

BP

13/2008

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Bakalářská práce

**Základní taxonomická a karyologická charakteristika
rodu *Callitriche* v České republice**

Jan Prančl

Praha 2008

Vedoucí práce: Mgr. Zdeněk Kaplan, PhD.

Obsah

Abstrakt	2
1. Úvod	3
2. Stručná charakteristika rodu <i>Callitriche</i>	4
2.1 Postavení v systému cévnatých rostlin	4
2.2 Stručná morfologická charakteristika rodu	4
2.3 Ekologie a růstové formy	5
2.4 Vnitřní členění a evoluční hypotéza rodu	5
3. Karyologie	7
3.1 Diverzita chromozomových čísel	7
3.2 Karyotypy českých zástupců rodu	8
3.3 Velikost DNA	10
4. Reprodukční biologie	11
4.1 Diverzita opylovacích systémů	11
4.2 Postavení květů	12
4.3 Struktura pylu	13
4.4 Hybridizace	14
5. Taxonomická charakteristika českých zástupců rodu <i>Callitriche</i>	15
5.1 Nomenklatura	15
5.2 Nejdůležitější determinační znaky	15
5.3 Charakteristika jednotlivých druhů	17
5.3.1 <i>Callitriche hermaphroditica</i> L. – hvězdoš podzimní	17
5.3.1.1 Taxonomická problematika druhu	17
5.3.1.2 Důležité determinační znaky	18
5.3.1.3 Variabilita, záměny	18
5.3.1.4 Způsoby reprodukce	19
5.3.1.5 Ekologie	19
5.3.1.6 Rozšíření	20
5.3.2 <i>Callitriche hamulata</i> Kütz. ex W. D. J. Koch – hvězdoš háčkatý	20
5.3.2.1 Taxonomická problematika druhu	21
5.3.2.2 Důležité determinační znaky	22
5.3.2.3 Variabilita, záměny	22
5.3.2.4 Způsoby reprodukce	23
5.3.2.5 Ekologie	23
5.3.2.6 Rozšíření	24
5.3.2 <i>Callitriche palustris</i> L. – hvězdoš jarní	24
5.3.3.1 Taxonomická problematika druhu	24
5.3.3.2 Důležité determinační znaky	24
5.3.3.3 Variabilita, záměny	24
5.3.3.4 Způsoby reprodukce	25
5.3.3.5 Ekologie	25
5.3.3.6 Rozšíření	26
5.3.2 <i>Callitriche stagnalis</i> Scop. – hvězdoš kalužní	26
5.3.4.1 Taxonomická problematika druhu	27
5.3.4.2 Důležité determinační znaky	27
5.3.4.3 Variabilita, záměny	27
5.3.4.4 Způsoby reprodukce	28
5.3.4.5 Ekologie	28
5.3.4.6 Rozšíření	28
5.3.2 <i>Callitriche cophocarpa</i> Sendtn. – hvězdoš mnohotvarý	28
5.3.5.1 Taxonomická problematika druhu	28
5.3.5.2 Důležité determinační znaky	29
5.3.5.3 Variabilita, záměny	29
5.3.5.4 Způsoby reprodukce	30
5.3.5.5 Ekologie	30
5.3.5.6 Rozšíření	30
5.3.2 <i>Callitriche platycarpa</i> Kütz. in Reichenb. – hvězdoš hranoplodý	30
5.3.6.1 Taxonomická problematika druhu	31
5.3.6.2 Důležité determinační znaky	31
5.3.6.3 Variabilita, záměny	31
5.3.6.4 Způsoby reprodukce	32
5.3.6.5 Ekologie	32
5.3.6.6 Rozšíření	32
5.3.7 Poznámka k druhu <i>Callitriche obtusangula</i> Legall.	33
6. Nástin možného zaměření navazující diplomové práce	34
7. Závěr	34
Použitá literatura	35
Přílohy	38

Abstrakt

Rod *Callitriche* (hvězdoš) patří k taxonomicky obtížným a nedostatečně prostudovaným rodům naší květeny. Z našeho území je udáván výskyt šesti druhů. Jejich determinace bývá často komplikovaná kvůli enormní morfologické variabilitě jednotlivých taxonů, převážně způsobené fenotypovou plasticitou v závislosti na podmínkách prostředí, dále kvůli celkové redukci rostlinné stavby a minuciéznosti determinačních znaků a nezřídka i možnosti spolehlivého určení jen v určité fenofázi. U domácích druhů jsou však přítomny čtyři různé chromozomové počty, což může být užitečné vodítko pro taxonomické studium.

Předkládaná bakalářská práce je literární rešerše shrnující dosavadní poznatky o fylogenezi, karyologii, taxonomii a reprodukční biologii tohoto evolučně velice zajímavého rodu. Speciální pozornost je věnována českým zástupcům – podrobně je popsána jejich taxonomická problematika, důležité determinační znaky a jejich variabilita, ekologické nároky a rozšíření jednotlivých taxonů. Závěrečná kapitola nastiňuje možné cíle a metody výzkumu pro navazující diplomovou práci.

Klíčová slova: *Callitriche*, polyploidní komplex, taxonomie, karyologie, reprodukční biologie

Abstract

The *Callitriche* (water-starwort) genus is ranked among taxonomically difficult and insufficiently studied genera of Czech flora. So far, six species have been found to grow in the Czech republic. Their determination is often complicated because of extreme morphological variability of particular taxa, which is caused mostly by phenotypic plasticity (environment-dependent), and also because of overall reductive trends in their anatomical construction, tininess of determinative features and phenophase-dependent determination. However, native species are characterized by one of four distinct chromosome numbers, and this fact can be useful for taxonomical studies.

Proposed bachelor thesis is the literature search summarizing present knowledge about phylogeny, karyology, taxonomy and reproductive biology of this, evolutionary greatly interesting, genus. Major attention is paid to Czech species, problematics of their taxonomy, important determinative features and their variability, ecological demands and distribution of particular taxa. The final chapter outlines some possible aims and methods of research for consequent diploma thesis.

Key words: *Callitriche*, polyploid complex, taxonomy, karyology, reproductive biology

Poděkování

Děkuji svému školiteli Zdeňkovi Kaplanovi za vedení práce, nasměrování a spoustu užitečných rad; dále své rodině za podporu a tolerování hromad separátů kupících se kolem počítače; Hance Chudáčkové za nalezení lokality *C. platycarpa* i za všechny ostatní hvězdoše; Jardovi Nunvářovi za překlad abstraktu; Z.- ty víc...

1. Úvod

Callitriche (hvězdoš) je nevelký, kosmopolitně rozšířený rod vodních a bahenních rostlin. Většina druhů je charakteristická redukcí morfologické stavby, zejména generativních orgánů, a pozoruhodnou variabilitou vegetativních částí v různých prostředích, nezřídka i paralelním vývojem znaků u bezprostředně nepříbuzných taxonů. Z těchto důvodů se jedná o taxonomicky složitou skupinu. Výzkum těchto rostlin komplikují i další metodické problémy, např. mnohdy obtížná kultivace vodních forem. Proto se i ve světě rodu *Callitriche* věnovalo nemnoho botaniků.

Jediná monografie shrnující všechny ve své době známé druhy pochází z roku 1864 (Hegelmaier 1864). Jedinou dosavadní evropskou monografií rodu publikovala Henriette Dorothea Schotsman (Schotsman 1967), již vděčíme za většinu současných znalostí o evropských a afrických taxonech *Callitriche*. V současnosti připravuje celosvětovou taxonomickou revizi rodu Richard Lansdown.

Vzhledem k taxonomické složitosti hvězdošů není jasný přesný počet druhů rodu, neboť v minulosti bylo popsáno velké množství druhů, poddruhů a forem, které nemají žádnou taxonomickou hodnotu a jsou pouze odrazem obrovské morfologické plasticity jednotlivých druhů (např. Kützing 1831). Obvykle je dnes udáváno cca 40-50 druhů (např. Philbrick & Les 2000, Husák 2000, Miller 2001). Hodnověrné publikace o druzích jednotlivých kontinentů (Fassett 1951, Mason 1959, Schotsman 1967, 1977, 1985, 1988 a další, Lansdown 2006a,b) dohromady zahrnují cca 60 druhů, mnohdy však nedostatečně prostudovaných a taxonomicky problematických. Nejasný je rovněž počet druhů v Evropě. Nejnovější souhrnná práce (Lansdown 2006a) udává celkem 11 původních evropských druhů a 4 zavlečené, z nichž jeden (*Callitriche brevistyla*) byl popsán z Evropy a jeho původní domovina je neznámá. Tato práce se však vůbec nezmiňuje o několika druzích popsáných z Mediterránu (Schotsman 1977) a z bývalého SSSR (Tzvelev 1975), často nejasné taxonomické hodnoty.

Přes svou nenápadnost a zdánlivou uniformitu jednotlivých zástupců je *Callitriche* evolučně nesmírně zajímavý rod. Vyskytuje se zde široká škála adaptací pro růst pod vodou i na souši, většina druhů je schopná tvořit v různých podmínkách několik růstových forem a úspěšně tak překonávat velké fluktuace prostředí. Rod disponuje pozoruhodným množstvím různých opylovacích systémů a také mnoha různými chromozomovými čísly. Mohl by tedy sloužit jako zajímavá modelová skupina pro výzkum nemála evolučních aspektů vzniku vodních rostlin.

Z České republiky je udáváno šest druhů hvězdošů – *C. hermaphroditica*, *C. hamulata* (nově označovaný jako *C. brutia* var. *hamulata* – Lansdown 2006a), *C. palustris*, *C. cophocarpa*, *C. stagnalis* a *C. platycarpa* (Husák 2000, Kaplan 2002). Naše druhy vykazují čtyři různé chromozomové počty, což může v mnoha případech usnadnit rozlišení jednotlivých druhů a pomoci při taxonomickém rozřešení rodu.

2. Stručná charakteristika rodu *Callitriche*

2.1 Postavení v systému cévnatých rostlin

(dle Angiosperm Phylogeny Group 2003, Albach et al. 2005)

Oddělení: Magnoliophyta

Třída: Rosopsida

Řád: Lamiales

Čeleď: Plantaginaceae

Podčeleď: Callitricheae

Rod: *Callitriche*

Rod *Callitriche* má v důsledku adaptace na vodní prostředí velmi redukované květní struktury, což před nástupem molekulárních technik činilo zařazení do systému velmi obtížným. Tradičně byl proto vyčleňován do samostatné monogenerické čeledi Callitrichaceae řazené do příbuzenství nejrůznějších čeledí a řádů - Euphorbiales (Baillon 1858, Pax 1896), Caryophyllaceae (Clarke 1859), Haloragaceae (např. Hegelmaier 1864, Hutchinson 1959). Jørgensen (1923) ve své anatomické studii odhalil rozdíly v anatomii vajíček *Callitriche* a *Myriophyllum* (Haloragaceae) a poukázal na příbuzenství Callitrichaceae s Verbenaceae a Lamiaceae. Posléze byly v rostlinách nalezeny iridoidy (Hegnauer 1966), což dále potvrdilo umístění *Callitriche* v tehdejší řád Scrophulariales (sensu Dahlgren), se kterým ho též pojí podobná souplodí (Dahlgren 1980). Cronquist (1981) dokonce navrhnul samostatný řád Callitrichales (incl. Callitrichaceae, Hippuridaceae, Hydrostachyaceae), který přiřadil do příbuzenství Scrophulariales a Lamiales.

S nástupem molekulárních technik byla zjištěna příbuznost *Callitriche* s rodem *Antirrhinum* a *Digitalis* a jeho pozice v nově definovaném řádu Lamiales (Olmstead et al. 1992). Jako sesterská skupina ke *Callitriche* se potvrdila dříve uvažovaná *Hippuris* (Reeves & Olmstead 1998). Následkem rozpadu zavedené čeledi Scrophulariaceae (Olmstead & Reeves 1995) byl rod *Callitriche* zařazen do nově definované, morfologicky takřka nevymezitelné čeledi Plantaginaceae, kde spolu s *Hippuris* tvoří podčeleď Callitricheae (Albach et al. 2005).

2.2 Stručná morfologická charakteristika rodu

(dle Husák 2000, Miller 2001, s úpravami autora)

***Callitriche* L., Sp. Pl. 2: 969 (1753)**

(*Callitriche* (řec.): *callos thrix* = krásné vlasy – tzn. asi pro pěkný vzhled dlouhých lodyh)

Vodní nebo na vlhkém substrátu rostoucí, zcela ponořené, obojživelné nebo terestrické rostliny, jednoleté nebo víceleté, jednodomé (výjimka – dvoudomý novozélandský druh *C. petriei* subsp. *petriei* –

Mason 1959). Lodyhy nit'ovité, zpravidla větvené, kořenující v nodech u terestrických rostlin nebo na bázi u rostlin vodních, lysé nebo častěji s několikabuněčnými žláznatými chlupy. Ve vodním prostředí lodyhy prodloužené, u terestrických rostlin zkrácené, plazivé nebo vystoupavé. Listy vstřícné, bez palistů, jednoduché, celokrajné, krátce řapíkaté až přisedlé nebo na bázi navzájem srostlé. U obojživelných druhů listy dvojího typu: širší, ± kopist'ovité listy na vrcholu lodyhy utvářející plovoucí listové růžice a užší, ± čárkovité, na vrcholu různě hluboce vykrojené ponořené listy. Květy úžlabní, jednopohlavné, redukované, bez květních obalů, většinou se dvěma poloměsíčitými blanitými listenci, jednotlivé nebo méně často ve stejném paždí listu po dvou, submerzní nebo nad hladinou. Samčí květy s 1 tyčinkou, mladý prašník čtyřpouzdrý, později prašná pouzdra splývají, prašník se otevírá zboku podélnými štěrbinami. Pylová zrna trojjaderná, kulovitá nebo vzácně elipsoidní, bez apertur nebo s aperturám podobnými póry, někdy s chybějící nebo redukovanou exinou. Samičí květy přisedlé nebo na krátkém gynoforu, s dvoupouzdrým semeníkem se 2 apikálními, vzprímenými nebo nazpět ohnutými nitkovitými čnělkami. Blizny prodloužené, často papilnaté. V každém pouzdru semeníku 2 jednoobalná, visutá, anatropní vajíčka. Po opylení se semeník druhotnými přehrádkami dělí na 4 části. Plody (tvrdky) přisedlé nebo stopkaté, vzácně geokarpické, ze stran smáčknuté, v obrysu okrouhlé, eliptické nebo obejčité, poltící se ve 4 jednosemenná merikarpia. Vnější hrany merikarpií často kýlnaté nebo křídlaté. Semena fazolovitá nebo ledvinovitá, s celulárním endospermem.

2.3 Ekologie a růstové formy

Hvězdoše rostou ve sladkých nebo brakických, stojatých i tekoucích vodách, velmi často s kolísajícím vodním sloupcem, nebo terestricky na vlhkém substrátu. Můžeme rozlišit druhy obligátně submerzní, obligátně terestrické a obojživelné. Rostliny tvoří v závislosti na stavu vodního sloupce různé, morfologicky velmi odlišné formy, spojené celou škálou přechodů. Na vlhkém obnaženém substrátu vyrůstají terestrické formy se zkrácenými lodyhami. Ve vodním prostředí tvoří rostliny plovoucí listové růžice nebo jsou zcela submerzní, bez růžic. Obojživelné druhy až na jedinou výjimku dovedou tvořit plovoucí růžice, u některých druhů se nevyskytuje buď terestrická nebo submerzní forma.

Zástupci rodu *Callitriche* dokážou rychle měnit svůj vzhled v reakci na změnu vnějších podmínek. Jones (1955) při přesazovacích experimentech s druhem *C. intermedia* (= *C. hamulata*) přemísťoval rostliny s úzce čárkovitými listy z tekoucí vody do vody stojaté. Vejčité listy plovoucích růžic se začaly tvořit již 4 dny po přesazení.

2.4 Vnitřní členění a evoluční hypotéza rodu

Hegelmaier (1864) rozdělil rod na dvě sekce - sect. *Eucallitriche* a sect. *Pseudocallitriche*.

Sect. Eucallitriche: rostliny vodní nebo obojživelné, několikabuněčné štítnaté chlupy na listech a lodyhách a málobuněčné šupinovité chlupy v úžlabích listů, blanité květní listence přítomny, merikarpia přisedlá; sekce zahrnuje většinu druhů rodu

Sect. Pseudocallitriche: rostliny úplně ponořené, chlupy pouze mnohobuněčné šupinovité v úžlabích listů, květy bez listenců, merikarpia oddělena hlubokou rýhou; sekce zahrnuje druhy *C. hermaphroditica* a *C. truncata*, později byl popsány ještě další druhy s těmito vlastnostmi – mediterránní *C. pulchra* (Schotsman 1967), ne vždy uznávaný americký *C. fassettii* (Schotsman 1966) a z bývalého SSSR dva taxonomicky problematické druhy *C. fimbriata* (dnes *C. truncata* subsp. *fimbriata*) a *C. transvolgensis* (Tzvelev 1975).

Fassett (1951) ve své americké monografii upravil a doplnil Hegelmaierovy sekce (sekcí Eucallitriche nazývá jako sect. Callitriche) a popsal třetí sekci Microcallitriche, kam zařadil americké obligátně terestrické druhy.

Sect. Microcallitriche: rostliny terestrické, štítnaté chlupy chybí nebo vzácné, květy bez listenců, plody širší než delší (např. *C. nuttallii*, *C. marginata*, *C. peploides*, *C. terrestris*, *C. deflexa*)

Někteří botanici (např. Mason 1959) měli problémy zařadit některé mimoamerické druhy podle Fassettovy klasifikace. Posléze byl Schotsmanovou (Schotsman 1961a) popsán z Portugalska druh *C. lusitanica*, který je přechodný mezi sekcemi Eucallitriche a Pseudocallitriche – listy a plody jsou bližší sekci Pseudocallitriche, neexistuje terestrická forma, druh je ovšem schopen vytvářet plovoucí růžice, jak je běžné u první sekce. Schotsmanová se ve své francouzské monografii (Schotsman 1967) rozhodla rozdělit rod na pět provizorních neformálních skupin podle habitu a základních chromozomových čísel. Toto členění později převzali Casper a Krausch (Casper & Krausch 1981).

Skupina I: $x=3$; rostliny obligátně submerzní bez plouvoucích růžic, opylení a oplození pod vodou, květy bez listenců (skupina je totožná s Hegelmaierovou sect. Pseudocallitriche)

Skupina II: $x=4$; rostliny submerzní a tvořící plovoucí růžice, ale chybí terestrické formy, opylení a oplození nad i pod vodou, květy bez listenců (*C. lusitanica* a příbuzné severoafrické druhy)

Skupina III: $x=5$; rostliny obojživelné, tvořící plovoucí růžice i terestrické formy, opylení a oplození nad vodou, květy s listenci (většina druhů rodu)

Skupina IV: $x=14,19$; rostliny obojživelné, tvořící plovoucí růžice i terestrické formy, opylení a oplození pod vodou nebo v gutační kapce, listence zpravidla záhy opadavé (*C. brutia*, *C. hamulata*)

Skupina V: $x=5$; rostliny obligátně terestrické, květy bez listenců (skupina totožná s Fassettovou sect. Microcallitriche)

Po nástupu molekulární systematiky byly publikovány dvě fylogenetické studie rodu *Callitriche*: v prvním případě (Philbrick & Jansen 1991) šlo o analýzu restrikčních fragmentů chloroplastové DNA u 9 severoamerických a 2 evropských druhů, *C. stagnalis* byl využit jako tzv. funkční outgroup. V druhé studii (Philbrick & Les 2001) bylo provedeno sekvenování chloroplastového *rbcL* genu u 20 amerických a evropských druhů, jako outgroup byl využit rod *Hippuris* (viz Příloha I).

Zejména druhá studie pomohla vyřešit některé otázky. Potvrdila se monofylie a bazální postavení sekce *Pseudocallitriche* (clade A), ke které byl nově přiřazen druh *C. lusitanica*. Zbytek rodu (clade B) se rozdělil do dvou skupin – clade C zahrnuje evropské druhy, clade D je až na kosmopolitní *C. verna* (= *C. palustris*) složen z amerických taxonů. Vztahy mezi americkými druhy nejsou příliš vyřešeny, evropský clade D má dobrou podporu, pouze vztah mezi *C. stagnalis*, *C. platycarpa* a mediterránním *C. cribrata* není dořešen. Není podporována Fassettova sect. *Microcallitriche* (clade C zahrnuje jak druhy z této sekce, tak ze sekce *Eucallitriche*). Autoři proto doporučují členit rod na dvě sekce ***Pseudocallitriche*** a ***Callitriche*** – v zásadě se tedy shodují s původní Hegelmaierovou klasifikací. K lepšímu dořešení vnitrorodových vztahů bude ještě potřeba zařadit druhy z ostatních částí světa.

Vodní krytosemenné rostliny jsou podle všeobecně uznávané hypotézy odvozeny od terestrických předků (např. Sculthorpe 1967, Cook 1996). Výsledky výše uvedených fylogenetických analýz naznačují, že obligátně terestrické druhy *Callitriche* mohly vzniknout zpětně z vodních předků, což dosud nebylo u krytosemenných rostlin zaznamenáno. Interpretace vzniku terestrického habitu u *Callitriche* je ovšem složitá, neboť i většina vodních zástupců rodu tvoří terestrické formy. Navíc bylo nedávno vyvráceno letité dogma, že druhy vývojově původní sekce *Pseudocallitriche* jsou obligátně submerzní, když byla ve Francii nalezena terestrická forma *C. truncata* subsp. *occidentalis* (Lansdown 1999). Evoluce růstového habitu u rodu *Callitriche* tak zůstává nevyřešena.

U *C. hermaphrodita* ze sekce *Pseudocallitriche* bylo prokázáno využití hydrogenuhlíčitanových iontů jako zdroje uhlíku ve fotosyntéze (Maberly & Madsen 2002). Naproti tomu u čtyř dosud zkoumaných druhů ze sekce *Callitriche* (*C. stagnalis*, *C. cophocarpa*, *C. hamulata*, *C. longipedunculata*) využívá fotosyntéza pouze volný CO₂ (Sand-Jensen 1983, Madsen 1991, Adamec 1997, Keeley 1999). Využití bikarbonátů je adaptací k submerznímu životu a mohlo by představovat další znak oddělující obě sekce.

3. Karyologie

3.1 Diverzita chromozomových čísel

Počet chromozomů je zatím znám u 28 druhů hvězdošů (Philbrick 1994). Základní chromozomové číslo u rodu *Callitriche* je $x=5$, existuje několik různých počtů chromozomů ($2n=6,8,10,20,28,38,40$).

Fylogenetická studie rodu využívající sekvenování *rbcL* genu (Philbrick & Les 2001) potvrdila několikanásobný vznik polyploidie v rodu (viz Příloha I). Tetraploidní druhy ($2n=20$) jsou známy zejména

z Ameriky, v Evropě se vyskytuje pouze *C. platycarpa* a kosmopolitní *C. palustris*, který je více příbuzný americkým druhům (Philbrick & Les 2001). Oktaploidie ($2n=40$) se vyskytuje u nemnoha druhů Ameriky a Oceánie.

Pro všechny druhy sekce Pseudocallitriche je charakteristický nižší počet chromozomů – $2n=6$ (*C. hermaphroditica*, *C. truncata*) a $2n=8$ (*C. pulchra*, *C. lusitanica*). Redukce počtu chromozomů se však vyskytuje i u zástupců sekce Callitriche (*C. cribrosa* $2n=8$). Většina autorů (např. Philbrick & Les 2001) se domnívá, že tyto cytotypy vznikly aneuploidní redukcí ze základního stavu $2n=10$.

Specifický případ spojující polyploidii i aneuploidii představují blízce příbuzné evropské druhy *C. brutia* ($2n=28$) a *C. hamulata* ($2n=38$). O možnostech vzniku těchto cytotypů je pojednáváno v kap. 5.3.2.1.

Miller (2001) uvádí, že u severoamerického taxonu *C. heterophylla* var. *heterophylla* byly zaznamenány tetraploidní ($2n=20$) i oktaploidní ($2n=40$) rostliny. Goldblatt (1981) uvádí různé cytotypy také u českých zástupců *C. cophocarpa* ($2n=10,12$) a *C. stagnalis* ($2n=10,18,20$), všichni novější autoři však u těchto druhů potvrzují pouze cytotyp $2n=10$. U *C. stagnalis* může v případě cytotypu $2n=20$ jít o záměnu s druhem *C. platycarpa*, který dříve nebyl rozlišován (např. Jørgensen 1923).

3.2 Karyotypy českých zástupců rodu

(dle Schotsman 1954, *C. hermaphroditica* a *C. cophocarpa* dle Schotsman 1967; obrázky viz Příloha III)

U všech našich zástupců rodu se vyskytují heterochromatické chromozomy.

***Callitriche hermaphroditica* L.:** $2n=6$. Karyotyp sestává ze 2 párů chromozomů se subterminální centromerou a 1 páru se submediální centromerou.

***Callitriche hamulata* Kütz. ex W.D.J.Koch:** $2n=38$. 17 párů chromozomů se subterminální centromerou, kratší ramena u některých z těchto chromozomů velmi malá. Jeden pár chromozomů se submediální centromerou, jeden (nejdelší) pár chromozomů vykazuje mediální centromeru, což je zatím jediný známý případ jejího výskytu v rámci rodu.

***Callitriche palustris* L.:** $2n=20$. Druh má z našich zástupců nejmenší chromozomy. Všechny chromozomy se subterminální centromerou, u nejmenšího páru je vzhledem k jeho malé velikosti těžké určit, zda se jedná o centromeru subterminální nebo submediální. Někdy přítomny 2 SAT-chromozomy, jindy chybí. Satelity velmi malé, spojené s krátkými rameny 2 homologních chromozomů.

Pozoruhodné je propojení některých chromozomů v metafázi niťovitými útvary. Tak jsou navzájem spojena nejčastěji kratší ramena, někdy i dlouhé rameno s krátkým. Počet spojených chromozomů 6-18, zpravidla tvoří dvě či více skupin. Spojení se neomezuje pouze na homologní chromozomy, je přítomné i u nehomologních. Tato propojení by mohla mít spojitost s tzv. vnitřní geitonogamií (viz kap. 4.1)

***Callitriche cophocarpa* Sendtn.:** $2n=10$. Údaj $2n=12$ (Schotsman 1958b) je zřejmě mylný a v dalších pracích autorky se již nevyskytuje. Všechny chromozomy mají subterminální centromeru. 2 páry dlouhých chromozomů a 1 pár krátkých s krátkými rameny objemnějšími, 2 páry dlouhých chromozomů s krátkými rameny malými.

***Callitriche stagnalis* Scop.:** $2n=10$. Schotsmanová (Schotsman 1961b) uvádí u druhu šest různých karyotypů. Které z těchto karyotypů se vyskytují v České republice, není známo.

Karyotyp I (Nizozemsko): Všechny chromozomy mají subterminální centromeru. Chromozomy 4 a 5 jsou kratší než zbylé chromozomy. Chromozom 3 je trochu kratší než chromozomy 1 a 2. Na páru chromozomů č. 2 se může vyskytovat 0,1 nebo 2 SAT-chromozomy. Někdy se vyskytují rostliny s 0, 1 či 2 SAT-chromozomy společně, jindy je na lokalitě přítomen jen jeden typ.

Satelity malé, téměř kulovité, na delším ramenu chromozomů. V profázi sestává satelit ze dvou částí spojených nitkovitým, uprostřed trochu ztlustlým spojením. Od chromozomu je oddálen na vzdálenost cca jako délka samotného chromozomu, je s ním spojen velmi tenkým nitovitým spojením. Později části satelitu splývají a spojení mezi satelitem a chromozomem se zkracuje. V metafázi už je satelit v těsné blízkosti chromozomu.

Karyotyp II (Portugalsko): Karyotyp je podobný předešlému, ale chromozom 3 je téměř tak dlouhý jako chromozom 2 a kratší než chromozom 1, chromozom 5 je trochu delší než chromozom 4. I zde mohou být přítomny satelity na druhém páru chromozomů.

Karyotyp III (Wales, Anglesey): Všechny chromozomy jsou poněkud delší než u předešlých karyotypů. Chromozom 3 je trochu kratší než chromozom 1, ale delší než chromozom 2. U druhého páru chromozomů jsou přítomny satelity.

Karyotyp IV (střední Francie): Chromozom 2 je nejdelší, chromozom 5 nejkratší. Pár chromozomů 5 nese satelit.

Karyotyp V (Regensburg, Vogézy, SV Švýcarsko): První pár chromozomů je velmi dlouhý, s téměř mediální centromerou. Chromozom 5 s centromerou submediální, ostatní s centromerou subterminální. U švýcarských rostlin je u kratšího z chromozomů se subterminální centromerou přítomen satelit.

Karyotyp VI (Rusko): Karyotyp popsán Sokolovskou (Sokolovskaja 1932). Všechny chromozomy se subterminální centromerou.

***Callitriche platycarpa* Kütz. in Reichenb.:** $2n=20$. Všechny chromozomy se subterminální centromerou. 4 páry chromozomů dlouhé s objemnějším krátkým ramenem, z nich první dva poněkud delší. 2 páry chromozomů malé s objemnějším kratším ramenem, 4 páry krátké s kratším ramenem malým, z toho 3 páry velké a 1 malý. Mohou být přítomny 0,1 nebo 2 SAT-chromozomy. Pokud 2, jsou obvykle na homologních chromozomech, ale byly pozorovány i na chromozomech nestejně dlouhých. Satelity malé, ± kulovité, na dlouhém ramenu. Stejně jako u *C. stagnalis* se na jedné lokalitě může vyskytovat jen jeden nebo více počtů SAT-chromozomů.

3.3 Velikost DNA

Dosud existuje jediná studie zabývající se velikostí jaderné DNA u rodu *Callitriche* (Pijnacker & Schotsman 1988). Velikost genomu byla měřena pomocí mikroskopického fotometru u 11 evropských taxonů. Výsledky jsou shrnuty v tab. 1. Vzhledem ke stáří zmiňované práce je ovšem třeba brát získané hodnoty s rezervou. Nynější moje měření pomocí průtokového cytometru vykazují poněkud jiné hodnoty.

Tab. 1 – Obsah DNA u evropských zástupců *Callitriche* (dle Pijnacker & Schotsman 1988). Druhy vyskytující se v ČR jsou označeny tučně.

Druh	2C obsah jaderné DNA (pg)	Počet chromozomů (2n)	Množství DNA /chromozom (pg)
<i>C. truncata</i> subsp. <i>occidentalis</i>	2,61 ± 0,13	6	0,44
<i>C. lusitanica</i>	1,82 ± 0,11	8	0,23
<i>C. stagnalis</i>	2,80 ± 0,15	10	0,28
<i>C. cophocarpa</i>	2,84 ± 0,18	10	0,28
<i>C. regis-jubae</i>	2,88 ± 0,15	10	0,29
<i>C. obtusangula</i>	3,65 ± 0,21 (Cher)	10	0,36
	3,66 ± 0,19 (z kultury)		0,37
Hybrid <i>C. platycarpa</i> × <i>C. cophocarpa</i>	4,14 ± 0,19	15	0,28
<i>C. palustris</i>	3,38 ± 0,16	20	0,17
<i>C. platycarpa</i>	5,52 ± 0,21 (Cher)	20	0,28
	5,55 ± 0,18 (Jura)		0,28
<i>C. brutia</i>	5,46 ± 0,20	28	0,20
<i>C. hamulata</i>	8,30 ± 0,30	38	0,22

U tří ze čtyř diploidních druhů (*C. stagnalis*, *C. cophocarpa*, *C. regis-jubae*) je obsah DNA cca 2,8 pg (průměrně 2,84), autoři studie tedy tuto velikost uvažují jako ancestrální. Pouze *C. obtusangula* má odlišný, o 28,5 % vyšší obsah DNA. Zdá se, že tento druh je od ostatních evropských diploidů významně fylogeneticky oddělen, dosud však nebyl zahrnut do žádné fylogenetické analýzy.

Ze zbylých druhů si udržel stejný obsah DNA na 1 chromozom tetraploidní *C. platycarpa* a triploidní hybrid *C. platycarpa* × *C. cophocarpa*. Naopak tetraploidní *C. palustris* vykazuje výraznou ztrátu obsahu DNA (40,9 %). Dle analýzy genu *rbcl* (Philbrick & Les 2001) není tento kosmopolitní druh příbuzný s ostatními evropskými zástupci rodu, od kterých se liší i v dalších aspektech, např. způsobem opylování.

Taxony ze sekce Pseudocallitriche s aneuploidní redukcí počtu chromozomů (*C. truncata* subsp. *occidentalis* 2n=6, *C. lusitanica* 2n=8) vykazují taktéž ztrátu obsahu DNA (8,2 resp. 36,2 %). Evoluce směrem k menšímu počtu chromozomů tedy nebyla doprovázena úměrným úbytkem obsahu DNA. Podle

autorů studie proběhla ztráta chromozomů buď robertsonovskou fúzí nebo neoddělením multivalentů v meióze. U *C. lusitanica* zřejmě následovala ztráta velkého množství jiné postradatelné DNA.

I druhy *C. brutia* ($2n=28$) a *C. hamulata* ($2n=38$) mají snížený obsah DNA (ztráta 36 resp. 27 %). O možném vzniku těchto taxonů je podrobněji pojednáno v kap. 5.3.2.1.

Druhy *C. lusitanica*, *C. palustris* a *C. brutia*, vykazující největší úbytek, jsou krátkověké a mají malou generační dobu. Nízký obsah DNA by tedy mohl být adaptací na rychlý životní cyklus druhu.

4. Reprodukční biologie

4.1 Diverzita opylovacích systémů

V rodu *Callitriche* se vyskytuje pozoruhodná škála různých opylovacích a reprodukčních mechanismů, což kontrastuje s obvykle dosti podobnou morfologií jednotlivých druhů.

U hvězdošů se uplatňuje anemofilie, epihydrofilie (přenos pylu na hladině) i hypohydrofilie (přenos pylu ve vodě pod hladinou). Hypohydrofilie je u dvouděložných rostlin velmi vzácná, dále se vyskytuje jen u rodu *Ceratophyllum*, jehož taxonomické zařazení je navíc stále nejasné. *Callitriche* je pak vůbec jediným známým rodem u krytosemenných rostlin, kde je dokumentována zároveň anemogamie i hypohydrofilie (Philbrick & Les 2000). Některým druhům je připisován více než jeden opylovací systém (Schotsman 1982, Philbrick & Anderson 1992). Všechny tři opylovací systémy u *Callitriche* sdílejí takřka uniformní květní struktury, což je v rozporu s názorem, že evoluce hypohydrofilie je spjata s odpovídající strukturální modifikací květů (Sculthorpe 1967, Philbrick 1988). Rod *Callitriche* tak může představovat zajímavý modelový systém pro studium evoluce hydrofilie (Philbrick & Anderson 1992).

Opylení je zprostředkováno zpravidla fyzikálními činiteli (voda, vítr). Entomofilie nebyla nikdy zaznamenána a vzhledem k redukci květních struktur je nepravděpodobná (Miller 2001).

Napříč rodem existuje silná tendence ke geitonogamii, která zřejmě zcela převažuje nad outbreedingem (Schotsman 1982, Philbrick & Anderson 1992, Martinsson 1996). Outbreeding se může příležitostně vyskytovat také, jeho odhalení klasickými metodami je však z důvodu minuciéznosti květů téměř nemožné. U obligátně submerzního druhu *C. hermaphroditica* ze sekce Pseudocallitriche byl outcrossing prokázán pomocí metody RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) (Philbrick 1993). U druhů této hypohydrofilní sekce je zřejmě outcrossing poměrně běžný, u anemofilních a epihydrofilních druhů zatím mimo vzácný vznik hybridů prokázán nebyl. Paradoxní je, že přes preferenci geitonogamie se u hvězdošů uplatňuje částečná protogynie (Philbrick & Anderson 1992) a někdy i prostorové oddělení samčích a samičích květů na rostlině (viz kap. 4.2).

Schotsmanová (Schotsman 1982) rozlišuje dva typy opylování: „**Contacters**“ (např. *C. hamulata*, *C. brutia*, *C. regis-jubae*), kde je přenos pylu zprostředkovaný kontaktem mezi prašníkem a bliznou, a „**Non-contacters**“, kde kontakt mezi samčím a samičím květem chybí. Kontakt může být zprostředkován různými

způsoby: ohybem tyčinky k sousední blizně, ohybem jedné nebo obou blizen k sousední tyčince nebo dokonce k tyčince v sousedním listovém úžlabí. „Contacters“ jsou obligátně geitonogamní druhy, mají menší prašníky s menším množstvím pylu a větší procento dobře vyvinutých merikarpíí. U *C. hamulata*, jehož vodní formy mají všechny květy ponořené, umožňuje tento způsob úspěšné opylení i v rychle tekoucí vodě.

U kosmopolitního *Callitriche palustris* a dalších šesti amerických druhů hvězdošů se vyvinul unikátní způsob samoopylení – tzv. **vnitřní geitonogamie** (internal geitonogamy) (Philbrick 1984, Philbrick & Bernadello 1992). V tomto případě klíčí pylová láčka už v prašníku a prorůstá nitkou tyčinky a vegetativními pletivy až do semeníku v protilehlém paždí listu nebo v sousedním nodu. Do semeníku prorůstá láčka od báze. Květy bývají obvykle velmi redukováné, prašník se neotevírá a tvoří velmi málo pylu, zpravidla jen několik zrn. Tento způsob, vlastně jakási obdoba kleistogamie u jednopohlavných bezobalných květů, byl dosud pozorován pouze u rodu *Callitriche*. Podobný mechanismus byl pozorován u tří rodů čeledi Malphiaceae, kde jsou ovšem květy oboupohlavné a prorůstání láčky probíhá v rámci jediného květu. Vnitřní geitonogamie umožňuje překonávat velké fluktuace prostředí a zajistit vysoce úspěšnou tvorbu plodů v terestrických podmínkách i pod vodou.

Tak jako u jiných vodních rostlin je u hvězdošů obecné vegetativní rozmnožování pomocí úlomků lodyh.

Genetické variabilitě a klonalitě u *Callitriche* byla dosud věnována minimální pozornost. Zejména v tekoucích vodách je pravděpodobná vysoká klonalita rostlin. Zatím jediná studie zkoumající tyto aspekty (Triest & Mannaert 2006) u *C. obtusangula* v horních tocích 16 belgických řek pomocí metody RAPD prokázala vysoký stupeň klonality v jednotlivých řekách i napříč povodími, zahrnuje však pouze jeden druh a malé území.

4.2 Postavení květů

S výjimkou dvoudomého taxonu *C. petriei* subsp. *petriei* jsou všechny druhy *Callitriche* jednodomé, s malými bezobalnými květy v úžlabí dvou protilehlých vstřícných listů. U většiny druhů květy vykvétají odshora. U forem s plovoucími listovými růžicemi se květy zpravidla vytváří v paždí listů růžic a jejich fertilní části jsou vynořeny nad hladinu. Po vypylení a oplodnění samičího květu se tyčinky a blizny stáčí dolů pod hladinu, lodyha se dále prodlužuje a plody se vyvíjejí zcela ponořené. Jiná situace nastává např. u *C. hamulata*, kde se květy vytváří odspodu a jsou vždy ponořené, přestože plovoucí růžice jsou vytvořeny.

Květy se nejčastěji vyskytují jednotlivě v obou paždích protilehlých listů, někdy může v jedné půlce uzliny květ chybět nebo mohou květy vyrůstat v úžlabí listu po dvou. Tento květní pattern je mnohdy druhově specifický a často se výrazně liší nejen mezi druhy samotnými, ale i mezi habituálními formami jednoho druhu. Tuto problematiku zkoumala K. Martinssonová (Martinsson 1996) na švédských druzích *Callitriche*, které se všechny vyskytují i v České republice. Výsledky shrnuje tab. 2. Je patrné, že všechny naše druhy mají unikátní květní pattern, který se u některých druhů může velice výrazně lišit i mezi jednotlivými růstovými formami (např. *C. palustris*).

Tab. 2 – Postavení květů v listových uzlinách u švédských (a českých) zástupců *Callitriche* (dle Martinsson 1996)

		Kombinace květů v paždí listového páru (v %; T - tyčinka, P - pestík)							
Druh	Růstová forma	T	P	T T	PIP	T P	PT P	PP TP	PT PP
<i>C. hermaphroditica</i>	submerzní	2,1	2,7	20,7	40	34,9	-	-	-
<i>C. hamulata</i>	submerzní	1,2	C	12,8	1,2	84,8	-	-	-
	plov. růžice	3	-	12	0,6	84,3	-	-	-
	terestrická	5,1	3,1	11,8	-	80	-	-	-
<i>C. cophocarpa</i>	plov. růžice	7,7	13,4	37,5	40,7	0,8	-	-	-
	terestrická	20,2	26,5	31,1	20,4	1,7	-	-	-
<i>C. platycarpa</i>	plov. růžice	11,2	7,9	22,9	27,3	30,6	-	-	-
	terestrická	5,6	29,1	9,9	30,4	25,1	-	-	-
<i>C. stagnalis</i>	plov. růžice	2	-	2	-	71,8	24,1	-	-
	terestrická	1,1	0,6	1,1	1,7	74,4	21	-	-
<i>C. palustris</i>	submerzní	-	-	-	-	73,2	26,8	-	-
	plov. růžice	-	-	-	-	8,1	81	3,3	7,6
	terestrická	-	-	-	-	44,6	55,4	-	-

Vzácně se objevuje také prostorové oddělení samčích a samičích květů na rostlině. U marockého *C. mathezii* jsou samčí a samičí květy samostatně na různých růžicích (Schotsman 1976). U evropského *C. cophocarpa* se vyskytují samčí květy pouze na hlavní lodyze a samičí květy na lodyhách postranních (Martinsson 1991a). Takový květní pattern by naznačoval tendenci k outcrossingu, ten se však zatím u druhu nepodařilo prokázat (Jäggi & Cook 1998).

4.3 Struktura pylu

(dle Martinsson 1993, Cooper et al. 2000)

Pylová zrna hvězdošů jsou malá, zpravidla kulovitá, bez dobře vyvinutých apertur, někdy s jejich náznaky – leptomaty. Pyl většiny druhů je aeriálního typu, s dobře vyvinutou, skulpturovanou exinou, u terestrických druhů poněkud silnější než u obojživelných. U obligátně submerzních zástupců sekce *Pseudocallitriche* exina chybí v důsledku adaptace k hypohydrogamii (zatím zkoumáno u *C. hermaphroditica* a *C. truncata*). Exina je redukována i u taxonů sekce *Callitriche* s ponořenými květy u vodních forem: U *C. brutia* a *C. lusitanica* exina chybí úplně, u *C. hamulata* je rudimentární. Z kladogramu (viz Příloha I) je patrné, že redukce exiny se v evoluci rodu vyvinula nejméně dvakrát. Žádná ze studií morfologie pylu zatím nezkoumala, zda se pyl terestrických forem *C. brutia* a *C. hamulata* s aeriálními květy liší od forem vodních s květy submerzními.

Pylová zrna se šíří jako monády. U ponořených květů *C. hermaphroditica* a *C. hamulata* bylo zjištěno předčasné klíčení pylu. Ten se pak šíří jako spletená masa pylových láček (Schotsman 1954, Philbrick & Anderson 1992).

Prašníky obligátně geitonogamních druhů obsahují zpravidla menší počet pylových zrn než druhy s možným výskytem outcrossingu (Schotsman 1982, Martinsson 1996). Extrémně málo pylu produkují redukované květy druhů s vnitřní geitonogamií.

4.4 Hybridizace

Vzhledem k převažující geitonogamii a reprodukčním bariérám mezi některými druhy je hybridizace v rodu *Callitriche* patrně vzácným jevem. Na území České republiky nebyl dosud žádný hybrid *Callitriche* nalezen. Hybridi však mohou být přehlíženi vzhledem k absenci plodů, morfologické variabilitě a často stejnému chromozomovému počtu rodičovských druhů. Hybridi jednoletých druhů nemusí být vzhledem k svému krátkému životu vůbec zachyceni.

Nejvíce je známo o triploidním ($2n=15$) hybridu *C. cophocarpa* × *C. platycarpa* (*C.* × *vogens* Martinsson). Poprvé ho zmiňuje Jørgensen z Dánska (Jørgensen 1923), dále Savidge rovněž z Dánska (Savidge 1959), Schotsmanová z Francie a Švýcarska (Schotsman 1961c, 1967, 1981) a Dersch z Německa (Dersch 1974). Nejpodrobněji se mu věnovala Martinssonová, která detailně popsala rostliny z jižního Švédska (Martinsson 1985, 1991a).

Tvar listů je intermediární mezi *C. cophocarpa* a *C. platycarpa*. Samčí květy se vyskytují na hlavní lodyze a samičí na postranních jako u *C. cophocarpa*. Tyčinka je obvykle redukována na malý prašník přímo v úžlabí listu, nitka chybí. Fertilita pylu je mizivá. Samičí květy jsou vzácnější, často chybí. Plody se nikdy nevyvíjejí.

Karyotyp se zdá být složen z 10 chromozomů pocházejících od *C. platycarpa* a 5 chromozomů od *C. cophocarpa* (Schotsman 1967). Obsahuje 11 dlouhých chromozomů, z toho 6 s krátkým ramenem objemnějším a 5 s krátkým ramenem malým, 3 chromozomy malé s většími krátkými rameny, poslední chromozom podobný předešlým třem, ale s krátkým ramenem větším. Satelity 0-2, na různých chromozomech.

Vzhledem k tomu, že oba rodičovské druhy jsou vytrvalé, je vytrvalý i hybrid. Vyskytuje se nejčastěji v pomalu tekoucích větších tocích, kde mu nehrozí vymrznutí a může se vegetativně šířit. Často se na lokalitách vyskytuje bez rodičovských druhů (např. *Callitriche cophocarpa* v jižním Švédsku zřejmě vyhynul).

Martinssonová (1991a) dále z jižního Švédska uvádí hybrida *C. hamulata* × *C. platycarpa* ($2n=29$), který se objevil jen krátkodobě na společné lokalitě rodičovských druhů, domnělého hybrida *C. platycarpa* × *C. stagnalis*, který vyhynul dřív, než u něj mohly být spočítány chromozomy, a domnělého sekundárního hybrida odvozeného od triploida ($2n=20$). Bližší údaje o těchto taxonech nejsou známy.

5. Taxonomická charakteristika českých zástupců rodu *Callitriche*

5.1 Nomenklatura

Nomenklaturu rodu často doprovází zmatky a nejednoznačnost. Na základě vegetativních znaků a růstových forem bylo v minulosti popsáno velké množství druhů, poddruhů, variet a forem, jenž byly posléze shledány jako neobhajitelné (např. Kützing 1831). Bylo učiněno jen málo pokusů vyjasnit taxonomickou náplň většiny jmen, v důsledku čehož jsou stále některá synonyma používána jako správná jména pro jeden a tentýž taxon (např. *C. palustris* a *C. verna*). Nomenklatorická problematika našich druhů je pojednána u popisu jednotlivých taxonů (kap. 5.3).

5.2 Nejdůležitější determinační znaky

Určování hvězdošů je pro laiky v mnoha případech obtížné. Ve vegetativních částech jsou rostliny zpravidla velice variabilní a znaky se navzájem překrývají. Je tedy často nemožné popsat vegetativní znaky v určovacích klíčích, přestože při určité zkušenosti jsou velmi často použitelné pro spolehlivou determinaci i za nepřítomnosti generativních orgánů. Zejména terestrické formy jsou si ve vegetativních částech velice podobné, naštěstí jsou zpravidla dobře plodné.

Květy a plody jsou obvykle málo proměnlivé. Pro jejich malé rozměry je však nutností kvalitní lupa, nejlépe se studují pod lupou binokulární.

Pro výše uvedené skutečnosti bývají druhy velmi často špatně určovány nebo označovány jen jako *Callitriche* sp. Mnozí autoři označují položky jako *C. palustris* agg., což není příliš vhodný způsob označení, neboť *C. palustris* zřejmě není ostatním našim druhům příliš příbuzný (viz kap. 2.4).

Druhy rodu *Callitriche* jsou někdy dosti podobné jiným domácím rodům vodních rostlin, zejména *Elatine*, *Peplis* a *Montia*, což vede k častým záměnám.

Rod *Callitriche* v českých zemích dosud nikdo podrobněji nestudoval, patří mezi rostliny často přehlížené. K tomu přispívá i nepřilíš kvalitní zpracování rodu v některých tuzemských botanických publikacích [chybný popis 4 z 5 druhů v Dostálově Květeně ČSR a klíči (Dostál 1949, 1958), málo výstižné obrázky v Květeně ČR (Husák 2000)]. Znalosti o rozšíření jednotlivých druhů na českém území jsou v mnohých případech mezerovité a neúplné.

Nejdůležitější znaky pro rozlišení jednotlivých druhů jsou:

- **Plody:** Nejdůležitější určovací znak; důležitá je zejména jejich velikost, tvar, šířka křídel na hranách merikarpíí, postavení zbytků čnělek, barva. Liší se též hloubka rýh mezi merikarpíi, vzájemné postavení merikarpíí v plodu. Anatomie buněk plodu, zejména jeho kýlnatých či křídlatých lemů, nebylo zatím významněji užito (pouze okrajově Schotsman 1967, Martinsson 1991 při studiu *C. hermaphroditica* ve Švédsku). Husák (2000) uvádí, že druhově specifická barvení těchto buněk (např. fluoroglucinem) se ukazují jako nadějná.

Nejvhodnější pro determinaci jsou plody zralé, na nichž je dobře patrná šířka křídlatého okraje plodu. Někdy lze ale určovat i za pomoci plodů nezralých, zejména u *C. palustris* díky jejich charakteristickému tvaru.

V naší literatuře se nezdá uvádět, že hvězdoše jsou často sterilní a plodí jen vzácně. Během svých dosavadních terénních prací jsem častěji sterilitu zaznamenal pouze u *C. cophocarpa* (zejména v tekoucí vodě), druhy *C. stagnalis*, *C. palustris* a *C. hamulata* jsou obvykle bohatě plodné. Se zbylými druhy dosud nemám dostatek zkušeností, nicméně *C. hermaphroditica* je obvykle v literatuře uváděn jako bohatě plodný, naopak u *C. platycarpa* zmiňuje literatura častou sterilitu, taktéž hlavně v tekoucích vodách (Schotsman 1954, Savidge 1967).

- **Plovoucí listové růžice:** Podle tvaru, velikosti a počtu listů růžic lze často druhy dobře určovat (zejména *C. stagnalis*); nicméně zejména *C. cophocarpa* a *C. palustris* jsou v tvaru růžic polymorfni a určování tak vyžaduje hlubší terénní zkušenosti. Růžice musí být dobře vyvinuté, v mládí mívají listy růžic jiný (zpravidla čárkovitější) vzhled.
- **Ponořené listy:** Jsou variabilnější a obvykle užší než listy plovoucích růžic, mnohdy však dokáží velmi usnadnit determinaci neplodných jedinců, pokud jsou plovoucí růžice netypické. Důležitý je kromě šířky a délky také tvar špičky listu (výtečný determinační znak u *C. hamulata*).
- **Květy:** Druhově specifická je zde řada znaků – např. zda jsou květy ponořené/vynořené, přítomnost/nepřítomnost listenců, postavení čnělek, barva, tvar, velikost a struktura pylu. Mnoho z těchto znaků však může být zavádějící – tyčinky se po vypolení prodlužují, listence a čnělky některých druhů jsou záhy opadavé.

Jednotlivé taxony se liší také v rozmístění samčích a samičích květů v uzlinách a na větvích, a to i v rámci různých růstových forem jednoho druhu – podrobněji viz kap. 4.2.

- **Žláznaté chlupy:** U většiny druhů hvězdošů se vyskytují chlupy dvojího druhu (podle Miller 2001):
 - a) štítnaté chlupy na listech a lodyhách; sestávají z jedné až několika buněk stopky a skupiny klínovitých buněk tvořících hlavičku. Při pohledu z boku mají vějířovitý vzhled, při pohledu shora hvězdovitý.
 - b) šupinové chlupy v úžlabích listů; tvoří je několik řad buněk vycházejících z buňky stopkyPočet a tvar buněk chlupů je druhově specifický a poskytuje dobrou možnost determinace při hlubším studiu těchto rostlin. Chlupy lze zkoumat pod binokulární lupou při cca 150násobném zvětšení (Husák 2000).
- **Počet chromozomů, velikost DNA:** U našich druhů se vyskytují čtyři různé chromozomové počty a tři různá základní chromozomová čísla – podrobněji viz kap. 3.2.
- **Ekologie:** Přestože se naše druhy (s výjimkou *C. hermaphroditica*) vyznačují poměrně širokou ekologickou amplitudou, ekologická optima jednotlivých druhů jsou odlišná. Charakter stanoviště tak může při určitých terénních zkušenostech velice usnadnit determinaci druhů.

Vzhledem k různým ekologickým optimům se mezi taxony může lišit frekvence výskytu jednotlivých růstových forem. Tomu se věnovala Martinssonová (Martinsson 1996) při studiu

herbářových položek švédských druhů *Callitriche* (jsou totožné s českými). Výsledky shrnuje tab. 3 (je ovšem možné, že sběr různých forem botaniky je nenáhodný a tudíž výsledky nepřesné):

Tab. 3 – Poměr růstových forem u herbářových položek švédských zástupců *Callitriche* (dle Martinsson 1996)

Druh	Počet zkoumaných položek	Terestrická forma (%)	Forma s plovoucími růžicemi (%)	Submerzní forma (%)
<i>C. hermaphroditica</i>	397	-	-	100
<i>C. hamulata</i>	566	10,6	36,6	52,8
<i>C. cophocarpa</i>	942	16,1	84	-
<i>C. platycarpa</i>	125	32,8	67,2	-
<i>C. stagnalis</i>	714	45,1	54,9	-
<i>C. palustris</i>	719	49,9	36,6	13,5

5.3 Charakteristika jednotlivých druhů

Z České republiky je udáváno celkem 6 druhů hvězdošů (Husák 2000, Kaplan 2002).

Morfologická charakteristika a ekologie druhů je převzata dle Schotsmanové (Schotsman 1954, 1958a, 1967) a Husáka (Husák 2000), pokud není uvedeno jinak, a doplněna dle vlastních terénních zkušeností. Způsoby reprodukce podle Martinssonové (Martinsson 1996). Rozšíření jednotlivých taxonů převzato dle Husáka (Husák 2000). Synonyma a nomenklatorická problematika dle Lansdowna (Lansdown 2006a). Obrázky (viz Příloha II) převzaty z Schotsmanové (Schotsman 1967).

Vzhledem k proměnlivosti vegetativních částí neuvádím u nich příliš často hodnoty kvantitativních znaků, neboť většinou nejsou použitelné a mnohdy by byly i zavádějící.

5.3.1 *Callitriche hermaphroditica* L. – hvězdoš podzimní

Callitriche hermaphroditica L., *Centuria I Plant*: 31 (1755)

Synonyma: *C. palustris* var. *bifida* L. *Sp. Pl.* 2: 969 (1753). - *C. autumnalis* L., *Fl. Suecica ed. 2*: 2 (1755). - *C. angustifolia* Gilib. *Exerc. Phyc.*: 421 (1792) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. sessilis* var. γ DC. in Lam. & DC., *Fl. Franc.*, éd. 3, 4: 414-415 (1805) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. virens* Goldb. *Spic. Fl. Mosq.* 5: 119 (1817). - *C. bifida* (L.) Morong, *Mem. Torrey Bot. Club* 5: 215 (1894). - *C. aquatica* subsp. *autumnalis* (L.) Bonnier *Fl. Comp. Fr.* 4: 35 (1921)

5.3.1.1 Taxonomická problematika druhu

Druh byl popsán Linném nejprve jako jedna ze tří variet *C. palustris*. O dva roky později Linné tyto variety zahrnul do nově popsaných druhů *C. androgyna* L. a *C. hermaphroditica* L. O dalších 8 měsíců opět

svévolně změnil názvosloví na *C. verna* L. a *C. autumnalis* L.: těchto jmen se pak už držel. Důsledkem tohoto nomenklatorického zmatku bylo dlouhé používání jména *C. autumnalis* L., jež převzal monograf rodu Hegelmaier (1864) a po něm i většina ostatních autorů (v českých zemích Dostál 1949, 1958). Jméno *C. hermaphroditica* začali znovu používat až monografové Fassett a Schotsmanová (Fassett 1951, Schotsman 1958a).

C. hermaphroditica je naším jediným zástupcem sect. *Pseudocallitriche*, představuje tak druh ekologicky i morfologicky dosti odlišný od všech našich ostatních hvězdošů.

5.3.1.2 Důležité determinační znaky

- $2n=6$
- Rostliny vždy ponořené, narozdíl od ostatních našich druhů nikdy netvoří plovoucí růžice ani terestrické formy
- Lodyhy do 60 cm dl.; listy velmi tenké, průsvitné, obvykle světle žlutavě až bronzově zelené, čárkovité a poměrně krátké, 6-15(-20) mm dl., s vrcholem utřatým až mělce vykrojeným, bez výrazných dvou krajních špiček
- Květy bez listenců; čnělky odstálé až nazpět ohnuté, brzy opadávající a na plodu již nepřítomné; tyčinka se po vypylení nezřetelně prodlužuje a též záhy opadává; pylová zrna kulovitá, s velmi redukovanou, téměř chybějící exinou a proto bezbarvá, obsahující velké vakuoly (Martinsson 1993) – adaptace ke kvetení pod vodou, která se vyskytuje též u *C. hamulata*
- Plody cca 1,5 mm v průměru (největší z našich hvězdošů), na hranách merikarpíí s výraznými křídly 0,1-0,5 mm širokými, tvořenými nejméně dvěma řadami buněk, zabírajícími $\pm \frac{1}{4}$ šířky plodu; stavba plodu poněkud odlišná od ostatních našich druhů: merikarpia spojena jen na břišní straně; perikarp více transparentní, takže přes něj poněkud prosvítá lignifikovaná síťnatá struktura vnitřního mezokarpu; mezokarp s malými mnohostěnnými lignifikovanými buňkami (ostatní druhy mají radiálně prodloužené buňky s více či méně lignifikovanými radiálními stěnami a spirálními ztluštěninami)
- Štítnaté chlupy na lodyhách a listech chybí, přítomny pouze šupinové chlupy v paždí listů

5.3.1.3 Variabilita, záměny

Ve vegetativních částech je *C. hermaphroditica* narozdíl od našich ostatních hvězdošů málo variabilní v důsledku striktní vazby na submerzní prostředí. Kusák (1989) uvádí tmavší (až černozelelou) barvu rostlin z Nového rybníka v Železných horách, což je zřejmě způsobeno zastíněním a zakalenou vodou.

Velká variabilita je přítomna u velikosti plodů. Už Hegelmaier (1867) oddělil velkoplodé formy jako *C. autumnalis* forma *macrocarpa*. Fassett (1951) uváděl z Ameriky také odlišné velikosti plodů, ale mylně se domníval, že jde jen o různá vývojová stadia plodů. Savidge (1958) udává z Britských ostrovů velkoplodou formu především ze Skotska a Irska, maloplodou z Anglie a Walesu. Schotsmanová (Schotsman 1958) uvádí

taktéž velkou variabilitu plodů v Evropě i v Americe, posléze popsala z Oregonu taxon *C. fassettii* (Schotsman 1966).

Nejpodrobněji se této problematice věnovala Martinssonová na rostlinách ze Skandinávie (Martinsson 1991b). Pomocí morfometrické analýzy plodů zde potvrdila morfologicky, fenologicky i geograficky oddělenou velkoplodou a maloplodou formu a též formu aberantní, bez lignifikace mezokarpu.

Na základě těchto i vlastních výsledků oddělil nedávno Lansdown velkoplodou formu jako *C. hermaphroditica* subsp. *macrocarpa* (Hegelm.) Lansdown. U subsp. *macrocarpa* uvádí velikost plodů v suchém stavu $(1,5-1,6-2,4 \times (1,6-1,7-2,8(-3))$ mm s křídlem $0,2-0,7(-0,8)$ mm širokým, zatímco u subsp. *hermaphroditica* plody $1,2-1,6 (-1,7) \times 1,2-1,7$ mm s křídlem $0,1-0,4$ mm. Postavení aberantní formy objevené Martinssonovou je nejasné (Lansdown 2006a).

Analýza izozymů britských druhů *Callitriche* (Demars & Gornall 2003) nevykázala žádné rozdíly mezi velkoplodou a maloplodou formou, izozymy však nejsou příliš variabilní marker.

Otázka, která z těchto forem se vyskytuje v České republice, zůstává zatím otevřená. Husák (2000) i Kaplan (2002) uvádí u plodů *C. hermaphroditica* spíše obecné hodnoty $(1,0-1,5-2,0(-3,0))$ resp. $1,4-2,2(-3,3)$ mm v průměru.

Schotsmanová uvádí druh jako pravděpodobně jednoletý (Schotsman 1967), naopak jiní autoři popisují druh jako vytrvalý (např. Martinsson 1996 na základě pěstování v kultuře). Ze severní Ameriky je uváděna jednoletá, subtilnější, málo větvená forma s exinou velmi redukovanou a forma vytrvalá, bohatě větvená a kořenující v uzlinách, s exinou zcela chybějící (Philbrick & Anderson 1992, Philbrick & Osborn 1994). Tyto formy dosud nikdo taxonomicky nezhodnotil.

Vzhledem k odlišnosti druhu od všech ostatních českých zástupců není velké riziko záměny s jinými druhy.

5.3.1.4 Způsob reprodukce

K opylení dochází u *C. hermaphroditica* výhradně pod vodou, na což je pyl přizpůsoben redukcí exiny. Pyl klíčí předčasně už v prašnicích, na bliznu pak dopadá masa spletených pylových láček.

U *C. hermaphroditica* byl jako zatím u jediného zástupce rodu prokázán outbreeding (Philbrick 1993). Možnosti cizosprášení napovídá i vysoká produkce pylu a nepravidelný květní pattern (Martinsson 1996). Navzdory tomu je geitonogamie zřejmě dosti častá, neboť čnělky samičích květů se obvykle stáčí dolů do blízkosti tyčinek v sousední uzlině (Philbrick & Anderson 1992).

Druh se velmi dobře rozmnožuje také vegetativně.

5.3.1.5 Ekologie

C. hermaphroditica je druh rostoucí výhradně v submerzní formě. Roste ve stojatých, někdy i mírně tekoucích vodách, sladkých nebo brakických. V některých oblastech Evropy preferuje alkalické vody, často i eutrofní. U nás spíše ve vodách neutrálních až slabě kyselých, mezo- až oligotrofních, většinou průhledných,

nejčastěji ve větších, rekreačních či extenzivně obhospodařovaných rybnících nebo v malých lesních rybnících, v hloubkách 5-100 cm. Vytváří monodominantní porosty asociace *Callitricheum hermaphroditiceae* Černohous et Husák 1986 ze svazu *Batrachion aquatilis*, též smíšené porosty s druhy oligomezotrofních vod (zvláště podsvazu *Potamenion polygonifolii*), méně často i s druhy tvrdých vod.

Červená kniha ČR a SR (Procházka et al. 1999) a Květena ČR (Husák 2000) považuje druh za jednoletý, naopak Nová Květena ČR (Dostál 1989) uvádí druh jako vytrvalý. V tomto ohledu se neshoduje ani zahraniční literatura, bude tedy třeba toto u našich rostlin ověřit.

Druh má v porovnání s ostatními našimi hvězdoši dosti pozdní fenologii – kvete v červenci až v říjnu, plody se tvoří až do listopadu.

5.3.1.6 Rozšíření

- *Celkové*: druh cirkumpolární, submeridionálně arktický se subkontinentální tendencí. Roste v Evropě, Asii (Rusko) a Severní Americe včetně Grónska. Naším územím probíhá jižní hranice souvislého výskytu druhu. Izolované lokality v Rumunsku, Chorvatsku a na Ukrajině. Ve střední Evropě je možná reliktem z raně postglaciálního období (Procházka et al. 1999).

- *V ČR*: Druh u nás poprvé udává Černohous (1980) z lesního rybníčku Pětinoha na Pardubicku. Posléze je u nás hlášeno asi 25 lokalit ve východních Čechách, na Českomoravské vrchovině a v Železných horách, jedna lokalita i z Karlovarska (Děpoltovický rybník), od planárního do submontánního stupně, ponejvíce v pahorkatině. Jsou známy také dva staré doklady z konce devatenáctého století – z Prahy (Císařská louka) a Svitavska (Valdecký rybník). Zda jsou tyto výskyty kontinuální s nynějším rozšířením, nebo zda druh u nás vyhynul a v posledních 30 letech se znovu rozšířil, není jasné.

Callitriche hermaphroditica je vzhledem ke stoupající eutrofizaci vod ve střední Evropě již velmi vzácný. Také v České republice už zřejmě ustoupil z většiny východočeských lokalit (Z. Kaplan, ústní sdělení). Charakteristické pro druh je, že se na nové lokalitě náhle objeví ve velkém množství a po krátké době (někdy jen po pár letech) vymizí, mnohdy bez jasných příčin. V posledních letech byly publikovány dva nové výskyty druhu – u Libáně v Železných horách (Hadinec & Lustyk 2006) a překvapivě také u Dolních Marklovic na Karvinsku (Koutecká et al. 2007).

Druh je v Červeném seznamu cévnatých rostlin uveden v kategorii C1 – kriticky ohrožené taxony (Holub & Procházka 2000), zákon ho chrání jako silně ohrožený druh.

5.3.2 *Callitriche hamulata* Kütz. ex W. D. J. Koch – hvězdoš háčkatý

Callitriche hamulata Kütz. ex W. D. J. Koch 1837 *Syn. Fl. Germ.* ed. 1: 246

Synonyma: *C. intermedia* Hoffm., *Fl. Germ.* Ed. 1: 2 (1791). - *C. autumnalis* δ *goldbachii* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 44 (1831). - *C. autumnalis* α *brutia* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 45 (1831). - *C. autumnalis* d. *minuta* forma b. *halleri* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 44 (1831). - *C. autumnalis* τ *callophylla* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 44 (1831). - *C. autumnalis* α *lacustris* Kütz. in Reichenb., *Ic.*

Plant. Crit. cent. 9: 44 (1831). - *C. autumnalis* o *heterophylla* Kütz., *Linnaea* 7: 191 (1932). - *C. autumnalis* ξ *platyphylla* Kütz., *Linnaea* 7: 191 (1932). - *C. aquatica* subsp. *hamulata* (Koch) Bonnier & Layens *Fl. Fr.*: 106 (1894). - *C. brutia* var. *hamulata* (Kütz. ex W. D. J. Koch) Lansdown, *Watsonia* 26: 113 (2006)

5.3.2.1 Taxonomická problematika druhu

Kützing chtěl nejspíš dát svému novému druhu starý název *C. autumnalis*, neboť zbytek Linného druhu *C. autumnalis* přejmenoval jako *C. virens*. Po několika letech však svůj druh přejmenoval na *C. hamulata*. Až do 50. let 20. století byl druh občas (zejména v anglických pracích) označován jako *C. intermedia* Hoffm.

Druhu *C. hamulata* je blízké příbuzný a velmi podobný atlantsko-mediteránní druh *C. brutia* Pentagna, popsán již r. 1787. Schotsmanová (Schotsman 1967) uvádí, že tyto druhy je někdy těžké nebo nemožné rozlišit a není jasné, zda jim přísluší druhová nebo nižší úroveň. Taxony popisuje těmito znaky:

- ***C. hamulata***: $2n=38$; rostliny v zásadě robustní, často v tekoucí nebo dosti hluboké vodě; čárkovité listy na vrcholu rozšířené, s hlubokým výřezem, špičky vrcholu klešťovitě zahnuté dovnitř; štítnaté chlupy tvaru pravidelného disku z cca 15 buněk; úžlabní šupiny s 5-8 delšími buňkami; plody téměř okrouhlé, 1,2-1,5 mm dl., 1,4 mm šir.; plody terestrických forem jen ojedinele stopkaté; exina redukována (Cooper et al. 2001).
- ***C. brutia***: $2n=28$; rostliny jemné, v mělké, klidné vodě; spodní listy často trochu tuhé; zářez na špičce listů nepravidelný, špičky nejsou zahnuté dovnitř; štítnaté chlupy často tvaru asymetrického disku z 10-15 buněk; úžlabní šupiny z 4-5 dosti krátkých buněk; plody eliptické n. téměř okrouhlé, 1-1,4 mm dl., 1-1,2 mm šir.; plody terestrických forem vždy jasně stopkaté; exina zcela chybí

Sekvence *rbcL* genu (Philbrick & Les 2001) nenalezla mezi těmito dvěma druhy žádné molekulární apomorfie (viz Příloha I). Také analýza izozymů, provedená na britských zástupcích rodu (Demars & Gornall 2003), nenalezla mezi *C. brutia* a *C. hamulata* žádné rozdíly, ač mezi všemi ostatními druhy rozdíly jsou.

Lansdown (2006a) na základě morfologické studie těchto dvou taxonů vyvozuje závěr, že jediný opravdu spolehlivý znak odlišující oba druhy je počet chromozomů. Hodnoty velikosti plodů a počtu buněk chlupů se překrývají, robustnost rostlin se mění v závislosti na podmínkách prostředí. I nejpoužívanější znaky nejsou spolehlivé – klešťovitě zahnuté špičky listů se u *C. hamulata* tvoří jen někdy (nejčastěji v tekoucí vodě), naproti tomu stopkaté plody, vždy přítomné u terestrických forem *C. brutia*, se mohou občas vyskytnout i u *C. hamulata* [to pozorovala už Schotsmanová (Schotsman 1954); sám jsem pozoroval mírně stopkaté plody i u *C. stagnalis* – je možné, že je to pouze občasná reakce některých druhů na přitížení lodyh k substrátu]. Na základě těchto fakt popisuje Lansdown *C. hamulata* jen jako varietu druhu *C. brutia* - ***C. brutia* var. *hamulata* (Kütz. ex W. D. J. Koch) Lansdown.**

Není zřejmé, jakým způsobem se mohly vyvinout chromozomové počty $2n=28$ (*C. brutia*) a $2n=38$ (*C. hamulata*), když ancestrálním počtem u *Callitriche* je pravděpodobně $2n=10$. Lansdown (2006a) nabízí dvě možná vysvětlení:

a) Druhy jsou autopolyloidního původu - *C. brutia* hypohexaploid a *C. hamulata* hypooktoploid vzniklý z druhu $2n=10$. Chromozomová multiplikace byla v obou případech následována ztrátou dvou chromozomů.

b) *C. brutia* je allopolyploid s rodiči $2n=8$ a $2n=10$, zdvojení počtu chromozomů obnovilo fertilitu a vznikl druh s $2n=18$. Druh se poté zpětně křížil s rodičem $2n=10$ a po další chromozomové duplikaci vznikl karyotyp $2n=28$. *C. hamulata* vznikl zpětným křížením *C. brutia* s rodičem $2n=10$ a následnou duplikací chromozomů vznikl karyotyp $2n=38$.

Do komplexu *C. brutia* patří ještě taxonomicky problematický druh *C. naftolskyi* Schotsman, popsáný z Izraele a později uváděný z mediterránní oblasti Evropy (Schotsman 1977). Podle Lansdowna (Lansdown 2006a) však není jasné, zda se jedná o samostatný taxon či jen regionální odchylku *C. brutia*, ani zda se vůbec vyskytuje v Evropě.

5.3.2.2. Důležité determinační znaky

- $2n=38$
- Submerzní listy v typickém případě (zejména v tekoucích či hlubších vodách) úzce čárkovité a poměrně dlouhé (cca 1-4 cm), vrchol listů obvykle rozšířený se špičkami klešťovitě zahnutými dovnitř (vzhledu klíče na utahování matic)
- Plovoucí růžice poměrně řídké, z cca 10 listů, miskovité (růžice ostatních listů spíše poněkud vzhůru vypuklé), listy růžic podlouhle kopist'ovité, s protaženou bází
- Květy (mimo terestrické formy) vždy ponořené, listence malé, do 0,5 mm dl., srpovité, záhy opadavé; tyčinka krátká, za zralosti cca 1 mm dl., v čase opylení nazpět ohnutá k bliznám; exina redukována (ne však tolik jako u *C. hermaphroditica*) a proto pyl bezbarvý; čnělky nazpět ohnuté, po oplodnění opadávající
- Plody téměř okrouhlé, tmavě hnědé, 1,2-1,5 mm dl., 1,4 mm šir., na hranách merikarpií úzce křídlaté, křídla do 0,1 mm šir., tvořená jednou řadou buněk; bazální zbytky čnělek těsně přitisknuté k bokům plodu
- Štítnaté lodyžní chlupy tvaru pravidelného disku z 10-15(-18) buněk

5.3.2.3 Variabilita, záměny

Druh je velmi variabilní v závislosti na stavu vodního sloupce a rychlosti proudění vody. Zejména v tekoucí nebo hlubší vodě vytváří charakteristické úzce čárkovité listy s klešťovitými špičkami, podle nichž se dá spolehlivě odlišit. Špičky listů však nemusí být vždy dovnitř zahnuté, v tomto případě jsou pouze hluboce vykrojené a mohou se jim velmi podobat některé mladé rostliny *C. cophocarpa*.

C. hamulata také často tvoří listy odlišné, širší, úzce eliptické až úzce obvejčité, a to i v tekoucích vodách, může tak být zaměněn např. za *C. cophocarpa*.

Terestrické formy mají zkrácené lodyhy a malé eliptické listy. Jsou velice podobné terestrickým rostlinám *C. cophocarpa*, zpravidla tak nezbývá než určovat tyto rostliny podle plodů. Plody terestrických forem, které jsou v kontaktu se substrátem, mohou být vzácně stopkaté, se stopkami až 1 cm dlouhými.

Plody jsou tvarem a šířkou křídla poněkud podobné druhu *C. platycarpa*, který ale nemá čnělky přitisknuté k bokům plodu

5.3.2.4 Způsob reprodukce

C. hamulata je hydrogamní druh, přizpůsobený k opylování pod vodou např. redukcí exiny. Pyl stejně jako u *C. hermaphroditica* klíčí předčasně. Květy ani u rostlin s plovoucími růžicemi nevystupují nad hladinu, rozkvétají netypicky odspodu lodyhy. U terestrických rostlin klíčí pyl v kapičkách vody/rosy v úžlabí listů.

Druh patří k tzv. „contacters“ (viz kap. 4.1), je tedy obligátně geitonogamní, čemuž odpovídá nízká produkce pylu (Martinsson 1996). Tento způsob reprodukce dovoluje druhu rozmnožovat se sexuálně i v prudce tekoucích vodách.

Vegetativní rozmnožování je velmi hojné zejména v tekoucích vodách, kde dochází k častému odtrhávání lodyh proudem a zakořeňování v níže položených místech. Vzhledem k výše řečenému však *C. hamulata* i v těchto podmínkách hojně plodí.

5.3.2.5 Ekologie

Druh má ekologické optimum v mezo- až oligotrofních, chladných, slabě kyselých nebo neutrálních tekoucích vodách, v malých až středně velkých tocích ve vyšší nadmořské výšce (nejčastěji v podhorských potocích a říčkách). Zde tvoří v rychleji tekoucích úsecích charakteristické vzplývavé závoje submerzních rostlin, dlouhé až 2,5 m (délka samotných rostlin je však do 80 cm), v klidnějších místech u břehu vytváří rostliny plovoucí růžice, na březích a jesepech terestrické formy. Druh preferuje substráty chudé na živiny (zejména písčité či šterkovité dna), vyhýbá se alkalickým vodám. Je dobře mrazuvzdorný, údajně vydrží i krátkodobé zamrznutí.

Poměrně často je možno druh najít i ve vodách stojatých s bahnitým dnem, často poměrně hlubokých – v tůních, malých rybnících, mrtvých ramenech, příkopech apod. Příležitostně osidluje i kaluže lesních cest, zde však není tak častý jako *C. stagnalis* a *C. palustris*.

C. hamulata je často uváděn jako indikátor neznečištěných vod. Přesto se někdy vyskytne i v poměrně eutrofní vodě nebo na obnaženém dnu eutrofních rybníků.

Fytcenologicky se řadí zvláště do společenstev svazu *Batrachion fluitantis* (zejména asociace *Batrachio-Callitricheum hamulatae* Oberdorfer 1957) a *Myriophylletum alterniflori* Steusloff 1939), též se vyskytuje ve společenstvech svazů *Batrachion aquatilis* (např. asociace *Hottonietum palustris* Tüxen 1937), *Sparganio-Glycerion fluitantis*, *Nanocyperion flavescens* a *Littorellion uniflorae*.

Druh je v české literatuře uváděn jako vytrvalý, Schotsmanová (Schotsman 1954) ho však z přírody popisuje jako ozimý: Rostliny vyklíčí na podzim, rychle rostou, tvoří pouze čárkovité listy a zůstávají pod vodou, kde přezimují. Během jara a léta se pak mohou tvořit širší listy růžic a lodyh. Kvete zpravidla od května do srpna. Staré lodyhy odumírají na podzim. Z kultury je vesměs pozorován jako vytrvalý (Schotsman 1954, Martinsson 1996).

5.3.2.6 Rozšíření

- *Celkové*: Evropský druh, na sever až po Faerské ostrovy, sev. Skandinávii, Kanin a severní Ural. Také v Grónsku (až po 68°42' s. š.). Na jih po j. Francii, Sicílii, Srbsko, Maďarsko, Slovensko.

- *V ČR*: Druh je v mezofytiku a oreofytiku roztroušený až poměrně častý, v termofytiku spíše vzácný. Od planárního do montánního, vz. až subalpínského stupně. Na západě ČR zřejmě hojnější.

5.3.3 *Callitriche palustris* L. – hvězdoš jarní

Callitriche palustris L., *Sp. Pl.* 2: 969 (1753)

Synonyma: *C. palustris* var. *natans* L., *Sp. Pl.* 2: 969 (1753). - *C. palustris* var. *minima* L., *Sp. Pl.* 2: 969 (1753). - *C. androgyna* L., *Centuria I Pl.*: 31 (1755). - *C. verna* L., *Fl. Suecica* ed. 2: 2 (1755). - *C. fontana* Scop., *Fl. Carn. Ed. II* 2: 251 (1772) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. aquatica* Hudson, *Fl. Ang.* 2: 439-440 (1778) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. latifolia* Gilib., *Exerc. Phyc.*: 421 (1792) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. sessilis* var. α DC. in Lam. & DC., *Fl. Franc.*, éd. 3, 4: 414-415 (1805) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. caespitosa* Schultz, *Prodr. Fl. Starg.* (1819) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. pallens* Gray, *Nat. Arr. Brit. Pl.* (1821) – ilegitimní nadbytečné jméno. - *C. verna* α *fontana* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 33 (1831). - *C. verna* β *stellata* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 33 (1831). - *C. verna* δ *latifolia* Kütz., *Linnaea* 7: 178 (1832)

5.3.3.1 Taxonomická problematika druhu

Vzhledem k zmatkům způsobeným Linného několikerou změnou nomenklatury (viz kap. 5.3.1.1) se ve světě více vžil název *C. verna*. Použil ho Hegelmaier (1864) i Fassett (1951) v americké monografii, z toho důvodu je v Americe tento název preferován dodnes. V Evropě prokázala platnost jména *C. palustris* Schotsmanová (Schotsman 1954), nedávno byl tento název nově typifikován (Lansdown & Jarvis 2004).

C. palustris je více příbuzný americkým než evropským taxonům (Philbrick & Les 2001, viz Příloha I), jeho fylogenetická pozice mezi americkými taxony zůstává nedořešená.

5.3.3.2 Důležité determinační znaky

- $2n=20$ (tetraploid)
- Rostliny jednoleté, jemné, subtilní, většinou do 25 cm dlouhé (vzácně až 60 cm), nevětvené nebo málo větvené

- Submerzní listy většinou dosti krátké, nejčastěji čárkovité až úzce eliptické, na vrcholu mělce vykrojené, často však až široce kopist'ovité
- Listy plovoucích růžic v typickém případě široce kopist'ovité, s bází listu ± pozvolna se zužující k řapíku (*C. hamulata* mává obvykle bází listu poněkud více protaženou)
- Květy normálně vyvinuty jen u forem s plovoucími růžicemi, tyčinky cca 2,5 mm dl., pyl žlutý, čnělky přímé až rozestálé, listence záhy opadavé; u terestrických a submerzních forem květy redukované: čnělky redukovány na nefertilní bazální výrůstky cca 0,5 mm dl., tyčinky také cca 0,5 mm dl., zakrnělé prašníky jen o málo větší než rozšířený vrchol nitky, s velmi malým počtem pylových zrn [podle Philbricka a Martinssonové prům. 20, resp. 30 zrn/prašník (Philbrick 1984, Martinsson 1996)]; zejména u forem s plovoucími růžicemi často samčí i samičí květ společně v jednom paždí listu
- Plody malé, v obrysu obvejčité, 0,8-1,4 mm dl., 0,7-0,9 mm šir., pouze při vrcholu plodu na hranách úzce křídlaté, za zralosti tmavě hnědé až téměř černé
- Štítnaté lodyžní chlupy tvaru téměř pravidelného disku z 12-15(-16) buněk

5.3.3.3 Variabilita, záměny

Druh je velice variabilní zejména v tvaru listů. V typickém případě jsou ponořené listy krátké a ± čárkovité. Rostliny z větších hloubek mohou mít při větším vzrůstu listy dlouhé a poněkud podobné *C. hamulata*, mají však pouze mělce vykrojenou špičku listu. Velmi často jsou ponořené listy širší, široce kopist'ovité, a mohou se tak podobat např. některým formám *C. cophocarpa*. Listy plovoucích růžic mají při výskytu čárkovitých listů často tendenci být protaženější a připomínají tak např. listy růžic *C. cophocarpa* (mají ale menší počet listů v růžici). Ve velmi mělké vodě jsou rostliny někdy „zakrslé“, s ponořenými listy i plovoucími růžicemi velmi malými.

Terestrické rostliny mají obvykle malé krátké úzké listy. Mohou připomínat terestrické formy *C. cophocarpa* nebo *C. hamulata*, za čerstvého stavu mají ale světlejší, živě světlezelenou barvu.

Druh je za květu a plodu dobře poznatelný, zejména plody jsou velmi charakteristické svým tvarem a barvou. Kveté a plodí hojně ve všech prostředích.

Z Asie je popsáno několik poddruhů lišících se tvarem a křídlatostí plodu (Lansdown 2006b), u nás pouze nominátní *C. palustris* subsp. *palustris*. I evropské rostliny se liší tvarem plodů, ne však příliš výrazně.

5.3.3.4 Způsoby reprodukce

C. palustris patří mezi 7 druhů hvězdošů, u kterých je znám unikátní způsob samoopylení – tzv. vnitřní geitonogamie (viz kap. 4.1). Tento způsob dovoluje úspěšnou sexuální reprodukci i ve zcela submerzních podmínkách, přestože je pyl aerálního typu s normálně vyvinutou exinou. Před objevem tohoto mechanismu byl druh považován za apogamický.

Zajímavá je dvojtvárnost květů: drtivá většina květů terestrických a submerzních forem je redukována, u těchto květů se uplatňuje výhradně vnitřní geitonogamie. Plovoucí růžice mají většinu květů klasicky vyvinutou, produkující normální množství pylu, s fertilními částmi čnělek a tyčinek nad hladinu vyčnívajícími [Martinssonová (Martinsson 1996) zjistila u plovoucích růžic 67% plně vyvinutých květů]. Přesto u většiny těchto květů probíhá rovněž vnitřní geitonogamie (85% dle Philbrick 1984).

Jako všechny hvězdoše se *C. palustris* dobře rozmnožuje vegetativně, vzhledem ke své jednoletosti však zimu přežívá výhradně v semenech.

5.3.3.5 Ekologie

C. palustris preferuje mělké, prohráté, mezo- až eutrofní vody – mělké okraje rybníků, vysychající tůň, terénní deprese, příkopy, vyjeté koleje lesních cest apod., obvykle s výrazně kolísajícím vodním sloupcem. Pro klíčení potřebuje cca 20 °C (Schotsman 1954). V kalužích na cestách se často vyskytuje spolu s *C. stagnalis*. Obvykle v hloubkách do 25 cm, příležitostně i více (sbíral jsem bohatě plodné rostliny i v hloubce cca 1 m, tento stav byl nejspíš způsoben opětovným napuštěním rybníka). Vzhledem ke své jemnosti a křehkosti druh nikdy neroste v tekoucích vodách.

C. palustris je ze všech našich hvězdošů „nejsuchozemštější“ druh, nejčastěji vytváří terestrické formy. Je typickým zástupcem obnažených den rybníků.

Nejčastěji se vyskytuje ve společenstvech svazů *Batrachion aquatilis*, *Magnopotamion* (diagnostický druh podsvazu *Potamenion polygonifolii*), *Littorellion uniflorae* (diagnostický druh), též v iniciálních stádiích společenstev svazu *Bidention tipartitae*.

5.3.3.6 Rozšíření

- *Celkové*: Široce rozšířený druh. V Evropě na většině území, na sever až za polární kruh, na jih k jižním Alpám, izolovaně na Korsice, v Řecku a na Kavkazu. V Asii na Altaji a v Himálaji, v Číně a na Tchaj-wanu, dále na jihovýchod přes Indonésii a Novou Guineu až do Austrálie. V Severní Americe od arktických území po Kalifornii, Colorado a Virginii, v Grónsku až po 72° s. š.

- *V ČR*: Druh roztroušený až hojný, nejčastější v rybníčních oblastech. Více lokalit zaznamenáno v západní polovině ČR, nedomnívám se však, že se v tomto případě jedná o určitou geografickou tendenci. V termofytiku řídkěji, v oreofytiku vzácně. Husák (2000) uvádí výškové maximum v ČR 770 m n. m. (Šumava, Stožec), druh je však možno pozorovat i výše v kalužích lesních cest (pozoroval jsem např. malé rostlinky poblíž jezera Laka na Šumavě v nadmořské výšce cca 1070 m n. m.). V Alpách roste *C. palustris* až do výšky 2500 m n. m. (Schotsman 1954).

5.3.4 *Callitriche stagnalis* Scop. – hvězdoš kalužní

Callitriche stagnalis Scop., *Fl. Carniolica*, ed. 2: 251, n. 1202 (1772)

Synonyma: *C. stagnalis* α a β *vulgaris* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit. cent.* 9: 36 (1831). - *C. palustris* subsp. *stagnalis* (Scop.) Schinz & Thell., *Fl. Schweiz*, ed. 2, 1: 322 (1905)

5.3.4.1 Taxonomická problematika druhu

Druh je dobře charakterizovaný a taxonomicky bezproblémový, vyhnuly se mu i nomenklatorické zmatky. Dle fylogenetické analýzy (Philbrick & Les 2001) je příbuzný s *C. platycarpa* (jehož je zřejmě rodičem – viz kap. 5.3.6.1) a marockým *C. cribrosa*, jejich vzájemné postavení v kladogramu je však nevyřešené (Příloha I).

5.3.4.2 Důležité determinační znaky

- $2n = 10$ (diploid)
- Rostliny jednoleté, v tekoucí vodě a v kultuře někdy vytrvalé, bohatě větvené, zpravidla do 35 cm, v tekoucích vodách až 1 m dl.; lodyha hlavně u vzrostlejších rostlin silná (i přes 1 mm v průměru), světlá, křehká (tento znak není dosud v žádné literatuře uváděn, i když je pro druh charakteristický; teoreticky se může vyskytovat ještě u *C. platycarpa*, se kterým zatím nemám terénní zkušenosti)
- Listy nejširší z našich hvězdošů: submerzní listy eliptické nebo kopist'ovité, jen lehce vykrojené na vrcholu, nikdy čárkovité (pouze u semenáčků); eliptické jsou i listy terestrických forem; plovoucí růžice z 6-8 široce eliptických nebo téměř okrouhlých, obvykle 5žilných, někdy až 7žilných listů, často velmi velkých; barva listů zpravidla světle zelená
- Květy v paždí listů plovoucích růžic, vynořené nad hladinu; tyčinka za zralosti cca 2 mm dl., po vypylení se prodlužuje a ohýbá nazpět; pyl světle žlutý, kulovitý; čnělky rozestálé a obvykle nazpět zahnuté, cca 2 mm dl., v tekoucí vodě a u terestrických forem poněkud delší; u cca ¼ květů samčí a samičí květ společně v 1 paždí listu
- Plody největší z našich druhů, téměř okrouhlé, obvykle o trochu širší než vyšší, cca 1,75-2 mm vys., do 2 mm šir., široce křídlaté (křídla 0,12-0,25 mm šir.), světle hnědé, s hlubokými bočními rýhami mezi merikarpii; zbytky čnělek na plodu ohnuté nazpět
- Štítnaté lodyžní chlupy z 8-10(-12) buněk

5.3.4.3 Variabilita, záměny

C. stagnalis je v porovnání s ostatními druhy málo variabilní. Listy zůstávají v tekoucí vodě i u terestrických forem široké, nikdy nejsou čárkovité. Tvar listů růžice se až na velikost příliš nemění. Více variabilní je akorát délka a tvar čnělek – v tekoucích vodách a u terestrických forem jsou čnělky delší, u terestrických rostlin více ohnuté, v tekoucí vodě naopak méně. Částečně variabilní je také šířka křídel plodů (1-4 řady buněk). Druh je dobře poznatelný, zaměnit by se dal snad se širokolistějšími rostlinami druhu *C. platycarpa*.

5.3.4.4 Způsoby reprodukce

U druhu se uplatňuje aeriální opylování nebo epihydrofilie. Druh má pravidelný květní pattern a nižší produkci pylu, což naznačuje vysoký stupeň geitonogamie a nižší pravděpodobnost cizosprašení. Husák (2000) uvádí, že u terestrických forem čnělky často dosahují k paždí protilehlého listu, Schotsmanová (1982) však tento druh řadí mezi „non-contacters“. Vegetativní rozmnožování jako *C. palustris*.

5.3.4.5 Ekologie

Druh roste nejčastěji v kalužích a vyjetých kolejších na lesních cestách. Dále ve vodách spíše mělkých (většinou do 35 cm), mezotrofních až mírně eutrofních, někdy polozastíněných – v mělkých místech malých rybníků, v příkopech, strouhách, na prameništích, v mírně tekoucích potocích (zde někdy s *C. cophocarpa*), někdy i u břehů řek. Též velmi často terestricky ve vyschlých kalužích, na březích vod, na obnažených dnech. Spolu s *C. palustris* snáší největší vyschnutí z našich hvězdošů. Mimo naše území řídčeji i v brakických vodách.

Vyskytuje se zejména ve společenstvem svazů *Magnopotamion* (diagnostický druh podsvazu *Potamenion polygonifolii*), *Batrachion aquatilis* a řádů *Nasturtio-Glycerietalia* a *Nanocyperetalia*.

5.3.4.6 Rozšíření

- *Celkové*: V celé Evropě (chybí údaje z Finska, Maďarska a Slovenska), na sever až k polárnímu kruhu, dále v horách vých. Afriky a na Madagaskaru, na Srí Lance, v Přední Indii a v Himálaji, snad i na Tchaj-wanu V Severní Americe nepůvodní, rychle se zde šíří (Philbrick 1998).

- *V ČR*: Česká literatura u nás uvádí pouze roztroušený výskyt, druh však roste nejčastěji v kalužích lesních cest, což jsou obvykle opomíjená stanoviště. V lesnatých oblastech státu je mnohdy hojným a nejčastějším zástupcem rodu. Vyskytuje se od planárního do submontánního stupně.

5.3.5 *Callitriche cophocarpa* Sendtn. – hvězdoš mnohotvarý

Callitriche cophocarpa Sendtn., *Veg. Südbayerns*: 773 (1854)

Synonyma: - *C. platycarpa* b *major* Kütz., *Linnaea* 7: 185 (1832). - *C. platycarpa* a *minor* Kütz., *Linnaea* 7: 185 (1832). - *C. polymorpha* Lönnr., *Observationes Crit. Plant. Suec.* 19 (1854). - *C. trranssilvanica* Schur, *Enum. plant. trans.*: 217 (1866). - *C. longistyla* Norman, *Fl. Arct. Norv. Sp.*: 28 (1893). - *C. palustris* subsp. *polymorpha* (Lönnr.) Emberger & Maire, *Catal. Pl. Maroc*, 4: 1066 (1941)

5.3.5.1 Taxonomická problematika druhu

Systematické postavení druhu bylo dlouho nejasné. Více autorů ho považovalo pouze za formu, kterou přiřazovali k různým druhům rodu *Callitriche* – *C. platycarpa*, *stagnalis* a *palustris*. Pokud byl druh uznáván jako samostatný, byl častěji označován názvem *C. polymorpha*, a to až do 50. let 20. století. Monograf

Hegelmaier (1864) přiřadil *C. polymorpha* k *C. verna* (= *C. palustris*). Až Samuelsson (1925) znovu ustavil *C. polymorpha* jako druh, nejstarší platné jméno *C. cophocarpa* začala používat Schotsmanová (Schotsman 1958b).

Fylogenetická analýza rodu (Philbrick & Les 2001) naznačuje, že je druh bližší k *C. hamulata* než k *C. stagnalis* (viz Příloha I).

5.3.5.2 Důležité determinační znaky

- $2n=10$ (diploid)
- Rostliny ve vodním prostředí vytrvalé, často mohutné, bohatě větvené, i přes 1 m dlouhé [údaj 0,1-0,3 m v Klíči ke květeně ČR (Kaplan 2002) je mylný], terestrické rostliny jednoleté
- Ponořené listy nejčastěji (zvláště v tekoucí vodě) široce čárkovité až úzce eliptické a poměrně dlouhé, většinou však širší než u *C. hamulata* (více než 1 mm), nejširší zpravidla uprostřed nebo v horní třetině; velmi často také široké a krátké, široce eliptické nebo (široce) kopist'ovité
- Plovoucí růžice často velké, z většího počtu listů (14-20), listy nejčastěji eliptické až obvejčité, někdy protáhle úzce kosočtverečné
- Květy v paždí listů růžic, vynořené nad hladinu, s velkými a nápadnými listenci, u vodních rostlin prostorově oddělené: samčí květy pouze na hlavní lodyze, samičí na postranních lodyhách; čnělky 4-6 mm dl., vzpřímené, dlouho na plodu vytrvávající; tyčinka po puknutí prašníků cca 5 mm dl.; pylová zrna mírně nepravidelného tvaru, elipsoidní nebo kosočtverečná
- Plody malé, za zralosti hnědé až tmavě hnědé, s dlouho vytrvávajícími vzpřímenými čnělkami, téměř okrouhlé až mírně eliptické, 0,8-1,2 mm dl., 0,9-1,1 mm šir., nekřídlaté, hrany merikarpíí tupé n. nanejvýš slabě kýlnaté, boční rýhy mezi merikarpíí mělké
- Štítnaté lodyžní chlupy tvaru okrouhlého, často poněkud asymetrického disku z 8-15 buněk

5.3.5.3 Variabilita, záměny

C. cophocarpa je jistě naším nejvariabilnějším hvězdošem. Submerzní listy mohou být u některých mladých rostlin velmi úzce čárkovité s hluboce vykrojenou špičkou, takové rostliny je pak velmi těžké odlišit od *C. hamulata*. Někdy jsou listy kratší a pak spíše připomínají *C. palustris*. Často jsou ponořené listy široké, někdy až připomínající *C. stagnalis*. Nejlépe se druh poznává, pokud vytvoří dlouhé široce čárkovité listy (zejména v tekoucích vodách a v lesních tůních) – podobné by snad mohl mít jedině *C. platycarpa*, s nímž dosud nemám terénní zkušenosti.

Listy plovoucích růžic jsou také značně variabilní: často širší, než se obvykle kreslí, obvejčité; jindy (nejspíše zejména u mladých rostlin) listy úzce kosočtverečné. Nejlépe je druh rozpoznatelný, vytvoří-li velké růžice s velkým počtem (široce) eliptických listů.

C. cophocarpa bývá často sterilní, zejména v tekoucích vodách, je tak snadno zaměnitelný. Terestrické rostliny s úzce eliptickými listy jsou velice podobné *C. hamulata*, obvykle však dobře plodí.

5.3.5.4 Způsoby reprodukce

Reprodukční biologie *C. cophocarpa* byla podrobně zkoumána (Jäggi & Cook 1998). U druhu byla pozorována epihydrofilie, pravděpodobný je také přenos pylu vzduchem, zejména u terestrických rostlin. Ačkoli poměrně vysoká produkce pylu a prostorová separace samčích a samičích květů naznačují cizosprášení, outbreeding ani pomocí isozymů prokázán nebyl. Druh je tedy zřejmě převážně geitonogamní.

Rostliny *C. cophocarpa* bývají dosti často sterilní – zejména v tekoucích vodách a zřejmě i na zastíněných stanovištích. Na těchto místech se nejspíše rozmnožují hlavně vegetativně.

5.3.5.5 Ekologie

C. cophocarpa je v naší literatuře udáván jako druh převážně stojatých vod. Ve skutečnosti však osidluje velmi často i vody tekoucí, někdy i poměrně rychle tekoucí – zejména potoky v agrární a urbánní krajině a v lužních lesích, odvodňovací strouhy, kanály apod. V zahraniční literatuře je využíván jako modelový druh pro výzkum tvorby a tvarování „patches“ vodními makrofyty v tekoucí vodě (např. Sand-Jensen et al. 1999, Sand-Jensen & Pedersen 2008).

Ve stojaté vodě se vyskytuje velmi často v tůních (zejména v lužních lesích), v mrtvých ramenech, v příkopech, někdy i v mělkých okrajích malých rybníků. Příležitostně také v kalužích lesních cest.

Roste ve vodách mezotrofních až mírně eutrofních, v hloubce až 2 m, na bahnitých i písčitých substrátech. Diagnostický druh svazu *Batrachion aquatilis* [zejména asociace *Batrachio trichophylli-Callitricheum cophocarpace* Soó (1927) 1960], dále ve společenstvech třídy *Isoëto-Nanojuncetea* a svazů *Sparganio-Glycerion* a *Alnion glutinosae*.

5.3.5.6 Rozšíření

- *Celkové*: Téměř v celé Evropě, na sever až k severnímu ledovému oceánu, na jih vzácně až do Středozeří. V západní Evropě není příliš hojný, z Britských ostrovů není udáván. Na východ až do sz. Turecka a na z. Sibiř.

- *V ČR*: Zřejmě nejhojnější hvězdoš na našem území. Vyskytuje se roztroušeně až hojně zejména v termofytiku a mezofytiku, v oreofytiku je zřejmě vzácný. Květena ČR (Husák 2000) udává druh jako poměrně častý zejména v západní a jižní části našeho území, nepředpokládám však, že by byl *C. cophocarpa* ve zbytku území méně hojný.

5.3.6 *Callitriche platycarpa* Kütz. in Reichenb. – hvězdoš hranoplodý

Callitriche platycarpa Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant Crit.* cent. 9: 38 (1831)

Synonyma: *C. platycarpa* b *latifolia* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit.* cent. 9: 41 (1831). - *C. platycarpa* γ *undulata* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit.* cent. 9: 39 (1831). - *C. platycarpa* δ *sterilis* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit.* cent. 9: 40 (1831). - *C. platycarpa* β *rigidula* Kütz. in Reichenb., *Ic. Plant. Crit.* cent. 9: 39 (1831). - *C. platycarpa*

a *elongata* Kütz. in Reichenb., *Jc. Plant. Crit.* cent. 9: 41 (1831). - *C. aquatica* subsp. *platycarpa* (Kütz.) Bonnier & Layens, *Fl. Fr.*: 106 (1894). - *C. font-queri* Allorge & Allorge, *Bull. Soc. Bot. France* 88: 242 (1941)

5.3.6.1 Taxonomická problematika druhu

Mnozí autoři dlouho považovali tento druh za formu nebo varietu, kterou přiřazovali k různým druhům rodu. Např. Samuelsson (1925) ho přiřadil jako varietu *C. stagnalis*, v důsledku toho uvádí u *C. stagnalis* dva různé chromozomové počty.

Otázku vzniku *C. platycarpa* řešil už Savidge (1960), podle kterého je druh allotetraploid vzniklý z *C. stagnalis* a *C. cophocarpa*, na základě intermediárního vzhledu mezi těmito dvěma taxony a cytologického chování hybrida *C. cophocarpa* × *C. platycarpa*. Nevyloučil však autotetraploidní původ s ohledem na častou částečnou sterilitu druhu. Schotsmanová považovala *C. platycarpa* za autotetraploida odvozeného od *C. cophocarpa* (Schotsman 1967). Martinssonová (Martinsson 1985) se na základě detailní studie *C. platycarpa* ve Švédsku přiklání k allotetraploidnímu původu. Allotetraploidní původ naznačuje i analýza izozymů britských *Callitriche* (Demars & Gornall 2003). Ta u *C. platycarpa* prokázala konstantní heterozygotitu, která se zdá být fixovanou, a sdílení alel s *C. stagnalis*. Druhý pravděpodobný rodič *C. cophocarpa* bohužel do této studie zahrnut nebyl.

5.3.6.2 Důležité determinační znaky

- $2n=20$ (tetraploid)
- Rostliny vytrvalé, často dvouleté, terestrické formy jednoleté; ve většině znaků morfologicky intermediární mezi *C. stagnalis* a *C. cophocarpa*; lodyhy do 70 cm dl.
- Submerzní listy u mladých či přezimujících rostlin čárkovité, jinak spíše eliptické (i v tekoucích vodách); listy plovoucích růžic poměrně velké, eliptické nebo úzce až široce obvejčité, 3-5žilné, v počtu 10-12 listů v růžici; listy trochu tmavší než u *C. stagnalis*
- Květy v paždí listů plovoucích růžic, vynořené nad hladinu; čnělky vzpřímené až rozestálé, 3-4 mm dl., po odkvětu obloukovitě stočené; tyčinky cca 4 mm dl., pyl žlutý, pylová zrna různých tvarů – kulovitá, elipsoidní i jiná
- Plody v obrysu téměř okrouhlé až velmi mírně eliptické, 1,4-1,7 mm vys., 1,25-1,5 mm šir., hnědé, s bočními rýhami mezi merikarpii dosti hlubokými, obvykle s ± vzpřímenými zbytky čnělek; merikarpia na hranách úzce křídlatá, křídla 0,07 – 0,10 mm šir.; někdy 1-2 merikarpia zakrnělá nebo abnormální
- Štítnaté chlupy na lodyze často asymetricky diskovité, z 8-10 buněk

5.3.6.3 Variabilita, záměny

Nemám zkušenosti s variabilitou rostlin na našem území, ale v zahraničí jsou rostliny velmi variabilní, zejména v tvaru submerzních listů, které jsou u mladých rostlin a ve větší hloubce čárkovité, jindy včetně

rostlin v tekoucí vodě eliptické. Listy růžic mohou být poněkud širší a připomínat tak *C. stagnalis*. Čnělky terestrických rostlin jsou podobně jako *C. stagnalis* více ohnuté. Listy terestrických rostlin eliptické, snadno zaměnitelné za *C. stagnalis*, *C. cophocarpa* nebo *C. hamulata*. Plody terestrických forem někdy světlejší, s širšími křídly a tedy podobné *C. stagnalis*.

Druh je intermediární mezi *C. cophocarpa* a *C. stagnalis*, může být tedy nejsnáze zaměněn za tyto druhy. Bývá často sterilní. K jistotě správného určení hvězdošů je třeba určitá zkušenost, která v ČR vzhledem k pravděpodobné vzácnosti druhu na našem území zákonitě chybí.

5.3.6.4 Způsoby rozmnožování

Stejně jako u *C. cophocarpa* a *C. stagnalis* je druh anemofilní nebo epihydrofilní. Květní pattern se mezi terestrickými a vodními formami poněkud liší (viz tab. 2). *C. platycarpa* má stejně jako *C. cophocarpa* poměrně vysokou produkci pylu, cca 15 % pylu je však nefertilní (Savidge 1967). Jako u jiných druhů lze očekávat převážně geitonogamní opylování.

C. platycarpa je velmi často sterilní, zejména v tekoucí vodě. Plody mají někdy 1-2 merikarpia zakrnělá nebo abnormálního, dvoulaločného tvaru (Schotsman 1983). Vegetativní rozmnožování bude tedy nejspíše velmi významné.

5.3.6.5 Ekologie

O ekologii druhu v České republice toho mnoho známo není. Vyskytuje se ve společenstev řádu *Callitricho-Batrachietalia*, v tekoucích i stojatých, mezo- až eutrofních vodách, na bahnitých i písčitých substrátech, též na obnažených dnech a v kalužích lesních cest. V západní Evropě je typickým zástupcem tekoucích vod v nízkých nadmořských výškách. Občas se vyskytne i ve vodách oligotrofních s *C. hamulata*. Snáší i mírně brakické vody.

Druh má zřejmě podobnou ekologii jako *C. cophocarpa*, který jej nahrazuje ve východnějších částech Evropy.

5.3.6.6 Rozšíření

- *Celkové*: Hlavně v záp. Evropě od Španělska po jižní Skandinávii, nejhojnější je v Nizozemsku. Ve střední Evropě méně hojný, na východ zasahuje na Slovensko. Nejasné výskyty jsou udávány ze Srbska a Rumunska.

- V ČR: Rozšíření v ČR je dosud nedokonale známé. Květena ČR (Husák 2000) uvádí rozšíření jako roztroušené až vzácné, s výskytem zejména v západní polovině území. Výčet lokalit, sestavený jen podle plodných položek, uvádí cca 25 nálezů z celé republiky, paradoxně však žádný ze západních Čech. V r. 2007 a 2008 jsem se neúspěšně pokoušel některé tyto lokality ověřit (Praha-Klánovice, Libice nad Cidlinou, Stibůrkovská jezera u Kostic na j. Moravě, Lánská obora na Křivoklátsku, okolí Kostelce nad Černými lesy, Hamry v Železných horách), což mě uvádí v podezření z mylné determinace těchto nálezů. V červnu 2008 však našla Hana Chudáčková *C. platycarpa* u Kunratic na Frýdlantsku, odkud dosud udáván nebyl, lokalita

nicméně souhlasí s atlantským charakterem druhu (rostliny byly ověřeny pomocí průtokové cytometrie a morfologicky v kultuře).

C. platycarpa bude ve východnějších částech ČR druhem jistě velmi vzácným, pokud se zde vůbec vyskytuje. Možné rozšíření v západních a severozápadních Čechách vyžaduje další studium. Druh je v Červeném seznamu cévnatých rostlin uveden v kategorii C1 – kriticky ohrožené taxony (Holub & Procházka 2000).

5.3.7 Poznámka k druhu *Callitriche obtusangula* Legall.

Druh *C. obtusangula* (hvězdoš kulatoplodý) se vyskytuje zejména v západní a jižní Evropě. Je poměrně dobře poznatelný podle kosočtverečných, poněkud dužnatých listů plovoucích růžic a podle nekřídlatých plodů, trochu podobných *C. cophocarpa*, avšak výrazně vyšších než širších. Nejblíže našemu území se vyskytuje v Bavorsku a v Rakousku v Dunaji, až po Vídeň (Englmaier 1985). Nová květena ČSSR (Dostál 1989) i Květena ČR (Husák 2000) uvádí, že by druh mohl být nalezen u nás. Výskyt v ČR se nedá vyloučit, považují ho však za nepravděpodobný. *C. obtusangula* se vyskytuje zejména v pomalu tekoucích, mírně eutrofních vodách bohatých na bikarbonáty, často se vyskytuje ve vodách brakických. Není příliš mrazuvzdorný, vyžaduje mírné zimy, u nás by s největší pravděpodobností vymrzal.

6. Nástin možného zaměření navazující diplomové práce

Předkládaná bakalářská práce má být literární rešerší shrnující současné vědomosti o této problematice. Zároveň již druhou sezonu provádím terénní výzkum, kultivaci a laboratorní měření pro diplomovou práci.

Cílem diplomové práce bude mimo jiné:

- Zjištění velikosti DNA u jednotlivých druhů vyskytujících se v ČR pomocí průtokové cytometrie a cytometrická analýza rozsáhlého materiálu z celé republiky, zjištění rozšíření jednotlivých taxonů v ČR, ekologické nároky jednotlivých druhů, případně nalezení hybridních typů.
- Ověření a stanovení spolehlivých determinačních znaků pro jednotlivé druhy. Pro tyto účely již probíhá kultivace v experimentální zahradě BÚ AV ČR v Průhonicích, kde jsou rostliny pěstovány v různých podmínkách (terestricky, ve mělké a hlubší vodě, zastíněné, nezastíněné).
- Morfometrická analýza. Není ovšem jasné, nakolik bude proveditelná. Vegetativní části rostlin jsou nesmírně variabilní a těžko zde hledat vhodné znaky. Generativní části rostlin jsou velmi malé, ukáže se tedy, nakolik budou měřitelné.

7. Závěr

V práci jsem se snažil shrnout dosavadní poznatky o zástupcích rodu *Callitriche* v České republice, jakož i obecnější poznatky o systematice, karyologii a reprodukční biologii rodu. Rod *Callitriche* je přehlížená skupina zdánlivě nenápadných a determinačně obtížných rostlin, která však disponuje širokou škálou evolučních adaptací pro život ve vodě, rozmanitými způsoby reprodukce a v neposlední řadě také mnoha různými karyotypy. Další výzkum by měl (nejen) v rámci České republiky rozšířit naše znalosti a zvýšit povědomí o těchto zajímavých rostlinách.



Callitriche cophocarpa – 30. 4. 2008 Praha, Modřanské laguny (foto J. Prančí)

Použitá literatura

- Adamec L. (1997):** Relations between K⁺ uptake and photosynthetic uptake of inorganic carbon by aquatic plants. – *Biologia plantarum* 39: 599-606
- Albach D. C., Meudt H. M., Oxelman B. (2005):** Piecing together the „new“ Plantaginaceae. – *American Journal of Botany* 92(2): 297-315
- Angiosperm Phylogeny Group (2003):** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Baillon H. (1858):** Recherches sur l'organogénie du *Callitriche* et sur ses rapports naturels. – *Bulletin de la Société Botanique de France* 5: 337-341
- Casper S. J., Krausch H. D. (1981):** Pteridophyta und Anthophyta, 2. Teil. In: Ettl H., Gerloff J., Heynig H.: Süßwasserflora von Mitteleuropa. – VEB Gustav Fischer Verlag, Jena
- Clarke B. (1959):** Notes on the structure and affinities of Batideae, Callitrichaceae, Vochysiaceae, and Cassytheae. – *Botanical Journal of Linnean Society in London* 22: 411-414
- Cook C. D. K. (1996):** Aquatic Plant Book. – SPB Academic, Amsterdam.
- Cooper R. L., Osborn J. M., Philbrick C. T. (2000):** Comparative pollen morphology and ultrastructure of the Callitrichaceae. – *American Journal of Botany* 87(2): 161-175
- Cronquist A. (1981):** An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press
- Černohou F. (1980):** *Callitriche hermaphroditica* v Československu. – *Preslia* 52: 203-208
- Dahlgren R. M. T. (1980):** A revised system of classification of the angiosperms. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 80: 91-124
- Demars B. O. L., Gornall R. J. (2003):** Identification of British species of *Callitriche* by means of isozymes. – *Watsonia* 24: 389-399
- Dersch G. (1974):** Über einige Chromosomen zählungen an mitteleuropäischen Blüten pflanzen. – *Philippia: Abhandlungen und Berichte Aus Dem Naturkundemuseum Im Ottoneum Zu Kassel* 2: 75-82
- Dostál J. et al. (1949):** Květena ČSR, Vol. 2. – Praha
- Dostál J. (1958):** Klíč k úplné květeně ČSR, druhé vydání. – Nakladatelství Československé Akademie věd, Praha
- Dostál J. (1989):** Nová květena ČSSR, Vol. 2. – Praha
- Englmaier P. (1985):** Morphologie, Areal und Vergesellschaftung von *Callitriche obtusangula* Legall. im niederösterreichischen Donauraum. – *Verhandlung der Zoologisch-Botanischen Gessellschaft in Wien* 123: 43-50
- Fassett N.C. (1951):** *Callitriche* in the New World. – *Rhodora* 53: 137-155, 161-182, 185-194, 209-222
- Goldblatt P. (1981):** Index to plant chromosome numbers 1975-1978. – *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden* 5
- Hadinec J., Lustyk P. (2006):** Additamenta ad floram Reipublicae Bohemicae. V. – *Zprávy České botanické společnosti* 41: 173-257
- Hegelmaier F. (1864):** Monographie der Gattung *Callitriche*. – Stuttgart
- Hegelmaier F. (1867):** Zur systematic von *Callitriche*. – *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg* 9: 1-41
- Hegnauer R. (1966):** Chemotaxonomie der Pflanzen, vol. 4. – Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland
- Holub J., Procházka F. (2000):** Red list of vascular plants of the Czech Republic – 2000. – *Preslia* 72: 187-230
- Husák Š. (2000):** Callitrichaceae Link – hvězdošovitě. In: Slavík B. et al.: *Květena České republiky*, Vol.6. – Academia, Praha
- Hutchinson J. (1959):** The families of flowering plants. – Clarendon Press, Oxford, UK
- Jäggli M., Cook C. D. K. (1998):** Reproductive biology of *Callitriche cophocarpa* Sendner (Callitrichaceae). – *Candollea* 53(1): 101-115
- Jones H. (1955):** Heterophylly in some species of *Callitriche*, with special reference to *C. intermedia*. – *Annals of Botany* 19: 225-245
- Jørgensen C. A. (1923):** Studies on Callitrichaceae. – *Botanisk Tidsskrift* 38: 81-126
- Kaplan, Z. (2002):** Callitrichaceae Link – hvězdošovitě. In: Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds.]: *Klíč ke květeně České republiky*. – Academia, Praha
- Keeley J.E. (1999):** Photosynthetic pathway diversity in a seasonal pool. – *Functional Ecology* 13: 106-118
- Koutecká V., Koutecký P., Koutecký M. (2007):** Vodní a mokřadní rostliny Karvinska. – *Zprávy České botanické společnosti* 42, Materiály 22: 119-138
- Kusák P. (1989):** Další nálezy *Callitriche hermaphroditica* ve východních Čechách. – *Zprávy Československé botanické společnosti* 24: 98-100
- Kützing F. F. (1831):** Monographia Callitricharum Germanicarum. In: Reichenbach L.: *Iconographia botanica seu plantae criticae* 9: 33-47. – Lipsiae

- Lansdown R. V. (1999):** A terrestrial form of *Callitriche truncata* Guss. subsp. *occidentalis* (Rouy) Braun-Blanquet (Callitrichaceae). – *Watsonia* 22(3): 283-286
- Lansdown R., Jarvis C. (2004):** Linnaean names in *Callitriche* L. (Callitrichaceae) and their typification. – *Taxon* 53(1): 169-172
- Lansdown R. V. (2006a):** Notes on the water-starworts (*Callitriche*) recorded in Europe. – *Watsonia* 26: 105-120
- Lansdown R. V. (2006b):** The genus *Callitriche* (Callitrichaceae) in Asia. – *Novon* 16(3): 354-361
- Maberly S. C., Madsen T. V. (2002):** Use of bicarbonate ions as a source of carbon in photosynthesis by *Callitriche hermaphroditica*. – *Aquatic Botany* 73(1): 1-7
- Madsen T. V. (1991):** Inorganic carbon uptake kinetics of the stream macrophyte, *Callitriche cophocarpa*. – *Aquatic Botany* 40: 321-332
- Martinsson K. (1985):** Problem kring *Callitriche platycarpa*, plattlånke. – *Svensk Botanisk Tidskrift* 79: 165-174
- Martinsson K. (1991a):** Natural hybridization within the genus *Callitriche* (Callitrichaceae) in Sweden. – *Nordic Journal of Botany* 11(2): 143-151
- Martinsson K. (1991b):** Geographical variation in fruit morphology in Swedish *Callitriche hermaphroditica* (Callitrichaceae). – *Nordic Journal of Botany* 11: 497-512
- Martinsson K. (1993):** The pollen of Swedish *Callitriche* (Callitrichaceae) – trends towards submergence. – *Grana* 32(4-5): 198-209
- Martinsson K. (1996):** Growth forms and reproductive characters in six species of *Callitriche* (Callitrichaceae). – *Acta Universitatis Upsaliensis, Symbolae botanicae Upsalienses* 31(3): 123-131
- Mason R. (1959):** *Callitriche* in New Zealand and Australia. – *Australian Journal of Botany* 7: 295-327
- Miller N. G. (2001):** The Callitrichaceae in the Southeastern United States. – *Harvard Papers in Botany* 5: 277 - 301
- Olmstead R. G., Michaels H.J., Scott K.M., Palmer J.D. (1992):** Monophyly of the Asteridae and identification of their major lineages inferred from DNA sequences of *rbcL*. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 249-265
- Olmstead R. G., Reeves P. A. (1995):** Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 176-193
- Pax F. (1896):** Callitrichaceae. In: Engler A., Prantl K. [eds.]: *Die Natürlichen Pflanzfamilien III* 5: 120-123
- Pijnacker L. P., Schotsman H. D. (1988):** Nuclear-DNA amounts in European *Callitriche* species (Callitrichaceae). – *Acta Botanica Neerlandica* 37: 129-135
- Philbrick C. T. (1984):** Pollen-tube growth within vegetative tissues of *Callitriche* (Callitrichaceae). – *American Journal of Botany* 71(6): 882-886
- Philbrick C. T. (1988):** Evolution of underwater outcrossing from aerial pollination systems: A hypothesis. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 836-841
- Philbrick C. T., Jansen R. K. (1991):** Phylogenetic studies of North American *Callitriche* (Callitrichaceae) using chloroplast DNA restriction fragment analysis. – *Systematic Botany* 16(3): 478-491
- Philbrick C. T., Anderson G. J. (1992):** Pollination biology in the Callitrichaceae. – *Systematic Botany* 17(2): 282-292
- Philbrick C. T., Bernadello L. M. (1992):** Taxonomic and geographic-distribution of internal geitonogamy in New-World *Callitriche* (Callitrichaceae). – *American Journal of Botany* 79(8): 887-890
- Philbrick C.T. (1993):** Underwater cross-pollination in *Callitriche hermaphroditica* (Callitrichaceae) – evidence from random amplified polymorphic DNA markers. – *American Journal of Botany* 80(4): 391-394
- Philbrick C. T. (1994):** Chromosome counts for *Callitriche* (Callitrichaceae) in North-America. – *Rhodora* 96: 383-386
- Philbrick C. T., Osborn J. M. (1994):** Exine reduction in underwater flowering *Callitriche* (Callitrichaceae) – implications for the evolution of hypohydrophily. – *Rhodora* 96: 370-381
- Philbrick C. T. (1998):** Invasion and spread of *Callitriche stagnalis* (Callitrichaceae) in North America. – *Rhodora* 100: 25-38
- Philbrick C. T., Les D. H. (2000):** Phylogenetic studies in *Callitriche*: implications for interpretation of ecological, karyological and pollination system evolution. – *Aquatic Botany* 68(2): 123-141
- Procházka F., Černošus F., Kusák P. (1999):** *Callitriche hermaphroditica* L. In: Čeřovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š., Procházka F.: *Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SR. Vol 5. Vyšší rostliny.* – *Průroda a.s., Bratislava*
- Reeves P. A., Olmstead R. G. (1998):** Evolution of novel morphological and reproductive traits in a clade containing *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae). – *American Journal of Botany* 85: 1047-1056
- Samuelsson G. (1925):** Die *Callitriche*-Arten der Schweiz. – *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich* 3: 603-628
- Sand-Jensen K. (1983):** Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. – *Journal of Experimental Botany* 34: 198-210
- Sand-Jensen K., Andersen K., Andersen T. (1999):** Dynamic properties of recruitment, expansion and mortality of macrophyte patches in streams. – *International Review of Hydrobiology* 84(5): 497-508

- Sand-Jensen K., Pedersen M.L. (2008):** Streamlining of plant patches in streams. – *Freshwater biology* 53(4): 714-726
- Savidge J. P. (1958):** Distribution of *Callitriche* in North-West Europe. – *Proceedings of the Botanical Society of the British Isles* 3: 103
- Savidge J. P. (1959):** An interspecific hybrid in European *Callitriche*. – *Proceedings of the Botanical Society of the British Isles* 3: 335
- Savidge J. P. (1960):** The experimental taxonomy of European *Callitriche*. – *Proceedings of the Linnean Society of London* 171: 128-130
- Savidge J. P. (1967):** Recognition of *Callitriche* spp. In Britain. – *Proceedings of the Botanical Society of the British Isles* 6: 380-383
- Schotsman H. D. (1954):** A taxonomic spectrum of the section Eu-*Callitriche* in the Netherlands. – *Acta Botanica Neerlandica* 3(3): 313-384
- Schotsman H. D. (1958a):** Notes on *Callitriche hermaphroditica* Jusl. – *Acta Botanica Neerlandica* 7: 519-523
- Schotsman H.D. (1958b):** Beitrag zur Kenntnis der *Callitriche*-Arten in Bayern. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft Zur Erforschung Der Heimischen Flora* 32: 128-140
- Schotsman H. D. (1961a):** Notes on some Portuguese species of *Callitriche*. – *Boletim da Sociedade Broteriana* 35: 95-127
- Schotsman H. D. (1961b):** Races chromosomiques chez *Callitriche stagnalis* Scop. et *Callitriche obtusangula* Legall. – *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 71: 5-17
- Schotsman H. D. (1961c):** Contribution a l'étude des *Callitriche* du canton de Neuchatel. – *Bulletin de la Société Neuchâtoise des Sciences Naturelles* 84: 89-101
- Schotsman H. D. (1966):** Notes sur *Callitriche fassettii* Schotsm. nov. spec. – *Acta Botanica Neerlandica* 15: 477-483
- Schotsman H. D. (1967):** Les *Callitriches*. Espèces de France et taxa nouveaux d'Europe. In: P. Jovet. *Flora de France*, Vol. 1. – Editions Paul Lechevalies, Paris: 1-151
- Schotsman H. D. (1976):** *Callitriche mathezii* Schotsm. sp. nov. – *Bulletin Du Centre d'Etudes Et De Recherches Scientifiques De Biarritz* 11: 199-207
- Schotsman H. D. (1977):** *Callitriche* de la région Méditerranéenne: Nouvelles observations. – *Bulletin Du Centre d'Etudes Et De Recherches Scientifiques De Biarritz* 11(3): 241-312
- Schotsman H. D., Haldimann G. (1981):** *Callitriche* inédites du Jura français *C.cophocarpa* Sendtn., *C.platycarpa* Kütz. (Angiospermae) et l'hybride dans la partie septentrionale. – *Bulletin de la Société Neuchâtoise des Sciences Naturelles* 104: 131-143
- Schotsman H. D. (1982):** Biologie florale des *Callitriche*: étude sur quelques especes d'Espagne méridionale. – *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, Section B, Adansonia* 4: 111 – 160
- Schotsman H. D. (1983):** Abnormale vruchtvormen bij *Callitriche platycarpa* Kütz. – *Gorteria* 11: 165-166
- Schotsman H. D. (1984):** Les *Callitriches* d'Afrique intertropicale continentale. I. Une espèce nouvelle d'Ethiopie: *Callitriche favargerii*, Schotsman, sp. nova. – *Botanica Helvetica* 94: 285-294
- Schotsman H. D. (1985):** Les *Callitriche* L. de l'Afrique intertropicale continentale II. Description de deux nouvelles espèces. – *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 55: 291-296
- Schotsman H. D. (1988):** Les *Callitriche* L. de l'Afrique intertropicale continentale III. Historique et description de trois nouvelles espèces. – *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, sect B, Adansonia* 10: 3-18
- Sculthorpe C. D. (1967):** The biology of aquatic vascular plants. – Edward Arnold, London.
- Sokolovskaja A. (1932):** K sistematike i kariologii roda *Callitriche*. – *Trudy petergofskogo Estestvenno-naučnogo Instituta* 8: 150-172
- Triest L., Mannaert A. (2006):** The relationship between *Callitriche* L. clones and environmental variables using genotyping. – *Hydrobiologia* 570: 73-77
- Tzvelev N. (1975):** Zametka o rode *Callitriche* L. v SSSR.. – *Novosti Sistematiki vysšich rastenij* 12: 237-238

Přílohy

Příloha I – Kladogram vnitrorodových vztahů evropských a amerických zástupců rodu *Callitriche* (převzato z Philbrick & Les 2001); druhy vyskytující se v České republice podtrženy

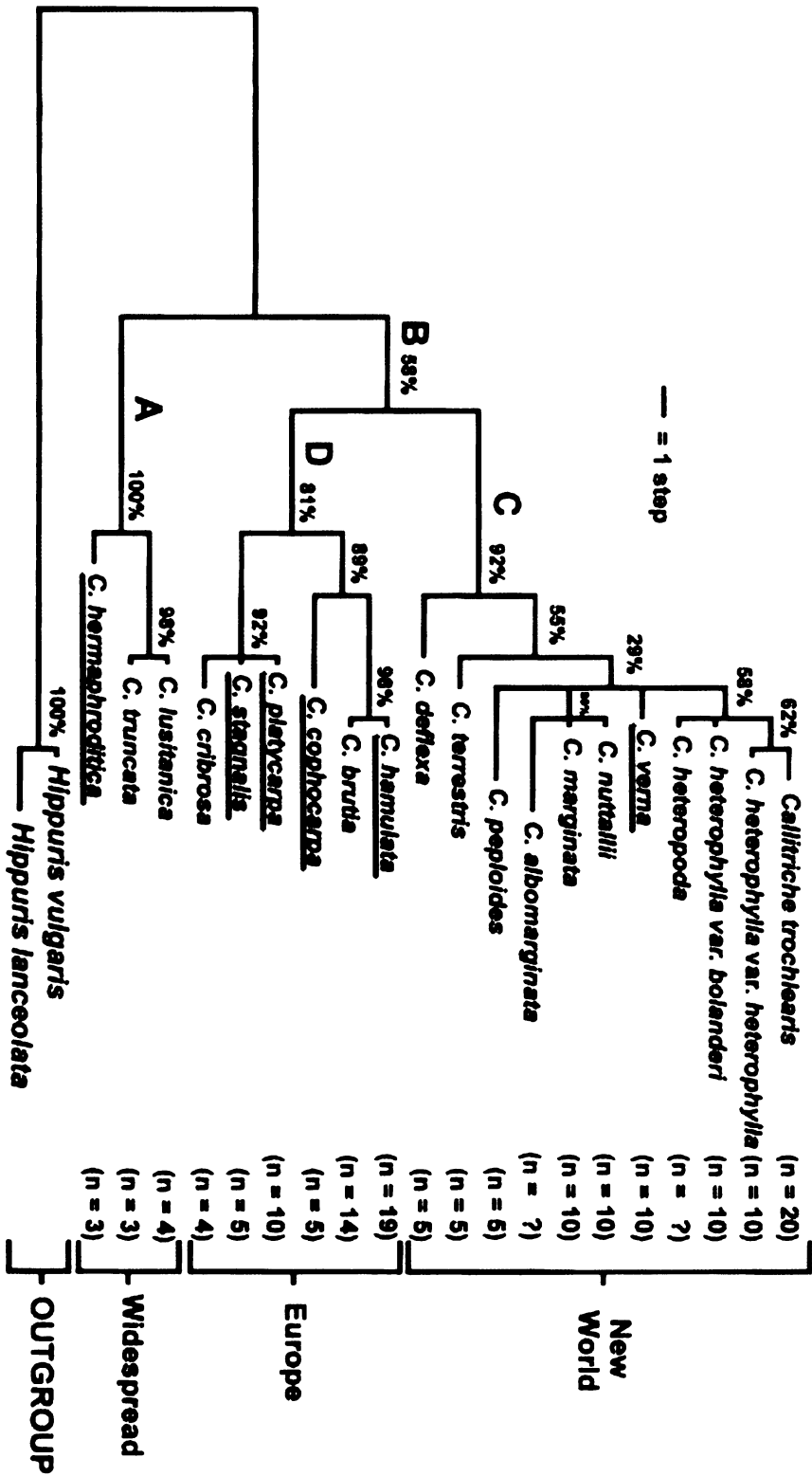
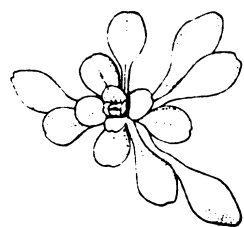
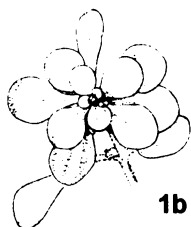


Fig. 3. The 93-step maximum parsimony tree based on molecular (*rbcL*) data (see text for discussion). The scale indicates a branch length of one step. Uppercase letters (A–D) refer to major clades discussed in the text. Bootstrap values are given above each node. Chromosome numbers and geographical affinities are indicated for each taxon.

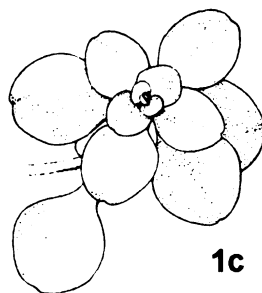
Příloha II – Morfologie (převzato ze Schotsman 1967); **Listové růžice** – *C. hamulata* (1a), *C. palustris* (1b), *C. stagnalis* (1c), *C. cophocarpa* (1d), *C. platycarpa* (1e); **Submerzní listy** – *C. hermaphrodita* (2a), *C. hamulata* – špičky (2b); **Květy** – *C. hermaphrodita*, samičí (3a), *C. brutia* – „contacter“ (3b), *C. palustris* – redukované (nahore) a neredukované (dole) (3c); **Plody** (zboku) – *C. hermaphrodita* (4a), *C. hamulata* (4b), *C. palustris* (4c), *C. stagnalis* (4d), *C. cophocarpa* (4e), *C. platycarpa* (4f); **Šupinové úžlabní chlupy** (ze strany) – *C. hermaphrodita* (5a), *C. stagnalis* (5b); **Štitnaté lodyžní chlupy** (zeshora) – *C. hamulata* (6a), *C. palustris* (6b), *C. stagnalis* (6c), *C. cophocarpa* (6d), *C. platycarpa* (6e)



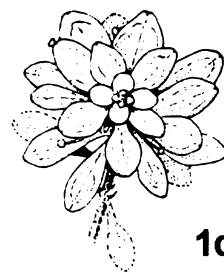
1a



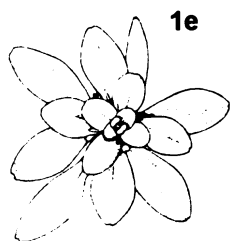
1b



1c



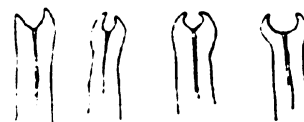
1d



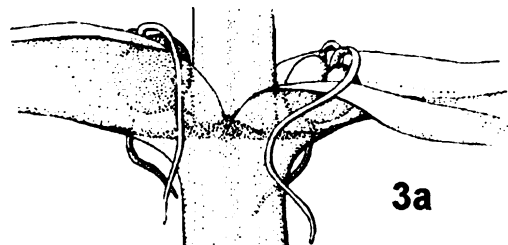
1e



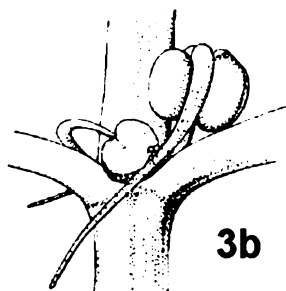
2a



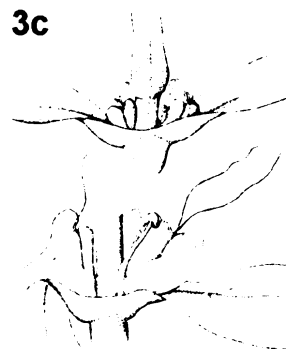
2b



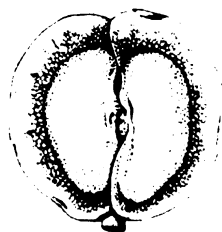
3a



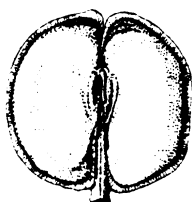
3b



3c



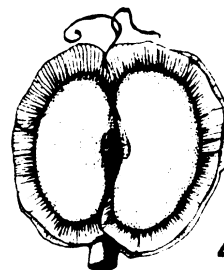
4a



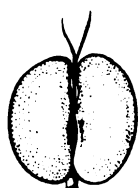
4b



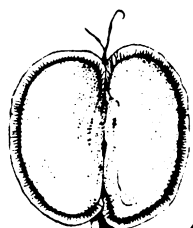
4c



4d



4e



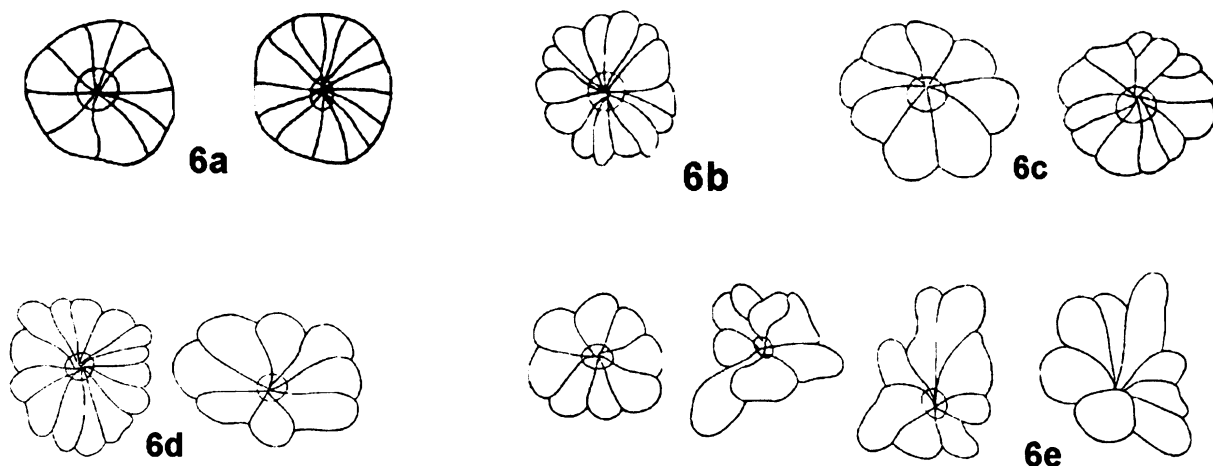
4f



5a



5b



Příloha III – Karyotypy [převzato ze Schotsman 1967, *C. hamulata* (2b) a *C. palustris* ze Schotsman 1954; *C. stagnalis* ze Schotsman 1961b]; 1 – *C. hermaphroditica*; 2 – *C. hamulata*: 2a – celkový karyotyp, 2b – typy tvarů chromozomů; 3 – *C. palustris* – typy tvarů chromozomů; 4 – *C. platycarpa*; 5 – *C. stagnalis*: 5a – karyotyp I, 5b – karyotyp II, 5c – karyotyp III, 5d – karyotyp IV, 5e – karyotyp V; 6 – *C. cophocarpa*

