

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



***Pulsatilla patens*, biologie, chorologie a genetická diverzita**

Bakalářská práce

**Klára Tomková**

Studijní program: Biologie a ekologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: **RNDr. Luboš Majeský, Ph.D.**

### **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „*Pulsatilla patens*, biologie, chorologie a genetická diverzita“ vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Ľuboše Majeského, Ph.D., s použitím přiložené literatury.

V Olomouci, duben 2024

Podpis: .....

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé práce RNDr. Luboši Majeskému, Ph.D. za pomoc při výběru tématu, za odborné vedení, cenné rady, vstřícnost při konzultacích, a především za jeho čas.

## Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora:	Klára Tomková
Název práce:	<i>Pulsatilla patens</i> , biologie, chorologie a genetická diverzita
Typ práce:	Bakalářská práce
Pracoviště:	Katedra zoologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci
Vedoucí práce:	RNDr. Ľuboš Majeský, Ph.D.
Rok obhajoby práce:	2024
Počet stran:	32
Jazyk:	Český

## Abstrakt

Tato bakalářská práce pojednává o druhu *Pulsatilla patens* (koniklec otevřený), vytrvalé dvouděložné bylině z čeledi Ranunculaceae s cirkumpolárním rozšířením, zahrnujícím Eurasii a Severní Ameriku. V průběhu své evoluce se koniklec otevřený, stejně jako i jiné druhy konikleců, naučil využívat přirozených disturbancí prostředí ke svému prospěchu. Převážně vlivem člověka dochází k úbytku těchto přirozených disturbancí, a proto v posledních dekádách tento druh z krajiny rychle mizí. Koniklec otevřený má nízkou míru genetické variability a vysokou míru inbreedingu, což také přispívá ke snižování schopností populací pružně reagovat na jakékoli změny. V současnosti je koniklec otevřený v České republice ohrožený a zákonem chráněný druh, který je také v řadě jiných evropských zemí zapsán do červených knih a seznamů, přičemž v jednotlivých krajínách vznikají záchranné programy pro jeho záchranu.

## Klíčová slova

biologie, chorologie, genetická diverzita, ohrožený druh, *Pulsatilla patens*

## Bibliographic identification

Author's first name and surname: Klára Tomková  
Title of thesis: *Pulsatilla patens*, biology, chorology and genetic diversity  
Type of thesis: Bachelor  
Department: Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University in Olomouc  
Supervisor: RNDr. Luboš Majeský, Ph.D.  
The year of presentation: 2024  
Number of pages: 32  
Language: Czech

## Abstract

This bachelor thesis discusses the species *Pulsatilla patens* (Pasqueflower), a perennial dicotyledonous herb from the Ranunculaceae family. The species has a circumpolar distribution including Eurasia and North America. Throughout its evolution, it has adapted to benefit from natural disturbances in its natural habitat. However, a decline in these disturbances, mostly caused by humans, has led to its rapid disappearance from landscapes in recent decades. Pasqueflower has low genetic variability and a high level of inbreeding, which further decreases its ability to react to changing environments and contributes to declining populations. In the Czech Republic, *Pulsatilla patens* is an endangered species protected by law and was included in Red books and Red Lists in several European countries. Many European countries are developing conservation programs for its effective protection.

## Keywords

biology, chorology, endangered species, genetic diversity, *Pulsatilla patens*

## Obsah

1. Úvod .....	8
2. Charakteristika rodu <i>Pulsatilla</i> (koniklec) .....	9
2.1 Systematické zařazení a evoluce .....	9
2.2 Morfologická charakteristika rodu .....	11
2.3 Rozšíření a ekologie .....	13
3. <i>Pulsatilla patens</i> (koniklec otevřený) .....	15
3.1 Morfologický popis a taxonomické vymezení druhu .....	15
3.2 Rozšíření a ekologie .....	18
3.3 Ontogenetický vývoj a biologie.....	23
3.4 Genetická diverzita .....	25
3.5 Ohrožení a ochrana .....	27
Závěr.....	32
Literatura .....	33
Online zdroje .....	40

## **Cíle práce**

Cílem této práce je shromáždit veškerou dostupnou (jak historickou, tak současnou) vědeckou literaturu o biologii, chorologii a genetické diverzitě *Pulsatilla patens* a blízké příbuzných druzích. Jejich důkladné pročtení a vypracování literární rešerše, která bude představovat souhrn všech aktuálních poznatků o konikleci otevřeném.

## 1. Úvod

*Pulsatilla patens* (L.) Mill. (koniklec otevřený) je dvouděložná rostlina, patřící do čeledi Ranunculaceae (pryskyřníkovité). Přesné taxonomické vymezení druhu společně s jeho zařazením do systému je složité, protože na koniklec otevřený nikdy nevznikla ucelená kritická studie. Další komplikaci způsobuje také odlišné nahlížení na rod *Pulsatilla* v rámci světa. Zatímco evropští autoři vyčleňují samostatný rodu *Pulsatilla*, američtí autoři volí spíše rod *Anemone*.

Koniklec otevřený je nízkou chlupatou trvalkou s dlouhým životním cyklem. Má cirkumpolární rozšíření zahrnující různé biotopy, jako jsou např. borovicové lesy ve Finsku, vápencové trávníky v Německu a na Slovensku, alvarové křoviny a boreální vřesoviště v Estonsku nebo stepní společenstva v Rusku a Americe. V České republice se vyskytuje převážně na kyselých trávnících a skalních sutích.

V současné době je koniklec otevřený na ústupu a patří mezi ohrožené druhy. Není příliš silným konkurentem a v průběhu evoluce se spíše přizpůsobil těžit z častých disturbancí ve svých biotopech. Absence těchto disturbancí, změny v obhospodařování krajiny (jako je změna pastvy a lesního hospodaření, či pro koniklec nevhodná doba kosení porostů), díky nimž dochází k zarůstání rostlin koniklece a změna klimatu v posledních desetiletích patří k hlavním příčinám jeho mizení. Proto v řadě zemí Evropy vznikají záchranné programy usilující o ochranu a zlepšení podmínek tohoto ubývajícího druhu.



## 2. Charakteristika rodu *Pulsatilla* (koniklec)

### 2.1 Systematické zařazení a evoluce

Rod *Pulsatilla* Mill. spadá do tribu *Anemoneae* de Candolle, podčeledi *Ranunculoideae* Arnott, čeledi *Ranunculaceae* Juss. (Tamura, 1993). Tribus *Anemoneae* je monofyletický a obsahuje tři hlavní skupiny: 1) *Clematis* s.l. a *Anemonclema*; 2) *Anemone* s.s., *Pulsatilla* a *Knowltonia* (obsahující tři malé monofyletické rody: *Barneoudia*, *Knowltonia*, *Oreithales*); 3) *Hepatica* a *Anemonastrum* (= *Anemone*) podrod *Anemonidium*. Přesná podoba členění tribu *Anemoneae* ovšem stále není striktně vymezena (Sramkó a kol., 2019).

Více nezávislých fylogenetických studií potvrdilo rod *Pulsatilla* jako monofyletický (Tamura, 1995; Li a kol., 2019; Sramkó a kol., 2019; Szandar a kol., 2022). Základním chromozomovým číslem pro rod je  $x = 8$  (Tamura, 1995). Karyotyp se typicky skládá ze čtyř párů metacentrických, jednoho páru submetacentrických nebo metacentrických a tří párů akrocentrických chromozomů, přičemž druhý pár nese satelit. Většina druhů konikleců je diploidní ( $2n = 2x = 16$ ), ovšem některé taxony jsou tetraploidní, případně ojediněle dosahují i vyšší ploidie, kdy např. *P. montana* může být diploidní, tetraploidní i hexaploidní (Baumberger, 1971; Tamura, 1995).

U rodu *Pulsatilla* bylo navrženo několik infragenerických členění na podrody, sekce, subseky a série (např. Aichele a Schwegleb, 1957; Tamura, 1995; Grey–Wilson, 2014), které se však nikdy nestaly široce akceptovanými, jelikož nezohledňovaly fylogenetické vztahy uvnitř rodu. Recentní pokus o navržení vnitrorodové klasifikace, která by odrážela fylogenetické vztahy, je odvozen z fylogenetických analýz jaderných a chloroplastových DNA markerů. Na základě získaných výsledků Sramkó a kol. (2019) navrhuje rozdělit rod *Pulsatilla* do tří podrodů: subg. *Kostyczewianae* (Aichele a Schweg.) Grey–Wilson, subg. *Preonanthus* (DC.) Juz. a subg. *Pulsatilla*. Podrod *Kostyczewianae* představuje bazální evolučně nejprimitivnější skupinu v rámci rodu a morfologicky je nejpodobnější rodu *Anemone*. Zahrnuje pouze jeden druh: *P. kostyczewii* (Korosh.) Juz. Podrod *Preonanthus* se dělí na dvě série: *Preonanthopsis* Zämelis a Paegle a *Preonanthus* (DC.) Juz. Nejpočetnější podrod *Pulsatilla* obsahuje sekce *Tatewakianae* Tamura, *Semicampanaria* Zämelis a Paegle a *Pulsatilla*. Některé z těchto sekcí se dále dělí na série (viz Tab. 1). Někdy se do rodu *Pulsatilla* řadí ještě čtvrtý podrod *Miyakea* (obsahující pouze jeden druh: *P. integrifolia*

(Miyabe a Tatew.) Tatew. a Ohwi ex Vorosch.). Ten v práci od Sramkó a kol. (2019) spadá do podrodu *Pulsatilla*.

**Tab. 1:** Systematické členění rodu *Pulsatilla* dle Sramkó a kol (2019).

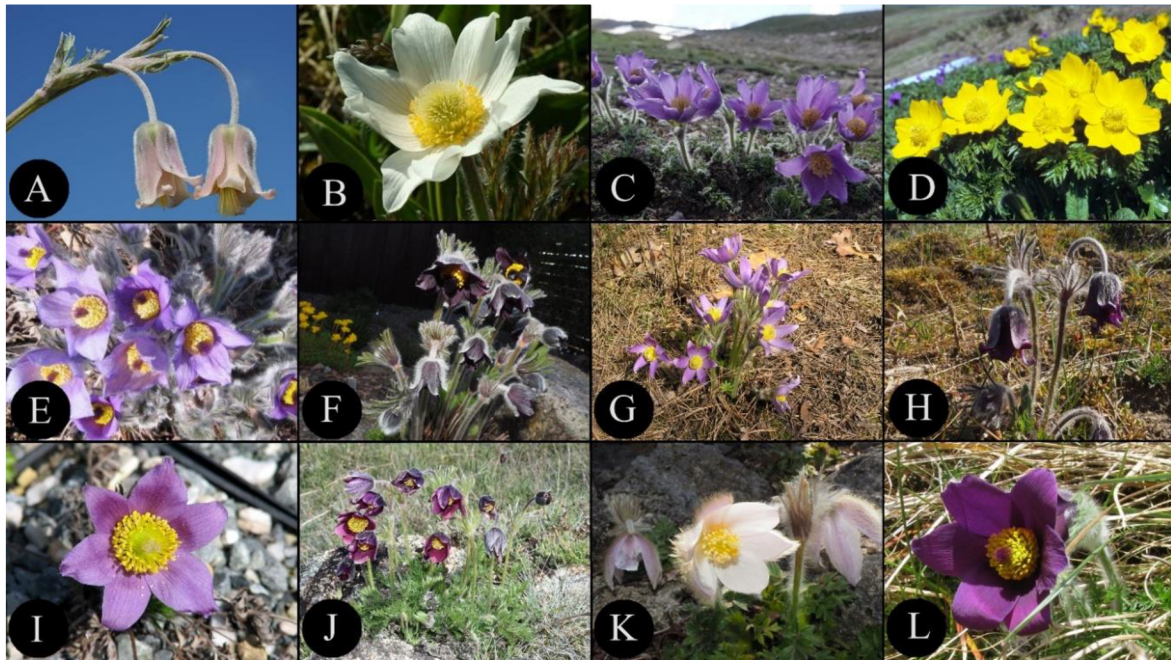
podrod	sekce	série	druh		
<i>Pulsatilla</i>	<i>Semicampanaria</i>	<i>Albanae</i>	<i>P. albana</i>		
			<i>P. ambigua</i>		
			<i>P. andina</i>		
			<i>P. armena</i>		
			<i>P. bungeana</i>		
			<i>P. campanella</i>		
			<i>P. georgica</i>		
			<i>P. millenifolium</i>		
			<i>P. sukaczewii</i>		
			<i>P. tenuiloba</i>		
			<i>P. violacea</i>		
			<i>P. wallichiana</i>		
			<i>Semicampanaria</i>	<i>Semicampanaria</i>	<i>P. cernua</i>
					<i>P. dahurica</i>
	<i>P. chinensis</i>				
	<i>P. tongkangensis</i>				
	<i>Pratenses</i>	<i>Pratenses</i>	<i>P. pratensis subsp. bohemica</i>		
			<i>P. pratensis subsp. hungarica</i>		
			<i>P. pratensis subsp. nigricans</i>		
			<i>P. pratensis subsp. pratensis</i>		
			<i>P. montana</i>		
			<i>P. turczaninovii</i>		
	<i>Pulsatilla</i>	<i>Pulsatilla</i>	<i>P. halleri</i>		
			<i>P. halleri subsp. slavica</i>		
			<i>P. halleri subsp. styriaca</i>		
			<i>P. grandis</i>		
<i>P. rubra</i>					
<i>Patentes</i>		<i>Patentes</i>	<i>P. integrifolia</i>		
			<i>P. patens subsp. flavescens</i>		
			<i>P. patens subsp. nuttalliana</i>		
			<i>P. patens subsp. multifida</i>		
			<i>P. patens subsp. patens</i>		
<i>Tatewakianeae</i>	<i>Tatewakianeae</i>	<i>P. vernalis</i>			
		<i>P. ajanensis</i>			
		<i>P. sugawarai</i>			
<i>Preonanthus</i>	<i>Preonanthopsis</i>	<i>P. tatewakii</i>			
		<i>P. alpina</i>			
		<i>P. alba</i>			
		<i>P. aurea</i>			
		<i>P. magadanensis</i>			
	<i>Preonanthu</i>	<i>Preonanthu</i>	<i>P. scherfelii</i>		
			<i>P. nipponica</i>		
<i>Kostyczewianae</i>	<i>Kostyczewianae</i>	<i>P. occidentalis</i>			
		<i>P. sachalinensis</i>			
		<i>P. taraoi</i>			
<i>Kostyczewianae</i>			<i>P. kostyczewii</i>		

Rod *Pulsatilla* Mill. se oddělil od rodu *Anemone* L. pravděpodobně před zhruba 25 miliony let v pozdním oligocénu. K divergenci jednotlivých podrodů dochází až mnohem později, kdy podrod *Kostyczewianae* divergoval někdy před 9.8 miliony lety a zbývající dva podrody se oddělily zhruba před 7,2 miliony let v období pozdního miocénu. Centrem původu konikleců jsou pravděpodobně horské oblasti centrální Asie, kde docházelo v období třetihor k rychlému formování nových horských, xerických a travnatých biotopů, které zde vznikaly pod vlivem probíhajících tektonických a klimatických globálních změn. Významným obdobím zvýšené diverzifikace byl pak konec třetihor a počátek čtvrtohor (období před 3–1,3 miliony let), kdy dochází k výrazným změnám klimatu a nástupu Pleistocenních klimatických oscilací. Rozsáhlé rozšíření stepí v období Pleistocénu pak umožnilo rychlou radiaci a šíření nově zformovaných druhů z Asie do Evropy, ale také na severoamerický kontinent. Kupříkladu hlavní diverzifikace evropských druhů ze série *Pulsatilla* byla odhadnuta do období před 310 tisíci let (Sramkó a kol., 2019).

Zajímavé je, že plastom (soubor všech genů nacházející se v chloroplastové DNA) rodu *Pulsatilla* je velice podobný bazální krytosemenné rostlině *Amborella trichopoda* Baill., což je nejstarší známá kvetoucí rostlina. Z toho vyplývá, že koniklece patří k evolučně starším dvouděložným taxonům. Například plastom *P. chinensis* var. *kissii* se liší pouze v délce 203 bp od genomu *Amomum compactum* Sol. Ex Maton z čeledi *Zingiberaceae* Martinov (Zhang a kol., 2019).

## 2.2 Morfologická charakteristika rodu

Identifikace druhů rodu *Pulsatilla* je velmi obtížná, protože rostliny mají řadu přechodných vnitrodruhových forem (Li a kol., 2019). Koniklece jsou vytrvalé chlupaté trsnaté byliny (Obr. 1, Obr. 2) s vícehlavým rozvětveným oddenkem a postranními pupeny krytými šupinami (Skalický, 1997; Jonsson, Rosquist, Widén, 1991). Srůstem postranních pupenů na oddenku vznikají brzy na jaře skupiny listových růžic. Ty na podzim vadnou, zasychají a chrání tak rostlinu v zimě před mrazem. Pouze u *P. vernalis* (L.) Mill. jsou listy přezimující (Jonsson a kol., 1991). Listy jsou složité (dlanitě nebo zpeřeně), popřípadě jsou členěné a v růžici je jich 1–12. Stonek nese jediný oboupohlavný květ. Ze začátku je stonek vzpřímený, později se ohýbá a „květ se stává zvonkovitým“. Výjimkou je *P. pratensis* (L.) Mill., u kterého je stonek ohnutý v průběhu celého vývoje květu (Jonsson a kol., 1991). Stonek roste i po odkvetení (Kratochvíl, 1988).



**Obr. 1:** Evropské druhy rodu *Pulsatilla* (A) *P. albana*, (B) *P. alpina*, (C) *P. armena*, (D) *P. aurea*, (E) *P. halleri*, (F) *P. montana*, (G) *P. patens*, (H) *P. pratensis*, (I) *P. regeliana*, (J) *P. rubra*, (K) *P. vernalis*, (L) *P. vulgaris*. Zdroj: (A–C, E–L) powo.science.kew.org, (D) botany.cz.



**Obr. 2:** Morfolofická variabilita u vybraných asijských druhů rodu *Pulsatilla* (A–F) kvetoucí rostliny, (G–L) květy, (A, G) *P. chinensis*, (B, H) *P. cernua*, (C, I) *P. patens*, (D, J) *P. campanella*, (E, K) *P. ambigua*, (F, L) *P. dahurica*, (M–P) plody, (Q) laterální řez květem, (R) kališní lístek, (S) tyčinky a pestík. Zdroj: Li a kol. (2019).

Květ je složený ze tří listenů a šesti okvětních lístků, které mohou i nemusí být rozlišeny na vnější a vnitřní kruh a tvoří zvonkovitý zákrov. Barva může být od bílé (*P. vernalis*) až po sytou modrofialovou (*P. vulgaris*), popřípadě může být i žlutá např. u *P. aurea* (Sommier a Levier) Juz. (Jonsson a kol., 1991). Tyčinek i pestíků je v květu mnoho, vnější tyčinky jsou většinou přeměněny v staminodiální nektaria. Rostliny mohou produkovat několik květů ročně (Wells a Barling, 1971; Wildeman a Steeves, 1982). Plodem jsou nažky s chlupatým přívěskem (Skalický, 1997).

### 2.3 Rozšíření a ekologie

Zástupci rodu *Pulsatilla* se vyskytují pouze na severní polokouli přes Eurasii až po Ameriku (Obr. 3). V Evropě roste dvanáct druhů konikleců (Akeroyd a Tutin, 1993), z nichž čtyři se vyskytují jenom v horských oblastech střední, jižní a jihozápadní Evropy (*P. alpina*, *P. halleri* (All.) Willd., *P. montana* (Hoppe) Rchb., *P. rubra* (Lam.) Delarbre), jeden čistě v severní Evropě v oblasti Ruska (*Pulsatilla regeliana* (Maxim.) Pavlov, čtyři druhy (*P. patens* (L.) Mill., *P. pratensis*, *P. vernalis*, *P. vulgaris* Mill.) obývají celou Evropu a zbylé tři *P. albana* (Steven) Bercht. a J.Presl, *P. armena* (Boiss.) Rupr. a *P. aurea* (Sommier a Levier) Juz. rostou v oblasti Turecka a oblasti Kavkazu (Raab–Straube a kol., 2022). Všechny druhy konikleců jsou světlomilné. Horské taxony rostou v suchých subalpínských křovinných společenstvech nebo alpínských trávnících se silikátovým podložím. Nížinné taxony pak preferují otevřená stanoviště borových lesů a suchých vřesovišť. Některé druhy mají velmi podobné areály rozšíření. Například ve Finsku se východní hranice *P. patens* shoduje se západní hranicí *P. vernalis* (Uotila, 1969) a dochází ke vzniku kříženců. Části jsou také kříženci *P. patens* × *P. pratensis* (Uotila 1980, 1996; Wójtowicz, 2004). Hybridní konikleců jsou plodní, produkují méně semen, ale mohou se dále introgresivně křížit s mateřskou populací (Uotila, 1980). Asie je na počet různých druhů konikleců mírně bohatší. Jen z Číny je známo jedenáct druhů, vyskytujících se převážně na severu země (Grey–Wilson, 2014). V Americe se vyskytují dva druhy (*P. nuttalliana* (DC.) Bercht. a J.Presl a *P. occidentalis* (S.Watson) Freyn), americkými autory raději řazené do rodu *Anemone* než *Pulsatilla* (Britton, 1892; Kriecsfalussy, 2015, 2016; Mosyakin, 2016).



**Obr. 3:** Rozšíření rodu *Pulsatilla*, zelená barva označuje státy se současným výskytem, červená barva pak státy, kde je rod považován za vymřelý, v bílých oblastech se nevyskytuje. Zdroj: POWO, 2024.

### 3. *Pulsatilla patens* (koniklec otevřený)

#### 3.1 Morfologický popis a taxonomické vymezení druhu

*Pulsatilla patens* (L.) Mill. (synonymum: *Anemone patens* L.) je vytrvalá bylina (Pilt a Kuk, 2002). Jedná se o hemikryptofyt s vertikálním oddenkem tmavohnědé barvy, který se větví v průběhu života (Kricsfalusy, 2016). To má za následek formování trsů u starších rostlin (Pilt a Kuk, 2002). Celá rostlina je pokrytá jemnými dlouhými bílými chlupy (Li a kol., 2020). Stonek má za doby květu 5–15 cm, později dál roste a v době plodu měří 15–45 cm (Skalický, 1997). Kvete v závislosti na nadmořské výšce od poloviny dubna do poloviny května (Szczecińska a kol., 2016). Květy jsou světle fialové, vzpřímené a nálevkovité (Obr. 4).



**Obr. 4:** *Pulsatilla patens* (L.) Mill. Zdroj: AOPK, 2024.

Okvětní lístky jsou podlouhlé, na vrcholu tupé i špičaté, zhruba třikrát delší než širší (délka: 25–36 mm, šířka: 7–17 mm). Plodem jsou 30–45 mm dlouhé nažky (Obr. 5) (Skalický, 1997). Semena se rozšiřují anemochoricky od konce června do začátku července. Disperzní vzdálenost je ale velmi malá. U druhu *P. vulgaris* byla stanovena zóna dopadu pro 90 % semen v rámci mateřské populace (Tackenberg, 2001) a málokdy přesáhne vzdálenost 20 cm od mateřské rostliny (Wells a Barling, 1971). Pouze 0,05 % se rozptýlí na vzdálenost větší než 100 m (Röder, Kiehl, 2005). Tackenberg (2001) dále uvádí, že semena konikleců

mají vysoký potenciál pro epizoochorii, díky níž mohou být rozšířena na delší vzdálenosti. Při optimálních podmínkách, jako je teplo a vlhko, dochází k rozptýlení a klíčení semen již v pozdním létě. Při nesplnění podmínek (chladno a/nebo sucho) zůstávají semena v přechodné semenné bance a klíčí až následující jaro (Pilt a Kukk, 2002; Kricsfalusy, 2016).



**Obr. 5:** Morfologie *P. patens*. Zdroj: plantillustration.org.

Listy v počtu 2–5 se vyvíjí až po odkvětu a tvoří přizemní růžici. Čepel listu je zhruba stejně dlouhá jako široká a je rozložená kolmo k dlouhému řapíku. Dlanitodílná až dlanitosečná čepel je trojčetná, popřípadě trojsečná s 15–30 úkrojky, které jsou průměrně 8 mm (4–12 mm) dlouhé. Spodní strana listu je chlupatá s dlouhými hustými přitisklými trichomy. Podobně jak je tomu i u ostatních druhů konikleců, tak i u *P. patens* může docházet k nepravému vegetativnímu množení rozpadem větších trsů na menší části (Rysina, 1981; Wildeman a Steeves, 1982; Kricsfalusy, 2016). Staré velké trsy začínají uprostřed odumírat, krajní části rostliny se od sebe vzdálí i na vzdálenost 20–30 cm a mohou přežít jako samostatné trsy (Kricsfalusy, 2016; AOPK, 2024).

Přestože barva květu, délka řapíku a počet zoubků na listové čepeli jsou jedním z hlavních morfologických znaků pro odlišení druhů v rodu *Pulsatilla*, ne vždy se podle nich



dají jednotlivé druhy jednoznačně odlišit. V evropské části Ruska na Urale roste *P. uralensis* (Zämelis) Tzvelev, který je morfologicky velice podobný *P. patens*, od kterého se liší jenom barvou květu, která je u *P. uralensis* od žluté po bílou s jemným nádechem fialové. Pomocí molekulárně–genetických metod však nebylo možné jednoznačně odlišit tyto dva taxony a prokázat tak existenci *P. uralensis* jakožto samostatného a odlišného druhu (Valuyskikh a kol., 2020). V případě *P. uralensis* se pravděpodobně jedná o taxon, který vznikl nedávnou hybridizací mezi *P. patens* a některým jiným asijským druhem a vzhledem ke krátkému časovému období nestihl naakumulovat dostatek unikátních genetických znaků (Valuyskikh a kol., 2020). V oblasti ruského Uralu se nachází hodně hybridních populací a dochází zde k častému překrývání areálů různých druhů konikleců. Stejná doba kvetení těchto dvou taxonů navíc podporuje jejich další křížení a introgresi genů *P. patens* do *P. uralensis*. Morfologická analýza také podporuje názor, že *P. uralensis* je polymorfní s vysokou variabilitou morfologických znaků (Valuyskikh, 2020).

V případě konikleců se můžeme setkat s odlišnými přístupy k taxonomickému hodnocení. Zatímco evropští botanici druh řadí do rodu *Pulsatilla*, američtí botanici preferují rod *Anemone*. Tenhle rozkol je nejlépe patrný právě u druhu *P. patens*. Druh poprvé popsal Carl Linné jako *Anemone patens* (1753) podle exempláře z Ruska u města Tobolsk. Miller druh následně přeřadil do rodu *Pulsatilla* jako *P. patens* (L.) Mill. (1768). Následně byl ten stejný druh sbírán v různých zemích Evropy, odkud byl popsán pod řadou jiných jmen: *A. longipetala* Schleich. ex Steud., *A. wolfgangiana* Besser, *A. intermedia* G. Don, *P. angustifolia* Turcz. a *P. latifolia* Ruprecht, *P. patens* var. *wolfgangiana* (Besser) Trautv. A C.A. Mey, *P. teklae* Zämelis, *P. patens* subsp. *asiatica* Krylov a Serg., *P. kiovensis* Wissjul. a další (Kricsfalusy, 2015). Všechny tyto jména jsou ale synonymy pro *P. patens*. Zämelis druh *P. patens* rozdělil na základě morfologie do pěti poddruhů: *P. patens* subsp. *teklae* (Zämelis) Zämelis, *P. patens* subsp. *latifolia* (Rupr.) Zämelis, *P. patens* subsp. *uralensis* Zämelis, *P. patens* subsp. *flavescens* (Zucc.) Zämelis a *P. patens* subsp. *multifida* (G. Pritz.) Zämelis. Někteří autoři dále navrhovali jednotlivé variety a poddruhy vyčlenit jako samostatné druhy. Například Yuzepchuk rozlišil tři druhy: *P. patens* s.s., *P. multifida* (G. Pritz.) Juz. a *P. flavescens* (Zucc.) Juz. Podobný názor zastávali Aichelle a Schwegler. Zimmermann a Miehlisch–Vogel naopak rozdělili *P. multifida* a *P. flavescens* každý do dvou samostatných druhů a vzniklo členění na pět druhů s definovaným geografickým areálem: *P. patens* s.s. rozšířen ve východní Evropě; *P. flavescens* rozšířen na Sibiři; *P. angustifolia* přítomný ve východní Sibiři; *P. multifida* ve východní a jižní Sibiři; a *P. muttalliana* (DC) Bercht. et Presl. rostoucí v Severní Americe (Kricsfalusy, 2015). V Americe druh nejprve

popsal Pursh jako *Clematis hirsutissima* Pursh a Nuttall ji následně přeřadil do rodu *Anemone* jako *A. ludoviciana* Nuttall. Ve stejné době De Candolle popsal druh jako *A. nuttalliana* DC. Následně Nuttall na základě priority druh přejmenoval na *A. nuttallii* (DC.) Nuttall. Poté si botanici všimli podobnosti druhu s evropským druhem a překlasifikovali americké koniklece na *A. patens* var. *nuttalliana* (DC.), A. Gray a poté *A. patens* var. *hirsutissima* (Britton) Hitch. Mezitím Britton přehodnotil *C. hirsutissima* na *P. hirsutissima* (Pursh) Britton a MacMillan na *A. hirsutissima* (Pursh) MacMillan. Hultén překlasifikoval druh jako *A. patens* ssp. *multifida* (Pritz.) Hultén. Následně Gleason a Cronquist jej změnili na *A. patens* var. *multifida* Pritz. S tímto jménem se u amerických botaniků setkáváme dodnes. Hlavním rozdílem mezi evropským a americkým nahlížením na tuto skupinu zůstává odlišný pohled na taxonomickou hodnotu rodu. Zatímco v Evropě převládá vyčleňování samostatného rodu *Pulsatilla*, které je mimo jiné podpořeno také recentními molekulárně genetickými studiemi (např. Sramkó a kol., 2019), v Americe koniklece jsou i nadále řazeny do rodu *Anemone* (Kricsfalussy, 2015).

### 3.2 Rozšíření a ekologie

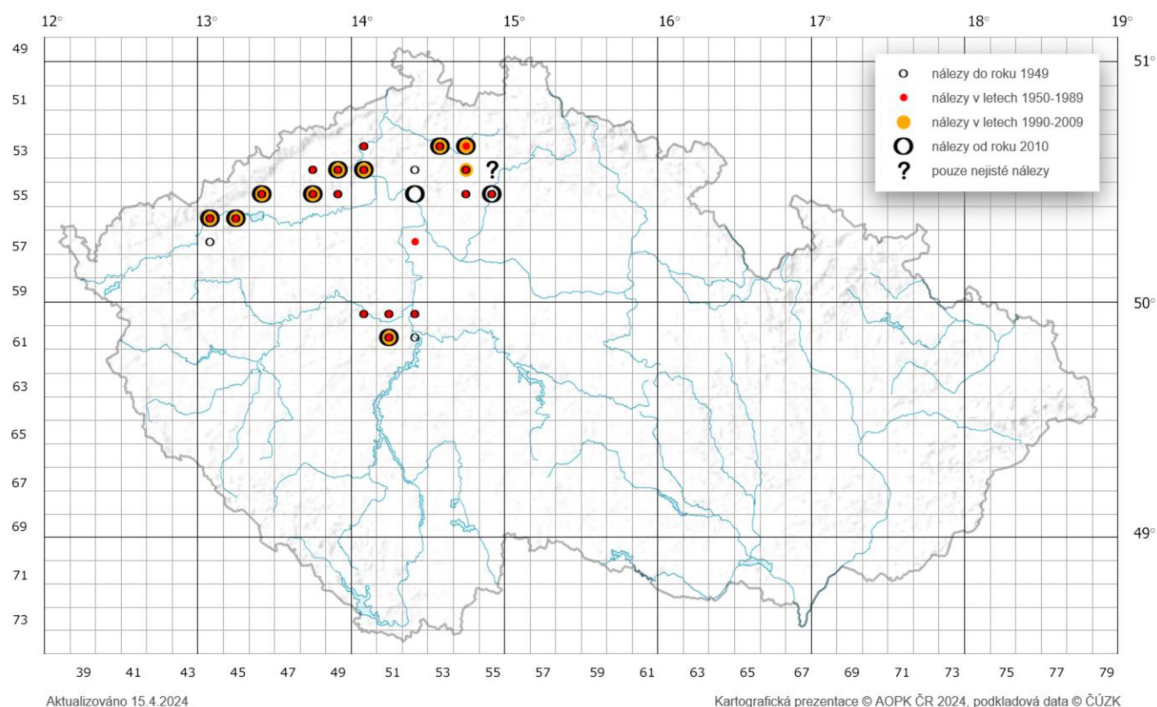
Koniklec otevřený má cirkumpolární rozšíření a je typickým euroasijským kontinentálním druhem (Obr. 6). V Evropě roste především v její střední a severovýchodní části. Severní hranice rozšíření tohoto druhu leží na 66° severní zeměpisné šířky v Rusku (Jalas a Suominen, 1989). Západní hranice prochází Německem (Tutin a Akeroyd, 1993). Jižní hranici dosahuje druh na Slovensku, Maďarsku a Rumunsku (AOPK, 2024). V Asii zasahuje přes Sibiř a Mongolsko do severní Číny, kde je východní hranice rozšíření koniklece otevřeného (Wang a kol., 2001).

Koniklec otevřený je poměrně tolerantní k obsahu živin v půdě, ale má užší amplitudu na vlhkostní poměry půdy. Preferuje místa s ne příliš silnou přizemní vrstvou vegetace. Eventuálně může růst v oblastech pokácených stromů, v blízkosti silnic nebo na okrajích šterkoven nebo v místech, kde jsou řidší borové lesy. Ve Finsku je koniklec otevřený řazen mezi apofyta, přestože některé lidské aktivity, jako je nadměrný sešlap, vyrývání do zahrádek nebo rozšiřování měst, jim nevyhovují (Uotila, 1969).



**Obr. 6:** Rozšíření *Pulsatilla patens* v Eurasii. Zdroj POWO, 2024.

V České republice se druh vyskytuje vzácně, a to pouze na severozápadě a poblíž Prahy (Obr. 7). Je známých přibližně 20 lokalit, nejpočetnější jsou v oblasti Doupovských hor, dále pak v Českém středohoří, méně početnější jsou v Podkrušnohoří, na Českolipsku a ve Středním Povltaví. Konkrétně území Humnického vrchu u Kotviny je nejbohatší lokalitou koniklece otevřeného v České republice. Součástí Doupovských hor je také Hradiště, což je jediná česká lokalita koniklece otevřeného v sopečném pohoří. Holý vrch u Hlinné je také lokalitou velmi hojnou na *P. patens*. Roste zde na travnatých porostech a skalních sutích. Jestřebsko – Dokesko je evropsky významná lokalita s (pro Českou republiku) ojedinělým krajinným reliéfem, jako jsou kaňony, soutěsky, neovulkanické vrchy, kvádrové pískovce spolu s plochými pánvemi rašelinišť a rybníků. Nejběžnějším půdním typem jsou zde podzoly a kambizem na svazích pískovců. Klima je zde mírné a teplé. Bezručovo údolí je pak jedinou českou lokalitou, na které roste koniklec otevřený na rulovém kyselém podloží. Obecně koniklec otevřený roste v České republice na kyselých půdách, historicky jsou známé i lokality na vápenatých půdách, z těch ovšem postupně mizí. Nejčastěji roste na severních, severozápadních a západních svazích, vzácně i na jižních (AOPK, 2024).

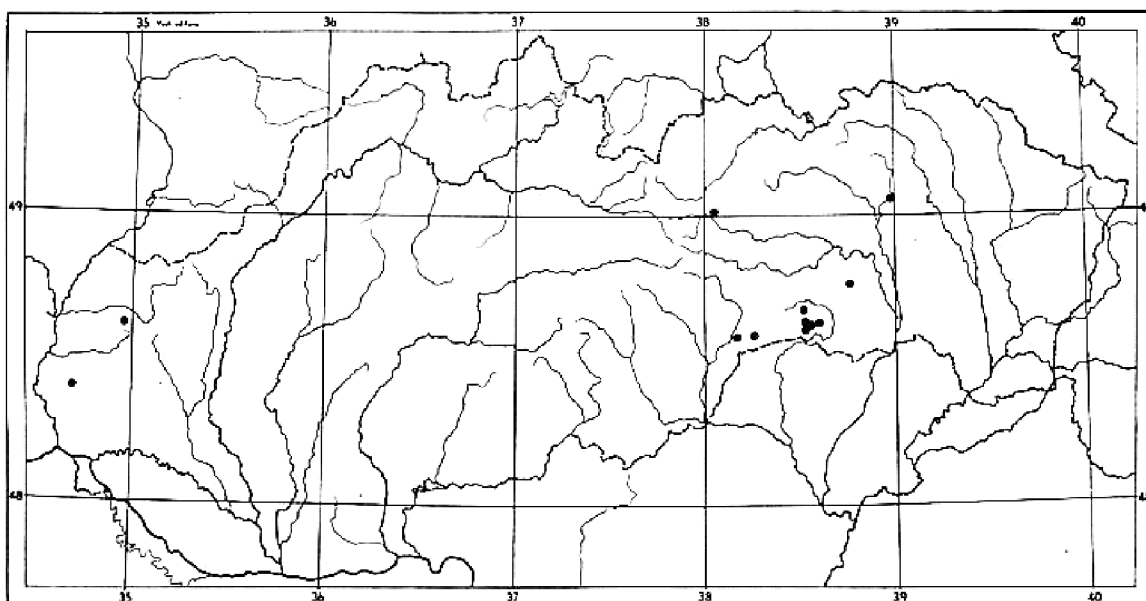


**Obr. 7:** Rozšíření *Pulsatilla patens* v České republice. Zdroj: Portál informačního systému ochrany přírody – ISOP, 2024.

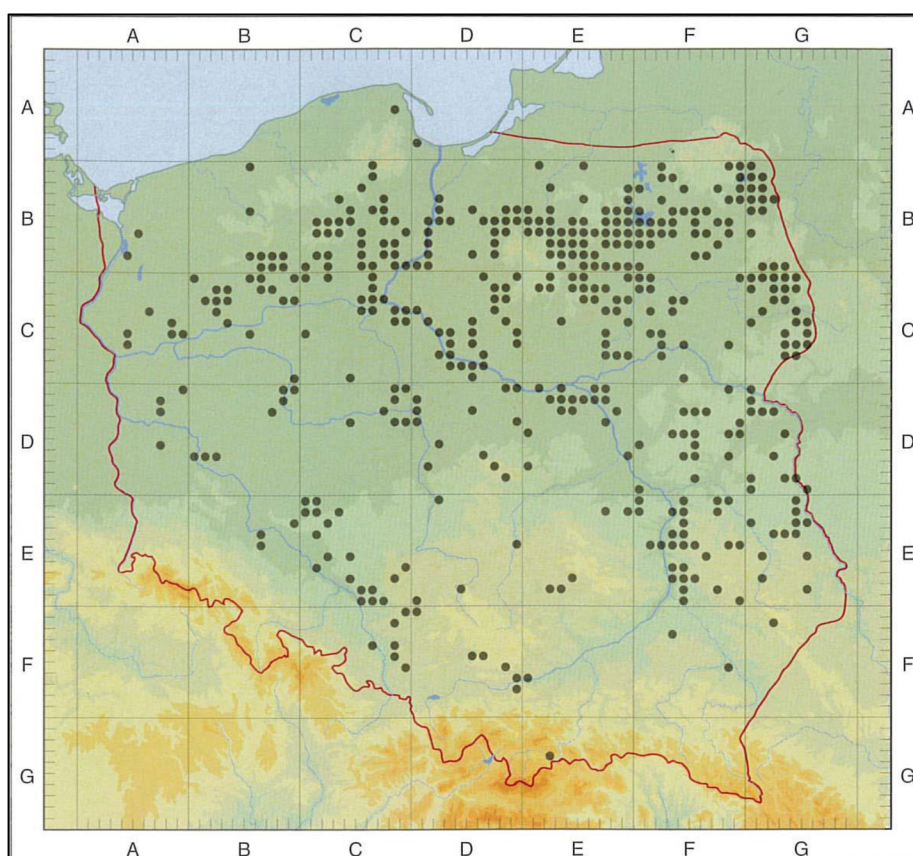
Na Slovensku roste koniklec otevřený nejhojněji ve Slovenském krasu (v oblasti Čierna Moldava, Fabiánka a Horný vrch), méně početná populace se nachází na východě Slovenska v PR Fintické svahy nedaleko Prešova a pak v PR Primovské skaly na Spiši. Roste zde typově převážně v subpanonských travních porostech, na vápencovém podkladu a na nížinných a podhorských sečených loukách (Obr. 8; Futák a Bertová, 1982; Wójtowicz, 2000).

V Německu se v současnosti koniklec otevřený vyskytuje jenom v přírodní rezervaci Garchinger Heide nedaleko Mnichova, vlastněné Bavorskou botanickou společností. Jedná se o jedinou současnou populaci na území Německa. Roste zde ve vápnatých trávnících na pararendzinových půdách mnichovské štěrkové pláně. V ostatních částech Německa je druh vyhynulý, přestože dříve se běžně vyskytoval v severní části. V Německu dosahuje svou západní hranici rozšíření v Evropě (Pfadenhauer, 2001).

V severovýchodní části Polska se nachází početně nejbohatší evropské lokality, čítající desítky až stovky jedinců (Obr. 9). V centrální a jihovýchodní části Polska je pár menších lokalit. Koniklec otevřený zde roste v boreálních lesích typu *Vaccinio–Piceetea* (Matuszkiewicz, 2001), popřípadě v xerothermních a psamnofilních travinných porostech (Ciosek, 1999).



**Obr. 8:** Rozšíření *Pulsatilla patens* na Slovensku. Výskyt na západním Slovensku nebyl recentně potvrzen a jedná se o historický, ne recentní, výskyt. Zdroj: Futák a Bertová, 1982.



**Obr. 9:** Rozšíření *Pulsatilla patens* v Polsku. Zdroj: Zajac a Zajac, 2001.

V severovýchodní Evropě, tedy Fennoskandínávii, koniklec otevřený obsazuje suché boreální porosty vřesů, zejména v oblasti esker – hřbety štěrku a písku vzniklé činností

ledovce při kontinentálním zalednění Pleistocenu (Uotila 1996; Pilt a Kukk 2002). Do Finska druh pravděpodobně migroval z východu během pozdní doby ledové (Jalas, 1950). Roste zde pouze na jihu v oblasti Häme na dobře osvětlených, suchých, jižně nebo západně orientovaných svazích, popřípadě na rovinatém terénu (Uotila, 1969). Mikroklima na slunných svazích se liší od rovinatého terénu – klima je teplotně více kontinentální (Jalas 1950, 1961) a jsou zde dobře rozlišené sezónní aspekty. Pro tyto aspekty je typické vysoké množství světla v jarním období, kdy stromy ani byliny nestíní koniklece. Tím je zde brzo na jaře nízká druhová konkurence. Na druhou stranu jižní svahy boreálních lesů skýtají poměrně drsné podmínky pro život. Sněhová pokrývka taje brzy na jaře a dochází zde k velkým výkyvům teplot: vysoké denní teploty střídají noční mrazy (Jalas 1950). Rostliny se tedy musí dokázat účinně chránit před teplem, mrazem i suchem, což je extrémně náročné zejména pro mladé semenáčky (Kalliovirta, Rytteri, Heikkinen, 2006). Území Finska se v poslední době velmi mění vlivem ukončení lesní pastvy dobytka, hnojením hospodářských lesů a účinnými protipožárními opatřeními (Uotila, 1969). Tím došlo k uzavření mezer holé půdy v podrostu a omezení dostupnosti světla (Esseen a kol., 1992). Finské lokality se natolik liší od běžné lesní vegetace, že pro eskery bylo vytvořeno samostatné členění. Převážně se jedná o lokality se silným zastoupením *Vaccinium vitis-idaea* na půdách s různým množstvím vlhkosti a živin.

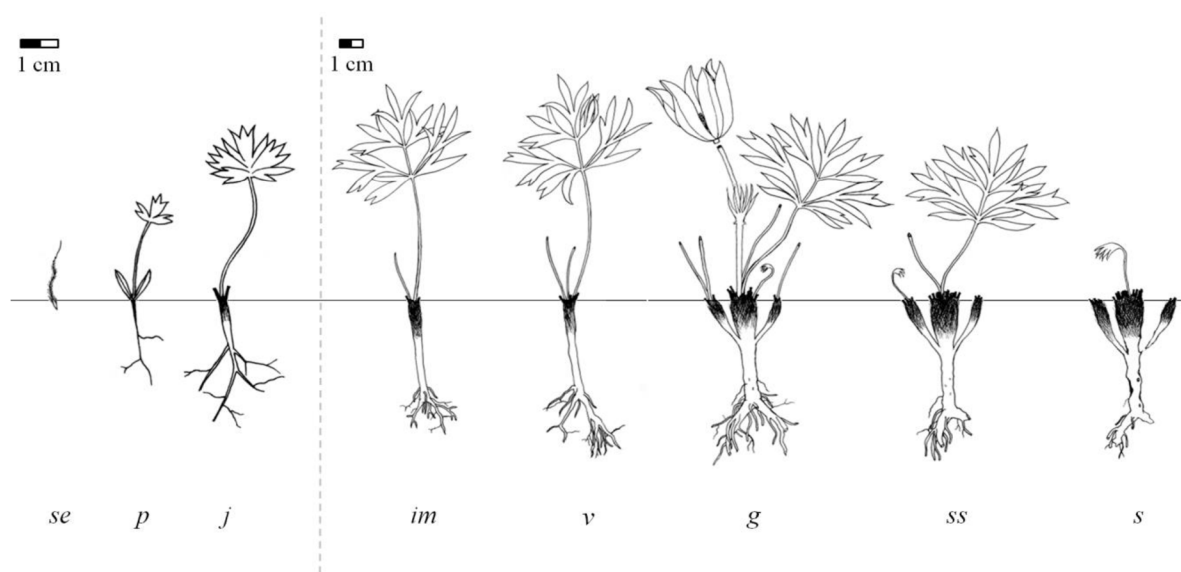
V Estonsku *P. patens* roste pouze v kontinentální části ve dvou oblastech, na jihu a jihovýchodě, a pak na severu až severozápadě (Pilt a Kukk, 2002). Roste zde převážně v boreálních vřesových lesích typu *Cladina* či *Calluna* s převahou *Pinus silvestris*. Dále se může vyskytovat v suchých boreálních lesích typu *Vaccinium vitis-idaea*, popřípadě ve vlhčích stanovištích typu *Vaccinium myrtillus*. Pro Estonsko jsou typické lesy na plytkých vápenitých půdách, tzv. alvary. Zde *P. patens* obsazuje řídké lesy typu *Arctostaphylos*–alvar a *Calamagrostis*–alvar. Roste zde na otevřených nebo polootevřených lokalitách, tedy na okrajích lesů, mýtinách a jižních svazích s řídkým bylinným patrem. Vyskytuje se také na antropogenních stanovištích, jako jsou sečené či vypalované okraje silnic a železnic (Pilt a Kukk, 2002). V Rusku koniklec otevřený roste ve stepních a lesostepních společenstvech (Rysina, 1981; Juškiewicz–Swaczyna, 2010), přičemž v Rusku dosahuje druh své severní hranice výskytu.

Je zajímavé že v Evropské literatuře se nikde neuvádí *P. patens* také ze Severní Ameriky, zatímco americkými botaniky je *P. patens* konzistentně uváděn z oblasti středozápadu USA, středu a severozápadu Kanady a z východní Aljašky (Wildeman a Steeves, 1982; Fries, 1988; Kricsfalusy, 2016). Roste zde na spásaných, popřípadě

pravidelně vypalovaných prériích (Menges a Dolan, 1998; Kricsfalusy, 2016). Přítomnost koniklece otevřeného v severní Americe zůstává zatím sporná a nevyřešena. Avšak, v recentní molekulární práci věnované právě fylogenezi rodu *Pulsatilla* se taxon *P. patens* subsp. *nuttalliana* (DC.) Grey–Wilson z Kanady klastroval spolu s *P. patens* subsp. *patens* pocházející z Rumunska (Sramkó a kol., 2019). Lze tedy předpokládat, že taxon přítomný v Severní Americe označovaný severoamerickými botaniky častěji jako *Anemone patens* je blízce příbuzný s evropským taxonem *P. patens*. Vyžaduje si to však samostatnou populačně genetickou studii s výrazně lepším samplingem.

### 3.3 Ontogenetický vývoj a biologie

Ontogenetický vývoj u *P. patens* je velmi zdlouhavý. Než rostlina dospěje do reprodukčního stavu, může uběhnout mnoho let. Podle studie od Kricsfalusy (2016) má *P. patens* 8 životních stádií: semínko, semenáček, juvenilní, nedospělý, vegetativní, generativní, subsenilní a senilní (Obr. 10).



**Obr. 10:** Životní stádia *P. patens* dle Kricsfalusy (2016), se – semínko, p – semenáček, j – juvenilní jedinec, im – nedospělý jedinec, v – jedinec ve vegetativní fázi, g – generativně se množící jedinec, ss – subsenilní, s – senilní jedinec.

Semena vznikají ve shluklých nažkách, kdy každá nažka je zhruba 3 mm dlouhá se zahnutým pilovitým chocholem. Semena mají tvar kopí a jsou pokryta chloupky, které směřují dozadu. Semena klíčí epigeálně dvěma dělohami (Obr. 10 se–p). Semenáčky mají tenký primární kořen a pár postranních kořinek (Obr. 10 p). Kořenový systém semenáčků se

začíná lépe rozrůstat až rozšiřováním děložních lístků a objevením se prvních pravých listů. Ty jsou zprvu trojklanné, později se zubatými laloky a uspořádané do růžic. Fáze semenáčků trvá přibližně dva až tři měsíce. S vývojem prvního pravého listu přechází sazenice do juvenilního stádia (Obr. 10 j), které trvá jeden rok, v případě nepříznivých podmínek to může být i déle. V této době se vytváří spící pupeny a jednoleté výhony. Nedospělé rostliny (Obr. 10 im) mají jeden až dva listy a dobře vyvinutý kořenový systém. Hlavní výhon roste monopodiálně, s nástupem pohlavního rozmnožování se začne sympodiálně větvit. Vegetativní rostliny mají až pět listů, jejichž čepel může mít velmi variabilní segmentaci (Obr. 10 v). Tato fáze může trvat i tři roky, během nichž může rostlina odumřít, aniž by kdy kvetla. Spící pupeny mohou začít produkovat postranní výhony, oddenek je silně rozvětven a dřevnatí. U rostlin v generativní fázi (Obr. 10 g) jsou poprvé přítomny reprodukční orgány, tedy květy, které rostou jednotlivě a po opylení se jejich stonek rychle prodlužuje až do výšky 30 cm. V prvním roce má koniklec pouze jeden květ, později v životním cyklu až tři na jednom výhonku s celkovým počtem až osmnácti květů na jednu rostlinu. Kricsfalusy (2016) stanovuje dobu kvetení zhruba na sedmý rok života a na základě vlastních pozorování tvrdí, že zdatnější jedinci mohou v optimálních podmínkách kvést již ve čtvrtém roce. Ke konci reprodukčního věku – subsenilní stadium (Obr. 10 ss) se počet květů opět snižuje. Z dříve spících pupenů nyní vyrostou kolem deseti postranních výhonů. Centrální část oddenku postupně začíná degenerovat a rostlina se rozpadá na více jedinců. Rostliny v subsenilním stadiu mohou ještě příležitostně kvést, ale již neprodukují semena. Senilní rostliny již nekvětou vůbec, jejich kořenový systém se rozpadá a rostliny odumírají (Obr. 10 s; Kricsfalusy, 2016).

Kromě jedinců, kteří prochází životním cyklem standardně, jsou v populacích i tací, kteří se vyvíjí netypickým způsobem. Někteří mají pomalejší vývoj spojený s dlouhým juvenilním obdobím, jiní mají vegetativní období zrychlené a květu dříve. Po odkvětu občas rostliny přecházejí zpět do vegetativní fáze, nebo do dormantního stavu, kde vyčkávají na opětovný příchod příznivějších podmínek. Senilní jedinci se rozpadem kořenového systému mohou vegetativně rozdělit a původní rostlina se tím změní na klonální kolonii. Vytváří se ramety, jejichž vzdálenost od původní kolonie se každý rok zvětšuje a může docházet ke vzniku samostatných jedinců z původního jednoho trsu. Dceřiní jedinci podléhají neúplnému zmlazení, čímž může shluk přežít déle. Zmlazení jedinci ovšem po pár letech znovu přejdou do subsenilní fáze, proto jejich přínos pro udržení populace není příliš velký, dochází pouze k opoždění stárnutí rostliny (Kricsfalusy, 2016). U trsu je možné rozlišit tři klíčové fáze vývoje: juvenilní, generativní a senescenční. Juvenilní trsy tvoří dva



až pět vegetativních výhonků, generativní šest až deset a senescenční deset až sedmnáct subsenilních výhonků. K hlavnímu větvení trsu dochází složitými procesy v průběhu července (Kricsfalusy, 2016).

Jednotlivá vývojová stádia *P. patens* se vyznačují mírně odlišnými nároky na optimální podmínky prostředí. Na semínka mají hlavní vliv především povětrnostní podmínky, které určí, na jaké vzdálenosti bude semínko přeneseno (Dzwonko a Gawron'ski, 2002; Kalliovirta, Rytteri, Heikkinen, 2006). Pro vyklíčení je potřeba vlhké chladnější prostředí, při suchu a horku může být doba klíčení odložena na následující sezónu, kdy budou podmínky příznivější (Kricsfalusy, 2016). Dalším předpokladem pro úspěšné vyklíčení je vhodné stanoviště, ideálně mírně narušované s nepříliš zapojenou vegetací. Kompaktní mechový pokryv, nebo silná vrstva zaschlé vegetace zabraňuje vyklíčení a úplná absence mechu také není vhodná. Hrají totiž zásadní vliv při udržení dostatečné vlhkosti na osvětlených stanovištích a zmírnění výkyvů teplot. Důležité je také množství rostlinného opadu, které při vyšším zastoupení inhibuje klíčení. Juvenilní jedinci rostou především na místech s nižším množstvím rostlinného opadu, který jim zajistí optimální světelné podmínky (Grubb 1977; Kalliovirta, Rytteri, Heikkinen, 2006; Kricsfalusy, 2016). Dospělí jedinci preferují podobná stanoviště jako juvenilní, tedy světlá místa se středním množstvím mechu nebo zaschlou vegetací. Jsou ale schopní v porovnání s juvenilními jedinci lépe přežít i v místech s mírně zvýšeným množstvím nahromaděného rostlinného opadu a mečů. Na druhé straně to ale snižuje šance na úspěšné kvetení (Uotila, 1969, Kricsfalusy, 2016). Pro kvetoucí jedince poskytují stanoviště s otevřenou nebo jen mírně zapojenou vegetací ideální prostředí, protože hustý podrost zpomaluje prohřívání půdy a tím inhibuje vývoj pupat (Stoutjesdijk a Barkman 1992). Velice významnou a důležitou proměnnou na stanovištích je tedy pravidelná disturbance střední intenzity (např. pravidelná pastva nebo požáry), která rozrušuje zapojenou vegetaci a přispívá k udržování obnažené půdy kde úspěšně klíčí semenáčky (Kricsfalusy, 2016).

### **3.4 Genetická diverzita**

Na fitness jedince má velký vliv genetická variabilita (Reed a Frankham, 2003). Čím je vyšší, tím pružněji může jedinec reagovat na vnější podněty prostředí. Pro *P. patens* je typická nízká míra genetické diverzity, tedy i nízká fitness (Szczećińska a kol., 2016). Tato skutečnost koreluje s reálným stavem jeho evropských populací, které za posledních 50 let rychle ubývají (Uotila 1996; Rybka, Rybková, Pohlová, 2005; Kalliovirta, Rytteri,

Heikkinen, 2006; Röder a Kiehl, 2006; Szczecińska a kol., 2016). Snižováním počtu jedinců se malé populace dostávají do extinkčního víru, zvyšuje se inbrední deprese a rychle klesá heterozygotnost v populaci. To má vliv na další snižování již nízké genetické diverzity (Szczecińska a kol., 2016).

Genetické diverzitě koniklece otevřeného se věnuje pouze pár vědeckých studií z dílny polských botaniků. Szczecińska a kol. (2015) analyzovali míru genetické diverzity populací z Polska, Běloruska, Slovenska, Maďarska, Rumunska, Ukrajiny a Ruska za pomoci šesti mikrosatelitových lokusů. Ve zkoumaných populacích zjistili velice nízkou míru genetické diverzity. Celková pozorovaná heterozygotnost byla jen  $H_o = 0,054$ , zatímco inbreedingový koeficient byl značně vysoký  $F_{IS} = 0,917$ . Analýza rozložení pozorované genetické diverzity odhalila přítomnost tří genetických klastrů, přičemž dva byly charakteristické pro „Baltické populace“ a jeden tzv. jižní klastř byl charakteristický pro populace ze Slovenska, Maďarska, Rumunska, Ukrajiny a Ruska. Tyto populace měly celkově vyšší míru pozorované heterozygotnosti a nižší míru inbreedingu (Szczecińska a kol., 2016). Baltské populace v rámci dvou identifikovaných klastrů se od sebe signifikantně nelišily. Rozdíly mezi populacemi patřícími do „jižního“ a „baltského“ klastru pravděpodobně odrážejí historické procesy toku genů mezi populacemi, kdy tyto dvě oblasti jsou odděleny geografickou bariérou (Karpaty), která tok genů znemožňuje. Dalším důvodem mohou být i opylovači, kteří většinou při opylování neuleťují vzdálenosti větší než 20 km. Všeobecně většina Evropy trpí úbytkem opylovačů, především včel (Kearns, Inouye, Waser, 1998). U baltských populací může vlivem nedostatku hmyzu častěji docházet k samoopylení, čímž se snižuje genetická diverzita (Szczecińska a kol., 2016), zatímco jižní populace na tom mohou být lépe. Tento vliv lze zvážit, ale pro potvrzení budou potřeba další studie. U příbuzné *P. vulgaris* provedli Hensen, Oberprieler a Wesche (2005) náhodnou amplifikaci polymorfní DNA (RAPD) a odhalili, že v rámci populace je velká genetická variabilita, zatímco populace se mezi sebou příliš neliší. Variabilita byla menší u malých populací, pravděpodobně vlivem genetického driftu, obdobně jako u *P. patens*.

Pro koniklec otevřený jsou dostupné celogenomové sekvence chloroplastové a mitochondriální DNA. Délka chloroplastového genomu (cpDNA, plastom) u *P. patens* se pohybuje od 161,836 kb do 161,930 kb, což odpovídá i jiným druhům rodu *Pulsatilla* (Szczecińska a Sawicki, 2015). Plastom kóduje 113 genů, z toho 17 genů obsahuje introny a jedna kopie genu *ycf1* je pseudogenizována. V celé cpDNA bylo identifikováno jenom 49 substitucí a 18 indelů specifických pro *P. patens*, a které lze využít k molekulární identifikaci tohoto druhu (Szczecińska a Sawicki, 2015). Mitochondriální DNA (mtDNA,

mitochondrion) je oproti chloroplastové DNA delší, a činí 986,613 bp (Szandar a kol., 2022). K její velikosti přispívají zejména dlouhé repetitivní nekódující úseky spolu s množstvím oblastí odvozených z plastidových a jaderných sekvencí. Celý mitochondrion tvoří tři lineární chromozomy, z toho chMt1 obsahuje nejvíce mutací a chMt3 je nejvariabilnější v počtu mutací na počet bází. Nejvíce mutací bylo detekováno v intronu genu *nad2* v chMt3. Celkově byl však počet mutací v přepočtu na páry bází u mitochondriálního genomu menší oproti chloroplastovému (Szandar a kol., 2022). Pro *P. patens* jsou dostupné taky informace o klastru rDNA genů části, kterých se často využívají jako hlavní markery ve fylogenetických a fylogeografických analýzách. Délka jádrového úseku 18SrDNA–ITS1–5,8srDNA–ITS2–26SrDNA je 5795 bp. Nejvíce variabilní části tohoto bloku jsou úseky ITS1 (délka 200 bp) a ITS2 (délka 211 bp), přičemž úsek ITS1 je o něco méně variabilní než úsek ITS2. Pro molekulární identifikaci blízké příbuzných druhů konikleců (jako např. *P. pratensis*, *P. veranlis* a *P. patens*) se hodí více úsek ITS2 (Szczecińska a kol., 2015).

### 3.5 Ohrožení a ochrana

I když na počátku 20. století mělo mnoho rostlin stále souvislý areál rozšíření, vlivem klimatických změn a rychlých úbytků biotopů se ze spousty rostlin stávají ohrožené druhy. To se týká i *P. patens*. V Evropě se početnost koniklece otevřeného za posledních 50 let dramaticky snížila (Szczecińska, 2016). Velkou roli v tomto úbytku hraje fragmentace stanovišť spojená s izolací vhodných biotopů (Röder a Kiehl, 2006). Druh je řazen mezi ohrožené druhy a je chráněn přílohou I Bernské úmluvy (Úmluva o ochraně evropských planě rostoucích rostlin, volně žijících živočichů a přírodních stanovišť; Council of Europe, 1979; Directive, 1992). Druh je uveden v evropské soustavě Natura 2000 v příloze II směrnice 92/43/EHS a příloze IV směrnice Evropské unie o stanovištích (Directive, 1992). V mnoha zemích svého výskytu byl zařazen do národních červených knih nebo seznamů. Jeho statut napříč se mezi jednotlivými krajinami liší např., v Německu, Polsku a Finsku je ohrožený, ve Švédsku a na Slovensku zranitelný (Eliáš a kol., 2015), v Estonsku péči vyžadující, v Rusku v Leningradské oblasti jeho počet klesá a je uveden jako ohrožený. V Litvě byly jeho populace relativně obnoveny a pro Lotyšsko je nedostatek údajů, přestože Lilleleht (1998) druh zařadil jako péči vyžadující, nyní je v obou zemích v kategorii zranitelný. V České republice patří *P. patens* mezi kriticky ohrožené druhy, stejně tak v Maďarsku a v Rumunsku je vzácný.

V České republice patří koniklec otevřený mezi kriticky ohrožené druhy dle ustanovení § 48 zákona ČNR č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny (příloha č. II vyhl. MŽP č. 395/1992 Sb.). V Červeném seznamu cévnatých rostlin ČR (Grulich, 2017) je uveden v kategorii kriticky ohrožený (C1t), nejedná se však o legislativní dokument. Na *P. patens* v České republice působí řada nepříznivých faktorů. Jedním z nich je změna v obhospodařování krajiny, ať už jde o změnu pastvy, kdy došlo k ústupu pastvy menších hospodářských zvířat, která měla velmi pozitivní vliv na populace konikleců, nebo o pasení skotu, které je naopak nevhodné kvůli dlouhé době pastvy na jednom místě. Dochází také k eutrofizaci pastvin hnojením, kosení lokalit v (pro koniklece) nevhodnou dobu nebo ponechání pozemků ladem, kdy se na místech rychle objevují křoviny a stařina, které koniklec zastíní. Druhým faktorem, negativně vplývajícím na populace konikleců je zalesňování ploch nevhodnými dřevinami (např. modřiny mají velké množství špatně se rozkládajícího opadu, který může koniklece zadusit. V neposlední řadě je potřeba zmínit také změnu klimatu, kvůli níž dochází ke zmírnění zim, snížení vrstvy sněhové pokrývky, snížení množství srážek, a naopak zvýšení teploty v době vegetace.

Proto pro koniklec otevřený vznikl v ČR roku 2020 záchranný program, jehož cílem je zastavit snižování počtu konikleců v malých lokalitách a současně podpořit všechny současné lokality a zlepšit jejich stav. Toho je docilováno odstraňováním náletových dřevin, kosením travních porostů a následným odstraněním posečené biomasy, narušováním travních drnů a zašlapáváním semen koniklece do obnažené půdy. V neposlední řadě dochází také k oplocování lokalit, popřípadě jednotlivých trsů pletivem (Obr. 11), což brání okusu herbivory (AOPK, 2024).

Na Slovensku je *P. patens* chráněným druhem (vyhláška č. 24/2003 Z. z. MŽP SR v zákoně 543/2002 Z. z., o ochraně přírody a krajiny). V Červeném seznamu je od roku 2015 zařazen v kategorii zranitelné druhy (Eliáš a kol., 2015). V Německu je uveden v Zákoně o ochraně volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin a v soupisu chráněných druhů řazen v kategorii přísně chráněný druh. Také je na německém Červeném seznamu jako kriticky ohrožený. Vzhledem k nevhodnému obhospodařování vymizel ze severního Německa a nyní se vyskytuje pouze v okolí Mnichova (Röder a Kiehl, 2005). V Polsku je zákonem chráněný od roku 1958 (Juśkiewicz–Swaczyna, 2010; 2012), v Červeném seznamu byl původně zařazen jako druh s nízkým rizikem ohrožení (Kazmierczakowa, Zarzycki, Mirek, 2001), nedlouho na to byl ale přesunut do skupiny kriticky ohrožených druhů (Zarzycki a Szelağ, 2006). V roce 2007 byl zaveden plán na jeho ochranu (Zych, 2007). Paradoxně, od té doby početnost populací a lokalit klesla o 60 % především vlivem rychlého

zarůstání lokalit (Juškiewicz–Swaczyna, 2010). V rámci managementu těchto lokalit bylo plánováno odstranění části lesních porostů, k takovému ošetření ale nikdy nedošlo (Sokołowski, 1991), především kvůli zachování ptačích hnízdišť v ochranných pásech (Juškiewicz–Swaczyna, 2010). V polské Červené knize rostlin je od roku 2014 zařazen v kategorii ohrožené druhy (Zarzycki a kol., 2014). V Estonsku a Finsku je situace podobná. V Estonsku je druh chráněn jako vyžadující péči a je uveden v červené knize (Lilleleht, 1998). Ve Finsku je druh ohrožený (Uotila 1969, 1996). Důvodem jeho ohrožení v obou zemích je především nedostatek přirozených disturbancí na lokalitách, ničení květů, okus zvířaty a snížení produkce semen vlivem úbytku hmyzu, tedy opylovačů (Zych, 2007). Mezi další faktory patří intenzivní těžba dřeva až holoseč, fragmentace stanovišť, eutrofizace a zrušení lesní pastvy (Uotila, 1996; Pilt a Kukku, 2002). Koniklec otevřený je navíc slabým konkurentem, a proto při absenci přirozených disturbancí je často přerůstán trávami. Do budoucna byl v těchto krajinách navrhnout management otevírání uzavřené vegetace vypalováním, ručním výřezem stromů a rozrušováním přízemní vrstvy, což by simulovalo efekt přirozených lesních požárů (Kalliovirta, Rytteri, Heikkinen, 2006).



**Obr. 11:** *P. patens* pod pletivem v rámci managementové ochrany před okusem herbivory. Autor fotografie Ing. Josef Plaček (7.4.2024, PR Holý vrch u Hlinné).

Vzhledem ke dlouhému životnímu cyklu koniklece otevřeného je jeho schopnost reagovat na měnící se podmínky značně omezená. Kvěst může až po deseti letech vývoje, zdatnější jedinci již po třech až čtyřech letech většinou však ne dříve než po šesti letech

(Krisfalussy, 2016). Většina semen navíc dopadá v rámci mateřské populace (Tackenberg, 2001). Dá se tedy říci, že *P. patens* má životní strategii zaměřenou spíše na přežití jednotlivce než na dálkové rozšíření. Jedná se tedy jasně o slabého konkurenta (Krisfalussy a Ponomarenko, 2013). Přesto si druh vyvinul řadu adaptací pro disturbance, ve kterých se od doby svého vzniku vyskytoval. Jednou z takových disturbancí jsou lesní požáry. V suchých boreálních lesích, kde druh roste, jsou požáry velmi časté. Dominuje zde vegetace vřesů a mechů, které ovlivňují růst jiných rostlin. Mechy přijímají a zachytávají většinu srážek i živin, čímž vytváří bariéru mezi nimi a půdou hlubších horizontů, a tím omezují klíčení mladých semenáčků (Steijlen a Nilson, 1995; Zackrisson a kol., 1997; LePage a kol., 2000; Uotila, 1969). Vřesy představují pro jiné rostliny konkurenci v boji o zdroje živin (Mallik a Prescott, 2001). Jejich opad je navíc bohatý na polyfenoly, které snižují množství dusíku v půdě a zpomalují koloběh živin (Wardle, Zackrisson, Nilsson, 1998; Hättenschwiler a Vitousek, 2000). Kalamees a kol. (2011) ovšem ve své práci zjistili, že samotný erikoidní opad nemá na jedince *P. patens* žádný negativní vliv, v kombinaci s dřevěným uhlím může mít dokonce pozitivní účinek. Dá se předpokládat, že touto kombinací rostliny přijímají informace z okolí, že došlo k uvolnění prostoru a začínají rychle růst. Lesní požáry redukuje množství mechů a erikoidního opadu (Schimmel a Granström, 1996), dále mají detoxikační účinky – dřevěné uhlí (ne plně shořelé části rostlin) po požáru absorbuje sekundární metabolity, včetně polyfenolů uvolňovaných z erikoidního opadu (Zackrisson a kol., 1996; Wardle a kol., 1998; Nilsson a Wardle, 2005). Dochází také ke zlepšení světelných podmínek a uvolnění životního prostoru pro semenáčky (Uotila, 1996). Samotné dřevěné uhlí má ovšem na rostliny *P. patens* zajímavý účinek a to ten, že zpomaluje jejich růst. Kalamees a kol. (2011) přišli s následujícím vysvětlením tohoto přepojení. Pokud dojde k odstranění erikoidního opadu a zůstává pouze dřevěné uhlí, značí to velký požár. Ten s největší pravděpodobností odstraní většinu rostlin na dané lokalitě. Dá se tedy předpokládat, že zpomalení růstu *P. patens* po požáru vlivem přítomného dřevěného uhlí je kompromisem proti intenzivní herbivorii. Bylo totiž prokázáno, že snížený růst a zpomalená ontogeneze mohou být pro rostliny prospěšné zejména v přítomnosti intenzivní herbivorie (Rose a kol., 2009). K podobným závěrům došli i další studie (Fineblum a Rausher, 1995; Wise a Abrahamson, 2007; Huang a kol., 2010). Další disturbanční činnost, ke které jsou koniklece dobře adaptovány je narušování vegetace vlivem pastvy. Z pastvy dobytka koniklece mohou do značné míry těžit. Spásáním velké trávy a konkurenčních rostlin se pro ně zlepšují světelné podmínky a uvolňuje životní prostor (Uotila, 1969; Pilt a Kukkk, 2002). Ve své evoluci se tedy koniklece naučily využívat přirozených disturbancí, jako jsou lesní

požáry (Kalamees a kol., 2011), lesní pastva. V dnešní době se ovšem od lesní pastvy upouští a také byla zavedena účinná protipožární opatření (Kalliovirta, Rytteri, Heikkinen, 2006).

Negativa plynoucí z lidské činnosti jsou poslední dobou velmi významným faktorem ovlivňujícím živou přírodu. Například intenzivní těžba dřeva má na koniklece velký vliv. Zdálo by se, že kácení stromů zlepšuje světelné podmínky pro rostliny. Ve skutečnosti těžká těžební technika ničí oddenky konikleců a holé odlesněné plochy nabízí prostor pro jiné konkurenčně zdatnější převážně ruderalní druhy a trávy. Ty lokalitu rychle zarostou a zastíní koniklece. Volně zanechané kusy dřeva také umožňují přítok mechů a hub, čímž dochází ke zvýšení eutrofizace, vytvoření hustého vegetačního krytu a větší druhové diverzity rostlin, kterým koniklece musí konkurovat. Rozšiřování lidských sídel naopak na rostliny nemá téměř žádný vliv, protože z lidské blízkosti druh vymizel již dávno (Pilt a Kuk, 2002). Kvůli časnému jarnímu kvetení jsou koniklece sbírány, nebo vykopávány do zahrádek (Uotila, 1969; Pilt a Kuk, 2002). Vyrýváním dochází k narušení populací, především kvůli vysoké citlivosti konikleců na poškození kořenů (Wójtowicz, 2000).

Pro stanovení správného ochranného programu pro jakýkoliv druh je potřeba určit lokality, na kterých bude druh chráněn. Často bývá problém s rozhodnutím, zda chránit lokality v centrální oblasti nebo v periferních oblastech výskytu (Hunter a Hutchinson, 1994; Lesica a Allendorf, 1995; Szczecińska a kol., 2016). V případě centrálních oblastí výskytu se dá předpokládat u populací větší genetická diverzita vlivem většího počtu jedinců, a tedy i častějším křížením (Tollefsrud, 2009; Szczecińska a kol., 2016). Populace periferních oblastí mají naopak nižší genetickou diverzitu, ale často mohou obsahovat jedinečné znaky, které jsou typické pouze pro ně a pomáhají druhu přežít v suboptimálních podmínkách. Proto mohou být periferní oblasti taky zdrojem významné části biologické rozmanitosti druhu (Channell, Lomolino, 2000; Szczecińska a kol., 2016). Tyto jedinečné znaky rostliny získávají na periferii svého areálu především vlivem odlišné selekce nebo sníženým tokem genů (Lenormand, 2002; Szczecińska a kol., 2016). Na druhou stranu v periferiích vzhledem k malému počtu jedinců může docházet k rychlejší inbrední depresi, nárůstu homozygotnosti a s ní spojenými extinkcemi. Tím se snižuje adaptivní potenciál periferních populací (Ellstrand, Elam, 1993; Reed a Frankham, 2003; Szczecińska a kol., 2016). Genetická diverzita tedy hraje významnou roli při přizpůsobení se měnícím se podmínkám prostředí (Reed a Frankham, 2003).

## **Závěr**

Tato práce představuje shrnutí dostupných informací o kriticky ohroženém druhu *Pulsatilla patens*. Samotné vymezení druhu koniklece otevřeného není jednoznačné, existují totiž odlišné pohledy mezi evropskými a americkými botaniky na základní taxonomii rodu *Pulsatilla*. I když se nejčastěji při rozšíření koniklece otevřeného uvádí, že se jedná o euroasijský druh, zdá se, že tomu není úplně tak. Na americkém kontinentě roste totiž evolučně blízký příbuzný taxon. Tohle téma vyžaduje však další výzkum, kterému bych se chtěla dále věnovat v rámci své diplomové práce. Vypracováním této teoretické bakalářské práce jsem tak získala základní vědomosti o tomto druhu.



## Literatura

Aichele, D., Schwegleb, H.–W. (1957). Die Taxonomie der Gattung *Pulsatilla*. *Repertorium novarum specierum regni vegetabilis*, vol. 60, no. 1–3, s. 1–230.

Alverson, A. J., Wei, X., Rice, D. W., Stern, D. B., Barry, K., Palmer, J. D. (2010). Insights into the evolution of mitochondrial genome size from complete sequences of *Citrullus lanatus* and *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae). *Molecular biology and evolution*, vol. 27, no. 6, s. 1436–1448.

Baumberger, Von. (1971). Chromosomenzahlbestimmungen and Karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatic* and *Pulsatilla*. *Bericht der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, vol. 80, s. 17–95.

Britton, N. Lord. III. (1892). The American species of the genus *Anemone* and the genera which have been referred to it. *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 6, no. 1, s. 215–238.

Council Of Europe. Committee Of Ministers (1979). Explanatory report concerning the convention on the conservation of European wildlife and natural habitats: convention opened for signature on 19 September 1979. Council of Europe. ISBN 92–871–0438–7

Ciosek, M. T. (1999). Rodzaj *Pulsatilla* [Ranunculaceae] na podlasiu i mazowszu. *Fragmenta Floristica et Geobotanica. Series: Polonica*, vol. 6, s. 15–19.

Directive, Habitats (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Union*, vol. 206, no. 7, s. 50.

Dzwonko, Z., Gawroński, S. (2002). Influence of litter and weather on seedling recruitment in a mixed oak–pine woodland. *Annals of Botany*, vol. 90, no. 2, s. 245–251.

Esseen, P.–A., Ehnström, B., Ericson, L., Sjöberg, K. (1992). Boreal forests—the focal habitats of Fennoscandia. *Ecological Principles of Nature Conservation: Application in Temperate and Boreal Environments*, s. 252–325.

Eliáš, P., Ditě, D., Kliment, J., Hrivnák, R., Feráková, V. (2015). Red list of ferns and flowering plants of Slovakia, (October 2014). *Biologia*, vol. 70, no. 2, s. 218–228.

Ellstrand, N. C., Elam, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual review of Ecology and Systematics*, vol. 24, no.1, s. 217–242.

- Futák, J., Bertová, L. (1982). Flóra Slovenska III: VEDA, *Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied*, Bratislava, SK. ISBN 71–060–82.
- Fineblum, W. L., Rausher, M. D. (1995). Tradeoff between resistance and tolerance to herbivore damage in a morning glory. *Nature*, vol. 377, no. 6549, s. 517–520.
- Grey–Wilson, C. (2014). *Pasque–flowers: the genus 'Pulsatilla': a guide for gardeners, horticulturists and botanists*. ISBN 9781913845001
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species–richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, vol. 52, no. 1, s. 107–145.
- Grulich, V. (2017). Červený seznam cévnatých rostlin ČR. *Příroda*, vol. 35, s. 75–132.
- Hättenschwiler, S., Vitousek, P. M. (2000). The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in ecology a evolution*, vol. 15, no. 6, s. 238–243.
- Hensen, I., Oberprieler, C., Wesche, K. (2005). Genetic structure, population size, and seed production of *Pulsatilla vulgaris* Mill. (Ranunculaceae) in Central Germany. *Flora–Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 200, no. 1, s. 3–14.
- Huang, W., Siemann, E., Wheeler, G. S., Zou, J., Carrillo, J., Ding J. (2010). Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *Journal of Ecology*, vol. 98, no. 5, s. 1157–1167.
- Friis, I. (1988). Atlas of North European Vascular Plant, North of the Tropic of Cancer by Hultén, E., Fries, M. *Nordic Journal of Botany*, vol. 8, s. 18.
- Hunter, M. L., Hutchinson, A. (1994). The virtues and shortcomings of parochialism: conserving species that are locally rare, but globally common. *Conservation Biology*, s. 1163–1165.
- Channell, R., Lomolino, M. V. (2000). Dynamic biogeography and conservation of endangered species. *Nature*, vol. 403, no. 6765, s. 84–86.
- Jalas, J. (1950). Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os–und Sandpflanzen. *Annales botanici zoologicae botanicae Fennicae "Vanamo"*, vol. 24, no. 1, s. 1–362.
- Jalas, J. (1961). Besondere Züge der Vegetation und Flora auf den Osen. *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo"*, vol. 16, s. 25–33.

- Jalas, J., Suominen, J. (ed.) (1988). Atlas Florae Europaeae: volume 3: distribution of vascular plants in Europe. *Cambridge University Press*.
- Jonsson, O., Rosquist, G., Widén, B. (1991). Operation of dichogamy and herkogamy in five taxa of *Pulsatilla*. *Ecography*, vol. 14, no. 4, s. 260–271.
- Juśkiewicz–Swaczyna, B. (2010). Distribution and abundance of *Pulsatilla patens* populations in nature reserves in North–Eastern Poland. *Polish Journal of Natural Sciences*, vol. 25, no. 4, s. 376–386.
- Juśkiewicz–Swaczyna, B., Choszcz, D. (2012). Effect of habitat quality on the structure of populations of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae)—rare and endangered species of European flora. *Polish Journal of Ecology*, vol. 60, no. 3, s. 567–576.
- Kalamees, R., Püssa, K., Vanha–Majamaa, I., Zobel, K. (2005). The effects of fire and stand age on seedling establishment of *Pulsatilla patens* in a pine–dominated boreal forest. *Canadian Journal of Botany*, vol. 83, no. 6, s. 688–693.
- Kalamees, R., Püssa, K., Tamm, S., Zobel, K. (2012). Adaptation to boreal forest wildfire in herbs: Responses to post–fire environmental cues in two *Pulsatilla* species. *Acta oecologica*, vol. 38, s. 1–7.
- Kalliovirta, M., Rytteri, T., Heikkinen, R. K. (2006). Population structure of a threatened plant, *Pulsatilla patens*, in boreal forests: modelling relationships to overgrowth and site closure. *Biodiversity and Conservation*, vol. 15, s. 3095–3108.
- Kaźmierczakowa, R., Zarzycki, K., Mirek, Z. (2001). Polska czerwona księga roślin. *Paprotniki i rośliny kwiatowe*. *Instytut Botaniki im. W. Szafera PAN, Kraków*, s. 281–283.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*, 1998, vol. 29, no. 1, s. 83–112.
- Kratochwil, A. (1988). Zur Bestäubungsstrategie von *Pulsatilla vulgaris* Mill. *Flora*, vol. 181, no. 5–6, s. 261–324.
- Kricsfalusy, V. (2015). Taxonomy and phylogeny of *Anemone patens* L. sensu lato (Ranunculaceae): A critical review. *Thaiszia–Journal of Botany*, vol. 25, s. 153–164.

- Kricsfalusy, V. (2016). Variations in the life cycle of *Anemone patens* L. (Ranunculaceae) in wild populations of Canada. *Plants*, vol. 5, no. 3, s. 29.
- Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in ecology and evolution*, vol. 17, no. 4, s. 183–189.
- Lepage, P. T., Canham, C. D., Coates, K. D., Bartemucci, P. (2000). Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no. 3, s. 415–427.
- Lesica, P., Allendorf, F. W. (1995). When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation biology*, vol. 9, no. 4, s. 753–760.
- Li, Q., Su, N., Zhang, L., Tong, R., Zhang, X., Wang, J., Chang, Z., Zhao L., Potter, D. (2020). Chloroplast genomes elucidate diversity, phylogeny, and taxonomy of *Pulsatilla* (Ranunculaceae). *Scientific reports*, vol. 10, no.1, s. 19781.
- Lilleleht, V. (1998). Red Data Book of Estonia, Tartu: Eesti Teaduste Akadeemia Looduskaitse Komisjon.
- Mallik, A. U., Prescott, C. E. (2001). Growth inhibitory effects of salal on western hemlock and western red cedar. *Agronomy Journal*, vol. 93, no. 1, s. 85–92.
- Matuszkiewicz, W. (2001). *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. Wydawn. Nauk. PWN. ISBN 9788301167073.
- Menges, E. S., Dolan, R. W. (1998). Demographic viability of populations of *Silene regia* in midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology*, vol. 86, no.1, s. 63–78.
- Mosyakin, S. L. (2016). Nomenclatural notes on North American taxa of *Anemonastrum* and *Pulsatilla* (Ranunculaceae), with comments on the circumscription of *Anemone* and related genera. *Phytoneuron*, vol. 79, s. 1–12.
- Nilsson, M.-C., Wardle, D. A. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 3, no. 8, s. 421–428.
- Pfadenhauer, J. (2001). Some remarks on the socio-cultural background of restoration ecology. *Restoration ecology*, vol. 9, no. 2, s. 220–229.

- Stoutjesdijk, P., Barkman, J. J. (1992). Microclimate, vegetation and fauna. *Knivsta, Sweden: OPULUS Press AB*.
- Pilt, I., Kukk, U. (2002). *Pulsatilla patens* and *Pulsatilla pratensis* (Ranunculaceae) in Estonia: distribution and ecology. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology, Ecology*, vol. 51, no. 4, s. 242–256.
- Reed, D. H., Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation biology*, vol. 17, no. 1, s. 230–237.
- Röder, D., Kiehl, K. (2006). Population structure and population dynamic of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in relation to vegetation characteristics. *Flora–Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 201, no. 6, s. 499–507.
- Rybka, V., Rybková, R., Pohlová, R. (2005). *Plants of the Natura 2000 network in the Czech Republic*. Sagittaria. ISBN 80–239–4177–1.
- Rysina, G. P. (1981). Biology of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in the environs of Moscow. *Biulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, vol. 86, no. 3.
- Schimmel, J., Granstrom, A. (1996). Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology*, vol. 77, no. 5, s. 1436–1450.
- Skalický, V. (1997). *Pulsatilla* Mill. – koniklec – In: Hejný, S., Slavík, B. (eds), *Květena České republiky I*, s. 414–422, Academia, Praha. ISBN 8020006435.
- Small, R. L., Cronn, R. C., Wendel, J. F. (2004). Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. *Australian Systematic Botany*, vol. 17, no. 2, s. 145–170.
- Sramkó, G., Laczkó, L., Volkova, P. A., Bateman, R. M., Mlinarec, J. (2019). Evolutionary history of the Pasque-flowers (*Pulsatilla*, Ranunculaceae): Molecular phylogenetics, systematics and rDNA evolution. *Molecular phylogenetics and evolution*, vol. 135, s. 45–61.
- Steijlen, I., Nilsson, M.–C., Zackrisson, O. (1995). Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no. 5, s. 713–723.

- Szczecińska, M., Sawicki, J. (2015). Genomic resources of three *Pulsatilla* species reveal evolutionary hotspots, species-specific sites and variable plastid structure in the family Ranunculaceae. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 16, no. 9, s. 22258–22279.
- Szczecińska, M., Sramko, G., Wołosz, K., Sawicki, J. (2016). Genetic diversity and population structure of the rare and endangered plant species *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in East Central Europe. *PloS one*, vol. 11, no. 3, s. e0151730.
- Szandar, K., Jakub, S., Paukšto, Ł., Krawczyk, K., Szczecińska, M. (2022). Are the organellar genomes useful for fine scale population structure analysis of endangered plants? – A Case Study of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. *Genes*, vol. 14, no. 1, s. 67.
- Tackenberg, O. (2001). *Methoden zur Bewertung gradueller Unterschiede des Ausbreitungspotentials von Pflanzenarten: modellierung des Windausbreitungspotentials und regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials*. PhD. Thesis. Marburg, Univ., Diss.
- Tamura, M. (1993). Ranunculaceae. In: *Flowering Plants Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, s. 563–583.
- Tamura, M. (1995). Die Naturlichen Pflanzenfamilien. *Angiospermae: Ordnung Ranunculales Fam. Ranunculaceae*, vol. 17, s. 412–435.
- Tollefsrud, M. M., Sønstebo, J. H., Brochmann, C., Johnsen, T., Skrøppa, Ø., Vendramin, G. G. (2009). Combined analysis of nuclear and mitochondrial markers provide new insight into the genetic structure of North European *Picea abies*. *Heredity*, vol. 102, no. 6, s. 549–562.
- Uotila, P. (1969). Ecology and area of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in Finland. *Annales Botanici Fennici*. SOCIETAS BIOLOGICA FENNICA VANAMO, vol. 6, no. 2, s. 105–111.
- Uotila, P. (1980). *Pulsatilla patens* x *vernalis* Suomessa. *Memoranda–Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, vol. 56, no. 4.
- Uotila, P. (1996). Decline of *Anemone Patens* [Ranunculaceae] in Finland. *Acta Universitatis Upsaliensis*. Symbolae botanicae Upsalienses, vol. 31, s. 205–210.
- Valuyskikh, O. E., Teteryuk, L. V., Pylina, Y. I., Sushentsov, O. E., Martynenko, N. A., Shadrin, D. M. (2020). Phylogenetic relationships and status of taxa of *Pulsatilla uralensis* and *P. patens* s. str. (Ranunculaceae) in north–eastern European Russia. *PhytoKeys*, vol. 162, s. 113.

- Wang, W., Bartholomew, B. (2001). *Pulsatilla patens* (L.) Miller. *Flora of China*, vol. 6, s. 329–333.
- Wardle, D. A., Zackrisson, O., Nilsson, M.–C. (1998). The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. *Oecologia*, vol. 115, s. 419–426.
- Wells, T. C. E., Barling, D. M. (1971). *Pulsatilla vulgaris* Mill. (*Anemone pulsatilla* L.). *Journal of Ecology*, vol. 59, no. 1, s. 275–292.
- Wildeman, A. G., Steeves, T. A. (1982). The morphology and growth cycle of *Anemone patens*. *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, no. 7, s. 1126–1137.
- Wise, M. J., Abrahamson, W. G. (2007). Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist*, vol. 169, no. 4, s. 443–454.
- Wójtowicz, W. (2000). *Pulsatilla patens* (L.) Mill. *Sasanka otwarta*. [W:] *Werblan–Jakubiec H., Sudnik–Wójcikowska B. (red.), Poradnik ochrony siedlisk i gatunków Natura*, vol. 9, s. 168–171.
- Zackrisson, O., Nilsson, M.–C., Dahlberg, A., Jäderlund, A. (1997). Interference mechanisms in conifer: Ericaceae, feathermoss communities [*Empetrum hermaphroditum*, *Pleurozium schreiberi*]. *Oikos*, vol. 78, no. 2, s. 209–220.
- Zajac, A., Zajac, M. (2001). Distribution atlas of vascular plants in Poland. Institute of Botany, Jagiellonian University, Kraków. ISBN 8391516113.
- Zarzycki, K., Szelaż, Z. (2006). Red list of the vascular plants in Poland. *Red list of plants and fungi in Poland*, s. 9–20.
- Zhang, T., Xing, Y., Xu, L., Bao, Z., Zhan, Z., Yang, Y., Wang, J., Li, S., Zhang, D., Kang, T. (2019). Comparative analysis of the complete chloroplast genome sequences of six species of *Pulsatilla* Miller, Ranunculaceae. *Chinese Medicine*, vol. 14, s. 1–14.
- Zych, M. (2007). Krajowy plan ochrony gatunku sasanka otwarta *Pulsatilla patens* (L.) Mill.

## Online zdroje

AOPK (2024) Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky. Dostupné z: <https://www.zachranneprogramy.cz/koniklec-otevreny/realizace-zp/>. [citováno 2024-04-21]

Raab–Straube, E. von, Hand, R., Hörandl, E., Nardi, E. (2022). Ranunculaceae – In: Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro–Mediterranean plant diversity. Published on the Internet: <https://www.europusmed.org/>. [citováno 2024-04-12]

ISOP (2024). *Pulsatilla patens*. Portál informačního systému ochrany přírody. Dostupné z: <https://portal.nature.cz/w/druh-39041?myND=Pulsatilla+patens+--+Pulsatilla+patens#/>. [citováno 2024-04-17]

Plantillustration.org (2024). Published on the Internet: <http://www.plantillustrations.org/>. [citováno 2024-04-21]

POWO (2024). Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet: <http://www.plantsoftheworldonline.org/>. [citováno 2024-02-27]