

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Šíření vodních klonálních rostlin

Dispersal of clonal aquatic plants

Bakalářská práce

Jan Rydlo

Školitel: Mgr. Tomáš Fér, Ph.D.

PRAHA, 2013

1. Obsah

1.	Obsah.....	1
2.	Prohlášení.....	3
3.	Poděkování.....	4
4.	Abstrakt.....	5
5.	Klíčová slova.....	5
6.	Abstract.....	6
7.	Keywords.....	6
8.	Úvod.....	7
9.	Šíření vodních rostlin.....	8
10.	Klonalita u vodních rostlin.....	9
11.	Vegetativní diaspory.....	10
11.1.	Výběžky.....	10
11.2.	Celé rostliny (ramety).....	11
11.3.	Fragmenty rostlin.....	11
11.4.	Turiony.....	13
11.5.	Pacibulky.....	14
11.6.	Hlízy.....	14
12.	Způsoby klonálního šíření.....	15
12.1.	Hydrochorní šíření.....	15
12.2.	Zoochorní šíření.....	15
13.	Šíření říčními systémy.....	17
14.	Šíření ve stojatých vodách.....	18
15.	Šíření na malé vzdálenosti.....	19
15.1.	Klonální diverzita a struktura populací.....	20
16.	Šíření na velké vzdálenosti.....	22
17.	Antropogenní vlivy & invazní potenciál klonálních rostlin.....	23
18.	Metody studia klonálního šíření rostlin.....	26
18.1.	Molekulární markery.....	26
19.	Poznatky o možnostech klonálního šíření některých druhů.....	28

19.1.	<i>Nuphar lutea</i>	29
19.2.	<i>Phragmites australis</i>	30
20.	Závěr	32
21.	Seznam literatury	33

2. Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 23. 8. 2013

Jan Rydlo

3. Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat všem, kteří mi byli nějakým způsobem nápomocni během psaní této práce. Chtěl bych poděkovat svému školiteli Tomáši Férovi, že byl ochoten vést mi tuto práci, za trpělivost a za cenné připomínky a rady. Dále bych chtěl poděkovat celému svému příbuzenstvu a kamarádům, kteří mi během této práce dobře radili a pomáhali.

V neposlední řadě musím poděkovat vynálezům internetu a počítačů za značné zjednodušení práce s literaturou a samotného zpracovávání bakalářské práce.

4. Abstrakt

Tato bakalářská práce má za cíl shrnout dosavadní poznatky o klonálním šíření vodních rostlin a srovnat možnosti a kvantitu klonálního šíření u vybraných nejvíce studovaných druhů.

V první části práce jsou popsány způsoby klonálního šíření vodních rostlin za pomoci různých typů vegetativních diaspor a různých typů přenosu (vodou, zvířaty). Dále jsou popsány způsoby a možnosti šíření vodních klonálních rostlin v různých vodních systémech (říční systémy, stojaté vody) a také na různě velké vzdálenosti. V neposlední řadě jsou uvedeny antropogenní vlivy na klonální šíření vodních rostlin, které mnohdy hrají velmi důležitou roli a stojí za mnoha invazními událostmi na Zemi, reprezentovanými rychlým klonálním množením a šířením některých druhů vodních makrofyt v jejich nepůvodních areálech.

V další části se tato práce zabývá metodami studia šíření vodních klonálních rostlin a zhodnocením jejich vhodnosti k použití ke studiu na různých prostorových škálách. Tyto metody a výsledky studií, ve kterých byly použity, jsou prezentovány na nejvíce studovaných druzích vodních makrofyt. Výsledky těchto prací jsou shrnuty, aby bylo možné si udělat představu, jak efektivní a na jaké vzdálenosti klonální šíření vodních rostlin ve skutečnosti je.

5. Klíčová slova

Klonální šíření, vodní rostliny, vodní makrofyta, klonalita, disperze, molekulární markery, vegetativní diaspory, zoochorní šíření, hydrochorní šíření, říční systémy

6. Abstract

The aim of this Bc. thesis is to summarize the knowledge on clonal dispersal of aquatic plants and to compare the possibilities and measure of clonal dispersal in selected most-studied species.

In the first part of the study, ways of clonal propagation of water plants by various types of vegetative diaspores and various means of transport (by water, animals) are described. Ways and possibilities of dispersal of aquatic clonal plants in various water systems (river systems, stagnant waters) and to various distances are described as well. Finally, anthropogenic effects on clonal dispersal of water plants, which can also play an important role, are discussed. These effects could stay behind many invasive events on the Earth represented by rapid clonal reproduction and dispersal of some species of aquatic macrophytes in their non-native area.

The next part of this thesis deals with methods to study the dispersal of aquatic clonal plants and assesses their relevance for various spatial scales. These methods and results of case studies are presented for the most often studied species of water macrophytes. Results of these studies are summarised to demonstrate the real efficiency and distances of clonal dispersal of aquatic plants.

7. Keywords

Clonal dispersal, aquatic plants, aquatic macrophytes, clonality, dispersion, molecular markers, vegetative diaspores, zoochory dispersal, hydrochory dispersal, river systems

8. Úvod

Rostliny jsou sesilní organismy a nejsou tedy schopny vlastního pohybu. Jako každý organismus na Zemi se musí umět šířit a rozmnožovat své populace. Možnosti šíření u rostlin jsou proto vázány na reprodukční část svého životního cyklu, kdy tvoří různé útvary – diaspory (Sernader 1906 sec. Müller-Schneider et Lhotská 1971), jejichž pohyb je závislý na přítomnosti nějakého vektoru. Rozmnožování rostlin slouží jednak k šíření druhu na nové lokality a jednak k posilování a zvětšování populace na již obsazeném místě (Eriksson 1992). K šíření rostlin na nové lokality zpravidla slouží produkt pohlavního procesu – semena. Ta mají mnoho různých přizpůsobení k šíření pomocí různých vektorů. Mezi nejčastější vektory šíření semen patří:

- a) vítr (anemochorie, semena jsou lehká, často opatřená chmýřím nebo jiným útvarem),
 - b) zvířata (zoochorie, rozlišována na exozoochorii – semena jsou přichycena na povrchu živočicha a endozoochorii – semena jsou rozšiřována v trávicím traktu živočicha),
 - c) voda (hydrochorie, šíření po proudu, semena různých druhů jsou uzpůsobená ke vznášení se v různé výšce vodního sloupce),
 - d) člověk (antropochorie, člověk je velmi významným vektorem semen i na velmi dlouhé vzdálenosti).
- Speciální možností, u rostlin ale velmi málo rozšířenou, je autochorie, šíření semen svépomocí, kdy jsou zralá semena vystřelována z plodu do okolí mateřské rostliny (např. rody *Impatiens*, některé druhy rodů *Cardamine* a *Oxalis* apod.). Mezi vodními rostlinami se tento způsob šíření pravděpodobně nevyskytuje.

Dalším způsobem šíření rostlin je rozmnožování pomocí nepohlavních diaspor. Tyto útvary slouží hlavně k rozmnožování na již obsazené lokalitě (např. rozrůstání výběžky), u vodních rostlin však slouží i k šíření na větší vzdálenosti. Nepohlavními diasporami mohou být apomikticky vzniklá semena, tj. semena vzniklá bez splynutí samčí a samičí gamety, nebo různé specializované útvary tvořené rostlinou (např.: turiony, pacibulky, hlízy). U vodních rostlin je typické šíření i pomocí velkých částí rostliny (např.: fragmenty oddenku a lodyhy i celé rostliny). Tyto vegetativní diaspory se mohou šířit podobnými způsoby jako semena, vyjma endozoochorie a autochorie. Anemochorie jako taková zde také neprobíhá, vítr však může pohybovat fragmenty rostlin po vodní hladině stojatých vod, i pomalu proudících řek.

Vodní rostliny využívají oba způsoby šíření, generativní a vegetativní, velmi významně zastoupeny a v závislosti na podmínkách prostředí je mohou vzájemně kombinovat (Eriksson 1992). Klonální šíření je, zvláště u vodních rostlin, zajímavým, velmi častým a mnohdy i jediným způsobem obsazování nových lokalit, a proto se jím budu ve své práci dále zabývat. Jména rostlin používám podle prací, ze kterých jsou citována.

9. Šíření vodních rostlin

Vodní rostliny jsou velmi specifickou skupinou organismů. To je do značné míry způsobeno prostředím, ve kterém žijí – vodou. Své vodní zástupce má mnoho skupin rostlin napříč fylogenetickým stromem. Voda je poměrně uniformní prostředí, které relativně účinně potlačuje extrémní výkyvy klimatických podmínek (zvláště teploty). Tímto argumentem bylo dlouhou dobu vysvětlováno značné rozšíření některých druhů vodních rostlin na Zemi (Les 1988, Barrett et. al. 1993). Mnoho druhů má (sub)kosmopolitní areály (např. rody *Elodea*, *Lemna*, *Myriophyllum* atd.; Thiébaud 2007). I přes to se vodní rostliny musí potýkat s různým i nepříznivými faktory, jako je množství živin rozpuštěných ve vodě, pH vody nebo anoxie v bahně, která může vodním rostlinám způsobovat problémy (Santamaría 2002, Clausen et al. 2002, Lamote et al. 2002). Dalším významným faktorem ovlivňující strategii růstu a šíření vodních rostlin je kolísání výšky vodního sloupce (např. Sosnová et al. 2010, 2011).

Vzhledem k tomu, že voda je tedy (oproti souši) stále poměrně uniformní prostředí, nejsou vodní rostliny tolik vázány na pohlavní rozmnožování, za účelem tvoření nových kombinací genotypů, které by umožnily vznik nových vlastností rostliny (Barret et al. 1993). Proto se jim více vyplatí investovat do vegetativní biomasy, která se může dobře šířit vodou a dokáže zakládat nové populace. Je totiž vysoce pravděpodobné, že se vegetativní diaspora dostane do stejného prostředí, pro které je adaptována (Eriksson 1992).

Naproti tomu u semen se již nedá zaručit taková úspěšnost nalezení vhodného biotopu (hlavně u anemochorních rostlin, např.: *Phragmites*, *Typha*), proto jsou tato semena produkována ve velkém množství a slouží hlavně k šíření na velké vzdálenosti i mezi různými vodními systémy (Santamaría 2002, Clausen et al. 2002).

Madsen (1991) tvrdí, že submerzní vodní makrofyta průměrně investují 30 % biomasy do reprodukce, z toho 5 % do sexuální a 25 % do vegetativní.

10. Klonalita u vodních rostlin

Klonální rozmnožování rostlin se obecně považuje za evolučně původnější. U většiny rostlin slouží k vyrovnání se s nepříznivými podmínkami prostředí, za kterých nejsou schopny vytvořit generativní orgány (Klekowski 2003, Loxdale et Lushai 2003). Klonalita je u vodních rostlin velmi běžná a hraje velmi důležitou roli v jejich rozrůstání a šíření (Les et al. 2003, Barrat-Segretain et al. 1998). Obecně lze říci, že každá vodní rostlina má schopnost klonálního růstu a množení. U jednotlivých druhů je poté různým poměrem zastoupena vzhledem ke generativní reprodukci v závislosti na podmínkách prostředí a charakteristikách samotného druhu. Do jaké míry a na jaké vzdálenosti je ve skutečnosti klonální šíření efektivní, můžeme dobře zjistit až v poslední době za pomoci moderních molekulárních metod (více v kap. 18).

Obecně bývá u vodních rostlin pravidlem, že uvnitř populace je nízká genetická variabilita a mezi populacemi vysoká (Santamaría 2002). Tento stav může být způsoben přežíváním dlouhověkých klonů. Toto však nemusí platit vždy. Chen et al. (2006) studovali genetickou variabilitu tří populací druhu *Caldesia grandis* (Alismataceae) v Číně a došli k výsledkům, že převážná většina genetické variability (81,5 %) leží v rámci populací, zatímco variabilita mezi populacemi činí pouhých 18,5 %. Výsledky poukazují na to, že zvláště pohlavní rozmnožování hrálo významnou roli při vývoji těchto populací.

Důležitými pojmy ve studiu klonality vodních rostlin jsou geneta a rameta (Kays et Harper 1974). Pojem geneta se rozumí jeden genetický jedinec, který se klonálním rozmnožováním může rozrůst do značných rozměrů. Zatímco rameta je část genety, která vypadá jako samostatná rostlina ale je geneticky totožná s ostatními rametami v geneticky uniformním jedinci. Jednotlivé ramety v genetě mohou být propojeny pomocí stolonů či oddenků apod.

11. Vegetativní diaspory

Vegetativní diaspory jsou nepohlavně vzniklé útvary nebo části rostliny sloužící k rozrůstání a šíření rostlin. U vodních rostlin můžeme nalézt několik specializovaných i nesespecializovaných vegetativních diaspor. Mezi nesespecializované vegetativní diaspory můžeme zařadit celé rostliny (klonálně vzniklé ramety), které se dokáží po odpoutání od mateřské populace dostat na značné vzdálenosti a uchytit se a fragmenty rostlin a oddenku, které se mohou postupně přetvořit v novou kompletní rostlinu.

Mezi specializované vegetativní diaspory můžeme zařadit výběžky, turiony, pacibulky a hlízy.

11.1. Výběžky

Výběžky (nadzemní i podzemní) jsou nejčastějším vegetativním útvarem sloužícím ke klonálnímu růstu a šíření. Slouží především k posilování populace na stávající lokalitě, tedy k šíření na krátké vzdálenosti v rámci jedné genety (Obrázek 1). Podle způsobu růstu pomocí výběžků můžeme rozlišit dvě růstové formy (Lovet Doust 1981): a) forma phalanx – výběžky jsou krátké a ramety jsou nahloučené těsně vedle sebe (např. porosty ostřic), výsledná klonální populace je kompaktní a má vysokou konkurenceschopnost, ale populace má relativně pomalý růst; b) forma guerrila – výběžky jsou dlouhé a mezi jednotlivými rametami je volný prostor umožňující prorůstání jinými druhy, populace ale zaroste velkou plochu za relativně krátkou dobu (mnoho submerzních druhů).

U některých druhů vodních rostlin může být důležité udržení propojení pomocí výběžků mezi jednotlivými rametami (Xiao et al. 2007, 2010, 2011). Xiao et al. (2011) pozorovali rozdíly ve schopnostech druhu *Vallisneria spiralis* prorůstat do stanovišť obsazených druhem *Myriophyllum spicatum* v závislosti na přerušení či ponechání stolonů mezi jednotlivými rametami. Výsledky ukazují, že spojení ramet pomocí stolonů výrazně pomáhá tomuto druhu v tvorbě nových ramet v již zarostlých habitatech. Při ponechání spojení *Vallisneria* tvoří o 49 % více biomasy a 27 % více ramet než u rostlin s přerušnými stolonem. Pokud ale roste na neobsazeném stanovišti, k žádnému nárůstu biomasy nedochází. Z výsledků vyplývá, že propojení ramet pomocí stolonů je u tohoto druhu velmi důležité k lepší schopnosti invaze do již obsazených stanovišť.

K zajímavým výsledkům dospěli Nielsen et al. (2006) u druhu *Luronium natans*. Zjistili, že se dobře šíří pomocí vegetativních výběžků pouze pokud je hladina vody nižší než 4 cm. V hlubší vodě se šíří převážně pomocí semen. Toto zjištění ukazuje, jak může být pro disperzní strategii důležitá výška vodního sloupce a bylo by zajímavé odhalit, zda se tato, nebo podobná strategie nevyskytuje mezi vodními rostlinami hojněji.



Obrázek 1: Oddenek druhu *Potamogeton lucens* s vyrůstajícími novými rametami.

11.2. Celé rostliny (ramety)

Celé rostliny sloužící jako vegetativní diaspory nalezneme hlavně u druhů nezakořeněných do dna. To jsou druhy volně se vznášející ve vodním sloupci nebo plovoucí na hladině, vázané především na stojaté vody a klidná místa v proudících vodách. Ve stojatých vodách často vytvářejí rozsáhlé porosty, často pravděpodobně tvořené jediným, nebo několika málo klony (více v kap. 15.1).

Mezi stojatými vodami nebo mezi říčními systémy mohou být klonální rostliny přenášeny pomocí vodních ptáků (zachycení na jejich povrchu). U drobných druhů (např.: *Lemna* sp.) budou vodní ptáci asi hlavní vektor šíření dceřiných rostlin.

V proudících vodách jsou tyto druhy jednoduše šířeny pomocí proudu, ovšem pouze jedním směrem. Proti proudu mohou být zaneseny opět vodním ptactvem (Figuerola et Green 2002, Green et al. 2002; Mueller et van der Valk 2002, Figuerola et al. 2005) , silným větrem, nebo vlnami způsobenými lodní dopravou.

U větších druhů rostlin zakořeněných do dna se celé rostliny mohou po uvolnění ze dna šířit ve stojatých vodách silným větrem a vlnami a proudících vodách ve směru proudu i na dlouhé vzdálenosti. Zjišťováním velikosti síly potřebné k uvolnění oddenků druhu *Sparganium erectum* ze dna (a následnému přemístování v pomalu proudících řekách) se podrobně zabývali Pollen-Bankhead et al. (2011).

11.3. Fragmenty rostlin

Vodní rostliny mají značnou schopnost vytvářet kompletní nové rostliny z fragmentů oddenku či lodyhy (Obrázek 2) a klonální šíření tímto způsobem je mezi vodními rostlinami nejrozšířenější (některé druhy rostlin mají dokonce sklony k autofragmentaci, Madsen et Smith 1997, Smith et al.

2002). Odtržená lodyha po nějaké době začne vytvářet nové kořeny v úžlabí listů či postranních větví a klesne ke dnu, kde může zakořenit a založit novou klonální populaci. Do té doby se ovšem taková rostlina může pomocí proudu dostat i na velké vzdálenosti. U submerzních říčních rostlin (např. rody *Batrachium*, *Myriophyllum*, *Potamogeton*) bude tento způsob pravděpodobně hrát velmi významnou (ne-li nejdůležitější) roli v jejich šíření v rámci proudících (a přílivových) vod (Capers 2003). Bohužel zatím nebyly uskutečněny téměř žádné studie, které by se klonálním šířením těchto rostlin zabývaly. U rostlin odolnými a tlustými oddenky (*Nuphar*, *Nymphaea*), však tento způsob nehraje tak významnou roli jak se mnohdy předpokládalo (Barrat-Segretain 1996, Fér et Hroudová 2008, Zeisek 2009), odlomené oddenky plavou na hladině jen těžko se uchycují. Ve stojatých vodách mohou být fragmenty rostlin pravděpodobně rozšiřovány pomocí vln.

Lin et al. (2012) zjistili u invazního druhu *Ipomoea aquatica*, že fragmenty lodyhy musí obsahovat alespoň 2 nody, aby byly schopny znovu vytvořit novou klonální rostlinu. Fragmenty rostliny pouze s jedním nodem nejsou schopny vytvořit dostatečnou biomasu potřebnou k zakořenění a dalšímu růstu.

Ewanchuk et Williams (1996) pozorovali přežívání fragmentů oddenku mořského druhu *Zostera marina* vznášejících se ve vodním sloupci a zjistili, že pouze 60 % fragmentů zůstane životaschopných po 6 týdnech a možnost přežití a uchycení dále rychle klesá. Naproti tomu Riis et al. (2009) zjistili u sladkovodních druhů *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus* a *Ranunculus baudotii* x *pseudofluitans*, že úspěšnost regenerace a následné rekolonizace z fragmentů se pohybuje od 60 do 100 % u všech těchto druhů (100% úspěšnost se vztahuje ke druhu *Myriophyllum spicatum*, s tím pravděpodobně souvisí rychlé šíření a hojný výskyt stolístku i v našich řekách). Vári (2012) se zabývala vodními makrofyty v Balatonu a došla (z hlediska přežívání a rekolonizace pomocí fragmentů) k podobným výsledkům (úspěšnost rekolonizace se pohybovala od 67 do 100 %).



Obrázek 2: Fragment lodyhy druhu *Potamogeton lucens* s vyrůstající dceřinou rostlinkou.

11.4. Turiony

Turiony (Obrázek 3 a 4) jsou specializované útvary tvořené některými druhy vodních rostlin sloužící jednak k přečkání nepříznivých podmínek a také k šíření na nová stanoviště. Utvářejí se z koncových částí rostliny s listy a mají velmi tuhý charakter. Tvoří je např. vodní zástupci rodu *Utricularia* nebo některé druhy rodu *Potamogeton* (Kaplan 2010).



Obrázek 3: Turion druhu *Potamogeton crispus*.



Obrázek 4: Turiony druhu *Potamogeton perfoliatus* (převzato z Váři 2012).

11.5. Pacibulky

Pacibulky jsou specializované vegetativní útvary tvořené v květenství druhu *Butomus umbellatus* a sloužící k vegetativnímu šíření. V Evropě je tvoří pouze triploidní rostliny tohoto druhu, zatímco v Severní Americe, kde je druh nepůvodní, pacibulky tvoří i diploidní rostliny (Eckert et al. 2003). Žádné další druhy vodních rostlin (alespoň evropských) pravděpodobně pacibulky netvoří.

11.6. Hlízy

Hlízy se u vodních rostlin vyskytují poměrně vzácně a slouží spíše jako zásobní orgán. Ovšem možnost vegetativního šíření pomocí hlíz není vyloučena. Tvoří je např. druhy *Potamogeton pectinatus*, *Sagittaria sagittifolia* (Obrázek 5) nebo druhy rodu *Bolboschoenus*.

Mader et al. (1998) tvrdí, že hlízky tvořené druhem *Potamogeton pectinatus* jsou konzumovány vodním ptactvem a přenášeny na velké vzdálenosti. Na to by bylo třeba udělat rozsáhlou studii s velkým samplingem na ptačích tazích, aby bylo možné zjistit, do jaké míry k tomu ve skutečnosti dochází. Dle mého názoru se takto druh šíří hlavně pomocí semen, protože hlízky, vzhledem ke svému charakteru, by nemusely v trávicím traktu ptáku přežít.



Obrázek 5: Hlízy druhu *Sagittaria sagittifolia* (převzato ze stránky www.heirloomseedswap.com).

12. Způsoby klonálního šíření

Mezi hlavní způsoby šíření klonálních vodních rostlin (nepočítaje vlastní rozrůstání na lokalitě) patří hydrochorní a zoochorní šíření. O antropochorii, tedy šíření pomocí člověka, bude pojednáno v kapitole 17.

12.1. Hydrochorní šíření

Šíření vodou je pro rostliny výhodná možnost, jak snadno dostat svoje diaspor, ať už generativní nebo vegetativní, na velké i malé vzdálenosti (Dammer 1892 sec. Müller-Schneider et Lhotská 1971, Nilsson et al. 2010). Některé druhy rostlin na tom založily svojí disperzní strategii (hlavně pomocí semen, Fér 2000). Hydrochorie generativních diaspor se vyvinula nezávisle u mnoha skupin rostlin (Johansson et al. 1996, van der Pijl 1982).

Většina rostlin však tuto strategii kombinuje ještě s jinými disperzními způsoby (např. zoochorií či anemochorií).

U vodních rostlin představuje hydrochorie velmi důležitou a mnohdy jedinou možnost klonálního šíření na velké vzdálenosti. Vodou se mohou snadno šířit všechny možné typy vegetativních diaspor od celých rostlin až po malé pacibulky. Hydrochorie za pomoci proudění vody představuje nejvýznamnější možnost šíření klonálních rostlin v řekách. Rychlost a vzdálenost, na kterou se diaspor mohou šířit, se liší v závislosti na vlastnostech řeky, rychlosti proudu, tvaru toku, charakteru dna a břehů apod. (Nilsson et al. 2010).

Možnosti hydrochorního šíření se odvíjejí také od doby přežívání vegetativních diaspor ve vodním sloupci (Sarneel 2013, Vári 2012).

12.2. Zoochorní šíření

Zoochornímu šíření vodních rostlin pomocí semen se věnuje relativně hodně studií (např. Pollux et al. 2007, Green et al. 2002, Figuerola et Green 2002, Mueller et van der Valk 2002, Figuerola et al. 2005). Zoochorie však hraje také významnou roli v klonálním šíření vodních rostlin. Zatímco k šíření semen může sloužit endozoochorie i exozoochorie, v případě vegetativních diaspor připadá v úvahu pravděpodobně pouze druhá možnost. Vegetativní diaspor nejsou na rozdíl od semen chráněny proti působení látek v trávicím traktu živočichů. Většinou se tedy jedná o zachycení malého fragmentu rostliny na těle živočicha. Nejdůležitější vektorem jsou zde pravděpodobně vodní ptáci, kteří mohou klonální rostlinu zanést mnohdy i na velké vzdálenosti (zde bude nejspíše hlavním limitem schopnost vodní rostliny odolávat vysoušení během letu). Podle některých studií lze z genetické struktury populací vodních rostlin v nějaké oblasti určit trasy tahů vodního ptactva (např. Mader et al. 1998).

Vodní ptáci budou pravděpodobně nejdůležitějším přenašečem malých plovoucích rostlin čeledi *Lemnaceae*, jejíž zástupci se v podmínkách střední Evropy množí zpravidla pouze klonálně, ale jsou hojně rozšířeni ve vodách všech typů. Samotné rostliny jsou drobné a umožňují snadné zachycení na těle vodních ptáků. Není samozřejmě vyloučena možnost přenosu na těle jiných zvířat (např. savců), kteří přes nádrž nebo řeku plavou, ale to bude mít pravděpodobně pouze okrajový význam. Na zástupcích čeledi *Lemnaceae*, však zatím nebyla provedena žádná genetická studie, která by objasnila skutečné způsoby a směry šíření zástupců této čeledi.

13. Šíření říčními systémy

Říční systémy hrají velice důležitou roli v šíření rostlin, a to pomocí jak generativních, tak i vegetativních diaspor. Řeky spolu s přítoky ve svém povodí tvoří vlastní polarizovaný systém, ve kterém je šíření diaspor zprostředkováno vodním proudem (Johansson et al. 1996). Existují dvě teoretické možnosti chování genetické diverzity vodních rostlin v říčních systémech. První možností je dochází ke zvyšování genotypové diverzity směrem po proudu (kde se setkávají různé genotypy z přítoků apod., Gornall et al. 1998, Barrett et al. 1993). Fér (2008) zjistil, že u převážně hydrochorních druhů je větší genetická diverzita v dolních částech toku. Druhá možnost předpokládá, že největší genotypová diverzita bude v horních částech říčních systémů, protože dále po proudu se dostane pouze část diverzity z horních toků a přítoků (např. Nilsson et al. 1991, Johansson et al. 1996). Dá se předpokládat, že kdyby se nějaký druh šířil klonálně po proudu (a v každém přítoku by byl odlišný genotyp), tak směrem k ústí řeky do moře se budou jednotlivé genotypy setkávat a kombinovat, takže tam bude největší diverzita. Toto může být mnohdy narušováno různými vlivy, např. zoochorní šíření klonů mezi řekami nebo přesazováním lidmi. Dále může být nějaký jedinec z dolního toku přesazen daleko proti proudu (odkud se zase může klonálně šířit po proudu) a komplikovat tak případné studie přirozeného šíření druhu.

Mnoho druhů vodních rostlin se obzvláště v proudících vodách vyznačuje značnou dynamikou počtu lokalit a velikosti porostů během krátkého období. Často po nějaké disturbanci (např. povodni) z řeky druh téměř vymizí, ale během několika málo let se opět značně rozšíří po celém toku (např. Rydlo Jar. 2005, 2008, 2011). Někdy se takovéto fluktuace výskytu dějí bez zjevných příčin (např. druhy *Hydrocharis morsus-ranae* nebo *Najas marina* v Labi, Rydlo Jar. 2009). Změnami v rozšíření vodních makrofyt v řekách v České republice podrobně věnuje Rydlo Jar. (2001)

Capers (2003) sledoval kolonizaci vodními makrofyty na vyznačených nezarostlých plochách a zjistil, že 60 % všech kolonizačních událostí bylo reprezentováno fragmenty rostlin a 16 % klonálním růstem z okolních populací. Pouze minimum rostlin vyrostlo ze semen a původ ostatních byl neznámý. Z výsledků této práce je zřejmé, že klonální rostliny hrají velmi významnou roli v kolonizaci volných stanovišť (více v kap. 19).

14. Šíření ve stojatých vodách

Ve stojatých vodách je šíření omezeno absencí polarizovaného pohybu vody. O to větším faktorem způsobující pohyb vegetativních diaspor je vítr a následné vlny. Rostliny se pomocí fragmentů nebo jiných vegetativních diaspor takto mohou šířit od jednoho břehu k druhému, v závislosti na směru větru (např. v některých rybnících lze pozorovat malé plovoucí ostrůvky s rákosem nebo orobincem – Obrázek 6 – které se pomocí větru pohybují po celé vodní ploše). Ve stojatých vodách mají vodní druhy rostlin velmi vhodné podmínky k tvoření rozsáhlých populací, obsahujících často pouze jediný klon. V mělkých vodách může jediný klon rychle porůst celé dno, nebo nezakořeněné plovoucí rostliny celou hladinu. V poslední době se pomocí molekulárních metod daří objasňovat klonální diverzitu rozsáhlých populací vodních makrofyt ve stojatých vodách a překvapivě často jsou studované populace polyklonální (více v kapitole 15.1).

Šíření mezi jednotlivými stojatými vodami (jezera, rybníky) je závislé pouze na zvířatech nebo na lidech (pokud nejsou stojaté vody propojeny vodním tokem). I přesto se jeden klon často vyskytuje i mezi značně vzdálenými vodními plochami (např. Larson 2007, Shibayama et Kadono 2007). To ukazuje na značně vysokou efektivitu zoochorního (a možná ještě více antropochorního) šíření klonálních rostlin. Na šíření atraktivních a často pěstovaných druhů bude mít určitě největší podíl člověk, který může klony přenést na značné vzdálenosti (např. *Eichhornia*, Ren et Zhang 2007, Li et al. 2006, Zhang et al. 2010).

Podrobně možnostem šíření a růstu vodních makrofyt v Balatonu věnovala Vári (2012), více v kap. 19.



Obrázek 6: Plovoucí ostrůvek s orobincem a rákosem ve stojaté vodě.

15. Šíření na malé vzdálenosti

Šířením na malé vzdálenosti je zpravidla myšleno množení a rozrůstání populace určitého druhu na již obsazené lokalitě, kdy jsou jednotlivé ramety spolu propojeny. Tímto způsobem může rostlina samozřejmě překonávat i velké vzdálenosti v řádech i stovek metrů až kilometrů. Jedna velká souvislá populace se po nějaké disturbanci může rozpadnout a vytvořit několik samostatných populací a je pravděpodobné, že k těmto jevům v přírodě skutečně dochází.

Ke klonálnímu množení na již obsazené lokalitě vodním rostlinám slouží několik specializovaných útvarů. U rostlin zakořeněných do dna to jsou převážně oddenky, které svým rozrůstáním mohou dosahovat bez přerušení mnohametrových délek (takto se rozrůstá většina vodních rostlin, Sosnová et al. 2010, 2011). Ve výsledku může jedna geneta obsahovat obrovské množství ramet, které se mohou časem oddělit a pomocí nějakého vektoru se přestěhovat na další lokalitu a tam mohou založit novou klonální populaci. V řekách se tímto způsobem rostliny dokáží šířit i proti silnému proudu, což je možné pouze několika způsoby (Nilsson et al. 1991).

Kotschy et Rogers (2008) zjistili u druhu *Phragmites mauritianus*, že se oddenky dokáže rozrůstat až na vzdálenost 11,8 m od mateřské rostliny a vytvořit zde dceřiné ramety. Průměrná vzdálenost mezi rametami se zde činila 3,3 m.

Madsen et Smith (1999) se zabývali rychlostí rozrůstání populací druhu *Hydrilla verticillata* a zjistili, že se pomocí výběžků zvětšuje přibližně o 4 cm za den a Vári (2012) pozorovala v Balatonu u druhu *Potamogeton perfoliatus* rychlost růstu oddenku, která činila průměrně 67 cm za měsíc. Vysoká rychlost rozrůstání je běžná u mnoha druhů vodních rostlin, které dokážou vytvořit rozsáhlé porosty během jedné vegetační sezóny. U druhů rostlin volně se vznášejících ve vodním sloupci nebo plovoucích na hladině je rozrůstání reprezentováno buď také propojenými rametami, nebo se dceřiné rostliny ihned po dospění oddělují (např.: *Lemna*, *Spirodela*). Ve stojatých vodách takto mohou během jediné sezóny pokrýt celou vodní hladinu dceřinými rostlinami a způsobit zastínění a následné odumření submerzních druhů.

Lemon et al. (2001) zjišťovali rychlost tvorby dceřiných rostlin u zástupců čeledi *Lemnaceae* a zjistili, že např. druh *Lemna minor* za svůj životní cyklus (dlouhý přibližně měsíc) dokáže vytvořit až 14 dceřiných ramet. Proto zástupci této čeledi dokážou během krátké doby pokrýt hladinu rozsáhlých vodních ploch.

V proudících vodách obvykle tvoří pouze malé populace při březích, ze kterých se dceřiné klonální rostliny dostávají do proudu a mohou být unášeny na velké vzdálenosti.

15.1. Klonální diverzita a struktura populací

Klonální diverzita a struktura populací vodních rostlin je dnes poměrně často studované téma. Většinou se jedná o dílčí výsledky výzkumů genetické diverzity některých druhů vodních rostlin (některé práce jsou uvedeny v tabulce 1)

U vodních rostlin bylo běžně předpokládáno, že tvoří převážně monoklonální populace, často i značné rozlohy. U mnoha druhů tomu tak skutečně je (zvláště invazní druhy, např. Wang et al. 2005, Li et al. 2006, Okada et al. 2009). V poslední době se ale ukazuje, že mnoho druhů vodních rostlin tvoří často populace složené z více klonů vzájemně spolu různě interagujících (např. Ren et Zhang 2007, Fuxová 2011).

Pollux et al. (2007) při studiu genetické struktury populací druhu *Sparganium emersum* ověřil poměrně očekávatelnou hypotézu, že sterilní populace jsou převážně monoklonální, zatímco fertillní se skládají z mnoha různých genotypů. To koresponduje s vlastností vodních rostlin rozmnožovat se klonálně, pokud nemají dostatečně vhodné podmínky k vytvoření generativních orgánů.

Fuxová (2011) zjistila, že pouze 32 populací rákosu (*Phragmites australis*) z 60 bylo monoklonálních. Převážná část monoklonálních populací byla v řekách. To může být způsobeno hlavně převahou malých populací v proudících vodách. Naopak ve stojatých vodách byly populace převážně polyklonální, což lze přičíst snadnému šíření anemochorních semen z různých lokalit na velké vzdálenosti a dobrým ekologickým podmínkám ve stojatých vodách. K podobným výsledkům dospěli i Triest et al. (2010) u druhu *Potamogeton pectinatus*.

Okada et al. (2009) zase zjistili u invazního druhu *Ludwigia hexapetala* v kalifornii, že 20 populací z 27 studovaných bylo monoklonálních a ve zbylých bylo od dvou do devíti různých klonů najednou. Naopak u druhu *Ludwigia grandiflora* ve stejné studii našli pouze jediný totožný klon ve všech 5 studovaných populacích.

Ve studiích zaměřených na invazní druh *Eichhornia crassipes* v Číně Li et al. (2006) zjistili, že každá z 6 populací je monoklonální a všechny jsou tvořeny totožným klonem, i přes vzdálenost lokalit alespoň 200 km od sebe. Naopak Ren et al. (2007) v následné studii zjistili, že 5 studovaných populací je tvořeno celkem 5 různými klony a žádná populace nebyla monoklonální. Naopak v každé populaci byly nejméně 3 různé klony. V této druhé studii bylo sbíráno téměř dvakrát více vzorků i přes menší počet lokalit, ale to by nemělo mít na tak rozdílné výsledky příliš velký vliv. Pravděpodobnější je, že některé oblasti obývá pouze jeden klon, zatímco v jiných oblastech (více obydlených) může být klonů více díky lidem, kteří si tuto rostlinu často přivezou z různých míst a poté ji někde vysadí.

V nejnovější práci zaměřené na invazivní šíření vodního hyacintu (Zhang et al. 2010) bylo studováno 54 populací z celého světa, a to jak z původního areálu (severní Amerika), tak ze sekundárních areálů po celém světě. Celkem bylo mezi 1140 rametami detekováno 49 klonů. Populace v sekundárním areálu rozšíření vykazovaly nízkou genetickou variabilitu na rozdíl od přirozených

populací a téměř 80 % introdukovaných populací bylo monoklonálních. Naopak 9 ze 47 introdukovaných populací vykazovalo genetickou diverzitu ukazující na možné sexuální rozmnožování tohoto druhu za vhodných podmínek i v sekundárním areálu rozšíření.

Tabulka 1: Porovnání výsledků některých prací zaměřených na genetickou diverzitu druhů vodních rostlin. Počet nalezených odlišných genotypů vzhledem k počtu vzorků a lokalit dává představu o míře klonality vybraných druhů.

Druh	Zdrojová práce	Oblast	Počet lokalit	Počet vzorků	Počet nalezených genotypů	Použitá metoda
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	Wang et al. (2005)	Čína	7	112	1	RAPD, ISSR
<i>Arundo donax</i>	Haddadchi et al. (2013)	Austrálie	17	58	38	ISSR
<i>Batrachium bungei</i>	Wang et al. (2010)	Čína	14	442	155	ISSR
<i>Caldesia grandis</i>	Chen et al. (2006)	Čína	3	342	127	RAPD, ISSR
<i>Eichhornia crassipes</i>	Li et al. (2006)	Čína	6	110	1	RAPD, ISSR
<i>Eichhornia crassipes</i>	Ren et Zhang (2007)	Čína	5	215	5	ISSR
<i>Iris pseudacorus</i>	Lamote et al. (2002)	Belgie	3	88	86	AFLP
<i>Ludwigia grandiflora</i>	Okada et al. (2009)	Kalifornie	5	150	1	AFLP
<i>Ludwigia hexapetala</i>	Okada et al. (2009)	Kalifornie	27	749	18	AFLP
<i>Nelumbo nucifera</i>	Han et al. (2007)	Čína	2	42	31	ISSR
<i>Nuphar lutea</i>	Zeisek (2009)	ČR	70	528	501	SSR
<i>Nymphoides peltata</i>	Larson (2007)	Švédsko	7	156	10	ISSR
<i>Phragmites australis</i>	Fuxová (2011)	ČR	60	202	101	SSR
<i>Podostemum irgangii</i>	Baggio et al. (2013)	Brazílie	5	89	89	ISSR
<i>Potamogeton anguillanus</i>	Iida et Kadono (2000)	Japonsko	14	258	27	Allozymy
<i>Potamogeton pectinatus</i>	Mader et al. (1998)	více zemí	18	51	50	RAPD, RFLP
<i>Sagittaria natans</i>	Chen et al. (2007)	Čína	5	138	116	ISSR
<i>Sagittaria trifolia</i>	Chen et al. (2007)	Čína	9	215	93	ISSR
<i>Vallisneria spirulosa</i>	Chen, Xu et Huang (2007)	Čína	10	396	225	Allozymy

16. Šíření na velké vzdálenosti

Velká vzdálenost je relativně široký pojem, může se jednat o vzdálenosti v řádech jednotek až tisíců kilometrů. K šíření na velké vzdálenosti používá většina semenných rostlin generativní diasporu – semena. U vodních rostlin je kromě generativního také často zastoupeno šíření klonů na velké vzdálenosti. Které je umožněno v řekách prouděním vody, vodním ptactvem a také samozřejmě lidskou činností. Lidé umožňují přenášet klony i mezi jednotlivými kontinenty.

Zatímco šíření semen vodních rostlin na velké vzdálenosti (ať už zoochoricky nebo hydrochoricky) se věnuje poměrně mnoho studií (např. Green et al. 2002, Figuerola 2002, Figuerola et al. 2005, Clausen et al. 2002, Nilsson et al. 2010), možnostem šíření klonálních rostlin na velké vzdálenosti zatím nebyla věnována příliš velká pozornost. Ve výsledcích prací zabývajících se genetickou strukturou a diverzitou v populacích určitých druhů se sice často objevují nálezy totožného klonu v často velmi vzdálených populacích (např. Li et al. 2006), ale již zde nebývá o příčinách tohoto jevu příliš diskutováno. Podrobněji se možnosti klonálního šíření na velké vzdálenosti věnovali např. Fér et Hroudová (2008, 2009), více v kap. 19.

17. Antropogenní vlivy & invazní potenciál klonálních rostlin

Člověk stále více ovlivňuje přírodu na zemi. Tyto vlivy se samozřejmě nemohou vyhnout vodnímu prostředí a spolu s ním ovlivňují i vodní rostliny. Působení člověka na vodní prostředí je velmi různorodé. Díky lidem vzniklo mnoho nových vodních ploch, hlavně rybníků, ale také mnoho vodních ploch zaniklo. Odvodňováním např. mokřadů a rašelinišť zaniklo mnoho přirozených vodních ploch. Dále regulací řek a odstavením slepých ramen došlo ke zkrácení toku a nevratnému postupnému zazemňování říčních tůní. Významný vliv, zpravidla negativní, na vodní makrofyta má také lodní doprava. Časté vlnobíjí u břehu poškozuje porosty vodních makrofyt a zamezuje zakořenění do sedimentu novým vegetativním diasporám.

Po zavedení lodní dopravy uhlí po Labi v roce 1977 zaznamenalo mnoho druhů vodních makrofyt výrazný úbytek počtu lokalit a snížení velikosti porostů (některé druhy zcela vymizely) a k postupnému navyšování počtu lokalit začalo docházet až po jejím ukončení v roce 1996 (Rydlo Jar. 2007).

Dalším významným vlivem na vodní rostliny (zvláště ve stojatých vodách) je nadměrný chov ryb a kachen a s tím související eutrofizace vodních nádrží.

Vodní prostředí ke svému šíření využívá i mnoho terestrických druhů nepůvodních a invazních rostlin. Vodní toky v současné době ke svému šíření hojně využívají např. invazní druhy *Impatiens glandulifera*, *Echinocystis lobata* nebo *Reynoutria japonica* (Thiébaud 2007).

Samotné vodní klonální rostliny mohou také způsobit rozsáhlé invaze v nepůvodních areálech. Ve většině případů je na vině člověk, který pomůže vodním rostlinám překonat přirozené geografické bariéry, zvláště oceány. Pravděpodobně nejvíce takovýchto událostí se uskutečnilo mezi Eurasií a Severní Amerikou. Na obou kontinentech panují podobné klimatické podmínky a je zde silná dopravní interakce (a s tím související přenosy druhů), a to tvoří ideální kombinaci k rozšíření nepůvodního druhu na opačném kontinentu. K mnoha takovýmto invazním událostem opravdu v minulosti došlo a stále ještě dochází.

K demonstraci schopnosti rychlého klonálního rozšíření rostliny v nepůvodním areálu nejlépe poslouží dvoudomé druhy, u kterých došlo k přenosu do nepůvodního areálu pouze jednoho pohlaví. Přítomnost pouze jednoho pohlaví vylučuje možnost pohlavního rozmnožování a dokazuje efektivitu klonálního šíření. Klasickým příkladem může být severoamerický druh *Elodea canadensis*. Na starý kontinent se dostaly pouze samičí rostliny a klonálně se rozšířily po celé Evropě a poté dále do Asie, Austrálie, Nový Zéland, severní Afriky i Jižní Ameriky (Husák et al. 2010, Riis et al. 2010, Lambertini et al. 2010). Převážná část introdukované populace je pravděpodobně tvořena jediným klonem.

Invazní strategii tří nepůvodních druhů vodních rostlin (*Elodea canadensis*, *Egeria densa* a *Lagarosiphon major*) na Novém Zélandu se zabývali Riis et al. (2010). Všechny tři druhy jsou dvoudomé a na Novém Zélandu se množí výhradně klonálně; velmi nízkou genetickou variabilitu zde zjistili Lambertini et al. (2010). Výsledkem bylo zjištění, že značnou klonální invazi těchto druhů umožňuje značná fenotypová plasticita a nikoli lokální adaptace, jak se mnohdy uvažovalo. K podobným výsledkům došli Geng et al. (2007) u invazního druhu *Alternanthera philoxeroides* v Číně, která má zde také velmi nízkou genetickou variabilitu, ukazující na značné klonální šíření (Wang et al. 2005).

Hyldgaard et Brix (2012) zjistili v kultivačních podmínkách, že invazní populace druhu *Ceratophyllum demersum* z Nového Zélandu mají větší fenotypovou plasticitu v odpovědi na změny teploty než přirozené populace z Dánska. Autoři ale upozorňují, že k úplnému potvrzení tohoto jevu by byly třeba ještě další studie.

Ve studii zaměřené na další tři nepůvodní druhy v Číně (*Elodea nuttallii*, *Myriophyllum spicatum* a *M. propinquum*) Xie et al. (2010) naopak zjistili, že značné klonální šíření těchto druhů umožňují živinami velmi bohaté čínské sedimenty.

Druh *Myriophyllum spicatum* je v poslední době invazní i v Severní Americe, kde zarůstá rozsáhlé plochy. Je to způsobeno hlavně jeho schopností tvořit velké množství výběžků, sklony k autofragmentaci a vysoké schopnosti fragmentů zakořenit v sedimentu (Madsen et Smith 1997, Smith et al 2002).

Z dalších eurasijských druhů je v Severní Americe invazní např. *Butomus umbellatus*, který zde má odlišnou disperzní strategii od původního areálu výskytu. Tento druh tvoří v Evropě i v Severní Americe 2 cytotypy – diploidní a triploidní rostliny. V Evropě jsou rozšířenější triploidi, kteří se šíří výhradně klonálně pomocí oddenkových pupenů a pacibulek vznikajících v květenství, zatímco diploidní rostliny pacibulky netvoří a šíří se semeny a jsou zde pozorovatelné i rozdíly v ekologických nárocích jednotlivých cytotypů. Podrobně o rozdílech mezi cytotypy v Evropě, jejich ekologii, možnostech jejich šíření a dalších parametrech pojednávají práce Krahulcová et Jarolímová (1993), Hroudová et Zákravský (1993a), Hroudová et Zákravský (1993b), Kirschner et al. (2004), Hroudová et al. (1996), Hroudová et Zákravský (2003), Bailey et Preston (2011). V Severní Americe se obě ploidie chovají odlišně. Jsou zde mnohem více rozšířeni diploidní rostliny, které zde mají mnohem větší sklony ke klonálnímu šíření (na rozdíl od Evropy zde tvoří kromě semen i mnoho oddenkových pupenů a pacibulek), zatímco vznik vegetativních propagulí u triploidů je velmi omezen (Eckert et al. 2003, Lui et al. 2005, Bailey et Preston 2011). Toto vede k otázkám, čím jsou tedy způsobeny sklony k tvorbě vegetativních propagulí. Zdá se, že více než ploidní úrovní to může být způsobenou nějakým dalším podnětem, který se projevil v Evropě u triploidů a v Americe u diploidů. Je ale zvláštní, že v obou areálech jsou tyto vlastnosti pravděpodobně vázány na konkrétní ploidii a nikdy na ploidii opačnou.

O klonalitě a invazním šíření vodního hyacintu (*Eichhornia crassipes*, obrázek 7) již bylo pojednáno v kapitole 15.1. Je mnoho dalších prací zabývajících se genetickou diverzitou populací invazních rostlin a obecně se dochází k závěru, že genetická diverzita je velmi nízká díky klonálnímu šíření v sekundárním areálu. Mezi tyto práce patří např. invazní šíření druhů *Ludwigia hexapatala* a *L. grandiflora* ve Francii (Okada et al. 2009, Ruaux et al. 2009, Thouvenot et al. 2013); *Arundo donax* v Austrálii (Haddadchi et al. 2013) a ve Spojených státech (Ahmad et al. 2008) a obecně všemi invazními druhy vodních rostlin v Japonsku (40 druhů) se zabývá Kadono (2004).

Z množství prací zaměřených na invazní druhy a jejich výsledků je zřejmé, že i vodní nepůvodní druhy představují značné riziko pro zachování původního druhového bohatství i společenstev. Zvláště pokud se jedná o rychle klonálně se šířící druhy tvořící husté porosty, nedávající prostor původním druhům.



Obrázek 7: Husté porosty invazního druhu *Eichhornia crassipes* v Číně zarůstají rozsáhlé plochy (převzato z: <http://hungeree.com/nature/water-hyacinth-invade-tuoniang-river>).

18. Metody studia klonálního šíření rostlin

Způsoby šíření vodních rostlin se lidé zabývají již delší dobu, během které se využilo několika základních přístupů. Většina prací však byla zaměřena na detekci šíření pomocí semen v proudících vodách.

Asi nejpůvodnějšími metodami studia šíření rostlin je přímé sledování pohybu diaspor ve vodě. Může se jednat o vypouštění označených semen (Johansson et Nilsson 1993), chytání semen do pastí (Fér 2000), vypouštění náhražek propagulí a sledování jejich drah a místa depozice (Nilsson et al. 1991). Tyto metody mohou být velmi přesné, ale také pracné a časově a metodicky náročné a postihnou hlavně šíření na krátké vzdálenosti a dálkové přenosy většinou nerozeznají (Ouborg et al. 1999). Nevýhodou těchto metod je, že parametry šíření semen nelze interpretovat na vegetativní diasporu vzhledem k odlišným vlastnostem. Vegetativní diasporu jsou často mnohem větší, mají různý tvar a jsou náchylnější na vlivy větru, vln apod. Také mají odlišnou plovatelnost, přežitelnost a na rozdíl od semen nemají schopnost dlouhodobé dormance (Sarneel 2013). Z těchto uvedených důvodů vyplývá, že by se tyto metody musely použít pro různé skupiny vodních makrofyt a jejich vegetativních diaspor jednotlivě. Šíření rostlin pomocí vegetativních diaspor se podrobněji věnovali Riis et al. (2009), Capers (2003) a Sarneel (2013), více v kap. 19.

Další metody používané dnes jsou nepřímé. V dnešní době můžeme šíření rostlin studovat pomocí moderních molekulárních metod, které nám umožňují sledovat místo toku diaspor, tok genů a zjistit příbuznost daných jedinců (Ouborg et al. 1999). Molekulární markery umožňují studium rozšíření a šíření rostlin na různých časoprostorových škálách a též umožňují sledovat právě probíhající invaze (Thiébaud 2007).

18.1. Molekulární markery

Molekulární markery jsou založené na informacích získaných z analýzy molekul DNA. Molekuly DNA obsahují mnoho různých a funkčně odlišných úseků a jenom některé jsou vhodné k využití pro studium příbuznosti. Aby byla analýza správná, je třeba vybrat úsek informace, která je selektivně neutrální a nemá vliv na fitness jedince.

Agarwal et al. (2008) uvádějí vlastnosti, které by měl splňovat ideální molekulární marker (polymorfní, levný a rychlý, vysoce spolehlivý, vyskytovat se po celém genomu rovnoměrně, potřebovat co nejméně DNA apod.), ale všechny tyto požadavky se zatím nepodařilo splnit v rámci jedné techniky, a proto bylo během poslední doby vyvinuto několik molekulárních markerů (Tabulka 2), z nichž každý se hodí pro jiný typ studie a je vždy potřeba vybrat ten relativně nejvhodnější (Sun et al. 1999).

Mezi nejstarší molekulární markery patří Allozomy. V minulosti byly oblíbené pro svoji technickou nenáročnost a nízké náklady. Vykazují však většinou pouze malou variabilitu Barrett et al.

1993) a nejsou tak v příliš hodné ke studiu na malé časoprostorové škále ale spíše na velké oblasti. Při studiu klonálního šíření by mohlo dojít k záměně příbuzných genotypů za totožné klony (Arnaud-Haond 2007).

Modernější molekulární markery (RAPD – Random Amplified Polymorphic DNA, RFLP – Restriction Fragment Length Polymorphism, AFLP – Amplified Fragment Length Polymorphism) jsou již více variabilní a hodí se ke studiu šíření rostlin na středních časoprostových škálách.

Na nejmenších škálách, třeba v rámci populace, je vhodné využití vysoce variabilních molekulárních markerů – mikrosatelitů (SSR – Simple Sequence Repeats) nebo ISSR – inter-Simple Sequence Repeats, které dokáží odlišit i jemné rozdíly mezi jedinci.

Ouborg et al. (1999) a Agarwal et al. (2008) ve svých pracích podrobně prezentují rozdíly mezi jednotlivými markery a naznačují, k jakým studiím jsou jednotlivé metody nejvhodnější. Nejvariabilnější markery už zaznamenají rozdíly i mezi dlouhodobě žijícími oddělenými klony, a to může být v některých případech matoucí. Proto se mikrosatelity často kombinují pro větší přesnost s některým méně variabilním markerem.

Tabulka 2: Srovnání nejčastěji používaných molekulárních markerů dle Agarwal et al. (2008). Zkratky jsou vysvětleny v textu výše.

	Početnost	Reprodukovatelnost	Stupeň polymorfismu	Lokusová specifita	Technické požadavky	Množství potřebné DNA	Hlavní využití
RAPD	vysoká	nízká	střední	ne	nízké	nízké	genové značení
AFLP	vysoká	vysoká	střední	ne	střední	střední	genové značení
RFLP	vysoká	vysoká	střední	ano	vysoké	vysoké	fyzické mapování
SSR	střední	střední	střední	ne	střední	nízké	genetická diverzita

19. Poznatky o možnostech klonálního šíření některých druhů

Klonálním šířením vodních rostlin, jako hlavním tématem, se nezabývají téměř žádné práce. Většinou se jedná pouze o diskutované možnosti klonálního šíření na větší vzdálenosti v rámci studií o rozšíření konkrétního druhu v určité oblasti. Když pomineme invazní druhy a klonální rozrůstání po lokalitě, není mnoho prací, které by přímo dokazovaly klonální šíření určitého druhu ve větší míře pomocí vegetativních diaspor. Ve většině prací se autoři spokojí s konstatováním, že je evidentní, že se druh klonálně šíří, ale už nediskutují o míře a možnostech tohoto jevu. Ideální pro pochopení skutečné míry klonálního šíření pomocí vegetativních diaspor, je přímé pozorování jejich výskytu a pohybu v přírodě, a také případné porovnání s vývojem ze semen na stejné lokalitě. Značně důležité je také objasnění doby, po kterou je vegetativní diaspora životaschopná. Této problematice se podrobněji věnovali Capers (2003), Sarneel (2013) a Vári (2012) a já zde nastíním jejich hlavní výsledky.

Capers (2003) se ve své práci pokusil objasnit, jak probíhá kolonizace vodními makrofyty na nezarostlém dně (např. po nějaké disturbanci) ve sladkých vodách. Pro svou práci si vybral plochy, které zbavil veškeré vegetace a dlouhodobě pozoroval vývoj kolonizace. Za 14 týdnů zde vyrostlo dohromady 730 rostlin (12 druhů), z toho 628 submerzních (9 druhů: *Elodea nuttallii*,

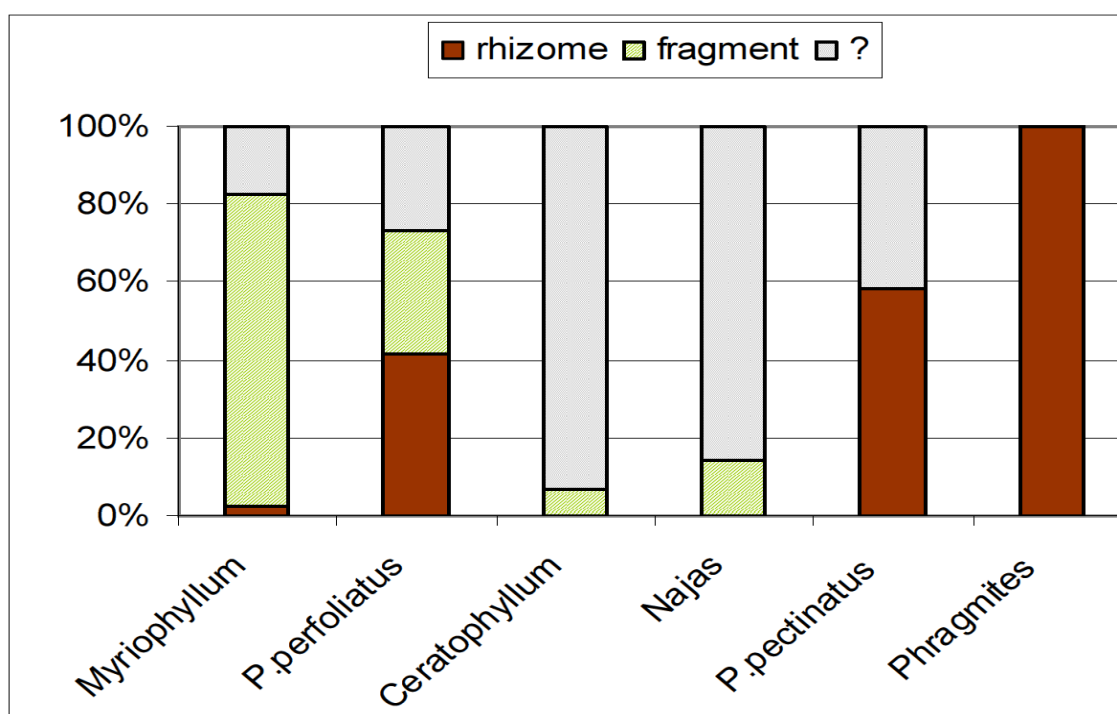
Ceratophyllum demersum, *Potamogeton pusillus*, *P. spirillus*, *P. perfoliatus*, *Vallisneria americana*, *Zannichellia palustris*, *Najas flexilis* a *Callitriche* sp.). Z 9 submerzních druhů 8 osídlilo plochu pouze vegetativním způsobem, buď pomocí fragmentů, nebo klonálním růstem z okolí. Růst ze semene byl zaznamenán pouze jednou u druhu *Zannichellia palustris*. U emerzních druhů byl původ ve dvou případech neznámý, ale druh *Pontederia cordata*, osídlil tuto plochu pouze pomocí semen. Celkově bylo tedy 60 % všech kolonizačních událostí uskutečněno připravenými fragmenty rostlin, 16 % klonálním růstem z okolí. Zbývající část kolonizačních událostí se uskutečnila pomocí semen nebo byl původ neznámý.

Z těchto výsledků je zřejmé, že submerzní druhy mají podstatně větší sklony ke klonálnímu šíření na neobsazená stanoviště pomocí vegetativních diaspor než druhy emerzní. Pro úplné zobecnění této hypotézy by ale bylo třeba provést podobné výzkumy i na dalších druzích vodních makrofyt.

Vári (2012) se ve své práci podrobně zabývá šířením (klonálním i generativním) a růstem vodních makrofyt v Balatonu. Věnuje se zde také podrobně možnostem šíření a osidlování nových stanovišť pomocí fragmentů a jiných vegetativních diaspor a také jejich dynamice ve vodním sloupci. Výsledky jsou obdobné jako u předchozí práce, při kolonizaci nezarostlých ploch submerzními makrofyty jsou nejdůležitější fragmenty rostlin a klonální růst oddenky (v různém poměru v závislosti na druhu, obrázek 8). U druhu *Potamogeton perfoliatus* dospěli oba autoři ke stejnému zjištění, že jeho hlavní kolonizační schopností je rychlé klonální rozrůstání ze stávajících populací.

Délkou životaschopnosti vegetativních diaspor vodních rostlin se podrobně zabýval Sarneel (2013). Nejkratší dobu přežívání (plavání) ve formě diaspory, a tedy nejrychlejší usednutí do sedimentu vykazovaly druhy *Stratiotes aloides* a *Hydrocharis morsus-ranae*, které tvoří specializované vegetativní propaguly. Ale po zvýšení teploty s přibližujícím se létem opět vystoupaly k hladině a životaschopné se udržely po celou dobu experimentu. Oddenky rákosu (*Phragmites australis*) klesly ke dnu přibližně po 100 dnech a nejdéle vydržely plavat ve formě vegetativní diaspory oddenky druhů *Acorus calamus* a *Calla palustris* (více než 6 měsíců).

Pokud jsou tyto výsledky v rámci jednotlivých druhů skutečně konzistentní, jde o vhodný nástroj k usnadnění odhadování limitů přirozeného dálkového klonálního šíření rostlin v tocích (v závislosti na charakteristikách toků).



Obrázek 8: Graf znázorňuje poměr kolonizačních událostí (růstu oddenku a pomocí fragmentů) některých druhů vodních rostlin v Balatonu dle Vári (2012).

Dále jsem pro příklad zařadil poznatky o klonálním šíření dvou druhů (*Nuphar lutea* a *Phragmites australis*) v řekách v České republice. Na obou druzích byly na našem území provedeny opakované studie a jsou vhodným příkladem dosavadních znalostí o klonálním šíření těchto druhů.

19.1. *Nuphar lutea*

Stulík žlutý je vodní rostlina vyskytující se převážně v dolních tocích řek a ve stojatých vodách v nížinách. Šíření stulíku žlutého v České republice bylo v poslední době věnováno několik studií (Fér

2008, Fér et Hroudová 2008, Zeisek 2009). Cílem těchto studií bylo pomocí mikrosatelitových markerů objasnit způsoby šíření tohoto druhu v říčních systémech a míru vlivu generativního a klonálního šíření na současné rozšíření. Stulík netvoří žádné specializované vegetativní diaspory, vegetativně se na delší vzdálenosti může šířit pomocí úlomků oddenku. Dříve se přepokládalo, že vegetativní šíření stulíku na velké vzdálenosti je relativně běžným jevem (Heslop-Harrison 1955 sec. Fér et Hroudová 2008).

Z výsledků uvedených prací je zřejmé, že tomu tak není a šíření na velké vzdálenosti pomocí vegetativních diaspor je poměrně vzácné a klonální růst je důležitý hlavně k rozrůstání na lokalitě v rámci několika metrů. Rozsáhlé populace jsou tvořeny mnoha různými klony a je zřejmé, že na hlavní způsob šíření stulíku žlutého na kratší i delší vzdálenosti se uskutečňuje pomocí hydrochoricky se šířících semen.

Fér et Hroudová (2008) analyzovali 156 individuí stulíku ze 44 lokalit a identický klon našli pouze jednou na dvou lokalitách vzdálených od sebe přibližně 75 km. Zeisek (2009) našel mezi 489 vzorky z 66 populací v České republice pouze 7 klonálních jedinců v různých populacích. Vzdálenosti mezi nimi byly od 3,3 do 120 km.

Z těchto dat je tedy evidentní, že vegetativní šíření stulíku na dlouhé vzdálenosti je možné, ale dochází k němu pouze náhodně a velmi zřídka. To může být způsobeno nízkou šancí oddenkových úlomků dostat se do vhodného biotopu a tam zakořenit.

Není také vyloučen vliv lidí na klonální šíření stulíku, protože se jedná o atraktivní rostlinu, kterou si lidé mohou přesadit do svého jezírka (a jistě k tomu často dochází).

19.2. *Phragmites australis*

Rákos obecný (*Phragmites australis*) je kosmopolitně rozšířená rostlina se širokou ekologickou amplitudou. Roste hlavně v litorálu stojatých i tekoucích vod, ale může růst i na poměrně suchých stanovištích. Rákosu bylo v poslední době věnováno hodně pozornosti, hlavně klonální struktuře a diverzitě jeho populací (Fuxová 2008, 2011, Fér et Hroudová 2009, Engloner et Major 2011, Hansen et al. 2007, Keller 2000, Clevering et Lissner 1999, Lambertini et al. 2008, Pelegrin et Hauber 1999, Chambers et al. 1999).

Rákos se šíří hlavně anemochoricky i hydrochoricky pomocí semen. Na lokalitě se rozrůstá pomocí výběžků a může tvořit i rozsáhlé monoklonální porosty (Lambertini et al. 2008), častěji jsou ale porosty polyklonální (např. Fuxová 2011). Polyklonální porosty vznikají hlavně po rozsáhlé disturbanci, která umožní nálet mnoha semen z různých populací (např. Lambertini et al. 2008). Na větší vzdálenosti se rákos může šířit pomocí vegetativních fragmentů, které jsou unášeny vodou.

Fér et Hroudová (2009) se zabývali šířením rákosu v říčním systému a zmiňují zde i možnost dálkového klonálního šíření. Analýzou 189 vzorků ze 78 lokalit byly nalezeny 4 klony nacházející se současně na dvou různých lokalitách. Vzdálenost mezi nimi se pohybovala od 0,5 do 10,8 km.

Fuxová (2011) také ve své práci odhalila klonální šíření rákosu na větší vzdálenosti, a to ve třech případech. V prvním případě byly lokality s identickým klonem od sebe vzdáleny 100 m, ve druhém pak 11 km. Ve třetím případě vzdálenost mezi lokalitami činila 56 km. Autorka zde ale zmiňuje možnost antropogenního původu tohoto výskytu. Vzhledem k blízkosti kanálu pro kanoisty se sem mohla vegetativní diaspora dostat se sportovním vybavením.

Z výsledků těchto prací je zřejmé, že i u rákosu je klonální šíření na větší vzdálenosti spíše vzácná událost a většina kolonizačních událostí je představována semeny.

Oba výše popisované druhy tvoří hojně fertilní populace a nemají příliš velký důvod ke klonálnímu šíření na velké vzdálenosti. Není však mnoho prací, které se věnovaly možnostem dálkového klonálního šíření původních (neinvazních) druhů, u kterých jsou časté tendence k tvorbě sterilních populací a přesto jsou hojně rozšířeni (např. zástupci čeledi *Lemnaceae* apod.). Důkazy míry takového šíření u mnoha druhů vodních rostlin stále ještě chybí.

20. Závěr

Šíření vodních klonálních rostlin nebo také klonální (vegetativní) šíření vodních rostlin je, ač se to nezdá, poměrně široké téma zahrnující mnoho různých aspektů. Tohoto tématu se dotýká velké množství prací, ale většinou pouze okrajově. Podrobněji se tomuto tématu věnuje pouze malá část prací a již jen velmi zřídka tvoří možnosti, míra a způsoby klonálního šíření vodních rostlin hlavní předmět zájmu studií.

Převážná část studií dotýkajících se klonality a vegetativního šíření je zaměřena na genetickou diverzitu populací určitého druhu v různě velkých prostorových škálách, ať už na úrovni jedné populace, státu, nebo celého světa. Tyto práce jsou však většinou zaměřeny na druhy invazní nebo naopak ohrožené, přičemž výsledky těchto prací mohou být využity k potlačení, nebo naopak podpoření určitého druhu. Přinášejí však poměrně málo informací o samotných charakteristikách klonálního šíření. Pouze informují, zda se druh rozmnožuje klonálně (což je u invazních druhů téměř vždy), což odvozují výše genetické variability, ale už neinformují o tom, jakým způsobem k tomu může docházet apod. V některých pracích alespoň možnostem a aspektům klonálního šíření věnují kapitulu v diskuzi.

Ostatní práce týkající se klonálního šíření se zabývají dalšími aspekty, jako jsou vlastnosti vegetativních diaspor, fyziologické interakce mezi rametami v genetě, úspěšností vegetativních diaspor v kolonizaci nových stanovišť, metodami studia klonálního šíření apod.

Ve studiu klonálního šíření by bylo vhodné pokračovat i nadále, zvláště u běžných a pro někoho méně zajímavých druhů (u kterých může být klonální šíření hlavní disperzní strategií), a objasnit mechanismy formování a dynamiku jejich populací v přírodě. Já jsem se v této bakalářské práci snažil shrnout naše dosavadní vědomosti o vegetativním rozmnožování a klonálním šíření vodních rostlin ze všech aspektů, které se tohoto tématu týkají, a doufám, že tato práce bude přínosem.

21. Seznam literatury

- Agarwal, M., Shrivastava N. et Padh H. (2008): Advances in molecular marker techniques and their application in plant sciences. – *Plant Cell Rep.*, 27: 617–631
- Ahmad R., Liow P., Spencer D. F. et Jasieniuk (2008): Molecular evidence for a single genetic clone of invasive *Arundo donax* in the United States. – *Aquatic Botany*, 88: 113–120.
- Arnaud-Haond S., Duarte C. M., Alberto F. et Serrao E. A. (2007): Standardizing methods to address clonality in population studies. – *Molecular Ecology*, 16: 5115–5139.
- Baggio R. A., Firkowski C. R., Boeger M. R. T. et Boeger W. A. (2013): Differentiation within and between river basins of *Podostemum irgangii* (Podostemaceae), a rapid-water macrophyte of southern Brazil. – *Aquatic Botany*, Article in Press.
- Bailey J. P. et Preston Ch. D. (2011): Spatial separation of diploid and triploid *Butomus umbellatus* in Britain and Ireland. – *New Journal of Botany*, 1 (1): 28–32.
- Barrat-Segretain M. H. (1996a): Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: a review. – *Vegetatio*. 123(1): 13–37.
- Barrat-Segretain M. H. (1996b): Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) Sm. in a former river channel. – *Aquatic Botany*: (55) 31–38.
- Barrat-Segretain M.H., Bornette G. et Hering-Vilas-Boas A. (1998): Comperative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. – *Aquatic Botany*, 60: 201–211.
- Barrett S. C. H., Eckert C. G. & Husband B. C. (1993): Evolutionary processes in aquatic plant populations. – *Aquatic Botany*, 44: 105–145.
- Capers R. S. (2003): Macrophyte colonization in a freshwater tidal wetland (Lyme, CT, USA). – *Aquatic Botany*, 77: 325-338.
- Chambers R. M., Meyerson L. A. et Saltonstall K. (1999): Expansion of *Phragmites australis* into tidal wetlands of North America. – *Aquatic Botany*, 64: 261–273.
- Chen J., Gituru W. R. et Wang Q. (2007): A comparison of the extent of genetic variation in the endangered *Sagittaria natans* and its widespread congener *S. trifolia*. – *Aquatic Botany*, 87: 1–6.
- Chen J., Gituru W., Wang Y. et Wang, Q. (2006): The extent of clonality and genetic diversity in the rare *Caldesia grandis* (Alismataceae): Comparative results for RAPD and ISSR markers. – *Aquatic Botany*, 84: 301–307.
- Chen L., Xu L. et Hunag H. (2007): Genetic diversity and population structure in *Vallisneria spinulosa* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, 86, 46-52.
- Clausen P., Nolet B. A., Fox A. D. et Klaassen M. (2002): Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe – a critical review of possibilities and limitations. – *Acta Oecologica*, 23: 191–203.

- Clevering O. A. et Lissner J. (1999): Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. – *Aquatic Botany*, 64: 185–208.
- Eckert Ch. G., Lui K., Bronson K., Corradini P. et Bruneau A. (2003): Population genetic consequences of extreme variation in sexual and clonal reproduction in an aquatic plant. – *Molecular Ecology*, 12: 331–344.
- Engloner A. I. et Major A. (2011): Clonal diversity of *Phragmites australis* propagating along water depth gradient. – *Aquatic Botany*, 94: 172–176.
- Eriksson O. (1992): Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants. – *Oikos*, 63: 439–448.
- Ewanchuk P. J. et Williams S. L. (1996): Survival and re-establishment of vegetative fragments of eelgrass (*Zostera marina*). – *Canadian Journal Of Botany*, 74 (10): 1584–1590.
- Fér T. (2000): Vztah parametrů generativního šíření vodních rostlin k jejich skutečnému rozšíření podél vodního toku. – Diplomová práce, depon in knihovna Katedry botaniky PřF UK v Praze.
- Fér T. (2008): Study of plant dispersal in river corridors using molecular markers. – Ph.D. thesis, depon in knihovna Katedry botaniky PřF UK v Praze.
- Fér T. et Hroudová Z. (2008): Detecting dispersal of *Nuphar lutea* in river corridors using microsatellite markers. – *Freshwater biology*, 53(7): 1409–1422.
- Fér T. et Hroudová Z. (2008): Genetic diversity and dispersal of *Phragmites australis* in a small river system. – *Aquatic Botany*, 90: 165–171.
- Figuerola J. (2002): The role of waterfowl in the passive transport of aquatic organisms: from local processes to long-distance dispersal. – Tesis doctoral, depon in Universidad autónoma de Madrid, Facultad de ciencias, Departamento de ecología.
- Figuerola J., Santamaría L., Green A. J., Luque I., Alvarez R. et Charalambidou I. (2005): Endozoochorous dispersal of aquatic plants: Does seed gut passage affect plant performance? – *American Journal of Botany*, 92 (4): 696–699.
- Figuerola, J. et Green, A. J. (2002): Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. – *Freshwater Biology*, 47: 483–494.
- Fuxová (2008): Využití mikrosatelitů ke studiu šíření rostlin v řekách. – Bakalářská práce, depon in knihovna Katedry botaniky PřF UK v Praze.
- Fuxová (2011): Ovlivnění genetické diverzity rákosových porostů strukturou říčních systémů. – Diplomová práce, depon in knihovna Katedry botaniky PřF UK v Praze.
- Geng Y., Pan X. et Xu C. (2007): Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. – *Biological Invasions*, 9: 245–256.
- Gornall R.J., Hollingsworth P. M. et Preston C. D. (1998): Evidence for spatial structure and directional gene flow in population of an aquatic plant, *Potamogeton coloratus*. – *Heredity*, 80: 414–421.
- Green A. J., Figuerola J., et Sánchez M. I. (2002): Implications of waterbird ecology for the dispersal of aquatic organisms. – *Acta Oecologica*, 23: 177–189.

- Haddadchi A., Gross C. L. et Fatemi M. (2013): The expansion of sterile *Arundo donax* (Poaceae) in southeastern Australia is accompanied by genotypic variation. – *Aquatic Botany*, 104: 153–161.
- Han Y., Teng C., Zhong S., Zhou M., Hu Z. et Song Y. (2007): Genetic variation and clonal diversity in populations of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) in central China detected by ISSR markers. – *Aquatic Botany*, 86: 69–75.
- Hansen, D. L., Lambertini, C., Jampeetong, A. & Brix, H. (2007): Clone-specific difference in *Phragmites australis*: Effects of ploidy level and geographic origin. – *Aquatic Botany*, 86: 269–279.
- Heslop-Harrison, Y. (1955): Biological flora of the British Isles, *Nuphar lutea* (L.) Sm. – *J. Ecol.*, 43: 344–355. sec. Fér et Hroudová (2008).
- Hroudová Z. et Zákavský P. (1993a): Ecology of two cytotypes of *Butomus umbellatus*. II. Reproduction, growth and biomass production. – *Folia Geobot. Phytotax.*, 28: 413–424.
- Hroudová Z. et Zákavský P. (1993b): Ecology of Two Cytotypes of *Butomus umbellatus* III Distribution and Habitat Differentiation in the Czech and Slovak Republics. – *Folia Geobot. Phytotax.*, 28: 425–435.
- Hroudová Z. et Zákavský P. (2003): Germination responses of diploid *Butomus umbellatus* to light, temperature and flooding. – *Flora*, 198: 37–44.
- Husák Š., Kaplan Z., Chrtek J. jun. et Dočkalová Z. (2010): *Elodea* Michx. – vodní mor (douška). – In: Štěpánková J., Chrtek J. jun. et Kaplan Z. [red.]: Květena České republiky 8, p. 313–317.
- Hyltdgaard B. et Brix H. (2012): Intraspecies differences in phenotypic plasticity: Invasive versus non invasive populations of *Ceratophyllum demersum*. – *Aquatic Botany*, 97: 49–56.
- Iida S. et Kadono Y. (2000): Genetic diversity of *Potamogeton anguillanus* in Lake Biwa, Japan. – *Aquatic Botany*, 67: 43–51.
- Johansson M. E. et Nilsson Ch. (1993): Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. – *Journal of Ecology*, 81: 81–91.
- Johansson M. E., Nilsson Ch. et Nilsson E. (1996): Do rivers function as corridors for plant dispersal?. – *Journal of Vegetation Science*, 7: 593–598.
- Kadono Y. (2004): Alien Aquatic Plants Naturalized in Japan: History and Present Status. – *Global Environmental Research*, 8(2): 163–169.
- Kaplan Z. (2010): Potamogetonaceae Dumort. – rdestovité. – Štěpánková J., Chrtek J. jun. et Kaplan Z. [red.]: Květena České republiky 8, p. 329–384
- Kays S. et Harper J. L. (1974): The regulation of plant and tiller density in a grass sward. – *Journal of Ecology*, 62: 97–105.
- Keller B. E. M. (2000): Genetic variation among and within populations of *Phragmites australis* in the Charles River watershed. – *Aquatic Botany*, 66: 195–208.
- Kirschner J., Bartish I., Hroudová Z., Kirschnnerová L. et Zákavský P. (2004): Contrasting Patterns Of Spatial Genetic Structure Of Diploid And Triploid Populations Of The Clonal Aquatic Species, *Butomus umbellatus* (Butomaceae), In Central Europe. – *Folia Geobotanica*, 39: 13–26.

- Klekowski E. J. (2003): Plant clonality, mutation, diplontic selection and mutational meltdown. – *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 61–67.
- Kotschy K. et Rogers K. (2008): Reed clonal characteristics and response to disturbance in a semi-arid river. – *Aquatic Botany*, 88: 47–56.
- Krahulcová A. et Jarolímová V. (1993): Ecology of Two Cytotypes of *Butomus umbellatus* L. Karyology and Breeding Behaviour. – *Folia Geobot. Phytotax.*, 28: 395–411.
- Lambertini C., Gustafsson M.H.G., Frydenberg J., Speranza M., Brix H. (2008): Genetic diversity patterns in *Phragmites australis* at the population, regional and continental scales. – *Aquatic Botany*, 88: 160–170.
- Lambertini C., Riis T., Olesen B., Clayton J. S., Sorrell B. K. et Brix H. (2010): Genetic diversity in three invasive clonal aquatic species in New Zealand. – *BMC Genetics*, 11: 52–70.
- Lamote V., Roldán-Ruiz I., Coart E., De Loose M. et Van Bockstaele E. (2002): A study of genetic variation in *Iris pseudacorus* populations using amplified length polymorphism (AFLPs). – *Aquatic Botany*, 73: 19 – 31.
- Larson D. (2007): Reproduction strategies in introduced *Nymphoides peltata* populations revealed by genetic markers. – *Aquatic Botany*, 86: 402–406.
- Lemon G. D., Posluszny U., Husband B. C. (2001): Potential and realized rates of vegetative reproduction in *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor*, and *Wolffia borealis*. – *Aquatic Botany*, 70: 79–87.
- Les D. H. (1988): Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilus angiosperms. – *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 75: 819–835.
- Les D. H., Crawford D. J., Kimball R. T., Moody M. L. & Landolt E. (2003): Biogeography of Discontinuously Distributed Hydrophytes: A Molecular Appraisal of Intercontinental Disjunction. – *International Journal of Plant Sciences*, 164 (6): 917–932.
- Li W., Wang B. et Wang J. (2006): Lack of genetic variation of an invasive clonal plant *Eichhornia crassipes* in China revealed by RAPD and ISSR markers. – *Aquatic Botany*, 84: 176–180.
- Lin H., Alpert R. et Yu F. (2012): Effects of fragment size and water depth on performance of stem fragments of the invasive, amphibious, clonal plant *Ipomoea aquatica*. – *Aquatic Botany*, 99: 34–40.
- Loxdale H. D. et Lushai G. (2003): Rapid changes in clonal lines: the death of a ‘sacred cow’. – *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 3–16.
- Lui K., Faye L. et Eckert Ch. G. (2005): Causes and consequences of extreme variation in reproductive strategy and vegetative growth among invasive populations of a clonal aquatic plant, *Butomus umbellatus* L. (Butomaceae). – *Biological Invasions*, 7: 427–444.
- Mader E., van Vierssen W. et Schwenk K. (1998): Clonal diversity in the submerged macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. inferred from nuclear and cytoplasmic variation. – *Aquatic Botany*, 62: 147–160.
- Madsen J. D. (1991): Resource allocation at the individual plant level. – *Aquatic Botany*, 41: 67– 86.

- Madsen J. D. et Smith D. H. (1999): Vegetative Spread of Dioecious *Hydrilla* Colonies in Experimental Ponds. – J. Aquat. Plant Manage, 37: 25-29.
- Mueller M. H. et van der Valk A. G. (2002): The potential role of ducks in wetland dispersal. – Wetlands, 22 (1): 170 – 178.
- Müller-Schneider P. et Lhotská M. (1971): Zur Terminologie der Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen. – Folia Geobot. Phytotax., 6(4): 407–417.
- Nielsen U. N., Riis T. et Brix H. (2006): The importance of vegetative and sexual dispersal of *Luronium natans*. – Aquatic Botany, 84: 156–170.
- Nilsson Ch., Brown R. L., Jansson R. et Merritt D. M. (2010): The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. – Biol. Rev., 85: 837–858.
- Nilsson Ch., Gardfjell M. & Grelsson G. (1991): Importance of hydrochory in structuring plant communities along rivers. – Can. J. Bot, 69: 2631–2633.
- Okada M., Grewell B. J. et Jasieniuk M. (2009): Clonal spread of invasive *Ludwigia hexapetala* and *L. grandiflora* in freshwater wetlands of California. – Aquatic Botany, 91: 123 – 129.
- Ouborg N. J., Piquot Y. et van Groenendael J. M. (1999): Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. – Journal of Ecology, 87: 551–568.
- Pellegrin D. et Hauber D. P. (1999): Isozyme variation among populations of the clonal species, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. – Aquatic Botany, 63: 241–259.
- Pollen-Bankhead N., Thomas R. E., Gurnell A. M., Liffen T., Simon A. et O'Hare M. T. (2011): Quantifying the potential for flow to remove the emergent aquatic macrophyte *Sparganium erectum* from the margins of low-energy rivers. – Ecological Engineering, 37: 1779–1788.
- Pollux B. J. A., De Jong M., Steegh A., Verbruggen E., Van Groenendael J. M., and Ouborg N. J. (2007): Reproductive strategy, clonal structure and genetic diversity in populations of the aquatic macrophyte *Sparganium emersum* in river systems. – Molecular Ecology, 16: 313–325.
- Ren M. X. et Zhang Q. G. (2007): Clonal diversity and structure of the invasive aquatic plant *Eichhornia crassipes* in China. – Aquatic Botany, 87: 242–246.
- Riis T., Lambertini C., Olesen B., Clayton J. S., Brix H. et Sorrell B. K. (2010): Invasion strategies in clonal aquatic plants: are phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation?. – Annals of Botany, 106: 813–822.
- Riis T., Madsen T. V. et Sennels R. S. H. (2009): Regeneration, colonisation and growth rates of allofragments in four common stream plants. – Aquatic Botany, 90: 209-212.
- Ruaux B., Greulich S., Haury J. et Berton J. (2009): Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. – Aquatic Botany, 90: 143–148.
- Rydlo Jar. (2001): Změny ve výskytu vodních makrofyt v některých českých a moravských řekách v poslední čtvrtině 20. století. – Muz. a Současnost, Roztoky, ser. natur., 15: 51–78.
- Rydlo Jar. (2005): Vliv extrémní povodně v roce 2002 na rozšíření vodních makrofyt v Berounce. – Muz. a Současnost, Roztoky, ser. natur., 20: 135–154.

- Rydlo Jar. (2007): Vodní makrofyta v Labi mezi Chvaleticemi a Mělníkem – změny po ukončení dopravy uhlí. – Muz. a Současnost, Roztoky, ser. natur., 22: 27–95.
- Rydlo Jar. (2008): Vodní makrofyta ve Vltavě po extrémní povodni v srpnu 2002. – Muz. a Současnost, Roztoky, ser. natur., 23: 127–132.
- Rydlo Jar. (2009): Řečanka přímořská (*Najas marina*) v Labi a v tůních mezi Kolínem a Nymburkem. – Pr. Muz. Kolín, ser. natur., 8 (2008): 25–30. [2008 err.]
- Rydlo Jar. (2011): Vodní makrofyta v Otavě mezi Horažďovicemi a Katovicemi po extrémní povodni v srpnu 2002. – Muz. a Současnost, Roztoky, ser. natur., 26: 57–58.
- Santamaría L. (2002): Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. – Acta Oecologica, 23: 137–154.
- Sarneel J. M. (2013): The dispersal capacity of vegetative propagules of riparian fen species. – Hydrobiologia, 710: 219–225.
- Serdaner (1927): Zur Morphologie und Biologie der Diasporen. – Uppsala., sec. Müller-Schneider P. et Lhotská M. (1971).
- Shibayama Y. et Kadono Y. (2007): Reproductive success and genetic structure of populations of the heterostylous aquatic plant *Nymphoides indica* (L.) Kuntze (Menyanthaceae). – Aquatic Botany, 86: 1–8.
- Smith D. H., Madsen J. D., Dickson K. L. et Beitinger T. L. (2002): Nutrient effects on autofragmentation of *Myriophyllum spicatum*. – Aquatic Botany, 74: 1–17.
- Sosnová M., van Diggelen R. et Klimešová J. (2010): Distribution of clonal growth forms in wetlands. – Aquatic Botany, 92: 33–39.
- Sosnová M., van Diggelen R., Macek P. et Klimešová J. (2011): Distribution of clonal growth traits among wetland habitats. – Aquatic Botany, 95: 88–93.
- Sun G., Díaz O., Salomon B. et von Bothmer R. (1999): Genetic diversity in *Elymus caninus* as revealed by isozyme, RAPD, and microsatellite markers. – Genome, 42: 420–431.
- Thiébaud G. (2007): Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. – Biological Invasions, 9: 1–12.
- Thouvenot L., Puech C., Martinez L., Haury J. et Thiébaud G. (2013): Strategies of the invasive macrophyte *Ludwigia grandiflora* in its introduced range: Competition, facilitation or coexistence with native and exotic species?. – Aquatic Botany, Article in Press.
- Triest L., Thi V. T., Thi D. L., Sierens T. et Geert A. V. (2010): Genetic differentiation of submerged plant populations and taxa between habitats. – Hydrobiologia, 656: 15–27.
- van der Pijl L. (1982): Principles of Dispersal in Higher Plants, Third Revised and Expanded Edition. – Springer-Verlag, Berlin.
- Vári A. (2012): Propagation and growth of submerged macrophytes in Lake Balaton. – Ph. D. thesis depon in Eötvös Loránd University.

- Wang B., Li W. et Wang J. (2005): Genetic diversity of *Alternanthera philoxeroides* in China. – Aquatic Botany, 81: 277–283.
- Wang Y., Chen J., Xu Ch., Liu X., Wang Q. et Motley T. J. (2010): Population genetic structure of an aquatic herb *Batrachium bungei* (Ranunculaceae) in the Hengduan Mountains of China. – Aquatic Botany, 92: 221–225.
- Xiao K., Yu D., Wang L. et Han Y. (2011): Physiological integration helps a clonal macrophyte spread into competitive environments and coexist with other species. – Aquatic Botany, 95: 249–253.
- Xiao K., Yu D., Xu X. et Xiong W. (2007): Benefits of clonal integration between interconnected ramets of *Vallisneria spiralis* in heterogeneous light environments. – Aquatic Botany, 86: 76–82.
- Xiao Y., Tang J., Qing H., Ouyang Y., Zhao Y., Zhou C. & An S. (2010): Clonal integration enhances flood tolerance of *Spartina alterniflora* daughter ramets. – Aquatic Botany, 92: 9–13
- Xie D., Yu D., Yu L. et Liu Ch. (2010): Asexual propagations of introduced exotic macrophytes *Elodea nuttallii*, *Myriophyllum aquaticum*, and *M. propinquum* are improved by nutrient-rich sediments in China. – Hydrobiologia, 655: 37–47.
- Zeisek V. (2009): Fylogeografie a šíření stulíku žlutého (*Nuphar lutea*). – Diplomová práce, depon in knihovna Katedry botaniky PrF UK v Praze.
- Zhang Y., Zhang D. et Barrett S. C. H. (2010): Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. – Molecular Ecology, 19: 1774–1786.