

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Bakalářská práce:

CYTOLOGICKÁ VARIABILITA A POTENCIÁLNÍ
HYBRIDIZACE DRUHŮ *SPERGULARIA*
ECHINOSPERMA A *S. RUBRA*

—
REŠERŠE PROBLEMATIKY V CELÉM RODĚ A PILOTNÍ
STUDIE

Pavel Kúr
2007

Školitel: Ing. Milan Štech, Ph.D.

KÚR P. (2007): Cytologická variabilita a potenciální hybridizace druhů *Spergularia echinosperma* a *S. rubra* – rešerše problematiky v celém rodě a pilotní studie. [Cytological variability and possible hybridization of the species *Spergularia echinosperma* and *S. rubra* – a review of the issue in the whole genus and a pilot study. Bc. Thesis, in Czech] – 49 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

Spergularia echinosperma is traditionally thought to be a species endemic to Central Europe, growing only on bare pond bottoms and sand river banks where it is believed to interbreed with a similar species *S. rubra*, which could be attended by change of ploidy level. This study aims by means of flow cytometry to gain primary insight into the ploidy levels occurring in populations of these species and to estimate possible presence of interspecific hybrids. Also some new information about the distribution of *S. echinosperma* is given.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 11.5.2007



.....
Pavel Kúr

Poděkování:

Na prvním místě bych rád poděkoval svému školiteli Milanu Štechovi za to, že se vedení této práce velmi ochotně ujal, a také své rodině za všestrannou psychickou i fyzickou podporu. Dále je třeba vzdát velký dík Majdě Kubešové za pomoc při odhalování tajemství karyologických technik a Petrovi Kouteckému za mnohé jiné cenné rady přímo či nepřímo se tématu dotýkající. Děkuji rovněž Blance Divišové a Majce Šmilauerové za ochotu poskytnout svůj mikroskop pro mé bádání. Opomenout nelze ani velmi ochotné pracovníky Laboratoře průtokové cytometrie Botanického ústavu Akademie věd České republiky se sídlem v Průhonicích Pavla Trávníčka a Honzu Sudu, bez jejichž spolupráce bych se jen těžko prokousával úskalími průtokové cytometrie. Speciální dík patří také kolektivu pracovníků Společné knihovny Biologického centra AV ČR a Biologické fakulty JU, jež projevily značnou ochotu při shánění nekonečného množství nejrůznějších článků.

A v neposlední řadě je potřeba poděkovat všem těm dalším bezejmenným, kteří se, ať už vědomě či nevědomě, zasloužili o zdar této práce!

Obsah

1. ÚVOD.....	- 1 -
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED.....	- 2 -
2.1 CHARAKTERISTIKA ČELEDI <i>CARYOPHYLLACEAE</i>	- 2 -
2.1.1 Morfologická charakteristika	- 2 -
2.1.2 Karyologie.....	- 3 -
2.1.3 Výskyt a rozšíření	- 3 -
2.1.4 Fytochemie	- 4 -
2.1.5 Postavení čeledi v systému a její fylogeneze.....	- 4 -
2.1.6 Členění	- 7 -
2.2 CHARAKTERISTIKA RODU <i>SPERGULARIA</i>	- 9 -
2.2.1 Morfologická charakteristika	- 9 -
2.2.2 Reprodukční systém.....	- 9 -
2.2.3 Karyologie.....	- 10 -
2.2.4 Výskyt a rozšíření	- 10 -
2.2.5 Vnitrorodové členění rodu <i>Spergularia</i>	- 10 -
2.3 DRUHY RODU <i>SPERGULARIA</i> V EVROPĚ	- 11 -
2.4 DRUHY RODU <i>SPERGULARIA</i> V ČESKÉ REPUBLICE	- 13 -
2.4.1 <i>Spergularia maritima</i>	- 13 -
2.4.1.1 Morfologická charakteristika	- 13 -
2.4.1.2 Reprodukční systém.....	- 13 -
2.4.1.3 Vnitrodruhové členění	- 14 -
2.4.1.4 Karyologie	- 14 -
2.4.1.5 Výskyt a rozšíření	- 14 -
2.4.2 <i>Spergularia salina</i>	- 15 -
2.4.2.1 Morfologická charakteristika	- 15 -
2.4.2.2 Reprodukční systém.....	- 16 -
2.4.2.3 Karyologie	- 16 -
2.4.2.4 Výskyt a rozšíření	- 16 -
2.4.3 <i>Spergularia rubra</i>	- 17 -
2.4.3.1 Morfologická charakteristika	- 17 -
2.4.3.2 Reprodukční systém.....	- 17 -
2.4.3.3 Vnitrodruhové členění	- 17 -
2.4.3.4 Karyologie	- 18 -
2.4.3.5 Výskyt a rozšíření	- 18 -
2.4.4 <i>Spergularia echinosperma</i>	- 19 -
2.4.4.1 Morfologická charakteristika	- 19 -
2.4.4.2 Reprodukční systém.....	- 20 -
2.4.4.3 Karyologie	- 20 -
2.4.4.4 Výskyt a rozšíření	- 20 -
2.5 HYBRIDIZACE.....	- 23 -
2.5.1 Hybridizace obecně.....	- 23 -
2.5.2 Hybridizace v rodě <i>Spergularia</i>	- 24 -
2.5.2.1 <i>Spergularia rubra</i> × <i>S. salina</i>	- 25 -
2.5.2.2 <i>Spergularia salina</i> × <i>S. maritima</i>	- 25 -
2.5.2.3 <i>Spergularia rubra</i> × <i>S. maritima</i>	- 26 -
2.6 PROBLEMATIKA DRUHU <i>SPERGULARIA ECHINOSPERMA</i>	- 26 -
2.6.1 Morfologické rozdíly mezi <i>S. rubra</i> a <i>S. echinosperma</i>	- 26 -
2.6.2 Variabilita <i>S. echinosperma</i> jako možný důsledek hybridizace.....	- 27 -
3. METODIKA.....	- 29 -
3.1 POČÍTÁNÍ CHROMOZOMŮ	- 29 -
3.2 STANOVENÍ PLOIDNÍ ÚROVNĚ.....	- 29 -
3.3 KULTIVAČNÍ EXPERIMENTY	- 32 -
4. VÝSLEDKY	- 33 -
5. DISKUZE	- 39 -

5.1 ROZŠÍŘENÍ DRUHU <i>SPERGULARIA ECHINOSPERMA</i> A CYTOTYPOVÁ VARIABILITA ČESKÝCH ZÁSTUPCŮ RODU....	- 39 -
5.2 VÝSLEDKY PRŮTOKOVÉ CYTOMETRIE.....	- 40 -
5.3 DORMANCE SEMEN <i>SPERGULARIA ECHINOSPERMA</i>	- 42 -
6. SHRNU TÍ	- 44 -
7. CITOVANÁ LITERATURA	- 45 -

1. Úvod

Na území střední Evropy nalezneme jen poměrně málo rostlinných endemitů. Za jeden z nich je tradičně pokládán i druh *Spergularia echinosperma*. Ve středoevropské literatuře se uvádí areál jeho rozšíření pouze v České republice, Německu, Rakousku, Polsku a na Slovensku (FRIEDRICH 1979, DVOŘÁK 1990a, ZAJĄC et ZAJĄC 2001, SZAFER et al. 1967, DOSTÁL 1989, DVOŘÁK 1979). Někteří autoři však uvádějí druh i z jiných částí světa (MONNIER 1968 et 1973, MONNIER et RATTER 1993, HARTMAN et RABELER 2005), přičemž není jisté, jedná-li se o ten samý taxon.

Centrum rozšíření tohoto druhu leží v Česku (HADAČ 1977), kde je ale i tak považován za silně ohrožený taxon (PROCHÁZKA 2001). Někdy se však jeho populace stýkají s populacemi morfologicky podobného druhu *S. rubra*, což bývá nezhledka doprovázeno výskytem rostlin přechodných typů. Oba druhy by se však měly lišit v ploidní úrovni, kdy *S. echinosperma* je udávána jako diploidní, zatímco *S. rubra* jako tetraploidní.

Problematikou morfologické variability *S. echinosperma* se dosud zabýval pouze DVOŘÁK (1979, 1989 a 1990a), jenž se pokusil o její přesnější kvantifikaci a vymezení taxonu oproti *S. rubra*. Popisy taxonů z různých autorových prací si však do jisté odporují, stejně jako mnohdy odporují i variabilitě skutečně pozorované v terénu. Autor navíc popsal křížence obou druhů, jehož morfologický popis je však značně nesourodý a u jehož jedné populace byl zjištěn tetraploidní počet chromozomů. Není přitom vůbec znám mechanismus této hybridizace, není ani jisté, jestli se o hybridizaci skutečně jedná, a pokud ano, tak jestli vznikají všechny hybridní populace stejným mechanismem.

Problematika taxonů *S. echinosperma* a *S. rubra* se tedy zdá být více než nejasná, a je proto potřeba vytvořit nový popis morfologické a cytologické variability taxonů, stejně jako odhalit mechanismy a rozsah případné mezidruhové hybridizace.

Hlavní cíle práce:

- Provedení literární rešerše dané problematiky.
- Ověření metodických přístupů pro následné studium ploidní úrovně a hybridizace v rodě *Spergularia* v rámci magisterské práce, a to zejména v oblasti průtokové cytometrie, počítání chromozomů a kultivačních experimentů.

2. Literární přehled

Rod *Spergularia* (PERS.) J. et C. PRESL je taxonomicky řazen do čeledi *Caryophyllaceae* JUSS., v rámci čeledi pak bývá umisťován do podčeledi *Paronychioideae* a tribu *Polycarpeae* (viz dále).

2.1 Charakteristika čeledi *Caryophyllaceae*

Čeď *Caryophyllaceae* bývá ve všech konvenčních taxonomických systémech uváděna v podobném vymezení. Jediným výraznějším aspektem je, že jedna z jejích podčeledí (*Paronychioideae*) bývá často vyčleňována jakožto samostatná čeď *Illecebraceae*. Ačkoli občas docházelo i k příležitostným přesunům některých netypických rodů z čeledi *Caryophyllaceae* do jiných čeledí, recentní kladistické studie opět vesměs potvrzují tradiční vymezení (viz dále). Nejnápadnějšími morfologickými znaky čeledi jsou vstřícné postavení listů, pěti-, vzácněji čtyřčetné květy a lyzikarpní gyneceum.

Členění čeledi na nižší jednotky však již je poněkud problematictější. Tradičně bývají rozlišovány 3 podčeledi (*Paronychioideae*, *Alsinoideae* a *Caryophylloideae*), přičemž každá z nich se dále dělí na několik tribů (viz obr. 3). Moderní fylogenetické studie však toto členění nepotvrzují a celou čeď zjevně čeká rozsáhlá reklasifikace (viz dále).

Není-li uvedeno jinak, jsou následující údaje čerpány z prací: BITTRICH 1993, STEVENS 2007, DVOŘÁK 1990b, ŠOURKOVÁ 1990.

2.1.1 Morfologická charakteristika

Jednoleté až vytrvalé byliny, polokeře, vzácně keře či malé stromky (*Sanctambrosia*); převážně jednodomé, zřídka dvoudomé. Lodyhy převážně dichaziálně větvené. Listy vstřícné, křížmostojné či zdánlivě přeslenité, vzácně též střídavé (*Kabulia*); celistvé, na bázi často srostlé. Palisty chybějí (subfam. *Alsinoideae*, *Caryophylloideae*) nebo přítomny (subfam. *Paronychioideae*), pak převážně suchomázdřité. Květy oboupohlavné (vzácně jednopohlavné), aktinomorfní, vzácně slabě zygomorfní (*Drypis*); heterochlámydní, (4–)5četné. Korunní lístky zde během ontogenetického vývoje vznikají petalizací z tyčinek (STEVENS 2007, RONSE DECRAENE et SMETS 1993). V některých případech může docházet k jejich redukci, a to tak, že bývají označovány za staminodia (RONSE DECRAENE et al. 1998). U některých zástupců (zejm. tribus *Paronychieae*) korunní lístky zcela chybí (BITTRICH 1993). Semeník svrchní, méně často polospodní; převážně lyzikarpní (nemusí být zcela), srostlý ze 2–5 plodolistů. Čnělky rovněž v počtu 2–5, volné (pak se hovoří o stylodiích) nebo na bázi srostlé. Placentace

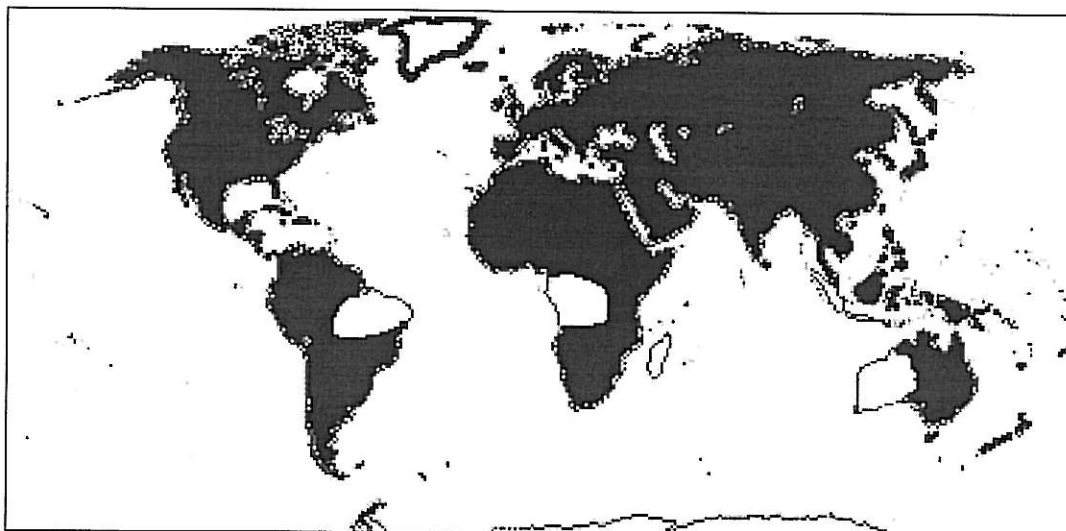
centrální, ojedinele bazální. Vajíčka bitegmická, v počtu mnoha až 1, anatrovní nebo méně často kampylotropní. Tyčinky obdiplostemonické, řidčeji haplostemonické, v počtu (1–)5–10. Korunní lístky volné, celistvé; obsrdčité, dvojklané nebo rozřepené, zřídka čárkovité. Kاليšní lístky volné (subfam. *Alsinoideae*) nebo srostlé (subfam. *Caryophylloideae*), vzácně v počtu 3 (*Kabulia*) nebo spolu s korunními lístky pomnožené (*Polytepalum*, *Krauseola*). Květenství nejčastěji dichaziální, řidčeji monochaziální nebo květy jednotlivé. Květní lůžko někdy prodloužené v anthofor. Plod obvykle tobolka otevírající se zuby nebo chlopněmi, méně často nažka či dužnatý, bobulí podobný plod (*Cucubalus*, *Pollichia*). Semena s vyvinutým perispermem, vzácně přítomen arilus (*Moehringia*, *Petrocoptis*). Embryo prstěncovité, podkovovité až přímé.

2.1.2 Karyologie

Základní chromozomové číslo se pohybuje mezi $x = 5-19$. Nejmenší variabilitu nacházíme u podčeledi *Paronychioideae*. Zde se základní chromozomové číslo pohybuje pouze v hodnotách $x = 8$ a 9 , vzácněji též 5 a 7 . V případě podčeledi *Caryophylloideae* jsou již hodnoty větší. Nejčastějším případem je zde $x = 12$ a 15 , vzácně se vyskytují též $x = 10, 14, 17, 18$. Třetí podčeleď *Alsinoideae* vykazuje v tomto znaku největší diverzifikaci. Základní chromozomové číslo může nabývat hodnot mezi 6 a 17 , včetně 19 . V této podčeledi je také, vzhledem k předcházejícím, častější polyploidizace (BITTRICH 1993).

2.1.3 Výskyt a rozšíření

Čeleď je rozšířena téměř kosmopolitně (vč. nejsevernějších výběžků Antarktidy), s výjimkou oblastí jihoamerických a afrických deštných lesů a západní Austrálie (obr. 1).



Obr. 1: Rozšíření čeledi *Caryophyllaceae*. Převzato ze STEVENS (2007).

Obecně se dá říci, že zde nalezneme zástupce většiny ekologických skupin. Velká část druhů však preferuje suchá a slunná stanoviště (tzv. heliofyty). Patří sem ale i některé druhy, jež náleží mezi nejvýše rostoucí cévnaté rostliny (*Arenaria musciformis* a *Thylacospermum rupifragum* vystupují v Himalájích do výšek až okolo 7000 m n. m.). Vývojové centrum čeledi se nachází v Mediteránu a na Blízkém východě.

Odhad celkového počtu rodů a druhů se liší dle autora. BITTRICH (1993) uvádí existenci asi 86 rodů s přibližně 2200 druhy, zatímco ŠOURKOVÁ (1990) se kloní k počtu kolem 100 rodů (2500 druhů), přičemž v tomto pojetí ovšem nebere v potaz podčeleď *Paronychioideae* (uváděnou jakožto samostatnou čeleď *Illecebraceae*), která obsahuje dalších cca 35 rodů s nespécifikovaným počtem druhů (DVOŘÁK 1990b).

2.1.4 Fytochemie

Čeleď *Caryophyllaceae* se, spolu s čeledí *Molluginaceae*, vyznačuje absencí betalainových pigmentů, jinak charakteristických pro řád *Caryophyllales*. U těchto čeledí jsou místo nich přítomna anthokyanová barviva, podobně jako v jiných skupinách krytosemenných rostlin mimo řád *Caryophyllales*. Dalšími charakteristickými látkami jsou triterpenoidní saponiny a taniny.

2.1.5 Postavení čeledi v systému a její fylogeneze

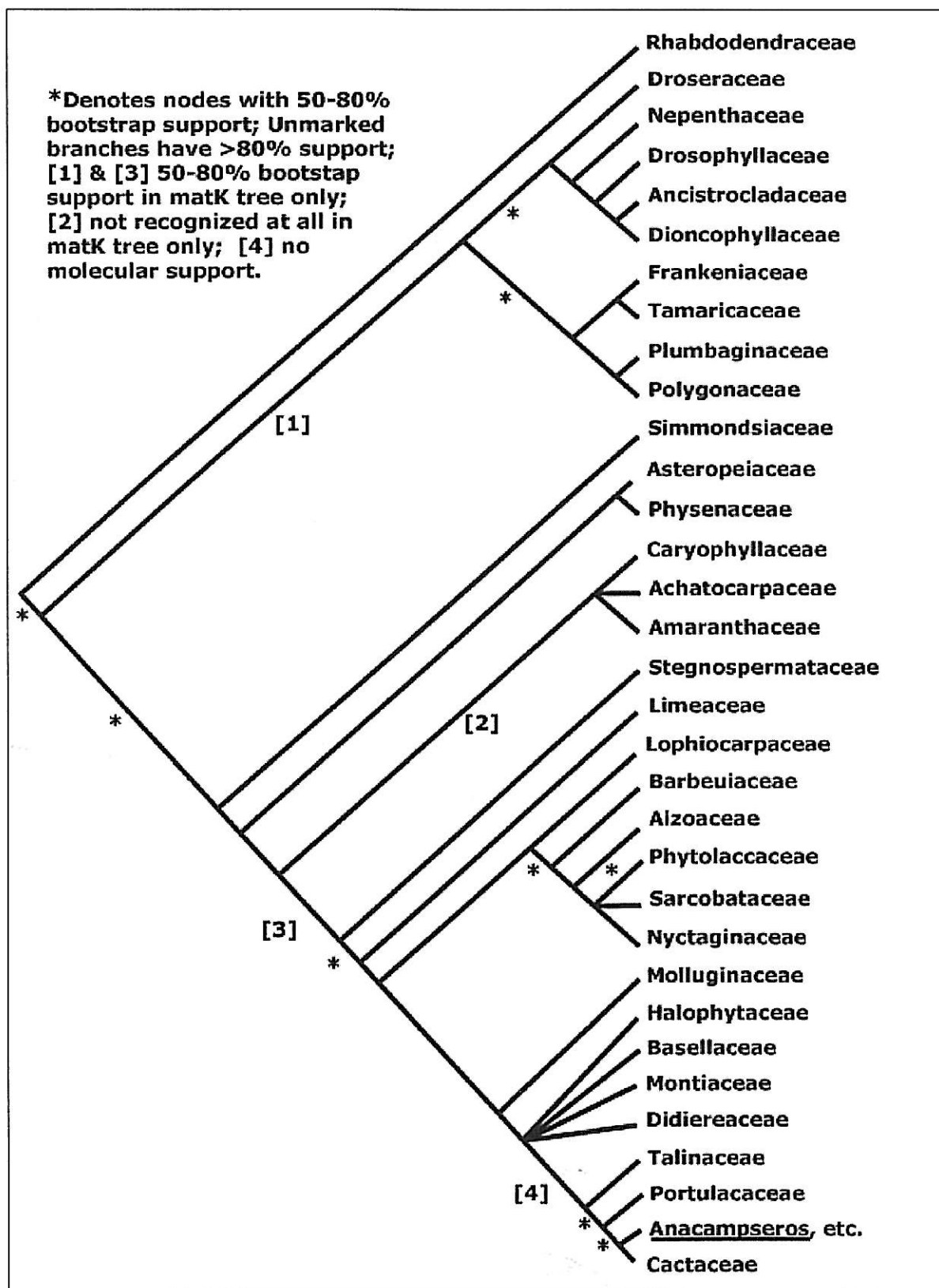
Čeleď *Caryophyllaceae* je nominátní čeledí řádu *Caryophyllales* PERLEB, jenž bývá spolu se sesterským řádem *Dilleniales* HUTCHINSON v současné době kladen do samostatné vývojové větve ležící na bázi *Core Eudicots* (STEVENS 2007).

Původní představa o fylogenezi čeledi *Caryophyllaceae* byla taková, že je vývojově odvozena z čeledi *Molluginaceae*, jež je zase odvozena z čeledi *Phytolaccaceae* (ECKARDT 1964). Ve prospěch této teorie měla hovořit i společná absence betalainů (viz výše). FERNANDES et LEITAO (1971) na základě tohoto předpokladu dokonce sestavili pravděpodobný scénář evoluce základních chromozomových čísel v čeledi.

Avšak již BITTRICH (1993) zpochybnil ancestrální postavení čeledi *Phytolaccaceae*, ačkoli sesterské postavení čeledí *Caryophyllaceae* a *Molluginaceae* uznával. Pro blízkou příbuznost čeledí měl hovořit i fakt, že některé rody jedněmi autory řazené do *Caryophyllaceae* byly jinými autory připisovány čeledi *Molluginaceae*. GILBERT (1987) například na základě odlišných morfologických charakteristik navrhnul přerazení rodů *Telephium* a *Corrigiola* z čeledi *Caryophyllaceae* do *Molluginaceae*. Hlavními důvody pro toto rozhodnutí byly výskyt ouškatých palistů, střídavé postavení listů a odlišný typ plodů u těchto rodů.

Teprve moderní systematika vnesla do problematiky nové světlo (STEVENS 2007). Kladistické analýzy odhalily pravděpodobné sesterské postavení čeledí *Caryophyllaceae*, *Achatocarpaceae* a *Amaranthaceae*, přičemž zmíněné čeledi *Molluginaceae* a *Phytolaccaceae* se ocitly ve zcela odlišných částech fylogenetického systému (obr. 2). Rody *Telephium* a *Corrigiola* byly přitom vráceny do *Caryophyllaceae*. STEVENS (2007) sice ještě uvádí rod *Corrigiola* v čeledi *Molluginaceae*, ale tento stav se nejspíše brzy změní. Recentní molekulární analýzy (FIOR et al. 2006, DOWNIE et al. 1997) totiž přiřazení ani jednoho z těchto rodů k *Molluginaceae* nepodporují. FIOR et al. (2006) tvrdí, že rody *Telephium* a *Corrigiola* tvoří monofyletickou větev (tribus *Corrigiolae*), jež je sesterskou skupinou ke zbytku čeledi *Caryophyllaceae* a rozhodně netvoří s čeledí *Molluginaceae* monofylum. DOWNIE et al. (1997) dospěli (pouze pro rod *Corrigiola*) s použitím menšího počtu vzorků k podobným závěrům.

Monofyletická větev (*clade*) *Caryophyllaceae*–*Achatocarpaceae*–*Amaranthaceae* může být morfologicky a fytochemicky charakterizována společnou přítomností fytoekdysteroidů a semeny se ztlustlou vnější exotestou s krápníkovitými výrůstky (STEVENS 2007).



Obr. 2: Moderní pohled na systematiku řádu *Caryophyllales*. Převzato ze STEVENS (2007).

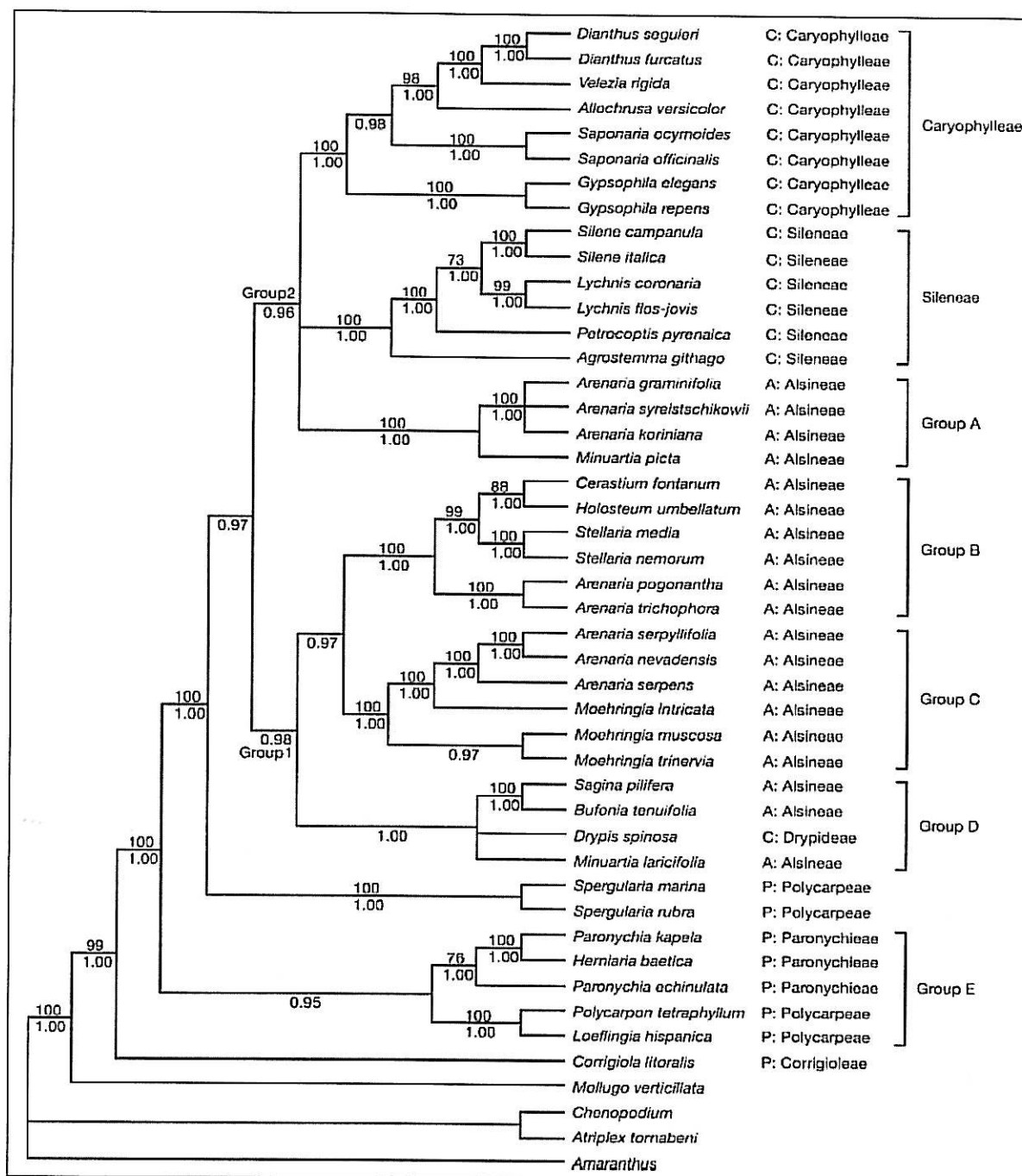
2.1.6 Členění

Čeď *Caryophyllaceae* bývá tradičně na základě morfologických charakteristik rozdělována do 3 podčeďí. Podčeď *Paronychioideae* (čeď *Illecebraceae*) se vyznačuje přítomností palistů a měla by fylogeneticky ležet na bázi ostatních dvou. Ty se dohromady vyznačují absencí palistů, přičemž podčeď *Alsinoideae* má volné kališní lístky, zatímco u podčeď *Caryophylloideae* se vyskytují kalichy srostlé. Každá z podčeďí se pak ještě dál dělí na několik tribů (obr. 3)(BITTRICH 1993).

Žádná z novodobých analýz však toto tradiční dělení nepodporuje (viz např. NEPOKROEFF et al. 2002, SMISSEN et al. 2002, FIOR et al. 2006, STEVENS 2007). Ani jedna z tradičních podčeďí nevyhází jako monofyletická, stejně jako většina dosud uznávaných tribů. Nejnovější a doposud nejobsáhlejší práce (FIOR et al. 2006) však přesto naznačuje možnost monofylie podčeď *Caryophylloideae*, došlo-li by k drobným úpravám jejího vymezení, nebo alespoň v případě tribů *Caryophylleae* a *Sileneae*. Podčeď *Alsinoideae* je naopak téměř určitě polyfyletická a rozpadá se na několik samostatných celků. Obě podčeďí dohromady však tvoří monofylum. A nakonec podčeď *Paronychioideae* se zdá být parafyletickou bází čeďí, přičemž rod *Spergularia* vychází jako sesterský k větvi *Alsinoideae*–*Caryophylloideae* (obr. 4).

- | |
|--|
| <p>I. Podčeď: <i>Paronychioideae</i> (A. L. JUSS.) MEISN.</p> <ol style="list-style-type: none">1. Tribus: <i>Polycarpeae</i> DC.2. Tribus: <i>Paronychieae</i> (A. L. JUSS.) DUMORT.3. Tribus: <i>Corrigioleae</i> DUMORT. <p>II. Podčeď: <i>Alsinoideae</i> (DC.) FENZL</p> <ol style="list-style-type: none">1. Tribus: <i>Alsineae</i> DC.2. Tribus: <i>Pycnophylleae</i> MATTFELD3. Tribus: <i>Geocarpeae</i> PALMER et STEYERMARK4. Tribus: <i>Habrosieae</i> (FENZL) PAX5. Tribus: <i>Scleranthaeae</i> (A. L. JUSS.) DC. <p>III. Podčeď: <i>Caryophylloideae</i></p> <ol style="list-style-type: none">1. Tribus: <i>Caryophylleae</i>2. Tribus: <i>Drypideae</i> FENZL3. Tribus: <i>Sileneae</i> DC. |
|--|

Obr. 3: Tradiční členění čeď *Caryophyllaceae*.
Převzato z BITTRICH (1993).



Obr. 4: Systematika čeledi *Caryophyllaceae* založená na analýzách ITS a *matK*. Příslušnost rodů k tradičním podčeledím (BITTRICH 1993) je vyznačena písmeny (P – *Paronychioideae*, A – *Alsinoideae*, C – *Caryophylloideae*). U každé položky je zároveň uveden název příslušného tribu. Převzato z FIOR et al. (2006).

2.2 Charakteristika rodu *Spergularia*

Není-li uvedeno jinak, jsou údaje čerpány z prací: DVOŘÁK 1990a, MONNIER et RATTER 1993, BITTRICH 1993, FRIEDRICH 1979, HARTMAN et RABELER 2005.

2.2.1 Morfologická charakteristika

Jednoleté až vytrvalé byliny, často s dřevnatější bází, většinou s žláznatými chlupy (alespoň v některých částech). Lodyhy převážně již od báze větvené, v kruhu poléhavé nebo vystoupavé, v nodech často ztlustlé. Listy vstřícné, čárkovité až šídlovité, hrotité až osinkaté, přisedlé, dužnaté, víceméně unifaciální; v paždí často s laterálními svazečky listů. Palisty 2, suchomázdřité, kopinaté až široce trojúhelníkovité, volné až téměř do poloviny srostlé, vytrvalé nebo opadavé. Květenství dichazium či monochazium, někdy květy samostatné, axilární. Květy oboupohlavné, 5četné; semeník svrchní, vzácně polospodní; kališní lístky úzce až široce suchomázdřité, částečně srostlé, kopinaté až vejčité, špičaté či tupé. Korunní lístky bílé až fialové, na vrcholu zaokrouhlené. Tyčinek 1–10, nitky často směrem k bázi rozšířené. Gyneceum srostlé ze 3 plodolistů, čnělky 3 (vzácně plodolistů a čnělek 5). Plod vejcovitá tobolka otevírající se 3 chlopněmi (vzácně 5 chlopněmi či zuby). Semena světlá, hnědá až černá; kulatá až hruškovitá; u některých druhů s blanitým lemem; osemení hladké či svraskalé, často v různé míře bradavičnaté.

2.2.2 Reprodukční systém

Reprodukčním systémem může být jak autogamie, tak i alogamie. RATTER (1976) se na příkladu 13 převážně mediteránních druhů věnoval problematice reprodukčních strategií u rodu *Spergularia* podrobněji. Zjistil, že všechny studované druhy jsou autokompatibilní a po samoopylení (ať už přirozeném či umělém) dávají plně životaschopné potomstvo. V přirozených podmínkách však, dle autorových pozorování, existuje kontinuum od převážně alogamicky se rozmnožujících druhů až po druhy téměř výlučně autogamické, přičemž u mnohých můžeme nalézt morfologická a anatomická přizpůsobení odpovídající dominantnímu způsobu opylování. Převážně cizosprašné druhy vykazují relativně větší a nápadnější květy (atraktivnější pro opylovače), větší počet tyčinek a vyšší produkci pylu a následně i semen. Jedná se hlavně o druhy víceméně vytrvalé a obývající stabilnější stanoviště. Autor jako typický příklad této strategie uvádí mediteránní druh *S. fimbriata* s květy až 11 mm v průměru a 10 mohutnými tyčinkami, jež dozrávají dříve než pestík a ani poté se nedostávají do kontaktu s bliznou, zabraňující tedy samoopylení.

Na druhé straně spektra stojí jednoleté druhy plevelových společenstev vyznačující se malými, nenápadnými květy s redukovaným andreceem, přičemž tyčinky se již ve fázi květního poupěte sklání k blizně, způsobující samoopylení. Množství pylu a semen je také znatelně nižší. Typickým příkladem je, opět mediteránní, *S. diandra* s květy velkými jen okolo 3,5 mm a opatřenými zpravidla pouze 2 malými tyčinkami, jež opylují bliznu ještě před rozkvětem.

2.2.3 Karyologie

Základní chromozomové číslo je $x = 9$. Ploidní úrovně udávané v rámci rodu jsou hlavně diploidní ($2x$) a tetraploidní ($4x$), ale mohou se vyskytovat i hexaploidi ($6x$) (*S. rubra*, *S. macrorhiza* /VERLAQUE et al. 1992/) a dokonce i oktoploidi $8x$ (*S. confertiflora* /SANDERS 1983/, *S. macrotheca* var. *macrotheca* /HARTMAN et RABELER 2005/). U druhu *S. australis* je však udáváno $2n = 40$ (MONNIER in MOORE 1982). Je-li tento údaj správný, znamená to, že se buď jedná o aneuploidní počet, nebo se základní chromozomové číslo rodu může pohybovat i v jiných hodnotách než $x = 9$ (pravděpodobně $x = 10$).

2.2.4 Výskyt a rozšíření

Rod se vyskytuje téměř kosmopolitně v mírném až subtropickém pásmu obou polokoulí na všech kontinentech (kromě Antarktidy), přičemž největší bohatosti druhů dosahuje v mírném pásmu J Ameriky a netropické střední Americe a rovněž také v Mediteránní oblasti (ROSSBACH 1940, RATTER 1976). Téměř celosvětovou distribuci má na svědomí především množství halofytních druhů rostoucích v rozsáhlých areálech na mořském pobřeží. Většina druhů (ne-li všechny) preferuje slunná, otevřená stanoviště. Odhady celkového počtu druhů se značně liší. Jedni autoři hovoří o přibližně 20 (DVOŘÁK 1990a, FRIEDRICH 1979), jiní uvádí hodnoty okolo 60 (HARTMAN et RABELER 2005, BITTRICH 1993).

2.2.5 Vnitrorodové členění rodu *Spergularia*

Ačkoli se mnoho autorů pokoušelo o vymezení vnitrorodových skupin, žádnému se nepodařilo vytvořit všeobecně přijímaný a obecně platný konsenzus.

Časté byly tendence rozdělovat rod do 2 sekcí podle struktury osemení – první s hladkým a druhé s bradavičnatým osemením (např. KINDBERG 1863, KOWAL 1966). Pozdější studie však ukázaly, že tento znak není druhově specifický a v rámci jednoho druhu se mohou vyskytovat jedinci jak s hladkými, tak i s bradavičnatými semeny (STERK 1969). Asi nejrozsáhlejší pokus o klasifikaci provedl MONNIER (1975), jenž rozdělil rod do 8 skupin. Toto členění se však opírá jen o ekologické a morfologické vlastnosti a žádným způsobem

nereflektuje fylogenetické vztahy. Zdá se, že jediným široce užívaným přístupem je rozdělení na 2 podrody:

Subg. *Spergularia* (kališní lístky bylinné s blanitým okrajem, bez osinky; lodyhy obvykle žláznatě chlupaté) a **subg. *Delia*** (DUMORT.) TZELEV (kališní lístky blanité se zelenou střední žilkou a nasazenou osinkou, rostliny lysé), přičemž druhý z nich bývá někdy vyčleňován i jako samostatný rod *Delia* DUMORT (TZVELEV 2000, DOSTÁL 1989). Žádné moderní fylogenetické studie v rámci rodu však dosud publikovány nebyly.

2.3 Druhy rodu *Spergularia* v Evropě

MONNIER et RATTER (1993) uvádějí pro Evropu 17 druhů rodu *Spergularia*. Jejich stručný přehled uvádím níže. Vynechávám druhy vyskytující se v České republice, jež jsou později popsány samostatně. Není-li uvedeno jinak, jsou údaje čerpány z výše citované publikace.

Spergularia azorica (KINDB.) LEBEL, *Mém. Soc. Nat. Sci. Chebourg* 14: 47 (1868)

Syn.: *Spergularia macrorhiza* sensu TREL., non (REQ.) HEYNH.

$2n = ?$

Endemit Azorských ostrovů.

Spergularia fimbriata BOISS., *Diagn. Pl. Or. Nov.* 3(1): 94 (1854)

$2n = 18$ (PASTOR et al. 1990)

JZ Španělsko, J Portugalsko, Ibiza

Spergularia rupicola LEBEL ex LE JOLIS, *Mém. Soc. Nat. Sci. Chebourg* 7: 274 (1860)

Syn.: *Spergularia rupestris* LEBEL, *Spergularia lebeliana* ROUY

$2n = 36$

Pobřeží Z Evropy (od Portugalska po V Británii a Irsko)

Spergularia australis (SAMP.) RATTER, *Bot. Jour. Linn. Soc.* 109: 322 (1992)

$2n = 40 ?$ (viz výše)

Tento druh byl v minulosti popisován jako *Spergularia rupicola* LEBEL ex LE JOLIS var. *australis* SAMP. Teprve RATTER (1992) na základě jistých morfologických odlišností popsal taxon jako samostatný druh.

Portugalsko, Španělsko

Spergularia macrorhiza (REQ.) HEYNH., *Nomencl. Bot.* 2: 689 (1864)

$2n = 36, 54$ (VERLAQUE 1992)

Sardinie, Sicílie, JV Itálie

Spergularia tangerina P. MONNIER, *Feddes Repert.* 69: 50 (1964)

$2n = 18$

J Španělsko, J Portugalsko, J Francie, Korsika

Spergularia diandra (GUSS.) BOISS., *Fl. Or.* 1: 733 (1867)

Syn.: *Spergularia salsuginea* FENZL

$2n = 18$

Pyrenejský a Balkánský pol., JV Rusko

Spergularia purpurea (PERS.) G. DON fil., *Gen. Syst.* 1: 425 (1831)

Syn.: *Spergularia longipes* ROUY

$2n = 18, 36$

Portugalsko, Španělsko

Spergularia nicaensis SARATO ex BURNAT, *Fl. Alp. Marit.* 1: 269 (1892)

$2n = 36$

J pobřeží Španělska a Francie, Z a V pobřeží Itálie, Korsika

Spergularia capillacea (KINDB. et LANGE) WILLK. in WILLK. et LANGE, *Prodr. Fl. Hisp.* 3: 163 (1874)

$2n = 18$

Španělsko, Portugalsko

Spergularia bocconii (SCHEELE) ASCHERSON et GRAEBNER, *Syn. Mitteleur. Fl.* 5(1): 849 (1919)

Syn.: *Spergularia campestris* sensu WILLK. et LANGE, non (L.) ASCH., *Spergularia atheniensis* (HELDL. et SART.) ASCH. et SCHWEINF.

$2n = 18$ (GALLAND 1988), 36

Pobřeží od JZ Británie až po Balkánský pol.

Spergularia heldreichii FOUC. ex E. SIMON et P. MONNIER, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 105: 263 (1958)

$2n = 36$

Pobřeží Portugalska, Španělska, Francie a Itálie, Baleárské ostrovy, Korsika

Spergularia segetalis (L.) G. DON fil., *Gen. Syst.* 1: 425 (1831)

Syn.: *Delia segetalis* (L.) DUMORT

$2n = 18$

Z a JZ Evropa, Itálie, Německo, Polsko. J Rusko (FRIEDRICH 1979). DOSTÁL (1989) uvádí výskyt na Slovensku (Rimavská Sobota).

Z evropského území jsou ještě udávány následující 2 druhy:

Spergularia lycia P. MONNIER et QUÉZEL, *Candollea* 25: 359 (1970)

Taxon udáván z jediné lokality v horách Z Kréty, jeho hodnota však není jistá.

Spergularia melanocaulos MERINO, *Algunas Pl. Rar.* 26 (1895)

Taxon udáván ze Z Španělska, RATTER (1992) jej však považuje za omyl vzniklý jako popis *S. marina*.

2.4 Druhy rodu *Spergularia* v České republice

V této sekci uvádím přehled čtyř u nás rostoucích druhů rodu *Spergularia* spolu s jejich podrobnější charakteristikou. Otázky hybridizace jsou zmíněny v samostatné kapitole. Není-li uvedeno jinak, jsou údaje převzaty z prací DVOŘÁK (1990a), HARTMAN et RABELER (2005), FRIEDRICH (1979), RATTER (1976) a MONNIER et RATTER (1993). Syntaxonomická nomenklatura dle MORAVEC (1995).

2.4.1 *Spergularia maritima*

Spergularia maritima (ALL.) CHIOV., *Ann. Bot. Roma* 10: 22 (1912) – kuřinka obroubená
Syn.: *Arenaria media* L., *Sp. Pl.* ed. 2: 606 (1762) – *Spergularia media* (L.) C. PRESL, *Fl. Sicul.*: 161 (1826) – *Spergularia marginata* (DC.) KITTEL, *Taschenb. Fl. Deutschl.* ed. 2: 1003 (1844) – *Spergularia salina* J. et C. PRESL ssp. *marginata* (DC.) ČELAK., *Prodr. Fl. Böhm.* 3: 491 (1875) – *Spergularia rubra* (L.) J. et C. PRESL ssp. *marginata* (DC.) ČELAK., *Österr. Bot. Z.* 20: 48 (1870) – *Spergularia halophila* MARSS. var. *media* (L.) MARSS., *Fl. Neu-Vorpommern* 77 (1869)

2.4.1.1 Morfologická charakteristika

Většinou vytrvalé byliny se zdřevnatělým ztlustlým kořenem. Lodyhy vzpřímené, vystoupavé či poléhavé; 7–30 cm dlouhé, již od báze mírně či silně větvené, lysé nebo častěji v horní části žláznatě chlupaté. Listy na příčném řezu povětšinou oblé, 0,5–4 cm dlouhé, čárkovité, špičaté až hrotité, masité. Palisty široce až úzce trojúhelníkovité, 2,5–6 mm dlouhé, zpravidla dlouze zašpičatělé, suchomázdřité, vytrvalé. Axilární svazečky listů chudé. Květní stopky 6–14 mm dlouhé, hustě žláznatě chlupaté. Kališní lístky na bázi srostlé, vejčité kopinaté až kopinaté, 4–6 mm dlouhé, s lemem 0,1–0,5 mm širokým, tupé až špičaté, hustě žláznatě chlupaté. Korunní lístky široce eliptické až eliptické, bílé až světle růžové, 2,5–5,2 mm dlouhé. Tyčinek převážně 9–10 (počet fertálních tyčinek však může kolísat mezi 0–10(–11), STERK 1969). Tobolky víceméně delší než kalich, 4,5–8 mm dlouhé. Semena čočkovitá, 0,5–1,5 mm dlouhá, tmavě mahagonová, hladká, většinou s lemem dosahujícím šířky až 0,5 mm. Nezřídka se objevují tobolky, ve kterých jsou nejvýše položená semena bez lemu. Počet bezkřídlých semen je obvykle větší v horních tobočkách plodenství. Celkový poměr počtu bezkřídlých a okřídlených semen se liší u jednotlivých rostlin v závislosti na stanovišti (STERK 1969). Doba květu červenec až říjen.

2.4.1.2 Reprodukční systém

Převažujícím reprodukčním systémem je autogamie, na rozdíl od *S. salina* se však ve větší míře vyskytuje i alogamie. STERK et DIJKHUIZEN (1972) prostřednictvím genetických analýz

odhadli podíl cizosprášení na 8%–15%. STERK (1969) prokázal, že tento druh má (narozdíl od *S. salina*) k cizosprášení také lépe uzpůsobenou květní stavbu. Především, blizna dozrává až po otevření květu a oddálení prašníků, tudíž samoopylení ve fázi poupěte je vyloučeno. K vyšší navštěvovanosti opylovači (oproti *S. salina*) po rozkvětu pak napomáhá větší nabídka nektaru, delší doba kvetení a relativně velké rozměry květu (STERK 1969).

2.4.1.3 Vnitrodruhové členění

V kontinentální Evropě rostoucí rostliny patří k nominátnímu poddruhu ssp. *maritima*, jehož semena mají hladké osemení a zřetelný lem různé šířky.

Rostliny se všemi semeny bezkřídlymi (nebo maximálně s velmi úzkým lemem) jsou udávány jako ssp. *angustata* (CLAVAUD) GREUTER et BURDET, *Willdenowia* 12: 190 (1982) (nebo též varieta či forma). Rostou podél Z pobřeží Evropy od Španělska přes Britské ostrovy až po Skandinávii. Podle STERKA (1969) se však zdá, že toto členění nemá opodstatnění, neboť oba „poddruhy“ se v Z Evropě vyskytují na mnoha stanovištích pohromadě a tvoří kontinuální přechody, a tudíž oba taxony mají nanejvýš hodnotu formy.

MONNIER et RATTER (1993) udávají ještě ssp. *tunetana* (MAIRE) GREUTER et BURDET, *Willdenowia* 12: 191 (1982), která je popsána pouze ze Z Sicilie, vyznačuje se bradavičnatými, okřídlenými nebo neokřídlenými semeny a bývá také popisována jako samostatný druh *Spergularia tunetana* (MAIRE) JALAS, *Ann. Bot. Fenn.* 20: 110 (1983). RATTER (1976) se v rámci intraspecifických hybridizačních experimentů pokoušel křížit jedince tohoto poddruhu s jedinci pocházejícími z normálních populací *S. maritima*. Výsledkem bylo vysoce sterilní potomstvo (fertilita jen asi okolo 1%), čímž autor prokázal značnou reprodukční izolovanost *S. maritima* ssp. *tunetana*.

2.4.1.4 Karyologie

Jednoznačně převládají diploidní rostliny ($2n = 2x = 18$). RATTER (1964) (založeno na BLACKBURN et MORTON 1957) uvádí ojedinělý výskyt tetraploidního počtu ($2n = 4x = 36$) u několika vzorků z Velké Británie. Z jejich semen pak ovšem vyrostli normálně diploidní jedinci, z čehož autor usuzuje, že by se mohlo jednat o chybně interpretovanou endopolyploidii či o jednoho abnormálního jedince.

2.4.1.5 Výskyt a rozšíření

Obligátní halofyt rostoucí převážně na slaných mokřinách a plážích podél mořského pobřeží. Ve vnitrozemí obývá hlavně vnitrozemská slaniska, slané louky, okolí minerálních

pramenů a bahnitě okraje rybníků. Roste ve slanomilných společenstvech svazů *Puccinellion limosae* (diagnostický druh), *Thero–Salicornion strictae* a *Cypero–Spergularion salinae*.

V ČR se vzácně vyskytovala v SZ Čechách, na J Moravě a zavlečená na Ostravsku. Ze všech lokalit v Čechách však již vymizela (Č. Ondráček, M. Ducháček – písemné sdělení) a v současnosti přežívá jen na pár místech na jižní Moravě (pravděpodobně pouze na slaniscích Nesyt, Dobré Pole a Novosedly; V. Grulich – písemné sdělení; pro popis historického rozšíření na jižní Moravě viz též GRULICH 1987).

Druh je považován za kriticky ohrožený (kategorie C1, PROCHÁZKA 2001).

Kromě ČR se ve střední Evropě vyskytuje ještě v Německu, Rakousku a pravděpodobně i na Slovensku, kdysi též v Polsku (DOSTÁL 1989, ZAJĄC et ZAJĄC 2001, SZAFER et al. 1967, KLOSS et SUCCOW 1966, FRIEDRICH 1979, FISCHER 2005).

Celkově je druh rozšířen podél pobřeží Evropy od Skandinávie až po Černé moře, včetně vnitrozemských slanisek stř., Z a JV Evropy; dále pak v JZ až stř. Asii a S (ojediněle J a JZ) Africe. Zavlečen v USA, J Americe, V Asii a Austrálii.

2.4.2 *Spergularia salina*

Spergularia salina J. et C. PRESL, *Fl. Čech. 95* (1819) – kuřinka solná

Syn.: *Arenaria rubra* L. var. (β) *marina* L., *Sp. Pl.*: 423 (1753) – *Spergularia marina* (L.) GRIESB., *Spicil. Fl. Rumel.* 1: 213 (1843) – *Lepigonum medium* WAHLBERG, *Fl. Gothoburg.* 1: 45 (1820) – *Spergularia rubra* (L.) J. et C. PRESL ssp. *salina* (J. et C. PRESL) Čelak., *Österr. Bot. Z.* 20: 48 (1870) – *Spergularia halophila* MARSS. var. *marina* (L.) MARSS.

2.4.2.1 Morfologická charakteristika

Jednoleté, vzácně víceleté byliny s nitřovitým nebo mírně ztlustlým kořenem. Lodyhy poléhavé, vystoupavé až vzpřímené; od báze větvené, 5–25 cm dlouhé, alespoň v horní části žláznatě chlupaté. Listy na příčném řezu většinou oblé, 0,8–4 cm dlouhé, tupé, zašpičatělé až krátce hrotité; axilární svazečky listů obvykle chybí. Palisty široce až úzce podlouhle trojúhelníkovité, 1–3,5 mm dlouhé, zpravidla zašpičatělé, suchomázdřité, vytrvalé. Květní stopky 4–13 mm dlouhé, řídce žláznatě chlupaté až téměř lysé. Kališní lístky na bázi srostlé, vejčité eliptické až kopinaté, 3–5 mm dlouhé, s 0,1–0,5 mm širokým lemem, tupé až špičaté, žláznatě chlupaté až lysé. Korunní lístky eliptické, růžové až bílé, 1,7–3,0 mm dlouhé. Tyčinek (0–)2–5(–10) (počet může kolísat podobně jako u předchozího druhu, ale bývá menší, STERK 1969). Tobolky víceméně delší než kalich, 3–6 mm dlouhé. Semena podkovovitě diskovitá, na obvodu se ztlustlým valem, 0,5–0,8 mm dlouhá, hnědá, hladká, avšak na ztlustlém valu často mírně bradavčitá; blanitý lem většinou chybí, avšak některé rostliny mohou produkovat větší či menší počet okřídlených semen. Poměr počtu okřídlených a

neokřídlených semen na rostlině koreluje se stanovištními podmínkami podobně jako u předchozího druhu (STERK 1969). Doba květu červen až říjen.

2.4.2.2 Reprodukční systém

Převažujícím reprodukčním systémem je autogamie, k alogamii (narozdíl od *S. maritima*) dochází pouze v malé míře. STERK et DIJKHUIZEN (1972) stanovili podíl alogamie na pouhých 1%–2%. STERK (1969) zjistil, že k opylování vlastním pylem jsou květy tohoto druhu také lépe uzpůsobeny. Prašníky totiž dozrávají již ve fázi poupěte, přičemž se naklánějí k blizně, která je v této době již také aktivní, tudíž samoopylení přichází automaticky ještě před vlastním rozkvetem. Po rozkvetení je pravděpodobnost návštěvy opylovače snížena kratší dobou kvetení, menší zásobou nektaru a do jisté míry i menší velikostí květů (v porovnání se *S. maritima*). Opylovací pokusy nicméně prokázaly, že při umělém cizosprášení dochází k normálnímu vývoji semen, tudíž bariéry alogamie jsou pouze vnější.

Pozn.: KOVÁTS et SZUJKÓ–LACZA (1979) ve své práci o rodu *Spergularia* v Maďarsku uvádí druh jako křížence pravděpodobně vzniklého hybridizací mezi *S. maritima* a *S. rubra* na místech jejich společného výskytu. Tato teorie je však značně scestná, neboť autoři se opírají pouze o morfologické charakteristiky bez jakéhokoli experimentálního ověření a v žádné jiné práci se žádná takováto úvaha neobjevuje.

2.4.2.3 Karyologie

Druh je tetraploidní ($2n = 4x = 36$). Existují však i ojedinělé údaje o nálezů diploidních rostlin (KHATOON et ALI 1993, BJÖRKVIST et al. 1969).

2.4.2.4 Výskyt a rozšíření

Obligátní halofyt obývající především písčiny na mořském pobřeží; dále pak vnitrozemská slaniska, okolí minerálních pramenů, zasolené břehy rybníků, dříve též vesnická bahniště (srov. TOMAN 1976, ŠMARD 1953, SKALICKÝ et SKALICKÁ 1966). Vyskytuje se ve slanomilných společenstvech svazů *Cypero–Spergularion salinae* (diagnostický druh) a *Thero–Salicornion strictae*.

V ČR roste vzácně v SZ a stř. Čechách a na J Moravě. V posledních letech však dochází k ústupu z přirozených stanovišť v důsledku jejich degradace. Namísto toho se druh intenzivně šíří podél solených silničních tahů, a to nejen u nás, ale i v západní Evropě (SCHNEDLER et BÖNSEL 1987, HETZEL 2006). Není přitom vůbec jisté, mají-li tyto populace návaznost na původní populace z českých slanisk. Spekuluje se o imigraci rostlin ze západní Evropy (M. Ducháček – písemné sdělení).

Kriticky ohrožený taxon (C1, PROCHÁZKA 2001).

Ve střední Evropě se dále ještě vyskytuje v Německu, Rakousku, Polsku i na Slovensku (DOSTÁL 1989, ZAJĄC et ZAJĄC 2001, SZAFER et al. 1967, FRIEDRICH 1979, FISCHER 2005).

Celkově je druh rozšířen podél pobřeží Evropy od Skandinávie až po Balkán, včetně vnitrozemských lokalit ve všech částech kontinentu. Dále pak od Černého moře až po S Mongolsko, méně v S Africe, na V Sibiři a Dálném východě. Rovněž v S i J Americe. Zavlečen v J Africe a na Novém Zélandu.

2.4.3 *Spergularia rubra*

Spergularia rubra (L.) J. et C. PRESL, *Fl. Čech.* 94 (1819) – kuřinka červená

Syn.: *Arenaria rubra* L., *Sp. Pl.* 423 (1753) – *Spergularia campestris* (L.) ASCHERSON, *Fl.*

Brandenburg 1: 94 (1860) – *Spergularia radicans* J. et C. PRESL, *Delic. Prag.* 64 (1822)

2.4.3.1 Morfologická charakteristika

Jednoleté až vytrvalé byliny, lysé nebo v horní části žláznatě chlupaté. Lodyhy od báze větvené; plazivé, poléhavé až vzpřímené; 5–25 cm dlouhé. Listy na příčném řezu ploché, čárkovité, bylinné, 0,5–3 cm dlouhé, špičaté; axilární svazečky listů vyvinuty. Palisty trojúhelníkovité až úzce trojúhelníkovité, 3–5 mm dlouhé, zašpičatělé, vytrvalé, suchomázdřité. Květní stopky 3–8 mm dlouhé. Kališní lístky na bázi srostlé, vejčitě kopinaté až kopinaté, 2,2–4,5 mm dlouhé, s 0,1–0,5 mm širokým lemem, lysé nebo žláznatě chlupaté, tupé až zašpičatělé. Korunní lístky eliptické, růžové, 1,2–3,6 mm dlouhé. Tyčinek 5–10. Prašníky 0,3–0,9 mm dlouhé. Tobolky 2,8–5,5 mm dlouhé, zdělí kalicha nebo delší. Semena krátce kyjovitá, na obvodu zpravidla s vystouplým valem, rozměry 0,4–0,7 × 0,3–0,6 mm, hnědá, řídce porostlá válcovitými bradavkami 0,01–0,03 mm vysokými, nekřídlatá. Doba květu květen až říjen.

2.4.3.2 Reprodukční systém

Reprodukčním systémem je jak auto-, tak i alogamie (RATTER 1976).

2.4.3.3 Vnitrodruhové členění

Druh bývá různými autory členěn na řadu taxonů (např. FRIEDRICH 1979, DVOŘÁK 1990a), které však mají nanejvýš hodnotu variety. Zde je přehled nejzmiňovanějších:

Nejčastěji se vyskytující rostliny bývají označovány jako **var. rubra** (var. *typica* ASCH. et GR.). Jsou jednoleté až krátce víceleté, nejčastěji alespoň v horní části žláznatě chlupaté (f. *arenosa* FIORI, včetně subf. *subvestita* ZAP.) nebo v horní části či celé lysé (f. *glaberrima* (HORNEM.) E. H. L. KRAUSE, syn. f. *glabrata* KOBATH). Jedinci s prodlouženými lodyžními články, většími květy a semeny, dužnatými listy a široce vejčitými palisty odpovídají f.

pinguis GÜRKE. Z území ČR také DVOŘÁK (1990a) uvádí výskyt robustních forem s většími pylovými zrny a semeny, u kterých však nebyl prokázán jiný chromozomový počet než $2n = 36$. Sbírány byly i monstrózní rostliny s nazelenalými květy.

K var. *perennas* (KINDB.) GÜRKE bývají řazeny velké, vytrvalé rostliny s lodyhami až 30 cm dlouhými.

Var. *alpina* (BOISS.) WILLK. zahrnuje jedince s krátkými, často vzpřímenými a hustě nahloučenými lodyhami. Je známa z exponovaných vysokohorských stanovišť v Alpách.

Var. *radicans* (PRESL) GÜRKE (syn. *Spergularia radicans* J. et C. PRESL) jsou víceleté a do kruhu rozložené rostliny s kořenujícími lodyhami, žláznatě chlupaté (f. *laricina* W. CHRISTIANS) či lysé (f. *glabra* W. CHRISTIANS).

Z rybníčních oblastí J Čech je známa f. *longipes* (LANGE) GÜRKE, jež má dolní plodní stopky dlouhé 12–19 mm.

Je pravděpodobné, že většina těchto odchylek je podmíněna prostředím a jejich statut by měl být hodnocen nanejvýš jako forma. Jiným případem je *Spergularia rubra* f. *longipes* (viz níže).

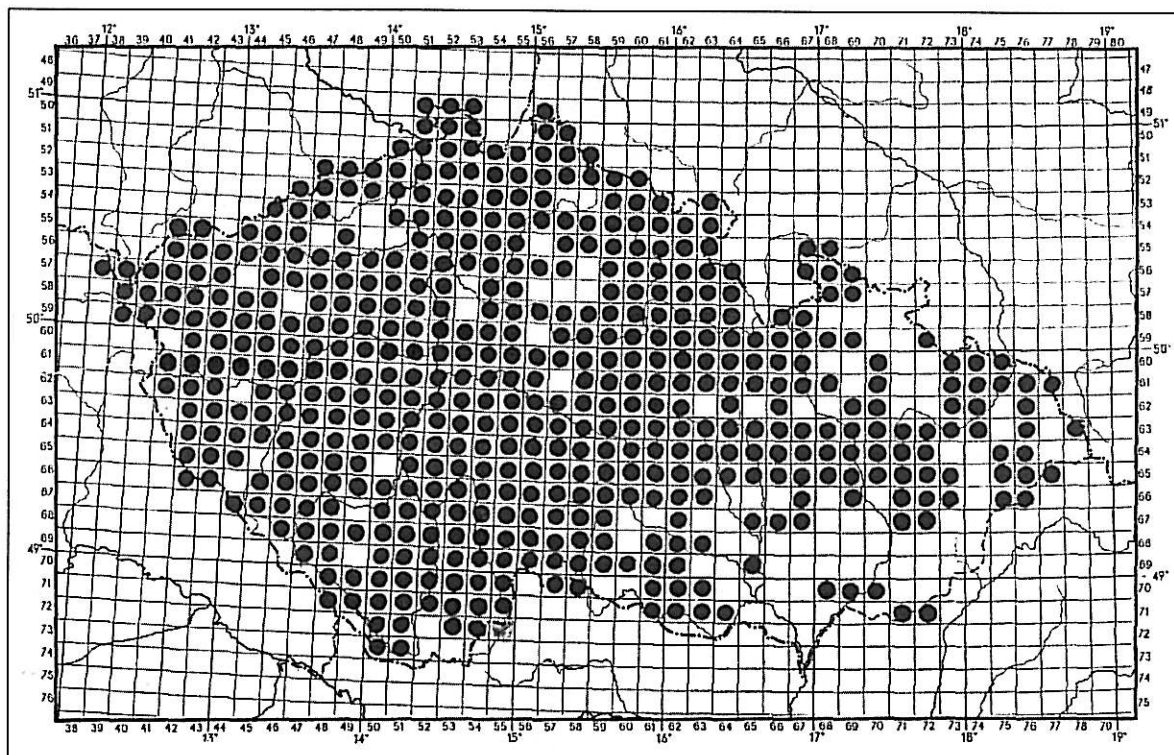
2.4.3.4 Karyologie

U druhu jsou nejčastější tetraploidi ($2n = 4x = 36$). Z J Francie a bývalé Jugoslávie jsou však udávány i hexaploidní rostliny ($2n = 6x = 54$), což je druhá nejvyšší ploidní úroveň zaznamenaná u rodu *Spergularia*. Tyto rostliny jsou pak mnohem robustnější než tetraploidní jedinci (RATTER 1964). FERNANDES et LEITAO (1971) uvádějí navíc také diploidní ($2n = 2x = 18$) a triploidní ($2n = 3x = 27$) rostliny. Údaj o triploidních rostlinách ovšem vznikl chybnou interpretací práce RATTER (1964), neboť zde uvedené číslo 27 patří buňkám při meiotickém dělení ($n = 27!$), a tudíž náleží hexaploidním jedincům. I když není těžké si představit, že by takové rostliny mohly splynutím gamet tetraploida a diploida vznikat, v literatuře o takovém případě žádný údaj neexistuje.

2.4.3.5 Výskyt a rozšíření

Preferuje písčité až hlinitopísčité, suché až mírně vlhké a kyselé až neutrální (vždy nevápnité) půdy na různých stanovištích, jako jsou okraje polí a cest, lesní světliny a paseky, obnažená rybníční dna a břehy tekoucích i stojatých vod, někdy i obnažené rašelinné půdy. Stejně tak se vykytuje i jako synantrop v městských trávnících, narušených místech a podél silnic. Převážně ve společenstvech svazů *Polygonion avicularis* a *Radiolion linoidis* (diagnostický druh).

V ČR se vyskytuje v celém území od nížin do hor roztroušeně až hojně (obr. 5). Rovněž v rámci evropského kontinentu je to druh hojný, rostoucí na většině území od Z až po V Evropu. Mimo evropské území se vyskytuje v celém mírném až subtropickém pásmu severní polokoule, přičemž do USA, J Afriky, J Ameriky, Austrálie a na Nový Zéland byla zavlečena. Jedná se zřejmě o nejrozšířenější druh rodu.



Obr. 5: Rozšíření druhu *Spargularia rubra* v České republice. Převzato ze SLAVÍK (1986).

2.4.4 *Spargularia echinosperma*

Spargularia echinosperma (ČELAK.) ASCHERSON et GRAEBNER, *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 11: 517, 519 (1893) – kuřinka ostnosemenná

Syn.: *Spargularia rubra* (L.) J. et C. PRESL ssp. *echinosperma* Čelak., *S.-B. Königl. Böhm. Ges. Wiss.* 1881/1: 8 (1882)

2.4.4.1 Morfologická charakteristika

Jednoleté, žláznatě chlupaté byliny s nit'ovitým kořenem. Lodyhy přímé až poléhavé, 2,5–8 cm dlouhé, od báze větvené nebo nevětvené, v uzlinách ztlustlé. Listy na příčném řezu ploché, 0,5–3,5 cm dlouhé, bylinné, tupé (dolní) až hrotité (horní); axilární svazečky listů obvykle chybí. Palisty stlačeně okrouhle vejčité až stlačeně trojúhelníkovitě vejčité, 0,6–1,3 mm dlouhé, opadavé, suchomázdřité. Květní stopky 4–16 mm dlouhé. Kališní lístky na bázi srostlé, kopinaté až vejčité, 2,5–3,5 mm dlouhé, s 0,1–0,5 mm širokým lemem, tupé. Korunní lístky úzce obvejčité až obkopinaté, růžové, 2,1–3,2 mm dlouhé. Tyčinek 5–10. Prašníky 0,1–

0,5 mm dlouhé. Tobolky 2,8–4 mm dlouhé, kratší až delší než kalich. Semena krátce kyjovitá, rozměry 0,3–0,6 × 0,2–0,5 mm, černá, nekřídlatá; semení hustě porostlé ostnitými bradavkami 0,02–0,04 mm vysokými. Doba květu květen až říjen.

2.4.4.2 Reprodukční systém

O reprodukčním systému nejsou žádné podrobnosti známy. Pravděpodobně se vyskytuje jak alogamie, tak i autogamie.

2.4.4.3 Karyologie

Dosud zjištěné údaje ukazují, že druh je diploidní ($2n = 2x = 18$). BJÖRKVIST et al. (1969) však u dvou vzorků z jižního Španělska (provincie Cádiz, Puerto Real) uvádí $2n = 36$. DVOŘÁK (1990a) se domnívá, že tento počet patří taxonu *Spergularia rubra* (L.) J. et C. PRESL ssp. *radiata* MAIRE (MAIRE 1932) a nikoli *S. echinosperma*, avšak nikde se tématu nevěnuje podrobněji. Žádná z dalších nalezených studií (kterých není moc) neukázala jiný než diploidní stav.

2.4.4.4 Výskyt a rozšíření

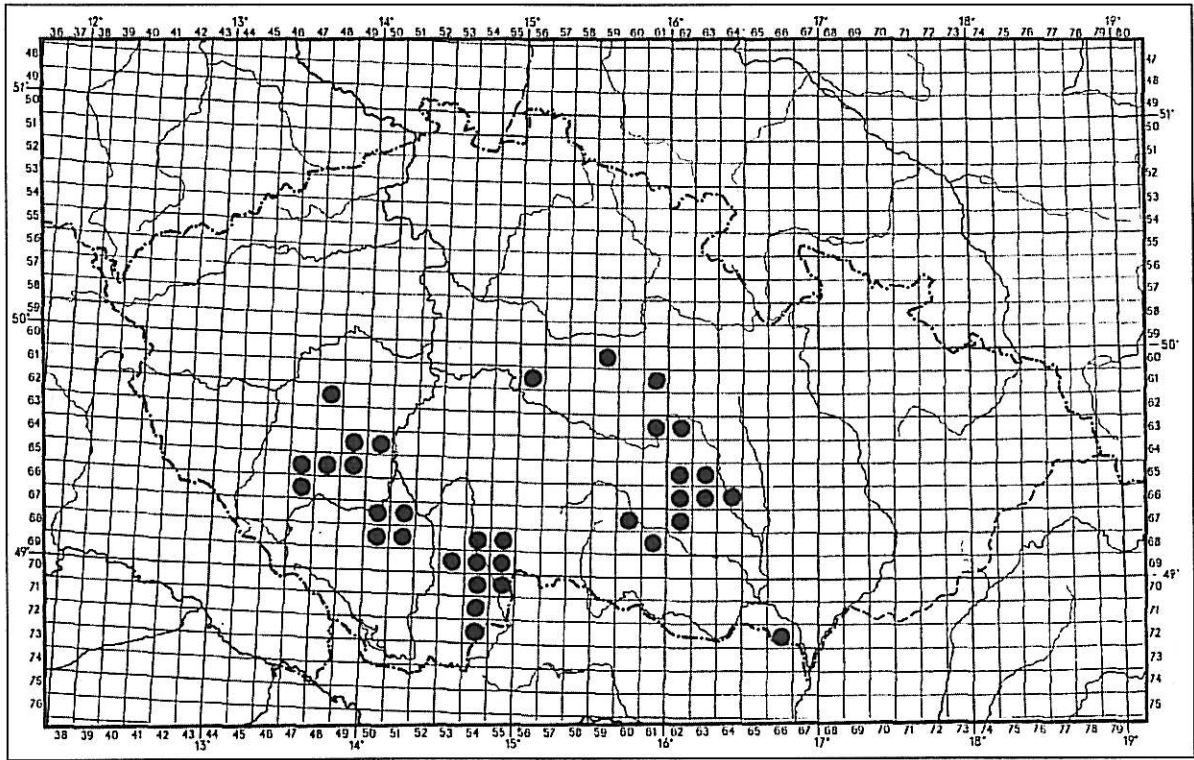
Obnažená písčité rybníční dna, občas zaplavované písčité okraje rybníků i tekoucích vod. Ve společenstvech svazů *Elatini–Eleocharition ovatae* (diagnostický druh) a *Radiolion linoidis*.

V ČR je známa především z rybníčních oblastí J Čech, a také Z a V Čech a J Moravy (viz též HADAČ 1977)(obr. 6). Dříve se vyskytovala roztroušeně až poměrně hojně na dnech a březích letněných rybníků. V současné době se však z ekonomických důvodů od letnění rybníků stále více upouští (ŠUMBEROVÁ 2006, ŠUMBEROVÁ et al. 2005 et 2006) a spolu s tím klesá i počet výskytů druhu.

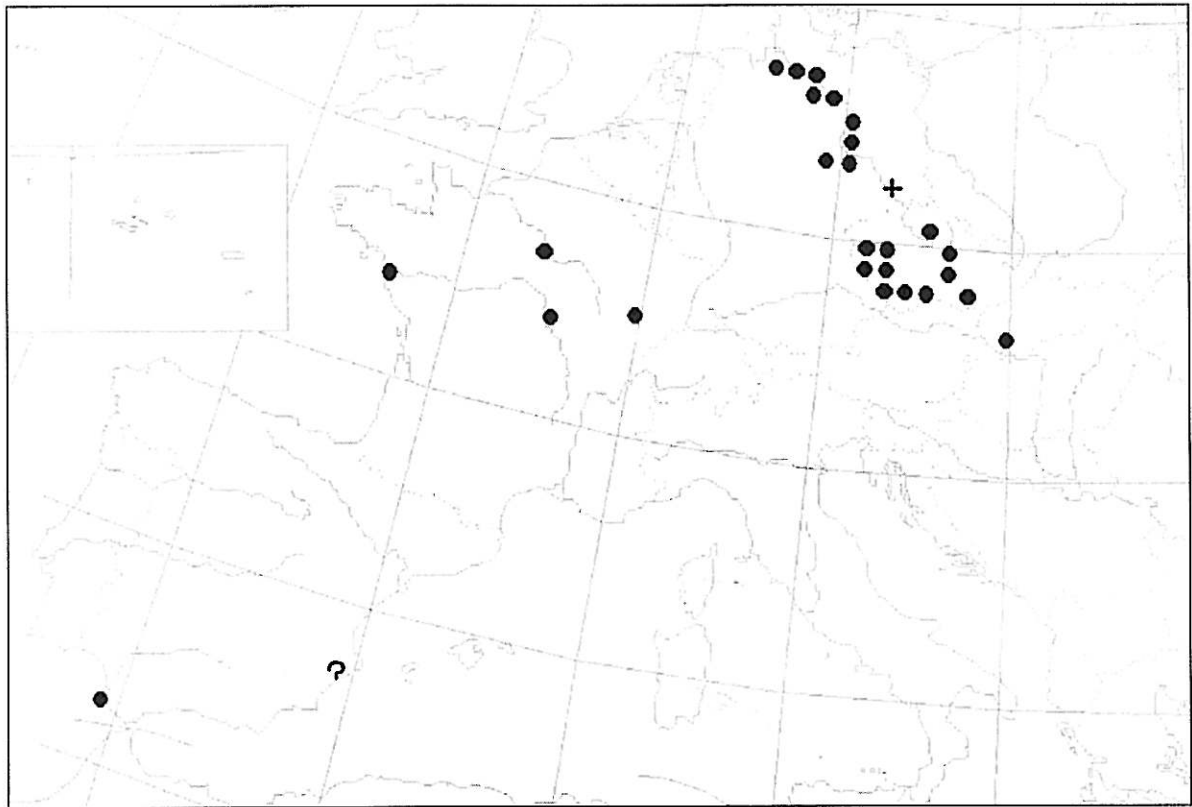
Jedná se o silně ohrožený taxon (C2, PROCHÁZKA 2001).

Kromě ČR se kuřinka ostnosemenná vyskytuje ještě v Německu (údolí Labe), Rakousku, Slovensku (popsána jediná lokalita u obce Kolárovo; DOSTÁL 1989, DVOŘÁK 1979) a Polsku (údolí dolní Visly, kdysi?) (ZAJĄC et ZAJĄC 2001, SZÁFER et al. 1967, FRIEDRICH 1979, DVOŘÁK 1990a, FISCHER 2005). MONNIER et RATTER (1993) uvádí ještě výskyt ve Francii, což podporuje i MONNIER (1973), a jednu lokalitu v J Španělsku (pravděpodobně shodná s Björkvistovou, viz níže)(obr. 7). MONNIER (1968) též popisuje výskyt druhu v Maroku. Dle DVOŘÁKA (1990a) však „lokality z Portugalska a SZ Afriky náležejí jiným druhům“. Autor přitom v žádné ze svých prací nekomentuje, jak k tomuto závěru došel. Morfologické charakteristiky druhu ve výše zmiňovaných pracích víceméně popisu druhu odpovídají.

Kuřinka ostnosemenná měla též být údajně zavlečena do čtyř států USA (HARTMAN et RABELER 2005, ROSSBACH 1940). Morfologické popisy taxonu v uvedených pracích se však zcela neshodují s popisy evropských autorů. Nejnápadnějším rozporem je tvrzení, že semena mají stříbrný nádech a mohou být okřídlená. Není tedy opět jisté, jedná-li se o stejný taxon. Teoreticky by, alespoň v části případů, mohlo jít o záměnu s habituelně podobnou *S. diandra*, jež byla do Ameriky rovněž zavlečena (ROSSBACH 1940).



Obr. 6: Rozšíření druhu *Spergularia echinosperma* v České republice. Převzato ze SLAVÍK (1986).



Obr. 7: Rozšíření druhu *Spergularia echinosperma* v Evropě dle JALAS et SUOMINEN (1972–1996).

2.5 Hybridizace

2.5.1 Hybridizace obecně

Mezidruhová hybridizace je u cévnatých rostlin poměrně častým jevem a bylo prokázáno, že hraje velmi významnou roli při procesu speciace (ELLSTRAND *et al.* 1996). Může k ní docházet buď mezi taxony se stejnou ploidní úrovní, nebo s úrovní odlišnou. V prvním případě se za normálních podmínek potomstvo co do počtu chromozomů s rodiči shoduje, v druhém odpovídá obvykle jeho ploidní úroveň aritmetickému průměru rodičovských ploidních úrovní. Tato jednoduchá situace je však komplikována skutečností, že u cévnatých rostlin může občas, díky selhání meiotického mechanismu, docházet k vývoji neredukovaných gamet, nesoucích plnou chromozomovou sádku. Dojde-li k hybridizaci právě prostřednictvím neredukovaných gamet, může vzniklé potomstvo vykazovat jiné ploidní úrovně, než by odpovídalo výše zmíněným pravidlům. Například, máme-li rodiče diploida a tetraploida, potomci budou v obvyklém případě triploidní. Vyvine-li se však u diploidního rodiče neredukovaná gameta, která splyne s normální gametou od tetraploida, vyrostे tetraploidní organismus, jenž bude mít dvě chromozomové sádky od jednoho a dvě od druhého rodiče. Obdobně, dojde-li ke splnutí neredukované gamety tetraploida a redukované gamety diploida, vznikne pentaploid. A nakonec, splynou-li obě neredukované gamety, vyrostе hexaploidní organismus. Navíc může dojít i k situaci, kdy se ploidní úroveň hybrida samovolně zvýší díky alopolyloidizační události. Tak může například z triploidní zygoty vyrůst rostlina, jež je hexaploidní. Vše výše uvedené se samozřejmě nemusí nutně týkat jen hybridizace mezidruhové, ale stejně tak se mohou křížit jedinci různých ploidních úrovní v rámci druhu. Dlužno podotknout, že ne každé splnutí gamet odlišných cytotypů musí znamenat úspěšnou hybridizaci. Přítomnost vnitřních hybridizačních bariér je velmi častá a schopnost vzniku (plodných) kříženců se značně liší skupinu od skupiny (BRIGGS *et WALTERS* 1997).

Je-li tedy vzniklé hybridní potomstvo schopné reprodukce, může zůstat buďto odkázáno pouze na nepohlavní rozmnožování (např. agamospermie nebo vegetativní množení), jež může stabilizovat vzniklou hybridní linii, což je případ nejčastější u vytrvalých rostlin; nebo může být schopné (byť třeba jen občasné) vlastní generativní reprodukce (ELLSTRAND *et al.* 1996). Obecně se dá říci, že úspěšná generativní reprodukce nastává spíše u hybridů se sudou ploidní úrovní, protože v případě lichých chromozomových sádek pravděpodobněji dochází k nerovnoměrnému průběhu meiozy, následkem čehož jsou takto vzniklé gamety

neživotaschopné. Vyvine-li se fertilní potomstvo, může pak často docházet ke zpětnému křížení s rodičovskými druhy. Výsledkem opakovaného zpětného křížení může být introgrese genů jednoho rodičovského druhu do druhu druhého. Takoví jedinci pak obvykle vykazují převážně znaky druhu, který byl zasažen introgrésí, s tím, že se na nich mohou vyskytnout znaky odpovídající druhu druhému (v případě, že vnesené alely kódují nějaký fenotypově detekovatelný znak). V těchto případech často dochází ke vzniku hybridních rojů, kdy je možno v populacích pozorovat kontinuální přechody morfologických znaků mezi rodičovskými druhy a přesné druhové určení jedinců je značně ztíženo.

2.5.2 Hybridizace v rodě *Spergularia*

Hybridizací v rodě *Spergularia* se intenzívně zabýval RATTER (1964–1976). V sérii několika článků zkoumal možnosti křížení mezi 13, převážně evropskými, druhy a obecné trendy hybridizace u těchto druhů. Zjistil, že mezi mnoha z nich existují větší či menší bariéry mezidruhového křížení. Ve většině případů, kdy ke splnutí gamet došlo, se vyvinula pouze neklíčivá semena. Došlo-li přesto k vyklíčení, vzniklí hybridi během růstu uhynuli v důsledku chlorózy a nebo, přežili-li, byli (téměř) sterilní. Produkce většího podílu fertilních potomků byla omezena pouze na několik málo kombinací rodičovských druhů, z nichž všechny, až na jednu, zahrnovaly druh *S. purpurea* (2x nebo 4x). Fertilní kříženci byli téměř bez výjimky di- nebo tertaploidní (tzn. vzniklí z rodičů, jež se mezi sebou lišili o sudé násobky ploidní úrovně), jen ve dvou případech se jednalo o triploidy (*S. nicaeensis* /4x/ × *S. purpurea* /2x/ a *S. maritima* /2x/ × *S. purpurea* /4x/). Jedinci F₂ generace získaní samoopylením F₁-hybridů pak vykazovali převážně euploidní chromozomové počty, ovšem u každé linie se vyskytla i řada aneuploidů a polyploidů. Bez ohledu na ploidní úroveň vykazovali všechny F₂-linie (kromě jedné) opět nenulovou fertilitu. Z F₁ triploidní linie *S. nicaeensis* (4x) × *S. purpurea* (2x) se autorovi dokonce podařilo odvodit až F₄ generaci. Tyto rostliny však byly tetraploidní a vykazovaly značnou fertilitu a stálost morfologických znaků, ve kterých se jasně lišily od rodičovských druhů. Jednalo se tedy o nový, syntetický druh. K podobným hybridizačním událostem pravděpodobně může docházet i ve volné přírodě.

V následující části je uveden přehled zkoumaných hybridních kombinací zahrnujících české druhy (s výjimkou *S. rubra* × *echinosperma*, o kterých je pojednáno v samostatné kapitole).

2.5.2.1 *Spergularia rubra* × *S. salina*

Syn.: *Spergularia* ×*salontata* I. POP, *Fl. Republ. Pop. Rom.* 2: 109 (1953).

POP (1953) popisuje křížence následovně:

Lodyhy 10–19 cm dlouhé, vzpřímené, při bázi poléhavé. Listy na průřezu polokruhovitě, dužnaté, špičaté bez osinky, 0,5–1 mm široké, až 34 mm dlouhé. Palisty suchomázdřité, široce až úzce trojúhelníkovité, 2,5–3 mm dlouhé, na bázi 2 mm široké, na bázi srostlé. Květní stopky žláznatě chlupaté, v době květu zdéli květů nebo kratší (1–3 mm dlouhé), po odkvětu 1,5–3× delší než tobolky. Kališní lístky žláznatě chlupaté, 3,5–4 mm dlouhé. Korunní lístky o něco delší než kališní, růžovopurpurové. Tyčinek 8 (vzácně 6). Tobolky zdéli kalicha nebo delší. Semena obvejčitá, poněkud zploštělá, bradavičnatá, nekřídlatá, hnědá, 0,4–0,6 mm dlouhá. Doba květu červen až červenec.

Výskyt velmi vzácně na zasolených půdách tam, kde se vyskytují rodičovské druhy pospolu.

Uváděn např. z Rumunska, Německa (pobřeží Baltského moře, Brandenburg) i J Moravy (rybník Nesyt, S část Sedlecké zátoky; DVOŘÁK 1990a).

Možnost vzniku tohoto křížence potvrdil i RATTER (1965), když zkřížením jedinců *S. rubra* a *S. salina* získal životaschopné rostliny. Většina z nich však záhy uhynula následkem chlorózy, pouze pár procent z celkového počtu přežilo. Tito jedinci byli morfologicky intermediální mezi rodiči, avšak kompletně sterilní. Výše uvedené faktory snížené životaschopnosti a sterility tedy dobře vysvětlují vzácnost *S. ×salontata* v přírodě.

2.5.2.2 *Spergularia salina* × *S. maritima*

Kříženec mezi těmito dvěma druhy býval nezdávka popisován různými autory (např. FRIEDRICH 1979, ROTHMALER 1963). RATTER (1973) však umělým křížením zjistil, že vývoj životaschopného potomstva mezi uvedenými druhy je plně znemožněn aborcí vzniklého embrya. Nepodařilo se získat ani jediného životaschopného křížence. Je tudíž nepravděpodobné, že k hybridizaci dochází na přirozených lokalitách, a to i navzdory faktu, že *S. salina* a *S. maritima* spolu sdílejí velkou část svého areálu podél evropských pobřeží a mnohdy byl zaznamenán výskyt „přechodných forem“. Ony přechodné formy nejsou nic jiného než morfologické odchylky jednoho či druhého druhu a jejich popis jako kříženců byl dán nedostatečnou znalostí rozlišovacích znaků (STERK 1969).

2.5.2.3 *Spergularia rubra* × *S. maritima*

V otázce křížení těchto dvou druhů uvádí RATTER (1973) z části vznik života neschopných hybridů a z části aborci embryí, přičemž u většiny pokusů vůbec nedochází k vývoji plodů. Problematiku však autor v této ani v žádné z předchozích prací nijak nekommentuje a uvádí pouze velmi stručné výsledky ve formě tabulky. V žádné další práci se o této problematice nepodařilo najít žádnou zmínku.

2.6 Problematika druhu *Spergularia echinosperma*

Druh *Spergularia echinosperma* byl, vzhledem k jeho vzácnosti a skutečnosti, že roste převážně pouze ve střední Evropě, studován jen málo autory. Navíc bývá často zaměňován s morfologicky podobným druhem *S. rubra*. Nejvíce se jeho studiem zabýval DVOŘÁK (1979, 1989 et 1990a). Ten se pokusil zhodnotit relativní význam jednotlivých morfologických znaků pro rozlišení mezi *S. echinosperma* a *S. rubra*.

2.6.1 Morfologické rozdíly mezi *S. rubra* a *S. echinosperma*

V publikacích zabývajících se určováním druhů rodu *Spergularia* bývá pro rozlišení *S. rubra* a *S. echinosperma* použita řada více či méně relevantních znaků. DVOŘÁK (1979 et 1990a) se pokusil tyto znaky zhodnotit a nalézt optimální způsob pro rozlišení těchto dvou druhů. V následujících odstavcích uvádím přehled zkoumaných znaků spolu se stručnou diskuzí o jejich použitelnosti.

Počet tyčinek. Např. HROUDA (2002) uvádí tento znak jako použitelný v determinaci. *S. rubra* má mít obvykle 10 tyčinek, kdežto *S. echinosperma* obvykle 5. DVOŘÁK (1990a) však pro oba druhy uvádí počet 5–10, tudíž nepovažuje znak za obecně platný.

Listy. *S. echinosperma* má mít horní lodyžní listy s hrotitou špičkou, zatímco listy *S. rubra* mají být pouze špičaté, nehrotité (DVOŘÁK 1979). Tentýž autor (DVOŘÁK 1990a) však pro *S. rubra* uvádí znak „listy hrotité“. Ostatní autoři tyto znaky víceméně kombinují (viz např. HARTMAN et RABELER 2005, FRIEDRICH 1979).

Korunní lístky. U *S. rubra* mají být korunní lístky tmavě růžové a u *S. echinosperma* růžové (DVOŘÁK 1990a). Žádný z dalších autorů (kromě FRIEDRICH 1979) toto nepotvrzuje.

Květní stopky. *S. rubra* má květní stopky obvykle dlouhé 3–8 mm (DVOŘÁK 1990a). GÜRKE (1897) však uvádí taxon *Spergularia campestris* (= *S. rubra*) f. *longipes* (LANGE) GÜRKE, *Pl. Eur.* 2: 194, jenž má dle DVOŘÁKA (1979) mít dolní květní stopky 12–19 mm dlouhé, což odpovídá proporcím *S. echinosperma*. Vztah tohoto taxonu k *S. rubra* je nejasný,

stejně jako není jisté, kde autor zjistil uváděné hodnoty. V originální práci uvedeny nejsou. Samotná *S. echinosperma* je v tomto znaku poněkud variabilní. Některé populace (i typová) mají květní stopky 7–9(–14) mm dlouhé, což odpovídá původnímu Čelakovského popisu *S. rubra* ssp. *echinosperma* (ČELAKOVSKÝ 1882). Byly však nalezeny i populace, kde délka květních stopek nepřekračuje 4 mm (DVOŘÁK 1979).

Bradavičnatost semen. Semena *S. echinosperma* jsou hustě porostlá ostnitými bradavkami, přičemž semena *S. rubra* jsou též bradavčitá, ovšem méně hustě (DVOŘÁK 1990a). Toto potvrzují i ostatní autoři. Výška bradavek dle DVOŘÁKA (1990a et 1979) oba druhy průkazně neodlišuje.

Rozměry semen. DVOŘÁK (1979) zjistil průkazný rozdíl v rozměrech semen obou druhů. Průměrná délka semen *S. echinosperma* je 0,44 mm a průměrná šířka 0,35 mm. U *S. rubra* činí průměrná délka 0,51 mm a průměrná šířka 0,35 mm.

Barva osemení. Tento znak bývá často používán k rozlišení těchto druhů. *S. rubra* má mít semena hnědá a *S. echinosperma* černá. Sám DVOŘÁK (1990a) toto uvádí jako hlavní determinační znak. Tentýž autor (DVOŘÁK 1979) však tvrdí, že barva osemení nemůže být použita pro odlišení druhů. V tomto si autor zjevně odporuje.

Rozměry pylových zrn. DVOŘÁK (1979 et 1990a) zjistil, že oba druhy se v rozměrech pylových zrn liší. *S. rubra* je má 22–25 µm dlouhá a 21–23 µm široká; *S. echinosperma* 20–23 µm dlouhá a 18–21 µm široká.

Palisty. Tvar palistů se obecně považuje za v terénu nejlépe použitelný znak (DVOŘÁK 1979). *S. rubra* má palisty úzce trojúhelníkovité (3–5 mm dlouhé), delší než široké, lesklé, vytrvalé; zatímco *S. echinosperma* stlačeně okrouhle vejčité až stlačeně trojúhelníkovité (0,6–1,3 mm dlouhé, 1,5–1,8 mm široké), ne delší než široké, matné, záhy opadavé. Dle autora je právě tento znak, spolu s rozměry semen a pylových zrn, klíčový pro determinaci. Rozdíly v žádných dalších znacích v této práci nepřipouští.

2.6.2 Variabilita *S. echinosperma* jako možný důsledek hybridizace

DVOŘÁK (1990a) připouští možnost introgrese genů kuřinky červené do genotypu kuřinky ostnosemenné, což by mohlo vysvětlovat některé morfologické výkyvy zjištěné u *S. echinosperma*. Například výskyt populací *S. echinosperma* s květními stopkami jen okolo 4 mm dlouhými by mohl být vysvětlen hybridizací se *S. rubra*. Stejně vysvětlení by odpovídalo populacím *S. echinosperma* s palisty až 3,4 mm dlouhými, v ostatních znacích však odpovídajícím druhovému popisu; nebo rostlinám také jinak odpovídajícím popisu, avšak

s mahagonově až tmavě mahagonově hnědými semeny. Podobná variabilita byla pozorována i u populací podél Labe v Německu (JAGE 1974).

Kříženec mezi těmito dvěma druhy byl skutečně popsán jako *Spergularia ×kurkae* F. DVOŘÁK, *Scr. Fac. Sci. Natur. Univ. Purkyn. Brun.-Biol.* 19: 320–321 (1989). Uváděná morfologická charakteristika je však poněkud heterogenní:

Lodyhy někdy 5–15 cm vysoké, jindy 18–25 cm; od báze často velmi bohatě větvené. Palisty buďto stlačeně okrouhle vejčité až stlačeně trojúhelníkovitě vejčité, 0,9–1,5 mm dlouhé, záhy opadavé, matné; nebo široce stlačeně vejčité až vejčité kopinaté, 1,1–3,7 mm dlouhé, vytrvalé, poněkud lesklé. Květní stopky přímo až šikmo odstálé, dolní (8–)11–16(–19) mm dlouhé, jindy jen 2–5 mm dlouhé. Kališní lístky kopinaté až úzce kopinaté, 3–4,7 mm dlouhé, s 0,2–0,4 mm širokým lemlem. Korunní lístky obvejčité až úzce obkopinaté, 2–4,7 mm dlouhé, fialovopurpurové. Prašníky 0,4–1,1 mm dlouhé. Tobolky 2–4,7 mm dlouhé. Semena asymetricky hruškovitá, 0,38–0,66 mm dlouhá a 0,23–0,54 mm široká, černá až tmavě mahagonová (ve zralých tobolkách často semena více barev pohromadě). Osemení hustě porostlé až 0,04 mm vysokými bradavkami.

Výše uvedený popis je natolik nespojitý, neboť v sobě zahrnuje popisy několika různých populací z různých lokalit (DVOŘÁK 1990a):

První skupinou jsou rostliny s lodyhami až 25 cm dlouhými (znak *S. rubra*), dlouhými květními stopkami a převážně černými semeny (obojí znak *S. echinosperma*).

Druhou skupinu tvoří rostliny nižšího vzrůstu s prodlouženými, vytrvalými a lesklými palisty a s tmavě mahagonově hnědými semeny (znaky *S. rubra*), které jsou údajně častější.

Poslední skupina v sobě zahrnuje jedince s palisty stlačeně trojúhelníkovitě vejčitými až stlačeně okrouhle vejčitými, 0,9–1,5 mm dlouhými, záhy opadavými, matnými (znak *S. echinosperma*); přičemž rozměry semen odpovídají *S. rubra*.

Značné výkyvy hodnot znaků by mohly být vysvětleny různou mírou introgrese genů (za předpokladu, že k ní skutečně dochází).

U rostlin z jedné lokality* byl zjištěn i počet chromozómů. DVOŘÁK (1979) spočítal $2n = 36$, což odpovídá tetraploidii. Jednalo-li by se skutečně o hybridní populaci, musel by v tomto případě být mechanismus takový, že splývá neredukovaná gameta *S. echinosperma* (počet chromozómů = 18) s normální gametou *S. rubra* ($n = 18$). Pro tuto teorii však neexistuje žádný důkaz.

* okres Telč, Nový rybník u Volfířova, 540 m n. m.; 1981 F. DVOŘÁK

3. Metodika

3.1 Počítání chromozomů

Chromozomy byly počítány za pomoci rychlých karyologických metod (KRAHULCOVÁ 1998).

Pro přípravu preparátu byly použity jak primární kořínky z čerstvě naklíčených semen, tak kořínky kořenového systému dospělých rostlin, tak i vzrostné vrcholy stonku. Pletiva byla nejprve vystavena předpůsobení. K tomuto účelu bylo vyzkoušeno více činidel s více dobami předpůsobení (vše při pokojové teplotě): p-dichlorbenzen (nasycený; 3, 5 a 6 hodin), kolchicin (0,1%; 3 a 5 hodin), α -bromnaftalen (nasycený; 4 hodiny), 8-hydroxychinolin (0,002 M; 4 hodiny). Následovala fixace ve směsi 96% ethanolu a koncentrované kyseliny octové v poměru 3:1 přes noc při cca 3°C. V některých případech byly před samotnou fixací ještě vzorky na 10 minut ponořeny do hypotonického 0,9% roztoku citronanu sodného. Po zafixování byly vzorky macerovány ve směsi koncentrované kyseliny chlorovodíkové a 96% ethanolu v poměru 1:1. Doba macerace byla zkoušena v rozmezí mezi 1 až 6 minutami při pokojové teplotě. Z oddělené meristemické části byl následně vytvořen roztlakový preparát v lakto-propiono-orceinu. Preparát byl prohlížen pod imerzním objektivem při zvětšení 1000 \times .

Přes velkou škálu vyzkoušených postupů se ani v jednom případě nepodařilo získat preparát, z něhož by bylo možno chromozomy spočítat.

3.2 Stanovení ploidní úrovně

Rostliny pro stanovení ploidní úrovně byly odebrány v létě 2006 z 5 přírodních populací *S. rubra* a 2 populací *S. echinosperma* (z každé bylo odebráno 10 rostlin). Důvodem pro nízký počet lokalit *S. echinosperma* byl fakt, že v době sběru (1. polovina srpna) byla většina obnažených den, z nichž pocházely údaje o výskytu druhu, již zaplavena. Od každého druhu byly tedy navíc ještě použity rostliny vypěstované v klimaboxu ze semen sklizených předcházející rok z jiných přírodních populací (lokality Plzeň-Valcha a Nová Ves u Protivína; 16 jedinců u *S. rubra* a 3 u *S. echinosperma* – důvodem pro nízký počet jedinců *S. echinosperma* byla velmi nízká klíčivost pěstovaných semen)(tab. 1).

Vzorky byly následně analyzovány metodou průtokové cytometrie (SUDA 2004). Analýza byla prováděna v Laboratoři průtokové cytometrie Botanického ústavu Akademie věd České

republiky v Průhonicích. Pro stanovení relativní fluorescence byl použit přístroj *Partec Ploidy Analyser PA-II* a pro stanovení absolutního obsahu DNA přístroj *Partec CyFlow*.

Pro měření relativní fluorescence byly vzorky barveny DAPI fluorochromem (roztok DAPI + Tris-MgCl₂ pufr; metodika viz PFOSSER et al.1995). V 1 ml směsi byla nejemno rozsekána část rostliny spolu se standardem (*Lycopersicon esculentum* cv. Stupické polní tyčkové rané), vzniklá suspenze byla přefiltrována a analyzována. Při určování absolutního obsahu DNA byl pro barvení použit propidium jodid (roztok propidium jodidu + Tris-MgCl₂ pufr + roztok RNázy IIA Sigma; PFOSSER et al.1995).

Byly analyzovány jak vzorky obsahující pletiva jen jedné rostliny, tak i směsné vzorky. Celkem bylo analyzováno 8 vzorků *S. rubra* a 10 vzorků *S. echinosperma* pro relativní fluorescenci a 5 vzorků *S. rubra* a 1 *S. echinosperma* pro absolutní obsah DNA.

Tab. 1: Lokality populací *S. rubra* a *S. echinosperma*, z nichž byly odebrány vzorky pro analýzu průtokovou cytometrií.

Fytochorion*	Okres	Obec	Lokalita	Nadm. výška	Souřadnice (WGS 84)	Datum	Legit
S. rubra							
31a	Píseň-město	Píseň-Doubravka	Pecihrádek, okraj pole na prav. břehu Berounky naproti cyklisťické lávce	300	49°45'53.54"N 13°25'9.79"E	29.7.2006	Pavel Kúr
31a	Píseň-město	Píseň-Bolevec	trávník u čerp. stanice u konečné zast. tramvaje č. 1	350	49°47'1.02"N 13°23'5.92"E	29.7.2006	Pavel Kúr
31a	Píseň-město	Píseň-Valcha	polní cesta na pravém břehu vodní nádrže České údolí, 0,8 km JV od železniční zastávky Píseň-Valcha	320	49°42'35.12"N 13°20'33.93"E	30.8.2005	Pavel Kúr
38	České Budějovice	České Budějovice	Čtyři Dvory, trávník 100 m J od koleje K2	390	48°58'36.88"N 14°27'6.44"E	27.7.2006	Pavel Kúr
38	České Budějovice	České Budějovice	Pražská ul., trávník naproti kostelu Nejsvětější Trojice	380	48°59'11.92"N 14°28'21.07"E	27.7.2006	Pavel Kúr
38	České Budějovice	České Budějovice	trávník v parku Stromovka za obch. domem Kaufland	380	48°58'23.8"N 14°27'48.64"E	27.7.2006	Pavel Kúr
S. echinosperma							
38	Písek	Kestřany	sádka na SV okraji obce ca 320 m SV od středu obce	380	49°16'20.67"N 14°04'20.71"E	31.7.2006	Milan Štech
38	Strakonice	Čejetice	sádka u trati ca 450 m VJV od železniční stanice v obci	380	49°15'00.01"N 14°01'18.93"E	31.7.2006	Milan Štech
40a	Písek	Nová Ves u Protivína	obnažené dno rybníka Skopec ca 700 m SSZ od obce	390	49°13'50"N 14°15'11"E	5.2005	Milan Soukup

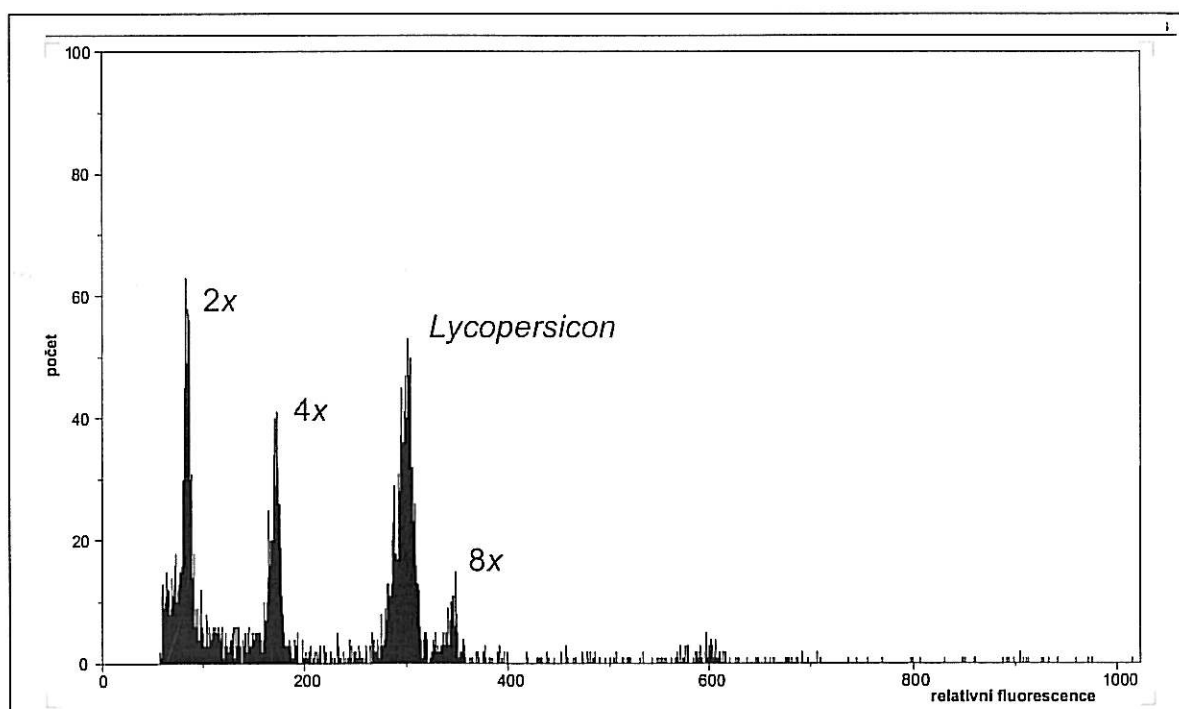
* Použito fyto geografické členění dle SKALICKÝ (1988).

3.3 Kultivační experimenty

Jedním z původních cílů práce bylo i za pomoci pěstebních pokusů v klimaboxu odhalit rozdíly v ekologických nárocích obou druhů na typ a vlhkost substrátu. Uskutečnění tohoto cíle však bylo znemožněno extrémně nízkou klíčivostí semen *S. echinosperma*. Ze všech vyšetých semen vzešla pouhá 2%. Naproti tomu semena *S. rubra* vykazovala průměrnou klíčivost okolo 90%. Jakákoli srovnávací studie byla tudíž neproveditelná. Nízká klíčivost *S. echinosperma* byla pravděpodobně způsobena silnou dormancí. Během práce bylo provedeno několik pokusů o její prolomení, jež spočívaly v umístění semen do chladu za konstantní teploty 3°C, v suchém i vlhkém prostředí, s přístupem vzduchu a ve tmě po dobu jednoho měsíce; avšak ani v jednom případě se nepodařilo podíl vyklíčivších semen signifikantně zvýšit.

4. Výsledky

V několika vzorcích obsahujících vzorek jediné rostliny bylo detekováno více oblastí fluorescence indikující přítomnost jader s různým obsahem DNA. Vzhledem k tomu, že polohy zjištěných vrcholů tvořily geometrickou posloupnost (obr. 8), lze předpokládat, že jev je způsoben přítomností endopolyploidie u zkoumaných rostlin. Tato vlastnost způsobuje obtíže v interpretaci směsných vzorků a výrazně ztěžuje jejich analýzu. Je těžké rozpoznat, kdy se ve vzorku jedná o endopolyploidii a kdy se naměřené hodnoty opravdu vztahují k základním ploidním úrovním. Další komplikací je fakt, že se nepovedlo spočítat chromozomový standard. Přes tyto potíže lze však konstatovat, že se podařilo zjistit několik zajímavých faktů.



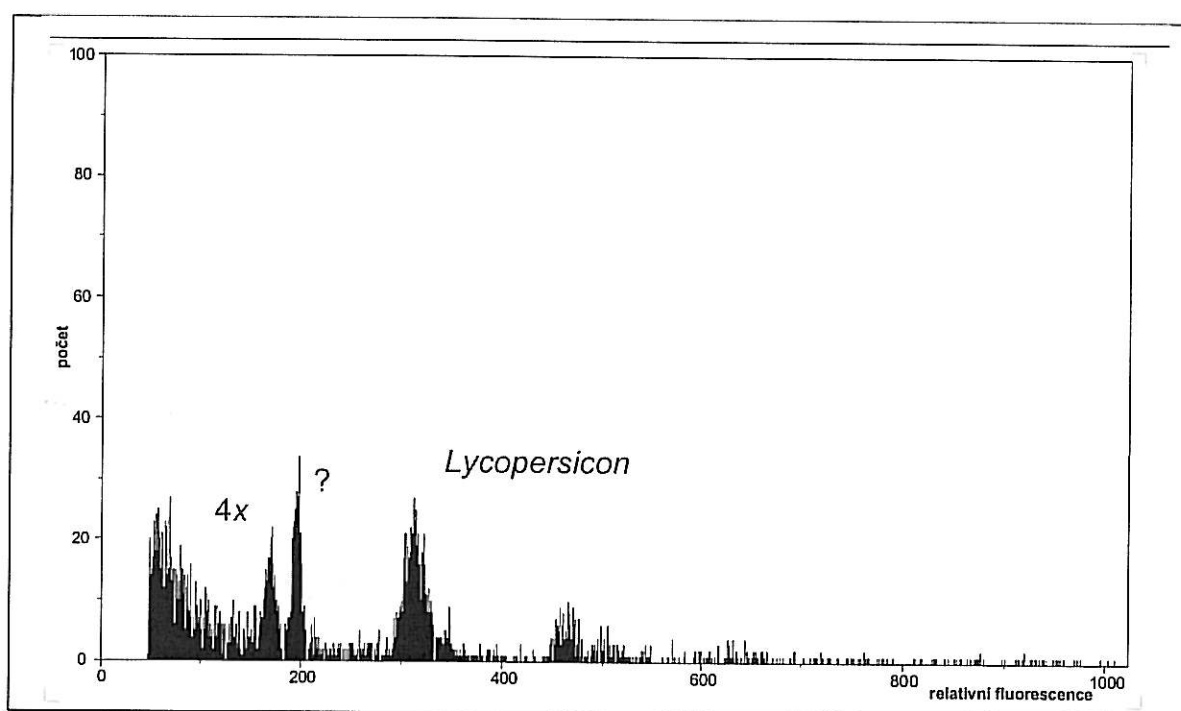
Obr. 8: Histogram vzorku obsahujícího jednu rostlinu *S. echinosperma* zřetelně indikující přítomnost endopolyploidizace.

V analyzovaných vzorcích z populací *S. echinosperma* se vyskytují rostliny minimálně se dvěma různými ploidními úrovněmi. Podle údajů z literatury lze předpokládat, že se jedná o diploidní a tetraploidní úroveň.

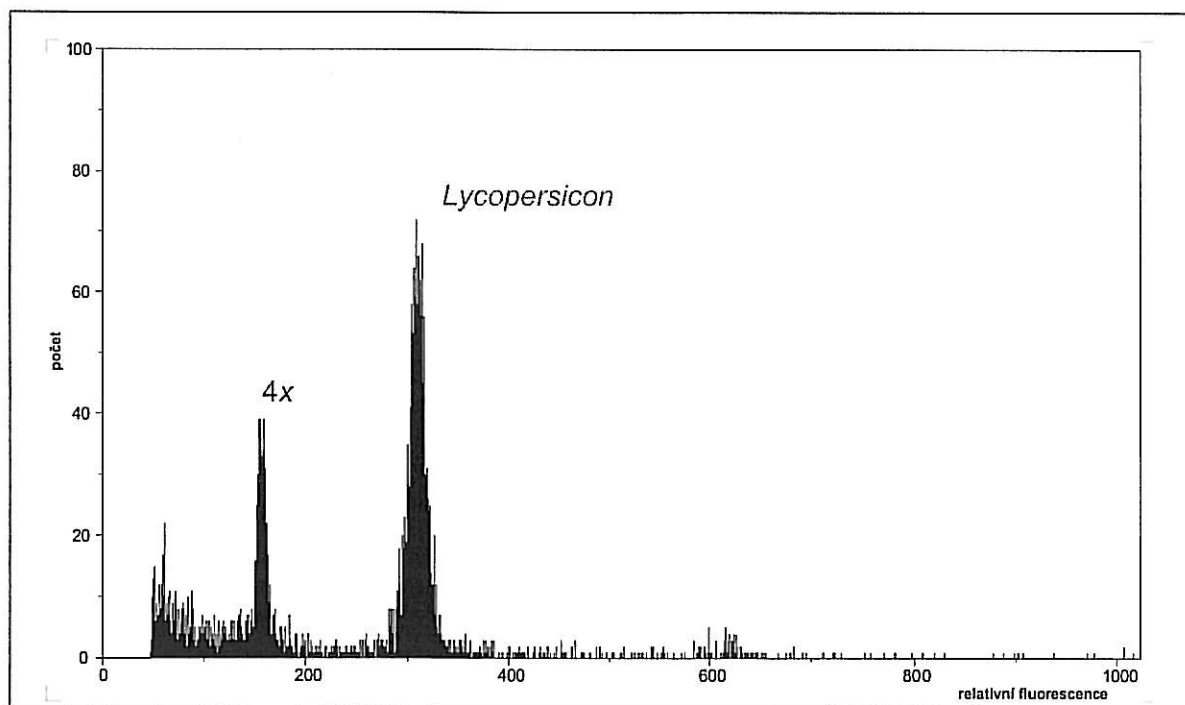
Jeden směsný vzorek *S. echinosperma* rovněž obsahoval vrchol neodpovídající žádné euploidní hodnotě a ležící mezi hodnotou „tetraploidní“ a „pentaploidní“ (obr. 9).

V případě *S. rubra* byl převážně zjištěn obsah DNA odpovídající „tetraploidnímu“ stupni (obr. 10). Výjimkou byly dva směsné vzorky z jedné populace a jeden směsný vzorek z populace jiné, v nichž se, kromě „tetraploidních“ vrcholů, vyskytují vrcholy blízké „diploidní“, resp. „triploidní“ hodnotě, jejichž poměrové hodnoty k „tetraploidnímu“ vrcholu jsou však v případě „diploidů“ příliš nízké a v případě „triploida“ naopak příliš vysoké, takže indikují spíše přítomnost aneuploidních rostlin (obr. 11, tab. 2).

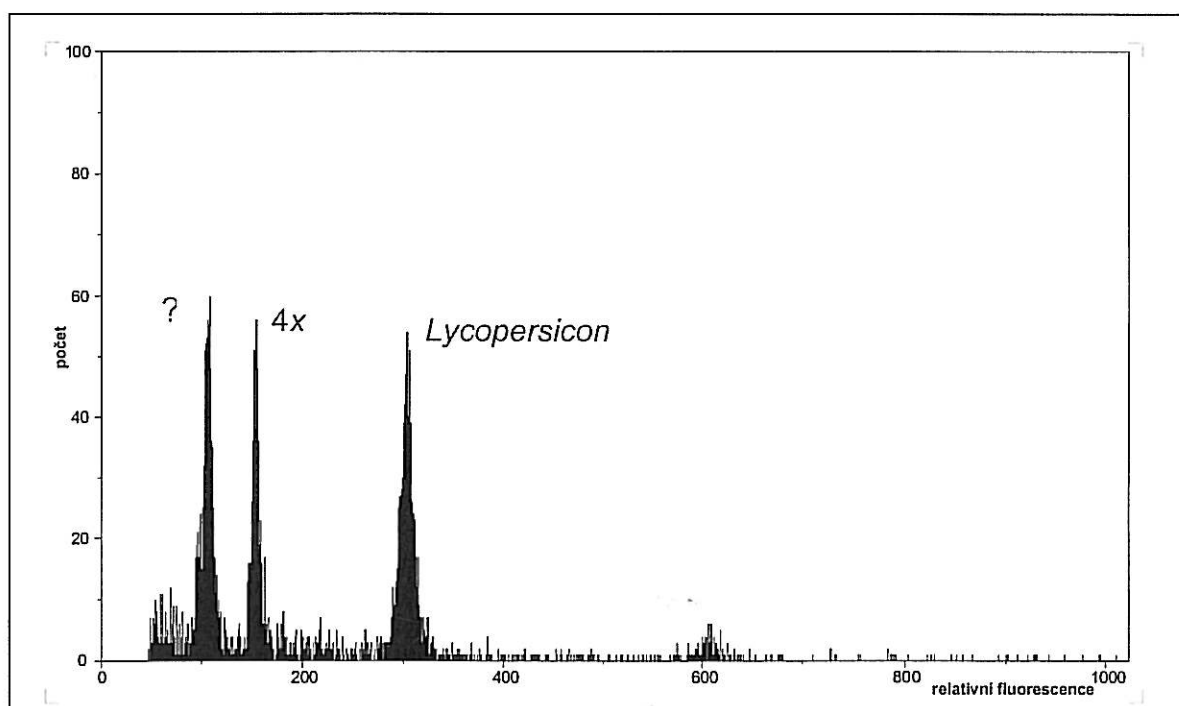
V populacích obou druhů však shodně převládá „tetraploidní“ úroveň.



Obr. 9: Histogram směsného vzorku *S. echinosperma*. Otazník označuje vrchol odpovídající aneuploidní hodnotě.



Obr. 10: Histogram směsného vzorku 10 rostlin *S. rubra*. Poloha vrcholu zřejmě odpovídá tetraploidním rostlinám.



Obr. 11: Histogram směsného vzorku *S. rubra* obsahující vrchol blízky „triploidní“ hodnotě a potenciálně odpovídající aneuploidnímu jedinci (označen otazníkem).

Tab. 2: Souhrnné znázornění vzorků obsahujících aneuploidní hodnoty. Uveden je poměr hodnot fluorescence „tetraploidního“ a potenciálně aneuploidního vrcholu spolu s faktickou polohou aneuploidního vrcholu v histogramu. Vzorek č. 3 náleží *S. echinosperma*, ostatní *S. rubra*.

Číslo vzorku	Poměr "4x" a aneuploidního vrcholu	Poloha aneuploidního vrcholu
3	0,85	mezi "4x" a "5x"
11	1,47	mezi "2x" a "3x"
12	1,90	mezi "2x" a "3x"
13	1,83	mezi "2x" a "3x"

Mezi oběma druhy se významně liší poměry obsahu DNA interního standardu a „tetraploidního“ stupně (tab. 3). U *S. echinosperma* je zřejmě nižší než u *S. rubra* (relativní fluorescence a tedy obsah DNA *S. echinosperma* je vyšší).

Tab. 3: Souhrnné výsledky analýz relativního obsahu DNA. Uvedeny jsou poměry hodnot fluorescence interního standardu a „tetraploidního“ vrcholu spolu s jejich předpokládanou interpretací. U každého druhu je též uvedena průměrná hodnota poměrů \pm směrodatná odchylka.

Číslo vzorku	Poměr standard/“4x”	Počet rostlin	Předpokládaná ploidní úroveň	Lokalita
<i>S. echinosperma</i>				
1	1,85	1	tetraploidní	Čejetice
2	1,80	4	tetraploidní	Čejetice
3	1,88	5	tetraploidní + aneuploidní	Čejetice
4	1,82	1	tetraploidní	Kestřany
5	1,83	3	tetraploidní	Kestřany
6	1,83	5	tetraploidní	Kestřany
7	1,81	5	tetraploidní	Kestřany
8	1,82	10	tetraploidní	Kestřany
9	1,75	1	diploidní	Nová Ves
10	1,74	3	diploidní	Nová Ves
1,81 \pm 0,04				
<i>S. rubra</i>				
11	1,96	10	tetraploidní + zřejmě aneuploidní	Bolevec
12	1,97	10	tetraploidní + zřejmě aneuploidní	Čtyři Dvory
13	1,97	10	tetraploidní + zřejmě aneuploidní	Čtyři Dvory
14	1,96	10	tetraploidní	Doubravka
15	1,98	10	tetraploidní	Pražská
16	1,98	10	tetraploidní	Stromovka
17	1,94	1	tetraploidní	Valcha
18	1,98	16	tetraploidní	Valcha
1,97 \pm 0,01				

Při stanovení absolutního obsahu DNA byly již výsledky přehlednější. U každého vzorku byl přítomen vrchol interního standardu a vrchol analyzované rostliny, jenž u obou druhů pravděpodobně odpovídal stejné ploidní úrovni. Poměrovým porovnáním s interním standardem o známém obsahu DNA ($2Cx = 1,96$ pg; SUDA 2004) pak vychází absolutní obsah DNA pro celý genom *S. rubra* průměrně $1,09 \pm 0,02$ pg (průměr \pm směrodatná odchylka), v případě jediného vzorku *S. echinosperma* je to $1,24$ pg. Za předpokladu tetraploidní úrovně přítomných vrcholů by potom $2Cx$ obsah DNA u *S. rubra* tedy vycházel $0,55$ pg a $0,62$ pg u *S.*

echinosperma. Jelikož se však nepodařilo spočítat chromozomy, není možné přítomnou ploidní úroveň bezpečně určit. Rovněž vzhledem k faktu, že při měření nebyl dodržen standardní postup, jsou zjištěné hodnoty pouze orientační.

5. Diskuze

5.1 Rozšíření druhu *Spergularia echinosperma* a cytotypová variabilita českých zástupců rodu

Druh *S. echinosperma* bývá tradičně středoevropskými botaniky považován za endemita střední Evropy. Literární rešerše provedená v rámci této práce však vrhla na tradiční představu stín pochybností.

Prvním překvapivým zjištěním byl fakt, že *S. echinosperma* je americkými autory uváděna jako druh zavlečený do Spojených států (HARTMAN et RABELER 2005, ROSSBACH 1940). Jak bylo zmíněno výše, morfologická charakteristika amerického taxonu však zcela neodpovídá popisům evropských autorů (DVOŘÁK 1990a, MONNIER et RATTER 1993, FRIEDRICH 1979 a další). Nejnápadnější je rozdíl v udávané struktuře semen. Zatímco evropské popisy shodně mluví o tmavě hnědém až černém osemení a semenech vždy nekřídlatých, američtí autoři popisují semena *S. echinosperma* jako stříbřitě zbarvená, s křídlem nebo bez něj. Tento rozpor tedy vyzdvihuje otázku, jedná-li se v případě amerického kontinentu skutečně o druh *S. echinosperma*. ROSSBACH (1940) uvádí, že *S. echinosperma* často bývá zaměňována s habituelně podobným druhem *S. diandra*. Popis tohoto taxonu je skutečně poměrně blízký popisu *S. echinosperma*, a to i co se týče stříbřitého zbarvení hustě bradavičnatých semen. Naskýtalo by se tedy vysvětlení, že rostliny, jež jsou v Americe pokládány za *S. echinosperma*, náležejí ve skutečnosti druhu *S. diandra*. Nevyřešenou otázkou však zůstává přítomnost okřídlených semen, jež se u *S. diandra* vyskytovat vůbec nemají. V úvahu tedy v zásadě připadají dvě možnosti:

Buď *S. echinosperma* v Severní Americe skutečně roste, ale její popis je chybně ovlivněn nějakým podobně vypadajícím druhem (druhy), např. *S. diandra*; nebo se v oblasti *S. echinosperma* nevyskytuje vůbec a uváděné popisy náleží zcela jinému, morfologicky podobnému druhu (jiným druhům).

Další zarážející skutečností je fakt, že taxon *S. echinosperma* bývá rovněž uváděn z Francie, Španělska a Maroka (MONNIER et RATTER 1993, MONNIER 1968 et 1973, BJÖRKVIST et al. 1969). Popisy těchto autorů se již s popisy středoevropskými shodují, tudíž se zdá, že by se opravdu mohlo jednat o tentýž taxon. Jak ale bylo zmíněno výše, DVOŘÁK (1990a) přítomnost druhu v západní Evropě jednoznačně odmítá a tvrdí, že tyto lokality náleží jiným druhům. Pro podporu tohoto tvrzení má hovořit i skutečnost, že BJÖRKVIST et al. (1969) na lokalitě v jižním Španělsku stanovili počet chromozomů na $2n = 36$, což je

v rozporu s hodnotami známými ze střední Evropy, kde jsou udáváni pouze diploidi ($2n = 18$). V pracích ostatních západoevropských autorů bohužel počty chromozomů uvedeny nejsou, tudíž není jasné, jaké cytotypy a jak často se v západní Evropě skutečně vyskytují a jestli mají nějaké prostorové uspořádání. Výskyt více ploidních úrovní v rámci jednoho druhu je u rodu *Spergularia* poměrně častý (RATTER 1964–1976), tudíž není těžké si, vzhledem k celkově malé prozkoumanosti druhu, představit, že by v západní, ale i ve střední Evropě skutečně mohla tetraploidní *S. echinosperma* růst. Stejně tak není známo, jakých ploidních úrovní dosahují rostliny udávané z Ameriky.

Podobná situace panuje i v případě druhu *S. rubra*. Ten je ze středoevropského území udáván jako tetraploidní ($2n = 36$). Ze západní a jihovýchodní Evropy jsou však známy i diploidní ($2n = 18$) a hexaploidní ($2n = 54$) rostliny (RATTER 1964, FERNANDES et LEITAO 1971). Vzhledem k malému počtu takových údajů se ale dá předpokládat, že tyto cytotypy se vyskytují vzácně a mohou být vázány na specifické lokality. Nicméně vzhledem k tomu, že rozsáhlejším cytologickým studiem populací tohoto druhu se u nás ani jinde v Evropě nikdo do současné doby nezabýval, nelze výskyt jiných než tetraploidních rostlin na našem území vyloučit.

S. salina a *S. maritima* jsou pak z celého svého areálu v drtivé většině studií udávány jako tetraploidní *S. salina* a diploidní *S. maritima*. Ovšem i zde existují ojedinělé údaje o diploidních rostlinách *S. salina* (KHATOON et ALI 1993, BJÖRKVIST et al. 1969) a tetraploidních *S. maritima* (BLACKBURN et MORTON 1957), přičemž v případě *S. maritima* není údaj nepochybný (RATTER 1964). Jedná-li se o správná zjištění, jsou ony minoritní cytotypy pravděpodobně také velmi vzácné, ačkoli jejich výskyt na našem území, opět vzhledem k absenci jakéhokoli plošného výzkumu, nelze vyloučit.

5.2 Výsledky průtokové cytometrie

Ačkoli výsledky průtokové cytometrie jsou zčásti obtížně interpretovatelné, lze vyvodit několik jednoznačných závěrů. Zdá se, že tradiční představa o cytotypové homogenitě našich populací druhů *S. echinosperma* a *S. rubra* je zjištěnými výsledky zpochybněna. Typy morfologicky odpovídající druhu *S. echinosperma* zjevně zahrnují rostliny se dvěma různými základními ploidními, a to uvnitř jednotlivých populací. Vzhledem k literárním údajům je pravděpodobné, že se jedná o diploidní a tetraploidní úroveň. Ovšem důkaz spočívající ve spočítání skutečného počtu chromozomů v analyzovaných vzorcích zatím chybí.

Ze zjištěných rozdílů v hodnotách relativní i absolutní velikosti genomu vyplývá vcelku překvapivé zjištění, že velikost diploidního genomu *S. echinosperma* je větší než u *S. rubra*. Porovnáním s hodnotami 2Cx obsahu DNA u jiných rodů čeledi *Caryophyllaceae* uváděných v databázi C-hodnot (BENNETT et LEITCH 2004) je zřejmé, že jednalo-li by se u analyzovaných vzorků skutečně o tetraploidní úroveň, byla by výsledná hodnota 2Cx obsahu DNA nejnižší udávaná z celé čeledi (současná nejnižší je u druhu *Herniaria glabra*; 1,05 pg). Přímo rod *Spergularia* však v databázi uveden není, studium velikosti genomu rodu tudíž do budoucna jistě bude zajímavým cílem.

Dalším významným zjištěním je přítomnost endopolyploidie, což poněkud ztěžuje orientaci ve výsledcích průtokové cytometrie.

Endopolyploidie (somatická polyploidie) je definována jako přítomnost více ploidních úrovní v rámci jednoho organismu. U rostlin bývá převážně způsobena procesem endoreduplikace (BAROW 2006), tj. vícenásobným zdvojením jaderné DNA během buněčného cyklu bez rozdělení jádra. Analyzujeme-li pak takovou rostlinu průtokovým cytometrem, objeví se ve výsledném grafu několik vrcholů, každý odpovídající jedné úrovni somatické polyploidizace, což může následně ztěžovat identifikaci základní ploidní úrovně příslušné rostliny. Polyploidních jader navíc nemusí být nutně méně než jader normálních, u některých druhů může dosahovat podíl polyploidizovaných buněk až 80% (BENNETT 2004). Naštěstí se obvykle endopolyploidizace nevyskytuje ve všech částech rostliny se stejnou intenzitou. U různých druhů může být značný rozdíl v její míře mezi různými orgány. Některé orgány (např. plodolisty) bývají zasaženy jen málo nebo vůbec (BAROW et MEISTER 2003), u endospermu druhu *Arum maculatum* byla naopak zjištěna úroveň polyploidie odpovídající 24 576-násobku haploidního obsahu DNA (BENNETT 2004).

Endopolyploidie se navíc nevyskytuje u všech taxonomických skupin stejně intenzivně. U krytosemenných rostlin vykazuje jistou míru endopolyploidie většina druhů, u nahosemenných je to naopak jev vzácný. Ani mezi krytosemennými však není rozmístěna rovnoměrně. Některé čeledi obsahují většinu endopolyploidních druhů, u jiných se takové druhy nevyskytují téměř vůbec.

Tradičně se uvádí, že míra endopolyploidizace negativně koreluje s velikostí genomu (SUDA 2004). Důvodem má být to, že rostliny s menším genomem potřebují pro udržení životních funkcí více DNA, než by normálně měly k dispozici, tudíž tento rozdíl dohánějí právě namnožením stávající genetické informace. Recentní studie (BAROW et MEISTER 2003) však odhalily jen slabou negativní korelaci endopolyploidizace s velikostí genomu, zatímco hlavním prediktorem se ukázala být právě pozice v taxonomickém systému. Podařilo se

nicméně prokázat i jistou slabou korelaci s životní strategií (krátkověké druhy s krátkým životním cyklem vykazují v průměru mírně vyšší výskyt endopolyploidizace, což ovšem zase částečně koreluje s velikostí genomu).

Čeleď *Caryophyllaceae* skutečně patří k čeledím se zvýšeným výskytem endopolyploidních taxonů (BAROW 2006), což by i dobře odpovídalo skutečnosti, že většina k ní patřících taxonů dosahuje jen malých hodnot obsahu DNA (BENNETT et LEITCH 2004), přičemž velikost genomu rodu *Spergularia* v tomto ohledu, dle výsledků studie, není výjimkou. Zjištěná přítomnost endopolyploidie u rodu tudíž není ničím neočekávaným a pouze komplikuje určování základních ploidních úrovní.

Pro další analýzy bude tedy potřeba vyzkoušet jiné, vhodnější části rostliny s co možná nejnižší mírou endopolyploidizace, aby bylo možné základní ploidní úroveň lépe detekovat. Dle zkušeností pracovníků Laboratoře průtokové cytometrie v Průhonických těchto orgány často bývají korunní lístky, což částečně potvrzují i BAROW et MEISTER (2003).

Dalším zajímavým výsledkem je detekce potenciálně aneuploidních hodnot. Zde je nasnadě zmínit, že hybridizační pokusy v rodě *Spergularia* (RATTER 1964–1976) byly doprovázeny občasným vznikem aneuploidních rostlin, které byly normálně životaschopné (údaje o fertilitě chybí), tudíž případný výskyt aneuploidních rostlin v přírodě je pravděpodobně možný. Přez všechno je potřeba tyto výsledky brát s rezervou. Bez podrobnějšího ověření nelze tyto ojedinělé výsledky brát za přesvědčivé, neboť mohou být stejně dobře zapříčiněny kontaminací vzorků.

Do budoucna bude tedy potřeba nalézt co nejméně endopolyploidizovaná pletiva, aby bylo možné bezpečněji stanovovat základní ploidní úroveň. Stejně tak bude při budoucích analýzách lepší nejprve analyzovat jednotlivé rostliny odděleně, aby bylo možné získat přesnější údaje o výskytu různých cytotypů uvnitř populací.

5.3 Dormance semen *Spergularia echinosperma*

Silná dormance semen u *S. echinosperma* se ukázala být značnou překážkou při jakýchkoli experimentech, jenž by vyžadovaly napěstování rostlin v umělých podmínkách. Zdá se přitom, že se jedná o primární dormanci, neboť ani semena vysetá záhy po sebrání nevyklíčila. Dormance je u rostlin vcelku běžným jevem a její přítomnost či nepřítomnost nekoreluje ani tak s taxonomickým systémem, jako spíše s ekologií daného druhu (BASKIN et BASKIN 1998). Druhy *S. rubra* a *S. echinosperma* jsou zřejmě dobrým příkladem dvou blízké příbuzných druhů, z nichž jeden vykazuje vysokou míru dormance a druhý nikoli. Souvisí to

patrně s ekologickou specializovaností *S. echinosperma* na specifickou dynamiku biotopů obnažených rybníčních den, zatímco *S. rubra* jakožto běžný polní plevel je schopna kontinuálního klíčení. V tomto směru bude v budoucnu potřeba oba druhy podrobit podrobnějším ekologickým studiím, stejně jako bude potřeba zjistit mechanismus ukončení dormance u *S. echinosperma*. Mnoho druhů obnažených rybníčních den s primární dormancí vyžaduje na její prolomení přemrznutí s následným jarním střídáním teplot (ŠUMBEROVÁ 2006), tudíž budoucí pokusy by se mohly ubírat tímto směrem.

6. Shrnutí

V rámci literární rešerše bylo zjištěno, že tradičně udávaný endemický výskyt *S. echinosperma* v rámci střední Evropy je řadou zahraničních publikací zpochybňován a není tedy jisté, jaký je skutečný areál rozšíření tohoto druhu. Není však ani vyloučeno, že tyto údaje ze západní Evropy a Severní Ameriky náleží zcela jiným druhům. Každopádně není bez zajímavosti, že ze západní Evropy je *S. echinosperma* udávána jako tetraploidní, zatímco ze střední Evropy jako diploidní. Podobně *S. rubra*, udávaná ze střední Evropy jako tetraploidní, vystupuje v zahraničních publikacích i jako diploidní a hexaploidní.

Výsledky průtokové cytometrie jsou poněkud zkomplikovány přítomností endopolyploidie, malým počtem zkoumaných populací a jistými chybami v metodice. Veškerá data je proto nutné posuzovat jako začátek detailní studie. I tak lze ale vyvodit nějaké zjevné závěry.

Vnitřní struktura populací obou druhů se zdá nejasná a poněkud heterogenní. V populacích *S. echinosperma* jsou pravděpodobně přítomny rostliny minimálně dvou základních ploidních úrovní, možná odpovídajících diploidům a tetraploidům. Stejně tak není vyloučen výskyt aneuploidů. U *S. rubra* se zřejmě rovněž vyskytují aneuploidní jedinci, někteří blízcí diploidům, resp. triploidům. Vše bude ovšem potřeba znovu přezkoumat, neboť by se mohlo jednat jen o chybu způsobenou špatným odečtením endopolyploidie či o kontaminaci vzorků.

Měření absolutního obsahu DNA ukazují, že rod *Spergularia* pravděpodobně patří k rodům s nejmenším obsahem DNA v rámci čeledi *Caryophyllaceae*. Výsledky rovněž naznačují, že druh *S. echinosperma* by mohl mít mírně větší genom než *S. rubra* při stejné ploidní úrovni.

Silná primární dormance semen *S. echinosperma* se ukázala být značnou překážkou při kultivačních experimentech. Je rovněž zajímavé, že *S. rubra*, ač pravděpodobně blízké příbuzný druh, primární dormancí semen nedisponuje. Toto může souviset s rozdílnou ekologickou specializací obou druhů a bylo by zajímavé věnovat se tomuto fenoménu i v případných budoucích studiích.

7. Citovaná literatura

- BAROW M. (2006): Endopolyploidy in seed plants. *BioEssays* 28: 271–281
- BAROW M. et MEISTER A. (2003): Endopolyploidy in seed plants is differently correlated to systematics, organ, life strategy and genome size. *Plant, Cell and Environment* 26: 571–584
- BASKIN C. C. et BASKIN J. M. (1998): *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. 1st ed. – San Diego, Academic Press
- BENNETT M. D. (2004): Perspectives on polyploidy in plants – ancient and neo. *Bot. J. Linn. Soc.* 82: 411–423
- BENNETT M. D. et LEITCH I. J. (2004): Angiosperm DNA C-values database. Release 5.0, Dec. 2004. [cit. 22. dubna 2007] <<http://www.rbgekew.org.uk/cval/homepage.html>>
- BITTRICH V. (1993): *Caryophyllaceae*. – In: KUBITZKI K., ROHWER J. et BITTRICH V. [eds]: *The families and genera of vascular plants*, vol. 2: 206–236. – Springer Verlag, Berlin
- BJÖRQVIST I., BOTHMER R., NILSOON Ö. et NORDENSTAM B. (1969): Chromosome Numbers in Iberian Angiosperms. *Botaniska Notiser* 122: 271–283
- BLACKBURN K.B. et MORTON J.K. (1957): The incidence of polyploidy in *Caryophyllaceae* of Britain and of Portugal. *New Phytol.* 56: 344–351
- BRIGGS D. et WALTERS S. M. (1997): *Plant variation and evolution*. 3rd ed. – Cambridge University Press, Cambridge
- ČELAKOVSKÝ L. (1882): Über einige Resultate der botanischen Durforschung Böhmens. *Sitzungsberichte der Königl. Böh. Gesellsch. d. Wissensch.* 1881/1: 8
- DOSTÁL J. (1989): *Nová květena ČSSR* 1: 141–142. – Academia, Praha
- DOWNIE S.R., KATZ-DOWNIE D.S. et CHO K.-J. (1997): Relationships in the Caryophyllales as suggested by phylogenetic analyses of partial chloroplast DNA ORF2280 homolog sequences. *American J. Bot.* 84: 253–273
- DVOŘÁK F. (1979): Některé výsledky studia druhu *Spergularia echinosperma* ČELAK. *Zpr. Čs. Bot. Společ.* 14: 109–116
- DVOŘÁK F. (1989): Chromosome counts and chromosome morphology of some selected species. *Scr. Fac. Sci. Natur. Univ. Purkyn. Brun.-Biol.* 19: 301–322
- DVOŘÁK F. (1990a): *Spergularia* (PERS.) J. et C. PRESL – kuřinka. – In: HEJNÝ S. et SLAVÍK B. [eds.]: *Květena ČR* 2: 81–86. – Academia, Praha
- DVOŘÁK F. (1990b): *Illecebraceae* R. Br. – nehtovcovité. – In: HEJNÝ S. et SLAVÍK B. [eds.]: *Květena ČR* 2: 75–92. – Academia, Praha
- ECKARDT T. (1964): Unterreihe *Caryophyllineae*. – In: Engler A.: *Syllabus der Pflanzenfamilien*, ed. 12, vol. 2: 93–96

- ELLSTRAND N. C., WHITKUS R. et RIESEBERG L. (1996): Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 5090–5093.
- FERNANDES A. et LEITAO M. T. (1971): Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. III. *Caryophyllaceae*. *Bolm. Soc. Broteriana* 45: 143–176
- FIOR S., KARIS P. O., CASAZZA G., MINUTO L. et SALA F. (2006): Molecular phylogeny of the *Caryophyllaceae* (*Caryophyllales*) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences. *American J. Bot.* 93: 399–411.
- FISCHER M.A. [ed.] (2005): *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. – Linz
- FRIEDRICH H.C. (1979): Familie *Caryophyllaceae*. – In: REICHINGER K.H. [ed.]: *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Vol. III/2: 763–1182. – Verlag, Berlin
- GALLAND N. (1988): Recherche sur l'origine de la flore orophile du Maroc étude caryologique et cytogéographique. *Travaux de l'Institut Scientifique, Université Mohammed V. Série Botanique* 35: 1–168
- GILBERT M. G. (1987): The taxonomic position of the genera *Telephium* and *Corrigiola*. *Taxon* 36(1): 47–49
- GRULICH V. (1987): *Slanomilné rostliny na jižní Moravě*. – Břeclav
- GÜRKE M. (1897): *Plantae Europaeae*. Vol. 2. – Paris et Leipzig
- HADAČ E. (1977): Poznámky o endemických rostlinách České socialistické republiky. *Zpr. Čs. Bot. Společ.* 12: 1–15
- HARTMAN R. L. et RABELER R. K. (2005): *Spergularia* (PERSOON) J. PRESL & C. PRESL. – In: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (eds.) (2005): *Flora of North America, North of Mexico*. vol. 5: 16–23. – New York and Oxford
- HETZEL G. (2006): *Die Neophyten Oberfrankens. Floristik, Standortcharakteristik, Vergesellschaftung, Verbreitung, Dynamik* [disertační práce]. – Julius-von-Sachs-Institut für Biowissenschaften, Fakultät für Biologie, Würzburg
- HROUDA L. (2002): *Spergularia* (PERS.) J. PRESL ET C. PRESL – In: KUBÁT K. [ed.]: *Klíč ke květeně České republiky*: 153–154. – Academia, Praha
- JAGE H. (1974): Vorarbeiten zu einer Flora der Dübener Heide und ihrer näheren Umgebung. *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg* 109–111: 3–55
- JALAS J. et SUOMINEN J. (1972–1996): *Atlas Florae Europae*. Vol. 1–11. – University of Helsinki, Helsinki. [cit. 8. dubna 2007]
<<http://www.fnnh.helsinki.fi/english/botany/afe/publishing/database.htm>>
- KHATOON S. et ALI S. I. (1993): *Chromosome Atlas of the Angiosperms of Pakistan*. – Department of Botany, University of Karachi, Karachi
- KINDBERG N. C. (1863): *Monographia generis Lepigonorum*. *Nova Acta Scientiarum Upsaliensis* 4: 1–44

- KLOSS K. et SUCCOW M. (1966): Karten zur Pflanzengeographie Mecklenburgs. 3. Reihe. Salz- und Strandpflanzen (1. Teil). Wiss. Z. Univ. Greifswald 15: 20–21
- KOVÁTS D. et SZUJKO-LACZA J. (1979): Distribution and diversity of the Hungarian *Spergularia* species (*Caryophyllaceae*). Stud. Bot. Hung. 13: 57 – 73
- KOWAL T. (1966): Studia systematyczne nadnasionami rodza *Delia* DUM., *Spergula* L. i *Spergularia* PRESL. Monographiae Botanicae 21: 245–270. – Warszawa
- KRAHULCOVÁ A. (1998): Karyologie cévnatých rostlin při aplikaci metod klasického barvení chromozómů. – Průhonice
- MAIRE R. (1932): *Spergula rubra* (L.) D. DIETR. subsp. *radiata* MAIRE – In: JAHANDIEZ E. et MAIRE R.: Catalogue des Plantes du Maroc 2: 210
- MONNIER P. (1968): Synopsis du genre *Spergularia* (PERS.) PRESL au Maroc. Naturalia Monspeliensia. Série botanique 19: 87–113
- MONNIER P. (1973): *Spergularia* (PERS.) PRESL. – In: GUINOCHET M. et VILMORIN R.: Flore de France, vol. 1: 260–263. – Paris
- MONNIER P. (1975): Systematique et biosystematique du genre *Spergularia* dans le bassin mediterranean occidental (essai de taxinomie synthetique): III. 1. Serie du *Spergularia marginata* (DC.) KITTEL (= groupe Pterospermae). Candollea 30. (1): 121–155
- MONNIER P. et RATTER J. A. (1993): *Spergularia* (PERS.) J. et C. PRESL. – In: TUTIN T. G. et al. [eds.]: Flora Europaea. Vol. 1, 2nd ed.: 186–188. – Cambridge University Press, London
- MOORE D. M. (1982): Flora Europaea Check-list and Chromosome Index. – Cambridge University Press, Cambridge
- MORAVEC J. et al. (1995): Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. 2. ed. – Litoměřice
- NEPOKROEFF M., WAGNER W. L., RABELER R. K., ZIMMER E. A., WELLER S. G. et SAKAI A. K. (2002): Relationships within *Caryophyllaceae* inferred from molecular sequence data. P. 105 in Botany 2002: Botany in the Curriculum, Abstracts. – Madison, Wisconsin
- PASTOR J., DIOSDADO J. C., SANTA BÁRBARA C., VIQUE J. et PÉREZ E. (1990): Números cromosómicos para la flora Española. Lagasalia 15: 269–282
- PFOSSER A., AMON A., LELLEY T. et HEBERLE-BORS E. (1995): Evaluation of sensitivity of flow cytometry in detecting aneuploidy in wheat using disomic and ditelosomic wheat-rye addition lines. Cytometry 21: 387–393
- POP I. (1953): *Spergularia* (PERS.) J. et C. PRESL. – In: SAVULESCU T. [ed.]: Flora Republicii Populare Romane II: 107–110. – Academia Republicii Populare Romane, Bucuresti
- PROCHÁZKA F. [red.] (2001): Černý a červený seznam cévnatých rostlin České republiky (stav v roce 2000). Příroda 18: 1–166. – Praha

- RATTER J. A. (1964–1976): Cytogenetic Studies in *Spergularia* I–IX. Not. Roy. Bot. Gar. Edinburgh 25: 293–302, 1964; 26: 203–223 et 224–236, 1965; 29: 213–223 et 225–232, 1969; 32. (1): 117–125, 1972; 32. (2): 291–296 et 297–301, 1973; 34. (3): 411–428, 1976
- RATTER J. A. (1992): A new combination in *Spergularia* (PERS.) J. et C. PRESL. Bot. J. Linn. Soc. 109. (3): 322–323
- RONSE DECRAENE L. P. et SMETS E. F. (1993): The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery. Bot. J. Linn. Soc. 113: 285–350
- RONSE DECRAENE L. P., SMETS E. F. et VANVINCKENROYE P. (1998): Pseudodiplostemony, and Its Implications for the Evolution of the Androecium in the *Caryophyllaceae*. J. Plant. Res. 111: 25–43
- ROSSBACH R.P. (1940): *Spergularia* in North and South America. Rhodora 42: 57–83, 105–143, 158–193, 203–213
- ROTHMALER W. (1963): Exkursionsflora von Deutschland. Krit. Ergänzungsband Gefässpfl.: 121. – Berlin
- SANDERS R. W., STUESSY T. F. et RODRIGUEZ R. (1983): Chromosome numbers from the flora of the Juan Fernandez Islands. American Journal of Botany 70: 799–810
- SCHNEEDLER W. et BÖNSEL D. (1987): Über einige halophile Pflanzenarten an hessischen Straßen und Autobahnen, insbesondere über die Salz-Schuppenmiere (*Spergularia salina* J. et K. PRESL). – Hess. Flor. Briefe 36(3): 34–45
- SKALICKÝ V. (1988): Regionálně fytogeografické členění. – In: HEJNÝ S. et SLAVÍK B. [eds]: Květena ČR 1: 103–121. – Academia, Praha
- SKALICKÝ V. et SKALICKÁ A. (1966): Poznámky k halofytní lokalitě u Úžic na Kralupsku s přehledem biotopů slaných luk v Čechách. Zpr. Čs. Bot. Společ. 1: 87–92 et 122
- SLAVÍK B. (1986): Fytokartografické syntézy ČSR 1: 107 et 108 – Botanický ústav ČSAV, Průhonice
- SMISSEN R. D., CLEMENT J. C., GARNOCK-JONES P. J. et CHAMBERS G. K. (2002): Subfamilial relationships in *Caryophyllaceae* as inferred from 5' ndhF sequences. American J. Bot. 89: 1336–1341
- STERK A. A. (1969): Biosystematic studies on *Spergularia media* and *S. marina* in the Netherlands I–IV. Acta Bot. Neerl. 18: 325–338, 467–476, 561–577 et 639–750
- STERK A.A. et DIJKHUIZEN L. (1972): The relation between the genetic determination and the ecological significance of the seed wing in *Spergularia media* and *S. marina*. Acta Bot. Neerl. 21: 481–490
- STEVENS P. F. (2007): Angiosperm Phylogeny Website. Version 7, May 2006 [cit. 18. dubna 2007]. <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>
- SUDA J. (2004): An employment of flow cytometry into plant biosystematics. [disertační práce] – Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova, Praha

SZAFER W., KULCZYŃSKI S. et PAWLOWSKI B. [eds.] (1967): Rośliny polskie. – Państwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa

ŠMARDA J. (1953): Halofytní květena jižní Moravy. Pr. Morav.-Slez. Akad. Věd Přír. 25: 121–168

ŠOURKOVÁ M. (1990): *Caryophyllaceae* JUSS. – hvozdíkovité. – In: HEJNÝ S. et SLAVÍK B. [eds.]: Květena ČR 2: 92–213. – Academia, Praha

ŠUMBEROVÁ K. (2006): Rostlinná společenstva dočasně zaplavovaného eulitorálu stojatých a tekoucích vod v ČR – Klasifikace vegetace obnažených den – třídy *Isoëto-Littorelletea*, *Isoëto-Nanojuncetea* a *Bidentetea tripartitae* [disertační práce]. p. 153–254 – Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita, Brno

ŠUMBEROVÁ K., LOSOSOVÁ Z. et HORÁKOVÁ V. (2005): Vegetation dynamics on exposed pond bottoms in the Českobudějovická basin (Czech Republic). *Phytocoenologia* 35: 421–448

ŠUMBEROVÁ K., LOSOSOVÁ Z., FABŠIČOVÁ M. et HORÁKOVÁ V. (2006): Variability of vegetation of exposed pond bottoms in relation to management and environmental factors. *Preslia* 78: 235–252

TOMAN M. (1976): Halofilní květena severozápadních Čech. *Preslia* 48: 60–75

TZVELEV N. N. (2000): Zamjetki o njekotorych rodach sjemnejstva gvozdíčnych (*Caryophyllaceae* sensu lato) v Vostočnoj Evrope. *Novosti sistematiki vyššich rastenij* 32: 26–30

VERLAQUE R., CONTANDRIOPOULOS J. et ABOUCAYA A. (1992): IOBP chromosome data 4. *International Organization of Plant Biosystematists Newsletter* 18/19: 9–10

ZAJĄC A. et ZAJĄC M. [eds.] (2001): Distribution atlas of vascular plants in Poland. – Jagiellonian University, Cracow

Příloha