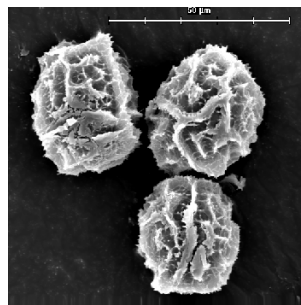


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta
Katedra botaniky



Magisterská diplomová práce

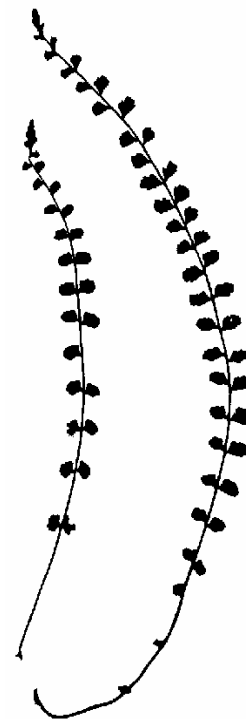
Revize polyploidního komplexu *Asplenium trichomanes* agg. na území České republiky



Libor Ekrť

2003

Školitel: Ing. Milan Štech, Ph.D.



EKRT L. (2003): Revize polyploidního komplexu *Asplenium trichomanes* agg. na území České republiky [Revision of the *Asplenium trichomanes* polyploid complex in the Czech Republic. Mgr. Thesis, in Czech.] – 76 p., + 37p. Suppl., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

A taxonomic and phytosociological investigation of the *Asplenium trichomanes* complex (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) in the area of the Czech Republic is presented. Four subspecies *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*, *A. t.* subsp. *quadrivalens*, *A. t.* subsp. *pachyrachis*, *A. t.* subsp. *hastatum* were found in the Czech Republic. Material from 42 localities in the whole area of the Czech Republic was studied cytologically and morphologically. Existing characters were examined and a suitability of new ones was tested. All four taxa can be recognized on basis of the study of morphological characters. The distribution map of each subspecies (based on own material and on the revision of herbarium specimens from the largest herbarium collections) is carried out. Key for the subspecies of the *Asplenium trichomanes* is presented. An illustration copies of the fronds of the subspecies and their hybrids in the area of the Czech Republic are included.

Tato práce byla podpořena studentskými granty – *Mattoni awards for Studies Biodiversity and Conservation* (USA) v roce 2001 a 2002

Prohlašuji, že jsem tuto magisterskou diplomovou práci vypracoval samostatně pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích dne 23. 4. 2003

.....
Libor Ekrt

„ Zjištěné zajímavosti, ale i zdánlivě jednoduchá či z hlediska běžného člověka i malicherná fakta se postupně mění v racionální poznání struktury a zákonitostí živých systémů, které lidstvu umožní osvobodit se od pověr a tajemných sil a usnadní mu orientaci ve světě, v kterém žijeme.“

Zdeněk Veselovský

Poděkování

Řada lidí se zde často omezuje pouze na frázi, že děkují všem, kteří jim v práci pomohli. Myslím si, že i přes to, že výčet díky může být obsáhlý, všechny dobré duše si zde jmenovitě zaslouží patřičné vyjádření díky.

Na prvním místě bych zde chtěl poděkovat svému školiteli **Milanu Štechovi**, za všestrannou podporu, čtené rady, přátelký přístup, za cennou literaturu a pomoc při shánění kontaktů na ty pravé lidi. Za vstřícnost, toleranci, povzbuzování, řadu podnětných připomínek, za nakreslení ilustrativních obrázků a za pomoc při dohledávání lokalizací z herbářových položek děkuji především **Ester Hofhanzlové**. K pochopení a ujasnění studované problematiky mi velmi pomohli zahraniční konzultanti Dipl.-Biol. **Helga Rasbach** (Glottertal, Německo), **Stefan Jessen** (Chemnitz, Německo) a **Karsten Horn** (Uttenreuth, Německo), kterým tímto děkuji za přínosné metodické připomínky, řadu cenné literatury a především prvním dvěma za determinaci některých problematických rostlin. Dále musím poděkovat **Emilii Hofhanzlové** za sponzorské dary a za sehnání potřebných chemikálií. **Janu Sudovi** patří velké díky za obětavou pomoc při analyzování a interpretaci vzorků metodou průtokové cytometrie v Botanickém ústavu AV ČR v Průhonicích. Za určení nemálo vzorků mechorostů z fytoecenologických snímků děkuji **Jiřímu Košnarovi** a **Janu Kučerovi**, za rady v oblasti snímkování a fytoecnologie děkuji **Milanovi Chytrému**, za neocenitelné rady při obtížích se statistickým zpracováním bych chtěl poděkovat **Petru Šmilauerovi** a **Janu Šuspovi Lepšovi**. Nemalé díky patří také kurátorům veřejných herbářových sbírek především **Milanu Markovi** a **Jiřímu Hadincovi** za hodnotné rady při luštění herbářových sched a velmi vstřícný přístup. Za vzorky ze Středního Povltaví, pravopisné korektury práce a anglicky psaných dopisů do zahraničí děkuji **Lindě Podlenové**, za přeložení stěžejního německého separátu **Janu Robovskému**, do zasvěcení programu Dmap **Markovi Bastlovi** a za další dílčí rady připomínky nálezy a pomoc si zaslouží mé díky **František Procházka**, **Karel Kubát**, **Aleš Hájek**, **Jan Mertlík**, **Jan Vondrák** a řada dalších.

Velké díky patří také všem **knihovnicím** společné knihovny AV a BF JU za ochotu vstřícnost, řadu potřebných informací a především obětavost, se kterou byly rozesílány žádanky o články do knihoven celé České republiky i do zahraničí. Nakonec nesmím také opomenout poděkovat osazenstvu studentské pracovny 105 na "botanické vile", které statečně trpělo moji okupaci počítače Water elemental v průběhu sepisování této práce. V poslední řadě bych chtěl zde ještě vzdát díky svým věrným pomocníkům Subaru Justy NAJ 28 – 17, mikroskop Olympus CH30 a laptopu Extensa 650 CDT, bez kterých by dokončení této práce nebylo možné. Tímto také děkuji vlastníkům za jejich zapůjčení.

Obsah

1 Úvod	7
1.1 Úvod do problematiky	7
1.2 Cíle práce	10
1.3 Přehled problematiky komplexu <i>Asplenium trichomanes</i> agg. v Evropě.....	11
1.3.1 Objev rozdílných cytotypů, historické a nomenklatorické problémy	11
1.3.2 Diploidní taxony	11
1.3.3 Tetraploidní taxony	12
1.3.4 Hexaploidní cytotypy	14
1.3.5 Přehled udávaných charakteristik a znaků pro středoevropské taxony komplexu <i>A. trichomanes</i> agg.	16
1.3.6 Přehled vnitrodruhové hybridizace komplexu <i>A. trichomanes</i> agg. v rámci střední Evropy	17
1.3.7 Přehled literatury studia problematiky komplexu.....	19
2 Metodika a materiál	20
2.1 Sběr dat	20
2.2 Kultivace rostlin	22
2.3 Stanovení ploidního stupně.....	22
2.4 Morfometrie	23
2.4.1 Hodnocené znaky	23
2.4.2 Statistické zpracování.....	26
2.5 Rozšíření jednotlivých poddruhů v ČR	27
2.6 Zpracování fytoecnologických snímků.....	28
2.7 Skenovací elektronový mikroskop (SEM).....	28
2.8 Nomenklatura a terminologie.....	29
3 Výsledky	30
3.1 Stanovení ploidního stupně.....	30
3.2 Morfometrie	33
3.2.1 Vzájemné korelace mezi znaky	33
3.2.2 Analýza hlavních komponent (PCA)	33
3.2.3 Diskriminační analýza.....	38
3.2.4 Rozdíly hodnot jednotlivých znaků	42
3.2.5 Poznámky k některým významným determinačním znakům.....	43
3.2.5.1 Délka výtrusů	43
3.2.5.2 Délka a charakter prstence na výtrusnici	43
3.2.5.3 Délka oddenkových plevin a přítomnost přívěsků na plevinách.....	45
3.2.5.4 Vzdálenost mezi lístky na větveni v 7/8 délky čepele.....	46
3.2.5.5 Celkový charakter lístků	47
3.2.5.6 Délka lístků v 1/4 délky čepele	48
3.2.5.7 Přítomnost lemu na okrajích lístků.....	48
3.2.5.8 Charakter a barva větvenové lišty	49
3.2.5.9 Žlázky na spodní straně lístků	50
3.3 Hybridní taxony.....	51
3.4 Revize rozšíření jednotlivých taxonů komplexu	52
3.5 Charakteristika poddruhů nalezených v ČR.....	53
3.6 Fytoecnologie	62
3.6.1 Zpracování fytoecnologických snímků	62

3.6.2 Syntaxonomický přehled a zařazení snímků do svazů.....	67
4 Diskuse	68
4.1 Průtoková cytometrie.....	68
4.2 Vymezení taxonů komplexu <i>A. trichomanes</i> agg.....	68
4.3 Vhodnost taxonomické kategorie.....	69
4.4 Porovnání některých znaků s literaturou.....	70
4.5 Fytocenologická vazba taxonů komplexu.....	73
5 Závěr	76
6 Použitá literatura.....	78
Přílohy	85

1 Úvod

1.1 Úvod do problematiky

Polyploidizace a hybridizace jsou velmi důležitými mechanizmy diverzifikace a následné speciace mnoha skupin cévnatých rostlin (BRIGGS et WALTERS 1997). Tyto procesy mohou vést k morfologické i ekologické diferenciaci populací s odlišnou ploidní úrovní či populací hybridních za vzniku nových unikátních taxonů.

U kaprad'orostů je jedním z nejvýznamnějších zdrojů genetické diverzity proces allopolyploidizace, který se může projevit i opakovaně (WERTH et al. 1985). Dalšími zdroji variability může být proces autopolyploidizace nebo vzácněji může vzniknout nová polyploidní rostlina spontánní indukcí gametofytu při somatické regeneraci (LAWTON 1932). Zcela opačným procesem (doposud ne zcela prozkoumaným) je u kaprad'orostů indukovaná apogamie, kdy nový jedinec vzniká přímo z gametofytu bez pohlavního procesu. Rostliny takto vzniklé obsahují pouze poloviční počet obvyklých chromosomových sad – z původně tetraploidních rostlin vzniknou pouze diploidní (MANTON et WALKER 1954). Odhaduje se (KLEKOWSKI et BAKER 1966; WALKER 1979), že 96 % existujících leptosporangiálních druhů kapradin je polyploidního původu (základní chromozomové číslo je větší než 27). Hypotéza zdůvodňující vysoký ploidní stupeň předpokládá, že tyto vysoké ploidní počty byly vyselektovány s cílem zvýšení genetické variability u leptosporangiálních kapradin. Oboupohlavná gametofytická stádia těchto rostlin jsou často samooplozena a vzniklé generace se mohou rychle stát vysoce homozygotní a ztrácet kapacitu na uchování a zvyšování genetické variability nezbytné k tomu, aby zůstaly evolučně aktivní. Jednotlivé linie rostlin se proto stávají polyploidními jako adaptace na škodlivé účinky inbreedingu (KLEKOWSKI 1973). Proces polyploidizace tedy jistě hraje velmi důležitou roli v evoluci a následné speciaci kapradin.

Čeleď *Aspleniaceae* FRANK (sleziníkovité) v Evropě reprezentuje poměrně dobře prostudovanou a zdokumentovanou skupinu leptosporangiálních kapradin, která se v současné době nachází v intenzivním speciálním vývoji. V České republice se čeleď člení do tří rodů – *Asplenium*, *Ceterach* a *Phyllitis* (KUBÁT et al. 2002). Podle širokého západoevropského pojetí (JERMY et VIANE 1992; VALENTINE et MOORE 1993; WISSKIRCHEN et HAEUPLER 1998) je čeleď v Evropě uváděna jako monotypická. Jediný rod *Asplenium* L. se dále člení do pěti podrodů. Tři podrody korespondují s dřívějšími rody *Asplenium* L., *Ceterach* D. C. a *Pleurosorus* FÉE a další dva podrody *Phyllitis* (HILL) JERMY et VIANE a *Phyllitopsis* (REICHSTEIN) JERMY et VIANE jsou odvozeny z druhů v rámci bývalého rodu *Phyllitis* HILL.

Podrod *Asplenium* je charakterizován jednoduchými nebo složenými listy s olýsalou čepelí a s volnými žilkami na lístcích, výtrusnicové kupky (sori) jsou jednoduché a ostěra (indusium) je přítomna (VALENTINE et MOORE 1993). Jedná se o skupinu drobných skalních kapradin téměř kosmopolitně rozšířených po celém světě, včetně výskytu několika taxonů v tropech (KRAMER et VIANE 1990). V širokém

pojetí rodu *Asplenium* je celosvětově známo více než 700 taxonů, což tvoří početně nejrozsaáhlejší rod kapradin vůbec. V rámci ploidních úrovní jsou na světě běžně známy 2x, 4x, 6x, 8x a výjimečně lze na některých ostrovech (Cejlón, Madeira) nalézt 12x případně (Jamajka) i 16x (LOVIS 1973).

V rámci rodu *Asplenium* je na území Evropy známo asi 50 taxonů, z nichž přibližně jedna polovina taxonů je diploidních a druhou polovinu tvoří polyploidní taxony odvozené od diploidů.

Oblasti, na které v Evropě v období pleistocénu zasahovalo zalednění (centrální část Evropy, Skandinávie, Britské ostrovy), jsou v současné době kolonizovány převážně polyploidními taxony. Diploidní taxony mají centrum rozšíření v oblasti Mediteránu (Iberský poloostrov, Itálie, Balkán) a v Makaronézii. V těchto oblastech pravděpodobně existovala v chladných obdobích pleistocénu řada refugií, kde přežily mnohé odolnější taxony (TREWICK et al. 2002).

Z oblasti centrální Evropy, Skandinávie a Britských ostrovů je známo pouze pět diploidních taxonů širokého rodu *Asplenium* (*Phyllitis scolopendrium*, *A. viride*¹, *A. fontanum*, *A. cuneifolium*, *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*), které pravděpodobně nemají přímou spojitost s refugií v Mediteránu a v době zalednění asi mohly přežít v refugiích centrální Evropy (VOGEL et al. 1999b).

Velký populační potenciál tetraploidních taxonů je dán rozdílnými reprodukčními schopnostmi vzhledem k taxonům diploidním. Tetraploidní taxony mohou kolonizovat nová území rychleji, protože jsou autogamické, a tedy schopné samooplození (intragametophytic selfing)². Tímto způsobem jsou ale mnohdy téměř drasticky ochuzeny o potřebnou genetickou variabilitu a dochází zde k výraznému inbreedingu (SUTER, SCHNELLER et VOGEL 2000). Diploidní taxony naopak nejsou schopné samooplození a jsou zpravidla alogamické a sexuálně se rozmnožující. Tyto vlastnosti tedy neupřednostňují diploidy kolonizovat nová stanoviště, která jsou nyní „obsazena“ tetraploidy, jejichž velký rozmach nastal po posledním zalednění. Rozdílné rozšíření diploidů a od nich odvozených polyploidů spolu v kombinaci s rozdílným reprodukčním systémem, homo- či heterozygotností jejich genomu a substrátové specifitě vytváří z rodu *Asplenium* modelové rostliny pro pokusy o lokalizaci glaciálních refugií a rekonstrukci postglaciálních migračních cest v Evropě (VOGEL et al. 1999b).

¹ Problematika správného a platného názvu *Asplenium viride* HUDS. byla v Evropě v nedávné době zkoumána. V mnohých renomovaných poměrně nových zahraničních flórách a klíčích (FREY et al. 1995, JERMY et VIANE 1992, ROTHMALER et al. 2000) je název tohoto taxonu uváděn jako *A. trichomanes-ramosum* L. Faktem je, že název *Asplenium viride* HUDS. se původně vztahoval na abnormální zahradní formu (JERMY et JARVIS 1992) a měl by být podle pravidel (GREUTER et al. 2000) neplatný. Původní název taxonu podle Linného *A. trichomanes-ramosum* L. byl však označen jako neplatný, vzhledem ke své druhové předponě *trichomanes-* (podle kódu bot. nomenklatury [GREUTER et al. 2000] se název mění na *A. ramosum* L., a to nebylo nikdy pro tento taxon použito). Dosud běžně používané jméno *Asplenium viride* HUDS. bylo tedy nakonec navrženo na konzervaci (ZIMMER et GREUTER 1994).

² Intragametophytic selfing – v rámci jednoho gametofytu (prothalia) je archeogonium oplozeno geneticky zcela identickým spermatozoidem ze stejného gametofytu. Vzniklá rostlina je 100 % homozygotní (KLEKOWSKI 1973).

Překrývající se ekologické požadavky jednotlivých cytotypů a výše zmíněná rozdílnost kolonizačního potenciálu vedou k vytvoření kontaktních hybridních zón mezi cytotypy (KENTNER et MESLER 2000; PETIT, BRETAGNOLLE et FELBER 1999). Tvorba auto- a allopolyploidních taxonů z populací diploidů se zdá být běžnou a opakující se skutečností. Tento fenomén lze nalézt v Evropě u polyploidních komplexů rodů *Asplenium*, *Cheilanthes* a *Dryopteris* (VOGEL et al. 1999b). Například polyploidní cytotypy *Ceterach officinarum* v Evropě vznikly nezávisle na sobě nejméně šestkrát (TREWICK et al. 2002).

Asi nejtypičtější vlastností sleziníků jsou jejich vysoké nároky na charakter a pH substrátu – tzv. substrátová specifita (BÜSCHER et KOEDAM 1983, REICHSTEIN 1984). Asi dvě třetiny evropských taxonů r. *Asplenium* je kalcifilních, jedna třetina taxonů je zpravidla striktně kalcifóbních a tři taxony se omezují téměř výhradně na hadcové substráty (VOGEL et al. 1999b).

Jednu z taxonomicky problematických skupin podrodu *Asplenium* tvoří komplex *Asplenium trichomanes* agg. Tento komplex je všeobecně považován za kritický z hlediska velmi podobné morfologie trofosporofylu, plasticity, nedostatku vhodných determinačních znaků a určitému podílu hybridizace v oblastech kontaktu více taxonů. Determinace jednotlivých taxonů komplexu je často značně obtížná, jelikož většina používaných znaků jsou znaky kvantitativní a některé další znaky běžně uváděné v literatuře mnohdy neumožňují spolehlivé určení konkrétního taxonu. V poslední době byly popsány v rámci komplexu nové taxony, které tak vyjasňují mnohé nepřehledné vztahy uvnitř komplexu (JESSEN 1995).

V Evropě se komplex *Asplenium trichomanes* agg. vyskytuje poměrně běžně s pravidelným rozšířením po celém kontinentu. Výjimku v tomto souvislém a relativně bohatém výskytu tvoří nejsevernější část Evropy, kde se projevují nepříznivé klimatické podmínky. Ve východní Evropě, kde je prozkoumanost flóry v porovnání se zbývající částí Evropy menší, není problematika komplexu dosud uspokojivě vyřešena (BENNERT et FISCHER 1993).

Na území střední Evropy bylo dosud zaznamenáno pět cytologicky, morfologicky a ekologicky (substrátová specifita) zřetelných taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* agg., které jsou zpravidla odlišovány na úrovni poddruhů. Jsou známy cytotypy diploidní, triploidní, tetraploidní a vzácně i hexaploidní (BENNERT et FISCHER 1993; LOVIS 1964, MANTON 1950).

Ve flóře České republiky nebyly donedávna jednotlivé taxony v rámci komplexu *Asplenium trichomanes* agg. dostatečně rozlišovány (KŘÍSA 1988). V české literatuře první, avšak v dnešní době neúplný přehled problematiky podal Dostál (DOSTÁL 1989), který použil téměř doslovný překlad z německé flóry „Illustrierte flora von Mitteleuropa“ (REICHSTEIN 1984). Novější, ale velmi stručné poznatky a poznámky, předkládá nově vydaný Klíč ke květeně ČR (KUBÁT et al. 2002).

Problematikou skupiny *Asplenium trichomanes* agg. se na našem území doposud nikdo souborně nezabýval³, a proto ucelené údaje z oblasti České republiky zcela chybí.

1.2 Cíle práce

Cíle práce lze stručně shrnout do následujících bodů:

- 1) Vypracovat přehled problematiky komplexu *Asplenium trichomanes* agg. v rámci střední Evropy.
- 2) Pokusit se o kultivaci taxonů v umělých podmínkách.
- 3) Stanovit ploidní úrovně vybraných vzorků.
- 4) Provést morfometrickou analýzu znaků používaných v literatuře a znaků nových u jednotlivých taxonů a stanovit jejich použitelnost k praktické determinaci taxonů.
- 5) Zjistit podíl hybridizace mezi jednotlivými poddruhy.
- 6) Provézt předběžnou revizi výskytu jednotlivých poddruhů v ČR na základě vlastních sběrů a největších veřejných herbářových sbírek.
- 7) Zhodnotit charakter rostlinných společenstev, ve kterých se jednotlivé taxony komplexu vyskytují.

³ V minulosti se problematikou variability druhu *Asplenium trichomanes* v ČSR zabýval I. Klášterský, avšak pátrání po jeho údajném rukopisu z roku 1963 (KRÍSA 1988 – p. 242, poznámka**) bylo neúspěšné. Rukopis z tohoto roku není ani v soupisech rukopisů evidován a zřejmě již zmizel kdesi v propadlišti dějin. Další, kdo se danou problematikou částečně zabýval byla na Slovensku D. Fišerová (FIŠEROVÁ 1972), jejíž studium se zaměřovalo na *A. trichomanes* subsp. *inexpectans*. Její výsledky a determinace položek v herbářích jsou však velmi zavádějící. Novější poznámky o výskytu poddruhů (také z ČR) *A. trichomanes* a vnitrodruhových kříženců podává Jessen (JESSEN 1995).

1.3 Přehled problematiky komplexu *Asplenium trichomanes* agg. v Evropě

1.3.1 Objev rozdílných cytotypů, historické nomenklatorické problémy

Existence rozdílných cytotypů komplexu *Asplenium trichomanes*, stejně jako u řady dalších taxonů v rámci kaprad'orostů, byla známa od vydání souborné publikace „Cytologické a evoluční problémy kaprad'orostů“ (MANTON 1950), která znamenala průlom v bádání uvnitř jednotlivých kritických skupin kaprad'orostů. Zde byl poprvé objeven a popsán diploidní ($2n = 72$) a tetraploidní ($2n = 144$) počet chromozómů u evropského druhu *Asplenium trichomanes*. V roce 1962 byly popsány (MEYER 1962) dva evropské cytotypy *Asplenium trichomanes* jako samostatné taxony⁴ – diploidní subsp. *bivalens* D. E. MEYER a tetraploidní subsp. *quadrivalens* D. E. MEYER.

Po popisu dvou odlišných cytotypů jako poddruhů vyvstal problém s typifikací *Asplenium trichomanes* L. (LOVIS 1964). Jelikož při popisu diploidního taxonu bylo pro nominátní poddruh použito (MEYER 1962) jméno subsp. *bivalens* D. E. MEYER, což je v rozporu s Článkem 26 Mezinárodního kódu botanické nomenklatury (GREUTER et al. 2000, LANJOUW 1961), připravoval Rothmaler platnou typifikaci diploidního taxonu. Platná typifikace bohužel provedena nebyla, jelikož autor předčasně zesnul. Z jeho zpracování však vyplývá, že diploidní taxon má být nominátním poddruhem *Asplenium trichomanes* (ROTHMALER 1963).

Následně bylo chybně publikováno (FUCHS 1963) nové jméno pro diploidní taxon *A. trichomaniforme* H. P. FUCHS pouze s konstatováním „(*A. trichomanes* auct. p. p. non L. herb.)“. Toto jméno však bylo publikováno neoprávněně, jelikož už dříve existovalo starší homonymum *A. × trichomaniforme* WOYNAR pro hybridní taxon *A. trichomanes* × *A. adulterinum*.

Problematika ohledně typifikace druhu *Asplenium trichomanes* není dosud uspokojivě vyřešena a zdá se, že typ druhu není doposud stanoven.

1.3.2 Diploidní taxony

Na diploidním stupni jsou v rámci studovaného komplexu známy dva taxony – *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* a subsp. *inexpectans*. V kontrastu se striktně kalcifobní subsp. *trichomanes* je subsp. *inexpectans* ekologicky naopak výhradně vázaná na vápenec (tzv. ekologický vikariant) a taxony zpravidla nikdy nerostou spolu. *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* roste výhradně na slunných až polostinných kyselých (silikátových) substrátech (pH 4,8 – 6,8) (BÜSCHER et KOEDAM 1983) a na hadci. Naopak subsp. *inexpectans* LOVIS preferuje na stinné vápencové až dolomitické skalní biotopy (REICHSTEIN 1984). Mezi těmito poddruhy není znám žádný přirozený hybrid, ale v experimentálních podmínkách bylo zjištěno

⁴ Při klasifikaci taxonů v rámci polyploidních komplexů kaprad'orostů se běžně používá úroveň poddruhu, jako vhodné řešení hierarchické úrovně, které tak může odrážet odlišnou ploidní úroveň taxonů (BROWNSEY 1976; HERRERO, PAJARÓN et PRADA 2001; TREWICK et al. 2002; VALENTINE et MOORE 1994).

(REICHSTEIN 1981), že po zkřížení obou taxonů vznikne plodné potomstvo (zcela bezproblémové párování v meióze s 0 – 2 univalenty). Zdá se tedy, že tyto dva taxony mají homologní genomy a v průběhu času došlo v minulosti k izolaci a ekologické diferenciaci populací (JESSEN 1995).

Objev diploidního taxonu na vápencích střední a jihovýchodní Evropy, který byl pojmenován (LOVIS 1964) jako *A. trichomanes* subsp. *inexpectans* LOVIS byl poměrně velkým překvapením, jak ostatně jméno taxonu napovídá. Z morfologického hlediska je (na rozdíl od subsp. *trichomanes*) subsp. *inexpectans* více variabilní. Existují zřetelné morfologické odlišnosti mezi zmiňovanými diploidními taxony. Jedná se o celkový tvar čepele, tvar lístků, velikost a tvar koncového lístku (viz tab. 1). Dle celkového charakteru rostliny se zdá jistě jednodušší odlišení subsp. *inexpectans* od subsp. *trichomanes*, než jejich rozlišení od některých forem tetraploidních taxonů (LOVIS 1964). V rámci Evropy se subsp. *inexpectans* vyskytuje poměrně vzácně na vápencích, a proto je zajímavostí, že ve Švédsku je subsp. *inexpectans* na vápencích stejně hojná jako subsp. *quadrivalens* (viz dále) (TIGERSCHIÖLD 1980).

1.3.3 Tetraploidní taxony

Tetraploidní cytotyp je na území Evropy zastoupen čtyřmi taxony. Asi nejběžnější a nejpolymorfnější je **subsp. *quadrivalens*** D. E. MEYER. Tento poddruh, který není edaficky specializovaný a roste na přirozených bazických, i na kyselých substrátech (pH 6,3 – 7,6) (BÜSCHER et KOEDAM 1983). Nevyhýbá se ovšem ani synantropním stanovištím jako jsou zdi či staré kamenné navážky. Morfologicky je tento taxon velmi podobný s diploidní subsp. *trichomanes*. Tato velká morfologická podobnost obou taxonů vychází z podobnosti genetické, jelikož tetraploidní subsp. *quadrivalens* vznikla autopolyloidizací z diploidní subsp. *trichomanes*. Potvrzení autotetraploidního původu subsp. *quadrivalens* bylo experimentálně prokázáno (BOUHARMONT 1972) indukovaným zdvojením chromosomové sádky. Autotetraploidní původ je také patrný při hybridizaci subsp. *quadrivalens* s dalšími příbuznými taxony, kdy v meióze dochází k tvorbě bivalentů autosyndesi⁵ (RASBACH et al. 1991). Mohou být také pozorovány trivalenty, a to v případě vnitrodruhového triploidního ($2n = 108$) křížence *A. trichomanes* nothosubsp. *lusaticum* (D. E. MEYER) LAWALRÉE (= subsp. *quadrivalens* × subsp. *trichomanes*), které také indikují blízký genomický vztah obou taxonů (BENNERT et FISCHER 1993; RASBACH et al. 1991).

Jelikož si jsou subsp. *trichomanes* a subsp. *quadrivalens* navzájem morfologicky velmi podobné (morfologicky asi nejobtížněji determinovatelné v rámci komplexu *A. trichomanes* agg.), není jejich determinace v řadě případů možná bez vhodných mikroznaků (viz tab. 1), jako je délka spor, délka oddenkových plevin aj. Délka oddenkových plevin je znak, který je nutný zohledňovat s jistou opatrností. U obou

⁵ V průběhu meióze diploidního taxonu se každý jednotlivý chromozóm z jedné chromozómové sady spáruje se svým homologním ekvivalentem z druhé sady a vytvoří se chromozomový pár (bivalent). Tento proces párování chromozómů ve stejném rodičovském genomu se nazývá autosyndese (autosyndesis) (RASBACH et al. 1991).

poddruhů pleviny vykazují velkou variabilitu a porovnání je úspěšné pouze za předpokladu, jestliže jsou nejdelší pleviny ignorovány (LOVIS 1964).

Z makroskopických znaků je vhodným znakem tvar, velikost a celkový charakter lístečků (JERMY et VIANE 1992; LOVIS 1964; NYHUS 1987). U diploidního poddruhu se jedná o lístky jemné, tenké, malé, okrouhlé, na okrajích výrazně zubaté a na větvení od sebe zřetelně oddálené. Proto je tento poddruh také více citlivý na vyschnutí. Naopak subsp. *quadrivalens* se honosí výrazně většími, masivnějšími obdelníkovitými lístky na větvení relativně hustě nahlučenými, díky nimž může poddruh přežívat na suchých stanovištích. Netypické formy lístků mohou u subsp. *quadrivalens* vznikat na výrazně stinných stanovištích, kde mohou být tvary a velikosti lístků odlišné.

Bezesporu nejvýznamnějším taxonem komplexu je **subsp. *pachyrachis*** (CHRIST) LOVIS et REICHST., která velmi vzácně osidluje stinné kolmé svislé stěny nebo převisy na vápencových a dolomitových skalách (LOVIS et REICHSTEIN 1980, 1985). Rostliny na skalách rostou ve spárách a v převisích s listy v přízemní růžici hvězdčovitě přitisklými k podkladu a vytvářejí tak velmi charakteristickou životní formu. Jelikož rostliny rostou na extrémních stanovištích, kde je zoufalý nedostatek vody (jsou chráněny od přímých dešťových srážek), jsou prostřednictvím listů přitisknutých k podkladu adaptovány na redukci transpirace a přijímají vodu z pórů ve skále (VOGEL et al. 1999a).

Charakterem výskytu připomíná subsp. *pachyrachis* starý reliktní přežívající v ekologicky specifickém prostředí na izolovaných neměnných biotopech, kde je ochráněn před konkurencí dalších rostlin (VOGEL et al. 1999a).

Z populačně-genetického hlediska je zajímavé, že nebyla nalezena žádná allozymová variabilita uvnitř jednotlivých populací *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* na rozdíl od značné allozymové variability mezi jednotlivými populacemi (VOGEL et al. 1999a). Obdobnou situaci ohledně genetické variability můžeme nalézt také u populací gametofytu *Trichomanes speciosum* v kontinentální části Evropy (RUMSEY et al. 1998).

V Evropě se subsp. *pachyrachis* vyskytuje roztroušeně na často izolovaných lokalitách od Španělska až po Řecko. Na Britských ostrovech byl *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* nalezen na řadě lokalit – ojediněle dokonce na starých zdech⁶ normanských hradů (VOGEL et al. 1997), kde často roste v mnoha různých formách (popsány četné variety), které nejsou jednoznačně taxonomicky dořešeny (RICKARD 1989).

Z území ČR byla subsp. *pachyrachis* pravděpodobně dosud známa pouze z vápencových skal u Punkevní jeskyně v Moravském krasu (LOVIS et REICHSTEIN 1985), a proto byla zařazena v Červeném seznamu cévnatých rostlin ČR⁷ v kategorii (C1) – kriticky ohrožené taxony (HOLUB et PROCHÁZKA 2000).

⁶ Na rozdíl od kontinentální části Evropy, kde je taxon vázán pouze na přírodní vápence a dolomity, nikoliv na antropogenní stanoviště.

⁷ V Červeném seznamu ohrožených taxonů ČR (HOLUB et PROCHÁZKA 2000) je uveden v kategorii C1 taxon *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*. Jedná se o chybnou ortografii jména stejně jako v případě chybné ortografie v Nové Květeně ČSSR (DOSTÁL 1989).

V poslední době byl nově popsán (JESSEN 1995) další tetraploidní taxon komplexu *A. trichomanes* **subsp. hastatum** (CHRIST) S. JESSEN. Jedná se o poměrně běžně se vyskytující taxon v rámci střední Evropy, který je z morfologického hlediska nejvíce podobný subsp. *quadrivalens*. Roste zpravidla ve spárách a převislech na vápencích, dolomitech a také na zdech. Kromě široké palety morfologických determinačních znaků (viz tab. 1) jsou pro tento taxon charakteristická výrazná ouška na lístcích v dolní části čepele, od kterých je odvozeno i jméno taxonu.

Spolu s popisem subsp. *hastatum* byly nově popsány (JESSEN 1995) čtyři vnitrodruhové hybridní taxony (viz kap. 1.3.6) Typová lokalita jednoho z nich (nothosubsp. *moravicum* S. JESSEN) pochází dokonce z Moravy od Punkevní jeskyně v Moravském krasu.

Pokud má být přehled taxonů evropského kontinentu úplný, je třeba ještě zmínit existenci dalšího tetraploidního vnitrodruhového taxonu *A. trichomanes* **subsp. coriaceifolium**, který se vyskytuje pouze na Baleárských ostrovech a v jižním Španělsku (RASBACH et al. 1990, 1991). Je zajímavostí, že živé rostliny mají na rozdíl od ostatních známých poddruhů lístky výrazně tuhé, kožovité, tmavě zelené, s nepravidelně zvlněnými okraji, které jsou dospodu podvinuté.

1.3.4 Hexaploidní cytotypy

Významným objevem v rámci komplexu *Asplenium trichomanes* agg. byl nález hexaploidního cytotypu ($2n = 216$) nejdříve na Novém Zélandu (v r. 1956 LOVIS in BROWNSEY 1977) a pak v Austrálii. Tento cytotyp není dosud formálně popsán. Na Novém Zélandu je hexaploidní cytotyp hojně rozšířen především na Jižním ostrově a roste na kyselých i na bázeických substrátech. Od jiných cytotypů se kromě rozdílné ploidie dá dobře rozpoznat specifickou strukturou oddenkových plevin a v průměru výrazně většími spory 39–47 μm . Tetraploidní cytotyp (pravděpodobně subsp. *quadrivalens*), se zde vyskytuje poměrně vzácně (v kontrastu se situací v kontinentální Evropě, kde se jedná o nejčastější cytotyp) na roztroušených lokalitách po Severním ostrově. Jeho spory jsou v průměru 34–39 μm velké (BROWNSEY 1977).

Dalším hexaploidním taxonem je *A. trichomanes* **subsp. maderense** GIBBY et LOVIS, který byl nalezen v Makaronézii na ostrově Madeira (MANTON et al. 1986) a je taxonem pro tento ostrov endemickým.

Původ tohoto allohexaploidního taxonu byl zprvu odvozen (GIBBY et LOVIS 1989) od triploida (duplikace genomu) vzniklého hybridizací taxonů diploidního *Asplenium anceps* a *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*. Nejen celkovým habitem se tento taxon zdál nejvíce podobný druhému z rodičů. Velikost spor (35–40 μm) a plevin < 4,5 mm se zřetelně neliší od tetraploidních cytotypů (GIBBY et LOVIS 1989).

Studie Bennerta a Fischera (BENNERT et FISCHER 1993) však výše popsáný původ taxonu zpochybňují. Zdůvodňují své pochyby tím, že sice uvedený předpoklad vzniku triploida (*A. anceps* \times *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*) je logickým závěrem z palety taxonů, které jsou známy z ostrova Madeira, ale autoři uvažují možnost, že místo *A. anceps* by mohl být potenciálním rodičovským taxonem

také *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*. Z území Madeiry není zatím subsp. *trichomanes* sice známa, ale jeho nalezení by nebylo žádným překvapením, jelikož existuje intenzivní přenos spor z Ameriky (převažující větrné proudění v části roku). V Severní Americe je na rozdíl od Evropy subsp. *trichomanes* nejběžnějším taxonem komplexu (MORAN 1982).

V kontinentální Evropě se hexaploidní cytotyp nachází velmi vzácně, a to vždy jen lokálně. První existence hexaploidní formy byla vzácně objevena v Belgii a ve Francii (BOUHARMONT 1968). Autor předpokládá, že objevený hexaploid je odvozen od triploida *A. trichomanes* nothosubsp. *lusaticum* (= subsp. *quadrivalens* × subsp. *trichomanes*), ale zveřejněná data o cytologii jsou bohužel nedostačující (RASBACH et al. 1991).

Nový objev další hexaploidní formy *A. trichomanes* (formálně dosud nepopsané) avšak pravděpodobně jiného původu než předchozí cytotyp, byl objeven v jižním Španělsku (BENNERT et al. 1989). Původ tohoto hexaploidního taxonu je odvozen na základě spontánního zdvojení chromosomů od triploida *A. trichomanes* nothosubsp. *malacitense* (= subsp. *coriaceifolium* × subsp. *inexpectans*) (RASBACH et al. 1991), který roste na téže lokalitě, kde byl výše uvedený hexaploid sebrán. Experimentálně byl původ hexaploidní formy potvrzen až výzkumem izozymů. U obou rodičovských taxonů a u zkoumaného hexaploidního cytotypu existovaly shodné unikátní genové lokusy, jejichž přítomnost nebyla u dalších taxonů komplexu potvrzena (BENNERT et FISCHER 1993).

1.3.5 Přehled udávaných charakteristik a znaků pro střeoevropské taxony komplexu *A. trichomanes* agg.

Tab. 1: Přehled udávaných determinačních znaků a dalších charakteristik u pěti střeoevropských poddruhů komplexu *Asplenium trichomanes* agg. Upraveno podle Jessena (JESSEN 1997).

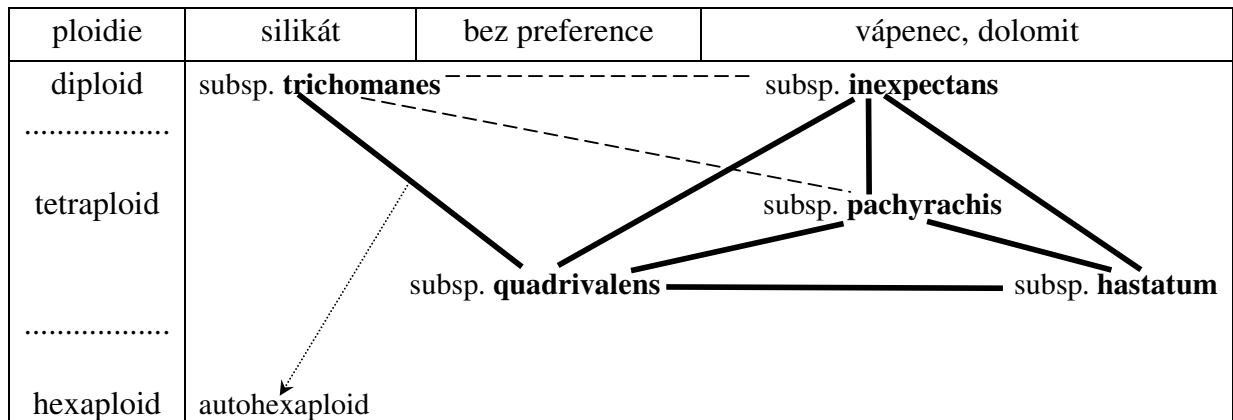
Parametr	subsp. <i>trichomanes</i>	subsp. <i>quadrivalens</i>	subsp. <i>inexpectans</i>	subsp. <i>pachyrachis</i>	subsp. <i>hastatum</i>
Počet chromozomů Ploidie	2n = 72 diploid	2n = 144 tetraploid	2n = 72 diploid	2n = 144 tetraploid	2n = 144 tetraploid
Růstová forma	listy vzpřímené	listy vzpřímené	listy vzpřímené	listy hvězdčovitě uspořádané, přitisknuté k podkladu	listy nálevkovitě vzpřímené nebo hvězdčovitě přitisknuté k podkladu
Délka čepele [cm]	6 – 20 (– 25)	6 – 25 (– 35)	4 – 12 (– 20)	1,5 – 12 (– 18)	2,5 – 15 (– 22)
Celkový tvar čepele	dlouhá a úzká k vrcholu zřetelně se zužující	dlouhá a úzká k vrcholu se zužující	relativně krátká a široká, k vrcholu zpravidla nezužená	relativně krátká a široká, k vrcholu mírně se zužující	relativně široká, k vrcholu zpravidla nezužená
Počet lístkových párů na čepeli	14 – 29 (– 34)	16 – 32 (– 48)	10 – 20 (– 25)	10 – 24 (– 30)	10 – 22 (– 32)
Uspořádání lístků	zřetelně oddálené, nejvýrazněji u vrcholu čepele	oddálené, někdy však relativně hustě na větvení nahloučené	oddálené až navzájem se dotýkající	většinou hustě nahloučené, navzájem se dotýkající až střechovitě se překrývající	zpravidla hustě nahloučené, navzájem se dotýkající až překrývající, vzácně oddálené
Charakteristika lístků ve středu čepele	okrouhlé až vejčité, na bázi většinou nesymetrické	obdélníkovité, vejčité až okrouhlé, na bázi větš. nesymetrické	obdélníkovité, na bázi větš. nesymetrické, slabě ouškaté; slabý a jemný lem většinou zvlněný	obdélníkovité; často až hrálóvité, dvojité ouškaté; na bázi ± symetrické; s nápadným světlým lemlem	obdélníkovité, téměř trojúhelníkovité, podlouhle oválné zpravidla hrálóvité, dvojité ouškaté; na bázi ± symetrické; někdy se svět. lemlem
Okraj lístků	s četnými malými oblými zuby	s četnými malými oblými zuby	s četnými malými oblými zuby až téměř celokrajný	s relativně malými, nápadnými, hluboce vykrojenými zuby, k lístkovému vrcholu směřujícími	většinou s četnými malými oblými zuby; někdy také jen se zvlněným okrajem; okraj mnohdy naspod lístku podvinutý
Koncový vrcholový lístek	relativně malý a jednoduše členěný	relativně malý a jednoduše členěný	často relativně široký; 3 – 5 dílný	často relativně velký a široký; 3 – 5 (– 6) dílný	často relativně velký a široký; 3 – 5 (– 6) dílný
Žlázky na spodní straně lístků	pouze nahnědlé, tvarem podobné degenerovaným šupinám, nebo lístky lysé	pouze nahnědlé, tvarem podobné degenerovaným šupinám, nebo lístky lysé	někdy s malými, světlými žlázkami ukončenými oranžovou koncovou buňkou	světlé žlázky ukončené oranžovou koncovou kulovitou nebo válcovitou buňkou; početné zejména v blízkosti větvena	světlé žlázky ukončené oranžovou koncovou kulovitou nebo válcovitou buňkou; početné zejména v blízkosti větvena
Vřeteno	většinou slabé; vzpřímené nebo slabě zahnuté	silné až relativně slabé; vzpřímené nebo slabě zahnuté	slabé; vzpřímené nebo slabě zahnuté	často nápadně ztlustlé; křehké, srpovitě až esovitě zakřivené;	ztlustlé a relativně křehké
Pleviny	dlouhé asi do 3,5 mm, s červenohnědým středním žebrem	dlouhé asi do 5 mm s tmavohnědým středním žebrem	dlouhé asi do 3,5 mm, s tmavohnědým středním žebrem	dlouhé asi do 5 mm s tmavě červenohnědým středním žebrem	dlouhé asi do 5 mm s tmavě červenohnědým středním žebrem
Délka spor [µm]	(23 –) 29 – 35 (– 42)	(32 –) 34 – 42 (– 50)	(23 –) 29 – 36 (– 42)	(25 –) 31 – 42 (– 50)	(32 –) 36 – 42 (– 50)

1.3.6 Přehled vnitrodruhové hybridizace komplexu *A. trichomanes* agg. v rámci střední Evropy

V této kapitole je uveden přehled vnitrodruhových hybridů vzniklých hybridizací taxonů v rámci komplexu *Asplenium trichomanes* agg. V této skupině může docházet jednak ke vzniku tetraploidních hybridů při křížení tetraploidních poddruhů a jednak ke vzniku triploidních hybridů při křížení diploidních a tetraploidních poddruhů. Hybridy jsou zpravidla morfologicky intermediární mezi rodičovskými taxony a mají vždy abortované spory (CUBAS, ROSSELLÓ et PANGUA 1989; JESSEN 1995; LOVIS, RASBACH et REICHSTEIN 1989; LOVIS et REICHSTEIN 1985).

Kromě níže uvedených vnitrodruhových kříženců jsou známy další potenciální kříženci z experimentálních podmínek jako subsp. *inexpectans* × subsp. *trichomanes* (REICHSTEIN 1981, 1982, 1984) a subsp. *pachyrachis* × subsp. *trichomanes* (VOGEL et al. 1998b) (viz tab. 2). Hybridizační potenciál nedávno popsáno poddruhu subsp. *hastatum* není dosud zcela prozkoumán, ale experimentálně byly získány hybridní taxony s dalšími druhy rodu *Asplenium* (JESSEN 1995).

Tab. 2: Hybridizační a ekologické vztahy známých taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* ve střední Evropě. Taxony se samovolně přirozeně kříží (—); taxony byly úspěšně zkříženy experimentálně (---); polyploidizace triploidních taxonů (···); (sestaveno podle materiálů BENNET et FISCHER 1993; CUBAS, ROSSELLO et PANGUA 1989; JESSEN 1995; LOVIS et REICHSTEIN 1985; REICHSTEIN 1981, 1984; VOGEL et al. 1998b).



Asplenium trichomanes subsp. *quadrivalens* × subsp. *trichomanes* = *A. trichomanes* nothosubsp. *lusaticum* D. E. MEYER, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 74: 456 (1961). – Syn.: *A. lovisii* × *trichomanes* = *A. saxonicum* ROTHM., Exkurs.– Fl. Ergänz. Band 5 (1963) nom. nud.

Taxon více podobný subsp. *quadrivalens*, listy 18 – 20 cm dlouhé; výtrusy abortované; triploidní $2n = 108$; roste zpravidla na silikátu na lokalitách spolu s rodičovskými poddruhy; znám běžně z mnoha evropských zemí (NYHUS 1987; REICHSTEIN 1981, 1984).

Asplenium trichomanes subsp. *inexpectans* × subsp. *quadrivalens* = *A. trichomanes*

nothosubsp. *lucanum* CUBAS, ROSSELLÓ et PANGUA, Candollea 44 (1): 181–190 (1989). – Syn.: *A. trichomanes* nothosubsp. *melzeri* LOVIS, RASBACH et REICHST., Candollea 44(2): 543–553 (1989).

Taxon více podobný subsp. *inexpectans*; apikální lístek je trojúhelníkovitý a zřetelně, ale méně hluboce dělený než u subsp. *inexpectans*. Subsp. *quadrivalens* má užší terminální lístek než hybrid. Hybrid je špatně rozlišitelný podle morfologických znaků, podobně jako oba rodičovské poddruhy. Dle celkového habitu je hybrid také podobný nothosubsp. *lusaticum*, která však roste výhradně na silikátu. Výtrusy abortované; $2n = 108$ (triploid); roste na vápenci a dolomitu, pokud je přítomna subsp. *inexpectans*. Dosud znám z Baleárských ostrovů, Rakouska a jižního Španělska (CUBAS, ROSSELLO et PANGUA 1989; LOVIS, RASBACH et REICHSTEIN 1989; RASBACH et al. 1991).

Asplenium trichomanes subsp. *hastatum* × subsp. *quadrivalens* = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lovisianum* JESSEN Ber. Bayer. Bot. Ges. 65: 133–135, 1995.

Rostliny intermediární mezi rodičovskými poddruhy, listy 10–20(–30) cm dlouhé; lístky vejčité až klínovité; výtrusy převážně abortované. $2n = 144$ (tetraploid). Jedná se o nejrozšířenější hybrid, jehož rodičovským poddruhem je subsp. *hastatum*. Roste rozptýleně nebo často i osamoceně. Celkové rozšíření není doposud spolehlivě známo, pravděpodobně se nachází často na stanovištích, kde jsou přítomny oba rodičovské poddruhy. Potvrzený výskyt je z Německa, Rakouska, Itálie, Švýcarska, Čech, Slovenska a Maďarska (JESSEN 1995).

Asplenium trichomanes subsp. *hastatum* × subsp. *pachyrachis* = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *moravicum* JESSEN Ber. Bayer. Bot. Ges. 65: 133–135, 1995.

Rostliny intermediární mezi rodičovskými poddruhy, listy 5–10(–18) cm dlouhé; větveno a řapík ztloustlé, pevné a křehké, výtrusy převážně abortované. Hybrid byl poprvé nalezen a popsán S. Jessenem z Moravského krasu z okolí Punkevní jeskyně (JESSEN 1995).

$2n = 144$ (tetraploid). Celkové rozšíření není dosud spolehlivě známo, pravděpodobně se nachází vzácněji často na stanovištích spolu se subsp. *pachyrachis*. Potvrzený výskyt je z Německa, Rakouska, Švýcarska a Čech (JESSEN 1995).

Asplenium trichomanes subsp. *hastatum* × subsp. *inexpectans* = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *melzeranum* JESSEN Ber. Bayer. Bot. Ges. 65: 133–135, 1995.

Rostliny intermediární mezi rodičovskými poddruhy, trochu více podobné subsp. *hastatum*; listy 5–20(–25) cm dlouhé; lístky obdelníkovité; výtrusy abortované; $2n = 108$ (triploid). Hybrid poměrně snadno vzniká a roste buď osamoceně nebo roztroušeně mezi rodičovskými poddruhy, které převyšuje svou velikostí. Celkové rozšíření není dosud spolehlivě známo. Pravděpodobně se nachází vzácně na stanovištích spolu s rodičovskými poddruhy. Potvrzený výskyt je z Rakouska a Francie (JESSEN 1995).

Asplenium trichomanes subsp. *inexpectans* × subsp. *pachyrachis* = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *tadei-reichsteinii* JESSEN Ber. Bayer. Bot. Ges. 65: 133–135, 1995.

Rostliny intermediární mezi rodičovskými poddruhy, trochu více podobný subsp. *pachyrachis*, listy však nejsou hvězdovitě přitisknuté k podkladu, ale vějířovitě vzpřímené, 5–15(–20) cm dlouhé; včetně a řapík pevné a křehké; lístky 1,5–3x delší než široké, obdelníkovité; výtrusy abortované; $2n = 108$ (triploid). Hybrid poměrně snadno vzniká a převyšuje velikostí rodičovské rostliny. Celkové rozšíření není dosud známo, potvrzený výskyt je pouze z Rakouska (JESSEN 1995).

Asplenium trichomanes subsp. *pachyrachis* × subsp. *quadrialeans* = nothosubsp. *staufferi* LOVIS et REICHST., *Willdenowia* 15(1): 187–201 (1985).

Rostliny velmi mohutné s poměrně vzpřímenými listy, zřetelně intermediární mezi rodičovskými poddruhy; listy 15–30 cm dlouhé a 1,5–2 cm široké, tmavě zelené, s několika drobnými trojúhelníkovitými lístky, přiloženými ke střednímu žebru středem lístku jako u subsp. *pachyrachis*. Výtrusy abortované; $2n = 144$ (tetraploid). Hybrid se vyskytuje na lokalitách spolu se subsp. *pachyrachis*, roste v mělkých jeskyňkách asi 2 m širokých na vápencových skalách. V terénu je snadno poznatelný. Celkové rozšíření není dostatečně známo, dosud nalezen v Německu, Čechách (Moravský kras, u Punkevní jeskyně), Francii, Švýcarsku Španělsku a Velké Británii (LOVIS et REICHSTEIN 1985; PEREZ CARRO et al. 1990; RASBACH et al. 1991; REICHSTEIN 1981; RICKARD 1989).

1.3.7 Přehled literatury týkající se problematiky komplexu

Taxonomická problematika a rozšíření jednotlivých taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* agg. byly poměrně nedávno studovány zejména v Evropě, a to především v Německu (BENNERT et FISCHER 1993; DIEKJOBST 1997; GERKEN 1999; HAFFNER et WACHTER 1994; HILMER 2002; JESSEN 1995, 1999; LOVIS, RASBACH et REICHSTEIN 1989; RASBACH et al. 1990, 1991, SCHULZE 1990; STARK 2002) a ve Španělsku (CUBAS, ROSSELLÓ et PANGUA 1989; HERRERO et al. 1993, PANGUA et al. 1989; PÉREZ CARRO et al. 1990a; 1990b; PÉREZ RAYA et al. 1986). Další výzkumy jsou známy z Francie (BOUDRIE 1988; PARENT, JEROME et THORN 1996), Skandinávie (NYHUS 1987, TIGERSCHIÖLD 1980, 1981), Portugalska (QUEIRÓS et ORMONDE 1990), Itálie (MARCHETTI et SOSTER 1992; MUCCIFORA et GORI 1995), Velké Británie (HACKNEY 1985; JERMY et PAGE 1980; RICKARD 1989; VOGEL et al. 1997), Makaronézie (LOVIS et al. 1977), Ameriky (MORAN 1982). Nové poznatky o této problematice pocházejí překvapivě z oblasti Číny (HOU et WANG 2000) a Ruska, kde byl nedávno popsán nový taxon *Asplenium trichomanes* subsp. *kulumyssiense* STEPANOV z oblasti sibiřského Západního Sajanu (STEPANOV 1994).

2 Metodika a materiál

2.1 Sběr dat

Pro potřeby studia byly sebrány vzorky rostlin ze 42 lokalit (viz tab. 3). Lokality byly vybrány tak, aby jejich zastoupení pokrývalo různé biotopy (silikátové horniny, hadce, vápence, bazické substráty, zdi) a aby byly postihnuty všechny eventuálně možné taxony komplexu na území ČR. Výrazný důraz byl kladen na lokality na vápencích (Český kras, Moravský kras, Pálava, Horažovické vápence aj.).

Rostliny byly na lokalitách sbírány pokud možno náhodně, a to v počtu asi 15–20 jedinců⁸ v rámci jedné lokality. Na lokalitách s malým zastoupením druhu *Asplenium trichomanes* musel být počet rostlin nižší, aby nebyla výrazně ovlivněna další existence populace; obzvlášť v případech vzácnějších taxonů.

Terénní průzkum probíhal ve vegetačních sezónách v letech 2001 a 2002. Dokladové sběry sebraných vzorků rostlin ze všech lokalit jsou uloženy v herbáři autora.

Tab. 3. Lokalizace studovaných lokalit.

Číslo lokality	Fytochorion (kvadrant středoevropské mapovací sítě): obec nebo orient. bod, přesná lokalizace, nadm. výška, zeměpisné souřadnice, datum.
1	37l. Českokrumlovské Předšumaví (7052d): Boršov nad Vltavou, silikátové skalní výchozy nad levém břehu Vltavy asi 1 km JZ od kostela v obci Boršov n./Vlt., asi 410 m n. m., 17. 11. 2001.
2	37b. Sušicko-horažďovické vápence (6648c): Horažďovice, žulové skalní výchozy místy obohacené bázemi asi 50 m V od zříceniny hradu Prácheň (NPR Prácheň), asi 1,5 km VJV od centra obce Horažďovice, asi 500 m n. m., 9.3. 2002.
3	37b. Sušicko-horažďovické vápence (6748a): Hejtná, rez. Pučanka, vápencové výchozy v severní části PR Pučanka asi 300 m JZ od centra obce, asi 530 m n. m., 9. 3. 2002.
4	37b. Sušicko-horažďovické vápence (6747b): Rábí, vápencový výchoz na JV úpatí vrchu Chanovec asi 1,5 km JZ od centra obce, 10. 3. 2002.
5	17b. Pavlovské kopce (7165d): Bavorské vápencové výchozy v rez. Kočičí skála asi 1,2 km JV od kostela v obci, asi 345 m n. m., 48°49'579"N, 16°38'506"E, 5. 4. 2002.
6	17b. Pavlovské kopce (7165b): Klentnice, vápencové skály pod zříceninou Siroťčího hrádku asi 0,4 km SZ od kostela v obci, asi 430 m n. m., 48°50'714"N, 16°38'415"E, 5. 4. 2002.
7	17b. Pavlovské kopce (7165b): Horní Věstonice, vápencové skály, Martinské stěny asi 1,2 km JV od kostela v obci, asi 370 m n. m., 5. 4. 2002.
8	17b. Pavlovské kopce (7165b): Děvín, vápencové výchozy v údolí Soutěska asi 0,75 km JZ od vrcholu kopce Děvín, asi 370 m n. m., 48°51'821"N, 16°38'602"E, 5. 4. 2002.
9	58b. Polická kotlina (5463c): Maršov, Maršovské údolí, opukové skalní výchozy u Poradní skály asi 1,5 km JV od centra obce, asi 430 m n. m., 27. 4. 2002.
11	58b. Polická kotlina (5563b): Machov, pod Borem, opukový skalní výchoz v květnaté bučině asi 1,5 km J od kostela v obci, asi 580 m n. m., 25. 4. 2002.
12	37k. Křemžské hadce (7151b): Holubov, rezervace Bořinka, hadcové výchozy asi 1 km SZS od železn. stanice Holubov, asi 490 m n. m., 13. 5. 2002.
13	37k. Křemžské hadce (7152a): zřícenina hradu Dívčí kámen, hadcové výchozy u Křemžského potoka v rez. Holubovské hadce asi 1 km SZS od zříc. hradu, asi 470 m n. m., 13. 5. 2002.

⁸ Pojmem jedinec je zde myšlena skupina rostlin stejného genetického základu, která vytváří oddenek z něhož vyrůstá více rostlin (trofosporofylů) najednou.

- 15 70. Moravský kras (6666a): Pustý žleb, vápencové skály nad cestou asi 250 m SSV od rozcestí turistických cest Pod Salmovkou, asi 420 m n. m., 49°22'33.34"N, 16°43'23.66"E, 22. 7. 2002.
- 16 70. Moravský kras (6666a): Pustý žleb, vápencové skály nad cestou asi 500 m SSV od rozcestí turistických cest Pod Salmovkou, asi 440 m n. m., 22. 7. 2002.

Tab. 3. Lokalizace studovaných lokalit. (pokračování)

Číslo lokality	Fytochorion (kvadrant středoevropské mapovací sítě): obec nebo orient. bod, přesná lokalizace, nadm. výška, zeměpisné souřadnice, datum.
17	70. Moravský kras (6666c): Býčí skála, vápencové výchozy nad vstupem do jeskyně Býčí skála, asi 350 m n. m., 22. 7. 2002.
18	77c. Chřiby (6869d): Buchlovice, obvodová zeď zámku Buchlov asi 6,5 km SSZ od kostela v obci, asi 500 m n. m., 49°6'27.74"N, 17°18'40.33"E, 23. 7. 2002.
19	68. Moravské podhůří Vysočiny (7161a): Hardeg, rulové výchozy asi 200 m JZ od Hardegské vyhlídky, asi 320 m n. m., 48°51'23.11"N, 15°51'35.43"E, 24.7. 2002.
20	68. Moravské podhůří Vysočiny (7161a): Čížov, suťový svah asi 1,5 km Z od centra obce, asi 415 m n. m., 48°52'55.50"N, 15°51'6.21"E, 24. 10. 2002.
21	70. Moravský kras (6566c): Sloup, vápencové výchozy u vstupu do Sloupsko-Šošůvské jeskyně, asi 465 m n. m., 49°24'37.91"N, 16°44'18.93"E, 22. 7. 2002.
22	70. Moravský kras (6666c): Adamov, jeskyně Jáchymka v Josefovském údolí asi 2 km JZ od železn. stanice Adamov, asi 300 m n. m., 5. 5. 2001.
25	28e. Žlutická pahorkatina (6045b): Manětín, výchozy kyselé břidlice nad Manětínským potokem asi 1,1 km J od centra obce Brdo, asi 375 m n. m., 49°59'28.12"N, 13°15'37.18"E, 4. 9. 2002.
26	28e. Žlutická pahorkatina (5945b): Kotaneč, údolí Střely, kyselá břidlicové výchozy lokálně obohacené bázemi nad říčkou Střela asi 1,6 km V od centra obce, 410 m n. m., 50°0'58.65"N, 13°18'32.24"E, 4. 9. 2002.
27	28e. Žlutická pahorkatina (5945b): Rabštejn, kyselá výchozy břidlice asi 0,7 km JV od zříceniny hradu Rabštejn ve stejnojmenné obci, 375 m n. m., 50°1'45.21"N, 13°17'54.81"E, 4. 9. 2002.
28	63a. Žambersko (5964a): Litice n. Orlicí, obvodová zeď zříceniny hradu Litice u obce, asi 445 m n. m., 50°5'7.42"N, 16°21'5.84"E, 22. 9. 2002.
30	55d. Trosecká pahorkatina (5457c): Tachov, pískovcové skalní stěny ovlivněné bázemi asi 1 km Z od zříceniny hradu Trosky, asi 280 m n. m., 9.8. 2002.
31	59. Orlické podhůří (5663d): Šediviny, svorové skalní výchozy, skalní sruby asi 1,2 km JZ od osady, 29. 9. 2002. 31A. 570 m n. m., 50°17'57.76"N, 16°17'28.88"E, 31B, C. asi 550 m n. m., 50°17'56.72"N, 16°17'32.21"E.
32	59. Orlické podhůří (5763b): Skuhrov nad Bělou, obvodová hradní zeď zříceniny Nového hradu (Klečkov), asi 3,5 km SV od centra obce, asi 480 m n. m., 50°15'10.99"N, 16°19'19.63"E, 29.9. 2002.
33	15b. Hradecké Polabí (5662b): Nové Město nad Metují, bazické skalní výchozy v údolí Metuje asi 0,3 km JJV od železniční stanice, asi 280 m n. m., 50°21'1.24"N, 16°08'29.82"E, 29.9. 2002.
34	8. Český kras (6050d): Srbsko, vápencový suťový svah nad potůčkem v západní části rez. Koda, asi 700 m JZ od železniční zast. Srbsko, asi 320 m n. m., 49°55'57.85"N, 14°07'7.84"E, 6.10. 2002.
35	8. Český kras (6050d): Srbsko, bazické výchozy u ústí Císařské rokle v rez. Koda, asi 0,5 km JJV od železniční zast. Srbsko, asi 230 m n. m., 49°55'53.35"N, 14°7'59.54"E, 6.10. 2002.
36	8. Český kras (6051c): Karlštejn, vápencové výchozy nad silnicí z Karlštejna do Srbska, asi 1,5 km V od mostu přes Berounsku v obci, asi 210 m n. m., 6.10. 2002.
37	8. Český kras (6050b): Hostim, vápencové výchozy nad silnicí asi 400 m S od centra obce, asi 210 m n. m., 49°57'49.54"N, 14°7'51.48"E, 6.10. 2002.
38	8. Český kras (6050b): Svatý Jan pod Skalou, vápencové skály asi 250 m JZ od obce, asi 200 m n. m., 49°57'56,2"N, 14°7'47,3"E, 7.8. 2002.
39	32. Křivoklátsko (5949d): Žloutkovice, bazické výchozy v rez. Kabečnice asi 200 m SV od železniční zast. Žloutkovice, asi 230 m, 50°1'0"N, 13°57'32"E, 7. 10. 2002.
40	32. Křivoklátsko (5949c): Křivoklát, kyselá výchozy v západní části rez. Brdatka, asi 2 km SV od hradu Křivoklát, asi 405 m n. m., 50°2'54,1"E, 14°7'47,3", 7.10. 2002.

-
- | | |
|----|---|
| 41 | 32. Křivoklátsko (5949c): Křivoklát, kyselé skalní výchozy v západním okraji rez. Nezabudické skály, asi 2,5 km JZ od obce, asi 250 m n. m., 50°1'20,9"N, 13°50'8,6"E, 7.10. 2002. |
| 42 | 32. Křivoklátsko (6048b): Hracholusky, bazické skalní výchozy v rez. Čertova skála asi 1,5 km JV od obce, asi 250 m n. m., 49°59'50"N, 13°47'29,9"E, 7.10. 2002. |
| 43 | 32. Křivoklátsko (6048c): Skryje, kyselé výchozy v rez. Jezírka asi 2 km JJZ od obce, asi 280 m n. m., 49°56'51,7"N, 13°45'0,6"E, 7.10. 2002. |
| 44 | 88a. Královský hvozď (6744d): Hamry, vrchol Ostrý, kyselé skalní výchozy s lokálním bazickým obohacením, pod chatou Gr. Osser v rez. Ostrý, asi 3 km VJV od osady Hamry, 1 276 m n. m., 49°12'12,3"N, 13°6'37,7"E, 14.10. 2002. |
| 45 | 37a. Horní Pootaví (6847c): Rejštejn, kyselé skalní výchozy nad silnicí mezi Rejštejnem a Annínem asi 1,5 km S od centra obce, asi 560 m n. m., 49°9'21,1"N, 13°30'50,6"E, 14.10. 2002. |
| 46 | 37a. Horní Pootaví (6846d): Čeňkova pila, kyselé výchozy v rez. Paštecké skály nad Pašteckým mostem, asi 2 km S od Čeňkovy pily, asi 600 m n. m., 49°7'32"N, 13°29'35,3"E, 14. 10. 2002. |
| 47 | 88b. Šumavské pláně (7148b): Stožecká kaple, žulové místy bázemi obohacené výchozy v rez. Stožecká skála, asi 100 m JZ od Stožecké kaple, asi 960 m n. m., 48°52'25,8"N, 13°49'17,8"E, 15. 10. 2002. |
-

2.2 Kultivace rostlin

Část rostlin odebraných ze studovaných lokalit byla kultivována ve skleníku AV ČR „Na Sádkách“ v Českých Budějovicích a část rostlin byla pěstována na soukromé zahradě autora (Hronov). Celkem bylo úspěšně kultivováno asi 200 rostlin. Rostliny byly přesazeny do substrátu dovezeného ze studované lokality nebo případně do obdobného náhradního substrátu. Kultivace rostlin byla provedena především pro následné zjištění ploidního stupně rostlin.

2.3 Stanovení ploidního stupně

Pro stanovení ploidního stupně zkoumaných rostlin byla použita poměrně elegantní metoda průtokové cytometrie (*flow-cytometry*). Celkově bylo analyzováno 119 rostlin z většiny studovaných lokalit. Jednalo se především o kultivované rostliny ze sběrů v terénu a také o nekultivované rostliny dovezené „čerstvě“ z terénu. Měření bylo provedeno autorem na přístroji Partec PA II v Botanickém ústavu AV ČR v Průhonicích.

Pro kalibraci přístroje byly jako standardní vzorky použity diploidní druhy *Asplenium viride* (lok. 9), *A. cuneifolium* (lok. 13) a *A. fontanum* (Francie – Jura) a pro srovnání také *A. hemionitis* (Kanárské ostrovy – Gomera). Všechny uvedené druhy mají stejný počet chromozomů jako diploidní taxony komplexu *Asplenium trichomanes*.

Příprava vzorků pro vlastní měření byla provedena podle upravené metodiky prací (DOLEŽEL et GÖHDE 1995; OTTO 1990, <http://www.ueb.cas.cz/Olomouc1/lcgcm/index.htm>). Pro větší časovou efektivitu byla na doporučení J. Sudy níže uvedená metodika upravena (zkrácena) vypuštěním kroků 3–6, 8 bez snížení kvality provedené analýzy.

Metodika:

1. Rozsekání ca 20 mg listu (několik párů lístků *A. trichomanes*) ostrou žiletkou v 1 ml hypotonického roztoku Otto I⁹
2. Přefiltrování suspence přes 42 µm nylonový filtr (odstranění hrubých nečistot)
3. Centrifugace filtrátu (150g/5 min)
4. Odsátí supernatantu tak, aby ve zkumavce zbylo na spodu asi 100 µl
5. Rozmíchání usazeniny na dně zkumavky, přidání 100 µl roztoku Otto I
6. Inkubace asi 15 minut s občasným jemným protřepáním vzorku
7. Přidání 1 ml roztoku Otto II¹⁰
8. Přidání fluorochromu (DAPI, 4 µg/ml), barvení asi 15 minut
9. Měření

2.4 Morfometrie

2.4.1 Hodnocené znaky

Vzorky rostlin pro morfometrickou analýzu byly sebrány z 434 plodných rostlin, které byly po odebrání na lokalitě vylisovány a vysušeny. Hodnocení jednotlivých znaků bylo provedeno na herbářových položkách. Měření jednotlivých znaků na živých rostlinách nebylo možné jednak z časových důvodů, a jednak proto, že k měření některých znaků byl potřeba mikroskop s měřícím okulárem. Vzhledem ke skutečnosti, že měření znaků *sporlen*, *sporwid*, *annulen*, *annusmcl*, *scalen* (viz tab. 4, 5) bylo velmi časově náročné, nemohlo být studováno více rostlin.

Na každé studované rostlině bylo sledováno 44 znaků, které jsou v taxonomii rodu *Asplenium* považovány za významné. Byly zkoumány i další znaky, které se v průběhu zpracování zdály být použitelné k rozlišení studovaných taxonů (viz tab 4, 5, obr. 1). Na postihnutí vztahu délky a šířky lístků bylo odvozeno dalších 5 znaků – poměrů (*pi7/8l/w*, *pi3/4l/w*, *pi1/2l/wb*, *pi1/4l/wb*, *enpil/w*). Ve výjimečných případech se stalo, že nemohl být příslušný znak naměřen, a tak byl chybějící údaj nahrazen průměrem z příslušného souboru dat.

Při počátečním výběru znaků byl zvolen záměrně větší počet znaků měřených na rostlinách, a to především v celkové morfologii listu a lístků. V průběhu měření se některé z těchto znaků ukázaly jako zcela nesmyslné, a proto nejsou dále ve statistických analýzách použity (PCA a diskriminační analýza). Zároveň vyšší hodnoty korelačních koeficientů u hodnot měřených na lístcích (viz Příloha 1) přispěly ke snížení počtu sledovaných znaků. Redukce znaků byla provedena také na základě skutečnosti, že při použití PCA by se měl počet objektů blížit druhé mocnině analyzovaných znaků (souvisí s počtem stupňů volnosti) (MARHOLD et SUDA 2002). Znaky, které byly z analýz PCA a diskriminační analýzy vypuštěny, jsou tyto: *pet*, *int1*, *int1/2*, *int1/4*, *enpiwid*, *pi7/8wce*, *pi3/4wce*, *pi1/2wce*, *pi1/2l/w*, *pi1/4l/w*,

⁹ Chemické složení roztoku Otto I: monohydrát kyseliny citronové (4,2 g) a 0,5% Tween 20 (1 ml), celkový objem roztoku 200 ml.

¹⁰ Chemické složení roztoku Otto II: Na₂HPO₄·12H₂O (0,4M; 28,65g), celkový objem roztoku 200 ml.

annusmcl, *ind7/8pi*, *enpisum*. Žláznatost spodní strany lístků (znak *hairpin*) byla také zcela vyloučena ze zpracování, protože se ukázalo, že je tento znak u všech taxonů konstantní.

Hodnoty znaků na výtrusech *sporlen* a *sporwid* byly uvedeny jako průměr za 30 náhodně vybraných výtrusů na rostlinu. Znaky na prstenci výtrusnic *annulen*, *annusmcl*, na plevinách *scalen* a na šířce větve *rhawid* byly uvedeny jako průměr za 5 objektů na rostlinu.

Tab. 4: Kvalitativní znaky hodnocené na studovaných rostlinách

Znak	Kódování znaků	Charakteristika znaku
picover	0	Lístky na čepeli se vzájemně nepřekrývají
	1	Lístky na čepeli se vzájemně překrývají
monoaur	0	Lístky zcela bez oušek (obr. 17)
	1	Alespoň část lístků s jedním ouškem
diaur	0	Lístky zcela bez oušek
	1	Alespoň část lístků s dvěma oušky (obr. 17)
endluz	0	Čepel je náhle ukončena koncovým lístkem
	1	Čepel je pozvolna zužována, až je ukončena koncovým lístkem

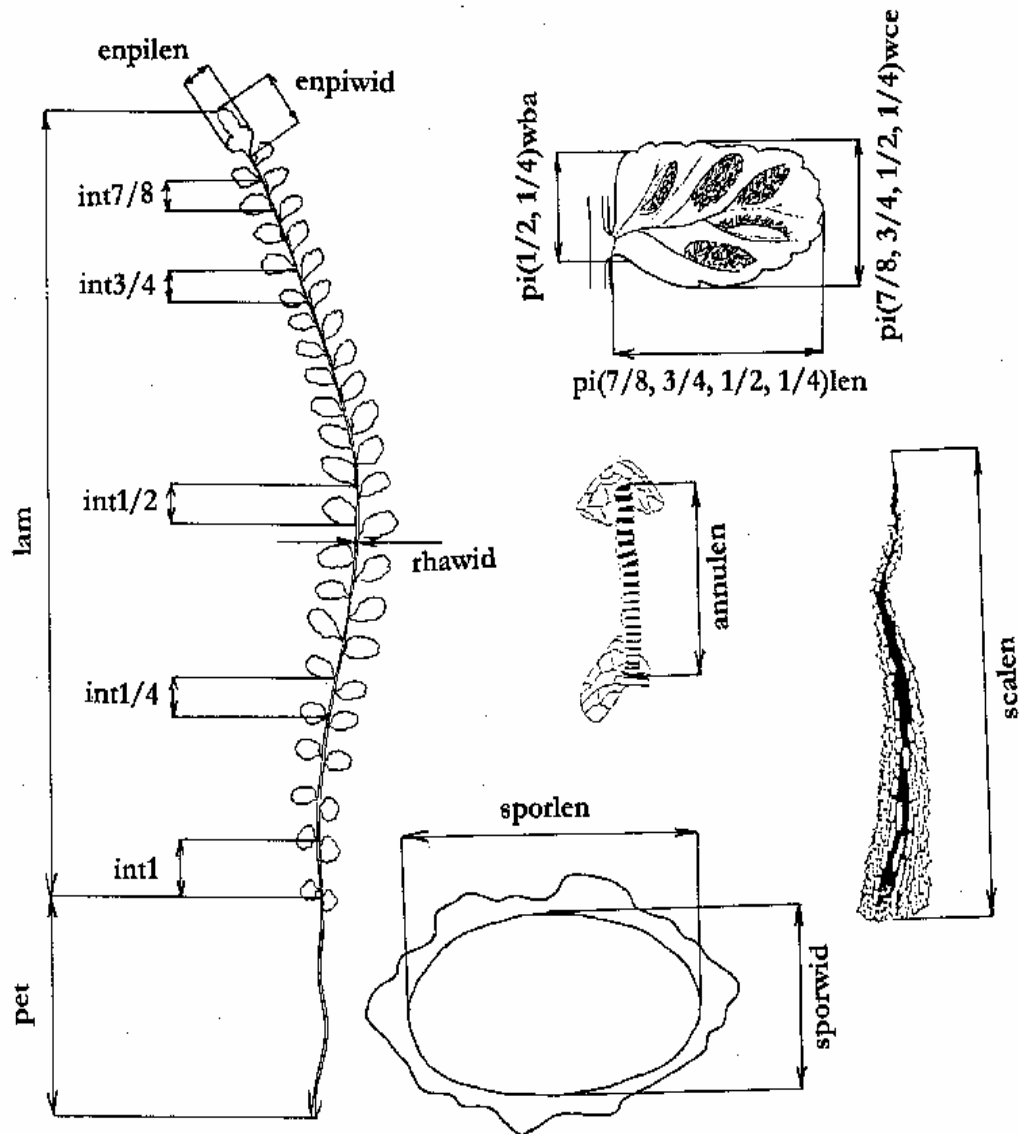
Tab. 4: (pokračování)

Znak	Kódování znaků	Charakteristika znaku
edge	0	Okraj lístků bez výrazného světlého lemu
	1	Okraj lístků s výrazným světlým lemlem
scaaur	0	Pleviny bez přívěsků
	1	Pleviny alespoň z části s přívěsky
clspor	0	Výtrusnice převážně uzavřené a prstencem obepnuté (i po dozrání)
	1	Výtrusnice převážně otevřené s prstencem napřímeným
rhaled	0	Nepřítomnost lišty s ostnitými až zaoblenými papilkami
	1	Přítomnost lišty s ostnitými až zaoblenými papilkami
yellcel	0	Ostnité až zaoblené papilky na liště větve nejsou nebo jsou bezbarvé
	1	Žluté zbarvení ostnitých až zaoblených papilek na liště větve
orancel	0	Ostnité až zaoblené papilky na liště větve nejsou nebo jsou bezbarvé
	1	Oranžové zbarvení ostnitých až zaoblených papilek na liště větve
hairpinn	0	Nepřítomnost žlázek na spodních stranách lístků
	1	Přítomnost žlázek na spodních stranách lístků
livefor	0	Rostliny poléhavé, s listy zpravidla růžicovitě přitisknutými k podkladu
	1	Rostliny vzpřímené

Tab. 5: Kvantitativní znaky měřené na studovaných rostlinách

Znak	Charakteristika znaku [jednotka]
pet	Délka řapíku listu od oddenku po první pár lístků [mm]
lam	Délka čepele listu od prvního páru lístků po koncový lístek [mm]
piparsum	Počet párů lístků na čepeli
ind1pi	Počet ostěr na spodní straně prvního lístku
ind1/4pi	Počet ostěr na spodní straně lístku v 1/4 délky čepele
ind1/2pi	Počet ostěr na spodní straně lístku v 1/2 délky čepele
ind3/4pi	Počet ostěr na spodní straně lístku v 3/4 délky čepele
ind7/8pi	Počet ostěr na spodní straně lístku v 7/8 délky čepele
int1	Vzdálenost mezi prvním a druhým párem lístků na větvi [mm]
int1/4	Vzdálenost mezi páry lístků v 1/4 větve [mm]
int1/2	Vzdálenost mezi páry lístků v 1/2 větve [mm]
int3/4	Vzdálenost mezi páry lístků v 3/4 větve [mm]
int7/8	Vzdálenost mezi páry lístků v 7/8 větve [mm]
enpilen	Délka koncového lístku na čepeli listu [mm]
enpiwid	Šířka koncového lístku na čepeli [mm]

enpisum	Počet dílů ze kterých je složen koncový lístek
pi7/8len	Délka lístku v 7/8 listu [mm]
pi7/8wce	Šířka lístku v polovině v 7/8 listu [mm]
pi3/4len	Délka lístku v 3/4 listu [mm]
pi3/4wce	Šířka lístku v polovině v 3/4 listu [mm]
pi1/2len	Délka lístku v 1/2 listu [mm]
pi1/2wce	Šířka lístku v polovině v 1/2 listu [mm]
pi1/2wba	Šířka lístku u báze v 1/2 listu [mm]
pi1/4len	Délka lístku v 1/4 listu [mm]
pi1/4wce	Šířka lístku v polovině v 1/4 listu [mm]
pi1/4wba	Šířka lístku u báze v 1/4 listu [mm]
scalen	Délka oddenkových plevin [mm]
annulen	Délka prstence na výtrusnici [μm]
annusmcl	Počet ztlustlých prstencových buněk na výtrusnici
rhawid	Tloušťka listového vřetena v polovině délky listu [mm]
sporlen	Délka výtrusů [μm]
sporwid	Šířka výtrusů [μm]
enpil/w	Poměr délky ku šířce koncového lístku čepele
pi7/8l/w	Poměr délky ku šířce (ve středu) lístku v 7/8 celkové délky čepele
pi3/4l/w	Poměr délky ku šířce (ve středu) lístku v 3/4 celkové délky čepele
pi1/2l/w	Poměr délky ku šířce (na bázi) lístku v 1/2 celkové délky čepele
pi1/4l/w	Poměr délky ku šířce (na bázi) lístku v 1/4 celkové délky čepele



Obr. 1: Přehled měřených znaků na studovaných rostlinách.

2.4.2 Statistické zpracování

Jednotlivé kvantitativní, kvalitativní znaky a poměry byly transformovány **logaritmicovou transformací** $\log(x + 1)$, jelikož bylo zjištěno, že distribuce hodnot studovaných znaků se odchyluje od normálního rozdělení. Některé kvalitativní znaky (*picover*, *monoaur*, *diaur*, *endluz*, *edge*, *scaaur*, *rhaled*, *clspor*, *yellcel*, *orancel*, *livefor*) byly převedeny do soustavy umělých binárních proměnných (*dummy variables*) (MARHOLD et SUDA 2002).

Rozdíly v jednotlivých znacích mezi studovanými taxony byly testovány **analýzou variance** (ANOVA). V případě průkazného výsledku ($p < 0,05$) analýzy variance bylo

provedeno mnohonásobné porovnání **Tukey testem** (HSD) – *honest significant difference test*. Hodnocení kvalitativních binárních znaků bylo hodnoceno pomocí **kontingenčních tabulek** (*contingency tables*) (LEPŠ 1996). Pro přehled vztahů mezi jednotlivými hodnocenými znaky byly použity **Pearsonovy výběrové korelační koeficienty**, které popisují sílu lineární závislosti mezi znaky (MARHOLD et SUDA 2002).

Základní statistické charakteristiky a korelační koeficienty byly zpracovány s využitím programu STATISTICA 5.5 (ANONYMUS 1998).

Na matici znaků byla provedena **analýza hlavních komponent – PCA** (MARHOLD et SUDA 2002, SNEATH et SOKAL 1973). Uvedená metoda apriori nepředpokládá žádné seskupení objektů a je tedy vhodná k detekci skupin uvnitř zkoumaného souboru dat. Jelikož byla data v primární matici měřena v různých měřítkách, byla provedena **standardizace centrováním** (standardizace na průměr rovný nule) (MARHOLD et SUDA 2002). PCA byla provedena s využitím programu CANOCO for Windows 4.0 (TER BRAAK et ŠMILAUER 1998) a graficky zpracována programem CanoDraw for Windows 4.0 (TER BRAAK et ŠMILAUER 2002).

Metody **diskriminační analýzy** umožňují studovat rozdíly mezi dvěma nebo více skupinami objektů charakterizovaných více znaky. K interpretaci rozdílů mezi předem stanovenými skupinami objektů byla použita **kanonická diskriminační analýza** (CDA – *canonical discriminant analysis*), která umožňuje odpovědět na otázky: (1) zda a do jaké míry je možné odlišit stanovené skupiny objektů na základě znaků, které máme k dispozici a (2) které z těchto znaků k tomuto odlišení přispívají největší měrou (KLECKA 1980; MARHOLD et SUDA 2002).

Pro pokus o stanovení kombinace znaků, které společně umožňují co nejlepší oddělení stanovených skupin, byla použita **kroková diskriminační analýza** (*stepwise discriminant analysis*), která postupným výběrem (*forward selection*) hodnotí nejlepší kombinace znaků, které ještě přispívají k rozdělení rostlin do jednotlivých skupin.

Metody klasifikační diskriminační analýzy, které mají za cíl odvození jedné či více rovnic za účelem identifikace objektů, nebyly použity z důvodu menšího počtu vzorků třech vzácnějších poddruhů (subsp. *trichomanes*, subsp. *hastatum* a především subsp. *pachyrachis*). Pro klasifikace objektů v souboru dat je vhodné před vlastní analýzou vyloučit některé lokality či populace, případně jedince předem z analýzy. Po vytvoření klasifikační funkce z hlavního souboru dat se pak tyto vyloučené vzorky zpětně klasifikují, a hodnotí se procento dobře zařazených rostlin do takto předem vytvořených kategorií. Vyloučení několika vzorků z těchto početně slabších kategorií by zcela zákonitě ovlivnilo celkový výsledek analýzy.

2.5 Rozšíření jednotlivých poddruhů v ČR

Zhodnocení rozšíření jednotlivých poddruhů na území České republiky bylo provedeno na základě vlastních sběrů a revizí herbariových položek veřejných herbariových sbírek CB, PR, PRC, BRNU, BRNM. Celkem bylo revidováno přes 800 herbariových položek. Mapky rozšíření jednotlivých poddruhů byly sestaveny s pomocí programu DMAP. Vzhledem ke skutečnosti, že jednotlivé poddruhy nebyly na území rozlišovány, neexistují věrohodné literární údaje ze kterých by bylo možné čerpat. Jedinou výjimku tvoří novější

průlomová práce Jessena (JESSEN 1995), který při popisu nových hybridních interspecifických taxonů uvádí několik zajímavých údajů i z oblasti ČR.

2.6 Zpracování fytoocenologických snímků

Při odběru rostlin pro morfometrické studie bylo na vybraných lokalitách pořízeno 45 fytoocenologických snímků (viz Příloha 2). Pokryvnosti druhů ve snímcích byly zaznamenány sedmičlennou Braun-Blanquetovou stupnicí (MORAVEC 1994). Snímkovány byly téměř výhradně skalní biotopy. Velikost zaznamenávaných snímků se pohybovala od (min. 2 × 2 m–) 3 × 3 m (–5 × 5 m max.). Velikost 3 × 3 m by měla být pro tento typ biotopů dostatečná (M. CHYTRÝ – doporučení), ale existují názory různé. Determinace mechorostů (*Bryophyta*) z fytoocenologických snímků byla provedena J. Kučerou a J. Košnarem z katedry botaniky BF JU. Snímky z Národní fytoocenologické databáze nebyly využity z důvodu dosavadního nerozlišování jednotlivých poddruhů v ČR.

Analýza fytoocenologických dat byla zpracována programem CANOCO for Windows 4.0 (TER BRAAK et ŠMILAUER 1998). Pro přehled podobnosti druhového složení jednotlivých snímků byla použita nepřímá gradientová analýza. Jelikož snímkovaný materiál je vzhledem k širokému spektru lokalit poměrně heterogenní, byla pro celkový přehled použita unimodální metoda **DCA** (*detrended correspondence analysis*). Přímou gradientovou analýzou **CCA** (*canonical correspondence analysis*) byla testována závislost druhové skladby jednotlivých stanovišť na konkrétním charakteru substátu. Vysvětlujících proměnných v této analýze bylo pět: *vapenec* (= krystalický vápenec), *baze* (= další přirozeně bazické substráty), *zdívo* (= antropogenní stanoviště, zdi s vápenatou maltou), *hadec* (= hadcový substrát, *silikat* (= přirozená stanoviště všech kyselých substrátů, rula, žula, břidlice aj.). Stejnou metodou byly také testovány vztahy mezi přítomností poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. (vysvětlující proměnné) a ostatními druhy ve snímcích (druhová data). Pro testování ostatních druhů jako vysvětlujících proměnných byl proveden jejich postupný výběr (*forward selection*).

Fytoocenologická data byla před vlastní analýzou podrobena korekci ($x + 2$) (odstranění nečíselných konstant r a $+$) a nebyla logaritmována. Grafický výstup ordinační analýzy byl vytvořen pomocí programu CanoDraw for Windows 4.0 (TER BRAAK et ŠMILAUER 2002).

2.7 Skenovací elektronový mikroskop (SEM)

Pro vizualizaci některých mikroskopických znaků bylo provedeno mikroskopování jedenácti vzorků na skenovacím elektronovém mikroskopu (SEM). Sledovány byly vždy dva vzorky z různých lokalit od každého poddruhu a jeden vzorek od hybridních taxonů. Bylo vyzkoušeno, že pro úspěšné pozorování v SEM postačí dobře vysušené

(vylisované) vzorky z herbářů nalepit přímo na terčík a nechat pozlatit bez nadbytečné procedury odvodňování vzorku (vlhký vzorek by se ve vakuu mikroskopu deformoval). Mikroskopování bylo provedeno autorem v Laboratoři elektronové mikroskopie na Parazitologickém ústavu AV ČR v Českých Budějovicích na přístroji JEOL 6300.

2.8 Nomenklatura a terminologie

Nomenklatura jednotlivých taxonů je uvedena podle Klíče ke květeně ČR (KUBÁT et al. 2002). U taxonů, které nejsou v Klíči uvedeny, byla použita nomenklatura podle Flora Europaea (TUTIN et al. 1993). V případě nově popsaných taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* (nothosubsp. *lovisianum*, nothosubsp. *moravicum*, nothosubsp. *melzeranum*, nothosubsp. *tadei-reichsteini*) je uvedena nomenklatura podle Jessena (JESSEN 1995). Ve výjimečných případech, kdy jsou v práci uvedena jména taxonů jiná, než ve výše uvedených dílech, jsou taxony uvedeny se jmény autorů. Jednotlivé taxony komplexu *Asplenium trichomanes* jsou v textu zpravidla uvedeny zkráceně, tedy pouze názvem konkrétního poddruhu (subsp.) případně křížencem poddruhů (nothosubsp.). V úvodní kapitole (kap. 1) jsou uvedena jména taxonů s citacemi autorů tam, kde se v textu objevují poprvé a případně tam, kde se to zdá být podstatné.

Nomenklatura mechorostů (*Bryophyta*) je uvedena podle Váni (VÁŇA 1997). Jména syntaxonů jsou použity podle Muciny (MUCINA 1993). Pro srovnání se situací v České republice byly použity syntaxonomické jednotky podle Moravce (MORAVEC 1995) (uvedeno jmenovitě v textu). Ve výjimečných případech, kdy jsou používány fytoecologické jednotky zde neuvedené bylo použito práce PÉREZ CARRO et al. (1990a).

Členění fytogeografických okrsků (fytochorionů) na území České republiky je použito podle Skalického (SKALICKÝ 1988), použití a kombinace zkratk v přehledu revidovaných herbářových položek je použito podle Hendrycha a Jiráka (HENDRYCH et JIRÁSEK 2002).

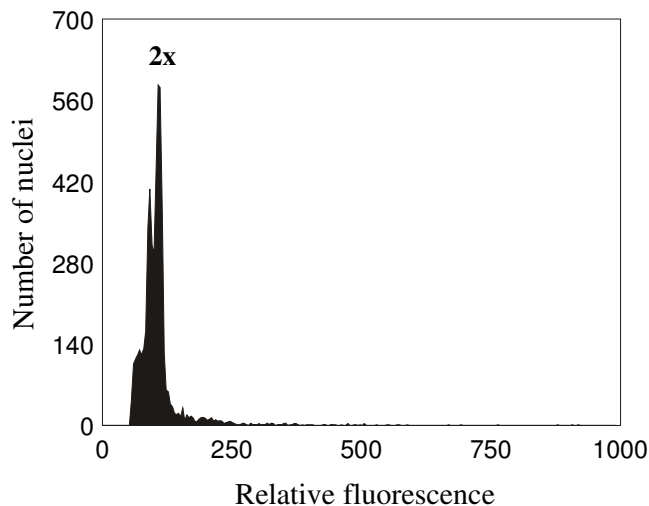
3 Výsledky

3.1 Stanovení ploidního stupně

Pro potřeby dalšího studia jednotlivých taxonů komplexu *A. trichomanes* agg. bylo nezbytné stanovit počet chromozomů anebo alespoň příslušný stupeň ploidie jednotlivých rostlin.

Jelikož studované taxony mají vysoký počet chromozomů ($2n = 72$, $4n = 144$), které se obtížně barví a počítají, nepodařilo se spočítat počet chromozomů u jednotlivých taxonů. Metodou průtokové cytometrie (*flow cytometry*) byl pouze stanoven ploidní stupeň. Tato metoda je velmi vhodná pro taxonomické práce především pro svou menší časovou náročnost přípravy vzorků a rychlost, s jakou mohou být vzorky analyzovány.

Pro kalibraci přístroje na průtokovou cytometrii se jako standardy ukázaly vhodné tři diploidní střeoevropské druhy – *Asplenium viride*, *A. cuneifolium*, *A. fontanum*, které, jak ukazuje obr. 2, mají shodnou velikost genomu s diploidním *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*. Naopak testovaný vzorek z druhu *A. hemionitis*



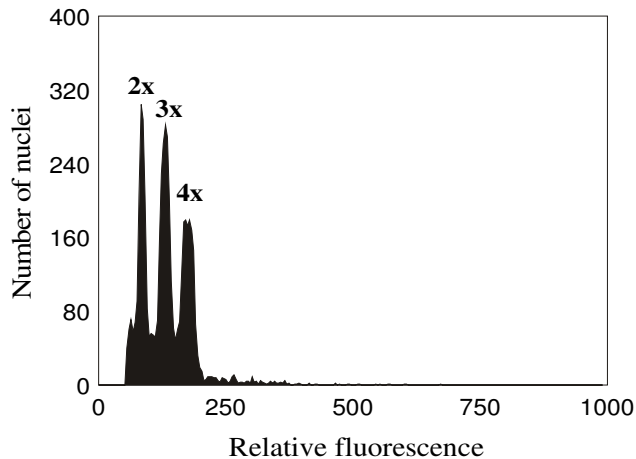
Obr. 2: Histogram z průtokové cytometrie relativního množství DNA ve směsném vzorku standardů *Asplenium viride*, *A. fontanum*, *A. cuneifolium* a *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* (45-6). Koeficient variance (CV) je 15 %.

původem z Kanárských ostrovů (ostrov Gomera) se jako standard neosvědčil.

Z celkového počtu 119 analyzovaných rostlin komplexu *A. trichomanes* agg. (viz tab. 6) bylo zjištěno 18 diploidních rostlin ze 6ti lokalit, 100 tetraploidů ze 33 lokalit a 1 triploidní taxon.

Všechny analyzované diploidní rostliny byly determinovány jako *A. trichomanes* subsp. *trichomanes*. Jediný ověřený triploidní taxon byl determinován jako kříženec *A. trichomanes* nothosubsp. *lusaticum* (subsp. *quadrivalens* × subsp. *trichomanes*) (viz

obr. 3). Ověřené tetraploidní rostliny byly determinovány jako subsp. *quadrivalens*, subsp. *hastatum*, nothosubsp. *lovisianum* (subsp. *hastatum* × subsp. *quadrivalens*) a subsp. *pachyrachis*. Velikost genomu všech tetraploidních analyzovaných taxonů komplexu se zdá být podobně velká. Kultivace a následná analýza průtokovou cytometrií více vzorků subsp. *pachyrachis* byly neúspěšné. Opakovaně dovezené „čerstvé“ vzorky tohoto poddruhu nemohly být analyzovány z důvodu poruchy měřicího přístroje.



Obr. 3: Histogram z průtokové cytometrie relativního množství DNA ve směsném vzorku *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* (45-11) – 2x, subsp. *quadrivalens* – 4x (39-13) a nothosubsp. *lusaticum* – 3x (25-5). Koeficient variance (CV) je pro první vrchol je 6,34 %, pro druhý vrchol je 7,16 % a pro třetí vrchol je 9,31 %.

Koeficienty variance (CV%)¹¹ uvedené v každém popisu histogramu (obr. 2, 3) jsou poměrně vysoké. Je to pravděpodobně dáno dvěma faktory. Rostliny musely být analyzovány teprve až v únoru z důvodu půlroční poruchy průtokového cytometru v BÚ AV ČR v Průhonicích. Druhým nepříznivým faktorem mohla být skutečnost, že cytometr byl dosud ve zkušební době. Přesto však získané diagramy dávají názorný obraz ploidních vztahů analyzovaných vzorků.

¹¹ Koeficient variance (*Coefficient of variation* – CV) odráží odchylky a nepřesnosti v jaderné izolaci, barvení a měření. Čím je menší hodnota CV, tím je analýza obsahu DNA přesnější. Optimální hodnoty CV se pro analýzy udávají kolem 1 – 3 %. Matematicky je $CV = (\text{směrodatná odchylka} / \text{průměr}) * 100 [\%]$. Na rozdíl od směrodatné odchylky koeficient variance nezávisí na pozici vrcholu v diagramu (DOLEŽEL – <http://www.ueb.cas.cz/Olomouc1/lcgcm/index.htm>).

Tab. 6: Přehled lokalit a vzorků analyzovaných metodou průtokové cytometrie. Přehled analyzovaných vzorků je členěn podle výsledné determinace jednotlivých rostlin. Tučně vytištěné číslo udává číslo lokality a čísla za pomlčkou udávají pořadová čísla rostlin. Detailní lokalizace jednotlivých lokalit viz Metodika 2.1 tab. 3.

Diploidní vzorky (subsp. <i>trichomanes</i>)		Tetraploidní vzorky (subsp. <i>hastatum</i>)	
25 – 6	28e. Žlut. pah., Manětín	6 – 14, 15, 17	17b. Pavl. kop., Klentnice
27 – 1-4, 6	28e. Žlut. pah., Rabštejn	16 – 2, 4, 6, 7, 12	70. Mor. kras, Pustý žleb
31 – A1, A2	59. Orl. podh., Šediviny	17 – 8	70. Mor. kras, Býčí skála,
45 – 4, 6-9, 11	37a. Hor. Poot., Rejštejn	18 – 1, 5	77c. Chříby, Buchlovice
46 – 1, 2, 5	37a. Hor. Poot., Čeňkova pila	21 – 5	70. Mor. kras, Sloup
47 – 4	88b. Šum. pláně, Stož. kaple		
Triploidní vzorek (nothosubsp. <i>lusaticum</i>)		Tetraploidní vzorky (nothosubsp. <i>lovisianum</i>)	
25 – 5	28e. Žlut. pah., Manětín	6 – 5	17b. Pavl. kop., Klentnice
Tetraploidní vzorky (subsp. <i>pachyrachis</i>)		15 – 1, 9, 10	70. Mor. kras, Pustý žleb
16 – 8	70. Mor. kras, Pustý žleb	16 – 10, 11	70. Mor. kras, Pustý žleb
		18 – 2, 7	77c. Chříby, Buchlovice
Tetraploidní vzorky (subsp. <i>quadrivalens</i>)			
2 – 1, 3	37b. Suš.-horaž. váp., Horažďovice	31 – B1, 2; C1, 2	59. Orl. podh., Šediviny
3 – 3, 8, 14	37b. Suš.-horaž. váp., Hejná	32 – 1, 2, 5	59. Orl. podh., Skuhrov nad Bělou
4 – 12, 13, 16,	37b. Suš.-horaž. váp., Rábí	33 – 5	15b. Hrad. Pol., Nové Město n. Met.
17			
5 – 4-7	17b. Pavl. kop., Kočičí skála	34 – 4, 6	8. Čes. kras, Srbsko
9 – 7, 9, 10, 14	58b. Polic. kotl., Maršov	35 – 1, 2	8. Čes. kras, Srbsko, Císař. rokle
13 – 12	37k. Křem. had., rez. Holub. hadce	36 – 5, 10	8. Čes. kras, Karlštejn,
15 – 6, 8	70. Mor. kras, Pustý žleb	37 – 10	8. Čes. kras, Hostim
16 – 15	70. Mor. kras, Pustý žleb	38 – 6, 7	8. Čes. kras, Svatý Jan p. Skal.
19 – 1, 3, 5, 8,	68. Mor. podh. Vysoč., Hardegg	39 – 9, 13, 16	32. Křivokl., Žloutkovice
12, 14, 15			
20 – 1, 2	68. Mor. podh. Vysoč., Čížov	40 – 8, 9	32. Křivokl., Křivoklát, rez. Brdatka
21 – 2, 8	70. Mor. kras, Sloup	41 – 1, 2, 5, 6, 9,	32. Křivokl., Křivoklát, rez. Nezabud.
		10, 12, 14, 15,	skály
		17, 19	
25 – 3, 4	28e. Žlut. pah., Manětín	42 – 10, 11	32. Křivokl., Hracholusky,
26 – 1-3,	28e. Žlut. pah., Kotaneč	43 – 7, 8	32. Křivokl., Skryje
28 – 7, 8	63a. Žamb., Litice n. Orlicí,	44 – 3, 6,	88a. Král. hvozd, Hamry
30 – 1	55d. Tros. pah., Tachov		

3.2 Morfometrie

3.2.1 Vzájemné korelace mezi znaky

Popis jednotlivých vztahů mezi hodnocenými znaky byl vyjádřen parametrickými Pearsonovými výběrovými korelačními koeficienty popisujícími sílu lineární závislosti mezi znaky. Po provedení korelační analýzy (viz Příloha 1) bylo zjištěno, že žádná z dvojic hodnocených znaků není silně korelovaná ($r < 0,95$), a proto mohly být z tohoto ohledu použity všechny znaky pro statistické analýzy.

Nejčastější výskyt vyšších korelací je vidět u znaků postihující celkovou morfologii lístků v různých pozicích délky čepele. Z některých těchto znaků byly vytvořeny poměry délky k šířce lístků v různých pozicích délky čepele. Část původních znaků byla vypuštěna (vždy minimálně jeden ze znaků, ze kterých byl vytvořen poměr). Po předběžných analýzách se ukázaly tři tyto odvozené znaky (*enpil/w*, *pi7/8l/w*, *pi3/4l/w*) vhodnější než znaky původní.

3.2.2 Analýza hlavních komponent (PCA)

Analýza hlavních komponent (PCA) je metodou, která je vhodná k detekci hypotetických skupin v rámci zkoumaného souboru dat. Tato metoda nezohledňuje příslušnost jednotlivých objektů do předem definovaných skupin. PCA byla provedena na 35 hodnocených znacích.

Výsledné ordinační diagramy analýzy hlavních komponent všech analyzovaných vzorků (s vyloučením hybridních taxonů) jsou uvedeny na obr. 4a, 4b, 5a, 5b. První tři osy vysvětlují 45,4 % variability, z toho první osa 20,7 %, druhá 14,1 % a třetí 10,6 %.

V ordinačním prostoru prvních tří os PCA vytváří studovaný materiál tři výrazné shluky. Výrazně se od sebe oddělil shluk diploidních rostlin hodnocených jako subsp. *trichomanes*, dále shluk tetraploidních rostlin hodnocených jako subsp. *quadrivalens* a v posledním shluku se od výše uvedených skupin oddělily dohromady tetraploidní rostliny hodnocené jako subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis*. Je tedy zřejmé, že si jsou tyto taxony ve studovaných znacích velmi podobné.

V ordinačním diagramu závislosti první a druhé ordinační osy PCA (viz obr. 4a) se od sebe výrazně odlišily dva shluky. V jednom shluku se oddělily dohromady tetraploidní vzorky hodnocené subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* a v dalším, mnohem početnějším shluku, se dohromady odlišily tetraploidní rostliny hodnocené jako subsp. *quadrivalens* a diploidní rostliny subsp. *trichomanes*. Teprve až po vynesení závislosti první a třetí ordinační osy (viz obr. 5a) se velmi zřetelně od sebe oddělily vzorky z diploidní subsp. *trichomanes* od velkého shluku všech ostatních tetraploidních taxonů.

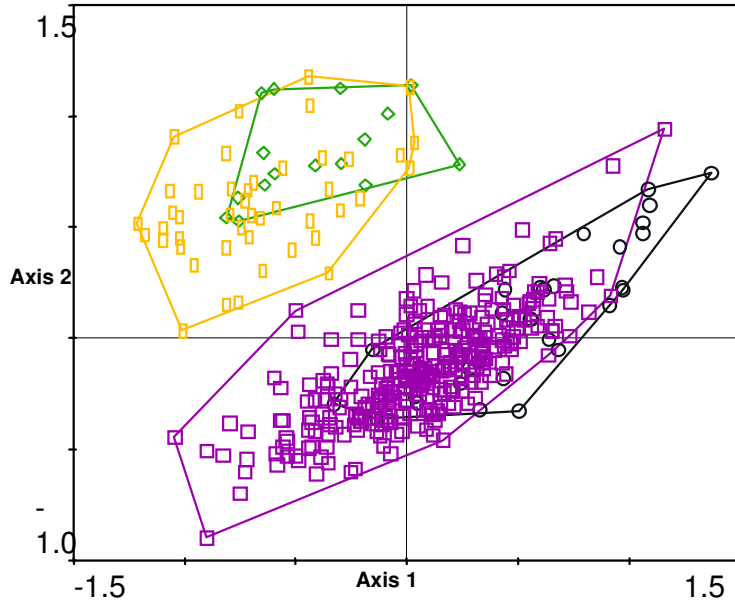
Výsledky společné analýzy dat dvou odlišných ploidních skupin mohou vyvolat jisté zkreslení, protože část vysvětlené variability se může týkat rozdělení skupin do

přirozených ploidních skupin, takže vztahy mezi taxony jedné ploidie mohou být tímto vlivem překryty.

Při pokusu o další rozdělení shluků tetraploidních skupin byla data pro diploidy subsp. *trichomanes* eliminována a tetraploidní rostliny byly následně analyzovány nezávisle. Výsledek analýzy ukazuje obr. 6a, 6b a 7a, 7b. První tři osy vysvětlují 44,2 % variability, z toho první osa 20,9 %, druhá 15,2 % a třetí 8,1 %. Jak vyplývá z obrázků 6a, 7a, i přes vyřazení diploidních rostlin z analýzy nedošlo k lepšímu oddělení tetraploidních taxonů. Při vynesení prvních dvou ordinačních os došlo stejně jako v obr. 4a k vylišení dvou shluků. Jeden je velmi početný se subsp. *quadrivalens* a druhý, obsahuje jednak rostliny determinované jako subsp. *pachyrachis* a jednak jako subsp. *hastatum*. Vynesení závislosti první a třetí osy (viz obr. 7a) tetraploidních vzorků ukazuje plynulý přechod a prolínání jednotlivých taxonů a žádné nové skupiny se nevylišují.

Ze znaků, které nejlépe odlišují diploidní subsp. *trichomanes* od zbylých tetraploidních taxonů (viz obr. 5b), jsou znaky, které jsou v tomto případě nejvíce negativně korelovány se shlukem diploidních rostlin. Jedná se o znaky: velikost spor (*sporlen*, *sporwid*), délka prstence na výtrusnici (*annulen*), přítomnost křídel na větvení s papilkami (*rhaled*), velké rozestupy mezi lístky v horní části čepele (*int3/4*, *int7/8*), přítomnost lemu na okrajích lístků (*edge*). V menší míře také jde o délku koncového lístku (*enpilen*), případně poměr délky k šířce koncového lístku (*enpil/w*) a o délku plevin (*scalen*).

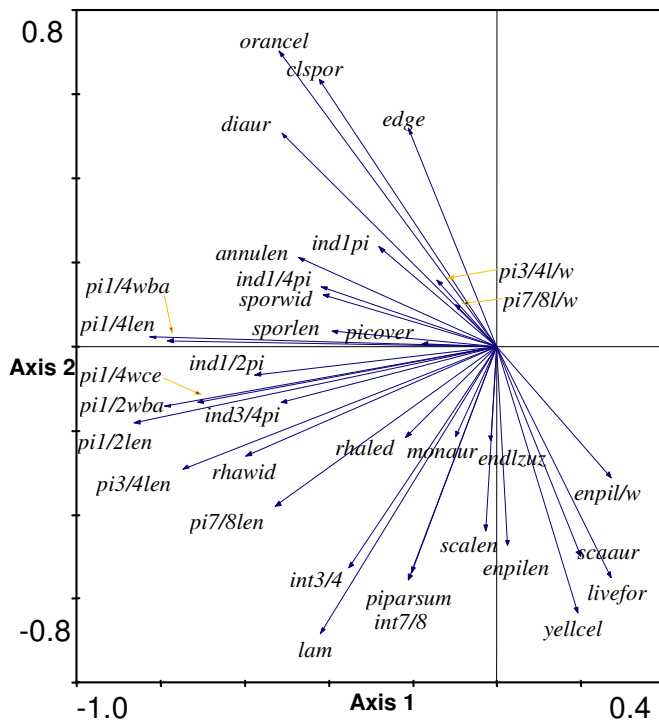
Znaky, kterými se nejlépe odlišují tetraploidní poddruhy (obr. 6a, 6b; 7a, 7b) subsp. *quadrivalens* od dvojice poddruhů subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* jsou následující: barva papilek na větveném křídle (*yellcel*, *orancel*), uzavřený typ výtrusnic (*scaaur*), lem (*edge*), dvououškaté lístky (*diaur*), životní forma (*livefor*) a řada dalších již méně významných znaků.



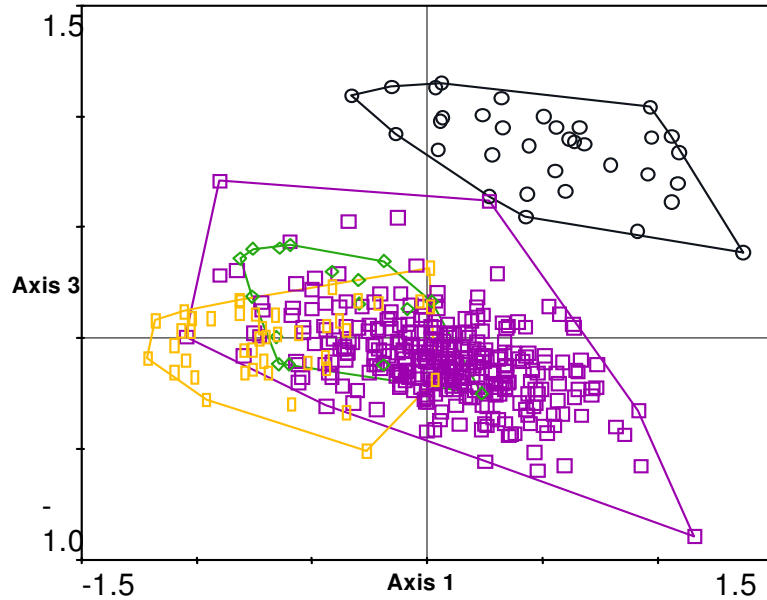
Obr. 4a: Ordinační diagram analýzy PCA všech analyzovaných rostlin, zobrazující první a druhou ordinační osu. První ordinační osa vysvětluje 20,7 % a druhá osa 14,1 % variability.

Legenda:

- — subsp. *trichomanes*
- — subsp. *quadrivalens*
- ◇ — subsp. *pachyrachis*
- ▭ — subsp. *hastatum*



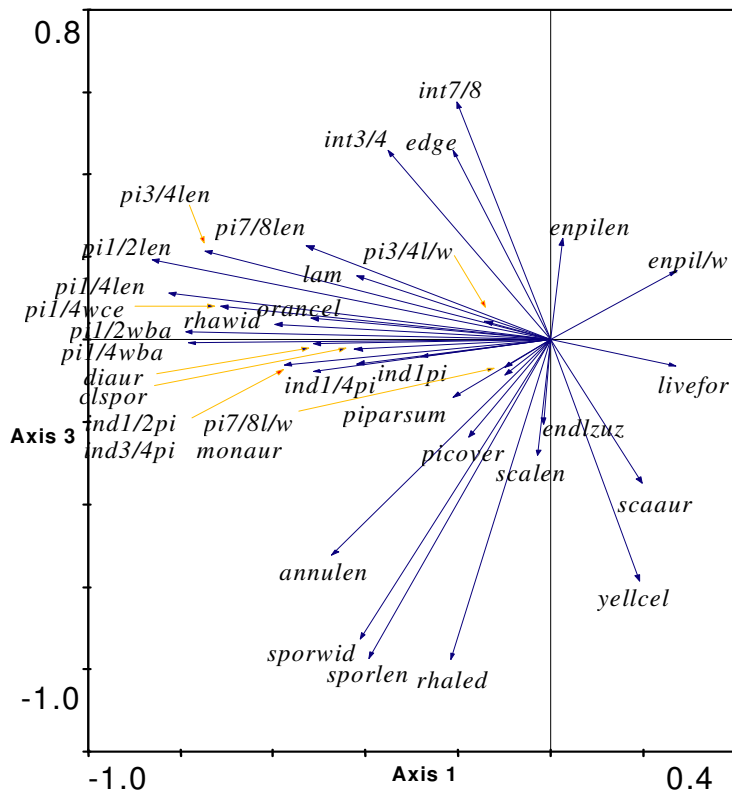
Obr. 4b: Ordinační diagram analýzy znaků PCA zobrazující první a druhou ordinační osu. První osa vysvětluje 20,7 % a druhá osa 14,1 % variability.



Obr. 5a: Ordinační diagram analýzy PCA všech analyzovaných rostlin, zobrazující první a třetí ordinační osu. První ordinační osa vysvětluje 20,7 % a třetí osa 10,6 % variability.

legenda:

- — subsp. *trichomanes*
- — subsp. *quadrivalens*
- ◇ — subsp. *pachyrachis*
- ▭ — subsp. *hastatum*



Obr. 5b: Ordinační diagram analýzy znaků PCA zobrazující první a třetí ordinační osu. První osa vysvětluje 20,7 % a třetí osa 10,6 % variability.

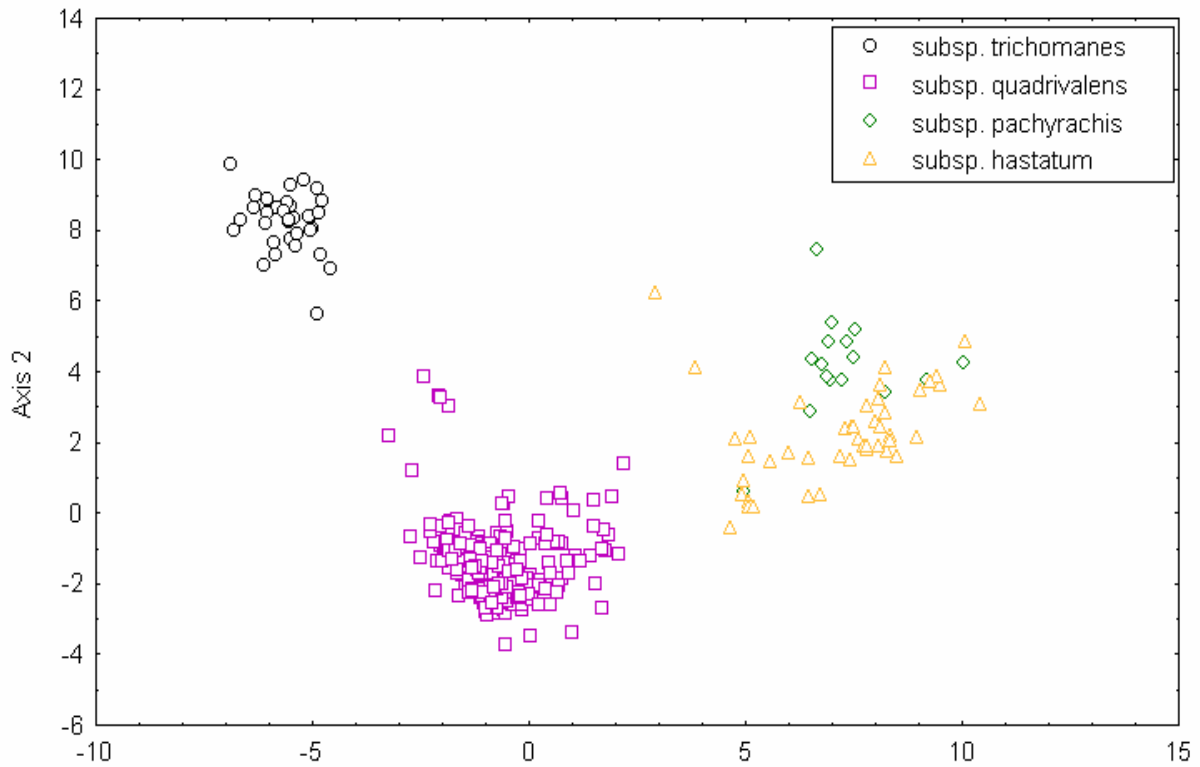
3.2.3 Diskriminační analýza

Pro studium podílu hodnocených znaků na odlišení jednotlivých poddruhů komplexu *Asplenium trichomanes* agg. byla použita kanonická diskriminační analýza (CDA). Počet vzorků v jednotlivých skupinách taxonů byl následující: subsp. *trichomanes* 37, subsp. *quadrivalens* 312, subsp. *pachyrachis* 16, subsp. *hastatum* 43.

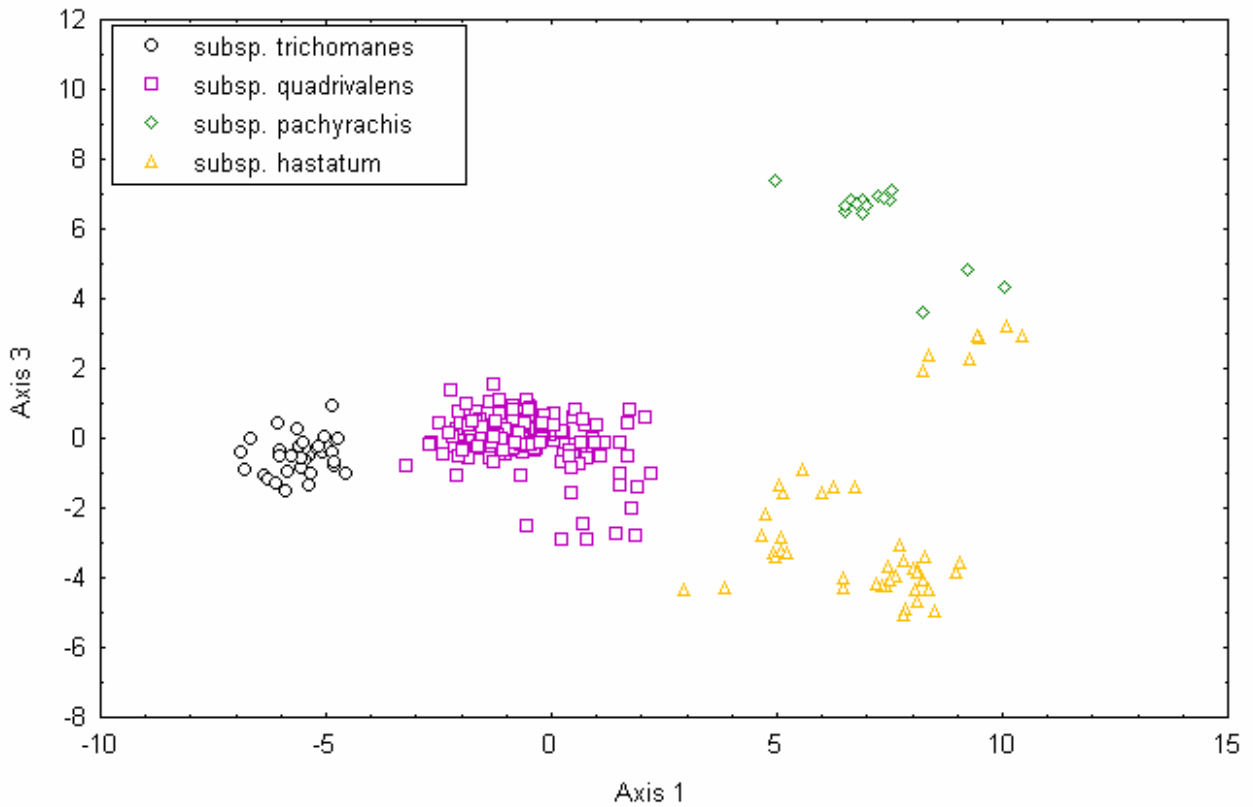
Na obrázcích 8 a 9 je znázorněn výsledek rozdělení jednotlivých poddruhů podél kanonických diskriminačních os na základě hodnocených znaků. Na obrázcích jsou patrné čtyři shluky reprezentující všechny čtyři studované poddruhy. První diskriminační osa nejvýrazněji odděluje subsp. *trichomanes*, subsp. *quadrivalens* a subsp. *hastatum*, druhá osa odlišuje diploidní subsp. *trichomanes* od ostatních tetraploidních poddruhů a na třetí diskriminační ose se odlišila subsp. *pachyrachis* uspokojivě od dalších taxonů. Na obr. 9 v pravé horní části v blízkosti shluku subsp. *pachyrachis* se vytvořil shluk jedinců skládajících se ze subsp. *pachyrachis* a subsp. *hastatum*. Po analýze byly jednotlivé vzorky zpětně revidovány a zdá se, že se jedná ve všech případech o správnou determinaci. Vzorky subsp. *hastatum* pocházejí v tomto shluku ze tří různých lokalit (nejedná se tedy o abnormální fenotypickou odchylku jedné lokality) a jedná se o jedince s některými netypickými znaky. Studium většího množství vzorků by jistě vedlo k upřesnění analýzy především u vzácné subsp. *pachyrachis*, u které není splněna teoretický optimální počet vzorků pro diskriminační analýzu.

Skutečnost, že se jednotlivé skupiny shluků nepřekrývají, svědčí o tom, že taxony se od sebe odlišily v analýze velmi dobře, což dokládají i relativně vysoké hodnoty kanonických korelačních koeficientů. Tyto korelační koeficienty interpretující důležitost kanonických os vyjadřují míru závislosti mezi diskriminační funkcí a rozdělením objektů do skupin. Pro první diskriminační osu mají hodnotu 0,957, pro druhou 0,946 a pro třetí diskriminační osu 0,836. Druhá mocnina tohoto koeficientu (1. osa = 0,916; 2. osa = 0,946; 3. osa = 0,699) je někdy považována za podíl variability hodnot diskriminační funkce vysvětlené rozdělením vzorků do skupin (KLEČKA 1980).

Vztahy mezi kanonickými osami, znaky a rozdělením objektů do skupin popisují různé koeficienty diskriminační funkce. Standardizované koeficienty (*standardized coefficients*) udávají jedinečný příspěvek jednotlivých standardizovaných znaků k rozdělení objektů do skupin podle dané osy (viz tab. 7). Pokud jsou však původní znaky vzájemně korelované (opakují tutéž informaci), je vyšší hodnota standardizovaného kanonického koeficientu přiřazena pouze jednomu z dvojice nebo ze skupiny korelovaných znaků. Je vhodné proto znát všechny znaky významné pro odlišení studované skupiny. Druhým významným koeficientem je faktorový (celkový) strukturní koeficient (*total structure coefficients*), který vyjadřuje míru korelace mezi znaky a jednotlivými kanonickými osami (viz tab. 7). Čím vyšší je absolutní hodnota tohoto koeficientu, tím více znak přispívá k oddělení objektů podél dané kanonické osy. Faktorové strukturní koeficienty se významně liší od standardizovaných koeficientů jednou důležitou vlastností: hodnoty faktorových strukturních



Obr. 8: Kanonická diskriminační analýza vzorků komplexu *Asplenium trichomanes* agg., vynesena je první a druhá diskriminační osa.



Obr. 9: Kanonická diskriminační analýza vzorků komplexu *Asplenium trichomanes* agg., vynesena je první a třetí diskriminační osa.

koeficientů pro příslušný znak se počítají bez ohledu na vliv ostatních znaků na danou kanonickou osu. Standardizované koeficienty u nekorelovaných znaků odpovídají faktorovým koeficientům, zatímco u korelovaných znaků je jejich hodnota nižší o podíl informace, která je oběma korelovaným znakům společná (MARHOLD et SUDA 2002).

Jak vyplývá z tab. 7, neexistuje jednotlivý znak, který by optimálně odlišoval studované taxony, protože hodnoty faktorových strukturních koeficientů jsou u všech sledovaných znaků velmi nízké. K úspěšné determinaci je vždy nutné použít kombinaci více znaků zároveň. Znaky nejvíce korelované s kanonickými osami a znaky s největším příspěvkem k rozdělení do definovaných skupin jsou uvedeny v tab. 7 tučně. Největší korelace pro konkrétní kanonické osy zde vykazují znaky jako je přítomnost oúšek na lístcích (*monoaur*, *diaur*), životní forma (*livefor*), dále

Tab 7: Faktorové strukturní koeficienty a standardizované koeficienty zjištěné v kanonické diskriminační analýze taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* agg. U faktorových strukturních koeficientů jsou tučně vyznačeny na jednotlivých osách nejvíce korelované znaky $|x| > 0,15$ a u standardizovaných koeficientů jsou tučně vyznačeny znaky s největším příspěvkem k rozdělení do definovaných skupin $|x| > 0,2$.

Znak	Faktorové strukturní koeficienty.			Standardizované koeficienty		
	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 1	Axis 2	Axis 3
LAM	-0,06662	-0,05079	-0,04572	-0,29505	0,100885	0,422229
INT3/4	-0,06925	0,01164	-0,08207	-0,20981	-0,12513	-0,04776
INT7/8	-0,1073	0,054251	-0,07389	-0,08567	0,215638	-0,03955
ENPILEN	-0,09395	-0,05333	0,025693	-0,12194	-0,12461	0,042627
PI7/8LEN	0,042095	-0,05873	-0,00431	0,230315	-0,29052	0,024355
PI3/4LEN	0,085312	-0,0231	-0,04966	0,061821	0,109739	-0,09118
PI1/2LEN	0,126868	-0,00467	-0,03838	0,182817	-0,01508	0,14019
PI1/2WBA	0,129531	-0,04133	-0,00723	0,226156	-0,06681	-0,02231
PI1/4LEN	0,151003	0,013051	-0,11193	-0,06524	-0,06337	-0,1958
PI1/4WCE	0,077076	-0,01373	-0,06738	-0,18331	-0,04536	-0,07232
PI1/4WBA	0,148687	-0,00976	-0,07338	0,144211	0,163496	0,080208
ANNULEN	0,121993	-0,06839	-0,00877	0,24381	-0,06644	0,002611
SCALEN	-0,05306	-0,11424	0,030659	-0,05458	-0,13389	0,005399
RHAWID	0,055702	0,001882	-0,00281	0,019454	0,103178	-0,03613
SPORLEN	0,279287	-0,41649	-0,10484	0,009152	-0,27667	-0,06544
SPORWID	0,34478	-0,40327	-0,04084	0,346704	-0,36812	0,062152
IND1PI	0,09319	0,042698	-0,03197	0,075613	0,154945	0,138817
IND1/4PI	0,080283	0,040556	-0,02641	-0,05958	0,193361	0,054671
IND1/2PI	0,075008	0,002338	-0,02782	0,080287	-0,03008	-0,10638
IND3/4PI	0,054292	-0,01132	-0,02283	0,024516	-0,05974	-0,12914
PIPARSUM	-0,04634	-0,08213	-0,01099	-0,00283	-0,10211	-0,23928
ENPIL/W	-0,14506	0,017886	-0,06359	-0,1609	0,101755	-0,06822
PI7/8L/W	0,060641	-0,02321	-0,0598	0,127108	-0,02505	-0,12761
PI3/4L/W	0,06822	0,024792	-0,01303	0,095223	-0,01014	0,008164
PICOVER	0,057524	-0,05241	-0,00164	0,096186	-0,0423	0,098895
MONO AUR	0,005092	-0,04651	0,014694	0,179813	0,009887	-0,08222
DIAUR	0,341335	0,129931	-0,4258	0,41493	0,159245	-0,61431
ENDLZUZ	-0,03772	-0,03986	0,043406	-0,0064	0,006722	0,088958
EDGE	0,139095	0,26454	0,081642	0,079101	0,189256	0,195471
RHIAUR	-0,10423	-0,19138	0,035959	-0,05084	-0,14077	-0,0224
CLSPOR	0,331717	0,125712	-0,06655	0,449039	0,076296	-0,12149
RHALED	0,177924	-0,47073	0,069524	0,018955	-0,29783	-0,00639
YELLCEL	-0,21965	-0,59931	0,082208	0,2751	-0,69227	0,247738
ORANCEL	0,497642	0,241533	0,033657	0,724897	-0,15023	0,034538
LIVEFOR	-0,31168	-0,19717	-0,74086	-0,19212	-0,18151	-0,89598

přítomnost a barva papilek na věténovém křídle (*yellcel*, *orancel*, *rhaled*), délka a šířka spor (*sporlen*, *sporwid*). Ta je ale významně korelovaná, jak vyplývá ze standardizovaných koeficientů. Nejvíce přispívají k rozdělení do skupin podél jednotlivých diskriminačních os (standardní koeficienty) znaky: délka čepele (*lam*), šířka spor (*sporwid*), dvououškaté lístky (*diaur*), zavřený typ výtrusnic (*clspor*), oranžové papilky na křídle větena (*orancel*) a životní forma (*livefor*).

Pro pokus o stanovení kombinace znaků, které společně umožňují co nejlepší oddělení stanovených skupin, byla použita kroková diskriminační analýza, která postupným výběrem (*forward selection*) vyhodnotila nejlepší kombinace znaků (viz tab 8). Hodnoty F-remove (*statistics for removal*) udávají statistickou významnost vybraných znaků v každém kroku diskriminační analýzy.

Z celkového počtu 35 analyzovaných znaků bylo postupným výběrem krokovou diskriminační analýzou vybráno 28 znaků, které ještě přispívají k rozdělení rostlin do jednotlivých skupin. Tento postup je vhodný k vyloučení nadbytečných znaků, kdy dvě nebo více proměnných nesou stejnou informaci. Omezené použití této metody však vyplývá ze vzájemných korelací jednotlivých znaků, kdy nemusí být některý důležitý znak vybrán, neboť jeho jedinečný diskriminační příspěvek je nižší než-li příspěvek jiných znaků již funkcí vybraných. Často je však třeba znát všechny znaky, které jsou důležité pro rozlišení skupin. Jejich jedinečná informace může být malá, ale lze ji vyjádřit pomocí kombinací znaků jiných. Proto nebylo sedm vyřazených znaků touto analýzou (viz znaky v dolní části tab. 8) z předchozí kanonické diskriminační analýzy vypuštěno.

Výsledky poměrně podobné předchozí kanonické analýze dává porovnání hodnot F-remove zjištěných zařazením pouze jediného znaku do diskriminační analýzy s hodnotami F-remove zjištěnými pro jednotlivé znaky krokovou diskriminační analýzou metodou *forward stepwise selection*, které uvádí tabulka 8.

Tab. 8: Hodnoty F-remove zjištěné v krokové diskriminační analýze znaků a pro jednotlivě zařazené znaky do diskriminační analýzy u poddruhů komplexu *Asplenium trichomanes* agg.

Znak	F-remove	
	jednotlivý znak	forward stepwise selection
YELLCEL	485,96	26,55
ORANCEL	430,75	24,76
LIVEFOR	357,85	138,43
DIAUR	246,7	73,71
SPORWID	361,94	21,49
CLSPOR	180,98	27,69
SPORLEN	317,34	5,4
EDGE	110,94	8,09
RHALED	302,79	6,34
PI7/8LEN	6,57	5,88
INT7/8	21,97	2,2
IND1PI	15,15	4,19
ANNULEN	27,24	6,58
ENPIL/W	32,5	4,26
IND1/4PI	11,56	3,06
MONO AUR	2,59	4,22
PI7/8L/W	7,13	3,51
PI1/2WBA	26,59	2,27
LAM	10,12	4,06
IND1/2PI	8,5	2,22
ENPILEN	16,43	2,51
RHIAUR	58,36	2,08
INT3/4	9,28	2,21
SCALEN	19,43	1,83
PICOVER	8,01	1,27
PI1/4WBA	34,22	1,9
PI1/4WCE	10,34	2,05
PI1/2LEN	24,1	1,3
PI3/4LEN	12,06	–
PI1/4LEN	37,54	–
RHAWID	4,56	–
IND3/4PI	4,63	–
PIPARSUM	10,94	–
PI3/4L/W	7,50	–

Velmi vysoké hodnoty F-remove u znaků barvy papilek na křídle včetně liště (*yellcel*, *orancel*) při analýze jednotlivých znaků nápadně klesají při krokové analýze. Je to způsobeno duplikací informace mezi těmito znaky. K obdobné duplikaci informace dochází také u znaků šířka a délka spor (*sporwid*, *sporlen*). Naopak zřejmě v kombinaci s délkou prstence u výtrusnice (*annulen*) se udržuje relativně vysoká hodnota F-remove, nezanedbatelně stoupá u délky čepele (*lam*). Znaky, u kterých výrazněji stoupá hodnota F-remove, značně zkvalitňují informaci získanou předchozími znaky. Nejméně významnými znaky pro rozdělení do skupin či duplikujícími se znaky, které byly při krokové diskriminační analýze zcela vyřazeny, jsou: délky lístků v 1/4 a 3/4 čepele (*pi3/4len*, *pi1/4len*, *pi3/4l/w*), celkový počet lístků na čepeli (*piparsum*), koncové zúžení čepele (*endlzuz*), šířka včetně (*rhawid*) a počet ostěr v 3/4 lístku (*ind3/4pi*).

Důležité znaky, které z krokové diskriminační analýzy (tab. 8) vyplývají, se v podstatné míře shodují s představou získanou o vzájemných vztazích znaků v předchozích analýzách.

3.2.4 Rozdíly hodnot jednotlivých znaků

Rozdíly mezi hodnotami jednotlivých kvantitativních znaků mezi taxony byly analyzovány jednocestnou analýzou variance (ANOVA). Znaky, u kterých nebyly zjištěny průkazné rozdíly ($p > 0.05$) mezi taxony, nejsou dále uvedeny v přehledu hodnot znaků (viz Příloha 1). Jedná se o tyto znaky: *int1*, *int1/2*, *pi7/8wce*, *annusmcl*, *ind7/8pi*, *enpisum*. Přehled základních charakteristik pro jednotlivé znaky (minimum, maximum, průměr, směrodatná odchylka) a výsledky analýzy variance a mnohonásobného porovnání (Tukey test) znaků mezi jednotlivými taxony jsou uvedeny v Příloze 1.

U binárních znaků byla zjištěna frekvence výskytu (kontingenční tabulky) jednotlivých stavů (0, 1) u všech těchto znaků pro jednotlivé taxony (viz tab. 9).

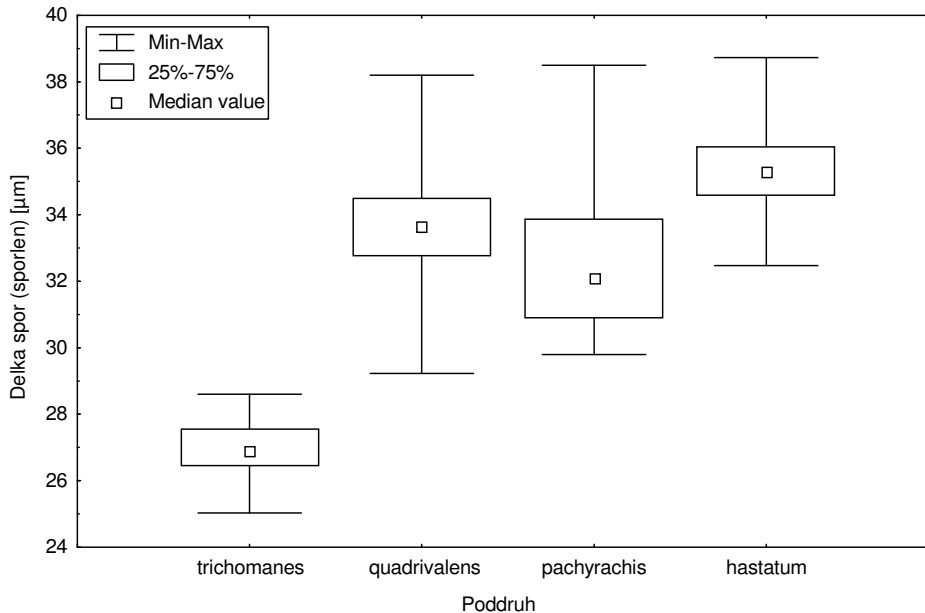
Tab 9: Frekvence výskytu stavu 1 u kvalitativních binárních znaků (0, 1) pro jednotlivé poddruhy komplexu. Tučně jsou vyznačeny nejvíce vysvětlující hodnoty $x < 0,2$ nebo $x > 0,8$.

Znak	<i>trichomanes</i>	<i>quadrivalens</i>	<i>pachyrachis</i>	<i>hastatum</i>
PICOVER	0	0,37	0,4	0,49
MONO-AUR	0	0,17	0,07	0,12
DIAUR	0	0,03	0,2	0,86
ENDLZUZ	0,63	0,72	0,64	0,47
EDGE	0,6	0,07	1	0,6
RHIAUR	0,18	0,72	0	0
CLSPOR	0	0,1	0,87	0,95
RHALED	0,03	0,97	0,8	0,91
YELLCEL	0,06	0,97	0	0,14
ORANCEL	0	0,01	1	0,84
LIVEFOR	1	0,99	0	0,84

3.2.5 Poznámky k některým významným determinačním znakům

3.2.5.1 Délka výtrusů (*sporlen*)

Délka výtrusů (*sporlen*) je znakem velmi výrazně korelovaným se stupněm ploidie taxonů a významně se statisticky liší mezi jednotlivými poddruhy ($F = 317,3$; $p < 10^{-5}$; mnohonásobné porovnání viz Příloha 1). Hodnota pro délku spor byla zjištěna měřením 20–30 spor na rostlinu, což je standardní metoda v pteridologii při hodnocení délky spor. Celkově muselo být změřeno více než 9 000 spor.



Obr. 10: Rozdíly v délkách výtrusů (*sporlen*) u jednotlivých poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. (skutečné hodnoty).

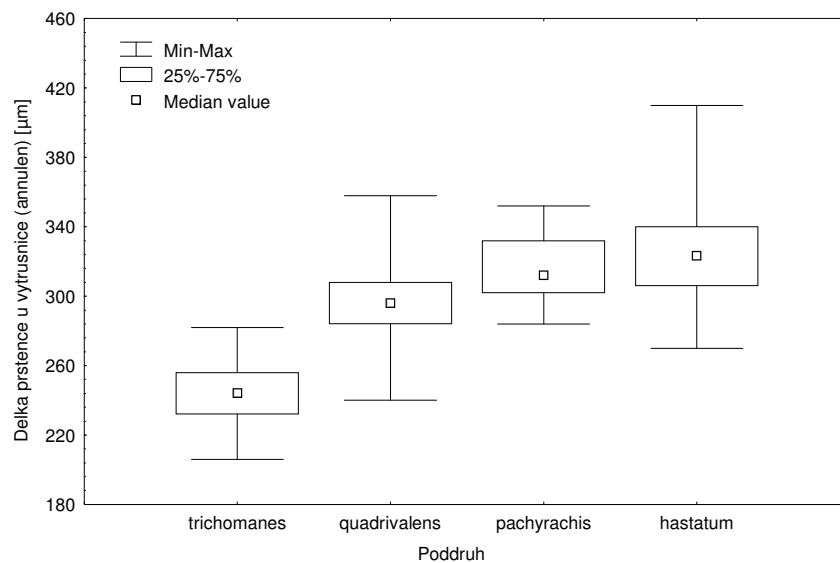
U diploidní subsp. *trichomanes* se průměrné rozmezí délek výtrusů pohybuje okolo 25–29 µm, zatímco u tetraploidních poddruhů se průměrné rozmezí délek výtrusů pohybuje okolo 29–39 µm (viz obr. 10). Jistý, již však méně patrný rozdíl v průměrných délkách výtrusů lze pozorovat i v rámci tetraploidních taxonů viz obr. 10.

Jednotlivé poddruhy se mohou odlišovat také celkovou ornamentací na povrchu výtrusů. Tato charakteristika je však obtížněji postihnutelná (viz Příloha 4).

3.2.5.2 Délka a charakter prstence na výtrusnici (*annulen*, *clspor*)

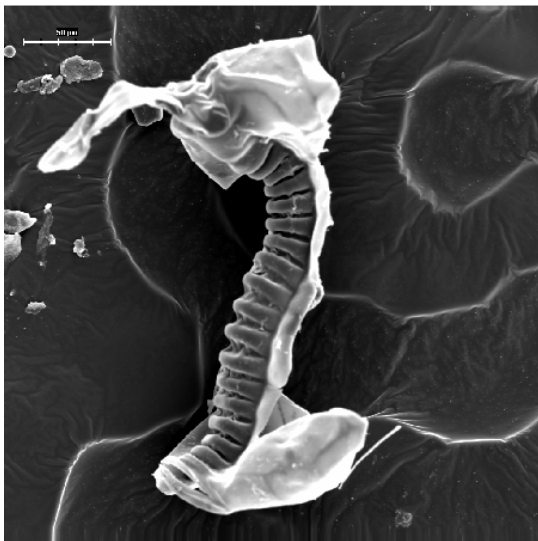
Délka prstence na výtrusnici (*annulen*) je opět znakem významně korelovaným se stupněm ploidie taxonů a významně se mezi některými taxony statisticky liší ($F = 126,11$; $p < 10^{-5}$; mnohonásobné porovnání viz Příloha 1). Hodnoty pro diploidní

subsp. *trichomanes* jsou opět výrazně nižší, než u hodnot pro tetraploidní taxony (viz obr. 11).

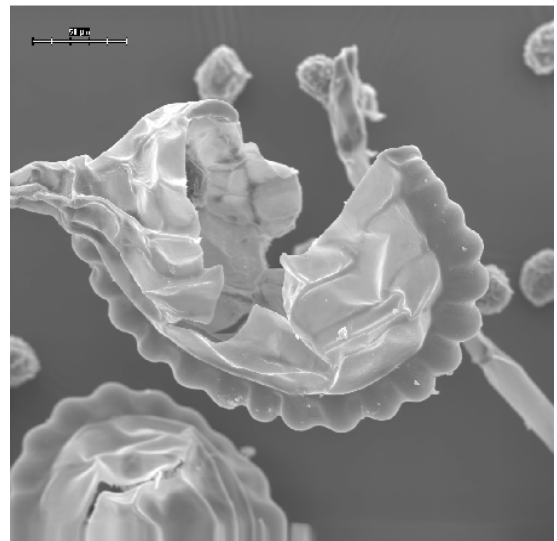


Obr. 11: Rozdíly v délkách prstence na výtrusnici (*annulen*) u jednotlivých poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. (skutečné hodnoty).

U poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. lze nalézt rozdílný charakter prstence resp. celé výtrusnice. Prvním typem je tzv. otevřený typ, kdy výtrusnice po dozrání spor pukne, roztrhne se a prstenec se téměř zcela napřímí (obr. 12). Naopak druhým typem je tzv. typ uzavřený, kdy výtrusnice po dozrání pukne, ale neroztrhne se a prstenec zůstane ohnutý (viz obr. 13).



Obr. 12: Otevřený typ výtrusnice (délka měřítka je 50 µm)

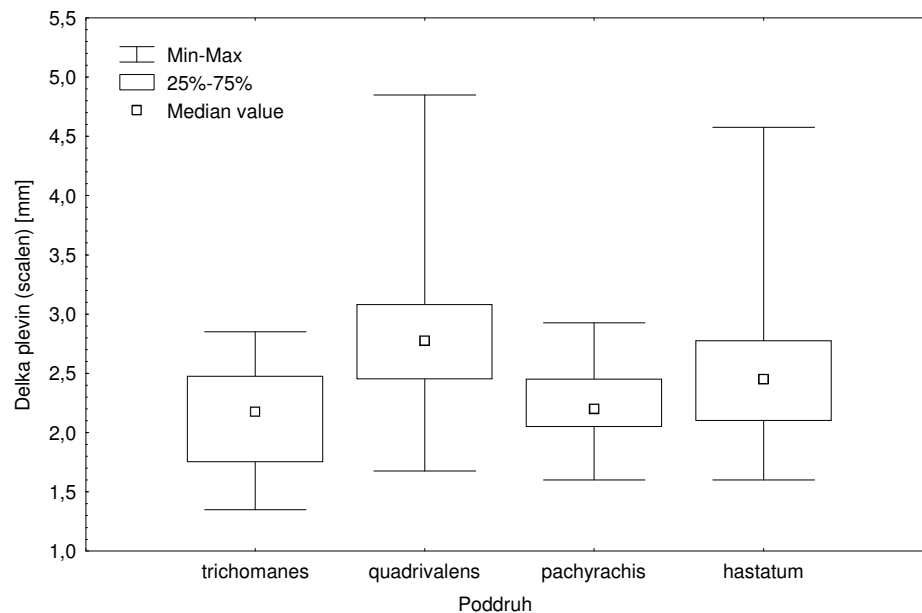


Obr. 13: Zavřený typ výtrusnice (délka měřítka je 50 µm)

Podle charakteru prstence na výtrusnici (*clspor*) lze taxony komplexu rozdělit do dvou skupin. U taxonů subsp. *trichomanes* a subsp. *quadriavalens* se vyskytuje výhradně otevřený typ výtrusnic (napřímený prsteneček) a u subsp. *pachyrachis* a subsp. *hastatum* lze nalézt téměř výhradně zavřený typ výtrusnic (ohnutý prsteneček). Frekvence výskytu typu prstence u jednotlivých poddruhů viz tab. 9, kap. 3.2.4.

3.2.5.3 Délka oddenkových plevin (*scalen*) a přítomnost přívěšků na plevinách (*scaaur*)

Délka oddenkových plevin (*scalen*) je jedním z nejdůležitějších znaků používaných běžně k determinaci v botanických klíčích. Tento znak se významně mezi některými taxony statisticky liší ($F = 19,43$; $p < 10^{-5}$; mnohonásobné porovnání viz Příloha 1). Ze získaných výsledků vyplývá, že délka plevin je vhodným znakem k odlišení pouze mezi subsp. *trichomanes* a subsp. *quadriavalens* (viz obr. 14).



Obr. 14: Rozdíly v délkách oddenkových plevin (*scalen*) u jednotlivých poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. (skutečné hodnoty).

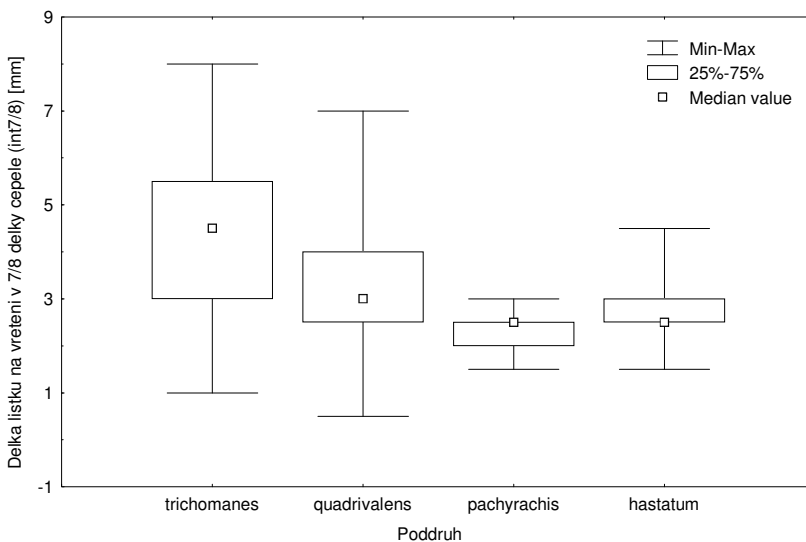
Na oddenkových plevinách u subsp. *quadriavalens* byly na bazální části nalezeny mnohobuněčné přívěsky (viz obr. 15). U dalších taxonů se tento znak zpravidla nevyskytuje. Frekvence výskytu přívěšků na plevinách u jednotlivých poddruhů viz tab. 9, kap. 3.2.4.



Obr. 15: Přívěšky na oddenkových plevinách

3.2.5.4 Vzdálenost mezi lístky na větvení v 7/8 délky čepele (*int7/8*)

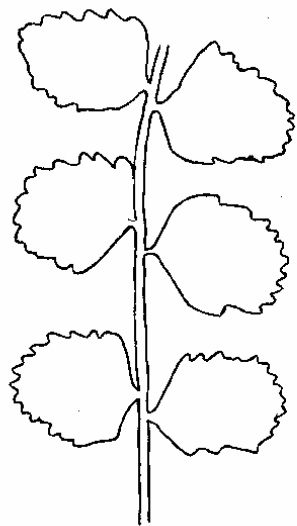
Vzdálenost mezi lístky na větvení v koncové (7/8) části délky čepele (*int7/8*) se významně statisticky liší mezi některými taxony ($F = 21,97$; $p < 10^{-5}$; mnohonásobné porovnání viz Příloha 1). Ze získaných výsledků vyplývá, že subsp. *trichomanes* má zřetelně delší rozestupy v 7/8 délky čepele než ostatní taxony (viz obr. 16).



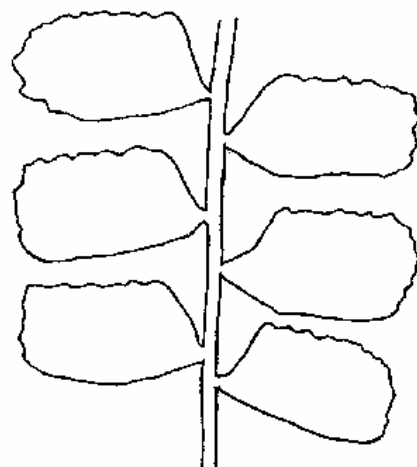
Obr. 16: Rozdíly ve vzdálenostech mezi lístky v 7/8 délky čepele (*int7/8*) u jednotlivých poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. (skutečné hodnoty).

3.2.5.5 Celkový charakter lístků

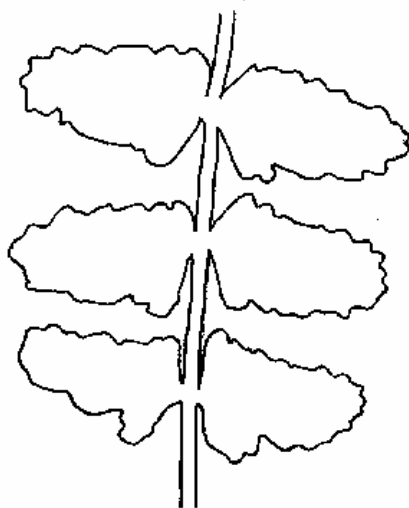
Jednotlivé taxony komplexu *A. trichomanes* agg. se dají odlišit charakteristickým tvarem lístů. Charakteristický tvar těchto lístků u jednotlivých poddruhů ilustrují obr. 17.



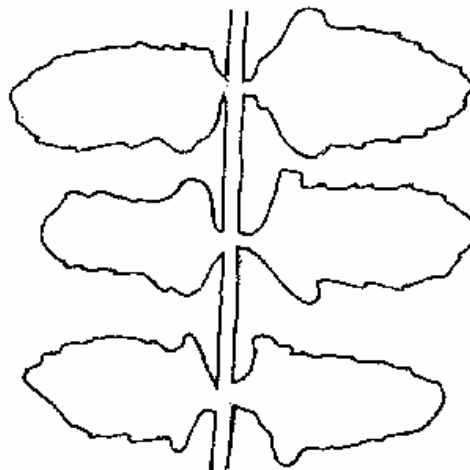
subsp. *trichomanes*



subsp. *quadrivalens*



subsp. *pachyrachis*

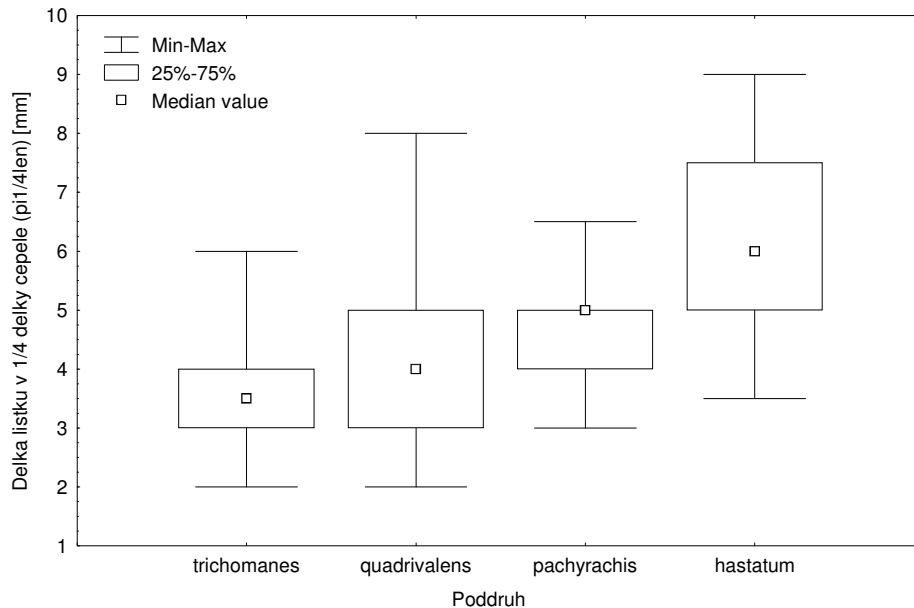


subsp. *hastatum*

Obr. 17: Nákresy tvarů lístů u jednotlivých taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* agg. asi v 1/3 délky čepele (orig. Hofhanzlová).

3.2.5.6 Délka lístků v 1/4 délky čepele (*pi1/4len*)

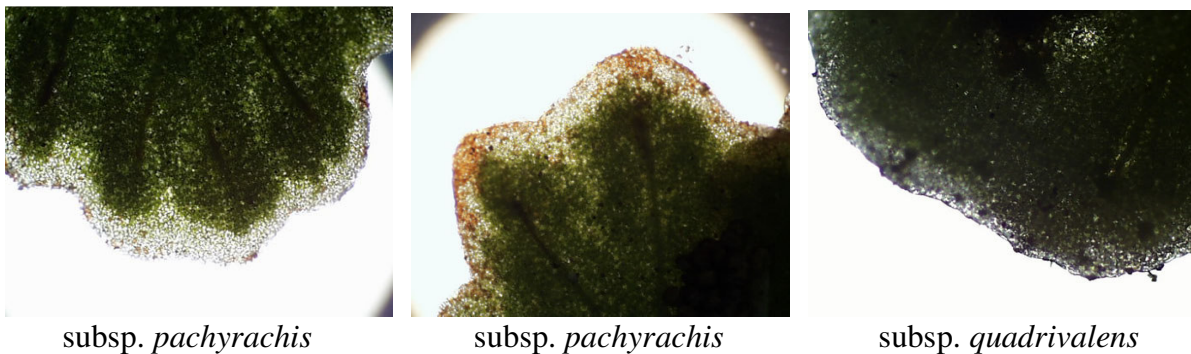
Délka lístků v 1/4 délky čepele (*pi1/4len*) se významně statisticky liší mezi některými taxony ($F = 37,54$; $p < 10^{-5}$; mnohonásobné porovnání viz Příloha 1). Subspecie *hastatum* se zřetelně liší nejdelšími lístky v 1/4 délky čepele od ostatních taxonů komplexu (viz obr. 18).



Obr. 18: Rozdíly v délkách lístků v 1/4 délky čepele (*pi1/4len*) u jednotlivých poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. (skutečné hodnoty).

3.2.5.7 Přítomnost lemu při okrajích lístků (*edge*)

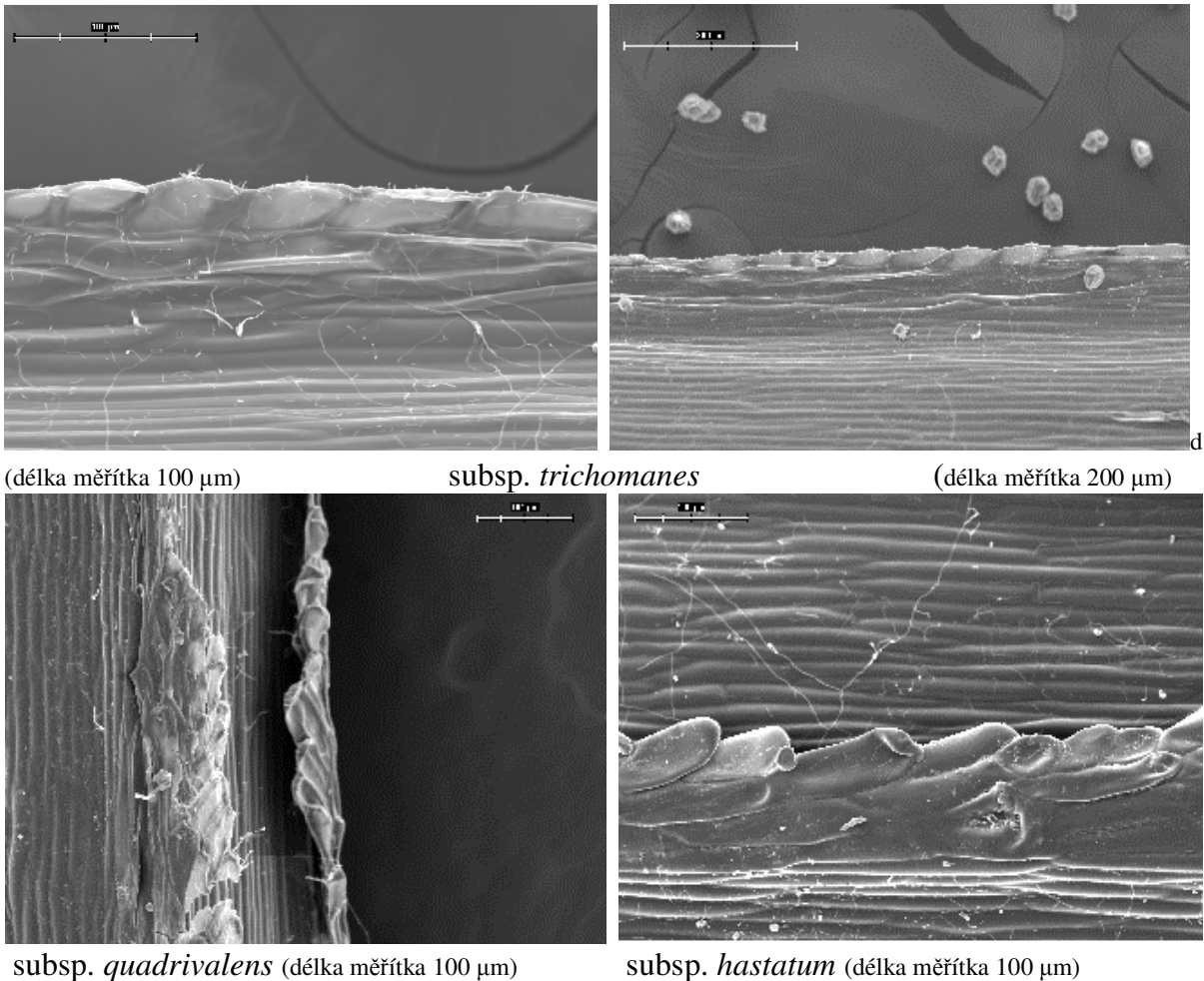
Na okrajích lístků u subsp. *pachyrachis* se nachází výrazný světlý lem (viz obr. 19). U dalších taxonů se tento znak zpravidla nevyskytuje. Frekvence výskytu lemu na okrajích lístků u jednotlivých poddruhů viz tab. 9, kap. 3.2.4.



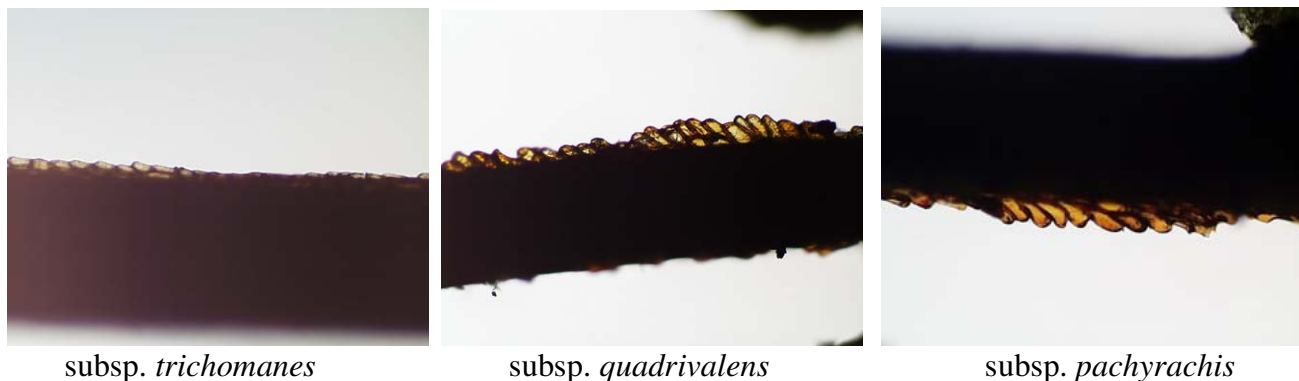
Obr. 19: Přítomnost lemu na okrajích lístků u subsp. *pachyrachis* v porovnání lístek bez lemu u subsp. *quadrivalens*.

3.2.5.8 Charakter a barva vřetenové lišty (*rhaled*, *yellcel*, *orancel*)

Po celé délce listového vřetená se nachází žlábek, na jehož okrajích se vždy vyskytují více či méně výrazné lišty s papilkami (*rhaled*). U subsp. *trichomanes* jsou papilky na těchto lištách velmi nevýrazné a zaoblené, zatímco u ostatních taxonů papilky na lištách tvoří výrazné až vícebuněčné shluky mnohdy s ostře zakončenými jednotlivými vystouplými papilkami (viz obr. 20). Také barva těchto papilek je charakteristická pro některé taxony komplexu *A. trichomanes* agg. U subsp. *trichomanes* jsou nevýrazné papilky světlé až mírně nažloutlé, u subsp. *quadriavalens* jsou výrazně žluté, subsp. *hastatum* je charakteristická oranžovou barvou těchto papilek podobně jako a u subsp. *pachyrachis*, kde zpravidla oranžově zbarvené papilky mají až načervenalý nádech (obr. 21). Frekvence výskytu papilek na vřetenové liště a jejich barvy u jednotlivých poddruhů je uvedena v tab. 9, kap. 3.2.4.



Obr. 20: Rozdíly v charakteru vřetenové lišty (*rhaled*).



subsp. *trichomanes*

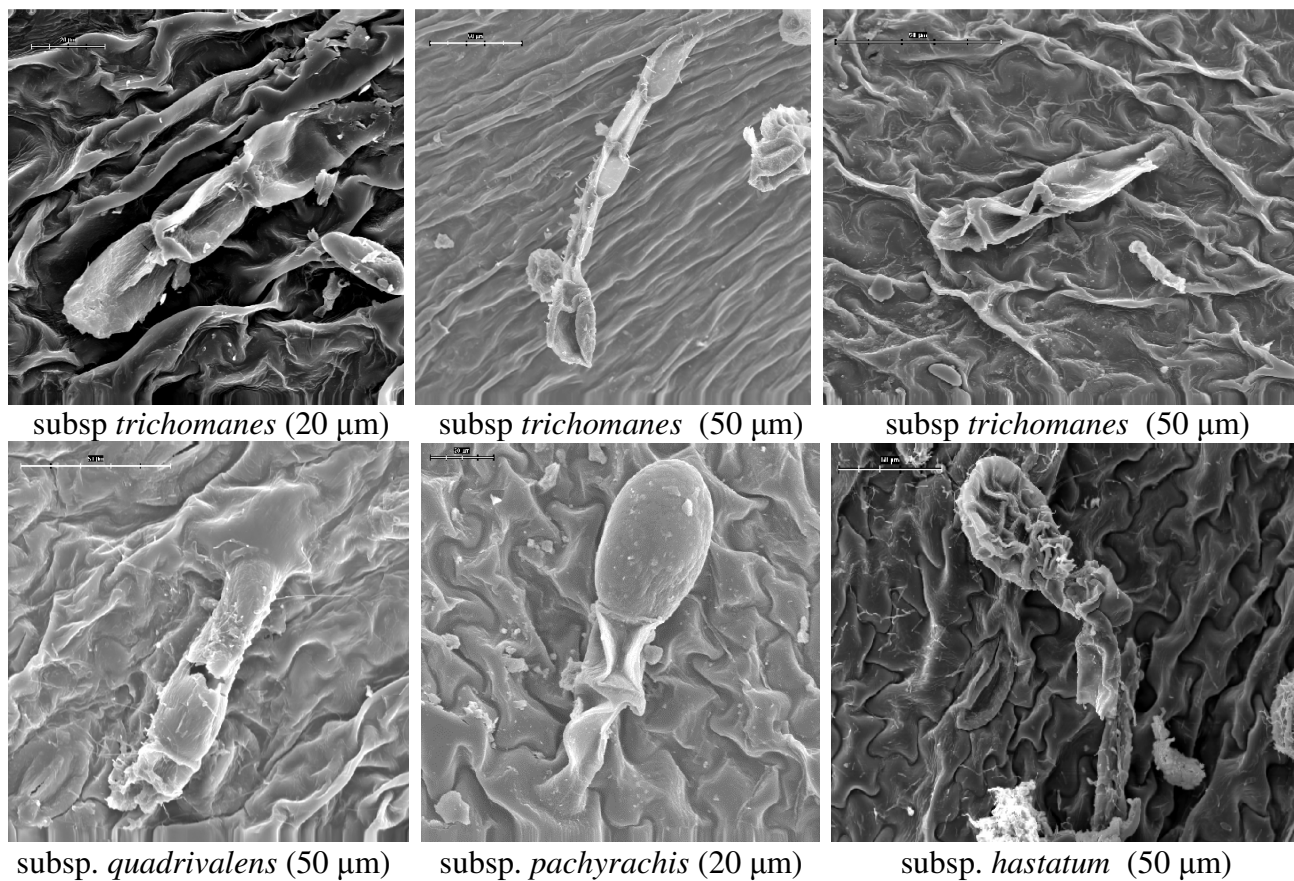
subsp. *quadrivalens*

subsp. *pachyrachis*

Obr. 21: Rozdíly v charakteru a barvě vřetenové lišty (*rhaled, yelcel, orancel*) mezi poddruhy komplexu *A. trichomanes* agg.

3.2.5.9 Žlázky na spodní straně lístků (*hairpin*)

Na spodních stranách lístků byly překvapivě u všech poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. nalezeny zcela vyvinuté žlázky (viz obr. 22).



subsp. *trichomanes* (20 μ m)

subsp. *trichomanes* (50 μ m)

subsp. *trichomanes* (50 μ m)

subsp. *quadrivalens* (50 μ m)

subsp. *pachyrachis* (20 μ m)

subsp. *hastatum* (50 μ m)

Obr. 22: Žlázky na spodní straně lístků (*hairpin*) u jednotlivých poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. Hodnoty za názvy taxonů udávají délky měřítka.

3.3 Hybridní taxony

Z celkového počtu 434 analyzovaných rostlin bylo nalezeno 26 rostlin hybridních (= 6 % z celkového počtu analyzovaných rostlin). Podíl hybridních rostlin v revidovaném herbářovém materiálu činil asi 7 % (viz Příloha 3). Většina kříženců se zpravidla vyznačuje intermediárními morfologickými znaky mezi rodičovskými taxony (viz Příloha 4), abortovanými výtrusy (viz obr 23; srovnej s obrázky vyvinutých výtrusů Příloha 4) a často velkým podílem abortovaných výtrusnic (viz obr. 24; srovnej s obrázky vyvinutých výtrusnic obr. 12, 13 v kap. 3.2.5.2).

V průběhu studia byly nalezeny tyto 4 hybridní taxony:

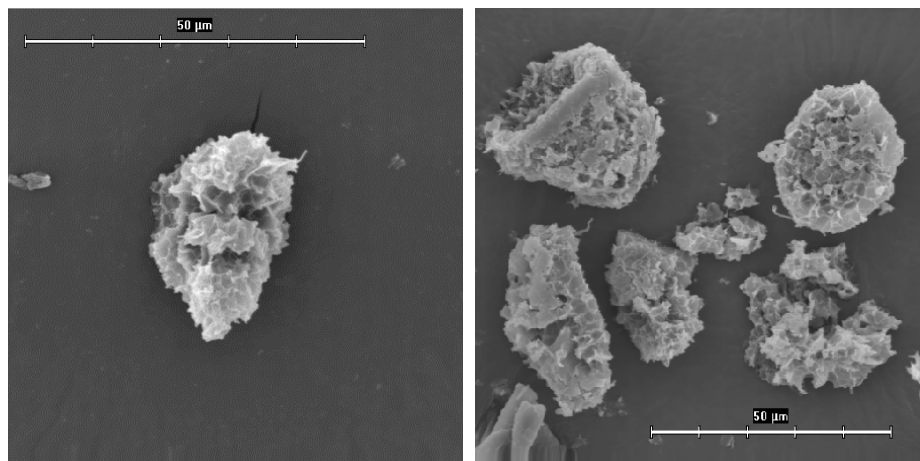
A. trichomanes **nothosubsp. lusaticum** (subsp. *quadrivalens* × subsp. *trichomanes*)
3 rostliny

A. trichomanes **nothosubsp. lovisianum** (subsp. *hastatum* × subsp. *quadrivalens*)
17 rostlin

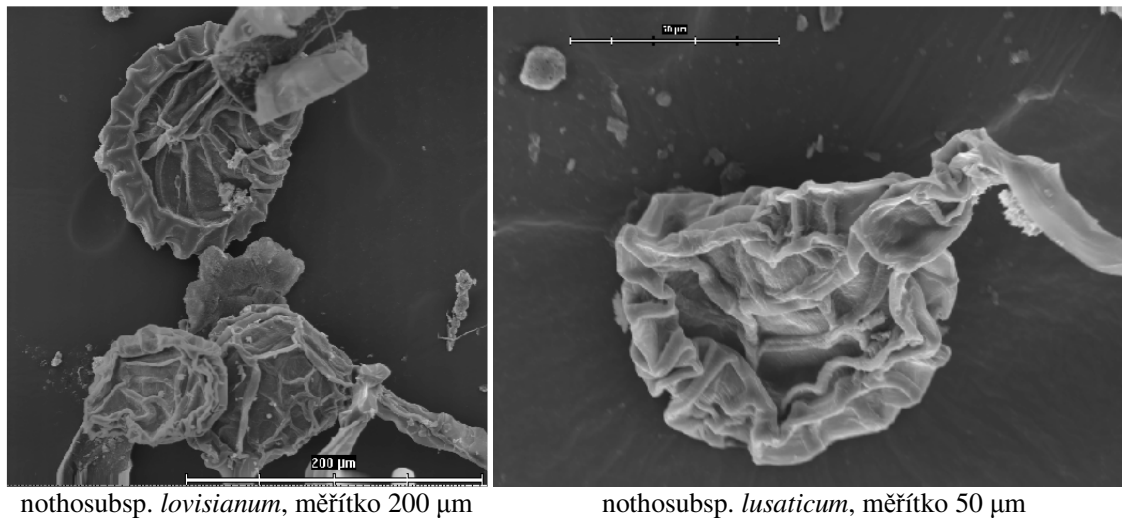
A. trichomanes **nothosubsp. moravicum** (subsp. *hastatum* × subsp. *pachyrachis*)
5 rostlin

A. trichomanes **nothosubsp. staufferi** (subsp. *pachyrachis* × subsp. *quadrivalens*)
1 rostlina

Pomocí metody průtokové cytometrie byla ověřena triploidní nothosubsp. *lusaticum*. Některé vzorky od všech ostatních hybridních taxonů revidoval také zahraniční specialista S. Jessen.



Obr. 23: Abortované výtrusy u hybridních taxonů (nothosubsp. *lovisianum* 6-13). Délka měřítka je 50 µm.



Obr. 24: Abortované výtrusnice u hybridních taxonů.

3.4 Revize rozšíření jednotlivých taxonů komplexu

Revize rozšíření jednotlivých taxonů komplexu *A. trichomanes* agg. byla provedena na základě vlastních sběrů, které převyšují rámec studovaných lokalit a na základě revize herbářových položek z největších veřejných herbářových sbírek CB, PR, PRC, BRNU, BRNM. Celkem bylo revidováno více než 800 herbářových položek (viz Příloha 3). Zatím se jedná o předběžnou revizi rozšíření, jelikož z časových důvodů nebylo možné v rámci této práce dokončit kompletní revizi rozšíření jednotlivých taxonů na území ČR. Detailní rozbor rozšíření jednotlivých poddruhů je uveden v rámci zpracování jednotlivých poddruhů v kapitole 3.5 (viz obr. 25–28).

3.5 Charakteristika poddruhů nalezených v ČR

V následujícím přehledu je uvedena charakteristika poddruhů komplexu *Asplenium trichomanes* na základě studovaných rostlin z České republiky a excerptce údajů ze zahraniční literatury (především z materiálů Jessena [JESSEN 1997, 1999]). Celkový popis jednotlivých taxonů je pojat stejnou formou, jako jsou zpracovány taxony pro Květenu ČR (CHRTEK, SLAVÍK et TOMŠOVIC 1982).

Asplenium trichomanes L. – sleziník červený

A. trichomanes LINNAEUS., Sp. Pl. ed. 1: 1080, 1753. – Syn.: *Asplenium trichomanoides* LUMN. Fl. Poson. 462, 1791. – *Asplenium saxatile* SALISB. Prodr. Stirp. 403, 1796.

Vytrvalé hustě trsnaté byliny s vodorovným nebo vystoupavým oddenkem hustě pokrytým červenohnědými až tmavohnědými plevinami; pleviny až 5 mm dl., kopinaté až čárkovitě kopinaté s tmavohnědým až červenohnědým středním žebrem, celokrajné n. na okrajích s drobnými mnohobuněčnými přívěsky. Listy stejnotvaré, vzpřímené, převislé, n. růžicovitě k podkladu přitisklé, jednoduše zpeřené, úzce čárkovitě kopinaté, nahloučené v hustém trsu, přezimující, (1,5–)6–20(–35) cm dl., a 1,5(–2) cm šir., čepel k vrcholu se zřetelně zužující n. nezúžená, přímá n. obloukovitě, zřídka až esovitě prohnutá; lístky vstřícné nebo střídavé v (9–)15–28(–48) párech, výrazně oddálené n. sblížené, dotýkající se až střežovitě se překrývající, tuhé n. jemné konzistence, s krátkým hnědým až zeleným řapíčkem 0,2–0,6 mm dl. n. přisedlé, okrouhlé až vejčité, obdélníkovité n. trojúhelníkovité až hrálíkové, symetrické n. výrazně nesymetrické, na bázi uťaté n. k řapíčku klínovitě zúžené případně s jedním n. dvěma výraznými oušky, na okrajích hustě n. řídcce zubaté, se zvlněným okrajem n. téměř celokrajné, vzác. s výrazným bílým lemem, (2–)4–7(–18) mm dl. a 2–4(–8) mm šir., tmavě n. žlutě zelené, na spodní straně řídcce n. hustě žláznaté, žlázky jednoduché, světlé n. zakončené velkou kulovitou až válcovitou žlutou koncovou buňkou, koncový lístek jednoduchý n. členěný do 3(–6) dílů, (1,5–)3–7(–13) mm dl. a (1–)2–6(–10) mm šir.; průduchy (32–)35–47(–55) μm dl.; vřeteno tmavohnědé až červenohnědé, zpravidla lesklé, tuhé n. velmi křehké, ve středu čepelce 0,2–0,6 mm šir., zřetelně křídlaté, křídla s výraznými žlutými až oranžovými papilkami n. téměř bez papilek; řapík se stejnou konzistencí jako vřeteno, výrazně kratší než čepel, 1–5 cm dl. Výtrusnicové kupky podlouhlé, kryjící výtrusnice do zralosti výtrusů, na nejspodnějších lístcích bez ostěr, na lístcích ve středu čepelce po 3–8 ostěrách na jednom lístku, ostěra bělavá, celokrajná nebo mělce vroubkovaná. Výtrusnice hnědé až načervenalé, po puknutí s napřímeným nebo srpovitě zahnutým prstencem 200–410 μm dl. Výtrusy oválné zřídka kulovité, světle až tmavě hnědé, na povrchu s ostnatými lištami a jednotlivými drobnými ostny, (20–)25–38(–47) μm dl. a 20–28 μm šir. VII–X. Hkf.

2n = 72, 144 (extra fines) (ČR: 2x a 4x rostliny zjištěny ve více případech z celého území)

Variabilita: Morfologicky velmi proměnlivý druh zvláště ve tvaru a členění čepelce a lístků, velikostí spor, plevin, výtrusnic aj. Lze rozlišit několik taxonů různé ploidní úrovně se specifickou preferencí různých typů substrátů, které bývají hodnoceny nejčastěji na úrovni subspecie. V současnosti je ze střední Evropy udáváno pět subspecií. Na našem území se s jistotou vyskytují čtyři. Jediná subspecie, která nebyla dosud z území České republiky potvrzena je *Asplenium trichomanes* subsp. *inexpectans* LOVIS. Tento diploidní poddruh je znám také z vápencových oblastí některých států střední Evropy (Rakousko, Slovensko). Vyznačuje se vzpřímenými listy, výrazně jemnými, čtvercovitými případně obdélníkovitými lístky, navzájem se dotýkajícími, s čepelí k vrcholu nezúženou pouze 7–12 cm dl., a s 4–7 mm širokým koncovým lístkem; spory (23–)29–36(–42) μm dl.; 2n = 72.

- 1a Listy vzpřímené n. převislé; čepel (3,5–) 6–25(–35) cm dl. a 6–10 mm šir., k vrcholu se zužující, lístky zpravidla nesymetrické, na větvení více či méně oddálené, vz. se navzájem dotýkající, okrouhlé, vejčité n. obdélníkovité, na bázi bez výrazných oušek n. vz. s jedním ouškem, okraj lístků bez výrazného bílého lemu, s četnými malými a oblými zuby, koncový vrcholový lístek asi 1,5–3 × delší než široký, na spodní straně lístků roztroušené žlázy n. jednoduché chlupy, ve spodní čtvrtině čepele zpravidla jen 0–3 výtrusných kupek; větveno tenké, vzpřímené n. mírně zahnuté, větvenová křídla se světlými, žlutými n. téměř neznatelnými papilkami, pleviny často s třásnitými přívěsky; výtrusnice po puknutí s napřímeným prstencem.....2
- b Listy růžicovitě uspořádané a zpravidla přitisknuté k podkladu, čepel (1,5–)6–14(–22) cm dl., 8–15 mm šir., k vrcholu zpravidla nezúžená, lístky zpravidla symetrické, na větvení většinou hustě nahloučené a vzájemně se dotýkající až střechovitě překrývající, podlouhle obdélníkovité až trojúhelníkovité hrálovité, často s dvěma ouškami, okraj lístků někdy s výrazným bílým lemem, často s nápadně hluboce zoubkovanou n. pouze zvlňenou, koncový vrcholový lístek stejně nebo nejvýše 1,5 × delší než široký; na spodní straně lístků jednotlivé až roztroušené žlázy (především u báze) ukončené velkou kulovitou až válcovitou buňkou; ve spodní čtvrtině čepele zpravidla 3–6 výtrusných kupek; větveno nápadně silné, křehké, srpovitě až esovitě zakřivené, větvenová křídla s výraznými oranžovými až načervenalými papilkami; pleviny bez třásnitých přívěsků; výtrusnice po puknutí zpravidla se srpovitě zakřiveným prstencem..... 3
- 2a Lístky tenké, okrouhlé zřídka eliptické, čepel s výraznými rozestupy mezi lístky (3–6 mm) v hor. části čepele (vzdálenost mezi řapíčky); větvenová křídla se světlými, téměř neznatelnými papilkami; pleviny převážně kratší než 3 mm, zpravidla bez třásnitých přívěsků; prstenec výtrusnice asi 200–280 μm dl., výtrusy (20–)25–29(–35) μm dl., světle jantarově hnědé subsp. *trichomanes*
- b Lístky tlusté, obdélníkovité až vejčité, čepel s nevýraznými rozestupy mezi lístky (2,5–3,5 mm) v hor. části čepele (vzdálenost mezi řapíčky), až vzájemně se dotýkající; větvenová křídla s výraznými žlutými papilkami; pleviny zpravidla delší než 3 mm často s několika třásnitými přívěsky; prstenec výtrusnice asi 240–360 μm dl.; výtrusy (24–)29–38(–45) μm dl., tmavě až světle hnědé
subsp. *quadrivalens*
- 3a Listy nálevkovitě uspořádané, vzpřímené, někdy k podkladu přitisknuté; lístky obdélníkovité až trojúhelníkovité hrálovité, v dol. části čepele zpravidla se dvěma výraznými ouškami, okraj zvlňený n. vzác. s malými oblými zuby, bez přítomnosti výrazného bílého lemu, lístky navzájem se dotýkající někdy až překrývající n. mírně od sebe oddálené, svrchní strana čepele nažlutle zelená; větveno tuhé, zpravidla vzpřímené n. mírně zahnuté; výtrusy tmavě až světle hnědé, při pozorování zpravidla neprůsvitné subsp. *hastatum*
- b Listy k podkladu růžicovitě přitisknuté, lístky úzce obdélníkovité až podlouhle trojúhelníkovité, někdy se jedním až dvěma ouškami; okraj s nápadnými hluboce vykrojenými, kupředu namířnými zuby n. pouze zvlňený zpravidla s výrazným úzkým světlým lemem, lístky hustě na větvení nahloučené, zpravidla střechovitě se překrývající, svrchní strana čepele namodrale zelená; větveno křehké, zpravidla obloukovitě až esovitě prohnuté; výtrusy světlé, jantarově hnědé a při pozorování zpravidla zřetelně průsvitné.....
.....
.....
.....

.....
 subsp. *pachyrachis*

(a) subsp. *trichomanes* – sleziník červený pravý

Asplenium trichomanes subsp. *trichomanes*. – Syn.: *A. trichomanes* subsp. *bivalens* D. E. MEY., Ber. Deutsch. Bot. Ges. 74:456, 1962. – *A. melanocaulon* WILLD. Enum. Pl. Hort. Berol. 1072, 1809. – *A. trichomaniforme* H. P. FUCHS Acta Bot. Acad. Sci. Hungar. 9:19, 1963, nom. inval. – *Asplenium linnaei* SOÓ, Symp. Syst.-Geob. Fl. Ver. Hungar. 1:531, 1964.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 104 (et *A. t.* nothosubsp. *lusaticum*, *A. t.* subsp. *quadrivalens*), 401 (et *A. t.* nothosubsp. *lusaticum*, *A. t.* subsp. *quadrivalens*). – Extra fines: CALLIER Fl. Siles. Exs., no 1192. – Fl. Hung. Exs., no 331 (et *A. t.* subsp. *quadrivalens*).

Pleviny červenohnědé zpravidla do 3,5 mm dl., na okrajích celokrajné, vzácně s mnohobuněčnými přívěsky. Listy vzpřímené, (4–)8–16(–25) cm dl., čepel přímá, k vrcholu zřetelně se zužující, lístky v (9–)15–28(–40) párech, výrazně oddálené především v horní části čepele, téměř přisedlé, okrouhlé až vejčité u báze klínovitě zúžené, zpravidla nesymetrické, bez oušek, na okrajích výrazně zubaté n. téměř celokrajné, v 1/4 čepele (2–)3–4(–6) mm dl., na spodní straně řídce žláznaté n. chlupaté, koncový lístek jednoduchý, průduchy (32–)35–40(–45) µm dl.; včetně červenohnědé, tuhé, ve středu čepele (0,2–)0,3–0,4(–0,6) mm šir., zřetelně křídlaté, křídla téměř bez výrazných papilek. Výtrusnicové kupky na lístcích ve středu čepele po 3–5 na jednom lístku. Výtrusnice hnědé, po puknutí s napřímeným prstencem, 200–280 µm dl. Výtrusy žlutavé až světle hnědé, v mikroskopu zřetelně průsvitné, (20–)25–29(–35) µm dl. VII–X. Hkf.

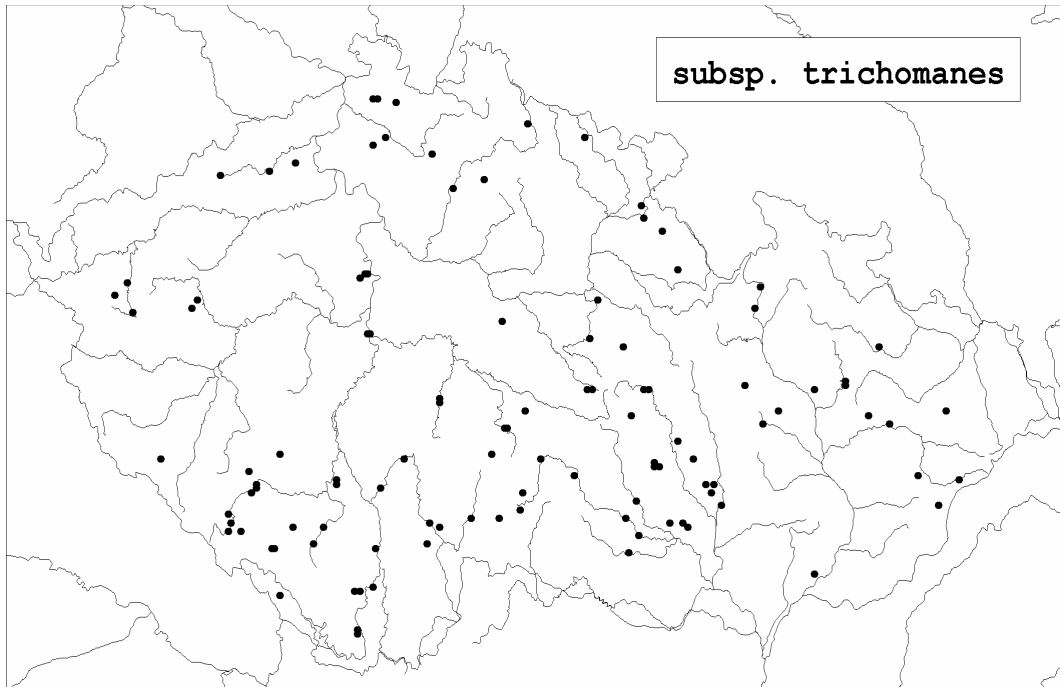
2n = 72 (extra fines) (ČR: diploidní stupeň rostlin zjištěn ve více případech z celého území)

Ekologie a cenologie: Vlhčí a stinnější skály, často porostlé mechem, skalní štěrbin, sutě, zřídka zdi. Roste výhradně na kyselých silikátových horninách nebo na hadci, zřídka ve štěrbinách zdi a kamenných snosech bez bazické malty. Vyskytuje se především ve společenstvech řádu *Androsacetalia multiflorae* (diagnostický taxon).

Rozšíření v ČR: Těžištěm rozšíření je mezofytikum, vzácněji v termofytikum a oreofytikum. Roste roztroušeně po celém území od nížin do hor (max.: Krkonoše, Krausovy boudy 850 m; Šumava, Stožecká skála 960 m).

T: 3. Podkruš. pán. (Červený Hrádek u Jirkova), 4a. Loun. střed. (Bílina na vrchu Bořen), 9. Dol. Povlt. (Praha v údolí Šárky a na vrchu Podbaba), 11b. Poděb. Pol. (Kolín), 12. Dol. Pojiz. (Trenčín), 18b. Dolnomor. úv. (Bzenec). – **M:** 28b. Kaň. Teplé (Bečov nad Teplou), 28c. Mnich. had. (Mnichov), 28d. Touž. vrch. (Teplá u Mariánských Lázní), 28e. Žlut. pah. (Brdo, Rabštejn), 33. Branž. hv. (Domažlice pod hradem Herštýn), 36a. Blat. (Blatná), 36b. Horaž. (Velešice), 37a. Hor. Poot. (Nové Městečko, Rejštejn, Čeňkova pila, Kašperské Hory), 37b. Suš.-horaž. váp. (Horažďovice pod hradem Prácheň, Hejná, Týnec), 37e. Volyň. Předšum. (Černětice, Vimperk), 37h. Prach. Předšum. (Žichovec), 37k. Křem. had. (Holubov, Křemže), 37l. Českokr. Předšum. (Kamenný Újezd, Hašlovice), 37n. Kapl. mezih. (Slubice), 38. Bud. pán. (Vodňany), 39. Třeboň. pán. (Mezimostí n. N., Lomnice n. L.), 40a. Pís.-hlub. hřeb. (Písek, Hluboká), 41. Stř. Povlt. (Bechyně, Petrovice, Davle, Hněvkovice, Chlumeck u Tábora), 42b. Táb.-vlaš. pah. (Březina, Louňovice), 44. Mileš. střed. (Milešov), 45a. Loveč. střed. (Kravaře), 45b. Českokam. kotl. (Jehla), 50. Luž. hory (Líska, Nový Bor), 52. Ral.-bez. tab. (Ralsko), 53a. Českolip. kotl. (Česká Lípa v údolí Pekla), 55d. Tros. pah. (Kost

u Libošovic), 59. Orl. podh. (Náchod, údolí Pekla, Šediviny), 63a. Žamb. (Slatina n. Z.), 65. Kutnoh. pah. (Kutná hora), 67. Českomor. vrch., 68. Mor. podh. Vysoč., 69a. Železnoh. podh. (Strádov, Rychmburk), 70. Mor. kras (Brno), 71b. Drah. ploš. (Vranova Lhota), 71c. Drah.



podh. (Strážisko, Náměšť n. H.), 73b. Hanuš. vrch. (Šumperk), 75. Jes. podh. (Odry, Smilov, Kružberg, Lipník n. Beč.), 76a. Mor. brána vl. (Štramberk, Teplice n. B.), 80a. Vset. kotl. (Vsetín), 82. Javorn. (Vsenín – Pulčínské skály, Nový Hrozenkov). – **O**: 88b. Šum. pláně (Stožec), 90. Jihl. vrchy (Lhotka u Telče, Rácov, Staré Ransko), 91. Žďár. vrchy (Ždírec n. D., Telecí, Skelná), 93a. Krk. les (Krausovy boudy, Rokytnice n. Jiz.), 95b. Král. hor. (Hanušovice n. Mor.).

Obr. 25: Rozšíření *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* v České republice na základě vlastních sběrů a revidovaných položek z veřejných herbářových sbírek.

Celkové rozšíření: v celé Evropě kromě středomoří a nejsevernějších oblastí, chybí v Makaronésii, dále Asie, Japonsko, Severní Amerika, Austrálie, Nový Zéland, Nová Guinea.

(b) subsp. *quadrivalens* – sleziník červený tmavohnědý

Asplenium trichomanes L. subsp. *quadrivalens* D. E. MEYER, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 74:456, 1962. – Syn.: *A. lovisii* ROTHM., Exkurs.-Fl. Deutschl., Krit. Bd.:5, 1963, nom. inval. (nom. nud.) – *A. trichomanes* subsp. *lovisii* ROTHM. Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 67:11, 1963.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 104 (et *A. t.* nothosubsp. *lusaticum*, *A. t.* subsp. *trichomanes*), 401 (et *A. t.* nothosubsp. *lusaticum*, *A. t.* subsp. *trichomanes*). – PETRAK Fl. Bohem. Morav. Exs., no 602. – Extra fines: Fl. Hung. Exs., no 331 (et *A. t.* subsp. *trichomanes*). – DÖRFLER Herb. Norm., no 3667. – Fl. Gal. Germ. exs., no 2986. – Fl. Olten. Exs., no 401. – CALLIER Plant. Herceg. Exs., no 249. –

Pleviny tmavohnědé zpravidla do 5 mm dl., na okrajích zpravidla s mnohobuněčnými přívěšky. Listy vzpřímené n. převislé, (3,5–)9–16(–35) cm dl., čepel přímá, k vrcholu zřetelně se zužující, lístky v (9–)21–30(–48) párech, sblížené až navzájem se dotýkající, tuhé

konzistence, s krátkým hnědým řapíčkem 0,2–0,4 mm dl., obdélníkovité až vejčité, vzác. okrouhlé, zpravidla na bázi nesymetrické, na bázi zpravidla bez oušek n. vzác. s jedním nevýrazným ouškem, na okrajích řídce zubaté n. téměř celokrajné, v 1/4 čepele (2–)3–8(–12) mm dl., na spodní straně řídce žláznaté, žlázky světlé, jednoduché, koncový lístek jednoduchý n. členěný až do 5 dílů, průduchy (37–)35–47(–55) μm dl.; vřeteno tmavohnědé až červenohnědé, tuhé, ve středu čepele (0,2–)0,3–0,4(–0,6) mm šir., zřetelně křídlaté, křídla s výraznými žlutými papilkami n. řídce chlupy; Výtrusnicové kupky na lístcích ve středu čepele po 3–5 na jednom lístku. Výtrusnice hnědé, po puknutí s napřímeným prstencem 240–360 μm dl. Výtrusy tmavě až černohnědé, v mikroskopu zpravidla neprůsvitné, (24–)29–38(–45) μm dl. VII–X. Hkf.

$2n = 144$ (extra fines) (ČR: tetraploidní stupeň rostlin zjištěn ve více případech z celého území)

Ekologie a cenologie: Světlé až polostinné často mechovité skály, skalní štěrby, sutě, kamenité stráně, lomy a štěrby zdí. Roste na různých horninách bez specifické preference substrátu v různých společenstvech v rámci třídy *Asplenieta trichomanis* (diagnostický taxon).

Rozšíření v ČR: Roste velmi hojně téměř na celém území od planárního do supramontánního stupně (max.: Krkonoše, Červený vrch 950 m, Šumava, Ostrý 1 280 m, Jeseníky, Velká kotlina 1300 m).

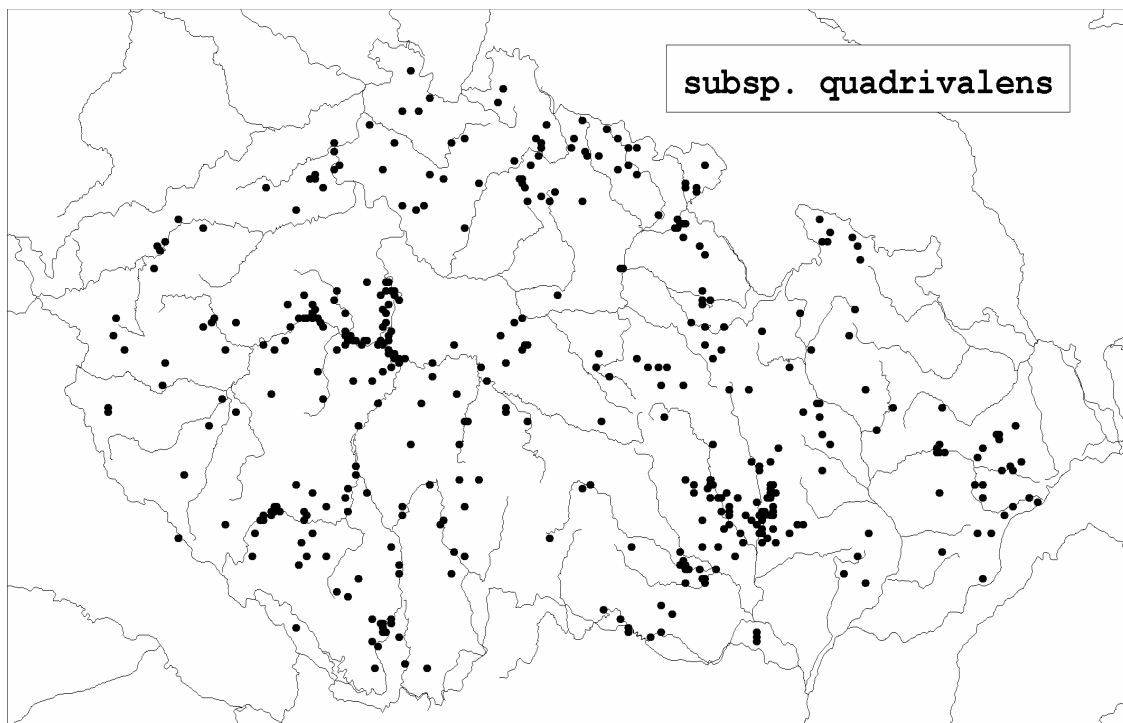
T: téměř ve všech fytochorionech [údaje chybějí z fyt. 2. Stř. Poohří, 3. Podkruš. pán, 5. Terez. kotl., 6. Džbán, 10. Praž. ploš., 19. B. Karp. step.]. – **M:** téměř ve všech fytochorionech [údaje chybějí z fyt. 23. Smrč., 24. Hor. Poohří, 27. Tachov. bráz., 43. Votic. vrch., 48. Luž. kotl., 49. Frýdl. pah., 53. Podješ., 54. Ješ. hřb., 61. Dol. Poorl., 83. Ostr. pán.]. – **O:** [údaje chybějí z fyt. 85. Kruš. hory, 86. Slavk. les, 87. Brdy, 94. Tepl.-ad. sk., 95. Orl. hory, 96. Král. Sněž., 98. Níz. Jes.]

Obr. 26: Rozšíření *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens* v České republice na základě vlastních sběrů a revidovaných položek z veřejných herbářových sbírek.

Celkové rozšíření: v celé Evropě (chybí pouze na Špicberkách), Makaronésie, Asie, s. Afrika, Severní Amerika, Austrálie, Nový Zéland.

(c) subsp. *pachyrachis* (CHRIST) LOVIS et REICHST. – sleziník červený zakřivený
A. trichomanes L. subsp. *pachyrachis* (CHRIST) LOVIS et REICHSTEIN in Greuter Med. Check-list Notulae 1, Willdenowia 10:18, 1980. – Syn.: *A. trichomanes* sublusus *pachyrachis* CHRIST Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz 1(2):92, 1900. – *A. csikii* KÜMMERLE et ANDRASZOVSKY, Magyar Bot. Lapok 21:1–5, 1922.

Pleviny tmavohnědé až do 5 mm dl., na okrajích celokrajné. Listy růžicovitě k podkladu přitisknuté, (1,5–)4–12(–18) cm dl., čepel obloukovitě až esovitě prohnutá, k vrcholu pozvolna se zužující, lístky v (10–)15–25(–48) párech, výrazně sblížené, dotýkající se až střechovitě se překrývající, tuhé konzistence, přisedlé n. s velmi krátkým zpravidla zeleným řapíčkem, obdélníkovité až trojúhelníkovité, zpravidla symetrické, na bázi se dvěma výraznými oušky n. bez oušek, na okrajích zpravidla výrazně hustě zubaté n. případně se zvlněným okrajem, vždy s výrazným bílým lemem, (3–)5–8(–18) mm dl., namodrale



zelené, na spodní straně hustě žláznaté, žlázky zakončené velkou kulovitou až válcovitou žlutou koncovou buňkou, koncový lístek jednoduchý n. členěný do 3(–6) dílů; průduchy (41–)44(–47) μm dl.; větveno tmavohnědé až červenohnědé, velmi křehké, ve středu čepel 0,4–0,6 mm šir., zřetelně křídlaté, křídla s výraznými žlutými, oranžovými až načervenalými papilkami; Výtrusnicové kupky na lístcích ve středu čepel po 5–7 na jednom lístku. Výtrusnice hnědé až načervenalé, po puknutí se srpovitě zahnutým prstencem 280–350 μm dl. Výtrusy žlutavé až jantarově hnědé, v mikroskopu průsvitné, (24–)30–39(–40) μm dl. VII–X. Hkf.

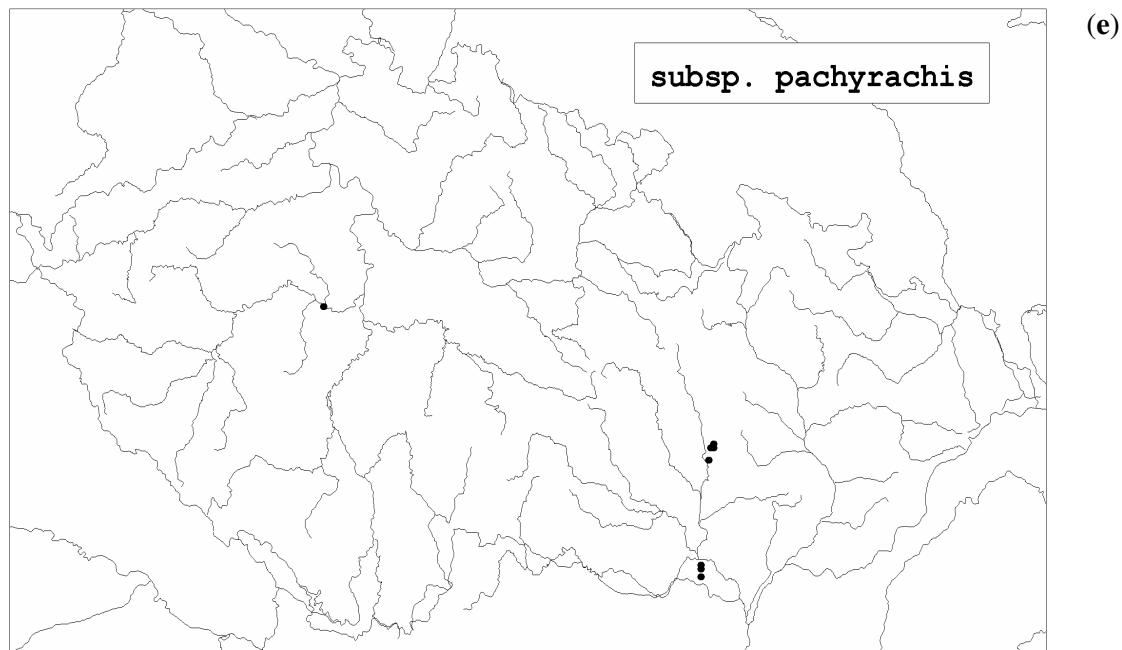
$2n = 144$ (extra fines) (ČR: tetraploidní stupeň rostlin 70.)

Ekologie a cenologie: Stinné až polostinné holé skály, kolmé až převislé skalní stěny, převisy, dutiny, ústí jeskyní, skalní štěrby. Roste výhradně na vápencích, vzácně i na pískovci s vápenitým tmelem, nikdy neroste na antropogeně ovlivněných stanovištích. Především ve společenstvech svazu *Cystopteridion* nebo svazu *Cymbalario-Asplenion*.

Rozšíření v ČR: Druh dosud znám pouze z několika lokalit v termofytiku a mezofytiku. Ověřené výskyty jsou z oblasti Moravského krasu a Pálavy, herbářové údaje se dále vztahují na vápencové skály v Českém krasu u obce Srbsko.

T: 8. Čes. kras (Srbsko v údolí Kačáku), 17b. Pavl. kop. (Bavory, Horní Věstonice, Klentnice). – **M:** 70. Mor. kras (Josefovské údolí, Pustý žleb, Suchý žleb).

Celkové rozšíření: Dosud znám pouze v z. j. a stř. Evropě, od Velké Británie, přes Španělsko, Francii, Lucembursko, Německo, Švýcarsko, Rakousko, Itálii, Slovensko, Albánii až po bývalou Jugoslávii a Řecko. V dalších zemích lze výskyt pravděpodobně očekávat. **ještě Čína (Hou et Wang 2000)**



Obr. 27: Rozšíření *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* v České republice na základě vlastních sběrů a revidovaných položek z veřejných herbářových sbírek.

subsp.
hastatum
(CHRIST) S.

JESSEN – sleziník červený hrálovitý

Asplenium trichomanes subsp. *hastatum* (CHRIST) S. JESSEN, Ber. Bayer. Bot. Ges. 65:107– 132, 1995. – Syn.: *Asplenium trichomanes* var. *hastatum* CHRIST, Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz 1(2): 92, 1900.

Pleviny tmavohnědé až do 5 mm dl., na okrajích celokrajné. Listy vzpřímené n. růžicovitě k podkladu přitisklé, (2,5–)8–14(–22) cm dl., čepel přímá až srpovitě zakřivená, k vrcholu zpravidla nezužená, lístky v (10–)16–25(–32) párech, výrazně sblížené až dotýkající se, tuhé konzistence, se zřetelným hnědým řapíčkem 0,3–0,6 mm dl., obdélníkovité až trojúhelníkovité, výrazně hrálovité, symetrické, na bázi často s jedním n. dvěma výraznými oušky, na okraji řídce zubaté n. zvlněné, ojediněle s bílým lemem, 4–8 mm dl., žlutě zelené, na spodní straně hustě žláznaté, žlázy zakončené velkou kulovitou až válcovitou žlutou koncovou buňkou, koncový lístek jednoduchý n. členěný do 3(– 6) dílů, průduchy (39–)44(–49) μm dl.; větveno hnědé až tmavohnědé, velmi křehké, ve středu čepele 0,3–0,6 mm šir., zřetelně křídlaté, křídla s výraznými žlutými až oranžovými papilkami. Výtrusnicové kupky na lístcích ve středu čepele po 5–7 na jednom lístku. Výtrusnice tmavohnědé, po puknutí se srpovitě zahnutým prstencem 270–410 μm dl. Výtrusy tmavě až světle hnědé, v mikroskopu trochu průsvitné, (25–)32–39(–47) μm dl. VII–X. Hkf.

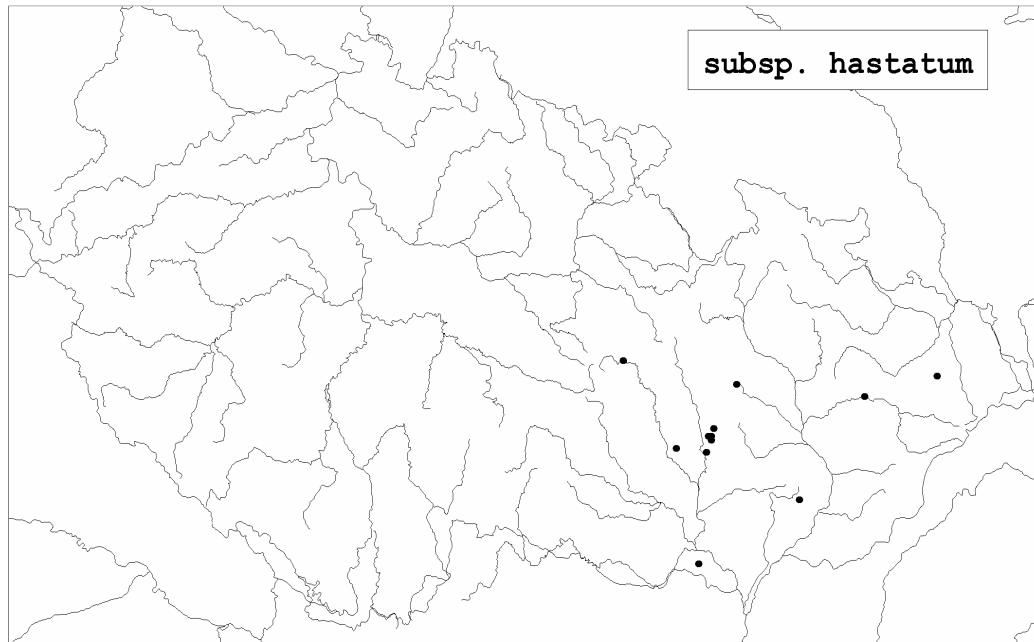
$2n = 144$ (extra fines) (ČR: tetraploidní stupeň rostlin 17b, 70, 77c)

Ekologie a cenologie: Světlé až polostinné skály, převisy, výklenky, ústí jeskyní, skalní štěrbin, štěrbin, zdí. Roste výhradně na vápencích nebo na zdech, vzácně na pískovci s vápenatým tmelem. Především ve společenstvech řádu *Tortulo-Cymbalarietalia* a svazu *Cystopteridion*.

Rozšíření v ČR: Poměrně vzácně v termofytiku a mezofytiku, velmi vzácně v oreofytiku (max.: Žďárské vrchy, Světy, 560 m) od planárního do submontánního stupně. Dosud znám pouze z několika lokalit. Recentně ověřené výskyty jsou z oblasti Moravského krasu, Pálavy a Chřibů.

T: 16. Znoj.-brn. pah. (Malhostovice), 17b. Pavl. kop. (Klentnice). – **M:** 70. Mor. kras (Josefovské údolí, Pustý žleb, Sloup, Suchý žleb), 71b. Drah. ploš. (Konice), 76a. Mor. brána vl. (Teplice n. Beč.), 77c. Chřiby (Buchlovice), 84a. Besk. podh. (Příbor). – **O:** 91. Žďár. vrchy (Světy)

Celkové rozšíření: Celkové rozšíření není dostatečně známo. Dosud znám pouze v Evropě z těchto zemí: Irsko, Francie, Německo, Švýcarsko, Itálie, Rakousko, Polsko, Slovensko, Maďarsko, býv. Jugoslávie, Rumunsko a Bulharsko.



Obr. 28: Rozšíření *Asplenium trichomanes* subsp. *hastatum* v České republice na základě vlastních sběrů a revidovaných položek z veřejných herbářových sbírek.

3.6 Fytocenologie

3.6.1 Zpracování fytocenologických snímků

Pro ordinační analýzy bylo použito 45 fytocenologických snímků (viz Příloha 2), ve kterých bylo celkem zaznamenáno 93 taxonů cévnatých rostlin a 63 druhů mechorostů. K vyhodnocení fytocenologických dat byly použity metody DCA (*detrended correspondence analysis*) a CCA (*canonical correspondence analysis*).

Výsledky analýzy DCA jsou zobrazeny na obr. 29, 30. Poloha jednotlivých snímků umístěných podle první kanonické osy (zleva doprava) v ordinačním diagramu (viz obr. 29) odpovídá jejich příslušnosti ke stanovišti s určitým pH substrátu od vápenců přes různé bázičné substráty až po kyselé substráty a hadce.

Vegetaci kyselých substrátů lze zařadit do sv. *Asplenion septentrionalis*, sv. *Hypno-Polypodium vulgaris* a společenstva hadců do sv. *Asplenion serpentini*. Snímky z bazických substrátů do sv. *Cystopteridion* a sv. *Cymbalario-Asplenion*.

V ordinačním diagramu na obrázku 29 jsou zřetelné dva shluky snímků pocházejících z kyselých substrátů. Zcela vpravo uprostřed se jedná o snímky z výrazně kyselých substrátů s typickými acidofilními druhy. Ve druhém shluku snímků přibližně nahoře uprostřed diagramu se soustředily snímky, které byly zaznamenány na skalách kyselých substrátů (rula, žula břidlice aj.), ale lokálně byla tato stanoviště obohacena bázemi. Skladba druhů zákonitě tento vliv odrážela.

Tento trend se pochopitelně projevil i v pozicích jednotlivých druhů (obr. 30), kdy se zleva doprava zvyšuje zastoupení acidofytů. Pro snímky z bazických substrátů sv. *Cystopteridion* a sv. *Cymbalario-Asplenion* je charakteristické zastoupení druhů jako je *Asplenium ruta-muraria*, *Sesleria caerulea*, *Hepatica nobilis*, *Polypodium interjectum* a mechu *Anomodon viticulosus*. Na pravé straně ordinačního diagramu (obr. 29) se seskupily snímky z kyselých substrátů se striktně acidofilními druhy např. *Asplenium septentrionale*, *Calamagrostis villosa* a hojným zastoupením mechorostů *Hypnum cupressiforme*, *Bartramia pomiformis*, *Polytrichum formosum* aj. Snímky z hadců sice neobsahovaly žádné výrazné serpentinyfyty, ale přesto by se vegetace na hadcích klasifikovala do sv. *Asplenion serpentini*.

Druhá ordinační osa (obr. 30) sleduje pravděpodobně mnohem méně znatelný trend. Zdá se, že by mohlo jít o gradient zástiny a vlhkosti. Snímky z vápencových oblastí a dalších výrazně bazických biotopů (např. východočeské opuky snímky 8 – 10, 29) se tak od sebe zčásti oddělily podle ekologických faktorů, které je ovlivňují. V horní levé části diagramu se nacházejí zpravidla snímky ze sušších biotopů (sv. *Cymbalario-Asplenion*) a v dolní části diagramu snímky ze stinnějších a vlhčích skalních biotopů (sv. *Cystopteridion*).

Jednotlivé poddruhy komplexu *Asplenium trichomanes* agg. se v ordinačním diagramu DCA (obr. 30) zřetelně oddělily podle svých specifických ekologických nároků, což vcelku věrně odpovídá i zkušenostem získaným v terénu. Poddruh *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* se výrazně oddělil od dalších taxonů komplexu podle pH substrátu. Subsp. *trichomanes* je vázána na stinné, vlhké a výhradně kyselé substráty ř. *Androsacetalia multiflorae* spolu s výrazně acidofilními druhy jako je *Calamagrostis villosa*, *Polypodium vulgare*, *Bartramia pomiformis*, *Polytrichum formosum* a *Isoetes macrospora*.

Ekologické nároky subsp. *quadrivalens* nejsou vyhraněny a taxon zůstal ve středu ordinačního diagramu na pomezí bazických a kyselých hornin, kde zasahuje do všech uvedených rostlinných společenstev. Poddruh *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* se v ordinačním diagramu zcela oddělil v levé horní „vápencové“ části ordinačního diagramu od ostatních druhů komplexu i od dalších druhů. Podobně i pozice subsp. *hastatum* s hybridem nothosubsp. *lovisianum* (ATHxQ) ukazuje na afinitu těchto taxonů k vápencovým substrátům. Zdá se, že umístění těchto taxonů v diagramu sice z části odráží skutečný stav výskytu v rostlinných společenstvech, ale je přesto nutné vzít na vědomí, že počet snímků s taxony subsp. *pachyrachis* a subsp. *hastatum* je poměrně malý (se subsp. *pachyrachis* 4 snímky a se subsp. *hastatum* 5 snímků), takže by bylo odvážné, z nich vyvozovat jednoznačné závěry.

Užší a podrobnější pohled na vztahy mezi druhy a typem substrátu ukazuje metoda přímé gradientové analýzy CCA (viz obr. 31). Jako druhová data zde bylo použito druhové složení snímků a jako vysvětlující proměnné jednotlivé typy substrátu.

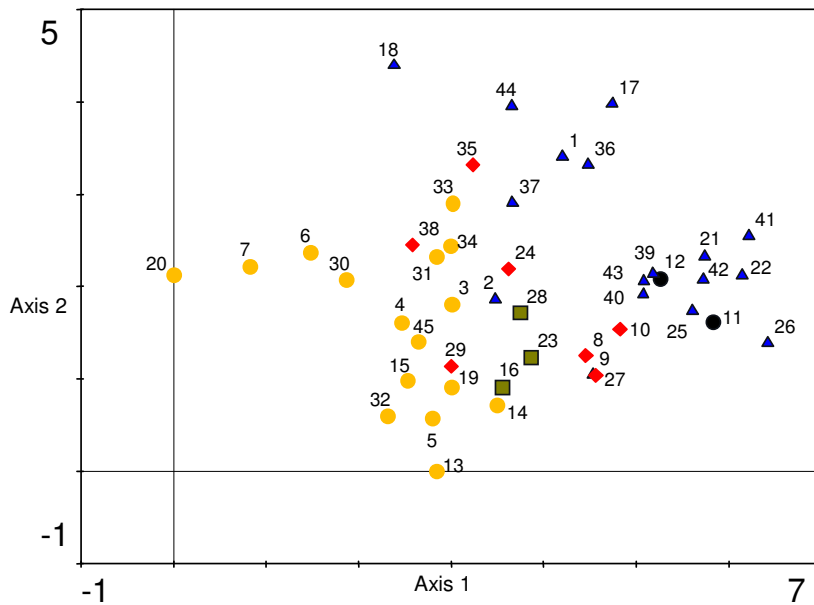
Podél první ordinační osy s proměnnou *vapenec* koreluje výskyt typicky kalcifilních druhů, např. *Asplenium ruta-muraria*, *Polypodium interjectum*, *Hepatica nobilis* a mechy *Eurhynchium striatum*, *Anomodon viticulosus*, *Fissidens dubius*. S proměnnou *silikat* naopak koreluje výskyt druhů typicky acidofilních jako *Asplenium septentrionale*, *Polypodium vulgare*, *Calamagrostis villosa* a z mechů *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Hypnum cupressiforme* a *Isothecium alopecuroides*. Druhá ordinační osa odlišila charakter bazických substrátů (*vapenec*, *baze*, *zdivo*).

U proměnných *hadec* a *zdivo* je nezbytné vzít na vědomí, že počet snímků z těchto substrátů není dostatečně velký (pro *zdivo* 3 snímky a pro *hadec* pouze 2 snímky), a proto ho nelze považovat za zcela reprezentativní. Pro detailnější přehled vztahů mezi jednotlivými typy substrátů by bylo nezbytné získat další fytoecologický materiál.

U proměnné *baze* je nutné vzít v úvahu relativní heterogenitu škály bazických substrátů (slínovce, bazické pískovce aj.) oproti lépe vymezeným ostatním skupinám proměnných. Vytvoření více kategorií bazických substrátů by však nebylo užitečné, protože není k dispozici větší soubor dat a celkový podíl variability bazických substrátů (zatím podle dosavadních pozorování a revize herbářových sběrů) by pravděpodobně neměl významnější vliv na celkový výsledek ordinace pro potřeby vysvětlení preference substrátů u komplexu *A. trichomanes* agg.

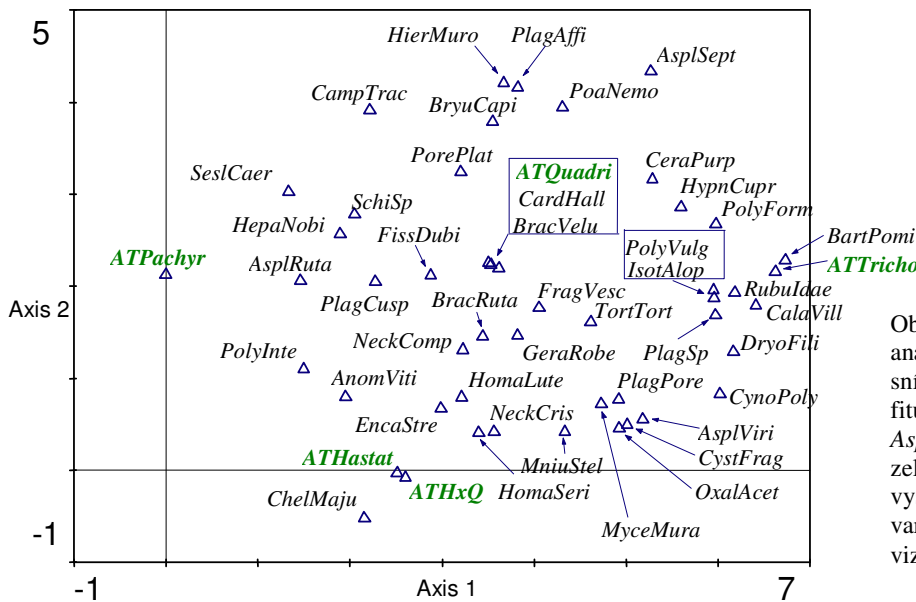
Závěrem je možné říci, že přímá gradientová analýza CCA (obr. 31) odráží vztahy mezi jednotlivými taxony komplexu a jednotlivými typy substrátu a zcela odpovídá i zkušenostem získaným v terénu podobně jako u analýzy DCA. U *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* je z pozice ve středu ordinačního diagramu zřejmé, že se jedná o taxon, který nemá vyhraněnou ekologickou preferenci na žádný z uvedených typů substrátu. Subspecie *hastatum*, mnohdy zároveň s hybridní nothosubsp. *lovisianum* osidluje různé bazické substráty, především však vápence. Výhradně na vápencích se však vyskytuje subsp. *pachyrachis* a případně její hybridy s dalšími taxony komplexu.

Pro kyselé substráty a pro hadce jsou dle diagramu charakteristické subsp. *trichomanes* a nothosubsp. *lusaticum*, což velmi dobře odráží situaci z terénu.

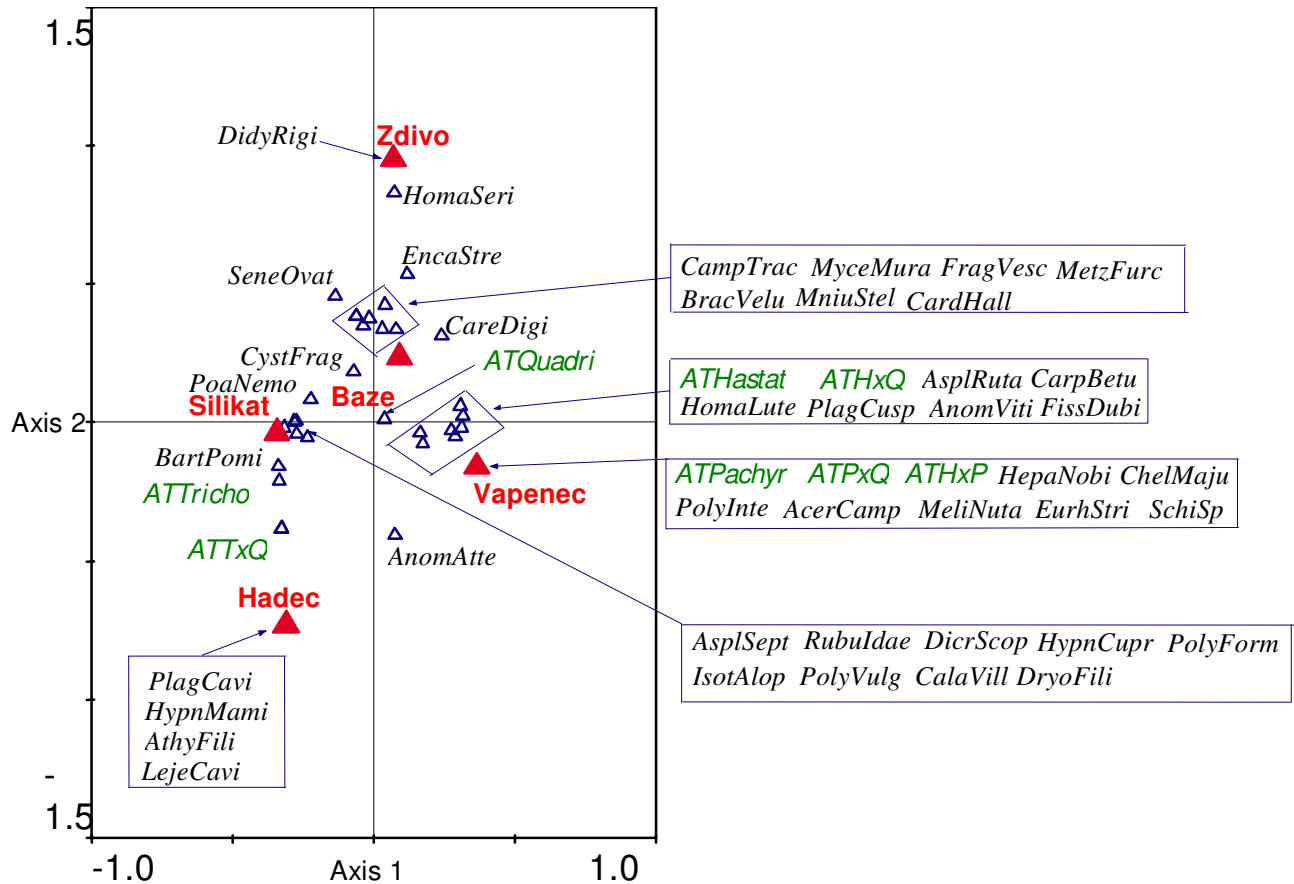


Obr. 29: Ordinační diagram DCA fytoecologických snímků, který zobrazuje příslušnost jednotlivých snímků k typům substrátů. První ordinační osa vysvětluje 5,7 % a druhá osa 4,7 % variability. **legenda:**

- = vápenec
- = zdivo
- ◆ = ostatní bazické substráty
- ▲ = kyselé substráty
- = hadec



Obr. 30: Ordinační diagram analýzy DCA druhového složení, zobrazeno 49 nejlepších fitujících druhů, taxony komplexu *Asplenium trichomanes* agg. zeleně. První ordinační osa vysvětluje 5,7% a druhá osa 4,7% variability. Legenda ke druhům viz Box 1.



Obr. 31: Ordinační diagram analýzy CCA, vysvětlující proměnné jsou jednotlivé typy substrátů, zobrazeno 45 nejlépe fitujících druhů, druhy komplexu *A. trichomanes* agg. (zeleně) jsou zobrazeny všechny bez ohledu na jejich fit v analýze. První ordinační osa vysvětluje 4,1 % a druhá 3 % variability. Legenda ke druhům viz Box 1.

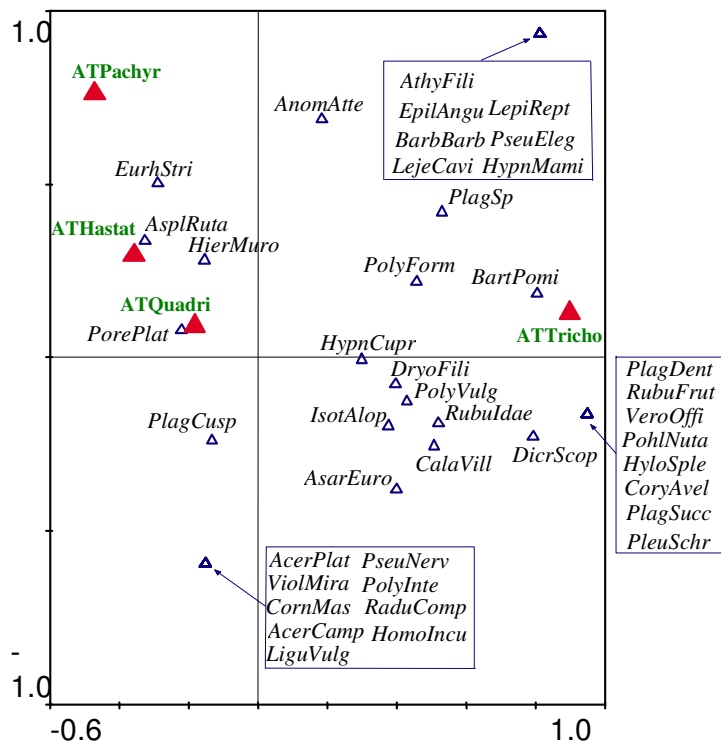
Box 1: Legenda ke druhům zobrazeným v ordinačních diagramech (obr. 29–31):

AcerCamp = *Acer campestre*, **AcerPlat** = *Acer platanoides*, **AnomAtte** = *Anomodon attenuatus*, **AnomViti** = *Anomodon viticulosus*, **AsarEuro** = *Asarum europaeum*, **AsplRuta** = *Asplenium ruta-muraria*, **AsplSept** = *Asplenium septentrionale*, **AsplViri** = *Asplenium viride*, **ATHast** = *Asplenium trichomanes* subsp. *hastatum*, **ATHxQ** = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lovisianum*, **ATHxP** = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *moravicum*, **ATPachy** = *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*, **ATPxQ** = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *staufferi*, **ATQuadri** = *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*, **ATTricho** = *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*, **ATTxQ** = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lusaticum*, **AthyFili** = *Athyrium filix-femina*, **AuriSaxa** = *Aurinia saxatilis*, **AvenFlex** = *Avenella flexuosa*, **BarbBarb** = *Barbilophozia barbata*, **BartPomi** = *Bartramia pomiformis*, **BracRuta** = *Brachythecium rutabulum*, **BracVelu** = *Brachythecium velutinum*, **BryuCapi** = *Bryum capillare*, **BryuSube** = *Bryum subelegans*, **CalaVill** = *Calamagrostis villosa*, **CampTrac** = *Campanula trachelium*, **CareDigi** = *Carex digitata*, **CardHall** = *Cardaminopsis halleri*, **CarpBetu** = *Carpinus betulus*, **CeraPurp** = *Ceratodon purpureus*, **CornMas** = *Cornus mas*, **CoryAvel** = *Corylus avellana*, **CynoPoly** = *Cynodontium polycarpon*, **CystFrag** = *Cystopteris fragilis*, **DicrScop** = *Dicranum scoparium*, **DidyRigi** = *Didymodon rigidulus*, **DryoFili** = *Dryopteris filix-mas*, **EncaStre** = *Encalypta streptocarpa*, **EpilAngu** = *Epilobium angustifolium*, **EurhStri** = *Eurhynchium striatum*, **FissDubi** = *Fissidens dubius*, **FragVesc** = *Fragaria vesca*, **GaliGlau** = *Galium glaucum*, **GeraRobe** = *Geranium robertianum*, **HepaNobi** = *Hepatica nobilis*, **HierMuro** = *Hieracium murorum*, **HomaLute** = *Homalothecium lutescens*, **HomaSeri** = *Homalothecium sericeum*, **HomoIncu** = *Homomallium incurvatum*, **HyloMaxi** = *Hylotelephium maximum*, **HyloSple** = *Hylocomium splendens*, **HypnCupr** = *Hypnum cupressiforme* s. l., **HypnMami** = *Hypnum mamillatum*, **ChelMaju** = *Chelidonium majus*, **IsotAlop** = *Isoetichium alopecuroides*, **LejeCavi** = *Lejeunea cavifolia*, **LepiRept** = *Lepidozia reptans*, **LiguVulg** = *Ligustrum vulgare*, **LoniXylo** = *Lonicera xylostemum*, **MeliNuta** = *Melica nutans*, **MercPere** = *Mercurialis perennis*, **MetzFurc** = *Metzgeria furcata*, **MniuStel** = *Mnium stellare*, **MyceMura** = *Mycelis muralis*, **NeckComp** = *Neckera complanata*, **NeckCris** = *Neckera crispa*, **OxalAcet** = *Oxalis acetosella*, **PlagAffi** = *Plagiomnium affine*, **PlagCavi** = *Plagiothecium cavifolium*, **PlagCusp** = *Plagiomnium cuspidatum*, **PlagDent** = *Plagiothecium denticulatum*, **PlagPore** = *Plagiochila porelloides*, **PlagSp** = *Plagiothecium* sp., **PlagSucc** = *Plagiothecium succulentum*, **PleuSchr** = *Pleurozium schreberi*, **PoaNemo** = *Poa nemoralis*, **PohlNuta** = *Pohlia nutans*, **PolyForm** = *Polytrichum formosum* s. l., **PolyInte** = *Polypodium interjectum*, **PolyVulg** = *Polypodium vulgare*, **PorePlat** = *Porella platyphylla*, **PseuEleg** = *Pseudotaxiphyllum elegans*, **PseuNerv** = *Pseudoleskeella nervosa*, **RaduComp** = *Radula complanata*, **RubuFrut** = *Rubus fruticosus* agg., **RubuIdae** = *Rubus idaeus*, **SeneOvat** = *Senecio ovatus*, **SeslCaer** = *Sesleria caerulea*, **SchiSp** = *Schistidium* sp., **TortTort** = *Tortella tortuosa*, **VeroOffi** = *Veronica officinalis*, **ViolMira** = *Viola mirabilis*

Vztahy mezi jednotlivými (nehybridními) taxony komplexu (vysvětlující proměnné) a ostatními taxony ve snímcích (druhov data) byly opět hodnoceny metodou přímé gradientové analýzy CCA.

Z obr. 32 je patrné, že přítomnost některých taxonů komplexu je charakteristická pro některé další taxony přítomné ve společenstvech skalních štěrbin.

Zároveň spolu se subsp. *trichomanes* se vyskytují druhy, které jsou typické pro kyselé substráty např. *Bartramia pomiformis*, *Polytrichum formosum*, *Dicranum scoparium*, *Polypodium vulgare*, *Dryopteris filix-mas*, *Calamagrostis villosa* aj. I přes skutečnost, že subsp. *quadrivalens* specificky nepreferuje žádný typ substrátu, jsou patrné její zřetelné tendence k výskytu na bazických substrátech. Druh, který je nejběžněji rozšířen spolu se subsp. *quadrivalens* je *Porella platyphylla* a u bazické subsp. *hastatum* to jsou druhy *Asplenium ruta-muraria* a *Hieracium murorum*. Zároveň spolu se subsp. *pachyrachis* se nevyskytují žádné jiné druhy, což koresponduje se specifickým biotopem tohoto taxonu.



Obr. 32: Ordinační diagram analýzy CCA. Jednotlivé poddruhy komplexu *A. trichomanes* agg. jsou použity jako vysvětlující proměnné a druhová data, jsou ostatní druhy ve snímcích. Zobrazeno je 24 nejlépe fitujících druhů. První ordinační osa vysvětluje 34,4 % a druhá 32,5 % variability. Legenda ke druhům viz Box 1.

3.6.2 Syntaxonomický přehled a zařazení snímků do svazů

V níže uvedeném syntaxonomickém přehledu jsou zobrazeny syntaxony v rámci třídy *Asplenieta trichomanis* (MUCINA 1993), do kterých byl zařazen studovaný fytoocenologický materiál (viz Příloha 2).

tř. *Asplenieta trichomanis*

ř. *Potentilletalia caulescentis*

sv. *Cystopteridion*

fyt. snímky: 2, 3, 8, 9, 10, 13, 14, 20, 24, 29, 30, 31,
37, 45

ř. *Tortulo-Cymbalarietalia*

sv. *Cymbalario-Asplenion*

fyt. snímky: 4, 5, 6, 7, 15, 16, 19, 23, 28, 32, 34, 35, 38

ř. *Androsacetalia multiflorae*

sv. *Asplenion septentrionalis*

fyt. snímky: 1, 17, 18, 44

sv. *Hypno-Polypodium vulgaris*

fyt. snímky: 21, 22, 25, 26, 27, 36, 37, 39, 40, 41, 42, 43

sv. *Asplenion serpentini*

fyt. snímky: 11, 12

4 Diskuse

4.1 Průtoková cytometrie

Pomocí metody průtokové cytometrie byly zjištěny ploidní úrovně taxonů komplexu *A. trichomanes* agg. (2x, 3x, 4x). Jako referenční vzorky byly použity tři diploidní střeoevropské taxony (*Asplenium viride*, *A. cuneifolium*, *A. fontanum*). Tyto druhy se ukázaly jako vhodné standardy pro porovnání velikosti genomů. Ne však vždy může být pokus o porovnání velikosti genomu v rámci různých taxonů úspěšný. U řady studií, kde byla studována velikost genomu méně příbuzných taxonů, byl prokázán nestejně velký obsah genomu u taxonů stejné ploidie a se stejným počtem chromozómů (SCHMIDT 2002; ZONNEVELD 2001). Ke stejnému zjištění vedly i studie u poměrně blízce příbuzných taxonů (SIJAK-YAKOVEV et al. 2003).

Při studiu vhodnosti jednotlivých diploidních taxonů jako standardů byla pro zajímavost stanovena také ploidní úroveň diploidního taxonu *Asplenium hemionitis* z Kanárských ostrovů. Bylo zjištěno, že genom tohoto diploidního taxonu je zřetelně větší i přesto, že počet chromozómů je stejný jako u všech ostatních testovaných taxonů (*Asplenium viride*, *A. cuneifolium*, *A. fontanum*, *A. t.* subsp. *trichomanes*). Toto zjištění není zcela v souladu s výsledky studia velikostí genomu na stejných taxonech rostoucích na ostrovech (Makaronézie) a na evropském kontinentu (SUDA, KYNCL et FREIOVÁ 2003), kde bylo zjištěno, že rostliny rostoucí na ostrovech mají překvapivě genom menší. Rozdílná velikost genomu u druhu *A. hemionitis* a ostatních studovaných taxonů bude pravděpodobně souviset s rozdílnou evoluční příbuzností uvedených taxonů.

Velikost genomu tetraploidních taxonů v rámci komplexu *A. trichomanes* agg. se ukázala stejná. Tento fakt bezesporu vypovídá o značné genetické příbuznosti těchto taxonů. Pomocí metody průtokové cytometrie je možné odlišit nejen jednotlivé ploidní úrovně (2x, 4x), ale jsou známy případy, kdy také jednotlivé tetraploidní taxony nebo i různé hybridní kombinace mezi nimi mohou být průtokovou cytometrií odlišeny. Tato skutečnost byla zjištěna při studiu kritického polyploidního komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. (J. SUDA, O. ŠÍDA – ústní sdělení). V Evropě se v rámci komplexu *D. carthusiana* agg. rozlišuje diploidní *D. expansa* a tetraploidní *D. carthusiana* a *D. dilatata*. Míra příbuznosti taxonů komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. je tedy výrazně menší než mezi taxony komplexu *A. trichomanes* agg. Ve formální rovině se tato skutečnost odráží například tím, že v rámci komplexu *D. carthusiana* agg. jsou jednotlivé taxony hodnoceny na úrovni druhů a nikoliv poddruhů jako je tomu v případě *A. trichomanes* agg.

4.2 Vymezení taxonů komplexu *A. trichomanes* agg.

Na základě ordinačních analýz byly v ČR výrazně odlišeny tři zřetelně definovatelné skupiny (viz obr. 4a, 5a). V první se lze ztotožnit s diploidními rostlinami subsp.

trichomanes, druhá nejpočetnější skupina odpovídá morfologickými znaky i ploidií subsp. *quadriavalens* a ve třetí skupině se dohromady seskupily rostliny s morfologickými znaky shodnými se subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis*. V této posledně zmiňované skupině je však rozlišení obou taxonů obtížné. K rozlišení subsp. *pachyrachis* a subsp. *hastatum* bylo navíc použito se ještě jiných znaků, které jsou však velmi obtížně kvatifikovatelné. Například zubatost a celkový charakter lístků je znakem velmi obtížně postihnutelem. Podobně komplikovanými znaky jsou třeba barva čepele, spor, prstence, zakřivení čepele.

Nevýrazné oddělení subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* v morfometrických analýzách je zřejmě do jisté míry také způsobeno poměrně nevyrovnaným počtem vzorků v každé z obou skupin taxonů a zejména malým počtem studovaných lokalit subsp. *pachyrachis*. Z uvedených výsledků může být tedy patrné, že se nepodařilo postihnout celý rozsah variability taxonu. Důvodem poměrně nízkého počtu vzorků u obou taxonů je především roztroušený až vzácný výskyt těchto rostlin na lokalitách a vzácnost jejich biotopů, kterými jsou především zastíněné vápencové skalní stěny na Moravě.

4.3 Vhodnost taxonomické kategorie

V minulosti bylo rozeznáváno velké množství různých typů v rámci *A. trichomanes* agg. klasifikovaných do mnoha různých forem (f. *microphyllum* MILDE, f. *pulcherrimum* ZIMMERMANN, f. *lobatocrenatum* Lam. et DC., f. *incisum* MOORE, f. *umbrosum* MOORE aj.), jejichž existence je nyní více než pochybná (REICHSTEIN 1984). Zajisté není sporu o tom, že různé uváděné formy mohou jít napříč jednotlivými cytotypy. Na základě současných bádání, jsou jednotlivé typy na základě rozdílných stupňů ploidity, celkové morfologie i různé preference substrátů hodnoceny jako poddruhy (BENNERT et FISCHER 1993; DOSTÁL 1989; JESSEN 1995; KUBÁT et al. 2002; VALENTINE et MOORE 1993; WISSKIRCHEN et HAEUPLER 1998). Mezi jednotlivými taxony (všechny známí přirození kříženci jsou sterilní [JESSEN 1995]) existují navíc přirozené reprodukční bariéry.

Jednotlivé taxony komplexu *A. trichomanes* lze na základě cytologie, ekologie i morfologické variability oddělit do dvou výrazných skupin. První skupina zahrnuje diploidní taxony subsp. *trichomanes* a subsp. *inexpectans*. Hybridizační pokusy s diploidními taxony subsp. *inexpectans* a subsp. *trichomanes* v umělých podmínkách prokázaly velkou homologii genomů těchto taxonů za vzniku plodných hybridních rostlin (REICHSTEIN 1981). Do této první skupiny bezesporu náleží také tetraploidní subsp. *quadriavalens*, která vznikla autopolyloidizací z diploidní subsp. *trichomanes* (BOUHARMONT 1972). O velmi blízkých fylogenetických vztazích mezi těmito třemi taxony není pochyb, a proto jistě kategorii poddruhu splňují.

Do druhé skupiny taxonů by bylo možné zařadit tetraploidní subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis*. Tyto dva taxony si jsou morfologicky podobné a jsou mezi nimi vytvořeny přirozené reprodukční bariéry (sterilní hybridy). Obě subspecie také spojují podobné ekologické nároky. Vzhledem k těmto odlišnostem by bylo možné uvažovat

o oddělení subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* do jednoho druhu zahrnujícího obě současné subspecie. Před tímto rozdělením by však bylo nezbytné také molekulárně prokázat podobnost či rozdílnost obou taxonů a případně se pokusit nalézt jejich rodičovské diploidní taxony, pokud existují. Výše nastíněná problematika by však byla otázkou pro další především geneticko-molekulární studium tohoto komplexu.

4.4 Porovnání některých znaků s literaturou

Studium ploidních úrovní a provedení morfometrické analýzy ukázalo, že je v České republice v rámci komplexu *A. trichomanes* agg. možné rozlišit celkem čtyři taxony, které jsou všechny v literatuře již udávány. Pro porovnání hodnot znaků udávaných v literatuře s některými hodnotami vlastními, byla vytvořena srovnávací tabulka (viz tab. 10). Pro srovnání byly vybrány tyto práce: Klíč ke květeně ČR (KUBÁT et al. 2002), Nová květena ČSSR 1 (DOSTÁL 1989), Flora Europaea (VALENTINE et MOORE 1993), Přehledová tabulka pro středoevropské taxony komplexu *A. trichomanes* podle Jessena (JESSEN 1997) a také poddruhová studie komplexu *A. trichomanes* z Číny (HOU et WANG 2000). Většina těchto prací bohužel neobsahuje údaje pro subsp. *hastatum*, která byla popsána relativně nedávno (JESSEN 1995). Hodnoty u literárních údajů, které nezahrnují subsp. *hastatum*, je proto nutné zohledňovat s jistou „rezervou“, a to především u hodnot subsp. *pachyrachis*, která je se subsp. *hastatum* nejspíše zaměnitelná.

I přes hodnocení poměrně vysokého počtu znaků v rámci této práce není zpravidla možné většinu znaků porovnávat z důvodu jejich malého počtu uváděného v literatuře. Druhý problém představují nepřesné „lokalizace“ některých znaků (např. ve které části čepele jsou hodnoty udávány).

Na základě srovnání některých vlastních hodnot znaků s literárními údaji vyplývá (viz tab. 10), že většina vlastních hodnocených znaků padla do rozmezí hodnot znaků v literatuře udávaných. U některých autorů nelze však v některých případech spolehlivě říci, jestli jimi udávané rozmezí hodnot zahrnuje i krajní (extrémní) hodnoty znaku. Vyskytly se však případy, kdy některé hodnoty sledovaných znaků jsou trochu odlišné s údaji v některých pracích. Rozmezí hodnot pro délku spor není u jednotlivých autorů zcela homogenní, ale trend korelace se stupněm ploidie zůstává stejný. Tyto rozdíly si je možné vysvětlit různou kalibrací měřících přístrojů nebo rozdílnou metodikou měření výtrusů.

Tab. 10: Srovnání některých hodnot znaků udávaných v literatuře s vlastními naměřenými hodnotami (Kub = KUBÁT et al. 2002, Dos = DOSTÁL 1989; Jes = JESSEN 1997, H&W = HOU et WANG 2000; W&M = VALENTINE et MOORE 1993; Ek = vlastní naměřené hodnoty¹²).

Znak	Zdroj	subsp. <i>quadrivalens</i>			
		<i>subsp. trichomanes</i>		<i>subsp. pachyrachis</i>	<i>subsp. hastatum</i>
Délka výtrusů [μm]	Kub	(27-)29(-31)	(32-)35(-38)	(32-)34(-37)	(32-)36(-42)
	Dos	–	–	–	nerozlišována
	Jes	(23-)29-35(-42)	(32-)34-42(-50)	(25-)31-42(-50)	(32-)36-42(-50)
	H&W	34,9-39,2	40,5-44	40,7-44,1	nerozlišována
	W&M	(23-)28-32(-34)	(26-)32-38(-47)	(26-)32-38(-50)	nerozlišována
	Ek	(20-)25-29(-35)	(24-)29-38(-45)	(24-)30-39(-40)	(25-)32-39(-47)
Délka plevin [mm]	Kub	až 3,5	až 5	–	–
	Dos	až 3,5	až 5	–	nerozlišována
	Jes	až 3,5	až 5	až 5	až 5
	H&W	1,7-3,5	3,4-5	3,2-4,8	nerozlišována
	W&M	až 3,5	až 5	–	nerozlišována
	Ek	1,4-2,9	1,7-4,9	1,6-2,9	1,6-4,6
Délka lístků [mm]	Kub	2,5-7	4-12	–	2,5-15
	Dos	2,5-7,5	4-12	–	nerozlišována
	Jes	–	–	–	–
	H&W	3-6	4-12	6-18	nerozlišována
	W&M	3-8	4-12	–	nerozlišována
	Ek	(2,5-)4-5(-7)	(2,5-)4-6(-11)	(5-)5,5-7(8,5)	(4-)6-8(-9)
Rozestupy mezi lístky v horní části čepele	Kub	± sblížené	oddálené	–	–
	Dos	oddálené	hustě nahloučené	–	nerozlišována
	Jes	výrazně oddálené	oddálené až hustě nahloučené	hustě nahloučené až střechovité	± hustě nahloučené
	H&W	oddálené	sblížené	nahloučené	nerozlišována
	W&M	± oddálené	–	–	nerozlišována
	Ek	výrazně oddálené	sblížené	výrazně nahloučené	nahloučené
Přívěsky na plevinách	Kub	–	–	–	–
	Dos	přítomny	nepřítomny	–	nerozlišována
	Jes	–	–	–	–
	H&W	–	–	–	–
	W&M	–	–	–	–
	Ek	± nepřítomny	± přítomny	nepřítomny	nepřítomny
Délka listu (řapík + čepele) [cm]	Kub	–	–	–	–
	Dos	5-20	10-20	2-12(-15)	nerozlišována
	Jes	6-20(-25)	6-25(-35)	1,5-12(-18)	2,5-15(-22)
	H&W	7-17	9,5-26	8-21,5	nerozlišována
	W&M	–	–	–	–
	Ek	(5-)8-18(-28,5)	(3,5-)11-16(-31,5)	(4,5-)6-13(-16,5)	(5-)9-14(-24)
Počet jařem (párů lístků)	Kub	–	–	–	–
	Dos	10-25	10-30	10-30	nerozlišována
	Jes	14-29(-34)	16-32(-48)	10-24(-30)	10-22(-32)
	H&W	14-28	17-34	16-24	nerozlišována
	W&M	–	–	–	–
	Ek	(9-)15-28(-40)	(9-)21-28(-38)	(11-)15-25(-26)	(10-)16-25(-30)

¹² U znaku délka lístků byl pro srovnání s literaturou použit znak délka listku ve středu čepele *pil/2len* u hodnocení rozestupů lístků v horní části čepele byly použity hodnoty znaku *int7/8*.

Tab. 10: Pokračování

Znak	Zdroj.	subsp. <i>quadrivalens</i>			
		<i>subsp. trichomanes</i>	<i>subsp. pachyrachis</i>	<i>subsp. hastatum</i>	
Žlázky na spodní straně lístků	Kub	–	–	–	–
	Dos	–	–	–	–
	Jes	degenerované nebo nepřítomny	degenerované nebo nepřítomny	hojné, ukončené velkou kulovitou buňkou	hojné, ukončené velkou kulovitou buňkou
	H&W	–	–	–	–
	W&M	–	–	–	–
	Ek	roztrošeně přítomny, zpravidla jednoduché	roztrošeně přítomny, zpravidla jednoduché	hojné, ukončené velkou kulovitou buňkou	hojné, ukončené velkou kulovitou buňkou
Členitost koncového lístku	Kub	–	–	–	–
	Dos	–	–	–	–
	Jes	jednoduše členěný	jednoduše členěný	3–5(–6) dílný	3–5(–6) dílný
	H&W	–	–	–	–
	W&M	–	–	–	–
	Ek	1(–2)	1–2(–5)	1–3	1–3(–5)

Při porovnání získaných hodnot s literárními údaji však došlo v několika případech ke zcela rozporné situaci. Je možné, že se v případě některých literárních údajů jedná o opačné uvedení protikladných hodnot pro určité znaky. Například v Klíči pro květenu ČR (KUBÁT et al. 2002) je u subsp. *trichomanes* a subsp. *quadrivalens* uveden opačný údaj u znaku oddálených či sblížených lístků na koncové části čepele, než jak vyplývá z vlastních naměřených hodnot i z dalších literárních údajů. Další pravděpodobnou záměnou bude zřejmě údaj o přítomnosti přívěsků na plevinách podle Dostála (DOSTÁL 1989), který jinak není pro srovnání v žádné jiné dostupné literatuře uváděn. Z vlastních měření vyplývá, že u subsp. *quadrivalens* jsou přívěsky na plevinách zpravidla přítomny, zatímco u subsp. *trichomanes* a dalších taxonů se na plevinách nenacházejí. Je tomu tedy přesně naopak, než jak to uvádí DOSTÁL (1989). Jedná se o dobrý znak vhodný k určení subsp. *quadrivalens* od ostatních taxonů.

Dle mého názoru je s podivem, že se ve většině určovacích klíčů a flór udává délka plevin jako jeden z klíčových znaků pro determinaci diploidních taxonů od tetraploidních (FREY et al. 1995; VALENTINE et MOORE 1993; REICHSTEIN 1997 aj.). Z vlastních zkušeností i z literatury je znám velký překryv hodnot udávaných pro délky plevin. Pleviny do 3,5 mm dlouhé jsou udávány pro diploidní taxony a pleviny až do 5 mm dlouhé pro tetraploidní taxony. Jak je z výsledků této práce patrné (obr. 14), nejčastější délky plevin u subsp. *quadrivalens* (i u ostatních tetraploidních poddruhů) zpravidla nedosahují ani hodnot 4–5 mm. Již LOVIS (1964) uvádí, že k délce plevin je nutno přistupovat velmi opatrně, a také zdůrazňuje, že u subsp. *trichomanes* se nacházejí některé velmi dlouhé pleviny, které se nesmějí brát při determinaci v úvahu. I přes tyto obtíže však u jednotlivých ploidií existuje jistý trend v délce plevin, která by se však měla brát v úvahu jen jako doplňující znak k determinaci a ne jako jeden z klíčových znaků pro odlišení jednotlivých ploidií.

Některé velmi dobré znaky na odlišení určitých taxonů zůstaly téměř opomenuty. Velmi dobrým znakem korelujícím se stupněm ploidie je délka prstence (*annulen*). U tohoto znaku sice dochází k mírnému překryvu okrajových hodnot, ale přesto je velmi vhodný pro odlišení diploidních a tetraploidních rostlin. Tohoto znaku si povšiml NYHUS (1987) na materiálu ze Skandinávie.

Na řadu vhodných znaků upozornil JESSEN (1997, 1999). Délka, ale také charakteristické zakřivení prstence mohou pomoci při určování skupiny taxonů subsp. *trichomanes* a subsp. *quadrivalens* od skupiny subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* (viz obr. 4b, 5b, 11). Z dalších znaků je to přítomnost výrazného lemu na okrajích lístků u subsp. *pachyrachis* (*edge*).

Dále byla studována přítomnost a charakter žlázek na spodní straně lístků. JESSEN (1997, 1999) uvádí, že u subsp. *trichomanes* a *quadrivalens* jsou přítomny pouze tzv. degenerované žlázy nebo žlázy zcela chybějí a u subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* se nacházejí výrazné vyvinuté žlázy s velkou koncovou kulovitou až válcovitou buňkou. Na základě studia materiálu z České republiky nelze tento znak použít. U subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* se výsledky hodnocení žlázek shodují, avšak u subsp. *trichomanes* a subsp. *quadrivalens* byly také nalezeny na spodní straně lístků nalezeny vyvinuté žlázy. V některých případech byly u subsp. *trichomanes* dokonce nalezeny velmi dlouhé žlázy s malou kulovitou buňkou na konci (viz obr. 22, srovnej s tab. 1).

Hodnocení členitosti koncového lístku se ukázalo rozdílné v porovnání z údaji Jessena (JESSEN 1997) (viz tab. 1). U tohoto znaku je pravděpodobně nutné brát na vědomí značnou subjektivitu volby hranice, kdy se lístek považuje už za členěný a kdy ještě ne. Metoda zvolená v této práci považovala jako samostatný díl fyzické oddělení části na bázi lístku. JESSEN (1997) uvádí, že u subsp. *trichomanes* a subsp. *quadrivalens* je koncový lístek členěný jednoduše a naopak u subsp. *pachyrachis* a subsp. *hastatum* se člení až do 5–6 částí. Na vlastním studovaném materiálu bylo zjištěno, že u subsp. *trichomanes* je koncový lístek členěný do 1–2 dílů, u subsp. *quadrivalens* také zpravidla do 1–2 dílů, ale nezděná také téměř do pěti dílů. U subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis* byl koncový lístek zpravidla členěn do 1–3 částí.

V neposlední řadě by bylo užitečné zmínit se o znaku, který byl nalezen jako nový vhodný znak korelující se stupněm ploidie. Je to přítomnost a případně i barva papilek na věténové liště (křídle) (viz podrobně Výsledky 3.2.5.8).

4.5 Fytcenologická vazba taxonů komplexu

Jelikož nebyly jednotlivé taxony komplexu *A. trichomanes* agg. v České republice dostatečně rozlišovány, nejsou ani uvedeny v přehledu rostlinných společenstev ČR (MORAVEC 1995). Jednotlivé poddruhy se ze získaných výsledků zdají být velmi dobrými indikátory některých rostlinných společenstev skalních štěrbin a zdí třídy *Asplenetea trichomanis*. To je dáno především skutečností, že jednotlivé taxony komplexu jsou charakteristicky vázané na specifický typ a charakter substrátu (viz obr 29–31).

V přehledu rostlinných společenstev ČR (MORAVEC 1995) je druh *Asplenium trichomanes* uveden ve skupině diagnostických druhů pro druhově chudá společenstva skalních štěrbin silikátových substrátů sv. *Androsacion vandellii*¹³ (tř. *Asplenietea trichomanis*) a pro společenstva zdi sv. *Centrantho-Parietarion*¹⁴ (tř. *Parietarietea*). Z pohledu členění sledovaného druhu na jednotlivé poddruhy je situace však mnohem složitější (viz obr. 30).

Jediná a zároveň nejběžněji rozšířená subsp. *quadrivalens* nepreferuje výrazně žádný typ substrátu (viz obr. 30), ale významněji je zastoupena na bazičtějších substátech (skály, lomy, zdi). Tento taxon je také zařazen mezi diagnostické taxony celé třídy *Asplenietea trichomanis* v přehledu rostlinných společenstev Rakouska (MUCINA 1993). Ostatní poddruhy se vyznačují poměrně úzkou vazbou na charakter a především pH substrátu.

Kyselé substráty, jako je rula, žula a břidlice jsou typické pro diploidní subsp. *trichomanes*, jak vyplývá z obr. 30. V rakouském přehledu vegetace je subsp. *trichomanes* použita v diagnostické kombinaci druhů pro společenstva skalních štěrbin silikátových substrátů ř. *Androsacetalia multiflorae* (MUCINA 1993). Výskyt subsp. *trichomanes* ve studovaných lokalitách by se dal v rámci ř. *Androsacetalia multiflorae*, kam zajisté studované lokality patří, zařadit do jednotek udávaných z kyselých substrátů sv. *Asplenion septentrionalis*, sv. *Hypno-Polypodium vulgaris* a hadcových substrátů *Asplenion serpentini*. V těchto společenstvech je však také možný v menší míře výskyt subsp. *quadrivalens* nebo i křížence subsp. *quadrivalens* a subsp. *trichomanes* nothosubsp. *lusaticum*, a to především na stanovištích s lokálním mírným obohacením bázemi. Zařazení subsp. *trichomanes* do diagnostické kombinace druhů ř. *Androsacetalia multiflorae* považují jednoznačně za výstižné.

Taxonem v rámci komplexu *A. trichomanes* agg., který je udáván pro řád *Potentilletalia caulescentis* mezi diagnostickými druhy, je subsp. *inexpectans* (MUCINA 1993). Tento taxon však doposud nebyl na území České republiky prokazatelně nalezen. Na vápencích ve společenstvech ř. *Potentilletalia caulescentis* a ř. *Tortulo-Cymbalarietalia* se nacházejí na substrát specificky vázané poddruhy subsp. *hastatum* a subsp. *pachyrachis*. Rostlinná společenstva, ve kterých se nachází subsp. *hastatum*, by se na území ČR dala zařadit do společenstev stinných, polostinných vápencových skal sv. *Cystopteridion* nebo případné výskyty na na zdech by bylo možné zařadit do sv. *Cymbalario-Asplenion*.

U subsp. *pachyrachis* je situace ohledně fytoocenologické vazby na další taxony poněkud komplikovanější, protože tento poddruh zpravidla roste na zcela extrémních stanovištích v převisích a dutinách vápencových skal, kde většinou neroste žádná další vegetace (viz obr. 30, 32). Tato vlastní terénní zkušenost odpovídá i údajům v odborné literatuře, kde je uváděn výskyt subsp. *pachyrachis* na zdech jako vzácný nebo

¹³ Svaz *Androsacion vandellii* se v přehledu rostlinných společenstev Rakouska (MUCINA 1993) vztahuje pouze na kyselé substráty subalpínských až alpijských poloh, tedy v ČR se v podstatě nevyskytuje. Dále v přehledu společenstev se přidržují nomenklatury podle Muciny (MUCINA 1993) viz Metodika 2.8.

¹⁴ Svaz *Centrantho-Parietarion* (tř. *Parietarietea*) se v přehledu rostlinných společenstev Rakouska (MUCINA 1993) řadí do ř. *Tortulo-Cymbalarietalia* v rámci tř. *Asplenietea trichomanis*. Dále v přehledu společenstev se přidržují nomenklatury podle Muciny (MUCINA 1993) viz Metodika 2.8.

ojedinělý (JESSEN 1997; LOVIS et REICHSTEIN 1985; VOGEL et al. 1999a) a zdůrazňován je vždy právě výskyt na extrémních biotopech vápencových skal, převisů a výklenků nebo na pískovci s vápnitým tmelem.

Naopak v rakouském přehledu vegetace (MUCINA 1993) je subsp. *pachyrachis* překvapivě uvedena mezi diagnostickými taxony často pionýrských společenstev zdí ř. *Tortulo-Cymbalarietalia* spolu s druhy *Antirrhinum majus*, *Asplenium ruta-muraria*, *Cymbalaria muralis*, *Encalypta streptocarpa*, *Parietaria judaica*, *Tortula muralis* aj. Pravděpodobně mohlo docházet k nepřesným determinacím taxonu se záměnou v té době ještě „neznámé“ subsp. *hastatum*, která se místy ve společenstvech zdí vyskytuje a morfologicky je podobná subsp. *pachyrachis*. V každém případě považuji zařazení subsp. *pachyrachis* do ř. *Tortulo-Cymbalarietalia* jako nepřesný. Bylo by jistě vhodnější uvažovat subsp. *pachyrachis* do diagnostické kombinace druhů pouze sv. *Cymbalario-Asplenion*.

Pro klimatické a vegetační poměry Portugalska byla na základě terénní studie popsána nová asociace *Asplenio pachyrachido-Sarcocapnetum enneaphyllae* (PÉREZ CARRO et al. 1990a) v rámci sv. *Asplenio celtibericae-Saxifragion cuneatae*, ř. *Potentilletalia caulescentis*, charakterizující specifický biotop subsp. *pachyrachis*.

Ne všechny novější fytocenologické práce však zohledňují specifické ekologické preference jednotlivých poddruhů v rámci *A. trichomanes* agg. I v detailnějších souborných pracích je používán pouze druh *Asplenium trichomanes* s. l. (CANO CARMONA et al. 1997).

Pro potřeby detailnějšího a výstižnějšího přehledu fytocenologických vazeb jednotlivých taxonů komplexu *A. trichomanes* agg. a dalších taxonů v rámci tř. *Asplenetea trichomanis* by bylo nezbytné shromáždit větší objem fytocenologických dat z celého území střední Evropy.

5 Závěr

Výsledky předkládané práce lze stručně shrnout do těchto bodů:

1. Stanovením ploidních úrovní studovaných rostlin (průtoková cytometrie), byly na území ČR zjištěny diploidní, triploidní a tetraploidní cytotypy. Na některých lokalitách byly zjištěny i všechny tři ploidní úrovně zároveň.
2. Na území ČR byly nalezeny čtyři taxony v rámci komplexu *Asplenium trichomanes* agg.: subsp. *trichomanes* (2x), subsp. *quadrivalens* (4x), subsp. *pachyrachis* (4x), subsp. *hastatum* (4x). Výskyt diploidní subsp. *inexpectans* se nepodařilo prokázat.
3. Byly ověřeny některé znaky používané k determinaci poddruhů v rámci komplexu *A. trichomanes* agg. a také byly nalezeny některé vhodné znaky neuváděné dosud v literatuře. K úspěšné determinaci jednotlivých taxonů je vždy nutné používat kombinaci několika znaků. Morfologické znaky, které se ukázaly jako významné pro rozlišování některých dvojic taxonů jsou: délka výtrusů, délka prstence na výtrusnici, délka oddenkových plevin, přítomnost mnohobuněčných přívěsků na plevinách, vzdálenost lístků v horní části čepele, délka lístků v 1/4 délky čepele, charakter lístků (zubatost, přítomnost oušek, konzistence), zavřený či otevřený typ výtrusnice, charakter a barva větvenové lišty a světlý lem na okrajích lístků.
4. Celkový podíl hybridních rostlin v rostlinných společenstvech ČR je poměrně malý, avšak nezanedbatelný (6% hybridních rostlin ve studovaném materiálu, 7 % hybridních rostlin v revidovaném materiálu veřejných herbářových sbírek). Hybridní rostliny byly nalezeny jednak mezi diploidními a tetraploidními taxony a také mezi tetraploidními taxony. Na kontaktu více taxonů se vytvářejí zpravidla hybridní zóny. Hybridní rostliny se vyznačují zpravidla intermediárními znaky a vždy abortovanými výtrusy. Nejčastěji se vyskytující hybridní taxony, jsou nothosubsp. *lusaticum* a nothosubsp. *lovisianum*. Další hybridní taxony nothosubsp. *moravicum* a nothosubsp. *staufferi* se nacházejí zpravidla vzácně, zároveň s výskytem vzácnějšího rodičovského taxonu subsp. *pachyrachis*. Na území ČR byly ověřeny následující čtyři hybridní kombinace:
subsp. *quadrivalens* × subsp. *trichomanes* = nothosubsp. *lusaticum*
subsp. *hastatum* × subsp. *quadrivalens* = nothosubsp. *lovisianum*
subsp. *hastatum* × subsp. *pachyrachis* = nothosubsp. *moravicum*
subsp. *pachyrachis* × subsp. *quadrivalens* = nothosubsp. *staufferi*
5. Na základě vlastních údajů a revize herbářových položek z největších českých herbářových sbírek bylo sestaveno rozšíření poddruhů komplexu *A. trichomanes* agg. Subspecie *quadrivalens* je velmi hojně rozšířená po celém území ČR od nížin do hor. Diploidní subsp. *trichomanes* se vyskytuje roztroušeně až ojediněle po celém území ČR. Naopak velmi vzácným taxonem komplexu je především subsp. *pachyrachis*, která byla nalezena pouze ve vápencových oblastech

Moravského krasu a Pálavy. Ojedinělý historický údaj (1961, I. Klášterský, PR) ohledně výskytu subsp. *pachyrachis* byl zaznamenán z Českého krasu. Druhým vzácnějším taxonem je subsp. *hastatum*. Tato subspecie se vyskytuje roztroušeně až vzácně především v oblasti střední Moravy (fytochoriony 16, 17b, 70, 71b, 76a, 77c, 84a, 91).

6. Jednotlivé taxony jsou na území ČR rozšířeny podle svých preferencí na specifické typy substrátů. Ze studovaných taxonů je jediným ekologicky nevyhraněným taxonem subsp. *quadrivalens*, která roste jednak na různých typech přírodních skalních biotopů s výraznější preferencí na bázičtější substráty, ale často také na antropogenních stanovištích jako jsou lomy nebo zdi. Zahrnuje fytoecologicky všechny řády tř. *Asplenietea trichomanis*. Výhradně na stinných kyselých skalních biotopech sv. *Asplenion septentrionalis* a sv. *Hypno Polypodium vulgaris* a na hadcích sv. *Asplenion serpentini* roste diploidní subsp. *trichomanes*. Velmi vzácná subsp. *pachyrachis* roste zase výhradně na vápencových převiscích a výklencích skal nebo vzácně na vápenitém pískovci vždy v rámci sv. *Cymbalario-Asplenion* podobně jako subsp. *hastatum*, která roste navíc ještě na starých zdech.

6 Použitá literatura

- ANONYMUS (1998): STATISTICA for Windows [Computer program manual]. – StatSoft, Inc., Tulsa.
- BENNERT H. W. et FISCHER G. (1993): Biosystematics and evolution of the *Asplenium trichomanes* complex. – *Webbia* 48: 743–760.
- BENNERT H. W., PICHI SERMOLLI R. E. G., RASBACH H., RASBACH K. et REICHSTEIN T. (1989): *Asplenium xhelii* Lusina, the valid name for the hybrids between *A. petrarchae* (Guérin) D. C. and *A. trichomanes* L. (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) II. Detailed description and illustrations. – *Webbia* 43 (2): 311–337.
- BOUDRIE M. (1988): *Asplenium trichomanes* L. subsp. *pachyrachis* (Christ) Lovis et Reichstein et *Asplenium trichomanes* L. nothosubsp. *staufferi* Lovis et Reichstein (*A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*) sur les marges occidentales calcaires du Massif Central (France). – *Bull. Soc. Bot. Cent.-Ouest.* 19: 35–38.
- BOUHARMONT J. (1968): Les formes chromosomiques d'*Asplenium trichomanes* L. – *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 38: 103–114. [non vidi]
- BOUHARMONT J. (1972): Meiosis and fertility in apogamously produced diploid plants of *Asplenium trichomanes*. – *Chromosomes Today* 3: 253–258.
- BRIGGS D. et WALTERS S. M. (1997): *Plant variation and evolution*. – Cambridge University Press.
- BROWNSEY P. J. (1976): A biosystematic investigation of the *Asplenium lepidum* complex. – *Bot. J. Linn. Soc.* 72: 235–267.
- BROWNSEY P. J. (1977): A taxonomic revision of the New Zealand species of *Asplenium*. – *New Zealand J. Bot.* 15: 39–86.
- BÜSCHER P. et KOEDAM N. (1983): Soil preference of populations of genotypes of *Asplenium trichomanes* L. and *Polypodium vulgare* L. in Belgium as related to cation exchange capacity. – *Plant and Soil* 72 (2–3): 275–282.
- CANO CARMONA E., MELENDO LUQUE M. et VALLE TENDERO F. (1997): The plant communities of the *Asplenietea trichomanis* in the SW Iberian Peninsula. – *Folia Geobot. Phytotax.* 32: 361–376.
- CUBAS P., ROSSELLO J. A. et PANGUA E. (1989): A new triploid hybrid in the *Asplenium trichomanes* complex: *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lucanum* (*A. trichomanes* subsp. *inexpectans* × *A. trichomanes* subsp. *quadrivaens*). – *Candollea* 44 (1): 181–190.
- DIEKJOBST H. (1997): Zur Verbreitung der beiden Unterarten des Braunstieligen Streinfarns (*Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* und *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*) im Südwestfälischen Bergland. – *Natur u. Heimat* 57 (4): 121–127.
- DOLEŽEL J. et GÖHDE W. (1995): Sex determination in dioecious plants *Melandrium album* and *M. rubrum* using high-resolution flow cytometry. – *Cytometry* 19: 103–106.
- DOSTÁL J. (1989): *Nová květena ČSSR 1*. – Academia, Praha.
- FIŠEROVÁ D. (1972): Poznámky k rozšíření *Asplenium trichomanes* L. subsp. *inexpectans* Lovis na Slovensku. – *Zpr. Čes. Bot. Spol.* 7 (1): 36–43.
- FREY W., FRAHM J. P., FISCHER E. et LOBIN W. (1995): *Kleine Kryptogamenflora Band IV, Die Moss- und Farnpflanzen Europas*. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

- FUCHS H. P. (1963): Nomenklatorische liste der Gefäßkryptogamen. – Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae 9: 19–20.
- GIBBY M. et LOVIS J. D. (1989): New ferns of Madeira. – Fern Gaz. 13 (5): 185–187.
- GERKEN R. (1999): *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* (Christ) Lovis et Reichstein erstmals in Norddeutschland nachgewiesen. – Flor. Rundbr. 33 (1): 17–22.
- GREUTER W., MCNEILL J., BARRIE F. R., BURDET H. M., DEMOULIN V., FILGUEIRAS T. S., NICOLSON D. H., SILVA P. C., SKOG J. E., TREHANE P., TURLAND N. J., HAWKSWORTH D. L. (2000): Medzinárodný kód botanickej nomenklatúry (Saint Louis Code). – Zpr. Čes. Bot. Spol. 35, Příloha 2000/1.
- HACKNEY P. (1985): *Asplenium trichomanes* L. subsp. *trichomanes* in the Mourne Mountains (H38). – Irish Nat. J. 21 (9): 420–421.
- HAFFNER P. et WACHTER H. (1994): Die Unterarten und Hybriden des Braunen Streifenfarnes *Asplenium trichomanes* L. im Nordwestsaarland und angrenzenden Gebieten. – Delattinia 21: 59–106.
- HENDRYCH R. et JIRÁSEK V. (2002): Příručka pro práci s latinsky psanými herbářovými schedami. – Zpr. Čes. Bot. Spol., Příl. 2002/2.
- HERRERO A., PRADA C., PANGUA E., ESCUDERO A., RUBIO A. et PARAJÓN S. (1993): Gametophyte morphology of four subspecies of *Asplenium trichomanes* L. – Bot. Complut. 18: 67–77.
- HERRERO A., PARAJÓN S. et PRADA C. (2001): Isozyme variation and genetic relationship among taxa in the *Asplenium obovatum* group (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). – Am. J. Bot. 88 (11): 2040–2050.
- HILMER O. (2002): Vier Unterarten des Braunstielligen Streifenfarns *Asplenium trichomanes* L. (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) in Südniedersachsen. – Mitt. Naturw. Ver. Goslar 7: 145–174.
- HOLUB J et PROCHÁZKA F. (2000): Red List of vascular plants of the Czech Republic 2000. – Preslia 72: 187–230.
- HOU X. et WANG Z. R. (2000): A subspecific taxonomic study on *Asplenium trichomanes* L. from China. – Acta Phytotax. Sin. 38 (3): 242–255.
- CHRTEK J., SLAVÍK B. et TOMŠOVIC P. (1982): Směrnice pro zpracování Květeny ČSR. – BÚ ČSAV, Průhonice.
- JERMY A. C. et JARVIS C. E. (1992): The lectotypification of *Asplenium trichomanes-ramosum* L., the correct name for *A. viride* Hudson. – Bot. J. Linn. Soc. 109 (3): 319–321.
- JERMY A. C. et PAGE C. N. (1980): Additional field characters separating the subspecies of *Asplenium trichomanes* in Britain. – Fern Gaz. 12 (2): 112–113.
- JERMY A. C. et VIANE R. (1992): New subgenera within *Asplenium* L., pp. 321–322. – In: Newton M. E. [ed.]: Flora Europaea: Notulae systematicae ad Floram Europaeam spectantes. Series 2. No. 5., Bot. Jour. Linn. Soc. 109: 319–328.
- JESSEN S. (1995): *Asplenium trichomanes* L. subsp. *hastatum*, stat. nov.: eine neue Unterart des Braunstiell-Streifenfarnes in Europa und vier neue intraspezifische Hybriden (*Aspleniaceae*: *Pteridophyta*). – Ber. Bayer. Bot. Ges. 65: 107–132.
- JESSEN S. (1997): Unterscheidungstabelle der 5 mitteleuropäischen Unterarten von *Asplenium trichomanes* L. – Ms. [unpubl.].

- JESSEN S. (1999): Zur Unterscheidung von *Asplenium trichomanes* subsp. *hastatum* von ähnlichen Farntaxa. – *Das Prothallium* 3: 3–4.
- KENTNER E. K. et MESLER M. R. (2000): Evidence for natural selection in a fern hybrid zone. – *Am. J. Bot.* 87: 1168–1174.
- KLEČKA W. R. (1980): Discriminant analysis, Sage University Papers, Series: Quantitative applications in the social sciences 19. – Beverly Hills, London: Sage Publications.
- KLEKOWSKI E. J. jun. (1973): Sexual and subsexual systems in homosporous pteridophytes: a new hypothesis. – *Am. J. Bot.* 60 (6): 535–544.
- KLEKOWSKI E. J. jun. et BAKER H. G. (1966): Evolutionary significance of polyploidy in the Pteridophyta. – *Science* 153: 305–307.
- KRAMER K. U. et VIANE R. (1990): *Aspleniaceae*, pp. 52–57. – In: Kramer K. U. et Green P. S.: *The families and genera of vascular plants I, Pteridophytes and Gymnosperms*, Springer-Verlag, Berlin.
- KŘÍSA B. (1988): *Asplenium* L. – sleziník, pp. 242–249. – In: Hejný S., Slavík B. [eds.]: *Květena ČSR 1*, Academia, Praha.
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J. jun., KAPLAN Z., KIRSCHNER J. et ŠTĚPÁNEK J. [eds.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. – Academia, Praha.
- LANJOUW J. [ed.] (1961): *International Code of Botanical Nomenclature*. – Utrecht. [non vidi]
- Lawton E. (1932): Regeneration and induced polyploidy in ferns. – *Am. J. Bot.* 19 (4): 303–333.
- LEPŠ J. (1996): *Biostatistika*. – Skriptum, Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice.
- LEPŠ J. et ŠMILAUER P. (2000): *Mnohorozměrná analýza ekologických dat*. – Skriptum [Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice; <http://regent.bf.jcu.cz/skripta.pdf> (7. 3. 2003)].
- LOVIS J. D. (1964): The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. – *Brit. Fern Gaz.* 9 (5): 147–160.
- LOVIS J. D. (1973): A biosystematic approach to phylogenetic problems and its application to the *Aspleniaceae*. – *Bot. J. Linn. Soc.* 67: 211–228, Suppl. 1.
- LOVIS J. D., RASBACH H., RASBACH K. et REICHSTEIN T. (1977): *Asplenium azoricum* and other ferns of the *A. trichomanes* group from the Azores. – *Am. Fern J.* 67 (3): 81–93.
- LOVIS J. D. et REICHSTEIN T. (1980): *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*, p. 18. – In: Greuter, *Med-Checklist Notulae 1*, Willdenowia 10: 18.
- LOVIS J. D. et REICHSTEIN T. (1985): *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*), and a note on the typification of *A. trichomanes*. – *Willdenowia* 15 (1): 187–201.
- LOVIS J. D., RASBACH H. et REICHSTEIN T. (1989): *Asplenium trichomanes* L. nothosubsp. *melzeri* nothosubsp. nov. The triploid hybrid between *A. trichomanes* subsp. *inexpectans* and subsp. *quadrivalens*. – *Candollea* 44 (2): 543–553.
- MANTON I. (1950): *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. – Cambridge.
- MANTON I, LOVIS J. D., VIDA G. et GIBBY M. (1986): Cytology of the fern of Madeira. – *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)* 15: 123–161. [non vidi]

- MANTON I. et WALKER S. (1954): Induced apogamy in *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray and *D. filix-mas* (L.) Schott emend. and its significance for the interpretation of the two species. – Ann. Bot. 18 (71): 377–383.
- MARHOLD K. et SUDA J. (2002): Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (Fenetické metody). – Karolinum, Praha.
- MARCHETTI D. et SOSTER M. (1992): Note su tre felci nuove per la Valsesia (Piemonte) e rare per l'Italia: *Asplenium trichomanes* L. subsp. *pachyrachis* (Christ) Lovis et Reichstein, *Asplenium adulterinum* Milde subsp. *adulterinum* e *Dryopteris remota* (A. Braun) Druce. – Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino 10 (1): 113–124.
- MEYER D. E. (1962): Zur Zytologie der Asplenien Mitteleuropas (XXIX, Abschluss).– Ber. Deutsch. Bot. Ges. 74: 449–461.
- MOKRY F., RASBACH H. et REICHSTEIN T. (1986): *Asplenium adulterinum* Milde subsp. *presolanense* subsp. nova (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). – Bot. Helv. 96 (1): 7–18.
- MORAN R. C. (1982): The *Asplenium trichomanes* complex in the United States and adjacent Canada. – Amer. Fern J. 72 (1): 5–11.
- MORAVEC J. [ed.] (1994): Fytocenologie. – Academia, Praha.
- MORAVEC J. [ed.]. (1995): Rostlinná společenstva České republika a jejich ohrožení, 2. ed. – Severočeskou přírodou, Litoměřice.
- MUCCIFORA S. et GORI P. (1995): *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes* gametophyte. A light and electron microscope study. – Caryologia 48: (3–4) 265–274.
- MUCINA L. (1993): *Asplenieta trichomanis*, pp. 241–275. – In: Grabherr G. et Mucina L., Die Pflanzengesellschaften Österreichs II, Natürliche waldfreie Vegetation, Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- NYHUS G. C. (1987): Underartene av svartburkne (*Asplenium trichomanes*) i Norge. (The subspecies of *Asplenium trichomanes* in Norway). – Blyttia 45 (1): 12–24.
- OTTO F. (1990): DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA, vol. 33: 105–110. – In: Crissman H. A., Darzynkiewicz Z. [eds.], Methods in Cell Biology, Academic Press, New York.
- PANGUA E., PRADA C. et MARQUINA A. (1989): Las subespecies de *Asplenium trichomanes* L. en la Península Ibérica e Islas Baleares. – Bot. Complutensis 14: 87–108.
- PARENT G. H., JEROME C. et THORN R. (1996): Données nouvelles sur la repartition d' *Asplenium trichomanes* L. subsp. *pachyrachis* (Christ) Lovis et Reichstein (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) en Belgique, au Grande-Duché de Luxembourg, en Allemagne et dans le nord-est de la France. – Monde Pl. 91 (457): 29–30.
- PETIT C., BRETAGNOLLE F. et FELBER F. (1999): Evolutionary consequences of diploid – polyploid hybrid zones in wild species. – TREE 14 (8): 306–311.
- PÉREZ CARRO F. J., DIAZ GONZALEZ T. E. et FERNANDEZ ARECES M. P. (1990a): Datos geobotánicos, taxonómicos y corológicos sobre *Asplenium trichomanes* L. subsp. *pachyrachis* (Christ) Lovis et Reichstein. – Botánica pirenaico-cantábrica: 565–576.
- PÉREZ CARRO F. J., FERNANDEZ ARECES M. P. et DIAZ GONZALEZ T. E. (1990b): Sobre la presencia de *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *staufferi* y *Asplenium xalternifolium* nothosubsp. *heufferi* en el norte de la Península Iberica. – An. Jard. Bot. Madrid 48 (1): 7–13.

- PÉREZ RAYA F., CASARES PORCEL M., MOLERO-MESA J. et GONZÁLEZ-TEJERO M. R. (1986): Estudio palinológico del género *Asplenium* L. en Sierra Nevada (Andalucía, España). – *Candollea* 41 (2): 369–380.
- QUEIROS M. et ORMONDE J. (1990): *Asplenium trichomanes* L. subsp. *quadrivalens* D. E. Meyer, em Portugal. – *An. Jard. Bot. Madrid* 46 (2): 553–561.
- RASBACH H., RASBACH K., REICHSTEIN T. et BENNERT H. W. (1990): *Asplenium trichomanes* subsp. *coriaceifolium*, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the *A. trichomanes* complex (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*): 1. Nomenclature and typification. – *Willdenowia* 19 (2): 471–474.
- RASBACH H., RASBACH K., REICHSTEIN T. et BENNERT H. W. (1991): *Asplenium trichomanes* subsp. *coriaceifolium*, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the *A. trichomanes* complex (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*): 2. Description and illustrations. With an appendix on pairing behaviour of chromosomes in fern hybrids. – *Willdenowia* 21 (1–2): 239–261.
- REICHSTEIN T. (1981): Hybrids in European *Aspleniaceae* (*Pteridophyta*). – *Bot. Helv.* 91: 89–139.
- REICHSTEIN T. (1982): Hybrids in European *Aspleniaceae* (*Pteridophyta*). Addenda et corrigenda. – *Bot. Helv.* 92: 41–42.
- REICHSTEIN T. (1984): *Aspleniaceae* L., pp. 211–273. – In: Kramer K. U., Gustav Hegi, Illustrierte Flora von Mitteleuropa I/1, Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- REICHSTEIN T. (1997): *Pteridophyta*, pp. 37–92. – In: Pignati S., Flora D'Italia, Edagricole, Bologna.
- RICKARD M. H. (1989): Two spleenworts new to Britain: *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* and *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *staufferi*. – *Pteridologist* 1 (6): 244–248.
- ROTHMALER W. (1963): Kritischer Ergänzungsband zur Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BDR, Band IV. – Berlin.
- ROTHMALER W., ECKEHART J. J. et WERNER K. (2000): Exkursionsflora von Deutschland, Band 3, Gefäßpflanzen: Atlasband. – Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin.
- RUMSEY F. J., VOGEL J. C., RUSSELL S. J., BARRETT J. A. et GIBBY M. (1998): Climate, colonization and celibacy: population structure in central European *Trichomanes speciosum* (*Pteridophyta*). – *Bot. Acta* 111: 481–489.
- SCHMIDT R. (2002): Plant genome evolution: lessons from comparative genomics at the DNA level. – *Plant Mol. Biol.* 48: (1–2) 21–37.
- SCHULZE G. (1990): *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis* (Christ) Lovist et Reichstein in der Pfalz. – *Mitt. Pollichia* 77 (3): 215–221.
- SIJAK-YAKOVEV S., PECCENINI S., MURATOVIC E., ZOLDOS V., ROBIN O., VALLES J. (2003): Chromosomal differentiation and genome size in three European mountain *Lilium* species. – *Plant Syst. Evol.* 236: (3–4): 165–173.
- SKALICKÝ V. (1988): Regionálně fytogeografické členění, pp. 103–121. – In: Hejný S. et Slavík B. [eds.]: Květena ČSR. 1., Academia, Praha.
- SNEATH P. H. A. et SOKAL R. R. (1973): Numerical taxonomy. – W. H. Freeman et company, San Francisco.

- STARK C. (2002): Bestimmungsschlüssel für die Unterarten des Braunen Streifenfarns, *Asplenium trichomanes* L. (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*) und ihre Verbreitung in der Pfalz. – Mitt. Pollichia 87 (14): 49–70.
- СТЕРАНОВ N. V. (1994): Новый подвид *Asplenium trichomanes* (*Aspleniaceae*) из западного саяна [Novyi podvid *Asplenium trichomanes* (*Aspleniaceae*), iz Zapadnogo Sayana]. (A new subspecies of *Asplenium trichomanes* (*Aspleniaceae*) from West Sayan.). – Bot. Zhurn. 79 (10): 91–98.
- SUDA J., KYNCL T. et FREIOVÁ R. (2003): Nuclear DNA Amounts in Macaronesian Angiosperms. – Ann. Bot. [in press]
- SUTER M., SCHNELLER J. J. et VOGEL J. C. (2000): Investigations into the genetic variation, population structure, and breeding systems of the fern *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*. – Int. J. Plant Sci. 161: (2) 233–244.
- TER BRAAK C. J. F. et ŠMILAUER P. (1998): CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: Software for canonical community ordination. – Microcomputer Power, Ithaca.
- TER BRAAK C. J. F. et ŠMILAUER P. (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for canonical community ordination. – Microcomputer Power, Ithaca.
- TIGERSCHIÖLD E. (1980): Tre underarter av *Asplenium trichomanes*, svartbråken, i Sverige. – Svensk Bot. Tidskr. 74(5): 353–360.
- TIGERSCHIÖLD E. (1981): The *Asplenium trichomanes* complex in East Central Sweden. – Nord. J. Bot. 1: 12–16.
- TREWICK S. A., MORGAN-RICHARDS M., RUSSELL J., HENDERSON S., RUMSEY F. J., PINTÉR I., BARRETT J. A., GIBBY M. et VOGEL J. C. (2002): Polyploidy, phylogeography and Pleistocene refugia of the rockfern *Asplenium ceterach*: evidence from chloroplast DNA. – Molec. Ecol. 11: 2003–2012.
- TUTIN T. G., BURGESS N. A., CHATER A. O., EDMONDSON J. R., HEYWOOD V. H., MOORE D. M., VALENTINE D. H., WALTERS S. M. et WEBB D. A. (1993): Flora Europaea, Vol. 1, Cambridge University Press.
- VALENTINE D. H., MOORE D. M. [eds.] (1993): *Aspleniaceae*, pp. 18–23. – In: Tutin T. G., Burgess N. A., Chater A. O., Edmondson J. R., Heywood V. H., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M. et Webb D. A.: Flora Europaea, Vol. 1, Cambridge University Press.
- VÁŇA J. (1997): Bryophytes of the Czech Republic – an annotated check-list of species (1). – Novit. Bot. Univ. Carol. 11: 39–89.
- VOGEL J. C., RUMSEY F. J., HOLMES J. S., RUSSELL S. J., BARRETT J. A. et GIBBY M. (1997): The status, distribution and genetic diversity of *Asplenium csikii* in the British Isles. – BSBI News 78: 92–93.
- VOGEL J. C., RUMSEY F. J., RUSSELL S. J., COX C. J., HOLMES J. S., BUJNOCH W., STARK Ch., BARRETT J. A. et GIBBY M. (1999a): Genetic structure, reproductive biology and ecology of isolated populations of *Asplenium csikii* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). – Heredity 83: 604–612.
- VOGEL J. C., RUMSEY F. J., SCHNELLER J. J., BARRETT J. A. et GIBBY M. (1999b): Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes. – Biol. Journ. Linn. Soc. 66: (1) 23–37.

- VOGEL J. C., RUSSELL S. J., RUMSEY F. J., BARRETT J. A. et GIBBY M. (1998a): On hybrid formation in the rock fern *Asplenium xalternifolium* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). – *Bot. Acta* 111: 241–246.
- VOGEL J. C., RUSSELL S. J., RUMSEY F. J., BARRETT J. A. et GIBBY M. (1998b): Evidence for maternal transmission of chloroplast DNA in the genus *Asplenium* (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*). – *Bot. Acta* 111: 247–249.
- WALKER T. G. (1979): The cytogenetics of ferns. – In: Dyer A. F. (ed.): *Experimental biology of ferns*, pp. 87–132, Academic Press, London, San Francisco, New York.
- WERTH C. R., GUTTMAN S. I. et ESHBAUGH W. H. (1985): Recurring origins of allopolyploid species in *Asplenium*. – *Science* 228: 731–733.
- WISSKIRCHEN R. et HAEUPLER H. [eds.] (1998): *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ZIMMER B. et GREUTER W. (1994): Proposal to reject the name *Asplenium ramosum* L. (*Pteridophyta*). – *Taxon* 43: 303–304.
- ZONNEVELD B. J. M. (2001): Nuclear DNA contents of all species of *Helleborus* (*Ranunculaceae*) discriminate between species and sectional divisions. – *Plant Syst. Evol.* 229: (1–2) 125–130.

Přílohy

Příloha 1 – Morfometrie

Tabulka hodnot korelačních koeficientů mezi znaky
Výsledky analýzy variance (ANOVA) a mnohonásobných
porovnání (HSD-Tukey test) jednotlivých znaků

Příloha 2 – Fytocenologické snímky

Lokalizace a další charakteristiky jednotlivých snímků
Tabulka fytocenologických snímků

Příloha 3 – Revize herbářových položek

Přehled revidovaných herbářových položek

Příloha 4 – Dokumentační obrázky

Siluety některých analyzovaných rostlin
Ornamentace povrchu výtrusů u jednotlivých poddruhů

Příloha 1

Morfometrie

Tabulka hodnot korelačních koeficientů mezi znaky

Výsledky analýzy variance (ANOVA) a mnohonásobných porovnání (HSD-Tukey test) jednotlivých znaků mezi jednotlivými taxony komplexu *A. trichomanes* agg.

Základní charakteristiky souboru dat pro znaky (skut. hodn.)						Analýza variance – Anova (log)				
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,018		Tukey HSD – taxon		
pet (mm)	1	20,08	6	51	10,9	F = 3,36	1	2	3	
	2	19,55	4	76	10,837		0,957	–	–	2
	3	14	4	35	7,464		0,0477	0,0348	–	3
	4	16,47	4	46	8,838		0,404	0,355	0,449	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,000002		Tukey HSD – taxon		
lam (mm)	1	119,5	43	234	51,42	F = 10,13	1	2	3	
	2	118,56	32	248	37,89		0,8470	–	–	2
	3	84,07	39	132	28,34		0,0083	0,00009	–	3
	4	96,42	44	192	29,34		0,1953	0,001	0,2954	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,005784		Tukey HSD – taxon		
int1/4 (mm)	1	6,18	3	9	1,65	F = 4,24	1	2	3	
	2	5,69	2,5	12	1,703		0,3535	–	–	2
	3	5,6	2,5	9	1,882		0,4712	0,9464	–	3
	4	6,61	3,5	12,5	2,089		0,7836	0,0074	0,1129	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,000006		Tukey HSD – taxon		
int3/4 (mm)	1	4,14	2	6	0,996	F = 9,28	1	2	3	
	2	3,7	1,5	8	0,953		0,0340	–	–	2
	3	2,91	2	4	0,67		0,00001	0,0005	–	3
	4	3,44	1,5	5,5	0,725		0,0030	0,2485	0,0699	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
int7/8 (mm)	1	4,44	1	8	1,648	F = 21,97	1	2	3	
	2	3,16	0,5	7	0,93		10 ⁻⁵	–	–	2
	3	2,27	1,5	3	0,53		10 ⁻⁵	0,0004	–	3
	4	2,7	1,5	4,5	0,674		10 ⁻⁵	0,01926	0,2198	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
enpilen (mm)	1	6,01	2	12,5	2,081	F = 18,19	1	2	3	
	2	6,28	2	13	1,797		0,9417	–	–	2
	3	5,5	4	7,5	1,061		0,0275	0,0012	–	3
	4	4,45	1,5	9	1,788		0,0001	10 ⁻⁵	0,9787	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,000589		Tukey HSD – taxon		
enpiwid (mm)	1	2,67	1,5	5	0,831	F = 5,91	1	2	3	
	2	3,78	1	10	1,473		0,0013	–	–	2
	3	4,69	2,5	7	1,507		0,2255	0,9863	–	3
	4	3,34	1	7	1,416		0,6195	0,0690	0,7263	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,00024		Tukey HSD – taxon		
pi7/8len (mm)	1	3,11	1	4,5	0,884	F = 6,57	1	2	3	
	2	3,83	1	8	1,04		0,0001	–	–	2
	3	3,8	2,5	5	0,727		0,0645	0,9998	–	3
	4	3,92	1,5	6	0,906		0,0004	0,8450	0,9569	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi3/4len (mm)	1	4,11	2,5	7	1,057	F = 12,06	1	2	3	
	2	4,75	1,5	9	1,156		0,0047	–	–	2
	3	5,07	4	7	1,083		0,0258	0,7671	–	3
	4	5,59	3	7	1,092		10 ⁻⁵	0,0004	0,3626	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,01728		Tukey HSD – taxon		
pi3/4wce (mm)	1	2,46	1	5	0,808	F = 3,42	1	2	3	
	2	2,79	1	7	0,792		0,0432	–	–	2
	3	2,67	2	3,5	0,588		0,7825	0,8828	–	3
	4	2,91	1,5	4,5	0,639		0,01136	0,4941	0,4872	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi1/2len (mm)	1	4,5	2,5	7	1,098	F = 24,1	1	2	3	
	2	5,18	2,5	11	1,235		0,0028	–	–	2
	3	6,23	5	8,5	0,961		0,00003	,016503	–	3
	4	6,63	4	9	1,211		10 ⁻⁵	10 ⁻⁵	0,6611	4

Základní charakteristiky souboru dat pro znaky (skut. hodn.)						Analýza variance – Anova (log)				
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,000554		Tukey HSD – taxon		
pi1/2wce (mm)	1	2,66	2	4,5	0,735	F = 5,96	1	2	3	
	2	3,11	1	7	0,879		0,0157	7–	–	2
	3	3,4	2,5	5	0,632		0,0205	0,5511	–	3
	4	3,37	2	5	0,646		0,0003	0,0875	0,9993	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi1/2wba (mm)	1	2,09	1	4	0,827	F = 26,59	1	2	3	
	2	2,82	1	6	0,874		10⁻⁵	–	–	2
	3	3,5	3	4,5	0,535		10⁻⁵	0,0146	–	3
	4	3,62	2	5	0,83		10⁻⁵	10⁻⁵	0,9704	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi1/4len (mm)	1	3,6	2	6	0,999	F = 37,54	1	2	3	
	2	2,99	1,5	7	0,901		0,0173	–	–	2
	3	4,8	3	6,5	0,902		0,0012	,095205	–	3
	4	6,19	3,5	9	1,389		10⁻⁵	10⁻⁵	0,0063	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi1/4wce (mm)	1	2,59	1,5	4	0,712	F = 10,34	1	2	3	
	2	2,99	1,5	7	0,9007		0,0512	–	–	2
	3	3,1	2,5	4	0,471		0,2136	0,9627	–	3
	4	3,65	2	6	0,87		10⁻⁵	0,00002	0,151	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi1/4wba (mm)	1	2,44	1	5	0,889	F = 34,22	1	2	3	
	2	3,18	1	9	1,119		0,00014	–	–	2
	3	4,03	2	5	0,855		0,00001	0,0371	–	3
	4	4,85	2,5	8	1,421		10⁻⁵	10⁻⁵	0,1143	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
annulen (µm)	1	244,46	206	282	17,102	F = 126,11	1	2	3	
	2	295,57	240	358	20,07		10⁻⁵	–	–	2
	3	318	284	352	20,11		10⁻⁵	0,0003	–	3
	4	327,98	270	410	28,33		10⁻⁵	10⁻⁵	0,4643	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
scalen (mm)	1	2,12	1,35	2,85	0,434	F = 19,43	1	2	3	
	2	2,77	1,68	4,85	0,454		0,00002	–	–	2
	3	2,22	1,6	2,93	0,391		0,9999	0,0034	–	3
	4	2,51	1,6	4,58	0,579		0,9960	10⁻⁵	0,999	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
rhawid (mm)	1	0,38	0,22	0,61	0,092	F = 19,43	1	2	3	
	2	0,4	0,15	0,6	0,071		0,5232	–	–	2
	3	0,44	0,34	0,55	0,069		0,1048	0,3102	–	3
	4	0,43	0,28	0,57	0,083		0,0106	0,0216	0,9999	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
sporlen (µm)	1	26,91	25,03	28,6	0,923	F = 317,3	1	2	3	
	2	33,7	29,23	38,2	1,434		10⁻⁵	–	–	2
	3	32,68	29,8	38,5	2,347		10⁻⁵	0,0198	–	3
	4	35,29	32,47	38,73	1,065		10⁻⁵	10⁻⁵	10⁵	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
sporwid (µm)	1	20,69	19,4	22,17	0,592	F = 361,9	1	2	3	
	2	26,06	20,8	29	1,074		10⁻⁵	–	–	2
	3	26,29	23,9	28,87	1,663		10⁻⁵	0,7409	–	3
	4	27,67	25,73	29,4	0,986		10⁻⁵	10⁻⁵	0,0008	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
ind1pi	1	0,06	0	2	0,359	F = 15,15	1	2	3	
	2	0,075	0	3	0,371		0,9998	–	–	2
	3	0,7	0	3	1,059		0,0393	0,0107	–	3
	4	0,649	0	6	1,317		0,00007	10⁻⁵	0,9169	4

Základní charakteristiky souboru dat pro znaky (skut. hodn.)						Analýza variance – Anova (log)				
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10 ⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
ind1/4pi	1	2	0	5	1,455	F = 11,56	1	2	3	
	2	2,15	0	9	1,899		0,9991	–	–	2
	3	3,53	0	6	1,598		0,1063	0,0284	–	3
	4	4,29	0	9	2,277		0,0014	10⁻⁵	0,9598	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,000017		Tukey HSD – taxon		
ind1/2pi	1	4,03	0	7	1,636	F = 8,5	1	2	3	
	2	4,4	0	8	1,391		0,2881	–	–	2
	3	5,33	2	8	1,447		0,0567	0,3058	–	3
	4	5,79	1	9	1,859		0,00007	0,0001	0,8551	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,003369		Tukey HSD – taxon		
ind3/4pi	1	3,43	0	6	1,335	F = 4,63	1	2	3	
	2	3,83	0	8	1,303		0,1997	–	–	2
	3	4,27	2	7	1,486		0,2122	0,8025	–	3
	4	4,74	2	8	1,499		0,0022	0,0250	0,8778	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10 ⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
piparsum	1	22,03	9	40	7,648	F = 10,94	1	2	3	
	2	24,3	9	38	5,444		0,0092	–	–	2
	3	19,67	11	26	5,052		0,6824	0,0023	–	3
	4	20,53	10	30	4,511		0,9881	0,0003	0,8027	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10 ⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
enpil/w	1	2,31	1,25	4	,0684	F = 32,42	1	2	3	
	2	1,78	0,6	3,75	0,49		0,00001	–	–	2
	3	1,26	0,79	2	0,37		10⁻⁵	10⁻⁵	–	3
	4	1,39	0,67	2	0,344		10⁻⁵	10⁻⁵	0,2436	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,000113		Tukey HSD – taxon		
pi7/8l/w	1	1,59	1	2,33	0,367	F = 7,13	1	2	3	
	2	1,75	1	3,5	0,373		0,0394	–	–	2
	3	1,72	1,25	2,25	0,306		0,4162	0,9999	–	3
	4	1,99	1	3	0,47		10⁻⁵	0,0030	0,2088	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = 0,00006		Tukey HSD – taxon		
pi3/4l/w	1	1,74	0,8	2,75	0,372	F = 7,59	1	2	3	
	2	1,74	0,71	3	0,3		0,9726	–	–	2
	3	1,91	1,67	2	0,137		0,1062	0,0823	–	3
	4	1,97	1	2,8	0,385		0,0057	0,0001	0,9971	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = p < 10 ⁻⁵		Tukey HSD – taxon		
pi1/2l/w	1	2,36	1,17	4	0,685	F = 9,38	1	2	3	
	2	1,92	0,75	3,33	0,415		10⁻⁵	–	–	2
	3	1,79	1,38	2,17	0,193		0,0005	0,6583	–	3
	4	1,88	1,3	2,8	0,351		0,00007	0,9259	0,907	4
Znak	Taxon	Průměr	Min.	Max.	S.D.	p = ,01985		Tukey HSD – taxon		
pi1/4l/w	1	1,61	0,83	3,5	0,603	F = 3,32	1	2	3	
	2	1,38	0,67	2,67	0,383		0,0340	–	–	2
	3	1,23	0,75	2	0,293		0,0688	0,7595	–	3
	4	1,33	0,9	2,33	0,294		0,0281	0,8117	0,9814	4

Příloha 2

Fytocenologické snímky

Lokalizace a další charakteristiky jednotlivých snímků

Tabulka fytocenologických snímků

Legenda ke zkratkám taxonů komplexu *Asplenium trichomanes* agg. ve fytocenologické tabulce snímků:

ATsubsp. hastatum = *Asplenium trichomanes* subsp. *hastatum*

ATsubsp. pachyrachis = *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*

ATsubsp. quadrivalens = *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*

ATsubsp. trichomanes = *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*

ATHxQ = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lovisianum* (subsp. *hastatum* x subsp. *quadrivalens*)

ATHxP = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *moravicum* (subsp. *hastatum* x subsp. *pachyrachis*)

ATPxQ = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *staufferi* (subsp. *pachyrachis* x subsp. *quadrivalens*)

ATTxQ = *Asplenium trichomanes* nothosubsp. *lusaticum*, (subsp. *trichomanes* x subsp. *quadrivalens*)

Lokalizace a další údaje k jednotlivým fytoocenologickým snímkům

Č. snímku (č. lokality)	Fytochorion (čtverec): lokalizace, nadm. výška, zeměpisné souřadnice, substrát, velikost snímku, expozice, sklon, datum, zapsal
1 (2)	37b. Sušicko-horažďovické vápence (6648c): Horažďovice, asi 50 m V od zříceniny hradu Prácheň (NPR Prácheň), asi 1,5 km VJV od centra obce Horažďovice, asi 500 m n. m., žulové výchozy lokálně obohacené bázemi, 2 x 2 m, exp. Z, sklon 45°, 9.3. 2002, L. Ekrt
2 (3)	37b. Sušicko-horažďovické vápence (6748a): Hejná, rez. Pučanka, v severní části PR Pučanka asi 300 m JZ od centra obce, asi 530 m n. m., vápencové výchozy, 2 x 2 m, exp. S, sklon 80°, 9. 3. 2002, L. Ekrt
3 (4)	37b. Sušicko-horažďovické vápence (6747b): Rábí, na JV úpatí vrchu Chanovec asi 1,5 km JZ od centra obce, vápencový výchoz, 3 x 2 m, exp. V, sklon 85°, 10. 3. 2002, L. Ekrt
4 (5)	17b Pavlovské kopce (7165d): Bavory, v rez. Kočičí skála asi 1,2 km JV od kostela v obci, asi 345 m n. m., 48°49'579"N, 16°38'506"E, vápencové výchozy, 2 x 2 m, exp. S, sklon 85°, 5. 4. 2002, L. Ekrt.
5 (6)	17b Pavlovské kopce (7165b): Klentnice, pod zříceninou Sirotčího hrádku asi 0,4 km SZ od kostela v obci, asi 430 m n. m., 48°50'714"N, 16°38'415"E, vápencové skály, 3 x 2 m, exp. Z, sklon 100°, 5. 4. 2002, L. Ekrt
6 (7)	17b Pavlovské kopce (7165b): Horní Věstonice, Martinské stěny asi 1,2 km JV od kostela v obci, asi 370 m n. m., vápencové skály, 3 x 2 m, exp. JV, sklon 90°, 5. 4. 2002, L. Ekrt
7 (8)	17b Pavlovské kopce (7165b): Děvín, v údolí Soutěska asi 0,75 km JZ od vrcholu kopce Děvín, asi 370 m n. m., 48°51'821"N, 16°38'602"E, vápencové výchozy, 3 x 2 m, exp. Z, sklon 115°, 5. 4. 2002, L. Ekrt
8 (9)	58b. Polická kotlina (5463c): Maršov, Maršovské údolí, u Poradní skály asi 1,5 km JV od centra obce, asi 430 m n. m., slínovcové (opukové) výchozy, 3 x 3 m, exp. Z, sklon 75°, 27. 4. 2002, L. Ekrt
9	58b. Polická kotlina (5463c): Bezděkov, U Kozínku, nad pohostinstvím Na Mýtě, asi 1,2 km ZJZ od kostela v obci Bezděkov nad Metují, asi 430 m n. m., slínovcové (opukové) výchozy, 3 x 2 m, exp. JV, sklon 85°, 27. 4. 2002, L. Ekrt
10 (11)	58b. Polická kotlina (5563b): Machov, pod Borem, v květnaté bučině asi 1,5 km J od kostela v obci, asi 580 m n. m., slínovcové (opukové) výchozy, 3 x 2 m, exp. SV, sklon 65°, 25. 4. 2002, L. Ekrt

- 11 (12) 37k. Křemžské hadce (7151b): Holubov, rezervace Bořinka, asi 1 km ZSZ od železn. stanice Holubov, asi 490 m n. m., hadcové výchozy, 3 x 2 m, exp. S, sklon 80°, 13. 5. 2002, L. Ekrt
- 12 (13) 37k. Křemžské hadce (7152a): u Křemžského potoka v rez. Holubovské hadce asi 1 km ZSZ od zříc. hradu Dívčí kámen, asi 470 m n. m., hadcové výchozy, 3 x 3 m, exp. SV, sklon 75°, 13. 5. 2002, L. Ekrt
- 13 (15) 70. Moravský kras (6666a): Pustý žleb, nad cestou asi 250 m SSV od rozcestí turistických cest Pod Salmovkou, asi 420 m n. m., 49°22'33.34"N, 16°43'23.66"E, vápencové skály, 3 x 3 m, exp. SZ, sklon 70°, 22. 7. 2002, L. Ekrt
- 14 (16) 70. Moravský kras (6666a): Pustý žleb, nad cestou asi 500 m SSV od rozcestí turistických cest Pod Salmovkou, asi 440 m n. m., vápencové skály, 3 x 3 m, exp. S, sklon 80°, 22. 7. 2002, L. Ekrt
- 15 (17) 70. Moravský kras (6666c): Býčí skála, nad vstupem do jeskyně Býčí skála, asi 350 m n. m., vápencové skály, 5 x 5 m, exp.J, sklon 100°, 22. 7. 2002, L. Ekrt
- 16 (18) 77c. Chřiby (6869d): Buchlovice, zámek Buchlov asi 6,5 km SSZ od kostela v obci, asi 500 m n. m., 49°6'27.74"N, 17°18'40.33"E, obvodová zeď, 4 x 2 m, exp. SV, sklon 85°, 23. 7. 2002, L. Ekrt
- 17 (19) 68. Moravské podhůří Vysočiny (7161a): Hardegg, asi 200 m JZ od Hardeggské vyhlídky, asi 320 m n. m., 48°51'23.11"N, 15°51'35.43"E, rulové výchozy, 3 x 2 m, exp. JV, sklon 80°, 24.7. 2002, L. Ekrt
- 18 (20) 68. Moravské podhůří Vysočiny (7161a): Čížov, asi 1,5 km Z od centra obce, asi 415 m n. m., 48°52'55.50"N, 15°51'6.21"E, suťový rulový svah, 5 x 5 m, exp. J, sklon 30°, 24. 10. 2002, L. Ekrt
- 19 (21) 70. Moravský kras (6566c): Sloup, u vstupu do Sloupsko-Šošůvské jeskyně, asi 465 m n. m., 49°24'37.91"N, 16°44'18.93"E, vápencové skály, 4 x 4 m, exp. SZ, sklon 95S, 22. 7. 2002, L. Ekrt
- 20 (22) 70. Moravský kras (6666c): Adamov, jeskyně Jáchymka v Josefovském údolí asi 2 km JZ od železn. stanice Adamov, asi 300 m n. m., vápencové skály, 3 x 3 m, exp. S, sklon 90°, 5. 5. 2001, L. Ekrt
- 21 (25) 28e. Žlutická pahorkatina (6045b): Manětín, nad Manětínským potokem asi 1,1 km J od centra obce Brdo, asi 375 m n. m., 49°59'28.12"N, 13°15'37.18"E, výchozy kyselé břidlice, 3 x 2 m, exp. JZ, sklon 70°, 4. 9. 2002, L. Ekrt

- 22** 28e. Žlutická pahorkatina (5945b): Rabštejn, asi 0,7 km JV od zříceniny hradu Rabštejn, 375 m n. m., 50°1'45.21"N, 13°17'54.81"E, kyselá výchozy břidlice, 3 x 2 m, exp. Z, sklon 100°, 4. 9. 2002, L. Ekrt
(27)
- 23** 63a. Žambersko (5964a): Litice n. Orlicí, zřícenina hradu Litice u obce, asi 445 m n. m., 50°5'7.42"N, 16°21'5.84"E, obvodová zeď, 5 x 3 m, exp. SV, sklon 90°, 22. 9. 2002, L. Ekrt
(28)
- 24** 55d. Trosecká pahorkatina (5457c): Tachov, asi 1 km Z od zříceniny hradu Trosky, asi 280 m n. m., bazický pískovec, 3 x 3 m, exp. SV, sklon 70°, 9. 8. 2002, L. Ekrt
(30)
- 25** 59. Orlické podhůří (5663d): Šediviny, skalní sruby asi 1,2 km JZ od osady, 50°17'57.76"N, 16°17'28.88"E, 570 m n. m., svorové výchozy, 3 x 2 m, exp. JV, sklon 60°, 29. 9. 2002, L. Ekrt
(31A)
- 26** 59. Orlické podhůří (5663d): Šediviny, skalní sruby asi 1,2 km JZ od osady, 50°17'56.72"N, 16°17'32.21"E, 550 m n. m., svorové výchozy, 3 x 2 m, exp. JV, sklon 60°, 29. 9. 2002, L. Ekrt
(31B)
- 27** 59. Orlické podhůří (5663d): Šediviny, skalní sruby asi 1,2 km JZ od osady, 50°17'56.72"N, 16°17'32.21"E, 550 m n. m., svorové výchozy, 3 x 2 m, exp. JV, sklon 60°, 29. 9. 2002, L. Ekrt
(31C)
- 28** 59. Orlické podhůří (5763b): Skuhrov nad Bělou, zřícenina Nového hradu (Klečkov), asi 3,5 km SV od centra obce, asi 480 m n. m., 50°15'10.99"N, 16°19'19.63"E, obvodová hradní zeď, 3 x 3 m, exp. V, sklon 80°, 29.9. 2002, L. Ekrt
(32)
- 29** 15b. Hradecké Polabí (5662b): Nové Město nad Metují, v údolí Metuje asi 0,3 km JJV od železniční stanice, asi 280 m n. m., 50°21'1.24"N, 16°08'29.82"E, slínovcové výchozy, 3 x 2 m, exp. V, sklon 80°, 29. 9. 2002, L. Ekrt
(33)
- 30** 8. Český kras (6050d): Srbsko, nad potůčkem v západní části rez. Koda, asi 700 m JZ od železniční zast. Srbsko, asi 320 m n. m., 49°55'57.85"N, 14°07'7.84"E, vápencová suť, 3 x 3 m, exp. JZ, sklon 50°, 6.10. 2002, L. Ekrt
(34)
- 31** 8. Český kras (6050d): Srbsko, u ústí Císařské rokle v rez. Koda, asi 0,5 km JJV od železniční zast. Srbsko, asi 230 m n. m., 49°55'53.35"N, 14°7'59.54"E, báz. výchozy, 3 x 3 m, exp. JV, sklon 70°, 6.10. 2002, L. Ekrt
(35)
- 32** 8. Český kras (6051c): Karlštejn, nad silnicí z Karlštejna do Srbska, asi 1,5 km V od mostu přes Berounsku v obci, asi 210 m n. m., vápencové výchozy, 3 x 3 m, exp. JZ, sklon 65°, 6.10. 2002, L. Ekrt
(36)
- 33** 8. Český kras (6050b): Hostim, nad silnicí asi 400 m S od centra obce, asi 210 m n. m.,

- (37) 49°57'49.54"N, 14°7'51.48"E, vápencové výchozy, 3 x 3 m, exp. SZ, sklon 80°, 6.10. 2002, L. Ekrt
- 34** 8. Český kras (6050b): Svatý Jan pod Skalou, asi 250 m JZ od obce, asi 200 m n. m.,
(38) 49°57'56,2"N, 14°7'47,3"E, vápencové skály, 3 x 3 m, exp. S, sklon 75°, 7. 8. 2002, L. Ekrt
- 35** 32. Křivoklátsko (5949d): Žloukovice, v rez. Kabečnice asi 200 m SV od železniční zast.
(39) Žloukovice, asi 230 m, 50°1'0"N, 13°57'32"E, bazické výchozy, 3 x 2 m, exp. JZ, sklon 60°, 7. 10. 2002, L. Ekrt
- 36** 32. Křivoklátsko (5949c): Křivoklát, v západní části rez. Brdatka, asi 2 km SV od zámku
(40) Křivoklát, asi 405 m n. m., 50°2'54,1"E, 14°7'47,3", kyselý výchozy, 2 x 2 m, exp. Z, sklon 80°, 7.10. 2002, L. Ekrt
- 37** 32. Křivoklátsko (5949c): Křivoklát, v západním okraji rez. Nezabudické skály, asi 2,5
(41) km JZ od obce, asi 250 m n. m., 50°1'20,9"N, 13°50'8,6"E, kyselý skalní výchozy, 3 x 2 m, exp. JZ, sklon 65°, 7.10. 2002, L. Ekrt
- 38** 32. Křivoklátsko (6048b): Hracholusky, v rez. Čertova skála asi 1,5 km JV od obce, asi
(42) 250 m n. m., 49°59'50"N, 13°47'29,9"E, bazické výchozy, 3 x 3 m, exp. JV, sklon 80°, 7.10. 2002, L. Ekrt
- 39** 32. Křivoklátsko (6048c): Skryje, v rez. Jezírka asi 2 km JJZ od obce, asi 280 m n. m.,
(43) 49°56'51,7"N, 13°45'0,6"E, kyselý výchozy, 5 x 5 m, exp. SV, sklon 80°, 7.10. 2002, L. Ekrt
- 40** 88a. Královský hvozd (6744d): Hamry, vrchol Ostrý, pod chatou Gr. Osser v rez. Ostrý,
(44) asi 3 km VJV od osady Hamry, 1 276 m n. m., 49°12'12,3"N, 13°6'37,7"E, rulové skály s lokálním obohacením bazemi, 5 x 5 m, exp. JV, sklon 75°, 4.10. 2002, L. Ekrt
- 41** 37a. Horní Pootaví (6847c): Rejštejn, nad silnicí mezi Rejštejnem a Annínem asi 1,5 km
(45) S od centra obce, asi 560 m n. m., 49°9'21,1"N, 13°30'50,6"E, rulové výchozy, 4 x 2 m, exp. SZ, sklon 90°, 14.10. 2002, L. Ekrt
- 42** 37a. Horní Pootaví (6846d): Čeňkova pila, v rez. Paštecké skály nad Pašteckým mostem,
(46) asi 2 km S od Čeňkovy pily, asi 600 m n. m., 49°7'32"N, 13°29'35,3"E, rulová suť, 5 x 5 m, exp. JV, sklon 20°, 14. 10. 2002, L. Ekrt
- 43** 88b. Šumavské pláně (7148b): Stožecká kaple, v rez. Stožecká skála, asi 100 m JZ od
(47) Stožecké kaple, asi 960 m n. m., 48°52'25,8"N, 13°49'17,8"E, rulové místy bazemi obohacené výchozy, 3 x 3 m, exp. JJV, 15. 10. 2002, L. Ekrt
- 44** 41. Střední Povltaví: Zduchovice, asi 2 km JJZ od obce v rez. Zduchovické skály, kyselý
výchozy lokálně obohacené bazemi, 2 x 2 m, exp. JV, sklon 50°, 20. 7. 2002, L.

Podlenová

- 45** 8. Český kras (6050d): Srbsko, ve střední části Císařské rokly v rezervaci Koda, 1 km S od od železniční zast. Srbsko, 390m n. m., 49°55'44.36"N, 14°7'51.51"E, vápencové skály, 3 x 3 m, exp. SV, sklon 50°, 6.10. 2002, L. Ekrť
-

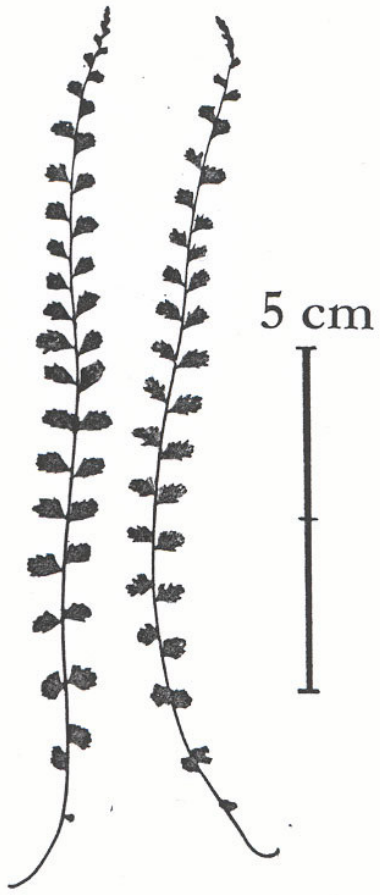
Příloha 4

Dokumentační obrázky

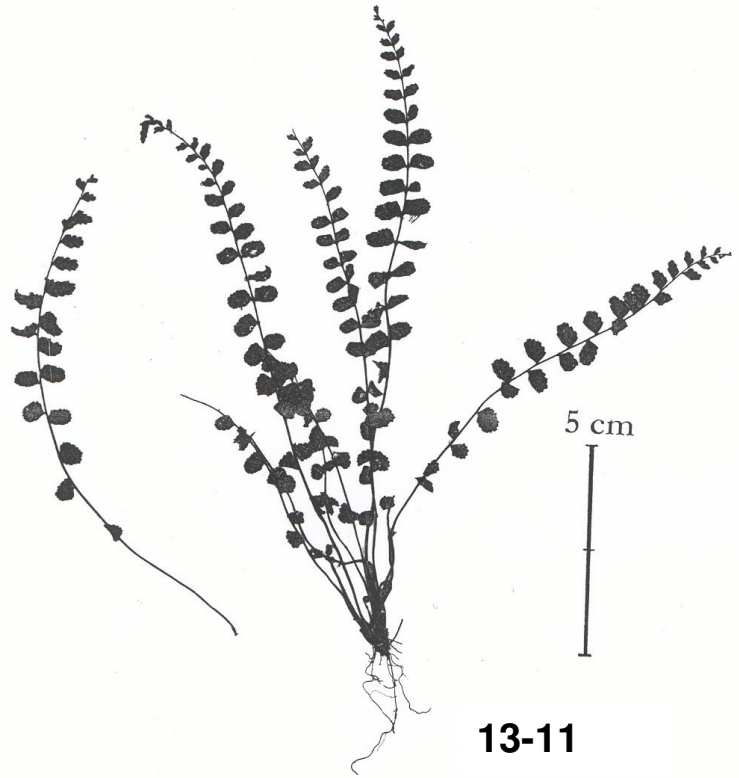
Siluety některých analyzovaných rostlin

Ornamentace povrchu výtrusů u jednotlivých poddruhů
komplexu *A. trichomanes* agg.

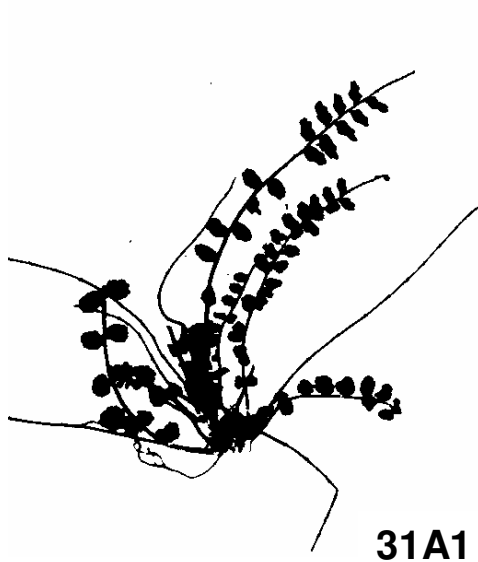
* Čísla jednotlivých vyobrazených rostlin (lokalita-pořadové číslo rostliny) zobrazují příslušnost rostlin k lokalitám (detailní lokalizace viz Metodika 2.1)



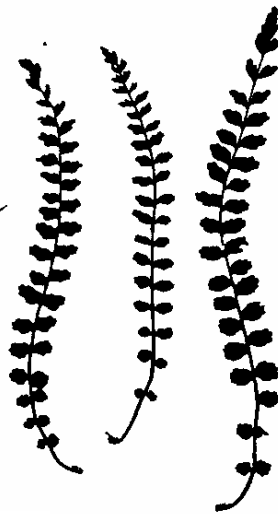
27-3



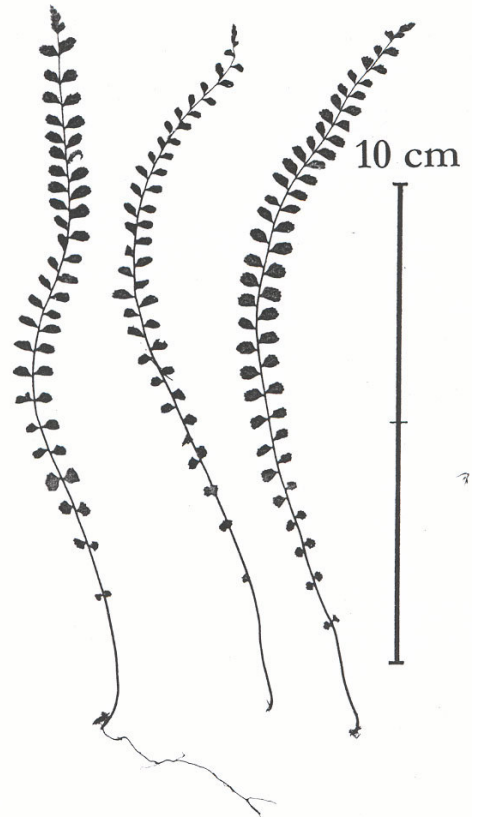
13-11



31A1

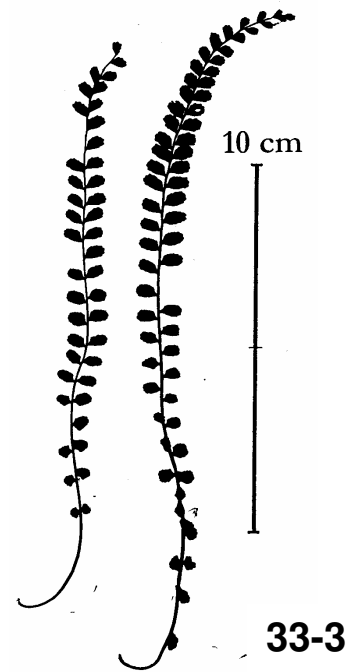
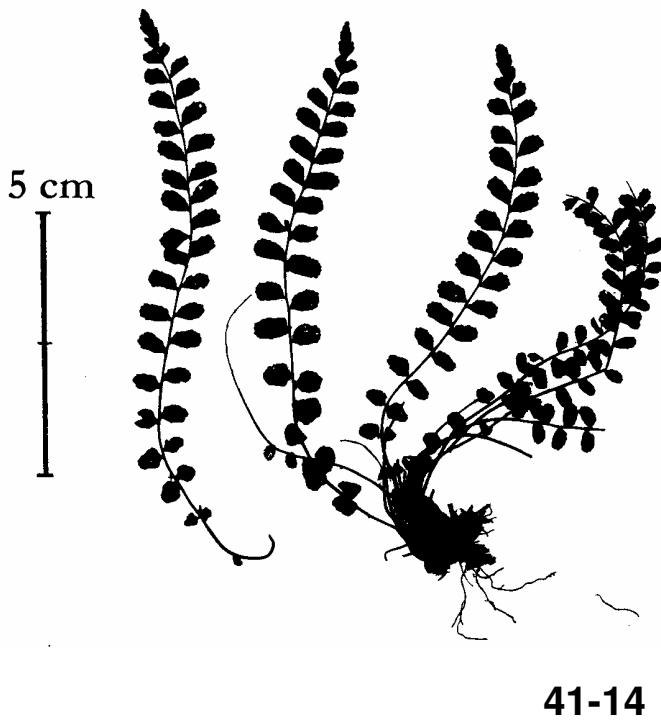
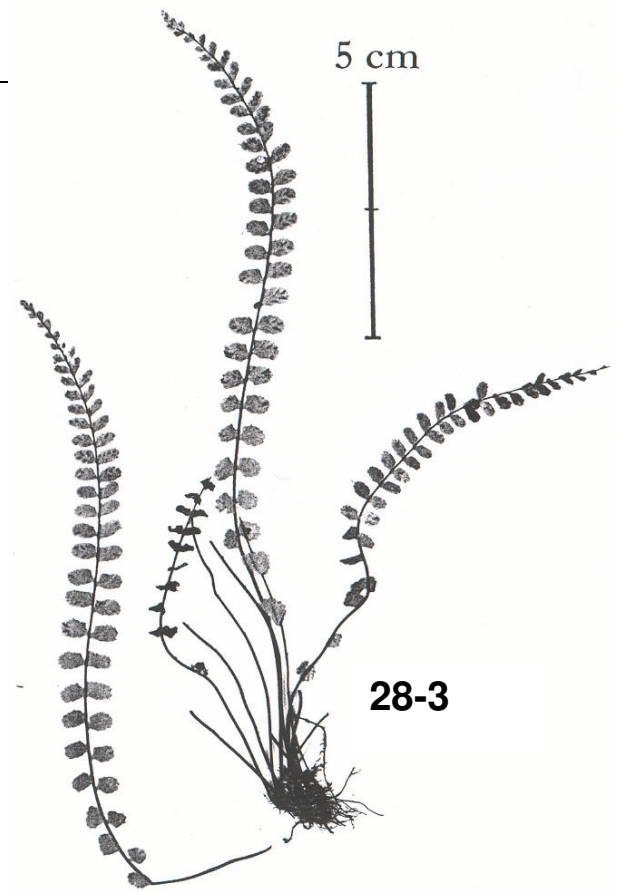
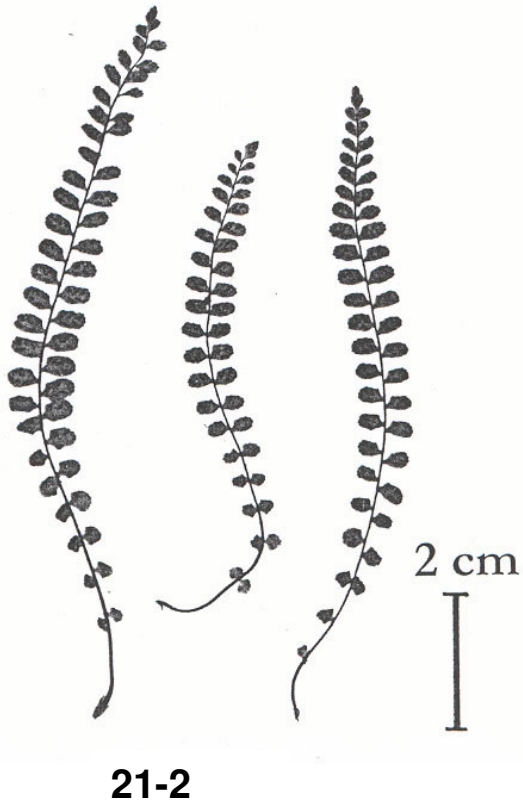


1 cm

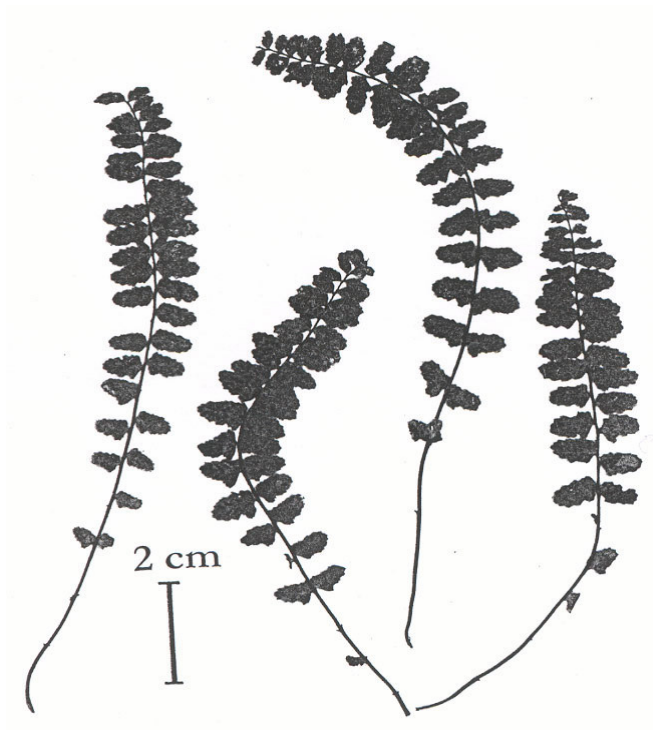


46-2

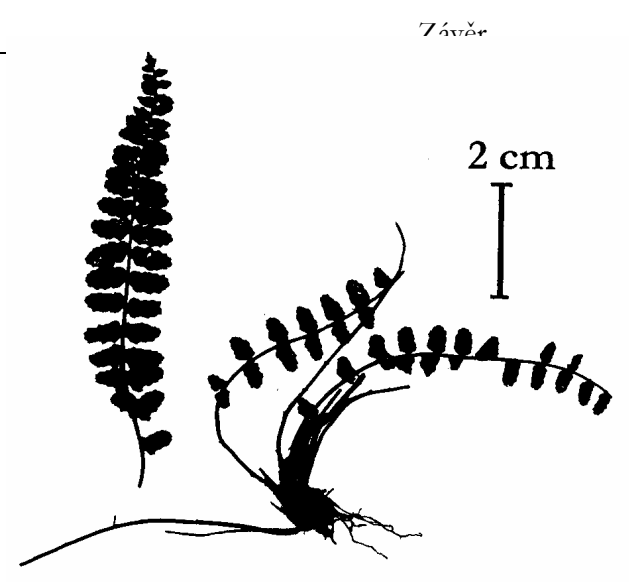
Siluety *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*



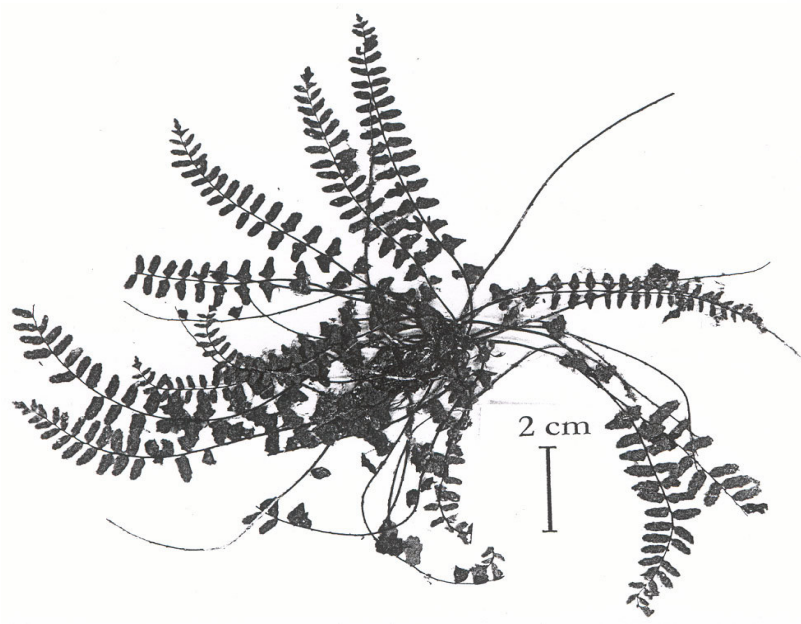
Siluety *Asplenium trichomanes* subsp. *quadrivalens*



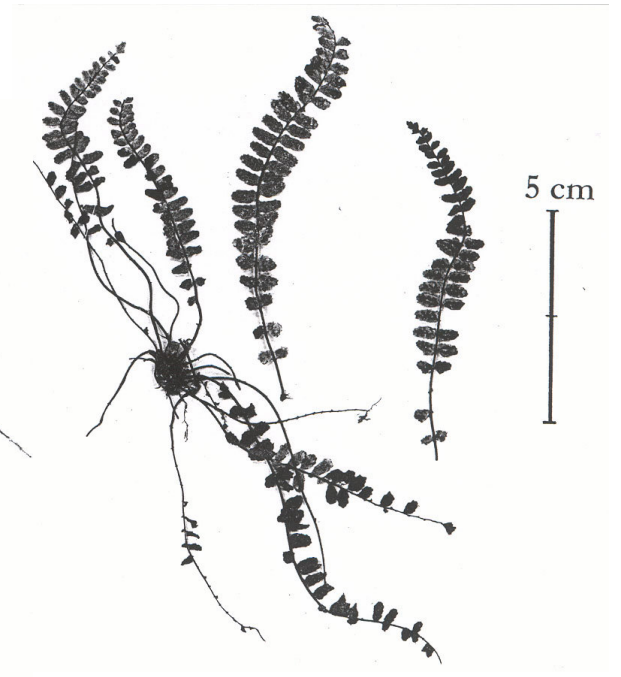
7-1



7-2

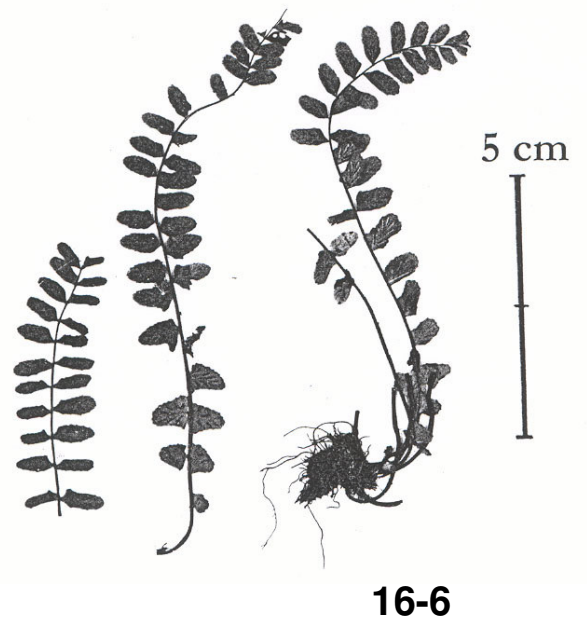
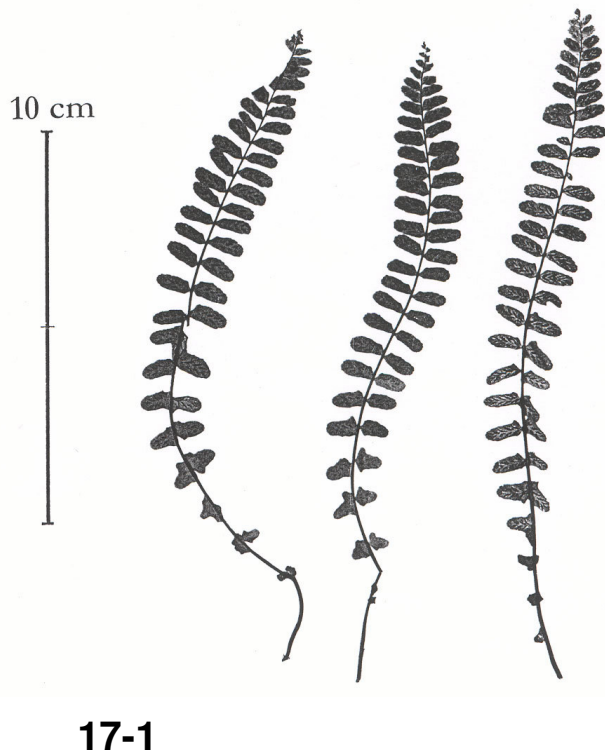
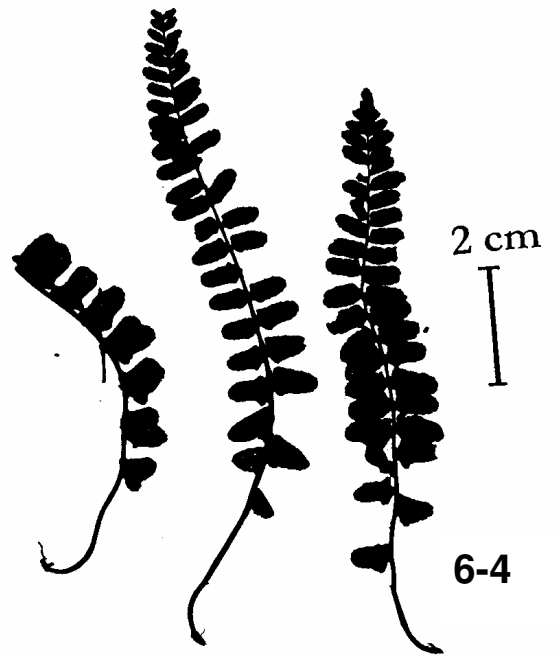
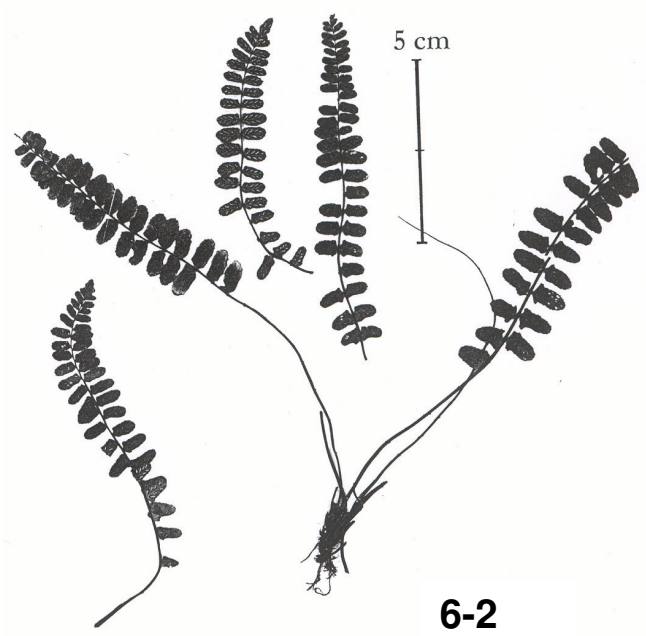


22-1

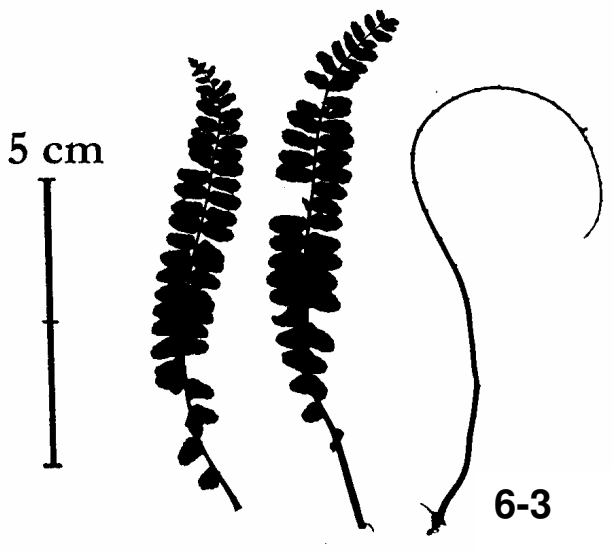
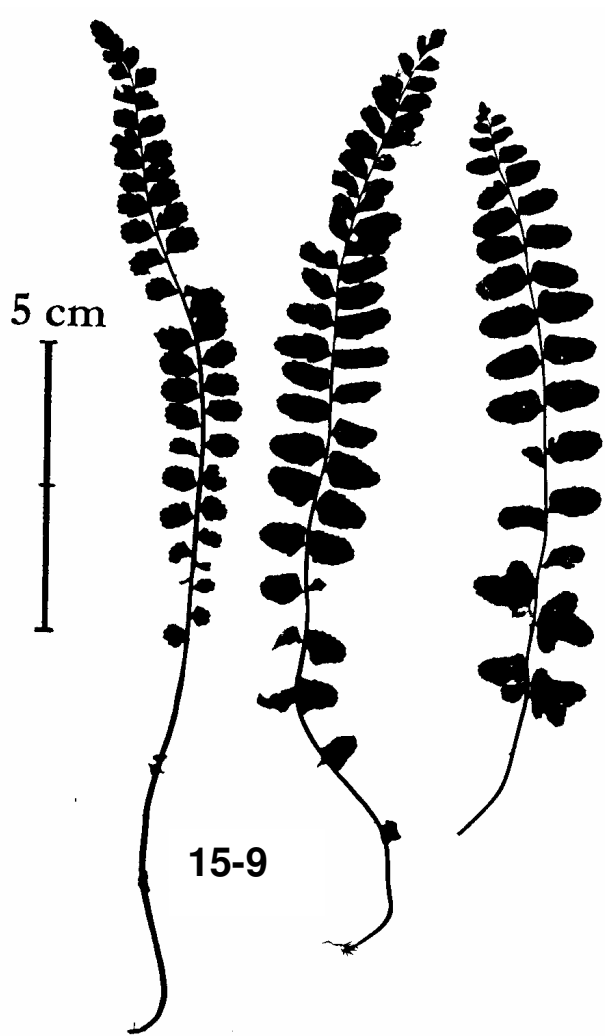
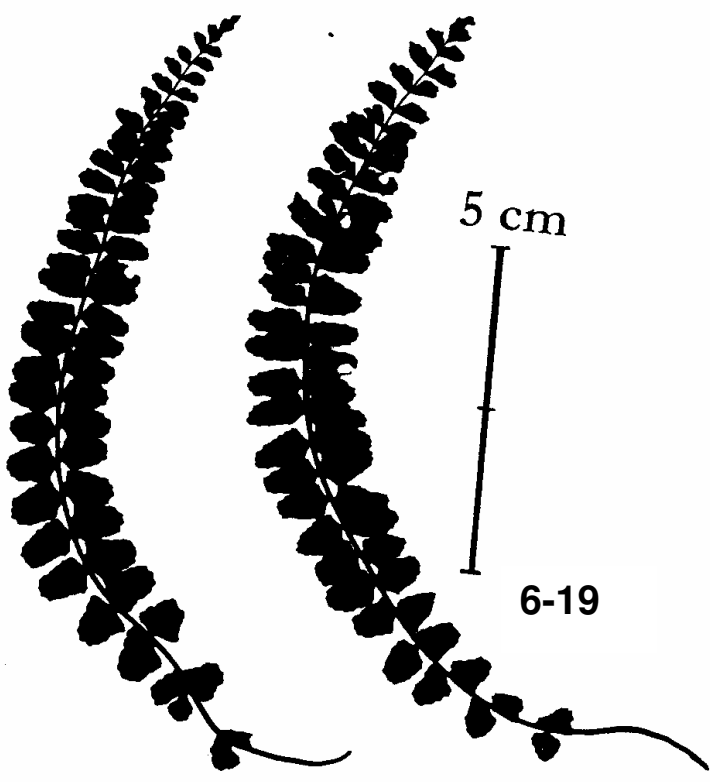
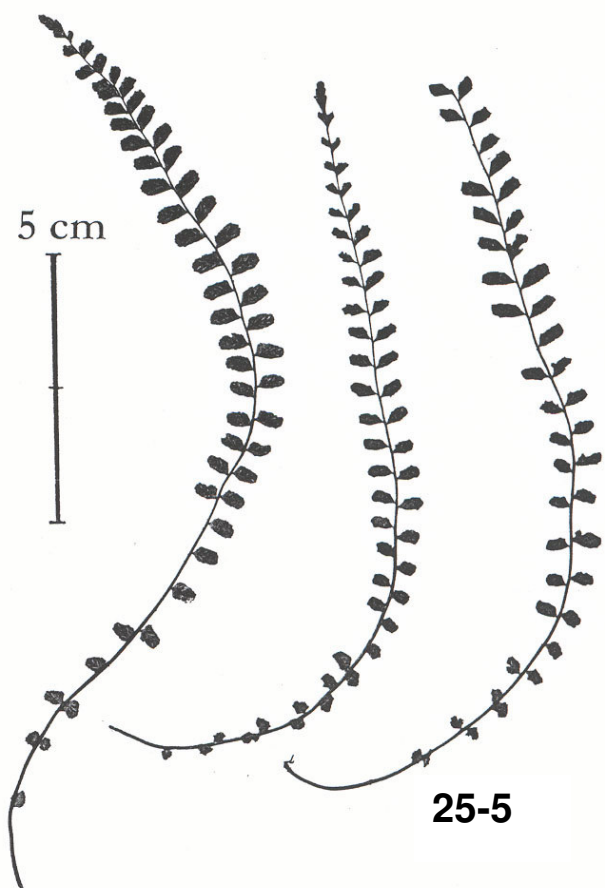


8-2

Silueti *Asplenium trichomanes* subsp. *pachyrachis*



Silueti *Asplenium trichomanes* subsp. *hastatum*

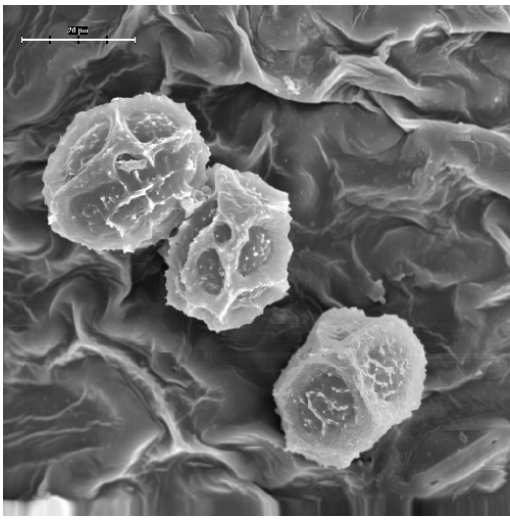


25-5 = *A. trichomanes* **nothosubsp. lusaticum**
(subsp. *quadrivalens* x subsp. *trichomanes*)

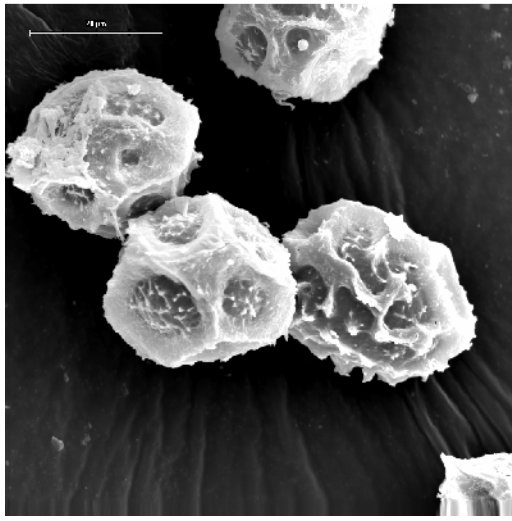
6-19 = *A. trichomanes* **nothosubsp. moravicum**
(subsp. *hastatum* x subsp. *pachyrachis*)

15-9 = *A. trichomanes* **nothosubsp. lovisianum**
(subsp. *hastatum* x subsp. *quadrivalens*)

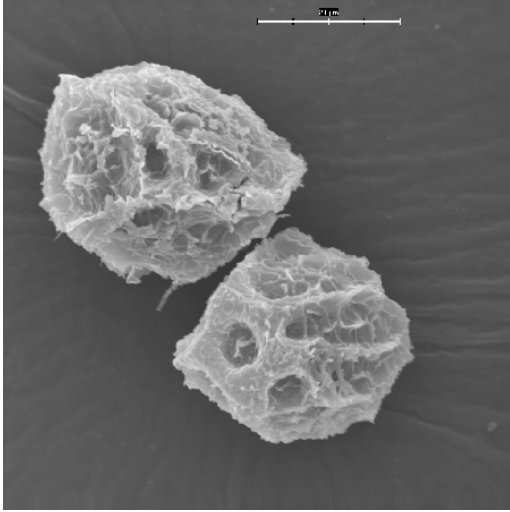
6-3 = *A. trichomanes* **nothosubsp. moravicum**
(subsp. *hastatum* x subsp. *pachyrachis*)



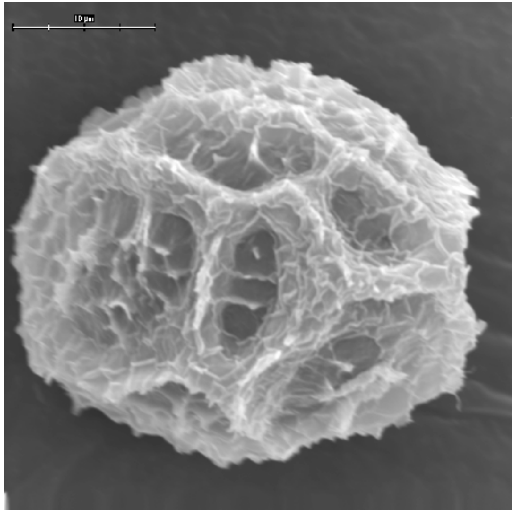
1.



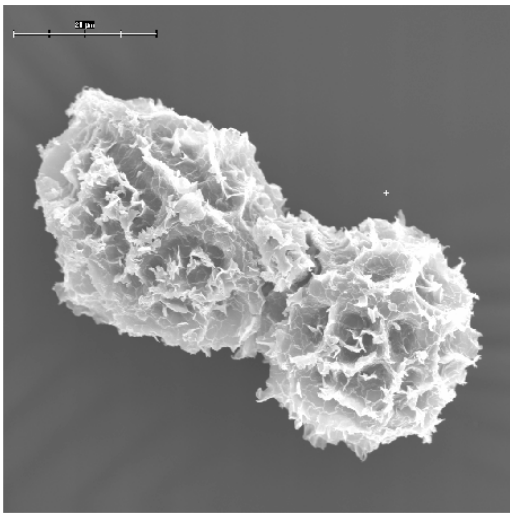
2.



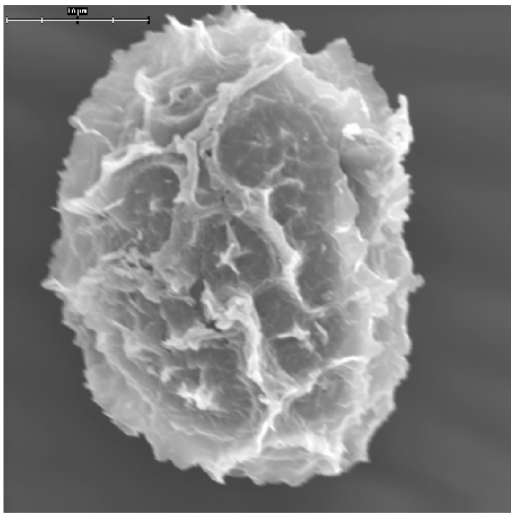
3.



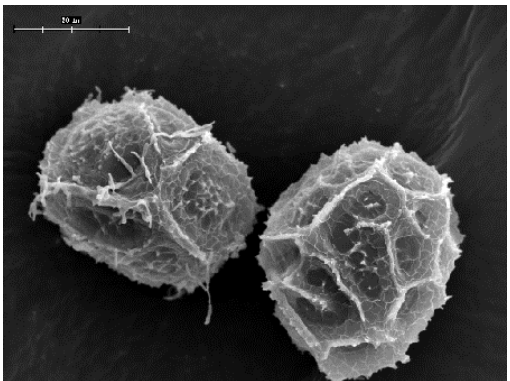
4.



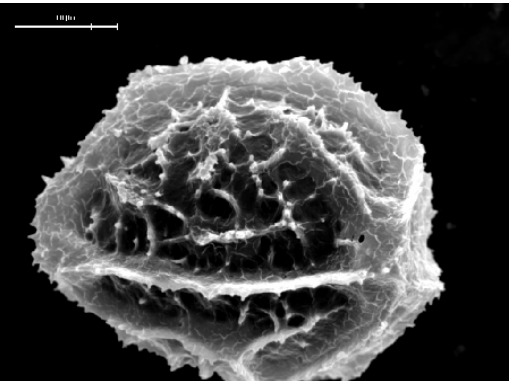
5.



6.



7.



8.

Závěr

Ornamentace povrchu výtrusů u jednotlivých taxonů komplexu *A. trichomanes* agg. 1–2 = *A. trichomanes* subsp. *trichomanes* (46–2); 2–3 = *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens* (33–3); 5 = *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* (8–1); 6 = *A. trichomanes* subsp. *pachyrachis* (7–1); 7–8 = *A. trichomanes* subsp. *hastatum* (16–2). Délka měřítka je 10 µm u obr. 4, 6, 8, a 20 µm u obr. 1, 2, 3, 5, 7. Foto: L. Ekrť