

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Morfologická variabilita polyploidního komplexu
orseje jarního (*Ficaria verna*) v Evropě**

Bakalářská práce

Jana Uhlířová

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Ondřej Popelka

Olomouc

2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Martina Duchoslava, Ph.D. a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci dne:

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu bakalářské práce RNDr. Martinu Duchoslavovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné připomínky, poskytnuté materiály a provedení mnohorozměrných analýz. Dále děkuji konzultantovi Mgr. Ondřeji Popelkovi za poskytnutí materiálů, instrukce, trpělivost a připomínky k dřívějším verzím bakalářské práce. Můj dík patří také všem sběratelům orsejů a všem, kdo měřili studované rostliny na průtokovém cytometru.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Jana Uhlířová

Název práce: Morfologická variabilita polyploidního komplexu orseje jarního (*Ficaria verna*) v Evropě

Typ práce: bakalářská

Pracoviště: Katedra botaniky PřF UP, Šlechtitelů 27, 783 71 Olomouc

Vedoucí práce: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D., katedra botaniky

Rok obhajoby: 2019

Abstrakt: Orsej (*Ficaria*) je rod geofytů s původním výskytem v Evropě a přilehlých částech Asie a severní Afriky. V současnosti je rod většinou považován za monotypický s jediným druhem *Ficaria verna*. V rámci tohoto druhu je obvykle rozlišováno sedm poddruhů, ale vzhledem k velké morfologické podobnosti, existenci více ploidních stupňů a příležitostné hybridizaci není jejich skutečná taxonomická hodnota stále vyřešena. Cílem této práce bylo popsat morfologickou variabilitu populačních vzorků orsejů pěstovaných v jednotných podmínkách a případně najít další morfologické znaky, které by usnadnily rozlišování jednotlivých taxonů. Ke sběru dat byly použity rostliny pocházející z různých částí Evropy, pěstované v podmínkách pokusné zahrady. Studovány byly taxony *F. verna* subsp. *verna*, *F. verna* subsp. *calthifolia*, *F. verna* subsp. *fertilis*, *F. verna* subsp. *ficariiformis* a *F. verna* subsp. *chrysocephala*. Předmětem zkoumání byly znaky tradičně používané k determinaci taxonů, ale i některé nové znaky. U mnoha znaků byly nalezeny signifikantní rozdíly, a to nejen mezi taxony, ale též mezi různými ploidními stupni v rámci téhož taxonu. Pomocí analýzy hlavních komponent bylo zjištěno, že taxony *F. verna* subsp. *verna*, *F. verna* subsp. *calthifolia* a *F. verna* subsp. *fertilis* představují pravděpodobně samostatné druhy. *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis* není na základě morfologických znaků dostatečně separovaná od *F. verna* subsp. *verna*. U taxonu *F. verna* subsp. *chrysocephala* nelze kvůli malému vzorku vyvodit žádné závěry a jeho taxonomická pozice zůstává nejasná.

Klíčová slova: *Ficaria*, cytotypy, morfologická variabilita, common garden, taxonomie

Počet stran: 122

Počet příloh: 19

Jazyk: český

Bibliografic identification

Author's first name and surname: Jana Uhlířová

Title of thesis: Morphological variability of the *Ficaria verna* polyploid complex in Europe

Type of thesis: bachelor

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University, Šlechtitelů 27, 783 71 Olomouc

Supervisor: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D., Department of Botany

The year of presentation: 2019

Abstract: *Ficaria* is a genus of geophytes native to Europe and adjacent parts of Asia and northern Africa. The genus is mostly considered monotypic with a single species, *Ficaria verna*. Seven subspecies are usually recognized, but due to their high morphological similarity, the existence of different ploidy levels and occasional hybridization, their real taxonomic value is still unresolved. The aim of this thesis was to describe morphological variability of population samples grown under uniform conditions and, eventually, to find other morphological features which would facilitate discrimination of the taxa. Plants from different parts of Europe, grown under common garden conditions, were used for data collection. The taxa studied included *F. verna* subsp. *verna*, *F. verna* subsp. *calthifolia*, *F. verna* subsp. *fertilis*, *F. verna* subsp. *ficariiformis* and *F. verna* subsp. *chrysocephala*. The characters traditionally used to determine the taxa were investigated, as well as some new traits. Significant differences were found in many characters, not only between taxa, but also between different cytotypes within the same taxon. Principal Component Analysis revealed that the taxa *F. verna* subsp. *verna*, *F. verna* subsp. *calthifolia* and *F. verna* subsp. *fertilis* are probably separate species. *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis* is not sufficiently morphologically separated from *F. verna* subsp. *verna*. For the taxon *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, no conclusions can be drawn because of a small sample, and its taxonomic position remains unclear.

Keywords: *Ficaria*, cytotypes, morphological variability, common garden, taxonomy

Number of pages: 122

Number of appendices: 19

Language: Czech

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíle.....	3
3	Biosystematika a taxonomie zástupců rodu <i>Ficaria</i> : rešerše	4
3.1	Taxonomické zařazení rodu <i>Ficaria</i>	4
3.2	Vývoj pohledu na vnitrorodovou taxonomii a nomenklaturu	5
3.2.1	Chaos v nomenklatuře – jaké rostliny jsou vlastně spojené se jménem <i>Ranunculus ficaria</i> aneb „volba lektotypu“	6
3.3	Přehled taxonů (sensu Veldkamp 2015)	7
3.3.1	<i>Ficaria verna</i> Huds. subsp. <i>verna</i>	7
3.3.2	<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>calthifolia</i> (Rchb.) Rchb. ex Nyman	10
3.3.3	<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>fertilis</i> (A. R. Clapham ex Laegaard) Stace	13
3.3.4	<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>ficariiformis</i> (F. W. Schultz) Soó	15
3.3.5	<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>chrysocephala</i> (P. D. Sell) Stace	17
3.3.6	<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>ficarioides</i> (Bory & Chaub.) Veldk.	18
3.3.7	<i>Ficaria verna</i> subsp. <i>kochii</i> (Ledeb.) Veldk.	19
3.4	Hybridizace mezi taxony.....	20
3.5	Reprodukce.....	21
3.5.1	Sterilita poddruhu <i>F. verna</i> subsp. <i>verna</i> a triploidních cytotypů.....	24
3.6	Komentář k vybraným morfologickým znakům	26
3.6.1	Kořeny.....	26
3.6.2	Lodyhy a listy.....	27
3.6.3	Květy.....	29
3.6.4	Plody	32
3.6.5	Pacibulky.....	33
3.7	Ekologie	36
3.8	Invazní potenciál.....	38
4	Materiál a metody.....	40
4.1	Rostlinný materiál.....	40
4.2	Sběr dat.....	40
4.3	Statistické zpracování dat.....	45
5	Výsledky	47
5.1	Variabilita jednotlivých znaků	47
5.2	Mnohorozměrné analýzy – PCA a diskriminační analýza	66

5.2.1	Znaky na listech.....	66
5.2.2	Ostatní znaky mimo znaky na listech	68
5.2.3	Všechny znaky.....	71
6	Diskuze.....	75
6.1	Variabilita vybraných znaků: zhodnocení rozdílů mezi taxony	75
6.2	Co říkají o morfologické diferenciaci mezi taxony mnohorozměrné analýzy? Srovnání se studií Post et al. (2009).....	80
6.3	Vymezení druhů a fenotypová plasticita.....	81
6.4	Role ploidie	83
6.5	Zhodnocení použitého postupu sběru dat.....	84
7	Závěr	86
8	Seznam použité literatury.....	88
9	Přílohy.....	98

1 Úvod

Orsej (*Ficaria*) je rod bylin z čeledi pryskyřníkovitých (*Ranunculaceae*; Stace 2010) s původním areálem rozšíření v Evropě a přilehlých oblastech Asie a Afriky (Sell 1994). Druhotně se vyskytuje i v USA (Post et al. 2009), Kanadě (Axtell et al. 2010) a na Novém Zélandu (Webb et al. 1995, Howell 2008). Jedná se o jarní geofyty s podzemními kořenovými hlízami (Taylor & Markham 1978, Kästner & Fischer 2006, Drenckhahn 2016), které preferují vlhké půdy (Baltisberger & Widmer 2005, Post et al. 2009). Pro své výrazně zbarvené květy jsou někdy pěstovány pro okrasu, často zplaňují (Post et al. 2009) a místy mají dokonce invazní charakter (Axtell et al. 2010, Marlow et al. 2014, Nesom 2015). K okrasným účelům bylo vyšlechtěno množství kultivarů, které mohou také zplaňovat (Stace 2010, Veldkamp 2015). Původně byly orseje řazeny do široce pojatého rodu *Ranunculus* s.l. Někteří autoři později navrhli vyčlenění orsejů do samostatného rodu *Ficaria* (Barros Neves 1942, Jonker 1971, Diosdado & Pastor 1993). Oprávněnost tohoto názoru byla potvrzena molekulárními metodami (Hörandl et al. 2005, Paun et al. 2005, Lehnebach et al. 2007, Emadzade et al. 2010).

Rod *Ficaria* představuje z taxonomického hlediska velmi komplikovanou skupinu. Původně byl rozlišován jeden široce pojatý, morfologicky velmi variabilní druh *Ranunculus ficaria* L. 1753. Později byla popsána celá řada taxonů na úrovni druhu, poddruhu, variety nebo formy, často pochybné taxonomické hodnoty. Některé typy byly navíc popisovány opakovaně, což vedlo ke značnému nomenklatorickému chaosu a vzniku velkého množství synonym (Veldkamp 2015).

Základní chromozomové číslo rodu *Ficaria* je $x = 8$ (Barros Neves 1942). Situaci komplikuje existence více ploidních stupňů. Dosud byly zjištěny diploidní ($2n = 16$), triploidní ($2n = 24$), tetraploidní ($2n = 32$), pentaploidní ($2n = 40$) a hexaploidní cytotypy (Tröhler 1976, Anders-Gasser 1985, Drenckhahn 2016, Popelka et al. nepublikováno), přičemž majoritně se vyskytují diploidní a tetraploidní cytotypy (Gill et al. 1972, Zonneveld 2015, Konečná 2018, Popelka et al. v tisku).

Také v současnosti není taxonomické hodnocení jednotlivých typů jednotné. Někteří autoři v rámci rodu rozlišují jeden široce pojatý druh *Ficaria verna* Huds. s několika poddruhy (např. Stace 2010, Mayer 2015, Veldkamp 2015, Dimopoulos et al. 2016), jiní tyto jednotky považují za samostatné druhy (např. Zonneveld 2015, Drenckhahn 2016, Vázquez 2016). Složitou nomenklaturu infraspecifických taxonů se pokusil poprvé objasnit Sell

(1994); ve své práci rozlišuje pět poddruhů široce pojatého druhu *Ranunculus ficaria* L. a uvádí klíč k jejich rozlišení na základě morfologických znaků. Podobně zaměřenou práci publikoval Veldkamp (2015), který na základě morfologických znaků a geografického rozšíření rozlišuje sedm poddruhů v rámci druhu *Ficaria verna* Huds. Obě tyto studie byly provedeny na základě studia herbářového materiálu, a nezohledňují tedy ploidní stupeň studovaných rostlin. Řada morfologických (především kvantitativních) znaků používaných k rozlišování jednotlivých taxonů je navíc velmi plastická a ovlivněna prostředím (velikost květů, listů). Taxony je tedy vhodné studovat také v uniformních podmínkách. Zonneveld (2015) použil k vymezení taxonů cytogenetické znaky (velikost genomu a ploidní stupeň) a na jejich základě považuje taxony popsané ve studii Veldkampa (Veldkamp 2015) za osm samostatných druhů. Tato studie bohužel nebyla podložena zevrubnějším vyhodnocením morfologie studovaného rostlinného materiálu.

Podle posledních výzkumů se navíc ukazuje, že v evoluci rodu hraje významnou roli kromě polyploidizace také hybridizace (Zonneveld 2015, Drenckhahn 2016, Popelka et al. 2019). Je tedy zřejmé, že taxonomická problematika rodu *Ficaria* nemůže být objasněna bez další zevrubné studie, která spojí cytogenetický i morfologický přístup na rozsáhlém materiálu z různých částí areálu rodu.

2 Cíle

Rod *Ficaria* představuje složitý polyploidní komplex, jehož taxonomie není stále uspokojivě vyřešena. U řady taxonů chybí spolehlivé morfologické znaky umožňující jejich rozlišení a není jasné, zda-li se skutečně jedná o samostatné taxony či jde jen o projev fenotypové plasticity. Práce si proto klade následující cíle: (a) sepsat literární rešerši na téma taxonomické problematiky rodu *Ficaria*, (b) nasbírat soubor dat o morfologii jedinců populačních vzorků studovaných taxonů sebraných v terénu a zapěstovaných v podmínkách pokusné zahrady (common garden), (c) analyzovat získané znaky pomocí statistických technik, nalézt hlavní směry variability v datech a pokusit se najít znaky, které umožní odlišit studované taxony, (d) a na základě získaných poznatků určit další směr taxonomického výzkumu rodu.

3 Biosystematika a taxonomie zástupců rodu *Ficaria*: rešerše

3.1 Taxonomické zařazení rodu *Ficaria*

Názory na oprávněnost vyčlenění orsejů do samostatného rodu *Ficaria* byly dlouhou dobu nejednotné (Boulger 1914, Barros Neves 1942, Jonker 1971, Diosdado & Pastor 1993). Většina autorů se v minulosti přikláněla k zařazení orsejů do široce pojatého rodu *Ranunculus* (např. Metcalfe 1936, Greilhuber 1974, Sell 1994) a v rámci vnitrorodového členění je nejčastěji hodnotili na úrovni podrodu (López González 1986) nebo sekce (Rouy & Foucaud 1893, Tutin & Cook 1993). Jonker (1971) na základě studia morfologie pylových zrn vyslovil domněnku, že orseje jsou příbuznější rodům *Hepatica* a *Anemone* než rodu *Ranunculus*.

Přestože už v 19. století byly orseje některými autory řazeny do rodu *Ficaria* (např. Gray 1821, Robert 1838), oprávněnost vyčlenění rodu *Ficaria* z rodu *Ranunculus* byla potvrzena až s rozvojem molekulárních metod. Hörandl et al. (2005) ukázali, že v rámci tribu Ranunculae tvoří orseje společně s rodem *Coptidium* samostatnou vývojovou větev sesterskou k rodu *Ranunculus* s. str. Vhodnost řazení orsejů do samostatného rodu byla prokázána i v několika dalších studiích, v nichž bylo dokonce mezi dvojicí *Coptidium* a *Ficaria* a rod *Ranunculus* s. str. postaveno několik dalších rodů, jako například *Ceratocephala* nebo *Myosurus* (Paun et al. 2005, Lehnebach et al. 2007, Emadzade et al. 2010). Řazení rodů *Ficaria* a *Coptidium* do rodu *Ranunculus* by proto vedlo k vytvoření rozsáhlého morfologicky heterogenního rodu (Paun et al. 2005). Rody *Ficaria* a *Coptidium* tedy společně představují bazální vývojovou větev v rámci tribu Ranunculae (Lehnebach et al. 2007, Emadzade et al. 2010).

Rod *Ficaria* lze od rodu *Ranunculus* odlišit na základě řady znaků. Jedním z nich je karyologie. Přestože starší studie uvádějí, že chromozomy orsejů se strukturou velmi podobají chromozomům pryskyřníků (Larter 1932, Barros Neves 1942, Diosdado & Pastor 1993), Baltisberger & Hörandl (2016) ukázali rozdíly v zastoupení chromozomů s různým umístěním centromery: karyotyp rodu *Ficaria* obsahuje 3 meta-, 1 submeta-, 3 subtelo- a 1 akrocentrický chromozom, čímž se odlišuje od všech karyotypů zjištěných v rodu *Ranunculus* (Baltisberger & Hörandl 2016). Mezi rody *Ranunculus* a *Ficaria* najdeme také řadu morfologických rozdílů. Pryskyřníky mají pět kališních a pět korunních lístků, zatímco u orsejů jsou kališní lístky pouze tři a korunních lístků je větší počet než u pryskyřníků (Jonker 1971, Diosdado & Pastor 1996). Od rodu *Ranunculus* se rod *Ficaria* liší také pouze jednou vyvinutou dělohou (Metcalfe 1936, Förster 1997) nebo odlišnou morfologií pylových zrn (Jonker 1971). *Ficaria*

tedy jednoznačně představuje samostatný rod, což dokládají molekulární, karyologické i morfologické znaky.

3.2 Vývoj pohledu na vnitrorodovou taxonomii a nomenklaturu

První platný popis taxonu dnes řazeného do rodu *Ficaria* pochází od Carla Linného, který v roce 1753 popsal druh *Ranunculus ficaria*. Velká morfologická variabilita rostlin, které byly k tomuto taxonu přiřazovány, vedla později různé autory k popisu množství infraspecifických taxonů (většinou však s nízkou taxonomickou hodnotou), jejichž přehled uvádí ve své práci Veldkamp (2015). První významnou cytologickou prací, která určila další směr výzkumu, byla studie Marsden-Jones (1935). Tato práce přinesla poznatek, že ve Velké Británii jsou rozšířeny dva cytotypy, a to vesměs sterilní tetraploidní cytotyp vytvářející pacibulky v úžlabí listů a fertální diploidní cytotyp bez pacibulek. První souhrnnou prací týkající se problematiky taxonomie orsejů v evropském měřítku publikoval Sell (1994). Na základě studia herbářového materiálu dospěl k závěru, že druh *Ranunculus ficaria* zahrnuje pět poddruhů – *ficaria*, *calthifolius*, *bulbilifer*, *ficariiformis* a *chrysocephalus*. Klasifikace taxonů na úrovni poddruhů je zdůvodňována někdy komplikovanou identifikací rostlin a existencí intermediárních jedinců, kteří se mohou šířit vegetativně. Sell také zmiňuje, že i když se areály a ekologické nároky taxonů překrývají, mají tendenci vikarizovat. Hlavní morfologické znaky, které uvádí k rozlišování jednotlivých taxonů, jsou velikost listů, průměr květů, charakter olistění lodyhy, vyvinutost nažek a tvorba pacibulek v úžlabí listů po odkvětu (Sell 1994). Z velké části se tedy jedná o kvantitativní znaky, mnohdy spojené s velikostí rostlin a tedy potenciálně pod silným vlivem prostředí.

Post et al. (2009) prováděli morfometrickou analýzu na herbářovém materiálu v nepůvodní části areálu (USA). Primárním cílem této studie bylo ověřit, kolik morfologicky rozdílných jednotek se na území USA vyskytuje a nakolik tyto jednotky odpovídají poddruhům rozlišovaným v Evropě dle studie Sell (1994). Jedinci byli přiřazeni k poddruhům podle klíče Sell (1994) a po sběru morfometrických dat byly provedeny shlukové analýzy, PCA a PCoA a sestaven klasifikační strom. Ukázalo se, že v USA se vyskytuje všech pět poddruhů rozlišovaných ve studii Sell (1994). Protože mezi taxonomickými jednotkami byl při PCA a PCoA zjištěn mírný překryv a také shluková analýza a klasifikační strom ukázaly nekompletně roztríděné jednotky, navrhuje Post et al. (2009) hodnotit taxonomické jednotky na úrovni poddruhů.

Veldkamp (2015) provedl dosud patrně nejrozsáhlejší nomenklatorickou revizi vnitrorodových jednotek, přičemž vycházel ze studia herbářového materiálu a dostupných

informací o geografickém rozšíření. Tato studie se svým pojetím podobá studii Sell (1994). Veldkamp (2015) považuje rod *Ficaria* za monotypický s jediným druhem *Ficaria verna*, v rámci něhož vyčleňuje sedm poddruhů; připouští však, že taxonomické jednotky mohou být hodnoceny i jako druhy a pro obě možnosti existují důvody. Ze stejné doby pochází studie Zonneveld (2015), která přímo navazuje na studii Veldkampa (2015). Zonneveld (2015) na základě rozdílů v obsahu jaderné DNA (2C DNA), došel k závěru, že jednotlivé taxony je potřeba hodnotit na úrovni samostatných druhů. V této práci je na základě specifické velikosti genomu vyčleněn osmý taxon, *Ficaria stepporum*. Toto jméno je ale jinými autory považováno za synonymum pro *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* (Sell 1994, Veldkamp 2015).

V přehledu taxonů vycházím ze studie Veldkamp (2015). Pojetí této studie jsem zvolila proto, že se jedná o nejnovější ucelenou práci týkající se taxonomie orsejů, v níž jsou taxonomické jednotky definovány na základě morfologie a geografického rozšíření. Hodnotit všechny nynější poddruhy na druhové úrovni, jak navrhuje Zonneveld (2015), zatím nepovažuji za vhodné, protože jednotlivé taxony nejsou stejně dobře definovatelné. Například taxony *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *calthifolia* se vzájemně výrazně morfologicky odlišují (Drenckhahn 2016). Liší se i karyologicky a tok genů mezi nimi buď chybí, nebo je pouze minimální (Popelka et al. 2019). Dalším důvodem pro hodnocení těchto taxonů na druhové úrovni může být i to, že jejich areály jsou z velké části sympatrické (Illig & Ristow 2015). Proto se v poslední době někdy přistupuje k pojetí, kdy bývalá subsp. *calthifolia* je hodnocena jako samostatný druh a druhý taxon se hodnotí jako *F. verna* subsp. *verna* (Kubát et al. 2002, Popelka et al. 2019). Naproti tomu taxony *F. verna* subsp. *ficariiformis* a *F. verna* subsp. *verna* jsou morfologicky mnohem hůře rozlišitelné. Konečná (2018), na rozdíl od Zonnevelde (2015), navíc došla k závěru, že je nelze rozlišit ani na základě velikosti genomu. Proto považuji za vhodnější provizorně hodnotit všechny taxonomické jednotky na úrovni poddruhu, jak navrhuje Veldkamp (2015).

3.2.1 Chaos v nomenklatuře – jaké rostliny jsou vlastně spojené se jménem *Ranunculus ficaria* aneb „volba lektotypu“

Nomenklatura taxonů dnes řazených do rodu *Ficaria* je značně nepřehledná. Chaos v nomenklatuře začal tím, že Marsden-Jones (1935) zavedl označení *Ranunculus ficaria* var. *bulbifera* pro tetraploidní rostliny s pacibulkami (dnes subsp. *verna*), ale nedal žádný název rostlinám bez pacibulek (dnes subsp. *fertilis*). Poté mnoho autorů předpokládalo, že diploid představuje typový poddruh a správné jméno pro něj je *Ranunculus ficaria* var. *ficaria* (Veldkamp 2015). Ve skutečnosti ale ještě donedávna nebylo zcela jasné, zda je Linného

popis druhu založen na tetraploidním poddruhu s pacibulkami, nebo diploidním poddruhu bez pacibulek.

Benson (1954) se jako první pokusil stanovit lektotyp druhu. Vybral položku číslo LINN 715.12 z Linnéova herbáře. Exempláře na položce sice nemají vyvinuté pacibulky, ale pravděpodobně se jedná o tetraploidní rostliny, tedy o poddruh *verna* v současném pojetí (Veldkamp 2015). Sell (1994) zamítnul Bensonovu volbu lektotypu a určil jako lektotyp jiný z původních syntypů, o němž se domníval, že více odpovídá původnímu popisu Linného a že to je tedy exemplář, podle něhož byl druh popsán. Sell předpokládal, že tento jedinec je spíše diploid než tetraploid, a proto by se měly rostliny bez pacibulek nazývat *Ranunculus ficaria* subsp. *ficaria* a rostliny s pacibulkami *Ranunculus ficaria* subsp. *bulbilifer* (Sell 1994). Zamítnutí Bensonova lektotypu je ale neoprávněné, a proto musí být za typový poddruh (*F. verna* subsp. *verna*) považovány tetraploidní rostliny (Laegaard 2001). Diploidní taxon bez pacibulek, pro který dosud na úrovni poddruhu neexistovalo platné jméno, byl popsán jako *F. verna* subsp. *fertilis* (Laegaard 2001).

Veldkamp (2015) zmiňuje, že původní lektotyp stanovený Bensonem pochází pravděpodobně z Nizozemska nebo Švédska; exemplář, který určil Sell jako nový lektotyp, pochází s jistotou z Nizozemska. Protože diploid ve Švédsku neroste (Veldkamp 2015) a v Nizozemsku byl objeven až v roce 1976 (Gadella 1977), obě položky pravděpodobně patří tetraploidnímu poddruhu (Veldkamp 2015). I kdybychom tedy akceptovali Sellovu novou lektotypifikaci, za typový poddruh bychom museli považovat tetraploida s pacibulkami.

3.3 Přehled taxonů (sensu Veldkamp 2015)

V následujícím přehledu taxonů uvádím kromě jmen taxonů dle Veldkamp (2015) i často používaná synonyma a v závorkách za jmény příklady studií, v nichž se dané jméno použilo.

3.3.1 *Ficaria verna* Huds. subsp. *verna*

- *Ficaria bulbifera* (Marsden-Jones) Holub (Křísa 1988)
- *Ficaria verna* Huds. (Ovchinnikov 1937, Martinovský et al. 1987, Banfi et al. 2011, Zonneveld 2015, Drenckhahn 2016, Vázquez 2016, Drenckhahn et al. 2017)
- *Ficaria verna* subsp. *bulbifera* Å.Löve & D.Löve ex Soó & Borhidi (Veselá 1969, Bober 2003)
- *Ranunculus ficaria* subsp. *bulbifer* Lawalrée (Greilhuber 1974, Gadella 1977, 1978, 1983; Taylor & Markham 1978, Wcisło & Pogan 1981, Jung et al. 2008)

- *Ranunculus ficaria* subsp. *bulbilifer* Lambinon (López Gonzáles 1986, Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Post et al. 2009, Axtell et al. 2010)

Ficaria verna subsp. *verna* je nejčastěji uváděna jako tetraploidní taxon ($2n = 32$; Marsden-Jones & Turrill 1952, Papeš & Trinajstić 1981, Zonneveld 2015), přičemž průměrná velikost genomu tetraploidů činí 31,32 pg (Konečná 2018). Jedná se o poddruh s největším areálem (Veldkamp 2015), který je na většině území svého výskytu běžně rozšířen (Gill et al. 1971, Kubát et al. 2002, Kästner & Fischer 2006). Lodyhy jsou poléhavé, až 25 cm dlouhé. Z prvního nodu, který se nachází těsně pod povrchem půdy, vyrůstají kromě hlavní lodyhy obvykle další 2–3 lodyhy. Hlavní lodyha má 2–5 nodů, z nichž vyrůstají listy a vícečlánkové vedlejší lodyhy, na kterých mohou být ještě další větve. Dolní úsek lodyhy a báze řapíků jsou často zbarveny do fialova díky obsahu anthokyanů (Drenckhahn 2016). V pokročilých vývojových stádiích se v úžlabí listů vyvíjejí až 8 mm velké pacibulky (Drenckhahn 2016), a to buď jednotlivě, nebo ve skupinách po dvou či třech (Halket 1927). Délka listové čepele je 1,2–4,0 cm a šířka 1,5–5,7 cm (Veldkamp 2015), řapíky měří až 15 cm (Sell 1994). Listy jsou na lodyze umístěny střídavě nebo vstřícně (Taylor & Markham 1978, Popelka et al. v tisku) a směrem vzhůru se zmenšují (Kubát et al. 2002). Čepel je okrouhlá, většinou mírně lesklá, bazální laloky se jen zřídka překrývají. Okraj listu je mělce oddáleně vroubkovaný. Zářezy mezi vroubkami jsou ostré (Kästner & Fischer 2006). Podél střední žilky může být černá skvrna (Drenckhahn 2016). Průměr květu je 13–30 mm, korunní lístky jsou dlouhé 6–13 mm a široké 2–5 mm (Veldkamp 2015). Korunní lístky jsou úzké a příliš se nepřekrývají (Drenckhahn 2016). Kališní lístky jsou bylinné (Tutin & Cook 1993). Plodolistů je 5–44, tyčinek 14–26 (Marsden-Jones 1935), avšak Veselá (1969) udává počet tyčinek u tohoto poddruhu 12–42, přičemž počet tyčinek nad 26 je dosti častý. Na jedno souplodí bývá obvykle 0–5 vyvinutých nažek (výjimečně až 18), které jsou dlouhé 2,5–4 mm (Drenckhahn 2016). Nažky jsou řídkce krátce chlupaté (Veldkamp 2015).

Roste na vlhkých, úživných půdách listnatých lesů, v podrostu živých plotů, v houštinách, na loukách, v parcích a podobně (Kästner & Fischer 2006). V Tatrách vystupuje až do nadmořské výšky 1200 m a v Předalpí 1620 m, zatímco v jižním Norsku je výškové maximum 305 m (Meusel et al. 1965 in Taylor & Markham 1978). Areál tohoto poddruhu sahá od západní Evropy až do střední Asie asi po 60° východní zeměpisné délky, na sever zasahuje až po 60° severní šířky (Taylor & Markham 1978). V oblasti Středomoří je tento poddruh vzácný nebo chybí (Sell 1994). Dříve zpochybňovaný výskyt tohoto taxonu ve

Španělsku potvrdil Vázquez (2016). Tento poddruh je zdomácnělý mimo jiné v USA, Kanadě a na Novém Zélandu (Veldkamp 2015). Původní areál rozšíření tohoto taxonu ukazuje obr. 1.



Obr. 1: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *verna*. Rozšíření ve Francii, Rusku a střední Asii je nedostatečně známo (převzato z Veldkamp 2015).

Doposud není jasné, zda je tetraploidní subsp. *verna* allopolyploidního nebo autopolyploidního původu. Larter (1932) považoval tetraploidní orseje na základě struktury chromozomů za autopolyploidy. Studované rostliny měly pacibulky a nejspíše se jednalo o poddruh *verna*; není zde ale uvedeno, odkud rostlinný materiál pocházel. Zonneveld (2015) uvádí, že poddruh *verna* je pravděpodobně allotetraploidního původu, přičemž podle velikosti genomu mohl taxon vzniknout hybridizací diploidních poddruhů *calthifolia* a *fertilis*. V nedávné době však bylo zjištěno, že poddruh *verna* v sobě zahrnuje dvě geograficky oddělené linie významně se lišící velikostí genomu. Rostliny západně od Rýna mají průměrnou velikost genomu 34,2 pg, zatímco u rostlin východně od Rýna je průměrná velikost genomu 31,3 pg. To vedlo k novému pohledu na možný vznik poddruhu „*verna*“ – jedná se o heterogenní jednotku, rozpadající se na dva typy: východní typ mohl vzniknout autopolyploidizací poddruhu *calthifolia* a západní typ autopolyploidizací poddruhu *fertilis* (a následným zmenšením genomu), případně allopolyploidizací mezi poddruhy *fertilis* a *calthifolia* (Drenckhahn et al. 2017). Je ale třeba poznamenat, že uměle vytvořené (mitotickou polyploidizací) tetraploidní rostliny poddruhu *fertilis* neprodukují pacibulky a mají nižší zastoupení barvitelného pylu než přirozený tetraploid (Nicholson 1983).

Tröhler (1976) udává ze Švýcarska kromě tetraploidů i triploidní rostliny nejistého původu, které mohly představovat hybridy mezi diploidním a tetraploidním cytotypem. Diploidní rostliny ale jinak nejsou ze Švýcarska uváděny a není jisté, o jaký taxon by se případně mělo jednat. Anders-Gasser (1985) zmiňuje taktéž ze Švýcarska tetraploidy a triploidy a poprvé i pentaploidy. Uvedené triploidní a pentaploidní cytotypy mají také pacibulky v úžlabí listů a morfologicky se neliší od tetraploidních rostlin (Anders-Gasser 1985).

3.3.2 *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* (Rchb.) Rchb. ex Nyman

- *Ficaria calthaefolia* Rchb. (Martinovský et al. 1987)
- *Ficaria calthifolia* Rchb. (Ovchinnikov 1937, Křísa 1988, Kästner & Fischer 2006, Banfi et al. 2011, Zonneveld 2015, Drenckhahn 2016, Vázquez 2016, Drenckhahn et al. 2017, Popelka et al. 2019)
- *Ficaria ledebourii* Grossh. & Schischk. (Atamov et al. 2006)
- *Ranunculus calthifolius* (Rchb.) Bluff, Nees & Schauer (Fritsch 1894, Melzer 1972)
- *Ranunculus ficaria* subsp. *calthifolius* (Rchb.) Arcang. (Greilhuber 1974, Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Post et al. 2009, Axtell et al. 2010, Webb et al. 1995)
- *Ranunculus ficaria* subsp. *nudicaulis* (Kern.) Hegi (Martinčič et al. 2007)

Ficaria verna subsp. *calthifolia* je nejčastěji uváděna jako diploidní taxon ($2n = 16$; Greilhuber 1974, Pogan & Wcisło 1974, Papeš & Trinajstić 1981) s průměrnou velikostí genomu 15 pg (Drenckhahn et al. 2017). Z oddenku vyrůstají 1–2 (3) krátké, zpočátku podzemní jednočlámkové úseky lodyhy většinou 1–5 cm dlouhé, které se dostávají nad úroveň půdy během kvetení. Nad tímto úsekem lodyhy vyrůstá 2–8 růžicovitě uspořádaných listů. Ze středu růžice vystupují 1–3 většinou neolistěné květní stopky. Někdy ale na květní stopce vyrůstá jeden, dva nebo vzácně tři malé řapíkaté listy, čímž vzniká další nodus. V tomto případě může být za květní stopku považován bezlistý úsek nacházející se nad tímto nodem. Kromě lodyžních listů jsou přítomny až čtyři listy bazální vyrůstající přímo z oddenku (Drenckhahn 2016). Pacibulky v úžlabí listů se nevytvářejí (Sell 1994, Veldkamp 2015). Čepel je vejčitá, matně zelená (Kästner & Fischer 2006), u diploidních rostlin je 2,0–3,5 cm dlouhá a v průměru 2,3 cm široká (Drenckhahn 2016). Řapíky jsou většinou 3,5–7,0 cm dlouhé (Drenckhahn 2016). Mezi laloky listu je jen úzký zářez, laloky se často překrývají. Okraj listu je mělce oddáleně vroubkovaný. Zářezy mezi vroubky mají pravý až tupý úhel

(Kästner & Fischer 2006). Hydatody se nacházejí v mělkých zářezech listu, ale u listů s hlubšími zářezy jsou hydatody často přítomny i na vrcholech zubů. Existují i listy s hydatodami pouze na vrcholech zubů (Drenckhahn 2016).

Květní stopky jsou v době kvetení až 8 cm dlouhé, po odkvětu se dále prodlužují a ohýbají se dolů (Drenckhahn 2016). Průměr květu je 23–50 mm, délka korunních lístků 10–23 mm a jejich šířka 2,5–6 mm (Veldkamp 2015). Korunních lístků je téměř vždy osm; jsou podlouhle vejčité se zaobleným vrcholem. Zpočátku se korunní lístky v bazální polovině překrývají, postupně se stávají delší a užší (Drenckhahn 2016). Kališní lístky jsou zelené, na okraji s úzkým suchomázdřítým lemem (Tutin & Cook 1993). *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* je fertillní, mívá až 26 vyvinutých nažek v souplodí (Kästner & Fischer 2006). Nažky nemají výrazný zobánek, jsou asi 3–4 mm dlouhé a 2,5–3,0 mm široké a jsou pokryté jednoduchými chlupy (Drenckhahn 2016). Oproti ostatním poddruhům jsou chlupy hustší (Tutin & Cook 1993). Souplodí jsou přibližně kulovitá a jejich průměr je až 1 cm (Drenckhahn 2016).

Ficaria verna subsp. *calthifolia* roste ve světlých smíšených dubových lesích, polosuchých trávnících, na panonských stepích i v trávnících okolo lidských sídel (Kästner & Fischer 2006); může růst i v akátinách (Melzer 1972). Začíná kvést přibližně o dva týdny dříve než subsp. *verna* (Kästner & Fischer 2006, Drenckhahn 2016). Původní areál poddruhu zahrnuje Itálii, střední a jihovýchodní Evropu, jih východní Evropy až do evropské části Ruska a Kavkaz (Veldkamp 2015). Nedávno byl údajně objeven jako nový taxon pro Španělsko (Vázquez 2016). Také v Německu byla *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* objevena teprve nedávno (Illig & Ristow 2015, Drenckhahn 2016). Lokality v Německu jsou izolované od areálu výskytu tohoto poddruhu a předpokládá se, že současné rozšíření v této oblasti může být výsledkem transportu propagulí řekou Labe nebo jinými (antropogenními) vektory (Drenckhahn 2016). Jako nepůvodní roste v USA (Post et al. 2009) a na Novém Zélandu (Webb et al. 1995). Původní areál rozšíření tohoto taxonu ukazuje obr. 2.

Taxon označovaný jako *Ficaria stepporum*, rostoucí v centrální části evropského Ruska, je pravděpodobně totožný s tímto poddruhem (Sell 1994, Veldkamp 2015), i když Zonneveld (2015) ho na základě velikosti DNA vyčleňuje jako samostatný druh. Podobně také Tzvelev (2007) považuje *Ficaria stepporum* za samostatný druh. Údajně se od *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* odlišuje delšími lodyhami, kratšími květními stopkami, menšími listy a květy, užšími korunními listy a širším zářezem mezi bazálními laloky listu, které směřují poněkud do stran. Okraj listů je většinou celokrajný nebo téměř celokrajný. Jako oblast výskytu jsou kromě Ruska uvedeny i Kavkaz, Středomoří, západní a střední Evropa a Malá Asie (Tzvelev

2007). Jinak ale není známo, že by se takový taxon v těchto oblastech vyskytoval a pokud ano, tak byl doposud přehlížen.



Obr. 2: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* (převzato z Veldkamp 2015).

Drenckhahn (2016) uvádí z Německa existenci tří morfologicky se lišících cytotypů. Kromě obvyklých diploidních rostlin byl nalezen i triploidní a zřejmě pentaploidní cytotyp. Diploidní rostliny mají téměř v polovině případů na květní stopce jeden až tři malé listy vyrůstající z jednoho místa. Triploidi mají oproti diploidům větší listy a květy a silnější řapíky i květní stopky. U triploidních rostlin má mnoho listů podél střední žilky černé skvrny, podobně jako je tomu u poddruhu *verna*. Květní stopky triploidů nenesou žádný list a nažky bývají z větší části abortované. Třetí typ, pravděpodobně pentaploidní, se vyznačuje vzpřímeně stojícími, většími a hrubšími listy a často zakrnělými květy (Drenckhahn 2016). I když autor přiřazuje triploidní a pentaploidní exempláře k poddruhu *calthifolia*, vzhledem k neobvyklé ploidi a sympatrickému růstu s *Ficaria verna* subsp. *verna* se může jednat o hybridy. Kromě Německa pocházejí nálezy možných autotriploidů z řeckého ostrova Lefkada (Drenckhahn et al. 2017).

Tetraploidní rostliny poddruhu *calthifolia* jsou uváděny ze západního Řecka z ostrova Lefkada (Drenckhahn et al. 2017) a z Maďarska (Soó & Borhidi 1964). Soó & Borhidi zmiňují i výskyt hexaploidů, neuvádějí ale nic bližšího o původu této informace (Soó & Borhidi 1964). Rostliny s průměrnou velikostí genomu 31,3 pg z Polska a Rakouska byly původně považovány za tetraploidní jedince poddruhu *calthifolia*, přestože fenotypově

odpovídaly poddruhu *verna* (Zonneveld 2015). Další studie téže vědecké skupiny později interpretuje tento údaj o velikosti genomu jako příklad východního typu poddruhu *verna*, který se od západního typu poddruhu *verna* liší menší velikostí genomu (Drenckhahn et al. 2017). Jedinci vykazující intermediární znaky mezi poddruhy *verna* a *calthifolia* a rostoucí ve smíšených populacích jsou triploidní a byly považovány za hybridy (Pogan & Wcisło 1974, Kästner & Fischer 2006, Drenckhahn 2016), což bylo i dokázáno cytogenetickými a molekulárními metodami (Popelka et al. 2019).

Ve dvou populacích subsp. *calthifolia* z Maďarska byla zjištěna přítomnost až osmi B-chromozomů v jedné buňce. Nebyl prokázán jejich negativní vliv na růst rostlin, vývoj zárodečného vaku ani na viabilitu pylu; pouze u rostlin s osmi B-chromozomy je viabilita pylu snižena (66–87 % životaschopných zrn). Na rozdíl od poddruhu *fertilis* nebyl zaznamenán odlišný počet B-chromozomů v různých kořenových špičkách jedné rostliny. Byl ale pozorován jejich nerovnoměrný rozchod a eliminace během mikrosporogeneze i makrosporogeneze. Rostliny s B-chromozomy mají oproti jedincům bez nich větší schopnost vegetativního rozmnožování dělením podzemních hlíz a kvetou přibližně o dva týdny dříve (Pogan & Wcisło 1981a).

3.3.3 *Ficaria verna* subsp. *fertilis* (A. R. Clapham ex Laegaard) Stace

- *Ficaria ambigua* Boreau (Zonneveld 2015, Vázquez 2016, Drenckhahn et al. 2017)
- *Ficaria fertilis* (Lawalrée ex Laegaard) Galasso, Banfi & Soldano (Banfi et al. 2011)
- *Ranunculus ficaria* subsp. *fertilis* A. R. Clapham ex Laegaard (Laegaard 2001)
- *Ranunculus ficaria* L. subsp. *ficaria* (Gadella 1977, 1978; Taylor & Markham 1978, Valdés-Bermejo 1979, López González 1986, Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Post et al. 2009, Axtell et al. 2010)

Taxon *F. verna* subsp. *fertilis* je uváděn jako diploidní ($2n = 16$; Marsden-Jones 1935, Sell 1994, Zonneveld 2015). Velikost genomu je průměrně 20 pg (Zonneveld 2015). Lodyhy jsou vzpřímené a nesou mnoho listů (Sell 1994), které jsou na lodyze uspořádány jednotlivě nebo vstřícně (Taylor & Markham 1978). Listy měří až 5×5 cm (Sell 1994, Veldkamp 2015), délka řapíků je až 16 cm (Vázquez 2016). Bazální zářez listu je obvykle široký (Tutin & Cook 1993). Pacibulky v úžlabí listů se nevytvářejí (Gill et al. 1972, Veldkamp 2015). Průměr květu je většinou 20–40 mm (Sell 1994). Korunní lístky jsou širší než u poddruhu *verna* a

většinou se svými okraji překrývají (Marsden-Jones 1935, Veldkamp 2015), jejich délka je 10–20 mm a šířka 4–9 mm (Sell 1994, Veldkamp 2015). Kališní lístky jsou bylinné (Tutin & Cook 1993). V květu je 11–72 pestíků a 19–49 tyčinek (Marsden-Jones 1935). Nažky jsou dlouhé 2,5–3,5 mm a široké 1,7–2,2 mm, obvykle jsou dobře vyvinuté (Sell 1994, Veldkamp 2015); počet vyvinutých nažek v jednom souplodí bývá 0–39 (Marsden-Jones 1935).

Ficaria verna subsp. *fertilis* roste na vlhých půdách v lesích, na okrajích příkopů a potoků a na dalších otevřených místech (López González 1986) a je rozšířena ve Velké Británii, Irsku, Dánsku, Belgii, Itálii, na Maltě, v Portugalsku a Španělsku; údaje z Francie jsou nedostatečně prozkoumány (Veldkamp 2015). Druhotně roste v USA (Post et al. 2009). Původní areál rozšíření tohoto taxonu ukazuje obr. 3.



Obr. 3: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *fertilis*. Rozšíření ve Francii je nedostatečně známo (převzato z Veldkamp 2015).

U tohoto taxonu je znám výskyt B-chromozomů, což se týká rostlin z Velké Británie (Gill et al. 1972, Marchant & Brighton 1974). Zvláštní nadbytečné chromozomy byly u diploidních rostlin pozorovány již dříve (Larter 1932, Marsden-Jones & Turrill 1952). Larter (1932) popisuje nález dvou přídatných chromozomů o délce zhruba jedné třetiny normálního chromozomu menší velikosti v jedné samčí rostlině. Marsden-Jones & Turrill (1952) zmiňují nálezy abnormálních diploidů s 18, 20 nebo 21 chromozomy, přičemž dvě ze tří takových rostlin byly rovněž samčí. Kromě toho byly pozorovány i samčí rostliny s běžným počtem chromozomů. Největší zjištěný počet B-chromozomů v jedné buňce byl osm, nejčastější počet

byl tři (Marchant & Brighton 1974). V populacích s výskytem B-chromozomů může být četnost rostlin s jedním a více B-chromozomy vysoká, průměrně 55 %. Počet B-chromozomů se může lišit v různých kořenových špičkách v rámci jedné rostliny (Gill et al. 1972). Ještě větší nestálost v počtu B-chromozomů existuje u mateřských buněk pylových zrn (PMC), kde může být různý počet B-chromozomů u PMC v rámci jednoho prašníku. Přítomnost B-chromozomů zřejmě nemá u mateřských buněk pylových zrn vliv na četnost chiasmat a zdá se, že nemá vliv ani na fertilitu pylu (Marchant & Brighton 1974). Přítomnost B-chromozomů je často spojena s tvorbou světlejších a skvrnitějších listů než u rostlin bez B-chromozomů (Marchant & Brighton 1974).

Triploidní exempláře známé z Velké Británie vznikly pravděpodobně hybridizací mezi poddruhy *fertilis* a *verna* (Marchant & Brighton 1974, Nicholson 1983, Sell 1994). Podobně i triploidi z Pyrenejského poloostrova jsou nejspíš hybridogenního původu (Diosdado & Pastor 1993).

3.3.4 *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis* (F. W. Schultz) Soó

- *Ficaria grandiflora* Robert (Robert 1838, Banfi et al. 2011, Zonneveld 2015, Vázquez 2016)
- *Ranunculus ficaria* subsp. *ficariiformis* (F.W.Schultz) Rouy & Foucaud (Gadella 1978, Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Baltisberger & Widmer 2005, Martinčič et al. 2007, Post et al. 2009, Axtell et al. 2010)
- *Ranunculus ficariiformis* F.W.Schultz (Fritsch 1894)

Ficaria verna subsp. *ficariiformis* je v literatuře uváděna jako tetraploidní (Pogan & Wcisło 1986, Sell 1994, Banfi et al. 2011) nebo diploidní (Löve & Kjellqvist 1974, Zonneveld 2015). U diploidních jedinců je průměrná velikost genomu 23,2 pg, což je nejvíce ze všech diploidních taxonů rodu *Ficaria* (Zonneveld 2015).

Rostliny jsou dosti robustní se vzpřímenými nebo vystoupavými, nekořenujícími lodyhami (Rouy & Foucaud 1893). V úžlabí listů nesou pacibulky (Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Veldkamp 2015), i když některé zdroje naopak uvádějí, že tento taxon pacibulky nevytváří (Fritsch 1894, Pogan & Wcisło 1986). Celokrajné nebo lehce zubaté listy (Rouy & Foucaud 1893) jsou dlouhé 1–6 cm a široké 1,5–6,5 cm (Veldkamp 2015). Průměr květu je 35–55 mm. Korunní lístky jsou dlouhé 17–26 mm a široké 4–12 mm, někdy se jejich okraje překrývají (Veldkamp 2015). Kališní lístky jsou žlutavě bílé (Tutin & Cook 1993). Nažky jsou krátce chlupaté, do 4–5 mm dlouhé a 2,5–3,5 mm široké (Veldkamp 2015). Pogan &

Wcisło (1986) zmiňují snížený počet vyvinutých nažek u rostlin pěstovaných v klimatických podmínkách střední Evropy.



Obr. 4: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis* (převzato z Veldkamp 2015).

Tento taxon roste zejména v listnatých lesích okolo řek, někdy na dočasně zaplavovaných místech, na písčitéch půdách bohatých na organickou hmotu (Vázquez 2016). Je rozšířen v severní Africe, na Pyrenejském poloostrově, v Itálii, na Maltě, podél východního pobřeží Jaderského moře, v Malé Asii (Veldkamp 2015), na jihovýchodě Balkánského poloostrova a na Krétě (Dimopoulos et al. 2016, Veldkamp 2015). Existuje údaj staršího data o výskytu v jižní Francii (Robert 1838), tato práce ale nezmiňuje přítomnost pacibulek a není zcela jisté, zda se údaj vztahuje k tomuto taxonu (Rouy & Foucaud 1893, Sell 1994). Podle Tison & de Foucault (2014) by se měl ve Francii kromě *F. verna* subsp. *verna* roztroušeně vyskytovat ještě taxon *F. verna* subsp. *ficariiformis*, dle popisu a uvedených synonym se ale zřejmě jedná o *F. verna* subsp. *fertilis*. Rozšíření ve Francii tedy vyžaduje další studium (Veldkamp 2015). Taxon se vyskytuje jako zdomácnělý v USA (Post et al. 2009), na Novém Zélandu (Webb et al. 1995) a ve Velké Británii (Stace 2010). Původní areál rozšíření tohoto taxonu ukazuje obr. 4.

3.3.5 *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala* (P. D. Sell) Stace

- *Ficaria chrysocephala* (P. D. Sell) Galasso, Banfi & Soldano (Banfi et al. 2011, Zonneveld 2015)
- *Ranunculus ficaria* subsp. *chrysocephalus* P. D. Sell (Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Baltisberger & Widmer 2005, Post et al. 2009, Axtell et al. 2010)



Obr. 5: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala* (převzato z Veldkamp 2015).

Ficaria verna subsp. *chrysocephala* je uváděna jako tetraploidní (Sell 1994, Baltisberger & Widmer 2005, Banfi et al. 2011, Zonneveld 2015), s průměrnou velikostí genomu 30,1 pg (Zonneveld 2015). Rostliny jsou velkého vzrůstu se vzpřímenými lodyhami. Pacibulky se nevytvářejí (Veldkamp 2015). Čepel listů měří až 8×9 cm, řapíky jsou dlouhé až 21 cm (Sell 1994). Průměr květů činí 40–60 mm. Korunní lístky jsou dlouhé 18–25 mm a široké 9–18 mm, jejich okraje se někdy překrývají (Veldkamp 2015). Kališní lístky jsou žlutavě bílé (Tutin & Cook 1993). Krátce chlupaté nažky jsou dlouhé 3–4 mm a široké 2–2,5 mm (Sell 1994, Veldkamp 2015). Tento poddruh přirozeně roste na Krétě, Kypru, pravděpodobně také v pevninském Řecku a v jihozápadním Turecku (Veldkamp 2015). Zdomácnělý je v USA (Post et al. 2009). Zonneveld (2015) zmiňuje rostliny velikostí genomu odpovídající tomuto poddruhu i z Portugalska, Španělska, Srbska, Bulharska, Lotyšska, Irska a Francie. Původní areál rozšíření tohoto taxonu ukazuje obr. 5.

Marsden-Jones a Turrill (1952) uvádějí z Velké Británie nález pěstované tetraploidní rostliny bez pacibulek pod názvem *grandiflorus*. Jedná se pravděpodobně o exemplář náležející k tomuto poddruhu (Sell 1994).

3.3.6 *Ficaria verna* subsp. *ficarioides* (Bory & Chaub.) Veldk.

- *Ranunculus ficarioides* Bory & Chaub. (Fritsch 1894, von Halácsy 1894, Tutin & Cook 1993)
- *Ficaria ficarioides* (Bory & Chaub.) Halácsy (Ovchinnikov 1937, Zonneveld 2015)



Obr. 6: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *ficarioides* (převzato z Veldkamp 2015).

Ficaria verna subsp. *ficarioides* je diploidní (Papeš & Trinajstić 1981, Tutin & Cook 1993) a průměrná velikost genomu je 18,4 pg (Zonneveld 2015). Rostliny jsou malého vzrůstu, dorůstají velikosti jen asi 7 cm (Tutin & Cook 1993). Lodyhy jsou poléhavé nebo vzpřímené, v úžlabí listů nevytvářejí pacibulky (Veldkamp 2015). Okraj listů je hrubě vroubkovaně zubatý (Tutin & Cook 1993). Čepel je 1,5–4 cm dlouhá a 1,2–4,5 cm široká (Veldkamp 2015). Květní stopky jsou kratší než bazální listy (Tutin & Cook 1993). Průměr květu je 17–23 mm, délka korunních lístků je 7–10 mm. Korunní lístky se vzájemně nepřekrývají (Veldkamp 2015). Kališní lístky jsou žlutavé (Tutin & Cook 1993). Nažky jsou lysé nebo olysálé (Veldkamp 2015).

Tento poddruh roste na vlhkých místech v horách (Tutin & Cook 1993). Vyskytuje se v pevninském Řecku, na ostrovech v jihovýchodní části Egejského moře (Karpathos, Kasos) a v jižním Turecku (Veldkamp 2015). Ovchinnikov (1937) tento taxon udává z jižního a východního Zakavkazska, podle Veldkamp (2015) se ale údaje ze Zakavkazska vztahují k subsp. *kochii*. Zonneveld (2015) ve své práci udává jako původ jedné rostliny tohoto poddruhu Portugalsko. Tato rostlina ale měla pacibulky. Na základě měření genomu zástupců rodu *Ficaria* Konečná (2018) předpokládá, že dotyčný jedinec je součástí tetraploidní linie *F. verna* subsp. *ficariiformis*. Původní areál rozšíření *F. verna* subsp. *ficarioides* ukazuje obr. 6.

3.3.7 *Ficaria verna* subsp. *kochii* (Ledeb.) Veldk.

- *Ficaria fascicularis* C. Koch (Ovchinnikov 1937, Emadzade et al. 2010, Zonneveld 2015, Baltisberger & Hörandl 2016)
- *Ficaria kochii* (Ledeb.) Iranshahr & Rech.f. (Paun et al. 2005, Lehnebach et al. 2007)
- *Ranunculus kochii* Ledeb. (Hörandl et al. 2005)



Obr. 7: Mapa rozšíření taxonu *Ficaria verna* subsp. *kochii* (převzato z Veldkamp 2015).

Ficaria verna subsp. *kochii* je tetraploid ($2n = 32$; Gagnidze et al. 1998 in Rice et al. 2015, Zonneveld 2015) s průměrnou velikostí genomu 36,2 pg (Zonneveld 2015).

Rostliny tohoto poddruhu jsou menšího vzrůstu s krátkými lodyhami. Listy jsou více nebo méně přízemní s čepelí 2–4 cm dlouhou a 1,5–3 cm širokou. Květy o průměru 22–45 mm mají korunní lístky 10–20 mm dlouhé a 3 mm široké, někdy se jejich okraje překrývají. Nažky jsou lysé, 2 mm dlouhé. Tento taxon roste v Turecku, na Kavkaze, v Iráku a v Íránu (Veldkamp 2015). Původní areál rozšíření tohoto taxonu ukazuje obr. 7.

3.4 Hybridizace mezi taxony

Již delší dobu byly v různých zemích nacházeny exempláře vykazující přechodné morfologické znaky mezi dvěma poddruhy (diploidním a tetraploidním), u nichž byly, když došlo ke spočítání chromozomů, zjištěny tři sady chromozomů. To vedlo různé autory k vyslovení domněnky, že se jedná o hybridy.

Ve Velké Británii byly triploidní rostliny nalezeny na více lokalitách. V jedné studované triploidní populaci rostliny nevytvářely vůbec žádné vyvinuté nažky. Někdy produkovaly pacibulky, ale vždy menší a v nižším počtu než tetraploidní jedinci (Gill et al. 1972). Stace (2010) uvádí, že většinou jsou triploidi bez pacibulek. Triploidní rostliny mají tendenci vytvářet neskvřité listy s nápadně vroubkovanými okraji (Marchant & Brighton 1974). Tendence triploidů růst ve smíšených populacích s diploidními (subsp. *fertilis*) nebo s tetraploidními (subsp. *verna*) jedinci nebo s oběma zároveň (Gill et al. 1972, Nicholson 1983, Stace 2010) svědčí spíše o jejich hybridogenním původu než o vzniku splynutím redukované a neredukované gamety diploida (Marchant & Brighton 1974, Nicholson 1983, Sell 1994). Je ale zvláštní, že Marsden-Jones & Turrill (1952) v rámci hybridizačních pokusů zjistili, že kříženci mezi poddruhem *verna* s pacibulkami a poddruhem *fertilis* bez pacibulek měli vždy pacibulky (kromě jedné výjimky, kdy rodič s pacibulkami mohl být heterozygot). To by mohlo naznačovat, že triploidní rostliny bez pacibulek představují autotriploidy *F. verna* subsp. *fertilis*. Nelze tedy vyloučit dvojí způsob vzniku triploidů.

U triploidních rostlin z Portugalska se nevytvářejí zralé nažky ani pacibulky. Zdejší rostliny se od diploidů a tetraploidů mohutnějším vzrůstem a silnějšími, velmi lesklými listy (Barros Neves 1942). Stejná situace je u triploidů pocházejících ze Španělska (Diosdado & Pastor 1993). U triploidních rostlin z Pyrenejského poloostrova se také předpokládá hybridogenní původ (Diosdado & Pastor 1993). Není ale zcela jasné, zda se jedná o hybrida poddruhů *verna* a *fertilis*, nebo *ficariiformis* a *fertilis*. Některé triploidní exempláře z Pyrenejského poloostrova každopádně rostly pospolu s tetraploidními jedinci *F. verna* subsp. *ficariiformis* (Pogan & Wcisło 1986).

Z Polska byl popsán výskyt jedinců s intermediárními morfologickými znaky mezi poddruhy *verna* a *calthifolia*. Tito jedinci byli nalezeni ve smíšených populacích obou poddruhů (Towpasz 1971, Pogan & Wcisło 1974). Dle Pogan & Wcisło (1974) tyto rostliny produkovaly jen málo napohled vyvinutých nažek. Bylo zjištěno, že intermediární jedinci jsou triploidní, což podpořilo domněnku, že se jedná o rostliny hybridogenního původu (Pogan & Wcisło 1974). Nález podivných jedinců, u nichž nebylo zřejmé, zda patří k taxonu *F. verna* subsp. *calthifolia*, zmiňuje z Rakouska Melzer (1972). Z této země i Kästner & Fischer (2006) udávají výskyt patrně hybridogenních, pravděpodobně triploidních jedinců nebo populací, které vykazují intermediární znaky mezi oběma taxony. Morfologicky intermediární exempláře jsou známy i z Německa (Drenckhahn 2016) a z oblasti Krymu a Kavkazu (Ovchinnikov 1937).

V nedávné době bylo potvrzeno, že triploidní jedinci morfologicky intermediární mezi subsp. *verna* a subsp. *calthifolia* jsou skutečně hybridogenního původu. Zkoumané rostliny pocházely ze sympatrických populací obou rodičovských taxonů z České republiky, Slovenska a Maďarska. Triploidní vznikli ve studovaných populacích nezávisle, ale každá triploidní populace byla tvořena pouze jedním klonem. To naznačuje, že hybridizace mezi těmito taxony je poměrně řídkým jevem, ale jednou vytvoření triploidní hybridy mají dobrou schopnost vegetativního šíření v rámci populace (Popelka et al. 2019).

3.5 Reprodukce

Zástupci rodu *Ficaria* kvetou časně zjara ještě před olistěním stromů (Taylor & Markham 1978). Všechny taxony, vyjma hybridních, jsou schopny generativního rozmnožování, nicméně u vyšších ploidních stupňů může být tvorba nažek značně omezena (Gill et al. 1972, Wcisło & Pogan 1981, Veldkamp 2015, Popelka et al. 2019). Všechny poddruhy se mohou rozmnožovat také vegetativně pomocí kořenových hlíz. U poddruhů *verna* a *ficariiformis* se při vegetativním rozmnožování navíc uplatňují pacibulky vznikající v úžlabí listů (Sell 1994).

Rod *Ficaria* je entomogamní, ale při absenci opylovačů může dojít k samoopylení (Marsden-Jones 1935, Sell 1994). Květy jsou mírně proterandrické. Prašníky praskají extrorzně. Nejdříve se vnější tyčinky ohnou směrem ven z květu a prasknou jim prašníky. V té době blizny ještě nejsou receptivní. Později vnitřní tyčinky překlenou pestíky, a pokud rostlina nebyla opylena cizím pylem, dojde k samoopylení. Bylo zjištěno, že rostliny taxonů *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *fertilis* po samoopylení produkují jenom málo životaschopných semen nebo jsou zcela autosterilní (Marsden-Jones 1935). Podobně i ve studii Pogan & Wcisło (1981b) byla zjištěna úplná autosterilita, kdy se po samoopylení u

pokusných rostlin taxonů *F. verna* subsp. *calthifolia* a *F. verna* subsp. *verna* nevytvořila žádná semena (Pogan & Wcisło 1981b).

Hmyz sbírá v květech orsejů nektar i pyl. Nektar je produkován v malých šupinkách na bázi korunních lístků. Velmi častými opylovači orsejů jsou *Apis mellifera*, *Scatophaga stercoraria* a brouci rodu *Meligethes* (Marsden-Jones 1935, Andreas 1954). Brouci rodu *Meligethes* jsou méně mobilní a tudíž méně efektivní opylovači, protože často opylí blízké a tedy i geneticky shodné rostliny v rámci jednoho klonu (Andreas 1954), nicméně představují důležité opylovače ve stínu, kde je nedostatek jiného hmyzu (Marsden-Jones 1935). Kromě zmíněných opylovačů byla zaznamenána řada dalších druhů *Hymenoptera* a *Diptera*, méně i *Lepidoptera* (Marsden-Jones 1935).

Ficaria verna subsp. *verna* se rozmnožuje převážně vegetativně pomocí pacibulek vyrůstajících v úžlabí listů (Andreas 1954, Wcisło & Pogan 1981). Většina autorů se shoduje, že rozmnožování semeny je u něj zanedbatelné (Marsden-Jones 1935, Andreas 1954, Sell 1994). V přírodních podmínkách produkuje jen velmi málo životaschopných semen, mnoho rostlin vůbec žádné (Marsden-Jones 1935). Velké procento napohled vyvinutých semen není schopno klíčení (Andreas 1954, Metcalfe 1939). V rozporu s těmito údaji je studie Popelka et al. (2019), kde byla u pěstovaných rostlin tohoto taxonu zjištěna vyšší úspěšnost generativní reprodukce a vysoká klíčivost nažek. Jako možné vysvětlení je zde uvedeno, že v důsledku nízkého stresu mohly rostliny investovat více zdrojů do sexuálního rozmnožování než rostliny v přirozeném prostředí. Protože tyto rostliny byly uměle opyleny (xenogamie z jiných populací), je také možné, že v přirozených podmínkách je produkce semen nižší kvůli nedostatku cizího pylu. Avšak určitá genotypová variabilita ve studovaných populacích naznačuje sexuální rozmnožování i u volně rostoucích rostlin ve střední Evropě (Popelka et al. 2019).

Metcalfe (1939) u poddruhu *fertilis* zmiňuje, že vyvinuté nažky s embryem a endospermem mohou vznikat i apomikticky, nebyla ale testována jejich klíčivost (Metcalfe 1939). Naproti tomu Popelka et al. (2019) nezjistili u kastrovaných a izolovaných rostlin u taxonů *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *calthifolia* žádné vyvinuté nažky. Ani při experimentálním křížení tetraploidní subsp. *verna* a diploidní subsp. *calthifolia* nebyli nalezeni žádní apomikticky vzniklí jedinci – mezi potomstvem byli pouze triploidní hybridy. Vznik životaschopných apomiktických jedinců není tedy pravděpodobný (Popelka et al. 2019). Odstranění pacibulek nevede ke zvýšení produkce životaschopných semen; zvýšení počtu napohled vyvinutých nažek však lze dosáhnout umístěním lodyhy se zrajícími plody do vody a odstraněním pacibulek (Marsden-Jones 1935). Počet nažek s vyvinutým embryem se

tímto způsobem nanejvýš nepatrně zvýší, protože většina nažek spadá do kategorie napohled vyvinutých, ale neschopných klíčení (Metcalf 1939).

Rostliny ze slunných stanovišť produkují více vyvinutých semen než jedinci rostoucí ve stínu, protože opylovači preferují osluněné květy (Marsden-Jones 1935). Nažky opadávají hlavně během června, když začíná senescence (Grime et al. 1988). V době opadu nažky není embryo ještě plně diferencované a svůj vývoj dokončí během klidového období (Taylor & Markham 1978). To je vysvětlováno rychlým odumřením rostlin na jaře – během krátké vegetační periody se embryo nestihne plně vyvinout (Förster 1997). Rod *Ficaria* je myrmekochorní; mravenci jsou přitahováni elaiosomy při bázi nažek (Weiss 1908, Gorb & Gorb 2003).

K vyklíčení semen je zapotřebí chladná perioda. Klíčení lze urchlit odstraněním oplodí (Taylor & Markham 1978). Semena klíčí časně zjara (Marsden-Jones 1935, Metcalf 1936), klíčení je epigeické a nezávislé na světle (Taylor & Markham 1978). Přestože Metcalf (1936) uvádí, že semena zasetá koncem léta vyklíčí následující jaro, Sterckx (1900) pozoroval, že zasetá semena většinou vyklíčí až za dva roky (Sterckx 1900 in Metcalf 1936). U semenáčku se vyvíjí jediný děložní lístek a kromě něho se do konce prvního roku obvykle vytvoří pouze jeden asimilační list (Taylor & Markham 1978). Ten vyrůstá naproti děložnímu lístku a je obklopen jeho bází (Metcalf 1936). Současně se založením prvního asimilačního listu se tvoří silný adventivní kořen. Původní hypokotyl zůstává krátký a stejně jako dolní část řapíku děložního lístku zůstává pod povrchem půdy (Förster 1997). Žádné semenáčky nekvetou první rok, malá část kvete druhý a zbytek třetí rok (Marsden-Jones 1935).

K vegetativnímu rozmnožování slouží u poddruhů *verna* a *ficariiformis* také pacibulky (Sell 1994). Počátkem léta nadzemní části rostliny s výjimkou pacibulek odumírají a rozpadají se a pacibulky se tak postupně uvolní. Pacibulky jsou odolné vůči nepříznivým podmínkám, jako je vysušení nebo mráz (Halket 1927). Rostliny pocházející z pacibulek mohou kvést už během prvního roku (Marsden-Jones 1935, Sell 1994).

Produkce pacibulek a semen může být ovlivněna mírou disturbance záplavami. Bylo zjištěno, že u rodu *Ficaria* je investice do rozmnožování semeny nejvyšší na místech se střední intenzitou disturbance, kdy jsou semena výhodná pro kolonizaci vzdálených volných prostor a zároveň jsou ještě dostupná mravencům, kteří semena roznášejí. Na málo nebo hodně disturbovaných místech naopak rostliny netvoří tolik semen, ale investují více do produkce pacibulek a hlíz (Jung et al. 2008). Srovnání genetické struktury orsejů v lese a na kosené louce ukázalo, že na louce se na stejně velké ploše nachází více genet než v lese. Kosení zřejmě zvyšuje transport pacibulek a genotypy na louce jsou více promíšené; pozorovaná

vyšší genotypová variabilita na louce může být ale vysvětlena také větší mírou pohlavního rozmnožování na disturbované ploše (Reisch & Scheitler 2009).

Efektivní způsob vegetativního šíření představuje fragmentace shluků kořenových hlíz (Taylor & Markham 1978). Větší kořenové hlízy mají lepší klíčivost než malé (Sohrabi Kertabad et al. 2013) a také mohou klíčit při nižších teplotách než malé hlízy (Taylor & Markham 1978, Sohrabi Kertabad et al. 2013). Čím větší je hmotnost hlízy, tím se zvyšuje pravděpodobnost kvetení (Taylor & Markham 1978).

3.5.1 Sterilita poddruhu *F. verna* subsp. *verna* a triploidních cytotypů

Malý počet vyvinutých nažek u poddruhu *verna* už dlouhou dobu přitahoval pozornost a bylo vysloveno mnoho názorů, čím je to způsobeno. Za důvody sterility bývají považovány disorganizace zárodečného vaku a nucellu (Metcalf 1939, Pogan & Wcisło 1981a, 1981b), poruchy mikrosporogeneze i makrosporogeneze (Pogan & Wcisło 1981b, Wcisło & Pogan 1981) nebo snížená schopnost klíčení pylových zrn (Metcalf 1939). Marsden-Jones (1935) se domníval, že vyvíjející se pacibulky využijí živiny potřebné pro tvorbu endospermu.

Mikrosporogeneze u *F. verna* subsp. *verna* je silně narušená. U PMC byly zjištěny různé poruchy prvního i druhého meiotického dělení. Pozorování různých metafází ukázalo, že vznikají s různou četností univalenty, bivalenty, trivalenty a kvadrivalenty. Univalenty nebo skupiny chromozomů jsou často rozmístěny podél dělicího vřeténka nebo eliminovány do cytoplazmy. V anafázi I byl pozorován nerovnoměrný rozchod chromozomů k pólům, zpožďující se chromozomy a tvorba chromatidových můstků. Kvůli těmto poruchám mají pylová zrna v rámci tetrády různě velká jádra a někdy jsou přítomna mikrojádra (Pogan & Wcisło 1981a, Wcisło & Pogan 1981). Makrosporogeneze u subsp. *verna* je provázena podobnými poruchami jako mikrosporogeneze (Wcisło & Pogan 1981). Jsou známy různé abnormality jako např. zárodečný vak s chybějícími synergidami nebo centrálním jádrem. Existují i semeníky, kde se nikdy nevyvine kompletní zárodečný vak se všemi buňkami; v některých semenících se dokonce zárodečný vak vůbec nevytvoří (Metcalf 1939). Takové odchylky jsou ale vzácné a obvykle vznikají napohled normální sedmijaderné zárodečné vaky, u nichž ale lze předpokládat genetickou nevyrovnanost. Později dochází k disorganizaci zárodečného vaku. Jádra samičího gametofytu jsou resorbována a zároveň degeneruje i nucellus (Pogan & Wcisło 1981b).

Zastoupení fertilního pylu se velice liší i mezi jedinci v jedné populaci a dokonce i v rámci různých květů na jedné rostlině, například v jediné populaci se zastoupení viabilních pylových zrn pohybovalo u různých rostlin mezi 18–92 %, většinou to bylo více než 50 %

(Marchant & Brighton 1974). U rostlin ze 47 různých lokalit v Polsku byl zjištěn vyšší podíl normálních zrn, konkrétně 54–98 %, většinou více než 95 % (Pogan & Wcisło 1974). U tetraploidních rostlin z Portugalska bylo zjištěno jen 28 % životaschopných pylových zrn (Barros Neves 1942).

Ne všechna pylová zrna, která se na základě výsledku barvení acetokarmínem jeví jako dobře vyvinutá, jsou schopna oplození, a to kvůli nestandardnímu počtu chromozomů. Srovnání klíčivosti pylových zrn v kapkách cukerného roztoku ukázalo, že v době, kdy se vytvořila pylová láčka u 75 % pylových zrn poddruhu *calthifolia*, u poddruhu *verna* byla pylová láčka vytvořena pouze u 10 % zrn (Pogan & Wcisło 1981b). Častá absence oplození může být tedy způsobena zpomaleným růstem pylové láčky. Pylová láčka buď nedosáhne zárodečného vaku, anebo ho dosáhne v době, kdy už vaječná buňka není schopna oplození. I v případě oplození může dojít k zastavení vývoje zygoty nebo nažky kvůli neživotaschopným genetickým kombinacím (Wcisło & Pogan 1981). Metcalfe (1939) u taxonu *F. verna* subsp. *verna* pozoroval, že endosperm může vznikat i bez oplození centrálního jádra zárodečného vaku, avšak Pogan & Wcisło (1981b) tento jev nepozorovali – endosperm byl vždy triploidní. Nažky s vyvinutým endospermem a multicelulárním embryem se vyvíjejí jen z 1 % pestíků (Wcisło & Pogan 1981). Některá semena s dobře vyvinutým embryem nemají vyvinutý endosperm, jiná jsou naopak s vyvinutým endospermem, ale bez embrya. Ne všechna napohled životaschopná semena jsou tedy schopná klíčení (Metcalfe 1939). U velkokvětých tetraploidních poddruhů *ficariiformis* a *chrysocephala* jsou pylová zrna na rozdíl od poddruhu *verna* z větší části dobře vyvinutá a vytváří se mnoho zralých nažek (Sell 1994).

Poruchy v mikrosporogenezi jsou časté také u triploidních cytotypů. V anafázi I. vznikají chromatidové můstky. Protože druhé meiotické dělení následuje ihned po prvním, aniž by vznikla přepážka, mohou tyto můstky přetrvávat i do druhého dělení. U triploidů je frekvence vzniku trivalentů velmi nízká; nejčastěji vzniká osm bivalentů a osm univalentů. Univalenty často nejsou zahrnuty do polárních skupin a vytvoří mikrojádru. Kvůli poruchám v dělení vznikají abnormální tetrády a pylová zrna různých velikostí. U triploidů z Portugalska bylo zjištěno 23 % normálně vyvinutých zrn (Barros Neves 1942). U triploidních rostlin z Velké Británie životaschopnost pylu většinou nepřesahuje 20 % (Marchant & Brighton 1974). Tyto rostliny se vyznačují ještě větší sterilitou než tetraploidní *F. verna* subsp. *verna*, kdy například z 49 pozorovaných rostlin žádná neprodukovala vyvinuté nažky (Gill et al. 1972).

V menší míře se poruchy mikrosporogeneze objevují také u diploidních cytotypů. Viabilita pylu u diploidních cytotypů se může výrazně lišit mezi jednotlivými populacemi, například u dvou diploidních populací z Portugalska bylo zastoupení abnormálních pylových

zrn 33,3 % v jedné a 4,1 % v druhé populaci (Barros Neves 1942). U diploidní subsp. *calthifolia* bylo zjištěno 0–9 % (nejčastěji 2–4 %) abortovaných pylových zrn (Pogan & Wcisło 1974).

Protože u zástupců rodu *Ficaria* byla zjištěna značná autosterilita (Marsden-Jones 1935), je možné, že malé množství vyvinutých nažek u poddruhu *verna* je částečně způsobeno existencí rozsáhlých klonálních porostů. Protože se jedná o geneticky identické rostliny, ve výsledku jsou opyleny převážně „vlastním“ pylem, což vede ke snížení počtu vytvořených životaschopných nažek. Rozhodně to ale není hlavní důvod sterility, protože pěstování odlišných genotypů pocházejících z různých lokalit pospolu nevede k navýšení počtu vyvinutých semen (Pogan & Wcisło 1981b).

Andreas (1954) považuje květ poddruhu *verna* za víceméně nefunkční orgán. Tím vysvětluje existenci typu *micrantha* s redukovanými květy (viz kapitola Květy): tito jedinci mohou teoreticky více investovat do vegetativního rozmnožování. Asexualita je ale pro druh zhoubná, protože snižuje variabilitu. Andreas (1954) usuzuje, že poddruh *verna* je pravděpodobně na cestě k vyhynutí. Jak ale zjistili Popelka et al. (2019), sexuální rozmnožování u subsp. *verna* je zřejmě běžnější, než se dříve myslelo.

3.6 Komentář k vybraným morfologickým znakům

V následujícím textu jsou stručně charakterizovány jednotlivé orgány zástupců rodu *Ficaria* s důrazem na jejich morfologii. Také jsou zde zmíněny případné rozdíly mezi různými taxony. Srovnání některých (nejen morfologických) znaků mezi taxony je v tabulce 1.

3.6.1 Kořeny

Z válcovitého až kuželovitého oddenku, který je vysoký a široký pouze 3–8 mm, vyrůstají dva typy kořenů, a to větvené vláknité kořeny a kořenové hlízy (Drenckhahn 2016), které jsou nevětvené (Metcalf 1938, Taylor & Markham 1978). Jedná se o kořeny adventivní, protože primární kořen u semenáčku brzy zaniká (Förster 1997). Hlízy jsou vřetenovitého až kyjovitého tvaru, jsou dlouhé 5–50 mm a široké 3,5–6 mm (Sell 1994). Ukázka kořenů rodu *Ficaria* je na obr. 8. V parenchymatických buňkách kortexu hlíz se ukládá škrob; hlavní funkce hlíz je tedy zásobní. Kromě toho slouží kořenové hlízy také k vegetativnímu rozmnožování, ale protože ne každá hlíza nese pupen, jedná se jen o vedlejší funkci (Taylor & Markham 1978). Zralé kořenové hlízy téměř nemohou přijímat vodu, protože buňky vnější vrstvy jsou kryté kutikulou. Absorpční funkci tedy zastávají téměř výhradně vláknité kořeny,

kteře bývají označovány též jako kořeny absorpční (Halket 1927). U absorpčních kořenů byla prokázána vezikulo-arbuskulární mykorhiza (Taylor & Markham 1978, Grime et al. 1988).

Nové kořenové hlízy zpočátku vznikají z kořenových iniciál asociovaných s pupeny, které jsou přítomny v úžlabí listů na úrovni půdy. Připomínají pacibulky tím, že představují adventivní kořeny vyrůstající ve spojení s pupenem, avšak podzemní hlízy jsou už od začátku pozitivně geotropické a pupen, ve spojení s nímž hlíza roste, je terminální a nikoliv axilární (viz kapitola Pacibulky). Při svém růstu hlíza protrhává parenchymatické pletivo na bázi rostliny sestávající hlavně z bázi listů (Metcalfé 1938). Na vzniklých hlízách se ve spojení s dormantními pupeny často zakládají nové kořenové iniciály, z nichž pak vyrůstají kratší hlízy (Metcalfé 1938, Taylor & Markham 1978). Tyto hlízy se spojují v jednolitou masu připomínající ptačí hnízdo (Metcalfé 1938).

Během vegetační sezóny loňské hlízy vydávají své zásoby, scvrkávají se a odumírají a jsou nahrazeny novými hlízami (Gadella 1977, Drenckhahn 2016). Po odumření nadzemních částí nese shluk nově vytvořených podzemních hlíz nejméně jeden světlý hlavní pupen a někdy i další malé pupeny. Hlavní pupen se během klidového období zvětšuje. Pro vývoj pupenu na hlíze a formaci kořenů je nezbytná nízká teplota (Taylor & Markham 1978, Sohrabi Kertabad et al. 2013). Vystavení mrazu však klíčivost hlíz snižuje (Sohrabi Kertabad et al. 2013).



Obr. 8: Ukázka kořenů u *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis*. Foto: M. Duchoslav.

3.6.2 Lodyhy a listy

Lodyhy zástupců rodu *Ficaria* jsou vzpřímené, vystoupavé nebo poléhavé (Sell 1994, Veldkamp 2015, Drenckhahn 2016), lysé, větvené, 3–40 cm dlouhé, při bázi často kořenující (Sell 1994). Barva lodyh je světle zelená (Sell 1994), bazální část může být zbarvena

dofialova (Sell 1994, Drenckhahn 2016). Specifickou stavbou nadzemních částí se vyznačuje *F. verna* subsp. *calthifolia*, u níž je vytvořena krátká vzpřímená jednočláneková lodyha zakončená růžicí listů, z jejichž středu vyrůstá jedna nebo několik většinou neolistěných květních stopek (Drenckhahn 2016). Naproti tomu u *F. verna* subsp. *verna* jsou lodyhy poléhavé a rovnoměrně olistěné po celé délce (Drenckhahn 2016). Při srovnání poddruhu *calthifolia* s poddruhem *verna* najdeme na lodyhách další odlišnosti. Na rozdíl od poddruhu *verna* nejsou lodyhy u subsp. *calthifolia* kořenující (Křísa 1988, Kubát et al. 2002). U subsp. *verna* může být dolní část lodyhy zbarvena dofialova, což nebývá u subsp. *calthifolia* (Drenckhahn 2016). Taxon *F. verna* subsp. *fertilis* má v horní polovině stonku méně nodů i listů než subsp. *verna*. Lodyhy jsou tedy vzpřímené a až po odkvětu se ohýbají (Taylor & Markham 1978).



Obr. 9: Ukázka listů zástupců rodu *Ficaria*. A) pentaploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis*, exemplář 17/109/8; B) diploidní cytotyp *F. verna* subsp. *calthifolia*, exemplář 16/06/2.

Listy jsou jednoduché a bez palistů (Stace 2010). Tvar čepele je široce vejčitý, srdčitý; vrchol je tupý (Tutin & Cook 1993). Listy jsou na svrchní straně středně sytě až tmavě zelené se světlejšími žilkami (Sell 1994). Orseje vytvářejí dva typy listů, a to 2–4 listy přízemní sdružené v bazální růžici a listy lodyžní (Taylor & Markham 1978). Čepele bazálních listů je 0,5–8 cm dlouhá a 0,5–9 cm široká. Lodyžní listy se od přízemních liší menší velikostí a kratšími řapíky (Sell 1994). Na adaxiální straně jsou listy často bíle skvrnitě a kromě těchto skvrn jsou nezdědky přítomny velké anthokyanové skvrny různého rozsahu a intenzity, které s věkem blednou (Marsden-Jones & Turrill 1952). Spodní strana čepele je světlejší, mírně namodralá, s tmavšími žilkami. Listy jsou poměrně dužnaté, lysé nebo téměř lysé. Řapíky jsou bledě zelené, dlouhé až 28 cm (Sell 1994), na bázi tvoří pochvu (Taylor & Markham 1978, Sell 1994). Variabilita v morfologii, velikosti a barvě listů je velká; i na jedné rostlině

mají listy různý tvar – někdy se bazální laloky překrývají, jindy se rozevírají (Taylor & Markham 1978). Okraje listů jsou celokrajné až vroubkované – závisí to na věku a pozici listu (Marsden-Jones & Turrill 1952, Taylor & Markham 1978). Zřídka bývá okraj listu i zubatý (Marsden-Jones & Turrill 1952, Tutin & Cook 1993). Extrémní zubatost je zřejmě dána geneticky (Marsden-Jones & Turrill 1952). Stomata jsou na obou stranách listů. Na rozdíl od mnoha jarních geofytů mohou orseje regulovat ztrátu vody uzavíráním stomat (Taylor & Markham 1978). Ukázka listů rodu *Ficaria* je na obr. 9 a v přílohách 3–7.

Zástupci rodu *Ficaria* představují mezi dvouděložnými rostlinami výjimku, protože mají vyvinutý jen jeden děložní lístek (Metcalf 1936, Förster 1997). Není to ale jediný případ tohoto jevu v čeledi *Ranunculaceae*, protože jednu dělohu má i *Ranunculus glacialis* (Förster 1997). Hrbolek parenchymatického pletiva pozorovatelný v embryu nepředstavuje rudiment druhé dělohy, jak navrhl Metcalf (1936); ve skutečnosti se jedná o uzavřenou pochvu děložního lístku (Förster 1997). Děložní lístek má dva laloky, přičemž apikální zářez může být různě hluboký (Metcalf 1936); někdy je jeho tvar až dvojklaný (Förster 1997). Řapík je na bázi pochvovitě rozšířen a obaluje plumulu (Förster 1997). Z jedné strany řapíku těsně pod napojením k čepeli se nachází žlábek (Metcalf 1936).

Kromě velikosti listů (viz tab. 1) se některé taxony vzájemně liší i v dalších znacích na listech. Listy u subsp. *verna* jsou lesklé a směrem vzhůru se zmenšují, zatímco u poddruhu *calthifolia* jsou matné a všechny zhruba stejně velké (Kubát et al. 2002). Mezera mezi bazálními laloky listu je u subsp. *verna* širší než u subsp. *calthifolia* (Kästner & Fischer 2006). Vroubky u poddruhu *verna* jsou nepatrně špičaté a ve špičce se nachází hydatoda. Zářezy mezi vroubkami jsou ostré (Kästner & Fischer 2006). Naproti tomu u *F. verna* subsp. *calthifolia* se hydatody většinou nacházejí v mělkých zářezech listu, ale u listů s hlubšími zářezy jsou často přítomny i na vrcholech zubů. Existují i listy s hydatodami pouze na vrcholech zubů. Poloha hydatod tedy není spolehlivý rozlišovací znak od poddruhu *verna* (Drenckhahn 2016).

Oproti subsp. *fertilis* se u poddruhu *verna* setkáváme s tendencí mít méně skvrnitě listy (Marsden-Jones & Turrill 1952, Marchant & Brighton 1974). Podruh *verna* také většinou má členitější okraj listové čepele než subsp. *fertilis* (Marsden-Jones & Turrill 1952).

3.6.3 Květy

Květy (obr. 10) jsou aktinomorfni (Stace 2010), jejich průměr je 15–60 mm a vyrůstají jednotlivě na konci květní stopky (Sell 1994). Jsou velmi variabilní ve tvaru a počtu květních částí (Andreas 1954). Květ má obvykle tři (vzácně více) konkávní vejčité až vejčité kopinaté

kališní lístky, které jsou dlouhé 5–10 mm a široké 3–7 mm. Kališní lístky mají tupý vrchol a po odkvětu uvadají (Sell 1994), jejich barva je žlutavě bílá až zelená (Tutin & Cook 1993). Korunních lístků je 7–13, jsou obkopynaté až obvejčité s tupým vrcholem, dlouhé 6–26 mm a široké 3–16 mm (Sell 1994). Výjimečně mohou korunní lístky zcela chybět (Boulger 1914, Sell 1994). Délka korunních lístků se liší v rámci jednoho květu a není vždy pozitivně korelována se šířkou, takže se korunní lístky liší svým tvarem (Andreas 1954). Korunní lístky jsou zářivě citronově žluté, shora lesklé a zespodu matné, při uvadání se zbarvují do běla (Taylor & Markham 1978). Někdy jsou na spodní straně zbarveny do fialova nebo do zelena (Sell 1994). U vyšlechtěných kultivarů jsou květy často větší, někdy plnokvěté, a koruna může být i oranžová nebo naopak až bílá (Stace 2010). Nektária na bázi korunních lístků naznačují, že korunní lístky rodu *Ficaria* evolučně vznikly z nektariových lístků (Jonker 1971). Někdy tak bývají přímo nazývány (Tutin & Cook 1993). Kalich je pravděpodobně přeměněný zákrov a původní květní obaly vymizely (Jonker 1971).



Obr. 10: Ukázka květů zástupců rodu *Ficaria*. A) kvetoucí jedinec *Ficaria verna* subsp. *verna* rostoucí volně v přírodě; B) květ diploidního cytotypu *F. verna* subsp. *calthifolia* s neobvykle vysokým počtem korunních lístků, exemplář 16/75/1.

Průměr květů a velikost nebo počet korunních lístků představují důležité determinanční znaky mezi jednotlivými taxony (tab. 1). Taxony se ale liší i jinými znaky na květech. Například *F. verna* subsp. *fertilis* mívá více anthokyaninu na spodní straně korunních lístků než subsp. *verna* (Marsden-Jones & Turrill 1952). Poddruhy *fertilis* a *verna* se liší mírou překrytí korunních lístků: u subsp. *verna* se korunní lístky obvykle nepřekrývají a u subsp. *fertilis* se naopak většinou překrývají (Marsden-Jones 1935, Veldkamp 2015). Podle Heywood & Walker (1961) je ale tento znak nepříliš spolehlivý; ke stejnému závěru dospěl i Gadella (1977).

Plodolisty jsou volné, cyklicky uspořádané a v květu je jich mnoho (Stace 2010). Zelenavé čnělky jsou dlouhé do 2 mm; blizny jsou zbarveny dožluta (Sell 1994). Tyčinky mají 2,0–8,5 mm dlouhou žlutou nitku a žlutý prašník a v jednom květu se jich nachází 5–72 (Sell 1994). Pylová zrna jsou většinou trikolpátní, avšak u *F. verna* subsp. *kochii* byla pozorována pylová zrna s různými typy apertur (Emadzade et al. 2010). Někteří autoři zkoumali, zda by nebylo možné používat procentuální zastoupení pylových zrn či jejich velikost jako pomocný determinační znak. Zjistilo se, že pro rozlišení tetraploidního poddruhu *verna* a diploidního poddruhu *fertilis* je zastoupení vyvinutých pylových zrn nepoužitelné; pokud je ale barvitelnost pylu nižší než 15 %, pravděpodobně se jedná o triploidního jedince (Marchant & Brighton 1974). Stejně tak ani poddruhy *verna* a *calthifolia* nelze vzájemně spolehlivě rozlišit podle míry viability pylu a přestože pylová zrna subsp. *verna* jsou průměrně větší než u subsp. *calthifolia*, existuje značný překryv jejich velikostí (Pogan & Wcisło 1981b).

Květy jsou obvykle oboupohlavné (Marsden-Jones & Turrill 1952, Sell 1994). U taxonu *F. verna* subsp. *fertilis* se vzácně objevují samčí rostliny, které mají vždy petaloidní kališní lístky a někdy neobvykle velké květy. Tvorba samčích květů je dána geneticky. Rostliny jenom se samičimi květy také existují, ale znak není trvalý, protože tyto rostliny někdy produkují i oboupohlavné květy. Samičí květy jsou menší než oboupohlavné. Tvorba samičích květů byla zjištěna především u poddruhu *verna*, v jednom případě i u poddruhu *fertilis*. Existují také přechody mezi samčími a oboupohlavními i mezi samičimi a oboupohlavními květy (Marsden-Jones & Turrill 1952). Pozdní květy bývají menší (Sell 1994); kvůli ukládání škrobu, zvláště u rostlin s pacibulkami, se však pozdní květy často nerozvinou a zakrní (Metcalf 1938, Marchant & Brighton 1974).

Z Nizozemska a některých dalších zemí jsou známy funkčně samičí tetraploidní rostliny s abnormálně utvářenými malými květy se zakrnělými nebo chybějícími tyčinkami. Tento typ byl neoficiálně označen *micrantha*. U květů byla zjištěna malá atraktivita pro opylovače a nebyly pozorovány žádné napohled vyvinuté nažky. Délka korunních lístků u typu *micrantha* je 5–8 mm, šířka 1,8–3,8 mm. Korunní lístky jsou užší než u normálních květů poddruhu *verna* (Andreas 1954).

Za vlhkého a chladného počasí zůstávají květy zavřené a nenavštěvují je opylovači. Počasí tak může ovlivnit výsledný počet vyvinutých semen (Marsden-Jones 1935). Květy orsejů se také zavírají navečer, což se zřejmě vyvinulo jako obrana před poškozením herbivory: bylo experimentálně prokázáno, že květy orsejů, kterým bylo zabráněno zavřít se na noc, byly častěji predovány než květy, které se na noc zavíraly (Prokop & Fedor 2016).

Veselá (1969) zjišťovala morfologické rozdíly mezi poddruhy *verna* a *calthifolia* na květech rostlin pocházejících z Česka a Slovenska. Jako rozlišovací znak může být použita žilnatina korunních lístků. U subsp. *verna* se mezi žilkami zřídka nachází jedna anastomóza, většinou anastomózy chybějí. Naproti tomu u subsp. *calthifolia* se anastomózy vyskytují u většiny lístků, nejčastěji dvě na jednom lístku, ale může jich být až šest. Kromě toho se u poddruhu *calthifolia* žilky na korunním lístku více větví. Dalším rozdílem jsou mimo jiné kratší a širší nektariové šupinky na bázi korunních lístků u poddruhu *verna* než u poddruhu *calthifolia* (Veselá 1969).

3.6.4 Plody

Plody rodu *Ficaria* jsou nažky tvořící kulaté souplodí (Taylor & Markham 1978; obr. 11 A). Semena mají dobře vyvinutý endosperm (Metcalfé 1936, Taylor & Markham 1978). Nažky jsou kulovité až obvejčité, kýlnaté; mají klínovitou bázi a nepatrný zobánek (Sell 1994), viz obr. 11 B. Velikost zobánku se ale liší mezi jednotlivými taxony, např. nažky *F. verna* subsp. *calthifolia* mají kratší zobánek než *F. verna* subsp. *verna* (Křisa 1988). Na svém povrchu nažky většinou nesou více nebo méně krátkých jednoduchých nežláznatých trichomů (Sell 1994), více jich bývá na bázi nažky (Vázquez 2016). Opět najdeme rozdíly mezi taxony, kdy např. nažky *F. verna* subsp. *calthifolia* jsou hustěji chlupaté než u subsp. *verna* (Křisa 1988). U poddruhu *kochii* jsou nažky lysé a u poddruhu *ficarioides* lysé nebo olysalé (Veldkamp 2015). Malé množství napohled vyvinutých nažek může sloužit jako znak k rozlišení poddruhu *verna* od ostatních poddruhů (Sell 1994, Veldkamp 2015).



Obr. 11: A) dozrávající souplodí s vyvinutými a abortovanými nažkami: diploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, exemplář 17/62/1; B) ukázka zralých dobře vyvinutých nažek tetraploidního cytotypu *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis*, exemplář 17/108/14.

Nevyvinutí nažek je kromě poddruhu *verna* charakteristické i pro triploidní cytotypy. Triploidní rostliny ve Velké Británii zřejmě neprodukují žádné vyvinuté nažky (Gill et al. 1972), podobně jako triploidní rostliny z Pyrenejského poloostrova (Barros Neves 1942, Diosdado & Pastor 1993) u nichž ale Pogan & Wcisło (1986) uvádějí, že mohou vytvářet malý počet napohled vyvinutých nažek. Také triploidní hybridní taxonů *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *calthifolia* neprodukují žádné vyvinuté nažky (Popelka et al. 2019) nebo jen v malém množství (Pogan & Wcisło 1974). Málo vyvinutých nažek produkují i triploidní rostliny poddruhu *calthifolia* (Drenckhahn 2016); ty však mohou ve skutečnosti být také hybridního původu.

3.6.5 Pacibulky

U poddruhů *verna* a *ficariiformis* se v úžlabí listů vytvářejí pacibulky sloužící k vegetativnímu rozmnožování (obr. 12). Poddruh *verna* vytváří pacibulky kulovitého tvaru, u subsp. *ficariiformis* mohou být pacibulky kulovité nebo vejčité (Sell 1994). Z morfologického a anatomického hlediska jsou pacibulky adventivní kořeny a v buňkách jejich kortexu se ukládá škrob (Halket 1927, Metcalfe 1938). Pacibulky vyrůstají v úžlabí listu jednotlivě, po dvou nebo po třech (Halket 1927). Samostatné pacibulky mohou srůst v jedolitou masu nesoucí více pupenů (Metcalfe 1938). V době zralosti pacibulky téměř nedokážou přijímat vodu, protože vnější vrstvy buněk jsou postupně pokryty vrstvou kutinu (Halket 1927).



Obr. 12: Pacibulky tetraploidního cytotypu *Ficaria verna* subsp. *verna*, exemplář 17/24/1.

Ještě před otevřením květu se na lodyze v úžlabí každého listu vyvíjí pupen, z jehož adaxiální strany vyroste malý list s rozeznatelnou čepelí a pochvovitou bází, který se ale zpravidla nevyvine v normální list. Z abaxiální strany pupenu vzniká hlíznatá část jedné nebo

více pacibulek (Halket 1927). Vrchol pacibulky se prodlužuje mnohem rychleji než pupen (Metcalf 1938). Na zralé pacibulce je patrný jako malý vegetativní pupen poblíž báze; neřídka se na pacibulce nachází kromě hlavního pupenu i několik menších (Halket 1927, Metcalf 1938). Na bázi pacibulky se může nacházet několik malých šupinovitých listů (Metcalf 1938). Během vývoje se růst pacibulky často změní na pozitivně geotropický; zralá pacibulka pak bývá zahnutá dolů. Přitom apex pacibulky často protrhne objímavou bázi řapíku a pacibulka prorůstá tímto otvorem (Metcalf 1938).

Protože tvorba pacibulek je charakteristická jen pro poddruhy *verna* a *ficariiformis*, jedná se o důležitý determinační znak (Sell 1994, Veldkamp 2015). Podle Heywood & Walker (1961) je to jediný spolehlivý morfologický znak k rozlišení subsp. *verna* a subsp. *fertilis*. Nevýhodou ale je, že se pacibulky začínají vytvářet až později během sezóny (Heywood & Walker 1961, Veldkamp 2015).

Tab. 1: Srovnání důležitých rozlišovacích znaků mezi taxony rodu *Ficaria*. V levém sloupci jsou uvedeny jednotlivé znaky a použité literární zdroje, v dalších sloupcích jsou poddruhy rodu *Ficaria* a popis (resp. hodnoty) daného znaku. Pokud je v buňce otazník, znamená to, že se nepodařilo informaci dohledat.

	subsp. <i>verna</i>	subsp. <i>calthifolia</i>	subsp. <i>fertilis</i>	subsp. <i>ficariiformis</i>	subsp. <i>chrysocephala</i>	subsp. <i>ficarioides</i>	subsp. <i>kochii</i>
Obvyklý ploidní stupeň a počet chromozomů (2n) (Tutin & Cook 1993, Sell 1994, Drenckhahn 2016, Zonneveld 2015)	2n = 4x = 32	2n = 2x = 16	2n = 2x = 16	2n = 4x = 32	2n = 4x = 32	2n = 2x = 16	2n = 4x = 32
Tvorba pacibulek v paždí listů (Sell 1994)	ano	ne	ne	ano	ne	ne	ne
Maximální rozměry listů (délka × šířka, cm) (Sell 1994)	4 × 4	4 × 4	5 × 5	7 × 7	8 × 9	4 × 4,5	4 × 3
Průměr květu (mm) (Veldkamp 2015)	25	30	40	50	60	17–23	22–45
Charakter růstu (Rouy & Foucaud 1893, Veldkamp 2015, Drenckhahn 2016)	poléhavý	vzpřímený	vzpřímený nebo vystoupavý	vzpřímený nebo vystoupavý	vzpřímený	poléhavý až vzpřímený	?
Počet korunních lístků (Marsden-Jones 1935, Drenckhahn 2016)	7–11	8–9	8–13	?	?	?	?
Rozměry korunních lístků (délka × šířka, mm) (Veldkamp 2015)	6–13 × 2–5	10–23 × 2,5–6	10–20 × 4–9	17–26 × 4–12	18–25 × 9–18	7–10 × ?	10–20 × 3
Překrytí korunních lístků (Marsden-Jones 1935, Veldkamp 2015)	většinou se nepřekrývají	více nebo méně se překrývají	většinou se překrývají	někdy se překrývají	někdy se překrývají	nepřekrývají se	někdy se překrývají
Počet napohled vyvinutých nažek na jedno souplodí (Marsden-Jones 1935, Drenckhahn 2016)	0–6	0–26	0–39	?	?	?	?
Rozměry nažek (délka × šířka, mm) (Veldkamp 2015)	většinou nevyvinuté	2,5 × 2	2,5–3,5 × 1,7–2,2	do 4–5 × 2,5–3,5	3–4 × 2–2,5	?	2 × ?
Délka a šířka nektariových šupinek (µm) (Veselá 1969)	810–930 × 570–750	990–1200 × 540–690	?	?	?	?	?

3.7 Ekologie

Zástupci rodu *Ficaria* patří mezi polykarpické geofyty s kořenovými hlízkami (Grime et al. 1988). Preferují otevřená místa s vysokou hodnotou relativní ozáření – kořenový systém je zde větší a více rostlin kvete. Nevýhodou je, že na osluněných stanovištích mají orseje horší kompetiční schopnosti než ve stínu, kde mohou vytvářet husté porosty potlačující ostatní druhy (Taylor & Markham 1978). I když jsou taxony rodu *Ficaria* do určité míry ruderalní, nejčastěji se vyskytují v porostech, kterým dominují C-stratégové. Díky časně fenologii a specifické morfologii se orseje vyhýbají negativnímu vlivu dominantních druhů. V travnatých biotopech umožňuje časná fenologie téměř dokončit růst, dříve než sešlapávání, pasení nebo kosení nabudou výraznější intenzity (Grime et al. 1988).

Poddruhy *verna* a *fertilis* často rostou na místech sezónně zamokřených, ale vyhýbají se místům trvale suchým nebo trvale mokřím (Gill et al. 1972, Taylor & Markham 1978). Také poddruhy *calthifolia*, *chrysocephala* a *ficariiformis* nalézáme převážně na vlhkých místech, i když se zdá, že subsp. *ficariiformis* snáší sušší podmínky než ostatní poddruhy (Post et al. 2009). Podle údajů v literatuře je také *F. verna* subsp. *calthifolia* rozšířena spíše na sušších stanovištích (Kästner & Fischer 2006), je to také patrné při srovnání s *F. verna* subsp. *verna*: *F. verna* subsp. *calthifolia* indikuje sušší a teplejší stanoviště (tab. 2). Ve Velké Británii poddruh *verna* zřejmě chybí v přímořských habitatech, kde roste výhradně diploidní poddruh *fertilis* (Gill et al. 1972, Nicholson 1983). Poddruh *verna* je relativně častější okolo vodních toků a okrajů cest, což možná souvisí s převažujícím vegetativním rozmnožováním u tohoto taxonu (Gill et al. 1972). Některé práce zmiňují, že poddruh *verna* roste relativně častěji na stinných lokalitách, zatímco subsp. *fertilis* je naopak častější na osluněných místech (Gill et al. 1972, Taylor & Markham 1978). Rozsáhlé klonální porosty jsou častější u triploidů a tetraploidů než u poddruhu *fertilis*, což souvisí s produkcí pacibulek (Taylor & Markham 1978).

Tab 2: Ellenbergovy indikační hodnoty taxonů *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* (FC) a *F. verna* subsp. *verna* (FV) platné pro Českou republiku (podle Chytrý et al. 2018).

	Světlo	Teplota	Vlhkost	pH	Živiny	Salinita
FC	6	6	4	7	5	0
FV	4	5	6	7	7	0

Obecně platí, že v době aktivního růstu jsou orseje citlivé vůči suchu, ale během léta, kdy jsou v dormantnímu stavu, snášejí suchu mnohem lépe (Gill et al. 1972). Při růstu v suchých

podmínkách nastupuje senescence rychleji (Taylor & Markham 1978). U poddruhu *verna* rostliny ze slunných stanovišť vytvářejí kvůli dřívějšímu nástupu senescence menší množství pacibulek. Možná z toho důvodu má tento poddruh ve srovnání se subsp. *fertilis* větší tendenci růst na zastíněných místech, kde se stihne vytvořit více pacibulek (Nicholson 1983).

Zástupci rodu *Ficaria* obecně tolerují široké rozmezí pH půdy (Taylor & Markham 1978, Grime et al. 1988), např. ve Velké Británii jsou nalézány na půdách s pH 4–8, nejčastěji 6,0–6,5 (Grime et al. 1988). Pokusné pěstování *F. verna* subsp. *verna* na kyselé půdě s pH 3,9 mělo za následek zhoršený růst, snížený počet pacibulek a menší velikost nových podzemních hlíz (Taylor & Markham 1978).

Orseje dokážou přežívat spásání a sešlapávání, ale na takových místech jsou rostliny menšího vzrůstu. Schopnost snášet disturbance se může lišit mezi jednotlivými taxony. Například poddruh *fertilis* je nacházen především v málo disturbovaných opadavých lesích a na trvalých pastvinách, zatímco poddruh *verna* roste spíše na disturbovaných půdách, často jako zahradní plevel (Taylor & Markham 1978). Také Grime et al. (1988) uvádí, že subsp. *fertilis* má tendenci růst na méně disturbovaných místech a poddruh *verna* je více vázán na lesy.

Kvetení u rodu *Ficaria* probíhá obvykle mezi únorem a květnem (Sell 1994). Nástup kvetení je ovlivněn teplotou v předcházejících měsících. Například dlouhodobé fenologické pozorování z Irska ukazuje, že největší vliv na počátek kvetení orsejů má průměrná teplota v zimě, přičemž nárůst průměrné teploty o jeden stupeň má za následek zhruba o 12 dní časnější nástup kvetení (Carroll et al. 2009). Britská studie Sparks et al. (2000) ukazuje, že datum kvetení nejvíce koreluje s teplotou v únoru. Hojnost kvetení kolísá v jednotlivých letech a pozitivně koreluje s vlhkostí a množstvím srážek v předchozím roce, zejména během srpna a září (Tyler 2001).

Některé poddruhy rostoucí na stejném území se liší fenologií. Poddruh *calthifolia* začíná kvést přibližně o dva týdny dříve než poddruh *verna* (Kästner & Fischer 2006, Drenckhahn 2016). *Ficaria verna* subsp. *fertilis* začíná v Nizozemsku na slunných stanovištích kvést asi o týden dříve než subsp. *verna*, avšak na zastíněných místech začíná fenofáze kvetení u obou taxonů současně. U *F. verna* subsp. *verna* končí kvetení nejméně o dva týdny dříve než u subsp. *fertilis*, a to na slunných i stinných stanovištích (Gadella 1978). V rozporu s tímto údajem ale Nicholson (1983) uvádí, že u rostlin pěstovaných na slunných místech období květu *F. verna* subsp. *verna* začíná i končí dříve než u subsp. *fertilis*.

Stejně jako zástupci rodu *Ranunculus* i taxony rodu *Ficaria* obsahují glykosid ranunculin, z kterého vzniká dráždivý protoanemonin. Nejvyšší koncentrace protoanemoninu se v orsejích

nachází během kvetení. Na protoanemonin jsou citlivá domácí zvířata, avšak málokdy jsou následky otravy smrtelné (Sell 1994). Ve srovnání s některými druhy pryskyřníků (např. *Ranunculus acer*, *R. flammula*) je obsah protoanemoninu u rodu *Ficaria* mnohem nižší a z toho vyplývá i menší jedovatost. Rostliny jsou jedovaté jen v čerstvém stavu, protože sušením se protoanemonin rozkládá na nejedovatý anemonin (Janchen 1949). Protože mladé rostliny ještě nejsou jedovaté, byly v minulosti v západní Evropě používány do salátů a jako ochucovadlo. Orsej byl také využíván jako léčivá rostlina při chorobách dýchací soustavy, hemoroidech a kurdějích (Ovchinnikov 1937).

3.8 Invazní potenciál

Zástupci rodu *Ficaria* dnes rostou jako nepůvodní v mnoha státech USA a v jižní Kanadě (Nesom 2008, 2015, Post et al. 2009, Axtell et al. 2010) a v menší míře i na Novém Zélandu (Webb et al. 1995, Howell 2008). Sohrabi Kertabad et al. (2013) uvádějí orsej jako invazní druh v pšeničných polích v Íránu; není ale zřejmé, o jaký taxon se jedná. Každopádně na území Íránu by se měla přirozeně vyskytovat *F. verna* subsp. *kochii* (Veldkamp 2015).

Nejstarší známý herbářový doklad orseje z USA pochází z Pensylvánie z roku 1867 (Axtell et al. 2010). Na základě morfometrické analýzy prováděné na herbářových položkách z USA bylo zjištěno, že má smysl rozlišovat všechny poddruhy navržené studií Sell (1994). Zároveň byl tímto prokázán výskyt všech pěti hlavních poddruhů v USA. Všech pět poddruhů má pravděpodobně stejné schopnosti šíření a rozsah jejich areálů v USA odpovídá době zavlečení, tj. čím déle je taxon v USA zdomácnělý, tím větší je současný areál jeho rozšíření (Post et al. 2009).

Šíření orsejů napomáhá možnost transportu propagulí vodou (Axtell et al. 2010, Masters & Emery 2015a). Rozšíření podél vodních toků usnadňuje lidská činnost, kdy v důsledku změn ve vodním režimu (frekvence a intenzita záplav) vznikají místa s vysokými vrstvami listového opadu a naopak místa zcela bez opadu. Zástupci rodu *Ficaria* na rozdíl od jiných druhů tolerují různě vysoké vrstvy opadu, aniž by to výrazně ovlivnilo reprodukční úspěch. Rezistenci vůči rychle tekoucí vodě během záplav zajišťují zejména mohutné shluky podzemních hlíz a voskovitá kutikula (Masters & Emery 2015a). Schopnost rychle kolonizovat nová místa souvisí i s krátkým generačním časem (Verheyen & Hermy 2004).

Ve Spojených státech mohou zástupci rodu *Ficaria* vytvářet monokulturní porosty (Masters & Emery 2015a, 2016). Orsej je zde považován za invazní druh a bylo prokázáno jeho negativní působení na některé původní druhy prostřednictvím alelopatických látek (Cipollini & Schradin 2011, Cipollini et al. 2012, Cipollini & Flint 2013, Cipollini & Bohrer

2016). Orseje snižují produkci semen a mají tendenci zkracovat vegetační periodu u původního amerického druhu *Impatiens capensis*, přičemž kompetice o živiny nehraje významnou roli; důležitější je působení alelopatických látek (Cipollini & Schradin 2011). Extrakty z kořenů a listů orseje snižují klíčivost semen u druhu *Anemone virginiana* (Cipollini & Flint 2013). Extrakty z listů snižují počet šesulí u *Arabidopsis thaliana*, klíčivost semen kulturních plodin *Lactuca sativa* a *Ocimum basilicum* (Cipollini et al. 2012), klíčivost semen druhů *Elymus hystrix* a *Chamaecrista fasciculata* a také mají negativní vliv na produkci biomasy druhu *Elymus hystrix* (Cipollini & Bohrer 2016). Citlivost vůči alelopatickým látkám rodu *Ficaria* se liší mezi cílovými druhy (Cipollini & Flint 2013). Masters & Emery (2016) zjistili přímý negativní efekt orsejů na růst a produkci biomasy ostatních druhů, pravděpodobně kvůli kompetici o světlo nebo prostor. Alelopatické působení v této studii nebylo zjištěno, ale protože alelopatie byla testována pouze na jednom druhu (*Elymus riparius*), je možné, že tento druh je vůči alelopatickým chemikáliím orseje tolerantní (Masters & Emery 2016). Alelopatické působení může přetrvávat i po končení růstového období. Negativní působení alelopatických látek lze omezit aplikací aktivovaného uhlíku (Cipollini & Schradin 2011).

Ne vždy musí být účinky na původní rostlinné druhy negativní. Orsej může například fungovat jako tzv. magnet species, kdy na invadovaných místech byla pozorována vyšší frekvence návštěv opylovačů u květů původních amerických druhů *Claytonia virginica* a *Cardamine concatenata* než na místech bez orseje (Masters & Emery 2015b). Na Novém Zélandu zřejmě nepředstavuje rod *Ficaria* pro původní flóru problém a není znám významný negativní dopad na místní ekosystémy (Howell 2008).

4 Materiál a metody

4.1 Rostlinný materiál

Ke sběru morfologických dat byly použity rostliny pěstované na experimentálním pozemku katedry botaniky PřF UP v Olomouci (fotografie pěstovaných taxonů jsou v příloze 1). Studované rostliny byly nasbírány v letech 2012–2017 v různých zemích Evropy a byly mezi nimi zastoupeny taxony *F. verna* subsp. *verna*, *F. verna* subsp. *calthifolia*, *F. verna* subsp. *fertilis*, *F. verna* subsp. *chrysocephala* a *F. verna* subsp. *ficariiformis*. Každý jedinec má přidělen vlastní kód (např. 12/01/4, zapisováno také ve formátu 12_01_4), kde první dvojčíslí odpovídá roku sběru, následuje číslo populace a poté číslo jedince (příloha 2). U zkoumaných exemplářů byla pomocí průtokové cytometrie zjištěna absolutní velikost genomu (v pg) a podle ní byl stanoven ploidní stupeň (Konečná 2018, Popelka et al. nepublikováno). Příslušnost ke konkrétnímu taxonu byla určena podle dostupných determinačních klíčů (zejména Sell 1994). Rostliny byly nasazené jednotlivě (popř. po dvou) do plastových květináčů se směsí komerčního substrátu a půdy z pokusné zahrady v poměru 3:1, zapuštěných do půdy, a v době růstové periody byly kryty stínící tkaninou, takže rostly při relativní ozářenosti $\pm 70\%$. Během aktivního růstu byly rostliny v případě sucha příležitostně zalévány.

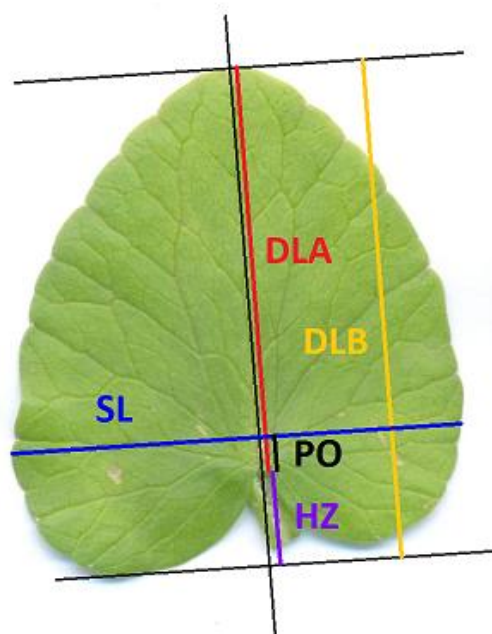
4.2 Sběr dat

Na kvetoucích jedincích jsem prováděla sběr dat v období 9. 4. – 24. 4. 2018. Znaky na květech byly měřeny vždy ve stejné fenofázi: měření jsem prováděla v době, kdy vnější tyčinky měly už prasklé prašníky, ale vnitřní prašníky byly dosud uzavřené (tedy v době plného květu). Předmětem zkoumání byly následující znaky: délka lodyhy (DL), počet internodií na lodyze (PI), počet listů na jednotlivých nodech (PL1–PL6), počet korunních lístků (C), průměr květu (PK), délka korunních lístků (dC) a šířka korunních lístků (sC). Počet listů na lodyze (PL) představuje součet počtu listů na jednotlivých nodech dané lodyhy (tab. 3). Dále byly na ordinální škále zjišťovány tyto znaky: překrytí korunních lístků (PC), chlupatost lodyhy (CHL), postavení kališních lístků (K) a charakter růstu (CHR; tab. 4). Ze zjištěných hodnot byly spočítány poměrové hodnoty: délka korunního lístku / šířka korunního lístku (dC_sC) a počet lodyžních listů / počet internodií (PL_PI; tab. 5). Z každé studované populace byli studováni tři jedinci a na každém byly výše uvedené znaky sledovány na jedné až třech lodyhách. Pokud bylo v rámci jedné populace zjištěno více ploidních úrovní, byly

rostliny lišící se ploidií hodnoceny jako samostatné populace. Opět byli studováni tři jedinci pro danou ploidiu (pokud byli v tomto počtu dostupní).

Délka lodyhy, průměr květů a rozměry korunních lístků byly měřeny digitálním posuvným měřítkem s přesností 0,03 mm. K měření lodyh delších než 15 cm bylo použito pravítko a v tomto případě byly naměřené hodnoty zaznamenávány s přesností 0,5 cm.

Délku lodyhy jsem měřila od úrovně půdy až ke květu, tedy včetně květní stopky, která byla také považována za internodium. Případné podzemní nody jsem kvůli nutnosti rozrušit půdu pro jejich zjištění a tedy i možnému poškození vyvíjející se rostliny nezohledňovala, a za první nod jsem považovala první nod nad úrovní půdy. Na každém květu jsem měřila rozměry u tří náhodně vybraných korunních lístků. Korunní lístek jsem vždy utrhla a délku jsem změřila včetně nektária na bázi lístku. Šířka korunního lístku představuje šířku v nejširším místě.



Obr. 13: Vzdálenosti zjišťované na listových čepelích. V tomto případě znak PO nabývá kladné hodnoty.

Dále byly zjišťovány rozměry listových čepelí. Ke sběru listů byly přednostně použity ty exempláře, na nichž jsem zjišťovala znaky na květech a lodyhách. Z každé rostliny jsem utrhla tři listy. Pokud to bylo možné, vybírala jsem listy přízemní a pokud jich byl větší počet, vybrala jsem tři největší. Jestliže přízemních listů bylo méně než tři anebo byly poškozené či uschlé, utrhla jsem nejnižší list/listy z lodyhy. Sebrané listy byly vloženy do uzavíratelných plastových sáčků a po přenesení do laboratoře oskenovány spolu s přiloženým měřítkem. Sběr a skenování listů jsem prováděla ve dnech 28. 4. – 4. 5. 2018, tedy v době, kdy už dozrávaly

nažky a rostliny ukončily růst. K vlastnímu měření listů jsem použila program ImageJ, verzi 1.4.3.67. Měřila jsem čtyři rozměry na každém listu: 1) délku listu A (DLA), tj. vzdálenost od místa nasedání řapíku k vrcholu listu; 2) délku listu B (DLB), tj. celkovou délku listu včetně bazálních laloků; 3) šířku listu (SL), tj. největší vzdálenost ve směru kolmém na spojnici vrcholu listu s místem nasedání řapíku); 4) PO, tj. vzdálenost místa nasedání řapíku od linie SL. (Pokud se nejširší místo nacházelo pod místem nasedání řapíku, byla hodnota PO zapisována jako záporné číslo; viz obr. 13 a tab. 3). Z těchto údajů byla spočítána hloubka zářezu (HZ) jako rozdíl mezi DLB a DLA a čtyři poměrové hodnoty: $(DLA-PO)/DLB$, DLA/DLB , DLB/SL a PO/DLB (tab. 5).

Aby mohly být podrobeny zkoumání zralé nažky, během vývinu nažek jsem na náhodně vybraná souplodí na studovaných exemplářích uvázala látkové pytlíky, do nichž se později zralé nažky vysypaly. Při sběru nažek jsem opět změřila digitálním posuvným měřítkem délku příslušných lodyh (DL) a také jsem zaznamenala počet pacibulek na jednotlivých nodech (PN1–PN5), z čehož byl spočítán počet pacibulek na dané lodyze (PAC, PočPacCl). Pytlíky s nažkami byly uloženy na suchém místě a během léta byly nažky vyhodnocovány. Zjišťovala jsem počet abortovaných (AN) a vyvinutých nažek (VN), přičemž nažky jsem považovala za abortované, pokud byly zřetelně menší nebo světlejší než ostatní nažky. Je ale jisté, že ne všechny nažky hodnocené jako vyvinuté by byly schopny klíčení, což platí přinejmenším pro subsp. *verna* (viz Andreas 1954, Metcalfe 1939), a počet vyvinutých nažek je tedy nadhodnocený. Počet všech nažek v souplodí (N) byl spočítán jako součet abortovaných a vyvinutých nažek (tab. 3). Dále byl vypočten podíl abortovaných nažek v jednom souplodí (AN_N ; tab. 5). U nažek hodnocených jako vyvinuté jsem zaznamenávala velikost zobánku (Z) a chlupatost (CH; tab 4).

Tab. 3: Přehled studovaných kvantitativních znaků.

znak	použitá zkratka	jednotka měření
délka listu A	DLA	cm
délka listu B	DLB	cm
šířka listu	SL	cm
vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku	PO	cm
hloubka zářezu	HZ	cm
délka korunního lístku	dC	mm
šířka korunního lístku	sC	mm
průměr květu	PK	mm
počet listů na daném nodu	PL1–PL6	
počet listů na lodyze	PL	
počet korunních lístků na jednom květu	C	
délka lodyhy v době květu	DL	mm
počet internodií na lodyze	PI	
počet vyvinutých nažek v souplodí	VN	
počet abortovaných nažek v souplodí	AN	
počet všech nažek v souplodí	N	
počet pacibulek na lodyze	PAC, PočPacCl	
počet pacibulek na daném nodu	PN1–PN6	
délka lodyhy v době zralosti nažek	DL	mm

Tab. 4: Přehled studovaných ordinálních znaků.

znak	zkratka	1	2	3
charakter růstu	CHR	poléhavá lodyha	vystoupavá lodyha	vzpřímená lodyha
postavení kališních lístků	K	přítisklé ke korunním lístkům	kolmo odstávající	nazpět ohnuté
překrytí korunních lístků	PC	žádné se nepřekrývají	některé se překrývají	všechny se překrývají
chlupatost lodyhy	CHL	lysá	s ojedinělými chlupy	roztrošeně chlupatá
velikost zobánku	Z	bez zobánku	nepatrný zobánek	zřetelný zobánek
chlupatost nažek	CH	téměř lysé	řídce chlupaté	hustě chlupaté

Tab. 5: Přehled studovaných poměrových znaků.

znak	zkratka	vzorec výpočtu
tvar listu	TVAR	(DLA-PO)/DLB
délka listu A / délka listu B	DLA/DLB	DLA/DLB
délka listu B / šířka listu	DLB/SL	DLB/SL
vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku / délka listu B	PO/DLB	PO/DLB
délka korunního lístku / šířka korunního lístku	dC_sC	dC/sC
počet lodyžních listů / počet internodií	PL_PI	PL/PI
podíl abortovaných nažek v souplodí	AN_N	AN/N

Znaky na listech byly zjišťovány u 54 jedinců diploidní subsp. *calthifolia*, 2 jedinců triploidní subsp. *calthifolia*, 9 jedinců tetraploidní subsp. *calthifolia*, 22 jedinců diploidní subsp. *fertilis*, 24 jedinců tetraploidní subsp. *ficariiformis*, 12 jedinců pentaploidní subsp. *ficariiformis*, 3 jedinců hexaploidní subsp. *ficariiformis*, 3 jedinců diploidní subsp. *chrysocephala*, 4 jedinců tetraploidní subsp. *chrysocephala*, 7 jedinců pentaploidní subsp. *chrysocephala*, 4 jedinců diploidní subsp. *verna*, 6 jedinců triploidní subsp. *verna*, 128 jedinců tetraploidní subsp. *verna*, 11 jedinců pentaploidní subsp. *verna* a 6 jedinců hexaploidní subsp. *verna*. Celkem bylo hodnoceno 83 diploidů, 8 triploidů, 165 tetraploidů, 30 pentaploidů a 9 hexaploidů.

Znaky na květech a lodyhách v době květu byly zjišťovány u 52 jedinců diploidní subsp. *calthifolia*, 1 jedince triploidní subsp. *calthifolia*, 5 jedinců tetraploidní subsp. *calthifolia*, 17 jedinců diploidní subsp. *fertilis*, 11 jedinců tetraploidní subsp. *ficariiformis*, 11 jedinců pentaploidní subsp. *ficariiformis*, 1 jedince hexaploidní subsp. *ficariiformis*, 1 jedince tetraploidní subsp. *chrysocephala*, 3 jedinců pentaploidní subsp. *chrysocephala*, 1 jedince diploidní subsp. *verna*, 4 jedinců triploidní subsp. *verna*, 100 jedinců tetraploidní subsp. *verna* a 8 jedinců pentaploidní subsp. *verna*. Celkem bylo hodnoceno 70 diploidů, 5 triploidů, 117 tetraploidů, 22 pentaploidů a 1 hexaploid.

Znaky na nažkách byly zjišťovány u 56 jedinců diploidní subsp. *calthifolia*, 2 jedinců triploidní subsp. *calthifolia*, 5 jedinců tetraploidní subsp. *calthifolia*, 20 jedinců diploidní subsp. *fertilis*, 22 jedinců tetraploidní subsp. *ficariiformis*, 10 jedinců pentaploidní subsp. *ficariiformis*, 2 jedinců diploidní subsp. *chrysocephala*, 3 jedinců tetraploidní subsp. *chrysocephala*, 5 jedinců pentaploidní subsp. *chrysocephala*, 2 jedinců diploidní subsp. *verna*, 6 jedinců triploidní subsp. *verna*, 131 jedinců tetraploidní subsp. *verna*, 9 jedinců pentaploidní

subsp. *verna* a 1 jedince hexaploidní subsp. *verna*. Celkem bylo hodnoceno 80 diploidů, 8 triploidů, 161 tetraploidů, 24 pentaploidů a 1 hexaploid.

Délka lodyhy v dob zralosti nažek a počet pacibulek na lodyze byly zjišťovány u 54 jedinců diploidní subsp. *calthifolia*, 2 jedinců triploidní subsp. *calthifolia*, 3 jedinců tetraploidní subsp. *calthifolia*, 18 jedinců diploidní subsp. *fertilis*, 21 jedinců tetraploidní subsp. *ficariiformis*, 9 jedinců pentaploidní subsp. *ficariiformis*, 2 jedinců diploidní subsp. *chrysocephala*, 3 jedinců tetraploidní subsp. *chrysocephala*, 3 jedinců pentaploidní subsp. *chrysocephala*, 1 jedince diploidní subsp. *verna*, 6 jedinců triploidní subsp. *verna*, 126 jedinců tetraploidní subsp. *verna*, 9 jedinců pentaploidní subsp. *verna* a 1 jedince hexaploidní subsp. *verna*. Celkem bylo hodnoceno 75 diploidů, 8 triploidů, 153 tetraploidů, 21 pentaploidů a 1 hexaploid.

4.3 Statistické zpracování dat

Data získaná na rostlinném materiálu byla přepsána do programu Microsoft Excel, kde byly následně vypočteny další zjišťované hodnoty a poměry. Poté byly ve stejném programu vypočteny průměrné hodnoty znaků pro jedince, a to i u ordinálních znaků, kde jednotlivé kategorie (1, 2, 3) odpovídají stupňující se hodnotě znaku.

K vytvoření box-plotů zobrazujících variabilitu v jednotlivých znacích byl použit program R 3.4.2. Statistické charakteristiky u kvantitativních znaků (průměr, SD, medián, minimální a maximální hodnota) byly vypočteny v programu NCSS 9 (Hintze 2013). Rozdíly v jednotlivých znacích byly sledovány 1) mezi jednotlivými ploidními stupni, 2) mezi taxony s ohledem na ploidní stupeň a 3) mezi taxony bez ohledu na ploidní stupeň. Pro zjištění případných statisticky signifikantních rozdílů mezi srovnávanými kategoriemi byl v programu R 3.6.1 použit Kruskal-Wallisův test a Dunnův test mnohonásobného porovnávání s Bonferroniho korekcí. Kategorie zastoupené pouze jedním údajem ($n = 1$) byly před provedením statistických testů vyřazeny.

V programu Canoco 5.1 (ter Braak & Šmilauer 2012) byla provedena analýza hlavních komponent (PCA). Před vlastní analýzou byla u všech znaků provedena standardizace k průměru 0 a $SD = 1$ a u vybraných znaků ještě před standardizací logaritmická transformace ($\log(x+1)$). Pro interpretaci byly použity první dvě ordinační osy vysvětlující největší část variability v datech. V diagramech byly zvláště vizualizovány jednotlivé taxony a ploidní úrovně. První PCA byla provedena pouze na znacích na listech (295 jedinců), druhá na všech znacích kromě znaků na listech (153 jedinců). Do třetí analýzy byly zahrnuty všechny znaky (ty byly dostupné jen pro 139 jedinců) a v tomto případě byla následně v programu Canoco

5.1 provedena kroková diskriminační analýza (s použitím False discovery rate korekce P hodnot; P(adj)), jejímž cílem bylo zjistit, ve kterých znacích se srovnávané skupiny nejvíce liší.

5 Výsledky

5.1 Variabilita jednotlivých znaků

Při testování byly výsledky zjišťovány pro taxony se zohledněním ploidního stupně, pro taxony bez zohlednění ploidního stupně a pro jednotlivé ploidní stupně. Vypočtené charakteristiky (průměr, medián, směrodatná odchylka, minimum a maximum) včetně zaznačení případných signifikantních rozdílů mezi srovnávanými skupinami jsou v přílohách 8–19. Krabičkové diagramy zobrazující variabilitu jednotlivých znaků uvnitř a mezi srovnávanými skupinami jsou na obr. 14–29.

Kruskal-Wallisův test provedený na znacích na listech odhalil signifikantní rozdíly mezi taxony u všech znaků (se zohledněním i bez zohlednění ploidního stupně). Jednotlivé cytotypy v rámci téhož taxonu se většinou neliší v hodnotách znaků na listech, výjimkou je například diploidní a triploidní subsp. *verna*, u nichž byl zjištěn statisticky významný rozdíl v hodnotách znaku DLA/DLB (délka listu A / délka listu B). Při srovnání taxonů bez zohlednění ploidního stupně se ukázalo, že mezi *F. verna* subsp. *verna*, *calthifolia*, *ficariiformis* a *chrysocephala* není statisticky významný rozdíl v délce listové čepele (DLA a DLB), liší se však subsp. *fertilis* od všech osatních taxonů. *Ficaria verna* subsp. *fertilis* se také signifikantně liší od všech ostatních srovnávaných taxonů v hodnotě znaku PO (vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku); u tohoto taxonu dokonce tento znak nabývá častěji záporné než kladné hodnoty, nejširší místo se tedy nachází v místě bazálních laloků listu. Mezi taxony jsou výrazné rozdíly v hodnotě znaku DLA/DLB: ve všech případech kromě dvojice *F. verna* subsp. *calthifolia* a *F. verna* subsp. *chrysocephala* byl zjištěn signifikantní rozdíl. *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* a *chrysocephala* se vzájemně neliší v žádném sledovaném znaku na listech.

Když byly hodnoceny ploidní stupně, byl zjištěn statisticky významný rozdíl u všech znaků na listech kromě PO (vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku) a PO/DLB (vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku / délka listu B). Délka listu (DLA a DLB) je signifikantně větší u pentaploidů než u diploidů, triploidů a tetraploidů. Diploidi se od tetraploidů neliší v délce listu, liší se však v šířce listu (SL), hloubce zářezu (HZ) a také v poměrových znacích TVAR a DLA/DLB (délka listu A / délka listu B) a DLB/SL (délka listu B / šířka listu). Listy tetraploidů jsou širší a mají hlubší zářez. Triploidi se v žádném ze znaků na listech významně neliší od tetraploidů a od diploidů se odlišují

pouze nižší hodnotou znaku DLA/DLB (déka listu A / délka listu B). Mezi pentaploidy a hexaploidy nebyl u studovaných znaků na listech zjištěn žádný statisticky významný rozdíl.

Při hodnocení znaků na květech a na lodyhách v době květu ukázal Kruskal-Wallisův test statisticky významný rozdíl mezi taxony (se zohledněním ploidního stupně i bez zohlednění ploidního stupně) u všech znaků. Ukázalo se, že pentaploidní *F. verna* subsp. *verna* má signifikantně širší korunní lístky než tetraploidní; stejně tak korunní lístky pentaploidní *F. verna* subsp. *ficariiformis* jsou signifikantně širší než u tetraploidní subsp. *ficariiformis*. Délka korunních lístků se u těchto taxonů neliší mezi tetraploidy a pentaploidy. Korunní lístky se tedy liší tvarově – u pentaploidů je signifikantně nižší poměr délka korunního lístku / šířka korunního lístku (dC_sC) než u odpovídajících tetraploidů. Při srovnání hodnot znaků zjišťovaných v době květu u jednotlivých taxonů bez zohlednění ploidie je mimo jiné vidět, že subsp. *verna* a *ficariiformis* se ve většině studovaných znaků neliší, pouze ve dvou znacích byl zjištěn statisticky významný rozdíl. Jde o šířku korunního lístku (sC), která je větší u subsp. *ficariiformis*, a počet internodií na lodyze (PI) – těch je méně u subsp. *ficariiformis* než u subsp. *verna*. Mezi taxony *F. verna* subsp. *calthifolia* a subsp. *chrysocephala* byl zjištěn signifikantní rozdíl také pouze u dvou znaků, a to dC (délka korunního lístku) a PK (průměr květu).

Když byly srovnávány ploidní stupně, statisticky signifikantní rozdíly byly opět nalezeny u všech znaků. U znaku PL_PI (počet lodyžních listů / počet internodií) vyšel sice výsledek testu těsně signifikantní, ale následné srovnání pomocí s Bonferroniho korekcí neodhalilo žádné signifikantní rozdíly mezi jednotlivými kategoriemi. Z výsledků je patrné, že s vyšší ploidí jsou spojeny větší průměr květu a delší i širší korunní lístky. Diploidi mají signifikantně kratší délku lodyhy (DL) a méně internodií (PI) ve srovnání s triploidy, tetraploidy a pentaploidy.

Kruskal-Wallisův test provedený na znacích souvisejících s nažkami odhalil signifikantní rozdíly téměř ve všech případech na všech třech úrovních; výjimkou byl znak AN (počet abortovaných nažek v jednom souplodí), který se nelišil mezi ploidními stupni. Nejvíce vyvinutých nažek tvořila subsp. *calthifolia* (hodnoceno bez zohlednění ploidního stupně). Triploidní subsp. *calthifolia* vytvářela signifikantně nižší počet vyvinutých nažek v jednom souplodí oproti diploidní subsp. *calthifolia*. U ostatních taxonů nebyl pro tento znak zjištěn průkazný rozdíl mezi různými cytotypy v rámci jednoho taxonu. Ukázalo se, že nejvíce vyvinutých nažek v jednom souplodí vytvářejí diploidi, následují tetraploidi a nejméně

vyvinutých nažek je u triploidů a pentaploidů. Pro hexaploidní cytotyp nebylo nasbíráno dostatečné množství dat.

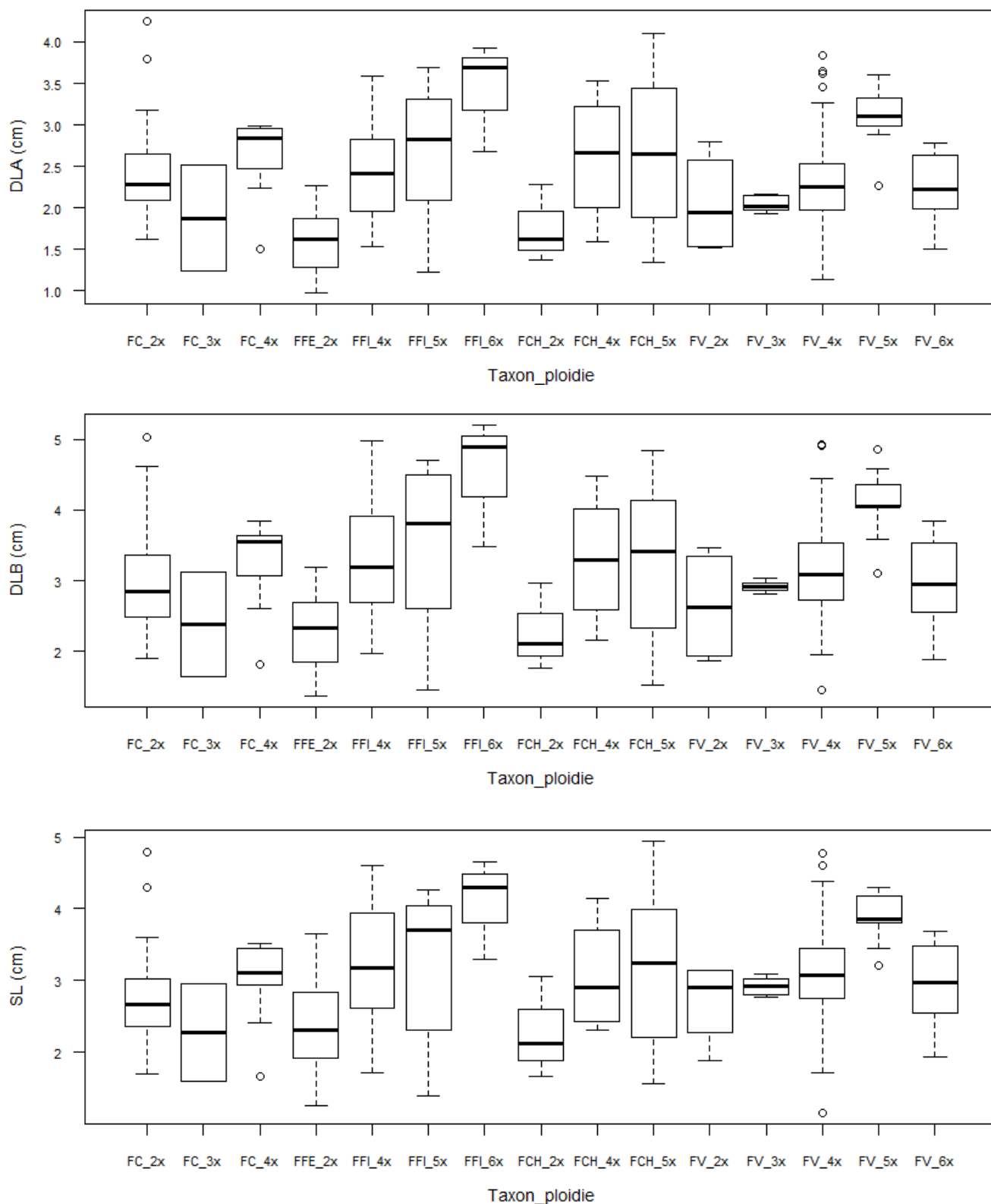
U obou znaků zjišťovaných v době zralosti nažek (délka lodyhy – DL a počet pacibulek – PAC) byl nalezen signifikantní rozdíl. Pacibulky byly přítomny u všech cytotypů od *F. verna* subsp. *verna* a subsp. *ficariiformis* s výjimkou diploidní subsp. *verna*, kde byl ale hodnocen pouze jeden jedinec. Kromě diploidů byla tvorba pacibulek zaznamenána u všech cytotypů.

χ^2 test, pomocí něhož byly vyhodnocovány kategoriální znaky, odhalil statisticky významný rozdíl u všech znaků, kromě znaku CH (chlupatost nažek), který se nelišil mezi ploidními stupni (tab. 6).

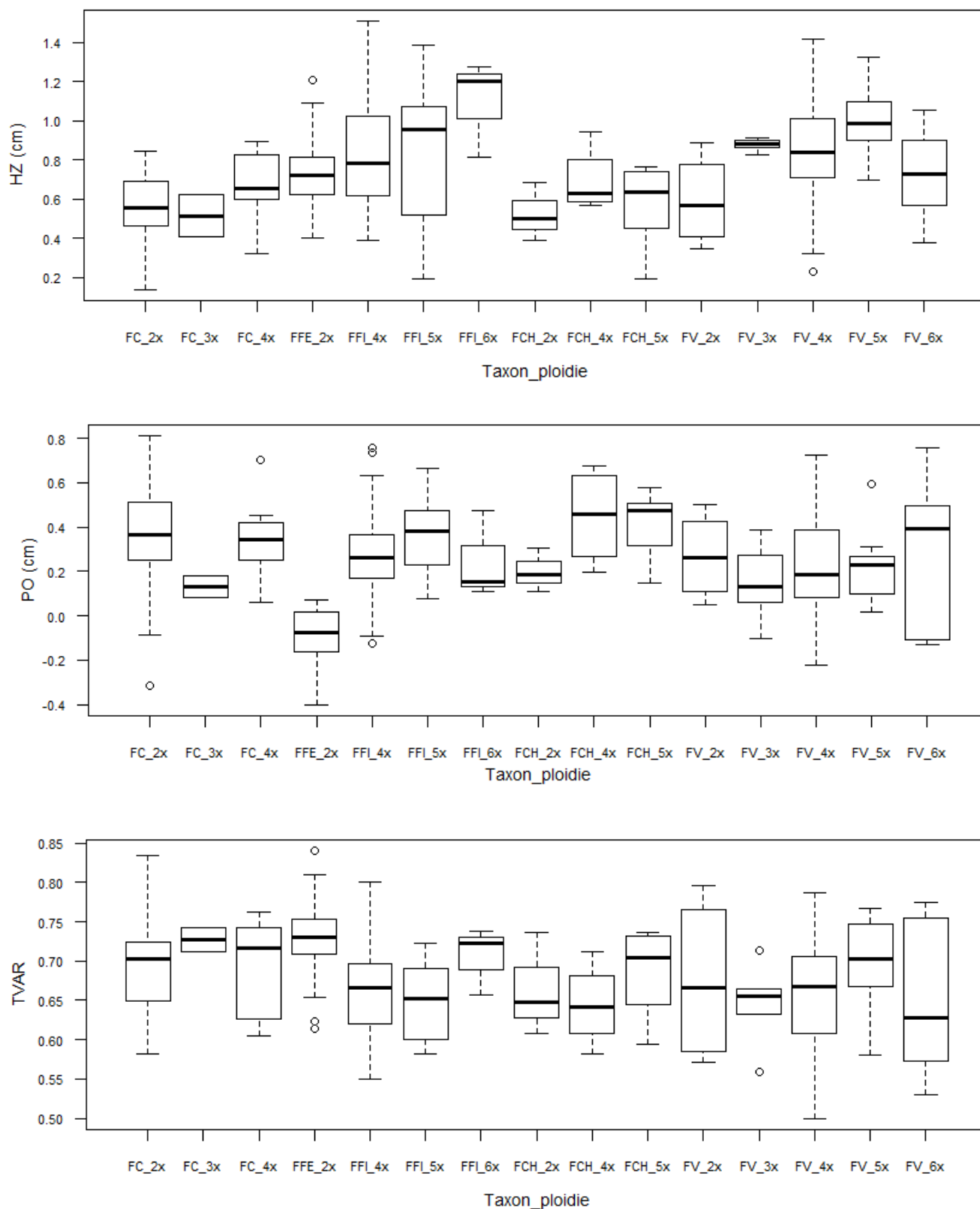
Tab. 6: Přehled p-hodnot zjištěných pomocí χ^2 testu pro jednotlivé kategoriální znaky na třech srovnávaných úrovních (taxon se zohledněním ploidie, taxon bez zohlednění ploidie, ploidie).

PC – překrytí korunních lístků, CHR – charakter růstu, CH – chlupatost nažek, Z – velikost zobánku.

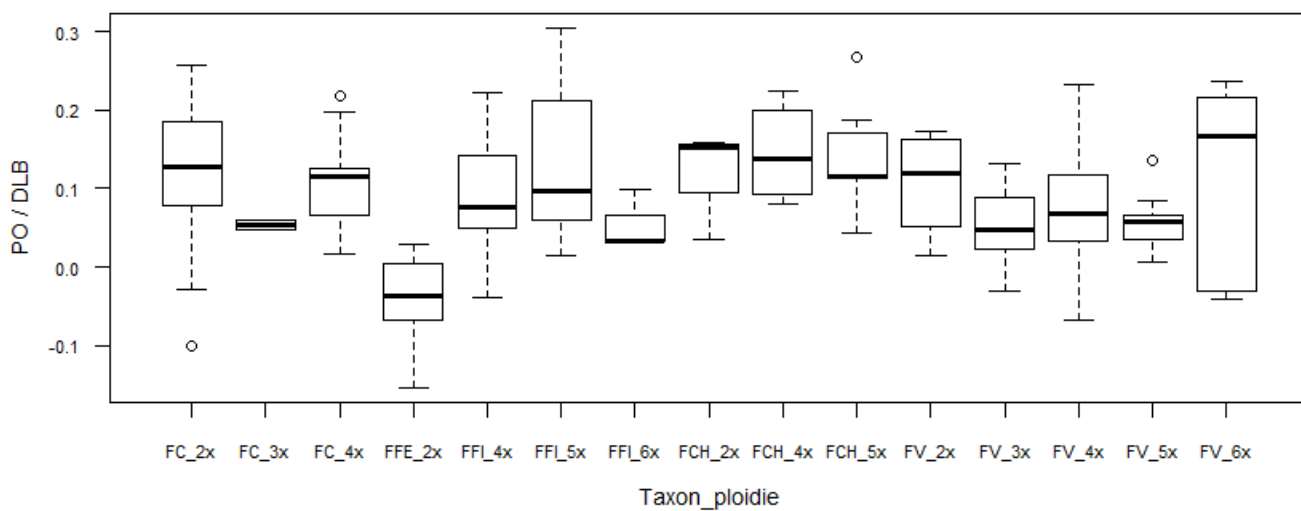
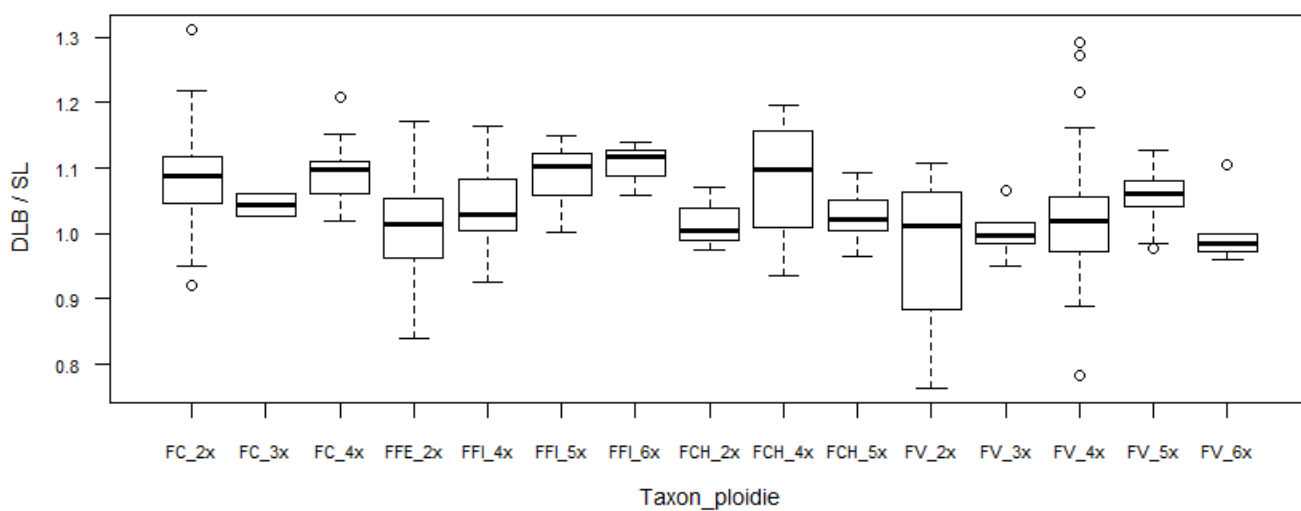
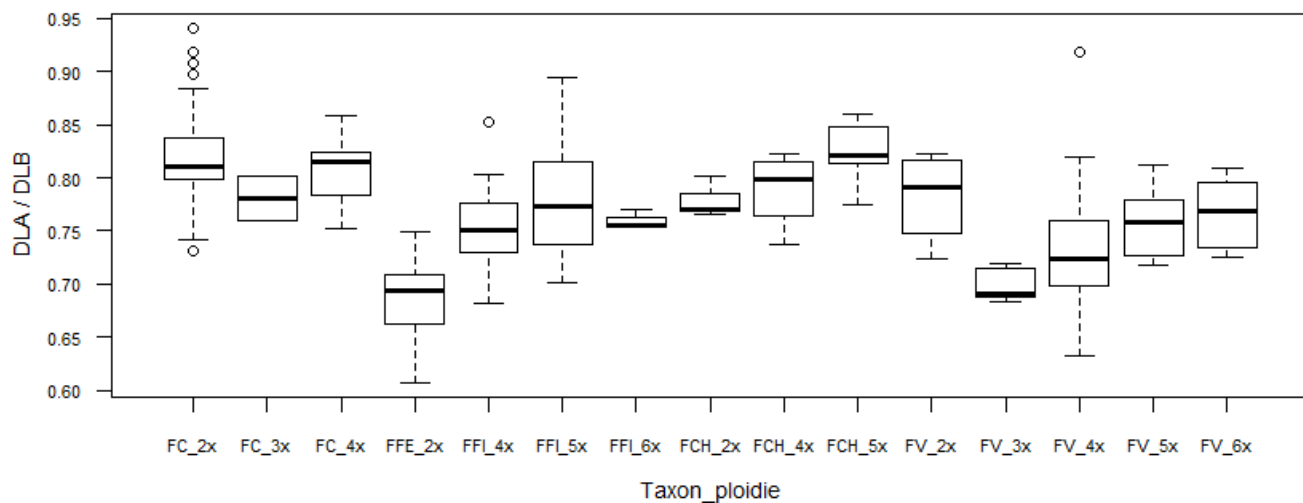
	PC	CHR	CH	Z
taxon a ploidie	<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001
taxon	< 0.001	<< 0.001	<< 0.001	<< 0.001
ploidie	<< 0.001	<< 0.001	0.095	<< 0.001



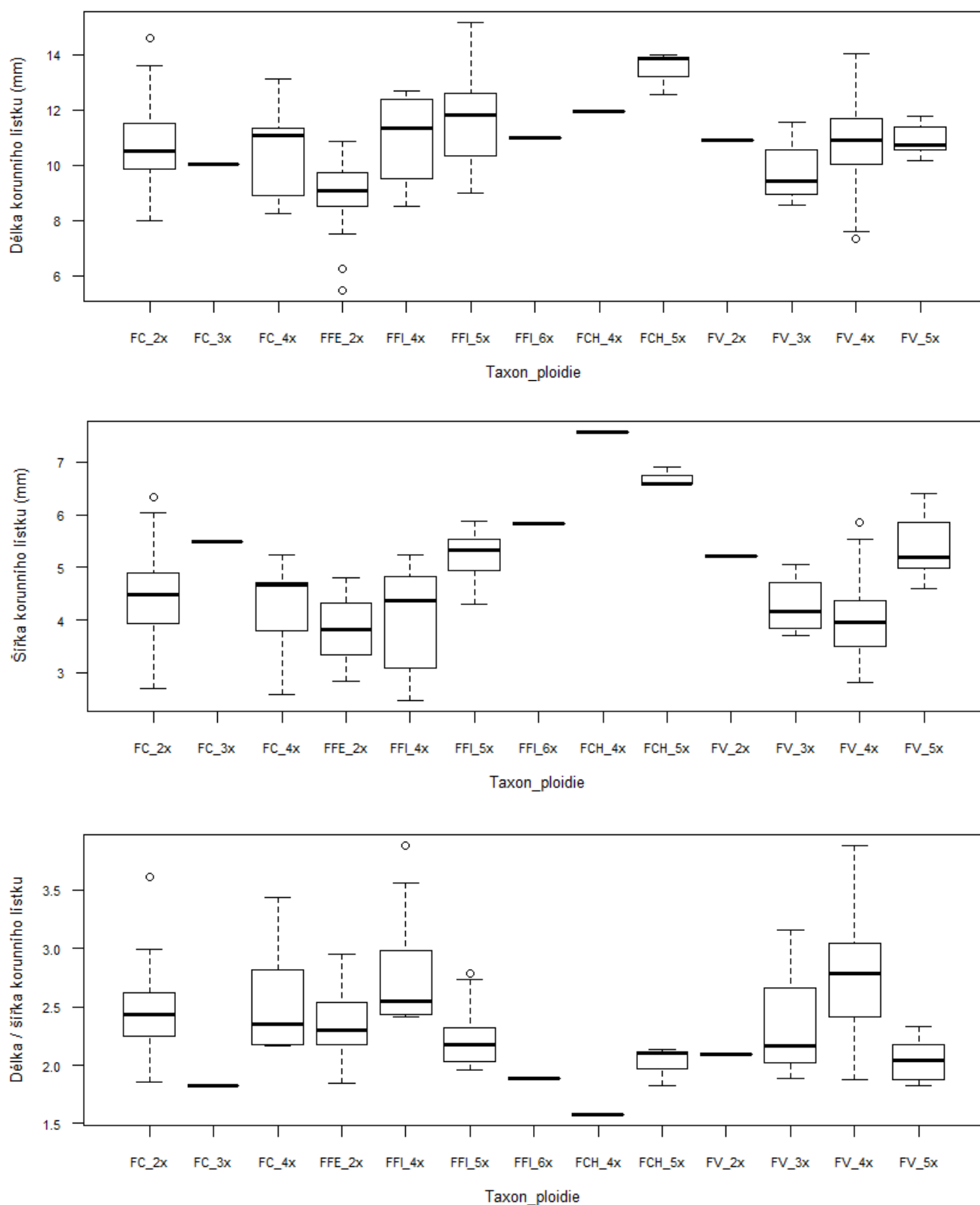
Obr 14: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, SL – šířka listu. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



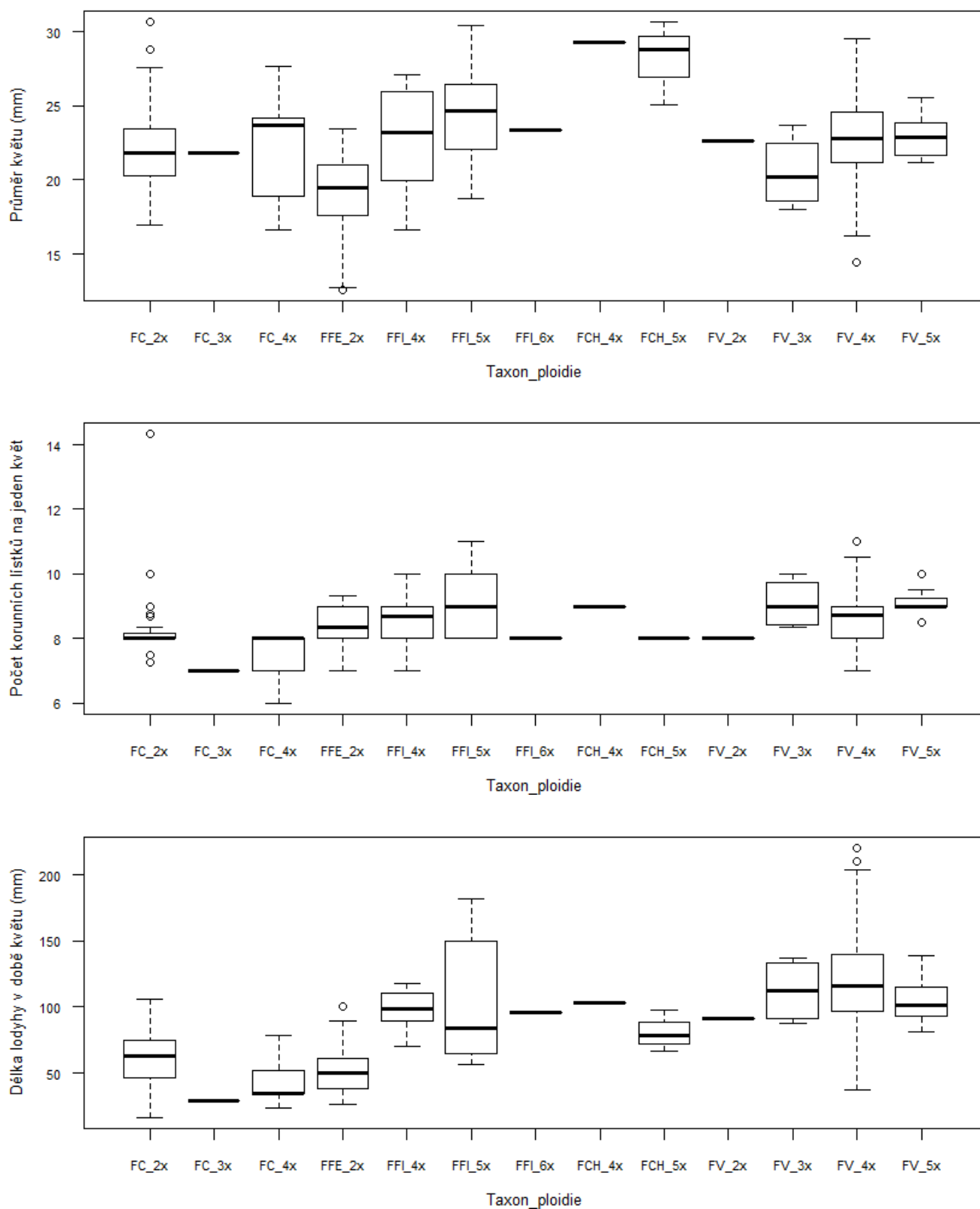
Obr 15: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, TVAR – (DLA-PO)/DLB. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



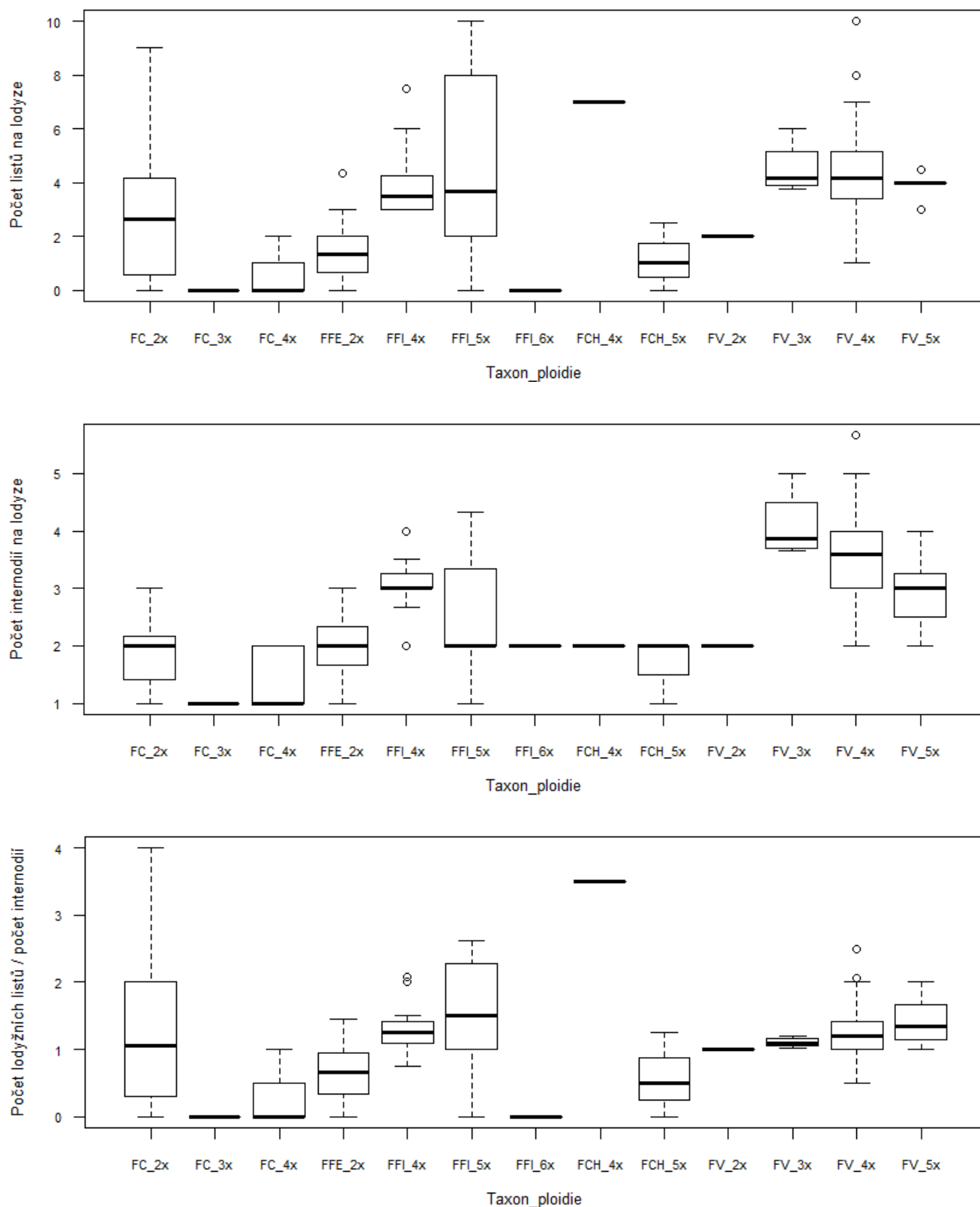
Obr 16: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



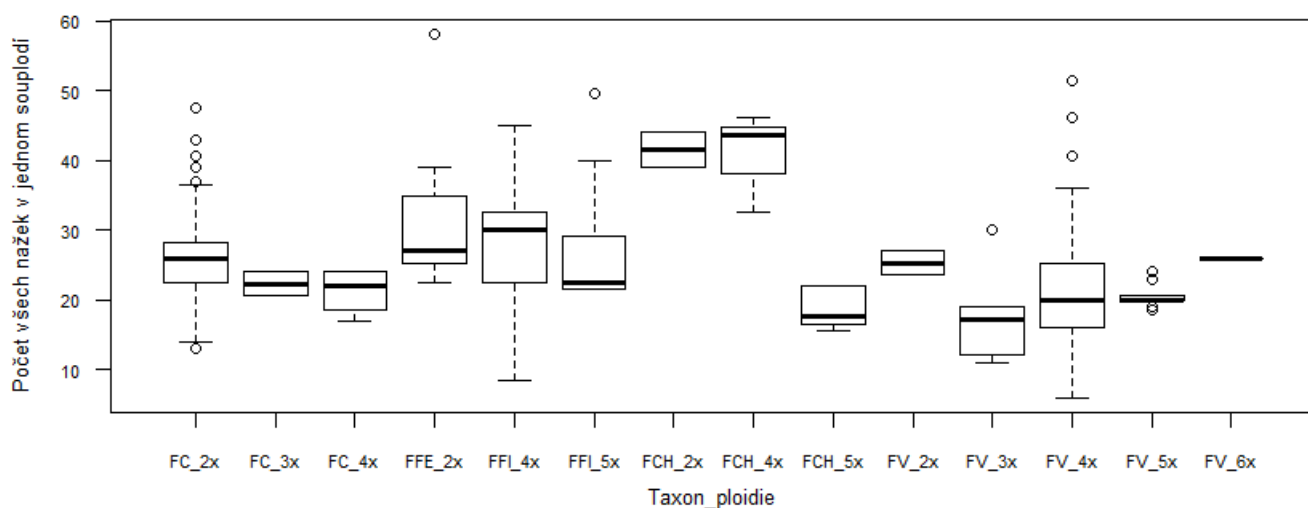
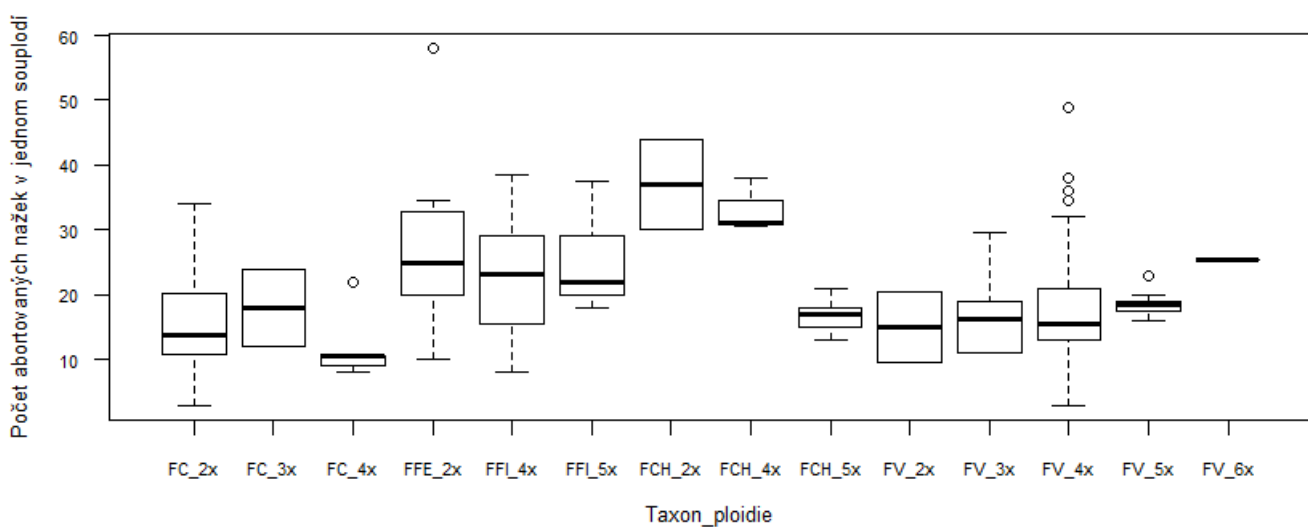
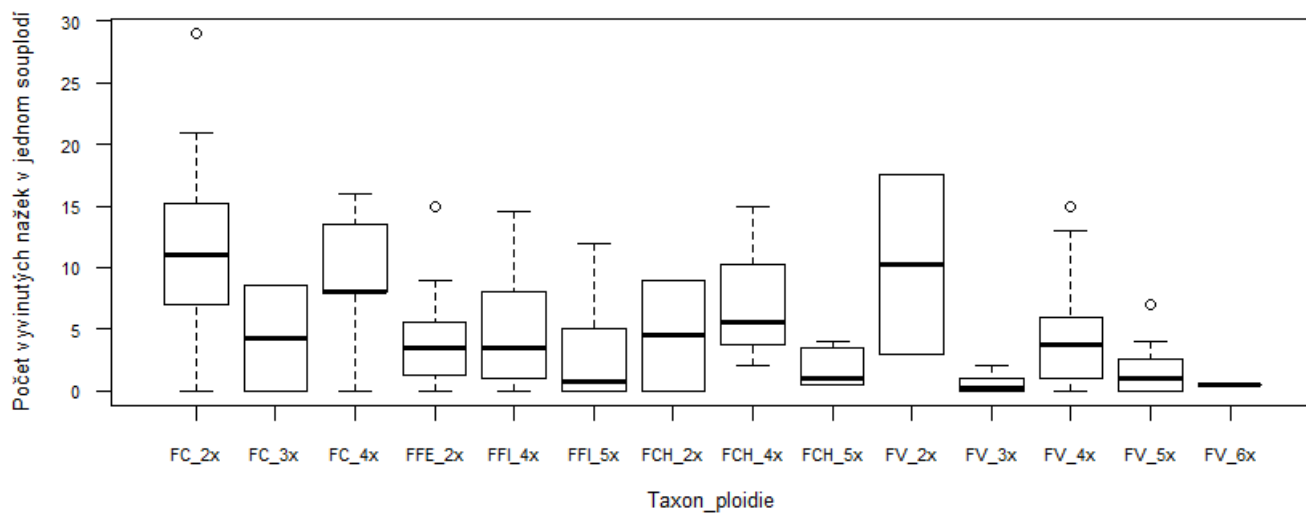
Obr 17: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



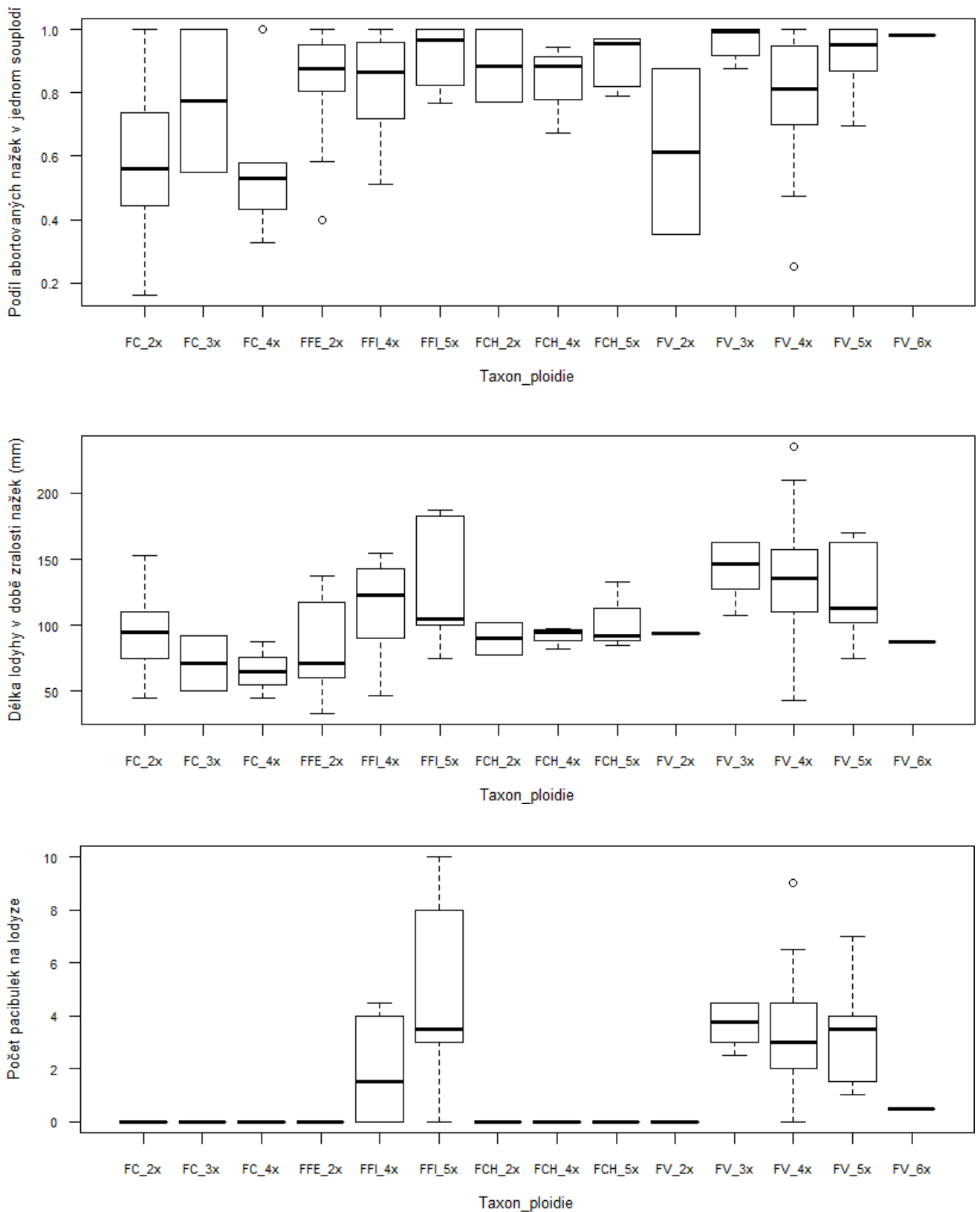
Obr 18: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



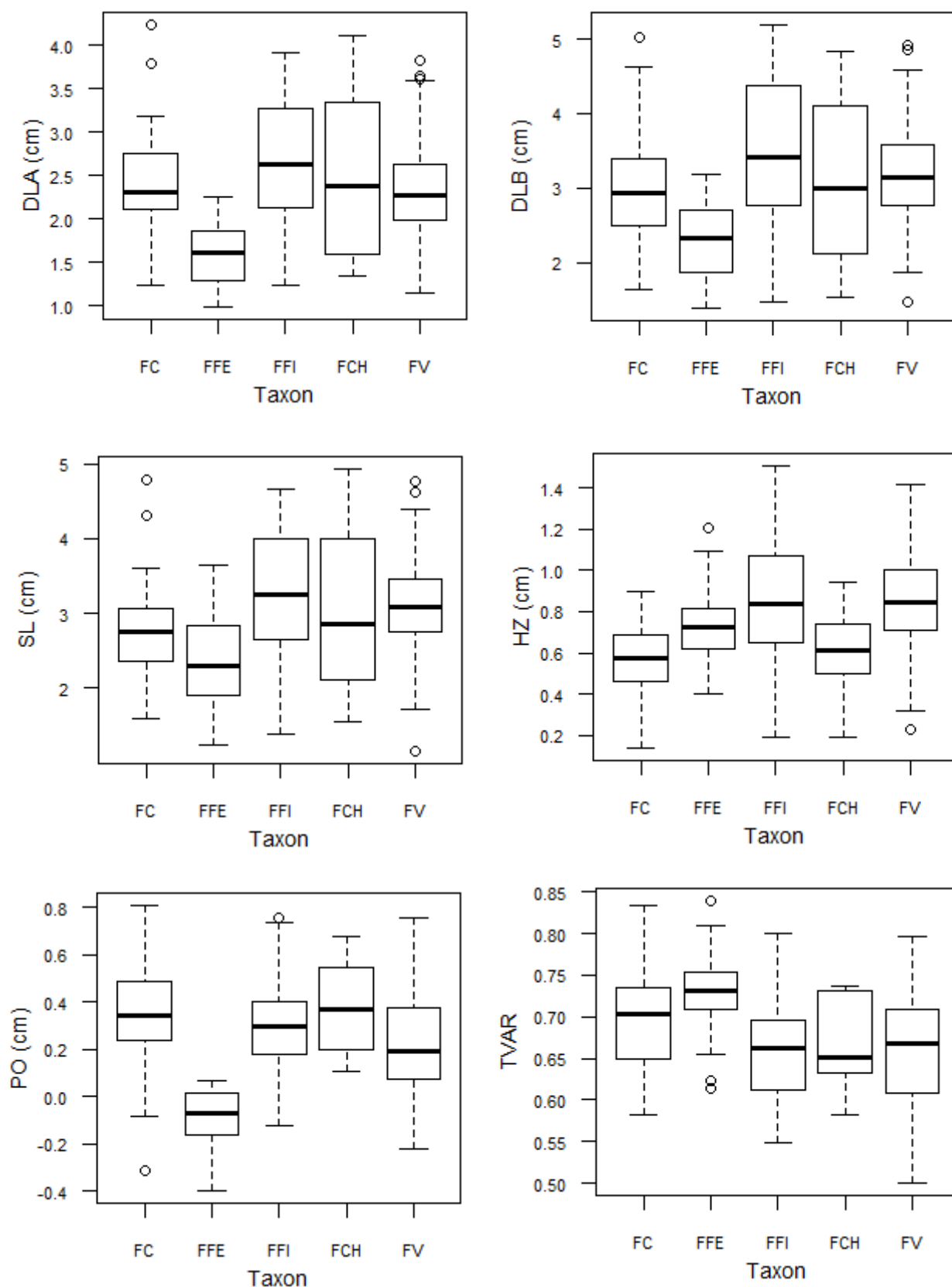
Obr 19: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



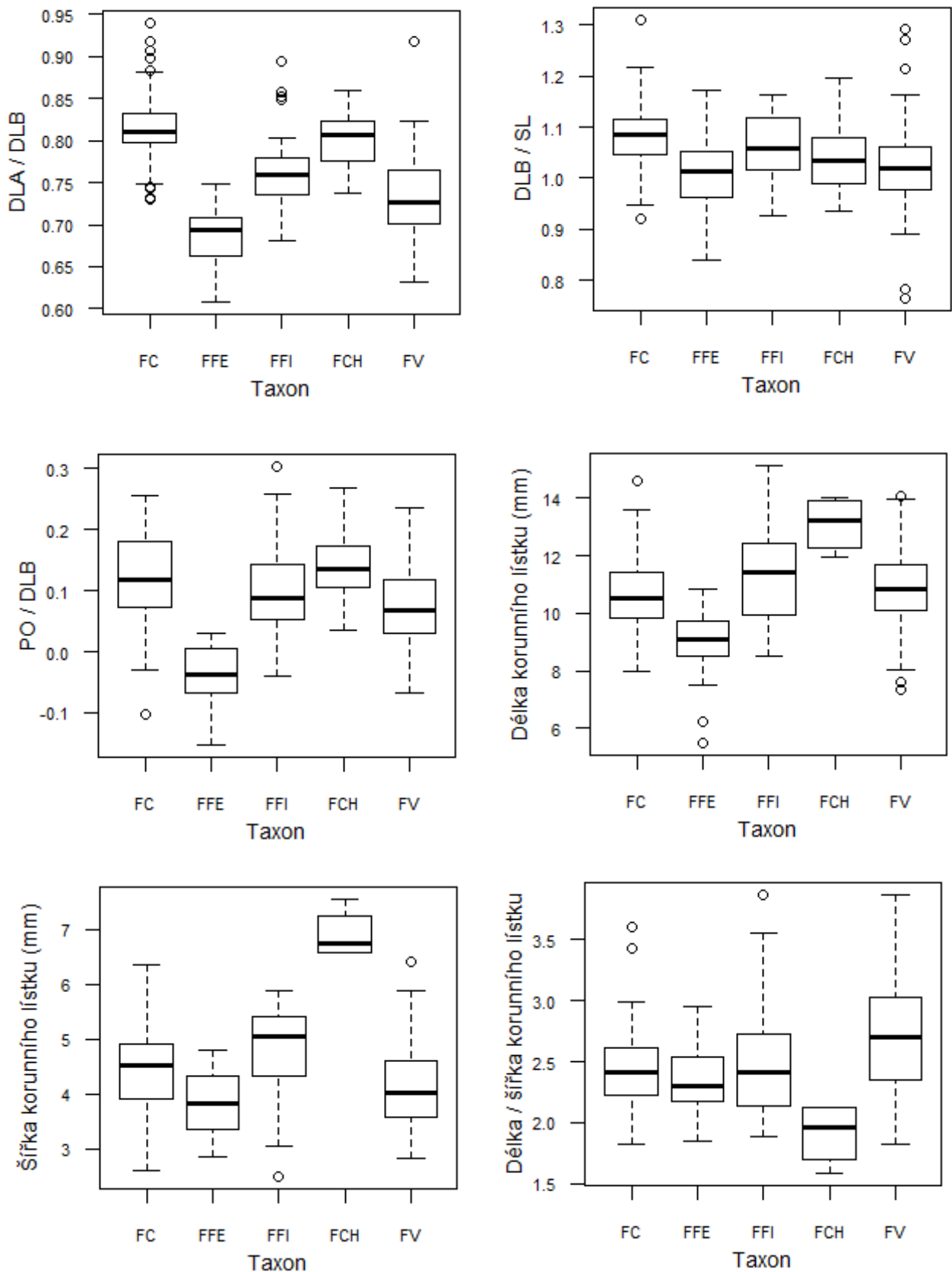
Obr 20: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na nažkách pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



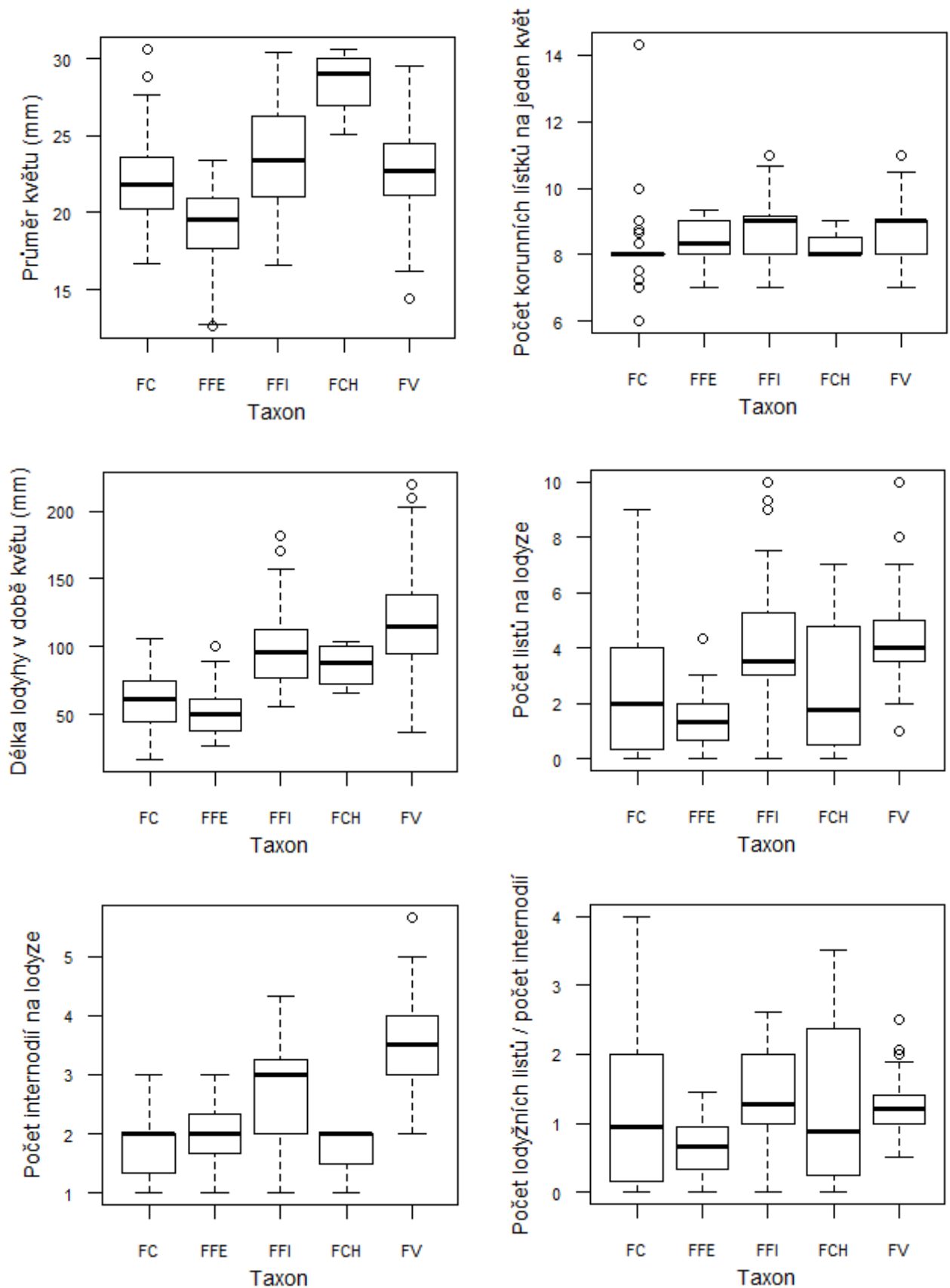
Obr 21: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na nažkách (nahore) a znaků zjišťovaných v době zralosti nažek (uprostřed a dole) pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



Obr 22: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, SL – šířka listu, HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, TVAR – $(DLA-PO)/DLB$. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

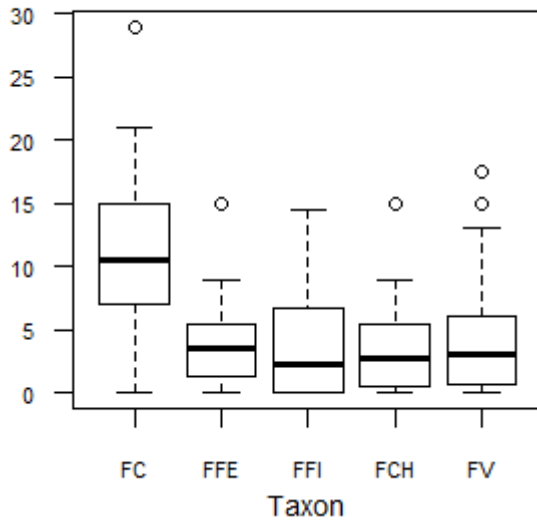


Obr 23: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech (nahore a uprostřed vlevo) a hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení (uprostřed vpravo a dole) pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

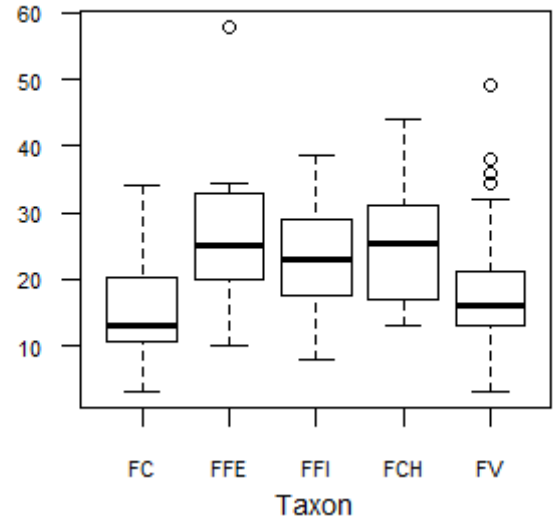


Obr 24: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

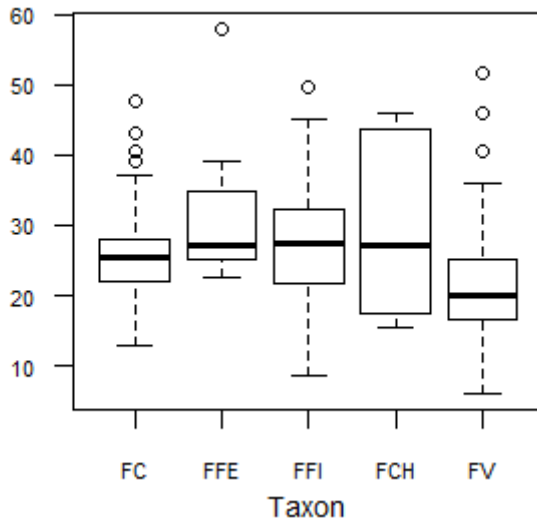
Počet vyvinutých nažek v jednom souplodí



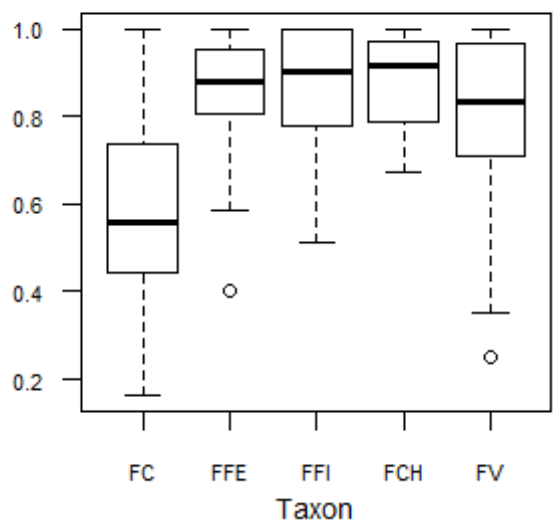
Počet abortovaných nažek v jednom souplodí



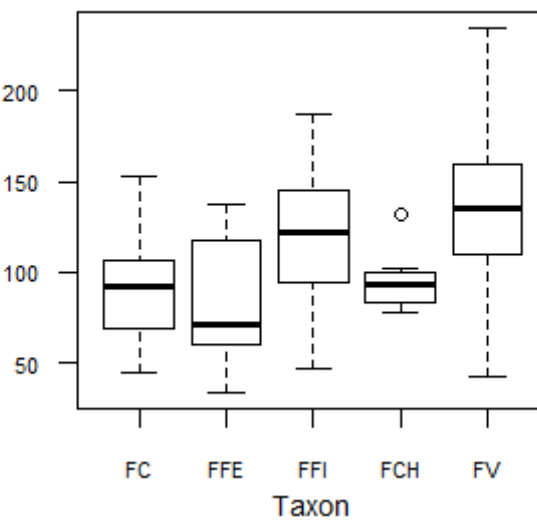
Počet všech nažek v jednom souplodí



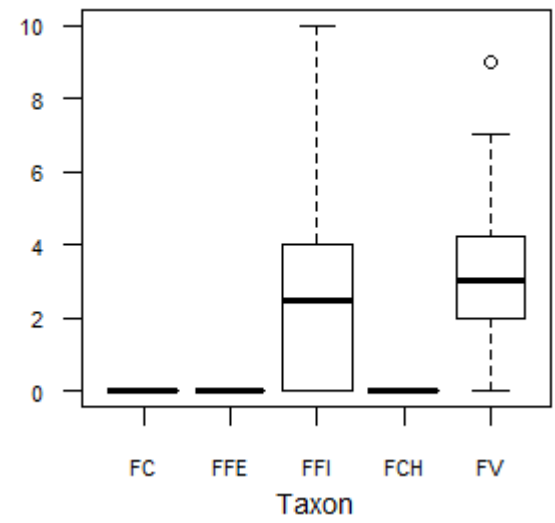
Podíl abortovaných nažek v jednom souplodí



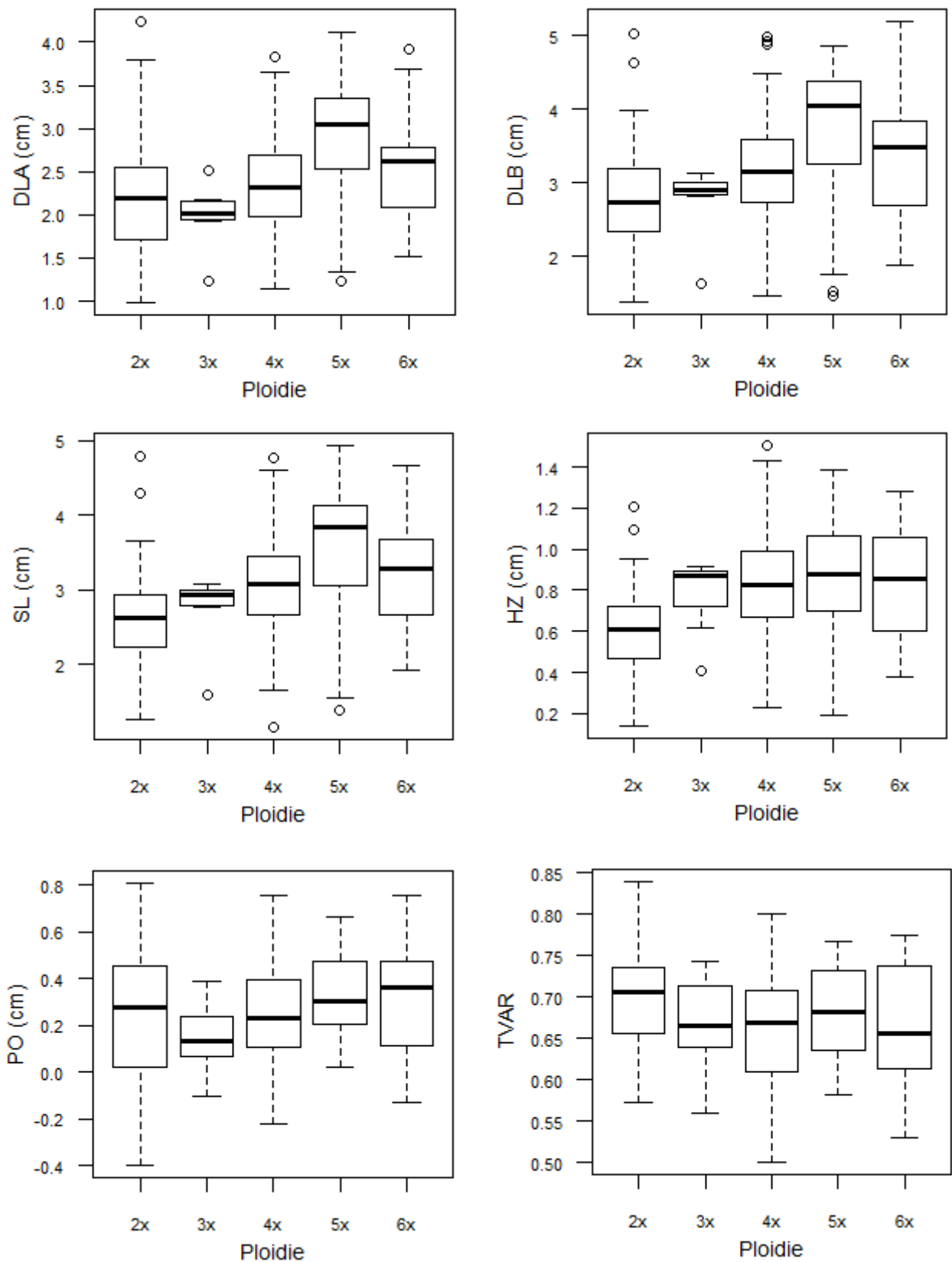
Délka lodyhy v době zralosti nažek (mm)



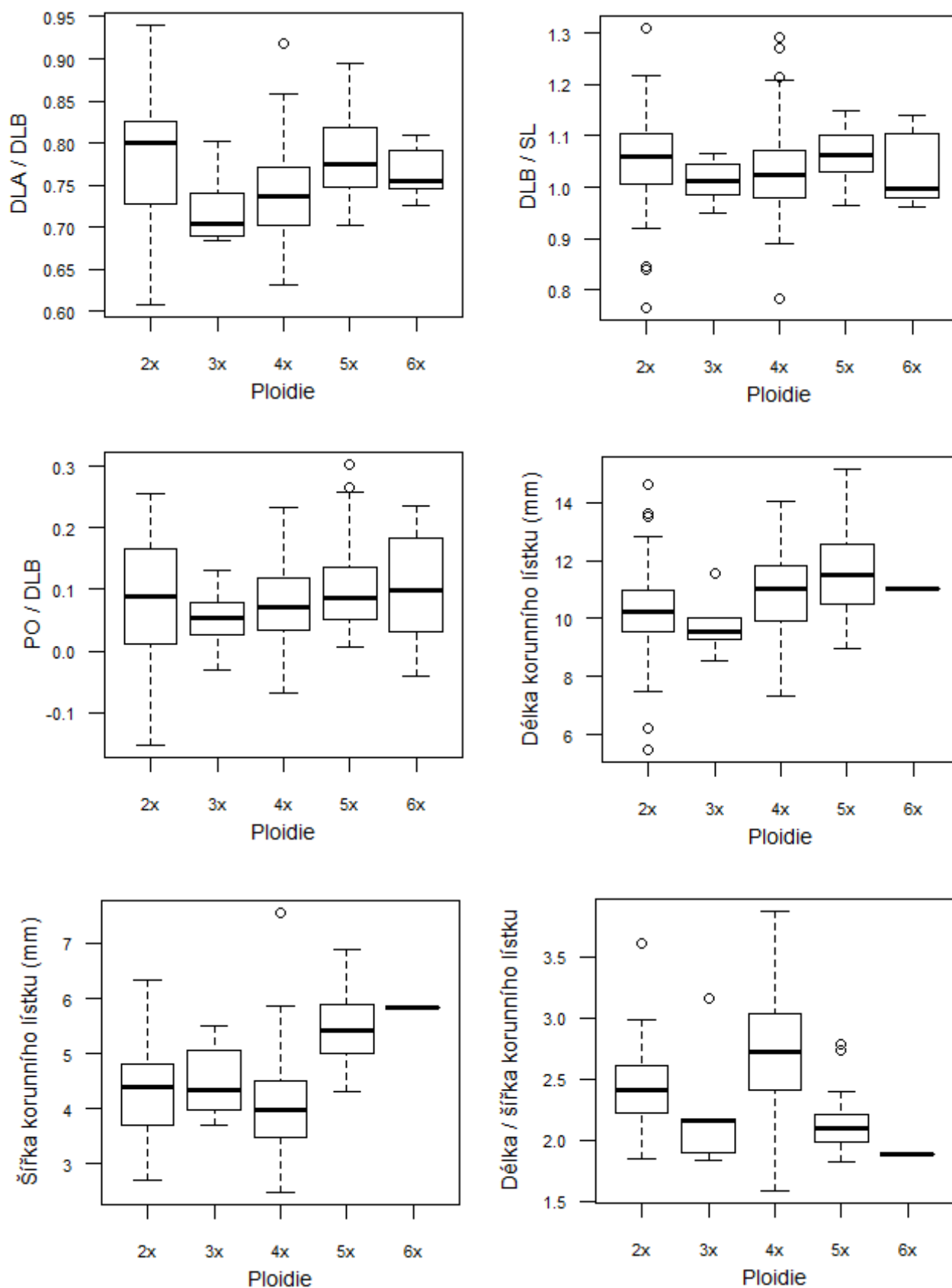
Počet pacibulek na lodyze



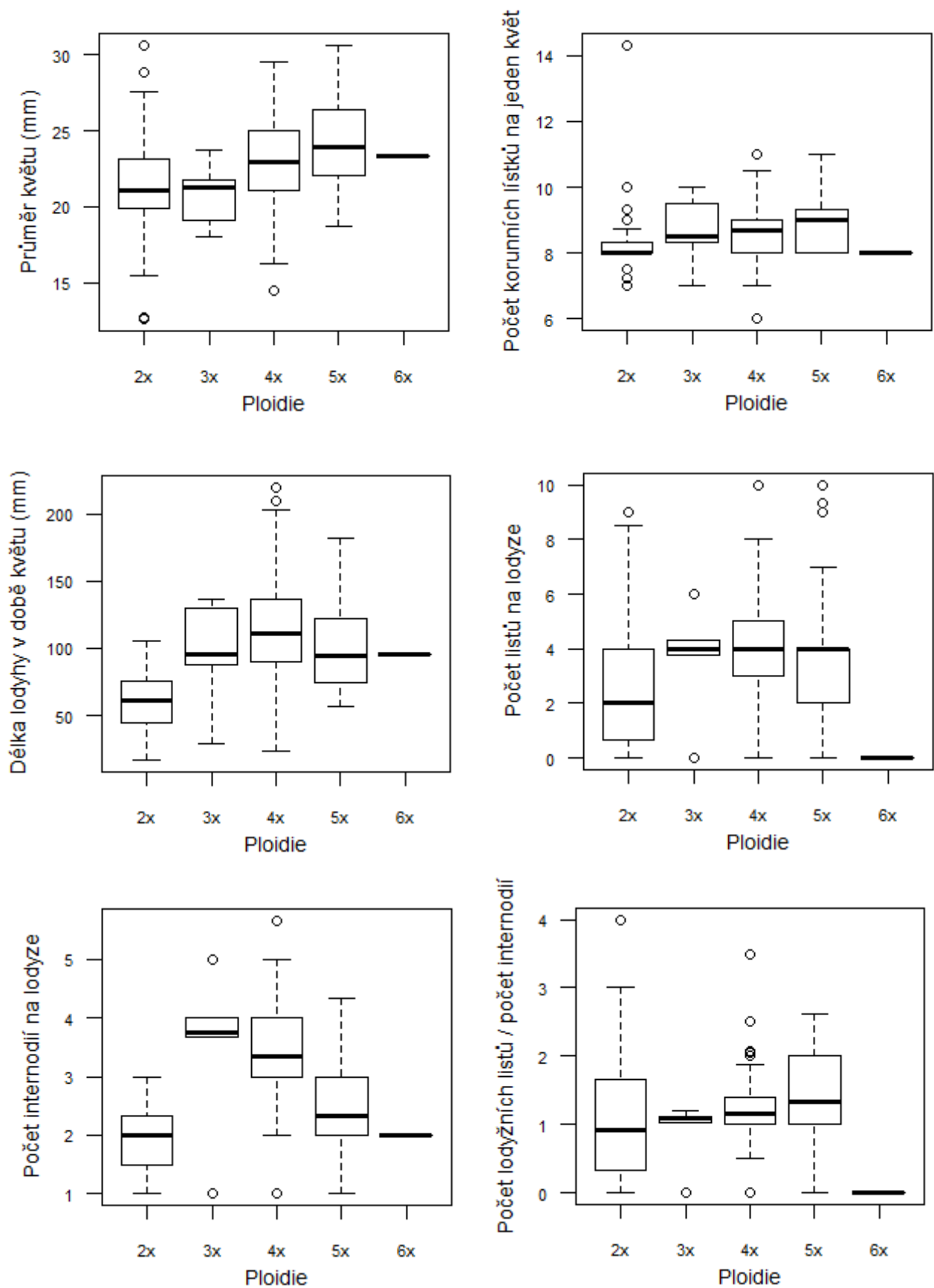
Obr 25: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na nažkách (nahore a uprostřed) a znaků zjišťovaných v době zralosti nažek (dole) pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. FC – *Ficaria verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.



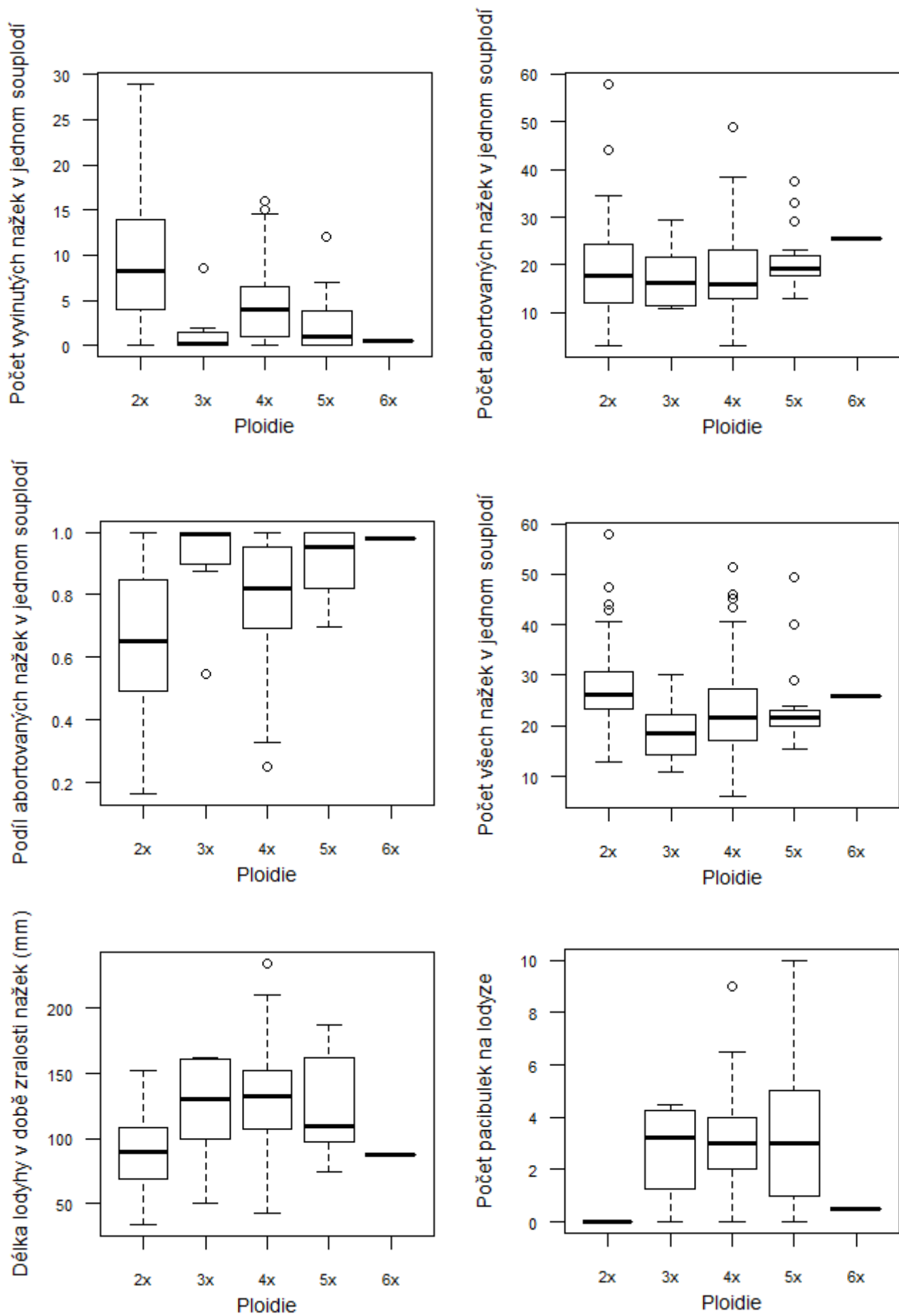
Obr 26: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech pro jednotlivé ploidní stupně. DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, SL – šířka listu, HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, TVAR – $(DLA - PO) / DLB$.



Obr 27: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na listech (nahore a uprostřed vlevo) a hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení (uprostřed vpravo a dole) pro jednotlivé ploidní stupně.



Obr 28: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení pro jednotlivé ploidní stupně.

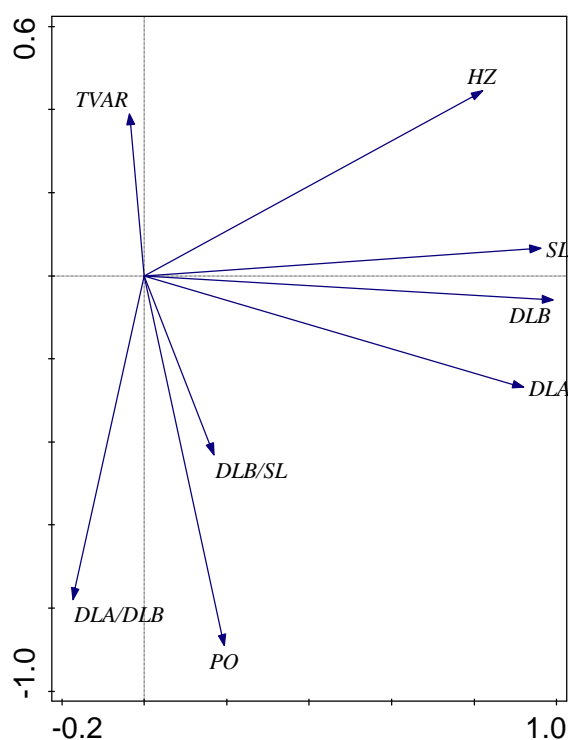


Obr 29: Krabičkové diagramy zobrazující hodnoty znaků na nažkách (nahore a uprostřed) a znaků zjišťovaných v době zralosti nažek (dole) pro jednotlivé ploidní stupně.

5.2 Mnohorozměrné analýzy – PCA a diskriminační analýza

5.2.1 Znaky na listech

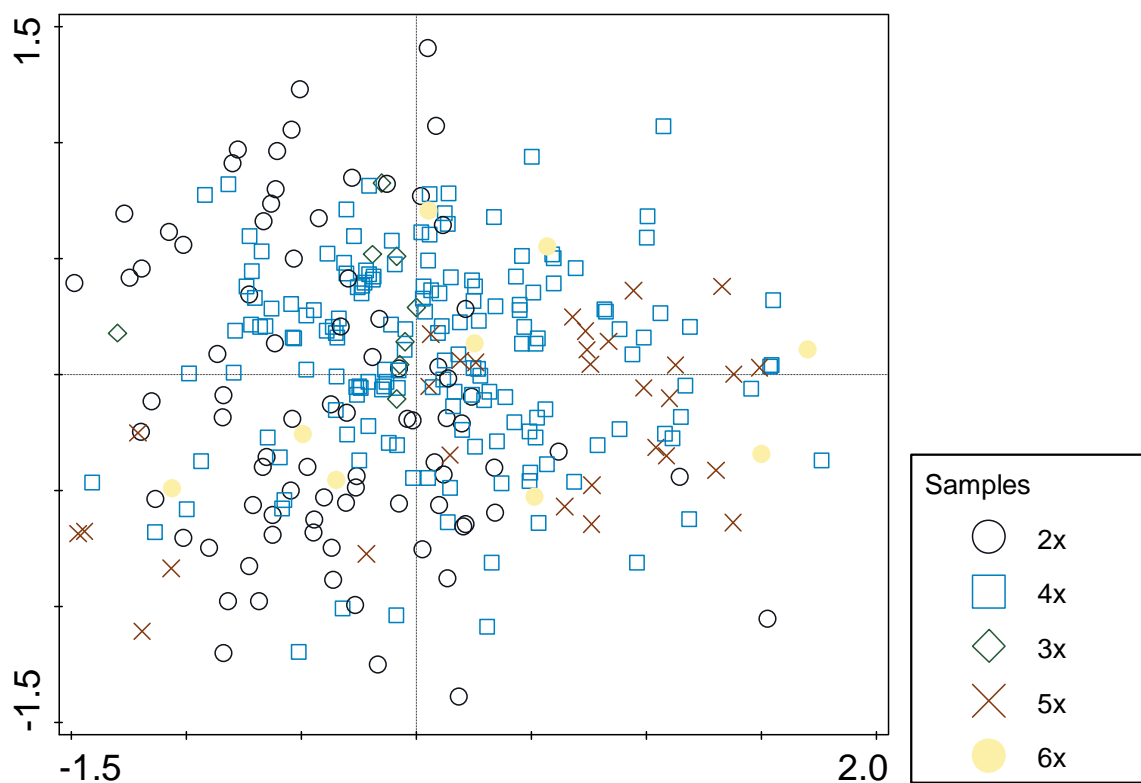
V PCA ordinačním diagramu pro znaky na listech vysvětlují první dvě ordinační osy 69,3 % celkové variability. První osa nejvíce koreluje se znaky charakterizujícími velikostní rozměry listu, mj. šířka SL (šířka listu) a DLB (délka listu B). Jedná se o pozitivní korelaci, směrem doprava se tedy hodnoty těchto znaků zvětšují. Druhá ordinační osa nejvíce koreluje se znaky PO a DLA/DLB (délka listu A / délka listu B), tedy vlastně tvarem listů. V tomto případě jde o negativní korelaci, kdy se v diagramu směrem dolů hodnoty těchto znaků zvětšují (obr. 30). Čím níže se daný jedinec v ordinačním diagramu nachází, tím menší část celkové délky listu tvoří bazální zářez a nejširší místo na listu se nachází blíže vrcholu.



Obr. 30: PCA ordinační diagram znaků na listech.

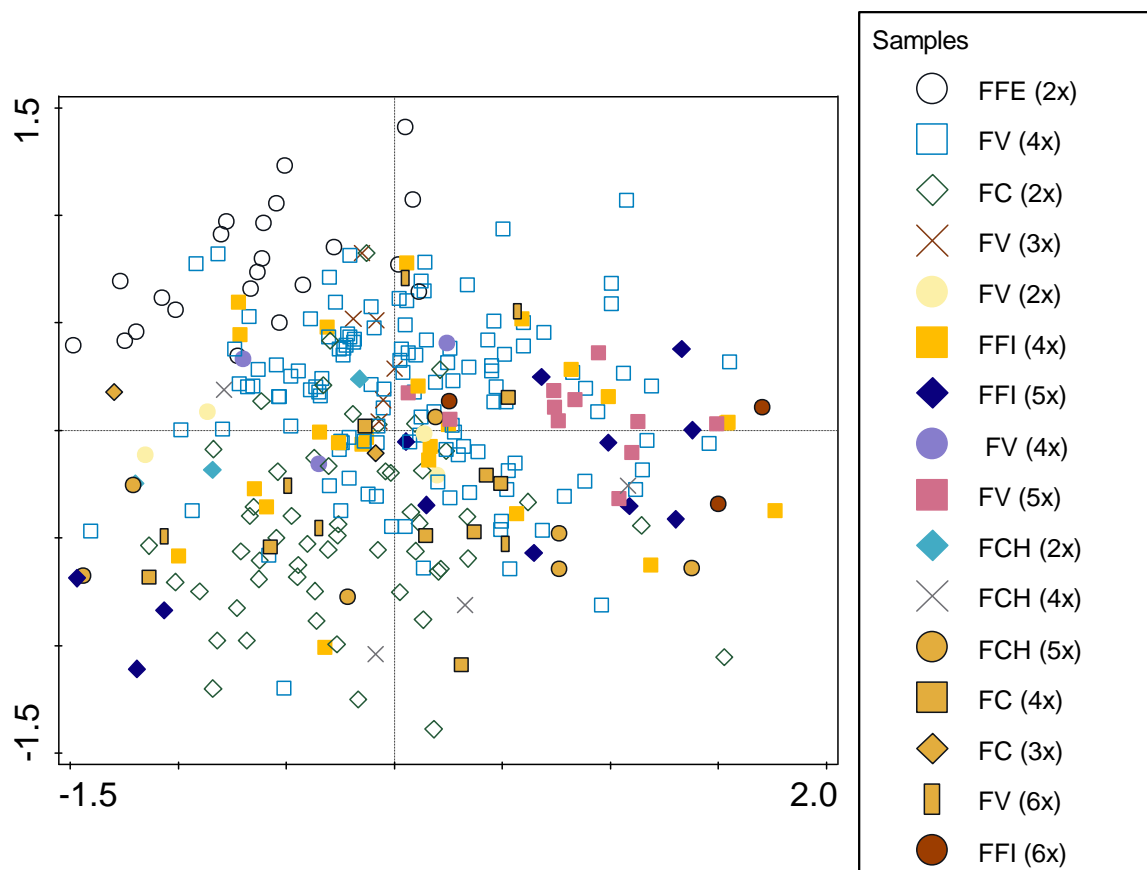
DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, DLA/DLB – délka listu A / délka listu B, DLB/SL – délka listu A / šířka listu, HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, SL – šířka listu, TVAR – $(DLA-PO)/DLB$.

Z PCA diagramu zobrazujícího pouze ploidní stupně je patrné, že jedinci různých ploidních stupňů nejsou v diagramu rozmístěni nahodile, ale je možné pozorovat, že ploidie narůstá podél první osy; tedy se zvyšující se ploidíí roste velikost listů (obr. 31). Vlevo v diagramu jsou diploidi, uprostřed triploidi a tetraploidi a vpravo pentaploidi. Hexaploidi jsou ale rozptýleni po větší ploše diagramu.



Obr. 31: PCA ordinační diagram jedinců pro znaky na listech a se zaznačením ploidního stupně jedinců.

Pokud v ordinačním diagramu zobrazíme jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně, je vidět, že v levé dolní části diagramu se nachází diploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* a nahoře vlevo pak diploidní cytotyp *F. verna* subsp. *fertilis* (obr. 32). Z toho vyplývá, že subsp. *calthifolia* má vyšší hodnoty znaku PO (vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku), což znamená, že nejširší místo listu se u poddruhu *calthifolia* nachází blíže vrcholu listu než u subsp. *fertilis*. *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* má větší hodnoty poměrových znaků DLA/DLB (délka listu A /délka listu B) a DLB/SL (délka listu B / šířka listu) než subsp. *fertilis*.

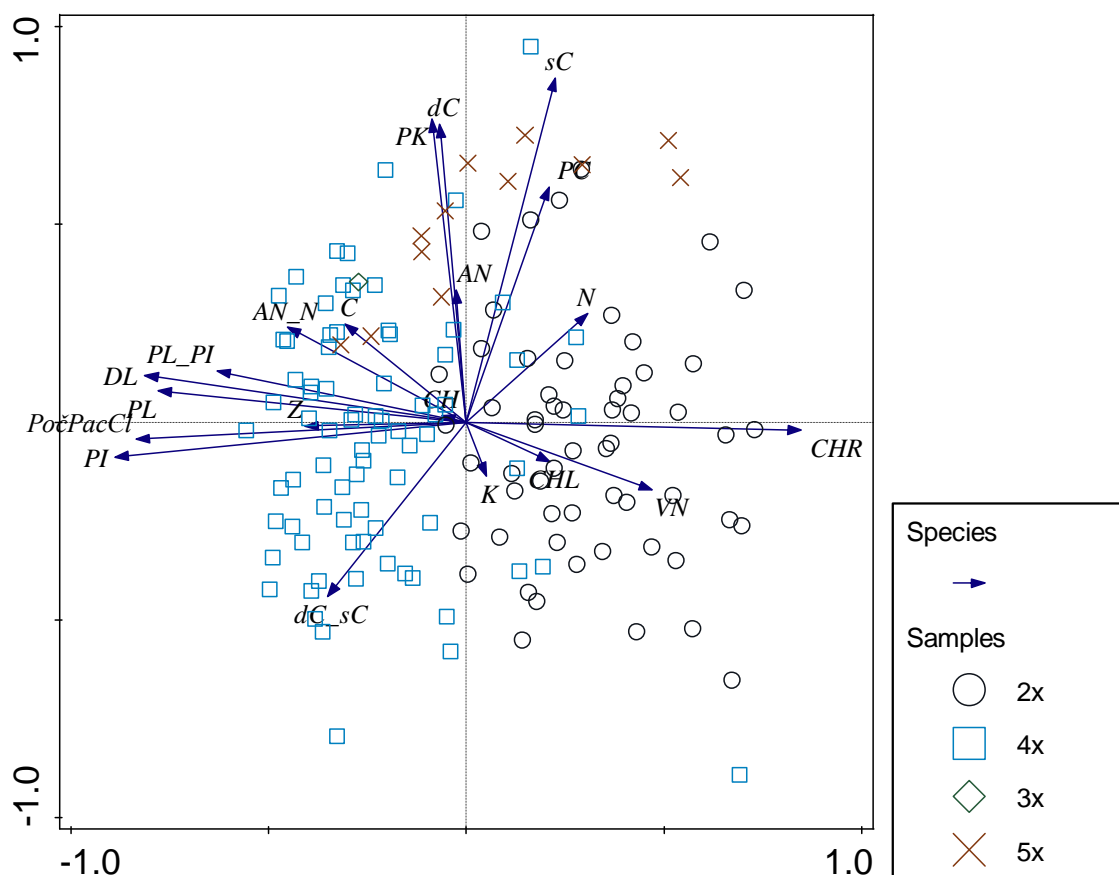


Obr. 32: PCA ordinační diagram znaků na listech se značením taxonů i se zohledněním ploidního stupně.

FFE – *Ficaria verna* subsp. *fertilis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

5.2.2 Ostatní znaky mimo znaky na listech

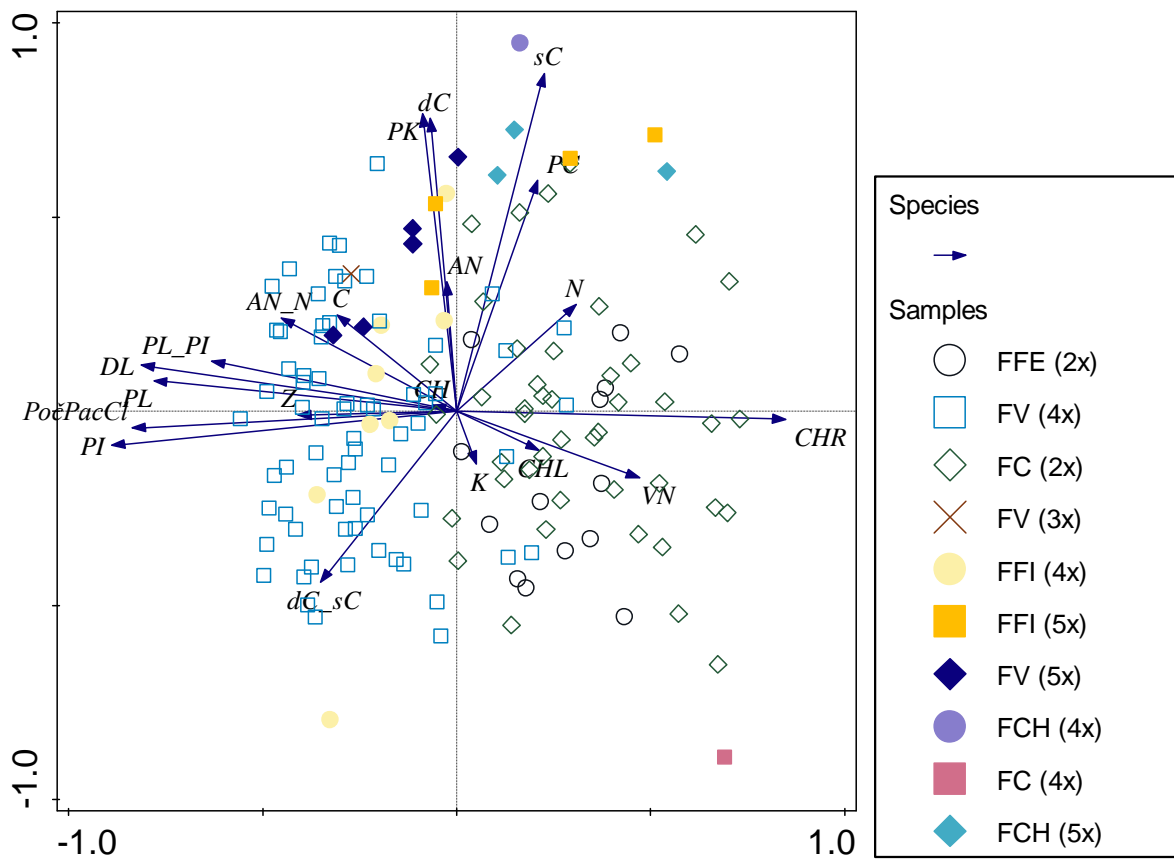
V PCA ordinačním diagramu pro všechny ostatní znaky kromě znaků na listech vysvětlují první dvě osy 39,1 % celkové variability. První osa je nejvíce korelována se znaky CHR (charakter růstu), PočPacCl (počet pacibulek na lodyze), PI (počet internodií na lodyze) a PL (počet listů na lodyze). Druhá osa nejvíce koreluje se znaky dC (délka korunního lístku) sC (šířka korunního lístku) a PK (průměr květu; obr. 33 a 34). Na obr. 33 jsou značeny jednotlivé cytotypy. Je vidět, že diploidi se od tetraploidů separují na základě znaků souvisejících s charakterem růstu, délkou lodyhy a počtem pacibulek.



Obr. 33: PCA ordinační diagram (biplot) jedinců a všech znaků kromě znaků na listech se zaznačením ploidního stupně.

AN – počet abortovaných nažek v souplodí, AN_N – počet abortovaných nažek / počet všech nažek v souplodí, C – počet korunních lístků na jednom květu, CH – chlupatost nažek, CHL – chlupatost lodyhy, CHR – charakter růstu, dC – délka korunního lístku, dC_sC – délka korunního lístku / šířka korunního lístku, DL – délka lodyhy, K – postavení kališních lístků, N – počet všech nažek v souplodí, PC – překrytí korunních lístků, PI – počet internodií na lodyze, PK – průměr květu, PL – počet listů na lodyze, PL_PI – počet lodyžních listů / počet internodií, PočPacCl – počet pacibulek na lodyze, sC – šířka korunního lístku, VN – počet vyvinutých nažek v souplodí, Z – velikost zobánku.

Z obr. 34 je zřejmé, že v horní části diagramu se nachází pentaploidní cytotyp *F. verna* subsp. *ficariiformis* a *F. verna* subsp. *verna*. To znamená, že u těchto taxonů mají pentaploidní jedinci v průměru delší a širší korunní lístky a větší průměr květů než odpovídající tetraploidi. V levé části diagramu jsou koncentrovány taxony s pacibulkami a s dlouhou poléhavou lodyhou s mnoha listy a internodií, tj. *F. verna* subsp. *verna* a subsp. *ficariiformis*. U těchto taxonů je navíc vyšší poměr dC/sC (délka korunního lístku / šířka korunního lístku), korunní lístky mají tedy více protáhlý tvar. V pravé části se pak nacházejí taxony bez pacibulek, které jsou charakterizovány kratšími, spíše vzpřímenými lodyhami s méně listy a internodií. Poměr dC/sC je u těchto taxonů nižší.



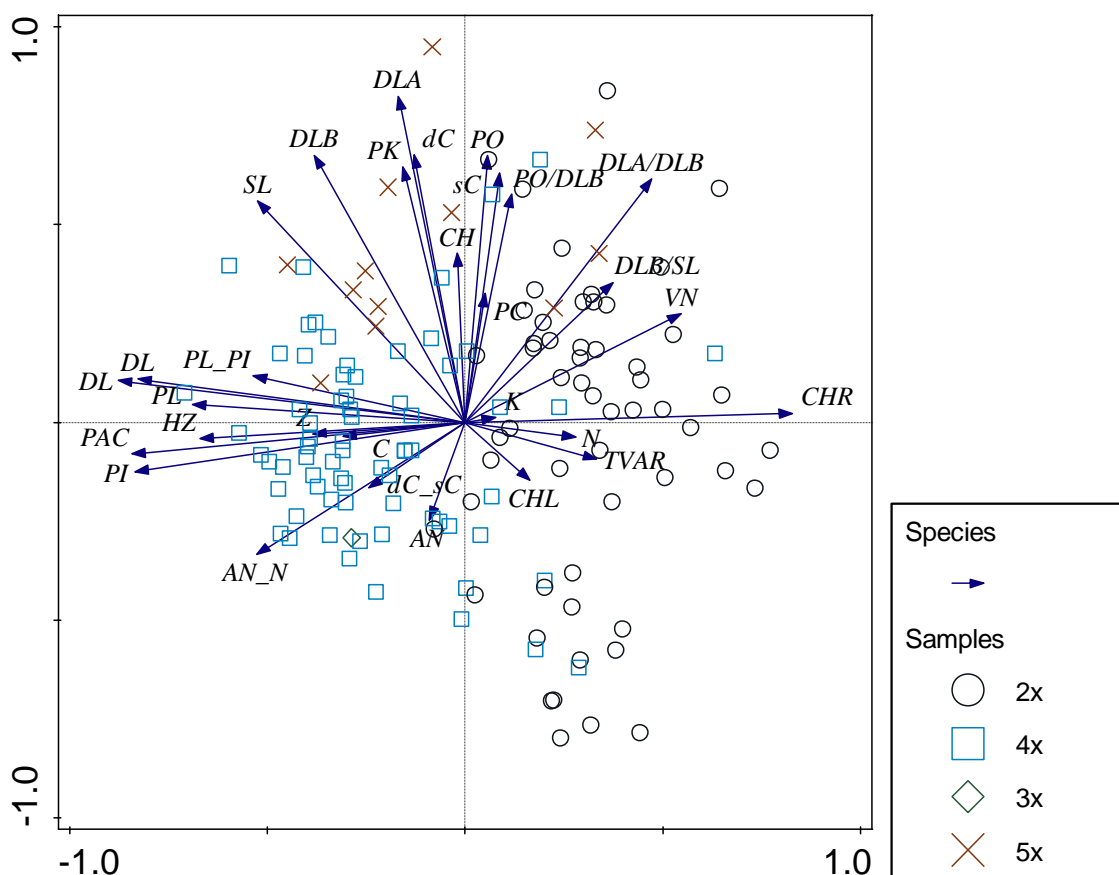
Obr. 34: PCA ordinační diagram (biplot) jedinců a všech znaků kromě znaků na listech se zaznačením taxonů i se zohledněním ploidního stupně.

FFE – *Ficaria verna* subsp. *fertilis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

AN – počet abortovaných nažek v souplodí, AN_N – počet abortovaných nažek / počet všech nažek v souplodí, C – počet korunních lístků na jednom květu, CH – chlupatost nažek, CHL – chlupatost lodyhy, CHR – charakter růstu, dC – délka korunního lístku, dC_sC – délka korunního lístku / šířka korunního lístku, DL – délka lodyhy, K – postavení kališních lístků, N – počet všech nažek v souplodí, PC – překrytí korunních lístků, PI – počet internodií na lodyze, PK – průměr květu, PL – počet listů na lodyze, PL_PI – počet lodyžních listů / počet internodií, PočPacCl – počet pacibulek na lodyze, sC – šířka korunního lístku, VN – počet vyvinutých nažek v souplodí, Z – velikost zobánku.

5.2.3 Všechny znaky

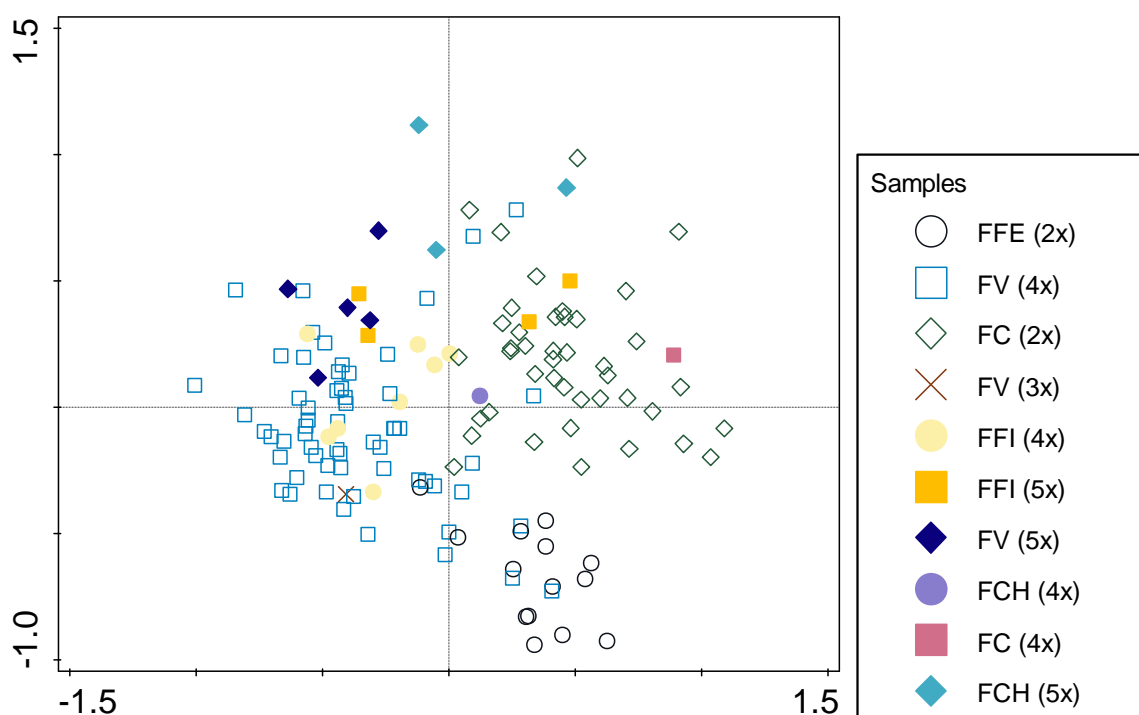
V PCA ordinačním diagramu pro všechny znaky vysvětlují první dvě osy 38,1 % celkové variability. První osa je nejvíce korelována se znaky CHR (charakter růstu), DL (délka lodyhy), PAC (počet pacibulek na lodyze) a PI (počet internodií na lodyze), druhá osa nejvíce koreluje se znakem DLA (délka listu A), sC (šířka korunního lístku), dC (délka korunního lístku) a PO (vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku; obr. 35).



Obr. 35: PCA ordinační diagram (biplot) jedinců a všech znaků se zaznačením ploidního stupně jedinců.

AN – počet abortovaných nažek v souplodí, AN_N – počet abortovaných nažek / počet všech nažek v souplodí, C – počet korunních lístků na jednom květu, CH – chlupatost nažek, CHL – chlupatost lodyhy, CHR – charakter růstu, dC – délka korunního lístku, dC_sC – délka korunního lístku / šířka korunního lístku, DL – délka lodyhy, DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, DLA/DLB – délka listu A / délka listu B, DLB/SL – délka listu A / šířka listu, HZ – hloubka zářezu, K – postavení kališních lístků, N – počet všech nažek v souplodí, PAC – počet pacibulek na lodyze, PC – překrytí korunních lístků, PI – počet internodií na lodyze, PK – průměr květu, PL – počet listů na lodyze, PL_PI – počet lodyžních listů / počet internodií, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, sC – šířka korunního lístku, SL – šířka listu, TVAR – (DLA-PO)/DLB, VN – počet vyvinutých nažek v souplodí, Z – velikost zobánku.

Při srovnání jednotlivých ploidních stupňů (obr. 35) je patrné, že podél první osy se zvětšuje hodnota znaku CHR (charakter růstu), což znamená, že lodyhy diploidů jsou spíše vzpřímené, zatímco lodyhy tetraploidů jsou převážně poléhavé. Tetraploidní rostliny mají obecně delší lodyhy s více listy a internodiemi a nesou více pacibulek. Pentaploidi se charakterem růstu a znaky spojenými s délkou lodyhy podobají spíše tetraploidům, oproti diploidům i tetraploidům je u nich patrná tendence vytvářet větší listy a květy a delší a širší korunní lístky. Pentaploidi také mají vyšší hodnoty znaku PO (vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku), nejširší místo na listech je tedy u pentaploidů posunuto blíže vrcholu listu. Při zobrazení taxonů včetně jejich ploidie je vidět, že se podél druhé ordinační osy dobře separují diploidní taxony *F. verna* subsp. *calthifolia* a *F. verna* subsp. *fertilis* (obr. 36).

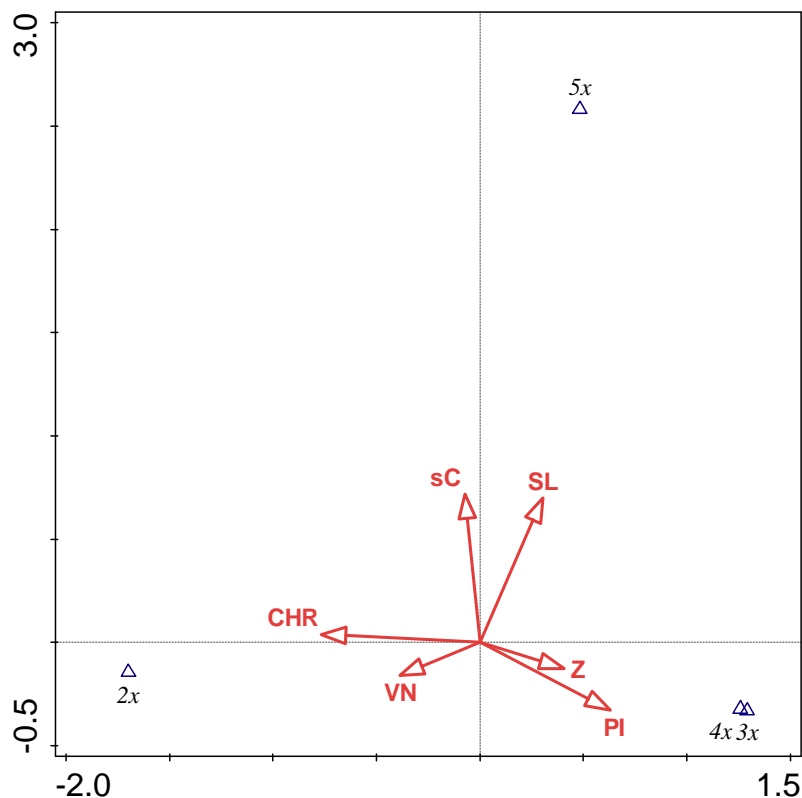


Obr. 36: PCA ordinační diagram jedinců (analyzovány všechny znaky) se značením taxonů i se zohledněním ploidního stupně.

FFE – *Ficaria verna* subsp. *fertilis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FCH – *F. verna* subsp. *chrysocephala*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

Diskriminační analýza ukázala, že nejlepší znaky k odlišení cytotypů jsou CHR (charakter růstu), SL (šířka listu), PI (počet internodií na lodyze), sC (šířka korunního lístku), VN (počet vyvinutých nažek v jednom souplodí) a Z (velikost zobánku; tab. 8, obr. 37). K odlišení taxonů (bez ohledu na ploidní stupeň) jsou nejvhodnější znaky PAC (počet

pacibulek na lodyze), DLA/DLB (délka listu A / délky listu B), sC (šířka korunního lístku), AN_N (podíl abortovaných nažek v jednom souplodí), CHR (charakter růstu), PO/DLB, HZ (hloubka zářezu), SL (šířka listu) a Z (velikost zobánku; tab. 9, obr. 38).

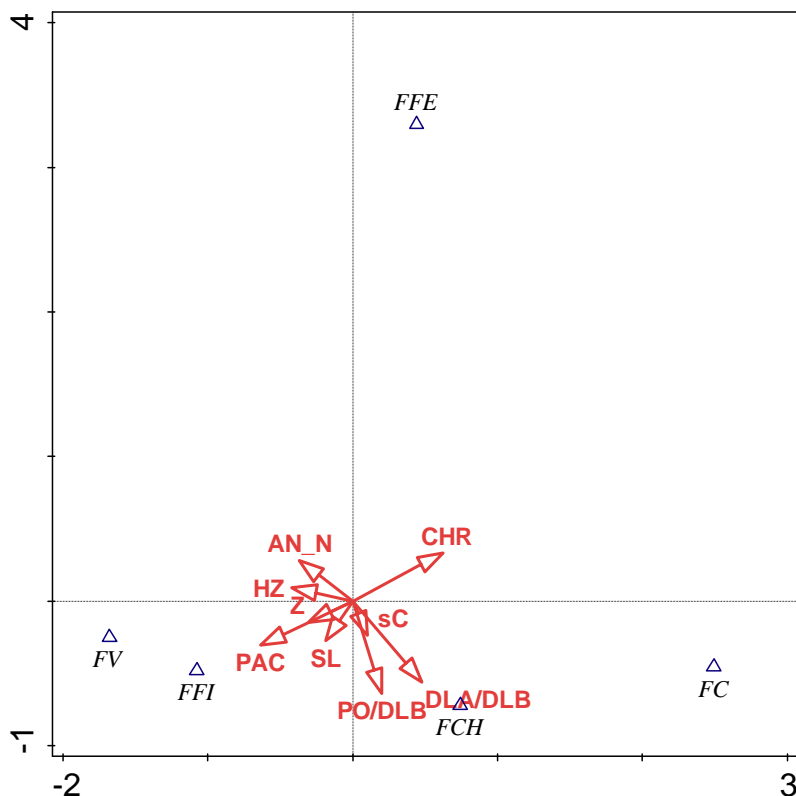


Obr. 37: Výsledek krokové diskriminační analýzy všech znaků se zaznačením ploidních stupňů.

CHR – charakter růstu, PI – počet internodií na lodyze, sC – šířka korunního lístku, SL – šířka listu, VN – počet vyvinutých nažek v jednom souplodí, Z – velikost zobánku.

Tab. 8: Výsledky krokové diskriminační analýzy pro ploidní stupeň: uvedeny jsou pouze znaky, které byly analýzou vybrány s podmínkou $P(\text{adj}) \leq 0,05$. * Vysvětluje %: podíl celkové variability vysvětlené znakem v okamžiku jeho výběru (tedy jeho příspěvek k vysvětlení celkové variability po zahrnutí vlivu všech předchozích vybraných znaků); ** Příspěvek %: příspěvek dané proměnné k vysvětlení variability dat souborem všech analyzovaných znaků.

Znak	Vysvětluje %*	Příspěvek %**	pseudo-F	P	P (adj)
CHR	18,1	33,5	30,2	0,001	0,006
SL	8,5	15,8	15,7	0,001	0,005
PI	4,9	9,2	9,7	0,001	0,008
sC	3,5	6,5	7,2	0,007	0,030
VN	2,8	5,2	6,0	0,002	0,015
Z	2,3	4,4	5,2	0,003	0,018



Obr. 38: Výsledek krokové diskriminační analýzy všech znaků se zaznačením taxonů.

AN_N – podíl abortovaných nažek v jednom souplodí, CHR – charakter růstu, DLA/DLB – délka listu A / délka listu B, HZ – hloubka zářezu, PAC – počet pacibulek na lodyze, PO/DLB – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku / délka listu B, sC – šířka korunního lístku, SL – šířka listu, Z – velikost zobánku.

Tab. 9: Výsledky krokové diskriminační analýzy pro taxony bez zohlednění ploidního stupně: uvedeny jsou pouze znaky, které byly analýzou vybrány s podmínkou $P(\text{adj}) \leq 0,05$. * Vysvětluje %: podíl celkové variability vysvětlené znakem v okamžiku jeho výběru (tedy jeho příspěvek k vysvětlení celkové variability po zahrnutí vlivu všech předchozích vybraných znaků); ** Příspěvek %: příspěvek dané proměnné k vysvětlení variability dat souborem všech analyzovaných znaků.

Znak	Vysvětluje %*	Příspěvek %**	pseudo-F	P	P (adj)
PAC	15,4	25,4	25,4	0,001	0,006
DLA/DLB	10,4	17,3	19,6	0,001	0,005
sC	5,6	9,3	11,4	0,001	0,005
AN_N	3,9	6,4	8,2	0,001	0,005
CHR	2,9	4,7	6,3	0,001	0,005
PO/DLB	2,0	3,3	4,5	0,003	0,011
HZ	1,9	3,2	4,4	0,007	0,026
SL	4,0	6,7	10,0	0,001	0,003
Z	2,0	3,2	5,0	0,002	0,009

6 Diskuze

Jako nejdůležitější znaky pro rozlišení zástupců rodu *Ficaria* bývají uváděny rozměry listů, průměr květu, rozměry korunních lístků, charakter růstu, umístění listů na lodyze, přítomnost resp. nepřítomnost pacibulek v paždí listů a velikost nažek a jejich vyvinutost (Sell 1994, Veldkamp 2015). V této práci jsem potvrdila důležitost zmíněných znaků pro determinaci taxonů, nebyly však zjištěny takové rozdíly v absolutních rozměrech listové čepele a květů, jak by se na základě údajů v literatuře (Sell 1994, Veldkamp 2015) dalo očekávat: u taxonů *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis* a *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala* jsem nepozorovala, že by se ve velikosti listů a květů výrazněji odlišovaly od ostatních taxonů. To je ale zřejmě důsledkem pěstování všech taxonů v uniformních podmínkách. Kromě tradičně uváděných znaků byly v této práci spočítány i poměry vybraných rozměrů listů. Ty doposud nebyly téměř studovány, výjimku představuje studie Popelka et al. (v tisku), kde byly tyto poměrové hodnoty použity u *F. verna* subsp. *calthifolia*, *F. verna* subsp. *verna* a jejich hybrida a ukázaly se být užitečné pro morfologické odlišení taxonů. Poměrovými hodnotami na listech se vzájemně více odlišují taxony než jednotlivé cytotypy. Naproti tomu absolutní velikost listů a květů závisí nejen na konkrétním taxonu, ale z velké části je dána také ploidní úrovní. Výhodou této práce je, že je známa i ploidní úroveň studovaných jedinců, která ve většině dřívějších studií nebyla známa.

6.1 Variabilita vybraných znaků: zhodnocení rozdílů mezi taxony

Sell (1994) v determinačním klíči uvádí, že pokud je velikost čepele do 4×4 cm, mělo by se jednat o poddruhy *calthifolia*, *fertilis* nebo *verna*; u subsp. *chrysocephala* a *ficariiformis* je uvedena horní hranice rozměrů listů 8×9 cm. Když to srovnám s mými výsledky, u všech pěti taxonů (pokud nezohledňujeme ploidní stupeň) byla zjištěna průměrná délka listů méně než 4 cm. Maximální délka listové čepele (DLB) v této práci činila 5,2 cm. Podobně i průměrná šířka listů byla u všech pěti taxonů nižší než 4 cm. Podle Sellova klíče by nebylo možné taxony na základě délky listů odlišit. Hodnoty, které uvádí Sell (1994) pravděpodobně platí pouze pro rostliny v přirozených populacích. Jediný statisticky významný rozdíl v délce listové čepele jsem zjistila u *F. verna* subsp. *fertilis*, kde měly listy signifikantně menší délku (DLA i DLB) než u všech ostatních taxonů (bez zohlednění ploidie). V literatuře však není uváděno, že by se tento znak dal použít např. k odlišení *verna*. Velikost čepele je však značně plastická, a například Veldkamp (2015) tento znak v klíči ani neuvádí.

Post et al. (2009) srovnávali rozměry listů a květních částí u stejných taxonů jako já v této práci (ale pouze bez zohlednění ploidie) a našli v délce listové čepele více rozdílů mezi jednotlivými taxony. Délka listů byla signifikantně nižší u subsp. *calthifolia* než u subsp. *fertilis*. *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala* a subsp. *ficariiformis* se délkou listů lišily vzájemně i od všech ostatních poddruhů, přičemž největší listy měla subsp. *chrysocephala* a za ní následovala subsp. *ficariiformis* (Post et al. 2009). Na rozdíl od Post et al. (2009) jsem nezjistila signifikantní rozdíl v šířce listu mezi taxony *F. verna* subsp. *fertilis* a subsp. *calthifolia*. Podle Post et al. (2009) se *F. verna* subsp. *verna* signifikantně liší od *F. verna* subsp. *chrysocephala* a *ficariiformis*. Já jsem ale nezaznamenala statisticky významný rozdíl v šířce listů mezi subsp. *verna* a subsp. *chrysocephala* či subsp. *ficariiformis*. V rozporu s údaji uváděnými v literatuře (Sell 1994, Veldkamp 2015) neměly *F. verna* subsp. *ficariiformis* a *F. verna* subsp. *chrysocephala* větší rozměry listové čepele než ostatní taxony. Tyto taxony, přirozeně rozšířené v oblasti Středomoří (např. Veldkamp 2015), dorůstají při pěstování v klimatických podmínkách pokusné zahrady menších rozměrů (Popelka et al. nepublikováno).

Popelka et al. (v tisku) prokázali, že se listy poddruhů *verna* a *calthifolia* odlišují délkou bazálního zářezu: u subsp. *verna* je zářez hluboký, delší než 1/5 délky čepele, u subsp. *calthifolia* je naproti tomu mělký, kratší než 1/5 délky čepele. To potvrzují i výsledky této práce – poměr DLA/DLB (který vlastně vyjadřuje, kolik procent z celkové délky čepele tvoří část bez zářezu), vyšel u *F. verna* subsp. *calthifolia* průměrně 0,81 a u subsp. *verna* 0,73 – tedy u subsp. *calthifolia* zářez tvořil průměrně 19 % délky listu B a u subsp. *verna* 27 %. Stejně jako Popelka et al. (v tisku) jsem zjistila, že také absolutní hloubka zářezu (HZ) je u *F. verna* subsp. *verna* signifikantně větší. Další rozdíly mezi těmito dvěma taxony nacházíme v šířce listu a v poměru celkové délky listu a šířky listu (v této práci značené DLB/SL), který je u subsp. *calthifolia* vyšší než u subsp. *verna* (Popelka et al. v tisku), což se opět shoduje s mými výsledky.

Drenckhahn (2016) uvádí, že triploidní jedinci, představující podle něj autotriploidy od subsp. *calthifolia*, se vyznačují oproti diploidní subsp. *calthifolia* větší délkou listové čepele (více než 3,5 cm). To však nebylo potvrzeno v této práci: délka všech měřených listů (DLB) byla nižší než 3,5 cm; spíše se zdá, že triploidy mají menší délku čepele než diploidy. Nicméně jsem měřila jen šest listů triploidů pocházejících ze 2 jedinců, takže výsledek není příliš směrodatný.

Veldkamp (2015) uvádí průměr květů u subsp. *verna* 13–30 mm (Veldkamp 2015). To souhlasí s mými výsledky, kde byl zjištěn průměr květů 14,5–29,5 mm. Korunní lístky subsp.

verna údajně měří na délku 6–13 mm a na šířku 2–5 mm (Veldkamp 2015), podobná čísla zmiňuje i Andreas (1954) u rostlin z Nizozemska: délka 6–15,5 mm (průměrně 10,8 mm) a šířka 2,5–6,8 mm (průměrně 4,4 mm). Já jsem zjistila délku korunních lístků u subsp. *verna* 7,3–14,1 mm (průměrně 10,9) a šířku 2,8–6,4 mm (průměrně 4,1), výsledky tedy zhruba odpovídají uvedeným hodnotám. Popelka et al. (v tisku) však zjistili u *F. verna* subsp. *verna* poněkud vyšší průměr květů (24–40 mm, průměrně 32 mm) a větší rozměry korunních lístků (délka 11,6–19,1 mm, průměrně 15,2 mm; šířka 4–6,3 mm, průměrně 5 mm). Poměr délky a šířky korunních lístků u subsp. *verna* je podle dostupné literatury 2,4–3,6, průměrně 3,0 (Popelka et al. v tisku), resp. 1,6–3,5 s průměrem 2,6 (Andreas (1954)). Mnou zjištěné hodnoty (1,8–3,9, průměrně 2,7) tedy souhlasí s uvedenými údaji.

Pro subsp. *chrysocephala* Veldkamp (2015) uvádí průměr květů 40–60 mm, délku korunních lístků 18–25 mm a šířku korunních lístků 9–18 mm. V této práci byl však zjištěn průměr květů 25,1–30,6 mm, délka korunních lístků 12,0–14,0 mm a šířka korunních lístků 2,6–6,3 mm. Mé hodnoty jsou tedy mnohem nižší. Může to být tím, že měření v této práci byla provedena jen na čtyřech jedincích, z toho tři pocházeli z téže populace. Avšak i u dalších taxonů jsou zjištěné rozměry nižší, než je uváděno v literatuře.

U *F. verna* subsp. *fertilis* mají květy průměr 20–45 mm, délka korunních lístků činí 10–20 mm a šířka 4–9 mm (Veldkamp 2015). V této práci byl ale zaznamenán průměr květů pouze 12,6–23,4 mm, délka korunních lístků 5,5–10,9 mm a šířka korunních lístků 2,8–4,8 mm. Podobně jsem zjistila mnohem menší rozměry květních částí u subsp. *ficariiformis* (průměr květu 16,6–30,4 mm, délka korunních lístků 8,5–15,2 mm a šířka korunních lístků 2,5–5,9 mm), u níž Veldkamp (2015) udává průměr květů 35–55 mm, délku korunních lístků 17–26 mm a šířku korunních lístků 4–12 mm.

Poněkud rozdílné hodnoty, než je uváděno v literatuře, byly naměřeny i u subsp. *calthifolia*. Dle Veldkamp (2015) je průměr květů 23–50 mm a korunní lístky jsou 10–23 mm dlouhé a 2,5–6 mm široké. Popelka et al. (v tisku) zjistili průměr květů u subsp. *calthifolia* 21–41 mm (průměrně 31), délku korunních lístků 11–19,2 (průměrně 14,9 mm) mm a šířku korunních lístků 4,5–7,7 mm (průměrně 5,6). V této práci byl však zaznamenán průměr květu pouze 16,7–30,6 mm a korunní lístky měřily 8,00–14,6 mm na délku a 2,6–6,3 mm na šířku.

Na rozdíl od výsledků v této práci nenašli Post et al. (2009) signifikantní rozdíl v délce korunních lístků mezi subsp. *fertilis* a subsp. *calthifolia*. Podle jejich výsledků se ale liší délkou korunních lístků subsp. *verna* od subsp. *chrysocephala* a *ficariiformis*. Já jsem ale nezjistila, že by se v tomto znaku subsp. *verna* signifikantně lišila od některého z těchto dvou poddruhů. Post et al. (2009) dále zjistili, že šířkou korunních lístků se vzájemně odlišují

všechny dvojice taxonů kromě subsp. *calthifolia* – subsp. *fertilis* a subsp. *fertilis* – subsp. *ficariiformis*. V rozporu s tímto údajem byly v této práci u dotyčných dvojic taxonů nalezeny průkazné rozdíly. Ve studii Post et al. (2009) byl ale v několika případech zase odhalen statisticky významný rozdíl mezi taxony, které se v této práci významně nelišily (např. subsp. *ficariiformis* – subsp. *chrysocephala* nebo subsp. *verna* – subsp. *fertilis*).

Na základě vlastních výsledků mohu říci, že *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *calthifolia* se významně neliší ve znacích na květech, jako je průměr květu, šířka korunních lístků a délka korunních lístků. Byl však zjištěn průkazný rozdíl v poměru délka / šířka korunního lístku (dC/sC). Tento poměr byl vyšší u *F. verna* subsp. *verna*, což se shoduje s výsledky studií Veselá (1969) a Popelka et al. (v tisku), kde bylo rovněž pozorováno, že korunní lístky *F. verna* subsp. *verna* jsou relativně delší a užší než u subsp. *calthifolia*. Statisticky významný rozdíl byl ale zjištěn, jen když nebyla zohledněna ploidie, při srovnání pouze diploidní *F. verna* subsp. *calthifolia* a pouze tetraploidní *F. verna* subsp. *verna* nebyl rozdíl mezi taxony signifikantní. Další znaky, kterými se údajně tyto dva taxony liší, jsou délka a šířka nektariových šupinek, žilnatina korunních lístků nebo velikost pylových zrn (Veselá 1969). Tyto znaky jsem ale v této práci nesledovala.

Květy *Ficaria verna* subsp. *fertilis* mají údajně 8–13 korunních lístků, zatímco u subsp. *verna* 7–11 (Marsden-Jones 1935). Nicméně v mé práci nebyl pozorován odlišný počet korunních lístků mezi těmito dvěma taxony; dokonce se zdá, že subsp. *verna* má tendenci vytvářet více korunních lístků na jeden květ než subsp. *fertilis*. Zjistila jsem však signifikantně nižší průměrný počet korunních lístků u *F. verna* subsp. *calthifolia* oproti subsp. *verna*. To se shoduje s tvrzením, že květy *F. verna* subsp. *verna* jsou často tvořeny více korunními lístky než u subsp. *calthifolia* (Veselá 1969, Kästner & Fischer 2006, Drenckhahn 2016). V rámci *F. verna* subsp. *calthifolia* dosti vybočoval jedinec 16/75/1, kde bylo u jednoho květu zaznamenáno dokonce 15 korunních lístků.

Mnou zjištěné výsledky se dosti liší od výsledků, které uvádějí Post et al. (2009). Může to být způsobeno rozdílným určením použitých exemplářů či použitím jiného materiálu: v této práci byl použit pěstovaný rostlinný materiál pocházející z více lokalit v areálu přirozeného výskytu, zatímco Post et al. (2009) měřili exempláře rostoucí na nepůvodním území v USA. Protože rostliny v USA představují zplanělé pro okrasu pěstované rostliny nebo jejich potomky (Axtell et al. 2010), pravděpodobně se nejedná o reprezentativní vzorek: např. pro pěstování byly vybírány rostliny s geneticky podmíněnou vlastností tvořit velké květy. Také je oprávněné se domnívat, že orseje v USA jsou potomky rostlin pocházející jen z určitých geografických oblastí Evropy. Navíc je známo, že introdukované druhy mohou na

nepůvodním území prodělávat velmi výrazné změny v morfologii prostřednictvím zrychlené evoluce (Buswell et al. 2011). U znaků na listech můžou být rozdíly způsobeny také odlišnou dobou sběru: Post et al. (2009) použili herbářový materiál sbíraný v průběhu kvetení, zatímco já jsem použila listy sbírané po odkvětu rostlin. Vzhledem k tomu, že jednotlivé taxony se liší svou fenologií (Gadella 1978, Šiková 2014, Popelka et al. v tisku), je možné, že listy některých taxonů se například ještě zvětšují v době, kdy už růst jiných taxonů ustává. V tomto případě mohly být u listů sbíraných později (což bylo asi v mém případě) zvýrazněny rozdíly v délce nebo šířce listu mezi jednotlivými taxony. Vhodnější by bylo srovnávat poměrové hodnoty, tyto však ve studii Post et al. (2009) nebyly zahrnuty. Rozdílné výsledky mohly být způsobeny také měřením jiných listů: já jsem vybírala tři největší přízemní listy, Post et al. (2009) použili k měření až deset listů z jedné položky, přičemž minimálně u subsp. *verna* je známo, že se listy na nodech směrem vzhůru postupně zmenšují (Kubát et al. 2002).

Často je jako důležitý determinační znak uváděna přítomnost resp. nepřítomnost pacibulek. V této práci byla potvrzena důležitost tohoto znaku pro odlišení jednotlivých taxonů. U taxonů, které podle literatury pacibulky netvoří, tedy subsp. *chrysocephala*, subsp. *fertilis* a subsp. *calthifolia* (Marsden-Jones & Turrill 1952, Křisa 1988, Kästner & Fischer 2006, Veldkamp 2015), jsem nezaznamenala vůbec žádné pacibulky. Ovšem ne na všech lodyhách taxonů, které pacibulky vytvářejí, byly pacibulky pozorovány. Například u diploidního cytotypu *F. verna* subsp. *verna* (kde byl však hodnocen pouze jeden jedinec), nebyly pacibulky na ani jedné ze studovaných lodyh přítomny.

Popelka et al. (v tisku) uvádí průměrný počet vyvinutých nažek v souplodí 12,4 u *F. verna* subsp. *calthifolia* a u *F. verna* subsp. *verna* 4,1. Já jsem zjistila podobné výsledky: 10,7 pro subsp. *calthifolia* a 3,8 pro subsp. *verna*. Pogan a Wcisło (1986) udávají sníženou tvorbu vyvinutých nažek při pěstování tetraploidní *F. verna* subsp. *ficariiformis* v klimatických podmínkách střední Evropy, ale i tak je procento napohled vyvinutých a klíčení schopných nažek vyšší než u tetraploidní *F. verna* subsp. *verna* (Pogan a Wcisło 1986). Z mých výsledků ale vyplývá, že v zastoupení napohled vyvinutých nažek není mezi oběma taxony statisticky nevýznamný rozdíl; dokonce u subsp. *ficariiformis* bylo procentuální zastoupení abortovaných nažek o málo vyšší než u tetraploidní subsp. *verna*. V rozporu s tvrzením, že subsp. *fertilis* vytváří velký počet vyvinutých nažek (např. Marsden-Jones 1935, Veldkamp 2015) zjistila jsem u tohoto taxonu pouze 3,9 vyvinutých nažek na souplodí, tedy méně než u subsp. *verna* i *ficariiformis* (i když ne signifikantně). Také proporce abortovaných nažek v souplodí byla u subsp. *fertilis* vyšší než u tetraploidní subsp. *verna* a *ficariiformis*.

Andreas (1966) udává u *F. verna* subsp. *verna* z Nizozemska 0–9 vyvinutých nažek na souplodí. Podobně i Drenckhahn (2016) uvádí pro subsp. *verna* 0–5 vyvinutých nažek v jednom souplodí (vzácně max. 18). V této práci bylo zjištěno u subsp. *verna* průměrně 3,81 vyvinutých nažek v jednom souplodí. Když ale hodnotíme jen tetraploidní cytotyp subsp. *verna*, je to trochu více (4,01 v průměru), což je způsobeno malým počtem vyvinutých nažek u triploidní, pentaploidní a hexaploidní subsp. *verna*. Maximální zjištěný počet nažek v jednom souplodí u tetraploidní subsp. *verna* byl 15. Zdá se, že diploidní cytotyp *F. verna* subsp. *verna* vytváří více vyvinutých nažek než tetraploidní cytotyp. Byli však hodnoceni jen dva jedinci. O diploidním cytotypu subsp. *verna* nejsou žádné dostupné údaje v literatuře, lze ale předpokládat, že u něj nedochází k poruchám párování chromozomů při meióze typickým pro autopolyoidy (Stebbins 1950), a dá se tedy u něj očekávat vyšší množství vyvinutých nažek.

Další morfologické rozdíly mezi taxony, které ale nebyly studovány v této práci, jsou například bílé skvrny na svrchní straně čepele. Ty jsou údajně obvykle výraznější u subsp. *fertilis* než u subsp. *verna*. *Ficaria verna* subsp. *verna* má také tendenci vytvářet méně anthokyanu na spodní straně korunních lístků než subsp. *fertilis* (Marsden-Jones & Turrill 1952). Tito autoři ale neaplikovali na data žádné statistické testy a nedá se posoudit, nakolik jsou tyto znaky použitelné pro rozlišení taxonů. Marsden-Jones & Turrill (1952) také zkoušeli, zda se poddruhy *verna* a *fertilis* neliší v přítomnosti, resp. intenzitě černé anthokyanové skvrny na svrchní straně listů. Zdá se, že v tomto znaku se taxony neliší (Marsden-Jones & Turrill 1952).

Z anatomických znaků, které mohou sloužit k rozlišování zástupců rodu *Ficaria*, lze uvést počet chloroplastů ve vedlejších buňkách průduchů na spodní straně listu, přičemž tento znak umožňuje rozlišení tetraploidní subsp. *verna*, diploidní subsp. *fertilis* a jejich triploidního hybridu (Nicholson 1981). Dále byla zkoumána možnost využít jako determinační znak délku stomat (Tröhler 1976, Veselá 1969, Konečná 2018). Výsledky těchto prací nejsou zcela jednotné a navíc se ukázalo, že vzhledem ke korelaci s velikostí genomu je možno tento znak aplikovat pouze na rozlišení ploidních stupňů a nikoliv taxonů (Konečná 2018).

6.2 Co říkají o morfologické diferenciaci mezi taxony mnohorozměrné analýzy? Srovnání se studií Post et al. (2009)

První a zřejmě zatím jedinou morfometrickou analýzu rodu *Ficaria* prováděli Post et al. (2009), a to na stejných taxonech jako já v této bakalářské práci, ale bez zohlednění ploidního stupně. Tito autoři zjistili na základě PCA analýzy zřetelné, avšak překrývající se shluky

jednotlivých taxonomických jednotek. Shluk *F. verna* subsp. *verna* se překrýval se shlukem subsp. *calthifolia* a subsp. *fertilis* více než v této práci (obr. 19), také subsp. *fertilis* a *calthifolia* se více překrývaly, i když i zde tyto dva taxony byly relativně dobře separované. Naopak *F. verna* subsp. *ficariiformis* se příliš nepřekrývala se shlukem *F. verna* subsp. *verna*, ale více zasahovala do variability *F. verna* subsp. *chrysocephala* (Post et al. 2009). Rozdíly mezi mými výsledky PCA analýzy a výsledky Post et al. (2009) mohou být důsledkem rozdílného původu rostlin (common garden vs. volně rostoucí rostliny v nepůvodním areálu v USA), zřejmě se ale na výsledcích projevilo také zařazení jiných sledovaných morfologických znaků, případně také determinační chyby při určování. Ve studii Post et al. (2009) byly stejně jako v této práci zahrnuty délka a šířka listů a délka a šířka korunních lístků, navíc byly hodnoceny délka řapíků a délka a šířka nažek. Jedná se tedy pouze o znaky související s velikostí rostlin. Protože je známo, že subsp. *chrysocephala* a *ficariiformis* mají větší rozměry květů a květních částí, nažek i listů než zbylé tři studované taxony (Sell 1994, Veldkamp 2015) není překvapující, že Post et al. (2009) zjistili větší podobnost mezi subsp. *chrysocephala* a subsp. *ficariiformis*, než tomu je u mých výsledků. Také skupina ostatních poddruhů si byla oproti mým výsledkům vzájemně podobnější. Výhodou mé bakalářské práce je, že do PCA byly zařazeny i znaky související s charakterem růstu (jako např. počet internodií), některé kvalitativní znaky a poměrové znaky.

6.3 Vymezení druhů a fenotypová plasticita

K vymezení druhů se používají dva základní přístupy: buď se využívají morfologické znaky, nebo znaky molekulární (Duminil & Di Michele 2009). Tyto přístupy mohou přinést rozdílné výsledky. Může nastat situace, kdy se podle molekulárních markerů jedná o více druhů než na základě znaků morfologických (pak hovoříme o tzv. kryptických druzích), nebo naopak podle morfologických znaků je druhů více, než kolik jich odhalily molekulární metody (v tomto případě to naznačuje přítomnost fenotypové plasticity, lokální adaptace nebo morfologického polymorfismu). Je tedy vhodné oba přístupy kombinovat (Duminil & Di Michele 2009). U rodu *Ficaria* nebyl dosud prováděn žádný výzkum, který by zjišťoval vzájemnou příbuznost všech taxonů pomocí molekulárních markerů; pouze Popelka et al. (2019) prováděli AFLP a sekvenování plastidové DNA u taxonů *F. verna* subsp. *verna* a subsp. *calthifolia*. Ukázalo se, že se jedná o vzájemně separované taxony. I když na společných lokalitách příležitostně vytvářejí hybridy, triploidní potomstvo je vysoce sterilní a genový tok mezi těmito dvěma taxony je minimální (Popelka et al. 2019). Pro pochopení fylogenetických vztahů v rámci rodu *Ficaria* by bylo vhodné aplikovat molekulární metody na všechny taxony.

Přestože mezi genotypem a fenotypem organismu existuje těsný vztah, může být narušen fenotypovou plasticitou (Duminil & Di Michele 2009), tedy schopností jednoho genotypu vytvářet různé fenotypy v závislosti na podmínkách prostředí (Pigliucci 2001). Protože u neutrálních molekulárních markerů předpokládáme, že nejsou pod vlivem podmínek prostředí, mohou vypovídat o příbuznosti druhů přesněji než morfologické znaky (Duminil & Di Michele 2009).

V této bakalářské práci byl použit rostlinný materiál zapěstovaný v podmínkách pokusné zahrady (common garden). Protože pěstování rostlin v uniformních podmínkách redukuje vliv prostředí na morfologické znaky rostlin (Fauth 2001, de Villemereuil et al. 2015), rozdíly v morfologii jedinců by měly více odrážet rozdíly v genotypu, než kdyby byly zkoumány volně rostoucí exempláře. Tím by se vypovídací hodnota morfologických znaků měla přiblížit vypovídací hodnotě molekulárních markerů. Je ale možné, že studované taxony mohly na podmínky v common garden reagovat odlišně. Například rostliny určitého taxonu mohly dosahovat větších rozměrů než v přírodě, jiný taxon zase mohl na odlišné podmínky reagovat zmenšením. To je zřejmě případ subsp. *ficariiformis* a *chrysocephala*, ale i subsp. *calthifolia* a *fertilis*, u nichž byly zjištěny u mnoha znaků týkajících se velikosti květů a listů nižší hodnoty, než jaké jsou udávány v literatuře. I když pěstování v pokusné zahradě mohlo redukovat variabilitu v rámci jednoho taxonu, rozdíly mezi taxony mohou být větší, než tomu je u volně rostoucích exemplářů. Výsledky této práce tedy naznačují, jak lze taxony odlišit v uniformních podmínkách, u volně rostoucích rostlin se však díky fenotypové plasticitě můžeme setkávat s větší variabilitou kvantitativních znaků.

Fenotypovou plasticitu a její adaptivní význam u čeledi Ranunculaceae zmiňuje celá řada studií (např. Hennion et al. 1994, Urbas and Zobel 2000, Garbey et al. 2004, 2006, van Kleunen et al. 2007, Li & Yu 2009, Kołodziejek & Michlewska 2015). Příklad fenotypové plasticity u rodu *Ficaria* uvádí Gadella (1978) u abnormálně robustních rostlin poddruhu *fertilis*, které se ale už příští rok po přesazení velikostně nelišily od jiných exemplářů.

S komplikovanou taxonomií se v čeledi Ranunculaceae kromě rodu *Ficaria* setkáváme např. u druhu *Ranunculus parnassifolius*. V rámci tohoto druhu se rozlišuje několik taxonů, které bývají hodnoceny buď jako poddruhy, nebo samostatné druhy. Morfometrická analýza kvantitativních znaků odhalila, že rozdíly mezi diploidním a tetraploidním cytotypem vysvětluje geografická distribuce a ne předem definované poddruhy, jejichž oprávněnost autoři zpochybňují (Cires et al. 2010). Dalším příkladem, kdy bylo sporné, zda hodnotit jednotky jako samostatné druhy, byl případ komplexu *Cimifuga foetida*. Oblast výskytu tohoto komplexu je tvořena čtyřmi geograficky oddělenými areály. Při morfometrické analýze

byly zjištěny výrazné rozdíly v morfologii mezi rostlinami z jednotlivých oblastí. Vzhledem k alopatrii areálů navrhli autoři vyčlenit čtyři samostatné druhy (Compton & Hedderson 1997).

6.4 Role ploidie

U rostlin se často v rámci jednoho druhu vyskytuje více ploidních stupňů. Příklady takových druhů jsou *Centaurea stoebe* (Mráz et al. 2011), *Cardamine amara* (Zozomová-Lihová et al. 2015), *Solidago altissima* (Richardson & Hanks 2011) nebo *Pilosella rhodopea* (Šingliarová et al. 2019). Různé ploidní stupně bývají nacházeny i v rámci poddruhů, příkladem může být druh *Turnera sidoides* (Solís Neffa & Fernández 2002) nebo *Odontarrhena tortuosa* (Španiel et al. 2018). Soltis et al. (2007) zmiňují možné podceňování počtu rostlinných druhů: jednotlivé cytotypy bývají často hodnoceny jako jeden druh, avšak pokud splňují definici druhu, měly by se diploid a autopolyloid hodnotit jako samostatné druhy, zvláště jsou-li mezi nimi morfologické rozdíly.

V této bakalářské práci byl použit materiál, který zahrnoval některé v literatuře dosud neuváděné cytotypy u jednotlivých taxonů (hexaploidní *F. verna* subsp. *verna*, pentaploidní a hexaploidní cytotyp *F. verna* subsp. *ficariiformis* a diploidní a pentaploidní *F. verna* subsp. *chrysocephala*). Není ale známo nic o původu těchto neobvyklých cytotypů a nedá se říci, nakolik jsou reprodukčně izolované a v přírodě časté. Prozatím určitě nepřichází v úvahu oddělit je jako samostatné druhy, zvláště když vezmeme v úvahu, že by bylo nutné hodnotit jako druhy veškeré v současnosti rozlišované poddruhy rodu *Ficaria*. Navíc morfologické rozdíly, které jsem zjistila mezi různými cytotypy v rámci stejného taxonu, se týkají převážně kvantitativních znaků. V některých případech byly studované populace tvořeny více ploidními stupni, konkrétně se to týká populací 15_24, 16_59, 17_84A, 17_88, 17_99 (viz příloha 2).

Je známo, že polyploidi mají tendenci obsazovat odlišný geografický areál než původní diploidi (Levin 2002). Nově vytvořený autopolyloid se většinou v dané populaci nemá šanci prosadit, protože platí tzv. princip vyloučení minoritního cytotypu, kdy méně zastoupený cytotyp vykazuje sníženou fitness (Fowler & Levin 1984, Husband 2000). Dlouhodobější sympatrická koexistence cytotypů s různou ploidí je možná, pokud se jednotlivé cytotypy specializují na odlišnou niku (Fowler & Levin 1984), jako je tomu například u druhu *Solidago altissima* (Richardson & Hanks 2011). Šingliarová et al. (2019) zjistili u sexuálního druhu *Pilosella rhodopea* pět různých ploidních stupňů, často se vyskytujících sympatricky. Molekulárními metodami byl prokázán opakovaný, i v současnosti probíhající vznik polyploidů a přítomnost genového toku mezi cytotypy. Sympatrická koexistence jednotlivých

cytotypů je u tohoto druhu vysvětlitelná recentní polyploidizací (Šingliarová et al. 2019). Existence populací s více ploidními stupni u rodu *Ficaria* může tedy naznačovat, že k polyploidizaci u tohoto rodu běžně dochází i v současnosti.

Ze zjištěných výsledků vyplývá, že velikost kvantitativních znaků, jako jsou rozměry listů, květů a květních částí, pozitivně koreluje s ploidním stupněm. Je známo, že polyploidi mají obvykle oproti diploidním předkům větší buňky (Stebbins 1950, Levin 2002), což ale nemusí být doprovázeno zvětšením orgánů a celkové velikosti rostliny (Stebbins 1950). Tento jev, v literatuře označovaný jako tzv. gigas effect, se projevuje jen v určitých případech. Na výslednou velikost orgánů nemá totiž vliv jen velikost buněk, ale i míra elongace buněk a počet buněčných dělení (Stebbins 1950). V čeledi Ranunculaceae byl gigas effect zaznamenán například u druhu *Ranunculus hirtellus*, kdy tetraploidní rostliny jsou vyššího vzrůstu a mají větší listy oproti diploidnímu cytotypu (Kumar & Singhal 2011). Větší rozměry listů oproti diploidům byly dále zjištěny například u uměle vytvořených tetraploidů druhů *Vicia villosa* (Tulay & Unal 2010), *Astragalus membranaceus* (Chen & Gao 2007) nebo rodu *Morus* (Das et al. 1970).

6.5 Zhodnocení použitého postupu sběru dat

Přestože se v rámci bakalářské práce podařilo nasbírat relativně obsáhlý soubor dat, některých cílů nebylo dosaženo. Například ne ve všech případech byly změřeny tři lodyhy u tří jedinců z každé populace. Pokud se zdálo, že jistý jedinec už více nepokvete, začala jsem totiž měřit dalšího jedince z téže populace. Výsledkem toho je, že v některých případech byly studovány více než tři jedinci z jedné populace, u některých ale jen jedna nebo dvě lodyhy. Nevýhodou také je, že u mnoha jedinců nebyly dostupné údaje pro všechny znaky a tito jedinci nebyli zahrnuti do PCA analýzy. V případě větší velikosti vzorku by se možná podařilo najít větší rozdíly mezi srovnávanými skupinami. Nedostatkem práce je také nerovnoměrné zastoupení počtu pozorování jednotlivých taxonů a ploidii. To je způsobeno jednak vzácností určitých taxonů či ploidii a nebo tím, že málo kvetly, jako tomu bylo např. u hexaploidů.

Metodika zjišťování hodnot některých znaků (délka lodyhy, počet internodií či počet listů na lodyze) se v průběhu sběru dat ukázala jako nepříliš vhodná. Do celkového počtu internodií nebyly započítávány podzemní části, protože při jejich zjišťování by mohlo dojít k poškození rostlin. Protože u *F. verna* subsp. *calthifolia* je vlastní krátká jednočláneková lodyha zpočátku schována pod úrovní půdy a během růstu se prodlužuje (Drenckhahn 2016), u některých rostlin byla jako znak DL (délka lodyhy) změřena pouze délka květní stopky (bez zohlednění krátké lodyhy pod úrovní půdy) a nebyly tak spočítány listy v růžici, které byly

v tomto případě nerozlišitelné od listů přizemních. V takovém případě byl počet listů na lodyze nejčastěji nulový. Naopak u jedinců, u nichž byla lodyha nad úrovní půdy, byla do celkové hodnoty znaku DL započítána jak květní stopka, tak i délka této lodyhy. Na prvním nodu bylo v tomto případě větší množství listů shloučených do růžice a znak PL (počet listů na lodyze) nabýval mnohem vyšších hodnot, podobně i znak PI (počet internodií) byl o jedno navýšen. V případě dalších morfometických studií na pěstovaných rostlinách by bylo vhodné postup při studování těchto znaků upravit.

V analýzách byla zřejmě podceněna důležitost počtu vyvinutých nažek v jednom souplodí (VN) jako znaku umožňujícího rozlišení taxonů, resp. ploidií. Do PCA analýzy byli totiž zařazeni jen ti jedinci, u nichž byly dostupné údaje pro všechny znaky. Pokud jedinec neměl žádné vyvinuté nažky ani na jednom z hodnocených souplodí, nebyla u něj k dispozici data o chlupatosti nažek a velikosti zobánku a tito jedinci tak nebyli zahrnuti do analýzy. Předpokládáme-li, že u jednotlivých taxonů se souplodí s nulovým počtem vyvinutých nažek vyskytují s různou četností (zejména u *F. verna* subsp. *verna* bývají nažky často abortované, viz např. Marsden-Jones 1935, Sell 1994), pak jsou výsledky mírně zkreslené.

7 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo sepsání literární rešerše o problematice polyploidního komplexu *Ficaria verna* agg. Dále byl nasbírán soubor dat o morfologii jedinců studovaných taxonů pěstovaných v podmínkách pokusné zahrady. Byla nalezena řada morfologických rozdílů mezi taxony i mezi jednotlivými cytotypy. Výsledky práce přispívají k objasnění složitých příbuzenských vztahů a nejasné taxonomie rodu *Ficaria*.

Na základě zjištěných morfologických rozdílů na listech, s přihlédnutím k rozdílné velikosti genomu (Zonneveld 2015, Konečná 2018, Popelka et al. nepublikováno) a odlišnému geografickému rozšíření (Veldkamp 2015), se *F. verna* subsp. *calthifolia* a *F. verna* subsp. *fertilis* jeví jako zřetelně separované taxony a je oprávněné považovat je za samostatné druhy. Podobně byly zjištěny výrazné morfologické rozdíly mezi *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *fertilis*. Vzhledem k tomu, že udávání hybridů těchto dvou taxonů jsou téměř sterilní (Gill et al. 1972), jedná se pravděpodobně i v tomto případě o dva různé druhy. Výsledky morfometrické analýzy dále potvrdily, že je oprávněné hodnotit jako samostatné druhy také *F. verna* subsp. *verna* a *F. verna* subsp. *calthifolia*. Taxony s pacibulkami, *F. verna* subsp. *verna* a subsp. *ficariiformis*, nejsou na základě morfologických znaků vzájemně separované a alespoň na základě mnou získaných dat se *F. verna* subsp. *ficariiformis* jeví jako pochybný taxon. Tomu odpovídá i zjištěná velikost genomu, která se mezi těmito taxony neliší (Konečná 2018, Popelka et al. nepublikováno). Taxonomická pozice *F. verna* subsp. *chrysocephala* zůstává nevyjasněná – v této práci nebylo nasbíráno dostatečné množství dat pro jakékoliv závěry.

Celý polyploidní komplex vyžaduje další studium. Bylo by vhodné soustředit se na problematiku taxony s dosud nejistou taxonomickou pozicí, tedy *F. verna* subsp. *ficariiformis* a *F. verna* subsp. *chrysocephala*, a rovněž na taxony, které nebyly studovány v této práci a o nichž existuje jen málo dostupných informací (*F. verna* subsp. *ficarioides* a *F. verna* subsp. *kochii*). Dále by také bylo vhodné zjistit totožnost sporného taxonu *Ficaria stepporum*.

V nedávné době byly u řady taxonů rodu *Ficaria* objeveny dosud neuváděné minoritní ploidní stupně (Konečná 2018, Popelka et al. nepublikováno). Ukazuje se, že v evoluci rodu *Ficaria* se významně uplatňují polyploidizace a hybridizace (Drenckhahn et al. 2017, Popelka et al. 2019) a že daný cytotyp v rámci jednoho taxonu může vznikat nezávisle různým způsobem (Drenckhahn et al. 2017). Pro hlubší pochopení taxonomické problematiky je nutné

kombinovat různé přístupy, tedy jak morfologický přístup, tak molekulární metody (např. AFLP, sekvenování úseků DNA), popř. provádět hybridizační experimenty.

8 Seznam použité literatury

Anders-Gasser I. (1985): Cytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus ficaria* L. – Mitt. Naturforsch. Ges. Bern 42: 79–85.

Andreas C. H. (1954): Notes on *Ranunculus ficaria* L. in the Netherlands. – Acta Bot. Neerl. 3: 446–453.

Andreas C. H. (1966): Enkele infraspecifiche taxa bij *Ranunculus ficaria* L. – Gorteria 3: 11–12.

Axtell A., DiTommaso A. & Post A. (2010): Lesser celandine (*Ranunculus ficaria*): A threat to woodland habitats in the northern United States and southern Canada. – Invasive Plant Science and Management 3: 190–196.

Baltisberger M. & Hörandl E. (2016): Karyotype evolution supports the molecular phylogeny in the genus *Ranunculus* (Ranunculaceae). – Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst. 18: 1–14.

Baltisberger M. & Widmer A. (2005): Cytological investigations on some *Ranunculus* species from Crete. – Candollea, 60: 335–344.

Banfi E., Galasso G. & Soldano A. (2011): Notes on systematics and taxonomy for the Italian vascular flora. 2. – Natural History Sciences 152: 85–106.

Barros Neves J. (1942): Sôbre a cariologia de *Ranunculus ficaria* L. – Bol. Soc. Brot. 16: 169–181.

Benson L. (1954): Supplement to a treatise on the North American Ranunculi. – Am. Midl. Nat. 52: 328–369.

Bober J. (2003): Rozmnažanie geofitů lešnych w warunkach naturalnych i laboratoryjnych - The reproduction of the forest geophytes in natural and laboratory conditions. – Wiadomości Botaniczne 47: 15–24.

Boulger G. S. (1914): British flowering plants. – Bernard Quaritch, London.

Buswell J. M., Moles A. T. & Hartley S. (2011): Is rapid evolution common in introduced plant species? – J. Ecol. 99: 214–224.

Carroll E., Sparks T., Donnelly A. & Cooney T. (2009): Irish phenological observations from the early 20th century reveal a strong response to temperature – Biology & Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy 109: 115–122.

Chen L. L. & Gao S. L. (2007): In vitro tetraploid induction and generation of tetraploids from mixoploids in *Astragalus membranaceus*. – Sci. Hort. 112: 339–344.

Chytrý M., Tichý L., Dřevojan P., Sádlo J. & Zelený D. (2018): Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. – Preslia 90: 83–103.

- Cipollini K. & Bohrer M. G. (2016): Comparison of allelopathic effects of five invasive species on two native species. – *J. Torrey Bot. Soc.* 143: 427–436.
- Cipollini K. A. & Flint W. N. (2013): Comparing allelopathic effects of root and leaf extracts of invasive *Alliaria petiolata*, *Lonicera maackii* and *Ranunculus ficaria* on germination of three native woodland plants. – *Ohio J. Sci.* 112: 37–43.
- Cipollini K. & Schradin K. (2011): Guilty in the court of public opinion: testing presumptive impacts and allelopathic potential of *Ranunculus ficaria*. – *Am. Midl. Nat.* 166: 63–74.
- Cipollini K., Titus K. & Wagner C. (2012): Allelopathic effects of invasive species (*Alliaria petiolata*, *Lonicera maackii*, *Ranunculus ficaria*) in the midwestern United States. – *Allelopathy J.* 29: 63–76.
- Cires E., Cuesta C., Revilla M. A. & Prieto J. A. F. (2010): Intraspecific genome size variation and morphological differentiation of *Ranunculus parnassifolius* (Ranunculaceae), an Alpine-Pyrenean-Cantabrian polyploid group. – *Biol. J. Linn. Soc.* 101: 251–271.
- Compton J. A. & Hedderson A. J. (1997): A morphometric analysis of the *Cimicifuga foetida* L. complex (Ranunculaceae). – *Bot. J. Linn. Soc.* 123: 1–23.
- Das B. C., Prasad D. N. & Sikdar A. K. (1970): Colchicine induced tetraploids of mulberry. – *Caryologia* 23: 283–293.
- de Villemereuil P., Gaggiotti O. E., Mouterde M. & Till-Bottraud I. (2016): Common garden experiments in the genomic era: new perspectives and opportunities. – *Heredity* 116: 249–254.
- Dimopoulos P., Raus T., Bergmeier E., Constantinidis T., Iatrou G., Kokkini S., Strid A. & Tzanoudakis D. (2016): Vascular plants of Greece: An annotated checklist. Supplement. – *Willdenowia* 46: 301–347.
- Diosdado J. C & Pastor J. E. (1993). Aportación al conocimiento cariológico del género *Ranunculus* L. subgénero *Ficaria* (Schaeffer) L. Benson en la Península Ibérica. – *Acta Bot. Malac.* 18: 77–88.
- Diosdado J. C & Pastor J. E. (1996): Consideraciones citotaxonómicas del género *Ranunculus* L. (Ranunculaceae) en la Península Ibérica. – *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 54: 166–178.
- Drenckhahn D. (2016): Morphologie und Jahreszyklus von *Ficaria calthifolia* Rchb. – eine neu etablierte Sippe in Deutschland. – *Forum geobotanicum* 7: 1–17.
- Drenckhahn D., Baumgartner W. & Zonneveld B. (2017): Different genome sizes of Western and Eastern *Ficaria verna* lineages shed light on steps of *Ficaria* evolution. – *Forum Geobotanicum* 7: 27–33.
- Duminil J. & Di Michele M. (2009): Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers. – *Plant Biosystems* 143: 528–542.

- Emadzade K., Lehnebach C., Lockhart P. & Hörandl E. (2010): A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of Ranunculeae (Ranunculaceae). – *Taxon* 59: 809–828.
- Fauth J. E. (2001): Investigating geographic variation in interspecific interactions using common garden experiments. – In: Reserits W. J. & Bernardo J. (eds.), *Experimental ecology: issues and perspectives*, 456–458. – Oxford University Press, Oxford.
- Förster P. (1997): Die Keimpflanzen der Tribus Ranunculeae DC. und der Tribus Adonideae Kunth (Ranunculaceae). – *Flora* 192: 133–142.
- Fowler N. L. & Levin D. A. (1984): Ecological constraints on the establishment of a novel polyploid in competition with its diploid progenitor. – *Am. Nat.* 124: 703–711.
- Fritsch C. (1894): Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel, mit besonderer Berücksichtigung von Serbien. Erster Teil. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 44: 93–136.
- Gadella T. W. J. (1977): De fertiele vorm van het Speenkruid, *Ranunculus ficaria* L. ssp. *ficaria*, nieuw voor Nederland. – *Levende Nat.* 80: 131–142.
- Gadella T. W. J. (1978): Het Texelse Speenkruid. – *De Levende Natuur* 81: 171–173.
- Garbey C., Thiébaud G. & Muller S. (2004): Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables. – *Plant Ecol.* 173: 125–137.
- Garbey C., Thiébaud G. & Muller S. (2006): An experimental study of the plastic responses of *Ranunculus peltatus* Schrank to four environmental parameters. – *Hydrobiologia* 570: 41–46.
- Gill J. J. B., Jones B. M. G., Marchant C. J., McLeish J. & Ockendon D. J. (1972): The distribution of chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in the British Isles. – *Ann. Bot.* 36: 31–47.
- Gorb E. V. & Gorb S. N. (2003): Seed dispersal by ants in a deciduous forest ecosystem: mechanisms, strategies, adaptations. – Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Gray S. F. (1821): A natural arrangement of British plants: according to their relations to each other as pointed out by Jussieu, De Candolle, Brown, &c. – Baldwin, Cradock & Joy, London.
- Greilhuber J. (1974): Ein Chromosomensatz von *Ranunculus ficaria* subsp. *calthifolius*. – *Mitt. Bot. Arbeitsgem. Oberösterreich. Landesmus. Linz* 6: 3–6.
- Grime J. P., Hodgson J. G. & Hunt R. (1988): *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. – Unwin Hyman, London.
- Halket A. C. (1927): Observations on the tubercles of *Ranunculus ficaria* L. – *Ann. Bot.* 41: 731–753.

- Hennion F., Fiasson J. L. & Gluchoff-Fiasson K. (1994): Morphological and phytochemical relationships between *Ranunculus* species from Iles Kerguelen. – *Biochem. Syst. Ecol.* 22: 533–542.
- Heywood V. H. & Walker S. (1961): Morphological separation of cytological races in *Ranunculus ficaria* L. – *Nature* 189: 604.
- Hintze J. (2013): NCSS 9. NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA. www.ncss.com.
- Hörandl E., Paun O., Johansson J., Lehnebach C., Armstrong T., Chen L. & Lockhart P. (2005): Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s.l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis. – *Mol. Phylogenet. Evol.* 36: 305–327.
- Howell C. (2008): Consolidated list of environmental weeds in New Zealand. – Science & Technical Pub., Dept of Conservation, Wellington, NZ.
- Husband B. C. (2000): Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 217–223.
- Illig H. & Ristow M. (2015): *Ficaria calthifolia* RCHB. (syn. *Ranunculus ficaria* subsp. *calthifolius* [RCHB.] ARCANG.) – über einen Neufund für Deutschland. – *Verh. Bot. Ver. Berlin Brandenburg* 148: 93–119.
- Janchen E. (1949): Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. – *Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Denkschr.* 108: 1–82.
- Jonker F. P. (1971): Opmerkingen betreffende de interpretatie van de bloemmorfologie van het Speenkruid. – *Gorteria* 5: 165–170.
- Jung F., Böhning-Gaese K. & Prinzing A. (2008): Life history variation across a riverine landscape: intermediate levels of disturbance favor sexual reproduction in the ant-dispersed herb *Ranunculus ficaria*. – *Ecography* 31: 776–786.
- Kästner A. & Fischer A. (2006): Porträts ausgewählter seltener österreichischer Gefäßpflanzenarten (II): (5) *Callianthemum anemonoides*, (6) *Cephalaria transsylvanica*, (7) *Ceratocephala orthoceras*, (8) *Ficaria calthifolia* im Vergleich mit (9) *F. verna*, (10) *Isopyrum thalictroides*, (11) *Medicago monspeliaca*, (12) *Melampyrum barbatum*, (13) *Ononis pusilla*, (14) *O. rotundifolia* und (15) *Silene flavescens*. – *Neilreichia* 4: 75–109.
- Kołodziejek J. & Michlewska S. (2015): Effect of soil moisture on morpho-anatomical leaf traits of *Ranunculus Acris* (Ranunculaceae). – *Pol. J. Ecol.* 63: 400–413.
- Konečná M. (2018): Variabilita ve velikostech genomu a průduchů taxonů rodu orsej (*Ficaria*) v Evropě [bakalářská práce]. – Katedra ekologie a ŽP PřF UP, Olomouc.
- Křísa B. (1988): 10. *Ficaria* Guett. – orsej. – In: Hejný S. & Slavík B. (eds.), *Květena České socialistické republiky* 1: 456–458, Academia, Praha.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.

- Kumar P. & Singhal V. K. (2011): Male meiosis, morphometric analysis and distribution pattern of 2× and 4× cytotypes of *Ranunculus hirtellus* Royle, 1834 (Ranunculaceae) from the cold regions of northwest Himalayas (India). – *Comp. Cytogenet.* 5: 143–161.
- Laegaard S. (2001): Validation of *Ranunculus ficaria* L. ssp. *fertilis* Clapham ex Laegaard (Ranunculaceae). – *Nord. J. Bot.* 20: 525–526.
- Larter L. N. H. (1932): Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. – *J. Genet.* 26: 255–283.
- Lehnebach C. A., Cano A., Monsalve C., McLenachan P., Hörandl E. & Lockhart P. (2007): Phylogenetic relationships of the monotypic Peruvian genus *Laccopetalum* (Ranunculaceae). – *Pl. Syst. Evol.* 264: 109–116.
- Levin D. A. (2002): The role of chromosomal change in plant evolution. – Oxford University Press, New York.
- Li Z. & Yu D. (2009): Factors affecting leaf morphology: a case study of *Ranunculus natans* C. A. Mey. (Ranunculaceae) in the arid zone of northwest China. – *Ecol. Res.* 24: 1323–1333.
- López González G. (1986): Subgen. II. *Ficaria* (Guett.) L. Benson. – In: Castroviejo S., Lainz M., López González G., Montserrat P., Muñoz Garmendia F., Paiva J. & Villar L. (eds), *Flora Ibérica: Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. I: Lycopodiaceae–Papaveraceae*: 298–301, Real Jardín Botánico C.S.I.C., Madrid.
- Löve Á. & Kjellqvist E. (1974): Cytotaxonomy of Spanish plants. III. Dicotyledons: Salicaceae–Rosaceae. – *Lagascalia* 4: 3–32.
- Marchant C. & Brighton C. (1974): Cytological diversity and triploid frequency in a complex population of *Ranunculus ficaria* L. – *Ann. Bot.* 38: 7–15.
- Marlow J. K., Beacham J. L. & Stringer W. C. (2014): Under the radar? *Ficaria verna* quietly naturalizing in the Southeast. – *Wildland Weeds Spring 2014*: 11–14.
- Marsden-Jones E. M. (1935): *Ranunculus Ficaria* Linn.: life-history and pollination. – *J. Linn. Soc. Bot.* 50: 39–55.
- Marsden-Jones E. M. & Turrill W. B. (1952): Studies on *Ranunculus ficaria*. – *J. Genet.* 50: 522–534.
- Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Podobnik A., Turk B., Vreš B., Ravnik V., Frajman B., Strgulc-Krajšek S., Trčak B., Bačič T., Fischer M. A., Eler K. & Surina B. (2007): *Mala Flora Slovenije: ključ za določanje praprotnic in semenk.* – Tehniška založba Slovenije, Ljubljana.
- Martinovský J., Červenka M., Prikryl J. & Pacholík R. (1987): *Kľúč na určovanie rastlín. Vol. 4.* – Slovenské pedagogické nakladateľstvo, Bratislava.
- Masters J. A. & Emery S. M. (2015a): Leaf litter depth has only a small influence on *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae) biomass and reproduction. – *Am. Midl. Nat.* 173: 30–37.

- Masters J. A. & Emery S. M. (2015b): The showy invasive plant *Ranunculus ficaria* facilitates pollinator activity, pollen deposition, but not always seed production for two native spring ephemeral plants. – *Biol. Invasions* 17: 2329–2337.
- Masters J. & Emery S. (2016): Do multiple mechanisms drive the dominance of an invasive plant (*Ranunculus ficaria*, Ranunculaceae) along an urban stream? – *J. Torrey Bot. Soc.* 143: 359–366.
- Melzer H. (1972): Beiträge zur Flora des Burgenlandes, von Nieder- und Oberösterreich. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 112: 100–114.
- Metcalf C. (1936): An interpretation of the morphology of the single cotyledon of *Ranunculus ficaria* based on embryology and seedling anatomy. – *Ann. Bot.* 50: 103–120.
- Metcalf C. (1938): The morphology and mode of development of the axillary tubercles and root tubers of *Ranunculus ficaria*. – *Ann. Bot.* 2: 145–157.
- Metcalf C. (1939): The sexual reproduction of *Ranunculus ficaria*. – *Ann. Bot.* 3: 91–103.
- Mráz P., Bouchier R. S., Treier U. A., Schaffner U. & Müller-Schärer H. (2011): Polyploidy in phenotypic space and invasion context: A morphometric study of *Centaurea stoebe* s.l. – *Int. J. Plant Sci.* 172: 386–402.
- Nesom G. L. (2008): *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae), naturalized in Texas. – *J. Bot. Res. Inst. Texas* 2: 741–742.
- Nesom G. L. (2015): *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae) naturalized in Texas: Update. – *Phytoneuron*. 27: 1–7.
- Nicholson G. G. (1981): The use of chloroplast numbers in guard cells as a means of distinguishing the chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. – *Ann. Bot.* 48: 909–913.
- Nicholson G. G. (1983): Studies on the distribution and relationship between the chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in S.E. Yorkshire. – *Watsonia* 14: 321–328.
- Ovchinnikov P. N. (1937): *Ficaria*. – In: Komarov V. L. & Shishkin B. K. (eds.), *Flora of the U.S.S.R. Vol. VII.: Ranales and Rhoadales: 257–260*, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moskva/Leningrad.
- Papeš D. & Trinajstić I. (1981): In: Löve Á. (ed.): *Chromosome number reports LXX*. – *Taxon* 30: 68–80.
- Paun O., Lehnebach C., Johansson J. T., Lockhart P. & Hörandl E. (2005): Phylogenetic relationships and biogeography of *Ranunculus* and allied genera (Ranunculaceae) in the Mediterranean region and in the European Alpine system. – *Taxon* 54: 911–930.
- Pigliucci M. (2001): *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. – Johns Hopkins University Press, Baltimore.

- Pogan E. & Wcisło H. (1974): Studies in *Ranunculus ficaria* L. II. Further karyological studies. – *Acta. Biol. Crac. Ser. Bot.* 27: 165–173.
- Pogan E. & Wcisło H. (1981a): Studies in *Ranunculus ficaria* L. V. Cytoembryological analysis of *Ranunculus ficaria* L. subsp. *calthifolius* (Rchb.) Arc. with B–chromosomes. – *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 23: 83–97.
- Pogan E. & Wcisło H. (1981b): Studies in *Ranunculus ficaria* L. IV. Cyto-embryological studies. – *Acta. Biol. Crac. Ser. Bot.* 23: 37–57.
- Pogan E. & Wcisło H. (1986): Studies in *Ranunculus ficaria* L. VII. Additions to chromosome numbers. – *Acta. Biol. Crac. Ser. Bot.* 28: 87–92.
- Popelka O., Sochor M. & Duchoslav M. (2019): Reciprocal hybridization between diploid *Ficaria calthifolia* and tetraploid *Ficaria verna* subsp. *verna*: evidence from experimental crossing, genome size and molecular markers – *Bot. J. Linn. Soc.* 189: 293–310.
- Popelka O. , Trávníček B. , Šiková P., Jandová M. & Duchoslav M. (2019): Natural hybridization between diploid *Ficaria calthifolia* and tetraploid *Ficaria verna* subsp. *verna* in central Europe: evidence from morphology, ecology and life-history traits. – *Preslia* (v tisku).
- Post A. R., Krings A., Wall W. A. & Neal J. C. (2009): Introduced lesser celandine (*Ranunculus ficaria*, Ranunculaceae) and its putative subspecies in the United States: A morphometric analysis. – *J. Bot. Res. Inst. Texas* 3: 193–209.
- Prokop P. & Fedor P. (2016): Why do flowers close at night? Experiments with the lesser celandine *Ficaria verna* Huds (Ranunculaceae). – *Biol. J. Linn. Soc.* 118: 698–702.
- Reisch C. & Scheitler S. (2009): Disturbance by mowing affects clonal diversity: the genetic structure of *Ranunculus ficaria* (Ranunculaceae) in meadows and forests. – *Plant Ecol.* 201: 699–707.
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N. M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. (2015): The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. – *New Phytologist* 206: 19–26.
- Richardson M. L. & Hanks L. M. (2011): Differences in spatial distribution, morphology, and communities of herbivorous insects among three cytotypes of *Solidago altissima* (Asteraceae). – *Am. J. Bot.* 98: 1595–1601.
- Robert G. N. (1838): *Plantes phanérogames qui croissent naturellement aux environs de Toulon.* – Perreymond-Dufort, Brignoles.
- Rouy G. & Foucaud J. (1893): *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine.* – Société des sciences naturelles de la Charente-Inférieure, Asnières.
- Sell P. D. (1994): *Ranunculus ficaria* L. sensu lato. – *Watsonia* 20: 41–50.

- Sohrabi Kertabad S., Rashed Mohassel M., Nasiri Mahalati M. & Gherekhloo J. (2013): Some biological aspects of the weed Lesser celandine (*Ranunculus ficaria*). – *Planta Daninha* 31: 577–585.
- Solís Neffa V. G. & Fernández A. (2002): Karyotypic studies in *Turnera sidoides* complex (Turneraceae, Leiocarpae). – *Am. J. Bot.* 89: 551–558.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Schemske D. W., Hancock J. F., Thompson J. N., Husband B. C. & Judd W. S. (2007): Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? – *Taxon* 56: 13–30.
- Soó R. & Borhidi A. (1966): Über einige Formenkreise der ungarischen und karpatischen Flora IV. *Ficaria*. – *Ann. Univ. Sci. Budapest Rolando Eötvös, Sect. Biol.* 8: 297–300.
- Sparks T. H., Jeffree E. P. & Jeffree C. E. (2000): An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. – *Int. J. Biometeorol.* 44: 82–87.
- Stace C. A. (2010): *New flora of the British Isles*: 3. ed. – Cambridge University Press, Cambridge.
- Stebbins G. L. (1950): *Variation and evolution in plants*. – Columbia University Press, New York.
- Šíková P. (2014): *Mezidruhová hybridizace v rodu Ficaria v prostoru střední Evropy*. [diplomová práce]. – Katedra botaniky PřF UP, Olomouc.
- Šingliarová B., Zozomová-Lihová J. & Mráz P. (2019): Polytopic origin and scale-dependent spatial segregation of cytotypes in primary diploid-autopolyploid contact zones of *Pilosella rhodopea* (Asteraceae). – *Biol. J. Linn. Soc.* 126: 360–379.
- Španiel S., Haburajová L. & Cetlová V. (2018): Diploid and tetraploid cytotypes and subspecies of *Odontarrhena tortuosa* (Brassicaceae) in Pannonia: differences in morphology, ecology and genome size. – *Phytotaxa* 358: 162–180.
- Taylor K. & Markham B. (1978): *Ranunculus Ficaria* L. (*Ficaria verna* Huds.; *F. Ranunculoides* Moench). – *J. Ecol.* 66: 1011 – 1031.
- Tison J.-M. & de Foucault B. (2014): *Flora gallica: flore de France*. – Biotope Éditions, Mèze.
- Towpasz K. (1971): *Ficaria verna* Huds. ssp. *calthifolia* (Rchb.) Vel. w Polsce. (*Ficaria verna* Huds. ssp. *calthifolia* Vel. in Poland). – *Fragm. Flor. Geobot.* 17: 215–219.
- Tröhler A. (1976): Zytotaxonomische Untersuchungen an *Ranunculus ficaria* L. – *Mitt. Naturforsch. Ges. Bern (Neue Folge)* 33: 21–28.
- Tulay E. & Unal M. (2010): Production of colchicine-induced tetraploids in *Vicia villosa* roth. – *Caryologia* 63: 292–303.

Tutin T. G. & Cook C. D. K. (1993): *Ranunculus*. – In: Tutin T. G., Burges N. A., Chater A. O., Edmondson J. R., Heywood V. H., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb D. A. (eds.), *Flora Europaea* Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae: 2. ed.: 269–286, Cambridge University Press, Cambridge.

Tyler G. (2001): Relationships between climate and flowering of eight herbs in a Swedish deciduous forest. – *Ann. Bot.* 87: 623–630.

Tzvelev N. N. (2007): *Ficaria* Guett. – In: Tzvelev N. N. (ed.), *Flora of Russia: the European part and bordering regions*. Vol. X. (A): 211–213, Taylor & Francis / Balkema, Leiden.

Urbas P. & Zobel K. (2000): Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: Field experiment with manipulated nutrients and light. – *Acta Oecol.* 21: 139–147.

Valdés-Bermejo E. (1979): Números cromosómicos en plantas occidentales, 1-34. – *Anales Jard. Bot. Madrid* 36: 371–405.

van Kleunen M., Lenssen J. P. M., Fischer M. & de Kroon H. (2007): Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant *Ranunculus reptans*. – *J. Evol. Biol.* 20: 2126–2137.

Vázquez F. M. (2016): Aproximación al conocimiento del género *Ficaria* Huds., (*Ranunculaceae*) en Extremadura, España. – *Folia Botanica Extremadurensis* 9: 15–23.

Veldkamp J-F. (2015): De nomenclatuur van Speenkruiden (*Ficaria verna* Huds. s.l., *Ranunculaceae*). – *Gorteria* 37: 84–116.

Verheyen K. & Hermy M. (2004): Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. – *J. Veg. Sci.* 15: 125–134.

Veselá E. (1969): Beitrag zur Taxonomie der Art *Ficaria verna* Huds. – *Preslia* 41: 313–322.

von Halácsy E. (1894): Botanische Ergebnisse einer im Auftrage der hohen kaiserl. Akademie der Wissenschaften unternommenen Forschungsreise in Griechenland. IV. Beitrag zur Flora von Achaia und Arcadien. – *Denkschrift d. math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wissensch.* 61: 487–535.

Wcisło H. & Pogan E. (1981): Cytoembryological aspects of reduced seed setting in *Ranunculus ficaria* L. subsp. *bulbifer* (Marsden-Jones) Lawalrée. – *Acta Soc. Bot. Pol.* 50: 253–255.

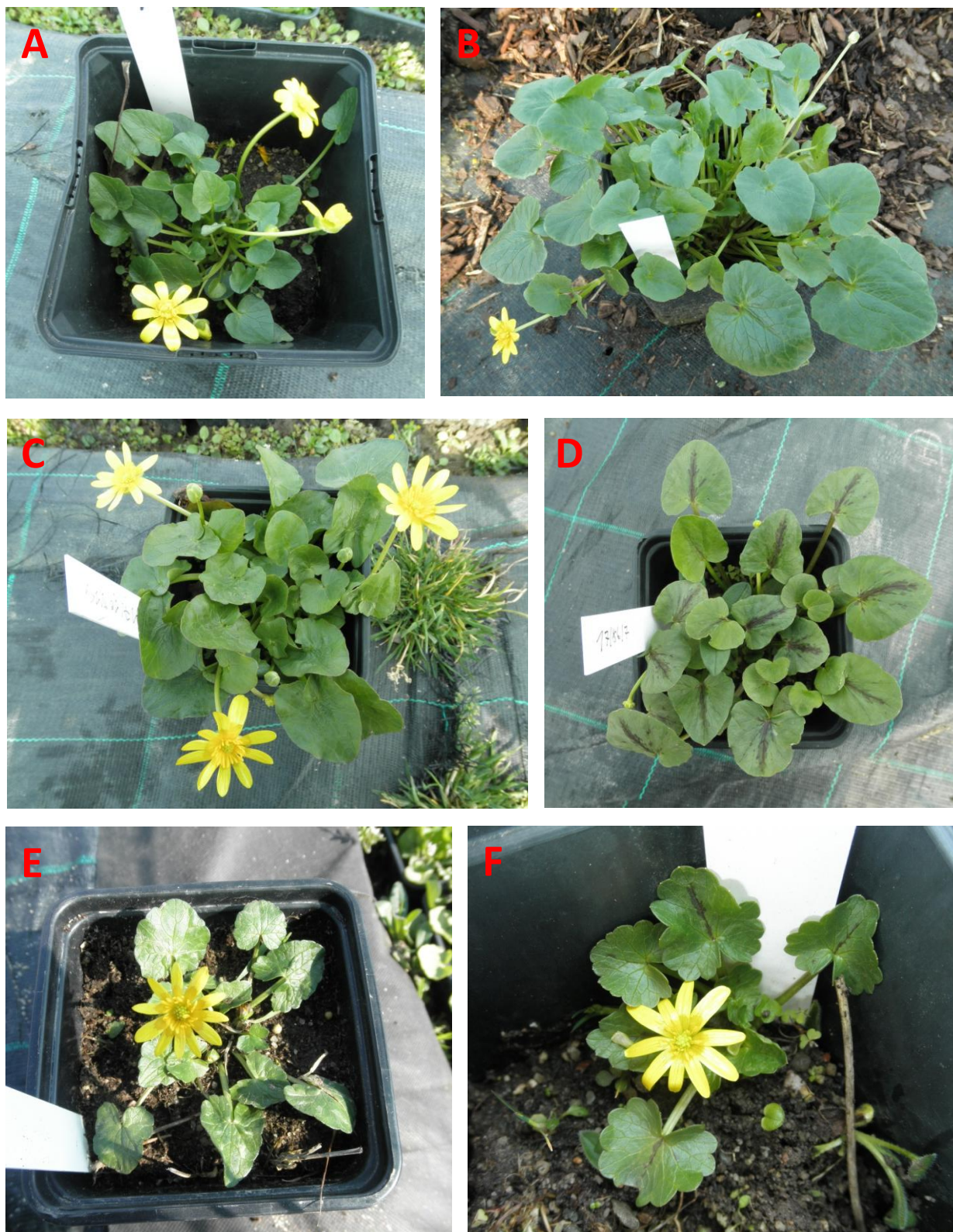
Webb C. J., Sykes W. R., Garnock-Jones P. J. & Brownsey P. J. (1995): Checklist of dicotyledons, gymnosperms, and pteridophytes naturalised or casual in New Zealand: Additional records 1988–1993. – *New Zealand J. Bot.* 33: 151–182.

Weiss F. E. (1908): The dispersal of fruits and seeds by ants. – *New Phytol.* 7: 23–28.

Zonneveld B. J. M. (2015): De verschillende genomgewichten van Europese *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) duiden op acht soorten. (Genome sizes of European *Ficaria* Huds. (Ranunculaceae) indicate eight separate species). – *Gorteria* 37: 118–139.

Zozomová-Lihová J., Malánová-Krásná I., Vít P., Urfus T., Senko D., Svitok M., Kempa M. & Marhold K. (2015): Cytotype distribution patterns, ecological differentiation, and genetic structure in a diploid-tetraploid contact zone of *Cardamine amara*. – *Am. J. Bot.* 102: 1380–1395.

9 Přílohy



Příloha 1: Fotografie taxonů rodu *Ficaria* pěstovaných na experimentálním pozemku UP v Olomouci: A) diploidní cytotyp *F. verna* subsp. *calthifolia*, exemplář 15/39/2; B) tetraploidní cytotyp *F. verna* subsp. *verna*, exemplář 17/106/32; C) tetraploidní cytotyp *F. verna* subsp. *ficariiformis*, exemplář 17/108/14; D) pentaploidní cytotyp *F. verna* subsp. *chrysocephala*, exemplář 17/86/7; E) diploidní cytotyp *F. verna* subsp. *fertilis*, exemplář 17/71/4; F) diploidní cytotyp *F. verna* subsp. *ficarioides*.

Příloha 2: Přehled lokalit studovaných populací zapěstovaných na experimentálním pozemku PřF UP v Olomouci. Pokud je ve sloupci Popis lokality otazník, znamená to, že údaj není dostupný, tj. sběratel neuvedl popis lokality. Ploidie byla stanovena na základě velikosti genomu (pg) zjištěné průtokovou cytometrií (Konečná 2018, Popelka et al. nepublikováno).

Populace	Taxon	Ploidie	Stát	Obec	GPS (WGS-84)	Nadm. výška (m)	Popis lokality
12_01	FFE	2x	GB	Aberdeen	57°8'16.000"N, 2°3'2.160"W	11	okraj silnice
12_02	FV	4x	GB	Aberdeen	57°7'42.000"N, 2°7'31.000"W	22	centrum města
12_03	FFE	2x	GB	Newtonhill	57°2'12.000"N, 2°8'49.000"W	47	okraj města
12_04	FV	4x	GB	Newtonhill	57°1'57.000"N, 2°8'55.000"W	59	centrum města
12_09	FC	2x	CZ	Nový Bydžov	50°13'54.000"N, 15°25'45.000"E	245	okraj lesa
12_10	FC	2x	CZ	Lužec	50°12'45.000"N, 15°24'58.000"E	230	mezofilní trávník
12_16	FC	2x	CZ	Horky u Milotic	48°56'37.000"N, 17°8'5.000"E	225	?
14_01	FC	2x	HU	Tizzasas	46°49'52.000"N, 20°5'31.000"E	90	suchý trávník u cesty
14_05	FV	4x	SK	Kozárovce	48°18'33.000"N, 18°31'34.000"E	300	?
15_08	FV	4x	RS	Bačevci	44°08'59.73"N, 19° 54' 42.28"E	417	lesík podél potoka (olše) a remízek s lískou obecnou, sciofilní
15_10	FV	4x	RS	Nova Varoš	43°27,903"N, 019°43,974"E	710	olšina na břehu řeky (náplava), sciofilní až heliosciofilní
15_17	FC	2x	ME	Vladni	42°20,262"N, 019°17,516"E	30	suchá louka na patě xerothermní stráně
15_18	FV	4x	ME	Bukovik	42°12,675"N, 019°00,254"E	628	lesík

15_19	FC	2x	ME	Cetinje	42°23,742"N, 018°50,528"E	1466	Lovćen, skalnatá vápencová stráň, heliofilní
15_22	FC	2x	BA	Neum	42°54'43.260"N, 17°37'41.940"E	27	okraj luční cesty a křovin, heliosciofilní a heliofilní
15_23	FV	4x	HR	Murvica	44°09,141"N, 015°20,134"E	63	břeh příkopu s vodou lemovaný křovinami, sciofilní
15_24	FV	2x, 3x	HR	Zagraj	45°33'33,63"N, 015°36'35,96"E	116	okraj dubového lese u křovin, heliosciofilní
15_31	FV	4x	PL	Nowy Żmigród	49°36'42"N, 21°31'54"E	285	trávník na hřbitově
15_39	FC	2x	CZ	Milá	50° 26' 08,9"N, 013° 45' 37,1"E	414	jasanina při úpatí vrchu Milá
15_42	FC	2x	BG	Vlahi	41°44'25.7"N, 23°13'40.2"E	520	mlází tvořené habrovcem na okraji hřbitova
16_05	FC	2x	HR	Starigrad	44°17'12.22"N, 15°27'8.10"E	11	zahradní trávník
16_06	FC	2x	HR	Paklenica – Jurline	44°19'12.78"N, 15°29'20.14"E	625	podrost nízké doubravy s dříný
16_08	FV	3x	CH	Brione	46°17'18.649"N, 8°47'49.904"E	705	?
16_10	FV	4x	FI	Meriehamn	60°2'48"N, 19°58'28"E	5	louka
16_16	FV	4x	DE	Neudorf	49°50'42.540"N, 10°23'46.464"E	275	olšový lesík při potůčku
16_24	FV	4x	FR	Chaufontanie	47°20'20.904"N, 6°9'29.808"E	290	travnatý okraj mezi parkovištěm a lesíkem, heliosciofilní
16_27	FFE	2x	FR	Chuzelles	45°35'35.304"N, 4°51'25.128"E	260	habřina na svahu, sciofilní
16_30	FFE	2x	FR	Mercuriol	45°5'40.236"N, 4°53'36.996"E	266	travnatý okraj silnice mezi lesíkem a silnicí, heliosciofilní
16_32	FV	4x	FR	Lapalud	44°18'40.428"N, 4°41'3.840"E	45	vlhká rákosina, heliofilní

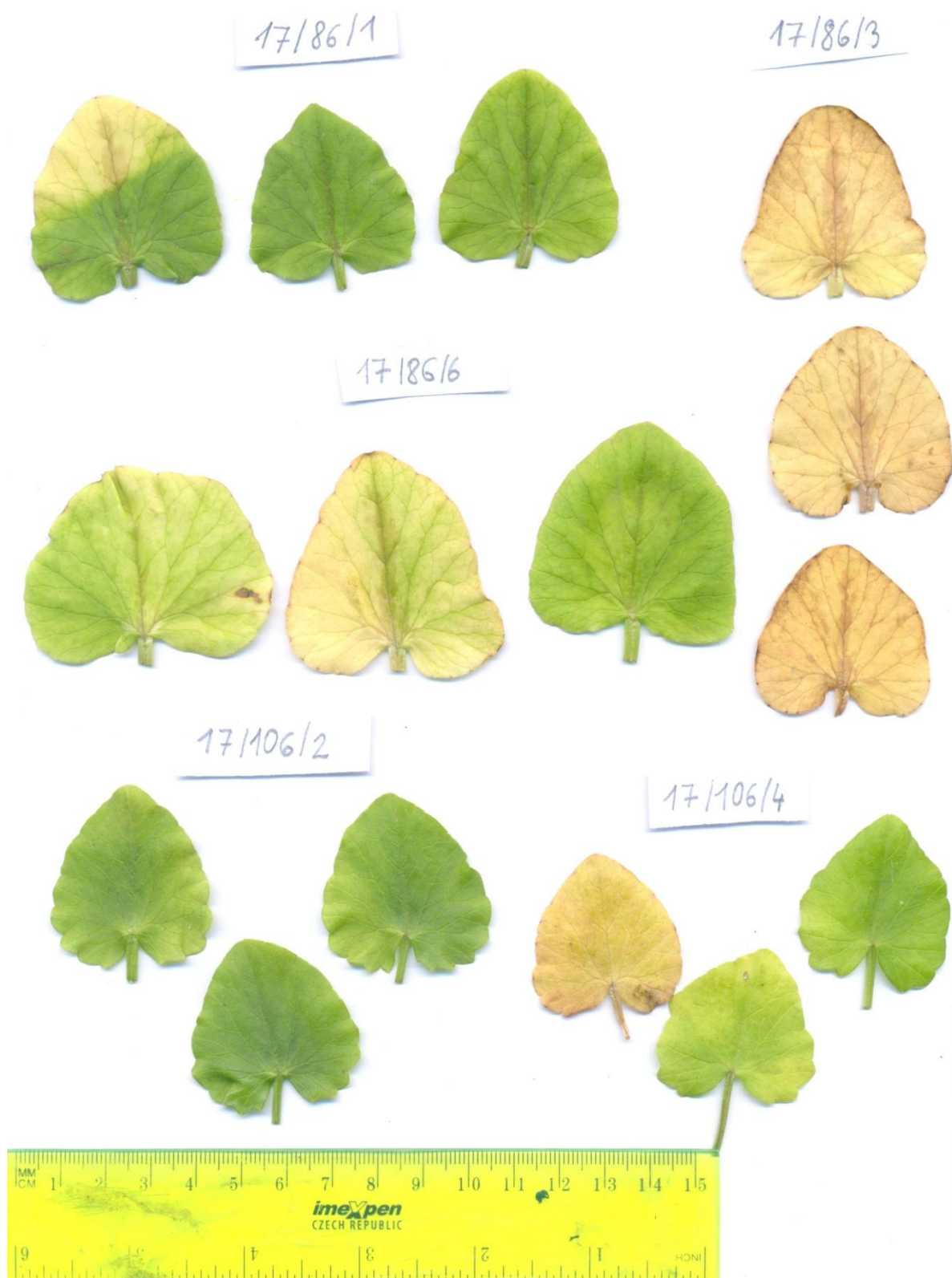
16_35	FFI	4x	FR	Tourves	43°24'13.536"N, 5°56'26.448"E	262	vlhký zavodňovací kanál při louce, keře
16_37	FFE	2x	FR	Gassin	43°13'28.776"N, 6°34'17.184"E	28	strmý břeh potoka lemovaného olšemi, sciofilní
16_38	FFE	2x	FR	Draguignam	43°32'54.060"N, 6°34'22.944"E	157	periodické koryto potoka v křovinách a přilehlém trávníku, písčitá půda
16_39	FFI	4x	FR	Saint-Laurent-du-Var	43°41'34.620"N, 7°11'6.144"E	25	vlhký příkop se stojící vodou, heliofilní
16_40	FV	4x	FR	Carros	43°46'29.064"N, 7°12'57.780"E	70	vlhké kanály podél silnice, heliofilní
16_43	FV	4x	IT	Tetti Mecci	44°11'0.456"N, 7°33'45.972"E	1131	smíšený listnatý les podél horské bystřiny
16_46	FV	4x	IT	Urbe	44°29'0.384"N, 8°35'21.588"E	538	travnaté plató nad potokem u lesíka, heliosciofilní
16_49	FV	4x	IT	Baverino Castello	44°12'12.132"N, 9°48'17.568"E	65	travnatý svah nad silnicí u vinice, heliofilní
16_56	FV	4x	IT	San Michele Al Tagliamento	45°46'10.776"N, 12°59'7.728"E	2	vlhký příkop při silnici, heliofilní
16_59	FFI	4x, 5x	SI	Izola	45°32'24.432"N, 13°40'54.912"E	9	vlhký příkop u vinice, heliofilní
16_60	FV	4x	SI	Senožeče	45°43'4.116"N, 14°2'2.220"E	558	trávník podél cesty a v přilehlém sadu, heliosciofilní
16_67	FV	4x	AT	Schillingsdorf	47°6'11.340"N, 15°33'50.328"E	519	olšový lesík ve svahu při vlhké strouze na okraji bučiny, sciofilní
16_71	FV	4x	DE	Weilheim in Obernbayern	47°50'21"N, 11°11'43"E	620	křoviny okolo potoka
16_73	FV	4x	FI	Helsinki	60°10'31" N, 24°56'40" E	10	trávník pod listnatými i jehličnatými stromy v botanické zahradě Helsinské Univerzity
16_74	FV	4x	SK	Hlohovec	48°23'48"N, 17°51'03"E	185	listnatý les (dub, akát)
16_75	FC	2x	SK	Kamenín	47°52'46"N, 18°38'35"E	120	okraj silnice a přilehlá akátina

16_88	FV	4x	RO	Cisnadié	45°40'12.7"N, 24°07'24.6"E	941	?
16_89A	FV	4x	FI	Salo	60°23'41.892"N, 23°4'31.082"E	16	jílovitá louka na východním břehu řeky
16_94	FV	4x	DK	Gentofte	55°45'0.000"N, 12°32'0.000"E	20	okolí pěšiny mezi Fiskebakken a východním břehem Gentofte Sø
16_95	FV	4x	PL	Radojewo	52°29'44.2" N, 16°57'19.7"E	113	mezofilní listnatý les na svahu, hlinitopísčité substrát
16_99	FV	4x	LT	Vilnius	54°41'45.000"N, 25°18'25.000"E	120	městský park
17_01	FV	4x	DE	Bonn	50°42'39.776"N, 7°8'48.355"E	52	Freizeitpark Rheinaue, les
17_05	FV	4x	DE	Ostrau	51°36'14.000"N, 12°0'52.000"E	100	ruderalní remízek
17_08	FV	4x	GB	Bradford	53°50'10.462"N, 1°48'17.312"W	90	olšový les
17_12	FV	4x	LU	Noertzange	49°30'04.3"N, 6°03'14.2"E	278	břeh regulovaného potoka zarostlého stromy
17_19	FV	4x	BE	De Kolonie	51°15'50.8"N, 5°21'44.7"E	38	smíšený listnatý les (třešeň, lípa, olše), sciofilní
17_22	FV	4x	NL	Egmond aan Zee	52°36'45.569"N, 4°37'30.832"E	10	vlhká deprese zarostlá stromy v dunách
17_23	FV	4x	NL	Elst	51°59'28"N, 5°28'39.1"E	11	?
17_24	FV	4x	NL	Wageningen	51°57'52.6"N, 5°41'15.1"E	20	smíšený listnatý les na svahu arboreta, sciofilní
17_41	FC	2x	AT	Pyhra	48°35'34.5"N, 16°22'54.0"E	300	mez u silnice pod akátinou na okraji obce
17_45	FFI	4x	IT	Genzano di Roma	41°40'28.970"N, 12°43'48.424"E	255	?
17_50	FV	4x	HR	Gradec Pokupski	45°33'10"N, 15°51'28"E	105	?

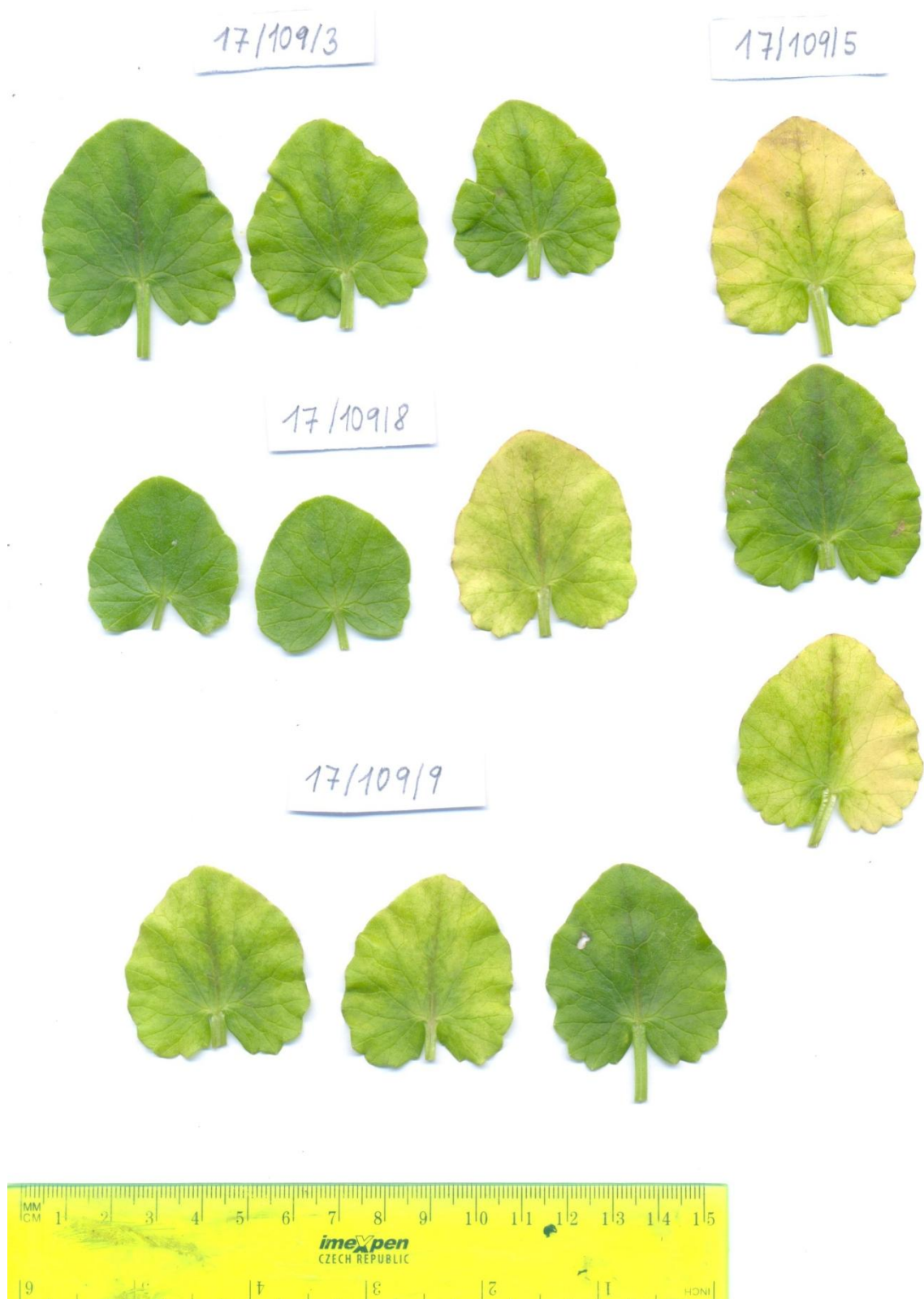
17_52	FV	4x	CZ	Sázava	49°52'9.693"N, 14°53'42.797"E	300	břehy Dojetřického potoka, heliofilní
17_60	FV	4x	PL	Burzyn	53°16'40.000"N, 22°27'29.000"E	105	?
17_62	FCH	2x	GR	Topolia	35°25'41.993"N, 23°41'10.043"E	250	?
17_63	FCH	4x	GR	Spili	35°13'8.862"N, 24°32'7.590"E	425	?
17_64	FCH	5x	GR	Omalos	35°20'37.978"N, 23°54'16.325"E	1050	?
17_69	FFE	2x	GB	Preston, Bamber Bridge	53°43'10.4"N, 2°39'35.3"W	50	hřbitov u kostela St. Saviour's
17_70	FV	4x	GB	Preston, Bamber Bridge	53°43'10.4"N, 2°39'35.3"W	50	hřbitov u kostela St. Saviour's
17_71	FFE	2x	FR	Maumusson	47°29'7.715"N, 1°6'46.315"W	50	rybník La Fontaine Aux Merles
17_73A	FFI	5x	HR	Vižinada	45°20'02.2"N, 13°45'34.5"E	255	vlhký příkop podél polní cesty
17_73B	FV	4x	HR	Vižinada	45°20'02.2"N, 13°45'34.5"E	255	vlhká sníženina při kraji porostu <i>Arundo</i> sp.
17_77	FC	2x	RS	Basaid	45°38'13.0"N, 20°24'2.6"E	84	trávník podél silnice a trávník zarůstající trnkami
17_80	FC	4x	RS	Strezovce	42°16'30.0"N, 21°44'35.0"E	507	travnatý svah s roztroušenými duby
17_80A	FV	4x	RS	Strezovce	42°16'32.7"N, 21°44'38.4"E	500	křoviny podél potoka, sciofilní
17_81	FV	4x	MK	Katlanovo	41°52'54.9"N, 21°41'18.0"E	230	křoviny podél příkopu mezi poli
17_83	FFI	4x	GR	Lefkadia	40°39'51.4"N, 22°08'02.2"E	61	lužní les podél říčky, sciofilní
17_84A	FFI	4x, 5x	GR	Neokesaria	40°15'43.5"N, 22°25'48.9"E	60	křoviny při úpatí svahu a kraji pastviny, sciofilní

17_84B	FFI	5x	GR	Neokesaria	40°15'42.428"N, 22°25'48.847"E	60	okolí solitérního platanu v pastvině
17_85A	FC	4x	GR	Kato Milia	40°14'10.4"N, 22°19'46.2"E	198	habrovcový háj, sciofilní
17_85B	FC	4x	GR	Kato Milia	40°14'10.304"N, 22°19'43.294"E	190	řídký pastevní les podél potoka
17_86	FCH	5x	GR	Agios Stefanos	39°01'31.7"N, 22°13'56.1"E	507	okraj pole a křovin i v přímo v poli (heliofilní až sciofilní) a lesík podél potoka
17_88	FC	2x, 3x	GR	Agios Nikolaos	38°53'31.0"N, 21°52'42.8"E	1174	travnatá deprese při silnici, heliofilní
17_89	FV	6x	GR	Agios Nikolaos	38°55'17.8"N, 21°52'47.3"E	1385	vlhký trávník u napajedla, při horní hranici lesa, heliofilní
17_90	FV	6x	GR	Karpenisi	38°56'16.923"N, 21°51'34.416"E	1507	vlhký trávník u napajedla a podél potůčku nad horní hranicí lesa
17_91	FFI	6x	GR	Karpenisi	38°56'29.062"N, 21°45'30.176"E	1423	vlhký trávník při kraji smrkového lesa s jalovci
17_92	FC	2x	GR	Chouni	38°50'17.1"N, 21°32'27.2"E	610	travnatý svah u silnice, heliofilní
17_96	FC	4x	GR	Chalkianika	38°02'07.2"N, 22°15'11.8"E	940	sad a přilehlá louka, heliosciofilní
17_97	FCH	4x	GR	Velo	37°59'40.5"N, 22°45'51.5"E	3	travnatý porost podél kanálu s vodou
17_98	FV	4x	GR	Stathmos Afidnon	38°10'38.712"N, 23°51'47.736"E	248	listnatý les podél vádí a louka s roztroušenými stromy
17_99	FV	2x, 4x, 5x	GR	Pyrgetos	39°54'26.100"N, 22°37'6.960"E	23	hlinitý břeh nad cestou v lese (lužní les), sciofilní
17_100	FV	5x	GR	Neos Panteleimonas	40°0'23.364"N, 22°35'53.160"E	100	hlinitý břeh cesty na okraji křovin pod hradní zdí, heliosciofilní
17_106	FV	4x	RO	Bujoreni	44°06'52.7"N, 25°37'46.1"E	82	vlhká doubrava, sciofilní
17_108	FFI	4x	BG	Provadia	43°08'51.5"N, 27°27'23.6"E	36	habřina na svahu

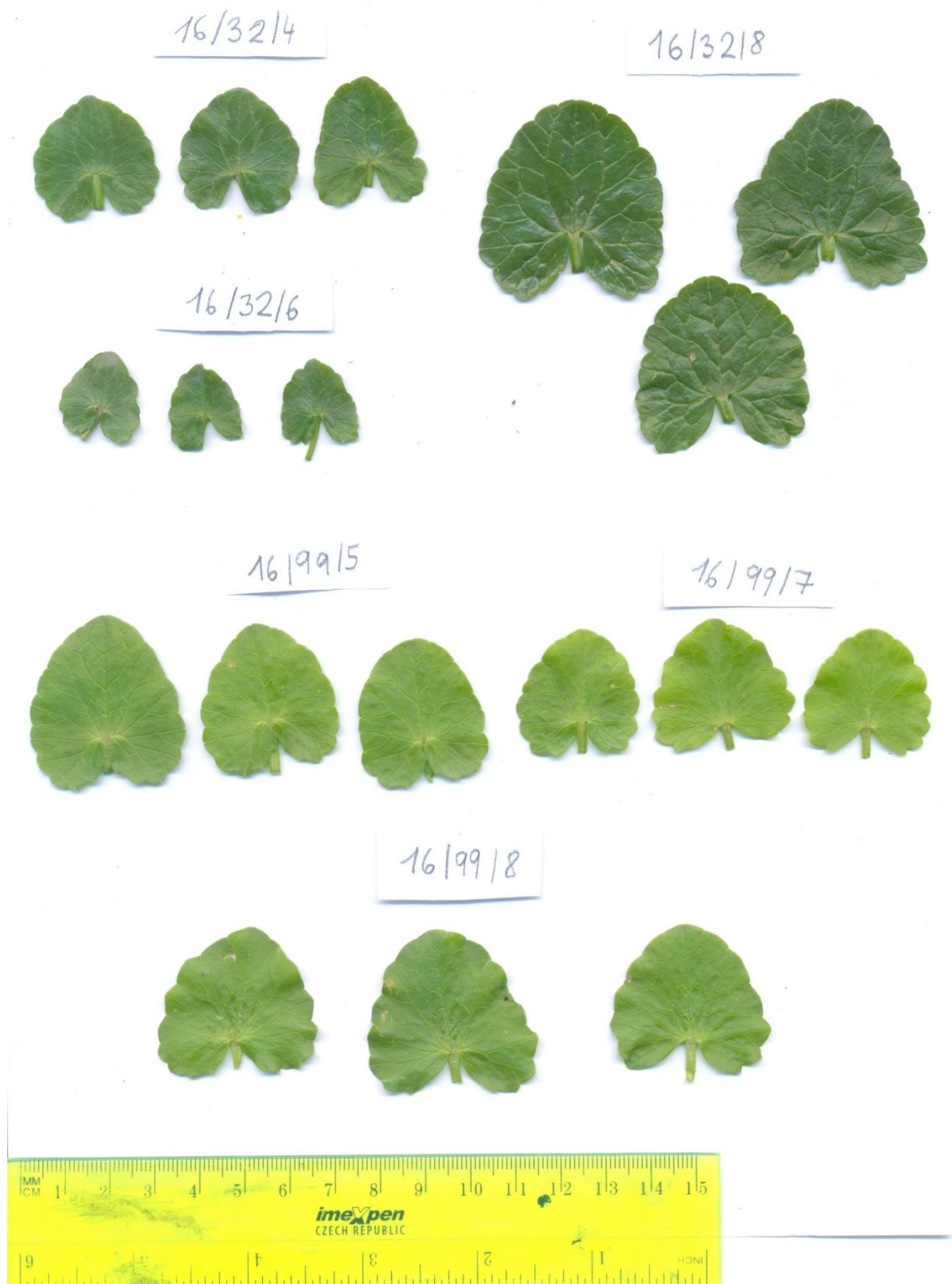
17_109	FFI	5x	BG	Venets	42°38'55.6"N, 26°51'27.2"E	195	listnatý les při potoku, sciofilní
17_113	FV	4x	BG	Ustina	42°02'51.9"N, 24°31'38.6"E	246	trávník pod stromy podél silnice, heliosciofilní
17_117	FV	5x	RS	Vrelo	43°22'19.920"N, 22°3'5.067"E	440	travnatá cesta při potoku a v lesíku podél něj



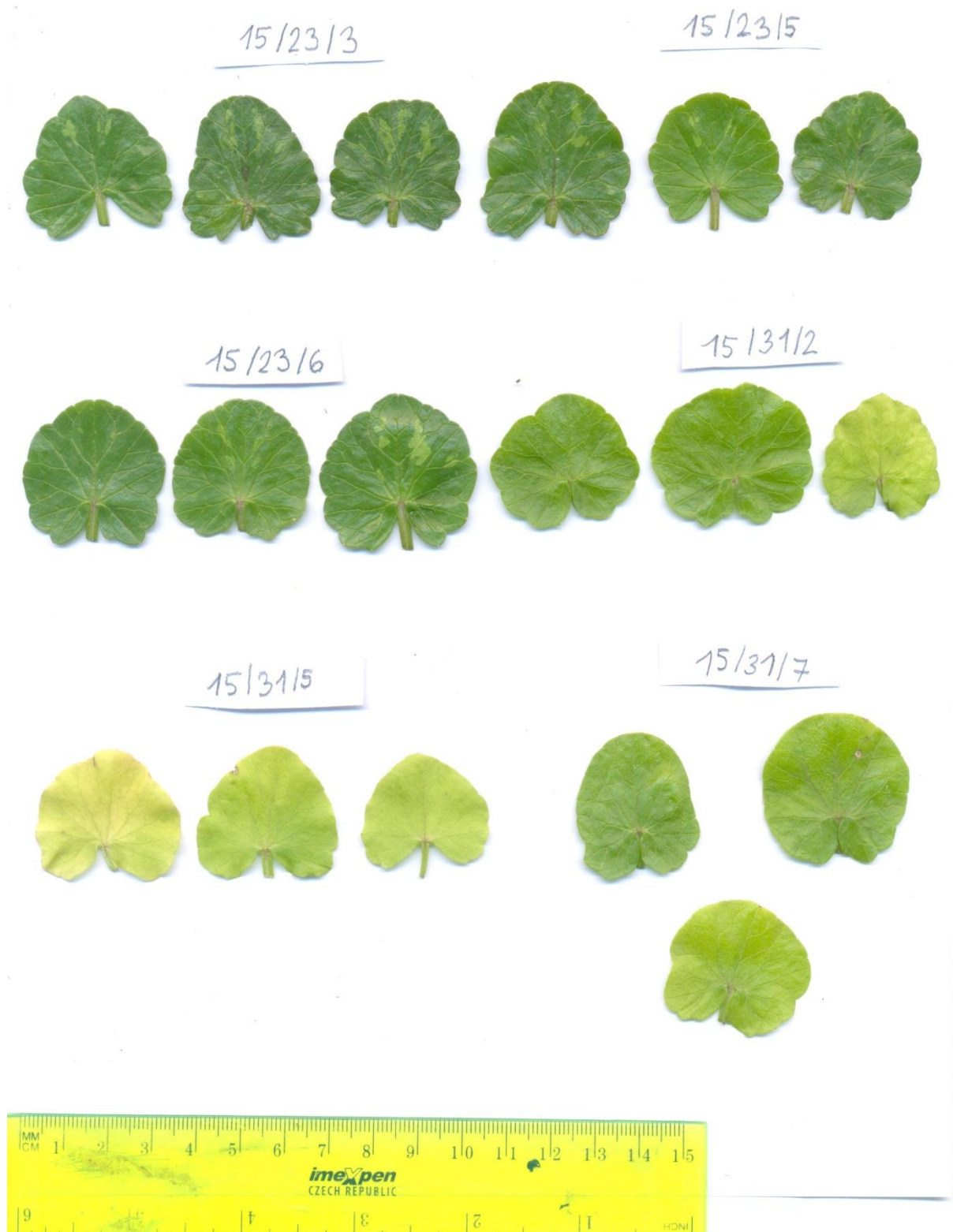
Příloha 3: Ukázka variability listů: pentaploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala* (17/86) a tetraploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *verna* (17/106).



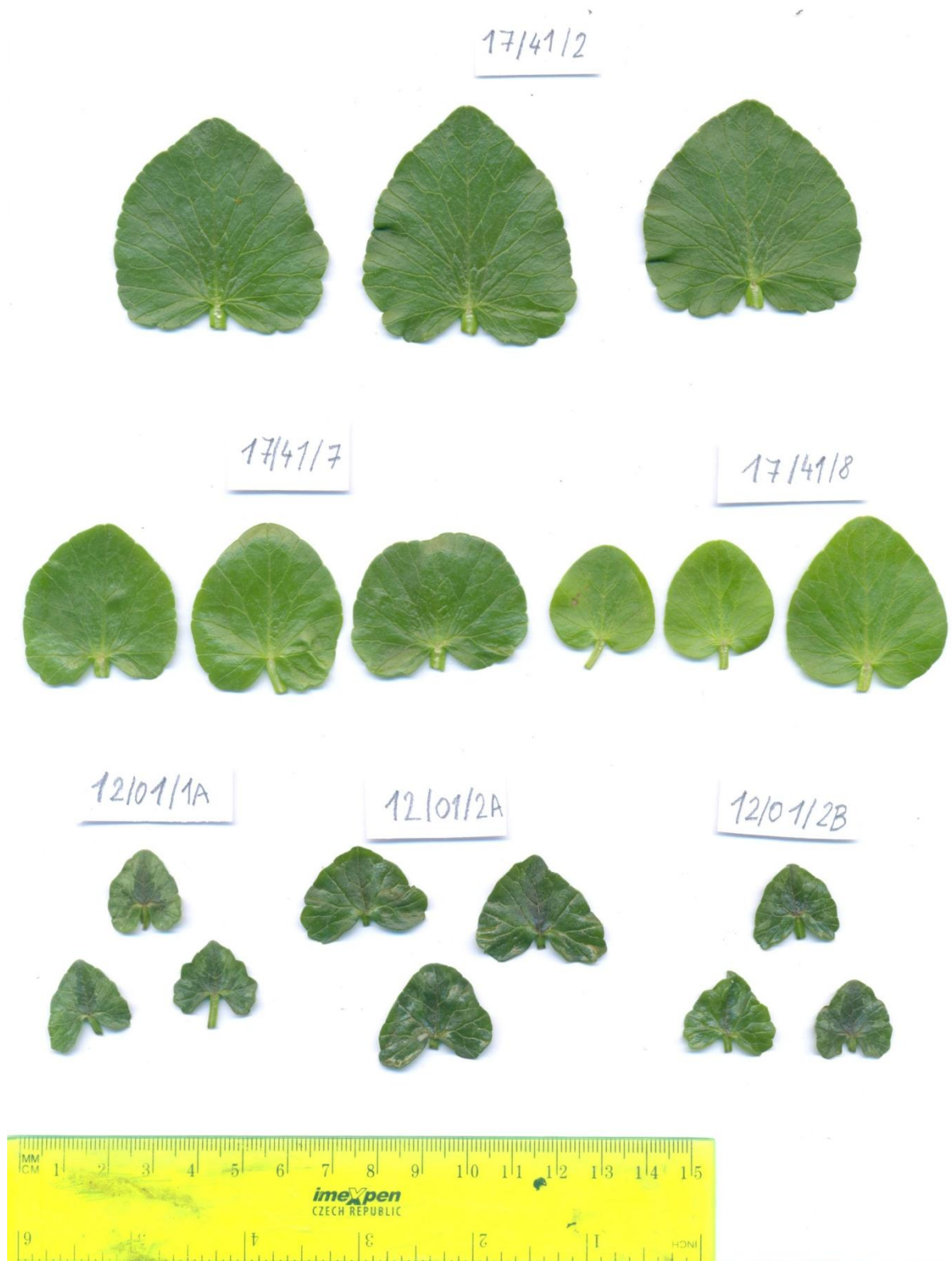
Příloha 4: Ukázka variability listů: pentaploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *ficariiformis*.



Příloha 5: Ukázka variability listů: tetraploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *verna*.



Příloha 6: Ukázka variability listů: tetraploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *verna*.



Příloha 7: Ukázka variability listů: diploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *calthifolia* (17/41) a diploidní cytotyp *Ficaria verna* subsp. *fertilis* (12/01).

Příloha 8: Hodnoty znaků na listech pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, DLA/DLB – délka listu A / délka listu B, SL – šířka listu, DLB/SL – délka listu A / šířka listu, HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, TVAR – (DLA-PO)/DLB. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

	DLA (cm)						DLB (cm)					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
	$X^2 = 75,436, df = 14, p < 0,001$						$X^2 = 62,758, df = 14, p < 0,001$					
FCH_2x	1,76	1,62	0,47	1,37	2,29	ab	2,28	2,12	0,62	1,76	2,97	b
FCH_4x	2,62	2,67	0,82	1,59	3,53	ab	3,31	3,29	0,97	2,16	4,48	ab
FCH_5x	2,68	2,65	1,06	1,34	4,11	ab	3,25	3,41	1,25	1,53	4,84	ab
FC_2x	2,41	2,29	0,48	1,62	4,25	ab	2,95	2,84	0,59	1,91	5,02	ab
FC_3x	1,87	1,87	0,90	1,23	2,51	ab	2,39	2,39	1,05	1,64	3,13	ab
FC_4x	2,61	2,84	0,49	1,51	2,98	a	3,26	3,55	0,66	1,83	3,84	a
FFE_2x	1,60	1,62	0,36	0,98	2,26	b	2,33	2,33	0,52	1,38	3,19	b
FFI_4x	2,48	2,42	0,61	1,53	3,59	ab	3,32	3,20	0,88	1,98	4,98	ab
FFI_5x	2,68	2,82	0,79	1,23	3,69	a	3,52	3,81	1,18	1,46	4,71	a
FFI_6x	3,43	3,69	0,66	2,68	3,92	a	4,53	4,89	0,91	3,49	5,20	a
FV_2x	2,05	1,95	0,62	1,52	2,80	ab	2,64	2,62	0,81	1,87	3,46	ab
FV_3x	2,04	2,01	0,10	1,93	2,17	ab	2,92	2,91	0,08	2,81	3,03	ab
FV_4x	2,31	2,26	0,48	1,14	3,83	ab	3,16	3,10	0,63	1,46	4,93	ab
FV_5x	3,12	3,11	0,36	2,27	3,60	a	4,12	4,06	0,47	3,11	4,85	a
FV_6x	2,23	2,22	0,46	1,51	2,79	ab	2,95	2,95	0,71	1,89	3,84	ab
	SL (cm)						HZ (cm)					
	$X^2 = 63,322, df = 14, p < 0,001$						$X^2 = 91,892, df = 14, p < 0,001$					
FCH_2x	2,28	2,12	0,71	1,65	3,06	b	0,52	0,50	0,15	0,39	0,68	b
FCH_4x	3,07	2,90	0,83	2,30	4,15	ab	0,69	0,63	0,17	0,57	0,95	ab
FCH_5x	3,16	3,25	1,26	1,55	4,94	ab	0,57	0,63	0,22	0,19	0,77	ab
FC_2x	2,74	2,67	0,56	1,69	4,79	ab	0,55	0,55	0,17	0,14	0,85	b
FC_3x	2,27	2,27	0,97	1,59	2,96	ab	0,51	0,51	0,15	0,41	0,62	b
FC_4x	2,98	3,10	0,60	1,66	3,51	ab	0,65	0,65	0,20	0,32	0,90	ab
FFE_2x	2,36	2,31	0,61	1,25	3,65	b	0,73	0,72	0,19	0,40	1,21	ab
FFI_4x	3,19	3,17	0,78	1,71	4,61	a	0,84	0,78	0,30	0,39	1,51	a
FFI_5x	3,22	3,70	1,06	1,39	4,27	a	0,84	0,96	0,41	0,19	1,38	a
FFI_6x	4,09	4,31	0,71	3,29	4,66	a	1,10	1,20	0,25	0,81	1,28	a
FV_2x	2,71	2,90	0,59	1,89	3,15	ab	0,59	0,56	0,24	0,35	0,89	ab
FV_3x	2,92	2,92	0,12	2,77	3,08	ab	0,88	0,88	0,03	0,83	0,91	a
FV_4x	3,10	3,08	0,59	1,15	4,77	ab	0,86	0,84	0,22	0,23	1,42	a
FV_5x	3,90	3,85	0,34	3,21	4,30	a	1,00	0,98	0,17	0,70	1,33	a
FV_6x	2,93	2,97	0,67	1,93	3,68	ab	0,73	0,73	0,25	0,38	1,05	ab

PO (cm) $\chi^2 = 77,139, df = 14, p < 0,001$							TVAR $\chi^2 = 37,994, df = 14, p < 0,001$					
FCH_2x	0,20	0,19	0,10	0,11	0,30	ab	0,66	0,65	0,07	0,61	0,74	ab
FCH_4x	0,45	0,46	0,22	0,20	0,68	a	0,64	0,64	0,05	0,58	0,71	ab
FCH_5x	0,41	0,47	0,16	0,15	0,58	a	0,68	0,70	0,06	0,59	0,74	ab
FC_2x	0,36	0,36	0,21	-0,31	0,81	a	0,69	0,70	0,05	0,58	0,83	ab
FC_3x	0,13	0,13	0,07	0,08	0,18	ab	0,73	0,73	0,02	0,71	0,74	ab
FC_4x	0,34	0,34	0,19	0,06	0,70	a	0,69	0,72	0,06	0,61	0,76	ab
FFE_2x	-0,10	-0,07	0,13	-0,40	0,07	b	0,73	0,73	0,05	0,61	0,84	a
FFI_4x	0,28	0,26	0,22	-0,12	0,76	a	0,67	0,67	0,06	0,55	0,80	ab
FFI_5x	0,37	0,38	0,16	0,08	0,66	a	0,65	0,65	0,05	0,58	0,72	b
FFI_6x	0,25	0,16	0,20	0,11	0,47	ab	0,71	0,72	0,04	0,66	0,74	ab
FV_2x	0,27	0,26	0,20	0,05	0,50	ab	0,68	0,67	0,11	0,57	0,80	ab
FV_3x	0,15	0,13	0,17	-0,10	0,39	ab	0,65	0,66	0,05	0,56	0,71	ab
FV_4x	0,23	0,18	0,20	-0,22	0,72	ab	0,66	0,67	0,07	0,50	0,79	b
FV_5x	0,21	0,23	0,16	0,02	0,59	ab	0,70	0,70	0,06	0,58	0,77	ab
FV_6x	0,30	0,39	0,35	-0,13	0,76	a	0,65	0,63	0,10	0,53	0,77	ab
DLA/DLB $\chi^2 = 147,99, df = 14, p < 0,001$							DLB/SL $\chi^2 = 58,837, df = 14, p < 0,001$					
FCH_2x	0,78	0,77	0,02	0,77	0,80	abc	1,02	1,00	0,05	0,97	1,07	abc
FCH_4x	0,79	0,80	0,04	0,74	0,82	ab	1,08	1,10	0,11	0,94	1,20	abc
FCH_5x	0,83	0,82	0,03	0,78	0,86	a	1,03	1,02	0,04	0,96	1,09	abc
FC_2x	0,82	0,81	0,05	0,73	0,94	a	1,08	1,09	0,07	0,92	1,31	c
FC_3x	0,78	0,78	0,03	0,76	0,80	abc	1,04	1,04	0,02	1,03	1,06	abc
FC_4x	0,81	0,82	0,03	0,75	0,86	a	1,10	1,10	0,06	1,02	1,21	abc
FFE_2x	0,69	0,69	0,03	0,61	0,75	c	1,00	1,01	0,09	0,84	1,17	ab
FFI_4x	0,75	0,75	0,04	0,68	0,85	bc	1,04	1,03	0,07	0,93	1,16	abc
FFI_5x	0,78	0,77	0,06	0,70	0,89	abc	1,09	1,10	0,04	1,00	1,15	bc
FFI_6x	0,76	0,75	0,01	0,75	0,77	abc	1,10	1,12	0,04	1,06	1,14	abc
FV_2x	0,78	0,79	0,04	0,72	0,82	ab	0,97	1,01	0,15	0,76	1,11	abc
FV_3x	0,70	0,69	0,02	0,68	0,72	c	1,00	1,00	0,04	0,95	1,07	abc
FV_4x	0,73	0,72	0,04	0,63	0,92	bc	1,02	1,02	0,07	0,78	1,29	a
FV_5x	0,76	0,76	0,03	0,72	0,81	abc	1,05	1,06	0,04	0,98	1,13	abc
FV_6x	0,77	0,77	0,04	0,73	0,81	abc	1,00	0,98	0,05	0,96	1,10	abc
PO/DLB $\chi^2 = 83,307, df = 14, p < 0,001$												
FCH_2x	0,12	0,15	0,07	0,03	0,16	a						
FCH_4x	0,15	0,14	0,07	0,08	0,22	a						
FCH_5x	0,14	0,12	0,07	0,04	0,27	a						
FC_2x	0,13	0,13	0,07	-0,10	0,26	a						
FC_3x	0,05	0,05	0,01	0,05	0,06	ab						
FC_4x	0,11	0,12	0,07	0,02	0,22	a						
FFE_2x	-0,04	-0,04	0,05	-0,15	0,03	b						
FFI_4x	0,09	0,08	0,07	-0,04	0,22	a						
FFI_5x	0,13	0,10	0,09	0,01	0,30	a						
FFI_6x	0,05	0,03	0,04	0,03	0,10	a						
FV_2x	0,11	0,12	0,07	0,01	0,17	a						
FV_3x	0,05	0,05	0,06	-0,03	0,13	ab						
FV_4x	0,07	0,07	0,06	-0,07	0,23	a						
FV_5x	0,06	0,06	0,04	0,01	0,14	ab						
FV_6x	0,12	0,17	0,12	-0,04	0,24	ab						

Příloha 9: Hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení na květech a lodyhách pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

dC – délka korunního lístku, sC – šířka korunního lístku dC_sC – délka korunního lístku / šířka korunního lístku, PK – průměr květu, C – počet korunních lístků na jednom květu, DL – délka lodyhy, PL – počet listů na lodyze, PI – počet internodií na lodyze, PL_PI – počet lodyžních listů / počet internodií. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

	dC (mm)						sC (mm)					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
	$X^2 = 35,809, df = 8, p < 0,001$						$X^2 = 52,812, df = 8, p < 0,001$					
FCH_4x	11,95	11,95	–	11,95	11,95	–	7,56	7,56	–	7,56	7,56	–
FCH_5x	13,48	13,85	0,79	12,57	14,00	a	6,69	6,59	0,18	6,57	6,90	a
FC_2x	10,70	10,52	1,33	7,97	14,59	abc	4,47	4,49	0,77	2,70	6,34	ab
FC_3x	10,04	10,04	–	10,04	10,04	–	5,49	5,49	–	5,49	5,49	–
FC_4x	10,54	11,07	1,97	8,26	13,13	abc	4,19	4,66	1,04	2,59	5,23	abc
FFE_2x	8,89	9,08	1,49	5,48	10,87	c	3,79	3,81	0,65	2,85	4,81	c
FFI_4x	10,97	11,36	1,59	8,51	12,68	ab	4,05	4,36	0,97	2,48	5,24	bc
FFI_5x	11,75	11,84	1,89	8,98	15,16	ab	5,24	5,32	0,50	4,30	5,88	a
FFI_6x	11,01	11,01	–	11,01	11,01	–	5,83	5,83	–	5,83	5,83	–
FV_2x	10,92	10,92	–	10,92	10,92	–	5,22	5,22	–	5,22	5,22	–
FV_3x	9,74	9,43	1,28	8,57	11,55	bc	4,27	4,16	0,59	3,70	5,06	abc
FV_4x	10,93	10,92	1,35	7,35	14,06	abc	4,03	3,95	0,71	2,81	5,86	c
FV_5x	10,91	10,73	0,55	10,15	11,75	abc	5,38	5,19	0,60	4,59	6,40	a
	$X^2 = 60,26, df = 8, p < 0,001$						$X^2 = 35,186, df = 8, p < 0,001$					
	dC_sC						PK (mm)					
FCH_4x	1,58	1,58	–	1,58	1,58	–	29,29	29,29	–	29,29	29,29	–
FCH_5x	2,02	2,11	0,17	1,82	2,13	b	28,16	28,79	2,84	25,05	30,63	a
FC_2x	2,44	2,43	0,32	1,85	3,61	ab	22,13	21,78	2,67	16,99	30,64	ab
FC_3x	1,83	1,83	–	1,83	1,83	–	21,81	21,81	–	21,81	21,81	–
FC_4x	2,59	2,35	0,54	2,17	3,43	ab	22,21	23,71	4,39	16,65	27,63	ab
FFE_2x	2,37	2,30	0,32	1,84	2,95	ab	18,70	19,51	3,14	12,61	23,41	b
FFI_4x	2,80	2,55	0,51	2,41	3,87	a	22,94	23,23	3,61	16,62	27,07	ab
FFI_5x	2,24	2,17	0,28	1,96	2,78	b	24,40	24,68	3,92	18,72	30,43	a
FFI_6x	1,89	1,89	–	1,89	1,89	–	23,34	23,34	–	23,34	23,34	–
FV_2x	2,09	2,09	–	2,09	2,09	–	22,59	22,59	–	22,59	22,59	–
FV_3x	2,34	2,16	0,56	1,89	3,16	ab	20,52	20,18	2,50	18,03	23,69	ab
FV_4x	2,77	2,79	0,43	1,88	3,88	a	22,86	22,77	2,75	14,45	29,51	ab
FV_5x	2,04	2,04	0,18	1,83	2,33	b	22,94	22,91	1,51	21,16	25,55	ab
	$X^2 = 39,22, df = 8, p < 0,001$						$X^2 = 109,84, df = 8, p < 0,001$					
	C						DL (mm)					
FCH_4x	9,00	9,00	–	9,00	9,00	–	103,62	103,62	–	103,62	103,62	–
FCH_5x	8,00	8,00	0,00	8,00	8,00	b	80,82	78,58	15,84	66,22	97,67	ab
FC_2x	8,30	8,00	1,01	7,25	14,33	b	61,75	62,89	19,49	16,67	105,88	b
FC_3x	7,00	7,00	–	7,00	7,00	–	28,78	28,78	–	28,78	28,78	–
FC_4x	7,40	8,00	0,89	6,00	8,00	b	44,76	34,96	21,22	23,95	78,17	b
FFE_2x	8,44	8,33	0,60	7,00	9,33	ab	53,70	49,92	22,11	26,63	100,51	b
FFI_4x	8,55	8,67	0,86	7,00	10,00	ab	98,06	98,22	15,08	70,60	118,21	a
FFI_5x	9,15	9,00	1,16	8,00	11,00	ab	104,54	83,94	48,45	56,39	181,67	a
FFI_6x	8,00	8,00	–	8,00	8,00	–	95,49	95,49	–	95,49	95,49	–
FV_2x	8,00	8,00	–	8,00	8,00	–	91,04	91,04	–	91,04	91,04	–
FV_3x	9,08	9,00	0,80	8,33	10,00	ab	112,49	112,50	24,37	88,07	136,87	a
FV_4x	8,72	8,71	0,82	7,00	11,00	ab	117,44	116,31	34,24	37,04	220,00	a
FV_5x	9,13	9,00	0,44	8,50	10,00	a	104,96	101,52	18,24	81,40	138,61	a

	PL						PI					
	$\chi^2 = 54,879, df = 8, p < 0,001$						$\chi^2 = 118,92, df = 8, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
FCH_4x	7,00	7,00	–	7,00	7,00	–	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–
FCH_5x	1,17	1,00	1,26	0,00	2,50	ab	1,67	2,00	0,58	1,00	2,00	c
FC_2x	2,91	2,63	2,59	0,00	9,00	a	1,89	2,00	0,60	1,00	3,00	c
FC_3x	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–	1,00	1,00	–	1,00	1,00	–
FC_4x	0,60	0,00	0,89	0,00	2,00	a	1,40	1,00	0,55	1,00	2,00	c
FFE_2x	1,52	1,33	1,11	0,00	4,33	a	2,00	2,00	0,62	1,00	3,00	c
FFI_4x	4,06	3,50	1,45	3,00	7,50	ab	3,06	3,00	0,51	2,00	4,00	ab
FFI_5x	4,68	3,67	3,53	0,00	10,00	ab	2,61	2,00	1,03	1,00	4,33	bc
FFI_6x	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–
FV_2x	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–
FV_3x	4,52	4,17	1,01	3,75	6,00	ab	4,10	3,88	0,61	3,67	5,00	a
FV_4x	4,36	4,17	1,63	1,00	10,00	b	3,57	3,58	0,85	2,00	5,67	a
FV_5x	3,94	4,00	0,42	3,00	4,50	ab	2,94	3,00	0,68	2,00	4,00	ab
PL_PI												
$\chi^2 = 33,312, df = 8, p < 0,001$												
FCH_4x	3,50	3,50	–	3,50	3,50	–						
FCH_5x	0,58	0,50	0,63	0,00	1,25	ab						
FC_2x	1,27	1,06	1,13	0,00	4,00	ab						
FC_3x	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–						
FC_4x	0,30	0,00	0,45	0,00	1,00	b						
FFE_2x	0,63	0,67	0,38	0,00	1,44	b						
FFI_4x	1,32	1,25	0,41	0,75	2,08	a						
FFI_5x	1,56	1,50	0,82	0,00	2,61	a						
FFI_6x	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–						
FV_2x	1,00	1,00	–	1,00	1,00	–						
FV_3x	1,10	1,10	0,07	1,02	1,20	ab						
FV_4x	1,22	1,20	0,38	0,50	2,50	a						
FV_5x	1,41	1,33	0,38	1,00	2,00	a						

Příloha 10: Hodnoty znaků na názkách pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota χ^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

VN – počet vyvinutých nažek v souplodí, AN – počet abortovaných nažek v souplodí, N – počet všech nažek v souplodí, AN_N – počet abortovaných nažek / počet všech nažek v souplodí. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

	VN						AN					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
	$\chi^2 = 81,688, df = 12, p < 0,001$						$\chi^2 = 57,079, df = 12, p < 0,001$					
FCH_2x	4,50	4,50	6,36	0,00	9,00	bc	37,00	37,00	9,90	30,00	44,00	ab
FCH_4x	7,50	5,50	6,73	2,00	15,00	abc	33,17	31,00	4,19	30,50	38,00	ab
FCH_5x	1,90	1,00	1,71	0,50	4,00	bc	16,80	17,00	3,03	13,00	21,00	ab
FC_2x	11,12	11,00	5,84	0,00	29,00	a	15,39	13,75	7,56	3,00	34,00	a
FC_3x	4,25	4,25	6,01	0,00	8,50	bc	18,00	18,00	8,49	12,00	24,00	ab
FC_4x	9,10	8,00	6,17	0,00	16,00	ab	12,00	10,50	5,69	8,00	22,00	ab
FFE_2x	3,93	3,50	3,59	0,00	15,00	bc	26,65	25,00	9,81	10,00	58,00	b
FFI_4x	4,70	3,50	4,52	0,00	14,50	bc	22,89	23,25	8,80	8,00	38,50	b
FFI_5x	2,75	0,75	4,06	0,00	12,00	bc	24,55	22,00	6,44	18,00	37,50	b
FV_2x	10,25	10,25	10,25	3,00	17,50	abc	15,00	15,00	7,78	9,50	20,50	ab
FV_3x	0,58	0,25	0,80	0,00	2,00	c	17,17	16,25	6,92	11,00	29,50	b
FV_4x	4,01	3,50	3,32	0,00	15,00	bc	17,06	15,50	7,32	3,00	49,00	b
FV_5x	2,00	1,00	2,33	0,00	7,00	bc	18,56	18,50	2,14	16,00	23,00	b
FV_6x	0,50	0,50	–	0,50	0,50	–	25,50	25,50	–	25,50	25,50	–
	$\chi^2 = 69,426, df = 12, p < 0,001$						$\chi^2 = 77,614, df = 12, p < 0,001$					
FCH_2x	41,50	41,50	3,54	39,00	44,00	ab	0,89	0,89	0,16	0,77	1,00	abc
FCH_4x	40,67	43,50	7,18	32,50	46,00	ab	0,83	0,88	0,14	0,67	0,94	abc
FCH_5x	18,70	17,50	3,09	15,50	22,00	ab	0,90	0,95	0,09	0,79	0,97	ab
FC_2x	26,51	26,00	6,69	13,00	47,50	bc	0,57	0,56	0,21	0,16	1,00	c
FC_3x	22,25	22,25	2,47	20,50	24,00	ab	0,77	0,77	0,32	0,55	1,00	abc
FC_4x	21,10	22,00	3,21	17,00	24,00	ab	0,57	0,53	0,26	0,33	1,00	bc
FFE_2x	30,58	27,00	8,25	22,50	58,00	b	0,85	0,88	0,15	0,40	1,00	abc
FFI_4x	27,59	30,00	8,94	8,50	45,00	bc	0,83	0,86	0,16	0,51	1,00	abc
FFI_5x	27,30	22,50	9,72	21,50	49,50	ab	0,92	0,97	0,10	0,77	1,00	a
FV_2x	25,25	25,25	2,47	23,50	27,00	ab	0,61	0,61	0,37	0,35	0,88	abc
FV_3x	17,75	17,25	6,81	11,00	30,00	ac	0,96	0,99	0,05	0,88	1,00	a
FV_4x	21,11	20,00	7,51	6,00	51,50	a	0,80	0,81	0,16	0,25	1,00	abc
FV_5x	20,56	20,00	1,79	18,50	24,00	ab	0,91	0,95	0,10	0,70	1,00	ab
FV_6x	26,00	26,00	–	26,00	26,00	–	0,98	0,98	–	0,98	0,98	–

Příloha 11: Hodnoty znaků na lodyhách zjišťované v době zralosti nažek pro jednotlivé taxony i se zohledněním ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

DL – délka lodyhy, PAC – počet pacibulek na lodyze. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*. Čísla za zkratkami taxonů značí ploidní stupeň.

	DL (mm)						PAC					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
	$X^2 = 86,07, df = 11, p < 0,001$						$X^2 = 143,16, df = 11, p < 0,001$					
FCH_2x	90,16	90,16	17,46	77,81	102,50	bc	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FCH_4x	91,41	95,00	8,48	81,73	97,50	bc	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FCH_5x	103,33	92,50	25,54	85,00	132,50	abc	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FC_2x	90,81	95,00	24,56	45,00	152,50	bc	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FC_3x	71,25	71,25	30,05	50,00	92,50	c	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FC_4x	65,87	65,00	20,91	45,41	87,21	c	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FFE_2x	83,14	71,25	30,99	33,55	137,50	c	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FFI_4x	113,81	122,44	32,30	47,25	155,00	abc	1,86	1,50	1,71	0,00	4,50	a
FFI_5x	132,79	105,00	45,18	74,74	187,50	ab	4,83	3,50	3,77	0,00	10,00	a
FV_2x	93,51	93,51	–	93,51	93,51	–	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–
FV_3x	142,08	146,25	23,04	107,50	162,50	a	3,67	3,75	0,82	2,50	4,50	a
FV_4x	136,31	135,75	36,70	42,81	235,00	a	3,15	3,00	1,72	0,00	9,00	a
FV_5x	126,67	112,50	34,55	75,00	170,00	abc	3,28	3,50	1,97	1,00	7,00	a
FV_6x	87,50	87,50	–	87,50	87,50	–	0,50	0,50	–	0,50	0,50	–

Příloha 12: Hodnoty znaků na listech pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, DLA/DLB – délka listu A / délka listu B, SL – šířka listu, DLB/SL – délka listu A / šířka listu, HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, TVAR – (DLA-PO)/DLB. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

DLA (cm)							DLB (cm)					
$X^2 = 42,38$, df = 4, p < 0,001							$X^2 = 34,328$, df = 4, p < 0,001					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
FC	2,42	2,30	0,50	1,23	4,25	a	2,98	2,93	0,62	1,64	5,02	a
FCH	2,46	2,38	0,92	1,34	4,11	a	3,06	2,99	1,09	1,53	4,84	a
FFE	1,60	1,62	0,36	0,98	2,26	b	2,33	2,33	0,52	1,38	3,19	b
FFI	2,62	2,63	0,70	1,23	3,92	a	3,47	3,42	1,01	1,46	5,20	a
FV	2,34	2,27	0,51	1,14	3,83	a	3,20	3,14	0,67	1,46	4,93	a
SL (cm)							HZ (cm)					
$X^2 = 39,241$, df = 4, p < 0,001							$X^2 = 76,893$, df = 4, p < 0,001					
FC	2,76	2,76	0,58	1,59	4,79	b	0,56	0,57	0,18	0,14	0,90	c
FCH	2,94	2,86	1,05	1,55	4,94	ab	0,59	0,62	0,19	0,19	0,95	bc
FFE	2,36	2,31	0,61	1,25	3,65	b	0,73	0,72	0,19	0,40	1,21	ab
FFI	3,27	3,26	0,88	1,39	4,66	a	0,86	0,84	0,33	0,19	1,51	a
FV	3,14	3,09	0,60	1,15	4,77	a	0,85	0,85	0,22	0,23	1,42	a
PO (cm)							TVAR					
$X^2 = 68,613$, df = 4, p < 0,001							$X^2 = 27,408$, df = 4, p < 0,001					
FC	0,35	0,34	0,21	-0,31	0,81	a	0,69	0,70	0,05	0,58	0,83	ab
FCH	0,37	0,37	0,18	0,11	0,68	a	0,67	0,65	0,06	0,58	0,74	bc
FFE	-0,10	-0,07	0,13	-0,40	0,07	b	0,73	0,73	0,05	0,61	0,84	a
FFI	0,31	0,30	0,20	-0,12	0,76	a	0,66	0,66	0,06	0,55	0,80	c
FV	0,23	0,19	0,20	-0,22	0,76	a	0,66	0,67	0,07	0,50	0,80	c
DLA/DLB							DLB/SL					
$X^2 = 131,6$, df = 4, p < 0,001							$X^2 = 43,924$, df = 4, p < 0,001					
FC	0,81	0,81	0,04	0,73	0,94	a	1,08	1,09	0,07	0,92	1,31	a
FCH	0,81	0,81	0,04	0,74	0,86	a	1,04	1,03	0,07	0,94	1,20	ab
FFE	0,69	0,69	0,03	0,61	0,75	d	1,00	1,01	0,09	0,84	1,17	b
FFI	0,76	0,76	0,05	0,68	0,89	b	1,06	1,06	0,06	0,93	1,16	a
FV	0,73	0,73	0,04	0,63	0,92	c	1,02	1,02	0,07	0,76	1,29	b
PO/DLB												
$X^2 = 74,401$, df = 4, p < 0,001												
FC	0,12	0,12	0,07	-0,10	0,26	a						
FCH	0,14	0,13	0,06	0,03	0,27	a						
FFE	-0,04	-0,04	0,05	-0,15	0,03	c						
FFI	0,10	0,09	0,08	-0,04	0,30	ab						
FV	0,07	0,07	0,06	-0,07	0,24	b						

Příloha 13: Hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení na květech a lodyhách pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

dC – délka korunního lístku, sC – šířka korunního lístku dC_sC – délka korunního lístku / šířka korunního lístku, PK – průměr květu, C – počet korunních lístků na jednom květu, DL – délka lodyhy, PL – počet listů na lodyze, PI – počet internodií na lodyze, PL_PI – počet lodyžních listů / počet internodií. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

dC (mm)							sC (mm)					
$X^2 = 32,018, df = 4, p < 0,001$							$X^2 = 26,189, df = 4, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
FC	10,68	10,52	1,36	7,97	14,59	b	4,47	4,52	0,79	2,59	6,34	ab
FCH	13,10	13,21	1,00	11,95	14,00	a	6,91	6,75	0,46	6,57	7,56	a
FFE	8,89	9,08	1,49	5,48	10,87	c	3,79	3,81	0,65	2,85	4,81	c
FFI	11,35	11,45	1,71	8,51	15,16	ab	4,70	5,04	0,98	2,48	5,88	a
FV	10,89	10,85	1,31	7,35	14,06	ab	4,14	4,02	0,78	2,81	6,40	bc
dC_sC							PK (mm)					
$X^2 = 23,833, df = 4, p < 0,001$							$X^2 = 31,787, df = 4, p < 0,001$					
FC	2,44	2,41	0,35	1,83	3,61	b	22,13	21,81	2,78	16,65	30,64	b
FCH	1,91	1,96	0,26	1,58	2,13	b	28,44	29,04	2,39	25,05	30,63	a
FFE	2,37	2,30	0,32	1,84	2,95	b	18,70	19,51	3,14	12,61	23,41	c
FFI	2,49	2,42	0,50	1,89	3,87	ab	23,65	23,42	3,67	16,62	30,43	ab
FV	2,70	2,70	0,47	1,83	3,88	a	22,78	22,73	2,68	14,45	29,51	ab
C							DL (mm)					
$X^2 = 31,519, df = 4, p < 0,001$							$X^2 = 108,68, df = 4, p < 0,001$					
FC	8,20	8,00	1,03	6,00	14,33	b	59,72	61,12	20,29	16,67	105,88	b
FCH	8,25	8,00	0,50	8,00	9,00	b	86,52	88,12	17,24	66,22	103,62	ab
FFE	8,44	8,33	0,60	7,00	9,33	ab	53,70	49,92	22,11	26,63	100,51	b
FFI	8,81	9,00	1,04	7,00	11,00	a	101,05	95,49	34,38	56,39	181,67	a
FV	8,76	9,00	0,81	7,00	11,00	a	116,14	114,37	33,01	37,04	220,00	a
PL							PI					
$X^2 = 49,816, df = 4, p < 0,001$							$X^2 = 113,73, df = 4, p < 0,001$					
FC	2,66	2,00	2,57	0,00	9,00	bc	1,83	2,00	0,61	1,00	3,00	c
FCH	2,63	1,75	3,09	0,00	7,00	c	1,75	2,00	0,50	1,00	2,00	c
FFE	1,52	1,33	1,11	0,00	4,33	c	2,00	2,00	0,62	1,00	3,00	c
FFI	4,18	3,50	2,75	0,00	10,00	ab	2,80	3,00	0,83	1,00	4,33	b
FV	4,32	4,00	1,57	1,00	10,00	a	3,53	3,50	0,86	2,00	5,67	a
PL_PI												
$X^2 = 24,718, df = 4, p < 0,001$												
FC	1,17	0,95	1,12	0,00	4,00	a						
FCH	1,31	0,88	1,55	0,00	3,50	ab						
FFE	0,63	0,67	0,38	0,00	1,44	b						
FFI	1,38	1,28	0,70	0,00	2,61	a						
FV	1,23	1,20	0,37	0,50	2,50	a						

Příloha 14: Hodnoty znaků na nažkách pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

VN – počet vyvinutých nažek v souplodí, AN – počet abortovaných nažek v souplodí, N – počet všech nažek v souplodí, AN_N – počet abortovaných nažek / počet všech nažek v souplodí. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

	VN						AN					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
	$X^2 = 66,1, df = 4, p < 0,001$						$X^2 = 47,104, df = 4, p < 0,001$					
FC	10,74	10,50	5,92	0,00	29,00	a	15,21	13,00	7,42	3,00	34,00	b
FCH	4,10	2,75	4,74	0,00	15,00	b	25,75	25,50	10,48	13,00	44,00	a
FFE	3,93	3,50	3,59	0,00	15,00	b	26,65	25,00	9,81	10,00	58,00	a
FFI	4,09	2,25	4,41	0,00	14,50	b	23,41	23,00	8,07	8,00	38,50	a
FV	3,81	3,00	3,46	0,00	17,50	b	17,18	16,00	7,07	3,00	49,00	b
	N						AN_N					
	$X^2 = 49,536, df = 4, p < 0,001$						$X^2 = 64,217, df = 4, p < 0,001$					
FC	25,94	25,50	6,56	13,00	47,50	ab	0,57	0,56	0,22	0,16	1,00	b
FCH	29,85	27,25	12,46	15,50	46,00	ab	0,88	0,91	0,11	0,67	1,00	a
FFE	30,58	27,00	8,25	22,50	58,00	a	0,85	0,88	0,15	0,40	1,00	a
FFI	27,50	27,50	9,04	8,50	49,50	a	0,86	0,90	0,15	0,51	1,00	a
FV	21,03	20,00	7,22	6,00	51,50	b	0,81	0,83	0,16	0,25	1,00	a

Příloha 15: Hodnoty znaků na lodyhách zjišťované v době zralosti nažek pro jednotlivé taxony bez zohlednění ploidního stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

DL – délka lodyhy, PAC – počet pacibulek na lodyze. FCH – *Ficaria verna* subsp. *chrysocephala*, FC – *F. verna* subsp. *calthifolia*, FFE – *F. verna* subsp. *fertilis*, FFI – *F. verna* subsp. *ficariiformis*, FV – *F. verna* subsp. *verna*.

	DL (mm)						PAC					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
	$X^2 = 82,873, df = 4, p < 0,001$						$X^2 = 139,2, df = 4, p < 0,001$					
FC	88,88	92,50	24,97	45,00	152,50	c	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FCH	95,57	93,75	17,09	77,81	132,50	bc	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FFE	83,14	71,25	30,99	33,55	137,50	c	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
FFI	119,50	121,64	36,89	47,25	187,50	ab	2,75	2,50	2,81	0,00	10,00	a
FV	135,30	135,00	36,16	42,81	235,00	a	3,14	3,00	1,73	0,00	9,00	a

Příloha 16: Hodnoty znaků na listech pro jednotlivé ploidní stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

DLA – délka listu A, DLB – délka listu B, DLA/DLB – délka listu A / délka listu B, SL – šířka listu, DLB/SL – délka listu A / šířka listu, HZ – hloubka zářezu, PO – vzdálenost nejširšího místa listu od místa nasedání řapíku, TVAR – (DLA-PO)/DLB.

DLA (cm) $X^2 = 30,309, df = 4, p < 0,001$							DLB (cm) $X^2 = 39,57, df = 4, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	2,15	2,19	0,58	0,98	4,25	b	2,75	2,73	0,64	1,38	5,02	b
3x	2,00	2,01	0,36	1,23	2,51	b	2,79	2,91	0,47	1,64	3,13	b
4x	2,36	2,31	0,51	1,14	3,83	b	3,19	3,16	0,68	1,46	4,98	b
5x	2,84	3,05	0,75	1,23	4,11	a	3,67	4,06	1,03	1,46	4,85	a
6x	2,63	2,63	0,78	1,51	3,92	ab	3,48	3,49	1,07	1,89	5,20	ab
SL (cm) $X^2 = 48,455, df = 4, p < 0,001$							HZ (cm) $X^2 = 56,012, df = 4, p < 0,001$					
2x	2,62	2,62	0,60	1,25	4,79	b	0,60	0,61	0,19	0,14	1,21	b
3x	2,76	2,92	0,48	1,59	3,08	ab	0,79	0,87	0,18	0,41	0,91	ab
4x	3,11	3,08	0,62	1,15	4,77	a	0,84	0,83	0,24	0,23	1,51	a
5x	3,45	3,83	0,95	1,39	4,94	a	0,83	0,88	0,33	0,19	1,38	a
6x	3,31	3,29	0,86	1,93	4,66	a	0,85	0,85	0,30	0,38	1,28	a
PO (cm) $X^2 = 5,7695, df = 4, p = 0,217$							TVAR $X^2 = 17,831, df = 4, p = 0,001331$					
2x	0,23	0,27	0,28	-0,40	0,81	–	0,70	0,71	0,06	0,57	0,84	a
3x	0,14	0,13	0,15	-0,10	0,39	–	0,67	0,66	0,06	0,56	0,74	ab
4x	0,25	0,23	0,20	-0,22	0,76	–	0,66	0,67	0,06	0,50	0,80	b
5x	0,32	0,30	0,18	0,02	0,66	–	0,68	0,68	0,06	0,58	0,77	ab
6x	0,28	0,36	0,30	-0,13	0,76	–	0,67	0,66	0,09	0,53	0,77	ab
DLA/DLB $X^2 = 39,355, df = 4, p < 0,001$							DLB/SL $X^2 = 15,956, df = 4, p = 0,003078$					
2x	0,78	0,80	0,07	0,61	0,94	a	1,05	1,06	0,09	0,76	1,31	a
3x	0,72	0,70	0,04	0,68	0,80	b	1,01	1,01	0,04	0,95	1,07	ab
4x	0,74	0,74	0,05	0,63	0,92	b	1,03	1,03	0,07	0,78	1,29	b
5x	0,78	0,78	0,05	0,70	0,89	a	1,06	1,06	0,05	0,96	1,15	ab
6x	0,76	0,75	0,03	0,73	0,81	ab	1,04	1,00	0,07	0,96	1,14	ab
PO/DLB $X^2 = 3,3569, df = 4, p = 0,5$												
2x	0,08	0,09	0,10	-0,15	0,26	–						
3x	0,05	0,05	0,05	-0,03	0,13	–						
4x	0,08	0,07	0,06	-0,07	0,23	–						
5x	0,11	0,09	0,08	0,01	0,30	–						
6x	0,10	0,10	0,10	-0,04	0,24	–						

Příloha 17: Hodnoty znaků zjišťovaných během kvetení na květech a lodyhách pro jednotlivé ploidní stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota χ^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

dC – délka korunního lístku, sC – šířka korunního lístku dC_sC – délka korunního lístku / šířka korunního lístku, PK – průměr květu, C – počet korunních lístků na jednom květu, DL – délka lodyhy, PL – počet listů na lodyze, PI – počet internodií na lodyze, PL_PI – počet lodyžních listů / počet internodií.

	dC (mm) $\chi^2 = 18,391, df = 3, p < 0,001$						sC (mm) $\chi^2 = 42,735, df = 3, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	10,27	10,23	1,56	5,48	14,59	b	4,32	4,39	0,79	2,70	6,34	b
3x	9,80	9,56	1,11	8,57	11,55	b	4,52	4,34	0,75	3,70	5,49	b
4x	10,93	11,00	1,38	7,35	14,06	a	4,07	3,98	0,81	2,48	7,56	b
5x	11,68	11,52	1,60	8,98	15,16	a	5,49	5,43	0,70	4,30	6,90	a
6x	11,01	11,01	–	11,01	11,01	–	5,83	5,83	–	5,83	5,83	–
	dC_sC $\chi^2 = 57,108, df = 3, p < 0,001$						PK (mm) $\chi^2 = 21,595, df = 3, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	2,42	2,41	0,32	1,84	3,61	b	21,30	21,06	3,13	12,61	30,64	b
3x	2,24	2,16	0,53	1,83	3,16	bc	20,78	21,24	2,24	18,03	23,69	b
4x	2,76	2,72	0,45	1,58	3,88	a	22,89	22,91	2,94	14,45	29,51	a
5x	2,14	2,10	0,25	1,82	2,78	c	24,38	23,89	3,42	18,72	30,63	a
6x	1,89	1,89	–	1,89	1,89	–	23,34	23,34	–	23,34	23,34	–
	C $\chi^2 = 19,562, df = 3, p < 0,001$						DL (mm) $\chi^2 = 90,083, df = 3, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	8,33	8,00	0,92	7,00	14,33	a	60,21	60,93	20,50	16,67	105,88	b
3x	8,67	8,50	1,16	7,00	10,00	ac	95,74	95,31	42,97	28,78	136,87	a
4x	8,65	8,67	0,86	6,00	11,00	bc	112,39	111,20	35,71	23,95	220,00	a
5x	8,98	9,00	0,93	8,00	11,00	bc	101,45	94,82	36,37	56,39	181,67	a
6x	8,00	8,00	–	8,00	8,00	–	95,49	95,49	–	95,49	95,49	–
	PL $\chi^2 = 29,629, df = 3, p < 0,001$						PI $\chi^2 = 95,81, df = 3, p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	2,56	2,00	2,37	0,00	9,00	a	1,92	2,00	0,60	1,00	3,00	c
3x	3,62	4,00	2,20	0,00	6,00	ab	3,48	3,75	1,49	1,00	5,00	a
4x	4,20	4,00	1,77	0,00	10,00	b	3,42	3,33	0,94	1,00	5,67	a
5x	3,93	4,00	2,74	0,00	10,00	ab	2,60	2,33	0,93	1,00	4,33	b
6x	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–	2,00	2,00	–	2,00	2,00	–
	PL_PI $\chi^2 = 7,9331, df = 3, p = 0,04742$											
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.							
2x	1,11	0,91	1,02	0,00	4,00	a						
3x	0,88	1,08	0,50	0,00	1,20	a						
4x	1,21	1,17	0,47	0,00	3,50	a						
5x	1,37	1,33	0,72	0,00	2,61	a						
6x	0,00	0,00	–	0,00	0,00	–						

Příloha 18: Hodnoty znaků na nažkách pro jednotlivé ploidní stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

VN – počet vyvinutých nažek v souplodí, AN – počet abortovaných nažek v souplodí, N – počet všech nažek v souplodí, AN_N – počet abortovaných nažek / počet všech nažek v souplodí.

	VN $X^2 = 53,191$, $df = 3$, $p < 0,001$						AN $X^2 = 4,318$, $df = 3$, $p = 0,2291$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	9,13	8,25	6,24	0,00	29,00	a	18,74	17,75	9,88	3,00	58,00	–
3x	1,50	0,25	2,92	0,00	8,50	c	17,38	16,25	6,68	11,00	29,50	–
4x	4,33	4,00	3,76	0,00	16,00	b	18,00	16,00	8,01	3,00	49,00	–
5x	2,29	1,00	3,00	0,00	12,00	c	20,69	19,25	5,56	13,00	37,50	–
6x	0,50	0,50	–	0,50	0,50	–	25,50	25,50	–	25,50	25,50	–
	N $X^2 = 35,396$, $df = 3$, $p < 0,001$						AN_N $X^2 = 44,025$, $df = 3$, $p < 0,001$					
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	27,87	26,25	7,47	13,00	58,00	a	0,65	0,65	0,23	0,16	1,00	b
3x	18,88	18,50	6,19	11,00	30,00	b	0,92	0,99	0,16	0,55	1,00	a
4x	22,36	21,50	8,28	6,00	51,50	b	0,80	0,82	0,16	0,25	1,00	a
5x	22,98	21,50	7,36	15,50	49,50	b	0,91	0,95	0,09	0,70	1,00	a
6x	26,00	26,00	–	26,00	26,00	–	0,98	0,98	–	0,98	0,98	–

Příloha 19: Hodnoty znaků na na lodyhách zjišťované v době zralosti nažek pro jednotlivé ploidní stupně. Zobrazeny jsou průměr, medián, směrodatná odchylka (SD), minimální a maximální hodnota. Hodnota X^2 představuje hodnotu testového kritéria Kruskal-Wallisova testu. Kategorie sdílející stejné písmeno nebyly při porovnávání pomocí Dunnova testu signifikantně rozdílné.

DL – délka lodyhy, PAC – počet pacibulek na lodyze.

	DL (mm) $X^2 = 61,561$, $df = 3$, $p < 0,001$					PAC $X^2 = 111,65$, $df = 3$, $p < 0,001$						
	Průměr	Medián	SD	Min.	Max.		Průměr	Medián	SD	Min.	Max.	
2x	88,99	90,00	25,84	33,55	152,50	b	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	b
3x	124,38	130,00	39,79	50,00	162,50	a	2,75	3,25	1,83	0,00	4,50	a
4x	130,96	132,09	37,82	42,81	235,00	a	2,85	3,00	1,83	0,00	9,00	a
5x	125,96	110,00	38,17	74,74	187,50	a	3,48	3,00	3,15	0,00	10,00	a
6x	87,50	87,50	–	87,50	87,50	–	0,50	0,50	–	0,50	0,50	–