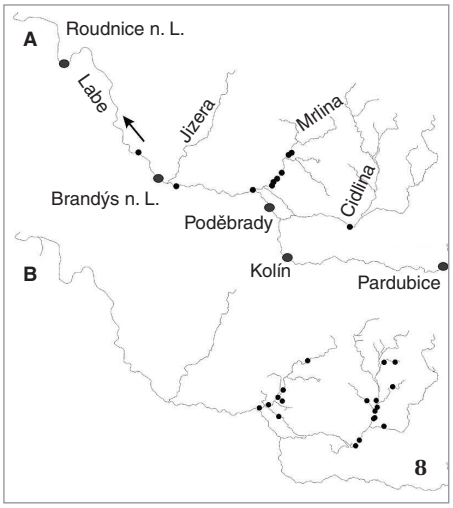
v krajině. Druhy šířené vodou migrují především jednosměrně podél toků. Pokud mají dobře plovatelné diaspory, jsou často odneseny i na vzdálenosti několika desítek kilometrů. Rostliny se špatně plovatelnými diasporami postupují na kratší vzdálenosti. Naopak druhy, které využívají také vítr, migrují jak 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 stulíku žlutého podél řeky Mrliny a dále podél Labe; B – šíření zevaru vzpřímeného mezi řekami Cidlinou a Mrlinou. Orig. T. Fér

Jan Prančl

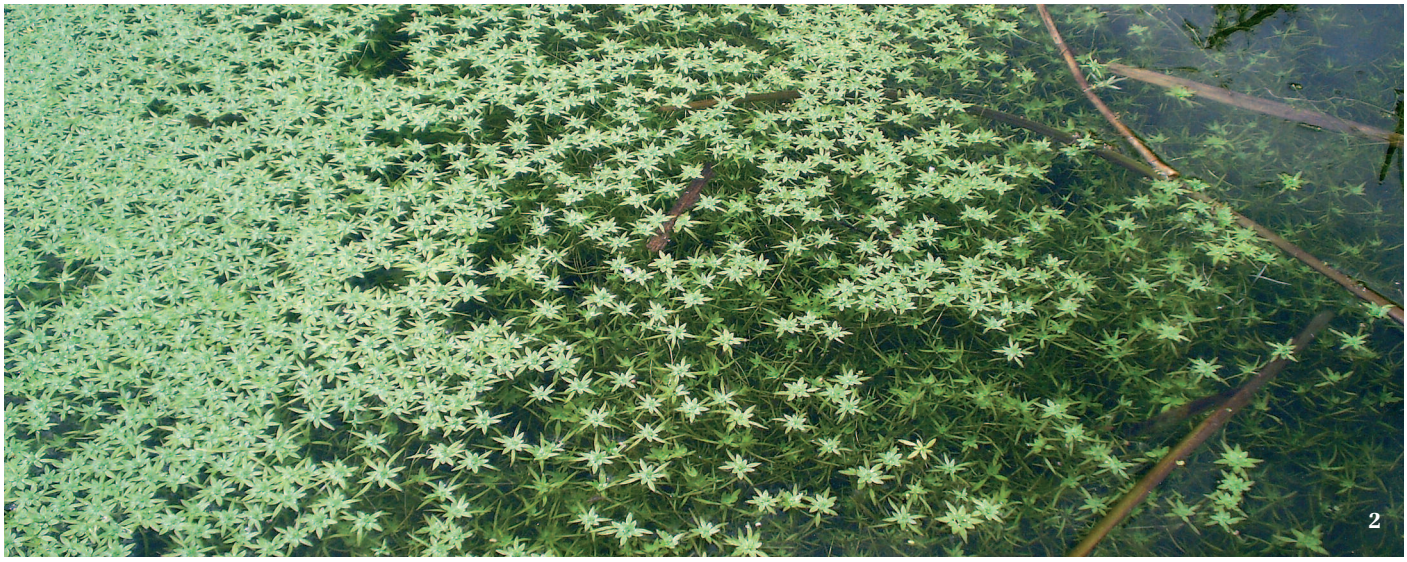
Rod hvězdoš – nenápadné vodní rostliny s nápadně rozmanitou reprodukční strategií

Je lidskou přirozeností všímat si v rostlinné říši spíše druhů nápadných, kvetoucích nebo alespoň vzrostlých. Krásu a zajímavost jiných rostlin zaznamenáme, 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 kolejích 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 hvězdovitého vzhledu 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 redukované, 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 rod 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 lupu (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.



1 Terestrická forma hvězdoše jarního (*Callitriche palustris*) ve vyschlé kaluži u obce Prstná na Karvinsku
2 Vodní forma hvězdoše mnohotvarého (*C. cophocarpa*) s plovoucími listovými růžicemi v tůni v Praze – Modřanech
3 Prostorové oddělení samčích a samičích květů u hvězdoše mnohotvarého. Vlevo plovoucí růžice se samičími květy, vpravo růžice se samčími květy
4 Ponořená (submerzní) forma hvězdoše mnohotvarého s úzkými čárkovitými listy. Úzkolisté morfotypy jsou u tohoto druhu dosti časté, zůstávají však sterilní, neboť hvězdoš mnohotvarý nedokáže kvést pod vodou. Herbářová položka pocházející z Volarského potoka na Šumavě a uložená v soukromém herbáři autora
5 Ponořená forma hvězdoše háčkatého (*C. hamulata*) v rybníce u Nového Hraběcí na Šluknovsku
6 Variabilita listů hvězdoše háčkatého. Čárkovité listy tohoto druhu jsou na vrcholu zakončeny charakteristicky klešťovitě rozšířenými špičkami. Rozsah stupnice na přiloženém měřítku odpovídá 1 cm.

Opylovací trendy u vodních rostlin

Vodní kvetoucí rostliny jsou odvozeny od svých suchozemských předků, kteří mají stavbu květů přizpůsobenou opylení na vzduchu. Opylení ve vodním prostředí s sebou proto nese řadu komplikací. Většina vodních zástupců se snaží vyhnout kontaktu s vodou: květy mají umístěny nad hladinou, a to často i v případech, kdy je jinak celá rostlina ponořená. Dalším problémem je, že většina vodního hmyzu se živí dravě a nikoli nektarem. Ryze entomogamních druhů proto mezi vodní flórou mnoho nenajdeme. Určitou alternativou může být větrosprašnost (anemogamie). Ta však vyžaduje značnou produkci pylu, proto se prostřednictvím větru opylují zejména konkurenčně zdatné rostliny s velkými květenstvími – typicky např. druhy pobřežních rákosin. Třetím a zdaleka nejúspěšnějším způsobem opylení ve vodním prostředí je samosprášení (autogamie). Alespoň částečně autogamní je zřejmě drtivá většina vodních rostlin, u mnohých jde o nejčastější nebo dokonce jedinou možnost opylení.

Některé rostliny si ale zvolily odlišnou strategii – přizpůsobily své květy ke kontaktu s vodou. Prvním stupněm je opylení po vodní hladině (epihydrogamie), známé např. u vodního moru kanadského (*Elodea canadensis*). Nejdokonalejší adaptací květů na vodní prostředí je ovšem pravá hydrogamie (hypohydrogamie), kdy květy jsou zcela ponořeny a opylení probíhá pod vodní hladinou. Kvetení pod vodou znamená pro rostliny zásadní a do značné míry nevratné morfologické změny. V první řadě dochází k výrazné redukci květů, které bývají velice drobné a zcela postrádají okvětí. Nejvýznamnější změna se však týká pylu – rostliny opylující se na vzduchu mají na povrchu pylových zrn silnou a mimořádně odolnou vrstvu zvanou exina, která je nesmáčivá a chrání pyl před vyschnutím. U hydrogamních rostlin je smáčivost pylu naopak klíčovou podmínkou pro úspěšné opylení, proto jejich pyl exinu postrádá. Pravá hydrogamie se v rostlinné říši vyskytuje vzácně – pouze přibližně u 130 druhů ze 7 čeledí, drtivá většina z nich patří mezi jednoděložné. Hvězdoše se řadí k dvouděložným rostlinám, u nichž je pravá hydrogamie opravdu výjimečná, dále ji najdeme jen u evolučně původního rodu růžkatec (*Ceratophyllum*), jež se podle některých autorů neřadí ani mezi jednoděložné ani dvouděložné.

Růstové formy a opylovací strategie hvězdošů

Většina druhů hvězdošů má pyl s vyvinutou odolnou exinou – tedy uzpůsobený k šíření vzduchem, případně k plavání po hladině, nikoli k pobytu pod vodou. Bývá pravidlem, že terestrické formy kvetou a plodí hojněji než formy vodní, jejich květy jsou také obvykle menší a díky zkráceným lodyžním článkům těsněji nahloučené. Takové chování je logické: na souši se mohou květy tvořit po celé délce lodyhy, na druhou stranu rostliny musí úspěšně vytvořit větší množství plodů, neboť jsou jednoleté a zimu přežívají jen pomocí semen. Terestrické formy proto sázejí převážně na samoopylení – geitonogamii (tímto slovem se označuje samosprášení mezi různými květy téhož jedince, protože květy hvězdošů jsou jednopohlavné). Zejména samčí květy bývají velmi drobné a tvoří jen malé množství pylu, na zkrácených plazivých lodyhách jsou však v těsné blízkosti blizen a přenos pylu je snadný.

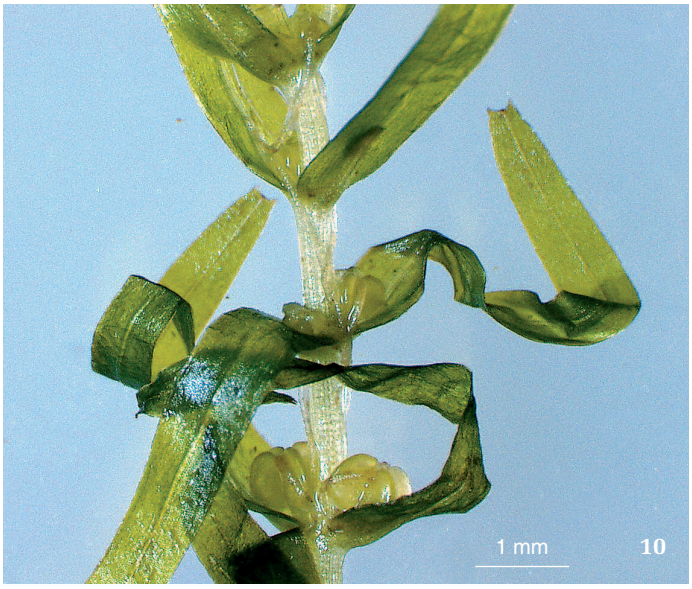
Naopak vodní formy mohou kvést pouze v paždí listů plovoucích růžic (květy se pak dalším růstem lodyhy zanořují pod hladinu a plody se vyvíjejí ponořené), zato však mohou přezimovat v zeleném stavu pod ledem. Tlak na tvorbu semen zde tudíž není tak velký. V případě plovoucích růžic je opylení zřejmě nejlépe realizovatelné po vodní hladině. Tato cesta je však méně úspěšná, rostliny proto musí vytvořit více pylu. Na druhou stranu je spojená s větší pravděpodobností cizosprášení, které je z dlouhodobého hlediska výhodné, neboť udržuje genetickou variabilitu druhů.

Na cizosprášení je z našich druhů nejlépe adaptován hvězdoš mnohotvarý (*C. cophocarpa*). Tento druh má poměrně velké květy, jejichž pohlaví bývají zpravidla prostorově oddělená – samčí květy vyrůstají na hlavních lodyhách, samičí na větvích (obr. 3). Není zřejmé, zda to druhu přináší nějaké výhody, ve skutečnosti opylení u něj dosti často selhává. Méně úspěšnou tvorbu semen kompenzuje bujným vegetativním růstem. Velmi často nacházíme jeho rozsáhlé husté porosty i v tekoucích vodách a na silně zastíněných stanovištích, přestože zde zpravidla vůbec není schopen vytvořit plody. Většina jeho populací zůstává sterilní, proto byl u nás donedávna značně přehlížený.

Jemu příbuzný hvězdoš kalužní (*C. stagnalis*) se naopak přizpůsobil k životu ve velmi mělkých, mnohdy vysychajících bahnitých vodách, nejčastěji roste v kalužích lesních cest (obr. 12). Na rozdíl od hvězdoše mnohotvarého je jednoletý a má menší květy, jejichž pohlaví nejsou prostorově oddělená. Tvorba plodů je zejména u terestrických rostlin velmi úspěšná a děje se převážně samoopylením. Vyroste-li vzácně v hlubší vodě, dokáže tvořit poměrně velké květy, čímž si zachovává určitou možnost cizosprášení.

Některé druhy hvězdošů jsou schopny tvořit pouze terestrické formy, ve vodním sloupci nepřežijí. V Evropě se přirozeně nevyskytují, na všech ostatních kontinentech však ano. V případě severoamerických suchozemských zástupců molekulární a morfologické studie naznačují, že

7 Lodyha hybridního hvězdoše *C.* × *vigens* (*C. cophocarpa* × *platycarpa*) se samičími květy tvořenými semeníkem se dvěma čnělkami. Jak je patrné, čnělky u tohoto křížence často předčasně odumírají.
8 Redukované květy hvězdoše jarního, u kterých se uplatňuje mechanismus vnitřní geitonogamie (prorůstání pylových láček vegetativními pletivy tyčinek a lodyhy; blíže v textu). V levé polovině uzliny samičí květ, v pravé polovině samčí a samičí květ (tyčinka je přitisknutá semeníkem k lodyze).
9 Plody hvězdoše mnohotvarého podepřené nápadnými blanitými listeny, na vrcholu s dlouhými zbytky čnělek
10 Samoopylení u hvězdoše podzimního (*C. hermaphroditica*). Dlouhé subtilní čnělky jsou stočeny dolů k sousedním uzlinám, kde se snaží „vyhledat“ miniaturní tyčinky.
11 Plody hvězdoše jarního, charakteristické tmavou barvou a obvejčitým tvarem. Tyto plody vznikly z redukovaných květů, nemají proto na vrcholu žádné, nebo téměř žádné, zbytky čnělek.



by tyto druhy mohly být fylogeneticky odvozené, tzn. že sekundárně ztratily schopnost žít ve vodě. Takový případ zpětného návratu na souš je u vodních rostlin zcela ojedinělý a dosud není nikde jinde spolehlivě doložen.

Naprostý protiklad k předchozí skupině představuje několik málo druhů rostoucích výhradně ponořeně, jež neumějí tvořit terestrické formy ani plovoucí růžice. U takových druhů muselo dojít k zásadní změně opylení – jsou hypohydrogamní, opylení probíhá pod vodou pomocí smáčivého pylu. I u nás se vyskytuje, byť velice vzácně, jeden zcela ponořený hydrogamní druh – hvězdoš podzimní (*C. hermaphroditica*, obr. 13).

Samoopylení a jeho ekologické důsledky

V průběhu evoluce rodu docházelo opakovaně u různých druhů ke zdokonalování způsobů samoopylení. Mezi zásadní „vynález“ hvězdošů patří opylení zprostředkované vzájemným dotykem blizen a otevřených prašníků. Postupů, jak dosáhnout přímého kontaktu mezi samčími a samičími květy, je mnoho. Např. u hydrogamních květů hvězdoše podzimního se poměrně dlouhé čnělky stáčejí směrem dolů k níže položeným uzlinám, kde se snaží kontaktovat tyčinky (obr. 10). Ty jsou u tohoto hvězdoše nesmírně drobné, zcela skryté v úžlabí listů, které do jisté míry chrání uvolněný pyl před okamžitým rozptýlením (disperzí). Samoopylení tak proběhne efektivně a rostliny jsou doslova obsypány plody.

Prosté ohnutí čnělek k tyčinkám i naopak je časté také u druhů obojživelných a suchozemských. Některé australské terestrické druhy mají samčí i samičí květy miniaturních rozměrů a v úžlabí listu do sebe doslova „napasované“. Kvůli přitlačení semeníku a čnělek na prašník došlo dokonce k vymizení jednoho prašného pouzdra!

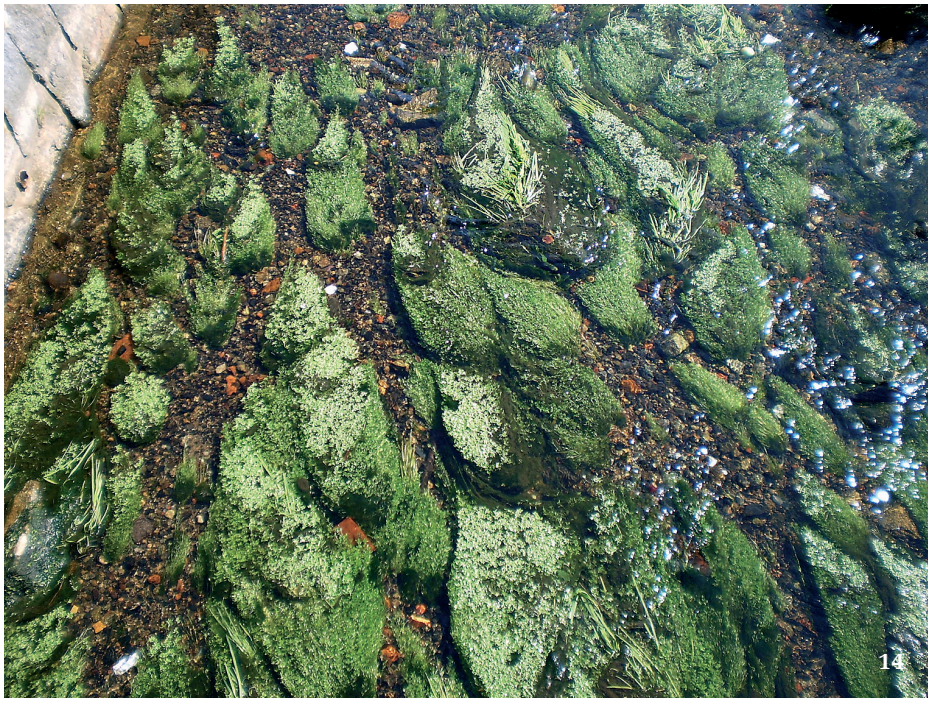
Vraťme se však opět pod vodní hladinu a k našim domácím druhům, konkrétně k hvězdoši háčkatému (*C. hamulata*), který je typický zejména pro tekoucí vody (obr. 14). Hvězdoš háčkatý je obojživelný a na první pohled se nijak neliší od jiných tuzemských obojživelných zástupců. Na rozdíl od nich patří k hypohydrogamním druhům a opylování u něj probíhá pod vodou. Samčí a samičí květy vyrůstají naproti sobě ve stejné uzlině, k opylení dochází ohybem nepatrné tyčinky k nazpět otočeným čnělkám samičího květu. Takový způsob opylení má pro druh obrovský přínos – hvězdoš háčkatý plodí zcela ponořený i v prudce tekoucích vodách, což žádná jiná naše rostlina nedokáže. Kromě toho je kupodivu schopen hojně plodit také na souši. V paždí listů terestrických forem za vlhka kondenzují kapky vody a květy jsou natolik drobné, že jsou v této kapce zcela ponořeny – k opylení tedy dojde stejně jako pod vodní hladinou.

Existují však i druhy s pylem uzpůsobeným k šíření vzduchem (tzn. s vyvinutou exinou), u nichž analogický mechanismus umožňuje opylení pod vodou. U španělského hvězdoše *C. lusitanica* probíhá opylení převážně pod vodou, přestože jeho pyl není smáčivý ani jinak přizpůsobený k pobytu pod hladinou.

Nejpozoruhodnější systém, jak se úspěšně opylit ve všech typech prostředí, který lze označit jako vnitřní geitonogamie, se vyvinul u hvězdoše jarního (*C. palustris*, obr. 1). Většina jeho redukovaných, nesmírně drobných květů má čnělky zakrnělé a tyčinky pouhým okem takřka neviditelné, tvořící v prašníku pouze několik pylových zrn (obr. 8). Prašníky se vůbec neotvírají, pylové láčky klíčí uvnitř prašníku a prorůstají vegetativními pletivy nitky a listového úžlabí přímo do semeníku sousedního samičího květu. Při opylení tedy nedochází ke kontaktu pylového zrna ani s vodou, ani se vzduchem, rovněž ztráty pylu jsou nulové. Hvězdoš jarní proto s obrovskou úspěšností tvoří plody jak při růstu na vlhkém substrátu, tak ve zcela ponořeném stavu. Vývoj plodů je navíc značně rychlý, což druhu umožňuje být mimo jiné významnou složkou periodické krátkověké vegetace obnažených den rybníků. Hvězdoš jarní ale tvoří v paždí listů plovoucích růžic i větší, klasicky vyvinuté květy, které zajišťují alespoň občasné cizosprášení. *Hac via itur ad astra!* (Tudy cesta ke hvězdám!)

Shrnutí a hybridogenní bonus na závěr

Reprodukční strategie představuje zásadní faktor utvářející taxonomickou identitu jednotlivých druhů hvězdošů. Lze říci, že se druhy liší mnohdy daleko výrazněji způsobem reprodukce než vzhledem (viz obr. 14). Mechanismus opylení mimo jiné určuje úspěšnost tvorby plodů a také prostředí, v němž jsou jednotlivé druhy schopny plodit, a kde se naopak udržují výhradně vegetativně. V neposlední řadě rozrůzněnost opylovacích systémů vysvětluje, proč hvězdoše velmi málo navzájem hybridizují. Dosud byl popsán jediný primární hybrid, triploidní kříženec hvězdoše mnohotvarého s hvězdošem hranoplodým



(*C.* × *vigens*, obr. 7, tab. 1), jenž se vyskytuje i na našem území. Vzhledem k úspěšnému klonálnímu růstu se dokáže kříženec na svých lokalitách udržet stovky let, přestože netvoří plody (Martinsson 1991). Nedávno byl v Tiché Orlici objeven dosud neznámý kříženec hvězdoše háčkatého, jehož druhým rodičem je pravděpodobně hvězdoš mnohotvarý. Z toho vyplývá, že se zde zkřížil druh opylující se pod vodou s druhem, který se pod hladinou opylit nedokáže! O překvapení není u hvězdošů nouze, buďme tedy zvědavi, jaké skutečnosti odhalí další výzkum těchto pozoruhodných rostlin.

Publikace vznikla s podporou na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace – RVO 67985939.

12 Typické stanoviště hvězdoše kalužního (*C. stagnalis*) – kaluž ve vyjetých kolejích lesní cesty u České Kamenice
13 Zcela ponořený hustý porost hvězdoše podzimního na jediné současné tuzemské lokalitě ve skupině rybníků Ráček na Poličsku
14 Smíšená populace hvězdoše háčkatého a hvězdoše hranoplodého (*C. platycarpa*) ve Šluknovském potoce ve Šluknově. Odlišit od sebe na lokalitě oba druhy v nekvetoucím stavu je velmi obtížné, přitom se zásadně liší způsobem reprodukce – u hvězdoše háčkatého dochází k opylení pod vodou, hvězdoš hranoplodý se opyluje naopak vzduchem nebo po vodní hladině.
15 Hvězdoš jarní na svém typickém stanovišti – obnažené dno rybníka Pulec u Jedlové na Poličsku. Snímky J. Prančla

Tab. 1 Zástupci rodu hvězdoš (*Callitriche*) v České republice

Taxon	Počet chromozomů (2n)	Způsob opylení	Rozšíření v České republice
h. podzimní (*C. hermaphroditica*)	6	pod vodou	velmi vzácně ve východních Čechách
h. kalužní (*C. stagnalis*)	10	vzduchem, po hladině	běžný druh, chybí na jižní Moravě
h. mnohotvarý (*C. cophocarpa*)	10	vzduchem, po hladině	běžný druh kromě severních Čech
hybrid *C.* × *vigens* (*C. cophocarpa* × *C. platycarpa*)	15	pyl nefunkční	severní a západní Čechy, řeka Otava
h. hranoplodý (*C. platycarpa*)	20	vzduchem, po hladině	pouze severní a západní Čechy
h. jarní (*C. palustris*)	20	pod vodou, vzduchem, po hladině	běžný druh
hybrid *C. hamulata* × *C. cophocarpa*?	29	pyl nefunkční	Tichá Orlice
h. háčkatý (*C. hamulata*)	38	pod vodou, na souši v kapce v paždí listů	v Čechách běžný druh, na Moravě vzácný