

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky



Bakalářská práce

**Problematika stolítků (*Myriophyllum* L.)
ve střední Evropě**

Bachelor thesis

Watermilfoils (*Myriophyllum* L.) in Central Europe

Magdalena Hrdinová

Školitel: Mgr. Ing. Pavel Trávníček, Ph. D.

Praha 2012

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předloženou práci „Problematika stolítků (*Myriophyllum* L.) ve střední Evropě“ vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu

14. 5. 2012 v Praze

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Pavlu Trávníčkovi za trpělivost a čas, který mi věnoval při zpracovávání bakalářské práce. Mé poděkování také patří Janu Prančlovi za přínosné připomínky a rady. A v neposlední řadě bych svůj velký dík chtěla věnovat mým přátelům a rodině za podporu a motivaci, kterou mi poskytli.

Abstrakt

Rod *Myriophyllum* L. (stolístek) patří k jednomu z druhově nejbohatších rodů čeledi Haloragaceae (Saxifragales). Zahrnuje významné invazní druhy – evropský *M. spicatum* L. (s. klasnatý), severoamerický *M. heterophyllum* MICHX. (s. různolistý) a jihoamerický *M. aquaticum* (VELL.) VERDC. (s. vodní). Všechny tři se vyskytují ve střední Evropě spolu s původními neinvazními druhy *M. alterniflorum* DC. (s. střídavokvětý) a *M. verticillatum* L. (s. přeslenatý). Není to však pouze invaznost, která dělá tento rod tak pozoruhodným. Vykazuje velmi vysokou fenotypovou plasticitu, která značně znesnadňuje určování jeho zástupců do druhu. Poslední výzkumy navíc naznačují, že mezi některými druhy může probíhat křížení, které dává vzniknout hybridům v některých ohledech invaznějším než samotné rodičovské druhy. Nejen proto by měly být řádně studovány faktory ovlivňující úspěšnost invazních rostlin v obsazování nových lokalit. Jedním ze zásadních faktorů může být i polyploidie, která ve světle předchozích studií nabízí zcela nový pohled na problematiku stolístků. Podle předběžných výzkumů lze na základě ploidie za použití průtokové cytometrie středoevropské druhy jednoznačně rozlišit. Díky tomu je možné odhalit, jestli existují smíšené populace jednotlivých druhů, zda mezi nimi probíhá hybridizace a jaké ekologické zákonitosti jsou s tím spojené. Z toho důvodu bude výzkum polyploidie spolu s morfometrickými analýzami předmětem navazující magisterské práce.

Klíčová slova: *Myriophyllum* sp., invazní druh, hybridizace, polyploidie, střední Evropa, průtoková cytometrie

Abstract

Genus *Myriophyllum* L. (watermilfoil) belongs to one of the most species-rich genera within Haloragaceae (Saxifragales). It includes three invasive species, which are of major concern – European *M. spicatum* L., North American *M. heterophyllum* MICHX. and South American *M. aquaticum* (VELL.) VERDC. All of them occur in Central Europe as well as native *M. verticillatum* L. and *M. alterniflorum* DC. lacking more significant invasive growth up to now. It is not only its invasiveness that makes genus *Myriophyllum* so fascinating. It also displays extremely high phenotypic plasticity which is accompanied by determination difficulties. Moreover, recent research indicates that *Myriophyllum* tends to hybridize producing more invasive hybrids than parental taxa. Such traits pose a formidable challenge to scientists to deal with possible future invasive growth of non-indigenous *Myriophyllum* species in Central Europe. Therefore, thorough study of factors influencing evolution success of plants should be conducted. One of the key factors seems to be polyploidy. Research into polyploidy offers a new approach to watermilfoil issues. Additionally, according to preparatory study all native Central European *Myriophyllum* species can be easily distinguished by flow cytometry. That enables to study polyploidy in an environmental context and detect a presence of mixed populations and their potential hybrids. Consequently, research into ploidy of Central European watermilfoils together with morphometric analyses will be the subject of future master's thesis.

Key words: *Myriophyllum* sp., invasive species, hybridization, polyploidy, Central Europe, flow cytometry

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Charakteristika rodu <i>Myriophyllum</i> L. – stolístek.....	2
2.1	Taxonomické zařazení.....	2
2.2	Charakteristika čeledi Haloragaceae – zrnulovité.....	2
2.3	Popis rodu <i>Myriophyllum</i>	2
2.4	Rozšíření rodu <i>Myriophyllum</i>	3
2.5	Druhy rodu <i>Myriophyllum</i> ve střední Evropě.....	3
2.5.1	<i>Myriophyllum spicatum</i> (stolístek klasnatý).....	3
2.5.2	<i>Myriophyllum verticillatum</i> (stolístek přeslenatý).....	6
2.5.3	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> (stolístek střídavokvětý).....	7
2.5.4	<i>Myriophyllum aquaticum</i> (stolístek vodní).....	8
2.5.5	<i>Myriophyllum heterophyllum</i> (stolístek různolistý).....	9
3	Význam rodu <i>Myriophyllum</i>	10
3.1	Vliv invazních stolístků na člověka a životní prostředí.....	10
3.2	Management invazních stolístků.....	11
3.3	<i>M. spicatum</i> (s. klasnatý).....	12
3.4	<i>M. aquaticum</i> (s. vodní).....	13
3.5	<i>M. heterophyllum</i> (s. různolistý).....	13
4	Hybridizace.....	14
4.1	Hybridní speciace.....	14
4.2	Hybridizace jako stimul invaznosti.....	15
4.3	Hybridizace v rámci rodu <i>Myriophyllum</i>	15
5	Polyploidie.....	18
6	Navazující diplomová práce.....	21
6.1	Metodika.....	21
6.2	Předběžný výzkum.....	23
7	Závěr.....	25
8	Použitá literatura.....	26

1 Úvod

Rod *Myriophyllum* L. (stolístek) zahrnuje přibližně 68 druhů vzájemně si velmi podobných vodních rostlin bylinného charakteru náležejících do čeledi Haloragaceae (zrnulovité). Tím se řadí k druhově nejbohatším rodům vodních „pravých dvouděložných“ (*core eudicots*). *Myriophyllum* se vyskytuje na všech kontinentech kromě Antarktidy, jeho centrum diverzity se nachází v Austrálii. Ve střední Evropě je zastoupen třemi původními druhy (*M. spicatum* L., *M. alterniflorum* DC. a *M. verticillatum* L.) a dvěma nepůvodními druhy [severoamerický *M. heterophyllum* MICHX. a jihoamerický *M. aquaticum* (VELL.) VERDC.] (Moody & Les 2007b; Moody & Les 2010).

M. spicatum spolu s *M. heterophyllum* a *M. aquaticum* patří mezi významné invazní rostliny, které svým agresivním růstem způsobují mnoho problémů především v Severní Americe. Vyznačují se mnoha znaky, jež jsou pro invazní rostliny typické. Jsou to klonální organizmy produkující generativní orgány velice zřídka. Velmi snadno se pomocí vegetativních fragmentů šíří na dlouhé vzdálenosti, ať už na tělech vodních ptáků nebo za přispění člověka na vodních plavidlech. Svým vzhledem zaujaly mnohé pěstitele akvarijních rostlin, kteří k jejich roznosu přispívají ještě více (Aiken 1981; Sheppard et al. 2006).

Navzdory intenzivnímu výzkumu zaměřeného na invazní aspekty stolístků se jen naprosté minimum prací věnovalo fenoménu polyploidie a jeho vlivu na invaznost rostlin, přestože v jejich životě hraje polyploidie významnou roli. Nejenže je nepopiratelné, že má *Myriophyllum* více ploidních úrovní, ale nedávno byly objeveny i hybridní populace stolístků s, v některých ohledech lepšími, vlastnostmi než jejich rodičovské druhy, což nepřímo poukazuje na možnost allopolyploidní hybridizace. Přesto však nebyla u těchto hybridních jedinců zkoumána ploidní úroveň a celkově je fenomén potencionálního vlivu polyploidie na invaznost u stolístků zcela opomíjen. Nejen proto představuje rod *Myriophyllum* ideální skupinu pro komplexní studium procesů hybridizace i polyploidizace a také dopadů těchto procesů na rozšíření a invazní potenciál jednotlivých druhů (Moody & Les 2002; Soltis et al. 2009).

V této práci bych ráda shrnula poznatky týkající se morfologie, ekologie, invaznosti, hybridizace a polyploidie střeoevropských stolístků. Bude použita jako výchozí text pro navazující magisterskou práci zabývající se výše zmíněnou problematikou podrobněji.

2 Charakteristika rodu *Myriophyllum* L. – stolístek

2.1 Taxonomické zařazení

Plantae

Angiosperms

Eudicots

Core eudicots

Řád: Saxifragales

Čeleď: Haloragaceae

Rod: *Myriophyllum*

(dle APG III)

2.2 Charakteristika čeledi Haloragaceae – zrnulovitě

Čeleď Haloragaceae R. Br. z řádu Saxifragales je kosmopolitní čeleď, která v současnosti obsahuje 8 rodů a přibližně 120 druhů. Zástupci čeledi jsou morfologicky velmi diverzifikováni – od malých stromů po submerzní vodní rostliny. Čtyři rody jsou primárně terestrické – *Glischrocaryon* ENDL., *Gonocarpus* THUNB., *Haloragis* J. R. FORST. & G. FORST. a *Haloragodendron* ORCHARD; zbývající 4 rody jsou buď přímo vodní anebo s vodním prostředím úzce spojené – *Laurembergia* BERGIUS, *Meziella* SCHINDL., *Myriophyllum* a *Proserpinaca* L. Zástupce čeledi Haloragaceae lze nalézt v širokém rozmezí biotopů – od pouští po sladkovodní jezera hlubší než 10 m. Centrum druhové diverzity se nachází v Austrálii, kde se vyskytují 4 endemické rody a nachází se zde 70 % celkového duhového bohatství čeledi Haloragaceae (Moody & Les 2007b).

Rostliny čeledi Haloragaceae postrádají palisty, často jsou výrazně heterofylní. Semeník je spodní, 1–4pouzdrý, v každém pouzdře je 1 anatropické dvouobalné vajíčko. Semena mají většinou bohatý endosperm. Plod se rozpadá na 4 jednosemenné plůdky podobné oříšku, u mimoevropských může být plodem i nažka (Husák 1997). Zajímavým znakem Haloragaceae je nestabilní četnost květů. Jakkoliv jsou nejčastější 4četné květy, u některých zástupců čeledi lze najít regulérní 3četné, ale i 2četné květy, což je u „pravých dvouděložných“ (*core eudicots*) výjimečné (Moody & Les 2007b).

2.3 Popis rodu *Myriophyllum*

Stolístky jsou vytrvalé vodní nebo bahenní rostliny s plazivými kořenujícími oddenky. Větvené lodyhy mohou být ponořené, plovoucí i vystupující nad hladinu, někdy s kyjovitými pupeny (turiony) sloužícími k přezimování. V ponořených stoncích jsou vytvořeny cévní lakuny, které

umožňují transportovat kyslík ke kořenům a zároveň rostlinu nadnášejí. Listy rostou v přeslenech, jsou peřenosečné v četné niťovité úkrojky, často s malými žlázkami. Stolístky se vyznačují velkou fenotypovou plasticitou. Mohou mít formu jak vodní, tak terestrickou (Cook 1968; Hegi 1975; Moody & Les 2010).

Květy jsou drobné, většinou přisedlé, pravidelné, funkčně jednopohlavné nebo oboupohlavné. Nacházejí se po 1–2 v paždí listenů ve vstřícných párech nebo přeslenech a tvoří terminální přímé klasy. V horní části květenství se nalézají samčí květy a v dolní samičí květy, na jejich přechodu mohou být vytvořeny oboupohlavné květy. Květenství vyčnívá nad hladinu. Samčí květ se skládá ze 4 vzpřímených kališních lístků, 4 nebo 2 korunních lístků, které záhy opadají a 8 nebo 4, výjimečně 3 nebo 2, tyčinek. Semeník je 4pouzdrý, čnělky jsou 4 a jsou velmi krátké, popř. blizny přímo přisedají na semeník. U samičích květů často chybí kališní lístky, korunní lístky jsou obvykle velmi malé nebo také zcela chybí. Stolístky jsou anemogamní. Plod se podélně rozpadá na 4 jednosemenné kožovité plůdky válcovitého tvaru (Cook 1968; Hegi 1975, Moody & Les 2010).

2. 4 Rozšíření rodu *Myriophyllum*

Rod *Myriophyllum* má téměř kosmopolitní rozšíření. Nevyskytuje se pouze na Antarktidě. Největší druhová diverzita je soustředěna do Austrálie (42 druhů, 37 endemických). Následuje Asie (16 druhů, 8 endemických) a Severní Amerika (14 druhů, 7 endemických). Afrika (4 druhy, 2 endemické) a Jižní Amerika (4 druhy, 1 endemický) jsou druhově nejchudší (Moody & Les 2010).

V Evropě roste 6 druhů, žádný ovšem není endemický – *M. alterniflorum* DC., *M. spicatum* L., *M. sibiricum* KOMAROV, *M. verticillatum* L., *M. aquaticum* (VELL.) VERDC. a *M. heterophyllum* MICHX (Moody & Les 2010).

2. 5 Druhy rodu *Myriophyllum* ve střední Evropě

Kvůli velké fenotypové plasticitě stolístků je poměrně obtížné určit jednotlivé druhy (Moody & Les 2010). V popisu druhů střední Evropy (*M. spicatum*, *M. verticillatum*, *M. alterniflorum*, *M. aquaticum*, *M. heterophyllum*) je proto kladen důraz na obsáhnutí co nejvíce informací o daných druzích, které by mohly napomoci při jejich determinaci.

2. 5. 1 *Myriophyllum spicatum* (stolístek klasnatý)

Morfologie

Stonek s. klasnatého je 0,5–7 m dlouhý a délka stonku často přesahuje hloubku vody o více než 50 cm. Stonek je lysý a směrem k bázi se díky odlamování a rozkladu zmenšuje počet listů až je úplně bezlistý. Zvláště na začátku sezóny jsou lodyhy červené. Stonek je ve vzdálenosti 5–20 nodů od květenství téměř dvakrát široký než zbytek, velmi pevný a charakteristicky zahnutý tak, že je tato část

souběžná rovnoběžná s vodní hladinou (Aiken et al. 1979).

Listy rostou většinou v přeslenu po 4, občas lze nalézt i 3– a 5četné přesleny listů. Jsou 1,5–4,0 cm dlouhé se 13–38 páry až 1,5 cm dlouhých úkrojků na každém listu (Aiken et al. 1979; Cook 1968).

V místech, kde se voda začne pomalu vypařovat, tvoří *M. spicatum* terestrickou formu. Listy jsou menší, tužší a mají méně úkrojků. Pokud se takovéto rostliny dostanou opět do vody, do 7–10 dnů se začnou tvořit nové listy vodní formy, nicméně první listy mají stále méně úkrojků a až později přesáhne počet 14 úkrojků na list. Mladé rostliny a volně plovoucí rostliny často vykazují také počet úkrojků menší než 14 (Aiken et al. 1979). Kvůli plasticitě tohoto znaku proto může být počet úkrojků brán jako determinativní znak pouze u 70 % jedinců *M. spicatum* (Nichols 1975).

Květenství je terminální, 5–20 cm dlouhé, napřimuje se až na začátku kvetení. Květy se nacházejí v paždí listenů ve 4četných přeslenech. Spodní květy jsou samičí (3–10 přeslenů), vrchní samčí, příležitostně mezi nimi rostou oboupohlavné květy. Samičí květy postrádají kališní lístky, korunní lístky jsou 4 a velmi malé. Gyneceum je 4laločnaté s růžovými krátkými zahnutými nebo přisedlými bliznami. Samčí květy mají 4 načervenalé záhy opadavé korunní lístky a 8 tyčinek. 2–4 spodní přesleny listenů jsou peřenoklané a často delší než květy; horní listeny jsou celokrajné, širší než delší a kratší než květy. Plody jsou oválné, 2–3 mm velké, jemně bradavičnaté, 4hranné s poněkud zvrásněnými hranami v místě rozpadu (Aiken et al. 1979; Cook 1968; Dostál 1989).

Ekologické nároky

M. spicatum roste ve stojatých a mírně tekoucích vodách. Vyskytuje se spíše v zásaditější oligotrofní až mírně eutrofní vodě (Dostál 1989; Madsen 1998; Nichols 1975). Může růst také v písku, kyselé rašelině a dokonce i ve velmi zásaditém prostředí (pH = 9–10) (Aiken et al. 1979). Spolu s *M. verticillatum* preferuje vodu s vyšším obsahem vápníku než *M. alterniflorum* (Hutchinson 1970).

Maximální hloubka, kde můžeme *M. spicatum* nalézt je dána kompenzačním bodem (rozhraní mezi epipelagiálem a hypopelagiálem, kde se vyrovná příjem a výdej CO₂). Může se nacházet v hloubce až 10 m, ale nejvíce mu vyhovuje hloubka 2–3 m, odkud pak invaduje do větších hloubek i na mělčiny. Jakmile stonek dosáhne vodního povrchu, vytvoří se pomocí větvení stonků tlustý polštář, naopak spodní větve mají tendenci se odlamovat. Takto *M. spicatum* zaujme správný tvar pro optimální získávání světla. Roste-li v 5metrových hlubších vodách, nedosahuje už k vodní hladině a tvoří jen submerzní porost (Aiken et al. 1979; Grace & Wetzel 1978).

Fenologie

Stejně jako ostatní středoevropské stolistky je *M. spicatum* vytrvalá rostlina, u které jsou během léta dvě maxima nárůstu biomasy a za jedno léto může kvést i dvakrát. Kvete od června do

září, druhé kvetení může proběhnout v období pozdního července. Největší nárůst biomasy nastává krátce po období kvetení. *M. spicatum* může přezimovat i v zelené formě a dokonce přes zimu vytvořit velké množství biomasy (Dostál 1989; Nichols 1975; Stanley et al. 1976).

Rozmnožování

Blizny dozrávají v předstihu před tyčinkami hned jak se květenství vynoří, což zabraňuje samoopylení. *M. spicatum* je anemofilní, s možným přispěním entomofilie. Dřívější dohady, že by se mohlo jednat o rostlinu hydrofilní, jsou pravděpodobně mylné, ponořené květy v květenství totiž často odpadnou ještě dříve než se stihnou plně vyvinout (Aiken et al. 1979; Patten 1956).

Po opylení leží květenství paralelně s vodní hladinou do té doby, než se nevyvinou plody, ty se pak následně z rostliny spolu s celou terminální částí odlamují a plavou několik hodin na hladině čímž je umožněná jejich dostatečná disperze. Jedno květenství dává vzniknout 12–40 semenům. Plody jsou nepukavé a mají tvrdý sklerifikovaný endokarp. Mikropyle je pevně uzavřeno zátkou vytvořenou z integumentu. Klíčení není možné, dokud není tato zátky odstraněna nebo dokud není narušen endokarp. Proto je potřeba nějaký čas, nejčastěji rok, než je semeno schopné vyklíčit (Aiken et al. 1979; Patten 1956).

Existuje několik způsobů, jak klíčení urychlit (v pořadí od nejvíce k nejméně efektivnímu): (1) částečné odstranění tvrdého endokarpu, (2) skarifikace, (3) mrazení (4) střídání mrazení a sušení, (5) sušení, (6) vystavení relativně vysoké koncentraci H^+ iontů, (7) prodloužená doba vystavení nízkým teplotám. Semena z prvního kvetení jsou téměř neživotoschopná, zatímco semena z druhého kvetení klíčí až s 85% úspěšností. Semenáčky však velmi trpí predací a nejsou tolerantní k zastínění, tudíž je výskyt semenáčků v přírodě vzácný (Aiken et al. 1979; Patten 1955; Patten 1956).

Pro *M. spicatum* je proto mnohem důležitější vegetativní rozmnožování, které probíhá pomocí fragmentů stonků. Během léta, krátce po období kvetení, se uvolňuje z rostliny mnoho 10–20 cm dlouhých fragmentů. Plavou na hladině a ještě před tím než klesnou ke dnu vytvoří kořeny, stonky a listy. Kolonizace nových míst s. klasnatým probíhá převážně právě díky vegetativním fragmentům. (Aiken et al. 1979; Nichols 1975; Patten 1956).

Fyziologie

M. spicatum má C_3 fotosyntézu, ale nízký kompenzační bod CO_2 a vysoké teplotní optimum – obě charakteristiky specifické pro C_4 rostliny (Stanley & Naylor 1972).

M. spicatum dokáže na rozdíl od jiných rostlin přijímat uhlík i ve formě hydrogenuhličitanu, což *M. alterniflorum* ani *M. verticillatum* nedokáží (Hutchinson 1970).

2. 5. 2 *Myriophyllum verticillatum* (stolístek přeslenatý)

Morfologie

Stonky *M. verticillatum* dosahují délky 3 m, nejčastěji jsou ale 0,1–0,5 m dlouhé. Listy jsou 2,0–4,5 cm dlouhé, s 24–35 úkrojky až 3 cm dlouhými, často delší než internodia, obvykle po 5 v přeslenu; někdy se ale vyskytnou listy v přeslenu i po 4 nebo po 6 (Cook 1968; Hegi 1975).

Terestrická forma může být pouze 3 cm velká a její listy mohou být 1 cm dlouhé pouze se 4 úkrojky (Cook 1968).

Květenství je 7–25 cm dlouhé. Květy rostou v přeslenu obvykle po 5, popř. po 6; mezi samičími a samčími květy se někdy mohou objevit květy oboupohlavné. Nachází se v paždí peřenosečných listenů, které jsou 1–1,5× delší než květy. Samčí květy mají 8 tyčinek a 2,5 mm dlouhé načervenalé korunní lístky. V samičích květech korunní lístky chybí. Plody jsou přibližně 3 mm velké, oválné, hladké (Aiken 1981; Cook 1968; Hegi 1975).

M. verticillatum vytváří kyjovité útvary napomáhající rostlině přežít zimní období a také se rozmnožovat – tzv. turiony. Jedná se v podstatě o zkrácené konce stonků s přitisklými listy. Turiony jsou 2–6 cm dlouhé; každá rostlina vyprodukuje ročně 4–12 turionů (Caffrey & Monahan 2006; Cook 1968; Hegi 1975; Weber & Noodén 2005).

Ekologické nároky

M. verticillatum roste v mělkých, stojatých či tekoucích, mezotrofních a eutrofních vodách (Caffrey & Monahan 2006) Nejčastěji obsazuje 0,5–3 m hluboké vodní toky a nádrže s bahnitým, jílovitým či humózním dnem (Dostál 1989). Vyskytuje ve vodě s nižším pH než jaké preferuje *M. spicatum*; může se jednat o důsledek toho, že *M. verticillatum* nedokáže ve fotosyntéze zpracovávat hydrogenuličitan, ale pouze oxid uhličitý (Hutchinson 1970).

Fenologie

M. verticillatum kvete od června do září. Mezi zářím a říjnem rostliny produkují velké množství turionů. V listopadu po dokončení vývoje se oddělují i s kusem stonku od umírající mateřské rostliny a ve shlucích plavou na vodní hladině po několik dnů, čímž si zajišťují roznos na dlouhé vzdálenosti. Následně, díky změně svojí hustoty, klesají ke dnu, kde přečkají zimu. Změna je způsobena zvýšením obsahu škrobu v turionech a vytěsněním plynů z jejich mezibuněčných prostor. Jakmile v únoru stoupne teplota vody, začnou turiony rašit a během února už dosahují 10cm výšky; stabilní populace *M. verticillatum* je vytvořena na začátku května (Caffrey & Monahan 2006; Dostál 1989; Weber & Noodén 2005).

2. 5. 3 *Myriophyllum alterniflorum* (stolístek střídavokvětý)

Morfologie

Stonky mohou být až 1,2 m dlouhé. Často vytváří mohutné trsy, které napomáhají sedimentaci písku a tvoření pískových lavic. Délka listů se pohybuje mezi 0,3 až 4 cm a je víceméně stejná jako délka příslušného internodia. Listy rostou po 4 v přeslenu, občas po 3, a mají 6–18 úkrojků. Nevytváří turiony (Aiken 1981; Cook 1968; Dostál 1989; Moravec 1973).

Květenství je nejvýše 3 cm dlouhé, samčí květy rostou buď po jednom nebo po dvou vstřícně, s 8 žlutými červeně pruhovanými tyčinkami a obvykle s rudimenty pestíků; samičí květy rostou na bázi květenství v přeslenu ve skupinách po 2–4, nebo jednotlivě výše na květenství; oboupohlavné květy jsou vzácné (Cook 1968; Dostál 1989). Celkově je květenství chudokvěté, před rozkvětem nící, pak přímé; kvete od června do srpna. Korunní lístky samčích květů jsou nažloutlé, u samičích jsou redukovány (Husák 1997; Kaplan 2002). *M. alterniflorum* má unikátní pylová zrna s 2–3 µm vysokými asymetrickými prstenci ztlustlé exiny kolem pórů (tzv. *aspis*) a specifickou mikrorugulátní skulpturou (Aiken 1981).

Listeny mají tvar listů, u báze jsou delší než květy a směrem k vrcholu se stávají celokrajnými a zkracují se až jsou menší než květy. Plody jsou 1,5–2 mm dlouhé a 1,5 mm široké, oválného tvaru, hnědočervené, jemně bradavičnaté (Cook 1968; Dostál 1989; Husák 1997).

Ekologické nároky

M. alterniflorum je vytrvalá rostlina vyskytující se ve stojatých i v tekoucích vodách, které jsou chladné, oligotrofní, bohaté na kyslík a s nízkým obsahem vápníku. Těžiště výskytu se pravděpodobně nachází v tekoucích vodách na území silikátových hornin Moldanubika, kde osidluje šterkovité dno v proudící vodě od 10 cm do cca 1 m hloubky, může ovšem obsadit i bahnitoreseliné dno (Dostál 1989; Moravec 1973).

Rozšíření

Vyskytuje se hlavně v západní, severní a střední Evropě, ale zasahuje i do Řecka (Dostál 1989; Sarika-Hatzinikolaou & Koumpli-Sovantzi 1994). Jeho evropská arela má subatlantský charakter, směrem do vnitrozemí stoupá do vyšších nadmořských výšek; v České republice se vyskytuje pouze v západní části, kudy probíhá východní hranice jeho rozšíření (Moravec 1973). V Červeném seznamu České republiky je *M. alterniflorum* vedený jako silně ohrožený (C2; Kaplan 2002).

2. 5. 4 *Myriophyllum aquaticum* (stolístek vodní)

Morfologie

M. aquaticum, často také jako *M. brasiliense* C_{AMB.}, má až 2 m dlouhé stonky, na bázi někdy dřevnaté (Cook 1968). Jakmile lodyha doroste k vodní hladině, změní směr růstu na horizontální a intenzivně se větví; zabraňuje tak růstu jiných vodních makrofyt; následně stonek začne růst nad hladinu vertikálním směrem (Moreira et al. 1999). V rychleji tekoucích vodách vynořené stonky chybí (Hussner & Lösch 2005). Vynořené stonky mohou vystupovat nad vodní hladinu až do výše 40 cm (Sheppard et al. 2006).

Listy mají 8–30 úkrojků a rostou po 4–6 v přeslenu, obvykle jsou delší než internodia. Na vynořených částech mají listy typicky modrozelenou barvu, jsou 2–5 cm dlouhé a jsou pokryté malými průhlednými polokulovitými žlázkami. Ponořené listy jsou zelenější, menší (1,5–3,5 cm) a méně tuhé. Kořeny vyrůstají z nodů (Chicken 1977; Cook 1968; Denys et al. 2004; Sheppard et al. 2006).

Jedná se o dvoudomou rostlinu, mimo původní areál se vyskytují jen samičí jedinci. Květy se nachází v paždí peřenosečných listenů. Samičí květy jsou 1,5 mm dlouhé, bílé, apetalní. Samčí květy mají 5 mm dlouhé korunní lístky a 8 tyčinek. Plody jsou 1,8 mm dlouhé a 1,2 mm široké, vejčité, jemně bradavičnaté (Aiken 1981; Chicken 1977; Cook 1968; Sheppard et al. 2006).

Ekologické nároky

M. aquaticum má mnoho vlastností, které mohou stát za úspěšností jeho šíření. S. vodní je rostlina především stojatých nebo pomalu tekoucích eutrofních vod o maximální hloubce 1,5 m. Může se ale šířit i do přilehlých bažinatých oblastí, kde pak tvoří terestrickou formu (Hussner & Lösch 2005; Hussner et al. 2009; Sheppard et al. 2006; Thiébaud 2007). Nejčastěji se vyskytuje v nižších nadmořských výškách, ale dokáže přežít i ve výšce vyšší než 3000 m. n. m. (Orchard 1981). I když se jedná o rostlinu z tropů a subtropů, která začíná růst při teplotě vody vyšší než 8 °C, je schopná překonat zimní období, dokonce i pod ledem (Aiken 1981; Chicken 1977; Moreira et al. 1999, Sheppard et al. 2006). Jedním z možných vysvětlení je tohoto přizpůsobení je, že *M. aquaticum* již využívá probíhajících globálních klimatických změn, a nebo rostliny v Evropě pochází z vyšších nadmořských výšek (Hussner et al. 2009), neboť např. v jižní Africe mimo subtropické oblasti zimu nepřežije (Cilliers, 1999). Přezimuje ve formě oddenku (Hussner et al. 2009).

Růst *M. aquaticum* je omezen dostupností světla, rychlostí proudění vody, rychlostí střídání výšky vodní hladiny a koncentrací živin v substrátu (Hussner et al. 2009; Moreira et al. 1999). Pokud roste na substrátu bohatém na živiny, s fluktuacemi vodní hladiny se dokáže vyrovnat. Při nedostatku vody totiž dokáže rychle iniciovat růst kořenového systému do větších hloubek a může přijímat všechny živiny a vodu potřebné k přežití pouze kořeny (Hussner et al. 2009).

Šíří se převážně vegetativně pomocí fragmentů stonků, ale dokáže se plně regenerovat jen z jednoho nodu bez listů a s menší účinností i z jediného listu (Hussner et al. 2009).

Rozšíření

M. aquaticum je původní ve střední, východní a západní Jižní Americe (Aiken 1981; Hussner et al. 2009). Díky introdukci člověkem však s. vodní zdomácněl v mnohých státech světa včetně Evropy (Sheppard et al. 2006). Nachází se na jihu a jihozápadě Francie, kam byl introdukován v roce 1880 (Cook 1968; Thiébaud 2007). V roce 1935 se objevil i v Portugalsku (Moreira et al. 1999). V Holandsku se vyskytuje od poloviny 80. let 20. stol. (Denys et al. 2004); v Německu od roku 1988, kde vytvořil stabilní populaci v geotermálně ohříváné řece Erft a přilehlých oblastech (Hussner & Lösch 2005; Weyer & Hussner 2008). *M. aquaticum* můžeme nalézt také ve Velké Británii, kde byl poprvé spatřen v roce 1976, a v Nizozemí (Chicken 1977; Hussner & Lösch 2005; Sheppard et al. 2006)

2. 5. 5 *Myriophyllum heterophyllum* (stolístek různolistý)

Morfologie

Stonky *M. heterophyllum* dosahují 1m délky. Má 2 typy listů. První typ je peřenosečný s 5–12 úkrojky, vyvíjí se pokud rostlina roste při 15°C a méně. Druhý typ je kopinatý nebo rovný s zubatým okrajem, vyvíjí se v teplotách vyšších než 15 °C. Listy tvarově na přechodu mezi prvním a druhým typem se vyskytují málo často. Rostou po 4–6 v přeslenu (Cook 1968; Yu et al. 2002).

Vytváří turiony, které jsou větší a méně kompaktní než turiony *M. verticillatum*; málokdy jsou nacházeny oddělené od mateřské rostliny; vytváří se na bázi rostliny z oddenků, ne podél vzpřímených stonků (Aiken 1981).

M. heterophyllum je jednodomá rostlina. Květenství je 3–35 cm dlouhé s jednotlivými květy v paždí kopinatých, 2–12 × 0,8–2,5 mm velkých zoubkatých listenů. Květy jsou většinou oboupohlavné mající 4 tyčinky a 1,5–3 mm dlouhé korunní lístky. Plody jsou 1–1,5 mm velké, oválné, zobánkaté a se 2 rýhami, jemně bradavičnaté (Cook 1968; Yu et al. 2002).

Ekologické nároky

Vyskytuje se v řekách a v jezerech, která jsou charakterizována velkou plochou, nízkou nadmořskou výškou, relativně vysokým pH, vyšší alkalitou a vodivostí (Thum & Lennon 2010).

Rozšíření

M. heterophyllum je původní v Severní Americe (Moody & Les 2010). V Evropě se vyskytuje se v Rakousku, Německu, Švýcarsku, Velké Británii a Španělsku (Cirujano & Medina 1997; Cook 1968; Egloff 1974; Wimmer 1997).

3 Význam rodu *Myriophyllum*

Rod *Myriophyllum* je významný hlavně kvůli svým invazním druhům, které měly vždy zvláštní postavení, protože na nich mohl být v reálném čase sledován průběh ekologických a evolučních změn – přerod malého počtu kolonizátorů v rozsáhlé vlny útočníků v podobě invazních druhů je zajisté fascinující (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Nepůvodní vodní rostliny však mají velký dopad na místní biodiverzitu a fungování ekosystému (Ruiz et al. 1999). Z čistě ekonomického hlediska stojí ve Spojených státech kontrola nepůvodních vodních rostlin více než 100 milionů dolarů za rok (Pimentel et al. 2000).

Přibližně 19 druhů stolítků je považováno za škodlivé rostliny z toho 3 jsou přítomné i ve střední Evropě (Sheppard et al. 2006). Evropský *M. spicatum* a jihoamerický *M. aquaticum* se vyskytují na většině kontinentů (Moody & Les 2010). *M. spicatum* je v Severní Americe mnohem agresivnější než všechny tamní původní stolítky (Aiken et al. 1979; Thum & Lennon 2006). Severoamerický *M. heterophyllum* zdomácněl v Evropě a v Asii (Cirujano & Medina 1997; Yu et al. 2002); v severovýchodních a severozápadních Spojených státech, mimo svůj původní areál, je také považován za invazní druh (Moody & Les 2002).

3.1 Vliv invazních stolítků na člověka a životní prostředí

Pokud se stolítky vyskytují ve vysoké hustotě na jednom místě, způsobují některé z níže uvedených problémů:

- Tím, že vytěsní některé původní druhy, snižují stolítky biodiverzitu obsazených vodních ploch a toků a redukuje tak dostupnou potravu nejen pro vodní ptactvo (Cilliers 1999; Madsen et al. 1991; Moody & Les 2002; Sturtevant et al. 2009).
- Omezují rekreační i komerční aktivity ve vodě i v okolí – plavání, rybaření, říční plavbu, využití pláží apod. (Aiken et al. 1979; Bowes et al. 1977; Cilliers 1999).
- Vytváří habitaty vhodné pro vývoj krevsajícího hmyzu (Aiken et al. 1979; Sheppard et al. 2006)
- Negativně ovlivňují odvodňovací i zavlažovací systémy a dodávky pitné vody (Aiken et al. 1979; Sheppard et al. 2006).
- Odtržené polštáře stonků blokují pumpy ve vodních elektrárnách a zařízení měřící průtok v kontrolních povodňových tunelech (Aiken et al. 1979; Cilliers 1999)
- Ve vodních tocích snižují rychlost proudění vody (Cilliers 1999).

Nicméně, stolístek může být v určitých ohledech i přínosný. Okysličuje vodní prostředí, funguje jako filtr živin v eutrofních vodách, stabilizuje dno, poskytuje vhodný úkryt pro jikry ryb a výjimečně může sloužit i jako potrava vodních ptáků. Existuje ale mnoho vhodnějších rostlin, které mely podobné výhody (Madsen 1998; Nichols 1975).

3. 2 Management invazních stolístků

Na boj s nepůvodními druhy je každoročně vynaloženo velké množství finančních prostředků, proto je snaha najít proti nim co efektivnější metody boje (Aiken et al. 1979).

Management invazních stolístků se podle používaných technik dělí do 4 skupin: chemický boj, mechanické odstraňování, biologický boj a manipulace s prostředím (Nichols 1975).

Chemický boj

Použití herbicidů je sice efektivní, ale vyřeší problémy se stolístkem pouze na krátkou dobu. Rostliny se po odumření začnou rozkládat a spotřebovávají tak kyslík rozpuštěný ve vodě. Navíc živiny z jejich rozložených těl napomáhají eutrofizaci vody (Nichols 1975).

Mechanické odstraňování

Pokud se stolísky odstraňují opakovaně (nejlépe 2× za rok před růstovými piky), může se jednat o efektivní způsob boje. Odstraněním lodyh se řeší problém s rozkládající se biomasou a lze selektivně odstraňovat pouze stolísky. Nevýhodou je, že při manipulaci vzniká mnoho fragmentů stonků a pokud není pomocí bariér zabráněno jejich dalšímu roznosu, může se stolístek paradoxně rozšířit ještě více (Nichols & Cottam 1972; Nicols 1975).

Ačkoliv *M. verticillatum* není invazní, Caffrey & Monahan (2006) uvádí, že v Irsku znesnadňuje plavbu v kanálech, které patří mezi významné irské kulturní bohatství. Vyskytuje se zhruba na 30 % plochy kanálů. Donedávna se ke snižování jejich počtů používaly nákladné herbicidy a dvakrát ročně se mechanicky z kanálů odstraňovaly celé rostliny. Caffrey & Monahan (2006) ale našli lepší způsob. Odstraněním turionů jen jednou ročně v době, kdy rostliny již odumírají a nedochází k takovému zásahu do ekosystému kanálů, se dlouhodobě snížila hustota populací *M. verticillatum*. Tato technika nabízí účinné řešení pro boj s invazními druhy rostlin, které tvoří turiony.

Manipulace s prostředím

Manipulace s prostředím zahrnuje kontrolované snížení vodní hladiny, bagrování vodního dna a pokrytí vodního dna pískem, apod. (Nichols 1975)

I když je snižování vodní hladiny nutné provádět opakovaně, jedná se o levnější variantu

s dlouhodobějšími účinky než u mechanického odstraňování či používání herbicidů. Podobně v případě bagrování vodního dna, pokud je provedeno v hloubce pod fotickou zónou, se může jednat o nejlepší řešení ve vysoce zamořených oblastech (Nichols 1975).

Zajímavým způsobem je pokrývání dna pískem či štěrkem, kdy se na dno položí plastová fólie a je překryta nějakým sypkým materiálem, čím je hrubší, tím lépe. Nejedná se však o příliš trvalou metodu. Další možností je pokrýt fólií vodní hladinu a během 3–4 týdnů stolítky odumřou kvůli zastínění (Nichols 1975).

Biologický boj

V biologickém boji se nabízí možnost využití býložravých ryb či hmyzu, popř. virové či bakteriální choroby, nebo vytěsnit stolítek kompeticí jiné vodní rostliny (Nichols 1975).

Jakékoliv oslabení stolítků vede k jejich náchylnosti k obsazení různými mikroorganismy. Oslabení se projevuje polámaním listových úkrojků, zmenšením velikosti listů a zpevněním stonků (Aiken et al. 1979).

3. 3 *M. spicatum* (s. klasnatý)

M. spicatum ve střední Evropě pravděpodobně nezpůsobuje žádné vážnější potíže, literatura na toto téma bohužel chybí.

Nejvíce problémů způsobuje ve Spojených státech, kam byl poprvé introdukován ve 40. letech 20. stol. a začal se rychle šířit po celé Americe (Nichols 1975). V některých jezerech Severní Ameriky pokrýl s. klasnatý až 80% povrchu jezera (Sturtevant et al. 2009).

S. klasnatý je velmi citlivý k 2,4-dichlorfenoxyoctové kyselině (2,4-D). Po jeho vystavení tomuto selektivnímu herbicidu se vyvíjí tlustší listy, často s mnohem širší centrální žilkou a s relativně málo úkrojky (Schuytema 1977).

Po mechanickém odstranění s. klasnatého z jezer se vědci pokoušeli získanou biomasu nějakým způsobem využít – např. jako hnojivo. Díky malému obsahu živin a vysoké ztrátě hmotnosti při sušení to však nebylo ekonomicky výhodné (Anderson et al. 1965). Taktéž pokusy použít *M. spicatum* jako krmivo dopadly neúspěšně (Muztar & Silinger 1976). Snaha využít *M. spicatum* jako kompost se díky vysokému pH a salinitě substrátu měla jen omezený úspěch (Wile et al. 1978)

Podle Sheldon & Creed (1995) je v biologickém boji potencionálně využitelný nosatec *Euhrychiopsis lecontei* DIETZ, který je druhově specifický a v Severní Americe je původní. Poškozuje *M. spicatum* požíráním apikálního pletiva výhonů a zavrtáváním se larev do stonků, kde se následně kuklí. Sheldon & Creed (1995) prokázali, že pokud je *M. spicatum* vystaveno působení *E. lecontei*, sníží se hustota populace *M. spicatum* o 50% a netvoří husté polštáře.

3. 4 *M. aquaticum* (s. vodní)

Do Evropy byl s. vodní zavlečen na konci 19. stol. jako akvarijní a okrasná rostlina. Do volné přírody se dostal buďto s odpadem z akvárií nebo si ho obchodníci s akvarijním zbožím sami vysazovali vedle domů, kde jim lépe rostl. Člověk jeho šíření i nadále napomáhá, protože *M. aquaticum* je stále prodáván jako akvarijní rostlina přispívající k lepšímu prokysličení vody (Aiken 1981; Hussner et al. 2009; Sheppard et al. 2006; Thiébaud 2007).

Názory na jeho negativní dopad na životní prostředí ve střední Evropě se různí. Hussner & Lösch (2005) uvádí, že za určitých podmínek *M. aquaticum* obohacuje místní flóru a nepotlačuje při tom původní druhy. Naopak Moreira et al. (1999) považují *M. aquaticum* za škodlivou rostlinu. Výzkumy naznačují, že *M. aquaticum* je schopné se za daných klimatických podmínek rozšířit dále do Evropy, a pokud kvůli globálnímu oteplování stoupne průměrná teplota vody v řekách o 1–2 °C, je možné očekávat, že šíření *M. aquaticum* bude ještě více umocněno (Hussner & Lösch 2005; Hussner et al. 2009). Hrozbou je i introdukce samčích jedinců do nepůvodních lokalit (Sheppard et al. 2006).

V boji je možné použít herbicidy, např. 2,4-D amin, to má však smysl pouze tehdy, pokud je pokrytí vodní hladiny menší než 50 % (Moreira et al. 1999).

Cilliers (1999) v jižní Africe provedl pokusy s brazilskou mandelinkou rodu *Lysathia*, která se *M. aquaticum* živí, zároveň se však neživí evropským *M. spicatum*. Tím se nabízí možnost použít tento druh proti *M. aquaticum* v Evropě. *Lysathia* dokázala přežít zimu i záplavy. Během 3 let zredukovala počet *M. aquaticum* o 30 %. Sheppard et al. (2006) navrhuje, aby nedošlo k opětovnému návratu s. vodního, využít ještě dalšího škůdce – nosatce *Listronotus marginicollis* HUSTACHE, popř. infikovat *M. aquaticum* chorobou poškozující cévní systém rostlin způsobenou bakterií *Xanthomonas campestris* PAMMEL.

3. 5 *M. heterophyllum* (s. různolistý)

I když je invazní *M. heterophyllum* obvykle méně agresivní než *M. spicatum*, lokálně se může stát dominantnější (Thum et al. 2011). V Německu již zcela zdomácněl; v Severním Porýní-Vestfálsku se mezi roky 2003–2007 zvětšila oblast jeho rozšíření o 75 %; problémy způsobuje však jen lokálně (Hussner et al. 2010). V severovýchodní a západní Americe, kde není původní, se *M. heterophyllum* nyní také stává invazní (Thum et al. 2011).

4 Hybridizace

Termín hybridizace (křížení) nejčastěji označuje hybridizaci mezidruhovou – tj. rozmnožování mezi dvěma druhy, ze kterého vznikne hybrid (kříženec) (Rieseberg & Carney 1998; Wissemann 2007). Mezidruhový kříženec je pak buďto neplodný, popř. má sníženou plodnost nebo se různými mechanismy stabilizuje a může dát vzniknout novému druhu (Hegarty & Hiscock 2005). Dále v textu je pojem hybridizace používán v tomto významu.

V dřívějších dobách byla hybridizace považována za něco nelegitimního, čemu se příroda snaží intenzivně vyhnout, a co dává vzniknout neživotaschopným jedincům. Dnes už je ale evidentní, že se alespoň u rostlin jedná spíše o evoluční pravidlo než výjimku (Wissemann 2007). Schopnost hybridizace je sice častá, ale soustředí se jen do několika rodů a čeledí, které vykazují určité vlastnosti umožňující stabilizaci hybrida – vegetativní rozmnožování, cizosprašnost, vytrvalá životní forma apod. (Ellstrand et al. 1996).

4.1 Hybridní speciace

Ukazuje se, že hybridizace u rostlin je jednou z hybných sil evoluce biodiverzity na Zemi (Wissemann 2007). I když odhadnout procentuální zastoupení hybridních druhů ve světě je velmi obtížné (Wissemann 2007), soudí se, že hybridní speciace je tak významná, že není možné vytvořit všeobecný strom života, protože je koncepčně špatně. Neměl by mít tvar stromu, ale spíše síť, kde se jednotlivé linie spojují i rozpojují (Doolittle 1999). Podle Hegarty & Hiscock (2005) může hybridní speciace proběhnout dvěma způsoby – homoploidní speciací nebo allopolyploidní speciací. Homoploidní speciace zahrnuje hybridizaci, kdy má vzniklý kříženec stejný počet chromozomů jako jeho rodičovské druhy, zatímco allopolyploidní speciace probíhá většinou v případě, když má kříženec lichý počet chromozomů a je tím ohrožen správný rozchod chromozomů do gamet. Hybrid tento problém řeší zdvojením chromozomové sady (viz kapitola Polyploidie) nebo zpětným křížením s jedním z rodičovských druhů (tzv. introgrese).

Nově vzniklé křížence můžeme považovat za druhy až ve chvíli, kdy se reprodukčně izolují od rodičovských druhů – ať už ekologicky nebo geneticky (Ungerer et al. 1998). Rieseberg & Carney (1998) rozlišují izolaci prezygotickou (před rozmnožováním) a postzygotickou (po rozmnožování). Do prezygotických bariér patří například pylová inkompatibilita, rozdílná fenologie druhů či jiné geografické rozšíření. Postzygotické bariéry zahrnují mechanismy způsobující neživotaschopnost nebo neplodnost hybridů, popř. jejich potomků.

Pokud se ovšem hybridům podaří tyto bariéry překonat, nové kombinace rodičovských alel mohou sloužit jako preadaptace umožňující hybridům přežít v nových ekologických nikách, kde se to rodičovským druhům nedaří a zároveň tak uniknout kompetici (Anderson 1948; Rieseberg et al. 1999).

Tyto výhody mohou stát za evolučním úspěchem invazních rostlin (Ellstrand & Schierenbeck 2000).

4.2 Hybridizace jako stimul invaznosti

Ellstrand & Schierenbeck (2000) se ve své práci zabývají myšlenkou, zda se invazní rostliny již invazními „rodí“ nebo se invazními teprve stávají. I když první možnost nejspíše převažuje, druhou by podporovala pozorování, že ke vzniku úspěšných populací invazních rostlin je potřeba určitý čas a opakované introdukce nepůvodních rostlin – nutný předpoklad pro tvorbu hybridních populací.

Ellstrand & Schierenbeck (2000) našli 28 druhů rostlin z 12 čeledí, kde nástupu invazního růstu předcházela hybridizace. Většinou se jednalo o vytrvalé byliny. Výhodou jim poskytuje skutečnost, že neinvestují tolik energie do tvorby odolných pletiv, nýbrž do pletiv zajišťující rozmnožování či roznos, a že mají více času se stabilizovat než jednoleté rostliny. Více než polovina invazních druhů pocházela z jednoho nebo dvou pro danou lokalitu nepůvodních rodičovských druhů. Všechny druhy rostly na území, které alespoň částečně narušil člověk.

Hybridizace mohla podpořit vznik invazních rostlin několika způsoby: (1) vznikem nových genotypů s novými kombinacemi alel, (2) zvýšením genetické variability pomocí rekombinace, (3) zbavením se genetického zatížení izolovaných nebo malých populací nebo (4) zafixováním heterozního efektu (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Heterozní efekt je jev, kdy po hybridizaci mají F_1 kříženci lepší vlastnosti než rodičovské druhy, např. za určitých okolností mohou být odolnější vůči herbivorům (Fritz et al. 1994; Shull 1948). Pokud se hybridizace udála mezi druhy, které se dokáží množit klonálně, heterozní efekt může vést k rychlému šíření nepůvodních druhů na úkor rodičovských (Thum & Lennon 2006), jako je tomu u mnohých vodních rostlin (např. Ayres et al. 2004).

4.3 Hybridizace v rámci rodu *Myriophyllum*

V rámci rodu *Myriophyllum* bylo nedávno objeveno několik mezidruhových kříženců: *M. spicatum* × *M. sibiricum*, *M. heterophyllum* × *M. laxum* a *M. heterophyllum* × *M. hippuroides* (Moody & Les 2002; Thum et al. 2011). V některých případech byla u těchto hybridů zaznamenána větší životaschopnost než u rodičovských druhů (Moody & Les 2002). Kvůli tomu, že potencionálně mohou být kříženci stolístků ještě více invazní, než jsou jejich, již tak velmi agresivní, rodičovské druhy, by měla být jejich studiu v budoucnosti věnována větší pozornost.

M. spicatum × *M. sibiricum*

M. sibiricum KOMAROV (s. sibiřský), dříve také jako *M. exalbescens* FERN., je stolístek velmi podobný *M. spicatum*; roste na severu Severní Ameriky, v severní Evropě, na Sibiři a na Dálném východě (Ceska & Ceska 1986).

Díky tomu, že v roce 1977 byly uměle připraveny semena křížence mezi *M. sibiricum* (samičí rostlina) a *M. spicatum* (samčí rostlina), kdy přibližně 30 % semen vyklíčilo (Aiken et al. 1979); se soudilo, že by tyto dva druhy mohly hybridizovat i ve volné přírodě (Moody & Les 2002).

Tuto domněnku potvrdili až Moody & Les (2002), když v několika jezerech v severovýchodních Spojených státech odhalili křížence *M. spicatum* × *M. sibiricum*. Kříženci vykazovali morfologické znaky na pomezí rodičovských druhů. Moody & Les (2002) naznačili, že objevení tohoto křížence by mohlo ovlivnit budoucí management při boji s *M. spicatum*. Nosatec *Euhrychiopsis lecontei*, který je efektivní v redukci populací *M. spicatum*, ale původní *M. sibiricum* nijak zásadně neovlivňuje (Sheldon & Creed 1995), se totiž podle Moody & Les (2002) vyhýbal i populacím složených z kříženců *M. spicatum* × *M. sibiricum*. Newman & Welling (2004) naopak zjistili, že nosatec zredukoval populace *M. spicatum* v jezere, kde populaci stolístků Moody & Les (2007a) určili jako hybridní. To by naznačovalo, že by biologický boj mohl být proti křížencům efektivnější. Při dalších pozorováních Roley & Newman (2006) usoudili, že hybrid není výjimečně rezistentní proti herbivorům, nýbrž je o něco méně rezistentní než *M. sibiricum* a o něco více než *M. spicatum*.

Moody & Les (2007a) v 5 státech USA identifikovali hybridní populace ve 30 jezerech z 37 jezer, kde byl nalezen stolístek. Pouze ve 3 jezerech se *M. spicatum* a hybrid *M. spicatum* × *M. sibiricum* vyskytovali společně. Při kombinaci znaků délka listů a počet úkrojků se dali rodičovské druhy *M. spicatum* a *M. sibiricum* velmi dobře odlišit. Kříženci ale stáli v těchto znacích někde uprostřed a překrývali se často s oběma rodičovskými druhy.

Sturtevant et al. (2009) prověřili populaci 15 severoamerických jezer. *M. sibiricum* našli pouze ve 2 jezerech, ve 4 jezerech se vyskytoval jen druh *M. spicatum*, ve 2 jezerech pouze kříženec *M. spicatum* × *M. sibiricum* a v 8 jezerech *M. spicatum* a kříženec rostli společně, což neodpovídá předchozímu výzkumu Moody & Les (2007a).

M. heterophyllum* × *M. laxum

Moody & Les (2002) zjistili, že *M. heterophyllum* hybridizuje s *M. laxum* SHUTTLEW. EX CHAPMAN. *M. laxum* je stolístek velmi podobný *M. heterophyllum*; vyskytuje se v jihovýchodních Spojených státech (Thum et al. 2011). Podle Moody & Les (2002) *M. heterophyllum* na lokalitách nevykazoval invazní chování, *M. heterophyllum* × *M. laxum* ale ano. V jedné nádrži v Connecticutu, kde se *M. heterophyllum* i kříženec *M. heterophyllum* × *M. laxum* vyskytovali společně, rostlo *M. heterophyllum* jen roztroušeně podél pobřeží mezi vegetací dalších makrofyt, kdežto kříženec převládal; rostl v hlubších vodách, kde tvořil hustou spleť. Tento fakt by naznačoval, že za invazní charakter *M. heterophyllum* × *M. laxum* může být zodpovědná heterozní efekt a že ve skutečnosti *M. heterophyllum* v Severní Americe invazní není (Thum & Lennon 2006).

Thum & Lennon (2006) ovšem tuto domněnku nepotvrdili. Při analýze invazních populací *M. heterophyllum* z 25 jezer ve státě New Hampshire žádné hybridy nenašli. Danou skutečnost interpretují tak, že heterozní efekt není jediný mechanismus vedoucí k invaznosti a že kříženci mohou existovat, ale do státu New Hampshire ještě nedorazili. Další možností je, že se kříženci ve státě New Hampshire vyskytují, ale v jezerech pouze nebyl odhalen, protože byl kladen důraz na co nejvyšší počet zkoumaných jezer, ne počet vzorků z jednoho jezera. To by ovšem nebylo pravděpodobné, pokud by heterozní efekt skutečně zapříčinil větší četnost hybridů než čistých linií *M. heterophyllum*. Thum & Lennon (2006) proto navrhli, aby budoucí výzkum byl zaměřen spíše na roli enviromentálních a ekologických faktorů, které by mohly umožnit invazní růst *M. heterophyllum* i jeho kříženců.

M. heterophyllum* × *M. hippuroides

Thum et al. (2011) zdokumentovali případ, kdy se *M. heterophyllum* zkřížilo s *M. hippuroides*. *M. hippuroides* NUTT. EX TORR. & GRAY (s. prustkovitý) je obdobně jako *M. laxum* podobný *M. heterophyllum*; vyskytuje se v západní části Severní Ameriky, zatímco původní areál *M. heterophyllum* se nachází na východě. V nově nalezených lokalitách *M. heterophyllum* na západním pobřeží však mají možnost se křížit.

5 Polyploidie

Polyploidii lze charakterizovat jako přítomnost tří nebo více kompletních sad chromozomů v jádře polyploidního druhu namísto standardních dvou sad u diploidního druhu (Bennett & Leitch 1997). Jelikož rozdíly v počtu chromozomů vedou často ke vzniku reprodukční bariéry mezi nově vzniklým druhem a původní populací, polyploidie umožňuje rychlou (tzv. saltační) speciaci a výrazně přispívá k tvorbě nových druhů (Hegarty & Hiscock 2008). Polyploidizace tak může sloužit jako jedna z hlavních hnacích sil evoluce (Briggs & Walters 2001). Dnes již rozhodně není pochyb, že polyploidie sehrála v evoluci krytosemenných rostlin významnou, ne-li klíčovou, roli (Soltis et al. 2009). Odhady na procentuální podíl polyploidních druhů v rámci krytosemenných rostlin se různí (např. Bennett & Leitch 1997; Masterson 1994). Podle výzkumu Soltis et al (2009) se ale zdá, že polyploidizace stála na počátku celé linie krytosemenných (s výjimkou rodu *Amborella*). Význam polyploidie je o to větší, pokud si uvědomíme, že nejdůležitější plodiny jsou polyploidní (např. pšenice, kukuřice, cukrová třtina, brambory, káva či bavlna) (Bennett & Leitch 1997).

Bylo vysloveno mnoho teorií, proč jsou polyploidii u rostlin tak rozšířené a úspěšné. Pravděpodobně ale nelze nalézt jen jedno vysvětlení. Hegarty & Hiscock (2008) uvádí několik možných důvodů úspěšnosti polyploidů: (1) polyploidii vykazují větší heterozygotitu (podíl jedinců v populaci, kteří mají dvě či více rozdílných alel daného lokusu), (2) díky omezení působení škodlivých alel dochází k redukci inbrední deprese, (3) možný opakovaný vznik polyploidů v populaci zvyšuje genetickou diverzitu, apod. (Hegarty & Hiscock 2008).

Již od dob Kihara & Ono (1926) se podle nejjednoduššího členění rozeznávají 2 typy polyploidie – autopolyploidii a allopolyploidii. Při autopolyploidii dochází ke zdvojení chromozomové sady téhož jedince či v rámci téže populace téhož druhu. Autopolyploidizace ale může následně vést ke chromozomové nerovnováze a neplodnosti hybridů. Přítomnost více než dvou homologních chromozomů totiž může zapříčinit jejich spojování do tzv. multivalentů, popř. dát vznik nespárovanému univalentu a znemožnit tak normální rozchod chromozomů. Gamety jsou pak sterilní. Navzdory tomuto faktu jsou ale autopolyploidii relativně častí (Soltis et al. 2003). V laboratorních podmínkách lze autopolyploidizaci navodit po vystavení rostliny teplotnímu šoku a působením kolchicinu, v přírodě nastává splynutím dvou neredukovaných gamet.

Na rozdíl od autopolyploida vzniká allopolyploid splynutím nestejných chromozomových sad, nejčastěji po mezidruhové hybridizaci. Diploidní taxony AA a BB tedy mohou vytvořit neplodného hybrida AB. Vytvoří-li takový hybrid neredukované gamety, může jejich splynutím vzniknout allotetraploid AABB, který je oproti autopolyploidovi obvykle plodný. Při meióze totiž nevznikají problémové multivalenty, protože každý chromozom se páruje pouze s jedním homologním protějškem. Mechanismy duplikace, introgrese a fúze neredukovaných gamet lze dospět k různým

stupňům ploidie (Hegarty & Hiscock 2008).

Obecně lze určit stupeň ploidie (diploidní, triploidní, atd.) na základě násobku základního chromozomového čísla x , kterým je haploidní počet chromozomů předpokládaného diploidního druhu (nebo druhů). Situaci nicméně komplikuje existence aneuploidních jedinců, kterým schází (např. kvůli vyloučení „nepotřebného“ heterochromatického chromozomu z chromozomové sady) nebo přebývá (např. kvůli jeho namnožení do více kopií) jeden nebo více chromozomů normální sady. Takovýto jedinec pak může opět projít polyploidizací, čímž se změní základní chromozomové číslo (Briggs & Walters 2001). Někdy tak může mít jediný rod více základních chromozomových čísel. Navíc se může z původně polyploidního druhu redukcí vytvořit druh s dvakrát menším počtem chromozomů – tzv. polyhaploid (Raven & Thompson 1964).

Rod *Myriophyllum* má základní chromozomové číslo $x = 7$ (Löve & Löve 1948); popř. $x = 6$ (Löve & Löve 1961). Při zjišťování jaké ploidní úrovně (= cytotypy) jednotlivé druhy mají je třeba počítat s tím, že mnohá chromozomová čísla publikovaná v literatuře mohou být nepřesná (Briggs & Walters 2001).

M. spicatum byly pozorovány 3 cytotypy (zdroje viz Tab. 1): $2n = 28$, $2n = 36$ a $2n = 42$. Byl zaznamenán i cytotyp $2n = 14$, nicméně pouze jednou; nelze tudíž vyloučit, že se jedná o chybu v druhovém určení. Pro úplnost je vhodné uvést, že s. klasnatému velmi podobný stolístek sibiřský (*M. sibiricum*) má počet chromozomů $2n = 42$. U *M. verticillatum* se pravděpodobně vyskytuje pouze cytotyp $2n = 28$, i když byl nalezen také cytotyp $2n = 42$. U *M. alterniflorum* byl popsán jen jeden cytotyp $2n = 14$. Údaje o chromozomových počtech *M. aquaticum* a *M. heterophyllum* v literatuře chybí.

V polyploidní sérii *M. alterniflorum* $2n = 14$; *M. verticillatum* $2n = 28$; *M. spicatum*, *M. sibiricum* $2n = 42$ při základním chromozomovém čísle $x = 7$ je možné stolístek *M. alterniflorum* považovat za diploida, *M. verticillatum* za tetraploida a *M. spicatum* za hexaploida (Aiken 1981; Pogan et al. 1989). Dva zbývající v literatuře uváděné chromozomové počty u *M. spicatum* lze tedy interpretovat následovně: *M. spicatum* s počtem chromozomů $2n = 28$ by mohl být tetraploidem a *M. spicatum* s $2n = 36$ chromozomy aneuploidem od pentaploida $2n = 35$, který získal jeden chromozom navíc.

Tab. 1: Počty chromozomů u vybraných zástupců rodu *Myriophyllum*.

Druh	Počet chromozomů (2n)	Zdroj
<i>M. spicatum</i>	28	Löve 1954; Probatova & Sokolovskaya 1995
	36	Májovský et al. 1987; Löve & Löve 1948
	42	Aiken 1978; Bhat et al. 1975; Löve 1961; Měsíček & Javůrková-Jarolímová 1992; Pogan et al. 1989; Silvestre 1980
	14 ?	Bennett et al. 1998
<i>M. verticillatum</i>	28	Měsíček & Javůrková-Jarolímová 1992; Probatova & Sokolovskaya 1995; Scheerer 1940
	42 ?	Harada 1952
<i>M. alterniflorum</i>	14	Löve & Löve 1961; Scheerer 1939
<i>M. sibiricum</i>	42	Aiken 1978

6 Navazující diplomová práce

Navazující diplomová práce bude zaměřena na zhodnocení cytotypové variability střeoevropských druhů stolítků s důrazem na *M. spicatum*, *M. verticillatum* a *M. alterniflorum* a nalezení spolehlivých znaků při jejich určování. V rámci tohoto výzkumu budou dále studovány ekologické nároky jednotlivých druhů, schopnost tvořit smíšené populace a hybridní jedince, a v neposlední řadě i rozšíření vzácného *M. alterniflorum* či jiných, z našeho území dosud neznámých, druhů invazních stolítků.

Řešeny budou následující otázky:

- Jaké cytotypy se ve střední Evropě vyskytují? Jsou všechny druhy z našeho území ploidně uniformní nebo lze nalézt ploidní variabilitu?
- Kde a na jakých stanovištích se jednotlivé druhy, popř. cytotypy, nachází? Jak častý je sympatrický růst více druhů a jaká je míra jejich případné hybridizace?
- Jaké znaky jsou vhodné pro determinaci stolítků ve vegetativním stavu?

6.1 Metodika

K řešení výše uvedených otázek budou využity převážně následující dvě metody.

Průtoková cytometrie

Průtoková cytometrie (*flow cytometry*, FCM) je velmi efektivní a rychlá metoda, která je vhodná k určení ploidní úrovně organismů, k detekci aneuploidních jedinců či ke stanovení absolutního obsahu DNA v jádře. Měří a zároveň analyzuje několik parametrů (fluorescence, rozptyl světla, atd.) jednotlivých částic (např. buněk, jader a chromozomů). Částice jsou označeny fluorescenční značkou a jsou hnány vysokou rychlostí skrze průtokovou komůrku cytometru, kde laserový paprsek (či jiný vhodný zdroj světla) zapříčiní emisi fluorescenčního signálu rozdílné vlnové délky. Tento signál je následně převeden digitální výstup vhodný pro zpracování počítačem, kde se výsledky zobrazují ve formě histogramu, který je dále analyzován vhodným softwarem (viz Obr. 2) (Kron et al. 2007; Suda & Pyšek 2010).

V závislosti na použité fluorescenční značce lze měřit obsah DNA v relativních či absolutních hodnotách a to buď jako absolutní hmotnost v pikogramech či v megapárech bazí, nebo jako relativní vyjádření vůči určitému standardu. Takto je možné zjistit u zkoumaného druhu buď velikost genomu (hodnoty 2C pro somatické buňky či 1C pro haploidní buňky bez ohledu na jejich ploidii) nebo relativní velikost genomu vztaženou ke zvolenému standardu, z které je možné dedukovat ploidní variabilitu zkoumaného druhu. Pokud u zájmového druhu známe počet

chromozomů (tedy ploidií) alespoň u jednoho jedince se stanoveným obsahem jaderné DNA, lze z obsahu jaderné DNA i u nespočítaných jedinců určit jejich ploidií úroveň a velikost monoploidní sádky, tj. C_x hodnotu (C_x -value) daného druhu (Doležel et al. 2007; Kron et al. 2007).

Technika FCM bude využita pro potvrzení správného určení stolítků do druhu a pro zjištění jejich cytotypové variability.

Morfometrická analýza

Morfometrické analýzy zahrnují klasickou morfometriku a geometrickou morfometriku. Klasická morfometrika statisticky zhodnocuje vzdálenosti a úhly na tělech a strukturách zkoumaných organismů. Používá se např. při rozlišování blízkce příbuzných rostlinných druhů, které jsou „pouhým pohledem“ špatně rozlišitelné. Geometrická morfometrika si klade za cíl určit prostor ve kterém probíhá veškerá tvarová přeměna a na základě výsledků odvodit zákonitosti vývoje a přeměn tvarů (Neustupa 2006).

Mnohorozměrnými metodami lze hodnotit např. morfologické, anatomické, či cytologické znaky. Znaky, které jsou závislé na vlivu prostředí (např. délka a šířka), je vhodné převést na vzájemný poměr. Do analýzy by ale neměly být zahrnuty původní znaky a současně i jejich poměry. Při studiu přechodných typů mezi dvěma taxony (např. hybridů) je potřeba do analýzy začlenit i „čisté“ populace, kde se vyskytuje jen jeden taxon (Marhold & Suda 2002).

Morfometrická analýza sestává z několika na sebe navazujících kroků. Nejprve je nutné si stanovit, co chceme pomocí morfometrické analýzy zjistit – např. „Je počet úkrojků listů spolehlivým znakem při určování středoevropských druhů stolítků?“ Podle typu otázky se následně odvíjí, jaké znaky a kolik jich budeme sledovat a jaké metody použijeme (např. shlukovací analýza nebo analýza hlavních komponent, PCA). Výsledkem je určení znaků, které nejlépe odlišují předem stanovené skupiny objektů (např. cytotypy *M. spicatum*) (Marhold & Suda 2002).

Zde by bylo vhodné stanovit soupis znaků, které budou u stolítků měřeny, ale vzhledem k omezenému a nereprezentativnímu sběru vhodných rostlin (povětšinou jen sterilních), není tento soupis možné v této fázi začínajícího výzkumu přesně určit. Obecně lze říci, že bude věnována pozornost jak vegetativním orgánům (délka listů, počet úkrojků, počet internodií, počet listů v přeslenech, počet přeslenů, apod.), tak orgánům generativním (velikost květů, počet květů, délka květenství, pohlavnost květů, apod.).

Sběr vzorků a jejich zpracování

Kvůli vysoké klonalitě stolítků, bude sběr zaměřen spíše na obsáhnutí co nejvíce vodních těles než na vysoký počet odebraných vzorků z jedné lokality. Sběr bude probíhat v hlavní vegetační sezóně, nejlépe v období od června do konce srpna, kdy lze nalézt s velkou pravděpodobností

i kvetoucí jedince.

Na základě databáze FLDOK a dostupné literatury budou vytipována místa pravděpodobného výskytu stolítků se snahou rovnoměrně pokrýt celé území České republiky s přesahem do dalších států. Pokud na dané lokalitě, popř. v okolí, budou stolítky objeveny, zaměří se její GPS souřadnice, zaznamená se charakter stanoviště a provede se odběr 10 vzorků stolítků (nejlépe kvetoucích) z 10 jedinců vzdálených od sebe nejméně 5 metrů, pokud to velikost lokality umožňuje. Vzorky (stačí relativně malá část, cca 20 cm) se vloží do uzavíratelné nádoby s vodou (jedna pro každou lokalitu), ve které při nižší teplotě vydrží čerstvé přibližně 14 dní.

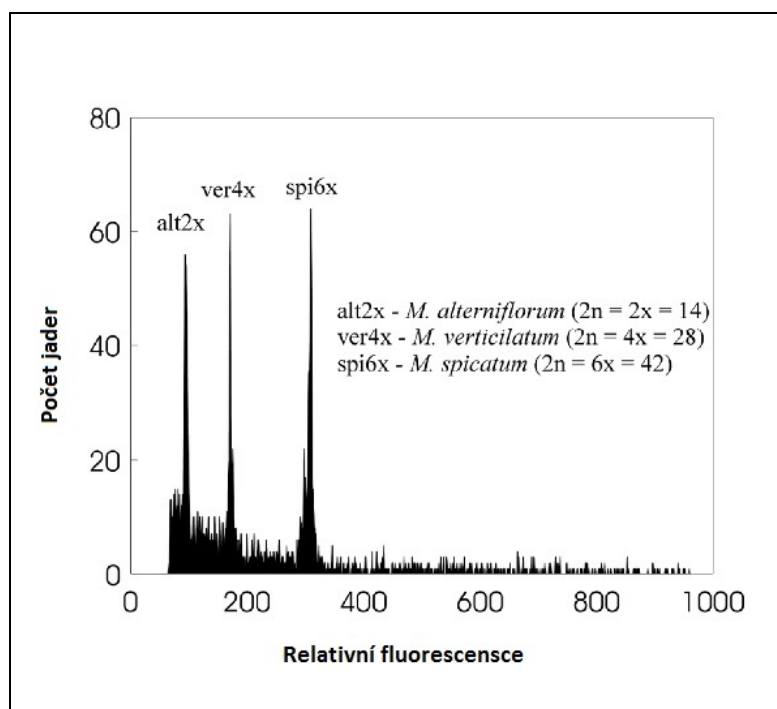
Každý vzorek bude podroben cytometrické analýze. Následně budou z vybraných 5 vzorků (přednostně z kvetoucích) odebrány vždy 2 listy, které se uchovají se v silikagelu pro případ, že by bylo potřeba provést molekulární analýzy. Nakonec budou ze všech vzorků vytvořeny herbářové položky v takové podobě, aby je bylo možné použít v morfometrické analýze (listy, internodia a květní části).

6.2 Předběžný výzkum

Při předběžném výzkumu byl kladen důraz na správné určení stolítků, aby bylo možné zjistit, zda je metoda průtokové cytometrie v určování ploidní variability, popř. i druhů stolítků, použitelná. Výsledky nasvědčují tomu, že je možné od sebe *M. spicatum*, *M. verticillatum* a *M. alterniflorum* bezpečně odlišit (viz Tab. 2 a Obr. 1). Hodnota C_x se mezi *M. spicatum* a *M. verticillatum* liší o 11 %, mezi *M. spicatum* a *M. alterniflorum* o 7% a mezi *M. verticillatum* a *M. alterniflorum* o 4 %, což by mohlo být potencionálně problematické, obecně však nejsou s určováním *M. alterniflorum* větší potíže a pravděpodobnost, že existuje jiná ploidní úroveň u *M. verticillatum* či *M. alterniflorum* je nízká.

Tab. 2: Výsledky předběžného výzkumu cytotypové variability v rámci vybraných druhů rodu *Myriophyllum*.

Druh	Počet chromozomů (2n)	2C [pg]	C_x [pg]
<i>M. spicatum</i>	28	-	-
	36	-	-
	42	1,64	0,27
<i>M. verticillatum</i>	28	0,96	0,24
<i>M. alterniflorum</i>	14	0,51	0,25



Obr. 1: Porovnání relativní fluorescence druhů *M. spicatum*, *M. verticillatum* a *M. alterniflorum*. Píky jednotlivých druhů se nenachází v přesném násobku vzdálenosti ostatních druhů (C_x se liší), proto je možné určit dané druhy jen na základě cytometrie.

7 Závěr

Tato bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o rodu *Myriophyllum* ve střední Evropě a měla by sloužit jako podklad pro řešení navazující diplomové práce. Zabývá se charakteristikou jednotlivých střeoevropských druhů (*M. spicatum*, *M. verticillatum* a *M. alterniflorum*) i v Evropě nepůvodních druhů *M. aquaticum* a *M. heterophyllum*. Oba dva nepůvodní druhy a *M. spicatum* se v určitých oblastech světa chovají invazně. Střední Evropa ale zatím invazí nepůvodních stolístků netrpí, přestože podle některých prognóz lze kvůli změně klimatu očekávat v této situaci obrat. Nejen z tohoto důvodu jsou v textu nastíněny možnosti boje proti invazním stolístkům a dopady, jaké na ekosystém jejich invaze má.

Kvůli invaznímu chování stolístků je nejvíce literatury zaměřeno právě na management invazních druhů. Mnohdy však opomíjí důležitá témata, která mají na úspěšnost rostlin v ekosystému velký vliv. Překvapivě například hybridizace u stolístků je relativně neprobádaná, přestože může ovlivňovat invazní charakter rostlin. Nedávný objev, že stolístky v přírodě samovolně hybridizují, by však mohl vědeckou veřejnost motivovat k intenzivnějšímu zkoumání tohoto fenoménu. Problém nedostatku patřičných studií o stolístcích se týká i problematiky polyploidie, která pravděpodobně hraje v evoluci rostlin dosti zásadní roli. Jako důkaz mohou posloužit nedostatečné či dokonce pochybné literární údaje v udávaném počtu chromozomů jednotlivých druhů. Navazující diplomová práce by za pomoci průtokové cytometrie měla právě do problematiky polyploidie stolístků vnést světlo a zjistit jak zásadním faktorem je polyploidie v evoluci rodu a v invaznosti některých druhů. Mimoto bude průtoková cytometrie využita jako nezávislý marker k přesné determinaci i sterilních jedinců, čímž poslouží jako hodnotící kritérium pro detailní a přesné morfomertrické studium zájmových druhů.

8 Použitá literatura

- AIKEN, S.G. 1981. A conspectus of Myriophyllum (Haloragaceae) in North America. *Brittonia* 33: p.57-69.
- AIKEN, S.G. 1978. [Counts on Haloragaceae] p. 522 In: IOPB Chromosome Number Reports LXII. Á. Löve. *Taxon* 27:519-535.
- AIKEN, S.G., P.R. NEWROTH, AND I. WILE. 1979. The biology of Canadian weeds. 34. Myriophyllum spicatum L. *Canadian Journal of Plant Science* 59: p.201-215.
- ANDERSON, E. 1948. Hybridization of the habitat. *Evolution* 2: p.1-9.
- ANDERSON, R.R., R.G. BROWN, AND R.D. RAPPEYE. 1965. Mineral composition of Eurasian water milfoil, Myriophyllum spicatum L. *Chesapeake Science* 6: p.68-72.
- AYRES, D.R., D.L. SMITH, K. ZAREMBA, S. KLOHR, AND D.R. STRONG. 2004. Spread of exotic cordgrasses and hybrids (Spartina sp.) in the tidal marshes of San Francisco Bay, California, USA. *Biological Invasions* 6: p.221-231.
- BENNETT, M.D., I.J. LEITCH, AND L. HANSON. 1998. DNA amounts in two samples of angiosperm weeds. *Annals of Botany* 82: p.121-134.
- BENNETT, M.D., AND I.J. LEITCH. 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Science* 2: p.470-476.
- BHAT, B.K., S.K. BAKSHI, AND M.K. KAUL. 1975. [Counts on Haloragaceae] p. 514 In: IOPB chromosome number reports XLIX. Á. Löve. *Taxon* 24: 501-516.
- BOWES, G., T.K. VAN, L.A. GARRARD, AND W.T. HALLER. 1977. Adaptation to low light levels by Hydrilla. *Journal of Aquatic Plant Management* 15: 32-35.
- BRIGGS, D., AND S.M. WALTERS. 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- CAFFREY, J.M., AND C. MONAHAN. 2006. Control of Myriophyllum verticillatum L. in Irish canals by turion removal. *Hydrobiologia* 570: p.211-215.
- CESKA, A., AND O. CESKA. 1986. Notes on Myriophyllum (Haloragaceae) in the Far East: the identity of Myriophyllum sibiricum Komarov. *Taxon* 35: p.95-100.
- CHICKEN, E. 1977. Myriophyllum aquaticum (Velloso) Verdc. (M. brasiliense Camb.) in Britain. *Watsonia* 11: p.375-376.
- CILLIERS, C.J. 1999. Lysathia n. sp. (Coleoptera : Chrysomelidae), a host-specific beetle for the control of the aquatic weed Myriophyllum aquaticum (Haloragaceae) in South Africa. *Hydrobiologia* 415: p.271-276.
- CIRUJANO, S., AND L. MEDINA. 1997. Myriophyllum heterophyllum Michx. (Haloragaceae), naturalized in Spain. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 55: p.164-165.
- COOK, C.D.K. 1968. Haloragaceae. In T. G. Tutin [ed.], *Flora Europaea* 2, 311-312. Cambridge.
- DENYS, L., J. PACKET, AND W. VAN LANDUYT. 2004. Neofyten in het Vlaamse water : signalement van vaste waarden en rijzende sterren. *Natuur focus* 3: p.120-128.
- DOLEŽEL, J., J. GREILHUBER, AND J. SUDA. 2007. Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. *Nature Protocols* 2: p.2233-2244.
- DOOLITTLE, W.F. 1999. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284: p.2124-2128.
- DOSTÁL, J. 1989. Čeled' Haloragaceae - zrnulovitě. In *Nová květena ČSSR* 1, 668-669. Academia, Praha.
- EGLOFF, F. 1974. Neue und beachtenswerte Arten den Schweizerflora. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 84: p.333-342.
- ELLSTRAND, N.C., R.D. WHITKUS, AND L.H. RIESEBERGT. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: p.5090-5093.
- ELLSTRAND, N.C., AND K.A. SCHIERENBECK. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: p.7043-50.
- FRITZ, R.S., C.M. NICHOLS-ORLANS, AND S.J. BRUNSFELD. 1994. Interspecific hybridization of plants and

- resistance to herbivores : hypotheses, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community. *Oecologia* 97: p.106-117.
- GRACE, J.B., AND R.G. WETZEL. 1978. The production biology of Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.): a review. *Journal of Aquatic Plant Management* 16: p.1-11.
- HARADA, I. 1952. Chromosome studies of dome dicotyledonous water plants. *The Japanese Journal of Genetics* 27: p.117-120.
- HEGARTY, M.J., AND S.J. HISCOCK. 2008. Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants. *Current Biology* 18: p.R435-R444.
- HEGARTY, M.J., AND S.J. HISCOCK. 2005. studies. *New Phytologist* 165: p.411-423.
- HEGI, G. 1975. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa V/2*. Parey, Berlin.
- HUSSNER, A., C. MEYER, AND J. BUSCH. 2009. The influence of water level and nutrient availability on growth and root system development of *Myriophyllum aquaticum*. *Weed Research* 49: p.73-80.
- HUSSNER, A., K. VAN DE WEYER, E.M. GROSS, AND S. HILT. 2010. Comments on increasing number and abundance of non-indigenous aquatic macrophyte species in Germany. *Weed Research* 50: p.519-526.
- HUSSNER, A., AND R. LÖSCH. 2005. Alien aquatic plants in a thermally abnormal river and their assembly to neophyte-dominated macrophyte stands (River Erft, Northrhine-Westphalia). *Limnologica* 35: p.18-30.
- HUSÁK, Š. 1997. Haloragaceae R. Br. - zrnulovitě. In B. Slavík [ed.], *Květena České republiky*, 135-139. Academia, Praha.
- HUTCHINSON, G.E. 1970. The chemical ecology of three species of *Myriophyllum* (Angiospermae, Haloragaceae). *Limnology and Oceanography* 15: p.1-5.
- KAPLAN, Z. 2002. Haloragaceae R. Br. - zrnulovitě. In K. Kubát [ed.], *Klíč ke květeně České republiky*, 440-441. Academia, Praha.
- KIHARA, H., AND T. ONO. 1926. Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. *Cell and Tissue Research* 4: p.475-481.
- KRON, P., J. SUDA, AND B.C. HUSBAND. 2007. Applications of flow cytometry to evolutionary and population biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: p.847-876.
- LÖVE, Á. 1954. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. *Vegetatio* 5: p.212-224.
- LÖVE, Á. 1961. Some notes on *Myriophyllum spicatum*. *Rhodora* 63: p.139-145.
- LÖVE, Á., AND D. LÖVE. 1961. Chromosome number of central and northwes European plant species. *Almqvist & Wiksell*, Stockholm.
- LÖVE, Á., AND D. LÖVE. 1948. Chromosome numbers of northern plant species. *Inoólfsprent*, Reykjavík.
- MADSEN, J.D. 1998. Predicting invasion success of eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 36: p.28-32.
- MADSEN, J.D., J.W. SUTHERLAND, J.A. BLOOMFIELD, L.W. EICHLER, AND C.W. BOYLEN. 1991. The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *Journal of Aquatic Plant Management* 29: p.94-99.
- MARHOLD, K., AND J. SUDA. 2002. *Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (fenetické metody)*. Karolinum, Praha.
- MASTERTSON, J. 1994. Stomatal size in fossil plants : evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science* 264: p.421-424.
- MOODY, M.L., AND D.H. LES. 2002. Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences Of the United States of America* 99: p.14867-14871.
- MOODY, M.L., AND D.H. LES. 2007a. Geographic distribution and genotypic composition of invasive hybrid watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* × *M. sibiricum*) populations in North America. *Biological Invasions* 9: p.559-570.
- MOODY, M.L., AND D.H. LES. 2007b. Phylogenetic systematics and character evolution in the angiosperm family Haloragaceae. *American Journal of Botany* 94: p.2005-2025.
- MOODY, M.L., AND D.H. LES. 2010. Systematics of the aquatic angiosperm genus *Myriophyllum* (Haloragaceae). *Systematic Botany* 35: p.121-139.
- MORAVEC, J. 1973. Příspěvek k rozšíření stolítku střídavokvětého - *Myriophyllum alterniflorum* DC. - v

- jižních Čechách. *Zprávy Československé botanické společnosti* 8: p.16-19.
- MOREIRA, I., A. MONTEIRA, AND T. FERREIRA. 1999. Biology and control of Parrotfeather (*Myriophyllum aquaticum*) in Portugal. *Ecology, Environment & Conservation* 5: p.171-179.
- MUZTAR, A.J., AND S.J. SILINGER. 1976. Nutritive value of aquatic plants for chicks. *Poultry Science* 55: p.1917-1922.
- MÁJOVSKÝ, J., A. MURÍN, AND V. FERÁKOVÁ. 1987. Kryptogamologický prehľad flóry Slovenska. Vydavateľstvo slovenskej akadémie vied, Bratislava.
- MĚSÍČEK, J., AND V. JAVŮRKOVÁ-JAROLÍMOVÁ. 1992. List of chromosome numbers of the Czech vascular plants. Academia, Praha.
- NEUSTUPA, J. 2006. Co je to geometrická morfometrika aneb morfologie znovu na scéně. *Živa* 2: p.54-56.
- NEWMAN, R.M., AND C.H. WELLING. 2004. Biological control of Eurasian watermilfoil completion report for 2001-2004.
- NICHOLS, S.A. 1975. Identification and management of Eurasian water milfoil in Wisconsin. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters* 63: p.116-128.
- NICHOLS, S.A., AND G. COTTAM. 1972. Harvesing as a control for aquatic plants. *Water Resources Bulletin* 8: p.1205-1210.
- ORCHARD, A.E. 1981. A revision of South American *Myriophyllum* (Haloragaceae), and its repercussions on some Australian and North Species. *Brunonia* 4: p.27-65.
- PATTEN, B.C. 1955. Germination of the seed of *Myriophyllum spicatum* L. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 82: p.50-56.
- PATTEN, B.C. 1956. Notes on the biology of *Myriophyllum spicatum* L. in a New Jersey Lake. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 83: p.5-18.
- PIMENTEL, D., L. LACH, R. ZUNIGA, AND D. MORRISON. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. 50: p.53-65.
- POGAN, E., A. JANKUN, AND Z. SAWICKA. 1989. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. *Acta Biologica Cracoviensia* 31: p.1-17.
- PROBATOVA, N.S., AND A.P. SOKOLOVSKAYA. 1995. Chromosome numbers in some species of vascular plants from the Russian Far East. *Botaničeskij žurnal* 80: p.85-88.
- RAVEN, P.H., AND H.J. THOMPSON. 1964. Haploidy and angiosperm Evolution. *The American Naturalist* 98: p.251-252.
- RIESEBERG, L.H., M.A. ARCHER, AND R.K. WAYNE. 1999. Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity* 83: p.363-372.
- RIESEBERG, L.H., AND S.E. CARNEY. 1998. Plant hybridization. *New Phytologist* 140: p.599-624.
- ROLEY, S.S., AND R.M. NEWMAN. 2006. Developmental performance of the milfoil weevil, *Euhrychiopsis lecontei* (Coleoptera: Curculionidae), on Northern Watermilfoil, Eurasian Watermilfoil, and hybrid (Northern × Eurasian) watermilfoil. *Environmental Entomology* 35: p.121-126.
- RUIZ, G.M., P. FOFONOFF, A.H. HINES, AND E.D. GROSHOLZ. 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities : assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography* 44: p.950-972.
- SARIKA-HATZINIKOLAOU, M., AND L. KOUMPLI-SOAVANTZI. 1994. *Myriophyllum alterniflorum* DC. (Haloragaceae), a New Record for the Greek Flora. *Phyton* 34: p.243-246.
- SCHEERER, H. 1939. Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holsteinischen Flora I. *Planta* 29: p.636-642.
- SCHEERER, H. 1940. Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holsteinischen Flora II. *Planta* 30: p.725.
- SCHUYTEMA, G.S. 1977. Biological control of aquatic nuisances - a review. Ecological Research Series, Corvallis.
- SHELDON, S.P., AND R.P. CREED. 1995. Use of a native insect as a biological control for an introduced weed. *Ecological Applications* 5: p.1122-1132.
- SHEPPARD, A.W., R.H. SHAW, AND R. SFORZA. 2006. Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe : a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* 46: p.93-117.

- SHULL, G.H. 1948. What is "heterosis"? *Genetics* 33: p.439-446.
- SILVESTRE, S. 1980. Numeros cromosomicos para la flora Española 121 - 182. *Lagasalia* 9: p.249-284.
- SOLTIS, D.E. ET AL. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96: p.336-48.
- SOLTIS, D.E., P.S. SOLTIS, AND J.A. TATE. 2003. Advances in the study of polyploidy since Plant speciation. *New Phytologist* 161: p.173-191.
- STANLEY, R.A., E. SHACKELFORD, D. WADE, AND C. WARREN. 1976. Effect of season and water depth on Eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 14: p.32-35.
- STANLEY, R.A., AND A.W. NAYLOR. 1972. Photosynthesis in Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.). *Plant Physiology* 50: p.149-151.
- STURTEVANT, A.P. ET AL. 2009. Molecular characterization of Eurasian watermilfoil, Northern milfoil, and the invasive interspecific hybrid in Michigan lakes. *Journal of Aquatic Plant Management* 47: p.128-135.
- SUDA, J., AND P. PYŠEK. 2010. Flow cytometry in botanical research: introduction. *Preslia* 82: p.1-2.
- THIÉBAUT, G. 2007. Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological Invasions* 9: p.1-12.
- THUM, R.A., M.P. ZUELLIG, R.L. JOHNSON, M.L. MOODY, AND C. VOSSBRINCK. 2011. Molecular markers reconstruct the invasion history of variable leaf watermilfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and distinguish it from closely related species. *Biological Invasions* 13: p.1687-1709.
- THUM, R.A., AND J.T. LENNON. 2010. Comparative ecological niche models predict the invasive spread of variable-leaf milfoil (*Myriophyllum heterophyllum*) and its potential impact on closely related native species. *Biological Invasions* 12: p.133-143.
- THUM, R.A., AND J.T. LENNON. 2006. Is hybridization responsible for invasive growth of non-indigenous water-milfoils? *Biological Invasions* 8: p.1061-1066.
- UNGERER, M.C., S.J.E. BAIRD, J. PAN, AND L.H. RIESEBERG. 1998. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: p.11757-11762.
- WEBER, J.A., AND L.D. NOODÉN. 2005. The causes of sinking and floating in turions of *Myriophyllum verticillatum*. *Aquatic Botany* 83: p.219-226.
- WEYER, K. VAN DE, AND A. HUSSNER. 2008. Die aquatischen Neophyten (Gefäßpflanzen, Armleuchteralgen und Moose) Deutschlands - eine Übersicht. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie* p.214-218.
- WILE, I., J. NEIL, G. LUMIS, AND J. POS. 1978. Production and utilization of aquatic plant compost. *Journal of Aquatic Plant Management* 16: p.24-27.
- WIMMER, W. 1997. *Myriophyllum heterophyllum* Michaux in Niedersachsen und Bremen. *Floristische Rundbriefe* 31: p.23-31.
- WISSEMANN, V. 2007. Plant evolution by means of hybridization. *Systematics and Biodiversity* 5: p.243-253.
- YU, D., W. DONG, L. ZHEN-YU, AND M.M. FUNSTON. 2002. Taxonomic revision of the genus *Myriophyllum* (Haloragaceae) in China. *Rhodora* 104: p.396-421.