

## Šíření rostlin říčními koridory – co se dozvíme ze studia DNA

Řeky a potoky jsou lineárními koridory, které významně ovlivňují pohyb různých částic v krajině. Mimo jiné slouží jako prostředek pro šíření rostlinných a živočišných druhů, které jsou svým životem vázány na vodní prostředí nebo jeho okolí. Proudící voda s sebou kromě sedimentu a dalších neživých částic může nést plody a semena rostlin (pro zjednodušení budu v dalším textu oba typy diaspor nazývat semeny), v případě povodní dokonce celé rostliny. Pohyb vody tak umožňuje těmto druhům šířit se v krajině a významně tím ovlivňuje i výskyt mnoha dalších organismů. Šíření rostlin vodou se označuje jako hydrochorie. Jedním ze způsobů, jak alespoň částečně odpovědět na otázky způsobu, intenzity a možné vzdálenosti šíření semen, je sledování rostlinných populací pomocí analýz DNA.

### Zvláštnosti říčního prostředí

Řada poznatků o říčních nebo potočných proudových koridorech byla již v Živě uvedena ve dvou minulých číslech v článcích V. Ložka a L. Juříčkové (Živa 2012, 5: 218–220 a 6: 269–271). Tyto lineární struktury (obr. 1) jednoznačně definují způsoby a možnosti šíření vodních a pobřežních rostlin. I druhy, které využívají vítr, často postupují říčními koridory, jež obzvláště v horních úsecích toků významným způsobem podmiňují směry vzdušného proudění. Pokud považujeme hydrochorii za hlavní způsob šíření rostlin v řekách, je třeba vzít v úvahu také jednosměrný pohyb tekoucí vody a z toho vyplývající převážný přenos semen po proudu. Kdyby tento typ šíření skutečně převažoval, došlo by postupně ke splavení všech druhů a genotypů do dolních partií řek (pokud by zde našly vyhovující životní podmínky), kde bychom pak pozorovali zvýšenou druhovou i genetickou diverzitu

společenstev a populací. Naopak situaci, kdy není vyšší druhová diverzita v dolních částech řek pozorována, nazýváme drift paradox (tento jev byl popsán např. u vodních bezobratlých a jeho vysvětlení předpokládá alespoň občasné šíření proti proudu, s vodními ptáky apod.). Řeky také díky tekoucí vodě spojují vhodná místa pro vyklíčení semen. To je rozdíl proti semenům šířeným větrem: ta jsou zanesena tam, kam vítr zafouká, což nemusí být vždy vhodné místo pro jejich další vývoj. Hydrochorně šířená semena tak mají mnohem větší šanci, že se dostanou na příznivé místo pro uchycení. Dalším faktorem ovlivňujícím řeky je časté narušení břehů (zejména při vyšších stavech vody a povodních), které vytváří mnoho vhodných volných míst pro vznik nových rostlinných populací.

### Přizpůsobení rostlin k šíření vodou

Vodní a pobřežní druhy rostlin mají řadu adaptací, jež jim umožňují nebo usnad-



1 Řeka Cidlina nedaleko obce Sány v okrese Nymburk. Rozsáhlé břehové porosty tvoří zevar vzpřímený (*Sparganium erectum*), který se podél řek dobře šíří na dlouhé vzdálenosti pomocí plodů, jež výborně plavou.

2 Příčný průřez plodem zevaru vzpřímeného. Uprostřed je embryo a endosperm, obklopené sklerenchymatickým endokarpem, na obvodu silná vrstva tenkostěnných buněk s mezibuněčnými prostory naplněnými vzduchem. Tato vrstva způsobuje, že celý plod velmi dobře plave. Povrch plodu kryje blanitý exokarp.

ňují žít a rozmnožovat se ve vodním prostředí. Některé druhy produkují semena uzpůsobená k tomu, že mohou určitou dobu plavat na vodní hladině (jsou tzv. plovatelná). Mívají pro vodu neprostupné oplodí nebo osemení a celou diasporu nadlehčují tenkostěnné buňky a mezibuněčné prostory naplněné vzduchem – např. u blatouchu bahenního (*Caltha palustris*), šípky střelolisté (*Sagittaria sagittifolia*) nebo zevaru vzpřímeného (*Sparganium erectum*, obr. 2). Rovněž nerovnosti na povrchu a přítomnost výrůstků či chmýru způsobují, že se na semena nacytají vzduchové bubliny, které ho nadlehčují a umožňují mu plavat – např. u plavínu štítatého (*Nymphoides peltata*). Někdy je semeno schováno v listenu – jako např. u mošniček ostřice pobřežní (*Carex riparia*, obr. 3).

Způsob šíření, kdy semeno plave na hladině, se označuje jako nautohydrochorie (z řeckého slova nautos, které znamená plavec). Na druhou stranu rostliny mají i semena, která po pádu do vody okamžitě klesají ke dnu. Do této skupiny patří např. stulík žlutý (*Nuphar lutea*, viz obr. 4) nebo netýkavka žláznatá (*Impatiens glandulifera*). I tato semena se však šíří řekou, pohybují se spolu se sedimentem v celém říčním profilu a s ním jsou také ukládána. Tento způsob šíření se nazývá bythisohydrochorie (řecké slovo bythiso znamená klesat).

Některé rostliny využívají specifické vegetativní orgány, jako jsou pacibulky – např. šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*) nebo turiony (specializované pupeny sloužící k přezimování) – např. rdesty (rod *Potamogeton*). Vegetativní částice většinou dobře plavou. Nezanedbatelným přizpůsobením rostlin vodnímu prostředí pak je dlouhá životnost a dormance semen. Ta jsou dlouhodobě schopna přežít nepříznivé podmínky, jako je sucho nebo naopak vysoký stav vody.





### Jak studovat šíření rostlin

Existují různé způsoby. Můžeme si zjistit rozličné parametry semen a prostředí a pomocí fyzikálních a matematických modelů na základě pravděpodobnosti vytvářet křivky šíření semen od jejich zdroje, mateřské rostliny. Možností, jak se dozvědět, která semena a v jakých množstvích se krajinou šíří, je použít na určitých místech pastě (obr. 5) a pravidelně zjišťovat zachycená semena. Nebo lze do řeky vypouštět barevně označená semena, sledovat jejich sedimentaci na břehu a z toho usuzovat, jak daleko a jak úspěšně se jednotlivé typy šíří. Všechny zmíněné přístupy ale studují pouze přenos, nikoli další osud semen, kolik z nich vyklíčilo a dalo vznik novým jedincům (tzv. efektivní šíření). K tomu se využívají molekulární metody – zkoumání genetické variability současných populací.

### Studium šíření pomocí molekulárních metod

Šíření rostlin lze kvantifikovat nepřímým, že zjistíme genetickou strukturu a diverzitu různých populací a tu potom interpretujeme, např. jako průměrné množství přenesených diaspor mezi populacemi, jež by mohlo způsobit pozorované rozdíly.

Je potřeba vždy použít citlivé molekulární metody, které nám co nejspolehlivěji odhalí jednotlivé genotypy. Nepoužívají se sekvence DNA (tedy informace z jednoho konkrétního místa genomu), ale metody, které umožní určit variabilitu na úrovni mnoha částí genomu. Mezi ně

patří např. AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism; polymorfismus délky amplifikovaných fragmentů) – postup založený na specifickém štěpení celkové DNA dvojicí restričních enzymů a na selektivní PCR amplifikaci (polymerázové řetězové reakci) pouze části vzniklých fragmentů (viz také Živa 2012, 4: 158–161). Další vhodnou metodou je analýza mikrosatelitů, tedy počtu opakování krátkých, za sebou uspořádaných repetitiv – např. (AT)<sub>x</sub>. Sledováním mnoha variabilních mikrosatelitových lokusů můžeme spolehlivě detekovat jednotlivé genotypy (klony).

Aplikací molekulárních metod lze získat informace, které by s použitím klasických přístupů nebyly zjistitelné – buď vůbec nebo by jejich poznání bylo velmi obtížné a časově náročné. Pokud budeme hledat odpovědi na následující otázky, může právě studium variability na úrovni DNA přinést jedinečné poznatky.

● Mnoho druhů vodních a pobřežních rostlin je klonálních, tj. množí se také vegetativně pomocí výběžků nebo odenků, a právě intenzitu klonálního šíření je možné jednoznačně zjistit pouze molekulárně. Často se např. spekuluje, že při povodních může řeka vytrhnout z břehů celé rostliny a ty zanést velmi daleko – jinými slovy, že klonální šíření na velké vzdálenosti je u říčních rostlin zcela běžné. Pokud v různých populacích pozorujeme identický genotyp a zároveň si budeme jisti, že použitá molekulární metoda je dostatečně citlivá k definici jednotlivých klonů, potvrdili jsme klonální šíření mezi populacemi.

● V úvodu zmíněné převažující jednosměrné šíření semen po proudu lze také potvrdit nebo vyvrátit pouze pomocí molekulárních metod. Jestliže k němu dochází, nalezneme v populacích v dolních částech řek vyšší vnitropopulační variabilitu než na horních částech.

● Na šíření semen mezi jednotlivými toky či dokonce povodími je možné usuzovat na základě genetické podobnosti jedinců z různých řek. Pokud se velmi podobné genotypy vyskytují v různých tocích, může-

3 Podélný průřez mošničkou ostřice pobřežní (*Carex riparia*). Semeno je ukryto v listenu, který zároveň uzavírá vzduchový prostor umožňující dlouhou plovatelnost.

4 Příčný průřez semenem stulíku žlutého (*Nuphar lutea*). Embryo a endosperm jsou kryty blanitým osemením. Celé semeno má větší hustotu než voda, takže okamžitě klesá ke dnu.

5 Past na semena plovoucí na vodní hladině umístěná v řece Cidlině

6 Kvetoucí a plodící populace stulíku žlutého v řece Cidlině

7 Zralé plodenství zevaru vzpřímeného. Plody padají přímo do vody a velmi dobře plavou. Snímky T. Féra

me předpokládat, že k šíření mezi nimi alespoň občas dochází, nebo byly naopak oba toky kolonizovány ze stejného zdroje.

● Když pomocí specifických statistických metod porovnáme genetickou a geografickou vzdálenost mezi jedinci podél jednoho toku, můžeme se dozvědět, na jak velkou vzdálenost se jednotlivé genotypy šíří. Tuto vzdálenost lze pak srovnat mezi druhy a třeba se i podívat, jak souvisí s plovatelností jejich semen. Jinými slovy, jestli plovatelnost vůbec hraje při šíření nějakou roli.

### Šíření čtyř druhů rostlin v povodí Labe

Má tedy způsob šíření rostlin a plovatelnost semen vliv na to, jak je rostlina skutečně rozšířena v povodí řeky? Jsou druhy, které mají plovatelná semena, rozšířeny více a nacházejí se podobné genotypy v jejich vzdálenějších populacích? Šíří se rostliny převážně podél řek nebo dochází často i k šíření mezi říčními systémy? A jak je to s převahou vegetativního šíření? Na tyto a další otázky jsme hledali odpověď pomocí molekulárních analýz (AFLP a mikrosatelity) populací čtyř rostlinných druhů podél řeky Labe a v povodí Cidliny a Mrliny ve středních a východních Čechách. Zkoumali jsme dva druhy šířící se hydrochorně – zevar vzpřímený (obr. 7) s plovatelnými semeny, a stulík žlutý



(obr. 6), jehož semena vůbec neplavou. Pro porovnání jsme přidali dva druhy, jejichž semena se šíří převážně větrem (anemochorně) – rákos obecný (*Phragmites australis*) a orobinec širokolistý (*Typha latifolia*).

Jednou ze základních otázek bylo, zda se studované druhy šíří z místa na místo i vegetativně a zda tento způsob převažuje nad šířením pomocí semen. V případě zevaru jsme našli 6 klonů, které se nacházely ve více populacích. Největší vzdálenost mezi rostlinami jednoho klonu byla zhruba 10 km. U stulíku byl nalezen pouze jeden genotyp vyskytující se ve více než jedné populaci, u rákosu potom pět. Většina populací, které sdílely stejné genotypy, rostla na dolních tocích studovaných řek, což může souviset s častějšími povodněmi v těchto úsecích. Přestože vegetativní části rostlin (např. oddenky, které mohou zakořenit) plavou velmi dobře (a jsou opakovaně v řekách pozorovány), zdá se, že jejich úspěšné šíření tekoucí vodou je u těchto druhů relativně vzácné. Svou roli jistě hraje i skutečnost, že šíří se vegetativní části (např. úlomky oddenků) řeka neroznáší na vhodná místa pro další vývoj. Protože jsou stále nadnášeny vodou, nedostanou se např. na dno řeky, kde by mohly zakořenit, ale jsou naopak vyplavovány na břeh, kde vysychají a hynou. Také při transportu dochází k jejich mechanickému poškození, ožírání živočichy nebo napadení hnilobou. Odlišná situace je však u druhů, které se u nás generativně nerozmnožují vůbec, např. vodní mor kanadský (*Elodea canadensis*), u něhož se předpokládá, že v celé Evropě existuje pouze jeden klon. Také řada druhů rodů stolístek (*Myriophyllum*), růžkatec (*Ceratophyllum*) nebo rdest se zcela určitě šíří klonálně. Jistě by bylo zajímavé pomocí molekulárních metod prostudovat, na jak velké vzdálenosti.

Efekt jednosměrně tekoucí vody a existence převažujícího šíření semen po proudu jsme testovali jako jednoduchou závislost vnitropopulační genetiké variability na pozici populace na toku, např. na vzdálenosti populace od soutoku s větší řekou.



Z každé populace jsme odebrali několik jedinců a předpokládali jsme, že jejich genetická rozrůzněnost by měla být větší v dolních úsecích řek. To skutečně platí pro druhy šířící se hydrochorně (zevar, stulík). U nich převládá jednosměrné šíření semen po proudu (pravděpodobně hydrochorní) nad občasným přenosem proti proudu (zřejmě zochorním, tedy působením zvířat, např. vodních ptáků). Naopak u druhů anemochorních (rákos, orobinec) žádná závislost zjištěna nebyla a šíří se bez ohledu na směr tekoucí vody.

Molekulární analýzy také umožnily porovnat intenzitu šíření semen mezi jednotlivými řekami, což bylo dříve téměř nemožné. Pomocí modelově orientovaných statistických metod lze genotypy rozdělit do několika skupin, přičemž jedinci v rámci skupiny si budou velmi podobní. Pokud se zástupci příslušející do jedné skupiny nacházejí na lokalitách, které nejsou navzájem propojeny proudící vodou

(v různých řekách nebo jejich přítocích), je třeba při interpretaci výsledků počítat i s šířením mezi toky. K tomu dochází buď větrem, nebo vodními ptáky, případně činností člověka.

Opět se ukázaly rozdíly mezi druhy šířenými vodou a větrem. U zevaru byly čtyři z 8 definovaných skupin jedinců nalezeny v říčním systému Cidlina i Mrliny. Někdy v minulosti tedy zřejmě došlo nejméně ke čtyřem přenosům diaspor mezi oběma povodími. Pro interpretaci geografického rozšíření genetické variability stulíku je nutné předpokládat 6 přenosů semen mezi řekami nebo jejich přítoky, v případě větrem šířitelného rákosu dokonce 15 (existují ale i alternativní scénáře zahrnující společný zdroj – viz výše).

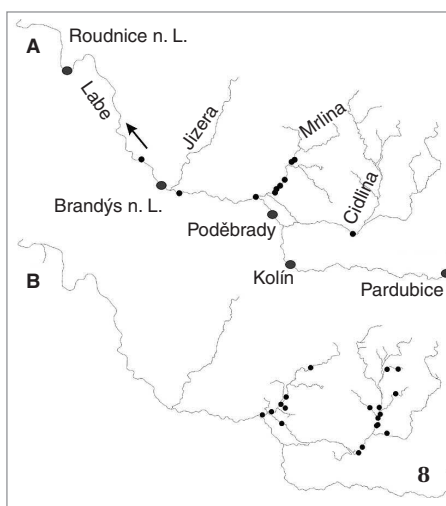
Další analýzou, která jasně ukazuje, že se způsob šíření semen odráží v rozložení genetické variability v krajině, je porovnání prostorové a genetické vzdálenosti mezi studovanými jedinci. Čím více se tyto dvě vzdálenosti shodují, tím je šíření druhu omezenější. Větrně šířitelné rostliny (rákos a orobinec) nejsou omezeny vzdáleností, protože u nich nelze najít žádnou souvislost mezi genetickou a prostorovou vzdáleností. Naopak průkazná závislost byla pozorována u druhů šířených vodou – u zevaru a ještě těsnější u stulíku. Toto zjištění souhlasí s předpokladem, že plovatelná semena zevaru jsou v říčním systému nesená na delší vzdálenosti než neplovatelná semena stulíku. Také geografické rozšíření jedinců, kteří jsou si geneticky nejpodobnější, pěkně ilustruje dálkový přenos v říčních systémech (obr. 8).

### Závěrečné shrnutí

Výzkumy založené na molekulárních metodách významně přispívají k poznání, jak se šíří rostliny v říčních systémech. Jednoznačně potvrzují úlohu řek jako koridorů pro dálkové šíření rostlin. Podle předpokladu hrají způsob roznosu semen (vodou, nebo větrem) a jejich plovatelnost významnou roli při migraci vodních a pobřežních rostlin v řekách a výrazně ovlivňují rozložení genetické variability

v krajině. Druhy šířené vodou migrují především jednosměrně podél toků. Pokud mají dobře plovatelné diaspory, jsou často odneseny i na vzdálenosti několika desítek kilometrů. Rostliny se špatně plovatelnými diasporami postupují na kratší vzdálenosti. Naopak druhy, které využívají také vítr, migrují jak podél říčních koridorů, tak mnohem častěji mezi jednotlivými toky nebo dokonce povodími.

Kromě potvrzení obecně předpokládaných skutečností, že způsob šíření má vliv na distribuci druhu a jeho genetické variability v krajině, byly s využitím molekulárních metod zjištěny informace, které bychom neměli možnost získat, nebo jen obtížně a dlouhodobým studiem. Týká se to obzvláště intenzity vegetativního šíření mezi populacemi nebo přenosu semen



mezi jednotlivými toky. Ukázalo se, že vegetativní šíření na dlouhou vzdálenost pravděpodobně nemusí být tak běžné, jak by se u klonálních vodních rostlin dalo předpokládat. Nicméně na základě studia čtyř druhů nelze příliš zobecňovat. Také bylo prokázáno, že dochází k přenosu mezi řekami, přičemž intenzita výměny diaspor mezi povodími závisí především na možnostech šíření jednotlivých druhů.

**8** Příklad šíření semen v řekách a mezi řekami. Mapa zobrazuje výskyt jedinců, kteří jsou si geneticky velmi podobní (byli statisticky přiřazeni do jedné skupiny). A – šíření řeky Mrliny a dále podél Labe; B – šíření zevaru vzprámeného mezi řekami Cidlinou a Mrlinou. Orig. T. Fér

Jan Prančl

## Rod hvězdoš – nenápadné vodní rostliny s nápadně rozmanitou reprodukční strategií

Je lidskou přirozeností všimnout si v rostlinné říši spíše druhů nápadných, kvetoucích nebo alespoň vzrostlých. Krásu a zajímavost jiných rostlin zaznamenejeme, až když je začneme zkoumat detailně. Mezi takové nepochybně patří zástupci vodního a mokřadního rodu hvězdoš (*Callitriche*). Rod zahrnuje asi 50–60 druhů vyskytujících se téměř kosmopolitně, v České republice roste 6 druhů. Hvězdoše najdeme v široké škále vodních biotopů od vod stojatých po prudce tekoucí, s oblibou vyhledávají stanoviště s kolísajícím vodním sloupcem. Většina druhů je zcela nenáročná, a proto je hojně nacházíme např. v kalužích a vyjetých kolejkách lesních cest. Jejich drobných květů si málokdo vůbec všimne. Přesto však hvězdoše představují z hlediska reprodukčních systémů mimořádně zajímavou modelovou skupinu. Jejich různé druhy totiž vyvinuly způsoby, jak se efektivně opylit ve všech možných podmínkách – vzduchem, po vodní hladině i pod vodou. Kombinace těchto tří způsobů opylení není známa u žádného jiného rostlinného rodu na světě. Všechny se pak u mnoha druhů hvězdošů kombinují s ojedinělými a kuriózními způsoby samoopylení.

### Hvězdoše – rostliny mnoha podob

Na první pohled jsou hvězdoše obyčejné rostliny: křehké chabé lodyhy se vstřícnými celistvými listy tvoří husté monotónně zelené porosty. První nápadnou věcí, která může pozorovatele upoutat, je enormní fenotypová plasticita – schopnost tvořit v různých podmínkách naprosto odlišné morfotypy. Většina druhů je obojživelná. Pokud vyrostou na vlhkém substrátu, tvoří plazivé terestrické formy se zkrácenými lodyhami kořenujícími v uzlinách (obr. 1). Naproti tomu ve vodním sloupci vyrůstají prodloužené lodyhy s koncovými listovými růžicemi plovoucími na hladině (obr. 2 a na 2. str. obálky), nebo jsou zcela ponořené, s listy bez průduchů, které jsou

v typických případech čárkovité, velmi úzké a dlouhé (obr. 4 a 5). Od hvězdotitého z hlediska plovoucích růžic některých zástupců je odvozeno české jméno rodu. Různé růstové formy mohou na první pohled působit jako zcela odlišné druhy, i když může geneticky jít o jednoho a téhož jedince (obr. 6). Fenotypová plasticita dává hvězdošům obrovskou evoluční výhodu v biotopech, kde často a nepředvídatelně kolísá vodní sloupec. Ve schopnosti pružně reagovat na změny prostředí změnou vzhledu patří hvězdoše mezi nejflexibilnější vodní rostliny u nás. Naopak ve stejném prostředí si některé druhy mohou být navzájem až k nerozeznání podobné. Proto k určování hvězdošů na základě



vegetativních orgánů je třeba značných zkušeností a mnohdy to vůbec není možné.

Ovšem ani pozorování generativních orgánů není u tohoto rodu jednoduché. Květy jsou velmi nenápadné a silně redukováné, jednopohlavné, bez květních obalů, většinou přisedlé v úžlabí listů po jednom nebo po dvou (obr. 3, 7 a 8). Jsou tvořeny u květů samčích jedinou tyčinkou, u samičích semeníkem se dvěma čnělkami. Kvůli výraznému zjednodušení květů nebylo dlouhou dobu jasné systematické postavení hvězdošů. Nyní je řazen do široce a kontroverzně vymezené čeledi jitrocelovitých (*Plantaginaceae*). V rámci této čeledi se však žádnému dalšímu rodu ani náznakem nepodobá. Plody hvězdošů – čtyřsemenné tvrdky – jsou pro určování a taxonomii nejdůležitější orgán, bohužel mají pouze kolem 1 mm v průměru a k jejich zkoumání je zpravidla nutné použít kvalitní lupy (obr. 9 a 11). Navíc hvězdoše na svých stanovištích často neplodí a zůstávají sterilní, klíčové určovací znaky pak nemáme k dispozici. Není proto divu, že pro většinu botaniků představují skupinu vesměs neoblíbenou, ba přímo obávanou. Jak je ale uvedeno již výše, navzdory své nenápadnosti a zdánlivé morfologické uniformitě existuje u zástupců rodu pozoruhodné množství různých opylovacích způsobů.