

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



bakalářská práce

Komplex *Dryopteris carthusiana* agg. na Šumavě a v Předšumaví



Libor Ekrt
2000

vedoucí práce: Ing. Milan Štech, Ph.D.

Bakalářská diplomová práce

EKRT L. (2000): Komplex *Dryopteris carthusiana* agg. na Šumavě a v Předšumaví. [*Dryopteris carthusiana* complex in Šumava mountains and in Předšumaví range. Bc. Thesis, in Czech.] – 57 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

The *Dryopteris carthusiana* complex in Czech republic consists of three allotetraploids, *D. carthusiana* (VILL.) H. P. FUCHS, *D. cristata* (L.) A. GRAY, *D. dilatata* (HOFFM.) A. GRAY, and an ancestral parental diploid *D. expansa* (C. PRESL) FRASER-JENKINS et JERMY. The latter has hitherto been confused with *D. dilatata* *sensu stricto* and this paper discusses the variation of the characters used to separate the species of *D. carthusiana* complex and gives the known distribution in Šumava and Předšumaví and ecological preferences of habitat species of this complex.

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

V Českých Budějovicích dne 23. 4. 2000

Libor Hlota

Poděkování

Především bych chtěl poděkovat svému školiteli Milánu Štechovi za velkou podporu, všeobecnou odbornou pomoc, za pomoc při shánění příslušných literárních publikací a za připomínky, které mi v mé práci moc pomohly. Dále mé díky patří J. Kučerovi, za určování mechů z fytoценologických snímků, J. Š. Lepšovi za rady v oblasti statistiky a K. E. Prachovi za pomoc při určování syntaxonomických jednotek. Mou milou povinností je poděkovat Správě NP a CHKO Šumava za umožnění vstupu do rezervací. Rád bych také poděkoval za vstřícnost zaměstnankyním knihovny AV a BF, které mi obětavě rozesílaly žádanky na separáty, kterými jsem je zahlcoval. Další díky patří kolegům P. Kouteckému a H. Urbanové za to, že mi občas pomáhali v terénu na výpravách do hlubokých Šumavských hvozdů a pomohli mi měřit kapradiny.

Obsah

1. Úvod a cíle práce	1
2. Literární přehled	2
2.1 Postavení rodu <i>Dryopteris</i> v systému	2
2.1.1 Vnitrorodové členění rodu <i>Dryopteris</i>	2
2.1.2 Skupiny podrodu <i>Dryopteris</i> v Evropě	4
2.1.2.1 Komplex <i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	4
2.1.2.2 Komplex <i>Dryopteris filix-mas</i> agg.	4
2.1.2.3 Komplex <i>Dryopteris villarii</i> agg.	5
2.1.3 Členění komplexu <i>Dryopteris carthusiana</i> agg	5
2.1.3.1 Druhy komplexu <i>Dryopteris carthusiana</i> agg. v Evropě	5
2.1.3.2 Druhy komplexu <i>Dryopteris carthusiana</i> agg. v Americe	7
2.1.3.3 Ostrovní taxony komplexu <i>Dryopteris carthusiana</i> agg	8
2.2 Morfologie	9
2.2.1 Morfologie trofosporofylu....	9
2.2.2 Morfologie spór	10
2.3 Fytochemie	11
2.4 Rozšíření a ekologie	12
2.5 Karyologie	13
2.6 Hybridizace.....	14
2.6.1 Kříženci uvnitř komplexu <i>Dryopteris carthusiana</i> agg.	14
2.6.2 Kříženci komplexu <i>D. carthusiana</i> agg. s jinými druhy rodu <i>Dryopteris</i> .	16
2.6.2.1 Kříženci v Evropě.....	16
2.6.2.2 Kříženci v Severní Americe	18
2.6.2.3 Kříženci na Azorských ostrovech	18
2.6.2.4 Kříženci vytvoření uměle	19
2.7 Složení genomu	19
3. Metodika a materiál.....	21
3.1 Sběr dat	21
3.2 Statistické zpracování	22
4. Výsledky	24
4.1 Morfometrická analýza.....	24
4.2.1 Analýza variance (ANOVA).....	24
4.1.2 Kontingenční tabulky.....	28
4.2 Analýza hlavních komponent.....	29
4.3 Diskriminační analýza	30
4.4 Rozšíření.....	33
4.5 Fytocenologie.....	33
4.5.1 Zastoupení jednotlivých druhů v syntaxonech	33
4.5.2 Přiřazení snímků do společenstev	34
4.5.3 Ordinační analýza	35
5. Diskuse	40
7. Použitá literatura	42
Přílohy	45

1 Úvod a cíle práce

Rod *Dryopteris* ADANSON byl a stále je rodem, který je považován za kritický z pohledu variability jak vnitrodruhové, tak i mezidruhové. Některé druhy jsou velmi plastické a proměnlivé v mnoha morfologických znacích.

Uvnitř rodu *Dryopteris* jsou v Evropě známy tři hlavní skupiny, jejichž taxonomie byla poznána teprve až po důkladnějším cytologickém výzkumu v roce 1950 (MANTON 1950). Konečné poznatky o cytologii byly známy až takto pozdě, protože mnohé taxony jsou ve vyšším stupni ploidie (diploidi až pentaploidi), takže počet chromosomů se velmi obtížně počítá.

Jedním z těchto komplexů je právě komplex *Dryopteris carthusiana* agg., jehož čtyři druhy jsou důležití zástupci naší květeny. Jedná se o druhy: *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris cristata*, *Dryopteris dilatata* a *Dryopteris expansa*. První tři jmenované druhy jsou tetraploidi a posledně jmenovaný druh *D. expansa* je diploid.

Na našem území se z celkového pohledu touto skupinou dosud nikdo nezabýval, a tak ucelené údaje o tomto komplexu z oblasti České republiky chybí. Asi největší komplikace vytváří již zmíněná velká plasticita některých druhů, v důsledku které se mnohdy špatně od sebe určují druhy *D. dilatata* – *D. expansa* a *D. dilatata* – *D. carthusiana*. Další komplikace jsou způsobeny druhem *D. expansa*, u kterého byla provedena analýza karyotypu v roce 1950 (MANTON 1950) a zjistilo se, že je diploidní. Rozlišování *D. expansa* v praxi bylo a mnohdy je i nyní opomíjeno a dodnes je nedostatečně známo rozšíření tohoto druhu v České republice (CHÁN 1999, CHRTEK 1988, DOSTÁL 1989, KREMER et MUHLE 1998). Doposud není prozkoumáno rozšíření druhů komplexu v rostlinných společenstvech a to především tam, kde se dá očekávat přítomnost druhu *D. expansa*.

Určování druhů komplexu často působí problémy, protože některé znaky uváděné v botanických klíčích mnohdy neumožňují spolehlivé určení druhů.

Hlavní cíle práce byly tyto:

- 1) Vypracovat přehled literatury komplexu *Dryopteris carthusiana* agg.
- 2) Zjistit rozšíření výše jmenovaných druhů komplexu na Šumavě a v Předšumaví.
- 3) Provézt morfometrickou analýzu znaků u jednotlivých druhů a stanovit použitelnost v literatuře uváděných určovacích znaků.
- 4) Zhodnotit charakter fytocenóz, do kterých jednotlivé druhy vstupují a abundanci těchto druhů v rostlinných společenstvech.

2 Literární přehled

2.1 Postavení rodu *Dryopteris* v systému

Rod *Dryopteris* ADANSON je dnes spolu s rody *Polystichum* ROTH a *Gymnocarpium* NEWMAN řazen do čeledi *Aspidiaceae* FRANK (CHRTEK 1988). Časté synonymum pro tuto čeleď je též *Dryopteridaceae* CHING., avšak někteří autoři (KRAMER et al. 1990) chápou jiné vymezení této čeledě, do které přiřazují dle našeho pojetí i čeledi *Athyriaceae*.

Charakteristika čeledi (KRAMER et al. 1990): Terestrické nebo epilitické, vzácně epifytické, vytrvalé kapradiny rozdílných velikostí. Oddenek přímý nebo poléhavý, diktyostélický. Čepel v obvodu buď vejčitá nebo trojúhelníkovitá. Žilnatina otevřená, v dolní části řapíku 2-8 (-18) cévních svazků. Výtrusnicové kupky bez ostér nebo s ledvinitymi až okrouhlými ostěrami. Výtrusnice leptosporangiální, stomium je dobře rozlišitelné od prstence. Výtrusy bez výjimek monoletní s výrazným ostnitým periniem. Prokel lupenitý a zelený. Počet chromozomů $x = 40, 41$, velmi rozšířená apogamie. Celkové rozšíření je kosmopolitní s převahou druhů v temperátní zóně.

Počet zástupců se různí podle pojetí čeledě :

Aspidiaceae dle Chrtka (CHRTEK 1988) 25 rodů a asi 800 druhů.

Dryopteridaceae dle Kramera (KRAMER et al. 1990) 44 rodů. Pojetí čeledě tímto autorem je takové, že čeleď *Dryopteridaceae* rozděluje do dvou podčeledí *Athyroioideae* a *Dryopteridoideae*.

podčeleď *Athyroioideae*: Řapík s dvěma stejnotvarými cévními svazky, které se stoupající výškou řapíku spojují ve svazek jeden.

tribus *Physematiaeae*

tribus *Onocleae*

podčeleď *Dryopteridoideae*: Řapík se třemi a více cévními svazky uspořádanými do kruhu.

tribus *Rumohreae*

tribus *Dryopterideae*

tribus *Tectarieae*

2.1.1 Vnitorodové členění rodu *Dryopteris*

Charakteristika rodu (FRASER-JENKINS 1986, 1994, KRAMER et al. 1990): Terestrické kapradiny s široce větvenou trojúhelníkovitou, vejčitou nebo kopinatou čepelí. Listy jsou kožovité, větveny do jednoho až čtyřech řádů. Na bázi řapíku lysé špičaté pleviny. Oddenek krátký, přímý nebo poléhavý, hustě pokryt širokými trásnitými plevinami. Indusium je žlaznaté, někdy opadavé. Spory elipsoidní s různě zbrázděným povrchem

perinia. Základní chromozomové číslo je $x = 41$. Rod obsahuje asi 225 druhů, které se člení do různých skupin, ve kterých dochází uvnitř i mezi nimi ke značné hybridizaci.

Rozšíření je subkosmopolitní s těžištěm výskytu v temperátní zóně severní polokoule. Jednotlivé zástupce lze nacházet v lesích; otevřené vegetaci od nížin po alpínské zóny.

Vnitrorodové členění rodu *Dryopteris* na podrody (FRASER-JENKINS 1986, KRAMER et al. 1990):

podrod *Pycnopteris* (MOORE) CHING

Čepel je jednoduše dělená do 1. řádu, lístky jsou mělce a nepravidelně laločnaté, na svrchní straně se značnou tuhou texturou. Tento podrod obsahuje 4 druhy, které se nacházejí pouze ve východní Asii.

podrod *Dryopteris* ADANSON

Čepel je výrazně dělená mnohdy až do čtyř řádů, rozvolněná, mírně kožovitá. Lístkové segmenty víceméně symetrické k ose čepele a zpravidla se svažují na akroskopickou bázi (stočení lístků nahoru). Na řapíku a vřetenu jsou časté pleviny, které jsou na bázi řapíku rozšířené a nikdy nejsou puchýřkovité. Areál této skupiny je široký a zasahuje do Evropy, Afriky a Severní a Jižní Ameriky.

podrod *Erythrovariae* (H. ITO) FRASER-JENKINS

Čepel se podobá předchozímu podrodu *Dryopteris*, a je dost křehká. Báze řapíku jsou obvykle tuhé s nepatrnými plevinami, které u mnoha druhů chybí. Jestliže jsou pleviny přítomny, tak jsou puchýřkovité a vyrůstají především na bázi řapíku. Lístkové segmenty jsou symetrické k ose čepele jako u podrodu *Dryopteris*, ale jsou často nesymetrické vzhledem ke své vlastní ose a často se svažují na akroskopickou bázi. Většina zástupců jsou apomiktické druhy. Tento podrod je omezený na východní Asii s jedním druhem na Nové Guinei. Centrum výskytu je v Japonsku a východní Číně včetně Taiwanu.

podrod *Nephrocystis* (H. ITO) FRASER-JENKINS

Čepel je dělená do 2-4 řádů, podobná jako u dvou předchozích podrodů, avšak je na bázi více široká, hladká a více lysá než u podrodu *Dryopteris*. Na řapíku jsou úzké nebo oválné pleviny, které někdy opadají a jsou zcela nepuchýřnaté. Horní část řapíku a vřeteno jsou lysé, anebo s velmi drobnými úzkými plevinami. Lístky vždy silně nesymetrické, svažují na akroskopickou bázi. Tento podrod se vyskytuje v Africe, Asii, Austrálii a Oceánii, jeden druh je v Centrální Americe. Nejvíce druhů je v jihovýchodní Asii a na Srí Lance.

2.1.2 Skupiny podrodu *Dryopteris* v Evropě

V Evropě můžeme nalézt asi 19 druhů rodu *Dryopteris*. Většina z těchto druhů je řazena do těchto tří skupin: *Dryopteris carthusiana* agg., *Dryopteris filix-mas* agg. a *Dryopteris villarii* agg.

2.1.2.1 Komplex *Dryopteris carthusiana* agg.

Charakteristika komplexu (BRITTON 1972, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984, REICHSTEIN 1997, WALKER 1955): Čepel je trojúhelníkovitá, dělená do 3-4 řádů s bazálním dolním nesymetrickým lístekem. Osnitné perinium na povrchu spor. Evropské druhy:

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY

Dryopteris dilatata (HOFF.) A. GRAY

Dryopteris expansa (C. PRESL) FRASER - JENKINS et JERMY

Severoamerické druhy (všechny Evropské druhy se zde nacházejí také):

Dryopteris campyloptera (KUNZE) CLARKSON

Dryopteris celsa (W. PALMER) KNOWLTON, W. PALMER et POLLARD

Dryopteris clintoniana DOVELL

Dryopteris goldiana (HOOK) GRAY

Dryopteris intermedia subsp. *intermedia* (MUHL.) GRAY

Dryopteris ludoviciana (KUNZE) SMALL

Dryopteris marginalis (L.) GRAY

Ostrovní endemické taxony (Azorské ostrovy, Madeirské ostrovy, Kanárské ostrovy):

Dryopteris intermedia subsp. *maderensis* (ALSON) FRASER-JENKINS

Dryopteris azorica (CHRIST) ALSON

Dryopteris crispifolia RASBACH, REICHSTEIN et VIDA

Dryopteris guanchica GIBBY et JERMY

Kavkaz, Turecko a ostrovy v Atlantském oceánu:

Dryopteris aemula (AITON) O. KUNTZE

2.1.2.2 Komplex *Dryopteris filix-mas* agg.

Charakteristika komplexu (FRASER-JENKINS 1994, REICHSTEIN 1997):

Čepel je (15-) 30-120 (-150) cm dlouhá s lístky úzce dělenými do dvou řádů. Fertilní listy jsou podobné sterilním. Rhizomy jsou přímé. Vzhled jednotlivých druhů je velmi podobný, a proto je rozlišováno velké množství různých forem.

Evropské druhy:

Dryopteris filix-mas (L.) SCHOTT (4x)

Dryopteris affinis (LOVE) FRASER-JENKINS (incl. *D. pseudomas*) (2-4x)

Dryopteris oreades FOMIN (2x)

2.1.2.3 Komplex *Dryopteris villarii* agg.

Charakteristika komplexu (FRASER-JENKINS 1977c, REICHSTEIN 1997):

Čepel je kopinatá, bud' přímá nebo ohnutá, žlázky jsou místy na vřetenu čepele. Lístečky na akroskopické straně lístku jsou zhruba stejně dlouhé jako na basioskopické straně až na několik nejspodnějších, které můžou být až 1,5x delší než lístečky akroskopické. Pleviny jsou světlé a jednobarevné. Indusium je žláznaté v mládí tuhé a zohýbané. Celá skupina je silně kalcifilní. Zdá se, že tato skupina měla centrální pozici v evoluci většiny evropských druhů rodu *Dryopteris* v diploidním stupni. Rozšíření v Evropě, Severní Africe, Západní a centrální Asii a západním pobřeží USA.

Dryopteris villarii (BELLARDI) WOYNAR ex SCHINZ et THELL (2x)

Dryopteris submontana (FRASER - JENKINS et JERMY) FRASER - JENKINS (4x)

Dryopteris pallida (BORY) FOMIN (2x)

2.1.3 Členění komplexu *Dryopteris carthusiana* agg.

Na území České republiky (stejně jako v celé kontinentální Evropě) se nacházejí čtyři druhy komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. (*D. carthusiana*, *D. cristata*, *D. expansa* a *D. dilatata*). V Severní Americe se kromě těchto čtyř nachází ještě dalších sedm druhů komplexu a po několika endemitských taxonech bychom mohli také najít na Azorských, Kanárských a Madeirských ostrovech.

2.1.3.1 Druhy komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. v Evropě

Druhy komplexu *D. carthusiana* agg. mají velice složitou a nepřehlednou synonymiku, kdy jednotlivé druhy byly v minulosti řazeny i do různých rodů jako *Aspidium*, *Nephrodium*, *Lastrea*, *Polypodium* a *Polystichum*.

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY Man. Bot. North U.S. 631, 1848 - kaprad' hřebenitá

- Syn.: *Polypodium cristatum* L. Sp. Pl 1090, 1753. - *Nephrodium cristatum* (L.) MICHX Fl. Bor. Amer. 2: 269, 1803.

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS Bull. Soc. Bot. Fr. 105: 339, 1959

- kaprad' osténkatá

- Syn.: *Polypodium carthusianum* VILL. Hist. Pl. Dauph. 1: 292, 1786. - *Polypodium spinulosum* O. F. MUELLER Fl. Fridrichsd. 193, 1767 et Fl. Dan. XII. 7 t. 707, 1777, RETZ. Fl. Scand. ed. 2 p. 250, 1795. - *Aspidium spinulosum* (O. F. MUELLER) SCHWARTZ J. Bot (Schrader) 180/2: 38, 1801. - *A. spinulosum* subsp. *euspinosum* ASCHERS. in A. et GR. Syn. Mitteleur. Fl. 1: 32, 1896. - *Polystichum spinosum* ROTH Tent. Fl. Germ. 3: 9, 1799. - *Polystichum spinulosum* LAM. et DC. Fl. Franc. II. 561, 1805. - *Dryopteris spinulosa* (O. F. MUELLER) WATT Canad. Natur. Geol., ser. n., 3/2: 159, 1867. - *Dryopteris spinulosa* subsp. *euspinosula* (ASCHERS.) HEGI III. Fl. Mitteleur. 1, ed. 2, 28, 1935. - *Dryopteris spinulosa* subsp. *spinulosa* SCHINZ et THELL. in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich LIII. 514, 1909. - *Lastrea spinulosa* PRESL Tent. Pterid. 76, 1836. - *Lastrea spinosa* NEWM. Nat. Alm. 21, 1844. - *Lophodium spinosum* NEWM. in Phytol. IV. 371, 1851. - *Dryopteris spinulosa* subsp. *spinulosa* SCHIDLAY Fl. Slov. 2: 214, 1966. - *Nephrodium spinulosum* (O. F. MUELLER) STREMPPEL Syn. Fil. Berolin. 30, 1822. - *Nephrodium spinulosum* subsp. *euspinosum* (ASCHERS.)

HAYEK Prodr. Fl. Penins. Balc. 1: 27, 1927. - *Aspidium austriacum* BORB. Balat. Fl. 313, 1900. - *Aspidium dilatatum* subsp. *spinulosum* CHRIST. Farn. d. Schweiz 144, 1900, CHRISTENS. in Bot. Tidsskr. XXIV. 373, 1902. - *Dryopteris austriaca* subsp. *spinulosa* WOYNAR ex SCHINZ et THELL. Vierteljahrssch. Naturf. Ges. Zurich LV. 340, 1915. - *Dryopteris lanceolatocristatum* (HOFFM.) ALSON in ALSON et al. Watsonia 4: 41, 1957. - *Polypodium lanceolatocristatum* HOFFM. Bot. Mag. (Roemer et Usteri) 9: 9, 1790.

Nejčastěji uváděné variety od druhu *D. carthusiana* jsou var. *elevata* a var. *exaltata* (viz Tab. 1).

Dryopteris carthusiana var. *elevata* (A. BR.) PODP.

- Syn.: - *Aspidium spinulosum* var. *elevatum* A. BR. in DOLL Rhein. Fl. 18, 1843. - *Aspidium Callipteris* WILMS in Verh. Nat. Ver. Rhein. Westf. IX. 577, 1852. - *Aspidium spinulosum* (subsp.) I. *Spinulosum genuinum* 2. var. *elevatum* MILDE Fil. Eur. 133, 1867. - *Aspidium spinulosum* I. Subsp. *Aspidium spinulosum genuinum* β. var. *elevata* LUERSS. Farnpfl. 437, 1889. - *Aspidium spinulosum* (subsp.) A. *Aspidium eu-spinulosum* B. *elevatum* ASCHERS.-GRAEBN. Syn. I. 32, 1896, 2. Ausg. III. 48, 1912. - *Aspidium spinulosum* (subsp.) A) *vulgare* B) *elevatum* WARNST. in Wohlf. Brand Koch's Synopsis 3. Ausg. III. 2880, 1906. - *Nephrodium spinulosum* var. *elevatum* STARCS in Acta Horti Bot. Univ. Latv. IV. 79, 1929.

Dryopteris carthusiana var. *exaltata* (LASCH) PODP.

- Syn.: - *Aspidium spinulosum* var. *exaltatum* LASCH in Verh. Bot. Ver. Brandenb. II. 1860 p. 79, 1861. - *Aspidium spinulosum* (subsp.) I. *Spinulosum genuinum* 1. var. *exaltatum* MILDE Fil. Eur. 132, 1867. - *Aspidium spinulosum* var. *elatum* BORB. Math. és Természett. Koezlem. XIV. 449, 1877, teste SIMONKAI Enum. Fl. Transs. 608, 1886. - *Aspidium spinulosum* (subsp.) A. *Aspidium eu-spinulosum Aspidium exaltatum* ASCHERS.-GRAEBN. Syn. I. 32, 1896, 2. Ausg. 48, 1912. - *Aspidium spinulosum* I. Subsp. *Aspidium spinulosum genuinum* α var. *exaltata* LUERSS. Farnpfl. 437, 1899. - *Aspidium spinulosum* A) *vulgare* a) *exaltatum* WARNST. in Wohlf. Brand Koch's Syn. 3. Ausg. III. 2880, 1906. - *Nephrodium spinulosum* var. *exaltatum* STARCS in Acta Horti Bot. Un. Latv. IV. 79, 1929.

Dryopteris dilatata (HOFF.) A. GRAY Man. Bot. North. U.S. 631, 1848 - kaprad' rozložená

- Syn.: *Polypodium dilatatum* HOFFM. Deutschl. Fl. 2: 7, 1796. - *P. lanceolatocristatum* HOFFM. Bot. Mag. (Roemer et Usteri) 9: 9, 1790 p.p. - *Polypodium tanacetifolium* HOFFM. Deutschl. Fl. II. 8, 1795. - *Polypodium multiflorum* ROTH Catal. Bot. I. 135, 1797. - *Polystichum multiflorum* ROTH Tent. Fl. Germ. III. 87, 1800. - *Polystichum dilatatum* SCHUM. Enum. Pl. Saell. II. 24, 1803, DC. Fl. Franc. V. 241, 1815. - *Aspidium dilatatum* (HOFFM.) SM. Brit. Fl. 1125, 1804. - *Nephrodium dilatatum* (HOFFM.) DESV. Ann. Soc. Linn. Paris 6: 251, 1827 p.p. - *Lastrea dilatata* PRESL Tent. Pterid. 77, 1836. - *Asplenium dilatatum* LEJ. et COURT. Comp. III. 306, 1836. - *Dryopteris lanceolatocristata* (HOFFM.) ALSON emend. H. P. FUCHS Acta Bot. Sci. Hung. 9: 16, 1963. - *Lastrea maculata* DEAKIN Florigraphia Britain. IV. 110, 1841-48. - *Nephrodium spinulosum* (O. F. MUELLER) STREMPPEL subsp. *dilatatum* (HOFFM.) ROEPPER Fl. Mecklenb. I: 93, 1843. - *Aspidium spinulosum* subsp. *dilatatum* GREN. et GODR. Fl. de France III. 632, 1856. - *Aspidium spinulosum* (O. F. MUELLER) SCHWARTZ subsp. *dilatatum* (HOFFM.) LUERSEN Farnpfl. 439, 1886. - *Polystichum spinulosum* var. *dilatatum* KOCH Syn. ed. 2 p. 975, 1845. - *Dryopteris austriaca* (JACQ.) WOYNAR ex SCHINZ et THELL. Viertelj. Naturforsch. Ges. Zurich 60: 339, 1915, sensu DOMIN 1942, non *Polypodium austriacum* JACQ. [quod est *Pteridium aquilinum*]. - *Dryopteris spinulosa* subsp. *dilatata* (HOFFM.) CHRIST. Ind. Fil. 293, 1905. - *Lastrea aristata* RENDLE et BRITTON List Brit. Seed Pl. and Ferns 39, 1907. - *Dryopteris aristata* DRUCE List Brit. Pl. 87, 1908. - *Dryopteris austriaca* subsp. *dilatata* WOYNAR ex SCHINZ et THELL., 1915. - *Nephrodium austriacum* K. FRITSCH Exkursionsfl. Oesterr., 3. Aufl. 11, 1929.

Dryopteris expansa (C. PRESL) FRASER - JENKINS et JERMY Fern Gaz. 11: 338, 1977

- kaprad' podobná
- Syn.: *Nephrodium expansum* C. PRESL Reliq. Haenk. 1: 38, 1825. - *Lastrea expansum* (C. PRESL) C. PRESL Tent. Pteridogr. 76, 1836. - *Lastrea dilatata* var. *alpina* MOORE 1857, - *Dryopteris dilatata* var. *alpina* MOORE 1859. - *Dryopteris siranensis* NAKAI, in Bull. Nat. Mus. Tokyo, 33: 3, 1953. - *Dryopteris assimilis* S. WALKER Amer. J. Bot. 48: 607, 1961. - *Dryopteris spinulosa* subsp. *assimilis* (S. WALKER) SCHIDLAY Fl. Slov. 2: 217, 1966.

2.1.3.2 Druhy komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. v Americe

V Americe se nacházejí stejné druhy komplexu jako v Evropě a navíc se zde nachází i množství druhů, které v Evropě rozšířeny nejsou. Probíhal zde rozdílný vývoj a došlo k větší speciaci této skupiny.

Přehled druhů komplexu *D. carthusiana* agg. rostoucí výhradně v Severní Americe:

***Dryopteris campyloptera* (KUNZE) CLARKSON** Amer. Fern J. 20: 118. 1930

- Syn.: - *Dryopteris spinulosa* var. *americana* (FISCH.) FERNALD. – *Dryopteris dilatata* ssp. *campyloptera* (CLARKSON) MORTON Natl. Museum of Canada 1962.

Druh je tetraploidní $2n=164$, má horizontální rhizomy, rozšířen je pouze na východě Severní Ameriky. Je pravděpodobné, že je tento druh odvozen ze dvou diploidních druhů *D. expansa* a *D. intermedia* (BRITTON et SOPER 1966, GIBBY 1977).

***Dryopteris celsa* (W. PALMER) KNOWLTON, W. PALMER et POLLARD**, Proc. Biol. Soc. Wash. 13: 202. 1900

- Syn.: *Dryopteris goldiana* (HOOKER ex GOLDIE) A. GRAY subsp. *celsa* W. Palmer, Proc. Biol. Soc. Wash. 13: 65. 1899

Druh je tetraploidní $2n = 164$, odvozen z druhů *D. goldiana* a *D. ludoviciana* (MANTON et WALKER 1953).

***Dryopteris clintoniana* (D. C. EATON) DOWELL**, Proc. Staten Island Assoc. Arts 1: 64. 1906

Syn.: *Aspidium campylopterum* KUNZE, Amer. J. Sci. Arts, ser. 2, 6: 84. 1848. - *Aspidium cristatum* (LINNAEUS) SWARTZ var. *clintonianum*. C. EATON in A. GRAY, Manual ed. 5, 665. 1867; *Dryopteris cristata* (LINNAEUS) A. GRAY var. *clintoniana* (C. EATON) L. UNDERWOOD, - *Dryopteris austriaca* (JACQUIN) SCHINZ et THELL. - *D. spinulosa* (SWARTZ) WATT. var. *americana* (FISCHER ex KUNZE) FERNALD; *D. spinulosa* var. *concordiana* (DAVENPORT) EASTMAN

Druh je hexaploidní $2n=246$, pravděpodobně allopolyploidního (*D. cristata* × *D. goldiana*) původu (BRITTON et SOPER 1966).

***Dryopteris goldiana* (HOOKER ex GOLDIE) A. GRAY**, Manual, 631. 1848

- Syn.: *Aspidium goldianum* HOOKER ex GOLDIE, Edinburgh Philos. J. 6: 333. 1822

Druh je diploidní $2n=82$, je jedním rodičem druhů *D. celsa* a *D. clintoniana*. Je pozoruhodný hybrid *D. goldiana* a *Polystichum lonchitis* (×*Dryostichum singulare* W. H. Wagner), který je znám pouze z Ontária (MANTON et WALKER 1953).

***Dryopteris intermedia* subsp. *intermedia* (MUHL. ex WILL.) A. GRAY**, Manual, 630. 1848

Syn.: - *Aspidium intermedium* MUHL. ex WILLD. Sp. Pl. 5(1): 262. 1810, -*Nephrodium intermedium* (MUHL. ex WILLD.) PRESL 1825. - *Lastrea intermedia* (MUHL. ex WILLD.) PRESL 1836. - *Dryopteris spinulosa* var. *intermedia* (MUHL.) UNDERW. - *Dryopteris austriaca* (JACQUIN) WOYNAR var. *intermedia* (MUHL. ex WILLD) C. V. MORTON;

Druh je diploidní $2n=82$ a je jedním z rodičů *D. carthusiana* a *D. campyloptera*. Rozšířen ve Východním USA a Východní Kanadě (FRASER-JENKINS 1982, TRYON et BRITTON 1966).

***Dryopteris ludoviciana* (KUNZE) SMALL, Ferns S.E. States, 281. 1938**

- Syn.: *Aspidium ludovicianum* KUNZE, Amer. J. Sci. Arts, ser. 2, 6: 84. 1848; *Dryopteris floridana* (HOOKER)
- KUNZE

Druh je diploidní 2n=82, endemit severovýchodní části Spojených států a je jedním z rodičů *D. celsa* a *D. cristata* (GIBBY et WALKER 1977).

***Dryopteris marginalis* (L.) GRAY Manual, 632. 1848**

- Syn.: *Polypodium marginale* LINNAEUS, Sp. Pl. 2: 1091. 1753

Druh je diploidní 2n=82, endemit severovýchodní Ameriky (MANTON et WALKER 1953).

2.1.3.3 Ostrovní taxonomy komplexu *Dryopteris carthusiana* agg.

***D. aemula* (AITON) O. KUNTZE, Revisio generum plantarum, 2: 812, 1891.**

Diploidní druh 2n=82. Má atlanské rozšíření a nachází se také na Kavkaze a v Turecku u Černého moře, kde se může uvádět pod synonymem *D. liliana* GOLICIN (GIBBY et al 1977).

Madeirské ostrovy

***Dryopteris intermedia* subsp. *maderensis* (ALSON) FRASER-JENKINS**

- Syn.: *Dryopteris maderensis* ALSON, Bol. Soc. Brot. ser. 2, 30: 5-27, 1956.

Endemit Madeirských ostrovů. Diploid 2n=82 (FRASER-JENKINS 1982). *¹

Azorské ostrovy

***Dryopteris azorica* (CHRIST) ALSON, Bol. Soc. Broteriana, sér. 2, 30: 14, 1956.**

- Syn.: *Aspidium dilatatum* var. *azoricum* CHRIST, Bull. Acad. Int. Géogr. Bot. (Mans) 17: 157, 1907. - *Dryopteris dilatata* subsp. *azorica* (CHRIST) A. R. et Q. PINTO da SILVA, 1974.

Endemit Azorských ostrovů. Diploid 2n=82 (FRASER-JENKINS 1982). *¹

***D. crispifolia* RASBACH, REICHSTEIN et VIDA, Bot. J. of the Lin. Soc. 74: 258, 1977.**

Endemit Azorských ostrovů. Tetraploid 2n=164 (GIBBY et al. 1977).

Kanárské ostrovy

***D. guanchica* GIBBY et JERMY, Bot. J. of the Lin. Soc. 74: 258, 1977.**

Tetraploidní druh 2n=164. Rozšířen na ostrově Tenerife a jeden údaj o rozšíření je také z Portugalska (GIBBY et al. 1977).

Pozn: *¹ Oba diploidní druhy *D. azorica* a *D. maderensis* ($\equiv D. intermedia$ subsp. *maderensis*) mají stejný genom jako *D. intermedia*. Všichni tři se stejně chovají při hybridizaci s ostatními druhy komplexu *D. carthusiana* agg., a proto jsou řazeni do skupiny *D. intermedia* agg. (GIBBY et WALKER 1977).

2.2 Morfologie

2.2.1 Morfologie trofosporofylu

Komplex *D. carthusiana* agg. se vyznačuje velkou morfologickou variabilitou způsobenou zřejmě z velké části vyšším stupněm polyploidie rostlin (WIDÉN et SORSA 1968). Morfometrickou analýzou této skupiny se zabývali (CRABBE, JERMY et WALKER 1970, PIEKOS-MIRKOWA 1979, NARDI 1976, SIMON et VIDA 1966). Přehled znaků na určování našich zástupců komplexu *D. carthusiana* podle Květeny ČR (CHRTEK 1988) je v Tab. 2.

Asi největší problém je v rozlišení druhů *D. expansa* a *D. dilatata*. Tyto druhy si jsou velmi podobné a v minulosti nebyly převážně rozlišovány. Mezi ostře vyhraněnými krajními typy obou druhů se vyskytují mnohdy formy, jejichž určení nemusí být ihned na první pohled jasné. Velkou podobnost také vykazují *D. dilatata* a *D. carthusiana*, ale určení těchto druhů obvykle nečiní tak velké potíže. Obecně platí, že nejplastičtějším a nejvariabilnějším druhem v komplexu je *D. dilatata* (PIEKOS-MIRKOWA 1979, WALKER 1955).

Jedním z nejčastěji uváděných rozdílů, podle kterého se určují druhy *D. dilatata* a *D. expansa* je poměr délky dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku ku délce nejspodnějšího lístku (CHRTEK 1988, DOSTÁL 1989, PIEKOS-MIRKOWA 1979, NARDI 1976, SIMON et VIDA 1966). Významnost tohoto znaku byla však zpochybňována (PIEKOS-MIRKOWA 1979), protože hodnoty pro tento znak se u daných druhů někdy dosti překrývají. Z analýz morfometrické variability, které byly provedeny (PIEKOS-MIRKOWA 1979) vyplývá, že žádný z možných měřených znaků sám nestačí pro spolehlivou determinaci *D. dilatata* a *D. expansa*.

Znaky na plevinách (tvar, barva i velikost) patří také k velmi variabilním znakům (CRABBE, JERMY et WALKER 1970, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967).

Jelikož jsou tyto taxony velmi variabilní, byly v minulosti snahy popisovat četné formy a variety. Od *D. dilatata* s. str. bylo popsáno asi 18 forem a od *D. carthusiana* s. str. asi 14 forem (DOMÍN 1942). Takto podrobné členění se však ukázalo bezvýznamné. Jediné dvě variety *D. carthusiana* var. *elevata* a var. *exaltata* někteří autoři (CHRTEK 1988, PIEKOS-MIRKOWA 1979) do současnosti někdy rozlišují (viz Tab. 1).

Tab. 1: Charakteristické znaky odlišující *D. carthusiana* var. *elevata* a var. *exaltata* (CHRTEK 1988, PIEKOS-MIRKOWA 1975, 1979).

Charakteristika	<i>D. carthusiana</i> var. <i>elevata</i>	<i>D. carthusiana</i> var. <i>exaltata</i>
Barva čepele	jasně zelená	tmavě zelená
Tvar čepele	nápadně úzká dlouhá čepel	širší čepel
Čepel/řapík	čepel<řapík	čepel>řapík
Vzdálenost lístečků 2. řádu	blízko u sebe	od sebe oddálené

Tab.2: Charakteristické znaky odlišující naše druhy komplexu *D. carthusiana* agg.
[podle Chrtka (CHRTEK 1988)].

charakteristika	<i>D. cristata</i>	<i>D. carthusiana</i>	<i>D. dilatata</i>	<i>D. expansa</i>
délka rostliny (cm)	(25-) 35-60 (-100)	(15-) 25-80 (-90)	(12-) 20-60 (-150)	(10-) 15-50 (-120)
šířka rostliny (cm)	(10-) 14-16 (-20)	5-20 (-25)	(5-) 8-30 (-40)	(5-) 7-25 (30)
zpeřenost trofosporofylu	1(-2)	(2-) 3-4	(2-) 3-4	(2-) 3-4
barva trofosporofylu	světle zelená	světle zelená až zelená	tmavě zelená	zelená
žláznatost	?	-	+	+
přezimování trofosporofylu	?	+	+	-
čepel	podlouhlá až úzce podlouhlá	kopinatá až podlouhle kopinatá	široce vejčitá až trojúhelníkovitá	vejčitá až vejčitě trojúhelníkovitá
pleviny	roztroušeně na řapíku, někdy lysé světle hnědé	roztroušeně na čepeli a řapíku světle hnědé, jednobarevné konce tupě zakončené	hustě kaštanově hnědé se středním tmavým žebrem konce zašpičatělé	červenohnědé, někdy se tředním žebrem konce zašpičatělé
délka/šířka čepele	?	2-4 (-5)	1-2	1-2
poměr čepel/řapík	1	1	>1	1
poměr (PU1/PI) dolní lísteček/lístek	?	< 1/2	< 1/2	> 1/2
překrývání lístků v čepeli	nedotýkají	nedotýkají	dotýkají	dotýkají až překrývají

2.2.2 Morfologie spór

Identifikace druhů z komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. na základě celkové morfologie je často velmi obtížné, proto se v minulosti dělaly studie, které analyzovaly kvalitativní a kvantitativní anatomické znaky spór těchto druhů a měly zhodnotit spolehlivost těchto znaků. Nejvýznamějším znakem je množství a charakter ornamentů na spórách.

Tuto problematiku se zabývali: (BRITTON 1968, 1972, CRABBE, JERMY et WALKER 1970, CRANE 1955, 1960, NANNFELDT 1966, NARDI 1976, PIEKOS-MIRKOWA 1975, 1979). Charakteristiky spór Evropských druhů komplexu je v Tab. 3.

Rod *Dryopteris* patří mezi leptosporangiální kapradiny, jejichž výtrusnice vznikají na abaxiální straně trofosporofylu periklinálním dělením z jediné buňky epidermis. Výtrusnicové kupky jsou kryty ostěrou. Spory vznikají tetradogenezí, jsou nerozlišené monoletního typu. V každé výtrusnici je 32 až 64 spor. Spory jsou ledvinitého tvaru, zbarvené od karotenů a sporopoleninů. Obal spory (sporoderma) se skládá z vnitřního tenkého endosporia (intina) a vnějšího exosporia (exina). Exosprium je mechanicky

i chemicky velmi rezistentní a bývá také označováno jako perisporium a vnější vrstva perisporia jako perinium (FUTÁK 1966). V komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. je toto perinium ostrnité. Někteří autoři udávají (CRABBE, JERMY et WALKER 1970, NANNFELDT 1966, PIEKOS-MIRKOWA 1975), že vzdálenost mezi jednotlivými ostny na spórách, hustota, barva a jejich charakter jsou charakteristické znaky pro jednotlivé taxony, zatímco determinace druhů podle velikosti spor znak dobrý není (CRANE 1955, PIEKOS-MIRKOWA 1979, NARDI 1976, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967).

Určování druhů podle charakteru spor je poněkud odlišná v Americe, protože populace druhů zde prošly rozdílným historickým vývojem. Je zde velmi velká variabilita v hustotě a morfologii ostnů na povrchu spor a proto je situace mnohem složitější. Někteří američtí autoři jsou zde ve velkém rozporu, kdy na jedné straně je tvrzení, že není možné identifikovat druhy komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. v Americe podle charakteru spor (BRITTON 1968, 1972), protože hustota a morfologie ostnů je proměnlivá jak mezi taxony, tak uvnitř taxonů. Na druhé straně jiný autor (CRANE 1960) tvrdí, že tato identifikace je možná a dokonce existuje i vypracovaný klíč na určování těchto druhů v Americe.

Tab. 3: Charakteristiky spór našich zástupců komplexu *Dryopteris carthusiana* agg.
[ze zdrojů (CRANE 1955, 1960, NARDI 1976, PIEKOS-MIRKOWA 1975)].

druh	charakter ornamentu na spórách	ostny (spine)	ostny na povrchu spór (% povrchu)	barva spór	velikost ostnů (μm)
<i>D. carthusiana</i>	ostny	tupé	-	černohnědá	-
<i>D. cristata</i>	hřebeny a záhyby s velmi drobnými ostny	drobné, ostré	-	-	-
<i>D. dilatata</i>	ostny	drobné, tupé	> 50	žlutohnědá	1 (- 1,5)
<i>D. expansa</i>	ostny	ostré nebo zašpičatělé zřídka zaoblené* ¹	10 - 25	světlehnědá	1,5 (- 2)

2.3 Fytochemie

Bylo zjištěno (WIDÉN et SORSA 1968, WIDÉN, SORSA et SARVELA 1970), že lze použít fytochemických znaků k lepšímu pochopení fylogenetických vztahů a upřesnění taxonomických otázek. Studie ukázaly, že lze rozlišit *D. expansa* a *D. dilatata* pomocí chromatografických metod. Umožňuje to přítomnost specifických fenolických butanofloroglucinolů, které jsou uloženy v idioblastech rostlin. Podle obsahu desaspidinu a tridesaspidinu lze odlišit i hybridy komplexu *D. carthusiana* agg. U tohoto komplexu byla zjištěna souvislost mezi složením floroglucinolů a filixových kyselin se stupněm ploidie.

Nejdůležitější odlišovací charakteristiky:

D. dilatata obsahuje floroglucinol v dostatečném stabilním množství a vykazuje nedostatek desaspidinu a tridesaspidinu. Obsahuje velmi malé množství flavaspidicinu a floropyronu.

D. expansa vykazuje také v oddenku množství floroglucinolu. Ve velkých možstvích jsou také zastoupeny látky floropyron a desaspidin.

2.4 Rozšíření a ekologie

Jednotlivé druhy komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. se částečně odlišují svými areály výskytu a mají široké spektrum společenstev, do kterých více či méně zasahují. Jedná se především o vlhké humózní lesní společenstva z řádu *Fagetalia sylvaticae*, tříd *Vaccinio-Piceetea* a *Alnetea glutinosae* (srovnej CHRTEK 1988, JIRÁSEK 1996, MORAVEC et al. 1995, NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998, PIEKOS-MIRKOWA 1975). Výše uvedené zdroje je nutno brát s rezervou, protože kromě (CHRTEK 1988, PIEKOS-MIRKOWA 1975) neuvažují druh *D. expansa*.

D. carthusiana

Druh je hojný na území České republiky stejně jako v celé Evropě. Vzácnější je na jihu Evropy a ve vyšších polohách. Kromě Evropy je rozšířen v Malé Asii, Kavkazu, západní Sibiři, až v severní a západní Číně a Severní Americe (FRASER-JENKINS 1982, 1994, CHRTEK 1988, PROCHÁZKA 1965, REICHSTEIN 1997, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967). *Dryopteris carthusiana* má nejširší ekologickou amplitudu z daných druhů. Nachází se nejčastěji ve vlhkých světlých humózních často lužních, suťových lesích a bučinách. Je diagnostickým druhem svazu *Betulion pubescentis*, asociací *Carici elongatae-Alnetum*, *Dentario glandulosae-Fagetum*, *Carici brizoidis-Quercetum*, *Deschampsio flexuosa-Abietetum* a dále se často vyskytuje ve společenstvích řádu *Fagetalia*, svazů *Alnion glutinosae* a *Sambuco-Salicion capreae* (CHRTEK 1988, MORAVEC et al. 1995, NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998).

D. cristata

V České republice je druhem velmi vzácným a těžištěm výskytu je Třeboňská pánev (CHÁN 1999, RADA 1999). V zájmovém území Šumavy a okolí se druh údajně vyskytoval dříve u Horní Plané, ale nyní je lokalita zatopena přehradou Lipno (CHÁN 1999). V Evropě a Severní Americe se druh nachází roztroušeně až vzácně po celém území (FRASER-JENKINS 1994, CHRTEK 1988, REICHSTEIN 1997). *Dryopteris cristata* je druh bažinných olšin, vrbin, podmáčených humózních luk, rákosin, lesů a rašelinišť. Vzácně se vyskytuje ve společenstvích svazu *Alnion glutinosae*, případně *Caricetum lasiocarpae* (CHÁN 1999, CHRTEK 1988, MORAVEC et al. 1995, RADA 1999).

D. dilatata

Tento druh můžeme nacházet velmi hojně na celém území ČR stejně jako celé Evropy,

Severní Ameriky a vzácně v mediteránu (CHRTEK 1988, FRASER-JENKINS 1982, 1994, NANNFELDT 1966, REICHSTEIN 1997, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967). *Dryopteris dilatata* je druh především smrkových, bukových stinných lesů výšších poloh a také vlhkých lesů v nížinách, kde může i zcela chybět. *D. dilatata* ($\equiv D. austriaca$) je diagnostickým druhem (MORAVEC et al. 1995, NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998) svazu *Luzulo-Fagion*, asociací *Calamagrostio villosae-Piceetum*, *Athyrio alpestris-Piceetum* a dále se často nachází ve společenstvech svazů *Fagion*, *Piceion excelsae* a řádu *Adenostyletalia* (CHRTEK 1988, JIRÁSEK 1996, PIEKOS-MÍRKOWA 1979).

D. expansa

Druh je dosud znám ze Skandinávie, Grónska, Islandu, Velké Británie, Španělka, Západní a Střední Evropy, Itálie, Maďarska, Pobaltí, Balkánu, Kavkazu, Japonska, Koreje, Taiwanu, Aleut a Severní Ameriky (DÖPP 1958, CHRTEK 1988, CRABBE, JENKINS et WALKER 1970, FRASER-JENKINS 1982, 1994, HORN, DIEWALD et HOFFMANN 1999, NANNFELDT 1966, NARDI 1976, PIEKOS-MÍRKOWA 1979, REICHSTEIN 1997, SIMON et VIDA 1966, WALKER 1955, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967). Některé údaje uvádějí (SOLTIS et SOLTIS 1987), že *D. expansa* je nejběžnější a nejvíce rozšířený druh rodu *Dryopteris* v severozápadní Americe. *Dryopteris expansa* je druh vlhkých horských humózních lesů často ve společenstvech třídy *Vaccinio-Picetea* a řádu *Fagetalia*. Rozšíření tohoto druhu v rostlinných společenstvech stejně jako celkové rozšíření je zatím nedokonale známo (CHÁN 1999, CHRTEK 1988, DOSTÁL 1989).

2.5 Karyologie

Karyologií této skupiny se zabývali mnozí autoři (BRITTON et SOPER 1966, CRABBE, JENKINS et WALKER 1970, DÖPP 1958, PIEKOS-MÍRKOWA 1979, PIEKOS et PASSAKAS 1973, MANTON 1950, MANTON et WALKER 1953, NARDI 1976, SORSA et WIDÉN 1968, WALKER 1955, 1961, WIDÉN et SORSA 1968, WIDÉN, SORSA et SARVELA 1970).

Užitečné je stanovení počtu chromozómů u *D. dilatata* a *D. expansa*, protože tyto druhy vykazují nejobjížnější determinaci podle celkové morfologie, ale v karyologickém rozlišení je zde markantní rozdíl, protože se tyto druhy odlišují rozdílným počtem sádek chromozomů (viz Tab. 4). *D. dilatata* je tetraploid a *D. expansa* diploid (základní chromozomové číslo tohoto komplexu je $x = 41$).

Tab. 4 Počty chromozómů Evropských druhů komplexu *D. carthusiana* agg.

druh	ploidie	počet chromozomů (2n)
<i>D. carthusiana</i>	4x	164
<i>D. cristata</i>	4x	164
<i>D. dilatata</i>	4x	164
<i>D. expansa</i>	2x	82

U *D. dilatata* byla pozorována apogamie, kdy vzniklé rostliny měly poloviční počet jednoduchých nespárovaných chromozomů (tedy 82), byly vzrůstově zhruba o polovinu menší než rostliny vzniklé pohlavním procesem a nesly nedostatek sporangií s žádnými nebo abortovanými spórami (MANTON et WALKER 1954). Zřejmě není vyloučeno, že by tento proces byl pozorovatelný i u ostatních druhů komplexu.

2.6 Hybridizace

Jak v jednotlivých skupinách, tak i mezi skupinami rodu *Dryopteris* můžeme nalézt četné hybrydy.

Rozlišení kříženců v komplexu *D. carthusiana* agg. na základě morfologických znaků je velmi obtížné a bez cytologické kontroly mnohdy nemožné. Kříženci jsou zpravidla morfologicky intermediární mezi rodiči, spóry jsou většinou špatně vyvinuté, mnohdy i nedozrálé v důsledku nepravidelné meióze (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984, CHRTEK 1988, SORSA et WIDÉN 1968, WAGNER et CHEN 1965, WALKER 1955).

2.6.1 Kříženci komplexu *D. carthusiana* agg.

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *cristata* (L.) A. GRAY

= *Dryopteris ×uliginosa* (A BRAUN ex DOEL) DRUCE, List Brit. Plants 87 (1908) non (KUNZE) C. CHR., Ind. Fil. Suppl. 3. 129, 1934.

- Syn.: *Aspidium spinulosum* (MULL. ex ROTH) SWARTZ var. b. *uliginosum* (A. BR. ex DOLL, Rhein. Flora 17 (1843). - *Lastrea uliginosa* (A. BR. ex DOLL NEWMAN, Phytologist 3: 679, 1849. - *Aspidium spinulosum* (MULL. ex ROTH) SWARTZ ssp. *tauschii*, Čelak., Prodr. Fl. Bohm. 10, 1869. - *Dryopteris cristata* × *spinulosa* DRUCE, List Brit. Pl. 87, 1908. - *Dryopteris ×tauschii* (ČELAK.) DOMIN, Preslia 13-15: 8, 1936. - *Dryopteris laschii* WALTER, Pteridoph. Exsicc., Étud. Crit. Fougères Europ. 2: 36, 1939.

Hybrid se nachází především na stanovištích, kde rostou oba rodičovské druhy. Celkovou velikostí připomíná *D. cristata*, fertilní listy jsou charakteru *D. carthusiana*. Hybrid je tetraploid $2n=164$. Známé rozšíření: Skandinávie, V. Británie, Holandsko, Belgie, severní Francie, Německo, Švýcarsko, Rakousko, Čechy, Slovensko, Polsko, Maďarsko, Rusko, západní Sibiř (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY × *dilatata* (HOFFM.) A. GRAY

= *Dryopteris ×hercynica* ROTHMALER, Exk. Fl. Deutschl. IV: Krit. Erg. Bd. 8 (1963), nom. nud.

Hybrid je tetraploid $2n=164$ se zcela abortovanými spórami. Existence tohoto hybrida není ověřena (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *dilatata* (HOFFM.) A. GRAY

= *Dryopteris ×deweeveri* (JANSEN) JANSEN et WACHTER in HEUKELS, Geill. Schoolfl. Nederl. 11.Aufl. 93, 1934.

- Syn.: *Aspidium deweeveri* JANSEN, Ned. Kruidk. Arch. 1932: 289, 1932 [pro *A. eu-spinulosum* (MULL. et ROTH) SWARTZ × *A. dilatatum* (HOFFM.) A. GRAY]. - *Lastrea glandulosa* NEWMAN, Phytologist 4: 258, 1851, non *Dryopteris glandulosa* BL. O. KUNTZE, 1891. - *Aspidium dilatatum* (HOFFM.) J. E. SMITH f. *intermidium* WARNST. in WOHLF. et BRAND, KOCHS Syn. 3: 2882, 1906. - *Dryopteris ambigua* DRUCE, Bot. Soc. Exch.

Club Brit. Isles 8: 877, 1929, nom. nud. – *Dryopteris neglecta* DOMIN, Věst. Kr. Čes. Spol. Nauk., Tř. Mat.-Přírod. 1941: 7, 1942, non *D. neglecta* BRADE et RES., 1931. – *Dryopteris dilatata* (HOFFM.) A. GRAY subsp. *hybr. neglecta* (DOMIN) DOSTÁL, Květena ČSR, 39, 1950.

Celkový charakter rostliny připomíná *D. carthusiana* (světlezelené listy), ale pleviny jsou tmavohnědé se středním žebrem nebo tmavou skvrnkou na bázi pleviny. Na vřetenu jsou řidce rozmístěny žlázky, indusia jsou hustě třásnitě žláznaté, což je charakteristické pro *D. dilatata*. Hybrid je tetraploid $2n=164$ se zcela abortovanými spórami (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967).

Známé rozšíření: Skandinávie, V. Británie, Irsko, Holandsko, Belgie, Francie, severní Španělsko, Německo, Švýcarsko, Rakousko, Čechy, Slovensko, jižní Polsko, západní Rusko, severní Turecko, západní a centrální Kavkaz. (FRASER-JENKINS 1982, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984)

Dryopteris carthusiana* (VILL.) H. P. FUCHS × *expansa* (C. B. PRESL)** FRASER-JENKINS et JERMY = ***Dryopteris ×sarvelae FRASER-JENKINS et JERMY, Fern Gaz. 11 (5): 339, 1977.

- Syn.: *D. assimilis* × *carthusiana* JERMY et WALKER in STACE (ed.) Hybridization and the flora of the Brit. Isles: 117, 1975.

Hybrid je svým celkovým charakterem podobný *D. carthusiana*. Pleviny jsou světle hnědé a mají hnědé střední žebro, a proto je dosti podobný *D. ×deweversi*, který však má tmavší texturu listů. Čepel a indusium jsou hustě žláznaté (FRASER-JENKINS 1977a). K jistějšímu určení je možné použít sledování párování chromosomů během první meiotické metafáze, kde většina chromosomů se špatně páruje (na rozdíl u *D. ×deweversi* se chromosomy párují dobře). Hybrid je triploidní $2n=123$ se zcela abortovanými spórami (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984). Byl vypěstován i uměle (WALKER 1955) a to jestě dříve než byla doložena existence ve volné přírodě. Známé nálezy pocházejí z jihozápadního Finska, Skotska, Švýcarska a Polska (FRASER-JENKINS 1981, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris dilatata* (HOFFM.) A. GRAY × *expansa* (C. B. PRESL)** FRASER-JENKINS et JERMY = ***Dryopteris ×ambroseae FRASER-JENKINS et JERMY, Fern Gaz. 11 (5): 338-339, 1977.

- Syn.: *D. aemula* × *dilatata* agg. JERMY, Brit. Fern Gaz. 10 (1): 9-12, 1968; JERMY et WALKER in STACE (ed.), Hybridization and the flora of the British Isles, 117, 1975. – *D. aemula* × *assimilis* JERMY et WALKER in STACE (ed.), ibid. 118, 1975.

Hybrid velmi podobný oběma rodičům jak celkovým tvarem tak i velikostí. Lístky jsou většinou jemné, sbíhavé jako u *D. dilatata*, natáhlé a tmavé jako *D. expansa*. Spodní lístky stejně tak dlouhé a světleji zelené jako u *D. expansa*. Žlázky jsou na vřetenu velmi řidce, indusia jsou žláznatá. Rostlina je triploidní $2n=123$. Spóry jsou zcela abortovány s tmavým tlustým obalem spory. Tvoří se opět velmi snadno na stejných stanovištích jako rodičovské druhy. Byl získán i uměle. (BENL et ESCHELMULLER 1970, FRASER-JENKINS 1977a, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984, PIEKOS 1974, WALKER 1955, WIDÉN, SARVELA et AHTI 1967).

Známé rozšíření: Skandinávie, V. Británie, severní Španělsko, Francie, Německo, Švýcarsko, Rakousko, Slovensko, jižní Polsko, Rumunsko, severní Turecko, západní a centrální Kavkaz (FRASER-JENKINS 1982, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

2.6.2 Kříženci druhů komplexu *D. carthusiana* agg. s jinými druhy rodu *Dryopteris*

2.6.2.1 Kříženci v Evropě

Dryopteris expansa (C. PRESL) FRASER - JENKINS et JERMY × *affinis* subsp. *affinis* (LOVE) FRASER-JENKINS = *Dryopteris remota* (A. BRAUN ex DOEL) DRUCE, List Brit. Plants 87, 1908.

- Syn.: *Aspidium rigidum* var. *remotum* A. BR. ex DOLL Rhein. Fl. 16 1843. - *Aspidium remotum* (A. BR.) A. BR. 1850. - *Aspidium remotum* var. *subalpinum* BORBAS 1876. - *Aspidium subalpinum* (BORB.) Hand.-Mazz. 1903. - *Dryopteris ×borbasii* LITARD. 1910. - *Lastrea dilatata* var. *boydii* STANSFIELD 1934. - *Lastrea boydii* (STANSF.) von TAVEL 1934. - *Lastrea elata* OBERHOLZER et von TAVEL in von TAVEL 1934. - *Lastrea nitens* OBERHOLZER et von TAVEL in von TAVEL 1934. - *Dryopteris ×subalpina* (BORBAS) DOMIN 1942, non v A. v. R. 1922. - *Dryopteris ×doeppii* ROTHM. 1945. - *Dryopteris ×woynarii* ROTHM. 1945. - *Dryopteris ×subaustriaca* ROTHM. 1945. - *Dryopteris boydii* (STANSF.) MANTON 1950. - *Dryopteris ×lawalreei* JANCHEN 1963. - *Dryopteris kemulariae* MIKHELANZE 1963. - *Dryopteris assimilis* × *pseudomas* BENL et ESCHELMÜLLER, Ber. Bayer. Bot. Ges. 44: 101-141, 1973; JERMY et WALKER in STACE (ed.) Hybridization and the flora Brit. Isles 115, 1975.

Tento hybrid vzniká hybridizací *D. expansa* (samičí) × *D. affinis* subsp. *affinis* (samčí, diploidní) a je považován jako samostatný hybridogenický druh. Hybrid je triploidní $2n=123$, apogamický, spóry jsou z části vyvinuté dobře a z části abortovány (BENL et ESCHELMÜLLER 1973, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984). Tento hybrid obsahuje unikátní floroglucid trispara-aspidin (WIDÉN, EUW et REICHSTEIN 1970).

Známé rozšíření: od Španělska přes Evropu po Kavkaz. Nejhojnější je ve střední Evropě (BENL et ESCHELMÜLLER 1973, FRASER-JENKINS 1977b, 1982, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984, HORN, DIEWALD et HOFFMANN 1999, SCHNELLER, HOLDEREgger, GUGERLI, EICHENBERGER et LUTZ 1998).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *oreades* FOMIN

- Syn.: *D. abbreviata* × *spinulosa* ROTHMALER, Exk.-Flora Deutschl. IV, Krit. Erg. Bd. 8, 1963.

Hybrid je velmi vzácný triploid $2n=123$ s abortovanými spórami. Existence tohoto hybrida není zcela doložena (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris dilatata (HOFF.) A. GRAY × *oreades* FOMIN

- Syn.: *D. abbreviata* × *dilatata* ROTHMALER, Exk.-Flora Deutschl. IV, Krit. Erg. Bd.: 8, 1963.

Existence tohoto hybrida není zcela doložena (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris dilatata (HOFF.) A. GRAY × *villarii* (BELLARDI) WOYNAR ex SCHINZ et THELL

- Syn.: *Dryopteris ×burnatii* CHRIST et WILCZEK, Ann. Cons. Jard. Bot. Genève 15-16: 345 et t. (1913), pro *D. dilatata* × *rigida*

Hybrid popsaný na základě herbářových položek z herbářů v Lausanne, Paříži a Genf, které se ztratily a existují jen fotografie (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *filix-mas* (L.) SCHOTT = **Dryopteris ×brathaica** FRASER-JENKINS et REICHSTEIN, Fern gaz. 11(5): 337, 1997.

- Syn.: *Lastrea remota* (A. BR.) MOORE, sensu MOORE, Note on discovery of *Lastrea remota* in England, J. Linn. Soc. 4: 192-194, 1860, *Lastrea remota*, a new British Fern, Phytologist 4: 82-83, 1860, non *D. remota* (A. BR. DOLL) DRUCE, sensu CLOWES, Phytologist 4: 227-229, 1860. – *Dryopteris carthusiana* × *filix-mas* JERMY et WALKER in STACE (ed.), Hybridization and the flora of the British Isles 114, 1975.

Hybrid je tetraploidní 2n=164, sterilní s abortovanými spórami. První nález pochází z Anglie a od té doby pěstován v různých botanických zahradách. Občasné nálezy pocházejí z kontinentální Evropy (FRASER-JENKINS 1977b, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *filix-mas* (L.) SCHOTT × *affinis* (LÖWE) FRASER-JENKINS = **Dryopteris ×lawalreei** JANCHEN Catal. Fl. Austr. Erganz.-Heft 121, 1963.

- Syn.: *D. carthusiana* × *filix-mas* × *borreri* = *D. carthusiana* × *tavelii* JANCHEN, ibid. 2. Erganz.-Heft 12, 1964. Hybrid je triploidní 2n=123 s dobrými spórami. Typový materiál pochází z východního Tyrolska (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY × *filix-mas* (L.) SCHOTT

- Syn.: *Dryopteris filix-mas* f. *erosa* DOMIN

Hybrid je tetraploidní 2n=164 s abortovanými spórami. Několik nálezů pochází z Německa, Švédska a České republiky (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris dilatata (HOFFMANN) A. GRAY × *filix-mas* (L.) SCHOTT

BENL et ESCHELMÜLLER, Ber. Bayer. Bot. Ges. 44: 110-141, 1973; JERMY et WALKER in STACE (ed.), Hybridization and the flora of the British Isles (1975) 114.

- Syn.: *Aspidium remotum* var. *subalpinum* BORBÁS, Verh. Zoo.-Bot. Ges. Wien 1875 (26): 791, 1876. – *Dryopteris ×borbasii* LITARDIÉRE, Bull. Soc. Deux-Sevres 1909: 85, 1910, nom. illeg. – *Dryopteris subaustriaca* ROTHMALER, Candollea 10: 100, 1945.

Hybrid je tetraploidní s abortovanými spórami. Často lze splést s *D. remota*, *D. filix-mas* f. *erosa* nebo *D. dilatata* (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *affinis* (LÖWE) FRASER-JENKINS

- Syn.: *Lastrea nitens* v. TAVEL, Brit. Fern Gaz. 6 (12): 311, 1934. – *Dryopteris doeppii* ROTHMALER, Candollea 10: 91-101, 1945, pro *D. paleacea* × *spinulosa*. *D. austriaca* ssp. *spinulosa* × *borreri* LAWALRÉE, Fl. Gén. Belg. Ptéridoph. 128, 1950.

Tetraploidní anebo pentaploidní hybrid s největší pravděpodobností apomikticky se rozmnožující s abortovanými spórami a velmi redukovanou plodností (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

Dryopteris dilatata (HOFF.) A. GRAY × *affinis* subsp. *affinis* (LÖWE) FRASER-JENKINS = **D. ×fraser-jenkinsii** GIBBY et WIDÉN, Fern Gaz. 12(4), 1982.

- Syn.: *Lastrea elata* KESTNER et v. TAVEL in v. TAVEL, Brit. Fern Gaz. 6 (12): 311, 1934. – *Dryopteris ×woynarii* ROTHMALER, Candollea 10: 91-101, 1945 pro *D. austriaca* × *paleacea*. – *Dryopteris kemulariae* MIKHELADZE, Not. Syst. Georg. Tbilisi 33: 56, 1963.

Hybrid tetra- nebo pentaploidní, pravděpodobně apomiktický s převážně abortovanými

spórami a silně redukovanou plodností (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

2.6.2.2 Kříženci v Severní Americe

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY × *intermedia* (MUHL.) GRAY = *Dryopteris ×boottii* (TUCKERM.) UNDERWOOD

Hybrid je triploidní, sterilní a dosti běžný (TRYON et BRITTON 1966, WALKER 1959).

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY × *goldiana* BENEDICT Bull. Torrey Club 36: 47, 1909.
Hybrid je sterilní a triploidní 2n=123 (WHERY 1960).

Dryopteris cristata (L.) A. GRAY × *marginalis* (L.) GRAY = *D. ×slossonae* WHERY
Bartonia 21: 15, 1942. Hybrid je triploidní 2n= 123 (WALKER 1959, WHERY 1960).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *goldiana* BENEDICT = *D. ×poyseri* POYSER
Fern Bull, 16: 13, 1908 (WHERY 1960).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *intermedia* (MUHL.) GRAY = *Dryopteris ×triploidea* WHERRY

- Syn.: *Dryopteris spinulosa* var. *fructosa* (GILBERT) TRUDELL
Hybrid je sterilní a triploidní 2n=123 (WHERY 1960).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *marginalis* (L.) GRAY = *D. ×pittsfordensis* SLOSSON Fern Bull. 16: 99, 1908 (WHERY 1960).

Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *celsa* WAGNER et WAGNER 1965

2.6.2.3 Kříženci na Azorských ostrovech

Dryopteris affinis subsp. *affinis* × *azorica* (CHRIST) ALSON = *Dryopteris ×picoensis* FRASER-JENKINS et GIBBY in FRASER-JENKINS, Arquipélago, sér. Cienc. Nat., 2: 94, tab. 3 fig. 6a, 6b, 1981.

Hybrid se nachází jen na ostrově Pico. Triploidní s abortivními spórami (FRASER-JENKINS 1982).

Dryopteris crispifolia RASBACH, REICHSTEIN et VIDA × *dilatata* (HOFF.) A. GRAY = *Dryopteris ×telesii* FRASER-JENKINS, Arquipélago, sér. Cienc. Nat., 2: 97, tab. 4 fig. 10, 1981.

Hybrid se nachází jen na ostrově Pico. Abortivní spory, cytotyp neznám (FRASER-JENKINS 1982).

Dryopteris azorica (CHRIST) ALSON × *crispifolia* RASBACH, REICHSTEIN et VIDA = *Dryopteris ×madalenae* FRASER-JENKINS, Arquipélago, sér. Cienc. Nat., 2: 96, tab. 3

fig. 9, 1981.

Hybrid se nachází jen na ostrově Pico. Abortivní spóry, cytotyp neznám (FRASER-JENKINS 1982).

Dryopteris dilatata (HOFF.) A. GRAY × *azorica* (CHRIST) ALSON = *Dryopteris ×sjoegrenii* FRASER-JENKINS, Arquipélago, sér. Cienc. Nat., 2: 96, tab. 4 fig. 9, 1981.

Hybrid se nachází jen na ostrově Pico. Abortivní spóry (FRASER-JENKINS 1982). Vypěstován i uměle, triploidní $2n=123$ (GIBBY et WALKER 1977).

2.6.2.4 Kříženci vytvoření uměle

Dryopteris intermedia subsp. *intermedia* (MUHL.) GRAY × *expansa* (C. PRESL) FRASER - JENKINS et JERMY

Diploidní hybrid $2n=82$, malý stupeň párování chromozómů při meióze (GIBBY et WALKER 1977).

Dryopteris azorica (CHRIST) ALSON × *expansa* (C. PRESL) FRASER - JENKINS et JERMY
Diploidní hybrid $2n=82$ (GIBBY et WALKER 1977).

Dryopteris azorica (CHRIST) ALSON × *carthusiana* (VILL.) H. P. FUCHS
Triploidní hybrid $2n=123$ (GIBBY et WALKER 1977).

Dryopteris intermedia subsp. *maderensis* (ALSON) FRASER-JENKINS × *carthusiana* (VILL.) H. P. FUCHS
Triploidní hybrid $2n=123$ (GIBBY et WALKER 1977).

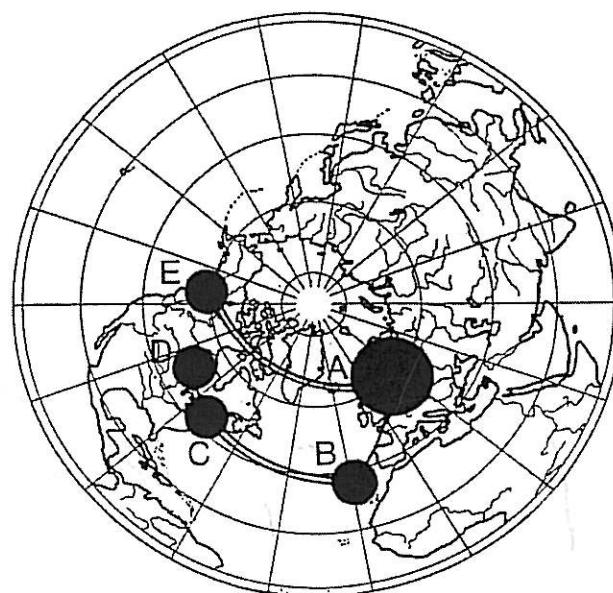
Dryopteris carthusiana (VILL.) H. P. FUCHS × *remota* (A. BR. DOELL) DRUCE
Tento hybrid je veliká rarita. Je to výhradní pentaploid $2n=205$ (DÖPP 1939, FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984).

2.7 Složení genomu

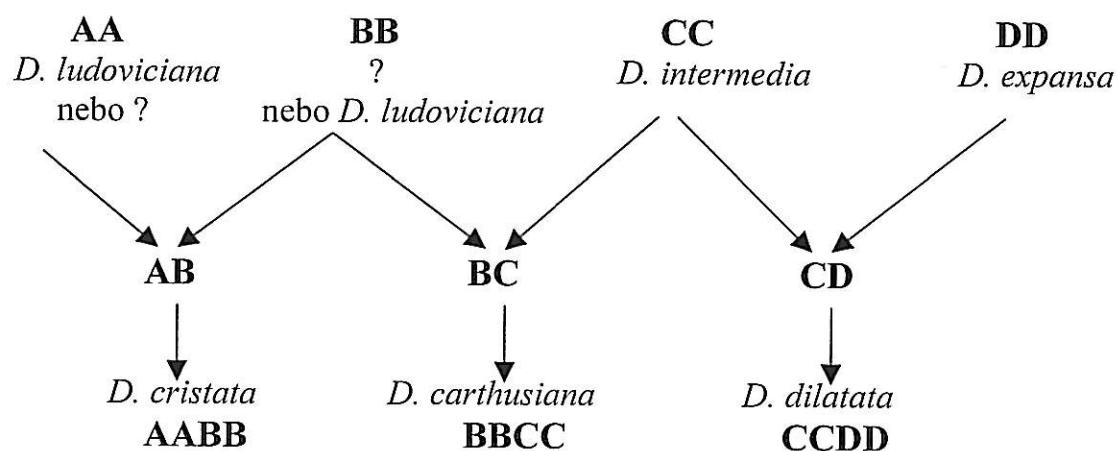
Komplex *D. carthusiana* agg. zahrnuje v Evropě tři allotetraploidní druhy (*D. carthusiana*, *D. cristata*, *D. dilatata*) a jeden druh diploidní (*D. expansa*). Tyto druhy mají společné diploidní předky. Na základě prvních výzkumů z analýzy chromozómů bylo zjištěno, že na evolučním utváření této skupiny se uplatňovala polyploidizace a hybridizace (WALKER 1955). Mapka rozšíření a vztahů hlavních diploidních taxonů je na Obr. 1.

Na základě dalších výzkumů (GIBBY et WALKER 1977), kdy se sledovala úspěšnost párování jednoduchých chromozómů při meióze u přírodních a umělých hybridů se zjišťovala homologie genomů jednotlivých druhů v komplexu *D. carthusiana* agg. Evoluční vztahy ve vývoji genomu jsou na Obr. 2.

Obr. 1: Schematická mapka rozšíření a vztahů hlavních diploidních taxonů v komplexu *D. carthusiana* agg. Pravděpodobné geneticky obdobné taxony jsou spojeny dvojitou čárou. A = *D. expansa*, B = *D. maderensis*, C = *D. intermedia*, D = *D. "dilatata"* diploidní taxon jezera Superior“, E = *D. "dilatata" Western diploid“* podle (WIDÉN et SORSA 1968).



Obr. 2: Evoluční vztahy uvnitř komplexu *D. carthusiana* agg. podle Gibby a Walkera (GIBBY et WALKER 1977) znázorňující původ allopolyploidie u tří tetraploidních druhů komplexu. Genom CC reprezentuje druhy *D. intermedia* a *D. azorica*.



3 Metodika a materiál

3.1. Sběr dat

Při terénním průzkumu na Šumavě a Předšumaví bylo navštívěno 62 lokalit zhruba rovnoměrně rozmištěných po celém území a pořízeno 27 fytocenologických snímků velikosti 20 x 20 m (+ jeden snímek z Českobudějovicka – Vrbenské rybníky). Pokryvnosti druhů ve snímcích byly zaznamenávány sedmičlennou Braun-Blanquetovou stupnicí. Seznamy lokalit jsou uvedeny v Příloze I. Terénní průzkum probíhal ve vetetačních sezónách 1998 a 1999.

Rostliny byly z populací sbírány pokud možno náhodně. Všechny znaky byly měřeny na živých rostlinách. Byly sebrány vzorky ze 718 dobré vyvinutých a plodných rostlin. Ke statistickým analýzám byly použity tyto počty jedinců: *D. carthusiana* – 165, *D. dilatata* – 264, *D. expansa* – 289. Hodnocené znaky byly měřeny asi u 7 jedinců každého druhu z každé populace.

Bыло sledováno následujících 12 znaků, které se považují významné v taxonomii sledovaných druhů (viz Obr. 4). Výběr znaků byl koncipován tak, aby byly postihnutý celkové morfologické parametry a charakteristické udávané délky. Nebyl hodnocen charakter plevin ani žláznatost čepele. Pleviny se z předchozích studií zdají jako velmi variabilní znak a žláznatost vřetena sice s velkou variabilitou odlišuje *D. carthusiana* od *D. expansa* a *D. dilatata*, ale o rozlišení *D. dilatata* a *D. expansa* nic neříkají, stejně jako pleviny. V této práci byla snaha ohodnotit morfometrické hledisko na odlišení výše uvedených druhů.

Hodnocené znaky byly tyto:

- 1) délka čepele (L)
- 2) délka řapíku (PE)
- 3) délka nejspodnějšího lístku (PI)
- 4) délka dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1)
- 5) délka horního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU2)
poloha dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku [PU1] vzhledem k poloze prvního horního bazálního [PU2]nebo druhého (od báze lístku) horního lístečku [PU3] nejspodnějšího lístku (POLOHA)
- 6) délka nejdelšího lístku na čepeli (D)
- 7) vzdálenost od nejširší části čepele k bázi řapíku (T)
- 8) poměr délky dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku k délce nejspodnějšího lístku (PU1/PI)
- 10) poměr šířky čepele k délce čepele (L/2D)
- 11) poměr délky čepele k délce řapíku (L/PE)
- 12) poměr délky dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku k délce horního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1/PU2)

Znaky 1, 2, 8 byly měřeny svinovacím metrem s přesností na 0,5 cm a znaky 3, 4, 5, 7 s přesností na 1 mm. Párové znaky na rostlině byly proměřovány na levé straně při pohledu na svrchní stranu čepele. U

znaku 6 byla poloha hodnocena: 1 – PU1 bliže k PU2, 2 – PU1 bliže k PU3 (viz Obr. 3).

Jména syntaxonů byla uvedena tak, jak je uvádí Moravec (1995), jména taxonů kapradin byla uvedena podle Fraser-Jenkinse (FRASER-JENKINS et REICHSTEIN 1984), názvy ostatních taxonů podle Rothmalera (ROTHMALER 1976) a názvy mechovostů byly uvedeny podle Váni (VÁŇA 1997). Synonymika druhů komplexu *D. carthusiana* agg. byla zpracována z materiálů (DOMÍN 1941, CHRTEK 1988, FRASER-JENKINS 1977a, 1982, PIEKOS-MIRKOWA 1979 WALKER 1961).

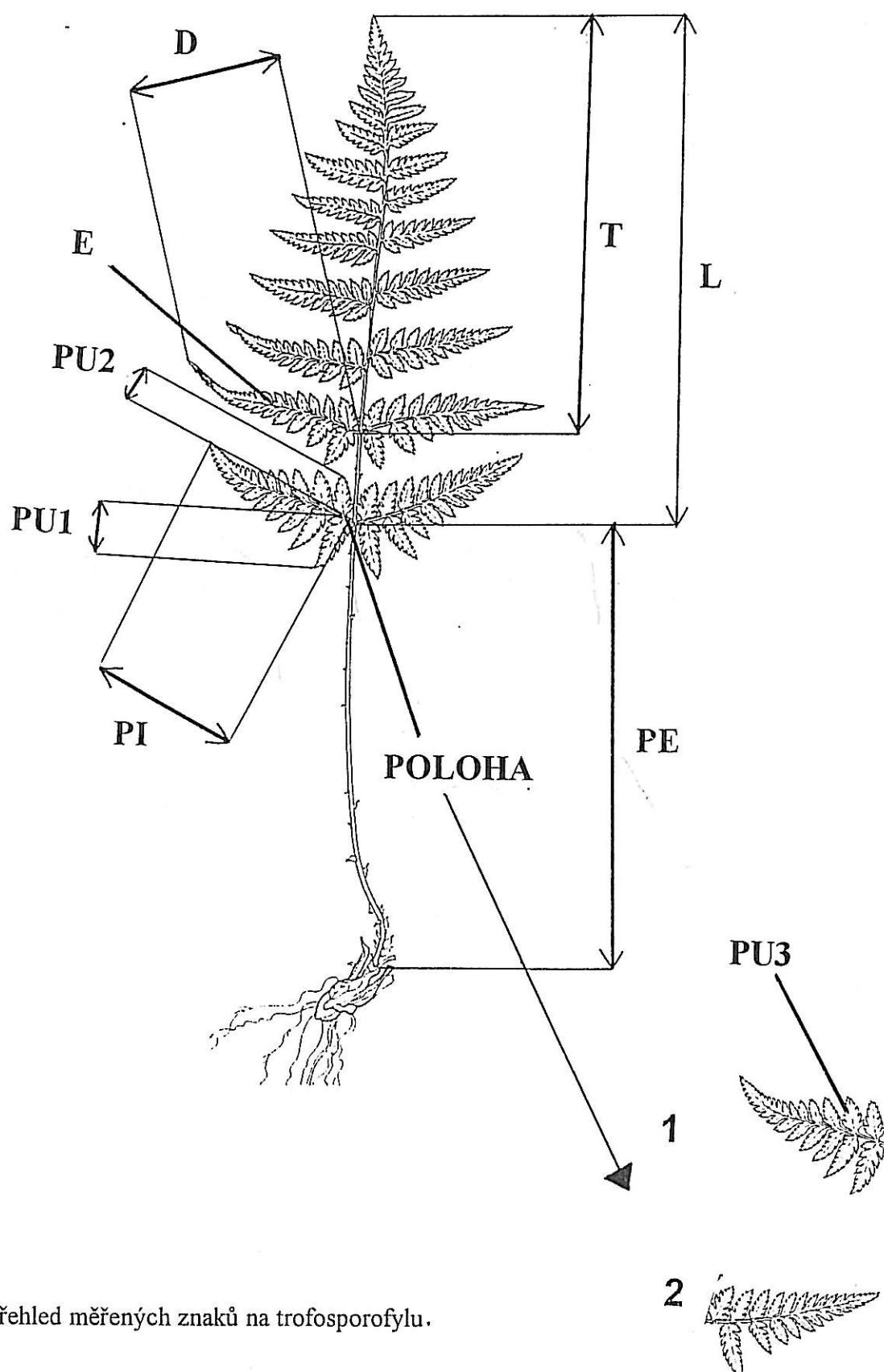
3.2 Statistické zpracování

Rozdíly v jednotlivých znacích mezi druhy byly testovány analýzou variance (ANOVA). Aby se při porovnání jednotlivých znaků bralo v úvahu i to, jak je rostlina veliká, byla celková délka rostliny zohledněna jako *covariables*. Zda se druhy od sebe liší v jednotlivých znacích od sebe nevzájem bylo hodnoceno Tukey testem. Proporční velikosti byly zobrazeny v diagramu *Box and whisker plot*. Analýza variance byla provedena programem STATISTIKA 5.5. (ANON. 1998)

Na korelační matici znaků byla provedená analýza hlavních komponent (PCA) (SNEATH et SOKAL 1973). Tato metoda je vhodná k detekci skupin uvnitř zkoumaného souboru dat. PCA byla provedena programem SYN-TAX 5.02 (PODANI 1994).

K bližšímu studiu rozdílu druhů komplexu *D. carthusiana* agg. byla použita diskriminační analýza. Tato ordinační metoda se snaží na základě zadaných znaků maximálně od sebe oddělit předem definované skupiny a umožňuje hodnotit důležitost jednotlivých znaků pro rozdělení těchto skupin. Tato analýza vyžaduje neměnnou varianci a linearitu vztahu mezi proměnnými, proto byly hodnocené znaky 1-5, 7, 8 transformovány logaritmickou transformací se základem deset, aby se rozložení jejich hodnot blížilo normálnímu. Diskriminační analýza byla prováděna programem STATISTIKA 5.5. Bylo použito metody standardní. Z analýzy rostlin byla sestavena klasifikační funkce, která udává shodu předem definovaného zařazení objektů do skupin. Touto klasifikační funkcí byly následně klasifikovány populace rostlin, které byly vyřazeny při jejím sestavování.

Fytocenologická data byla primárně zpracována programem TURBOVEG (HENNEKENS 1995) a exportována do programu CANOCO 4.0 (TER BRAAK et ŠMILAUER 1998). K vyhodnocení fytocenologických snímků v programu CANOCO byla použita analýza Detrended Correspondence Analysis (DCA). Výsledky byly následně graficky zpracovány programy CANODRAW 3.1 (ŠMILAUER 1992a) a CANOPOST 1.0 (ŠMILAUER 1992b). Pro přehled poměrné abundance druhů komplexu *D. carthusiana* agg. ve snímcích byly v CANODRAW zhotoveny diagramy postupem „*Attributes in ordination space*“.



Obr. 4: Přehled měřených znaků na trofosporofylu.

4 Výsledky

4.1 Morfometrická analýza

4.1.1 Analýza variance (ANOVA)

Všechny měřené veličiny vyšly u jednotlivých druhů odlišně na hladině významnosti 0.05 (viz Obr. 4-14), ale ne všechny druhy se v jednotlivých znacích liší. Nejlepší znaky, ve kterých se od sebe liší všechny tři druhy jsou (hodnoceno Tukey testem): L, PI, PU1, PU2, D, PU1/PI, PU1/PU2. Druhy vyšly v těchto znacích sice průkazně, ale často dochází k velkému překryvu variačního rozpětí. Znaky PE, T neodlišují druhy *D. dilatata* a *D. carthusiana* a znaky L/2D, L/PE neodlišují druhy *D. dilatata* a *D. expansa*. Ostatní znaky odlišují všechny druhy. Ve všech diagramech jsou jednotlivé druhy označeny takto:

1 - *D. dilatata*, 2 - *D. carthusiana*, 3 - *D. expansa*

Délka čepele (L)

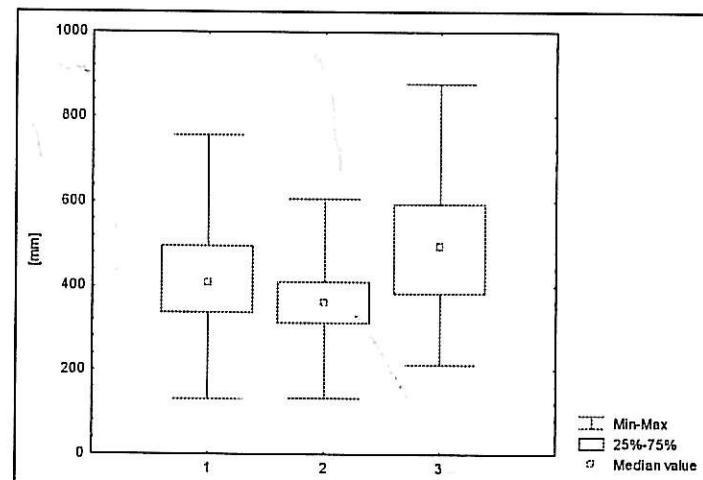
F = 18.75

p<0.000

průměr

1	418,15
2	361,42
3	493,2

Obr. 4: Rozmezí hodnot pro délku L.



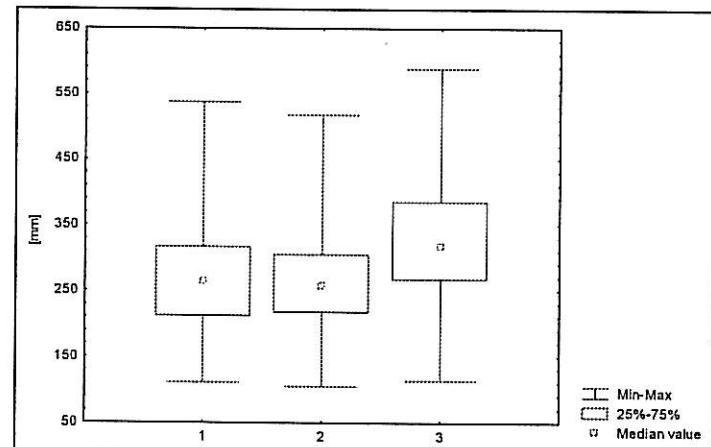
Délka řapíku (PE)

F = 16.14

p<0.000

průměr

1	266,59
2	266
3	326,26



Obr. 5: Rozmezí hodnot pro délku PE.

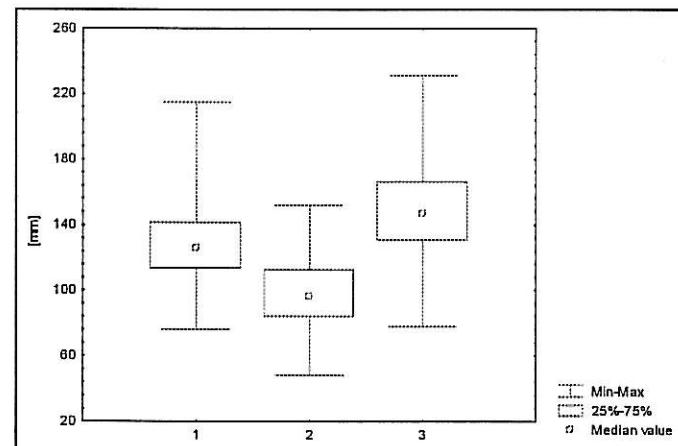
Délka nejspodnějšího lístku (PI)

$F = 157.52$

$p < 0.000$

průměr

1	128,73
2	98,439
3	148,76



Obr. 6: Rozmezí hodnot pro délku PI.

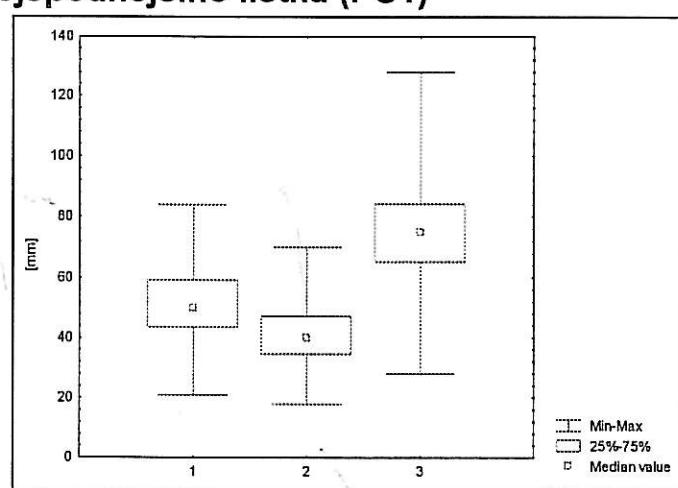
Délka dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1)

$F = 377.78$

$p < 0.000$

průměr

1	50,727
2	40,526
3	75,149



Obr. 7: Rozmezí hodnot pro délku PU1.

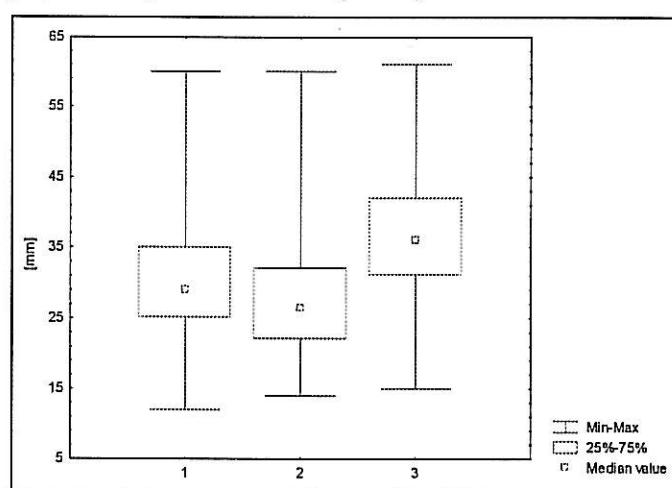
Délka horního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU2)

$F = 35.17$

$p < 0.000$

průměr

1	30,333
2	27,01
3	36,709



Obr. 8: Rozmezí hodnot pro délku PU2.

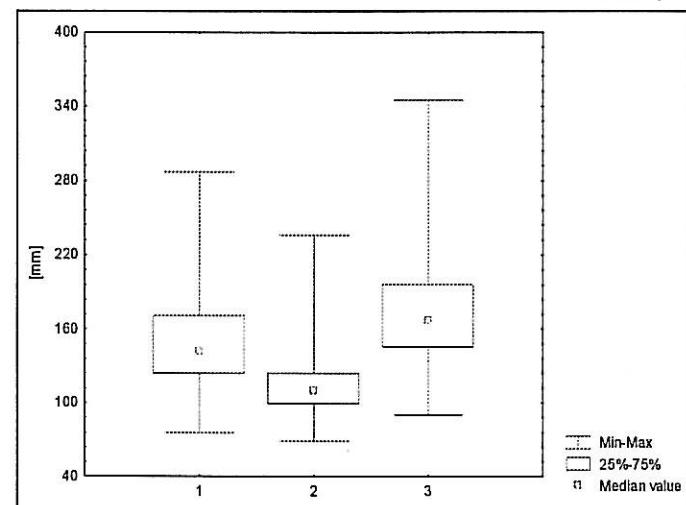
Délka nejširšího lístku (D)

$$F = 71.54$$

$$p < .0000$$

průměr

1	150,6
2	114,21
3	169,94



Obr. 9: Rozmezí hodnot pro délku D.

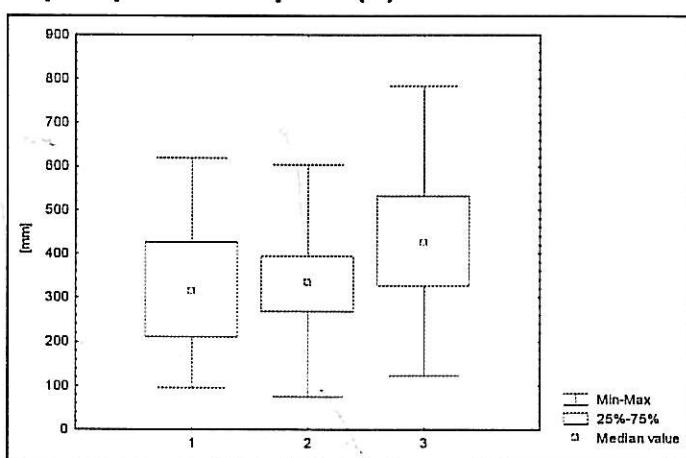
Délka od báze nejširšího lístku na čepeli po bázi řapíku (T)

$$F = 11.91$$

$$p < .0000$$

průměr

1	324,49
2	335,47
3	425,56



Obr. 10: Rozmezí hodnot pro délku T.

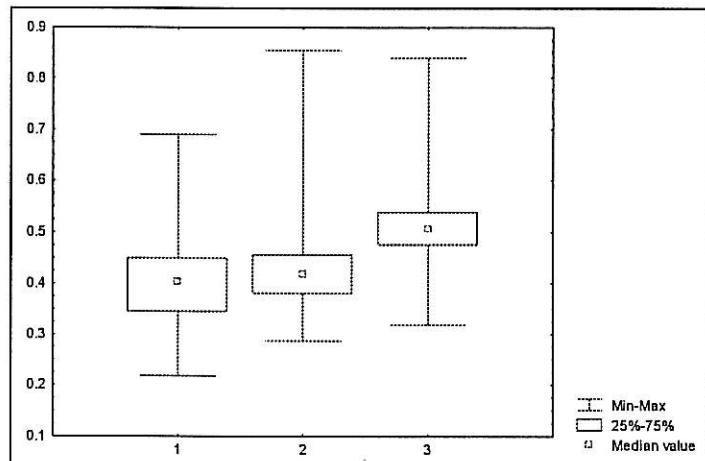
Poměr délky dolního bazálního lístečku nejspodnejšího lístku k nejspodnějším lístku (PU1/PI)

$$F = 212.41$$

$$p < 0.000$$

průměr

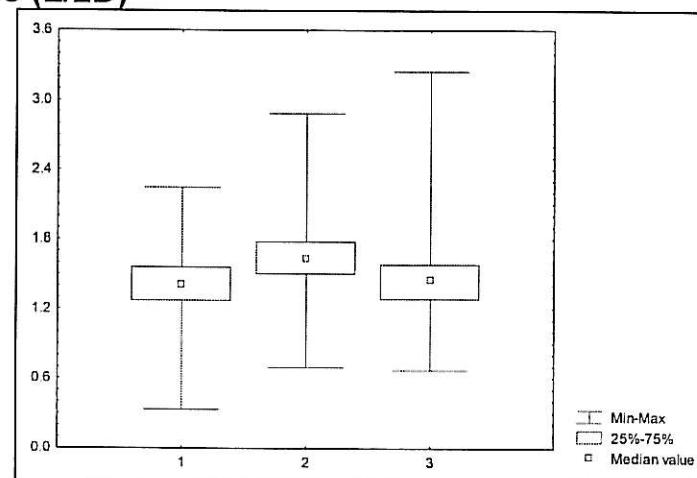
1	0,3974
2	0,42
3	0,5078



Obr. 11: Rozmezí hodnot pro poměr PU1/PI.

Poměr šířky čepele k délce čepele (L/2D)

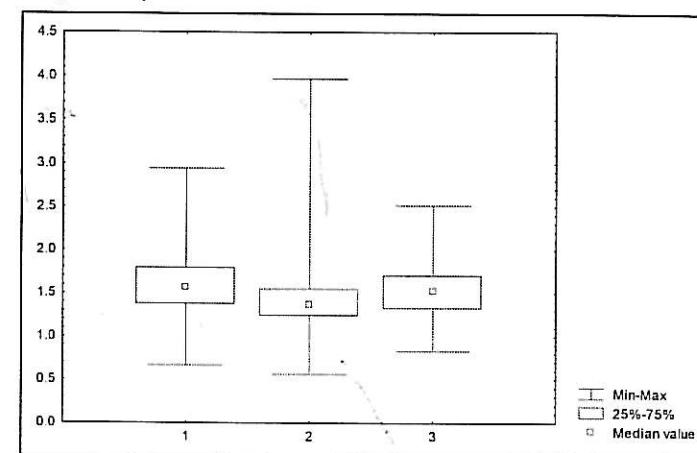
$F = 36.37$
$p < .0000$
průměr
1 1,402
2 1,6218
3 1,4537



Obr. 12: Rozmezí hodnot pro poměr L/2D.

Poměr délky čepele na délce řapíku (L/PE)

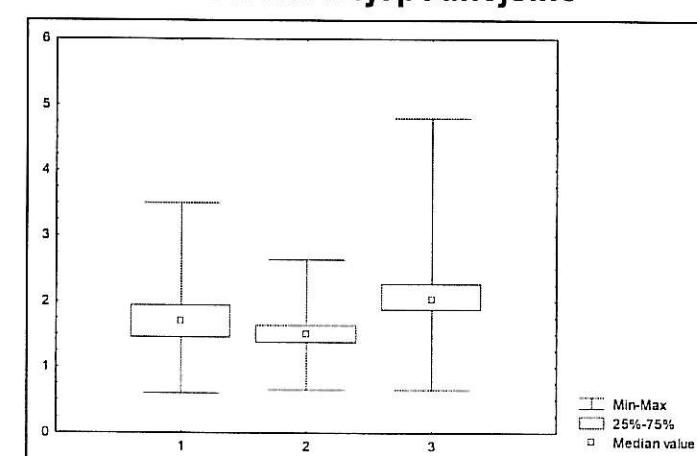
$F = 14.46$
$p < .0000$
průměr
1 1,5992
2 1,4217
3 1,5304



Obr. 13: Rozmezí hodnot pro poměr L/PE.

Poměr délky dolního lístečku k délce horního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1/PU2)

$F = 145.35$
$p < .0000$
průměr
1 1,7115
2 1,5169
3 2,0848

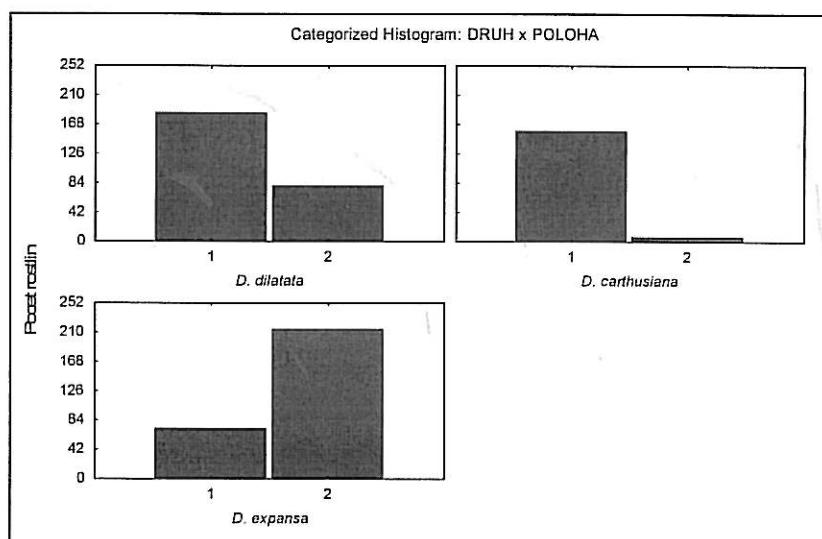


Obr. 14: Rozmezí hodnot pro poměr PU1/PU2.

4.1.2 Kontingenční tabulky

Poloha PU1 vzhledem k PU2 a PU3 na nejspodnějším lístku (POLOHA)

Tento znak byl v terénu odpozorován jako dobrý. Pomocí kontingenčních tabulek bylo testováno, zda je dolní lísteček (PU1) blíže prvnímu hornímu lístečku (PU2), anebo blíže druhému hornímu lístečku. U *D. expansa* bylo zjištěno, že 214 rostlin z 286 (=75%) má dolní lísteček blíže druhému hornímu lístečku, zatímco u *D. dilatata* 30% rostlin má dolní lísteček blíže hornímu druhému lístečku. *D. carthusiana* je tímto znakem dána asi nejjasněji, kdy 95% rostlin mají dolní lísteček blíže prvnímu hornímu lístečku.



Obr. 15: Podíl znaku POLOHA u jednotlivých druhů

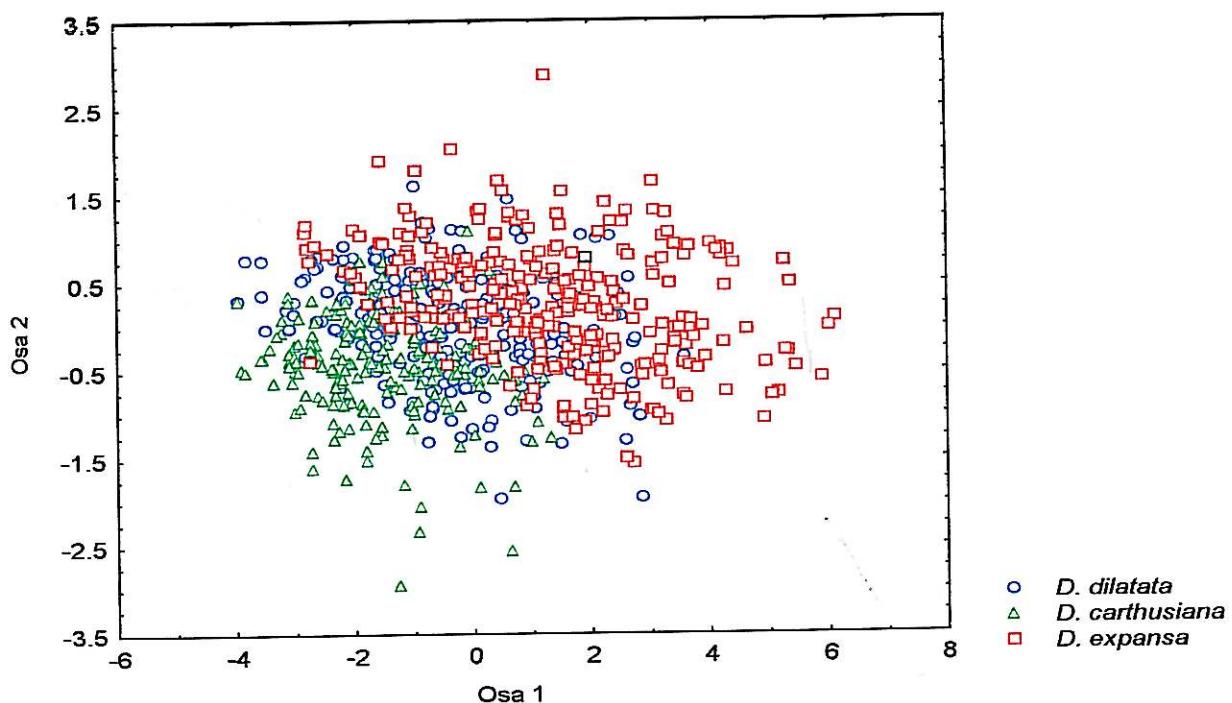
Pearson Chi-square = 237.7, df=2, p=0.0000,

Tab. 5: Podíl znaku POLOHA u jednotlivých druhů; 1 - PU1 blíže k PU2, 2 - PU1 blíže k PU3.

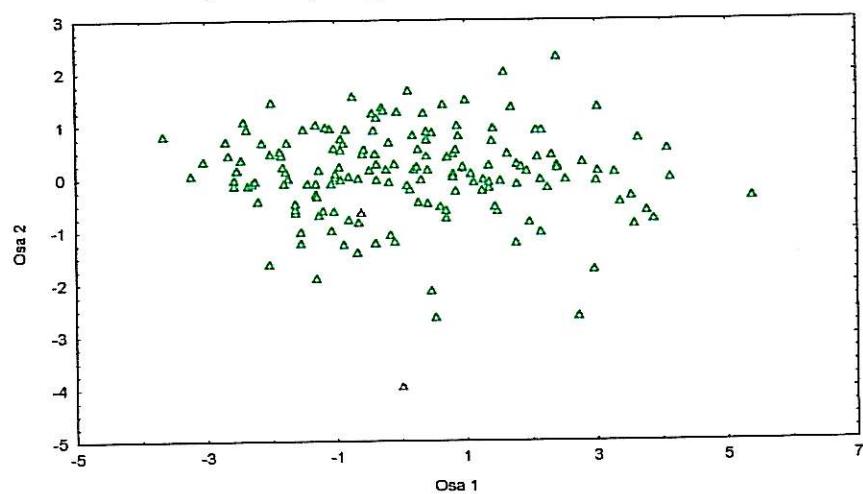
druh	1	2	procento podílu 2
1	184	80	30%
2	158	7	5%
3	72	214	75%

4.2 Analýza hlavních komponent

Pro analýzu celkové variability shromážděných dat byla vybrána PCA. První tři osy vysvětlují 92% variability, z toho první osa 76%, druhá 10% a třetí 6%. Celková vysvětlená variabilita je poměrně vysoká, ale podílí se na ni především první osa a další osy vysvětlují poměrně málo variability. Při zobrazení objektů v ordinační rovině těchto os není příliš zřetelné žádné rozdělení objektů do skupin. Jestliže označíme jednotlivé druhy, lze zjistit dvě velké zřetelné skupiny bodů *D. carthusiana*, *D. expansa*. Shluk bodů *D. dilatata* má centrum ve středové oblasti mezi těmito dvěma druhy se kterými se hodnoty zřetelně překrývají (Obr. 16).



Obr. 16: Analýza hlavních komponent (2 osy).

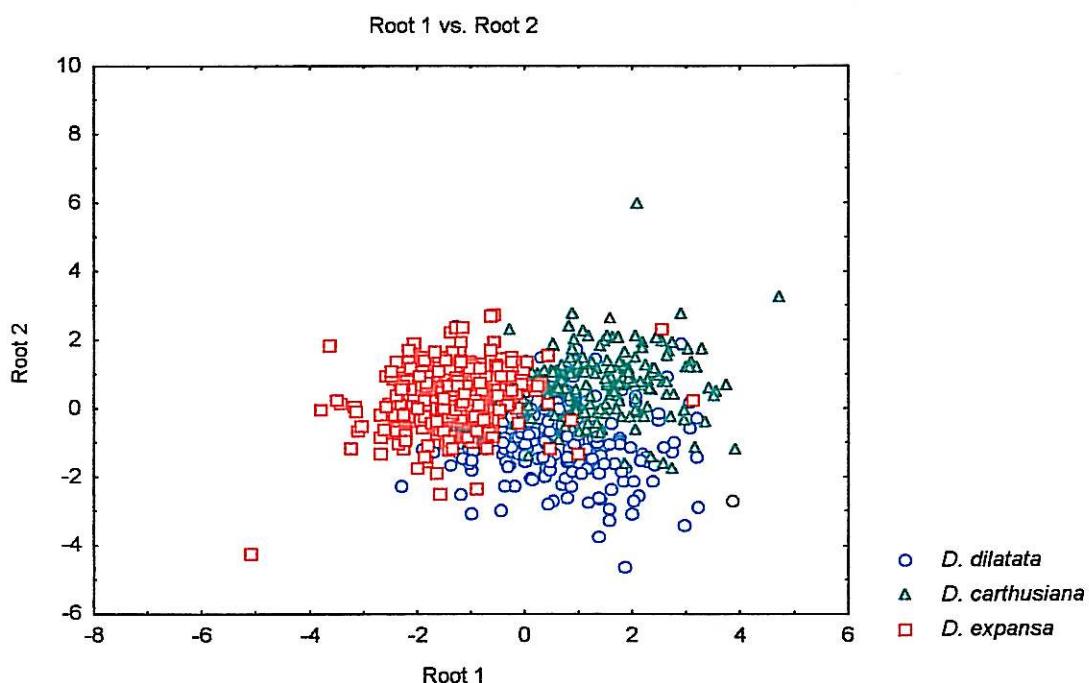


Obr. 17: Analýza hlavních komponent (2 osy) pro *D. carthusiana*.

Dále byla analyzována samostatně data pro druh *D. carthusiana*, zda existují nějaké skupiny uvnitř tohoto druhu. První tři osy vysvětlují 90% variability, z toho první osa 67%, druhá 15% a třetí 8%. Z Obr. 17 je vidět, že ze získaných dat z území Šumavy nejsou vidět žádné zřetelně ohraničené skupiny bodů.

4.3 Diskriminační analýza

Na Obr. 18 je znázorněno rozdělení jednotlivých druhů komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. podél kanonických diskriminačních os. První diskriminační osa (Root 1) nejvíce přispívá k rozdělení *D. expansa* a *D. carthusiana* a druhá diskriminační osa (Root 2) přispívá nejvíce k rozdělení *D. carthusiana* a *D. dilatata*. Hodnota F pro jednotlivé znaky je v Tab. 6. V Tab. 7 jsou uvedeny faktorové strukturní koeficienty (udávají korelaci mezi původními znaky a diskriminační osou) a v Tab. 8 jsou standardizované koeficienty diskriminační funkce (udávají příspěvek znaků k rozdělení skupin podél této osy). Nejvíce korelované znaky s první diskriminační osou je délka dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1), délka nejspodnějšího lístku (PI) a nejširší část čepele (D) a korelované znaky s druhou diskriminační osou jsou: délka nejspodnějšího lístku (PI), nejširší část čepele (D) a délka čepele (L). Na základě standardizovaných koeficientů nejvíce přispívá k rozdělení do skupin pro první diskriminační osu délka dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1) a v menší míře také délka řapíku (PE) a délka čepele (L). Pro druhou diskriminační osu je to délka nejspodnějšího lístku (PI), nejširší část čepele (D) a také délka dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku (PU1).



Obr. 18: Lineární diskriminační analýza.

Tab. 6: Hodnota F jednotivých znaků.

Wilks' Lambda: 0.30960 approx. F= 80.7 p<0.0000	
Znak	F-remove
L	4.42
PE	25.59
PI	43.86
PU1	217.38
PU2	9.53
D	18.05
T	5.61

Tab. 7: Faktorové strukturní koeficienty zjištěné v diskriminační analýze druhů komplexu *D. carthusiana* agg.

znak	Root 1	Root 2
L	-0.341	-0.036
PE	-0.263	0.201
PI	-0.629	-0.409
PU1	-0.93	0.108
PU2	-0.428	0.076
D	-0.502	-0.385
T	-0.231	0.273

Tab. 8: Standardizované koeficienty zjištěné v diskriminační analýze druhů komplexu *D. carthusiana* agg.

znak	Root 1	Root 2
L	0.268	0.196
PE	0.413	0.525
PI	-0.013	-1.158
PU1	-1.164	0.783
PU2	0.195	0.376
D	-0.266	-0.763
T	-0.255	0.076

Pro každý druh byla sestavena klasifikační funkce. Koeficienty klasifikační funkce pro jednotlivé druhy komplexu *D. carthusiana* agg. jsou uvedeny v Tab. 9. Pro každou rostlinu je možno vypočítat ze zjištěných znaků hodnotu klasifikační funkce. Rostlina je pak zařazena do té skupiny, pro kterou je hodnota klasifikační funkce větší.

Tab. 9: Koeficienty klasifikační funkce pro druhy komplexu *D. carthusiana* agg.

Znak	<i>D. dilatata</i>	<i>D. carthusiana</i>	<i>D. expansa</i>
L	90.35	95.10	88.06
PE	44.49	54.42	42.75
PI	251.53	231.25	238.08
PU1	-28.98	-30.09	1.04
PU2	-79.92	-72.04	-79.71
D	9.98	-3.80	7.06
T	-6.54	-7.45	-3.56
Konstanta	-356.02	-329.49	-371.83

Tab. 10: Klasifikace rostlin ze 2 vybraných lokalit (31, 51) do druhů pomocí klasifikační diskriminační analýzy.

Druh	Procento správně zařazených rostlin	<i>D. dilatata</i>	<i>D. carthusiana</i>	<i>D. expansa</i>
<i>D. dilatata</i>	68	15	3	4
<i>D. carthusiana</i>	83	2	19	2
<i>D. expansa</i>	100	0	0	18
celkem	83	17	22	24

Před analýzou byly vyřazeny rostliny z lokalit 31 a 51 a následně byly analýzou hodnoceny, aby se zjistila správnost zařazení do jednotlivých druhů (viz Tab. 10).

D. expansa vyšla s největším podílem dobře zařazených rostlin (100%). U dalších dvou druhů byl podíl správného zařazení již menší: *D. carthusiana* 83% a *D. dilatata* 68%.

V Tab. 11 je přehled všech hodnocených rostlin tak jak byly přiřazeny k jednotlivým druhům. Celkově je velmi velké procento (témař 94%) správně zařazených rostlin ke druhu *D. expansa* oproti relativně slabšímu zařazení rostlin ke druhům *D. carthusiana* (72%) a *D. dilatata* (67%).

Tab. 11: Klasifikace všech rostlin do druhů pomocí klasifikační diskriminační analýzy.

Druh	Procento správně zařazených rostlin	<i>D. dilatata</i>	<i>D. carthusiana</i>	<i>D. expansa</i>
<i>D. dilatata</i>	67.05	177	29	58
<i>D. carthusiana</i>	71.52	41	118	6
<i>D. expansa</i>	93.77	15	3	271
celkem	77.75	237	153	338

4.4 Rozšíření

Rozšíření jednotlivých druhů bylo zaneseno do mapek zájmové oblasti do kvadrantů síťového mapování (viz Příloha II). Vlastní pozorování byly doplněny o údaje z databáze připravené na Květenu Šumavy (KOLEKTIV 1995–1997).

Druh *D. carthusiana* můžeme nalézt především v nižších polohách o nadmořské výšce 400–900 m n.m., ale nálezy kolem 1000 m n.m. (až 1100 m n.m. lok. 16, 36) nejsou žádnou výjimkou. *D. dilatata* se na zájmovém území nachází velmi hojně od nižších poloh až do poloh vyšších 515 m n.m. lok. 33 – 1320 m n.m. lok. 10. Těžištěm výskytu *D. expansa* jsou vyšší partie Šumavy asi kolem 700–1200 m.n.m. Tento druh se také hojně nachází v hlubokých údolích nebo chladných plošinách poloh nižších, kde je dostatek vzdušné vlhkosti. *D. cristata* nebyla na území Šumavy nalezena.

4.5 Fytocenologie

Na území Šumavy a Předšumaví bylo zhotoveny 27 fytocenologických snímků a jeden na Českobudějovicku (viz Příloha III). Fytocenologické snímky byly zhotoveny na lokalitách 2, 4, 6, 9, 12, 21, 23, 25, 27, 31, 33, 35, 36, 37, 40, 41, 43, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 57, 59.

4.5.1 Zastoupení jednotlivých druhů v syntaxonech

Jednotlivé druhy komplexu jsou víceméně charakteristické pro různá lesní společenstva viz Tab. 12.

D. carthusiana se nejhojněji vyskytuje především v olšinách svazu *Alnion glutinosae*, *Alnenion glutinoso-incanae*, horských klenových bučinách podsvazu *Acerenion* a také v květnatých bučinách podsvazu *Eu-Fagenion* nebo případně *Galio-Abietenion*, *Luzulo-Fagion*.

D. dilatata můžeme nejčastěji vidět v chudých acidofilních a smrkových bučinách svazu *Luzulo-Fagion* a smrčinách *Piceion excelsae*. Dále v olšinách *Alnion glutinosae*, *Alnenion glutinoso-incanae* a ve svazu *Fagion*.

D. expansa je nejčastější v květnatých bučinách podsvazu *Eu-Fagenion*, smrkových bučinách svazu *Luzulo-Fagion* a smrčinách *Piceion excelsae*. V těchto společenstvech je často velmi výraznou nezanedbatelnou dominantou společenstva. Druh byl také zjištěn v olšinách *Alnion glutinosae*.

Tab. 12: Zastoupení druhů v rostlinných společenstvech na území Šumavy a Předšumaví
(+ ... prokázaný výskyt, - ... neprokázaný výskyt).

syntaxonomická jednotka	<i>D. carthusiana</i>	<i>D. dilatata</i>	<i>D. expansa</i>
<i>Alnion glutinosae</i>	+	+	+
<i>Alnenion glutinoso-incanae</i>	+	+	-
<i>Eu-Fagenion</i>	+	+	+
<i>Galio-Abietenion</i>	+	+	-
<i>Acerenion</i>	+	+	-
<i>Luzulo-Fagion</i>	+	+	+
<i>Piceion excelsae</i>	-	+	+

4.5.2 Přiřazení snímků do společenstev

třída: *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen 1943

řád: *Alnetalia glutinosae* Tüxen 1947

svaz: *Alnion glutinosae* Malcuit 1929

asociace: *Carici elongatae-Alnetum* Schwickerath 1933

fyt. snímky: 1

třída: *Querco-Fagetea* Braun-Blanquet et Vlieger in Vlieger 1937

řád: *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski in Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928

svaz: *Alnion incanae* Pawłowski in Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928

podsvaz: *Alnenion glutinoso-incanae* Oberdorfer 1953

fyt. snímky: 2 - 4

svaz: *Fagion* Luquet 1926

podsvaz: *Eu-Fagenion* Oberdorfer 1957 em. Tüxen in Oberdorfer et Tüxen 1958

fyt. snímky: 5 - 10

podsvaz: *Galio-Abietenion* Oberdorfer 1962

fyt. snímky: 11

podsvaz: *Acerenion* Oberdorfer 1957 em. Husová in Moravec et. al. 1982

fyt. snímky: 12, 13

svaz: *Luzulo-Fagion* Lohmeyer et Tüxen in Tüxen 1954

asociace: *Calamagrostio villosae-Fagetum* Mikyška 1972

fyt. snímky: 14 - 26

třída: *Vaccinio-Piceetea* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet, Sissingh et Vlieger 1939

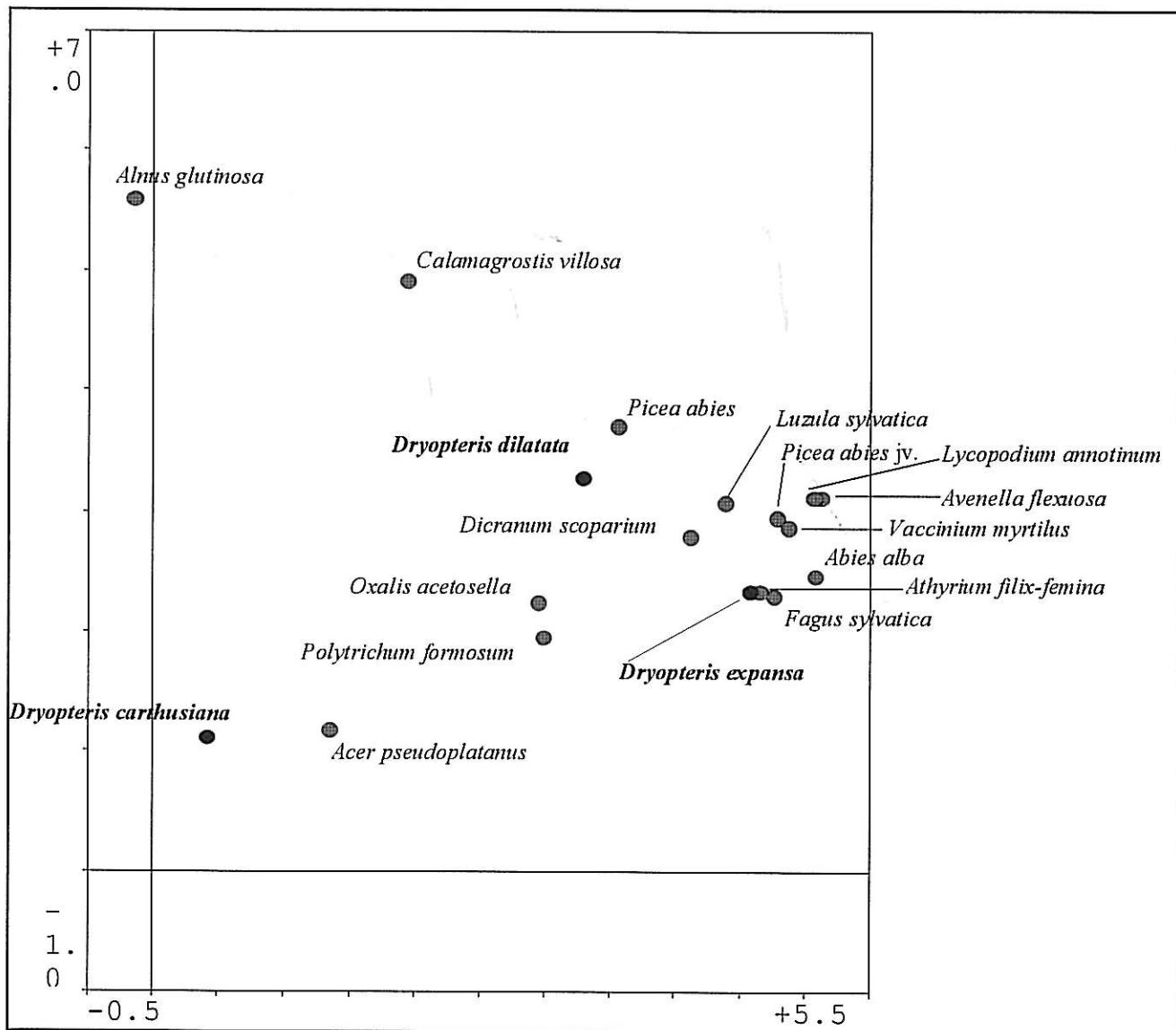
řád: *Piceetalia excelsae* Pawłowski in Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928

svaz: *Piceion excelsae* Pawłowski in Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928

fyt. snímky: 27 , 28

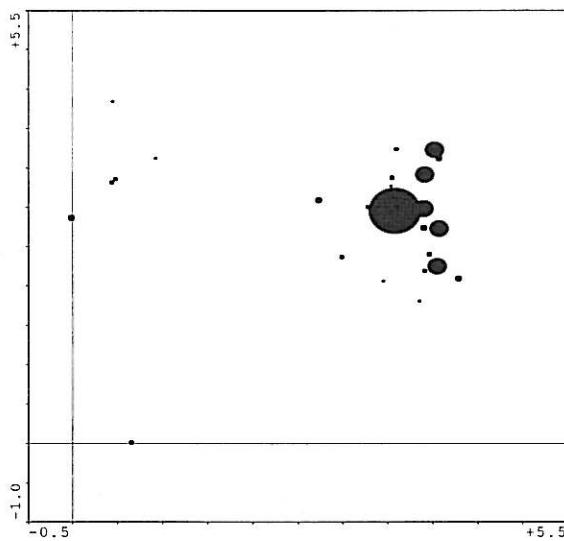
4.5.3 Ordinační analýza

K vyhodnocení fytocenologických dat byla použita nepřímá unimodální analýza DCA (Obr. 19). V analýze snímků se liší postavení jednotlivých druhů komplexu *D. carthusiana* agg. Nejodlišnější v tomto komplexu je postavení *D. carthusiana*, jejíž výskyt je vázán na olšiny a jiné převážně listnaté lesy. *D. dilatata* je vázána na lesy s převahou smrku a *D. expansa* na lesy s převahou buku, kde se často také vyskytují druhy *Athyrium filix-femina* a *Abies alba*.

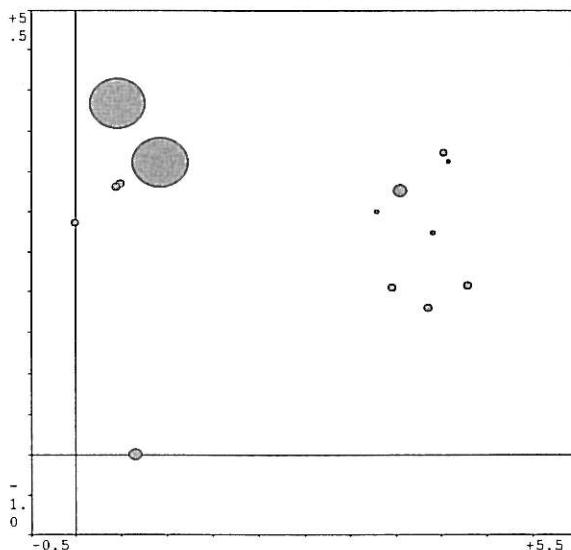


Obr. 19: Výsledky analýzy DCA – rozmístění druhů ve snímcích (minimální váha druhů je 10%, celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou je 82%, druhou osou 52% a třetí osou 27%).

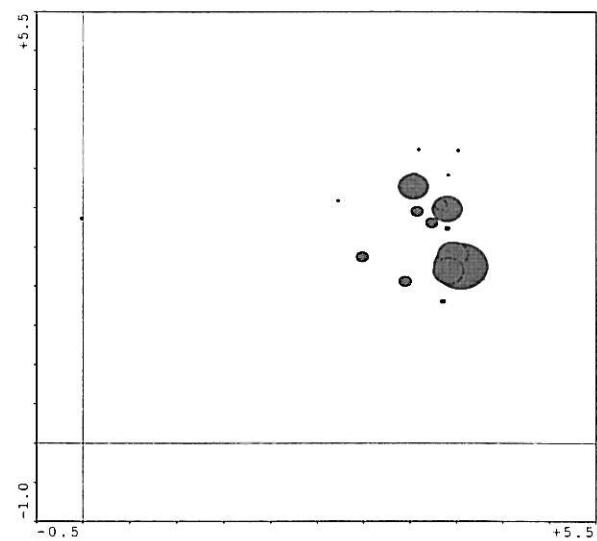
Obr. 20: Distribuce a poměrná abundance druhu *D. dilatata* ve snímcích.



Obr. 21: Distribuce a poměrná abundance *D. carthusiana* ve snímcích.



Obr. 22: Distribuce a poměrná abundance druhu *D. expansa* ve snímcích.



Přehled poměrné abundance druhů ve snímcích je na Obr. 20-22. Vyznačené plochy na diagramech zobrazují, jakou pokryvnost mají jednotlivé druhy ve snímcích (každý bod je snímek ve kterém se daný druh vyskytuje a velikost kruhové plochy udává velikost pokryvnosti daného druhu). Je patrné, že každý druh má často největší pokryvnost v jiných snímcích.

5 Diskuse

Při studiu znaků u druhů komplexu *D. carthusiana* agg. byla věnována pozornost morfometrickým parametry, které jsou víceméně považovány za významné v morfologii komplexu a obvykle se používají k determinaci druhů. Ačkoliv je určování na základě morfometrických znaků ve většině případů dostačující, byly nalezeni jedinci, jejichž určení nebylo jednoznačné. Bohužel se nezdařila cytologická kontrola ve sporných případech, kde je možné předpokládat hybridní původ a je možné, že existuje i zpětná hybridizace.

Rostliny nelze určovat pouze na základě jednoho znaku. Pouze souborem více znaků je možné rostliny ve většině případů úspěšně determinovat. Xerokopie typických rostlin jsou uvedeny v Přiloze IV.

Statisticky zjištěné průměrné hodnoty i rozpětí poměrů délek charakterizujících morfologii jednotlivých druhů jsou ve většině případů v dobré shodě s údaji uváděnými v literatuře (BUCHTOVÁ 1998, EKRT 1997, PIEKOS-MIRKOWA 1979). Přehled průměrných hodnot pro poměrové znaky měřené na Šumavě v porovnání s literárními údaji je v Tab. 13. Z měřených znaků se nejméně překrývají hodnoty pro znaky PI, PU1, POLOHA pro všechny tři druhy, znak PU1/PI jen pro *D. dilatata* a *D. expansa* a znaky L, D, L/2D pro *D. carthusiana* vůči dalším dvěma druhům (viz Obr. 4-14). Nejlépe morfologicky rozlišitelný druh je *D. carthusiana* a nejbližší si jsou druhy *D. dilatata* a *D. expansa*.

U nejčastěji uváděného znaku na odlišení *D. dilatata* a *D. expansa*, PU1/PI poměr délky dolního bazálního lístečku na délce nejspodějšího lístku vychází největší hodnota testového kriteria F a je zde také významný rozdíl v aritmetických průměrech těchto znaků, ale stále dochází k jistému překryvu variačního rozpětí, které zdůrazňují také autoři BUCHTOVÁ (1998) a PIEKOS-MIRKOWA (1979), jako i u jiných slaběji otestovaných znaků. Vzhledem k výraznému rozdílu v aritmetických průměrech tohoto parametru je tento znak přesto nejhodnější pro determinaci těchto dvou druhů v kombinaci s ostatními výše uvedenými znaky.

Nebylo potvrzeno, že by *D. carthusiana* a *D. expansa* měly řapík asi stejně tak dlouhý jako čepel, jak udává Chrtek (1988). Průměrná hodnota poměru délky čepele ku délce řapíku stanovená na materiálu ze Šumavy pro *D. expansa* činí 1.59 pro *D. carthusiana* 1.42 ze Sudetského Mezihoří pro *D. expansa* 1.6 pro *D. carthusiana* 1.36 a Piekos - Mirkowa (1979) uvádí pro *D. expansa* 1.52, pro *D. carthusiana* 1.22. Z těchto hodnot lze říci, že *D. expansa* má více než 1.5x delší čepel než řapík a *D. carthusiana* o něco méně než 1.5x delší čepel než řapík.

Dále bych zcela nesouhlasil s tvrzením, že u *D. carthusiana* je čepel 2-4(5)x delší než široká (CHRTEK 1988). Průměrná hodnota poměru délky ku šířce čepele (L/2D) stanovená na materiálu z Šumavy činí 1.62 a Piekos-Mirkowa (1975) uvádí 2.22. Dá se tedy říci, že čepel u *D. carthusiana* je 2x delší než široká. Vzhledem k druhům *D. dilatata* a *D. expansa* má *D. carthusiana* v průměru nejužší čepel.

Je pozoruhodné, že Simon a Vida (1966) uvádí, že *D. expansa* je většinou nižšího vzrůstu (cca 40 cm). Na rostlinách *D. expansa* z Šumavy (viz Obr. 4,5) rostliny dorůstají

délky až 150 cm (*D. dilatata* – až 140 cm, *D. carthusiana* – až 110 cm). Piekos-Mirkowa (1975) uvádí, že *D. expansa* dorůstá zhruba délky 120 cm (*D. dilatata* – 150 cm, *D. carthusiana* – 90 (100) cm), tedy také asi dvojnásobnou délku než uvádí Simon a Vida (1966).

Dalším použitelným určovacím znakem na rozlišování především druhů *D. dilatata* a *D. expansa*, který nebývá zpravidla uváděn v určovacích klíčích je poměr dolního bazálního lístečku ku hornímu bazálnímu lístečku na nejspodnějším lístku (PU1/PU2). Průměrná hodnota tohoto poměru se z různých materiálů poměrně shoduje (viz Tab. 13): pro *D. dilatata* něco přes 1.7, pro *D. carthusiana* něco přes 1.5 a pro *D. expansa* něco přes 2. Lze tedy říci, že u *D. expansa* má více než 2x delší dolní bazální lísteček než horní bazální lísteček.

Nově zkoumaný znak poloha dolního bazálního lístečku (PU1) vzhledem k horním dvěma lísteckům (PU2, PU3), který dle dostupné literatury není nikde uváděn se zdá být použitelným znakem na určování (viz Tab. 5, Obr. 16)

Druh *D. expansa* nebyl zpravidla v rostlinných společenstvech na našem území obvykle rozlišován, tak není uváděn ani v našich nejnovějších přehledech rostlinných společenstev (MORAVEC et al. 1995, NEUHÄUSLOVÁ 1998). Rozlišovány jsou jen druhy *D. carthusiana* a *D. dilatata* (zřejmě *D. austriaca*), a proto tyto zdroje nejsou použitelné pro zhodnocení výskytu *D. expansa*. Je škoda, že druh *D. expansa* nebyl rozlišován, protože je dobrým ekologickým indikátorem některých společenstev. V posledním přehledu společenstev přirozených smrčin z území České republiky (JIRÁSEK 1996), také není tento druh zmínován; uvádějí se pouze *D. dilatata* a *D. carthusiana*. Piekos-Mirkowa (1979) uvádí z Polska druh *D. expansa* z různých lesních společenstev (*Dentario glandulosae-Fagetum*, *Luzulo-Fagetum*, *Pulmonario-Alnetum viridis*) a rovněž ze stupně kosodřeviny (*Pinion mughi*), přičemž dále zdůrazňuje výskyt právě v horských smrčinách. V Polsku se *D. expansa* v nížinách nachází ostrůvkovitě, na horách je koncentrace *D. expansa* největší a často je jediným druhem komplexu, který se zde nachází. Na Šumavě lze druh *D. expansa* nalézt ve společenstvech *Eu-Fagenion*, *Luzulo-Fagion* a *Piceion excelsae*.

Je pravděpodobné, že v budoucnu budou objeveny další lokality výskytu *D. expansa*, a že i fytocenologická vazba bude ještě upřesněna.

Tab. 13: Průměrné hodnoty u znaků PU1/PI, L/PE, L/2D, PU1/PU2 zjištěných na Šumavě s porovnáním literárních údajů (BUCHTOVÁ 1998, CHRTEK 1988, EKRT 1997, PIEKOS-MIRKOWA 1979).

<i>Dryopteris dilatata</i>				
	PU1/PI	L/2D	L/PE	PU1/PU2
"nově zjištěné údaje" (min. - max.)	0.4 (2.15 - 6.9)	1.4 (0.35 - 2.2)	1.6 (0.6 - 2.9)	1.71 (0.75 - 3.5)
BUCHTOVÁ 1998 (min. - max.)	0.42 (0.33 - 0.55)	1.6 (1.3 - 1.95)	- -	- -
EKRT 1997 (min. - max.)	0.39 (0.21 - 0.56)	- -	1.65 (0.86 - 3.26)	1.77 (1.00 - 2.63)
CHRTEK 1988	< 0.5	1 - 2	> 1	-
PIEKOS-MIRKOWA 1979 (min. - max.)	0.35 (0.19 - 0.53)	1.7 (0.95 - 3.15)	1.64 (0.98 - 2.49)	1.71 (0.97 - 2.83)
<i>D. carthusiana</i>				
	PU1/PI	L/2D	L/PE	PU1/PU2
"nově zjištěné údaje" (min. - max.)	0.42 (0.28 - 0.87)	1.62 (0.7 - 2.8)	1.42 (0.55 - 4.1)	1.52 (0.8 - 2.8)
EKRT 1997 (min. - max.)	0.38 (0.23 - 0.55)	- -	1.36 (0.86 - 1.66)	1.56 (1.06 - 2.00)
CHRTEK 1988	< 0.5	2-4(5)	1	-
PIEKOS-MIRKOWA 1979 (min. - max.)	0.4 (0.26 - 0.5)	2.22 (1.23 - 4.26)	1.22 (0.81 - 2.33)	1.56 (1.16 - 2.06)
<i>D. expansa</i>				
	PU1/PI	L/2D	L/PE	PU1/PU2
"nově zjištěné údaje" (min. - max.)	0.51 (0.31 - 0.83)	1.45 (0.65 - 3.25)	1.59 (0.8 - 2.7)	2.08 (0.8 - 5.85)
BUCHTOVÁ 1998 (min. - max.)	0.55 (0.46 - 0.69)	1.49 (1.21 - 1.86)	- -	- -
EKRT 1997 (min. - max.)	0.51 (2.12 - 4.62)	- -	1.66 (1.17 - 2.77)	2.35 (1.89 - 2.74)
CHRTEK 1988	> 0.5	1-2	1	-
PIEKOS-MIRKOWA 1979 (min. - max.)	0.49 (0.33 - 0.61)	1.44 (1.05 - 2.44)	1.52 (1.04 - 2.8)	2.28 (1.81 - 3.38)

6 Závěr

Výsledky předkládané práce lze shrnout do těchto bodů:

1. Byly potvrzeny mnohé z existujících literárních údajů o morfometrických znacích jednotlivých druhů našich zástupců komplexu *Dryopteris carthusiana* agg. Některé rozpory se týkají údajů v Květeně ČR (CHRTEK 1988)
 - a) *D. carthusiana* a *D. expansa* nemají čepel asi tak dlouhou jako řapík, ale *D. carthusiana* má o něco málo méně než 1.5x delší čepel než řapík a *D. expansa* má více než 1.5x delší čepel než řapík.
 - b) *D. carthusiana* nemá čepel 2-4(5)x delší než širší, ale je v průměru 2x delší než široká.
2. Nejlepší znaky k určování se ukázaly tyto:
 - a) Pro rozlišení *D. carthusiana* – *D. dilatata* je to délka nejspodnějšího lístku a nejdelší lístek na čepeli, což je obecně šířka čepele. *D. carthusiana* má čepel více než 1.5x delší než širší a *D. dilatata* má čepel méně než 1.5x delší než širší. Pro rozlišení *D. dilatata* – *D. expansa* je to délka dolního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku. *D. dilatata* má délku dolního bazálního lístečku menší než je polovina celkové délky nejspodnějšího lístku a *D. expansa* má délku dolního bazálního lístečku stejně velkou nebo větší než je celková délka nejspodnějšího lístku.
 - b) Byl ověřen další dobrý znak na odlišení *D. expansa* od *D. dilatata* a *D. carthusiana*. Je to poměr délky dolního bazálního lístečku na délce horního bazálního lístečku nejspodnějšího lístku. *D. expansa* má zpravidla 2x a více delší dolní bazální lísteček než horní bazální lísteček a další dva druhy mají tento poměr menší.
 - c) Nově nalezený znak poloha dolního bazálního lístečku vzhledem k poloze prvního bazálního nebo druhého horního lístečku na nejspodnějším lístku, který byl hodnocen je použitelný k odlišení *D. dilatata* a *D. expansa*. *D. dilatata* má dolní bazální lísteček zpravidla blíže prvnímu hornímu bazálnímu lístečku (1) a *D. expansa* má dolní bazální lísteček blíže druhému hornímu lístečku (2). Ukázky obou situací jsou na Obr. 4. U druhu *D. carthusiana* je téměř vždy dolní bazální lísteček blíže prvnímu hornímu bazálnímu lístečku.

Použité znaky na určování fungují dobře, ale mnohdy nelze dojít ke 100% úspěšnosti určení rostliny. Bylo by vhodné použít ještě dalších možných morfologických znaků jako jemnost dělení čepele, naklopení nejspodnejšího lístku a porovnat je s cytologickou kontrolou, která by mohla odhalit četné hybridy, u nichž dochází k překryvům znaků a komplikují determinaci.

3. Na území Šumavy nebylo potvrzeno rozdělení *D. carthusiana* do někdy udávaných (PIEKOS-MIRKOWA 1979) variet (var. *exaltata* a var. *elevata*).
4. Z vlastních a získaných (KOLEKTIV 1995–1997) údajů bylo shrnuto a upřesněno rozšíření jednotlivých druhů komplexu *D. carthusiana* agg. na Šumavě a Předšumaví. *D. cristata* nebyla na sledovaném území nalezena, i když existují historické údaje o výskytu tohoto druhu v místě zatopeném dnešní nádrží Lipno (CHÁN 1999). *Dryopteris dilatata* a *D. carthusiana* jsou relativně rovnoměrně rozšířeny po celém území Šumavy a Předšumaví. *D. carthusiana* je vzácná ve vrcholových partiích Šumavy, kde je často těžiště výskytu druhu *D. expansa*. Další hojný výskyt *D. expansa* se nachází v hlubokých a inverzních údolích často podél vodního toku i v nižších polohách. Mapky rozšíření jednotlivých druhů jsou v Příloze II. a výskyt jednotlivých druhů na lokalitách v Příloze I.
5. Byla analyzována rostlinná společenstva především z oblasti Šumavy a Předšumaví ve kterých se jednotlivé druhy vyskytují (viz Příloha III). *D. expansa* se ukázala dobrým ekologickým indikátorem některých společenstev. Ve velké míře se nachází v květnatých bučinách *Eu-Fagenion*, smrkových bučinách *Luzulo-Fagion*, kde většinou dosti převládá nad druhem *D. dilatata*, který se zde také nachází a smrčinách *Piceion excelsae*. *D. carthusiana* byla ve větší výře pozována z olšin *Alnenion glutinoso-incanae* a klenových bučin, *Acerenion*. *D. dilatata* se nejčastěji nachází v chudých acidofilních a smrkových bučinách *Luzulo-Fagion* a smrčinách *Piceion excelsae*.

7 Použitá literatura

- ANON. (1998): STATISTICA for Windows. - [Computer program manual], Statsoft, Tulsa, OK.
- BENL G. et ESCHELMÜLLER A. (1970): *Dryopteris dilatata × assimilis* in Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 42: 185-188.
- BENL G. et ESCHELMÜLLER A. (1973): Über „*Dryopteris remota*“ und ihr Vorkommen in Bayern. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 44: 101-141.
- BENL G. et ESCHELMÜLLER A. (1983): Zum Vorkommen weniger bekannter *Dryopteris*-Sippen im bayerischen Alpen- und Voralpenraum. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 54: 77-102.
- BRITTON D. M. et SOPER J. H. (1966): The cytology and distribution of *Dryopteris* species in Ontario. – Canad. Jour. Bot. 44: 63-78.
- BRITTON D. M. (1968): The spores of four species of Spinulose wood ferns (*Dryopteris*) in eastern North America. – Rhodora 70: 340-347.
- BRITTON D. M. (1972): Spore ornamentation in the *Dryopteris spinulosa* complex. – Canad. Jour. Bot. 50: 1617-1621.
- BUCHTOVÁ A. (1998): Morfologie listu *Dryopteris dilatata* s.s. (Hoffm.) A. Gray a *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy. – 44p. +1 append. [Dipl. pr.; depon. in: knihovna Kat. bot. PřF UP Olomouc].
- CRABBE J. A., JERMY A. C. et WALKER S. (1970): The distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain. – Watsonia 8: 3-15.
- CRANE F. W. (1955): Comparative study of diploid and tetraploid spores of *Dryopteris dilatata* from Britain and Europe. – Watsonia 3: 163-169.
- CRANE F. W. (1960): A key to American *Dryopteris* species based on characters of the perispore. – Am. Fern Jour. 50: 270-275.
- DOMIN K. (1942): Příspěvek k poznání českých forem a mišenců rodu *Dryopteris* ze sekce *Spinulosae*. – Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk, Praha, cl. math.-natur. 1941(21): 1-24.
- DÖPP W. (1939): Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris*. – Planta 29 (4): 429 [non vidi].
- DÖPP W. (1958): Diploide *Dryopteris austriaca* in Deutschland. – Die Naturwissenschaften 45: 4, 95.
- DOSTÁL J. (1989): Nová květena ČSSR 1, Academia, Praha.
- EKRT L. (1997): Komplex *Dryopteris spinulosa* agg. v Sudetském mezihoří. – Ms. [práce SOČ; depon. in: Jiráskovo gymnázium, Náchod].
- FRASER-JENKINS C. R. (1977a): Nomenclatural notes on *Dryopteris* 2. – Fern Gaz. 11(5): 338-340.
- FRASER-JENKINS C.R. (1977b): *Dryopteris × brathaica* Fraser-Jenkins et Reichstein hybr. nov., the putative hybrid of *D. carthusiana* × *D. filix-mas*. – Fern Gaz. 11(5): 337.
- FRASER-JENKINS C. R. (1977c): Three species in the *Dryopteris villarii* aggregate (Pteridophyta, Asplidiaceae). – Candollea 32 (2): 305-319.
- FRASER-JENKINS C.R. (1979): *Dryopteris* hybrids: A correction. – Fern Gaz. 12 (1): 56.
- FRASER-JENKINS C.R. (1980): Nomenclatural notes on *Dryopteris* 4. – Taxon 29(5/6): 607-612.
- FRASER-JENKINS C. R. (1981): *Dryopteris × sarvelae* in Scotland; a new hybrid for the British Isles, Fern Gaz. Vol.12 (3): 178.
- FRASER-JENKINS C. R. (1982): *Dryopteris* in Spain, Portugal and Macaronesia. – Bol. Soc. Brot. Sér. 2, 55: 175-336.
- FRASER-JENKINS C. R. (1986): A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Bot.) 14(3): 183-218.
- FRASER-JENKINS C. R. (1994): *Dryopteris* Adanson, 27-30p. – In: Tutin T.G. et al.: Flora Europaea Vol.2. Cambridge, Univ. Press.
- FRASER-JENKINS C. R. et REICHSTEIN T. (1984): *Dryopteris*, 136-169p. – In: Hegi G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Verlag Paul Parey Berlin, Hamburg.
- FUTÁK J. [red.] (1966): Flóra Slovenska. Vol. 1. – Vydatatelstvo SAV, Bratislava.

- GIBBY M. (1977): The origin of *Dryopteris campyloptera*. – Can. J. Bot. 55: 1419-1428.
- GIBBY M., JERMY A. C., RASBACH H., RASBACH C., REICHSTEIN T., et VIDA G. (1977): The genus *Dryopteris* in the Canary Islands and Azores and the description of two new tetraploid species. – Bot. J. Of the Lin. Soc. 74: 251-277.
- GIBBY M. et WALKER S. (1977): Further cytogenetic studies and a reappraisal of the diploid ancestry in the *Dryopteris carthusiana* complex. – Fern Gaz. 11(5): 315-324.
- HORN K., DIEWALD W. et HOFMANN R. (1999): Neufunde bemerkenswerter Farmpflanzen (*Pteridophyta*) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten. – Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 60: 371-391.
- HENNEKENS S. M. (1995): TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. User's guide. Version July 1996. – IBN-DLO Wageningen et University of Lancaster.
- CHÁN V. [ed.] (1999): Komentovaný Červený seznam květeny jižní části Čech. – Příroda, Praha 16: 1- 284.
- CHRTEK J. (1988): *Dryopteris* Adanson - kaprad', 262- 272 p. – In: Hejny S., Slavík B. [eds.]: Květena ČSR 1, Academia, Praha, 557p.
- JIRÁSEK J. (1996): Společenstva přirozených smrčin České republiky, Preslia, Praha, 67(1995): 225-259.
- KOLEKTIV [zpracovatelů Květeny Šumavy] (1995–1997, ms.): Floristická databáze ke květeně Šumavy. – Depon. Jihočes. Univ., Agronom. fak., České Budějovice (V. Čurn); Eko-Agency KOPR, Vimperk (F. Procházka) et Správa národního parku Šumava, Kašperské Hory (I. Bufková).
- KRAMER K. U., HOLTTUM R. E., MORAN R. C., et SMITH A. R. (1990): *Dryopteridaceae*, 101-144p. – In: The families and genera of vascular plants I, *Pteridophytes* and *Gymnosperms*, Kramer K. U. et Green P. S., Springer-Verlag, Berlin.
- KREMER B. P. et MUHLE H. (1998): Lišeňníky, mechrosty, kaprad'orosty. – Czech edition, Ikar, Praha.
- MANTON I. (1950): Problems of Cytology and Evolution of the *Pteridophyta*, Cambridge, 309p.
- MANTON I. et WALKER S. (1953): Cytology of the *Dryopteris spinulosa* Complex in Eastern North America. – Nature 171: 1116-1117.
- 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. N. S. Vol. XVIII, No. 71, 377-385.
- MORAVEC J. et al. (1995): Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení, 2.ed. – Severočeskou přírodou, Litoměřice, Append., 1- 206.
- NANNFELDT J. A. (1966): *Dryopteris dilatata* och *Dr. assimilis* I Sverige. – Bot. Notiser 119(2): 136-152.
- NARDI E. (1976): *Dryopteris assimilis* S.Walker in Italia. – Webbia 30(2): 457-478.
- NEUHÄUSLOVÁ Z. et al. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky – textová část. – Academia, Praha.
- PIEKOŚ H. et PASSAKAS T. (1973): The Chromosome Number in *Dryopteris assimilis* S. Walker from the West Bieszczady Range (East Carpathian Mts.) – Liczba chromosomów u *Dryopteris assimilis* S. Walker z Bieszczadów Zachodnich. – Fragm. Flor. et Geobot. 19(3): 305-308.
- PIEKOŚ H. (1974): Mieszaniec *Dryopteris assimilis* × *dilatata* w Polsce – The Hybrid *Dryopteris assimilis* × *dilatata* in Poland. – Fragm. Flor. et Geobot. 20(3): 333-338.
- PIEKOŚ H. (1975): Perispore Sculpture of *Dryopteris cristata* and Those in the *D. dilatata* Complex in Poland. – Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. V. 23(11): 755-759.
- PIEKOŚ-MIRKOWA H. (1979): Paprocie z grupy *Dryopteris dilatata* w Polsce, – Monographiae Botanicae, Warszawa 59: 1-75.
- PODANI J. (1994): Multivariate data analysis in ecology and systematics. – A methodical guide to the SYN-TAX 5.0 package, Academic Publishing, The Hague, The Netherland.
- RADA P. (1999): Kaprad' hřebenitá vzácná nebo přehlížená. – Živa 3/1999, Praha.
- REICHSTEIN T. (1997): *Dryopteris ADANSON*. – In: Pignatti S., Flora D'Italia, Edagricole, Bologna, 64-67p.
- ROTHMALER W. [red.] et al. (1976): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und BDR [4] Kritischer Band. – Berlin.

- SIMON T. et VIDA G. (1966): Neue Angaben zur Verbreitung der *Dryopteris assimilis* S. Walker in Europa. – Ann. Univ. Sci. 8: 275-284, Budapest.
- SCHNELLER J., HOLDERECKER R., GUGERLI F., EICHENBERGER K. et LUTZ E. (1998): Patterns of genetic variation detected by RAPDs suggest a single origin with subsequent mutations and long-distance dispersal in the apomictic fern *Dryopteris remota* (*Dryopteridaceae*). – Am. Jour. of Botany 85(7): 1038-1042.
- SNEATH P. H. A. et SOKAL R. R. (1973): Numerical Taxonomy. – W. H. Freeman et company, San Francisco.
- SOLTIS D. E. et SOLTIS P. S. (1987): Breeding system of the fern *Dryopteris expansa*: evidence for mixed, mating. – Amer. J. Bot. 74: 504-509.
- SORSA V. et WIDÉN C. J. (1968): The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland, a cytological and chromatographic study od some hybrids. – Hereditas 60: 273-293.
- ŠMILAUER P. (1992): CanoDraw User's Guide v. 3.0 - Microcomputer Power, Ithaca, USA. 118 pp
- TER BRAAK C. J. F. et ŠMILAUER P. (1998): CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. – Microcomputer Power, Ithaca, USA 352 pp.
- TRYON R. et BRITTON M. (1966): A study of variation in the cytotypes of *Dryopteris spinulosa*. – Rhodota 68: 59-92.
- WAGNER W. H. (JR.) et CHEN L. K. (1965): Abortion of Spores and Sporangia as a Tool in the Detection of *Dryopteris* Hybrids. – Amer. Fern Jour. 55: 9-29.
- WALKER S. (1955): Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex I. – Watsonia 3: 193-209.
- WALKER S. (1959): Cytotaxonomic studies of some American species of *Dryopteris*. – Am. Fern Jour. 49: 104-112.
- WALKER S. (1961): Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II. – Am. J. Bot. 48(7): 607-614.
- WIDÉN C. J., von Euw J. et REICHSTEIN T. (1970): Trispara-aspidin, ein neues Phloroglucid aus dem Farn *Dryopteris remota* (A. Br.) HAYEK. – Helvetica Chimica Acta Vol. 53 (8): 2176-2188.
- WIDÉN C. J., SARVELA J. et AHTI T. (1967): The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. – Acta Bot. Fenn., Helsinki 77: 1-25.
- WIDÉN C. J. et SORSA V. (1968): On the intraspecific variability of *Dryopteris assimilis* S. Walker and *Dryopteris spinulosa* Watt, a chromatographic and cytological study. – Hereditas 62: 1-13.
- WIDÉN C. J., SORSA V. et SARVELA J. (1970): *Dryopteris dilatata* s. lat. in Europe and the Island of Madeira, a Chromatographic and cytological study. – Act. Bot. Fenn. 91: 1-30, Helsinki.
- WHERY E. T. (1960): Progres in the study of *Dryopteris* hybrids. – Am. Fern Jour. 50: 87-92.

Příloha I

Seznam lokalit

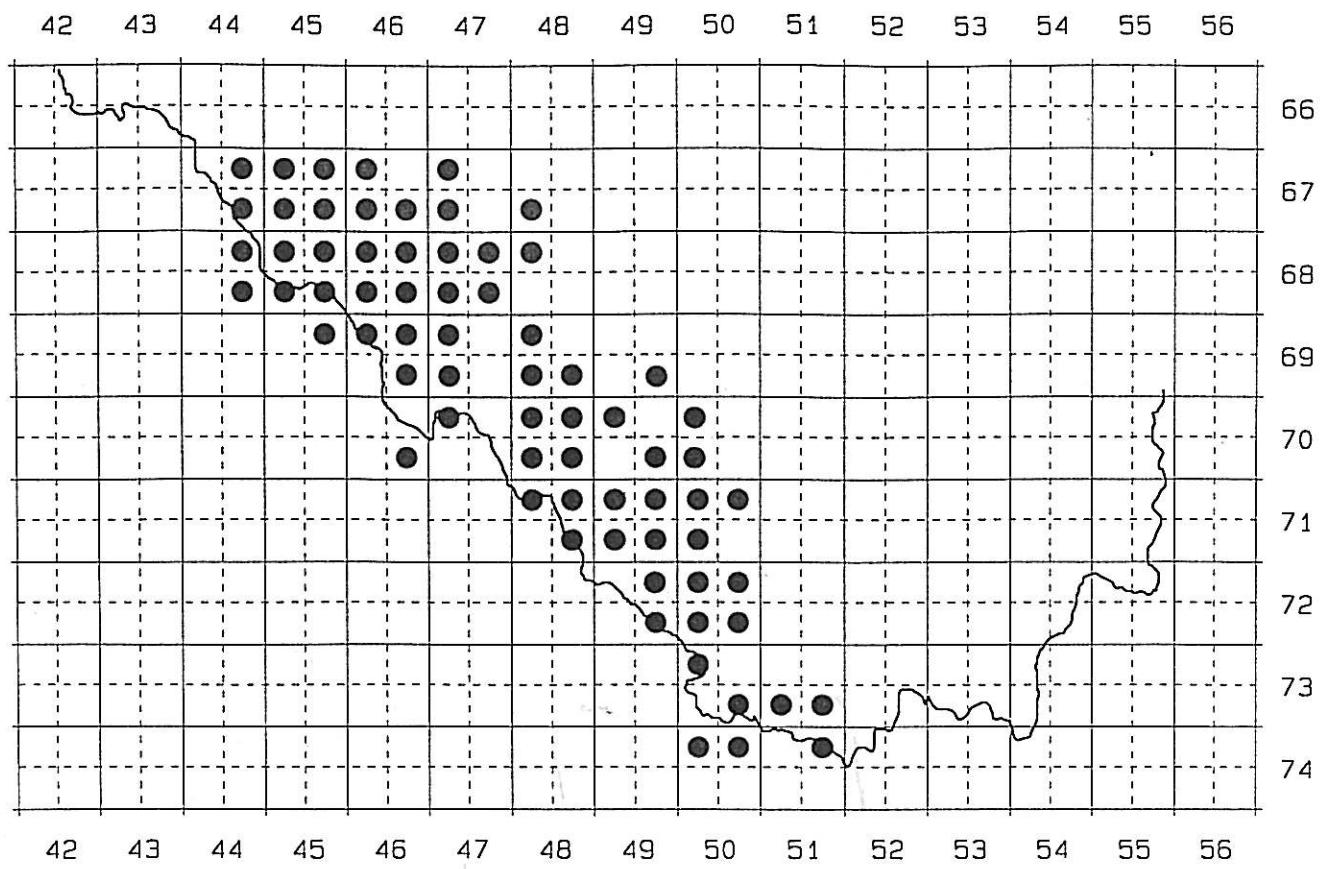
1-*D. dilatata*, 2-*D. carthusiana*, 3-*D. expansa*

	Lokalita	Čtvereček	Fytochorion	Datum	Nadm.v. (m n.m.)	Druhy
1	Výšší brod, vodopád u potoka Vltavice asi 0,5 km Z od obce	7351d	88h	26.6.1998	640	1,3
2	Loučovice, kopec Brod asi 2 km JV od obce	7351d	88h	26.6.1998	890	1,2
3	Přední Výtoň, asi 2 km JV od vrcholu Buškového vrchu	7350d	88h	27.6.1998	830	1,3
4	Přední Výtoň, asi 1 km J od vrcholu Buškového vrchu	7350d	88h	27.6.1998	890	1,2,3
5	Dolní Vltavice, asi 2 km JV od Pestříckého vrchu, 3,5 km VJV od centra obce	7350c	88g	28.6.1998	700	1,2
6	Zadní Zvonková, asi 500m J od vrcholu Tokaniště, 2km JZ od centra obce	7249d	88e	28.6.1998	880	1,2,3
7	Vrch Smrčina, asi 1,5 km SV od vrcholu Smrčiny	7249d	88e	28.6.1998	1040	1,3
8	Studničná hora, rezervace Chomice asi 1 km SV od vrcholu Studničné hory	7249b	88e	28.6.1998	980	1,3
9	Vrch Hraničník, horská smrčina u Seltzovy cesty asi 1,5 km SV od vrcholu Hraničníku	7249d	88e	28.6.1998	1080	1,3
10	Vrch Smrčina, asi 300 m S od vrcholu Smrčiny	7249d	88e	29.6.1998	1320	1,3
11	Plešné jezero, asi 400 m JZ od „hráze“ Plešného jezera	7249a	88e	29.6.1998	1100	1,3
12	Spálený rezervace Hučinka asi 1 km J od obce	7143c	88e	30.6.1998	860	1,2
13	Horská Kvilda, Horská Kvildská slatě, asi 300 m. SV od Vydrího mostu, 2 km JV od obce Smrčiny	6947a	88b	5.10.1998	810	1,3
14	Kvilda, asi 1 km JZ od centra Kvildy (Vltavská cesta)	6947c	88b	5.10.1998	1000	1,2
15	Kvilda, asi 3 km JJZ od centra Kvildy u Čertova vrchu	7047a	88b	6.10.1998	1200	1
16	Černá hora, Vltavská cesta, asi 1,5 km SSV od vrcholu Černé hory	7047a	88b	6.10.1998	1100	1,2,3
17	Černá hora, podmáčené smíčiny asi 800 m V od Černohorského močálu	7047a	88b	6.10.1998	1170	1,3
18	Horská Kvilda, asi 2 km Z od centra Horské Kvildy u Hamerského potoka	6947a	88b	7.10.1998	1000	1,2,3
19	Antýgl, údolí Vydry asi 1,5 km S od obce	6947a	88b	7.10.1998	810	1,3
20	Údolí Vydry, asi 500 m V od Turnetovy chaty	6947a	88b	7.10.1998	960	1,2,3
21	Vrch Luzný, asi 500 m SV od vrcholu Luzný, Německo	7047c		8.10.1998	1290	1,3
22	Vrch Hoher Filzberg, asi 1 km SV od Hoher Filzberg, Německo	7047c		8.10.1998	1050	1,3
23	České Vrbné, Vrbenské rybníky asi 1 km ZSZ od obce, rez. Černíš	6952d	38	24.6.1999	380	1,2,3
24	Černý Kříž, rezervace Medvědice asi 1,5 km SZ od obce	7149a	88d	29.6.1999	910	1,2
25	Dobrá, rezervace Stožec asi 1,5 km J od obce	7149a	88d	29.6.1999	980	1,2,3
26	Pěkná, VVP Boletice, rezervace v návrhu Černý les asi 100m SV od druhého nejvyššího vrcholu v rezervaci, asi 2,5 km VJV od obce	7149d	88f	30.6.1999	890	2,3
27	Vrch Knížecí stolec, VVP Boletice, asi 1,5 km JV od vrcholu Knížecího stolce	7150c	88f	30.6.1999	930	1,2
28	Prášilské jezero, asi 500m JV od vrcholu Jezernice, asi 2 km JV od Prášilského jezera	6946b	88b	30.9.1999	1170	1,3

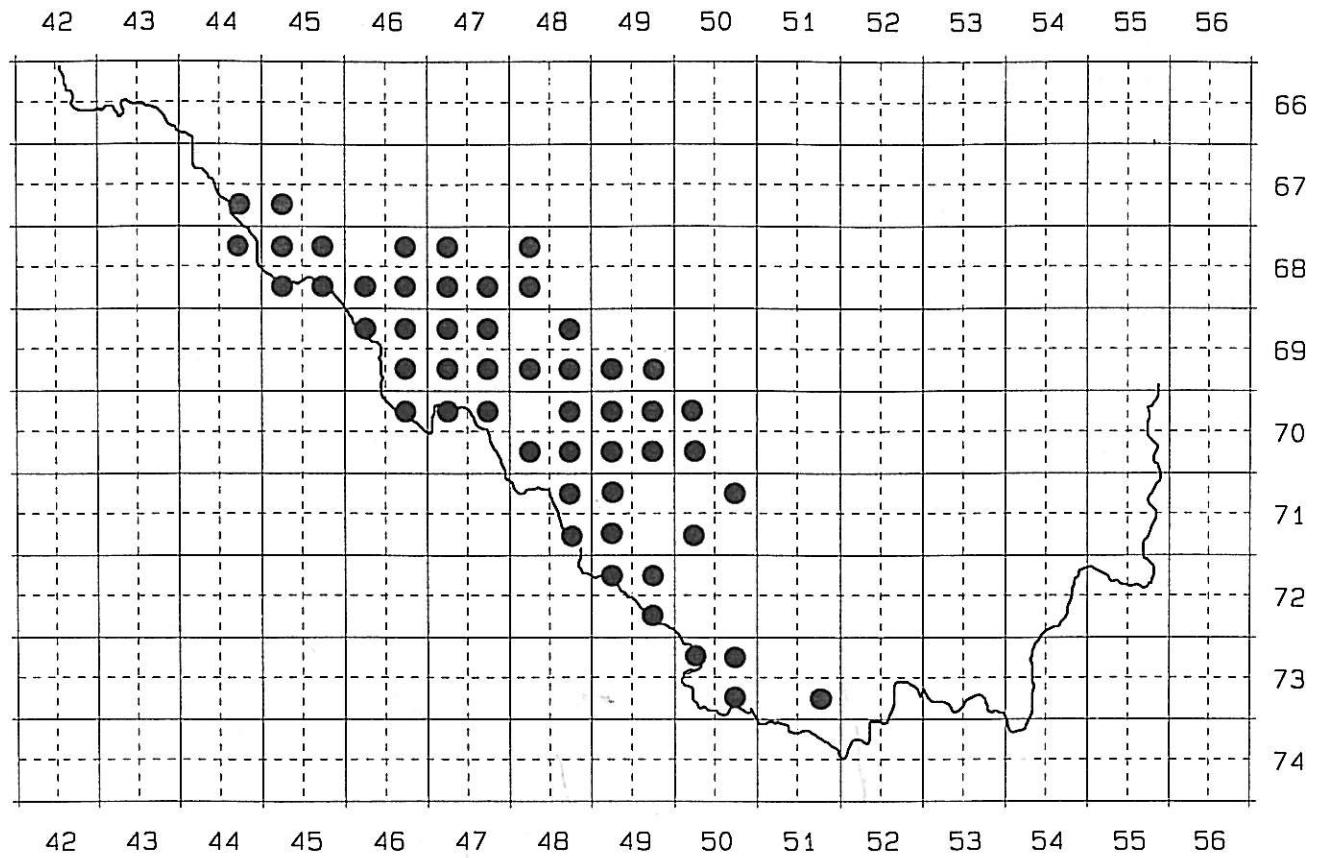
29	Prášilské jezero, V svahu Prášilského jezera, 1,5 km S od Pojedníku	6946a	88b	1.10.1999	1080	1,3
30	Křemelná, lesní světlina u řeky Křemelné, J svah, Z část káňonu Křemelná asi 1 km JV od obce Křemelné	6846d	88b	1.10.1999	680	1,2,3
31	Čenková pila, sutový les asi 1,5 km ZSZ od Čenkovy pily	6846d	88b	1.10.1999	730	1,2,3
32	Prachaticce, asi 0,5 km JV od vrcholu Dehebník	6949d	37h	8.10.1999	720	1,2
33	Prachaticce, rezervace Zábrdská skála asi 1,5 km J od obce Zábrdí	6949d	37h	8.10.1999	515	1,2
34	Prachaticce, Chlístov, asi 1 km SV od vrcholu Vysoké	7049a	88d	9.10.1999	680	1,2,3
35	Prachaticce, Chlístov, rezervace Čertova stráň, asi 1 km ZJJ od Dobíšová mlýna	6949c	88d	9.10.1999	700	1,3
36	Vrch Boubín, rezervace Milešský prales, asi 1,5 km JV od vrcholu Boubín	7049a	88d	9.10.1999	1100	1,2,3
37	Vrch Boubín, rezervace Boubín, 2,5 km V od centra Kubovy hutě	7048b	88d	10.10.1999	950	1,3
38	Zátoň, asi 1 km J od vrcholu Červeného vrchu, 0,5 km S od žel. zast. Zátoň	7048b	88d	10.10.1999	880	1,2,3
39	Spálenec, asi 400 m SSZ od železniční stanice Spálenec, v rezervaci Blanice	7049d	88f	15.10.1999	770	1,2
40	Křišťánov, u bočního potoka vtékajícího do Blanice asi 1,5 km Z od obce	7049d	88f	15.10.1999	820	1,2
41	Křišťánov, podmáčená smrčina asi 1 km JV od vrcholu vrchku Skaliny u obce Křišťánov	7050c	37g	16.10.1999	830	1,2
42	Křišťánov, rezervace Polučí asi 2 km SV od centra obce	7050c	37g	16.10.1999	850	1,2,3
43	Miletínsky, olšina nad Lučním potokem asi 2 km JJ od obce	7050c	37g	16.10.1999	770	1,3
44	Chroboly, rezervace Tisy u Chrobol asi 0,5 km SV od centra obce	7050a	37i	16.10.1999	700	1,2
45	Vrch Libín, podmáčená smrčina J část rez. U poustevníka 2 km JV od vrcholu Libín	7050a	37g	17.10.1999	820	1,2,3
46	Vrch Libín, olšina Z část rez. U poustevníka 2 km JV od vrcholu Libín	7050a	37g	17.10.1999	830	1,2
47	Vrch Libín rezervace Libín asi asi 200 m S od vrcholu Libín	7050c	37g	17.10.1999	1060	1,3
48	Hamry, olšina asi asi 300m od Kollerova kostela	6744d	34	28.10.1999	520	1,2
49	Vrch Ostrý, smrčina asi 1km SSV od vrcholu Ostrý	6744d	88a	28.10.1999	860	1
50	Rezervace Bílá strž, asi 0,5 km JV od rozcestí turist. cest Pod Statečkem, nad Blízym potokem	6744d	88a	28.10.1999	800	1,3
51	Černé jezero, asi 1km SSZ od vrcholu Jezeří hory	6845a	88a	29.10.1999	1060	1,3
52	Čertovo jezero, asi 0,5 km JJ od vrcholu Špičák	6845a	88a	29.10.1999	1060	1,3
53	Čertovo jezero, svah nad Čertovým jezerem asi 0,5 km JV od vrcholu Jezeří hory	6845a	88a	30.10.1999	1060	1,3
54	Královsý hvozd, asi 2km JJ od vrcholu Jezeří hory	6845a	88a	30.10.1999	830	1,3
55	Královsý hvozd, asi 2 km SZ od žel. st. Železná ruda, oblast Staré hutě	6845c	88a	31.10.1999	760	1,2,3
56	Stožec, rezervace Stožecká skála asi 2km S od centra obce	7148b	88d	13.11.1999	960	1,3
57	České Žleby, rezervace Spáleniště asi 1,5 km VJV od centra obce	7148b	88d	13.11.1999	870	1,2,3
58	České Žleby, vrch Kaprad' asi 3,5 km Z od centra obce	7148b	88d	13.11.1999	990	1,2,3
59	Nové Údolí, rezervace Kamenná asi 2 km JV od žel.st. Nové Údolí	7148d	88e	14.11.1999	870	1,3
60	Stožec, rezervace Osli les asi 2,5 km JV od žel.st. Stožec	7148d	88e	14.11.1999	890	1,3
61	Zlatá Koruna, asi 0,5 km V od žel.st. Zlatá Koruna, u Vltavy		37d	27.11.1999	470	1,2
62	Ceské Budějovice, asi 0,5 km SZ od obce Mokré u Českých Budějovic		38	3.12.1999	440	1,2

Příloha II

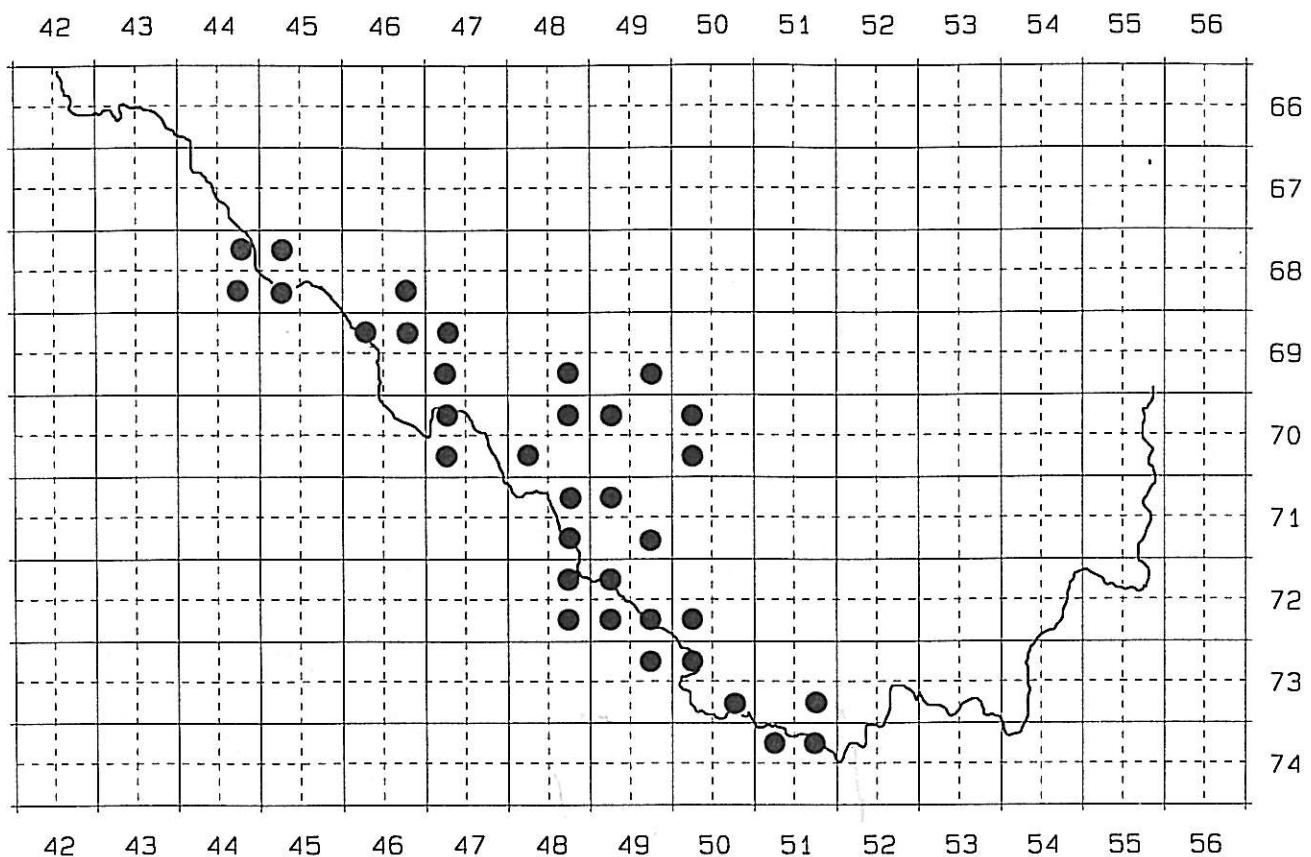
Mapy rozšíření jednotlivých druhů



Mapka 1: Rozšíření druhu *D. carthusiana* na Šumavě a Předšumaví



Mapka 2: Rozšíření druhu *D. dilatata* na Šumavě a Předšumaví



Mapka 3: Rozšíření druhu *D. expansa* na Šumavě a Předšumaví

Příloha III

Přehled fytocenologických snímků

	číslo snímku	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Iokalita	23	40	46	48	2	9	25	26	35	6	12	31	33	4	27	36	37	47	49	50	51	32	33	34	37	39	21	41	
pokryvnost E3 (%)	70	80	80	30	30	75	85	80	80	30	30	90	90	85	30	70	70	80	30	60	45	40	40	40	70	40	60	45	
pokryvnost E2 (%)	5	5	25	5	0	0	0	1	1	0	5	15	40	0	1	0	5	5	0	5	1	1	25	0	0	5	1	5	
pokryvnost E1 (%)	60	40	60	10	75	40	60	70	40	15	50	85	30	15	70	50	60	70	30	60	65	45	25	50	30	40	30	40	
pokryvnost E0 (%)	5	5	15	5	5	10	10	20	15	10	20	10	10	5	20	10	5	10	30	20	60	50	10	70	60	40	40	40	
E3																													
<i>Abies alba</i>																													
<i>Acer platanoides</i>																													
<i>Acer pseudoplatanus</i>																													
<i>Alnus glutinosa</i>																													
<i>Alnus incana</i>																													
<i>Betula pendula</i>																													
<i>Corylus avellana</i>																													
<i>Fagus sylvatica</i>																													
<i>Frangula alnus</i>																													
<i>Fraxinus excelsior</i>																													
<i>Padus avium</i>																													
<i>Picea abies</i>																													
<i>Pinus sylvestris</i>																													
<i>Sorbus aucuparia</i>																													
<i>Tilia cordata</i>																													
<i>Ulmus glabra</i>																													
E2																													
<i>Alnus glutinosa</i>																													
<i>Alnus incana</i>																													
<i>Corylus avellana</i>																													
<i>Fagus sylvatica</i>																													
<i>Frangula alnus</i>																													
<i>Fraxinus excelsior</i>																													
<i>Lonicera nigra</i>																													
<i>Padus avium</i>																													
<i>Picea abies</i>																													
<i>Sambucus nigra</i>																													
<i>Sambucus racemosa</i>																													
<i>Sorbus aucuparia</i>																													
<i>Ulmus glabra</i>																													
E1																													
<i>Actaea spicata</i>																													
<i>Agapanthus podagraria</i>																													
<i>Ajuga reptans</i>																													
<i>Alnus glutinosa</i>																													
<i>Alnus incana</i>																													
<i>Anthriscus nitida</i>																													
<i>Anemone nemorosa</i>																													
<i>Angelica sylvestris</i>																													
<i>Asarum europaeum</i>																													
<i>Athyrium distentifolium</i>																													

<i>Lysimachia vulgaris</i>	
<i>Maianthemum bifolium</i>	
<i>Milium effusum</i>	
<i>Moehringia trinervia</i>	
<i>Molinia caerulea</i>	
<i>Myosotis nemorosa</i>	
<i>Oreopteris limbosperma</i>	
<i>Oxalis acetosella</i>	
<i>Paris quadrifolia</i>	
<i>Petasites albus</i>	
<i>Phegopteris connectilis</i>	
<i>Phragmites australis</i>	
<i>Poa palustris</i>	
<i>Polygonatum verticillatum</i>	
<i>Polyodium vulgare</i>	
<i>Potentilla erecta</i>	
<i>Prenanthes purpurea</i>	
<i>Prunus avium</i>	
<i>Pulmonaria obscura</i>	
<i>Pulmonaria officinalis</i>	
<i>Quercus robur</i>	
<i>Ranunculus repens</i>	
<i>Rosa sp.</i>	
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	
<i>Rubus idaeus</i>	
<i>Sambucus nigra</i>	
<i>Sambucus racemosa</i>	
<i>Sanicula europaea</i>	
<i>Scirpus sylvaticus</i>	
<i>Senecio fuchsii</i>	
<i>Solanum dulcamara</i>	
<i>Soldanella montana</i>	
<i>Sorbus aucuparia</i>	
<i>Stellaria nemorum</i> s.str.	
<i>Stellaria alsine</i>	
<i>Stellaria media</i>	
<i>Tilia cordata</i>	
<i>Ulmus glabra</i>	
<i>Urtica dioica</i>	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	
<i>Valeriana dioica</i>	
<i>Veronica beccabunga</i>	
<i>Viburnum opulus</i>	
<i>Viola palustris</i>	
(juv.)	
<i>Abies alba</i>	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	
<i>Fagus sylvatica</i>	
<i>Picea abies</i>	
<i>Sorbus aucuparia</i>	
E0	
<i>Atrichum undulatum</i>	
<i>Aulacomnium palustre</i>	
<i>Bazzania tricrenata</i>	
<i>Bazzania trilobata</i>	
<i>Brachythecium rutabulum</i>	
<i>Brachythecium rivulare</i>	

Příloha IV

Xerokopie některých sebraných rostlin

Popisky k obrázkům:

Obr. 1: *D. carthusiana*, lok. 48 U Köllerova kostela.

Obr. 2: *D. carthusiana*, lok. 48 U Köllerova kostela.

Obr. 3: *D. carthusiana*, lok. 26 Černý les.

Obr. 4: *D. carthusiana*, lok. 26 Černý les.

Obr. 5: *D. dilatata* lok. 49 Ostrý.

Obr. 6: *D. dilatata* lok. 27 U Nového Špičáku.

Obr. 7: *D. dilatata* lok. 27 U Nového Špičáku.

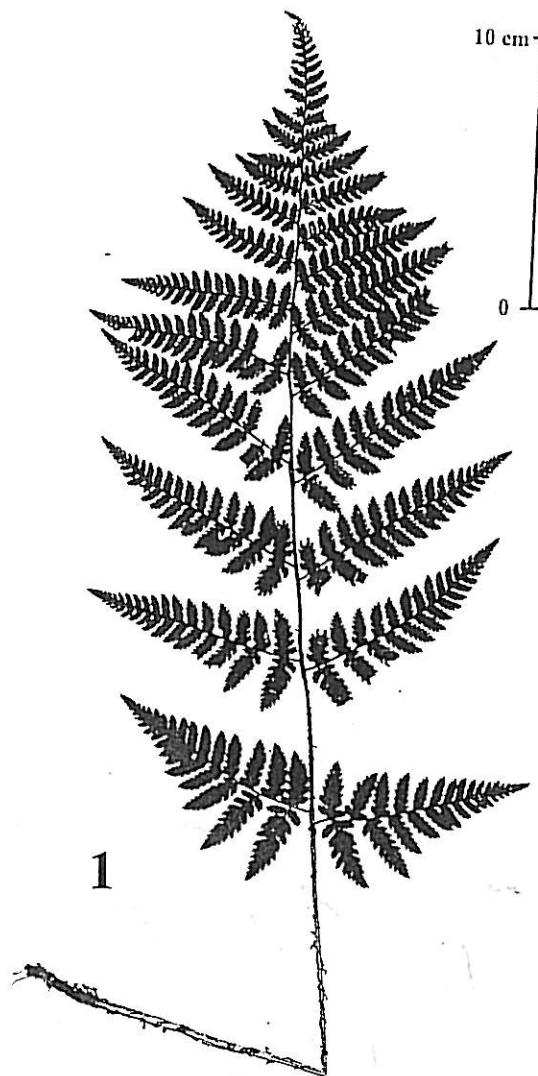
Obr. 8: *D. dilatata* lok. 27 U Nového Špičáku.

Obr. 9: *D. expansa* lok. 54 Královský hvozd.

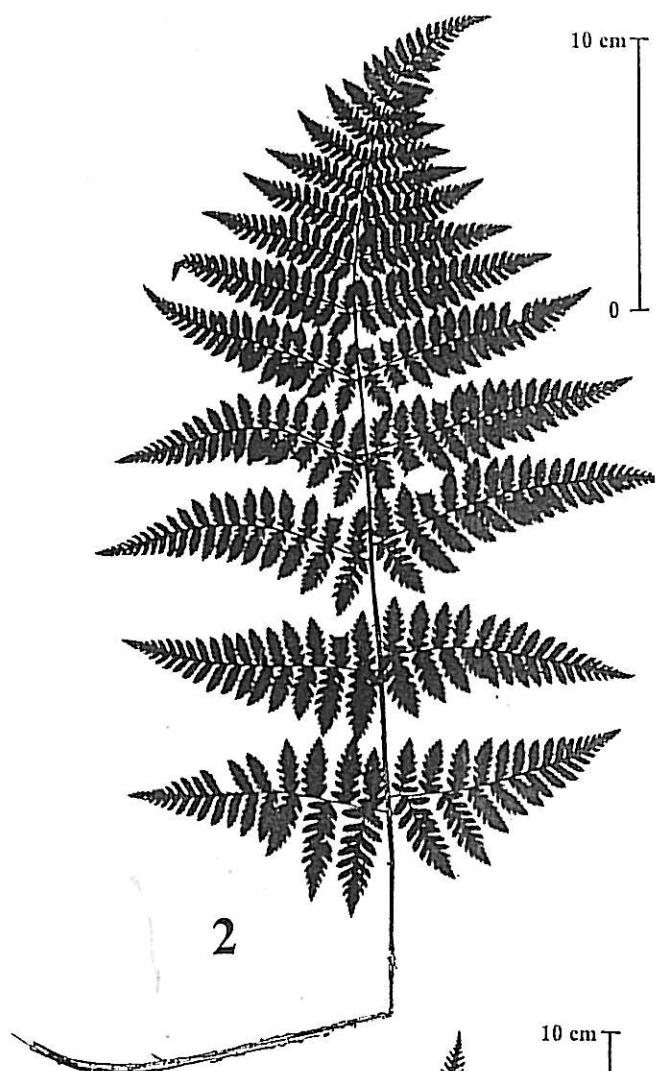
Obr. 10: *D. expansa* lok. 25 Stožec.

Obr. 11: *D. expansa* lok. 50 Bílá strž.

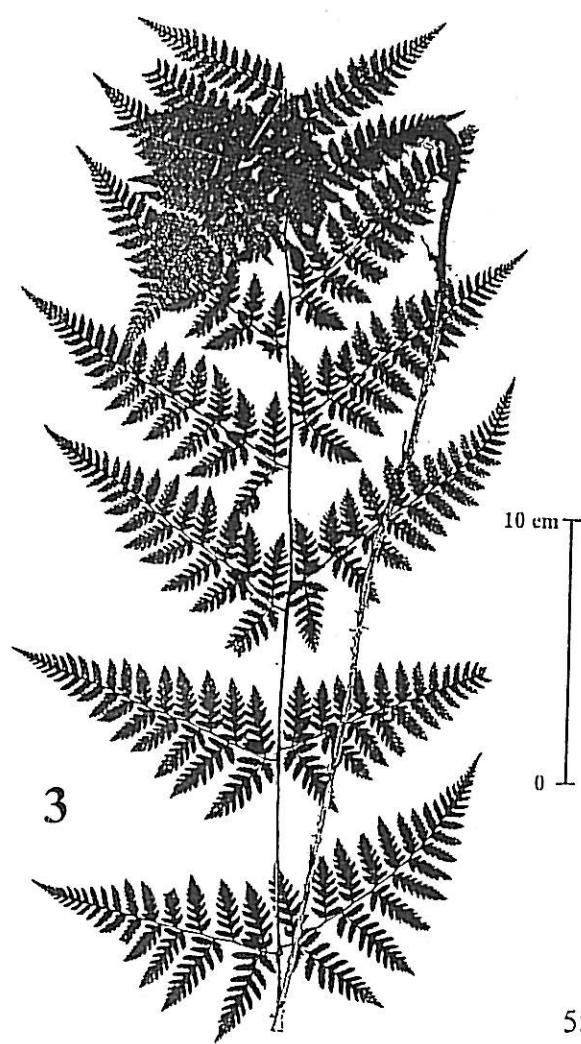
Obr. 12: *D. expansa* lok. 48 U Köllerova kostela.



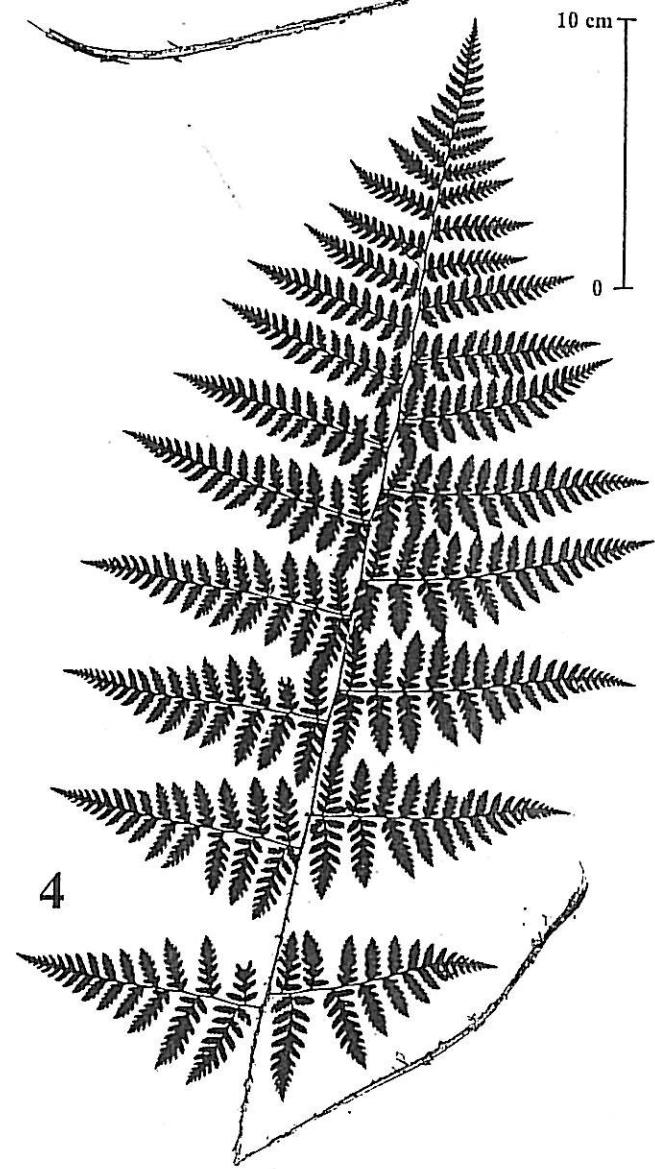
1



2



3



4

