indikatory izmenenij prirodnoj srody, p. 72–397, Naukova Dumka, Kiev.
- Hejný S., Husák Š., Květ J., Pecharová E. & Pokorný J. (2000): Rostliny vod a pobřeží. – East West Publishing Company, Praha, 118 p.
- Hylgaard B. & Brix H. (2012): Intraspecific differences in phenotypic plasticity: Invasive versus non-invasive populations of *Ceratophyllum demersum*. – *Aquatic Botany* 97: 49–56.
- Chytrá M., Hanzelka P. & Kacerovský R. (eds) (2010): Botanické zahrady a arboreta České Republiky. – Academia, Praha, 403 p.
- Grulich V. (2012): Red List of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. – *Preslia* 84: 631–645.
- Kučerová A., Husák Š., Návratová E., Svidenský R. & Žáčková P. (2008): Monitoring populace *Ceratophyllum submersum*, Krvavý rybník. – Ms., 20 p. [Závěr. zpr.; Depon. in: Knih. BÚ AV ČR Třeboň.]
- Pokorný J. (1989): Fotosyntéza submersních rostlin. Měření výměny plynů ve vodním prostředí. – In: Dykyjová D. (ed.): Metody studia ekosystémů, p. 365–377, Academia, Praha.
- Pokorný P., Pešlová J. & Chromek J. (1988): Photosynthetic reduction of nitrate and its methodological and ecological implications. – *Photosynthetica* 22: 232–235.
- Procházka F., Husák Š. & Rydlo J. (1999): *Ceratophyllum submersum* L. – In: Čerovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š. & Procházka F. (eds), Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů SR a ČR. Vol. 5. Vyšší rostliny. – Příroda a.s., Bratislava.
- Rydlo J. (1994): Poznámky k rozšíření a variabilitě *Ceratophyllum submersum* L. – *Muzeum a Souč., ser. Natur.*, 8: 78.
- Svidenský R. (2009): Monitoring ponořené vodní vegetace na vybraných lokalitách v Třeboňské pánvi. – Ms., 56 p. [Bak. pr.; Depon. in: Knih. Kat. Bio. Dis. Zem. Fak. JU, České Budějovice.]
- Svidenský R. (2011): Srovnávací ekologie blízce příbuzných druhů *Ceratophyllum submersum* a *C. demersum*. – Ms., 60 p. [Dipl. pr.; Depon. in: Knih. Kat. Bio. Dis. Zem. Fak. JU, České Budějovice.]

Došlo: 27. 2. 2013

Přijato: 17. 6. 2013