

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* (Hegel.) 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

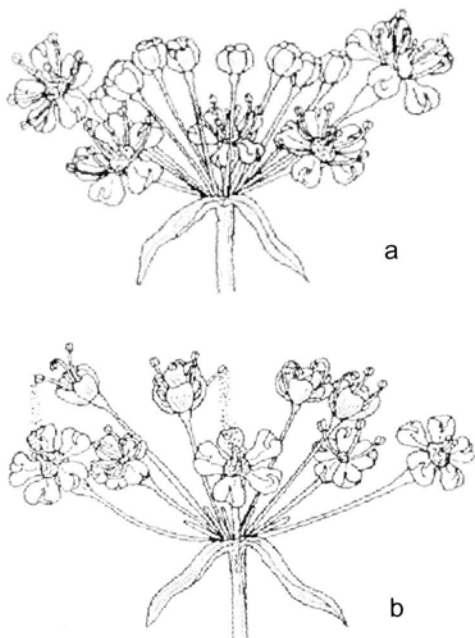
Mgr Małgorzata Flis, dr hab. Andrzej Jankun, Zakład Cytologii i Embriologii Roślin, Instytut Botaniki, Uniwersytet Jagielloński, ul. Grodzka 52, 31 – 044 Kraków, e-mail: flisma@grodzki.phils.uj.edu.pl

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 wnikięcie 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 receptywnie

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 polinii 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 zapylania, 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].

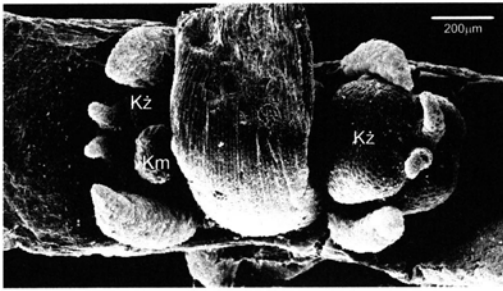
U niektórych roślin geitonogamia stanowi jednakże podstawowy system zapylenia, np. u gatunków z rodzaju *Callitriche* L. [39]. W rodzaju tym w procesie ewolucji powstał unikalny wśród Angiospermae system zapylenia – geitonogamia wewnętrzna, po raz pierwszy opisana w roku 1984 przez Philbricka [37].

Przedstawiciele rodzaju *Callitriche* charakteryzują się uproszczoną budową kwiatów męskich i żeńskich. Pyłek kiełkuje 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 załączni w jej części nasadowej. Trudno przecenić znaczenie odkrycia geitonogamii wewnętrznej, ponieważ ekologia zapylenia jest oddzielną gałęzią nauki już od ponad 200 lat i nikt nie przypuszczał, że uda się odkryć całkowicie nowy sposób wniknięcia łagiewki pyłkowej do załączni.

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 zapylenia, ale również dlatego, że jest jednym z nielicznych rodzajów, u których u jednego gatunku występuje równocześnie zapylenie w środowisku powietrznym i wodnym [35]. *Callitricheaceae* 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, amfibiotyczne 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 amfibiotyczne mogą rosnąć zarówno na lądzie, 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 hypohydrogamia [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).

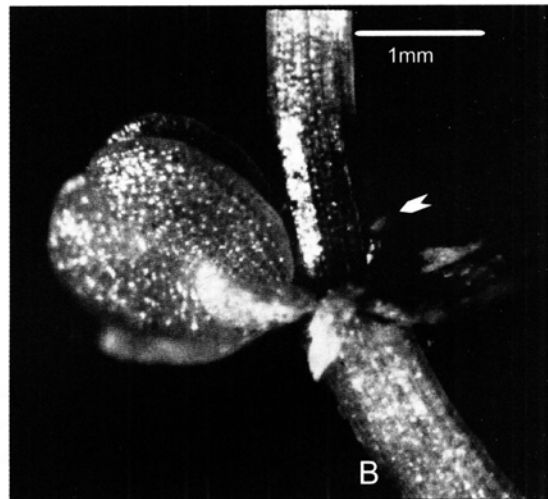
Fig. 2. Underdeveloped pistillate and staminate flowers in the same node of stem; Kz – pistillate flower, Km – staminate flower. (Scanning electron microscope, phot. M. Flis).

się ze słupka powstałego ze zrośnięcia dwóch owocolistków. 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 (przedślupne); w warunkach

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

obserwowała zredukowane pręciki u *C. verna* L. i opisywała je jako pręciki z obumarzonymi 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].

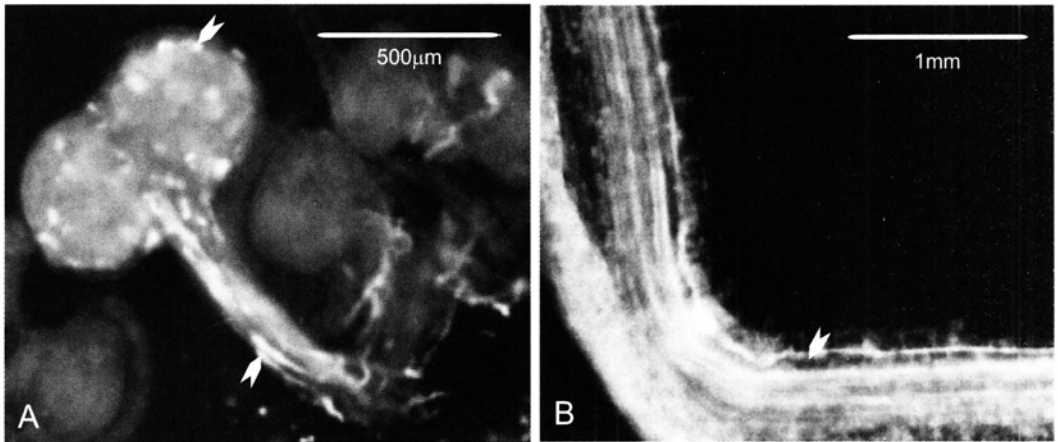
Geitonogamia wewnętrzna występuje przede wszystkim w kwiatkach zredukowanych, gdzie stanowi ona 100% efektywnego systemu zapylenia. Stwierdzono jednak, że łagiewki pyłkowe kielkujące z ziaren pyłku w zredukowanych pręcikach wnikają również do zalążków kwiatów żeńskich w pełni rozwiniętych. Do wspomnianych 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 wykielkowaniu 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 węźle 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 węźle 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 równolegle do wiązek przewodzących często rozgałęziają się pomiędzy komórkami miękiszowymi łodygi.

Ziarna pyłku u wszystkich badanych amfibiicznych 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 kwiatkach rzęśli 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 kwiatkach



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 zróżnicowanie 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 wysokogórkich

stanowisk. Badania dotyczące wydajności zapylenia u roślin lądowych ujawniły znaczące ewolucyjne zmiany w systemach zapylenia na stanowiskach wysokogórkich [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 amfibiocytyczne 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. amfibiocytna *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 karyologicznym [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).

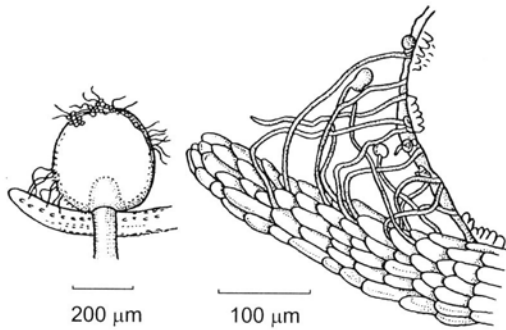
Gatunek <i>Species</i>	Występowanie geitonogamii wewnętrznej <i>Exhibition of internal geitonogamy</i>	Środowisko życia <i>Habitat</i>	Wysokość n.p.m. <i>Altitude</i>
<i>C. albomarginata</i> Fassett	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. antarctica</i> Engelm.	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<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	+	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. heteropoda</i> Engelm.	+	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	>3 000 m
<i>C. lechleri</i> (Hegelm.) Fassett	+	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. marginata</i> Torrey	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. nubigena</i> Fassett	+	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	>3 000 m
<i>C. nutallii</i> Torrey	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. oblongicarpa</i> Fassett	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<2 000 m
<i>C. occidentalis</i> Hegelm.	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<2 000 m
<i>C. peploides</i> Nutt.	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. quindensis</i> Fassett	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	>3 000 m
<i>C. rimosa</i> Fassett	+	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<2 000 m
<i>C. stagnalis</i> Scop.	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. terrestris</i> Raf.	–	lądowe (<i>terrestrial</i>)	<2 000 m
<i>C. trochlearis</i> Fassett	+	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. truncata</i> Guss.	–	wodne (<i>aquatic</i>)	<2 000 m
<i>C. turfosa</i> Bert.	–	amfibiocyfzne (<i>amphibious</i>)	<3 000 m
<i>C. verna</i> L.	+	amfibiocyfzne (<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 południowo-amerykańskie gatunki posiadające tę cechę w jedną monofiletyczną grupę. Jednakże ewolucyjne znaczenie geitonogamii wewnętrznej wymaga dalszych badań.

Obok typowej dla rzęśli geitonogamii w większości gatunków występuje możliwość zapyle-
nia krzyżowego – ksenogamii [32, 38, 44, 57], mamy wtedy do czynienia z geitonogamią fakultatywną. Do zapylenia 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 kielkują następnie na zna-

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

Zapylenie Pollination	Przeniesienie pyłku na znamię słupka Pollen grains transfer on the stigma	Forma życiowa osobnika Plant life forms	Badane gatunki <i>Callitriche</i> Studied <i>Callitriche</i> species
brak bezpośredniego kontaktu znamienia słupka z pylnikiem lack of direct contact of stigma and anther	pod wpływem siły ciężkości lub wiatru (anemogamia) due to gravitation and wind (anemogamy)	formy lądowe terrestrial forms	gatunki lądowe (terrestrial species): <i>C. nuttallii</i> Torrey, <i>C. peploides</i> Nutt., <i>C. terrestris</i> Raf.
	pod wpływem siły grawitacji, wiatru (anemogamia) lub na powierzchni wody (epihydrogamia) due to gravitation and wind (anemogamy) or on the water surface (epihydrogamia)	formy wodne z pływającymi rozetami liściowymi aquatic forms with floating rosettes of leaves	gatunki amfibiocytyczne (amphibious species): <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) under the water surface (hypohydrogamia)		gatunki wodne (aquatic species): prawdopodobnie <i>C. hermaphroditica</i> L.
	pod wodą, w obrębie komory utworzonej przez młode liście (hypohydrogamia) under the water surface, inside the young leaves chamber (hypohydrogamia)	formy całkowicie zanurzone submersed forms	gatunki wodne (aquatic species): <i>C. lusitanica</i> Schotsm.
bezpośredni kontakt znamienia słupka z otwartym pylnikiem direct contact of stigma and open anther	nitki pręcików wyginają się, a częściowo otwarte pylniki dotykają znamion słupków, łagiewki pyłkowe wrastają do znamion słupków stamen filaments bend, and partially open anthers touch stigmas, pollen tubes grow into stigmas	formy lądowe terrestrial forms	gatunki lądowe (terrestrial species): <i>C. nuttallii</i> Torrey, <i>C. peploides</i> Nutt., <i>C. terrestris</i> Raf. gatunki amfibiocytyczne <i>C. regis-jubae</i> Schotsm.
		formy całkowicie zanurzone submersed forms	gatunki amfibiocytyczne (amphibious species): <i>C. regis-jubae</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 carpel styles bend, and touch partially open anthers, and pollen tubes grow into stigmas	formy lądowe terrestrial forms	gatunki lądowe (terrestrial species): <i>C. deflexa</i> A. Br., <i>C. peploides</i> Nutt., <i>C. sonderi</i> Hegelm., <i>C. terrestris</i> Raf. emend. Torre
		formy wodne z pływającymi rozetami liściowymi aquatic forms with floating rosettes of leaves	gatunki amfibiocytyczne (amphibious species): <i>C. regis-jubae</i> Schotsm. gatunki wodne (aquatic species): <i>C. hermaphroditica</i> L., <i>C. lusitanica</i> Schotsm., <i>C. lenisulca</i> Clav.
formy całkowicie zanurzone submersed forms	gatunki wodne (aquatic species): <i>C. lusitanica</i> Schotsm., <i>C. lenisulca</i> Clav.		
geitonogamia wewnętrzna internal geitonogamy	łagiewki pyłkowe rosną w tkankach vegetatywnych osobnika i docierają do zalążni od jej podstawy pollen tubes grow inside the vegetative tissues of plant and achieve ovary from the base	formy lądowe i wodne terrestrial and aquatic forms	gatunki amfibiocytyczne (amphibious species): <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: lagiewki 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 lagiewki 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 hypohydrogamia [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 kielkują 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 znamie słupka, lecz lagiewki 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 kwiatach 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 geitonogamią 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. Princeton New Jersey, Princeton University Press.
- [9] COOK C. D. K. 1986. 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 cophocarpa* 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 gilia? *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., WAYCOIT 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., BERARDELLO 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] ROBYS 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-ju-bae* 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] SZAFAER W., PAWŁOWSKI 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 Europeae. London, Cambridge University Press, s. 123–126.