

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Karyologická a morfologická variabilita okruhu *Gagea bohemica* ve východní části střední Evropy

Bakalářská práce

David Horák

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

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

Konzultanti: Mgr. Michal Hroneš, Gergely Király, Ph.D.

Olomouc

duben 2015

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: David Horák

Název práce: Karyologická a morfologická variabilita okruhu *Gagea bohemica* ve východní části střední Evropy

Typ práce: Bakalářská práce

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

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

Rok obhajoby práce: 2015

Abstrakt: Z východní části střední Evropy jsou v okruhu *Gagea bohemica* uváděny v soudobé literatuře tři významnější taxony: *G. bohemica* subsp. *bohemica*, *G. bohemica* subsp. *saxatilis* a *G. szovitsii*. Tato práce se zaměřila na analýzu ploidie vzorků vybraných populací uvedeného okruhu pomocí průtokové cytometrie a současně jejich morfometrické studium. Pro všechny studované populace v literatuře uváděné jako *G. bohemica* subsp. *bohemica* byl zjištěn pentaploidní cytotyp ($2n = 5x = 60$), pro většinu populací *G. szovitsii* pak poprvé tetraploidní cytotyp ($2n = 4x = 48$). Avšak u jedné populace, přiřazované k tomuto taxonu, byly všechny analyzované rostliny pentaploidní, u dalšího jednoho vzorku populace sice převládli tetraploidi, s výjimkou jedné rostliny, která byla rovněž pentaploidní. Výsledky opakované analýzy rostlin, řazených ke *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Senička, Olomoucko, Česká republika), ukazují na tetraploidní cytotyp. Morfometrická analýza studovala i dříve používané znaky pro determinaci taxonů, nicméně jen některé z nich se ukázaly jako charakteristické pro udávaný taxon (počet květů a délka lodyhy, tvar okvětních lístků). Rozložení hodnot většiny znaků (a zejména těch na květech, např. délka okvětních lístků, tvar a velikost semeníku, ale pravděpodobně i odění rostlin) koreluje spíše s ploidii vzorků populací než s jejich taxonomickou příslušností, uváděnou dřívějšími autory.

Klíčová slova: *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis*, *Gagea szovitsii*, polyploidie, průtoková cytometrie, morfomerika

Počet stran: 75

Počet příloh: 1

Jazyk: Český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname: David Horák

Title: Karyological and morphological variability of the *Gagea bohemica* group in the eastern part of Central Europe

Type of thesis: Bachelor

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

Supervisor: Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.

The year of presentation: 2015

Abstract: In the recent literature there are three main taxa of *Gagea bohemica* group known from the eastern part of Central Europe: *G. bohemica* subsp. *bohemica*, *G. bohemica* subsp. *saxatilis* and *G. szovitsii*. This thesis is focused on the analysis of ploidy levels from samples of choosed populations by the flow cytometry and study of their morphological characters. Pentaploid cytotype ($2n = 5x = 60$) was detected for all populations known in the literature as *G. bohemica* subsp. *bohemica*. Tetraploid cytotype ($2n = 4x = 48$) was detected for first time for the majority of *G. szovitsii* populations. Nevertheless, in one population, assigned to this taxon, all analysed plants were pentaploids and in another population tetraploid individuals predominated with exception of one pentaploid plant. Results of repeatedly-made flowcytometric analyses of plants assigned as *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Senička, Olomouc region, Czech Republic) showed tetraploid cytotype. Morphological analysis included also characters given as diagnostic for the determination of taxa by previous authors. However only some of these characters proved as distinctive for appropriate taxon (number of flowers, length of stem, shape of petals). The scatter of values of vast majority of characters (and mainly them on flowers for example length of petals, shape and size of ovary, probably also the indumentum of plants) correlated more with ploidy level of samples than with taxonomic assignment reported by previous authors.

Keywords: *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis*, *Gagea szovitsii*, polyploidy, flow cytometry, morphometrics

Number of pages: 75

Number of appendices: 1

Language: Czech

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. RNDr. Bohumila Trávníčka, Ph.D. a uvedl veškerou použitou literaturu a další informační zdroje.

V Olomouci

.....

OBSAH

Obsah.....	iv
Seznam tabulek	vi
Seznam obrázků	vii
Poděkování	x
1. Úvod.....	1
2. Obecná část	2
2.1 Rod <i>Gagea</i> Salisb.	2
2.1.1 Obecná charakteristika a postavení v systému rostlin	2
2.1.2 Morfologie	2
2.1.3 Infragenerické členění.....	3
2.1.4 Cytotaxonomie a cytogenetika.....	7
2.1.5 Hybridizace	8
2.2 <i>Gagea bohemica</i> agg.	8
2.2.1 Přehled popsaných taxonů <i>G. bohemica</i> agg.	9
2.2.2 Vývoj chápání <i>G. bohemica</i> agg.	16
2.2.3 Karyologie <i>G. bohemica</i> agg.	17
2.3 Přehled taxonů <i>G. bohemica</i> agg. ve střední Evropě.....	18
2.3.1 <i>Gagea bohemica</i> (Zauschner) J. A. Schultes et J. H. Schultes subsp. <i>bohemica</i> ..	19
2.3.2 <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i> var. <i>stenochlamydea</i> Borbás	21
2.3.3 <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>saxatilis</i> (Mert. et Koch) Pascher	22
2.3.4 <i>Gagea szovitsii</i> (A. F. Láng) Besser	25
3. Cíle práce.....	29
4. Materiál a metodika.....	30
4.1 Rostlinný materiál	30
4.2 Stanovení DNA ploidní úrovně	30
4.3 Morfometrická analýza.....	31
4.4 Statistické zpracování	32
5. Výsledky.....	34
5.1 DNA ploidní úroveň	34
5.2 Morfometrické výsledky.....	35
5.2.1 Výsledky statistických testů.....	39

5.2.2 Analýza hlavních komponent (PCA).....	55
5.2.3 Kanonická diskriminační analýza (CDA).....	56
6. Diskuze.....	58
6.1 Zastoupení a rozšíření cytotypů <i>G. bohemica</i> agg. ve střední Evropě	58
6.2 Morfologická variabilita <i>G. bohemica</i> agg. ve střední Evropě	59
6.3 <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>saxatilis</i> v ČR	62
6.4 Důsledky pro další biosystematické studium <i>Gagea bohemica</i> agg.	62
7. Závěr.....	64
8. Literatura	65
Příloha 1	74

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Infragenerické členění rodu <i>Gagea</i> podle I. G. Levicheva a M. Zarrei et al.	5
Tabulka 2: Přehled znaků zahrnutých do morfometrické analýzy	31
Tabulka 3: Přehled měřených kvantitativních znaků a poměru délky čnělky a délky semeníku.	37
Tabulka 4: Analýza kanonických skupin v hodnocení tří analyzovaných skupin	56
Tabulka 5: Hodnoty standardizovaných kanonických koeficientů analyzovaných kvalitativních znaků pro tři hodnocené skupiny	57
Tabulka 6: Hodnoty korelací měřených kvalitativních znaků s příslušnou kanonickou proměnnou (osou) pro tři hodnocené skupiny.....	57
Tabulka 7: Klasifikační tabulka účinnosti diskriminační funkce pro rozlišení jednotlivých skupin	57

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Lektotyp <i>G. bohemica</i> z Abhandlungen einer Privatgesellschaft in Bohmen	10
Obrázek 2: Mapa s přibližným označením areálu výskytu <i>G. bohemica</i> agg., s vyznačením známých ploidních stupňů pro daná území a udávaných taxonů	17
Obrázek 3: <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	19
Obrázek 4: Biotopy <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i> na různých podkladech	20
Obrázek 5: <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i> var. <i>stenochlamydea</i>	22
Obrázek 6: <i>Gagea bohemica</i> subsp. <i>saxatilis</i>	23
Obrázek 7: <i>Gagea szovitsii</i>	27
Obrázek 8: Vyznačení výskytu zjištěných ploidních stupňů u jednotlivých populací.....	34
Obrázek 9: Příklady výstupů z měření na průtokovém cytometru.....	35
Obrázek 10: Přehled morfometricky analyzovaných populací s uvedením ploidního stupně .	36
Obrázek 11: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky lodyhy podle ploidního stupně a uváděného taxonu	39
Obrázek 12: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky nejspodnějšího lodyžního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu	39
Obrázek 13: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky nejspodnějšího lodyžního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu	40
Obrázek 14: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky nejspodnějšího lodyžního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu	40
Obrázek 15: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky okvětních lístků vnějšího kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu	41
Obrázek 16: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky okvětních lístků vnějšího kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu	41
Obrázek 17: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky okvětních lístků vnitřního kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu	42
Obrázek 18: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky okvětních lístků vnitřního kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu	42
Obrázek 19: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky nitky podle ploidního stupně a uváděného taxonu	43

Obrázek 20: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky nitky podle ploidního stupně a uváděného taxonu	43
Obrázek 21: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky prašníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu	44
Obrázek 22: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky prašníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu	44
Obrázek 23: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky semeníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu	45
Obrázek 24: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky žebra semeníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu	45
Obrázek 25: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky čnělky podle ploidního stupně a uváděného taxonu	46
Obrázek 26: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky čnělky v nejužším místě podle ploidního stupně a uváděného taxonu.....	46
Obrázek 27: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky čnělky v nejširším místě podle ploidního stupně a uváděného taxonu.....	47
Obrázek 28: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky přízemního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu	47
Obrázek 29: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty poměru délky čnělky/délky semeníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu	48
Obrázek 30: Bodový diagram (dot plot), znázorňující získané hodnoty počtu květů na lodyze podle ploidního stupně a přiřazeného taxonu.....	49
Obrázek 31: Grafické znázornění kolik procent z celkového množství studovaných lodyh u jednotlivých skupin mělo daný počet květů.....	49
Obrázek 32: Sloupcový diagram znázorňující četnost výskytu daného tvaru vrcholu okvětního lístku (tupý, tupě špičatý, špičatý) u jednotlivých skupin.....	50
Obrázek 33: Sloupcový diagram znázorňující četnost výskytu jednotlivých typů zahloubení semeníku u jednotlivých skupin.....	50
Obrázek 34: Sloupcový diagram, znázorňující četnost jedinců s určitým typem žlábkovitosti	51
Obrázek 35: Sloupcový diagram se znázorňující četnost lodyh s danou intenzitou odění v jejich dolní části	51
Obrázek 36: Sloupcový diagram znázorňující četnost lodyh s danou intenzitou odění v jejich horní části	52

Obrázek 37: Sloupcový diagram se znázorňující četnost lodyh s listy dané intenzity odění na svém okraji	53
Obrázek 38: Sloupcový diagram znázorňující četnost okvěť s hodnocenou danou intenzitou odění na rubu.....	53
Obrázek 39: Sloupcový diagram znázorňující četnost lodyh s chlupy a bez nich.	54
Obrázek 40: Sloupcový diagram se znázorňující četnost zastoupení různých typů zbarvení lodyhy u jednotlivých hodnocených skupin.....	54
Obrázek 41: PCA ordinační diagram pro všechny znaky	55
Obrázek 42: Kanonická diskriminační analýza pro jednotlivé jedince v barevně odlišených skupinách podle taxonu a ploidie	56

Poděkování

Rád bych poděkoval za trpělivost, vstřícný přístup a podnětnou a cennou možnost práce na tomto „národním“ taxonu doc. RNDr. Bohumilu Trávníčkovi, Ph.D. Za nezměrnou obětavost, pomoc a podporu Mgr. Michalu Hronešovi, za předání mnohých myšlenek do této práce a překlady z maďarštiny Dr. Gergely Királymu, za obětavé šoférování a pomoc při společných expedicích naší „geofytové skupiny“ Mgr. Lucii Kobrlové, za průvodcování po pražských lokalitách RNDr. Jiřímu Malinovi a Magdaleně Hrdinové a za spojení se skupinou „Gageing“ a cenné informace Mgr. Zdeňku Musilovi (Správa CHKO Moravský kras) a Ing. Radomíru Němcovi (Jihomoravské muzeum ve Znojmě).

1. ÚVOD

Rod křivatec (*Gagea* Salisb.) je pozoruhodný výskytem evolučních fenoménů jako je hybridizace, polyploidizace a přítomnost jak pohlavního, tak nepohlavního rozmnožování (Peruzzi et al. 2009, Peterson et al. 2010, Pfeiffer et al. 2013, Tison et al. 2013). Tyto jevy podstatně ovlivnily vysokou taxonomickou složitost tohoto rodu (Peterson et al. 2004, Wörz et al. 2012). Systematické studium rodu významným způsobem přispívá k objasnění mechanismů vzniku nových taxonů, jejich přirozené interpretace či role různých evolučních faktorů v tomto procesu (Peruzzi 2008b, Peterson et al. 2010, Wörz et al. 2012, Tison et al. 2013).

Právě druh křivatec český (*Gagea bohemica* (Zauschner) J. A. Schultes et J. H. Schultes) je nositelem řady výše zmíněných evolučních fenoménů. Od jeho prvního popisu J. Zauschnerem v roce 1776 z oblasti pražské Šárky bylo popsáno mnoho dalších, mnohdy sporných, blízce příbuzných či intraspecifických taxonů a objeveny pozoruhodné biologické vlastnosti druhu (Kirschner et al. 2007, Peruzzi 2008, Peterson et al. 2010, Tison et al. 2013). Důsledné studium těchto vlastností může přinést cenné poznatky nejen pro správnou taxonomickou klasifikaci *Gagea bohemica* a s ní asociovaných taxonů, ale i pro praktickou ochranu tohoto silně ohroženého druhu a v neposlední řadě i obecně aplikovatelné poznatky z ekologie rostlin.

2. OBECNÁ ČÁST

2.1 Rod *Gagea* Salisb.

2.1.1 Obecná charakteristika a postavení v systému rostlin

Rod křivatec (*Gagea*) náleží mezi jednoděložné rostliny (klád monocots; APG III 2009), je řazen do řádu Liliales Perleb., čeledi Liliaceae Juss. (liliovitě), podčeledi Lilioideae Eaton. Toto hierarchické zařazení je ustáleno jak v klasických morfologických systémech (Cronquist 1981, Takhtajan 1997), tak v moderním kladistickém pojetí (APG III 2009, Stevens 2014) i přes často rozdílné vnímání těchto taxonomických jednotek. Podčeď Lilioideae Eaton bývá dělena na triby Liliae Ritgen a Tulipeae Duby (incl. rod *Gagea*; Patterson et Givnish 2002, Peruzzi et al. 2009, Kim et al. 2013). Některými autory však toto dělení není uznáváno (cf. Stevens 2014). V tomto pojetí jsou rody *Clintonia* Raf. a *Medeola* L. klasifikovány jako samostatný tribus Medeoleae Bentham (nikoliv jako nadčeď Medeolioideae (Benth.) Tamura v jiných systémech). Zbylé rody (včetně rodu *Gagea*) pak patří do širěji pojatého tribu Liliae (Stevens 2014). V rámci tribu Tulipeae tvoří rod *Gagea*, případně s rodem *Lloydia* Salisb. ex Rchb., pokud je rozlišována jako samostatný rod (viz níže), sesterskou skupinu kládu rodů *Tulipa-Erythronium-Amana* (Patterson et Givnish 2002, Ronsted et al. 2005).

Rod *Gagea* zahrnuje podle různého taxonomického pojetí 70 až 300 druhů vytrvalých geofytů (Zarrei et al. 2007, Levichev et Jezniakowsky 2008, Tison et al. 2013, Stevens 2014), přičemž nejvyšší druhové diverzity dosahuje v západní Pamíro-Alaji (97 druhů) a západním Ťan-šanu (65 druhů), a za vývojová centra je považována střední Asie, Kavkaz a Středozeď (Hrouda 2011, Peterson et al. 2011). Rod *Gagea* v současném pojetí se vyskytuje v Eurasii, severní Africe a Severní Americe (Hrouda 2011, Peruzzi 2011). Jako samostatný rod byl vyčleněn R. A. Salisburyem v roce 1806 z rodu *Ornithogalum* L. (Hyacinthaceae Batsch), zejména na základě typu květenství, a pojmenován na počest Sira Thomase Gage (Salisbury 1806).

2.1.2 Morfologie

Zástupci rodu *Gagea* jsou vytrvalé byliny s podzemními cibulemi a přímou až krátce vystoupavou, nevětvenou, olistěnou lodyhou zakončenou jednotlivým květem nebo květenstvím charakterizovaným jako chudý chocholík, lichookolík nebo zdánlivý

vrcholičnatý okolík (Hrouda 2011, Dostál 1989, Richardson 1980). Cibule vyrůstají po 1-3(-5), tvořeny částečně nebo zcela srostlými šupinami, většinou krytými vícevrstevnatými blanitými až kožovitými obaly (Dostál 1989, Hrouda 2011). Většina druhů vytváří pacibulky s listy nebo bez nich (Hrouda 2011, Richardson 1980). Listy nitkovité (většinou u sterilních rostlin), čárkovité až kopinaté, ploché nebo žlábkovité až oblé, na špičce kápovité (Dostál 1989). Lodyha lysá až hustě chlupatá, s 1-2(-9) lodyžními listy. Květenství složeno z 2-15(-20) květů na nestejně dlouhých květních stopkách nebo květy jednotlivé (Hrouda 2011). Květní stopky na průřezu okrouhlé, občas duté (Tison et al. 2013). Květy oboupohlavné, válcovitě zvonkovité až kolovitě rozestálé (Richardson 1980). Okvětních lístků 6, uspořádaných ve 2 kruzích, volné, většinou žluté, víceméně stejné nebo vnitřní o málo užší a kratší, na bázi s drobnými nektárii. Tyčinek 6, ve 2 kruzích, nitky tenké, prašníky přímé, v obrysu podlouhlé až vejčité (Dostál 1989, Hrouda 2011). Gyneceum synkarpní, srostlé ze 3 plodolistů, semeník svrchní, v obrysu elipsoidní nebo obvejčitý, oble trojboký až ostře šestižebřý, v každém pouzdře s větším počtem obrácených vajíček (Hrouda 2011). Čnělka přímá, šídlovitá, blizna trojlaločná (Dostál 1989). Tobolky podobného tvaru jako semeník. Semena v obrysu podlouhlá, oblá, hnědá nebo okrová, s různě velkými vrcholovými přívěsky (masíčky; Hrouda 2011).

Pro jednotný morfologický popis je nutno ujednotit používání termínů lodyžní list a listen. U křivatců převládá názor, že první dva větší listovité útvary sblížené pod květenstvím jsou listy a další drobnější listovité útvary (pokud se vyskytují) jsou označovány jako listeny (Graebner et Kirchner 1934, Richardson 1980, Dostál 1989), nicméně L. Hrouda pro větší přehlednost použil ve zpracování Květeny ČR jen termín lodyžní listy (Hrouda 2011). Toto zjednodušení je užito i v této práci.

2.1.3 Infragenerické členění

První rozdělení rodu *Gagea* provedl K. Koch v roce 1849, kdy vyčlenil dvě sekce *Holobulbos* K. Koch a *Didymobulbos* K. Koch (Koch 1849, Peterson et al. 2008). P. E. Boissier (1884) přidal další dvě sekce *Platyspermum* Boissier a *Tribolbos* Boissier. Podrobným členěním rodu se následně zabývali A. A. Pascher a A. Terracciano. A. A. Pascher (1904, 1907b) dělí rod na dva podrody *Eugagea* Pascher a *Hornungia* Pascher zejména na základě vzhledu semen (podrod *Eugagea* charakterizuje kulatými nebo hranatými, nikdy však plochými semeny, podrod *Hornungia* plochými, tenkými semeny). Dále rozlišuje sekce, subsekce a případně série: Sekce *Didymobulbos* (se subsekcemi *Pygmaeae* Pascher,

Chrysanthae Pascher, *Arvenses* Pascher), *Monophylos* Pascher (se subsekcemi *Minimae* Pascher, *Fistulosae* Pascher), *Holobolbos*, *Tribolbos* z podrodu *Eugagea* a z podrodu *Hornungia* sekce *Platyspermum* (subsekce *Reticulatae* Pascher a v ní tři série *Eureticulatae* Pascher a *Euchloranthae* Pascher a *Stipitatae* Pascher) a *Plecostigma* (Turcz.) Pascher. Některá z uvedených vnitrorodových jmen jsou podle současných pravidel botanické nomenklatury invalidní. A. Terracciano (1905, 1906) rozdělil rod opět podobně na dva podrody (*Gagea* a *Gageastrum* A. Terracc.) a dále na sekce, subsekce i série. Nicméně v následujících letech byly pro vnitrodruhové členění užívány zejména jen sekce, které vycházely z Pascherova členění (Pascher 1904, Pascher 1907, Peterson et al. 2008 a dále literatura a diskuse tamtéž).

Až v roce 2008 publikoval I. G. Levichev nové vnitrodruhové členění pro rod *Gagea* v celé geografické šíři (Levichev in Peterson et al. 2008). Toto rozdělení do sekcí je založeno zejména na morfologických charakteristikách (typ květenství, charakter řezu květní stopkou, počet a typ přízemních listů, tvar okvětních lístků a charakter semeníku a semen) a bylo podpořeno (s výjimkou sect. *Stipitatae*) publikovanými molekulárními analýzami.

Fylogenetická studie zástupců rodu *Gagea* v Německu (Peterson et al. 2004) podnítila soustavný výzkum zaměřený na vztah mezi rodem *Gagea* a blízce příbuzným rodem *Lloydia*, které podle předchozích studií tvořily sesterskou skupinu kládu *Tulipa-Erythronium-Amama* (Patterson et Givnish 2002, Ronsted et al. 2005). V této studii byl druh *Lloydia serotina* (L.) Salisb. ex Rchb., původně použitý jako outgroup, vnořený mezi zástupce rodu *Gagea*. Další studium potvrdilo monofylii rodů *Gagea* a *Lloydia* jen jako celku (Peterson et al. 2008). Nebyly potvrzeny tradičně uváděné morfologické rozlišovací znaky mezi rody, tj. absence nektarií a zvětšování a zbytnování okvětních lístků po odkvětu u rodu *Gagea* (Heywood 1980, Richardson 1980, Xinquí et Turland 2000, 2000b). U zástupců rodu *Gagea* s. str. jsou totiž nektaria rovněž přítomna, ale nejsou zjištělná na herbářových položkách (Ascherson et Graebner 1907, Peterson et al. 2008). Rovněž u některých druhů rodu *Gagea* s. str. (např. *G. bohemica*) lze pozorovat zasychání okvětních lístků jako u druhů rodu *Lloydia*. Předpokládá se, že vývoj okvětních lístků po odkvětu je předmětem selekčního tlaku prostředí a vyvinul se u jednotlivých skupin nezávisle, výskyt nektarií pravděpodobně souvisí s dostupností opylovačů. Rozdíly byly pozorovány jen ve formaci disku cibule - u zástupců rodu *Gagea* je disk v důsledku dvouleté životnosti cibule velmi kompaktní, diskovitý, u rodu *Lloydia* v důsledku delší životnosti cibule (3-6 let; s výjimkou *L. triflora* Baker) je naopak protažený (Peterson et al. 2008). Později, při zkoumání fylogeneticky bazálních zástupců rodu *Gagea*

vytvořili autoři sekci *Lloydia* (Salisb. ex Rchb.) Peruzzi, J.-M. Tison, A. Peterson et J. Peterson, pro druhy *Gagea (Lloydia) serotina* (L.) Ker-Gawl. a *G.(L.) noltiei* Peruzzi, J.-M. Tison, A. Peterson et J. Peterson (Peruzzi et al. 2008). Při podrobnější fylogenetické analýze bylo dále poukázáno na samostatné postavení druhů *Gagea (Lloydia) flavonutans* (H. Hara) Zarrei et Wilkin a *G. (L.) oxycarpa* (Franch.) Zarrei et Wilkin mimo skupinu *Gagea* sect. *Lloydia* a byly zařazeny do *G. sect. Tricholloydia* (Engl.) Zarrei et Wilkin (Zarrei et al. 2009).

Klasifikace pro taxony dříve dělené mezi rody *Gagea* a *Lloydia* tak odpovídá současným poznatkům, kdy na základě molekulárních dat ani jeden z rodů netvoří monofyletickou skupinu a většina charakteristických znaků je sdílena oběma rody nebo se vyvinula několikrát nezávisle (Peterson et al. 2008, Zarrei et al. 2009). Lépe navíc odpovídá situaci, kdy bazální zástupci rodu *Gagea* (*G. graeca* (L.) Irmisch, *G. libanotica* (Hochst.) Greuter, *G. trinervia* (Viv.) Greuter) byli původně zařazeni v rodu *Lloydia* na základě pozorovaných morfologických charakteristik (Peruzzi et al. 2008, Zarrei et al. 2009). Názor A. Terracciana, který pro výše uvedené druhy vytvořil samostatnou sekci *Anthericoides* A. Terracc. v rodě *Gagea* nebyl až do sedmdesátých let 20. století uznáván (Terracciano 1905b, Peruzzi et al. 2008).

Nejnovější vnitrorodovou klasifikaci navrhl Zarrei et al. (2011), který klasifikuje rod do sedmi sekcí (viz tabulka 1) a definitivně odmítá Pascherovy podrody jako nepodpořené molekulárními daty (například Pascherem uváděná morfologie semen je pravděpodobně adaptivní znak, který se vyvinul několikrát nezávisle; Peterson et al. 2008; Zarrei et al. 2011).

Tabulka 1: Infragenerické členění rodu *Gagea* podle I. G. Levicheva a M. Zarrei et al. (zpracováno dle Peterson et al. 2011)

Sekce podle I. G. Levicheva (Levichev in Peterson et al. 2008) Sekce podle M. Zarrei et al. (2011)

Peterson et al. 2008)

Gagea

Gagea

Didymobulbos K. Koch

Didymobulbos K. Koch

Fistulosae (Pascher) Davlianidze

Minimae (Pascher) Davlianidze

Spathaceae Levichev

Stipitatae (Pascher) Davlianidze

Dschungaricae Levichev

Tabulka 1: Pokračování

Sekce podle I. G. Levicheva (Levichev in Peterson et al. 2008)	Sekce podle M. Zarrei et al. (2011)
<i>Plecostigma</i> (Turcz.) Pascher	<i>Plecostigma</i> (Turcz.) Pascher
<i>Platyspermum</i> Boissier	<i>Platyspermum</i> Boissier
<i>Graminifoliae</i> Levichev	
<i>Incrustatae</i> Levichev	
<i>Bulbiferae</i> Levichev	
<i>Anthericoides</i> A. Terracc.	<i>Anthericoides</i> A. Terracc.
	<i>Tricholloydia</i> (Engl.) Zarrei et Wilkin
	<i>Lloydia</i> (Salisb. ex Rchb.) Peruzzi, J.-M. Tison, A. Peterson et J. Peterson

Toto členění bylo dále diskutováno při studii čínských zástupců rodu (Peterson et al. 2011), kdy autoři podporují samostatnost sekce *Bulbiferae* (vnořené do sekce *Platyspermum* v práci Zarrei et al. 2011) a sekce *Minimae* (vnořené do sekce *Didymobulbos*) a zdůrazňují roli anatomických a ontogenetických znaků a naopak podporují zahrnutí sekce *Fistulosae* do sekce *Didymobulbos*. Následně L. Peruzzi upravil starší rozdělení I. G. Levicheva a dospěl k infragenerické členění uvedenému níže (Peruzzi et al. 2008, Peruzzi 2011). Toto rozdělení použil rovněž ve své další studii (Peruzzi 2012).

Infragenerické členění rodu *Gagea* podle L. Peruzziho (Peruzzi 2011) na 14 sekcí

Anthericoides A. Terracc., Bull. Soc. Bot. France 52: 24 (1905)

Bulbiferae Levichev, Mol. Phylogenet. Evol. 46: 448 (2008)

Didymobulbos (K. Koch) Boissier, Fl. Orient. 5: 204 (1884) [= sect. *Fistulosae* (Pascher) Davlianidze, Not. Syst. Geogr. Inst. Bot. Thbilissiensis 30: 62 (1973)]

Gagea

Incrustatae Levichev, Bot. Zhurn. 75(2): 232 (1990)

Lloydia (Salisb. ex Rchb.) Peruzzi, J.-M. Tison, A. Peterson et J. Peterson, Taxon 57(4): 1212 (2008)

Minimae (Pascher) Davlianidze, Not. Syst. Geogr. Inst. Bot. Thbilissiensis 30: 62 (1973)

Persicae (Levichev) Peruzzi, Atti Soc. tosc. Sci. nat., Mem., Serie B, 118: 24 (2011)

Platyspermum Boissier, Fl. Orient. 5: 204 (1884) [= sect. *Graminifoliae* Levichev, Bot. Zhurn. 75(2): 231 (1990)]

Plecostigma (Turcz.) Pascher, Lotos 24: 116 (1904)

Spathaceae Levichev, Mol. Phylogenet. Evol. 46: 449 (2008)

Stipitatae (Pascher) Davlianidze, Not. Syst. Geogr. Inst. Bot. Thbilissiensis 29: 71 (1972)

[= sect. *Dschungaricae* Levichev, Mol. Phylogenet. Evol. 46: 448 (2008)]

Tricholloydia (Engl.) Zarrei et Wilkin, Phytotaxa 15: 53 (2011)

Triflorae Peruzzi, Atti Soc. Tosc. Sci. nat., Mem., Serie B, 118: 24 (2011)

2.1.4 Cytotaxonomie a cytogenetika

Čeď Liliaceae je mj. pozoruhodná tím, že zahrnuje druhy, jejichž genomy se řadí mezi vůbec největší mezi krytosemennými rostlinami (např. tetraploidní *Fritillaria assyriaca* Baker $1C = 127,4$ pg), a zároveň druhy s velmi malými genomy (např. *Prosartes smithii* (Hook.) Utech, Shinwari & Kawano $1C = 3,4$ pg). Předpokládá se, že výrazný nárůst velikosti genomu v této čeledi probíhá punktualisticky a spíše pasivně (Leitch et al. 2007). U zástupců rodu *Gagea* je naopak známa spíše menší velikost genomu ($1Cx = 3,23-14,57$ pg; pro 40 zástupců rodu; Peruzzi et al. 2009). Ke zmenšení velikosti genomu však došlo v průběhu evoluce patrně druhotně, jak naznačují data v práci L. Peruzziho, což je v kontrastu s obecným trendem, kdy velikost genomu u krytosemenných rostlin přednostně narůstá (Hawkins et al. 2008, Peruzzi 2012). Toto zmenšení velikosti genomu rovněž doprovázelo zvýšení mezichromozomové asymetrie (Peruzzi et al. 2009). V čeledi Liliaceae (včetně rodu *Gagea*), stejně jako obecně mezi krytosemennými rostlinami, rovněž platí průměrný negativní vztah mezi velikostí genomu a četností polyploidizace (Leitch et Bennet 2004, Peruzzi et al. 2009). Rody, jejichž zástupci dosahují velikosti genomu menší než $1C = 25$ pg vykazují větší podíl polyploidních taxonů (0-80 %) než rody, jejichž zástupci mají velikost genomu větší než $1C = 25$ pg (0-3 %; Peruzzi et al. 2009).

Původním základním chromozomovým číslem pro čeď Liliaceae je $x = 6$, nicméně pro celou podčeď Liliodeae (včetně tribu Tulipeae) je za ně považováno $x = 12$ (Peruzzi et al. 2009). V rámci rodu *Gagea* je evidentní, že bazální sekce jsou charakteristické diploidními taxony a terminální větve taxony s různou ploidní úrovní, často s převahou polyploidů (sekce *Gagea* a *Didymobulbos*) a některé málo početné sekce (*Persicae*, *Spathaceae*) jsou tvořeny jen polyploidními taxony. Z těchto srovnání se odvozuje, že polyploidizace začala hrát roli v evoluci rodu poměrně nedávno, pravděpodobně společně s hybridizací. Pro úspěšné přežití

polyploidních taxonů hrála důležitou roli i možnost vegetativního rozmnožování (Peruzzi et al. 2012). V rodu *Gagea* navíc existují i ploidní řady v rámci jednotlivých druhů (např. u *G. bohemica*, *G. lutea* (L.) Ker-Gawl.; Peruzzi 2003).

2.1.5 Hybridizace

Studie prováděné na zástupcích fylogeneticky terminálních sekcí *Gagea*, *Didymobulbos* a *Minimae*, charakteristických množstvím polyploidních taxonů (jak bylo výše zmíněno), ukazují rovněž na výraznou roli hybridizace v evoluci těchto linií (Peruzzi 2008b, Peterson et al. 2009, Peterson et al. 2011, Tison et al. 2013). Například při studiu 35 taxonů sekce *Didymobulbos* došli autoři k předpokladu, že téměř 1/3 taxonů vznikla hybridizací (Tison et al. 2013). K tomuto jevu podle nich přispěly tři hlavní faktory: Častý sympatrický výskyt taxonů, schopnost masivního vegetativního rozmnožování (které může pomoci překlenout částečnou sterilitu hybridizací nově vznikajících typů) a výrazná schopnost tvořit polyploidy. Vzniklé hybridy se mohou opět křížit s rodičovskými druhy, roli jednotlivých taxonů v tomto procesu pak může silně ovlivňovat sterilita nebo fertilita účastněných rostlin (Pfeiffer et al. 2013). Je znám i případ vzniku dvou různých hybridogenních taxonů též hybridní kombinace (*G. pomeranica* Ruthe a *G. megapolitana* Henker z rodičovské kombinace *G. pratensis* (Pers.) Dumort. × *G. lutea*; Peterson et al. 2009, Pfeiffer et al. 2013).

2.2 *Gagea bohemica* agg.

Křivatec český (*Gagea bohemica*; sekce *Didymobulbos* ve vnitrorodovém členění užitém v Peruzzi 2011), chápaný v širokém pojetí, má rozsáhlý areál rozšíření, zahrnující střední Evropu, Středomoří (Francie, Itálie, Řecko, Španělsko, Portugalsko, Turecko, Sýrie, Izrael), východní Evropu (Rumunsko, Bulharsko, Ukrajina, Rusko) a izolovaný výskyt v britském Walesu (Rix et Woods 1981, Peterson et al. 2010). V severní Africe (Alžírsko a Maroko) nebyl tento taxon zaznamenán od roku 1950 (Peterson et al. 2010). Ve střední Evropě se kromě české arely (širší okolí Prahy, České středohoří), ze které pochází typ jména, vyskytuje na jižní Moravě, jihozápadním Slovensku, severním Rakousku a v Maďarsku. Vzhledem k rozsáhlému areálu výskytu, rozličným stanovištním podmínkám na jeho lokalitách, polyploidii a rozsáhlé variabilitě zejména ve tvaru a velikosti okvětních lístků, ochlupení jednotlivých částí rostliny a výšce lodyhy bylo popsáno mnoho taxonů; taxonomický statut mnohých z nich není ani dosud uspokojivě vyřešen (Rix et Woods 1981, Hrouda 2011).

2.2.1 Přehled popsaných taxonů *Gagea bohemica* agg.

Podrobný přehled publikovaných jmen k popsaným taxonům, vztahujícím se ke *Gagea bohemica* s. l. podávají M. E. Rix a R. G. Woods (Rix et Woods 1981). Z této jejich práce vychází i následující přehled. U každého taxonu uvádím udávaný výskyt a doplňuji buď obecnou poznámkou, nebo v případě, že je znám přesný typový materiál nebo existuje basionym uvádím strukturovaně i tyto údaje.

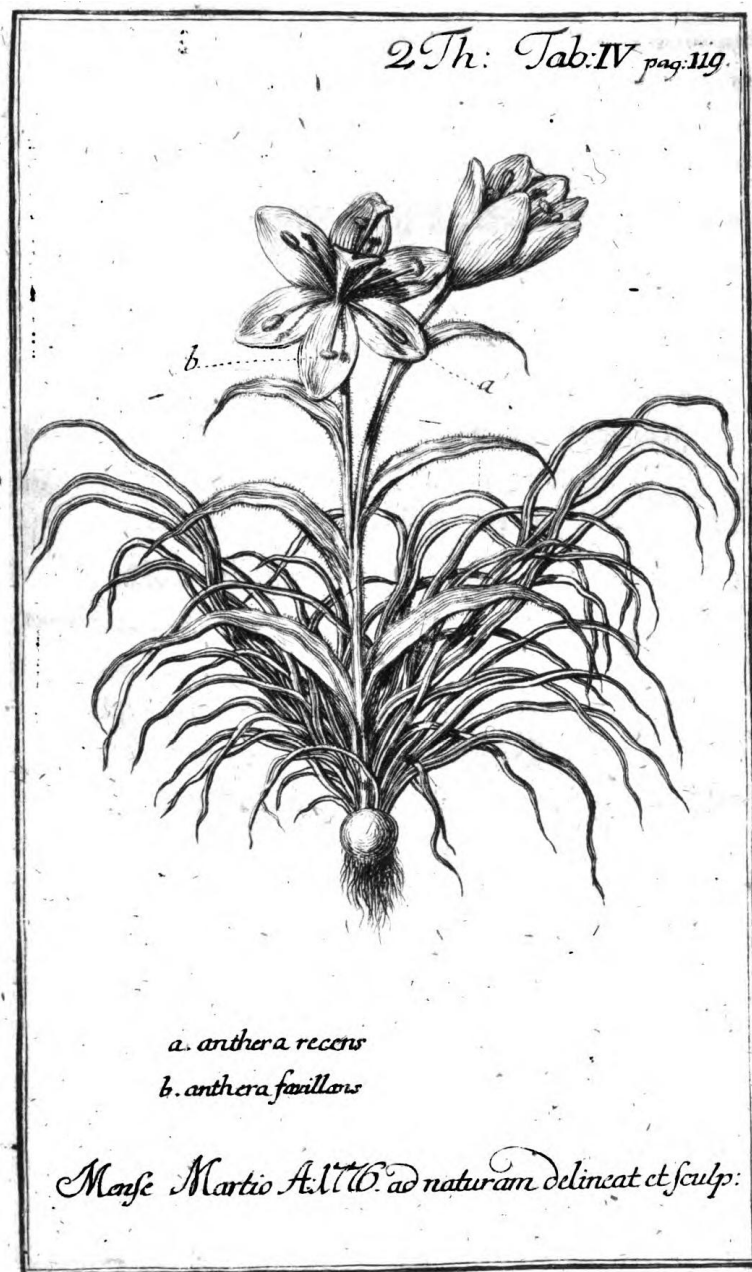
***Gagea bohemica* (Zauschner) J. A. et J. H. Schultes, Syst. Veg., 7: 549 (1829)**

Basionym: *Ornithogalum bohemicum* Zauschner, Abh. Privatges. Prag 2:121 (1776)

Typový materiál: [Bohemia, Scharka], [icon in] Zauschner, Abh. Privatges. Prag.: tab. IV, 1776 (lektotyp, des. Kirschner et al. (2007); uložený např. v Národní knihovně v Praze nebo v knihovně strahovského kláštera).

Chybně byl za lektotyp považován herbářový sběr: Bohemia – Schmidt 336, Herbarium Willdenow 6590 (herb. B), který na základě častých dřívějších literárních zmínek (např. Willdenow 1799, Mertens et Koch 1826, Stroh 1936) navrhli Heyn a Dafni (1977). Tento chybný lektotyp je založený na materiálu poslaném K. L. Willdenowovi F. W. Schmidtem a ve skutečnosti nikdy neměl být vybrán za lektotyp, protože nebyl součástí Zauschnerova originálního materiálu. Tou je naopak ilustrace (považovaná za „malou“; Pohl 1814, Heyn et Dafni 1977), která je v současnosti platným lektotypem (Kirschner et al. 2007). Vzhledem k této historické skutečnosti byl stanoven epityp („*Ornithogalum bohemicum* Zauschneri, de saxosis undis Moldavae“, F. W. Schmidt; herb. PRC) a uvedený chybný lektotyp se tak stal isoepitypem. Epityp a isoepityp tj. sběry F. W. Schmidta nepochybně odpovídají taxonu v Zauschnerově smyslu také proto, že J. Zauschner a F. W. Schmidt byli dobří přátelé (ač F. W. Schmidt měl v době publikace popisu *Ornithogalum bohemicum* 12 let; Kirschner et al. 2007).

Pro orientaci v dalším textu uvádím, že tímto jménem (resp. *G. bohemica* s. str.) je označován morfotyp, typický pro lokality v okolí Prahy, tj. lysé nebo jen slabě chlupaté rostliny s tupými a poněkud širšími okvětními lístky.



Obrázek 1: Lektotyp *G. bohemica* z Abhandlungen einer Privatgesellschaft in Bohmen (Zauschner 1776).

***Gagea saxatilis* (Mert. et Koch) J. A. et J. H. Schultes, Syst. Veg., 7: 549 (1829)**

Basionym: *Ornithogalum bohemicum* var. *saxatile* Mert. et Koch in Röhlings Deutschl. Fl. ed. 3, 2:545

Typový materiál: [Německo] „M. Donnersberg, Palat.“, Koch (herb. B, JE; cf. G. Stroh 1936, ITHAKA 2015).

Tímto jménem je v ideálním případě označován morfotyp charakteristický hustě chlupatou lodyhou, užšími okvětními lístky a semeníkem na vrcholu nezahlobeným.

Rozšíření: Tento morfotyp je považován za západoevropský taxon s výskytem typických forem v Německu. Dále je udáván z Francie a Pyrenejského poloostrova, izolovaně pak na jediné lokalitě v ČR a historicky i na Slovensku, někdy jsou k němu přiřazovány i rostliny z Walesu a Itálie (Peruzzi 2003, Hrouda 2011, Košťál et al. 2013). V díle Flora Europaea je jeho výskyt uváděn od severovýchodního Německa až po severovýchodní Portugalsko a dále ze Sicílie a Makedonie (Richardson 1970). A. A. Pascher k přiřadil ke *G. saxatilis* i švýcarské rostliny (Pascher 1907).

***Gagea szovitsii* (A. F. Láng) Besser in J. A. et J. H. Schultes, Syst. Veg., 7: 550 (1829)**

Basionym: *Ornithogalum szovitsii* A. F. Láng

Typový materiál: [Ukrajina] „circa Odessa, frequens“, Szovits 61 (herb. K).

Rozšíření: Střední a jižní Ukrajina, Rumunsko, Maďarsko (Richardson 1970, Jakab et Molnár 2011).

***Gagea billardieri* Kunth, Enum. Pl., 4: 242 (1843)**

Popsán jako taxon, charakterizovaný ochlupením stopek a okvětních lístků, autor popisu vyjadřuje pochybnost, zda je odlišná od *G. szovitsii* (Kunth 1843). A. Terracciano ji přiřazuje ke *G. szovitsii* (Terracciano 1906).

Uváděný výskyt: Malá Asie, okolí Efesu (Kunth 1843).

***Gagea busambarensis* (Tineo) Parl., Fl. Palerm., 1: 379 (1846)**

Basionym: *Ornithogalum busambarense* Tineo

Typový materiál: [Sicílie] „Busambra, sotto l'Agughia“, s. d. Tineo (herb. PAL; lektotyp, vybrán L. Peruzzim a J.-M. Tisonem (Peruzzi et Tison 2005)).

Za lektotyp byla vybrána položka z herbáře s rostlinou vyobrazenou v článku C. Marcena a P. Colomba (Marceno et Colombo 1979): „*Gagea busambarensis* (Tin.) Parl. Specie rara e dubbia riscoperta recentemente a Rocca Busambra (Palermo)“. Rostliny, na nichž je popis taxonu založen, jsou považovány jen za vývojové stádium *G. bohemica* s tím, že fenotyp odpovídající *G. busambarensis* vykazovalo při kultivačních experimentech 5-30%

nedospělých rostlin (3-5 letých; Peruzzi et Tison 2005). A. A. Pascher považoval *G. busambarensis* za abnormální formu široce pojaté *G. bohemica* s více než 2 bazálními listy (Pascher 1907).

Uváděný výskyt: Sicílie (endemit).

***Gagea nebrodensis* (Tod. ex Guss.) Nyman, Syll. Fl. Eur., 372 (1855)**

Basionym: *Ornithogalum nebrodense* Tod. ex Guss.

Typový materiál: [Sicílie], „Pizzo delle Case, in apricis elatioribus montosis“, IV-V, Todaro (herb. PAL), rostlina uprostřed archu (lektotyp, vybrán L. Peruzzim a J-M. Tisonem (2005)). Isotyp [Sicily] „Madonie al Pizzo de la Casa“, Todaro v herbáři K.

G. nebrodensis je v recentních pracích považována za synonymum *G. bohemica* (podobně jako např. *G. busambarensis*; Peruzzi et Tison 2005). Dříve byl taxon I. B. K. Richardsonem ještě nakombinován v úrovni poddruhu jako *G. bohemica* subsp. *nebrodensis* (Tod. ex Guss.) I. B. K. Richardson (Richardson 1978). Tento autor považuje za *G. bohemica* subsp. *nebrodensis* rostliny charakteru středoevropské *G. bohemica* (výška lodyhy méně než 2 cm, okvětní lístky 13-17 mm dlouhé) s lysou lodyhou a přizemními listy a chlupatými stopkami a okvětními lístky na rubu (Richardson 1980).

Uváděný výskyt: Severní Sicílie (pohoří Nebrodi; Richardson 1980).

***Gagea andegavensis* F. Schultz in Flora, 45: 460 (1862)**

Zatímco A. A. Pascher nechce příliš komentovat francouzské rostliny, A. Terracciano a G. Stroh ztotožňují tento taxon s *G. bohemica* subsp. *saxatilis* var. *gallica* Rouy (Terracciano 1906, Pascher 1907, Stroh 1936).

Uváděný výskyt: Okolí Angers ve Francii (Schultz 1862).

***Gagea corsica* Jordan et Fourr., Brev. Pl. Nov., 1: 58 (1866)**

Autoři popisu přiřazují tomuto jménu rostliny malokvěté, s okvětními lístky na vrcholu tupými, v obrysu podlouhlým (nikoliv obsrdčitým) semeníkem a čárkovitými prašníky (Jordan et Fourreau 1866). A. A. Pascher při svém popisu variability široce pojaté *G. bohemica*, považuje rostliny z Itálie, Sicílie, Korsiky a Elby za intermediální mezi jím rozlišovaným *G. zauschneri* (Pohl) Pascher (= *G. bohemica* s. str.) a *G. saxatilis* (Pascher

1907). S tím se shodují i novější názory a kultivační srovnávání, které nenaznačují odlišnosti od střeoevropských rostlin (Peruzzi et Tison 2004).

Uváděný výskyt: Druh popsáný z Korsiky a většinou považovaný za endemité pro Korsiku (Jordan et Fourreau 1866, Terracciano 1906, Peruzzi 2003).

***Gagea saxatilis* subsp. *australis* A. Terr. in Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 4: 112 (1906)**

Typový materiál: [Sicílie] „1-2 plurifloro, petali lanceolati pelosi sul dorso et alla base, resseggiante all'apice acuto ed un pó piegata in fuori, peduncoli pelosi, radici numerosi che in parte ricoprono i bulbi-bulbi due, il piccolo alveolato ?“ herb. Terracciano s. n. (herb. NAP; lektotyp, vybraný L. Peruzzim a J.-M. Tisonem (Peruzzi et Tison 2004)).

Na rozdíl od typu, uvedeného E. M. Rixem a M. G. Woodsem (Sicílie, „Busambra, solto l'Agughia“, Tineo; Rix et Woods 1981) byl lektotyp taxonu vybrán z herbáře A. Terracciana (NAP) („Italy, Sicily“) a za syntypy označeny jeho sběry z oblasti Busambry, Madonie (Mina), Dirupata di Morano, Campotenese a Masisitri. Jméno je podle recentních prací považováno za synonymum *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis* (Peruzzi et Tison 2004).

Uváděný výskyt: Autor popisu uvádí dvě variety *corsica* (Jourdan et Fourr.) Rouy (s areálem Korsika, Sardinie, Elba) a *sicula* A. Terracc. (Sicílie, Kalábrie; Terracciano 1906).

***Gagea zauschneri* (Pohl) Pascher in Engler's Bot. Jahrb., 39: 307 (1907)**

Basionym: *Ornithogalum zauschneri* Pohl

Typový materiál: Basionym je založen na stejném typovém materiálu jako *Ornithogalum bohemicum* (= *G. bohemica*).

V původním smyslu C. Pohla se jedná o nadbytečné jméno pro *G. bohemica* s. str., ale A. Pascher považoval *G. bohemica* za široký druh a v jeho rámci rozlišoval dvě extrémní formy („drobné druhy, poddruhy“) *G. zauschneri* a *G. saxatilis* a další okruhy forem, které byly zejména geografické (*G. aleppoana*, *G. callieri*, *G. lanosa*, *G. velenovskyana*). V tomto svém konceptu chtěl označit jmény vyhraněné formy a použil druhé nejstarší publikované jméno, tedy *Ornithogalum zauschneri* Pohl.

Uváděný výskyt: S jistotou jen v okolí Prahy (Pascher 1907).

***Gagea callieri* Pascher in Feddes Repert., 2: 166 (1906)**

Typový materiál: [Rusko, Krym] „Sudak, Callier 206 It. Taur. 1896“ (herb. B, K)

A. A. Pascher takto označil rostliny s krátkými okvětními lístky (6-9 mm), sblíženými lodyžními listy a nízkým vzrůstem (1-4 cm) z Krymu (Pascher 1906). Později ji považoval spíše za geografickou formu široce pojaté *Gagea bohemica*, s tím, že takto označované rostliny jsou vzhledově blízké *G. zauschneri* a vyskytují se i přechodné formy ke *G. saxatilis*. Nověji je tento taxon charakterizován na úrovni druhu jako typ jednokvětý, méně často dvou- a tříkvětý, vysoký 3-7 cm, s okvětními lístky 10-12 mm dlouhými, tupými, eliptickými (Davlianidze 1979). Je také někdy považován za synonymum *G. szovitsii* (Richardson 1980).

Uváděný výskyt: Krym (Pascher 1906).

***Gagea velenovskiyana* Pascher in Feddes Repert., 2: 166 (1906)**

Typový materiál: [Bulharsko] „ad Philippopel (leg. Stribrny)“ (herb. LE).

Autor popisu považuje tuto formu za další směr variability *G. bohemica* z hlediska tvaru květu, nicméně ji připodobňuje ke švýcarským a maďarským formám *G. bohemica*, s tím, že charakter květenství je přechodný mezi *G. saxatilis* a *G. zauschneri* (Pascher 1907).

Uváděný výskyt: Bulharsko (Pascher 1906).

***Gagea lanosa* Pascher in Feddes Repert., 2: 166 (1906)**

Typový materiál: [Řecko] Orphanides, „Flora graeca exsicc. 119“ (např. herb. K, JE; ITHAKA 2015).

A. A. Pascher tak označil řecké rostliny, odlišující se mohutným podpůrným lodyžním listem a hustým ochlupením a dalšími znaky (mj. uvádí délku okvětních lístků 21 mm; Pascher 1906, Pascher 1907).

Uváděný výskyt: Řecko (Pascher 1906).

***Gagea aleppoana* Pascher in Feddes Repert., 2: 166 (1906)**

Typový materiál: [Sýrie, Aleppo] Haussknecht 937 (1867; herb. B, K).

Toto označení dostaly gracilní rostliny, morfologicky velmi blízké *G. saxatilis* (Pascher 1907).

Uváděný výskyt: Sýrie (Pascher 1906).

***Gagea minaae* Lojac., Fl. Sicula 3:134 (1908)**

Typový materiál: [Itálie, Sicílie] Madonie s. d., Mina (PAL; lektotyp, vybrán L. Peruzzim a J.-M. Tisonem), isotyp v herbáři NAP, (bližší podrobnosti Peruzzi et Tison 2005)

Na základě kultivačních experimentů a další argumentace je považován za synonymum *G. bohemica* (incl. *G. saxatilis*; Peruzzi et Tison 2004, Peruzzi et Tison 2005).

Uváděný výskyt: Sicílie (Lojacono 1908).

***Gagea smyrnaea* O. Schwarz in Feddes Repert., 36: 70 (1934)**

Typový materiál: [Turecko] „Smyrna, Yamanlardag prope cacumen Karacam“, Schwarz 369 (herb. B).

Uváděný výskyt: Západní Turecko (Rix et Woods 1981)

***Gagea bohemica* subsp. *gallica* (Rouy) I. B. K. Richardson in Bot. J. Linn. Soc., 76: 356 (1978)**

Basionym: *Gagea bohemica* var. *gallica* Rouy

I. B. K. Richardson pod tímto jménem uvádí rostliny nízkého vzrůstu (výška lodyhy méně než 2 cm), s okvětními lístky s délkou 13-17 mm, chlupatými stopkami a přizemními listy (Richardson 1980).

Uváděný výskyt: Západní Francie (Richardson 1980).

***Gagea bohemica* var. *stenochlamydea* Borbás (1900)**

Historie a další podrobnosti k tomuto jménu jsou diskutovány v podkapitole 2.2.2.

***Gagea peruzzii* J.-M. Tison in Plant Syst. Evol., 299: 431 (2013)**

Typový materiál: [Itálie, Kalábrie] Dirupata di Morano, presso il cancello del Vivaio Pavone (Morano Calabro, Cosenza, S), 1,050 m, 23 March 2001, L. Bernardo9236 (herb. CLU)

Tento nedávno popsáný taxon je charakteristický mimo jiné silně ochlupenou lodyhou, okvětními lístky dlouhými do 18 mm. Jediný rozlišovací znak od *G. bohemica* s. l. je nejlépe patrný ve druhém roce juvenilního stádia, kdy rostliny tohoto taxonu mají jednu, poněkud

větší suprabazální cibulku (rostliny *G. bohemica* nemají buď žádnou vedlejší cibulku, nebo shluk drobných vedlejších cibulek). Byla rovněž vyjádřena domněnka, že se jedná o taxon hybridního původu *G. bohemica* s neznámým druhem ze sekce *Didymobulbos* (podobně je *G. bohemica* jedním z rodičů *G. luberonensis*; Tison et al. 2013). Jedná se o tetraploidní taxon ($2n = 2x = 48$; Peruzzi 2003 (jako *G. bohemica* var. *saxatilis* z oblasti Pollino Massif); Tison et al. 2013).

Uváděný výskyt: Jižní Itálie (pravděpodobně endemit oblasti Národního parku Pollino; Tison et al. 2013).

2.2.2 Vývoj chápání *Gagea bohemica* agg.

Zatímco A. A. Pascher a jeho předchůdci popisovali různé taxony blízké *G. bohemica* agg. z různých částí areálu, A. Terracciano chápal taxony tohoto okruhu spíše jako geografické vikarianty (Pascher 1904, 1906, 1907, Terracciano 1906, Rix et Woods 1981). Uváděl čtyři taxony, které odpovídají západní (*G. saxatilis* s. str.), jižní (*G. saxatilis* subsp. *australis*) a východní části areálu (*G. szovitsii*), přitom vlastní *G. bohemica* (s. str.) chápe jako českého endemita. Dále rozlišoval geografické variety pro *G. saxatilis* – *typica* (Německo), *gallica* (kam zahrnul *G. andegavensis*), *helvetica* A. Terracc. (západní Švýcarsko), *hispanica* A. Terracc. (Španělsko, Francie), pro *G. saxatilis* subsp. *australis* – *sicula* (kam zahrnul *G. busambarensis* a *G. nebrodensis*) a *corsica*. Variabilitu *G. szovitsii* popisuje na úrovni variet a formy (var. *intermedia* A. Terracc., var. *aleppica* A. Terracc. a f. *australis* A. Terracc.). Přejícné populace mezi *G. bohemica* a *G. szovitsii* z Čech a Moravy označuje jako *G. bohemica* var. *stenochlamydea*.

Dále se variabilitou komplexu *G. bohemica* agg. zabýval G. Stroh (Stroh 1936). Za samostatné taxony považoval *G. nebrodensis*, s tím, že jako synonymum uváděl *G. sicula* Pascher (non *G. sicula* Lojaccono), dále *G. szovitsii*, *G. callieri* a *G. smyrnaea*. Druh *G. bohemica* rozdělil následovně:

G. bohemica (Zauschner) A. et H. Schultes

subsp. *zauschneri* (Pohl) Pascher

var. *lanosa* Pascher

var. *velenovskyana* Pascher

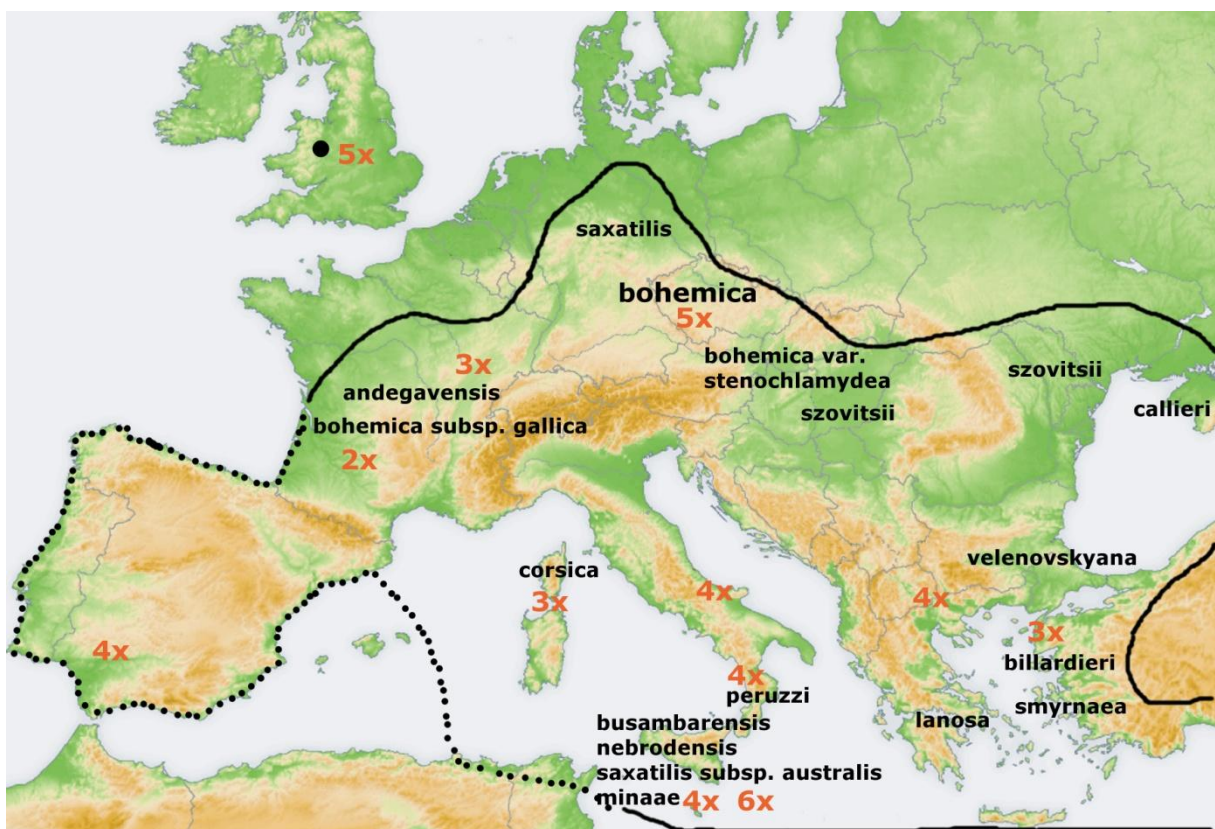
subsp. *aleppoana* Pascher

subsp. *saxatilis* Koch in A. et H. Schultes (syn. *G. billardieri* Kunth)

var. *gallica* Rouy (syn. *G. andigavensis* F. Schultz sec. Rouy l.c.)
var. *australis* (Terr.) G. Stroh (syn. *G. busambarensis* Tineo, syn. *G. nebrodensis* Guss. pro parte)
f. *corsica* Terr.

Novější autoři se spíše přiklání k chápání *G. bohemica* jako vysoce variabilního druhu (Rix et Woods 1981, Peterson et al. 2010) nebo uznávají jen některé taxony (Richardson 1980, Hrouda 2011, Košťál et al. 2013).

2.2.3 Karyologie *Gagea bohemica* agg.



Obrázek 2: Mapa s přibližným označením areálu výskytu *G. bohemica* agg., s vyznačením známých ploidních stupňů pro daná území a udávaných taxonů (s výjimkou *G. allepoana* a diploidního cytotypu z Izraele (Heyn et Dafni 1977)).

Podstatným rysem *G. bohemica* agg. je existující ploidní řada diploid až hexaploid ($2n = 24, 36, 48, 60, 72$), jež ale nekoreluje s morfologickými znaky jako odění nebo tvar korunních lístků (Peruzzi 2008, Hrouda 2011). Podrobný přehled uváděných ploidních úrovní uvádí L. Peruzzi (Peruzzi 2008). Ve své syntéze zvláště vyčleňuje *G. bohemica* var. *saxatilis* (Mert. et Koch) Fiori a *G. bohemica* var. *corsica* (u této variety uvádí jediný známý údaj $2n =$

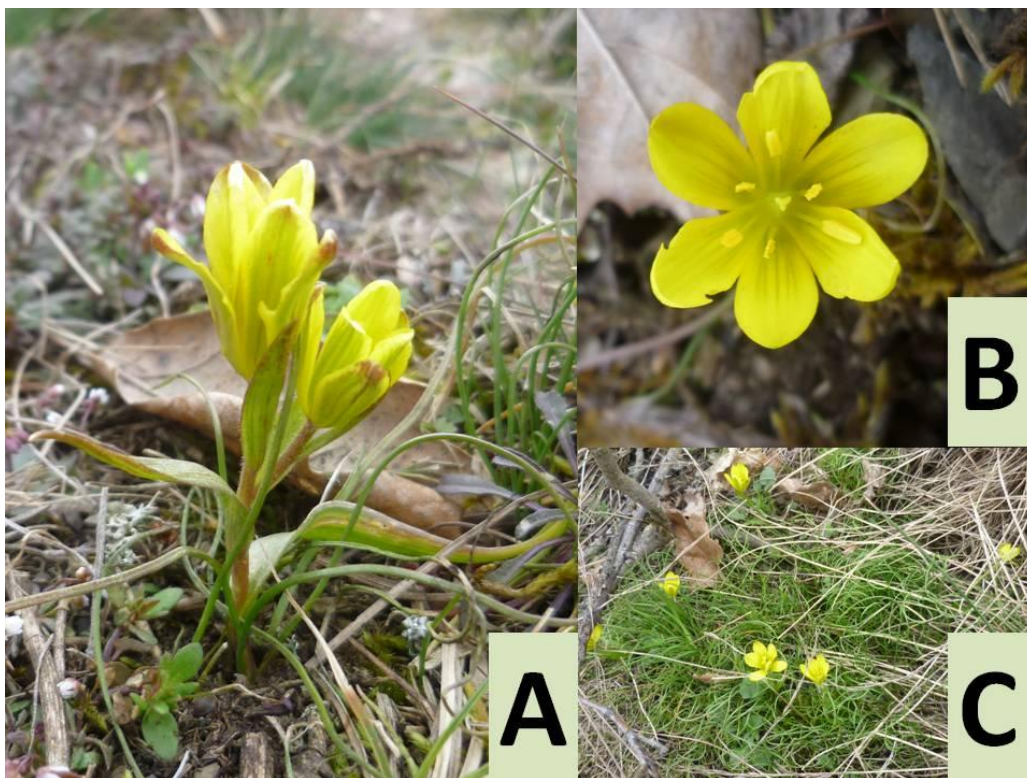
36 z Korsiky). Diploidní rostliny ($2n = 24$) byly zjištěny v Izraeli a v západní Francii. Triploidní rostliny byly zjištěny taktéž ve Francii a přiřazeny jak ke *G. bohemica* s. l., tak ke *G. bohemica* var. *saxatilis*. Nově byly triploidní rostliny zjištěny v Turecku (Özhatay 2002). Tetraploidní rostliny ($2n = 48$) jsou známy z Makedonie, Španělska a Itálie (Kalábrie, Abruzzo a severozápadní Sicílie (Rocca Busambra). Pentaploidní rostliny ($2n = 60$) jsou známy jen z České republiky a Velké Británie. Hexaploidní rostliny byly zjištěny v Madonii na severní Sicílii (Peruzzi 2008).

2.3 Přehled taxonů *Gagea bohemica* agg. ve střední Evropě

2.3.1 *Gagea bohemica* (Zauschner) J. A. Schultes et J. H. Schultes subsp. *bohemica*

Popis: Vytrvalé 2-6(-15) cm vysoké, olysálé nebo jen řídce chlupaté byliny. Cibule kvetoucích rostlin 2, široce elipsoidní až kuželovité, nestejně velké ve společném kožovitém hnědavém obalu se společným diskem (podpučím). Menší cibule do 1,5 mm v průměru, větší cibule 3,0-3,5 mm v průměru. Květonosná lodyha zelená nebo načervenalá vyrůstající z podpučí větší (letošní) cibule. Přízemní listy 2, niťovité, často pokroucené, 3-7(-10) cm dlouhé, 0,3-1,2 mm široké, dosahující (nebo i přesahující) nejvyšší květ, na líci mělce žlábkovité, lysé, zelené až modrozelené, na bázi bělavé bez fialového odstínu, kryté velmi silnou kutikulou. Lodyžní listy 2-6, směrem k vrcholu lodyhy postupně se zmenšující, střídavé, málo oddálené, na vrcholu šídlovitě zašpičatělé. Dolní lodyžní list široce kopinatý, na bázi nejvýše 4 mm široký, dosahující k nejvyššímu květu nebo kratší, na okraji někdy chlupatý, horní lodyžní listy kopinaté, na bázi nejvýš 3 mm široké, na okraji často chlupaté. Listy nekvetoucích rostlin niťovité, víceméně rovné, do 3 cm dlouhé, podzemní etiolovaná část listů bělavá, tyto listy často vytvářejí husté skupinky až porosty. Květ většinou 1 (maximálně květů až 6), vyrůstající v paždí horních listů, květní stopky řídce chlupaté, výjimečně olysálé. Okvětních lístků 6, obvejčitých až obkopinatých, na vrcholu zaokrouhlených, celých oboustranně lysých (vzácně na vnější straně při bázi s několika chlupy), (10-)12-18 mm dlouhých, 2,5-4,5 mm širokých, na vrcholu zaokrouhlených až tupých, na líci žlutých, na rubu nazelenalých nebo načervenalých. Tyčinky přibližně zdělí čnělky, v počtu 6, prašníky před vypylením 2,3-3,0 mm dlouhé. Semeník obvejcovitý, 3-4 mm dlouhý, 1,5-2,0 mm široký, hranatý až křídlatý, s výrazně vystouplými žebry, na vrcholu výrazně vyhloubený, na průřezu ostře trojhranný s konkávními hranami, lysý. Čnělka přibližně zdělí semeníku, směrem k vrcholu mírně rozšířená, lysá. Semena (a obvykle ani

tobolky) se u středoevropských populací nevytvářejí. Kvete III-IV. (Popis sestaven podle prací Hrouda 1989, 2011, Grulich 2014).



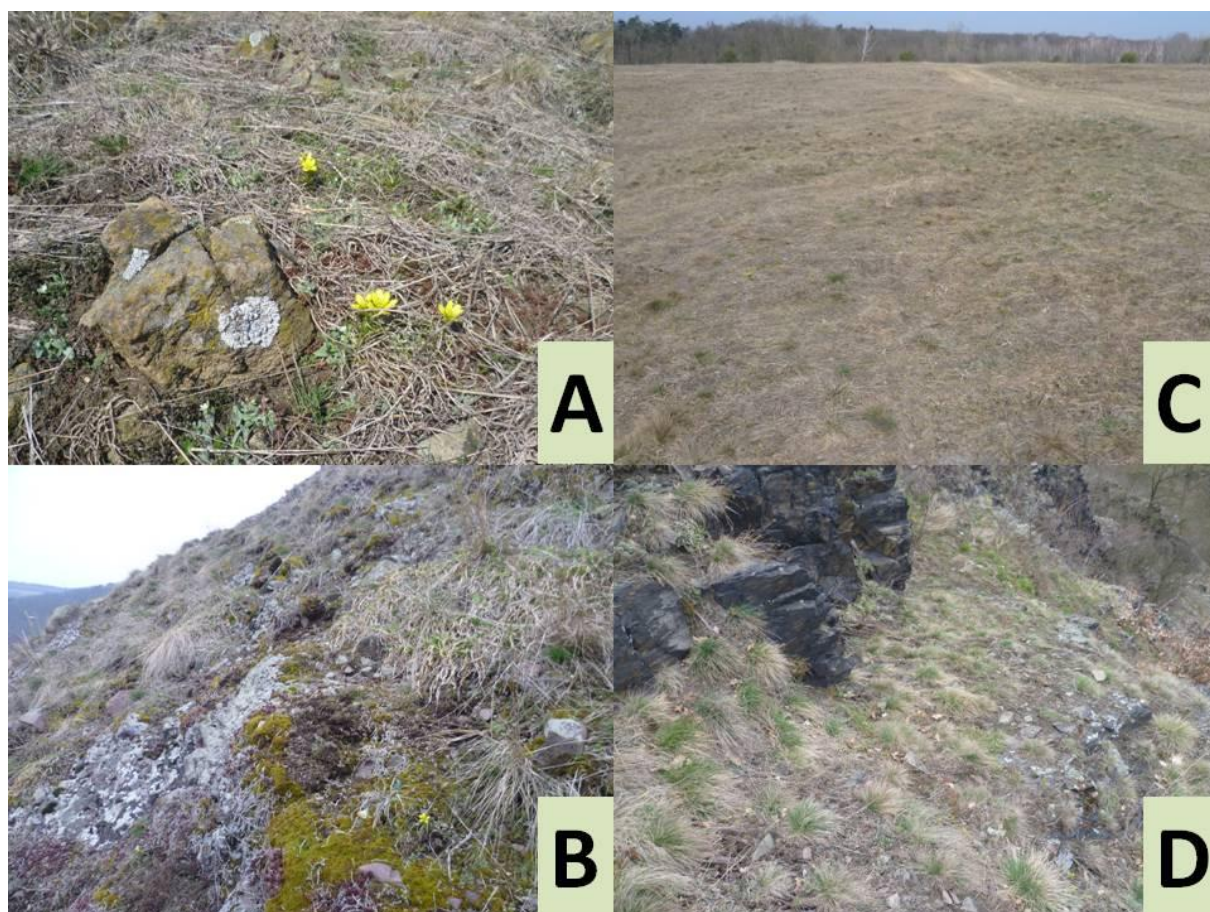
Obrázek 3: *Gagea bohemica* subsp. *bohemica*: A) celkový habitus v době kvetení; B) pohled na otevřený květ s charakteristickým tvarem okvětních lístků; C) kvetoucí lodyhy vyrůstající z porostu sterilních rostlin (tvořených jen cibulkami s listy).

Variabilita: Rostliny rostoucí v České republice jsou považovány za poměrně uniformní. Variabilita se projevuje pouze v hustotě odění a počtu květů. Většina rostlin se vyznačuje velmi sporným nebo žádným oděním. Co se týká počtu květů, v populacích převažují jednokvěté rostliny, ale často se objevují i dvou- a tříkvěté, výjimečně i vícekvěté lodyhy (Hrouda 1989, 2011).

Rozšíření ve střední Evropě: Poddruh je s jistotou znám z Německa, ČR, Dolních Rakous, jihozápadního Slovenska a severozápadního Maďarska. V České republice se vyskytuje jednak v české arele v širším okolí Prahy (odtud na sever až k Řípu), Kouřimsku, poměrně izolovaně v Českém středohoří (vrch Bořeň u Bíliny, Velké Žernoseky) a v jihomoravské arele mezi Brnem a Znojmem (zejména na Znojemsku a Třebíčsku) a poměrně izolovaně u Hodonína a Lulče u Vyškova (Hrouda 2011). Na jihomoravskou arelu přirozeně navazuje rozšíření na okraji panonské nížiny v Rakousku, v Maďarsku a na Slovensku. V Rakousku se vyskytuje v Dolních Rakousích a v severním Burgenlandsku, na území Vídně je vyhynulý

(Fischer et al. 2008). V Maďarsku se vyskytuje na maďarské straně poblíž Neziderského jezera a dále roztroušeně na jihovýchod k Balatonu a nejčastější je v širším okolí Budapešti až k jižním svahům pohorí Mátra (Bauer et al. 2002, Király et Mesterházy 2009). Na Slovensku se v současnosti vyskytuje na 20 lokalitách (včetně populací v literatuře označovaných za *G. bohemica* var. *stenochlamydea*) ve třech areálech (širší okolí Bratislavy, Zoborské vrchy a u obce Kozárovce; Košťál et al. 2013). V Německu byl výskyt poddruhu potvrzen v Sasku-Anhaltsku a v Porýní-Falci (John et al. 2004, Peterson et al. 2004).

Ekologie: Heliofilní geofyt rostoucí na skalních stepích, skalách a xerothermních trávnicích. Roste na velmi suchých, mělkých, živinami chudých půdách a jemnozemích na nevápnitých podkladech. Je považován za typicky kalcifobní rostlinu s tím, že kalcifobie se vztahuje na výskyt vápenatých iontů v půdě. To v praxi znamená, že ve vápencových oblastech se vyskytuje buď na výchozech kyselých hornin, nebo na velmi mělkých půdách, kde jsou vápenaté ionty dostatečně vymyty (Hrouda 1989, 2011).



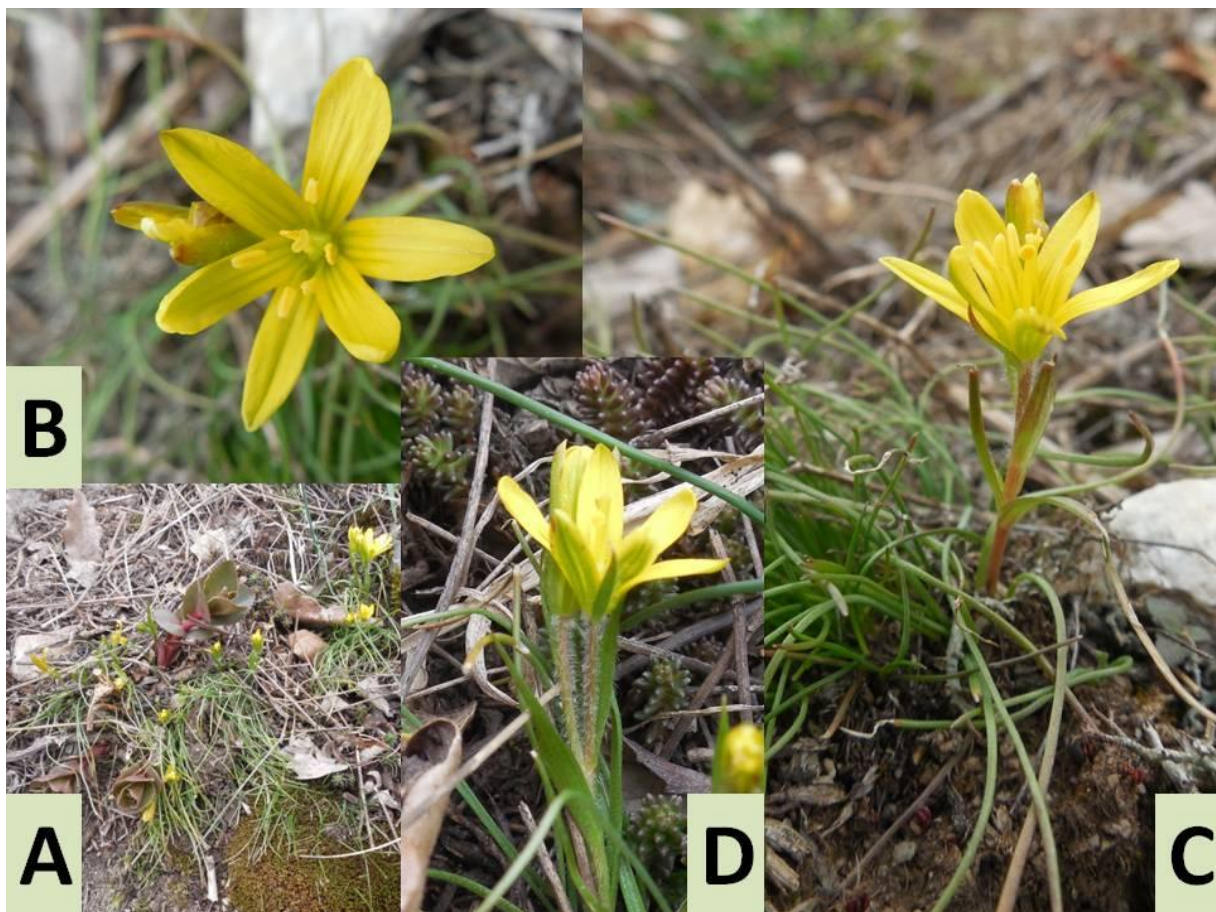
Obrázek 4: Biotopy *Gagea bohemica* subsp. *bohemica* na různých podkladech: A) hadec (Mohelenská hadcová step); B) slepenec (Moravský Krumlov, Krumlovsko-rokytenské slepence); C) písčiny (Hodonín-Pánov); D) břidlice (Praha, Zámky).

V porostech vyhledává zejména zcela volná místa nebo místa porostlá pouze xerofilními mechy nebo játrovkami, což souvisí s velmi slabou konkurenční schopností taxonu, zvláště ve srovnání se stepními travami. Z hlediska fytoecologie se vyskytuje ve společenstvech svazů *Arabidopsis-thalianae*, *Allyso-Festucion pallentis*, *Euphorbio-Callunion* a *Koelerio-Phleion phleoidis* (asociace *Avenulo pratensis-Festucetum valesiaca*; Hrouda 1989, 2011).

Reprodukční biologie: Jedná se o entomogamní taxon (jako ostatně všechny křivatce) s výraznou proterandrií. Vzhledem k pentaploidní ploidní úrovni, která jediná je dosud u tohoto taxonu s jistotou doložena, dochází k nepravdělné meióze s tvorbou uni-, tri- i kvadrivalentů, případně kratších zbytků chromozomů. S tím souvisí i nízký počet (22 %) normálně velkých a potencionálně klíčivých pylových zrn (Měsíček et Hrouda 1974). Podle experimentálního pozorování B. Němce (Němec 1922 cit. Hrouda 1989) se u klíčivého pylu vytváří normální pylová láčka, jež prorůstá do zárodečného vaku a dochází k oplození, ale zygota se již dále nevyvíjí. Všechny tyto faktory mají vliv na to, že ze střeoevropských rostlin nebyla získána klíčivá semena a tvorba tobolek byla pozorována jen vzácně, jak na přirozených stanovištích, tak v kultuře (Hrouda 1989, 2011). Je tedy evidentní, že hlavním reprodukčním mechanismem taxonu nemůže být rozmnožování generativní, nýbrž vegetativní, které se uskutečňuje pomocí hojně vytvářených vedlejších podzemních cibulek.

2.2.2 *Gagea bohémica* subsp. *bohémica* var. *stenochlamydea* Borbás

Tento taxon byl popsán V. Borbásem (Borbás 1900), který se odvolává na interpretaci maďarských rostlin z lokalit Vrábelyi u Matry, Alaskert a okolí Budy, které A. Kerner (Kerner 1878) přiřadil ke *G. saxatilis*. V. Borbás uvádí lokalitu vrch u Almádi (= Balatonalmádi), kde se hojně vyskytují rostliny, podle jeho mínění odlišné od *G. saxatilis*. Pro tuto populaci uvádí nové jméno *G. bohémica* var. *stenochlamydea*, které doplňuje krátkou latinskou diagnózou: „Okvětní lístky úzké, podlouhlé, k vrcholu nerozšířené, semeník obsrdčitý, ze stran konvexní, nikdy zcela konkávní“. Dále uvádí, že na lokalitě vrch u Almádi se tato varieta vyskytuje hojně a Pillitz zde našel i v malé množství rostliny odpovídající *G. bohémica* s. str. Závěrem zhodnocuje, že tento taxon rozšiřuje geografické rozšíření rostlin přiřazovaných ke *G. bohémica*, ačkoliv *G. saxatilis* z Falce a Durýnska může být pouze malou odchylkou (Borbás 1900).



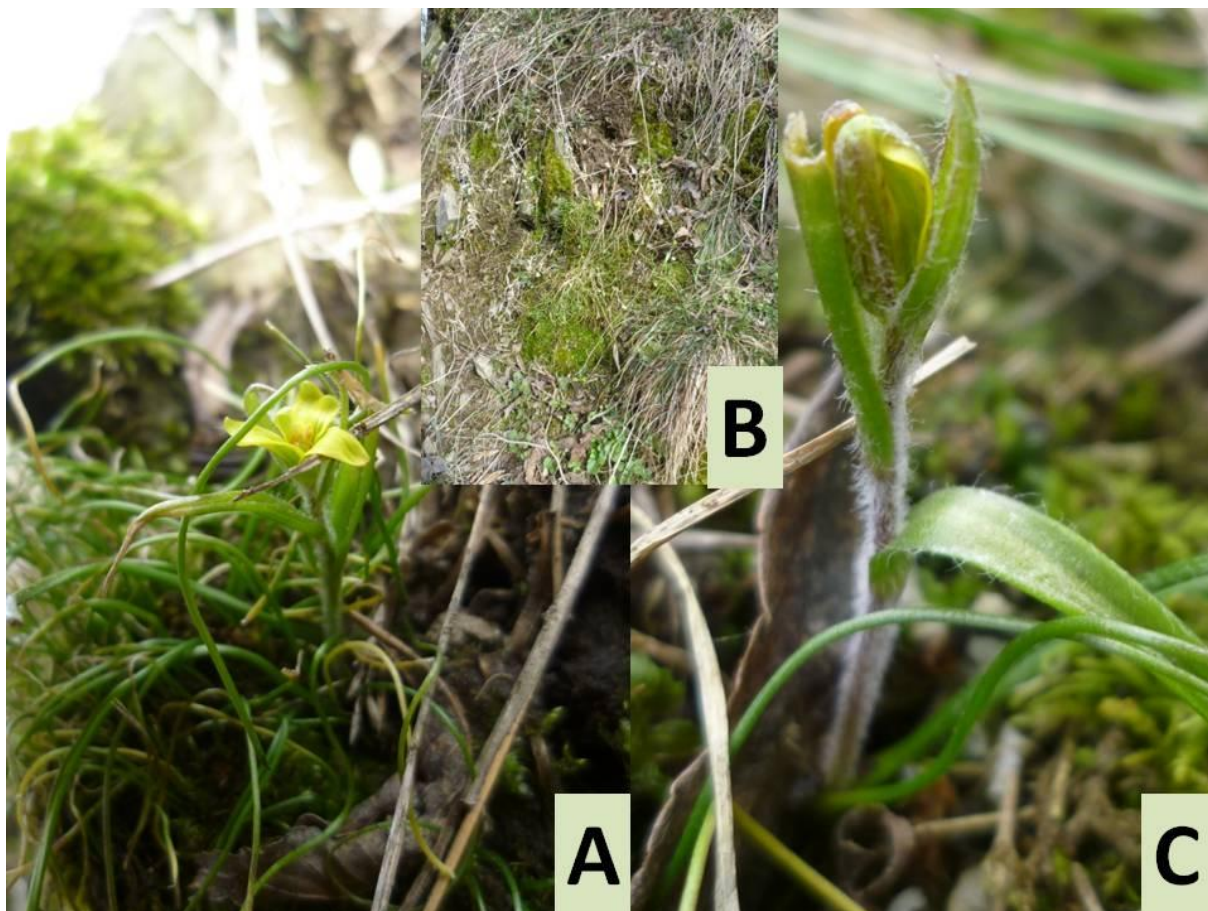
Obrázek 5: *Gagea bohemica* subsp. *bohemica* var. *stenochlamydea* (Slovensko, Zobor): A) habitus a biotop; B) pohled na otevřený květ; C) lodyha s květy; D) detail odění květních stopek

Většina pozdějších autorů (Ascherson et Graebner 1907, Gruna et al. 1999, Košťál et al. 2013) souhlasí s klasifikací na úrovni variety, nicméně L. Hrouda přiřadil k této varietě také některé slovenské populace (např. z pohoří Tribeč) a navrhl ji reklasifikovat na úroveň poddruhu (Hrouda mscr. cit. Košťál et al. 2013). Liší se i vnímání této variety, kdy je považována za odlišný typ od extrémů „*G. bohemica*“ a „*G. saxatilis*“, jak byly navrženy v práci A. Peterson a kolektivu (Peterson et al. 2010) a současně je zdůrazněno hustší odění a další přechodné znaky mez *G. bohemica* subsp. *bohemica* a *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Gruna et al. 1999, Podešva 2008, Košťál et al. 2013). Ale A. Terracciano považoval *G. bohemica* var. *stenochlamydea* za přechodný typ mezi *G. bohemica* a *G. szovitsii* (Terracciano 1906).

2.2.3 *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis* (Mert. et Koch) Pascher

Popis: Od nominátního poddruhu se liší zejména hustě odstále chlupatou lodyhou a květními stopkami a okvětními lístky obkopynými až podlouhlými, 11-13 mm dlouhými, na vrcholu

tupými, někdy zašpičatělými, na rubu na bázi výrazně chlupatými. Přízemní listy na líci výrazně žlábkovité, lysé až hustě chlupaté, lodyžní listy více vzájemně oddálené. Semeník na vrcholu mírně vyhloubený až uťatý, čnělka přesahuje semeník (Richardson 1980, Hrouda 1989, John et al. 2004, Hrouda 2011). Starší autoři také uvádí, že rostliny jsou méně robustní (avšak vyšší (2,5-8 cm), oproti nominátnímu poddruhu, který zřídka přesahuje výšku 5 cm), mají menší a žlutavější květy, menší prašníky a na sušších stanovištích jsou poněkud světlejší než *G. bohemica* subsp. *bohemica* (Schultes et Schultes 1829, Ascherson et Graebner 1907).



Obrázek 6: *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis* (Senička na Hané): A) habitus rostliny; B) biotop; C) charakter odění rostliny

Rozšíření ve střední Evropě: Rostliny přiřazené k tomuto taxonu našel v roce 1930 Otruba u Náměště na Hané (stráž Zabítý v Hlubokém žlebu). Výskyt taxonu na této lokalitě však později nebyl ověřen, protože skalky, na kterých se vyskytoval, zarostly dubem, jehož opad mu nevyhovuje (Hrouda 1989). V roce 1994 byl tento poddruh nalezen na lokalitě u obce Senička na Hané na Olomoucku (odkud však byl historicky doložen typový poddruh subsp. *bohemica* – Hrouda 1989). Současná lokalita představuje „fragment skalní lesostepi s akátem,

dubem zimním a borovicí lesní na výchozech jílovitých břidlic a jemnozrnných drob myselejovického souvrství drahanského kulmu“ (Podešva 2008).

Ze Slovenska nebyla *G. bohemica* subsp. *saxatilis* nikdy udávána, avšak podrobnou revizí lokalit *G. bohemica* s. l. byl na základě jednoho dokladu v herbáři zjištěn historický výskyt poddruhu u obce Vinosady, odkud je však znám i typový poddruh subsp. *bohemica* (Košťál et al. 2013). Další lokalita v literatuře přiřazená morfologicky k typu „*G. saxatilis*“ se nachází v Maďarsku u obce Tihany (Peterson et al. 2010, Košťál et al. 2013). V Německu se vyskytuje v Sasku-Anhaltsku, Porýní-Falci, Durýnsku a Braniborsku (Peterson et al. 2010)

Taxonomie: Basionym *Ornithogalum bohemicum* Zauschner var. *saxatile* Mert. et Koch in Röhlings Deutschl. Fl. ed. 3, 2:545 byl založen na rostlinách s odlišným tvarem semeníku, který byl popisován jako zkrácený, na vrcholu nevyhloubený, trojhranný, se stranami rovnými, málo konvexními (oproti nominální varietě, jejíž semeník autoři popisují jako obsrdčitý, ale jelikož neviděli živé rostliny, předpokládají dále jen, že je ostrohranný). Poznávají také, že další rozhodnutí o tomto taxonu bude záviset na bližším studiu semeníku nominální variety a rovněž upozorňují, že zásadní pro odlišení variety je tvar semeníku, nikoliv odění. Rozšíření taxonu bylo původně udáváno z Durýnska a Falce (Mertens et Koch 1826). J. A. a J. H. Schultes (Schultes et Schultes 1829) odkazují na lokalitu Donnersberg („In rupium fissuris Donnersberg“), považovanou za „locus classicus“. A. A. Pascher (Pascher 1904) přeřadil tuto varietu do rodu *Gagea* a zahrnul pod širší pojetí *Gagea bohemica* (s. ampl.), kde vyčlenil taxony *G. bohemica* a *G. saxatilis* s tím, že mezi oběma (extrémy) existují přechody. Později široce diskutuje některé znaky uváděné Aschersonem a Graebnerem (Ascherson et Graebner 1907) a uvádí, že tvar prašníku a tvar semeníku se mění se stářím květu. Zmiňuje rovněž, že i v porostech *G. zauschneri* (= *G. bohemica* subsp. *bohemica*) lze nalézt ojediněle jedince s intenzivním ochlupením květní stopky nebo úzkými okvětními lístky (Pascher 1907).

Nověji se problémem klasifikace *G. bohemica* subsp. *saxatilis* zabývali zejména němečtí autoři a to zvláště pro území západní (taxon popsán z Německa) a jižní Evropy. Nejprve na základě sekvencí z intergenických regionů chloroplastové DNA (*psbA-trnH*, *trnL-trnF*) a ITS jaderné ribosomální DNA (ITS1, 5.8S rRNA, ITS2) dospěli k názoru, že diferenciace taxonů existuje (na základě 4 haplotypů *trnL-trnF*, ostatní sekvence diferenciaci nepodpořily), ale na úrovni druhu je neudržitelná a vhodný je statut poddruhu. Na základě těchto poznatků a charakteristiky studovaných populací, považují za nejvhodnější k odlišení

poddruhů délku a tvar korunních lístků a odění květních stopek a lodyhy. Možnou hybridizací obou poddruhů nepředpokládají mimo Německo a Francii a uvádí, že na společných lokalitách nejprve kvete *G. bohemica* subsp. *bohemica* a poté následuje *G. bohemica* subsp. *saxatilis*, přičemž jsou přítomny i přechodné formy. Uvádějí možnost, že *G. bohemica* subsp. *saxatilis* migrovala do Německa z Iberského poloostrova a *G. bohemica* subsp. *bohemica* naopak z jihovýchodu, pravděpodobně z Panonské nížiny (John et al. 2004, Peterson et al. 2004). Později se pokusili zjistit, zda je opravdu na základě úseku *trnL-trnF* cp DNA možno tyto poddruhy odlišit a zda existuje korelace s uváděnými znaky (odění a tvar okvětních lístků) na 43 populacích převážně ze západní a střední Evropy. Výsledkem této studie bylo potvrzení dřívějších názorů (Peruzzi et Tison 2004, Peruzzi et Tison 2005), že *G. bohemica* představuje vysoce polymorfní druh, u kterého je možno odlišit dvě extrémní morfologické formy „*bohemica*“ a „*saxatilis*“, jejichž rozšíření nekoreluje s geografíí, geologickým podkladem, ploidií ani jinou genetickou složkou a mezi nimiž lze často nalézt přechodné formy. Rovněž znaky na cibulích a přízemních listech se projevíly jako konstantní (Peterson et al. 2010).

2.2.4 *Gagea szovitsii* (A. F. Láng) Besser

Popis: Na úvod uvádím volný překlad kritického popisu, uvedeného v díle *Systema vegetabilium* (Schultes et Schultes 1829):

„*G. bohemica* velmi podobný, a možná jen varieta zjištěná na živých rostlinách. Blíže specifikujeme na základě komunikace s Besserem a Lánkem: Cibule oválné ze dvou elipsoidních cibulek, 2-3 čárky (asi 4-6 mm), v hnědé tunice z mnoha dlouhých třepenitých vláken. Přízemní listy 2, zdělí stonku, pokroucené, pod květenstvím většinou dolů oblé, výrazně žlábkovité, lysé nebo ochlupené, 2-3 palce dlouhé (asi 52-78 mm), 1/2 čárky (asi 1 mm) široké. Lodyžní listy 3-5, s bílými chlupy, spodní list největší, zdělí lodyhy, na bázi rozšířený, postupně až nitkovitý, další postupně se zužující, kopinaté, vystoupavé, zmenšující se, 1,5-2,5 palce (asi 40-66 mm dlouhé), 2-2,5 čárky široké (asi 4-5 mm). Lodyha vystoupavá, mírně zprohýbaná, hustě chlupatá, 1-2 palce (asi 26-42 mm) vysoká, 3-10 květá, stopky vzpřímené, oblé, s 1-2 květy a jedním listenem. Květy vystoupavé, žluté, za živa na vrcholu s nachovým zabarvením. Okvětní lístky téměř shodné, 4-7 čárek (asi 8-14 mm) dlouhé, se 3 žilkami, vnější podlouhle kopinaté, vně chlupaté zejména na bázi, vnitřní v horní části rozšířené, na okrajích mírně nazpět ohnuté, úzce eliptické až kopinaté, lysé, přibližně 1,5 čárky široké (asi 3 mm). Tyčinky dosahují 1/3 nebo 1/2 délky okvětních lístků, nitky o něco

málo kratší, vláskovité, prašníky polokruhovitě až vejčité, žluté, 1/2 čárky (asi 1 mm) široké. Semeník vejčitý, trojhranný, ztupený, s žebry, viditelně po stranách vmáčklý, čnělka postupně se zužující, nejprve zděli tyčinek, později dlouhé 1/3 jejich délky, blizna polokruhovitá, uťatá, laločnatá.“

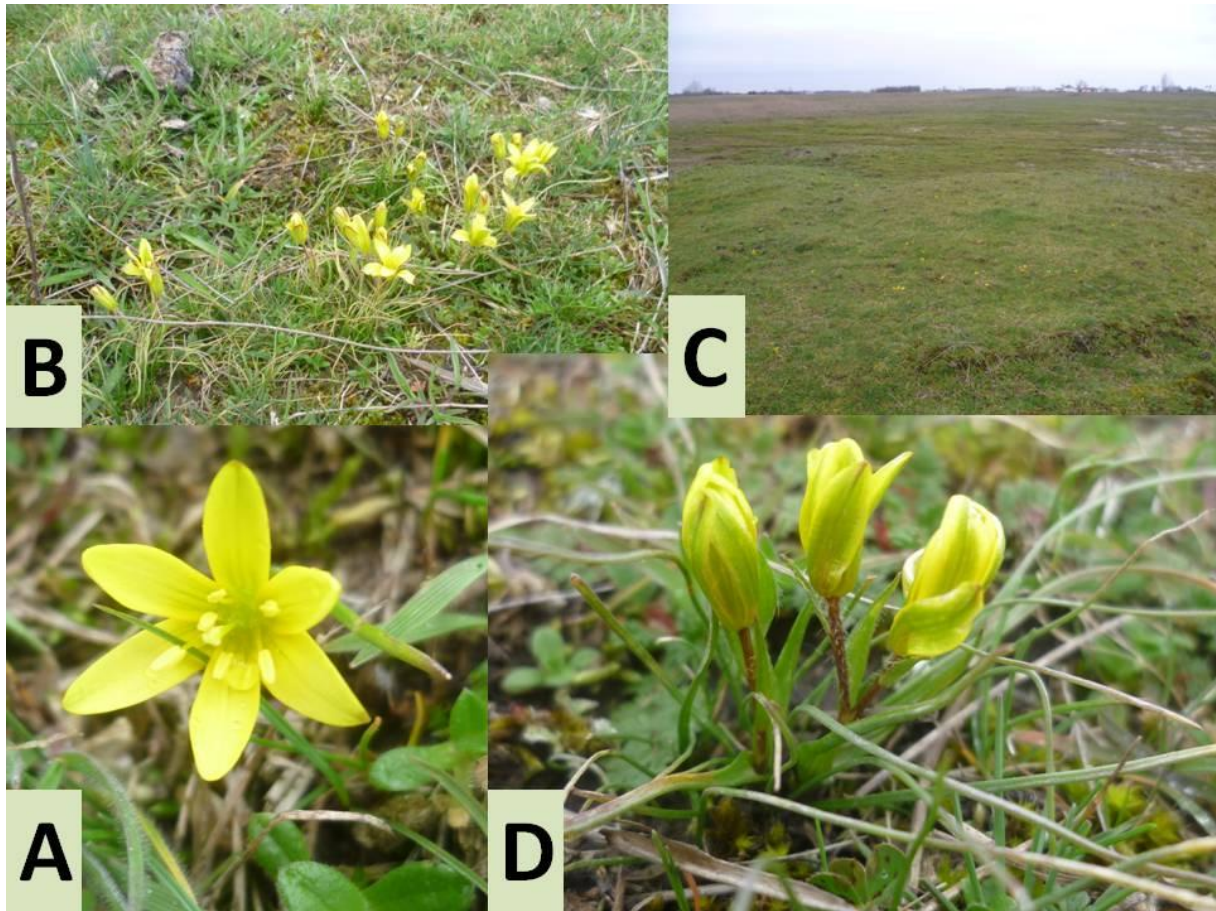
Tento popis doplňuje původní protolog basionymu (Láng 1827), kde není například zmíněn vzhled semeníku. Podle původního autora se odlišuje od *G. bohemica* (*G. saxatilis*) a *G. chlorantha* (M. Bieb.) J. A. et J. H. Schultes znaky: „Dvě cibule ve vláknité tunice, lodyha větvená, olistěná, mnohokvětá, lodyžní listy střídavé, kopinaté, zašpičatělé, odstálé, ochlupené, stopky alespoň na bázi chlupaté, větvené, okvětní lístky na zaokrouhlené, ochlupené, víceméně stejné, s výrazným nachovým pruhem“.

I. B. K. Richardson v díle Flora Europea uvádí pro *G. szovitsii* (incl. *G. callieri*) popis: „Lodyha 3-10 cm vysoká, lodyžní listy 2(-4), úzce kopinaté, květy 1-4, okvětní lístky cca 12 mm dlouhé, podlouhle kopinaté až kopist'ovité, semeník obsrdčitý, mírně vykrojený“ (Richardson 1980).

Maďarští autoři (Jakab et Molnár 2011) uvádějí na základě studia rostlin z jihovýchodního Maďarska následující popis: „Kvetoucí rostlina (2-)3-8(-12) cm vysoká, se dvěma cibulemi ve společném hnědém obalu, bazální listy 2, nitkovité, lodyžní listy 2-10, střídavé, úzce kopinaté. Lodyha někdy větvená, červenavě zelená. Květy četné, v počtu (1-)2-6(-12). Okvětní lístky (8-)12-13 mm, podlouhle kopinaté až kopist'ovité, na svrchní straně sytě žluté, na spodní straně s červenými a zelenými pruhy. Semeník obsrdčitý, mírně vyhloubený“. Za hlavní morfologické rozdíly od *G. bohemica* považují delší lodyhu (u *G. bohemica* je kratší než 5 cm) a kratší okvětní lístky (u *G. bohemica* 12-18 mm), ale poznamenávají, že některé populace maďarské *G. szovitsii* vykazují v těchto parametrech vysokou variabilitu a proto považují za hlavní odlišnost reprodukční strategii (*G. szovitsii* v Maďarsku na rozdíl od středoevropské *G. bohemica* vytváří hojně tobolek se semeny, která jsou sférická, na vrcholu se zobánkem, 1,2-1,4 x 0,7-0,9 mm velká).

Variabilita: Studie provedená na maďarských rostlinách odhalila variabilitu v intenzitě odění, kdy existují populace (lokalita u Ecsefalva), kde jen někteří jedinci mají mírně ochlupené květní stopky, lodyžní listy a rub okvětních lístků, ale ve většině jiných populací (např. u obce Szentes) jsou jedinci s výraznějším oděním zastoupeni hojněji. Za další variabilní znak, ovlivěný managementem lokality, považují výšku rostliny (na spásaných

lokality jsou rostliny menší). Červenavo-zelené zbarvení lodyh a červeno-zelené pruhování na okvětních lístcích je patrné vždy (Jakab et Molnár 2011).



Obrázek 7: *Gagea szovitsii*: A) otevřený květ; B) skupina rostlin na stanovišti; C) biotop (puszta); D) habitus rostliny

Rozšíření ve střední Evropě: Taxon byl popsán od Oděsy na Ukrajině („in graminosis apricis Odessae“; Láng 1827) a v roce 2004 byl nalezen v jihovýchodním Maďarsku (region Tiszántúl; celkový areál zahrnuje pravděpodobně jižní a střední Ukrajinu a Rumunsko; Jakab et Molnár 2011).

Taxonomie: Pojednáváný taxon byl popsán jako *Ornithogalum szovitsii* A. F. Láng 1827. Jeho popis byl následně rozšířen a taxon přearžován do rodu *Gagea* Besserem a Lánkem v díle *Systema vegetabilium* (Schultes et Schultes 1829). Již tehdy ovšem hlavní autoři díla vyjádřili pochybnost o druhové oprávněnosti taxonu. A. Terraciano (1906), měl daleko širší chápání *G. szovitsii* a považoval ji za východního vikarianta *G. saxatilis*, s tím, že *G. bohémica* vnímal za endemita českých zemí. Pascher (1907) vyjadřuje názor, že *G. szovitsii*, považovaná A. Terracianem za poddruh *G. bohémica*, jeví přechodné znaky mezi jednotlivými formami ze

severního Maďarska a poznamenává, že tyto formy jsou často mnohokvěté a jen jednotlivé rostliny odpovídají plně tomu, či onomu extrému. Novější autoři považují tento taxon za druh blízce příbuzný *G. bohemica* (Davlianidze 1979, Richardson 1980, Jakab et Molnár 2011) nebo vyjadřují pochyby, zda se nejedná o synonymum *G. bohemica* s tím, že je doporučováno další studium (Tison et al. 2013).

Ekologie: Autor původního popisu udává druh ze slunných trávníků okolí Oděsy (Láng 1827). Výskyt v Maďarsku je vázán na halofytní vegetaci alkalických trávníků (stepi), kde preferuje volný půdní povrch s významným mechovým zápojem (Jakab et Molnár 2001).

Maďarské populace tohoto křivatce se vyskytují většinou v asociaci *Artemisio-Festucetum pseudovinae*, dále na pusztě Hortobágy v asociaci *Achilleo-Festucetum pseudovinae* a na prvně objevené lokalitě u obce Ecsegfalva pak v přechodu společenstev *Kochietum prostratae* a *Artemisio-Festucetum pseudovinae* (Jakab et Molnár 2011).

Reprodukční biologie: Po studiu maďarských populací došli autoři k závěru, že nejvýraznější odlišností vůči *G. bohemica* je u maďarských populací *G. szovitsii* odlišná reprodukční strategie. Zatímco u známých populací ve střední Evropě byla pozorována tvorba tobolek jen velmi vzácně a klíčivá semena nebyla nalezena (Hrouda 1989, 2011), u těchto maďarských populací se tobolky se semeny vyskytují hojně (Jakab et Molnár 2011). V důsledku toho se druhy výrazně liší svou reprodukční strategií, kdy středoevropská *G. bohemica* se rozmnožuje výhradně vegetativně, kdežto u maďarské *G. szovitsii* je zásadní reprodukce sexuální. Maďarští autoři dále poznamenávají, že zatímco v populacích *G. bohemica* převažují jedinci v podobě shluků sterilních jedinců, u maďarské *G. szovitsii* převažují kvetoucí jedinci. Podle pozorování jsou opylovači těchto rostlin včely a čmeláci (Jakab et Molnár 2011).

3. CÍLE PRÁCE

V rámci okruhu *Gagea bohemica* jsou předešlymi autory na území střední Evropy rozlišovány taxony *G. bohemica* subsp. *bohemica*, *G. bohemica* subsp. *bohemica* var. *stenochlamydea*, *G. bohemica* subsp. *saxatilis*, *G. szovitsii*. Předkládaná práce se zaměřuje zejména na:

- 1) Studium rozšíření a zastoupení jednotlivých ploidních stupňů metodou průtokové cytometrie ve východní části střední Evropy.
- 2) Srovnání morfologické variability vybraných populací *G. bohemica* agg. na uvedeném území.
- 3) Prověření konstantnosti morfologických znaků, používaných k determinaci jednotlivých taxonů a posouzení jejich korelace se zjištěnými ploidními stupni.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1 Rostlinný materiál

Sběr dat pro morfometrickou analýzu a analýzu průtokovou cytometrií proběhl v letech 2013 a 2014. U vzorků ((1-)3-20 fragmentů rostlin) všech studovaných populací byla zjištěna DNA ploidní úroveň (Suda et al. 2006). U vybraných populací, kde to umožňovalo fenologické stádium a dostatečná početnost populace, byla provedena morfometrická analýza. Pro morfometrickou analýzu bylo vybráno (v závislosti na velikosti populace) 5-20 kvetoucích lodyh. Lodyhy byly vybírány s ohledem na to, aby nepocházely ze stejného trsu/porostu, pokud to umožňovala struktura populace.

Celkem bylo analyzováno 20 populací z území ČR, Maďarska a Rakouska. U 10 populací byla provedena rovněž morfometrická analýza. Pro potřeby analýzy průtokovou cytometrií byly sbírány jen fragmenty (okvěti) ze studovaných rostlin. Sbírané vzorky byly označeny čísla podle lokality (v průběžném číslování – každá lokalita měla svoje číslo), roku a identifikátoru rostliny (číslo odpovídá pořadí sběru její části pro účely analýzy pomocí průtokové cytometrie, u morfometricky analyzovaných rostlin se pak shodovalo s číslem měřené rostliny). První dvě čísla (tj. 1-13 = lokalita 1, rok 2013) odpovídají označení lokalit v Příloze 1 a v textu této práce.

4.2 Stanovení DNA ploidní úrovně

Pro stanovení DNA ploidní úrovně byl odebrán vzorek okvěti, případně přízemního listu od každé analyzované rostliny. Odebrané vzorky byly uloženy po jednom v mírně navlhčených papírových sáčkích či obálkách, od každé rostliny zvlášť a po návratu z terénu uchovány v chladničce do doby měření, které nejčastěji probíhalo následující den.

Vlastní měření na průtokovém cytometru probíhalo metodou vnitřního standardu se známým obsahem DNA (Doležel et al. 2007). Část vzorku (asi 1 cm²) byla nasekána ostrou žiletkou v Petriho misce, spolu s přibližně stejným množstvím standardu v 1 ml pufru LB01 o pH 7,8 s přidávkem PVP (polyvinylpyrrolidon, 10 g na 500 ml pufru; Doležel & Bartoš 2005). Jako standardu bylo použito buď *Pisum sativum* 'Ctirad' (2C = 9,09 pg) nebo *Zea mays* 'CE-777' (2C = 5,43 pg). Vzniklý homogenát byl přefiltrován přes nylonový filtr do kyvety. Po přidání 50 µl fluorochromu PI (propidiumjodid) byl vzorek analyzován v průtokovém cytometru a to buď BD Accuri C6 (BD Biosciences, San Jose; s laserem BD

Accuri™ C6 Blue Laser (488 nm, 20 mW)), Partec PAS nebo ML CyFlow (Partec GmbH, Münster; s laserem Cobolt Samba (532 nm, 100 mW; Cobolt AB, Stockholm)). Každý vzorek byl změřen na 3000 (případně 2000) jader. Ploidní stupeň byl stanoven na lineární stupnici grafického výstupu jako poměr vzdáleností mezi G1 vrcholem standardu a vzorku.

O příslušnosti k danému cytotypu bylo rozhodnuto na základě kalibrace rostlinami z lokality Pitkovická stráň o známém cytotypu ($2n = 5x = 60$; Měsíček et Hroudá 1974).

4.3 Morfometrická analýza

Pro morfometrickou analýzu byla hodnocena nadzemní část rostlin přímo v terénu, za pomoci digitálního posuvného měřidla Extol 3426. Získané údaje byly zapisovány do připravených tabulek. Hodnoceno bylo celkem 32 morfologických znaků (tabulka 2) a u každé hodnocené populace bylo na ploše cca 1 m² (s bohatším zastoupením studovaného druhu) orientačně spočítáno zastoupení lodyh s příslušnými počty květů. Pro morfometrickou analýzu byly za účelem maximální možné standardizace vybírány jen jednokvěté lodyhy s minimálně jedním nepuklým prašníkem. Důvodem této standardizace byla jednak možná změna tvaru či velikosti jednotlivých květních orgánů (např. okvětní lístky) během kvetení a možné disproporce mezi „terminálními“ (ranými) květy a pozdějšími „postranními“ květy.

Tabulka 2: Přehled znaků zahrnutých do morfometrické analýzy

Znak	Rozeznávané kategorie/jednotky
Délka lodyhy	mm
Délka nejspodnějšího lodyžního listu	mm
Šířka nejspodnějšího lodyžního listu	mm
Vzdálenost spodních lodyžních listů	mm
Délka okvětního lístku (vnější okvěti)	mm
Šířka okvětního lístku (vnější okvěti)	mm
Délka okvětního lístku (vnitřní okvěti)	mm
Šířka okvětního lístku (vnitřní okvěti)	mm
Vrchol okvětního lístku	tupý, tupě špičatý, špičatý
Délka nitky	mm
Šířka nitky (uprostřed)	mm
Délka prašníku	mm

Tabulka 2: Pokračování

Znak	Rozeznávané kategorie/jednotky
Šířka prašníku	mm
Délka (výška) semeníku	mm
Šířka žebra semeníku	mm
Vyhloubení horní části semeníku	nevyhloubený, nevýrazně vyhloubený, výrazně vyhloubený
Délka čnělky	mm
Šířka čnělky (nejužší)	mm
Šířka čnělky (nejširší)	mm
Žlábkovitost přízemních listů	bez žlábku, mírný žlábek, hluboký žlábek
Šířka přízemního listu	mm
Intenzita odění ¹	L (0%), TL (1-50%), TC (50-99%), CH (100%)
Hodnoceno zvlášť pro: Spodní část lodyhy, horní část lodyhy, lodyžní listy na rubu, lodyžní listy na líci, lodyžní listy na okraji, rub okvětí, líc okvětí	
Zbarvení lodyhy ²	B, T, ZB, CB, C
Délka chlupů	krátké, krátké i dlouhé, dlouhé
Postavení chlupů	odstálé, přitisklé

¹ Kategorie intenzity odění přibližně charakterizují pokrytí hodnocené části chlupy. Pro práci v terénu byly označeny uvedenými zkratkami a procenta v závorce označují přibližné pokrytí. Slovně by se tyto kategorie daly vysvětlit: L – lysá, TL – s roztroušenými chlupy, TC – hustě ochlupená, CH – velmi hustě pokrytá chlupy (tj. neprosvítá jiné pletivo).

² Vysvětlivky kategorií zbarvení lodyhy: B – bez červeného zbarvení, T – červeně tečkovaná, ZB – červená jen v horní části lodyhy, CB – červená na bázi, C – červená po většině plochy lodyhy.

4.4 Statistické zpracování

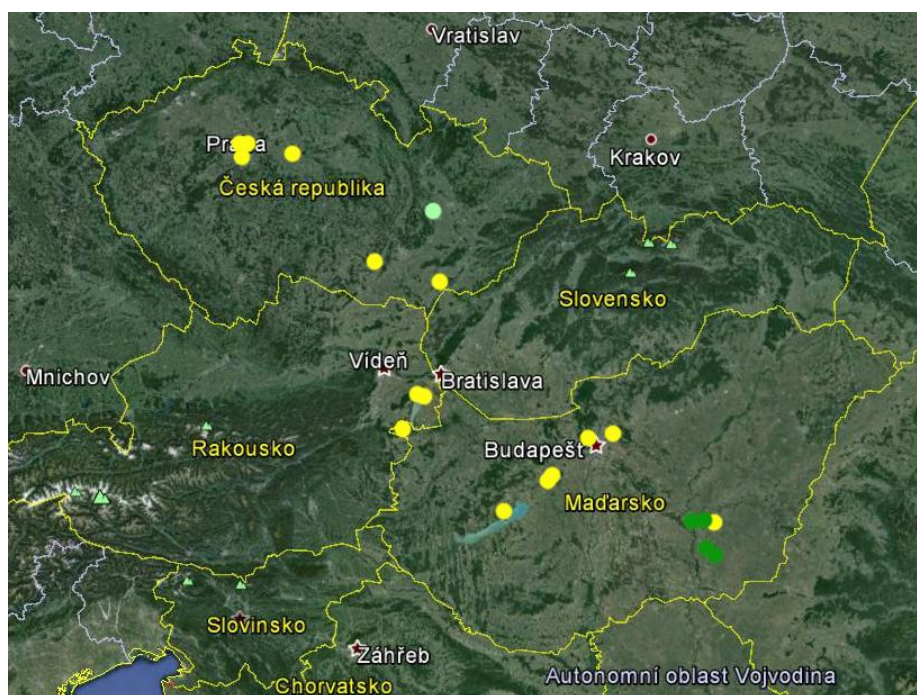
Znaky získané z morfometrické analýzy byly v MS Excel přepsány do matice a následně hodnoceny v programech NCSS 9 (Hitze 2013) a CANOCO for Windows, verze 4.5 (ter Braak et Šmilauer 2002). Poměr délka čnělky/délka (výška) semeníku byl pro

analyzované rostliny vypočten rovněž v programu MS Excel. U získaných kvantitativních znaků a uvedeného poměru byly získány základní charakteristiky (aritmetický průměr, směrodatná odchylka, minimum a maximum) v programu NCSS 9. Krabičkové diagramy, jednocestná analýza variance (one-way ANOVA), popř. její neparametrická alternativa, Tukey-Kramerův test a kanonická diskriminační analýza pochází také z programu NCSS 9. Analýza hlavních komponent (PCA) byla vytvořena v programu CANOCO. Před provedením PCA byla v programu NCSS testována vzájemná korelace jednotlivých znaků.

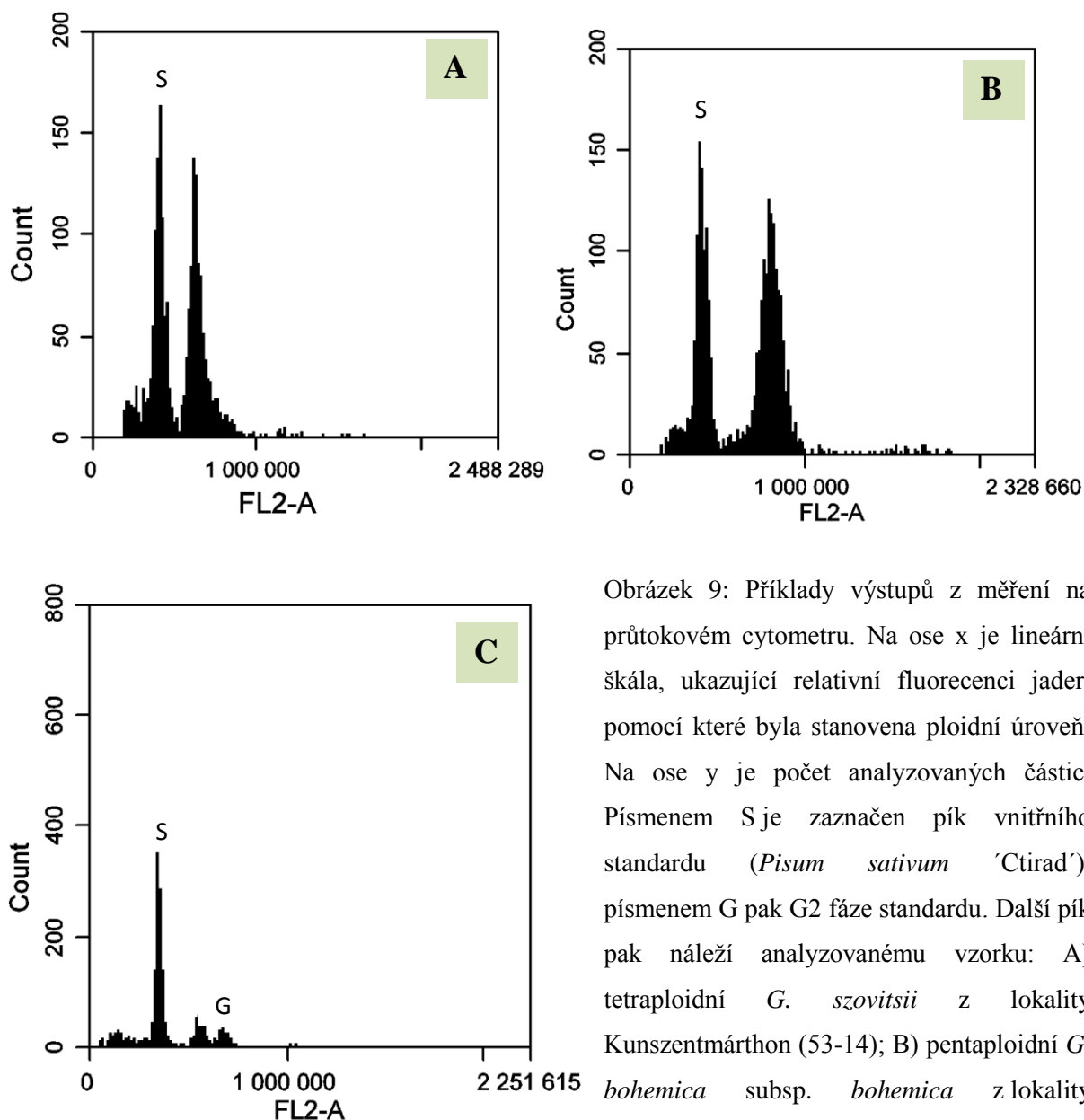
5. VÝSLEDKY

5.1 DNA ploidní úroveň

Metodou průtokové cytometrie bylo analyzováno celkem 20 populací, z nichž bylo 14 v literatuře přiřazovaných ke *G. bohemica* subsp. *bohemica*, 1 ke *G. bohemica* subsp. *saxatilis*, 5 ke *G. szovitsii*. Všechny populace *G. bohemica* subsp. *bohemica* vykazují pentaploidní úroveň, což odpovídá udávanému počtu chromozomů $2n = 5x = 60$ (lokalita Pitkovická stráň; Měsíček et Hrouda 1974). Analyzované rostliny řazené ke *G. bohemica* subsp. *saxatilis* z lokality Senička na Olomoucku vykazovaly poměr G1 píku standardu a analyzovaného vzorku, který odpovídá spíše tetraploidní úrovni ($2n = 4x = 48$). U rostlin ze tří lokalit, řazených ke *G. szovitsii* byla zjištěna tetraploidní úroveň (odpovídající $2n = 4x = 48$) u všech rostlin. Na dvou lokalitách, ze kterých je také uváděna *G. szovitsii* (Jakab et Molnár 2011), bylo zjištěno jiné zastoupení ploidních úrovní: konkrétně na lokalitě Derekegyház 1 pentaploidní rostlina mezi 19 tetraploidními a na lokalitě Kajánújfalu byly zjištěny jen pentaploidní rostliny. Přehled lokalit, které byly analyzovány pomocí průtokové cytometrie se nachází v Příloze 1.



Obrázek 8: Vyznačení výskytu zjištěných ploidních stupňů u jednotlivých populací [žlutě: populace s pentaploidními rostlinami, zeleně: populace s tetraploidními rostlinami (nebo jejich převahou), světle zeleně: tetraploidní populace řazená ke *G. bohemica* subsp. *saxatilis*]. Zdroj mapového podkladu: Google Earth.



Obrázek 9: Příklady výstupů z měření na průtokovém cytometru. Na ose x je lineární škála, ukazující relativní fluorescenci jader, pomocí které byla stanovena ploidní úroveň. Na ose y je počet analyzovaných částic. Písmenem S je označen pík vnitřního standardu (*Pisum sativum* 'Ctirad'), písmenem G pak G2 fáze standardu. Další pík pak náleží analyzovanému vzorku: A) tetraploidní *G. szovitsii* z lokality Kunszentmárthon (53-14); B) pentaploidní *G. bohémica* subsp. *bohémica* z lokality Hodonín-Pánov (17-14); C) pravděpodobně tetraploidní *G. bohémica* subsp. *saxatilis* z lokality Senička u Olomouce (28-14; pík vzorku je oproti píku standardu nižší z důvodu použití listu při přípravě vzorku).

5.2 Morfometrické výsledky

Morfometrická analýza byla provedena u 10 populací, z čehož 5 bylo v literatuře řazeno ke *G. bohémica* subsp. *bohémica* a 5 ke *G. szovitsii*. Z těchto 10 populací patřilo 6 k pentaploidní úrovni a 4 k tetraploidní úrovni (v 1 populaci však byla 1 rostlina pentaploidní). Tj. celkem 87 rostlin řazených ke *G. bohémica* subsp. *bohémica* a 78 rostlin *G. szovitsii* (a z nich bylo 57 tetraploidních a 21 pentaploidních). Analýza počtu květů na lodyze v populacích je hodnocena zvlášť a byl pro ni použit soubor celkem 362 rostlin. Žádnou

morfometrickou metodou nebyla hodnocena populace *G. bohémica* subsp. *saxatilis* (28-14) u Seničky na Hané, protože v současnosti čítá jen tři nevelké trsy.



Obrázek 10: Přehled morfometricky analyzovaných populací s uvedením ploidního stupně [žlutě: pentaploidní populace, zeleně: tetraploidní (nebo převážně tetraploidní populace)]. Zdroj mapového podkladu: Google Earth.

Vybrané nejdůležitější znaky jsou znázorněny krabičkovými diagramy, kde tělo krabičky je ohraničeno dolním a horním kvartilem (x_{25} , x_{75}). Uvnitř krabičky je čarou označen medián. Vousy ohraničují 1,5 násobek mezikvartilového rozpětí a odlehlé hodnoty jsou označeny šedými tečkami.

Tabulka 3: Přehled měřených kvantitativních znaků a poměru délky čnělky a délky semeníku. Podle taxonu a ploidy jsou uvedeny charakteristiky těchto znaků: Aritmetický průměr (μ), směrodatná odchylka (SD), minimum (min.) a maximum (max.).

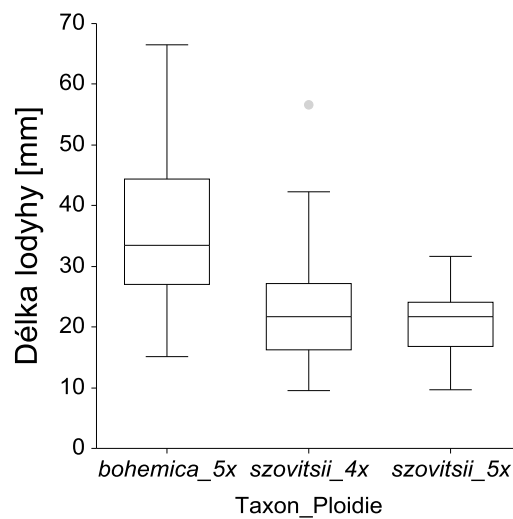
Znak	Taxon (ploidy)											
	<i>G. bohemica</i> (5x)				<i>G. szovitsii</i> (4x)				<i>G. szovitsii</i> (5x)			
	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.
Délka lodyhy (vyska) [mm]	35,52	11,43	15,07	66,55	22,85	8,53	9,45	56,61	20,99	5,80	9,72	31,59
Délka nejspodnějšího lodyžního listu (del_list1) [mm]	35,58	15,75	11,51	81,04	24,37	7,25	8,62	47,85	25,87	7,35	13,23	40,65
Šířka nejspodnějšího lodyžního listu (sir_list1) [mm]	3,25	0,83	0,97	5,31	3,10	0,69	1,58	4,83	2,81	0,77	1,41	4,02
Vzdálenost spodních lodyžních listů (vzdal_dol) [mm]	6,76	4,25	0,00	29,72	5,40	3,17	0,59	17,77	2,37	1,26	0,00	4,46
Délka okvětního lístku (vnější kruh okvěti; del_pl_vne) [mm]	11,73	2,26	7,32	18,10	10,19	1,45	7,09	12,96	12,10	1,17	9,72	14,06
Šířka okvětního lístku (vnější kruh okvěti; sir_pl_vne) [mm]	3,90	0,71	2,58	5,92	2,61	0,51	1,76	4,18	3,21	0,31	2,72	3,90
Délka okvětního lístku (vnitřní kruh okvěti; del_pl_vni) [mm]	11,42	2,55	6,27	17,99	9,84	1,37	6,30	12,66	11,60	1,35	8,73	14,53
Šířka okvětního lístku (vnitřní kruh okvěti; sir_pl_vni) [mm]	3,82	0,72	2,05	5,58	2,37	0,48	1,38	3,69	3,18	0,33	2,76	3,73
Délka nitky (del_nitka) [mm]	5,15	1,33	2,73	9,21	4,54	1,11	2,74	6,62	5,62	1,11	4,03	8,25
Šířka nitky (uprostřed; sir_nitka) [mm]	0,33	0,12	0,08	0,65	0,22	0,08	0,08	0,49	0,32	0,11	0,15	0,57
Délka prašníku (del_pras) [mm]	2,55	0,46	1,69	3,71	2,27	0,31	1,21	2,86	2,51	0,28	1,80	2,99
Šířka prašníku (sir_pras)	0,71	0,12	0,48	1,08	0,68	0,12	0,48	1,08	0,72	0,17	0,31	0,94

Tabulka 3: Pokračování

Znak	Taxon (ploidie)											
	<i>G. bohémica</i> (5x)				<i>G. szovitsii</i> (4x)				<i>G. szovitsii</i> (5x)			
	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.
Délka (výška) semeníku (del_sem) [mm]	3,71	0,80	1,53	5,89	2,57	0,52	1,59	3,76	3,91	0,74	2,59	5,33
Šířka žebra semeníku (sir_zebro) [mm]	0,86	0,17	0,46	1,31	0,56	0,14	0,36	1,94	0,97	0,15	0,77	1,32
Délka čnělky (del_cnel) [mm]	4,29	0,70	2,33	6,95	4,44	0,57	3,14	5,59	4,79	0,70	3,32	5,86
Šířka čnělky (nejušší; sir_cnel1) [mm]	0,35	0,09	0,12	0,60	0,26	0,09	0,11	0,59	0,29	0,07	0,11	0,42
Šířka čnělky (nejširší; sir_cnel2) [mm]	0,62	0,11	0,37	0,86	0,43	0,14	0,22	0,81	0,63	0,15	0,34	0,99
Šířka přízemního listu (sir_plist) [mm]	0,55	0,14	0,27	0,92	0,47	0,16	0,21	0,99	0,41	0,14	0,25	0,74
Poměr délka čnělky/délka (výška) semeníku	1,21	0,31	0,42	2,18	1,79	0,38	0,16	2,58	1,27	0,32	0,82	2,06

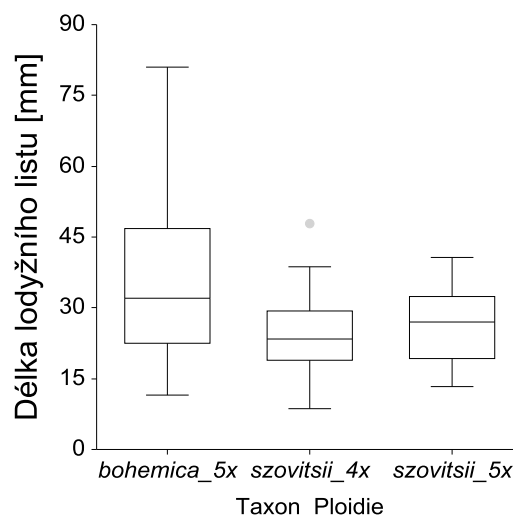
5.2.1 Výsledky statistických testů

Výška lodyhy



Obrázek 11: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky lodyhy podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA jednoznačně zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 36,38$; $DF = 2$). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* v tomto znaku odlišuje od obou ploidních stupňů, řazených ke *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 98,64755$; kritická hodnota = $3,3527$).

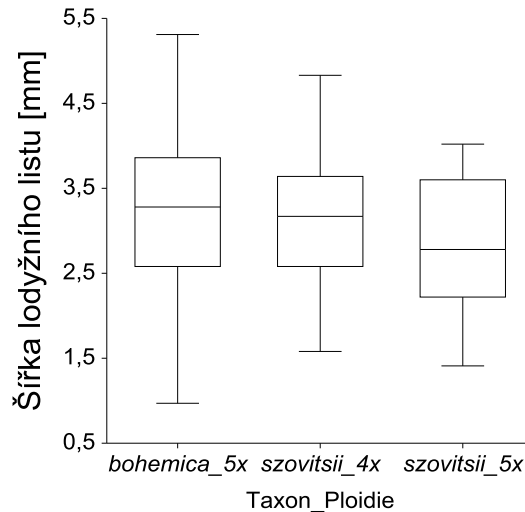
Délka nejspodnějšího lodyžního listu



Obrázek 12: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky nejspodnějšího lodyžního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 15,45$; $DF = 2$). Na základě Tukey-Kramerova testu se

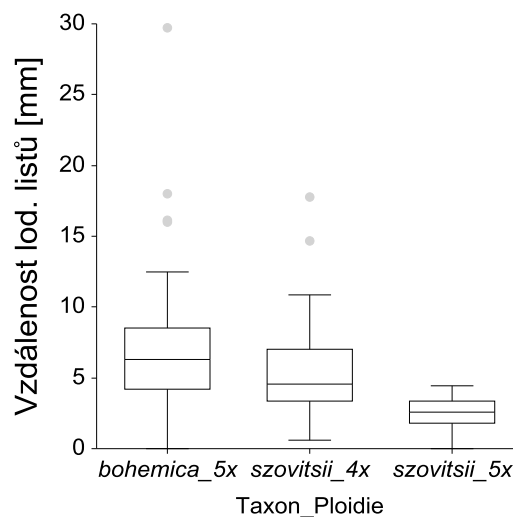
pentaploidní *G. bohemica* v tomto znaku odlišuje od obou ploidních stupňů, řazených ke *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 156,4814$; kritická hodnota = $3,3527$).

Šířka nejspodnějšího lodyžního listu



Obrázek 13: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky nejspodnějšího lodyžního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA nezamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p > 0,050$; $F = 2,89$; $DF = 2$) a stejně tak Tukey-Kramerův test neuvádí žádnou odlišnou skupinu ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 0,6020366$; kritická hodnota = $3,3527$).

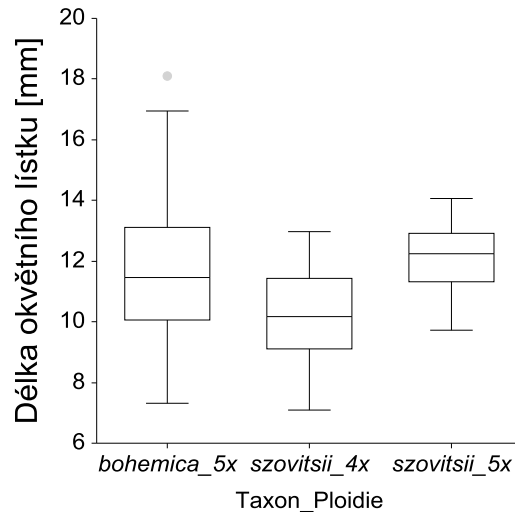
Vzdálenost spodních lodyžních listů



Obrázek 14: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky nejspodnějšího lodyžního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 12,70$; $DF = 2$). Na základě Tukey-Kramerova testu se

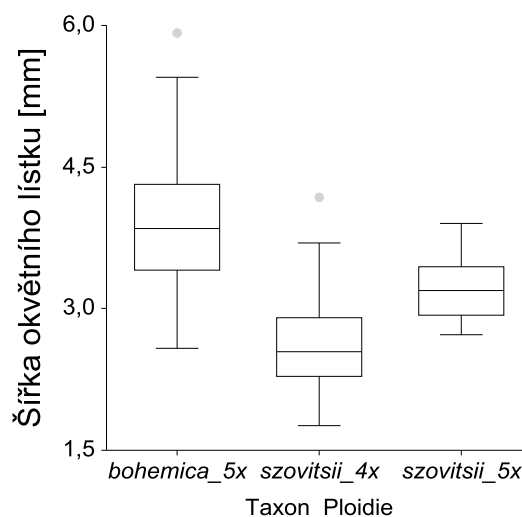
pentaploidní *G. szovitsii* v tomto znaku odlišuje od tetraploidní *G. szovitsii* a pentaploidní *G. bohemica* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 13,25616; kritická hodnota = 3,3527).

Délka okvětních lístků vnějšího kruhu okvěti



Obrázek 15: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky okvětních lístků vnějšího kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 13,85$; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 3,612274; kritická hodnota = 3,3527).

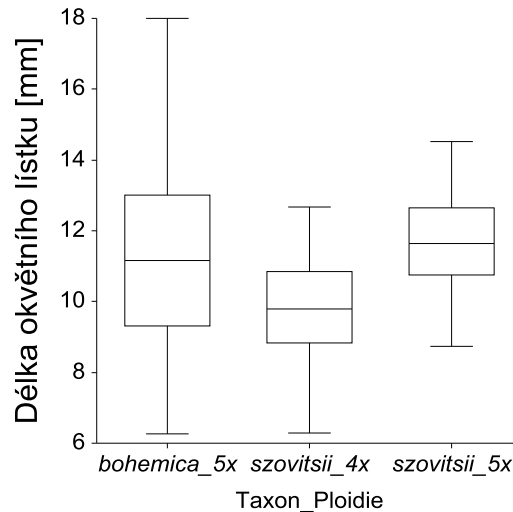
Šířka okvětních lístků vnějšího kruhu okvěti



Obrázek 16: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky okvětních lístků vnějšího kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 76,81$; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova

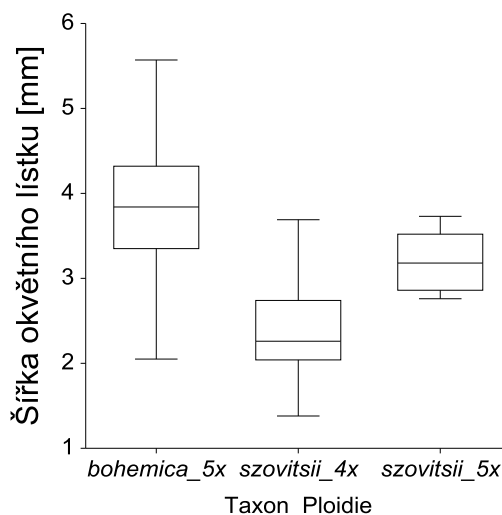
testu se vzájemně odlišují všechny tři skupiny tj. pentaploidní *G. bohémica* a tetraploidní i pentaploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,370491; kritická hodnota = 3,3527).

Délka okvětních lístků vnitřního kruhu okvěti



Obrázek 17: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky okvětních lístků vnitřního kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 11,37$; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohémica* a *G. szovitsii* v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 4,313505; kritická hodnota = 3,3527).

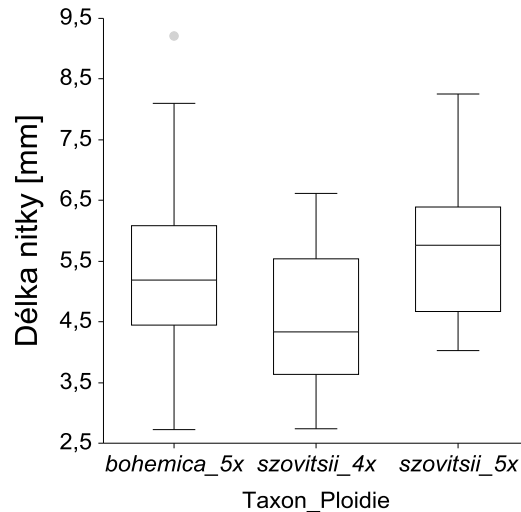
Šířka okvětního lístku vnitřního kruhu okvěti



Obrázek 18: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky okvětních lístků vnitřního kruhu okvěti podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 98,62$; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova

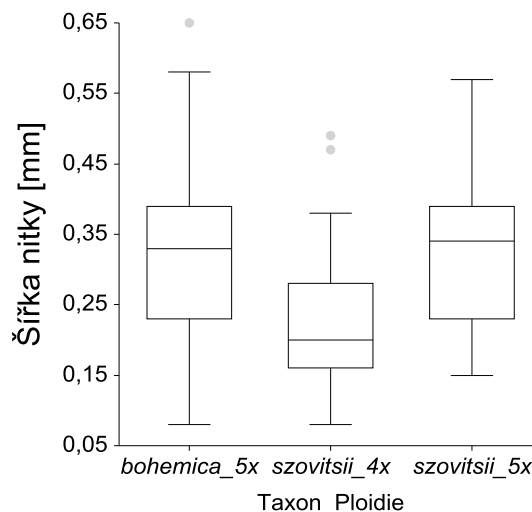
testu se vzájemně odlišují všechny tři skupiny tj. pentaploidní *G. bohemica* a tetraploidní i pentaploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 0,3650765$; kritická hodnota = 3,3527).

Délka nitky



Obrázek 19: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky nitky podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 7,39$; $DF = 2$). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 1,512862$; kritická hodnota = 3,3527).

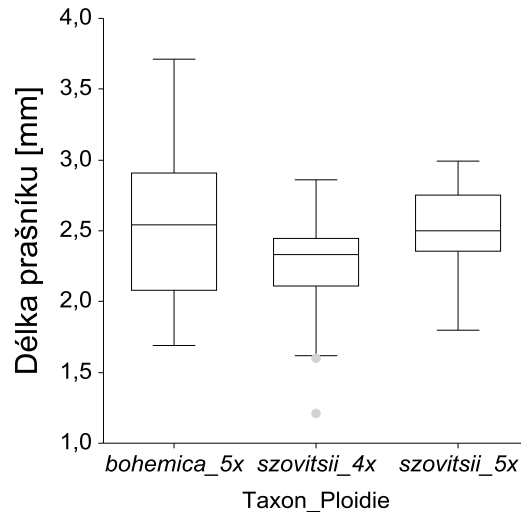
Šířka nitky (uprostřed)



Obrázek 20: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky nitky podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 16,32$; $DF = 2$). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G.*

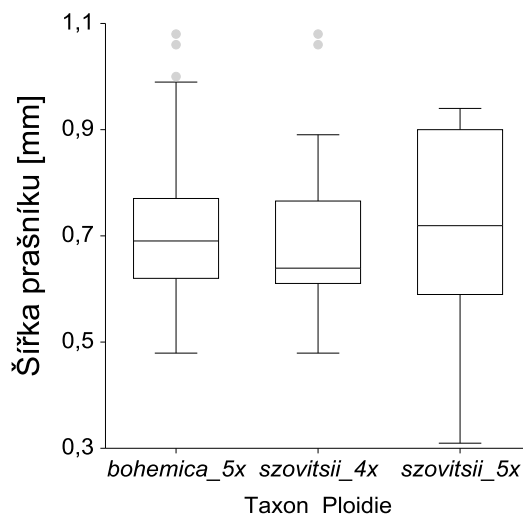
szovitsii v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 0,01190708$; kritická hodnota = 3,3527).

Délka prašníku



Obrázek 21: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky prašníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 9,40$; $DF = 2$). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 162$; $MSE = 0,1553877$; kritická hodnota = 3,3527).

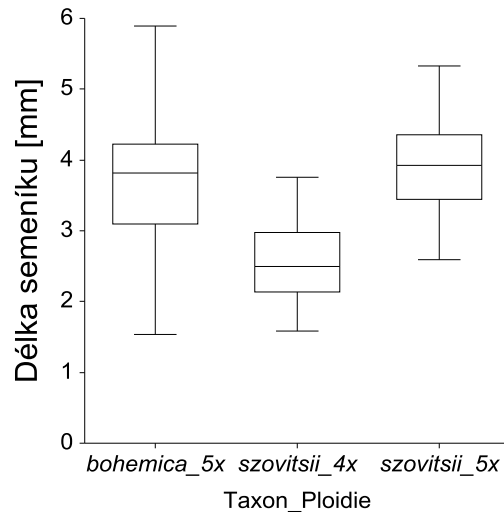
Šířka prašníku



Obrázek 22: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky prašníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA nezamítá hypotézu o shodnosti mediánů ($p > 0,050$;

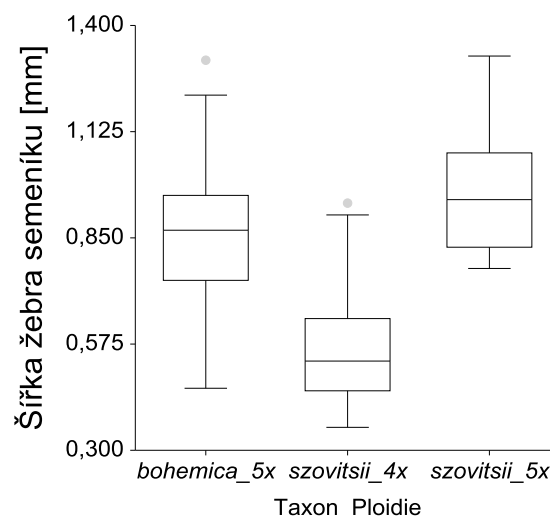
F = 0,98; DF = 2) a stejně tak Tukey-Kramerův test neuvádí žádnou odlišnou skupinu ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,0170446; kritická hodnota = 3,3527).

Délka semeníku



Obrázek 23: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky semeníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; F = 52,36; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,5042148; kritická hodnota = 3,3527).

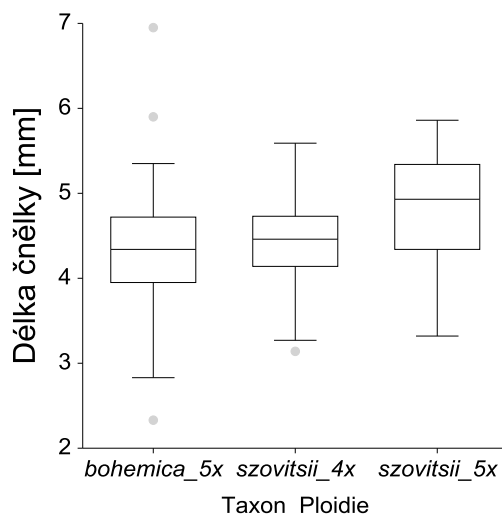
Šířka žebra semeníku



Obrázek 24: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky žebra semeníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; F = 83,51; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se od sebe odlišují

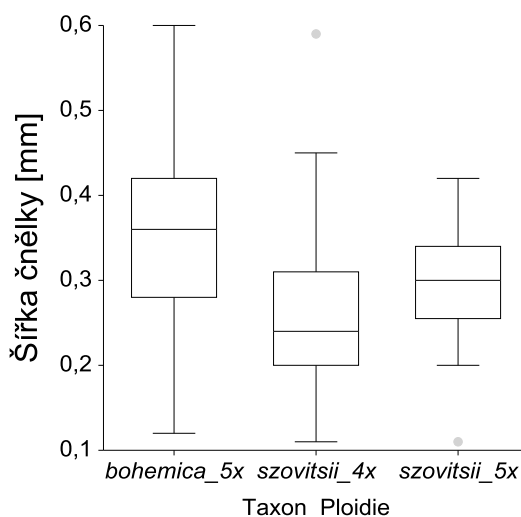
všechny tři skupiny tj. pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* i tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,02425032; kritická hodnota = 3,3527).

Délka čnělky



Obrázek 25: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty délky čnělky podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; F = 5,06; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se od sebe odlišují pouze pentaploidní *G. bohemica* a pentaploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,4313769; kritická hodnota = 3,3527).

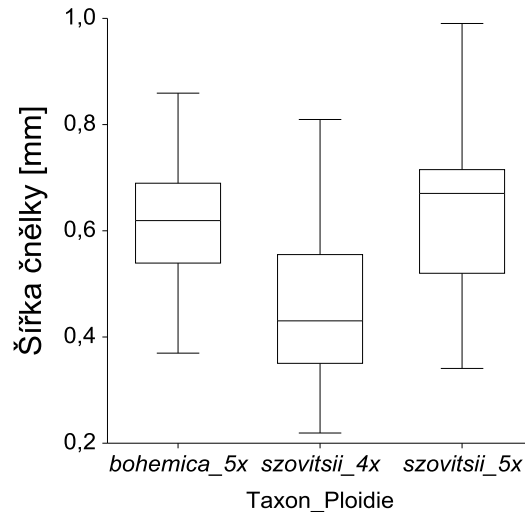
Šířka čnělky (v nejužším místě)



Obrázek 26: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky čnělky v nejužším místě podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; F = 19,97; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se

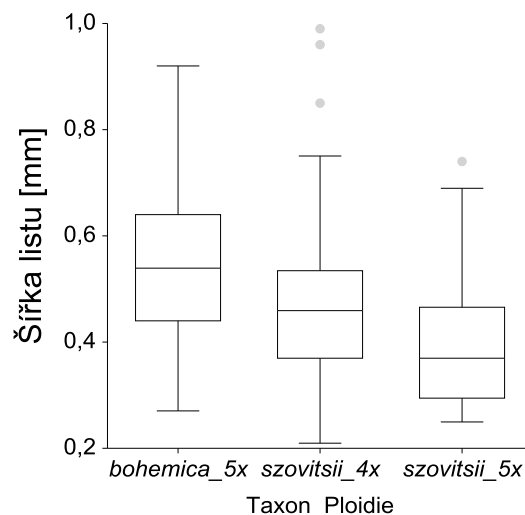
tetraploidní i pentaploidní *G. szovitsii* v tomto znaku odlišuje od pentaploidní *G. bohemica* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,008007115; kritická hodnota = 3,3527).

Šířka čnělky (v nejširším místě)



Obrázek 27: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky čnělky v nejširším místě podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; F = 33,09; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* v tomto znaku odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,01547862; kritická hodnota = 3,3527).

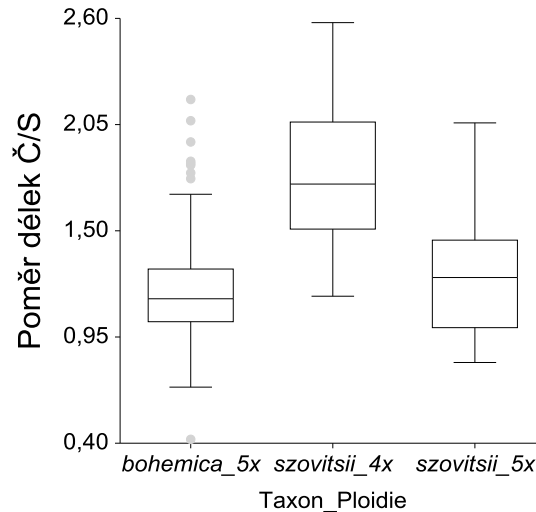
Šířka přízemního listu



Obrázek 28: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty šířky přízemního listu podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; F = 8,85; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se tetraploidní i

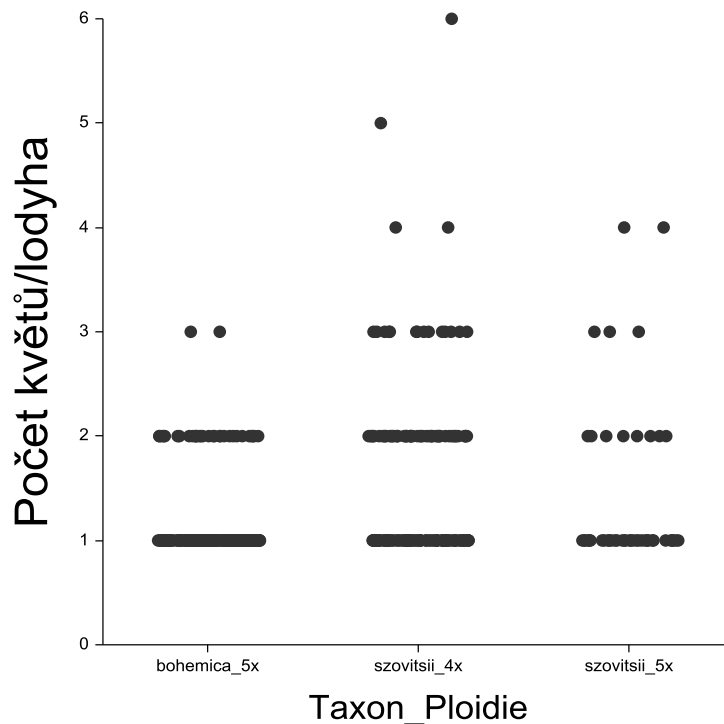
pentaploidní *G. szovitsii* v tomto znaku odlišuje od pentaploidní *G. bohemica* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,02205028; kritická hodnota = 3,3527).

Poměr délka čnělky/délka (výška) semeníku

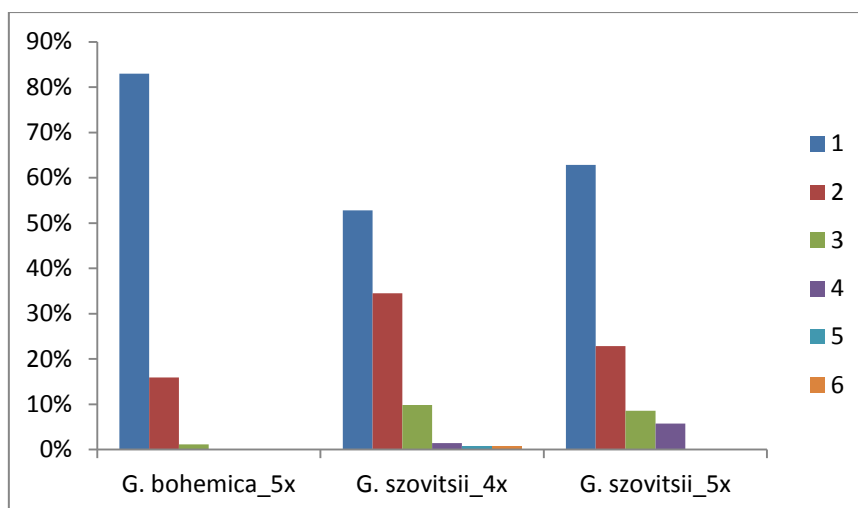


Obrázek 29: Krabičkové diagramy, znázorňující naměřené hodnoty poměru délky čnělky/délky semeníku podle ploidního stupně a uváděného taxonu. Jednocestná ANOVA zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $F = 54,92$; DF = 2). Na základě Tukey-Kramerova testu se pentaploidní *G. bohemica* a *G. szovitsii* v tomto poměru odlišují od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; DF = 162; MSE = 0,1117963; kritická hodnota = 3,3527).

Počet květů na lodyze

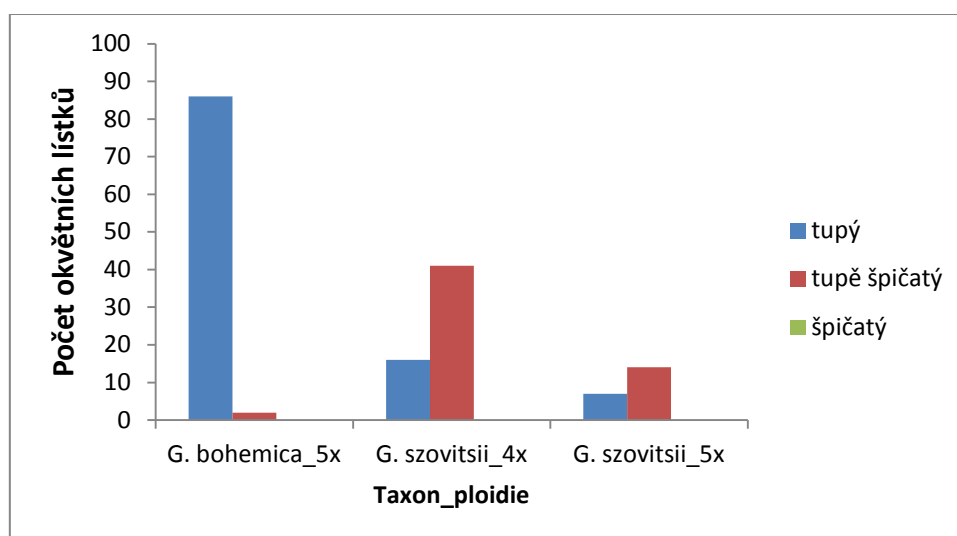


Obrázek 30: Bodový diagram (dot plot), znázorňující získané hodnoty počtu květů na lodyze podle ploidního stupně a přiřazeného taxonu. Neparametrická jednocestná ANOVA (Kruskal-Wallisův test) zamítá hypotézu o shodnosti mediánů všech tří skupin ($p < 0,050$; $H = 27,099$ (41,905); $DF = 2$). Tukey-Kramerův test jednoznačně odlišuje jen pentaploidní *G. bohemica* od tetraploidní *G. szovitsii* ($\alpha = 0,50$; $DF = 361$; $MSE = 0,4589594$; kritická hodnota = 3,3357).



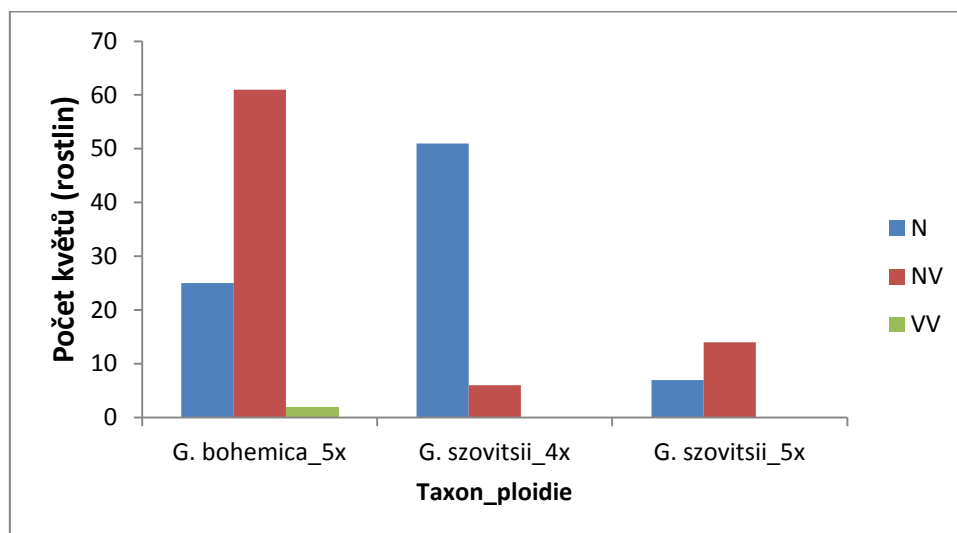
Obrázek 31: Grafické znázornění kolik procent z celkového množství studovaných lodyh u jednotlivých skupin mělo daný počet květů (čísla u čtverečků vpravo značí počet květů/lodyha; tj. 1 = jednokvětá lodyha).

Okvětní lístek (tvar)



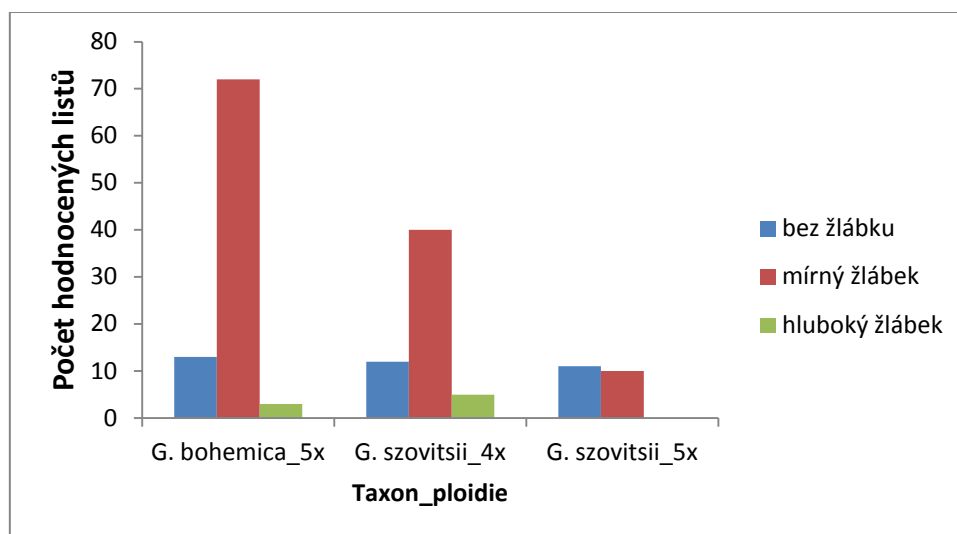
Obrázek 32: Sloupcový diagram znázorňující četnost výskytu daného tvaru vrcholu okvětního lístku (tupý, tupě špičatý, špičatý) u jednotlivých skupin. Patrná je výrazná převaha tupých okvětních lístků u pentaploidní *G. bohémica* a tupě špičatých u tetraploidní *G. szovitsii*. Pentaploidní *G. szovitsii* v tomto znaku vizuálně odpovídají tetraploidní *G. szovitsii*.

Zahloubení semeníku



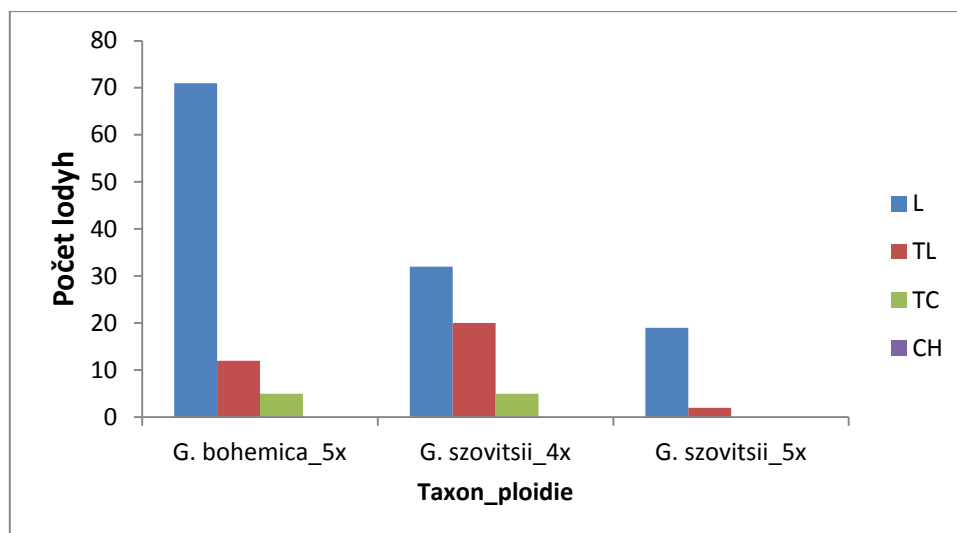
Obrázek 33: Sloupcový diagram znázorňující četnost výskytu jednotlivých typů zahloubení semeníku u jednotlivých skupin (N-nevyhloubený, NV-nevýrazně vyhloubený, VV-výrazně vyhloubený). Je patrné, že u pentaploidní *G. bohémica* se vyskytuje nejčastěji mírné nebo žádné zahloubení, hluboce zahloubený semeník byl zjištěn jen ve dvou případech. U tetraploidní *G. szovitsii* je charakteristická výrazná převaha nezahloubených semeníků. Diagram pro pentaploidní *G. szovitsii* odpovídá spíše diagramu *G. bohémica*.

Žlábkovitost přizemních listů



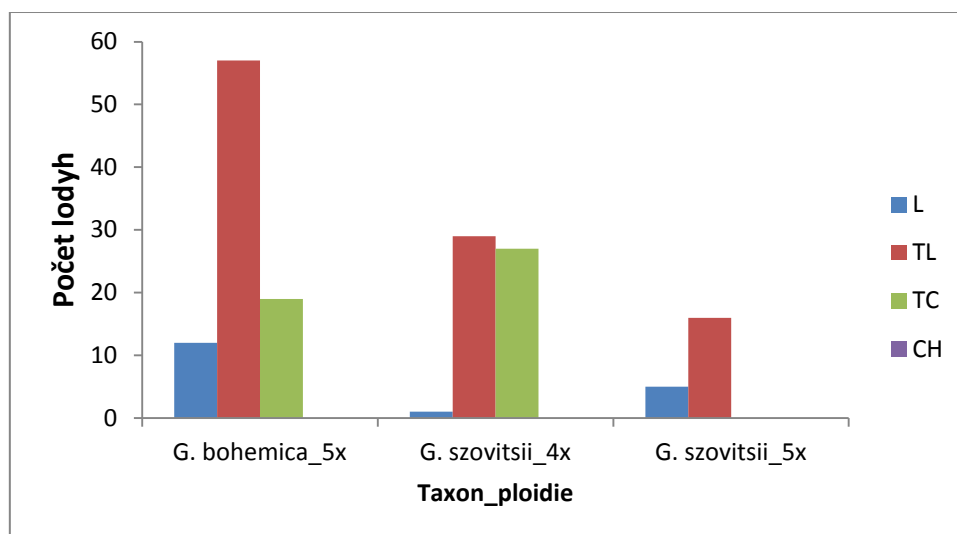
Obrázek 34: Sloupcový diagram, znázorňující četnost jedinců s určitým typem žlábkovitosti (bez žlábků, mírný žlábek, hluboký žlábek) přizemního listu (hodnocen vždy jeden list z jedince). Vizualně je patrná převaha rostlin s mírným žlábkem, vzácnější jsou listy bez žlábků nebo naopak s hlubokým žlábkem. Odlišná situace je u pentaploidních *G. szovitsii*, kde převažují rostliny bez žlábků na přizemním listu nad rostlinami se žlábkem.

Intenzita odění-spodní část lodyhy



Obrázek 35: Sloupcový diagram se znázorňující četnost lodyh s danou intenzitou odění v jejich dolní části: L (0%), TL (1-50%), TC (50-99%), CH (100%). Vizualně je patrný trend, kdy lodyhy tetraploidní *G. szovitsii* jsou na bázi častěji než zbylé dvě pentaploidní skupiny alespoň mírně ochlupené.

Intenzita odění-horní část lodyhy



Obrázek 36: Sloupcový diagram znázorňující četnost lodyh s danou intenzitou odění v jejich horní části: L (0%), TL (1-50%), TC (50-99%), CH (100%). Vizuálně je patrný trend, kdy lodyhy tetraploidní *G. szovitsii* mají častěji intenzivnější odění než zbylé dvě pentaploidní skupiny.

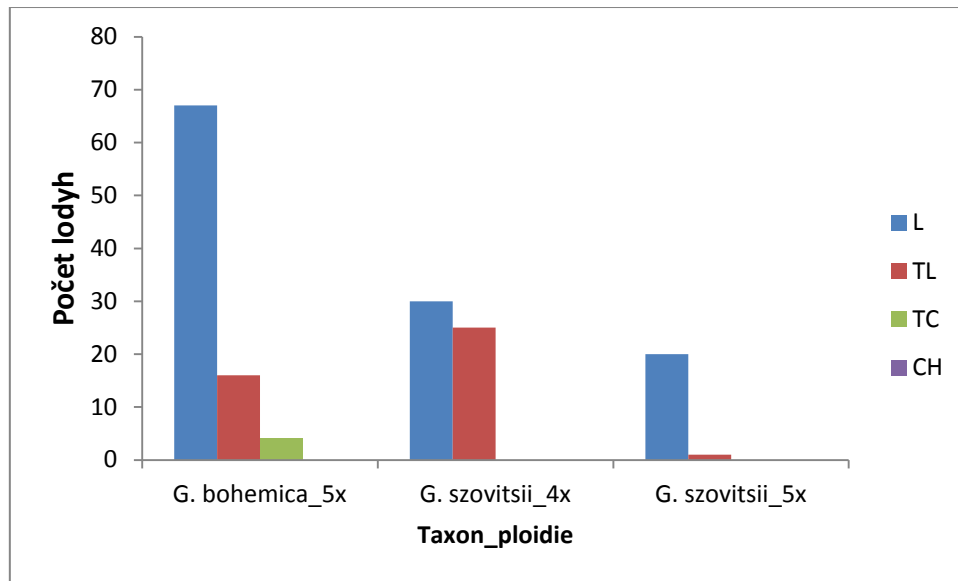
Intenzita odění-lodyžní listy na rubu

Výskyt chlupů na rubu lodyžních listů (TL (1-50%)) byl zaznamenán jen celkem u tří rostlin a to u pentaploidní *G. bohemica* z lokalit Pákozd (4-13) a Súkoró (5-13) a tetraploidní *G. szovitsii* z lokality Kunszentmárton (53-14). Z tohoto zjištění lze odvozovat nahodilý výskyt znaku. Lokality a jejich čísla viz Příloha 1.

Intenzita odění-lodyžní listy na líci

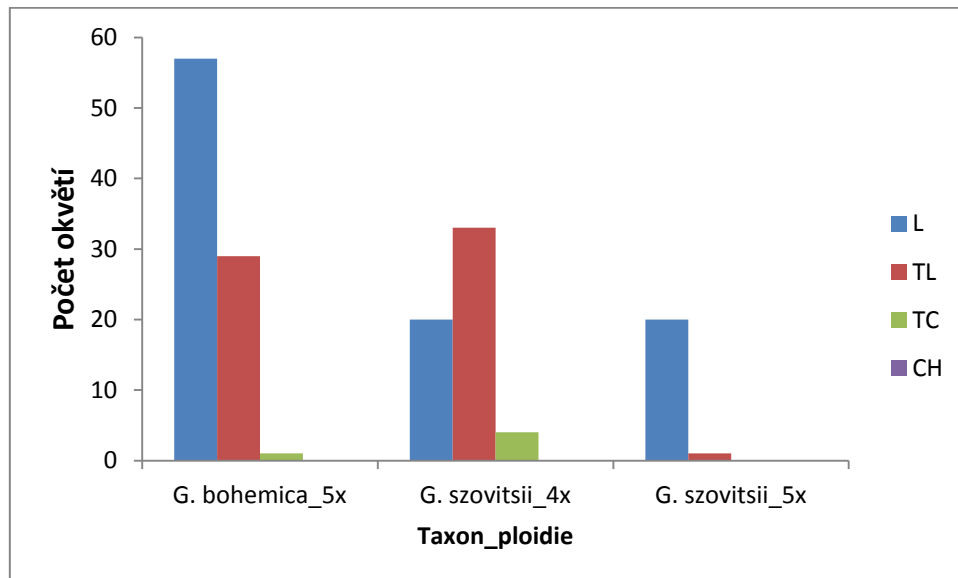
Výskyt chlupů na líci lodyžních listů (TL (1-50%)) byl zaznamenán jen u pěti rostlin ze dvou lokalit Pákozd (4-13; pentaploidní *G. bohemica*) a Kunszentmárton (53-14; tetraploidní *G. szovitsii*). Z tohoto zjištění lze odvozovat nahodilý výskyt znaku. Lokality a jejich čísla viz Příloha 1.

Intenzita odění-lodyžních listů na okraji



Obrázek 37: Sloupcový diagram se znázorňující četnost lodyh s listy dané intenzity odění na svém okraji: L (0%), TL (1-50%), TC (50-99%), CH (100%). Vizualně je patrný trend, kdy lodyhy tetraploidní *G. szovitsii* mají častěji intenzivnější odění než zbylé dvě pentaploidní skupiny.

Intenzita odění-rubu okvětních lístků

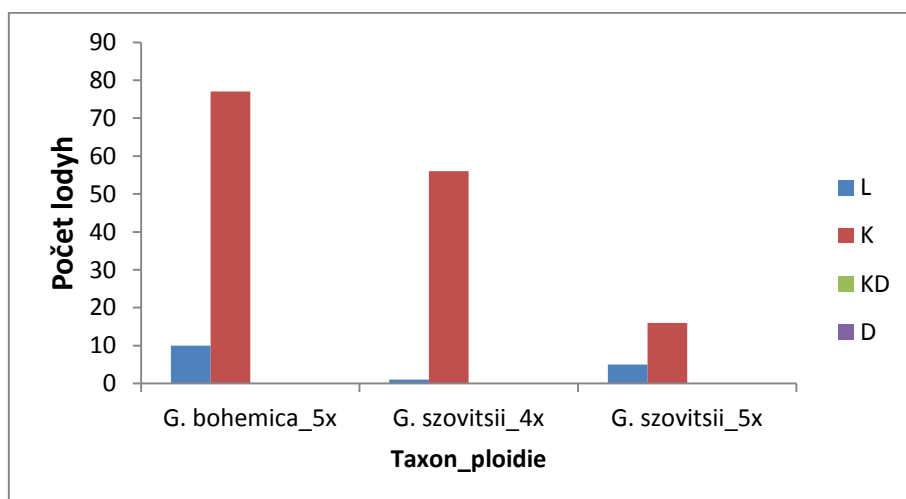


Obrázek 38: Sloupcový diagram znázorňující četnost okvěti s hodnocenou danou intenzitou odění na rubu: L (0%), TL (1-50%), TC (50-99%), CH (100%). Vizualně je patrný trend, kdy lodyhy tetraploidní *G. szovitsii* mají častěji intenzivnější odění než zbylé dvě pentaploidní skupiny.

Intenzita odění-líce okvětních lístků

U žádného hodnoceného okvěti nebylo zaznamenáno jakékoliv odění na líci listu.

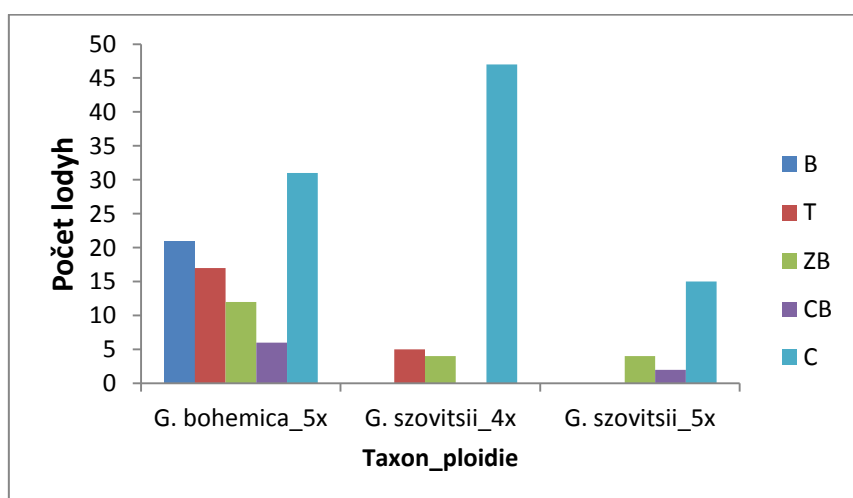
Délka chlupů na lodyze



Obrázek 39: Sloupcový diagram znázorňující četnost lodyh s chlupy a bez nich. Typ chlupů byl u všech morfometricky hodnocených rostlin stejný, tj. krátké. Rostliny, u nichž nebylo zaznamenáno jakékoliv ochlupení, jsou označeny písmenem L (ostatní kategorie: K – krátké chlupy, KD – krátké i dlouhé chlupy, D – dlouhé chlupy). Z diagramu je patrné jen mírně vyšší zastoupení zcela lysých rostlin u pentaploidní *G. bohemica* a pentaploidní *G. szovitsii*.

Pokud byly u analyzovaných rostlin přítomny chlupy, byly všude krátké, odstálé.

Zbarvení lodyhy

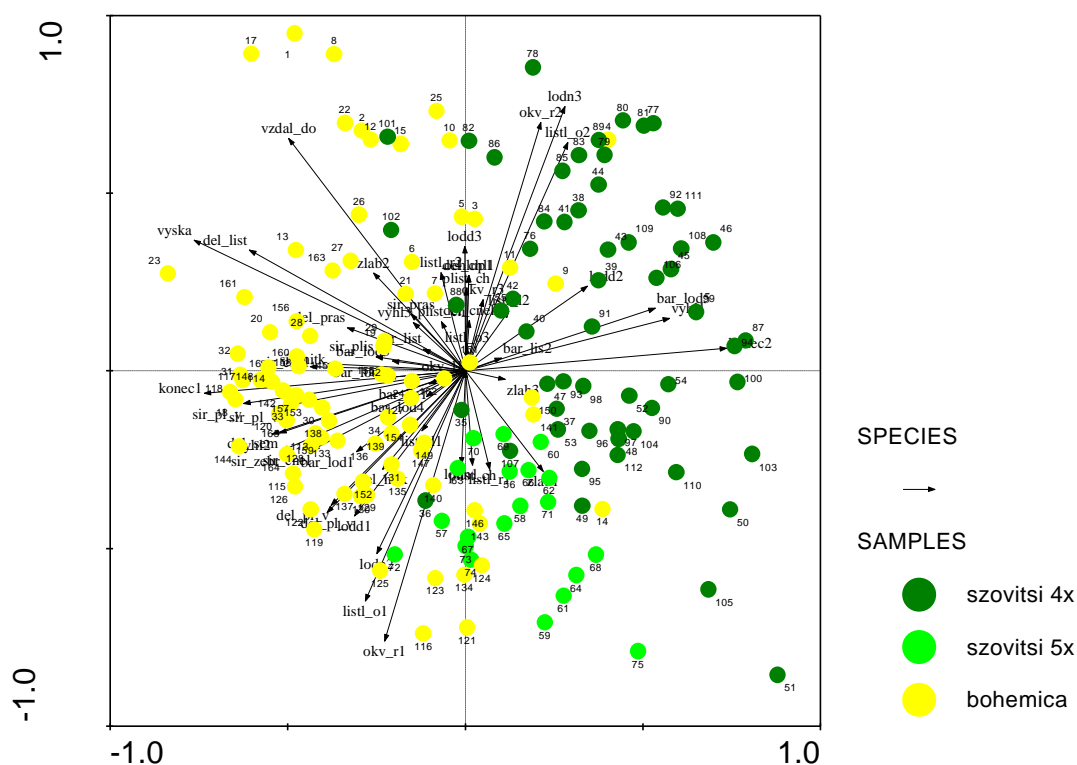


Obrázek 40: Sloupcový diagram se znázorňující četnost zastoupení různých typů zbarvení lodyhy u jednotlivých hodnocených skupin. Z diagramu je patrná převaha červeného zbarvení lodyhy u všech

skupin. Vysvětlivky zkratk legendy: B – bez červeného zbarvení, T – červeně tečkovaná, ZB – červená jen v horní části lodyhy, CB – červená na bázi, C – červená po většině plochy lodyhy.

5.2.2 Analýza hlavních komponent (PCA)

Před samotným provedením PCA, byla nejprve za pomoci neparametrického Spearmanova korelačního koeficientu testována korelace jednotlivých znaků. Vzhledem k tomu, že žádná dvojice znaků spolu nebyla silně nekorelována (více než 90 %), byly pro následující mnohorozměrné analýzy použity všechny znaky. První osa vysvětluje 19,7 % celkové variability skupin a nejvíce s ní korelují znaky šířka nitky (sir_nitka) a odění na líci okvětních lístků (okv_l). Druhá osa vysvětluje 17,9 % celkové variability a nejvíce s ní koreluje znak odění na bázi lodyhy (lodd). Jedinci tří rozlišovaných skupin mají zřetelnou tendenci zhlukovat se v ordinačním prostoru.



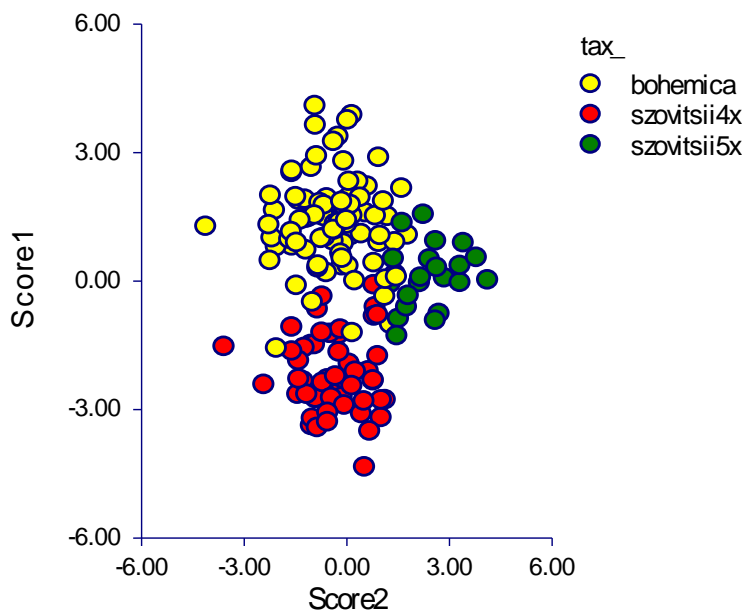
Obrázek 41: PCA ordinační diagram pro všechny znaky se zaznačením pentaploidní *G. bohemica* subsp. *bohemica* (žlutě), tetraploidní *G. szovitsii* (tmavě zeleně) a pentaploidní *G. szovitsii* (světle zeleně). První dvě osy vysvětlují 37,5 % celkové variability.

5.2.3 Kanonická diskriminační analýza (CDA)

Kanonická diskriminační analýza ukázala signifikantní rozdíl mezi všemi třemi studovanými skupinami. Podle první kanonické osy se odlišili tetraploidi od pentaploidů. Podél druhé kanonické osy pak došlo k odlišení pentaploidních jedinců *G. bohemica* a *G. szovitsii*. Na rozlišení tetraploidní *G. szovitsii* od pentaploidní *G. bohemica* měly největší vliv znaky šířka vnějších a vnitřních okvětních lístků a délka semeníku a šířka jeho žebra. Na rozlišení pentaploidní *G. szovitsii* od pentaploidní *G. bohemica* měly největší vliv vzdálenost spodních lodyžních listů, šířka žebra semeníku, délka lodyhy a délka semeníku. Korelační koeficienty pěti nejvýznamnějších znaků, podílejících se na oddělení skupin jsou vyznačeny tučně v tabulce 6.

Tabulka 4: Analýza kanonických skupin v hodnocení tří analyzovaných skupin (Eigenvalue – vlastní čísla matice, Wilk's Lambda – statistická významnost diskriminační funkce).

Fn	Eigenvalue	F	p	Wilk's Lambda
1	2,613670	13,0	< 0,050	0,145846
2	0,897395	7,7	< 0,050	0,527039



Obrázek 42: Kanonická diskriminační analýza pro jednotlivé jedince v barevně odlišených skupinách podle taxonu a ploidie (žlutě pentaploidní *G. bohemica*, červeně tetraploidní *G. szovitsii*, zeleně pentaploidní *G. szovitsii*).

Tabulka 5: Hodnoty standardizovaných kanonických koeficientů analyzovaných kvalitativních znaků pro tři hodnocené skupiny.

Variable	Variate 1	Variate 2
vyska	0.404592	-0.333128
del_list1	-0.184692	0.133195
sir_list1	-0.156056	-0.044932
vzdal_dol	0.166762	-0.496691
del_pl_vne	0.488325	-0.054392
sir_pl_vne	0.351939	-0.173714
del_pl_vni	-0.470046	-0.460825
sir_pl_vni	0.488018	-0.180193
del_nitka	0.022340	0.150039
sir_nitka	-0.043120	-0.030011
del_pras	0.020011	0.138842
sir_pras	-0.079207	-0.012986
del_sem	0.295468	0.359073
sir_zebro	0.320488	0.618956
del_cnel	-0.364228	0.388836
sir_cnel1	-0.017807	-0.528046
sir_cnel2	0.064961	0.387919
sir_plist	-0.071402	-0.242225

Tabulka 6: Hodnoty korelací měřených kvalitativních znaků s příslušnou kanonickou proměnnou (osou) pro tři hodnocené skupiny.

Variable	Variate 1	Variate 2
vyska	0.359244	-0.352938
del_list1	0.253559	-0.158951
sir_list1	0.052797	-0.177880
vzdal_dol	0.101825	-0.380199
del_pl_vne	0.234321	0.174809
sir_pl_vne	0.598115	-0.121328
del_pl_vni	0.218892	0.130008
sir_pl_vni	0.681568	-0.061484
del_nitka	0.145164	0.200847
sir_nitka	0.271653	0.098235
del_pras	0.208309	0.053946
sir_pras	0.058708	0.058911
del_sem	0.462679	0.311192
sir_zebro	0.552870	0.508546
del_cnel	-0.064996	0.239315
sir_cnel1	0.301877	-0.096795
sir_cnel2	0.378165	0.196874
sir_plist	0.136092	-0.260379

Tabulka 7: Klasifikační tabulka účinnosti diskriminační funkce pro rozlišení jednotlivých skupin. Redukce v klasifikační chybě v důsledku užití diskriminační funkce při náhodné klasifikaci jedinců je 86,4%.

Skutečné	Predikované			
	<i>G. bohemica</i> _5x	<i>G. szovitsii</i> _4x	<i>G. szovitsii</i> _5x	Celkem
<i>G. bohemica</i> _5x	78	3	6	87
<i>G. szovitsii</i> _4x	2	51	4	57
<i>G. szovitsii</i> _5x	0	0	21	21
Celkem	80	54	31	165

6. DISKUZE

6.1 Zastoupení a rozšíření cytotypů *G. bohemica* agg. ve střední Evropě

U všech studovaných populací *G. bohemica* subsp. *bohemica* byla potvrzena pentaploidní úroveň. Pentaploidní úroveň byla kalibrována pomocí populace Pitkovická stráň, odkud je udáván počet chromozomů ($2n = 5x = 60$; Měsíček et Hrouda 1974). Populace řazené podle diagnostických znaků a geografického rozšíření ke *G. szovitsii* vykazují převážně tetraploidní cytotyp, avšak také pentaploidní cytotyp.

Na základě zjištěné distribuce cytotypů (viz obrázek 8) je ve východní části střední Evropy patrná početní převaha populací pentaploidního cytotypu nad tetraploidním. Žádný další minoritní cytotyp nebyl ze studovaného území detekován. Toto zjištění se shoduje s poznatky v literatuře (cf. Peruzzi 2003, Peruzzi 2008). Kromě lokality Derekegyház (50-14), kde byla zjištěna jedna pentaploidní rostlina mezi zbytkem tetraploidních, nebyly nalezeny žádné smíšené populace. Před zahájením práce byl znám pentaploidní cytotyp ze středních Čech (Pitkovická stráň) i jižní Moravy (Moravský Krumlov) a dále jen z Velké Británie (Měsíček et Hrouda 1974, Hrouda 1989, Slater 1990). Tetraploidní cytotyp byl znám z Itálie, Sicílie, Španělska a Makedonie (Soposova et al. 1984 cit. Peruzzi 2003, Peruzzi 2003, Peruzzi 2008). Při publikaci *G. szovitsii* jako nového druhu pro maďarskou květenu, autoři předpokládali, že vzhledem k bezproblémové tvorbě semeníků a semen budou populace tohoto taxonu pravděpodobně diploidní (Jakab et Molnár 2011). Z tohoto pohledu bylo zjištění tetraploidního cytotypu spíše neočekávané. Z hlediska rozložení ploidních stupňů v rámci areálu *G. bohemica* agg., zapadá výskyt tetraploidů v jihovýchodním Maďarsku lépe do kontextu tetraploidních rostlin *G. bohemica* agg., známých z jižnějších částí areálu (např. Makedonie a Itálie).

Pentaploidní cytotyp byl v této práci ověřen i na dalších lokalitách ve středních Čechách, na jižní Moravě, v Dolních Rakousích a v severozápadním Maďarsku. Výskyt pentaploidního cytotypu v severní části areálu *G. bohemica* subsp. *bohemica* lze vysvětlit tím, že v interglaciálu se v těchto oblastech vyskytovaly cytologicky rozrůzněné typy a po ochlazení zbyla pouze rezidua anortoploidních, vegetativně se rozmnožujících jedinců, kteří se mohli dále v mikroměřítku rozvíjet. Samotný pentaploidní cytotyp pravděpodobně vznikl hybridizací původních ortoploidních cytotypů (Hrouda 1989).

Výskyt pentaploidní populace u Kujánújfálu (52-14) v oblasti výskytu tetraploidních populací může poukazovat na jistou reliktnost této populace a na styčnou zónu mezi těmito středoevropskými pentaploidy a později v postglaciálu sem rozšířenými sexuálními tetraploidy z jihu. Proti může hovořit jistá izolovanost lokality od souvislejšího výskytu pentaploidů v severním Maďarsku a určitá možnost vzniku pentaploidního jedince přímo v tetraploidní populaci (z tetraploida a potenciálně v populaci vzniklého hexaploida, což se ovšem kvůli nízké cytotypové rozrůzněnosti populací nejeví příliš pravděpodobné).

Pozoruhodné postavení mezi cytometricky analyzovanými rostlinami má jedinec řazený ke *G. bohemica* subsp. *saxatilis* u Seničky na Hané. Podle dat zjištěných metodou průtokové cytometrie je tetraploidní. Veškeré údaje o tetraploidech je však potřeba považovat za předběžné, alespoň do doby než se podaří spočítat u některého z jedinců chromozomy.

6.2 Morfologická variabilita *G. bohemica* agg. ve střední Evropě

V provedené morfometrické analýze převažují tři skupiny hodnocených znaků. Jednak znaky, které korelují s ploidií a umožňují do jisté míry odlišit oba ploidní stupně (bez ohledu na jejich původní taxonomické zařazení). Dále také znaky, které se naopak v této práci ukázaly být asociované spíše s taxony v původním pojetí, nezávislé na ploidním stupni studované rostliny. A také znaky, které nevykazují žádnou korelaci. Celkově většina znaků koreluje s ploidním stupněm, méně jsou zastoupeny znaky, které jsou v souladu s udávaným taxonomickým pojetím. Poměrně početnou skupinou jsou i znaky, které nevykazují buď žádný trend, nebo poukazují na odlišnosti, které nelze asociovat ani s ploidií ani s taxonomickou příslušností.

Nejčastěji uváděné diagnostické znaky v rámci *G. bohemica* agg. jsou délka a tvar okvětních lístků, výška rostliny, odění lodyhy a květních stopek a počet květů (Richardson 1980, Peterson et al. 2010, Jakab et Molnár 2011). Délka okvětních lístků vnitřního i vnějšího okvěetí a intenzita odění lodyhy podle zjištěných dat odpovídá ploidnímu stupni více než uváděnému taxonu. Výška rostliny, tvar okvětních lístků a počet květů na lodyze naopak více odpovídají taxonu než ploidii. Z těchto znaků jsou zejména délka okvětních lístků, výška rostliny a počet květů ovlivněny podmínkami stanoviště a průběhem počasí (zejména dostupností vody a průběhem teplot; Hrouda 1989, Peterson et al. 2010). Se sezónní proměnlivostí může souviset i rozdílná délka lodyhy, zjištěná v této práci (1,5-6,5 cm pro *G. bohemica* a 0,8-4,2(-6) cm pro *G. szovitsii*) v porovnání s údaji maďarských autorů ((1-)2-5(-11) cm pro *G. bohemica* a (2-)3-8(-12) cm pro *G. szovitsii*; Jakab et Molnár 2011). Podobně je

zřejmě ovlivněn také počet květů, kdy u tetraploidních populací, kam patří většina studovaných *G. szovitsii*, byla zjištěna vyšší frekvence dvou- a vícekvětých lodyh, ale jednokvěté lodyhy stále tvoří majoritu (přibližně 55%). Literární údaje pro *G. szovitsii* se v tomto ohledu do jisté míry také rozcházejí: Uváděny jsou např. 1-4 květy na lodyze (Richardson 1980), 2-4 (3-6) květů na lodyze (Davlianidze 1979), (1-)2-6(-12) květů na lodyze (Jakab et Molnár 2011). Délka okvětních lístků odpovídá svými hodnotami, zjištěnými v této práci, hodnotám uváděným v literatuře, pro tetraploidy *G. szovitsii* (4-13 mm) i pentaploidy *G. bohemica* (6-18 mm). Nicméně délka okvěti se taktéž zvětšuje v průběhu kvetení a může se měnit také v závislosti na podmínkách na stanovišti (Davlianidze 1979, Hrouda 2011, Jakab et Molnár 2011). Vzhledem k tomu, že morfometrické měření probíhalo za víceméně standardizovaných podmínek (měřeny byly vždy květy s alespoň jedním nepuklým prašníkem), zjištěné nižší hodnoty souvisí spíše s raným stádiem kvetení, kdy okvětní lístky ještě nestačí dorůst patřičné velikosti.

Z hlediska dat prezentovaných v této práci lze nejlépe s ploidním stupněm asociovat znaky na květních orgánech. Za taxonomicky významnou v *G. bohemica* agg. je považována morfologie semeníku (Mertens et Koch 1826, Hrouda 2011). V případě zde prezentovaných výsledků vykazuje délka (výška) semeníku, šířka žebra a zahloubení semeníku odlišnosti podle ploidního stupně. Pentaploidi mohou dosahovat celkově vyšších hodnot obou kvantitativních znaků tj. délky semeníku a šířky žebra semeníku (1,5-6 mm; 0,4-1,35 mm) než tetraploidi (1,5-4 mm; 0,35-0,9 mm). Určitým praktičtějším vyjádřením tohoto zjištění je poměr délky čnělky a délky semeníku. Zahloubení semeníku je znak původně uváděný jako charakteristický pro *G. bohemica* subsp. *saxatilis* (Mertens et Koch 1826). Tento znak se dá nicméně použít také pro odlišení tetra- a pentaploidních jedinců, kdy u pentaploidních populací převažují jedinci se semeníky s mírným vyhloubením, kdežto u tetraploidních populací jsou nejvíce zastoupeni jedinci s nevyhloubeným semeníkem. Mezi další znaky, které svými hodnotami odlišují jednotlivé ploidní stupně, patří délka a šířka nitky a délka prašníku. Hodnoty délky čnělky sdružují spíše pentaploidní *G. bohemica* a tetraploidní *G. szovitsii* do jedné skupiny proti pentaploidním *G. szovitsii*. Medián šířky v nejužším místě se liší více podle taxonu než ploidie a medián šířky v nejširším místě naopak podle ploidie. Vzhledem k odlišné výpovědi jednotlivých hodnot rozměrů čnělky, by bylo pravděpodobně vhodné dále testovat tyto rozměry na ještě větším vzorku populací, protože například podle CDA je šířka čnělky v nejširším místě jedním z nejvýraznějších znaků, podle kterých je

možno rozdělit jednotlivé ploidní stupně. Tedy, zdali tetraploidní populace mají spíše tenčí a méně se rozšiřující čnělky než pentaploidní populace, jak zjištěná data naznačují.

Míra odění rostlin *G. bohemica* a *G. szovitsii* se podle zjištěných dat mění dle ploidního stupně tak, že tetraploidní rostliny *G. szovitsii* jsou více a častěji oděné na lodyze a rubu okvětních lístků než jedinci pentaploidní. Jedinci odění na rubu okvětních lístků u tetraploidních rostlin dokonce převažují na jedinci s lysým rubem okvěti. U obou zbylých pentaploidních skupin je trend opačný. Tento trend byl diskutován zejména u populací z České republiky, kdy byl dokonce vydán exsikát zcela lysých rostlin z lokality u Mohelna (Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov. no. 495; Hrouda 1989, 2011), současná populace však zcela odpovídá běžné variabilitě taxonu tj. občasný výskyt rostlin se sporým oděním; Hrouda pers. com. i vlastní pozorování).

Znakem, jehož hodnota koreluje s přiřazovaným taxonem je délka nejspodnějšího lodyžního listu. Tento znak není zmiňován v literatuře a lze předpokládat jeho větší plasticitu. Podobně mohou být variabilní také znaky, podle kterých se pentaploidní rostliny řazené ke *G. szovitsii* odlišují od obou zbylých skupin. Jedná se o vzdálenost dvou nejspodnějších lodyžních listů a žlábkovitost přízemního listu. U těchto znaků lze totiž předpokládat, že ve větším souboru srovnávaných populací by mohl rozdíl v jejich hodnotách zaniknout a jedná se pravděpodobně spíše o náhodné výsledky.

Mezi hodnocenými znaky se vyskytly i takové, které neposkytly žádnou informaci ani pro rozlišení jednotlivých ploidních stupňů ani pro rozlišení taxonů. Některé hodnoty znaků vykazují uniformitu pro všechny tři skupiny z celého studovaného souboru. Pokud se týká kvantitativních znaků, jedná se o šířku dolního lodyžního listu a šířku prašníku. Z kvalitativních znaků to jsou odění rubu a líce listů, které vykazují jen zřídka nahodilé odchylky (ojedinělý výskyt chlupů) a odění líce okvětních lístků (ty jsou vždy lysé – tento znak byl přidán do studovaného souboru spíše pro úplnost). Zbarvení lodyhy je znak, který zčásti závisí pravděpodobně na stanovišti, kdy rostliny v zástínu mají tendenci být téměř výhradně zelené nebo jen nepatrně červeně naběhlé, oproti tomu rostliny na exponovaných stanovištích mohou mít intenzivně červeně zbarvenou lodyhu a i červeně naběhlé listy (může zde však hrát roli i určitá genetická predispozice rostliny; vlastní pozorování). Objevily se i znaky, které se jeví statisticky rozdílné u všech tří skupin podle ploidie a taxonu. Jedná se o šířku vnějších i vnitřních okvětních lístků a šířku přízemního listu. Tyto rozdíly jsou pravděpodobně způsobeny omezeným rozsahem souboru hodnocených rostlin. Lze totiž

předpokládat, že hodnoty pro analyzované jedince pentaploidní *G. szovitsii* by se včlenili do některého z intervalů hodnot podle ploidie (v případě obou šířek okvětních lístků) nebo taxonu (v případě šířky přízemního listu).

6.3 *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis* v ČR

Jediné dvě známé lokality tohoto poddruhu v ČR v širším okolí Náměště na Hané se těšily pozornosti botaniků i v minulosti. Již J. Otruba, objevitel původní populace u Náměště na Hané (stráň Zabítý v Hlubokém žlebu), si byl vědom výjimečnosti této již zaniklé populace, protože k položce uložené v BRNU přiložil podrobný plánec lokality. Lokalitu samotnou ovšem publikoval jen jako *G. bohemica*. V oblasti Náměště na Hané však existovala ještě další lokalita (řazená ke *G. bohemica* subsp. *bohemica*) v údolí Křeb u Seničky na Hané (Hrouda 1989). Právě v blízkosti této lokality se nachází současný výskyt *G. bohemica* subsp. *saxatilis*, známý až od roku 1994, přičemž na základě morfologických znaků (intenzivní odění, tvar semeníku a tvar okvětních lístků) je tato klasifikace bezesporu odpovídající. Důležitým úkolem při dalším studiu těchto rostlin je karyologické potvrzení jejich tetraploidního stupně, který by podle současných znalostí byl v ČR unikátní. DNA ploidní úroveň zjištěná u tohoto taxonu byla opakovaně ověřena dvěma měřeními v roce 2013, třemi měřeními v roce 2014 na PřF UP v Olomouci a nezávisle ke stejnému zjištění dospěli i na PřF MU v Brně (P. Veselý 2014 pers. com.). Podle výše uvedených dat by příslušnost k tetraploidnímu cytotypu podporoval tvar semeníku (tj. na vrcholu nezahlobený) a intenzivnější odění (vlastní pozorování) – oba tyto znakové trendy naznačuje srovnání pentaploidní *G. bohemica* subsp. *bohemica* a tetraploidní *G. szovitsii*. Naopak proti by mohla hovořit absence tvorby semen, přestože deformované semeníky pozorovány byly (M. Hroneš pozorování). Toto zjištění by se částečně dalo zdůvodnit výraznou proterandrií, která brání případné autogamii v již tak malé populaci, kde i časový odstup kvetení jednotlivých květů může být výrazný. Další studium těchto pozoruhodných rostlin zůstává i nadále jedním z důležitých cílů při výzkumu *G. bohemica* agg.

6.4 Důsledky pro další biosystematické studium *Gagea bohemica* agg.

Z kompletně (morfometricky i průtokovou cytometrií) analyzovaného vzorku deseti populací, celkem 165 rostlin, byli jedinci sdruženi do tří skupin podle v literatuře uváděného taxonu a ploidie: (a.) *G. bohemica* subsp. *bohemica*, jen pentaploidní, (b.) tetraploidní *G. szovitsii*, (c.) pentaploidní *G. szovitsii* (pouze jedna populace a jeden jedinec). Zejména

kanonická diskriminační analýza (CDA) i analýza hlavních komponent (PCA) poukazují na jistou samostatnost těchto tří skupin. Nicméně 21 pentaploidních rostlin z Maďarska jeví na základě zejména květních znaků bližší vztahy k ostatním pentaploidům (*G. bohemica* subsp. *bohemica*) než k tetraploidní *G. szovitsii*. Znaky (např. délka lodyhy, počet květů), které tyto maďarské pentaploidy řadí podle taxonu (tedy ke *G. szovitsii*), mohou být z velké části ovlivněny stanovištními podmínkami lokality a průběhem počasí v určité sezóně. Je nutno zmínit, že každá populace byla měřena jen jednou a v jednom roce. Dalším možným vysvětlením by byl odlišný původ těchto pentaploidních rostlin od populací řazených ke *G. bohemica* subsp. *bohemica*. V tomto případě bychom museli přiznat váhu většímu podílu nežlábkovaných přízemních listů v populaci a často velmi sblíženým lodyžním listům. Nízkou morfologickou variabilitu uvnitř populací a naopak vyšší variabilitu mezi populacemi, tj. častý výskyt určitých znaků v jedné populaci, lze připsat předpokládané snížené genetické diversitě v populaci tvořené jen pentaploidními jedinci, kteří se nerozmnožují sexuálně (cf. *G. bohemica* subsp. *bohemica*). A. a J. Peterson (Peterson et Peterson 1999), kteří zkoumali genetickou diversitu u německé *G. bohemica* subsp. *saxatilis*, u které předpokládali nesexuální rozmnožování, zjistili velmi malou genetickou diversitu uvnitř populací (2,5-6,5 % polymorfních RAPD markerů), avšak podstatně vyšší genetickou variabilitu mezi populacemi (39,6 % polymorfních RAPD markerů).

Právě vzhledem k omezené variabilitě si mohou být jednotlivé populace vzhledově podobnější v menších geografických celcích, a případná výraznější variabilita se tak projeví až na rozsáhlejších geografických územích. Z výsledků této práce vyplývá, že některé znaky jsou pravděpodobně ovlivněny ploidním stupněm, jiné potom prostředím (fenotypovou plasticitou). Výrazný vliv prostředí na fenotyp rostlin je již dlouhou dobu znám (např. Pascher 1907, Peterson et al. 2010), vliv ploidie ale zatím nebyl potvrzen (Peterson et al. 2010). Pro další potvrzení těchto dat bude nutno dále analyzovat větší množství populací na ještě větším geografickém gradientu. Zejména v případě *G. bohemica* agg. existuje zkušenost, že odlišnosti významné v menším geografickém území zaniknou při studii na podstatně rozsáhlejších územích (cf. John et al. 2004, Peterson et al. 2010). Pokud se v rámci *G. bohemica* agg. ukáže spojitost ploidního stupně s odlišným biologickým chováním jednotlivých populací, což je důležité pro taxonomickou klasifikaci, bude nutno přehodnotit také vnímání starších popsaných taxonů.

7. ZÁVĚR

Na základě analýzy vzorků z českých, maďarských a rakouských populací *G. bohemica* agg. pomocí průtokové cytometrie byl potvrzen výskyt pentaploidního cytotypu u všech populací, řazených ke *G. bohemica* subsp. *bohemica*. U studovaných populací z jihovýchodního Maďarska, v literatuře řazených ke *G. szovitsii*, byl stanoven tetraploidní cytotyp, s výjimkou jedné pentaploidní populace a jednoho jedince u jinak tetraploidního vzorku další jedné populace, což jsou vůbec první karyologické údaje pro tento taxon. Vyjasnění taxonomického postavení tohoto pentaploidního cytotypu údajné *G. szovitsii* z Maďarska bude předmětem dalšího studia a diskuse. Rovněž u rostliny řazené ke *G. bohemica* subsp. *saxatilis* z lokality u Seničky na Hané byl po opakovaném měření zjištěn tetraploidní cytotyp. U tetraploidních rostlin bude nicméně nutné ověřit cytometrické poznatky klasickými karyologickými metodami.

Morfometrická analýza studovala i dříve používané znaky pro determinaci taxonů, nicméně jen některé z nich se ukázaly jako charakteristické pro udávaný taxon (počet květů a délka lodyhy, tvar okvětních lístků). Rozložení hodnot většiny znaků (a zejména těch na květech, např. délka okvětních lístků, tvar a velikost semeníku, ale pravděpodobně i odění rostlin) koreluje spíše s ploidií populací než s jejich taxonomickou příslušností, uváděnou dřívějšími autory. Právě příslušnost k různým cytotypům spolu s jejich evoluční historií a podmínkami okolního prostředí, ovlivňujícími fenotyp rostlin, mohou sehrát výraznou roli v genezi variability, která byla v minulosti různě taxonomicky hodnocena. Případná reklasifikace těchto dříve uváděných jednotek bude možná až po studiu populací v širším geografickém prostoru.

8. LITERATURA

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

Ascherson P. et Graebner P. (1907): *Gágea*. – In: Ascherson P., Graebner P., *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora* 3: 74-93, Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Bauer N., Meszáros A. & Galambos I. (2002): A *Gagea bohemica* (Zauschner) Schult. et Schult. fil. élőhelyválasztásának vizsgálata [Examination of habitat preference of *Gagea bohemica* (Zauschner) Schult. et Schult. fil.]. – *Kitaibelia* 7: 215-223.

Boissier P. E. (1884): *Gagea*. – In: Boissier P. E., *Flora Orientalis* 5: 203-211, H. Georg Bibliopolam, Geneve et Basilee.

Borbás V. (1900): Liliaceae. – In: Borbás V., *A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete* [Vegetation and distribution of vascular plants of Balaton lake and shore side], p. 323-324, Hornyanszky Viktor, Budapest.

Cronquist A. (1981): An integrated system of classification of flowering plants. – Columbia University Press, New York, 1292 p.

Davlianidze M. T. (1979): *Gagea* Salisb. – In: Fedorov [ed.] *Flora of Russia: The European part and bordering regions*, p. 325-335, A. A. Balkema, Rotterdam.

Doležel J. et Bartoš J. (2005): Plant DNA Flow Cytometry and Estimation of Nuclear Genome Size. – *Annals of Botany* 95: 99-110.

Doležel J., Greilhuber J. et Suda J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – *Nature Protocols* 2: 2233-2244.

Dostál J. (1989): *Gagea* Salisb. – In: Dostál J. *Nová květena ČSSR*, p. 1196-1199, Academia, Praha.

Fischer M. A., Oswald K., Adler W. (2008): Gelbstern, Goldstern/*Gagea* – In: Fischer M. A., Oswald K., Adler W., Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol., 3. Aufl., p. 1035-1036, Biologiezentrum der Oberösterreich. Landesmuseen, Linz.

Graebner P. et Kirchner O. (1934): Gattung *Gagea* Salisb. Goldstern. – In: Kirchner O., Loew E. et Schroter C. [eds], Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, p. 326-355, Verlagsbuchhandlung Eugen Ulmer, Stuttgart.

Grulich V. (2014): *Gagea bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f. subsp. *bohemica* – křivatec český pravý/křivec český pravý – In: Botany.cz, URL: <http://botany.cz/cs/gagea-bohemica> (cit. 10.2.2015).

Gruna B., Hrouda L., Vágenknecht V. et Čeřovský J. (1999): *Gagea bohemica*. – In: Čeřovský J., Feráková V., Maglocký Š. et Procházka F. [eds], Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů SR a ČR 5: 159, Příroda, Bratislava.

Hawkins J. S., Grover C. E. et Wendel J. F. (2008): Repeated big bangs and the expanding universe: directionality in plant genome size evolution. – *Plant Science* 174: 557-562.

Heyn C. C. et Dafni A. (1977): Studies in the genus *Gagea* (Liliaceae) II. The non-platyspermous species from the Galilee, the Golan Heights and Mt. Hermon – *Israel Journal of Botany* 26: 11-22.

Heywood V. H. (1980): *Lloydia* Salisb. ex Rchb. – In: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges, N. A. et al. [eds], *Flora Europaea* 5: 26-28, Cambridge University Press, Cambridge.

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

Hrouda L. (1989): Křivatec český pravý-*Gagea bohemica* J. A. et J. H. Schult. subsp. *bohemica* – In: Slavík et al., Vybrané ohrožené druhy květeny ČSR, p. 125-150, Academia, Praha.

- Hrouda L. (2011): *Gagea* Salisb. – In: Štěpánková J. [ed.], Květena ČR 8: 403-418, Academia, Praha.
- ITHAKA (2015): JSTOR Global Plants. – Ithaka, URL: <https://plants.jstor.org> (cit. 9.4.2015).
- Jakab G. et Molnár A. V. (2011): First record of *Gagea szovitsii* in Central Europe – *Biologia* 66: 433-438.
- John H., Peterson A. et Peterson J. (2004): Zum taxonomischen Rang zweier kritischer Sippen der Gattung *Gagea* in Mitteleuropa – *Mitteilungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt* 9: 15-26.
- Jordan A. et Fourreau J. (1866): *Grex Gageae bohemicae* Schultes. – *Ornithogali bohemici* Zauschner. – In: Jordan A. et Fourreau, J. *Breviarium Plantarum Novarum* 1: 58-59, F. Savy, Bibliopola, Paris.
- Kerner A. (1878): Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzen Siebenbürgens – *Österreichische Botanische Zeitschrift* 28: 125-130.
- Kim J. S., Hong J., Chase M. W., Fay M. F. et Kim J. (2013): Familial relationships of the monocot order Liliales based on a molecular phylogenetic analysis using four plastid loci: *matK*, *rbcL*, *atpB* and *atpF-H*. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 172: 5-21.
- Király G. et Mesterházy A. (2009): A *Gagea bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f. előfordulása Északnyugat-Magyarországon [On the occurrence of *Gagea bohemica* (Zauschn.) Schult. et Schult. f. in NW Hungary]. – *Flora Pannonica* 6: 75-76.
- Kirschner J., Kirschnerová L. et Štěpánek J. (2007): Generally accepted plant names based on material from the Czech Republic and published in 1753-1820. – *Preslia* 79: 323-365.
- Koch K. (1849): *Gagea* Salisb. – In: *Beiträge zu einer Flora des Orientes (Fortsetzung)*. – *Linnaea* 22: 226-231.
- Košťál J., Eliáš P. jun., Vojteková H. et Dítě D. (2013): *Gagea bohemica* in Slovakia: 1. Taxonomy and distribution. – *Hacquetia* 12: 165-171.

Kunth C. S. (1843): *Gagea* Salisb., Bernh., Engl. – In: Kunth C. S., Enumeratio plantarum omnium hucusque cognitarum, secundum familias naturales disposita adjectis characteribus differentiis et synonymis 4: 233-243, J. G. Cottae, Stuttgart et Tubingen.

Láng A. F. (1827): Illustratio plantarum herbarii florum ruthenicarum sistens rationem specierum novarum, minus cognitarum, aliarumve per centuriam primam distributarum. – Flora oder botanische Zeitung 10: 33-94.

Leitch I. J., Beaulieu J. M., Cheung K., Hanson L., Lysák M. A. et Fay M. F. (2007): Punctuated genome size evolution in Liliaceae. – Journal of Evolutionary Biology 20: 2296-2308.

Leitch I. J. et Bennett M. D. (2004): Genome downsizing in polyploid plants. – Biological Journal of the Linnean Society 82: 651-663.

Levichev I. G. et Jezniakowsky S. A. (2008): Historia Gagearum. – URL: <http://www.binran.ru/resources/current/gagearum/index-eng.html> (cit. 15.2.2015).

Lojacono P. M. (1908): *Gagea*. – In: Flora Sicula 3: 129-136, L. Pedone Lauriel di Carlo Clausen, Palermo.

Marceno C. et Colombo P. (1979): *Gagea busambarensis* (Tin.) Parl. Specie rara e dubbia riscoperta recentemente a Rocca Busambra (Palermo). – Accademia di Scienze, Lettere di Belle Arti Palermo 38: 3-9.

Mertens C. F. et Koch W. D. J. (1826): *Ornithogalum* Gaertn. Milchstern (gewöhnliche Vogelmilch) – In: Mertens C. F. et Koch W. D., J. J. C. Röhlings Deutschlands Flora 2: 540-552, Friedrich Wilmans, Frankfurt am Main.

Měsíček J. et Hroudá L. (1974): Chromosome numbers in Czechoslovak species of *Gagea* (Liliaceae). – Folia Geobotanica et Phytotaxonomica 9: 359-368.

- Özhatay N. (2002): Diversity of bulbous monocots in Turkey with special reference. chromosome numbers. – *Pure and applied chemistry* 74: 547-555.
- Pascher A. A. (1904): Übersicht über die Arten der Gattung *Gagea*. – *Sitzungsberichte des deutschen naturwissenschaftlich-medizinischen Vereines für Böhmen „Lotos“* 24: 109-131.
- Pascher A. A. (1906): *Novae Gageae ex stirpae: Gagea bohemica* s. ampl. – *Feddes Repertorium* 2: 166.
- Pascher A. A. (1907): *Gagea bohemica* – eine mediterrane Pflanze. – *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzegeschichte und Pflanzen Geographie* 39: 306-317.
- Pascher, A. A. (1907b): *Conspectus Gagearum Asiae*. – *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou Nouvelle Série* 19: 353-375.
- Patterson T. B. et Givnish J. T. (2002): Phylogeny, concerted convergence, and phylogenetic niche conservatism in the core Liliales: Insights from *rbcL* and *ndhF* sequence data. – *Evolution* 56: 233-252.
- Peruzzi L. (2003): Contribution to the cytotaxonomical knowledge of *Gagea* Salisb. (Liliaceae) sect. *Foliatae* A. Terracc. and synthesis of karyological data. – *Caryologia* 56: 115-128.
- Peruzzi L. (2008): Contribution to the cytotaxonomical knowledge of the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae). III. New karyological data from the central Mediterranean area. – *Caryologia* 61: 92-106.
- Peruzzi L. (2008b): Hybridity as a main evolutionary force in the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae). – *Plant Biosystems* 142: 179-184.
- Peruzzi L. (2011): Nomenclatural novelties at sectional level in *Gagea* (Liliaceae). – *Atti della Società Toscana de Scienze Naturali di Pisa, serie B*, 118: 23-24.

Peruzzi L. (2012): Chromosome diversity and evolution in the genus *Gagea* (Liliaceae). – *Boccone* 24: 147-158.

Peruzzi L. et Tison J.-M. (2004): Typification and taxonomic status of eleven taxa of *Gagea* Salisb. (Liliaceae) described by Achille and Nicola Terracciano and conserved at Napoli (NAP). – *Candollea* 59: 325-346.

Peruzzi L. et Tison J.-M. (2005): Typification and taxonomic status of six taxa of *Gagea* Salisb. (Liliaceae) described from Sicily and conserved at Palermo (PAL). – *Candollea* 60: 503-512.

Peruzzi L., Leitch I. J. et Caparelli K. F. (2009): Chromosome diversity and evolution in Liliaceae. – *Annals of Botany* 103: 459-475.

Peruzzi L., Tison J.-M., Peterson A. et Peterson J. (2008): On the position and taxonomic value of *Gagea trinervia* (Viv.) Greuter and *Gagea* sect. *Anthericoides* A. Terracc. – (Liliaceae). – *Taxon* 57: 1201-1214.

Peterson A. et Peterson J. (1999): Genotypic differentiation on an individual level in *Gagea villosa* (M.Bieb.) Duby, *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawler and *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis* (Koch) Pascher in Saxony-Anhalt using RAPD markers. – *Journal of Applied Botany-Angewandte Botanik* 73(5-6): 228-233.

Peterson A., John H., Koch E. et Peterson J. (2004): A molecular phylogeny of the genus *Gagea* (Liliaceae) in Germany inferred from non-coding chloroplast and nuclear DNA sequences. – *Plant Systematics and Evolution* 245: 145-162.

Peterson A., Levichev I. G. et Peterson J. (2008): Systematics of *Gagea* and *Lloydia* (Liliaceae) and infrageneric classification of *Gagea* based on molecular and morphological data. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 446-465.

Peterson A., Harpke D., Peruzzi L., Levichev I. G., Tison J.-M. et Peterson J. (2009): Hybridisation drives speciation in genus *Gagea* (Liliaceae). – *Plant Systematics and Evolution* 278: 133-148.

Peterson A., Harpke D., Peruzzi L., Tison J.-M., John H. et Peterson J. (2010): *Gagea bohemica* (Liliaceae), a highly variable monotypic species within *Gagea* sect. *Didymobulbos*. – Plant Biosystems 144: 308-322.

Peterson A., Levichev I. G., Peterson J., Harpke D. et Schnittler M. (2011): New insights into the phylogeny and taxonomy of Chinese species of *Gagea* (Liliaceae) – speciation through hybridisation. – Organisms Diversity & Evolution 11: 387-407.

Pfeiffer T., Harter D. E. V., Formella N. et Schnittler M. (2013): Reproductive isolation vs. interbreeding between *Gagea lutea* (L.) Ker Gawl. and *G. pratensis* (Pers.) Dumort. (Liliaceae) and their putative hybrids in Mecklenburg-Western Pomerania (Germany). – Plant Species Biology 28: 193-203.

Podešva Z. (2008): *Gagea bohemica* subsp. *saxatilis* (Mert. et W. D. J. Koch) Asch. et Graebn. – křivatec český skalní / krivec český skalný. – In: Botany.cz, URL: <http://botany.cz/cs/gagea-saxatilis> (cit. 9.2.2015).

Pohl J. E. (1814): *Ornithogalum*. – In: Tentamen florae Bohemiae. Versuch einer Flora Böhmens 2: 14-19, Gottlieb Haase, Praha.

Richardson I. B. K. (1978): *Gagea* Salisb. – In: Heywood M. T. [ed], Flora Europaea Notulae Systematicae ad Floram Europaeam spectantes, p. 356, Botanical Journal of the Linnean Society 76.

Richardson, I. B. K. (1980): *Gagea* Salisb. – In Tutin I. G., Heywood, V. H. et al., Flora Europaea 5, p. 26-28, Cambridge University Press, Cambridge.

Rix E. M. et Woods R. G. (1981): *Gagea bohemica* (Zauscher) J.A. & J.H. Schultes in British Isles, and a general review of the *Gagea bohemica* species complex. – Watsonia 13: 265-270.

Ronsted N., Lowe S., Thorton H., Fay M. F. et Chase M. W. (2005): Molecular phylogenetic evidence for the monophyly of *Fritillaria* and *Lilium* (Liliaceae: Liliales) and infrageneric classification of *Fritillaria*. – Molecular Phylogenetics and Evolution 35: 509-527.

Salisbury R. A. (1806): On the characters of a distinct genus hitherto confounded with *Ornithogalum* and called *Gagea*; with some remarks on the importance of the inflorescence in distinguishing genera. – *Annals of Botany* 2: 553-557.

Schultes J. A. et Schultes J. H. (1829): *Gagea* – In: Schultes J. A. et Schultes J. H., *Systema vegetabilium*, p. 535-554, J. G. Cotta, Stuttgart.

Schultz F. (1862): Über *Gagea andegavensis* und *Potentilla bogenhardiana*. – *Flora oder allgemeine botanische Zeitung* 45: 459-460.

Slater F. M. (1990): *Gagea bohemica* (Zauschner) J. A. et J. H. Schultes (*G. saxatilis* Koch). – *Journal of Ecology* 78: 535-546.

Stevens P. F. (2014): Angiosperm Phylogeny Website. Version 13, October 2014. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb> (cit. 14.11.2014).

Stroh G. (1936): Die Gattung *Gagea* Salisb. – Beihefte zum Botanischen Centralblatt, 57B: 485-520.

Suda J., Krahulcová A., Trávníček P. et Krahulec F. (2006): Ploidy level versus DNA ploidy level: An appeal for consistent terminology. – *Taxon* 55: 447-450.

Takhtajan A. L. (1997): Diversity and classification of flowering plants. – Columbia University Press, New York, 643 p.

ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. (2002): CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (Version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca, USA, 500 p.

Terracciano A. (1905): *Gagearum species Florae Orientalis*. – *Bulletin de l'Herbier Boissier* 2 Ser. V, 1061–1076, 1113–1128.

Terracciano A. (1905b): Les espèces du genre *Gagea* dans la flore del l’Afrique Boréale. – Bulletin de la Société Botanique de France 52, Mémoires 2: 1-26.

Terraciano A. (1906): Gagearum species florum orientalis. – Bulletin de l’Herbier Boissier, 2(4), 105-120.

Tison J.-M., Peterson A., Harpke D. et Peruzzi L. (2013): Reticulate evolution of the critical Mediterranean *Gagea* sect. *Didymobulbos* (Liliaceae) and its taxonomic implications. – Plant Systematics and Evolution 299: 413-438.

Wildenow C. L. (1799): *Ornithogalum*. – In: Wildenow C. L., Species Plantarum 2: 111-125, G. C. Nauck, Berlin.

Wörz A., Hohmann N. et Thiv M. (2012): Morphological and molecular diversity of some populations of *Gagea* (Liliaceae) in Southwest Germany. – Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde A, Neue Serie 5: 1-11.

Xinqi C. et Turland N. J. (2000): *Gagea* Salisb. – In: Flora of China 24: 117-121. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=113125 (cit. 20.3.2015).

Xinqi C. et Turland N. J. (2000b): *Lloydia* Salisb. – In: Flora of China 24: 121-123. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=118768 (cit. 20.3.2015)

Zarrei M., Zarre S., Wilkin P. et Rix M. (2007): Systematic revision of the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae) in Iran. – Botanical Journal of the Linnean Society 154: 559-588.

Zarrei M., Wilkin P., Ingrouille M. J. et Chase M. W. (2011): A revised infrageneric classification for *Gagea* Salisb. (Tulipeae; Liliaceae): insights from DNA sequence and morphological data. – Phytotaxa 15: 44-56.

Zauschner J. (1776): Charaktere des Ornithogali Bohemici und der Erucae tenuifoliae perennis, flore luteo, Johannis Bauhini. – Abhandlungen einer Privatgesellschaft in Böhmen, Prag 2: 119-127.

Příloha 1: Přehled studovaných lokalit

Populace (stát; označení (číslo lokality – poslední dvojčíslí roku)) GPS souřadnice	Taxon	Počet cytometrovaných rostlin	Ploidie	Průměrná relativní fluorescence	Směrodatná odchylka
Harka (HU; 1-13) 47° 38' 44"N, 16° 36' 15"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	3	5	1,88	0,001
Jois (AU; 2-13) 47° 57' 36"N, 16° 46' 40"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	3	5	1,90	0,01
Jois(AU; 3-13) 47° 57' 14"N, 16° 46' 32"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	4	5	1,93	0,02
Pákozd (HU; 4-13) 47° 13' 27"N, 18° 31' 57"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	4	5	1,97	0,05
Súkoró (HU; 5-13) 47° 14' 07"N, 18° 36' 02"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	4 + 5	5	1,98	0,07
Pesthideghút (HU; 7-13) 47° 33' 22"N, 18° 58' 35"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	5 + 5	5	1,92	0,03
Sajkod (HU; 10-13) 46° 54' 42"N, 17° 51' 19"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	4	5	1,95	0,02
Tihany (HU; 11-13) 46° 54' 59"N, 17° 52' 39"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	4	5	1,96	0,01
Praha-Údolí Čimického potoka (CZ; 16-14) 50° 8' 24"N, 14° 25' 21"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	10	5	2,00	0,06
Praha-Zámky (CZ; 15-14) 50° 08' 42"N 14° 24' 01"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	10	5	1,96	0,05
Praha-Pitkovická stráň (CZ; 27-13) 50° 1' 27"N, 14° 34' 22"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	3	5	1,96	0,01
Žabonosy u Plaňan (CZ; 58-14) 50°02'26.7"N 15°01'32.6"E	<i>G. bohemica</i> subsp. <i>bohemica</i>	3	5	1,93	0,009

Mohelenská hadcová step (CZ; 57-14) 49° 06' 32"N 16° 11' 04"E	<i>G. bohémica</i> subsp. <i>bohémica</i>	15	5	1,96	0,03
Hodonín-Pánov (CZ; 17-14) 48° 53' 5"N, 17° 8' 12"E	<i>G. bohémica</i> subsp. <i>bohémica</i>	4	5	1,98	0,06
Senička u Olomouce (CZ; 28-14) 49° 37' 49"N, 17° 03' 15"E	<i>G. bohémica</i> subsp. <i>saxatilis</i>	3	4	1,63	0,006
Derekegyház (HU; 50-14) 46° 31' 15"N, 20° 18' 36"E	<i>G. szovitsii</i>	19	4	1,56	0,04
		1	5	1,92	
Szentes, Lapistó (HU; 51-14) 46° 37' 11"N 20° 20' 4"E	<i>G. szovitsii</i>	5	4	1,56	0,05
Kujánújfalu (HU; 52-14) 46° 44' 8"N 20° 22' 10"E	<i>G. szovitsii</i>	20	5	1,94	0,05
Kunszentmárton (HU; 53-14) 46° 51' 14"N 20° 19' 07"E	<i>G. szovitsii</i>	20	4	1,62	0,04
Tiszasas (HU; 55-14) 46° 49' 52"N 20° 05' 30"E	<i>G. szovitsii</i>	20	4	1,60	0,04