

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Morfologická a karyologická variabilita *Saxifraga rosacea* v České republice

Bakalářská práce

Terezie Hahnová

Studijní program: Biologie, studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: **Mgr. David Horák**

Konzultant práce: **RNDr. Michal Hroneš Ph.D.**

Olomouc 2023

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny literární zdroje.

V Olomouci 3. 8. 2023

Podpis:

Poděkování

Na úvod bych ráda poděkovala mému vedoucímu a dovolím si říci už i kamarádovi Davidu Horákovi, který mi neskutečně pomohl jak se sběrem, zpracováním dat, tak konzultací samotné práce. Vděčím mu také za velké množství nových zkušeností, poznatků a rovněž za objevování krás české přírody při sbírání vzorků. Následně bych ráda velmi poděkovala svému konzultantovi Michalu Hronešovi, který mi byl oporou při boji s cytometrem a předal mi mnoho informací a poznatků k mé práci. Dále bych ráda poděkovala mému příteli, který měl se mnou trpělivost a byl mi nápomocen při sběru vzorků, zejména v místech, kde se mi nepodařilo dostat s mou výškou. 😊 Na závěr si dovolím poděkovat celé mojí rodině, za neskutečnou podporu po celou dobu mého bakalářského studia.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Terezie Hahnová

Název práce: Morfologická a karyologická variabilita *Saxifraga rosacea* v České republice

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra botaniky PřF UP, Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc

Vedoucí práce: Mgr. David Horák

Rok obhajoby práce: 2023

Abstrakt:

Práce se zabývá dvěma poddruhy *Saxifraga rosacea* vyskytujícími se na území České republiky, *S. rosacea* subsp. *sponhemica* a *S. rosacea* subsp. *steinmannii*, přičemž druhý z nich je endemitem ČR. Na vzorcích získaných ze studovaných lokalit byla provedena analýza metodou průtokové cytometrie a morfometrická analýza. Na základě analýzy metodou průtokové cytometrie byly definovány dvě skupiny podle rozdílné velikosti genomu; s menší velikostí genomu (3,06–3,64 pg) a s větší velikostí genomu (4,13–4,57 pg). K druhé skupině náleží pouze populace v okolí Semil, řazené k subsp. *steinmannii*, zbylé populace náleží ke skupině s menší velikostí genomu bez ohledu na udávaný poddruh. Morfometrická analýza potvrdila důležitost znaků na listech na úkor jejich odění. Provedené mnohorozměrné analýzy poukazují na morfologickou separaci rostlin s větší velikostí genomu a zároveň indikují morfologickou přechodnost zbylých rostlin řazených subsp. *steinmannii* k subsp. *sponhemica*. Zjištěnou nápadnou heterogenitu v populacích endemického poddruhu lze považovat za první impuls k důkladnějšímu taxonomickému studiu *S. rosacea* agg. na území střední Evropy.

Klíčová slova: Saxifragaceae, morfometrická analýza, průtoková cytometrie, polyploidie, velikost genomu

Počet stran: 63

Počet příloh: 2

Jazyk: český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname: Terezie Hahnová

Title: Morfology and caryology variability of *Saxifraga rosacea* in the Czech republic

Type of thesis: bachelor

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University, Šlechtitelů 11, 783 71 Olomouc

Supervisor: Mgr. David Horák

The year of presentation: 2023

Abstract:

This thesis is focused on two subspecies of *Saxifraga rosacea* occurring in the Czech Republic, *S. rosacea* subsp. *sponhemica* and *S. rosacea* subsp. *steinmannii*, the second is endemic to the Czech Republic. Flow cytometry and morphometric analysis were performed on the samples obtained from the studied locations. Based on flow-cytometric analysis, two groups according different genome sizes were defined; with a smaller genome size (3,06–3,64 pg) and with a larger genome size (4,13–4,57 pg). The second group includes only populations around Semily town, classified as subsp. *steinmannii*, the rest of the populations belongs to the group with a smaller genome size, regardless of the reported subspecies. Morphometric analysis confirmed the importance of characters on the leaves at the expense of their hairiness. The performed multivariate analyses imply the morphological separation of plants with a larger genome size and at the same time indicate that the remaining plants classified as subsp. *steinmannii* as the morphological transition to subsp. *sponhemica*. The observed heterogeneity in the populations of the endemic subspecies can be considered as the first impulse for a more thorough taxonomic study of *S. rosacea* agg. in the area of Central Europe.

Keywords: Saxifragaceae, morphometric analysis, flow cytometry, polyploidy, genome size

Number of pages: 63

Number of appendices: 2

Language: Czech

Obsah

1. ÚVOD.....	1
2. CÍLE PRÁCE.....	2
3. OBECNÁ ČÁST.....	3
3.1 Čeleď Saxifragaceae	3
3.1.1 Vznik a rozšíření	3
3.2 Rod <i>Saxifraga</i> L.	4
3.2.1 Systém	4
3.2.2 Původ jména.....	6
3.2.3 Rozšíření	6
3.2.4 Rozmnožování	7
3.2.5 Ekologie	7
3.2.6 Polyploidizace	7
3.2.7 Karyologie	8
3.2.8 Hybridizace	8
3.3 Sekce <i>Saxifraga</i>	9
3.3.1 Charakteristika a rozšíření	9
3.4 <i>Saxifraga rosacea</i> Moench, Methodus (Moench) 106 (1794).	10
3.4.1 Popis druhu	10
3.4.2 Specifické znaky	10
3.4.3 Morfologie	10
3.4.4 Ekologie	11
3.5 <i>Saxifraga rosacea</i> subsp. <i>steinmannii</i> (Tausch) Holub, Preslia 51(3): 282 (1979).. 13	
3.5.1 Historie a etymologie	13
3.5.2 Morfologie a cytologie	13
3.5.3 Ekologie	14
3.5.4 Ohrožení	14
3.6 <i>Saxifraga rosacea</i> subsp. <i>sponhemica</i> (C.C.Gmel.) D.A.Webb, Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 68: 210 (1963).	14
3.6.1 Popis poddruhu	14
3.6.2 Morfologie a cytologie	15
3.6.3 Ekologie	15
3.6.4 Ohrožení	16

3.6.5 Populační genetika	16
4. METODIKA	17
4.1 Sběr rostlinného materiálu	17
4.2 Analýza metodou průtokové cytometrie (FCM)	18
4.3 Morfometrická analýza	19
4.4 Statistické zpracování	19
5. VÝSLEDKY	21
5.1 Průtoková cytometrie	21
5.2 Morfometrická analýza	23
5.2.1. Měření kvantitativních znaků	23
5.2.2 Morfometrická analýza kvalitativních dat	31
5.3 Mnohorozměrné analýzy	35
5.3.1 Analýza hlavních komponent (PCA)	35
5.3.2 Analýza hlavních koordinát (PcoA).....	36
5.3.3 Kanonická diskriminační analýza (CDA).....	37
6. DISKUZE	41
7. ZÁVĚR	44
8. POUŽITÁ LITERATURA	45
9. PŘÍLOHY	53
Příloha č. 1: Seznam navštívených lokalit s vybranými informacemi z průtokové cytometrie	53
Příloha č. 2: Seznam všech měřených kvantitativních znaků s vybranými výsledky .	55

1. ÚVOD

Rod *Saxifraga* L. je největším rodem v čeledi Saxifragaceae Juss. a zahrnuje asi 400–500 druhů. Jedná se o velmi mnohotvárný rod rozdělený na 13 sekcí, řádů a podsekcí (Tkach et al. 2015). Rostliny tohoto rodu jsou většinou vytrvalé, vzácně jednoleté byliny (McGregor 2008). Mohou se vyskytovat na sutích, skalách, kamenitých podkladech, pastvinách, tundře i okrajích lesů (Soltis et al. 1996). Rod *Saxifraga* je obecně známý častým výskytem dysploidie, aneuploidie, obsahu nadpočetného množství chromozomů a nemálo se u něj vyskytují i velké rozdíly mezi velikostmi nebo počtem chromozomů u blízce příbuzných druhů (de Xaxars et al. 2015, Mannocci et al. 2016, Ebersbach et al. 2017, Ebersbach et al. 2018).

Tato bakalářská práce je zaměřena na problematiku dvou poddruhů *Saxifraga rosacea* Moench: *S. rosacea* subsp. *stenmannii* (Tausch) Holub a *S. rosacea* subsp. *sponhemica* (C. C. Gmel) D. A. Webb. *S. rosacea* subsp. *steinmannii* je endemitem České republiky a *S. rosacea* subsp. *sponhemica* roste ostrůvkovitě v oblastech střední, západní a severní Evropy. Jedná se o skalní a suťové vytrvalé byliny, s bílými korunními lístky a dělenými přízemními listy. Mezi populacemi často bývá nízký nebo žádný genový tok, což způsobuje značnou celkovou (mezipopulační) variabilitu těchto poddruhů (Wallisch et al. 2015) a jsou často s obtížemi odlišitelné. Vzhledem k výše uvedeným komplikacím se autorům, kteří se taxonomii *S. rosacea* zabývali v minulosti, nepodařilo tuto problematiku jednoznačně vyřešit (Drábková 2000, Decanter et al. 2020, Hrouda 2021). Proto byl hlavním cílem práce ověřit používané rozlišovací znaky mezi poddruhy a zjistit tak vztah těchto dvou taxonů.

2. CÍLE PRÁCE

Tato bakalářská práce se zabývá morfologickou a karyologickou variabilitou různých populací dvou poddruhů *Saxifraga rosacea*, vyskytujících se na území ČR. Kromě literární rešerše vztahující se k problematice studovaného druhu si klade tyto základní cíle:

1. Pomocí analýzy metodou průtokové cytometrie (FCM) zmapovat variabilitu relativní velikosti genomu v populacích druhů na území ČR
2. Pokusit se o zhodnocení morfologické variability obou poddruhů, rostoucích na území ČR s ohledem na jejich taxonomický význam pomocí statistických metod

3. OBECNÁ ČÁST

3.1 Čeleď Saxifragaceae

3.1.1 Vznik a rozšíření

Čeleď Saxifragaceae (lomikamenovité) patří mezi cévnaté rostliny do kládu eudicots sensu APG IV (Angiosperm Phylogeny Group 2016), do řádu Saxifragales Brecht & Presl (lomikamenotvaré). V této čeledi se nachází 29 rodů (McGregor 2008). Čeleď obsahuje bylinné jednoleté nebo vytrvalé druhy. Převážně se zástupci této čeledi vyskytují v oblastech mírného a subarktického pásu. Tato čeleď je rozdělena na 2 hlavní linie, saxifragoidy a heucheroidy. Dle Deng et al. (2015) vznikla čeleď Saxifragaceae v oblastech východní Asie nebo v západní části Severní Ameriky. Jejich největší diverzifikace nastala pravděpodobně před 38,37 miliony lety ve středním eocénu. Diverzifikace linií saxifragoidů a heucheroidů probíhala před 30,04 – 30,85 miliony lety (Deng et al. 2015). V období eocénu až pozdního miocénu bylo možné migrovat přes Beringovo moře, toto místo se nazývá jako “Bering Land Bridge” a spojovalo východní Asii a západ Severní Ameriky (Hopkins 1967; Tiffney & Manchester 2001). Spojení poskytlo rostlinám možnost šíření mezi těmito kontinenty (Tiffney & Manchester 2001). V období eocénu proběhlo výrazné oteplení, což nejspíše způsobilo, že se časně diverzifikující horské chladnomilné druhy čeledi Saxifragaceae vyskytovaly ve vyšších nadmořských výškách (Deng et al. 2015). Současné rozšíření v jižních oblastech bylo velmi pravděpodobně způsobeno ochlazením v období středního miocénu. V tomto období také nastal největší rozmach heucheroidních rodů (Zachos et al. 2001, Deng et al. 2015). Po oddělení Beringova pevninského mostu docházelo hlavně u linie heucheroidů k minimální migraci (Deng et al. 2015). V pozdním miocénu začaly upadat lesní porosty a v období pleiocénu se značně ochlazovalo. Dlouhodobě nízká teplota způsobila zalednění. V tomto období vznikala také některá velká pohoří, zejména Himaláje a Alpy. Časně diverzifikovaným lomikamenům tak vznikaly dvě možnosti osídlování po období zalednění: horská pásma a severní tundry (Webb & Gornall 1989). V období pleistocénu, konkrétně v glaciálech a interglaciálech docházelo k různým zmenšováním či rozšiřováním areálů různých druhů (Hewitt 1996). Ve střední Evropě, se v obdobích glaciálů vyskytovala chladnomilná vegetace převážně blízce podobná tundře a stepi, která byla dobře přizpůsobena k tehdejšímu chladnému podnebí. Po ukončení doby ledové se tento typ vegetace postupně přesunul do chladnějších oblastí, které byly původně zaledněné nebo bez vegetace (Walter 1970, ‘t Mannetje 2007). Jedním ze stanovišť, které bylo minimálně změněno od období glaciálu jsou skály, které nebyly nijak ovlivněny přesouváním tundrových lesů a později ani utlačovány lidskou činností v období holocénu (Tang et al. 2010). U reliktních populací, které byly velmi dlouhou dobu izolovány, se očekává nízká genetická variabilita. Ne všechny studie však tento jev potvrdily (Lutz et al. 2000, Reisch et al. 2003). Celkově je genetická variabilita velmi důležitá pro ochranu druhů, protože při snížení genetické variability se snižuje i jejich fitness (Ellstrand & Elam 1993, Keller & Waller 2002).

3.2 Rod *Saxifraga* L.

3.2.1 Systém

Rod *Saxifraga* je největším rodem v čeledi Saxifragaceae. Rostliny tohoto rodu jsou většinou jednoleté nebo vytrvalé byliny. Jedná se o rostliny menšího vzrůstu, často s přízemními listy a většina druhů má sukulentní vzhled (McGregor 2008). Rod *Saxifraga* je pro botaniky atraktivní svou rozmanitostí a mnoho jeho zástupců je také hojně pěstováno v zahradách. Rod *Saxifraga* blízký dnešnímu pojetí uvedl již Linné (1737). Později Haworth (1803) jej rozdělil na šest sekcí a vytvořil tak základ pro vnitrodruhovou klasifikaci (Webb & Gornall 1989). V roce 1810 se podrobně tomuto rodu věnoval hrabě Kašpar Maria Šternberk, který zpracoval monografii rodu. Toto rozsáhlé dílo se jmenovalo *Revisio Saxifragarum iconibus illustrata* a jednotlivé druhy jsou v něm sdružené do tří sekcí. V této publikaci se také nacházejí originální černobílé kresby dokladované herbářovými položkami uloženými v Národním muzeu v Praze (PR). K tomuto dílu později dodal dva rozsáhlé dodatky *Supplementum I.* a *Supplementum II.* Hrabě měl také velkou sbírku živých lomikamenů, která se ale nedochovala (Sternberk 1810, Skočdopolová 1992, Mašek 2008). V roce 1822 zrevidoval systém Don a o rok později Tausch (Webb & Gornall 1989).

Jako další se tomuto rodu věnovali Engler a Irmscher (1916, 1919), kteří rozdělili rod na 16 sekcí a dále na podseky a grexy. Novější klasifikaci se 13 sekcemi, podsekcemi a sériemi publikoval Gornall (1989). Následně se systémem zabýval Zhmylev (2004), který vytvořil systém o čtyřech podrodech, a dále sekcích a podsekcích. V roce 2015 rodu věnovala pozornost skupina německých vědců a na základě molekulárních metod systém upravili na 13 sekcí a subseky (Tkach et al. 2015). Rod *Micranthes* Haw. popsán Haworthem (1812) byl v minulosti považován za infragenetický taxon rodu *Saxifraga*. Zejména molekulární studie však ukázaly jeho vzdálenou příbuznost s rodem *Saxifraga* (náleží do heucheroidního kládu čeledi Saxifragaceae; Soltis et al. 1996, Tkach et al. 2015). Rod *Micranthes* se odlišuje od *Saxifraga* přítomností podélných žebírek na osemení a na rozdíl od rodu *Saxifraga*, kde mají vajíčka většinou dva integumenty, mají vajíčka druhů rodu *Micranthes* pouze jeden integument (Kaplan 1981).

Tabulka č. 1: Shrnutí sekcí rodu *Saxifraga* L. (McGregor 2008, DeChaine 2014, Tkach et al. 2015)

Sekce	Diagnostické znaky sekce a rozšíření	Příklad druhu
<i>Irregulares</i> Haw.	zygomorfí květy, rozšíření v Asii	<i>Saxifraga stolonifera</i> Meerb.
<i>Saxifragella</i> (Engl.) Gornall & Zhou-Xin Zhang	absence chlupů a 5 tyčinek místo 8–10, rozšíření Ohňová země	<i>Saxifraga bicuspidata</i> Hook. f.

<i>Pseudocymbalaria</i> Zhmylev	stonky bezlisté nebo s listy podobajícím se listenům, rozšíření na východě Ruska	<i>Saxifraga sieversiana</i> Sternb.
<i>Bronchiales</i> DeChaine	vytrvalé, s bílými nebo světle žlutými květy s červenými nebo žlutými tečkami, listy v kompaktní přízemní růžici, rozšíření od severní Ameriky po Asii	<i>Saxifraga bronchialis</i> L.
<i>Ciliatae</i> Haw.	vytrvalé, listy jednoduché nebo zubaté na okraji, květy žluté s tečkami, rozšíření v Severní Americe, Číně a Himalájích	<i>Saxifraga hirculus</i> L.
<i>Cymbalaria</i> Griseb.	dvouleté nebo letničky, dlanité listy, květy bílé nebo žluté, rozšíření v Evropě a Africe	<i>Saxifraga cymbalaria</i> L.
<i>Cotylea</i> Tausch	listy ledvinovité s dlouhými řapíky, podzemní oddenky, bílé květy s tečkováním, rozšíření v jižní Evropě	<i>Saxifraga rotundifolia</i> L.
<i>Gymnopera</i> D. Don	vytrvalé, kožovité růžice, tvoří rohože, květenství lata, květy bílé až růžové se skvrnami, rozšíření v Evropě	<i>Saxifraga hirsuta</i> L.
<i>Mesogyne</i> Sternb.	vytrvalé, listy dlouze řapíkaté, dlanité, s laločnatou nebo zubatou čepelí, květy jednotlivé, bílé nebo růžové, himalájské a arkticko-alpínské oblasti	<i>Saxifraga sibirica</i> L.
<i>Trachyphyllum</i> (Gaudin) W. D. J. Koch	vytrvalé druhy, listy drobné, kopinaté nebo čárkovité, květy bílé nebo krémové barvy s barevnými tečkami, rozšíření v arktické a subarktické oblasti	<i>Saxifraga aspera</i> L.

<i>Ligulatae</i> Haw.	vytrvalé, mají hydatody vylučující vápno, květenství lata, květy bílé, krémové, růžové i červené, rozšíření převážně v Evropě	<i>Saxifraga cotyledon</i> L.
<i>Porphyron</i> Tausch	vytrvalé, mají hydatody vylučující vápno, květy v květenství nebo jednotlivě, tvoří drobné polštáře tuhých růžic, rozšíření Evropa, Asie, Kavkaz nebo Írán	<i>Saxifraga oppositifolia</i> L.
<i>Saxifraga</i>	vytrvalé, jednoleté i dvouleté druhy, tvoří trsy nebo polštáře, listy hluboce dělené, květy bílé, žluté i červené, převážně evropské	<i>Saxifraga granulata</i> L.

3.2.2 Původ jména

Jméno *Saxifraga* poprvé použil řecký lékař Dioscorides, 1 st. n. l. (Webb & Gornall 1989). Jak už vědecké, tak české jméno napovídá, rostliny z rodu lomikámen rostou nejčastěji na sutích, skalách a kamenech. Jméno ale nezískaly podle biotopu výskytu. Původně byly totiž považovány za léčivé byliny, které měly údajně pozitivně působit proti kamenům v močových cestách (McGregor 2008). Pro léčivé účinky se používala zejména nat'. Dodnes se však např. lomikámen zrnatý používá na ledvinové a močové kameny, otoky, pro podporu jater a sleziny, proti vypadávání vlasů nebo na odhlnění plic. Mezi důležité látky obsažené v nati patří hořčiny, trísloviny, pryskyřice, a glykosid bergenin (Arndt 2014, Mlčoch 2021).

3.2.3 Rozšíření

Druhy tohoto rodu se typicky vyskytují v arktických a alpínských oblastech severní polokoule (Stebbins 1984). Areál rodu zahrnuje celou Eurasii a severní Ameriku s těžištěm výskytu v horách a chladnějších oblastech. V jižní Americe se rozprostírá přes Andy až do Tierry del Fuego. Na severu zasahuje až na pobřeží Grónska. Na jihu jsou zástupci rodu rozšíření až do Etiopie a severního Thajska (Webb & Gornall 1989). Do rodu patří velké množství druhů, které jsou schopny přežít extrémní podmínky vysokých nadmořských výšek (Tkach 2015). Dvě hlavní radiace (rozdílení druhů) se udály cca před 5 miliony let u sekce *Porphyron* a *Ciliatae*, díky odlišným geografickým a biotickým podmínkám (Ebersbach et al. 2017, Ebersbach et al. 2018).

3.2.4 Rozmnožování

Rostliny mohou být jednodomé i dvoudomé (McGregor 2008). Jsou převážně autochorní (Hrouda 2021). Lomikameny se mohou rozmnožovat pohlavně i nepohlavně. Mají velké množství různých způsobů nepohlavního rozmnožování. Mezi nejčastější způsob nepohlavního rozmnožování patří náhodné zakořenění, při kterém se zvětšují polštářovité porosty, nebo zakořenění postranních růžic. Podobně jako jahodníky se lomikameny mohou rozmnožovat pomocí stolonů. Tento způsob je známý například u sekce *Ciliatae*. Dalšími způsoby nepohlavního rozmnožování je tvorba gem, které vznikají na listových čepelích nebo tvoří pacibulky. Pacibulky mohou být dvou typů. První vznikají těsně nad povrchem země nebo pod ní a nacházejí se v paždí bazálních listů. Druhý způsob je tvorba tzv. vzdušných pacibulek, které vyrůstají z paždí listů rostoucích na stoncích. Pacibulky vznikají u druhů nacházejících se například v sekci *Heterisia*. Mezi nejnověji pozorované nepohlavní rozmnožování patří odlamování špiček u výhonků, např. při silném dešti (McGregor 2008).

3.2.5 Ekologie

Z hlediska ekologie a morfologie je rod *Saxifraga* velmi variabilní. Obsahuje druhy kalcifilní i acidofilní a často se výrazně odlišují i ve stavbě těla. Některé druhy tvoří pouze jednu lodyhu s listy a jiné se nachází v kompaktních kobercových útvech (Soltis et. al 1996). Mezi společné znaky druhů patří dva plodolisty, pět kališních a pět korunních lístků a deset tyčinek ve dvou kruzích (Soltis et. al 1996). Výjimkou jsou některé druhy z Himalájí, které mají čtyři okvětní i kališní lístky a mají osm tyčinek. Většina druhů je vytrvalých a stálezelených. Tvar listů je silně ovlivňován působením prostředí. Druhy rostoucí na chráněných stanovištích mají listy větší a více laločnaté, zatímco druhy rostoucí na exponovaných stanovištích mají listy menší a méně dělené až celistvé. Barva květů je velmi variabilní, nejčastější jsou různé odstíny bílé, růžové a žluté. Hydatomy se u většiny druhů nacházejí na horní straně listu a jsou buď v rovině s listem nebo ponořené. Ty ponořené slouží kromě odpaření vody i k vyloučení přebytečného vápníku (Webb & Gornall 1989).

3.2.6 Polyploidizace

Častou vlastností lomikamenů a také jednou z možností, jak hybridy dokáží překonat sterilitu, je polyploidie. Polyploidie je stav, kdy organismy obsahují více než 2 sady chromozomů. Polyploidie je u rostlin velmi rozšířená, všechny semenné rostliny procházely několika fázemi polyploidizace (Jiao et al. 2011). Polyploidizace probíhá jako duplikace chromozomů nebo znásobení celého genomu v rámci druhu, což se nazývá jako autopolyploidie. Další možností je křížení mezi různými druhy a následné zduplikování genomu. Tomuto jevu se říká allopolyploidie. Při allopolyploidii dochází k hybridní speciaci, jelikož při zpětnému křížení s rodiči dochází ke vzniku sterilních potomků (Linder & Rieseberg 2004, Čertner et al. 2020). Allopolyploidie zajišťuje schopnost rozmnožování díky obsahu kompatibilních chromozomů původem od rodičů, což umožňuje párování homologních chromozomů při meióze (Stebbins 1958). Polyploidizace má pozitivní vliv na variabilitu rostlin a oddělením

linií vznikají nové druhy (Snustad & Simmons 2009, Glennon et al. 2014). Vlivem polyploidizace často vznikají jedinci, kteří jsou odolnější k extrémním podmínkám a mohou růst v jiných biotopech. (Weiss-Schneeweiss et al. 2013). Je známo, že polyploidi mohou být více konkurenčně schopní a hrozí u nich až invazivita, ale oproti tomu zpětné křížení polyploidů může vést k dalšímu násobení počtu chromozomových sad, což pro rostlinu představuje riziko zpomaleného růstu, kvůli velkým metabolickým nákladům (Otto 2007, Neiman et al. 2013). Polyploidi se v rámci populace mohou vyskytovat společně, ale také je známá prostorová segregace (Kolář et al. 2015). Společný výskyt může znamenat podobné nebo stejné nároky na biotopy a segregované rozmístění naznačuje izolaci a odlišné nároky na stanoviště (Muñoz-Pajares et al. 2018). U čeledi Saxifragaceae dochází k násobné přesné nebo nepřesné úrovni polyploidizace (Soltis et al. 2007). Mezi druhy vzniklé allopolyploidní specií patří *S. osloensis* Knaben a autopolyploidní specií vznikla např. *S. cernua* L. Autopolyploidizace je také zodpovědná za vznik druhů a populací s jinou ploidní úrovní. Tento jev nastává u rodu *Saxifraga* nejčastěji v sekci *Ciliatae*, *Saxifraga* nebo *Mesogyne*. Většinou tyto populace nejsou fenotypově odlišné, ale může se vyskytnout rozdíl mezi ekologickými nebo morfologickými vlastnostmi. Příkladem těchto rozdílů může být druh *S. oppositifolia* L., u kterého se vyskytují tetraploidní jedinci, kteří se vyznačují užší ekologickou nikou a větším růstem (Eidesen et al. 2013).

3.2.7 Karyologie

U rodu *Saxifraga* se počet chromozomů pohybuje od $2n = 10$ do $2n = 198$ nebo více (Shumny et al. 1969). Původní předek byl údajně diploidní s $2n=16$ chromozomů. Celkově je základní číslo a nejčastější počet chromozomových párů 8, 10, 13 a 14. Vyšší chromozomová čísla vznikla pravděpodobně aneuploidním nárůstem z 8 nebo aneuploidním poklesem z 16 párů chromozomů (Webb & Gornall 1989). Aneuploidie je typ chromozomové mutace, kdy v organismu došlo k nadbytku nebo naopak ke ztrátě chromozomů. U rostlin může mít za následek sníženou schopnost rozmnožování, nižší odolnost nebo se tento jev nijak neprojevuje (Hruban & Majzlík 2010). Dalším častým jevem je dysploidie, která se projevuje například u sekce *Saxifraga*. Jedná se o fúzi chromozomů, kdy dochází k zafixovanému poklesu v počtu chromozomů, přičemž množství DNA v buňce zůstává stejné. Tento jev je velmi málo prozkoumaný a obtížně pozorovatelný, protože při pozorování chromozomů nejsou fúzované chromozomy viditelné. Dysploidie může vést až k reprodukční izolaci mezi postpolyploidními potomky a může tak přispět ke specií (Mandáková & Lysák 2018).

3.2.8 Hybridizace

Hybridní speciace, která zahrnuje polyploidizaci je u tohoto rodu zcela běžná. Nejméně 11 recentních druhů rodu *Saxifraga* vzniklo díky historické hybridizaci (Soltis & Soltis 2009). U většiny druhů tohoto rodu byli zjištěni kříženci jen s jedním příbuzným, ale existují i extrémní druhy, které se kříží s 6–10 příbuznými druhy (př.: *S. geranioides* L. a *S. exarata* Vill.). Většina z hybridních druhů má velmi omezený areál. Mezi evolučně nejmladší místa hybridizace rodu *Saxifraga* patří Britské ostrovy, Španělsko, Kavkaz a Balkánský poloostrov.

Několik případů bylo zaznamenáno i v Německu, Maroku, Skandinávii, Turecku, Karpatech. Na Uralu, Sibíři a v Asii je hybridizace velmi vzácná. K hybridizaci dochází zejména mezi druhy, které se od sebe odlišily v posledních několika milionech let (Abbott et al. 2013). Bylo ale prokázáno, že ke křížení docházelo i mezi vzdálenějšími druhy různých sekcí nebo mezi druhy, které se odlišily ve velmi rozdílném čase např.: i přes 20 mil. let, jako jsou třeba rodiče hybridního druhu *S. wahlenbergii* Ball (Tkach et al. 2019). Naopak některé druhy, byť byly odlišeny před několika miliony let, se křížit nedokážou, jako to je u druhů *S. aspera* L. a *S. bryoides* L., které se od sebe odlišují 2–5 miliony lety (Webb & Gornall 1989, DeChaine 2013). Vzniklí hybridi musí překonat k úspěšnému přežití sterilitu a zpětné křížení s rodiči (Linder & Rieseberg 2004). Sterilita je jedním z hlavních reprodukčně – izolačních mechanismů, které jsou důležité k potlačení vzniku hybridů. Může být důsledkem genového nebo chromozomálního původu (Stebbins 1958, Yakimovski & Rieseberg 2014). Pokud jsou hybridi úspěšní v rozmnožování, je důležitý vznik bariéry proti rozmnožování s rodičovskými jedinci k udržení nezávislosti těchto linií (Smadja & Butlin 2011). Sekce *Saxifraga* u rodu *Saxifraga* patří mezi nejlépe prozkoumané v oblasti hybridizace a cytologie díky velkému množství hybridizujících druhů, ale také kvůli jejich rozšíření v evropských pohořích. Většina hybridizujících druhů z této sekce podléhá postzygotickým izolačním bariérám (zejména nízké plodnosti v F1 generaci), a proto jsou nejčastější krátkodobé hybridní populace (Tkach et al. 2015). Ne vždy jsou však tyto bariéry úspěšné, čímž může vzniknout hybridní roj. Slabé izolační bariéry mezi druhy nejspíše způsobily recentní variabilitu v této sekci (Vargas & Feliner 1995, Mas de Xaxars et al. 2015). Hybridizace může na jedné straně způsobit zpomalení nebo zastavení toku genů, čímž negativně ovlivní již probíhající speciace (Ebersbach et al. 2020). V opačném případě ale může speciace urychlit přenosem vhodných a příznivých alel (Seehausen 2004, Abbott et al. 2013). Na narušených stanovištích nebo stanovištích, ve kterých došlo k prudkým změnám prostředí, jsou hybridizace a křížení mnohem častější (Ebersbach et al. 2020)

3.3 Sekce *Saxifraga*

3.3.1 Charakteristika a rozšíření

Druh *Saxifraga rosacea*, na který je zaměřena tato práce náleží, do sekce *Saxifraga*. Tato sekce je založena na druhu *S. granulata* L. a obsahuje čtyři podsekce: *Tridactylites*, *Androsaceae*, *Arachnoideae* a *Saxifraga* (Tkach et al. 2015). Podsekce *Tridactylites* byla v systému Englera a Irmschera zařazena jako sekce. Tato podsekce je tvořena jen jedním druhem, *S. tridactylites* L., který je jedno až dvouletý, a proto je oproti ostatním druhům zcela odlišný. Sekce *Saxifraga* je monofyletická a zahrnuje cca 70–85 druhů. Jedná se o velmi variabilní sekci, ve které se nachází vytrvalé, ale i jednoleté a dvouleté druhy. Mezi charakteristické znaky patří absence hydátod vylučujících vápno a nejčastěji bílé zbarvení okvětních lístků (Tkach et al. 2015). Dalším znakem jsou hluboce dělené listy a pylová zrna, která mají zrnitý povrch (Webb & Gornall 1989). Tvoří trsy nebo polštáře, vzácněji jednotlivé růžice (McGregor M. 2008). Tato sekce je nejvíce rozšířena v Evropě, kde se nachází až $\frac{3}{4}$ druhů. Dále je rozšířena v severní Africe, Asii a v severní i jižní Americe (Webb & Gornall 1989, Tkach et al. 2015). U sekce

Saxifraga je hybridizace mezi blízkými i vzdáleně příbuznými druhy velmi častá (Tkach et al. 2015).

3.4 *Saxifraga rosacea* Moench, Methodus (Moench) 106 (1794).

3.4.1 Popis druhu

Tento druh nebyl rozpoznán až do roku 1789, kdy jej uvedl Roth (1800) ve svém druhém díle *Florae germanicae* jako *Saxifraga petraea*. Přestože uvádí výskyt v pohoří Harz, jeho popis odpovídá právě *S. petraea* L. z jižních Alp. Výrazně odlišné rostliny z Harzu pak Ehrhart (1790) nazval jako *S. decipiens* Ehr. Jelikož ale nepodal popis tohoto druhu, je jméno považované za nomen nudum. Popis spojený s druhovým jménem podal až Moench (1794). Epitet „rosacea“ (růžovitý, podobný květům růže) se nevztahuje na květy, ale na listové růžice, z kterých vyrůstají na jaře nové listy (Webb & Gornall 1989).



Obrázek č. 1: Nákres *Saxifraga rosacea*

3.4.2 Specifické znaky

Saxifraga rosacea se od ostatních evropských druhů odlišuje několika znaky. Jedná se o spodní semeník (některé druhy tohoto rodu mají svrchní nebo polospodní semeník; Hrouda & Šourková 1992), listy alespoň s lehkým oděním zejména na řapíku, ploché úkrojky (které nejsou brázděné), okvětní lístky jsou bílé a jsou delší než 6 mm. Nemají pacibulky a mají letní (spící) pupeny na listových výhoncích. Celkově se jedná o velmi proměnlivý a variabilní druh, což je spojeno s problémem, že většina popsanych vnitrodruhových taxonů není uznávána. Například Engler a Irmischer (1916) popsali 10 variet a velkou řadu forem a podforem tohoto druhu (Webb & Gornall 1989).

3.4.3 Morfologie

Jedná se o vytrvalou trsnatou bylinu nízkého vzrůstu, která je poměrně kompaktní a tvoří kobercovité porosty (Webb & Gornall 1989, Hrouda & Šourková 1992, Cibulka 2014, Hrouda 2021). Listy jsou uspořádány do růžice, která tvoří 1–2 mm široké, plazivé oddenky hnědočervené barvy, které jsou zakryté odumřelými listy (Hrouda & Šourková 1992, Cibulka 2014). U tohoto druhu jsou jednotlivé růžice semelparní, ale genety (klonální kolonie) jsou iteroparní. Je schopen se šířit semeny i vegetativně růžicemi (Hemp 1996). Genety mohou přežít i po několik desetiletí (Walish et al. 2015). Z listové růžice vystupují výběžky, které jsou stopkatě žláznaté, dlouze chlupaté, poměrně krátké a mají nahloučené listy (Cibulka 2014). Výběžky se na koncích mohou vzpřímovat. Listy v růžici jsou slabě dužnaté a mohou být lysé i chlupaté, dlouhé 7–25 mm a široké 5–12 mm. Listy jsou u báze klínovitě zúžené

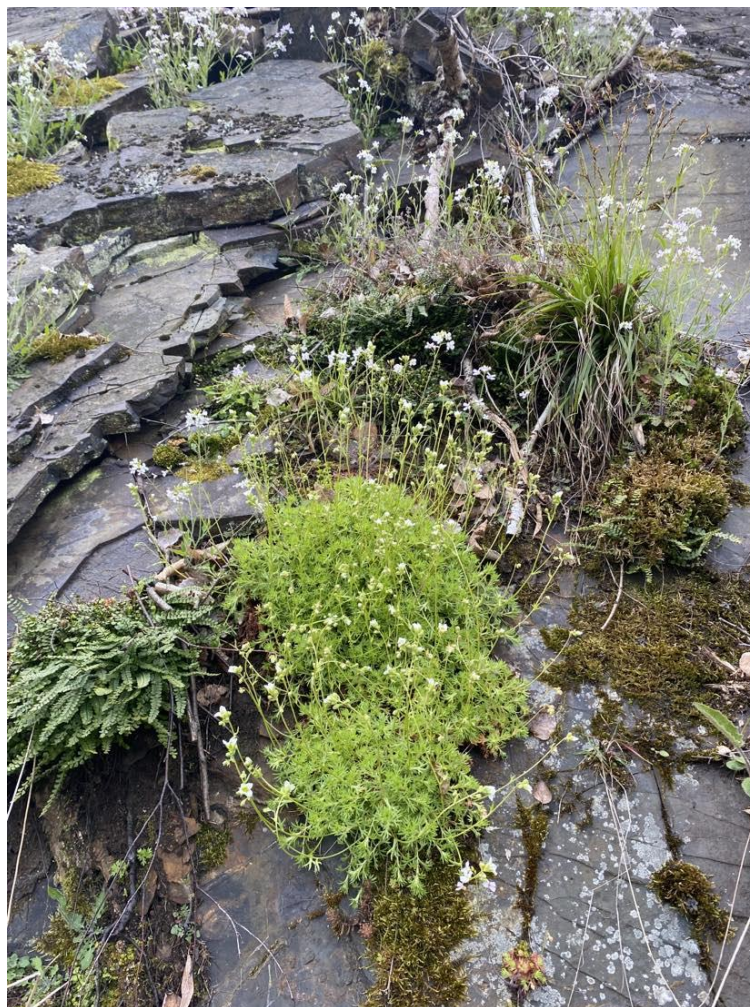
(Hrouda & Šourková 1992). Chlupy jsou dlouhé a alespoň na okrajích jsou listy stopkatě žláznaté (Hrouda & Šourková 1992). Listy mají kopistovitý tvar a horní oblast je 3–7klanná až 3–7dílná, jsou vstřícné (Hrouda & Šourková 1992, Hrouda 2021). Může se tvořit 3–7 úkrojků, širokých 0,5–4 mm (Hrouda & Šourková 1992, Cibulka 2014). Úkrojky jsou 2–4krát delší než široké a mohou vystupovat v chrupavčité osinky (Hrouda & Šourková 1992). Osinky jsou stejně dlouhé a široké. Z listové růžice vyrůstá přímá nebo vystoupavá nevětvená lodyha. Lodyha je plná, většinou 6–30 cm vysoká a žláznatě chlupatá, velmi málo olistěná a listy postupně přecházejí v listeny (Hrouda & Šourková 1992, Hrouda 2021). Lodyžní listy jsou cca 6–15 mm dlouhé a 3–8 mm široké a mají 3–5 úkrojků nebo jsou jen 3–dílné. Listy na nejhornější části lodyhy jsou celistvé a mají úzce kopinatý tvar čepele. Jsou dlouhé 6–15 mm a široké 3–10 mm. Květenstvím je vrcholičnatá lata se 2–10–ti květy. Poupata jsou přímá (Hrouda 2021). Květ má aktinomorfni symetrii (Grulich et al. 2017). Květy mohou být vzácně jednotlivé (Cibulka 2014). Kalich, květní stopky i větveno jsou žláznatě chlupaté. Kalich je převážně do třetiny až poloviny srostlý. Kališní cípy jsou trojúhelníkového tvaru a jsou většinou široké 1–1,7 mm a dlouhé 2–3,5 mm. Kališní cípy jsou také často zakončeny osinkou (Hrouda & Šourková 1992). Korunní lístky jsou 5–10 mm dlouhé, 3,5–7 mm široké a mají eliptický až okrouhle eliptický tvar (Hrouda & Šourková 1992, Cibulka 2014). Jsou bílé až nazelenale zbarvené. Tyčinky dosahují $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ délky korunních lístků (Hrouda & Šourková 1992). Semeník je téměř spodní, na vrcholu má široký plochý žláznatý terč, který obklopuje stylodia a přesahuje přes okraj semeníku. Stylodia jsou vzpřímená. Plodem je tobolka kulovitě až vejcovitě tvaru mající vzpřímená stylodia i kališní cípy. Tobolka je 4–11 mm dlouhá. Semena jsou bradavčitá a eliptického tvaru, mají černohnědou barvu a jsou dlouhá 0,6–0,7 mm (Hrouda & Šourková 1992, Cibulka 2014). Rozšiřují se převážně autochorií (Sádlo J. et al. 2018).

V České republice jsou rozeznávány 2 poddruhy: *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii* a *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*. Existují ještě poddruhy *Saxifraga rosacea* subsp. *rosacea* a *Saxifraga rosacea* subsp. *hartii* (D. A. Webb). *S. rosacea* subsp. *rosacea* se od ostatních odlišuje širokými úkrojky, které nejsou na vrcholu hrotité a mají většinou nežláznaté chlupy. Oproti tomu u *S. rosacea* subsp. *hartii* jsou úkrojky zúžené, ale ne špičaté. Mají většinou žláznaté chlupy. *S. rosacea* subsp. *rosacea* se vyskytuje v Německu, Norsku, Švédsku, západním Irsku, na Faerských ostrovech a na Islandu. *S. rosacea* subsp. *hartii* se nachází pouze na jedné lokalitě na ostrově Arranmore v Irsku (Webb & Gornall 1989).

3.4.4 Ekologie

Vyskytuje se na skalních stěnách a sutích s většími kameny, spíše na severní straně a místech s malými výkyvy teploty a vlhkostmi. *Saxifraga rosacea* roste primárně na místech s nízkým obsahem půdy nebo organické hmoty. Je konkurenčně velmi slabý, proto se vyskytuje spíše na místech, která příliš nezabírají jiné, více konkurenčně schopné rostliny (Sádlo & Kolbek 1994). Nejčastěji se lomikameny nachází na vyvěřelinách z třetihor jako je čedič a vápenec (Hrouda & Šourková 1992). Lomikameny se nacházejí i na fonolitových podkladech, které ale obsahují mnohem více organické hmoty a lomikameny mohou být vytlačovány větší konkurencí (Drábková 2000). Pozoruhodnými biotopy jsou místa s ventaroly, která zajišťují proudění vzduchu. Jedná se o místo, kde mezi puklinami sutí je nasáván vzduch, který si udržuje

konstantní teplotu a získává vlhkost a je potom uvolněn do prostředí. Tento jev je unikátní zejména v zimním období, protože se vzduch ohřívá a nedochází k zamrznání půdy (Cajz 1994). Tato činnost vytváří specifické biotopy s chladným a vyrovnaným mikroklimatem (Brabec 1971, Kubát 1974). Ventaroly se u nás vyskytují zejména v Českém středohoří (Kubát 1971). Společenstva s lomikameny lze popsat za reliktní z ranní fáze interglaciálu před klimatickým optimem. Většina těchto společenstev jsou xerofilní a obsahují arkoalpínské druhy s minimálním množstvím nitrofilních druhů (Sádlo & Kolbek 1994). Mezi druhy nacházející se v těchto společenstev patří: *Hylotelephium maximum* (L.) Holub, *Polypodium vulgare* L., *Cardaminopsis petraea* (L.) Hiitonen, *Dicranum scoparium* Hedw. a *Hyloconium splendens* (Hedw.) Schimp. Diagnostický taxon svazů je *Asplenion septentrionalis* a diagnostický taxon asociací je *Festuco pallentis-Saxifragetum* (Chytrý 2009).



Obrázek č. 2: Typická skalnatá lokalita s výskytem lomikamene, střední Čechy

3.5 *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii* (Tausch) Holub, Preslia 51(3): 282 (1979)

3.5.1 Historie a etymologie

Objevitelem tohoto poddruhu je významný botanik I. F. Tausch, který roce 1820 prováděl průzkum v Českém středohoří a na skalním útvaru jménem Vrkoč našel populace lomikamene, které se lišily od jiných známých druhů, a tak je pojmenoval *Saxifraga steinmannii*. Druh byl pojmenován po profesorovi J. J. Steinmannovi, který působil na Vysokém učení technickém v Praze. Profesor J.J. Steinmann vyučoval chemii, ale také se zabýval botanikou. Český název lomikámen trsnatý vlnatý získal druh právě díky četným chlupům, a to zejména na listech (Nepraš & Kroufek 2012).

Lokalita, na které byl tento poddruh poprvé spatřen a popsán (typová lokalita), se nazývá Vrkoč. Národní přírodní památka Vrkoč se nachází v Ústí nad Labem. Jedná se o vlhkou čedičovou skálu. Po objevení této lokality ji nikdo více než 100 let nezaznamenal. Je možné, že v té době lomikameny unikaly pozornosti, protože bylo místo zarostlé a zastíněné akáty, které byly teprve před několika lety vysekány (Machová & Kubát 2004). Společně s lomikameny se zde vyskytují například: *Festuca pallens* Host, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Galium glaucum* L., *Dryopteris filix-mas* L. Schott a velké množství mechu (Nepraš et al. 2008).

3.5.2 Morfologie a cytologie

Tento poddruh je kompaktní, hustě trsnatý a nízkého vzrůstu. Listy jsou po celé ploše pokryty chlupy a jsou stopkatě žláznaté (Hrouda & Šourková 1992, Cibulka 2014). Úkrojky mají trojúhelníkový až kopinatý tvar a jsou poměrně široké a 2–4krát delší než široké (Cibulka 2014; Studnička 2016). Korunní lístky jsou dlouhé 5–8 mm. Pro tento poddruh se uvádí $2n=52, 56, 66$ chromozomů (Hrouda & Šourková 1992).



Obrázek č. 3: *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii*, celý jedinec



Obrázek č. 4: *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii*, růžice listů

3.5.3 Ekologie

Lomikámen trsnatý vlnatý je endemitem České republiky. Roste pouze ve dvou oblastech na několika lokalitách v severních Čechách, a to v údolí Labe okolo Ústí nad Labem a v údolí Jizery u Semil (Cibulka 2014). Roste v nadmořské výšce od 200 do 500 m. n. m. Jedná se o reliktní druh, který odolával změnám evropského klimatu ve čtvrtohorách (Studnička 2016). Podle Drábkové (1999) byly dřívější populace *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica* v Holém vrchu a u Příběnic mylně označovány jako *S. rosacea* subsp. *steinmannii* kvůli jejich velké variabilitě.

3.5.4 Ohrožení

V Červeném seznamu ohrožených druhů je taxon veden jako kriticky ohrožený (C1r) pro národní kategorii ohrožení a pro kategorii ohrožení dle IUCN je zapsaný jako EN–ohrožený (Grulich 2017). Dle vyhlášky Ministerstva životního prostředí č. 395/1992 Sb. je tento taxon a celý druh chráněný zákonem pod jménem *Saxifraga decipiens* Ehrh.

3.6 *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica* (C.C.Gmel.) D.A.Webb, Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 68: 210 (1963)

3.6.1 Popis poddruhu

Tento poddruh objevil v roce 1806 botanik C. C. Gmelin v Německu v okolí hrabství Sponheim nedaleko vesnice Burgsponheim, při revizi rostlinných druhů na zakázku hraběnky Caroline Luise Mathilde Wasmann. Popsal jej jako *Saxifraga sponhemica* a od druhu *Saxifraga rosacea* jej odlišil podle špičatých rozprostřených listových laloků (Schröder 2023). Kombinaci *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica* publikoval Webb (1963).



Obrázek č. 5: *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*, detail kvetoucí listové růžice



Obrázek č. 6: *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*, detail květů

3.6.2 Morfologie a cytologie

Rostliny jsou nejčastěji řídce trsnaté. Listy téměř lysé, pouze na řapíku řídce nebo hustě chlupaté, ale mohou být i lysé. Dělené úkrojky jsou poměrně úzké a 3–6krát delší než široké. Úkrojky jsou také oproti *S. rosacea* subsp. *steinmannii* špičatější. Korunní lístky jsou 7–10 mm dlouhé (Hrouda & Šourková 1992, Kaplan 2021). Webb & Gornall (1989) uvádí, že jsou chlupy převážně nežláznaté a semena hrubě papilózní. Hrouda & Šourková 1992 uvádí počet chromozomů $2n=52$ a podle Drábkové (2000) se počet chromozomů může pohybovat mezi $2n=38, 40, 42, 46, 48, 50$ nebo 52 .

3.6.3 Ekologie

Lomikámen trsnatý křehký se nejčastěji se vyskytuje na skalách, sutích a kamenných zdích, převážně na stinných a polostinných lokalitách. Jeho výskyt je nejčastější na stanovištích orientovaných severně až východně (Hemp 1996). Je rozšířen na západně Evropy v Ardenách (Belgie), v Oeslingu (Lucembursko) a v Porýní (Německo). Několik populací se vyskytuje také ve Francii. Ve střední Evropě se vyskytuje v České republice, konkrétně v Českém středohoří a v Českém krasu a další populace se nachází v jižních a západních Čechách, jižní Moravě a v polských Sudetech (Webb & Gornall 1989, Hrouda & Šourková 1992). U tohoto poddruhu je častá samosprašnost (46,8 % ve studii Walish et al. (2015)). Mezi hlavní opylovače patří dvoukřídlí (Syrphidae a Muscidae) a včely (Webb & Gornall 1989).



Obrázek č. 7: Tetín, lokalita výskytu *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*

3.6.4 Ohrožení

Téměř ve všech oblastech výskytu je považován za kriticky ohrožený nebo vzácný a je chráněný zákonem. Celkově je tento druh zařazen do druhů prioritní ochrany ve střední Evropě (Schnittler & Günther 1999). V Červeném seznamu ohrožených druhů je taxon veden jako silně ohrožený (C2r) pro národní kategorii ohrožení a pro kategorii ohrožení dle IUCN je zapsaný jako EN–ohrožený (Grulich 2017). Dle vyhlášky Ministerstva životního prostředí č. 395/1992 Sb. je tento druh veden jako silně ohrožený a pod jménem *Saxifraga decipiens* je chráněný zákonem celý druh.

3.6.5 Populační genetik

V dobách posledního zalednění byl tento druh mnohem rozšířenější a genový tok mezi populacemi byl mnohem silnější. Celkově po rozšíření stromů byl světlomilné druhy omezené pouze na světlá otevřená skalní stanoviště, čímž vznikly izolované populace, které mezi sebou ztratily kontakt (t Mannetje 2007). Podle Walish et al. (2015) jsou populace z Německa a Lucemburska i přes poměrně malou vzdálenost kompletně geneticky izolované. Genetická diference mezi blízkými populacemi (případně i subpopulacemi) je velmi silná, protože genový tok je velmi nízký. Walish et al. (2015) také udává, že u tohoto poddruhu zjistili v jednotlivých populacích adaptivní genetickou variaci související s klimatickými faktory. Je poměrně zajímavé, že i když většina vzácných druhů má nízkou genetickou variabilitu, má tento poddruh poměrně vysokou genetickou variabilitu, a to i přes silnou izolaci mezi druhy (Gitzendanner & Soltis 2000, Walish et al. 2015). Za udržení genetické variability pravděpodobně stojí stabilita biotopů a dlouhá životnost jedinců, která snižuje účinek genetického driftu. Také bylo zjištěno, že i přes silnou izolaci není tento poddruh geneticky ohrožen, ale je ohrožen pozměňováním a ničením jeho stanovišť. Vhodným způsobem pro jejich záchranu by mohlo být umělé vysazování nových jedinců z lokalit blízkého okolí na stanoviště s vhodnými podmínkami (Walish et al. 2015).

4. METODIKA

4.1 Sběr rostlinného materiálu

Za účelem výzkumu bylo v roce 2022 navštíveno 15 lokalit a na nich sesbíráno 147 vzorků. Jedinci byli sbíráni v období zhruba od půlky dubna do půlky května v období kvetení. Sběr rostlinného materiálu probíhal na území České republiky (seznam lokalit viz příloha č. 1). Sběr probíhal náhodně z různých trsů, ale vždy byla odebrána jen jedna růžice z trsu. Pokud byla populace velmi variabilní, byly vzorky odebrány tak, aby maximálně pokrývaly variabilitu populace. Množství nasbíraných vzorků na lokalitě záleželo na velikosti populace lomikamene. U velkých populací bylo nasbíráno 10–21 růžic, u malých a vzácných lokalit bylo sebráno pouze několik, popřípadě jen listy. Odebrané vzorky byly v terénu samostatně uloženy v papírovém sáčku označeným kódem k pozdějšímu zpracování. Ke každému jedinci byl přidělen oddělený kód. Písmena v kódu značí zkratku lokality a číslo náleží konkrétnímu jedinci. Po sběru vzorků byly z každého jedince odebrány dva korunní lístky, které byly uchovány v mikrotenových sáčkích v lednici k cytometrování. Dále byly odebrány dva korunní lístky, kalich a dva listy z přízemní růžice. Pokud to bylo možné, byl odebrán jeden mladší a jeden starší list. Tyto části byly nalepeny na lepicí papíry a založeny k pozdější morfometrii. Zbylá část jedince byla nalisována.



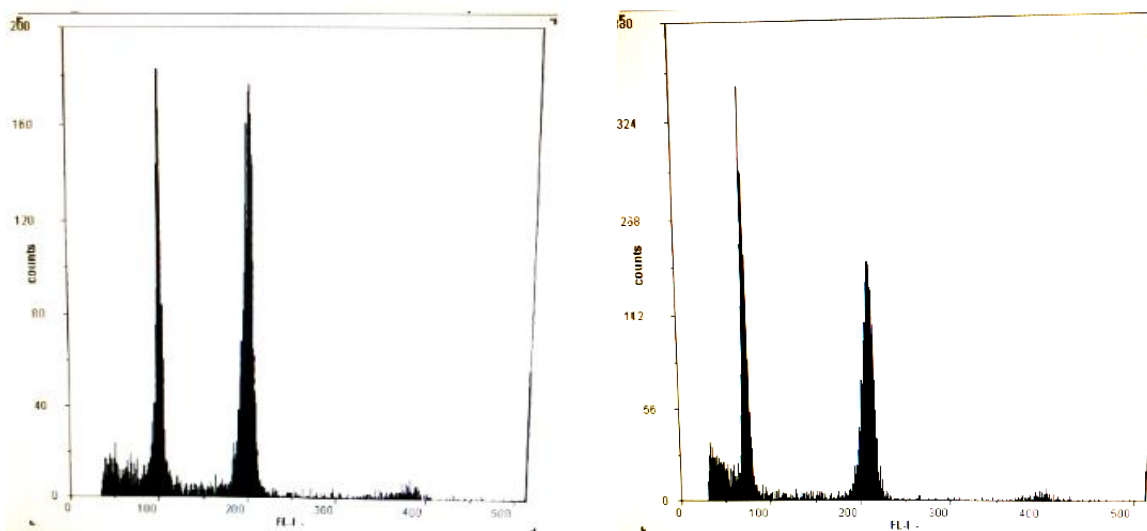
Obrázek č. 8: Zpracovávání položek na morfometrickou analýzu



Obrázek č. 9: Dokumentace populací

4.2 Analýza metodou průtokové cytometrie (FCM)

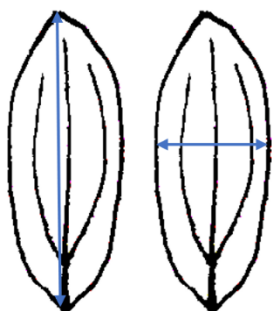
Pokud byl dostatek vhodného rostlinného materiálu, byla u každého vzorku provedena morfometrická analýza a změřena velikost genomu. Materiál k cytometrii byl zpracován v co nejrychlejší možné době od sběru, aby byl výsledek co nejpřesnější a nedošlo ke znehodnocení vzorku. Jedinci byli sbíráni v době květu, jelikož se k průtokové cytometrii odebíraly korunní lístky. Ke zjištění velikosti genomu byl použit průtokový cytometr Partec Pas (Partec GmbH, Münster, Německo) opatřený zeleným laserem Cobolt Samba s vlnovou délkou 532 nm (Cobolt AB, Stockholm, Švédsko). Jako standard se známým množstvím DNA byly použity listy hrachu setého (*Pisum sativum* cv. Ctirad, 2C = 9,09 pg DNA; Doležel et al. 1998). Do petriho misky bylo napipetováno 1000 μ l pufru LB01. Do základního složení pufru LB01 patří: 15 mM Tris, 2 mM Na₂EDTA, 20 mM NaCl, 80 mM KCl, 0,5 mM spermin 4HCl, 0,1 % (v/v) Triton X-100, 15 mM β merkaptoetanol a k odstranění sekundárních metabolitů PVP (polyvinylpyrrolidon, 20 mg/ml). Jeden korunní lístek lomikamene a přibližně stejně velký kus listu hrachu byly homogenizovány v pufru sekáním za pomoci žiletky. Do kyvety o objemu 3,5 ml bylo následně napipetováno 300 μ l pufru. Poté byl vzorek přefiltrován přes nylonový filtr do kyvety s pufrům. Do homogenátu bylo napipetováno 500 μ l RNasy (1mg/1ml) a 500 μ l fluorochromového barviva propidium jodid, které je schopno se navázat a značit řetězce DNA (Riccardi & Nicoletti, 2006). Vzorek byl zcentrifugován a vložen do cytometru. Vzorky byly měřeny na 5000 jader. Hodnota gain byla nastavena na 300. Velikost genomu byla odvozena z průměrných pozic poměru píku standardu a píku vzorku na ose x. K odečtení průměrných pozic byl použit program Partec FloMax (vzor výsledků z průtokové cytometrie viz obr. č. 10 a 11).



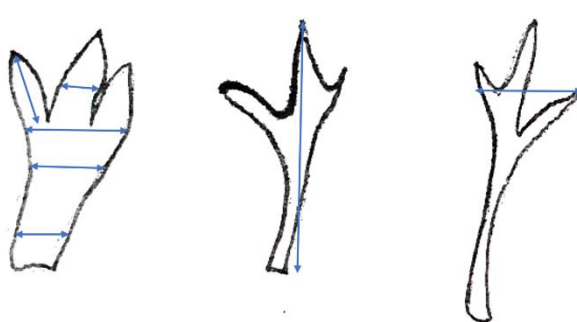
Obrázek č. 10 a 11: Vzory výsledků průtokové cytometrie vzorků BIT-2 (vlevo) a VR-1 (vpravo)

4.3 Morfometrická analýza

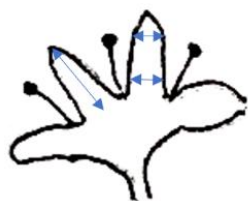
Morfometrická analýza byla provedena z nalepených vzorků, které byly naskenovány a změřeny pomocí programu Image J (Schneider et al. 2012). Skeny měly rozměry 9921 x 7015 px a rozlišení 600dpi. K měření byly upřednostňovány listy s třemi úkrojky, aby se mohli jednotliví jedinci lépe porovnávat. Bylo změřeno 16 kvantitativních a 5 kvalitativních znaků u každého vzorku: Délka a šířka korunního lístku, délka a šířka úkrojků, šířka listu u báze, šířka listu pod úkrojky, šířka u rozšíření listu v úkrojky, šířka nejširší části listu, délka listu, délka a šířka kališního lístku, šířka nejširší části u kališního lístku, přítomnost/absence osinky, tupé/špičaté zakončení úkrojků, délka žláznatých i nežláznatých chlupů a hustota chlupů (náčrty měřených kvantitativních znaků na obr. č. 12–14).



Obrázek č. 12: Náčrty měřených hodnot u korunních lístků



Obrázek č. 13: Náčrty měřených kvantitativních hodnot



Obrázek č.14: Náčrty měřených hodnot na kalichu

4.4 Statistické zpracování

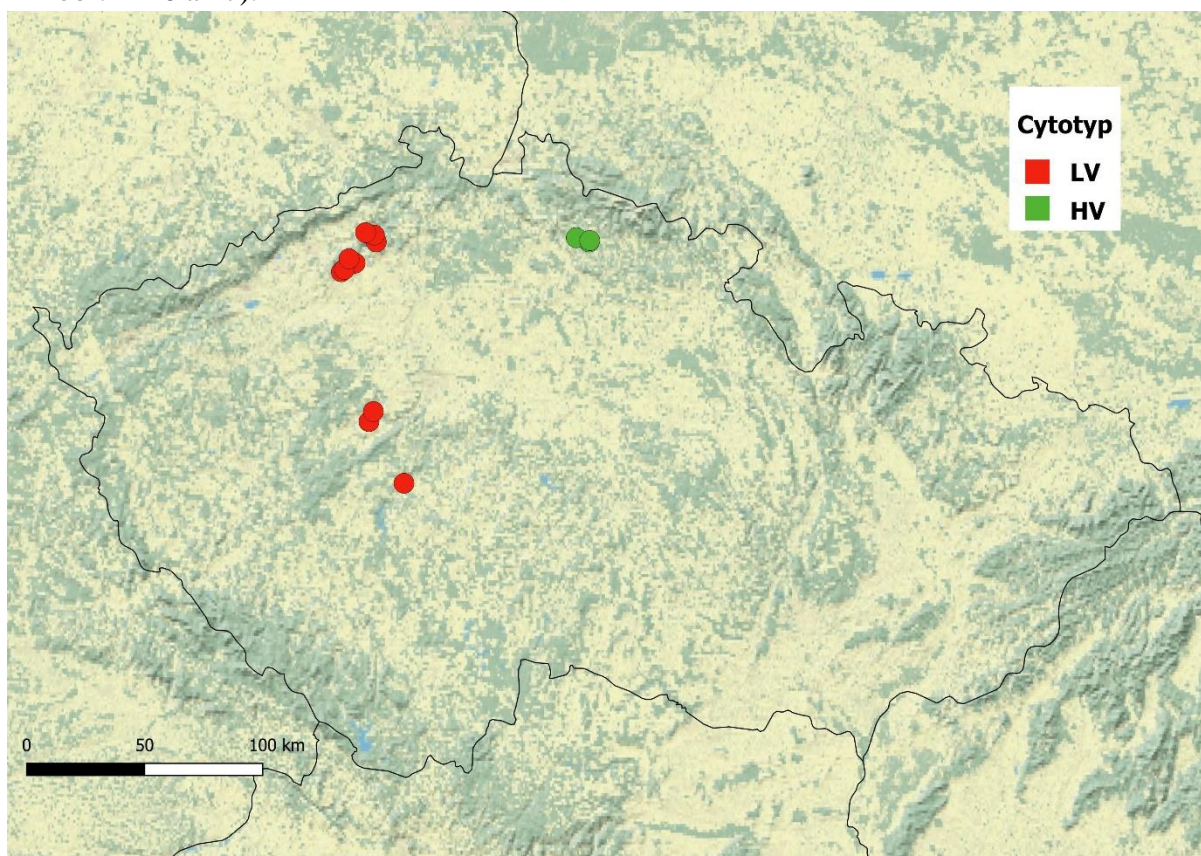
Získaná data byla přepsána do matic v MS Excel a dále zpracována v prostředí R ver. 4.2.1. (R core team 2023) v programu R studio ver. 2022.07.2 (RStudio Team 2020) a v programu NCSS9 (Hintze 2013). Všechna získaná data byla vždy testována a hodnocena dvěma způsoby. Byla rozdělena podle dnes uznávaných taxonů dle uvedených v Květeně ČR (Hrouda & Šourková 1992) včetně tam uvedeného rozšíření a podle velikosti genomu. Data získaná pomocí průtokové cytometrie byla hodnocena statistickou analýzou dvouvýběrovým

Studentovým t -testem, deskriptivní statistikou a byla graficky znázorněna bodovým diagramem v programu NCSS9. Variabilita kvantitativních znaků k morfometrické analýze byla graficky znázorněna pomocí box plotů. Box ploty byly vytvořeny v programu R. U každého kvantitativního znaku byla provedena statistická analýza o shodnosti průměru a deskriptivní statistika. Pro zjištění shodnosti v průměru byl použit parametrický dvouvýběrový Studentův t -test v programu NCSS9. Byla stanovena standardní 5% hladina významnosti. Variabilita kvalitativních znaků byla graficky znázorněna ve skládaných sloupcových grafech, které byly vytvořeny v programu NCSS9. Pro porovnání u každého znaku, zda jsou dva výběry ze stejného souboru, byla provedena statistická analýza test dobré shody, také v programu NCSS9. Byla stanovena standardní 5% hladina významnosti. Mnohorozměrné analýzy byly vytvořeny pomocí balíku MorphoTools2 v programu R (Šlenker et al. 2022). Pro analýzu hlavních komponent (PCA) a kanonickou diskriminační analýzu (DCA) byly použity pouze matice kvantitativních znaků, přičemž žádný znak nebyl korelovaný více než 90 %. Pro analýzu hlavních koordinát (PCoA) byla použita kompletní matice znaků, tam kde u jednoho jedince dosahoval daný znak několika stavů na ordinální škále, byla použita jeho střední hodnota. K mnohorozměrným analýzám byly vytvořeny pro grafické znázornění dat ordinační diagramy, grafy k promítnutí znaků do ordinačního prostoru a ke kanonické diskriminační analýze byly vytvořeny sloupcové grafy.

5. VÝSLEDKY

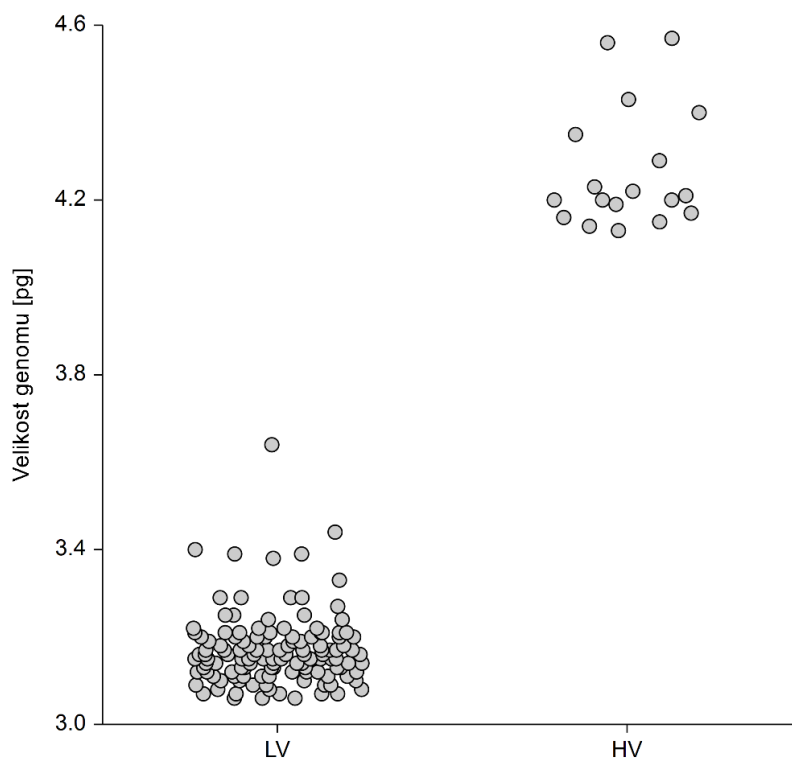
5.1 Průtoková cytometrie

Za pomoci průtokové cytometrie bylo analyzováno celkem 13 populací a z toho celkem 144 jedinců. V morfometrické analýze bylo hodnoceno 147 jedinců, kvůli třem nepodařeným cytometrickým měřením z populace TET. Souhrn navštívených lokalit je zobrazený na obr. č. 15. Byly nalezeny celkem dvě rozdílné skupiny velikosti genomu (viz obr. č. 16 a 17).



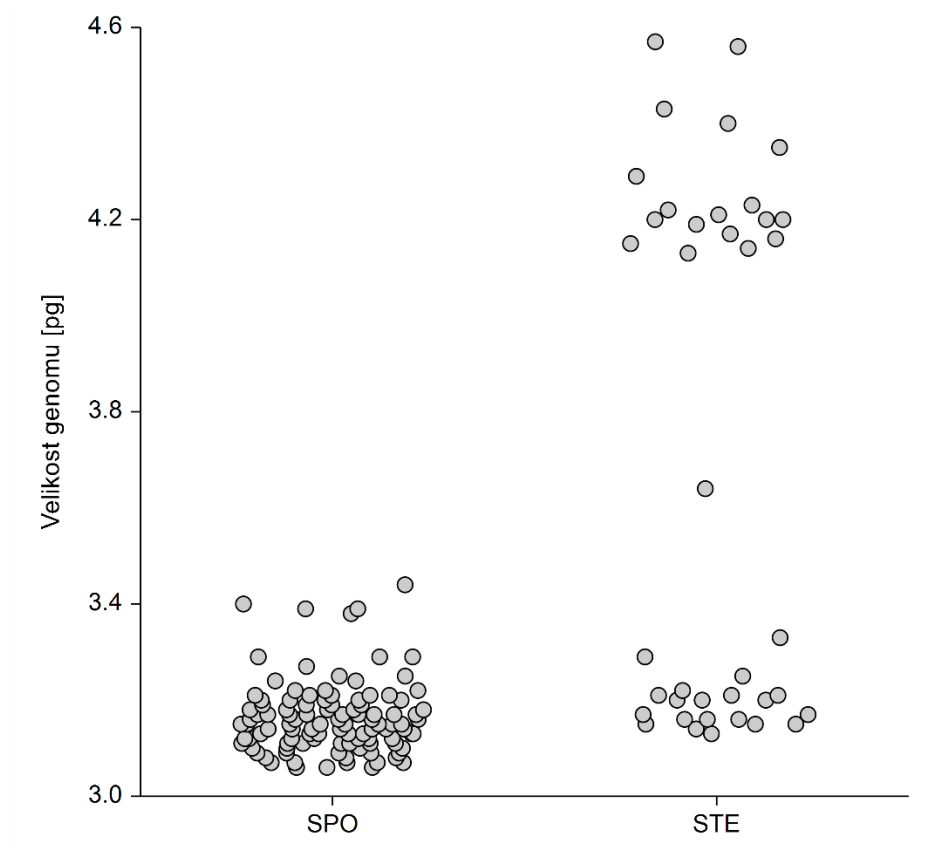
Obrázek č. 15: Vytyčení navštívených lokalit na území ČR. Červené tečky s označením LV značí lokality s populacemi s nízkou velikostí genomu. Zelené tečky s označením HV značí lokality s populacemi s vysokou velikostí genomu.

Nejprve byla data hodnocena při rozdělení podle nízké a vysoké velikosti genomu. Skupina s menší velikostí genomu měla průměrnou velikost 3,17 pg, \pm SD 0.084, minimální velikost 3,06 pg a maximum 3,64 pg. Oproti tomu vysoká velikost genomu měla průměrnou velikost 4,27 pg, \pm SD 0.138, minimální velikost 4,13 pg a maximum 4,57 pg. Při hodnocení statistickou analýzou dvouvýběrovým Studentovým *t*-testem se velikosti genomu signifikantně lišily ($p < 0,001$; $t = -47,3358$).



Obrázek č. 16: Rozdělení jedinců podle velikosti genomu na nízkou a vysokou velikost genomu. Zkratky na ose x značí nízkou (LV) a vysokou (HV) velikost genomu

Dále byla data hodnocena podle dvou taxonomicky uznávaných poddruhů *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica* (SPO) a *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii* (STE). U dat taxonu SPO byla průměrná hodnota velikosti genomu 3,16 pg, \pm SD 0,0751, minimální velikost 3,06 pg a maximální velikost byla 3,44 pg. Zatímco co u taxonu STE byla průměrná hodnota 3,7 pg, \pm SD 0,545, minimální velikost byla 3,13 pg a maximální 4,57 pg. Při hodnocení statistickou analýzou dvouvýběrovým Studentovým *t*-testem se velikosti genomu signifikantně lišily ($p < ,001$; $t = -9,8939$), ale v grafu jsou data v taxonu STE rozdělena do dvou shluků, kde lze vypořadovat rozdíly ve velikosti genomu (viz obr. č. 17). Z tohoto výsledku lze vyvodit, že taxon STE je heterogenní ve velikosti genomu.



Obrázek č. 17: Rozdělení jedinců podle taxonu na 2 poddruhy. Zkratky na ose x značí *S. rosacea* subsp. *sponhemica* (SPO) a *S. rosacea* subsp. *steinmannii* (STE).

5.2 Morfometrická analýza

Morfometrická analýza byla provedena na 147 jedincích z 13 populací. Byly měřeny jak znaky kvantitativní, tak hodnoceny znaky kvalitativní.

5.2.1. Měření kvantitativních znaků

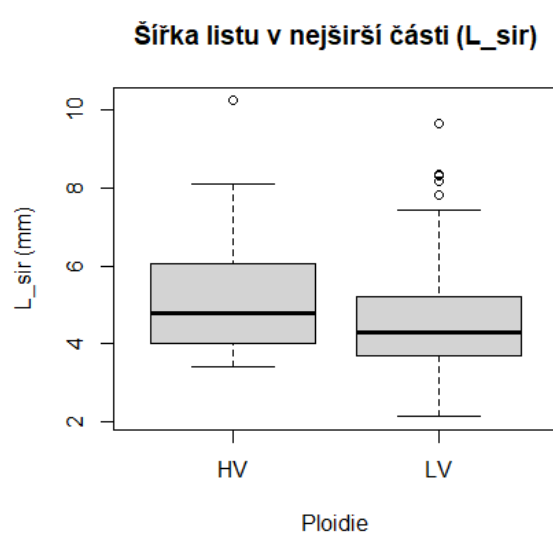
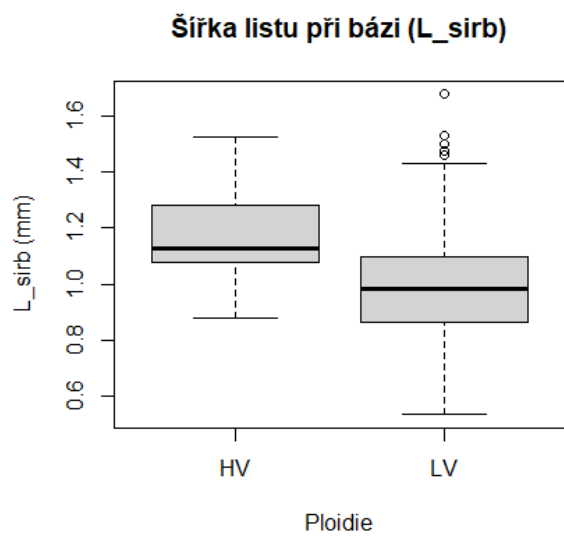
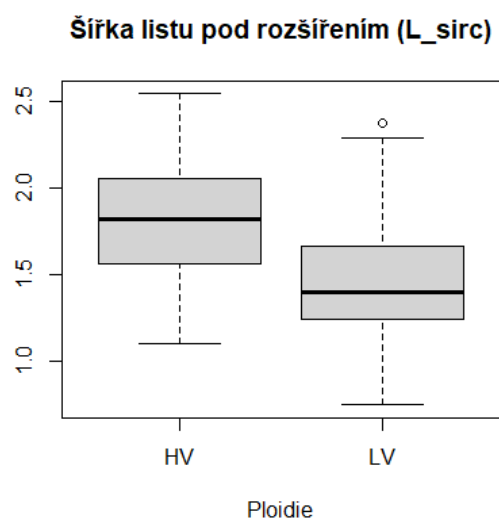
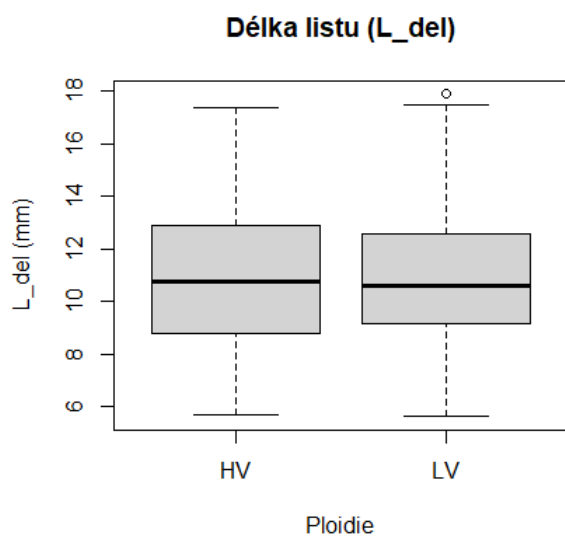
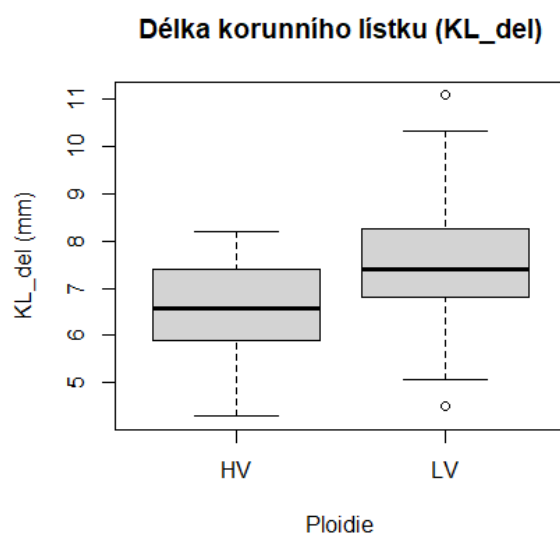
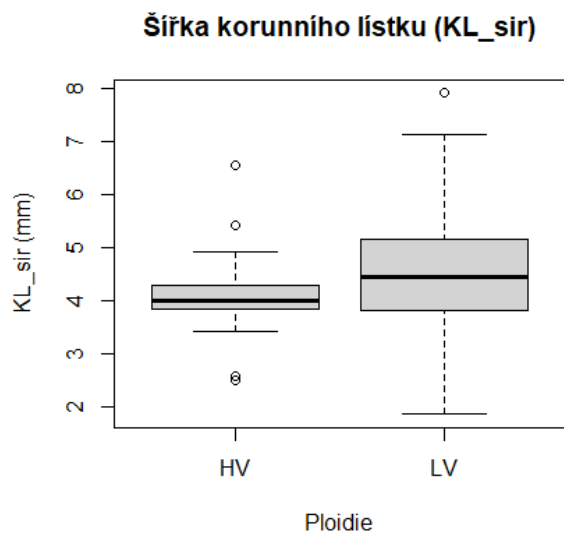
Pro grafické znázornění variability znaků na základě rozdílné ploidie a rozdílného taxonu byly použity box ploty (viz obr. 17–49). Tělo box plotu značí 25–75 % rozpětí variability, vodorovná čára uvnitř box plotu odpovídá hodnotě mediánu, vousy označují zbytek variability a tečky odlehle hodnoty. Znaky na ose x představují nízkou ploidii–HV a vysokou ploidii–LV nebo taxony SPO: *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica* a STE: *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii*. *T*-test prokázal signifikantní rozdíly ve znacích mezi jednotlivými skupinami velikostí genomu u 11 znaků (viz tab. č. 2). Rozdíly v průměrech nebyly prokázány u pěti znaků. Mezi tyto znaky patří: šířka korunního listu, délka listu, délka pravého úkrojku, levého a prostředního úkrojku. U zbylých 11 znaků byly jednoznačné rozdíly. Zajímavé je, že u osmi znaků jsou průměry u skupiny jedinců vysoké velikosti genomu vyšší, ale u osmi znaků jsou průměry vyšší u jedinců nižší velikosti genomu. U znaků rozdělených podle taxonu prokázal *t*-test signifikantní rozdíly v průměru u 12 znaků (viz tab. č. 3). U znaků šířka korunního listu, šířka listu v nejširší části, délka pravého úkrojku u listu a délka levého úkrojku u listu nebyly

prokázány rozdíly. Lze předpokládat, že taxon STE bude mít vyšší hodnoty znaků, avšak podle průměrů nelze prokázat, že některý taxon má obecně vyšší hodnotu znaků. U 10 znaků byly u taxonu SPO průměry vyšší než u STE a u šesti znaků to bylo opačně. Ani box ploty nenaznačují výrazné rozdíly a projevy znaků u obou taxonů jsou vyrovnané.

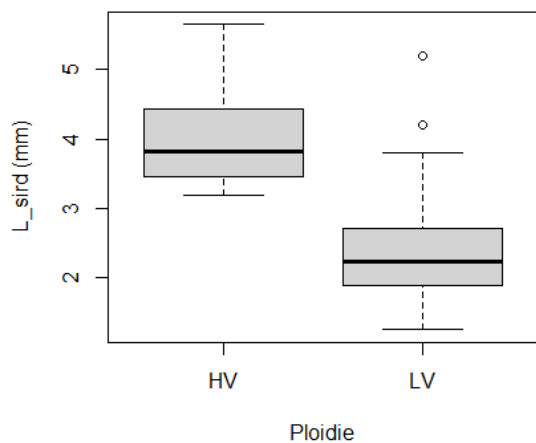
Data rozdělená podle velikosti genomu

Tabulka č. 2: Souhrn dat jednotlivých znaků při rozdělení podle velikosti genomu. Průměr značí průměr hodnoty znaku populace, SD je směrodatná odchylka, min–max značí maximální a minimální hodnoty znaku, t značí výsledek testu a p signifikanci

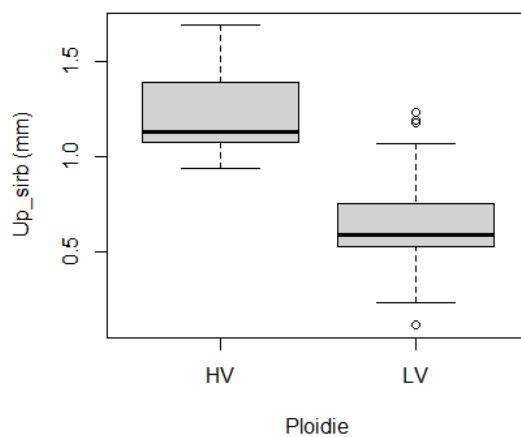
Znak	LV (nízká velikost genomu)			HV (vysoká velikost genomu)			t	p
	průměr (mm)	SD	min–max (mm)	průměr (mm)	SD	min–max (mm)		
Délka korunního listu	7,59	1,19	4,51–11,09	6,49	1,06	4,29–8,2	-3,73	<0,001
Šířka korunního listu	4,56	1,04	1,87–7,9	4,11	0,92	2,51–6,54	-1,72	0,088
Délka listu	10,7	2,68	5,61–17,87	11,03	3,31	5,71–17,34	0,19	0,845
Šířka listu v nejširší části	4,59	1,45	2,13–9,67	5,36	1,86	3,43–10,24	2,05	0,042
Šířka listu u báze	1,01	0,22	0,54–1,68	1,18	0,19	0,88–1,52	3,24	0,001
Šířka listu pod rozšířením	1,45	0,35	0,75–2,37	1,82	0,41	1,1–2,54	4,18	<0,001
Šířka listu pod úkrojky	2,37	0,63	1,26–5,19	3,97	0,68	3,19–5,65	9,99	<0,001
Šířka při bázi bočního pravého úkrojku u listu	0,64	0,2	0,11–1,23	1,24	0,25	0,94–1,69	11,6	<0,001
Šířka při bázi bočního levého úkrojku u listu	0,63	0,19	0,24–0,89	1,28	0,33	0,9–1,93	12,08	<0,001
Šířka při bázi prostředního úkrojku u listu	1,06	0,24	0,59–1,71	1,57	0,23	1,29–2,12	8,35	<0,001
Délka bočního pravého úkrojku u listu	2,59	1,02	0,56–6,64	2,56	1,19	1,33–5,25	-0,09	0,928
Délka bočního levého úkrojku u listu	2,59	1,03	0,54–5,4	2,55	1,21	1,13–5,32	-0,16	0,872
Délka prostředního úkrojku u listu	3,62	1,09	1,49–7,21	3,3	1,29	1,61–5,94	-1,14	0,254
Délka kališního listu	3,23	0,52	2,26–4,72	2,8	0,4	2,01–3,88	-3,35	0,001
Délka kališního listu při bázi	1,68	0,34	0,96–2,75	1,35	0,28	0,67–1,26	-4,06	<0,001
Délka kališního listu v nejširší části	1,28	0,28	0,75–2,26	1,14	0,22	0,65–1,53	-2	0,022



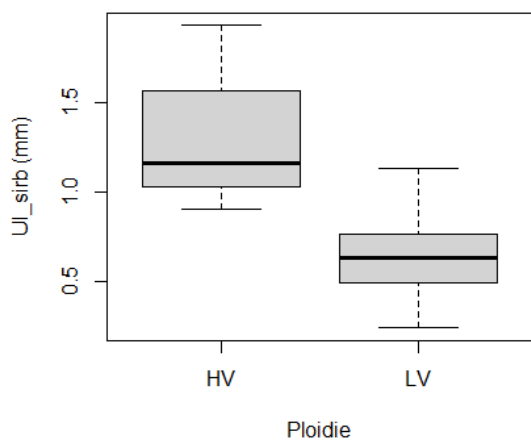
Šířka listu pod úkrojky (L_sird)



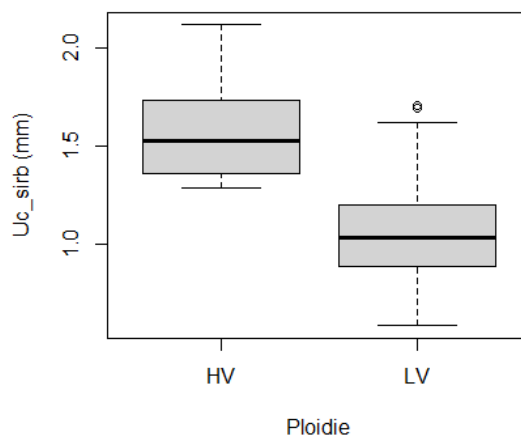
Šířka při bázi pravého úkrojku (Up_sirb)



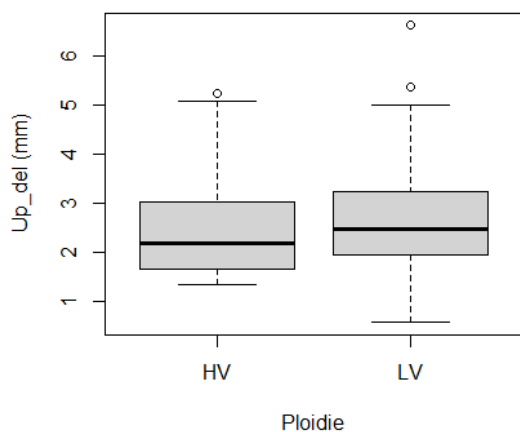
Šířka při bázi levého úkrojku (Ul_sirb)



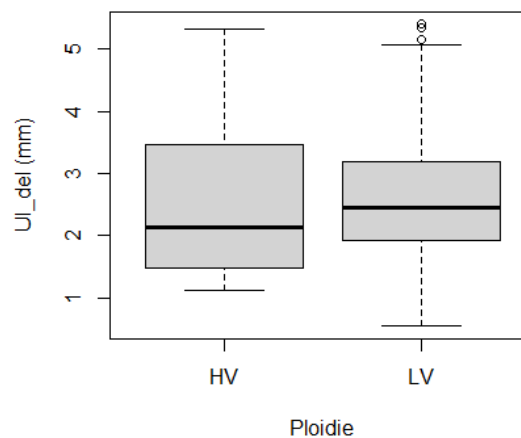
Šířka při bázi prostředního úkrojku (Uc_sirb)

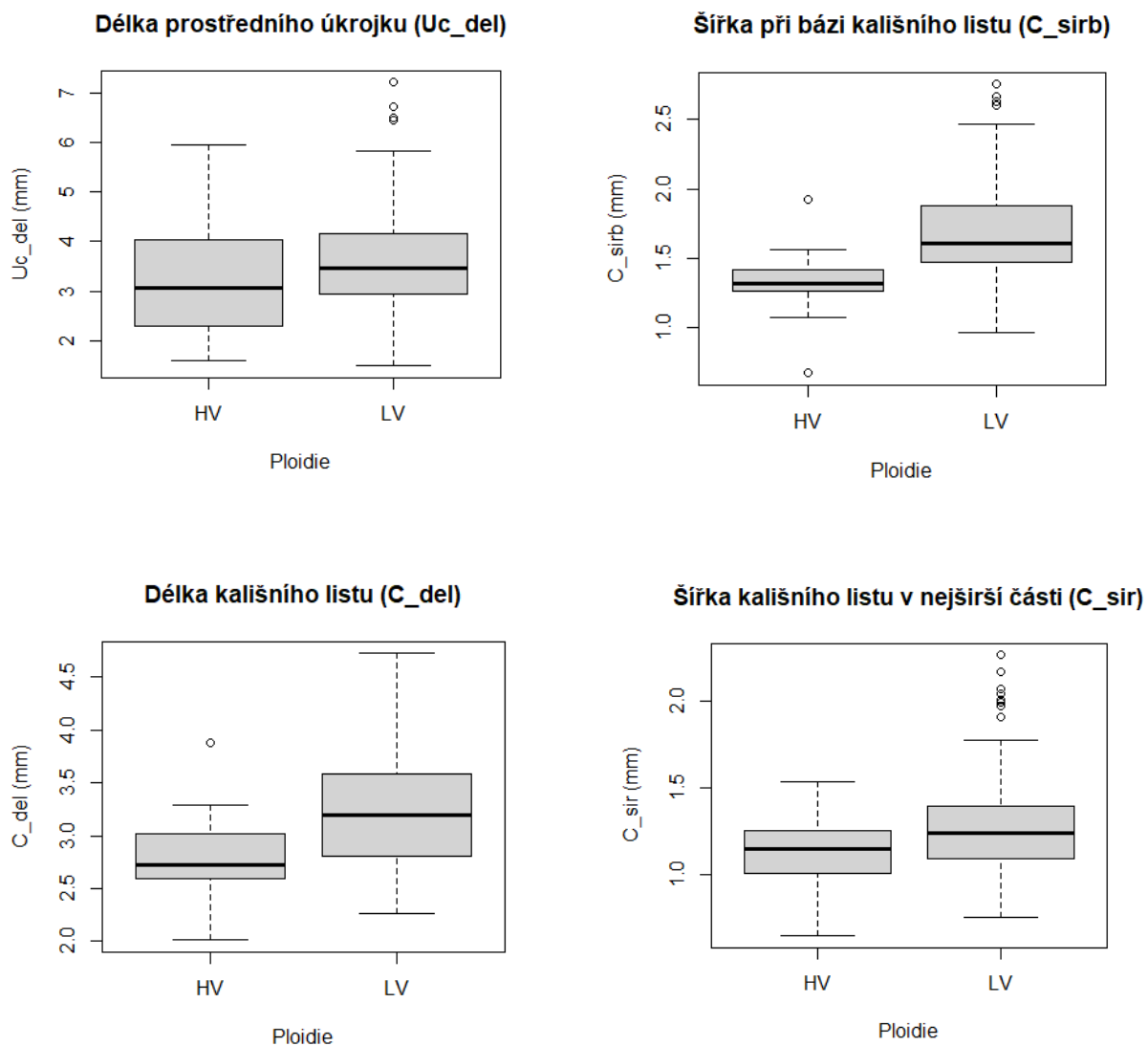


Délka pravého úkrojku (Up_del)



Délka levého úkrojku (Ul_del)



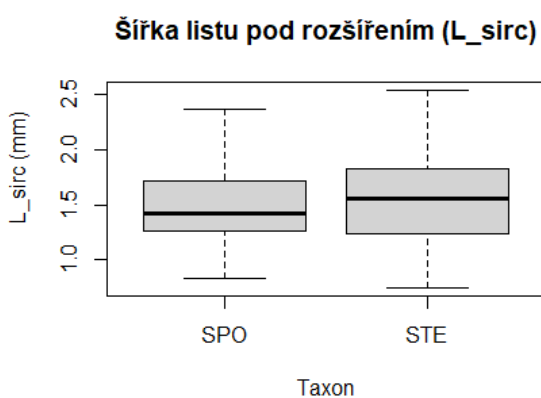
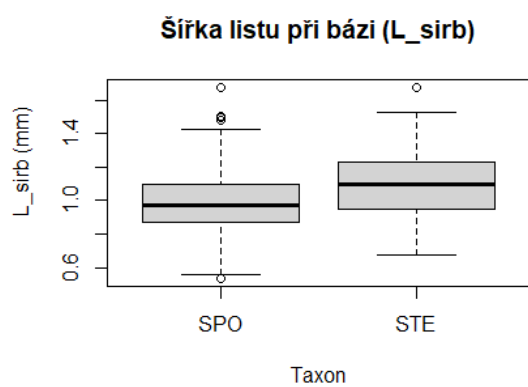
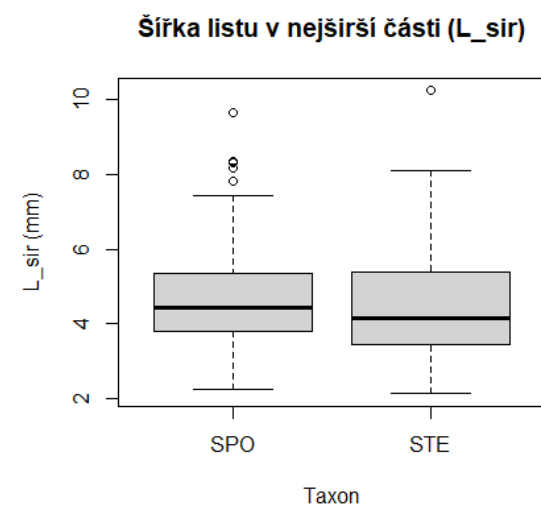
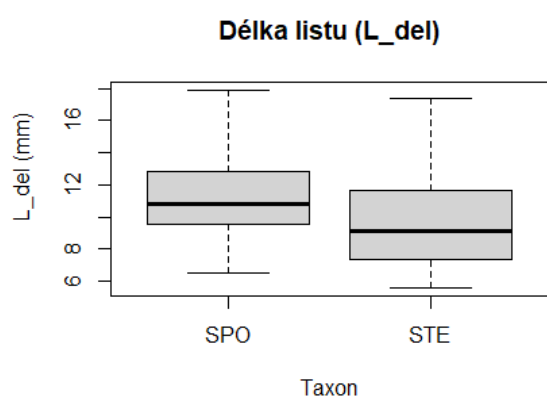
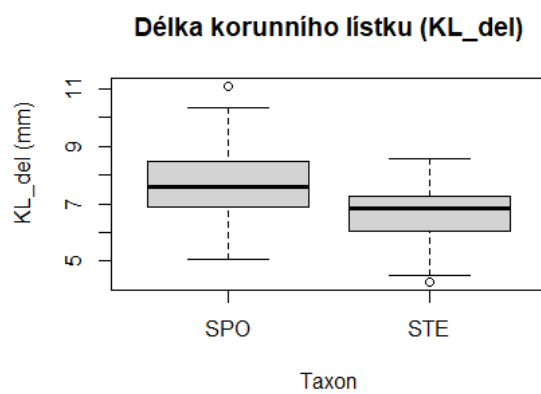
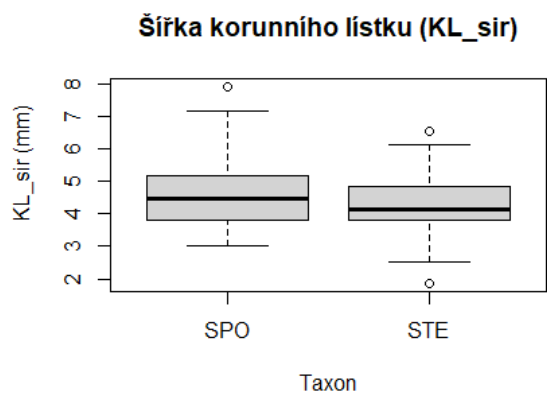


Obrázek č. 18–33: Box ploty znázorňující variabilitu jednotlivých znaků při rozdělení dat podle nízké a vysoké velikosti genomu

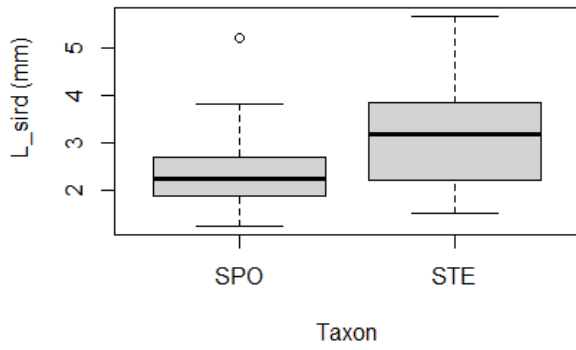
Data rozdělená podle taxonů (poddruhy)

Tabulka č. 3: Souhrn dat jednotlivých znaků při rozdělení podle tradičního taxonomického členění. Průměr značí průměr hodnoty znaku populace, SD je směrodatná odchylka, min–max značí maximální a minimální hodnoty znaku, t výsledek testu a p signifikanci

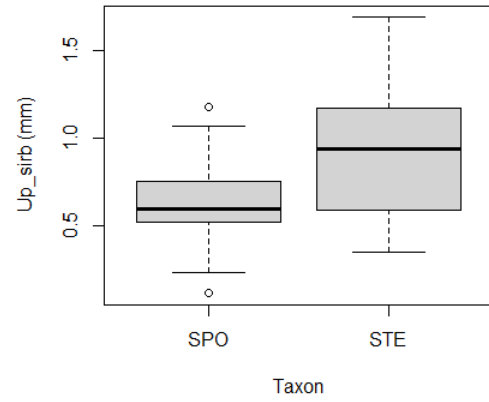
Znak	SPO (<i>S. rosacea</i> subsp. <i>sponhemica</i>)			STE (<i>S. rosacea</i> subsp. <i>steinmannii</i>)			t	p
	průměr (mm)	SD	min–max (mm)	průměr (mm)	SD	min–max (mm)		
Délka korunního listu	7,75	1,18	5,06–11,07	6,64	0,97	4,23–8,55	5,27	<0,001
Šířka korunního listu	4,6	1,05	2,3–7,9	4,23	0,96	1,87–6,54	1,98	0,05
Délka listu	11,31	2,59	6,49–17,87	9,82	2,94	5,61–17,34	2,98	0,003
Šířka listu v nejširší části	4,72	1,42	2,24–9,67	4,56	1,77	2,13–10,24	0,57	0,572
Šířka listu u báze	0,1	0,21	0,54–1,68	1,11	0,25	0,67–1,68	-2,87	0,005
Šířka listu pod rozšířením	1,47	0,34	0,83–2,37	1,54	0,44	0,75–2,54	-1,01	0,314
Šířka listu pod úkrojky	2,36	0,63	1,255–5,19	3,14	1,03	1,51–5,65	-5,54	<0,001
Šířka při bázi bočního pravého úkrojku u listu	0,63	0,2	0,11–1,18	0,92	0,38	0,35–1,69	-5,99	<0,001
Šířka při bázi bočního levého úkrojku u listu	0,62	0,19	0,24–1,07	0,95	0,41	0,34–1,93	-6,6	<0,001
Šířka při bázi prostředního úkrojku u listu	1,07	0,25	0,59–1,71	1,26	0,36	0,59–2,12	-3,68	<0,001
Délka bočního pravého úkrojku u listu	2,65	0,94	0,75–5,39	2,39	1,25	0,56–6,64	1,38	0,171
Délka bočního levého úkrojku u listu	2,66	1,02	0,59–5,4	2,37	1,12	0,54–5,32	1,49	0,139
Délka prostředního úkrojku u listu	3,78	1,05	1,76–7,21	3,05	1,13	1,49–5,94	3,63	<0,001
Délka kališního listu	3,26	0,53	2,26–4,72	2,94	0,45	2,01–4,21	3,33	0,001
Délka kališního listu při bázi	1,7	0,35	0,96–2,75	1,47	0,28	0,67–1,99	3,66	<0,001
Délka kališního listu v nejširší části	1,3	0,28	0,75–2,26	1,17	0,25	0,65–1,97	2,66	0,01



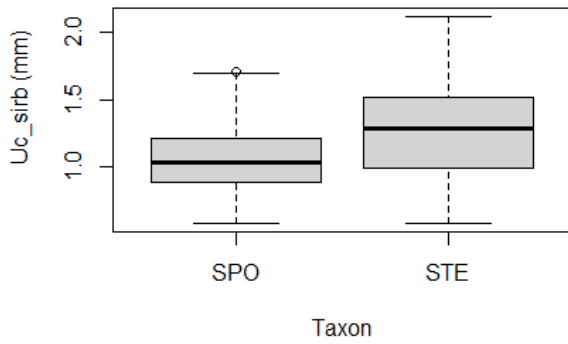
Šířka listu pod úkrojky (L_sird)



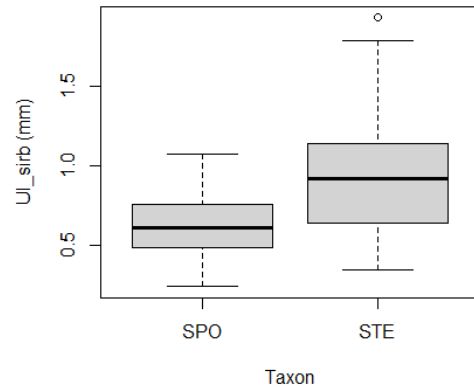
Šířka při bázi pravého úkrojku (Up_sirb)



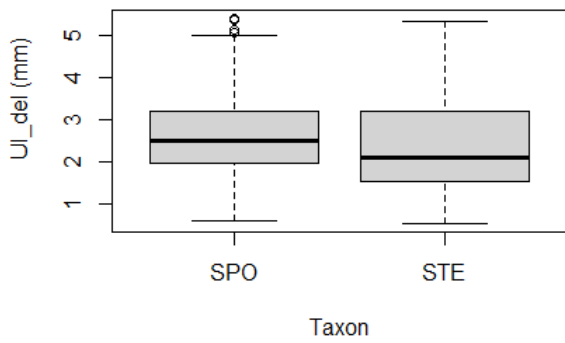
Šířka při bázi prostředního úkrojku (Uc_sirb)



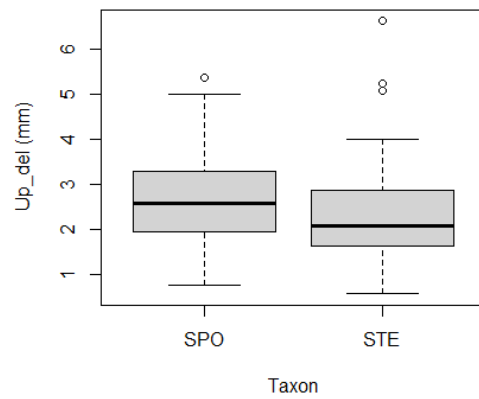
Šířka při bázi levého úkrojku (Ul_sirb)

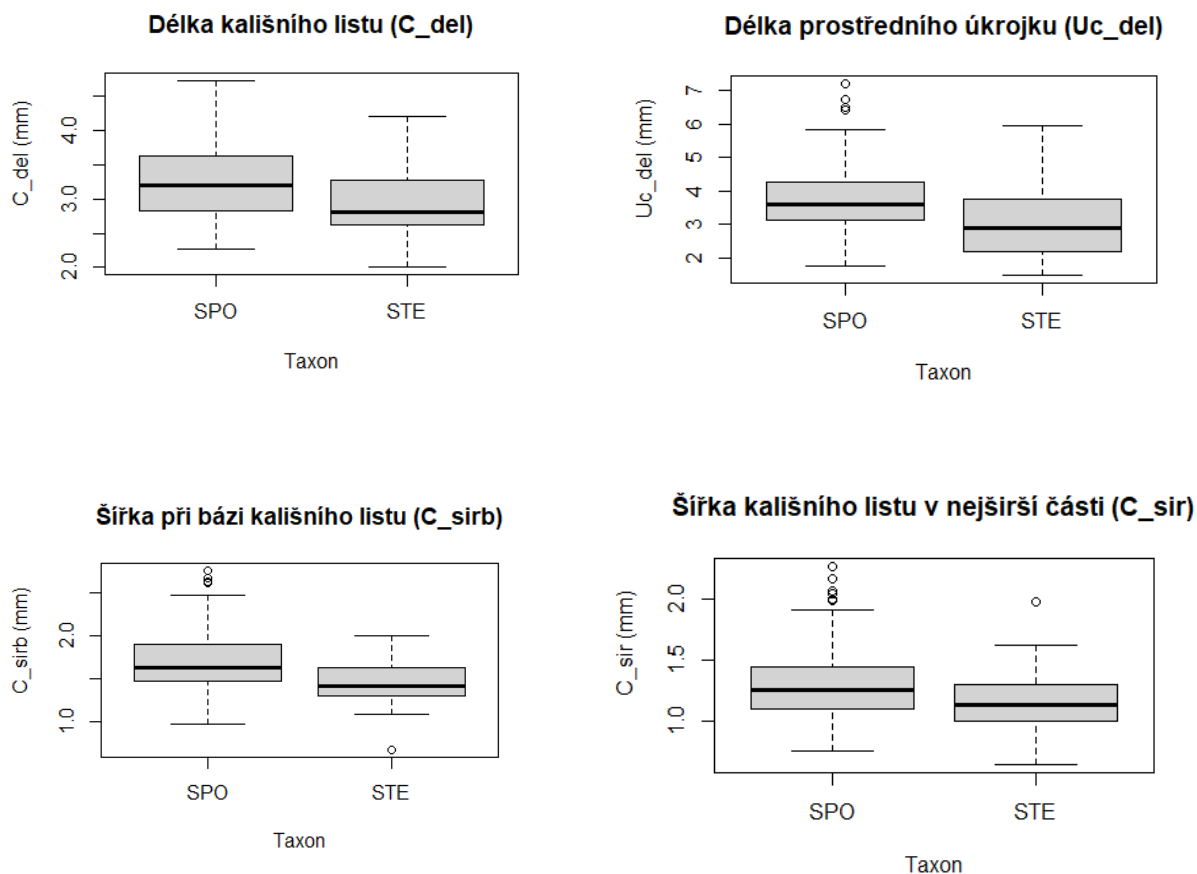


Délka levého úkrojku (Ul_del)



Délka pravého úkrojku (Up_del)





Obrázek č. 34–49: Box ploty znázorňující variabilitu jednotlivých znaků při rozdělení dat podle dvou taxonů

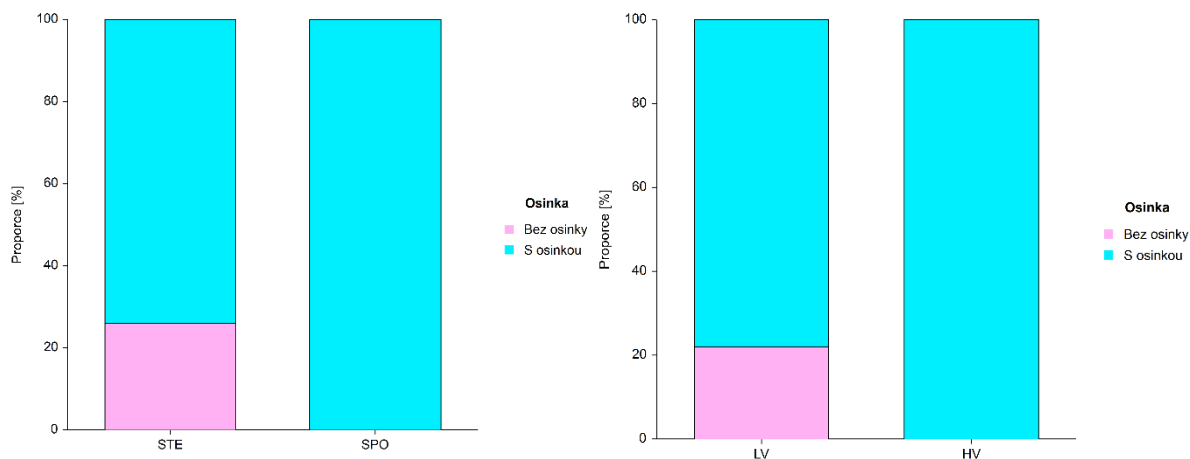
5.2.2 Morfometrická analýza kvalitativních dat

Pro znázornění variability těchto znaků byly vytvořeny skládané sloupcové grafy. Znaky na ose x představují nižší velikost genomu-HV a vyšší velikost genomu-LV nebo taxony SPO: *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica* a STE: *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii*. Hodnoty na ose y znázorňují proporci v kolika procentech jedinců v dané skupině se znak vyskytuje (viz. obr. č. 50–59). V datech dělených podle velikosti genomu prokázal test u všech znaků signifikantní rozdíly (viz tab. č. 4). U znaku přítomnost osinky se u jedinců ze skupiny nízké velikosti genomu (LV) nacházely listy s osinkou i bez, ale s osinkou převažovaly o více než polovinu. U jedinců s vysokým genomem (HV) se nacházely pouze listy s osinkou. U znaku tvaru zakončení úkrojků se u LV nacházelo pouze několik jedinců se zaobleným ukončením a převažovalo ostré zakončení úkrojků. To stejné bylo i u HV, ale tupé ukončení se vyskytovalo asi u 20 % jedinců. Co se týče znaku hustota chlupů, tak u LV byly všechny typy projevu znaku v grafu poměrně rovnoměrně rozložené. U HV převažovalo husté pokrytí, asi na 15 % se vyskytovalo středně husté a na 5 % velmi řídké pokrytí chlupů. Znak přítomnost žláznatých chlupů je u obou skupin velikostí genomu velmi variabilní a žádný z nich výrazně nepřevažuje nad ostatními, pouze projev středně dlouhé chlupy se u HV nevyskytuje a u LV je v maximálně 5 % jedinců. U znaku variability nežláznatých chlupů u LV převažuje absence nežláznatých

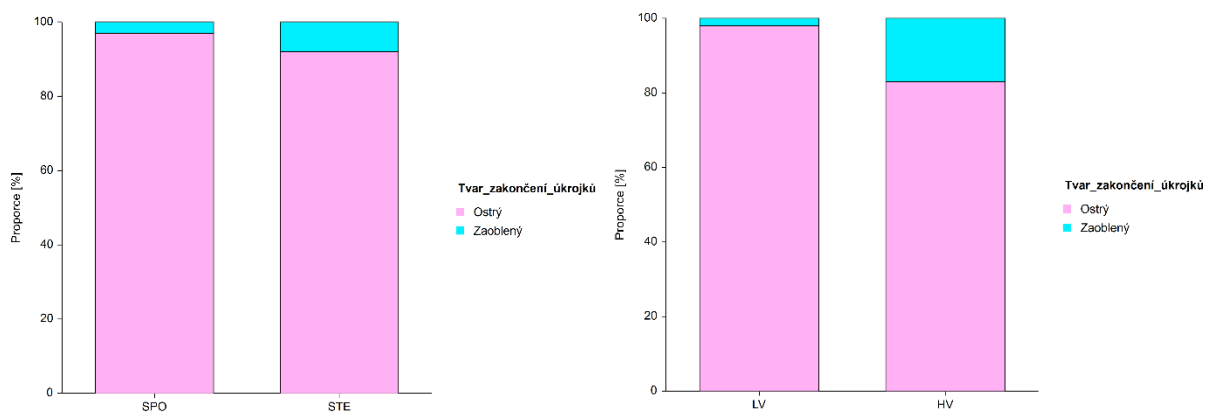
chlupů a dlouhé nežláznaté chlupy. Ostatní znaky jsou přítomny v zanedbatelném množství. U HV se nachází pouze dlouhé nežláznaté chlupy. V datech dělených podle taxonů prokázal test signifikantní rozdíly u čtyř znaků (viz tab. č. 4). U znaku zakončení úkrojků nebyla nulová hypotéza zamítnuta. U znaku přítomnost osinky se u poddruhu *S. rosacea* subsp. *steinmannii* (STE) nacházely listy s osinkou i bez, ale s osinkou převažovaly asi na 75 %. U *S. rosacea* subsp. *sponhemica* (SPO) se nacházely pouze listy s osinkou. U znaku tvar zakončení úkrojků u obou taxonů převažovalo ostré zakončení, tupé bylo pozorováno maximálně do 10 % jedinců. Jedinci patřící do skupiny SPO měli ve znaku hustota chlupů všechny projevy poměrně rovnoměrné. V STE převažuje husté pokrytí chlupů alespoň v 85 %. Druhým častým projevem je středně husté pokrytí asi v 10 %. Zbylé dva znaky jsou v zanedbatelném množství. U znaku přítomnosti žláznatých chlupů se u obou taxonů projevuje znak ve velké variabilitě. U SPO se nejvíce projevuje variabilita krátkých chlupů a kombinace krátkých a dlouhých chlupů, zbytek projevů je rovnoměrně obsazeno. U STE se asi v 50 % objevují dlouhé chlupy a ostatní projevy jsou rovnoměrné, jen zde chybí chlupy krátké. U znaku nežláznaté chlupy u taxonu SPO převažovala absence chlupů a chlupy dlouhé. Chlupy krátké a středně dlouhé byly do 5 %. U STE byly naopak v převaze dlouhé chlupy a do 20 % absence chlupů. Do 5 % byly kombinace krátkých, středních a dlouhých a také kombinace krátkých a dlouhých chlupů.

Tabulka č. 4: Souhrn všech měřených kvalitativních znaků, x2 značí výsledek statistické analýzy, p signifikanci.

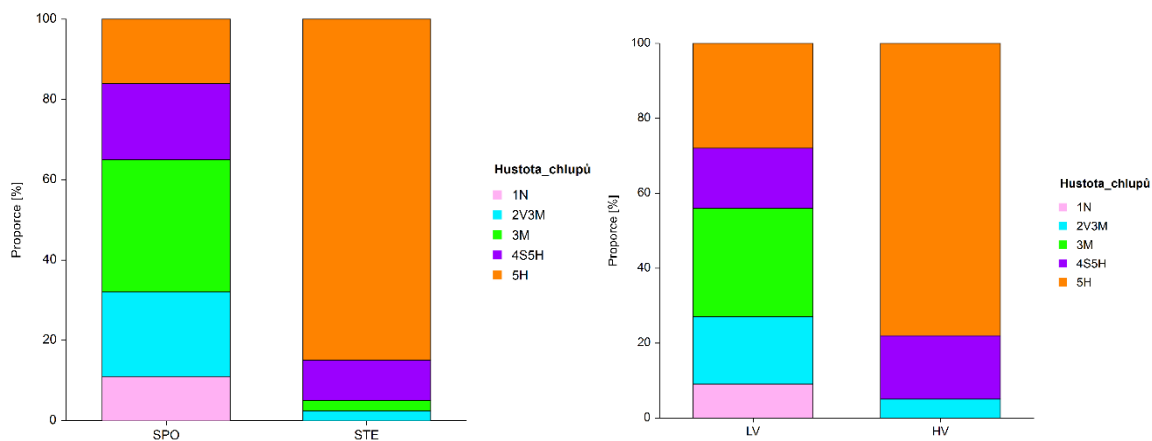
Znak	Projev znaku	Zkratka	Celková Proporce (%)	Dělení na Dělení na taxon velikost genomu			
				x2	p	x2	p
Osinka	ANO	0	19	12,36	<0,001	4,83	0,028
	NE	1	81				
Zakončení úkrojků	Zaoblené	0	4	1,8	0,179	8,3	0,004
	Ostré	1	96				
Hustota chlupů	Několik nahodilých	1N	9	60,86	<0,001	19,85	<0,001
	Velmi řídké pokrytí	2V3M	16				
	Řídké pokrytí	3M	25				
	Středně husté pokrytí	4S5H	16				
	Husté pokrytí	5H	34				
Přítomnost nežláznatých chlupů	Žádné	0	58	44,6	<0,001	35,33	<0,001
	krátké	1	1				
	Středně dlouhé	2	2				
	Dlouhé	3	37				
	Krátké, střední a dlouhé	1A2A3	1				
	Krátké a dlouhé	1A3	1				
Přítomnost žláznatých chlupů	Žádné	0	5,5	29,42	<0,001	21,5	0,003
	krátké	1	21				
	Středně dlouhé	2	3				
	Dlouhé	3	20				
	Krátké a střední	1A2	5				
	Krátké, střední a dlouhé	1A2A3	10				
	Krátké a dlouhé	1A3	24,5				
	Střední a dlouhé	2A3	11				



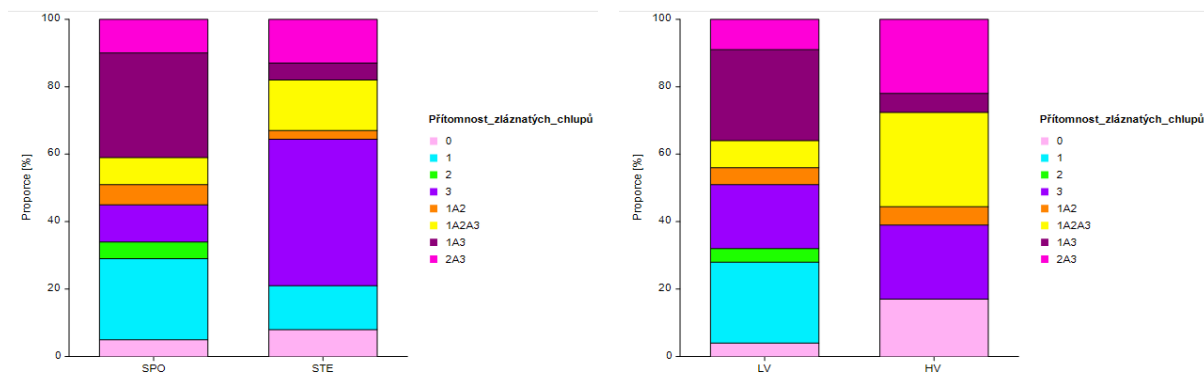
Obrázek č. 50-51: Variabilita listů s osinkou a bez osinky, na obrázku č. 50 jsou data rozdělená podle taxonu a na obrázku č. 51 jsou rozdělena podle velikosti genomu



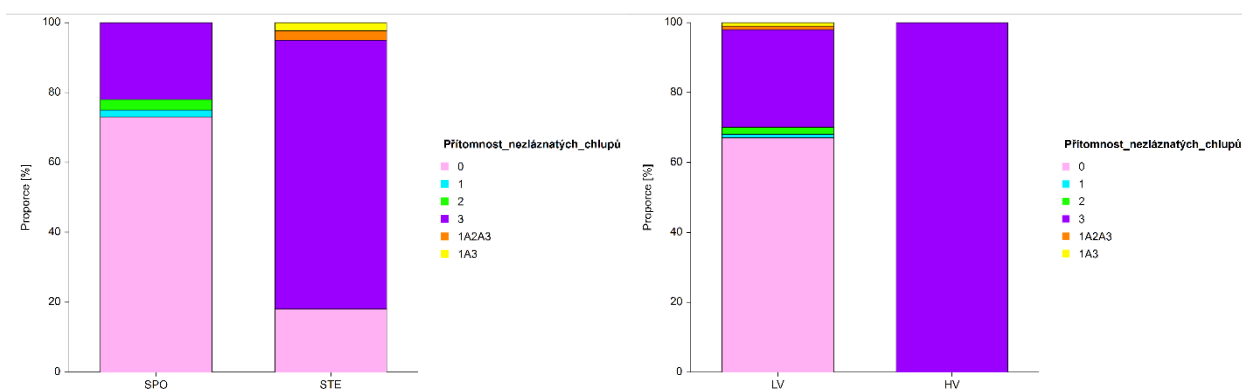
Obrázek č. 52-53: Variabilita tvaru zakončení listů, na obrázku č. 52 jsou data rozdělená podle taxonu a na obrázku č. 53 jsou rozdělena podle velikosti genomu



Obrázek č. 54-55: Variabilita hustoty pokrytí chlupy u listů, na obrázku č. 54 jsou data rozdělená podle taxonu a na obrázku č. 55 jsou rozdělena podle velikosti genomu. Kód 1N značí několik nahodilých chlupů, 2V3M velmi řídké pokrytí, 3M řídké, 4S5H středně husté a 5H husté pokrytí.



Obrázek č. 56-57: Přítomnost a variabilita žláznatých chlupů na listech, na obrázku č. 56 jsou data rozdělená podle taxonu a na obrázku č. 57 jsou rozdělena podle velikosti genomu. Číslo 0 značí absenci žláznatých chlupů, 1 krátké chlupy, 2 středně dlouhé a 3 dlouhé chlupy.

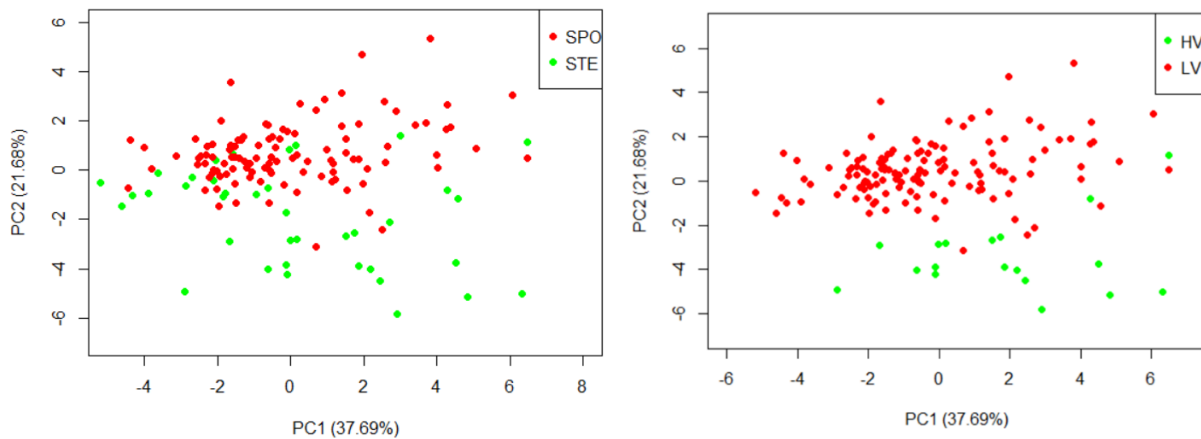


Obrázek č. 58-59: Přítomnost a variabilita nežláznatých chlupů na listech, na obrázku č. 58 jsou data rozdělená podle taxonu a na obrázku č. 59 jsou rozdělena podle velikosti genomu. Číslo 0 značí absenci žláznatých chlupů, 1 krátké chlupy, 2 středně dlouhé a 3 dlouhé chlupy.

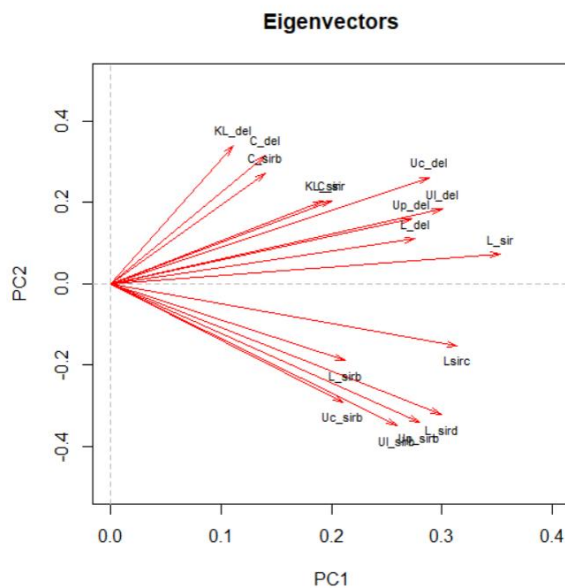
5.3 Mnohorozměrné analýzy

5.3.1 Analýza hlavních komponent (PCA)

Analýza hlavních komponent byla provedena pro všechny kvantitativní znaky. První osa vysvětluje asi 37,7 % variability znaků a druhá osa vysvětluje 21,7 % variability znaků. S první osou nejvíce korelují znaky šířka listu (L_{sir}) na 35 %, šířka listu pod rozšířením (L_{sirc}) na 31 % a délka levého úkroju (U_{l_del}) na 30 %. S druhou osou nejvíce korelují znaky šířka levého úkroju při bázi (U_{l_sirb}) na 35 %, šířka pravého úkroju při bázi (U_{p_sirb}) na 34 % a délka korunního listu (Kl_del) na 34 %. Při rozdělení vzorků podle velikosti genomu se data rozprostřela mnohem kompaktněji než data rozdělená na taxony.



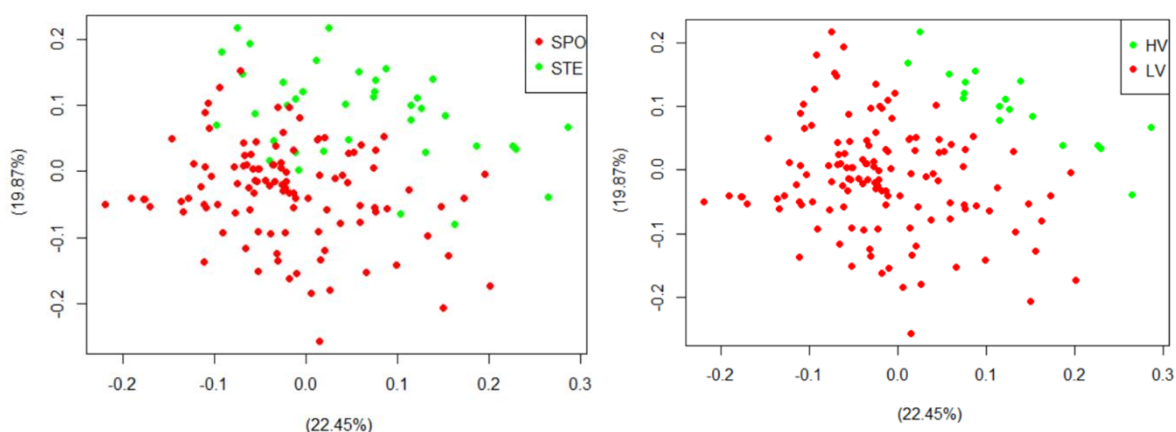
Obrázek č. 60 a 61: Ordinační diagramy znázorňující rozložení morfologické variability z analýzy hlavních komponent. Obrázek č. 59 znázorňuje data rozdělena podle taxonů a č. 60 podle velikosti genomu.



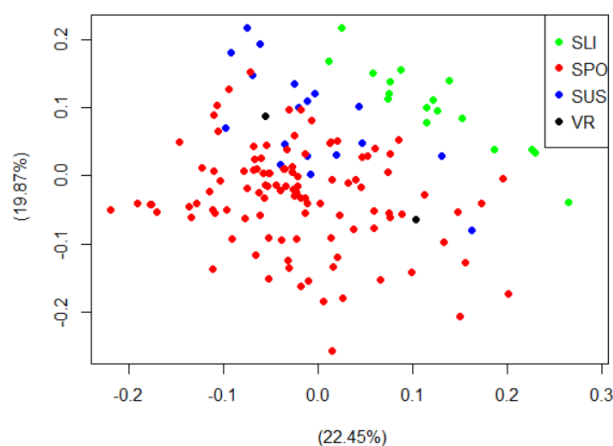
Obrázek č. 62: Promítnutí morfologických znaků do ordinačního prostoru

5.3.2 Analýza hlavních koordinát (PcoA)

Tato analýza pracuje se všemi daty z morfometrické analýzy, takže jak kvantitativními, tak kvalitativními. První osa vysvětluje 22,5 % variability a druhá 19,9 % variability. Při grafickém promítnutí dat podle velikosti genomu (viz obr. č. 60) se i v této analýze data mnohem více shlukovitě oddělila než u dělení podle taxonů (viz obr. č. 59). U dat rozdělených geograficky splývají populace *S. rosacea* subsp. *steinmannii* z Ústecka a Vrkoče a mají intermediární polohu mezi *S. rosacea* subsp. *sponhemica* a ze Semilaska označované jako *S. rosacea* subsp. *steinmannii*.



Obrázek č. 63 a 64: Ordinační diagram znázorňující rozložení morfologické variability z analýzy hlavních koordinát, data jsou rozdělena podle taxonu na obr. č. 62 a podle velikosti genomu na obr. č. 63.

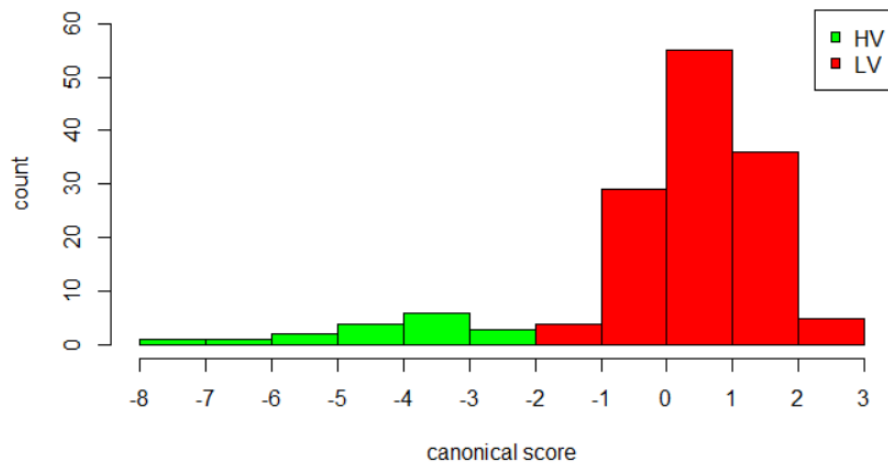


Obrázek č. 65: Ordinační diagram znázorňující rozložení morfologické variability z analýzy hlavních koordinát, data jsou rozdělena podle taxonomického členění a vyznačeny jsou některé důležité lokality, SLI =steinmannii Liberecko (Semilsko), SUS=steinmannii Ústecko, VR = Vrkoč, SPO=sponhemica

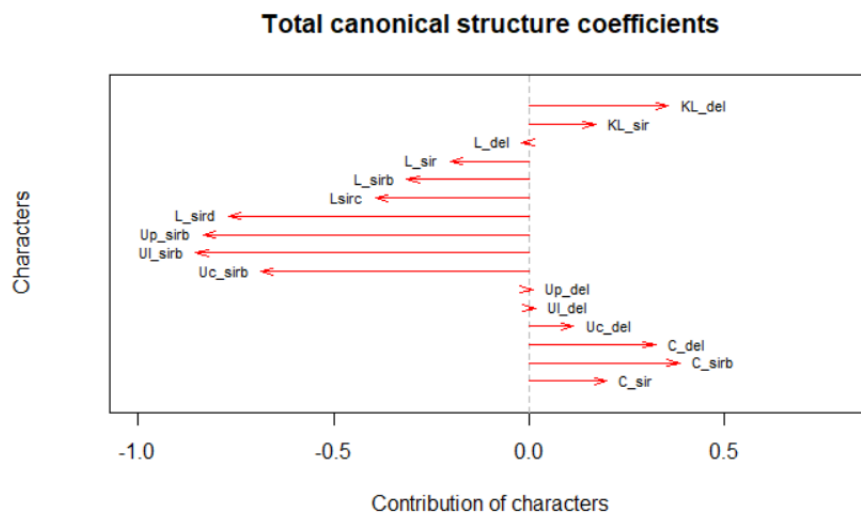
5.3.3 Kanonická diskriminační analýza (CDA)

Následně byla kvantitativní data hodnocena kanonickou diskriminační analýzou, která data rozdělila na definovaný počet skupin. Nejvíce korelovanými znaky, podle kterých jsou skupiny odlišené, jsou U_{l_sirb} na 85 %, U_{p_sirb} na 84 %, šířka listu pod úkrojky (L_{sird}) na 76 %, šířka při bázi prostředního úkrojku (U_{c_sirb}) na 69 % a L_{sirc} na 39 %. U dat rozdělených podle taxonu analýza odlišila dvě skupiny, které se signifikantně lišily ($p < 0,001$) na 95,9 % (viz obr. č. 65). Pouze tři jedinci nebyli správně klasifikováni, a to TET-kostel1, TET-san10 a BIT-2. Při grafickém znázornění se oba histogramy kanonických korelačních koeficientů pro jednotlivé jedince vzájemně nepřekrývají. U dat rozdělených na taxony analýza také odlišila data na dvě signifikantně se lišící skupiny ($p < 0,001$), ale její úspěšnost byla mnohem nižší,

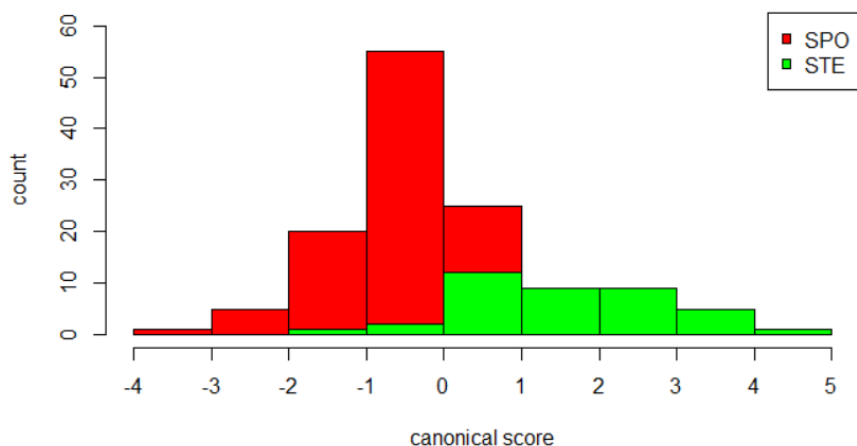
pouze na 74,1 %. Celkem 19 jedinců nebylo správně klasifikováno, z toho devět *S. rosacea* subsp. *steinmannii* a deset *S. rosacea* subsp. *sponhemica*. Při grafickém znázornění se histogramy vzájemně překrývají (viz. obr. č. 67). V grafickém znázornění příspěvků jednotlivých znaků pro velikost genomu lze vidět, že většina znaků na listech má u vyšší velikosti genomu větší hodnoty (viz obr. č. 66).



Obrázek č. 66: Histogram kanonických korelačních skóre z kanonické diskriminační analýzy rozdělené na dvě skupiny podle velikosti genomu

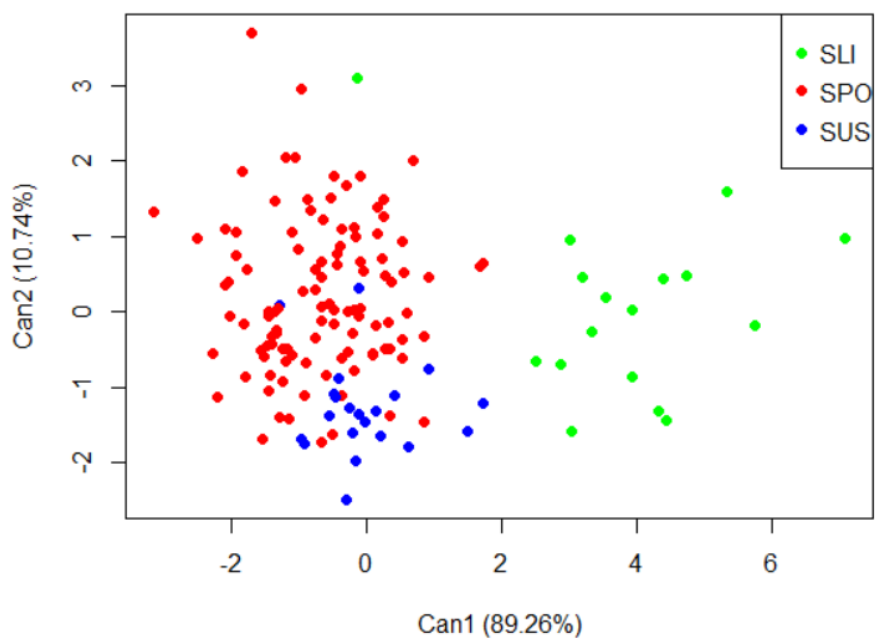


Obrázek č. 67: Ordinační diagram příspěvku jednotlivých znaků v kanonické diskriminační analýze pro dvě skupiny rozdělené podle velikosti genomu

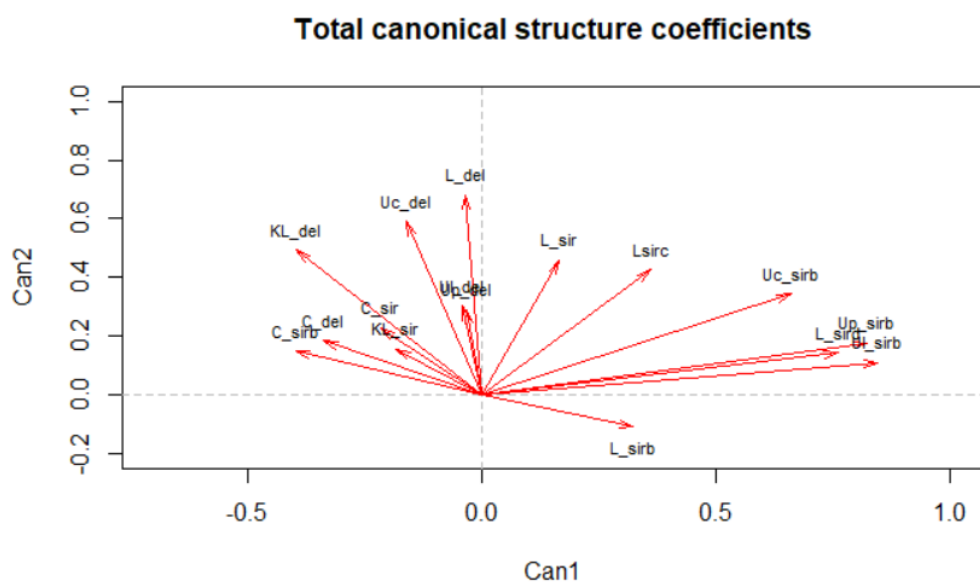


Obrázek č. 68: Histogram kanonických korelačních skóre z kanonické diskriminační analýzy rozdělené na dva taxony podle tradičního taxonomického členění populací

V případě, kdy se kanonická diskriminační analýza provede pro tři skupiny podle taxonomického členění a geografické příslušnosti populací a jejich velikosti genomu (STE rozděleno na populace na Semilsku a populace na Ústecku), vysvětluje první osa 89,3 % variability a druhá osa vysvětluje 10,7 %. S první osou nejvíce korelují znaky UL_sirb na 85 %, Up_sirb na 82 % a L_sird na 75 %. S druhou osou nejvíce korelují znaky L_del na 68 %, Uc_del na 59 % a Kl_del na 49 %. Analýza odlišila tři skupiny, které se významně lišily ($p < 0.001$), ale úspěšnost byla poměrně nízká na 72,4 %. U lokality SUS nebyli správně klasifikováni pouze dva jedinci, a to VR-1 a PR-6. U lokality SLI jeden jedinec BIT-2, ale u SPO 24 jedinců. Při grafickém znázornění dat podle geografie, se vzorky populací *S. rosacea* subsp. *steinmannii* z Vrkoče a Ústecka nachází na okraji variability jedinců taxonu *S. rosacea* subsp. *sponhemica*, zatímco semilské populace se od nich poměrně odlišují.



Obrázek č. 69: Ordinační diagram promítající data podle taxonomického členění a vyznačeny jsou některé důležité lokality, SLI =*steinmannii* Liberecko (Semilsko), SUS=*steinmannii* Ústecko (Vrkoč součásti SUS), SPO=*sponhemica*



Obrázek č. 70: Ordinační diagram příspěvku jednotlivých znaků v kanonické diskriminační analýze

6. DISKUZE

Jak už bylo zmíněno v teoretické části, poddruh *S. rosacea* subsp. *sponhemica* byl nalezen Gmelinem v Německu a poddruh *S. rosacea* subsp. *steinmannii* Tauschem v ČR (Nepraš & Kroufek 2012, Schröder 2023). K oběma poddruhům jsou dnes řazeny populace taxonomicky nejasné a velká morfologická variabilita zastírá jejich jednoznačnou determinaci (Hrouda & Šourková 1992, Drábková 2000). *S. rosacea* subsp. *sponhemica* (SPO) je charakterizována úzkými špičatými úkrojky a téměř lysými listy (Schröder 2023), *S. rosacea* subsp. *steinmannii* (STE) podle přítomnosti hustého ochlupení, žláznatými chlupy na listech a širokých kopinatých úkrojku (Nepraš & Kroufek 2012). Oba tyto poddruhy jsou v literatuře klasifikovány pouze podle morfologických znaků, převážně podle odění listů a zakončení úkrojku, což jsou poměrně nápadné znaky, přestože podléhají značné variabilitě. U populací SPO byli nalezeni jedinci se žláznatými i nežláznatými chlupy, s hustým pokrytím listů i listy lysé, s ostrým i tupým zakončením úkrojku a u jedinců taxonu STE se rovněž vyskytovaly všechny typy. Podle zjištěných výsledků jsou ale pro taxonomickou klasifikaci opravdu nejvhodnější znaky na listech. A to zejména šířka a délka listu, ale zajímavé je, že také délka a šířka úkrojku. Tento znak Hrouda a Šourková (1992) neuvádí a možná by bylo vhodné se na něj zaměřit a změřit i u ostatních populací. Dalším znakem je šířka korunního lístku. V Květeně ČR se uvádí pouze jako rozlišovací znak délka korunního lístku (Hrouda & Šourková 1992). U analýzy hlavních komponent však s osou vysvětlující variabilitu znaků příliš nekoreluje. Jelikož se šířka korunního lístku neuvádí jako rozlišovací znak, možná by bylo vhodné jej také změřit u ostatních populací. Co se týče nejčastějšího rozlišovacího znaku hustoty chlupů, tak u populací STE byli opravdu jedinci ve většině případů hustě ochlupení. U populací SPO však byla velká variabilita a nepoukazuje tak na vhodný určovací znak. Data rozdělená podle velikosti genomu a podle taxonu mají u kvalitativních znaků podobnou variabilitu a nepoukazují na nevhodné rozdělení. Jedině znak přítomnost nežláznatých chlupů naznačuje, že u vyšší velikosti genomu se vyskytují pouze dlouhé nežláznaté chlupy. Box ploty u kvantitativních znaků (viz obr. č. 17–33) ukazují mírně lepší rozložení variability hodnot znaků u dat rozdělených podle velikosti genomu, ale není to dostatečně velký rozdíl než u dat rozdělených podle taxonu. Hodnoty znaků u dat rozdělených podle velikosti genomu jsou lépe rozloženy hlavně u znaků šířka listu pod úkrojky a šířka úkrojku při bázi. Mnohorozměrné analýzy potvrzují důležitou úlohu znaků na listech pro popis variability druhu. Je překvapivé, že navzdory nižší velikosti genomu mají, do této skupiny zařazení jedinci, větší hodnoty znaků na kališních a korunních lístcích. Obecně platí, že čím větší mají jedinci genom, tím mají větší jádro, mají více organel a cytoplasmu a celkově je velikost buňky větší. Když je buňka větší, jsou tím pádem větší i pletiva a orgány. Tento jev se u buněk nazývá nukleotypický efekt, případně (když se mluví o orgánech) gigas efekt (Čertner 2021). Tento efekt ale v tomto případě nebyl potvrzený, takže nelze předpokládat, že u většího genomu budou znaky větší. Ani na grafickém znázornění box ploty (viz obr. č. 17–33) nelze u znaků předpokládat, že budou větší u vyšší velikosti genomu, jelikož má pouze šest znaků u větší velikosti genomu vyšší hodnoty. Zajímavé jsou výsledky kanonické diskriminační analýzy (CDA), kdy jsou data rozdělená podle velikosti genomu. Příspěvek ordinačního diagramu poukazuje, že hodnoty znaků jsou u různé velikosti genomu odlišné. U nízké velikosti je příspěvek znaků u korunních a kališních lístků nejsilnější, což je poměrně zvláštní, pokud bereme v úvahu teorii o velikosti genomu a projevu znaků. Naproti tomu u HV jsou největší projevy znaků u listů. To je zajímavý jev, který poukazuje na evoluční vývoj nekorelovaný s velikostí genomu.

Velikost genomu nebyla dosud změřena u žádného ze studovaných poddruhů a celkově se touto problematikou nezabývalo mnoho prací. Při měření velikosti genomu průtokovou cytometrií

byly zjištěny dvě velikosti genomu, a to vyšší a nižší velikost genomu. Velmi podrobnou karyologickou studii na populacích SPO provedla Drábková (2000), která počítala chromozomy u většiny českých populací. Porovnali jsme tyto hodnoty s daty z průtokové cytometrie u stejných navštívených lokalit (tab. č. 5) a zjistili jsme, že data spolu nekorelují. U lokality TET uvádí Drábková $2n=50$ chromozomů, což je nejvíce z výčtu lokalit, ale naše výsledky poukazují na průměrnou nejmenší velikost genomu ze všech populací. Dále je možné si povšimnout nesrovnalostí u lokalit KOB a HR i BIT. U populace KOB oproti dalším populacím s velmi podobnou velikostí genomu (př.: MS a OS) je mnohem menší počet chromozomů. Při porovnání dvou populací BIT a HR se obě populace liší jen o dva páry chromozomů, ale přitom mají velmi rozdílnou velikost genomu. Tyto velké rozdíly může vysvětlovat několik situací. První z možností je nesprávné určení počtu chromozomů podle Drábkové (2000). U lomikamenů jsou chromozomy špatně pozorovatelné a je možné přehlédnutí (Webb & Gornall 1989). Druhou možností je dysploidie. Jedná se o poměrně složitý a velmi málo prozkoumaný jev, kdy v podstatě dochází k fúzi chromozomů. Počet chromozomů se tedy změní, ale množství DNA zůstává stejné, proto mohou být výsledky Drábkové (2000) a naše výsledky z cytometru rozdílné (Escudero et al. 2014). Poslední z našich teorií je samozřejmě, jak už bylo dříve zmíněno, možnost velké variability v populaci, kdy se nám nepodařilo sesbírat podobné jedince jako Drábková (2000), což je ještě umocněno rozdílem přes 20 let od jejího samplingu.

Tabulka č. 5: Srovnání průměrných velikostí genomu v populacích s počty chromozomů podle Drábkové (2000). Vysvětlené zkratky populací jsou v příloze č.1.

Lokalita	Velikost genomu	Počet chromozomů podle Drábkové (2000)
TET	2,97	$2n=50$
MS	3,16	$2n=46$
BL	3,17	$2n=46$
BC	3,17	$2n=46$
OS	3,17	$2n=46$
KOB	3,15	$2n=38$
HR	3,23	$2n=48$
BIT	4,56	$2n=52$

U grafů, které promítají data z průtokové cytometrie, je jasně pozorovatelné, že při rozdělení dat na velikosti genomu, byla data rovnoměrně rozdělená. U mnohorozměrných analýz, kde byla data rozdělena podle taxonomického členění s vyznačenými některými důležitými lokalitami, lze dobře pozorovat, že populace z Vrkoče a Českého středohoří u STE mají podobné projevy znaků jako populace SPO. Zajímavé jsou ale populace STE na Semilsku, které se odlišují vyššími hodnotami znaků, zejména na listech. Tyto výsledky poukazují na nesrovnalosti ohledně rozdělení taxonů. Jelikož byly, jak už bylo zmíněno, taxony určeny pouze podle morfologie, mohlo by se jednat o chybné určení poddruhu. Vzhledem k typové lokalitě *S. rosacea* subsp. *steinmannii* na Vrkoči v Českém středohoří zjištěná data nepodporují karyologickou integritu rostlin z arely na Semilsku s arelou v Českém středohoří. Podobně hovoří i morfologická data. Na opačnou stranu u CDA populace STE z Ústecka neintegrují s populacemi SPO, ale nacházejí se na okraji variability. Což může poukazovat na jiný taxon, ale také může jít o izolované populace s jinými projevy znaků. Další otázkou je, jakou roli hrají populace *S. rosacea* subsp. *rosacea* z Německa. Decanter et al. (2020) zjistili u *S. rosacea*

subsp. *sponhemica* 46–52 chromozomů (hexaploid) a u *S. rosacea* subsp. *rosacea* 64 chromozomů (oktoploid). Při porovnání našich výsledků velikosti genomu s počty chromozomů u Decanter et al. (2020), by populace ze Semilka mohly odpovídat nominálnímu poddruhu. Další zajímavostí jsou rozdílné nároky podle teploty, které pozorovali Decanter et al. (2020) a zjistili, že *S. rosacea* subsp. *rosacea* se vyskytuje v chladnějších oblastech než *S. rosacea* subsp. *sponhemica*. Tento jev teoreticky můžeme pozorovat u populace s vysokou ploidíi nacházející se v okolí Semil, na severu Čech. Je možné, že tyto izolované lokality mají skutečně chladnější teploty a možná by se mohlo jednat o jedince *S. rosacea* subsp. *rosacea*.

Pokud shrneme všechny naše výsledky, můžeme dojít k názoru, že rozdělení podle velikosti genomu lépe odpovídá morfologickým datům než taxonomické zařazení populací v Květeně ČR (Hrouda & Šourková 1992). Dalším problémem je zařazení semilských populací, které se odlišují od ostatních STE jak velikostí genomu, tak v příspěvcích znaků. Jednou z možností je zařazení těchto populací do německého druhu *S. rosacea* subsp. *rosacea*. Tato domněnka však není doložena a musí se potvrdit získáním vzorků z německých populací a porovnáním morfometrických znaků a velikostí genomu. Problematika těchto poddruhů není zdaleka vyřešena a určitě je nutné se jí mnohem podrobněji zabývat. V diplomové práci, která bude na tuto práci navazovat, by bylo vhodné navštívit zbývající lokality s výskytem obou poddruhů na území České republiky a také porovnat jedince s pravou *S. rosacea* subsp. *rosacea* z Německa. Dalším cílem pak bude spočítat chromozomy v určitých populacích a dokázat tak odpovědět na otázky ohledně spekulací nad těmito poddruhy.

7. ZÁVĚR

Tato bakalářská práce se zabývala dvěma poddruhy *Saxifraga rosacea* na území České republiky. U obou poddruhů byla provedena morfometrická a cytometrická analýza, kde bylo hlavním cílem zjistit vztah těchto poddruhů a najít znaky, které je odlišují, protože jsou oba velmi variabilní. Byla potvrzena role znaků na listech jako taxonomicky důležitých. Nově je zdůrazněn význam délky a šířky úkrojků. Z morfologického hlediska populace z Českého středohoří i s typovou lokalitou *S. rosacea* subsp. *steinmannii* Vrkoč částečně splývají s hodnotami znaků *S. rosacea* subsp. *sponhemica* z Českého středohoří. Naopak populace *S. rosacea* subsp. *steinmannii* ze Semilska se znaky od těchto populací odlišují. Výsledky z průtokového cytometru nám rozdělily jedince na dvě skupiny s vyšší a nižší velikostí genomu. Při porovnání těchto skupin lze nejjasněji morfologicky definovat skupiny podle velikosti genomu (populace řazené k *S. rosacea* subsp. *steinmannii* ze Semilska). Naměřené hodnoty velikosti genomu neindikují tak výraznou variabilitu počtu chromozomů, která je uvedena v práci Drábkové (2000). Při porovnání dat s počty chromozomů u Decanter et al. (2020), by však populace ze Semilska mohly odpovídat poddruhu *S. rosacea* subsp. *rosacea*. Data celkově ukazují na jasnější diferenciaci podle velikosti genomu než podle taxonů. Lze tedy tvrdit, že pojetí uvedené v Květeně ČR (Hrouda & Šourková 1992) neodpovídá prezentovaným datům. Pro budoucí revizi *S. rosacea* bude nutné dále konfrontovat hodnoty velikosti genomu s počítáním chromozomů a rozšířením studovaného areálu zejména na území Německa.

8. POUŽITÁ LITERATURA

Abbott R., Albach D., Ansell S., Arntzen J.W., Baird S.J.E., Bierne N., Boughman J., Brelsford A., Buerkle C.A., Buggs R., Butlin K., Dieckmann U., Eroukhmanoff F., Grill A., Cahan S. H., Hermansen J. S., Hewitt G., Hudson A. G., Jiggins C., Jones J., Keller B., Marczewski T., Mallet J., Martinez-Rodriguez P., Möst M., Mullen S., Nichols R., Nolte A. W., Parisod C., Pfennig K., Rice A. M., Ritchie M. G., Seifert B., Smadja C. M., Stelkens R., Szymura J.M., Väinölä R., Wolf J. B. W. & Zinner D. (2013): Hybridization and speciation. – *Journal of Evolutionary Biology* 26: 229–246.

Arndt T. (2014): Lomikámen zrnatý. – *Celostnimedica.cz* [online].

URL: <https://www.celostnimedica.cz/>

Brabec E. (1971): Příspěvek k ekologii sutí Českého Středohoří. – Diplomová práce, PřF UK v Praze. 84 pp.

Cajz V. (1994): Borečský vrch – In: Databáze významných geologických lokalit. [online].

URL: <https://www.geology.lokality.cz/>

Cibulka R. (2014): *Saxifraga rosacea subsp. steinmannii* (Tausch) Holub – lomikámen trsnatý vlnatý. In Hoskovec L. (eds) – *Botany.cz* [online]. URL: <https://www.botany.cz/>

Čertner M. (2021): Běžný polní plevel oknem do evoluce polyploidů: příběh heřmánkovce nevonného. – *Živa* 3: 110.

Čertner M., Kolář F., Frajman B., Winkler M. & Schönswetter P. (2020): Massive introgression weakens boundaries between a regionally endemic allopolyploid and a widespread congener. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 42: 125502.

Decanter L., Colling G., Elvinger N., Heiðmarsson S. & Matthies D. (2020): Ecological niche differences between two polyploid cytotypes of *Saxifraga rosacea*. – *American Journal of Botany* 107: 423–435.

DeChaine E.G., Anderson S.A., McNew J.M. & Wendling B.M. (2013): On the evolutionary and biogeographic history of *Saxifraga* sect. *Trachyphyllum* (Gaud.) Koch (Saxifragaceae Juss.). – *PLoS ONE* 8: e6981.

DeChaine E. G. (2014): Introducing the spotted Saxifrages: *Saxifraga* sect. *Bronchiales*, sect. *Nov.* (Saxifragaceae). – *New England Botanical Club* 116: 25–40.

- Deng J., Drew B. T., Mavrodiev E. V., Gitzendanner M. A., Soltis P. S. & Soltis D. E. (2015): Phylogeny, divergence times, and historical biogeography of the angiosperm family Saxifragaceae. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 83: 86–98.
- Doležel J., Greilhuber J., Lucretti S., Meister A., Lysák M. A., Nardi L. & Obermayer R. (1998): Plant genome size estimation by flow cytometry: Inter-laboratory comparison. – *Annals of Botany* 82: 17–26.
- Drábková L. (2000): *Saxifraga rosacea*. – In: Stace, C. A.: IOPB Chromosome Data 16, IOPB Newsletter No. 32: 9–10.
- Ebersbach J., Muellner-Riehl A. N., Favre A., Paule J., Winterfeld G. & Schnitzler J. (2018): Driving forces behind evolutionary radiations: *Saxifraga* section *Ciliatae* (Saxifragaceae) in the region of the Qinghai–Tibet Plateau. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 304–320.
- Ebersbach J., Muellner-Riehl A.N., Michalak I., Tkach N., Hoffmann M.H., Röser M., Sun H. & Favre A. (2017): In and out of the Qinghai–Tibet Plateau: Divergence time estimation and historical biogeography of the large arctic-alpine genus *Saxifraga* L. – *Journal of Biogeography* 44: 900–910.
- Ebersbach J., Tkach N., Röser M. & Favre A. (2020): The Role of Hybridisation in the Making of the Species–Rich Arctic–Alpine Genus *Saxifraga* (Saxifragaceae). – *Diversity* 12: 440.
- Eidesen P.B., Ehrich D., Bakkestuen V., Alsos I.G., Gilg O., Taberlet P. & Brochmann C. (2013): Genetic roadmap of the Arctic: Plant dispersal highways, traffic barriers and capitals of diversity. – *The New Phytologist* 200: 898–910.
- Ellstrand N. C. & Elam D. R. (1993): Population genetic consequences of small population size—implications for plant conservation. – *Annual Review Ecology and Systematics* 24: 217–242.
- Escudero M., Martín-Bravo S., Mayrose I., Fernández-Mazuecos M., Fiz-Palacios O., Hipp AL., Pimentel M., Jiménez-Mejías P., Valcárcel V., Vargas P & Luceño M. (2014): Karyotypic Changes through Dysploidy Persist Longer over Evolutionary Time than Polyploid Changes. – *PLoS ONE* 9: e85266.
- Gitzendanner M. A. & Soltis P. S. (2000): Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. – *American Journal of Botany* 87: 783–792.
- Glennon K. L., Ritchie M. E. & Segraves K. A. (2014): Evidence for shared broad-scale climatic niches of diploid and polyploid plants. – *Ecology Letters* 17: 574–582.

Grulich V. (2017): Červený seznam cévnatých rostlin ČR [The Red List of vascular plants of the Czech Republic]. – Příroda 35: 75–132.

Grulich V., Holubová D., Štěpánková P. & Řezníčková M. (2017): Symetrie květu. – Pladias.cz [online]. URL: <https://www.pladias.cz/>

Haworth A. H. (1812): Synopsis plantarum succulentarum: cum descriptionibus, synonymis, locis, observationibus anglicanis, culturaque. – London. 334 pp.

Hemp A. (1996): Ökologie, Verbreitung und Gesellschaftsanschluß ausgewählter Eiszeitrelikte (*Cardaminopsis petraea*, *Draba aizoides*, *Saxifraga decipiens*, *Arabis alpina* und *Asplenium viride*) in der Pegnitzalb. – Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 66: 233–267.

Hewitt G. M. (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. – Biological Journal of the Linnean Society 58: 247–276.

Hintze J. (2013): NCSS 9. NCSS, LLC. – Kaysville, Utah, USA. [online]. URL: <https://www.ncss.com/>

Hopkins D.M. (1967): The Bering Land Bridge. – Stanford University Press. 512 pp.

Hrouda L. & Šourková M. (1992): *Saxifraga* L. – lomikámen. – In: Hejný S., Slavík B., Kirschner J. & Křísa B. (eds), Květena České republiky 3, Academia, Praha. 402–417.

Hrouda L. (2021): Saxifragaceae Juss. – lomikamenovitě. – In: Kaplan Z., Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha. 400–404 pp.

Hruban V. & Majzlík I. (2010): Obecná genetika. – Česká zemědělská univerzita, Praha. 316 pp.

Chytrý M. (ed.; 2009): Vegetace České republiky 2: Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace. – Academia, Praha. 520 pp.

Jiao Y., Wickett N.J., Ayyampalayam S., Chanderbali A.S., Landherr L., Ralph P.E., Tomsho L.P., Hu Y., Liang H., Soltis P.S., Soltis D.E., Clifton S.W., Schlarbaum S. E., Schuster S.C., Ma H., Leebens-Mack J. & Depamphilis C.W. (2011): Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. – Nature 473: 97–100.

Kaplan K. (1981): Embryologische, pollen-und samenmorphologische Untersuchungen zur Systematik von *Saxifraga* (Saxifragaceae). – Bibliotheca Botanica 134:–156.

Keller L. F. & Waller D. M. (2002): Inbreeding effects in wild populations. – Trends in Ecology & Evolution 17:230–241.

- Kolář F., Pišová S., Záveská E., Fér T., Weiser M., Ehrendorfer F., & Suda J. (2015): The origin of unique diversity in deglaciated areas: traces of Pleistocene processes in north-European endemics from the *Galium pusillum* polyploid complex (Rubiaceae). – *Molecular Ecology*, 24: 1311–1334.
- Kubát K. (1971): Ledové jámy a exhalace v Českém středohoří II. – *Vlastivědný Sborník Litoměřicko* 8: 67–89.
- Kubát K. (1974): Proudění vzduchu sutěmi jako ekologický faktor. – *Opera Corcontica* 11: 53–62.
- Linder C.R. & Rieseberg L.H. (2004): Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. – *American Journal of Botany* 91: 1700–1708.
- Lutz E., Schneller J. J. & Holderegger R. (2000): Understanding population history for conservation purposes: population genetics of *Saxifraga aizoides* (Saxifragaceae) in the lowlands and lower mountains north of the Alps. – *American Journal of Botany* 87: 583–590.
- Machová I. & Kubát K. (2004): Zvláště chráněné a ohrožené druhy rostlin Ústecka. – Academia, Praha. 220 pp.
- Mandáková T. & Lysák M. A. (2018): Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. – *Current opinion in plant biology* 42: 55–65.
- Mannocci M.I., Feretti G., Mazzoncini V., Fiorni G., Foggi B., Lastrucci L., Lazzaro L. & Viciani D. (2016): Two new *Saxifraga* species (Saxifragaceae) endemic to Tuscan Archipelago (central-northern Mediterranean, Italy). – *Phytotaxa* 284: 108–130.
- Mas de Xaxars G., García-Fernández A., Barnola P., Martín J., Mercadé A., Vallès J., Vargas P., Vigo J. & Garnatje T. (2015): Phylogenetic and cytogenetic studies reveal hybrid speciation in *Saxifraga* subsect. *Triplinervium* (Saxifragaceae). – *Journal System of Evolution* 53: 53–62.
- Mašek P. (2008): Vývoj rodu Šternberků. In Drocár J. & Loužecký P. (eds) *historickaslechta.cz* [online]. URL: <https://www.historickaslechta.cz/>
- McGregor M. (2008): *Saxifrages: A definitive Guide to the 2000 species, Hybrids & Cultivaris.* – Portland Timber Press. 366 pp.
- Mlčoch Z. (2021): Lomikámen zrnatý - [DH20] účinky na zdraví, co léčí, použití, užívání, využití. In Mlčoch Z. (eds) – *Bylinkyprovsechny.cz* [online]. URL: <https://www.bylinkyprovsechny.cz/>

- Muñoz-Pajares A. J., Perfectti F., Loureiro J., Abdelaziz M., Biella P., Castro M., Castro S. & Gómez J. M. (2018): Niche differences may explain the geographic distribution of cytotypes in *Erysimum mediohispanicum*. – *Plant Biology* 20: 139–147.
- Neiman M., Kay A. & Krist A. (2013): Can resource costs of polyploidy provide an advantage to sex? – *Heredity* 110: 152–159.
- Nepraš K. & Kroufek R. (2012): Botanický průvodce Ústeckem Ústí nad Labem. – Statutární město Ústí nad Labem. 32 pp.
- Nepraš K., Kroufek R. & Bultas P. (2008): Příspěvek ke květeně Českého středohoří. – *Severočeskou přírodou* 39: 59–72.
- Otto S. P. (2007): The evolutionary consequences of polyploidy. – *Cell* 131: 452–462.
- R core team (2023): R: a language and environment for statistical computing. – The R foundation for statistical computing, Vienna. [online]. URL: <https://www.r-project.org/>
- Reisch Ch., Poschold P. & Wingender R. (2003): Genetic variation of *Saxifraga paniculata* Mill. (Saxifragaceae): molecular evidence for glacial relict endemism in central Europe. – *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 11–21.
- Riccardi C. & Nicoletti I. (2006): Analysis of apoptosis by propidium iodide staining and flow cytometry. *Nature Protocols* 1: 1458–1461.
- Roth A. G. (1800): *Tentament florae Germanicae*. 578 pp.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA [online]. URL: <https://www.rstudio.com/>.
- Sádlo J., Chytrý M., Pergl J. & Pyšek P. (2018): Plant dispersal strategies: a new classification based on the multiple dispersal modes of individual species. – *Preslia* 90: 1–22.
- Sádlo J. & Kolbek J. (1994): Náčrt nelesní vegetace sutí kolinního až montánního stupně České republiky. – *Preslia* 66: 217–236.
- Seehausen O. (2004): Hybridization and adaptive radiation. – *Trends in Ecology & Evolution* 19: 198–207.
- Shumny V. K., Veprev S. G., Nechiporenko N. N., Goryachkovskaya T. N., Slynko N. M., Kolchanov N. A. & Peltek S. E. (1969): Chromosome numbers of flowering plants. – *Academy of Sciences, Leningrad*. 927 pp.

Schneider C. A., Rasband W. S. & Eliceiri K. W. (2012): NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. – *Nature Methods*, 9: 671–675.

Schnittler M. & Günther K.F. (1999): Central European vascular plants requiring priority conservation measures and analysis from national Red Lists and distribution maps – *Biodiversity and Conservation* 8: 891–925.

Schröder Ch. N. (2023): Die Geschichte der *Saxifraga sponhemica* C.C. Gmel. – CNSflora [online]. URL: <https://www.cnsflora.de/>

Skočdoplová B. (1992): Kašpar Šternberk-Zakladatel botanických sbírek Národního muzea. – *Časopis Národního Muzea* 158: 29–30.

Smadja C.M. & Butlin R.K. (2011): A framework for comparing processes of speciation in the presence of gene flow. – *Molecular Ecology* 20: 5123–5140.

Snustad D. P. & Simmons M. J. (2009): Principles of genetics. – John Wiley & sons, America. 627 pp.

Soltis D. E., Kuzoff R. K., Conti E., Gornall R. & Ferguson K. (1996): matK and rbcL gene sequence data indicate that *Saxifraga* (Saxifragaceae) is polyphyletic. – *American Journal of Botany* 83: 371–382.

Soltis D. E., Soltis P. S., Schemske D. W., Hancock J. F., Thompson J. N., Husband B. C. & Judd W. S. (2007): Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? – *Taxon* 56: 13–30.

Soltis P.S. & Soltis D.E. (2009): The role of hybridization in plant speciation. – *Annual review of plant biology* 60: 561–588.

Stebbins G.L. (1984): Polyploidy and the distribution of the arctic–alpine flora: new evidence and a new approach. – *Botanica Helvetica* 94: 1–13.

Stebbins G.L. (1958): The inviability, weakness, and sterility of interspecific hybrids. – *Advanced Genetics* 9: 147–215.

Sternberk C. M. (1810): *Revisio Saxifragum-Iconibus Illustrata*. H. F. A. Augustin, Ratisbona [Řezno]. 60 pp.

Studnička M. (2016): Bydliště lomikamenu trsnatého vlnatého-život *Saxifraga rosacea subsp. steinmannii* na pořičních skalínách. – *Botanická zahrada Liberec*. 82 pp.

Šlenker M., Koutecký P. & Marhold K. (2022): MorphoTools2: an R package for multivariate morphometric analysis. *Bioinformatics* 2022, 1–2.

Tang M., Yu F-H., Jin X-B. & Ge S. (2010): High genetic diversity in the naturally rare plant *taihangia rupestris* yu et li (Rosaceae) dwelling only cliff faces. – Polish Journal of Ecology 58: 241–248.

The Angiosperm Phylogeny Group and others (2016): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. – Botanical Journal of the Linnean Society 181: 1–20.

Tiffney B.H. & Manchester S.R. (2001): The use of geological and paleontological evidence in evaluating plant phylogeographic hypotheses in the Northern Hemisphere Tertiary. – International Journal of Plant Sciences 162: 3–17.

Tkach N., Röser M., Miehe G., Muellner-Riehl A. N., Ebersbach J., Favre A. & Hoffmann M. H. (2015): Molecular phylogenetics, morphology and a revised classification of the complex genus *Saxifraga* (Saxifragaceae). – Taxon 64: 1159–1187.

Tkach N., Röser M., Suchan T., Cieslak E., Schönswetter P. & Ronikier M. (2019): Contrasting evolutionary origins of two mountain endemics: *Saxifraga wahlenbergii* (Western Carpathians) and *S. styriaca* (Eastern Alps). – BMC Evolutionary Biology 19: 18.

‘t Mannetje L. (2007): Climate change and grasslands through the ages: an overview. – Grass and Forage Science 62: 113–117.

Vargas P. & Feliner G. N. (1995): Cytotaxonomical study of *Saxifraga* sect. *Ceratophyllae* s.l. (Saxifragaceae). – Plant Systematics and Evolution 197: 209–223.

Walish T. J., Colling G., Bodenseh M. & Matthies D. (2015): Divergent selection along climatic gradients in a rare central European endemic species, *Saxifraga sponhemica*. – Annals of Botany 115:1177–1190.

Walish T. J., Matthies D., Hermant S. & Colling G. (2015): Genetic structure of *Saxifraga rosacea* subsp. *sponhemica*, a rare endemic rock plant of Central Europe. – Plant systematics and evolution 301: 251–263.

Walter H. (1970): Arealkunde: floristisch-historische Geobotanik. 478 pp.

Webb D. A., Gornall R. J. (1989): Saxifrages of Europe-With notes on African, American and some Asiatic Species. – Christopher Helm. 307 pp.

Webb D.A. (1963): Florae Europaea notulae systematicae 2. Saxifragaceae. – Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 68: 189–210.

Weiss-Schneeweiss H., Emadzade K., Jang T.-S., & Schneeweiss G. M. (2013): Evolutionary consequences, constraints and potential of polyploidy in plants. – *Cytogenetic and Genome Research* 140: 137–150.

Yakimowski S.B. & Rieseberg L.H. (2014): The role of homoploid hybridization in evolution: a century of studies synthesizing genetics and ecology. – *American Journal of Botany* 101: 1247–1258.

Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. & Billups K. (2001): Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. – *Science* 292: 686–693.

Záveská Drábková L. (2000): The occurrence of *Saxifraga rosacea* Moench subsp. *sponhemica* (C.C. Gmelin) D. A. Webb on scree slopes in the Czech Republic. – *Acta Universitatis Purkyniana* 4: 47–52.

9. PŘÍLOHY

Příloha č. 1: Seznam navštívených lokalit s vybranými informacemi z průtokové cytometrie

Zkratka lokality	Lokalita	Stát	Počet sesbíraných jedinců	Počet jedinců se zjištěnou velikostí genomu	Průměr populace velikosti genomu	Směrodatná odchylka
Tet-hrad, tet-kostel, tet-san, tet-u	Obec Tetín, Český Kras, navštíveny 4 lokality: lokalita u kostela sv. Jana Nepomuckého, lokalita u zříceniny hradu Tetín a lokalita na srázu tetínských skal podél vlakových kolejí a u řeky Berounky. GPS: 49.9504150N, 14.1068950E.	CZ	21	19	2,97	0,06
PR	Průčelská rokle, České středohoří, asi 300 m J od Výří skály, 1 lokalita na suti, GPS: 50.6225556N, 14.1001092E.	CZ	10	10	3,22	0,06
MS	Martinská stěna, České středohoří, asi 220 m Z od vrcholu Kupa, skalnatý povrch, GPS: 50.5966625N, 14.1120394E	CZ	9	9	3,16	0,03
VR	Vrkoč, České středohoří, asi 3.5 km od centra Ústí nad Labem, na skále. GPS: 50.6314917N, 14.0470658E	CZ	2	2	3,43	0,3
ZR	Osada Zrůbek, Střední Čechy, skála podél vodní nádrže Slapy, asi 320 m sv od autobusové zastávky Zrůbek, GPS: 49.6785119N, 14.2914733E	CZ	12	12	3,1	0,02
BL	Blešenský vrch, České středohoří, asi 6 km z od města Třebenice, suť na sz svahu, GPS: 50.4815775N, 13.9057094E	CZ	10	10	3,17	0,06

BC	Vrch Boreč, České středohoří, suť na severní straně svahu od vrcholu vrchu Boreč, GPS: 50.5149878N, 13.9870078E.	CZ	17	17	3,18	0,09
OS	Vrch Ostrý, České středohoří, na 2 lokalitách. První na suťovém svahu podél turistické trasy na západní straně vrcholu Boreč, druhá na zdech zříceniny hradu. GPS: 50.5313533N, 13.9505061E.	CZ	21	21	3,17	0,06
KOB	Lom Kobyla, Český Kras, asi 140 m jižně od jeskyně kamenná slůj, na skále. 49.9120717N, 14.0815161E	CZ	15	15	3,15	0,04
HR	Vrch Hrádek, západně od vesnice Děkovka, České středohoří, přímo na vrcholu na zřícenině hradu Oltářík, 50.4901231N, 13.9234294E	CZ	12	12	3,23	0,11
BIT	Obec Bítouchov u Semil, Český Ráj, na skále u visuté lávky podél řeky Jizery na turistické trase, GPS: 50.6156928N, 15.3091836E	CZ	2	2	4,56	0,01
BAB	Babí, východně od obce Benešov u Semil, na skále podél řeky Jizery, asi 150 m jižně od osady Babí	CZ	4	4	4,28	0,11
BYS	Bystrá nad Jizerou, Pojizeří, lokalita asi 1 km západně od obce Bystrá nad Jizerou, na skále podél řeky Jizery, asi 200 m jižně od jezu, GPS: 50.6046922N, 15.3895539E	CZ	12	12	4,22	0,08

Příloha č. 2: Seznam všech měřených kvantitativních znaků s vybranými výsledky

Pozn: Červeně značená data představují nejextrémnější hodnoty

Populace	Počet jedinců	List														
		Šířka pod rozšířením			Šířka pod úkrojky			Šířka při bázi bočního pravého úkrojku			Šířka při bázi bočního levého úkrojku			Šířka při bázi prostředního úkrojku		
		Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr
TET	21	0,92	2,29	1,7	1,8	5,19	2,8	0,43	1,18	0,77	0,4	1,07	0,72	0,81	1,6	1,2
PR	10	0,75	1,8	1,24	1,51	4,21	2,45	0,35	1,19	0,63	0,34	1,13	0,71	0,76	1,3	1,03
MS	9	1,06	2	1,35	1,75	2,89	2,32	0,48	1,23	0,67	0,36	1	0,62	0,59	1,22	0,91
VR	2	1,27	1,67	1,47	2,41	3	2,7	0,51	0,87	0,69	0,41	0,91	0,66	1,11	1,4	1,26
ZR	12	0,92	2,1	1,46	1,34	3,44	2,52	0,54	0,93	0,7	0,55	1,04	0,73	0,59	1,71	0,92
BL	10	1,01	1,77	1,31	1,83	2,85	2,25	0,34	0,71	0,58	0,39	0,8	0,6	0,83	1,62	1,1
KOB	15	0,89	2,37	1,45	1,26	3,81	2,19	0,32	0,97	0,54	0,29	0,84	0,52	0,66	1,7	1,03
HR	12	1,01	1,55	1,27	1,53	2,71	2,11	0,23	0,9	0,54	0,24	0,77	0,48	0,73	1,44	1,03
BC	17	0,83	2,04	1,47	1,5	3,26	2,2	0,48	0,97	0,67	0,43	0,9	0,67	0,78	1,58	1,05
OS	21	0,9	2,14	1,47	1,42	3,62	2,26	0,11	0,97	0,57	0,33	1	0,59	0,69	1,43	1,07
BIT	2	1,9	2,54	2,22	3,22	4,07	3,64	1,08	1,1	1,09	1,08	1,9	1,49	1,52	1,53	1,52
BAB	4	1,4	2,51	1,82	3,47	5,65	4,06	0,94	1,65	1,19	0,95	1,69	1,22	1,35	2,12	1,55
BYS	12	1,1	2,31	1,75	3,19	4,89	4	0,94	1,67	1,28	0,92	1,93	1,35	1,29	1,76	1,58

Populace	Počet jedinců	Korunní list						List								
		Délka			Šířka			Délka			Šířka nejširší části			Šířka u báze		
		Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr
TET	21	5,72	10,3	7,86	4,2	7,9	5,52	6,49	16,87	10,7	2,84	8,31	4,9	0,71	1,5	1,17
PR	10	5,54	8,01	6,93	3,5	5,49	4,77	6,31	12,21	9,18	2,13	7,06	4,17	0,67	1,68	1,08
MS	9	4,51	7,27	6,3	1,87	4,76	3,54	5,61	10,89	7,87	2,25	4,16	3,47	0,76	1,46	1,01
VR	2	7,72	8,55	8,13	5,05	6,11	5,58	8,6	12,96	10,78	2,62	5,91	4,26	1,04	1,14	1,09
ZR	12	5,81	8,94	7,98	3,31	6,57	5,11	7,28	14,9	10,29	3,9	7,32	5,22	0,64	1,68	0,95
BL	10	5,68	10	7,61	3,52	4,94	4,03	9,22	14,9	11,62	3,01	5,15	3,9	0,82	1,26	1
KOB	15	6,87	11,1	8,89	3,74	7,14	5,23	6,88	17,32	11,39	2,59	9,67	4,87	0,73	1,2	0,98
HR	12	5,06	8,07	6,8	3,03	4,81	3,92	7,04	12,94	9,87	2,86	7,82	4,17	0,65	1,43	0,99
BC	17	6,47	10,2	7,95	3,04	5,61	4,17	9,15	17,87	12,82	3,17	8,17	5,22	0,54	1,18	0,92
OS	21	5,69	9,35	7,14	3	5,69	3,98	8,98	17,47	11,89	2,24	8,36	4,29	0,55	1,18	0,92
BIT	2	7,4	8,2	7,8	4,16	4,73	4,45	12,37	15,91	14,14	7,97	10,24	9,11	0,93	1,1	1,02
BAB	4	6,74	7,19	6,96	3,84	3,85	3,85	9,06	15,42	11,25	3,89	8,12	5,39	1,06	1,52	1,25
BYS	12	4,29	7,75	6,1	2,51	6,54	4,13	5,71	17,34	10,44	3,43	6,8	4,73	0,88	1,52	1,18

Populace	Počet jedinců	List									Kalich									Poznámky
		Délka bočního pravého úkrojku			Délka bočního levého úkrojku			Délka prostředního úkrojku			Délka			Šířka při bázi			Šířka nejširší části			
		Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max	Průměr	
TET	21	1,35	3,75	2,79	1,03	4,23	2,82	1,76	5,59	3,71	2,55	4,26	3,46	1,38	2,63	1,85	0,87	2,26	1,4	
PR	10	0,56	4	2,09	0,79	4,02	2,31	1,72	4,51	2,97	2,6	3,76	3,04	1,2	1,97	1,62	0,81	1,59	1,15	
MS	9	1,26	6,64	2,48	0,54	4,07	2,17	1,54	4,83	2,72	2,46	3,46	2,94	1,23	1,99	1,52	0,88	1,62	1,15	
VR	2	0,83	2,94	1,89	0,75	3,23	1,99	1,49	3,81	2,65	3,3	4,21	3,75	1,51	1,96	1,73	1,06	1,97	1,52	
ZR	12	1,64	5,39	3,04	1,86	5,07	3	2,81	7,21	3,73	2,26	3,87	2,95	1,12	2,75	1,79	0,83	2,04	1,32	
BL	10	1,38	3,59	2,09	0,59	4,55	2,28	1,83	5,58	3,14	2,54	4,41	3,25	1,38	1,97	1,66	0,88	1,45	1,21	
KOB	15	1,28	4,73	2,72	1,05	5,35	2,73	2,67	5,83	4,15	2,82	4,72	3,69	1,41	2,67	1,77	1,09	2,07	1,36	
HR	12	1,01	4,46	2,51	1,27	5,14	2,31	2,13	6,44	3,5	2,79	4,08	3,42	1,4	2,3	1,77	0,75	2,17	1,22	
BC	17	1,93	5,01	3,01	1,46	4,23	2,98	2,63	5,46	4,14	2,42	4,16	2,96	1,17	1,97	1,53	0,98	1,47	1,24	
OS	21	0,75	4,48	2,26	0,75	5,4	2,44	2,24	6,73	3,78	2,28	3,76	3,07	0,96	2,07	1,59	0,95	1,99	1,26	
BIT	2	5,08	5,25	5,16	4,43	5,32	4,87	5,68	5,94	5,81	3,02	3,88	3,45	1,56	1,93	1,74	1,23	1,48	1,36	
BAB	4	2,14	3,29	2,65	1,78	3,9	2,67	3,18	5,09	3,87	2,49	2,9	2,69	1,21	1,35	1,28	1,01	1,14	1,07	BAB 4 a 2 bez květu
BYS	12	1,33	3,04	2,1	1,13	3,54	2,12	1,61	4,29	2,7	2,01	3,29	2,73	0,67	1,93	1,3	0,65	1,53	1,12	BYS 2 bez květu