

GEITONOGAMIA WEWNĘTRZNA

Internal geitonogamy

Małgorzata FLIS, Andrzej JANKUN

Summary. Geitonogamy (the pollination between flowers on the same plant) has important implications for sex-allocation theory, the evolution of dioecy and other issues in evolutionary biology. Internal geitonogamy is a unique self-pollination system that occurs in the genus *Callitriche* L. In this system self-fertilization is effected by pollen tube growth through vegetative tissues from the staminate to pistillate flowers. Internal geitonogamy occurs in seven of ca 50 species of *Callitriche* (*C. heterophylla* Pursh, *C. heteropoda* Engelm., *C. lechleri* (Hegelm.) Fassett, *C. nubigena* Fassett, *C. rimosa* Fassett, *C. trochlearis* Fassett, *C. verna* L.). Internal geitonogamy is correlated with the amphibious growth habit and polyploidy. However, not all polyploid amphibious species of *Callitriche* have internal geitonogamy. Correlation between internal geitonogamy and geographic distribution is not apparent. There is a tendency for species that possess internal geitonogamy to occur at higher elevations than those that lack this system. *Callitriche* is the genus in which aerial, water surface, and submerged pollination systems are all reported. Geitonogamy, the primary mode of pollination in this genus, can be realized in two ways: 1). with contact between anther and stigma („contacters”); 2). without contact between anther and stigma („non-contacters”).

Key words: *Callitriche*, geitonogamy, internal geitonogamy, pollination

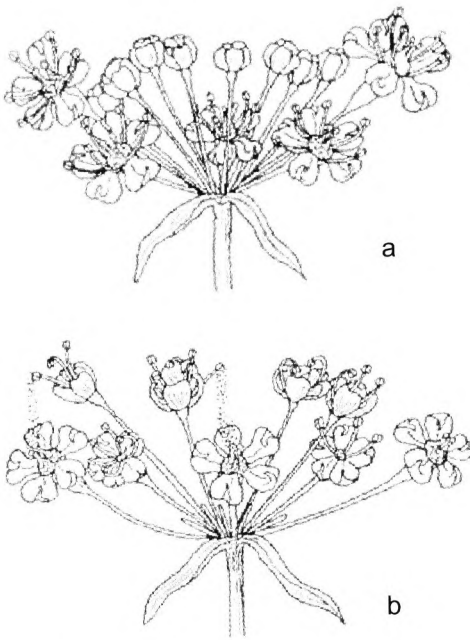
Mgr Małgorzata Flis, dr hab. Andrzej Jankun, Zakład Cytologii i Embriologii Roślin, Instytut Botaniki, Uniwersytet Jagielloński, ul. Grodzka 52, 31 – 044 Kraków, e-mail: flisma@grodzki.phils.uj.edu.pl

Geitonogamią (zapyleniem sąsiedzkim) określa się proces samozapylenia zachodzący między dwoma różnymi kwiatami tej samej rośliny, w odróżnieniu od autogamii (samozapylenie *s.str.*), która dotyczy zapylenia w obrębie tego samego kwiatu danej rośliny. Termin zapylenie w tym przypadku oznacza nie tylko przeniesienie ziarna pyłku na znamię słupka [48], lecz również wniknięcie do zalążni słupka łagiewki pyłkowej kielkującej z ziarna pyłku znajdującego się w pylniku.

Proces geitonogamii został po raz pierwszy opisany w 1921 r. przez Kenera u *Chaerophyllum aromaticum* L. [34]. U wspomnianej rośliny większość kwiatów w obrębie baldachu stanowią kwiaty męskie (ok. 20), pozostałe to kwiaty hermafrodytyczne, z których jeden zajmuje położenie centralne, a trzy do pięciu kwiatów – położenie brzeżne. Pyłek z pylników kwiatów męskich wysypuje się bezpośrednio na receptywne

znamiona kwiatów hermafrodytycznych, które po uprzednim wysypaniu własnego pyłku są już w fazie żeńskiej (Ryc. 1).

Geitonogamia zachodzi pomiędzy kwiatami danego kwiatostanu, danego pędu, lub kwiatami na różnych pędach tej samej rośliny. Natężenie geitonogamii zależy od szeregu czynników, np.: liczby kwiatów na danej roślinie odwiedzanych przez zapylacza, liczby kwiatów receptywnych w tym samym czasie na danym osobniku, obecności nektaru w kwiecie, ilości pyłku przenieszonego z jednego kwiatu na drugi podczas jednej wizyty zapylacza, występowania heterostylii i innych podobnych mechanizmów [18, 19, 25, 26]. U niektórych roślin geitonogamia stanowi znaczny procent efektywnych zapyleń, np. u *Impatiens pallida* Nutt. wynosi on ponad 40%, podczas gdy autogamia jedynie ok. 2% [18]. U badanych pod tym względem storczyków procent pollinii przenoszonych geitonogamicznie



Ryc. 1. *Chaerophyllum aromaticum* L. a – kwiaty hermafrodytyczne otwarte, kwiaty męskie jeszcze zamknięte; b – kwiaty męskie otwarte, wysypujące pyłek na znamiona kwiatów hermafrodytycznych, które są już w fazie żeńskiej (wg [34], zmodyfikowane).

Fig. 1. *Chaerophyllum aromaticum* L. a – open hermaphrodite flowers, male flowers still closed; b – male flowers open and dropping pollen on the stigmas of the hermaphrodite flowers, which already have lost their stamens (after [34], modified).

waha się od 22% w rodzaju *Prasophyllum* P. Br. Prod., do 30% w rodzaju *Aerangis* Reich. i 50% u *Microtis parviflora* R. Br. Prod. [25]. Należy również zaznaczyć, że geitonogamia może prowadzić do rozwoju nielicznych nasion u roślin samoniezgodnych, np. u *Plantago lanceolata* L. [17].

Geitonogamia jako jeden z systemów samozapyłania (obok autogamii) przez wiele lat nie była przedmiotem szczególnego zainteresowania ekologów zapyłania, hodowców i ewolucjonistów. Dopiero w latach osiemdziesiątych zwrócono uwagę na wielkie znaczenie wspomnianego procesu dla teorii inwestowania w płcie (ang.: sex allocation theory), ewolucji dwupienności i innych dziedzin biologii ewolucyjnej [17, 18]. Zapylenie geitonogamiczne ma

następujące potencjalne zalety w reprodukcji roślin: pociąga za sobą automatyczną selekcję alleli letalnych, zapewnia rozmnażanie generatywne w warunkach, kiedy zapylenie krzyżowe jest niemożliwe oraz produkcję potomstwa przystosowanego do lokalnych warunków środowiskowych [29].

Jednak geitonogamia wywiera również niekorzystne efekty na sukcesy reprodukcyjne roślin [5, 25]. Redukuje np. eksport pyłku przez rośliny, co z kolei ma wpływ na rozprzestrzenianie się genotypów i alleli, czyli genetyczną strukturę populacji. U samoniezgodnych hermafrodytycznych gatunków nie ma zwrotów kosztów pyłku pozostawionego w obrębie rośliny, a więc następuje strata pyłku i redukcja efektywności płci męskiej [4, 18]. U tych roślin może nastąpić na skutek geitonogamii obniżenie ilości wytwarzanych nasion [18]. Natomiast u roślin samozgodnych geitonogamiczne samozapylenie wywiera efekty niekorzystne, jeśli potomstwo wsobne ma mniejszą żywotność i płodność od potomstwa powstałego po zapyleniu krzyżowym (np. u *Decodon verticillatus* Ell. Sketch), czyli jeśli ujawnia się depresja wsobna [19].

Sukcesy reprodukcyjne płci męskiej czy żeńskiej są podstawą inwestycji zasobów w płcie [8]. Wpływ geitonogamii na zmianę sukcesów reprodukcyjnych obu płci stwierdzili Rademaker i de Jong [46]. Dalsze badania potwierdziły, że rośliny, których kwiaty zapyłane są w dużym stopniu przez własny pyłek, często w wyniku geitonogamii, mniej inwestują w płć męską niż w żeńską w porównaniu z gatunkami, u których możliwe jest wyłącznie zapylenie krzyżowe [7, 17].

Geitonogamia jest możliwa tylko u roślin obupłciowych, co sugeruje, że ten system zapylenia odegrał dużą rolę w ewolucji dwupienności [14, 16]. Dwupienność mogła wyewoluować pod wpływem silnej depresji wsobnej, jako mechanizm obronny przed samozapłodnieniem u roślin samozgodnych. Pogląd ten budzi pewne wątpliwości, ponieważ samozapłodnienie eliminuje allele letalne i dlatego u roślin z trwałe utrzymującym się samozapłodnieniem nie obserwuje się depresji wsobnej. Z drugiej strony, jak wspomniano powyżej, koszty geitonogamii wpływające na sukces reprodukcyjny płci mę-

skiej bardziej ujawniają się u roślin samoniezgodnych. Dwupienność mogła więc wyewoluować także w warunkach samoniezgodności [17, 18, 20].

Koszty geitonogamii powinny stanowić podstawę do selekcji takich cech, które redukowałyby możliwość jej natężenia [12, 18]. Występowanie tego typu cech zostało potwierdzone szczególnie w przypadku biotycznego typu zapylania, zarówno u zapylaczy, jak i u zapylanych przez nie roślin [21, 22, 47, 49]. Na przykład u samozgodnych *Digitalis purpurea* L. i *Delphinium nelsonii* Greene nektar wydzielany w kwiatach znajdujących się u podstawy kwiatostanu ma większą wartość kaloryczną niż w kwiatach w górnej jego części. Pszczoły zazwyczaj rozpoczynają zbieranie nektaru od kwiatów położonych najniżej i potem przemieszczają się do górnych patrii kwiatostanu. Oba wyżej wymienione gatunki są protoandryczne; niżej położone kwiaty są starsze i w przeważającym stopniu w fazie żeńskiej, podczas gdy kwiaty w górnej części kwiatostanu są w fazie męskiej. Tak więc rośliny te minimalizują geitonogamię poprzez zwiększenie ilości obcego pyłku pozostawianego przez pszczoły na kwiatach w fazie żeńskiej i zwiększenie ilości eksportowanego pyłku z kwiatów w fazie męskiej [18].

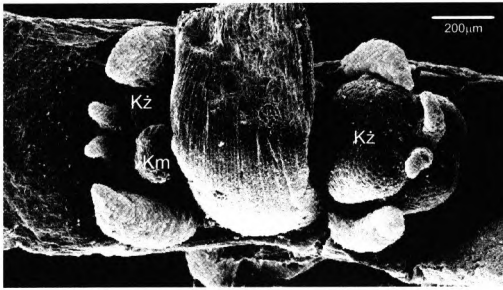
U niektórych roślin geitonogamia stanowi jednakże podstawowy system zapylania, np. u gatunków z rodzaju *Callitriche* L. [39]. W rodzaju tym w procesie ewolucji powstał unikalny wśród Angiospermae system zapylania – geitonogamia wewnętrzna, po raz pierwszy opisana w roku 1984 przez Philbricka [37].

Przedstawiciele rodzaju *Callitriche* charakteryzują się uproszczoną budową kwiatów męskich i żeńskich. Pyłek kielkuje tutaj w zamkniętym pylniku, a łagiewka pyłkowa rośnie najpierw w obrębie nitki pręcika, następnie poprzez tkanki wegetatywne łodygi kieruje się do kwiatu żeńskiego wnikając do zalążni w jej części nasadowej. Trudno przecenić znaczenie odkrycia geitonogamii wewnętrznej, ponieważ ekologia zapylania jest oddzielną gałęzią nauki już od ponad 200 lat i nikt nie przypuszczał, że uda się odkryć całkowicie nowy sposób wniknięcia łagiewki pyłkowej do zalążni.

W odróżnieniu od geitonogamii wewnętrznej, inne typy zapylania sąsiedzkiego, które określane są także jako geitonogamia typowa [41], można nazwać geitonogamią zewnętrzną.

Rodzaj *Callitriche* jest bardzo interesującym rodzajem nie tylko ze względu na występowanie unikalnego systemu zapylania, ale również dlatego, że jest jednym z nielicznych rodzajów, u których u jednego gatunku występuje równocześnie zapylanie w środowisku powietrznym i wodnym [35]. Callitrichaceae są szeroko rozprzestrzenioną, niemal kosmopolityczną rodziną, z centrum różnorodności w strefie zwrotnikowej i podzwrotnikowej [24]. Jest to monotypowa rodzina z jednym rodzajem – *Callitriche* (rzęśl), w którym wyróżnia się ponad 50 gatunków [35, 43]. Rzęśle są roślinami rocznymi lub wieloletnimi [2, 59]. W rodzaju tym występują gatunki lądowe, amfibiologiczne i wodne. Gatunki lądowe rosną na okresowo zalewanych i błotnistych terenach, które stopniowo wysychają. Te formy mają płozące się pędy, które tworzą kępy o średnicy 2–7 cm. Gatunki amfibiologiczne mogą rosnąć zarówno na łądzie, jak i w wodzie. Jedne ich formy występują na wilgotnych, błotnistych stanowiskach, a inne są całkowicie zanurzone w wodzie lub też ich pędy osiągają powierzchnię wody, na której wykształcają się rozety liściowe. Wśród gatunków typowo wodnych występują tylko rośliny całkowicie zanurzone, które tworzą kępy z rozgałęzionych pędów [41].

Przedstawiciele rodzaju *Callitriche* mają kwiaty jednopłciowe, podobnie jak większość okrytonasiennych z udokumentowaną epi- i hypohydrogamią [11, 28, 40]. Wszystkie gatunki, z wyjątkiem dwupiennej *C. petriei* Mason, są jednopienne, z męskimi i żeńskimi kwiatami występującymi w różnych kombinacjach w kątach liści. Liczba kwiatów każdego typu na pędzie różni się u danego osobnika i pomiędzy osobnikami danego gatunku. Kwiaty rzęśli mają bardzo uproszczoną budowę. Nie posiadają one okwiatu, lecz u niektórych gatunków są otoczone przez delikatne, stosunkowo duże, białawe podkwiatki [36]. Kwiat męski stanowi pojedynczy pręcik, który ma dwa pylniki umieszczone na długiej nitce pręcikowej. Kwiat żeński składa



Ryc. 2. Zredukowane kwiaty żeńskie i męski w jednym węźle łodygowym; Kz – kwiat żeński, Km – kwiat męski. (Mikroskop elektronowy skaningowy, fot. M. Flis).

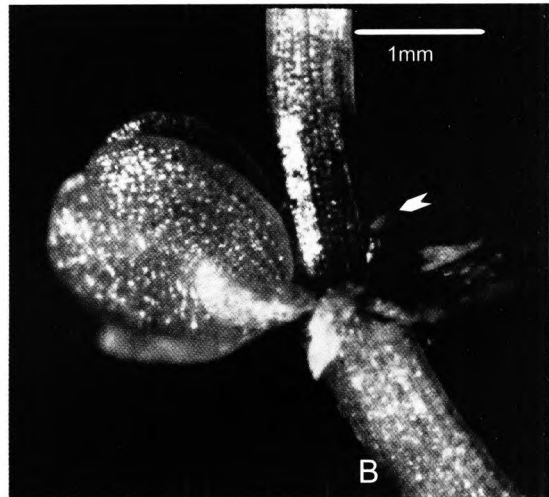
Fig. 2. Underdeveloped pistillate and staminate flowers in the same node of stem; Kz – pistillate flower, Km – staminate flower. (Scanning electron microscope, phot. M. Flis).

się ze słupka powstałego ze zrośnięcia dwóch owocolistików. W czterokomorowej zalążni rozwijają się cztery zalążki, a na jej szczycie wyrastają dwie nitkowate szyjki zakończone wydłużonym znamieniem [13, 23, 30, 33, 37, 50, 56, 59, 60].

U większości gatunków rzęśli rośliny są częściowo protogyniczne (przedslupne); w warunkach

kiedy męskie i żeńskie kwiaty występują w tym samym węźle, żeńskie kwiaty stają się receptywne przed otwieraniem się pylników [41].

Gatunki, u których stwierdzono geitonogamię wewnętrzną wykazują zróżnicowany rozwój kwiatów, ściśle związany z formą życiową danego osobnika. Kwiaty rozwijają się w pełni tylko w rozetach liściowych wykształcających się na powierzchni wody. Pręciki i zalążnie słupków osiągają tu długość od 0,5 do 1,0 mm, liczba ziarn pyłku w pylniku wynosi 1200 – 2900, a szyjki słupków wraz ze znamieniem mają 3 – 4 mm długości. Natomiast formy lądowe i całkowicie zanurzone w wodzie wytwarzają zredukowane kwiaty (Ryc. 2). Pręciki są tu ponad 10 razy mniejsze, a liczba ziaren pyłku w pylniku spada drastycznie, czasem nawet do czterech ziaren na pylnik (Ryc. 3 A). U tych form zalążnie wprawdzie dorastają do tej samej wielkości jak u kwiatów w pełni rozwiniętych, lecz ich szyjki nie osiągają nawet 0,25 mm długości. Zredukowane kwiaty męskie są tak drobne, że można je łatwo przeoczyć i sądzić, iż obserwowane populacje rzęśli są jednopłciowe, żeńskie (Ryc. 3 B). Jeszcze przed odkryciem geitonogamii wewnętrznej, Schotsman [53, 55]



Ryc. 3. *Callitriche* L. A – pręciki: zredukowany i w pełni rozwinięty; B – zredukowany kwiat męski (patrz: biała strzałka) oraz młody owoc. (fot. M. Flis).

Fig. 3. *Callitriche* L. A – underdeveloped and fully developed stamens; B – underdeveloped staminate flower (white arrow) and young fruit. (phot. M. Flis).

Tabela 1. Drogi wzrostu łagiewek pyłkowych u gatunków *Callitriche* z geitonogamią wewnętrzną (wg [37]).Table 1. Various ways of pollen tubes growth in *Callitriche* species with internal geitonogamy (after [37]).

Badane gatunki <i>Callitriche</i> Studied species of <i>Callitriche</i>	Typ kwiatów <i>Type of flowers</i>	Łagiewka pyłkowa wnika do zalążni: <i>Pollen tube entering the ovary:</i>		
		przez szyjkę słupka <i>via the style</i>	przez nasadę zalążni <i>through the base</i>	obydwoma drogami <i>both ways</i>
<i>C. heterophylla</i>	w pełni rozwinięte <i>fully developed</i>	58%	38%	4%
	zredukowane <i>underdeveloped</i>	0%	100%	0%
<i>C. verna</i>	w pełni rozwinięte <i>fully developed</i>	10%	85%	5%
	zredukowane <i>underdeveloped</i>	0%	100%	0%

obserwowała zredukowane pręciki u *C. verna* L. i opisywała je jako pręciki z obumarłymi lub niedorozwiniętymi pylnikami. W owym czasie przypuszczano, że nasiona powstałe u form lądowych i podwodnych *C. verna* powstają na drodze rozmnażania apomiktycznego – aposporii [51, 52, 55].

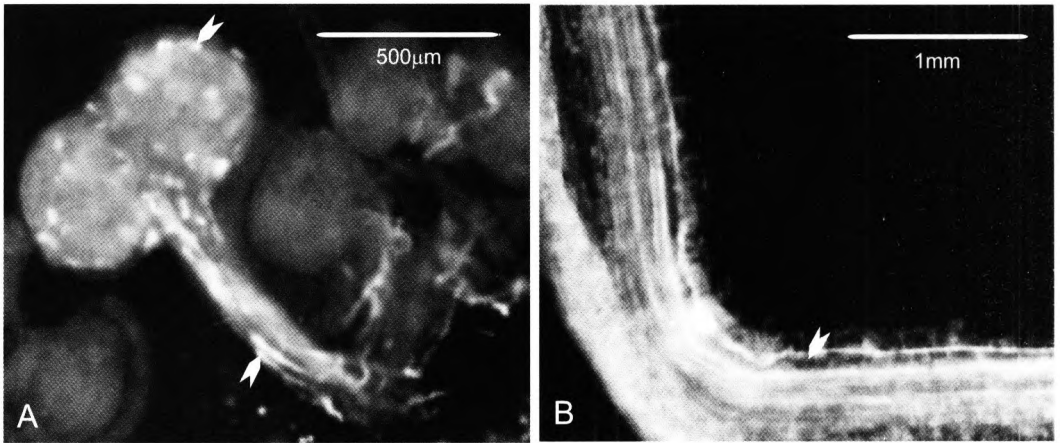
Geitonogamia wewnętrzna występuje przede wszystkim w kwiatach zredukowanych, gdzie stanowi ona 100% efektywnego systemu zapylania. Stwierdzono jednak, że łagiewki pyłkowe kielkujące z ziaren pyłku w zredukowanych pręcikach wnikają również do zalążków kwiatów żeńskich w pełni rozwiniętych. Do wspomnianych kwiatów łagiewki mogą wnikać w następujący sposób: tylko przez szyjkę słupka (z ziarn pyłku kielkujących na znamieniu – geitonogamia zewnętrzna), tylko przez podstawę zalążni (z ziarn pyłku kielkujących w zredukowanych nieotwierających się pylnikach – geitonogamia wewnętrzna), lub też równocześnie przez szyjkę słupka i podstawę zalążni. U *C. verna* kwiaty w pełni rozwinięte są zapładniane w następstwie geitonogamii wewnętrznej aż w 85% (Tab. 1) [37].

W geitonogamii wewnętrznej, która stwierdzona została już u 7 gatunków, co stanowi około 15 % przedstawicieli rodzaju *Callitriche* (*C. heterophylla* Pursh, *C. heteropoda* Engelm., *C. lechleri* (Hegelm.) Fassett, *C. nubigena* Fassett, *C. rimosa* Fassett, *C. trochlearis* Fassett, *C. ver-*

na L.) [42], łagiewki pyłkowe po wykiełkowaniu wnikają do ściany pylnika, ale nie przebijają jej, lecz przerastają w kierunku nitki pręcika, a następnie rosną w tkance somatycznej i wrastają do szypułki kwiatu żeńskiego rosnącego w tym samym kącie liściowym, albo omijając wiązki przewodzące w węzle łodygi wrastają do zalążni kwiatu znajdującego się w przeciwległym kącie liściowym, lub też rosną wzdłuż walca osiowego wewnątrz łodygi, aż dotrą do podstawy zalążni w sąsiednim węzle położonym powyżej lub poniżej (Ryc. 4). W każdym z tych przypadków, po osiągnięciu zalążni, łagiewka pyłkowa wrasta do mikropyle zalążka. Według Philbrick i Anderson [41] wzrost łagiewki pyłkowej przez vegetatywną tkankę rośliny nie jest ściśle ukierunkowany. Łagiewki rosnące równoległe do wiązek przewodzących często rozgałęziają się pomiędzy komórkami mięksiszowymi łodygi.

Ziarna pyłku u wszystkich badanych amfibiologicznych gatunków *Callitriche*, zarówno u roślin z zewnętrzną jak i wewnętrzną geitonogamią, mają dobrze rozwiniętą egzynę [31, 35, 38]. Równoczesną zmianę ilości wykształcanego pyłku i nieotwieranie się pylników w kwiatach rzeźli w przypadku wystąpienia geitonogamii wewnętrznej, można porównać do podobnego zjawiska u roślin kwiatowych wytwarzających kwiaty klejstogamiczne i chasmogamiczne [32].

Anderson [1] opisał podobny do geitonogamii wewnętrznej system zapylania w kwiatach



Ryc. 4. *Callitriche* L. A – kielkujące ziarna pyłku wewnątrz zamkniętego pylnika, łagiewki pyłkowe wewnątrz pylnika i nitki pręcika (patrz: białe strzałki); B – pojedyncza łagiewka pyłkowa rosnąca wewnątrz łodygi wzdłuż ścian komórek aerenchymy. (Mikroskop fluorescencyjny, fot. M. Flis).

Fig. 4. *Callitriche* L. A – germinating pollen grains within closed anther, and pollen tubes within the anther and the stamen filament (white arrows); B – single pollen tube growing along walls of aerenchyme cells inside stem. (Fluorescence microscope, phot. M. Flis).

klejstogamicznych trzech rodzajów z rodziny Malpighiaceae (*Janusia* A. Juss., *Gaudichaudia* H.B. & K. i *Camarea* St. Hil.). W kwiatach tych roślin ziarna pyłku kielkują w zamkniętym pylniku i wiele z łagiewek pyłkowych wrasta do nitki pręcika, przerasta dno kwiatowe i napotyka barierę w postaci komórek o zdrewniałych ścianach [42], nie wyrasta poza obręb kwiatu lecz wnika do słupka od jego podstawy. W odróżnieniu od jednopłciowych kwiatów *Callitriche*, kwiaty *Janusia*, *Gaudichaudia* i *Camarea* są obupłciowe i omówiony powyżej system zapylenia możemy określić jako klejstogamię wewnętrzną, analogicznie do geitonogamii wewnętrznej u *Callitriche*. W obu przypadkach łagiewki pyłkowe rosną przez wegetatywną tkankę rośliny, nie przerastają tkanek okrywających pylnika, a więc nie mają kontaktu ze środowiskiem zewnętrznym i nie wrastają do zalążni od jej podstawy. Natomiast w klejstogamicznych kwiatach *Viola riviniana* Rchb., łagiewki przerastając ścianę pylnika dostają się na znamię słupka [34].

Znaczenie geitonogamii wewnętrznej dla ewolucji *Callitriche* nie zostało jeszcze dokładnie zbadane. Philbrick i Les [44] twierdzą, że geitonogamia wewnętrzna w procesie ewolucji

roślin wodnych powstała jako jeden ze sposobów unikania bezpośredniego kontaktu łagiewki pyłkowej z wodą. Na pewno zwiększa ona efektywność zapylenia, gdyż zarówno podczas hydrogamii, jak i anemogamii następują duże straty pyłku [27]. Nie wiadomo też, czy występowanie geitonogamii wewnętrznej u danego gatunku jest obligatoryjne czy fakultatywne. U rocznych gatunków rzęśli geitonogamia wewnętrzna umożliwia rozmnażanie generatywne, pozwalając na ominięcie potencjalnych trudności związanych z zapyleniem zewnętrznym [41]. Przypuszczano w związku z tym, że gatunki z geitonogamią wewnętrzną mają szerszy zasięg geograficzny niż pozostałe gatunki rzęśli. Jednakże nie zostało to w pełni potwierdzone, gdyż niektóre gatunki z geitonogamią wewnętrzną mają zasięg bardzo ograniczony [42]. Na przykład *C. trochlearis* została znaleziona jedynie na przybrzeżnych stanowiskach w Kalifornii i Oregonie. Podobnie *C. heteropoda* jest znana tylko z kilku stanowisk południowego Peru, zachodniej Boliwii i Argentyny, a *C. nubigena* – z kilku stanowisk w Kolumbii. Z kolei dwa pozostałe południowoamerykańskie gatunki: *C. lechleri* i *C. rimosa* są szeroko rozprzestrzenione; stano-

wiska *C. lechleri* rozciągają się od centralnego Chile i zachodniej Argentyny aż do Urugwaju, a występowanie *C. rimosa* jest udokumentowane we wschodniej Argentynie, Urugwaju i południowej Brazylii [3]. Natomiast *Callitriche heterophylla* jest rozprzestrzeniona w USA i Meksyku. Do najbardziej rozpowszechnionych gatunków rzęśli należy *C. verna*, która występuje powszechnie w Ameryce Północnej, Europie i Azji [61]. Geitonogamia wewnętrzna nie została dotychczas stwierdzona u gatunków, których zasięg występowania ogranicza się do Europy i Azji, jednakże tylko 15 z ok. 25 gatunków tam występujących zostało przebadanych pod względem typu zapylenia [42]. Być może różnicowanie wielkości zasięgów gatunków rzęśli z geitonogamią wewnętrzną związane jest z ich różnym wiekiem filogenetycznym. Gatunki starsze miały już szansę zająć większe zasięgi geograficzne. Natomiast takie gatunki jak *C. trochlearis*, *C. heteropoda* i *C. nubigena* wyróżnicowały się później i nie zdołały się jeszcze rozprzestrzenić. Hipoteza ta wymaga dalszych badań.

Istnieje pewien związek pomiędzy występowaniem geitonogamii wewnętrznej a rozmieszczeniem gatunków na różnej wysokości nad poziomem morza. Populacje rzęśli występujące powyżej 3 000 m n.p.m. stanowią w większości gatunki posiadające zdolność do geitonogamii wewnętrznej. Na przykład *C. verna* w Ameryce Północnej pojawia się na wysokościach wyższych niż pozostałe gatunki tego rodzaju (powyżej 3 500 m n.p.m.). W Ameryce Płd. *C. heteropoda* i *C. nubigena* występują jedynie na dużych wysokościach (powyżej 3000 m n.p.m.). Jednakże *C. heterophylla*, *C. trochlearis* i *C. lechleri*, u których również stwierdzono geitonogamię wewnętrzną, zajmują stanowiska do 3 000 m wysokości n.p.m., a *C. rimosa* nie występuje powyżej 2 000 m n.p.m. Z kolei *C. albomarginata* Fassett oraz *C. quindensis* Fassett, u których nie występuje geitonogamia wewnętrzna, są również gatunkami wysokogórkimi występującymi powyżej 3 000 m n.p.m. (Tab. 2). Gatunki z geitonogamią wewnętrzną wykazują więc tendencję do występowania w wyższych położeniach górskich, lecz ten typ zapylenia nie jest warunkiem koniecznym do kolonizowania wysokogórskich

stanowisk. Badania dotyczące wydajności zapylenia u roślin lądowych ujawniły znaczące ewolucyjne zmiany w systemach zapylenia na stanowiskach wysokogórskich [6]. U rzęśli wydajność zapylenia, która jest przypuszczalnie podwyższana przez geitonogamię wewnętrzną, nie wydaje się być czynnikiem ograniczającym występowanie populacji na dużych wysokościach nad poziomem morza [42].

Wszystkie gatunki z geitonogamią wewnętrzną zasiedlają środowiska wodne i lądowe, lecz istnieją amfibiotyczne gatunki rzęśli nie wykazujące wspomnianego systemu zapylenia, np. *C. marginata* Torrey czy *C. stagnalis* Scop.. Natomiast u żadnych z gatunków typowo lądowych (np. *C. nuttallii* Torrey, *C. terrestris* Raf.), czy typowo wodnych (np. *C. hermaphroditica* L., *C. truncata* Guss.) nie stwierdzono geitonogamii wewnętrznej (Tab. 2) [41].

Dotychczas nie udało się stwierdzić ścisłej korelacji między stopniem ploidalności a występowaniem geitonogamii wewnętrznej. Liczby chromosomów przebadanych gatunków rzęśli wykazują, że północnoamerykańskie gatunki, u których stwierdzono geitonogamię wewnętrzną, są poliploidami o podstawowej liczbie chromosomów $x = 5$: *C. heterophylla* i *C. verna* – $2n = 20$, *C. trochlearis* – $2n = 40$. Jednakże nie u wszystkich poliploidów wykazano istnienie tego systemu zapylenia, np. amfibiotyczna *C. marginata* oraz lądowa *C. nuttallii* to tetraploidy ($2n = 20$), a lądowa *C. antarctica* Engelm. jest oktoploidem ($2n = 40$) i u żadnego z wymienionych gatunków nie stwierdzono geitonogamii wewnętrznej. Południowoamerykańskie gatunki, u których występuje geitonogamia wewnętrzna, nie są przebadane pod względem kariologicznym [42].

Geitonogamia wewnętrzna została stwierdzona u siedmiu z ok. 50 gatunków *Callitriche*. Ten unikalny system powstał tylko w obrębie rodziny Callitrichaceae [37]. Philbrick i Jansen [43] skupiając swoją uwagę na gatunkach północnoamerykańskich, wysunęli pierwszą hipotezę filogenetyczną dotyczącą tej rodziny. Ich analizy ujawniły, że geitonogamia wewnętrzna wyewoluowała tylko jeden raz, a *C. heterophylla*, *C. trochlearis*, *C. verna* stanowią monofilet-

Tabela 2. Geitonogamia wewnętrzna u wybranych gatunków *Callitriche* (wg [42], zmodyfikowane).Table 2. Internal geitonogamy in the selected *Callitriche* species (after [42], modified).

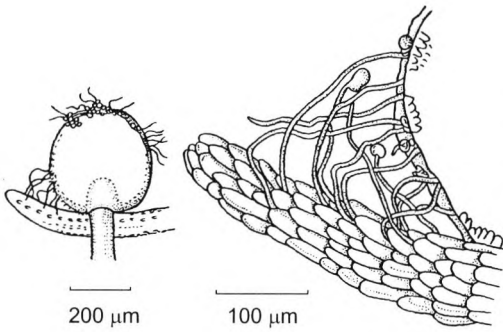
Gatunek <i>Species</i>	Występowanie geitonogamii wewnętrznej <i>Exhibition of internal geitonogamy</i>	Środowisko życia <i>Habitat</i>	Wysokość n.p.m. <i>Altitude</i>
<i>C. albomarginata</i> Fassett	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. antarctica</i> Engelm.	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. deflexa</i> A. Braun	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<3 000 m
<i>C. hermaphroditica</i> L.	–	wodne (<i>aquatic</i>)	<3 000 m
<i>C. heterophylla</i> Pursh	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. heteropoda</i> Engelm.	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	>3 000 m
<i>C. lechleri</i> (Hegelm.) Fassett	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. marginata</i> Torrey	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. nubigena</i> Fassett	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	>3 000 m
<i>C. nuttallii</i> Torrey	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. oblongicarpa</i> Fassett	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<2 000 m
<i>C. occidentalis</i> Hegelm.	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<2 000 m
<i>C. peplodes</i> Nutt.	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. quindensis</i> Fassett	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	>3 000 m
<i>C. rimosa</i> Fassett	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<2 000 m
<i>C. stagnalis</i> Scop.	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. terrestris</i> Raf.	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. trochlearis</i> Fassett	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. truncata</i> Guss.	–	wodne (<i>aquatic</i>)	<2 000 m
<i>C. turfosa</i> Bert.	–	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. verna</i> L.	+	amfibiocyficzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m i powyżej (<i>and over</i>)

czną grupę. Biorąc pod uwagę te badania, Philbrick i Bernardello [42] wysuwają daleko idący wniosek, że wrastanie łagiewki pyłkowej przez tkanki wegetatywne rośliny z jednego kwiatu do drugiego (co jest podstawą zjawiska geitonogamii wewnętrznej) jest cechą synapomorficzną, która łączy wszystkie północno- i południowoamerykańskie gatunki posiadające tą cechę w jedną monofiletyczną grupę. Jednakże ewolucyjne znaczenie geitonogamii wewnętrznej wymaga dalszych badań.

Obok typowej dla rzęśli geitonogamii u większości gatunków występuje możliwość zapyleńia krzyżowego – ksenogamii [32, 38, 44, 57], mamy wtedy do czynienia z geitonogamią fakultatywną. Do zapyleńia krzyżowego może dojść u gatunków, u których ziarna pyłku wysypują się z pylników i pod wpływem siły ciężkości lub przy udziale wiatru (anemogamia), wody (epihydrogamia), czy też owadów (entomogamia) przenoszone są na znamiona słupków [2, 9, 10, 15]. Ziarna pyłku kiełkują następnie na zna-

Tabela 3. Typy zapylenia u różnych form życiowych *Callitriche*.Table 3. Pollination types in different life forms of *Callitriche*.

Zapylenie <i>Pollination</i>	Przeniesienie pyłku na znamię słupka <i>Pollen grains transfer on the stigma</i>	Forma życiowa osobnika <i>Plant life forms</i>	Badane gatunki <i>Callitriche</i> <i>Studied Callitriche species</i>
brak bezpośredniego kontaktu znamienia słupka z pylnikiem <i>lack of direct contact of stigma and anther</i>	pod wpływem siły ciężkości lub wiatru (anemogamia) <i>due to gravitation and wind (anemogamy)</i>	formy lądowe <i>terrestrial forms</i>	gatunki lądowe (<i>terrestrial species</i>): <i>C. nuttallii</i> Torrey, <i>C. peplodes</i> Nutt., <i>C. terrestris</i> Raf.
	pod wpływem siły grawitacji, wiatru (anemogamia) lub na powierzchni wody (epihydrogamia) <i>due to gravitation and wind (anemogamy) or on the water surface (epihydrogamia)</i>	formy wodne z pływającymi rozetami liściowymi <i>aquatic forms with floating rosettes of leaves</i>	gatunki amfibiocytyczne (<i>amphibious species</i>): <i>C. cribose</i> Schotsm., <i>C. marginata</i> Torrey, <i>C. stagnalis</i> Scop., <i>C. platycarpa</i> Kütz., <i>C. cophocarpa</i> Sendtn., <i>C. heterophylla</i> Pursh, <i>C. trochlearis</i> L., <i>C. verna</i> L.
	pod wodą (hypohydrogamia) <i>under the water surface (hypohydrogamia)</i>	formy całkowicie zanurzone <i>submersed forms</i>	gatunki wodne (<i>aquatic species</i>): prawdopodobnie <i>C. hermaphroditica</i> L.
	pod wodą, w obrębie komory utworzonej przez młode liście (hypohydrogamia) <i>under the water surface, inside the young leaves chamber (hypohydrogamia)</i>		gatunki wodne (<i>aquatic species</i>): <i>C. lusitanica</i> Schotsm.
bezpośredni kontakt znamienia słupka z otwartym pylnikiem <i>direct contact of stigma and open anther</i>	nitki pręcików wyginają się, a częściowo otwarte pylniki dotykają znamion słupków, łagiewki pyłkowe wrastają do znamion słupków <i>stamen filaments bend, and partially open anthers touch stigmas, pollen tubes grow into stigmas</i>	formy lądowe <i>terrestrial forms</i>	gatunki lądowe (<i>terrestrial species</i>): <i>C. nuttallii</i> Torrey, <i>C. peplodes</i> Nutt., <i>C. terrestris</i> Raf. gatunki amfibiocytyczne <i>C. regis-jubæ</i> Schotsm.
		formy całkowicie zanurzone <i>submersed forms</i>	gatunki amfibiocytyczne (<i>amphibious species</i>): <i>C. regis-jubæ</i> Schotsm., <i>C. brutia</i> Pet., <i>C. hamulata</i> Kütz. ex Koch
	szyjki słupków wyginają się i dotykają częściowo otwartych pylników, a łagiewki pyłkowe wrastają do znamion słupków <i>carpel styles bend, and tough partially open anthers, and pollen tubes grow into stigmas</i>	formy lądowe <i>terrestrial forms</i>	gatunki lądowe (<i>terrestrial species</i>): <i>C. deflexa</i> A. Br., <i>C. peplodes</i> Nutt., <i>C. sonderi</i> Hegelm., <i>C. terrestris</i> Raf. emend. Torre
		formy wodne z pływającymi rozetami liściowymi <i>aquatic forms with floating rosettes of leaves</i>	gatunki amfibiocytyczne (<i>amphibious species</i>): <i>C. regis-jubæ</i> Schotsm. gatunki wodne (<i>aquatic species</i>): <i>C. hermaphroditica</i> L., <i>C. lusitanica</i> Schotsm., <i>C. lenisulca</i> Clav.
geitonogamia wewnętrzna <i>internal geitonogamy</i>	łagiewki pyłkowe rosną w tkankach vegetatywnych osobnika i docierają do zalążni od jej podstawy <i>pollen tubes grow inside the vegetative tissues of plant and achieve ovary from the base</i>	formy całkowicie zanurzone <i>submersed forms</i>	gatunki wodne (<i>aquatic species</i>): <i>C. lusitanica</i> Schotsm., <i>C. lenisulca</i> Clav.
		formy lądowe i wodne <i>terrestrial and aquatic forms</i>	gatunki amfibiocytyczne (<i>amphibious species</i>): <i>C. heterophylla</i> Pursh, <i>C. heteropoda</i> Engelm., <i>C. lechleri</i> (Hegelm.) Fassett, <i>C. nubigena</i> Fassett, <i>C. rimosa</i> Fassett, <i>C. trochlearis</i> Fassett, <i>C. verna</i> L.



Ryc. 5. *Callitriche* L. Zapylenie typu kontaktowego: łagiewki pyłkowe tworzą tzw. „połączenia szczoteczkowe” pomiędzy znamieniem słupka a otwartym pylnikiem (wg [57]).

Fig. 5. *Callitriche* L. Pollination with contact: pollen tubes form a „brush” between stigma and open anther (after [57]).

mionach słupków, a łagiewki pyłkowe przez szyjkę słupka wrastają do zalążni. Występowanie typowej hypohydrogamii nie zostało w tym rodzaju w pełni udokumentowane, jednak analizy z użyciem RAPD (random amplified polymorphic DNA) wskazują, że u podwodnej *C. hermaphroditica* zachodzi zapylenie krzyżowe [38], a występująca redukcja egzyny ziarna pyłku u tego gatunku jest cechą charakterystyczną dla roślin z hypohydrogamią [45]. Zapylenie u gatunków *Callitriche*, które nie wymaga bezpośredniego kontaktu znamienia słupka z otwartym pylnikiem, Schotsman [57] określa jako typ bezkontaktowy (ang.: non-contacters). U niektórych gatunków rzęśli (zarówno wodnych jak i lądowych) zapylenie następuje poprzez bezpośrednie zetknięcie się znamienia słupka z częściowo otwartym pylnikiem [54, 57, 58]. Ten typ zapylenia Schotsman [57] określa jako typ kontaktowy (ang.: contacters). W tym przypadku ziarna pyłku kiełkują we wnętrzu pylnika, tuż po jego otwarciu. W zależności od gatunku rzęśli, albo pręcik wygina się w kierunku słupka, albo szyjka słupka wygina się w kierunku pręcika (Tab. 3). W obu przypadkach dochodzi do zetknięcia się znamienia słupka z częściowo otwartym pylnikiem. Ziarna pyłku nie są przenoszone na znamię słupka, lecz łagiewki pyłkowe tworząc tzw. „połączenia szczoteczkowe”

(ang. brush; Ryc. 5) [57] wrastają do znamienia, które zetknęło się z pylnikiem. Następnie przez szyjkę słupka wnikają do zalążni i do zalążków. Przy tym sposobie zapylenia oraz przy geitonogamii wewnętrznej mówimy o geitonogamii obligatoryjnej, gdyż w obu tych przypadkach istnieje bardzo małe prawdopodobieństwo zapylenia krzyżowego.

Schotsman [57] opisuje jeszcze jeden sposób zapylenia, który również można określić jako geitonogamię obligatoryjną. Występuje on u *C. lusitanica* Schotsm. i prawdopodobnie u *C. hermaphroditica*. W kwiatkach podwodnych u *C. lusitanica* pyłek uwalniany z pylników utrzymuje się w postaci zawiesiny w wodzie w komorze utworzonej przez młode liście szczytowej partii łodygi (z 7–8 węzłów). Zapylenie typu hypohydrogamii następuje tutaj tylko pomiędzy kwiatami danego pędu. Ten specyficzny typ zapylenia Schotsman [57] opisuje jako „klejstogamię drugorzędową” (ang.: second-order cleistogamy). Utworzenie tego terminu wydaje się być dyskusyjne.

Charakterystyczną cechą rodzaju *Callitriche* jest występowanie różnych typów zapylenia w obrębie gatunku (Tab. 3). Jest to przystosowanie do różnych środowisk życia, które równocześnie umożliwia zapylenie krzyżowe nawet u roślin z geitonogamię wewnętrzną, co zapobiega powstaniu linii wsobnych.

LITERATURA

- [1] ANDERSON W. R. 1980. Cryptic self-fertilization in the Malpighiaceae. *Science* **207**: 892–893.
- [2] ARBER A. 1963. Water plants. London, University Press, s. 146–208.
- [3] BACIGALUPO N. M. 1979. El genero *Callitriche* eu la flora argentina. *Darwiniana* **22**: 377–396.
- [4] BARRETT S. C.H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science* **3**: 335–341.
- [5] BARRETT S. C.H., HARDER L. D. 1996. Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution* **11**(2): 73–79.
- [6] BERRY P. B., CALVO R. N. 1989. Wind pollination self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **76**(11): 1602–1614.
- [7] CAMPBELL D. R. 2000. Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 227–232.

- [8] CHARNOV E. L. 1982. The Theory of Sex Allocation. Princetown New Jersey, Princetown University Press.
- [9] COOK C. D. K. 1988. Wind pollination in aquatic angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **75**: 768–777.
- [10] COOK C. D. K. 1990. Aquatic Plant Book. The Hague, The Netherlands, SPB Academic Publishing, s. 60–61.
- [11] COX P. A. 1988. Hydrophilous pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **19**: 261–280.
- [12] CRESSWELL J. E. 1999. Stabilizing selection and the structural variability of flowers within species. *Ann. Bot. (London)* **81**: 463–473.
- [13] CRONQUIST A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York, Columbia Univ. Press, s. 124–934.
- [14] DARWIN K. 1959. Skutki krzyżowania i samozapłodnienia w świecie roślin. wyd. 2, Warszawa, PWRiL.
- [15] DAUMANN E. 1963. Zur Frage nach dem Ursprung der Hydrogamie. Zugleich ein Beitrag zur Blütenökologie von *Potamogeton*. *Preslia* **35**: 23–30.
- [16] DE JONG T. J. 2000. From pollen dynamics to adaptive dynamics. *Plant Species Biology*, **15**: 31–41.
- [17] DE JONG T. J., KLINKHAMER P. G. L., RADEMAKER M. C. J. 1999. How geitonogamous selfing affects sex allocation in hermaphrodite plants. *Journal of Evolutionary Biology* **12**: 166–176.
- [18] DE JONG T. J., WASER N. M., KLINKHAMER P. G. L. 1993. Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution* **8**(9): 321–326.
- [19] ECKERT C. G. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology* **81**(2): 532–542.
- [20] GEBER M. A., DAWSON T. E., DELPH L. F. 1999. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag, s. 1–305.
- [21] HARDER L. D., BARRETT C. S. 1995. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature* **373**(6514): 512–515.
- [22] HARDER L. D., BARRETT S. C. H., COLE W. W. 2000. The mating consequences of sexual segregation within inflorescences of flowering plants. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **267**: 315–320.
- [23] HEGELMAIER F. 1864. Monographie der Gattung *Callitriche*. Stuttgart, Verlag von Ebert und Seubert.
- [24] JAGGI M., COOK C. D. K. 1998. Reproductive biology of *Callitriche phocarpa* Sendner (Callitrichaceae). *Candollea* **53**: 101–115.
- [25] JOHNSON S. D., NILSSON L. A. 1999. Pollen carryover, geitonogamy, and the evolution of deceptive pollination systems in orchids. *Ecology* **80**(8): 2607–2619.
- [26] JUENGER T., BERGELSON J. 2000. Does early season browsing influence the effect of self-pollination in scarlet glia? *Ecology* **81**(1): 41–48.
- [27] LES D. H. 1988. Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilous angiosperms. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **75**: 819–835.
- [28] LES D. H., CLELAND M. A., WAYCOTT M. 1997. Phylogenetic Studies in Alismatidae, II: Evolution of Marine Angiosperms (Seagrasses) and Hydrophily. *Systematic Botany* **22**(3): 443–463.
- [29] MAHY G., JACQUEMART A.-L. 1997. Mating system of *Calluna vulgaris*: self-sterility and outcrossing estimations. *Can. J. Bot.* **76**: 37–42.
- [30] MARTINSSON K. 1991. *Callitriche* in Sweden: case studies of reproductive biology and intraspecific variation in a semiaquatic plant genus. Faculty of Science, *Acta Univ. Ups.*, *Comprehensive Summaries of Uppsala* **327**: 1–24.
- [31] MARTINSSON K. 1993. The pollen of Swedish *Callitriche* (Callitrichaceae) – trends towards submergence. *Grana* **32**: 198–209.
- [32] MARTINSSON K. 1996. Growth forms and reproductive characters in six species of *Callitriche* (Callitrichaceae). *Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups.* **31**(3): 123–131.
- [33] MASON R. 1959. *Callitriche* in New Zealand and Australia. *Austral. J. Bot.* **7**(3): 295–327.
- [34] MCLEAN R. C., IVIMEY-COOK W. R. 1968. Textbook of Theoretical Botany. wyd. 4, Bristol, Western Printing Services Ltd.
- [35] OSBORN J. M., PHILBRICK C. T. 1994. Comparative pollen structure and pollination biology in the Callitrichaceae. *Acta Bot. Gallica* **141**: 257–266.
- [36] PAWŁOWSKI B. 1956. Flora Tatr. Rośliny naczyniowe. PWN, s. 1–62.
- [37] PHILBRICK C. T. 1984. Pollen tube growth within vegetative tissues of *Callitriche* (Callitrichaceae). *American Journal of Botany* **71**(6): 882–886.
- [38] PHILBRICK C. T. 1993. Underwater crosspollination in *Callitriche hermaphroditica* (Callitrichaceae): evidence from random amplified polymorphic DNA markers. *American Journal of Botany* **80**(4): 391–394.
- [39] PHILBRICK C. T., AAKJAR R. A. Jr., STUCKEY R. L. 1998. Invasion and spread of *Callitriche stagnalis* (Callitrichaceae) in North America. *Rhodora* **100**(901): 25–38.
- [40] PHILBRICK C. T., ANDERSON G. J. 1987. Implications of pollen/ovule ratios and pollen size for the reproductive biology of *Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms. *Systematic Botany* **12**: 98–105.
- [41] PHILBRICK C. T., ANDERSON G. J. 1992. Pollination biology in the Callitrichaceae. *Systematic Botany* **17**: 282–292.
- [42] PHILBRICK C. T., BERNARDELLO L. M. 1992. Taxonomic and geographic distribution of internal geitonogamy in New World *Callitriche* (Callitrichaceae). *American Journal of Botany* **79**(8): 887–890.
- [43] PHILBRICK C. T., JANSEN R. K. 1991. Phylogenetic Studies of North American *Callitriche* (Callitrichaceae) Using Chloroplast DNA Restriction Fragment Analysis. *Systematic Botany* **16**(3): 478–491.
- [44] PHILBRICK C. T., LES D. H. 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. *BioScience* **46**(11): 813–826.
- [45] PHILBRICK C. T., OSBORN J. M. 1994. Exine reduction in underwater flowering *Callitriche* (Callitrichaceae): Implications for the evolution of hypohydrophily. *Rhodora* **96**(888): 370–381.
- [46] RADEMAKER M. C. J., DE JONG T. J. 1998. Effects of flower number on estimated pollen transfer in natural populations of three hermaphroditic species: an experiment with fluorescent dye. *Journal of Evolutionary Biology* **11**: 623–641.

- [47] RADEMAKER M. C. J., DE JONG T. J., VAN DER MEIJDEN E. 1999. Selfing rates in natural populations of *Echium vulgare*: a combined empirical and model approach. *Functional Ecology* **13**: 828–837.
- [48] RIEGER R., MICHAELIS A., GREEN M. M. 1976. Glossary of Genetics and Cytogenetics Classical and Molecular, G. Fischer Verl, Jena.
- [49] ROBERTSON A. W. 1992. The relationship between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Myosotis colensoi* (Kirk) Macbride (Boraginaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* **46**: 333–349.
- [50] ROBYNS A. 1958. Anonymous Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi, Spermatophytes. Callitrichaceae. Bruxelles, Mars, 70, s. 349–351.
- [51] SCHOTSMAN H. D. 1954. A taxonomic spectrum of the section *Eu-Callitriche* in Netherlands. *Acta Bot. Neerl.* **3**: 313–385.
- [52] SCHOTSMAN H. D. 1958. Beitrag zur Kenntnis der *Callitriche* – Arten in Bayern. *Berichten der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* **32**: 128–140.
- [53] SCHOTSMAN H. D. 1967. Flora de France. Les Callitriches. Espèces de France et taxa nouveaux d'Europe. Paris, Editions Paul Lechevalier, s. 1–152.
- [54] SCHOTSMAN H. D. 1973. Note sur *Callitriche regis-jubae* nov. spec. espèce nouvelle du bassin méditerranéen occidental. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. Alger.* **64**: 3–4.
- [55] SCHOTSMAN H. D. 1976. Flora Iranica. Paris, Lfg. Cont.118, Callitrichaceae., s. 1–6.
- [56] SCHOTSMAN H. D. 1977. Callitriches de la Region Mediterraneene. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci. Biarritz* **11**: 241–312.
- [57] SCHOTSMAN H. D., 1982. Biologie Florale des *Callitriche*: etude sur quelques especes d'Espagne Meridionale. *Adansonia* **3–4**: 111–160.
- [58] SCHOTSMAN H. D., ANDREAS Ch.H. 1974. *Callitriche leniscula* Clav., espèce méconnue. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci. Biarritz* **10**(2): 285–316.
- [59] SCULTHORPE C. D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. London: Edward Arnold Publishers.
- [60] SZAFER W., PAWLOWSKI B. 1959. Flora polska. Rośliny naczyniowe Polski i Ziemi Ościennych. T. VIII, Warszawa, PWN, s. 269–278.
- [61] TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGESS N. A., et al. (red.) 1972. *Flora Europaea*. London, Cambridge University Press, s. 123–126.