

# Turiony vodních rostlin I. Vznik a ekofyziologické charakteristiky

Turiony, jak nazýváme zimní nebo přezimovací pupeny, jsou orgány stonkolistového původu vznikající u mnoha vodních rostlin. Jsou jednou z vývojových adaptací vodních vytrvalých druhů, sloužících k bezpečnému přezimování v podmínkách zamrznání hladiny, kdy by neadaptované rostliny uhynuly po zamrznutí do ledu. Vytvářejí se u druhů z různých ekologických skupin, tedy ponořených i volně plovoucích, kořenujících ve dně i bezkořenných, rostoucích v subtropickém až subarktickém klimatickém pásu. Vyvinuly se nejméně u 14 rodů z 9 čeledí dvouděložných i jednoděložných, a představují tak příklad funkční konvergence. Základní popis stavby a ekofyziologie turionů jsme si v Živě již přiblížili (2001, 4: 156–157), ale od té doby proběhl zejména na treboňském pracovišti Botanického ústavu AV ČR rozsáhlý a mnohostranný výzkum ekofyziologie turionů, který je shrnut v tomto prvním dílu seriálu (přehled viz Adamec 2018 a Adamec a kol. 2020). Je možná překvapivé, že i přes zásadní ekologický význam turionů pro vodní rostliny se jejich ekofyziologický výzkum na celém světě – kromě pracoviště v Třeboni – v posledních 45 letech téměř zastavil. Výjimkou je pouze detailní a dlouholeté studium turionů okřehek závitky mnoho-kořenné (*Spirodela polyrhiza*) nebo rdestu kadeřavého (*Potamogeton crispus*), avšak turiony obou druhů mají velmi netypické vlastnosti svého vzniku.

Turiony (z latinského turio – prýt) jsou silně pozměněné vzrostné vrcholy nebo listové pažní pupeny se zkrácenými, ztlustlými nebo šupinovitými a většinou silně nahloučenými listy, které se nepodobají křehkým a tenkým listům letních rostoucích rostlin. Jsou také zpravidla hustě nahloučeny na stonku v důsledku extrémního zkrácení jeho mezičlánků (internodií). Při svém dozrání nebo přezimování se dříve či později oddělují od mateřských prýtů, které i s kořeny zcela uhnívají, a turiony pak vyrůstají odděleně od mateřské rostliny. Spolu se semeny tak znamenají pro tyto

vytrvalé vodní rostliny jediný přenos biomasy z jedné sezony do následující. Představují typické zásobní orgány se silně sníženým metabolismem, ale na rozdíl od podzemních zásobních hlízek u některých vodních rostlin je pro ně příznačný poměrně vysoký obsah chlorofylu, takže bývají jasně zelené. Zásadním ekofyziologickým znakem zralých turionů je jejich dormance – fyziologicky udržované období klidu, během něhož nemohou klíčit a růst ani v příznivých podmínkách. Některé vodní rostliny v mírném pásu, např. růžkatec bradavčitý (*Ceratophyllum submersum*, obr. 4)



1 Mělká rašelinná tůň na břehu rybníka Výtopy u Lutové na Třeboňsku, která byla v listopadu 2020 zvěžšena vybagrováním jako stanoviště pro růst ohrožených druhů vodních rostlin – např. bublinatky prostřední (*Utricularia intermedia*). V tůňi rostou nejméně čtyři druhy vodních rostlin tvořící turiony. Na podzim 2023 v důsledku sucha byla část dna obnažena (7. října 2023).

2 Zralé podzimní turiony (shora zleva) bublinatky vícekvětné nebo také Bremovy (*U. bremii*), b. jižní (*U. australis*), b. bleďožluté (*U. ochroleuca*), aldrovandky měchýřkaté (*Aldrovanda vesiculosa*), vodanky žabí (*Hydrocharis morsus-ranae*) a vzplývalky tolijojolisté (*Caldesia parnassifolia*)

nebo okřehek menší (*Lemna minor*, obr. 6), sice na podzim v chladné vodě růst úplně zastaví, ale po přenosu do teplé vody při dlouhém dni ho znovu do 2–5 dnů obnoví. Znamená to, že nemají dormanci a jejich vzrostné vrcholy trvale spojené s mateřskými prýty jsou jen přízpůsobeny dočasně nepříznivým podmínkám zimního prostředí. Avšak hranice mezi pravými dormantními turiony a nedormantními zimními vrcholy prýtů není ostrá, ale spíše plynulá – některé druhy mohou vytvářet jen málo dormantní turiony. Turiony představují typické nadzemní zelené orgány, takže by se za ně neměly považovat dormantní zimní vrcholy oddenků, např. u některých našich širokolistých rdestů, které jsou bleďé, částečně ponořené v substrátu, ale pevně a trvale spojené s mateřskou rostlinou. Svou přezimovací funkcí jsou analogické a stavbou a orgánovým původem homologické se zimními pupeny dřevin, které však zůstávají trvale spojeny s větvemi stromů. Turiony coby pohyblivé útvary slouží i jako rozmnožovací tělíska (propagule) a hojně je přenášejí zejména vodní ptáci.

Mají kulovitý, oválný, šiškovitý, protáhlý, křídlatý nebo plochý tvar, jsou dlouhé 1–50 mm a mechanicky tuhé (obr. 2). Vykazují značnou mrazuvzdornost, ale u většiny druhů (s výjimkou některých ve velmi mělkých vodách) je jejich hlavní funkcí klesnout ke dnu do teplejší vody, tím uniknout zmrznutí a zde přezimovat při silném zastínění a často v bezkyslíkatém prostředí.

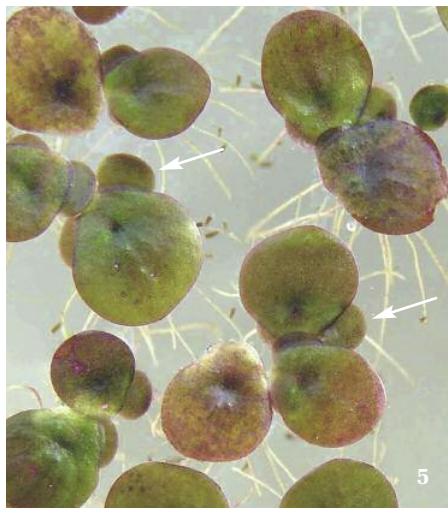
Rozlišují se dvě základní strategie tvorby a klíčení turionů. Druhy volně plovoucí na hladině, např. závitka mnoho-kořenná či







vodanka žabí (*Hydrocharis morsus-ranae*), a ty bezkořenné, plovoucí pod hladinou nebo rostoucí oboživelně ve velmi mělké vodě, jako aldrovandka měchýřkatá (*Aldrovanda vesiculosa*, obr. 11) a naše druhy bublinátek (*Utricularia* spp.), vytvářejí turiony primárně plovoucí na hladině. U bublinátek bývají přitom trvale lehčí než voda a u většiny našich druhů jsou strhávány pasivně ke dnu odumírajícím prýtem. Přes zimu toto spojení uhynie a turion na jaře vyplouvá k hladině. Naopak turiony aldrovandky a vodanky aktivně nasávají vodu do vzdušných prostor svých lístků, a tím ztěžknou a klesnou ke dnu. Na jaře v důsledku zvýšené respirace turionů se tyto prostory zčásti zaplní plyny obohacenými oxidem uhličitým a turiony vyplouvají k hladině; ploché kruhové turiony závitky (obr. 5) vytvářejí na svém voskovitém povrchu vnější bublinku plynu, která je vynese nahoru. Naproti tomu ponořené druhy kořenující ve dně, např. vodní mor kanadský (*Elodea canadensis*, obr. 7), rdesty (obr. 8) a stolísteček přeslenitý (*Myriophyllum verticillatum*, obr. 9), ale i bezkořenný růžkatec ostnitý (*C. demersum*, viz obr. 3) vytvářejí turiony klesající pod hladinu. Na jaře pak klíčí u dna (obr. 10), kde i nově rostoucí rostliny kořenují.



Klíčení a růst turionů nekořenujících rostlin na jaře na hladině v teplejší vodě a v dostatku světla a kyslíku spolu s obsahem chlorofylu dává těmto druhům velkou fenologickou výhodu před ostatními druhy klíčovými ze semen anebo vyrůstajícími u dna ve studené a zastíněné vodě. Připomeňme ale, že všechny turiony, na rozdíl od semen nebo hlízek, mají krátkou životnost a – s výjimkou rdestu kadeřavého – přežívají jen do následujícího jarního období.

Tyto zimní pupeny jsou zřejmě morfolo- gicky i fyziologicky nejdokonalejším přizpůsobením vodních rostlin k přezimování v oblastech se zamrzáním hladiny, ale vodní rostliny využívají hojně i jiné strategie: jednoletost, tedy přezimování v semenech – např. řečanky (*Najas* spp.) a kotvice plovoucí (*Trapa natans*), klesnutí celé rostliny ke dnu – okřehek trojbrázdý (*Lemna trisulca*) a o. menší (*L. minor*), trvalý růst na dně – např. šídlatky (*Isoetes* spp.), tvorbu dormantních pupenů na bázi stonku u dna, přičemž horní část prýtlů uhynie – např. stolísteček klasnatý i některé druhy rdestů, také tlusté mrazuvzdorné oddenky – např. lekninovitých (*Nymphaeaceae*) či vachty trojlisté (*Menyanthes trifoliata*),

nebo již zmiňované dormantní vrcholy oddenků (rdesty) i nedormantní zimní vrcholy a oddenkové hlízky – rdest (rdestík) hřebenitý (*Stuckenia pectinata*), šípatky (*Sagittaria* spp.) a kamyšníky (*Bolboschoenus* spp.).

Turiony naprosté většiny druhů vznikají koncem léta nebo začátkem podzimu jako odpověď na nepříznivé klimatické podmínky – výrazný několikadenní pokles teploty vody a zkracování dne spojené se snížením intenzity světla. Protože oba indukční faktory jsou v přírodě nedílně spjaté, nelze bez experimentů určit, který je rozhodující. Otázkou by bylo možné studovat jen v klimatizovaných komorách s řízenými podmínkami kultivace. Z pozorování rostlin v kultuře ale vyplývá, že samotný výrazný pokles teploty je u většiny druhů mnohem důležitější než zkrácení dne a pokles intenzity (dávky) světla. Elegančně to můžeme prokázat tak, že na jaře necháme růst naklíčené turiony aldrovandky nebo bublinátek ve sklenici vody za oknem a dříve nebo později dojde i za prodlužujícího se dne při výrazném poklesu teploty vody po teplých dnech k tvorbě nových turionů. Rdest kadeřavý má opačnou regulaci zakládání turionů, které se vyvíjejí v teplejší vodě už na přelomu května a června, teplé léto přežijí v dormantním stavu – estivaci. Turiony klíčí a nové rostliny začínají růst koncem října a pomalu rostou přes celou zimu. U závitky mnohokořenné se mohou tvořit i uprostřed léta, a to v důsledku nedostatečného příjmu minerálních živin z vody, především fosforečnanu. Působení nízkých teplot nebo krátkého dne je až dru-

hotné. Není jasné, zda i u ostatních druhů je tvorba turionů ovlivněna nedostatkem minerálních živin a dostupností oxidu uhličitého. Je pravděpodobné, že nedostatek dusíku a fosforu tvorbu turionů mírně urychluje, zatímco nedostatek CO<sub>2</sub> ji od- daluje; důkazy ale zatím chybějí. Vznik turionů i závislost tohoto procesu na vnějších faktorech jsou geneticky nebo epigeneticky podmíněny u ekotypů z odlišných lokalit. Při pěstování různých populací aldrovandky se ukázalo, že severní populace tvoří turiony ve stejných podmínkách o 3–5 týdnů dříve než populace jižnější.

#### Ekofyziologické vlastnosti

Zralé turiony většiny druhů přezimují obvykle v (téměř) bezkyslíkatém prostředí na povrchu dna, v poměrně teplejší a nezamrzající vodě, a jsou často pokryty jemnou vrstvou organického sedimentu. Ale turiony naší velmi hojné bublinátky jižní (*U. australis*) mnohdy vyplouvají na hladinu už koncem října a zamrzají do ledu, a naopak turiony zejména oboživelných druhů bublinátek, např. b. menší (*U. minor*), často přezimují na povrchu vlhké půdy. Znamená to, že obě skupiny turionů jsou opakovaně vystaveny mrazům.

Jak jsou citlivé k mrazu? Při pokusném vystavení mrazu turionů 10 druhů přezimovaných v ledničce při 4 °C jsme zjistili pomocí minitermočláneků, že u 9 druhů zmrzly (zmrzla v nich extracelulární voda) při úzkém rozmezí teplot –7,0 až –10,2 °C, ale jejich přežívání po měření bylo většinou velmi omezené až nulové (Adamec a Kučerová 2013). Turiony několika druhů, které





**3** Zralé šištice turiony růžkatce ostnitého (*Ceratophyllum demersum*) vytažené v polovině října 2023 z rybníka u Třeboně. Červené zbarvení je způsobeno antokyany.

**4** Zimní nedormantní prýty růžkatce bradavčitého (*C. submersum*, pěstované ho ve venkovní nádrži v Botanickém ústavu AV ČR v Třeboni) nevytvářejí turiony a po přenesení do tepla začínají růst (24. listopadu 2023).

**5** Velké lístky závitky mnohokořenné (*Spirodela polyrhiza*, 5–7 mm) zakládají tmavší menší ploché turiony (2–3 mm, viz šipky) už v průběhu horkého léta (srpen 2018).

**6** Zimní nedormantní lístky okřehku menšího (*Lemna minor*) na rozdíl od příbuzné závitky mnohokořenné tvoří dormantní turiony, jsou částečně mrazuvzdorné a část z nich klesá pod hladinu, kde lépe přežívají zamrznutí hladiny. Tyto lístky přežily mírné zamrznutí do ledu (29. listopadu 2023).

**7** Šištice turiony vodního moru kanadského (*Eloдея canadensis*) vznikají na vrcholech nebo v paždí prýtlů.

**8** Turiony rdestu tupolistého (*Potamogeton obtusifolius*) i podobných druhů jsou tvořeny několika plochými zkrácenými listy chránícími vzrostlý vrchol.

**9** Palicovité turiony stolítku přeslenitého (*Myriophyllum verticillatum*) mohou být dlouhé až 4 cm.

**10** Klíčící turiony s. přeslenitého po přezimování ve venkovní nádrži před zahájením nového růstu (29. března 2019)

**11** Tvorba turionů u subtropické horské populace aldrovandky pocházející z okolí města Armidale v Novém Jižním Walesu ve východní Austrálii. Typické turiony se vyvinuly na podzim v akváriu za oknem ve vytápěné místnosti (22. listopadu 2008). Snímky L. Adamce

byly před měřením klíčeny v teplé vodě 1–5 dní, zmrzly překvapivě při stejné teplotě jako ty kontrolní, nenaklíčené. Naopak turiony přezimované venku na povrchu vlhkého substrátu v nádrži, kde snášely mírný mráz, zmrzly po tomto „mrazovém otužování“ (hardening) už mezi –2,8 až –3,3 °C, ale velmi dobře přežily zamrznutí. Zimní pupeny aldrovandky přezimované na povrchu vlhkého substrátu v kultuře nebo v přírodě a přizpůsobené na mrazy přežily výborně i –15 až –20 °C. Ukazuje se tedy, že mrazuvzdornost turionů se zvyšuje, pokud



jsou vystaveny mírným mrazům, a je založena na přechodu od vyhýbání se zmraznutí k mrazové toleranci. Může to částečně souviset se snížením obsahu vody v pletivech, nebo s tvorbou osmoticky aktivních a dalších látek umožňujících mrazuvzdornost buněk a pletiv. Přežívání není ohroženo ani částečným vyschnutím, ale úplné vyschnutí v lednici snáší jen bublinatka jižní.

Turiony jako typické přezimující, zásobní, dormantní orgány se vyznačují výrazně



sníženým metabolismem. Je to dáno částečně i vysokým obsahem zásobních látek, a tedy vysokým podílem sušiny v čerstvé biomase – na podzim bývá nejčastěji 25–35 %, 2–3× vyšší než v letních prýtech těchto druhů. Rychlost aerobní respirace (spotřeby kyslíku) podzemních turionů 6 druhů při 20 °C měřená jako míra rychlosti metabolismu byla asi 2–4× nižší na jednotku čerstvé biomasy a 5–6× nižší na sušinu ve srovnání s prýty stejných nebo příbuzných vodních rostlin. Na jaře po přezimování v lednici byla rychlost aerobní respirace buď stejná, nebo stoupla až na dvojnásobek. V důsledku toho hodnota teplotního kvocientu  $Q_{10}$  (poměr rychlostí nějakého procesu při teplotách lišících se o 10 °C) měřená mezi 4 až 20 °C na jednotku čerstvé biomasy dosahovala v podzemních turionech těchto 6 druhů 1,94–2,56 a po přezimování stoupla na 2,26–3,39. Navíc v nich byl zjištěn vysoký podíl tzv. alternativní respirace (necitlivé na kyanid, 20–90 %), což bývá typický stav v zásobních orgánech s nízkou spotřebou energie. Protože turiony přezimují u dna často v bezkyslíkaté vodě, je otázka, do jaké míry získávají energii aerobní respirací nebo anaerobní fermentací. Matematický model založený na změně rychlosti aerobní respirace turionů aldrovandky při 4 °C a změřených zásobách sacharidů totiž prokázal, že zásoby by se měly prodloužit za pouhých 90 dní. Turiony ale mají 2–3× delší životnost. Rychlost anaerobní fermentace v atmosféře  $N_2$  u turionů aldrovandky při 20 °C dosahovala jen asi 1,5 až 7 % rychlosti aerobní respirace, takže tyto nízké hodnoty anaerobní fermentace zřejmě mnohem lépe odrážejí skutečnou intenzitu metabolismu turionů v zimě v přírodě. Nízká rychlost aerobní respirace při 20 °C se tedy projevila jako hlavní fyziologické kritérium pravých dormantních turionů, kdežto rychlost respirace nedormantních zimních vrcholů několika vodních druhů se ukázala být srovnatelná s letními prýty.

Obsah chlorofylu a karotenoidů v turionech 21 druhů vodních rostlin byl stejný, nebo 2–6× nižší než v letních prýtech (podrobněji na webu Živy), ale rychlost čisté fotosyntézy i v optimálních podmínkách při 20 °C byla v přezimovaných turionech 7 druhů nepatrná nebo spíše mírně převážovala respirace. Jakmile však turiony začaly růst, jejich rychlost respirace i čisté fotosyntézy se většinou výrazně zvýšila na hodnotu srovnatelnou s letními prýty, a to



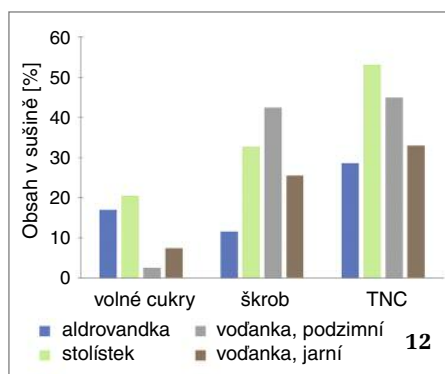
jak v mladých, nově narostlých částech turionů, tak ve „starých“ přezimovaných. Turiony hlavně nekořenujících rostlin jsou schopny na jaře za příznivých podmínek (teplo, světlo, vyšší koncentrace CO<sub>2</sub>) během několika dní klíčení a růstu přejít z klidového do velmi rychlého energetického metabolismu, který zůstane podstatou výrazně rychlého růstu i u letních prýtlů.

### Zásobní látky v turionech

Zralé turiony hromadí škrob, volné cukry, zásobní proteiny, lipidy, aminokyseliny i organické kyseliny (Adamec 2018). Ve zralých podzimních turionech 19 druhů rostlin tvoří škrob a nejběžnější volné rozpustné cukry (glukóza, fruktóza, sacharóza, rafinóza a galaktóza), jejichž součet se označuje jako celkové nestrukturní sacharidy (TNC – Total Non-structural Carbohydrates), podstatnou část sušiny turionů v rozsahu od 14 do 63 % (obr. 12 a údaje na webu Živy), a představují tak nejdůležitější zásobní látky v turionech (Adamec a kol. 2020). Obsah galaktózy byl minimální. Obsah škrobu činil 3–60,5 % sušiny. Je zajímavé, že podíl škrobu na TNC se průkazně lišil taxonomicky – dvouděložné rostliny ukládaly jen 20–78 % škrobu, zatímco jednoděložné až 82–97 %. Při hledání závislosti obsahu jednotlivých zástupců sacharidů na funkčních skupinách sledovaných rostlin, zahrnujících masožravost, kořenování ve dně či klíčení turionů u dna nebo u hladiny se při použití fylogenetické korekce (statistického postupu omezujícího vliv příbuznosti) zjistila jediná průkazná závislost: kořenující rostliny měly vyšší obsahy TNC. Jinak byl obsah volných cukrů i škrobu značně druhově odlišný. V turionech 8 druhů zimovaných v hlubší venkovní nádrži nebo v lednici klesl obsah TNC během zimy v průměru o 6,4 % sušiny; přitom mírně stoupl obsah volných cukrů, ale výrazně se snížil obsah škrobu. Pokles TNC většinou koreloval s poklesem podílu sušiny v jarních turionech. To přispívá také k jarnímu snížení hustoty turionů, které potom u některých druhů snadněji vyplouvají k hladině. Z literárních i našich údajů vyplývá, že přezimované turiony různých druhů obsahují jen asi 16–77 % původního obsahu škrobu.

Jak ukazují nejnovější nepublikované údaje polských biochemiků (M. Strzemski a kol.), druhou nejvýznamnější složkou zásobních látek jsou lipidy. Není známo, jak výrazně se jejich obsah mění během zimování. Význam ukládání organických kyselin jako zásobních látek v turionech je zřejmě velice malý. Naproti tomu hromadění některých aminokyselin bohatých na dusík může hrát zásadní úlohu jako zásoba organického N i C pro pozdější růst turionů. Ve zralých turionech vodňanky byl zjištěn velmi vysoký obsah argininu (obsahuje čtyři atomy N) na úrovni 5,7 % sušiny, který je hlavní zásobní látkou N, a při zahájení růstu tento obsah ještě stoupl. Podobný význam mají i zásobní proteiny zjištěné histochemicky jako zásobní vakuoly nebo krystalické útvary v jádrech buněk dvou druhů bublinatky, ale nikoli u aldrovandky.

Často se zapomíná na to, že turiony slouží také k ukládání některých minerálních živin, alespoň dusíku, fosforu, síry, hořčíku a železa. Snadno se o tom přesvědčíme,



12 Obsah nestrukturálních sacharidů ve zralých podzimních turionech aldrovandky měchýřkaté, stolístku přeslenitého a vodňanky žabí, a v jarních, venku přezimovaných turionech vodňanky. Uvedeny průměry a směrodatné odchylky obsahu volných cukrů, škrobu a obsahu celkových nestrukturálních sacharidů (TNC). Blíže v textu. Podle dat L. Adamce a kol. (2020)

když necháme růst přezimované turiony různých druhů v teple a na světle v silně zředěném roztoku chloridu draselného a vápenatého: během dvou týdnů narostou nové listy i vrcholy prýtlů z minerálních živin obsažených v turionech. Průměrný obsah dusíku odpovídající 2,31 % sušiny (rozsah 0,37–4,0 %) i fosforu s podílem 0,41 % (0,18–0,73 %) ve zralých turionech 21 druhů (blíže na webu) je zhruba srovnatelný s obsahy v sušině rostoucích letních listů či prýtlů těchto druhů a na první pohled neukazuje na velkou zásobní kapacitu turionů pro tyto živiny. Pokud však vezmeme v úvahu, že turiony mají nejméně 2,5× vyšší podíl sušiny v čerstvé biomase než letní prýtlky a že orgánový obsah N a P, který začíná omezovat růst rostlin, je poměrně nízký, potom asi 30–44 % celkového N v turionech a 50–68 % celkového P by mohlo být teoreticky využito při růstu nových prýtlů. Značné zásoby organických i minerálních látek spolu s přítomností chlorofylu tak dávají turionům na jaře i v chladnější vodě velký růstový potenciál s možností získat fenologický náskok před jinými skupinami vodních rostlin.

### Ekologické vlastnosti

Turiony plovoucí volně na hladině se šíří vodními cestami a jsou také přenášeny na tělech živočichů, zejména ptáků, a nová stanoviště. Máme důkazy, že nové vzniklé nádrže (rybníky, pískovny apod.) jsou na Třeboňsku na vzdálenost několika km poměrně rychle osídleny velmi hojnou sterilní bublinatkou jižní, u které téměř není jiná možnost šíření než přenos turionů vodními ptáky. Drobné turiony mají zřejmě vyšší pravděpodobnost přenosu na větší vzdálenosti.

U vodních druhů na podzim jedna dospělá mateřská rostlina dává většinou vznik několika (2–15) turionům. O jejich přezimování existuje jen velmi málo přesných informací. Dvousazonní růstová studie aldrovandky na přírodních stanovištích v severních a jižních Čechách v silonových ohrádkách (Živa 1996, 4: 158–159) prokázala, že rostliny se během léta na vhodných stanovištích výrazně namnožily a každá dala vznik desítkám turionů.

Z nich však přezimovala a začala růst do konce jara pouze malá část – 0 až 68 %, v průměru jen asi 20–30 %. Některé rostliny plovoucí na hladině měly na podzim od kachen dozrávající turiony ukousnuté. Naopak přezimující zimní pupeny na povrchu vlhkého substrátu nebyly poškozeny mrazem, ale byly viditelně sežrány malými hlodavci. Podobně to platí i pro bublinatky. Turiony jako bohaté zásobní orgány tedy představují pro různé býložravce oblíbenou potravu, i když dospělé rostliny tyto herbivoři příliš nekonzumují.

Turiony mnoha druhů vodních rostlin obvykle přežívají v nepříznivých podmínkách bahenního dna vodních stanovišť, kde chybí kyslík (anoxie), ale naopak je přítomen sirovodík (H<sub>2</sub>S), organické kyseliny i nízký redox potenciál (vysoká schopnost redukovat oxidované formy látek), a jsou přes zimu často pokryty jemným sedimentem. Navíc zimní opad listů v hustých porostech rákosin a ostřic nebo z břehových porostů stromů může zabránit jarnímu uvolňování a vyplouvání turionů na hladinu i klíčení a růstu u dna. Turiony bublinatky jsou také hojně požírány vodními hmyzími herbivory, např. larvami chrostíků (Trichoptera). Ať už jsou příčiny nízkého přežívání turionů mnoha druhů biotické nebo abiotické, obecně dochází zřejmě u všech druhů k výrazným ztrátám během přezimování jako ekologickým nákladům (anglicky costs), které jsou však ve větší míře vyvažovány ekologickými přínosy (benefits) v podobě nezmrznutí a fenologického náskoku. Přezimování turionů představuje proto u mnoha druhů kritickou fázi růstového cyklu spojenou se značnými populačními ztrátami, které musejí být v létě nahrazeny rychlým růstem a množením rostlin spojeným s nadprodukcí turionů.

Na závěr je možné shrnout, že ekofyziologie turionů vodních rostlin – i přes jejich zásadní význam pro každoroční obnovu populace – je na rozdíl od ekofyziologie letních rostoucích rostlin a jejich listů a prýtlů stále opomíjeným tématem. Dosud není známo, jak vývoj turionů ovlivňují ekologické faktory, jako jsou např. rozdílná dostupnost minerálních látek N a P nebo CO<sub>2</sub> pro fotosyntézu. Jak vyplývá z přehledu, většina studií byla provedena v umělých, částečně kyslíkatých podmínkách, což ale nemusí vůbec napodobovat přirozené prostředí. Proto by měl být v dalších studiích kladen důraz na anoxii a měly by se sledovat vlastnosti přežívání i klíčení a růstu turionů ve skutečných přirozených podmínkách i zvláštnosti jejich anaerobního metabolismu podobně, jak se před desítkami let studovalo přezimování vodních rostlin se zásobními oddenky (např. rákosu) i se zkoušením účinku toxických látek.

V prvním dílu o ekofyziologii turionů jsme záměrně pominuli vývojové vlastnosti, stadia dormance a zvláštnosti klíčení a růstu. V posledních dvou letech došlo k zásadnímu metodickému průlomů při studiu významu rostlinných hormonů ze skupin cytokininů, auxinů a kyseliny abscisové při vývoji turionů, o čemž bude pojednáno příště.

Seznam literatury a tabulku s podrobnými výsledky uvádíme na webu Živy.