Jan Prančl

Lakušníky – výkladní skříň evoluce skrytá v našich vodách

Dokud nezačnou kvést, jsou stejně jako řada jiných vodních rostlin velmi nenápadné a zdánlivě nezajímavé. Když však koncem května nebo v červnu rozkvetou, dokážou souvisle pokrýt vodní hladinu rybníka nebo řeky nepřehlédnutelným množstvím bílých květů se žlutým středem. Řeč je o lakušnících (*Batrachium*, nebo *Ranunculus* sect. *Batrachium* – o rozdílném taxonomickém zařazení viz dále), skupině vodních rostlin o asi 25 druzích, z nichž 8 je součástí flóry České republiky. Mimo nespornou fotogeničnost kvetoucích porostů jsou lakušníky mimořádně zajímavé i z vědeckého hlediska. Vyznačují se svérázných adaptacemi na rozmanité vodní biotopy po morfologické i reprodukční stránce. Patří k taxonomicky komplikovaným skupinám vodních rostlin, s oblibou se navzájem kříží a jejich evoluční historie je neobyčejně spletitá. Nahlížet pod pokličku klíčovým evolučním procesům v této skupině je nelehký, avšak dobrodružný a vzrušující úkol.

Lakušník aneb vodní pryskyřník

Pokud se dobře podíváme na stavbu lakušníkových květů, zjistíme, že se nápadně podobají těm, které známe u pryskyřníků (obr. 1). S pryskyřníky jsou si vskutku blízce příbuzné. Příbuznost je patrná i co se týče vědeckých jmen: *Ranunculus* (pryskyřník) pochází od latinského rana (žába), zatímco *Batrachium* (lakušník) znamená totéž v řečtině.

V otázce klasifikace je svět dosud rozdělen *de facto* jako za železné opony. Zatímco celý západ lakušníky přiřazuje k rodu pryskyřník, východ, včetně české botanické obce, preferuje oddělení do samostatného rodu. Který přístup je vhodnější? Pokud srovnáme fylogeneticky významné morfologické znaky pryskyřníků a lakušníků, skutečně neshledáme mnoho rozdílů. Ani po ekologické stránce klíčový rozdíl nenajdeme, neboť některé druhy „pravých" pryskyřníků jsou také vodní rostliny (např. americký *R. flabellaris* nebo evropský *R. populyphyllus*, který velmi vzácně zasahuje i na Slovensko). S nástupem molekulární systematiky se zjistilo, že lakušníky tvoří monofyletickou skupinu, jež je vnořená uvnitř ostatních pryskyřníků (tedy rod pryskyřník by při oddělení lakušníků zůstal parafyletický), a na základě toho byly zařazeny jako sekce rodu pryskyřník. Navzdory výše řečenému, lakušníky jsou potvrzeny jako morfologicky nejsvébytnější jednotka uvnitř pryskyřníků. O tom, jaká klasifikace nakonec převáží, musí rozhodnout širší botanický konsenzus.

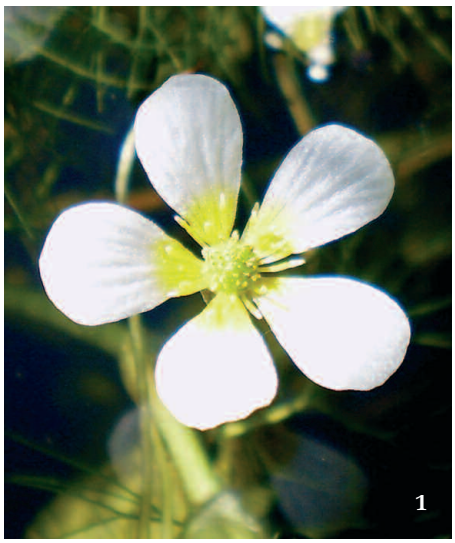
Podivuhodná mnohotvárnost listů

U lakušníků rozlišujeme dva základní typy listů. První představují listy niťovité, tedy mnohonásobně peřenosečné ve větší počet úzkých úkrojků, které jsou primárně ponořené (obr. 2). Díky mnohonásobnému členění mají velký povrch, což umožňuje efektivně využívat světlo a kyslík pod hladinou, mimo to vykazují značnou mechanickou odolnost při růstu v tekoucích vodách. Druhým, zcela rozdílným typem jsou listy lupenité s klasickou plochou čepelí, které zpravidla vzplývají na vodní hladině (obr. 3). Pokud se oba typy listů vyskytnou na jedné rostlině, jde o učebnicový případ různolistosti – heterofylie. Poměrně často však vznikají i listy přechodného charakteru (obr. 4). Schopnost tvořit dva kompletně odlišné typy listů dává lakušníkům možnost lépe reagovat na změny v dynamicky se měnícím vodním prostředí, zejména při silném kolísání vodní hladiny a v konkurenci dalších rostlin, které mohou omezit přístup světla k ponořeným listům.

Různé druhy lakušníků se liší ve schopnosti tvořit oba typy listů (tab. 1). U dvou západoevropských druhů *B. hederaceum* a *B. omiophyllum* nejsou přítomny niťovité listy. Naproti tomu řada druhů má výhradně listy niťovité (např. náš l. okrouhlý – *B. circinatum*, obr. 5). Druhů schopných tvořit oba typy listů je ve světě známo asi 9 (např. naše druhy l. štítnatý – *B. peltatum* a l. vodní – *B. aquatile*).

U většiny vodních rostlin se projevuje neobyčejně nápadná fenotypová plasticita – schopnost jednoho a téhož genotypu dát vzniknout v závislosti na podmínkách prostředí naprosto odlišně vypadajícím morfotypům (např. Živa 2013, 1: 14–18; zde obr. 6 a 7). Tato vlastnost výrazně komplikuje určování a taxonomii vodních makrofytů. Nejinak je tomu u lakušníků, které s oblibou rostou v prostředí se silným kolísáním vodní hladiny. Na obnaženém dně a na březích vytvářejí lakušníky plazivé terestrické kolonie drobných rostlin, zpravidla pouze s niťovitými listy (obr. 7 a 14). V tekoucí vodě mají výrazně ovlivněn tvar plovoucích listů – často bývá různým způsobem deformován. Frekvence tvorby plovoucích listů se mezi jednotlivými druhy značně liší. Zatímco u lakušníku štítnatého nalezneme plovoucí listy za květu téměř vždy (kromě terestrických forem, obr. 8), ostatní naše heterofylní druhy velmi často za květu tyto listy postrádají (obr. 2).

Nejpozoruhodnější tělní stavbu najdeme u druhů, které se striktně přizpůsobily životu v tekoucí vodě. V našich podmínkách jde zejména o lakušník vzplývavý (*B. fluitans*, obr. 9 a 10) – dlouhověký druh plně adaptovaný na růst ve středně rychle až prudce tekoucích řekách se štěrko-


1

2

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

1 Detail mladého květu lakušníku vodního (*Batrachium aquatile*). Stejně jako pryskyřníky (*Ranunculus*) mají i lakušníky apokarpní gyneceum, soubor většího počtu samostatných jednoplodolistových pestíků. Foto J. Prančl
2 Lakušník vodní v tůni v přírodní rezervaci Choryňský mokřad u Valašského Meziříčí – morfotyp tvořící pouze niťovité listy
3 a 4 V lesním rybníce Lutovník u Loučeně vytváří lakušník vodní morfotyp s plovoucími lupenitými listy (3), ale i jedince s listy intermediárními mezi niťovitým a lupenitým typem (4). Foto J. Prančl
5 Lakušník okrouhlý (*B. circinatum*) v tůni na Lánských loukách u Lanžhota. Patří mezi čtyři naše druhy, které tvoří výhradně niťovité listy. Tento druh lze snadno poznat podle malých tuhých listů, jejichž úkrojky jsou rozloženy v jedné rovině.

vitým nebo kamenitým dnem. Jeho lodyhy jsou až 6 m dlouhé, tuhé, pevně kořenící ve dně; listy má velmi dlouhé (až 40 cm), s malým počtem silných, až drátovitých úkrojků. Díky těmto vlastnostem aspiruje lakušník vzplývavý na jednu z mechanicky vůbec nejodolnějších vodních rostlin v Evropě; s oblibou roste např. v proudných úsecích řek pod jezy.

Velikost květů a jak to souvisí s životní strategií

Zatímco v tekoucí vodě se lakušníky snadno rozšiřují vegetativní cestou pomocí odtržených fragmentů lodyh, ve stojatých vodách má klíčový význam rozmnožování semeny; podobně jako většina vodních rostlin tvoří bohatou semennou banku (viz Živa 2013, 6: 265–271). Rozmnožovací strategie jednotlivých druhů lakušníků se však mnohdy výrazně liší.

Na první pohled nás na tuto skutečnost upozorní odlišné rozměry květů u různých druhů. Např. lakušník štítnatý tvoří velké, již zdálky nápadné květy (obr. 8), které produkují poměrně velké množství pylu. To naznačuje tendenci k cizosprášení. Ve vodním prostředí nežije mnoho druhů hmyzu živícího se nektarem, na květech však lze pozorovat různé drobné brouky nebo hmyz sbírající pyl, jenž se tak může podílet na opylování. Vzhledem k hustotě květů v některých lakušníkových porostech (obr. 11) je pravděpodobné, že k opylení může částečně pomoci také vítr.

Významnou roli, stejně jako u většiny vodních rostlin, hraje samosprášení (autogamie). K otevření prašníků dochází často již v poupěti, u druhů s velkými květy však obvykle bývají tímto způsobem opyleny pouze vnější pestíky. Souplodí odvozené z jediného květu tedy může obsahovat nažky vzniklé samosprášením i cizosprášením.

Jinou rozmnožovací strategii mají malokvěté, převážně jednoleté druhy, u nás zastoupené lakušníkem niťolistým (*B. trichophyllum*, obr. 13) a l. Rionovým (*B. rionii*). Jejich drobné nenápadné květy jsou převážně samosprašné. Oba druhy s mimořádnou oblibou kvetou a plodí pod vodní hladinou; k opylení dochází v uzavřeném poupěti, kde vzniká plynová bublina. Později se květ pod vodou otevře a vzápětí dochází k tvorbě nažek. Nezřídka celé populace kvetou výhradně pod vodou. Tato svérázná adaptace umožňuje rostlinám úspěšně přežívat i v hluboké vodě, aniž by musely investovat značné úsilí k dosažení vodní hladiny. Z vysokohorských a arktických jezer jsou dokonce známy populace lakušníku niťolistého, které rostou při dně v hloubce až 4 m. U těchto populací se poupata vůbec neotevírají, rostliny jsou tedy obligátně kleistogamické (k opylení dochází výhradně samosprášením v trvale uzavřeném květu). Bylo dokonce pozorováno (Cook 1966), že takové populace kvetly a plodily pod ledem!

Evoluční puzzle

Za vývojové centrum lakušníků považujeme atlantskou a středozemní Evropu. Napovídá tomu vysoký počet druhů i značná komplikovanost skupiny v těchto oblastech. Evoluci a fylogenezi lakušníků však dosud nikdo podrobně nestudoval a již

Tab. 1 Zástupci lakušníků (*Batrachium*) v České republice (x – stupeň ploidie, počet homologních sad chromozomů v jádře buněk)

Druh	Ploidie v ČR	Typ listů	Biotop	Současné rozšíření v ČR
l. vodní (*B. aquatile*)	6x	niťovité lupenité	stojaté vody (zda i tekoucí?)	roztroušeně až vzácně v teplých oblastech
l. Baudotův (*B. baudotii*)	4x	niťovité lupenité	minerálně bohaté stojaté vody (zda i tekoucí?)	velmi vzácně v nížinách
l. štítnatý (*B. peltatum*)	4x	niťovité lupenité	stojaté i tekoucí vody	roztroušeně až dosti hojně od pahorkatin do podhůří, velmi vzácně v nížinách
l. štětičkový (*B. penicillatum*)	4x (zda pouze?)	niťovité lupenité	tekoucí vody	5–6 vodních toků v Čechách, ve Slezsku řeka Opava
l. vzplývavý (*B. fluitans*)	2x, 3x	niťovité	tekoucí vody	roztroušeně v Čechách a na jihozápadní Moravě
l. okrouhlý (*B. circinatum*)	2x	niťovité	téměř výhradně stojaté vody	roztroušeně v teplých a mírně teplých oblastech
l. Rionův (*B. rionii*)	2x	niťovité	minerálně bohaté stojaté vody	roztroušeně až vzácně v teplých oblastech
l. niťolistý (*B. trichophyllum*)	4x	niťovité	stojaté, vzácně tekoucí vody	roztroušeně v nížinách a ve středních polohách

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

nyní je jasné, že takový úkol bude velmi složitý.

U lakušníků známe celkem pět ploidních úrovní (od diploidů po hexaploidy). Pro většinu druhů se v literatuře udává více různých chromozomových počtů – např. u lakušníku niťolistého čtyři a u l. štětičkového (*B. penicillatum*) dokonce všech pět ploidií. Tyto informace jsou však s velkou pravděpodobností zatíženy množstvím chyb.

Určovat lakušníky pouze na základě morfologie je velice ošemetné, běžný botanik nemá možnost mnohé populace správně pojmenovat. Kvůli fenotypové plasticitě zůstává významná část znaků nespolehlivá a vyžaduje revizi. Četné taxony lakušníků mají zjevně hybridogenní původ; jejich hranice vůči jiným druhům bývají mnohdy nejasné. Rozeznat recentně vzniklé primární kříženec od stabilizovaných hybridogenních typů, které bychom mohli nazývat druhy, je často obtížné. Navíc u polyploidních taxonů vesměs nevíme, jakým způsobem vznikly. Zejména ve Středozemí je situace zatím zcela nepřehledná a vyžaduje zevrubné studium „od píky“.

Naštěstí dnes disponujeme technickými možnostmi, jak problematiku lakušníků uchopit. Užitečnou metodou se ukázala být průtoková cytometrie (více např. Živa 2005, 1: 46–48 a 2012, 4: 155–157), která dokáže – přinejmenším ve střední Evropě – spolehlivě odlišit valnou většinu druhů i mnohé hybridy. Rovněž běžné a metodicky nenáročné způsoby studia DNA (sekvenace genomového ribozomálního úseku ITS – Internal Transcribed Spacers, různé úseky chloroplastové DNA) přinášejí zajímavé závěry. Předpokladem úspěchu je aplikace více metodických přístupů současně a vzájemná interpretace jejich mnohdy zdánlivě protichůdných výsledků.

Již nyní se nám podařilo odhalit několik pozoruhodných skutečností. Často přitom beze zbytku platí, že zdání klame. Např. dva značně podobné a zaměňované druhy flóry ČR, lakušník niťolistý a l. Rionův, jsou podle našich předběžných výsledků v rámci lakušníků zcela nepříbuzné. Jejich vzájemnou podobnost zřejmě způsobil paralelní vývoj znaků a přizpůsobení se obdobné ekologické strategii.

Mimořádně zajímavá je skrytá variabilita, kterou jsme objevili u lakušníku niťolistého. Tento druh, jak se ukázalo, zahrnuje několik cytometricky a molekulárně odlišitelných, avšak (zatím) morfologicky nerozpoznatelných taxonů – tzv. kryptické druhy. Na našem území jsme pomocí cytometrie odlišili dva typy (oba tetraploidní) i s rozdílným rozšířením: výrazně teplomilný typ s větší velikostí genomu (obr. 13), zatímco typ s menším genomem se teplým oblastem vyhýbá a roste převážně ve středních polohách (obr. 14). Ani tyto dva taxony nemusejí být homogenní: u typu ze středních poloh odhalilo sekvenování úseku ITS dva jasně odlišné typy (navzájem

6 Lakušník Baudotův (*B. baudotii*) v pískovně u Obědovic v Polabí. Tento druh je charakteristický pro brakické vody při pobřeží moře, u nás roste velmi vzácně v minerálně bohatých vodách. Morfotyp s plovoucími listy dobře poznáme, avšak nevytváří se zdaleka ve všech populacích. Foto Z. Kaplan

7 Terestrická forma lakušníku Baudotova na břehu polovypuštěného rybníka v Jevišovicích na Znojemsku

8 Lakušník štítnatý (*B. peltatum*) se vyznačuje velkými květy. Oproti podobnému lakušníku vodnímu mají jeho plovoucí listy menší počet koncových zubů (srovnejte s obr. 3). PR Choryňský mokřad u Valašského Meziříčí

9 V řece Dyji u Tasovic na Znojemsku roste triploidní lakušník vzplývavý (*B. fluitans*). Ve střední Evropě druh vůbec nevytváří nažky, ačkoli často bohatě kvete.

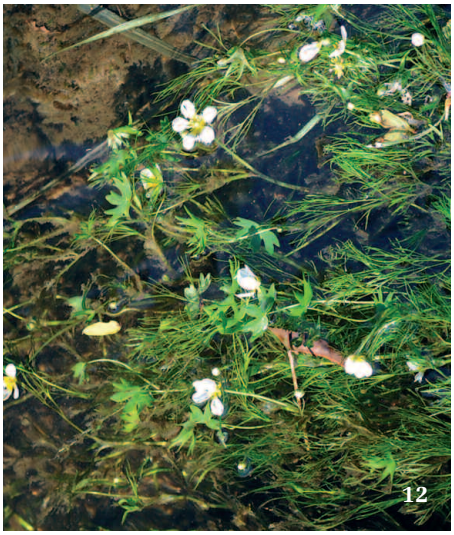
10 Lakušník vzplývavý s typickými dlouhými niťovitými listy. Dyje u Havraníků, národní park Podyjí

11 Hustý kvetoucí porost lakušníku štítnatého v novém rybníce u Pravíkova na Pelhřimovsku

12 Problematický hybridogenní taxon lakušník štětičkový (*B. penicillatum*) v říčce Odravě na Chebsku. Snímky P. Kouteckého, není-li uvedeno jinak

13 Lakušník niťolistý (*B. trichophyllum*) v tůni v národní přírodní památce

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.



V Jezírkách v Polabí. Fotografovaná rostlina představuje cytotyp rozšířený u nás v teplých oblastech. Foto J. Prančl

14 Terestrická forma lakušníku niťolistého na dně odchovných rybníčků v Rudolfově u Českých Budějovic. Patrně jde o typ rozšířený ve středních polohách našeho území. Foto K. Šumberová

vůči sobě rozdílnější než každý z nich oproti morfologicky značně nepodobnému lakušníku štítnatému!). Výsledky z jiných částí Evropy a z Ameriky naznačují, že těchto nerozpoznaných taxonů se může u lakušníků vyskytovat poměrně dost.

Lakušníky aneb křížení na sto způsobů

Mezidruhové křížení je natolik běžné a uplatňuje se při něm tolik zajímavých jevů, že můžeme tyto rostliny právem označit jako vynikající modelový systém pro studium hybridizace.

Mezi nejzajímavější případy patří křížení v řekách. Tekoucí vody mohou představovat pro rostliny jakousi „evoluční konzervu“: nově vzniklí kříženci, přestože mnohdy neplodní, se mohou v řece vegetativní cestou udržet desítky tisíc let. Pokud jsou hybridi alespoň částečně fertilní, mohou se tvořit směsné porosty čistých druhů, primárních hybridů, zpětných hybridů a vícenásobných zpětných hybridů inklinujících k jednomu či k druhému rodiči. Mohou zde také vznikat stabilizované hybridogenní typy, které si nějakým způsobem obnovily plodnost (např. pokud během hybridizačního procesu dojde k polyploidizaci, tedy ke zdvojení sady chromozomů – pak mluvíme o alopolyploidii). Takovým komplexním případem je lakušník štětičkový (obr. 12) – tento říční „druh“ ve skutečnosti zahrnuje podivuhodnou směsici různých hybridů a alopolyploidů vzniklých křížením lakušníku vzplývavého s nejrůznějšími jinými taxony lakušníků. V České republice můžeme velmi názorný příklad pozorovat v řece Ohři – na horním toku roste lakušník štítnatý, na dolním toku rostliny představující typický morfotyp lakušníku štětičkového, a na středním toku tvoří rostliny plynulý morfologický přechod od jednoho taxonu k druhému.

O tom, jak mohou v důsledku křížení zanikat hranice mezi druhy, se můžeme přesvědčit na příkladu skandinávských populací lakušníků. Odtud jsou známy dva hexaploidní druhy – lakušník vodní a l. niťolistý. Oba zde masivně hybridizují, dochází ke zpětnému křížení a k introgresi. V severské literatuře najdeme zmíněné dva druhy sloučené dohromady, neboť mezi nimi již neexistují patrné hranice. Úplně jiná situace ovšem panuje ve střední Evropě, kde je lakušník niťolistý tetraploidní. Vznik hybridů mezi oběma druhy jsme u nás zaznamenali, tito pentaploidní kříženci však mají výrazně sníženou plodnost a v přírodě se patrně významně neuplatňují. Oba druhy jsou proto v našich podmínkách dobře vymezené.

Mezidruhové křížení může být výrazně ovlivněno rozdílnou reprodukční strategií zúčastněných druhů (obr. 8, 14 a také obr. na 2. str. obálky). U našeho lakušníku štítnatého opakovaně nalézáme rostliny, které jsou morfologicky typické a cytometricky byly rovněž přiřazeny k tomuto druhu, ale paradoxně mají chloroplastovou DNA shodnou s lakušníkem niťolistým. Za tuto skutečnost je patrně odpovědný jev v angličtině zvaný chloroplast capture: protože lakušník štítnatý tvoří daleko víc pylu než malokvětý l. niťolistý, bude s větší pravděpodobností při křížení dárcem pylu, tedy otcovskou rostlinou. Genový tok proto bude probíhat převážně v jednom směru. Nastane-li několik takových jednosměrných křížení za sebou, vzniklý „hybrid“ je již morfologicky a cytometricky nerozpoznatelný od lakušníku štítnatého. Avšak jeho chloroplasty, které se dědí po mateřské linii, nadále ponesou genetickou informaci původního mateřského druhu – lakušníku niťolistého.

Závěrem

Lakušníky se na našem území vyskytují dosud relativně běžně. Ale všechny domácí druhy stojatých vod výrazně ustoupily vlivem intenzivního hospodaření na rybnících, které se dá v četných případech označit spíše jako bezohledné drancování české mokřadní krajiny. Hlavně v nižších polohách jsou tyto rostliny vzácné, přitom některé teplomilné taxony najdeme převážně nebo pouze zde.

Ničením biotopů lakušníků se připravíme o možnost studovat tyto jedinečné organismy. U mnohých druhů přitom zatím ani neznáme jejich přesné rozšíření na území České republiky. Např. lakušník štítnatý donedávna u nás nebyl odlišován od l. vodního, načež se ukázalo, že je zde ve skutečnosti nejhojnějším druhem. Doufejme tedy, že lakušníkům se bude v našich vodách i v budoucnu dařit a že budeme mít možnost nahlédnout do dalších zákoutí jejich složité podstaty.

Výzkum byl podporován projektem Grantové agentury Univerzity Karlovy (GA UK) 744213. Zároveň článek vznikl s podporou AV ČR na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace RVO 67985939.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2015. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.