

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky



Cytologická a morfologická variabilita
***Symphytum tuberosum* agg. ve střední Evropě**

Bakalářská práce

Lucie Koblíková

Studijní program: biologie, studijní obor: Systematická biologie a ekologie

Forma studia: prezenční

Vedoucí práce: **Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.**

Konzultant práce: **Mgr. Michal Hroneš**

Olomouc
červenec 2012

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Bohumila Trávníčka a uvedla jsem všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Olomouci 25. 8. 2012

Podpis:

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Lucie Koblířová

Název práce: Cytologická a morfologická variabilita *Symphytum tuberosum* agg. ve střední Evropě.

Typ práce: bakalářská práce

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

Vedoucí práce: Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2012

Abstrakt: *Symphytum tuberosum* agg. představuje vysoce polyploidní komplex s několika publikovanými ploidními úrovněmi. Z území České republiky je v literatuře udáván pouze jediný cytotyp ($2n = 12\times = 96$). Metodou průtokové cytometrie byl na Moravě objeven další cytotyp, který pravděpodobně odpovídá tetraploidnímu taxonu *S. angustifolium* ($2n = 4\times = 32$). Tento cytotyp byl nalezen také na jižním Slovensku a v severním Maďarsku. Dále byly pomocí průtokové cytometrie zjištěny další dva cytotypy: oktoploidní ($2n = \text{ca. } 8\times = 64$) v západním Maďarsku a hexadekaploidní ($2n = \text{ca. } 16\times = 128$) ve Slovinsku. Morfologicky byly studovány vybrané populace z ČR, Slovenska a Maďarska. Morfologická data byla analyzována v programech NCSS a Canoco for Windows. Všechny studované cytotypy ($4\times$, $8\times$ a $12\times$) lze na základě studovaných morfologických znaků poměrně dobře rozlišit. Na základě revize herbářových sbírek bylo stanoveno přibližné rozšíření *S. tuberosum* agg. na Moravě.

Klíčová slova: polyploidie, *Boraginaceae*, *Symphytum angustifolium*, průtoková cytometrie, chorologie

Počet stran: 96

Počet příloh: 3

Jazyk: český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname: Lucie Koblřov

Title: Cytological and morphological variability of *Symphytum tuberosum* agg. in Central Europe.

Type of thesis: bachelor

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palack University, lechtitel 11, 783 71 Olomouc

Supervisor: Doc. RNDr. Bohumil Trvnek, Ph.D.

The year of presentation: 2012

Abstract: *Symphytum tuberosum* agg. is a highly polyploid complex of several published cytotypes. In the Czech Republic was known only one cytotype ($2n = 12\times = 96$). Another cytotype was recently discovered in Moravia and confirmed by the Flow cytometry. This cytotype probably corresponds with tetraploid species *S. angustifolium* ($2n = 4\times = 32$) and it was also found in the southern Slovakia and northern Hungary. Two more cytotypes were also detected by the Flow cytometry: octoploid ($2n = \text{ca. } 8\times = 64$) in western Hungary and hexadeploid ($2n = \text{ca. } 16\times = 128$) in Slovenia. Some populations from the Czech Republic, Slovakia and Hungary were selected for the morphological study. Morphological data sets were analyzed using NCSS and Canoco for Windows. All studied cytotypes ($4\times$, $8\times$ and $12\times$) can be distinguished morphologically quite well. An approximate distribution of *S. tuberosum* agg. in Moravia was determined by the herbaria revision.

Keywords: polyploidy, *Boraginaceae*, *Symphytum angustifolium*, flow cytometry, chorology

Number of pages: 96

Number of appendices: 3

Language: Czech

Obsah:

Obsah	vi
Seznam tabulek	viii
Seznam obrázků	ix
Seznam map	x
Seznam příloh	xi
Poděkování	xii
1. Úvod	1
2. Obecná část	2
2.1 Čeleď <i>Boraginaceae</i> Juss.	2
2.1.1 Rozšíření a obecná charakteristika	2
2.1.2 Fylogenetické vztahy	4
2.1.3 Podčeleď <i>Boraginoideae</i> Arnott	5
2.1.4 Cytotaxonomie a cytogenetika	6
2.1.5 Polyploidie	6
2.2 Charakteristika rodu <i>Symphytum</i> L.	7
2.2.1 Morfologie	7
2.2.2 Infragenerické členění rodu	8
2.2.3 Výskyt a rozšíření	11
2.3 <i>Symphytum tuberosum</i> agg.	12
2.3.1 Taxonomie	12
2.3.2 Výskyt <i>S. tuberosum</i> s. lat.	14
2.3.3 Kostival hlíznatý (<i>Symphytum tuberosum</i> L. 1753)	15
2.3.4 Kostival úzkolistý (<i>Symphytum angustifolium</i> Kern. 1863)	17
2.3.5 Cytotaxonomie a cytogenetika	19
2.3.6 Hybridizace	21
3. Cíle práce	22
4. Materiál a metodika	23
4.1 Sběr, původ a uchování rostlinného materiálu	23
4.2 Orientační herbářová revize	23
4.3 Morfometrická analýza	24
4.4 Stanovení DNA ploidní úrovně	25

4.5 Statistické zpracování	26
5. Výsledky	27
5.1 Cytologická variabilita <i>Symphytum tuberosum</i> agg.	27
5.2 Stanovení DNA ploidní úrovně	32
5.3 Orientační herbářová revize	34
5.4 Morfometrická analýza	43
5.4.1 Jednocestná analýza variance (ANOVA)	43
5.4.2 Větvení rostlin	62
5.4.3 Analýza hlavních komponent (PCA)	62
5.4.4 Kanonická diskriminační analýza (CDA)	63
6. Diskuze	67
6.1 Publikované chromozomové počty	67
6.2 Cytotypy a jejich distribuce	68
6.3 Rozšíření cytotypů na území Moravy	70
6.4 Původ a vývoj <i>Symphytum tuberosum</i> agg.	71
6.5 Morfologická variabilita populací <i>Symphytum tuberosum</i> agg.	73
6.6 Taxonomická interpretace jména <i>Symphytum tuberosum</i>	74
7. Závěr	77
8. Literatura	78
Příloha č. 1	91
Příloha č. 2	95
Příloha č. 3	96

Seznam tabulek:

Tabulka č. 1: Přehled zákl. chromozomových čísel podčeledí čeledi <i>Boraginaceae</i>	6
Tabulka č. 2: Infragenerické členění rodu <i>Symphytum</i>	9
Tabulka č. 3: Přehled doposud popsáných druhů v rámci <i>Symphytum tuberosum</i> agg.	13
Tabulka č. 4: Přehled hybridních kombinací v rámci <i>S. tuberosum</i> agg.	21
Tabulka č. 5: Kategorie charakterizující větvení rostlin	24
Tabulka č. 6: Přehled publikovaných chromozomových počtů v sekci <i>Tuberosa</i>	27
Tabulka č. 7: Hodnoty Dunnova testu pro výšku rostlin	44
Tabulka č. 8: Hodnoty Dunnova testu pro délku horního listu	45
Tabulka č. 9: Hodnoty Dunnova testu pro délku středního listu	46
Tabulka č. 10: Hodnoty Dunnova testu pro délku spodního listu	47
Tabulka č. 11: Hodnoty Dunnova testu pro šířku horního listu	48
Tabulka č. 12: Hodnoty Dunnova testu pro šířku středního listu	49
Tabulka č. 13: Hodnoty Dunnova testu pro šířku spodního listu	50
Tabulka č. 14: Hodnoty Dunnova testu pro délku květní stopky	51
Tabulka č. 15: Hodnoty Dunnova testu pro délku kalicha	52
Tabulka č. 16: Hodnoty Dunnova testu pro délku koruny	53
Tabulka č. 17: Hodnoty Dunnova testu pro délku korunní trubky	54
Tabulka č. 18: Hodnoty Dunnova testu pro délku čnělky	55
Tabulka č. 19: Hodnoty Dunnova testu pro délku nitky	56
Tabulka č. 20: Hodnoty Dunnova testu pro šířku nitky	57
Tabulka č. 21: Hodnoty Dunnova testu pro délku volné části nitky	58
Tabulka č. 22: Hodnoty Dunnova testu pro délku korunní šupiny	59
Tabulka č. 23: Hodnoty Dunnova testu pro délku prašníku	60
Tabulka č. 24: Hodnoty Dunnova testu pro šířku prašníku	61
Tabulka č. 25: Analýza kanonických proměnných v rámci hodnocení všech skupin ...	64
Tabulka č. 26: Hodnoty standardizovaných kanonických koeficientů	64
Tabulka č. 27: Hodnoty korelací morfologických znaků s kanonickou osou	65
Tabulka č. 28: Klasifikační tabulka účinností diskriminační funkce	65

Seznam obrázků:

Obrázek č. 1: <i>Symphytum tuberosum</i> L.	16
Obrázek č. 2: <i>Symphytum angustifolium</i> Kern.	18
Obrázek č. 3: Příklady grafických výstupů z průtokového cytometru	33
Obrázek č. 4: Variabilita výšky rostlin jednotlivých ploidních úrovní	44
Obrázek č. 5: Variabilita délky horního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní	45
Obrázek č. 6: Variabilita délky středního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní	46
Obrázek č. 7: Variabilita délky spodního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní	47
Obrázek č. 8: Variabilita šířky horního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní	48
Obrázek č. 9: Variabilita šířky středního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní	49
Obrázek č. 10: Variabilita šířky spodního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní	50
Obrázek č. 11: Variabilita délky květní stopky rostlin jednotlivých ploidních úrovní	51
Obrázek č. 12: Variabilita délky kalicha rostlin jednotlivých ploidních úrovní	52
Obrázek č. 13: Variabilita délky koruny rostlin jednotlivých ploidních úrovní	53
Obrázek č. 14: Variabilita délky korunní trubky rostlin jednotlivých ploidních úrovní	54
Obrázek č. 15: Variabilita délky čnělky rostlin jednotlivých ploidních úrovní	55
Obrázek č. 16: Variabilita délky nitky rostlin jednotlivých ploidních úrovní	56
Obrázek č. 17: Variabilita šířky nitky rostlin jednotlivých ploidních úrovní	57
Obrázek č. 18: Variabilita délky volné části nitky u jednotlivých ploidních úrovní	58
Obrázek č. 19: Variabilita délky korunní šupiny rostlin jednotlivých ploidních úrovní	59
Obrázek č. 20: Variabilita délky prašníku rostlin jednotlivých ploidních úrovní	60
Obrázek č. 21: Variabilita šířky prašníku rostlin jednotlivých ploidních úrovní	61
Obrázek č. 22: Sloupcový diagram četností jednotlivým typům větvení lodyhy	62
Obrázek č. 23: PCA ordinační diagram	63
Obrázek č. 24: Promítnutí všech měřených znaků do PCA prostoru	63
Obrázek č. 25: Kanonická diskriminační analýza (CDA) všech znaků	66

Seznam map:

Mapa č. 1: Distribuce cytotypů <i>S. tuberosum</i> agg. publikovaných v literatuře	31
Mapa č. 2: Distribuce zjištěných cytotypů	32
Mapa č. 3: Síťová mapa rozšíření jednotlivých cytotypů na území Moravy	43

Seznam příloh:

Příloha č. 1: Přehled studovaných lokalit	91
Příloha č. 2: Hodnoty Spearmannových korelačních koeficientů pro všechny znaky ..	95
Příloha č. 3: Typová položka <i>Symphytum angustifolium</i> Kern.	96

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala Bohumilu Trávníčkovi, nejen za jeho cenné rady, věcné připomínky a vlídný přístup, ale hlavně za možnost práce pod jeho vedením. Dále z celého srdce děkuji Michalovi za jeho podporu, trpělivost a pochopení. Dík patří i za jeho konzultace, ochotu a pomoc ve všech ohledech práce. Můj velký dík si dále zaslouží Míša Jandová, a to hlavně za svůj čas, který se mnou strávila při doposud neúspěšných pokusech s roztlakovými preparáty. Další svůj dík bych chtěla adresovat Petře Šarhanové, která vedla mé první kroky na průtokovém cytometru. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat všem, kteří si na svých cestách všímali kostivalů a vzpoměli na mě. :)

1. Úvod

Polyploidie představuje významný evoluční mechanismus v rostlinné říši. Tento široce rozšířený fenomén hraje důležitou roli v rámci speciace rostlin (Levin 1983; Soltis & Soltis 1999; Thompson & Merg 2008; Soltis et al. 2009; Wood et al. 2009; Marhold et al. 2010). Některé odhady naznačují, že více než 70% krytosemenných rostlin a 95% kapradin je polyploidních (Soltis & Soltis 1999; Mable 2004). Výskyt polyploidie u rostlin s sebou přináší celou řadu taxonomických problémů. Důvodem je tvorba komplikovaných polyploidních komplexů a vznik taxonů retikulární evolucí (Suda & Argus 1968; Rieseberg 1991). Vznik polyploidních komplexů je častý např. u rodů *Allium* L., *Cardamine* L., *Draba* L., *Salix* L. či *Senecio* L. (Suda & Argus 1968; Suda et al. 2007; Marhold et al. 2010; Šafařová et al. 2011). Vyjimku netvoří ani čeleď *Boraginaceae* Juss., kde se s tímto procesem můžeme také setkat, a to např. u zástupců rodů *Alkanna* Tausch, *Borago* L., *Echium* L., *Heliotropium* L., *Lithospermum* L., *Lycopsis* L., *Onosma* L., *Myosotis* L., *Pulmonaria* L. nebo *Symphytum* L. (Strey 1931; Britton 1951; Gadella & Kliphuis 1978; Selvi et al. 2006; Mártonfi et al. 2008).

Předkládaná bakalářská práce se zabývá morfologickou a cytologickou problematikou polyploidního komplexu *Symphytum tuberosum* L. V rámci tohoto agregátu bylo na základě literárních údajů doposud zjištěno šest ploidních úrovní (Murín & Májovský 1982).

2. Obecná část

2.1 Čeleď *Boraginaceae* Juss.

2.1.1 Rozšíření a obecná charakteristika

Čeleď *Boraginaceae* představuje široce rozšířenou, téměř kosmopolitní skupinu, jejíž těžiště rozšíření leží v mírných, subtropických a tropických pásech Eurasie, Afriky a Severní Ameriky. Centrum diverzity se nachází v oblasti mediteránu a orientálně-turánského regionu (Britton 1951; Ge-ling et al. 1995; Křísa 2000; Talavera et al. 2012). Čeleď zahrnuje vytrvalé, dvouleté nebo jednoleté, obvykle štětinaté nebo drsně chlupaté rostliny. Ve většině případů se jedná o byliny, popřípadě keře, stromy či velmi vzácně i liány (např. někteří zástupci rodu *Tournefortia* L.). Keřové a stromové zástupce nalezneme především v podčeledích *Heliotropioideae* Arnott, *Cordioideae* Beilschmied a *Ehretioideae* Arnott (Ge-ling et al. 1995). Notoricky známým znakem je přítomnost celé řady různých chlupů a tedy i celková drsnost rostlin. Poměrně husté odění může hrát v rámci evoluce rostlin dosti důležitou roli, jakožto dokonalá ochrana proti herbivorům a okusu býložravou zvěří (Agren & Schemske 1993).

Kořeny rostlin jsou větvenovité, často vícehlavé a s plazivými výběžky. Lodyhy jsou přímé nebo vystoupavé, hustě pokryté chlupy různého tvaru. Listy, vyrůstající v přízemní růžici i na lodyze, jsou přisedlé nebo řapíkaté, nedělené, celokrajné, případně s pilovitým okrajem, chlupaté, velmi vzácně lysé (např. zástupci rodu *Cordia* L. či *Ehretia* P. Browne) a vždy bez palistů (Dostál 1989; Bertová 1993; Ge-ling et al. 1995; Křísa 2000). Lodyžní listy jsou střídavé, zřídka vstřícné (*Omphalodes scorpioides* Schrank; Popov 1953). Chlupy jsou drsné, ostnitě nebo štětinovité, jednoduché či článkované, obvykle nasedající na mnohobuněčné vyvýšeniny (bradavky, emergence) a obsahující křemičitany, které zvyšují jejich pevnost (Polívka 1901; Bertová 1993; Křísa 2000). V pokožkových buňkách jsou často přítomny i cystolity (*Cerintho* L.; Bertová 1993; Křísa 2000). Květy jsou oboupohlavné, aktinomorfní, zřídka zygomorfní (*Echium*), zpravidla pětičetné, výjimečně čtyřčetné a obvykle uspořádané ve vrcholových či úžlabních květenstvích, nejčastěji vijanech. Vzácně mohou být i jednoduché (*Asperugo* L., *Borago*). Kalich je vytrvalý, obvykle pětičetný nebo laločnatý s kališními cípy úzce kopinatými, čárkovitými až široce trojúhelníkovitými.

Koruna je srostloplátečná, trubkovitá (*Onosma*, *Symphytum*), kolovitá (*Borago*, *Omphalodes* Mill.), zvonkovitá (*Lappula* Moench), nálevkovitá (*Cynoglossum* L., *Pulmonaria*) či řepicovitá (*Lithospermum*), zpravidla pětičetná a různě zbarvená (Popov 1953; Bertová 1993; Ge-ling et al. 1995; Slavík 2000; Talavera et al. 2012). V ústí korunní trubky se nachází výrůstky (tzv. fornices) nebo šupiny, které jsou často redukovány na štětinky chlupů či hrbolky, střídající se s pěti tyčinkami (Dostál 1989; Bertová 1993; Křísa 2000). Tyčinky jsou episeální, částečně přirostlé ke korunní trubce, uzavřené nebo vyčnívající z koruny. Prašníky jsou introrzní, vejčité (*Ehretia*), podlouhlé (*Arnebia* Forssk., *Echium*, *Pulmonaria*, *Rotula* Lour.), kopinaté (*Trichodesma* R. Br.), eliptické (*Lithospermum*, *Myosotis*) nebo šípovité (*Onosma*). Pylová zrna jsou malá, kulovitá, nejčastěji trikorpátní nebo triporátní. Gyneceum je synkarpní. Semeník je svrchní, srostlý ze dvou plodolistů, dvououzdrý se dvěma vajíčky v jednom pouzdře nebo s nepravou příhrádkou druhotně čtyřouzdrý s jedním vajíčkem v každém pouzdře. Vajíčka jsou anatropní, jednoobalná. Čnělka je terminální či gynobazická, mnohdy vyčnívající z koruny. Blizna je kulovitá, často i větvená, dvou až čtyřlaločná (Dostál 1989; Bertová 1993; Ge-ling et al. 1995; Křísa 2000; Talavera et al. 2012). Plody jsou rozpadavé, nejčastěji ve čtyři jednosemenné nebo dvě dvousemenné (*Cerithe*, *Rochelia* Rchb.), vejcovité či podlouhlé, někdy nápadně trojhranné (*Anchusa* L., *Hackelia* Opiz) nebo kýlnaté (*Lithospermum*), na vrcholu špičaté nebo miskovitě prohloubené, hladké, vrásčité či bradavičnaté, lysé, popřípadě srstnatě pýřité tvrdky. Výjimečně může být plodem i peckovice (*Cordia*, *Heliotropium* L., *Tournefortia*; Popov 1953; Bertová 1993; Ge-ling et al. 1995; Křísa 2000). Semena jsou drobná, kulovitá, bez endospermu, s přímým nebo mírně zakřiveným embryem a plochou, víceméně silnou, masitou dělohou. Opylení je nejčastěji entomochorní (Bertová 1993; Ge-ling et al. 1995; Křísa 2000). Rostliny s malými korunami (např. malokvěté druhy rodu *Lappula*) mohou být kleistogamické či samosprašné (Popov 1953). Řada rodů (*Arnebia*, *Cordia*, *Pulmonaria*, *Symphytum*) vykazuje heterostylii (Popov 1953; Ge-ling et al. 1995).

Brutnákovité rostliny jsou bohaté na obsahové látky, především pyrrolizidinové alkaloidy, jako cynoglossin, konsolidin či myoscorpin. Další metabolity představují červená barviva (alkanin, anchusin), polysacharidy (lithospermin), silice, slizové látky či třísloviny. Zástupci rodu *Symphytum* (zejména *S. officinale* L.) obsahují v první řadě alkaloidy echimidin, symphytin, uplandicin a symhytocynoglossin, ale i stopy purinového derivátu allantoinu. Spousta druhů se proto využívá ve farmacii, homeopatii

či jako surovina při přípravě barviv (Ulubelen & Öcal 1977; Gadella 1984; Roeder & Rengel 1990; Bertová 1993; Slavík 2000).

Čeď popisal Jussieu, který rovněž uvedl i výčet 28 rodů, které řadí na základě charakteru plodů a koruny (Jussieu 1789). Počet zástupců brutnákovitých rostlin se od té doby poměrně navýšil a mnohdy se v literatuře i zřetelně liší. Literární prameny udávají 52 (Popov 1953), 85 (Gürke 1897; Willis 1919), 90 (Strey 1931), 100 (Meusel et al. 1978; Křísa 2000) případně až přibližně 130 (Långström & Chase 2002), 150 (Talavera et al. 2012), 154 (Perveen et al. 1995) či 156 (Ge-ling et al. 1995) rodů. Výrazně se odlišuje i četnost udávaných druhů čeďi, která se pohybuje od zhruba 1600 (Strey 1931; Willis 1919), přes 2000 (Meusel et al. 1978; Křísa 2000; Långström & Chase 2002; Hilger et al. 2004), 2500 (Ge-ling et al. 1995; Perveen et al. 1995) až po přibližně 2700 druhů (Talavera et al. 2012). Největším rodem celé čeďi je pantropický rod *Cordia* z podčeďi *Cordioideae*, který čítá přibližně 350 druhů s centrem diverzity v tropických oblastech Ameriky a v menší míře i Afriky (Miller 2001; Gottschling et al. 2004).

2.1.2 Fylogenetické vztahy

Studium čeďi *Boraginaceae* přináší spoustu kontroverzních fylogenetických problémů na různých taxonomických úrovních. Především jde o postavení v systému a otázku sesterských skupin. Tyto otázky prozatím nejsou uspokojivě dořešeny (Långström & Chase 2002). Jistou představu umožnily molekulární analýzy, na jejichž základě se jako sesterské skupiny jeví některá z kombinací řádů *Solanales* Juss. ex Bercht. & J. Presl, *Lamiales* Bromhead a *Gentianales* Juss. ex Berchtold & J. Presl (Olmstead et al. 1993; Savolainen et al. 2000; Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001). Právě s těmito řády je čeď *Boraginaceae* řazena do třídy *Rosopsida* Batsch a podtřídy *Asteridae* Takht., v rámci které je zařazena do skupiny euasterid I (Olmstead et al. 1993; Savolainen et al. 2000; Soltis et al. 2000; Albach et al. 2001; APG III 2009). Podle některých taxonomických koncepcí byly brutnákovité rostliny řazeny i do řádů *Boraginales* Juss. ex Bercht. & J. Presl, *Polemoniales* Bromhead či *Tubiflorae* sensu Engler (Engler 1903; Britton 1951; Dostál 1989; Gottschling et al. 2001; Gottschling et al. 2004). V současné době není ani jeden z těchto řádů uznáván (APG III 2009).

Donedávna byla čeď *Boraginaceae* chápána jako parafyletická. Poukazovaly na to výsledky molekulárních analýz, v nichž autoři do řádu *Boraginales* řadí

samostatné čeledi *Lennoaceae* Solms, *Hydrophyllaceae* R. Br. a *Boraginaceae* sensu Gürke (*Boraginaceae* s. l. incl. *Cordioideae*, *Ehretioideae*, *Heliotropioideae* a *Boraginoideae* Arnott) nebo rozlišují samostatné čeledi *Boraginaceae* a *Hydrophyllaceae* (Gürke 1897; Olmstead et al. 1993; Albach et al. 2001; Gottschling et al. 2001). V jedné z novějších prací však bylo zjištěno, že pokud budou skupiny *Hydrophyllaceae* a *Lennoaceae* zahrnuty do čeledi *Boraginaceae* jako její podčeledi, bude celá čeleď monofyletická (Gottschling et al. 2005). V dnešním pojetí jsou tak obě tyto čeledi (*Hydrophyllaceae* a *Lennoaceae*) klasifikovány jako podčeledi *Boraginaceae* spolu s dalšími čtyřmi podčeleděmi (*Boraginoideae*, *Cordioideae*, *Ehretioideae* a *Heliotropioideae*) a tvoří tak monofyletickou skupinu (APG III 2009).

2.1.3 Podčeleď *Boraginoideae* Arnott

Největší skupinu v rámci čeledi představuje podčeleď *Boraginoideae*, která je různými autory dále členěna do několika tribů (Bentham & Hooker 1838; de Candolle 1845; Gürke 1897; Lawrence 1937; Al-Nowaihi et al. 1987; Långström & Chase 2002). Nejbohatším a nejrozšířenějším z nich je tribus *Boragineae* (= *Anchuseae* W. D. J. Koch) zastoupený 15 rody se zhruba 170 druhy, kam mj. náleží i rod *Symphytum* (Lawrence 1937; Selvi & Bigazzi 2003; Hilger et al. 2004; Hacıoğlu & Erik 2011). Morfologicky tento tribus dobře charakterizuje ústí korunní trubky opatřené šupinami či výrůstky, báze gynecea téměř kuželovitá, nikdy rovná, tvrdky na bázi s ozubeným límcem a naspodu konkávně napojené na květní lůžko nebo odstín koruny, který je modrý, vzácně bílý nebo žlutý (Johnston 1924; Sandbrink et al. 1990; Hilger et al. 2004). Přirozeně se tento tribus vyskytuje pouze na území starého světa. Hlavní centrum diverzity představuje oblast mediteránu a přilehlé západní Asie. Výjimku tvoří dva druhy z rodu *Anchusa*, jejichž areál výskytu zasahuje do východní subtropické Afriky a Kapského regionu (Bigazzi & Selvi 1998; Hilger et al. 2004). Typovým rodem tohoto tribu a zároveň i celé čeledi *Boraginaceae* byl ustanoven rod *Borago*, který obsahuje pouze pět druhů, z nichž nejrozšířenější je plevelný druh *B. officinalis* L. Recentní molekulární analýzy naznačují, že tento rod představuje monofyletickou sesterskou skupinu rodu *Symphytum* (Hilger et al. 2004; Selvi et al. 2006).

2.1.4 Cytotaxonomie a cytogenetika

V čeledi *Boraginaceae* je patrná poměrně velká diverzita chromozomových čísel (Smith 1932; Britton 1951; Coppi et al. 2006). Právě díky existenci různých počtů u jednotlivých podčeledí i rodů, nelze jednoznačně stanovit jednotné základní chromozomové číslo pro celou čeleď.

V rámci podčeledí *Boraginoideae* je navrhovaná celá řada různých základních chromozomových čísel (viz tab. č. 1). Nejfrekventovanějším číslem je pravděpodobně $x = 8$, které se mezi rody vyskytuje poměrně hojně (Strey 1931). Nejnížší počet chromozomů v této podčeledi, a to $2n = 8$, má diploidní druh *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. & Kralik (Grau 1968; Ge-ling et al. 1995).

podčeleď	x
<i>Boraginoideae</i>	4-16, 18, 24, 32, ca. 36, ca. 40
<i>Cordioideae</i>	8, 9, 14, 15, 16, 19
<i>Ehretioideae</i>	5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 16
<i>Heliotropioideae</i>	5, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14
<i>Hydrophylloideae</i>	5, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 19
<i>Lennoideae</i>	9

Tabulka č. 1: Přehled základních chromozomových čísel jednotlivých podčeledí čeledi *Boraginaceae* (Strey 1931; Britton 1951; Coppi et al. 2006; APG III 2009).

2.1.5 Polyploidie

Polyploidie je definována jako stav, kdy se jaderný genom skládá z více než dvou chromozomových sad (Briggs & Walters 2001; Marcussen 2011). Tento proces je mnohdy spojen s mezidruhovou nebo vnitrodruhovou hybridizací a následnou stabilizací hybridů a jejich únikem od sterility (Levin 1983). Současné studie poukazují na důležitost tohoto fenoménu především v rámci evoluce a speciace rostlin (Levin 1983; Soltis & Soltis 1999; Thompson & Merg 2008; Soltis et al. 2009; Marcussen 2011). Některé odhady naznačují, že více než 70% krytosemenných rostlin a 95% kapradin je polyploidních (Soltis & Soltis 1999; Mable 2004). Polyploidie je často spojována s reprodukční izolací, morfologickou diferenciací či adaptivní radiací rostlin (Wood et al. 2009). Recentní práce rovněž poukazují i na dopady polyploidie na ekologickou interakci s býložravci a opylovači (Thompson & Merg 2008).

V rámci čeledi *Boraginaceae* je polyploidie poměrně frekventovaná v podčeledích *Cordioideae* a *Ehretioideae* (Britton 1951). Polyploidní druhy nalzáme i v podčeledi *Boraginoideae*. Jde především o zástupce rodů *Alkanna*, *Borago*, *Echium*, *Heliotropium*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Onosma*, *Myosotis*, *Pulmonaria* nebo *Symphytum* (Strey 1931; Britton 1951; Selvi et al. 2006; Mártonfi et al. 2008). Gadella & Kliphuis (1978) upozorňují na vysoké zastoupení polyploidie v rámci rodu *Symphytum* ve srovnání s rody *Onosma*, *Myosotis* nebo *Pulmonaria*.

Vyjma polyploidie jsou u brutnákovitých rostlin známy i další mechanismy evoluce genomu, a to např. aneuploidie nebo dysploidie. Zejména jde o dysploidii, která bývá v literatuře často autory zaměňována s aneuploidií (Strother & Brown 1988). Mnohé studie naznačují, že se jedná o významný evoluční mechanismus např. u čeledi *Asteraceae* (Garnatje et al. 2004; Galbany-Casals et al. 2009). Aneuploidie vede k částečnému nárůstu nebo poklesu genetického materiálu způsobeného adicí či delecí jednoho nebo několika málo chromozomů. Na druhou stranu dysploidie představuje změny v počtu chromozomů důsledkem chromozomálních přestaveb, jako jsou centromerické zlomy (např. Robertsonovské fúze) nebo různé typy tandemových fúzí (Wilson & Morrison 2000). Dysploidie spolu s polyploidii představují hlavní mechanismy vysvětlující přítomnost různých chromozomových řad např. u rodů *Lithospermum*, *Nonea* Medik., *Pulmonaria* nebo *Symphytum* (Grau 1968, 1971; Selvi et al. 2002). Aneuploidní chromozomové série byly nalezeny např. u rodů *Cerithe*, *Heliotropium* či *Nonea* (Britton 1951; Selvi et al. 2006).

2.2 Charakteristika rodu *Symphytum* L.

2.2.1 Morfologie

Rod *Symphytum* představuje skupinu vytrvalých, vzácně také jednoletých (Guşuleac 1960), obvykle štětinatých nebo drsně chlupatých bylin (Bucknall 1913; Wickens 1978; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000; Gracia & Castroviejo 2012). Oddenek většiny druhů je vřetenovitý, jednoduchý nebo rozvětvený a ± svislý, vzácně plazivý, ± vodorovný, válcovitý, často poměrně silný, masitý, popřípadě s hlíznatými či válcovitými zduřeninami (Bucknall 1913; Pawlowski 1961). Lodyhy bývají jednoduché či větvené, často křídlaté od sbíhavých listů (u nás zejména okruh druhu

S. officinale; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Odění lodyhy je husté, s krátkými, měkkými, střídavě dlouhými, pevnými, pichlavými a často i cibulovitými chlupy (Polívka 1901; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Listy jsou většinou celokrajné, drsně chlupaté, střídavé, podlouhlé, úzce kopinaté až vejčité, na bázi klínovité, uťaté nebo srdčité. Dolní lodyžní listy bývají řapíkaté, jinak přisedlé nebo sbíhavé v řapík. Vrchní listy podpírající květenství jsou vstřícné, jinak střídavé (Dostál 1989; Slavík 2000). Květy jsou aktinomorfni, tvořící poměrně husté nicí vijany či dvojvijany. Květenství jsou vrcholová nebo vyrůstající na bočních větvích. Květy bývají stopkaté, na bázi s krátkými listeny (Dostál 1989; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000; Gracia & Castroviejo 2012). Kalich je zvonkovitý či trubkovitý, členěný do 1/3 nebo až téměř k bázi v pět čárkovitých až kopinatých, po odkvětu zvětšujících se kališních cípů (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Koruna je trubkovitá, nálevkovitá až baňkovitá s pěti krátkými zuby, různě zbarvená (od bílé, žluté až po různé odstíny fialové a modré). Ústí korunní trubky bývá opatřeno pěti šupinovitými, papilózními, úzce trojúhelníkovitými výrůstky (tzv. fornice; Bucknall 1913; Pawlowski 1961; Wickens 1978; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Tyčinek je pět, částečně srostlých s korunní trubkou, u našich druhů většinou nevyčnívajících z koruny (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Čnělka je gynobazická, niťovitá, s nepatrnou, hlavatou bliznou, u zralých květů přecházející korunu (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000; Gracia & Castroviejo 2012). Plody představují čtyři tvrdky, nepravidelného vejcovitého či podlouhlého tvaru, často zakřivené, hladké či bradavičnaté a na bázi s límcovitým prstencem (Bucknall 1913; Pawlowski 1961; Wickens 1978; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000; Gracia & Castroviejo 2012). Semena jsou téměř kulovitá, rozšiřována myrmekochoricky. Opylení bývá nejčastěji entomogamické (Slavík 2000). Většina druhů kvete na jaře a v časném létě, některé však mohou setrvat v květu až do podzimu (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000).

2.2.2 Infragenerické členění rodu

Zřejmě jeden z prvních návrhů vnitrorodového členění nastínil již Boissier (1879), který rozlišoval dvě skupiny podle charakteru oddenku a květů. Následoval ho Kuznetsov, který uznával sekce *Bulbosum* Kuzn. a *Eusymphytum* Kuzn., v nichž oddělil několik podsekcí (Kuznetsov 1910). Bucknall (1913) rozčlenil druhy na dvě oddělení *Ramosa*

Buckn. a *Simplicia* Buckn. na základě hypotézy, že existuje korelace mezi lodyhou a oddenkem: oddělení *Ramosa* zahrnující druhy s vřetenovitým, větveným oddenkem, jednoduchou či větvenou lodyhou a bohatším, krátce stopkatým květenstvím a oddělení *Simplicia* s druhy s jednoduchým, plazivým oddenkem, jednoduchou, často na vrcholu dvouklanou lodyhou, popřípadě s rudimenty větví a řídkým květenstvím. Obě oddělení dále dělí do několika pododdělení a sekcí (viz tab. č. 2). Z Kuznetsovova systému zprvu vycházeli především východoevropští autoři (Popov 1953; Dobroczejeva 1957). Většina pozdějších autorů již sledovala Bucknallův systém (Pawłowski 1961; Wickens 1969; Sandbrink et al. 1990; Slavík 2000; Hacıoğlu & Erik 2011). Velmi významnou prací, shrnující poznatky předešlých botaniků, je koncept Pawłowského (Pawłowski 1961). Ten rod klasifikuje na pět sekcí (*Symphytum*, *Coerulea* Buckn., *Tuberosa* Buckn. emend. Pawł., *Lingulata* Pawł. a *Bulbosum* Kuzn.), z nichž některé dále člení do sérií. Zvláštní pozornost zároveň věnuje morfologickým aspektům, zvláště charakteru korunních šupin, oddenků, tyčinek a tvrdek. U jednotlivých skupin druhů ilustruje jejich značnou variabilitu a modifikuje tak Bucknallův systém. O deset let později připojuje šestou sekci *Graeca* Pawł., v závislosti na soudobém popisu dvou nových druhů (Sandbrink et al. 1990). Wickens (1969), navazující na Bucknallův systém, vytváří novou sekci *Procopiana* (Guşul.) Wick. zahrnující rod *Procopiana* Gusul. mezi kostivaly. Jednu z prvních molekulárních analýz uvádí pracovníci holandské univerzity, jejichž fylogenetický strom je výsledkem RFLP cpDNA osmi druhů (Sandbrink et al. 1990). Dále se zabývají morfologií 39 druhů, které se seskupují do šesti skupin. Výrazný krok dopředu umožnila molekulární fylogeneze rodu založená na ITS sekvencích jaderné DNA a *trnL-F* úseku chloroplastové DNA spolu s morfologickou analýzou (Hacıoğlu & Erik 2011). Tato studie vychází z dřívějších, výše uvedených koncepcí rodu a přináší zcela nové poznatky. Například Bucknallův systém na úrovni oddělení a pododdělení nebyl na molekulární úrovni podpořen. Rod je v tomto případě rozdělen na devět sekcí: *Officinalia* Buckn., *Coerulea*, *Albida* Buckn., *Orientalia* Buckn., *Suborientalia* Buckn., *Tuberosa*, *Cordata* Buckn., *Procopiana* a *Graeca*.

autor	podrod	oddělení	pododdělení	sekcce
Kuznetsov 1910				<i>Bulbosum</i> Kuzn. <i>Eusymphytum</i> Kuzn.

Tabulka č. 2: Infragenerické členění rodu *Symphytum*.

autor	podrod	oddělení	pododdělení	sekce
Bucknall 1913		<i>Ramosa</i> Buckn.	<i>Segmentata</i> Buckn.	<i>Officinalia</i> Buckn. <i>Caerulea</i> Buckn. <i>Albida</i> Buckn.
			<i>Dentata</i> Buckn.	<i>Orientalia</i> Buckn. <i>Suborientalia</i> Buckn.
		<i>Simplicia</i> Buckn.		<i>Tuberosa</i> Buckn. <i>Cordata</i> Buckn.
Pawłowski 1961				<i>Symphytum</i> (= <i>Officinalia</i> Buckn.) <i>Coerulea</i> Buckn. (= <i>Eusymphytum</i> subsect. <i>Cyanea</i> Kuzn.) <i>Tuberosa</i> Buckn. emend. Pawł. <i>Lingulata</i> Pawł. <i>Bulbosum</i> Kuzn.
Wickens 1969	<i>Ramosa</i> Buckn.			<i>Symphytum</i> <i>Caerulea</i> Buckn. <i>Albida</i> Buckn. <i>Procopiana</i> (Guşul.) Wick. <i>Orientalia</i> Buckn. <i>Suborientalia</i> Buckn
	<i>Simplicia</i> Buckn.			<i>Tuberosa</i> Buckn. <i>Cordata</i> Buckn.
Pawłowski 1971				<i>Symphytum</i> <i>Coerulea</i> Buckn. <i>Tuberosa</i> Buckn. emend. Pawł. <i>Lingulata</i> Pawł. <i>Bulbosum</i> Kuzn. <i>Graeca</i> Pawł.
Hacıoğlu & Erik 2011				<i>Officinalia</i> Buckn. <i>Coerulea</i> Buckn. <i>Albida</i> Buckn. <i>Orientalia</i> Buckn. <i>Suborientalia</i> Buckn. <i>Tuberosa</i> Buckn. <i>Cordata</i> Buckn. <i>Procopiana</i> (Guşul.) Wick. <i>Graeca</i> Pawł.

Tabulka č. 2: Pokračování.

Počet udávaných druhů se dle různých autorů poměrně různí a pohybuje se od 15 (Strey 1931), přes 17 (Engler 1903; Hess et al. 1972), 20 (Dobroczejewa 1957; Guşuleac 1960; Wcisło 1972; Wickens 1978; Ge-ling et al. 1995), 23 (Pawłowski 1961), 25 (Bucknall 1913; Johnston 1924; Britton 1951), 33 (Wickens 1969; Gadella 1972), 35 (Gadella & Kliphuis 1978) až po přibližně 40 druhů (Hacioğlu & Erik 2011). Nejvíce druhů roste v oblasti Malé Asie, kde se rovněž nachází největší počet endemitů. Například v Turecku je z cca 20 přirozeně se vyskytujících druhů devět endemických (Davis 1988; Wickens 1969; Wickens 1978; Akçin & Baki 2009). Z ČR je udáváno pět druhů (*S. asperum* Lep., *S. bohemicum* F. W. Schmidt, *S. officinale*, *S. tuberosum* a hybridogenní druh *S. × uplandicum* Nyman), z nichž pouze tři, *S. bohemicum*, *S. officinale* a *S. tuberosum*, jsou považovány za původní (Slavík 2000).

2.2.3 Výskyt a rozšíření

Z hlediska rozšíření se jedná o výhradně eurosibiřský rod s centrem diverzity v horských oblastech kolem Černého moře, zejména v Malé Asii a na Kavkazu (Gadella & Kliphuis 1978; Slavík 2000). Areál zahrnuje téměř celou Evropu (vyjma oblasti Laponska), Malou Asii, Kavkaz, Írán a na východě přes Rusko částečně sahá až na Sibiř (Bucknall 1913). Dále byly některé druhy introdukovány např. na území střední Asie, Číny, Taiwanu, Afriky a Severní Ameriky, kde se často chovají jako synantropní. Ve většině případů se introdukce týká druhu *S. officinale*, který je pěstován jako zdroj krmiva pro hospodářská zvířata a poměrně snadno zplaňuje (Britton 1951; Pawłowski 1972; Gadella 1984; Ge-ling et al. 1995).

V rámci svého areálu obývají kostivaly celou řadu různých biotopů od planárního až po subalpínský stupeň. Jižní druhy osídlují především stinná stanoviště jako prohlubně, srázy, pukliny, sutě, často i vápence či silikátové skály (např. *S. icaricum* Pawł.) a v neposlední řadě smrkové (*S. asperum*) nebo jedlové (*S. kurdicum* Boiss. & Hausskn.) lesy, bory (*S. orientale* L.), doubravy anebo křoviny (např. rododendronové, *S. ibericum* Steven). V mírném středoevropském pásmu preferují zejména vlhké, nivní, slatinné či aluviální louky (*S. tanaicense* Steven), údolí vodních toků, břehy potoků, okraje lužních lesů, olšin nebo vrbin (*S. officinale*), ale i mezofilní biotopy jako jsou květnaté bučiny (*S. cordatum* Waldst. & Kit.), dubohabřiny, stinné křoviny a pastviny (*S. tuberosum*). Sekundárně se objevují i na vlhkých ruderálních stanovištích, okrajích polí a v příkopech okolo cest a silnic

(*S. officinale*). Více na sever v boreálním pásmu zasahují až do lesů tajgy (Popov 1953; Smejkal 1978; Wickens 1978; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000; Akçin & Baki 2009).

2.3 *Symphytum tuberosum* agg.

2.3.1 Taxonomie

V rámci infragenerického členění rodu náleží *Symphytum tuberosum* do sekce *Tuberosa* (Bucknall 1913; Pawłowski 1961; Wickens 1969; Hacıoğlu & Erik 2011). Tato sekce zahrnuje druhy s ± horizontálními, plazivými, tlustými nebo hlíznatými oddenky, trojúhelníkovitě kopinatými, hustě papilózně trásnitými korunními šupinami nevyčínajícími z koruny, bledě žlutou korunou a nezřetelně šídlovitě-trnitými tvrdkami (Bucknall 1913; Pawłowski 1961). Pawłowski tuto sekci dále člení na série *Tuberifera* Pawł. a *Cordata* (sensu Buckn. p. p.) Pawł. (Pawłowski 1961). Druhy série *Tuberifera* se odlišují tenkým, střídavě hlíznatě ztloustlým oddenkem, nesrdčitými listy a menšími papilózními výrůstky korunních šupin. Pawłowski (1961) do této série řadí taxony *S. tuberosum* a *S. gussonei* F. W. Schultz. Některými autory je do sekce *Tuberosa* zahrnován i druh *S. bulbosum* Schimp. (Bucknall 1913; Wickens 1969; Hacıoğlu & Erik 2011). Dle Pawłowského však tento taxon patří do samostatné sekce *Bulbosum* (Pawłowski 1961).

Druh *S. tuberosum* popsal Carl Linné, který ve svých dílech komentuje pouze vstřícnost nejhornějších listů (Linné 1753a; 1753b). Tento znak se však vztahuje na všechny hlíznaté druhy kostivalů (Pugsley 1931). Po uveřejnění Linného stručného popisu se tak postupně v mnohých flórách objevují popisy nových druhů odpovídajících dvěma různým formám, a to širolistým a úzkolistým (Pugsley 1931). Jejich přehled je uveden v tabulce č. 3. Důvodem popisu nových taxonů je především nejasná taxonomická koncepce druhu *S. tuberosum* sensu L., vysoká morfologická a karyologická variabilita rostlin a nejasné geografické rozšíření jednotlivých morfo- a cytotypů (Murín & Májovský 1982).

Taxon	Locus classicus	Forma
<i>S. mediterraneum</i> Koch 1837	Francie, Toulon	širolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	nejspodnější lodyžní listy podstatně větší, řapíkaté, na bázi rozšířené a objímavé, nejhornější pouze krátce sbíhavé, drobnější koruna, přímé korunní zuby a prašníky na bázi po obou stranách s nasazenou špičkou	
* <i>S. angustifolium</i> Kern. 1863	Maďarsko, Pillis, Slanitzka	úzkolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	větvená lodyha, užší listy, delší květní stopky a kalich téměř stejně dlouhý jako korunní trubka (ne dvakrát kratší než korunní trubka)	
<i>S. nodosum</i> Schur 1866	Rumunsko, Surul, Götzenberg	úzkolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	neuvedeno	
<i>S. foliosum</i> Rehmman 1868	Ukrajina, Chernelytsya, břehy Dněstru	úzkolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	dvakrát tak široké koruny a početné přízemní listy	
* <i>S. gussonei</i> F. W. Schultz 1874	Sicílie, Nebrodi	širolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	plazivý oddenek jako u druhu <i>S. bulbosum</i>	
<i>S. floribundum</i> Schuttlw. ex Nyman 1881	Francie, Hyères	širolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	nehlíznatý, větvený oddenek	

* taxony, které jsou rozlišovány v současné literatuře

Tabulka č. 3: Přehled doposud popsaných druhů v rámci agregátu *Symphytum tuberosum* s přihlédnutím k originálním popisům (Koch 1837; Kerner 1863; Schur 1866; Rehmman 1868; Schultz 1874; Schultz 1875; Pugsley 1931; Zaverucha 1962; Dobrochaeva 1968; Bottega & Garbari 2003).

Taxon	Locus classicus	Forma
<i>S. leonhardtianum</i> Pugsley 1931	Dolní Německo, Halterthal	širolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	štíhlejší, méně větvený oddenek s delšími větvemi, méně trsovitého růstu, kratší, méně větvená lodyha, nižší počet (3-6) širších, vejčité eliptických, vzácněji kopinatých (nikdy 6-12 obvejčitých) listů, bohatší květenství, kratší, více brvitě kališní cípy (nikdy stejně dlouhé jako korunní trubka), širší, světlejší koruna a menší, bledší tvrdky	
* <i>S. besseri</i> Zaver. 1962	Ukrajina, Velyki Dederkaly, Tsetsenivka	úzkolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	užší listy, velmi zúžené kališní cípy, delší než korunní trubka, výrazně kratší prašníky a menší tvrdky	
* <i>S. popovii</i> Dobrocz. 1968	Ukrajina, Terebovlya, Sadyky	širolistá
Odlišnost od <i>S. tuberosum</i> :	méně početné (nikdy 6-12), eliptické nebo vejčité (nikdy podlouhlé) listy, vrcholičnatá, málo bohatá květenství a koruny dlouhé 15-20 mm (nikdy 12-16 mm)	

* taxony, které jsou rozlišovány v současné literatuře

Tabulka č. 3: Pokračování.

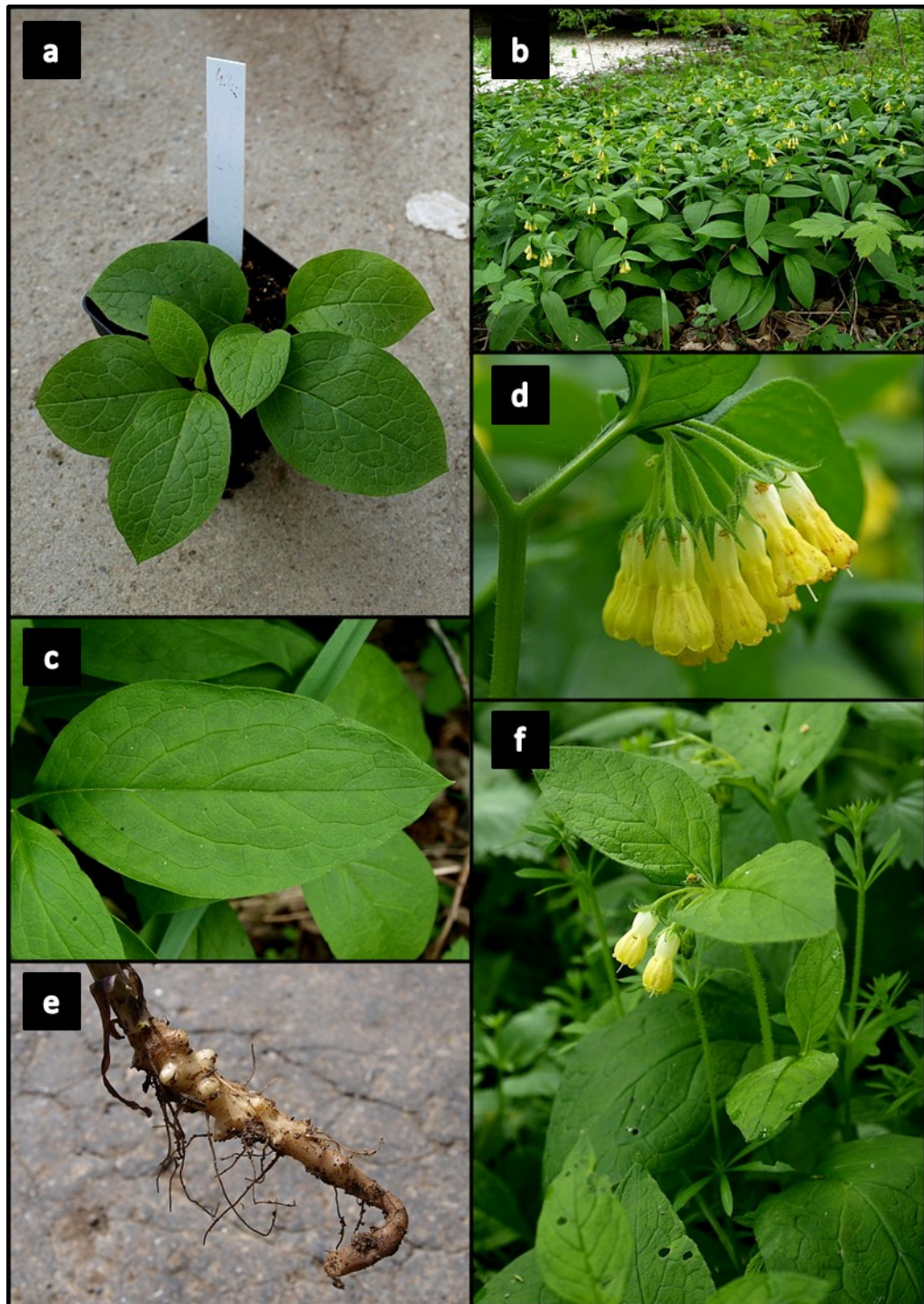
2.3.2 Výskyt *S. tuberosum* s. lat.

Areál příbuzenského komplexu *S. tuberosum* s. lat. zabírá téměř celý Evropský kontinent, vyjma chladných oblastí severní Evropy (Murín & Májovský 1982). Na východě zasahuje až na území Malé Asie a do oblasti jihozápadního Ruska (Bucknall 1913). Vývojové centrum celé skupiny se pravděpodobně nalézá v ponticko – maloasijské oblasti (Murín & Májovský 1982). Dále je známá introdukce například ze Severní Ameriky (Gadella 1984).

2.3.3 Kostival hlíznatý (*Symphytum tuberosum* L. 1753)

Popis: Druh zahrnuje vytrvalé, drsně chlupaté byliny, které jsou vysoké (10-)15-40(-60) cm (Pawłowski 1972; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Oddenek bývá ± vodorovný nebo šikmý, plazivý, válcovitý, střídavě hlíznatě ztloustlý. Oddenkové hlízy jsou poměrně velké, až 15 mm tlusté, kulovité, vně bělavě hnědé, uvnitř bělavé, dužnaté (Bucknall 1913; Pawłowski 1972; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Lodyha bývá přímá, 3-7 mm tlustá, jednoduchá, vzácně v horní části rozvětvená s jednou až dvěma větvemi v paždí listů, na vrcholu dvouklaná, nekřídlatá, dutá, dužnatá, hranatá, hrubá, opatřená delšími, rovnovážnými či mírně nazpět ohnutými štětinatými chlupy a kratičkými zahnutými háčkovitými chloupky (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Listy jsou střídavé, v počtu (4-)5-8(-10). Dolní lodyžní listy bývají dlouze řapíkaté, za květu již často suché, jinak jsou listy směrem nahoru krátce řapíkaté. Nejhořejší lodyžní listy jsou přisedlé, krátce sbíhavé, v květenství přecházející v listeny. Listová čepel je dlouhá (4-)5-11(-12) cm, široká 2,5-3,7(-4,5) cm, podlouhlá až eliptická, kopinatá až vejčité kopinatá, na vrcholu krátce nebo dlouze zašpičatělá. Svrchní strana čepele bývá tmavě zelená, poměrně hustě, zejména na okrajích, drsně chlupatá, spodní strana bývá světle zelená, měkce štětinatá, s delšími, odstálými chlupy (hlavně na žilkách) a četnými, drobnými, háčkovitými chloupky (Bucknall 1913; Popov 1953; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Květy tvoří málo bohaté dvojvijany, nejčastěji se dvěma až devíti květy (Slavík 2000). Květní stopky jsou krátké 3-5 mm, vždy měkce, hustě, srpovitě až háčkovitě štětinaté. Kalich bývá v dolní pětině až třetině srostlý, jinak je dělený v pět úzce až vejčité kopinatých kališních cípů dlouhých 4-5 mm, v době plodu až 8 mm, oděných jako květní stopky. Koruna je žlutá, trubkovitě baňkovitá, dlouhá 14-20 mm, hustě bradavičnatá (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Korunní lem je členěný na pět široce trojúhelníkovitých, nazpět ohnutých cípů (Slavík 2000). Uvnitř korunní trubky je přítomno pět široce trojúhelníkovitě kopinatých korunních šupin, na bázi rozšířených, směrem k vrcholu výrazně zúžených a slabě špičatých, dlouhých 4,5-6 mm a širokých až 2,5 mm, na okrajích s hustými, mnohořadými, třásnitými papilami, které směrem k vrcholu řádnou (Pawłowski 1961, 1972; Slavík 2000). Tyčinky nevyčnívají z koruny. Nitky tyčinek jsou téměř srostlé s korunní trubkou a střídavě s korunními šupinami (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Konektivy nepřevyšují prašníky (Pawłowski 1961, 1972). Prašníky jsou ca. 3,7 mm, protažené do špičky.

Čnělka je přímá, málo vyčnívající z koruny, zakončená drobnou, hlavatou bliznou (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Tvrdky jsou drobné, 3-3,5 mm dlouhé, tmavohnědé, nepravidelného vejcovitého tvaru, hustě bradavičnaté s velkými, nepravidelnými, svrasklými jamkami (Popov 1953; Pawłowski 1961; Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000).



Obrázek č. 1: *Symphytum tuberosum* L.: a) rašící rostlina v kultivaci, b) detail porostu, c) list, d) květenství, e) hlíznatý oddenek, f) celkový habitus

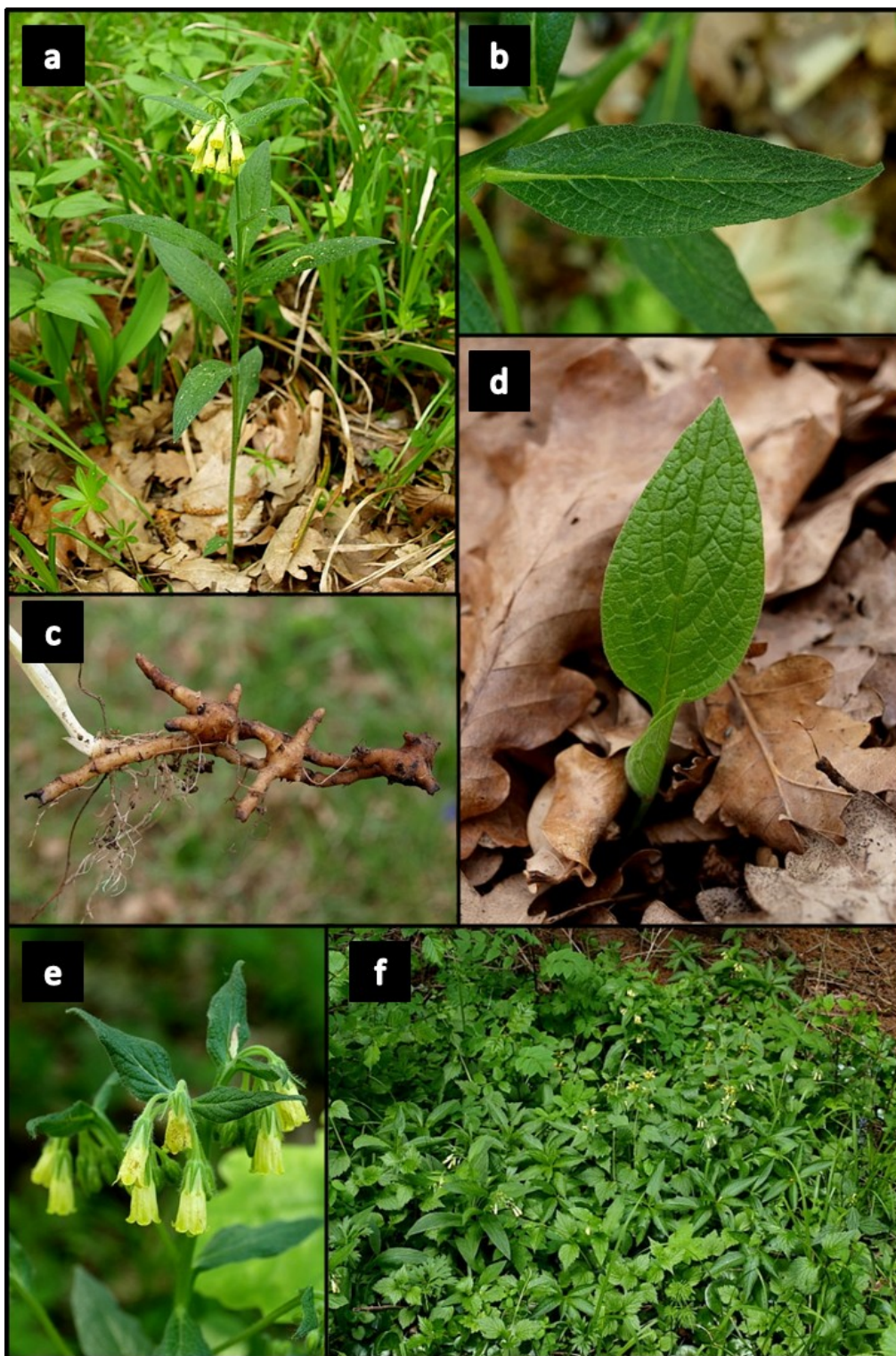
Fenologie: Kvete v květnu až červnu (Slavík 2000).

Ekologie: Druh převážně stínomilný, častý na vlhčích půdách, např. lužní lesy, údolí lesních potoků či říční kaňony. Přetrvává i na prosvětlených lesních stanovištích jako jsou okraje cest. Výškové maximum je udáváno z Malého Kriváně, tj. ca. 1650 m n. m. Na našem území je tento druh znám max. z výšky ca. 1000 m n. m. (např. Klet' či Janova Hut'). Často se vyskytuje v třídě *Quercu-Fagetea*, např. ve svazech *Alno-Padion* či *Fagion* (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000).

2.3.4 Kostival úzkolistý (*Symphytum angustifolium* Kern. 1863)

Popis: Druh zahrnuje vytrvalé, chlupaté byliny vysoké 15-20 cm (Májovský & Hegedušová 1993). Oddenek bývá plazivý, spíše šikmý, masitý, uťatý, bledě hnědý a uzlinatý (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). Lodyha je vzpřímená, tenká, krátce a přitiskle štětinatá často s výraznými cibulkovitými chlupy, jednoduchá nebo rozvětvená, nejčastěji od poloviny či od báze lodyhy (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). V horní části lodyhy převládají zejména háčkovité chlupy s rozšířenou bazální částí (Májovský & Hegedušová 1993). Listy jsou střídavé, v počtu (4-)5-8 (Májovský & Hegedušová 1993). Báze listů je postupně křídlatě sbíhavá, střední listy bývají dlouze křídlatě řapíkaté, horní již téměř přisedlé, s křídlatým řapíkem (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). Nejspodnější listy bývají v době květu většinou seschlé (Kerner 1863). Největší, střední listy jsou dlouhé (3-)4-7(-8) cm, směrem nahoru se postupně zmenšují (Májovský & Hegedušová 1993). Listová čepel je úzce kopinatá až protáhle čárkovitá, špičatá a celokrajná (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). Svrchní strana čepele bývá světle zelená, řídce či hustě drsně chlupatá, spodní strana bývá nápadně, odlišně světleji zelená, hustě měkce štětinatá, vždy bez cibulkovitých chlupů (Májovský & Hegedušová 1993). Květní stopky jsou přitiskle štětinaté, s cibulkovitými chlupy, za květu stejně dlouhé jako kalich, později prodloužené a dvakrát delší (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). Kalich je pětičetný, zvonkovitý, v době květu 4-5 mm dlouhý, za plodu podstatně větší, až 7-8 mm dlouhý (Májovský & Hegedušová 1993). Kališní cípy jsou čárkovité až úzce kopinaté, štětinaté, téměř tak dlouhé jako korunní trubka (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). Koruna je světle bledožlutá, nálevkovitě trubkovitá, na vrcholu s pěti trojúhelníkovitě zahnutými zuby (Kerner 1863; Májovský & Hegedušová 1993). Tyčinky mají dlouhé nitky (Kerner 1863). Prašníky jsou zhruba

o polovinu delší a nápadně širší než nitky. Konektivy nepřevyšují prašníky (Májovský & Hegedúšová 1993). Čnělka vyčnívá z koruny (Kerner 1863). Tvrdky jsou drobné, 3-3,5 mm dlouhé, tmavě hnědé, lesklé a vrásčité (Májovský & Hegedúšová 1993).



Obrázek č. 2: *Symphytum angustifolium* Kern.: a) celkový habitus, b) list, c) hlíznatý oddenek, d) rašící list, e) květenství, f) detail porostu.

Fenologie: Kvete od konce dubna do června (Májovský & Hegedušová 1993).

Ekologie: Roste v teplých listnatých lesích nížin a pahorkatin, zřídka i v submontánních lesích inverzních poloh. Výškové maximum je z území Slovenska udáváno z Tematína, tj. ca. 650 m n. m. Často se vyskytuje ve svazech *Quercion pubescenti-petraeae*, resp. *Quercion robori-petraeae* a *Carpinion* (Májovský & Hegedušová 1993).

Poznámka: Některými autory je tento taxon hodnocen jako poddruh *S. tuberosum* subsp. *angustifolium* (Kern.) Nyman (Nyman 1881; Stearn 1985; Bottega et al. 2001; Bottega & Garbari 2003).

2.3.5 Cytotaxonomie a cytogenetika

Z dosud známých údajů je patrný význam polyploidie ve vzniku a rozvoji mnoha taxonů v rámci agregátu *S. tuberosum* (Murín & Májovský 1982). Literární prameny uvádí celou řadu různých chromozomových počtů a ploidních úrovní. Jejich přehled a distribuce v rámci sekce *Tuberosa*, tj. *S. tuberosum* agg. a *S. gussonei*, jsou zaznamenány v mapě č. 1 a uvedeny v tabulce č. 6. Značná karyologická variabilita přináší problémy týkající se nejen základního chromozomového čísla, ale i geografického vymezení jednotlivých ploidních stupňů, jejich taxonomického hodnocení a případné evoluce (Murín & Májovský 1982).

Patně jednu z prvních cytologických studií, v níž se objevuje nejstarší chromozomové číslo agregátu, provádí již Strey, který pro rod *Symphytum* uvádí základní chromozomové číslo $x = 18$ (Strey 1931). U většiny druhů zjistil počet $2n = 36$, pouze u druhů *S. tuberosum* a *S. bulbosum* napočítal $2n = \text{ca. } 72$. Domnívá se, že by hlubší studie mohla vést k odhalení základního chromozomového počtu $x = 9$ a tudíž formování polyploidní řady 9, 18, 36 (Strey 1931). Druhé nejstarší, zároveň dosud i nejnižší, číslo uvádí z Rumunska Tarnavschi, a to $2n = 18$ (Tarnavschi 1948), které nebylo nikdy potvrzeno, ale bylo použito pro stanovení základu $x = 9$ (Murín & Májovský 1982). Další autoři považují za základní chromozomové číslo kromě $x = 9$ (Britton 1951; Markowa & Iwanowa 1970) i $x = 9, 10$ (Löve & Löve 1961), $x = 10$ (Coppi et al. 2006), $x = 9, 10, 12$ (Loon 1987) nebo celou sérii $x = 8, 9, 10, 12, 15$ (Luque 1989). Nejčastěji je jako základní chromozomové číslo uváděno $x = 12$ (Grau 1968, 1971; Basler 1972; Gadella 1972; Wcisło 1972; Gadella & Kliphuis 1978; Luque 1989; Slavík 2000).

Grau (1968) hodnotí *S. tuberosum* jako vysoce polyploidní druh. Na základě literárních údajů se přiklání k $x = 9$, avšak dle zjištěných počtů $2n = 96, 144$ uvažuje spíše $x = 12$. Později dává dohromady veškerá cytologická data týkající se rodu a vytváří přehled ploidních úrovní se základy $x = 10, 12, 14, 15, 16$ a 20 (Grau 1971). Jako základní uvádí $x = 12$ a předpokládá jeho stoupající a klesající dysploidní řadu (stoupající 12-14-15-16-20 a klesající 12-10). Dále naznačuje propojení druhu *S. bulbosum* s diploidními taxony rodu *Procopiana* se stejným základem $x = 14$ (Grau 1971). Cytotaxonomickou problematikou kostivalů se dále zabývají Gadella & Kliphuis. Dle jejich výsledků většina druhů sdílí $x = 12$. Dalšími nalezenými čísly jsou i $x = 14, 15$ a 16 a zřejmě i $x = 10$ (Gadella & Kliphuis 1978). *S. tuberosum* považují za variabilní druh s řadou chromozomových počtů, z nichž nemohou přesně detekovat základní chromozomové číslo. V úvahu připadají dvě série chromozomových čísel, a to $x = 12$ nebo $x = 16$ (Gadella & Kliphuis 1978).

Nicméně analýzy 12 slovenských populací mění pohled na celou situaci a vedou ke změně základního chromozomového čísla agregátu na $x = 8$. Příčinou bylo zjištění chromozomového počtu $2n = 32$, které se do té doby neobjevilo v žádné z prací (Murín & Májovský 1982). S ohledem na skutečnost, že se u celé řady rodů čeledi *Boraginaceae* vyskytuje $x = 8$, soudí, že by $x = 8$ mohlo být základem nejen pro tento agregát, ale i pro celý rod. Stejný počet ($2n = 32$) mají např. i druhy *S. asperum* či *S. orientale*, což podporuje danou hypotézu (Grau 1968; Basler 1972; Gadella 1972; Gviniashvili 1972; Gadella & Kliphuis 1978; Murín & Májovský 1982; Löve 1983; Kamari et al. 2001).

Velikost genomu v rámci okruhu *S. tuberosum* s. lat. nebyla donedávna vůbec známa. První údaj uvádí až slovinská studie, v rámci které autoři u druhu *S. tuberosum* naměřili velikost genomu $2C = 5,73$ Gbp. Zároveň u stejného jedince napočítali $2n = 64$ chromozomů (Vidic et al. 2009).

2.3.6 Hybridizace

Taxonomii poměrně často komplikuje hybridizace. Tento jev je běžný i mezi kostivaly, např. Sandbrink et al. (1990) uvádí výčet 20 přirozeně se vyskytujících a pěti uměle vypěstovaných hybridů. V rámci *S. tuberosum* agg. uvádí šest hybridních kombinací (tab. č. 4).

Na našem území se vyskytuje pouze hybrid *S. × wettsteinii* Sennholz (viz tab. č. 4), ale v úvahu připadá i *S. tuberosum × S. uplandicum* (Slavík 2000). Z území Slovenska je z některých lokalit, s výskytem druhu *S. angustifolium* známá i kombinace *S. officinale × S. angustifolium*. Jméno tohoto křížence doposud není vyřešeno (Májovský & Hegedušová 1993).

Druhovú kombinace	Binomické pojmenování
<i>S. tuberosum × S. bulbosum</i>	<i>S. × bicknelli</i> Buckn.
<i>S. tuberosum × S. cordatum</i>	<i>S. × llepitschii</i> Wettst.
<i>S. tuberosum × S. officinale</i>	<i>S. × wettsteinii</i> Sennholz
<i>S. tuberosum × S. grandiflorum</i>	-
<i>S. tuberosum × S. uplandicum</i>	-
<i>S. tuberosum × S. ottomarum*</i>	-

* uměle vyšlechtěný

Tabulka č. 4: Přehled hybridních kombinací v rámci *S. tuberosum* agg. (dle Sandbrink et al. 1990).

3. Cíle práce

Předkládaná bakalářská práce se zaměřuje především na morfologickou a cytologickou problematiku *Symphytum tuberosum* agg. na území střední Evropy.

Hlavní cíle práce jsou následující:

- 1) shromáždění literárních údajů o morfologické a cytologické variabilitě taxonů tohoto komplexu
- 2) testování a výběr významných morfologických znaků
- 3) stanovení cytologické variability komplexu
- 4) orientační revize herbářových dokladů *Symphytum tuberosum* agg. se zvláštním zřetelem na území Moravy

4. Materiál a metodika

4.1 Sběr, původ a uchování rostlinného materiálu

Vlastní sběr rostlinného materiálu pro morfometrickou a cytologickou analýzu probíhal na území České republiky, Maďarska, Slovenska a Slovinska v rozmezí let 2011-2012. Celkem bylo zanalyzováno 35 populací. Na lokalitách bylo vždy náhodně odebráno alespoň 15 jedinců na morfometrickou analýzu. Pouze na lokalitách 6 (Jasov), 7 (Zádielská tiesňava), 28 (Körmend-Katafa) a 32 (Ždánický les, Těšanka) nebyl nasbírán dostatečný počet jedinců. Hlavním kritériem výběru rostlin na stanovišti byl počet květů. Pro účely morfometrické analýzy musel mít každý jedinec alespoň pět květů.

Každý jedinec byl odebírán do samostatného, čitelně označeného, mikrotenového sáčku, aby nedošlo ke smíchání korun, které poměrně často opadávají. Část rostlin byla kultivována v nevytápěném skleníku katedry botaniky PřF UP v Olomouci, zbytek byl pečlivě vylisován a zařazen do herbáře OL.

Rostliny byly pro morfometrickou analýzu sbírány v době kvetení, tj. zhruba od začátku dubna do půlky června. Některé byly odebrány i mimo dobu květu a byly tedy zařazeny pouze do cytologické analýzy. Jedná se o lokality 12 – 26, 29 a 30.

Všem studovaným rostlinám byl vždy přidělen unikátní kód (např. 3.11), první číslice náleží lokalitě a druhá konkrétnímu jedinci. Seznam lokalit, na kterých proběhl odběr vzorků, je uveden v příloze č. 1.

4.2 Orientační herbářová revize

V rámci této práce byla provedena orientační herbářová revize vybraných, veřejně přístupných herbářových sbírek České republiky (BRNM, BRNU, GM, HR, MMI, MP, MZ, OL, OLM, OP, OSM, PR, VM; akronymy herbárií sensu Hradílek et al. 1992). Cílem revize bylo získání údajů o výskytu a předběžném rozšíření agregátu *S. tuberosum* na našem území, ale i sledování variability studovaného komplexu. Navštíveny byly v první řadě především moravské sbírky, kde předpokládáme vyšší komplikovanost celého okruhu. Zpracovány byly doposud pouze údaje týkající se Moravy.

Jednotlivé lokality byly zařazeny do příslušných fytogeografických okresů či podokresů na základě regionálně fytogeografického členění uvedeného v Květeně ČR (Skalický 1988). V rámci fytochorionů byly lokality řazeny geograficky přednostně od západu k východu nebo od severu k jihu, údaje ze stejných lokalit byly uspořádány chronologicky. Texty sched byly pro zjednodušení zkráceny, zestručněny a uvedeny ve formátu: lokalita (rok sběru, sběratel a akronym herbária). V hranatých závorkách jsou uvedeny překlady originálních názvů lokalit nebo celé názvy jejich zkratk. Jednotlivým lokalitám byly na závěr přiděleny souřadnice GPS, které byly použity pro sestavení síťové mapy, která byla vytvořena v programu DMAP for Windows verze 7.0b (Morton 1993-1999).

4.3 Morfometrická analýza

Morfometrická analýza *Symphytum tuberosum* agg. byla provedena na 18 populacích, celkem tedy bylo změřeno 236 jedinců (viz příloha č. 1).

Morfologické parametry byly získány měřením 19 vybraných vegetativních a generativních znaků. Měření vegetativních a zvolených generativních znaků bylo provedeno na živých rostlinách již v terénu pomocí digitálního posuvného měřítka. Takto byly změřeny následující znaky: výška rostliny, délka a šířka nejhořejších, středních a nejspodnějších dvou listů, dále pak u pět květů délka květní stopky, kalicha, koruny, korunní trubky a čnělky. Zaznamenáno bylo rovněž i větvení rostliny (viz tab. č. 5).

kategorie	větvení lodyhy
0	nevětvené
1	větvené v horní části
2	větvené od 1/2
3	větvené od báze

Tabulka č. 5: Kategorie charakterizující větvení rostlin.

Zbylé generativní znaky byly měřeny na katedře botaniky s použitím binokulární lupy při zvětšení 0,62 ×. Pro tyto účely byla každá koruna podélně rozříznuta ostrou žiletkou a pečlivě vylisována. Jednalo se o znaky: délka a šířka nitky, délka volné části nitky, délka korunní šupiny, délka a šířka prašníku. V rámci každé koruny byly změřeny všechny části, tj. všech pět nitek, korunních šupin atd.

4.4 Stanovení DNA ploidní úrovně

DNA ploidní úroveň (Suda et al. 2006) byla stanovena vždy u všech morfometricky analyzovaných rostlin. Zároveň byly změřeny i rostliny, které byly nasbírány mimo dobu květu (tj. nebyly zařazeny do morfometrické analýzy), a to alespoň pro představu o geografické distribuci jednotlivých cytotypů.

Pro účely stanovení ploidní úrovně byl z rostliny vždy odebrán zdravý list (nejlépe ze střední části rostliny), který byl následně zabalen do vlhkého papírového ubrousku a uzavřen v mikrotenovém sáčku. Takto připravené vzorky byly uchovány v chladničce až do doby měření, které většinou probíhalo stejný nebo následující den po odběru rostlin.

Samotné měření bylo provedeno pomocí průtokového cytometru značky ML CyFlow (Partec GmbH, Münster) vybaveného zeleným laserem Cobolt Samba (532 nm, 100 mV; Cobolt AB, Stockholm) metodou vnitřního standardu (Doležel & Bartoš 2005; Doležel et al. 2007). Jako standardy se známým obsahem DNA byly použity listy hrachu (*Pisum sativum* L. 'Ctirad' 2C = 9,09 pg; Doležel et al. 1998) pro měření jedinců vyšší ploidní úrovně a kukuřice (*Zea mays* L. 'CE-777' 2C = 5,43 pg; Lysák & Doležel 1998) pro měření nižší ploidní úrovně. Na kalibraci přístroje byly použity listy hrachu.

Část listu (ca. 0,5 × 0,5 mm) byla společně s přibližně stejným množstvím standardu homogenizována ostrou žiletkou v Petriho misce spolu s 1 ml pufru LB01 o pH 7,5. Standardní složení pufru LB01: 15 mM Tris, 2 mM Na₂EDTA, 20 mM NaCl, 80 mM KCl, 0,5 mM spermin tetrahydrochlorid, 0,1% (v/v) Triton X-100, 15 mM β-merkaptotanol (Doležel et al. 2007). K potlačení interference fenolických sloučenin s barvicí se DNA, bylo do pufru přidáno ještě 10 g PVP (polyvinylpyrrolidon; Doležel & Bartoš 2005). Vzniklý homogenát byl přefiltrován přes nylonový filtr do kyvety, následně doplněn ještě o 300 μl pufru a na pár minut ponechán odstát. Poté bylo do homogenátu napipetováno 50 μl fluorochromu propidium jodid (PI), který se interkalárně váže na řetězec DNA bez preference přítomných bází (Doležel & Bartoš 2005; Doležel et al. 2007). Hladina ploidie byla stanovena na lineární stupnici grafického výstupu (512-kanálová škála), a to na základě poměru vzdáleností mezi G1 vrcholem standardu a vzorku. Při kalibraci byl G1 pík standardu nastaven na kanál 200. U každého ze vzorků bylo vždy změřeno 3000 jader.

4.5 Statistické zpracování

Rozpětí variability jednotlivých znaků (na úrovních ploidie) bylo graficky znázorněno pomocí box plotů. V každém cytotypu bylo vypočítáno procentuální zastoupení jedinců s určitým typem větvení a charakter větvení byl posléze znázorněn pomocí sloupcového diagramu v programu MS Excel. Rozdíly v jednotlivých morfologických znacích mezi studovanými skupinami byly testovány za pomoci jednocestné analýzy variance (ANOVA) a tzv. Dunnova testu v programu NCSS 2007 (Hintze 2008). Následně byly pro každý znak u každého jedince v programu MS Excel vypočítány hodnoty mediánu, které byly použity pro analýzu hlavních komponent (PCA). Standardizovaná a centrovaná PCA byla provedena v programu Canoco for Windows verze 4.5 (ter Braak & Šmilauer 2002). Dále byly v programu NCSS (Hintze 2008) zjištěny neparametrické Spearmanovy korelační koeficienty mezi jednotlivými znaky (viz příloha č. 2). Nejvíce korelované znaky ($r \geq 0,5$) jsou zvýrazněny. Poté byla v programu NCSS (Hintze 2008) provedena kanonická diskriminační analýza (CDA). Tato analýza testovala hypotézu, zda lze jednotlivé ploidní úrovně rozlišit pomocí souboru studovaných znaků.

5. Výsledky

5.1 Cytologická variabilita *Symphytum tuberosum* agg.

V rámci studia cytologické variability bylo z literárních pramenů zjištěno celkem 61 karyologických údajů, které se týkají komplexu *S. tuberosum*. Jejich přehled předkládá tabulka č. 6. Distribuce je následně vyjádřena v mapě č. 1.

Taxon	Počet chromozomů	Lokalita	Zdroj
<i>S. tuberosum</i>	2n = 64	BG Rila, Sitnyakovo	Markowa (1983)
	2n = 64	SI Dolina smrti, Žerjav	Vidic et al. (2009)
	2n = ca. 72	DE Hamburg-Blankenese	Strey (1931)
	2n = 72	BG Vitosha, Wladaja - "Goldene Brücken"	Markowa & Iwanowa (1970)
	2n = 72	BG Strandja-Gebirge, "Bulgarin"	Markowa & Iwanowa (1970)
	2n = 96	SK Podunajská nížina, Čaradice	Murín & Májovský (1982)
	2n = 96	SK Velká Fatra, Kral'ova studňa	Murín & Májovský (1982)
	2n = 96	SK Nízké Beskydy, Snina	Murín & Májovský (1982)
	2n = 96	SK Slov. rudohorie, Revúca	Murín & Májovský (1982)
	2n = 96	SK Západní Beskydy, Babia Hora	Murín & Májovský (1982)
	2n = 96	SK Javorníky, Nimnica	Mičieta (1981)
	2n = 96	SK Kálnica, Prostředná dolina	Hrušovská-Osuská (1988)
	2n = 96	SK Oravská Polhora, Slaná voda	Migra (1978)

Tabulka č. 6: Přehled publikovaných chromozomových počtů taxonů v rámci sekce *Tuberosa*, tj. *S. tuberosum* agg. a *S. gussonei*. Údaje jsou vždy uvedeny pod příslušným jménem, pod kterým byl daný počet originálně uveřejněn.

Taxon	Počet chromozomů	Lokalita	Zdroj
<i>S. tuberosum</i>	2n = 96	CZ Kutná Hora	Javůrková-Jarolímová & Měsíček (1992)
	2n = 96	GB W Lancaster, Yealand Conyers	Montgomery et al. (1997)
	2n = ca. 128	FR Var, Bagnols	Seidenbinder & Verlaque in Löve (1985)
	2n = 144	IT Provincia Firenze, Vallombrosa	Grau (1968)
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i>	2n = 84	GB Scotland, Loch Rescobie, Perthshire	Gadella & Kliphuis (1978)
	2n = 144	FR Ramatuelle	Jaarsma et al. (1990)
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>nodosum</i>	2n = 18	RO s. loc.	Tarnavschi (1948)
	2n = 24	TR Trabzon: Araklı	Inceer et al. (2007)
	2n = 64	GR Macedonia, Mt. Vermion	Loon & Oudemans (1982)
	2n = 64	TR İstanbul	Jaarsma et al. (1990)
	2n = 64	TR İstanbul	Gadella & Kliphuis (1978)
	2n = 96	ES Barcelona, Vallgorguina	Luque (1989)
	2n = 96	IT Galzignano	Jaarsma et al. (1990)
	2n = 96	DE Bayern, Gauting bei München	Grau (1968)
	2n = 96	DE Bayern, Allach, NW München	Grau (1968)
	2n = 96	CZ Všenory	Gadella & Kliphuis (1978)
2n = 96	PL Karpaty Zachodnie, Babia Góra	Wcisło (1972)	

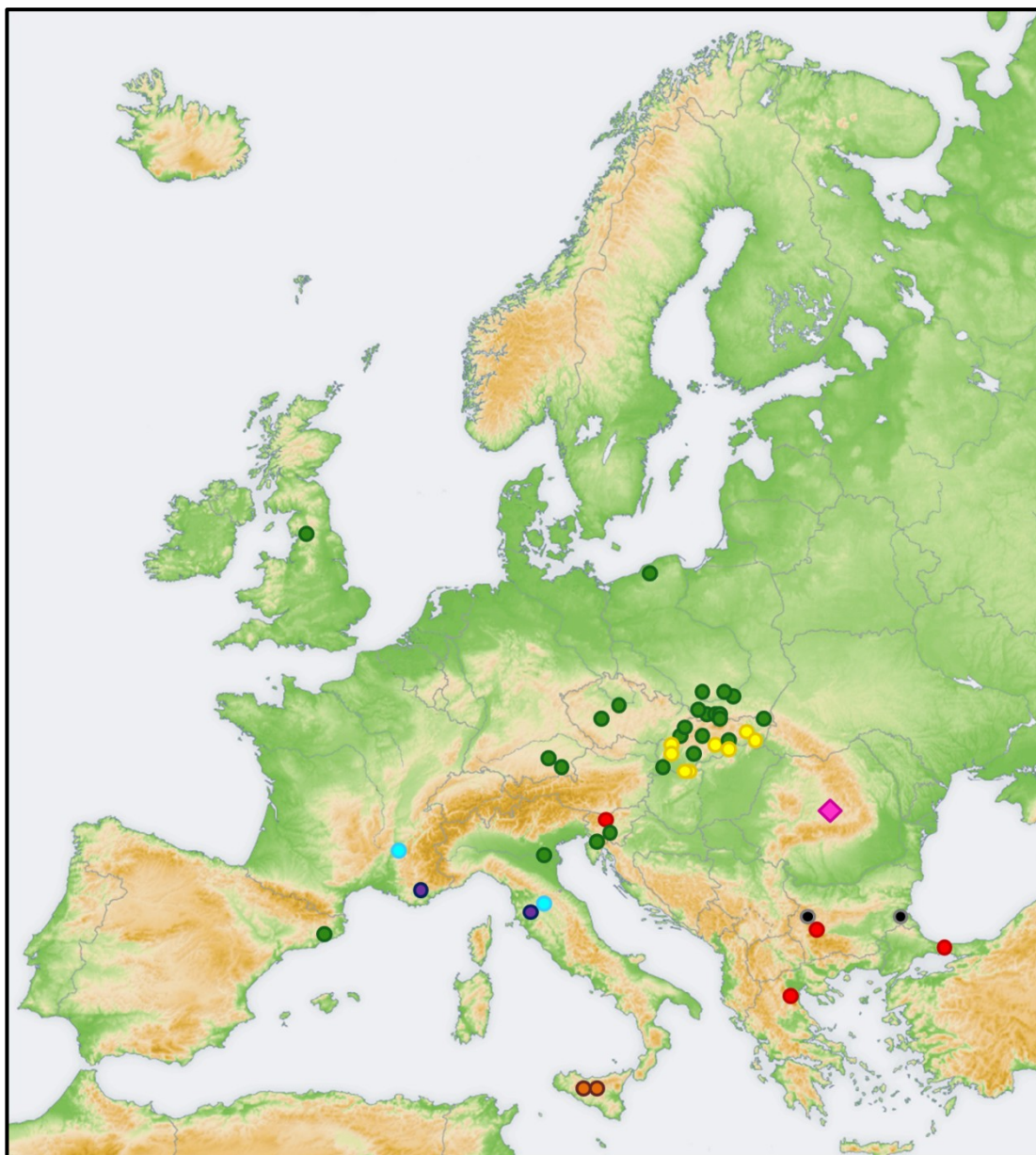
Tabulka č. 6: Pokračování.

Taxon	Počet chromozomů		Lokalita	Zdroj
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>nodosum</i>	2n = 96	PL	Karpaty Zachodnie, Jaworzyna (Krynica)	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Tatry, Strážyska Valley	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Tatry, Przysłop Miętusi	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Karpaty Wschodnie, Ustrzyki Górne, Połonia Caryńska	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Karpaty Wschodnie, Maków Podhalański, okolí řeky Skawa	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Karpaty Wschodnie, distr. Myślenice, Krzywaczka, Brzezina	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Karpaty Wschodnie, Limanowa, Żegocina	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Karpaty Wschodnie, Poręba, Łysina	Wcisło (1972)
	2n = 96	PL	Karpaty Wschodnie, Kraków, Tyniec	Wcisło (1972)
	2n = 96	SK	Tatry, Dolina Kościeliska	Wcisło (1972)
	2n = 96	SI	Cavn	Grau (1968)
	2n = 96	SI	Polje, Rudno	Gadella & Kliphuis (1978)
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>nodosum</i>	2n = 100	DE	Bayern, Welchenberg a.d. Donau	Grau (1968)
	2n = 120	FR	Saint-Donat-sur-l'Herbasse (Drôme)	Jaarsma et al. (1990)
<i>S. tuberosum</i> subsp. <i>angustifolium</i>	2n = 96	DE	Chimgauer Alpen, N des Hochgern nach Staudach-Egerndach	Lippert (2006)
	2n = 120	IT	Toscana, Monte Senario	Bottega et al. (2001)

Tabulka č. 6: Pokračování.

Taxon	Počet chromozomů		Lokalita	Zdroj
<i>S. nodosum</i>	2n = 96	SK	Bratislava-Krasňany, kóta Chlmec	Májovský (1976)
<i>S. angustifolium</i>	2n = 32	SK	Považský Inovec, Tematín	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Štúrovo, Čenkov	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Burda	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Krupinská vrchovina, Koprovnícka dolina	Murín & Májovský (1982)
<i>S. angustifolium</i>	2n = 32	SK	Blhovce	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Rimavská Sobota	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Vyšná Pokorádz	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Silická planina, Ardovo	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Dlhý vrch	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Slanec, Slanecký hrad	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Cejkov	Murín & Májovský (1982)
	2n = 32	SK	Viničky, Hatfa	Murín & Májovský (1982)
<i>S. gussonei</i>	2n = 96	IT	Sicilia, Vallone Cerasa, Mezzojuso	Bottega et al. (2001)
	2n = 96	IT	Sicilia, Madonie, Mongiarrati (Palermo)	Bottega & Garbari (2003)

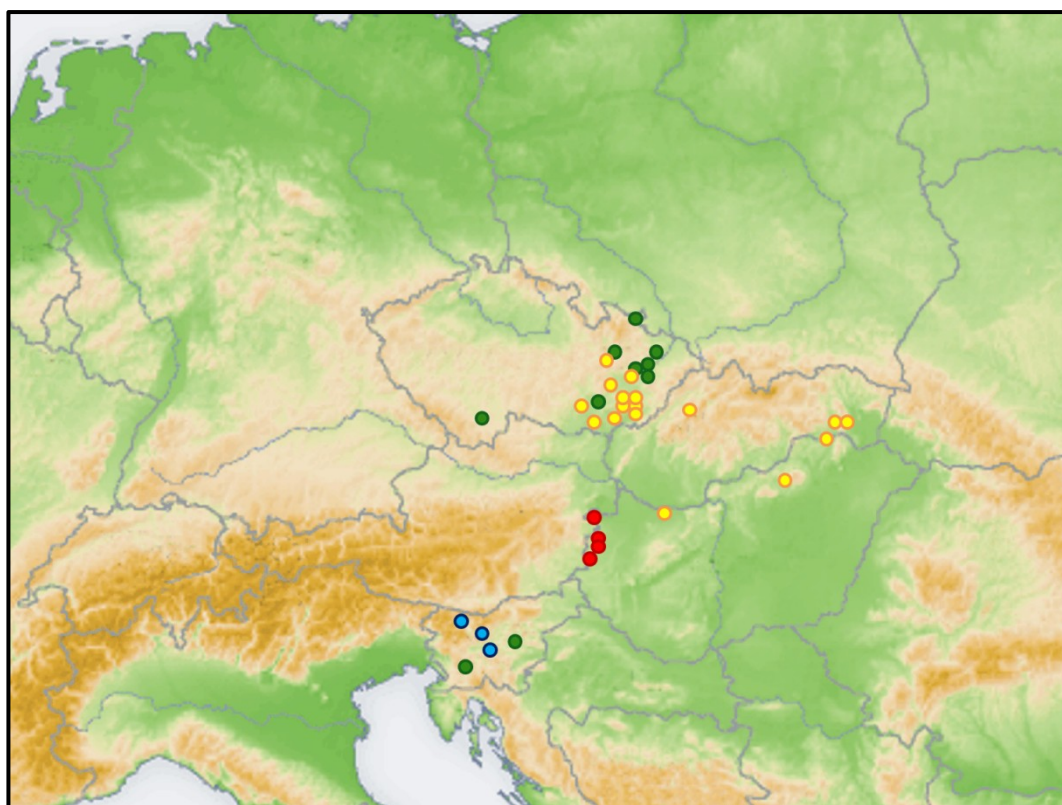
Tabulka č. 6: Pokračování.



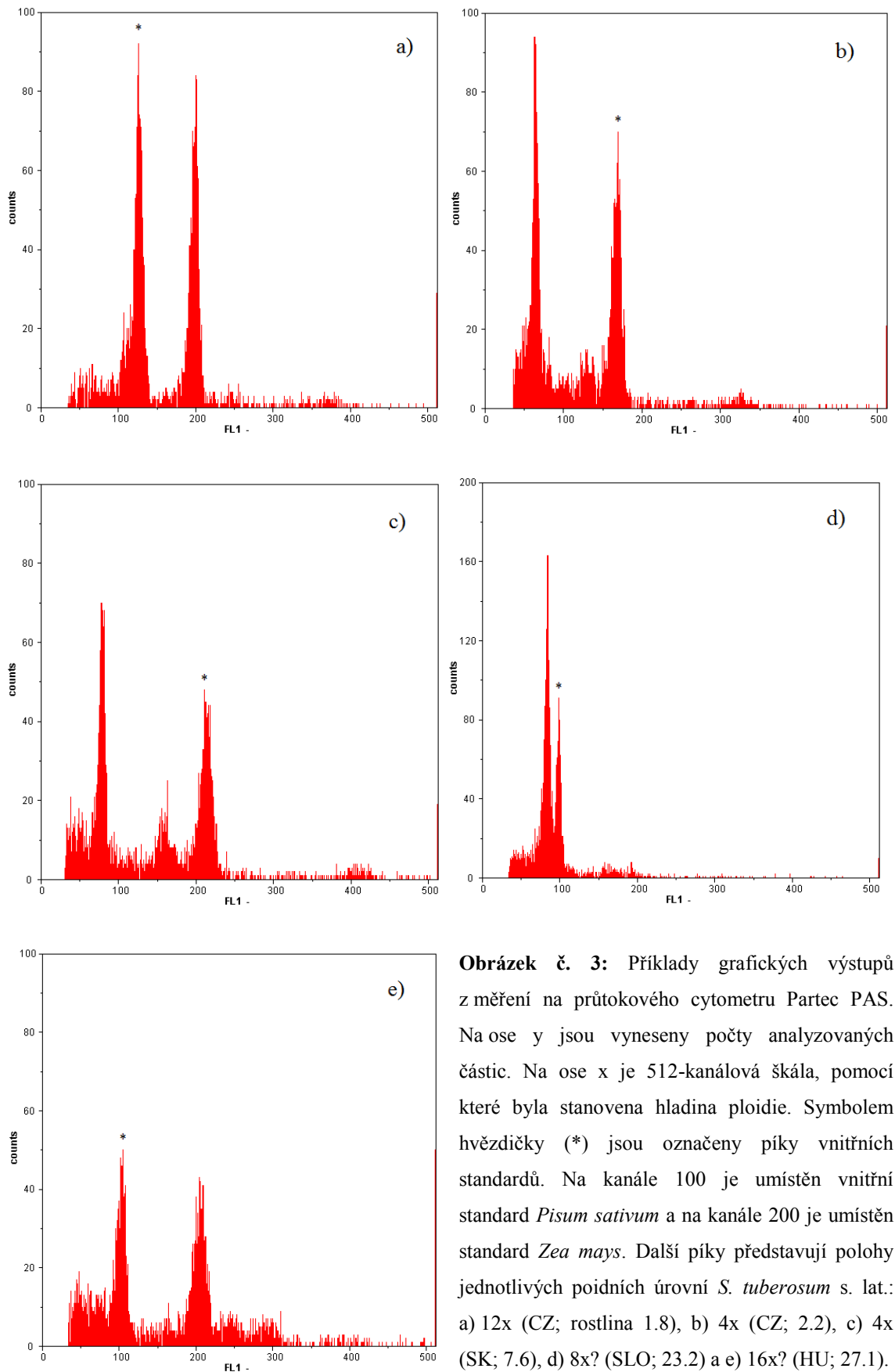
Mapa č. 1: Distribuce cytotypů publikovaných v literatuře. *Symphytum tuberosum* agg: růžový kosočtverec: 2x, nepřesná lokalizace; žlutá kolečka: 4x, červená 8x, černá 9x, zelená 12x, tyrkysová 15x, fialová 18x. *S. gussonei*: hnědá kolečka: 12x.

5.2 Stanovení DNA ploidní úrovně

Pomocí průtokové cytometrie bylo celkem analyzováno 35 populací. V rámci těchto populací byly nalezeny čtyři ploidní úrovně, a to tetraploidní (4x), oktoploidní (8x?), dodekaploidní (12x) a hexadekaploidní (16x?). Tetraploidi byli zjištěni na území České republiky v oblasti Moravy, dále pak jižního Slovenska a severního Maďarska. Zřejmě oktoploidní úroveň byla objevena v západním Maďarsku v blízkosti rakouských hranic. Dodekaploidi byli zaznamenáni na našem území z oblasti Čech, Moravy i Slezska, dále i ze dvou lokalit ve Slovinsku. Další pravděpodobně hexadekaploidní cytotyp byl nalezen ve Slovinsku, v oblasti Slovinského Krasu. Ploidní úrovně všech analyzovaných populací jsou zaznamenány v příloze č. 1.



Mapa č. 2: Distribuce zjištěných cytotypů: žlutá kolečka: 4x, červená: 8x?, zelená: 12x a modrá: 16x?



Obrázek č. 3: Příklady grafických výstupů z měření na průtokovém cytometru Partec PAS. Na ose y jsou vyneseny počty analyzovaných částic. Na ose x je 512-kanálová škála, pomocí které byla stanovena hladina ploidie. Symbolem hvězdičky (*) jsou označeny píky vnitřních standardů. Na kanále 100 je umístěn vnitřní standard *Pisum sativum* a na kanále 200 je umístěn standard *Zea mays*. Další píky představují polohy jednotlivých ploidních úrovní *S. tuberosum* s. lat.: a) 12x (CZ; rostlina 1.8), b) 4x (CZ; 2.2), c) 4x (SK; 7.6), d) 8x? (SLO; 23.2) a e) 16x? (HU; 27.1).

5.3 Orientační herbářová revize

V rámci orientační herbářové revize byly z celkem 12 navštívených herbářových sbírek zpracovány pouze údaje, které se týkají Moravy a Slezska. Lokality revidovaných položek jsou zaznamenány v mapě č. 3.

Symphytum tuberosum s. str.

Panonské termofytikum:

16. Znojmsko-brněnská pahorkatina: Znojmo, Šumná (1978, *Chrtek & Chrtková*, PR). – Znaim [= Znojmo] (1886 *Oborny*, BRNU). – Znojmo (1900 *Richter*, PR). – Plaveč, břeh řeky Jeviškovky na V okraji obce (1971 *Pokorná*, BRNU). – Znojmo, Dobšice, pravý břeh Dyje (1987 *Strnadová*, BRNU). – Moravský Krumlov, Rokytná (1984 *Hetešová*, BRNU). – Troubsko, starý zámecký park (1991 *Řepka*, BRNM). – Střelice u Brna, Spálený Mýn (1926 *Holešovský*, PR). – **18a. Dyjsko-svratecký úval:** Hrušovany nad Jevišovkou, Nový Dvůr, směrem k Eminu zámečku (1994 *Čáp*, BRNM). – Nikolsburg, Dürnholz [= Mikulov, Drnholec] (1943 *Fröhlich*, BRNU). – Lanžhot, habřina u oborního plotu (1995 *Šumberová*, BRNU). – **18b. Dolnomoravský úval:** Strážnice, les Bažantnice (1981 *Hálková*, BRNU). – **20b. Hustopečská pahorkatina:** Nikolčice, les Štukyně (1996 *Černá*, BRNU). – **21a. Hanácká pahorkatina:** Prostějov, Vranovský háj (887 *Spitzner*, BRNU). – Grygov (1956 *Resner*, OL). – Olomouc, Krčmaň, les Chlum (1933 *Weber*, PR; 1941 *Deyl*, PR). – Bystrovany, údolí Bystřičky (s. d. *Deyl*, OLM). – **21b. Hornomoravský úval:** Grygov, SV část lesa Království (1968 *Niklová*, BRNU). – Grygov, V část lese Království (1966 *Šula*, OP). – Kroměříž, Podzámecká zahrada (1970 *Zavřel*, OP). – Kroměříž, les Zámeček (1970 *Šurková*, BRNU). – Tlumačov, vlhké louky u bažantnice (1959 *Kubát*, PR).

Českomoravské mezofytikum:

68. Moravské podhůří Vysočiny: Lubnice, levý břeh Želetavky (1990 *Jordánová*, MZ). – Třebíč, Přibyslavice, pravý břeh Jihlavy (1974 *Chlupová*, BRNU). – Čížov, pravý břeh přítoku Klaperova potoka (1990 *Jordánová*, MZ). – Znojmo, Kravsko, suťová stráň pod zámkem (1990 *Vocílková*, BRNU). – Citonice, údolí Gránice (1987 *Ambrozková*, MMI). – Gránice (1951 *Drlík*, MZ). – Křepice, údolí Křepického potoka (1967 *Kosaurová*, MZ). – Náměšř nad Oslavou, Sudice, ústí Sudického potoka do Chvojnice (1977 *Grulich*, MMI). – Mohelno, Mohelenská hadcová step (2011

Kobrlová, OL). – Brno, Ketkovice, Ketkovský hrad (1977 *Grulich*, MMI). – Neslovice, akátový háj u silnice na vesnici Hlína (1978, *Foralová*, BRNU). – Tetčice, okraj Omického lesa (1978, *Foralová*, BRNU). – Brno, Kývalka (1981 *Jelínková*, BRNU). – Brno-Omice (1985 *Hyclová*, BRNU). – Brno, Ivanovice, vrch Baba (1929 *Krist*, BRNU). – **71c. Drahanské podhůří:** Kostelec na Hané, Bílovský háj (1930, 1988 *Spitzner*, BRNU). – Lutotín, pobřežní houštiny Romže (1979 *Albrecht*, BRNM). – **72. Zábřežsko-uničovský úval:** Moravičany (1962 *Bednář*, OL; 1964 *Dostál*, PR). – **74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina:** Dolní Povelice (2011 *Trávníček*, OL). – **74b. Opavská pahorkatina:** Krnov, Cvilín (1995 *Ptáčková*, OLM). – Velké Heraltice, břehy Hořeckého potoka (1999 *Filipová*, OL). – Velké Heraltice, les Kouty (2007 *Kotálová*, OL). – Nový Dvůr, arboretum (1970 *Elblová*, OP). – Slavkov, údolí Hvozdnice (1993 *Beneš*, OP). – Štáblovice (1958 *Kočárová*, OL). – Žimrovice: Hanuše (1957 *Machura*, OL). – Hradec [= Hradec nad Moravicí] (1956 *Duda*, OP). – Hradec nad Moravicí, zámecký park (1999 *Novotný*, BRNM; 2004 *Krajcová*, OP). – Opava (s. d. *Adamičková*, OP). – Opava, Ptačí vrch (1971 *Opravit*, OP). – Kylešovice (1965 *Frank*, OP). – Velké Hoštice, háj pod zámek (1968 *Gill*, OP). – Kobeřice (1991 *Duda*, BRNM). – Dobroslavice (1974 *Kilián*, OSM). – Děhylov, Dobroslavický les (1974 *Kilián*, OP). – Hlučín, Vinná hora (1971 *Kilián*, OSM). – Vřesina, PR Dařanec (2000 *Czernik*, OL). – Děhylov, PR Štěpán (1994 *Prymusová*, OSM). – **75. Jesenické podhůří:** Malá Morávka (1972 *Burešovi*, OLM). – Hlubočky, Nepřivaz (1995 *Homola*, OLM). – Olomouc, Smilov, údolí Bystřičky (1948, 1950 *Otruba*, OLM). – Rautenberg [= Roudno] (1902 *Rieger*, BRNU). – Jakubčovice nad Odrou, údolí Suché (1967 *Sedláčková*, PR). – Kyjovice u Opavy (1955 *Vicherek*, BRNU).

Karpatské mezofytikum:

76a. Moravská brána vlastní: Přerov, les Žebračka (1935 *Laus*, OLM; 1965 *Dostál*, PR; 1968 *Niklová*, BRNU). – Přerov, NPR Žebračka (1966 *Deyl*, OLM; 2011 *Kobrlová* OL). – Kudlov u Lipníku nad Bečvou (1991 *Machačová*, OL). – Weisskirchen, am Ludina-Bach [= Hranice, při potoku Ludina] (1912 *Petrak*, BRNU, GM, PR). – Hranice, levý břeh Ludiny nad rybníkem (1960 *Unar*, BRNU). – Černotín (1992 *Kašparová*, VM). – Hranice, Macúška (1968 *Dostál*, PR). – Hranice, Hluzovský kopec (1942 *Deyl*, PR). – Odry, Vraženský rybník (1992 *Vlčková*, OL). – Odry, Mankovice (1992 *Vlčková*, OL). – Kelč (s. d. *Hradil*, OP). – Komárovice u Kelče (1975 *Kašparová*, VM). – Lešná, les Obora (1996 *Kašparová*, VM). – Lešná, zámecký park (1981

Dokoupilová, VM; 1995, 1998 *Kašparová*, VM). – Juřinka, okraj lesa u potoka Svinov (1975 *Kašparová*, VM). – Juřinka, pravý břeh Bečvy (1971 *Kašparová*, VM). – Juřinka u Valašského Meziříčí, les Junákov (1996 *Forejtcerová*, OL; 2002 *Ševčík*, OL). – Valašské Meziříčí, les Junákov (1990 *Kašparová*, VM). – Nový Jičín, Sirkové lázně (1929 *Černoch*, BRNM). – Štramberk, Kotouč (1936 *Krischke*, OP; 1975 *Kilián*, MP). – Štramberk, "Skalky" (1975 *Kilián*, MP). – **76b. Tršická pahorkatina**: údolí u Krčmaně (1939 *Laus*, OLM). – Velká Bystřice, údolí Bystřičky (1967 *Deyl*, OLM). – Hlubočky, Mariánské údolí (1956 *Mrkos*, OL). – **77b. Litenčické vrchy**: Kroměříž, Litenčice, les Stadliska (1977 *Weber*, OLM). – **77c. Chřiby**: Uherské Hradiště, Stupava (1966 *Pipalová*, BRNU). – Brdo (1932 *Martinec*, PR). – Kudlovická dolina (1932 *Martinec*, PR). – Vlčák (1932 *Martinec*, PR). – Karolín, les Vinohrádek (1932 *Martinec*, PR). – Háj Lávky (1932 *Martinec*, PR). – **78. Bílé Karpaty lesní**: nad Veličkou, Strážnice – Uherský Brod, Maršov (1985 *Chrtek et Chrtková*, PR). – Bohuslavice nad Vlčí (1975 *Elsnerová*, GM). – Brumov-Bylnice, PR Lazy (2004 *Šuráň*, OL). – Brumov (1955 *Prudič*, BRNU). – **79. Zlínské vrchy**: Březůvky u Zlína (1944 *Jedlička*, GM). – Lípa, řečiště řeky Dřevnice (1940 *s. coll.*, GM). – Chrastěšov, údolí Chrastěšovského potoka (1990 *Elsnerová*, GM). – Vizovice, údolí v Trestném [= Vizovice-Trestné] (1985 *Balušíková*, GM). – Pozdřechov, Trubiska, v údolí za loveckým zámečkem (1970 *Lednická*, BRNU). – Smolina u Valašských Klobouků, údolí potoka Smolinka (1980 *Elsnerová*, GM). – Valašské Klobouky, Rasov (1955 *Richter*, GM). – **80a. Vsetínská kotlina**: Vsetín, Kateřinice, potok Březinky (1986 *Skýpalová*, BRNU). – Ratiboř (1996 *Dančák*, OL). – Mikulůvka (1999 *Zatloukal*, OL). – Jarcová, Bražiska (1972 *Kašparová*, VM). – Valašské Meziříčí, park (1972 *Kašparová*, VM). – Valašské Meziříčí, údolí Bečvy (19695 *Ressel*, VM). – Valašské Meziříčí, lužní háj u Rožnovské Bečvy (1967 *Demlová*, OL). – Valašské Meziříčí, pravý břeh Rožnovské Bečvy (1987 *Kašparová*, VM). – Hrachovec u Valašského Meziříčí (1999 *Romanová*, OL). – Veselá u Valašského Meziříčí, les Dolansko (1995 *Kašparová*, VM). – Vsetín (1956 *Velísek*, OL; 1999 *Konvičná*, BRNU). – Valašská Polanka (1963 *Raynoch*, OLM; 1994 *Kyslingrová*, VM). – Valašská Polanka, údolí Sucháňova potoka (1963 *Raynoch*, OLM). – Hovězí (s. d. *Řičan*, GM). – Hovězí, u řeky Bečvy (1926 *Řičan*, GM). – Rožnov pod Radhoštěm, Zubří (1928 *Krist*, BRNU). – Hovězí-Huslenky, údolí řeky Bečvy (1925 *Řičan*, BRNU, GM, HR, OLM, OP, MZ; 2011 *Dančák*, OL). – Hovězí, Kychová (s. d. *Řičan*, BRNU). – Valašská Bystřice, levý břeh Bystřice (1980 *Drápalová*, BRNU). – **81. Hostýnské vrchy**: Rajnochovice (s. d. *Gogela*, VM). –

Holešov, Fryštát (1965 *Dostál*, PR). – **82. Javorníky:** Makyta, potok Kychová (1919 *Řičan*, GM). – Miloňov u Vsetína (1952 *Velisek*, OL). – Vsatské Javorníky, mezi kótou 1056 a 1019 (1925 *Švanda*, BRNU). – **83. Ostravská pánev:** Nová Horka (1933 *Krischke*, OP). – Albrechtický (1987 *Silberová*, OL). – Poruba, les Březí (1990 *Prymusová*, OSM). – Ostrava-Martinov (1983 *Sýkorová*, GM). – Hlučín, Vinná hora, při soutoku Jasénky s Opavou (1997 *Pečinka*, OL). – Polanka nad Odrou, Dolní Polanský les (1970 *Kilián*, OSM). – Třebovice, PP Turkov (2002 *Prymusová*, OSM). – Třebovice, les naproti nádraží (1974 *Kilián*, OP). – Svinov, Dolní Polanský les (1964 *Kilián*, HR, MP; 1965 *Kilián*, OP, OSM). – Svinov, lužní háj (1964 *Kilián*, MP). – Petřkovice, cestou na Bobrovníky (1952 *Vodička*, OSM). – Ostrava, vrch Landek (1979 *Pisarská*, BRNU). – Petřkovice, vrch Landek, bývalý důl Urx (1970 *Zbytek*, OSM). – Hrušov, niva Ostravice, před soutokem Odry s Ostravicí (2002 *Sokolík*, OSM). – Paskov, u bývalého dolu (1989 *Lysák*, OL). – Bohumín, sady P. Bezruč (1950 *Duda*, BRNU). – Michálkovice, les Gurňák (1970, 1977 *Kilián*, OSM). – Šenov-Šimška, levý břeh Datyňky (2002 *Lipinová*, OSM). – Havířov, Ostravská ulice (1974 *Pavlíkovi*, OSM). – Havířov, údolí Lučiny (1969 *Burše*, OSM; 1975 *Burše*, MP). – Havířov, Prostřední Suchá (1974 *Pavlíkovi*, OSM). – Fryštát, pravý břeh Olše (1955 *Vicherek*, BRNU). – Český Těšín, Mosty (1937 *Kvapilík*, OLM). – **84a. Beskydské podhůří:** Frenštát pod Radhoštěm, lužní porosty řeky Lubiny (1991 *Sobotíková*, BRNU). – levý břeh Lubiny (1955 *Kajdoš*, OP). – Hukvaldy (s. d. *Gogela*, GM). – Kunčice pod Ondřejníkem, lemy říčky Tichávky (2000 *Křiváková*, OL). – Místek [= Frýdek-Místek] (1885 *Gogela*, GM). – Frýdek-Místek, les Štandl (2000 *Gejdošová*, BRNU). – Frýdek [= Frýdek-Místek], Zámecký vrch (1976 *Kilián*, OP, OSM). – Kunčičky u Bašky, při toku řeky Ostravice (1992 *Hájková*, VM). – Frýdlant nad Ostravicí (1945 *Zahradník*, OSM). – Morávka-Demlovice, olšina u řeky Morávky (1981 *Jindra*, GM). – Frýdek-Místek, Hnojník (1972 *Liberdová*, BRNU). – Třinec, Český Puncov, PP Velké Doly (1991 *Hájková*, VM). – Dolní Líštná, vrch Jahodná (2002 *Krzyžanková*, OP; 2005 *Hájková*, OSM). – Vendryně, údolí potoka Vendryňky (1955 *Kilián*, OP). – Písek u Jablunkova, polesí Stožek (1967 *Sutorý sen.*, BRNM). – **84b. Jablůnkovské mezihoří:** Jablunkov, Lazy (1967 *Sutorý sen.*, BRNM).

České oreofytikum:

97. Hrubý Jeseník: Bělá, aluvium říčky Bělá (1989 *Ulnar*, BRNU).

Karpatské oreofytikum:

99a. Radhošťské Beskydy: Hutisko-Solanec (2005 *Vašátová*, OL). – Rožnov pod Radhoštěm, vrch Hradisko (2005 *Vašut*, OL). – Prostřední Bečva, Čertův mlýn (1997 *Kašparová*, VM). – Horní Bečva, pramen Rožnovské Bečvy (2003 *Janášek*, OL). – Ostravice, poblíž řeky Ostravice (2004 *Janošková*, OP). – Bílá, údolí potoka Velká Smradlava (1955 *Vicherek*, BRNU). – Lomná: levý břeh (1992 *Knápková*, OL).

Nelokalizovatelné a příliš široce lokalizované údaje:

Vysoká (1973 *Ressel*, VM). – Hájek u Štěchovic (1893 *Košťál*, MP). – Polanky, U Janošců (1950 *Roztomilý*, OLM). – Háj u Vosárny (1932 *Martinec*, PR). – Loudná u Žhrbav (1932 *Martinec*, PR).

Chybně určené herbářové doklady náležející k *S. officinale*:

21a. Hanácká pahorkatina: Grygov (1953 *Palásek*, OL). – **68. Moravské podhůří Vysočiny:** Tišnov, potok Besének (1944 *Komárek*, MZ). – **74b. Opavská pahorkatina:** Opava, Slavkov (s. d. *Adamičková*, OP). – **99a. Radhošťské Beskydy:** Horní Bečva, Bečvice (1994 *Kašparová*, VM).

Symphytum angustifolium

Panonské termofytikum:

16. Znojensko-brněnská pahorkatina: Hnanice (1989 *Grulich*, MMI). – Popice (1984 *Grulich*, MMI). – Znojmo, Únanov, údolí Únanovky (1994 *Bezunková*, BRNU). – Znojmo, břehy Dyje (1935 *Weber*, PR). – Plaveč, V od obce podél Jevišovky (1971 *Pláčková*, MZ). – Vedrovice, Krumlovský les (1986 *Grulich*, MMI). – Znojmo, Maršovice, Krumlovský les (1999 *Uhlířová*, BRNU). – Znojmo, Hodonice, pravý břeh Dyje (1968 *Hříbková*, BRNU). – Krhovice, háj při soutoku Mlýnského potoka a Dyje (1968 *Ševčíková*, BRNU). – Ivančice, Réna (1970 *Hrabětová*, BRNU). – Tišnov, údolí Svatky (1927 *Podpěra*, BRNU). – Brno-Bystrc, Kníničky, Mniší hora (1995 *Hladíková*, BRNU). – Kuřim, vrch Zlobice (1926 *Šmarda*, BRNU). – Kuřim, PP Šiberná (1996 *Saul*, BRNU). – Brno-Nový Lískovec, Kamenný vrch (1973 *Smejkal*, BRNU). – Lelekovice, V svah PP Březina (1999 *Kratochvílová*, BRNU). – Schellschütz [= Brno-Želešice] (1913 *Thenius*, BRNU). – Brno, Mokrý hora (1915, *Fikulka*, BRNU). – **18a. Dyjsko-svratecký úval:** Sedlec, okolí rybníka Nesyt na SZ okraji obce (2002 *Rigasová*, MMI). – – Schreiwald bei Brünn [= Pisárky u Brna] (1867, 1872 *Czižek*, BRNU). – **19. Bílé Karpaty stepní:** Radějov, Žerotín (1984 *Grulich*, MMI). – Radějov

(1966 *Deyl*, PR; 1968, 1970 *Dostál*, PR) – Radějov, bučina 3 km JV obce (1985 *Grulich*, MMI). – Radějov, PR Kútky (1963 *Unarová*, GM). – Radějov, NPR Čertoryje (1967, 1968 *Vondráčková*, GM; 1995 *Samková*, HR). – Radějov, louky u potoka Járkovec (1969, 1972 *Vondráčková*, GM). – Radějov, Lučina (1981 *Hlobilová*, OLM). – NPR Čertoryje, Vojšické louky (1997 *Hakam*, OL). – Malá Vrbka, vrch Výzkum (1973 *Čvančara*, OLM). – Weiße Karpaten, Steppenwiesen bei Velká [= Bílé Karpaty, stepní louky u Velké] (1932 *Laus*, MMI, OLM, OP). – Blatnička, Milejovy lúky (1964 *Vondráčková*, GM). – Hluk, les Hluboček (1999 *Uhlířová*, BRNU). – Drslavice, S část lesu Obora (1995 *Mošťková*, BRNU). – Vlčnov, les Obora (1994 *Mošťková*, BRNU). – Uherský Brod, les Chrástka (1976 *Stavělová*, BRNU). – Horní Němčí, Slavkovský háj (1994 *Bakulová*, BRNU). – Slavkov, Mezihájí (1995 *Jongepierovi*, OLM). – Nivnice, les Králov (1955 *Pazdera*, OL). – Šumice, Horní Vinohrady (1950 *L. Batoušek*, GM). – **20a. Bučovická pahorkatina:** Slavkov [= Slavkov u Brna], Rašovice (1975 *Weber*, OLM). – Bučovice, Letonice, les Hájek (1940 *Deyl*, PR). – Bučovice, Mouřínov (1930 *Weber*, PR). – Švábenice, Dětkovský les (1975 *Weber*, OLM). – Dětkovice, Dětkovský les (1973, 1975 *Weber*, OLM). – Brankovice, les Žaroušky (1990 *Čáp*, BRNM). – Vitčice, ca. 200 m od SZ okraje Vitčického lesa (1994 *Rubanová*, BRNU). – Kroměříž, Divoky (s. d. *Weber*, PR). – **20b. Hustopečská pahorkatina:** Borkovany, les nad stepní strání Randle (1982 *Grulich*, MMI). – Němčičky, Panský les (1982 *Grulich*, MMI). – Dražůvky, les Chrástovec (1983 *Grulich*, MMI). – Hodonín, Lovčice, u vodní nádrže nad obcí (1972 *Ondrášek*, BRNU). – Strážovice, v okolí hájenky (1981 *Staněk*, BRNU). – Dubňany, les Doubrava (1983 *Grulich*, MMI). – Bohuslavice u Kyjova, les Tři duby (1964 *Pospíšil*, OLM). – Bohuslavice u Kyjova, les Hradisko (1984 *Tyl*, BRNU). – Bohuslavice, dubohabřina Lískovec (2000 *Dušánková*, OL). – **21. Haná:** Grygov (1910 *Laus*, OLM). – **21a. Hanácká pahorkatina:** Vyškov, Hlubočanský háj (1906 *Čouka*, BRNU). – Olomouc: horní les u Grygova (1929 *Laus*, OSM). – Grygov, les Chrast (2011 *Kobrllová*, OL). – Brodek u Přerova, Luková, les Dolek (1930 *Weber*, PR). – Kroměříž, les Hvězda (1983 *Homola*, OLM). – Stará Ves u Přerova, Holý kopec (1988 *Čáp*, BRNM). – **21b. Hornomoravský úval:** Olomouc, Střeň, doubrava (1943 *Otruba*, OLM). – Olomouc, Hodolany (1979 *Homola*, OLM). – Olmitz, Oberer Wald bei Grügaň [= Olomouc, les u Grygova] (1937 *Laus*, OP, PR). – Grygov, les Království (1943 *Otruba*, OLM). – Kojetín, Horní les (1946 *Reitmayer*, MP). – Kroměříž, les Zámeček (1965 *Dostál et Bednář*, PR). – Záhlinice u Hulína (1963 *Bednář*, OL).

Českomoravské mezofytikum:

68. Moravské podhůří Vysočiny: Police u Jemnice (1994 *Sutoryý*, BRNM). – Lančov, zátoka Vranovské přehrady (1978 *Mašková*, BRNU). – Vranov nad Dyjí, Býčí hora (1985 *Grulich*, MMI). – Šumná, Hnačovské louky (1984 *Grulich*, MMI). – Čížov, svahy naproti Hardeggu (1984 *Grulich*, MMI). – Čížov, Granátové jámy (1984 *Grulich*, MMI). – Čížov, Klaperův potok, nedaleko soutoku potoka s Dyjí (1992 *Čáp*, BRNM). – Lukov, Vraní skála (1984 *Grulich*, MMI). – Lukov (1993 *Čáp*, BRNM, MZ). – Vranovská Ves, Hoštěrádky (1967 *Krejčí*, MZ). – Olbramkostel, levý břeh Plenkovického potoka mezi rybníkem Vlkov a zříceninou Šimperk (1993 *Jordánová*, MZ). – Kravsko, Vápenice (1985 *Grulich*, MMI). – Hostim, stinný žleb s potokem (1985 *Grulich*, MMI). – Boskovštejn (1986 *Grulich*, MMI). – Boskovštejn, křoviny okolo Jevišovky (1967 *Krejčí*, MZ). – Střelice, Černý les (1985 *Grulich*, MMI). – Střelice (1986 *Grulich*, MMI). – Bojanovice, údolí potoka pod rybníkem Jankovec (1985 *Grulich*, MMI). – Bojanovice (1985 *Grulich*, MMI). – Zastávka u Brna (1992 *Sutoryý*, BRNM). – Brno-venkov, naproti rozhledny v Okrouhlíku (1978 *Křivánková*, BRNU). – Veverská Bítýška, pravý břeh Svratky (1991 *Čáp*, BRNM). – Brno-Žebětín, polesí Díly (1984 *Čáp*, OLM). – Střelice u Brna, lesy na S svahu kopce Skalka (1990 *Čáp*, BRNM). – Střelice u Brna, nad pravým břehem říčky Bobravy (1986 *Čáp*, BRNM). – Brno-Bystrc, Kočičí žleb (1991 *Čáp*, BRNM). – Nebovidy, břeh říčky Bobravy J od Nového mlýna (1989 *Čáp*, BRNM). – Doubravice nad Svitavou, levý svah údolí potoka Nešorky (2000 *Karkanová*, BRNU). – Bílovice nad Svitavou, U Luže (1995 *Klementová*, BRNU). – Bílovice nad Svitavou, chlum v údolí Svitavy (1920 *Staněk*, BRNU). – Bílovice nad Svitavou (1923 *Širjajev*, BRNU). – Brno, Šumbera (s. d. *Hermanová*, OL). – **70. Moravský kras:** Kuřim, vrch Baba (1927 *Širjaev*, BRNU). – Brno, Hády (1952 *Šindelář*, PR). – Kanice u Brna (1927 *Pavlík*, OLM). – Ochoz u Brna, PR Údolí Říčky (1988 *Trávníček*, OL; 1990 *Duchoslav*, OL). – **71b. Drahanská plošina:** Malé Hradisko (1999 *Procházková*, OL). – **71c. Drahanské podhůří:** Drnovice u Vyškova (1912 *Čouka*, BRNU). – Stínava, údolí Okluky (1991 *Trávníček*, OL). – Prostějov, lesní okraje Běleckého mlýna (1943 *Otruba*, OLM). – **74b. Opavská pahorkatina:** Krnov, les Hájnice (1934 *Krischke*, OP). – Hlučín, Kozmice, 3. hráz (1980 *Gebauerová*, BRNU).

Karpatské mezofytikum:

76a. Moravská brána vlastní: Vítonické údolí (1978 *Hanousek*, BRNU). – Hranice, louka u trati směr Teplice n. Bečvou (1929 *Bocan*, BRNU). – Hranice, Špičky (1942 *Deyl*, PR). – Hustopeče nad Bečvou, les za Lesním rybníkem (1976 *Kašparová*, VM). – Choryně, Choryňská stráž (1972 *Ressel*, VM). – Choryně, PP Choryňská stráž (2004 *Tkačiková*, VM). – Lhota u Choryně (1974 *Kašparová*, VM). – Lhotka nad Bečvou (2001 *Kašparová*, VM). – Perná, Petřkovická hůrka (1999 *Kašparová*, VM). – Poličná, les Junákov (1971 *s. coll.*, VM). – Valašské Meziříčí, Obora (1978 *Kašparová*, VM). –

76b. Tršická pahorkatina: Grygov, les Chlum (1982 *Teterová*, BRNM). – Krčmaň, les Chlum (1943 *Otruba*, OLM). – Hostkovice (1989 *Homola*, OLM). – **77a. Žďánický les:** Rašovice u Bučovic, údolí Konůvky (2000 *Sutorý*, BRNM). – **77b. Litenčické vrchy:** Pornice, osada Švábsko (1991 *Trávníček*, OL). – Pornice, les Opatovsko (1969, 1973 *Zavřel*, OP). – Kroměříž, Morkovice (1999 *Čáp*, BRNU). – Rataje, polesí U Zmoly (1991 *Čáp*, BRNM). – **77c. Chříby:** Jestřabice: hřeben Malá Ostrá (1985 *Grulich*, MMI). – Koryčany, PR Moravanské lúky (1988 *Trávníček*, OL; 2011 *Kobrllová*, OL). – Cetechovice, Cetechovský revír (1973 *Zavřel*, OP). – Chříby, vrch Vlčák (1985 *Baroušová*, BRNU). – Buchlovice, Smrad'avka (2000 *Krupičková*, OL). – Kudlovická dolina (1985 *Homola*, OLM). – **78. Bílé Karpaty lesní:** Velká nad Veličkou, les Háj (1943 *Hynšt*, OLM). – Velká nad Veličkou, les Hradisko (*s. d. s. coll.*, PR). – Suchov (1972 *Elsnerová*, GM). – Javorník, Narský kopec (1995 *Vlach*, BRNU). – Vápenky: NPR Porážky (1968 *Vondráčková*, GM). – Horní Němčí, Lesná (1962 *Unarová*, GM). – Horní Němčí, PP Bahulské jámy (1994 *Bakulová*, BRNU). – Korytná, les Kadlečková (1985 *Grulich*, MMI). – Korytná, louky zv. Loska (1968 *Vondráčková*, GM). – Uherské Hradiště, Strání (1986 *Grulich*, MMI). – Březová, PR Kalábová (2011 *Kobrllová*, OL). – Luhačovice, Biskupice (1982 *Kesslerová*, BRNU). – Luhačovice (2003, 2004 *Konečná*, OL). – Luhačovice, Ovčírna (2003 *Konečná*, OL). – Luhačovice, rozc. Solné (2011 *Kobrllová*, OL). – Luhačovice, lesy u přehrady (1966 *Deyl*, OLM). – Pitín, Pitínský vrch (1999 *Chmelařová*, OL). – Pitín (2004 *Houserková*, OL). – Gottwaldov [= Zlín], Popov (1983 *Batoušek*, GM). – Brumov-Bylnice, Bylnice-Hlinné (1975 *Elsnerová*, GM). – Brumov-Bylnice, PR Lázy (1995 *Jongepierovi*, OLM). – Brumov-Bylnice, Hodňovské údolí (1967 *Vondráčková*, GM; 1972 *Elsnerová*, GM). – Svatý Štěpán, Vlárský průsmyk (1954 *Deyl*, PR). – Nedašov, Hrušová dolina (1981 *Elsnerová*, GM). – Nedašov, PR Jalovcová stráž (1981 *Elsnerová*, GM). – Nedašov, PP

Kaňoury (1984 *Elsnerová*, GM). – **79. Zlínské vrchy:** Gottwaldov [= Zlín], Vršava (1964 *Jindra*, GM). – Gottwaldov [= Zlín], Lesní čtvrť (1965 *Jindra*, GM). – Štípa u Gottwaldova [= u Zlína]: Lešná (1960 *Lišková*, GM). – Zlín, vrch kopce Díly nad údolím Dřevnice (1941 *Tomášek*, GM). – Ludkovice, svahy V od přehrady (1999 *Elsnerová*, GM). – Vizovice (1969 *Tomášek*, PR). – Vizovice, železniční násep (1975 *Darebníková*, BRNU). – Lutonina u Vizovic (1974 *Elsnerová*, GM). – Lhotsko, les ve směru na vrch Popradná (1986 *Elsnerová*, GM). – Újezd, údolí potoka Benčice ve směru na Vlachovice (1976 *Elsnerová*, GM). – Vlachovice, údolí potoka Sviborka (1976 *Elsnerová*, GM). – Vlachovice, údolí potoka Benčice (1977 *Elsnerová*, GM). – Valašské Klobouky, Rasov (1955 *Richter*, GM). – **80a. Vsetínská kotlina:** Zašová (1995 *Kašparová*, VM). – Rožnov, Zubří, Březovec (1929 *Krist*, BRNU). – Vsetín, Hovězí, údolí Bečvy (1932 *Řičan*, BRNU). – Vsetín, Hovězí, Suřany (1930 *Řičan*, BRNU). – **81. Hostýnské vrchy:** Trna, levý břeh Trnávky (1973 *Vystanělová*, BRNU). – **82. Javorníky:** Holešov u Kroměříže, Petřejov (1922 *Polášek*, BRNU). – Valašské Klobouky, údolí Vlčího potoka (1988 *Žujová*, BRNU). – Vsatské Javorníky, Čerňanská Kyčera (1924 *Švanda*, BRNM). – Velké Karlovice (1956 *Nogová*, OL). – **84a. Beskydské podhůří:** Místek [= Frýdek-Místek] (1885 *Gogela*, OLM). – Karpentná (1992 *Walachová*, OL).

Karpatské oreofytikum:

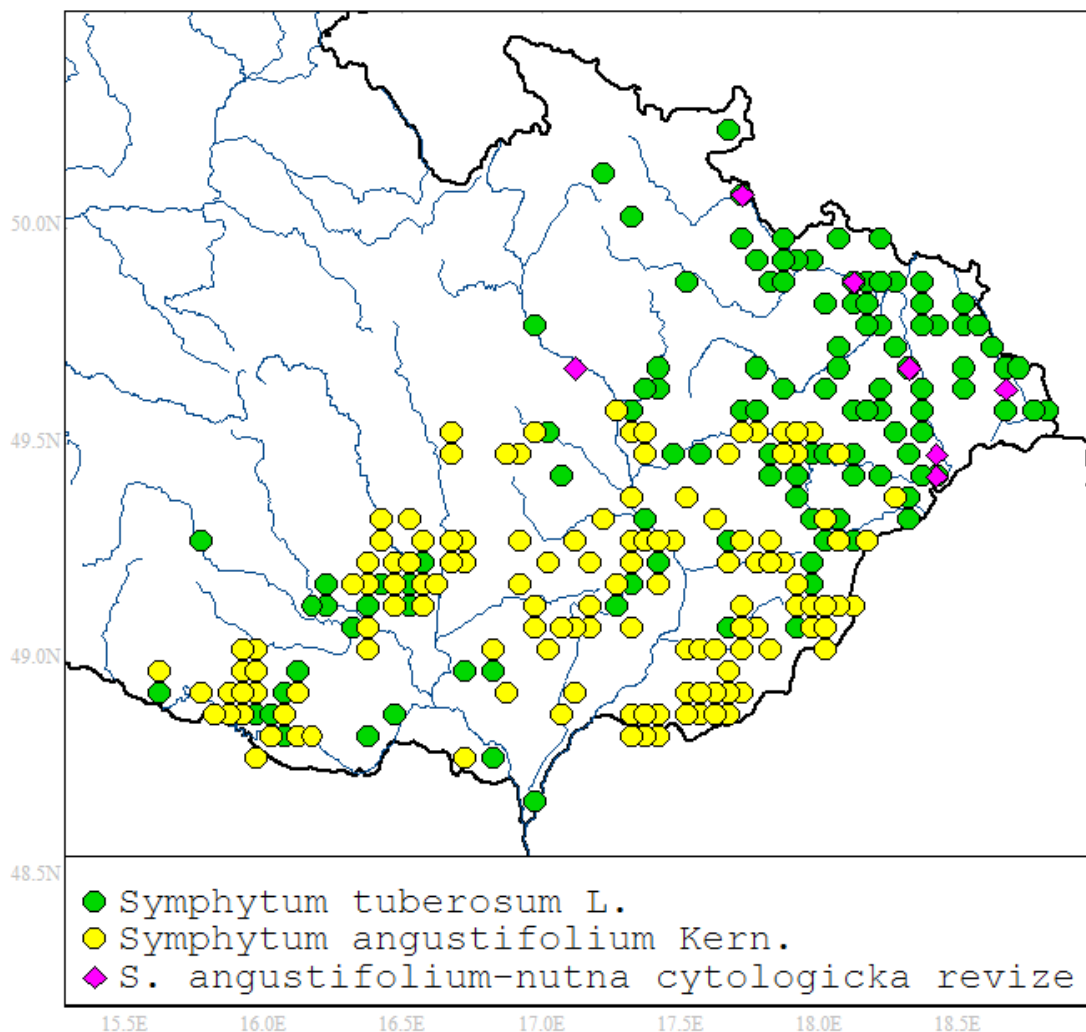
99a. Radhošťské Beskydy: Údolí Velkého potoka [= přítok vodní nádrže Šance u obce Staré Hamry] (1947 *Duda*, OSM). – Bílá, u cesty kolem potoka Smradlava k Maxově nádrži (1955 *Řehořek*, BRNU). – Údolí Smradlávky [= údolí potoka Smradlava u obce Bílá] (1956 *Vodička*, OSM; 1966 *Tetter*, BRNU).

Nelokalizovatelné a příliš široce lokalizované údaje:

Mosty pod Skalkou (1955 *Pavlicová*, OL).

Chybně určené herbářové doklady náležející k *S. officinale*:

20b. Hustopečská pahorkatina: Czernowitz b. Brunn [= Černovice u Brna] (1971 *Czižek*, BRNU)



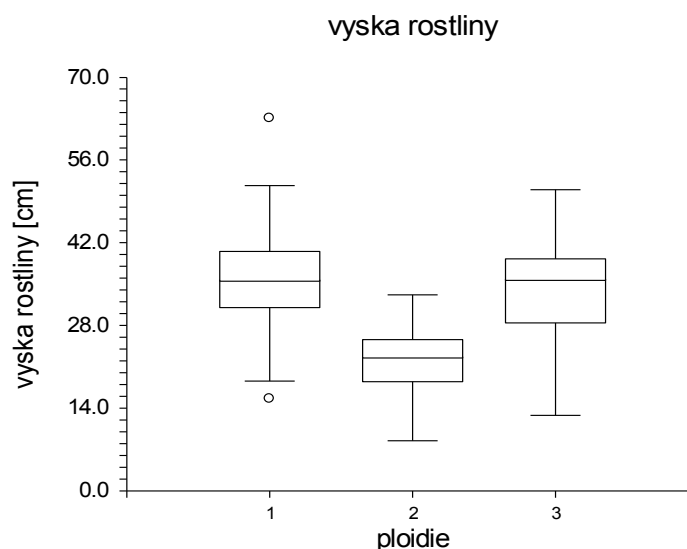
Mapa č. 3: Síťová mapa rozšíření jednotlivých cytotypů na území Moravy zhotovená na základě orientační herbářové revize.

5.4 Morfometrická analýza

5.4.1 Jednocestná analýza variance (ANOVA)

Morfometrická analýza byla provedena na 236 rostlinách (120 dodekaploidních jedinců (*S. tuberosum* s. str.); 94 tetraploidních jedinců (*S. angustifolium*) a 22 pravděpodobně oktoploidních jedinců). Pro všechny studované kvantitativní znaky (vyjma kvalitativního znaku větvení rostlin) byla provedena jednocestná analýza variance (ANOVA), která prokázala signifikantní rozdíly mezi jednotlivými ploidiemi téměř u všech měřených znaků, s výjimkou znaku délka kalicha. V tomto případě nebyl výrazný rozdíl mezi mediány dílčích skupin. Variabilita studovaných znaků

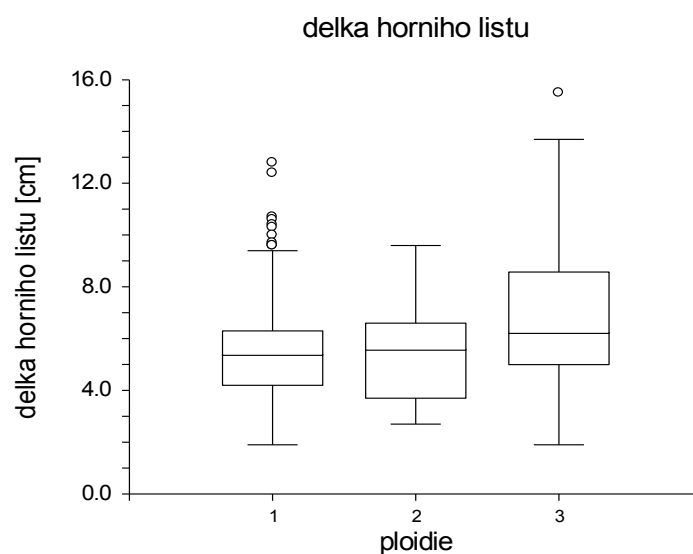
je znázorněna pomocí box plotů na obrázcích č. 4-21. Dále byl u všech znaků proveden i neparametrický Dunnův test, který nám umožňuje říci, které skupiny se od sebe signifikantně liší. Výsledky mnohonásobného porovnávání pro jednotlivé znaky jsou uvedeny v tabulkách č. 7-24. Rovněž byly zjištěny i neparametrické Spearmanovy korelační koeficienty mezi jednotlivými znaky (viz příloha č. 2). Nejvíce korelované znaky ($r \geq 0,5$) jsou zvýrazněny.



Obrázek č. 4: Variabilita výšky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehle hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidy (4x), 2 – oktoploidy (8x?) a 3 – dodekaploidy (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 25,08$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	5,9581*	1,0632
8x?	5,9581*	0,0000	5,4530*
12x	1,0632	5,4530*	0,0000

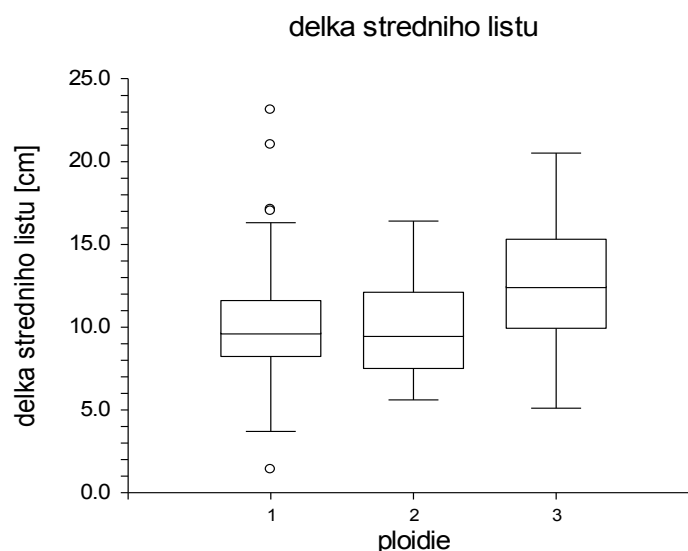
Tabulka č. 7: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro výšku. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidními ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 5: Variabilita délky horního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidy (4x), 2 – oktaploidy (8x?) a 3 – dodekaploidy (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 17,96$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	0,3502	5,1074*
8x?	0,3502	0,0000	3.2381*
12x	5,1074*	3.2381*	0,0000

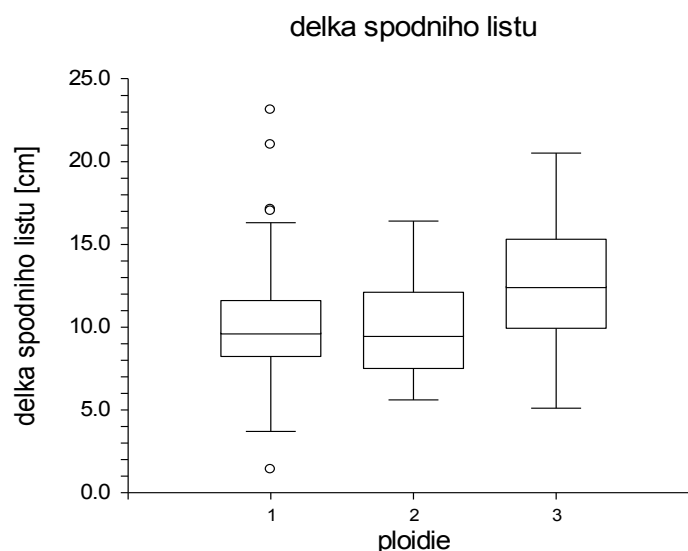
Tabulka č. 8: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku horního listu. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 6: Variabilita délky středního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidy (4x), 2 – oktoploidy (8x?) a 3 – dodekaploidy (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 33,83$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	0,1278	7,2698*
8x?	0,1278	0,0000	4,2313*
12x	7,2698*	4,2313*	0,0000

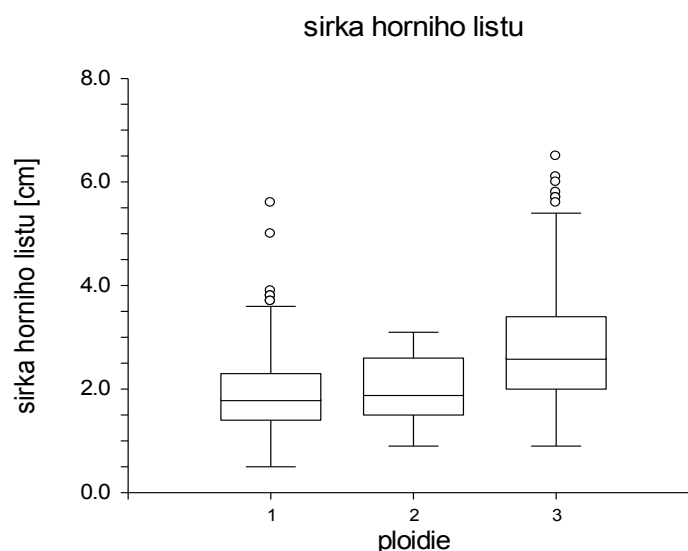
Tabulka č. 9: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku středního listu. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 7: Variabilita délky spodního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 14,63$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	0,0055	4,5510*
8x?	0,0055	0,0000	2,5729*
12x	4,5510*	2,5729*	0,0000

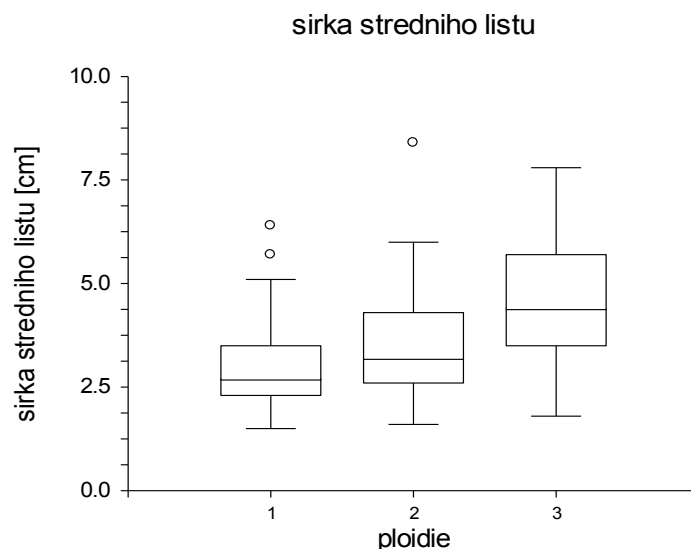
Tabulka č. 10: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku spodního listu. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 8: Variabilita šířky horního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidy (4x), 2 – oktoploidy (8x?) a 3 – dodekaploidy (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 41,71$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	0,9027	8,4384*
8x?	0,9027	0,0000	3,8403*
12x	8,4384*	3,8403*	0,0000

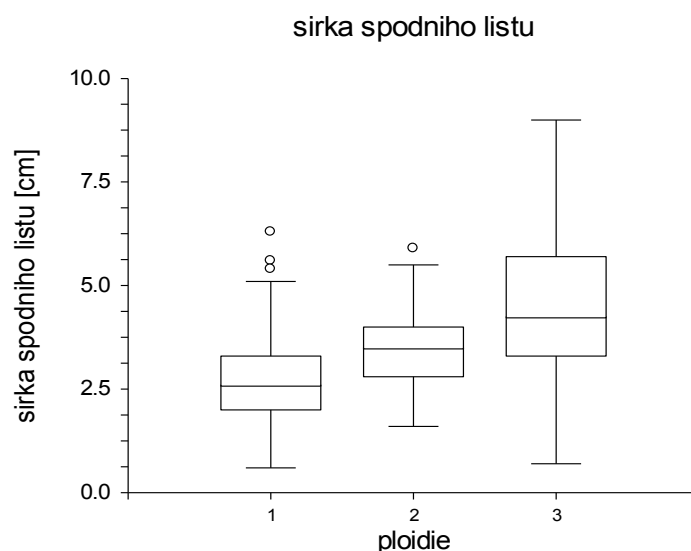
Tabulka č. 11: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro šířku horního listu. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidními ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 9: Variabilita šířky středního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidy (4x), 2 – oktoploidy (8x?) a 3 – dodekaploidy (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 108,86$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	2,9563*	12,6041*
8x?	2,9563*	0,0000	4,0974*
12x	12,6041*	4,0974*	0,0000

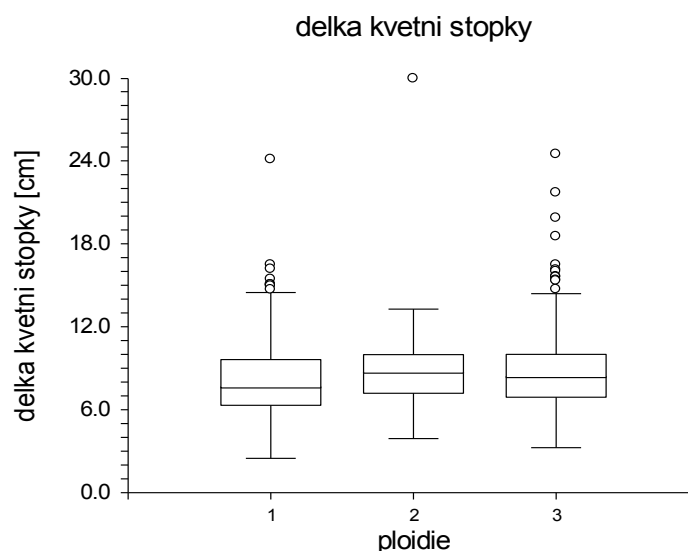
Tabulka č. 12: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro šířku středního listu. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 10: Variabilita šířky spodního listu rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidy (4x), 2 – oktoploidy (8x?) a 3 – dodekaploidy (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 91,66$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	3,2468*	11,8559*
8x?	3,2468*	0,0000	3,3792*
12x	11,8559*	3,3792*	0,0000

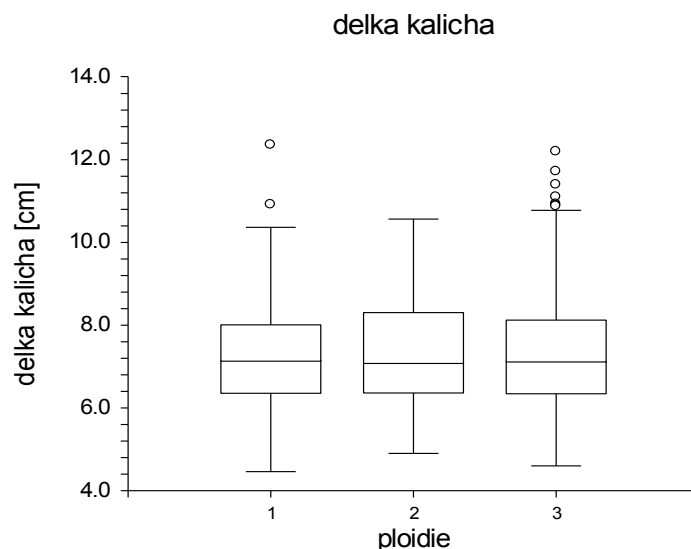
Tabulka č. 13: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro šířku spodního listu. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 11: Variabilita délky květní stopky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 7,60$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	2,8532*	3,9433*
8x?	2,8532*	0,0000	0,6222
12x	3,9433*	0,6222	0,0000

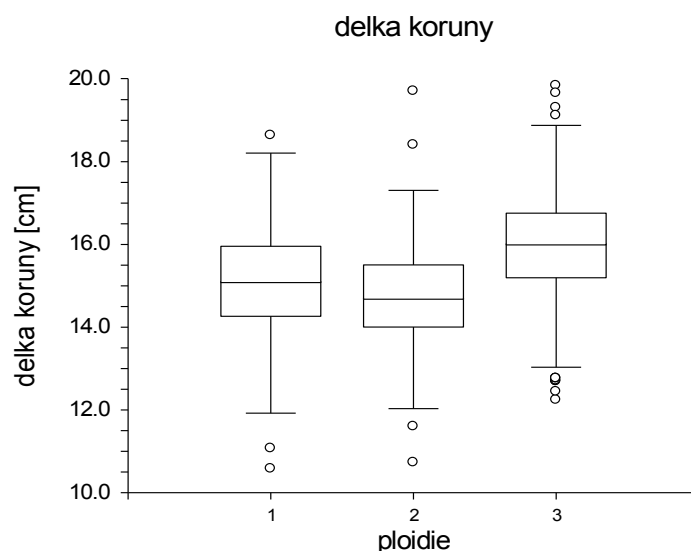
Tabulka č. 14: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku květní stopky. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 12: Variabilita délky kalicha rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA nezamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p = 0,76$, $F = 0,27$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	0,3497	0,1291
8x?	0,3497	0,0000	0,2816
12x	0,1291	0,2816	0,0000

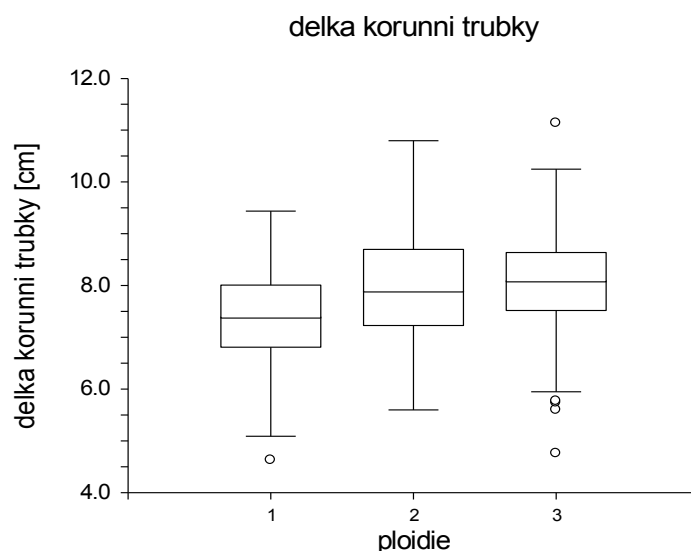
Tabulka č. 15: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku kalicha. Neexistuje žádný signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 13: Variabilita délky koruny rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 82,02$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	2,5073*	10,4985*
8x?	2,5073*	0,0000	8,6410*
12x	10,4985*	8,6410*	0,0000

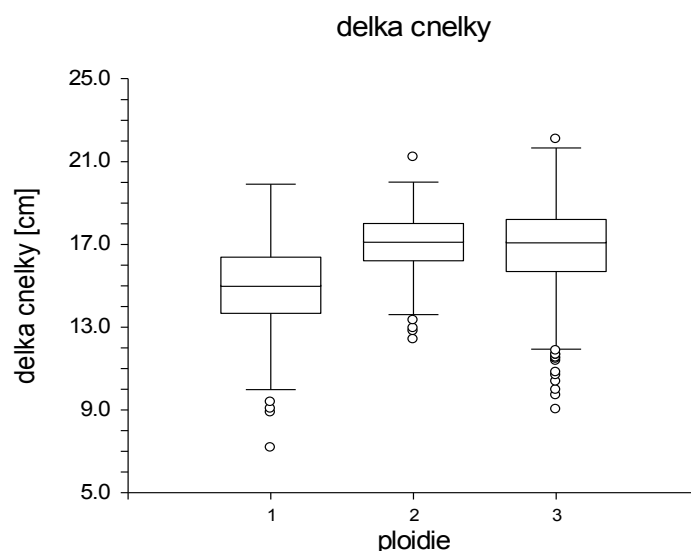
Tabulka č. 16: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku koruny. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 14: Variabilita délky korunní trubky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 86,48$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	5,4475*	12,1046*
8x?	5,4475*	0,0000	1,4645
12x	12,1046*	1,4645	0,0000

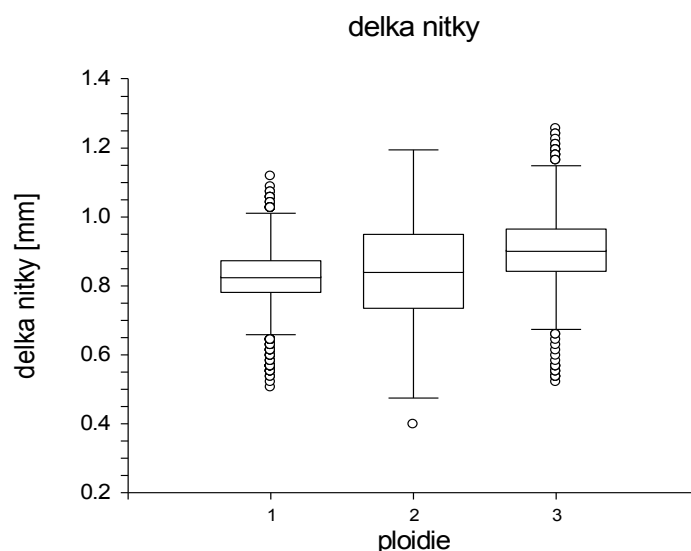
Tabulka č. 17: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku korunní trubky. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 15: Variabilita délky čnělky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 139,73$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	9,0581*	14,8094*
8x?	9,0581*	0,0000	0,6476
12x	14,8094*	0,6476	0,0000

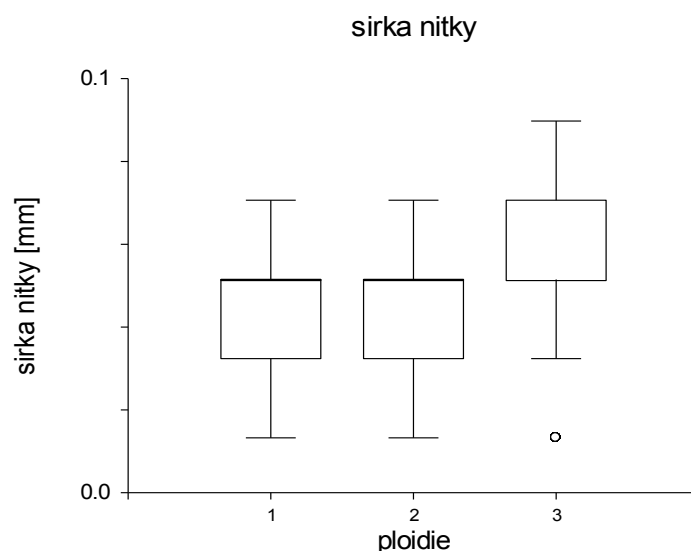
Tabulka č. 18: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku čnělky. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 16: Variabilita délky nitky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 415,67$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	5,0412*	28,7024*
8x?	5,0412*	0,0000	11,3059*
12x	28,7024*	11,3059*	0,0000

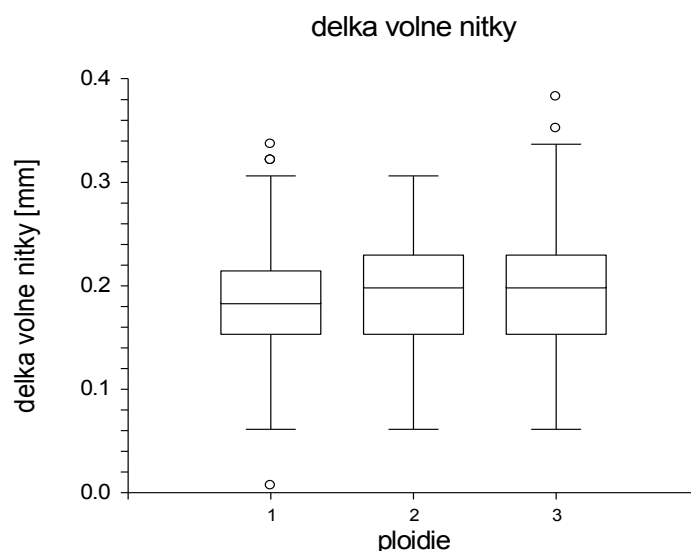
Tabulka č. 19: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku nitky. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidními ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 17: Variabilita šířky nitky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 232,73$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	0,0747	20,3308*
8x?	0,0747	0,0000	11,5565*
12x	20,3308*	11,5565*	0,0000

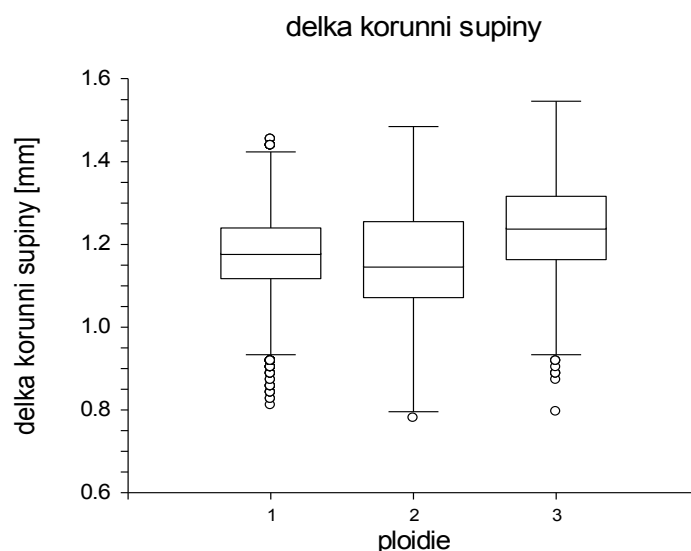
Tabulka č. 20: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro šířku nitky. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 18: Variabilita délky volné části nitky rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 29,37$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	3,8982*	8,7586*
8x?	3,8982*	0,0000	1,0550
12x	8,7586*	1,0550	0,0000

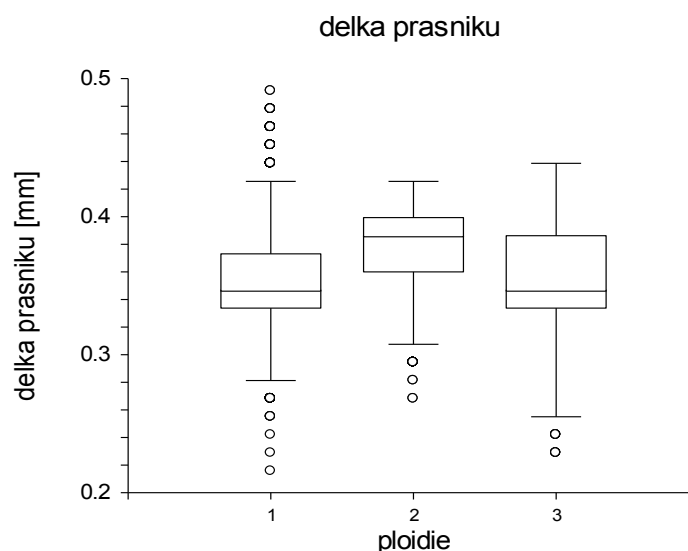
Tabulka č. 21: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku volné části nitky. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 19: Variabilita délky korunní šupiny rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 260$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	1,7282	20,2088*
8x?	1,7282	0,0000	13,3165*
12x	20,2088*	13,3165*	0,0000

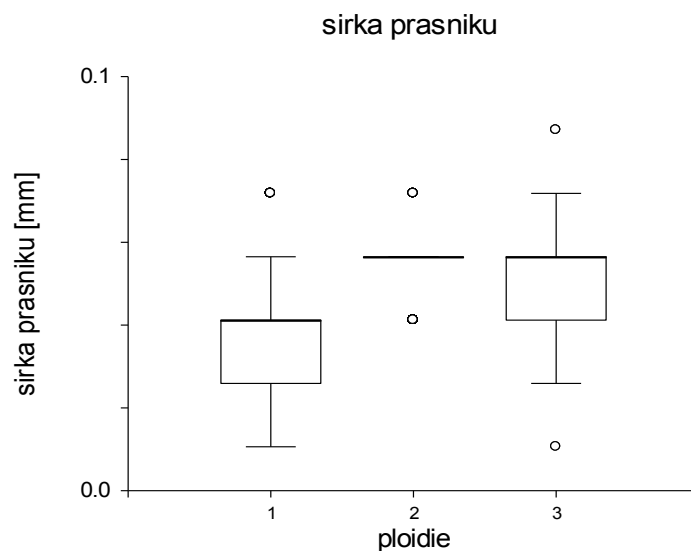
Tabulka č. 22: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku korunní šupiny. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



Obrázek č. 20: Variabilita délky prašníku rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehlé hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 97,86$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	17,1133*	6,5739*
8x?	17,1133*	0,0000	13,6070*
12x	6,5739*	13,6070*	0,0000

Tabulka č. 23: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro délku prašníku. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).



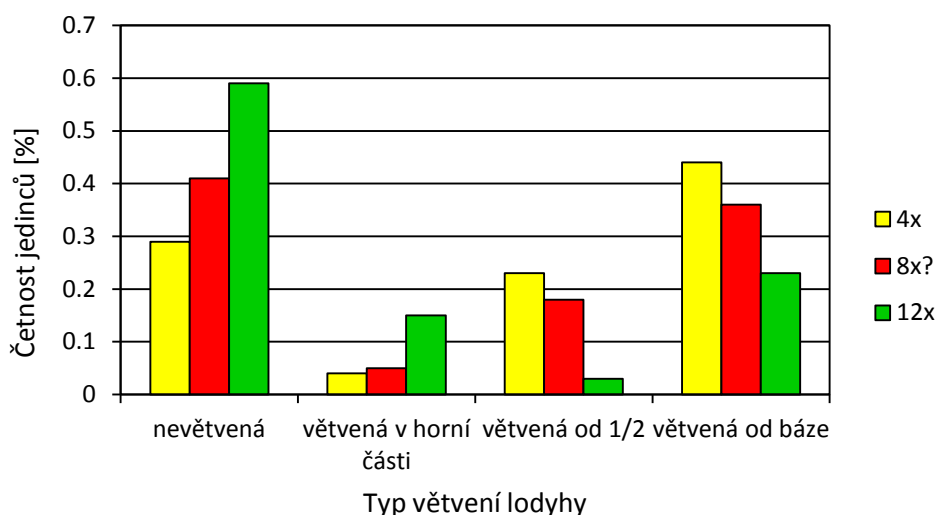
Obrázek č. 21: Variabilita šířky prašníku rostlin jednotlivých ploidních úrovní (tělo box plotu znázorňuje 25–75 % rozpětí variability, čára uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy značí zbytek variability a kolečka odlehle hodnoty). Čísla na ose x představují jednotlivé cytotypy: 1 – tetraploidi (4x), 2 – oktoploidi (8x?) a 3 – dodekaploidi (12x). Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti všech mediánů ($p < 0,01$; $F = 788,36$; $DF = 2$)

ploidie	4x	8x?	12x
4x	0,0000	23,8515*	32,2252*
8x?	23,8515*	0,0000	5,7691*
12x	32,2252*	5,7691*	0,0000

Tabulka č. 24: Hodnoty Dunnova testu mnohonásobného porovnávání jednotlivých ploidních úrovní pro šířku prašníku. Symbol hvězdičky (*) značí signifikantní rozdíl v mediánu studovaného znaku mezi jednotlivými ploidiemi ($p < 0,05$; $z > 1,96$).

5.4.2 Větvení rostlin

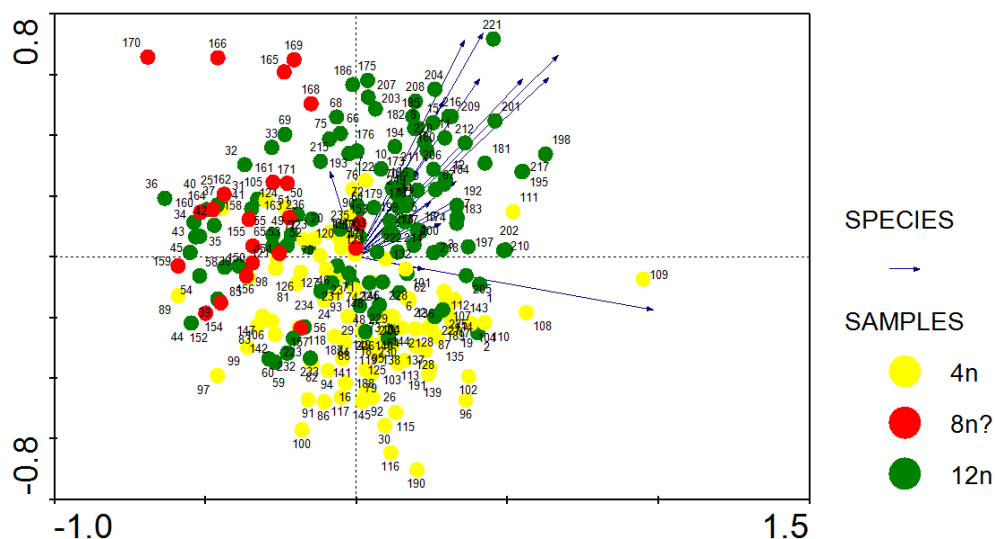
Sloupcový diagram četností jednotlivých typů větvení lodyhy ukazuje největší podíl nevětvených rostlin u dodekaploidního cytotypu (téměř 60 %). Tetraploidní cytotyp má naopak vysoký podíl větvených jedinců od poloviny či od báze (v součtu více než 60 %). Oktoploidní cytotyp je v charakteru větvení intermediární.



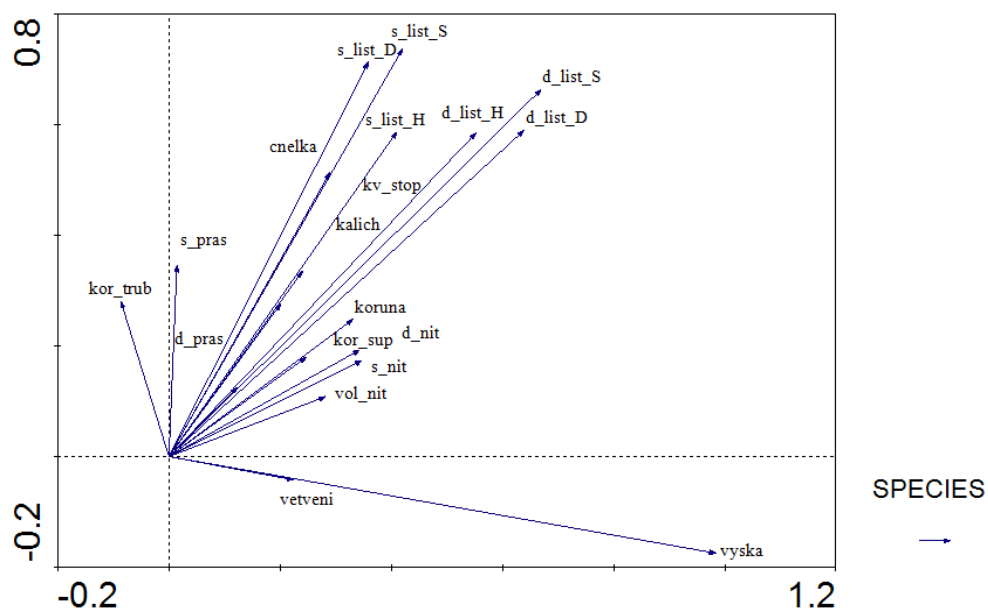
Obrázek č. 22: Sloupcový diagram četností jednotlivým typům větvení lodyhy u studovaných cytotypů.

5.4.3 Analýza hlavních komponent (PCA)

PCA pro všechny morfologické znaky (včetně větvení rostlin) poukazuje na jeden hlavní směr variability. První osa vysvětluje 71,5 % celkové variability studovaných skupin. S touto osou nejvíce korelují znaky výška (vyska) a větvení (vetveni) rostliny. Druhá osa vysvětluje 14 % celkové variability a je korelována se znakem šířka prašníku (s_pras). Analýza poměrně dobře poukazuje na značnou diferenciaci tetraploidních a dodekaploidních úrovní. Naopak pravděpodobné oktoploidní populace nelze pomocí ordinační analýzy zřetelně odlišit.



Obrázek č. 23: PCA ordinační diagram pro všechny znaky včetně větvení rostlin. První dvě osy vysvětlují 85,5 % variability.



Obrázek č. 24: Promítnutí všech měřených znaků do PCA prostoru.

5.4.4 Kanonická diskriminační analýza (CDA)

Pro účely kanonické diskriminační analýzy (CDA) byly využity všechny měřené kvantitativní znaky s výjimkou větvení rostlin. Tento znak byl z analýzy vyloučen, jelikož svým kódováním neodpovídá požadavkům analýzy. Dále byly spočteny korelace mezi jednotlivými znaky (Spearmanovy korelační koeficienty, viz příloha č. 2). Znaky mezi sebou nevykazovaly výraznou korelaci. Analýza prokázala signifikantní rozdíl

mezi všemi třemi ploidními úrovněmi, které tak lze od sebe dobře odlišit. Největší váhu při tvorbě diskriminační funkce měly znaky délka koruny, šířka prašníku, šířka spodních listů a délka čnělky (viz tab. č. 26).

Fn	Eigenvalue	F	p	Wilk's Lambda
1	3,839803	24,4	< 0,01	0,108645
2	0,901785	11,5	< 0,01	0,525822

Tabulka č. 25: Analýza kanonických proměnných v rámci hodnocení všech skupin (1 až 3). Eigenvalue – vlastní čísla matice; Wilks'Lambda – statistická významnost diskriminační funkce.

znak	Variate1	Variate2
vyska	0,461902	-0,411632
delka_h	0,230497	0,419763
delka_p	0,381186	-0,075349
delka_s	0,193534	0,412019
sirka_h	-0,295732	-0,526691
sirka_p	-0,579962	0,137549
sirka_s	-0,539826	-0,754462
kv_stopka	-0,094592	-0,015700
kalich	0,137942	0,041142
koruna	0,692397	-1,031885
korun_trubka	-0,601100	-0,004111
cnelka	-0,537865	0,678060
delka_nitky	-0,519798	0,065472
sirka_nitky	-0,003109	-0,557731
volna_nitka	0,188564	0,199061
korun_supina	0,296217	-0,007972
delka_prasniku	-0,148187	0,455058
sirka_prasniku	-0,771563	0,219138

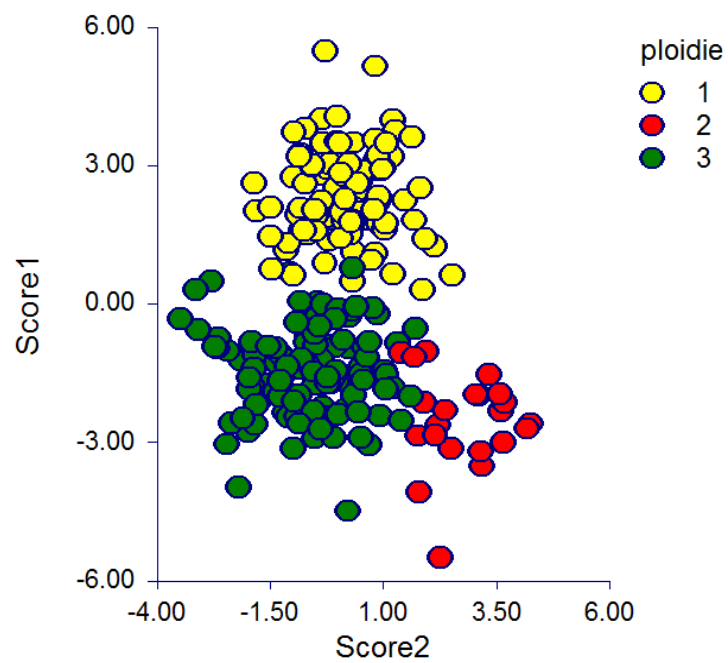
Tabulka č. 26: Hodnoty standardizovaných kanonických koeficientů všech morfologických znaků pro všechny skupiny. Zvýrazněné hodnoty se nejvíce podílejí na tvorbě diskriminační funkce.

znak	Korelace1	Korelace 2
vyska	0,144960	-0,386311
delka_h	-0,091540	-0,243440
delka_p	-0,141456	-0,314961
delka_s	-0,099587	-0,236017
sirka_h	-0,167264	-0,300684
sirka_p	-0,312247	-0,382253
sirka_s	-0,314042	-0,423781
kv_stopka	-0,086202	-0,008247
kalich	-0,013506	-0,007738
koruna	-0,119554	-0,423289
korun_trubka	-0,224139	-0,154349
cnelka	-0,317030	-0,095856
delka_nitky	-0,163009	-0,331097
sirka_nitky	-0,154115	-0,278226
volna_nitka	-0,052720	-0,064914
korun_supina	-0,101037	-0,296963
delka_prasniku	-0,070278	0,189223
sirka_prasniku	-0,444208	0,045083

Tabulka č. 27: Hodnoty korelací morfologických znaků s příslušnou kanonickou proměnnou (osou) pro všechny skupiny.

Predikované	skupina 1	skupina 2	skupina 3	Celkem
Skutečné				
skupina 1	93	0	1	94
skupina 2	0	22	0	22
skupina 2	3	7	110	120
Celkem	96	29	111	236

Tabulka č. 28: Klasifikační tabulka vyjadřující účinnost diskriminační funkce pro rozlišení jednotlivých skupin. Redukce v klasifikační chybě v důsledku využití diskriminační funkce, pokud by byli jedinci klasifikováni náhodně = 93%. 1 – 4x, 2 – 8x?, 3 – 12x.



Obrázek č. 25: Kanonická diskriminační analýza (CDA) všech znaků s výjimkou větvení rostlin. 1 – 4x, 2 – 8x?, 3 – 12x.

6. Diskuze

6.1 Publikované chromozomové počty

Z dostupných literárních zdrojů byla provedena rešerše doposud publikovaných chromozomových počtů. Celkem bylo zaznamenáno 61 údajů, které odpovídají 11 různým počtům. Často se jedná o staré, ve většině případů neověřené údaje. Mnohé z nich, zejména některé vyšší počty, lze považovat přinejmenším za pochybné (např. $2n = 84, 100$; viz tab. č. 6). Důvodem chybných počtů by mohla být malá velikost chromozomů a tudíž jejich obtížné počítání. S přesností dat může být spojena i tendence chromozomů držet se pohromadě svými lepivými konci (Britton 1951), což mohlo nejen ztěžovat, ale i zkreslovat výsledné počty. To by mohlo například vysvětlovat, proč jsou některé počty uvedeny jako přibližné (viz tab. č. 6).

Dalším problémem je taxonomické zařazení analyzovaných jedinců. Autoři totiž ve většině případů neuvádí bližší morfologický popis ani se nezmiňují, zda se jedná o úzkolistou či širolistou formu. Zjištěné údaje byly publikovány pod sedmi různými jmény. Důvodem je především rozdílné taxonomické pojetí jednotlivých taxonů. Např. Gadella & Kliphuis (1978) rozeznávají dva poddruhy: *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* a subsp. *nodosum* Soó. Italští autoři naopak uznávají pouze subsp. *tuberosum* a subsp. *angustifolium* (Bottega et al. 2001). Murín & Májovský (1982) klasifikují tetraploidy a dodekaploidy jako samostatné druhy *S. tuberosum* a *S. angustifolium*.

Dva údaje odpovídají taxonu *S. gussonei*. Ten je v současné době považován za endemický druh Sicílie, který se hojně vyskytuje v horské oblasti Madonie (Bottega & Garbari 2003). Počtem chromozomů (tj. $2n = 96$) se však nijak neliší od dodekaploidních populací druhu *S. tuberosum* (Bottega et al. 2001; Bottega & Garbari 2003). Bucknall uvádí jediný morfologický rozdíl, a to v charakteru oddenku (Bucknall 1913). Pawłowski však ve své práci zmiňuje výskyt stejné formy plazivého, hlíznatého oddenku u obou druhů, čímž vyvrací Bucknallův názor o jejich rozdílnosti. Zároveň řadí oba tyto taxony do stejné sekce a společné série (Pawłowski 1961). Objevuje se i domněnka, že by se mohlo jednat o hybridogenní taxon, který vznikl křížením druhů *S. tuberosum* a *S. bulbosum* (Pugsley 1931; Murín & Májovský 1982). Vyřešení evolučního původu *S. gussonei* bude vyžadovat karyologickou analýzu a podrobnější studii.

Do budoucna bude zapotřebí revize všech doposud publikovaných chromozomových počtů. Dále bude rovněž nezbytný širší karyologický screening celého agregátu. V neposlední řadě se nabízí otázka taxonomického hodnocení jednotlivých cytotypů. Řešení této otázky vyžaduje důkladnou studii v rámci celého areálu druhu.

6.2 Cytotypy a jejich distribuce

Cytologicky bylo v této práci studováno celkem 35 populací z okruhu *Symphytum tuberosum*. V rámci těchto populací byly zjištěny celkem čtyři ploidní úrovně, které by měly pravděpodobně odpovídat tetraploidnímu (4x), oktoploidnímu (8x?), dodekaploidnímu (12x) a hexadekaploidnímu (16x?) cytotypu. V každé populaci byl na dané lokalitě nalezen vždy pouze jeden cytotyp. Smíšená populace zatím nebyla objevena.

Jelikož nebyla u studovaných populací provedena klasická karyologická analýza (tj. spočítání chromozomů v preparátu), jsou předpokládané ploidní úrovně pouhým odhadem, odvozeným z publikovaných chromozomových počtů z území ČR a Slovenska (Javůrková-Jarolímová & Měsíček 1992; Murín & Májovský 1982).

Tetraploidi (tj. $2n = 32$) byli zjištěni na území České republiky v oblasti Moravy, dále pak jižního Slovenska a severního Maďarska. Přítomnost tetraploidů v Maďarsku byla prokázána relativně nedaleko od pohoří Pilis (lokalita u obce Agostyán v oblasti vrchů Gerecse), odkud byl Kernerem popsán druh *S. angustifolium*. Tento cytotyp tedy velmi pravděpodobně odpovídá taxonu *S. angustifolium*, který je např. uznáván na Slovensku (Májovský & Hegedúšová 1993). Z území ČR však doposud nebyl doložen (cf. Slavík 2000). Výskyt tetraploidních populací se dále předpokládá i v podhůří Východních a Jižních Karpat (cf. Murín & Májovský 1982). Mohlo by se tedy v rámci agregátu jednat o východní, ponticko-panonský element. Na Slovensku představují tetraploidi charakteristické prvky zejména teplomilných doubrav. Vyskytují se zde především ve fytogeografické oblasti Pannonicum a v nižších polohách fytogeografického obvodu Praecarpaticum (Murín & Májovský 1982; Májovský & Hegedúšová 1993).

Zřejmě oktoploidní (tj. $2n = 64$) úroveň byla objevena v západním Maďarsku v okolí měst Sopron, Kőszeg a Kőrmend, která všechna leží nedaleko rakouských

hranic. Z předchozích studií je patrně známo pouze pět údajů týkajících se chromozomových počtů, které odpovídají tomuto cytotypu. Tyto údaje pocházejí z Bulharska, Řecka, Slovinska a Turecka (viz tab. č. 6; Gadella & Kliphuis 1978; Loon & Oudemans 1982; Markowa 1983; Jaarsma et al. 1990; Vidic et al. 2009), což může naznačovat, že se jedná o balkánský či případně balkánsko-perialpidský prvek. Zároveň lze předpokládat výskyt tohoto cytotypu i na území Rakouska. Zde by se teoreticky, zřejmě v oblasti Dolního Rakouska, mohli setkávat oktoploidi, dodekaploidi a možná i tetraploidi. Hypotézu je však nutné podrobit bližší studii.

Dodekaploidi (tj. $2n = 96$) byli zaznamenáni na našem území v Čechách, na Moravě i ve Slezsku, dále i na dvou lokalitách ve Slovinsku. Tato ploidie patrně odpovídá taxonu *S. tuberosum* s. str. Z hlediska rozšíření se jedná o pravděpodobně nejvíce zastoupený ploidní stupeň, který je udáván zejména ze střední a dále i západní Evropy (viz tab. č. 6). Dle Murína a Májovského představují dodekaploidi středoevropský submontánní až montánní prvek bučin a na rozdíl od tetraploidů je jejich zastoupení v doubravách vzácnější (Murín & Májovský 1982). Na Slovensku se vyskytují pouze v Karpatech a zřídka zasahují i do severní části panonské oblasti. Zde jsou dodekaploidní populace přítomny pravděpodobně jako relikty chladnějších období postglaciálu (Murín & Májovský 1982; Májovský & Hegedúšová 1993). Z východních Karpat tento cytotyp nebyl prozatím doložen (cf. Dobroczejeva 1957; Murín & Májovský 1982).

Další pravděpodobně hexadekaploidní (tj. asi $2n = 128$) cytotyp byl nalezen ve Slovinsku, v oblasti Slovinského krasu. Na základě literární rešerše doposud publikovaných chromozomových počtů existuje zřejmě pouze jediný údaj, který by odpovídal tomuto ploidnímu stupni. Jedná se o přibližný počet $2n = \text{ca. } 128$, který byl publikován z území Francie (Seidenbinder & Verlaque 1985).

V rámci pokračování této práce bude jistě nezbytně nutné spočítat chromozomy u jednotlivých ploidních stupňů, a to zejména u poslední zmíněné ploidní úrovně, kde by se teoreticky mohlo jednat i o pentadekaploidy. Pentadekaploidi (tj. $2n = 120$) jsou z několika zdrojů známí z Itálie a Francie (Jaarsma et al. 1990; Bottega et al. 2001). Jejich výskyt na území Slovinska, zvláště v jižních oblastech, se zdá být velmi pravděpodobný. Z doposud známých informací je možné nejvyšší ploidní stupně chápat jako západní či mediteránní elementy *S. tuberosum* agg. Z oblasti francouzského Toulonu byl dokonce v rámci tohoto agregátu popsán západomediteránní druh *S. mediterraneum*. Tento taxon by se od druhu *S. tuberosum* měl odlišovat výrazně

většími, na bázi rozšířenými a objímavými, řapíkatými nejspodnějšími lodyžními listy, dále pak pouze téměř sbíhavými nejhornějšími listy, drobnějšími korunami, přímými korunními zuby a prašníky po obou stranách na bázi s nasazenou špičkou (viz tab. č. 3; Koch 1837). Samotný popis *S. mediterraneum* je bohužel nekompletní, jelikož postrádá údaje o plodech a zejména oddenku, který je při determinaci poměrně důležitý (Koch 1837; Schultz 1875; Bucknall 1913; Pawłowski 1961). Autor uvádí, že ani jeden z těchto znaků nebyl při popisu k dispozici (Koch 1837). Rovněž naznačuje spojitost s druhem *S. bulbosum*, který se však odlišuje korunními šupinami vyčnívajících z koruny (Koch 1837; Pawłowski 1961). Populace druhu *S. mediterraneum* by měly odpovídat oktodekaploidnímu cytotypu s počtem chromozomů $2n = 144$, který je z literatury uváděn pouze z Francie a Itálie (Grau 1968; Murín & Májovský 1982; Jaarsma et al. 1990). V současné době tento druh není rozlišován (cf. Pawłowski 1972; Bottega & Garbari 2003). I v tomto případě bude nevyhnutelná podrobnější studie.

6.3 Rozšíření cytotypů na území Moravy

V rámci studia herbářových položek byly v rámci bakalářské práce zpracovány pouze údaje, které se týkají území Moravy, odkud je předpokládána celkově složitější situace v rámci studovaného komplexu. Rovněž je na tomto území *S. tuberosum* v ČR nejhojnější (Slavík 2000). Jak již bylo uvedeno výše, ze západu sem proniká nižší tetraploidní úroveň, která je na Slovensku chápána jako taxon *S. angustifolium*. Přítomnost tohoto cytotypu je očekávána zejména v oblasti Panonského termofytika, dále i Karpatského mezofytika, kde lze předpokládat jeho postupné vyznívání. Cílem orientační herbářové revize bylo stanovit podrobnější rozšíření obou cytotypů v této oblasti a odhalit hranice výskytu tetraploidů.

Nejvyšší zastoupení tetraploidů bylo zjištěno v Panonském termofytiku, dále i Karpatském mezofytiku a okrajově i v Českém mezofytiku (fytochoriony 68, 70, 71b a 71c). Výskyt tohoto cytotypu na jižní Moravě sahá od Moravského podhůří Vysočiny na jihozápadě přes Znojensko-brněnskou pahorkatinu, Dyjsko-svratecký úval až do Bílých Karpat na jihovýchodě. Směrem na sever zasahuje do oblasti Moravského krasu, Dražanské vrchoviny a dále přes Hanou, Moravskou bránu, Středomoravské Karpaty, Zlínské vrchy, Vsetínskou kotlinu, Hostýnské vrchy až do Javorníků. Dále byly herbářovou revizí zaznamenány údaje z Opavské pahorkatiny, Beskydského

podhůří a Radhošťských Beskyd, které jsou v mapě označeny samostatným symbolem (viz mapa č. 3). U těchto lokalit bude nezbytně nutná cytologická analýza. Výskyt nižšího cytotypu v oblasti Beskyd a Slezska je sporný a velmi nepravděpodobný i s přihlédnutím na charakter rozšíření *S. angustifolium* na Slovensku, kde se tento taxon jeví jako druh teplomilných doubrav s výskytem ve fytogeografické oblasti Pannonicum a v nižších polohách obvodu Praecarpaticum (Murín & Májovský 1982; Májovský & Hegedúšová 1993). Rostliny na položkách z těchto lokalit mohly představovat extrémní jedince *S. tuberosum*. Rovněž nelze zpochybnit ani chybnou determinaci rostlin. Zejména v severní části areálu rozšíření tetraploidů byla vyzorována poměrně vysoká morfologická variabilita rostlin a mohlo tedy snadno dojít k záměně mezi cytotypy. Právě v oblasti Moravské brány a Vsetínské kotliny je predikována severní hranice areálu tetraploidů v ČR. Tuto hypotézu bude třeba podrobit podrobnější cytologické revizi. Západní hranice výskytu tetraploidů zřejmě prochází východním okrajem Českého mezofytika, zejména Moravským podhůřím Vysočiny. Přesnější vymezení hranic výskytu jednotlivých cytotypů na našem území bude možné stanovit až po podrobnější revizi českých herbářových sbírek.

Dodekaploidní populace se vyskytují zejména na severní Moravě a ve Slezsku, kde bylo zjištěno nejvyšší zastoupení tohoto cytotypu. Roztroušeně zasahují i do oblastí střední a jižní Moravy. Dále jsou dodekaploidi poměrně často zastoupeni v Čechách. Jejich rozšíření, v rámci celého území ČR, bude předmětem budoucího studia.

6.4 Původ a vývoj *Symphytum tuberosum* agg.

Z výše uvedeného vyplývá, že *Symphytum tuberosum* agg. představuje vysoce polyploidní komplex (Gadella & Kliphuis 1978; Murín & Májovský 1982). Předpokládá se, že vývojové centrum celého komplexu pravděpodobně leží v ponticko-maloasijské oblasti (Murín & Májovský 1982). Této hypotéze poněkud odporuje nejnížší publikovaný chromozomový počet ($2n = 18$) z Rumunska (Tarnavschi 1948). Údaj však neodpovídá diploidům ($2n = 16$). V publikaci rovněž chybí přesnější lokalizace populace, ze které byly chromozomy počítány, a stejný počet nebyl již nikdy potvrzen, proto je k němu třeba přistupovat s rezervou.

Z hypotetických diploidů, rostoucích v okolí Černého moře či v Malé Asii, poté postupným procesem autopolyplodizace mohly vzniknout další ploidní úrovně.

Na základě publikovaných dat je patrný nárůst ploidie z východu na západ. Nejdříve se směrem na západ zřejmě odlišují tetraploidní populace, které obsadily panonsko-matranskou oblast a nižší polohy Karpat (cf. Murín & Májovský 1982). Dále existuje recentní údaj o výskytu triploidní populace v Turecku (Inceer et al. 2007), který je zároveň jedinou zmínkou o výskytu takto nízkého cytotypu v této části areálu. Z Balkánského poloostrova jsou udáváni oktoploidi a nonaploidi (Markowa & Iwanowa 1970; Gadella & Kliphuis 1978; Loon & Oudemans 1982; Markowa 1983; Jaarsma et al. 1990). Oktoploidní populace dále zasahují až na území Slovinska (Vidic et al. 2009) a dle našich zjištění i do západního Maďarska. Tento cytotyp by mohl na jih střední Evropy pronikat tzv. norickou migrační cestou podobně jako např. *Knautia drymeia* Heuffel (Štěpánek 1997). Patrně se bude vyskytovat i podél celého Jadranského pobřeží. Největší část areálu (střední a západní Evropu) zabírají dodekaploidi, kteří pravděpodobně vznikli ve vyšších polohách Karpatského obvodu, odkud se dále šířili na západ k Atlantskému oceánu a na jih přes Alpy i do Slovinska a severní části Itálie (Murín & Májovský 1982). Dodekaploidní cytotyp je uváděn i z Britských ostrovů a Sicílie (Montgomery et al. 1997; Bottega et al. 2001; Bottega & Garbari 2003). Sicilské rostliny jsou však považovány za endemický druh *S. gussonei*. Jeden z údajů rovněž dokládá výskyt dodekaploidní populace v severní části Pyrenejského poloostrova poblíž hranic s Francií (Luque 1989). Jedná se o jediný údaj z této oblasti, který je poněkud překvapivý, jelikož, vzhledem k trendu stoupající ploidie od východu na západ, by zde byl pravděpodobnější výskyt některého z nejvyšších cytotypů. Tyto cytotypy, tedy pentadekaploidi, hexadekaploidi a oktodekaploidi, jsou uváděny z oblasti západního mediteránu z Itálie a Francie (Grau 1968; Seidenbinder & Verlaque 1985; Jaarsma et al. 1990; Bottega et al. 2001) a proto lze předpokládat jejich výskyt i na španělském pobřeží (cf. Murín & Májovský 1982). Pravděpodobně hexadekaploidní cytotyp byl námi nalezen také v oblasti Slovinského Krasu. Této ploidní úrovni, z doposud publikovaných karyologických dat, odpovídá pouze jediný přibližný údaj zjištěný na území jižní Francie (Seidenbinder & Verlaque 1985). Oktodekaploidi, patrně nejmladší zástupci agregátu, zřejmě náleží k taxonu *S. mediterraneum*, který je uváděn z jižní Francie a Itálie (Murín & Májovský 1982).

6.5 Morfologická variabilita populací *Symphytum tuberosum* agg.

Morfologická studie byla provedena na 18 populacích tří různých cytotypů. Celkem bylo zanalyzováno 236 rostlin, z toho 120 dodekaploidních jedinců, 94 tetraploidních jedinců a 22 patrně oktoploidních jedinců. U jednotlivých rostlin bylo vždy hodnoceno 19 vegetativních a generativních znaků.

Pomocí analýzy variance (ANOVA) byl prokázán signifikantní rozdíl mezi jednotlivými cytotypy téměř ve všech studovaných kvantitativních znacích. Výjimku tvoří pouze znak délka kalicha, který nevykazuje žádnou variabilitu a je tedy pravděpodobně pro studium variability v rámci agregátu nevhodný. U studovaných kvantitativních znaků byl dále proveden neparametrický Dunnův test, který prokázal signifikantní rozdíl všech cytotypů mezi sebou u znaků: šířka středního listu, šířka spodního listu, délka koruny, délka nitky, délka a šířka prašníku.

V rámci polyploidních komplexů je, vyjma karyologických rozdílů, často patrná i výraznější morfologická, anatomická či fenologická diference (Ramsey & Schemske 2002). Často se jedná o změny ve velikosti listů, tloušťce listů či stonku, velikosti květních částí a pylových zrn, ale i velikosti buněk průduchů či dokonce v tempu růstu (Cramer 1999; Ramsey & Schemske 2002). Charakteristický je lineární nárůst rozměru daného znaku se vzrůstající ploidií, tj. vyšší cytotypy mívají např. větší listy, květy, pylová zrna či průduchy (Cramer 1999; Ramsey & Schemske 2002). Tento jev byl prokázán například v komplexu *Molinia caerulea* (Dančák et al. 2012). Hypotéza, že se vzrůstající ploidií lineárně vzrůstá i hodnota určitého znaku byla v našem datovém setu potvrzena na všech znacích týkajících se listů (tj. délka a šířka horních, středních a spodních listů), dále pak u délky korunní trubky, délky nitky a šířky prašníku. Zajímavé je postupné prodlužování korunní trubky, nikoliv však celé koruny.

Ze sloupcového diagramu četností (viz obr. č. 22) lze vypočítat rozdíly v charakteru větvení mezi jednotlivými cytotypy. Největší podíl nevětvených jedinců měli dodekaploidi. Naopak největší zastoupení větvených jedinců vykazovali tetraploidi. Oktoploidi jsou v charakteru větvení intermediární. Uvádí se, že *S. tuberosum* (tj. dodekaploidní cytotyp) mívá lodyhy nevětvené, vzácně větvené v horní části (Májovský & Hegedušová 1993; Slavík 2000). Z grafického výstupu (viz obr. č. 22) je u dodekaploidního cytotypu patrné značné zastoupení nevětvených jedinců (více než 50%), ale i poměrně vysoké zastoupení větvených jedinců, zejména od báze

(více než 20%). Pro *S. angustifolium* (tj. tetraploidní cytotyp) Flóra Slovenska uvádí, že má lodyhy nevětvené, zřídka větvené od báze, častěji však od poloviny (Májovský & Hegedúšová 1993). Výsledky nicméně ukazují převládající výskyt jedinců větvených od báze (více než 40%) a až poté od poloviny (ca. 20%), což přímo neodpovídá tomuto tvrzení. Analýza hlavních komponent (PCA) dokázala v ordinačním prostoru poměrně dobře odlišit všechny tři cytotypy. S ordinačními osami nejvíce korelovali znaky šířka prašníku, délka korunní trubky, výška rostliny a charakter větvení rostliny (viz obr. č. 24). Kanonická diskriminační analýza (CDA) od sebe dokázala rozeznat všechny tři cytotypy. Jako nejlepší pro odlišení jednotlivých cytotypů byly určeny následující znaky: šířka listů, délka koruny, korunní trubky, délka čnělky, šířka nitky, prašníku a výška rostliny (viz tab. č. 26).

Tetraploidní jedince charakterizují spíše menší, užší listy, drobnější koruny s kratšími korunními trubkami, kratší čnělky a užší prašníky. Naopak pro dodekaploidy jsou typické poměrně velké, široké listy, dále pak větší koruny s delšími korunními trubkami, delší čnělky a širší prašníky. V terénu se dobře osvědčuje i tloušťka lodyhy a její draslavost. Tetraploidní jedinci mívají tenčí a méně draslavou lodyhu než dodekaploidi, kteří bývají výrazně draslaví, a to zejména na bázi lodyhy. V neposlední řadě nesmíme opomenout odlišné ekologické nároky, které budou předmětem dalšího studia. Oktoploidní cytotyp je ve většině znaků téměř intermediární. Přesnější morfologická charakteristika tohoto cytotypu bude vyžadovat větší populační vzorek.

6.6 Taxonomická interpretace jména *Symphytum tuberosum*

Nejstarší jméno ve studovaném taxonomickém agregátu, tj. *S. tuberosum*, platně publikoval Carl Linné ve svém díle *Species Plantarum*, kde rovněž uvádí velmi stručnou diagnózu, v níž pouze zmiňuje vstřícnost nejhornějších listů (Linné 1753a). Tato charakteristika se však vztahuje na všechny hlíznaté druhy kostivalů (cf. Pugsley 1931). Dále Linné (1753a) cituje dvě jména *Symphytum majus, tuberosae radice* (Bauhin 1623) a *Symphytum radice tuberosa* (Camerarius 1586).

Bauhin k výše uvedenému jménu *Symphytum majus, tuberosae radice* uvádí sedm synonym a odkazuje především na díla Lobela, Clusia a Cameraria (Bauhin 1623). *Symphytum tuberosum* sensu Lobel bylo autorem popsáno z území Belgie a vylíšeno od druhu *Symphytum Alum* (= *S. officinale*; Lobel 1576). V knize je Lobelem

zobrazováno jako drobnější, avšak robustní rostlina s tlustým hlíznatým oddenkem, širokou, větvenou lodyhou, málo širokými, rozloženými listy, poměrně velkými květy a bohatým květenstvím (Lobel 1576; Pugsley 1931). Stejně vyobrazení používá i Dodonaei, kterého Bauhin rovněž cituje (Dodonaei 1616; Bauhin 1623). Později Clusius (1583) ve svém díle popisuje *S. tuberosum* jako rostliny běžně se vyskytující na území Rakouska a v Panonských lesích. Přiložená ilustrace dokumentuje méně robustní rostlinu s užším, více větveným oddenkem, úzkými, kopinatými listy a méně bohatým květenstvím. Popisem i vyobrazením se tedy podstatně odlišuje od Lobela (Clusius 1583; Pugsley 1931). O téměř 20 let později vychází novější dílo, ve kterém Clusius opakuje svůj popis a dokládá dvě ilustrace. První z nich, propůjčenou od Lobela, publikuje jako *Symphytum tuberosum majus*. Druhá, jeho originální z prvního díla, nese název *Symphytum tuberosum minus* (Clusius 1601). Bucknall uvádí, že v současném pojetí náleží *Symphytum tuberosum minus* taxonu *S. bulbosum* (Bucknall 1913).

Druhá Linného citace odkazuje na dílo Cameraria (Camerarius 1586). Originální popis v tomto případě definuje *Symphytum radice tuberosa* jako rostlinu s hlíznatým oddenkem, žlutými květy a s listy shodnými s ostatními hlíznatými druhy, ale menšími. Vyobrazení připomíná Clusiovo *S. tuberosum minus*, pouze s méně větveným oddenkem (Camerarius 1586). Cameraria cituje i Bauhin, který tak pod jedno jméno zahrnul synonyma odpovídající pravděpodobně dvěma různým formám (Bauhin 1623; Pugsley 1931).

Z výše uvedeného lze usoudit, že Linné pravděpodobně chápal druh jako variabilní a uvedenými citacemi odkazoval na dvě různé formy. Bližší popis jednotlivých forem přesto neuvádí. Zároveň se v protologu neobjevuje ani bližší geografické vymezení, pouze *Hab. in „Germania australi“* (Linné 1753a). Ve druhém vydání *Species Plantarum* rozšiřuje tuto informaci o „*Monspeli, Hispania*“ a udává rozdíly od druhu *S. officinale* (Linné 1753b; Pugsley 1931; Murín & Májovský 1982).

Linného herbář (LINN) obsahuje celkem tři jedince vedené pod jménem *S. tuberosum*, avšak pouze opravdu dva odpovídají tomuto druhu. První z nich s označením „*tuberosum 2*“ (LINN 185.2) má pouze poupata, kdežto druhý označený jako „*2*“ (LINN 185.3) byl sbírán s květy. Jedinci na obou položkách vypadají podobně a pravděpodobně představují úzkolistou formu. Obě položky bohužel postrádají oddenky a nesou pouze vrchní části lodyh, což je pro přesnou determinaci nedostatečné (Pugsley 1931; Murín & Májovský 1982). Jako lektotyp byla v roce 1985 zvolena položka „*2*“ (LINN 185.3; Stearn 1985). Třetí položka uvedená jako *S. tuberosum* nese

vpředu označení „4“ a vzadu je doplněná o popisek *Symphytum vulgare* Gmelin. Jedná se o zcela odlišnou rostlinu s protáhlými, úzkými a dlouze sbíhavými listy připomínající druh z okruhu *S. officinale*. V rámci revize, kterou provedl Bucknall a následně i Pugsley, byl tento druh oběma determinován jako *S. uliginosum* (Bucknall 1913; Pugsley 1931). Bohužel neexistují žádné bližší informace týkající se Linného položek a jejich původ je tedy nejistý (Pugsley 1931; Murín & Májovský 1982). Pugsley (1931) ve svém díle nevyvrací myšlenku, že Linného rostliny pocházejí ze zahrady a uvádí, že úzkolisté formy byly velmi hojně pěstované.

Nejasná taxonomická koncepce druhu se stala jednou z hlavních příčin, proč se v mnohých evropských flórách postupem času objevovaly popisy nových taxonů. Autoři zabývající se touto problematikou však doposud nebyli schopni jasně typifikovat Linného jméno. Proto je i označování dodekaploidních jedinců jako *Symphytum tuberosum* s. str. v této práci do jasného vyřešení této problematiky pouze provizorní, avšak zcela v souladu se současnou literaturou (Murín & Májovský 1982; Májovský & Hegedüšová 1993; Slavík 2000; Gracia & Castroviejo 2012).

7. Závěr

Tato bakalářská práce pojednávala o morfologické a cytologické variabilitě *Symphytum tuberosum* agg. ve střední Evropě. K cílům práce patřilo shromáždění literárních údajů týkajících se morfologické a cytologické variability taxonů tohoto komplexu, dále pak testování a výběr vhodných morfologických znaků, stanovení cytologické variability a v neposlední řadě i orientační herbářová revize blíže zaměřená na území Moravy.

V rámci studovaného komplexu byla potvrzena značná cytologická variabilita. Celkem byly zjištěny čtyři ploidní úrovně, které by měly pravděpodobně odpovídat tetraploidnímu, oktoploidnímu, dodekaploidnímu a hexadekaploidnímu cytotypu. Pro ČR byl na Moravě objeven nový tetraploidní cytotyp ($2n = 32$). Tento cytotyp byl dále zaznamenán i na jižním Slovensku a v severním Maďarsku. Zřejmě oktoploidní ($2n = 64$) cytotyp byl nalezen v západním Maďarsku. Dodekaploidní ($2n = 96$) cytotyp byl zjištěn v Čechách, na Moravě i ve Slezsku, dále pak i ve Slovinsku. Pravděpodobně hexadekaploidní (ca. $2n = 128$) cytotyp byl objeven v oblasti Slovinského krasu.

Studium vegetativních a generativních znaků potvrdilo poměrně velkou morfologickou variabilitu celého komplexu. Morfologicky byly studovány populace z ČR, Slovenska a Maďarska. Na základě měřených znaků bylo možné od sebe odlišit všechny studované cytotypy ($4\times$, $8\times$, $12\times$).

Na základě orientační herbářové revize bylo stanoveno podrobnější rozšíření tetraploidních a dodekaploidních populací na území Moravy. Tetraploidi jsou nejvíce zastoupeni v Panonském termofytiku. Dále se vyskytují i v Karpatském mezofytiku, kde je, v oblastech Moravské brány a Vsetínské kotliny predikována severní hranice jejich areálu. Okrajově zasahují i do Českého mezofytika, kudy pravděpodobně prochází západní hranice areálu tohoto cytotypu v ČR. Dodekaploidi byli zaznamenáni zejména na severu Moravy a ve Slezsku, roztroušeně i na střední a jižní Moravě.

Pro budoucí studium komplexu bude nutné spočítat chromozomy u jednotlivých ploidních stupňů. Pozornost bude dále kladena i na podrobnější vymapování rozšíření jednotlivých cytotypů v rámci Evropy i ČR.

8. Literatura

AGREN J. & SCHEMSKE D. W. (1993): The cost of defense against herbivores: An experimental study of richome production in *Brassica rapa*. – *American Naturalist*, 141(2): 338–350 p.

AKÇIN O. E. & BAKI H. (2009): Fruit coat patterns and morphological properties of seven species of *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) from Turkey. – *Bangladesh Journal of Botany*, 38(2): 185–188 p.

ALBACH D. C., SOLTIS P. S., SOLTIS D. E. & OLMSTEAD R. G. (2001): Phylogenetic analysis of Asterids based on sequences of four genes. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88(2): 163–212 p.

AL-NOWAIHI A. S., KHALIFA S. F. & HAMED K. (1987): A contribution of the taxonomy of *Boraginaceae*. – *Phytologia*, 62(2): 107–125 p.

APG III (2009): An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. – *Botanical Journal of Linnean Society*, 161: 105–121 p.

BASLER A. (1972): Cytotaxonomische Untersuchungen an der *Boraginaceen* - Gattung *Symphytum* L. – *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 92(4): 508–553 p.

BAUHIN C. (1623): *Pinax Theatri Botanici*. – Basel, 259 p.

BENTHAM G. & HOOKER J. D. (1838): *Genera Plantarum* 2. – Reeve & co., Williams & Norgate, London, 1279 p.

BERTO VÁ L. (1993): *Boraginaceae* Lindley. – In.: BERTO VÁ L. & GOLIÁŠOVÁ K. [eds]: *Flóra Slovenska* V/1, Veda, Bratislava, 19–22 p.

BIGAZZI M. & SELVI F. (1998): Pollen morphology in the *Boragineae* (*Boraginaceae*) in relation to the taxonomy of the tribe. – *Plant Systematics and Evolution*, 213: 121–151 p.

- BOISSIER E. (1879): *Flora Orientalis: sive, Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Volume IV.* – H. Georg, Basileae, 1276 p.
- BOTTEGA S. & GARBARI F. (2003): Il genere *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) in Italia. Revisione biosistemica. – *Webbia*, 58(2): 243–280 p.
- BOTTEGA S., GARBARI F. & PERUZZI L. (2001): *Symphytum*. – In: KAMARI G., BLANCHÉ C. & GARBARI F. [eds]: *Mediterranean chromosome number reports 11*, *Flora Mediterranea*, 11: 436–439 p.
- BRIGGS D. & WALTERS S. M. (2001): *Proměnlivost a evoluce rostlin.* – Vydavatelství University Palackého v Olomouci, Olomouc, 531 p.
- BRITTON D. M. (1951): Cytogenetic studies of the *Boraginaceae*. – *Brittonia*, 7(4): 233–266 p.
- BUCKNALL C. (1913): A revision of the genus *Symphytum* Tourn. – *Journal of the Linnean Society of London, Botany*, 41: 491–556 p.
- CAMERARIUS J. [ed.] (1586): *De plantis epitome utilissima.* – Frankfurt am Main, 701 p.
- CLUSIUS C. (1583): *Caroli Clusii Atrebatis Rariorum aliquot stirpium.* – Antverpi, 671–672 p.
- CLUSIUS C. (1601): *Caroli Clusi Atrebatis, Imp. Caes. Augg., Maximiliani II, Rudolphi II, aulae quondam familiaris, Rariorum plantarum historia : quae accesserint, proxima pagina docebit.* – Ex officina Plantiniana, Apud Ioannem Moretum, 166–167 p.
- COPPI A., SELVI F. & BIGAZZI M. (2006): Chromosome studies in Mediterranean species of *Boraginaceae*. – *Flora Mediterranea*, 16: 253–274 p.
- CRAMER CH. S. (1999): *Laboratory Techniques for Determining Ploidy in Plants.* – *HortTechnology*, 9(4): 594–596 p.
- DANČÁK M., DUCHOVSLAV M. & TRÁVNÍČEK B. (2012): Taxonomy and cytogeography of the *Molinia caerulea* complex in central Europe. – *Preslia*, 84: 351–374 p.

- DAVIS P. H. [ed.] (1988): Flora of Turkey and the East Aegean Islands, Volume 10. – Edinburgh University Press, Edinburgh, 590 p.
- DE CANDOLLE A. P. (1845): Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 9(9). – Paris, 573 p.
- DOBROČZAJEVA D. N. (1957): *Symphytum* L. – In: KOTOV M. I. & BARBARIČ A. I. [eds]: Flora URSS, VIII, Vydavnytstvo Akademii Nauk URSS, Kyjiv, 388–401 p.
- DOBROČZAJEVA D. N. (1968): On taxonomy of genus *Symphytum* L. II. Section *Tuberosa* Buckn. – The Ukrainian Botanical Journal, 25(6): 58–62 p.
- DODONAEI R. (1616): Remberti Dodonaei Mechliniensis Medici Caesarei Stirpium Historiae Pemptades Sex. Sive Libri XXX. – Ex officina Plantiniana, Apud Balthafarem & Ioannem Moretum, 133–134 p.
- DOLEŽEL J. & BARTOŠ J. (2005): Plant DNA Flow catometry and estimation of nuclear genome size. – Annals of Botany, 95: 99–110 p.
- 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 (Suppl. A): 17–26 p.
- DOLEŽEL J., GREILHUBER J. & SUDA J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – Nature Protocols, 2(9): 2233–2244 p.
- DOSTÁL J. (1989): Nová květena ČSSR. 2. díl. – Academia, Praha, 1563 p.
- ENGLER A. (1903): Syllabus der Pflanzenfamilien: eine Übersicht über das gesamte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde zum Gebrauch bei Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik 3. – Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlín, 233 p.
- GADELLA T. W. J. (1972): Cytological and hybridization studies in the genus *Symphytum*. – Symposium Biologica Hungarica, 12: 189–199 p.

- GADELLA T. W. J. (1984): Notes on *Symphytum* (*Boraginaceae*) in North America. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71(4): 1061–1067 p.
- GADELLA T. W. J. & KLIPHUIS E. (1978): Cytotaxonomic studies in the genus *Symphytum* VIII. Chromosome numbers and classification of ten European species. – *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C: Biological and Medical Sciences*, 81: 162–172 p.
- GALBANY-CASALS M., SUSANNA A. & MOLERO B. J. (2009): Low base numbers and dysploidy in annual *Helichrysum* Mill. (*Asteraceae: Gnaphalieae*). – *Acta Biologica Cracoviensia, Series Botanica*, 51: 107–113 p.
- GARNATJE T., VALLÈS J., VILATERSANA R., GARCIA-JACAS N., SUSANNA A. & SILJAK-YAKOVLEV S. (2004): Molecular cytogenetics of *Xeranthemum* L. and related genera (*Asteraceae, Cardueae*). – *Plant Biology*, 6(2): 140–146 p.
- GE-LING Z., RIEDL H. & KAMELIN R. (1995): *Boraginaceae*. – In: ZHENGYI W. & RAVEN P. H. [eds]: *Flora of China* 16, St. Louis and Beijing: Missouri Botanical Garden Press, 329–427 p.
- GOTTSCHLING M., DIANE N., HILGER H. H. & WEIGEND M. (2004): Testing hypotheses on disjunctions present in the primarily woody *Boraginales: Ehretiaceae, Cordiaceae, and Heliotropiaceae*, inferred from ITS1 sequence data. – *International Journal of Plant Sciences*, 165(4): 123–135 p.
- GOTTSCHLING M., HILGER H. H., WOLF M. & DIANE N. (2001): Secondary structure of the ITS1 transcript and its application in a reconstruction of the phylogeny of *Boraginales*. – *Plant Biology*, 3(6): 629–636 p.
- GOTTSCHLING M., MILLER J. S., WEIGEND M. & HILGER H. H. (2005): Congruence of a phylogeny of cordiaceae (*Boraginales*) inferred from itsi sequence data with morphology, ecology, and biogeography. – *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 92(3): 425–437 p.

- GRACIA R. V. & CASTROVIEJO S. (2012): *Symphytum* L. – In: TALAVERA S., ANDRÉS C., ARISTA M., FERNÁNDEZ PIEDRA M. P., GALLEGO M. J., ORTIZ P. L., ROMERO ZARCO C., SALGUEIRO F. J., SILVESTRE S. & QUINTANAR A. [eds]: Flora Iberica. Vol. III: *Gentianaceae – Boraginaceae*, CSIC. Real Jardín Botánico de Madrid, Madrid, 332–336 p.
- GRAU J. (1968): Cytologische untersuchungen an *Boraginaceae* I. – Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München, 8: 277–294 p.
- GRAU J. (1971): Cytologische untersuchungen an *Boraginaceae* II. – Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München, 9: 177–194 p.
- GÜRKE M. (1897): *Boraginaceae (Asperifoliaceae)*. – In: ENGLER A. & PRANTL K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen 4(3a), Leipzig, 71–131 p.
- GUŞULEAC M. (1960): *Symphytum* L. – In: SAVULESCU T. [ed.]: Flora Republicii Populare Romine 7, Academi Bucuresti, 275–286 p.
- GVINIASHVILI T. N. (1972): Some data on the karyology of Caucasian species of *Symphytum* L. with respect to their taxonomy. – *Botanicheskii Zhurnal*, 57: 1120–1126 p.
- HACIOĞLU B. T. & ERIK S. (2011): Phylogeny of *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) with special emphasis on Turkish species. – *African Journal of Biotechnology*, 10(69): 15483–15493 p.
- HESS H. E., LANDOLT E. & HIRZEL R. (1972): Flora der Schweiz und angrenzende Gebiete. Band 3. – Birkhäuser Verlag Basel, Stuttgart, 876 p.
- HILGER H., SELVI F., PAPINI A. & BIGAZZI M. (2004): Molecular systematics of *Boraginaceae* tribe *Boragineae* based on ITS1 and trnL sequences, with special reference to *Anchusa* s. l. – *Annals of Botany*, 94(2): 201–212 p.
- HINTZE J. (2008): NCSS. – NCSS, LLC. Kaysville, Utah.
- HRADÍLEK Z., LIZOŇ P. & TLUSTÁK V. (1992): Soutpis botanických sbírek v Československu. – Vlastivědné muzeum Olomouc, 73 p.

- HRUŠOVSKÁ-OSUSKÁ L. (1988): Karyological study of some taxa of the flora of the northern part of Považský Inovec. Part I. – Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica, 35: 69–79 p.
- INCEER H., HAYIRLIOGLU S. & OZCAN M. (2007): Chromosome numbers of the twenty-two Turkish plant species. – Caryologia, (60)4: 349–357 p.
- JAARSMA T. A., LOHMANN E., HENDRIKS H., GADELLA T. W. J. & MALINGRÉ T. M. (1990): Chemo- and karyotaxonomic studies on some rhizomatous species of the genus *Symphytum* (*Boraginaceae*). – Plant Systematics and Evolution, 169: 31–39 p.
- JAVŮRKOVÁ-JAROLÍMOVÁ V. & MĚSÍČEK J. (1992): List of chromosome numbers of the Czech vascular plants. – Academia, Praha, 144 p.
- JOHNSTON I. M. (1924): Studies in the Boraginaceae III. The Old World genera of the *Boraginoideae*. – Contributions of the Gray herbarium of Harvard university, 73: 42–78 p.
- JUSSIEU A. L. DE (1789): Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. – Paris, 498 p.
- KAMARI G., BLANCHÉ C. & GARBARI F. (2001): Mediterranean chromosome number reports 11. – Flora Mediterranea, 11: 435–483 p.
- KERNER A. (1863): Descriptiones plantarum novarum florum hungaricarum et transsilvanicarum. – Oesterreichische Botanische Zeitschrift, 13: 227–228 p.
- KOCH G. D. J. (1837): Synopsis florum Germanicarum et Helveticarum: exhibens stirpes phanerogamas rite cognitatas, quae in Germania, Helvetia, Borussia et Istria sponte crescunt atque in hominum usum copiosius coluntur: secundum systema Candolleianum digestas. – Frankfurt am Main, 844 p.
- KŘÍSA B. (2000): *Boraginaceae* Juss. – In: SLAVÍK B. [ed.]: Květena ČR 6, Academia, Praha, 179–181 p.
- KUZNETSOV N. (1910): Kavkazskie vidy roda *Symphytum* (Tourn.) L. – Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Pétersbourg, Série 8, Classe Physico-Mathématique, 25(5): 1–94 p.

- LÄNGSTRÖM E. & CHASE M. W. (2002): Tribes of *Boraginoideae* (*Boraginaceae*) and placement of *Antiphytum*, *Echiochilon*, *Ogastemma* and *Sericostoma*: A phylogenetic analysis based on *atpB* plastid DNA sequence data. – *Plant Systematics and Evolution*, 234: 137–153 p.
- LAWRENCE J. R. (1937): A Correlation of the Taxonomy and the Floral Anatomy of Certain of the *Boraginaceae*. – *American Journal of Botany*, 24(7): 433–444 p.
- LEVIN D. A. (1983): Polyploidy and Novelty in Flowering Plants. – *The American Naturalist*, 122(1): 1–25 p.
- LINNÉ C. (1753a): *Species Plantarum* I. – L Salvius, Holmiae, 136 p.
- LINNÉ C. (1753b): *Species Plantarum* II. – L Salvius, Holmiae, 195 p.
- LIPPERT W. (2006): Chromosomenzahlen von Pflanzen aus Bayern und anderen Gebieten. – *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 76: 85–110 p.
- LOBEL M. (1576): *Plantarum seu Stirpium Historia Matthiae de Lobel Insulani: Cui annexum est Aduersariorum volumen* – Ex officina Christophori Plantini, 315–316 p.
- LOON J. CH. VAN (1987): A cytotaxonomical atlas of the Balkan flora. – Lubrecht & Cramer LTD, 416 p.
- LOON J. CH. VAN & OUDEMANS J. J. M. H. (1982): *Boraginaceae*. – In: LÖVE A. [ed.]: IOPB Chromosome Number Reports LXXV, *Taxon*, 31(2): 344 p.
- LÖVE A. [ed.] (1983): IOPB Chromosome Number Reports LXXX. – *Taxon*, Vol. 32, No. 3, pp. 504–511 p.
- LÖVE A. & LÖVE D. (1961): Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. – *Opera Botanica*, 5: 288–292 p.
- LUQUE T. (1989): Estudio Cariológico de *Boraginaceae* Españolas IV. – *Boletim da Sociedade Broteriana, Série 2*, 62: 211–220 p.
- LYSÁK M. A. & DOLEŽEL J. (1998): Estimation of nuclear DNA content in *Sesleria* (*Poaceae*). – *Caryologia*, 52: 123–132 p.

- MABLE B. K. (2004): Polyploidy and self-compatibility: Is there an association? – *New Phytologist*, 162(3): 803–811 p.
- MÁJOVSKÝ J. [ed.] (1976): Index of chromosome numbers of Slovakian flora (Part 5). – *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica*, 25: 1–18 p.
- MÁJOVSKÝ J. & HEGEDŮŠOVÁ Z. (1993): *Symphytum* L. – In.: BERTO VÁ L. & GOLIÁŠOVÁ K. [eds]: *Flóra Slovenska V/1*, Veda, Bratislava, 76–97 p.
- MARCUSSENT., JAKOBSEN K. S., DANIHELKA J., BALLARD H. E., BLAXLAND K., BRYSTING A. K. & OXELMAN B. (2011): Inferring species networks from gene trees in high-polyploid North American and Hawaiian *Violets* (*Viola*, *Violaceae*). – *Systematic Biology*, 61(1): 107–126 p.
- MARHOLD K., KUDOH H., PAK J-H., WATANABE K., ŠPANIEL S. & LIHOVÁ J. (2010): Cytotype diversity and genome size variation in eastern Asian polyploid *Cardamine* (*Brassicaceae*) species. – *Annals of Botany*, 105: 249–264 p.
- MARKOWA M. (1983): *Boraginaceae*. – In: LÖVE A. [ed.]: *IOPB Chromosome Number Reports LXXX*, *Taxon*, 32(3): 510 p.
- MARKOWA M. & IWANOWA P. (1970): Karyologische Untersuchung der Vertreter der Fam. *Boraginaceae*, *Labiatae* und *Scrophulariaceae* in Bulgarien. – *Bulgarische Akademie der Wissenschaften Mitteilungen des Botanischen Instituts*, 20: 93–98 p.
- MÁRTONFI P., MÁRTONFIOVÁ L. & KOLARČIK V. (2008): Karyotypes and genome size of *Onosma* species from northern limits of the genus in Carpathians. – *Caryologia*, 61(4): 363–374 p.
- MEUSEL H., JÄGER E. & WEINERT E. (1978): *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Karten. Band 2*. – Gustav Fischer Verlag, Jena, 418 p.
- MIČIETA K. (1981): Zytotaxonomische Probleme einiger Pflanzensippen des Javorniky-Gebirges. – *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica*, 28: 95–104 p.

- MIGRA K. (1982): Zytotaxonomische Probleme ausgewählter Taxa der Flora des Babia Hora-Bergmassivs (Gebirge Západné Beskydy) I. – Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica, 29: 87–95 p.
- MILLER J. S. (2001): New *Boraginaceae* from Tropical America 4: Three New Species of *Cordia* from South America. – Novon, 11(4): 421–428 p.
- MONTGOMERY L., KHALAF M., BAILEY J. P. & GORNAL R. J. (1997): Contributions to a cytological catalogue of the British and Irish flora, 5. – Watsonia 21: 365–368 p.
- MORTON A. (1993-1999): DMAP for Windows (Version 7.0b). – Windsor, Berkshire, UK.
- MURÍN A & MÁJOVSKÝ J (1982): Die Bedeutung der Polyploidie in der Entwicklung der in der Slowakei wachsenden Arten der Gattung *Symphytum* L. – Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Botanica, 29(5): 1–25 p.
- NYMAN C. F. (1881): Conspectus Florae Europaeae 3. – Bohlin, Örebro, 858 p.
- OLMSTEAD R. G., BREMER B., SCOTT K. M. & PALMER J. D. (1993): A parsimony analysis of the *Asteridae* sensu lato based on *rbcL* sequences. – Annals of the Missouri Botanical Garden, 80(3): 700–722 p.
- PAWŁOWSKI B. (1961): Uwagi o żywokostach – Observationes ad genus *Symphytum* L. pertinentes. – Fragmenta Flora Geobotanica, 7(2): 327–356 p.
- PAWŁOWSKI B. (1972): *Symphytum* L. – Tutin T. G. [ed.]: Flora Europaea, vol. 3, Diapensiaceae-Myoporaceae, Cambridge University Press, Cambridge, 103–105 p.
- PERVEEN A., QURESHI U. S. & QAISER M. (1995): Pollen flora of Pakistan – IV. *Boraginaceae*. – Pakistan Journal of Botany, 27(2): 327–360 p.
- POLÍVKA F. (1901): Názorná květena zemí koruny české. Svazek III. Rostliny srostloplátečné (*Sympetalae*). – Knihkupectví R. Promberga, Olomouc, 200–203 p.
- POPOV M. G. (1953): *Boraginaceae* G. Don. – In: SHISHKIN B. K. [ed.]: Flora of the USSR., vol. 14 *Tubiflorae*. – Akademii Nauk SSSR, Moskva-Leningrad, 73–508 p.

- PUGSLEY H. W. (1931): The forms of *Symphytum tuberosum* L. – Journal of Botany, 64(4): 89–97 p.
- RAMSEY J. & SCHEMSKE D. W. (2002): Neopolyploidy in flowering plants. – Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 33(1): 589–639 p.
- REHMANN A. (1868): Botanische Fragmente aus Galizien. – Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 18: 495 p.
- RIESEBERG L. H. (1991): Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (*Asteraceae*): Evidence from ribosomal genes. – American Journal of Botany, 78(9): 1218–1237 p.
- ROEDER E. & RENGEL B. (1990): Pyrrolizidine alkaloids from *Lithospermum erythrorhizon*. – Phytochemistry, 29(2): 690–693 p.
- SANDBRINK J. M., VAN BREDERODE J. & GADELLA T. W. J. (1990): Phylogenetic relationships in the genus *Symphytum* L. (*Boraginaceae*). – Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 93(3): 295–334 p.
- SAVOLAINEN V., CHASE M. W., HOOT S. B., MORTON C. M., SOLTIS D. E., BAYER C., FAY M. F., DE BRUIJN A. Y., SULLIVAN S. & QUI Y. (2000): Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. – Systematic Biology, 49 (2): 306–362 p.
- SEIDENBINDER M. & VERLAQUE R. (1985): *Boraginaceae*. – In: LÖVE A. [ed.]: Chromosome Number Reports LXXXVI, Taxon, 34(1): 161 p.
- SELVI F. & BIGAZZI M. (2003): Revision of genus *Anchusa* (*Boraginaceae-Boragineae*) in Greece. – Botanical Journal of the Linnean Society, 142: 431–454 p.
- SELVI F., BIGAZZI M., HILGER H. H. & PAPINI A. (2006): Molecular phylogeny, morphology and taxonomic re-circumscription of the generic complex *Nonea/Elizaldia/Pulmonaria/Paraskevia* (*Boraginaceae-Boragineae*). – Taxon, 55(4): 907–918 p.
- SELVI F., PAPINI A. & BIGAZZI M. (2002): Systematics of *Nonea* (*Boraginaceae-Boragineae*): New insights from phenetic and cladistic analyses. – Taxon, 51: 719–730 p.

- SCHULTZ F. (1874): Archives de la Flore d'Europe. – F. C. Wentzel, Weissenburg, 26–27 p.
- SCHULTZ F. (1875): Beiträge zur Flora der Pfalz. – Flora oder Botanische Zeitung, 58(1): 216–218 p.
- SCHUR P. J. F. (1866): Enumeratio plantarum Transsilvaniae : exhiben: stirpes phanerogamas sponte crescentes atque frequentius cultas, cryptogamas vasculares, charceas, etiam muscos hepaticasque. – G. Braumüller, Wien, 984 p.
- SKALICKÝ V. (1988): Regionálně-fytogeografické členění ČR. – In.: HEJNÝ S. & SLAVÍK B. [eds]: Květena ČSR 1, Academia, Praha, 103–121 p.
- SLAVÍK B. (2000): *Symphytum* L. – In: SLAVÍK B. [ed.]: Květena ČR 6, Academia, Praha, 202–210 p.
- SMEJKAL M. (1978): Rod *Symphytum* L. v Československu. – Zprávy České Botanické Společnosti, 13(3): 145–161 p.
- SMITH S. G. (1932): Cytology of *Anchusa* and its relation to the taxonomy of the genus. – Botanical Gazette, 94(2): 394–403 p.
- SOLTIS D. E., ALBERT V. A., LEEBENS-MACK J., BELL C. D., PATERSON A. H., ZHENG CH., SANKOFF D., DEPAMPHILIS C. W., WALL P. K. & SOLTIS P. S. (2009): Polyploidy and angiosperm diversification. – American Journal of Botany, 96(1): 336–348 p.
- SOLTIS D. E. & SOLTIS P. S. (1999): Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. – Trends in Ecology & Evolution, 14(9): 348–352 p.
- SOLTIS D. E., SOLTIS P. S., CHASE M. W., MORT M. E., ALBACH D. C., ZANIS M., SAVOLAINEN V., HAHN W. H., HOOT S. B., FAY M. F., AXTELL M., SWENSEN S. M., PRINCE L. M., KRESS W. J., NIXON K. C. & FARRIS J. S. (2000): Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. – Botanical Journal of the Linnean Society, 133(4): 381–461 p.
- STEARNS W. T. (1985): The Greek species of *Symphytum* (*Boraginaceae*). – Annales Musei Goulandris, 7: 175–220 p.

- STREY M. (1931): Karyologische studien an *Borraginoideae*. – *Planta*, 14: 682–730 p.
- STROTHER J. L. & BROWN L. E. (1988): Dysploidy in *Hymenoxys texana* (*Compositae*). – *American Journal of Botany*, 75(7): 1097–1098 p.
- SUDA J., KRAHULCOVÁ A., TRÁVNÍČEK P. & KRAHULEC F. (2006): Ploidy level versus DNA ploidy level: An appeal for consistent terminology. – *Taxon*, 55(2): 447–450 p.
- SUDA J., WEISS-SCHNEEWEISS H., TRIBSCH A., SCHNEEWEISS G. M., TRÁVNÍČEK P. & SCHÖNSWETTER P. (2007): Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (*Asteraceae*). – *American Journal of Botany*, 94: 1391–1401 p.
- SUDA Y. & ARGUS G. W. (1968): Chromosome numbers of some North American *Salix*. – *Brittonia*, 20: 191–197 p.
- ŠAFÁŘOVÁ L., DUCHOSLAV M., JANDOVÁ M. & KRAHULEC F. (2011): *Allium oleraceum* in Slovakia: cytotype distribution and ecology. – *Preslia*, 83: 513–527 p.
- ŠTĚPÁNEK J. (1997): *Knautia* L. – In.: SLAVÍK B. [ed.]: Květena ČR 5, Academia, Praha, 543–554 p.
- TALAVERA S., SALQUEIRO F. J., FERNÁNDEZ PIEDRA M. P. & QUINTANAR A. [eds] (2012): 138. *Boraginaceae* [nom. cons.]. – In: TALAVERA S., ANDRÉS C., ARISTA M., FERNÁNDEZ PIEDRA M. P., GALLEGO M. J., ORTIZ P. L., ROMERO ZARCO C., SALGUEIRO F. J., SILVESTRE S. & QUINTANAR A. [eds.]: Flora Iberica. Vol. III: *Gentianaceae* – *Boraginaceae*, CSIC. Real Jardín Botánico de Madrid, Madrid, 324–328 p.
- TARNAVSCHI I. T. (1948): Die Chromosomenzahlen der Anthopyten-Flora von Rumänienn mit einem Ausblick auf das Polyploidie-Problem. – *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic dela Universitatea din Cluj*, 28: 73–75 p.
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (Version 4.5). – *Microcomputer Power*, Ithaca. 500 p.
- THOMPSON J. N. & MERG K. F. (2008): Evolution of polyploidy and the diversification of plant-pollinator interactions. – *Ecology*, 89(8): 2197–2206 p.

- ULUBELEN A. & ÖCAL F. (1977): Alkaloids and other compounds of *Symphytum tuberosum*. – *Phytochemistry*, 16(4): 499–500 p.
- VIDIC T., GREILHUBER J., VILHAR B. & DERMASTIA M. (2009): Selective significance of genome size in a plant community with heavy metal pollution. – *Ecological Applications*, 19(6): 1515–1521 p.
- WCISŁO H. (1972): Karyological studies in *Symphytum* L. – *Acta Biologica Cracoviensia, Series Botanica*, 15: 153–163 p.
- WICKENS G. E. (1969): A revision of *Symphytum* in Turkey and adjacent areas. – *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh*, 29: 157–180 p.
- WICKENS G. E. (1978): *Symphytum* L. – In.: DAVIS P. H. [ed.]: *Flora Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 6., Edinburg Univ. Press, Edinburg, 378–386 p.
- WILLIS J. C. (1919): *A dictionary of the flowering plants and ferns*. 4th edition. – Cambridge University Press, Cambridge, 712 p.
- WILSON K. L. & MORRISON D. A. [eds.] (2000): *Monocots. Systematics and Evolution*. – CSIRO Press, Sydney, 738p.
- WOOD T. E., TAKEBAYASHI N., BARKER M. S., MAYROSE I., GREENSPOON P. B. & REISEBERG L. H. (2009): The frequency of polyploid speciation in vascular plants. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(33): 13875–13879 p.
- ZAVERUCHA B. V. (1962): New species of plants from the environs of Kremenets. – *The Ukrainian Botanical Journal*, 19(5): 49–63 p.

Příloha č. 1: Přehled studovaných lokalit

ID	Ploidie populace	Počet jedinců	Země	Lokalita	Nadmořská výška	GPS	Datum sběru	Sběratel
1*	12x	15	CZ	Přerov, okraj lužního lesa Žebračka	216	49°27'50"N, 17°28'20"E	25.4.2011	L. Koblrová
2*	4x	15	CZ	Koryčany, PR Moravanské lúky	472	49°5'14"N, 17°11'38"E	2.5.2011	L. Koblrová
3*	12x	15	CZ	Osoblažsko, Dolní Povelice	262	50°14'11"N, 17°41'8"E	26.4.2011	B. Trávníček
4*	12x	15	CZ	Mohelenská hadcová step	313	49°6'24"N, 16°10'56"E	5.5.2011	L. Koblrová
5*	12x	5	CZ	Vsetín, Huslenky, údolí Kychové	565	49°16'37"N, 18°9'21"E	5.5.2011	M. Dančák
5*		10					6.5.2012	L. Koblrová
6*	4x	6	SK	Jasov, nedaleko rybníka Jasovské	289	48°40'45"N, 20°57'39"E	12.5.2011	L. Koblrová
7*	4x	7	SK	Turňa n. Bodvou, Zádielská tiesňava	572	48°37'8"N, 20°51'5"E	13.5.2011	L. Koblrová
7		6					24.6.2011	L. Koblrová
8*	4x	15	CZ	Lopeník, PR Kalábová	538	48°56'23"N, 17°44'37"E	17.5.2011	L. Koblrová
9*	4x	15	CZ	Luhačovice, Solné (rozc.)	410	49°5'34"N, 17°45'57"E	17.5.2011	L. Koblrová
10*	4x	6	CZ	Grygov, les Chrast	233	49°31'20"N, 17°19'14"E	19.5.2011	L. Koblrová
		9					8.5.2012	

* populace, na kterých byla provedena morfometrická analýza

Příloha č. 1: Pokračování.

ID	Ploidie populace	Počet jedinců	Země	Lokalita	Nadmořská výška	GPS	Datum sběru	Sběratel
9*	4x	15	CZ	Luhačovice, Solné (rozc.)	410	49°5'34"N, 17°45'57"E	17.5.2011	L. Koblrová
10*	4x	6 9	CZ	Grygov, les Chrast	233	49°31'20"N, 17°19'14"E	19.5.2011 8.5.2012	L. Koblrová
11 11*	4x	5 15	CZ	Brno, Hády	433	49°13'44"N, 16°41'10"E	19.5.2011 3.5.2012	L. Koblrová
12	4x	3	HU	Listnatý les pod vrcholem Kékes	709	47°52'32"N, 19°59'18"E	23.6.2011	L. Koblrová
13	4x	3	SK	Kečovo, jeskyně Domica	354	48°28'41"N, 20°28'8"E	24.6.2011	L. Koblrová
14	12x	5	CZ	Rožmberk nad Vltavou, hrad	570	48°39'26"N, 14°22'5"E	28.4.2012	M. Dančák
15	4x	4	SK	Uhrovec, Jankov vršok	284	48°43'29"N, 18°21'23"E	25.6.2011	L. Koblrová
16	4x	1	HU	Agostyan	227	47°39'46"N, 18°24'7"E	27.7.2010	B. Trávníček
17	4x	3	SK	Pitínský vrch	500	49°1'33"N, 17°51'1"E	2010	B. Trávníček
18	4x	2	CZ	Tavíkovice, okraj lesa Knížecí seč	335	49°2'19"N, 16°6'58"E	7.7.2011	L. Koblrová
19	12x	5	SLO	Postojna, Predjamskij Grad	539	45°48'57"N, 14°7'39"E	25.3.2012	L. Koblrová

* populace, na kterých byla provedena morfometrická analýza

Příloha č. 1: Pokračování.

ID	Ploidie populace	Počet jedinců	Země	Lokalita	Nadmořská výška	GPS	Datum sběru	Sběratel
20	12x	5	SLO	Škocjanske jame	413	45°40'0"N, 13°59'19"E	25.3.2012	L. Kobrlová
21	16x?	5	SLO	Bled, okraj suťového lesa pod hradem	560	46°22'13"N, 14°6'4"E	26.3.2012	L. Kobrlová
22	16x?	5	SLO	Škofja Loka, dubohabřina nad hradem	398	46°9'54"N, 14°18'15"E	27.3.2012	L. Kobrlová
23	16x?	5	SLO	Ljubljana, Tivoli Park	307	46°3'14"N, 14°29'37"E	27.3.2012	L. Kobrlová
24	4x	5	CZ	Znojmo, Tvořihrázský les-Vlčí jámy	321	48°54'29"N, 16°6'18"E	1.4.2012	L. Kobrlová
25	4x	5	CZ	Babí hora, Hluk, Horní louky	327	48°56'54"N, 17°33'22"E	14.4.2012	L. Kobrlová
26	4x	5	CZ	Beňov, lesík vedle Obecního lesa	307	49°24'19"N, 17°30'57"E	20.4.2012	L. Kobrlová
27*	8x?	15	HU	Köszeg, okraje lesa u křižovatky nad sjezdovkou	459	47°22'56"N, 16°30'41"E	22.4.2012	B. Trávníček
28*	8x?	7	HU	Listnatý lesík při okraji silnice mezi městy Körmend a Katafa	197	46°59'18"N, 16°37'05"E	21.4.2012	B. Trávníček
29	8x?	2	HU	Köszeg, křoviny u cesty	372	47°22'37"N, 16°31'30"E	22.4.2012	B. Trávníček

* populace, na kterých byla provedena morfometrická analýza

Příloha č. 1: Pokračování.

ID	Ploidie populace	Počet jedinců	Země	Lokalita	Nadmořská výška	GPS	Datum sběru	Sběratel
30	8x?	3	HU	Listnatý lesík u potoka mezi městy Sopron a Göberhalom	315	47°40'24"N, 16°30'40"E	20.4.2012	B. Trávníček
31*	12x	15	CZ	Olomouc, údolí Bystřice	219	49°35'46"N, 17°18'1"E	2.5.2012	L. Kobrlová
32*	4x	5	CZ	Ždánický les, Těšanka (BUS)	411	49°4'45"N, 16°56'10"E	3.5.2012	L. Kobrlová
33*	12x	15	CZ	Lipník nad Bečvou, PR Škrabalka	231	49°31'22"N, 17°36'3"E	6.5.2012	L. Kobrlová
34*	12x	15	CZ	Petřvald, údolí říčky Lubiny	237	49°42'11"N, 18°8'39"E	5.5.2012	E. Jahodářová & M. Motyka
35*	12x	15	CZ	Vsetín, Seninka	430	49°16'31"N, 17°58'31"E	8.5.2012	B. Trávníček

* populace, na kterých byla provedena morfometrická analýza

Příloha č. 2: Hodnoty Spearmanových korelačních koeficientů pro všechny měřené morfologické znaky

	vys	d_h	d_p	d_s	s_h	s_p	s_s	kv_st	kal	kor	kor_t	cnel	d_n	s_n	vol_n	k_sup	d_pr	s_pr	vetv
vys	1,0000	0,42552	0,52125	0,53240	0,26399	0,27903	0,171883	0,198233	0,142400	0,272247	-0,1252	0,200326	0,249535	0,321953	0,237553	0,155849	0,110943	-0,0684	0,21396
d_h	0,42552	1,0000	0,76988	0,57669	0,86560	0,65484	0,473387	0,257749	0,322707	0,212838	0,045034	0,274169	0,291377	0,227268	0,133279	0,215570	0,07778	0,143006	0,28786
d_p	0,52125	0,76988	1,0000	0,74755	0,67766	0,81468	0,633183	0,334575	0,292769	0,343543	0,068771	0,477030	0,396812	0,370779	0,220061	0,250452	0,126532	0,217733	0,13788
d_s	0,53240	0,57669	0,74755	1,0000	0,47951	0,60447	0,729112	0,281323	0,200431	0,223338	-0,0214	0,376582	0,253879	0,268973	0,201659	0,179047	0,205426	0,139526	0,12049
s_h	0,26399	0,86560	0,67766	0,47951	1,0000	0,73324	0,539916	0,145357	0,208910	0,184385	0,092345	0,269245	0,342019	0,153438	0,118082	0,261699	0,009206	0,202547	0,19884
s_p	0,27903	0,65484	0,81468	0,60447	0,73324	1,0000	0,780287	0,246737	0,169065	0,321293	0,188158	0,482990	0,452449	0,308808	0,154522	0,331381	0,031251	0,306635	-0,05285
s_s	0,17188	0,47339	0,63318	0,72911	0,53992	0,78029	1,0000	0,235233	0,080437	0,246458	0,195002	0,443999	0,348717	0,247104	0,151371	0,235139	0,082264	0,256904	-0,16016
kv_st	0,19823	0,25775	0,33458	0,28132	0,14536	0,24674	0,235233	1,0000	0,427103	0,334539	0,143932	0,535086	0,156649	0,283110	0,231171	0,132310	0,320847	0,137505	0,10587
kal	0,14240	0,32271	0,29277	0,20043	0,20891	0,16907	0,080437	0,427103	1,00000	0,344674	0,151008	0,315495	0,137226	0,094850	0,152353	0,176626	0,236396	0,064053	-0,01805
kor	0,27225	0,21284	0,34354	0,22334	0,18439	0,32129	0,246458	0,334539	0,344674	1,0000	0,594151	0,677122	0,599564	0,295734	0,370487	0,559748	0,246287	0,202036	-0,09517
kor_t	-0,1252	0,04503	0,06877	-0,02137	0,09235	0,18816	0,195002	0,143932	0,151008	0,594151	1,0000	0,427361	0,497758	-0,0573	0,176927	0,533095	0,091180	0,143211	-0,19153
cnel	0,20033	0,27417	0,47703	0,37658	0,26925	0,48299	0,443999	0,535086	0,315495	0,677122	0,427361	1,0000	0,513185	0,456310	0,487157	0,341594	0,390630	0,445004	-0,07228
d_n	0,24954	0,29138	0,39681	0,25388	0,34202	0,45245	0,348717	0,156649	0,137226	0,599564	0,497758	0,513185	1,0000	0,201020	0,504251	0,806017	0,016390	0,227055	-0,09969
s_n	0,32195	0,22727	0,37078	0,26897	0,15344	0,30881	0,247104	0,283110	0,094850	0,295734	-0,0573	0,456310	0,201020	1,0000	0,216188	0,089847	0,305717	0,463805	-0,05544
vol_n	0,237553	0,133279	0,22006	0,20166	0,11808	0,15452	0,151371	0,231171	0,152353	0,370487	0,176927	0,487157	0,504251	0,216188	1,0000	0,287231	0,107506	0,163899	0,08230
k_sup	0,15585	0,21557	0,25045	0,17905	0,26169	0,33138	0,235139	0,132310	0,176626	0,559748	0,533095	0,341594	0,806017	0,089847	0,287231	1,0000	0,050686	0,068454	-0,12196
d_pr	0,11094	0,07778	0,12653	0,20543	0,00921	0,03125	0,082264	0,320847	0,236396	0,246287	0,091180	0,390630	0,016390	0,305717	0,107506	0,050686	1,0000	0,229604	0,03320
s_pr	-0,0684	0,14301	0,21773	0,13953	0,20255	0,30664	0,256904	0,137505	0,064053	0,202036	0,143211	0,445004	0,227055	0,463805	0,163899	0,068454	0,229604	1,0000	-0,15935
vetv	0,21361	0,28786	0,13788	0,12049	0,19884	-0,0529	-0,1602	0,105865	-0,0181	-0,0951	-0,1915	-0,0723	-0,0997	-0,0555	0,082301	-0,1219	0,033202	-0,1594	1,00000

Příloha č. 3: Typová položka *Symphytum angustifolium* Kern.

