

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
BIOLOGICKÁ FAKULTA



Taxonomická studie skupiny *Didymodon rigidulus*
(Bryopsida, Pottiaceae) v Evropě

Jan Kučera

Doktorská disertační práce

Školitel:

Prof. RNDr. Jiří Váňa, DrSc., Univerzita Karlova, Praha

Fakultní garant:

Prof. RNDr. Jiří Komárek, DrSc.

České Budějovice, srpen 1999

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, s použitím uvedené literatury.

Poděkování

Je mou milou povinností poděkovat všem, kteří jakýmkoli způsobem pomohli ke vzniku této práce. Na prvním místě bych rád poděkoval svému školiteli, prof. RNDr. Jiřímu Váňovi, DrSc., za vedení, které představovalo nesčetné hodiny konzultací na obecně i speciálně taxonomická a nomenklatorická témata, obětavou pomoc při vyhledávání a zapůjčování obtížně dostupné literatury i rady a poznámky k finálnímu zpracování rukopisu.

Mag. Heribertu Köckingerovi z univerzity ve štyrském Hradci bych rovněž velmi rád poděkoval za množství rad, poznámek a nápadů, vyplývajících z jeho obrovské zkušenosti z alpskými mechorosty, z nichž právě ty, které jsem zpracovával, patřily k jeho nejoblíbenějším.

Dr. Petru Šmilauerovi jsem zavázán za trpělivou pomoc se statistickým zpracováním dat a četné pokusy o vysvětlení různých tajů statistiky.

Dr. Janu Štěpánkovi, Dr. Janu Kirschnerovi a paní Karin Kottové z Botanického ústavu Akademie věd v Průhonících děkuji za uvedení do problematiky analýzy isoenzymů a pomoc s jejich prováděním.

Kurátorům všech v práci jmenovaných herbářových institucí děkuji za vyhledání a zapůjčení herbářových položek.

Velký dík patří samozřejmě fakultnímu garantovi mé práce – prof. RNDr. Jiřímu Komárkovi, DrSc., zejména za vytvoření ovzduší příznivého pro taxonomickou práci na zdejší, postupně vznikající katedře botaniky. Nejlépe je tento fakt asi vyjádřit tak, že pokud jsem byl na zdejší katedře něčím limitován, pak pouze svými vnitřními možnostmi a schopnostmi.

Všem svým kolegům děkuji za atmosféru, která zde po dobu mé práce vládla. Zejména pak Dr. Milanu Štechovi za možnost četných přínosných diskusí na témata vědecká i nevědecká i trpělivost, s jakou snášel mou prostorovou expanzi v naší prostorově velmi omezené pracovně.

Možná nejdůležitější pro mou práci bylo rodinné zázemí, které po celou dobu mého doktorandského studia vytvářela má manželka a děti. Jim patří největší dík a jim je také tato práce věnována.

Obsah

1. Úvod a cíle práce	1
2. Historický přehled	2
3. Metodika	5
4. Výsledky taxonomického studia herbářových sběrů a živého materiálu	9
4.1 <i>Didymodon glaucus</i>	9
4.2 <i>Didymodon verbanus</i>	15
4.3 <i>Grimmia andreaeoides</i>	19
4.4 <i>Didymodon rigidulus</i>	20
4.5 <i>Didymodon mamillosus</i>	28
4.6 <i>Didymodon validus</i>	30
4.7 <i>Didymodon acutus</i>	35
4.8 <i>Didymodon icmadophilus</i>	41
4.9 <i>Barbula abbreviatifolia</i>	46
5. Statistická analýza dat	47
5.1 Analyzované položky	47
5.2 Metodika prováděných statistických analýz	52
5.2.1 Analýza hlavních komponent (PCA, principal component analysis)	52
5.2.2 Diskriminační analýza	52
5.2.3 Popisná statistika	53
5.3 Výsledky	54
5.3.1 Analýza hlavních komponent (PCA)	54
5.3.1.1. PCA všech studovaných skupin	54
5.3.1.2. Skupina <i>Didymodon glaucus</i>	55
5.3.1.3. PCA taxonů <i>Didymodon subandreaeoides</i> a <i>Didymodon rigidulus</i>	56
5.3.1.4. Analýza skupiny <i>Didymodon rigidulus</i> sensu lato	56
5.3.1.5. PCA skupiny <i>Didymodon acutus</i> sensu lato	60
5.3.2 Diskriminační analýza	62
5.3.2.1 Analýza všech populací	62
5.3.2.2 Analýza komplexu <i>Didymodon glaucus</i>	63
5.3.2.3 <i>Didymodon rigidulus</i> a <i>Didymodon subandreaeoides</i>	64
5.3.2.4 Analýza skupiny <i>Didymodon rigidulus</i> sensu lato	66
5.3.2.5 Analýza skupiny <i>Didymodon acutus</i>	70
5.3.3 Popisná statistika	71
5.3.3.1 Rozměry listů a buněk jednotlivých taxonů	71
5.3.3.2 Frekvenční grafy	75
5.3.3.3 Percentilové grafy pro vybrané znaky	78
6. Analýza isoenzymů	82
6.1 Použití isoenzymů v populační genetice a taxonomii mechorostů	82
6.2 Použitá metodika	84
6.3 Výsledky	89
6.4 Souhrn výsledků isoenzymových analýz	96
7. Diskuse výsledků	97
7.1 Variabilita a taxonomický význam studovaných znaků	97
7.1.1 Znaky gametofytu	97
7.1.2 Znaky sporofytu	100
7.2 Diskuse jednotlivých taxonů	101
7.2.1 <i>Didymodon glaucus</i>	101
7.2.2 <i>Didymodon verbanus</i>	102

7.2.3 <i>Didymodon subandreaeoides</i>	104
7.2.4 <i>Didymodon rigidulus</i> a <i>Didymodon mamillosus</i>	106
7.2.5 <i>Didymodon validus</i>	108
7.2.6 <i>Didymodon acutus</i>	110
7.2.7 <i>Didymodon icmadophilus</i> a <i>Barbula abbreviatifolia</i>	111
7.2.8 Několik poznámek k mimoevropským holarktickým taxonům okruhu	112
8. Závěr	114
Citovaná literatura	117
Příloha 1 (Nomenklatorický přehled, str. 1 – 5)	
Příloha 2 (Manuskript článku „ <i>Didymodon subandreaeoides</i> (Kindb.) Zander (Pottiaceae, Musci), an imperfectly known disjunct holarctic species“, str. 1 – 10)	
Příloha 3 (Manuskript článku „Illustrierter Bestimmungsschlüssel zu den mitteleuropäischen Arten der Gattung <i>Didymodon</i> “, str. 1 – 38)	

Celkový počet stran textu: 120

Celkový počet stran příloh: 53

1. Úvod a cíle práce

Didymodon patří mezi nejobtížnější rody celosvětově největší čeledě Pottiaceae, u nichž zatím chybí kritické taxonomické zpracování na celosvětové i celoevropské úrovni. Jako hlavní důvody tohoto faktu lze uvést (1) celkově vysoký počet zástupců (Zander (1993) akceptuje celosvětově 122 druhů, v Evropě podle stejného pojetí 23 druhů plus 3 druhy historicky „zapomenuté“, nejasného postavení; k tomu je nutné přičíst dva druhy od té doby nově popsané. V nejužších druhových pojetích může počet evropských druhů dosáhnout až 35), (2) značný stupeň podobnosti všech zástupců daný zejména poměrně malým množstvím taxonomicky využitelných znaků a obrovskou variabilitou těchto znaků v závislosti na ekologických podmínkách stanoviště i geograficky podmíněnou variabilitou a (3) obrovské množství materiálu nutného k fundovanému kritickému zhodnocení dostupných znaků.

Mezi evropskými zástupci rodu *Didymodon* v pojetí Zander (1993) lze vymezit zejména tři neformální taxonomicky nevyjasněné okruhy:

- okruh *Didymodon rigidulus*, zahrnující zejména taxony *D. rigidulus*, *D. mamillosus*, *D. acutus*, *D. icmadophilus*, *D. glaucus*, *D. verbanus* a *D. rigidulus* subsp. *andreaeoides*
- okruh *Didymodon vinealis*, zahrnující zejména taxony *D. vinealis* a *D. insulanus*
- okruh *Didymodon fallax*, zahrnující zejména taxony *D. fallax*, *D. ferrugineus*, *D. maximus* a *D. giganteus*

Cílem disertace bylo zpracování taxonomické problematiky, týkající se první z těchto skupin, která představuje v pojetí v současné době nepoužívanějšího zpracování čeledi (Zander 1993) devět dosud popsáných taxonů na úrovni druhů. Těmito taxony jsou (v ranku druhů) *Didymodon rigidulus*, *Didymodon mamillosus*, *Didymodon validus*, *Barbula abbreviatifolia*, *Grimmia andreaeoides*, *Didymodon acutus*, *Didymodon icmadophilus*, *Didymodon glaucus* a *Didymodon verbanus*. Taxonomická problematika byla zpracovávána v následujících oblastech:

- excerpcie publikované literatury ke zpracovávaným taxonům
- studium herbářového materiálu, výběr a zaznamenání některých kvantitativních a kvalitativních charakteristik u části položek pro statistické zpracování
- terénní studium taxonů pro získání empirických poznatků zejména o jejich autekologii a tvorbě směsných populací a zároveň pro získání materiálu k isoenzymovým analýzám
- statistické zpracování získaných dat, zahrnující kromě popisné statistiky metody mnohorozměrné analýzy – analýzu hlavních komponent a diskriminační analýzu
- studium dat, získaných z isoenzymových analýz u vybraných taxonů
- studium nomenklatury popsáných taxonů ve studovaném okruhu a návrh typifikace dosud netypifikovaných taxonů

Výsledkem tohoto taxonomického zpracování by měl být pokus o objektivnější a zejména vyrovnanou klasifikaci okruhu *Didymodon rigidulus*, vycházející v možné míře z objektivních a reprodukovatelných postupů.

K disertaci jsou přiloženy manuskripty dvou článků, zabývajících se taxonomickou problematikou rodu *Didymodon*, které jsou v současné době odeslány k recenznímu řízení v bryologických periodikách. První z nich (Příloha 2), s názvem „*Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) Zander (Pottiaceae, Musci), an imperfectly known disjunct holarctic species“, pojednává výsledky taxonomického studia taxonů *Didymodon subandreaeoides* a *Grimmia andreaeoides*, druhý (Příloha 3) shrnuje stručně dosavadní výsledky mého studia veškerých evropských zástupců rodu *Didymodon*.

2. Historický přehled

Rod *Didymodon* byl popsán již Hedwigem v jeho stěžejním díle *Species Muscorum* (1801). Jeho pojetí, které v podstatě zahrnovalo akrokarpní mechy s přímým obústím tvořeným šestnácti přímými nesrostlými zuby se od současného poměrně značně lišilo. Originální popis rodu zní: „Peristomium simplex. Denticulorum linearium sedecim paria basi non connexa. Flos masculus et femineus alaris“. Hedwigem popsány rod zahrnoval druhy *Didymodon rigidulus* [„rigidulum“], *Didymodon pusillus* [„pusillum“] (= *Ditrichum pusillum* (Hedw.) Hampe) a *Didymodon homomallus* [„homomallum“] (= *Ditrichum heteromallum* (Hedw.) E. Britton), přičemž ovšem další v díle popsány zástupce dnešního rodu *Ditrichum* byl zařazen Hedwigem do rodu *Trichostomum* (*Ditrichum pallidum* (Hedw.) Hampe). Druh *Didymodon fallax* (druhý v díle popsány zástupce rodu v dnešním pojetí) zařadil Hedwig do rodu *Barbula* (definovaného na rozdíl od r. *Didymodon* na základě vinutého obústí). Následující roky přinesly popisy značného množství nových druhů řazených do tohoto rodu a samozřejmě ještě početnější kombinace, což všechno přineslo značné rozšíření původního Hedwigova konceptu. Hedwigovo odlišení rodů *Trichostomum* a *Didymodon* (*Trichostomum* se v jeho pojetí lišilo obústními zuby na bázi krátce srostlými v bazální membránu, přičemž dnes je známo, že v tomto znaku se u čeledi Pottiaceae mohou lišit rostliny i v jedné populaci) způsobilo, že nově popisované podobné druhy i samotný *Didymodon rigidulus* byly někdy dávány právě do rodu *Trichostomum*. Tak je tomu např. v Turnerově práci *Muscologiae Hibernicae Spicilegium* (1804), Bridelově *Muscologia Recentiorum Supplementum* (1806 – 1819), v Müllerově *Synopsis Muscorum Frondosorum* (Müller 1849) i v monumentálním a velmi vlivném díle *Bryologia europaea* (Bruch, Schimper & Gümbeľ 1836 – 1855).

Značný počet nových kombinací i druhů v rodu *Didymodon* přinesli zejména Jaeger & Sauerbeck (1873) a Kindberg (1897). V polovině 19. století se proto objevuje poprvé myšlenka sloučení rodů *Didymodon*, *Barbula* a části rodu *Trichostomum* (tvořené zástupci se znaky gametofytu blízkými dvěma předchozím rodům (Mitten 1859). Od té doby je střídavě přijímána dodnes – jejími zastánci byli například Juratzka (1882), Braithwaite (1887), Mönkemeyer (1927) či Podpěra (1954), zastánci dělení rodů *Didymodon* a *Barbula* na základě znaků obústí byli z významných autorů např. Limpricht (1888), Brotherus (1923) nebo Wijk & al. (1959, 1962).

Mezníkem v taxonomickém zpracování čeledi Pottiaceae je jistě práce Saito (Saito 1975). Ten zcela nově definuje rod *Didymodon* na základě znaků gametofytu a poprvé se tak dostávají do blízkosti skutečně příbuzné druhy (jako např. *Didymodon rigidulus* a *D. acutus*). Jeho pojetí je naprostou většinou autorů, kteří následně zpracovávali rody *Barbula*, *Didymodon*, popř. další příbuzné rody do souborných určovacích klíčů a check-listů přijato (Corley & al. 1981, Düll 1984a, b, Ignatov & Afonina 1992, Frey & al. 1995, Zander 1978, 1981, 1993, 1994, 1998). Na druhou stranu nemalá část recentních evropských autorů, která publikovala známé klíče, používané i ve středoevropském prostoru, ovšem toto pojetí poměrně dlouhou dobu opomíjela a rody *Barbula* a *Didymodon* slučovala, a to i s rody *Pseudocrossidium* a *Bryoerythrophyllum* (Smith 1978, Frahm & Frey 1992 a Nyholm 1989).

Východiskem pro mou práci bylo zásadně odlišné pojetí komplexu *Didymodon rigidulus* evropskými autory a Zanderem (1981, 1993). V Evropě většinou autorů tradičně uznávané druhy *Didymodon acutus*, *D. icmadophilus* a *D. glaucus* jsou Zanderem chápány pouze jako vnitrodruhové taxony velmi variabilního druhu *D. rigidulus*. Objektivnější zhodnocení variability komplexu však v Zanderových pracích, zabývajících se taxonomií rodu *Didymodon* chybí (Zander 1978, 1981, 1998). V Evropě se tímto okruhem v recentní době důkladněji zabývali pouze Düll (1984b) a Galambos (1992). Taxonomické úvahy Düll (1984b) vycházejí ze statistického zhodnocení několika kvantitativních znaků (Düll-

Hermanns 1984), později však byly nemalou měrou přehodnoceny na základě clusterové analýzy (Düll-Hermanns & Düll 1985). Práce Düll 1984b z větší části podporuje Zanderovy taxonomické názory, následná práce (Düll-Hermanns & Düll 1985) však víceméně podporuje klasické evropské pojetí komplexu. Poměrně důkladná Galambosova studie (Galambos 1992), zabývající se rozšířením rodu *Didymodon* a příbuzných rodů na území Maďarska naopak vychází z tradičního evropského pojetí taxonů v okruhu *Didymodon rigidulus*.

Zpracovávaná skupina evropských taxonů rodu *Didymodon* z okruhu *D. rigidulus* představuje ty taxony, které jsou chápány Zanderem (1993) jako agregátní druh *D. rigidulus* a byly zároveň alespoň někdy hodnoceny na druhové úrovni. Srovnání taxonomických pojetí komplexu *Didymodon rigidulus* různými evropskými autory a Zanderem podává tabulka 1. Z ní můžeme vidět, že v žádné z uvedených recentnějších prací (pochopitelně s výjimkou Index Muscorum a Conspectus) nejsou pojednány všechny popsání druhů z komplexu *Didymodon rigidulus* a taxonomická hodnota jednotlivých taxonů se ve většině prací značně liší.

Shrneme-li historické taxonomické názory na skupinu *Didymodon rigidulus*, dostaneme tedy přibližně následující obraz:

- 1) *Didymodon rigidulus* je světově široce rozšířeným, všude relativně hojným a velice polymorfním taxonem. V Evropě jsou některými autory chápány jako mezní projevy jeho variability taxony *Didymodon validus* (na úrovni poddruhu (Podpěra 1954, Wijk & al. 1962) nebo variety (Mönkemeyer 1927, Düll 1984a, 1984b)), *Didymodon glaucus* včetně *D. verbanus* (na úrovni poddruhu Podpěra 1954, na úrovni variety resp. poddruhu Wijk & al. 1962, na úrovni variety Frahm & Frey 1992, Düll 1984a, 1984b) a *Grimmia andreaeoides* (jako poddruh (Podpěra 1954, Wijk & al. 1962)
- 2) Samostatným, doposud nezpochybňovaným druhem, blízkým druhu *D. rigidulus*, je relativně nedávno popsáný *Didymodon mamillosus*.
- 3) Taxony *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* (včetně taxonu popsáného jako *Barbula abbreviatifolia*) jsou s výjimkou autorů Düll 1984b a Düll-Hermanns & Düll 1985 chápány jako samostatné druhy, popř. samostatný druh (*D. icmadophilus* jako infraspecifický taxon druhu *D. acutus* na úrovni variety (Mönkemeyer 1927, Düll 1984a) nebo poddruhu (Podpěra 1954, Wijk & al. 1959)). *D. validus* je četnými recentními evropskými autory (Nyholm 1989, Corley & al. 1991) chápán jako forma druhu *D. acutus* na základě práce Crundwell & Nyholm 1965.

S výjimkou nejstarších autorů z 19. století nejsou kromě těchto devíti taxonů, které původně byly popsány na úrovni druhu, rozlišovány další infraspecifické taxony, ačkoli výčet popsáných variet je poměrně úctyhodný, zejména u taxonů *Didymodon rigidulus* a *D. acutus* (viz přílohu 1 – Nomenklatorický přehled).

Tab. 1. Srovnání taxonomických pojetí komplexu *Didymodon rigidulus* různými evropskými autory a Zanderem (1993). „xxx“ značí, že taxon není v práci pojednán.

Basionym	Bruch, Schimper & Gumbel 1851	Limpricht 1888	Mönke-meyer 1927	Podpěra 1954	Pilous & Duda 1960	Wijk & al. 1959, 1962	Smith 1978	Düll 1984a	Düll 1984b	Düll-Hermanns & Düll 1985	Nyholm 1989	Corley & al. 1991	Frahm & Frey 1992	Frey & al. 1995	Zander 1993
<i>D. rigidulus</i> Hedw.	<i>D. rigidulus</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>Barbula rigidula</i>	<i>B. rigidula</i>	<i>B. rigidula</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>B. rigidula</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>B. rigidula</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>B. rigidula</i>	<i>D. rigidulus</i>	<i>D. rigidulus</i>
<i>Barbula mamillosa</i> Crundw.	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	<i>B. mamillosa</i>	<i>D. mamillosus</i>	<i>D. mamillosus</i>	<i>D. mamillosus</i>	<i>B. mamillosa</i>	<i>D. mamillosus</i>	<i>B. mamillosa</i>	<i>D. mamillosus</i>	<i>D. mamillosus</i>
<i>D. validus</i> Limpr.	xxx	<i>D. validus</i>	<i>B. rigidula</i> var. <i>valida</i>	<i>B. rigidula</i> subsp. <i>valida</i>	<i>B. valida</i>	<i>D. rigidulus</i> subsp. <i>validus</i>	xxx	<i>D. rigidulus</i> var. <i>validus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>validus</i>	<i>D. validus</i>	<i>B. acuta</i>	<i>D. acutus</i>	xxx	<i>D. acutus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>gracilis</i>
<i>Barbula abbreviati-folia</i> H. Müll.	xxx	<i>B. icmadophila</i> var. <i>abbreviati-folia</i>	<i>B. gracilis</i> var. <i>icmadophila</i>	<i>B. acuta</i> subsp. <i>icmadophila</i> var. <i>abbreviati-folia</i>	xxx	<i>B. acuta</i> var. <i>abbreviati-folia</i>	xxx	<i>D. acutus</i> var. <i>icmadophilus</i>	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	<i>D. rigidulus</i> var. <i>gracilis</i>
<i>Grimmia andreaeoides</i> Limpr.	xxx	<i>G. andreaeoides</i>	<i>G. andreaeoides</i>	<i>B. rigidula</i> subsp. <i>andreaeoides</i>	<i>Molendoa tenuinervis</i> var. <i>andreaeoides</i> , nom. <i>inval.</i>	<i>D. rigidulus</i> subsp. <i>andreaeoides</i>	<i>B. rigidula</i>	<i>D. rigidulus</i>	xxx	xxx	xxx	<i>D. rigidulus</i>	xxx	xxx	<i>D. rigidulus</i> subsp. <i>andreaeoides</i>
<i>Tortula acuta</i> Brid. (= <i>Barbula gracilis</i> Schwägr.)	<i>B. gracilis</i>	<i>B. gracilis</i>	<i>B. gracilis</i>	<i>Barbula acuta</i>	<i>B. acuta</i>	<i>B. acuta</i>	<i>B. acuta</i>	<i>D. acutus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>gracilis</i>	<i>D. acutus</i>	<i>B. acuta</i>	<i>D. acutus</i>	<i>B. acuta</i>	<i>D. acutus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>gracilis</i>
<i>Barbula icmadophila</i> Schimp. ex Müll. Hal.	<i>B. icmadophila</i>	<i>B. icmadophila</i>	<i>B. gracilis</i> var. <i>icmadophila</i>	<i>B. acuta</i> subsp. <i>icmadophila</i>	<i>B. icmadophila</i>	<i>B. acuta</i> subsp. <i>icmadophila</i>	<i>B. icmadophila</i>	<i>D. acutus</i> var. <i>icmadophilus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>icmadophilus</i>	<i>D. acutus</i> var. <i>icmadophilus</i>	<i>B. icmadophila</i>	<i>D. icmadophilus</i>	<i>B. acuta</i> subsp. <i>icmadophila</i>	<i>D. icmadophilus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>icmadophilus</i>
<i>Didymodon glaucus</i> Ryan	xxx	xxx	<i>B. rigidula</i> var. <i>glauc</i>	<i>B. rigidula</i> subsp. <i>glauc</i>	<i>B. glauca</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>	<i>B. glauca</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>	<i>B. glauca</i>	<i>D. glaucus</i>	<i>B. rigidula</i> var. <i>glauc</i>	xxx	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>
<i>Eucladium verbanum</i> W. E. Nicholson & Dixon	xxx	xxx	<i>B. rigidula</i> var. <i>glauc</i>	<i>B. rigidula</i> subsp. <i>verbana</i>	xxx	<i>D. rigidulus</i> subsp. <i>verbanus</i>	xxx	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>	xxx	xxx	<i>D. glaucus</i>	xxx	xxx	<i>D. rigidulus</i> var. <i>glaucus</i>

3. Metodika

K intenzivnímu studiu bylo vybráno 9 taxonů, které byly ve skupině *Didymodon rigidulus* popsány na úrovni druhu, tedy *Didymodon rigidulus*, *D. mamillosus*, *D. acutus*, *D. icmadophilus*, *Barbula abbreviatifolia*, *D. validus*, *D. glaucus*, *D. verbanus* a *Grimmia andreaeoides*.

Vzhledem k tomu, že vlastní sběry nestačily k nutnému studiu variability, bylo pořízeno větší množství výpůjček materiálu. Herbářové položky byly vypůjčeny z většiny významnějších evropských herbářů – B, BG, BM, BP, BRNM, BRNU, E, ERE, FI, G, GJO, GZU, H, LAU, LE, M, MSTR, O, PC, PRC, PR, RO, S, TRH, W, WBM, Z, ZT a soukromého herbáře H. Köckingera. Na žádosti o výpůjčku nereagovaly herbáře BC, CGE, GL, GRO a OXF. Celkem bylo prostudováno více než 2400 herbářových položek mečů.

Studovaná skupina taxonů byla zkoumána ze třech úhlů pohledu. Prvním bylo „klasické“ taxonomické studium, kdy jsem zaznamenával kvalitativní a kvantitativní údaje o studovaných taxonech z herbářových položek vypůjčených i vlastních sběrů. Údaje byly vyplňovány do předem připravených formulářů, které obsahovaly následující rubriky:

- Údaje ze schedy: lokalita, ekologie, nadmořská výška, datum sběru, jméno sběratele, herbář, ve kterém je položka uložena
- Habitus – životní forma rostlin
- Barva rostlin
- Lodyžka: větvení, délka celková a délka živé asimilující části, tvar a rozměry průřezu, přítomnost sklerodermis, hyalodermis a středního svazku, síla a barva stěn dřene
- Axilární vlásky
- Listy: pokroucení a typ přirůstání listů k lodyžce za sucha a za vlhka, tvar, přiléhavost báze, délka, šířka a jejich poměr (rozpětí hodnot na typických listech na mladší, ale ne juvenilní části lodyžky), ohrnutí a vrstevnatost okrajů. Žebro – absolutní a relativní tloušťka u báze, zakončení, tvar povrchových buněk, počet vrstev stereid, vůdčích buněk a přítomnost epidermis na průřezu ve spodní části listu.
- Buňky: tvar, ornamentace, síla stěn, přibližné rozpětí rozměrů, diferenciace okrajových bazálních buněk. Údaje byly zaznamenávány zvlášť pro horní čepelné a bazální buňky.
- Přítomnost, tvar a rozměry axilárních gem
- Gametangia: rozmístění gametangií, obalné listy, tvar a velikost archegonií a antheridií, přítomnost parafýz
- Čepička - tvar
- Štět: délka, barva, zkrut
- Tobolka: tvar, přibližné rozpětí rozměrů, barva, průduchy, prsteneček, tvar a rozměry buněk exothecia, tvar a délka víčka. Peristom – počet zubů, ornamentace, výška, bazální membrána, zkrut. Velikost a ornamentace spor.

Kvantitativní údaje byly zjišťovány (a) pod binokulární lupou s mikrometrickou vložkou s přesností na 0.1 mm (délka lodyžky), resp. 0.01 mm (rozměry tobolky, výška peristomu) a (b) pod světelným mikroskopem s mikrometrickou vložkou (ostatní rozměry listů a buněk). Tímto způsobem bylo zdokumentováno vždy asi 50 položek každého taxonu, pokud byl k dispozici alespoň tento počet, další položky již byly studovány méně intenzivně, a protokol byl o nich veden pouze v případě, že se vymykaly z dosud zjištěné variability.

Průběžně byly taxony studovány v terénu za účelem zjištění jejich ekologických nároků. Studijní cesty byly podniknuty po území České republiky (Český kras, Pavlovské vrchy, Moravský kras) i do zahraničí – Rakouska (Vysoké Taury, Eisenerzské Alpy, Steirisches

Randgebirge) a Švýcarska (Ticino). Nakonec se podařilo vidět v terénu všechny studované taxony, vzhledem k relativní vzácnosti většiny z nich však pouze v poměrně omezené míře.

Druhou fází studia bylo shromáždění statisticky zpracovatelných dat pro účely exaktnějšího popisu variability ve sledovaných znacích a nalezení znaků, které jednotlivé taxony nejlépe charakterizují.

Pro statistické účely bylo vybráno 221 položek, u kterých byly měřeny rozměry listů a jejich buněk. Rozměry listů byly měřeny vždy na třech rostlinách z každé položky, která byla pro účely statistického hodnocení považována za populaci. Na každé rostlině byly proměřeny tři listy z horní části rostliny pod vrcholem. Měřeno bylo sedm, resp. osm rozměrů listu (viz obr. 3.1). Jejich zkratky, používané dále v textu, vycházejí z anglických ekvivalentů.

Znak č. 1: celková délka listu (leaf length, **LL**)

Znak č. 2: maximální šířka listu (maximum width, **MW**)

Znak č. 3: šířka listu u báze (base width, **BW**)

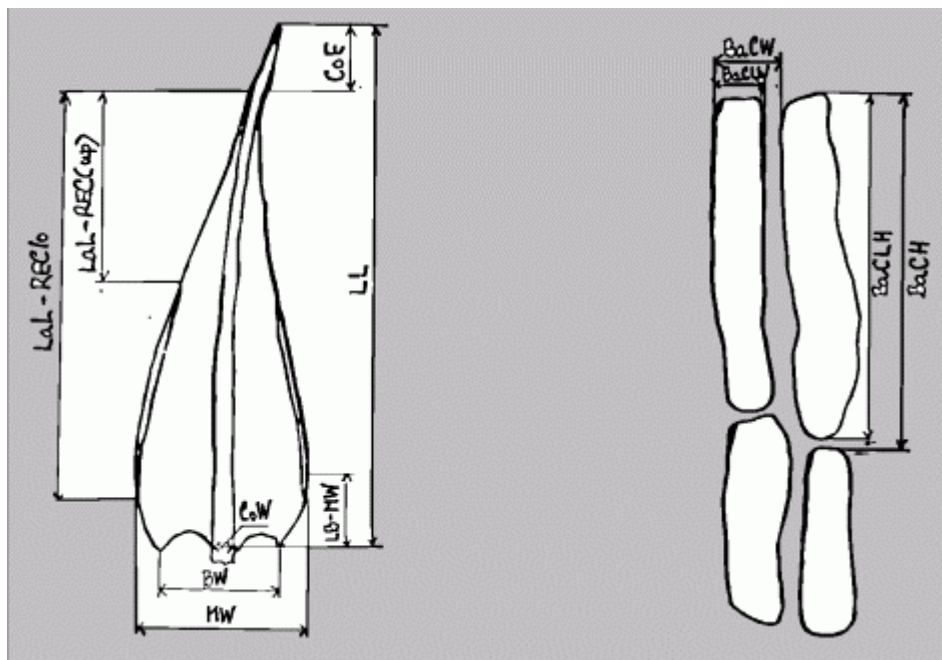
Znak č. 4: vzdálenost nejširší části listu od báze (leaf base – maximum width, **LB-MW**)

Znak č. 5: počátek ohrnutí listu od konce čepele ([upper] recurvature end – lamina length, **REC-LaL, RECup**)

Znak č. 6: konec ohrnutí listu od konce čepele (lower recurvature end – lamina length, **REClo**)

Znak č. 7: vybíhavost žebra (costa excurrency, **CoE**)

Znak č. 8: šířka žebra u báze (costa width, **CoW**)



Obr. 3.1 Měřené rozměry listů a buněk

Z těchto rozměrů byly pak vypočítávány poměrové veličiny, a to:

Znak č. 9: poměr délky a max. šířky listu (**LL/MW**)

Znak č. 10: poměr šířky listu u báze a max. šířky (**BW/MW**)

Znak č. 11: relativní vzdálenost nejširšího místa listu od báze (**LB-MW/LL**)

Znak č. 12: poměr konce ohrnutí listu k délce čepele (**REC[up]/LaL**)

Znak č. 13: poměr začátku ohrnutí listu k délce čepele (**REClo/LaL**)

Znak č. 14: relativní vybíhavost žebra (**CoE/LL**)

Znak č. 15: relativní šířka žebra u báze (**CoW/BW**)

Znak 1 byl měřen při zvětšení 60× s přesností na ca. 0.015 mm, znaky 2 – 7 při zvětšení 150× s přesností na 0.005 mm, znak 8 při zvětšení 600× s přesností ca. 1.5 μm.

Dále bylo měřeno vždy na jednom listu z rostliny šest horních čepelných a šest bazálních buněk, a to tyto rozměry (obr. 3.1):

Znak č. 16: šířka lumen buněk horní části listu (upper cell lumen width, **UpCLW**)

Znak č. 17: šířka celých buněk horní části listu (upper cell width, **UpCW**)

Znak č. 18: šířka lumen bazálních buněk (basal cell lumen width, **BaCLW**)

Znak č. 19: šířka bazálních buněk (basal cell width, **BaCW**)

Znak č. 20: výška lumen bazálních buněk (basal cell lumen height, **BaCLH**)

Znak č. 21: výška bazálních buněk (basal cell height, **BaCH**)

Z těchto rozměrů byly pak vypočteny následující:

Znak č. 22: šířka stěn buněk horní části listu (upper cell wall width, **UpCWW**)

Znak č. 23: relativní šířka stěn buněk horní části listu (**UpCWW/UpCW**)

Znak č. 24: šířka stěn bazálních buněk (horizontal basal cell wall width, **BaCWWH**)

Znak č. 25: relativní šířka stěn bazálních buněk (**BaCWWH/BaCW**)

Znak č. 26: šířka stěn bazálních buněk vertikálně (vertical basal cell wall width, **BaCWWV**)

Znak č. 27: relativní šířka stěn bazálních buněk (**BaCWWV/BaCH**)

Znak č. 28: poměr délky a šířky bazálních buněk (**BaCH/BaCW**)

Znak č. 29: poměr délky a šířky lumen bazálních buněk (**BaCLH/BaCLW**)

Znaky 16, 18 a 20 byly na světelném mikroskopu měřeny pod imerzí při zvětšení 1500× s přesností ca. 0.5 μm, při použití analýzy obrazu (viz níže) byly digitální fotografie pro měření znaků 16 – 21 pořizovány pod imerzí se zvětšením 1000× a přesnost dosahovala ca. 0.05 μm

U komplexu *Didymodon rigidulus* v pojetí, jaké je dále používáno, tedy s vyloučením taxonů *Grimmia andreaeoides*, *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*, byly pro statistické účely zaznamenány i binárně kódované znaky (č. 31) **gemy** (gemmae, **gem**), (č. 32) **papilnatost** (papillae, **pap**) a (č. 33) **okraje** (počet vrstev, margins, **mar**).

Rostliny byly měřeny ve třech časových etapách, kdy se lišil počet hodnocených znaků. Znaky byly postupně přidávány, ale z časových důvodů nebylo možné vždy přeměřit celý již uzavřený soubor, pro pochopení je možno uvést, že celkový počet změřených rozměrů dosáhl čísla 25 173. Přesné rozměry buněčných stěn nebylo rovněž možné měřit na běžném světelném mikroskopu, používaném pro zjištění většiny statisticky zaznamenávaných údajů, kde přesnost odečítání při použití maximálního zvětšení 1500× dosahuje přibližně 0.5 μm (šířka stěn buněk u zkoumané skupiny taxonů nepřesahuje obvykle 3 μm). To bylo umožněno až digitálním snímáním obrazu a jeho analýzou, prováděném digitální kamerou OLYMPUS DP-10, která byla pro měření k dispozici až v samém závěru shromažďování statistických dat.

Popis použitých statistických metod uvádím v kapitole **Statistická analýza dat**.

Třetí fází byl pokus o získání molekulárních dat, která by pomohla testovat vyslovené taxonomické hypotézy. Byl proto shromážděn živý materiál části studovaných taxonů, které byly dostupné (*Didymodon rigidulus*, *D. acutus*, *D. icmadophilus*, *D. glaucus*, *Grimmia andreaeoides*) a provedena elektroforéza isoenzymů. Podrobný popis metodiky analýzy isoenzymů a shrnutí teoretických východisek pro jejich využití v taxonomii uvádím v kapitole **Analýza isoenzymů**.

Taxony byly rovněž studovány z nomenklatorického hlediska a v příloze **Nomenklatorický přehled** navrhuji na základě studia typového materiálu, který jsem měl k dispozici, typifikaci části dosud publikovaných jmen.

Nomenklatura druhů, které nebyly předmětem taxonomického studia, je sjednocena a citována podle prací Corley & al. 1981 a Corley & Crundwell 1991, autorské zkratky v nomenklatorické části jsou sjednoceny podle práce Brummit & Powell 1992.

4. Výsledky taxonomického studia herbářových sběrů a živého materiálu

Výsledky v této kapitole jsou uspořádány podle údajů, které byly zjišťovány v protokolech (viz metodika). Rozměry listů a buněk analyzované statisticky jsou obsaženy v kapitole Statistická analýza dat.

4.1 *Didymodon glaucus*

Habitus: *D. glaucus* roste v obvykle rozvolněných, vzácněji hustých porostech (obr. 4.1.1).

Barva: typickou barvou druhu je namodralé nebo šedě zelená. Namodralé zbarvení souvisí s největší pravděpodobností se zastíněním stanoviště, protože na stejných místech často rostoucí *Gymnostomum aeruginosum* nebo *Eucladium verticillatum* mívá stejnou namodralou barvu, stejně tak *Didymodon rigidulus*. Rostliny, které nebyly podle údajů na schedách sbírány na výrazně stinných stanovištích, mají barvu živěji zelenou.

Lodyžka: nejčastěji jsou lodyžky velmi krátké, 0.1 – 0.5 cm, ale mohou dosáhnout až 1.5 cm. Jsou nevětvené nebo nepravidelně větvené, na průřezu 0.11 – 0.27 mm široké, okrouhlé až oválné. Střední svazek byl u všech pozorovaných rostlin přítomen, buňky dřene jsou tenkostěnné, hyalinní, sklerodermis slabá, hyalodermis chybí nebo je naznačena (obr. 4.1.13; příloha 3, obr. 9g).

Olistění lodyžky: listy jsou za sucha obvykle silně ± kadeřavě pokroucené (obr. 4.1.2). Bylo zjištěno, že kadeřavost listů za sucha záleží zejména na šířce listů. Rostliny s širšími a kratšími listy byly za sucha podstatně méně kadeřavé. Je pravděpodobné, že šířka listů je do značné míry korelována se světelnými podmínkami stanoviště, protože rostliny *D. glaucus* z otevřených stanovišť mají listy širší, často i kratší a také méně kadeřavé. Stejně tak *Didymodon rigidulus*, který v některých případech roste pohromadě s *D. glaucus*, má na stinných stanovištích znatelně užší listy. Za vlhka listy volně odstávají a jsou rovněž obvykle pokroucené, chabé.

Listy: báze listů není výrazně objímavá a je velmi málo rozšířená. Není vzácné, že nejširší místo listu je u báze. Tvar listu je obvykle dlouze čárkovitě kopinatý (obr. 4.1.3-4, příloha 3, obr. 9 a,b), okraje jsou po většinu délky čepele téměř rovnoběžné a konec čepele je charakteristicky poměrně náhlý.

Okraje: byly pozorovány vždy jednovrstevné s výjimkou jediné položky z okolí norského města Røros, kde byly místy dvouvrstevné.

Žebro: Povrchové buňky žebra jsou ventrálně isodiametrické v horní části listu, dorzálně vždy prodloužené v celé délce listu, tedy zřetelně delší a užší než čepelné buňky. Na průřezu žebra (obr. 4.1.8, 9; příloha 3, obr. 9 h, i) jsou vůdčí buňky ve více než jedné vrstvě (obvykle 2 až 3, někdy i 4), ventrální stereidy chybí, dorzální jsou dobře vyvinuty. Epidermis je zřetelně vyvinuta ventrálně, dorzálně často chybí, zejména ve spodní polovině listu. Žebro vždy ostře vybíhá.

Buňky: v horní části listu (obr. 4.1.10, 11; příloha 3, obr. 9 j) jsou vždy poměrně výrazně mamilnaté a papilnaté, papily jsou kónické, obvykle více na jeden lumen, často slité. Rostliny ze Skandinávie (obr. 4.1.8, 10; příloha 3, obr. 9 h, j) mají obvykle výrazně papilnatější buňky než rostliny z ostatních částí Evropy (obr. 4.1.9, 11). Tloušťka stěn je poněkud variabilní, ale nikdy nebyly pozorovány výrazné rohové ztlustěliny. Bazální buňky jsou vždy hyalinní, hladké, často mírně nafouklé a obvykle velmi málo ztlustlé (obr. 4.1.12; příloha 3, obr. 9 l). Kontrastují tak výrazně s čepelnými buňkami, které jsou výrazně zelené a často silně mamilnaté nebo i papilnaté.

Vegetativní rozmnožování: v paždí listů jsou často přítomny hnědé několikabuněčné gemy na velmi dlouhých rhizoidech (obr. 4.1.5-7). Gemy jsou vždy sférické, (20-) 26 – 34 (-45) μm v průměru a jejich buňky nejsou protuberantní.

Gametangia: *D. glaucus* je zřejmě dvoudomý. Všechny pozorované populace jsou samičí nebo sterilní kromě položky Bayern, Lenggries, leg. Hammerschmid 5.10.1908 (M), která však nebyla jednoznačně určitelná jako *D. glaucus*. Perichaetia jsou terminální, perichaetiální listy slabě diferencované, mezi 250 – 450 μm dlouhými archegonií jsou řídké parafýzy.

Sporofyt není znám.

Udávané chromozómové číslo = $13 + m$ (Fritsch 1991)

Ekologie: Na základě údajů na schedách není možno si vytvořit jednoznačnou představu o ekologických limitech druhu. Většinou je udáván bazický substrát, nejčastěji vápenec, ale vyskytují se údaje i o kyselých substrátech (rula). Na většině sched je udáváno zastínění stanoviště, nejčastější jsou vápencové jeskyně a zastíněné báze skal. Výškové údaje udávají maximálně 1100 m. n. m. ve střední Evropě a 680 m. n. m. ve Skandinávii, druh tedy nevystupuje nad lesní pásmo. Doprovodné druhy v herbářových položkách nebyly, ani nebyly nikdy zaznamenány na schedách.

Sám jsem mohl pozorovat *D. glaucus* na dvou místech – jedním bylo okolí vchodu do jeskyně Býčí skála v Moravském krasu a druhým údolí Schwarzenbachgraben v rakouském Štýrsku. Na první lokalitě má druh charakteristickou ekologii – mírně vlhké stinné vápencové skály v nadmořské výšce 330 m, doprovodnými druhy jsou *Gymnostomum aeruginosum*, *Orthothecium intricatum*, *Eucladium verticillatum* a *Cololejeunea rossettiana*. Na štýrské lokalitě je ekologie poněkud odlišná. *Didymodon glaucus* zde roste v nadmořské výšce ca. 980 – 1000 m na suchých, chráněných, stinných skalních římsách vyplněných jemným mírně bazickým detritem, skály jsou tvořeny kyselými rulami. Doprovodnými druhy jsou pouze *Gymnostomum aeruginosum* a vzácně *Didymodon rigidulus*. Je tedy vidět, že pro růst druhu stačí lokální obohacení bázemi na jinak zcela kyselých horninách, podmínkou pro růst není ani vysoká vlhkost.

Směsné porosty: s druhem *Didymodon rigidulus* byly pozorovány na lokalitě Schwarzenbachgraben, oba taxony jsou ve směsných porostech jednoznačně rozlišitelné, tvoří přechody.

Rozšíření: druh je patrně evropským endemitem. Studované položky pocházejí z Norska, Švédska, Velké Británie, Německa, Švýcarska (kanton Fribourg), Rakouska a České republiky. Literární údaje jsou ze Slovenska (Pilous & Duda 1998), Maďarska (Galambos 1992) a Rumunska (Düll 1984a).

Počet studovaných položek: ca. 100

Seznam studovaných položek:

ČESKÁ REPUBLIKA: Moravský kras: Skalní Mlýn, Podpěra 31.3.1907 PRC, BM, ZT, S; Býčí skála, 340 m, Podpěra 7.5.1910 PR, dtto Podpěra 31.3.1907 PR, dtto Kučera 10.4.1997 (CS1879); Suché údolí u Blanska, Podpěra 30.3.1913 PR; Pustý žleb, Podpěra 1907 PR, dtto ca. 450 m J. Müller BRNU. Český kras: Kosoř, Velenovský 1899 PRC; Koda, Velenovský 1899 PRC. Český Krumlov, Dobrkovice, Podpěra VIII.1899 PR

NĚMECKO: Schweppenburg, ca. 120 m, H. Andres s. dato S, M. **Baden-Württemberg**, Kr. Tuttlingen, Mühlheimer Höhle, 775 m, F. Koppe, 16.7.1963 JE. **Bayern**, bei Lenggries, P. A. Hammerschmid, 5.10.1908 M. **Hessen**: Battenfeld, Ufer der Eder, J. Futschig, 6.11.1966 S, dtto 11.10.1957 JE.

NORSKO: **Oppland**: Gudbrandsdalen, Hedalen, infra pr. Ødegaarden, Ryan, VII.1899 O, H, BG, TRH, JE; Kvamsporten i Nordre Fron, Kaalaas, 31.7.1893 BG, TRH, dtto 27.12.1908 FI, 31.12.1908 W, H, BG, dtto Ryan 7.8.1904 BM, O, TRH; Nordre Fron, Tårud, Kaurin, 21.7.1897 O, BG, GJO, dtto 5.8.1904 PC, ZT, W, O, H, TRH. **Sør-Trøndelag**, Røros, Skårhåmmårdalen S for Kåsa, 680 m, A. A. Frisvoll, 8.8.1982 TRH

RAKOUSKO: **Niederösterreich**: bei Ried nächst Hollenburg a. d. Donau, Baumgartner 15.10.1899 W, dtto 8.4.1890 W; Hartenstein, ca. 550 m, Baumgartner 25.10.1915 PRC, PR, BM, G, ZT, dtto 15.10.1916 W a 5.5.1912 S. **Salzburg**: Neukirchen a. Gr. Venediger, Kühler Grund, Loeske 16.8.1932 ZT. **Steiermark**: Aflenzer Steinbrüche bei Leibnitz, ca. 300 m, Breidler 9.5.1889 GZU, dtto Głowacki 11.10.1909 BP, GZU, PC, G, Z, O, W, 12.11.1909 W, O, ZT, 16.10.1909 W, BM, S, O; NE Unzmarkt oberhalb Nußdorf, ca. 820 m, Köckinger 94-69; Stubalpe, Schwarzenbachgraben, ca. 1100 m, Köckinger 7.5.1988, dtto, 980 m, Kučera 9.9.1998 (E2787 – E2790); Winklern W Oberwölz, ca. 400 m, Köckinger 94-223; zwischen Neumarkt und Wildbad Einöd, ca. 800 m, Köckinger 94-138

ŠVÉDSKO: **Dalsland**: Bäcke s:n, Björtveten, NV-sidan av Korpetjärnsberget, Larsson 22.8.1915 S, 24.8.1931 S, 29.6.1941 S, dtto Hallingbäck 18.6.1984 S

ŠVÝCARSKO: **Fribourg**: Fribourg, caverne au dessous de la Misericorde, 625 m, P.G.M. Rhodes 6.12.1920 ZT.

VELKÁ BRITÁNIE: **N Wiltshire**, Swindon, Wroughton, Townsend 25.8.1961 BM. **Sussex**: between Shoreham and Bramber, Nicholson 17.10.1908 Z.

Obrazová příloha 4.1. Lokality vyobrazených rostlin na obrázcích jsou na konci přílohy



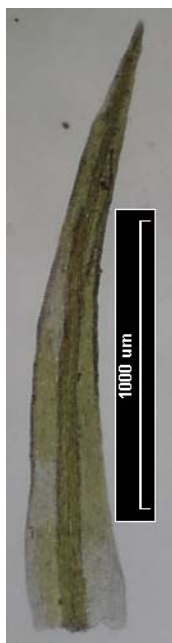
Obr. 4.1.1. Porost *Didymodon glaucus*



Obr. 4.1.2. Rostlina za sucha, habitus



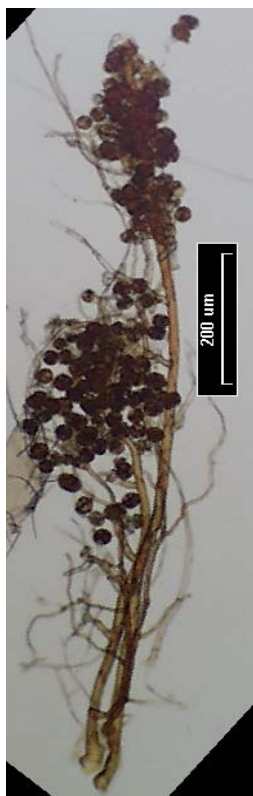
Obr. 4.1.3 List



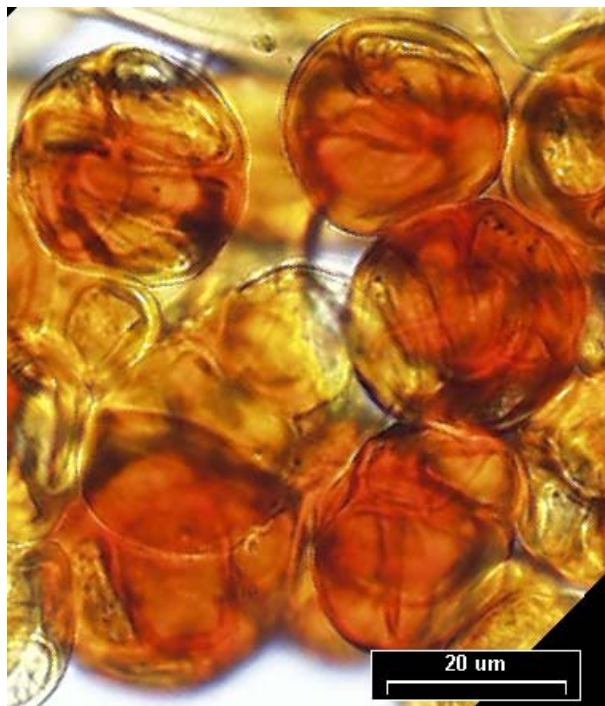
Obr. 4.1.4. List



Obr. 4.1.5. Gemy v paždí listů



Obr. 4.1.6 Modifikovaný axilární rhizoid s gemami



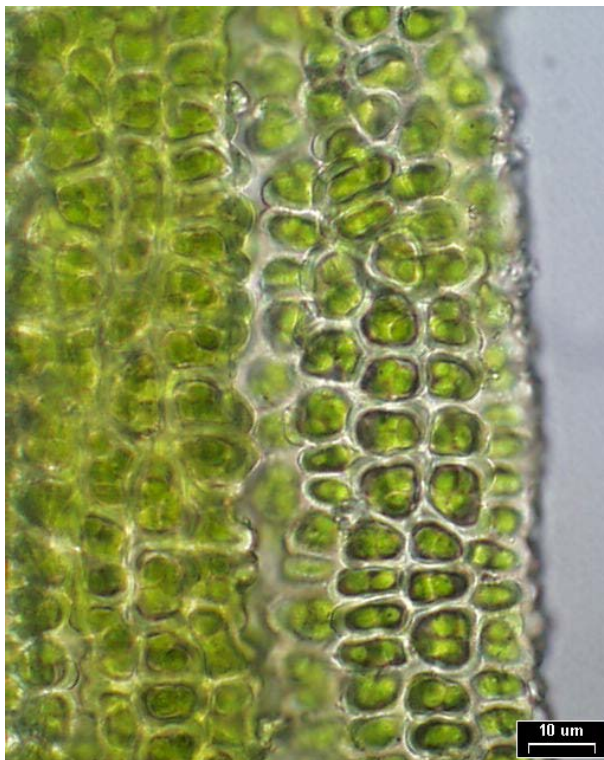
Obr. 4.1.7 Detail axilárních gem



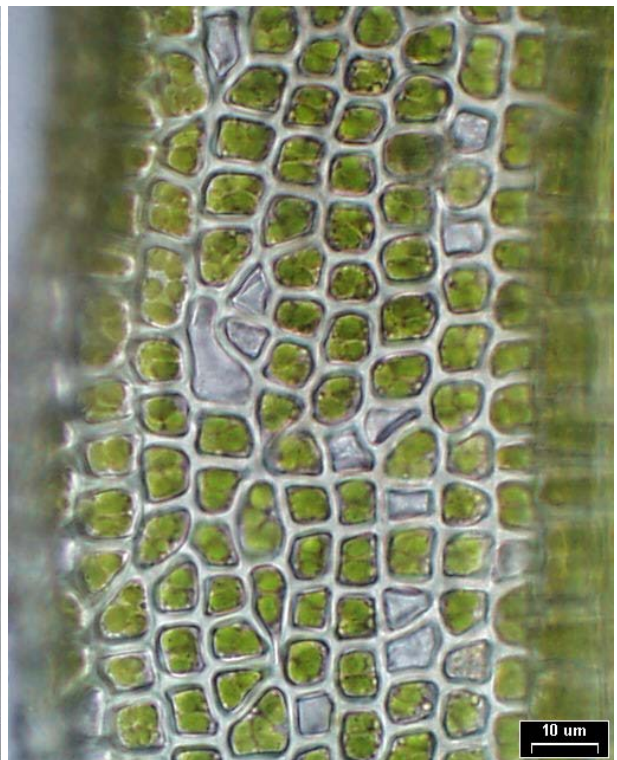
Obr. 4.1.8 Průřez listem



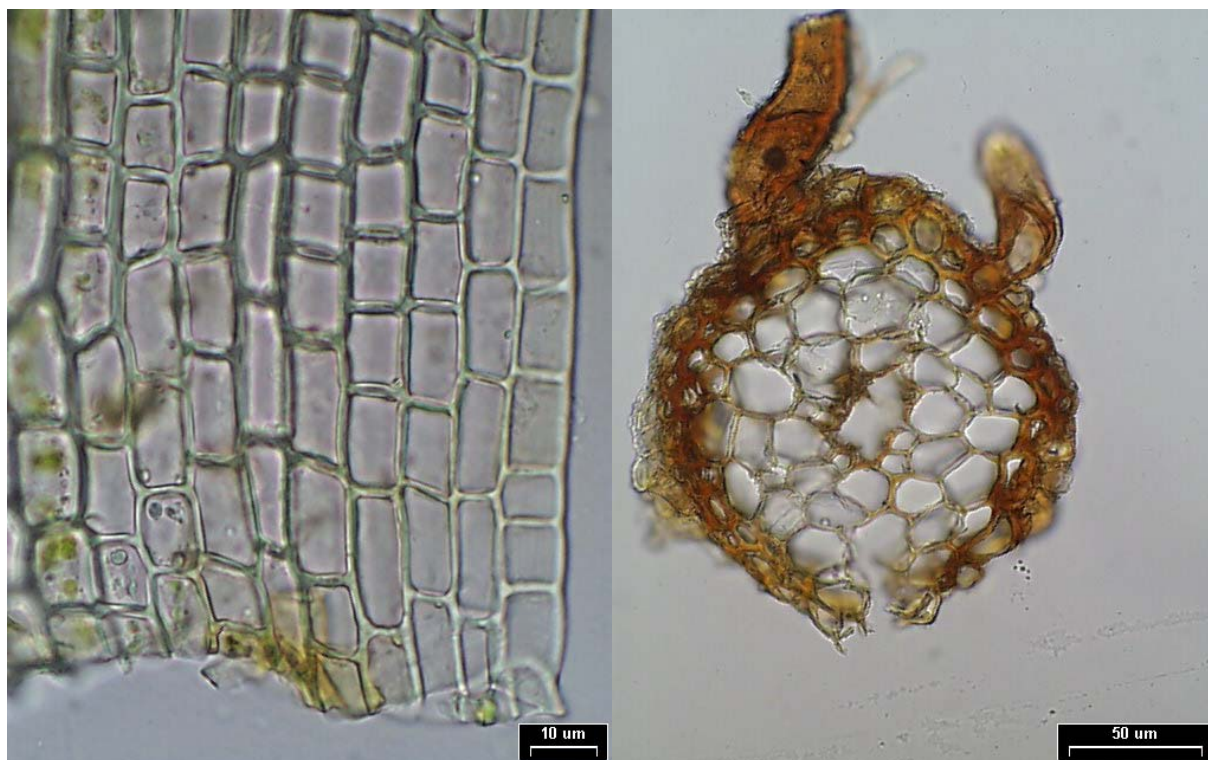
Obr. 4.1.9 Průřez listem



Obr. 4.1.10 Horní buňky listu



Obr. 4.1.11 Horní buňky listu



Obr. 4.1.12 Bazální buňky

Obr. 4.1.13 Průřez lodyžkou

Seznam lokalit vyobrazených rostlin:

4.1.1: Kučera E2787 (Rakousko, Steiermark, Stupalpe, Schwarzenbachgraben)

4.1.2 – 4, 9, 11 – 13: Kučera CS1879 (Česká republika, Moravský kras, Býčí skála)

4.1.5 – 7: Německo, Hessen, Battenfeld, Ufer der Eder, J. Futschig, 11.10.1957 JE

4.1.8, 10: Norsko, Sør-Trøndelag, Røros, Skårhåmmårdalen, A. A. Frisvoll, 8.8.1982 TRH

4.2 *Didymodon verbanus*

Habitus: *D. verbanus* roste v hustých kobercích nebo trsech (obr. 4.2.1).

Barva: typickou barvou druhu je živě zelená nebo nahnědlá (světle až okrově) u starších rostlin.

Lodyžka: rozměry, větvení a anatomie lodyžek je stejná jako u předcházejícího druhu.

Olistění lodyžky: listy jsou za sucha obvykle méně pokroucené, než u *Didymodon glaucus* (obr. 4.2.1), ale je zde vidět evidentní souvislost s délkou listů a jejich relativní šířkou jako u předchozího druhu. Za vlhka listy volně až zpříma šikmo odstávají.

Listy: báze listů je v podstatě stejná jako u předchozího druhu. Relativní délka bazální rozšířené části listu je vzhledem k celkově kratším listům obvykle větší. Tvar listu je vejčité až čárkovitě kopinatý, okraje se u relativně kratších listů sbíhají poněkud výrazněji než u předchozího druhu, ale konec čepele je rovněž poměrně náhlý (obr. 4.2.2; příloha 3, obr. 9 c, d).

Okraje: byly pozorovány vždy jednovrstevné.

Žebro: Povrchové buňky žebra, jeho anatomie a vybíhavost je prakticky stejná jako u předchozího druhu (obr. 4.2.3).

Buňky: v horní části listu jsou víceméně stejného tvaru jako u předchozího taxonu, ale často jsou méně výrazně papilnaté nebo i úplně hladké (obr. 4.2.5-6; příloha 3, obr. 9 k). Bazální buňky jsou vždy hyalinní, hladké, často mírně nafouklé a obvykle velmi málo ztlustlé, opět prakticky stejné, jako u předchozího taxonu (obr. 4.2.4, 7, 8).

Vegetativní rozmnožování: gemy se v paždí listů vyskytují velmi vzácně (pouze u dvou ze studovaných populací), jsou ale stejného typu jako u předchozího druhu.

Gametangia: *D. verbanus* je zřejmě dvoudomý. Všechny pozorované populace jsou samčí nebo sterilní. Perigonia jsou terminální, poupátkovitá, perigoniální listy s kulovitě vydutou bází, široce kyjovitá antheridia s četnými parafýzami 180 – 380 µm dlouhá. Archegonia a sporofyt nejsou známy.

Chromozómové číslo není známo.

Ekologie: je udávána na většině položek téměř shodně – nejčastěji se jedná o štěrbinu starých zdí, často na maltě, nadmořská výška se pohybuje obvykle mezi 200 a 400 m. n. m., Jäggli (1950) udává v jednom případě 1100 m. Sám jsem taxon pozoroval na 5 místech v jihošvýcarském Luganu a okolí. Ve čtyřech případech rostl *D. verbanus* tak, jak je udáváno, ve štěrbinách starých zdí, obvykle poměrně vlhkých, polostinných i zcela otevřených, v nadmořské výšce 310 – 640 m. n. m. Malta, kterou byly zdi vyspárovány, zajišťovala bazické podmínky. V jednom případě rostl *D. verbanus* na vlhké a stinné skále z vápenaté břidlice. Doprovodnými druhy byly téměř na všech lokalitách *Didymodon tophaceus*, *Eucladium verticillatum* a *Didymodon rigidulus*.

Směsné porosty: byly pozorovány s druhy *Didymodon tophaceus* a *D. rigidulus*, přechody k *D. rigidulus* nebyly pozorovány.

Rozšíření: druh je dosud znám pouze z jihošvýcarského kantonu Ticino a severovýchodní části Itálie.

Počet studovaných položek: ca. 100

Seznam studovaných položek:

ITÁLIE: **Piemonte**: Baveno, Lago Maggiore, Nicholson 6.5.1910 BM, dtto Dixon 3.4.1912 BM, E, Z, O, H, BP. Stresa, Amann 29.4.1914 Z; Verbània-Pallanza, E. Corti 28.1.1914 BM; Verbània-Pallanza, Madonna di Campagna, E. Corti II.1914 BM; **Lombardia**: Cantù, Zecchio, Artaria 11.11.1914 BM; Guanzate?, Artaria 3.9.1923 M; route de Còrne a Blèvio, Artaria 20.2.1919 Z; Tremezzo, 305 m, Artaria 26.8.1914 BP, PR, BM, G, ZT; Valle di Vico, ca. 300 m, Artaria, 10.9.1922 M; Varenna, Ufer des Sees, Artaria 31.8.1914 M; Villa Fulvia nächst Lipomo, 350 m, Artaria VIII.1921 BP, PRC, BM, G, ZT, PR. **Ligùria**: Lavagna, Riviera di Levante, Artaria 16.7.1924 M.

ŠVÝCARSKO: **Ticino**: Astano, Jäggli s. dato ZT, dtto 640 m, Kučera 6.5.1998 (E2091); Bellinzona, Jäggli 12.4.1930 ZT, dtto Loeske 28.10.1931 JE, dtto Jäggli 30.4.1942 ZT, dtto Loeske 28.9.1933 S, dtto 220-300 m, Loeske & Jäggli 18.10.1934 O, dtto 230 m, Jäggli VIII.1934 LE, M, PR, O, BM, H, dtto 230 m, Loeske & Jäggli, 20.10.1934 E; Breganzona, 400 m, Culmann, 7.4.1914 ZT, W, dtto 310 m, Kučera 5.5.1998 (E2074); Brissago, M. Eiger X.1915 BM, dtto 220 m, Amann, 6.9.1930 ZT; Caslano, Jäggli 8.5.1935 ZT; Caslano, Grotto alla Valle, Jäggli, VIII.1932 ZT; Gravesano, Jäggli 22.5.1920 ZT; Lugano, Dixon, 17.4.1912 BM, ZT, E; Lugano-Cassarina, 310 m, Urmi 22.2.1992 Z, dtto Kučera 5.5.1998 (E2047); Lugano – Sorengo, 350 m, Kučera 5.5.1998 (E2057), dtto 370 m, Kučera 5.5.1998 (E2056); Marnigo bei Vezia, Albrecht 10.6.1959 Z; fra Melide e Morcote, Amann 3.5.1914 Z; Mendrisio, Jäggli 18.1.1923 ZT; Muzzano, 400 m, Culmann 7.4.1914 BP, PRC, S, BM, G, ZT; Sessa, 390 m, J. Weber 1.6.1919 ZT

Obrazová příloha 4.2.

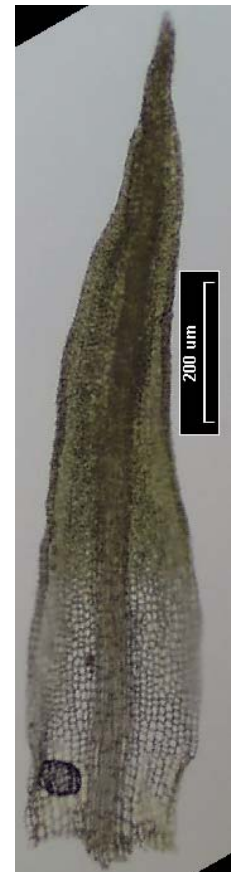
Seznam lokalit vyobrazených rostlin:

4.2.1 – 5, 8: Itálie, Piemonte, Baveno, Dixon 3.4.1912 BM (lektotyp)

4.2.6, 7: Kučera E2057 (Švýcarsko, Ticino, Lugano – Sorengo)



Obr. 4.2.1 Habitus rostlin za sucha



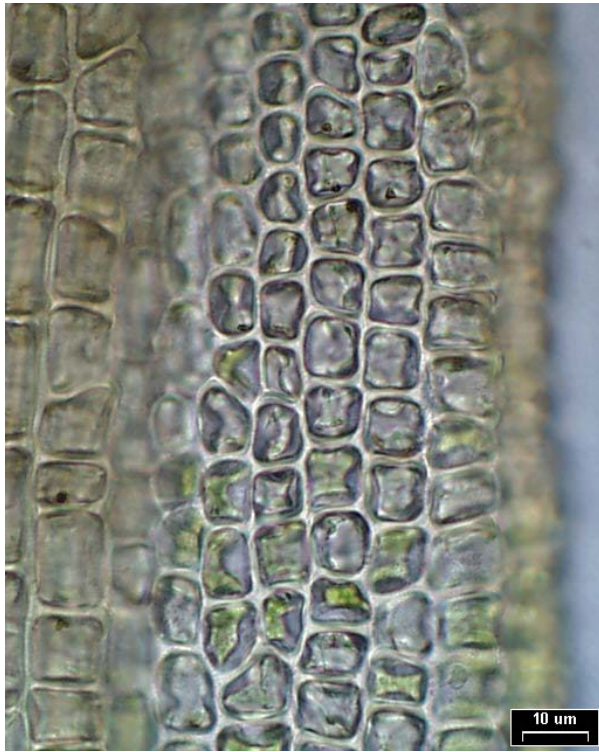
Obr. 4.2.2
List



Obr. 4.2.3 Průřez listem



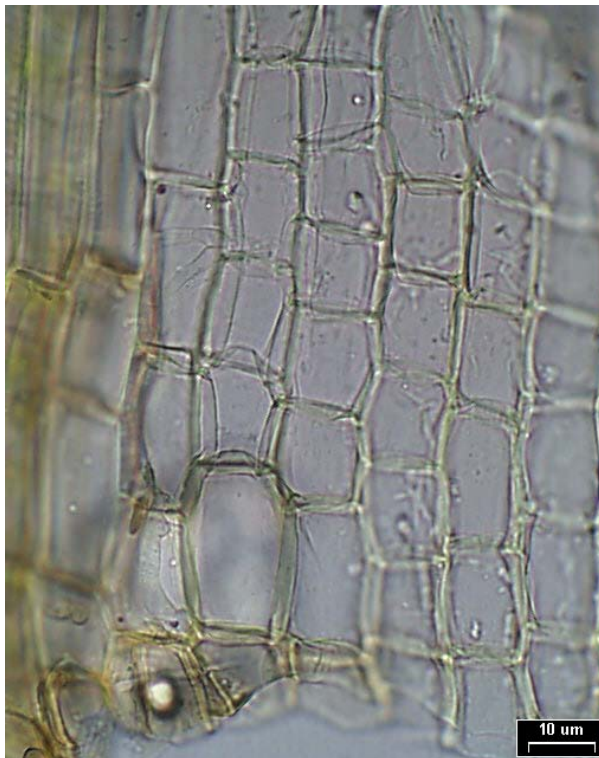
Obr. 4.2.4 Báze listu



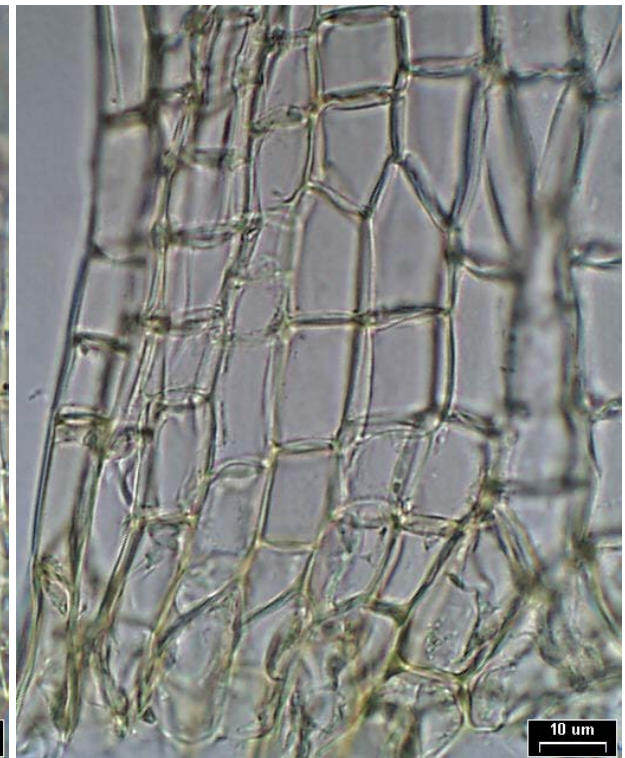
Obr. 4.2.5 Buňky v horní části listu



Obr. 4.2.6 Buňky v horní části listu



Obr. 4.2.7 Bazální buňky



Obr. 4.2.8 Bazální buňky

4.3 *Grimmia andreaeoides*

Během studia taxonu bylo zjištěno, že tento taxon je synonymem severoamerického taxonu *Didymodon subandreaeoides*. Výsledky studia tohoto taxonu jsou v rukopisu článku „*Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) R. H. Zander (Pottiaceae, Musci), an imperfectly known disjunct holarctic species“, který je v příloze 2.

Počet studovaných položek: ca. 90

Dodatečně prostudované položky *Didymodon subandreaeoides*, neuvedené v rukopisu článku:

SLOVENSKO: Belianské Tatry: pod vrcholem Nového, 1960 m, 6.7.1949 leg. Z. Pilous, BRNM – V dolině mezi Muráněm a Novým na vápenci, 1680 m, 17.7.1946 leg. Z. Pilous, BRNM – Na skalce na Rakúském chrbátě, 10.8.1957 leg. M. Vondráček, BRNM – Na vápencových skalách Limbové věže v Holubyho dole, 10.9.1955 leg. J. Šmarda, BRNM – Tristarský důl, vápenec, ca. 1800 m, VIII. 1951 leg. J. Šmarda, BRNM – Hlúpy, ca. 1900 m, 15.7.1958 leg. J. Šmarda, BRNM – Muráň, 1952 leg. Z. Pilous, BRNM. Malá Fatra: Chleb – skály na vrcholu, vápenec, 10.7.1951 leg. Z. Pilous, BRNM.

4.4 *Didymodon rigidulus*

Habitus: *D. rigidulus* roste v hustých trsech nebo porostech, podobně jako ostatní druhy rodu.

Barva: barva druhu je popisována obvykle jako tmavě zelená. To je nejčastější případ, navíc se objevují na starších listech někdy charakteristicky začernalá místa, a to může např. v terénu v kombinaci s charakteristickým pokroucením listům za sucha přispět k jednoznačnému pojmenování druhu. Na exponovaných alpinských stanovištích jsou ovšem rostliny často rezivě hnědě pigmentované, pouze mladší části rostlin si uchovávají zelenou barvu.

Lodyžka: výška je značně proměnlivá, obvykle 0.5 – 2.5 cm, nevětvená nebo nepravidelně sympodiálně větvené, na průřezu 0.13 – 0.24 mm, eliptické až téměř okrouhlé nebo okrouhle pětiboké. Střední svazek je vždy vyvinut, ale velmi variabilní síly (slabší rostliny mívají zpravidla i slabší svazek, vztah mezi vlhkostí stanoviště a silou svazku se nepodařilo vysledovat). Dřeňové buňky jsou tenkostěnné a hyalinní, sklerodermis obvykle vyvinuta v 1 – 3 vrstvách, hyalodermis chybí, vzácně naznačeně přítomna (obr. 4.4.3; příloha 3, obr. 15 d).

Olistění lodyžky: listy jsou za sucha obvykle charakteristicky pokroucené (obr. 4.4.1), ale míra pokroucení je závislá na délce listů a vlhkosti stanoviště. Čím kratší listy, tím méně jsou pokroucené (obr. 4.4.2), rostliny z vlhčích stanovišť mají výrazně kroucenější listy. Za vlhka listy obvykle odstávají šikmo až esovitě z poloobjímavé báze.

Listy: báze listů je v typickém případě poloobjímavá. U rostlin s kratšími listy, zejména z exponovaných alpinských nebo semiaridních stanovišť jsou báze kratší a zpravidla nepřiléhavé. Tvar listu je z ± vejčité báze dlouze, výjimečně krátce kopinatý (obr. 4.4.4-4.4.8; příloha 3, obr. 15 a, c).

Okraje: okraje rostlin, označených jako *D. rigidulus*, byly téměř invariabilně dvouvrstevné (obr. 4.4.11; příloha 3, obr. 15 j). Rostliny ze stinných stanovišť ovšem mají tendenci k částečné redukci dvouvrstevnosti, stejně tak někdy rostliny z mimořádně vlhkých stanovišť. I v těchto případech však byly okraje dvouvrstevné alespoň částečně. Výjimečně byly tři položky z Rakouska (Köckinger 92-11, 95-41, 94-161), které měly důsledně jednovrstevné okraje, avšak konstantně přítomné axilární gemy. V těchto třech případech však bylo žebro poněkud silnější, než má *D. acutus*, s dobře vyvinutými ventrálními a dorzálními stereidami.

Žebro: povrchové buňky žebra jsou ventrálně isodiametrické s výjimkou bazální polopošvaté části, dorzálně jsou rovněž přinejmenším v horní polovině listu isodiametrické. Na průřezu ve spodní části listu jsou obvykle 2 – 3 vrstvy ventrálních a 3 – 4 vrstvy dorzálních stereid, epidermis je oboustranně přítomna (obr. 4.4.11; příloha 3, obr. 15 j). U málo vyvinutých rostlin jsou zejména ventrální stereidální vrstvy redukovány, v extrémním případě mohou chybět i dorzální stereidy. Ukončení žebra je více variabilní, než je popisováno v literatuře. Žebro obvykle krátce tupě vybíhá (obr. 4.4.4), ale vyskytují se i rostliny s žebrem končícím výrazně pod špičkou nebo dlouze vybíhavé (obr. 4.4.5).

Buňky: v horní části listu (obr. 4.4.12-13; příloha 3, obr. 15 h) jsou okrouhlé až zaobleně čtvercové, tloušťka stěn je velmi variabilní a bez zřejmého vztahu ke stanovišti. Rovněž ornamentace je nesmírně variabilní. Nejčastější jsou buňky slabě mamilnaté a zároveň nízce papilnaté kónickými papilami (obr. 4.4.11; příloha 3, obr. 15 j). Zejména v případě alpinských rostlin byla pozorována mimořádně siná papilnatost a mamilnatost, typ papil však zůstává

stejný a papily nikdy nezakrývají lumen buněk. Vzácně se vyskytují i téměř hladké buňky. Bazální buňky jsou poměrně variabilní, krátce (obr. 4.4.15) až dlouze obdélníkové (obr. 4.4.14), vždy hladké. Síla stěn je značně variabilní, rovněž tak zbarvení. Buňky listů s výrazněji pošvatými bázemi jsou vždy hyalinní, často mírně nafouklé, buňky listů s kratšími nepřiléhavými bázemi jsou obvykle zeleně nebo hnědě pigmentované.

Vegetativní rozmnožování: v paždí listů jsou pravidelně přítomny hnědé několikabuněčné gemy na modifikovaných rhizoidech, podstatně kratších než v případě *Didymodon glaucus* (obr. 4.4.9). Gemy jsou nepravidelně elipsoidní (obr. 4.4.10; příloha 3, obr. 15 f), v delším rozměru (23-) 38 – 47 (-55) μm , buňky jsou mírně až silně protuberantní. Přítomnost gem byla prokázána ve všech případech, u mladých rostlin nebo rostlin z hodně suchých a výslunných stanovišť bývá někdy gem poměrně málo.

Gametangia: *D. rigidulus* je dvoudomý, archegonia i antheridia vyrůstají terminálně. Perichaetia jsou tvořena nepříliš diferencovanými perichaetiálními listy a několika lahvicovitými archegonií, 350 – 700 μm dlouhými, s řídkými parafýzami. Perigonia jsou poupátkovitá, perigoniální listy s polokulovitě vydutou bází, antheridia mezi četnými parafýzami široce kyjovitá, ca. 350 – 600 \times 90 – 120 μm .

Sporofyt se tvoří poměrně často.

Štět: 0.6 – 1.2 cm dlouhý, za zralosti oranžově červený, pravotočivě kroucený.

Tobolka: bez víčka je válcovitého tvaru (obr. 4.4.17; příloha 3, obr. 15 g), ca. 0.8 – 2.0 \times 0.30 – 0.55 mm, víčko přímo nebo šikmo zobánkaté, ca. 0.6 – 1.4 mm dlouhé. Exotheciální buňky jsou obdélníkovité, silnostěnné, 15 – 25 \times 30 – 70 μm . Prstenec neloupavý, tvořen isodiametrickými buňkami menšími než buňky exothecia.

Peristom: tvořen ca. 32 vysoce papilnatými, za zralosti oranžově červenými zuby (obr. 4.4.18). Výška je velmi variabilní, zpravidla je pouze 150 – 400 μm vysoký, byly však pozorovány i rostliny s 1200 μm vysokým peristomem. S výškou peristomu úzce souvisí i jeho zkrut. U rostlin s krátkým peristomem je peristom přímý, delší zuby se však až jedenkrát levotočivě kroučí. Bazální membrána 25 – 50 μm .

Spory 12 – 20 μm , jemně papilnaté.

Udávané chromozómové číslo = 12, 13 (Fritsch 1991)

Ekologie: *D. rigidulus* má v Evropě poměrně širokou ekologii. Vyskytuje se na epiliticky a terestricky na mírně až silně bazických substrátech, v oblastech s kyselými substráty je to jeden z nejběžnějších druhů na betonu a maltě. Ve vztahu ke světlu je druhem spíše heliofilním, ale příležitostně se vyskytuje i na silně zastíněných stanovištích. Ve vztahu k vodě je druhem velmi tolerantním k suchým stanovištím, je možné jej nalézt i na nejsušších a nejexponovanějších stanovištích ve střední a jižní Evropě. Na trvale vlhkých stanovištích jsem *D. rigidulus* nikdy nepozoroval a není ani udáván v literatuře. Teplotní tolerance druhu je také vysoká, je nalézán v Alpách až do výšky ca. 3000 m, ve Skandinávii se rovněž vyskytuje jak v nejsevernější části, tak v horách. Pozoroval jsem však, že v alpinském pásmu vyhledává druh vždy výslunná, jihozápadně až jihovýchodně orientovaná stanoviště ve štěrbinách skal. Z široké ekologie vyplývá i široké spektrum doprovodných druhů, které v tomto případě nemá smysl vypočítávat, protože se mění v různých oblastech Evropy.

Rozšíření: přestože jsem neviděl doklady úplně ze všech evropských zemí, je možné s jistotou prohlásit, že v Evropě se ve všech zemích vyskytuje. Mimo Evropu jsem viděl položky *D. rigidulus* z Čukotky, udáván je z celého území bývalého Sovětského svazu. Druh se s jistotou vyskytuje i v Japonsku, USA a Mexiku, podle literárních údajů a přesvědčivých vyobrazení. Údaje o výskytu v dalších oblastech severní polokoule (Kanárské ostrovy, severní Afrika, Střední východ, Kašmír, Čína) jsou s ohledem na známý areál velmi reálné, údaje z jižní polokoule (Kolumbie, Peru, Brazílie) by bylo asi třeba ověřit.

Během studia byly objeveny rostliny, které se svými kvantitativními, a částečně i kvalitativními charakteristikami poměrně silně odlišují od ostatních studovaných rostlin. Jedná se (a) o rostliny, sbírané v aridní oblasti jižního Španělska (např. Kučera E930, E935, E955) a (b) o rostliny z Kanárských ostrovů z herbáře O, určené G. M. Dirksem jako *Didymodon acutus*. Španělské rostliny jsou velmi redukované, listy jsou i jen 0.36 mm dlouhé (obr. 4.4.7,8), podobného tvaru jako *Didymodon subandreaeoides*. Okraje jsou pouze částečně dvouvrstevné, velmi redukované jsou i axilární gemy – vyskytují se velmi řídko a jsou menší, jejich buňky nejsou protuberantní (podobné gemy tvoří např. *Didymodon cordatus*). Přejechy v kvantitativních charakteristikách k typickému *Didymodon rigidulus* existují, kvalitativní znaky jsou ale u všech studovaných položek stejné.

Rostliny z kanárských ostrovů představují typ, který svými vlastnostmi tvoří přechod mezi druhem *Didymodon rigidulus* a *D. cordatus*, který však nebyl ve skupině *Didymodon rigidulus* důkladněji zkoumán. Okraje jsou pouze někdy dvouvrstevné, mezi typy s jednovrstevným a dvouvrstevným okrajem se však nezdá být jinak žádný rozdíl, proto si netroufám zde znak dvouvrstevnosti uplatňovat jako taxonomické kritérium. Gemy jsou opět stejného typu jako u *Didymodon cordatus*, tedy poněkud menší, než u typických rostlin *D. rigidulus* a neprotuberantní.

Počet studovaných položek: ca. 500

Vybrané studované položky:

BELGIE: Aisne (Louvergne), VIII. 1892 leg. E. Marchal (PRC).

ČESKÁ REPUBLIKA: C Bohemia, Český kras karst, Sv. Jan pod Skalou, 270 m, 29.5.1997 leg. J. Kučera (CS2286); distr. Břeclav, Pavlovské vrchy hills: Former limestone pit NNW of Klentnice, 350 m, 13.4.1997 leg. J. Kučera (CS2027); Bílé Karpaty Mts., Valley of the brook Klanečnice 2 km W of Strání, ca. 470 m, 6.10.1997 leg. J. Kučera (CS2345); Krkonoše Mts., Obří Důl, valley of Rudný potok brook at the waterwork, 1200 m, 2.6.1998 leg. J. Kučera (CS2893); České Budějovice, Na Sádkách, 380 m, 31.10.1996 leg. J. Kučera (CS1815).

FRANCIE: **Doubs:** Barrage Saint-Paul, Besançon, VIII. 1914 leg. ? (LAU). **Île de France:** Versailles, 7.4.1882 leg. J. Röhl (WBM).

ITÁLIE: **Campània:** Pompeii, 3.5.1997 leg. B. Buryová; **Friuli-Venèzia Giùlia:** Julské Alpy, Tarvisio, Malghe del Larice, 1300-1400 m, 1.5.1997 leg. B. Buryová; **Piemonte:** Gran Paradiso, 1995 leg. Z. Soldán; **Toscana:** Florenz, Certosa, 8.4.1898 leg. Röhl (WBM); **Trentino-Alto Adige:** Riva, Ledro See, 29.3.1894 leg. Röhl (WBM);

JUGOSLÁVIE: pr. Sv. Petka ad Niš, VII. 1910 leg. J. Podpěra (PR).

NĚMECKO: **Baden-Württemberg:** Schlucht bei Gundelsheim, 24.12.1901 leg. Röhl (WBM); **Bayern:** Bayreuth, Hofgarten, XI. 1879 leg. Molendo (WBM); **Hessen:** Kühler Grund bei Darmstadt, 21.5.1892 leg. Röhl (WBM); **Thüringen:** Jena, Kirchhofsmauer, 21.3.1874 leg. J. Röhl (WBM); **Sachsen:** Erzgebirge, Conradiwiese, 1.7.1904 leg. Röhl (WBM);

NORSKO: **Akershus:** Oslo, Hovedø, 24.4.1892 leg. E. Jørgensen (TRH); Bærum, Sandvika, 5.6.1892 leg. E. Jørgensen (TRH); **Finnmark:** Kautokeino, Mazejåkka, 340 m, 18.8.1983 leg. A. A. Frisvoll, herb. TRH; **Hedmark:** Vang, Storhamar, 1.8.1887 leg. I. Hagen (TRH); **Hordaland:** Bergen, Årstad, 18.9.1892 leg. P. Greve (TRH); **Møre og Romsdal:** Ålesund, 22.8.1985 leg. P. Størmer (O); **Nordland:** Nesna, Lygtö, IV. 1870 leg. N. Bryhn, herb. O; **Nord Trøndelag:** Snåsa, Bergsåsen, 1966 leg. E. M. Lauritzen (TRH); **Oppland:** Dovre, Elstad, s. d. leg. S. Berggren (TRH); **Østfold:** Onsø, Hankø, X. 1891 leg. E. Ryan (TRH); **Rogaland:** Egersund, 13.7.1889 leg. N. Bryhn (TRH); **Sør Trøndelag:** Malvik, Trondheimsfjorden, Muruvik, V. 1857, coll. ignot.

(TRH); **Telemark**: Porsgrunn, V. 1895 leg. E. Jädesholm; **Troms**: Karlsøy, 10.8.1914 leg. I. Hagen; **Vest Agder**: Södal ved Kristiansand, 10.7.1913 leg. B. Kaalaas, herb. O; **Vestfold**: Langöves Holmestrand, 22.8.1866 leg. F. Kiaer (O)

RAKOUSKO: **Niederösterreich**: zwischen Ober-Kienstock und Bach-Arnsdorf, Mauten, ca. 200 m, 29.3.1903 leg. J. Baumgartner, herb. W; **Salzburg**: Stones in the Moosbach brook N of Moosalm above Burgbachau on Attersee, 750 m, 5.10.1996 leg. J. Kučera (E1526); **Kärnten**, Hohe Tauern Mts., Glockner Gruppe: "Wiener Höhenweg" path, S and SW slopes of Stockerscharte, ca. 2550, 15.8.1997 leg. J. Kučera (E1863); **Steiermark**: Eisenerzer Alpen Mts.: S slopes of Mt. Wildfeld, 1680-1690 m, 7.9.1998 leg. J. Kučera (E2768); **Osttirol**: Proßeggklamm gorge 2 km NNW of Matrei i. Osttirol, path on R bank, 950 m, 4.9.1998 leg. J. Kučera (E2661); **Tirol**: Aichensee, 23.7.1886 leg. J. Röhl (WBM).

RUMUNSKO: Hangenstein bei Kronstadt (Braşov), 8.7.1900 leg. J. Röhl (WBM).

SLOVINSKO: Belianské Tatry Mts., Monková dolina valley, 22.7.1993 leg. V. Kučerová (CS594)

SLOVINSKO: Carn. Vintgar prope Bled, 19.9.1913 leg. J. Podpěra (PR).

ŠPANĚLSKO: **Almería**: Karst en Yeso near Sorbas, 23.4.1996 leg. J. Kučera (E930); Casa del Elpalme, 24.4.1996 leg. J. Kučera (E935); „Mini-Hollywood“, 24.4.1996 leg. J. Kučera (E955)

ŠVÉDSKO: **Dalsland**: Dalskog s:n, Halangen, 7.9.1914 leg. S. Bergström; **Gotland**, Bro s:n, Dacker, 9.7.1990 leg. L. Hedenäs, herb. S; **Skåne**: Malmö, 4.7.1892 leg. E. Jørgensen (TRH); **Västergötland**: Kinnekulle, Österplana hed, 12.8.1954 leg. E. Nyholm (TRH).

ŠVÝCARSKO: **Fribourg**: Fribourg, près du barrage, 700 m, XI. 1898 leg. Colomb-Duplan (LAU); **Graubünden**: Piz d'Eser, 2970 m, IV. 1933 leg. Meylan (LAU); **Schaffhausen**: Schleithem, 1911 leg. Vetter (LAU); **Ticino**: Lugano, ca. 0,5 km SW of the railway station, S of Via Tassinoca. 310 M, 5.5.1998 leg. J. Kučera (E2048); **Uri**: Gotthardstraße, 16.7.1878 1886 leg. J. Röhl (WBM); **Valais**: sur Brigue, 850 m, 20.5.1898 leg. G. Colomb-Duplan (LAU); **Vaud**: Jura, Le Chasseron, 1580 m, IV. 1934 leg. Ch. Meylan (LAU); **Zürich**: Küssnachtobel pagi Zürich, 3.9.1885 leg. J. Amann (LAU).

VELKÁ BRITÁNIE: **England**: Oxford, 1879 leg. Boswell (WBM); **Scotland**, **Perthshire**: Abercairney, IX. 1898 leg. R. H. Meldrum (LAU).

RUSKO: **Chukotka**, Lavrentia Bay, Krause Cape. 2.9.1975 leg. O.M.Afonina, herb. LE

Obrazová příloha 4.4.

Seznam lokalit vyobrazených rostlin:

4.4.1, 3, 4, 9 – 12, 14: Kučera CS1815 (Česká republika, České Budějovice)

4.4.2, 13: Kučera E1615 (Rakousko, Korutany, Hohe Tauern, Leiterbach, 1870 m)

4.4.5: Pilous, Musci čechoslovenici exsiccati No. 769 (Slovensko, Malá Fatra, Vrátna), PRC

4.4.6: Kučera CS2294 (Česká republika, Český kras, Tetín)

4.4.7, 8: Kučera E930 (Španělsko, Almería, Sorbas, Karst en Yeso)

4.4.15: Kučera E955 (Španělsko, Almería, „Mini-Hollywood“)

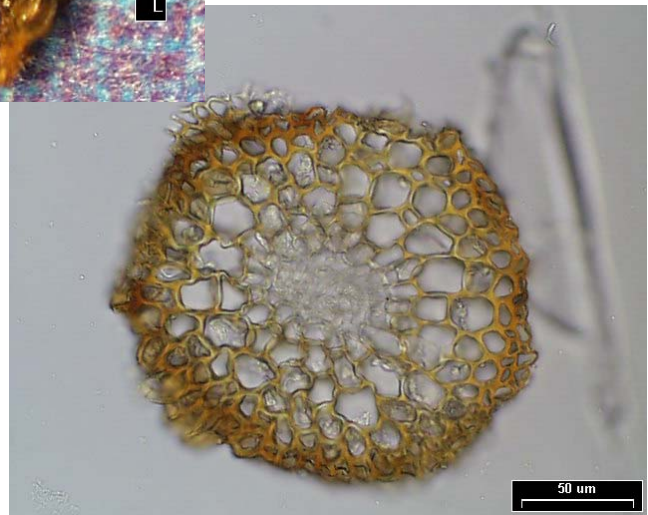
4.4.16 – 18: Švýcarsko, Jura, La Chaux, Ch. Meylan 1890, LAU



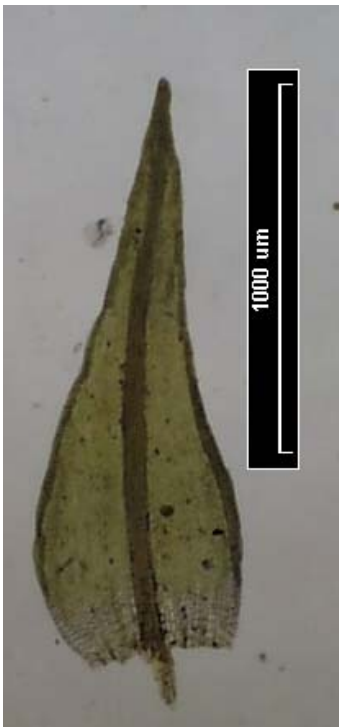
Obr. 4.4.1 Habitus



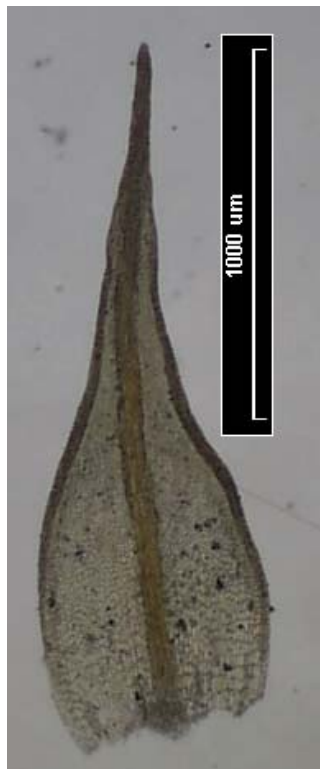
Obr. 4.4.2 Habitus



Obr. 4.4.3 Průřez lodyžkou



Obr. 4.4.4 List



Obr. 4.4.5 List



Obr. 4.4.6
List



Obr.
4.4.7 List



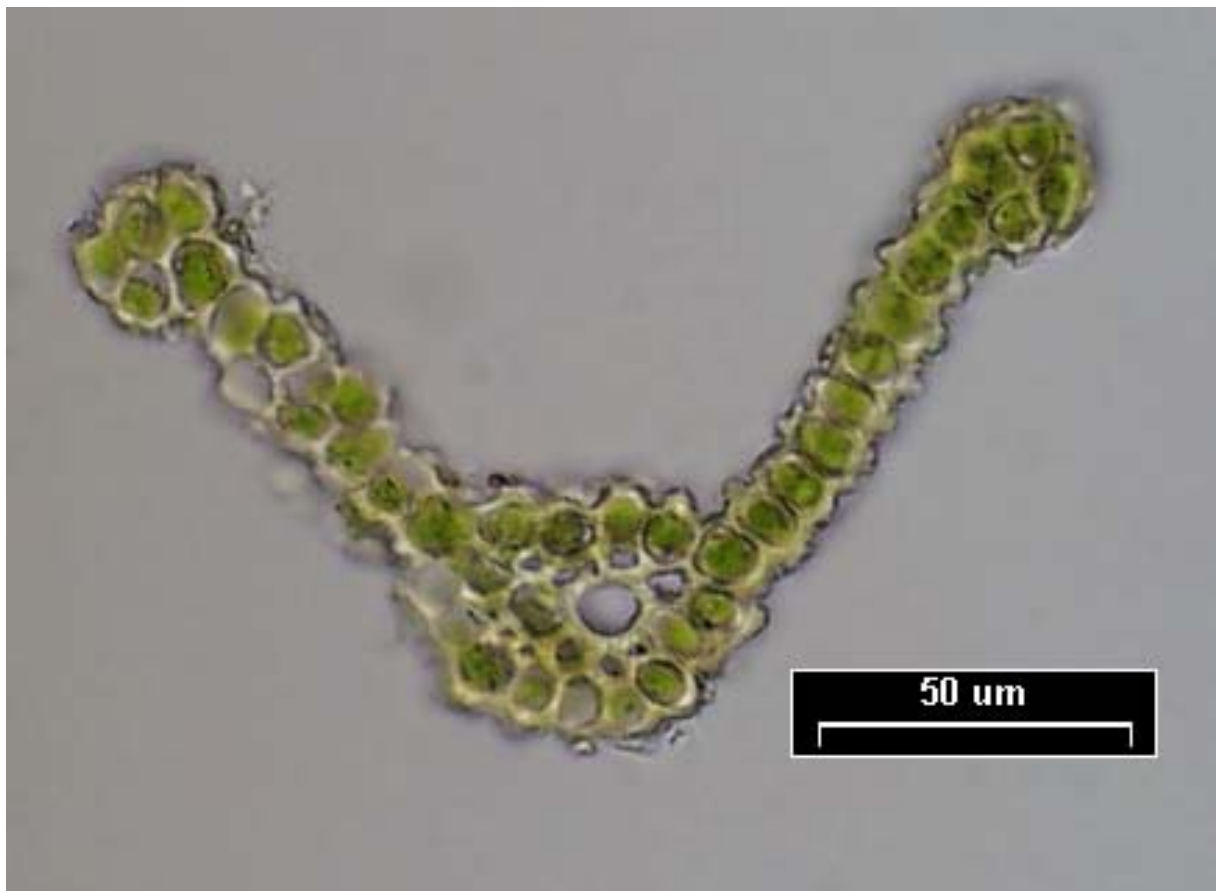
Obr. 4.4.8
List



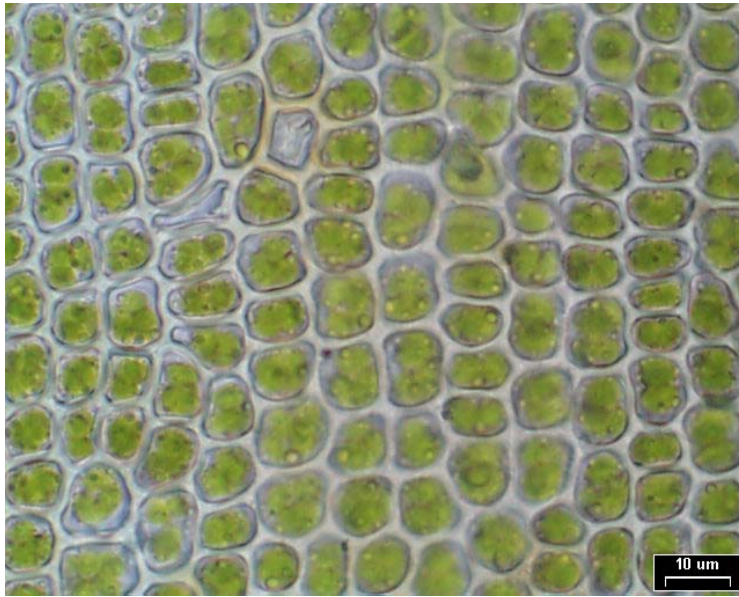
Obr. 4.4.9 Axilární gemy



Obr. 4.4.10 Axilární gemy, detail



Obr. 4.4.11 Průřez listem v horní části



Obr. 4.4.12 Horní buňky čepele



Obr. 4.4.13 Horní buňky čepele



Obr. 4.4.14 Bazální buňky



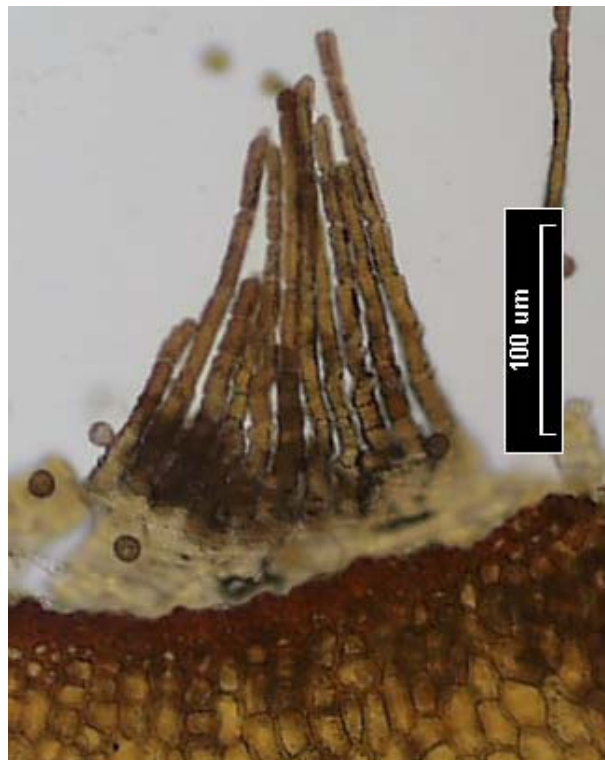
Obr. 4.4.15 Bazální buňky



Obr. 4.4.16 Tobolka s víčkem



Obr. 4.4.17 Tobolka odvíčkováná



Obr. 4.4.18 Peristom

4.5 *Didymodon mamillosus*

Byla prostudována typová položka, položka z pražské botanické zahrady (22.9.1996 leg. Z. Soldán, herb. Z. Soldán), označená autorem popisu druhu rovněž jako *Didymodon mamillosus*, a přibližně 30 položek, zejména z rakouských Alp, s výrazně mamilnatými buňkami.

Autor v popisu nového druhu (Crundwell 1976) naznačuje blízkou příbuznost s druhem *Didymodon rigidulus*. Typová položka (obr. 4.5.1-6) se liší od většiny ostatních populací tohoto druhu výrazně krátkými trojúhelníkovitými listy (0.62 – 0.89 mm dlouhé, délka/šířka = 1.6 – 2.6, žebro 31 – 60 μm široké), ve všech ostatních znacích jsou rostliny shodné s ostatními položkami a nevybočují z jejich variability. O variabilitě v ornamentaci buněk *Didymodon rigidulus* bylo pojednáno výše – mamilnaté buňky nejsou u tohoto druhu ničím neobvyklým (srov. obr. 4.4.11 a 4.5.4). Gemy a okraje jsou zcela stejného typu, jako u *Didymodon rigidulus*, ostatní sledované kvalitativní znaky také nevybočují z variability *D. rigidulus*.

Mamilnaté rostliny z Alp mají obvykle výrazně delší a širší listy, než typová rostlina, naopak byla studována položka (Porsangerfjord, Kolvik, 24. 7. 1894 E. Ryan, TRH), jejíž listy svými rozměry odpovídají typové položce *Didymodon mamillosus* (délka 0.76 – 1.01 mm, délka/šířka 2.0 – 2.5, žebro 38 – 70 μm široké), avšak buňky zde nejsou mamilnaté.

Obrazová příloha 4.5.

Lokalita vyobrazených rostlin:

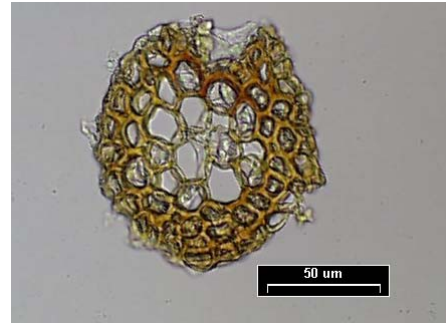
4.5.1 – 6: Scotland, Perthshire, Kirkton Glen, Balquhidder, 19. 8. 1967 E. Wallace, Isotypus, E



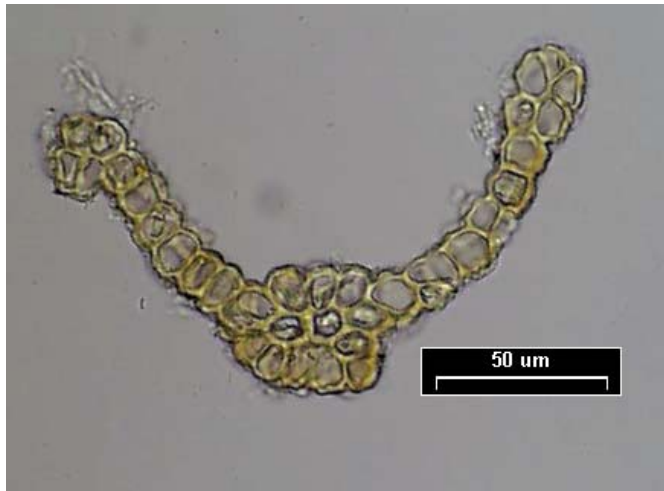
Obr. 4.5.1 Habitus rostliny za sucha



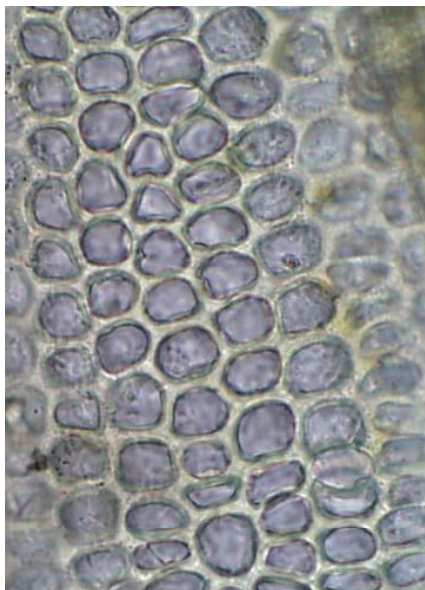
Obr. 4.5.2 List



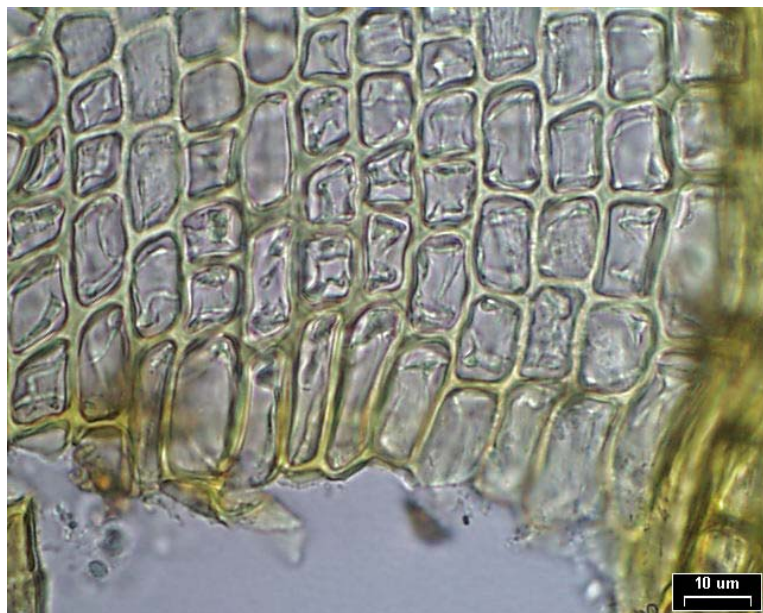
Obr. 4.5.3 Průřez lodyžkou



Obr. 4.5.4 Průřez listem



Obr. 4.5.5 Buňky horní části listu



Obr. 4.5.6 Bazální buňky

4.6 *Didymodon validus*

Habitus: *D. validus* roste v statných, hustých nebo rozvolněných trsech nebo porostech, podobně jako ostatní druhy rodu.

Barva: barva druhu je obvykle zelená, často s okrově hnědými tóny. Nevyskytují se černé starší části jako u *Didymodon rigidulus* ani rezavě hnědé zbarvení.

Lodyžka: výška je poměrně proměnlivá, obvykle (1.2-) 2 – 3.5 (-5.5) cm, tedy zpravidla více, než u *D. rigidulus* a téměř vždy více, než u *D. acutus*, avšak se značnými přesahy zejména směrem k *D. rigidulus*. Lodyžky jsou nevětvené nebo nepravidelně sympodiálně větvené, na průřezu 0.17 – 0.24 mm, eliptické až téměř okrouhlé nebo okrouhle pětiboké. Střední svazek je vždy vyvinut, obvykle silný, dřevné buňky jsou tenkostěnné, hyalinní, sklerodermis vyvinuta v (1) 2 – 4 vrstvách, hyalodermis chybí (příloha 3, obr. 16 b).

Olistění lodyžky: listy jsou za sucha obvykle zpravidla pokroucené podobně, jako u *D. rigidulus* (obr. 4.6.1), míra pokroucení je ale opět závislá na délce listů a vlhkosti stanoviště. Typy s přilehlými listy jsou častější, než u *D. rigidulus*. Za vlhka listy odstávají šikmo až esovitě z poloobjímavé báze.

Listy: báze listů je zpravidla méně objímavá, než u *D. rigidulus*, avšak zejména rostliny z vlhkých stanovišť mají rovněž poloobjímavou bázi. Tvar listu je z ± vejčité báze dlouze kopinatý (obr. 4.6.2; příloha 3, obr. 16 a).

Okraje: okraje rostlin, které považuji za *D. validus* (odpovídající typu), jsou jednovrstevné (obr. 4.6.3), ačkoliv našel jsem v jenom případě i několik dvouvrstevných míst na rostlině, která jinak všemi ostatními znaky odpovídala *D. validus*. Poměrně často se v herbářích pod jménem *D. validus* nacházejí rostliny s dvouvrstevnými okraji, které rozměry svých listů skutečně odpovídají tomuto taxonu, avšak jak přítomnost gem, tak okraje jsou shodné s druhem *D. rigidulus*, a takové položky jsem považoval za *D. rigidulus*. U všech studovaných položek byly okraje ohrnuté.

Žebro: povrchové buňky žebra jsou stejného tvaru jako u *D. rigidulus*. Na průřezu je jedna, vzácně dvě řady vřdicích buněk, obvykle 2 – 3 vrstvy ventrálních a 3 – 4 vrstvy dorzálních stereid, epidermis je oboustranně přítomna (obr. 4.6.4). U málo vyvinutých rostlin jsou stereidální vrstvy redukovány, alespoň jedna vrstva dorzálních stereid a několik stereid ventrálních bylo pozorováno ve všech případech. Žebro vždy ostře vybíhá.

Buňky: v horní části listu jsou obvykle mírně zaobleně čtvercové (obr. 4.6.5), ale někdy je lumen i téměř okrouhlý, tloušťka stěn je velmi variabilní. Nejčastěji jsou buňky téměř hladké, vzácněji slabě papilnaté kónickými papilami. Mamilnaté buňky nebyly pozorovány. Bazální buňky jsou obdélníkové, vždy hladké (obr. 4.6.6). Stěny jsou obvykle rovnoměrně ztlustlé, hyalinní stejně jako lumen buněk, u mladých rostlin se může vyskytovat zelená, u stárnoucích hnědá pigmentace.

Vegetativní rozmnožování: u necelé třetiny studovaných položek byly přítomny axilární gemy stejného tvaru, velikosti a na stejném typu modifikovaných rhizoidů jako u *D. rigidulus*. Nebyl pozorován žádný vztah mezi kvantitativními nebo kvalitativními znaky listů a přítomností gem.

Gametangia: *D. validus* je patrně dvoudomý, známy jsou pouze samičí rostliny. Perichaetia jsou terminální, tvořená nepříliš diferencovanými perichaetiálními listy a několika lahvicovitými archegonií, 350 – 600 µm dlouhými, parafýzy řídké.

Sporofyt není znám.

Udávané chromozómové číslo = 13 (Fritsch 1991)

Ekologie: podle údajů na schedách roste *D. validus* vždy na skalách, a to zpravidla na vápencových nebo jiných bazických horninách (vápenaté břidlice apod.). Udávána jsou obvykle zastíněná, často i vlhká stanoviště, udávaná nadmořská výška se pohybuje od 0 do 2300 m. n. m. Rostliny z nadmořských výšek přes 2000 m již nebyly příliš typické a nelze vyloučit, že patřily k jinému taxonu studovaného komplexu (*Didymodon rigidulus*, *Didymodon acutus*). Sám jsem měl možnost druh pozorovat na jediném místě (soutěska Proßeggklamm u Matrei ve východním Tyrolsku), kde rostl na kolmých, zastíněných, mírně bazických břidličnatých skalách v nadmořské výšce asi 950 m. Skály nebyly viditelně vlhké, ale vzdušná vlhkost v této soutěsce jistě byla vysoká, podle přítomnosti dalších vlhkomilných druhů, jako např. *Hymenostylium recurvirostrum*, *Molendoa hornschuchiana*, nebo *Eucladium verticillatum*. Dalšími doprovodnými druhy byly mj. *Schistidium* cf. *apocarpum*, *Syntrichia sinensis*, *Gymnostomum aeruginosum*, *Didymodon ferrugineus*, *Didymodon rigidulus* a *Hypnum vaucheri*.

Směsné porosty: na zmiňované lokalitě Proßeggklamm vytvářel *D. validus* směsné porosty s druhem *Didymodon rigidulus*, přechodné morfotypy nebyly na lokalitě pozorovány. Ve studovaných položkách jsem jednou zaznamenal směsný porost s druhem *Didymodon acutus* (položka ze severoitalského Monte Canzeglio, Fleischer 1895, herb. Z) a jednou s taxonem *Didymodon icmadophilus* (Rainbachfall bei Taufers, VIII. 1863 P. G. Lorentz, herb. M).

Rozšíření: typické rostliny pocházejí téměř výhradně z Alpských zemí (Rakousko, Slovinsko, Německo, Švýcarsko, Itálie) s těžištěm v jihovýchodní části Alp (zejména východní a jižní Tyrolsko). Ojedinelé položky jsem viděl z České republiky, Slovenska, Norska a mimo Evropu též střední Asie (Kirgizstán). Podle Düll (1984a) jsou údaje o druhu i z Velké Británie, Dánska, Francie, Maďarska, Rumunska a Švédska (studované položky ze Švédska podle mého názoru patří k druhu *Didymodon acutus* s. l.).

Počet studovaných položek: ca. 350

Seznam studovaných položek:

ČESKÁ REPUBLIKA: Moravský kras, Suchý žleb, 320 m, 3.4.1913 leg. J. Podpěra (FI, BRNM)

ITÁLIE: **Trentino-Alto Adige**: Sarcatal bei Tione (Trento), 600 m, J. Baumgartner (W); Rainbachfall bei Taufers, VIII. 1863 P. Lorentz (M); Grödener Tal, 600 m, 9. 8. 1899 V. Schiffner (M); Bozen, VIII.1904 leg. Nicholson & Dixon (FI, BM); Bozen, Saunthal, 5. 4. 1898 Th. Suse (S); Schloß Runkelstein bei Bozen, 27. 4. 1915, coll. ignot. (S); Eggersthal, Bozen, 2. 8. 1904 W. Nicholson & H. Dixon (BM); Ober dem Partschinzer Wasserfälle, 500 m, 28. 8. 1899 V. Schiffner (BP, JE, S); Meran bei Töll, 500 m, VII. 1912 leg. C. Trautmann (S, O); Meran bei Forst, VII. 1910 leg. C. Trautmann (S, O); Fasano? am Gardasee, V.1914 leg. Winter (JE); Villnöser Tal, ca. 600 m, 30.8.1899 leg. Schiffner (BP); Mori, Poppirsee?, 22.7.1911 leg. Kern (JE); **Veneto**: Mte. Canzeglio, 1500 m, 25. 7. 1895 M. Fleischer (S, PC, Z, H, O, M, W, JE).

NĚMECKO: **Bayern**: Füssen, 830 m, VII. 1909 L. Loeske (PR, S, GZU, O, M, W, JE, FI, LAU). **Thüringen**: Jena, 21.3.1874 leg. J. Röhl (WBM)

NORSKO: **Oppland**: Nordre Fron, Tårud, VII. 1897 E. Ryan (O); Sør-Aurdal, Hedalen prope praedium Ødegaarden, VII. 1899 leg. E. Ryan (TRH).

RAKOUSKO: **Kärnten:** Kühweger-Alp prope Hermagor, VII. 1884 H. Graef (BP, S, WBM, JE). **Niederösterreich:** Aggsbach, 200 m, 30. 9. 1894 J. Baumgartner (LAU, BP, PR, BM, S, H, M, O, G, JE). **Salzburg:** Bad Ischl, 1. 8. 1908 W. Nicholson & H. Dixon (BP, PC, BM, S, W, E). **Steiermark:** Bärenschützklamm bei Mixnitz, 900 m (Köckinger 93-1242); Drachenhöhle bei Mixnitz, s. d., herb. Fröhlich in S; St. Michael, 550 m (Köckinger 93-64). **Tirol:** Geissalm, Partisau, Achensee, 950 m, 5. 7. 1971 P. Thyssen (M). Innervillgraten, Kalchstein, 5200', 27. 7. 1882 Gander (G, BP, LAU); dtto 5300', 2.7.1888 Gander (S, H, O); dtto 5400' 22.7.1884 (O); Proßeggklamm gorge 2 km NNW of Matrei i. Osttirol, path on R bank, 950 m, 4.9.1998 leg. J. Kučera (E2652, 2657-2661)

RUSKO: **Osetie:** Lars ad flum. Terek, VIII. 1881 V. Brotherus (BM).

SLOVINSKO?: Straße von St. Peter [=Pivka, SLO] zur Reka [=Rijeka, HR], 400 m, J. Baumgartner (W). Krain, Volina von St. Canzian, 30. 6. 1905 V. Schiffner (W); Zwischen Saga (=Žaga) und Flitsch, VII. 1908 K. Loitlesberger (W); Isonzo (=Soča) Ufer geg. d. Eisenbahnbrücke, VI. 1903 K. Loitlesberger (W); Trnovaner Wald bei Görz, 600 m, 11. 6. 1903 J. Baumgartner (S, W); Flitsch (=Bovec), 400 m, 17.8.1884 leg. Bredler (JE)

ŠVÝCARSKO: **Graubünden:** Parc National, Grand Gemslager de Valetta, 2300 m, VIII. 1925 Ch. Meylan (G, LAU). **Valais:** Gomer Grat, 8000', 8. 7. 1901 W. Nicholson (Z).

KIRGIZIE: Semireczensk, Terskei Altai, vall. flum. Zauku, VIII. 1896 V. Brotherus (O).

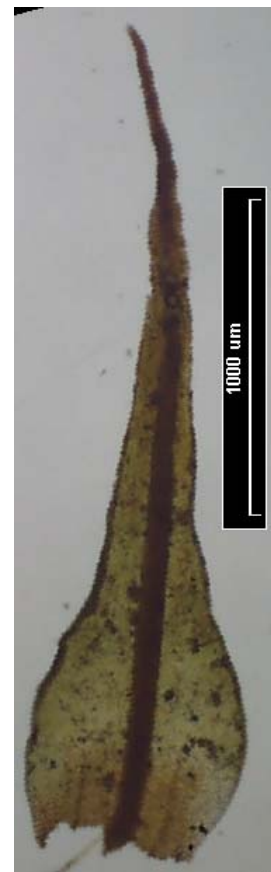
Obrazová příloha 4.6.

Seznam lokalit vyobrazených rostlin:

4.6.1 – 6: Kučera E2660 (Rakousko, Tyrolsko, Proßeggklamm, 950 m)



Obr. 4.6.1 Habitus suchých rostlin



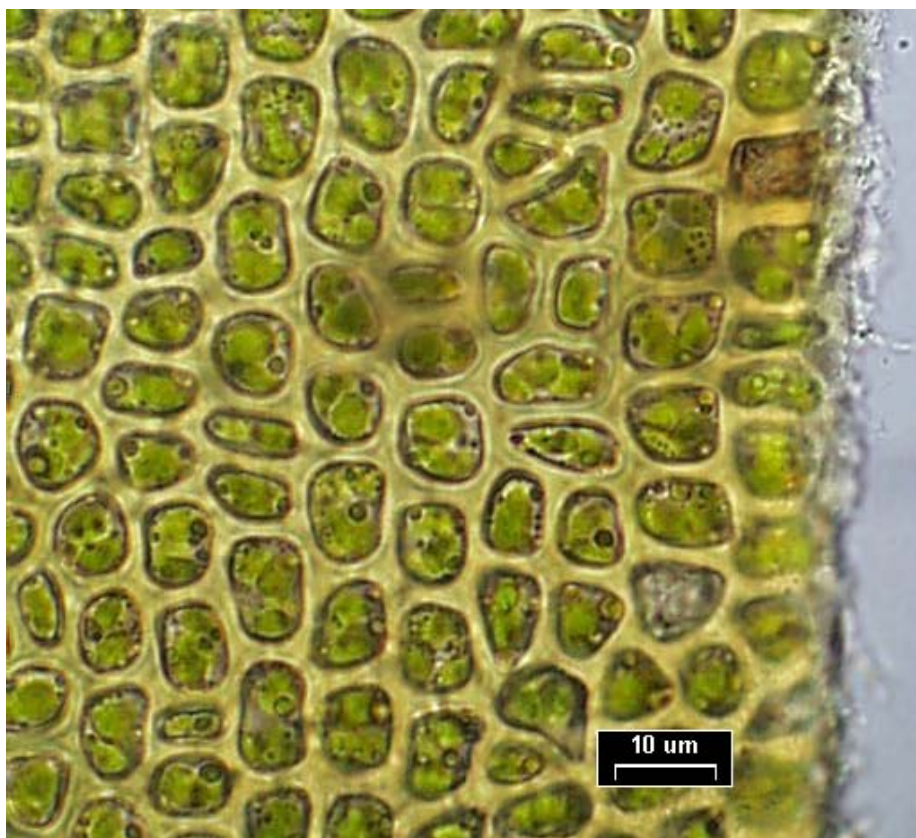
Obr. 4.6.2 List



Obr. 4.6.3 Průřez
v horní části listu



Obr. 4.6.4 Průřez ve
spodní části listu



Obr. 4.6.5 Buňky v horní části listu



Obr. 4.6.6 Bazální buňky

4.7 *Didymodon acutus*

Habitus: *D. acutus* roste v obvykle nepříliš kompaktních trsech nebo porostech, často i vtroušeně mezi jiné druhy mechorostů.

Barva: u mladších rostlin je tmavě zelená, často s okrově hnědými a načervenalými tóny. Starší rostliny bývají světle nebo okrově hnědé, případně červeno- nebo oranžově hnědé. Nevyskytují se černé starší části jako u *Didymodon rigidulus* ani rezavě hnědé zbarvení.

Lodyžka: délka je celkově ca. (0.4-) 0.6 – 1.0 (- 2.5) cm, z toho asimilující část (0.2-) 0.4 – 0.6 (-1.5) cm, nevětvená nebo nepravidelně sympodiálně větvená, na průřezu 0.13 – 0.23 mm, téměř okrouhlé nebo okrouhle pětiboké. Střední svazek vždy vyvinut, variabilní síly, dřeňové buňky tenkostěnné, hyalinní, sklerodermis obvykle vyvinuta v 1 – 2 vrstvách, hyalodermis chybí (příloha 3, obr. 1 b).

Olistění lodyžky: listy jsou za sucha obvykle charakteristicky přitisklé a nepokroucené (obr. 4.7.1), za vlhka z obvykle neobjímavé báze šikmo odstálé.

Listy: báze listů je zpravidla neobjímavá, ale vzácně byly pozorovány i rostliny s poměrně výrazně poloobjímavou bází. Tvar listu je z ± okrouhlé báze trojúhelníkovitě kopinatý (obr. 4.7.2; příloha 3, obr. 1 a).

Okraje: okraje jsou invariabilně jednovrstevné a poměrně úzce ohrnuté (obr. 4.7.3; příloha 3, obr. 1 d, e).

Žebro: povrchové buňky žebra jsou stejného tvaru jako u *D. rigidulus*. Na průřezu je jedna řada vůdčích buněk, obvykle jedna slabě vyvinutá vrstva ventrálních a jedna lépe vyvinutá vrstva dorzálních stereid, epidermis je oboustranně přítomna (příloha 3, obr. 1 e). U málo vyvinutých rostlin jsou stereidální vrstvy redukovány (zejména ventrální vrstva). Žebro vždy ostře vybíhá.

Buňky: v horní části listu jsou obvykle s ± okrouhlým lumen (obr. 4.7.5; příloha 3, obr. 1 f), ale vyskytují se i typy se zaobleně čtvercovým lumen. U podobných typů je často sporné rozlišení mezi taxonem *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus*. Stěny jsou obvykle charakteristicky silně ztlustlé, zejména v rozích, ale byly pozorovány i rostliny s poměrně málo a rovnoměrně ztlustlými stěnami. Buňky jsou v typickém případě zcela hladké (obr. 4.7.3), avšak i na některých plodných, jednoznačně určitelných rostlinách byly vzácně pozorovány kónické papily (položka z Bolzana s. d., herb. RO). Mamily se nevyskytují. Bazální buňky jsou hladké, krátce obdélníkovité, rovnoměrně ztlustlé, obvykle slabě zeleně nebo hnědě zbarvené (obr. 4.7.6).

Vegetativní rozmnožování: u žádné z položek, které jednoznačně odpovídaly taxonu *Didymodon acutus* nebyly pozorovány gemy. Studoval jsem čtyři položky, jejichž listy tvarově odpovídají druhu *Didymodon acutus*, mají jednovrstevné okraje a gemy stejného typu jako *Didymodon rigidulus*. Všechny tyto rostliny mají ale poněkud širší žebro, výraznější stereidy v žebře a listy jsou více pokroucené, než je tomu u typických rostlin *Didymodon acutus*. Navíc v jedné z položek (Steiermark, Ruine Rabenstein, Köckinger 94-161) se vedle této rostliny vyskytuje i typický *Didymodon acutus* s typicky přilehlými listy a bez gem.

Gametangia: Dvoudomý. Perichaetia jsou terminální, tvořená nepříliš diferencovanými perichaetiálními listy a několika lahvicovitými archegonii, 300 – 500 µm dlouhými, parafýzy řídce. Perigonia terminální, perigoniální listy s polokulovitě vydutou bází, antheridia mezi četnými parafýzami široce kyjovitá, 350 – 400 × ca. 130 µm.

Sporofyt se vyskytuje poměrně řídce, zejména v položkách ze současné doby.

Štět: 0.6 – 1.2 cm dlouhý, za zralosti oranžově červený, pravotočivě kroucený.

Tobolka: bez víčka je vejčitá (obr. 4.7.4; příloha 3, obr. 2 c), ca. 0.8 – 2.0 × 0.30 – 0.55 mm, víčko přímo nebo šikmo zobánkaté, ca. 0.6 – 1.4 mm dlouhé. Exotheciální buňky jsou obdélníkovité, silnostěnné, 17 – 22 × 48 – 58 µm. Prstenec neloupavý, tvořen isodiametrickými buňkami menšími než buňky exothecia (příloha 3, obr. 2 a, e).

Peristom: tvořen ca. 32 vysoce papilnatými, za zralosti oranžově červenými zuby (obr. 4.7.7; příloha 3, obr. 2 c). Výška je (160-) 300 – 650 (-1400) µm, bazální membrána 25 – 50 µm. Zkrut je opět závislý na délce peristomu, nezřetelný až jednou levotočivý. V typickém případě je peristom poněkud delší než u druhu *Didymodon rigidulus* a alespoň slabě zkroucený.

Spory 9 – 13 µm, jemně papilnaté.

Udávané chromozómové číslo = 13 (Fritsch 1991)

Ekologie: *D. acutus* roste v Evropě epiliticky a terestricky na mírně až silně bazických substrátech. Ve vztahu ke světlu je druhem jednoznačně heliofilním, ve vztahu k vodě je druhem typickým pro suchá stanoviště, ale jsou i údaje o stanovištích ze zaplavovaných kamenů u řek. Takové rostliny se pak vyznačují zřetelně více vyběhávým žebrem a je obtížné je rozlišit od taxonu *Didymodon icmadophilus*. Není možné udat teplotní rozpětí či rozpětí nadmořských výšek, protože tento taxon, který se v typické podobě vyskytuje ve střední Evropě do nadmořské výšky kolem 1000 m, tvoří směrem do chladnějších oblastí nejednoznačně oddělitelné formy od taxonu *Didymodon icmadophilus*. Doprovodnými druhy jsou nejčastěji *Didymodon fallax*, *D. luridus*, *D. cordatus*, *D. rigidulus*, *Ceratodon purpureus*, *Pseudocrossidium hornschuchianum* a *Ditrichum flexicaule*, ale vyskytují se i četné další, podle konkrétního typu stanoviště a oblasti.

Směsné porosty: ze studovaného komplexu byly poměrně často pozorovány směsné porosty s druhem *Didymodon rigidulus*, o jednom případě směsného porostu s *Didymodon validus* viz u tohoto taxonu.

Rozšíření: těžiště rozšíření leží ve východní a jihovýchodní části střední Evropy (zejména jižní Slovensko, Maďarsko), dále jsem viděl typické položky z mediterránní oblasti (Řecko, Itálie, Španělsko), Francie a Švýcarska. Rostliny z okrajových částí (Velká Británie, Skandinávie, severní Kavkaz nejsou jednoznačně zařaditelné k typu, u rostlin z dalších částí udávaného areálu, které jsem měl možnost studovat (Japonsko, USA) bylo vcelku jisté, že nepatří k typu *Didymodon acutus*, o jejich příslušnosti ale zatím nemohu spekulovat.

Počet studovaných položek: ca. 650

Vybrané studované položky:

ALBÁNIE: Tirana Dajtilábanál, 18.5.1959 leg. L. Vajda (BP)

BOSNA A HERCEGOVINA: Žrijelja bei Igoče, Bez. Foča, 1300-1500 m, VIII.1904 leg. Straka (GJO).

ČESKÁ REPUBLIKA: Český kras karst, Rocky steppe on a ridge above Cikánka, 1,5 km N of Kosof, ca. 310 m, 30.5.1997 leg. J. Kučera (CS2288); distr. Břeclav, Pavlovské vrchy hills, Former limestone pit NNW of Klentnice, 350 m, 13.4.1997 leg. J. Kučera (CS2034); Gesenke, Karlsbrunn, 27.7.1870 leg. Limpricht (PRC).

FRANCIE: Pont du Gard, s. d. leg. Arnott (RO); champs près Gaillard, 1.1.1877 leg. J. Rome (Z); **Alpes-Maritimes**: Nice, Parc impérial, 16.1.1931 leg. H. Buch (PR); Menton, S. Lucie Ride, 29.3.1924 leg. Binstead (E); **Bas-Rhin**: Polygone prope Argentoratum (Strasbourg), 30.3.1863 leg. Capt. Paris (BP, JE, Z, RO) **Côte d'Or**: Beaune, 300 m, 18.4.1960 leg. E.W. Jones (E); **Doubs**: Besançon, 9.11.1873 leg. Renauld (PRC, JE); **Haute-Savoie**: Grèves de la Dranse, à Thonon, 20.3.1867 leg. Puget (JE); **Hautes-Alpes**: Châteauroux, 1215 m, 26.8.1925 leg. P. Culmann (Z); **Sarthe**: Chemiré-en-Charnie, II.1902 leg. Monguillon (E); **Vaucluse**: Avignon, s. d. (E);

CHORVATSKO: Lopud bei Dubrovnik, 25.1.1867 leg. E. Weiß (PRC, GJO)

ITALIE: sui margini della Stradininola lungo il Garga, 17.1.1846, coll. ignot. (RO); m. Pedemontio, s. d., (RO); In pratis ulig. pr. Lago Palo, s. d., (herb. Fitzgerald in RO); **Friuli-Venèzia Giulia**: Isonzo bei Canale, 18. 4. 1909 J. Glowacki (S); **Lazio**: In agro Romano, leg. Orlini? (RO); **Liguria**: prope Genua, 1827 leg. Müller (E); **Lombardia**: Brèscia, s. d. (RO); **Toscana**: Florenz, 11.3.1888 leg. E. Levier (MSTR); Castellina ad occ. Florentiae, 15.4.1879 leg. E. Levier (GJO); **Trentino-Alto Adige**: Lago di Ledro, 29.3.1894 leg. Röhl (WBM); Penegal bei Bozen, 23.8.1909 leg. Glowacki (GJO); Meran, Katzenstein, 9.12.1883 leg. Glowacki (GJO);

JUGOSLÁVIE: Klis ad or. Spoleto, 300 – 400 m, 25. 5. 1960, coll. ignot. (GZU)

MAĎARSKO: **Abauj-Torna**: rup. calc. ad pag. Jósavafő, 220 m, 21.6.1936 leg. Boros (BP); **Bács-Bodrog**: ad Jaukói-szöllők pr. Baja, 110 m, 3.6.1958 leg. Boros (BP); **Bács-Kiskun**: prope Fülöpháza, 21.4.1977 leg. Rajczy (BP); **Baranya**: supra "Tettye" pr. Pécs, 300 m, 25.5.1922 leg. Boros (BP); **Csongrád**: Szeged-Makkosház, 85 m, 10.3.1951 leg. Boros (BP); **Esztergom**: mons Nagypisznice pr. Süttő, 500 m, 26.5.1947 leg. Boros (BP); **Fejér**: ad "Hosszu-árok" pr. Vértesboglár, 220 m, 25.3.1935 leg. Boros (BP); **Győr**: ad Böny, VII.1937 leg. Polgár (BP); **Heves**: mons Galyakopasza pr. Felsőtárkány, 650 m, 11.6.1941 leg. Boros (BP); **Komárom**: prope Dad, 190 m, 27.5.1935 leg. Boros (BP); **Moson**: inter Zick-Lacke et lange Lacke ad Mosonszentandrás, 100 m, 10.5.1926 leg. Boros (BP); **Pest**: natronatis ad Farnos, 18.4.1968 leg. Boros (BP); **Somogy**: ad Szarkavár pr. Kaposujlak, 150 m, 5.4.1926 leg. Boros (BP); **Sopron**: collis "Köfejtők" ad Fertőrákos, 170 m, 25.10.1953 leg. Boros (BP); **Tolna**: Sánc-hegy prope Paks, 150 m, 28.5.1944 leg. Boros (BP); **Vas**: "Klausen" vers. Rótfalva pr. Kőszeg, 300 m, 7.9.1931 leg. Boros (BP); **Veszprém**: Nagyszerő pr. Tapolca, 30.4.1955 leg. Vajda (BP); **Zala**: Badacsony, 28.5.1948 leg. Árpád (BP); **Zemplén**: mons Kiskopasz ad Tokaj, 100-200 m, 26.9.1926 leg. Boros (BP);

MAKEDONIE: Kozani, W der Miaknon-Brücke, 400 m, 8.7.1956 leg. K.H. Reichinger (S).

NĚMECKO: **Baden – Württemberg**: Thurnberg bei Durlach, IV.1861 leg. Bausch (Z); **Bayern**: Kr. Donauwörth, W Eschling, 2.6.1993 leg. Meinunger (JE); **Brandenburg**: Rüdersdorfer Kalkberge, 27. 9. 1925 F. Koppe (GZU); **Hessen**: Eichsfeld, Rimbach, 17.10.1931 leg. F. Neureuter (JE); **Nordrhein-Westfalen**: Embach, 220 m, XI. 1875 C. Römer (G); **Rheinland-Pfalz**: Eupen, Kalkfelsen, 230 m, V. 1875 leg. C. Römer (MSTR, RO); **Saarland**: Saargebiet, coll. ignot. (BP); **Sachsen**: Plauen, an der Straßberger Straße, 360 m, 5.1.1909 leg. M. Spindler (JE); **Sachsen-Anhalt**: SW Deuben, Kr. Hehenmölzen, 23.9.1981 leg. Meinunger (JE); **Thüringen**: Eisenach: Kielforst, 380m, 4.6.1910 leg. E. Krüger (JE).

RAKOUSKO: **Kärnten**: Zellach N Wolfsberg, ca. 520 m, 6.5.1995 leg. Köckinger; **Niederösterreich**: Wachau, Rohrendorfer Gebting E Krems, 6.10.1994 leg. Köckinger; **Steiermark**: Ruine Rabenstein, 650 m (Köckinger 94-161);

ŘECKO: Attika, Sunion, 1911 leg. A. Fink (GJO); Elis, Olympia, 1911 leg. A. Fink (GJO); **Thessalia**: prope Eretria, 28.4.1964 leg. K.H. Reichinger (W, S).

SLOVENSKO: Tarbucká prope Velký Kamenec, 180 m, 8.7.1958 leg. Boros (BP).

SLOVINSKO: bei Trojana, 550 m, 10.5.1882 leg. J. Bredler (GJO).

ŠPANĚLSKO: **Jaén**: Sierra de Cazorla, valley of Río Borosa, lower part, 700-750 m, 1.5.1996 leg. J. Kučera (E1290); **Málaga**: Serranía de Ronda, Sierra de las Nieves, on way to Cortijo Los Quejigales, ca. 1100 m, 26.4.1996 leg. J. Kučera (E1123); **Navarra**: Danamaria, VI.1933 leg. Allorge (PC).

ŠVÉDSKO: **Öland**: Vickleby, Great Alvar just E of village, ca. 50 m, 1.8.1998 leg. J. Kučera (E2109).

ŠVÝCARSKO: **Aargau**: Augst a. Rhein, 10.6.1920 leg. Steiger (Z); **Appenzell**: Ebenalp, 22.8.1890 leg. P. Culmann (Z); **Basel**: Rheinhalde bei Hörnli, 9.7.1919 leg. Steiger (Z); **Genève**: au bords de l'Arve, 1848 leg. Reuter (Z); **Neuchâtel**: Cornaux, 550 m, VIII.1913 leg. Ch. Meylan (Z); **Ticino**: Mesocco, 2.10.1934 leg. M. Jäggli & L. Loeske (Z); **Valais**: Sion, rière Tourbillon, 560 m, 15. 3. 1915 J. Amann (ZT); **Vaud**: Lutry, 400 m, 25.3.1913 leg. J. Amann (Z); **Zürich**: Stäfa, Lattenberg, 30.4.1884 leg. Weber (Z).

VELKÁ BRITÁNIE: Cranham Woods, 4.8.1916 leg. Knight & Duncan (E); **Cornwall**: Penhale Sands, 24.5.1935 leg. H.H. Knight (E); **Gloucestershire**: Cherttenham, 17.4.1910 leg. Knight & Duncan (E); **Hereford**:

Townhope Common Hill, IV. 1958 leg. Duncan (E); **N Devon:** Samton, 1903 leg. E.M. Holmes (E); **Wales, Powys, Radnor:** Presteigne, nash Scar, 22.11.1897 leg. Binstead (E); **Worcester:** Broadway Hill, 2.9.1912 leg. H. H. Knight (E).

Obrazová příloha 4.7.

Seznam lokalit vyobrazených rostlin:

4.7.1 – 3, 5, 6: Kučera CS2288 (Česká republika, Český kras, Cikánka)

4.7.4, 7: Bauer, Musci europaei exsiccati No. 977a (Švýcarsko, Valais, Branson), BP



Obr. 4.7.1 Habitus rostlin za sucha



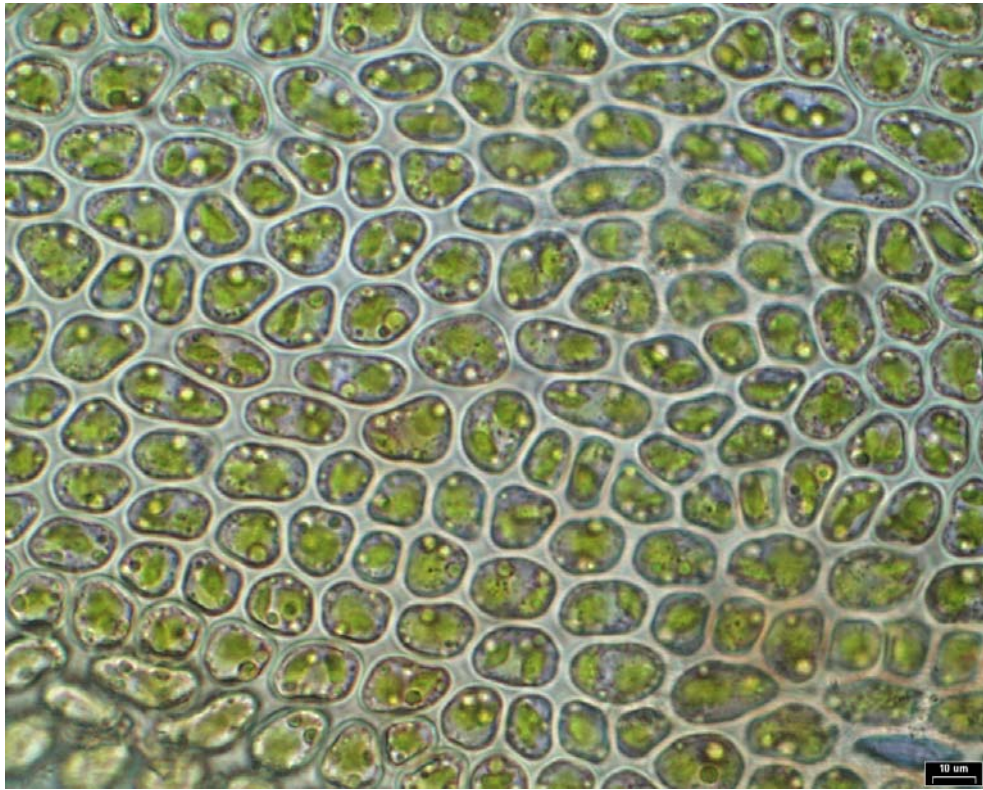
Obr. 4.7.2 List



Obr. 4.7.3 Průřez listem v horní části



Obr. 4.7.4
Odvíčkovaná tobolka



Obr. 4.7.5 Buňky v horní části listu



Obr. 4.7.6 Bazální buňky



Obr. 4.7.7 Báze peristomu

4.8 *Didymodon icmadophilus*

Habitus: *D. icmadophilus* roste ve stejných životních formách jako *D. acutus*.

Barva: stejná jako u *D. acutus*, ale téměř se nevyskytují červené tóny zbarvení.

Lodyžka: délka je celkově ca. (0.7-)1.6 – 2.7 (-5) cm, asimilující část je však stejně dlouhá jako u *D. acutus*. Dá se předpokládat, že celkově delší lodyžky souvisí s nižší rychlostí rozkladu organické hmoty v podmínkách, ve kterých je nalézán *D. icmadophilus*. Anatomie lodyžky je stejná jako u *D. acutus*.

Olistění lodyžky: listy jsou za sucha obvykle přitisklé jako u *D. acutus* (obr. 4.8.2), typy s poněkud více pokroucenými listy (obr. 4.8.1) jsou však poněkud častější. To souvisí s častějším výskytem tohoto taxonu na vlhčích stanovištích.

Listy: Tvar listu je stejný jako u *D. acutus* (obr. 4.8.3-4).

Okraje: okraje jsou invariabilně jednovrstevné. Kromě necelých 5 procent měřených listů jsou okraje ohrnuté.

Žebro: povrchové buňky žebra, anatomie a vybiřavost je stejná jako u *D. acutus*.

Buňky: v horní části listu jsou se zaobleně až výrazně čtvercovým nebo šestibokým lumen (obr. 4.8.7; příloha 3, obr. 1 g). Stěny jsou obvykle poměrně málo a spíše rovnoměrně ztlustlé. Buňky jsou v typickém případě výrazně papilnaté, papily jsou kónické a někdy slité v podélně uspořádané hřebeny (obr. 4.8.5-6; příloha 3, obr. 1 c, g). I u rostlin z vysokých nadmořských výšek se někdy vyskytují zcela hladké buňky, někdy dokonce v kombinaci s ± okrouhlým lumen. Mamily se nevyskytují. Bazální buňky jsou stejného tvaru a ornamentace jako u *D. acutus*.

Vegetativní rozmnožování: rozmnožování pomocí gem nebylo pozorováno a není udáváno ani v literatuře.

Gametangia: Dvoudomý. Perichaetia jsou stejného typu jako u *D. acutus*, pozorovaná délka archegonií byla 380 – 600 μm . Antheridia nebyla pozorována.

Sporofyt se vyskytuje velmi vzácně – byl pozorován pouze u položek z typové lokality u Krimmlu v rakouském Salcbursku a u čtyřech položek ze středního Norska.

Štět: 0.6 – 1.2 cm dlouhý, za zralosti oranžově červený, pravotočivě kroucený.

Tobolka: bez víčka je podlouhle válcovitá (příloha 3, obr. 2 d), bez víčka 1.5 – 2.0 \times 0.40 – 0.70 mm, víčko 0.55 – 1.0 mm. Exotheciální buňky jako u *D. acutus*. Prstenec je tvořen jednou řadou nafouklých loupavých buněk (obr. 4.8.8; příloha 3, obr. 2 b, f),.

Peristom: stejný jako u *Didymodon acutus* (obr. 4.8.8; příloha 3, obr. 2 b), pozorované rozpětí výšky bylo vzhledem k menšímu počtu zkoumaných položek menší, 450 – 850 μm . Peristom je 0.5 – 1 \times levotočivě kroucený.

Spory 10 – 14 μm , jemně papilnaté

Udávané chromozómové číslo $n = 14$ (Fritsch 1991).

Ekologie: *D. icmadophilus* roste ve štěrbinách skal na mírně až silně bazických substrátech, patrně vždy na jemném detritu ve štěrbinách. Stejně jako *D. acutus* vyhledává otevřená až exponovaná stanoviště, častěji než tento taxon se ale vyskytuje na vlhčích stanovištích, přestože na nich není ve skutečnosti hojnější než na suchých, jak by mohlo napovídat jméno (to se vztahuje k podmínkám typové lokality). Stejně jako u předchozího taxonu není možné udat teplotní rozpětí či rozpětí nadmořských výšek pro nejednoznačné rozlišení sterilních položek. Typová lokalita leží v 1100 – 1300 m, rostliny jí odpovídající znaky gametofytu jsou v Alpách nalézány až do výšky ca. 3300 m. Plodné skandinávské rostliny byly sbírány v nadmořských výškách 50 – ca. 500 m ve středním Norsku, tedy na teplotně podobných stanovištích, jako je typová lokalita. Doprovodnými druhy jsou nejčastěji *Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Didymodon rigidulus*, *D. asperifolius*, *Desmatodon latifolius* a další druhy.

Směsné porosty: ze studovaného komplexu byly poměrně často pozorovány směsné porosty s druhem *Didymodon rigidulus*, o jednom případě směsného porostu s *Didymodon validus* viz u tohoto taxonu.

Rozšíření: rostliny jednoznačně odpovídající typu jsou zatím známy pouze z Alp a Skandinávie, přesvědčivé, i když sterilní rostliny jsem viděl z Francie (Mont Dore), Skotska, Islandu, USA a Kanady. Studované rostliny z Karpat, Kavkazu a Sibíře nejsou jednoznačně zařaditelné. Podle Düll (1984a) též Irsko, Maďarsko, býv. Jugoslávie, Rumunsko.

Počet studovaných položek: ca. 680

Vybrané studované položky:

DÁNSKO: **Øst Jylland:** vid kalkverket Dania, 8.11.1977 leg. T. Brandt-Pedersen (S)

FRANCIE: **Haute Savoie:** Arveyza en amat de Chamonix, 1190 m, 25. 7. 1928 P. Culmann (Z); **Puy-de-Dôme:** Mont Dore, Grande Cascade, 6. 9. 1893 I. Thériot (Z).

ISLAND: Ingolfsfjäll near Selfoss, 14. 7. 1973 Jóhansson et al. (S).

ITÁLIE: **Trentino-Alto Adige:** Langtauferer Thal, Rieglerbach, 2000 m, VIII. 1882 J. Breidler (Z).

NĚMECKO: **Bayern:** Berchtesgaden, Untersberg, 1950 m, VIII. 1900 L. Loeske (M).

NORSKO: **Finnmark:** Kautokeino, Spierkusavvumat, 240 m, 9.8.1983 leg. Frisvoll (TRH); **Hedmark:** Fuldalen nära Gunnarsåtra, VIII.1887 leg. P. Olsson (S); **Hordaland:** Tysnessåta, 5. 8. 1970 N. Hakelien (S); **Møre og Romsdal:** Geiranger, Söndnøre, 21.7.1907 leg. B. Kaalaas (O); **Nord-Trøndelag:** Inderøy, Hylla, kalkverk, 60 m, 4.10.1981 leg. Frisvoll (TRH); **Oppland:** Lom, Baurdalen (Bøverdalen), Rösheim (Røysheim), 7. 8. 1887 I. Hagen (Z). **Østfold:** Smålenene, Sarpfossen, 25 m, 14.6.1886 leg. I. Hagen (E); **Sogn og Fjordane:** Aurland, Fosheimfossen, 50 m, 21. 7. 1900 B. Kaalaas (O); **Sør-Trøndelag:** Oppdal, in fl. Driva, 500 m, V. 1882 Ch. Kaurin (ZT); **Telemark:** Porsgrunn, Brevik, vid hafvet, 1895 leg. E. Jäderholm (O, TRH); **Troms:** Storfjord, Barfjellet, 60 m, 4.6.1985 leg. Frisvoll (TRH); **Vest Agder:** Kristiansand, Våge, Kvitlandet, 4.8.1887 leg. I. Hagen (TRH);

RAKOUSKO: **Kärnten:** Fallbach im Maltathal, 7. 9. 1902 J. Głowacki (BM); **Salzburg:** Krimml, ad cataractem, 1858, Sauter (RO); **Steiermark:** Steirische Kalkspitze bei Schladming, 1. 9. 1894 J. Głowacki (S); **Tirol:** Mayrhofen, 650 m, VII. 1908 L. Loeske (S).

SLOVINSKO: Julische Alpen, Manhartgipfel, 8200', 1856 leg. Holler (M)

ŠVÉDSKO: **Torne Lappmark:** Abiskojäkk, 25. 7. 1944 H. Persson (S).

ŠVÝCARSKO: **Graubünden:** Parc National: Sommet du Piz Nans, 3000 m, IV.1933 leg. Ch. Meylan (LAU); **Uri:** Oberhalb Göschenen, 16. 8. 1891 E. Bauer (ZT); **Valais:** Simplonpaß über Gondo, 22. 9. 1910 J. Amann (ZT);

VELKÁ BRITÁNIE: **E Sussex:** Chalk Downs near Lewes, 25.3.1904 leg. Nicholson (E); **N Devon:** Samton Burrows, 5.1.1905 leg. C.E. Larten (E); **S Lincoln:** Sleaford, s. d. leg. G.H. Allison (E); **Skotsko, Skye:** Quiraing, 24. 7. 1893 H. Dixon (BM).

Obrazová příloha 4.7.

Seznam lokalit vyobrazených rostlin:

4.8.1, 3: Itálie, Alto Adige, Langtauferer Tal, Rieglerbach, 2000 m, 1882 leg. J. Breidler, JE

4.8.2,4, 5, 7: Kučera E1751: (Rakousko, Tyrolsko, Hohe Tauern, Böses Weibl, 2800 m)

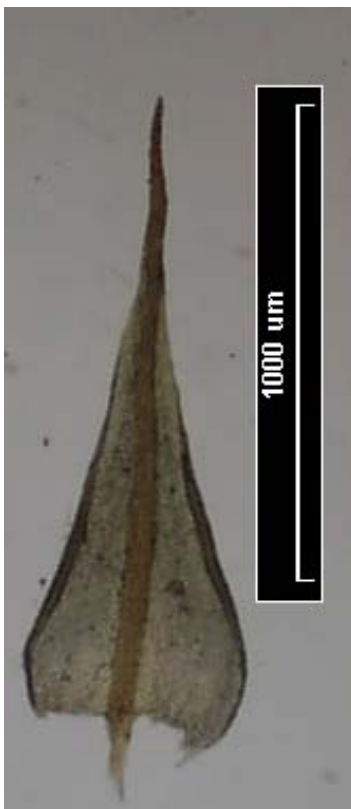
4.8.8: Rakousko, Salzburg, Krimmlfall, Molendo 1865, JE



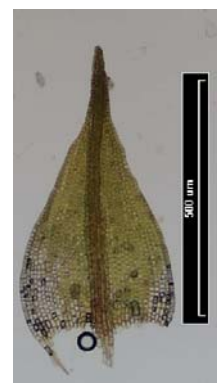
Obr. 4.8.1 Habitus
rostliny za sucha



Obr. 4.8.2 Habitus rostliny za sucha



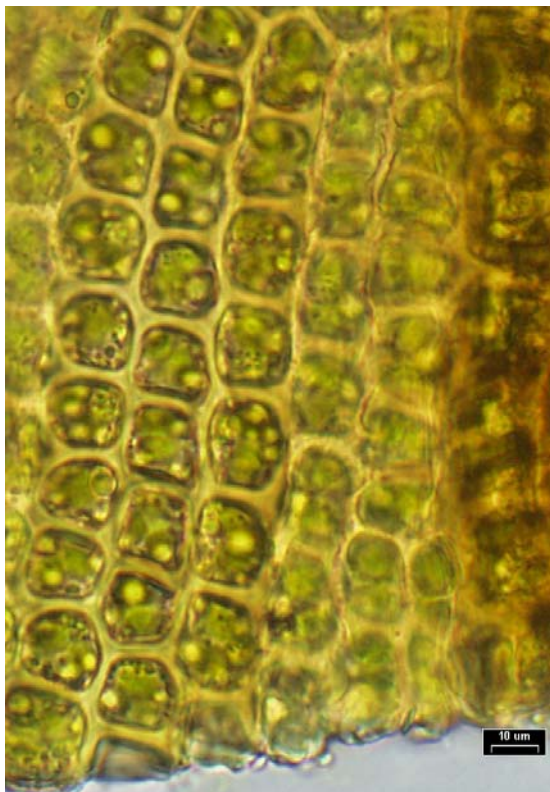
Obr. 4.8.3 List



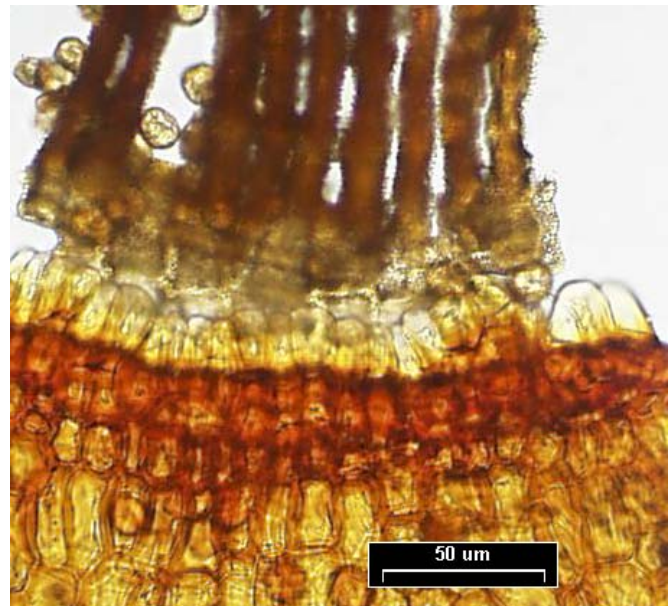
Obr. 4.8.4 List



Obr. 4.8.5 Průřez listem ve střední části



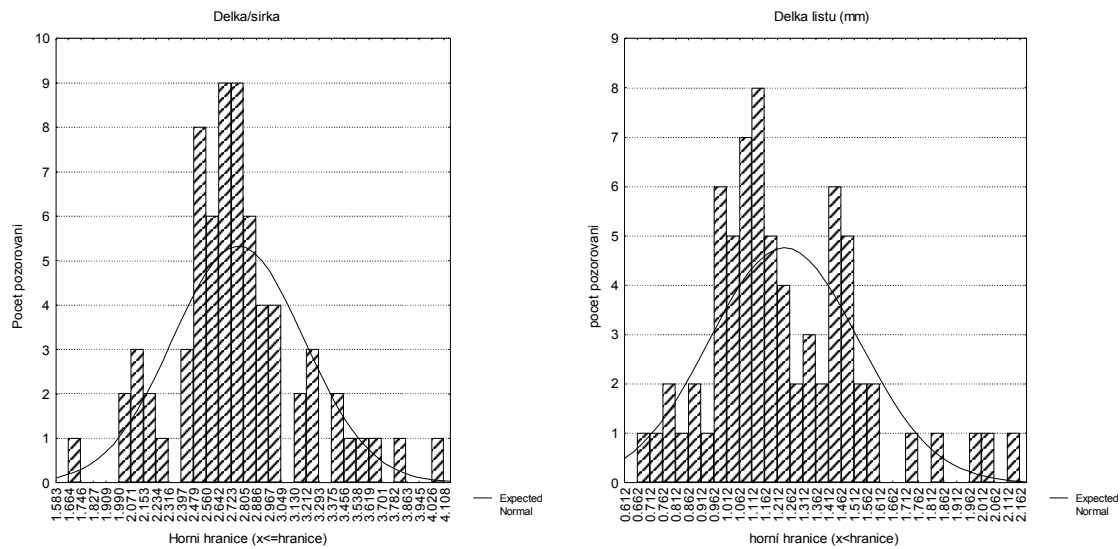
Obr. 4.8.7 Buňky horní části listu



Obr. 4.8.8 Báze peristomu

4.9 *Barbula abbreviatifolia*

Taxon blízké příbuzný předchozím dvěma byl popsán (Müller 1866) na základě kratších listů, než má *Didymodon acutus* i *icmadophilus*, zejména v poměru k délce. Poměr délky k šířce byl udáván 1.62 – 2.23, délka listů 0.57 – 0.70 mm. Byla studována typová položka (Austria, [Ost]Tirol: Gneisschiefer am Gschlöß, 5100' (5200'?)). V.1862 leg. Molendo, herb. M) a další podobné položky v rámci variability taxonů *Didymodon acutus* a *icmadophilus* (viz např. obr. 4.8.2,4). Nebyl pozorován žádný shluk populací, oddělitelných na základě relativně nebo absolutně kratších listů, což lze doložit následujícím histogramem, který je pořízen z průměrných hodnot populací taxonů *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus*, včetně přechodných typů.



Je vidět, že rozdělení odpovídá normálnímu, ačkoli existují poněkud oddělené shluky, představující populace s poněkud relativně kratšími a poněkud relativně delšími listy. Ve shluku s poměrem délky k šířce listů menším než 2.35 se nacházejí dvě populace, které odpovídají svými znaky taxonu *Didymodon acutus* a sedm populací, zařaditelných jako *Didymodon icmadophilus*. Výrazně papilnaté buňky listů u typové položky *Barbula abbreviatifolia*, stejně jako lokalita odpovídají taxonu *Didymodon icmadophilus*.

5. Statistická analýza dat

5.1 Analyzované položky

Položky, které byly vybrány pro statistické zhodnocení, byly rozděleny do patnácti taxonomických skupin, vyplývajících z výsledků předchozího taxonomického studia (kapitola 4).

Skup. č. 1: *Didymodon acutus* sensu stricto. Zahrnuje rostliny plodné, kde bylo určení jednoznačné a rostliny s takovými shodné ve všech znacích gametofytu (zejména ± okrouhlý lumen buněk, hladké listy) z odpovídajících stanovišť (stanoviště v nižších polohách střední a jižní Evropy). 18 měřených položek.

ITÁLIE: **Friuli-Venezia Giulia:** Isonzo bei Canale, 18. 4. 1909 J. Głowacki (S); **Trentino-Alto Adige:** Meran, an der Passermauer, s. d. J. Głowacki (GZU); Meran, am Katzenstein, 9. 12. 1883 J. Głowacki (GZU).

ÍRÁN: prov. Shahrud-Bustam, m. Shahvar pr. Nekarman, 2800 m, VII. 1948 Reichinger (ZT).

JUGOSLÁVIE: Klis ad or. Spoleto, 300 – 400 m, 25. 5. 1960 leg.? (GZU).

NĚMECKO: ?, V. 1865 leg. Beckhaus (S); **Brandenburg:** Rüdersdorfer Kalkberge, 27. 9. 1925 F. Koppe (GZU). **Nordrhein-Westfalen:** Haar, Störmeder Steinbrüche, 11. 3. 1865 H. Müller (W); Embach, 220 m, XI. 1875 C. Römer (G); Brenkhauser Warthausen, VI. 1865 Beckhaus (S); Horn, Chaussee nach Estersteinen, V. 1865 Beckhaus (S).

RAKOUSKO: **Steiermark:** Ruine Rabenstein, 650 m (Köckinger 94-161); Ober-Dolič bei Weitenstein, 9. 6. 1908 J. Głowacki (S);

RUSKO: **Osetie:** Alagir ad flum. Ardon, VIII. 1881 V. Brotherus (BM).

ŠVÝCARSKO: **Appenzell:** Ebenalp, 22. 8. 1940 P. Culmann (Z). **Graubünden:** Taminedamm bei Ragaz, s. d. leg. Gugelberg (Z). **Valais:** Sion, rière Tourbillon, 560 m, 15. 3. 1915 J. Amann (ZT); dtto 28. 3. 1915 (Z); Branton, 450 m, 29. 12. 1912 J. Amann (ZT);

Skup. č. 2: *Didymodon icmadophilus* sensu stricto. Zahrnuje plodné, jednoznačně určitelné rostliny a rostliny s nimi shodné ve všech nebo většině znaků gametofytu (± čtvercový lumen buněk, papilnaté buňky) z odpovídajících stanovišť (alpínská stanoviště nad 1000 m. n. m. a odpovídající polohy ve Skandinávii). 34 měřených položek.

FRANCIE: **Haute Savoie:** Arveyza en amat de Chamonix, 1190 m, 25. 7. 1928 P. Culmann (Z); Chamonix-Servoz, 950 m, 4. 9. 1928 P. Culmann (Z). **Puy-de-Dôme:** Mont Dore, Grande Cascade, 6. 9. 1893 I. Thériot (Z).

ISLAND: Ingolfsfjäll near Selfoss, 14. 7. 1973 Jóhansson et al. (S); Akureyri, 31. 7. 1931 Noel (BM).

ITÁLIE: **Trentino-Alto Adige:** Rainbachfälle bei Taufers, 5. 9. 1887 Schussegger (JE); Langtauferer Thal, Rieglerbach, 2000 m, VIII. 1882 J. Broidler (Z); Oberhalb Partschins am Zielbach, 15. 9. 1886 J. Głowacki (GZU); Sulden, 8800', 9. 8. 1904 W. Nicholson & H. Dixon (BM). **Veneto:** convallis Livinallongo prope Varda, 5300', XII. 1863 Molendo (RO).

NĚMECKO: **Bayern:** Berchtesgaden, Untersberg, 1950 m, VIII. 1900 L. Loeske (M).

NORSKO: **Sør-Trøndelag:** Oppdal, Skorem, 28. 9. 1882 Ch. Kaurin (Z); Oppdal, in fl. Driva, 500 m, V. 1882 Ch. Kaurin (Z). **Sogn og Fjordane:** Aurland, Fosheimfossen, 50 m, 21. 7. 1900 B. Kaalaas (O); Lærdal, road below Husum, 9. 8. 1900 W. Nicholson & H. Dixon (BM); Lærdalsören (Lærdalsøyri), 29. 7. 1900 W. Nicholson & H. Dixon (Z). **Oppland:** Valdres, Vang (Skogstad), VIII. 1889 N. Bryhn (ZT); Lom, Baurdalen (Bøverdalen), Rösheim (Røysheim), 7. 8. 1887 I. Hagen (Z). **Hordaland:** Tynnessåta, 5. 8. 1970 N. Hakelien (S); Hardangerfjord, Mobödal, 26. 7. 1900 W. Nicholson & H. Dixon (BM).

RAKOUSKO: **Kärnten:** Fallbach im Maltathal, 7. 9. 1902 J. Głowacki (BM); Melnikfall im Maltathal, VI. 1880 J. Broidler (Z). **Salzburg:** Krimml, ad cataractem, 1858, Sauter (RO). **Steiermark:** Steirische Kalkspitze bei Schladming, 1. 9. 1894 J. Głowacki (S). **Tirol:** Mayrhofen, 650 m, VII. 1908 L. Loeske (S); Gschlöss, 5100', Molendo & P. Lorentz (RO).

ŠVÉDSKO: **Torne Lappmark:** Abiskojäkk, 25. 7. 1944 H. Persson (S).

ŠVÝCARSKO: Ob Stein a. Sunten?, VII. 1957 J. Albrecht (Z); Messoza(?), 21. 10. 1934 Loeske & Jäggli (ZT). **Graubünden:** Taminedamm bei Ragaz, s. d. leg. Gugelberg (Z). **Uri:** Oberhalb Göschenen, 16. 8. 1891 E. Bauer (ZT). **Valais:** Simplonpaß über Gondo, 22. 9. 1910 J. Amann (ZT); au dessous de Gondo, 900 m, J. Amann & Ch. Meylan (Z); Stein bei St. Martin, 20. 8. 1903 P. Culmann (Z).

VELKÁ BRITÁNIE: **Skotsko, Skye:** Quiraing, 24. 7. 1893 H. Dixon (BM).

Skup. č. 3: *Didymodon validus*. Rostliny odpovídající typové položce s listy delšími než ca. 1,5 mm a žebrem s více než jednou vrstvou dorsálních stereid. 30 měřených položek.

ITÁLIE: **Trentino-Alto Adige:** Sarcatal bei Tione (Trento), 600 m, J. Baumgartner (W); Rainbachfall bei Taufers, VIII. 1863 P. Lorentz (M); Grödener Tal, 600 m, 9. 8. 1899 V. Schiffner (M); Bozen, Saunthal, 5. 4. 1898 Th. Suse (S); Schloß Runkelstein bei Bozen, 27. 4. 1915, coll. ignot. (S); Eggerthal, Bozen, 2. 8. 1904 W. Nicholson & H. Dixon (BM); Ober dem Partschinzer Wasserfalle, 500 m, 28. 8. 1899 V. Schiffner (S). **Veneto:** Mte. Canzeglio, 1500 m, 25. 7. 1895 M. Fleischer (PC).

KIRGIZSTÁN: Semireczensk, Terskei Alatau, vall. flum. Zauku, VIII. 1896 V. Brotherus (O).

NĚMECKO: **Bayern:** Lechtal, Füssen, 830 m, VII. 1909 L. Loeske (S).

NORSKO: **Oppland:** Nordre Fron, Tårud, VII. 1897 E. Ryan (O).

RAKOUSKO: **Kärnten:** Kühweger-Alp prope Hermagor, VII. 1884 H. Graef (S). **Niederösterreich:** Aggsbach, 200 m, 30. 9. 1894 J. Baumgartner (PR). **Salzburg:** Ischl, 1. 8. 1908 W. Nicholson & H. Dixon (PC). **Steiermark:** Bärenschützklamm bei Mixnitz, 900 m (Köckinger 93-1242); Drachenhöhle bei Mixnitz, s. d., (herb. Fröhlich in S); St. Michael, 550 m (Köckinger 93-64). **Tirol:** Geissalm, Partisau, Achensee, 950 m, 5. 7. 1971 P. Thyssen (M). **Osttirol:** Innervillgraten, Kalchstein, 5200', 27. 7. 1882 Gander (G).

RUSKO: **Osetie:** Lars ad flum. Terek, VIII. 1881 V. Brotherus (BM).

SLOVINSKO: Straße von St. Peter [=Pivka, SLO] zur Reka [=Rijeka, HR], 400 m, J. Baumgartner (W). Krain, Volina von St. Canzian, 30. 6. 1905 V. Schiffner (W); Zwischen Saga (=Žaga) und Flitsch, VII. 1908 K. Loitlesberger (W); Isonzo (=Soča) Ufer geg. d. Eisenbahnbrücke, VI. 1903 K. Loitlesberger (W); Trnovaner Wald bei Görz, 600 m, 11. 6. 1903 J. Baumgartner (S).

ŠVÝCARSKO: **Graubünden:** Parc National, Grand Gemslager de Valetta, 2300 m, VIII. 1925 Ch. Meylan (G).

Valais: Gomer Grat, 8000', 8. 7. 1901 W. Nicholson (Z).

Skup. č. 4: *Didymodon rigidulus* sensu stricto. Rostliny s dvouvrstevnými okraji a přítomnými gemami. Sem řazeny i typy, určitelné na základě mamilnatosti jako *Didymodon mamillosus*, ale s delšími listy (viz výsledky). 22 měřených položek.

ČESKÁ REPUBLIKA: Bílé Karpaty: Klanečnice, 470 m (Kučera CS2345). Český Krumlov, Dobrkovice, 520 m (Kučera CS2787). Bechyně, 400 m (Kučera CS1772).

NORSKO: **Finnmark:** Loppen (Loppa), VIII. 1894 Ch. Kaurin (TRH).

RAKOUSKO: **Kärnten:** Hohe Tauern: Trogalm, 1870 m (Kučera E1615); Leiterkopf, 2430 m (Kučera E1878); Schwerteck, 2600 m (Kučera E1848); Stockerscharte, 2550 m (Kučera E1863); Greilkopf, 2500 m (Köckinger 96-801); Zwischen Rinsenock und Kornock, 2150 m (Köckinger 96-564);. **Osttirol:** Hohe Tauern: Medelspitze, 2660 m (Kučera E1790); Sudetendeutsche Hütte, 2550 m (Köckinger 96-961); Dürrenfeldscharte, 2820 m (Köckinger 96-962). **Salzburg:** Twenger Au, 1180 m (Köckinger 96-832); **Steiermark:** Höllwand, 1000 m (Köckinger 96-1530); Brandkogel, 1640 m (Köckinger 96-1103); Kl. Geierkogel, 1800 m, (Köckinger 97-438); Gamskogel, 500 m (Köckinger 97-172); Wölkerkogel, 1690 m (Köckinger 96-1102); dtto, 1700 m (Köckinger 96-1101); Zwischen Rappolkogel und Salzstiegl, 1650 m (Köckinger 96-1062); Feistritzal, 810 m (Kučera E2781).

Skup. č. 5: přechodné typy mezi *Didymodon acutus* a *icmadophilus*. 10 měřených položek.

ARMÉNIE: Gorissky rayon, Zangezur, Vorotan, 1200-1600 m, 3. 9. 1965 V. Manakyan (ERE, 2 položky).

FRANCIE: **Haute Savoie:** Les Arandely près Chamonix, 1590 m, 21. 7. 1928 P. Culmann (Z).

NĚMECKO: **Nordrhein-Westfalen:** Haar, Störmeder Steinbrüche, 11. 3. 1865 H. Müller (W).

NORSKO: **Sør-Trøndelag:** Oppdal, Kongsvold, 6. 9. 1972 A. Frisvoll (TRH).

RUSKO: **Osetie:** Kobi ad flum. Terek, 30. 5. 1881 V. Brotherus (W); Lars ad flum. Terek, V. 1881 V. Brotherus (S); in alpebus prope Tib, VII. 1877 V. Brotherus (S).

ŠVÉDSKO: **Västergötland:** Fyrunga, Årebo vid Lidan, 1. 5. 1965 N. Hakelier (S); Gössäter, Kinnekulle, 12. 8. 1954 E. Nyholm (M).

Skup. č. 6: přechodné typy mezi *Didymodon icmadophilus* a *validus*. 5 měřených položek.

NORSKO: **Nord-Trøndelag:** Snåsa, Bergsåsen ved Navlus, 22. 7. 1981 A. Frisvoll (TRH). **Sør-Trøndelag:** Trondheim, Almeli ved Håbjørg, 6. 3. 1973 A. Frisvoll (TRH); Malvik, Hommelvik, Høybydalen, 90 m, 27. 5. 1985 H. Blom (TRH). **Rogaland:** Klepp, Jærens rev, 2. 8. 1972 P. Størmer (O).

SLOVENSKO: Malá Fatra, Vrátna, 540 m, VIII. 1948 Z. Pilous (PR).

Skup. č. 7: *Didymodon mamillosus*. Sem řazeny pouze dvě položky rostlin s kvalitativními znaky *D. rigidulus*, ale s výrazně kratšími a relativně širšími listy.

NORSKO: **Finnmark:** Porsangerfjord, Kolvik, 24. 7. 1894 E. Ryan (TRH).

VELKÁ BRITÁNIE: **Scotland, Perthshire:** Kirkton Glen, Balquhidder, 19. 8. 1967 E. Wallace (E).

Skup. č. 8: *Didymodon cf. rigidulus* („španělské typy“). Rostliny popisované ve výsledcích, extrémně malých rozměrů, s nejistým zařazením ke druhu *Didymodon rigidulus*. 3 měřené položky.

ŠPANĚLSKO: **Andalucía, Almería:** Sorbas, Karst en Yeso (Kučera E930); Tabernas, „Mini-Hollywood“ (Kučera E955); Alcolea, Casa del Elpalme (Kučera E935).

Skup. č. 9: *Didymodon cf. rigidulus*, s jednovrstevnými okraji a přítomností gem, přechodný částí kvalitativních znaků k druhu *Didymodon acutus*. 3 měřené položky.

RAKOUSKO: **Steiermark:** Häuselberg bei Leoben, 680 m, (Köckinger 92-11); Liebsberg bei Bruck/Mur, 500 m (Köckinger 95-41); Ruine Rabenstein, 650 m (Köckinger 94-161).

Skup. č. 10: *Didymodon rigidulus*, mohutné rostliny dosahující rozměrů *Didymodon validus*. 7 měřených položek.

NĚMECKO: **Nordrhein-Westfalen:** Zingenberg, IV. 1886, H. Winter (JE). Wintershagen, 280 m, 22. 9. 1928 (JE)

RAKOUSKO: **Osttirol:** Hohe Tauern: Bergsporn zwischen Ködnitz- und Peischlachtal, 2050 m, VIII. 1942 Th. Herzog (JE). **Steiermark:** Winklern W Oberwölz, 400 m (Köckinger 94-223).

SLOVINSKO: Julische Alpen, Rote Wand am Mangart, 2500 m, 11. 9. 1898 J. Baumgartner (W).

ŠVÝCARSKO: **Graubünden:** Zwischen Lenz und Bergün, 1300 m, s. d., H. Winter (JE); an Felsen der Bernina ..., VIII. 1865, H. Graef (JE)

Skup. č. 11: *Didymodon glaucus sensu stricto*. 27 měřených položek.

RAKOUSKO: **Niederösterreich:** bei Ried nächst Hollenburg a. d. Donau, Baumgartner 15.10.1899 W, Kremstal, Hartenstein, 550 m, Baumgartner 25.10.1915 (PRC). **Salzburg:** Neukirchen a. Gr. Venediger, Kühler Grund, Loeske 16.8.1932 ZT. **Steiermark:** Aflenzer Steinbrüche bei Leibnitz, ca. 300 m, Breidler 9.5.1889 (GZU), dtto Głowacki 11.10.1909 (GZU); NE Unzmarkt oberhalb Nußdorf, ca. 820 m, Köckinger 94-69; Stubalpe, Schwarzenbachgraben, ca. 1100 m, Köckinger 7.5.1988, dtto, 980 m, Kučera 9.9.1998 (E2787); Winklern W Oberwölz, ca. 400 m, Köckinger 94-223; zwischen Neumarkt und Wildbad Einöd, ca. 800 m, Köckinger 94-138

ŠVÝCARSKO: **Fribourg:** Fribourg, caverne au dessous de la Misericorde, 625 m, P.G.M. Rhodes 6.12.1920 ZT.

ČESKÁ REPUBLIKA: Moravský kras: Skalní Mlýn, Podpěra 31.3.1907 (PRC); Býčí skála, 340 m, Podpěra 7.5.1910 (PR), dtto Kučera 10.4.1997 (CS1879); Suché údolí u Blanska, Podpěra 30.3.1913 PR; Pustý žleb, 350 m, 30.3.1907 leg. J. Podpěra (PR). Český kras, Kosoř, IV. 1892 leg. Velenovský (PRC). Český Krumlov, Dobrkovice, Podpěra VIII.1899 (PR).

NĚMECKO: Schweppenburg, ca. 120 m, H. Andres s. dato S, M. **Bayern**, bei Lenggries, P. A. Hammerschmid, 5.10.1908 M. **Hessen:** Battenfeld, Ufer der Eder, J. Futschig, 6.11.1966 S.

VELKÁ BRITÁNIE: **N Wiltshire**, Swindon, Wroughton, Townsend, 25.8.1961 (BM). **Sussex:** between Shoreham and Bramber, Nicholson, 17.10.1908 (Z).

NORSKO: **Oppland:** Gudbrandsdalen, Hedalen, infra pr. Ødegaarden, Ryan, VII.1899 (O); Kvamsporten i Nordre Fron, Kaalaas, 31.12.1908 (W), dtto 7.8.1904 (O); Nordre Fron, Tårud, Kaurin, 5.8.1904 (PC), dtto 21.7.1897 (H). **Sør-Trøndelag**, Røros, Skårhåmmårdalen S for Kåsa, 680 m, A. A. Frisvoll, 8.8.1982 (TRH).

ŠVÉDSKO: **Dalsland:** Bäcke s:n, Björtveten, NV-sidan av Korpetjärnsberget, Hallingbäck 18.6.1984 (S).

Skup. č. 12: *Didymodon verbanus*. 33 měřených položek.

ITÁLIE: **Piemonte:** Baveno, Lago Maggiore, Nicholson 6.5.1910 BM, dtto Dixon 3.4.1912 BM; Verbània-Pallanza, E. Corti 28.1.1914 BM; **Lombardia:** Cantù, Zecchio, Artaria 11.11.1914 BM; Guanzate?, Artaria

3.9.1923 M; Tremezzo, 305 m, Artaria 26.8.1914 PR; Valle di Vico, ca. 300 m, Artaria, 10.9.1922 M; Varena, Ufer des Sees, Artaria 31.8.1914 M; Villa Fulvia nächst Lipomo, 350 m, Artaria VIII.1921 PRC; **Liguria**: Lavagna, Riviera di Levante, Artaria 16.7.1924 M.

ŠVÝCARSKO: **Ticino**: Astano, Jäggli s. dato ZT, dtto 640 m, Kučera 6.5.1998 (E2091); Bellinzona, Jäggli 12.4.1930 ZT, dtto Jäggli 30.4.1942 ZT, dtto Loeske 28.9.1933 S, dtto 230 m, Jäggli VIII.1934 PR; Breganzona, 400 m, Culmann, 7.4.1914 ZT, dtto 310 m, Kučera 5.5.1998 (E2074); Brissago, M. Eiger X.1915 BM, dtto 220 m, Amann, 6.9.1930 ZT; Caslano, Jäggli 8.5.1935 ZT; Caslano, Grotto alla Valle, Jäggli, VIII.1932 ZT; Gravesano, Jäggli 22.5.1920 ZT; Lugano, Dixon, 17.4.1912 BM; Lugano-Cassarina, 310 m, Urmi 22.2.1992 Z, dtto Kučera 5.5.1998 (E2047); Lugano-Sorengo, 350 m, Kučera 5.5.1998 (E2057), dtto 370 m, Kučera 5.5.1998 (E2056); fra Melide e Morcote, Amann 3.5.1914 Z; Mendrisio, Jäggli 18.1.1923 ZT; Muzzano, 400 m, Culmann 7.4.1914 PRC; Sessa, 390 m, J. Weber 1.6.1919 ZT

Skup. č. 13: *Didymodon subandreaeoides*. 24 měřených položek.

KANADA: **British Columbia**: Joho valley, rocks. 6.8.1904 leg. J. Macoun (herb. S, 2 položky); Pipestone Pass, 7000 ft, rocks. 5.7.1904 leg. J. Macoun (herb. S); McArthurs Pass, 2950 m, 10.8.1904 leg. J. Macoun (herb. S), dtto 7500' (S). **Yukon**: Bonnet Plume Range, Pinguicula Lake: 64°42' N, 133°26' W, 2800 - 3200 ft elev., 21.7.1976 leg. D. H. Vitt (herb. S).

RAKOUSKO: **Kärnten**: Hohe Tauern: Winkl, path Gößnitzfall - Bruchetalm, 1400 - 1450 m, Kučera (E1601) – Leitertal, Leiternalm nahe Bachfassung, ca. 2000 m, Köckinger (97-759). **Salzburg**: Radstädter Tauern, W Weißbeck, Südhang unterh. der Riedlingscharte, ca. 2180 m, Köckinger (97-539) – E Zalußenalm, S-Hang der Plankowitzspitze, ca. 1800 m, Köckinger (97-626). **Steiermark**: Rottenmanner Tauern: Kl. Geierkogel E Hochschwung, ca. 1800 m, Köckinger (97-441); Eisenerzer Alpen: SW slope of Gröblzinken ENE of Eisenerzer Reichenstein, 1840 m, Kučera (E2737) – S slopes of Mt. Wildfeld, 1690 m, Kučera (E2767). **Osttirol**: Hohe Tauern, Venedigergruppe: zwischen Zunagl und Muswand W Hinterbichl, ca. 2350 m, Köckinger (97-1180) – Medelspitze S Großglockner, ca. 2650 m, Köckinger (97-793), Kučera (E1799, E1812) – Ködnitztal valley, above the Lucknerhütte, 2450 - 2500 m, Kučera (E2706) – Rocks NE of Lucknerhaus, 2100 m, Kučera (E2724).

NĚMECKO: **Bayern**: Zugspitze, 2900 m, 5.9.1997 leg. M. Preußing (herb. Preußing); Berchtesgaden, bei Funtensee, ca. 1630 m, 11.8.1920 leg. Th. Herzog (herb. JE)

RUMUNSKO: Făgăraș Mts., Mons Királykő prope Zernyest (Zărnești), ca. 1500 m, 2.10.1962 leg. L. Vajda (herb. BP).

SLOVENSKO: Mons Javorinka prope Podspády, 1500 m. 21.8.1962 leg. Á. Boros, BP; Hohe Tatra, Tokarnyn Wrch (=Tokáreň, ca. 1200 m), 17.7.1906 leg. Györfly (herb. JE).

ŠVÝCARSKO: **Bern**: Kl. Scheidegg, ca. 2100 m, August 1920 leg. Th. Herzog (herb. JE).

Skup. č. 14: *Didymodon cf. subandreaeoides* („alpské typy“). 2 měřené položky.

RAKOUSKO: **Salzburg**: Kl. Guglspitze, 2550 m, Köckinger (98-670); **Osttirol**: Medelspitze S Großglockner, ca. 2650 m, Köckinger (97-793), Kučera (E1812).

Skup. č. 15: *Didymodon cf. subandreaeoides* („velšský typ“). 1 měřená položka.

VELKÁ BRITÁNIE: **Wales**: Caernarfon, Snowdon, on volcanic ash boulders, Clogwyn du'r Arddu, Sept. 1924 leg. D. A. Jones (herb. E).

Měřené znaky u jednotlivých skupin shrnuje následující tabulka. Vysvětlení zkratk znaků viz kapitola Metodika.

Tab. 5.1: Přehled měřených znaků u jednotlivých skupin. „+“ značí, že daný znak byl u skupiny zaznamenáván. Tabulka pokračuje na další straně.

Skupina	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Znak															
LL	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
MW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
LL/MW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
BW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
BW/MW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

CoW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CoW/BW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tab. 5.1(pokračování z předchozí strany).

Skupina	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Znak															
LB-MW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
LB-MW/LL	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
LaL-REC[up]	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
REC[up]/LaL	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
LaL-REClo			+				+	+					+	+	+
REClo/LaL			+				+	+					+	+	+
CoE	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
CoE/LL	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
UpCW			+				+	+					+	+	+
UpCLW	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
UpCWW			+				+	+					+	+	+
UpCWW/UpCW			+				+	+					+	+	+
BaCW			+				+	+					+	+	+
BaCLW	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
BaCWW _h			+				+	+					+	+	+
BaCWW _h /BaCW			+				+	+					+	+	+
BaCH			+				+	+					+	+	+
BaCLH	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
BaCWW _v			+				+	+					+	+	+
BaCWW _v /BaCH			+				+	+					+	+	+
BaCH/BaCW			+				+	+					+	+	+
BaCLH/BaCLW	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
gem	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
pap	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
mar	+	+	+	+	+	+	+	+	+						

5.2 Metodika prováděných statistických analýz

Údaje z 221 statisticky hodnocených populací byly zkoumány pomocí metod mnohorozměrné analýzy a rovněž tak byla data pro jednotlivé skupiny a „skupiny skupin“, odpovídající skutečným taxonům analyzována pomocí klasické popisné statistiky.

Mnohorozměrná analýza dat zahrnovala analýzu hlavních komponent (PCA) a diskriminační analýzu.

5.2.1 Analýza hlavních komponent (PCA, principal component analysis)

Pro zobrazení vztahů mezi objekty a měřenými znaky je nutné zmenšit počet rozměrů n -rozměrného prostoru, daného n měřenými znaky, na zobrazitelný dvou- či třírozměrný prostor. Pro tento typ transformace je vhodné použít právě PCA, která redukuje počet původních os na menší počet vzájemně nekorelovaných, pravoúhlých os vytvářením lineárních kombinací původních znaků, tedy složených znaků, které nejsou korelované. Prvních několik os, zpravidla 2 – 4, vyjadřují po transformaci podstatnou část variability původního souboru, procento variability vysvětlené dalšími osami postupně klesá. PCA ukazuje vztahy mezi jednotlivými objekty (zde představovanými jednotlivými „populacemi“ – tedy hodnotami získanými průměrem všech měřených hodnot daného znaku z položky) nezávisle na naší klasifikaci, proto je možné na jejím základě odhadovat, nakolik je naše klasifikace podporována naměřenými hodnotami.

Hodnoty použité k analýze byly získány z průměrů hodnot každého ze znaků v celé položce, po logaritmické transformaci s výjimkou znaků CoE, CoE/LL a binárně kódovaných znaků.

PCA byly prováděna programy CANOCO 4.0 (ter Braak & Šmilauer 1998) a SYNTAX 5.0 (Podani 1994), výstupy z obou programů se liší prakticky jen absolutní hodnotou souřadnic objektů na jednotlivých osách a znaménkem na ose x. Grafický výstup je zpracován programem STATISTICA 5.1 (StatSoft Inc., 1984 – 1997).

5.2.2 Diskriminační analýza

Pro testování významu jednotlivých proměnných pro nejlepší rozdělení podle apriorní klasifikace byla použita diskriminační analýza. Protože kanonická korespondenční analýza (CCA) je zobecněním lineární diskriminační analýzy, je možné ji v programu CANOCO získat spuštěním CCA, s Hillovým škálováním se zaměřením na mezidruhové vzdálenosti (ter Braak & Šmilauer 1998).

Byl zjišťován jednak vliv jednotlivých znaků, tedy jejich přínos pro oddělení zvolených skupin za předpokladu, že by byly použity jako jediný diskriminační znak („marginal effects“ v terminologii programu CANOCO), a poté byly znaky, které prošly testem signifikance, použity kumulativně („conditional effects“). To bylo prováděno metodou postupného výběru (forward selection), kdy znak s největším příspěvkem k oddělení námi klasifikovaných skupin (s největší hodnotou marginálního efektu) testujeme Monte-Carlo permutačním testem (bylo prováděno 999 permutací), a pokud je znak signifikantní na zvolené úrovni (tedy při 999 permutacích 0.001), je přidán k modelu (použit k vysvětlení zvolené klasifikace). Tím dojde obvykle k změně pořadí významnosti ostatních proměnných vzhledem k jejich existujícím vzájemným korelacím. Znak, který nyní přispívá největší měrou k objasnění zbytkové variability testujeme stejným způsobem, a tak pokračujeme až do chvíle, kdy další ze znaků, přidávaných k modelu, na zvolené úrovni signifikantní vliv nemá.

Hladina významnosti je při Monte Carlo testu pouze odhadována, proto dochází nečásto k různým výsledkům, pokud osciluje kolem námi zvolené hodnoty. Proto byly v některých případech akceptovány i znaky s hladinou signifikance o něco vyšší, než 0.001, pokud patřily mezi dobře interpretovatelné znaky.

Grafy byly zpracovány v programu STATISTICA 5.1.

5.2.3 Popisná statistika

V popisné části jsou jednotlivé taxony tabulkově popsány pomocí funkcí průměr, směrodatná odchylka, minimum, maximum, medián, první a třetí kvartil (tedy 25. a 75. percentil). Funkce jsou vypočteny z hodnot naměřených na jednotlivých listech, tedy ne z průměrů celých položek pro lepší představu o konkrétních hodnotách, které můžeme měřením získat. Nejsou popisované uměle vytvořené přechodné skupiny (5, 6, 9, 10), taxony *Didymodon mamillosus* a *Barbula abbreviatifolia*, které považuji za umělé, nepřirozeně definované (viz výsledky a diskusi) ani skupiny, které jsem nebyl schopen jednoznačně přiřadit k některému z taxonů, charakterizovaných v této práci (8, 14, 15). Taxony *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* jsou charakterizovány pouze jako kolektivní taxon *Didymodon acutus* s. l., protože měřené znaky nedovolovaly u značného počtu položek jednoznačné zařazení k jednomu z těchto taxonů, a naměřené hodnoty by se tudíž mohly významně lišit od skutečnosti.

Praktická použitelnost znaků, získaných krokovou diskriminační analýzou je ilustrována na vybraných příkladech frekvenčními grafy (histogramy), na kterých jsou vyneseny relativní četnosti v jednotlivých kategoriích, kterých bylo voleno vždy 20 na celkovém rozpětí hodnot.

Hodnoty nejvýznamnějších diskriminačních znaků z těch, které byly měřeny u všech taxonů, tedy LL, MW, LL/MW, LB-MW/LL, LaL/REC, CoW a CoE/LL jsou vyneseny v percentilových grafech zobrazující 3., 10., 25., 50., 75., 90. a 97. percentil hodnot znaku u taxonů *Didymodon acutus* s. l., *D. rigidulus*, *D. validus*, *D. glaucus*, *D. verbanus* a *D. subandreaeoides*.

5.3 Výsledky

5.3.1 Analýza hlavních komponent (PCA)

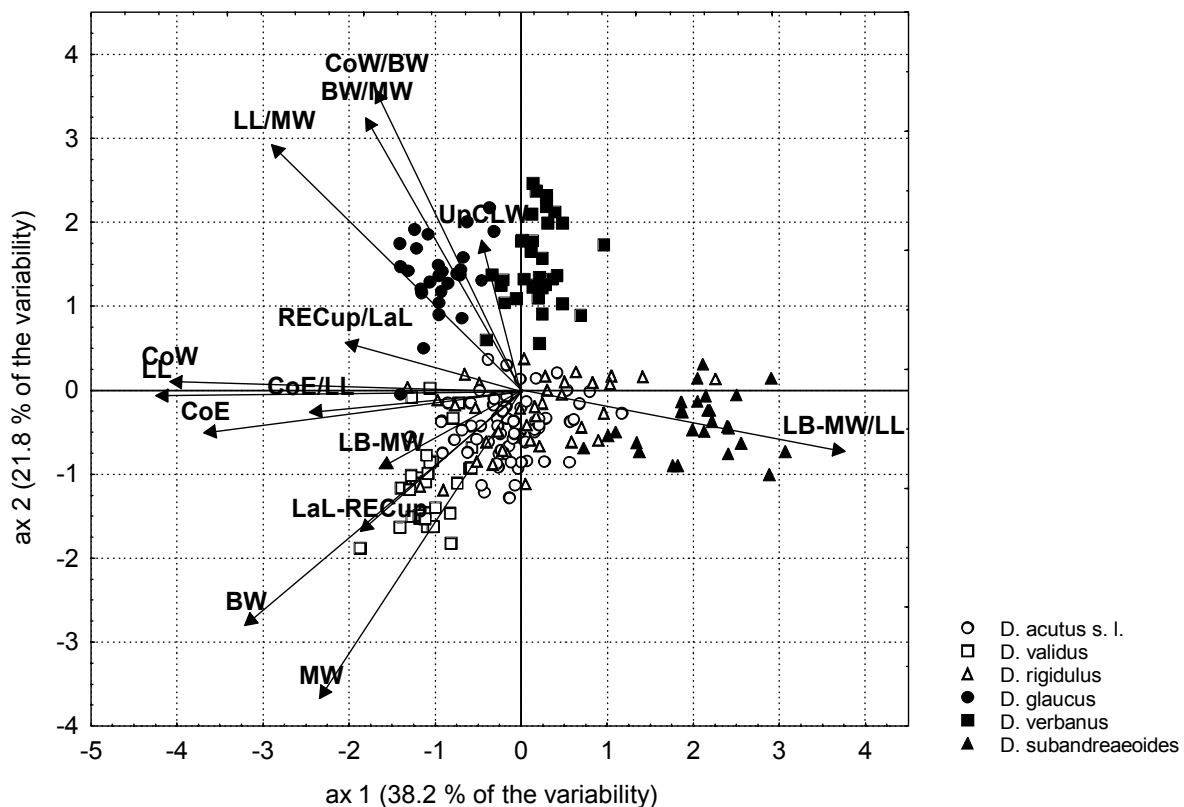
5.3.1.1. PCA všech studovaných skupin

V prvním kroku byly do analýzy zařazeny všechny taxony (skupiny 1 – 15), pro přehlednost jsou skupiny 1, 2, 5 a 6 označeny jako *Didymodon acutus* s. l., skupiny 4, 7 – 10 jako *Didymodon rigidulus* a skupiny 13 až 15 jako *Didymodon subandreaeoides*. Hodnoceny jsou znaky měřené u všech skupin, tedy 1 – 5, 7 – 12, 14 – 16 (číslování znaků viz kapitolu Metodika).

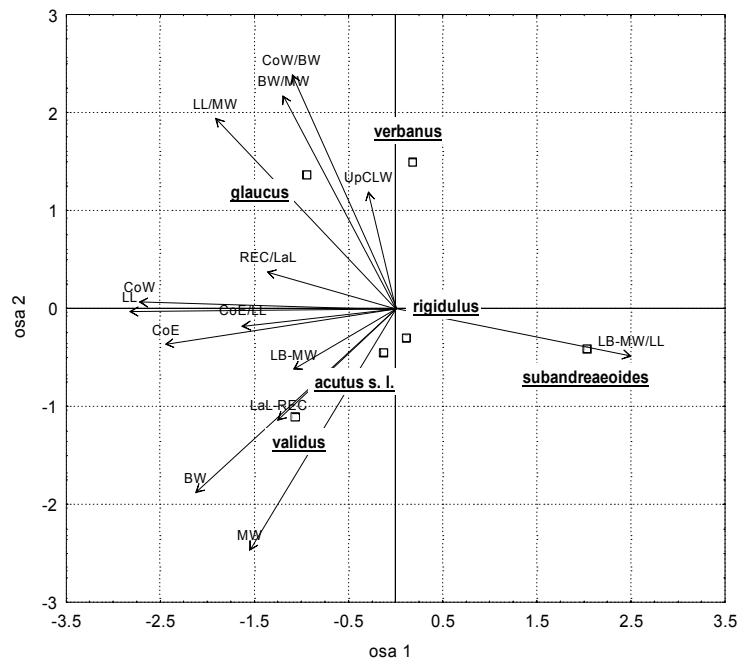
Výsledek vidíme na grafech 5.3.1.1-2. Variabilita vysvětlená prvními dvěma osami představuje 38.2 a 21.8 %, jejich součet je tedy 60.0 %. V prvním grafu jsou v ordinačním prostoru vyneseny jednotlivé objekty, představující položky, v druhém pak centroidy jednotlivých skupin taxonů spolu s vektory znaků (proměnných).

První ordinační osa je korelována zejména se znaky délka listu, šířka žebra, relativní vzdálenost nejšířšího místa listu od báze a vybíhavá část žebra a podle této osy jsou tedy odděleny zejména populace *Didymodon subandreaeoides* listů s velkou relativní vzdáleností nejšířšího místa listu od báze a krátkých listů s úzkým žebrem. Na grafu 1 je ale dobře patrné, že populace tohoto druhu s delšími listy se značně překrývají s *Didymodon rigidulus*. Druhá osa poměrně výrazně separuje skupinu *Didymodon glaucus* s. l., tedy včetně *D. verbanus*, a to zejména v korelaci se znaky relativní šířka žebra u báze a poměr šířky listu u báze a maximální šířky, které jsou u této skupiny větší. *Didymodon rigidulus* s. l. (včetně *D. acutus* s. l. a *D. validus*) je v ordinačním prostoru vymezeném prvními dvěma osami značně homogenní, na okraj variability je vytlačován pouze taxon *Didymodon validus*, zejména v korelaci s větší šířkou listů.

Graf 5.3.1.1: PCA všech měřených skupin.



Graf 5.3.1.2: PCA všech měřených skupin. Centroidy objektů a vektory znaků

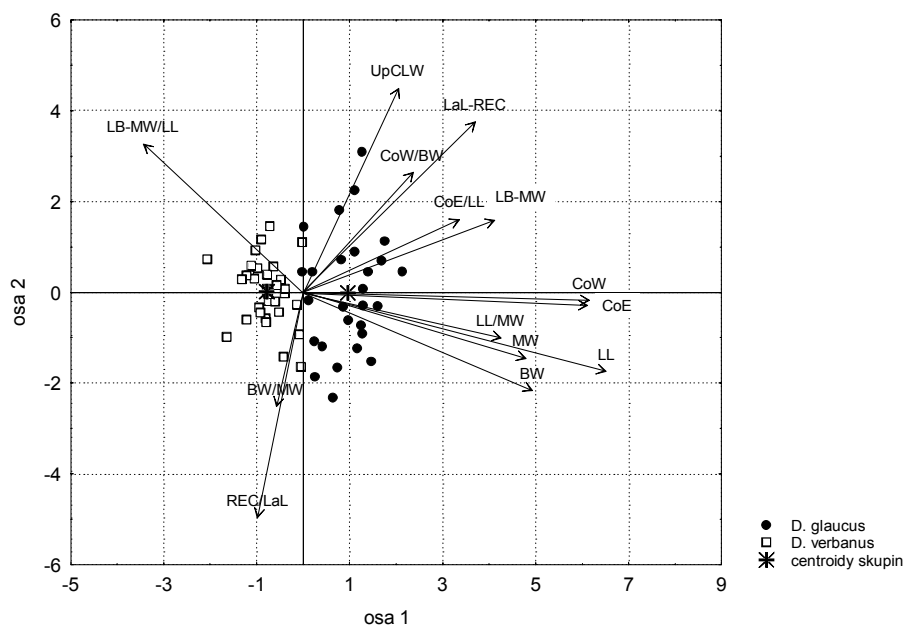


5.3.1.2. Skupina *Didymodon glaucus*

Ve druhém kroku byla analyzována samostatně skupina *Didymodon glaucus* (tedy taxony *D. glaucus* a *D. verbanus*), která už na celkovém grafu vykazuje rozdělení na dvě skupiny. Použity byly stejné znaky jako v analýze všech taxonů. Výsledek ukazuje Graf 3.

Oba taxony se rozdělily podle první osy, která vysvětluje 36.2 % variability (druhá osa vysvětluje 19.2 %, tedy celkem je zobrazeno 55.4% variability). 1. osa je nejvíce korelována se znaky délka listu, šířka žebra a vybíhavá část žebra, které jsou všechny větší u druhu *Didymodon glaucus*. Dobře je pozorovatelný fakt, že *Didymodon verbanus* je ve svých znacích podstatně homogennější než *D. glaucus*. Variabilita druhu *Didymodon glaucus* na druhé ose je zejména korelována s rozdíly v šířce lumen horních čepelných buněk a ohrnutí listů.

Graf 5.3.1.3: PCA skupiny *Didymodon glaucus* s. 1.



5.3.1.3. PCA taxonů *Didymodon subandreaeoides* a *Didymodon rigidulus*

Třetím krokem byla analýza druhu *Didymodon subandreaeoides* ve vztahu k druhu *Didymodon rigidulus* (se zvláštním zřetelem k alpickým formám tohoto druhu) a analýza variability zejména horských populací *Didymodon rigidulus* (pro objasnění postavení taxonu popsaneho jako *Didymodon mamillosus*). Bylo použito znaků 1 – 29, objekty byly ze skupin 4, 7, 8 a 13 až 15. Graf 5.3.1.4 zobrazuje rozložení objektů podle prvních dvou os, graf 5.3.1.5 centroidy taxonomických skupin spolu s vektory znaků. První dvě osy vysvětlují 43.2 a 13.2 % variability, tedy celkem 56.4 %.

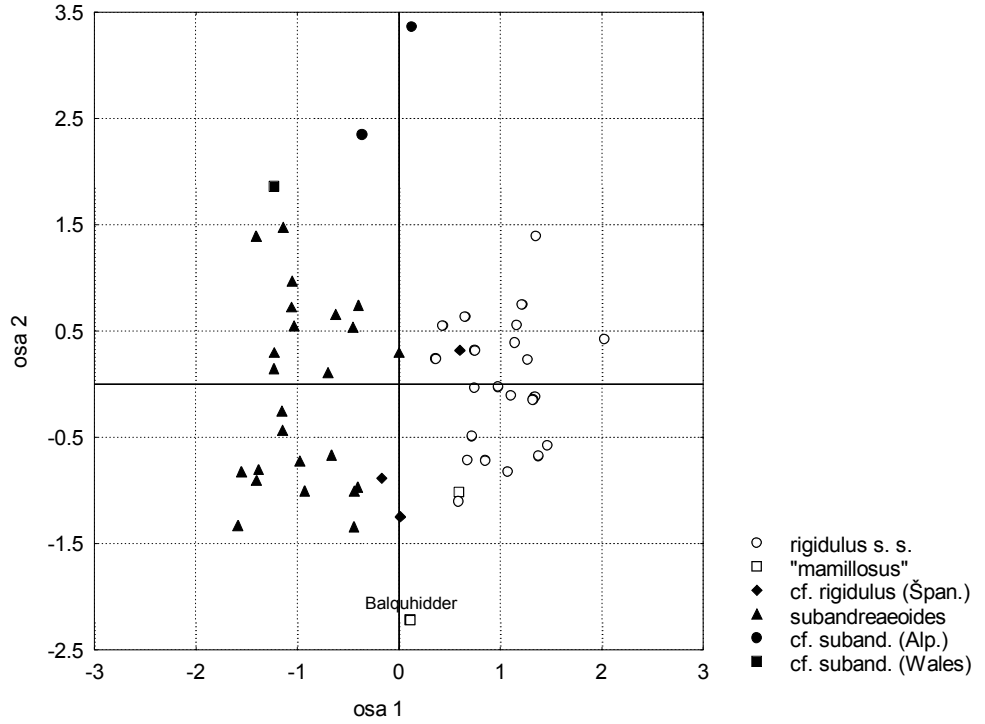
Oba druhy se v měřených znacích skutečně výrazně liší, což je vidět na rozdělení objektů podle první osy, která vysvětluje největší množství variability v souboru. S ní jsou nejvíce korelovány znaky šířka žebra, délka listu, šířka listu a vybíhavá část žebra, které dosahují vyšších hodnot u druhu *Didymodon rigidulus* a relativní tloušťka stěn bazálních buněk a relativní vzdálenost nejšířšího místa listu od báze s vyššími hodnotami u druhu *Didymodon subandreaeoides*. Ve srovnání s celkovou analýzou všech taxonů, ve které nemohly být použity znaky absolutní a relativní šířky buněčných stěn ani rozměry bazálních buněk, zde tedy nedošlo k žádné podstatné změně ve významu znaků, znak relativní tloušťky bazálních stěn je pouze dalším ze znaků vysoce korelovaných s ostatními znaky, důležitými pro oddělení obou taxonů.

Vnitřní diference obou skupin není příliš výrazná. Ve skupině *Didymodon rigidulus* je pouze jedna populace výrazně stranou od ostatních, a to populace představující typovou položku *Didymodon mamillosus*, lišící se od ostatních zejména relativně kratšími bazálními buňkami. Druhá z populací celkem jednoznačně určitelná jako *D. mamillosus* je však již ve shluku s ostatními populacemi *Didymodon rigidulus*. Dvě z populací tzv. „španělského“ typu *Didymodon rigidulus* jsou měřenými charakteristikami blíže populaci *Didymodon subandreaeoides* (a také třeba typu *Didymodon mamillosus*) než populacím *Didymodon rigidulus*. Ve skupině *Didymodon subandreaeoides* jsou podle očekávání výrazně odlišeny zejména dvě pozoruhodné populace z rakouských Alp (viz diskuse), a to zejména na základě výrazně delších bazálních buněk. Druhý ze znaků, který poměrně výrazně odlišuje tyto alpské populace, šířka žebra, je zde poněkud „maskován“ polarizací proti populacím *Didymodon rigidulus*, ale promítnutím na první osu je i tento rozdíl poměrně dobře patrný. Sporná velšská populace se jednoznačně řadí kvantitativními znaky mezi *Didymodon subandreaeoides*, dokonce je vzdálenější od centroidu populací *Didymodon rigidulus* než samotný centroid populací *Didymodon subandreaeoides*, nebyl zde však hodnocen kvalitativní znak přítomnost gem. Mezi populacemi *Didymodon subandreaeoides* je však její poloha rovněž okrajová, liší se zejména tloušťkou (absolutní i relativní) horních i bazálních buněk a delšími bazálními buňkami.

5.3.1.4. Analýza skupiny *Didymodon rigidulus sensu lato*

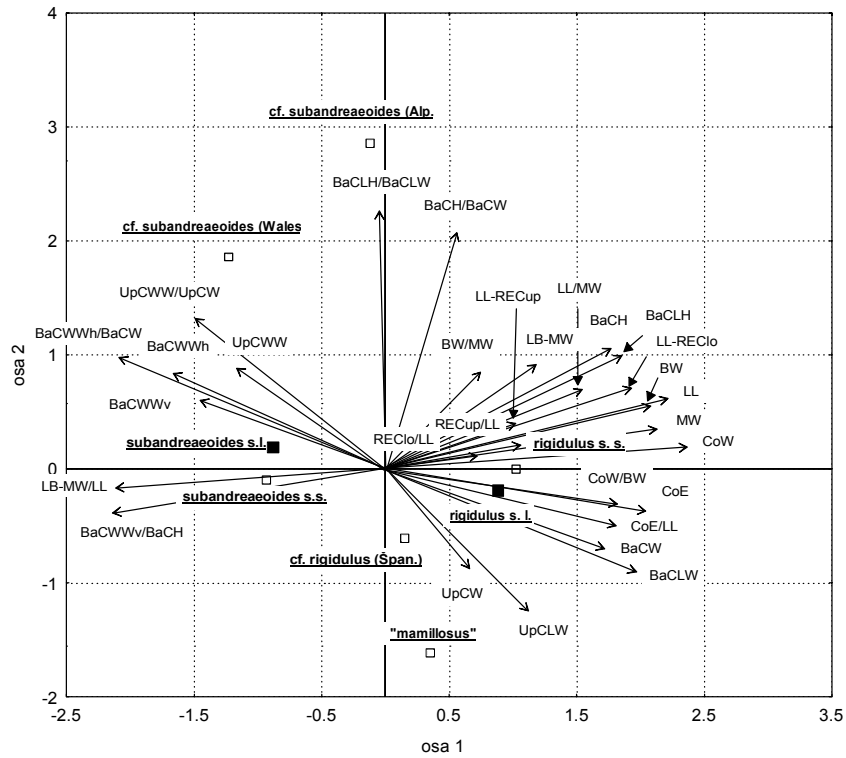
V dalším kroku byl analyzován „shluk“ z první analýzy tvořený taxony *Didymodon rigidulus* s. s., *D. acutus* s. l., *D. validus* a jejich přechodnými formami (skupiny 1 – 10). Analýza byla pro srovnání provedena jednou bez použití binárně kódovaných kvalitativních znaků, tedy se znaky 1 – 5, 7 – 1, 14 – 16, 18, 20 a 29 (grafy 6 a 7) a jednou s nimi, tedy s přidáním znaků 30 – 32 (grafy 8 a 9). Na grafech 6 a 7 vysvětlují první dvě osy 40.6 a 21.2 % variability (celkem 61.8 %), na grafech 8 a 9 pak 35.9 a 23.9 % (celkem 59.8 %).

Na grafech 6 a 8 vidíme, že objekty tvoří tři shluky, které jsou tvořeny taxony *Didymodon rigidulus* s. s. (skupiny 4, 7 – 10), *Didymodon acutus* s. l. (1, 2, 5, 6) a *Didymodon validus* (skupina 3). Přidání kvalitativních znaků k diferenciaci těchto shluků poměrně výrazně přispělo, zejména oddělení skupin *Didymodon rigidulus* a *D. acutus* s. l. V obou případech je možné pozorovat (lépe na grafu 8), že objekty tvoří jakousi podkovu, na



Graf 5.3.1.4: PCA objektů *Didymodon rigidulus* a *Didymodon subandreaeoides*.

Graf 5.3.1.5: PCA objektů *Didymodon rigidulus* a *Didymodon subandreaeoides*. Centroidy taxonů a vektory znaků.

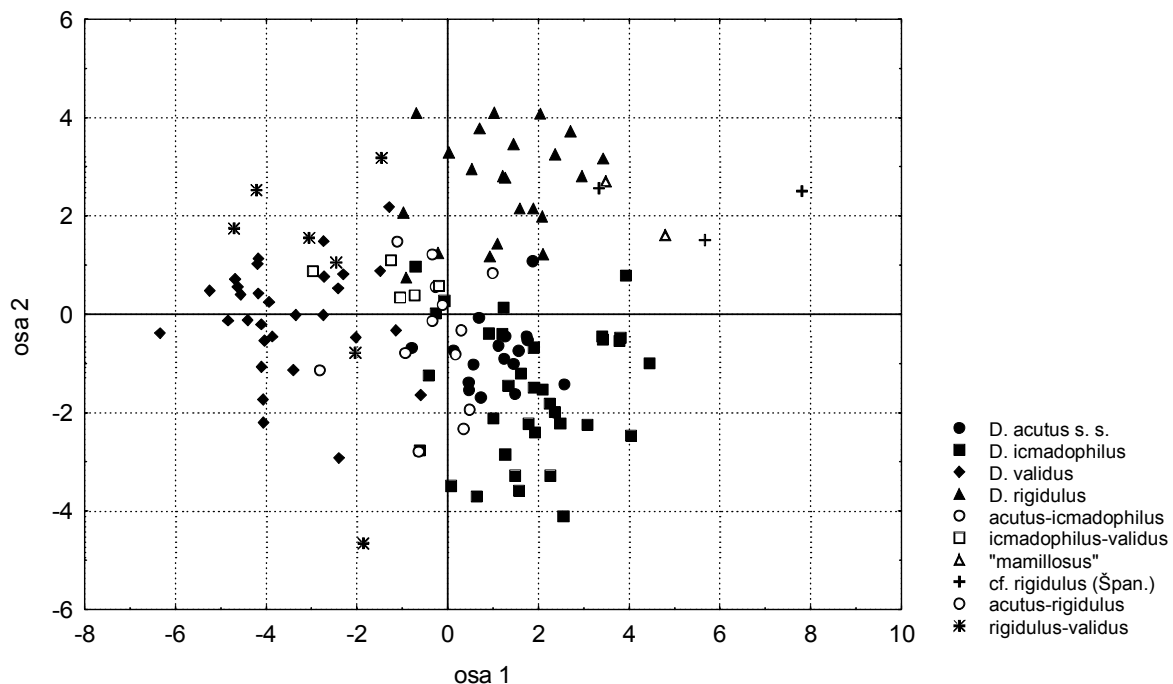


jejichž koncích jsou populace *Didymodon rigidulus* a *Didymodon acutus* s. l., inflexní bod pak tvoří populace *Didymodon validus*.

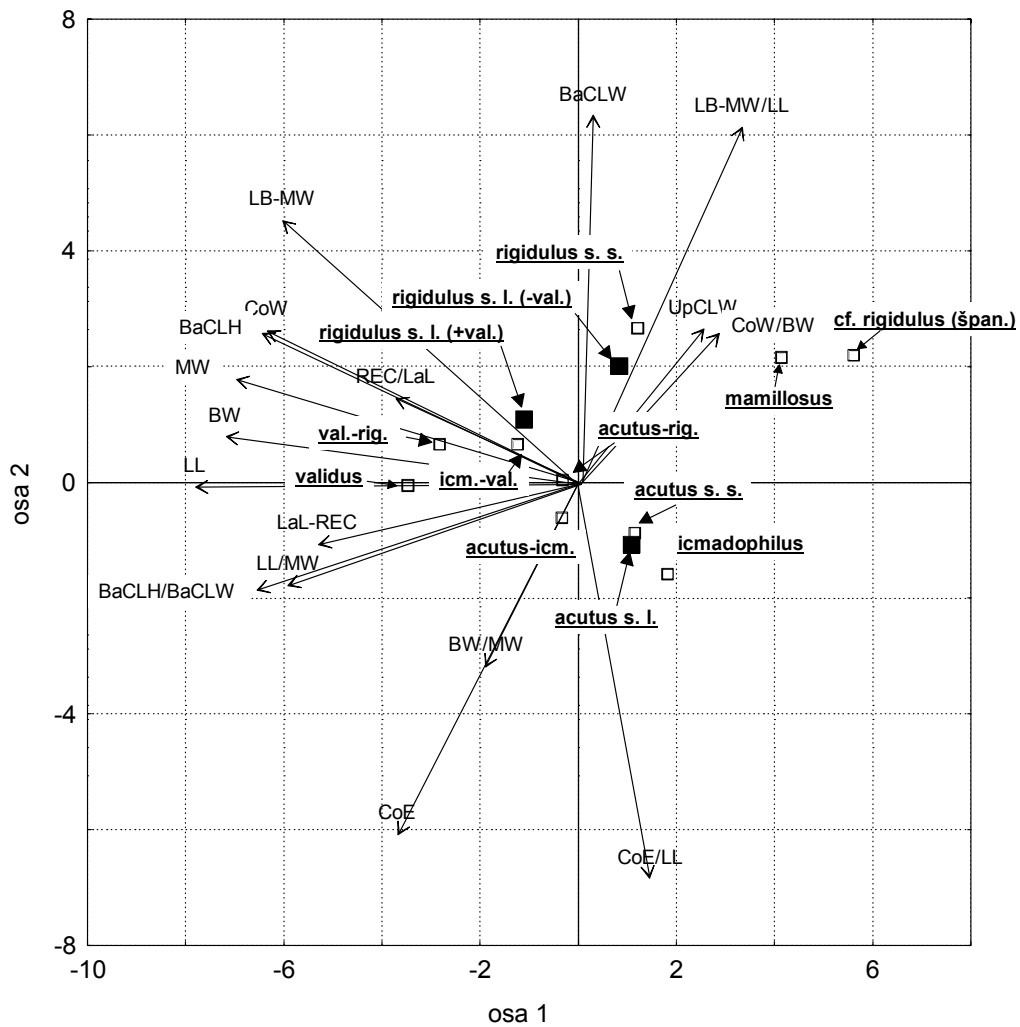
První osa dělí objekty v podstatě podle velikosti (největší korelace se znaky délka listu, délka/šířka, max. a bazální šířka listu, délka/šířka bazálních buněk). Logicky jsou tedy na jednom konci osy zejména populace *Didymodon validus* a populace přechodných typů mezi *Didymodon rigidulus* a *D. validus* a na druhém populace „krátkolistých“ forem *Didymodon rigidulus* (zejména španělské typy skupiny 8 a „*Didymodon mamillosus*“). *Didymodon acutus* s. l. a *D. rigidulus* jsou rozděleny podle druhé osy v korelaci se znaky relativní a absolutní vybihavost žebra, šířka bazálních buněk (první dvě větší, třetí menší v komplexu *Didymodon acutus*) a kvalitativními znaky počtu vrstev buněk okrajů (dvouvrstevné u *Didymodon rigidulus*) a přítomnosti gem (u *Didymodon rigidulus*) na grafech 8 a 9. Samotná přítomnost gem ovšem nestačí na diferenciaci skupiny *Didymodon validus* nebo na „přetažení“ skupiny 9 mezi objekty, tvořené jednoznačně populacemi *Didymodon rigidulus*. Populace *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* nejsou v podstatě separovány ani za použití kvalitativních znaků, ačkoli na okraj „podkovy“, v negativní korelaci se znaky vzdálenosti nejširšího místa listu od báze, šířkou žebra, výškou bazálních buněk jsou vytlačovány pouze některé objekty, hodnocené jako *D. icmadophilus*. Populace hodnocené jako přechodné typy (skupina 5), se spíše než do shluku tvořeného populacemi *D. acutus* s. l. posouvají poněkud směrem k ostatním taxonům komplexu (*D. validus* a *D. rigidulus*), i když jejich centroidy leží blíže centroidu skupiny *Didymodon acutus*. Skupiny přechodných typů mezi *D. icmadophilus* a *D. validus* (sk. 6) a mezi *D. validus* a *D. rigidulus* (sk. 10) se podle očekávání řadí do mezilehlých poloh, i když existují výjimky, zejména ve skupině 10. Přechodné typy mezi *D. acutus* a *D. rigidulus* (sk. 9) se v obou případech řadí blíže centroidu skupiny *Didymodon acutus* (což není překvapivé vzhledem k tomu, že znaky nebyly váženy a rozhodovalo tedy pouze množství společných znaků).

Na základě PCA je vidět, že poněkud častěji jsou dokumentovány přechody mezi *Didymodon acutus* a *D. validus* než mezi *D. validus* a *D. rigidulus*.

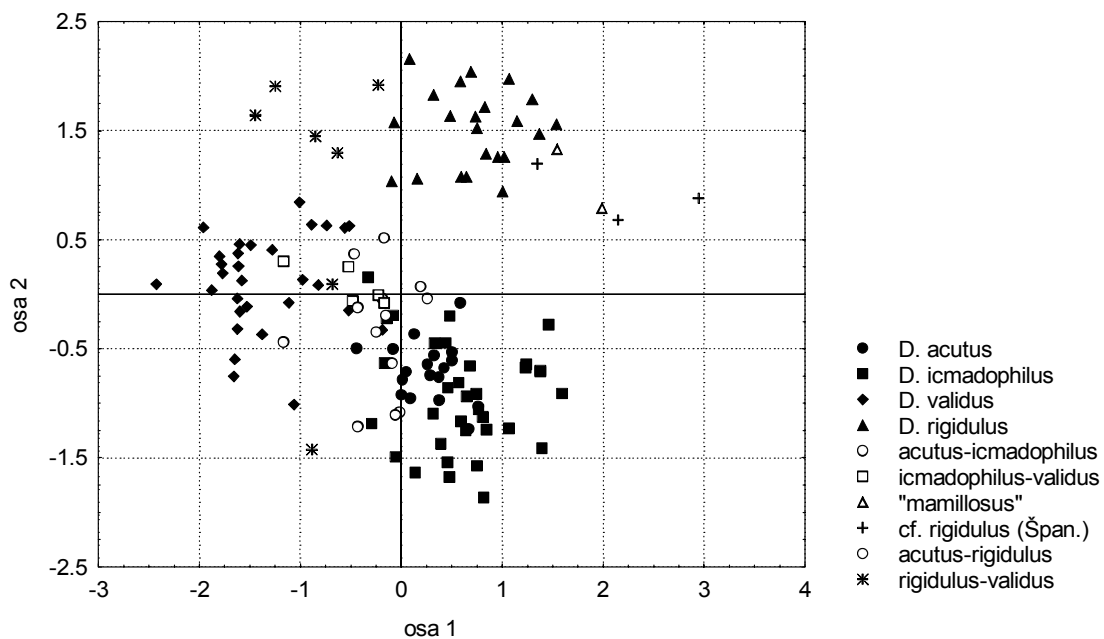
Graf 5.3.1.6: PCA objektů *Didymodon rigidulus* s. lat. bez kvalitativních znaků



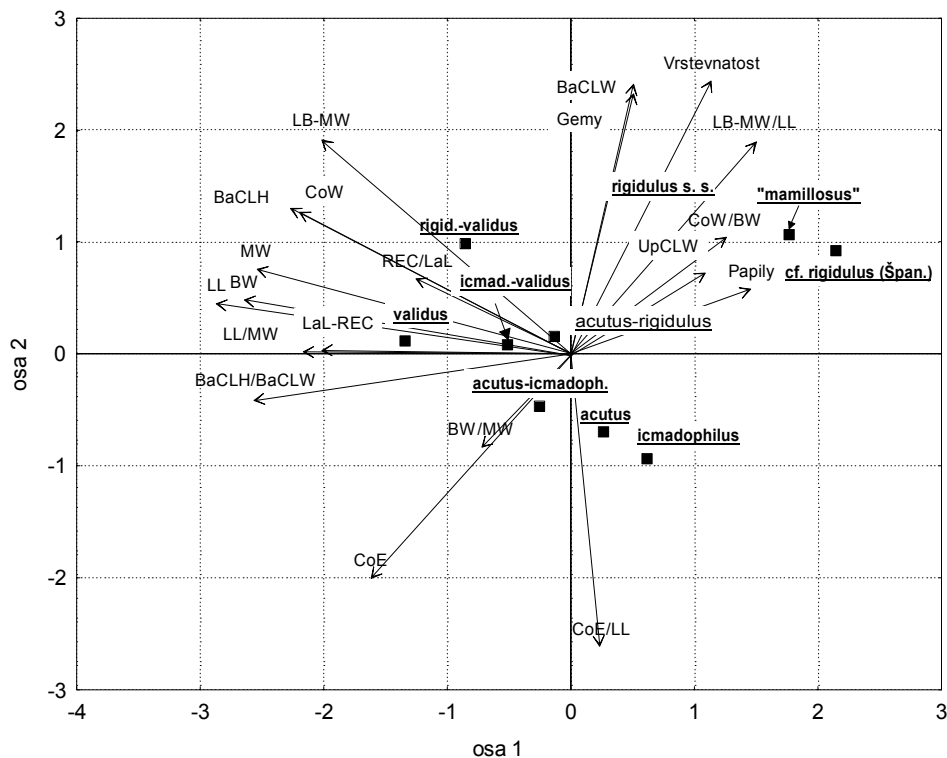
Graf 5.3.1.7: PCA objektů *Didymodon rigidulus* s. lat. bez kvalitativních znaků. Centroidy skupin a vektory znaků



Graf 5.3.1.8 PCA objektů *Didymodon rigidulus* s. lat. Kvalitativní znaky zařazeny



Graf 5.3.1.9: PCA objektů *Didymodon rigidulus* s. lat. Kvalitativní znaky zařazeny



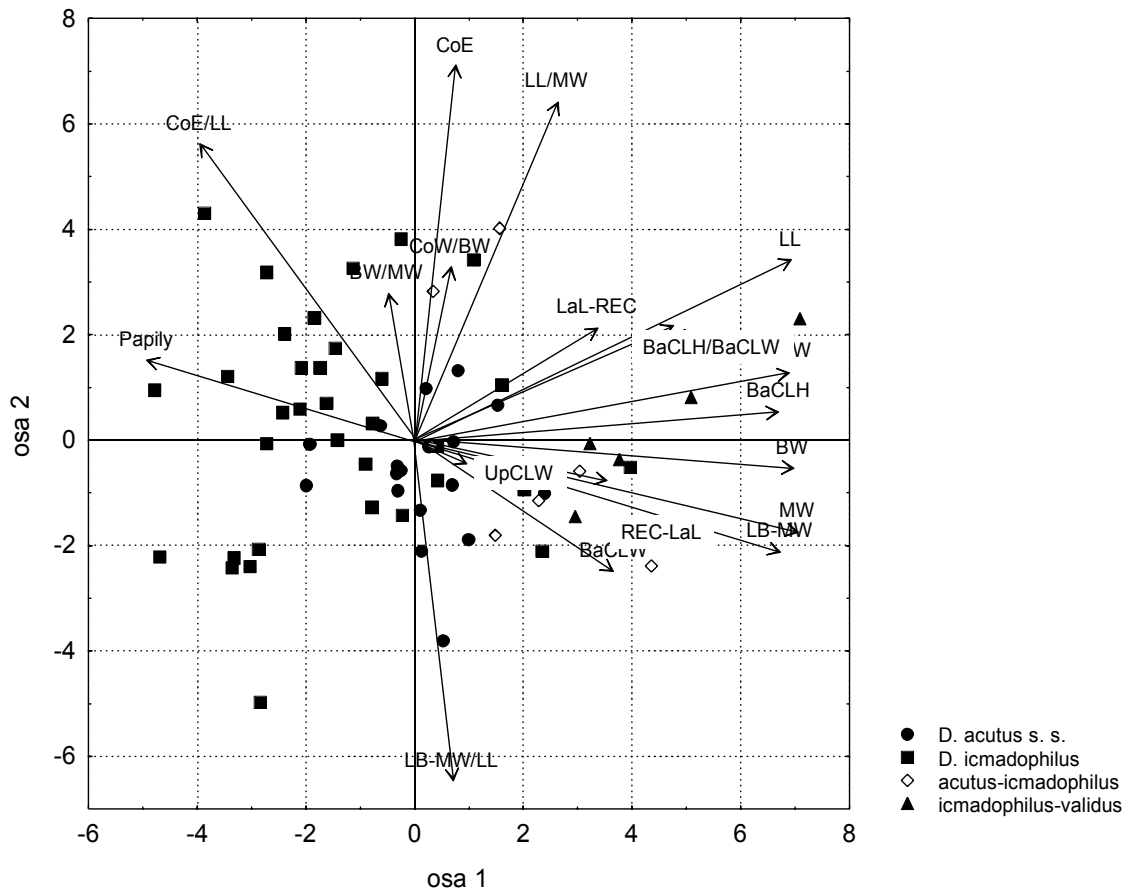
5.3.1.5. PCA skupiny *Didymodon acutus* sensu lato

Pro vyloučení možnosti přílišného ovlivnění znaky oddělujícími populace *Didymodon validus* a *D. rigidulus* od populací *D. acutus* s. l. byla provedena ještě dodatečná analýza skupin 1, 2, 5 a 6, tedy pouze těch, u kterých byla apriorně předpokládána příslušnost k *Didymodon acutus* s. l., zejména pro zobrazení „pozic“ populací hodnocených jako *Didymodon acutus* s. s., *D. icmadophilus* a Müllerova taxonu *Barbula abbreviatifolia*. Znaky použité v analýze byly shodné jako v předchozím případě s použitím kvalitativních znaků, nebyly použity znaky gemy a vrstevnatost okrajů (pro jejich invariabilitu v těchto skupinách). Výsledek ukazují grafy 10 a 11. První dvě osy představují 33.8 a 19.2 % variability (tedy spolu 53 %).

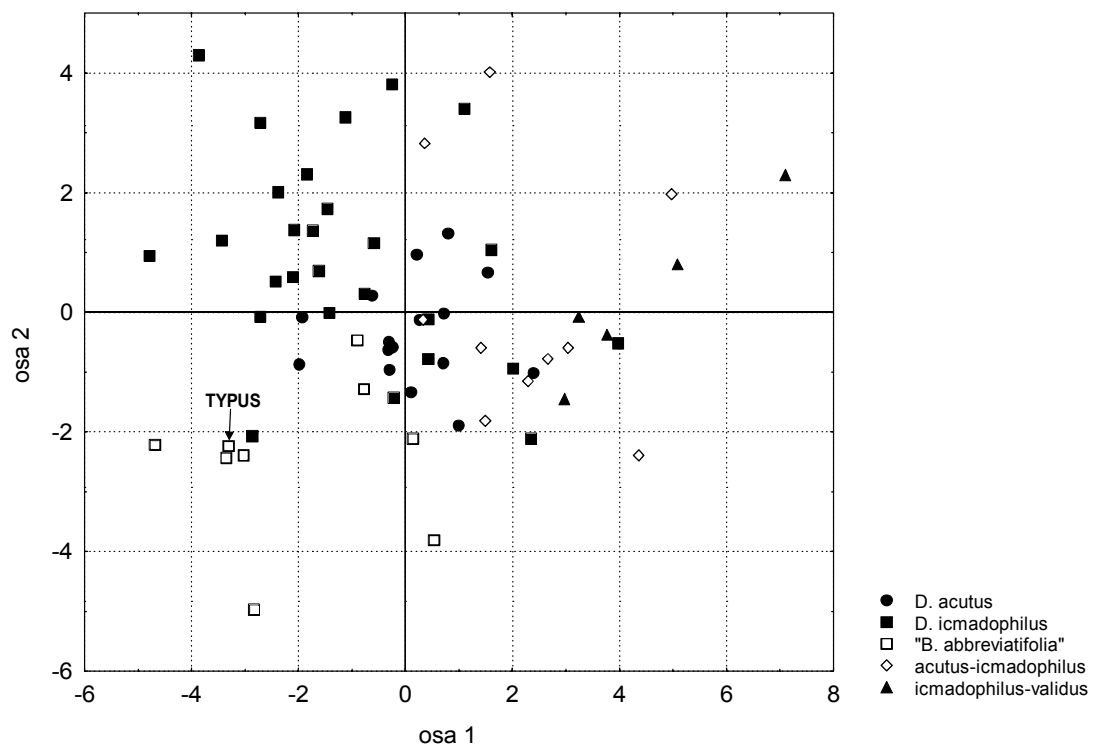
Přestože na grafech je konečně možné pozorovat jistou separaci taxonů *D. acutus* a *D. icmadophilus* podle první osy, množství překryvů je značné. K separaci, podle očekávání, nejvíce přispívá znak papily (nepapilnaté populace, hodnocené jako *D. icmadophilus*, jsou uprostřed populací *D. acutus*). Znak relativní vybihavosti žebra dosahuje, jak je z grafu patrné, vyšších hodnot u většiny populací *D. icmadophilus* než je tomu u většiny populací *D. acutus*, jiné populace *D. icmadophilus* jsou však s tímto znakem výrazně negativně korelovány.

Přechodné typy k *Didymodon validus* jsou z části separovány na základě celkově větších rozměrů (znaky LL, MW, BW, BaCLH, CoW, LB-MW), podobně jako *D. validus* s. s. od *D. acutus* s. l. v předchozích analýzách. Populace ze skupiny 5 se díky shodě v kvalitativním znaku nepřítomnosti papil řadí opět mezi *D. acutus*, na okraj jeho variability. Taxon „*Barbula abbreviatifolia*“, uměle oddělený podle listů, jejichž poměr délky a šířky nedosahuje 2.35 představuje určitou skupinu, která je od ostatních objektů oddělena kromě znaku LL/MW také relativně větší vzdáleností nejširšího místa listu od báze a kratší absolutní délkou vybihavé části žebra, ne všechny objekty ve smyslu Müllerovy definice by se do tohoto shluku separovaly a naopak jeden objekt, hodnocený podle Müllerových kritérií jako *Didymodon icmadophilus* by v něm byl.

Graf 5.3.1.10: PCA objektů *Didymodon acutus* s. l.



Graf 5.3.1.11: PCA objektů *Didymodon acutus* s. l.



5.3.2 Diskriminační analýza

5.3.2.1 Analýza všech populací

Do analýzy byly, stejně jako u PCA, zařazeny všechny skupiny a znaky 1 – 5, 7 – 12, 14 – 16. Testován byl význam jednotlivých znaků pro oddělení objektů do skupin na nejvyšší taxonomické úrovni, představované zde (1) komplexem *Didymodon rigidulus* s. latiss. (skupiny 1 – 10), (2) komplexem *Didymodon glaucus* (skupiny 11 – 12) a druhem *Didymodon subandreaeoides* (skupina 13) včetně sporných tří populací, tvořících skupiny 14 a 15.

Variabilita vysvětlená měřenými znaky vysvětluje 85.0 % z celkové variability. „Diskriminační sílu“ jednotlivých znaků udává tabulka 5.3.2.1.

Tab. 5.3.2.1: Příspěvek jednotlivých znaků použitých samostatně k oddělení skupin *Didymodon rigidulus* s. l., *D. glaucus* s. l. a *D. subandreaeoides* („marginal effects“). **Lambda1** = vlastní číslo, vyjadřující velikost diskriminačního efektu příslušného znaku

Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
BW/MW	0.68	LB-MW/LL	0.49	REC/LaL	0.18
CoW/BW	0.65	BW	0.45	UpCLW	0.14
LL/MW	0.65	CoE/LL	0.43	LaL-REC	0.12
CoW	0.61	LL	0.39	LB-MW	0.01
MW	0.58	CoE	0.39		

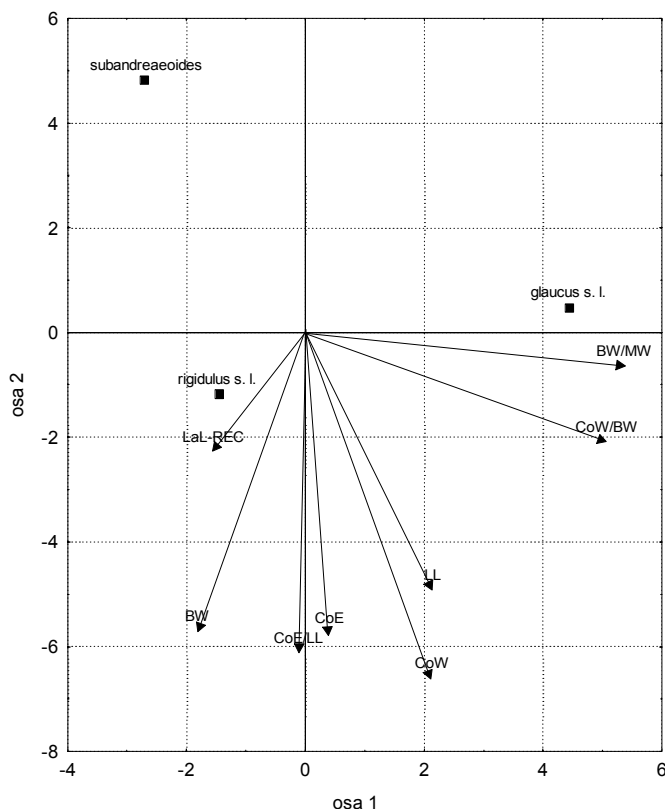
Diskriminační účinky signifikantních znaků, postupně přidávaných do modelu pro vysvětlení variability uvádí tabulka 5.3.2.2.

Tab. 5.3.2.2: Signifikantní znaky, použité společně k oddělení skupin *Didymodon rigidulus* s. l., *D. glaucus* s. l. a *D. subandreaeoides* („conditional effects“). **P** = parciální test efektu znaku na diskriminaci při přidání k již vybraným znakům; **LambdaA** = vlastní číslo, vyjadřující velikost parciálního efektu znaku při přidání k již vybraným znakům; **Kum. %** = kumulativní procentický podíl variability vysvětlené přidáním znaky z variability vysvětlené všemi znaky

Znak	P	LambdaA	Kum. %	Znak	P	LambdaA	Kum. %
BW/MW	0.001	0.68	40.0	CoW/BW	0.001	0.02	96.4
CoW	0.001	0.54	71.8	LaL-REC	0.001	0.02	97.4
CoE/LL	0.001	0.21	83.8	LL	0.002	0.02	98.4
BW	0.001	0.15	92.6				
CoE	0.001	0.04	95.0				

Z tabulky vyplývá, že statisticky signifikantní na zvolené úrovni pro oddělení skupin *Didymodon glaucus* s. l., *Didymodon rigidulus* s. l. a *Didymodon subandreaeoides* jsou poměr šířky listu u báze k maximální šířce, šířka žebra, relativní vybihavost žebra, šířka listu u báze, absolutní délka vybihavé části žebra, relativní šířka žebra u báze a vzdálenost ohrnutí listů od konce čepele. Graficky je tato situace vyjádřena na grafu 5.3.2.1. První dvě diskriminační osy vyjadřují 44.1 a 39.5 % z celkové variability, tedy celkem 83.6 %. Skupina *Didymodon glaucus* je oddělena zejména relativně širším žebrem a málo zúženými bázemi listů, *Didymodon subandreaeoides* charakterizuje proti dvěma zbývajícím taxonům zejména úzké žebro a kratší listy, *Didymodon rigidulus* odděluje od ostatních skupin zejména větší vybihavost žebra a větší šířka báze (silně korelovaná s maximální šířkou listů). Znaky relativní vzdálenosti nejširšího místa listu od báze, poměr délky a šířky listů nebo maximální šířka z grafu vypadly pro vysokou korelaci s ostatními diskriminujícími znaky.

Graf 5.3.2.1. Diskriminační analýza skupin *Didymodon rigidulus* s. l., *Didymodon glaucus* s. l. a *Didymodon subandreaeoides*. Centroidy těchto skupin jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



5.3.2.2 Analýza komplexu *Didymodon glaucus*

Stejně jako při PCA byly hodnoceny skupiny tvořené populacemi *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*, použité znaky byly shodné s předchozím případem. Přehled příspěvku jednotlivých znaků k vysvětlení variability podává tabulka 5.3.2.3. Celkově bylo všemi znaky vysvětleno 82.5 % z celkové variability.

Tab. 5.3.2.3: Příspěvek jednotlivých znaků použitých samostatně k oddělení taxonů *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*.

Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
LL	0.71	LaL-REC	0.32	CoE/LL	0.10
CoW	0.60	BW	0.29	REC/LaL	0.05
CoE	0.52	MW	0.23	UpCLW	0.03
LL/MW	0.44	CoW/BW	0.17	BW/MW	0.01
LB-MW/LL	0.33	LB-MW	0.15		

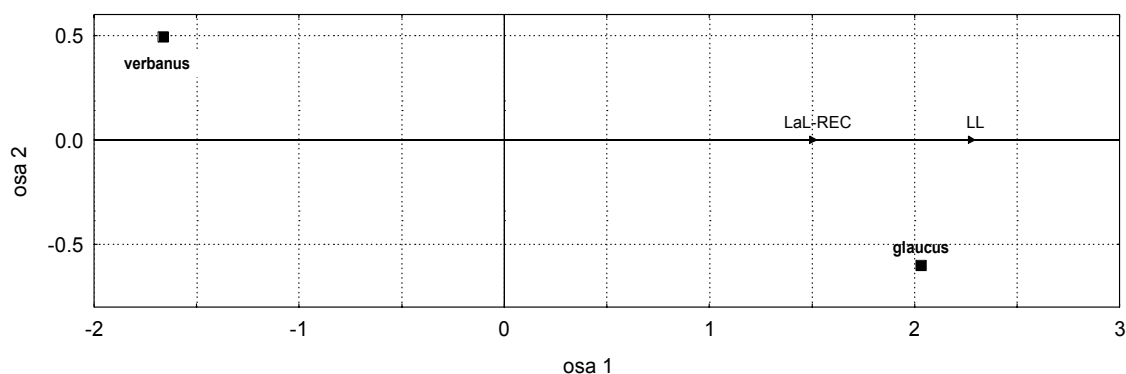
Při postupné selekci (tab. 5.3.2.4) je po zařazení nejvýznamnějšího znaku, délky listů, který je podle očekávání signifikantní na hladině 0.001, dalším (a jediným) signifikantním znakem, který vysvětluje největší část zbylé variability vzdálenost mezi koncem ohrnutí listů a koncem čepele. Znaky LL a LaL-REC vysvětlí 93.9 % z variability vysvětlené všemi znaky. Znak LaL-REC není ovšem příliš použitelným znakem pro praktické rozlišení taxonů z důvodu, že část listů obou taxonů není ohrnutá vůbec (konkrétně 13.6 % měřených listů *D. glaucus* a 4.7 % listů *D. verbanus*). Proto byl testován další znak s vysokou rozlišovací schopností, šířka žebra, a do modelu byl přidán, přestože jeho signifikance je poněkud menší

($P < 0.007$). Celkově vysvětlená variabilita těmito dvěma znaky je však jen o necelá 3 % menší než v předchozím případě. Graficky je výsledek postupné selekce znázorněn na grafu 5.3.2.2. První kanonická osa zde představuje 75.1 % celkové variability v souboru, druhá nekanonická osa pak zbylých 24.9 %.

Tab. 5.3.2.4: Signifikantní znaky, použité společně k oddělení taxonů *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*

Znak	P	LambdaA	Kum. %
LL	0.001	0.71	85.5
CoW	0.007	0.04	91.0

Graf 5.3.2.2. Diskriminační analýza komplexu *Didymodon glaucus*. Centroidy skupin jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



5.3.2.3 *Didymodon rigidulus* a *Didymodon subandreaeoides*

Znaky oddělující nejlépe oba taxony byly testovány na dvou různých úrovních. První byly tvořena, tak jako při PCA, skupinami 4, 7, 8 a 14 – 16 za použití znaků 1 – 29. Při použití relativně velkého množství znaků jsou marginální efekty jednotlivých znaků použitých samostatně k vysvětlení variability velmi malé vzhledem k celkové variabilitě. Následující tabulka podává přehled marginálních efektů deseti „nejlepších“ znaků. Všemi znaky bylo vysvětleno 91.5 % celkové variability.

Tab. 5.3.2.5: Příspěvek deseti znaků s nejvyšším koeficientem lambda použitých samostatně k oddělení taxonů *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* za použití znaků 1 - 29

Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
BaCWWh/BaCW	0.76	LB-MW/LL	0.59
CoW	0.75	CoE/LL	0.55
CoW/BW	0.67	BaCWWh	0.53
BaCLW	0.63	LL	0.51
CoE	0.62	BaCWVv/BaCH	0.49

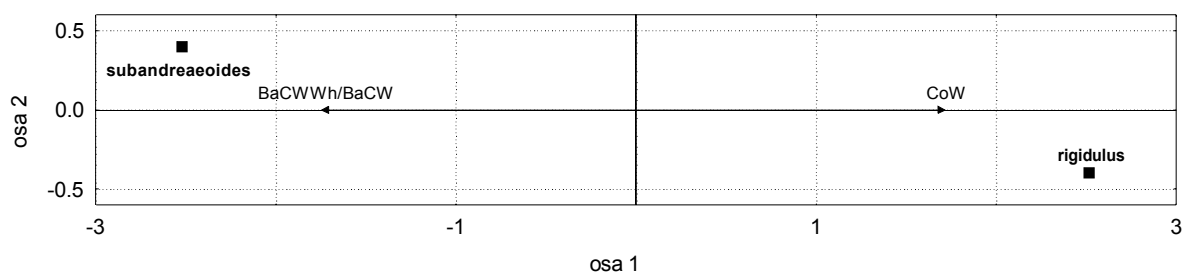
Výsledky postupné selekce znaků přináší následující tabulka:

Tab. 5.3.2.6: Signifikantní znaky, použité společně k oddělení taxonů *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* za použití znaků 1 - 29

Znak	P	LambdaA	Kum. %
BaCWWh/BaCW	0.001	0.76	83.4
CoW	0.001	0.10	94.4

Zde tedy vidíme, že většina znaků je ve skupinách *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* vysoce korelovaná, jediné dva znaky signifikantní na úrovni 0.001 vysvětlí 94.4 % celkové variability vysvětlené všemi znaky. Těmito znaky jsou relativní šířka stěn bazálních buněk a šířka žebra. Z grafu 5.3.2.3 vidíme polohu centroidů obou taxonů vzhledem k vektorům obou signifikantních znaků – tedy objekty patřící ke skupinám klasifikovaným jako *Didymodon rigidulus* mají širší žebro a objekty klasifikované jako *D. subandreaeoides* mají relativně širší stěny bazálních buněk. První kanonická diskriminační osa vysvětluje 86.4 % variability, druhá osa, nekorelovaná se znaky pak zbylých 13.6 %.

Graf 5.3.2.3: Diskriminační analýza druhů *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* za použití znaků 1 – 29. Centroidy taxonů jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



Pro srovnání byla provedena diskriminační analýza obou skupin bez použití znaků relativní a absolutní šířky buněčných stěn, které se sice ukázaly být velmi hodnotným klasifikačním znakem, ale poměrně obtížně využitelným v praxi bez použití metod analýzy obrazu, protože rozdíly se pohybují v desetinách μm . Použité znaky byly tedy pouze standardně měřené ve skupině *Didymodon rigidulus* (1 – 5, 7 – 12, 14 – 16, 18, 20 a 29), do analýzy mohlo být proto také přidány hodnoty ze skupin 9 a 10, u kterých nebyly měřeny rozměry buněk pomocí analýzy obrazu.

Marginální efekty jednotlivých znaků podává následující tabulka. Všemi měřenými znaky vysvětleno 87.6 % variability, tedy jen nepatrně méně než v předchozím případě, při měření 12 dalších znaků.

Tab. 5.3.2.7: Příspěvek jednotlivých znaků použitých samostatně k oddělení taxonů *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* za použití znaků 1 – 5, 7 – 12, 14 – 16, 18, 20 a 29

Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
CoW	0.67	MW	0.40	LaL-REC	0.07
LB-MW/LL	0.56	CoW/BW	0.31	BaCLW	0.07
CoE	0.44	LL/MW	0.24	BaCLH/BaCLW	0.06
CoE/LL	0.44	REC/LaL	0.16	UpCLW	0.02
BW	0.42	BaCLH	0.16	LB-MW	<0.01
LL	0.40	BW/MW	0.12		

Srovnání s předchozí tabulkou je poměrně zajímavé – výrazně se například snížil přínos znaku šířka lumen bazálních buněk a naopak zvýšil se význam relativní vzdálenosti nejširšího místa listu od báze (to je dobře vysvětlitelné tím, že v této sestavě se zvýšil počet rostlin *Didymodon rigidulus* s výrazně dlouhými listy, které jsou ve skupině 10). Rovněž, ze stejného důvodu vzrostl význam znaků šířka listů (bazální i maximální, obě jsou vysoce korelované).

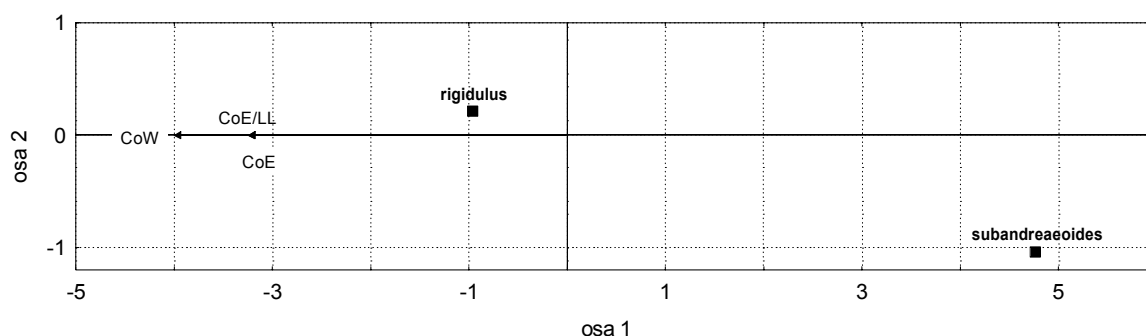
V další tabulce (5.3.2.8) jsou shrnuty výsledky postupné selekce nejvýznamnějších znaků. Signifikantní na úrovni 0.001 jsou znaky šířka žebra, relativní a absolutní vybihavost žebra, které spolu vysvětlují 93.2 % celkové variability vysvětlené všemi znaky. Všechny tři

znaky dosahují vyšších hodnot u druhu *Didymodon rigidulus*, jak je vidět z grafu 5.3.2.4. První kanonická diskriminační osa zde představuje 82.1 % celkové variability, druhá nekanonická osa 17.9 %.

Tab. 5.3.2.8: Signifikantní znaky, použité společně k oddělení taxonů *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* za použití znaků 1 – 5, 7 – 12, 14 – 16, 18, 20 a 29.

Znak	P	LambdaA	Kum. %
CoW	0.001	0.67	76.1
CoE/LL	0.001	0.13	90.9
CoE	0.001	0.02	93.2

Graf 5.3.2.4: Diskriminační analýza druhů *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides* za použití znaků 1 – 5, 7 – 12, 14 – 16, 18, 20 a 29. Centroidy taxonů jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



5.3.2.4 Analýza skupiny *Didymodon rigidulus sensu lato*

Diskriminační analýzou byly zjišťovány znaky, které nejvíce podporují rozdělení objektů do dvou (*Didymodon rigidulus* s. l. včetně *D. validus* (skupiny 3, 4, 7 – 10) na jedné straně a *Didymodon acutus* s. l. (skupiny 1, 2, 5, 6) na druhé straně) a třech skupin (*Didymodon rigidulus*, *D. validus* a *D. acutus* s. l.). Tato analýza byla, stejně jako při PCA, prováděna vždy jednou s kvalitativními znaky a jednou bez nich. V souboru byly tedy použity znaky 1 – 5, 7 – 12, 14 – 16, 18, 20 a 29 – 32, znaky 30 – 32 byly v polovině případů vypuštěny.

Srovnání marginálních efektů jednotlivých znaků pro rozdělení skupiny do dvou a tří taxonů za použití kvalitativních znaků a bez nich přináší následující tabulka. V případě dělení skupiny na dva taxony vysvětlují měřené znaky 76.6 % celkové variability, po přidání kvalitativních znaků je vysvětleno 83.1 %. Při dělení skupiny na tři taxony bez použití kvalitativních znaků je měřenými znaky vysvětleno 71.2 % variability, po přidání kvalitativních znaků pak 81.2 %.

Tab. 5.3.2.9: Příspěvek jednotlivých znaků použitých samostatně k oddělení taxonů v komplexu *Didymodon rigidulus* s. l. (tabulka pokračuje na další straně)

<i>D. acutus</i> a <i>D. rigidulus</i>		<i>D. acutus</i> , <i>D. validus</i> , <i>D. rigidulus</i>		<i>D. acutus</i> a <i>D. rigidulus</i>		<i>D. acutus</i> , <i>D. validus</i> , <i>D. rigidulus</i>	
bez kvalitativních znaků				s kvalitativními znaky			
Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
CoE/LL	0.52	CoE/LL	0.56	Gemy	0.52	Okraje	0.82
LB-MW	0.42	LL	0.54	CoE/LL	0.52	Gemy	0.79
BaCLH	0.32	LB-MW	0.48	LB-MW	0.42	CoE/LL	0.56
LL	0.21	BaCLH/BaCLW	0.41	BaCLH	0.32	LL	0.54
BaCLW	0.20	BaCLH	0.41	Okraje	0.31	LB-MW	0.48

Tab. 5.3.2.9 (pokračování z předchozí strany)

<i>D. acutus</i> a <i>D. rigidulus</i>		<i>D. acutus</i> , <i>D. validus</i> , <i>D. rigidulus</i>		<i>D. acutus</i> a <i>D. rigidulus</i>		<i>D. acutus</i> , <i>D. validus</i> , <i>D. rigidulus</i>	
bez kvalitativních znaků				s kvalitativními znaky			
Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
CoW	0.20	CoE	0.41	LL	0.21	BaCLH/BaCLW	0.41
LL/MW	0.18	MW	0.39	BaCLW	0.20	BaCLH	0.41
LaL-REC	0.12	BaCLW	0.39	CoW	0.20	CoE	0.41
MW	0.11	LL/MW	0.35	LL/MW	0.18	MW	0.39
CoE	0.08	BW	0.35	LaL-REC	0.12	BaCLW	0.39
BW	0.07	LaL-REC	0.29	MW	0.11	LL/MW	0.35
CoW/BW	0.05	LB-MW/LL	0.29	CoE	0.08	BW	0.35
BaCLH/BaCLW	0.05	CoW	0.28	BW	0.07	LaL-REC	0.29
LB-MW/LL	0.04	CoW/BW	0.27	CoW/BW	0.05	LB-MW/LL	0.29
REC/LaL	0.03	UpCLW	0.07	BaCLH/BaCLW	0.05	CoW	0.28
BW/MW	0.02	REC/LaL	0.05	LB-MW/LL	0.04	CoW/BW	0.27
UpCLW	<0.01	BW/MW	0.03	REC/LaL	0.03	Papily	0.25
				BW/MW	0.02	UpCLW	0.07
				UpCLW	<0.01	REC/LaL	0.05
				Papily	<0.01	BW/MW	0.03

Z tabulky marginálních efektů je možné vyčíst, že kvalitativní znaky přítomnosti gem a vrstevnatosti okrajů jsou významnými znaky, přispívající k vysvětlení rozdělení skupiny na dva i tři taxony. Vzájemné pořadí kvantitativních znaků se přidáním znaků kvalitativních nemění. Nejvýznamnějšími z nich jsou relativní vybiřhavost žebra (a to při dělení na dva i tři taxony), vzdálenost nejširšího místa listu od báze a délka listu. Ani na dalších místech není příliš velký rozdíl v pořadí významu jednotlivých znaků pro dělení skupiny na dva nebo tři taxony s výjimkou znaků šířka žebra, která hraje mnohem menší roli při dělení skupiny na tři taxony a poměr délky a šířky bazálních buněk, který je zase při takovém dělení skupiny mnohem významnější.

Srovnání výsledků postupné selekce přináší následující tabulka, zařazené jsou pouze znaky signifikantní na úrovni 0.001:

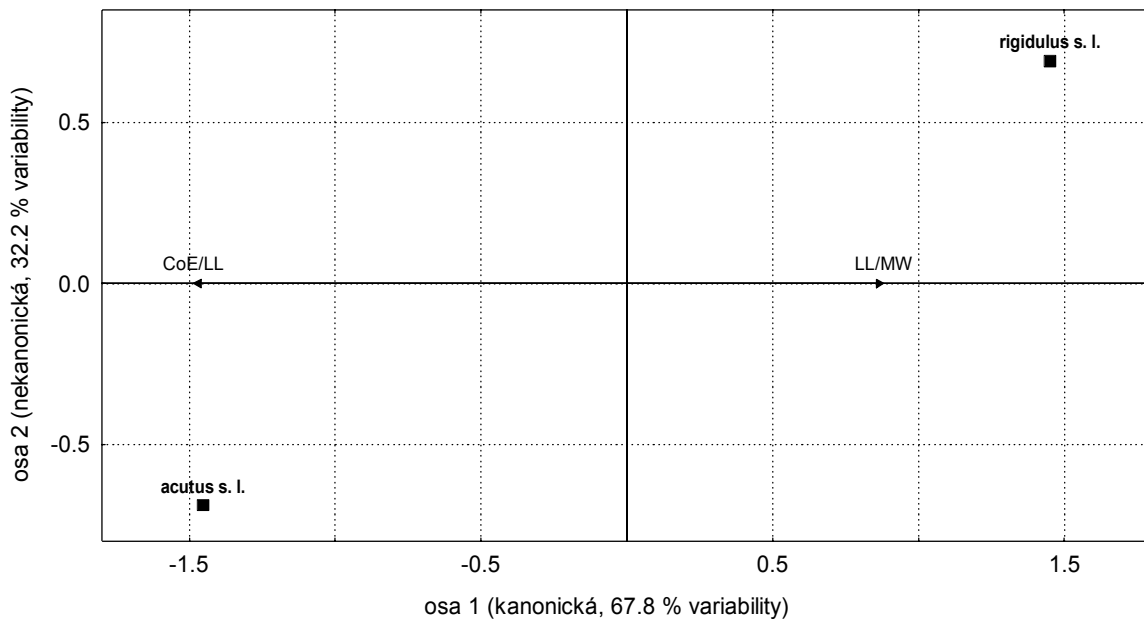
Tab. 5.3.2.10: Signifikantní znaky, použité společně k oddělení taxonů v komplexu *Didymodon rigidulus* s. l.

<i>D. acutus</i> a <i>D. rigidulus</i>			<i>D. acutus</i> , <i>D. validus</i> , <i>D. rigidulus</i>			<i>D. acutus</i> a <i>D. rigidulus</i>			<i>D. acutus</i> , <i>D. validus</i> , <i>D. rigidulus</i>		
bez kvalitativních znaků						s kvalitativními znaky					
znak	lambdaA	kum. %	znak	lambdaA	kum. %	znak	lambdaA	kum. %	znak	lambdaA	kum. %
CoE/LL	0.52	67.5	CoE/LL	0.56	39.4	gemy	0.52	63.4	okraje	0.82	50.6
LL/MW	0.16	88.3	CoE	0.51	75.3	LL	0.21	89.0	LL	0.53	83.3
			CoW/BW	0.12	83.8	CoE/LL	0.06	96.3	gemy	0.10	89.5
			BaCLW	0.06	88.0	CoE	0.01	97.6	CoE/LL	0.07	93.8

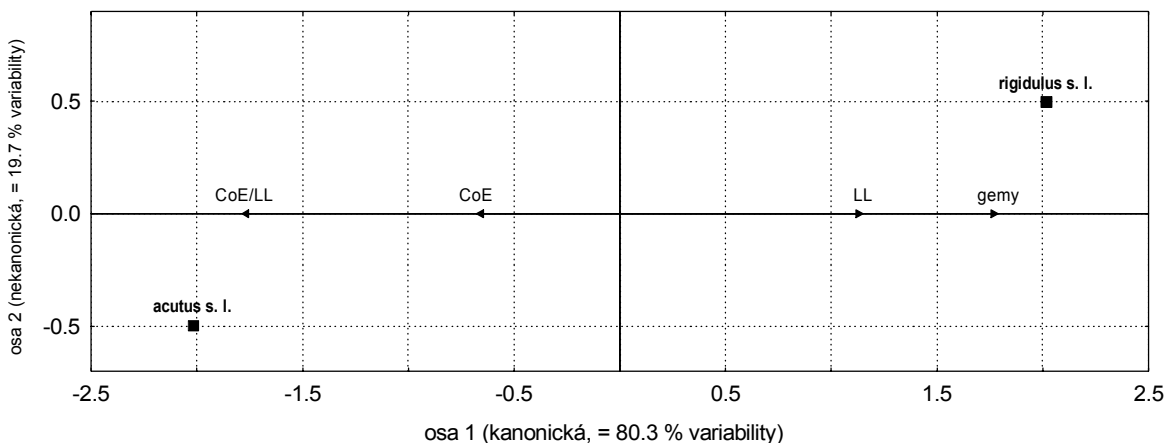
Při dělení skupiny na dva taxony jsou v případě nezařazení kvalitativních znaků (graf 5.3.2.5) signifikantní na zvolené úrovni pouze znaky relativní vybiřhavost žebra v kombinaci s poměrem délky a šířky. Tyto dva znaky spolu vysvětlují 88.3 % variability z variability vysvětlené všemi znaky. Po zařazení kvalitativních znaků (graf 5.3.2.6) se pod hladinu 0.001 dostávají znaky gemy, délka listů, relativní a absolutní vybiřhavost žebra. Tyto znaky spolu vysvětlují 97.6 %, tedy prakticky celou variabilitu vysvětlenou znaky.

Při dělení skupiny na taxony *Didymodon rigidulus*, *D. validus* a *D. acutus* jsou v případě nezařazení kvalitativních znaků (graf 5.3.2.7) signifikantní znaky relativní a absolutní vybíhavost žebra, relativní šířka žebra a šířka bazálních buněk (tyto znaky vysvětlují dohromady 88.0 % variability vysvětlené znaky), po zařazení kvalitativních znaků (graf 5.3.2.8) jsou signifikantní znaky okraje, délka listů, gemy a relativní vybíhavost žebra, dávající spolu 93.8 % variability objasněné znaky.

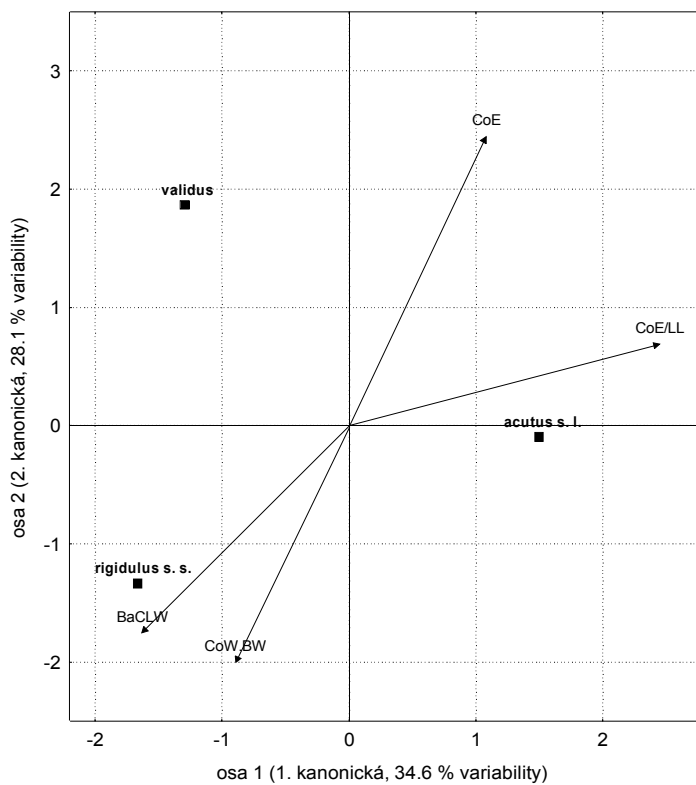
Graf 5.3.2.5: Diskriminační analýza taxonů *Didymodon rigidulus* s. lat. (včetně *D. validus*) a *D. acutus* s. l. (včetně *D. icmadophilus*) bez použití kvalitativních znaků. Centroidy taxonů jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



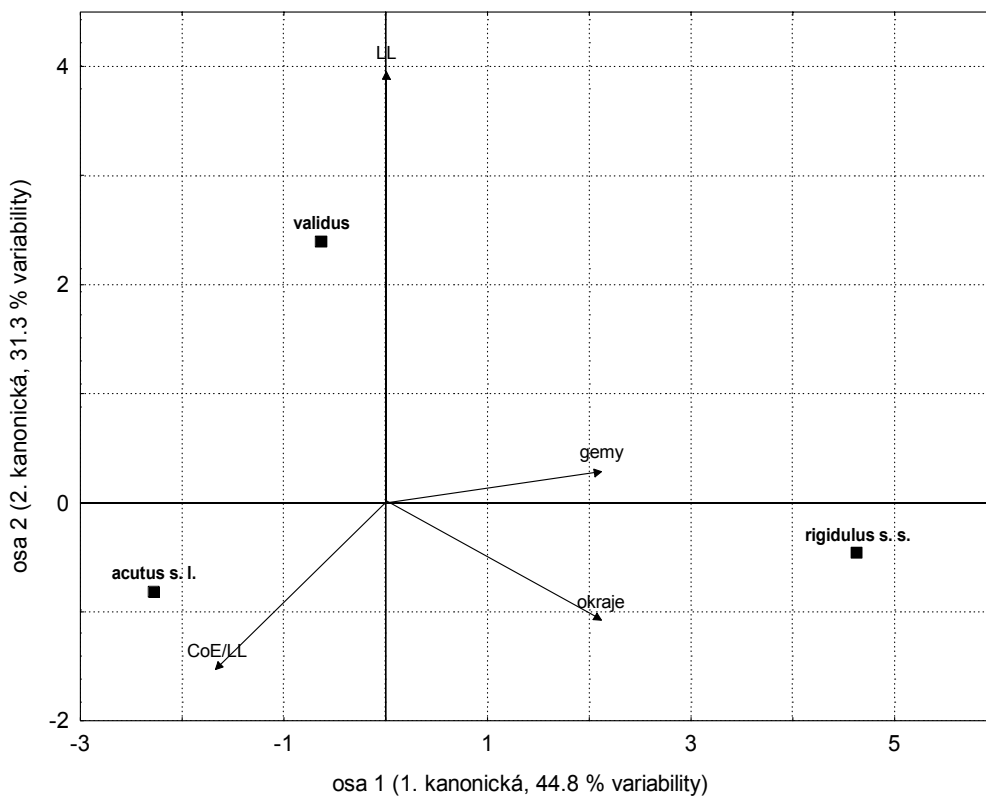
Graf 5.3.2.6: Diskriminační analýza taxonů *Didymodon rigidulus* s. lat. (včetně *D. validus*) a *D. acutus* s. l. (včetně *D. icmadophilus*) s použitím kvalitativních znaků. Centroidy taxonů jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



Graf 5.3.2.7: Diskriminační analýza taxonů *Didymodon rigidulus*, *D. validus* a *D. acutus* s. l. (včetně *D. icmadophilus*) bez použití kvalitativních znaků. Centroidy taxonů jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



Graf 5.3.2.8: Diskriminační analýza taxonů *Didymodon rigidulus*, *D. validus* a *D. acutus* s. l. (včetně *D. icmadophilus*) s použitím kvalitativních znaků. Centroidy taxonů jsou vyneseny spolu s vektory znaků.



5.3.2.5 Analýza skupiny *Didymodon acutus*

Nakonec byly testovány znaky oddělující nejlépe taxony *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* (skupina 1 a 2), oproti PCA odpovídající skupiny byly tedy vyloučeny populace s nejistým zařazením k jedné ze skupin. Byly použity stejné znaky jako v odpovídající PCA (kapitola 5.3.1.5).

Přehled marginálních efektů přináší následující tabulka. Měřenými znaky bylo vysvětleno 90.7 % z celkové variability.

Tab. 5.3.2.11: Příspěvek jednotlivých znaků použitých samostatně k oddělení taxonů *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus*.

Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1	Znak	Lambda1
Papily	0.85	BW/MW	0.11	LL	0.05	BW	0.01
CoE/LL	0.26	MW	0.09	BaCLH	0.05	BaCLW	0.01
LaL-REC	0.22	LB-MW	0.07	REC/LaL	0.03	LB-MW/LL	<0.01
UpCLW	0.15	BCLH/CLW	0.06	CoW	0.02	LL/MW	<0.01
CoE	0.14						

Stejně jako lze vyčíst z grafu PCA nejvíce odlišují obě skupiny znaky papily a relativní vybiřavost žebra (znak vybiřavosti je znakem podstatně horším pro odlišení obou skupin, jak ukazuje koeficient lambda).

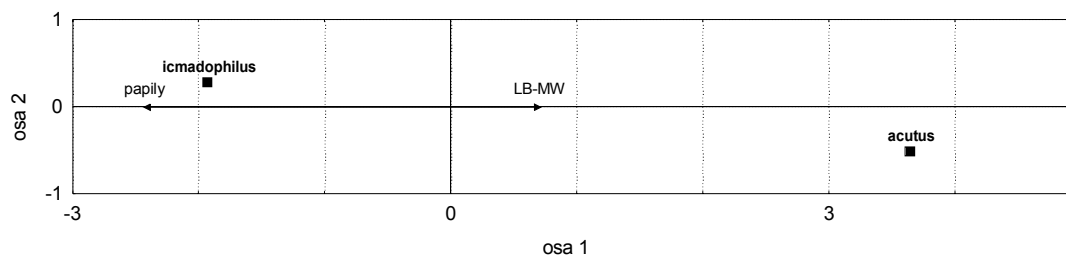
Postupná selekce a přidávání znaků do modelu prokázalo, že signifikantní na úrovni 0.001 je pouze znak papily, který vysvětlí 93.4 % variability vysvětlené všemi znaky. Přidání tohoto znaku odsune znak relativní vybiřavosti žebra dokonce na úplně poslední místo v množství dalšího příspěvku. Pod úrovní 0.01 je pak již pouze znak vzdálenosti nejbližšího místa od báze listu ($p < 0.005$), tento znak byl rovněž do modelu přidán. Oba znaky dohromady vysvětlují 96.7 % variability z variability vysvětlené všemi znaky.

Tab. 5.3.2.12: Signifikantní znaky, použité společně k oddělení taxonů *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus*.

Znak	P	LambdaA	Kum. %
Papily	0.001	0.85	93.4
LB-MW	0.005	0.03	96.7

Graf 5.3.2.9. znázorňuje polohu obou taxonů vůči vektorům znaků. Je vidět, že znak vzdálenosti nejbližšího místa od báze, který dosahuje vyšších hodnot u taxonu *Didymodon acutus* má mnohem menší význam pro oddělení obou taxonů, a že je tudíž možné oba taxony s velkou pravděpodobností zařadit pouze na základě jediného znaku – přítomnosti papil (pravděpodobnost je vyjádřena podílem variability vysvětlené tímto znakem a celkové variability, který činí přibližně 84.7 %). První diskriminační osa představuje 87.5 % celkové variability, druhá nekanonická osa pak 12.5 %.

Graf 5.3.2.9: Diskriminační analýza taxonů *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus*.



5.3.3 Popisná statistika

5.3.3.1 Rozměry listů a buněk jednotlivých taxonů

5.3.3.1.1 *Didymodon glaucus*

Tab. 5.3.3.1: Hodnoty rozměrů listů a buněk měřených populací *Didymodon glaucus* (skup. 11)

Znak	počet měření	průměr	směrod. odchylka	minimum	maximum	medián	první kvartil	třetí kvartil
LL (mm)	243	2.06	0.46	1.10	3.79	2.02	1.73	2.33
MW (mm)	243	0.326	0.077	0.174	0.580	0.309	0.271	0.367
LL/MW	243	6.56	1.84	2.95	12.35	6.17	5.32	7.50
BW (mm)	243	0.292	0.063	0.164	0.483	0.290	0.251	0.329
BW/MW (%)	243	89.9	6.8	65.2	100.0	90.8	86.1	94.8
CoW (μm)	243	73.1	15.0	44	126	73	63	80
CoW/BW (%)	243	25.6	4.8	14.7	47.0	24.9	22.5	28.4
LB-MW (mm)	243	0.189	0.084	0.000	0.435	0.184	0.135	0.232
LB-MW/LL (%)	243	9.4	4.4	0.0	27.7	8.6	6.6	11.7
REC/LaL z nenulových hodnot (%)	210	84.5	10.1	43.9	100.0	86.8	79.1	91.5
podíl neohrnutých listů (%)		13.6						
CoE (mm)	243	0.226	0.098	0.042	0.606	0.205	0.163	0.273
CoE/LL (%)	243	10.9	3.8	2.7	26.7	10.6	8.5	12.9
UpCLW (μm)	486	9.0	1.8	4.8	15.4	8.9	7.7	10.1

5.3.3.1.2 *Didymodon verbanus*

Tab. 5.3.3.2: Hodnoty rozměrů listů a buněk měřených populací *Didymodon verbanus* (skupina 12).

Znak	počet měření	průměr	směrod. odchylka	minimum	maximum	medián	první kvartil	třetí kvartil
LL (mm)	297	1.25	0.26	0.56	2.14	1.25	1.06	1.39
MW (mm)	297	0.271	0.058	0.155	0.445	0.266	0.232	0.309
LL/MW	297	4.71	1.00	2.68	9.10	4.50	3.99	5.33
BW (mm)	297	0.240	0.049	0.140	0.416	0.232	0.203	0.271
BW/MW (%)	297	89.1	6.8	66.7	100.0	89.9	84.9	93.9
CoW (μm)	297	53.7	9.3	22	85	53	48	61
CoW/BW (%)	297	22.9	4.5	9.8	35.4	23.0	20.0	26.1
LB-MW (mm)	297	0.156	0.063	0.000	0.367	0.155	0.116	0.193
LB-MW/LL (%)	297	12.8	5.1	0.0	28.2	12.4	9.7	15.4
REC/LaL z nenulových hodnot (%)	283	82.6	8.7	42.9	97.0	84.6	78.4	88.2
podíl neohrnutých listů (%)		4.7						
CoE (mm)	297	0.116	0.043	0.015	0.227	0.114	0.087	0.144
CoE/LL (%)	297	9.4	3.4	1.0	22.1	8.8	6.9	11.7
UpCLW (μm)	594	8.6	1.1	5.8	12.5	8.7	7.7	9.6

5.3.3.1.3 *Didymodon subandreaeoides*

Tab. 5.3.3.3: Hodnoty rozměrů listů a buněk měřených populací *Didymodon subandreaeoides* (skupina 13).

Znak	počet měření	průměr	směrod. odchylka	minimum	maximum	medián	první kvartil	třetí kvartil
LL (mm)	216	0.65	0.18	0.29	1.32	0.62	0.52	0.73
MW (mm)	216	0.301	0.057	0.174	0.474	0.300	0.261	0.334
LL/MW	216	2.15	0.44	1.24	3.36	2.17	1.81	2.41
BW (mm)	216	0.211	0.049	0.097	0.343	0.205	0.174	0.242
BW/MW (%)	216	70.1	7.7	45.7	90.6	70.2	65.3	75.0
CoW (mm)	216	27.5	4.9	17	46	27	24	31
CoW/BW (%)	216	13.4	2.5	8.1	21.9	13.3	11.4	14.8
LB-MW (mm)	216	0.151	0.040	0.058	0.300	0.145	0.126	0.184
LB-MW/LL (%)	216	24.1	5.9	9.5	40.3	23.8	20.1	28.1
LL-RECup (mm) z nenulových hodnot	141	0.238	0.089	0.077	0.599	0.232	0.174	0.294
RECup/LL (%) z nenulových hodnot	141	66.4	8.8	43.3	86.3	65.9	60.5	72.4
LL-RECl _o (mm) z nenulových hodnot	141	0.530	0.177	0.261	1.170	0.498	0.406	0.628
RECl _o /LL (%) z nenulových hodnot	141	25.8	9.4	2.9	53.7	25.3	20.7	32.0
CoE (mm)	216	-0.002	0.042	-0.111	0.271	0.000	-0.027	0.015
CoE/LL (%)	216	-1.0	5.8	-19.3	20.5	0.0	-4.4	2.1
podíl neohrnutých listů (%)		34.7						
UpCW (μm)	449	10.2	1.8	5.6	17.1	10.0	9.0	11.1
UpCLW (μm)	449	7.9	1.6	3.9	13.7	7.7	6.8	8.8
UpCWW (μm)	449	2.3	0.7	0.4	5.0	2.2	1.8	2.7
UpCWW/UpCW (%)	449	22.5	6.4	4.0	43.0	22.5	17.6	26.5
BaCW (μm)	449	10.0	2.0	4.9	19.0	9.9	8.6	11.2
BaCLW (μm)	449	7.6	1.8	3.6	15.7	7.3	6.4	8.6
BaCWW _h (μm)	449	2.4	0.8	0.8	5.5	2.3	1.8	2.9
BaCWW _h /BaCW (%)	449	24.2	6.9	8.3	47.6	23.7	19.0	28.5
BaCH (μm)	449	16.8	4.3	7.9	35.0	16.1	13.7	19.1
BaCLH (μm)	449	14.8	4.2	6.3	33.0	14.1	12.1	17.2
BaCWW _v (μm)	449	1.9	0.6	0.6	4.3	1.9	1.5	2.3
BaCWW _v /BaCH (%)	449	12.0	4.2	2.7	26.2	11.4	9.1	14.3
BaCH/BaCW	449	1.7	0.5	0.7	4.0	1.6	1.3	2.0

5.3.3.1.4 *Didymodon rigidulus*

Tab. 5.3.3.4: Hodnoty rozměrů listů a buněk měřených populací *Didymodon rigidulus* (skupiny 4, 7, 9, 10)

Znak	počet měření	průměr	směrod. odchylka	minimum	maximum	medián	první kvartil	třetí kvartil
LL (mm)	306	1.40	0.44	0.62	2.83	1.31	1.09	1.64
MW (mm)	306	0.458	0.091	0.251	0.754	0.450	0.396	0.512
LL/MW	306	3.1	0.8	1.6	5.9	2.9	2.5	3.6
BW (mm)	306	0.342	0.078	0.174	0.638	0.338	0.285	0.387
BW/MW (%)	306	74.7	9.2	41.5	96.6	75.0	69.1	80.4
CoW (mm)	306	63.3	12.2	31.5	118.5	62.9	53.2	72.6
CoW/BW (%)	306	18.9	3.4	11.1	37.7	18.7	16.7	21.1
LB-MW (mm)	306	0.188	0.067	0.058	0.532	0.184	0.145	0.222
LB-MW/LL (%)	306	14.0	4.5	3.9	30.9	14.1	11.0	17.4
LaL-RECup (mm) z nenulových hodnot	302	0.388	0.187	0.056	1.112	0.355	0.252	0.483
RECup/LaL (%) z nenulových hodnot	302	70.0	10.5	38.5	97.1	71.8	62.7	77.7
podíl neohrnutých listů (%)		1.3						
CoE (mm)	306	0.116	0.106	-0.159	1.044	0.095	0.061	0.145
CoE/LL (%)	306	7.8	5.9	-14.6	54.0	7.2	5.1	9.4
UpCW (μm)	432	10.4	1.6	6.8	15.4	10.2	9.2	11.5
UpCLW (μm)	612	8.2	1.4	5.2	13.0	8.1	7.2	9.2
UpCWW (μm)	432	2.0	0.6	0.4	3.9	1.9	1.6	2.4
UpCWW/UpCW (%)	432	18.9	5.0	5.2	31.8	18.8	15.3	22.3
BaCW (μm)	432	12.4	2.3	6.7	20.9	12.2	10.9	13.8
BaCLW (μm)	576	10.4	2.4	4.8	19.1	10.3	8.8	12.0
BaCWWh (μm)	432	1.8	0.5	0.4	3.8	1.8	1.4	2.1
BaCWWh/BaCW (%)	432	14.8	4.6	2.8	30.5	14.5	11.5	17.6
BaCH (μm)	432	21.6	6.3	8.5	47.4	20.2	17.2	25.2
BaCLH (μm)	576	21.4	8.0	7.2	73.1	19.8	16.0	24.9
BaCWWv (μm)	432	1.6	0.6	-0.4	3.5	1.6	1.3	2.0
BaCWWv/BaCH (%)	432	8.2	3.7	-2.0	22.3	7.6	5.6	10.2
BaCH/BaCW	432	1.8	0.6	0.7	4.4	1.7	1.4	2.1
BACLH/BACLW	576	2.2	0.9	0.7	6.9	1.9	1.5	2.6

5.3.3.1.5 *Didymodon validus*

Tab. 5.3.3.5: Hodnoty rozměrů listů a buněk měřených populací *Didymodon validus* (skupina 3)

Znak	počet měření	průměr	směrod. odchylka	minimum	maximum	medián	první kvartil	třetí kvartil
LL (mm)	261	2.29	0.41	1.34	3.88	2.23	2.06	2.52
MW (mm)	261	0.606	0.120	0.348	0.957	0.609	0.522	0.686
LL/MW	261	3.86	0.76	2.24	6.76	3.76	3.29	4.38
BW (mm)	261	0.453	0.094	0.213	0.769	0.445	0.387	0.522
BW/MW (%)	261	74.9	6.6	56.1	93.6	74.6	70.0	79.4
CoW (mm)	261	70.9	13.4	37	126	70	60	80
CoW/BW (%)	261	16.1	3.7	6.2	29.2	15.3	13.5	18.1
LB-MW (mm)	261	0.225	0.066	0.097	0.396	0.222	0.174	0.271
LB-MW/LL (%)	261	10.0	2.8	4.2	18.2	9.7	8.0	11.8
LL-RECup (mm)	261	0.590	0.254	0.135	1.643	0.541	0.425	0.706
RECup/LaL	261	70.5	11.8	29.5	93.4	72.5	63.8	79.1
CoE (mm)	261	0.267	0.095	0.087	0.677	0.251	0.203	0.319
CoE/LL (%)	261	11.8	4.0	4.6	26.7	11.2	9.1	13.8
UpCLW (μm)	522	7.6	1.1	4.8	12.5	7.7	6.7	8.2
BaCLW (μm)	261	8.1	1.5	4.8	12.0	7.7	7.2	9.1
BaCLH (μm)	261	28.1	8.4	12.0	52.9	26.9	22.1	33.7
BaCLH/BaCLW	261	3.6	1.3	1.3	9.5	3.4	2.6	4.4

5.3.3.1.6 *Didymodon acutus s. l.*

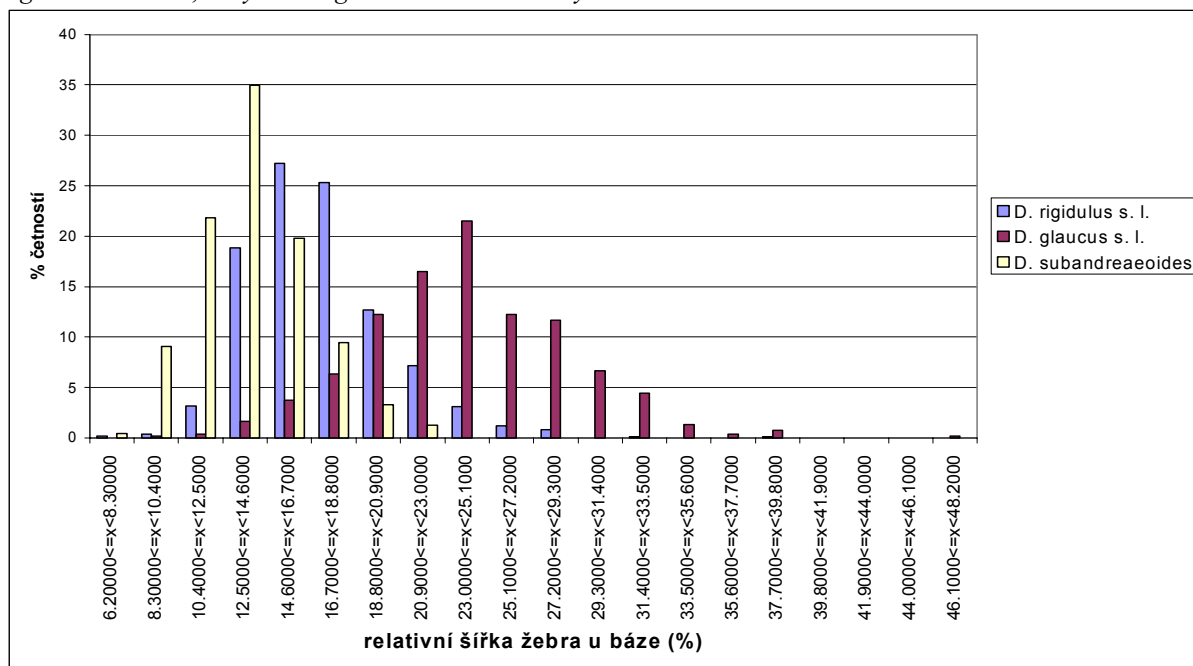
Tab. 5.3.3.6: Hodnoty rozměrů listů a buněk měřených populací *Didymodon acutus s. l.* (skupiny 1, 2, 5, 6).

Znak	počet měření	průměr	směrod. odchylka	minimum	maximum	medián	první kvartil	třetí kvartil
LL (mm)	612	1.22	0.30	0.52	2.39	1.18	1.03	1.40
MW (mm)	612	0.449	0.082	0.232	0.831	0.441	0.396	0.503
LL/MW	612	2.72	0.47	1.36	5.09	2.68	2.40	2.97
BW (mm)	612	0.339	0.064	0.184	0.532	0.329	0.295	0.377
BW/MW (%)	612	75.6	6.3	58.4	91.4	75.9	71.2	80.0
CoW (mm)	612	55.7	11.9	29	116	53	48	61
CoW/BW (%)	612	16.6	2.5	9.2	32.6	16.5	14.8	17.8
LB-MW (mm)	612	0.132	0.043	0.058	0.316	0.126	0.097	0.155
LB-MW/LL (%)	612	11.0	2.8	4.4	21.3	10.7	8.9	12.9
LaL-RECup (mm)	612	0.365	0.135	0.126	0.880	0.338	0.271	0.435
RECup/LaL (%)	612	61.8	13.7	0.0	87.4	63.9	56.5	69.7
CoE (mm)	612	0.238	0.090	0.048	0.558	0.222	0.174	0.290
CoE/LL (%)	612	19.8	6.4	4.8	41.2	19.3	15.0	24.0
UpCLW (μm)	1224	8.1	1.3	5.3	13.5	7.7	7.2	8.7
BaCLW (μm)	612	8.0	1.5	5.3	16.3	7.7	6.7	8.7
BaCLH (μm)	612	18.3	5.4	8.7	40.4	16.9	14.4	21.2
BaCLH/BaCLW	612	2.3	0.7	0.9	5.6	2.2	1.9	2.7

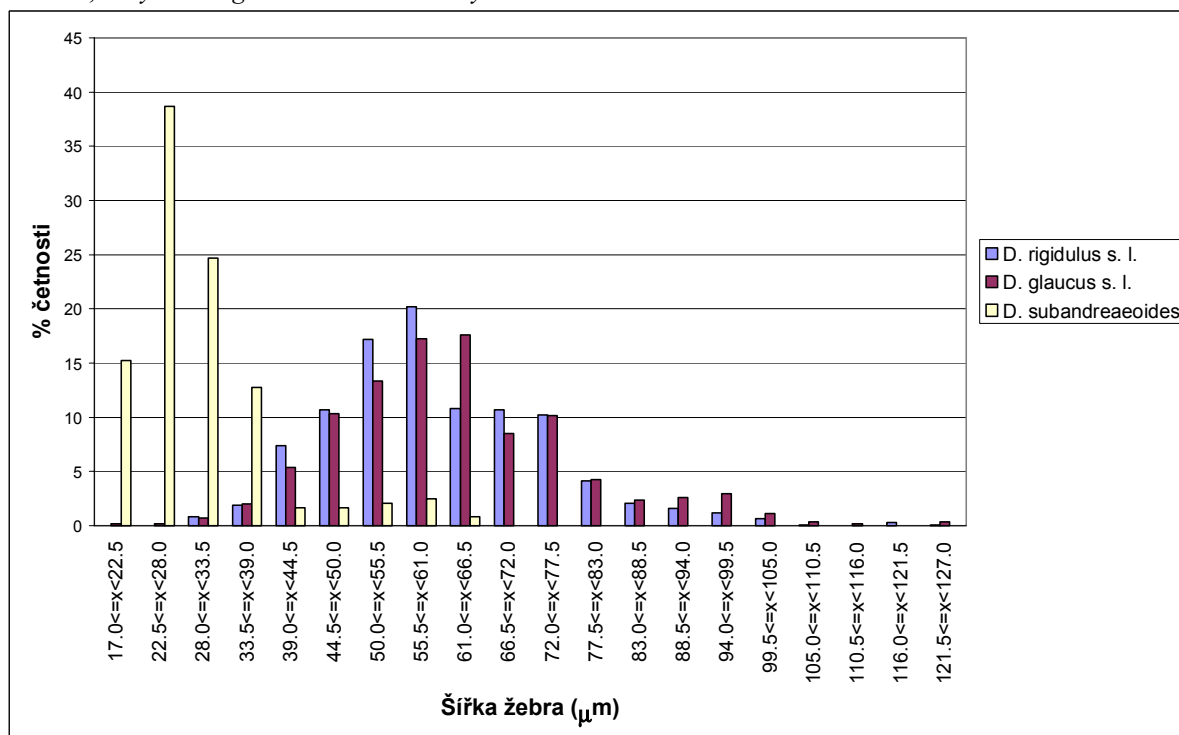
5.3.3.2 Frekvenční grafy

Následující frekvenční grafy ilustrují rozložení hodnot nejdůležitějších diferenciačních znaků, které byly zjištěny diskriminační analýzou, na nejzajímavějších příkladech.

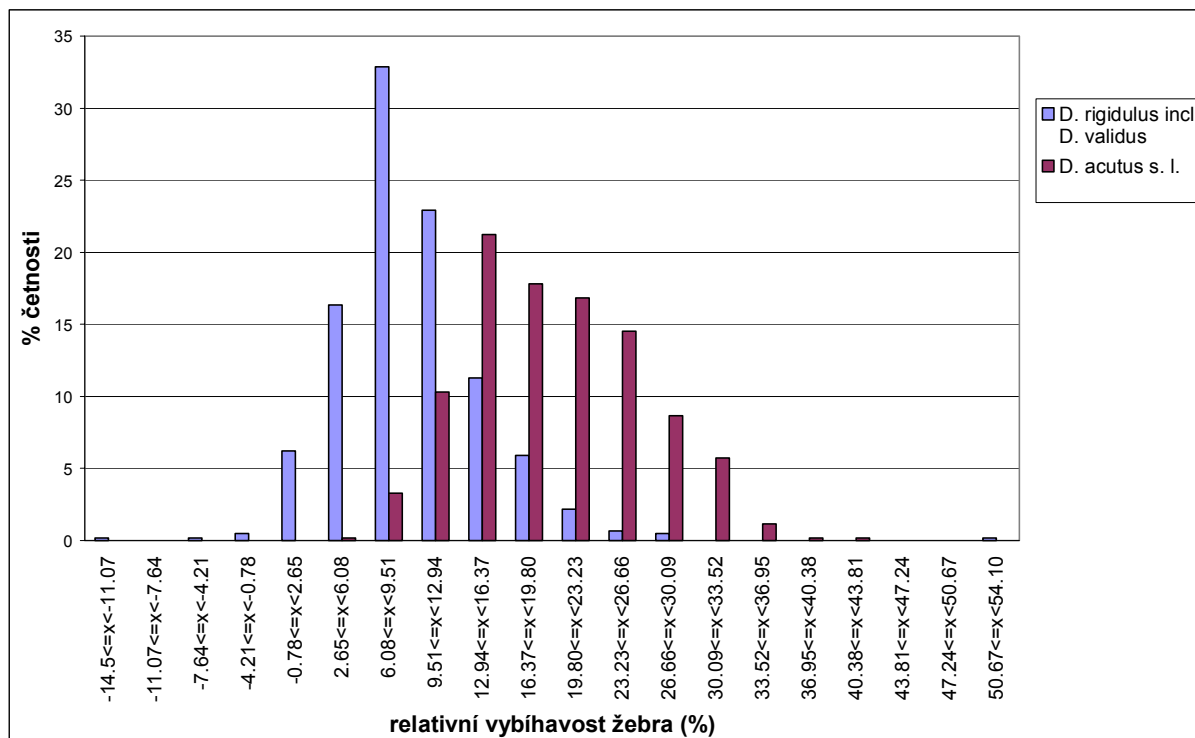
Graf 5.3.3.2.1. Srovnání relativních četností výskytu hodnot znaku relativní šířka báze taxonů *Didymodon rigidulus* s. latiss., *Didymodon glaucus* s. latiss. a *Didymodon subandreaeoides*



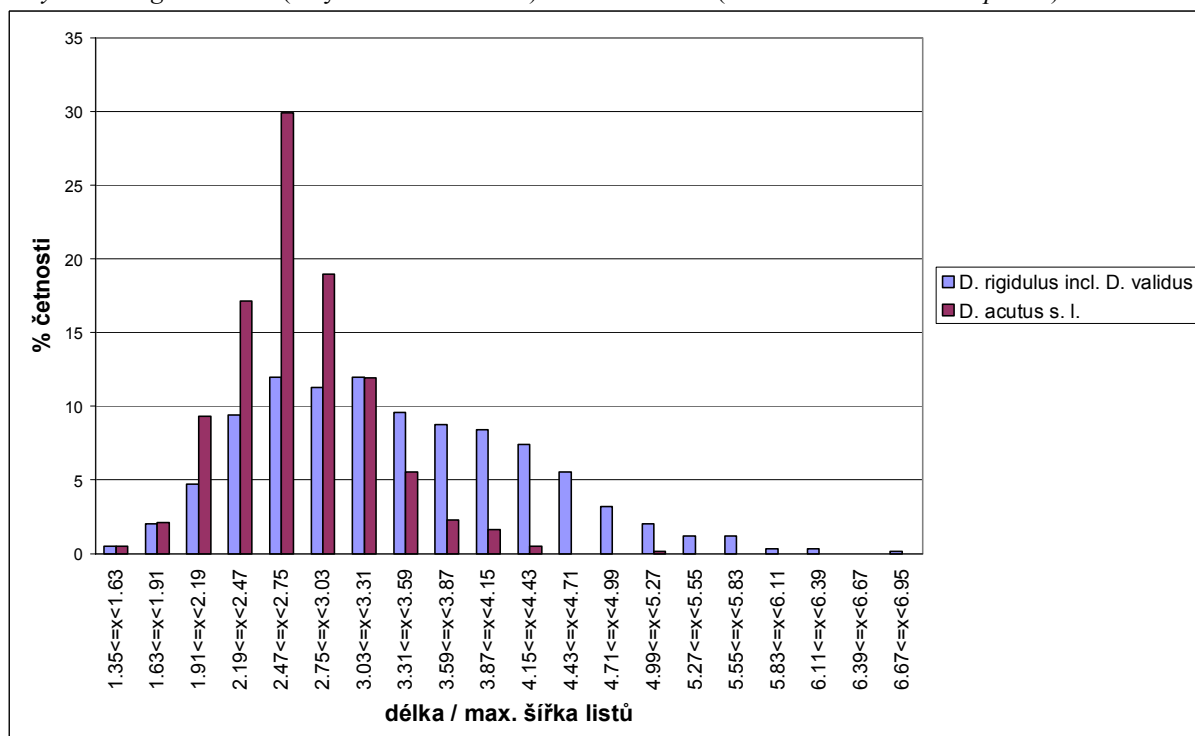
Graf 5.3.3.2.2. Srovnání relativních četností výskytu hodnot znaku šířka žebra taxonů *Didymodon rigidulus* s. latiss., *Didymodon glaucus* s. latiss. a *Didymodon subandreaeoides*



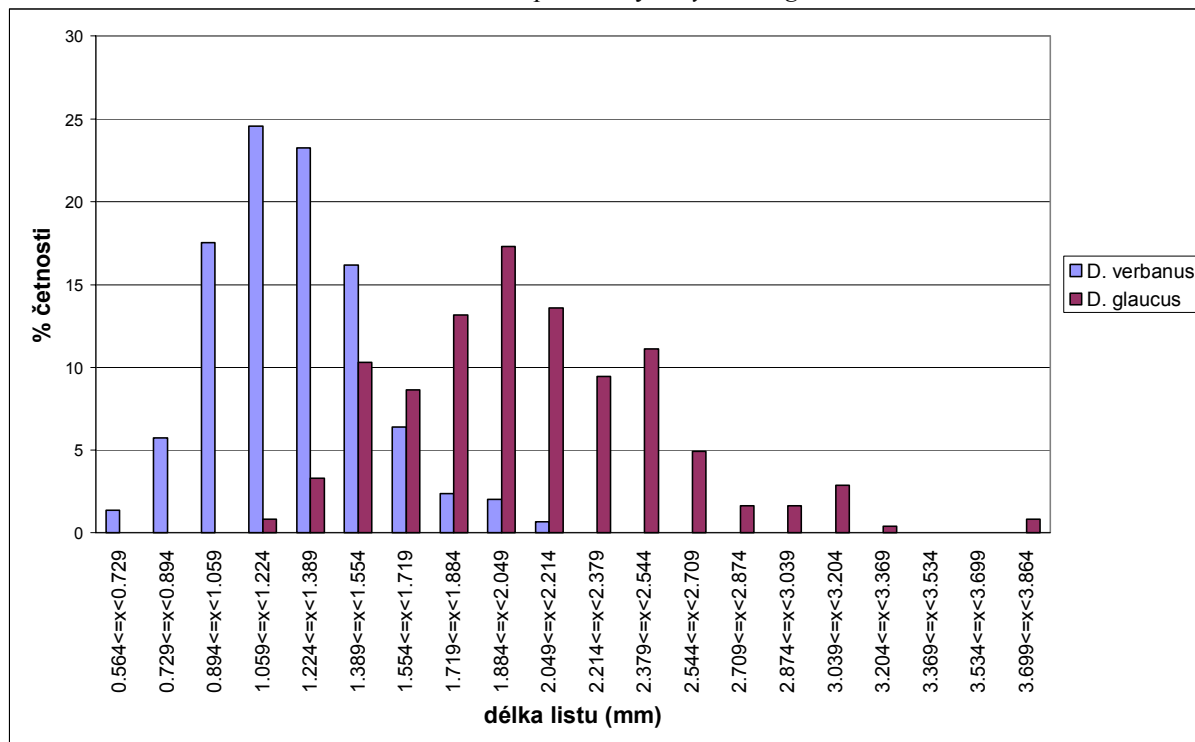
Graf 5.3.3.2.3: Srovnání relativních četností výskytu hodnot znaku relativní vybihavost žebra u taxonů *Didymodon rigidulus* s. l. (tedy včetně *D. validus*) a *D. acutus* s. l. (= *D. acutus* a *D. icmadophilus*)



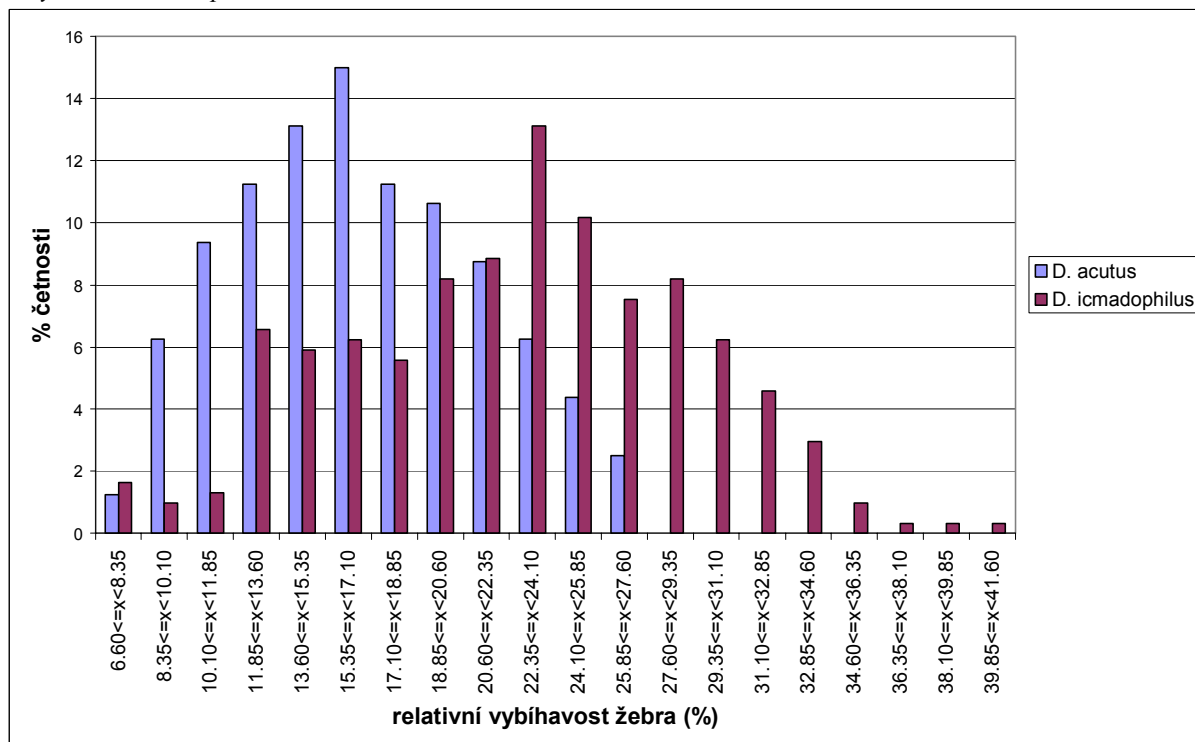
Graf 5.3.3.2.4: Srovnání relativních četností výskytu hodnot znaku poměr délky a šířky listů u taxonů *Didymodon rigidulus* s. l. (tedy včetně *D. validus*) a *D. acutus* s. l. (= *D. acutus* a *D. icmadophilus*)



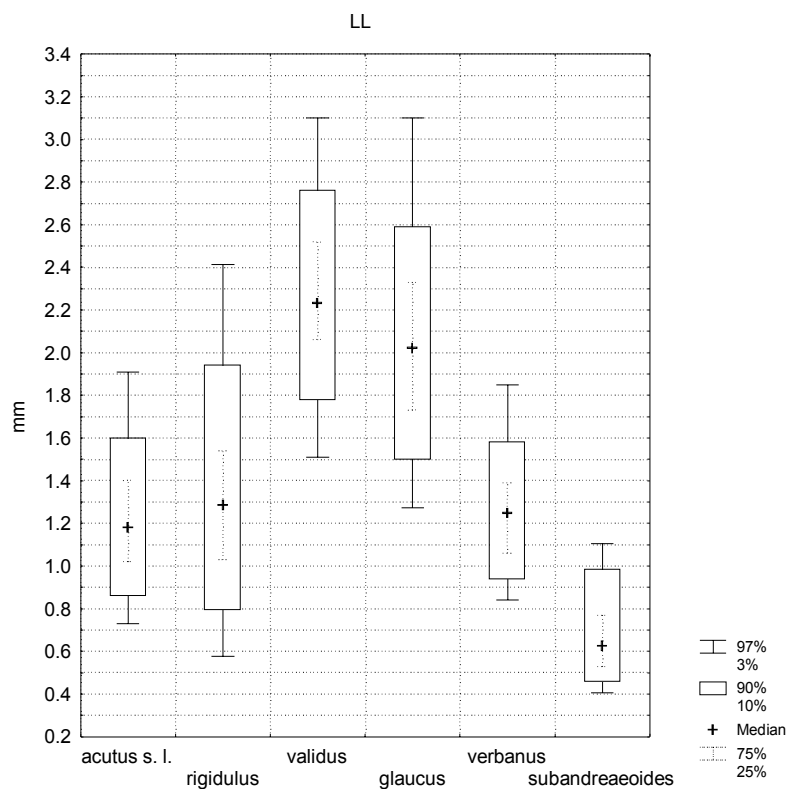
Graf 5.3.3.2.3. Srovnání hodnot znaku délka listů pro taxony *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*



Graf 5.3.3.2.4. Srovnání hodnot znaku relativní vybíhavost žebra pro taxony *Didymodon acutus* s. s. a *Didymodon icmadophilus*

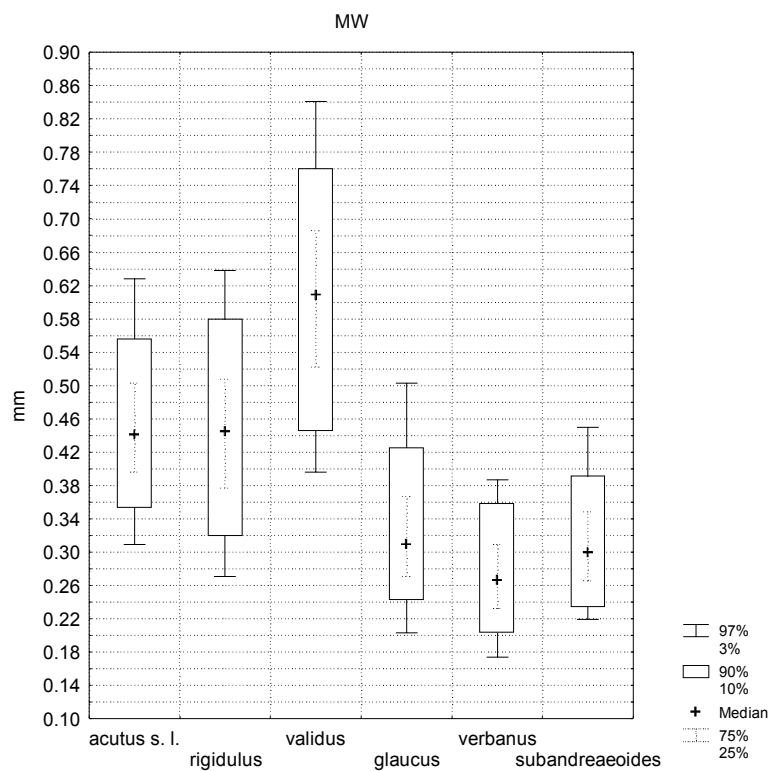


5.3.3.3 Percentilové grafy pro vybrané znaky

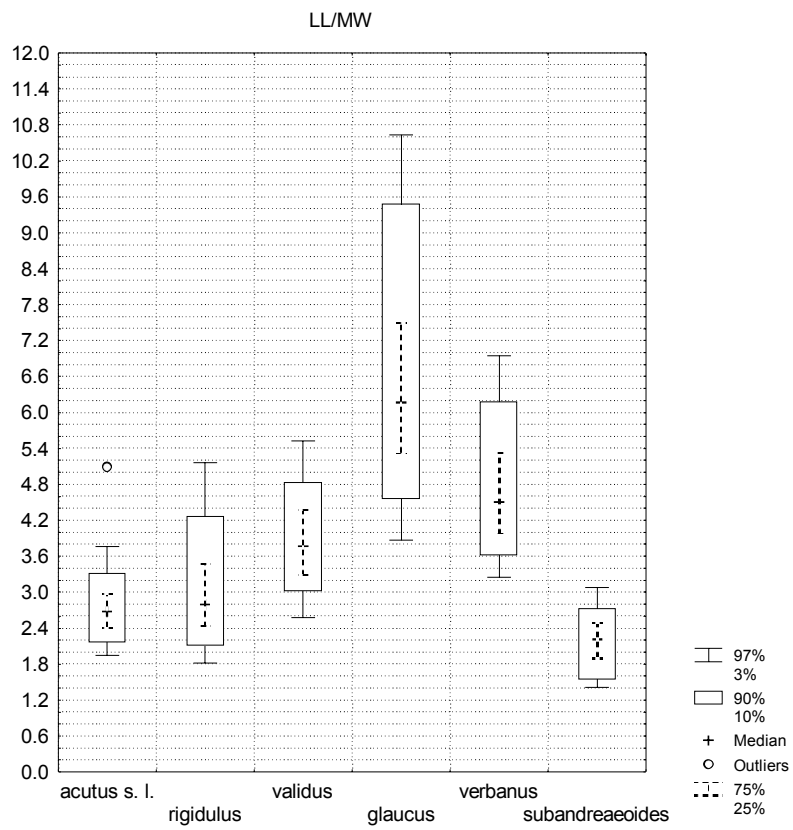


Graf 5.3.3.3.1: Délka listů

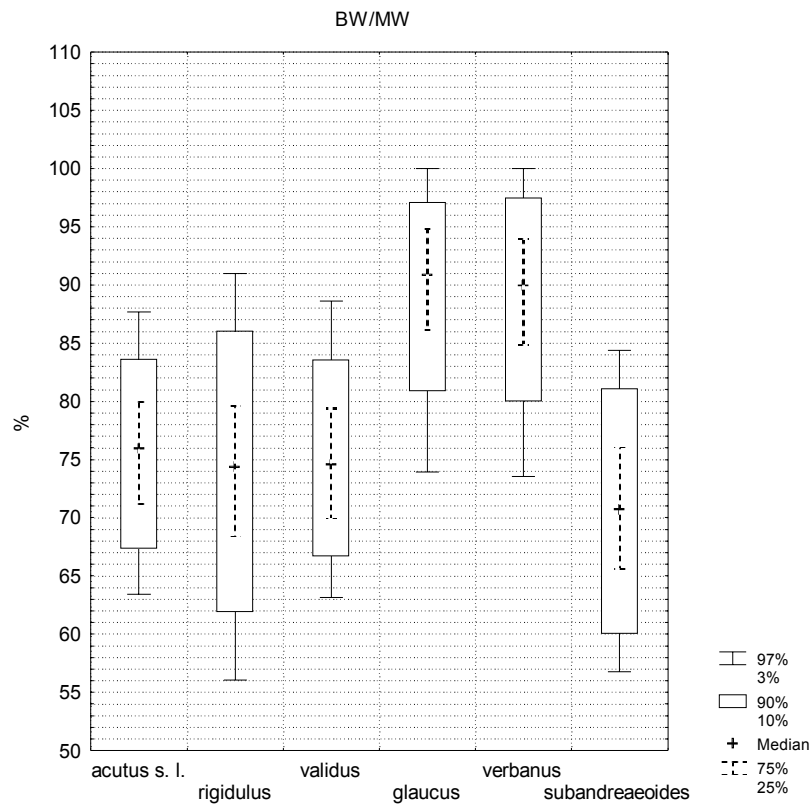
Graf 5.3.3.3.2. Maximální šířka listů



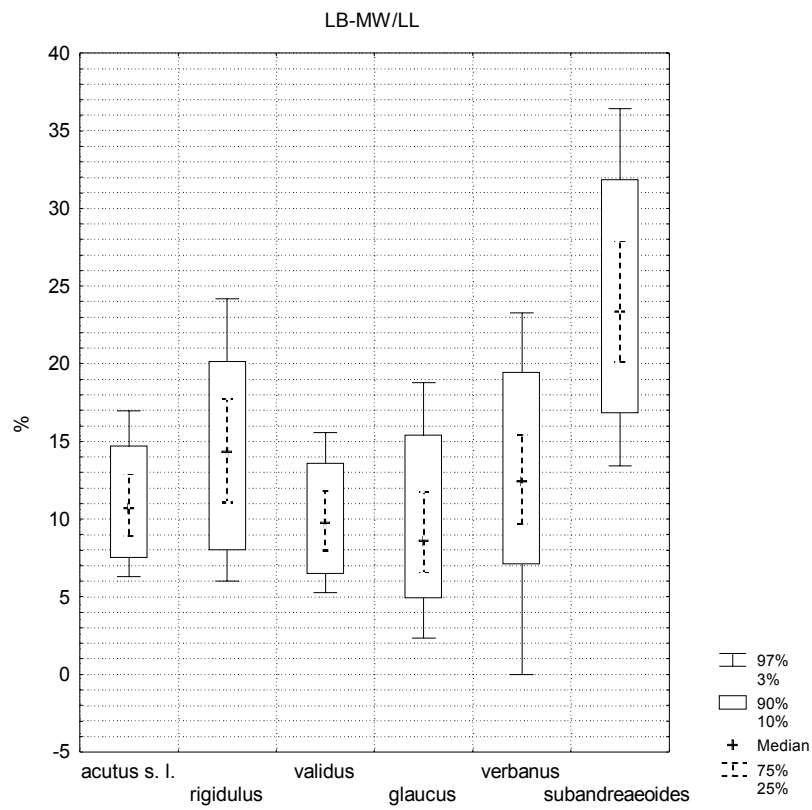
Graf 5.3.3.3.3: Délka / maximální šířka listů



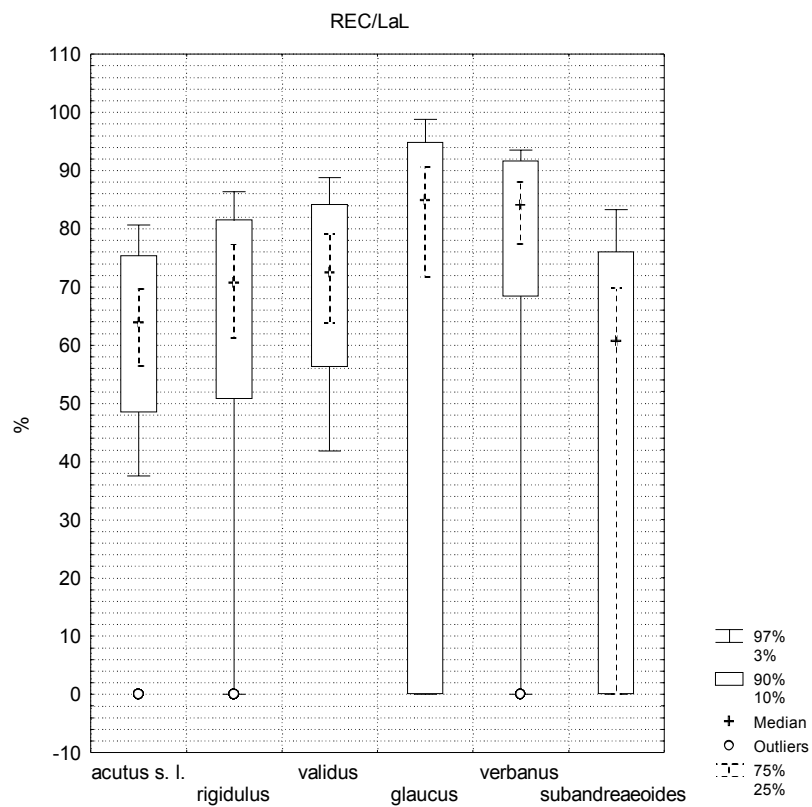
Graf 5.3.3.3.3: Poměr šířky u báze a maximální šířky listů



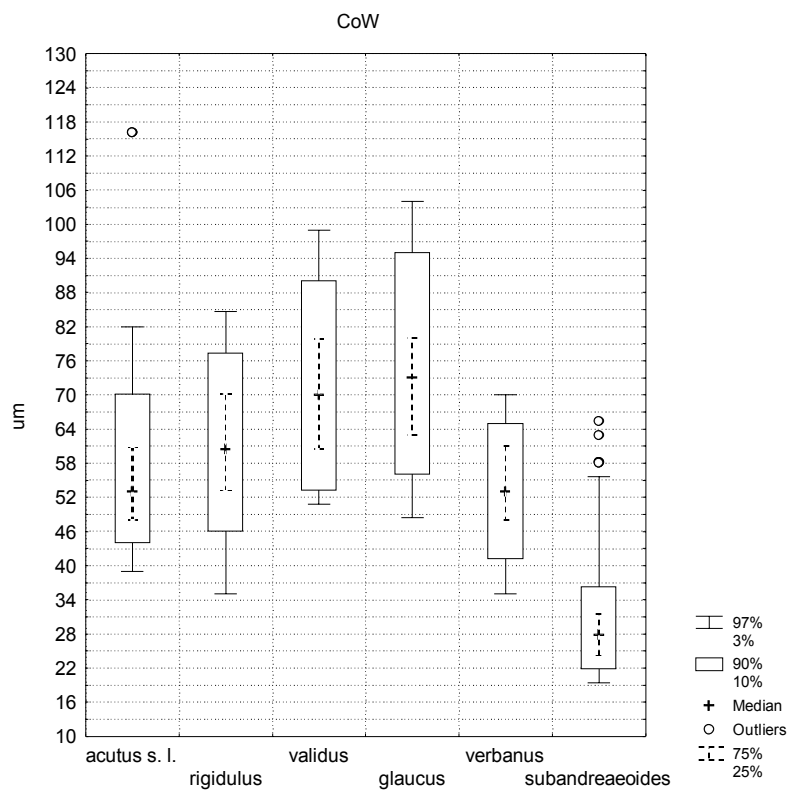
Graf 5.3.3.3.5: Poměr vzdálenosti nejširšího místa listu od báze a délky listu



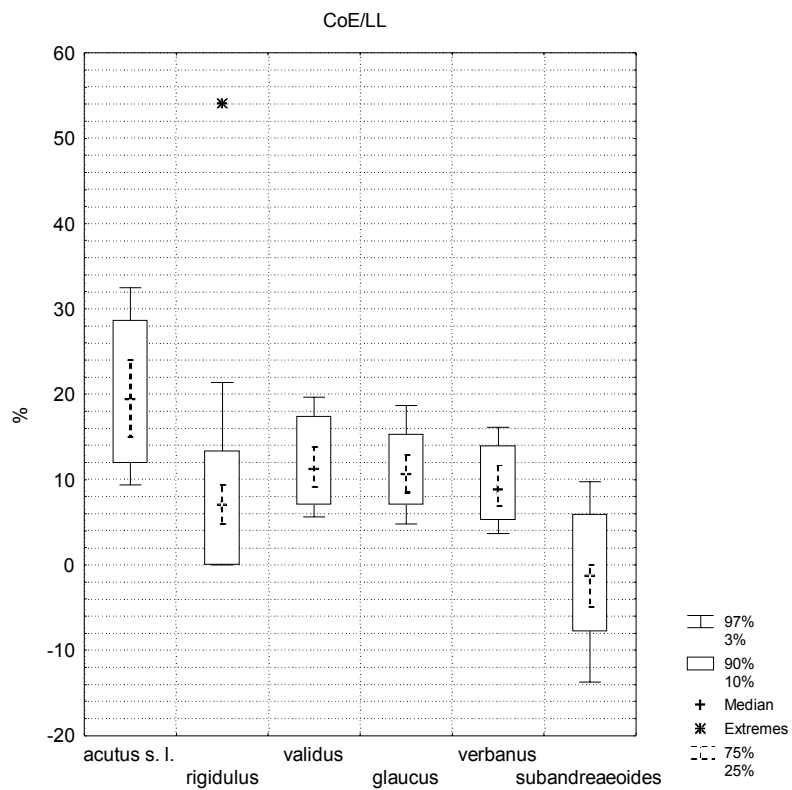
Graf 5.3.3.3.6: Poměr vzdálenosti konce ohnutí listu od báze a délky čepele



Graf 5.3.3.3.6: Šířka žebra



Graf 5.3.3.3.7: Relativní vybíhavost žebra



6. Analýza isoenzymů

6.1 Použití isoenzymů v populační genetice a taxonomii mechorostů

Isoenzymy hrají od svého objevení Hunterem a Markertem v roce 1957 důležitou roli v mnoha odvětvích biologie. Jejich užití je nicméně patrně největší v populační genetice jak rostlin, tak živočichů. Isoenzymy (isozymy), tj. různé molekulární formy enzymů, sdílející stejný substrát, ale lišící se v elektroforetické mobilitě, kódované na různých lokusech, resp. jejich podmnožina, alloenzymy (allozymy), tj. různé „elektromorfy“ enzymů kódované různými alelami na jednom lokusu totiž vykazují genetický polymorfismus uvnitř populací i mezi nimi, a tuto míru variability je možné kvantifikovat například procentem polymorfických lokusů v populaci (P), průměrným počtem alel na lokus (A) nebo střední očekávanou heterozygotitou na lokus (H_S). Průměrné hodnoty se pro cévnaté rostliny pohybují pro P mezi 22,0 a 75,3%, pro A mezi 1,35 a 2,56 a pro H_S mezi 0,079 a 0,354 (Hamrick 1979 sec. Wyatt et al. in Soltis et Soltis 1989). Mezi jednotlivými populacemi se pro vyjádření genetické podobnosti nejčastěji používá Neiova genetická identita I (Nei's genetic identity, Nei 1972) s mezními hodnotami 0,000 a 1,000. U konspecifických populací obvykle přesahuje 0,900, u kongenerických populací se obvykle pohybuje mezi 0,600 a 0,700 (Wyatt et al. in Soltis et Soltis 1989).

Mechorosty stály poměrně dlouho stranou zájmu populačních genetiků. Důvodem nebyl jistě jenom nepřilíš velký ekonomický význam těchto organismů, ale také tradiční přesvědčení o jejich nízké či nulové genetické variabilitě v důsledku dominance haploidní gametofytické generace v životním cyklu vylučující heterozygotitu a usnadněné role selekce působící přímo proti haploidnímu genotypu (Anderson 1963, Crum 1972 sec. Wyatt et al. in Soltis et Soltis 1989). Dalším faktorem snižujícím genetickou variabilitu u mechorostů je častá převaha asexuální reprodukce a vůbec malá účinnost reprodukce sexuální, vázané na dostupnost vody nutné pro oplození.

Již první měření vnitropopulační genetické variability z konce 70. let (Krzakowa 1977, Szweykowski et Krzakowa 1979) však ukázalo, že její míra u mechorostů je plně srovnatelná s mírou genetické variability uvnitř populací cévnatých rostlin a další potvrzení tohoto faktu rychle následovala (např. u různých zástupců rodu *Plagiomnium* se P pohybuje mezi 34,8 a 73,9%, A mezi 1,5 a 2,4 a H_S mezi 0,057 a 0,143, sec. Wyatt et al. 1992). Neuvěřitelně vysoká variabilita byla zjištěna u jediné populace mechu *Pleurozium schreberi* (Zieliński & Wachowiak-Zielińska 1995), kde v 390 studovaných rostlinách bylo rozlišeno 103 genotypů ($P = 71\%$, $A = 2,8$, $H_S = 0,25$). U játrovek se zdá být obecně míra genetické variability nižší než u mechů (u *Riccia dictyospora* průměrné hodnoty $P = 20\%$, $A = 1,24$ a $H_S = 0,076$, sec. Dewey 1989, žádná elektroforeticky zjiřitelná variabilita u druhu *Plagiochila porelloides* (Wachowiak 1986 sec. Wyatt et al. in Soltis et Soltis 1989)), nicméně je stále vyšší, než se očekávalo u organismů s dominantním haploidním životním stadiem. Vysvětlení tohoto jevu dosud nebylo uspokojivě podáno, někteří autoři (Yamazaki 1981 sec. Wyatt 1994) předpokládají, že polymorfismus isoenzymů je selektivně neutrální, jiní (Szweykowski 1984 sec. Wyatt 1994, Wyatt et al. in Soltis et Soltis 1989) se domnívají, že alespoň část celkové variability je udržována vyvažující selekcí.

Očekávalo se že dvoudomé druhy budou vykazovat větší genetickou variabilitu než druhy jednodomé, nicméně analýza isoenzymů často prokázala opak vzhledem k častému výskytu vyšší ploidie u oboupohlavných druhů (Wyatt et al. 1992) a z ní plynoucí fixované heterozygotity. I v případě isoploidních druhových párů bývá míra genetické variability vyšší zřejmě vzhledem k častější sexuální reprodukci (Hofman 1988).

Použití isoenzymů v taxonomii bylo dosud mnohem méně časté než použití v populační genetice. Hlavním důvodem je samozřejmě nemožnost jednoznačné taxonomické interpretace elektroforetogramů tak, jak je tomu v genetických studiích, např. při studiu hybridizačních událostí. Hybridizace je isoenzymaticky velmi snadno prokazatelná, a také se jí podařilo prokázat například ve smíšených populacích druhů *Mielichhoferia elongata* a *M. mielichhoferiana* (Shaw 1994). Mezi mechorosty existuje zřejmě také značný počet hybridizací a následnou allopolyploidii vzniklých druhů, jak dokazují například práce Wyatt et al. 1992, Wyatt et al. 1993a, Wyatt et al. 1993b. Na základě množství isoenzymů charakteristických pouze pro nový allopolyploidní druh je pak možné spekulovat o době vzniku tohoto druhu (Wyatt et al. 1992). Předpokládá se, že allopolyploidie poskytuje mechorostům obrovskou genetickou výhodu, protože umožňuje expresi heterozygoty u volně žijící generace gametofytu i u redukované generace sporofytu a dovoluje rekombinaci mezi homologickými lokusy. Na základě počtu chromozómů je odhadováno, že až 79% mechů, 11% játrovek a 2% hlevíků je polyploidních (Anderson 1980 sec. Wyatt et al. 1992), nicméně tyto úvahy zatím leží pouze ve spekulativní rovině (odhady jsou činěny na základě počtů chromozómů). Na rozdíl od velmi dobře prokazatelné hybridizace vlastní speciace nemusí být doprovázena enzymatickou divergencí a naopak v rámci jedné nebo více populací druhu může docházet a dochází k těmto změnám bez jiných zjevných speciálních událostí. I přesto je ovšem možné často prokázat alely charakterizující určitý taxon aspoň u některých enzymatických systémů (Jefferies & Gottlieb 1982 nebo Crawford & Wilson 1979 sec. Crawford in Soltis & Soltis 1989, Krzakowa & Szweykowski 1977, Shaw 1994 ad.) a tedy se bezpochyby dají isoenzymové patterns brát jako jeden z taxonomických znaků v obtížných případech, kdy není studiem klasických morfologických a anatomických znaků možné dospět k uspokojivému závěru. Bezpochyby ale může interpretace těchto patterns vyvolat více otázek než odpovědí – bylo například popsáno již několik příkladů kryptických „druhů“ mezi játrovkami (tři sibling species u *Riccia dictyospora* (Dewey 1989), šest sibling species u kosmopolitního druhu *Conocephalum conicum* (Odrzykoski et Szweykowski 1991), dva sibling species u druhu *Pellia endiviifolia* a dva u *Pellia epiphylla* (Szweykowski et al. 1995)), je ovšem jistě sporné, zda tyto taxony je možné za druhy považovat (jistá míra genetické podobnosti určitých populací a jejich diferenciací proti jiným populacím je jistě jen jedním z hledisek při posuzování těchto populací jako druhů, o nekorelovanosti alloenzymové diferenciací a divergence se speciací viz výše).

Celkově bylo zatím enzymaticky prozkoumáno mnohem méně než 1% z celkového množství druhů mechorostů (Wyatt et al. in Soltis et Soltis 1989), avšak data poměrně rychle přibývají.

6.2 Použitá metodika

Isoenzymové analýzy byly prováděny v laboratořích Botanického ústavu AV ČR v Průhoncích v říjnu 1996 a v říjnu 1997, extrakce probíhaly i v červnu 1997.

Laboratorní postup analýz vycházel z prací Akiyama 1994, Boisselier-Dubayle & Bischler 1994 a Shaw & Rooks 1994. Rostlinný materiál z herbářových položek (starý nejvýše půl roku) byl před extrakcí jeden až dva týdny navlhčen a pěstován na Petriho miskách, dokud se neobnovil viditelný růst. Zároveň bylo využito i zcela čerstvého materiálu. Při pozdějším hodnocení nebyl pozorována snížená enzymatická aktivita u oživovaných rostlin. Všechny analyzované rostliny byly sterilní (plodný materiál studovaných druhů se nepodařilo nalézt), a tedy byl pro extrakci enzymů použit vždy gametofyt v množství asi 15 mg, což představovalo většinou 10 – 30 mechových rostlin. Rostliny byly odebírány vždy z homogenního trsu, u kterého je možné předpokládat vegetativní vznik, a tudíž geneticky homogenní materiál. Rostlinný materiál byl následně třen v podchlazené třecí misce s extrakčním pufrům a inertním mořským pískem. Byly vyzkoušeny tři typy extrakčních pufrů – 1) podle práce Boisselier-Dubayle & Bischler 1994, tedy

4.95 mM Tris – Glycin pH 8.3

0.17% merkptoethanol

PVP-40 7 mg/l

sacharóza 150 mg/l

2) podle práce Akiyama 1994, tedy

0.1 M Tris – HCl pH 7.5

10 mM KCl

10 mM MgCl₂

1 mM EDTA – 3Na

0.1% Triton X-100

5 mg PVP-40 na 0.2 ml pufru

30 mM merkptoethanol

a 3) pufr, používaný v laboratořích BÚ AV ČR k extrakcím z rostlin rodu *Taraxacum*, tedy

0.14 M NaCl

0.02 M NaNO₃

50 ml dest. H₂O

60 mg DTE (na 50 ml pufru)

500 mg DOWEX Cl⁻ (na 50 ml pufru)

50 µl merkptoethanol (na 50 ml pufru)

Stejně jako v případě čerstvého a oživovaného materiálu nebyl při pozdějších analýzách pozorován výrazný rozdíl mezi jednotlivými extrakčními pufrů. Extrahovaný roztok byl buďto zamražen pro pozdější analýzy nebo přímo nasazen na akrylamidové gely v aparatuře Hoeffler v množství 25 – 40 µl na jamku. Elektroforéza byla nejdříve spouštěna na 80 mA po dobu 45 min., poté byl proud zvýšen na 100 mA a elektroforéza ponechána tak dlouho, dokud čelo nedosáhlo asi 0,5 – 1 cm od okraje gelu. Po dobu elektroforézy byl gel chlazen na teplotu okolo 4 °C. Po odpojení od proudu byly gely vyjmuty ze stojanů a byla na ně aplikována specifická barviva pro jednotlivé enzymatické systémy. Přesný popis použitého pracovního postupu při elektroforéze typu PAGE na Hoefflerově aparatuře je uveden v práci Kirschner & al. 1994. Barveny byly následující enzymatické systémy:

AAT – aspartát-aminotransferáza

IDH – isocitrát-dehydrogenáza

GDH – glutamát-dehydrogenáza
 GPI – glukózo-6-fosfát-isomeráza
 PGM – fosfoglukomutáza
 ADH – alkohol-dehydrogenáza
 NADH – NADH-dehydrogenáza
 EST – esteráza
 6PGDH – glukózo-6-fosfát-dehydrogenáza
 LAP – leucin-aminopeptidáza
 SHDH – šikimát- dehydrogenáza

Na gelech obarvených na systémy GPI, GDH, IDH, SHDH a v menší míře ADH a NADH-DH je dobře patrný pattern ze systému SOD (superoxid-dismutáza), který může být takto přiřazen ke zkoumaným systémům.

Barvení enzymatických systémů bylo prováděno podle prací Soltis & Soltis 1989 a Kirschner & al. 1994.

Seznam položek rostlin použitých k analýzám a jejich lokalit

Číslo	Didymodon	Číslo položky nebo lokalita	barvené enzymatické systémy													
			AAT	ADH	EST	GDH	GPI	IDH	LAP	NADH	6PGDH	PGM	SOD	SHDH		
Extrakce 13.11.1996																
1-1	rigidulus	Kučera CS1734														
1-2	rigidulus	Kučera CS1735	*				*					*				*
1-3	rigidulus	Kučera CS1737	*				*									
1-4	rigidulus	Kučera CS1815	*	*	*		*				*			*		
1-5	rigidulus	Kučera CS1774	*				*									
1-6	ferrugineus	Kučera CS1736	*				*					*				*
1-7	acutus	Kučera E1290	*	*	*		*				*			*		*
1-8	rigidulus s. l.	Kučera E914	*	*	*		*				*		*	*	*	*
1-9	vinealis	Kučera E1254	*				*	*						*	*	*
Extrakce 12.6.1997																
2-1	acutus	Kučera CS2291	*				*	*						*	*	*
2-2	acutus	Kučera CS2292	*	*	*		*	*			*			*	*	*
2-3	acutus	Kučera CS2293		*	*		*				*			*		
2-4	acutus	Kučera CS2293														
2-5	acutus	Kučera CS2287	*	*	*		*			*	*	*		*		
2-6	acutus	Kučera CS2288	*		*					*		*		*		
2-7	acutus	Kučera CS2288														
2-8	acutus	Kučera CS2289														
2-9	acutus	Kučera CS2290		*	*		*				*			*		
2-10	acutus	Kučera CS2034		*	*		*				*			*		
2-11	rigidulus	Kučera CS2294	*		*					*		*		*		
2-12	rigidulus	Kučera CS2285	*				*	*						*	*	*
2-13	rigidulus	Kučera CS2285	*				*	*						*	*	*
2-14	acutus	Kučera CS2284		*	*		*				*			*		
2-15	rigidulus	Kučera CS2286	*	*	*		*			*	*	*		*		
2-16	rigidulus	Kučera CS2286	*				*	*								*
2-17	glaucus	Kučera CS1879	*				*	*						*	*	*
2-18	glaucus	Kučera CS1879	*				*	*						*	*	*
2-19	rigidulus	Itálie: Julské Alpy, Tarvisio, Malghe del Larice, 1300-1400 m, 1.5.1997 Buryová	*	*	*		*			*	*	*		*		

2-20	rigidulus	Itálie: Julské Alpy, Tarvisio, Malghe del Larice, 1300-1400 m, 1.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-21	rigidulus	Itálie: Pompeje, 3.5.1997 Buryová	*		*				*		*			*
2-22	vinealis	Itálie: Lipari, Porticello, 80 m, 8.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-23	vinealis	Itálie: Lipari, Canneto, 7.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-24	vinealis	Itálie: Lipari, Canneto, 7.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-25	vinealis	Itálie: Sicílie, Agrigento, 50 m, 11.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-26	vinealis	Itálie: Puglia, Mte. Gargano, St. Angelo, 800 m, 15.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-27	vinealis	Itálie: Puglia, Mte. Gargano, St. Angelo, 800 m, 15.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-28	insulanus	Itálie: Sicílie, úpatí Etny, Nicoloso, 12.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-29	insulanus	Itálie: Sicílie, úpatí Etny, Nicoloso, 12.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-30	insulanus	Itálie: Z svah Vesuvu, ca. 600m, 3.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-31	insulanus	Itálie: Puglia, Mte. Gargano, St. Angelo, 15.5.1997 Buryová	*			*	*							*
2-32	insulanus	Itálie: Sicílie, S svah Etny, ca. 1000 m, 13.5.1997 Buryová	*			*	*							*
Extrakce 13.10.1997														
3-1	subandreaeoides	Kučera E1799	*			*	*	*						*
3-2	icmadophilus	Kučera E1758	*			*	*	*						*
3-3	rigidulus	Köckinger 97-172	*	*	*	*	*	*		*				*
3-4	subandreaeoides	Köckinger 97-494	*			*	*	*						*
3-5	rigidulus	Kučera E1863	*	*	*	*	*	*		*				*
3-6	subandreaeoides	Köckinger 97-626	*			*	*	*						*
3-7	subandreaeoides	Kučera E1798	*			*	*	*						*
3-8	subandreaeoides	Kučera E1591	*			*	*	*						*
3-9	rigidulus	Köckinger 97-438	*			*	*	*						*
3-10	icmadophilus	Köckinger 96-956	*			*	*	*						*
3-11	subandreaeoides	Köckinger 97-441	*			*	*	*						*
3-12	rigidulus	Köckinger 97-629	*	*	*	*	*	*		*				*
3-13	rigidulus	Köckinger 97-627	*			*	*	*						*
3-14	rigidulus	Kučera E1878	*	*	*	*	*	*		*				*
3-15	subandreaeoides	Köckinger 97-498	*			*	*	*						*
3-16	rigidulus	Kučera E1615	*	*	*	*	*	*		*				*
3-17	rigidulus	Kučera E1790	*			*	*	*						*
3-18	subandreaeoides	Kučera E1601	*			*	*	*						*
3-19	icmadophilus	Kučera E1789	*			*	*	*						*
3-20	icmadophilus	Kučera E1889	*			*	*	*						*
3-21	icmadophilus	Kučera E1889	*	*	*		*		*	*	*			*
3-22	rigidulus	Kučera E1848	*						*		*			*
3-23	icmadophilus	Kučera E1647	*	*	*		*		*	*	*			*
3-24	icmadophilus	Kučera E1751	*						*		*			*
3-25	icmadophilus	Köckinger 97-630	*						*		*			*
3-26	rigidulus	Kučera E1848	*						*		*			*
3-27	icmadophilus	Kučera E1751	*	*	*		*		*	*	*			*
3-28	icmadophilus	Köckinger 97-630	*	*	*		*		*	*	*			*

Lokality uváděné pod kódy:

- 96-956: Austria: Osttirol, Hohe Tauern, Ob. Wellachkopf, ca. 3100 m, 20. 8. 1996 leg. H. Köckinger
97-172: Austria: Steiermark, Gamskogel, S-Hang, ca. 500 m, 24. 4. 1997 leg. H. Köckinger
97-438: Austria: Steiermark, Rottenmanner Tauern, Kl. Geierkogel E Hochschwung, ca. 1800 m, 29. 6. 1997 leg. H. Köckinger
97-441: Austria: Steiermark, Rottenmanner Tauern, Kl. Geierkogel E Hochschwung, ca. 1800 m, 29. 6. 1997 leg. H. Köckinger
97-494: Austria: Steiermark, Rottenmanner Tauern, Kl. Geierkogel E Hochschwung, ca. 1800 m, 29. 6. 1997 leg. H. Köckinger
97-498: Austria: Steiermark, Rottenmanner Tauern, Kl. Geierkogel E Hochschwung, ca. 1800 m, 29. 6. 1997 leg. H. Köckinger
97-626: Austria: Salzburg, Radstädter Tauern: E Zalußenalm, ca. 1800 m, 4. 8. 1997 leg. H. Köckinger
97-627: Austria: Salzburg, Radstädter Tauern, E Zalußenalm, ca. 1800 m, 4. 8. 1997 leg. H. Köckinger
97-629: Austria: Salzburg, Radstädter Tauern, E Zalußenalm, ca. 1800 m, 4. 8. 1997 leg. H. Köckinger
97-630: Austria: Salzburg, Radstädter Tauern, E Zalußenalm, ca. 1800 m, 4. 8. 1997 leg. H. Köckinger
CS1734: S Bohemia, České Budějovice, near the department store Družba, 380 m, 17.9.1996 coll. J. Kučera
CS1735: S Bohemia, České Budějovice, Suchomel, 380 m, 17.9.1996 coll. J. Kučera
CS1736: S Bohemia, distr. Č. Budějovice, former limestone quarry 1,0 km SSE of Vidov, 440 m, 17.9.1996 coll. J. Kučera
CS1737: S Bohemia, distr. Č. Budějovice, Hluboká n. Vlt., 410 m, 17.9.1996 coll. J. Kučera
CS1774: S Bohemia, distr. Č. Budějovice, Hluboká n. Vlt. - Hvězdáře, 390 m, 8.10.1996 coll. J. Kučera
CS1815: S Bohemia, České Budějovice, Na Sádkách, 380 m, 31.10.1996 coll. J. Kučera
CS1879: S Moravia, Moravian karst, Křtinské údolí valley, Býčí skála cave, ca. 330 m, 10.4.1997 coll. J. Kučera
CS2034: S Moravia, distr. Břeclav, Pavlovské vrchy hills, Former limestone pit NNW of Klentnice, 350 m, 13.4.1997 coll. J. Kučera
CS2284: C Bohemia, Český kras karst, Former limestone pit Paraple, 1 km NE of Sv. Jan pod Skalou, 380 – 400 m, 29.5.1997 coll. J. Kučera
CS2285: C Bohemia, Český kras karst, Former limestone pit Paraple, 1 km NE of Sv. Jan pod Skalou, 380 – 400 m, 29.5.1997 coll. J. Kučera
CS2286: C Bohemia, Český kras karst, Sv. Jan pod Skalou, 270 m, 29.5.1997 coll. J. Kučera
CS2287: C Bohemia, Český kras karst, Rocky steppe on a ridge above Cikánka, 1,5 km N of Kosoř, ca. 310 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2288: C Bohemia, Český kras karst, Rocky steppe on a ridge above Cikánka, 1,5 km N of Kosoř, ca. 310 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2289: C Bohemia, Český kras karst, Rocky steppe on a ridge above Cikánka, 1,5 km N of Kosoř, ca. 310 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2290: C Bohemia, Český kras karst, Rocky steppe on a ridge above Cikánka, 1,5 km N of Kosoř, ca. 310 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2291: C Bohemia, Český kras karst, Radotín, beneath the cement factory, 240 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2292: C Bohemia, Český kras karst, Radotín, beneath the cement factory, 250 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2293: C Bohemia, Český kras karst, Radotín, beneath the cement factory, 250 m, 30.5.1997 coll. J. Kučera
CS2294: C Bohemia, Český kras karst, Tetín, limestone rocks below the ruin of the castle, 230 m, 31.5.1997 coll. J. Kučera
E914: Spain, Andalucía, prov. de Almería, Los Molinos del Río de Aguas, 6 km ESE of Sorbas, 23.4.1996 coll. J. Kučera
E1254: Spain, Andalucía, prov. de Jaén, Sierra de Cazorla, Puerto de las Palomas, 1290 m, 1.5.1996 coll. J. Kučera
E1290: Spain, Andalucía, prov. de Jaén, Sierra de Cazorla, valley of Río Borosa, lower part, 700-750 m, 1.5.1996 coll. J. Kučera
E1591: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Heiligenblut, Winkl, path Gößnitzfall – Bruchetalm, 1400 – 1450 m, 15.8.1997 coll. J. Kučera
E1601: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Heiligenblut, Winkl, path Gößnitzfall – Bruchetalm, ca. 1480 m, 13.8.1997 coll. J. Kučera
E1615: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Valley of Leiterbach between Trogalalm and Leiteralalm, 1870 m, 13.8.1997 coll. J. Kučera
E1647: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Valley of Leiterbach between Leiteralalm and Leiter Ochsnerhütte, 2100 m, 13.8.1997 coll. J. Kučera
E1751: Austria, E Tirolia, Hohe Tauern Mts., Schober Gruppe, N slopes S of the saddle Peischlachtörl, on the path towards Mt. Böses Weibl, ca. 2800 m, 14.8.1997 coll. J. Kučera

E1758: Austria, E Tirolia, Hohe Tauern Mts., Schober Gruppe, N slopes S of the saddle Peischlachtörl, on the path towards Mt. Böses Weibl, ca. 2870 m, 14.8.1997 coll. J. Kučera
E1789: Austria, E Tirolia, Hohe Tauern Mts., Ridge between the saddle beneath Medelspitze and Weißer Knoten, 2660 m, 14.8.1997 coll. J. Kučera
E1790: Austria, E Tirolia, Hohe Tauern Mts., Ridge between the saddle beneath Medelspitze and Weißer Knoten, 2660 m, 14.8.1997 coll. J. Kučera
E1798: Austria, E Tirolia, Hohe Tauern Mts., Saddle on the ridge NE of the top of Medelspitze, 2660 m, 14.8.1997 coll. J. Kučera
E1799: Austria, E Tirolia, Hohe Tauern Mts., Saddle on the ridge NE of the top of Medelspitze, 2660 m, 14.8.1997 coll. J. Kučera
E1848: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Glockner Gruppe, "Wiener Höhenweg" path on S slopes of Schwerteck and Leiterkopf, ca. 2600 m, 15.8.1997 coll. J. Kučera
E1863: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Glockner Gruppe, "Wiener Höhenweg" path, S and SW slopes of Stockerscharte, ca. 2550 m, 15.8.1997 coll. J. Kučera
E1878: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Glockner Gruppe, Path Stockerscharte - Margaritzen-Stausee on N and NE slopes of Leiterkopf, 2430 m, 15.8.1997 coll. J. Kučera
E1889: Austria, Carinthia, Hohe Tauern Mts., Glockner Gruppe, Path Stockerscharte - Margaritzen-Stausee on N and NE slopes of Leiterkopf, ca. 2250 m, 15.8.1997 coll. J. Kučera

Celkem bylo barveno 332 vzorků. Pro srovnání byly barveny nejen vzorky taxonů z okruhu *Didymodon rigidulus*, ale i několik vzorků z příbuzných skupin – *Didymodon ferrugineus*, *D. vinealis* a *D. insulanus*.

Všechny vzorky se barvily pouze v systémech AAT, GPI a GDH, u ostatních systémů se barvily jen některé vzorky nebo se systémy nepodařilo obarvit vůbec (LAP, PGM). Je možné usuzovat, že nejpravděpodobnější příčinou nedostatečné enzymatické aktivity většiny systémů bylo příliš malé množství extrahovaného materiálu. Bylo by zřejmě třeba rostliny nejprve nechat vegetativně rozrůst na agaru, aby bylo možné použít obvyklých ca. 50 – 60 mg na vzorek nebo alespoň množství blízké této hodnotě. Tak by také mohla být snadno kontrolována genetická homogenita materiálu.

Ve výsledcích jsou prezentovány některé z překreslených elektroforetogramů jednotlivých vzorků nebo jejich xerokopie a souhrnné elektroforetogramy pro jednotlivé taxony podobně, jako je tomu např. v práci Krzakowa, Melosik & Rudolph 1995. Čísla u jednotlivých pruhů znamenají pořadí pruhu od startu elektroforézy.

Vzhledem ke sterilitě analyzovaných položek a nemožnosti genetické analýzy se nepokouším o přiřazení pruhů z elektroforézy k jednotlivým alelám nebo lokusům.

6.3 Výsledky

Aspartát-aminotransferáza (AAT)

Výsledky elektroforézy vzorků po obarvení na systém AAT ukazuje obrázek 6.1. Kromě pěti populací byl pozorován jediný pruh aktivity, což je zajímavé s ohledem na dosud známé vlastnosti aspartát-aminotransferáz u vyšších cévnatých rostlin. Publikovaná data uvádějí 4 isoenzymy ve 4 buněčných kompartmentech (cytosol, plastidy, mitochondrie, microbodies), enzym má dimerickou kvartérní strukturu (Weeden & Wendel 1989). U studovaných zástupců rodu *Didymodon* se zdá být systém AAT vysoce konzervativní – vzorky patřící k taxonům *Didymodon rigidulus* s. lato, *D. glaucus* a *D. subandreaeoides* vykazují v naprosté většině případů jediný pruh ve stejné vzdálenosti od startu elektroforézy. U tří populací *Didymodon rigidulus* je možné pozorovat další slabý pruh enzymatické aktivity, pokaždé v jiné vzdálenosti od startu. Pozoruhodné je, že dva další taxony – *Didymodon vinealis* a *D. insulanus* se nejenom liší v mobilitě tohoto systému od studované skupiny, ale liší se poměrně výrazně i navzájem, a je evidentně možné tyto dva taxony na základě elektroforetických rozdílů v systému AAT od sebe odlišit. To je bezpochyby velmi zajímavé a důležité zjištění, protože právě odlišení těchto dvou taxonů je v poslední době velmi často a naprostou většinou autorů zpochybňováno (srov. např. Zander 1981, 1994, 1998). Další velmi zajímavou skutečností je elektroforetický fenotyp č. 8 populace 2-32 (určené jako *Didymodon insulanus*), kde je možné pozorovat pruh charakteristický pro *D. vinealis*, tak pruh charakteristický pro *D. insulanus*. Není vyloučené, že se může jednat o allopolyploidního potomka hybridu obou taxonů.

Obr. 6.1: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků a :
souhrnné elektroforetické fenotypy v systému AAT.

1: *D. vinealis* (1-9, 2-22, 2-23, 2-24, 2-25, 2-26, 2-27)

2: *D. insulanus* (2-28, 2-29, 2-30, 2-31)

3: *D. insulanus* (2-32)

4: *D. rigidulus* (2-11, 2-12, 2-13, 2-15, 2-16, 2-19, 2-21, 3-5, 3-9, 3-16, 3-17, 3-22), *D. glaucus* (2-17, 2-18), *D. acutus* (2-1, 2-2, 2-5, 2-6);

D. icmadophilus (3-20, 3-23, 3-24, 3-25, 3-2, 3-10, 3-19, 3-21),

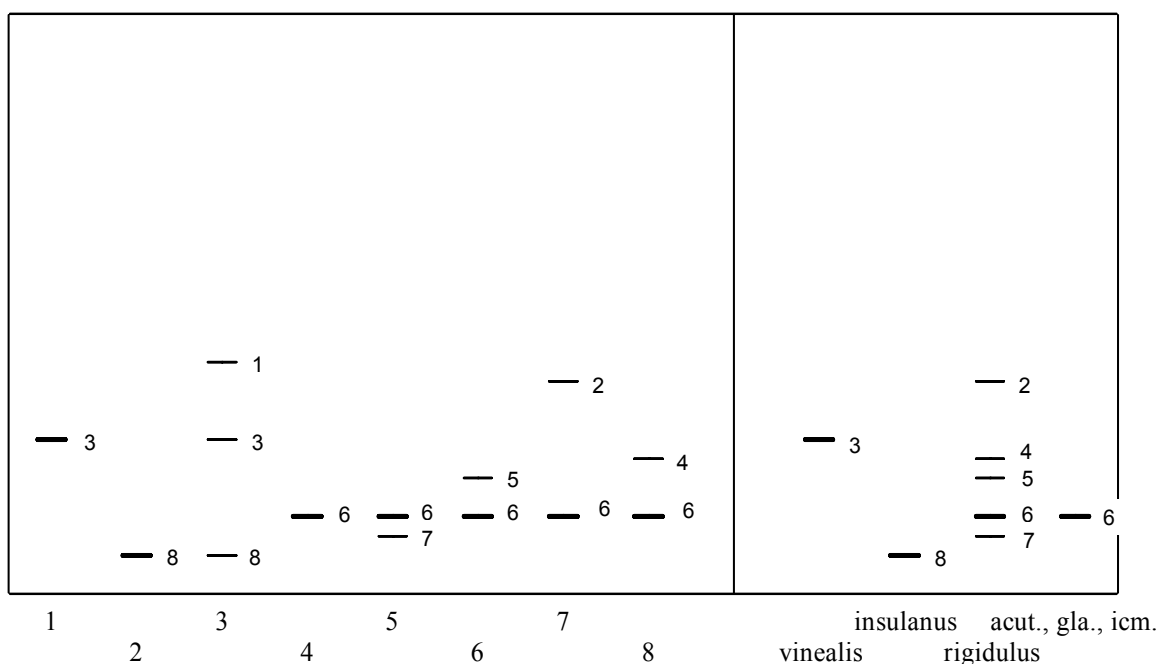
D. subandreaeoides (3-1, 3-4, 3-6, 3-7, 3-8, 3-11, 3-15, 3-18)

5: *D. rigidulus* (3-3)

6: *D. rigidulus* (3-12)

7: *D. rigidulus* (3-13)

8: *D. rigidulus* (3-14)



Glutamát-dehydrogenáza (GDH)

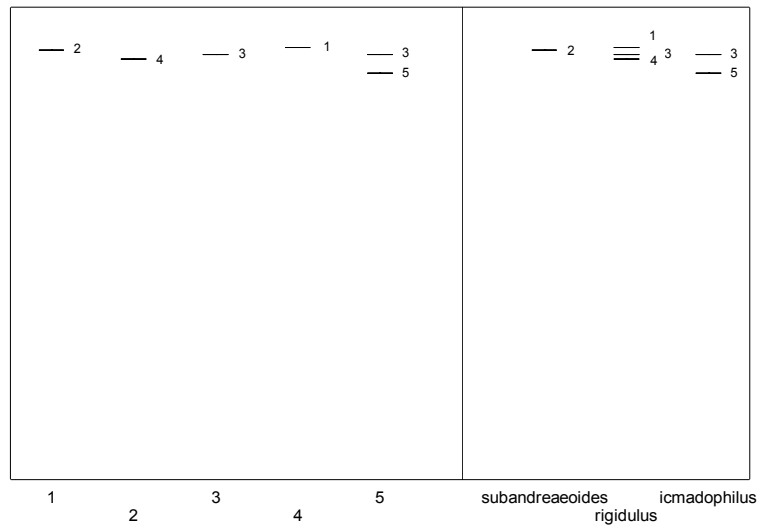
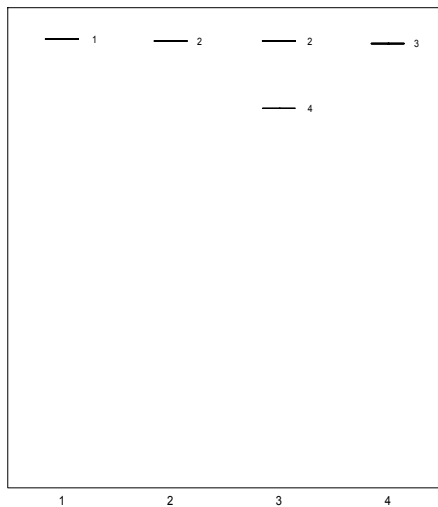
Tento systém je ve své variabilitě u studované skupiny mechorostů velmi podobný systému aspartát-aminotransferázy (obr. 6.2 – 6.3). I zde je pozorovatelný obvykle jediný pruh enzymatické aktivity a enzymatická variabilita je velmi nízká. Pozorovaná variabilita není taxonomicky úplně interpretovatelná – analyzované rostliny *Didymodon rigidulus* i *Didymodon icmadophilus* jsou tvořeny třemi elektroforetickými fenotypy. Charakteristická alela patrně kóduje enzym u druhu *Didymodon subandreaeoides* a *Didymodon glaucus*, ale není možné vyloučit větší variabilitu při větším množství studovaných vzorků. Glutamát-dehydrogenáza je hexamerem (Weeden & Wendel 1989), což způsobuje velmi nízkou mobilitu, která může být příčinou zdánlivé invariability systému u studovaných rostlin (rozdíl nemusí být postřehnutelný).

Obr. 6.2.: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků v systému GDH, gel 1

- 1: *D. glaucus* (2-17)
 2: *D. rigidulus* (2-16, 2-20), *D. acutus* (2-1, 2-2)
 3: *D. rigidulus* (2-12, 2-13)
 4: *D. vinealis* (1-9, 2-22, 2-23, 2-24, 2-25, 2-26, 2-27), *D. insulanus* (2-28, 2-29, 2-30, 2-31, 2-32)

Obr. 6.3.: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků a souhrnné elektroforetické fenotypy jednotlivých taxonů v systému GDH, gel 2

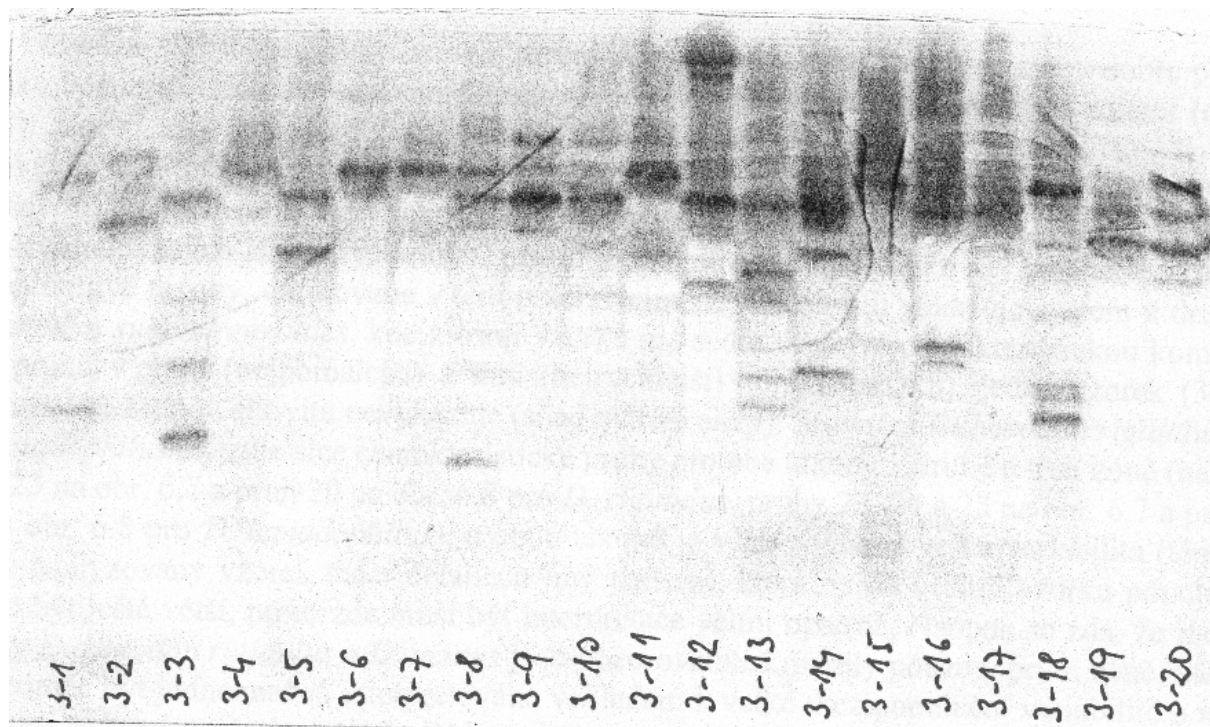
- 1: *D. subandreaeoides* (3-1, 3-4, 3-7, 3-8, 3-11, 3-15, 3-18)
 2: *D. rigidulus* (3-3, 3-5, 3-9, 3-13, 3-14, 3-16), *D. icmadophilus* (3-2)
 3: *D. rigidulus* (3-17), *D. icmadophilus* (3-10, 3-20)
 4: *D. rigidulus* (3-12)
 5: *D. icmadophilus* (3-19)



Glukózo-6-fosfát-isomeráza (GPI)

Systém je na rozdíl od předchozích dvou nesmírně variabilní a velmi komplikovaný (ilustrativní ukázka na obr. 6.4). U některých vzorků je možné pozorovat až 12 pruhů aktivity, což komplikuje případnou interpretaci. Systém je velmi variabilní mezipopulačně, zcela totožné elektroforetogramy u populací z různých míst byly pozorovány velmi vzácně (populace 1-8 (*Didymodon rigidulus* s. l.) s populacemi 1-7 a 2-9 (*Didymodon acutus*)), na druhou stranu totožný pattern u více vzorků z jedné populace (2-6 a 2-7) může podporovat původní metodický předpoklad, že se v případě rostlin odebíraných z jednoho kompaktního trsu jedná o geneticky homogenní jedince. Opačný důkaz na druhou stranu přináší pattern vzorků 2-17 a 2-18 (*Didymodon glaucus*).

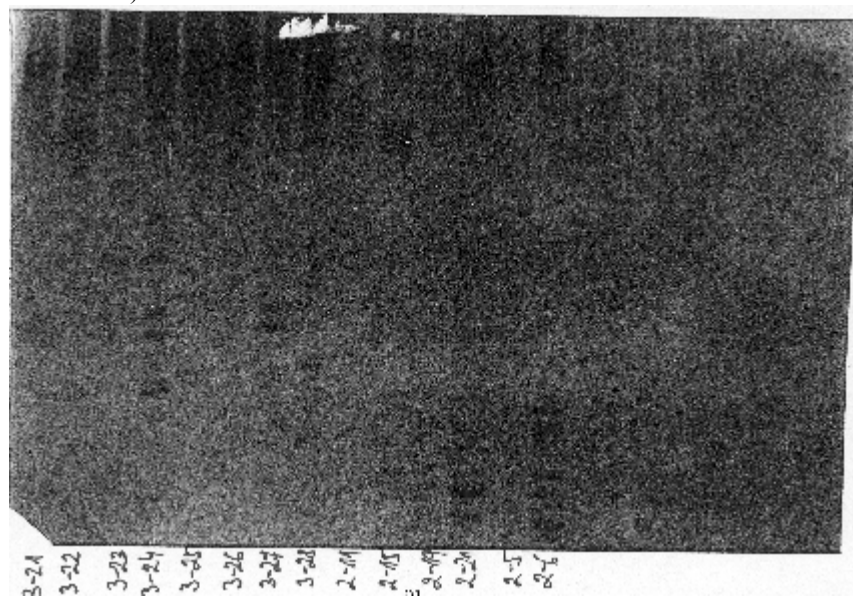
Obr. 6.4: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků v systému GPI (xerokopie gelu z elektroforézy 15.10.1997)



Esteráza (EST)

Systém se podařilo obarvit u poloviny až tří čtvrtin zkoušených vzorků a výsledky naznačují, že se jedná o velmi komplikovaný a variabilní pattern, podobný systému GPI (obr. 6.5). Weeden & Wendel (1989) udávají až 10 isoenzymů s mono- a dimerickou kvartérní strukturou, na obarvených vzorcích je možné pozorovat až 15 pruhů aktivity. Zdá se, že populace 2-9 a 2-14 a rovněž 1-7 a 2-5 (obojí *Didymodon acutus*) mají kombinaci pruhů stejnou, u ostatních je možné najít shodu jen v malé části pruhů nebo vůbec. Zdá se tedy, že esterázy nejsou pro taxonomickou interpretaci u zkoumané skupiny taxonů vhodným systémem.

Obr. 6.5. Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků v systému EST (xerokopie gelu z elektroforézy 14.10.1997)

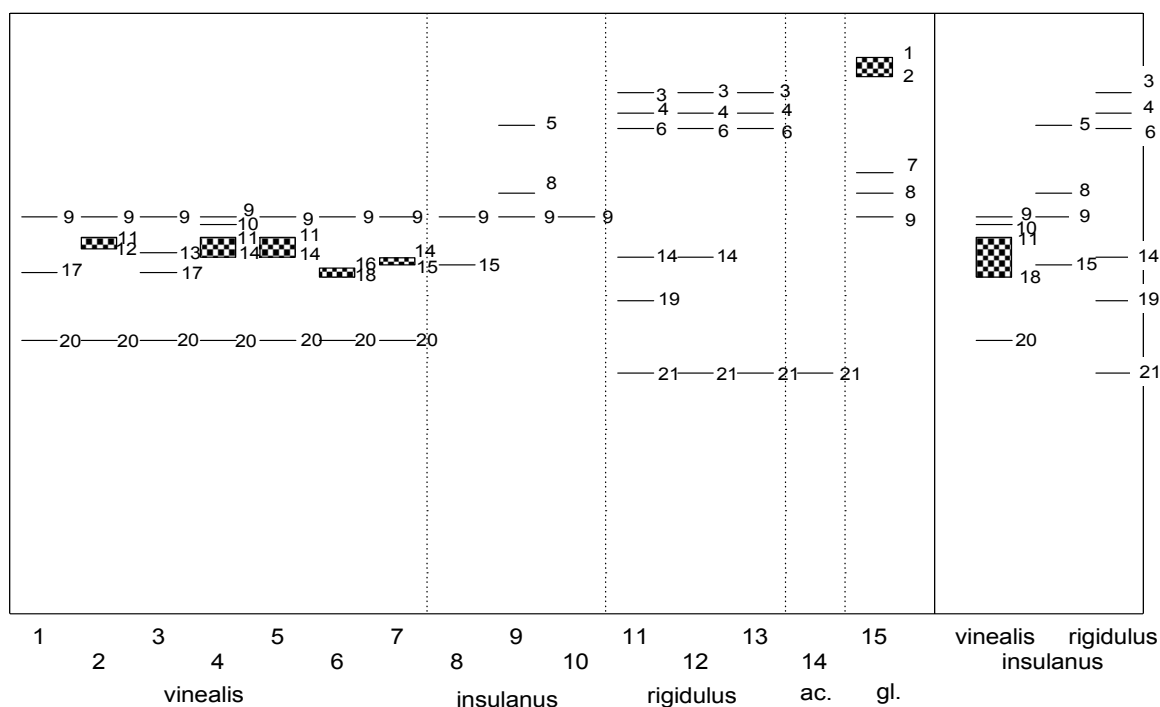


Superoxid-dismutáza (SOD)

Systém nebyl specificky barven, přesto jsou pruhy aktivity tohoto enzymu dobře patrné jako bezbarvá místa na modrém pozadí na gelech, barvených tetrazoliiovými solemi (obr. 6.6-8). Jsou patrné tři oblasti aktivity, z nichž snad každá odpovídá jednomu lokusu. To by odpovídalo údajům z literatury – Weeden & Wendel (1989) uvádějí tři isoenzymy (cytosol, plastidy, mitochondrie) a dimerickou nebo tetramerickou kvartérní strukturu. Každá zóna je v rámci studovaných taxonů variabilní, přesto je možné najít oblasti aktivity, charakteristické pro jednotlivé taxony, definované v této práci. Nejmenší variabilitu vykazuje systém u druhu *Didymodon subandreaeoides*, kde z osmi vzorků má sedm druhově charakteristickou kombinaci pruhů v první (nejpomalejší) a třetí (nejrychlejší) zóně (obr. 6.8), jeden vzorek (3-8) v první zóně žádnou aktivitu nevykazuje (snad nulové alely). Srovnání *Didymodon rigidulus* – *D. icmadophilus* ukazuje sice charakteristické pruhy pro oba taxony v druhé a třetí zóně (např. pruh 23 na obr. 6.7 a pruh 20 na obr. 6.8 pro *D. rigidulus*, pruhy 22, 24 a 25 na obr. 6.7 a pruh 19 na obr. 6.8 pro *D. icmadophilus*), u obou taxonů je však poměrně velká variabilita (téměř každý analyzovaný vzorek má v detailech jiný pattern), která by na větším vzorku populací mohla být ještě větší, proto zde musí být interpretace velmi opatrná. Naopak se zdá, že mezi taxony *Didymodon rigidulus* a *D. acutus* jsou pozorovatelné rozdíly pouze v první zóně, která ale nemůže být jednoznačně interpretována vzhledem k velké mezipopulační variabilitě a neúplnému barvení u všech vzorků. *Didymodon glaucus* rovněž vykazuje druhově charakteristický pattern, avšak byly analyzovány pouze dva vzorky z jediné populace. Od všech populací *Didymodon rigidulus*, *glaucus* a *icmadophilus* se liší populace *Didymodon insulanus* a *vinealis* především absencí aktivity v první zóně, ale i jinými kombinacemi v ostatních zónách.

Obr. 6.6: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků a souhrnný elektroforetický fenotyp jednotlivých taxonů v systému SOD, gel 1. Sloupcově jsou zobrazeny oblasti aktivity, kde jednotlivé pruhy jsou nerozlišitelné.

1: <i>D. vinealis</i> (2-26)	9: <i>D. insulanus</i> (2-31, 2-30)
2: <i>D. vinealis</i> (2-27)	10: <i>D. insulanus</i> (2-28, 2-29)
3: <i>D. vinealis</i> (2-25)	11: <i>D. rigidulus</i> (2-20)
4: <i>D. vinealis</i> (2-24)	12: <i>D. rigidulus</i> (2-16)
5: <i>D. vinealis</i> (2-23)	13: <i>D. rigidulus</i> (2-12, 2-13)
6: <i>D. vinealis</i> (2-22)	14: <i>D. acutus</i> (2-1, 2-2)
7: <i>D. vinealis</i> (1-9)	15: <i>D. glaucus</i> (2-17, 2-18)
8: <i>D. insulanus</i> (2-32)	

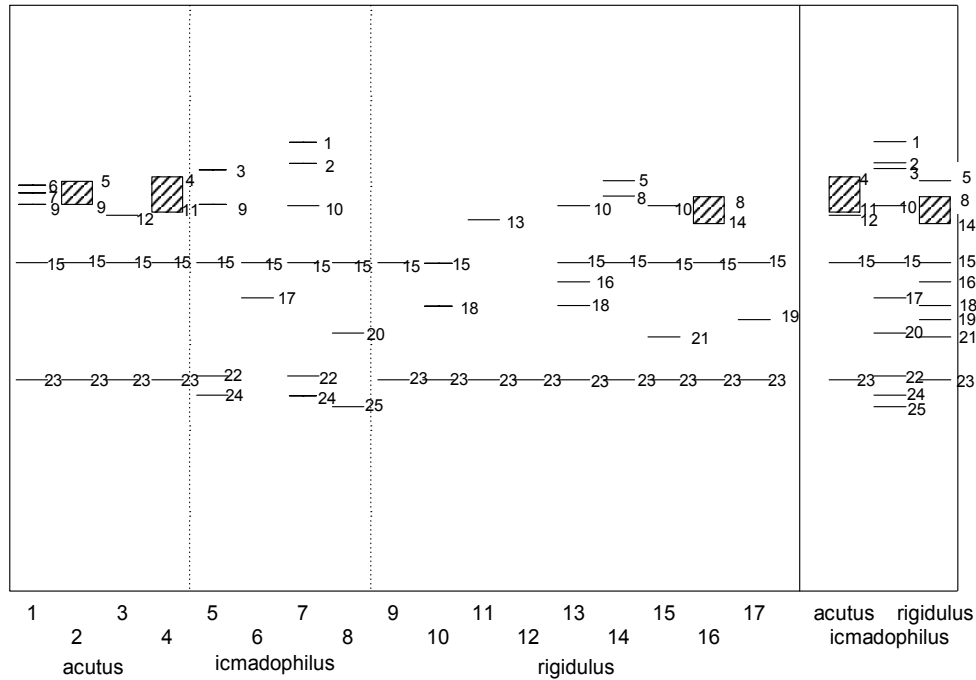


Obr. 6.7: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků a souhrnný elektroforetický fenotyp jednotlivých taxonů v systému SOD, gel 2

- 1: *D. acutus* (2-5, 2-9)
- 2: *D. acutus* (2-14)
- 3: *D. acutus* (2-2, 2-3)

- 4: *D. acutus* (1-6)
- 5: *D. icmadophilus* (3-21)
- 6: *D. icmadophilus* (3-23)
- 7: *D. icmadophilus* (3-27)
- 8: *D. icmadophilus* (3-28)
- 9: *D. rigidulus* (2-15)
- 10: *D. rigidulus* (2-19)

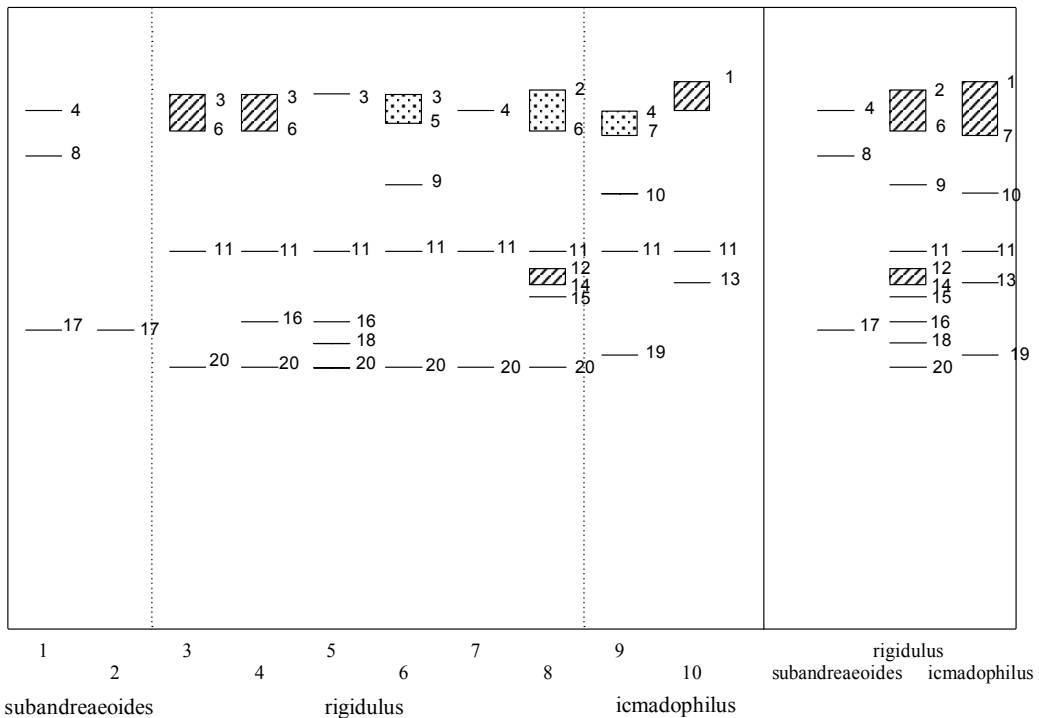
- 11: *D. rigidulus* (1-8)
- 12: *D. rigidulus* (1-4)
- 13: *D. rigidulus* (3-5)
- 14: *D. rigidulus* (3-14)
- 15: *D. rigidulus* (3-16)
- 16: *D. rigidulus* (3-12)
- 17: *D. rigidulus* (3-3)



Obr. 6.8: Elektroforetické fenotypy analyzovaných vzorků v systému a souhrnný elektroforetický fenotyp jednotlivých taxonů v systému SOD, gel 3

- 1: *D. subandreaeoides* (3-1, 3-4, 3-6, 3-7, 3-11, 3-15, 3-18)
- 2: *D. subandreaeoides* (3-8)
- 3: *D. rigidulus* (3-17, 3-3, 3-14)
- 4: *D. rigidulus* (3-16)
- 5: *D. rigidulus* (3-13)

- 6: *D. rigidulus* (3-12)
- 7: *D. rigidulus* (3-9)
- 8: *D. rigidulus* (3-5)
- 9: *D. icmadophilus* (3-20, 3-19, 3-2)
- 10: *D. icmadophilus* (3-10)



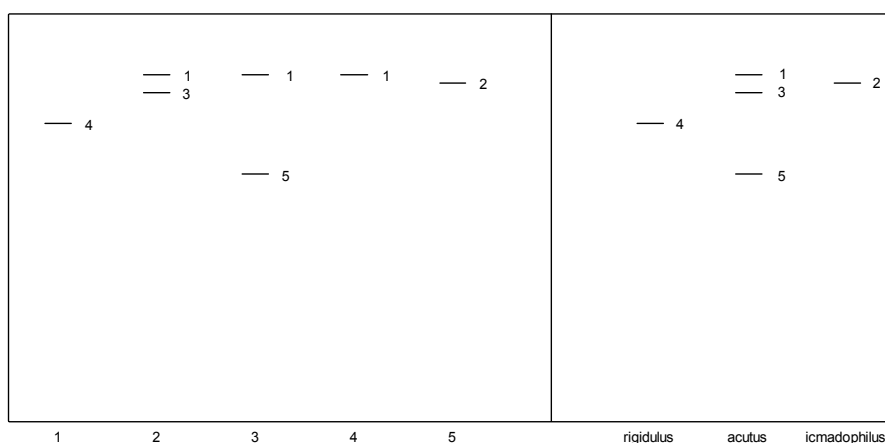
Alkohol-dehydrogenáza (ADH)

Systém je tvořen 1 – 3 cytosolickými isoenzymy dimerické kvartérní struktury (Weeden & Wendel 1989). U většiny vzorků se nepodařilo bohužel prokázat dostatečnou aktivitu, ta je patrná pouze u vzorků 3-5, 3-23, 2-2, 2-3 a 2-5, ale výsledky jsou poměrně zajímavé (obr. 6.9). Elektroforetogramy jsou tvořeny 1 – 2 pruhy, u každého z druhů jsou tyto pruhy specifické, ovšem je zde patrná i infraspecifická variabilita. Taxonomická využitelnost systému u studované skupiny je tedy při lepší enzymatické aktivitě vzorků poměrně pravděpodobná.

Obr. 6.9. Elektroforetické fenotypy obarvených vzorků a souhrnné fenotypy jednotlivých taxonů v systému ADH

- 1: *D. rigidulus* (3-5)
 2: *D. acutus* (2-2)
 3: *D. acutus* (2-3)

- 4: *D. acutus* (2-5)
 5: *D. icmadophilus* (3-23)

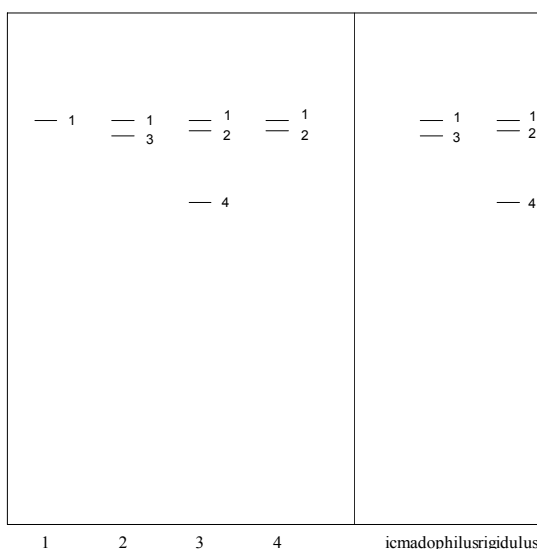


Glukózo-6-fosfát-dehydrogenáza (6PGDH)

Systém je tvořen 2 isoenzymy dimerické kvartérní struktury (Weeden & Wendel 1989). Zkoumané vzorky se podařilo obarvit pouze z menší části (7 ze 20 vzorků). Aktivita je pozorovatelná ve dvou zónách (obr. 6.10). V první zóně jsou pozorovatelné 1 – 2 pruhy aktivity, ve druhé jediný pruh u jediné populace. Systém by zřejmě mohl být taxonomicky využitelný při lepší enzymatické aktivitě vzorků, podobně jako systém ADH.

Obr. 6.10: Elektroforetické fenotypy obarvených vzorků a souhrnné fenotypy jednotlivých taxonů v systému 6PGDH

- 1: *D. rigidulus* (2-15, 2-21),
D. icmadophilus (3-21, 3-24)
- 2: *D. icmadophilus* (3-25)
 3: *D. rigidulus* (3-22)
- 5: *D. rigidulus* (2-19)



Šikimát- dehydrogenáza (SHDH)

System se podařilo obarvit pouze u části vzorků z barveného gelu, a patrně pouze částečně. U vzorků *Didymodon vinealis* a *insulanus* je patrný jediný invariabilní pruh aktivity, u vzorků *D. rigidulus*, *D. glaucus* a *D. acutus* je patrná aktivita jiného isoenzymu (Weeden & Wendel (1989) udávají pro systém 1 – 2 monomerní isoenzymy), avšak zymogram je zde značně slitý. Nedá se proto vyloučit, ale ani jednoznačně potvrdit, že by systém mohl být taxonomicky použitelný, pokud by se vzorky podařilo lépe obarvit.

NADH-dehydrogenáza (NADH)

System se barvil jen u malé části vzorků. Weeden & Wendel (1989) udávají pro systém (lépe je zde ovšem mluvit o systémech, které zahrnují např. diaforázu ad.) 1 – 4 isoenzymy umístěné v cytosolu, plastidech a mitochondriích, mono-, di- a tetramerní kvartérní struktury. Aktivita je dobře patrná u třech vzorků, patřících k taxonu *Didymodon rigidulus* (2-19, 3-12 a 3-16), u každé z těchto populací je elektroforetogram jiný. O případném taxonomickém využití systému není proto možné na základě těchto dat prozatím nic říci.

Isocitrát-dehydrogenáza (IDH)

System se na barveném gelu podařilo obarvit pouze u poloviny vzorků, barví se jeden až čtyři pruhy aktivity a je zde pozorovatelná poměrně velká, taxonomicky obtížně vysvětlitelná variabilita (11 obarvených vzorků tvoří 11 různých elektroforetických fenotypů). Taxonomická využitelnost tohoto systému je tudíž rovněž nejistá.

Fosfoglukomutáza (PGM)

System se nepodařilo obarvit.

Leucin-aminopeptidáza (LAP)

System se nepodařilo obarvit.

6.4 Souhrn výsledků isoenzymových analýz

Interpretace výsledků isoenzymových analýz – elektroforetogramů jedenácti barvených systémů byla v tomto případě velmi obtížná. To je dáno zejména dvěma faktory. Prvním je fakt, že zkoumaná skupina mechorostů nebyla v minulosti nikdy isoenzymaticky analyzována. To způsobilo mj. některé technické problémy zejména při vizualizaci zkoumaných enzymatických systémů. Odstranění těchto problémů si vyžádá ještě další časovou a finanční investici. Druhým zásadním problémem je skutečnost, že dosud není známo z literatury nic o genetice studovaných taxonů, dokonce ani stupeň ploidie (známá chromozómová čísla studovaných taxonů, pohybující se v rozmezí 12 – 14 připouštějí, že se může jednat o haploidní, diploidní i aneuploidní rostliny). Zkoumané položky nemohly být klasicky geneticky analyzovány vzhledem k jejich sterilitě, plodné rostliny se bohužel vyskytují nesmírně vzácně, u některých taxonů jsou dokonce sporofyty neznámé (viz kapitolu 4).

Přesto je možné na základě dosažených výsledků konstatovat, že isoenzymy jsou ve studované skupině použitelným taxonomickým znakem. Taxonomicky použitelné systémy, korelující ve své variabilitě s morfologickými a anatomickými znaky rostlin, jsou ve studované skupině zejména SOD a GDH, do jisté míry i systém AAT, který je zcela konzervativní a téměř invariabilní, ne tak ovšem již u druhů, patřících do jiných sekcí rodu. Tento systém tedy naznačuje, že všechny studované taxony skutečně mohou tvořit příbuzenskou skupinu. Po ošetření metodických problémů s vizualizací by snad bylo rovněž možné využít systémů ADH, SHDH, NADH a 6PGDH, výsledky by mohlo přinést i vyzkoušení dalších systémů.

Pomocí elektroforézy isoenzymů je možné podpořit oddělení druhu *Didymodon subandreaeoides* od druhu *Didymodon rigidulus* na základě výsledků ze systémů SOD a GDH. S větší mírou opatrnosti je možné učinit podobný závěr pro druh *Didymodon glaucus* na základě elektroforetogramů stejných systémů, přestože zde není možné vyloučit větší genetickou variabilitu při analyzování většího počtu populací. V systému SOD se nacházejí specifické isoenzymy pro taxony *Didymodon rigidulus* a *D. acutus* na jedné straně a *D. icmadophilus* na druhé straně, pozorovaná variabilita v tomto systému však nutí k opatrné interpretaci těchto rozdílů. Naopak není možné na základě analýzy isoenzymů najít rozdíly v enzymatických spektrech taxonů *Didymodon acutus* a *D. rigidulus*.

Systém AAT, který je ve studované skupině taxonů téměř invariabilní, se naopak zdá být výborným taxonomickým znakem pro rozlišení taxonů *Didymodon vinealis* a *D. insulanus*, jejichž praktická identifikace může být komplikována i vzájemnou hybridizací.

7. Diskuse výsledků

7.1 Variabilita a taxonomický význam studovaných znaků

7.1.1 Znaky gametofytu

Habitus, růstová a životní forma: většina studovaných taxonů se v těchto znacích neliší zásadním způsobem. Pouze *Didymodon subandreaeoides* vytváří obvykle kompaktní polštáře podobné např. druhu *Andraea rupestris*, ostatní druhy tvoří porosty nebo trsy různého stupně kompaktnosti, časté jsou i jednotlivé rostliny vmezežené mezi jiné druhy mechorostů. Celková robustnost je z velké míry dána podmínkami prostředí a zdá se být zejména korelována s vlhkostí stanoviště, která je bezpochyby základním stresujícím faktorem pro studované rostliny.

Barva: *Didymodon subandreaeoides* se od ostatních taxonů studovaného komplexu téměř konstantně liší rezavě hnědou barvou rostlin. Podobně hnědá barva charakterizuje ovšem někdy i rostliny *Didymodon rigidulus* z exponovaných alpinských stanovišť, ve směsných porostech obou druhů však mívá *Didymodon rigidulus* zpravidla znatelně zelenější barvu. Pro *Didymodon rigidulus* bývají charakteristické začernalé starší části lodyžek. *Didymodon acutus*, *D. icmadophilus* a *D. validus* mívají obvykle víc hnědých tónů barvy než *Didymodon rigidulus* a komplex *Didymodon glaucus*. *Didymodon glaucus* s. s. mívá často modro- a šedo-zelené barevné odstíny, podobná barva je však pozorovatelná i na rostlinách *Didymodon rigidulus* ze stinných stanovišť. Barva tedy může být použita jako taxonomický znak ve studované skupině pouze s dostatečným zřetelem k podmínkám stanoviště.

Lodyžka: délka lodyžky je ve studované skupině značně infraspecificky variabilní. Přesto typické hodnoty u taxonů *Didymodon subandreaeoides*, *D. glaucus* a *D. verbanus* jsou výrazně nižší než u ostatních studovaných taxonů. Tvar je u všech studovaných zástupců stejný a mírně variabilní – od zcela okrouhlého průřezu po oválný a (nejčastěji) zaobleně pětiboký, vycházející z ± pětiřadého olistění lodyžek, průměr lodyžek se obvykle pohybuje v rozmezí 0.12 – 0.25 mm, pouze v případě *Didymodon subandreaeoides* do 0.15 mm. Anatomická stavba se poměrně zásadně liší u druhu *Didymodon subandreaeoides* a ostatních taxonů. U prvního obvykle chybí střední svazek, dřev je silnostěnná, její stěny hnědě pigmentované a vnější vrstva buněk je poněkud rozšířená, interpretovatelná jako hyalodermis. U ostatních taxonů je anatomie v podstatě stejná – vyvinutý střední svazek uprostřed ± tenkostěnných hyalinních buněk dřevě uzavřené více či méně vyvinutou sklerodermis. Míra vývinu středního svazku a sklerodermis závisí zejména na celkové robustnosti, ostatní faktory nejsou zřejmé. U několika rostlin *Didymodon rigidulus* a *D. glaucus* byla pozorována naznačená hyalodermis, taxonomický význam této skutečnosti by ale neměl být přeceňován.

Axilární vlásky: u všech studovaných taxonů jsou axilární vlásky stejné stavby, tvořené krátkou, více pigmentovanou a obvykle silnostěnnější bazální buňkou a dvěma až třemi (-5) delšími hyalinními tenkostěnnými buňkami. Celková délka se pohybuje od ca. 30 do 200 μm. Tato stavba axilárních vlásků je charakteristická pro celý rod *Didymodon* (Saito 1975, Zander 1993). Jako taxonomický znak odlišující jednotlivé druhy jsou tedy axilární vlásky nevhodné.

Listy:

a) olistění za sucha a za vlhka: lodyhy studovaných taxonů jsou olistěné v pěti nezřetelných řadách. Míra pokroucení listů za sucha z velké části závisí na vlhkosti stanoviště a (s ní často související) délce listů, zejména poměru délky a šířky. Rostliny z vlhčích stanovišť a rostliny s relativně delšími listy mají listy za sucha více pokroucené. Největší míru pokroucení (v souladu s udávanou literaturou) vykazují rostliny *Didymodon glaucus* s. s., nejmenší (listy obvykle rovně přitisklé k lodyžce) rostliny *Didymodon acutus* s. l. Nyholmová (1989) uvádí jako jeden z rozlišovacích znaků *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* právě olistění lodyžek za sucha, což lze s ohledem na zjištěné skutečnosti jednoznačně odmítnout (právě např. rostliny *Didymodon icmadophilus* z typové lokality mají poměrně výrazně pokroucené listy za sucha). Za vlhka listy všech taxonů šikmo odstávají, u rostlin s delšími listy s polopošvatě přiléhavými bázemi je možné pozorovat esovité prohnutí.

b) rozměry listů: v délce listů se všechny taxony částečně překrývají, nicméně tento znak může být u některých taxonů být použit jako poměrně dobrý taxonomický znak. Například u blízce příbuzných taxonů *Didymodon glaucus* a *D. verbanus* leží překryv v délce listů pouze nepatrně nad 10. percentilem, mezi taxony *Didymodon acutus* s. l. a *Didymodon validus* dokonce pod 10. percentilem. V maximální šířce se od ostatních studovaných taxonů odlišuje ve větší míře pouze taxon *Didymodon validus*, u kterého je překryv hodnot s taxony *D. glaucus*, *D. verbanus* a *D. subandreaeoides* méně než desetiprocentní, s taxony *D. rigidulus* a *D. acutus* s. s. pak méně než 25 %. V poměru délky a maximální šířky se od ostatních taxonů s výjimkou *D. verbanus* poměrně výrazně odlišuje *Didymodon glaucus*, u kterého překryv hodnot s ostatními taxony nedosahuje ani 10 % kromě *Didymodon validus*, kde je překryv nepatrně více než desetiprocentní. V poměru šířky báze k maximální šířce listu se výrazně od ostatních taxonů odlišují taxony *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*. Hodnoty tohoto znaku se s ostatními taxony překrývají slabě nad 10. percentilem. Samotná šířka báze je do té míry korelována s maximální šířkou, že nemá taxonomický význam sama o sobě. Ve znaku poměru vzdálenosti nejširšího místa listu od báze k délce listu je výrazně od ostatních taxonů odlišný druh *Didymodon subandreaeoides*. Překryv hodnot s taxony *D. rigidulus* a *D. verbanus* leží mezi 10. a 25. percentilem, s ostatními taxony pod 10. percentilem.

c) přiléhavost (pošvatost) báze: polopošvatě přiléhavá báze je někdy uváděna (Nyholm 1989) jako diagnostický znak pro *Didymodon rigidulus* s. s. S jistým omezením je možné tento znak přijmout, není ovšem výlučný pro *Didymodon rigidulus*. Stejný typ báze se často vyskytuje i u *Didymodon validus* a *Didymodon glaucus*, tendence k jeho tvorbě je i u okruhu *Didymodon acutus*. U rostlin ze sušších a exponovanějších stanovišť jsou ovšem báze kratší a často zcela nepošvaté.

d) anatomie a morfologie žebra: v komplexu je jedním z nejlepších taxonomických znaků, je ovšem nutné hodnotit vždy dobře vyvinuté rostliny. Nejvýrazněji se odlišují taxony *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*. Dorzální povrchové buňky žebra, které jsou u všech ostatních studovaných zástupců v horní polovině listu převážně isodiametrické, přecházející z čepele, jsou zde prodloužené, výrazně užší než čepelné buňky (stereidálního typu, na průřezu proto obvykle chybí odlišená dorzální epidermis). Vůdčí buňky jsou u komplexu *Didymodon glaucus* ve více (obvykle dvou až třech) vrstvách, u ostatních taxonů v jedné vrstvě (jednou jsem pozoroval dvě vrstvy u *Didymodon validus*). Ventrální stereidy u komplexu *Didymodon glaucus* zcela chybí, u ostatních jsou vyvinuty alespoň na dobře vyvinutých rostlinách a je možné je použít k oddělení druhu *Didymodon rigidulus* (včetně *D. validus*) a *D.*

acutus s. l. První má tyto stereidy zpravidla ve více než jedné vrstvě, pokud v jedné vrstvě, tak jako relativně široký pruh alespoň 4 – 5 stereid, druhý má ventrální stereidy prakticky výhradně v jedné vrstvě (obvykle pouze 2 – 3 stereidy). Dorzální stereidy jsou opět v průměru výrazně početnější u okruhu *Didymodon rigidulus* než u okruhu *Didymodon acutus*. Šířka žebra je ve studovaném komplexu poměrně vyrovnaná, jedinou výjimku tvoří druh *D. subandreaeoides*, u kterého méně než 10 % měřených listů přesahuje šířku 35 µm, zatímco u ostatních taxonů méně než 10 % nedosahuje 40 µm.

e) vybíhavost žebra: tento znak byl dosud používán k oddělení taxonů *Didymodon rigidulus*, *D. acutus* a *D. icmadophilus*. Taxony se liší v průměrné hodnotě, vybíhavost žebra ale evidentně souvisí s ekologickými podmínkami stanoviště, zejména vlhkostí a zastíněním. Rostliny z vlhčích a stinnějších stanovišť vykazují více vybíhavá žebra. Taxony *Didymodon acutus* s. l., *Didymodon validus*, *Didymodon glaucus* a *D. verbanus* mají vždy vybíhavé žebro, u druhů *Didymodon rigidulus* a *Didymodon subandreaeoides* variabilita zahrnuje i rostliny se žebrem končícím pod špičkou listu, pro poslední z taxonů jsou dokonce listy s žebrem končícím pod špičkou velmi charakteristické (70 – 75 % měřených listů).

f) ohrnutí okrajů: v ohrnutí listu, měřeném jako poměr vzdálenosti konce ohrnutí listu od báze a délky čepele jsou rozdíly poměrně málo výrazné. Průměr a střední hodnota u taxonů *Didymodon glaucus* a *verbanus* leží sice o 10 – 20 % výše oproti ostatním taxonům, překryvy hodnot však leží zpravidla nad 25. percentilem. Zajímavý je poměr zcela neohrnutých listů, který u druhu *D. subandreaeoides* dosahuje více než 1/3, u *D. glaucus* necelých 14 %, u *D. verbanus* necelých 5 %, u *D. acutus* s. l. 2.5 %, u *D. rigidulus* 1.3 % a u *D. validus* neohrnuté listy nebyly pozorovány.

Buňky listů: statistické zhodnocení měřených rozměrů ukazuje, že sledované taxony se ve velikostech buněk významně neliší. Určitou výjimkou je pouze výška bazálních buněk, která ovšem evidentně souvisí s celkovou délkou listů. Taxonomicky použitelné rozdíly je možné prokázat v šířce stěn, jak naznačují rozdíly v hodnocených populacích *Didymodon rigidulus* a *D. subandreaeoides*, i zde je však pravděpodobná nezanedbatelná korelace s podmínkami prostředí a navíc je hodnocení možné pouze na základě analýzy obrazu nebo na světelném mikroskopu nadstandardních kvalit (rozdíly se pohybují v desetínách µm).

Naopak rozdíly v papilnatosti a typu papil poměrně výrazně jednotlivé taxony odlišují, proto je překvapivé, že tento znak nebyl v minulosti více používán. Pouze u druhu *Didymodon subandreaeoides* bývají někdy papily tvaru c (avšak i zde jsou někdy kónické), u ostatních druhů jsou papily, pokud jsou přítomny, vždy kónické. Přítomnost papil z větší části odlišuje taxony *Didymodon acutus* (buňky hladké) a *Didymodon icmadophilus* (buňky papilnaté), poměrně často i taxony *Didymodon glaucus* (buňky vždy papilnaté) a *Didymodon verbanus* (buňky často hladké). Naopak mamilnatost buněk není použitelná pro odlišení jakéhokoli taxonu uvnitř druhu *Didymodon rigidulus*, protože není korelována s ostatními znaky gametofytu, jak bylo předpokládáno při popisu taxonu *Didymodon mamillosus*. Na druhou stranu byly mamilnaté buňky pozorovány pouze u taxonů *Didymodon rigidulus*, *D. glaucus*, *D. verbanus* a *D. subandreaeoides*, nikdy u taxonů *D. acutus*, *D. icmadophilus* a *D. validus*.

Gametangia: poloha gametangií ani tvar obalných listů a tvar či rozměry archegonií a antheridií se u studovaných taxonů neliší a je tudíž bez taxonomického významu.

Čepička: u všech studovaných taxonů je kápovitého tvaru, hladká, rovněž taxonomicky v této skupině nepoužitelná.

7.1.2 Znaky sporofytu

Znaky sporofytu mohly být studovány jen na velmi omezeném okruhu rostlin, proto je jejich význam hodnocen opatrně. Navíc u taxonů *Didymodon glaucus*, *D. verbanus*, *D. subandreaeoides* a *D. validus* není sporofyt vůbec znám.

Štět: u studovaných taxonů je pravotočivý, v době zralosti hnědooranžový, a jeho délka se pohybuje v rozmezí ca. 0.5 – 1.2 cm. Taxonomický význam znaků štětu je ve skupině nepravděpodobný (včetně anatomie, která byla rovněž namátkově studována).

Tobolka:

a) tvár a rozměry: tento znak byl nejstaršími autory používán jako jeden ze znaků, oddělující taxony *Didymodon rigidulus* (tobolka dlouhá, úzce válcovitá), *D. acutus* (tobolka krátká, vejčitá) a *D. icmadophilus* (tobolka dlouze vejčitá). Studium relativně omezeného počtu rostlin se sporofyty toto odlišení v podstatě potvrzuje, avšak velmi omezující je právě velmi nízká frekvence tvorby sporofytů. Ze zkušenosti s jinými druhy rodu a jinými rody čeledi se totiž dá předpokládat velmi vysoká infraspecifická variabilita v tomto znaku.

b) exothecium: je tvořeno obdélníkovitými, mírně až silně ztlustlými buňkami. V rozměrech, tvarech ani síle stěn nebyly u studovaných zástupců zjištěny rozdíly.

c) prsteneč: zdá se, že prsteneč skutečně odlišuje taxony *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus*, jak bylo postulováno již v popisu druhého druhu. Problémem zůstává nízká frekvence tvorby sporofytů zejména u *Didymodon icmadophilus* a zatím úplná absence sporofytu u problematických rostlin z okrajů evropského areálu. Přestože tedy tento znak může konstantně odlišovat oba taxony, je jeho praktický taxonomický význam zatím sporný.

d) víčko: tvar ani délka víčka se mezi studovanými taxony neliší a je značně variabilní, stejně jako u ostatních druhů rodu a většiny ostatních rodů čeledi.

e) peristom: znaky peristomu byly v minulosti u čeledi Pottiaceae všeobecně přeceňovány. Na jejich relativně nízký taxonomický význam vzhledem k obrovské infraspecifické variabilitě upozorňují např. Saito (1975) a Zander (1993). Všichni studovaní zástupci se známým sporofytem (*Didymodon rigidulus*, *acutus* a *icmadophilus*) mohou vykazovat různou míru zkrutu (od přímého po přibližně 1× levotočivě zkroucený) i různou výšku (ca. 150 – 1200 (1500) μm). Většina populací *Didymodon rigidulus* má peristom poměrně krátký, do 200 μm, nepodařilo se zjistit žádnou korelaci delšího peristomu s jinými znaky gametofytu a prostředí. Na základě dosud zjištěných poznatků není možné znaky peristomu ve studované skupině taxonomicky použít.

f) spory: velikost se u studovaných zástupců pohybuje mezi 10 a 20 μm, ornamentace je jemně papilnatá (zrnitá). Není pravděpodobné, že znaky spor by mohly ve studované skupině mít taxonomický význam.

7.2 Diskuse jednotlivých taxonů

7.2.1 *Didymodon glaucus*

V kontrastu s taxonomickým názorem např. Mönkemeyera (1927), Zandera (1993) nebo Düllä (1984b) veškeré v mé práci dosud zjištěné skutečnosti potvrzují, že tento taxon je od druhu *Didymodon rigidulus* dostatečně odlišný, aby mohl být rozlišován na druhové úrovni. Základními důvody tohoto tvrzení jsou následující kvalitativní odlišnosti:

1. Všechny položky vykazují žebra s absencí ventrálních stereid za hojné přítomnosti stereid dorzálních (*Didymodon rigidulus* má vyvinuty ventrální stereidy, pokud u velmi redukovaných rostlin ventrální stereidy chybí, pak jsou vždy úplně nebo téměř redukovány i dorzální stereidy).
2. Všechny populace vykazují vůdčí buňky ve dvou, u obzvláště vyvinutých rostlin i více řadách. Veškeré studované populace druhu *Didymodon rigidulus* vykazovaly vůdčí buňky pouze v jedné řadě, pouze u jedné populace taxonu *D. validus* jsem pozoroval vůdčí buňky ve dvou řadách, ale pak byly ventrální stereidy bohatě přítomny.
3. Axilární gemy vyrůstají u skupiny *Didymodon glaucus* na velmi dlouhých rhizoidech (u většiny populací vyrůstajících v paždí listů, ale někdy rovněž na podzemních rhizoidech), u některých populací chybí. Gemy jsou ve většině případů menší (20-) 26 – 34 (-45) μm než u typických rostlin *D. rigidulus* (23-) 38 – 47 (-55) μm , a jsou téměř pravidelně sférické, bez protuberantních buněk
4. Bazální buňky jsou bez výjimek hyalinní, často nafouklé, tvořící poměrně ostře ohraničenou skupinu a kontrastující s horními čepelnými buňkami, které jsou zelené, isodiametrické, slabě rovnoměrně ztlustlé.

Didymodon glaucus je od druhu *D. rigidulus* poměrně výrazně odlišný i v měřených kvantitativních znacích, jak bylo demonstrováno v analýze hlavních komponent, kde tvoří objekty tohoto taxonu shluk výrazně oddělený od objektů *Didymodon rigidulus*. Nejdůležitějšími kvantitativními znaky pro odlišení od *D. rigidulus*, jak vyplývá z diskriminační analýzy a je dobře vidět na percentilových grafech, je znak poměru délky listů a maximální šířky, který dosahuje u *D. glaucus* vyšších hodnot u více než 90 % měřených listů a poměr šířky listů u báze a maximální šířky listů, který je u více než 75 % měřených listů obou taxonů odlišný, rovněž vyšší u *D. glaucus*.

Odlišnost *D. glaucus* je potvrzována i isoenzymovými analýzami, druhově specifické spektrum je možné pozorovat v systému superoxid-dismutázy a glutamát-dehydrogenázy. Specificitu by ovšem bylo třeba ověřit na větším množství populací, vzhledem k míře zjištěné variability v systému u ostatních taxonů. Naopak spektrum, získané v systému aspartát-aminotransferázy je u analyzovaných rostlin *D. glaucus* shodné s rostlinami *D. rigidulus* a odlišné od spektra druhů *Didymodon vinealis* a *D. insulanus*.

Genetickou diferencovanost vůči druhu *D. rigidulus* lze odhadnout i z existence pozorovaných směsných porostů.

Naopak ekologicky se oba taxony do jisté míry překrývají, jak lze opět soudit z existence směsných porostů, přestože optima obou druhů se liší.

Je obtížné usuzovat na příbuznost *Didymodon glaucus* s ostatními druhy rodu. Anatomie žebra nejvíce připomíná zástupce sekce *Asteriscium* (často odlišované od rodu *Didymodon* jako rod *Trichostomopsis*), nebyly zde však pozorovány rhizoidální gemy stejného charakteru, jako jsou u této sekce. Na druhou stranu je *D. glaucus* jediným taxonem ze studovaného okruhu, u kterého se vůbec podzemní rhizoidální gemy vyskytují. Podobnou stavbu žebra jako *D. glaucus* mají ovšem i např. *Didymodon vinealis* a *D. insulanus*, řazení

někdy do samostatné sekce *Vineales*, kam Nyholmová (1989) řadí i *D. glaucus* a *D. sinuosus*. Proti tomuto zařazení ovšem svědčí jiný typ papil u druhu *D. glaucus*, přítomnost axilárních gem i například spektrum poměrně málo variabilního a ve studované skupině velmi konzervativního isoenzymového systému aspartát-aminotransferázy, která je u druhů *Didymodon vinealis* a *D. insulanus* evidentně kódován jinou alelou než u veškerých ostatních analyzovaných zástupců ve studované skupině.

Didymodon glaucus je poměrně vzácným druhem s patrně endemicky evropským rozšířením. Veškeré studované položky pocházejí pouze ze 27 lokalit roztroušených po celé Evropě, literární údaje udávají ca. 5 dalších lokalit. Naprostou většinu studovaných položek tvoří nálezy starší 70 let a pouze 7 lokalit bylo ověřeno nebo nalezeno v posledních 20 letech. Druh by měl být zařazen mezi celosvětově významné a silně ohrožené druhy.

7.2.2 *Didymodon verbanus*

Rovněž tento taxon je podle shromážděných výsledků specificky odlišný od druhu *Didymodon rigidulus*. Čtyři body, uvedené jako hlavní důvody odlišení druhu *D. glaucus* od *D. rigidulus* totiž platí zcela stejně i pro *D. verbanus*, pouze gemy jsou u tohoto taxonu pozorovány velmi vzácně. Shoda v těchto čtyřech bodech také ukazuje na evidentní blízkost obou taxonů, která vedla většinu evropských autorů k názoru, že se jedná o synonyma.

Z měřených kvantitativních odlišností oproti druhu *Didymodon rigidulus* není možné použít znak poměru délky listů k maximální šířce, jediným znakem, který je u taxonu *Didymodon verbanus* odlišný na většině měřených rostlin, je znak poměru šířky listů u báze a maximální šířky, který dosahuje u *Didymodon glaucus* a *verbanus* prakticky stejného průměru i rozptylu.

D. verbanus nebyl zatím bohužel isoenzymaticky analyzován, na geneticky fixovanou odlišnost od druhu *D. rigidulus* je však možné usuzovat z existence pozorovaných směsných porostů obou taxonů, bez přechodů v morfologických a anatomických znacích.

Ekologicky se oba druhy nevyklučují.

Větší pozornost je tedy nutné věnovat možnostem odlišení taxonů *D. glaucus* a *D. verbanus*. Jak již bylo konstatováno, nemalá část taxonomů (Düll 1984a, 1984b, Corley & al. 1981, R. H. Zander 1993) se domnívá, že oba taxony jsou synonymem. Nicholson a Dixon si nebyli patrně vědomi existence druhu *Didymodon glaucus*, když taxon popisovali, jak je možné soudit z protologu (Dixon 1912), neboť jedinými druhy, se kterými autoři taxon srovnávají, jsou *Ceratodon purpureus*, *Eucladium verticillatum* a *Didymodon tophaceus*. Jak je však možné usuzovat z nedatované Dixonovy poznámky na archu s typovou položkou taxonu ("It is *Didymodon glaucus* Ryan!"), zjistil později tento autor popisu, že se jedná o velmi podobné rostliny. Poznámku k podobnosti obou druhů uvádí též Culmann (Amann & al. 1918, p. 374) na základě Baumgartnerova názoru, Corley et al. (1981) jako jediní autoři udávají důvod považování obou jmen za synonyma (kultivace obou taxonů na agaru, výsledky bohužel nebyly publikovány ani konkretizovány).

Didymodon glaucus a *D. verbanus* však nejsou zdaleka identické ve svých znacích. Nejvíce pozornosti věnuje druhému z taxonů patrně Jäggli (1950). Uvádí, že na rozdíl od *D. glaucus*, *D. verbanus* tvoří kompaktní polštáře smaragdově zelené nebo hnědé barvy a rostliny mají pouze 1 – 1.5 mm dlouhé listy, za vlhka vzpřímené (*D. glaucus* tvoří podle Jäggliho nízké koberce a listy jsou 1.5 – 3.3 mm dlouhé, za vlhka pokroucené). Tento autor dosud nejlépe formálně vyjádřil pozorované existující podobnosti taxonu *Didymodon verbanus*, *D. glaucus* a *D. rigidulus*, když *D. verbanus* hodnotí jako varietu druhu *Didymodon*

glaucus (ovšem v rámci rodu *Barbula*, neboť Jäggl je jedním z těch autorů, kteří oba rody nerozlišovali).

Jägglho pozorování mohou v podstatě v plné míře podpořit. Stejně kvalitativní, a částečně i měřené kvantitativní znaky, které je možné použít k rozlišení jak taxonu *D. glaucus*, tak taxonu *D. verbanus* od *D. rigidulus* svědčí o jisté příbuznosti obou taxonů. Na druhou stranu je oba taxony možné prakticky jednoznačně odlišit i vzájemně, a to na základě kvalitativních i kvantitativních znaků. Přehled rozdílů kvalitativních znaků, ekologie a rozšíření podává následující tabulka.

Tab. 7.1. Srovnání kvalitativních znaků taxonů *Didymodon glaucus* a *D. verbanus*.

Znak\Taxon	<i>Didymodon glaucus</i>	<i>Didymodon verbanus</i>
Gemy	Ve většině populací (25 z 28, tj. 89%) přítomny	Ve většině populací (32 z 34, tj. 94%) chybí
Gametangia	Pouze archegonia nebo populace sterilní	Pouze antheridia nebo populace sterilní
Papilnatost buněk	Buňky často silně mamilnaté, často i papilnaté	Buňky častěji hladké nebo nevýrazně mamilnaté
Ekologie	Sciofilní, (sub)bazofilní, (sub)hygrofilní taxon nižších a středních poloh	Heliofilní, (sub)bazofilní, (sub)hygrofilní taxon nižších a středních poloh
Rozšíření	evropský endemit, bez vazby na konkrétní užší geografický element	evropský endemit?, insubrického typu rozšíření

Rozdíly v měřených kvantitativních charakteristikách listů jsou rovněž značné, taxony se liší zejména délkou listů a šířkou žebra, kdy 90 % měřených listů u *D. verbanus* bylo kratších než 1.6 mm a 90 % měřených listů u *D. glaucus* bylo delších než 1.5 mm. Šířka žebra pak byla u 75 % listů *D. verbanus* menší než 61 μm a u 75 % listů *D. glaucus* větší než 63 μm .

Oba taxony se tedy v kvalitativních i kvantitativních znacích celkem jednoznačně odlišují, nepodařilo se ovšem zatím zjistit biologickou podstatu odlišností a podobností. Nabízí se samozřejmě hypotéza, že se jedná o samčí a samičí populace téhož druhu. Toto vysvětlení ovšem není příliš pravděpodobné vzhledem k následujícím skutečnostem: nebyla dosud u žádného druhu rodu *Didymodon* (ani příbuzných rodů, pokud je mi známo) pozorována jakákoli výrazná morfologická a ekologická diferenciacie samčích a samičích populací, přestože samčí rostliny bývají o něco menší. Tyto populace jsou v případě taxonů *Didymodon glaucus* a *verbanus* navíc i geograficky téměř izolovány, což je jev, který si nedovedu vysvětlit v případě, že by se jednalo o populace téhož druhu (u ostatních dvoudomých druhů, pokud jsou známy samičí i samčí rostliny, rostou obojí rostliny zpravidla pohromadě). Sporofyty dosud pozorovány nebyly ani u jednoho z taxonů. Neobvyklá je vůbec sama existence pouze samčích populací. U ostatních druhů rodu *Didymodon*, jejichž sporofyty nejsou známy, jsou známy pouze samičí populace. Čisté samčí populace jsou známy pouze u dvoudomých druhů, u nichž došlo k dálkovému přenosu pouze samčích rostlin (např. *Telaranea murphyae* v jižní Anglii, i zde je ale výchozí taxon neznámý). Buď se tedy jedná o potomky kdysi zavlečených samčích populací dosud neznámého dvoudomého druhu, kteří se v oblasti italských jezer a jihošvýcarského kantonu Ticino vegetativně rozšířili nebo jsme svědky případu, kdy došlo ke změně pohlaví původně samičí populace *Didymodon glaucus* (lze pouze spekulovat, proč) a tato populace se vegetativně rozšířila na příslušném, geograficky poměrně omezeném areálu.

I *Didymodon verbanus* je poměrně vzácným evropským taxonem. Asi 30 známých lokalit, včetně literárních údajů je koncentrováno na velmi omezeném areálu řádově 100 ×

100 km v jihošvýcarském kantonu Ticino a přilehlé oblasti Itálie, jediná studovaná položka mimo tuto oblast leží na břehu Ligurského moře, řádově 150 km jižně od známého „epicentra“ výskytu. Literární údaj o výskytu pak rovněž pochází z Německa, z oblasti středního toku řeky Mosel, tedy asi 500 km severozápadně (Loeske 1934). Přesto, že z oblasti rozšíření taxonu je dokladováno poměrně velké množství materiálu, je *Didymodon verbanus* rozhodně v současné době ohroženým taxonem. Naprostá většina starých, zarostlých zdí, které jsou typickým stanovištěm taxonu, byla v posledních letech odstraněna nebo renovována, jak jsem měl možnost pozorovat např. v Bellinzone, odkud je dokladováno největší množství položek, ale kde se taxon při mé loňské návštěvě vůbec nepodařilo ověřit.

7.2.3 *Didymodon subandreaeoides*

Důvody specifického odlišení druhu, který byl v Evropě dosud znám jako *Didymodon rigidulus* subsp. *andreaeoides* (Limpr.) Wijk & Marg., popřípadě *Grimmia andreaeoides* Limpr, jsou diskutovány v příloženém rukopise článku (Příloha 2), zde budou diskutovány již jen údaje v článku neobsažené.

Kvantitativní měřené charakteristiky listů a buněk rovněž ukazují poměrně značné odlišnosti obou druhů, které, jak prokázala diskriminační analýza, jsou nejlépe oddělitelné kombinací znaků (1) relativní šířka stěn bazálních buněk vzhledem k jejich šířce a (2) šířka žebra. Pokud nemáme k dispozici první ze znaků, který je poměrně obtížně měřitelný na běžném světelném mikroskopu, pak kombinací znaků šířka žebra, relativní vybiřhavost žebra a délka vybiřhavé části žebra (poslední dva znaky jsou vysoce korelované, Pearsonův korelační koeficient má hodnotu 0.944). Z percentilových grafů (5.3.3.3.6) je vidět, že více než 90% měřených listů má žebro užší než 36 μm , zatímco více než 90 % měřených listů *Didymodon rigidulus* má žebro širší než 46 μm , u relativní vybiřhavosti žebra (5.3.3.3.7) vidíme, že pouze 25 % měřených listů u *D. subandreaeoides* má vůbec vybiřhavé žebro, zatímco pouze u méně než 3 % měřených listů *D. rigidulus* žebro končí pod špičkou listu. U relativní šířky stěn bazálních buněk je překryv hodnot přibližně dvacetiprocentní z obou taxonů.

Analýza isoenzymů podle mého názoru vcelku přesvědčivě ukázala, že spektrum některých systémů, např. glutamát-dehydrogenázy a superoxid-dismutázy je u druhu *Didymodon subandreaeoides* méně variabilní než u ostatních sledovaných druhů a druhově charakteristické. Srovnatelné odlišnosti jako mezi druhy *Didymodon rigidulus* a *subandreaeoides* v těchto systémech byly pozorovány např. mezi druhy *Didymodon rigidulus* a *D. vinealis* nebo *D. rigidulus* a *D. insulanus*. Poněkud větší počet analyzovaných populací druhu *Didymodon subandreaeoides* navíc zmenšuje možnost náhodné, taxonomicky neinterpretovatelné variability v isoenzymovém spektru.

Rovněž častý výskyt směsných populací *D. rigidulus* a *D. subandreaeoides* dokládá, že pozorované morfologické odlišnosti nejsou vyvolány pouze extrémními ekologickými podmínkami.

Přestože se v evropských herbářích *Didymodon subandreaeoides* vyskytuje velmi řídko, není tento druh na vhodných stanovištích v Alpách vzácný, jak dokládají recentní sběry z východních Alp (viz seznam položek v Příloze 2). Jedná se spíše o nenápadný a přehlížený taxon, který sice vzhledem k poměrně specifické ekologii není široce rozšířen, ale na svých stanovištích není také dosud příliš ohrožen, ani si zvýšenou míru jeho ohrožení nedovedu v blízké budoucnosti představit.

V článku byla diskutována existence dvou dalších odlišných typů, jejichž zařazení pod druh *Didymodon subandreaeoides* není zatím jisté. Jedná se a) o typ, který je zatím znám ze

dvou lokalit ve východních Alpách (Medelspitze nedaleko Großglockneru ve Vysokých Taurách a Kleine Guglspitze v Radstädtských Alpách), zpracovávaný ve Statistické analýze dat jako skup. 14 a b) o typ známý z jediné položky v britském Walesu (skupina 15 tamtéž).

První typ představuje habituelně značně odlišné, podstatně větší rostliny s poněkud jiným tvarem listů (viz obr. 2 v Příloze 2) a velmi redukovanou tvorbou inovací, které se, na rozdíl od ostatních studovaných položek druhu, neodlamují snadno a tvar bazálních listů těchto flagel rovněž neodpovídá ostatním položkám druhu. Kvantitativní charakteristiky, které odlišují typický *Didymodon subandreaeoides* a zmíněné dvě populace, shrnuje následující tabulka.

Tab. 7.2. Srovnání nejodlišnějších kvantitativních znaků typických rostlin *Didymodon subandreaeoides* a sporných rostlin z východních Alp

Znak	<i>Didymodon subandreaeoides</i> s. s.	Populace z Medelspitze a Kl. Guglspitze
LL (mm)	(0.28-) 0.47 – 0.82 (-1.32)	(0.86-) 0.93 – 1.15 (-1.24)
MW (mm)	(0.174-) 0.24 – 0.36 (-0.474)	(0.348-) 0.37 – 0.45 (-0.479)
CoW (μm)	(17.0-) 23 – 32 (-46.0)	(36.2-) 46 – 60 (65.3)
BaCH (μm)	(7.9-) 12.5 – 21.0 (-35.0)	(12.0-) 16.1 – 30.2 (-43.3)
BaCH / BaCW	(0.68-) 1.2 – 2.3 (-4.02)	(1.03-) 1.6 – 3.5 (-5.31)

Rovněž lodyžky rostlin z Medelspitze a Kl. Guglspitze jsou delší (až 20 mm oproti obvykle 5 – 10 mm u typických rostlin) a jejich listy jsou za sucha slabě srpovité (u žádné z ostatních položek *D. subandreaeoides* nebyly dosud srpovité listy pozorovány). Anatomické znaky (průřez žebrem, lodyžkou) a zabarvení naopak odpovídají typickým rostlinám. Na obou lokalitách navíc tyto odchylné populace rostly pohromadě s typickými populacemi na ekologicky stejných mikrostanovištích, bez známek viditelných přechodů, což svědčí o jisté genotypové diferenciaci.

Není bohužel zatím možné existenci tohoto typu rostlin uspokojivě vysvětlit. Přechodné typy k rostlinám *Didymodon subandreaeoides* odpovídajícím typu zatím nebyly nalezeny. Totéž je možné říci o druhém možném taxonu, který by připadal v úvahu jako výchozí – *Didymodon asperifolius*. Pokud přechodné typy nebudou nalezeny ani v budoucnu, bude nutné pokusit se o nalezení tohoto typu mezi popsány taxony, jako se to podařilo v případě taxonů *Grimmia andreaeoides* a *Barbula subandreaeoides* (dosud bylo pátrání bezvýsledné) nebo taxon popsat jako nový. Popis nového druhu na základě pouhých dvou nalezišť je samozřejmě poněkud problematický.

Další problematickou položkou je položka z oblasti Snowdonu v britském Walesu. Kvalitativní podobnosti a odlišnosti od typických populací *D. subandreaeoides* jsou rovněž diskutovány v článku, zde je pouze vhodné konkretizovat kvantitativní charakteristiky (neboť i ty staví velšskou položku na okraj variability znaků typických rostlin *D. subandreaeoides*, ovšem na opačnou stranu, než rostliny, patřící k druhu *D. rigidulus* (viz ordinační diagram PCA).

Tab. 7.3. Hlavní kvantitativní charakteristiky rostlin z Clogwyn du'r Arddu, Wales

Znak	hodnota (min. – průměr – max.)	Znak	hodnota (min. – průměr – max.)
LL (mm)	(0.47-) 0.63 (-0.77)	UpCW (μm)	(7.5-) 10.1 (-12.5)
MW (mm)	(0.232-) 0.29 (-0.363)	UpCWW/UpCW (%)	(18.0-) 30 (-45.1)
LL / MW	(1.89-) 2.2 (-2.63)	BaCW (μm)	(6.7-) 8.4 (-10.7)
CoW (μm)	(33-) 35 (-39)	BaCWW/BaCW (%)	(21.8-) 29 (-37.8)
LB-MW/LL	(28.6-) 29 (-37.2)	BaCH (μm)	(17.8-) 23 (-31.9)
Podíl neohrnutých listů (%)	100	BaCH / BaCW	(1.4-) 2.0 (-3.2)

Na velšskou rostlinu můžeme podle mého názoru nahlížet třemi způsoby. Může se jednat o krajní mez variability druhu *Didymodon subandreaeoides*, pro což svědčí velmi podobný tvar a rozměry listů a buněk, anatomie listového žebra a lodyžky, jakož i zabarvení. Protiargumenty jsou přítomnost axilárních gem stejného typu jako u *D. rigidulus* (která by tak byla jediná z více než 90 studovaných populací!), přítomnost inovací poněkud jiného typu, než je typické pro *D. subandreaeoides* (ovšem velmi podobných inovacím výše zmíněných dvou východoalpských populací, přičemž je třeba uvažovat i nepochybné ovlivnění morfogeneze inovací tvorbou a přítomností axilárních gem) a geograficky dosti nepravděpodobná lokalita. *Didymodon subandreaeoides* se zdá být představitelem spíše staršího, předpleistocénního elementu Holarktidy se spíše subkontinentálním typem rozšíření. Podobné, západo-severoamerický – alpské disjunkce vykazuje např. v Evropě teprve nově rozeznávané *Schistidium subflaccidum* (Kindb.) H. H. Blom. Na druhou stranu má podobný typ „podivně“ disjunktního areálu, jako *Didymodon subandreaeoides* se započtením velšské rostliny např. *Didymodon maximus*, který je udáván z podobných míst severozápadní části Severní Ameriky a nejvýchodnější Sibíře a dále z Irska.

Druhé možné vysvětlení – brát velšské rostliny jako mez variability druhu *Didymodon rigidulus*, jak navrhuje Jones a Warburg (1950) je přijatelnější z hlediska fyto geografie, a může se zdát být přijatelné i s ohledem na enormní variabilitu tohoto druhu, avšak při zohlednění mnoha studovaných populací druhu, popř. literárně udávané variability, se nezdá být tato možnost reálná. Kombinace kvantitativních znaků je jednoznačně odlišná od všech ostatních měřených populací (viz diagram PCA) a některé z kvalitativních znaků se u *D. rigidulus* nevyskytují vůbec (naprostá absence středního svazku lodyžky spolu s neobvykle ztlustlými buňkami dřene, zároveň přítomnost hyalodermis) nebo jsou nereálné s ohledem na ostatní znaky a stanoviště (zcela jednovrstevné okraje u podobného typu rostliny z evidentně suchého a spíše exponovaného stanoviště). Tomu, že by se mohlo jednat pouze o extrémní rostliny *D. rigidulus* může však nasvědčovat i zmínka v citovaném článku, kde autoři uvádějí, že příslušná položka představuje pouze krajní mez variability rostlin na stanovišti. Bohužel, moje zkušenost s položkami, považovanými Culmannem za přechodné typy mezi *Didymodon subandreaeoides* a *rigidulus* (v herbáři Z/ZT), které se ukázaly být buď směsnými položkami obou druhů nebo dokonce čistými sběry *D. subandreaeoides*, v jednom případě dokonce *D. johanseni*, mě nutí k velmi rezervovanému postoji do doby možnosti vlastního studia příslušných položek, které se bohužel zatím nepodařilo dohledat.

Třetí vysvětlení je možnost existence dalšího drobného, silně atlantského a geograficky patrně velmi omezeně se vyskytujícího druhu. Toto vysvětlení je sice s ohledem na stávající informace o tomto taxonu nejméně rozporuplné, ale není pochopitelně rozumné dříve, než dojde k prostudování dalších položek z lokality nebo nalezení taxonu na jiném místě. Nelze samozřejmě vyloučit, že tento taxon by mohl být rozšířen alespoň na omezeném počtu silně atlantských stanovišť (podobně jako např. *Schistidium frigidum* var. *havaasii* H. H. Blom, nalezené mimochodem na stejném místě jako ona sporná rostlina Jonesem a dále na dalších dvou místech ve Walesu a západní Anglii a třech silně oceánických místech jižního Norska) a dosud vzhledem k velmi nepatrným rozměrům přehlížen.

7.2.4 *Didymodon rigidulus* a *Didymodon mamillosus*

Výsledky mé práce potvrdily, že *Didymodon rigidulus* je v Evropě nesmírně mnohotvárným taxonem, na druhou stranu je možné jej poměrně dobře definovat od blízké příbuzných taxonů, zejména *Didymodon validus*, *D. acutus* a *D. icmadophilus*.

Nejdůležitějšími znaky, které tento taxon charakterizují od nejpříbuznějších taxonů, jsou následující:

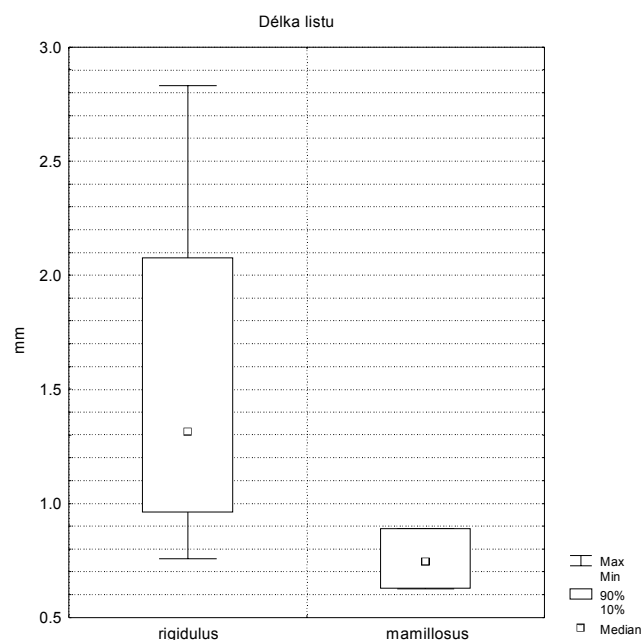
1. Pravidelná přítomnost axilárních gem na krátkých modifikovaných rhizoidech. Tyto gemy jsou několikabuněčné, nepravidelně elipsoidní s protuberantními buňkami, obvykle ca. $40 - 50 \times 30 - 40 \mu\text{m}$.
2. Dvouvrstevné okraje listů v jejich horní části

Již v kapitole, shrnující výsledky studia herbářových položek a živého materiálu, jsem konstatoval, že jsem nebyl schopen rozlišit taxon *Didymodon mamillosus*. Autor popisu (Crundwell 1976) uvádí jako rozlišovací znaky od *Didymodon rigidulus* tyto:

1. mnohem menší velikost lodyžek a listů
2. listy za sucha mnohem přímější a více přitisklé k lodyžce
3. zcela odlišný tvar listů
4. listy méně pravidelně ohnuté
5. horní buňky mamilnaté

K prvnímu znaku lze uvést, že typová položka sice vykazuje menší listy, než je obvyklý rozsah variability, ovšem není pravda, že listy jsou „mnohem“ menší. To je možné doložit na následujícím grafu (7.1), který srovnává délku listů pro rostliny jednoznačně určitelné jako *D. rigidulus* a pro typovou položku *D. mamillosus*.

Graf 7.1: Percentilový graf hodnot délky listu pro taxony *Didymodon mamillosus* a *D. rigidulus*.

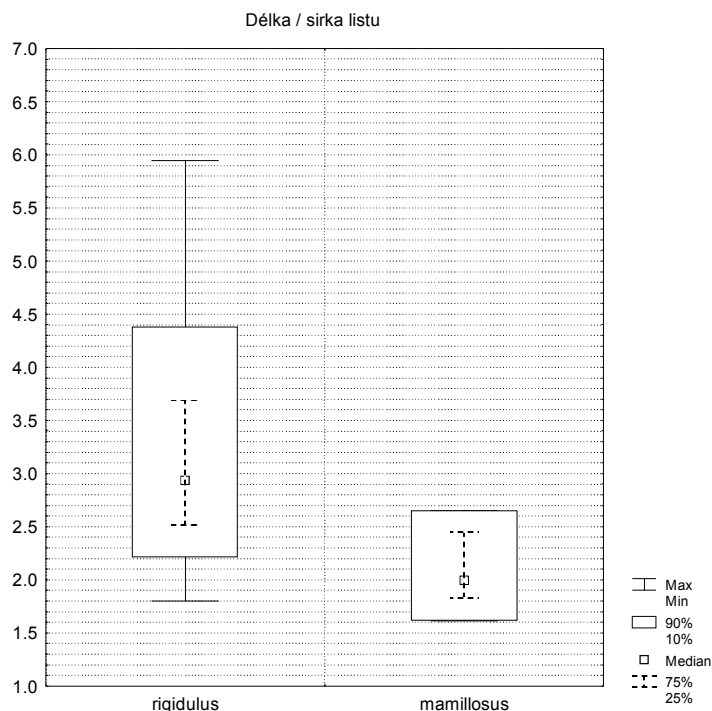


Maximální hodnota délky listů u typu *Didymodon mamillosus* leží sice pod 10. percentilem hodnot *Didymodon rigidulus*, ale do variability se ještě „vejde“.

K druhému znaku ve výsledcích uvádím, že míra pokroucení listů je závislá právě na velikosti listů a jejich tvaru, je tedy vysoce s prvním znakem korelovaná. Jinými slovy, druhý ze znaků je pouze jinak vyjádřený první znak.

Třetí znak – zcela odlišný tvar listů je opět znakem velmi relativním, do jisté míry snad subjektivním. Nepřišel jsem na žádnou významnou tvarovou variabilitu uvnitř druhu *Didymodon rigidulus* a domnívám se, že odlišnosti ve tvaru (kopinaté versus dlouze až čárkovitě kopinaté listy) je možné z velké části vyjádřit poměrem délky k šířce. Tu je opět možné stejným způsobem graficky zobrazit na stejných rostlinách (graf 7.2). Z grafu je vidět, že překryv hodnot dosahuje téměř 25 %.

Graf 7.2. Percentilový graf hodnot délka/maximální šířka listu pro taxony *Didymodon mamillosus* a *D. rigidulus*.



Čtvrtý znak neodpovídá podle mého názoru zjištěným skutečnostem. Nevím sice, jak přesně interpretovat slovní spojení „listy méně pravidelně ohrnuté“, ale listy rostlin isotypové položky však byly vcelku pravidelně ohrnuté v hodnotách, které se zcela kryly s normálními hodnotami pro druh *D. rigidulus*

Pátý znak není korelovaný se znaky 1 – 3, jak je popsáno ve výsledcích a diskusi znaků buněk.

V ordinačním diagramu PCA (graf 5.3.1.4) je nicméně typová položka *D. mamillosus* od ostatních objektů *D. rigidulus* poněkud separována, zejména v korelaci s relativně krátkými bazálními buňkami.

Z isotypové položky nemohly být samozřejmě extrahovány enzymy, v protologu není rovněž zmínka o případné tvorbě směsných porostů s rostlinami, jednoznačně určitelnými jako *Didymodon rigidulus*, proto není možné nic říci o genetické podobnosti typu s ostatními populacemi *Didymodon rigidulus*.

Na základě zjištěných skutečností tedy považuji typovou položku *Didymodon mamillosus*, stejně jako rostliny takto určené nebo určitelné ze střední Evropy, za synonymum druhu *Didymodon rigidulus*.

Přes zahrnutí taxonu *Didymodon mamillosus* do variability druhu a oddělení taxonů *Didymodon validus*, *D. acutus* a *D. icmadophilus* (viz níže) není ovšem *Didymodon rigidulus* v Evropě zcela homogenní. Dosud nevyjasněná zůstává pozice některých rostlin z mediteránních oblastí Evropy (viz výsledky). Variabilita druhu v mediteránní části Evropy bude muset být ještě důkladněji studována ve vztahu k druhu *Didymodon cordatus*, *Didymodon reedii*, *D. brachyphyllus* a *D. tectorum*.

7.2.5 *Didymodon validus*

Tento taxon způsobuje v taxonomii skupiny *Didymodon rigidulus* nejvíce problémů. V Evropě zastávají různí autoři tři reálné taxonomické názory, z nichž každý má své opodstatnění.

Historicky nejstarší názor objevitele taxonu, kterým byl K. Schliephacke je ten, že se jedná o robustní varietu druhu *Didymodon rigidulus*. Tento názor je kupodivu nejčastěji prezentován do dneška (Brotherus 1923, Mönkemeyer 1927, Podpěra 1954, Wijk & al. 1959, Düll 1984a, 1984b), odhlížím zde od toho, zda jednotliví autoři uvádějí *D. validus* jako varietu či poddruh *D. rigidulus*.

Na základě práce Crundwell & Nyholm 1965 byl ovšem vytvořen alternativní názor, že se v případě tohoto taxonu jedná o robustní formu druhu *Didymodon acutus*. Vzhledem k tomu, že se tito autoři domnívají, že se jedná o formu ve smyslu ekologicky podmíněné modifikace, nebyla tato forma ani popsána a je tedy spíše autory chápána jako synonymum druhu *Didymodon acutus*.

Třetím alternativním názorem je ten, že se jedná o samostatný druh, příbuzný druhu *Didymodon rigidulus* (Limpricht 1888, Pilous & Duda 1960, Düll-Hermanns & Düll 1985).

Výsledky, dosažené pomocí měření kvantitativních znaků ukazují, že se jedná o poměrně dobře diferencovanou skupinu mezi zkoumanými taxony, ovšem s průniky jak s taxonem *Didymodon rigidulus* s. s., tak *Didymodon acutus* s. l.

Molekulární data o taxonu zatím nejsou k dispozici, ovšem z existence prokazatelných směsných porostů s druhem *Didymodon rigidulus* s. s. i *Didymodon acutus* s. l. je možné usuzovat, že se jedná o geneticky odlišný typ.

Nízká míra překryvů s taxony *Didymodon rigidulus* s. s. a *Didymodon acutus* s. l. v některých z měřených znaků (viz výsledky) a existence směsných porostů mě vede k zamítnutí těch hypotéz, které tvrdí, že *Didymodon validus* je synonymem ať už druhu *D. rigidulus* nebo *D. acutus*. Přestože na základě měřených kvantitativních znaků listů a buněk u statisticky hodnocených položek je možné o něco častěji dokumentovat přechody *D. validus* k *D. acutus*, než přechody *D. validus* k *D. rigidulus*, nelze tento výsledek považovat za důkaz větší příbuznosti *D. validus* a *D. acutus*. Naopak se kloním k hypotéze, že *D. validus* je bližší taxonu *D. rigidulus* a nejlepší taxonomické hodnocení na základě současných vědomostí je na úrovni variety tohoto taxonu. Opírám se přitom zejména o prokázanou tvorbu axilárních gem stejného typu jako tvoří *D. rigidulus*. Naopak jednovrstevné okraje, které kvalitativně spojují *D. validus* s taxonem *Didymodon acutus* s. l., mohou být evidentně indukovány u druhu *Didymodon rigidulus* vlivem stinných podmínek. Dalším podpurným argumentem může být to, že v oblasti, která tvoří centrum výskytu taxonu *Didymodon validus* jsou přechodné typy k druhu *Didymodon acutus* popř. *D. icmadophilus* velmi vzácné, a naopak rostliny oddělitelné od *D. rigidulus* pouze na základě jednovrstevných okrajů nebo dokonce rostliny s částečně dvouvrstevnými okraji jsou tam relativně časté. Při studiu rostlin ze Skandinávie jsem viděl pouze dvě položky, které svými znaky vcelku jednoznačně odpovídaly taxonu *D. validus* a mnohem více přechodných typů k *D. acutus* s. l.

Pokud bude v budoucnu jednoznačně prokázáno, že *Didymodon validus* je z biologického hlediska nezpochybnitelným taxonem, dobře definovaným vůči druhům *Didymodon rigidulus* a *Didymodon acutus* s. l., je už teď možné konstatovat, že se jedná o poměrně vzácný a ohrožený taxon, který je evropsko – středoasijským endemitem na základě dosud ověřeného rozšíření. Vyskytuje se totiž ve větší míře pouze v nižších oblastech, než třeba *Didymodon subandreaeoides*, které jsou mnohem více negativně ovlivněné lidskou činností. *D. validus* jsem mohl studovat pouze ze třech recentních lokalit a o recentním výskytu neexistují, pokud je mi známo, ani literární údaje.

7.2.6 *Didymodon acutus*

Odlišení tohoto taxonu od taxonu *Didymodon rigidulus* se nezdá být, v kontrastu s názory Zandera (1981 a násl.) v Evropě příliš problematické. Hlavní znaky, které oba taxony oddělují, je možné shrnout v následující tabulce:

Tab. 7.4. Srovnání kvalitativních znaků taxonů *Didymodon rigidulus* a *D. acutus*.

Znak	<i>Didymodon rigidulus</i>	<i>Didymodon acutus</i>
Okraje listů v horní části	dvouvrstevné	jednovrstevné
Axilární gemy	přítomny	chybí
stereidy na průřezu žebrem	ventrálně v 1 – 3 řadách, dorzálně v 2 – 4 řadách	ventrálně velmi redukované, dorzálně v 1 řadě
tvar tobolky	válcovitá	vejčitá

Uvedené znaky sice neplatí zcela absolutně, ale platí vždy na vyvinutých rostlinách, kromě zcela extrémních forem. Během studia (více než 1100 položek) bylo nalezeno pouze 5 položek, které nebylo možno jednoznačně přiřadit k některému těchto dvou taxonů, což je příliš malý podíl na to, aby měl být *Didymodon acutus* považován pouze za varietu druhu *D. rigidulus*.

V žádné z měřených kvantitativních charakteristik se ovšem oba druhy výrazně neodlišují, s výjimkou relativní vybihavosti žebra. I tento znak je pouze statisticky odlišný u obou taxonů a není možné jej použít absolutně. Z výsledků studie anatomie žebra je zřejmé, že by se oba taxony rovněž statisticky odlišovaly v množství ventrálních a dorzálních stereid, velmi obtížná by ovšem byla metodika sběru těchto dat. Nesmírně zajímavá, a bohužel po dosavadní práci ne jednoznačně zodpovězená otázka, zůstává možnost tvorby gem u podskupiny *Didymodon acutus*. Gemy popisuje u druhu první Schiffner (Lotos 45 (1897), No. 6: 12 – 13, jako *Barbula gracilis* var. *propagulifera*), následující autoři možnost výskytu axilárních gem obvykle opatrně připouštějí (např. Dixon 1924), po uveřejnění práce Crundwell & Nyholm 1965 ovšem není u pozdějších autorů jasné, zda výskyt gem není myšlen vázaný na taxon *Didymodon validus*, u kterého byly gemy pozorovány poměrně často. Vlastní studium nepotvrdilo (přinejmenším jednoznačně) výskyt axilárních gem u taxonu *Didymodon acutus*, ovšem u čtyř položek byla potvrzena kombinace kvalitativních znaků jednovrstevné okraje + axilární gemy spolu s rozměry listu odpovídající *Didymodon acutus*. Všechny tyto rostliny však vykazují poněkud širší žebra s alespoň dvěma vrstvami dorzálních stereid, což naznačuje, že by se mohlo jednat o modifikované rostliny *Didymodon rigidulus*. Rovněž umístění těchto rostlin na ordinačním diagramu PCA ukazuje přechodnou polohu mezi oběma taxony. Navíc v položce Köckinger 94-161 ze štyrského Rabensteinu jsem mohl pozorovat evidentně dva typy rostlin tvořící samostatné polštáře – jedna odpovídající typicky *Didymodon acutus*, zcela bez gem a druhý gemiferní, habituálně poněkud odlišný, s více pokroucenými listy za sucha.

Genetická odlišnost *D. acutus* od *D. rigidulus* nebyla dosud pomocí isoenzymů dostatečně prokázána, avšak oba druhy spolu celkem běžně vytvářejí směsné porosty.

Na základě revize materiálu, který jsem měl dosud k dispozici, se zdá být poněkud jiný typ rozšíření tohoto taxonu oproti rozšíření dosud udávanému. Přestože jsem neměl k dispozici dostatečné množství materiálu z mediterránní oblasti, abych mohl učinit zcela jednoznačný závěr o rozšíření, zdá se, že *D. acutus* není zcela jednoznačně submediterránním taxonem, jak jej charakterizuje Düll (1984a). V mediterránní oblasti se na stejných místech mnohem častěji vyskytuje *Didymodon vinealis* a *D. fallax*, se kterými bývá *D. acutus* často zaměňován. Největší množství správně určených položek pochází z panonské oblasti, proto

by asi bylo vhodnější tento druh charakterizovat jako subkontinentálně submediterránní. O výskytu taxonu mimo Evropu, s výjimkou severní Afriky, patřící k mediterránní oblasti lze mít důvodné pochybnosti. Studované položky z Kanárských ostrovů je možné označit za příbuznější taxonu *D. rigidulus*. Položky z Kavkazu a část studovaných položek ze Severní Ameriky mají více společných znaků s *D. icmadophilus*, další část severoamerických položek patří evidentně k taxonu *Barbula beschernellei* (viz níže) a japonské sběry podle vyobrazení z práce Saito 1975 a studované položky patří nejspíše dosud nepopsanému drobnému taxonu z okruhu *Didymodon rigidulus*.

7.2.7 *Didymodon icmadophilus* a *Barbula abbreviatifolia*

Odlišení taxonu *Didymodon rigidulus* a *D. icmadophilus* je v zásadě stejné, jako odlišení *D. rigidulus* a *D. acutus*. Je o to jednoznačnější, že u žádné ze studovaných položek, která by byla určitelná jako *D. icmadophilus*, se nevyskytují axilární gemy, a gemy u tohoto taxonu nejsou udávány ani v literatuře. Rovněž enzymaticky se oba taxony liší v systémech SOD, GDH a ADH, častá je i tvorba směsných porostů.

Mnohem komplikovanější je odlišení taxonů *D. acutus* a *D. icmadophilus*. Tato otázka nemohla být dosud zcela uspokojivě vyřešena. Ordinační diagram PCA ukazuje, že z měřených znaků se taxony *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* významně liší pouze přítomností papil u druhého taxonu. V nejčastěji udávaném kvantitativním rozdílu (vybíhavost žebra) existuje plynulá řada přechodů, na vybíhavost žebra má zřejmě největší vliv vlhkost stanoviště, přestože vztah mezi tímto znakem a vlhkostí nemohl být v rámci práce statisticky hodnocen. Kvalitativní rozdíly mezi oběma taxony kromě již zmíněné papilnatosti čepelných buněk existují. Je jimi např. spíše čtvercový tvar horních čepelných buněk u *D. icmadophilus* na rozdíl od buněk s převážně okrouhlým lumen u populací odpovídajících typu *D. acutus*, který ovšem, stejně jako papilnatost není zcela jednoznačně korelovaný s udávaným (a logickým) areálem taxonů *Didymodon acutus* a *D. icmadophilus* (z některých oblastí a dokonce i lokalit jsou doloženy oba kvalitativní typy, z některých oblastí jsou časté typy přechodné, obvykle s hladkými, avšak spíše čtvercovými buňkami), proto by bylo nutné použít pro určení další znaky, které ovšem nejsou zatím k dispozici. Není vyloučené, že se oba taxony poměrně výrazně liší v jednom ze znaků sporofytu – buňkách prstence. Tento znak je zmíněn již v popisu druhu, kdy nafouklé, loupavé buňky prstence *D. icmadophilus* se mají odlišovat od nenafoklých a neloupavých buněk prstence *D. acutus*. Mým studiem bylo potvrzeno, že všechny plodné populace *D. acutus* skutečně mají neloupavý prstenec tvořený nenafoklými buňkami (zároveň u těchto populací byl s jedinou výjimkou potvrzen i druhý kvalitativní znak taxonu *D. acutus* – hladké buňky s ± okrouhlým lumen) a všechny plodné populace *D. icmadophilus* mají prstenec z nafouklých a loupavých buněk (zároveň s papilnatými buňkami čepele a ± čtvercovým lumen horních čepelných buněk). Bohužel, sporofyt byl u taxonu *Didymodon icmadophilus* pozorován pouze u alpských populací z typového stanoviště u kimmelských vodopádů a u 4 populací ze středního Norska a ani *Didymodon acutus* nebývá příliš často plodný. Žádná z „problematických“ populací *Didymodon acutus* s. l. bohužel sporofyty nemá. Přestože tento znak se zdá být zcela jednoznačný a velmi výrazný, netroufám si jej zcela jednoznačně prohlásit za důkaz druhové odlišnosti obou taxonů, protože studiem byla prokázána extrémní variabilita ve znacích sporofytu u celého okruhu *Didymodon rigidulus*.

Enzymaticky je *D. icmadophilus* v analyzovaných vzorcích v systému SOD poněkud odlišný od *D. acutus*, podobně jako od *D. rigidulus*. Lze ovšem předpokládat větší variabilitu v tomto systému na širším okruhu vzorků. Směsný porost *D. icmadophilus* s taxonem *Didymodon acutus* bohužel nebyl pozorován, na některých blízko položených lokalitách

(např. lokality v blízkosti obce Chamonix v savojských Alpách nebo lokality v jižní Anglii) byly zaznamenány typy, které je podle gametofytu možné zařadit k oběma taxonům.

Taxon *Barbula abbreviatifolia* považuji za stanovištní modifikaci taxonu *D. icmadophilus*. Podobné, někdy i extrémnější modifikace vytváří *D. icmadophilus* na sušších stanovištích, exponovanějších k větru, zejména ve vyšších polohách (v Alpách nad ca. 2000 m).

7.2.8 Několik poznámek k mimoevropským holarktickým taxonům okruhu

Zander (1993) udává mimo Evropu taxony *Didymodon rigidulus* var. *subulatus*, *Didymodon rigidulus* var. *ditrichoides* a *Barbula bescherellei*. Během mého studia bylo zjištěno, že do příbuzenského okruhu *Didymodon rigidulus* bude nutné zařadit přinejmenším ještě *Didymodon reedii*.

Barbula bescherellei

Barbula bescherellei Sauerb., Bericht über die Thätigkeit der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft 1877 – 78: 409 (Gen. Sp. Musc. 2: 1427). 1880. **Orig. non vidi.**

Barbula acuta var. *bescherellei* (Sauerb.) H.A. Crum, The Bryologist 72: 241. 1969.

Tento taxon je popsán z amerického jihozápadu. Jedná se o obvykle poměrně robustní rostliny, odpovídající habitem evropskému taxonu *Didymodon validus* (a i považované Zanderem (1978 a násl.) a Düllem (1984b) provizorně za synonyma), případně přechodným typům mezi *Didymodon acutus* a *D. validus*. Tyto populace jsou ovšem plodné (sporofyt má dlouhý, dvakrát levotočivě zkroucený peristom) a ve většině případů jsou okraje listů dvouvrstevné. Gemy u taxonu nebyly (pokud je mi známo) pozorovány. Domnívám se, že jde spíše o další z drobných taxonů okruhu *Didymodon rigidulus*, než o modifikaci či geografickou rasu kteréhokoli z evropských taxonů okruhu.

Didymodon rigidulus var. subulatus

Didymodon rigidulus var. *subulatus* (Thér. & E.B. Bartram ex E.B. Bartram) R.H. Zander, Cryptogamie: Bryologie, Lichénologie 2: 395. 1981. (= *Didymodon mexicanus* var. *subulatus* Thér. & E.B. Bartram ex E.B. Bartram). Typus: U.S.A., Arizona, Pima Co., Santa Catalina Mts., dry slope, Window Trail, 3000 ft., 28.1.1925 leg. E. B. Bartram; ISOTYPUS CU, Z!

Tento taxon se vyznačuje listy náhle zúženými do dlouze šídlovité špičky, dvou- i vícevrstevnou čepelí (nejen okraji) ve špičce s difúzním žebrem a peristomem téměř zakrnělým. Vyskytuje se na podobném areálu jako *Barbula bescherellei* (Střední Amerika, jihozápad Severní Ameriky). Rovněž u tohoto taxonu nebyly nikdy gemy pozorovány, ovšem rozdíl ve stavbě gametofytu a sporofytu oproti *B. bescherellei* jsou velmi výrazné. U tohoto taxonu lze podobnost s kterýmkoli z evropských poměrně kategoricky vyloučit.

Barbula ditrichoides

Barbula ditrichoides Broth., Akademie der Wissenschaften in Wien, Sitzungsberichte, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung 1 133: 566. 1924. (*Didymodon acutus* var. *ditrichoides* (Broth.) R. H. Zander, Phytologia 41: 20. 1978.; *Didymodon rigidulus* var. *ditrichoides* (Broth.) R.H. Zander, Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences 32:

162. 1993.) Typus: Setschwan austro-occid.: In montis Liuku-liangdse, 27°48', inter oppidum Yenyüen et castellum Kwapi regione frigide temperata, in fruticetis. Substr. calceo; alt. s. m. ca. 4000 m. 18. 5. 1914 leg. Dr. Heinr. Frh. v. Handel-Mazzetti (Diar. Nr. 469). HOLOTYPUS herb. H-BR!

Měl jsem možnost bohužel studovat pouze uvedenou typovou položku. Jedná se o rostliny značně připomínající evropský *Didymodon validus*, gemy u položky chybí. Taxon je Zanderem (1978 a násl.) udáván rovněž ze Severní Ameriky, položky Zanderem takto určené z Islandu však celkem jednoznačně odpovídaly taxonu *Didymodon icmadophilus*, takže o výskytu v Severní Americe lze mít určité pochybnosti. Synonymizaci *Barbula ditrichoides* a *Didymodon validus* nelze bohužel zatím provést pro nedostatek materiálu.

Didymodon reedii

Didymodon reedii H. Rob., The Bryologist 70: 323. f. 1--11. 1967. **Orig. non vidi.**

Tento taxon byl popsán z amerického Marylandu (Robinson 1970), dvě další položky jsou udávány ze státu Colorado (Zander 1978). Neměl jsem možnost studovat typový materiál ani další dvě položky, podle popisu se ovšem zdá, že tento druh je prakticky shodný s evropským druhem *Didymodon cordatus* Jur., ve své poněkud redukované formě s málo vyvinutými stereidami, jaká byla z Evropy popsána pod jménem *Didymodon austriacus* Schiffn. & Baumg. (Schiffner & Baumgartner 1906). Zander (1978, 1998) považuje tento taxon za blízký nebo synonymní s druhem *Didymodon brachyphyllus* Sull. & Whipple, který je sám někdy považován pouze za varietu druhu *Didymodon vinealis* Brid. (Zander 1981, 1994). Zároveň upozorňuje na evidentní blízkost východoasijského taxonu *Didymodon tectorum* (Müll. Hal.) K. Saito. Appleyardová (1985) udává *Didymodon reedii* z Anglie, položka ovšem nebyla gemiferní (gemy se podařilo prokázat pouze na rhizoidech v agarové kultuře), a tak není její přiřazení k *Didymodon reedii* zcela jisté. Studované rostliny z Kanárských ostrovů (viz výsledky) by mohly být shodné s typem *Didymodon reedii*. Vztahy taxonů *Didymodon rigidulus*, *Didymodon cordatus*, *D. austriacus*, *D. reedii*, *D. tectorum* a *D. brachyphyllus* je každopádně nutné podrobit bližšímu zkoumání.

8. Závěr

Výsledky taxonomického studia okruhu *Didymodon rigidulus* v Evropě je možné formulovat do následujících bodů.

1) Z devíti studovaných taxonů okruhu, které byly popsány na druhové úrovni, a jež jsou všechny Zanderem (1993) zahrnovány jako infraspecifické taxony do blízké příbuznosti druhu *Didymodon rigidulus*, byly tři taxony z tohoto okruhu vyloučeny. Jsou jimi *Grimmia andreaeoides* (*Didymodon rigidulus* subsp. *andreaeoides*), *Didymodon glaucus* a *Didymodon verbanus*.

Grimmia andreaeoides se od druhu *Didymodon rigidulus* liší zejména nepřítomností axilárních gem, tvorbou inovací – odpadavých flagel s velmi redukovanými a tvarově modifikovanými listy, jakož i barvou, anatomii lodyžky, ve které obvykle chybí střední svazek a je přítomna hyalodermis a životní formou rostlin, tvořících kompaktní polštáře. Provedené isoenzymové analýzy rovněž ukazují druhově specifické elektroforetogramy, např. v systémech superoxid-dismutázy nebo glutamát-dehydrogenázy, geneticky fixované odlišnosti jsou patrné i z častého výskytu směsných porostů obou druhů.

Byla prokázána totožnost typů jmen *Grimmia andreaeoides* Limpr., *Barbula andreaeoides* Kindb. a *Barbula subandreaeoides* Kindb., proto byly všechny tři taxony synonymizovány. Z nomenklatorických důvodů nebylo možné použít nejstaršího jména a platnou kombinaci v rodu *Didymodon* je *Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) R. H. Zander.

Didymodon glaucus se od druhu *Didymodon rigidulus* liší zejména anatomii listového žebra, ve kterém zcela chybí ventrální stereidy, ale zato jsou přítomny vůdčí buňky ve více řadách. Dalšími druhově specifickými odlišnostmi jsou dorzální povrchové buňky žebra, které jsou na rozdíl od *D. rigidulus* prodloužené v celé délce žebra, zcela hyalinní bazální listové buňky s tenkými hyalinními stěnami, které silně kontrastují s ostatními buňkami čepele a umístění axilárních gem na velmi dlouhých modifikovaných rhizoidech v paždí listů. Rovněž u tohoto druhu byla pozorována druhově specifická elektroforetická spektra v enzymatických systémech superoxid-dismutázy a glutamát-dehydrogenázy, ale variabilitu těchto enzymatických systémů bude nutné prověřit ještě na větším množství materiálu z různých částí areálu druhu.

Didymodon verbanus se od druhu *Didymodon rigidulus* liší v anatomii žebra, bazálních buňkách i umístění axilárních gem stejně jako předchozí taxon, což potvrzuje v literatuře udávanou blízkou příbuznost obou taxonů. Oba taxony se ovšem poměrně výrazně od sebe liší svými kvantitativními znaky, zejména délkou listů a šířkou žebra, jakož i některými kvalitativními znaky – papílnatostí horních čepelných buněk, přítomností axilárních gem a zejména pak svými gametangii, která byla u taxonu *D. verbanus* pozorována pouze samčí, zatímco u taxonu *D. glaucus* pouze samičí. *Didymodon verbanus* je geograficky v Evropě dosti izolován, avšak jeho areál, který je možné charakterizovat jako insubrický, je spíše podmnožinou nebo okrajem areálu druhu *Didymodon glaucus*. Vzhledem k dosavadní neznalosti biologické podstaty odlišností obou taxonů je zatím asi nutné ponechat oběma specifický status, v případě budoucího prokázání biologické příbuznosti by byl pro taxon *Didymodon verbanus* nejvhodnější status poddruhu *Didymodon glaucus*, vzhledem k existenci určitého množství přechodných typů.

2) *Didymodon mamillosus* je synonymem druhu *Didymodon rigidulus*. Typová položka sice představuje neobvykle drobné rostliny, popisované a studované rozdíly však zapadají do variability *D. rigidulus* a zejména v Alpách se vyskytuje značné množství rostlin s přechodnými znaky mezi oběma taxony.

3) Studium rostlin *Didymodon rigidulus* s. str. naznačilo možnost, že v mediterránní oblasti, zejména západním Středomoří a Makaronésii, se vyskytuje blízce příbuzný taxon, který by mohl být totožný mj. s východoamerickým taxonem *Didymodon reedii*.

4) Rostliny odpovídající typu taxonu *Didymodon validus* představují morfologicky, a jak je možné usuzovat nepřímou z existence směsných porostů s druhem *Didymodon rigidulus*, i geneticky vymezený a odlišený taxon. Nemalá část rostlin z centra rozšíření tohoto taxonu svými znaky ovšem stojí mezi *D. rigidulus* a *D. validus* a kvalitativní znaky považované za významné ve studované skupině taxonů, jako je přítomnost axilárních gem stejného typu nebo anatomie žebra, naznačuje blízkou příbuznost obou taxonů. Jediný kvalitativní znak, odlišující ve sporných případech oba taxony – jednovrstevný okraj listů u *Didymodon validus* může být, jak bylo v ojedinělých případech prokázáno, u druhu *Didymodon rigidulus* za stinných podmínek rovněž modifikován na jednovrstevný. Proto se prozatím v případě taxonu *Didymodon validus*, v souladu s taxonomickým názorem Brotheruse (1923) a Düllaa (1984b), přikláním k jeho hodnocení jako variety druhu *Didymodon rigidulus*.

Barbula bescherellei není synonymem taxonu *Didymodon validus*, jak navrhuje Zander (1981).

5) *Didymodon acutus* je v Evropě dobře definovaným taxonem vůči druhu *Didymodon rigidulus* s. str. který je oprávněně hodnotit na druhové úrovni. Proti druhu *Didymodon rigidulus* s. str. je vymezen zejména kvalitativními znaky, kterými jsou jednovrstevné okraje a zcela hladké buňky listů, nepřítomnost axilárních gem, více redukované stereidy ve stavbě listového žebra a vejčitý tvar tobolky, která je kratší než u *D. rigidulus*. Problémem zůstává pouze existence málo vyvinutých rostlin taxonu *Didymodon validus*, které jsou od druhu *Didymodon acutus* prakticky neoddělitelné na základě současného stavu poznání. Je však podle mého názoru neoprávněné takové rostliny považovat za spojovací článek mezi taxony *Didymodon rigidulus* a *D. acutus*, jak by vyplývalo z práce Crundwell & Nyholm 1965.

Analýza isoenzymů neprokázala ve studovaných systémech druhově specifická spektra – ta jsou téměř shodná s druhem *Didymodon rigidulus*. Geneticky fixované odlišnosti však patrně existují, protože nejsou vzácné směsné porosty druhů *Didymodon acutus* a *D. rigidulus*.

V rámci práce nebyly důkladně studovány severoamerické a východoasijské položky druhu, zdá se však být pravděpodobné, že se tento taxon nevyskytuje mimo Evropu, popř. střední Asii. Rostliny interpretované Zanderem (1981) jako přechodné mezi *Didymodon acutus* a *rigidulus* patří s největší pravděpodobností k jiným drobným taxonům z okruhu *Didymodon rigidulus*, jakým je např. *Barbula bescherellei* Sauerb.

6) *Didymodon icmadophilus* je od druhu *Didymodon rigidulus* odlišen na základě podobných znaků jako *Didymodon acutus*, s výjimkou ornamentace buněk, které mohou být u obou druhů podobně papilnaté. Nikdy se však nevyskytují mamily, které jsou poměrně charakteristické pro *Didymodon rigidulus*. Stejně jako u předchozího taxonů existují rostliny, které svými znaky stojí mezi *Didymodon icmadophilus* a *D. validus*.

Všechny enzymaticky analyzované rostliny taxonu mají poněkud odlišná spektra oproti druhu *Didymodon rigidulus* i *Didymodon acutus* v systému superoxid-dismutázy, u všech těchto taxonů však v systému existuje i taxonomicky neinterpretovatelná variabilita. Směsné porosty taxonů *Didymodon rigidulus* a *Didymodon icmadophilus* však ukazují, že morfologicko – anatomické odlišnosti jsou geneticky fixovány.

Problematické však zůstává odlišení tohoto taxonu od druhu *Didymodon acutus*. Byl sice potvrzen patrně významný rozdíl ve znacích na sporofytu, kdy u druhu *Didymodon icmadophilus* jsou buňky prstence nafouklé a loupavé, zatímco u *Didymodon acutus* jsou

buňky prstence drobné a neloupavé, sporofyt u *D. icmadophilus* mohl být však studován jen u rostlin z pěti lokalit, které nepostihují variabilitu a areál taxonu. Papilnatost horních čepelných buněk, charakteristická pro *Didymodon icmadophilus* oproti *D. acutus* není zcela korelována s předpokládaným a logickým rozšířením těchto taxonů ani se znaky sporofytu. Relativní vybihavost žebra nemůže být pro oddělení obou taxonů používána, protože závisí spíše na vlhkosti stanoviště. Enzymatické odlišnosti obou taxonů není při tomto stavu poznání vhodné jednoznačně interpretovat jako důkaz druhové specifity. Nebyly zaznamenány ani směsné porosty taxonů *Didymodon icmadophilus* a *D. acutus*.

Z těchto důvodů se přikláním k hodnocení taxonu *Didymodon icmadophilus* jako variety druhu *Didymodon acutus* v souladu s taxonomickým názorem např. Mönkemeyera (1927), Zandera (1978) nebo Düllu (1984a).

7) *Barbula abbreviatifolia* je synonymem taxonu *Didymodon acutus* var. *icmadophilus*.

Citovaná literatura

- Akiyama H. 1994. Allozyme variability within and among populations of the epiphytic moss *Leucodon* (Leucodontaceae, Musci). *American Journal of Botany* 81/10: 1280-1287.
- Amann J., Meylan C. & Culmann P. 1918. Flore des Mousses de la Suisse. Deuxième partie: Bryogéographie de la Suisse. Lausanne. 414 pp.
- Appleyard J. 1985. *Didymodon reedii* Robins., a moss new to the British Isles. *Journal of Bryology* 13: 319 – 321.
- Boisselier-Dubayle M. C. et al. 1995. Genetic variability in the three subspecies of *Marchantia polymorpha* (Hepaticae): isozymes, RFLP and RAPD markers. *Taxon* 44: 363 – 376.
- Boisselier-Dubayle M. C., Bischler H. 1994. A combination of molecular and morphological characters for delimitation of taxa in European *Porella*. *Journal of Bryology*. 18: 1-11.
- Braithwaite R. 1887. The British Moss-flora, Vol. 1. London.
- Bridel, S. E. 1806 – 1819. *Muscologiae Recentiorum Supplementum seu Species Muscorum*. Gothae.
- Bridel, S. E. 1826. *Bryologia Universa*. Vol. 1. xlvii + 856 pp. + [ii]. Lipsiae.
- Bridel, S. E. 1827. *Bryologia Universa*. Vol. 2. 848 + [ii] pp. 10 pl. + 3 suppl. pl. Lipsiae.
- Brotherus V. F. 1923. *Die Laubmoose Fennoskandias*. XIII + 635 pp. Helsingfors.
- Bruch P., Schimper W. P. & Gumbel von W. T. 1836 – 1855. *Bryologia europaea seu genera muscorum europaeorum monographice illustrata*. Stuttgartiae.
- Brummitt R. K., Powell C. E. 1992. *Authors of Plant Names*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Corley M. F. V., Crundwell A. C., Düll R., Hill M. O., Smith A. J. E. 1981. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *Journal of Bryology* 11: 609 – 689.
- Corley M. F. V., Crundwell A. C. 1991. Additions and amendments to the mosses of Europe and the Azores. *Journal of Bryology* 16: 337 – 356.
- Crawford D. J. 1989. Enzyme Electrophoresis and Plant Systematics. In: Soltis D. E., Soltis P. S. [eds.] (1989): *Isozymes in plant biology*. Dioscorides press, p. 146 – 164.
- Crosby M. R., Magill R. E., Bauer C. R. 1992. Index of Mosses, 1963 – 1989. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 42: 1 – 646.
- Crosby M. R., Magill R. E. 1994. Index of mosses, 1990 – 1992. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 59. 87 pp.
- Crundwell A. C. 1976. *Barbula mamillosa*, a new species from Scotland. *Journal of Bryology* 9: 163 – 166.
- Crundwell A. C., Nyholm E. 1965. The status of *Barbula valida* and its relationships to *B. acuta*. *Svensk Botanisk Tidskrift* 59/2: 211 – 215.
- Dewey R. M. 1989. Genetic variation in the liverwort *Riccia dictyospora* (Ricciaceae, Hepaticopsida). *Systematic Botany* 14/2: 155 – 167.
- Dixon H. N. 1912. *Eucladium verbanum* Nicholson and Dixon, sp. nov. *Revue Bryologique* 39 (6): 89 – 92.
- Dixon H. N. 1924. *The Student's Handbook of British Mosses*. Ed. 3. XLVIII + 582 pp., 62 pl. London.
- Düll R. 1984a. Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina). Part I. *Bryologische Beiträge* 4: 1 – 113.
- Düll R. 1984b. Taxonomy and distribution of some critical taxa of the genus *Didymodon* in Europe. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 55: 259 – 266.
- Düll-Hermanns I. 1984. Evaluation of different characters of *Didymodon* taxa by modern statistical methods. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 55: 253 – 257.

- Düll-Hermanns I. & Düll R. 1985. A taxonomical re-investigation of eight critical European taxa of the genus *Didymodon*. *Abstracta Botanica* 9, Suppl. 2: 33 – 44.
- Frahm J.-P., Frey W. 1992. *Moosflora*, 3. ed., Stuttgart. 528 pp.
- Frey W. & al. 1995. *Die Moos- und Farnpflanzen Europas. - Kleine Kryptogamenflora*, Bd. IV. Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York. 426 pp.
- Fritsch R. 1991. Index to bryophyte chromosome counts. *Bryophytorum Bibliotheca* 40: 1 – 352.
- Galambos I. 1992. A *Barbula* s. l. nemzetség Magyarországi fajainak revíziója. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyensis* 11: 37 – 144.
- Hedwig J. 1801. *Species Muscorum Frondosorum descriptae et tabulis aeneis LXXVII coloratis illustratae*. VI + 352 pp., 77 pl. Lipsiae.
- Hofman A. 1988. A preliminary survey of allozyme variation in the genus *Plagiothecium* (Plagiotheciaceae, Bryopsida). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 64: 143 – 150.
- Ignatov M. S., Afonina O. M. 1992. Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa* 1: 1 – 85.
- Jaeger A., Sauerbeck F. 1870 – 1880. *Genera et species muscorum systematice disposita seu adumbratio florum muscorum totius orbis terrarum*. Bericht über die Thätigkeit der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft 1869 – 1870 [1870]: 245 – 299; 1870 .- 1871 [1872]: 357 – 451; 1871 – 1872 [1873]: 209 – 490; 1872 – 1873 [1874]: 61 – 236; 1873 – 1874 [1875]: 53 – 278; 1874 – 1875 [1876]: 85 – 188; 1875 – 1876 [1877]: 201 – 371; 1876 – 1877 [1878]: 211 – 454; 1877 – 1878 [1879]: 257 – 514; 1878 – 1879 [1880]: 218 – 252.
- Jäggli M. 1950. *Barbula* Hedw. In: Jäggli M. *Le briofite ticinesi. Musci ed epatiche. Contributi per lo studio della flora crittogama Svizzera vol. X, fasc. 4*: 104 – 109.
- Jones E. W., Warburg E. F. 1950. *Grimmia andreaeoides* Limpr. *Transactions of the British bryological Society* 1: 367 – 368.
- Juratzka J. 1882. *Die Laubmoosflora von Oesterreich-Ungarn*.
- Kindberg N. C. 1897. European and North American Bryineae (Mosses) synoptically described. Part 2, pp. 153 – 410. Linköping.
- Kirschner et al. 1994. *Analýza isoenzymů v populační biologii rostlin*. Ms., 24 pp., BÚ AV ČR Průhonice.
- Limpricht K. G. 1890. *Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz I*. X + 836 pp. Leipzig.
- Krzakowa M. 1977. Isozymes as markers of inter- and intraspecific differentiation in hepatics. *Bryophytorum Bibliotheca* 13: 427 – 434.
- Krzakowa M., Szweykowski J. 1977. Peroxidases as taxonomic characters. II. *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. sensu Grolle (= *P. maior* S. Arnell) and *Plagiochila porelloides* (= *P. asplenioides* auct. non Grolle; Hepaticae, Plagiochilaceae). *Bulletin de la Société des Amis des Sciences et de Lettres de Poznań Ser. D*. 17: 33 – 36.
- Krzakowa M., Melosik I., Rudolph H. 1995. The taxonomic status of *Sphagnum centrale* (Musci, Sphagnaceae) as revealed by peroxidase diversity in relation to *S. magellanicum* and *S. palustre*. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40(1): 437 – 446.
- Mitten W. 1859. *Musci Indiae Orientalis, an enumeration of the mosses of the East Indies*. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society Suppl.* 1: 1 – 171.
- Mönkemeyer W. 1927. *Die Laubmoose Europas*. Rabenhorst's Kryptogamenflora. IV. Bd. – *Ergänzungsband*. X + 960 pp. Leipzig.
- Loeske L. 1934. Ueber einige rheinische *Didymodon*-Formen. *Sitzungsberichte Herausgeben vom Naturhistorischen Verein der Preussischen Rheinlande und Westfalens* 1932 – 33: 16 – 19.

- Müller C. 1849. Synopsis muscorum frondosorum omnium hucusque cognitorum, pars I: VIII + 812 pp. Berlin.
- Müller H. 1866. Thatsachen der Laubmooskunde für Darwin. Verhandlung des botanischen Vereins für Provinz Brandenburg und die angrenzenden Länder 8: 41 – 60.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283 – 292.
- Nyholm E. 1989. Illustrated Flora of Nordic Mosses. Fasc. 2. Pottiaceae - Splachnaceae - Schistostegaceae. Nordic Bryological Society, Copenhagen and Lund.
- Odrzykoski I. J., Szweykowski J. 1991. Genetic differentiation without concordant morphological divergence in the thallose liverwort *Conocephalum conicum*. *Plant Systematics and Evolution* 178: 135 – 151.
- Pilous Z., Duda J. 1960. Klíč k určování mechorostů ČSR. 528 pp. Praha.
- Podani J. 1994. Multivariate data analysis in ecology and systematics. A methodological guide to the SYN-TAX 5.0 package. Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- Podpěra J. 1954. Conspectus Muscorum Europaeorum. 697 p. Praha.
- Robinson H. 1970. A new moss species and three new records from Maryland. *The Bryologist* 70: 323 – 324.
- Saito K. 1975. A monograph of Japanese Pottiaceae (Musci). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 39: 373 – 537.
- Schiffner V., Baumgartner J. 1906. Über zwei neue Laubmoosarten aus Österreich. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 56: 154 – 158.
- Schimper W. P. 1860. Synopsis Muscorum Europaeorum. clix + v + 733 pp. + foldout map + 8 pl.
- Shaw A. J. 1994. Systematics of *Mielichhoferia* (Bryaceae, Musci). III. Hybridization between *M. elongata* and *M. mielichhoferiana*. *American Journal of Botany* 81/6: 782 – 790.
- Shaw A. J., Rooks P. E. 1994. Systematics of *Mielichhoferia* (Bryaceae, Musci). I. Morphological and genetic analyses of *M. elongata* and *M. mielichhoferiana*. *The Bryologist* 97/1: 1 – 12.
- Shaw A. J., Schneider R. E. 1995. Genetic biogeography of the rare „copper moss“, *Mielichhoferia elongata* (Bryaceae). *American Journal of Botany* 82/1: 8 – 17.
- Smith A. J. E. 1980. The Moss Flora of Britain and Ireland. 706 pp. Cambridge.
- Soltis D. E., Soltis P. S. [eds.]. 1989. Isozymes in plant biology. Portland.
- Steere W. C. 1938a. *Barbula* Hedw. In: Grout A. J. Moss Flora of North America North of Mexico, I (3), pp. 173 – 185. Newfane, Vermont.
- Steere W. C. 1938b. *Didymodon* Hedw. In: Grout A. J. Moss Flora of North America North of Mexico, I (3), pp. 185 – 191. Newfane, Vermont.
- Steere W. C. 1978. The Mosses of Arctic Alaska. *Bryophytorum Bibliotheca* 14. 508 pp. Vaduz.
- Stoneburner A., Wyatt R., Odrzykoski I. J. 1991. Application of enzyme electrophoresis to bryophyte systematics and population biology. *Advances in Bryology* 4: 1 – 27.
- Szweykowski J., Krzakowa M. 1979. Variation of four enzyme systems in Polish populations of *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (Hepaticae, Marchantiales). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série des Sciences Biologiques*, 27: 37 – 41.
- Szweykowski J. et al. 1995. Geographic distribution of *Pellia* spp. (Hepaticae, Metzgeriales) in Poland based on electrophoretic identification. - *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 64/1: 59 – 70.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca. 352 pp.

- Weeden N. F., Wendel J. F. 1989. Genetics of Plant Isozymes. In: Soltis D. E., Soltis P. S. [eds.]. 1989. Isozymes in plant biology, Portland, pp. 46 – 72.
- Wendel J. F., Weeden N. F. 1989. Visualization and Interpretation of Plant Isozymes. In: Soltis D. E., Soltis P. S. [eds.]. 1989. Isozymes in plant biology, Portland, pp. 5 – 45.
- Wijk, R. van der, Margadant W. D. & Florschuetz P. A. 1959. Index Muscorum 1 (A-C). *Regnum Vegetabile* 17: i – xxviii, 1 – 548.
- Wijk, R. van der, Margadant W. D. & Florschuetz P. A.. 1962. Index Muscorum 2 (D-Hypno). *Regnum Vegetabile* 26: 1 – 535.
- Wijk, R. van der, W. D. Margadant & P. A. Florschuetz. 1969. Index Muscorum 5 (T-Z, Appendix). *Regnum Vegetabile* 65: i--xii, 1 – 922.
- Wyatt R. 1994. Population genetics of bryophytes in relation to their reproductive biology. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76: 147 – 157.
- Wyatt R., Odrzykoski I. J., Stoneburner A. 1992. Isozyme evidence of reticulate evolution in mosses: *Plagiomnium medium* is an allopolyploid of *P. ellipticum* × *P. insigne*. *Systematic Botany* 17/4: 532 – 550.
- Wyatt R., Odrzykoski I. J., Stoneburner A. 1993a. Isozyme evidence regarding the origins of the allopolyploid moss *Plagiomnium curvatulum*. *Lindbergia* 18: 49 – 58.
- Wyatt R., Odrzykoski I. J., Stoneburner A. 1993b. Isozyme evidence proves that the moss *Rhizomnium pseudopunctatum* is an allopolyploid of *R. gracile* × *R. magnifolium*. *Mem. Torrey Botanical Club* 25: 20 – 34.
- Wyatt R., Stoneburner A., Odrzykoski I. J. 1989. Bryophyte Isozymes: Systematics and Evolutionary Implications. In: Soltis D. E., Soltis P. S. [eds.]. 1989. Isozymes in plant biology, Portland, pp. 221 – 240.
- Zander R. H. 1978. New combinations in *Didymodon* (Musci) and a key to the taxa in North America north of Mexico. *Phytologia* 41/1: 11 – 32.
- Zander R. H. 1981 [1982]. *Didymodon* (Pottiaceae) in Mexico and California: taxonomy and nomenclature of discontinuous and nondiscontinuous taxa. – *Cryptogamie: Bryologie, Lichénologie* 2: 379 – 422.
- Zander R. H. 1993. Genera of Pottiaceae: Mosses of Harsh Environments. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* 32: 1 – 378.
- Zander R. H. 1994. *Didymodon* Hedw. In: Sharp AJ, Crum H, Eckel PM, eds. The moss flora of Mexico. New York: *Memoirs of the New York Botanical Garden* No. 69, 299 – 319.
- Zander R. H. 1998. A phylogrammatic evolutionary analysis of the moss genus *Didymodon* in North America north of Mexico. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* 36: 81 – 115.
- Zieliński R., Wachowiak-Zielińska M. 1995. Genetic structure of a single population of *Pleurozium schreberi* (Musci, Hylocomiaceae) detected by isoenzyme electrophoresis. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 40(1): 425 – 435.

Příloha 1

Nomenklatorický přehled

V následující kapitole je uveden přehled dosud publikovaných synonym studovaných taxonů do úrovně variety, sestavený zejména podle prací Wijk, Margadant & Florschuetz (1959, 1962, 1969), Crosby, Magill & Bauer 1992 a Crosby & Magill 1994 s vlastními poznámkami a navrhovanou typifikací, které jsou pro přehlednost vytištěny tučně. Do přehledu nebyly zařazeny taxony s pouze mimoevropským rozšířením. Infraspécifické taxony jsou uváděny pod basionymem, jejich další kombinace v kulatých závorkách za ním. S otazníky jsou uvedeny infraspécifické taxony, jejichž příslušnost k výše postavenému taxonu je sporná, s citací předpokládaného zařazení podle příslušného autora. Pokud byl v minulosti nebo na základě mého studia některý z infraspécifických taxonů prohlášen za synonymum jiného taxonu, je tato skutečnost uvedena v hranatých závorkách s citováním takového pramene. Hvězdičkou jsou označeny taxony ilegální. Vykřičník u oficiální zkratky herbáře znamená, že jsem příslušnou typovou položku revidoval. Pokud jsem typový materiál jména neměl možnost studovat, je za bibliografickou citací uvedena poznámka „Orig. non vidi“. Veškeré lektotypy jsou dosud nepublikovanými návrhy, vyplývajícími z této práce.

Didymodon rigidulus var. rigidulus

Didymodon rigidulus Hedw., Species Muscorum Frondosorum 104. 1801. [„*rigidulum*“]. (= *Barbula rigidula* (Hedw.) Mitt., Journal of the Proceedings of the Linnean Society 8: 28. 1864.; *Bryum rigidulum* (Hedw.) Dicks., Fasciculus Plantarum Cryptogamicarum Britanniae 4: 12. 1801; * *Ditrichum rigidulum* (Hedw.) Timm, Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg 23: 161. 1870, nom. inval. cit. pro syn. Article 34.1(c), Tokyo Code; *Trichostomum rigidulum* (Hedw.) Turner, Muscologiae Hibernicae Spicilegium 34. 1804; *Tortula rigidula* (Hedw.) Lindb., Öfversigt af Förhandlingar: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademien 21(4): 249. 1864.)

TYPUS: Lipsiae in ponte ad Kuthurum, herb. G-HEDW (Zander 1978, status typu neuveden)

Publikované infraspécifické taxony:

Didymodon rigidulus

- var. *brevifolius* Zodda, Bolletino della Società Botanica Italiana 1913: 175. 1913. **Orig. non vidi.**
- var. *compactus* Röhl, Jahrbücher der Königlichen Akademie Gemeinnütziger Wissenschaften zu Erfurt 41: 121. 1915. **Orig. non vidi.**
- var. *excurrentis* I. Hagen, Det K. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter 1928 (3): 73. 1929. (*Barbula rigidula* var. *excurrentis* (I. Hagen) Weim., Förteckning över Skandinaviens Växter. 2. Mossor (Andra Upplagan) 26. 1937.) **Orig. non vidi.**
- var. *major* Podp., Sitzungsberichte der Königlich Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften in Prag 1899 (44): 14. 1899. (*Barbula rigidula* var. *major* (Podp.) Warnst., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Laubmoose 2: 256. 1904.) **Orig. non vidi.**
- var. *propaguliferus* (Schiffn.) Schiffn., Lotos 46: 155. 1898. (*Barbula gracilis* var. *propagulifera* Schiffner, Lotos 45: 137. 1897.; *Barbula rigidula* var. *propagulifera* (Schiffn.) Warnst., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Laubmoose 2: 256. 1904.) **Orig. non vidi.**
- ? var. *tenuis* Hamm., Mitteilungen der Bayerischen Botanischen Gesellschaft zur Erforschung der Heimischen Flora a. V. Munich 2 (11): 185. 1909. **Orig. non vidi.**

Trichostomum rigidulum

- * var. *cataractarum* J.E. Zetterst., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 556. 1888. nom. inval. cit. pro syn. Article 34.1(c), Tokyo Code. **Orig. non vidi.**
- var. *densum* Bruch & Schimp., Bryologia Europaea 2: 128. 176b (fasc. 18--20 Mon. 10. 7b). 1843. (= *Barbula rigidula* var. *densa* (Bruch & Schimp.) Schimp., Synopsis Muscorum Europaeorum, Editio Secunda 207. 1876; *Didymodon rigidulus* var. *densus* (Bruch & Schimp.) Paris, Index Bryologicus, editio secunda 2: 73. 1904; *Tortula rigidula* var. *densa* (Bruch & Schimp.) Lindb., Öfversigt af Förhandlingar: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademien 21: 250. 1864.) **Orig. non vidi.**

- * var. *flaccidum* Röhl, Bericht über die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft 1874--75: 248. 1875. *nom. inval. prov. Pozn.: jméno bylo později legitimně publikováno jako varieta taxonu Barbula rigidula (viz tam)*
- var. *laxum* Molendo, Bericht des Naturhistorischen Vereins in Augsburg 18: 143. 1865. (= *Didymodon rigidulus* var. *laxus* (Molendo) I. Hagen, Det K. Norske Videnskabers Selskabs Skrifter 1928 (3): 72. 1929; *Barbula rigidula* var. *laxa* (Molendo) Molendo, Jahres-Bericht de Naturhistorischen Vereins in Passau 9: 94. 1871.) **Orig. non vidi.**
- var. *paludosum* M.T. Lange, Botanisk Tidsskrift 3: 20. 1869. (= *Didymodon rigidulus* var. *paludosus* (M.T. Lange) Paris, Index Bryologicus, editio secunda 2: 73. 1904.) **Orig. non vidi.**
- * var. *rigidum* Röhl, Bericht über die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft 1874--75: 248. 1875. *nom. inval. prov. Pozn.: jméno bylo později legitimně publikováno jako varieta taxonu Barbula rigidula (viz tam)*

Barbula rigidula

- * var. *acuminata* Meyl., Annales Scientifiques de l'Université de Besançon ser. 2, Bot 3: 50. 1954. *nom. inval. descr. null.* (Article 36.1(c), Berlin Code). **Orig. non vidi.**
- ? var. *bernensis* (Culm.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 103. 1918. (*Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr. var. *bernensis* Culm.; *Didymodon spadiceus* fo. *bernensis* (Culm.) Podp.) **Orig. non vidi.**
- var. *campicola* Broth., Flora Aziatskoj Rossii 13: 176. 1918. (= *Didymodon rigidulus* var. *campicola* (Broth.) Wijk & Margad., Taxon 7: 289. 1958.) **Orig. non vidi.**
- var. *desertorum* J. Froehl., Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 63: 31. 1959. **Orig. non vidi.**
- var. *flaccida* Röhl, Deutsche Botanische Monatsschrift 3: 164. 1885. (= *Didymodon rigidulus* var. *flaccidus* (Röhl) Röhl, Hedwigia 56: 147. 1915.) **TYPUS: Zechstein bei der Marienhöhle. 18.4.1869 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Auf Rotliegendem im Marienthal. 2.1.1876 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Altenstein (Zechstein). AR. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Weimar, Mauern. 12.9.1881 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]**
- var. *longifolia* Warnst., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Laubmoose 2: 256. 1904. (= *Didymodon rigidulus* * var. *longifolius* Warnst. ex Podp., Conspectus Muscorum Europaeorum 203. 1954. *nom. inval. in synonym. err. pro Barbula rigidula* var. *longifolia* Warnst.)
- var. *perobtusata* Broth., Symbolae Sinicae 4: 41. 1929. (= *Didymodon rigidulus* var. *perobustus* (Broth.) Redf. & B.C. Tan, Tropical Bryology 10: 66. 1995). **Orig. non vidi.**
- * var. *propulångifera* Zick., Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou n.s. 8: 26. 1894. *nom. inval. descr. null.* **Orig. non vidi.**
- var. *rigida* Röhl, Deutsche Botanische Monatsschrift 3: 163. 1885. (= *Didymodon rigidulus* var. *rigidus* (Röhl) Röhl, Hedwigia 56: 147. 1915.) **TYPUS: Jena, Rauthal. 9.3.1872 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Jena, nasse Kalkplatten im Rauthal. 15.1.1873 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Jena, Hausberg. 3.6.1871 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Eisenberg, Mauern. 22.2.1873 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Jena, Hausberg. 3.6.1871 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Jena, Kalkfelsen bei Ammerbach. 17.2.1873 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Mauern zwischen Löbstedt und Zwätzen bei Jena. Mai 1873 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Jena, Kirchhofsmauern. 21.3.1874 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]; Melaphyr am Mariengrund bei Manebach. 22.7.1882 leg. J. Röhl. SYNTYPUS, herb. WBM! [= *Didymodon rigidulus* Hedw.]**

Akceptované synonymum:

Barbula mamillosa Crundw., Journal of Bryology 9: 163. f. 1. 1976, **syn. nov.** (= *Didymodon mamillosus* (Crundw.) M.O. Hill, Journal of Bryology 11: 599. 1981 [1982]). TYPUS: Scotland, Perthshire: Kirkton Glen, Balquhidder, 19. 8. 1967 E. Wallace (ISOTYPUS E!).

Vyloučené heterotypické infraspecifické taxony (neuváděny taxony, které jsou kombinacemi některého z dalších pojednávaných taxonů):

Barbula rigidula subsp. *nicholsonii* (Culm.) Dixon, The Students' Handbook of British Mosses, 3rd ed., 413. 1924. [= *Didymodon nicholsonii* Culm.]

Barbula rigidula subsp. *spadicea* (Mitt.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 103. 1918. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]
Barbula rigidula subsp. *zetterstedtii* (Schimp.) Kindb., Bihang til Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar 7(9): 147. 1883. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]
Barbula rigidula var. *insidiosa* (Jur. & Milde) Röhl, Deutsche Botanische Monatsschrift 3: 164. 1885. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]
Barbula rigidula var. *nicholsonii* (Culm.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 382. 1918. [= *Didymodon nicholsonii* Culm.]
Barbula rigidula var. *vaginans* (Lindb.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 103. 1918. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]
Didymodon rigidulus Hedw. fo. *brevifolia* Röhl, Hedwigia 42: 299. 1903. HOLOTYPUS: Siebenbürgen. Salzburg bei Hermannstadt. 13.7.1900 leg. Röhl, herb. WBM! Est: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. & *Barbula unguiculata* Hedw., c. fr.
Didymodon rigidulus subsp. *cordatus* (Jur.) Dism., Revue Bryologique 48: 52. 1921. [= *Didymodon cordatus* Jur.]
Didymodon rigidulus subsp. *spadiceus* (Mitt.) Adlerz, Bladmossflora för Sveriges Lågland 171. 1907. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]
Didymodon rigidulus var. *insidiosus* (Jur. & Milde) Röhl, Hedwigia 56: 149. 1915. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]
Didymodon rigidulus var. *nicholsonii* (Culm.) G. Roth, Hedwigia 50: 303. 9 f. 7. 1911. [= *Didymodon nicholsonii* Culm.]
Didymodon rigidulus var. *trifarius* (Hedw.) Hartm., Handbok i Skandinaviens Flora, Tredje Upplagan 2: 176. 1838. [= *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth. fide Zander, R. H. 1978. The Bryologist 81: 421 - 423.]
Trichostomum rigidulum var. *insidiosum* (Jur. & Milde) Boulay, Muscinées de la France 450. 1884. [= *Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr.]

Didymodon rigidulus var. validus

Didymodon rigidulus var. *validus* (Limpr.) Düll, Journal of the Hattori Botanical Laboratory 55: 263. 1984.
Didymodon validus Limpr., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 557. 1888.
Basionym. (= *Barbula valida* (Limpr.) H. Möller, Botaniska Notiser 1907: 142. 1907.; *Barbula rigidula* subsp. *valida* (Limpr.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 104. 1918.; *Barbula rigidula* var. *valida* (Limpr.) Broth., Die Laubmoose Fennoskandias 134. 1923.; *Didymodon rigidulus* subsp. *validus* (Limpr.) Loeske, Sitzungsberichte Herausgeben vom Naturhistorischen Verein der Preussischen Rheinlande und Westfalens 1932-33 (D): 17. 1934.)

TYPUS: Austria, (Ost)Tirol: Innervillgraten, in rupibus calcareis in „Kalchstein“ 5200'. 27.7.1882 leg. H. Gander, LEKTOTYPUS, herb. BP!; ISOLEKTOTYPUS G! [Austria], Kärnten: Kühweger Alp bei Hermagor. Juli [18]84 leg. H. Graef, SYNTYPUS BP!, ISOSYNTYPUS JE!, WBM!, S!

Akceptované synonymum:

Barbula rigidula var. *gigantea* Schlieph. ex Warnst., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Laubmoose 2: 256. 1904. Typus: [Austria], Kärnten: Kühweger Alp bei Hermagor. Juli [18]84 leg. H. Graef, (ISO?)TYPUS JE!, WBM!, S! ,BP!

Pozn.: Toto jméno je citováno v Index Muscorum (Wijk, Margadant & Florschuetz 1959) jako *Barbula rigidula* var. *gigantea* Schlieph. in Warnst. Warnstorf však taxon uvádí svým popisem s tím, že se jedná o popis na základě položky, kterou mu Schliephacke zaslal v dopise. Nejde tedy o Schliephackeův popis ve Warnstorfově díle a zkratka proto musí být opravena. Shodou okolností Schliephacke duplikát stejné položky poslal i Limprichtovi, který ji použil při popisu nového druhu *Didymodon validus*. Není jisté, zda položka, kterou Warnstorf viděl existuje nebo se jí podaří vyhledat. Pokud ne, bude muset být vybrán lektotyp z některé z existujících položek.

Didymodon acutus var. acutus

Didymodon acutus (Brid.) K. Saito, Journal of the Hattori Botanical Laboratory 39: 519. 1975.

(=*Tortula acuta* Brid., Muscologia Recentiorum Supplementum 1: 265. 1806. **Basionym**; *Barbula acuta* (Brid.) Brid., Muscologia Recentiorum Supplementum 4: 96. 1819 [1818].)

TYPUS: In Heluetiâ et Germaniâ passim lecta est.

Pozn.: po žádosti o zaslání typového materiálu z herbáře B byl zaslán arch s položkami, o kterých nejsem schopen podle uveřejněného protologu prohlásit, zda byly použity k popisu druhu. S výjimkou jedné patří k druhu *Didymodon acutus*, jak je v současné době i v této práci chápán. Do vyjasnění dalších okolností nechávám zatím typifikaci druhu otevřenou.

Infraspecifické taxony:

Barbula acuta

var. *patens* Glow., Carniolia n. s. 4 (3--4): 127. 1913. **Orig. non vidi.**

Akceptovaná synonyma:

* *Barbula gracilis* Schwägr., Species Muscorum Frondosorum, Supplementum Primum 1: 125. 34. 1811. *nom. inval.* (pozdní homonymum). = *Didymodon acutus* (Brid.) K. Saito *fide* Müll. Hal., Synopsis 1: 610. 1849. **Orig. non vidi.**

Infraspecifické taxony:

Barbula gracilis

var. *brevifolia* G. Roth, Hedwigia 49: 216. 7 f. 6. 1910. **Orig. non vidi.**

var. *calabrica* G. Roth, Hedwigia 49: 216. 7 f. 7 b, c. 1910. **Orig. non vidi.**

var. *irrigata* H. Müll. ex Limpr., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 625. 1888. **Pozn.: Taxon je Limprichtem validizovaný exsikát (H. Müller, Westfalens Laubmoose, No. 404). Materiál podle mého názoru je extrémní forma druhu *Didymodon acutus* s dlouze vyběhávým žebrem.**

var. *multisetata* Limpr., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 625. 1888. **Orig. non vidi.**

var. *patens* Glow., Carniolia n. s. 4 3(4): 127. 1913. **Orig. non vidi.**

var. *propagulifera* Schiffn., Lotos 45: 137. 1897. **Orig. non vidi.**

var. *rufescens* Schimp. ex Limpr., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 625. 1888. **Orig. non vidi.** (= *Barbula acuta* var. *rufescens* (Schimp. ex Limpr.) Cas.-Gil, Flora Ibérica Briófitas, Musgos 301. 1932.)

var. *squarrulosa* Kindb., Bulletin of the Torrey Botanical Club 17: 89. 1890. **Orig. non vidi.**

Tortula gracilis Schleich. ex Hook. & Grev., Edinburgh Journal of Science 1: 300. 1824, *nom. nov. pro Barbula gracilis* Schwägr. sec. Zander 1981. (= *Barbula fallax* var. *gracilis* (Schleich. ex Hook. & Grev.) Hampe, Flora 20: 287. 1837; *Didymodon rigidulus* var. *gracilis* (Schleich. ex Hook. & Grev.) R. H. Zander, Cryptogamie: Bryologie, Lichénologie 2: 393. 1981.)

? var. *viridis* Hook. & Grev., Edinburgh Journal of Science 1: 300. 1824. (= *Barbula gracilis* var. *viridis* (Hook. & Grev.) Brid., Bryologia Universa 1: 827. 1827; *Barbula acuta* var. *viridis* (Hook. & Grev.) Guim., Catálogo Descritivo de Briologia Portuguesa 56. 1918; *Barbula viridis* (Hook. & Grev.) Schimp., Bryotheca Europaea 818. 1865.) **Orig. non vidi. Pozn.: neměl jsem možnost studovat typový materiál, ale z dostupných exsikátů a popisů je vysoce pravděpodobné, že se jedná o *Didymodon vinealis* (Brid.) R. H. Zander**

Didymodon acutus var. icmadophilus

Didymodon acutus var. *icmadophilus* (Schimp. ex Müll. Hal.) R. H. Zander, Phytologia 41: 20. 1978.

(= *Barbula icmadophila* Schimp. ex Müll. Hal., Synopsis Muscorum Frondosorum omnium hucusque Cognitorum 1: 614. 1849. **Basionym**; *Barbula acuta* subsp. *icmadophila* (Schimp. ex Müll. Hal.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 105. 1918.; *Barbula acuta* var. *icmadophila* (Schimp. ex Müll. Hal.) H.A. Crum, The Bryologist 72: 241. 1969.; *Barbula gracilis* subsp. *icmadophila* (Schimp. ex Müll. Hal.) J.J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 105. 1918.; *Barbula gracilis* var. *icmadophila* (Schimp. ex Müll. Hal.) Mönk., Die Laubmoose Europas 289. 1927.; *Didymodon icmadophilus* (Schimp. ex Müll. Hal.) K. Saito, Journal of the Hattori Botanical Laboratory 39: 519. 1975; *Didymodon rigidulus* var. *icmadophilus* (Schimp. ex Müll. Hal.) R.H. Zander, Cryptogamie: Bryologie, Lichénologie 2: 394. 1981.; *Tortula icmadophila* (Schimp. ex Müll. Hal.) Lindb., Öfversigt af Förhandlingar: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademien 21: 249. 1864.)

TYPUS: In rupibus vaporibus catarrhactae Salisburgensis Krimmlfall irrigatis, ubi *Bryo julaceo* immixta densis caespitibus viget (W. P. Sch.).

Pozn.: Položky zaslané ze Schimperova herbáře v BM bud' nejsou datované nebo jsou datované pozdějším datem, než je datum publikace protologu (1850). Z tohoto důvodu nebyla zatím typifikace provedena.

Akceptované synonymum:

Barbula abbreviatifolia H. Müll., Verhandlungen des Botanischen Vereins für die Provinz Brandenburg und die Angrenzenden Länder 8: 58. 1866. **Basionym.** (= *Barbula acuta* subsp. *abbreviatifolia* (H. Müll.) Kindb., European and N. American Bryineae (Mosses) 2: 263. 1897.; *Barbula acuta* var. *abbreviatifolia* (H. Müll.) Podp., Conspectus Muscorum Europaeorum 209. 1954.; *Barbula icmadophila* var. *abbreviatifolia* (H. Müll.) Breidl., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 626. 1888.; *Barbula gracilis* var. *abbreviatifolia* (H. Müll.) Grav., Revue Bryologique 10: 23. 1883.; *Gymnostomum abbreviatifolium* (H. Müll.) Saut., Flora 59: 366. 1876.)

TYPUS: Austria, (Ost)Tirol: Gneisschiefer am Gschlöß, 5100' (5200'?). V.1862 leg. Molendo. LEKTOTYPUS M!

Didymodon glaucus

Didymodon glaucus Ryan, Revue Bryologique 28: 39-40. 1901. **Basionym.** (= *Barbula glauca* (Ryan) H. Möller, Botaniska Notiser 1907: 142. 1907.; *Didymodon rigidulus* var. *glaucus* (Ryan) Wijk & Margad., Taxon 7: 289. 1958.; *Didymodon tophaceus* var. *glaucus* (Ryan) Podp., Sborník Klubu Přírodovědeckého v Brně 5: 11. 1923.; *Barbula rigidula* subsp. *glauca* (Ryan) Podp., Conspectus Muscorum Europaeorum 204. 1954.; *Barbula rigidula* var. *glauca* (Ryan) J. J. Amann, Flore des Mousses de la Suisse 2: 103. 1918.)

TYPUS: Norvegia, Christians amt. Gudbrandsdalen, nordre Fron, Tårud, in rupibus umbrosis calcareis. 21-7-1897 [leg. Chr. Kaurin]. LEKTOTYPUS O!, ISOLEKTOTYPUS O!, BG!, GJO!, TRH!; Norvegia, Christians amt. Gudbrandsdalen, Hedalen prope praedium Ødegaarden. Julio 1897 leg. E. Ryan. SYNTYPUS v herb. O!, ISOSYNTYPUS v O!, BG!, JE!, TRH!; Norvegia, Christians amt. Kvamspporten i N. Fron. 31.7.1893 leg. B. Kaalaas SYNTYPUS v herb. BG!, ISOSYNTYPUS v TRH!

Synonyma:

* *Didymodon rigidulus* var. *angustifolius* Breidl. in sched., nom. nud.

* *Didymodon glaucus* Lindb. ex G. Roth, Hedwigia 53: 124 3 f. 5. 1913. hom. illeg. (Article 53.1, Tokyo Code)

Didymodon verbanus

Didymodon verbanus (W.E. Nicholson & Dixon) Loeske, Sitzungsberichte Herausgeben vom Naturhistorischen Verein der Preussischen Rheinlande und Westfalens 1932--33: 18. 1934. (= *Eucladium verbanum* W.E. Nicholson & Dixon (in Dixon, Revue Bryologique 39: 89. 1912), **Basionym**; *Barbula verbana* (W.E. Nicholson & Dixon) Culm., Bulletin de la Société Botanique de France 62: 56. 1915.; *Barbula rigidula* subsp. *verbana* (W.E. Nicholson & Dixon) Podp., Conspectus Muscorum Europaeorum 203. 1954.; *Didymodon rigidulus* subsp. *verbanus* (W.E. Nicholson & Dixon) Loeske, Sitzungsberichte Herausgeben vom Naturhistorischen Verein der Preussischen Rheinlande und Westfalens 1932--33 (D): 19. 1934.; *Barbula glauca* var. *verbana* (W.E. Nicholson & Dixon) Jäggl, Flore des Mousses de la Suisse 3: 170. 1933.)

TYPUS: Baveno, Lago Maggiore, Italy, leg. H. N. Dixon 3. April 1912, LECTOTYPUS BM! ISOLEKTOTYPUS: BP!, O!, H!, E!, Z! SYNTYPUS: Mortar of wall, Lugano, Switzerland, 17 Apr 1912 leg. H. N. Dixon, herb. BM! ISOSYNTYPUS ZT!, E!

Didymodon subandreaeoides

nomenklatorický přehled pro tento druh je uveden v příloze 2

Příloha 2

DIDYMODON SUBANDREAEOIDES (KINDB.) ZANDER (POTTIACEAE, MUSCI), AN IMPERFECTLY KNOWN DISJUNCT HOLARCTIC SPECIES

Jan Kučera¹ and Heribert Köckinger²

¹University of South Bohemia, Faculty of Biological Sciences, Department of Botany, Braňiřovská 31, CZ - 370 05 České Budějovice, Czech Republic. E-mail: kucera@tix.bf.jcu.cz

²Karl-Franzens-Universität Graz, Institut für Botanik, Holteigasse 6, A – 8010 Graz, Austria

Abstract: *Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) Zander, known to-date from north-western North America and the Beringian part of Arctic Russia is shown to be a synonym of the earlier described European taxon *Didymodon rigidulus* subsp. *andreaeoides* (Limpr.) Wijk & Marg. (*Grimmia andreaeoides* Limpr.). The nomenclatural history of both taxa and amended description with illustrations are given, and the variability, differentiation, ecology and distribution are discussed. The typification of all known synonyms is provided.

Keywords: *Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) Zander, *Grimmia andreaeoides* Limpr., taxonomy, nomenclature, typification, ecology.

INTRODUCTION

The latter of the authors paid in the last time special attention to the taxon, which was described as *Grimmia andreaeoides* Limpr. and is currently mostly being understood as *Didymodon rigidulus* subsp. *andreaeoides* (Limpr.) Wijk & Marg. in Europe. Studying its populations during numerous excursions in the Austrian Alps, i. e. their ecology, and morphology of individual plants in comparison to *D. rigidulus* Hedw. *sensu stricto*, he came to the conclusion that this taxon is undoubtedly specifically distinct from *D. rigidulus* and should not be treated as the infraspecific taxon of *D. rigidulus*.

At the same time or somewhat later the first of the authors started his dissertation on the taxonomy of *Didymodon rigidulus* group in Europe. He, of course, had to examine the poorly known *Didymodon rigidulus* subsp. *andreaeoides* too. After having studied most of the available material of this taxon from the larger European herbaria, and particularly the numerous collections of the latter author, and after having made two field excursions in the Austrian Alps with him, where there were enough possibilities to study the populations together with populations of *D. rigidulus*, he came to the same conclusion about the taxonomic position of ‘*Grimmia andreaeoides*’.

NOMENCLATRURAL ‘HISTORY’ OF THE SPECIES

The distinctiveness of ‘*Grimmia andreaeoides*’ as a good species was repeatedly doubted by many European authors. Already Breidler, having had sent the two specimens to Limpricht, who later made the description of *G. andreaeoides* after them, had labelled one of them (selected here as the lectotype) “*Didymodon rigidulus* forma *gemmipara*?” On contrary, Sebillé (1908), who found the species in the French Alps, confirmed the position of the species within the genus *Grimmia*. The view that the taxon merely could be a form of *Didymodon rigidulus*, was again expressed by Culmann in Amann & al. (1912). In the same year

Culmann combined *G. andreaeoides* as a subspecies of *Barbula rigidula*. The first author could study the Culmann's collections of '*Grimmia andreaeoides*' in Z and found out that the specimens interpreted as transitional between *Didymodon rigidulus* and '*Grimmia andreaeoides*' by Culmann are in fact either pure specimens of *Didymodon subandreaeoides* or mixed stands of both species, without any trace of transitions in the diacritical characters. Such mixed stands are no rarity in the Alps. The same opinion as Culmann later had Loeske (1930). Jones and Warburg (1950) went still further in viewing '*Grimmia andreaeoides*' as 'merely an abnormal growth-form of *Barbula rigidula*'. To support their opinion, they noted the presence of gemmae in leaf axils of plants collected in Snowdon area (Wales, United Kingdom) originally by D. A. Jones and later by themselves. We also had the possibility of studying the specimen collected at Snowdon by D. A. Jones from herbarium E. This single and unfortunately small specimen combines the diacritical characters of both *D. rigidulus* and *D. subandreaeoides* but differs from both taxa in multiple taxonomically important details. Therefore we are convinced that it cannot be unequivocally assigned to either species at present (see below). Probably the last author who dealt taxonomically with '*Grimmia andreaeoides*' was Pilous (1958), having had studied plants from Belianské Tatry Mts., Slovakia. He compared it with *Molendoa tenuinervis* Limpr. and came to the conclusion that the both taxa are closely related and their morphological characters intergrade to such extent that '*Grimmia andreaeoides*' should be viewed only as a form of *Molendoa tenuinervis* (the two new combinations he made there were however invalid). The leaf shape of both taxa is indeed extremely similar, however the crucial difference between the genera *Molendoa* and *Didymodon*, i. e. the position of gametangia, was unfortunately not taken into account. Since then the existence of '*Grimmia andreaeoides*' was nearly forgotten. The British authors (Smith 1980, Corley et al. 1981) or Maier & Geissler (1995) view it as a synonym to *Didymodon rigidulus*, the German authors (Düll 1984, Frahm et Frey 1992, Frey et al. 1995) neglect the taxon completely.

A nomenclatural problem occurred during the search for a correct name. '*Grimmia andreaeoides*' is obviously a member of the genus *Didymodon* in the sense of Zander (1993). The combination *Didymodon andreaeoides* has however already been occupied by an earlier name (*D. andreaeoides* Cardot & Broth.). We thus first checked the description of that species, known from the Patagonian Andes (in Kungliga Svenska Akademiens Handlingar, band 63, No. 10, p. 19 - 20, pl. 15a - e) but, according to the description and illustrations, it seemed to be highly improbable that it could be identical with the European '*Grimmia andreaeoides*'. Then we tried to find a synonym among the already described taxa in the genera *Didymodon* and *Barbula* and succeeded in finding the description of the apparently similar or identical North American species *Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) Zander, based on Kindberg's *Barbula subandreaeoides*.

D. subandreaeoides had a similar history of oblivion and re-establishing in America as the European '*Grimmia andreaeoides*'. In 1905, N. C. Kindberg described among other taxa from British Columbia two new members of the genus *Barbula* – *Barbula andreaeoides* and *B. subandreaeoides*, two apparent synonyms differing in minor details of the leaf shape. They were put in synonymy with *Andreaea rothii* Web. & Mohr by Steere in Grout (1939) and therefore nearly forgotten for the next 40 years. Later Steere (1978) however changed his mind and pointed out *Barbula andreaeoides* to be a good species. Zander (1978) accepted his view and combined the species in the genus *Didymodon*, following the generic concept of Saito (1975). The justification of accepting *Didymodon subandreaeoides* as a distinct species in North America has not been doubted in the last 20 years, as far as we know.

Having studied the type material of *Barbula andreaeoides* and *B. subandreaeoides* deposited in herbarium S, we came to the unequivocal conclusion that both of Kindberg's taxa, as well as *Grimmia andreaeoides* Limpr. were in fact identical and the name *Didymodon*

subandreaeoides (Kindb.) Zander should thus be applied to this species. It has to be noted that the view that these three taxa are identical was already expressed by W. Schultze-Motel (apparently unpublished), who also studied the types of *Barbula andreaeoides* and *B. subandreaeoides* in S at the time of his studies on the costate *Andreaea* species (as the putative synonyms to *Andreaea rothii*), and wrote '*Barbula cf. rigidula* subsp. *andreaeoides*' on his revision labels.

AMENDED DESCRIPTION OF *DIDYMODON SUBANDRAEOIDES*

Didymodon subandreaeoides (Kindb.) Zander, Phytologia 41 (1): 23. 1978

Basionym: *Barbula subandreaeoides* Kindb., Rev. Bryol. 32: 36. 1905

TYPE: Canada, Brit. Columbia, Joho valley, rocks. 6.8.1904 leg. J. Macoun, herb. S!, reg. nr. B3378 (lectotype, here designated). Syntype: Canada, Brit. Columbia, Pipestone Pass, 7000 ft, rocks. 5.7.1904 leg. J. Macoun, 3 duplicates in S!

Synonyms:

Grimmia andreaeoides Limpr., Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz 1: 776 - 777. 1888, **syn. nov.**

(*Didymodon rigidulus* subsp. *andreaeoides* (Limpr.) Wijk & Marg., Taxon 9: 50. 1960. *Barbula rigidula* subsp. *andreaeoides* (Limpr.) Culm., Revue Bryologique 40: 42. 1912).

TYPE: [Austria] Tirol: Kitzbühler Horn, Thonschiefer u. Kalk, 1990 m. 13.8.1882 leg. J. Breidler (sub *Didymodon rigidulus* forma *gemmipara?*), BP! (lectotype, here designated).

Syntype: Salzburg: Keeskar im Obersulzbachthal im Pinzgau, 26-2700 m. 14.8.1879 leg. J. Breidler, BP!, isosyntype JE!

Barbula andreaeoides Kindb., Rev. Bryol. 32: 36. 1905

TYPE: Canada, Brit. Columbia, Mc Arthurs Pass, 7500 ft, rocks. 10.8.1904 leg. J. Macoun, herb. S!, reg. Nr. B3375. (Lectotype, here designated; 2 isoelectotypes in S!)

Plants in dense low cushions or tufts, dull reddish brown, ferruginous or dark brown, young or shaded parts dull green.

Stems ± erect, irregularly branching, with numerous flagelliform innovations, about 5 to 10 mm long including the dead parts of the stems. Cross-section ± rounded pentagonal, only to 0,15 mm in diameter, central strand absent or vestigial, inner cortex formed by thick-walled cells, their walls brownish, sclerodermis absent, weak hyalodermis of enlarged, less thickened cells present.

Axillary hairs 40 - 80 µm long, 3 - 4 celled, basal cell short, brownish.

Leaves appressed, sometimes slightly spiralled around stem when dry, erect-spreading when moist, (0,3-) 0,5 - 0,9 (-1,1) mm long and 0,25 - 0,35 mm wide, 1,5 - 2,5 × longer than wide, larger leaves from ovate-elongate base obtusely lanceolate, shorter leaves essentially ovate, obtusely keeled to U-shaped in cross-section, apex usually obtuse. Leaves at the base of deciduous flagella markedly concave, cochleariform, suborbicular, often wider than long, obtusely apiculate, becoming the normal shape upwards.

Costa weak, 20 - 45 µm wide near base, slightly widening towards the upper part of leaf, typically ending 1 - 4 cells below apex but sometimes percurrent or obtusely excurrent up to 20 % of the leaf length, especially in the perichaetial leaves. Costa of the basal flagellum leaves greatly reduced to entirely absent. Costal superficial cells continuous from lamina both ventrally and dorsally, isodiametrical in about the upper two thirds of the leaf length, shortly rectangular in the basal third. Cross section elliptical, in basal part flat on the ventral side, showing ventrally and dorsally developed epidermis, inner cells in usually one row, essentially undifferentiated, of the substereidal type or as the guide cells, in larger leaves sometimes several dorsal stereids present.

Margins entire or papillose or mammillose crenulate, recurved from about 1/4 to 2/3 of the leaf length but often plane (about 1/3 of the studied leaves), especially on the shorter leaves of the flagella, unistratose or rarely bistratose near apex.

Upper cells isodiametrical, ± rounded, slightly to heavily thickened, (6-) 8 - 12 (-17) µm wide (the walls constituting 10 – 35% of the cell width), more or less papillose by conical or c-shaped papillae, especially in the apical region, rarely smooth. Cells of the basal flagellum leaves smooth. Basal paracostal cells shortly rectangular, (5-) 8 – 12 (-19) µm wide and (8-) 9 – 25 (-35) µm long (the walls constituting 15 – 40% of the cell width), (0,8-) 1,1 – 2,9 (-4,0):1, mixed with angular cells especially on the transition towards the upper cells, brownish, with thick walls, smooth. Towards margins cells shorter, sometimes wider than long.

Vegetative propagation by means of the above described deciduous flagella in leaf axils.

Apparently dioicous. Archægonia terminal, up to ca. 550 µm long, surrounded by usually conspicuously larger perichaetial leaves with more excurrent costa. Antheridia and sporophytes unknown.

VARIABILITY

The plant is usually described as not much variable but it is in fact highly polymorphic in some characters. These in particular include the form and length of the leaves, excurrency of the costa, papillosity of the leaf cells and the width of the cell walls and cell size.

The most constant characters are the cross section of stem and leaf costa, brownish colour, and the presence of flagella in the leaf axils with the suborbicular and cochleariform proximal leaves.

In the course of our studies, two highly deviant forms were found, which cannot at present be assigned to either *D. subandreaeoides* or another species of the genus with security, due to the scarcity of the available material and absence of transitive forms. The first of them (Fig. 2: a – f) was found at two sites in the Austrian Alps – Medelspitze (Hohe Tauern) and Kleine Guglspitze (Radstädter Tauern). The plants differ from the typical plants of *D. subandreaeoides* in its coarser habit, not unlike *D. asperifolius* – the stems are up to 20 mm long, with somewhat secund, asymmetrically ovate – lanceolate leaves with ± acute apex, 0,9 – 1,3 mm long and 0,35 – 0,48 mm wide. The costa is wider, 40 – 65 µm, and the basal cells longer, up to 45 µm and up to 5× longer than wide. Basal flagellum leaves are always longer than wide, triangular – lanceolate rather than suborbicular in shape, much less concave than in the typical *D.*

subandreaeoides and the flagella (probably better called here generally innovations) are not freely deciduous. All other characters, including colour (which is perhaps somewhat darker, without ferruginous tones), cell wall thickness, anatomy of the costa and stem are identical to *D. subandreaeoides*. The plants grew in mixed stands with the typical *D. subandreaeoides* at both sites and did not create transitional forms.

The other highly interesting plant was the specimen from Clogwyn du'r Arddu (Wales, U. K., Fig. 2: g – l). This plant is in habit completely identical to *D. subandreaeoides*, including all studied anatomical and morphological details, the salient difference is the presence of numerous axillary gemmae of *Didymodon rigidulus* type. The typical flagella with markedly cochleariform leaves are absent but instead numerous, non-deciduous innovations with reduced leaves are present in the leaf axils, not unlike those from the above mentioned deviant plants from Medelspitze and Guglspitze but with slightly papillose cells. The occurrence of *D. subandreaeoides* in Wales seems to be quite improbable with respect to its presently known areal, and we did not find gemmae in any other of the more than 80 studied specimens of *D. subandreaeoides*. It should be stressed, on the other hand, that the specimen cannot be named *D. rigidulus* (at least at the present state of knowledge), as the anatomy of the stem (i. e. the entirely absent central strand, presence of hyalodermis), and short obtusely ovate leaves with

unistratose margins and short weak costa lack any transition to that species, variability of which has been intensively studied by the first author.

DIFFERENTIATION

D. subandreaeoides is most likely to be confused with the most closely related *Didymodon* species - *D. rigidulus* and *D. asperifolius*, with which it also often occurs. It differs from the first mainly in (1) the constant presence of axillary flagella with reduced ovate to suborbicular leaves with plane and unistratose margins, (2) the absence of axillary gemmae (provided that the above mentioned specimen from Wales does not belong to *D. subandreaeoides*), (3) in the shape of basal cells, which are usually hyaline (including the cell walls) and less thickened in *D. rigidulus*, and (4) in the stem cross section, which shows a distinct central strand, no hyalodermis and \pm thin walled cells of the inner cortex in *D. rigidulus*. Also the papillosity of the upper cells, costa cross-section, and usually unistratose margins of *D. subandreaeoides* differ from *D. rigidulus* but the evaluation of these characters may require some experience with the variability of both taxa.

The differentiation against *D. asperifolius* may prove much more difficult in individual cases (particularly if the above mentioned deviant specimens from the Austrian Alps indeed belong to *D. subandreaeoides*), although this is usually a much coarser plant. In *D. asperifolius*, the specialised vegetative propagation is unknown, the leaf bases are more constricted, and the basal paracostal cells are typically much longer. Also, the costa in *D. asperifolius* is somewhat stronger, with differentiated guide cells, both ventral and dorsal stereids, never excurrent, and the apex is always acute (it may be however eroded in both species). The stem cross-section does not show any trace of hyalodermis. The ferruginous coloration is essentially identical in both species.

Confusion is further possible with the less related or unrelated taxa - *Molendoa tenuinervis* (whether this is a distinct taxon or only a modification of *M. hornschuchiana*), and diverse *Schistidium* and *Grimmia* species. From *Molendoa tenuinervis*, which may have precisely the same leaf shape, it differs mainly in the position of gametangia (which are on short lateral branches in *Molendoa*), in the basal cells, hyaline and less thickened in *Molendoa*, in the upper cells, much heavier papillose and \pm thin walled in *Molendoa*, in the specialised vegetative propagation, unknown in *Molendoa tenuinervis*, and the colour, which is usually dull or bluish green in *Molendoa tenuinervis*. From the superficially similar *Schistidium* and *Grimmia* species with muticous leaves, which might occur in similar habitats, it differs among others in the costa cross-section (homogeneous in *Schistidium* or with a hydroid strand in *Grimmia*, not biconvex in any of species with muticous leaves).

ECOLOGY AND ASSOCIATED SPECIES

Didymodon subandreaeoides is an alpine species in Central Europe (the localities lie usually between 900 and 3000 m a.s.l. but a single locality at only 550 m in Slovakia is known, if this is not a label misplacement), in Northern America growing also at low altitudes in tundra. It generally grows on rocks; in the Alps and Carpathians mainly on calcareous schist, marble, limestone, dolomite, greenstone and similar types of base-rich bedrock. It avoids poor siliceous rocks like gneiss or granite. As far as we may judge from our experience in Europe, it seems to avoid basic rocks without a distinct content of silicates at lower altitudes, whereas in the upper alpine zone its ecological amplitude is much wider, tolerating pure limestone and dolomite. The species prefers dry and sunny, S, SW and SE facing rock walls and ledges, in the upper alpine zone occurring also on N-facing slopes, colonising vertical and sloping rock faces. At somewhat protected sites, particularly below the tree-line, it is

able to grow directly on rough surfaces, otherwise it usually settles in small fissures. Frequently, especially in exposed alpine habitats, the flagella germinate within or among the cushions of basiphilous *Grimmia* (*G. tergestina*, *G. poecilostoma*, *G. anodon*) or *Schistidium* (*S. robustum*, *S. atrofusum*, *S. brunnescens* subsp. *brunnescens* and other) species. *D. subandreaeoides* is generally restricted to habitats which are not or only temporarily covered by snow in winter. Therefore it avoids boulders unless these are sufficiently large and exposed to the wind. As far as we know, *D. subandreaeoides* has never been found in man-made habitats.

Although *D. subandreaeoides* is a rather delicate plant, it expands its cushions due to the massive development of branches from the leaf axils at the expenses of the 'host' species, which is not infrequently displaced completely. The species is normally not overgrown by larger or competitively stronger mosses but sometimes it might be overgrown by lichens. As the rhizoidal development is limited, the larger and ± isolated cushions become unstable and drop off. *D. subandreaeoides* never becomes the dominating species, even in the optimum habitats.

Infrageneric mixed stands occur rather frequently, particularly with *D. rigidulus*, *D. icmadophilus* and the ecologically close but rare *D. johansenii*, in the upper alpine zone also with *D. asperifolius*. Other commonly associated species are the above mentioned *Grimmia* and *Schistidium* species, *Tortella tortuosa*, *T. bambergeri*, *Ditrichum flexicaule*, *Orthotrichum cupulatum*, *Pseudoleskeella catenulata* or *Hypnum vaucheri*. On N-facing slopes in the upper alpine zone it is frequently and typically associated with *Schistidium grande*. On periodically irrigated, sloping rock surfaces it sometimes grows within extensive stands of *Schistidium brunnescens* subsp. *brunnescens*. The companions on subneutral rocks may be moderately acidophilous mosses like *Grimmia unicolor* or *G. funalis*.

DISTRIBUTION

The areal of *D. subandreaeoides* includes, according to actual knowledge, the Berin-gian part of Arctic Russia (Ignatov & Afonina 1992), north-western North America (from Alaska along the Cordillera mountain range south to Colorado, cf. Zander 1998), French, Swiss, German, Austrian and probably also Italian Alps (but no specimens yet seen from Italian territory), and Carpathians (Belianské Tatry and Malá Fatra Mts. in Slovakia, Făgăraș Mts. in Romania, it can be expected also in the Ukrainian Carpathians).

SPECIMENS STUDIED:

The collections of the authors are filed within their private herbaria.

CANADA: British Columbia: Joho valley, rocks. 6.8.1904 leg. J. Macoun (herb. S); Pipestone Pass, 7000 ft, rocks. 5.7.1904 leg. J. Macoun (herb. S); Mc Arthurs Pass, 7500 ft, rocks. 10.8.1904 leg. J. Macoun (herb. S).

Yukon: Bonnet Plume Range, Pinguicula Lake: 64°42' N, 133°26' W, 2800 - 3200 ft elev. On NE facing slope of mtn, at NW end of lake, in calcareous, alpine tundra with mesic limestone outcrops, 21.7.1976 leg. D. H. Vitt (herb. S).

AUSTRIA: Kärnten: Hohe Tauern: Franz-Josefs-Höhe, VIII.1904 leg. Nicholson & Dixon (herb. FI) – Greilkopf NW Mallnitz, ca. 2500 m, Köckinger (94-803) – Böse Platte oberhalb Heiligenblut, ca. 1900 m, Köckinger (95-766) – Winkl, path Gößnitzfall - Bruchetalm, 1400 - 1450 m, Kučera (E1591, E1601) – Leitertal, Leitertalm nahe Bachfassung, ca. 2000 m, Köckinger (97-759), Kučera (E1648); Gurktaler Alpen: Rinsennock, SE-Seite des Gipfels, 2320 - 2330 m, 10. 8. 1987 Köckinger. **Oberösterreich:** Warscheneck, ca. 2350 m (Köckinger 98-523). **Salzburg:** Keeskar im Obersulzbachthal im Pinzgau, 26-2700 m. 14.8.1879 leg. J. Breidler (herb. BP, JE); Radstädter Tauern, W Weißeck, Südhang unterh. der Riedlingscharte, ca. 2180 m, S - exp., Köckinger (97-539) – E Zalußenalm, S-Hang der Plankowitzspitze, ca. 1800 m, Köckinger (97-626) – Kl. Guglspitze, 2550 m, Köckinger (98-671, 98-672). **Steiermark:** Schladminger Tauern: Scheiblingpalfen S Mandling, ca. 1250 m, 3. 8. 1991 leg. Köckinger – Schiedeck, 2300 – 2330 m (Köckinger 88-112.2) – Kampzähne zw. der Kampspitze und dem Unt. Giglachsee, ca. 2200 m (Köckinger 88-125.9, 88-126.8) – NW-Seite der Murspitzen, 2100-2200 m (Köckinger 88-118.25) – Steinkarhöhe, N der Unt. Klafferscharte, ca. 2250 m (Köckinger 87-135.3); Dachstein-

Massiv, Eselstein, ca. 2350 - 2500 m, Köckinger (93-811, 93-817); Hochschwab-Gruppe: Griesmauer, ca. 2000 m, Köckinger (98-487) – Polster, SE side, ca. 1650 m, Köckinger (98-495); Rottenmanner Tauern: Kl. Geierkogel E Hochschwung, ca. 1800 m, Köckinger (97-441, 97-491, 97-494, 97-498); Eisenerzer Alpen: SW slope of Grüblzinken ENE of Eisenerzer Reichenstein, 1840 m, Kučera (E2737), Köckinger (98-371) – S slopes of Mt. Wildfeld, 1690 m, Kučera (E2767, E2774, E2776), Köckinger (98-929) – Lahnerleitenspitze SE Leobner Törl, ca. 1700 m, Köckinger (98-1032); Wölzer Tauern: Stallertörl W Pusterwald, ca. 2150 m, Köckinger (92-420) – Gaistrumer Ofen bei Oberwölz, ca. 1000 m, Köckinger (2.8.1988, 96-302), dtto ca. 1100 m, 3. 6. 1996 Köckinger (96-302). **Tirol:** Kitzbühler Horn, 1990 m, 13.8.1882 leg. J. Breidler (herb. BP); Allgäuer Alpen, Schöchenalptal, 1520 m, 2.9.1996 leg. A. Schäfer-Verwimp (herb. Schäfer-Verwimp 19633). **Osttirol:** Hohe Tauern: Proßeggklamm N Matrei, ca. 1000 m (Köckinger 98-772, 98-773); Granatspitzgruppe: 1 km W Sudetendeutsche Hütte, ca. 2550 m, Köckinger (96-952) – Kendlspitze, ca. 2650 m, Köckinger (96-953); Glocknergruppe, Böse Platte oberhalb Heiligenblut, ca. 1900 m, Köckinger (95-766); Venedigergruppe: zwischen Zunagl und Muswand W Hinterbichl, ca. 2350 m, Köckinger (97-1180) – Medelspitze S Großglockner, ca. 2650 m, Köckinger (97-793), Kučera (E1798, E1799, E1812) – Ködnitztal valley, above the Lucknerhütte, 2450 - 2500 m, Kučera (E2706), Köckinger (98-834) – Rocks NE of Lucknerhaus, 2100 m, Kučera (E2724) – Wunsplitze oberhalb der Wunalm, ca. 2500 m, Köckinger (98-584).

FRANCE: **Savoie:** Dans le forêt de Zertan près Pralognan, VIII. 1907 leg. Sebelle (herb. Z, PC); Peisey, VI. 1930 leg. Abbé Guillaumet (herb. PC).

GERMANY: **Bayern:** Gipfel der Hochplatte, 1550 m, 16.10.1910 leg. H. Paul (herb. M); Estergebirge, Krottenkopf, 3.9.1961 leg. J. Poelt (herb. GZU); Zugspitze, 2900 m, 5.9.1997 leg. M. Preußing (herb. Preußing); Berchtesgaden, bei Funtensee, ca. 1630 m, 11.8.1920 leg. Th. Herzog (herb. BP, JE); Kreis Garmisch-Partenkirchen: Osterfelder-Sattel zum Längenfelder, ca. 1860 m, 22.10.1989 leg. R. Lotto (herb. Meinunger); Kreis Füssen: Branderschrofen E Hohenschwangau, ca. 1750 m, 19.8.1996 leg. L. Meinunger (herb. Meinunger); Kreis Miesbach: Trainsjoch S Bayrischzell, ca. 1700 m, 23.8.1995 leg. L. Meinunger (herb. Meinunger).

ROMANIA: Făgăraş Mts., Mons Királykő prope Zernyest (Zărneşti), ca. 1500 m, 2.10.1962 leg. L. Vajda (herb. BP).

SLOVAKIA: Bešeňová, travertines, ca. 550 m, 1.8.1958 leg. Z. Pilous; Belianské Tatry Mts.: sub monte Muráň, ca. 1680 m, 17.8.1946 leg. Z. Pilous (herb. Z, PR); Mons Javorinka prope Podspády, 1500 m, 21.8.1962 leg. Á. Boros, BP; Hohe Tatra, Tokarnyn Wrch (=Tokárň, ca. 1200 m), 17.7.1906 leg. Györfly (herb. JE).

SWITZERLAND: **Bern:** Am Fuß des Eiger - Rotstock, ca. 2350 m, August 1920 leg. Th. Herzog (herb. JE); Kl. Scheidegg, ca. 2100 m, August 1920 leg. Th. Herzog (herb. JE); Gipfel des Männlichen, 2340 m, 30.8.1909 Culmann (herb. Z); Unterhalb des Lauchenhorns am Faulhornweg, 2050 m, 24.7.1912 Culmann (herb. Z); Klus bei Kandersteg, 1360 m, 15.8.1909 Culmann (herb. Z). **Obwalden:** Schiessplang, 2120 m, 29.7.1931 P. Finton Greter (herb. Z). **Valais:** Chaurion, 2400 m, 1.8.1902 leg. Amann (herb. Z); Pont de Nant, 10.6.1894, unsigned, (herb. LAU).

DOUBTFUL SPECIMENS:

AUSTRIA: **Salzburg:** Kl. Guglspitze, 2550 m, Köckinger (98-670); **Osttirol:** Medelspitze S Großglockner, ca. 2650 m, Köckinger (97-793), Kučera (E1812).

UNITED KINGDOM: **Wales:** Caernarfon, Snowdon, on volcanic ash boulders, Clogwyn du'r Arddu, Sept. 1924 leg. D. A. Jones (herb. E).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors wish to thank the curators of herbaria JE, BP, S, M, Z, FI and E for loan of specimens as well as the possibility of studying specimens from the private herbaria of L. Meinunger, A. Schäfer-Verwimp and M. Preußing (all Germany).

TAXONOMIC ADDITIONS AND CHANGES: *Didymodon subandreaeoides* (Kindb.) Zander (syn. *Grimmia andreaeoides* Limpr.)

REFERENCES

Corley MFV, Crundwell AC, Düll R, Hill MO, Smith AJE. 1981. Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *Journal of Bryology* 11: 609 - 689.

- Amann J, Meylan C & Culmann P. 1918.** Flore des Mousses de la Suisse. Deuxième partie: Bryogéographie de la Suisse. Lausanne, 414 pp.
- Düll R. 1984.** Taxonomy and distribution of some critical taxa of the genus *Didymodon* in Europe. - J. Hattori Bot. Lab. **55**: 259-266.
- Frahm J-P, Frey W. 1992.** Moosflora, 3. ed. Stuttgart, 528 pp.
- Frey W, Frahm J-P, Fischer E, Lobin W. 1995.** Die Moos- und Farnpflanzen Europas. - Kleine Kryptogamenflora, begr. v. H. Gams, Bd. IV. Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York, 426 pp.
- Ignatov MS, Afonina OM. 1992.** Check-list of mosses of the former USSR. *Arctoa* **1**: 1 - 85.
- Jones EW, Warburg EF. 1950.** *Grimmia andreaeoides* Limpr. Transactions of the British bryological Society **1**: 367-368.
- Loeske L. 1930.** Monographie der europäischen Grimmiaceen. *Bibliotheca botanica* **101**: 1 - 236.
- Maier E, Geissler P. 1995.** *Grimmia* in Mitteleuropa: Ein Bestimmungsschlüssel. *Herzogia* **11**: 1 – 80.
- Pilous Z. 1958.** Taxonomická hodnota mechu *Grimmia andreaeoides* Limpr. [Taxonomic value of the moss *Grimmia andreaeoides* Limpr.] - in: *Fragmenta bryologica* IV. (31 – 40). *Preslia* **30**: 165 – 178.
- Sebillé R. 1908.** Nouvelle contribution à la flore bryologique de la Tarentaise. *Grimmia andreaeoides* Limpr. *Revue Bryologique* **35**: 120 – 125.
- Saito K. 1975.** A monograph of Japanese Pottiaceae (Musci). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **39**: 373-537.
- Smith AJE. 1980.** The Moss Flora of Britain and Ireland. Cambridge University Press, Cambridge, 706 pp.
- Steere WC. 1938.** *Barbula*. (pp. 173 – 185). In: Grout AJ. *Moss Flora of North America North of Mexico*, I (3). Newfane, Vermont.
- Steere WC. 1978.** The mosses of Arctic Alaska. *Bryophytorum Bibliotheca* **14**. J. Cramer, Vaduz.
- Zander RH. 1978.** New combinations in *Didymodon* (Musci) and a key to the taxa in North America north of Mexico. - *Phytologia* **41/1**: 11-32.
- Zander RH. 1993.** Genera of *Pottiaceae*: Mosses of Harsh Environments. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* **32**: 1-378.
- Zander RH. 1998.** A Phylogrammatic Evolutionary Analysis of the moss genus *Didymodon* in North America North of Mexico. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences* **36**: 81-115.