

Biologická fakulta Jihočeské univerzity

Variabilita vybraných znaků druhů sekce
Laxiflora (WETTSTEIN) SOÓ 1927
a revize rodu *Melampyrum* L.
v České republice

Milan Štech

Doktorská disertační práce

Školitel: RNDr. Lubomír Hrouda, CSc.



České Budějovice 1998

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

Milouš Štěpánek

V Českých Budějovicích dne 13.2.1998.

„Vy, kteří milujete květiny,
jste jistě lidé bezelstného srdce
a Vy,
kteří máte v srdci temný kout,
zabývejte se rostlinami
abyste byli dobří.“

Nehemiah Grew (1641-1712)
anglický botanik a lékař

Poděkování

Na tomto místě je mou milou povinností poděkovat všem dobrým lidem, kteří alespoň nepatrným dílem přispěli k tomu, že tato práce spatřila světlo světa. Všem jsem moc vděčný, přestože nelze všechny vyjmenovat.

Především děkuji svému školiteli dr. Lubomíru Hroudovi za všestrannou pomoc, nesčetné rady a pečlivé pročtení rukopisu. Jemu, prof. Jiřímu Komárkovi i všem mým dalším kolegům a šéfům děkuji za řadu připomínek k textu a především za trpělivost, se kterou čekali jestli skutečně práci někdy dokončím.

Se statistickým zpracováním dat mi nejvíce pomohl vždy laskavý a trpělivý dr. Petr Šmilauer. Svou radou a pomocí přispěli také dr. Jan Šuspa Lepš, dr. Karol Marhold, mgr. Marek Bastl a dr. Zdeněk Skála. Kromě dr. Petra Šmilauera mi s tiskem barevných obrázků pomohli též dr. Michal Šerý a dr. Vláďa Čurn.

*Dr. Zdeňkovi Skálovi, který působil jako konzultant, děkuji za veliké množství rad i připomínek k textu a především za neutuchající diskuse o taxonomickém hodnocení sezónních typů a variabilitě *Melampyrum pratense*. Velkou pomocí v otázkách taxomických i nomenklatorických byly vždy ochotné rady a poznámky dr. Josefa Holuba a dr. Karola Marholda.*

Rovněž děkuji všem správcům herbářů, kteří mi umožnili nahlédnout do zpravidla zcela zčernalých položek, a zejména Jirkovi Hadincovi, který byl majákem v rozbouřeném moři pro mne nečitelných rukopisů a neznámých exsikátů. Doc. Franz Speta mi umožnil studium herbářů v Linci a laskavostí jeho i jeho kolegů jsem získal některé těžko dostupné literární prameny. Dr. Helena Šípošová a dr. Karol Marhold mi velmi pomohli při studiu herbářů v Bratislavě.

*Moc děkuji také panu Václavu Chánovi a dr. Vojtěchu Žílovi, kteří mi mimo jiné umožnili studium rakouských populací *Melampyrum subalpinum* v terénu. Dr. Pavol Mártonfi mi moc pomohl při studiu *Melampyrum sylvaticum* agg. v Bukovských vrších.*

Ze všech pilných dodavatelů lokalit, diapozitivů a sběrů černýšů musím alespoň jmenovat mgr. Jirku Brabce a mgr. Honzu Sudu.

Největší dík však patří mojí mamince, která měla pro mne vždy vlídné slovo a pouze svojí neomezenou tolerancí a láskou způsobila, že jsem dosud bídne nezahynul hlady a šílenstvím. Zejména jí děkuji za noci strávené při zapisování měřených hodnot a shovívavost k listovému i papírovému opadu, který se neustále vršil na různých místech našeho bytu.

Všem ostatním, které jsem nestačil jmenovat a zejména těm, kterým jsem něco slíbil dodat a kvůli disertaci odložil dodání, se moc omlouvám. Budu se snažit, abych v budoucnu plnil termíny alespoň o trochu lépe.

Obsah

Předmluva	1
1. Úvod a cíle práce	2
2. Literární přehled	4
2.1 Sezónní proměnlivost	4
2.1.1 Obecná charakteristika	4
2.1.2 Historický přehled	5
2.2 Rod <i>Melampyrum</i>	10
2.2.1 Systematické postavení rodu	10
2.2.2 Vnitrorodové členění	11
2.2.3 Rozšíření rodu a jednotlivých podsekcí	12
2.2.4 Vymezení druhů v rodě <i>Melampyrum</i>	14
3. Metodika a materiál	16
3.1 Sběr dat	16
3.1.1 <i>Melampyrum nemorosum</i> a <i>Melampyrum pratense</i>	16
3.1.2 <i>Melampyrum sylvaticum</i>	18
3.1.3 <i>Melampyrum subalpinum</i>	20
3.2 Statistické zpracování dat	21
3.2.1 <i>Melampyrum nemorosum</i> a <i>Melampyrum pratense</i>	21
3.2.2 <i>Melampyrum sylvaticum</i> a <i>Melampyrum subalpinum</i>	23
4. Výsledky	24
4.1 <i>Melampyrum nemorosum</i>	24
4.1.1 Změna sezónních znaků během vegetační sezóny	24
4.1.1.1 Počet lodyžních článků	24
4.1.1.2 Počet interkalárních a neinterkalárních článků	26
4.1.1.3 Počet větví	27
4.1.1.4 Počet kvetoucích větví	27
4.1.1.5 Délka lodyhy	29
4.1.1.6 Rozměry listů a listenů	29
4.1.1.7 Všechny znaky	30
4.1.2 Rozdíly sezónních znaků na odlišných biotopech	34
4.1.3 Vztah znaků k nadmořské výšce a datu sběru	40
4.1.4 Vzájemné vztahy mezi měřenými znaky	42
4.1.4.1 Párové korelace	42
4.1.4.2 Parciální korelace	44
4.1.5 Mnohorozměrná analýza dat	45
4.1.5.1 Faktorová analýza	45
4.1.5.2 Analýza hlavních komponent	47
4.1.5.3 Diskriminační analýza	52
4.1.6 Pokusný výsev	58
4.1.7 Shrnutí výsledků	58
4.2 <i>Melampyrum pratense</i>	59
4.2.1 Změna sezónních znaků během vegetační sezóny	59
4.2.1.1 Počet lodyžních článků	59
4.2.1.2 Počet interkalárních a neinterkalárních článků	60
4.2.1.3 Počet větví	61
4.2.1.4 Počet kvetoucích větví	62
4.2.1.5 Délka lodyhy	62
4.2.1.6 Rozměry listů a listenů	62
4.2.1.7 Všechny znaky	62

4.2.2 Rozdíly sezónních znaků v různých biotopech	67
4.2.2.1 Počet článků	67
4.2.2.2 Počet větví a kvetoucích větví	69
4.2.2.3 Délka lodyhy	70
4.2.2.4 Rozměry listů a listenů	70
4.2.3 Vztah znaků k datu sběru	78
4.2.4 Vztah znaků k nadmořské výšce	79
4.2.5 Vzájemné vztahy mezi sezónními znaky	86
4.2.5.1 Párové korelace	86
4.2.5.2 Parciální korelace	88
4.2.6 Mnohorozměrná analýza dat	89
4.2.6.1 Faktorová analýza	89
4.2.6.2 Analýza hlavních komponent	91
4.2.7 Shrnutí výsledků	97
4.3 <i>Melampyrum sylvaticum</i> agg.	98
4.3.1 Změna sezónních znaků s nadmořskou výškou	98
4.3.2 Mnohorozměrná analýza dat	102
4.4 <i>Melampyrum subalpinum</i>	108
5. Diskuse	115
5.1 <i>Melampyrum nemorosum</i> L.	115
5.1.1 Porovnání dosavadních klasifikací s výsledky	115
5.1.2 Volba vhodné taxonomické kategorie	118
5.1.3 Nomenklatura	121
5.1.4 Nové vymezení „sezónních taxonů“	124
5.1.5 Nesezónní variabilita	126
5.2 <i>Melampyrum pratense</i> L.	128
5.2.1 Porovnání výsledků s dosavadními klasifikacemi a biometrickými studii	128
5.2.2 Koncepce krajových plemen	131
5.3 <i>Melampyrum sylvaticum</i> agg.	138
5.3.1 Druhy uváděné z České republiky	138
5.3.2 Porovnání výsledků s literárními údaji	139
5.3.3 Hodnocení populací z České republiky	139
5.3.4 Taxonomický závěr	141
5.3.5 Vnitrodruhová proměnlivost	141
5.4 <i>Melampyrum subalpinum</i> (JURATZKA) A. KERNER	142
5.4.1 Objev druhu, vývoj taxonomických názorů a nomenklatury	142
5.4.2 Porovnání výsledků s literaturou	145
5.4.3 Taxonomické závěry	152
5.4.4 Vznik a rozšíření druhu	154
5.5 Sezónní proměnlivost v rodě <i>Melampyrum</i>	156
6. Poznámky k dalším druhům rodu <i>Melampyrum</i>	158
7. Revize rodu <i>Melampyrum</i> L. v České republice	159
8. Závěr	178
Summary	182
Seznam citované literatury	186
Příloha I - Lokality populačních vzorků	192
Příloha II - Porovnání populačních vzorků z různých částí vegetační sezóny a z odlišných biotopů	201
Příloha III - Fytocenologické snímky lokalit <i>Melampyrum nemorosum</i> var. <i>praecox</i> nom. provis.	217
Příloha IV - Revidované herbářové položky <i>Melampyrum nemorosum</i> var. <i>praecox</i> nom. provis.	219

Předmluva

V poslední době začíná převládat názor, že v moderní biologii je nutno ke klasifikaci organismů přistupovat pouze zcela objektivními metodami a jakékoli subjektivní soudy jsou považovány za přežitek minulého století a stále více jsou odkazovány do oblasti mýtů a bájí. Je zcela samozřejmé, že dnes nelze vystačit pouze se srovnávacím a popisným přístupem „starých pánů“. Využití všech moderních metod při studiu morfologických, anatomických, embryologických, palynologických, genetických, chemických, ekologických i všech dalších vlastností studovaných rostlin je nezbytnou nutností, stejně jako použití vhodných fenetických i kladistických přístupů k vyhodnocení shromážděných dat. Každá z těchto metod nám však obvykle pomůže vyřešit pouze jeden přesně definovaný problém či okruh problémů. Výsledky všech je pak nutné spojit do jednoho klasifikačního schématu a v tomto okamžiku se zpravidla objektivních metod nedostává. Ačkoli získáme rozsáhlé znalosti o morfologických, anatomických i molekulárních vlastnostech jednotlivých organismů, o jejich reprodukčních mechanismech či evolučních vztazích, v poslední fázi klasifikace jejich diverzity má stále velký význam subjektivní rozhodnutí badatele. Přestože v současné době probíhají bouřlivé diskuse o nové definici druhu, která by tuto subjektivitu pomohla odstranit, je zvláště v botanice přijetí jednotného schématu nadmíru obtížné. Nalezení společného styčného bodu pro všechny taxonomické skupiny rostlin s nesmírně odlišnými reprodukčními mechanismy i dalšími biologickými vlastnostmi jistě není lehkou rozlousknutelným oříškem, pokud se vůbec rozlousknout dá. Rozhodně však řešení tohoto problému zabere ještě hodně času a sil. V žádném případě se ale nedomnívám, že rozvoj jakýchkoli moderních metod či teoretických přístupů může nahradit pečlivé a detailní studium zkoumaných objektů, především v přirozených terénních podmínkách. Jedině to totiž může vést k porozumění dané problematice a studované skupině. Někdo snad namítne, že právě tato cesta vede k oněm odsuzovaným subjektivním rozhodnutím, nepodloženým ničím jiným, než vlastní vírou v něco co objektivně neexistuje. S tím však nelze souhlasit. Dokonalé porozumění problematice zkoumaného organismu je především zárukou toho, že jsme schopni kriticky hodnotit výsledky zjištěné „objektivními“ cestami. Pokud se totiž naše dojmy zásadně rozcházejí s dojmy stroje, není téměř určitě něco v pořádku. A případů jak lze zcela objektivním postupem dojít ke zcela scestným závěrům, je jistě bezpočet. Snad se řada lidí domnívá, že dnes již nemá smysl veškerý život nějakým způsobem hodnotit a škatulkovat, že nám postačí studovat pouze evoluční mechanismy jeho vývoje. Klasifikace věcí, které člověka obklopují, však již zřejmě patří k jeho nejpřirozenějším nutkáním a bez přesného vymezení objektů je i jejich další poznávání dosti problematické a mezi sebou těžko srovnatelné v čase i prostoru. A proto i dnes má taxonomie stále své místo na slunci. Právě pro nepřehledné množství možných přístupů a neustálou nutnost osobní zkušenosti se studovaným organismem je tato zdánlivě suchá věda ve skutečnosti nesmírně krásná.

1. Úvod a cíle práce

Rod *Melampyrum* byl a stále je považován za kritický z hlediska vnitrodruhové a v některých skupinách též mezidruhové proměnlivosti. V celém rodě i v dalších blízkce příbuzných rodech jednoletých poloparazitů čeledi *Scrophulariaceae* se setkáváme s tzv. (pseudo)sezónní proměnlivostí (vysvětlení viz dále), která velice komplikuje hodnocení vnitrodruhové proměnlivosti. Navíc je řada druhů mimořádně plastických z hlediska ekologických nároků a to se značným způsobem odráží ve variabilitě morfologických znaků. V průběhu doby bylo popsáno velké množství taxonů různé úrovně a hodnoty a přesto, nebo spíš právě proto, je skutečný charakter proměnlivosti v některých skupinách stále nejasný.

Nejasnosti se pak samozřejmě přenášejí do určovacích příruček a květen, které se mezi sebou často značně liší v pojetí a hodnotě jednotlivých vnitrodruhových typů nebo se snaží hodnocení vyhnout či zaujmout neutrální postoj (cf. DOSTÁL 1948-50, 1982, 1989, ADLER, OSWALD et FISCHER 1994, GARCKE 1972, HARTL 1974, ROTHMALER 1994, SOÓ et WEBB 1972 atd.). Dosud nejvíce používaná klasifikace vnitrodruhové proměnlivosti považuje sezónní proměnlivost za nejvýznamnější a přiřazuje jednotlivým sezónním typům nejvyšší vnitrodruhovou hodnotu (nejčastěji hodnotu subspecie). Na druhé straně ovšem stejnou taxonomickou kategorií hodnotí některé nejnápadnější ekologické či geografické typy (SOÓ 1927, RONNIGER 1911).

Velice obtížná a nejasná interpretace jednotlivých, dlouho tradovaných, vnitrodruhových taxonů na skutečné populace rostlin v přírodě a neustálé pochyby o výskytu a rozšíření určitých typů, či dokonce druhů na našem území vedly k myšlence detailního studia vybraných problémů v rodě *Melampyrum*. Zpočátku měla být pozornost věnována pouze variabilitě sezónních znaků (vysvětlení viz dále) u druhů *M. nemorosum* a *M. pratense*. Toto studium tvoří tedy hlavní část práce. Protože jsem byl pověřen zpracováním rodu do Květeny ČR, byly podle možnosti studovány i některé další okruhy problémů. Zkušenosti získané především terénním pozorováním a detailním studiem vybraných populací, doplněné studiem herbářového materiálu umožnily provést celkovou revizi rodu *Melampyrum* v České republice.

Hlavním cílem práce bylo zodpovědět následující otázky o proměnlivosti sezónních znaků v rodě *Melampyrum*:

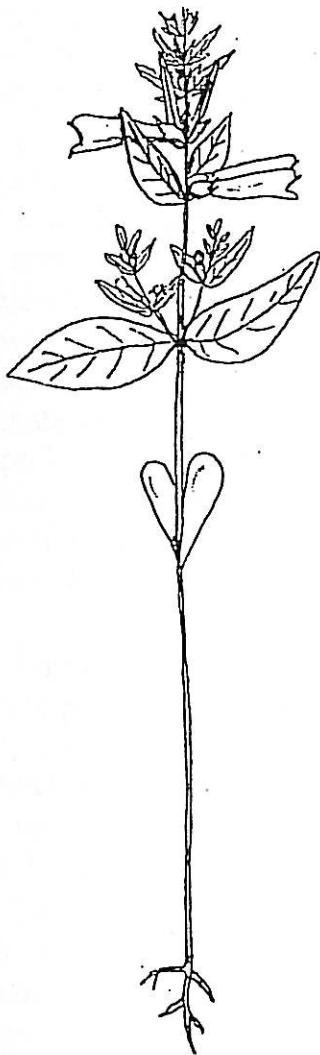
- 1) Mění se v průběhu vegetační sezóny sezónní znaky v jedné populaci?
- 2) Pokud ano, jak tyto změny probíhají a jak jsou velké?
- 3) Jsou změny ve všech populacích stejné?
- 4) Do jaké míry jsou sezónní znaky ovlivňovány ekologickými faktory?
- 5) Jaké jsou vzájemné vztahy jednotlivých sezónních znaků v jednotlivých populacích, vnitrodruhových jednotkách i druzích?

Na základě odpovědí na tyto dílčí otázky bude pak možno rozhodnout, zda lze sezónních znaků použít pro vnitrodruhovou klasifikaci v rodě *Melampyrum*, či u kterých druhů ano a u kterých ne a které znaky jsou pro členění nejvhodnější.

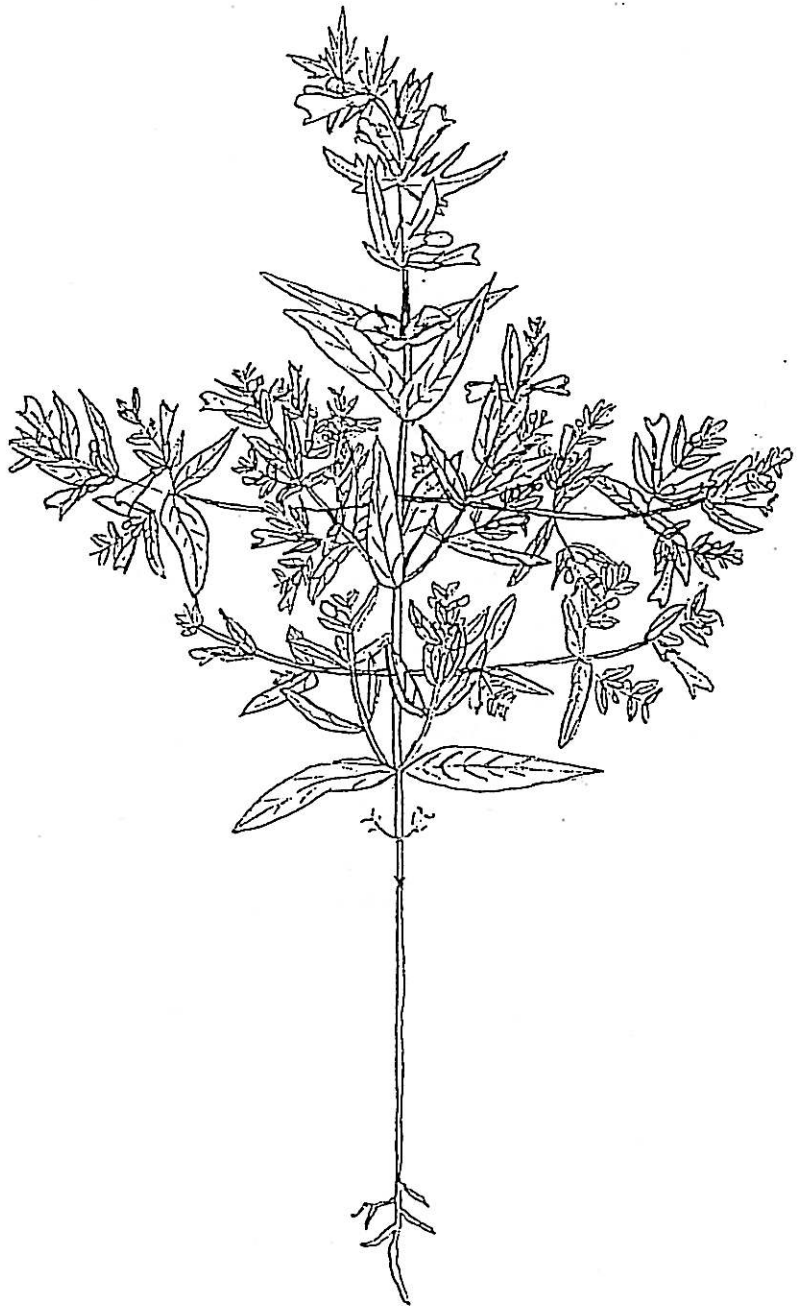
Závěry bude pak nutno porovnat s dosud užívanou klasifikací a pokud bude třeba, navrhnout její revizi.

Jak se ukázalo, modelové druhy *M. nemorosum* a *M. pratense* byly zvoleny z tohoto hlediska velmi vhodně, protože vykazují částečně odlišný charakter sezónní proměnlivosti a je možno podle nich usuzovat i na povahu proměnlivosti dalších druhů rodu *Melampyrum*.

Dalšími okruhy otázek, na které se snaží předkládaná práce odpovědět, jsou taxonomická hodnota a výskyt některých dosud nejasných taxonů na našem území (*M. bohemicum*, *M. herbichii*) a rozšíření jednotlivých druhů i vnitrodruhových typů.



Obr. 1: Vzhled rostliny časného typu (orig.)



Obr. 2: Vzhled rostliny pozdního typu (orig.)

2. Literární přehled

2.1 Sezónní proměnlivost

2.1.1 Obecná charakteristika

Sezónní či spíše správněji pseudosezónní proměnlivost je dnes u rostlin nejčastěji chápána jako výskyt fenologicky, morfologicky a též ekologicky odlišných typů (ras) uvnitř jednoho druhu. V této podobě je známa u řady druhů některých jednoletých poloparazitických rodů z tribu *Rhinantheae* BENTH (kromě rodu *Melampyrum* též například rody *Euphrasia*, *Odontites* a *Rhinanthus* (HARTL 1974, SOÓ 1926-1927, STERNECK 1901, WETTSTEIN 1896a, 1902,) a dále též u některých jednoletých mykotrofních zástupců čeledi *Gentianaceae* (HEGI 1927, KARLSSON 1974, RONNIGER 1911, WETTSTEIN 1896b, ZOPFI 1991). U některých druhů z řady jiných skupin je znám rovněž výskyt fenologicky a někdy i morfologicky odlišných typů, avšak povaha této variability je do větší či menší míry odlišná (např. jednoleté a ozimé typy apod.) Souhrnnou diskusi různých typů sezónní proměnlivosti provedl Krause (KRAUSE 1940).

(Pseudo)sezónní typy se mezi sebou morfologicky liší především tzv. sezónními znaky. Hodnoty těchto znaků se u jednotlivých typů z odlišných úseků vegetační sezóny od sebe liší. U většiny uváděných znaků je velice zřejmý směr, kterým se jejich hodnoty v průběhu vegetační sezóny mění. Tento směr je pro nejčastěji uváděné sezónní znaky stejný u všech druhů a rodů, které vykazují zmiňovaný typ sezónní proměnlivosti. Nejdůležitějšími uváděnými sezónními znaky jsou přítomnost děložních listů v době květu, počet a délka lodyžních článků a interkalárních článků (interkalární články jsou články mezi nejhořejší větví a nejspodnějším květem; v rodě *Melampyrum* tyto články vznikají abortací nejspodnějších květů i nejhořejších větví (CHABERT 1899)), počet, délka a směr odstávání větví a kvetoucích větví, případně jejich rozvětvení do vyšších řádů. Dále jsou často mezi sezónní znaky řazeny šířka a délka listů a listenů a velikost květů.

rozní Časně kvetoucí typy se vyznačují malým počtem lodyžních článků, které jsou delší než příslušný lodyžní list a nejčastěji mají pouze jediný interkalární článek. Pokud jsou vyvinuty větve, tak zpravidla nekvětou, jsou krátké, nevětvené do vyšších řádů a směřují v ostrém úhlu šikmo vzhůru. Listy a listeny jsou široké, květy velké a v době květu jsou na rostlinách zachovány všechny lodyžní listy včetně děložních (obr. 1).

rozní Pozdně kvetoucí typy mají naopak velký počet lodyžních i interkalárních článků. Lodyžní články jsou často ve spodní části lodyhy nahloucheny a jsou mnohem kratší než příslušné lodyžní listy. Větve jsou početné, často jsou větvené i do vyšších řádů, kvetoucí a odstávají od hlavní lodyhy téměř vodorovně. Listy i listeny bývají užší, květy drobnější a v době květu jsou zpravidla spodní lodyžní listy i dělohy již opadané (obr. 2).

V průběhu sezóny se mění hodnoty sezónních znaků od jednoho krajního případu ke druhému. Detailní průběh těchto změn je samozřejmě v každém druhu či rodě poněkud odlišný, a proto různí autoři hodnotili a označovali jednotlivé sezónní typy různým způsobem. Historický přehled nejdůležitějších koncepcí hodnocení sezónní variability a názorů na její vznik bude probrán v následující kapitole. Již zde je ale nutné ještě jednou upozornit na to, že zde používaný výraz sezónní variabilita je pouze zjednodušením správnějšího označení pseudosezónní polymorfismus, které daleko lépe vystihuje skutečný charakter dané variability včetně jejího vztahu k ekologickým faktorům.

2.1.2 Historický přehled

Pojem sezónní dimorfismus se začal používat v minulém století v zoologii k označení morfologicky odlišných, po sobě následujících generací jednoho druhu nebo pro různý vzhled jednoho jedince během roku (zimní a letní formy) (ZELLER 1849, WEISMANN 1875). Později bylo zjištěno, že se obdobný jev vyskytuje též v některých skupinách rostlin. Od konce minulého století se pak sezónní variabilitou rostlin zabývala z různých pohledů řada autorů, a tak během doby vzniklo několik koncepcí taxonomického hodnocení této proměnlivosti a rovněž několik hypotéz snažících se objasnit vznik fenologicky, morfologicky a zřejmě i geneticky odlišných typů uvnitř jednoho druhu rostlin.

Původem nejstarší je teorie Kernerova (KERNER 1874a), který označil pojmem asyngamie odlišnou dobu květu u jedinců téhož druhu. Za příčinu vzniku této sezónní diferenciacce považuje různou délku vegetační doby v odlišných zeměpisných šířkách.

Skutečným zakladatelem teorie sezónní proměnlivosti rostlin a jednou z nejvýznamnějších osobností celé její historie je rakouský botanik Wettstein. Ve svých četných pracích (WETTSTEIN 1895a, 1896a, 1896b, 1899, 1900) se zabýval především rody *Gentianella* a *Euphrasia* a své zkušenosti zformuloval do teorie sezónního dimorfismu rostlin. Kernerovu asyngamii považoval za výchozí stav, který může vést ke vzniku sezónního dimorfismu. Ne ovšem vždy, pouze za předpokladu, že jsou asyngamní jedinci morfologicky odlišní a rozdílnost je nějakým způsobem dědičně fixovaná (WETTSTEIN 1895a). V podstatě neuvažuje o příčinách vzniku asyngamie a za nejdůležitější mechanismus, který způsobuje rozrůznění do sezónního dimorfismu, považuje kosení luk. Tato lidská činnost eliminuje z dané populace skupinu jedinců, kteří mají dobu květu shodnou s dobou senoseče a naopak podporuje rostliny s časnou a nebo pozdní dobou květu. Tím se původně jednotný druh rozpadá na dva sezónní typy - časný (aestivální) a pozdní (autumnální). Wettsteinova teorie našla veliké množství následovníků, byla různým způsobem modifikována a byla použita při hodnocení vnitrodruhové variability řady druhů především v rodech *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*, *Odontites* a *Gentianella*.

Velice podobný názor jako Wettstein měl též Sterneck, který se především zabýval rodem *Rhinanthus*. Uvažuje však též o tzv. monomorfních druzích, což má být vlastně výchozí typ, který nebyl selektován kosením (např. v horách). A dále rozlišuje formy nížinné a formy vysokohorské (montikolní) (STERNECK 1901).

Průběhem růstu časných i pozdních typů se zabýval Behrendsen (BEHRENSEN 1904a, 1904b, 1905, BEHRENSEN et STERNECK 1904) a zjistil, že oba typy klíčí současně a morfologické i fenologické rozdíly jsou způsobeny až odlišným růstovým rytmem, především v časnějších stadiích vývoje. Neluční zástupce rodu *Melampyrum* považuje za pseudosezónně dimorfní, protože jejich populace jsou neoddělenou směsí časných a pozdních typů.

Ronniger (RONNIGER 1911) se domnívá, že výchozími typy při vnitrodruhové diferenciaci u některých zástupců rodu *Gentianella* jsou typy pozdní, protože rostou na rozličných biotopech, které nebyly nikdy ovlivněny kosením. Tyto typy označuje jako monofylní nížinné. Aestivální typy považuje za vzniklé vlivem kosení. Dále mluví o typech monofylních montikolních, které jsou vlastně horskou obdobou pozdních typů nižších poloh. Podotýká, že tyto montikolní typy mají podobný habitus jako typy aestivální a tuto skutečnost vysvětluje obdobně krátkou vegetační dobou obou typů, která je v prvním případě zapříčiněna faktory klimatickými a v druhém lidským zásahem. V této souvislosti zmiňuje pojem pseudosezónní dimorfismus, který použil poprvé Wettstein (WETTSTEIN 1900), ale později již jej nepoužíval. Obdobnou koncepci tří základních vnitrodruhových typů Ronniger pak použil pro hodnocení vnitrodruhových typů řady švýcarských druhů rodu *Melampyrum*.

Avšak již od počátku se též objevovaly názory, že sezónní proměnlivost je pouze odrazem fluktuální variability a reakcí na různé ekologické podmínky. Z této pozice podrobil největší kritice Wettsteinovy názory Heinricher (HEINRICHER 1898, 1902, 1903), který provedl řadu kultivačních pokusů, především na rodech *Rhinanthus*, *Euphrasia* a *Odontites*. Na jejich základě dospěl k názoru, že sezónní variabilita nemá žádný systematický význam. Podobně pouze za stanovištní modifikace považuje jednotlivé sezónní typy též Semler (SEMLER 1904). Rozsáhlé kultivační pokusy provedl Sperlich (SPERLICH 1919a, 1919b, 1924, 1956). Zaměřil svoji pozornost na tzv. fyletickou potenci - schopnost semene přenášet některé vlastnosti rodičovské rostliny do následující generace. Zjistil, že i v rámci jedné rostliny není „fyletická potence“ rozložena rovnoměrně, ale nejvyšší je ve spodní části střední třetiny květenství.

Proti názorům zpochybňujícím objektivní existenci a systematický význam sezónních typů se ohradili Wettstein i Sterneck, kteří zpochybnili jak výchozí materiál kultivačních pokusů Heinricherových, který zřejmě náležel k totožnému sezónnímu typu (WETTSTEIN 1902, 1903), tak vlastní význam kultivace různých typů v extrémních podmínkách pro systematické hodnocení. Extrémní podmínky musí zákonitě ovlivňovat rostliny stejným způsobem, a proto nic nevypovídají o chování různých typů v přirozených podmínkách (STERNECK 1903). Ve prospěch Wettsteinovy teorie vystoupil též Zinger (ZINGER 1913), který zjistil silnou korelaci mezi dobou senoseče, dobou květu a architekturou *Rhinanthus angustifolius* na loukách v povodí Visly.

Jedním z prvních, který kritizoval Wettsteinův názor z pohledu vzniku sezónních typů byl Schröter (SCHRÖTER 1926). Dokazuje, že v rodě *Gentianella* se sezónní typy vyskytují i tam, kde se nekosí. Kosení je z historického hlediska příliš krátké, nepravidelné a ovlivňuje všechny luční druhy. Navíc v některých případech rostliny s uťatým hlavním květenstvím bohatě kvetou a plodí na bočních

větvích a nemohou být tedy tímto způsobem z populace vyloučeny, spíše naopak. Za možné vysvětlení vzniku sezónních typů považuje mutace. Podobný názor zastával i Hegi (HEGI 1927).

Rovněž Schwarz (SCHWARZ 1935) zpochybňuje vznik časných sezónních typů vlivem kosení. Domnívá se, že jejich polydisjunktní typ rozšíření ukazuje na jejich velké stáří, rozhodně větší, než doba, po kterou je možno předpokládat vliv člověka. Podle jeho teorie došlo k oddělení typů patrně během doby ledové, kdy z původně monomorfního typu vznikly v teplém podnebí interglaciálů typy pozdní, zatímco typy časné byly selektovány působením nepříznivých klimatických podmínek v průběhu glaciálů.

Nejrozsáhlejší kritice podrobil Wettsteinův názor na vznik sezónních typů Krause (KRAUSE 1940). Z různých pohledů vyvrací možnost, že by vliv člověka mohl hrát rozhodující roli při vzniku sezónních typů. Předně uvádí, že různé typy jsou různě ostře diferencovány, jsou mezi nimi přechodné formy a často je sezónních typů větší počet a to zpochybňuje správnost představy o jejich párovém vzniku. Současné rozšíření sezónních typů a nutnost dlouhé doby k jejich vzniku pokládá za další důkazy proti Wettsteinově teorii. Dále zmiňuje výskyt různých sezónních typů i v porostech, které nikdy nebyly obhospodařovány jako louky a opět zmiňuje možnost přizpůsobení některých rostlin na vliv kosení vytvářením bohatých bočních květenství po odstranění hlavního vrcholu. Na základě těchto argumentů zamítá Wettsteinovu teorii a za mnohem více věrohodné považuje hypotézy, které vysvětlují vznik sezónních typů vlivem působení různých klimatických či ekologických faktorů.

Velice významnou a mnohem komplexnější teorií vzniku a povahy sezónní proměnlivosti než teorie Wettsteinova je teorie Soóva (SOÓ 1926-1927, 1929). Soó rozlišil větší množství typů a všiml si vztahu mezi jejich dobou květu, morfologickou stavbou a jejich biotopem. Vytvořil tak koncepci ekotypů, které označuje jako pseudosezónně polymorfní. Příčiny jejich vzniku považuje za ekologicko-sociologické a zdůrazňuje především vliv klimatických podmínek (délka vegetační doby, oslunění, množství srážek, vzdušná vlhkost, teplota) a edafických (obsah vody a živin v půdě) i biologických (druhová příslušnost a stav živných rostlin a konkurenční vztahy v rostlinném společenstvu) faktorů. V rodě *Melampyrum* rozlišuje Soó nížinné typy pozdně kvetoucí (autumnální typy Wettsteinovy, monofylní nížinné Ronnigerovy), které se nejčastěji vyskytují v uzavřených lesních formacích a nížinné typy časně kvetoucí (aestivální typy Wettsteina a Ronnigera), které rostou na loukách. Dále rozlišuje dva typy montikolní. Jednak montikolní typy ve smyslu Ronnigera, které považuje za typy středohorských uzavřených formací a morfologicky mají být uprostřed mezi časnými a pozdními nížinnými typy. Druhým typem montikolních ras jsou rasy subalpínských luk, jejichž hodnoty sezónních znaků jsou více posunuty k typům časnějším. Další významnou rasou mají být typy alpské, které mají již jen velice málo lodyžních článků, a typy segetální, které jsou přizpůsobeny polním podmínkám a morfologicky i fenologicky stojí rovněž uprostřed mezi typy autumnálními a aestiválními. Soó také považuje za významnou rasu rašelinnou s velice úzkými listy. Vedle řady těchto pseudosezónních typů uvažuje o další

paralelní řadě stanovištních forem, které se vyskytují za stejných ekologických podmínek.

V novější době se sezónní proměnlivostí zabývala řada dalších autorů, kteří dále rozvíjeli starší názory. Smejkal ve své rozsáhlé studii o rodě *Euphrasia* (SMEJKAL 1963) odlišuje sezónní difylismus (párové sezónní typy) v tomto rodě od pseudosezónního polymorfismu v rodech *Melampyrum* a *Rhinanthus*. Přiklání se ke Schwarzově teorii vzniku sezónních typů za rozhodujícího vlivu změn klimatu v průběhu pleistocénu. Tuto teorii dokládá na příkladech rozšíření řady sezónně párových typů v rodě *Euphrasia*. Tyto typy pak hodnotí různými taxonomickými kategoriemi podle různé míry jejich vzájemné odlišnosti. Rodem *Euphrasia* se rovněž zabýval Yeo, který se naopak více přiklání k teorii Soové a zdůrazňuje adaptaci jednotlivých ekotypů na edafické, klimatické a biotické vlivy (YEO 1968).

Další důkladné zhodnocení a prohloubení koncepce ekotypů provedl Karlsson (KARLSSON 1974, 1976). Podle jeho názoru jsou sezónní typy ekotypy adaptované na určitá, člověkem vytvořená, bezlesá stanoviště s uzavřeným porostem. Odlišné selekční tlaky (např. spásání, půdní vlhkost, sekání, množství světla) pak dávají vznik odlišným typům. Karlsson upozorňuje na to, že druhy, které vykazují sezónní proměnlivost, jsou jedny z mála jednoletek, které se ve zmiňovaných biotopech vyskytují. Na tyto jednoleté druhy jsou totiž selekční tlaky mnohem silnější než na rostliny vytrvalé, které mají zpravidla mnohem větší přizpůsobovací schopnost a pomalejší střídání generací. Žádný typ však nepovažuje za původní, nediferencovaný, protože se domnívá, že se žádný nezachoval od preglaciálu. Zjistil, že průměrný počet internodií je silně korelován s délkou vegetační doby a ve Švédsku se směrem k jihu zvětšuje. Na jihu se však též vyskytují typy s malým počtem internodií, které rostou na kosených loukách s uměle zkrácenou vegetační dobou.

Snogerup podobně jako Heinricher zjistil, že architektura poloparazitů je závislá na druhu hostitele (SNOGERUP 1983). Pokud však pěstoval populace různého původu na jednotném hostitelském druhu zjistil, že se v řadě případů od sebe významně liší.

V poslední době se problematice sezónních typů věnoval především Zopfi (ZOPFI 1991, 1993a, 1993b). Studoval v přírodě některé zástupce rodů *Gentianella* a *Rhinanthus* a prováděl rovněž řadu pokusů. Své výsledky rozsáhle diskutuje s literaturou a přiklání se k podobnému názoru jako Karlsson, že sezónní typy jsou selektovány specifickými faktory stanoviště. Toto dokládá na úzké vazbě jednotlivých typů *Rhinanthus alectorolophus* ke specifickým společenstvům. Svými pokusy dokazuje genetickou podstatu sezónních typů a uvažuje o jejich velice rychlé evoluci, takže jejich vznik byl podmíněn až činností člověka a vytvořením vhodných biotopů. Podle něj jsou druhy, které vykazují tuto sezónní proměnlivost preadaptovány pro rychlou evoluci následujícími vlastnostmi. Mají krátký životní cyklus, velké množství rostlin v jedné populaci a velké množství semen produkované jednou rostlinou. Rovněž rychlá migrace je podporována působením člověka. Semena mohou být se senem přemisťována na dlouhé vzdálenosti a do různých nadmořských výšek. Navíc rychlá adaptace doby květu na podmínky biotopu a tím vznikající fenologická izolace může snadno dokončit již vzniklou izolaci ekologickou. Takto může být velmi rychle potlačen tok genů mezi

sousedními populacemi a různé selekční tlaky mohou ovlivnit další morfologické znaky, které nejsou přímo svázány s fenologií. Ve své další práci (ZOPFI 1995) se zabýval studiem a pěstováním různých ekotypů u druhu *Rhinanthus glacialis*. Výsledky se v podstatě shodují s výsledky zjištěnými u *Rhinanthus alectorolophus* (ZOPFI 1993a, 1993b). Znovu zjistil, že nejstálejším znakem je počet internodií a tento znak je také nejvíce korelovaný s počátkem květu. Autor předkládá hypotézu evoluční historie studovaných ekotypů *Rhinanthus glacialis*. Předpokládá, že v prehistorické době došlo k základní diferenciaci ekotypů vlivem různého klimatu v různých nadmořských výškách a působením edafických faktorů. Vznik ekotypů přizpůsobených jednotlivým člověkem vytvořeným společenstvům považuje za velice mladou záležitost, ne starší než pět až osm století. Při vzniku těchto ekotypů přesně adaptovaných na konkrétní podmínky stanoviště zdůrazňuje především selekci na počátek doby květu. Vysvětluje jejich vznik z potenciálních předků z evolučního pohledu prostřednictvím jednotlivých heterochronických procesů (MCKINNEY 1989). Protože zjistil, že vývoj jednoho internodia trvá u všech ekotypů prakticky stejně dlouho, nepovažuje za významnou neotenií (zpomalení) ani akceleraci (urychlení) vývoje potomků vůči populaci předka. Naopak za významné považuje predisplacement (časnější), resp. postdisplacement (pozdější počátek růstu ve srovnání s populací předka) a progenezi (časnější), resp. hypermorfosu (pozdější ukončení vegetativního růstu). Následně pak označuje jednotlivé typy jako pedomorfické či peramorfické vůči jejich potenciálním předkům.

Naopak Bolliger, který se zabýval rodem *Odontites* (BOLLIGER 1989), se přidržuje názoru Schwarze a Smejkal a za příčinu vzniku sezónní diferenciacie považuje vliv zalednění. Svůj názor zdůvodňuje mimo jiné tím, že všechny středomořské druhy rodu *Odontites* jsou autunnální a časně typy se vyskytují pouze v oblastech dřívějšího zalednění.

2.2 Rod *Melampyrum* L.

Rodu byla zejména na konci minulého a v první čtvrtině tohoto století věnována značná pozornost (KERNER 1870, RONNIGER 1911, RONNIGER 1918, VANDAS 1889, 1890 atd.). Tento zájem vyvrcholil sepsáním dvou rozsáhlých monografií (BEAUVERD 1916, SOÓ 1926-1927). Bohužel taxonomické závěry a pojetí řady typů jsou v obou pracích zásadně odlišné. Z dnešního pohledu je nutno považovat za správnější závěry monografie Soóvy. Již však on sám ocenil nebývalé množství materiálu a literatury, které se podařilo Beauverdovi shromáždit v jeho práci. K vnitrorodovému členění však Beauverd použil nevhodných znaků, které jsou variabilní i uvnitř blízkce příbuzných skupin (např. způsob pukání tobolky). Beauverdova práce je velice detailní a pečlivě popisuje a využívá řady morfologických znaků. Její použití je však velmi omezeno též pro nepřehlednou a dosti nepřehlednou hierarchii vnitrodruhových taxonů. Soóva monografie je vyčerpávající a její taxonomické závěry jsou dosud široce přejímány. Je však příliš ovlivněna teorií sezónní proměnlivosti a při hlubším studiu jsou zřetelné určité nejasnosti v některých kritických skupinách, které by si zasloužily nové zpracování (*Melampyrum nemorosum* agg., *M. sylvaticum* agg.).

Práce z novější doby se obvykle soustřeďují na studium biologie jednotlivých druhů (GIBSON 1993a,b, MATTHIES 1995, 1996) a otázky taxonomické ponechávají stranou.

V celém rodě je jednotný počet chromozómů. Všichni zástupci mají $2n = 18$. Celý rod je poloparazitický. Kromě *Melampyrum arvense* jsou u našich zástupců nejčastěji udávanými hostitelskými rostlinami dřeviny různých čeledí. V porovnání s příbuznými poloparazitickými rody je význam parazitické výživy v rodě *Melampyrum* značný a jeví známky největší odvozenosti. Úspěšné dokončení vývoje a dozrání semen je bez hostitelské rostliny velice obtížné. U některých druhů je zřejmě možná i volba hostitelské rostliny. Dokonce v některých případech snad může být i klíčení podporováno přítomností hostitelské rostliny (HARTL 1974).

2.2.1 Systematické postavení rodu

Rod *Melampyrum* je řazen do tribu *Rhinantheae* BENTH., podčeledi *Rhinanthoideae*. Do této skupiny jsou řazeny poloparazitické rody se vzpřímenými základy poupat a s korunami, jejichž 2 cípy tvoří helmovitý horní pysk. V horním pysku jsou zcela schovány 4 tyčinky (BOLLIGER 1996). V rámci této skupiny je velice obtížné umístit rod *Melampyrum* do blízkosti některého dalšího rodu, protože se vyznačuje celou řadou unikátních znaků. Je to například stavba semen (hladká, velká, nebrázditá, nekřídlatá, s carunculou), pylu (supraverukátní exina), listů (celokrajné, hladké, na líci nezbrázděné), zubatost listenů (zpravidla velké a dlouhé zuby, které se ne zcela přesně vztahují k bočním žilkám), výskyt extraflorálních nektárií na listenech, ale též znaky biologické (částečná volba hostitele).

2.2.2 Vnitrorodové členění

První provedl dělení rodu *Melampyrum* do vnitrorodových jednotek Wettstein (WETTSTEIN 1895b). Rozdělil jej na dvě sekce podle tvaru kališních cípů - *Obtusisepalum* a *Eumelampyrum*. Do první skupiny zařadil pouze japonský druh *M. laxum* a do druhé všechny ostatní druhy, které dále rozdělil na 2 podsekce - *Spicata* s hustým všestranným květenstvím a *Laxiflora* s řídkým jednostranným květenstvím.

Jak již bylo zmíněno, další členění, které provedl Beauverd, bylo odmítnuto krátce po jeho zveřejnění, protože sekce, které vznikly na základě typu pukání tobolky (*Completa* a *Incompleta*), řadily blízké příbuzné druhy do odlišných skupin.

Ronniger a Soó odmítli Wettsteinovo oddělení sekce *Obtusisepalum*, ale naopak jeho podsekce považovali za zcela přirozené a dobře vyhraněné skupiny. Soó ve své monografii vypracoval detailní členění rodu *Melampyrum*, které je zcela akceptovatelné i v dnešní době a v podstatě bylo přejato Hartlem (HARTL 1974):

Sect. 1. *Laxiflora* (WETTST.) SOÓ

Subsect. 1. *Sylvatica* SOÓ in JAVORKA (listeny zelené, ústí koruny otevřené, tobolky pukající po obou stranách)

Subsect. 2. *Pratensia* SOÓ (listeny zelené, ústí koruny téměř uzavřené, tobolky pukající pouze na hřbetní straně)

Subsect. 3. *Nemorosa* SOÓ (listeny obvykle modře, fialově, růžově nebo bělavě zbarvené, tobolky pukající po obou stranách)

Ser. 1. *Eunemorosa* SOÓ (koruny žluté)

Ser. 2. *Rosea* SOÓ (koruny červenavé nebo růžové)

Sect. 2. *Melampyrum* (= sect. *Eumelampyrum* subsect. *Spicata* WETTST.)

Subsect. 1. *Barbata* RONN. in FRITSCH (listeny ploché, spodní korunní pysk vyklenutý a na okraji neohrnutý, cípy spodního pysku delší než 1 mm a k sobě nepřiblížené)

Subsect. 2. *Melampyrum* (= *Arvensia* SOÓ in JAVORKA) (listeny ploché, spodní korunní pysk ± plochý se vzhůru ohrnutým okrajem, cípy spodního pysku kratší než 1 mm a k sobě sblížené)

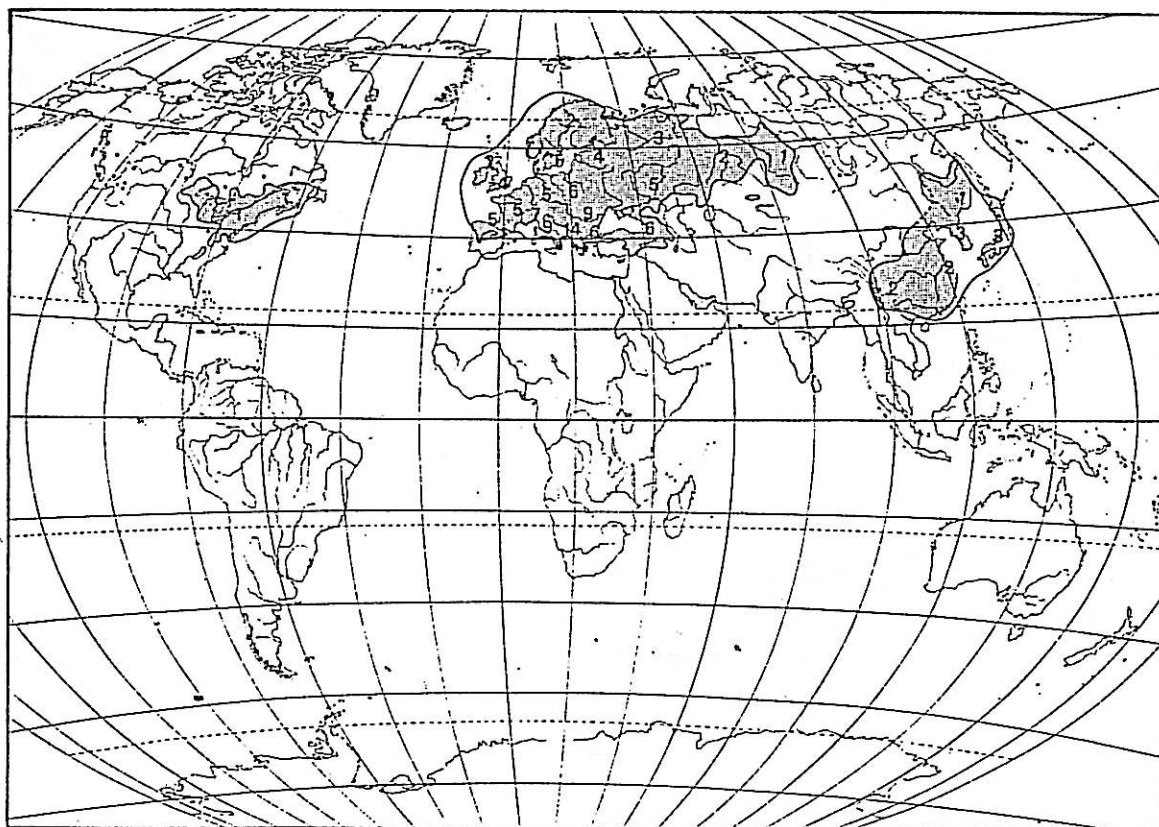
Subsect. 3. *Carinata* BEAUVERD (listeny žlábkovité, hřebenovitě zubaté)

Z hlediska nomenklatorického je ovšem v tomto případě situace mnohem složitější než z hlediska taxonomického. Hartl totiž ve výše uvedeném přehledu uvádí, že považuje za typ rodu *M. arvense* a z tohoto důvodu přijal jméno *Melampyrum* pro bývalou sekci *Spicata* (WETTST.) SOÓ. Již v roce 1972 však Soó a Webb (SOÓ et WEBB 1972) použili (bez bližšího vysvětlení) jméno *Melampyrum* pro sekci, která neobsahuje *M. arvense*, tedy bývalou *Laxiflora* (WETTST.) SOÓ. Vše tedy závisí na stanovení typu rodu. Původně bylo za typ rodu zvoleno *M. arvense* L. (BRITTON et BROWN 1913), Green navrhl naopak *M. pratense* L. (GREEN 1930). Z důvodu zachování jména sekce *Melampyrum* použitého v díle Flora europaea (SOÓ et WEBB 1972), byla navržena konzervace

M. pratense jako typu rodu. Návrhem se zabýval výbor 3C, ustavený pro tyto účely na Berlínském botanickém kongresu. Ten jej však schválil pouze prostou většinou hlasů a nikoliv dvoutřetinovou jak bylo nutné pro přijetí konzervace. Proto byl návrh pouze připojen k výsledkům jednání výboru jako podnět pro jednání generálního výboru, který by mohl ještě návrh přijmout (NICOLSON [ed.] 1992, MCNEILL et al. 1987).

2.2.3 Rozšíření rodu a jednotlivých podsekcí

Při pohledu na mapu celosvětového areálu rodu *Melampyrum* (obr. 3) je nápadná její značná podobnost s mapou rozšíření opadavých listnatých lesů na severní polokouli. Skutečně z obecnějšího hlediska lze považovat rod *Melampyrum* za prvek listnatých lesů eurasijské oblasti. Samozřejmě u jednotlivých druhů i některých skupin tato charakteristika zcela neplatí a podle svých specifických ekologických nároků zasahují do sousedních biotů a geografických oblastí.



Obr. 3: Mapa rozšíření rodu s počty druhů v jednotlivých oblastech
(podle MEUSELA et al. 1978)

Celý areál rodu se rozpadá do třech hlavních samostatných arel. Jeho hlavní část zahrnuje Evropu s výjimkou několika drobných území v její nejjihnější a nejseverovýchodnějších částí. Zasahuje rovněž do některých přilehlých částí Asie, především na západní Sibiř, Kavkaz a do Malé Asie. V této části areálu se vyskytují zástupci všech hlavních vnitrorodových skupin.

Největší centrum diverzity a s největší pravděpodobností též vývojové centrum rodu je v oblasti jihovýchodní Evropy a to zejména v severní a střední části Balkánského poloostrova a v jihovýchodních Alpách. Každá skupina má však vlastní, vždy poněkud odlišné charakteristiky rozšíření a výskytu.

Podsekce *Arvensia* má největší bohatství druhů v jižní a východní části Kavkazu a v přilehlých oblastech (několik endemických druhů). Pouze druh *M. arvense* je široce rozšířen ve většině střední, východní a jihovýchodní Evropy. V řadě zemí je však jeho výskyt pouze archeofytního původu.

M. barbatum se vyskytuje v dolním Rakousku, v Maďarsku a přiléhajících územích. Další zástupci podsekce *Barbata* se vyskytují v oblastech po obou březích Jaderského moře.

Jediný zástupce podsekce *Carinata* - *M. cristatum* je dobrým příkladem eurosibiřského květenného elementu s úzkou vazbou na rozšíření teplomilnějších listnatých lesů, který se vyskytuje ve většině evropských zemí. Chybí pouze na většině Pyrenejského poloostrova a v jižní části Apeninského a Balkánského poloostrova a rovněž ve střední a severní části Skandinávie. Naopak zasahuje daleko na východ do Asie až po Altaj a horní tok Jeniseje.

Podobný typ rozšíření, avšak mnohem méně zasahující k východu i k západu má *M. nemorosum* s. str., zástupce podsekce *Nemorosa* s největším areálem. V celé podsekci *Nemorosa* je zřejmá výrazná tendence k vytváření drobných taxonů, často s velice omezeným rozšířením a sklonem k vikarianci. Největší bohatství těchto endemitních typů se vyskytuje v oblasti jihovýchodních Alp, jižních Karpat a v pohořích Balkánského poloostrova. V Soově pojetí tvoří celkově tato skupina téměř polovinu všech druhů rodu.

Rovněž v podsekci *Sylvatica* je možno sledovat jistou tendenci k endemismu, především v horách jihoalpско- východokarpatského prostoru. Celkové rozšíření podsekce je však možno spíše považovat za eurosibiřskomontánní, protože jediný široce rozšířený druh *M. sylvaticum* s. str. svým rozšířením víceméně kopíruje hranice původního výskytu (zonálního i extrazonálního) smrkových lesů anebo smíšených lesů se smrkem. Jeho hlavní rozšíření je tedy v severní Evropě od Skandinávie až po Střední Ural a ostrůvkovitě zasahuje do hor střední Evropy a severní části Balkánského poloostrova.

Podsekce *Pratensia* je zastoupena v hlavní části areálu rodu pouze jediným, mimořádně proměnlivým druhem (*M. pratense*), který se vyskytuje na velmi vlhkostně i substrátově odlišných, lesních (jak listnaté tak jehličnaté lesy) i nelesních biotopech. Jeho areál je největší ze všech zástupců rodu. Kromě nejjihnějších oblastí se vyskytuje v celé Evropě a zasahuje daleko na východ do Asie až do oblasti Altaje a Angary.

Druhá eurasijská arela rodu se nachází v jihovýchodní Asii, převážně v oblasti výskytu opadavých lesů a lesů vlhkého mezotermního klimatu v

čínsko-japonské a jihovýchodoasijské květenné podoblasti (členění dle HENDRYCHA 1984). V tomto území zasahuje svým výskytem rod *Melampyrum* nejdále k jihu, až do tropického pásma. V této části areálu se vyskytuje pouze relativně samostatná skupina druhů podsekce *Rosea*, nejbližší příbuzných skupině *M. nemorosum*. V žádné jiné části areálu se druhy z této podsekce nevyskytují.

Nejméně druhově bohatou je arela severoamerická, která víceméně zahrnuje oblast opadavých listnatých lesů atlantských květenných podoblastí Severní Ameriky. Jediným zástupcem zde je druh *Melampyrum lineare* z podsekce *Pratensia*, který podle nemnoha dostupných herbářových položek je zřejmě podobně proměnlivý jako *M. pratense*.

2.2.4 Vymezení druhů v rodě *Melampyrum*

Zatímco vymezení jednotlivých podsekcí se zdá být víceméně přirozené a nikdy nečinilo žádné obtíže, vymezení a pojetí jednotlivých druhů v rodě *Melampyrum* je dosti rozporuplné. Zpravidla jsou přijímány dvě úrovně druhů. Druhy jednoznačně definované „velké“ (např. *M. arvense*, *M. cristatum*, *M. pratense*), které se nápadně od sebe liší především ve tvaru vegetativních i generativních orgánů a jistě vznikly již před dobou ledovou. A pak druhy „malé“, které se obvykle liší kvantitativními znaky, či různým typem odění (zejména kalicha), často s omezeným areálem, vzájemně vikarizující, s morfologicky přechodnými zónami apod. Většina těchto drobných druhů je soustředěna do podsekcí *Nemorosa* a *Sylvatica*. Soó se zejména o některých drobných druzích serie *Eunemorosa* domnívá, že vznikly až během pleistocénu (SOÓ 1926-1927), což však v řadě případů nemusí zcela odpovídat skutečnosti.

Nejasnosti v hodnocení a pojetí druhů jsou do značné míry skutečně způsobeny mimořádnou bohatostí typů v některých skupinách. Avšak významnou roli jistě hraje nedostatečná prozkoumanost celkové variability morfologických, ekologických i biologických vlastností jednotlivých typů a jejich rozšíření. Pro vzájemné vymezení druhů i nižších taxonů je používáno veliké množství znaků: větvení lodyhy a počty článků a interkalárních článků; šířka, délka a tvar listů; velikost, zbarvení, tvar a zubatost listenů; velikost a tvar kalicha a kališních cípů, jejich případná změna v průběhu kvetení a dozrávání, typ odění jednotlivých částí kalicha; velikost, tvar a zbarvení jednotlivých částí koruny, její případné prodlužování v průběhu kvetení, vzájemné postavení korunních pysků; velikost, tvar, odění a způsob pukání tobolky; vzájemné poměry určitých částí kalicha i koruny. Udávané rozdíly mezi jednotlivými druhy nejsou však vždy příliš ostré a často jsou pouze kvantitativní povahy. Navíc některé z těchto znaků jsou dosti proměnlivé i v jediné populaci stejného druhu, či dokonce na jedné rostlině. Řada znaků je též silně ovlivňována stanovištními podmínkami. (Detailněji bude variabilita některých znaků probrána v příslušných kapitolách studovaných druhů.)

Nastíněné problémy a nejasnosti vedou automaticky k nejasnému vymezení druhů, zvláště v některých skupinách. To je samozřejmě příčinou toho, že různí autoři udávají velmi odlišné počty druhů. Celkový počet se obvykle pohybuje mezi 20 a 30 druhy. Pokud jsou považovány za druhy i některé další typy z okruhu *M. nemorosum* a případně též *M. pratense* a *M. sylvaticum* může dosahovat počet

udávaných druhů až 50. Pro představu zde uvádím počet druhů v jednotlivých podsekcích podle Soóvy monografie (SOÓ 1926-1927).

Podsekcce	Počet druhů
<i>Arvensia</i>	6
<i>Barbata</i>	3
<i>Carinata</i>	1
<i>Eunemorosa</i>	15
<i>Pratensia</i>	2
<i>Rosea</i>	8
<i>Sylvatica</i>	2
Celý rod	37

Přestože již dnes jsou popsány nové druhy (např. *M. yezoense* z podsekcce *Rosea* (YAMAZAKI 1989)), je stále možno tuto monografii považovat za výchozí. V nejbližší době však bude nevyhnutelné kriticky revidovat některé problematické skupiny druhů a zejména většinu vnitrodruhových taxonů. K řešení některých problémů z obou těchto oblastí by měla přispět i tato studie.

3. Metodika a materiál

3.1 Sběr dat

Protože na některých lokalitách byly sbírány rostliny opakovaně, je v textu používán termín populační vzorek jako označení rostlin sbíraných na jedné lokalitě v jeden den. Zvláště jsou číslovány populační vzorky a zvláště lokality.

Ve všech případech byly rostliny z populací sbírány pokud možno náhodně ve větším množství a další náhodný výběr byl prováděn z těchto rostlin bezprostředně při měření. Všechny znaky byly měřeny na živých rostlinách.

Herbářový materiál byl studován z následujících herbářových sbírek: PRC, PR, BRNM, BRNU, BRA, SAV, SLO, LI, WU, KRAM, CB, CHOM, HR, LIM, LIT, MJ, NJM, OMP, ZMT a ze soukromých herbářových sbírek pánů Václava Chána, Rudolfa Kůrky, Zdeňka Skály, Jiřího Sladkého a především Vojtěcha Žily.

3.1.1 *Melampyrum nemorosum* a *Melampyrum pratense*

U těchto druhů byly měřeny pouze znaky na vegetativních částech. Znaky byly měřeny zpravidla u 30, pouze v případě nutnosti u menšího počtu jedinců z jednotlivé populace. Zvláště ke konci sezóny je velice obtížné získat z populace větší množství nepoškozených rostlin, především lodyžní listy jsou již často opadané či zaschlé. V těchto případech pak byly do měření zahrnuty i rostliny s neúplným souborem zkoumaných znaků. Bylo měřeno následujících 11 znaků, které bývají zpravidla chápány jako sezónní a jsou obvykle považovány za významné ve vnitrodruhové taxonomii studovaných druhů.

délka lodyhy (LOD)

počet lodyžních článků (I)

počet interkalárních článků (II)

počet uzlin s vyvinutými větvemi (V)

počet uzlin s kvetoucími větvemi (KV)

šířka listu (SL)

vzdálenost nejširšího místa listu od jeho báze (VL)

délka listu (DL)

šířka prvního listenu (S1)

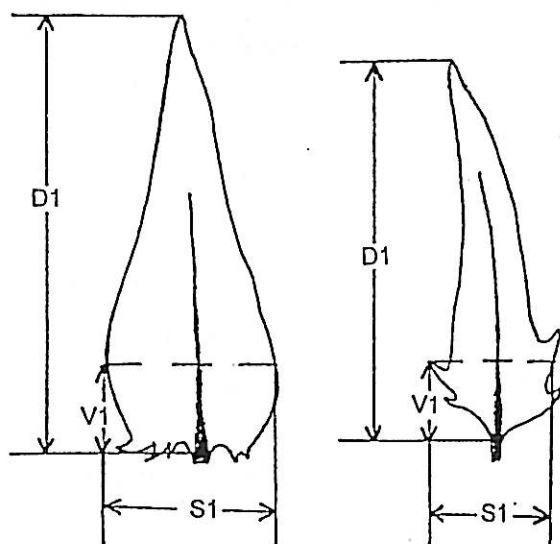
vzdálenost nejširšího místa prvního listenu od jeho báze (V1)

délka prvního listenu (D1)

Délka lodyhy byla měřena pravítkem s přesností na 0.5 cm od uzliny s děložními listy k uzlině s nejspodnějším květem. Tato délka již byla považována v době květu prvního květu za neměnnou. Počet lodyžních článků byl rovněž zjišťován mezi děložní uzlinou a uzlinou s nejspodnějším květem. Počet interkalárních článků udává počet internodií mezi uzlinou s nejhořejší vyvinutou větví a uzlinou s nejspodnějším květem. (Obvykle se udává jako znak počet párů interkalárních listů, ale pak nelze odlišit zcela nevětvené rostliny od rostlin bez interkalárních listů, ale s větvemi.). Odvozeným znakem je počet neinterkalárních článků (RI), vypočítaný jako

rozdíl počtu lodyžních článků a počtu interkalárních článků. Počet uzlin s vyvinutými větvemi udává počet uzlin, na kterých alespoň jedna z větví byla vyvinuta tak, že na větevním pupenu byly zřejmé základy listů. Počet uzlin s kvetoucími větvemi byl zjišťován jako počet uzlin, u kterých alespoň jedna větev měla patrné základy pupat.

Šířka, vzdálenost nejširšího místa od báze a délka listu byly měřeny vždy u listu nejbližšího ke středu lodyhy. Byly měřeny pravítkem s přesností na 0.5 mm. Podobně byly měřeny též znaky šířka, vzdálenost nejširšího místa od báze a délka prvního listenu v květenství. V případě, že listen měl na okraji zuby, byla šířka zjišťována v nejširším místě včetně zubů. Tato šířka tedy někdy zahrnuje i délku zubů. Takovýto způsob měření není jistě zcela ideální, ale je velice obtížné definovat nějakou teoretickou šířku listenu bez zubů. Navíc se dá celkem oprávněně předpokládat, že takto definovaná šířka listenu (případně její poměr k délce či vzdálenosti nejširšího místa od báze) do jisté míry charakterizuje i jeho zubatost. Místa měření jednotlivých rozměrů (znaky S1-D1) u různých tvarů listenů ukazuje obrázek č. 4.



Obr. 4: Místa měření znaků u různých tvarů listenů

Důležitou částí metodiky jsou opakovaná měření u vybraných populací během jedné sezóny i v po sobě následujících letech. V takovémto případě byla snaha, aby nový výběr rostlin byl proveden na totožném místě jako výběr předchozí a pokud možno byl omezen jen na několik desítek m². Rovněž byly znaky měřeny u bezprostředně sousedících populací na vegetačně a stanovištně významně odlišných mikrolokalitách (např. podmáčená smrčina-rašeliniště, bor-doubrava, louka-les, křoviny na okraji louky-louka apod.). V těchto případech obvykle nepřesahovala vzdálenost mikrolokalit od sebe několik desítek metrů a výskyt rostlin zkoumaného druhu byl víceméně kontinuální. Aby mohl být studován vliv biotopu, bylo u druhu *M. pratense* definováno následujících 7 typů biotopů převážně podle dominantního druhu dřeviny na lokalitě: doubrava, bor, smrčina, březina, lískové křoviny, lada (především smilkové porosty a vřesoviště), rašeliniště.

V některých případech byly sebrány populační vzorky na blízkých lokalitách s výrazněji odlišnou nadmořskou výškou. Celkem bylo změřeno asi 2000 rostlin *M. nemorosum* ze 74 populačních vzorků ze 44 lokalit zejména z České republiky, ale i ze Slovenska a po jednom vzorku z Rakouska a ze Švédska a z jednoho pěstovaného výsevu a asi 3400 rostlin *M. pratense* ze 123 populačních vzorků z 90 lokalit z České republiky, Slovenska a Rakouska. Seznamy lokalit populačních vzorků jsou uvedeny v příloze I.

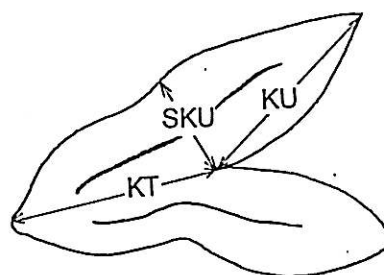
3.1.2 *Melampyrum sylvaticum* agg.

Zhruba u 340 rostlin z 19 populačních vzorků (15 až 20 rostlin ze vzorku) *M. sylvaticum* byl zjišťován počet lodyžních a interkalárních článků, větví a kvetoucích větví a délka lodyhy stejným způsobem jako v předchozím případě. Populační vzorky byly sbírány zejména na vhodných blízkých lokalitách s velkým gradientem nadmořské výšky.

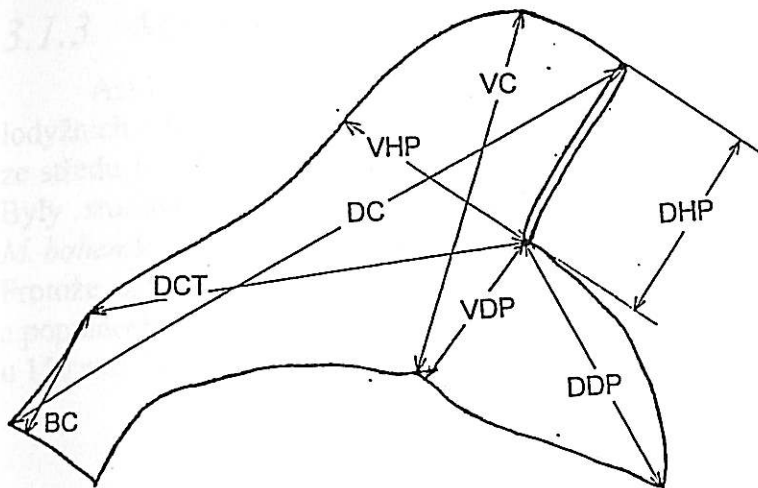
U 390 rostlin ze 22 populačních vzorků (obvykle 20 rostlin z populačního vzorku - v některých případech byl však počet rostlin ze vzorku značně nižší, protože květy jsou velice náchylné k vadnutí a nelze pak z nasbíraného materiálu vybrat dostatečný počet měřitelných rostlin) bylo měřeno následujících 12 znaků na květech. Některé z těchto znaků bývají často uváděny jako rozlišovací znaky drobných druhů z této skupiny (*M. sylvaticum*, *M. herbichii*, *M. saxosum*). Jiné se zdály být významně proměnlivé při studiu herbářového materiálu. Populační vzorky byly sbírány na území České republiky, Slovenska, Rakouska a Švýcarska. Seznam lokalit populačních vzorků je v příloze I.

- délka kališní trubky (KT)
- délka kališního cípu (KU)
- šířka kališního cípu (SKU)
- celková délka koruny (DC)
- délka korunní trubky (DCT)
- délka báze korunní trubky (DBC)
- výška koruny (VC)
- výška dolního korunního pysku (VDP)
- délka horního korunního pysku (DHP)
- výška horního korunního pysku (VHP)
- délka dolního korunního pysku (DDP)
- délka prašníku (PR)

Způsob měření znaků na kalichu je zobrazen na obr. 5. Délka kališní trubky byla měřena od báze kalicha do zářezu mezi kališními cípy. Délka kališního cípu byla měřena na levém horním cípu (v pohledu zepředu) od zářezu mezi horním a dolním uštem po jeho konec. Šířka horního cípu byla měřena na jeho bázi.



Obr. 5: Místa měření znaků na kalichu *M. sylvaticum*

Obr. 6: Místa měření znaků na koruně *M. sylvaticum*

Obrázek 6 ukazuje způsob měření znaků na koruně. Celková délka koruny byla měřena od spodního konce báze korunní trubky ke konci horního pysku, délka korunní trubky od jejího konce v místě zářezu mezi horním a dolním pyskem k nápadnému ohnutí korunní trubky v její dolní části, délka báze korunní trubky od jejího spodního konce k nápadnému ohnutí korunní trubky v její dolní části. Výška koruny byla měřena v nejvyšším místě mezi horním a dolním pyskem kolmo ke spodní straně dolního pysku resp. korunní trubky, výška dolního pysku

zcela na jeho bázi a kolmo na jeho spodní stranu, rovněž výška horního pysku zcela na jeho bázi a kolmo na jeho spodní stranu, délka horního pysku od místa zářezu mezi horním a dolním pyskem k jeho konci a stejným způsobem byla měřena též délka dolního pysku. Délka prašníku udává délku včetně přívěsku prašných pouzder u nejdelšího prašníku v květu.

Měření byla prováděna na optimálně vyvinutém květu na rostlině, pokud možno z hlavního květenství. Zpravidla u jedné rostliny jsou na hlavní ose květenství vždy v optimu pouze 2 květy v jediné uzlině. Rozměry na koruně byly měřeny u koruny opatrně vytržené z kalicha. Při všech měřeních byl kalich, koruna i prašník sevřen do tenké průhledné folie, aby bylo dodrženo vždy stejné postavení jednotlivých částí. Délka prašníku byla měřena měřicí lupou s přesností 0.1 mm, ostatní rozměry pravítkem s přesností na 0.25 mm.

Dále byly u stejných rostlin měřeny následující rozměry prvního a pátého listenu v květenství podobným způsobem jako rozměry listenu u *M. nemorosum*. Při studiu herbářového materiálu měla řada rostlin z oblasti Sudet dosti nápadně odlišný tvar listenů od rostlin z ostatních oblastí České republiky.

šířka prvního listenu (S1)

vzdálenost nejširšího místa od báze listenu (V1)

délka prvního listenu (D1)

šířka pátého listenu (S5)

vzdálenost nejširšího místa od báze listenu (V5)

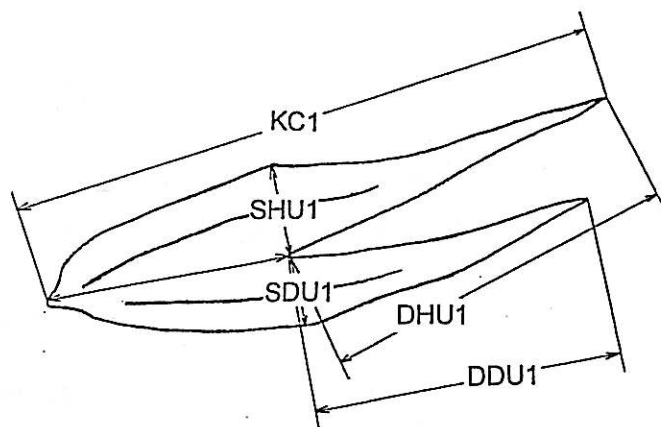
délka pátého listenu (D5)

3.1.3 *Melampyrum subalpinum*

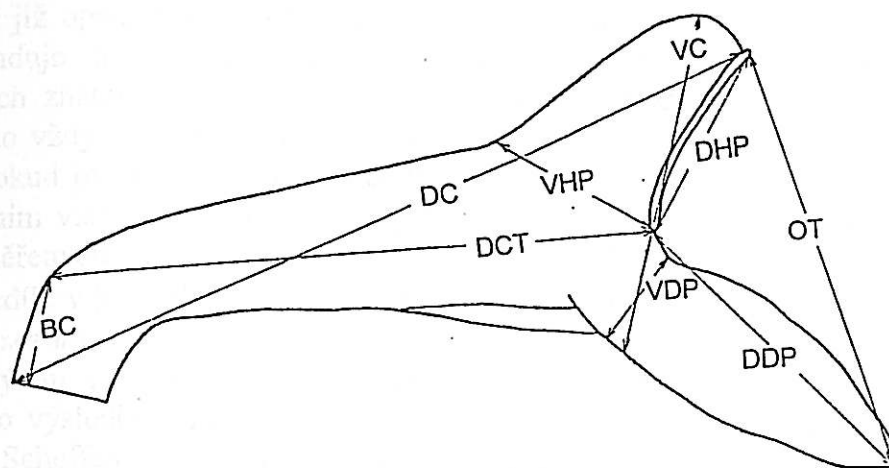
Asi u 370 rostlin z 18 populačních vzorků *M. subalpinum* byl zjišťován počet lodyžních a interkalárních článků, větví a kvetoucích větví, délka lodyhy, rozměry listu ze středu lodyhy a prvního listenu stejným způsobem jako v případě *M. nemorosum*. Byly studovány populace z České a Slovenské republiky (označované obvykle *M. bohemicum*) i populace rakouské. Seznam lokalit populačních vzorků je v příloze I. Protože někteří autoři uvádějí rozdíly mezi populacemi z bývalého Československa a populacemi rakouskými i v některých znacích generativních, bylo změřeno u 150 rostlin z 8 populací následujících 14 znaků na květech.

- délka kališní trubky (KT1)
- celková délka kalicha (KC1)
- délka horního kališního cípu (DHU1)
- šířka horního kališního cípu (SHU1)
- délka dolního kališního cípu (DDU1)
- šířka dolního kališního cípu (SDU1)
- délka báze korunní trubky (BC)
- délka korunní trubky (DCT)
- celková délka koruny (DC)
- výška koruny (VC)
- délka horního korunního pysku (DHP)
- délka dolního korunního pysku (DDP)
- výška dolního korunního pysku (VDP)
- otevření koruny (OT)

Znaky byly měřeny obdobným způsobem jako u *M. sylvaticum* a způsob měření je znázorněn na obrázcích 7 a 8. Vždy byl měřen horní a dolní kališní cíp na levé straně květu z pohledu zepředu. Celková délka kalicha udává vzdálenost mezi bází kalicha a koncem horního cípu. Protože kališní cípy jsou dost široké není tato vzdálenost totožná se součtem délky kališní trubky a délky horního cípu. Otevření koruny udává vzdálenost konce horního pysku od konce dolního pysku. Rozměry byly zjišťovány na plně rozkvetlém květu, koruna byla opatrně vytržena z kalicha a kalich i koruna byly fixovány v tenké průhledné folii, aby bylo dodrženo vždy stejné postavení jednotlivých částí.



Obr. 7: Místa měření znaků na kalichu *M. subalpinum*

Obr. 8: Místa měření znaků na koruně *M. subalpinum*

Protože v průběhu dozrávání dochází ke zvětšování kalicha, byly stejné rozměry jako u kalicha květu měřeny i u nejspodnějšího kalicha hlavního květenství po odstranění tobolek. Tento způsob bylo možno použít, protože všechny měřené populace se nacházely zhruba ve stejné fázi kvetení. Takto bylo získáno dalších 6 znaků.

- délka kališní trubky - plod (KT2)
- celková délka kalicha - plod (KC2)
- délka horního kališního cípu - plod (DHU2)
- šířka horního kališního cípu - plod (SHU2)
- délka dolního kališního cípu - plod (DDU2)
- šířka dolního kališního cípu - plod (SDU2)

3.2 Statistické zpracování dat

3.2.1 *Melampyrum nemorosum* a *Melampyrum pratense*

Bylo zjištěno, že distribuce hodnot studovaných charakteristik se ve větší či menší míře odchyľuje od normálního rozdělení. Proto v analýzách, které vyžadují neměnnou varianci a linearitu vztahu mezi proměnnými (diskriminační analýza, kanonické analýzy) byly jednotlivé znaky transformovány způsobem, který nejlépe rozložení jejich hodnot přiblížil normálnímu. V případě délky lodyhy a všech rozměrů listů a listenů byla použita logaritmická transformace se základem deset. U ostatních sezónních znaků (I, II, V, KV) byla provedena odmocninná transformace. V průběhu celého zpracování dat byly pokud možno využívány pouze skutečně změřené hodnoty znaků. Pokud to analýzy umožňovaly, byla chybějící měření (především rozměry listů,

kteřé byly již opadané či zaschlé) z příslušných analýz vypuštěna. V případě RDA, která vyžaduje úplný soubor dat pro jednotlivou rostlinu, byly chybějící hodnoty jednotlivých znaků doplněny průměrnou hodnotou znaku v příslušném populačním vzorku a to vždy tak, aby doplňované hodnoty netvořily více než 25 % populačního vzorku. Pokud byl počet rostlin s neúplnými údaji větší než 25 %, byl počet rostlin v populačním vzorku snížen tak, aby procento doplňovaných dat nepřekročilo 25 %. Žádný z měřených znaků nebyl vyloučen ze žádné analýzy.

Rozdíly v jednotlivých znacích mezi populačními vzorky na začátku a na konci populační sezóny a v různých biotopech byly testovány **t testem** pro nezávislé výběry resp. **analýzou variance** v případě více než dvou populačních vzorků. V případě průkazného výsledku analýzy variance bylo pak následně provedeno mnohonásobné porovnání Scheffeho testem (HAVRÁNEK 1993, LEPŠ 1996).

Změna znaků v závislosti na průběhu vegetační sezóny, na nadmořské výšce a v různých biotopech byla studována pomocí **redundancy analysis (RDA)** (LEPŠ 1996). Jako vysvětlované proměnné byly použity transformované znaky. Použité vysvětlující proměnné a proměnné, jejichž vliv měl být odfiltrován (*covariables*) se lišily podle záměru analýzy a jsou vždy uvedeny u příslušného výsledku analýzy.

Pokročilost vegetační sezóny byla kódována číslem odpovídajícím datumu. Měsíc je vyjádřen stovkami (květen - 0, červen - 100, červenec - 200, srpen - 300, září - 400) a dny v měsíci byly převedeny do desítkové soustavy tak, aby průběh byl plynulý. Různé typy biotopu a různé roky byly kódovány binárně.

Výpočet byl prováděn z korelačních matic znaků. Výsledky RDA byly testovány pomocí **Monte Carlo permutačního testu**. Pokud v analýze nebyly zohledněny *covariables*, permutace byly prováděny neomezeně. Při použití *covariables* byly prováděny permutace pouze uvnitř bloků vymezených shodnými hodnotami *covariables*. Analýzy RDA byly prováděny programem CANOCO 3.12 (TER BRAAK 1988). Analýzy s větším počtem rostlin než 500 byly prováděny s CANOCO 4.0 for WINDOWS (TER BRAAK et ŠMLAUER 1998). Výsledky byly následně graficky zpracovány programy CANODRAW 3.0 (ŠMLAUER 1992) a CANOPOST 1.0 (ŠMLAUER-nepublikováno)

Pro objasnění vzájemných vztahů jednotlivých znaků byla použita **faktorová analýza**. Tato metoda se pokouší znaky přiřadit k určitému množství hypotetických faktorů, tak aby znaky přiřazené jednomu faktoru byly vysoce závislé a faktorů bylo co nejméně (HAVRÁNEK 1993). Je velice podobná PCA, ale pomocí rotace faktorů umožňuje získat přehlednější korelace skutečných znaků s jednotlivými faktory. Pro určení počtu faktorů byl proveden screen test (CATTEL 1966). Extrakce faktorů byla provedena metodou *principal components* a rotace faktorů metodou *varimax normalized* v programovém balíku STATISTICA vers. 5 (STATSOFT, INC., 1995).

Analýza hlavních komponent (PCA) (SNEATH et SOKAL 1973) provedená na korelační matici znaků byla použita jako ordinační metoda pro jednotlivé populační vzorky charakterizované průměrnými hodnotami znaků. PCA byla prováděna programem SYN-TAX 5.02 (PODANI 1994).

K bližšímu studiu navržené hypotézy rozdělení populací *M. nemorosum* byla použita **lineární diskriminační analýza**. Tato ordinační metoda se snaží na základě zadaných znaků maximálně od sebe oddělit předem definované skupiny a umožňuje

pak hodnotit důležitost jednotlivých znaků pro rozdělení těchto skupin (SNEATH et SOKAL 1973, MARHOLD 1995). Obecným předpokladem metody je mimo mnohorozměrné normality dat též přibližná rovnost kovariančních matic. Podle řady autorů je však k narušení těchto předpokladů při velkých souborech dat poměrně robustní (KLEČKA 1980, THORPE 1976). Diskriminační analýza byla prováděna programem STATISTICA vers. 5. Bylo použito jak metody standardní tak *forward stepwise selection* a její výsledky byly porovnány s výsledky získanými zařazením pouze jediného znaku do diskriminační analýzy. Z metod vyhodnocení přesnosti klasifikace, kterou diskriminační analýza dává, má programový balík STATISTICA k dispozici jen výpočet tzv. *posterior probabilities*. Tato hodnota udává shodu předem definovaného zařazení objektů do skupin se zařazením provedeným na základě klasifikační funkce sestavené analýzou všech těchto objektů. Mnohem lepší možností ověření funkce je klasifikovat rostliny, které byly vyřazeny při jejím sestavování. Z procesu analýzy byl tedy vždy vyloučen jeden populační vzorek a pak byly vyloučené rostliny klasifikovány.

3.2.2 *Melampyrum sylvaticum* a *Melampyrum subalpinum*

Z mnohorozměrných analýz byly vyloučeny hlavní sezónní znaky - délka lodyhy, počet článků, interkalárních článků, větví a kvetoucích větví. Z analýzy variability těchto znaků u *M. sylvaticum* i *M. subalpinum* (ale též *M. pratense*) je zřejmé, že nemají u těchto druhů z pohledu studovaných problémů žádný význam a mohly by nepříznivě ovlivnit výsledky analýz.

PCA na korelační matici znaků byla provedena jak z průměrných hodnot populací (u *M. sylvaticum*) tak z hodnot znaků pro jednotlivé rostliny. Protože byl v případě *M. subalpinum* větší podíl chybějících hodnot (především rozměrů listů) byly provedeny analýzy dvě. Do jedné byly zařazeny pouze rostliny s úplným souborem znaků. Do druhé byly mimo tyto rostliny zařazeny též všechny ostatní rostliny, u kterých byly měřeny znaky na květech. Chybějící hodnoty rozměrů listů (případně též listenů) byly doplněny průměrnými hodnotami příslušného populačního vzorku.

Další použitou metodou byla **aglomerativní hierarchická shluková analýza** (MARHOLD 1995, HAVRÁNEK 1993, SNEATH et SOKAL 1973). Analýza byla provedena na hodnotách znaků standardizovaných směrodatnou odchylkou, jako měřítko vzdálenosti byla použita *euklidovská vzdálenost* a jako shlukovací postupy *metoda Wardova* a *unweighted pair-group average*. K analýze byly použity průměrné hodnoty znaků v populačních vzorcích. V případě *M. subalpinum* byla provedena též shluková analýza všech rostlin s úplným souborem měřených znaků.

Pokud není uvedeno jinak, všechny ostatní analýzy a rovněž základní statistické a grafické analýzy dat byly prováděny programem STATISTICA vers. 5.

4. Výsledky

4.1 *Melampyrum nemorosum*

Statistické charakteristiky (počet měřených rostlin, průměr, minimum, maximum, směrodatná odchylka a variační koeficient) jednotlivých populačních vzorků jsou pro všechny měřené znaky uvedeny v souboru *statnem.xls* na příložené disketě. Všechna základní data jsou v souboru *nem.sta*.

4.1.1 Změna sezónních znaků během vegetační sezóny

Opakovaná měření stejných populací v průběhu vegetační sezóny ukazují, že se některé sezónní znaky během kvetení populace průkazně mění. Tedy přesněji řečeno ve stejné populaci začínají nejprve kvést rostliny s „časnějším“ charakterem sezónních znaků a teprve v průběhu sezóny rozkvétají rostliny „pozdější“, které postupně začnou převažovat a změni průměrné hodnoty sezónních znaků v celé populaci. Největší rozdíly je možno zachytit, pokud jsou populace studovány zcela na počátku a zcela na konci doby květu. Největší a nejrychlejší změna zřejmě probíhá na počátku květu populace a pokud je první měření prováděno až v plném květu nejsou rozdíly tolik nápadné.

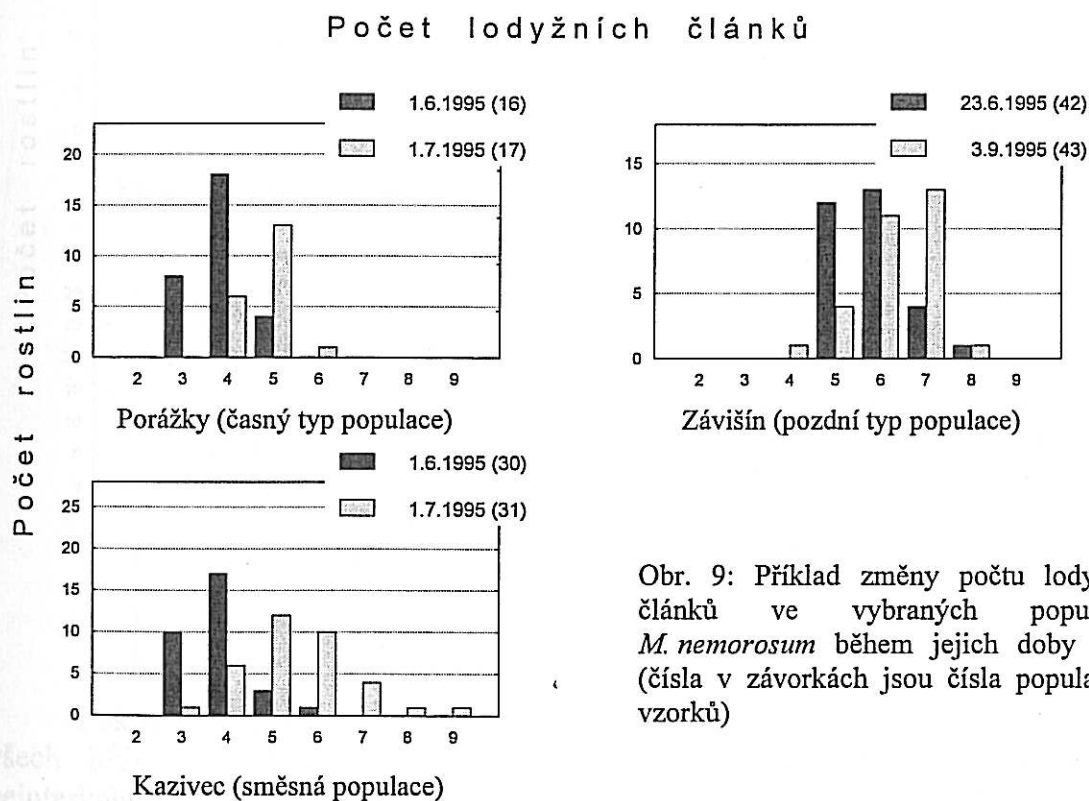
Detailně byla změna sezónních znaků během květu studována na 6 lokalitách. Čtyři lokality byly sledovány opakovaně v různých letech a na jedné byly sbírány populační vzorky v odlišných typech biotopu. Celkově tedy byla změna sezónních znaků sledována ve 14 případech. Z dalšího textu vyplyne, že všechny studované populace je možno rozdělit na dva typy - časně a pozdní populace. Dvě podrobně zkoumané populace (lok. č. 2 - Přední louky, lok. č. 7 - Porážky) náležejí k časnému typu populací, tři k pozdnímu typu (lok. č. 24 - Závišín, lok. č. 36 - Studená, lok. č. 38 - Suchovská doubrava). V jedné populaci (lok. č. 78 - Kazivec) se vyskytují jak rostliny charakteristické pro časný typ populací, tak rostliny typické pro populace pozdní a jedná se o směsnou populaci obou typů.

V příloze IIA jsou formou tabulek porovnány průměrné hodnoty sezónních znaků populačních vzorků ze všech podrobně studovaných populací spolu s výsledky t-testu porovnávacího vzorek ze začátku a z konce sezóny.

4.1.1.1 Počet lodyžních článků

Ze studia populací v průběhu jediné vegetační sezóny je dostatečně zřejmé, že se během kvetení ze všech sledovaných znaků nejvíce v populacích mění počet lodyžních článků. Ze 14 zkoumaných případů byla ve 13 případech změna během vegetační sezóny statisticky průkazná ($p < 0.05$, z toho 9 případů $p < 0.01$). Ve všech případech počet lodyžních článků během vegetační sezóny narůstá. V jediném případě, kdy nebyla změna průkazná, bylo první měření prováděno až 22. července a nebyl tedy zachycen stav na počátku doby květu. V jiném roce byla na stejné lokalitě prováděna měření zhruba ve stejných časových obdobích a změna počtu lodyžních článků je patrnější. Nárůst počtu lodyžních článků je patrný jak v populacích časných, tak v populacích pozdních.

Na obr. 9 je uveden příklad typického průběhu změn lodyžních článků během sezóny. Na počátku doby květu se v populacích vyskytují rostliny s menším počtem článků, které pak na konci vegetační sezóny již chybí zcela nebo je jejich procento velmi malé. Naopak ke konci sezóny se objevují rostliny s větším počtem článků, které na počátku sezóny ještě nekvetly. A tak celkové rozpětí počtu článků se v jedné populaci obvykle pohybuje okolo 4 článků, vzácněji až 6 a výjimečně může dosahovat i 7. Průměrná hodnota počtu článků obvykle vzroste během sezóny o jeden článek a počet článků, který má většina kvetoucích rostlin v populačním vzorku, rovněž o jeden, výjimečně až o 2 (viz též přílohy).

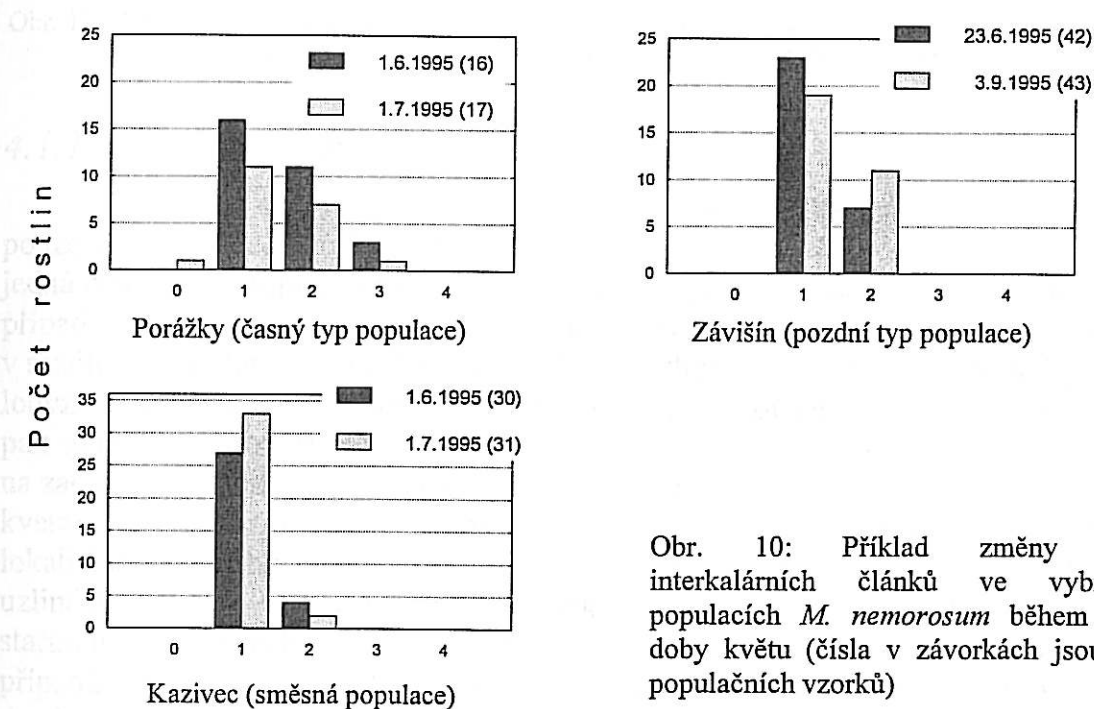


Obr. 9: Příklad změny počtu lodyžních článků ve vybraných populacích *M. nemorosum* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.1.1.2 Počty interkalárních a neinterkalárních článků

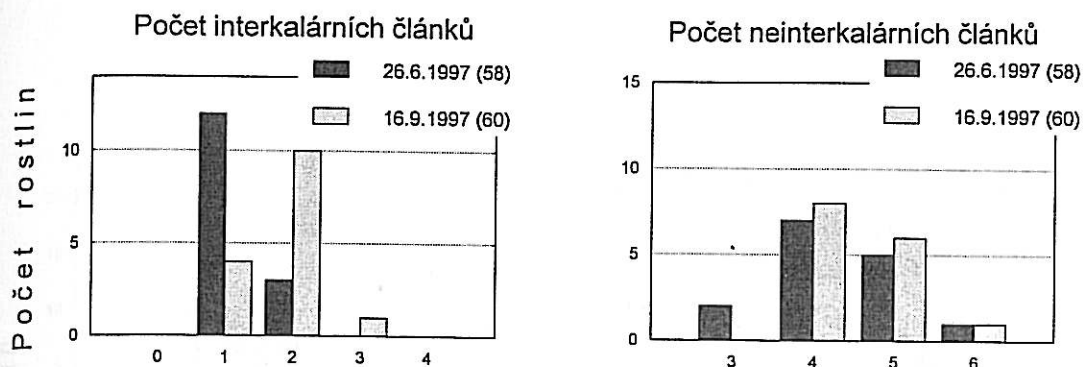
Počet interkalárních článků roste během doby květu v jedné populaci pouze málo (příklad viz obr. 10). Ze 14 případů je tato změna průkazná pouze ve 3. V některých případech dokonce průměrná hodnota počtu interkalárních článků klesá, avšak přesto se obvykle ke konci doby květu objevují rostliny s větším počtem interkalárních článků, než je převažující počet v populaci. Rozpětí počtu interkalárních článků je ve všech populacích 0-4 články, nejčastějším počtem jsou však v časných i pozdních populacích 1 nebo 2 interkalární články.

Počet interkalárních článků



Obr. 10: Příklad změny počtu interkalárních článků ve vybraných populacích *M. nemorosum* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

Pokud se málo mění počet interkalárních článků a výrazněji narůstá počet všech lodyžních článků, musí v průběhu sezóny přibývat též zbývajících, neinterkalárních lodyžních článků. Ve všech zkoumaných případech průměrný počet těchto článků mezi děložní uzlinou a uzlinou s nejhořejší větví narůstá, přestože v některých případech tato změna průkazná není. Poměr mezi interkalárními a neinterkalárními články je zřejmě ovlivňován stanovištními poměry (viz též dále). Na mimořádně chudých biotopech může v průběhu sezóny narůstat počet interkalárních článků, zatímco počet neinterkalárních článků se nemění. Špatně živěné rostliny nejsou zřejmě schopny vyvinout nejhořejší větve a z tohoto důvodu pak narůstá počet interkalárních článků na úkor počtu neinterkalárních článků. Tato situace je zachycena na obr. 11, který ukazuje změnu počtu interkalárních a neinterkalárních článků během sezóny na lokalitě Studená - mez. Jedná se o velmi chudou lokalitu pro *M. nemorosum* - písčité okraj pole pouze s bylinnou vegetací.



Obr. 11: Změna počtu interkalárních a neinterkalárních článků během vegetační sezóny na lokalitě Studená - mez (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.1.1.3 Počet větví

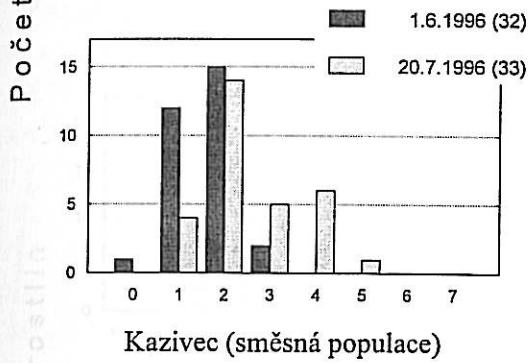
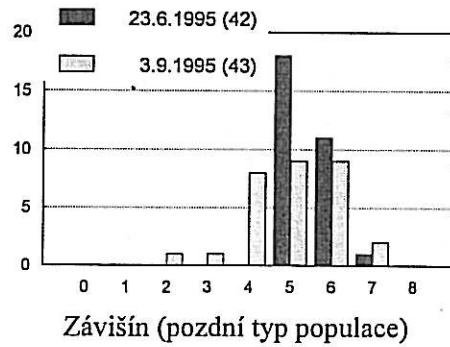
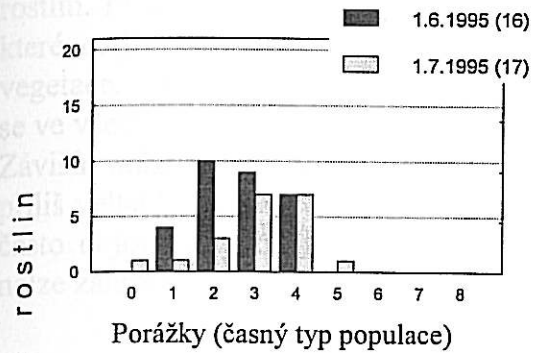
Počet větví se dosti překvapivě mění jen nepatrně. Průkazný nárůst byl zjištěn pouze ve 4 případech ze 14 a z toho dvakrát to bylo na lokalitě Kazivec, kde se však jedná o směsnou populaci časného a pozdního typu populací (obr. 12). V některých případech průměrný počet větví klesá, v jednom dokonce průkazně. Později v sezóně totiž často rozkvétají drobnější rostliny, které mají sice velký počet lodyžních článků, ale jsou jen slabě větvené, zřejmě v důsledku horší výživy, a proto pak může být průměrná hodnota počtu větví na konci sezóny o něco menší než na začátku. Dalším dosti významným důvodem pro pokles počtu větví a rovněž kvetoucích větví může být konkurence okolní vegetace. Zejména na lučních lokalitách okolní hustý porost může zřejmě potlačit vývoj větví na nejspodnějších uzlinách rostlin, zvláště pak v případě pokud lokalita přestane být sekána a zarůstá stařinou (např. v případě lokality Porážky). Přesto však v 10 ze 14 zkoumaných případů se průměrný počet větví během sezóny alespoň nepatrně zvětšil a lze tedy dosti oprávněně předpokládat, že primární tendencí je zvětšování počtu větví během sezóny. Toto lze samozřejmě logicky předpokládat, protože maximální možný počet větví je závislý na počtu neinterkalárních lodyžních článků.

Rozsah hodnot počtu větví v jediné populaci dosahuje obvykle 4, výjimkou však není ani 6 větví.

4.1.1.4 Počet kvetoucích větví

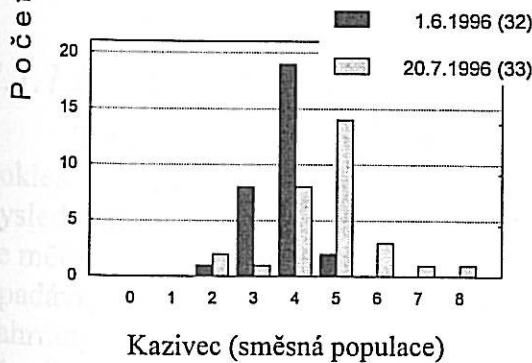
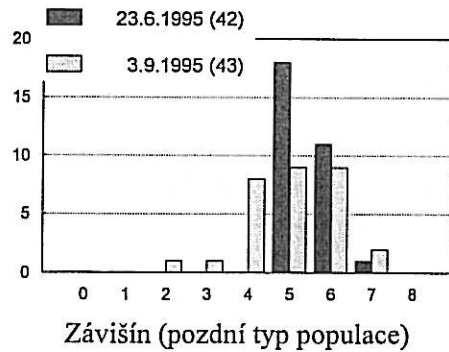
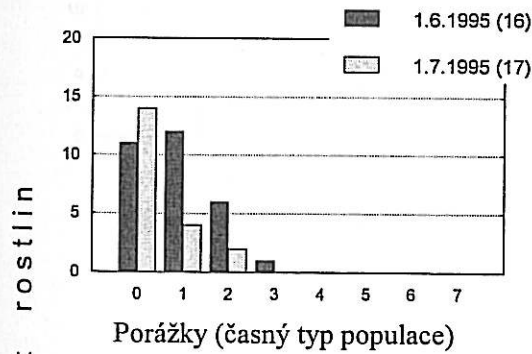
Rovněž počet kvetoucích větví se v průběhu sezóny mění jen velmi málo. (příklad viz obr. 13). Průkazný nárůst byl zjištěn především na lokalitě Kazivec a je zřejmě způsoben směsným charakterem populace. Stejně jako u počtu větví je i zde (kromě výše zmíněné situace na Porážkách) jistá tendence k výskytu rostlin s větším počtem kvetoucích větví na konci sezóny. V 10 ze 14 případů průměrná hodnota počtu kvetoucích větví alespoň nepatrně vzrostla a ve 2 se nezměnila. Rozsah hodnot počtu kvetoucích větví v jediné populaci může dosahovat až šesti a je obvykle větší v populacích pozdních.

Počet větví



Obr. 12: Příklad změny počtu větví ve vybraných populacích *M. nemorosum* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

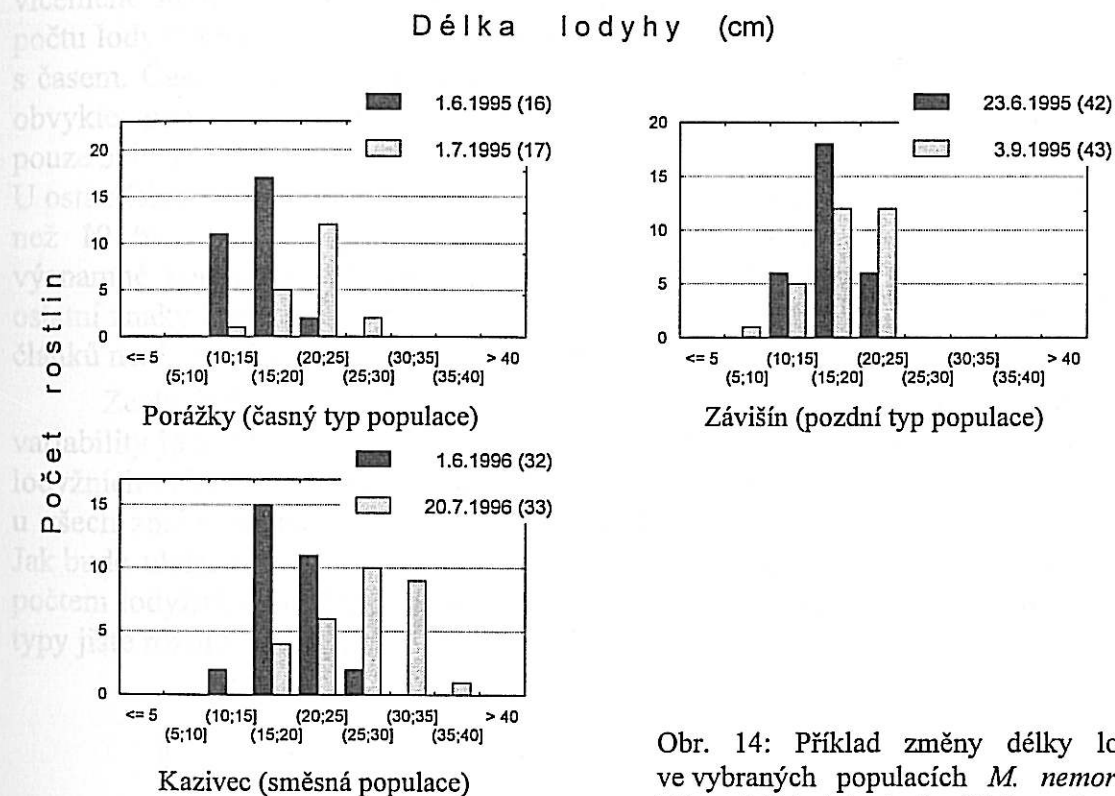
Počet kvetoucích větví



Obr. 13: Příklad změny počtu kvetoucích větví ve vybraných populacích *M. nemorosum* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.1.1.5 Délka lodyhy

Délka lodyhy je zpravidla u rostlin z konce doby květu populace větší než u rostlin z počátku kvetení. Souvisí to zřejmě s větším počtem článků u těchto rostlin. Prodlužování lodyhy je zřetelné zejména u populací časných (viz obr. 14), které mají delší lodyžní články a jsou pod větším konkurenčním tlakem okolní vegetace. Kromě lokality Závišín, kde došlo ve 2 případech ke zkrácení lodyhy, se ve všech ostatních případech průměrná délka lodyhy zvětšila. Zkrácení na lokalitě Závišín může být způsobeno tím, že v populacích na lesních stanovištích, kde není příliš velká konkurence okolní vegetace, se v pozdějších obdobích vegetační sezóny často objevují drobnější rostliny a řada velkých rostlin bývá poškozena, takže je nelze zahrnout do měřeného vzorku.



Obr. 14: Příklad změny délky lodyhy ve vybraných populacích *M. nemorosum* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.1.1.6 Rozměry listů a listenů

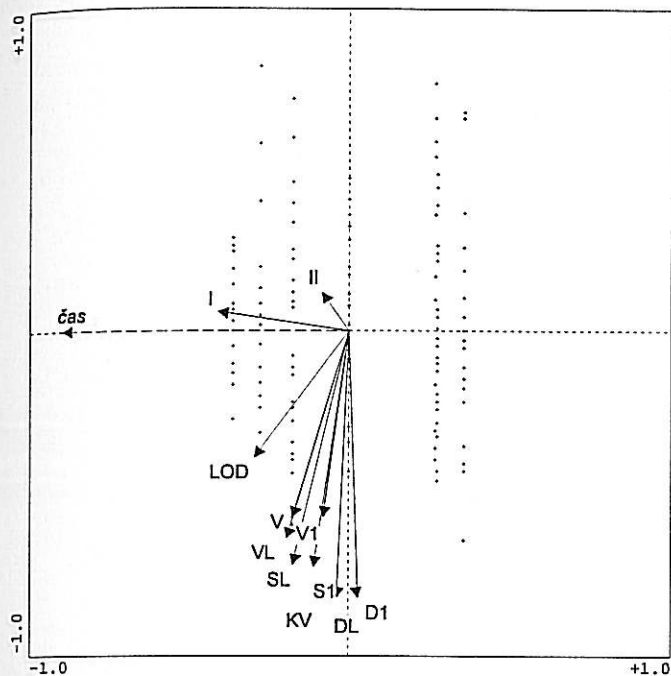
Tyto znaky se v průběhu sezóny mění jen málo. Častý je v jednom roce pokles průměrné hodnoty a v jiném naopak nárůst. Zdá se sice, že je možno vysledovat jistou tendenci ke zmenšování všech rozměrů listů, ale nelze vyloučit, že měření mohou být zkreslena tím, že u drobnějších rostlin s menšími listy opadávají listy později než u rostlin mohutnějších, jejichž listy pak nemohou být zahrnuty do měření. Opačný trend zvětšování listů a listenů, který se zdá být zřetelný na lokalitě Kazivec, opět do značné míry souvisí se směsným charakterem populace.

4.1.1.7 Všechny znaky

Pro přehledné vyjádření vztahu jednotlivých znaků k pokročilosti vegetační sezóny se ukázalo jako velice vhodné použití kanonické analýzy metodou RDA. Vysvětlující proměnou je pokročilost vegetační sezóny (čas). Výsledky této analýzy pro jednotlivé podrobně studované populace jsou uvedeny na obr. 15-20.

Výsledek Monte Carlo permutačního testu je téměř vždy vysoce průkazný, přestože pokročilost sezóny vysvětluje obvykle méně než 10 % variability ve znacích. To je způsobeno tím, že mnohem více než počet článků jsou v jednotlivých populacích proměnlivé ostatní znaky (především rozměry listů a listenů - druhá, tj. neomezená osa často vysvětluje až 40 % variability). Tato variabilita však z pohledu studovaného problému není významná, protože je víceméně stejná na počátku i na konci vegetační sezóny. Významný je však nárůst počtu lodyžních článků, který je ve všech zkoumaných případech nejvíce korelován s časem. Část variability vysvětlená kanonickou osou se u počtu lodyžních článků obvykle pohybuje mezi 10 - 25 %. Pouze v případě lokality Závišín je to pouze 5.4 %. Stále je to však nejvyšší hodnota ze všech znaků na této lokalitě. U ostatních znaků je podíl variability vysvětlený kanonickou osou nejčastěji menší než 10 %. Počet lodyžních článků je tedy ve všech studovaných případech významně korelován s časem. Kromě počtu interkalárních článků bývají všechny ostatní znaky korelovány spolu a s druhou, nekanonickou osou. Počet interkalárních článků není obvykle korelován se žádným jiným znakem.

Zcela odlišná je situace na lokalitě Kazivec. Podíl celkové vysvětlené variability je téměř 20% a kanonická osa vysvětluje více než 55 % variability počtu lodyžních článků. Přestože u ostatních znaků je toto procento výrazně menší, téměř u všech znaků přesahuje 10 %. Je to způsobeno směsným charakterem populace. Jak bude ukázáno později časné a pozdní populace se od sebe odlišují především počtem lodyžních článků. Avšak i v řadě dalších sezónních znaků jsou mezi oběma typy jisté rozdíly.



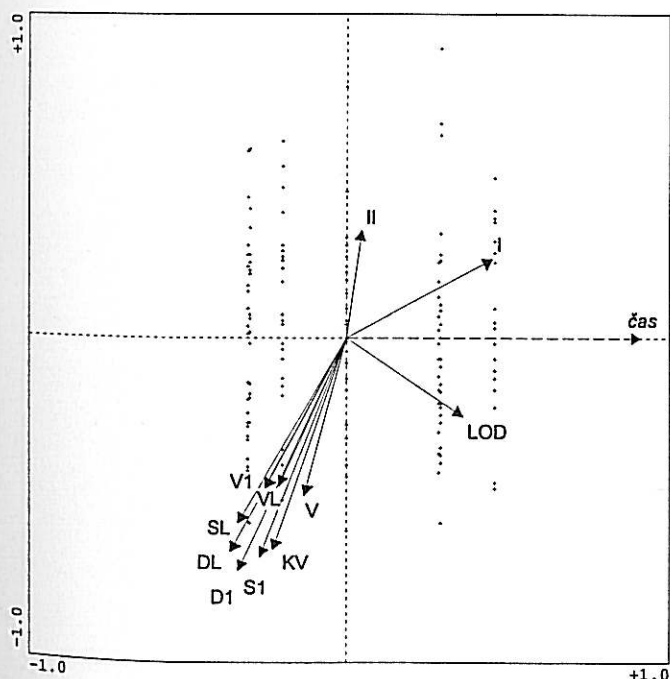
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 3.6 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
8.61	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první
 kanonickou osou:

Znak	%
I	16.2
LOD	8.7
VL	3.5
SL	2.9
V	2.9
KV	1.2
S1	1.1
II	0.7
V1	0.6
DL	0.1
D1	0.1

Obr. 15: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 2 - Přední louky



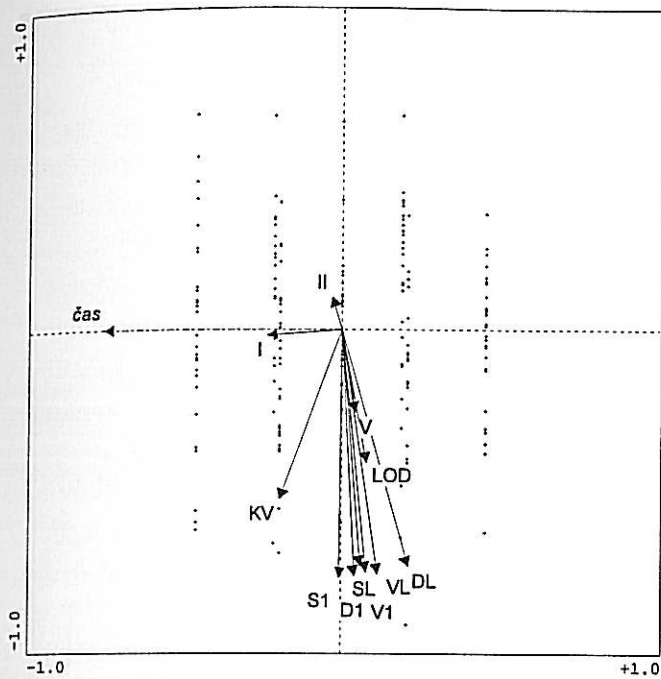
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 9.5 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
19.64	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená
 první kanonickou osou:

Znak	%
I	20.6
LOD	13.4
DL	12.6
SL	11.0
D1	10.9
S1	7.2
V1	6.4
KV	5.0
VL	4.2
V	1.7
II	0.2

Obr. 16: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 7 - Porážky



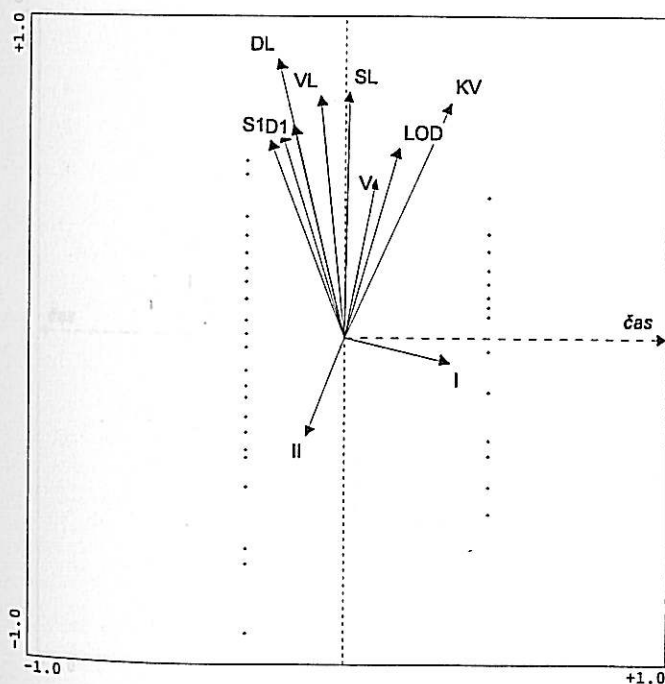
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 1.8 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
3.34	0.02

Variabilita znaků vysvětlená první
 kanonickou osou:

Znak	%
I	5.4
DL	4.5
KV	3.8
VL	1.4
LOD	0.7
SL	0.6
V1	0.4
D1	0.2
V	0.2
II	0.1
S1	0.0

Obr. 17: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 24 - Závišín



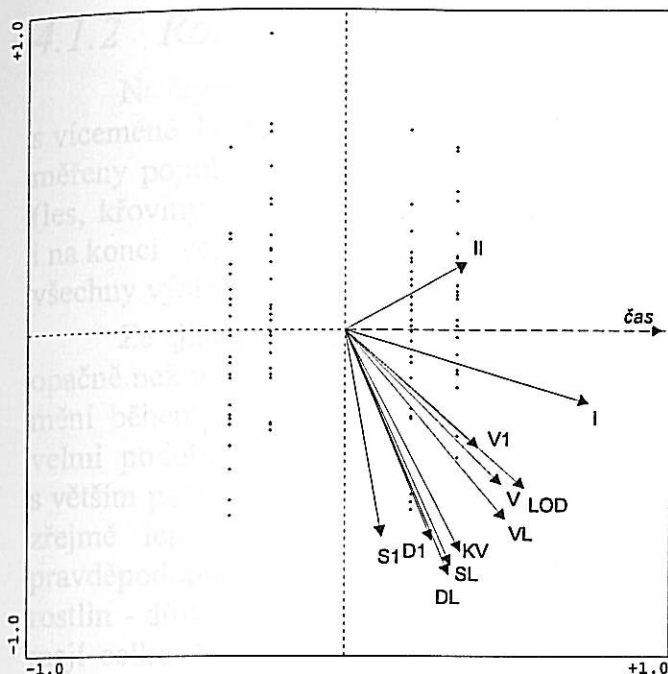
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - nepoužity
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 4.0 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
1.98	0.09

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená
 první kanonickou osou:

Znak	%
KV	10.7
I	10.7
S1	5.5
DL	4.4
V1	3.9
LOD	2.8
D1	2.6
II	1.4
V	1.0
VL	0.6
SL	0.0

Obr. 18: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 38 - Suchovská doubrava, r. 1996



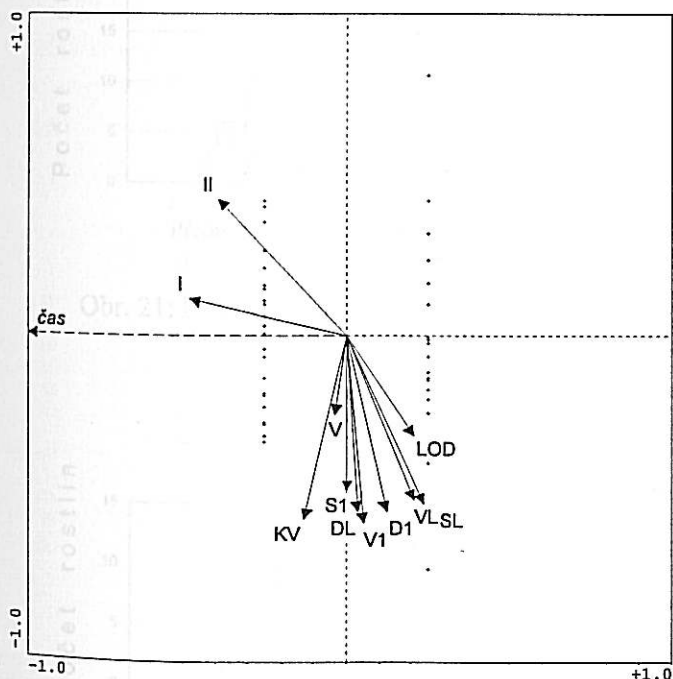
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 19.3 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
29.37	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
I	55.8
LOD	30.2
VL	24.2
V	23.6
V1	16.9
II	14.3
KV	12.5
SL	10.9
DL	10.2
D1	7.4
S1	1.4

Obr. 19: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 18 - Kazivec



Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - různý typ stanoviště (lísk. kř. - mez)

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 7.6 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
4.70	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

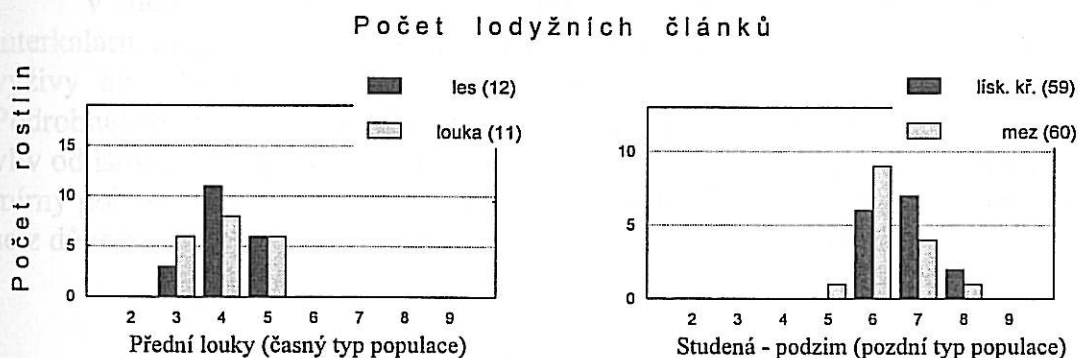
Znak	%
I	23.5
II	15.6
SL	5.7
LOD	4.3
VL	4.2
KV	1.8
D1	1.5
V1	0.3
DL	0.2
V	0.1
S1	0.0

Obr. 20: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 36 - Studená

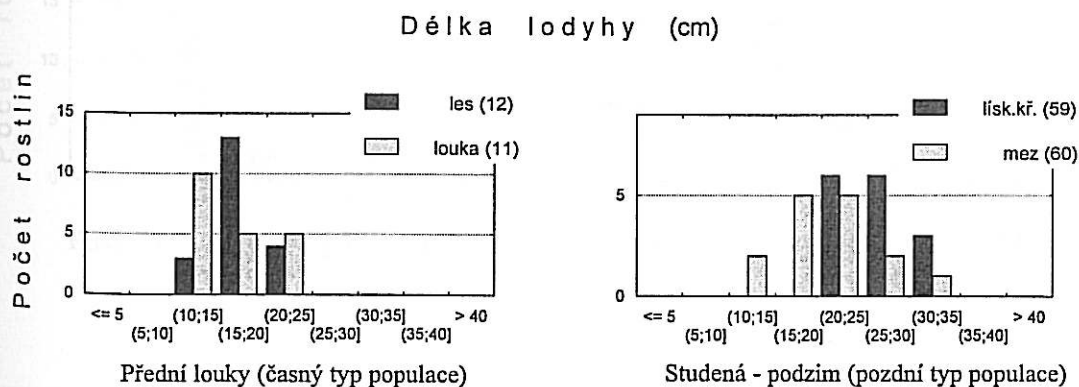
4.1.2 Rozdíly sezónních znaků na odlišných biotopech

Na čtyřech vhodných lokalitách (Kazivec, Přední louky, Krejčovice, Studená) s víceméně kontinuálním výskytem jednoho typu populací *M. nemorosum* byly měřeny populační vzorky ve dvou bezprostředně sousedících odlišných biotopech (les, křovina x louka). Na jedné lokalitě bylo toto měření prováděno na začátku i na konci vegetační sezóny. V příloze IIB jsou opět formou tabulky uvedeny všechny výsledky těchto měření.

Ze zjištěných údajů je zřetelné, že v tomto případě se znaky chovají víceméně opačně než v případě změn během sezóny. Počet lodyžních článků, který se nejvíce mění během sezóny, je u populačních vzorků ze sousedících odlišných biotopů velmi podobný (obr. 21). Ve čtyřech případech je nepatrně větší podíl rostlin s větším počtem lodyžních článků na biotopech lesních nebo v křovinách, kde jsou zřejmě lepší podmínky výživy pro tyto poloparazitické rostliny. S velkou pravděpodobností nejvýznamnější roli hraje přítomnost vhodných hostitelských rostlin - dřevin. S tímto faktorem souvisí i skutečnost, že rostliny z lučních biotopů mají celkově kratší lodyhu a též průměrnou délku lodyžního článku než rostliny z okolních biotopů s přítomností dřevin (obr. 22). Toto platí pouze na konkrétních lokalitách a pouze v rámci populací časných či pozdních - nikoliv v porovnání časných a pozdních populací mezi sebou. V žádném ze studovaných případů však nebyl rozdíl průkazný.

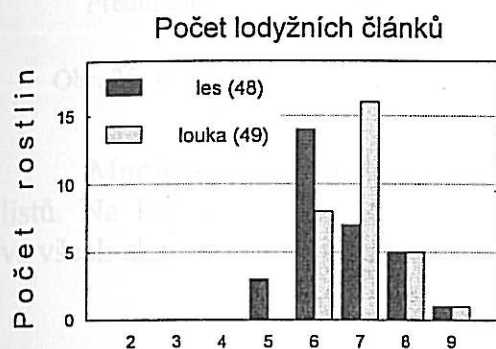


Obr. 21: Příklad porovnání počtu lodyžních článků v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)



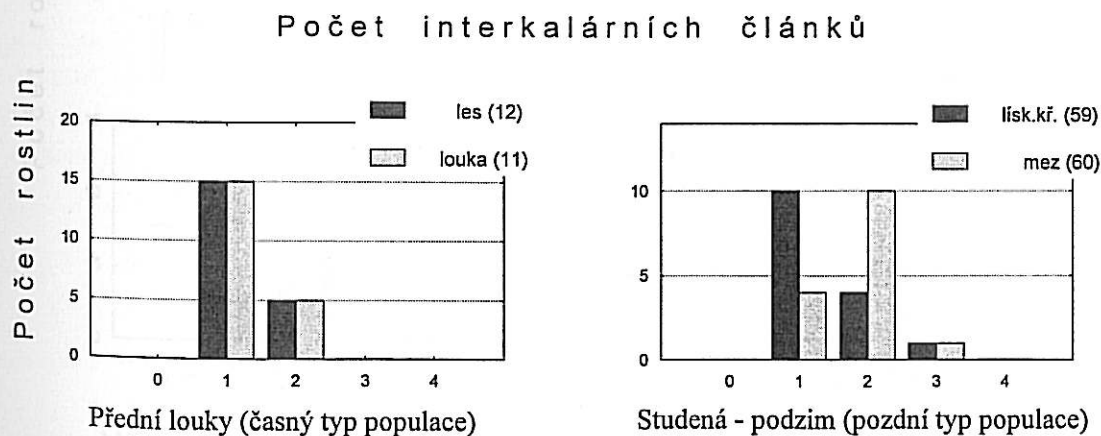
Obr. 22: Příklad porovnání délky lodyhy v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

V některých případech však může být situace podstatně odlišná. Na lokalitě Krejčovice byla objevena populace *M. nemorosum* na vlhké louce, kterou lze přiřadit ke svazu *Molinion* KOCH. Je to rozhodně neobvyklé stanoviště pro tento druh. Pozoruhodný je větší podíl rostlin s vyšším počtem lodyžních článků na tomto biotopu, oproti okolním křovinám a porostům dubu, ačkoliv rozpětí hodnot je víceméně stejné. Může to být způsobeno silnou konkurencí okolní vegetace v nesekané louce. Pokud jsou tedy zvýhodňovány na takovémto lučním biotopu rostliny s delší lodyhou, jsou to pravděpodobně rostliny, které mají větší počet lodyžních článků a zvyšuje se jejich podíl v populaci (obr. 23).



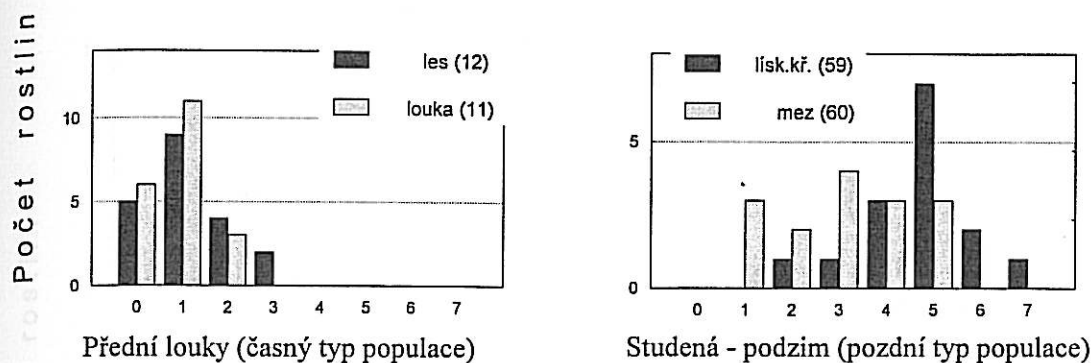
Obr. 23: Porovnání počtu lodyžních článků v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů na lokalitě Krejčovice (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

V lučních biotopech někdy též mírně narůstá podíl rostlin s větším počtem interkalárních článků (obr. 24). Rovněž tento jev nejspíše souvisí s horšími poměry výživy na lokalitách lučních a následným horším vývinem nejhořejších větví. Podrobněji bude tento stav diskutován u *M. pratense*, kde je mnohem více zřetelný vliv odlišných biotopů na počet interkalárních článků. S touto situací souvisí i velmi mírný pokles počtu větví a někdy již výraznější pokles počtu kvetoucích větví, který se z důvodu výživy na chudších lučních stanovištích projevuje (obr. 25)



Obr. 24: Příklad porovnání počtu interkalárních článků v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

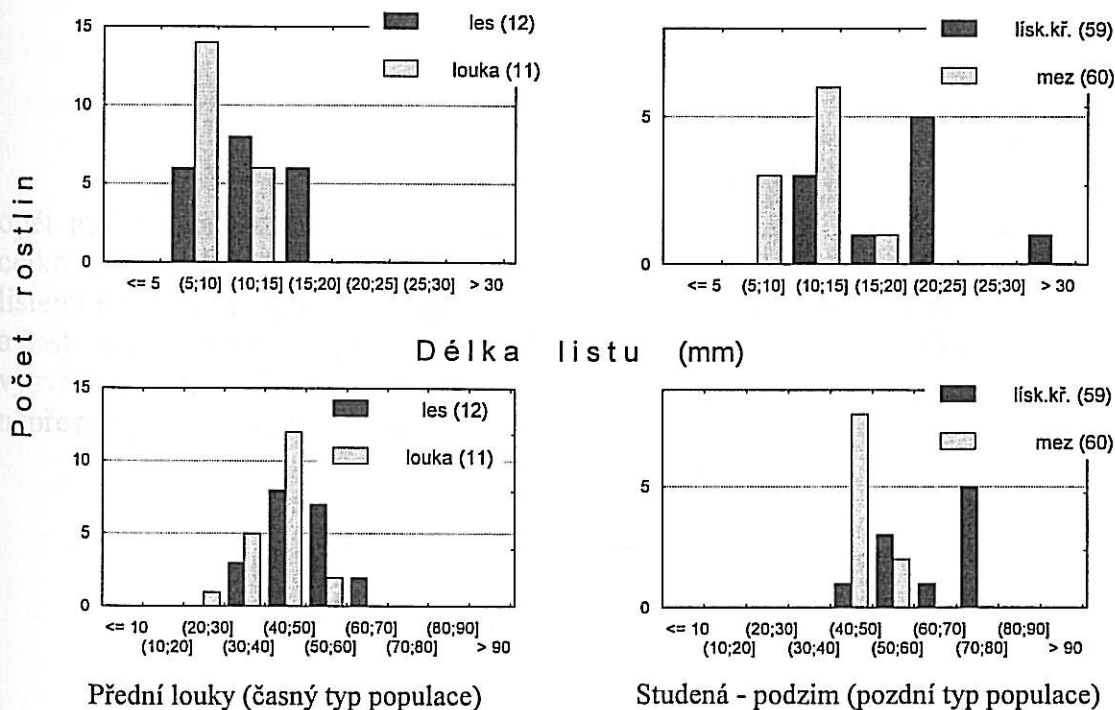
Počet kvetoucích větví



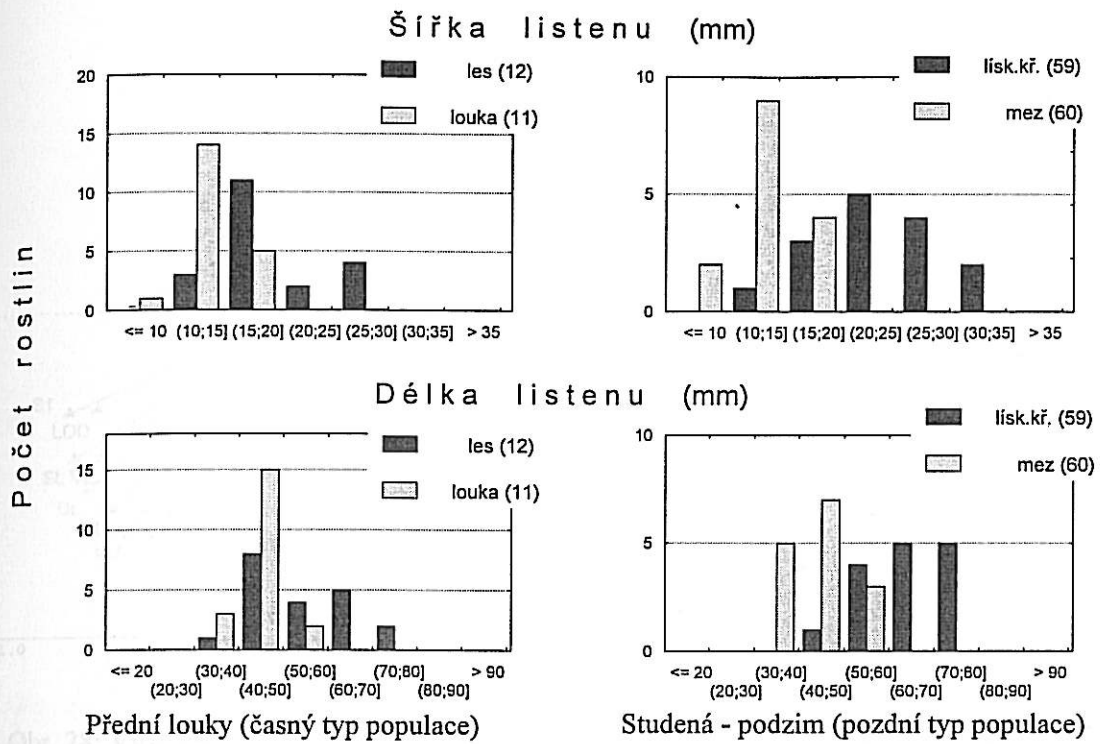
Obr. 25: Příklad porovnání počtu kvetoucích větví v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

Mnohem výrazněji jsou však odlišným typem biotopu ovlivňovány rozměry listů. Na lučních stanovištích jsou listy i listeny menší a mnohem užší. Téměř ve všech zkoumaných případech byla tato změna průkazná (obr. 26 a 27).

Šířka listu (mm)

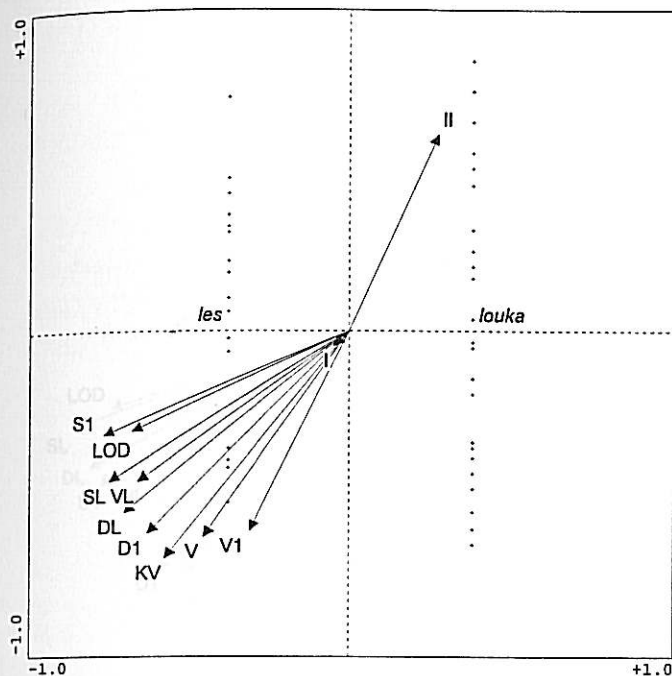


Obr. 26: Příklad porovnání šířky a délky listu v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)



Obr. 27: Příklad porovnání šířky a délky listenu v populačních vzorcích *M. nemorosum* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

Vzájemné vztahy jednotlivých znaků a jejich ovlivnění typem stanoviště je opět možno shrnout pomocí kanonické analýzy RDA. V tomto případě procento celkové vysvětlené variability často dosahuje až 30 %. Variabilita v rozměrech listů, listenů a v délce lodyhy bývá vysvětlena odlišným typem biotopu více než ze 30 % a často toto procento překračuje 50 %. Naopak nejméně bývá odlišným biotopem vysvětlen počet lodyžních a interkalárních článků a procento vysvětlené variability nepřesahuje obvykle 5 % (obr. 28 - 31).



Obr. 28

Obr. 28: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných typů stanovišť z lokalit č. 4 a 18 - Kazivec

Vysvětlující proměnná - les x louka

Covariables - nepoužity

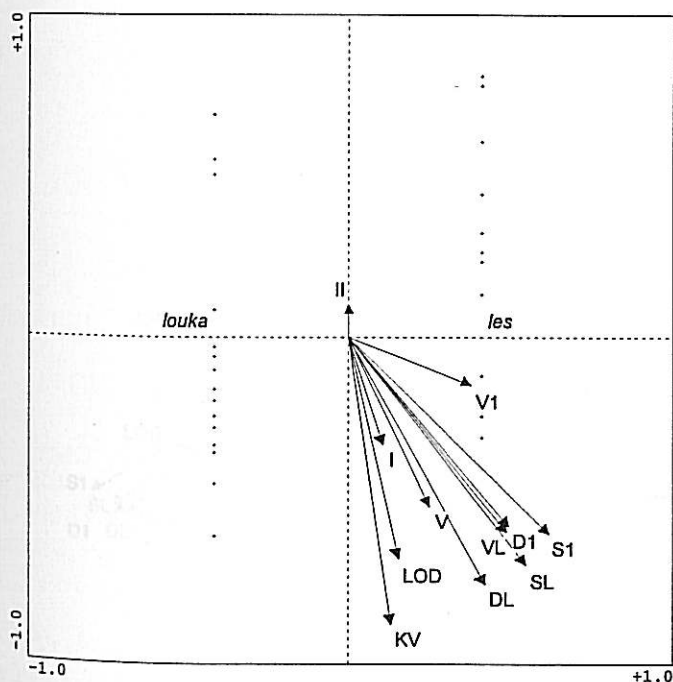
Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 32.1 %

Monte Carlo permutační test:

F	p
27.84	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	57.2
SL	54.7
DL	47.2
LOD	44.3
VL	42.3
D1	38.0
KV	32.0
V	19.8
V1	9.4
II	7.6
I	0.2



Obr. 29

Obr. 29: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných typů stanovišť z lokalit č. 5 a 6 - Přední louky

Vysvětlující proměnná - les x louka

Covariables - nepoužity

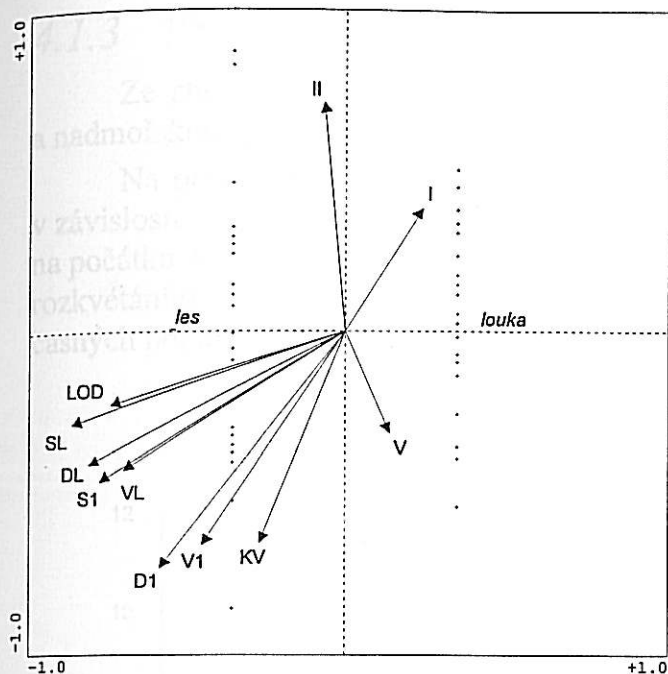
Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 14.6 %

Monte Carlo permutační test:

F	p
6.50	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	38.2
SL	30.1
D1	24.2
VL	23.9
DL	18.0
V1	14.4
V	6.5
LOD	2.4
KV	1.7
I	1.2
II	0.0



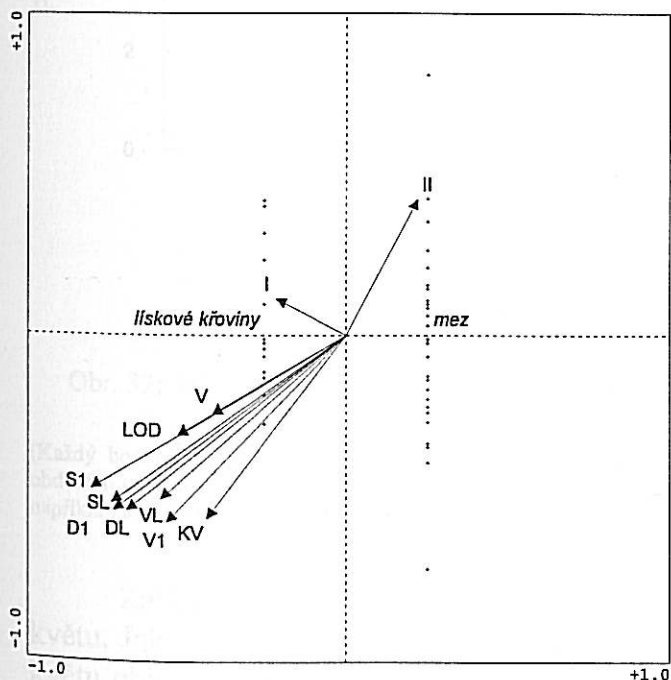
Obr. 30: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných typů stanovišť z lokalit č. 27 a 28 - Krejčovice

Vysvětlující proměnná - les x louka
 Covariables - nepoužity
 Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 33.1 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
28.64	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
SL	73.6
DL	64.1
S1	58.1
LOD	53.0
VL	47.1
D1	33.0
V1	19.9
KV	6.8
I	5.5
V	1.9
II	0.5



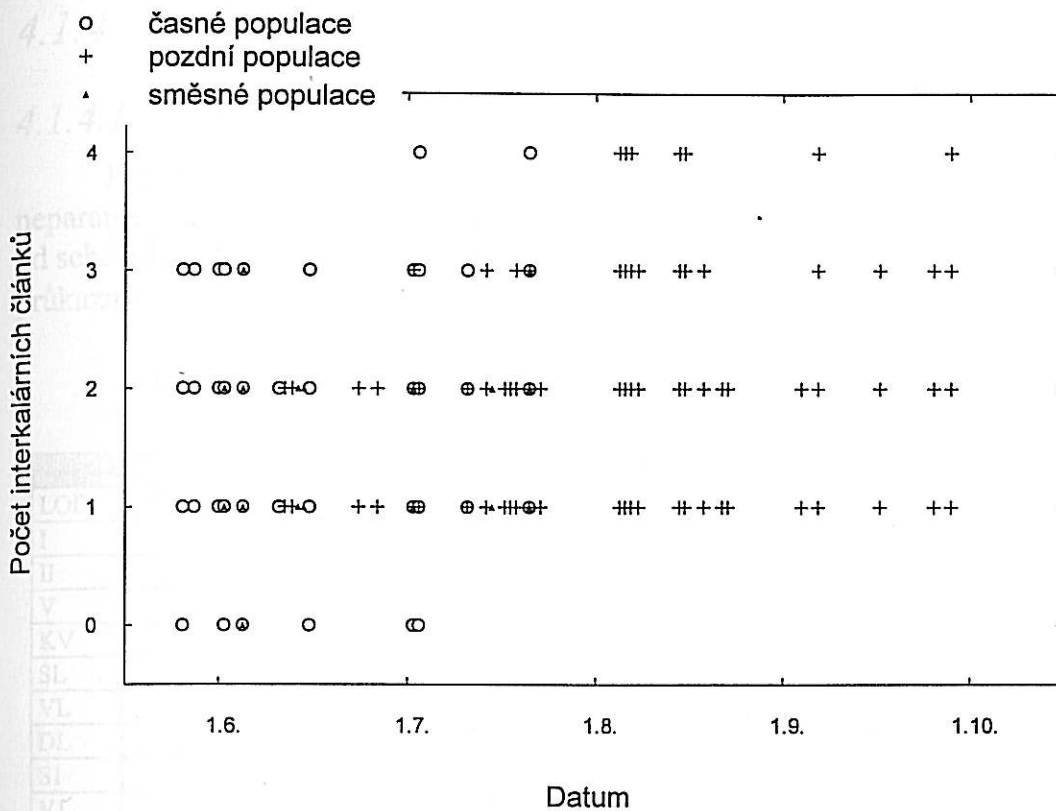
Obr. 31: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných typů stanovišť z lokality č. 36 - Studená

Vysvětlující proměnná - lísk. kř. x mez
 Covariables - jaro x podzim
 Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 33.4 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
28.62	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	63.0
SL	52.9
D1	52.1
DL	45.7
VL	33.0
V1	30.7
LOD	27.0
KV	18.1
V	16.6
II	4.8
I	4.8



Obr. 33: *M. nemorosum* - všechny zjištěné počty interkalárních článků v závislosti na datu sběru rostlin (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)

Kromě určitých rozdílů mezi časnými a pozdními populacemi, není ze shromážděného materiálu příliš patrná žádná další závislost mezi studovanými znaky a datem sběru rostlin.

4.1.4 Vzájemné vztahy mezi měřenými znaky

4.1.4.1 Párové korelace

Přestože měřené charakteristiky nemají normální rozdělení, párové neparametrické (Spearmanův) a parametrické (Pearsonův) korelační koeficienty se od sebe příliš neliší. V tabulce 1 jsou uvedeny Pearsonovy korelační koeficienty průkazné na hladině významnosti $\alpha < 0.01$.

Tab. 1: Pearsonovy korelační koeficienty mezi jednotlivými sezónními znaky všech měřených rostlin *M. nemorosum*

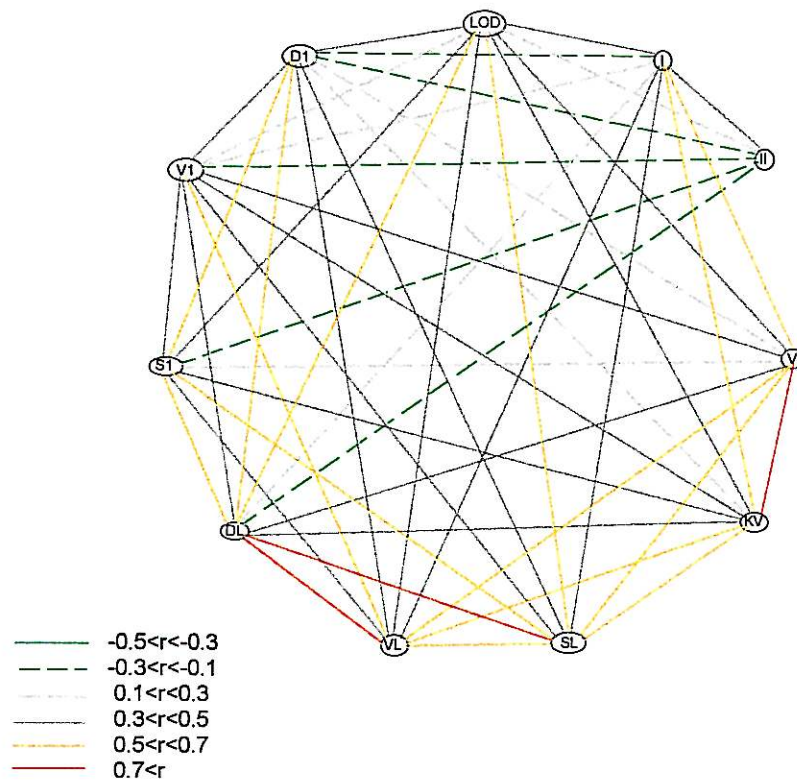
	I	II	V	KV	SL	VL	DL	S1	V1	D1
LOD	0.42	0.11	0.38	0.34	0.51	0.46	0.51	0.42	0.26	0.33
I		0.38	0.67	0.53	0.40	0.38	0.14		0.21	-0.19
II							-0.11	-0.10	-0.17	-0.29
V				0.72	0.51	0.52	0.40	0.20	0.42	0.15
KV					0.59	0.58	0.49	0.36	0.48	0.29
SL						0.67	0.75	0.67	0.47	0.42
VL							0.74	0.44	0.52	0.47
DL								0.60	0.49	0.69
S1									0.38	0.66
V1										0.48

Na obr. 34 jsou různým typem čar a různě barevně přehledněji zachyceny různě silné kladné a záporné korelace mezi znaky.

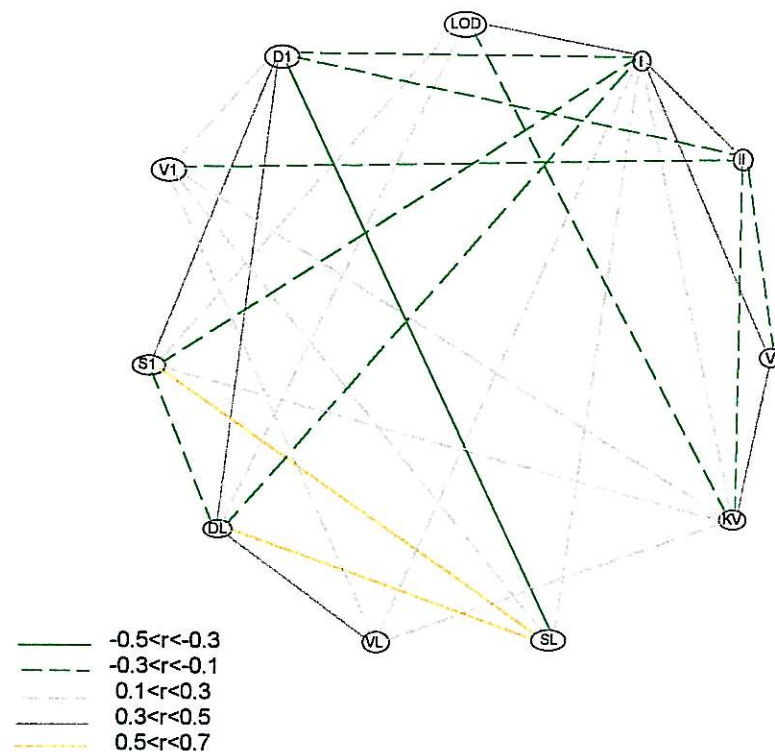
Nejsilnější korelační vazby ($r > 0.7$) jsou podle předpokladu mezi počtem větví a počtem kvetoucích větví a mezi šířkou a délkou listu, vzdáleností nejširšího místa listu od jeho báze a jeho délkou. Relativně stále velmi významné korelace ($0.7 > r > 0.5$) jsou vzájemně mezi některými rozměry listů a listenů, mezi počtem lodyžních článků a větví respektive kvetoucích větví a mezi délkou lodyhy, počtem větví, resp. kvetoucích větví a některými rozměry listů či listenů. Relativně slabá korelace mezi počtem lodyžních článků a počtem interkalárních článků jenom potvrzuje odlišný charakter variability obou znaků u tohoto druhu. Zajímavé jsou rovněž záporné korelace mezi počtem lodyžních článků a délkou prvního listenu a mezi počtem interkalárních článků a všemi rozměry listenu i délkou listu. Zřejmě je možno je vysvětlit tak, že listy se po celé lodyze zmenšují víceméně pravidelně a tedy pokud je větší počet interkalárních článků je první listen posunut do vyšší části rostliny a proto je menší. Rovněž střední část lodyhy pak vychází do vyšších částí rostliny a proto mohou být menší i listy.

Při porovnání korelačních koeficientů v populacích na začátku a na konci doby květu nebyl zjištěn žádný významný rozdíl a hodnoty často v různých letech nepravidelně kolísají.

Obr. 34: *Melampyrum nemorosum* - Pearsonovy korelační koeficienty mezi měřenými znaky



Obr. 35: *Melampyrum nemorosum* - parciální korelační koeficienty mezi měřenými znaky



4.1.4.2 *Parciální korelace*

Ještě zajímavější než párové korelační koeficienty jsou korelační koeficienty parciální, které nám mohou objasnit vzájemnou závislost dvou znaků, za předpokladu, že se ostatní nemění (LEPŠ 1996). Parciální korelační koeficienty na hladině významnosti $\alpha < 0.01$ udává tab. 2 a na obr. 35 jsou opět různými barvami a typy čar zobrazeny různě silné kladné i záporné korelace.

Tab. 2: Parciální korelační koeficienty mezi jednotlivými sezónními znaky všech měřených rostlin *M. nemorosum*

	I	II	V	KV	SL	VL	DL	S1	V1	DI
LOD	0.37			-0.14			0.22	0.19	-0.06	0.07
I		0.37	0.42	0.19	0.21	0.17	-0.24	-0.16		-0.19
II			-0.13	-0.13				0.07	-0.11	-0.11
V				0.42			0.08	-0.09	0.08	
KV					0.07	0.12		0.12	0.10	
SL						0.10	0.51	0.57	0.11	-0.36
VL							0.39	-0.08	0.14	0.06
DL								-0.21		0.46
S1										0.50
V1										0.26

Nejsilnější korelace jsou mezi šířkou a délkou listu i listenu a též vzájemně mezi šířkou a délkou listu a listenu. To je vcelku logické a zřejmě to souvisí s bohatostí stanoviště, jehož podmínky ovlivňují všechny rozměry listů a listenů stejným směrem. Poměrně silná vazba je mezi počtem lodyžních článků a počtem větví. Vysvětlení je opět prosté - pokud naroste počet lodyžních článků a nezmění se počet interkalárních článků, musí se ve většině případů zvětšit i počet větví. První větev je zpravidla vyvinuta na děložní uzlině nebo na první vyšší, vzácněji ještě výše. Rovněž opačně pokud naroste počet článků a nezmění se počet větví, tak ve většině případů vzroste počet interkalárních článků. Záporná korelace mezi počtem interkalárních článků a počtem větví je u tohoto druhu překvapivě nízká.

Naopak velice zajímavé jsou negativní korelace mezi šířkou listu a délkou listenu a mezi délkou listu a šířkou listenu a vzdáleností jeho nejširšího místa od báze. Jsou o to zajímavější, že zcela stejná situace byla zjištěna u *M. pratense*. Lze ji dobře vysvětlit tak, že listeny i listy si zachovávají stejný tvar. Pokud totiž vzrůstá šířka listu a jeho délka i šířka listenu se nemění, musí klesat délka listenu, aby se tvar listenu přiblížil tvaru listu. Stejně tak pokud roste délka listu a nemění se jeho šířka ani délka listenu, musí jeho šířka klesat, aby se tvarově podobal listu. Toto je možno ověřit zjištěním parciálních korelačních koeficientů mezi poměrem délky a šířky listu a listenu. Skutečně tato korelace je průkazná a korelační koeficient je 0.57.

Zajímavé jsou rovněž záporné korelace mezi počtem článků a délkou listu a listenu. Jsou sice dosti slabé, ale zřejmě je možno vysvětlit je jako v případě párových korelací rovnoměrným zkracováním listů směrem k vrcholu rostliny.

Velmi slabou zápornou korelací mezi délkou lodyhy a počtem kvetoucích větví, je možno zřejmě vysvětlit tím, že pokud je stejný počet článků a lodyha se prodlužuje, je to zpravidla v hustém zápoji, příp. ve velkém stínu a pak rostliny méně kvetou a častěji mají delší listy i listeny (slabé kladné korelace).

4.1.5 Mnohorozměrná analýza dat

4.1.5.1 Faktorová analýza

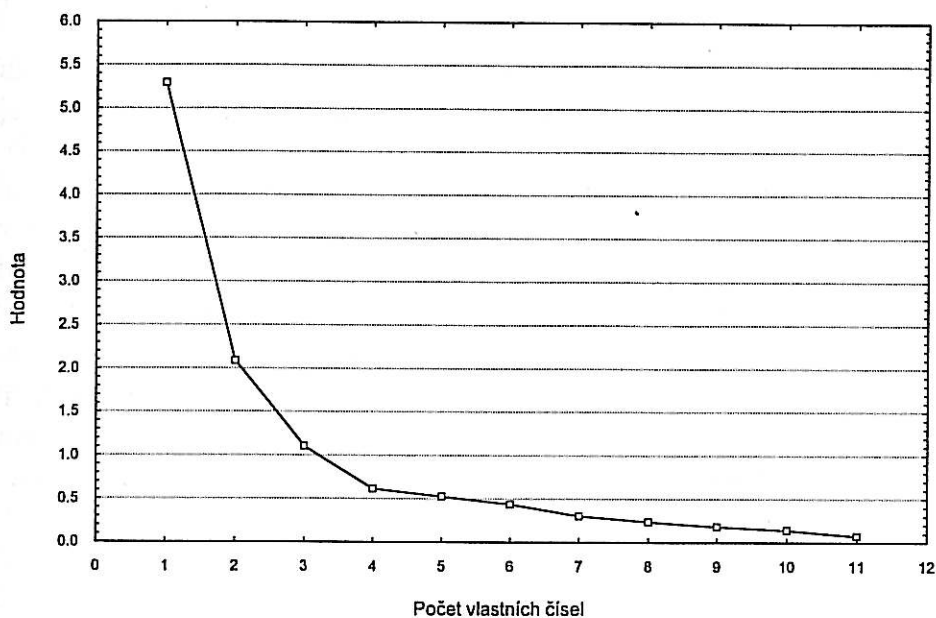
Velice pěkně nám pomůže objasnit vztahy mezi měřenými znaky faktorová analýza. Po provedení *screen testu* - obr. 36 byly zvoleny tři faktory. Následující tabulka uvádí faktorové zátěže pro jednotlivé znaky po rotaci faktorů provedené metodou *Varimax normalized*. Tučně jsou značeny faktorové zátěže větší než 0.7 v absolutní hodnotě.

Tab. 3: Faktorové zátěže měřených znaků *M. nemorosum*

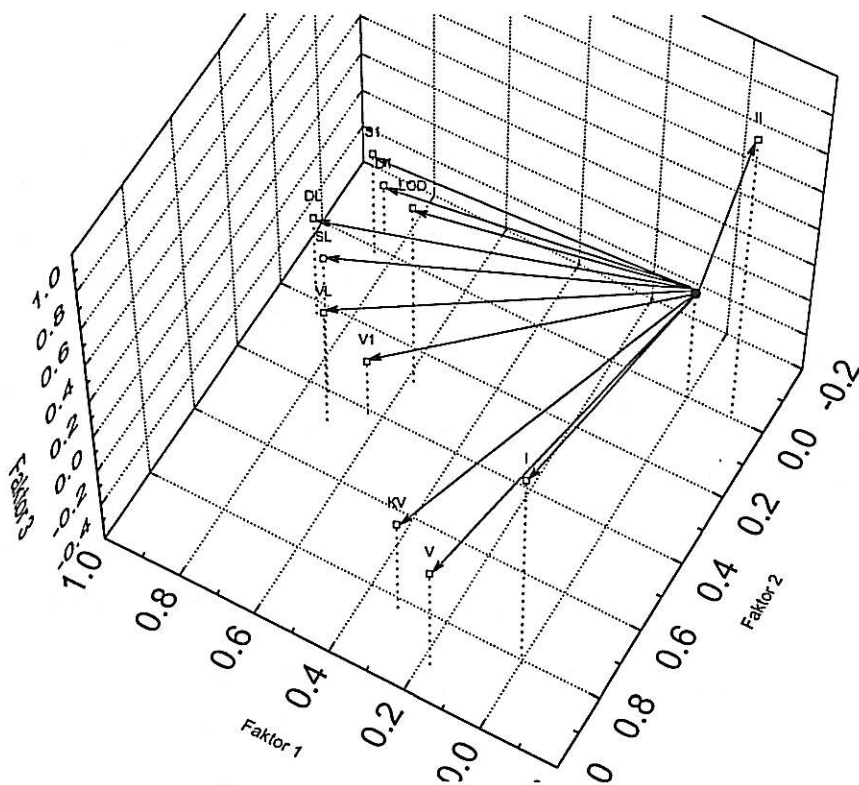
Znak	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
Délka lodyhy	0.583	0.279	-0.384
Počet lodyžních článků	-0.003	0.808	-0.488
Počet interkalárních článků	-0.111	-0.014	-0.908
Počet větví	0.179	0.913	0.045
Počet kvetoucích větví	0.317	0.823	0.097
Šířka listu	0.747	0.405	-0.164
Vzd. nejš. místa od báze listu	0.710	0.472	-0.022
Délka listu	0.880	0.231	0.052
Šířka listenu	0.847	0.011	0.048
Vzd. nejš. místa od báze listenu	0.635	0.408	0.298
Délka listenu	0.856	-0.054	0.344
Rozptyl vysvětlený faktorem	4.175	2.852	1.461
Podíl na celkovém rozptylu	0.380	0.259	0.133

Celková variabilita vysvětlená faktory je 77.2 %, první faktor vysvětluje 48.1%, druhý 19.0% a třetí 10.1%.

Jak je patrné již z tabulky, ale především z obrázku 37 zachycujícího tyto faktorové zátěže, první faktor je z největší části spojen s znaky, které nejvíce ovlivňuje typ biotopu. Jsou to všechny rozměry listů a délka lodyhy. Druhý faktor je spojen se znaky, které můžeme označit za sezónní, protože se v průběhu vegetační sezóny skutečně mění. Je to počet lodyžních článků, počet větví a kvetoucích větví. Se třetím faktorem je pak velmi výrazně spojen počet interkalárních článků, který - jak již bylo několikrát zmíněno - se chová u *M. nemorosum* zcela odlišně než ostatní znaky.



Obr. 36: Screen test pro určení nejvhodnějšího počtu faktorů ve faktorové analýze měřených znaků *Melampyrum nemorosum*



Obr. 37: Faktorové zátěže pro jednotlivé měřené znaky *Melampyrum nemorosum*

4.1.5.2 Analýza hlavních komponent

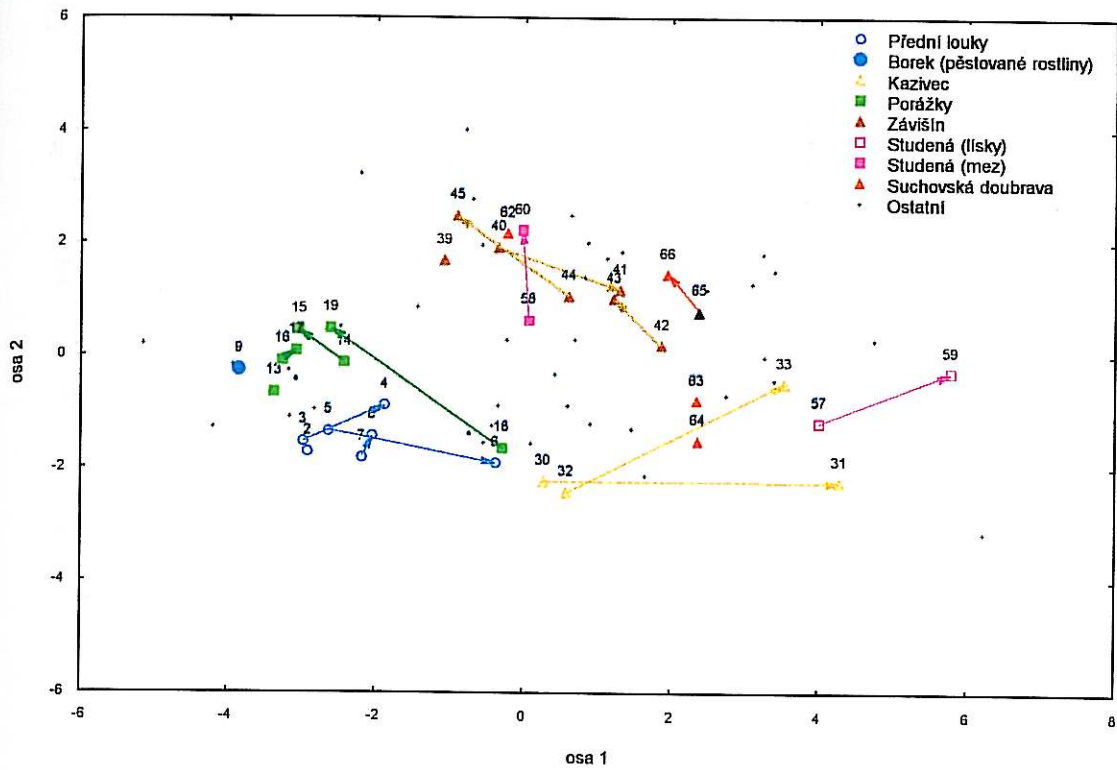
Jak je jistě zřejmé z výše popsaného charakteru proměnlivosti studovaných znaků, je velice obtížným úkolem zvolení metody pro hodnocení získaných dat. Použití shlukové analýzy není příliš vhodné, protože změna jednotlivých znaků v průběhu vegetační sezóny v jedné populaci způsobí, že jsou 2 různé populační vzorky z jedné populace zařazeny do zcela odlišných shluků. Pro analýzu celkové variability shromážděných dat byla proto vybrána PCA provedená na průměrných hodnotách znaků v jednotlivých populačních vzorcích. První tři osy vysvětlují 87.6% variability, z toho první osa 58.3%, druhá 21.1% a třetí 8.2%.

Přestože vysvětlená variabilita prvními dvěma osami je relativně vysoká, při zobrazení objektů v ordinační rovině těchto os není na první pohled příliš zřetelné žádné rozdělení objektů do skupin. Pokud však stejně označíme populační vzorky ze stejných lokalit a spojíme vzorky sbírané z jedné populace na začátku a na konci vegetační sezóny zjistíme, že lze rozlišit dvě skupiny populací. Tato situace je zachycena na obrázku 38. Jedna skupina populací se nachází po celou dobu květu v levé dolní části obrázku, ostatní populace jsou ve střední a pravé horní části obrázku. Situace je však mnohem více zřetelná pokud objekty vyneseme do prostoru prvních tří ordinačních os. Na obr. 40a a 40b jsou zobrazeny objekty v tomto prostoru ze 2 různých pohledů. Opět jsou stejnými symboly označeny populační vzorky ze stejných lokalit a šipkami spojeny vzorky z počátku a konce vegetační sezóny. Přestože jistě dochází při zobrazení trojrozměrného prostoru k určitému zkreslení je poměrně dobře patrné, že celý soubor populačních vzorků tvoří jakousi „podkovu“. Každé z jejích ramen je tvořeno jednou skupinou populací. Tedy přesněji řečeno jedna populace se v průběhu sezóny a v různých letech nalézá na odlišných místech avšak vždy pouze v jedné části „podkovy“.

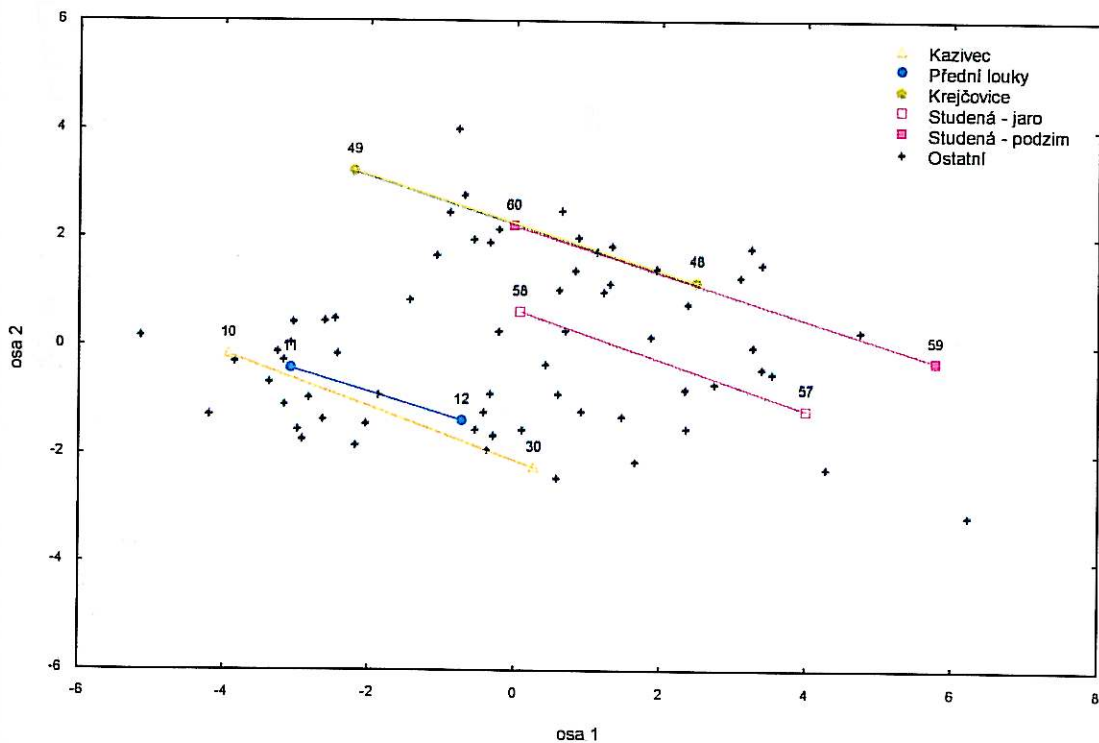
Na obrázcích 39 a 41 jsou zobrazeny stejné objekty jako v případě obrázků 38 a 40a, ale jsou spolu spojeny populační vzorky ze sousedících odlišných stanovišť. I v tomto případě je zřejmé, že populace z odlišných stanovišť se nalézají vždy ve stejné části „podkovy“. Pozoruhodný je zcela totožný posun všech lučních populací oproti lesním, nejlépe zřejmý z obr. 39. Dá se to velice snadno pochopit, pokud si vzpomeneme na výše diskutované ovlivnění jednotlivých znaků typem biotopu a pokud se podíváme na vektory znaků promítnuté v rovinách jednotlivých PCA os, jak je uvádí obrázky 42a a 42b. S první PCA osou jsou korelovány téměř všechny znaky kromě počtu interkalárních článků, který je korelován s druhou i třetí PCA osou. Nepatrně více než s první osou jsou s druhou osou korelovány počet lodyžních článků a délka listenu.

Popsaná situace velice dobře odpovídá zkušenostem získaným v terénu. Na jednom konci „podkovy“ jsou populace, které začínají kvést velice časně, obvykle na loukách. V druhé části jsou pak ve velké většině populace z lesů či křovin, které počínají kvést později.

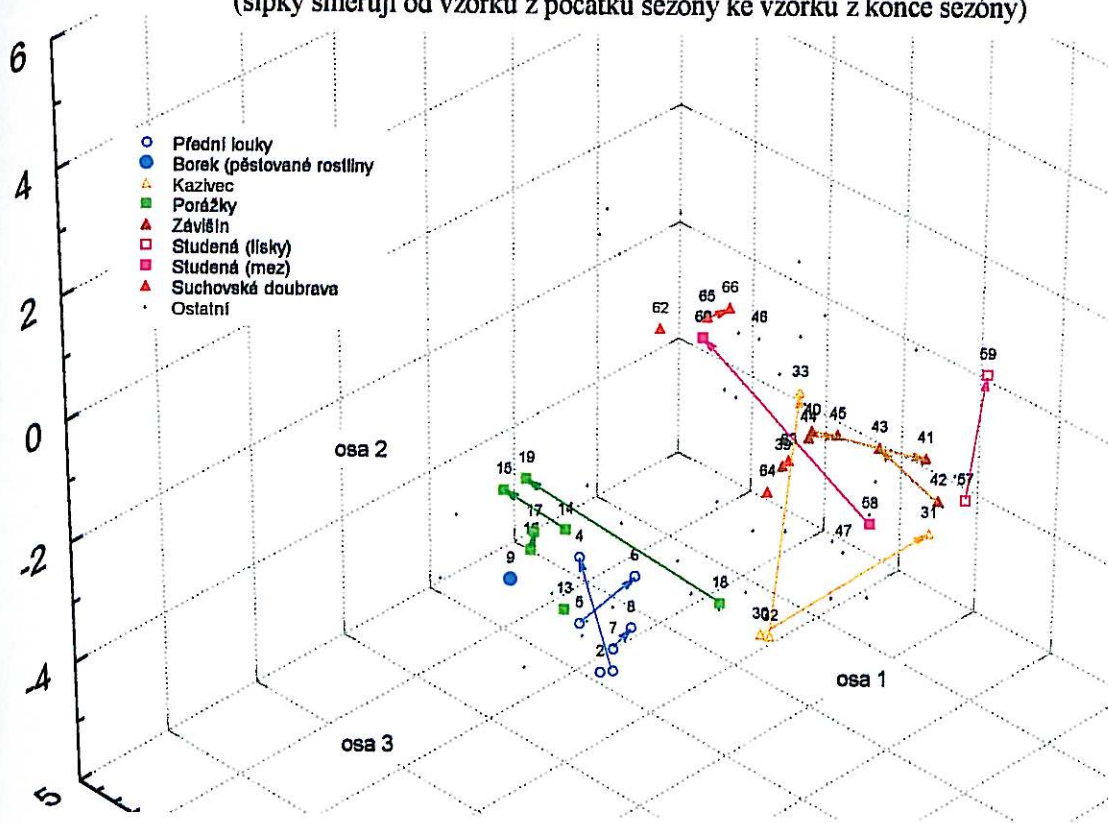
Obr. 38: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent (2 osy)
(šipky směřují od vzorku z počátku sezóny ke vzorku z konce sezóny)



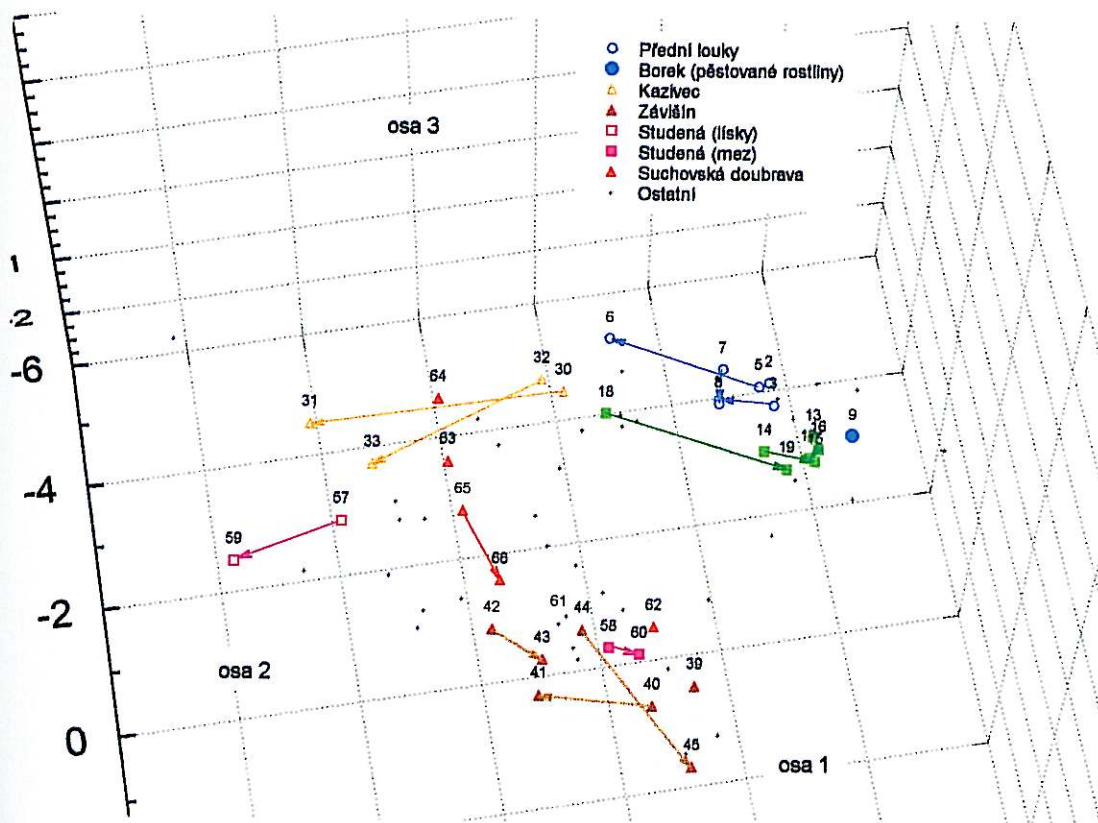
Obr. 39: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent (2 osy)
(šipky směřují od vzorku z lesa nebo křovin ke vzorku z louky nebo meze)



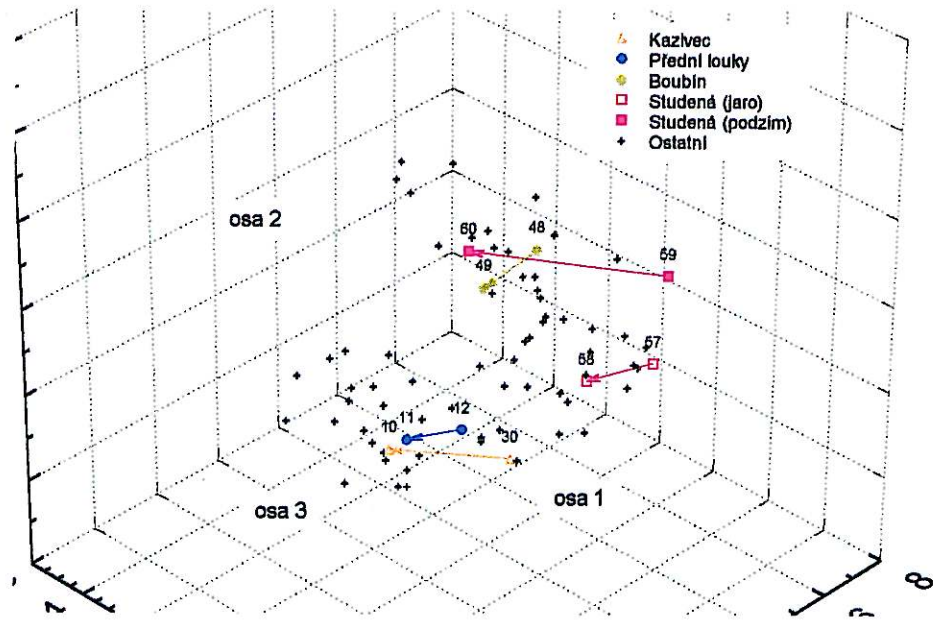
Obr. 40a: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent (3 osy)
(šipky směřují od vzorku z počátku sezóny ke vzorku z konce sezóny)



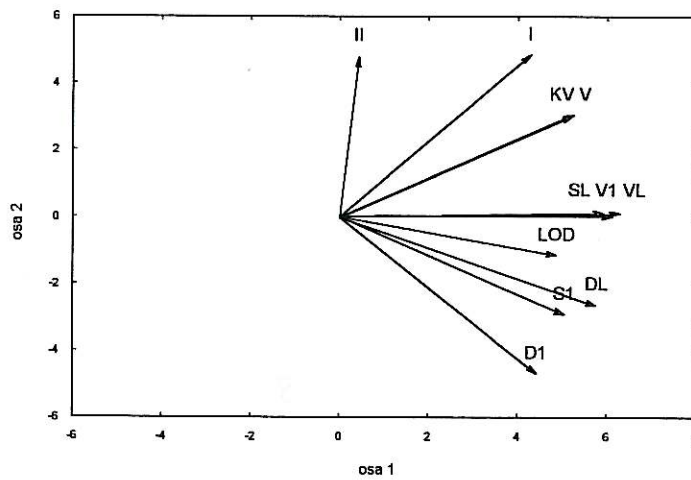
Obr. 40b: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent (3 osy)
(šipky směřují od vzorku z počátku sezóny ke vzorku z konce sezóny)



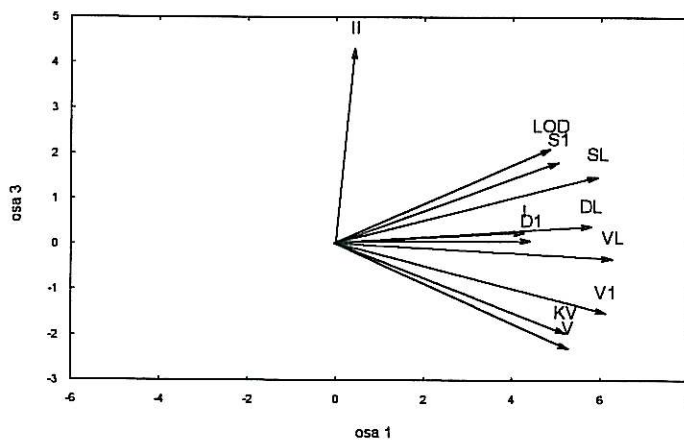
Obr. 41: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent (3 osy)
(šipky směřují od vzorku z lesa nebo křovin ke vzorku z louky nebo meze)



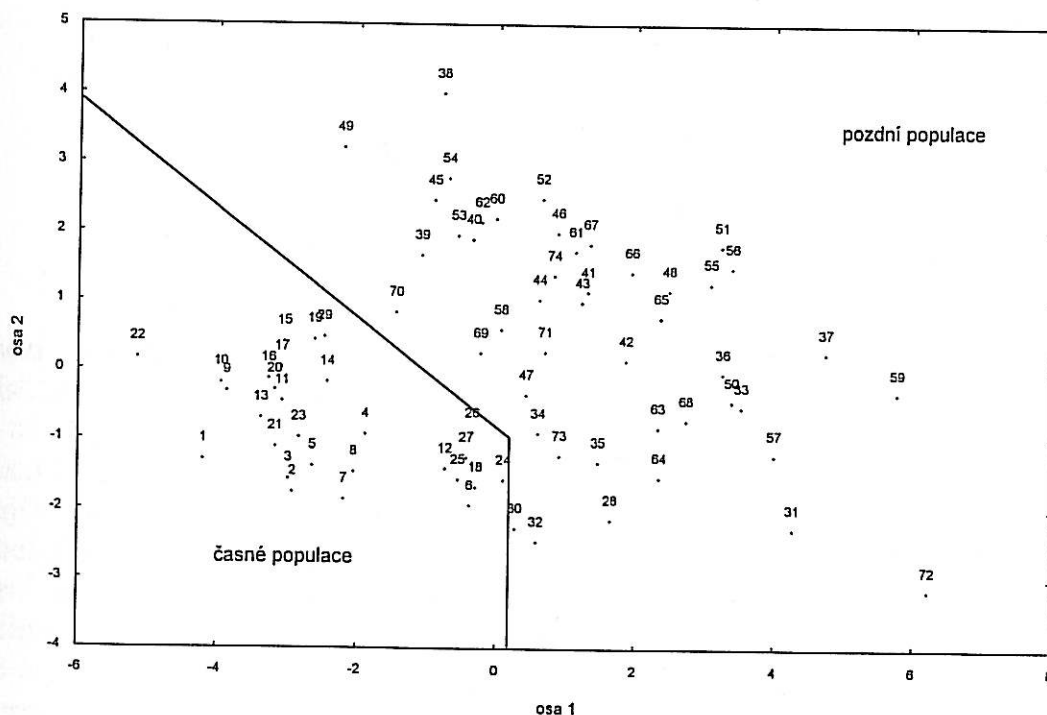
Obr. 42a: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent - znaky (osy 1, 2)



Obr. 42b: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent - znaky (osy 1, 3)



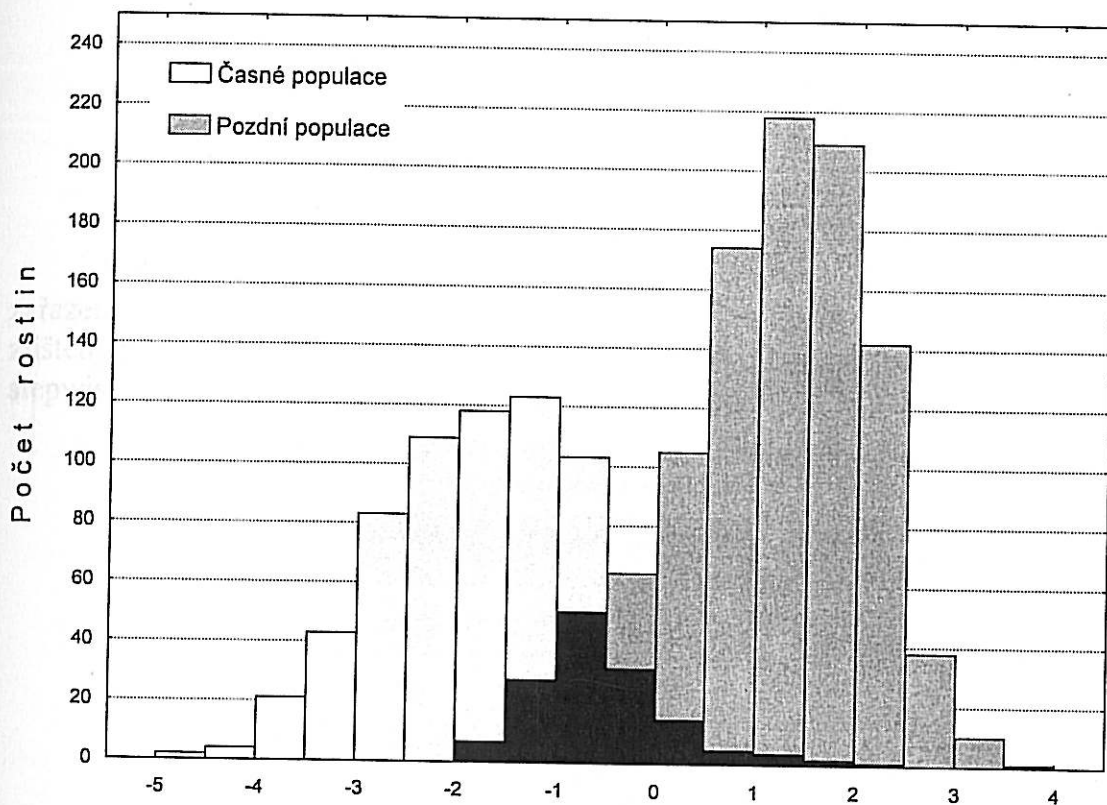
Ze všech těchto skutečností vyplývá, že je možno ve studovaném materiálu rozlišit 2 skupiny populací. Označme je jako časně a pozdní. Problémem je ale to, kde vést mezi těmito dvěma typy hranici a „rozlomit podkovu“, protože nikde není zřejmá výrazná mezera. K tomu nám mohou docela dobře posloužit populační vzorky z lokality Kazivec, které stojí jakoby na spojnici mezi oběma „rameny podkovy“, a dosud nebyly v tomto směru komentovány. Tato populace totiž skutečně představuje přechod mezi oběma typy populací. Tedy lépe řečeno, vyskytují se v ní jak rostliny časně tak pozdnější. Je to zřejmé z mimořádně velikého rozpětí některých znaků (ve srovnání s jinými populacemi), především počtu lodyžních článků, počtu větví a šířky listů (obr. 9, 12, viz též příloha IIIA), který se na této lokalitě během doby květu vyskytuje. Populace roste na okraji lesa na kontaktu populací časných na Předních loukách v Bílých Karpatech a populací pozdních v okolních doubravách. V době, kdy začínají kvést časně populace, začíná kvést i tato, ale v době, kdy luční populace již odkvétají a - pokud nejsou posekány - stejně usychají, na této lokalitě postupně rozkvétají další rostliny. To vysvětluje postavení populačních vzorků z prvních měření v sezóně v blízkosti populací časných, zatímco populační vzorky z pozdější doby jsou již jednoznačně mezi populacemi pozdními. Pokud tedy nechci od sebe oddělit populační vzorky z jediné lokality, „rozlomím podkovu“ tak, aby všechny vzorky z Kazivce byly zahrnuty do populací pozdních. Rozdělení populačních vzorků do dvou skupin je znázorněno na obr. 43. Diskriminační analýzou je nyní možno zjistit, které znaky nejlépe od sebe oddělují obě skupiny.



Obr. 43: *Melampyrum nemorosum* - Analýza hlavních komponent, rozdělení populačních vzorků do dvou skupin

4.1.5.3 Diskriminační analýza

Na obrázku 44 je znázorněno rozdělení rostlin podél kanonické diskriminační osy. Přestože dochází k jistému překryvu, výsledky diskriminační analýzy podporují navržené rozdělení studovaného materiálu do dvou skupin. Kanonický korelační koeficient, který vyjadřuje míru závislosti mezi diskriminační funkcí a rozdělením objektů do skupin má hodnotu 0.809. Druhá mocnina tohoto koeficientu (0.654) je někdy považována za část variability diskriminační funkce vysvětlená rozdělením do skupin (KLEČKA 1980).



Obr. 44: Lineární diskriminační analýza populačních vzorků *M. nemorosum*

V tabulce 5 jsou uvedeny faktorové strukturní koeficienty (udávají korelaci mezi původními znaky a kanonickou osou) a standardizované koeficienty diskriminační funkce (udávají příspěvek znaků k rozdělení skupin podél této osy). Z tabulky je zřejmé, že nejvíce jsou korelovány s kanonickou osou počet lodyžních článků, počet větví a kvetoucích větví a omezeně též šířka listu a vzdálenost nejširšího místa od báze listu a listenu. Jak je patrné ze standardizovaných koeficientů, nejvíce přispívá k rozdělení do skupin počet lodyžních článků; jeho vliv není duplikován žádným jiným znakem a proto je standardizovaný koeficient rovněž velmi vysoký. V případě větví a kvetoucích větví je zřejmě vnášená informace do značné míry totožná a proto jsou vlastně standardizované koeficienty poloviční oproti koeficientům strukturním. Obdobná situace je v případě znaků šířka listu a vzdálenost nejširšího místa od báze listu a listenu. Velice malý podíl na rozdělení do skupin mají počet interkalárních článků a šířka a délka listenu. Všechny tyto

závěry se dosti přesně shodují s představou získanou o vzájemných vztazích znaků v předchozích analýzách.

Tab. 4: Faktorové strukturální a standardizované koeficienty zjištěné v diskriminační analýze časných a pozdních populací *M. nemorosum*

Znak	Faktorové strukturální koeficienty	Standardizované koeficienty diskriminační funkce
LOD	0.211	-0.346
I	0.724	0.826
II	0.061	-0.193
V	0.671	0.206
KV	0.592	0.206
SL	0.409	0.124
VL	0.446	0.259
DL	0.260	0.080
S1	0.112	-0.045
V1	0.312	0.146
D1	0.048	-0.004

Velice podobný výsledek dává též porovnání hodnot *F-remove* zjištěných zařazením pouze jediného znaku do diskriminační analýzy s hodnotami *F-remove* zjištěnými pro jednotlivé znaky krokovou diskriminační analýzou metodou forward stepwise selection, které uvádí následující tabulka 5.

Tab. 5: Hodnoty *F-remove* zjištěné v diskriminační analýze časných a pozdních populací *M. nemorosum*

Znak	<i>F-remove</i>	
	jednotlivý znak	forward stepwise selection
I	1953.7	455.2
V	1731.1	29.2
KV	1348.8	28.9
VL	656.7	35.6
SL	563.2	5.9
V1	345.2	17.5
DL	229.3	1.9
LOD	150.3	81.1
S1	46.6	1.1
II	17.9	30.8
D1	11.0	-

Velmi vysoké hodnoty *F-remove* u počtu větví a kvetoucích větví při analýze jednotlivých znaků nápadně klesají při krokové analýze. Je to způsobeno duplikací informace mezi těmito znaky. Je zřejmé, že nejdůležitějším znakem je počet článků. K podobné duplikaci informace dochází u rozměrů listů a listenů. Naopak zřejmě v kombinaci s počtem lodyžních článků se udržuje relativně vysoká hodnota *F-remove* pro délku lodyhy a dokonce stoupá u počtu interkalárních článků. Znamená to, že tyto dva znaky zkvalitňují informaci získanou hodnotou počtu lodyžních článků. Nejméně významná pro rozdělení do skupin je délka listenu, která byla při krokové analýze zcela vyřazena.

Pro každou skupinu populací byla sestavena klasifikační funkce. Koeficienty klasifikační funkce pro skupinu časných i pozdních populací jsou uvedeny v tabulce 6. Pro každou rostlinu je možno vypočítat ze zjištěných znaků hodnotu

klasifikační funkce pro obě skupiny. Rostlina je pak zařazena do té skupiny, pro kterou je hodnota klasifikační funkce větší.

Tab. 6: Koeficienty klasifikační funkce pro obě skupiny populací *M. nemorosum*

Znak	Časné populace	Pozdní populace
LOD	-19.072	-27.817
I	71.770	80.890
II	11.194	9.123
V	0.244	2.064
KV	-13.088	-11.937
SL	-85.565	-83.327
VL	-56.894	-52.003
DL	216.742	218.793
S1	39.163	38.147
V1	-11.734	-10.131
D1	136.384	136.285
Konstanta	-300.463	-322.173

Celý soubor rostlin, které byly použity k vytvoření klasifikační funkce, byl zpětně testován touto funkcí a tímto způsobem byly zjištěny hodnoty tzv. *posterior probabilities*. Shrnutí výsledků této analýzy je v tab. 7. Pravděpodobnost zařazení objektů ke každé skupině byla úměrná velikosti dané skupiny (pro časné je $p=0.388$ a pro pozdní $p=0.612$).

Tab. 7: Klasifikační matice všech rostlin *M. nemorosum* testovaných metodou *posterior probabilities*

Populace	Počet rostlin zařazených ke skupině časných	Počet rostlin zařazených ke skupině pozdních	Procento správně zařazených rostlin
časné	612	53	92.0
pozdní	92	955	91.2
Celkem	704	1008	91.5

V tabulce 8 jsou uvedeny výsledky klasifikace celých populačních vzorků, které byly předem vyloučeny při jejím sestavování. Tato metoda je pro testování sestavené klasifikační funkce mnohem vhodnější než metoda *posterior probabilities*. Navíc má použitý postup tu výhodu, že je z něj patrné nesprávné zařazení na úrovni celých populačních vzorků. Jak se totiž ukázalo, většina špatně identifikovaných rostlin je nahloučena v několika málo populačních vzorcích.

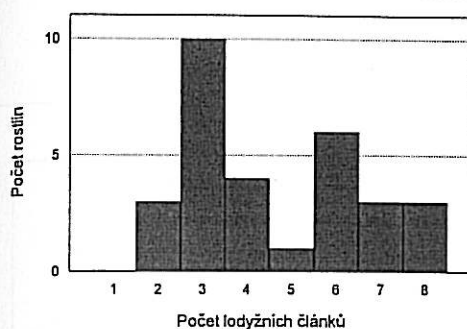
Populace s větším podílem nesprávně identifikovaných rostlin jsou převážně ty, které byly v PCA analýze umístěny v „inflexním bodu podkovy“. Někdy se jedná o populační vzorky sbírané mimořádně pozdě u časných populací, kdy již velká část rostlin byla odkvetlá (vz. 8, 19 a zřejmě přes odlišnou délku vegetační doby též populace ze Švédska - vz. 27) nebo naopak velice časně sbírané vzorky pozdních populací kdy většina rostlin ještě nerozkvetla (vz. 47, 64, 70). V těchto případech však počet špatně zařazených rostlin není obvykle příliš vysoký. Relativně větší podíl špatně zařazených rostlin ve vzorcích 12 a 24 může být do značné míry způsoben netypickým stanovištěm pro tyto časné, původně luční populace (malý lesík a okraje lískových křovin). Větší množství špatně zařazených rostlin se objevuje ve vzorku č. 29, který je však jednoznačně složen z rostlin časných i pozdních. Je to patrné například z histogramu počtů lodyžních článků, který má 2 nápadná maxima 3 a 6 lodyžních článků (obr. 45).

Tab. 8: Správně a nesprávně zařazené rostliny v jednotlivých populačních vzorcích *Melampyrum nemorosum*. (Tučně jsou zvýrazněny populace s méně než 80% správně zařazených rostlin.)

Časné populace			
Populační vzorek č.	Počet rostlin zařazených		Procento správně zařazených rostlin
	správně	špatně	
1	18	0	100.0
2	30	0	100.0
3	30	0	100.0
4	18	1	94.7
5	29	0	100.0
6	24	2	92.3
7	29	0	100.0
8	11	2	84.6
9	14	0	100.0
10	28	1	96.6
11	18	1	94.7
12	12	8	60.0
13	29	0	100.0
14	30	0	100.0
15	12	0	100.0
16	28	1	96.6
17	11	0	100.0
18	27	2	93.1
19	9	3	75.0
20	26	0	100.0
21	27	0	100.0
22	28	0	100.0
23	29	0	100.0
24	21	8	72.4
25	25	2	92.6
26	14	0	100.0
27	25	4	86.2
29	17	11	60.7
Celkem	619	46	93.1

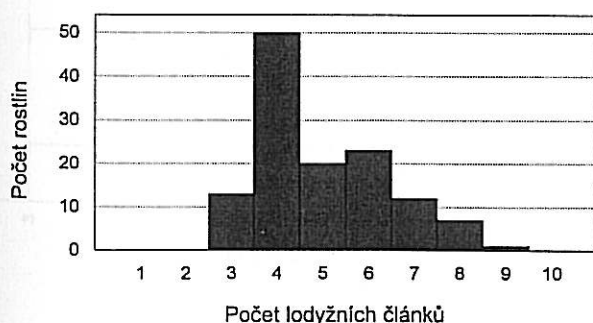
Všechny populace celkem		
Počet rostlin zařazených		Procento správně zařazených rostlin
správně	špatně	
1549	163	90.5

Pozdní populace			
Populační vzorek č.	Počet rostlin zařazených		Procento správně zařazených rostlin
	správně	špatně	
28	10	20	33.3
30	7	24	22.6
31	26	4	86.7
32	5	16	23.8
33	26	0	100.0
34	13	13	50.0
35	11	9	55.0
36	15	0	100.0
37	16	0	100.0
38	29	0	100.0
39	22	0	100.0
40	30	0	100.0
41	21	1	95.5
42	30	0	100.0
43	29	0	100.0
44	20	0	100.0
45	16	0	100.0
46	22	0	100.0
47	24	6	80.0
48	22	0	100.0
49	30	0	100.0
50	29	1	96.7
51	20	0	100.0
52	24	0	100.0
53	18	0	100.0
54	30	0	100.0
55	30	0	100.0
56	20	0	100.0
57	15	0	100.0
58	15	0	100.0
59	10	0	100.0
60	10	0	100.0
61	29	0	100.0
62	24	0	100.0
63	22	4	84.6
64	20	10	66.7
65	28	1	96.6
66	16	0	100.0
67	27	1	96.4
68	16	0	100.0
69	12	0	100.0
70	23	3	88.5
71	23	0	100.0
72	14	1	93.3
73	16	3	84.2
74	15	0	100.0
Celkem	930	117	88.8



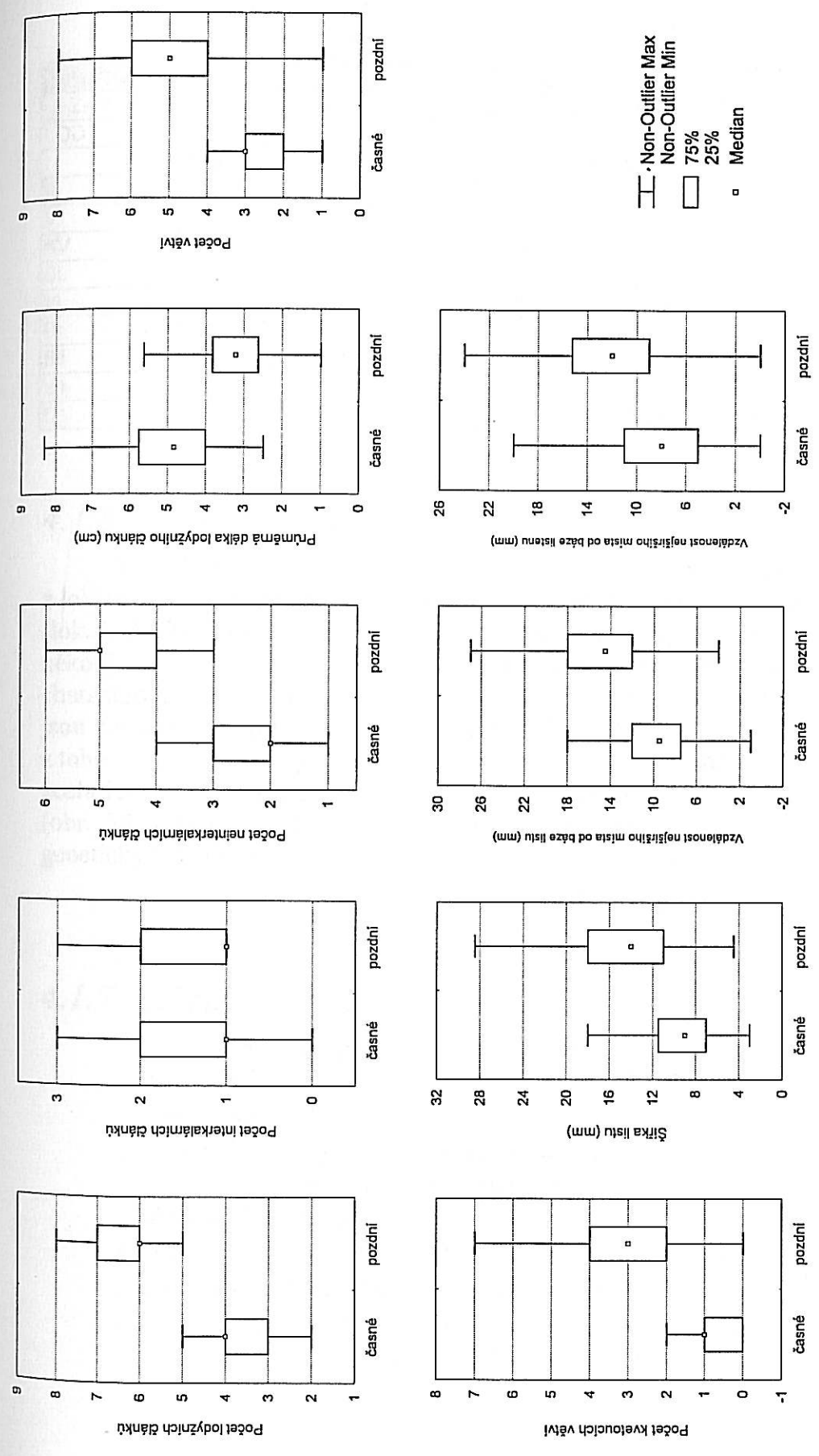
Obr. 45: Rozložení hodnot počtu lodyžních článků v populačním vzorku č. 29: Brumov - Bylnice

Podobná, již několikrát diskutovaná, je situace na Kazivci. Rostliny z časně sbíraných vzorků z této jedné lokality jsou ve veliké většině řazeny k časným populacím a z pozdně sbíraných naopak k pozdním. Na obrázku 46 je histogramem znázorněno celkové rozložení počtu lodyžních článků v této populaci ze všech měření. Je z něj zřejmé veliké rozpětí tohoto nejvýznamnějšího znaku rozlišujícího časné a pozdní populace na této lokalitě. Další jednoznačně špatně zařazovanou populací je populace z Babínských luk. V tomto případě se jedná zřejmě o podobnou situaci jako na Kazivci. Z Babínských luk jsou v herbářích dostatečně bohatě doloženy rostliny, které bezpochyby patří k populacím časným. V současné době je však tato lokalita velice poničena a na vlastních loukách se *M. nemorosum* vyskytuje pouze ve zbytcích. Vzorek rostlin byl sbírán blízko okraje, na kterém byla bohatá populace většinou ještě nekvetoucích rostlin pozdního typu. Proto jsou zřejmě ve vzorku zastoupeny i časně kvetoucí rostliny pozdního typu případně přechodné typy. Řada rostlin nebyla typicky vyvinutých rovněž proto, že stanoviště je v současné době silně eutrofní. Přesto je však nutno většinu rostlin, které rostou nebo spíše rostly na vlastních Babínských loukách přiřadit k populacím časným. Poslední populace, která byla velice špatně klasifikována je populace ze Zděchova v Javorníkách. Z větší části se zřejmě jedná o velice časné rostliny z pozdního typu populace. Vzorek byl sebrán v malé populaci na okraji cesty, zčásti mezi křovinami. Z blízké lokality jsou však doloženy mnoha exsikáty jednoznačně časné populace, není proto vyloučeno, že se i v této populaci projevuje vliv rostlin časných, které byly dříve rozšířeny v okolí.



Obr. 46: Rozložení hodnot počtu lodyžních článků v všech populačních vzorcích z lokality č. 18 - Kazivec

Na obr. 47 jsou pomocí grafů znázorněny rozdíly mezi časným a pozdním typem populací v nejdůležitějších znacích. Pro určování jsou někdy kromě znaků použitých v diskriminační analýze vhodné některé znaky odvozené - především počet neinterkalárních článků a průměrná délka lodyžního článku. Tabulka 9 sumarizuje statistické charakteristiky základních měřených znaků v obou skupinách. Jak z obrázku 47, tak z tabulky 9 byly vyloučeny směsné a nejasné populační vzorky (č. 28-35).



Populace

Obr. 47: Rozdíly mezi časnými a pozdními populacemi *Melampyrum nemorosum* v nejdůležitějších znacích

Tab. 9: Vybrané statistické charakteristiky měřených znaků pro časný a pozdní typ populací *Melampyrum nemorosum*

Znak	Časná populace				Pozdní populace			
	Průměr	Minimum	Maximum	Sm. odch.	Průměr	Minimum	Maximum	Sm. odch.
LOD	17.83	5.5	35	4.51	20.19	5	50	5.18
I	3.70	1	8	0.92	6.26	3	11	1.09
II	1.41	0	4	0.64	1.56	1	4	0.64
V	2.53	0	6	1.01	4.82	1	8	1.05
KV	0.87	0	4	0.81	2.83	0	7	1.28
SL	9.65	3	25	3.38	14.64	4.5	32.5	5.35
VL	9.93	1	28	3.48	15.16	1	32.5	4.80
DL	43.56	16	80	10.25	51.32	14	100	13.46
S1	16.01	5	32	4.08	17.08	6	35	5.21
V1	8.05	0	26	4.38	12.67	0	32	4.97
D1	49.03	21	83	10.94	49.26	1	101	12.85

4.1.6 Pokusný výsev

V roce 1993 byla vyseta semena rostlin časně luční populace *M. nemorosum* z lokality Přední louky (lok. č. 2) na křovinatý svah nedaleko Borku u Č. Budějovic (lok. č. 3). Tento výsev byl úspěšný a pravidelně každý rok na místě výsevu roste několik rostlin *M. nemorosum*. Přestože nové stanoviště je zcela odlišného charakteru než původní mezofilní louka a je též v klimaticky odlišné oblasti, rostliny jsou totožné s rostlinami z mateřské populace. V roce 1996 byly u 14 rostlin z tohoto výsevu měřeny sezónní znaky (pop. vz. č. 9). Mnohorozměrná analýza dat zcela jednoznačně přiřazuje tyto rostliny k časnému typu populací *M. nemorosum* (obr. 38, 40a,b, tab. 8). Je tedy zřejmé, že sezónní charakter populací je dobře geneticky fixován a není příliš ovlivňován vnějšími podmínkami.

4.1.7 Shrnutí výsledů

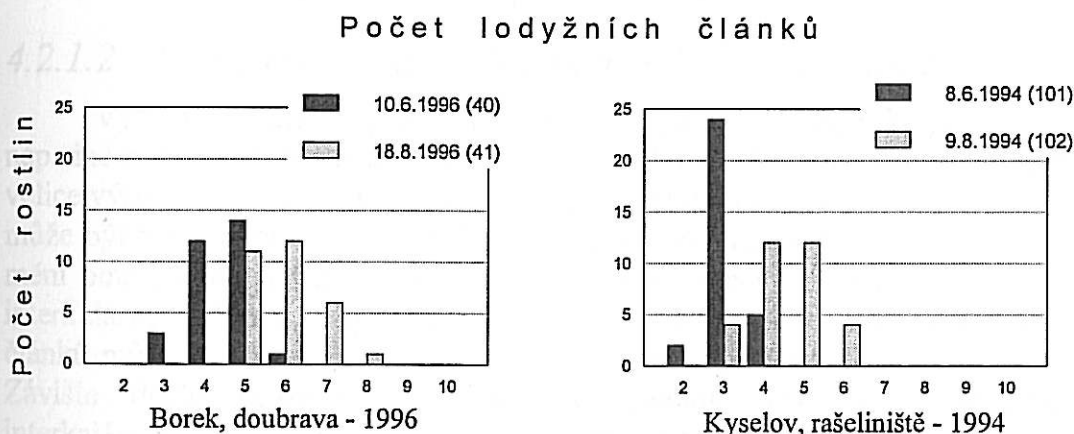
- 1) Ve studovaných populacích lze na základě sezónních znaků rozlišit pouze dvě skupiny populací. Obě skupiny se od sebe nejvíce liší v celkovém počtu lodyžních článků.
- 2) Během kvetení jediné populace se v ní zvětšuje zastoupení rostlin s větším počtem lodyžních článků. Změna probíhá v různých rozmezích v obou skupinách populací.
- 3) Počet interkalárních článků je v obou skupinách populací velmi podobný a mění se během sezóny pouze nevýrazně.
- 4) Různé stanovištní podmínky ovlivňují především rozměry listů, listenů a délku lodyhy. Mohou však též ovlivňovat počet větví a jejich kvetení.

4.2 *Melampyrum pratense*

Statistické charakteristiky (počet měřených rostlin, průměr, minimum, maximum, směrodatná odchylka a variační koeficient) populačních vzorků jsou pro jednotlivé znaky uvedeny v souboru *statprat.xls* na přiložené disketě. Všechna základní data jsou v souboru *prat.sta*.

4.2.1 Změna sezónních znaků během vegetační sezóny

Stejně jako u *M. nemorosum* opakovaná měření stejných populací v průběhu vegetační sezóny ukazují, že se některé měřené znaky v průběhu sezóny mění. Průběh těchto změn je v zásadě obdobný jako u *M. nemorosum*, v detailech se však dosti významně liší. V příloze IIC jsou v tabulkách porovnány průměrné hodnoty měřených znaků na počátku a na konci doby květu studovaných populací. Změna během sezóny byla studována na 7 lokalitách (Borek - lok. č. 28, Klánovice - lok. č. 39, Kvilda - lok. č. 55, Kyselov - lok. č. 71, Lazec - lok. č. 12, Srní - lok. č. 64, Závišín - lok. č. 17), s opakováním v různých vegetačních sezónách celkem ve 14 případech.

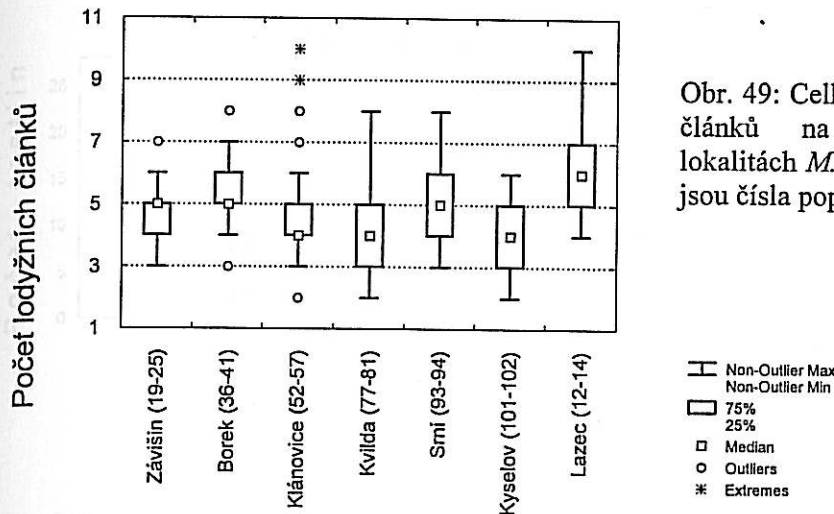


Obr. 48: Příklad změny počtu lodyžních článků ve vybraných populacích *M. pratense* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2.1.1 Počet lodyžních článků

Počet lodyžních článků se opět během sezóny mění nejvíce ze všech měřených znaků (obr.48). Ze 14 zkoumaných případů byla v 10 případech změna během vegetační sezóny statisticky průkazná ($p < 0.01$). Navíc kromě jednoho případu ve všech ostatních průměrný počet lodyžních článků během vegetační sezóny alespoň mírně narůstá. Ve třech případech, ve kterých byla změna málo významná, byla první měření prováděna až ve druhé polovině července. Z toho lze usuzovat, že nárůst počtu článků je již při plném rozvoji populace poměrně menší než na začátku jejího vývoje. Přesto je z histogramů zřejmé, že se často zcela na konci květu populace objevují rostliny s mimořádně velkým počtem lodyžních článků vzhledem k průměru populace. Tento nárůst bývá někdy způsoben výrazným

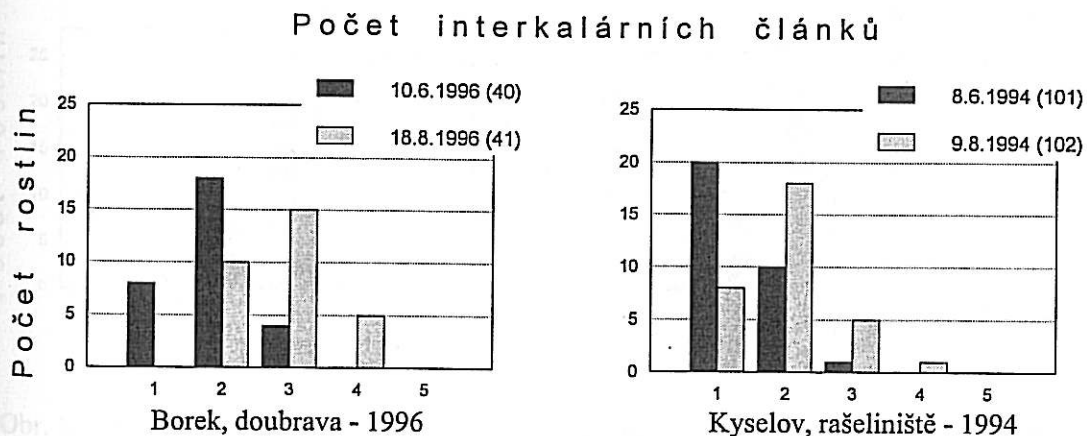
zvětšením počtu interkalárních článků. Celkové rozpětí počtu článků se v jedné populaci obvykle pohybuje okolo 5 až 7 článků a výjimečně může dosahovat i 9 (obr. 49). Průměrná hodnota počtu článků obvykle vzroste během sezóny o jeden až dva články a počet článků, který má většina kvetoucích rostlin v populačním vzorku, rovněž o jeden až dva.



Obr. 49: Celkový rozsah počtu lodyžních článků na podrobně studovaných lokalitách *M. pratense* (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

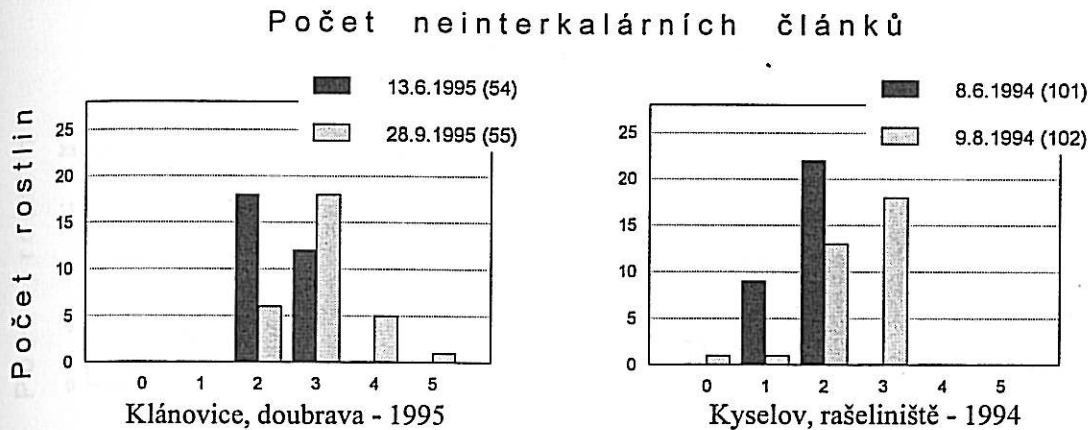
4.2.1.2 Počet interkalárních a neinterkalárních článků

Významný rozdíl oproti *M. nemorosum* je v tom, že u *M. pratense* obvykle nápadně narůstá během sezóny i počet interkalárních článků. Tento nárůst může být velice výrazný a rozdíl počtu interkalárních článků na začátku a na konci doby květu může být v ojedinělých případech až 7 článků. Průměrné hodnoty se však obvykle mění pouze o jeden článek, protože procento rostlin s mimořádně velkým počtem interkalárních článků nebývá velké. Není vyloučeno, že změna počtu interkalárních článků může být charakteristická pro jednotlivé populace *M. pratense*. Na lokalitě Závěšín došlo ve dvou letech k významnému poklesu průměrného počtu interkalárních článků. To může být způsobeno tím, že první měření byla prováděna až v průběhu července a nebyl zachycen počáteční stav, kdy je interkalárních článků u rostlin nejméně. Nicméně při druhém měření se v populaci nevyskytovaly rostliny s výrazně větším počtem článků jak se často děje na jiných lokalitách.



Obr. 50: Příklad změny počtu interkalárních článků ve vybraných populacích *M. pratense* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

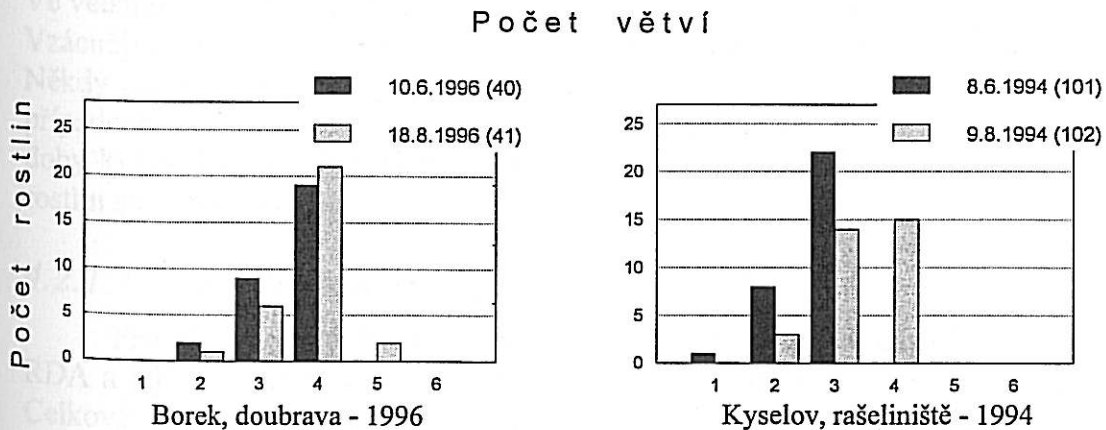
Přestože narůstá počet interkalárních článků, vzrůstá během sezóny též počet neinterkalárních článků. V žádném ze 14 zkoumaných případů se počet těchto článků nesnížil a ve 12 případech se jeho průměrná hodnota zvýšila, z toho v 9 případech průkazně.



Obr. 51: Příklad změny počtu neinterkalárních článků ve vybraných populacích *M. pratense* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2.1.3 Počet větví

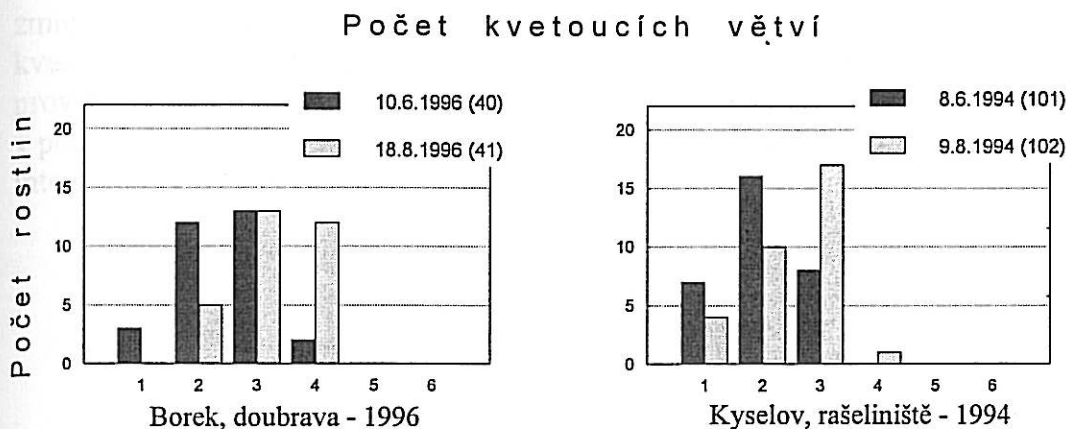
Počet větví se nemění tak výrazně jako počet článků. Přesto však v 10 případech došlo k nárůstu průměrné hodnoty počtu větví, který byl v sedmi případech statisticky významný. Podobně jako v případě *M. nemorosum* došlo i zde v několika případech k poklesu počtu větví v průběhu sezóny. Tuto situaci je zřejmě možno znovu vysvětlit přibíváním slabých, zřejmě hůře vyživovaných rostlin, které sice mají větší počet článků, ale jsou málo větvené.



Obr. 52: Příklad změny počtu větví ve vybraných populacích *M. pratense* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2.1.4 Počet kvetoucích větví

Počet kvetoucích větví narůstá obdobně jako počet všech větví. Ve většině případů vzrůstá průměrná hodnota o 0.5 až 1 a počet kvetoucích větví, který má většina rostlin v populaci, se rovněž zpravidla změní o jednu větev.



Obr. 53: Příklad změny počtu kvetoucích větví ve vybraných populacích *M. pratense* během jejich doby květu (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2.1.5 Délka lodyhy

Přestože se mění počet lodyžních článků v průběhu sezóny významně, délka lodyhy se obvykle mění jen málo. V řadě případů dochází k mírnému prodlužování lodyhy, někdy se však dokonce lodyha zkracuje. To je zřejmě opět způsobeno výskytem drobných rostlin v pozdějších fázích vývoje populace.

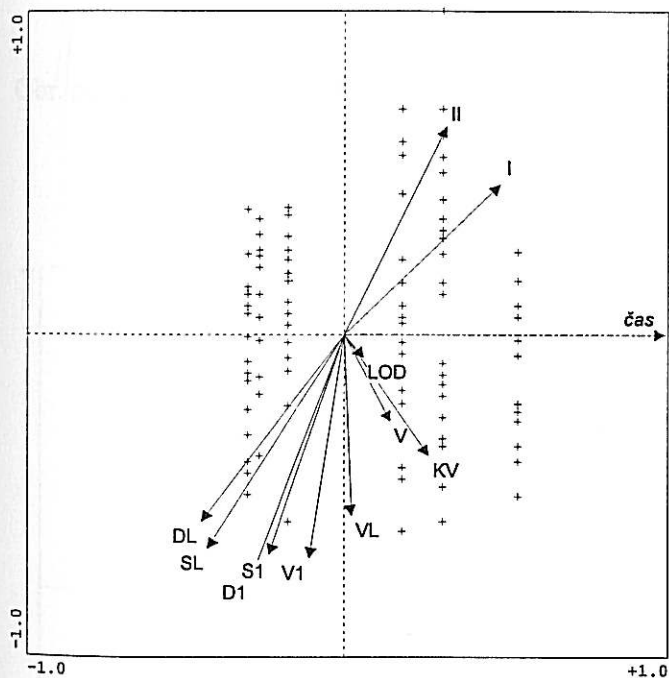
4.2.1.6 Rozměry listů a listenů

Rozměry listů a listenů se v průběhu sezóny nemění zcela pravidelně. Ve většině případů se zdá, že jsou na konci sezóny všechny rozměry menší. Vzácněji se průměrné hodnoty rozměrů listů i listenů ke konci sezóny spíše zvětšují. Někdy se v jednom roce hodnoty zmenšují a v druhém rostou. V některých případech však mohou být výsledky ovlivněny menším počtem měření na konci doby květu, kdy je již většina listů opadaná a není možné získat dostatečný počet rostlin se zachovanými listy.

4.2.1.7 Všechny znaky

Pro přehledné vyjádření vztahu jednotlivých znaků k času byla opět použita RDA a její výsledky jsou pro podrobně zkoumané lokality uvedeny na obr. 54-60. Celkové procento variability vysvětlené kanonickou osou se pohybuje mezi 5 - 20 %. Tuto vyšší hodnotu v porovnání s populacemi *M. nemorosum* je možno vysvětlit větším nárůstem počtu lodyžních a zejména interkalárních článků v průběhu kvetení populací *M. pratense* a též většími změnami v rozměrech listů a listenů. Monte Carlo permutační test byl ve všech případech průkazný. Ve většině

případů je kanonickou osou (časem) nejvíce vysvětlen počet lodyžních článků. Procento vysvětlené variability obvykle přesahuje 20 % a může dosahovat až 50 %. Též u řady dalších znaků je procento variability vysvětlené kanonickou osou poměrně vysoké v porovnání s *M. nemorosum*. Dále je kromě kladné korelace počtu interkalárních článků a větví (včetně kvetoucích) s kanonickou osou zřejmá již zmíněná tendence ke zmenšování listů a listenů v některých populacích v průběhu kvetení. Odlišná situace je pouze na lokalitě Lazec, kde však první měření bylo provedeno až v polovině července, kdy už nedochází k příliš významným změnám v počtu lodyžních článků a procento vysvětlené variability u tohoto znaku i u počtu interkalárních článků je dost nízké.



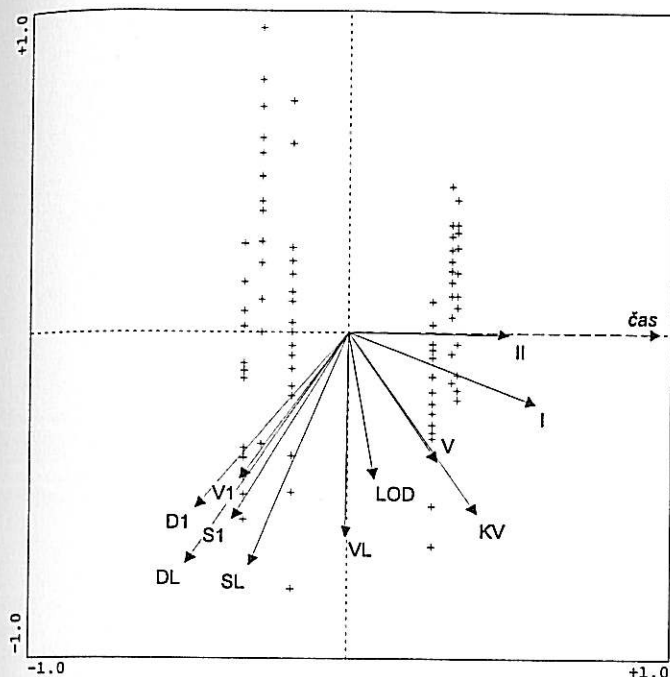
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 9.5 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
16.96	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první
 kanonickou osou:

Znak	%
I	23.3
DL	19.4
SL	18.1
II	9.9
D1	8.2
KV	6.8
S1	5.6
V	2.0
V1	1.2
LOD	0.4
VL	0.1

Obr. 54: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 28 - Borek



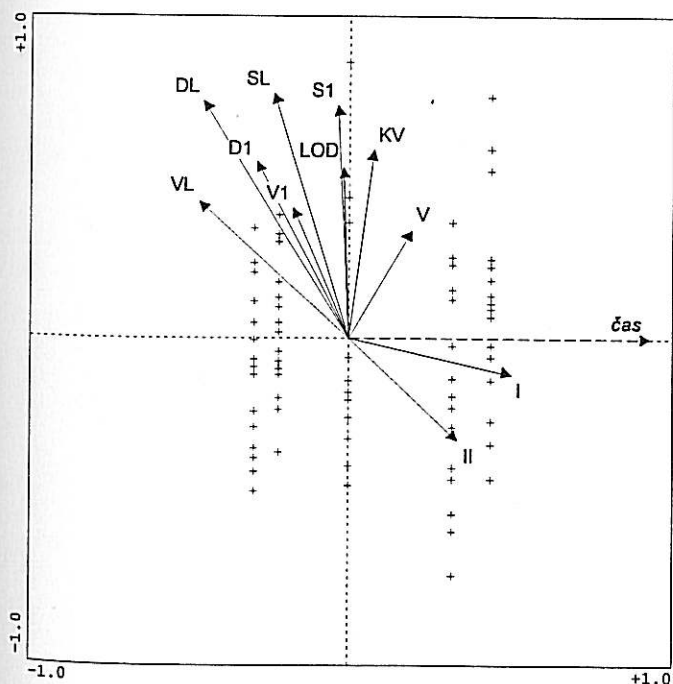
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 17.3 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
33.68	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená
 první kanonickou osou:

Znak	%
I	34.2
II	25.3
DL	24.6
D1	22.3
KV	16.3
S1	12.9
V1	11.1
SL	9.2
V	7.9
LOD	0.7
VL	0.0

Obr. 55: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 39 - Klánovice



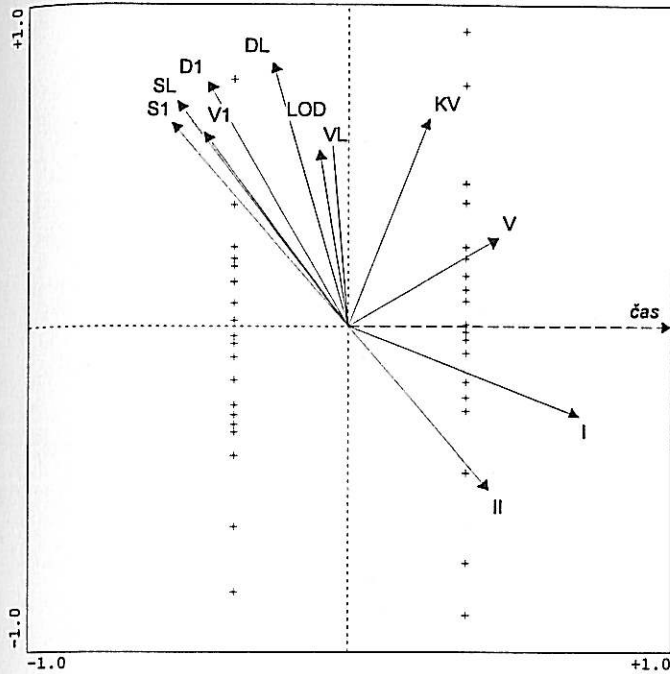
Vysvětlující proměnná - čas
 Covariables - jednotlivé roky
 Celková variabilita vysvětlená první
 kanonickou osou: 10.4 %
 Monte Carlo permutační test:

F	p
14.01	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první
 kanonickou osou:

Znak	%
I	25.6
VL	21.6
DL	20.7
II	11.8
D1	8.2
SL	5.5
V	3.9
V1	3.0
KV	0.6
S1	0.1
LOD	0.0

Obr. 56: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 55 - Kvilda



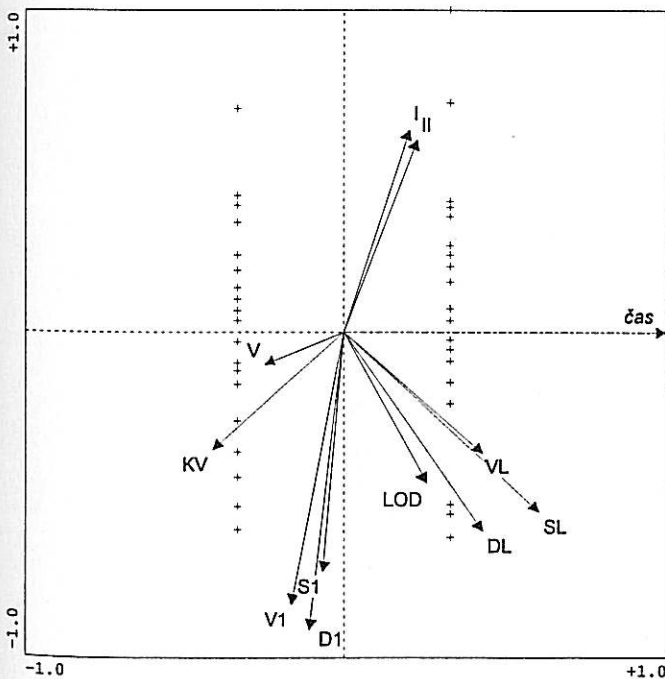
Vysvětlující proměnná - čas
Covariables nepoužity
Celková variabilita vysvětlená první
kanonickou osou: 18.1 %
Monte Carlo permutační test:

F	p
13.08	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená
první kanonickou osou:

Znak	%
I	50.7
S1	29.7
SL	27.6
V	21.4
V1	19.8
II	19.0
D1	18.6
KV	6.4
DL	5.3
VL	0.8
LOD	0.3

Obr. 57: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 71 - Kyselov



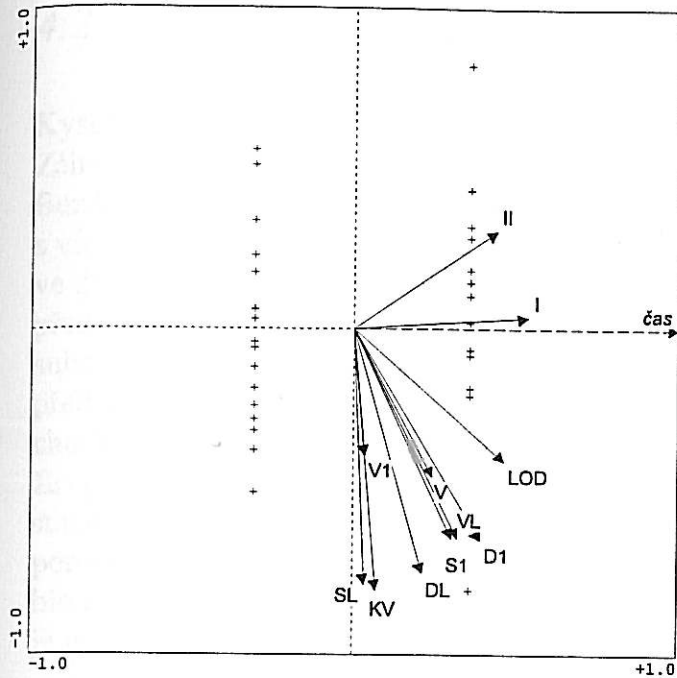
Vysvětlující proměnná - čas
Covariables nepoužity
Celková variabilita vysvětlená první
kanonickou osou: 10.6 %
Monte Carlo permutační test:

F	p
6.87	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první
kanonickou osou:

Znak	%
SL	36.6
DL	18.7
VL	18.4
KV	16.7
LOD	6.8
V	5.9
II	5.3
I	4.1
V1	2.7
D1	1.2
S1	0.4

Obr. 58: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 12 - Lazec



Vysvětlující proměnná - čas

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 10.6 %

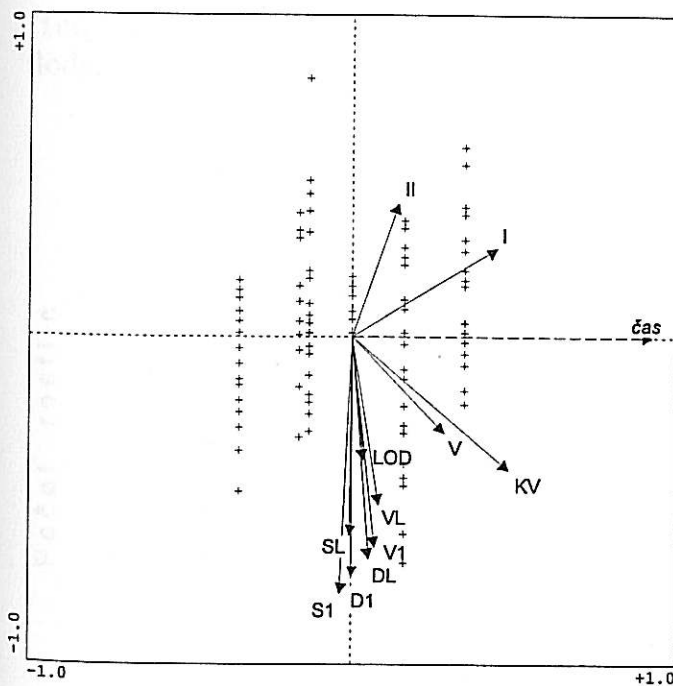
Monte Carlo permutační test:

F	p
4.14	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
I	28.9
LOD	21.5
II	19.5
D1	15.6
S1	10.4
VL	9.4
V	5.8
DL	4.4
KV	0.5
SL	0.2
V1	0.1

Obr. 59: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 64 - Srní



Vysvětlující proměnná - čas

Covariables - jednotlivé roky

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 5.5 %

Monte Carlo permutační test:

F	p
10.56	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
KV	23.4
I	19.7
V	8.1
II	2.1
VL	0.7
V1	0.6
DL	0.3
S1	0.1
LOD	0.1
SL	0.0
D1	0.0

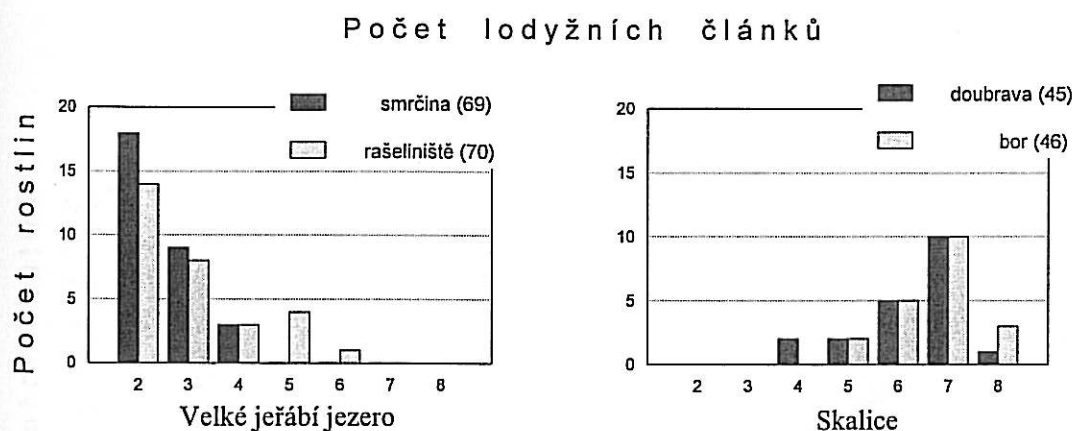
Obr. 60: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z různých období vegetační sezóny z lokality č. 17 - Závišín

4.2.2 Rozdíly sezónních znaků v různých biotopech

Na 11 vhodných lokalitách (Hraniční slat' - lok. č. 58, Kladská - lok. č. 53, Kyselov - lok. č. 71, Prameny Vltavy - lok. č. 61, Velké Jeřábí jezero - lok. č. 50, Záhvozdí - lok. č. 73, Horní Blatná - lok. č. 48, Skalice - lok. č. 32 a 33, Bezděz - lok. č. 37 a 38, Kvilda - lok. č. 56, Velký močál - lok. č. 51 a 52) s víceméně kontinuálním výskytem *M. pratense* byly měřeny populační vzorky ve dvou bezprostředně sousedících odlišných biotopech. Pozornost byla soustředěna především na populace na rašeliništích často označované jako *M. pratense* subsp. *paludosum*. Dá se však říci, že bylo zkoumáno vždy relativně bohaté (včetně předpokládané hostitelské rostliny) stanoviště s malým zapojením mechů a relativně chudé stanoviště často se silným zápojem mechů. Podle terénní zkušenosti se zdálo, že podobným způsobem jako na rašeliništích se chovají rostliny na chudých stanovištích v borech, zvláště v silném podrostu borůvčí a v hustých a vysokých porostech mechů. Na jedné lokalitě byly měřeny populační vzorky ze tří odlišných biotopů. Porovnání průměrných hodnot znaků v populacích z odlišných biotopů je v příloze IID.

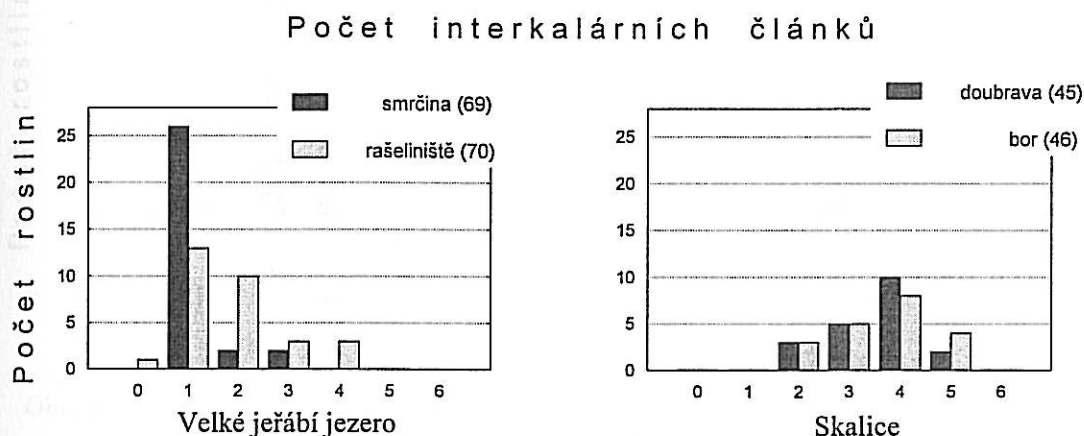
4.2.2.1 Počet článků

Nejméně se v odlišných sousedících biotopech mění počet lodyžních článků. Ze zkoumaných 11 případů byl průkazně odlišný počet článků pouze v jednom. Ve velké většině případů je však na chudších stanovištích a to především na mimořádně živinami i potenciálními hostiteli chudých rašeliništích, převážně v hustých porostech rašeliníku, mírně zvýšený počet lodyžních článků (obr. 61). Tedy lépe řečeno objevují se v populačním vzorku též rostliny s vyšším počtem lodyžních článků než v okolních biotopech.

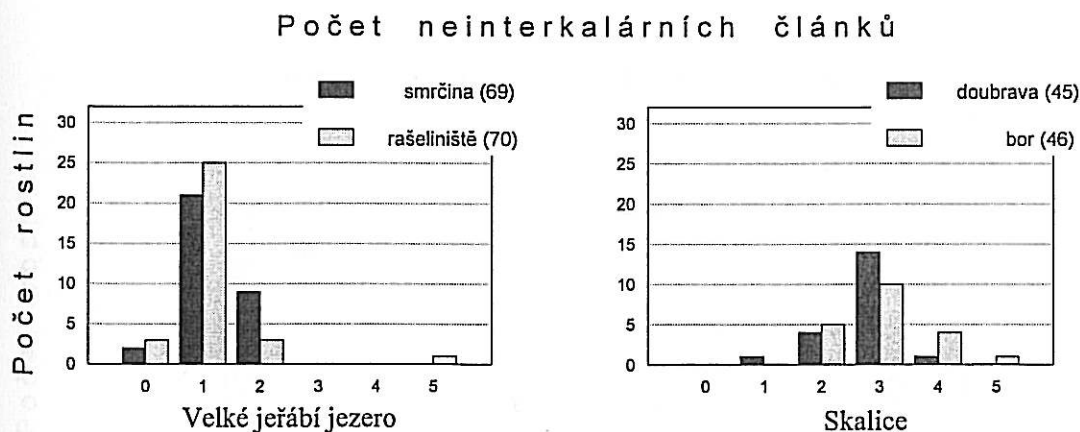


Obr. 61: Příklad porovnání počtu lodyžních článků v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2 Při podrobnějším pozorování zjistíme, že je to způsobeno především mírně rostoucím počtem interkalárních článků na nepříznivých stanovištích (obr. 62). Především na rašeliništích se totiž velice často vyskytují rostliny s mimořádně velkým počtem interkalárních článků vzhledem k průměru populačního vzorku. Jejich procento je však velmi malé. Rozdíl byl statisticky průkazný rovněž pouze v jediném případě z 11. Nabízí se opět podobně jako u *M. nemorosum* poměrně jednoduché vysvětlení. Na těchto chudých stanovištích často nejsou rostliny schopny vyvinout všechny květy či větve. Protože počet neinterkalárních článků bývá na sousedících biotopech zpravidla téměř stejný nebo může i mírně narůstat (obr. 63), je celkem pravděpodobné, že v tomto případě vznikají interkalární články spíše abortací nejspodnějších květů než nejvyšších větví. To odpovídá i architektuře *M. pratense*. Má totiž často nejvyšší větev též nejdelší a mnohem vzácněji než u *M. nemorosum* se v horní části lodyhy vyskytují zkrácené a často již ani nekvetoucí větvičky.



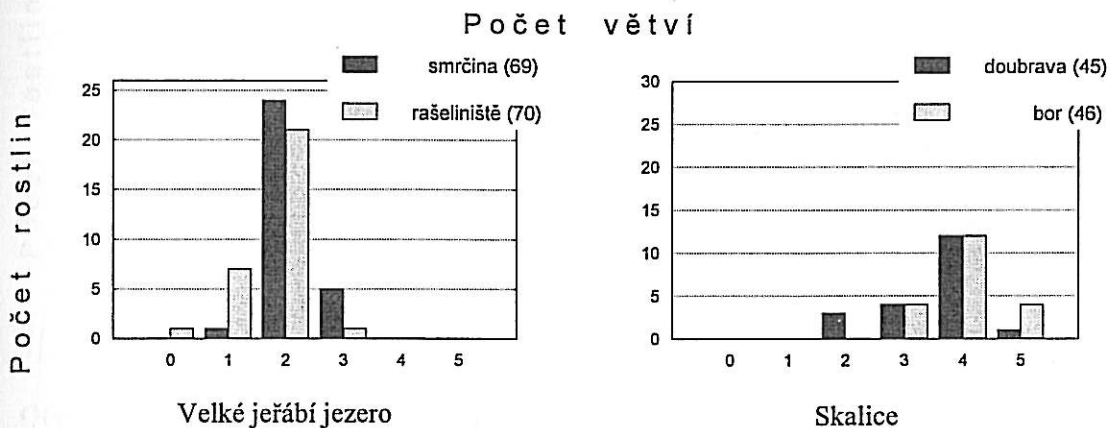
Obr. 62: Příklad porovnání počtu interkalárních článků v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)



Obr. 63: Příklad porovnání počtu neinterkalárních článků v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

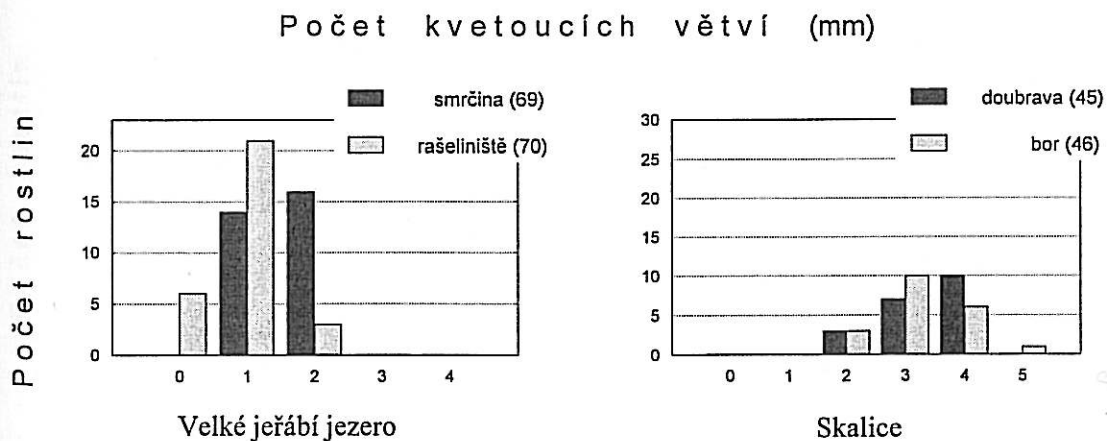
4.2.2.2 Počet větví a kvetoucích větví

Poměrně málo je typem biotopu ovlivněn počet větví. Rozdíl nebyl průkazný ani v jediném studovaném případě. Někdy může (zřejmě v souvislosti s výskytem rostlin s větším počtem lodyžních článků) být na chudých stanovištích mírně vyšší (obr. 64). Toto odlišné chování od *M. nemorosum* souvisí zřejmě s výše diskutovanou architekturou obou rostlin. Zatímco u *M. nemorosum* jsou pravděpodobně za nepříznivých podmínek potlačovány jak nejhořejší větve, tak nejspodnější květy, u *M. pratense* jsou potlačovány zejména nejspodnější květy a všechny potenciální větve zůstávají nejspíše zachovány.



Obr. 64: Příklad porovnání počtu větví v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

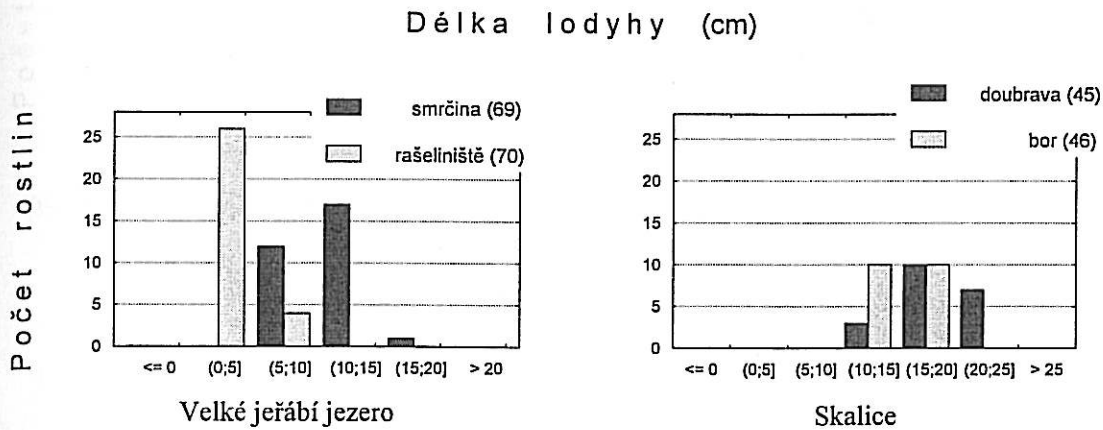
Počet kvetoucích větví je již ovlivňován nepříznivým stanovištěm více (obr. 65), a proto bylo v několika případech na chudých stanovištích kvetoucích větví průkazně méně. Jednalo se vždy o velmi chudé stanoviště - např. porosty rašeliničku pouze s drobnými keříčky bez okolní kleče apod.



Obr. 65: Příklad porovnání počtu kvetoucích větví v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2.2.3 Délka lodyhy

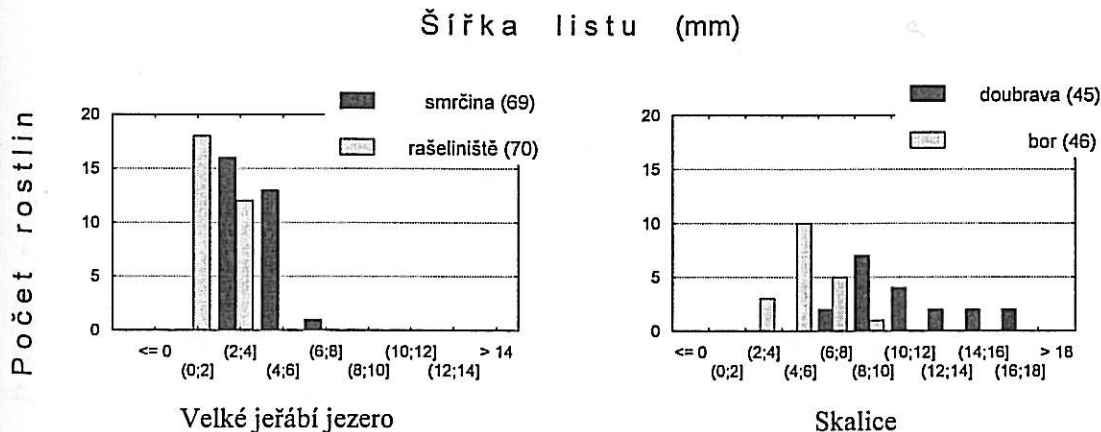
Značně je typem biotopu ovlivňována délka lodyhy (obr. 66). Téměř ve všech zkoumaných případech byla délka lodyhy na chudších stanovištích kratší. V 7 případech z 11 bylo toto zkrácení průkazné. Delší lodyha u rostlin z rašeliniště na lokalitě Prameny Vltavy zřejmě souvisí s větším počtem lodyžních článků diskutovaným výše.



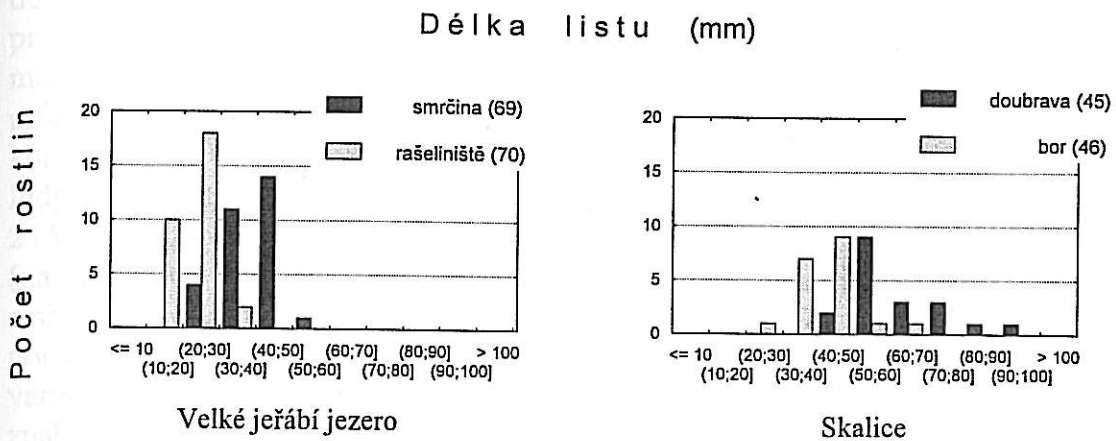
Obr. 66: Příklad porovnání délky lodyhy v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

4.2.2.4 Rozměry listů a listenů

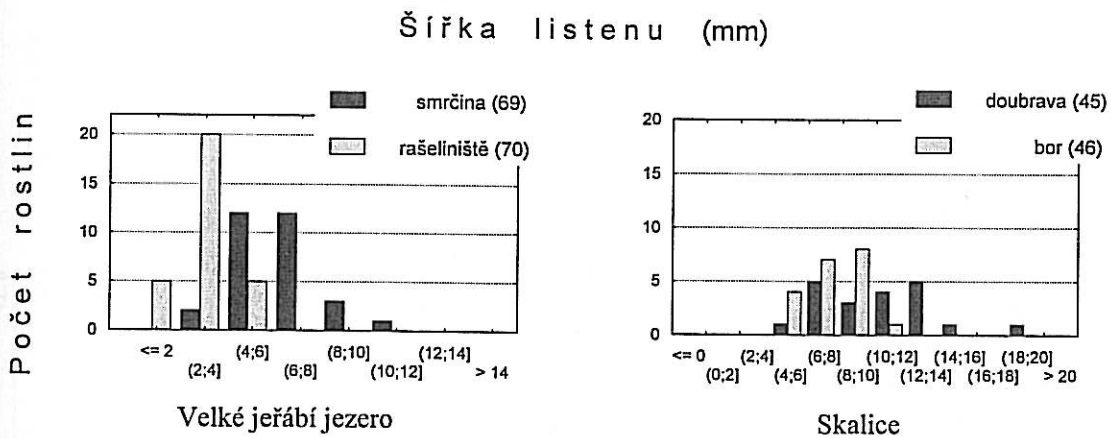
Nejvýrazněji jsou na typu biotopu závislé rozměry listů a listenů. Téměř ve všech případech jsou tyto rozměry na chudších stanovištích menší ve všech sledovaných rozměrech. Nejvíce patrná bývá změna šířky. V ojedinělých případech se zjištěné rozměry na různých stanovištích téměř nepřekrývají (obr. 67 - 70). Rozdíly byly ve většině případů statisticky průkazné.



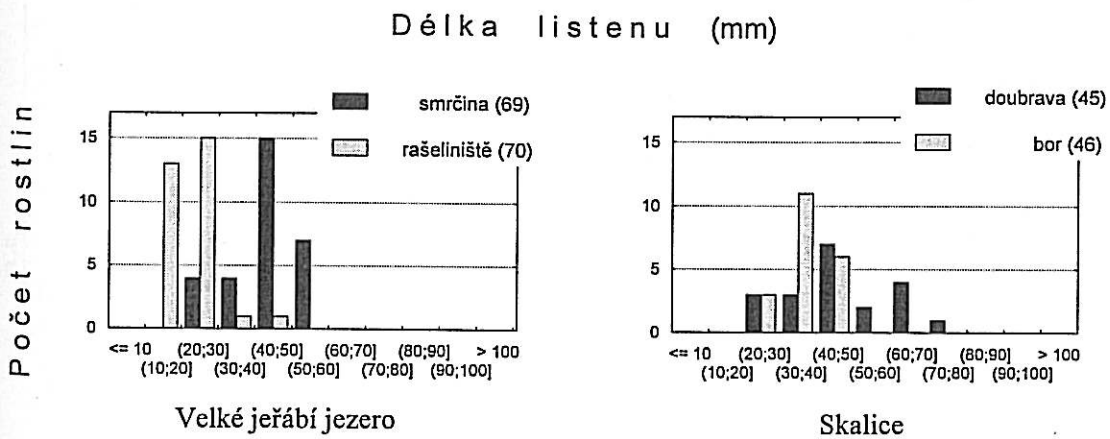
Obr. 67: Příklad porovnání šířky listu v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)



Obr. 68: Příklad porovnání délky listu v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

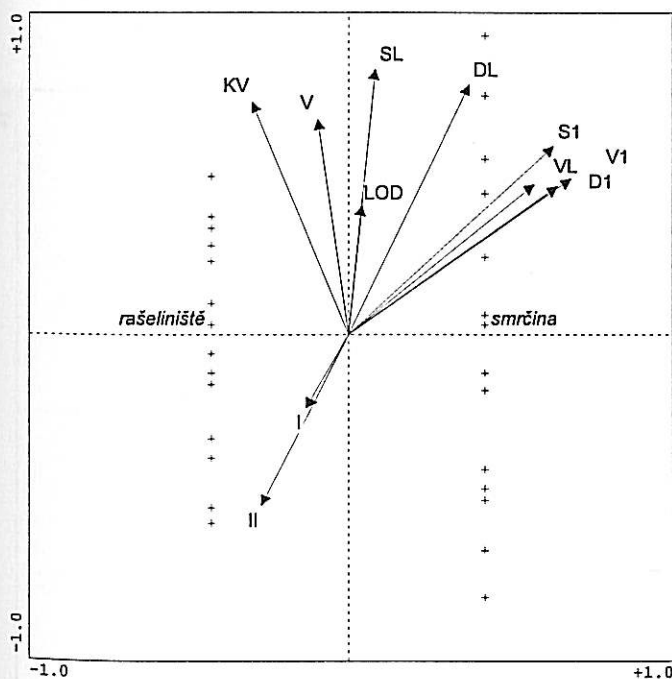


Obr. 69: Příklad porovnání šířky listenu v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)



Obr. 70: Příklad porovnání délky listenu v populačních vzorcích *M. pratense* z odlišných biotopů (čísla v závorkách jsou čísla populačních vzorků)

Vzájemné vztahy jednotlivých znaků a jejich ovlivnění typem biotopu jsou dobře patrné při zobrazení výsledků kanonické analýzy RDA (obr 71-81). Celkové procento variability se v závislosti na odlišnosti porovnávaných biotopů pohybuje mezi 5 až 45 %. Výsledek Monte Carlo permutačního testu je ve všech případech průkazný. S kanonickou osou (rozdílem stanovišť) jsou ve většině případů nejvíce korelovány šířky listů a listenů, dále všechny ostatní rozměry listů a listenů a délka lodyhy. Procento vysvětlené variability u těchto znaků v řadě případů přesahuje 25 %. Pouze na lokalitách, kde byl rozdíl mezi stanovišti poměrně malý (např. lok. Bezděz - porosty s břízou x bor, Prameny Vltavy - okraj podmáčené smrčiny x okraj rašeliniště se zápojem *Pinus x pseudopumilio* (WILLK.) BECK) je poměr výrazněji nižší. Naopak poměrně velmi málo kanonická osa vysvětluje variabilitu v počtu lodyžních a interkalárních článků. Jistý nárůst hodnot těchto znaků na biotopech chudších je patrný prakticky ve všech zkoumaných případech. Počet větví a kvetoucích větví se mění podle konkrétní situace na jednotlivých lokalitách. Procento vysvětlené variability bývá u počtu větví menší než u počtu kvetoucích větví.



Vysvětlující proměnná - rašeliniště x smrčina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 17.7 %

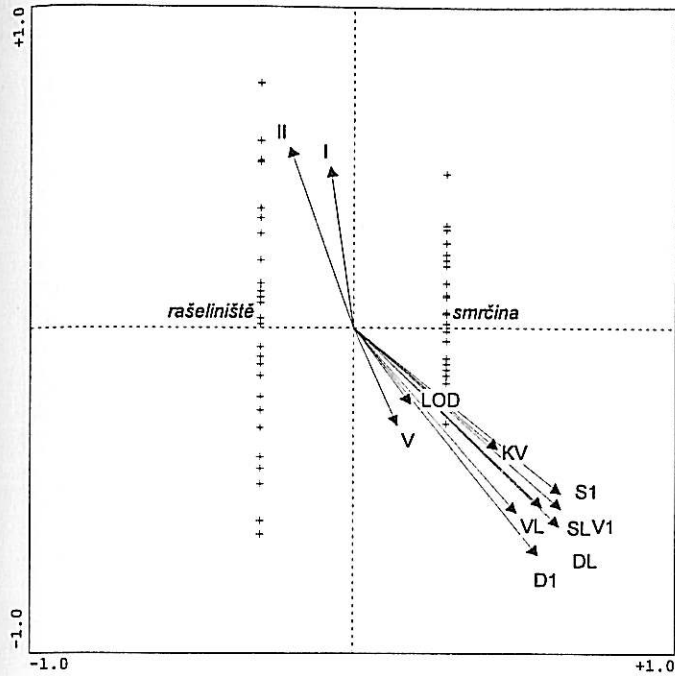
Monte Carlo permutační test:

F	p
6.02 ₁	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
V1	47.4
D1	41.6
S1	39.8
VL	32.6
DL	13.8
KV	9.0
II	7.2
I	1.8
V	0.9
SL	0.6
LOD	0.1

Obr. 71: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 58 - Hraniční slat'



Vysvětlující proměnná - rašeliniště x smrčina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 22.3 %

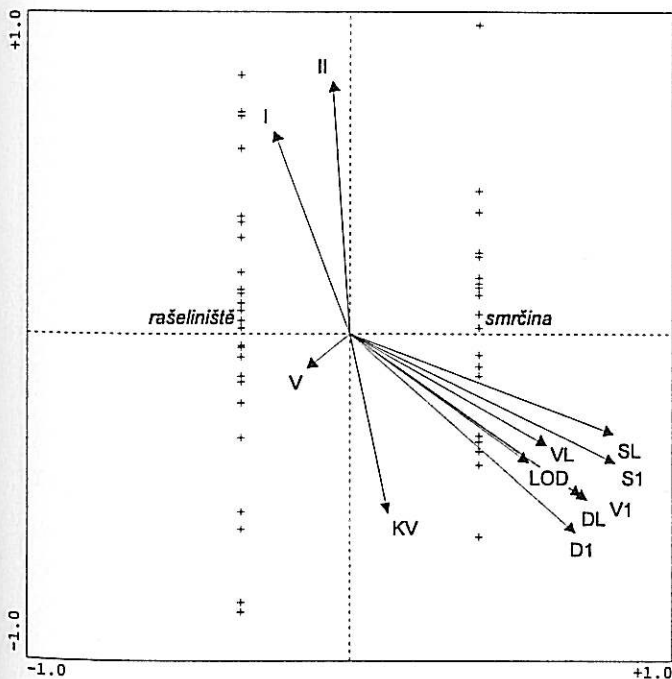
Monte Carlo permutační test:

F	p
16.66	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	41.6
V1	41.3
DL	40.6
SL	33.8
D1	33.0
VL	25.8
KV	20.2
II	3.7
LOD	3.3
V	1.8
I	0.4

Obr. 72: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 53 - Kladská



Vysvětlující proměnná - rašeliniště x smrčina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 33.1 %

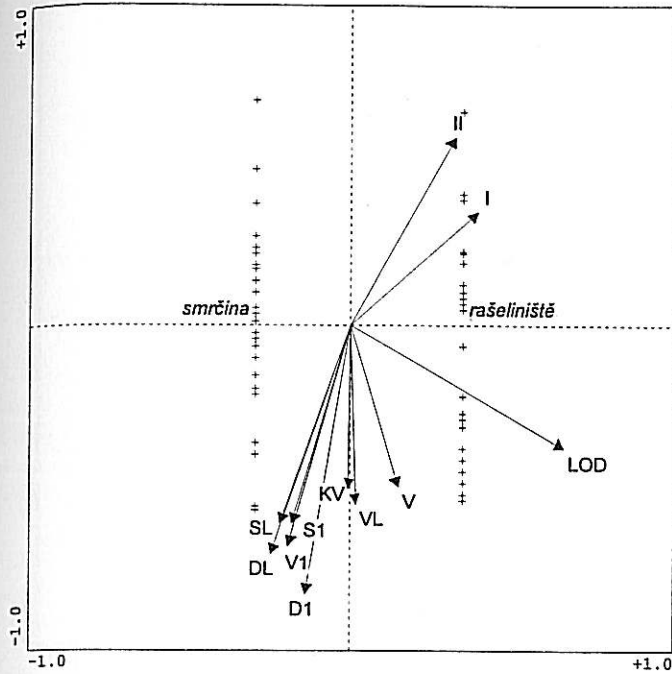
Monte Carlo permutační test:

F	p
26.18	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	67.7
SL	66.5
V1	53.8
DL	50.6
D1	48.1
VL	37.1
LOD	30.9
I	5.6
V	1.7
KV	1.4
II	0.3

Obr. 73: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 71 - Kyselov



Vysvětlující proměnná - rašeliniště x smrčina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 8.2 %

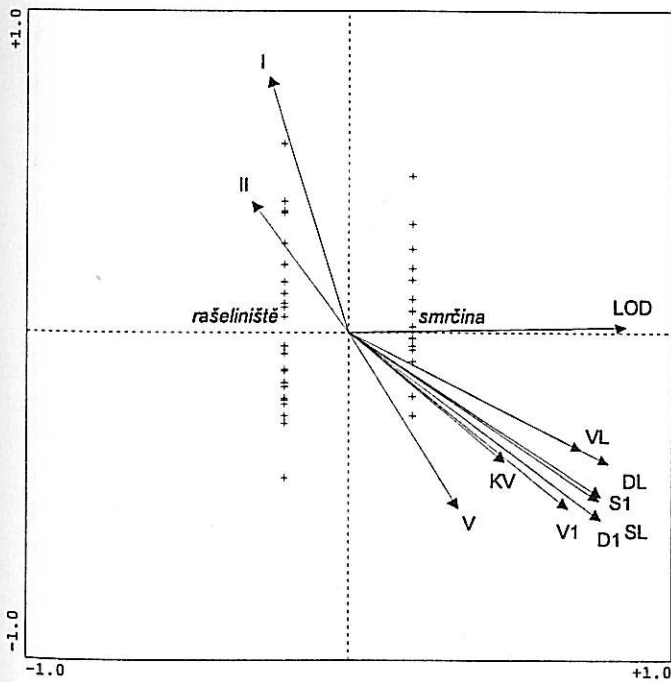
Monte Carlo permutační test:

F	p
4.75	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
LOD	43.4
I	15.7
II	10.1
DL	5.8
SL	4.6
V1	3.6
S1	3.2
V	2.3
D1	1.9
VL	0.0
KV	0.0

Obr. 74: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 61 - Prameny Vltavy



Vysvětlující proměnná - rašeliniště x smrčina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 42.4 %

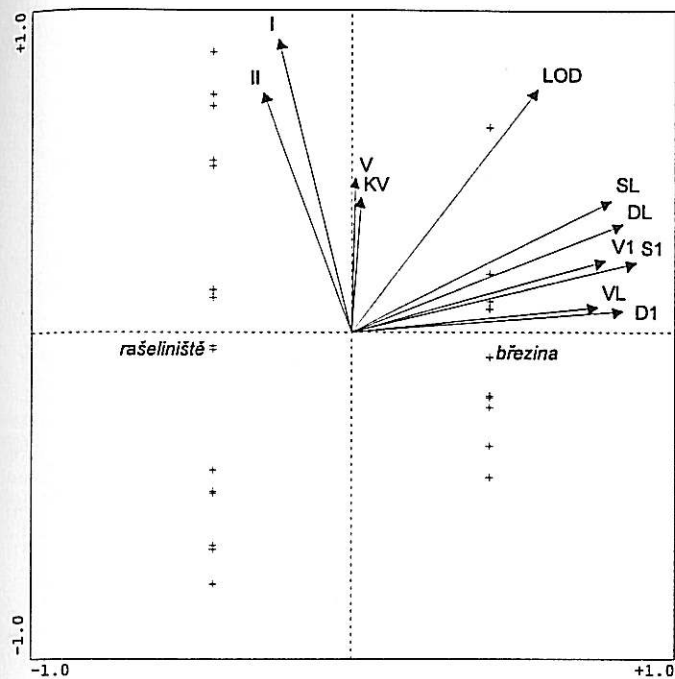
Monte Carlo permutační test:

F	p
42.76	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
LOD	73.9
DL	64.6
SL	60.7
D1	60.3
S1	60.0
VL	51.8
V1	45.9
KV	23.4
V	11.6
II	8.8
I	5.8

Obr. 75: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 50 - Velké jeřábí jezero



Vysvětlující proměnná - rašeliniště x březina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 40.8 %

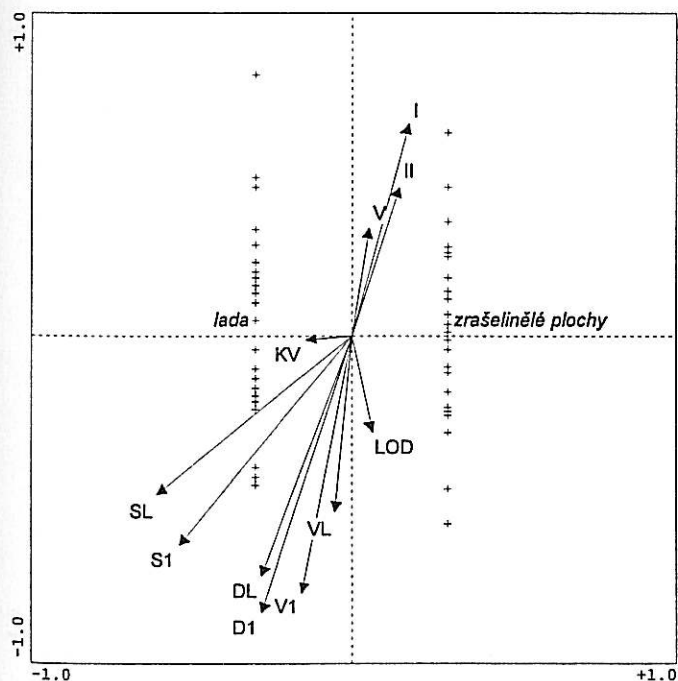
Monte Carlo permutační test:

F	p
19.33	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	77.6
DL	70.2
D1	69.6
SL	65.0
V1	62.4
VL	58.3
LOD	33.6
II	7.5
I	5.1
KV	0.1
V	0.0

Obr. 76: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 73 - Záhvozdí



Vysvětlující proměnná - zraš. plochy x volná půda

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 8.3 %

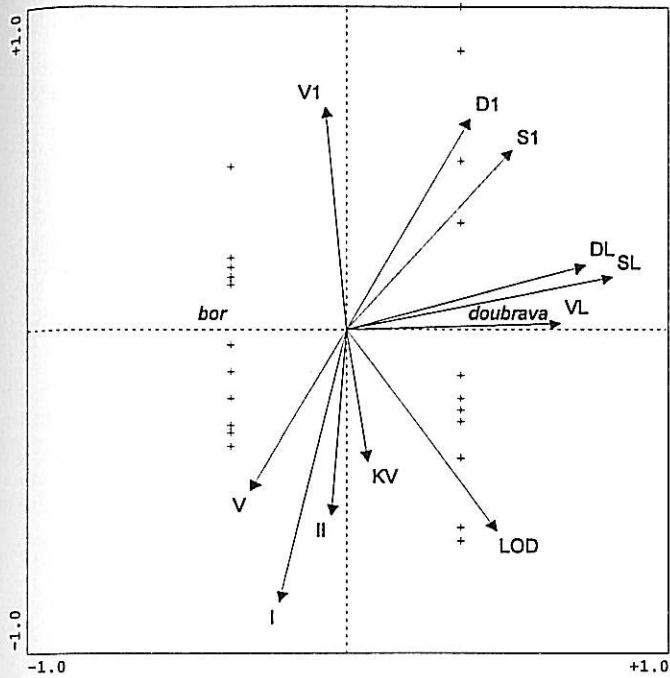
Monte Carlo permutační test:

F	p
5.28	0.01

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
SL	36.5
S1	29.1
DL	7.8
D1	7.7
I	3.2
V1	2.4
II	2.2
KV	2.1
LOD	0.4
VL	0.3
V	0.3

Obr. 77: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 48 - Horní Blatná



Vysvětlující proměnná - bor x doubrava

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 22.3 %

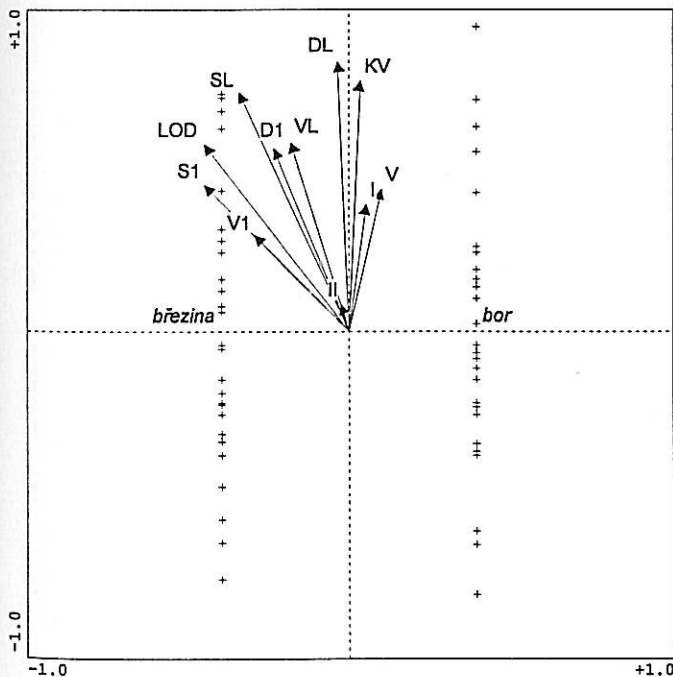
Monte Carlo permutační test:

F	p
10.92	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
SL	68.4
DL	55.6
VL	44.4
S1	26.4
LOD	21.6
D1	14.9
V	9.0
I	4.3
KV	0.4
V1	0.4
II	0.2

Obr. 78: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitách č. 32 a 33 - Skalice



Vysvětlující proměnná - bor x březina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 6.4 %

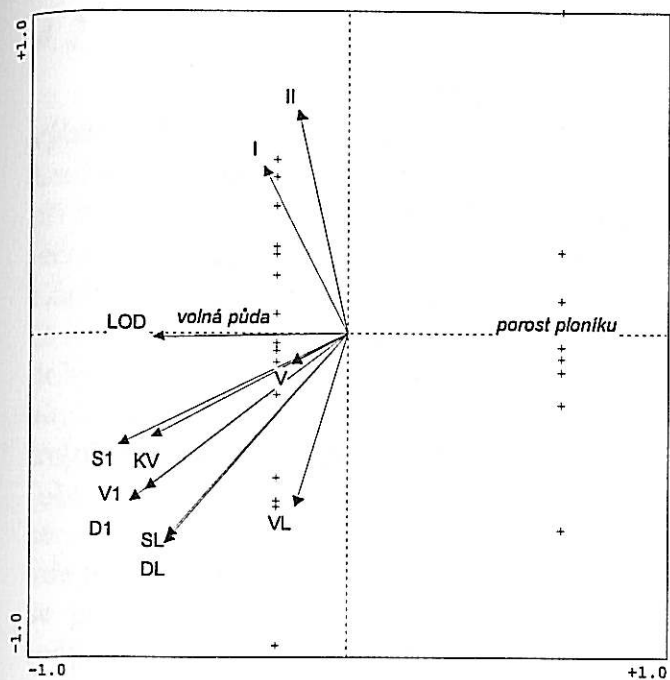
Monte Carlo permutační test:

F	p
3.96	0.02

Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
LOD	20.0
S1	19.8
SL	11.7
V1	8.4
D1	5.6
VL	3.3
V	1.1
I	0.3
KV	0.1
DL	0.1
II	0.1

Obr. 79: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitách č. 37 a 38 - Bezděz



Vysvětlující proměnná - porost mechu x volná půda

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 26.2 %

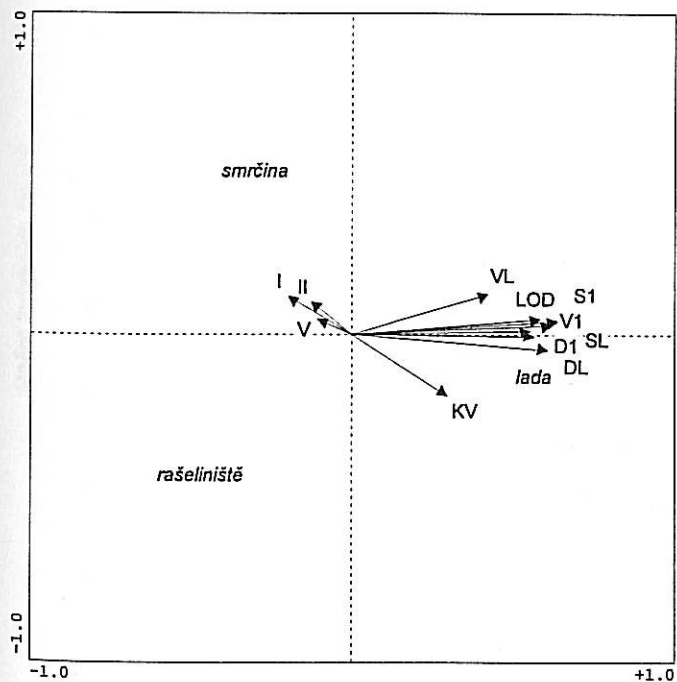
Monte Carlo permutační test:

F	p
13.52	0.01

Variabilita znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
S1	50.7
D1	45.9
V1	39.5
KV	37.0
LOD	36.7
DL	32.5
SL	31.4
I	7.0
V	3.0
VL	2.6
II	2.4

Obr. 80: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitě č. 56 - Kvilda



Vysvětlující proměnná - lada x rašeliniště x smrčina

Covariables nepoužity

Celková variabilita vysvětlená první kanonickou osou: 22.4 %

Monte Carlo permutační test:

F	p
13.14	0.01

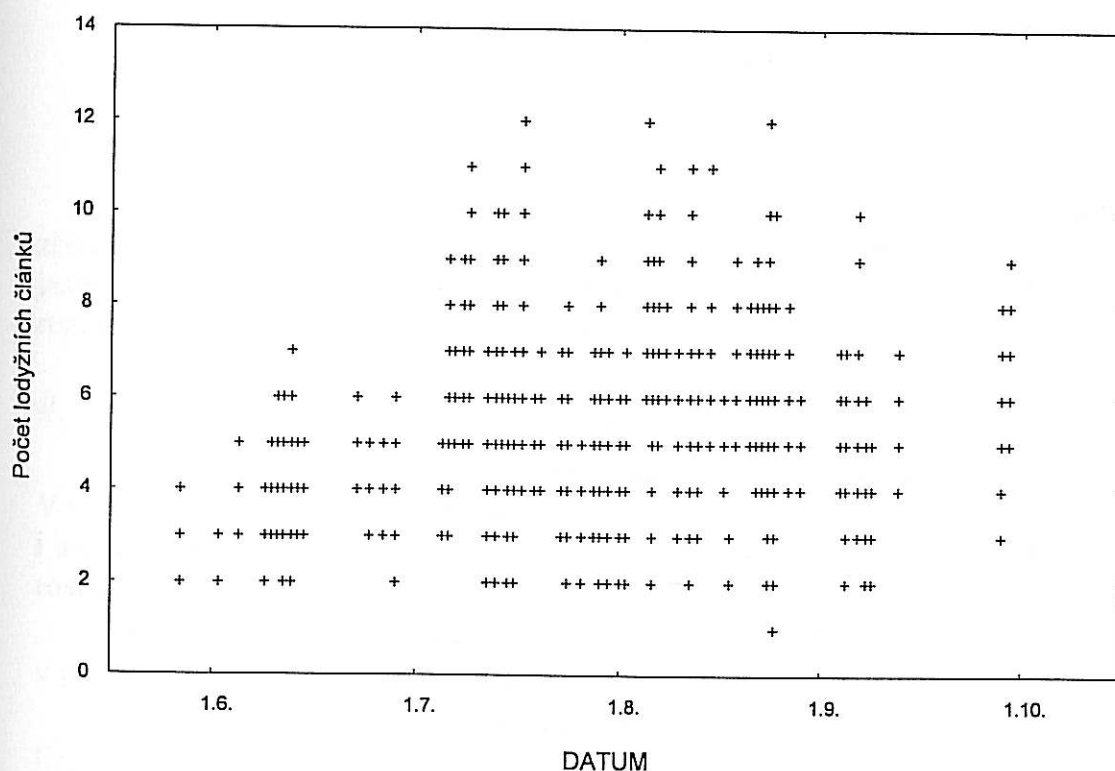
Variabilita jednotlivých znaků vysvětlená první kanonickou osou:

Znak	%
SL	41.1
S1	38.5
DL	37.5
LOD	34.2
D1	31.6
V1	31.2
VL	19.3
KV	12.5
I	5.5
II	2.5
V	1.3

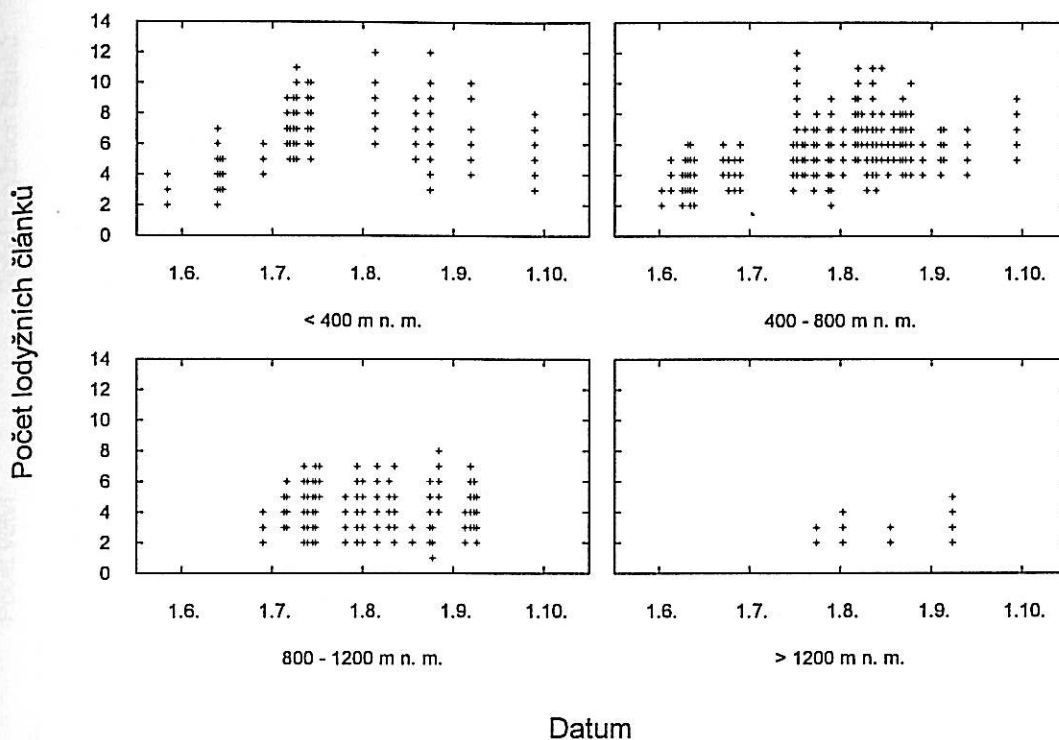
Obr. 81: Výsledky analýzy RDA - analyzovány populační vzorky z odlišných biotopů na lokalitách č. 51 a 52 - Velký močál

4.2.3 Vztah znaků k datu sběru

Je samozřejmé, že všechny takovéto závislosti jsou velikou měrou ovlivněny výběrem lokalit. Podle dostupnosti a časových možností bylo v některých oblastech a ročních obdobích studováno větší množství populací než v jiných. Nicméně při velkém množství shromážděného materiálu mohou přesto zjištěné závislosti leccos napovědět. Na obrázku 82a jsou vyneseny všechny zjištěné počty lodyžních článků v závislosti na datu sběru rostlin. Z tohoto obrázku je dosti zřejmé, že na začátku sezóny kvetou pouze rostliny s malým počtem článků, které do této doby stačí vykvést. S postupujícím časem přibývá rostlin s větším počtem článků, ale zároveň se vyskytují i rostliny s malým počtem článků. Vzniká takto jakýsi trojúhelník. Jak dokazuje obdobný graf, ale kategorizovaný podle nadmořské výšky (obr. 82b) není tato závislost způsobena pouze tím, že v pozdějším období vegetační sezóny kvetou rostliny s menším počtem lodyžních článků ve vyšších polohách, kde je patřičně opožděn začátek vegetační sezóny, ale skutečně i v nižších polohách se po celou dobu kvetení vyskytují alespoň ojediněle rostliny s malým počtem lodyžních článků. Za povšimnutí rozhodně stojí víceméně podobný postupný nárůst počtu lodyžních článků patrný ve všech výškových stupních.



Obr. 82a: *M. pratense* - zjištěné počty lodyžních článků v závislosti na datu sběru rostlin (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)



Obr. 82b: *M. pratense* - zjištěné počty lodyžních článků v závislosti na datu sběru rostlin a v různých pásmech nadmořské výšky (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)

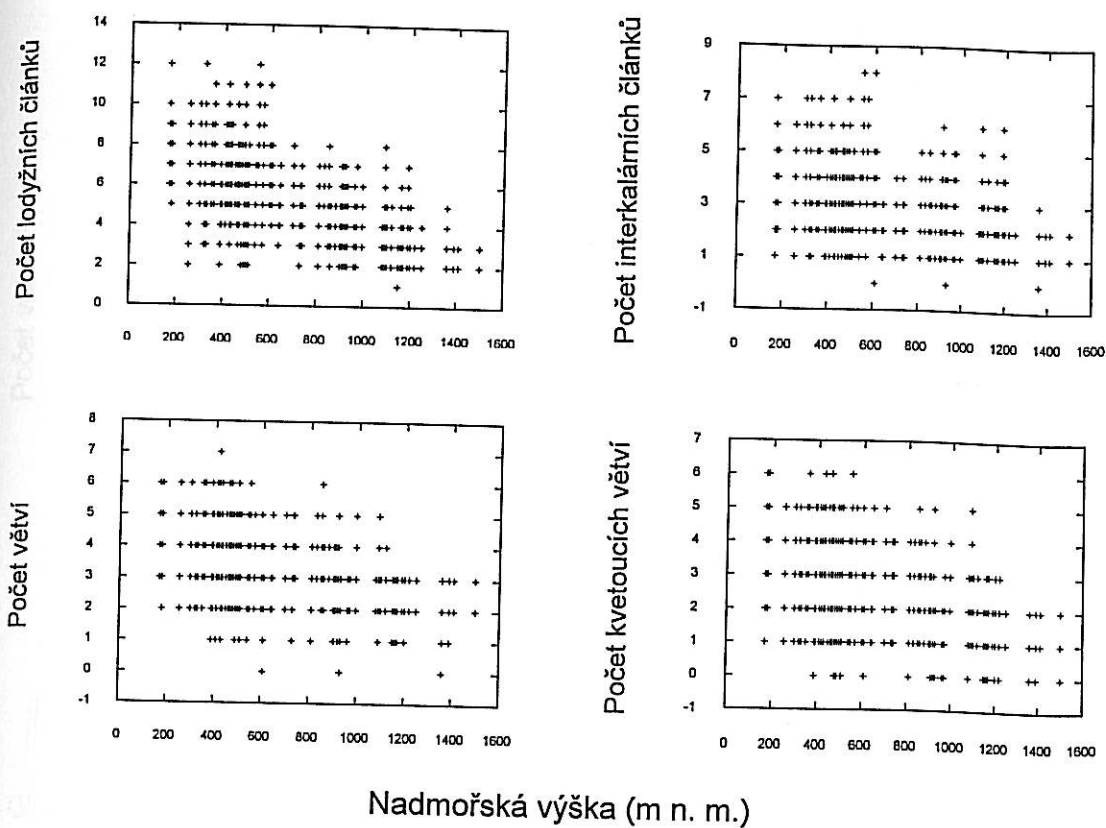
Velice podobná závislost je zřejmá u počtu interkalárních článků, méně zřetelně pak u počtu větví a počtu kvetoucích větví. Ostatní znaky nemají příliš jasnou zákonitost ve vztahu k datu, přestože se zdá, že zcela na počátku jsou rozměry listů i listenů poněkud větší než v pozdější době.

4.2.4 Vztah znaků k nadmořské výšce

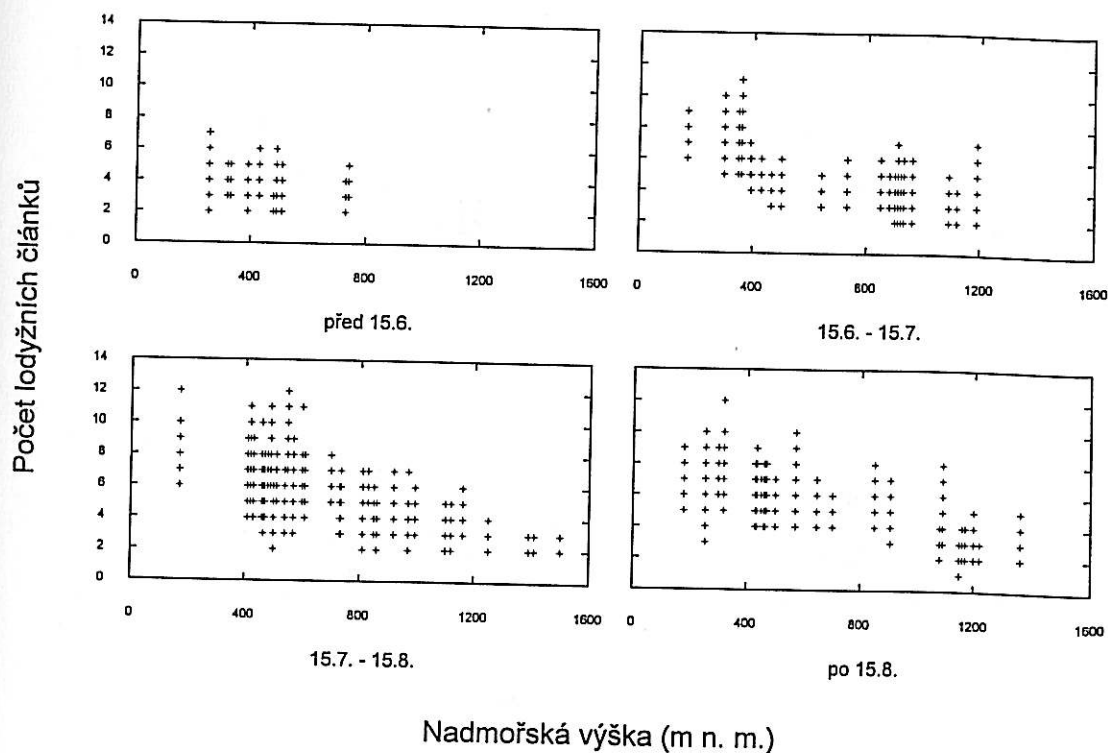
Velice zajímavé je zjištění závislosti všech znaků na nadmořské výšce. V nižších polohách se vyskytují rostliny s malým i velkým počtem lodyžních i interkalárních článků, větví i kvetoucích větví, ve vyšších polohách rostou pouze rostliny s menším počtem článků i větví (obr. 83).

Lze si též všimnout této závislosti v čase. Závislost je vždy obdobná, avšak v pozdější době je rozpětí zjištěných hodnot širší (84a, b).

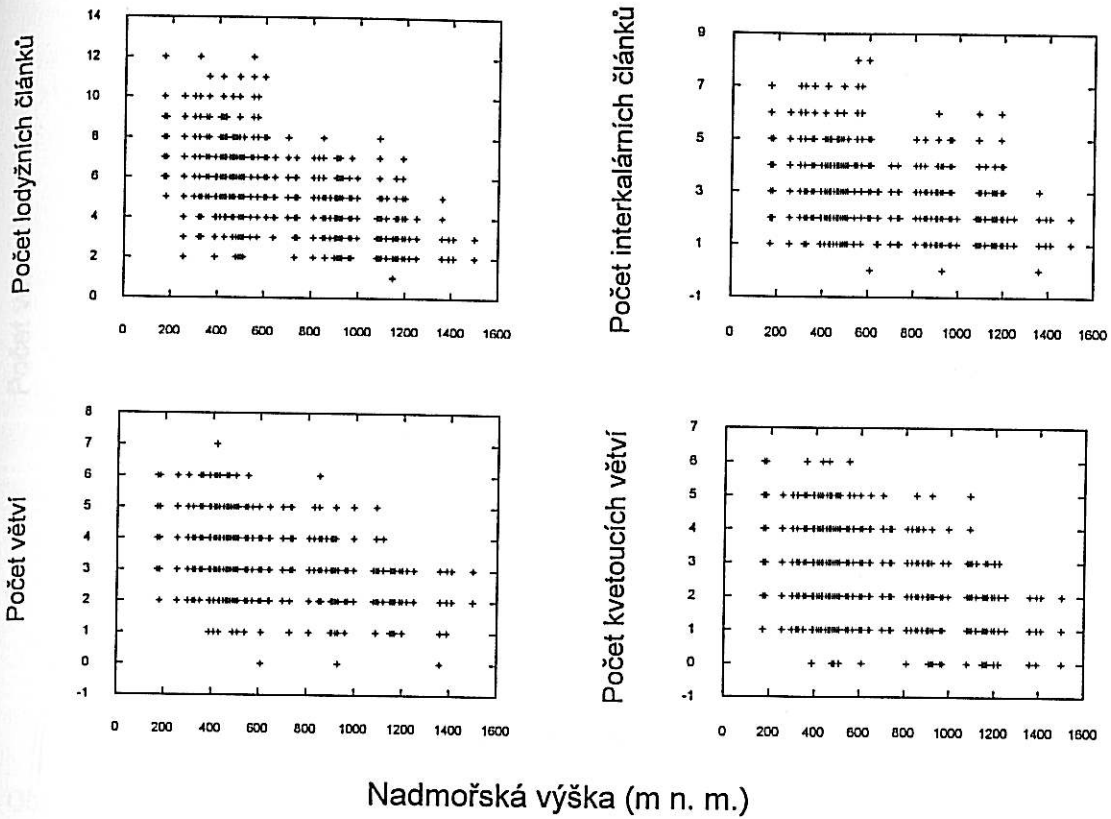
Podobná korelace s nadmořskou výškou je zřejmá i u délky lodyhy a rozměrů listů a listenů. Její charakter je obdobný jako u počtů článků a větví. V nižších nadmořských výškách je větší variabilita v délce lodyhy i velikosti listů a listenů a směrem do vyšších se vyskytují již jen rostliny s kratší lodyhou a menšími listy i listeny (obr. 85).



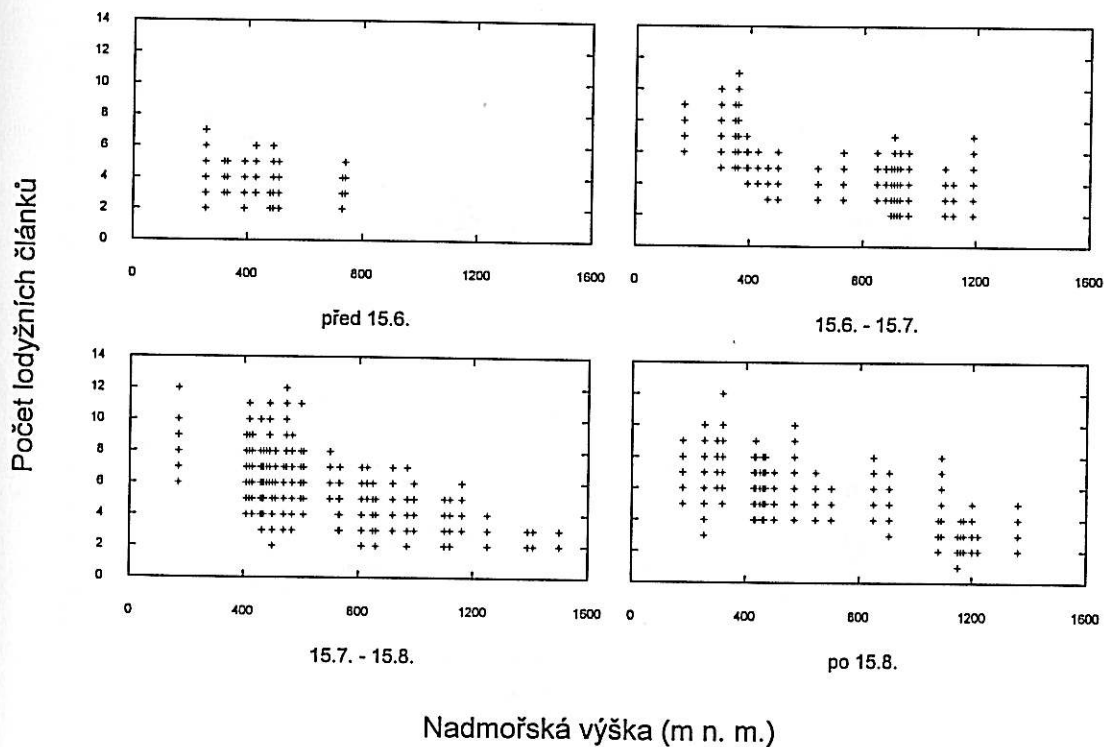
Obr. 83: *M. pratense* - všechny zjištěné počty lodyžních článků, interkalárních článků, větví a kvetoucích větví v závislosti na nadm. výšce sběru rostlin (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)



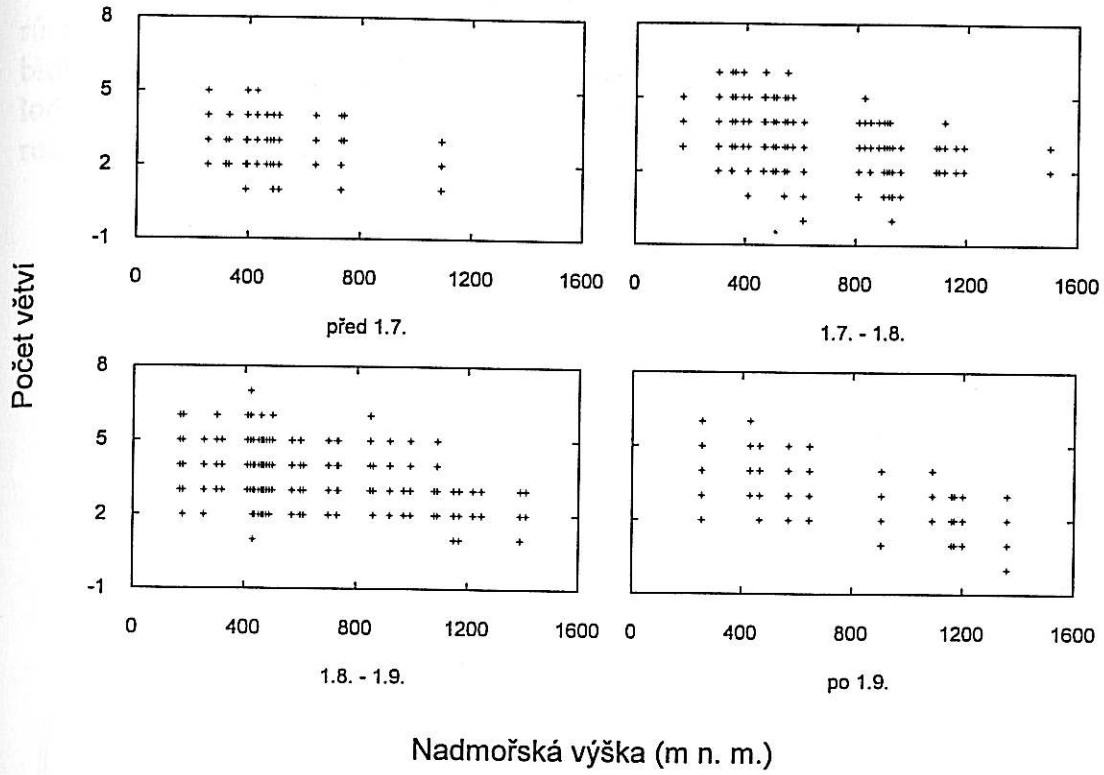
Obr. 84a: *M. pratense* - zjištěné počty lodyžních článků v závislosti na nadmořské výšce sběru rostlin a v různých obdobích vegetační sezóny (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)



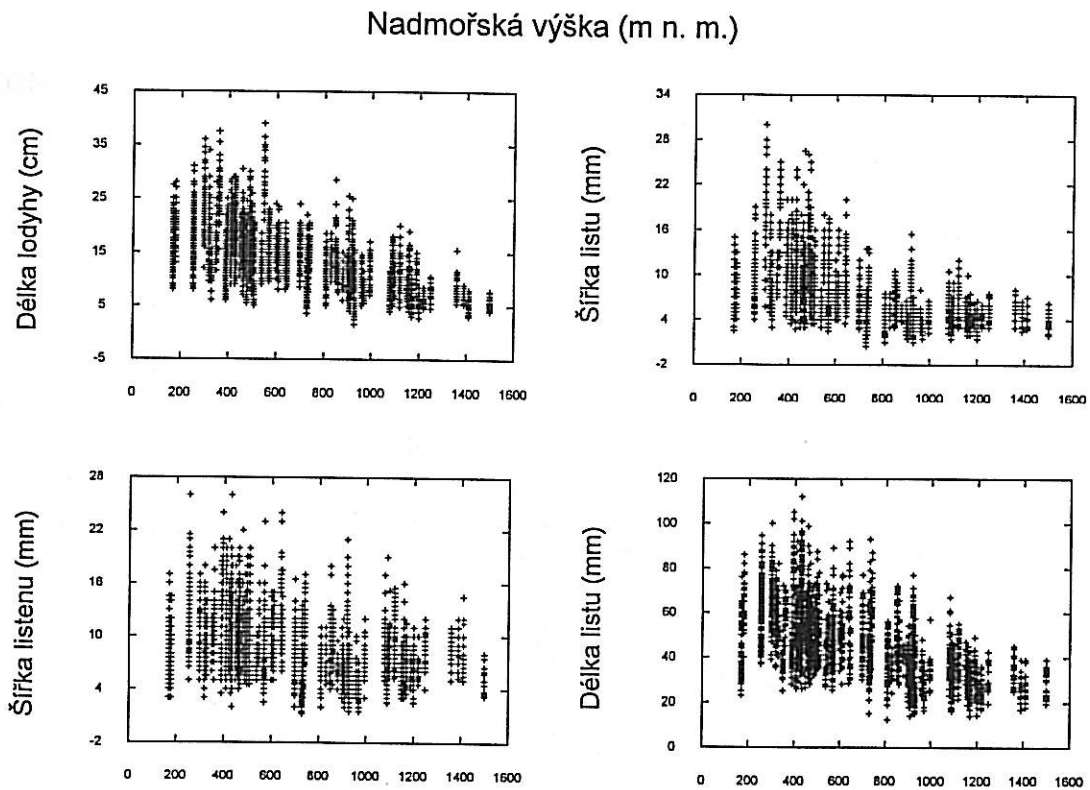
Obr. 83: *M. pratense* - všechny zjištěné počty lodyžných článků, interkalárních článků, větví a kvetoucích větví v závislosti na nadm. výšce sběru rostlin (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)



Obr. 84a: *M. pratense* - zjištěné počty lodyžných článků v závislosti na nadmořské výšce sběru rostlin a v různých obdobích vegetační sezóny (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)

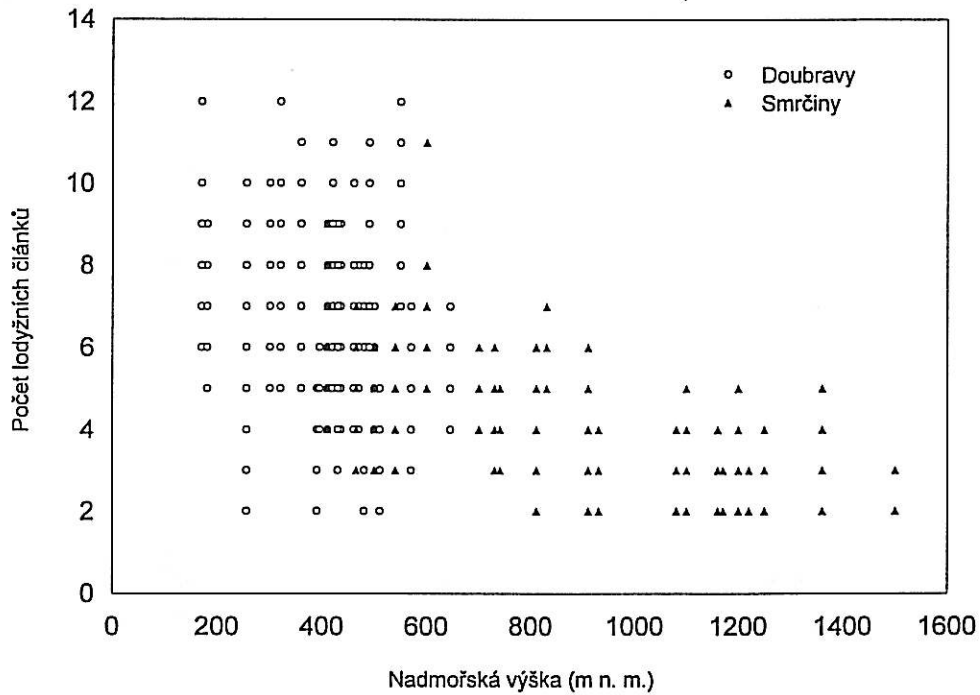


Obr. 84b: *M. pratense* - všechny zjištěné počty větví v závislosti na nadmořské výšce sběru rostlin a v různých obdobích vegetační sezóny (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)

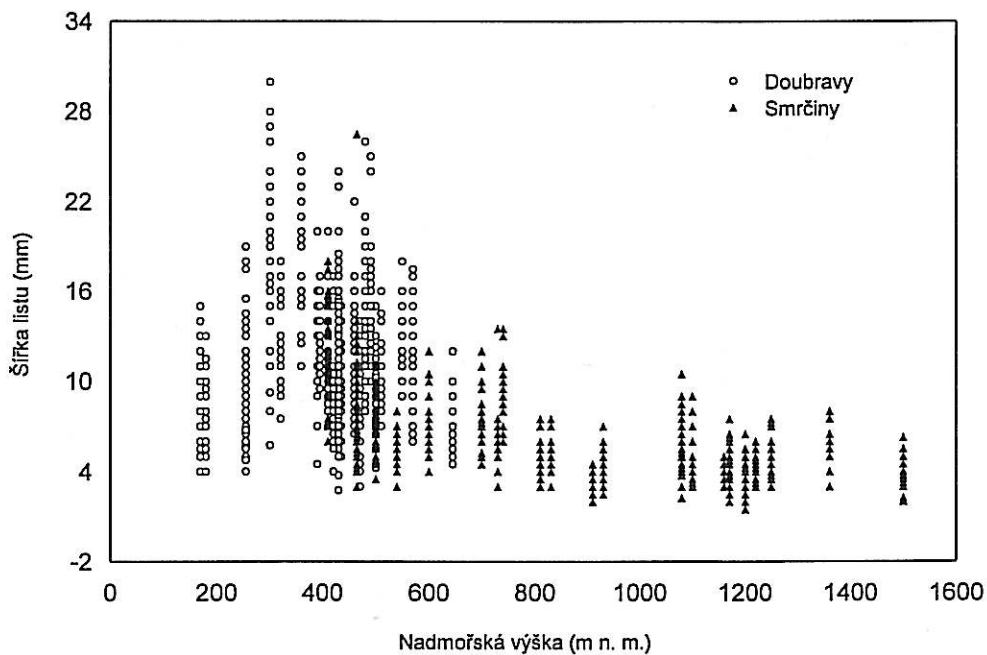


Obr. 85: *M. pratense* - délka lodyhy, šířka a délka listů a listenů v závislosti na nadmořské výšce sběru rostlin (viz poznámka k obr. 32 na str. 40)

Za pozornost rovněž stojí, že tato závislost na nadmořské výšce jde i napříč různými biotopy a není tedy rozhodně pouhým odrazem odlišného rozšíření různých biotopů v různé nadmořské výšce. Na obrázcích 86 a 87 jsou opět vyneseny počty lodyžních článků a šířka listu proti nadmořské výšce. Různými symboly jsou rozlišeny rostliny z doubrav a rostliny ze smrčin.



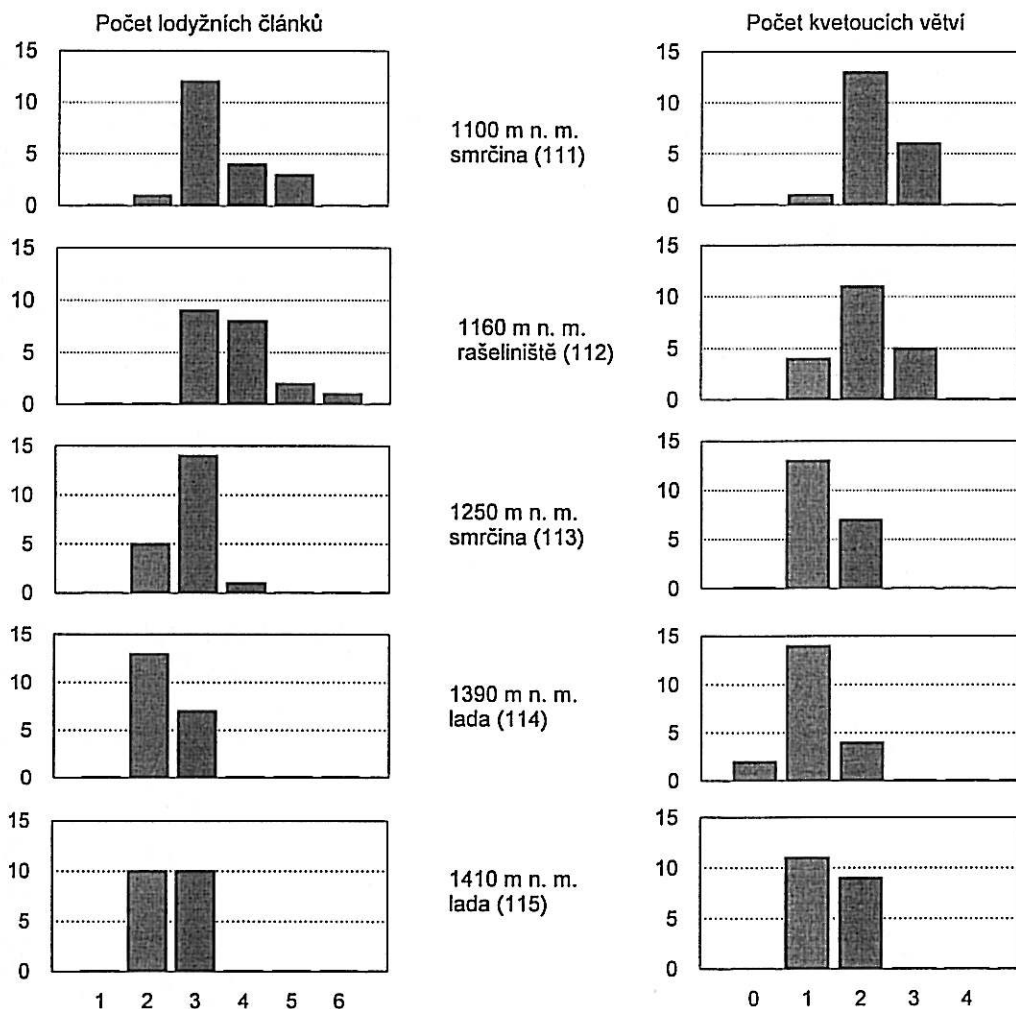
Obr. 86: *M. pratense* - počet lodyžních článků v závislosti na nadmořské výšce a biotopu rostlin



Obr. 87: *M. pratense* - šířka listu v závislosti na nadmořské výšce a biotopu rostlin

V některých případech je možno sledovat změnu počtu lodyžních článků i na ostrém gradientu nadmořské výšky v jedné oblasti v jednom časovém období. Obrázek 88 ukazuje rozložení počtu lodyžních článků a kvetoucích větví v populačních vzorcích na gradientu nadmořské výšky z různých biotopů. Kromě již diskutovaného vlivu biotopu na tento znak (nárůst počtu článků na rašeliništi a pokles kvetoucích větví tamtéž) je poměrně zřejmé převládnutí rostlin s menším počtem lodyžních článků ve vyšších nadmořských výškách.

Krkonoše



	Počet lodyžních článků					Počet kvetoucích větví				
	průměr	1160 m	1250 m	1390 m	1410 m	průměr	1160 m	1250 m	1390 m	1410 m
1100 m (111)	3.45	0.752	0.056	0.000	0.000	2.25	0.918	0.002	0.000	0.010
1160 m (112)	3.75		0.011	0.000	0.000	2.05		0.034	0.001	0.110
1250 m (113)	2.8			0.218	0.635	1.35			0.405	0.992
1390 m (114)	2.35				0.954	1.1				0.182
1410 m (115)	2.5					1.45				

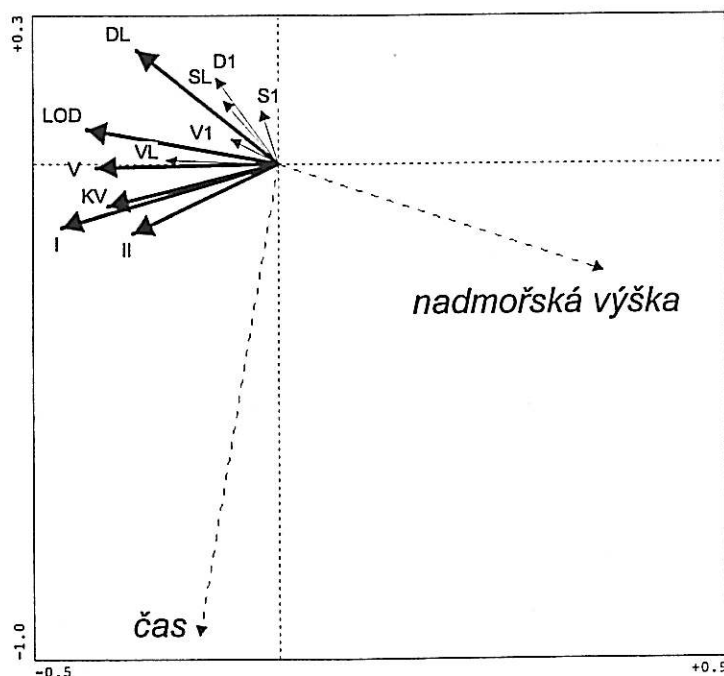
Obr. 88: Porovnání počtu lodyžních článků a kvetoucích větví na gradientu nadmořské výšky v populačních vzorcích *M. pratense* (Tabulky uvádějí výsledky mnohonásobného porovnání populačních vzorků Scheffeho testem; tučně jsou zvýrazněny statisticky průkazné rozdíly mezi vzorky)

Pomocí RDA analýzy je možno pokusit se zobrazit obecný vztah měřených znaků v celém souboru dat k proměnným prostředí. Z důvodu mimořádné rozmanitosti studovaného materiálu je pochopitelně celkové procento vysvětlené variability poměrně nízké. Přesto jsou výsledky některých analýz velice zajímavé, Monte Carlo permutační testy byly vesměs průkazné a podporují výše diskutované hypotézy.

V první analýze jsou vysvětlujícími proměnnými čas a nadmořská výška. Jako covariables byly použity typy biotopů, aby byl vyloučen z analýzy vliv jejich odlišnosti.

Výsledky a jejich zobrazení je uvedeno na obrázku 89. První kanonická osa, se kterou je významně korelována nadmořská výška (0.55), vysvětluje poměrně značnou část variability počtu lodyžních článků, délky lodyhy, počtu větví a kvetoucích větví. Naopak velice malé je procento vysvětlené variability pro šířku listu i listenu a délku listenu. Druhá osa, se kterou je záporně korelován čas (-0.30), vysvětluje pouze malé procento variability celkové i jednotlivých znaků. Z obrázku je zřejmé, že v tomto případě jsou všechny znaky \pm korelovány společně a záporně s nadmořskou výškou.

Znak	Vysvětlená variabilita	
	1. osa (%)	2 osy (%)
I	19.1	20.8
LOD	15.2	15.6
V	13.5	13.5
KV	11.9	12.7
II	8.6	10.7
DL	8.3	13.5
VL	5.2	5.2
D1	1.8	4.6
SL	1.2	2.6
V1	0.9	1.2
S1	0.1	1.3



Obr. 89: Výsledky analýzy RDA - analyzovány všechny rostliny, vysvětlující proměnné: nadmořská výška, čas; covariables: typy biotopů; celková variabilita vysvětlená 2 kanonickými osami: 9.23 % (1. osa - 7.8 %) (tučně jsou zvýrazněny znaky, jejichž variabilita je vysvětlena kanonickými osami z více než 10 %).

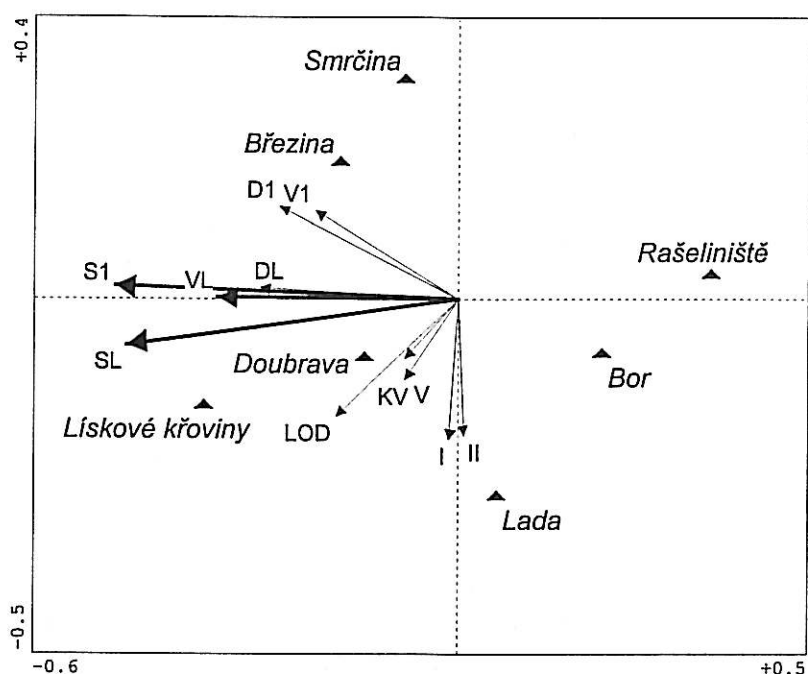
Pokud je vysvětlující proměnnou pouze čas, je procento celkové vysvětlené variability i variability jednotlivých znaků velice nízké, ačkoliv byly jako covariables znovu použity typy biotopů a nadmořská výška tak, aby byl odfiltrován vliv různého počátku vegetační doby v odlišných výškových stupních. Výsledek

Monte Carlo permutačního testu je však i v tomto případě průkazný. Nejvíce jsou časem (i když výrazně méně než nadmořskou výškou) vysvětleny počty článků a větví (podle předpokladu).

Výrazně více vysvětluje celkovou variabilitu ve studovaných znacích typ biotopu. V tomto případě byly jako covariables použity čas a nadmořská výška. Mimořádně vysoký je podíl variability vysvětlený kanonickými osami u šířky listu a listenu. Též u dalších rozměrů listu a listenu a u délky lodyhy je procento vysvětlené variability ve srovnání s počty článků a větví vyšší (obr. 90).

Variabilita znaků vysvětlená kanonickými osami:

Znak	%
S1	24.3
SL	23.7
VL	12.3
D1	8.7
DL	8.5
V1	6.9
LOD	6.3
I	4.1
II	4.0
V	2.4
KV	2.3



Obr. 90: Výsledky analýzy RDA - analyzovány všechny rostliny, vysvětlující proměnná: typ biotopu, covariables: čas, nadmořská výška; celková variabilita vysvětlená prvními dvěma kanonickými osami: 8.75 % (tučně jsou zvýrazněny znaky, jejichž variabilita je vysvětlena kanonickými osami z více než 10 %).

Za pozornost rovněž stojí vzájemná podobnost jednotlivých biotopů zjištěná touto analýzou, která se velmi dobře shoduje s terénními zkušenostmi. Za jinak shodných podmínek mají velmi podobný habitus rostliny z doubrav a lískových křovin, a rovněž ze smrčin a porostů břízy. V borech se zapojeným podrostem borůvky a mechů mají rostliny často velmi úzké listy podobně jako na rašeliništích. Tento jev se objevuje velmi často též v mikropopulacích ovlivněných nepříznivými podmínkami - především silnější vrstvou organického opadu či dominancí mechového patra na konkrétním stanovišti.

Výsledky těchto RDA analýz tedy znovu napovídají, že počet článků je v rámci celého druhu do značné míry determinován nadmořskou výškou, respektive délkou vegetační sezóny. Na druhé straně rozměry listů a listenu, zejména jejich šířka, jsou významnou měrou ovlivňovány typem biotopu.

4.2.5 Vzájemné vztahy mezi sezónními znaky

4.2.5.1 Párové korelace

V tabulce 10 jsou uvedeny parametrické korelační koeficienty mezi měřenými znaky zjištěné na hladině významnosti vyšší než $\alpha < 0.01$.

Tab. 10: Pearsonovy korelační koeficienty mezi jednotlivými sezónními znaky všech měřených rostlin *M. pratense*

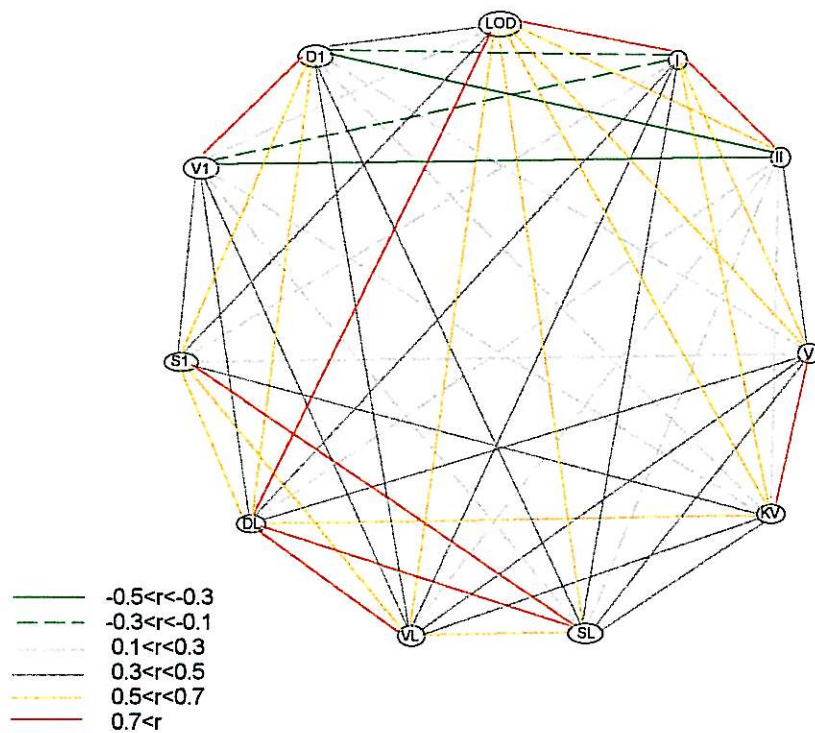
	I	II	V	KV	SL	VL	DL	S1	V1	DI
LOD	0.73	0.52	0.66	0.57	0.68	0.55	0.71	0.49	0.10	0.31
I		0.84	0.69	0.51	0.43	0.30	0.34	0.12	-0.21	-0.15
II			0.31	0.23	0.28	0.16	0.14		-0.32	-0.32
V				0.71	0.45	0.38	0.47	0.25		0.14
KV					0.45	0.43	0.52	0.34	0.14	0.27
SL						0.68	0.79	0.79	0.24	0.42
VL							0.73	0.54	0.36	0.47
DL								0.66	0.40	0.65
S1									0.49	0.69
V1										0.75

Na obr. 91 jsou opět různým typem čar a různě barevně zobrazeny různě silné kladné a záporné korelace mezi znaky.

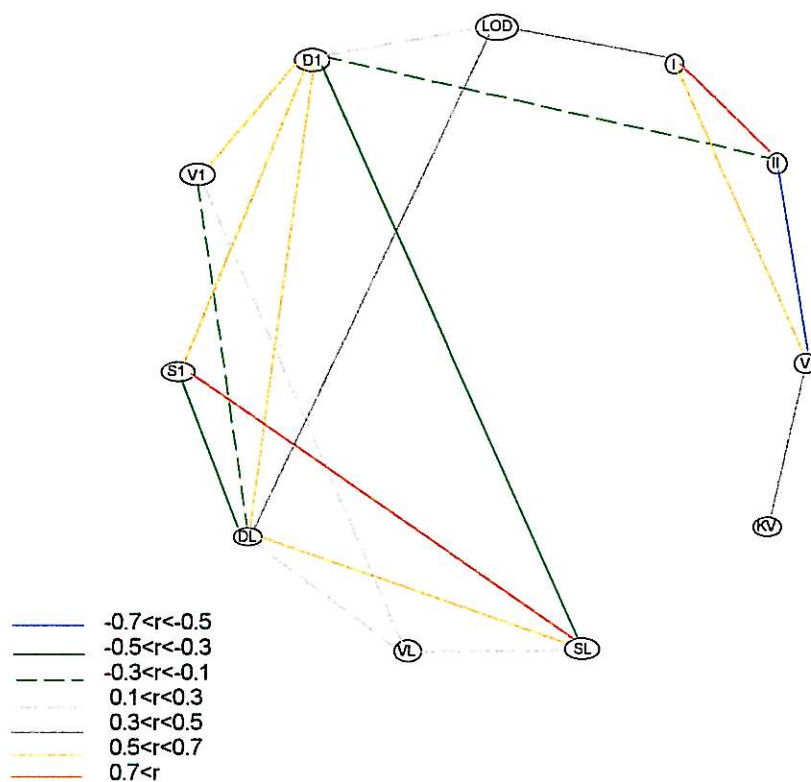
Nejsilněji jsou korelovány ($r > 0.7$), podobně jako u *M. nemorosum*, počet větví a kvetoucích větví, šířka a délka listu a listenu a vzdálenost nejširšího místa listu a listenu s jejich délkou. Rozdíl oproti *M. nemorosum* je především ve velmi silné korelaci mezi počtem lodyžních článků a počtem interkalárních článků, resp. délkou lodyhy. Toto potvrzuje odchylný průběh variability počtu interkalárních článků u tohoto druhu, stejně jako slabé, ale přesto průkazné korelace mezi počtem interkalárních článků a počtem větví, kvetoucích větví a rozměry listů, které nejsou u *M. nemorosum*. Dále jsou ve srovnání s *M. nemorosum* zřetelně silnější korelace délky lodyhy s řadou dalších znaků (počet interkalárních článků, počet větví, kvetoucích větví, všechny rozměry listů). Záporné korelace mezi počtem lodyžních, především interkalárních článků a délkou listenu, resp. vzdáleností nejširšího místa od jeho báze je možno vysvětlit obdobně jako u předchozího druhu - při velkém počtu interkalárních článků se první listen přesouvá do vyšší části rostliny a pak musí mít nutně menší rozměry. Za povšimnutí rovněž stojí, že na rozdíl od listenu jsou rozměry listů korelovány s počtem článků kladně.

Rovněž u tohoto druhu se korelace mezi znaky v jednotlivých populacích v průběhu jedné vegetační sezóny víceméně nemění.

Obr. 91: *Melampyrum pratense* - Pearsonovy korelační koeficienty mezi měřenými znaky



Obr. 92: *Melampyrum pratense* - parciální korelační koeficienty mezi měřenými znaky



4.2.5.2 *Parciální korelace*

Parciální korelační koeficienty na hladině významnosti $\alpha < 0.01$ uvádí tabulka 11 a silnější korelace znázorňuje obr. 92.

Tab. 11: Parciální korelační koeficienty mezi jednotlivými sezónními znaky všech měřených rostlin *M. pratense*

Znak	I	II	V	KV	SL	VL	DL	S1	V1	D1
LOD	0.37		0.06				0.30	0.07	-0.08	0.12
I		0.81	0.61	0.07			-0.08	-0.06		-0.07
II			-0.56					0.05		-0.12
V				0.40						
KV					-0.06	0.07	0.10	0.06		
SL						0.21	0.50	0.74		-0.42
VL							0.28	-0.08	0.19	
DL								-0.32	-0.11	0.51
S1										0.52
V1										0.52

Zcela nejvýznamnější je korelace mezi počtem lodyžních článků a počtem interkalárních článků. Tato korelace je mnohem silnější než u *M. nemorosum*. Je to způsobeno odlišným charakterem variability počtu interkalárních článků u tohoto druhu. Silnější korelace mezi počtem lodyžních článků a větví může být způsobena tím, že u *M. pratense* pravidelně začínají první větve již na děložní uzlině. S těmito kladnými vztahy a celkově větším rozsahem variability v počtu interkalárních článků, zřejmě souvisí mnohem silnější záporná korelace mezi počtem interkalárních článků a počtem větví než u předchozího druhu. Samozřejmě že počet kvetoucích větví je opět kladně korelován s počtem všech větví, zajímavé však je, že kvetoucí větve nejsou významněji korelovány se žádným jiným znakem, především tedy počtem lodyžních článků.

Stejným způsobem jako u *M. nemorosum* jsou korelovány rozměry listů a listenů. Na jednom listu či listenu jsou rozměry korelovány kladně a kladně jsou též korelovány délky a šířky obou. Záporná korelace šířky listu a délky listenu a délky listu a šířky listenu je opět způsobena shodným tvarem listů s listeny. Parciální korelační koeficient mezi poměrem DL/SL a D1/S1 je výrazně kladný = 0.73.

4.2.6 Mnohorozměrná analýza dat

4.2.6.1 Faktorová analýza

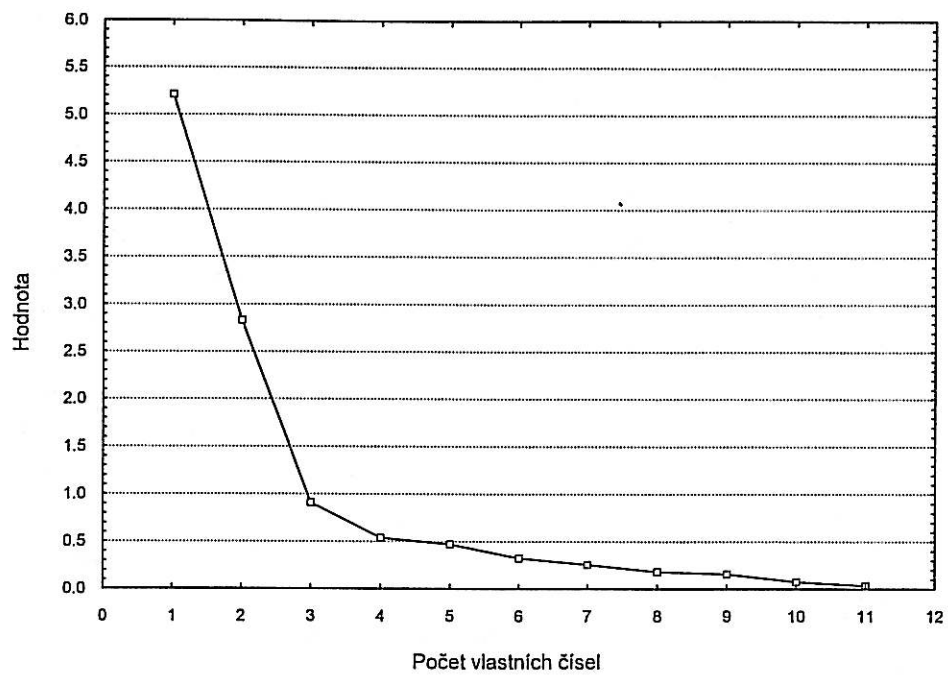
Pro zachycení a zobrazení celkové struktury sezónních znaků je možno i v tomto případě provést faktorovou analýzu. Na základě *screen testu* (obr. 93) byly znovu použity 3 faktory. V tab. 12 jsou faktorové zátěže pro jednotlivé znaky po rotaci faktorů provedené metodou *Varimax normalized*. Tučně jsou značeny faktorové zátěže větší než 0.7.

Tab. 12: Faktotové zátěže měřených znaků *M. pratense*

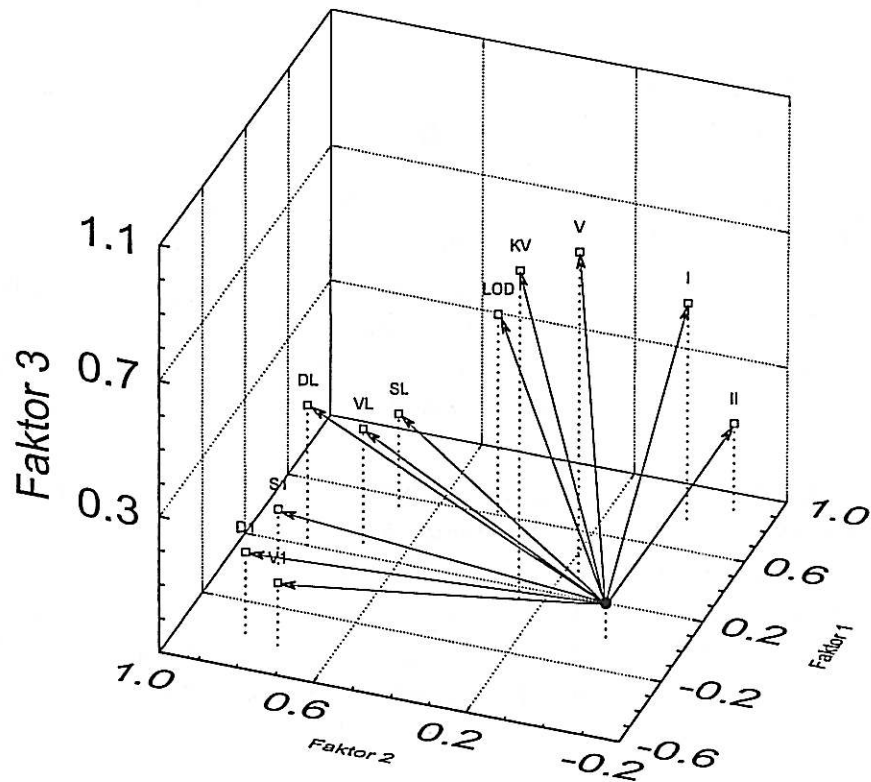
Znak	Faktor 1	Faktor 2	Faktor 3
Délka lodyhy	0.620	0.452	0.484
Počet lodyžních článků	0.790	0.005	0.539
Počet interkalárních článků	0.898	-0.089	0.155
Počet větví	0.266	0.144	0.888
Počet kvetoucích větví	0.133	0.261	0.867
Šířka listu	0.541	0.694	0.172
Vzd. nejš. místa od báze listu	0.283	0.715	0.236
Délka listu	0.200	0.837	0.316
Šířka listenu	0.057	0.873	0.062
Vzd. nejš. místa ob báze listenu	-0.424	0.740	0.084
Délka listenu	-0.386	0.834	0.137
Rozptyl vysvětlený faktorem	2.646	3.999	2.306
Podíl na celkovém rozptylu	0.241	0.364	0.210

Celková variabilita vysvětlená faktory je 81.4 %, první faktor vysvětluje 47.3%, druhý 25.8% a třetí 8.3%.

Z tabulky faktorových zátěží i z obr. 94, který je zobrazuje, je zřejmé, že znaky jsou spolu vázány odlišně než v případě *M. nemorosum*. První faktor je především tvořen počtem lodyžních a interkalárních článků, tedy znaky měnícími se v průběhu sezóny a méně ovlivňovanými biotopem. Druhý faktor je naopak zcela jasně spojen se znaky ovlivňovanými typem biotopu. Je zajímavé si všimnout jak blízce jsou spolu svázány rozměry jak listu tak listenu. Třetí faktor je pak nejvíce sycen počtem větví a kvetoucích větví. Poněkud stranou stojí délka lodyhy, která se podílí dost významně na všech třech faktorech. Nejvíce je však spojena s faktorem prvním.



Obr. 93: Screen test pro určení nevhodnějšího počtu faktorů ve faktorové analýze měřených znaků *Melampyrum pratense*



Obr. 94: Faktorové zátěže pro jednotlivé měřené znaky *Melampyrum pratense*

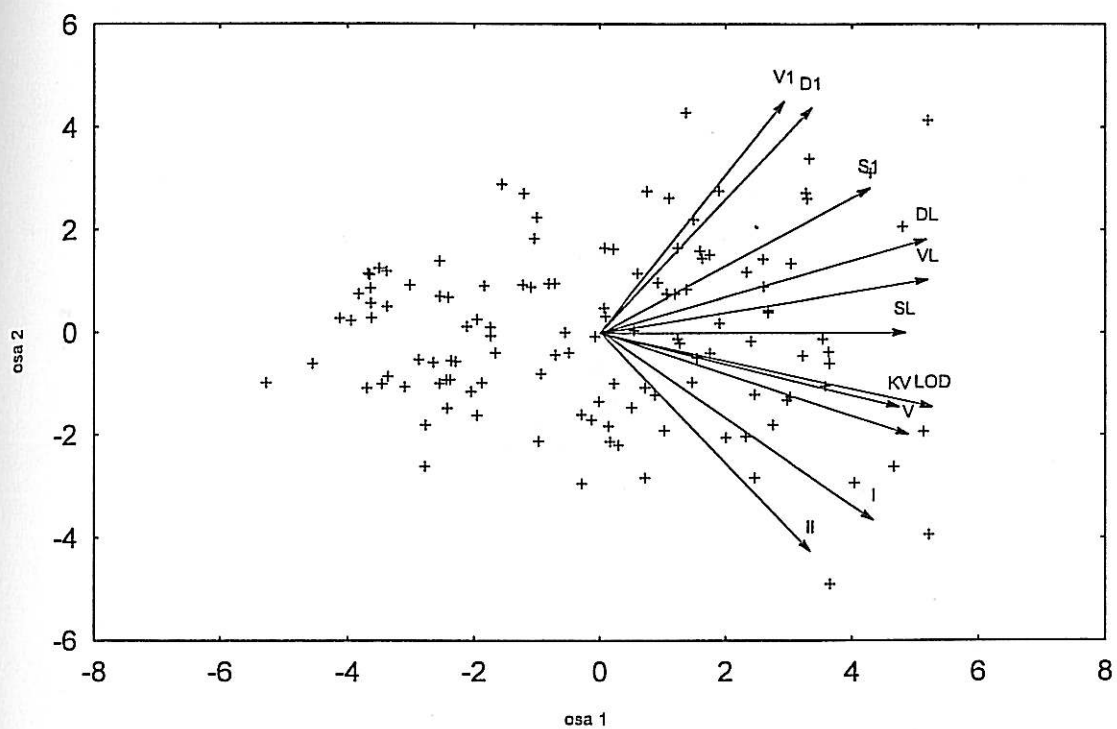
4.2.6.2 Analýza hlavních komponent

Ze stejného důvodu jako u *M. nemorosum* byla i v tomto případě pro analýzu dat zvolena PCA. První tři ordinační osy vysvětlují 91.3% celkové variability, z toho první osa 59.7%, druhá 24.8% a třetí 6.8%.

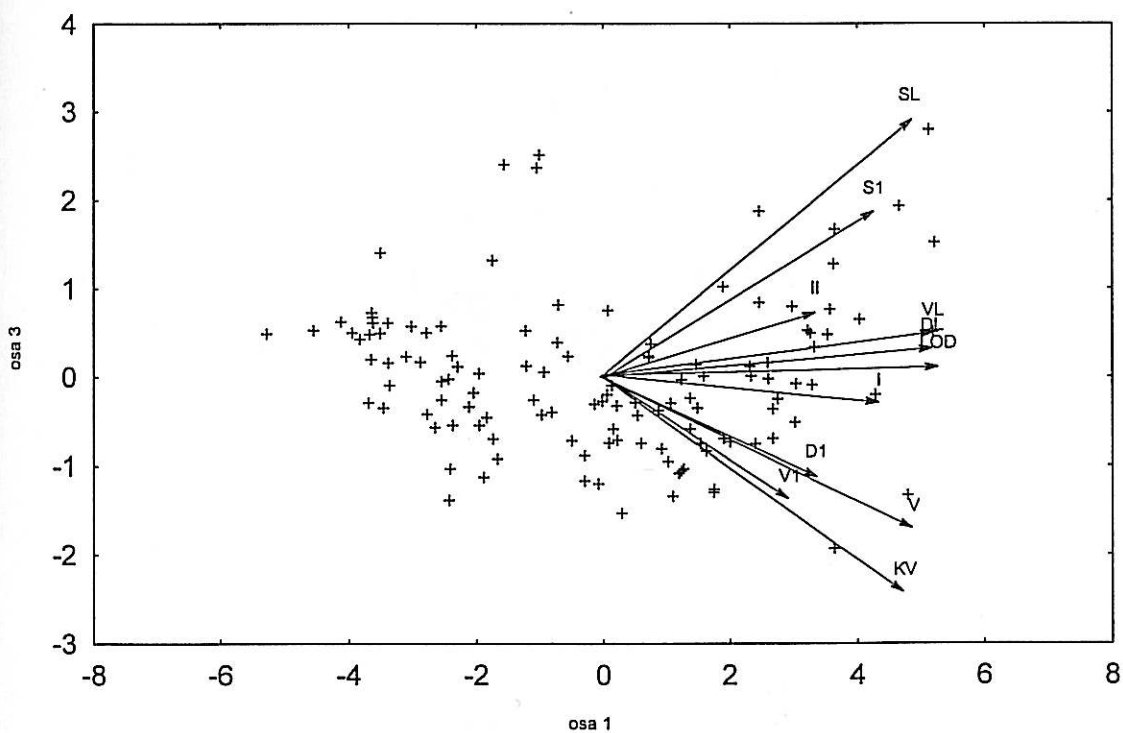
Vysvětlená část proměnlivosti je v tomto případě velice vysoká, avšak ve studovaném souboru nelze rozlišit žádné skupiny. Obrázek 95a zobrazuje všechny objekty (průměrné hodnoty populačních vzorků) spolu s vektory znaků v rovině prvních dvou PCA os a obrázek 95b v rovině první a třetí osy. Ani trojrozměrné zobrazení neumožňuje rozdělení objektů do nějakých skupin. Ordinance objektů poměrně přesně odpovídá představě získané o chování jednotlivých znaků předchozími analýzami. Všechny znaky jsou korelovány víceméně společně a většina z nich nejvíce s první PCA osou. Řada znaků je korelována tím způsobem, že s rostoucí hodnotou jednoho roste průměrná hodnota druhého, ale roste též variabilita jeho hodnot. Tomu odpovídá i rozmístění objektů v prostoru prvních dvou os. S klesajícími hodnotami první osy klesá i rozptyl podél osy druhé a s rostoucími hodnotami první osy se rozšiřuje též rozptyl jednotlivých vzorků. Vzniká takto opět jakýsi trojúhelník či trojrozměrný trychtýř podobně jako při závislosti jednotlivých znaků na nadmořské výšce či času. Ještě mnohem lépe je tento „trojúhelník“ patrný, pokud do roviny PCA os, zjištěných na základě populačních průměrů, vyneseme namísto těchto průměrů jednotlivé rostliny (obr. 96a, b).

Podobně jako u *M. nemorosum* je možno spolu spojit jednotlivé průměry populačních vzorků z různých částí vegetační sezóny, jak je znázorněno na obrázku 97. Z obrázku je zřejmé, že obvyklý „pohyb“ populačních vzorků je seshora dolů. Pouze v menším množství případů a zvláště když první měření bylo provedeno až později ve vegetační sezóně je „pohyb směrem zleva doprava“. Co však rozhodně stojí za povšimnutí je to, že jednotlivé populace i pokud byly měřeny dvakrát v sezóně a v různých letech se stále udržují v jisté části grafu. Jasněji je to patrné pokud označíme společně rostliny z jedné populace a vyneseme je do této roviny. Jednotlivé rostliny se rovněž vyskytují pouze v určité oblasti grafu (obr. 98).

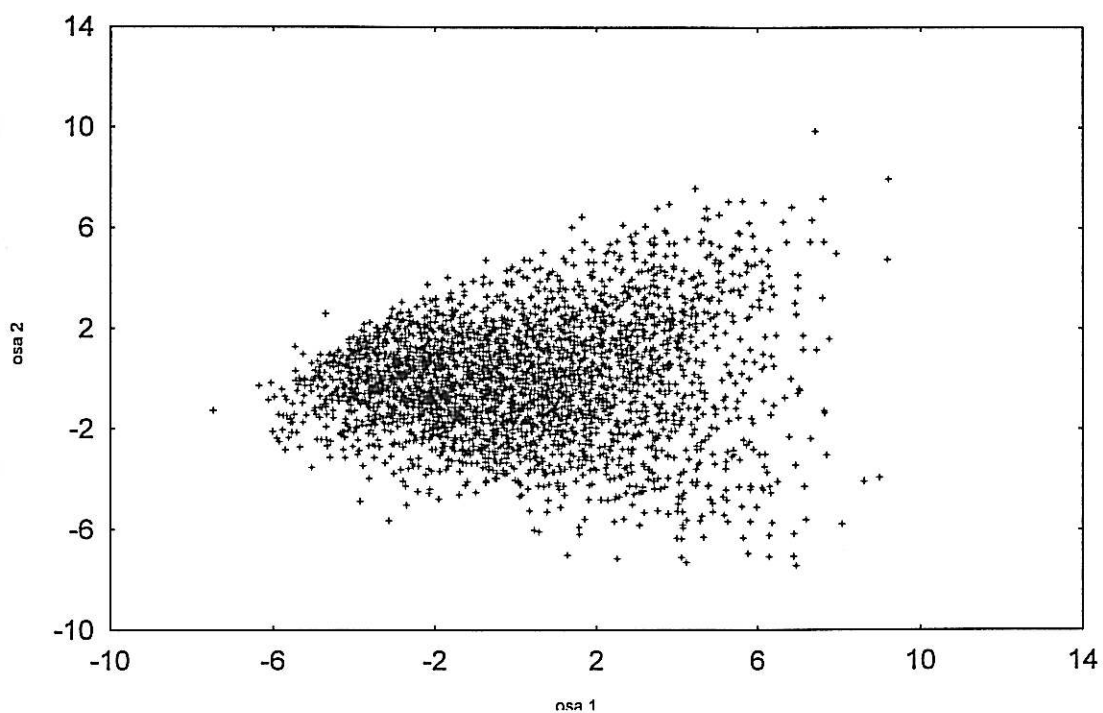
Velice zajímavý je vztah mezi populacemi z různých stanovišť. Průměry těchto populačních vzorků se vůči sobě posunují víceméně ve směru změny jednotlivých rozměrů listů a listenů. To se shoduje s výsledky diskutovanými výše o chování jednotlivých znaků v různých biotopech. Pokud do grafu vyneseme jednotlivé rostliny, stojí rovněž za pozornost, že jednotlivé rostliny z různých typů sousedících biotopů vytvářejí víceméně homogenní „oblak“ a v každé jeho části převládají rostliny z jednoho biotopu, obě části se však velice často překrývají (obr. 99 a 100a, b).



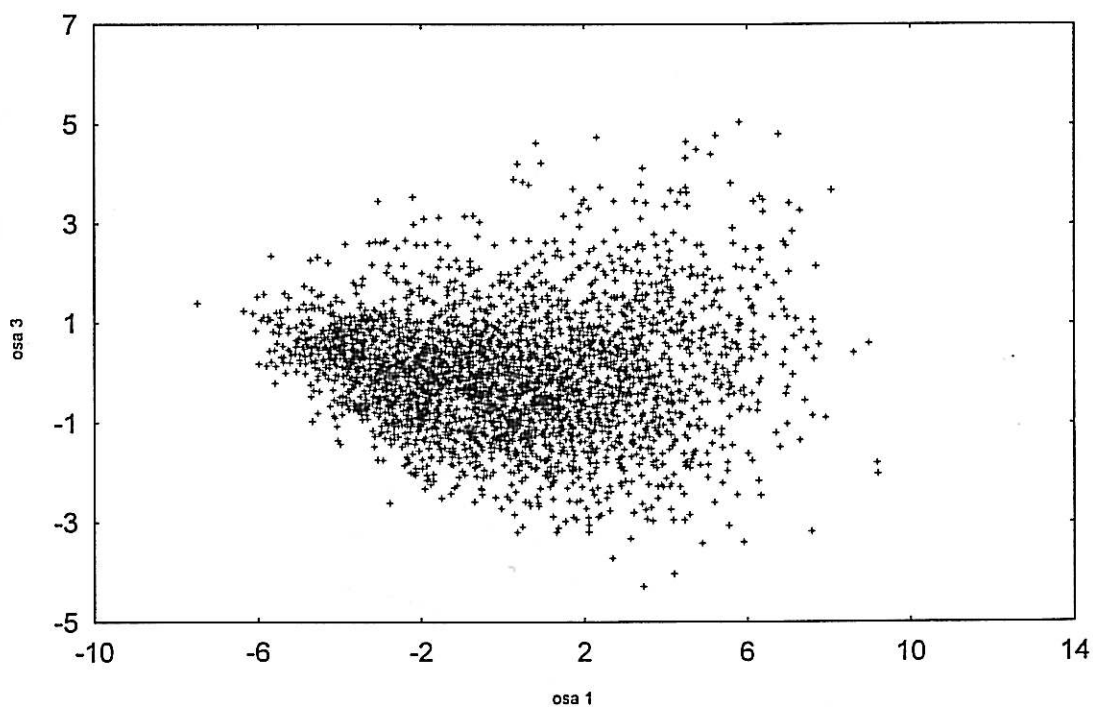
Obr. 95a: *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent (osa 1, 2)



Obr. 95b: *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent (osa 1, 3)

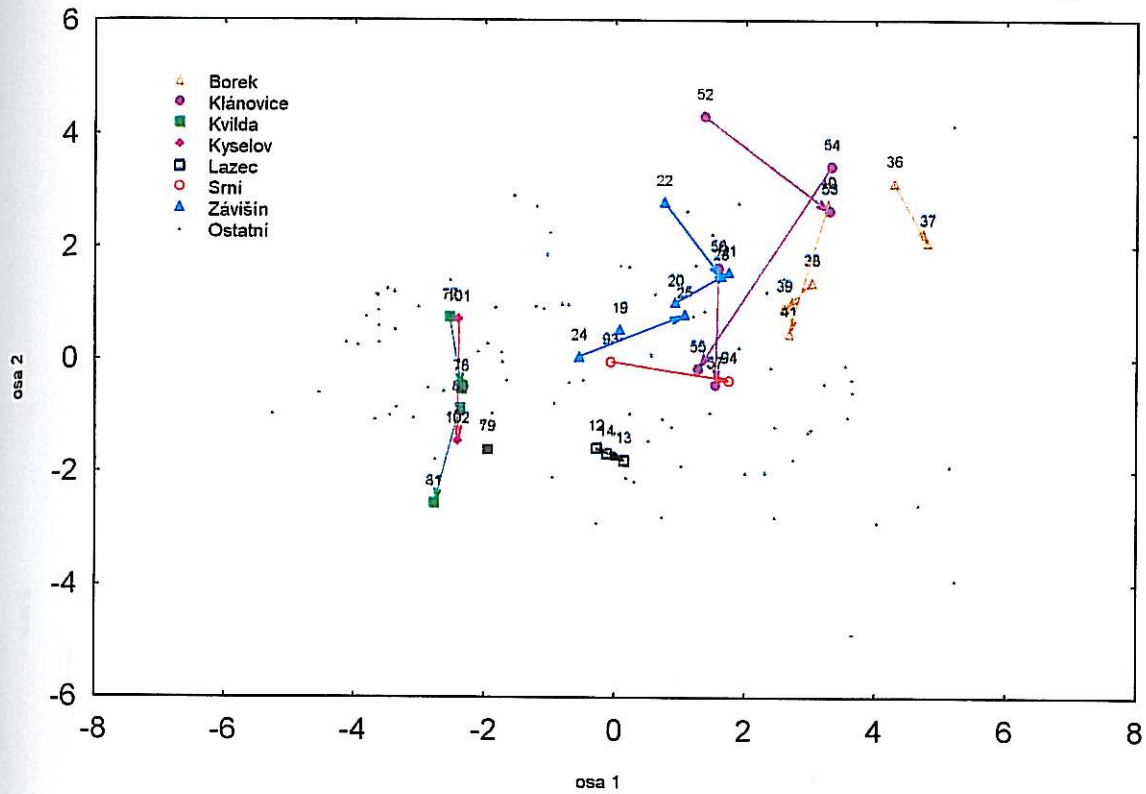


Obr. 96a *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent (osa 1,2)
(jednotlivé rostliny byly vyneseny do roviny PCA os zjištěných
analýzou průměrných hodnot populačních vzorků)

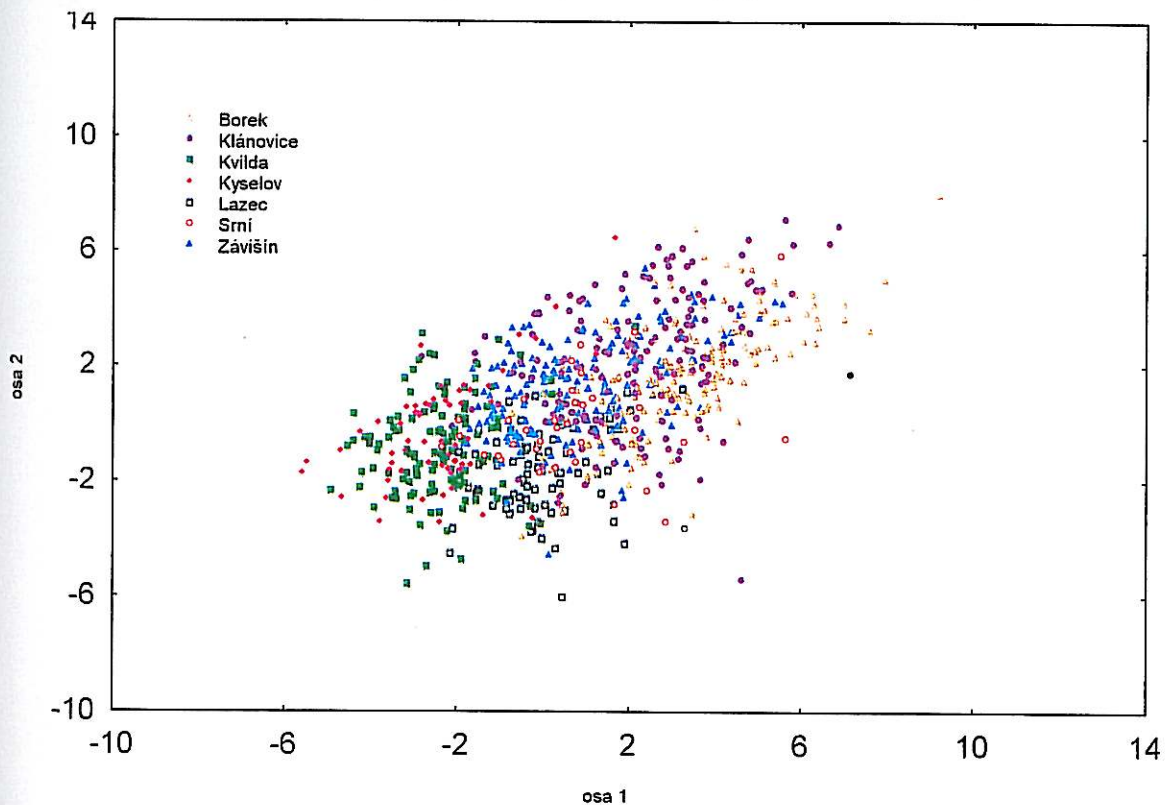


Obr. 96b *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent (osa 1,3)
(jednotlivé rostliny byly vyneseny do roviny PCA os zjištěných
analýzou průměrných hodnot populačních vzorků)

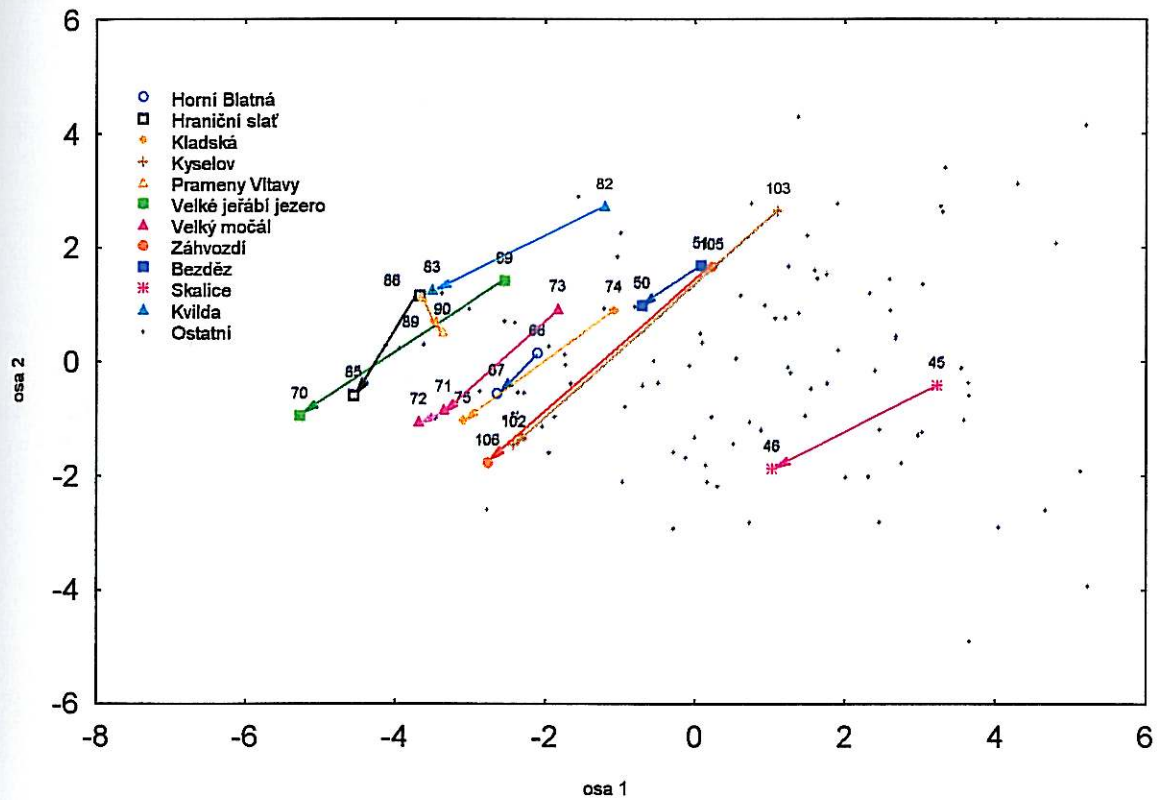
Obr. 97: *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent
(šipky směřují od vzorku z počátku sezóny ke vzorku z konce sezóny)

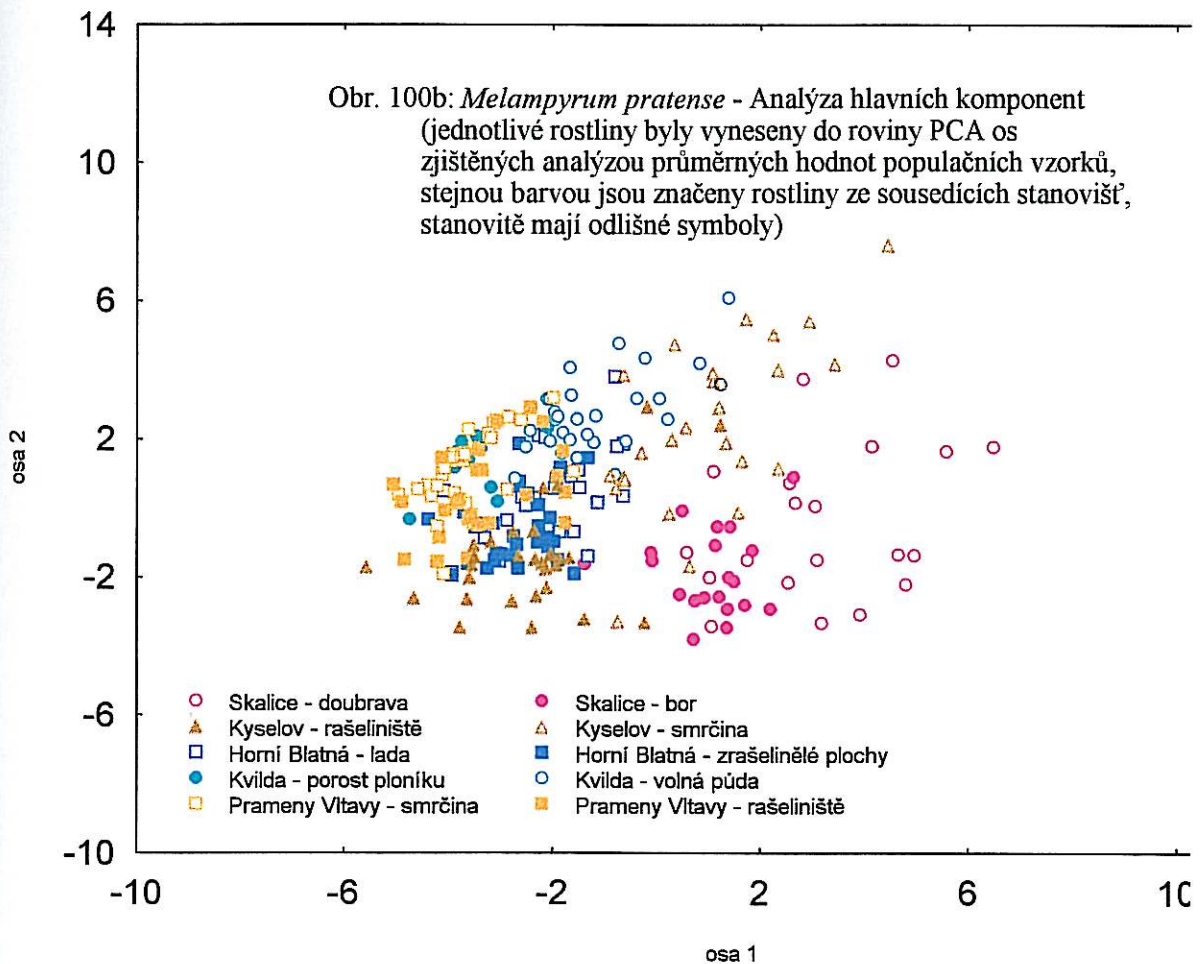
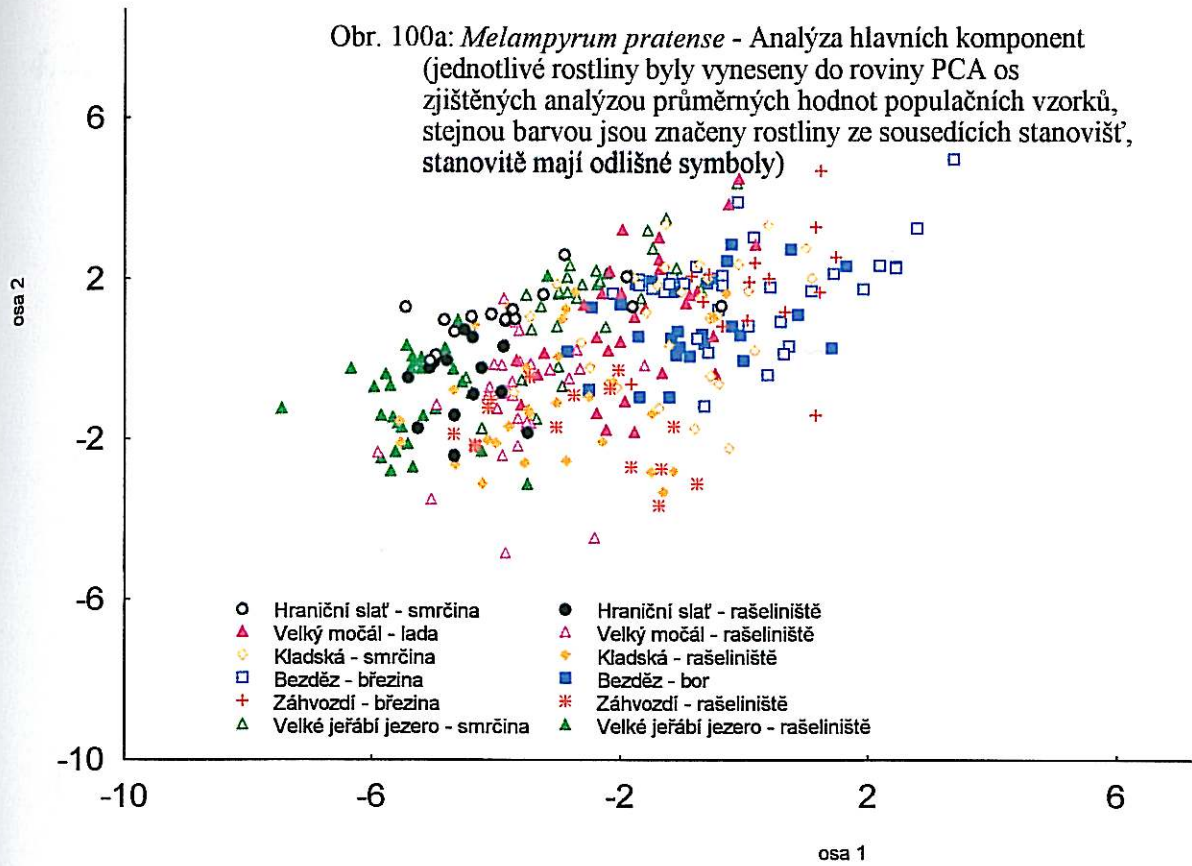


Obr. 98: *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent
(jednotlivé rostliny byly vyneseny do roviny PCA os zjištěných
analýzou průměrných hodnot populačních vzorků)



Obr. 99: *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent
 (šipky směřují od populačních vzorků z poměrně bohatějších stanovišť
 (smrčina, březina, lada, doubrava)
 ke vzorkům z chudších stanovišť (rašeliniště, bor))





4.2.7 Shrnutí výsledků

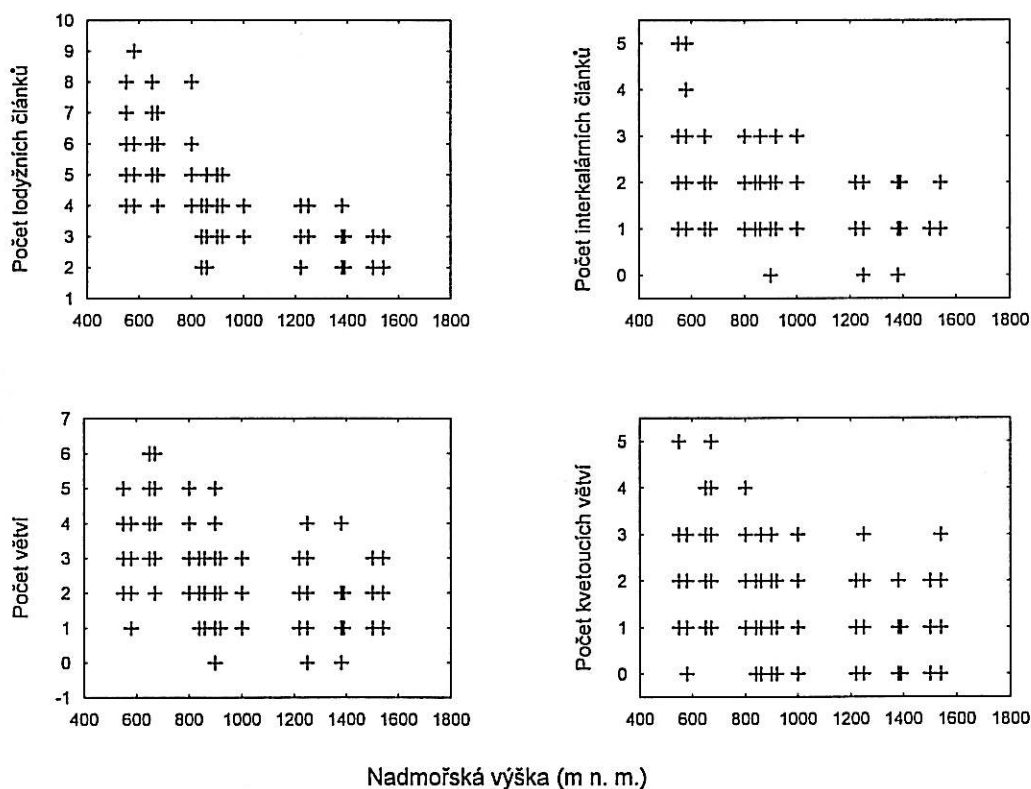
- 1) Na základě shromážděného materiálu nelze ve studovaném druhu vymezit žádné nižší taxony. Přestože jednotlivé populace nejsou spolu totožné, nelze je rozčlenit do žádných „sezónních taxonů“, protože z pohledu sezónních znaků tvoří zcela homogenní shluk. Rovněž hodnocení populací ze specifických biotopů na úrovni samostatných taxonů je zcela neopodstatněné.
- 2) Nejvýznamnější sezónní znaky, které jsou považovány za nejdůležitější při rozlišování „sezónních taxonů“ (počet lodyžních a interkalárních článků, počet větví a kvetoucích větví), se poměrně významně mění v průběhu kvetení jediné populace.
- 3) Studované znaky jsou ovlivňovány jak klimatickými podmínkami, tak ostatními ekologickými podmínkami. Závislost na klimatických podmínkách se projevuje jako omezení variability na mezipopulační úrovni v nepříznivých podmínkách s krátkou vegetační dobou. Toto se týká především počtu lodyžních a interkalárních článků a počtu větví. Tyto znaky jsou pouze v omezené míře ovlivňovány detailními ekologickými podmínkami stanoviště a tudíž jsou zřejmě více geneticky fixovány než rozměry listů a počet kvetoucích větví. Nepřímým důkazem je zjištění, že rostliny z různých lokalit a oblastí, které mají různé počty lodyžních a interkalárních článků i větví se chovají na obdobných stanovištích velice podobným způsobem - nemění se u nich počty článků ani větví, ale na nepříhodných stanovištích se listy i listeny zužují, klesá počet kvetoucích větví, na osluněných stanovištích se mění často barva listů i částečně jejich konzistence apod. Tyto změny jsou zřejmé i na úrovni mikrostanovišť (např. pop. vz. 83), kde přes velkou specifickou reprodukčních mechanismů jednotlivých populací (viz diskuse) prakticky zřejmě nelze uvažovat o genetické odlišnosti rostlin z mikrostanoviště. Zcela přímý důkaz výsevem shodného genetického materiálu do odlišných stanovišť se bohužel nepodařilo získat. Přestože bylo vyseto do různých biotopů větší množství semen, výsledky těchto pokusů byly velice žalostné. Mimořádnou obtížnost pěstování u tohoto druhu uvádí již Smith (SMITH 1963). Přes 99 % semen z jeho výsevů nevyklíčilo a nebo rostliny nevykvetly. Těch několik málo rostlin, které vykvetly (z pokusů Smitha i mých), však vypadalo shodně s rostlinami, ze kterých byla získána semena. Zajímavé je, že rostliny rostly i na hostitelských rostlinách, které nebyly přítomny na původních lokalitách (SMITH 1963). To dokazuje, že přinejmenším některé populace *M. pratense* nejsou striktně vázané na určitý druh hostitelské rostliny.

4.3 *Melampyrum sylvaticum* agg.

Statistické charakteristiky (počet měřených rostlin, průměr, minimum, maximum, směrodatná odchylka a variační koeficient) populací jsou pro jednotlivé znaky na přiložené disketě v souboru *statsylv.xls* a základní data jsou v souboru *sylv.sta*.

4.3.1 Změna sezónních znaků s nadmořskou výškou

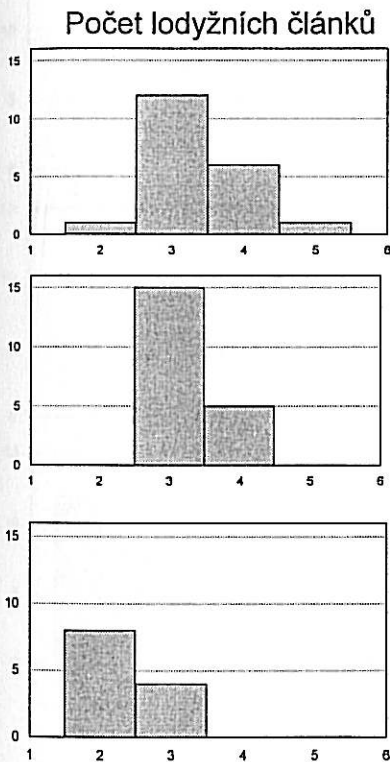
Přestože byl z pohledu hlavních sezónních znaků studován jen relativně malý vzorek populací *M. sylvaticum*, je velmi pravděpodobné, že studované znaky jsou na nadmořské výšce závislé podobným způsobem jako u *M. pratense*. Na obr. 101 jsou vyneseny všechny zjištěné počty některých sezónních znaků v závislosti na nadmořské výšce. I u tohoto druhu je zřejmé, že v nižších polohách se vyskytují rostliny s větším počtem lodyžních článků, které směrem do vyšších poloh postupně mizí. Podle terénních zkušeností by se však s největší pravděpodobností i v tomto případě při dostatečném množství měřených populací vyskytovaly rostliny s nejmenším počtem lodyžních článků i v nižších polohách.



Obr. 101: *Melampyrum sylvaticum* - všechny zjištěné počty článků, interkalárních článků, větví a kvetoucích větví v závislosti na nadmořské výšce sběru rostlin

V konkrétních případech je možno sledovat pokles počtu lodyžních článků i dalších znaků směrem do vyšších poloh na strmém gradientu nadmořské výšky. Na obrázku 102 jsou uvedeny tři pěkné příklady změny počtu lodyžních a interkalárních článků s nadmořskou výškou. Je zřejmé, že s rostoucí nadmořskou výškou stoupá v populacích podíl rostlin s menším počtem lodyžních a interkalárních článků a objevují se i menší počty článků než v nižších polohách. Mimo to stojí za pozornost obvykle širší rozpětí počtu článků v nižších polohách a omezení variability v polohách vyšších. Podobným způsobem se chovají i počty větví a kvetoucích větví.

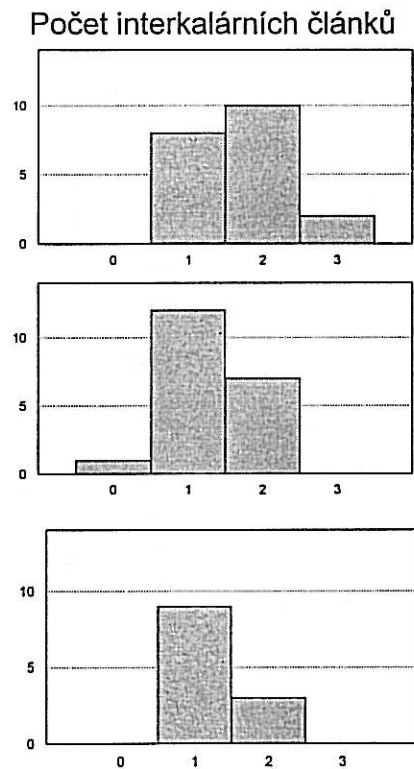
Krkonoše



860 m n. m.
(5)

1250 m n. m.
(6)

1390 m n. m.
(7)



Počet lodyžních článků

	Průměr	1250 m	1390 m
860 m (5)	3.35	0.897	0.000
1250 m (6)	3.25		0.000
1390 m (7)	2.33		

Počet interkalárních článků

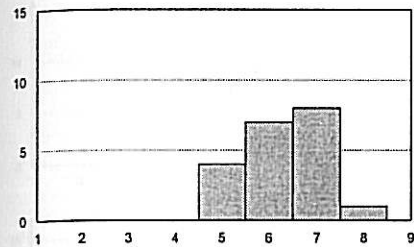
	Průměr	1250 m	1390 m
860 m (5)	1.7	0.108	0.215
1250 m (6)	1.3		0.996
1390 m (7)	1.25		

Obr. 102a: Porovnání počtu lodyžních a interkalárních článků na gradientu nadmořské výšky v populačních vzorcích *M. sylvaticum* agg.

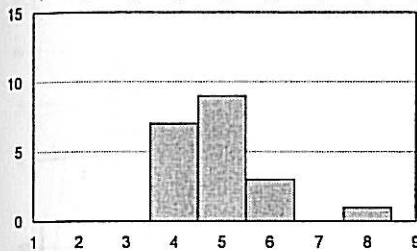
(V tabulkách jsou uvedeny výsledky mnohonásobného porovnání populačních vzorků Scheffého testem; tučně jsou zvýrazněny statisticky průkazné rozdíly mezi vzorky)

Alpy - okolí Halstattského jezera

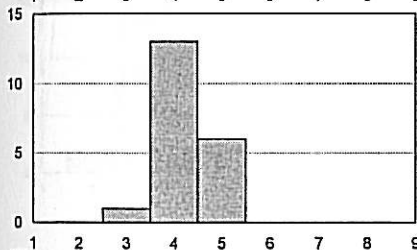
Počet lodyžních článků



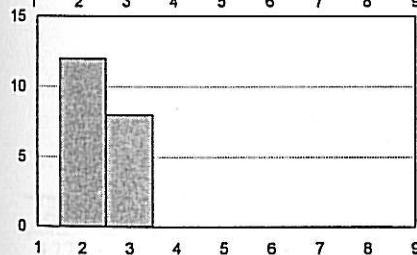
650 m n. m.
(31)



800 m n. m.
(32)

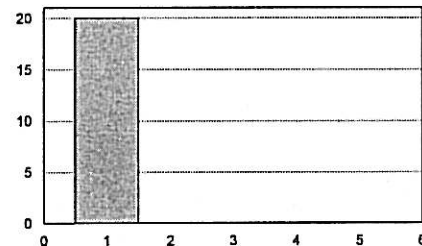
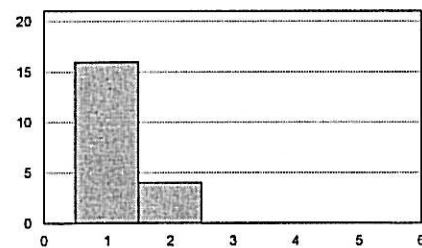
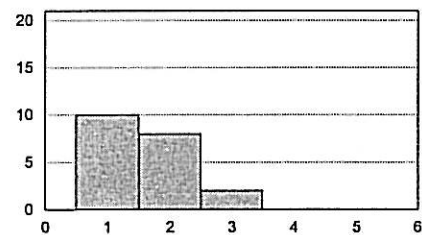
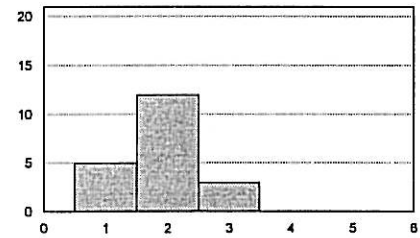


900 m n. m.
(33)



1500 m n. m.
(34)

Počet interkalárních článků



Počet lodyžních článků

	Průměr	800 m	900 m	1500 m
650 m (31)	6.3	0.000	0.000	0.000
800 m (32)	4.95		0.047	0.000
900 m (33)	4.25			0.000
1500 m (34)	2.4			

Počet interkalárních článků

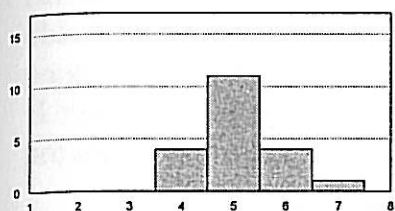
	Průměr	800 m	900 m	1500 m
650 m (31)	1.9	0.306	0.001	0.000
800 m (32)	1.6		0.108	0.004
900 m (33)	1.2			0.624
1500 m (34)	1.0			

Obr. 102b: Porovnání počtu lodyžních a interkalárních článků na gradientu nadmořské výšky v populačních vzorcích *M. sylvaticum* agg. - pokračování

(V tabulkách jsou uvedeny výsledky mnohonásobného porovnání populačních vzorků Scheffeho testem; tučně jsou zvýrazněny statisticky průkazné rozdíly mezi vzorky)

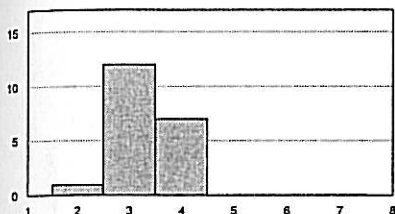
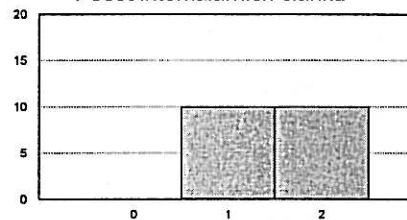
Velká Fatra

Počet lodyžních článků

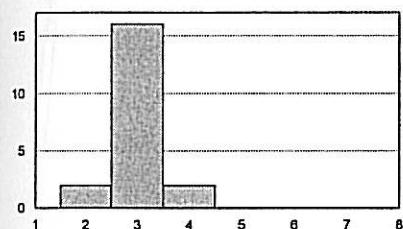


670 m n. m.
(19)

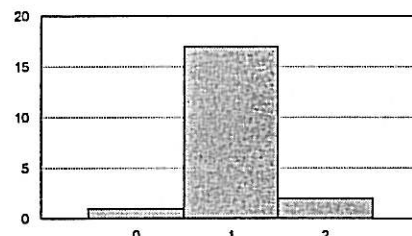
Počet interkalárních článků



1220 m n. m.
(20)



1380 m n. m.
(21)



Počet lodyžních článků

	Průměr	1220 m	1380 m
670 m (19)	5.1	0.000	0.000
1220 m (20)	3.3		0.254
1380 m (21)	3.0		

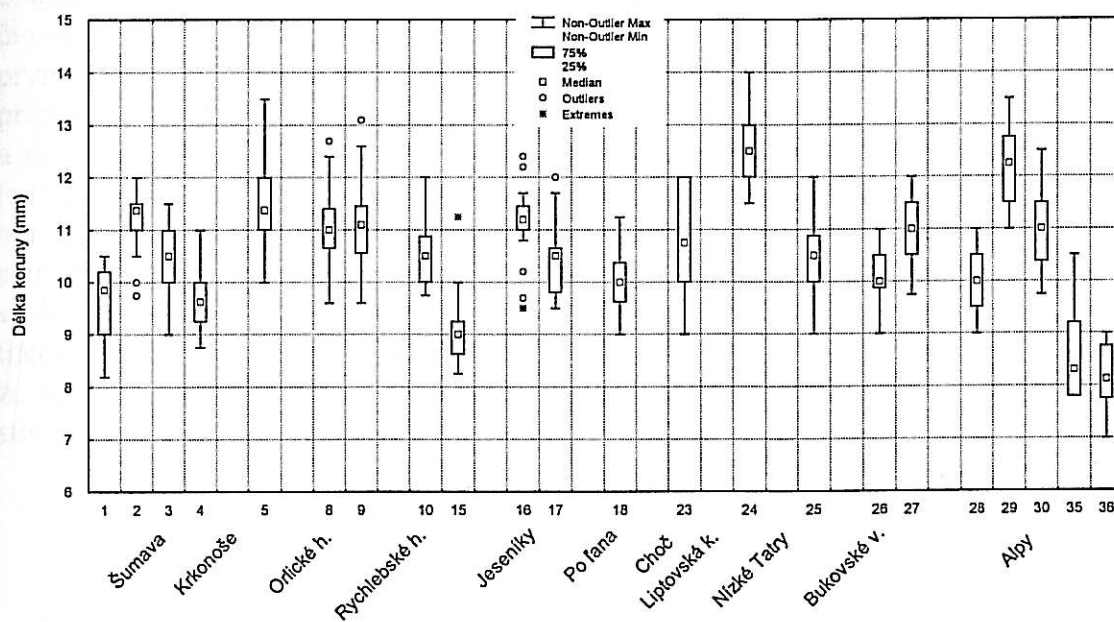
Počet interkalárních článků

	Průměr	1220 m	1380 m
670 m (19)	1.5	0.211	0.012
1220 m (20)	1.2		0.426
1380 m (21)	1.05		

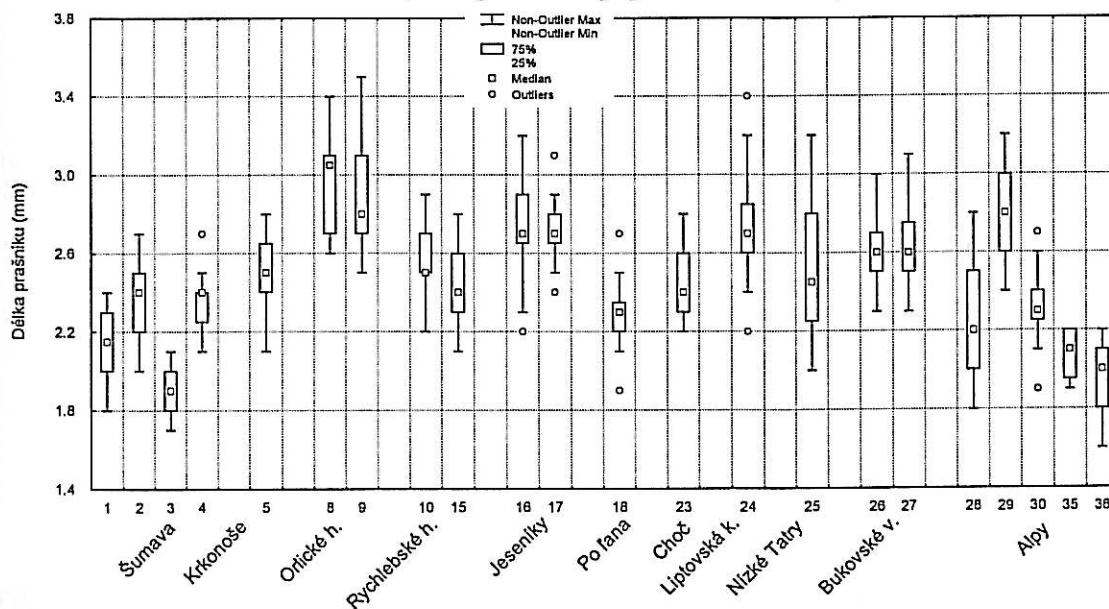
Obr. 102c: Porovnání počtu lodyžních a interkalárních článků na gradientu nadmořské výšky v populačních vzorcích *M. sylvaticum* agg. - pokračování
(V tabulkách jsou uvedeny výsledky mnohonásobného porovnání populačních vzorků Scheffého testem; tučně jsou zvýrazněny statisticky průkazné rozdíly mezi vzorky)

4.3.2 Mnohorozměrná analýza dat

V této skupině byla pozornost věnována zejména znakům, které jsou uváděny jako rozlišující mezi druhy *M. sylvaticum* a *M. herbichii* (viz diskuse). Především se jedná o velikost koruny a délku prašníku. Na obr. 103 a 104 jsou graficky znázorněny výsledky těchto měření pro jednotlivé populace z různých geografických oblastí. Z nich je zřejmé, že oba znaky jsou poměrně značně variabilní na úrovni populační i mezipopulační. Není zřetelný žádný významný rozdíl mezi jednotlivými zkoumanými geografickými oblastmi. Srovnání výsledků s údaji literárními je provedeno v diskusi.

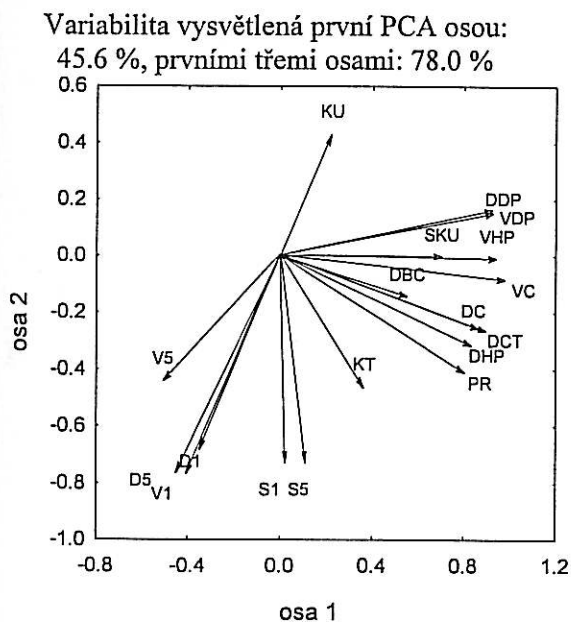


Obr. 103: Srovnání délky koruny v populacích *Melampyrum sylvaticum* (Čísla jsou čísla populačních vzorků)

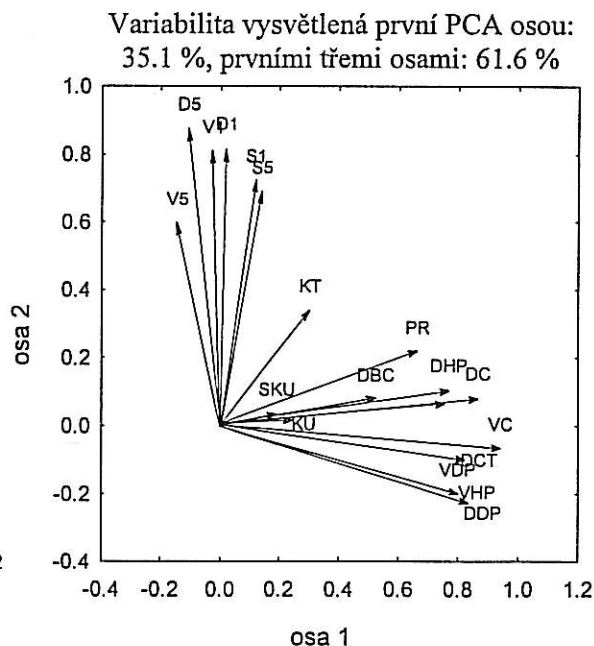


Obr. 104: Srovnání délky prašníku v populacích *Melampyrum sylvaticum* (Čísla jsou čísla populačních vzorků)

Ze všech charakteristik měřených na květech a na listech byla provedena shluková analýza a analýza hlavních komponent. Počty článků a větví byly na základě zkušeností s jejich variabilitou v tomto i v jiných druzích rodu z analýzy vyloučeny. Shluková analýza na nejvyšší hladině nepodobnosti sice odděluje metodou *Wardovou* i *unweighted pair-group average* skupinu 6 populací od všech ostatních. Tyto populace však pocházejí z odlišných geografických oblastí a mají společný pouze výskyt na silně zastíněných stanovištích. Výsledky analýzy hlavních komponent provedené jak na průměrných hodnotách znaků v populacích, tak na jednotlivých rostlinách ukazují, že studovaný vzorek touto metodou nelze rozdělit do žádných skupin. Na obrázku 107 a 108 jsou zobrazeny v ordinačním diagramu výsledky těchto analýz. Odlišnými barvami jsou označeny populace či rostliny z různých geografických oblastí. Na obrázcích 105 a 106 jsou v rovině prvních dvou ordinačních os vyneseny jednotlivé znaky. Je z nich zřejmé, že v obou případech jsou s první PCA osou významně korelovány znaky měřené na korunách a délka prašníku. S druhou PCA osou jsou především korelovány rozměry listů (zvláště v případě analýzy provedené na jednotlivých rostlinách). Lze tedy oprávněně předpokládat, že ve studovaném materiálu je skutečně největší variabilita soustředěna ve velikosti koruny, jejích částí a ve velikosti prašníku. Tato variabilita však nemá ve studovaném vzorku příliš zřejmou geografickou vazbu a její taxonomický význam je zřejmě rovněž omezen. Z terénních zkušeností vyplývá, že velikost květů (alespoň v určitém rozpětí) může být různá v různých typech stanoviště.

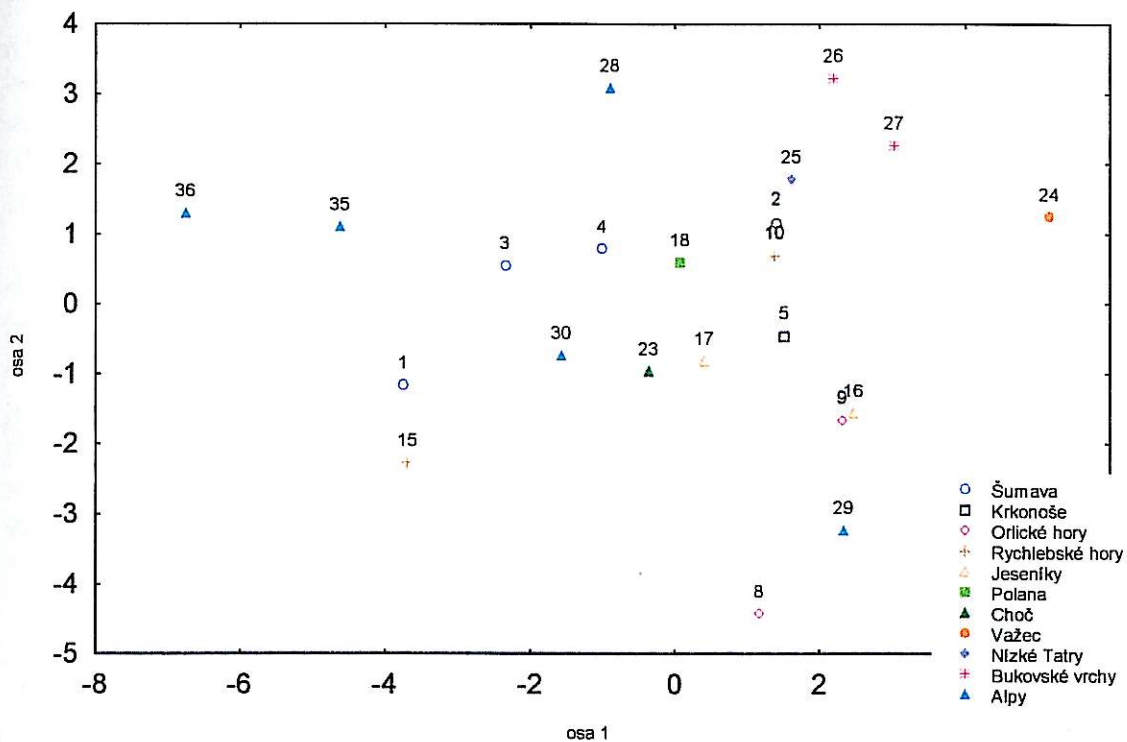


Obr. 105: *Melampyrum sylvaticum* - analýza hlavních komponent (průměry populací, všechny měřené znaky)

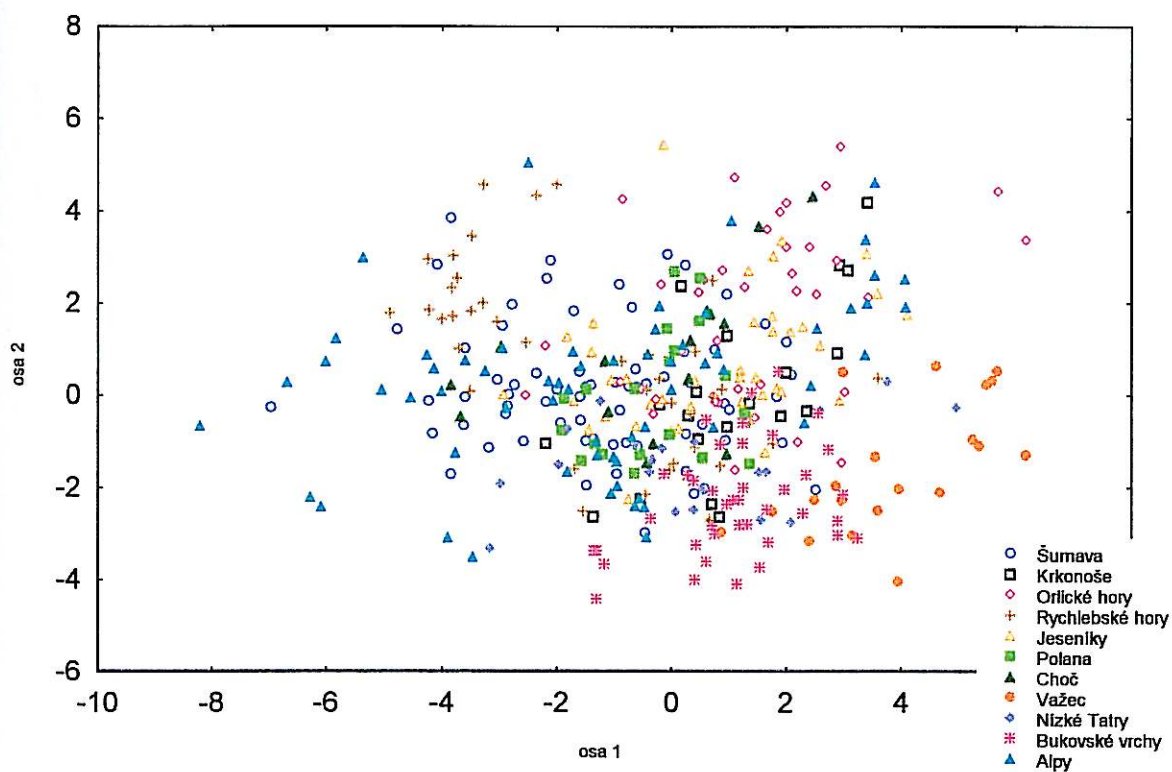


Obr. 106: *Melampyrum sylvaticum* - analýza hlavních komponent (jednotlivé rostliny, všechny měřené znaky)

Obr. 107: *Melampyrum sylvaticum* - Analýza hlavních komponent
(průměry populací, všechny měřené znaky)



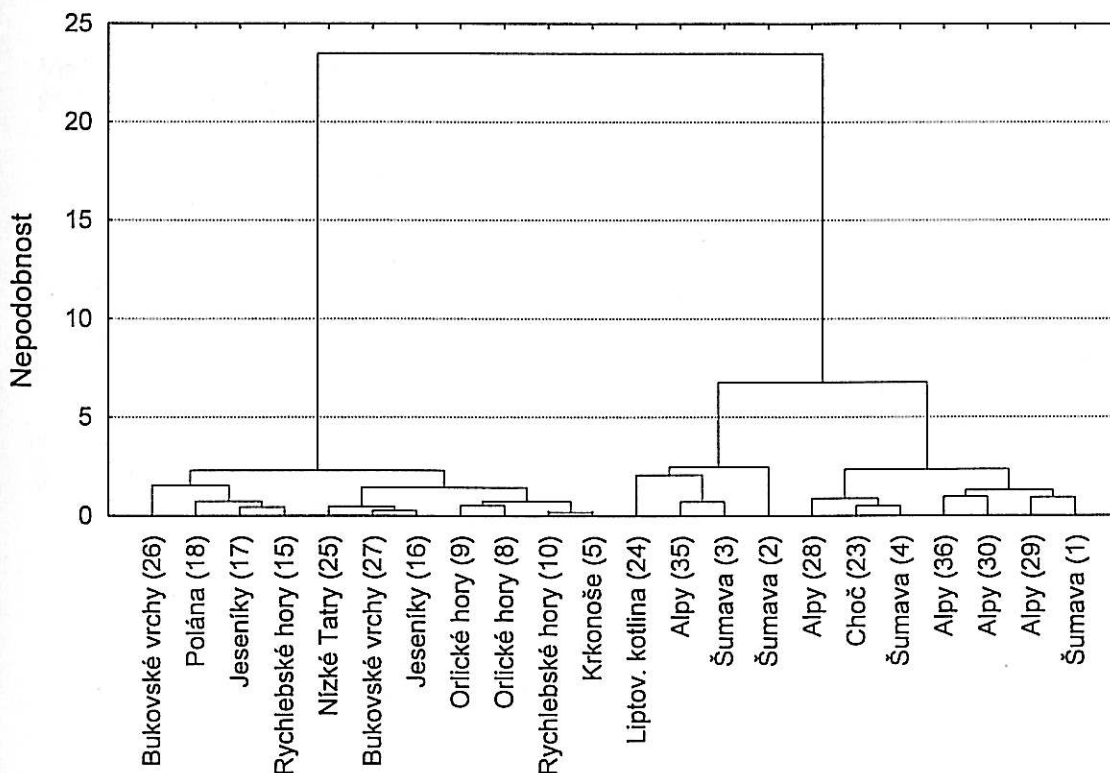
Obr. 108: *Melampyrum sylvaticum* - Analýza hlavních komponent
(jednotlivé rostliny, všechny měřené znaky)



Na základě studia herbářového materiálu a pak též studia populací v přírodě se však zdá, že v populacích *M. sylvaticum* agg. je možno vysledovat jistou pravidelnou variabilitu ve tvaru listenů. Tato variabilita jeví poměrně dobré geografické vazby, přestože je samozřejmě do jisté míry ovlivňována též typem biotopu. Na studovaném vzorku populací byly tedy provedeny stejné analýzy, do kterých však byly zahrnuty pouze znaky odvozené, charakterizující tvar listenu (délka dělená šířkou a šířka dělená vzdáleností nejširšího místa od báze listenu - D1/S1, S1/V1, D5/S5, S5/V5).

Shluková analýza v tomto případě rozdělila studované populace do dvou skupin. Složení skupin je stálé i za použití různých metod analýzy. Na obr. 109 je uveden výsledek této analýzy. Jedna skupina je tvořena převážně populacemi alpskými a šumavskými, druhá především populacemi ze Sudet. V obou skupinách jsou zastoupeny populace z Karpatké soustavy. K populacím sudetským jsou přiřazeny populace z Bukovských vrchů, Poľany a Nízkých Tater a k populacím alpsko-šumavským populace z Liptovské kotliny a Chočských vrchů. Toto rozdělení velmi dobře odpovídá představám dosavadních autorů o rozšíření druhů *M. sylvaticum* a *M. herbichii*, které bude blíže probráno v diskusi.

Wardova metoda - Euklidovská vzdálenost

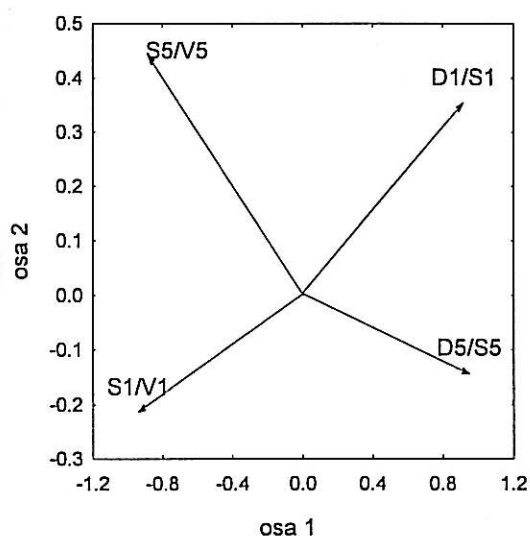


Obr. 109: *Melampyrum sylvaticum* - výsledný dendrogram shlukové analýzy Wardovou metodou (průměry populací, poměrové znaky na listenech)

Podobný výsledek jako shluková analýza dává též analýza hlavních komponent provedená pouze na poměrových znacích na listenech. Její výsledky jsou podobně jako v předchozím případě zobrazeny na obrázcích 110-113. Pokud byla PCA provedena na průměrných hodnotách znaků v populacích je rozdělení do dvou skupin (stejných jako ve shlukové analýze) velice zřetelné. V případě analýzy na jednotlivých rostlinách není sice rozdělení do skupin zřejmé, přesto se však rostliny z jednotlivých oblastí nacházejí v odlišných částech ordinačního diagramu.

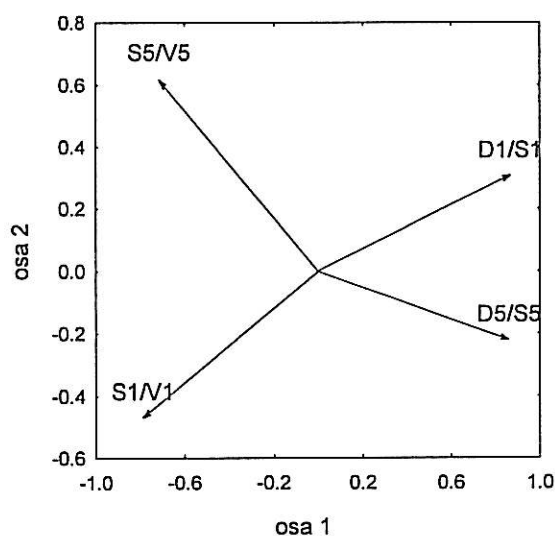
Bohužel shromážděný materiál je poměrně málo obsáhlý a zatím neumožňuje další skutečně seriózní testování navrženého rozdělení. Je nutno jej brát jako výchozí materiál k další podrobné studii jak variability znaků na listenech tak variability velikosti květů, která je tradičně považovaná za nejvýznamnější. Z mých výsledků je však jasné, že tradované rozlišení druhů v rámci komplexu pouze na základě velikosti koruny a délky prašníků není možné (blíže viz diskuse). Je nutno dále se zabývat závislostí velikosti květů na jejich poloze v hlavním květenství i na větvích i případně jejím ovlivnění konkrétním biotopem. Především je však nutno tuto studii provést v celém areálu *M. sylvaticum* agg., především v oblasti východních Karpat, kde je zřejmě bohatství typů největší. Některé alpské populace jsou však rovněž poměrně nápadné.

Variabilita vysvětlená první PCA osou:
85.22 %, prvními třemi osami: 98.50 %



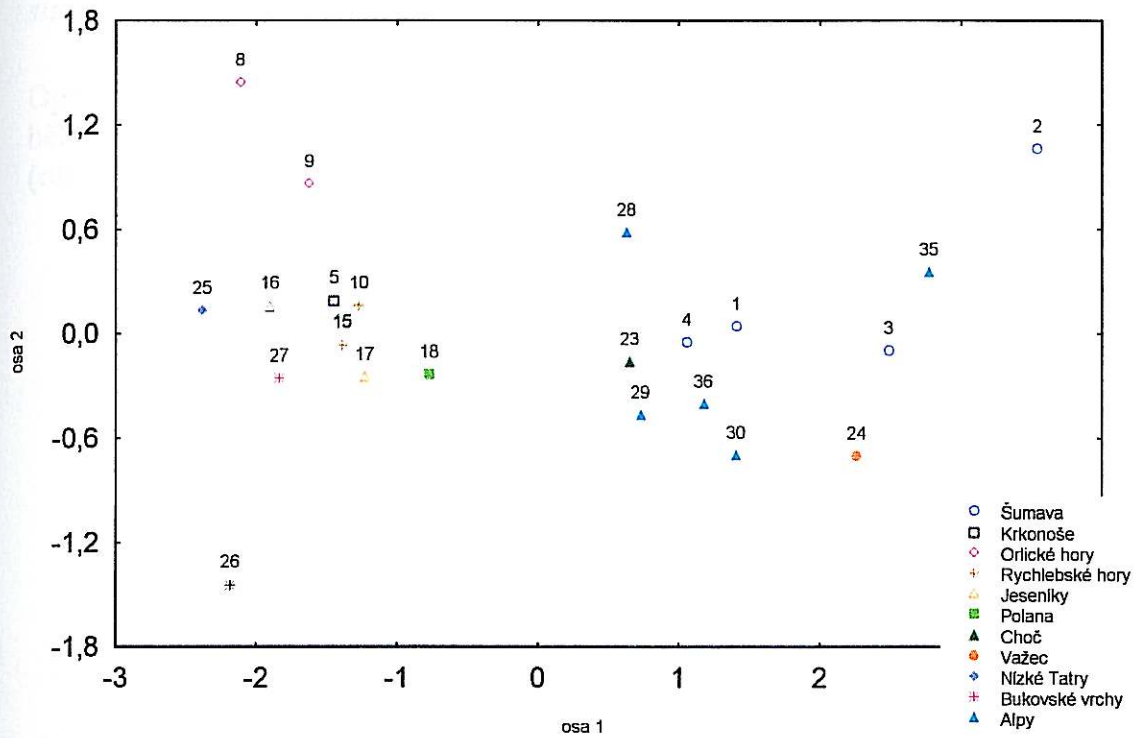
Obr. 110: *Melampyrum sylvaticum* - analýza hlavních komponent (průměry populací, poměrové znaky na listenech)

Variabilita vysvětlená první PCA osou:
65.66 %, prvními třemi osami: 93.99 %

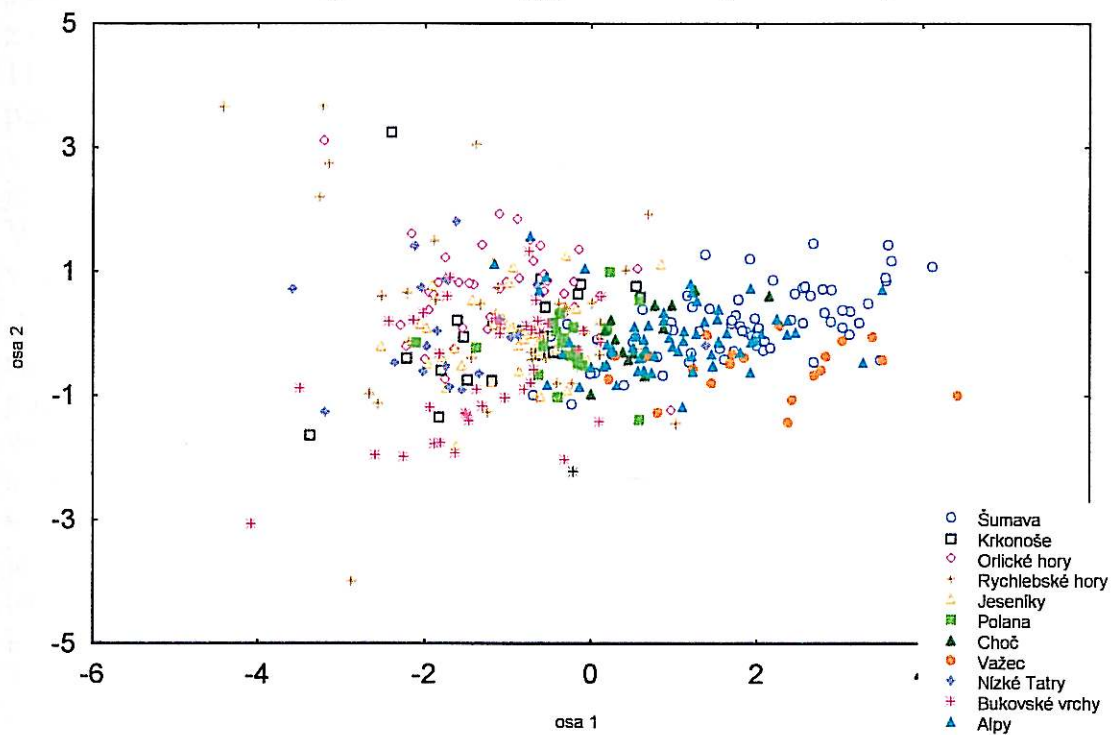


Obr. 111: *Melampyrum sylvaticum* - analýza hlavních komponent (jednotlivé rostliny, poměrové znaky na listenech)

Obr. 112: *Melampyrum sylvaticum* - Analýza hlavních komponent (průměry populací, poměrové znaky na listenech)



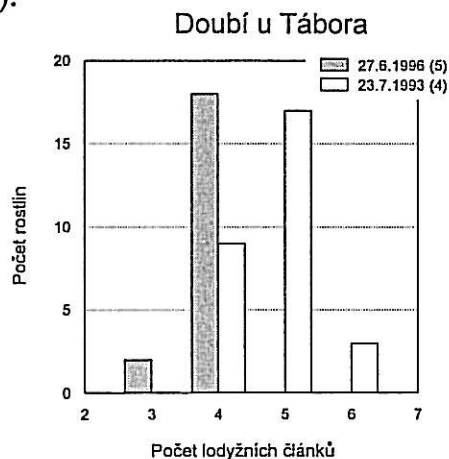
Obr. 113: *Melampyrum sylvaticum* - Analýza hlavních komponent (jednotlivé rostliny, poměrové znaky na listenech)



4.4 *Melampyrum subalpinum*

Statistické charakteristiky jednotlivých populačních vzorků jsou v souboru *statsub.xls*, základní data pak v souboru *sub.sta* na přiložené disketě.

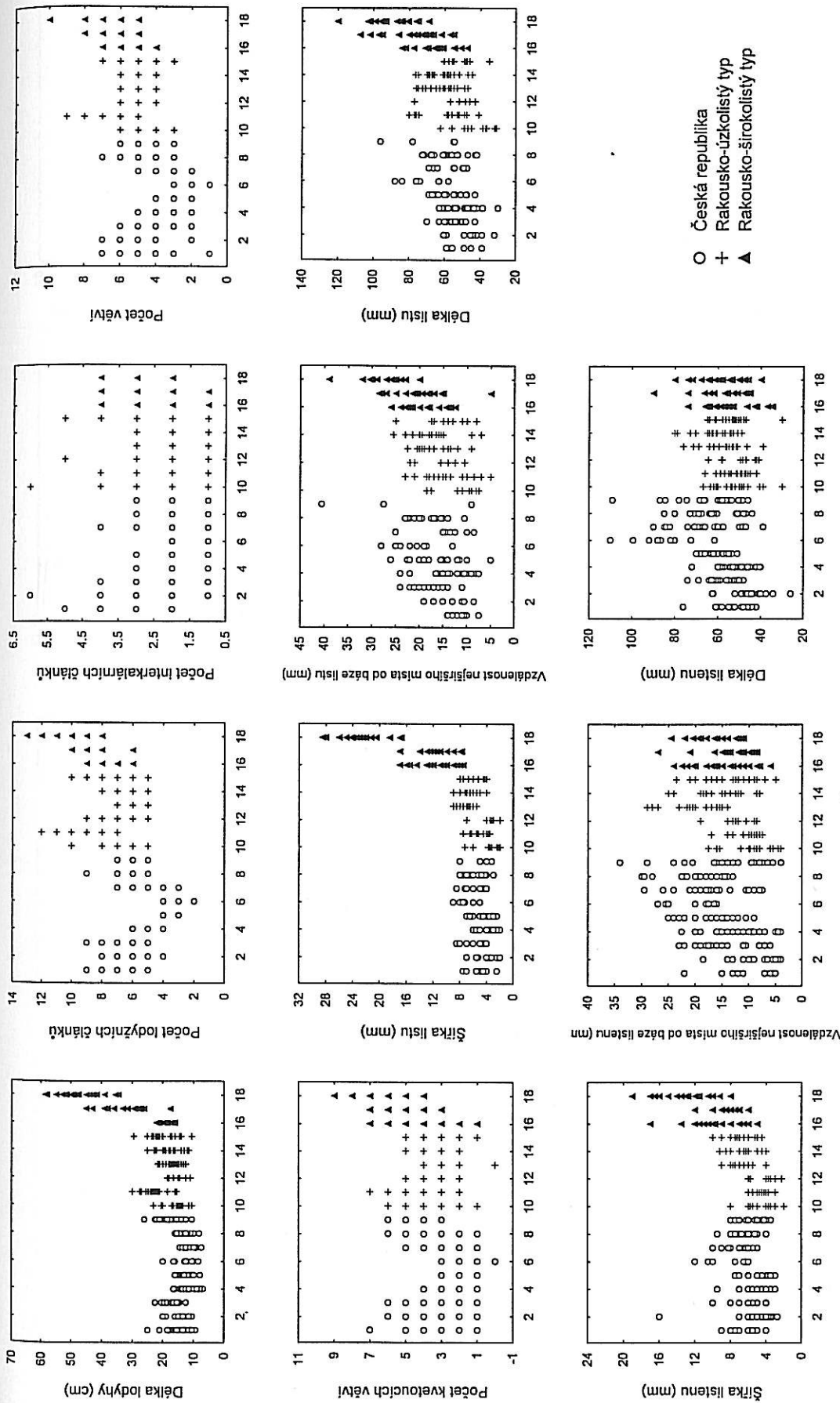
Detailní studium sezónních znaků nebylo u tohoto druhu prováděno. Opakovaná měření jedné populace v různých letech ale naznačují, že průběh změn během vegetační sezóny bude obdobný jako u jiných druhů, zejména *M. nemorosum* (obr. 114).



Obr. 114: Porovnání počtu lodyžních článků v jedné populaci *Melampyrum subalpinum* v různých letech.

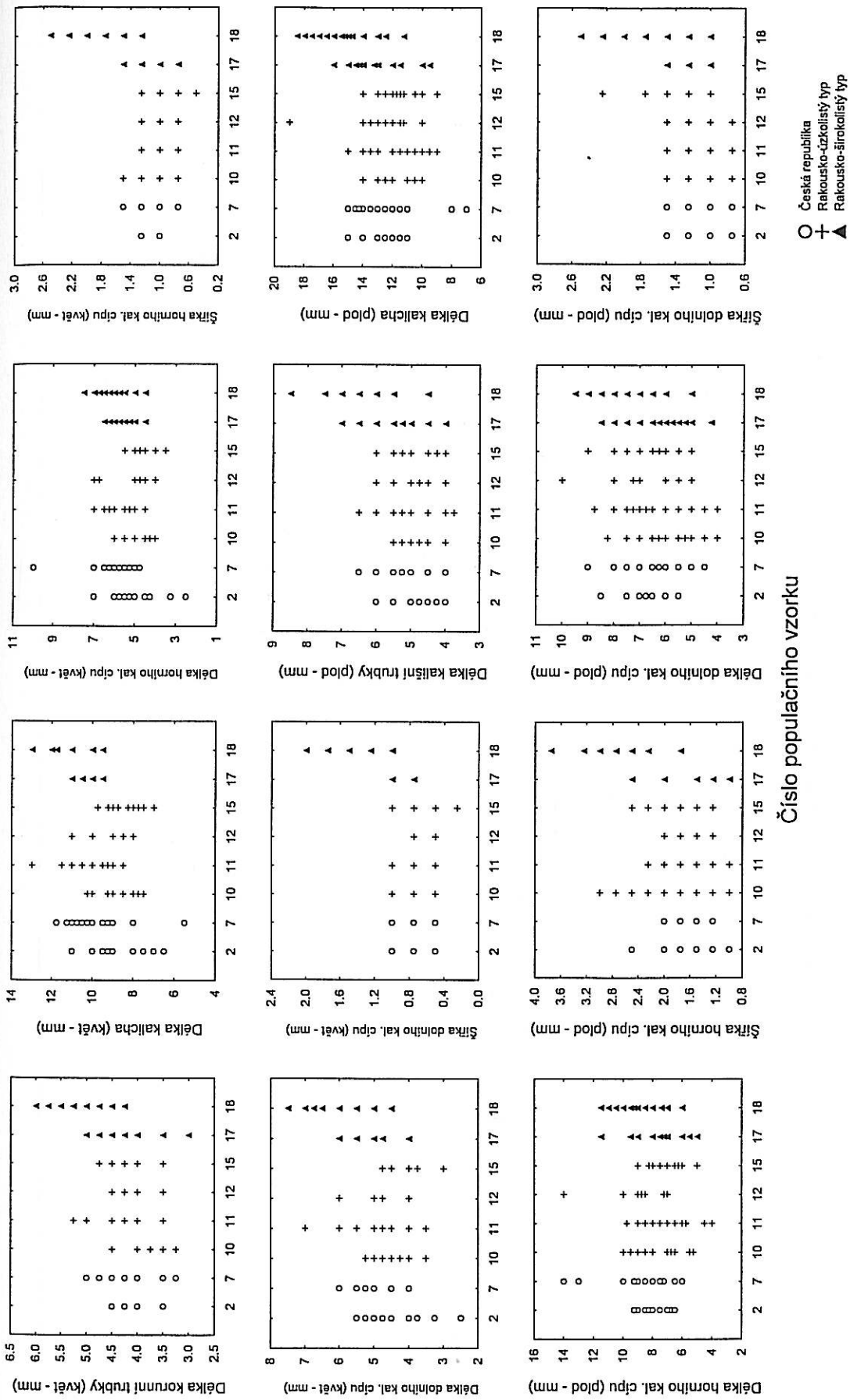
Druh byl zkoumán především z pohledu vzájemného vztahu populací rakouských a českých. Jak ze studia herbářů a vlastní terénní zkušenosti, tak z prací některých předchozích autorů (viz diskuse) je zřejmé, že se na rakouském území vyskytují různé typy populací. V některých převládají úzkolisté rostliny, v jiných širokolisté. Proto byly též studované populace rozděleny do tří skupin: populace z České republiky, rakouské úzkolisté a rakouské širokolisté populace. Na obrázcích 115a-c je provedeno porovnání všech zjištěných hodnot znaků v jednotlivých populacích. Z obrázků je patrné, že mezipopulační variabilita je u řady znaků ve všech skupinách vysoká. Je však rovněž zřetelné, že velice podobná variabilita je ve skupině populací z České republiky a v úzkolístých populacích rakouských. V řadě znaků se širokolisté rakouské populace značně odlišují. Zde je užitečné si všimnout, že tři studované širokolisté populace se vzájemně liší dost výrazně.

Vzhledem k velkým rozdílům mezi jednotlivými populacemi neumožňuje shromážděný materiál provést nějaké skutečně statisticky významné testování potenciálních rozdílů mezi těmito třemi skupinami populací. Zjištěné hodnoty však velmi silně podporují myšlenku, že není rozdíl mezi populacemi z České republiky a úzkolístými populacemi rakouskými. Tento názor bude důkladněji rozebrán v diskusi. Podporují jej především výsledky shlukové analýzy provedené jak na průměrných hodnotách populací (obr. 116), tak na jednotlivých rostlinách (obr. 117). Výsledky prováděné různými metodami dávají obdobné výsledky. Rostliny z Čech jsou řazeny do společných shluků s úzkolístým typem rakouským. Téměř všechny širokolisté rostliny z populace č. 18 tvoří samostatný shluk, oddělený od všech ostatních rostlin. Jak ve shlukové analýze tak v analýze hlavních komponent nebyly použity následující znaky, které nejsou pro studovaný problém významné: délka lodyhy, počet lodyžních a interkalárních článků a počet větví a kvetoucích větví.

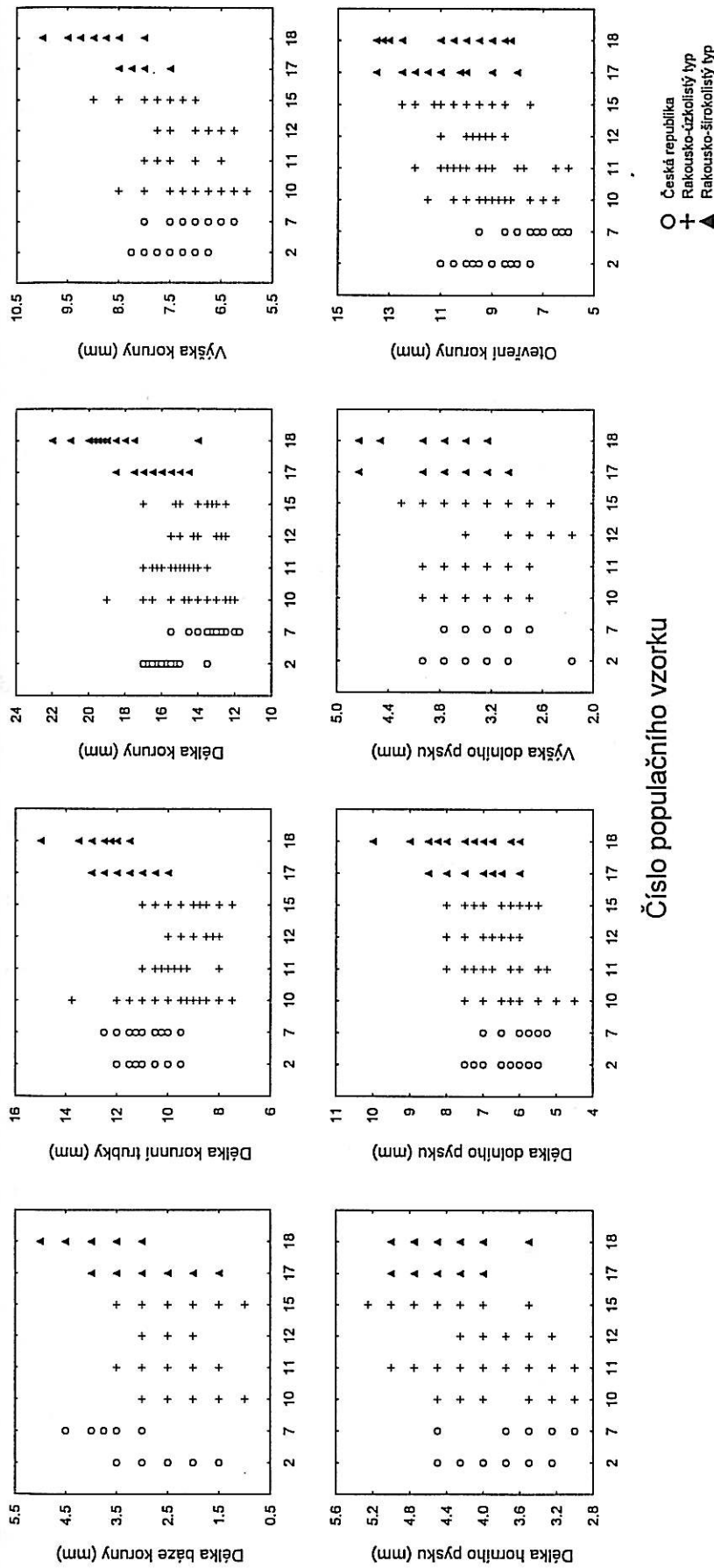


Číslo populačního vzorku

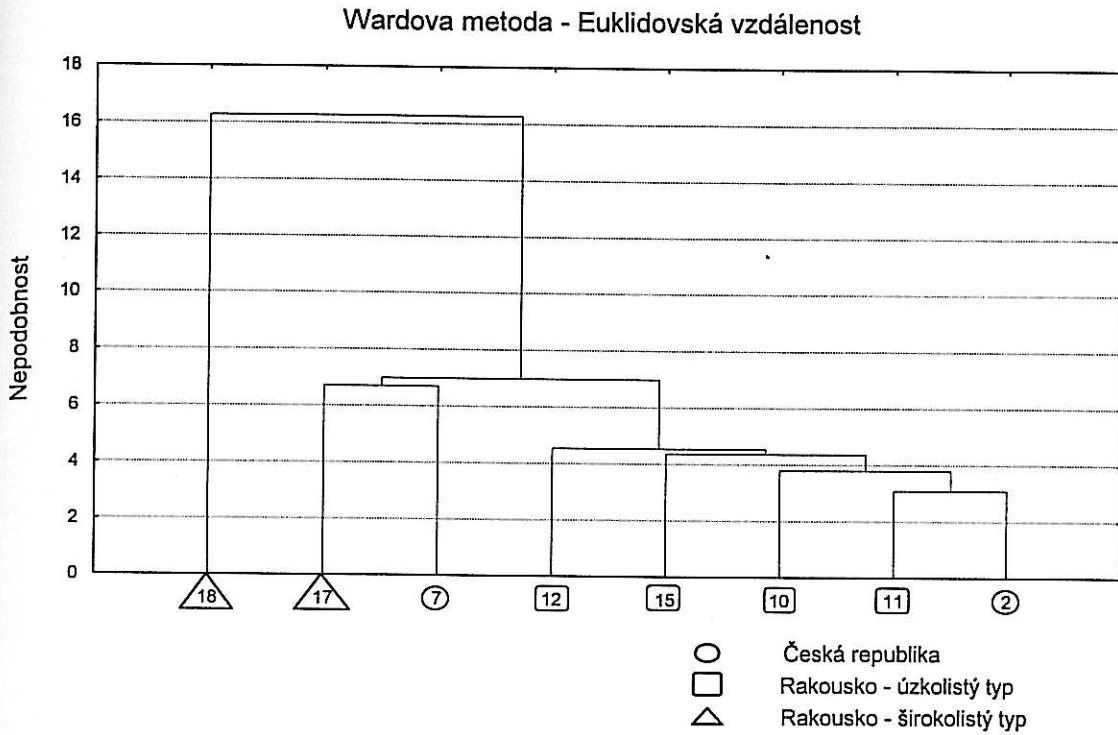
Obr. 115a: Porovnání všech zjištěných hodnot sezónních znaků v populačních vzorcích *Melampyrum subalpinum* z různých oblastí



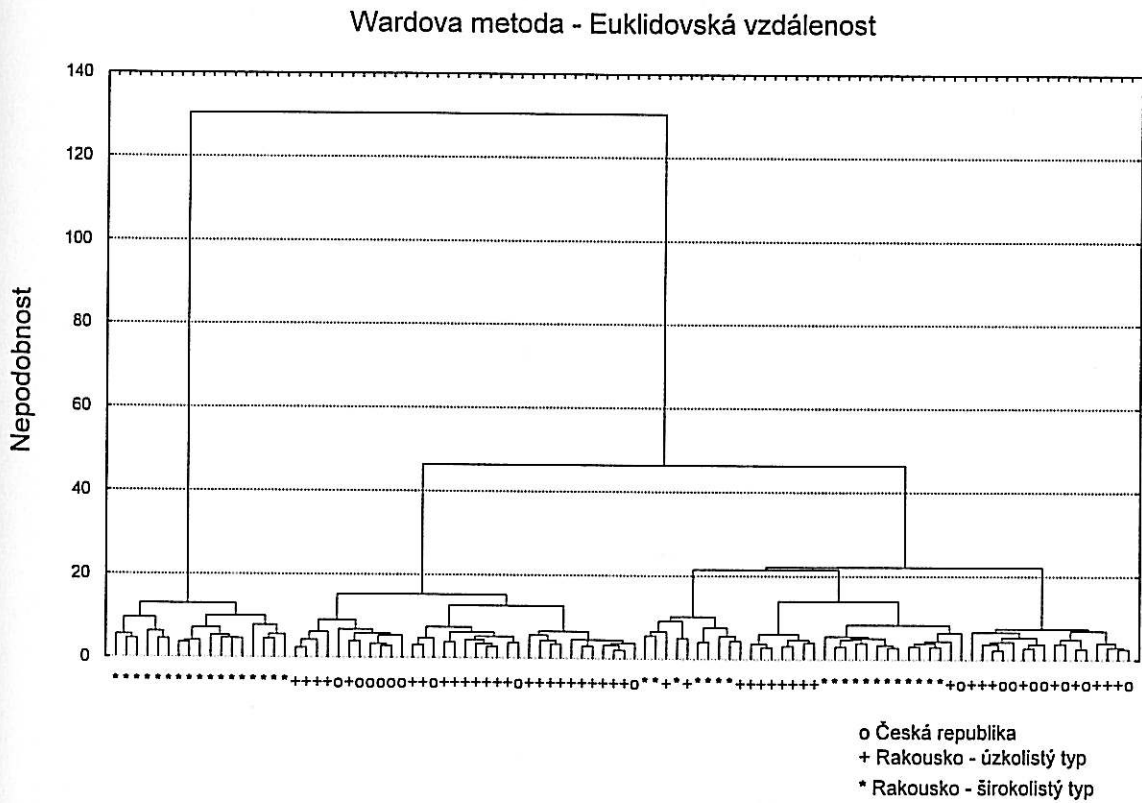
Obr. 115b: Porovnání všech zjištěných hodnot znaků na kalichách v populačních vzorcích *Melampyrum subalpinum* z různých oblastí



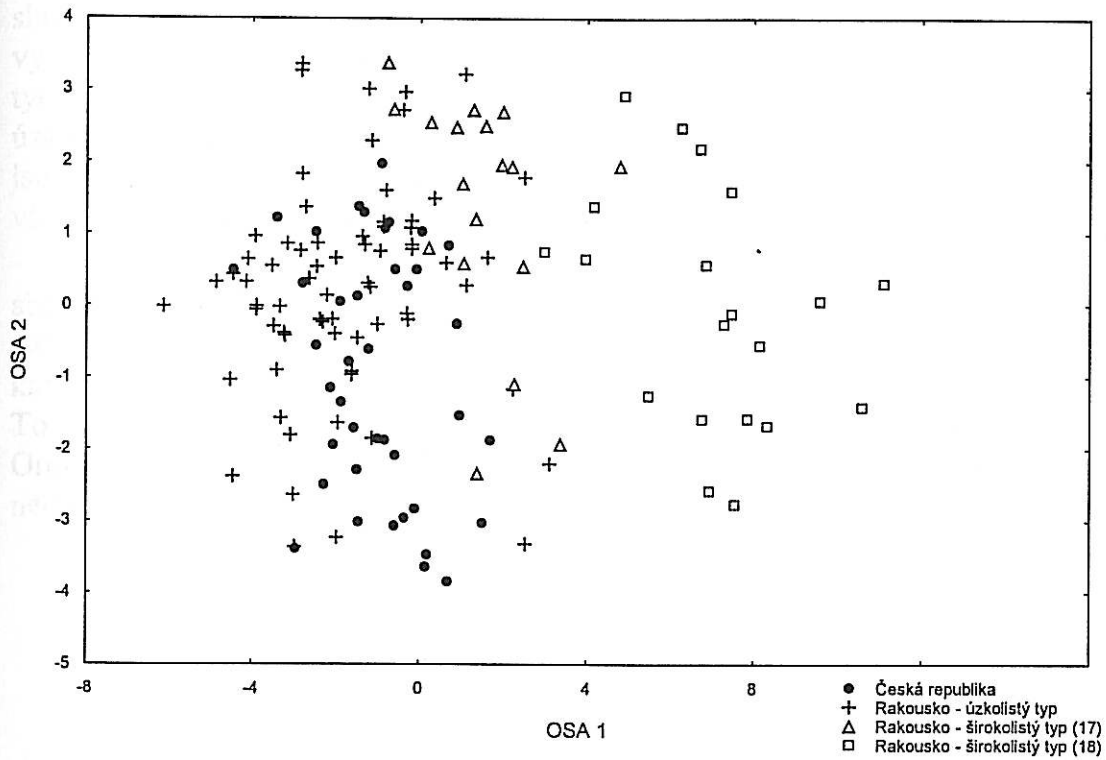
Obr. 115c: Porovnání všech zjištěných hodnot znaků na koruně v populačních vzorcích *Melampyrum subalpinum* z různých oblastí



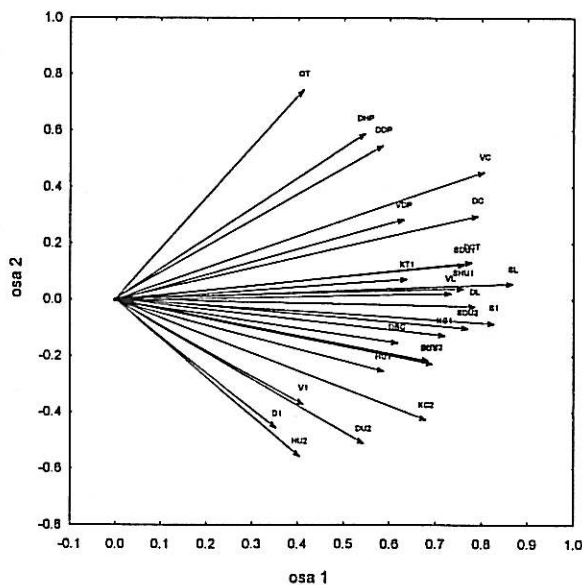
Obr. 116: *Melampyrum subalpinum* - výsledný dendrogram shlukové analýzy Wardovou metodou (průměry populací)



Obr. 117: *Melampyrum subalpinum* - výsledný dendrogram shlukové analýzy Wardovou metodou (jednotlivé rostliny)



Obr. 118: *Melampyrum subalpinum* - Analýza hlavních komponent (všechny rostliny)

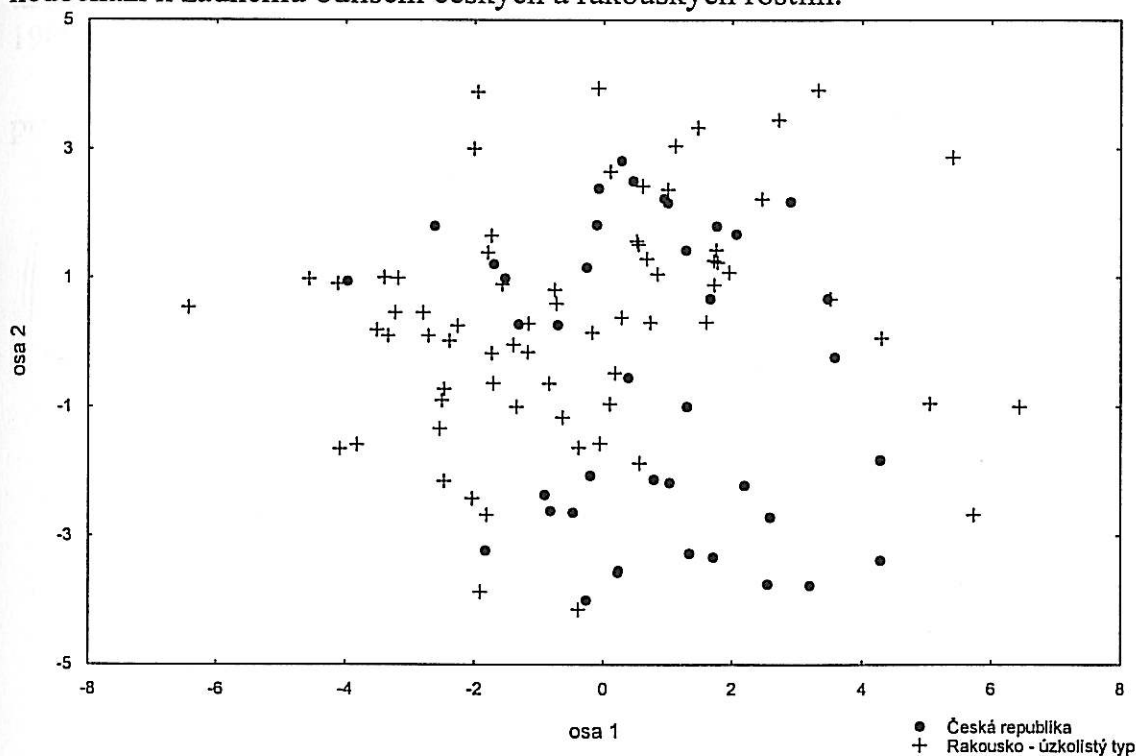


Obr. 119: *Melampyrum subalpinum*
Analýza hlavních komponent
(všechny rostliny - znaky)

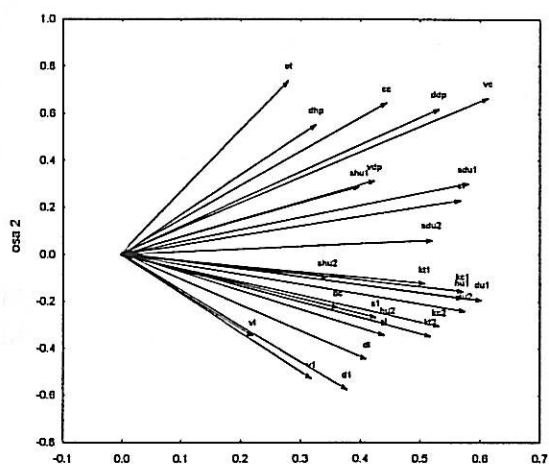
Velice podobné výsledky je možno získat analýzou hlavních komponent. Na obrázcích 118 a 119 jsou výsledné ordinační diagramy této analýzy provedené na všech měřených rostlinách. V případě scházejících hodnot rozměrů listů a listenů byly tyto doplněny průměrnými hodnotami v příslušném populačním vzorku. Analýza provedená pouze na rostlinách s úplným souborem znaků dává zcela

shodné výsledky. První PCA osa vysvětluje 45.15 % variability, první tři PCA osy vysvětlují 63 %. Na obrázku jsou různými symboly označeny rostliny z různých typů populací. Je zřejmé, že se spolu víceméně prolínají rostliny české a rakouské úzkolisté. Odlišují se pouze rostliny širokolisté z populačního vzorku č. 18, které jsou poměrně dobře první osou oddělovány. Za povšimnutí stojí, že prakticky všechny znaky jsou vzájemně korelovány.

Aby byl odstraněn vliv širokolistých rostlin byla provedena ještě jedna analýza hlavních komponent a to pouze na rostlinách českých a rakouských úzkolistých (pop. vz. č. 2, 7, 10, 11, 12, 15). Vysvětlené procento variability třemi kanonickými osami nedosahuje v tomto případě ani 50 % (48.66 - 1. osa 22.07). To nasvědčuje tomu, že analyzovaný vzorek rostlin je poměrně homogenní. Ordinační diagramy jsou na obr. 120 a 121 a je z nich zřejmé, že ani v tomto případě nedochází k žádnému odlišení českých a rakouských rostlin.



Obr. 120: *Melampyrum subalpinum* - Analýza hlavních komponent (úzkolisté rostliny)



Obr. 121: *Melampyrum subalpinum*
Analýza hlavních komponent
(úzkolisté rostliny - znaky)

5. Diskuse

5.1 *Melampyrum nemorosum* L.

5.1.1 Porovnání dosavadních klasifikací s výsledky

Proměnlivostí sezónních znaků se u druhu *M. nemorosum* nezabývala žádná detailní studie. Pod vlivem teorie sezónní proměnlivosti jsou od doby Ronnigera (RONNIGER 1911) v tomto druhu rozlišovány 3 „sezónní taxony“ (SOÓ 1927, SOÓ et WEBB 1972, GARCKE 1972, HARTL 1974, ROTHMALER 1994.). Všechny tři taxony jsou rovněž udávány z našeho území (DOMIN 1935, DOSTÁL 1950, 1982, 1989).

Ronniger podle užívaného schématu hodnotil tyto typy jako poddruhy a uvedl pro ně následující popisy a jména:

- * Aestivální typ - *M. n.* subsp. *moravicum* (H. BRAUN) RONN. - „Internodien wenige, die untersten sehr gestreckt, Kotyledonen zur Blütezeit meist vorhanden und frisch. Stengel meist einfach, oder mit wenigen, steil nach aufwärts gerichteten Ästen; mittlere Stengelblätter länglich-lanzettlich, selten mehr als 10 mm breit“.
- * Montikolní typ - *M. n.* subsp. *silesiacum* subsp. *nova* - „Pflanze verzweigt (1-4 Astpaare); Interkalarblattpaare fehlend; Internodien ziemlich zahlreich; mittlere Stengelblätter länglich-lanzettlich, an der Basis am breitesten; Kotyledonen zur Blütezeit gewöhnlich verwelkt oder abgefallen“.
- * Autunnální typ - *M. n.* subsp. *nemosum* - „Internodien zahlreich, die unteren nicht gestreckt; Kotyledonen zur Blütezeit fast stets verwelkt oder abgefallen; Pflanze sparrig verzweigt, zwischen der obersten Verzweigung und dem untersten Blütenpaar sind an der Hauptachse Interkalarblattpaare eingeschaltet. Mittlere Stengelblätter eiförmig oder eilänglich, 15-35 mm breit“.

Soó pak ve své monografii charakterizoval jednotlivé poddruhy pořadím uzlin, na kterých má začínat květenství a počty párů interkalárních listů. Tyto hodnoty je možno snadno převést na počty lodyžních a interkalárních článků a ty jsou uvedeny v následující tabulce.

Tab. 13: Počty lodyžních a interkalárních článků udávané pro poddruhy *M. nemorosum* (Soó 1926-1927)

Znak	subsp. <i>moravicum</i>	subsp. <i>silesiacum</i>	subsp. <i>nemosum</i>
Počet lodyžních článků	2-4(-5)	5-6	7-9
Počet interkalárních článků	0-1	1(-2)	3-5

Rozlišovací znaky použité Ronnigerem a upřesněné Soóem byly pak přejímány s drobnými úpravami (či někdy nepřesnostmi) i v pozdějších pracích dalších autorů.

Z výsledků studia variability populací v přírodě je však celkem zřejmé, že zkoumané populace je možno poměrně dobře rozdělit pouze do dvou skupin - na časné a pozdní typy. Rozpětí počtu článků v populacích *M. nemorosum* totiž zcela běžně zahrnuje čtyři články a velice často jsou v jedné populaci zastoupeny právě rostliny s 5 až 8 a někdy i více lodyžními články. Počet interkalárních článků je ve skutečnosti v časných i pozdních populacích velice podobný (zcela převládají rostliny s 1 až 2 interkalárními články). Nelze v žádném případě od sebe dělit rostliny podle toho, zda mají jeden a nebo více interkalárních článků. Zvláště v pozdních populacích je však dosti silně korelován počet interkalárních článků s počtem všech článků a proto rostliny s mimořádně velkým počtem lodyžních článků mají i mimořádně velký počet interkalárních článků a tyto hodnoty jsou pak zřejmě uváděny jako typické pro autunnální typ.

Rostliny řazené staršími autory k subsp. *silesiacum* částečně představují pouze velmi časné rostliny pozdního typu, které mají menší počet lodyžních článků, než je průměrná hodnota v populacích za jejich plného květu. Jejich větve obvykle ještě nekvetou a zatím směřují vzhůru, často mají poměrně široké listy a ještě zachované dělohy. Takovýto habitus se však rychle změní, protože větve se prodlouží, začnou kvést a nesměřují pak již tak zřetelně vzhůru. Dělohy a často jakoby masité listy rychle opadají. Velice typické rostliny tohoto charakteru se například vyskytovaly v populačních vzorcích číslo 47 a 68 v polovině června. Přestože se mi zatím bohužel nepodařilo revidovat typové položky, viděl jsem 2 položky určené Ronnigerem jako *M. n.* subsp. *silesiacum* (*Burgenland: Nächst Weißenbach (bei Lockenhaus), an der Straße gegen Langeck, 3.6.1922, H. Neumayer, WU; Fl. silesiaca exsiccata, ed. 1926, no. 125, Bunzlau: Schweizerhaus - 6.6.1926 - R. Callier et H. Exner, PRC*). Skutečně šlo o rostliny pozdní na úplném počátku květu, které se vyskytují v řadě populací pozdního typu *M. nemorosum* a nelze je v žádném případě hodnotit jako samostatný taxon. Další exsikáty sbírky Flora silesiaca exsiccata no. 121 - 124, které byly sbírány v pozdější době vegetační sezóny (11.-30.7. 1926) pocházejí rovněž z okolí Bunzlau. Jeden z nich je dokonce označen „Oberhalb des Schwarzerhauses“ a všechny jsou determinované Ronnigerem již jako *M. n.* subsp. *nemorosum*.

Na druhé straně byly jistě často do tohoto taxonu řazeny též pozdnější rostliny z populací časných, které mají větší počet lodyžních článků než jsou průměrné hodnoty celých populací, mají v této době již nápadné a dokonce často kvetoucí větve (více než se uvádí pro subsp. *moravicum* (Ronnigerův popis, tab. 16)) a dělohy už jsou opadané. Opět v herbáři WU je uložena položka revidovaná Ronnigerem jako subsp. *silesiacum* (*Oberösterreich: Wald an der Kapelle Georgenberg bei Michalsdorf, 26.5.1912, Wettstein*). S největší pravděpodobností se v tomto případě jedná o typ časný, ale s určitostí se to z dostupného materiálu nedá potvrdit.

Ostatně někteří autoři nepřijali nikdy dělení na tři taxony anebo rozlišili ve studovaném materiálu pouze dva z nich. Jasiewicz uvádí z celého území Polska pouze *M. moravicum* a *M. silesiacum* (JASIEWICZ 1958). Na základě studia herbářového materiálu sestavil tabulku procentického zastoupení počtu článků do počátku květenství a počtu párů interkalárních listů. Tyto hodnoty jsou převedeny na počet lodyžních článků a interkalárních článků v tabulce 14. S velkou

pravděpodobností lze předpokládat, že do znaku „*nodorum* (*a basi ad inflorescentiae initium*) *numerus*“ již nezahrnoval uzlinu s prvními květy a proto se tato hodnota shoduje s počtem lodyžních článků.

Tab. 14: Procentické zastoupení hodnot počtu lodyžních a interkalárních článků udávané pro poddruhy *M. nemorosum* z území Polska (JASIEWICZ 1958)

Poddruh	Počet lodyžních článků								Počet nálezek	Počet interkalárních článků			Počet nálezek
	3	4	5	6	7	8	9	0-1		2	3		
subsp. <i>moravicum</i> (%)	23	47	29	1					91	94	6		89
subsp. <i>silesiacum</i> (%)		1	5	18	38	33	5		359	55	44	1	357

Přestože počet interkalárních článků je menší než se uvádí pro *M. n.* subsp. *nemosum*, celkové počty lodyžních článků spíše odpovídají hodnotám uváděným pro tento typ než pro *M. n.* subsp. *silesiacum*.

Procentické zastoupení počtu článků i interkalárních článků se poměrně dobře shoduje s počty zjištěnými i v předkládané studii pro časné a pozdní populace, které jsou uvedeny v tabulce 15. U pozdního typu sice uvádí Jasiewicz poněkud větší procentické zastoupení rostlin s větším počtem článků, ale rozdíly jsou naprosto pochopitelné při tak ohromné variabilitě studovaného materiálu. Navíc metodiky při sběru dat byly zcela odlišné a není jasné, které rostliny Jasiewicz ještě považoval za ten, který poddruh, protože při nedostatečném počtu rostlin z jedné lokality je z herbářového materiálu často obtížné rozhodnout ke kterému typu rostliny patří.

Tab. 15: Procentické zastoupení hodnot počtu lodyžních a interkalárních článků pro časný a pozdní typ populací *M. nemorosum* ve studovaném materiálu.

Populace	Počet lodyžních článků											Počet interkalárních článků				Počet rostlin
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	0-1	2	3	4	
časné (%)	0.3	5.5	38.7	38.7	14.6	0.9	1.2	0.1				63.5	31.0	5.1	0.4	765
pozdní (%)			0.4	4.1	19.6	37.2	25.9	11.2	1.5	0.0	0.1	51.5	42.1	5.6	0.8	1007

CVELEV (1981) udává pro *M. n.* subsp. *nemosum* 3-5 lodyžních článků a 2-4 interkalární články, pro subsp. *moravicum* uvádí (1-)2-3 lodyžní články a 0-1 interkalární článek. Rovněž zpochybnil poddruh *M. n.* subsp. *silesiacum* a píše, že rozdíly mezi subsp. *nemosum* a subsp. *silesiacum* jsou na území evropské části SSSR velmi nezřetelné.

Co se týká ostatních sezónních znaků - zejména počtu větví a počtu kvetoucích větví, ty jsou ještě mnohem více proměnlivé než počet článků. V tabulce 16 je uvedeno procentické zastoupení rostlin s jednotlivými počty větví a kvetoucích větví pro časný i pozdní typ populací.

Tab. 16: Procentické zastoupení hodnot počtu párů větví a kvetoucích větví pro časný a pozdní typ populací *M. nemorosum* ve studovaném materiálu.

Populace	Počet párů větví									Počet rostlin
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
časné (%)	1.8	14.0	31.6	36.3	14.8	1.3	0.1			765
pozdní (%)		0.2	1.3	9.7	23.5	40.0	21.6	3.4	0.2	1007
	Počet párů kvetoucích větví									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
časné (%)	37.1	41.4	19.3	1.6	0.5					765
pozdní (%)	2.6	12.2	26.3	31.3	18.1	7.0	2.2	0.3		1007

Z těchto přehledů je zřejmé, že ve skutečnosti časný typ bývá více větven než se uvádí (nejčastěji 2-3 páry větví), dokonce zpravidla je vyvinut jeden pár kvetoucích větví. V populacích pozdních je zcela běžný počet větví od 3 do 6, což z větší části zahrnuje jak hodnoty udávané pro *M. n.* subsp. *nemorosum* tak i hodnoty pro subsp. *silesiacum* a znovu potvrzuje, že nelze tyto typy rozlišovat.

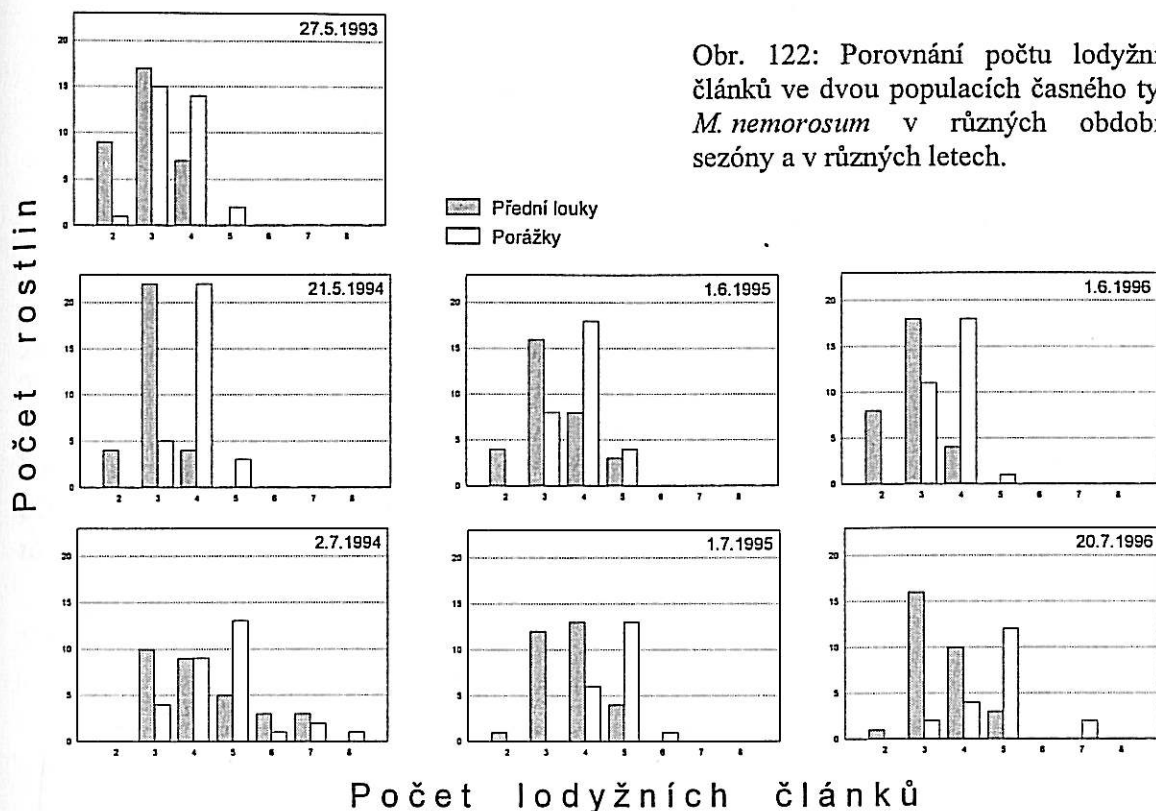
Šikmé nebo vodorovně odstálé postavení větví a dále též přítomnost děloh jsou ještě mnohem více ovlivňovány fenologickým stavem populace a podmínkami prostředí než samotné počty. Mění se obvykle v průběhu kvetení i na jediné rostlině.

Z pohledu sezónní proměnlivosti lze tedy nepochybně ve studovaném druhu rozlišit pouze 2 taxony.

5.1.2 Volba vhodné taxonomické kategorie

Jakou kategorii oběma taxonům přiřadit není zcela jednoduchá otázka. Povaha variability a zřejmě i vzniku těchto jednotek jsou totiž velice specifické.

- 1) Nelze si tyto taxony představovat jako homogenní jednotky. Každá populace je do jisté míry odlišná a svými sezónními znaky pravděpodobně přizpůsobená okolním podmínkám. Je to zřejmé z některých zjištěných údajů i ze studia herbářového materiálu. Na obr. 122 je porovnán počet lodyžních článků na dvou blízkých, velice podobných lokalitách časného typu *M. nemorosum* v různých obdobích doby květu i v různých sezónách. Je z něj zřejmé, že ač jsou na první pohled populace velmi podobné jsou mezi nimi konstantní rozdíly v počtu lodyžních článků. Tato vnitřní nejednotnost se samozřejmě týká jak časných tak pozdních populací.
- 2) Přestože se časný typ vyskytuje v určitých oblastech mnohem hojněji (zejména severní Evropa) než v jiných, je jeho výskyt roztroušen v celém areálu typu pozdního.
- 3) Na základě předchozích dvou bodů a rovněž na základě toho, že obdobné typy se vyvinuly v řadě příbuzných druhů a rodů lze velice oprávněně předpokládat, že diferenciací populací probíhala polytopně a s největší pravděpodobností nemají populace shodného fenologického typu společný původ.



Je tedy možno při takovémto charakteru proměnlivosti vůbec vymezit nějaké vnitrodruhové taxony?

Na rozdíl od některých jiných druhů, které budou diskutovány později, se domnívám, že právě v případě *M. nemorosum* toto možné a vhodné je ze tří důvodů.

- 1) Populace se diferencovaly do dvou dosti nápadně morfologicky odlišných skupin, mezi kterými je pouze omezené množství přechodů.
- 2) Obě skupiny se minimálně ve střední Evropě, ale s největší pravděpodobností v celém areálu (GANĚŠIN 1916) liší dosti výrazně též ekologickými nároky.

* Časné populace se vyskytují téměř výhradně na specifickém typu živinami poměrně bohatých, nejčastěji jednosečných, druhově mimořádně pestrých, „orchidejových“ luk. Zcela typickým příkladem jsou luční porosty v Bílých Karpatech, kde se dnes zřejmě tento typ vyskytuje nejhojněji v celé střední Evropě. Pro představu je tento typ luk doložen fytoocenologickými snímky ze dvou blízkých lokalit. Snímky jsou uvedeny v příloze III. Dost podobného charakteru jsou anebo alespoň kdysi byly lokality ostatní, kde jsem tyto časné populace sám mohl vidět - Babínské louky v Českém středohoří a širší okolí Kremnice na Slovensku. Řada lokalit je v herbářích doložena z oblastí horního toku Váhu, Hronu a Popradu. Rovněž v těchto územích byly v minulosti hojné louky alespoň částečně podobného charakteru. Mně se bohužel v této oblasti nepodařilo nalézt zcela typické populace, přestože některé mají větší procento rostlin časnějšího typu (např. rostliny z Choče - populační vzorek č. 35).

* Pozdní populace rostou nejčastěji v listnatých lesích, v křovinách a jejich lemech. Pokud se vyskytují na lokalitách nelesních, jsou to obvykle křovinaté výslunné stráně, bez pravidelného obhospodařování. Na sekané louky mohou vzácně zasahovat do okrajů z okolních lesů a křovin.

3) Jak dokazují umělé výsevy, rozdíly v sezónních znacích mezi populacemi jsou dobře geneticky fixovány.

Skutečně nejvhodnějším řešením pro hodnocení této proměnlivosti je použití zvláštní kategorie - např. ekotyp, jak to udělali Soó a Webb (SOÓ et WEBB 1972). Takovouto kategorii je možno zcela jednoznačně definovat podle povahy variability a vzniku jednotek, které označuje. Pokud však chceme použít obvyklé vnitrodruhové kategorie máme na výběr vlastně dvě - subspecii a varietu. Zjištěná diferenciací obou typů je totiž již mnohem výraznější a komplexnější než případy, které je možno hodnotit kategorií forma.

Povaha variability v obou skupinách se mnohem více blíží vymezení variety v chápání Stuessyho než jeho chápání subspecie (STUESSY 1990):

- a) úplný překryv areálů obou typů
- b) významné morfologické rozdíly pouze v jednom souboru vzájemně korelovaných znaků
- c) omezené výskyty společných populací a s největší pravděpodobností též hybridních rostlin.

Na druhou stranu je však třeba uvážit, zda poměrně dobrá izolace ekologická a fenologická nemůže alespoň do jisté míry nahradit izolaci geografickou, a zda z pohledu praktického by nebylo lepší hodnotit oba typy jako poddruhy. Sám Stuessy doporučuje raději zachovat tradiční hodnocení jednotek (pokud jsou používány subspecie pak subspecie a pokud variety pak variety) v případech, kdy není zcela jednoznačně doloženo, že se jedná o druhý typ kategorie. Navíc Stuessy v závěru diskuse o hodnocení vnitrodruhových taxonů do budoucna doporučuje používání pouze jediné kategorie. Jeho návrh zní subspecie (STUESSY 1990).

V rodě *Melampyrum* byly hodnoceny sezónní typy již nejrozličnějším způsobem. Jistě zcela nejčastějším a tradičním hodnocením těchto typů je hodnocení subspecifické (např. RONNIGER 1911, SOÓ 1926-1927, DOSTÁL 1950, 1989, ROTHMALER 1994), avšak v některých významných pracích jsou hodnoceny též jako variety (BECK 1893, HARTL 1974). Hodnocení na úrovni variety má velikou přednost, protože umožňuje odlišit od sebe proměnlivost geografickou, která hraje v některých skupinách rodu *Melampyrum* (a to právě v okruhu *M. nemorosum*) velmi významnou roli, od proměnlivosti sezónní, která víceméně prolíná všemi ostatními jednotkami a nevykazuje téměř žádnou geografickou vazbu. Vlastní geografický areál populací označovaných jako subspecie je zdůrazněn i v pojetí této kategorie pro Květenu ČR (CHRTEK, KOVANDA, SKALICKÝ 1988).

Na základě výše uvedených důvodů hodnotím tedy oba typy populací *M. nemorosum* jako variety s vědomím, že se nejedná o žádnou „plívu“ či „odpadní koš“, ale o plnohodnotnou kategorii, která podle možnosti nejlépe vyjadřuje zjištěnou povahu proměnlivosti a vzniku příslušných taxonů.

5.1.3 Nomenklatura

Jak se ukázalo v průběhu studia, je z pohledu nomenklatorického situace velice komplikovaná.

Pozdní typ populací je vhodné označit *M. n.* var. *nemosum*. Fischer lektotypifikoval *Melampyrum nemorosum* položkou v Linného herbáři no. 760.3 (LINN) s poznámkou „... agrees very well with the typical *M. nemorosum* s. str. (or subsp. *nemosum*) and is therefore chosen here as lectotype.“ (FISCHER 1997). Vycházel při tomto tvrzení zřejmě z toho, že rostlina z citované položky má 2 interkalární články a to podle popisů skutečně odpovídá *M. n.* subsp. *nemosum*. Bohužel však toto zdaleka neplatí a zmiňovaná rostlina není úplná, takže není zřejmé kolik byl celkový počet článků. Kromě dvou interkalárních článků má již jen část prvního článku pod nejhořejším párem větví. Protože jsou články poměrně dlouhé není zcela vyloučeno, že se může jednat o časný typ rostlin. Ze stanoveného lektotypu to však již asi nikdo nepozná. Domnívám se, že v tomto případě by bylo vhodným řešením, které umožňuje nový kód (viz GREUTER 1995 - čl. 9.7.), stanovení epitypu. Ten by měl být vybrán z rostlin jednoznačně pozdního charakteru.

Ještě mnohem komplikovanější je však situace u populací časného charakteru. Heinrich Braun popsal v roce 1884 (BRAUN 1884) nový druh *M. moravicum*. Všichni pozdější autoři (Beck, Ronniger, Soó, Hartl) používali tohoto bazionymu v různých kategoriích pro označení časných populací.

Braun ve své diagnose píše „*Caulis erectus, simplex vel parum ramosum, ramis brevibus, parce in angulis densius hirto-pubescentis, ceterum foliatus, superne flores numerosos in spicam densifloram coarctatos gerens... Planta 20-30 mm alta, folia 26 mm longa, 8-12 mm lata; bractae inferiores 20 mm longae, 10 mm latae, superiores 10-15 mm longae, 10 mm latae...*“ Přestože je kladen důraz na krátké větve a jejich malý počet, není z popisu vůbec zřejmé, že se jedná o časný typ, protože v něm není žádná zmínka o počtu článků. To by samozřejmě nemělo žádný význam, pokud by se přesto skutečně o tento typ jednalo. Všechny okolnosti však nasvědčují tomu, že Braun měl k dispozici pouze mimořádně chudě větvené a malé rostliny pozdního typu *M. nemorosum*.

V herbáři PRC je uložena položka obsahující 4 rostliny s následující schedou:

Flora moravica	
<i>Melampyrum subalpinum</i> Juratzka (p. var.)	
Vsetín: na travnatých a houštinatých stráních a kopcích za hutí	
19.8.1883	leg. Joh. Bubela

K položce je přiložen Braunův dopis Bubelovi nadepsaný „*Melampyrum nemorosum, subalpinum, var. moravicum* mihi“, který dále pokračuje „*Eine schöne zwischen M. grandiflorum KERNER und M. subalpinum JURATZKA stehende Form ...*“ V dopise Braun rovněž žádá Bubelu o exemplář této formy: „*Bitte um dieses Exemplar damit ich die Diagnose anfertigen kann.*“ Již v roce 1884 Braun popsal rostlinu jako nový druh *M. moravicum* a ve svém popise uvádí „*Planta pulcherimma ab amicissimo J. Bubela detecta, provenit in pratis fertilibus apricisque montium dictionis „Wsetin“ Moraviae.*“

№ 953

HERBARIUM UNIVERSITATIS
CAROLINAE PRAHA (PRC)



Obr. 123: Citovaná položka *Melampyrum nemorosum* sbíraná Bubelou s přiloženým dopisem H. Brauna (s největší pravděpodobností se jedná o izotypy)

Ke zmiňované položce je jako duplikát připojena položka další, která obsahuje 6 rostlin a k oběma položkám (není zřejmé, u které byla uložena původně) je přiložena kopie Braunova popisu druhu *M. moravicum* s ručně dopsanou lokalitou „Na výslunných lukách nad hutí, 24. 7. 1884, Jan Bubela“.

Celkem oprávněně se dá předpokládat, že Bubela našel u Vsetína v roce 1883 rostliny, které sebral a označil *M. subalpinum*. Poslal některou z nich Braunovi, který mu odpověděl způsobem výše uvedeným. Protože mluví o exempláři v jednotném čísle je pravděpodobné, že dostal od Bubely pouze jednu rostlinu, kterou si ponechal a popsal podle ní nový druh. Bubela pak v dalším roce zřejmě znovu navštívil lokalitu a nasbíral nové rostliny. Tomuto vysvětlení částečně napovídá i to, že 6 rostlin na druhé položce je v nepatrně časnější fázi kvetení. Tato druhá položka měla totiž být sbírána 24.7.1884, zatímco první, originální až 19.8.1883. Je tedy velmi pravděpodobné, že v případě 4 prvních rostlin se jedná o izotypy. Zda existuje též holotyp se mi zatím nepodařilo zjistit. S největší pravděpodobností je v popise tisková chyba a rostliny mají být vysoké 20-30 cm a nikoliv mm, protože takto malé rostliny si prakticky nelze u *M. nemorosum* představit.

Nicméně všechny rostliny ze zmiňovaných položek pocházejí z jedné populace a tuto je možno zcela nepochybně zařadit k populacím pozdním. Jedná se o rostliny poměrně malé, málo větvené, které zřejmě rostly na velice chudém stanovišti či neměly žádnou vhodnou hostitelskou rostlinu. Takové rostliny se občas nacházejí v normálních populacích *M. nemorosum*. Počet lodyžních, interkalárních článků a větví a kvetoucích větví u všech deseti rostlin z obou položek je uveden v následující tabulce.

Znak	Lodyžní články				Interkalární články			Větye						Kvetoucí větye		
	6	7	8	9	1	2	3	1	2	3	4	5	6	0	1	2
Počet rostlin	2	5	2	1	2	7	1	2	0	1	4	2	1	5	2	3

Dalším nepřímým důkazem toho, že na typové lokalitě *Melampyrum moravicum* žádný časný typ nikdy nerostl, je nepřeborné množství exsikátů sbíraných Bubelou v okolí Vsetína a často označených poznámkou locus classicus (Fl. Exs. Austro-Hung., no 1397 - Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov. no 469 - Schultz Herb. Norm., no 2243), které jsou uloženy téměř ve všech herbářích. Žádnou rostlinu z těchto exikátů nelze zařadit k časným populacím. Několik rostlin má sice pouze 3 lodyžní články, ale podle ostatních znaků je nutno považovat je za časnější rostliny z pozdního typu populací.

Přestože tedy všichni pozdější autoři používali bazionym *M. moravicum* H. BRAUN pro časně populace nelze na základě článku 7.4. Mezinárodního kódu botanické nomenklatury tohoto jména použít, protože jeho typ náleží do variety *nemosum* a lze jej tedy pouze zařadit do synonymiky *M. nemorosum* var. *nemosum*.

Jediným dalším jménem, které bylo použito pro časně populace je *M. n. subsp. zingeri* GANĚŠIN (GANĚŠIN 1916). Ganěšin popsal novou subspecii z vlhkých luk v okolí Petrohradu. Odlišuje svoji subspecii od časných populací středoevropských („*M. moravicum*“) užšími listy (2-5 mm) a listeny (4-14 mm).

I takovéto rostliny se však vyskytují v našich populacích a Ganěšinovy rostliny jsou pouze krajními projevy variability časných populací. Již Cvelev zpochybňuje tento taxon a doslova píše: „Мы не смогли обнаружить достаточно существенных различий между чехословацкими популяциями этого подвида (*M. n. subsp. moravicum*) и популяциями из европейской части СССР, выделяемыми С. С. ГАНЕШИНЫМ в особый подвид *subsp. zingeri* GANESCH.“ (CVELEV 1981). Též Čerepanov považuje *subsp. zingeri* pouze za synonymum *subsp. moravicum* (ČEREPANOV 1981).

K vyřešení této složité situace lze přistoupit několika způsoby.

- 1) Lze navrhnout jméno *M. moravicum* H. BRAUN ke konzervaci (viz čl. 14.9. Kódu). Je však sporné, zda jej lze považovat za všeobecně rozšířené a používané. Z důvodu značných taxonomických nejasností se totiž někteří autoři zcela vědomě vyhýbají vnitrodruhové klasifikaci a odkazují na další studium vnitrodruhových taxonů (ADLER, OSWALD et FISCHER 1994, EHRENDORFER et GUTERMANN 1973).
- 2) Druhou možností je použít jméno Ganěšinovo, provést jeho emendaci a kombinaci v kategorii variety. Ganěšin však ze svého poddruhu zcela jasně vyloučil část, která představuje hlavní náplň všech časných populací. Z toho důvodu nepovažují tuto možnost za vhodnou.
- 3) Počet publikovaných jmen v rodě *Melampyrum* dosahuje značného množství, přesto se však domnívám, že nejlepší možností je popsat časný typ populací *M. nemorosum* pod zcela novým jménem. Pravidla kódu (čl. 11.1) to v tomto případě umožňují. Pro toto řešení hovoří i potřeba částečně jiného vzájemného vymezení časných a pozdních populací. Ronniger při vymezení časného typu („*subsp. moravicum*“) samozřejmě vycházel z představy tří „sezónních taxonů“.

5.1.4 Nové vymezení „sezónních taxonů“

Popis druhu vztahující se na obě variety je uveden v kapitole 7.

M. nemorosum var. *nemorosum*

Rostliny (10-)15-40(-70) cm vysoké, lodyžních článků obvykle 5 a více (vzácně na počátku doby květu populací méně), lodyžní články obvykle o dost kratší než příslušné lodyžní listy. Větve často dlouhé a bohatě kvetoucí i do vyšších řádů větvené, za nepříznivých podmínek však též zcela krátké a nekvetoucí, obvykle jsou téměř rovnovážně odstálé, často ale mohou směřovat i šikmo vzhůru. Listy ze středu lodyhy zpravidla širší než 1 cm, pouze za nepříznivých podmínek užší.

Listnaté i smíšené lesy, lesní lemy, křoviny a křovinaté stráně, vzácně též mezofilní louky.

Doba květu: červen až září.

Lektotyp: LINN. 760.3

***M. nemorosum* var. *praecox* nom. provis.**

Rostliny (10-)15-40 cm vys. Lodyžní články obvykle 2 až 4 (vzácněji především ke konci doby květu populací více) delší nebo stejně dlouhé jako příslušné lodyžní listy. Větve zpravidla krátké, nekvetoucí nebo jen horní 1-2 páry kvetoucí. Obvykle směřují v ostrém úhlu vzhůru. Listy ze středu lodyhy zpravidla užší než 15 mm, nejčastěji široké 5-10 mm.

Mezofilní květnaté louky.

Doba květu: květen až červen, pouze poškozené rostliny kvetou i v červenci a srpnu

Holotyp: Bude vybrán z dokladových položek měřených populací v Bílých Karpatech a po dohodě s kustodem herbáře uložen v PRC.

Synonyma, exsikáty, variabilita, rozšíření a další charakteristiky obou variet jsou uvedeny v kapitole 7, seznam revidovaných herbářových položek náležejících s největší pravděpodobností tomuto typu je v příloze IV.



Obr. 124: Porost časného typu *Melampyrum nemorosum* (*M.n.* var. *praecox* nom. provis.) na lokalitě Přední louky v Bílých Karpatech - 21.5.1994

5.1.5 Nesezónní variabilita

Samozřejmě nejen sezónní znaky byly v minulosti považovány za významné z hlediska vnitrodruhové taxonomie.

Někteří autoři přikládali význam zbarvení listenů. Zejména zeleně zbarvené listeny byly dosti významně hodnoceny (např.: *M. n.* subsp. *decrescens* ČEL. fil - ČELAKOVSKÝ fil. 1888). Studium populací v terénu však potvrdilo, že tento znak nemá taxonomický význam. Nejčastější zbarvení listenů je modrofialové, avšak velice často se v populacích vyskytují rostliny s bílými i modrofialovými listeny. Sytost zbarvení listenů velice závisí na světelných podmínkách stanoviště a mění se na jedné rostlině v průběhu kvetení (po odkvětu často bledne). Rostliny ze stinných poloh mají někdy listeny zcela zelené.

Podobně proměnlivé jsou i velikost, tvar a zubatost listenů. Na stinných biotopech bývají obvykle větší, oválnější a mají kratší zuby. Na výslunných a sušších stanovištích jsou spíše trojúhelníkovité a po celém obvodu zubaté. Rozdíly se projevují i v rychlosti zmenšování listenů od báze květenství k jeho vrcholu. Samozřejmě toto platí jen rámcově a každá populace může být trochu jiná.

Soó ve své monografii rozlišuje samostatný poddruh *M. nemorosum* subsp. *debreceniense* SOÓ ap. JÁV. Nejvýznamnějšími znaky jsou mimořádně úzké listy (8-12 mm) a málo zubaté a téměř zelené listeny. Tento taxon nebyl z našeho území nikdy udáván. Vzhledem k tomu, že se vyskytuje v písčítých lesích Maďarska, pravděpodobně na velmi chudých stanovištích, bude nutno revidovat do jaké míry je jeho oddělování oprávněné. Stejně úzkolisté rostliny s málo zbarvenými listeny je možno nalézt i ve studovaném materiálu z našeho území a domnívám se, že nemají žádný taxonomický význam.

Dalším, poměrně značně proměnlivým znakem je odění a částečně i tvar kalicha. Nejčastěji je kalich hustě chlupatý dlouhými, bílými, někdy až rezavými chlupy. Toto odění v některých populacích, zejména na stinných a vlhkých biotopech, může olysávat a to zvláště po odkvětu. Je pak možno setkat se s různorodým oděním kalicha jak v populacích, tak dokonce i u jednotlivých rostlin. Toto platí i o tvaru kalicha a zejména kališních cípů, které se mohou lišit u spodních květů hlavního květenství a koncových květů bočních větví květenství.

Odění kalicha je v této skupině obvykle považováno za taxonomicky významné. Rostliny zcela bez dlouhých chlupů na kalichách (pouze s krátkými jednobuněčnými chlupy) bývají dokonce hodnoceny jako samostatný druh *M. polonicum* (BEAUV.) SOÓ a rostliny se smíšeným oděním kalicha (dlouhé chlupy pouze na žebrech) jako var. *heterotrichum* RONN. ap. HAYEK v rámci *M. nemorosum*. Podle odlišného směru chlupů v horní a dolní části kalicha je řada dalších taxonů oddělována zejména v jižní části Alp a na Balkánském poloostrově (*M. velebiticum* BORBÁS, *M. vaudense* (RONN.) SOÓ, *M. italicum* SOÓ aj.)

Ojedinelé rostliny zcela bez dlouhých chlupů na kalichu lze nalézt i v materiálu z našeho území. Na úrovni populací se však u nás tento typ s největší pravděpodobností nevyskytuje, a proto *M. polonicum* bylo udáváno z našeho území pouze mylně, pravděpodobně na základě výskytu jednotlivých rostlin. Rostliny se smíšeným oděním jsou poměrně časté a také *M. n.* var. *heterotrichum* je od nás často udávána. Podle mého názoru si však tento typ vzhledem k proměnlivosti

i v rámci jediné populace, nezaslouží žádné taxonomické ohodnocení. Revizi zřejmě vyžaduje i *M. polonicum* (Bylo původně Beauverdem popsáno na úrovni variety.), stejně tak i další taxony odlišované od *M. nemorosum* s. s. na základě odlišného odění kalicha. Rovněž Jasiewicz upozornil na proměnlivost tohoto znaku i na jediné rostlině, nepřijmul *M. polonicum* jako samostatný druh, ale hodnotí jej na úrovni nižší kategorie „grex“ v rámci druhu *M. nemorosum* (JASIEWICZ 1958).

Někteří autoři si též všímali barevných odchylek na květech, například rezavé zbarvení korunní trubky (GÜTTLER 1940) Tyto znaky jsou zcela bezvýznamné a jsou proměnlivé uvnitř populací i na jediné rostlině v průběhu kvetení a odkvétání.

5.2 *Melampyrum pratense* L.

5.2.1 Porovnání výsledků s dosavadními klasifikacemi a biometrickými studii

Je jen málo druhů, které se vyznačují tak mimořádně velikou proměnlivostí jako *M. pratense* a skutečně u málo druhů jsou botanici tak bezradní při jejím hodnocení. Velice výmluvně o tom hovoří zpracování tohoto druhu Hartlem (HARTL 1974). Autor uvedl 5 různých zpracování od různých autorů (BEAUVERD 1916, SOÓ 1926-1927, SMITH 1963, JALAS 1967, BITZ 1970) pouze s krátkými vlastními poznámkami komentujícími tato zpracování a zdůraznil neuspokojivost dosavadního taxonomického řešení a nutnost dalších, hlubších studií.

Autoři, kteří stejně jako Soó, považovali za významnou sezónní proměnlivost rozlišili především na základě kombinací sezónních znaků velké množství poddruhů. Soó (SOÓ 1926-1927) jich uvádí 14, Dostál (DOSTÁL 1989) z našeho území 7, Rothmaler (ROTHMALER 1994) z Německa 6, Garcke (GARCKE 1972) uvádí 8. Počet nižších taxonomických kategorií - variet a forem dosahuje v Soóvě monografii mnoha desítek. Kromě růžového zbarvení koruny, které je v Soóvě pojetí hodnoceno na úrovni poddruhu, jsou ostatní barevné odchylky považovány za bezvýznamné a označovány kategorií „lusus“. Britton považoval za důležité vedle sezónních znaků též znaky ve tvaru listenů a barvě kvetů a uvádí z Británie 11 poddruhů a 18 variet (BRITTON 1943).

Značné kritice podrobil Soóvu klasifikaci Domin. Upozornil na nejasné morfologické vymezení a geografické rozšíření typů. Provedl částečnou revizi a za nejvýznamnější znaky považoval utváření listenů, v druhé řadě pak tvar listů a větevnatost (DOMIN 1942).

Zcela odlišné vnitrodruhové členění vytvořil Beauverd, který považoval sezónní znaky za prakticky bezvýznamné a rozlišuje v rámci druhu dva poddruhy na základě změny barvy koruny po odkvětu (růžová - černá), délky chlupů na bázi prašníků (zřetelně delší - \pm stejně dlouhé jako přívěsky prašníku a zubatosti spodních listenů; zubaté - celokrajné). Množství nižších taxonomických jednotek je u něj rovněž nepřeborné. Podobně na základě délky prašníků a přívěsků prašníků rozlišuje 2 skupiny („grexy“) i Jasiewicz (JASIEWICZ 1958). Oba typy se podle něj liší i geografickým rozšířením (horské a nížinné typy). Do těchto skupin pak řadí Soóvy poddruhy.

Někteří autoři hodnotili určité typy dokonce jako samostatné druhy. Časté bylo zejména v minulosti víceméně po vzoru Beauverda rozlišování *M. vulgatum* PERSON (listy vejčité kopinaté až kopinaté, listeny rozeklané, prašníky žluté) a *M. pratense* L. (listy úzce kopinaté až čárkovité, horní listeny celokrajné, prašníky červenohnědé) (POLÍVKA, DOMIN, PODPĚRA 1928, FRITSCH 1922). Ve východní Evropě je dále někdy odlišováno *M. laciniatum* KOSHEWN et ZING. s prodlouženě kopinatými listy, vejčitými listeny, hluboce dělenými 5-9 kopinatě čárkovitými úkrojky (GORŠKOVA 1955). Rašeliništní typ *M. paludosum* (GAUD.) PRANTL., který pod vlivem Soóa řada autorů považovala za poddruh, uvádí v úrovni druhu nověji pouze Garcke (GARCKE 1972).

Zajímavé je řešení Bitze (BITZ 1970), který studoval hostitelské rostliny *M. pratense* a na základě tohoto studia rozlišil rovněž 2 typy, které ztotožnil se subsp. *vulgatum* (PERS.) RONN. (parazituje na dřevinách z řádu *Fagales*) a subsp. *pratense* (jehličnany a rostliny z čeledi *Ericaceae*).

Daleko nejčennějším příspěvkem k pochopení vnitrodruhové variability *M. pratense* jsou však rozsáhlé biometrické studie, které provedl Smith na materiálu pocházejícím převážně z Britských ostrovů (SMITH 1963) a Jalas na materiálu převážně z Finska (JALAS et RIKKINEN 1962, JALAS et RAITANEN 1962, JALAS 1967). Obě studie se zabývaly jak znaky sezónními tak znaky na květních částech. Vzhledem k rozsáhlým územím ze kterých byl shromažďován materiál byl kladen důraz na vztah jednotlivých znaků k zeměpisné šířce a ne k nadmořské výšce. Rovněž byly zkoumány vzájemné závislosti znaků.

V sezónních znacích se závěry obou studií velice pěkně shodují i s mými výsledky. Mimořádně zajímavý, ale velmi logický je zcela obdobný vztah jednotlivých znaků k zeměpisné šířce a k nadmořské výšce. V nižších nadmořských výškách i větších zeměpisných šířkách se vyskytují všechny typy rostlin. Směrem do hor i k severu se velikost rostlin zmenšuje, klesá počet lodyžních článků i interkalárních článků a též rozpětí všech rozměrů listů bývá menší než u rostlin z příhodnějších poloh. Velice zajímavé je zjištění Jalase, že podobná závislost platí i u velikosti květů a prašníků. Smith rovněž uvádí, že větší podíl populací s kratšími korunami je na severu Británie než na jihu. Zpochybnil též možnost použití délky prašníku a jeho přívěsku či chlupů v taxonomické klasifikaci. Podle jeho názoru jsou tyto znaky velmi proměnlivé i uvnitř jediné populace a dokonce na jediné rostlině.

Významným zjištěním Jalase je závěr, že na úrovni lokálních populací jsou možné prakticky všechny kombinace znaků. Zdaleka ne všechny jsou však stejně pravděpodobné.

Smith si velice dobře všiml podobnosti populací *M. pratense* z obdobných biotopů a rozlišoval ve své studii 8 typů populací podle různých biotopů. Variabilitu u *M. pratense* rozlišil na 3 úrovně.

- 1) Geografická variabilita způsobená klimatickými faktory
- 2) Ekologická variabilita způsobená selekcí v odlišných biotopech
- 3) Variabilita způsobená náhodnou izolací části genotypu v jednotlivých populacích vedoucí k malým, ale rozpoznatelným rozdílům mezi populacemi na podobných biotopech.

Překvapivé jsou však taxonomické závěry obou studií. V obou případech jsou zřejmé víceméně plynulé změny (či spíše omezování variability) v závislosti na klimatických podmínkách a oba autoři si představují *M. pratense* jako jakýsi roj populací ve kterých se znaky kombinují více nebo méně libovolně (viz dále). Přes toto všechno oba autoři vymezili 2 podruhy, každý ovšem jinak podle svého materiálu. Smith odlišil od všech ostatních populací ekologicky vymezený typ vápencových a bázemí bohatých biotopů hojný v JV Anglii. Označil jej *M. p. subsp. commutatum* (TAUSCH ex KERNER) C. E. BRITTON. Všechny ostatní populace řadil do *M. p. subsp. pratense*, ve které ještě rozlišil varietu *hians* DRUCE se zlatožlutými květy a formu *purpureum* s narůžovělými květy. Rozdíly mezi oběma poddruhy udává následující tabulka.

Znak	subsp. <i>pratense</i>	subsp. <i>commutatum</i>
celková výška rostliny - bez hypokotylu (cm)	(3-)9-25(-60)	(20-)25-45(-60)
délka listu (mm)	(10-)20-80(-110)	(30-)40-70(-100)
šířka listu (mm)	(1-)2-10(-20)	(4-)8-20(-27)
poměr délka/šířka listu	(5-)7-15(-20)	(2-)3-8(-12)
délka kalicha (mm)	3.5-7(-12)	(3.5-)4.0-5.5(6.0)
délka koruny (mm)	(11-)12-14(-18)	13-15.5
délka prašníku (mm)	(2.0-)2.1-3.2(-3.8)	2.5-3.5

Jalas naopak odlišil jako samostatný poddruh populace z nejsevernější části zkoumaného území a předběžně je přiřadil k *M. p.* subsp. *alpestre* RONN. V *M. p.* subsp. *pratense* pak podobně jako Smith rovněž rozlišil 2 taxony - var. *purpureum* HARTM. a var. *hians* DRUCE. Rozdíly mezi oběma poddruhy jsou shrnuty v následující tabulce.

Znak	subsp. <i>pratense</i>	subsp. <i>alpestre</i>	
		popis Jalasův	popis Ronnigerův
celková délka lodyhy (cm)	až 60	až 20(-25)	10-20
počet párů větví	2-3(-4)	1	0-1
šířka listů (mm)	2-8(-18)	1-3(-5)	nanejvýš 5
počet interkalárních listů	0-2(-5)	0-1((-2))	0-2
počet lodyžních článků	2-5(-6)	1-2	1-2
délka kalicha (mm)	3-6	3-5	
délka koruny (mm)	(9-)11-18(-20)	(8-)10-13(-15)	
délka prašníku (bez přívěsku) (mm)	(1.2-)1.6-2.9(-3.3)	(1.2-)1.4-1.7(-2.0)	

Jak je zřejmé z obou tabulek odlišení rozlišených taxonů je velmi obtížné a ve většině znaků dochází k výrazným překryvům. Navíc subsp. *pratense* vymezená Smithem zahrnuje i subsp. *alpestre* a naopak subsp. *pratense* vymezená Jalasem zahrnuje i subsp. *commutatum* v pojetí Smitha.

Podle mého názoru nelze na základě výsledků těchto studií vymezit žádný taxon uvnitř *M. pratense*. Stejně jako moje výsledky i tyto ukazují, že sezónní znaky (a zřejmě nejen tyto) jsou výrazně závislé na podmínkách prostředí. Přesněji řečeno chovají se tak, jak jim okolní podmínky (především délka vegetační doby, hostitelská rostlina a abiotické poměry stanoviště, jeho oslunění i všechny ostatní faktory) dovolí. Omezování variability zhoršováním podmínek je víceméně plynulé, přestože v důsledku velice rozmanitých podmínek stanovištních, za stejných podmínek klimatických, vzniká složitá mozaika kombinací jednotlivých znaků.

Důvody, které částečně mohly vést autory biometrických studií k rozdělení druhu na několik taxonů, mohou být jednak nedostatečný počet pozorování v určité oblasti (Jalasovy populace pocházely z větší části z jižních částí Finska a severní polovina byla zastoupena mnohem vzácněji), či mimořádně velký rozdíl mezi populacemi z vápencových substrátů a ostatními (Smith nejprve rozlišil ekologické skupiny populací a pak testoval jejich odlišnost v jednotlivých znacích).

Toto je obecný problém všech studií v takto mimořádně variabilních druzích. Je třeba se vždy snažit shromáždit materiál zcela nezávisle na apriorní představě a pak se ptát, zda je v něm možno nějaké jednotky rozlišit. Pokud však přistoupíme ke studiu tak, že si nejprve vymezíme kategorie a pak se jejich existencí snažíme dokázat, vždycky se nám to podaří a jistě nám v tom velice pomůže i statistika. Stejně, pokud máme nedostatečné množství materiálu, či přeskočíme určitý typ

biotopu nebo vytvoříme „hiát“ na určitém gradientu prostředí, může se stát, že vymezíme jednotky, které jsou ve skutečnosti spolu zcela plynule spojené anebo dohromady se všemi ostatními tvoří síť, kterou nelze žádným rozumným způsobem rozdělit na jednotlivé části. Tato druhá možnost je zřejmě i případ druhu *M. pratense*.

5.2.2 Koncepce krajových plemen

Jalas ve své studii (JALAS 1967) zdůrazňoval nápadnou vnitřní jednotnost většiny studovaných populací. Některé populace se mu však zdály směsné (nejčastěji ze dvou typů). Takovéto populace se často vyskytovaly na lokalitách synantropně narušených. Autor uvádí několik konkrétních příkladů na kterých se snaží doložit narušení alogamických reprodukčních mechanismů mezi populacemi i mezi rostlinami v jediné populaci (nápadně ostré hranice jednotlivých populací, společný výskyt dvou typů zcela bez přechodů apod).

Rovněž Smith si všiml drobných odchylek v jednotlivých populacích a stejně jako Jalas uvažoval o jejich vzniku v důsledku významného podílu autogamie v rozmnožování studovaného druhu. Uvádí dva nepřímé důkazy autogamie. Při měření pylových zrn zjistil, že prašníky se v květech mohou otvírat již před rozkvetem. Pěstované rostliny, které kvetly zcela samostatně bez možnosti opylení z okolí vyvinuly normálně semena.

Stejně jako pozorování těchto autorů i má vlastní pozorování velmi silně podporují hypotézu, že *M. pratense* se skládá z jednotlivých populačních systémů charakterizovaných určitou kombinací znaků, které mají často značné rozšíření. Tyto typy se od sebe více či méně nápadně liší a vytvářejí tak ohromnou síť variability druhu v celém jeho areálu.

Nejnápadněji jsou rozdíly patrné na barvě květu. U *M. pratense* je barva květu proměnlivá od téměř bílé po žloutkově žlutou. Významné bývají též rozdíly ve zbarvení korunní trubky a pysků. Ve většině populací je barva květů víceméně jednotná, nebo se pohybuje v určitém omezeném rozpětí, přestože v průběhu kvetení květy obvykle blednou. Stejně jako v Británii (SMITH 1963) a ve Skandinávii (JALAS 1967) jsou i na našem území nejhojnější populace s bledě žlutou až bělavou barvou koruny. Nejnápadnější jsou však populace se žloutkově žlutými květy, a proto se u nich nejlépe zjišťuje rozšíření. Z terénních pozorování je zřejmé, že tyto typy mají své vlastní areály a vikarizují s typy světlými. Velikost jejich areálů je různá. Zřejmě nejznámější a nejvýznamnější příklad žloutkově žlutě kvetoucích rostlin jsou populace, které se vyskytují jihozápadně od Prahy na celém území Hřebenů, v severní části Brd a zasahují až na pravý břeh Vltavy k Říčanům (pop. vz. 15, 16, 17, 43, 44, 45, 46). Zda k nim patří i populace z Křivoklátska není zatím jasné. Tyto mimořádně nápadné rostliny, zpravidla s více lodyžními články a širšími listy s největší pravděpodobností popsal od Zbraslavi Tausch jako *M. commutatum* (TAUSCH in KOCH 1844, OTT 1851). Jiný sytě žlutě kvetoucí typ roste v oblasti borů na pískách ve středním Polabí minimálně mezi Mělníkem a Starou Boleslaví (pop. vz. 2 a 3). Je rovněž spíše pozdního typu a má někdy nápadně úzké a tmavozelené listy. Další tmavě kvetoucí populace, tentokrát výrazně časného charakteru se vyskytuje v borech v okolí Bezdězu (pop. vz. 50

a 51). Zřejmě ještě jiný žloutkově žlutý typ roste v borech v okolí Skalky u Úštěka (pop. vz. 48). Poměrně sytě žlutě kvetoucí typ je také rozšířen v širším okolí Karlových Varů (obr. 126a). Mimo naše území jsem viděl nápadně tmavě žluté populace v oblasti JZ Tribeče na Slovensku (pop. vz. 117) a v rakouském Podunají v širším okolí Haibachu u Dunaje (pop. vz. 119, 120, 121). Rovněž na několika místech ve Skandinávii. Podobně mají své vlastní areály i různé typy se světlejším zbarvením koruny. V tomto případě je však mnohem obtížnější jednotlivé typy od sebe odlišit a alespoň velmi přibližně určit hranice jejich rozšíření. Rozlišování typů a zjišťování jejich rozšíření je totiž mimořádně obtížné, přestože tyto hranice bývají překvapivě ostré. Za povšimnutí stojí, že hranice nelze ve většině případů ztotožnit se žádnými fyzicko-geografickými či vegetačními jednotkami.

Barva květu je pouze jediným znakem, zdá se však, že řada ostatních s ním koreluje. Tyto znaky jsou však mnohem snáze přehlíženy, bývají výrazněji proměnlivé v populacích i na jediné rostlině a navíc některé značně reagují na ekologické podmínky prostředí. Z. Skála (SKÁLA in litt.) navrhl pro jednotlivé typy *M. pratense*, charakterizované určitou kombinací morfologických znaků a vlastním areálem označení krajová plemena. Tento termín je poměrně výstižný, a proto je vhodné jej používat.

Zdá se, že jisté rozdíly mezi krajovými plemeny by bylo možno vysledovat ve tvaru a velikosti koruny, kalicha, kališních cípů a tobolek u nespodnějších i nejhořejších květů, průměrné velikosti a počtu semen na tobolku. Zřejmě ani tvar listů a zejména listenů, snad ani jejich barva a konzistence není závislá pouze na faktorech prostředí. Pro jednotlivá krajová plemena jsou charakteristická i určitá rozpětí počtu lodyžních a interkalárních článků, případně též větví. Jsou spíše časná i spíše pozdní plemena s velmi úzkým nebo naopak širokým rozpětím hodnot těchto znaků.

Jakýsi „rozpad“ studovaného druhu do krajových plemen je však pouze „vrchol ledovce“ či nejvyšší hladina proměnlivosti. Uvnitř plemen je často možno při podrobném studiu zjistit další, jemnější mozaiku proměnlivosti. V případě barvy květu bývají časté různé drobné odchylky v přítomnosti červeného zbarvení na koncích pysků, v ústí koruny, na hrbolcích spodního pysku, případně v růžovění koruny při odkvětu (některé z těchto znaků mohou být významné i pro celá krajová plemena). I v hlavních sezónních znacích (počet lodyžních a interkalárních článků, větví) je možno v některých případech na této úrovni vysledovat jakousi mozaikovitost, či shlukovitost výskytu rostlin s totožnými hodnotami toho kterého znaku. Všechny tyto znaky jsou tedy nejspíše geneticky podmíněné. Naopak napříč přes všechna krajová plemena probíhají vlivy působené obdobným typem stanovišť v různých oblastech, které shodným způsobem ovlivňují morfologii rostlin všech těchto plemen. Tyto ekologické podmínky (především vlhkost, zastínění, hostitelská rostlina, typ okolní vegetace ap.) nejvíce ovlivňují rozměry listů a listenů, obvykle též tvar listenů a často způsobují to, že rostliny ze zcela odlišných území s odlišnou genetickou výbavou vypadají morfologicky velice podobně a bývají řazeny do jednoho taxonu (např. *M. p.* subsp. *paludosum* (GAUDIN) SOÓ - obr. 126b). Ve skutečnosti jsou však tyto podobně vypadající rostliny z různých území bližší po genetické stránce odlišně vypadajícím rostlinám ze svého okolí a jejich samostatné taxonomické hodnocení je zcela nevhodné. V některých případech bývá

tato hypotéza nepřímo potvrzována kromě počtu článků též barvou květu a dalšími znaky.

Otázka nyní zní, jakým způsobem tato krajová plemena vznikají? Přestože výše zmínění autoři upozorňovali na vnitřní jednotnost populací a potřebu dalších studií její příčiny, žádná studie nebyla v tomto směru provedena. Proto se dá o vzniku lokálních populací či krajových plemen stále jen spekulovat.

Velice pravděpodobně je tento jev způsoben řadou zvláštností, které se v rozmnožovacích mechanismech druhu vyskytují a v konečném důsledku pak způsobují to, že v řadě případů dochází k autogamii a pravděpodobně k vyštěpování z velké části homozygotních linií. Kromě již zmíněných pozorování Smitha (pukání prašníků před rozkvetem a produkce semen u zcela izolovaných rostlin), i mně se podařilo potvrdit možnost autogamie. Zhruba u deseti rostlin, jejichž květenství byla ještě před rozkvetem uzavřena do monofilového pytlíku, aby byl zabráněn přístup opylovačům, se zcela normálně po odkvetu vyvinula semena. To znamená, že u tohoto druhu není funkční žádný mechanismus bránící samoopylení. To udávají již Müller (MÜLLER 1882) a Knuth (KNUTH 1898). Protože se zdá, že autogamie je i za normálních podmínek široce rozšířena, musí zřejmě působit i nějaký mechanismus, který ji jaksi upřednostňuje. Vysvětlujícím klíčem může být postup práce opylovačů na rostlinách.

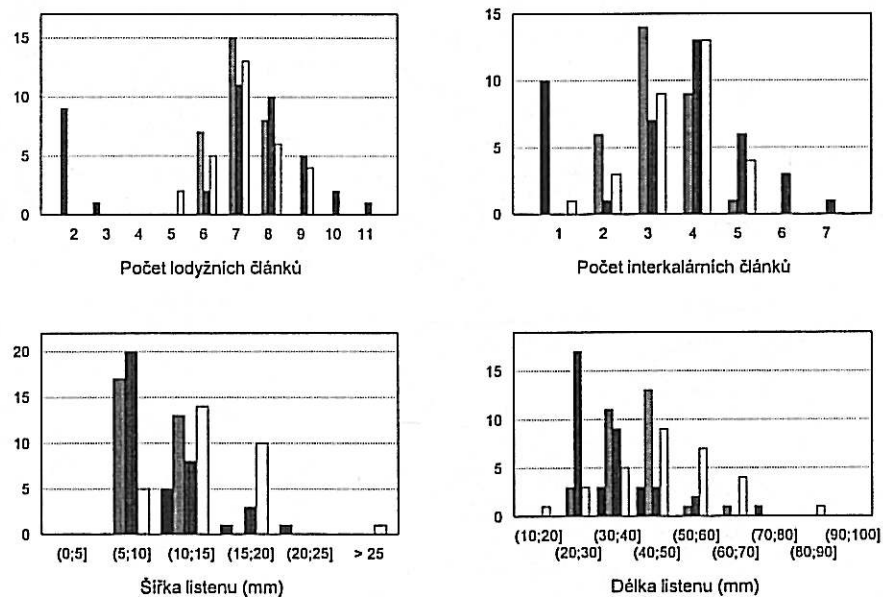
Podle literárních údajů se řadí celý rod *Melampyrum* k rostlinám entomogamním, které opylují především čmeláci, kteří mohou dosáhnout k nektaru, který se tvoří až na konci dlouhých korunních trubek jednotlivých druhů (HARTL 1974). Již dříve si však někteří autoři všimli, že řada potenciálních opylovačů květy pouze „vykrádá“. Někteří z těchto autorů však tvrdí, že někdy může dojít k cizosprášení i v tomto případě (MAIDELL 1945). Sám jsem mnohokrát pozoroval postup minimálně dvou druhů čmeláků. Bohužel, nepodařilo se mi opylovače blíže určit. Menší druh se skutečně dostával k nektaru květní trubkou a mohl tak potenciálně provádět opylování křížem. Tento druh je však dost vzácný. Mnohem hojnější větší druh zcela pravidelně napichoval bázi korunní trubky zvenku a získával tak nektar bez opylení příslušného květu. Ve většině populací byly téměř všechny květy na bázi poškozeny, což dokazuje jak je tento postup běžný. Květy bývají dokonce „vyloupeny“ již před rozkvetem.

Dále je dobré si všimnout i toho, že všichni opylovači, včetně těch, kteří se skutečně dostávají dovnitř do květů, postupují obvykle systematicky po nejbližších květech a od jedné rostliny k rostlině sousední. Takto opět dochází k opylování vlastním pylem, ne sice již ze stejného květu ale z vedlejšího anebo k opylování pylem ze sousední rostliny.

Po dozrání semen nastupuje další mechanismus, který podporuje následné křížení geneticky velice blízkých rostlin - rozšiřování semen. Semena jsou totiž u rodu *Melampyrum* mimořádně velká a těžká. Jediným způsobem jakým se mohou dostat poměrně dále od mateřské rostliny je rozšiřování mravenci (GIBSON 1993a, b). Úspěšnost tohoto rozšiřování však podle mých zkušeností příliš velká není a i když by byla, jedná se o vzdálenosti několika metrů či nejvýše desítek metrů. Daleko nejčastější je pouhé vypadání semen pod mateřskou rostlinu. Vzniká tak charakteristický skupinový výskyt. V těchto skupinách jsou zřejmě rostliny velice blízce příbuzné a v dalších rozmnožovacích cyklech se jejich genotypy ještě

více přibližují. Tato populační struktura druhu je zřejmě velice příhodná pro to, aby se mohl plně rozvinout proces označovaný jako genetický posun (FLEGR 1995, RELICHOVÁ 1997). Tento jev umožňuje zcela náhodnou fixaci určitých alel. Tato hypotéza je vcelku silně podporována některými nepřímými důkazy.

Při detailním studiu populací se velice často setkáváme s tím, že jednotlivé skupinky rostlin jsou téměř totožné, ale mezi sebou se nepatrně liší. Toto bývá zřejmé na počátku květu populací, kdy teprve počínají kvést první rostliny. Kvetoucí rostliny se totiž zpravidla vyskytují ve skupinkách, zatímco většina populace ještě nekvete. Většina rostlin z kvetoucích skupinek má pak například o jeden lodyžní článek méně než rostliny v okolí a proto dříve začínají kvést. Jakmile dojde k úplné izolaci takovéto skupinky může zřejmě velice rychle dojít k výraznému posunu některého znaku. 1. června 1996 se mi podařilo v oblasti Suchovské doubravy nalézt zcela izolovanou populaci zhruba deseti rostlin *M. pratense* na malé lesní světlině (pop. vz. 61 - obr. 126c). Populace již kvetla, přestože všude v okolí se vyskytují rostliny pozdnější, které začínají kvést až na konci června. V řadě jiných znaků (barva květu, rozměry listů a listenů) se tyto rostliny víceméně nelišily od okolních populací. Počet lodyžních, interkalárních článků i větví a kvetoucích větví však byl zcela odlišný. Na obrázku 125 je pomocí histogramů znázorněno srovnání těchto rostlin s populacemi okolními. Toto srovnání není samozřejmě zcela v pořádku, protože měření nebyla prováděna ve stejnou dobu a rozdíl je téměř dva měsíce (navíc ještě v různých letech), což jak již víme z výsledků hraje dosti významnou roli. V tomto případě je však rozdíl mezi počtem lodyžních článků tak veliký, že jej nelze vysvětlovat posunem během doby květu. Navíc žádná z okolních populací v době květu zmiňované populace ještě nekvetla a v žádném případě se v nich nevyskytují rostliny, které by měly pouze dva nebo tři články ani zcela na počátku jejich květu.



- časná populace (61)
(Such. doubrava)
- ▒ Such. doubrava (60)
- ▤ Lipinka (59)
- Horní Němčí (62)

Obr. 125: Porovnání vybraných znaků u 4 populačních vzorků *Melampyrum pratense* ze širšího okolí Suchovských mlýnů v Bílých Karpatech



a) Karlovarsko, Olšová vrata (11) - 28.7.1993



b) Šumava, Kyselov (101) - 8.6.1994 - typ „paludosum“



c) Bílé Karpaty, Such. doubrava (61) - 1.6. 1996



d) Český les, Palič - 22. 7. 1996, foto J. Suda

Obr. 126: *Melampyrum pratense*.

Samozřejmě, že blízká vzájemná příbuznost rostlin v jednotlivých skupinkách rostlin se projevuje i ve znacích jiných než sezónních. Nejkrásnější příklad jsem bohužel neviděl sám osobně, ale byl mi jen tlumočen. V oblasti Českého lesa byla nalezena malá, opět zcela izolovaná populace červeně kvetoucích rostlin *M. pratense* (obr. 126d - foto Jan Suda). V celé skupině byla barva květu jednotná. V blízkém okolí se pak již vyskytovaly zcela normálně bledě žlutě zbarvené populace. Řadu podobných, ne tak nápadných příkladů (např. výskyt červených skvrnek na spodním pysku) je možno pozorovat velice často.

Z těchto příkladů je poměrně zřetelné, že pravděpodobně v důsledku velice intenzivního příbuzenského křížení, mohou v malých populacích rychle převládnout morfologicky velice nápadné znaky. Avšak proces vzniku morfologicky poměrně homogenních krajových plemen s velkým areálem nelze uspokojivě vysvětlit žádným známým mechanismem.

Lze všechny tyto odchylné populace taxonomicky hodnotit? Podle mého názoru to možné není. Jak je zřejmé z předchozího pokusu o postihnutí variability, množství odlišných populací či mikropopulací uvnitř druhu je prakticky nekonečné a vytváří téměř pravidelnou síť, která nikde není přerušena žádnou výraznější trhlinou. Považuji zatím za zcela nemožné hodnocení jednotlivých uzlů této sítě jako samostatných jednotek. Zvláště pokud si uvědomíme, že tyto uzly neustále vznikají a opět zanikají. Navíc předložené schéma vytváření jakýchsi homozygotních linií různě velkého rozšíření je výrazně zjednodušeno. Ve skutečnosti za určitých podmínek jistě dochází k normálnímu křížení a tak u řady populací může převládat naopak alogamie. Toto je však již otázka důkladného genetického studia druhu, které by jistě přineslo velice zajímavé výsledky i z pohledu obecného. Na základě případných mimořádně významných a překvapivých výsledků těchto studií není pak vyloučeno hodnocení některých, zvláště vyhraněných typů či krajových plemen velice vysoko, snad až na úrovni druhu. Spíše ale považuji takovéto hodnocení v principu za pochybné. Je vhodné si uvědomit, že druh je dobré chápat i jako souhrn jednotlivých populací, které nejsou a ani ve většině případů nemohou být zcela totožné. V určitém okamžiku vznikají, po jistou dobu existují a pak zcela zanikají nebo se spojují s dalšími, či se dále rozdělují. Toto zcela bez výjimky platí pro malé populace, avšak v případě krajových plemen *M. pratense* se často jedná o poměrně homogenní jednotky, které mohou mít rozsáhlý areál. Znaky, kterými se tyto typy od sebe liší mohou být pro nás mimořádně nápadné, jako například barva květu a celkový habitus rostlin. S těmito znaky bývá korelována řada dalších, již méně nápadných znaků. Navíc areály jednotlivých typů se neprolínají a hranice mezi nimi bývají poměrně ostré a z toho důvodu nelze existenci krajových plemen zcela opominout.

Zajímavá je otázka, proč se takto mimořádně velká proměnlivost neprojevuje i u ostatních zástupců rodu *Melampyrum*. Většina z nich má stejné předpoklady - obtížné opylování (dlouhá korunní trubka, dokonce jsou květy též „vykrádány“), těžká semena a stejný způsob jejich rozšiřování apod. Není vyloučeno, že u některých druhů se vyvinuly mechanismy, které autogamii brání. Podobně jako u *M. pratense* jsem před květem uzavřel do monofilového pytlíku i několik rostlin *M. nemorosum*. V tomto případě se však nevyvinulo žádné semeno. Je ovšem také velice dobře možné, že u ostatních druhů jsou výsledky autogamie méně zřetelné,

protože jejich geneticky podmíněná variabilita nemá takový rozsah jako u *M. pratense*. Může se například projevovat jen ve znacích sezónních. Zjištěné výsledky vztahu počtu lodyžních článků k nadmořské výšce u *M. sylvaticum* vcelku potvrzují, že i v populacích tohoto druhu mohou zřejmě rychle převládnout hodnoty, které jsou nejvýhodnější pro konkrétní stanoviště. Zcela obdobné příklady lze pozorovat u všech ostatních druhů a nejen to. Pro příbuzný rod *Rhinanthus* je zcela charakteristické, že každá, i drobná populace má víceméně specifickou kombinaci sezónních znaků. Semena jsou u tohoto druhu sice poněkud lépe přizpůsobena transportu, zřejmě i podíl autogamie je menší, protože je poměrně hojný výskyt kříženců (KWAK 1978, 1980, SKÁLA 1987). Protože však řada druhů se často vyskytuje v menších a vzájemně vzdálených populacích, je velmi pravděpodobné, že uvnitř těchto populací dochází k intenzivnímu křížení blízkých příbuzných rostlin. Ověření takovýchto hypotéz je však již otázkou rozsáhlejších genetických studií, jejichž výsledky by bezesporu byly mimořádně cenné a objasnily by zřejmě řadu otázek týkajících se sezónní proměnlivosti. Velkou technickou komplikací je však mimořádně obtížné pěstování všech těchto poloparazitických rostlin.

5.3 *Melampyrum sylvaticum* agg.

5.3.1 Druhy uváděné z České republiky

Z okruhu *M. sylvaticum* agg. je z našeho území udáváno několik druhů. Kromě *M. sylvaticum* s. s. je to *M. herbichii* WOL. a *M. saxosum* BAUMG. Oba druhy jsou oddělovány na základě velikosti koruny a prašníků. Běžně uváděné hodnoty pro jednotlivé druhy jsou v následující tabulce (podle SOÓ et WEBB 1972 a HARTL 1974). *M. saxosum* se od obou zbývajících druhů liší základním bílým zbarvením koruny.

Druh	Délka koruny (mm)		Délka prašníku (včetně přívěsku - mm)	
	Soó et Webb	Hartl	Soó et Webb	Hartl
<i>M. sylvaticum</i>	(6-)8-10(-11)	(5-)8-10	1.5-2.2	1-1.5
<i>M. herbichii</i>	(7-)9-11(-14)	neuvádí	2.5-4	neuvádí
<i>M. saxosum</i>	8-13	(9-)10-12(-13)	2.5-4	2.5

Detailnější studium těchto znaků provedl Jasiewicz (JASIEWICZ 1958). Na základě analýzy herbářových dokladů uvádí pro jednotlivé druhy hodnoty z další tabulky. Zjistil, že *M. herbichii* z oblasti Tater má menší koruny i kratší prašníky než rostliny z východních Karpat.:

Druh	Délka koruny (mm)		Délka prašníku (mm)	
	Rozpětí	Průměr	Rozpětí	Průměr
<i>M. sylvaticum</i>	(5-)7 - 9.5 (-11)	8.3	(1.4-) 1.6-2.1 (2.3)	1.84
<i>M. herbichii</i> z Tater	(7-)8-11.5(-13)	9.5	(2.0-)2.4-3.2(-3.5)	2.68
<i>M. herbichii</i> z východních Karpat	(8-)9-12.5(-14)	10.6	(2.0-)2.5-3.6(-4.2)	3.03
<i>M. saxosum</i>	(7.5-)9-12.5(-14)	11.0	(2.2-)2.8-3.6(-4.2)	3.24

Manica, který se zabýval proměnlivostí některých znaků a vazbou jednotlivých druhů agregátu *M. sylvaticum* na rostlinná společenstva uvádí pro *M. herbichii* mírně odlišné hodnoty délky koruny (7-)9-11(-14) mm i délku prašníku (2.0-)2.4-3.6(-4.2) mm (MANICA 1973).

M. herbichii i *M. saxosum* byly původně považovány za endemické rostliny Východních Karpat.

Na našem území ojedinělé údaje o výskytu *M. saxosum* pocházejí z Krušných hor (Keilberg - TANNICH 1928), Krkonoš (STEIN in UECHTRITZ 1873, ČELAKOVSKÝ 1871), Kralického Sněžníku (ČELAKOVSKÝ 1871) a Jeseníků (NIESSL in OBORNY 1884) Výskyt jednotlivých bělokvětých rostlin v populacích *M. sylvaticum* nelze sice zcela vyloučit, je ale dosti nepravděpodobný. Celé bělokvěté populace na našem území zcela jistě nerostou. Údaje vznikly jednak pouhou záměnou s *M. pratense*, ale především špatným výkladem taxonu *M. sylvaticum* var. *dentatum*, který popsal Čelakovský ve druhém díle německého vydání Prodrumu (ČELAKOVSKÝ 1871). Na tomto místě jej sám synonymizoval s *M. saxosum* BAUMGARTEN, avšak toto synonymum již nikdy více nepoužil (ČELAKOVSKÝ 1873, 1881, 1883). Na rozdíl od něj si však řada dalších autorů neuvědomila chybu provedené synonymizace a přejala jeho údaj jako *M. saxosum*. (FIEK 1881, FORMÁNEK 1887, SCHUBE 1904)

Výskyt *M. herbichii* mimo území východních Karpat, poprvé publikoval Jasiewicz (JASIEWICZ 1958). Z České republiky uvádí po jedné lokalitě z Orlických hor (Rokytnice v Orlických horách) a z Jeseníků (Velká Kotlina).

5.3.2 Porovnání výsledků s literárními údaji

Porovnáme-li zjištěné hodnoty s udávanými s překvapením zjistíme, že podle délky koruny by řada populací měla být označena *M. herbichii*, včetně některých populací z Alp a ze Šumavy, kde je výskyt tohoto druhu nadmíru nepravděpodobný. Pro délku prašníku jsou výsledky podobné. Ve všech případech je prašník delší než 1.5 mm. Většinu rostlin s prašníkem delším než 2.3 mm (nejhořejší hranice udávaná Jasiewiczem pro *M. sylvaticum*) má 16 populací z 22, opět včetně některých populací ze Šumavy a z Alp.

Zde tedy není něco zcela v pořádku. Teoreticky mohly rozdíly vzniknout v důsledku odlišné metodiky sběru dat. Výše uvedení autoři nejspíše zjišťovali rozměry na suchém materiálu. Domnívám se ale, že tak výrazné zkrácení koruny a prašníku při sušení není pravděpodobné. Zjištěná variabilita v jednotlivých geografických oblastech dává spíše tušit, že ve skutečnosti je proměnlivost ve velikosti koruny a délce prašníku mnohem větší než se uvádí. Nicméně přes toto zjištění je snad patrná jistá tendence k tomu, že populace s nejdelšími prašníky jsou soustředěny spíše v Sudetech a Západních Karpatech než na Šumavě a v Alpách.

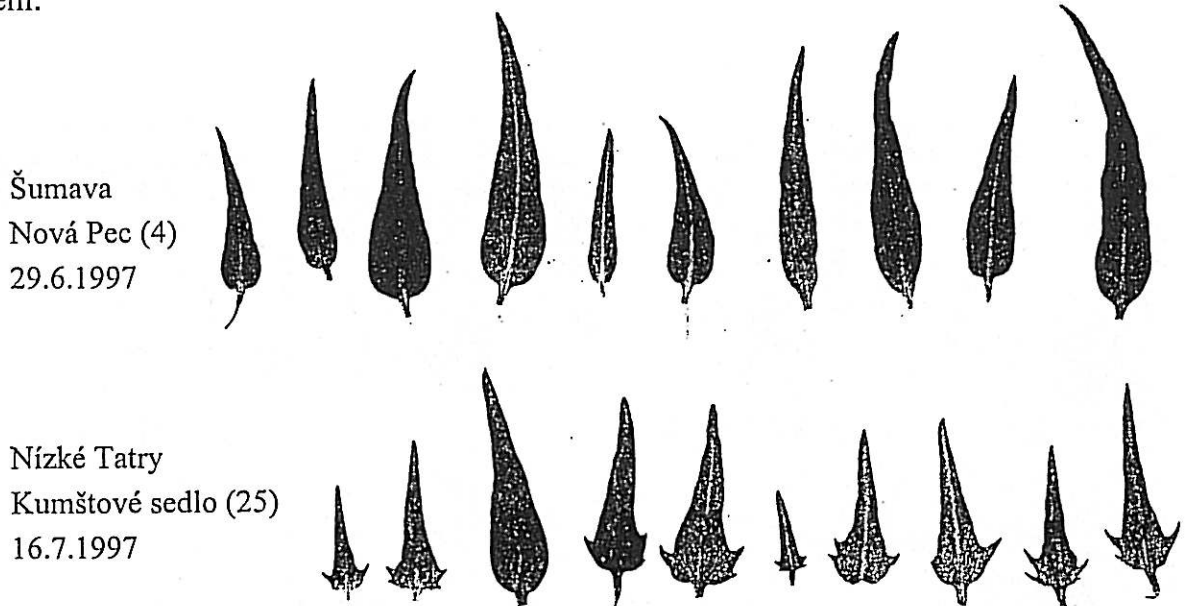
Při pozorování v terénu je zřejmé, že velikost květů není na jedné rostlině stejná. Spodní květy a květy hlavního květenství bývají větší než květy horní a květy na větvích. Zdá se také, že květy mají různou velikost u rostlin z odlišných biotopů. V lesích, zvláště na více stinných lokalitách jsou menší a naopak na osluněných stanovištích, často na horských ladech bývají výrazně větší. Z tohoto důvodu ke skutečně uspokojivému vyřešení problematiky celého komplexu bude nutná ještě mnohem hlubší morfometrická a zřejmě též genetická studie.

Za pozornost stojí též názor Ronnigera, který ztotožnil *M. herbichii* se svým alpským taxonem *M. laricetorum*, vymezeným ovšem převážně na základě sezónních znaků (RONNIGER 1911).

5.3.3 Hodnocení populací z České republiky

Na základě shromážděných dat je velice obtížné vyřknout nějaké skutečně dobře podložené stanovisko. Bohužel se mi nepodařilo osobně studovat populace *M. herbichii* v oblasti odkud bylo popsáno, což je pro řešení problému rovněž nevyhnutelné. Wołoszczak uvádí ve svém protologu lokality Hoverla, Bratkowska a Sywula na území dnešní Ukrajiny. Ze studia herbářových položek vyplývá, že v této oblasti se vyskytují rostliny, které mají mimořádně veliké květy. Ze žádného jiného území nejsou takovéto rostliny doloženy. Tyto rostliny měl při svém popisu Wołoszczak na mysli a sám je sbíral. Jeho položky jsou uloženy v herbáři KRAM. V tomto herbáři jsou však uloženy i položky determinované Wołoszczakem jako *M. sylvaticum* a revidované Jasiewiczem jako *M. herbichii*. Je tedy otázka, zda Jasiewicz oprávněně přiřadil rostliny ze Západních Karpat a Východních Sudet k *M. herbichii*.

Již Čelakovský si všiml toho, že v Sudetech (Krkonoše, Kralický Sněžník) se vyskytují rostliny se širšími listeny na bázi, které mají často dva páry zubů. Označil je jako *M. sylvaticum* β *dentatum* (ČELAKOVSKÝ 1871). Tyto rostliny již byly v té době vydány Tauschem v exsikátové sbírce Herbarium Florae Bohemicae (no 1201b) pod jménem *M. pratense*. Skutečně téměř v celých Sudetech (od Krkonoš po Jeseníky) a na řadě lokalit v Karpatech se poměrně hojně vyskytují rostliny, které mají odlišný tvar listenů od populací ze Šumavy, Brd, Krušných hor, ale též skandinávských a alpských populací (obr. 127). Jejich tvar je \pm deltovitý, nejširší místo listenu je posunuto k bázi a často jsou listeny po stranách zubaté. Zuby obvykle směřují mírně dopředu a na konci bývají jen tupě špičaté. Zubaté listeny mohou mít i mohutné rostliny z jiných oblastí. Charakter jejich zubů je však poněkud odlišný. Směřují spíše dopředu a bývají tenčí a ostřejší. I celkový tvar listenu bývá jiný, obvykle pouze kopinatý až široce kopinatý. Nejlépe jsou tyto sudetské rostliny vyvinuty na nelesních stanovištích, horských pastvinách a ladech. Avšak i na stanovištích lesních je možno si všimnout odlišného tvaru listenů. Za pozornost rovněž stojí, že na osluněných stanovištích ve vysokých nadmořských výškách bývají listeny někdy načervenalé až téměř namodralé (obr. 128). Naopak u typů šumavských a alpských mají rostliny v těchto případech pouze rezavé zbarvení.



Obr. 127: *Melampyrum sylvaticum* agg. - různé tvary listenů

Wołoszczak ve své diagnose *M. herbichii* píše: „... bracteae concolores, inferiores foliis conformes usque saepe majores, ad apicem decrescentes, supremas in basi plus minus dilatata utrinque uno duobusve dentibus, brevibus instructae vel subhastatae ...“ (WOŁOSZCZAK 1888). Popisovaný tvar listenů se poměrně dobře shoduje s rostlinami sudetskými. Velmi podobné rostliny se vyskytují též v oblasti západních Karpat (obr. 127). Nabízí se vysvětlení, že se v těchto oblastech může jednat o introgresní populace mezi *M. sylvaticum* a *M. herbichii*, ve kterých mohou převládat jak znaky jednoho tak druhého druhu.

5.3.4 Taxonomický závěr

Na základě poměru délky a šířky listenů lze ve studovaných populacích poměrně dobře oddělit rostliny sudetské a některé karpatské od rostlin z Alp a ze Šumavy. Přestože nelze bez dalších hlubších studií určit jednoznačně vztah rostlin z našeho území a rostlin východokarpatských, zdá se dosti pravděpodobné, že řadu populací z oblasti Sudet i Západních Karpat je snad možno přiřadit k druhu *M. herbichii*. Mimo Sudety všechny ostatní populace z našeho území náležejí k druhu *M. sylvaticum* L.

5.3.5 Vnitrodruhová proměnlivost

Stejně jako v ostatních druzích rodu *Melampyrum* je i u *M. sylvaticum* popsáno nebývale velké množství vnitrodruhových taxonů, převážně na základě různých kombinací sezónních znaků. Po zkušenostech se sezónní variabilitou druhu *M. pratense* se domnívám, že ani u *M. sylvaticum* nemají tyto jednotky valnou hodnotu. Z výsledků je zřejmé, že podobně jako u *M. pratense* se mění jednotlivé sezónní znaky například se změnou nadmořské výšky. Jistě mohou být ovlivňovány i řadou jiných příčin a vzniká tak veliké množství typů populací, které opět tvoří víceméně pravidelnou síť a tu není možno rozdělit na menší části.



a) Nizké Tatry, Kumštové sedlo (25) - 16.7.1997

b) Bukovské vrchy, Plaša (27) - 18.6.1996

Obr. 128: *Melampyrum* cf. *herbichii* WOL

5.4 *Melampyrum subalpinum* (Juratzka) A. Kerner

Jen malému množství druhů byla u nás věnována tak veliká pozornost jako *M. subalpinum* a zejména jeho populacím z České a Slovenské republiky, které jsou tradičně oddělovány do samostatného druhu *M. bohemicum* A. KERNER. V tomto pojetí se totiž jedná o endemitní rostlinu bývalého československého území a takovéto druhy vždy oprávněně lákají k detailnímu studiu. Největší pozornost taxonu *M. bohemicum* věnoval vedle Čelakovského, který jej objevil, Hadač (HADAČ 1966a, b). V poslední době se druhem zabýval též Holub, který provedl mimořádně důkladný rozbor nomenklatorické problematiky včetně možných variant pro různá taxonomická řešení vztahu *M. bohemicum* a *M. subalpinum* (HOLUB 1996). Rakouskými populacemi *M. subalpinum* se nejnověji detailně zabýval ve své diplomové práci Reiner (REINER 1994). Rovněž on provedl velmi zevrubnou nomenklatorickou i taxonomickou diskusi, ovšem pouze z pohledu rostlin rakouských. K těmto autorům odkazují pro zcela vyčerpávající informace. Považují však za nutné alespoň zkráceně shrnout vývoj a odlišnosti taxonomického chápání rakouských i československých rostlin u různých autorů včetně nejvýznamnějších problémů nomenklatorických. Bez tohoto shrnutí by bylo možno jen obtížně diskutovat vlastní taxonomické závěry, které vycházejí především ze studia populací v terénu a v herbářích a jsou silně podporovány zjištěnými výsledky.

5.4.1 Objev druhu, vývoj taxonomických názorů a nomenklatury

Nález rostlin náležejících k *M. subalpinum* s. l. byl poprvé publikován Bermannem (BERMANN 1855). Autor je považoval za křížence mezi *M. nemorosum* a *M. sylvaticum*. Tuto hypotézu zpochybnil Niessl a považuje zmiňované rostliny za přechodný typ mezi *M. sylvaticum* L. a *M. nemorosum* L., bližší ovšem *M. nemorosum* (NIESSL 1856). Teprve Juratzka však provedl důkladnou analýzu nového taxonu, přiřadil jej na úrovni variety k druhu *M. nemorosum* a platně publikoval jméno *M. n. β subalpinum* (JURATZKA 1857). Ve svém protologu píše: „foliis lieari-lanceolatis bracteisque parcius, calycibus solum ad nervos marginesque dentium hirsutis“ a dále píše „Es wächst zwar nicht allein in subalpinis, wie auf dem Kuhschneeberg (Hb. Neilreich), Alpeleck (v. Niessl), Maumau (Dr. Fenzl im Hb. d. kais. Mus.), Kranichberg (Portenschlag ebendasselbst), Guttenstein, Semmering, sondern findet sich auch in der Montan region, z. B. am eisernen Thor (Hb. Neilreich), ja selbst im Weixelthale bei Baden, doch liebt es vorzüglich die erstere Region.“

Neilreich použil nové jméno v úrovni variety *M. nemorosum β angustifolium* a uvádí tento popis (rozdíly jsou proti *M. nemorosum β nemorosum*): „Stengel 1/2-1' hoch (cca 15-30 cm), minder ästig oder einfach, viel feiner. Blätter lineal-lanzettlich oder lineal, bei 1-2'' (cca 2.5-5 cm) Länge 1-3''' (cca 2-6 mm) breit. Deckblätter ebenfalls schmaler, manchmal nur lineal-lanzettlich, weniger gezähnt oder die meisten ganzrandig, nur die obersten violettblau und von matterer Farbe. Behaarung weit schwächer, die Kelche mit dicklichen weissen Haaren nur spärlich bestreut.“ (NEILREICH 1859).

V druhové úrovni poprvé uvedl jméno *subalpinum* A. Kerner (KERNER 1863). Ztotožnil však rostliny, které sám našel v Bihării a podle kterých zřejmě zhotovil popis druhu s rostlinami rakouskými. V roce 1881 tento svůj názor změnil a bihárské rostliny nově popsal pod jménem *M. bihariense* A. KERNER, jméno

M. subalpinum (JURATZKA) A. KERNER ponechal správně rostlinám rakouským (KERNER 1881). Nehledě na odlišné chápání náplně druhu při jeho první kombinaci v této kategorii, je správná citace jména *M. subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER 1863 a nikoliv 1881 jak se často uvádí (podrobněji viz HOLUB 1996).

V roce 1868 byl druh poprvé publikován z našeho území Čelakovským jako *M. subalpinum* A. KERNER (ČELAKOVSKÝ 1868). V německém i českém vydání Prodrumu použil Čelakovský zpočátku rovněž báziomymu *subalpinum*, avšak v úrovni poddruhu. V popisu uvádí „*Bylina dosti lysá, lodyha toliko s chlupatými stopkami listů, kalichy spoře pýřité. Listeny čárkovito-kopinaté, jen nejdoleji po každé straně 2zubé, nebarevné neb toliko nejhořejší slabě zmodralé.*“ (ČELAKOVSKÝ 1871, 1873). V prvním vydání Analytické květeny (ČELAKOVSKÝ 1879a) použil nové jméno *M. n. b) angustifolium* zřejmě pod vlivem jména Neilreichova a jako synonymum znovu uvedl *M. subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER.

Teprve v roce 1879 začal Čelakovský považovat východočeské rostliny za samostatný taxon - *M. stenophyllum* (*M. nemorosum* b. *stenophyllum*) (ČELAKOVSKÝ 1879b). Z textu je však zřejmé, že k tomuto názoru dospěl teprve po srovnání rostlin českých s rostlinami z Bihárie, které dostal od Kernerera a rovněž s Kernerovým popisem (KERNER 1874), který se však rovněž vztahoval na tyto rostliny a nikoliv na rostliny rakouské. Naopak Čelakovský uvádí, že východočeské rostliny jsou zcela totožné s popisem Juratzkovým. Protože však již v době publikace Čelakovského článku bylo jméno *M. stenophyllum* použito Boissierem pro zcela odlišný taxon (BOISSIER 1879), zvolil ve čtvrtém díle Prodrumu (ČELAKOVSKÝ 1881, 1883) jméno *M. nemorosum* subsp. *fallax* (*M. fallax*). Toto jméno pak již používal i nadále jak v úrovni poddruhu (ČELAKOVSKÝ 1897) tak druhu (ČELAKOVSKÝ 1887). Na druhové úrovni je však prvním platně publikovaným jménem jméno *Melampyrum bohemicum* A. KERNER 1881 (nomenklatorické důvody viz HOLUB 1996). Kerner nový druh odlišuje tímto způsobem: „*Von M. nemorosum v. subalpinum Juratzka, welchem M. Bohemicum übrigens weit näher steht, unterscheidet sich dasselbe durch den mehr geöffneten Saum und die gegen die Basis enger und rascher zusammengezogene Röhre der kleineren Corolle, die fast kahle Kelchröhre, die kurzen lanzettlichen abstehenden Zähne des Kelches, die verlängert lineal-lanzettlichen nur am Grunde jederseits zweizähligen obersten Deckblätter und die zarteren weniger rauhen Stengelblätter. - M. bohemicum nähert sich habituell weit mehr dem M. sylvaticum, dagegen M. subalpinum (JURATZKA sub var.), dessen oberste Deckblätter eiförmig oder eilanzettlich und an der basis in mehrere fein zugespitzte Zähne gespalten sind, mehr dem M. nemorosum L.*“ Tyto rozlišovací znaky pak uváděla i většina následných autorů.

Zásadní problém je v tom, že na rakouském území se vyskytují dva typy rostlin. Touto problematikou se nejvíce zabýval Beck a popsal nový druh *M. angustissimum* (BECK 1882, 1883). Ve své diagnose píše „*Foliis linearilanceolatis, angustissimis utrinque longe acuminatis, subpetiolatis; - spica bracteis e basi paucidentata longe acuminatis, (superioribus) subamethystinis comosa; - lacis calycinis angustis subulatis tubo subsquimajoribus patentibus v. recurvis; - corola 11-14 mm longa, fauce divaricato; laciniis labii inferioris superiori longioris subacuminatis.*“ Tento svůj nový druh odlišuje jak od *M. subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER, tak od *M. fallax* ČELAK. a přehledně shrnul všechny rozdíly do následující tabulky.

	<i>M. subalpinum</i>	<i>M. angustissimum</i>	<i>M. fallax</i>
Listy	kopinaté, ke konci dlouze, k bázi méně zašpičatělé - téměř řapíkaté - až 12 mm široké	čárkovité, k oběma koncům dlouze zašpičatělé, na bočních větvích téměř štětínovité - téměř řapíkaté - až 5 mm široké	čárkovité, k oběma koncům dlouze zašpičatělé - téměř řapíkaté - až 5 mm široké
Listeny	horní modré, chlupaté, často celokrajné nebo z hrálovitě ouškatě zubaté báze zašpičatělé - většinou delší než širší	horní modré, na málo zubaté bázi chlupaté, vybíhající v dlouhou úzkou špičku, mnohokrát delší než širší, klasy chocholaté	horní zelené, k řapíku dlouze chlupaté, dlouze zašpičatělé, celokrajné nebo později na bázi málo zubaté - vícekrát delší než široké, klasy chocholaté.
Kalichy	krátce stopkaté, spoře, vzácněji více chlupaté	zřetelně stopkaté, spoře chlupaté	zřetelně stopkaté, spoře chlupaté
	cípy kopinaté, tence zašpičatělé, delší než kališní trubka - vzpřímené, dlouhé jako třetina korunní trubky	cípy úzce kopinaté, na špičce štětínovité, 1.5 x delší než kališní trubka - vzpřímené nebo spodní dolů ohnuté, dlouhé jako polovina korunní trubky	cípy úzce kopinaté, na špičce štětínovité, tak dlouhé jako kališní trubka - vzpřímené odstavající, dlouhé jako třetina korunní trubky
Korunní trubka	17-18 mm dlouhá, s polootevřeným ústím (6-7 mm)	11-14 mm dlouhá, s rozevřeným ústím (4-5 mm)	10-17 mm dlouhá, s polootevřeným ústím (3-4 mm)
	horní pysk vpředu uťatý, s nezřetelnými laloky	horní pysk vpředu mělce chobotnatý, s nezřetelnými laloky	horní pysk vpředu mělce chobotnatý se zaokrouhlenými laloky
	spodní pysk rovně dopředu namířený, zpočátku stejně, později dvakrát tak dlouhý jako horní s přišpičatělými zuby	spodní pysk dolů ohnutý, delší než horní, s poloeliptickými, mírně zašpičatělými zuby	spodní pysk rovně dopředu namířený, tak dlouhý jako horní, s krátce zaokrouhlenými laloky
Tobolka	tak dlouhá jako kališní cípy, krátce zašpičatělá, příčně žilkovaná	(polozralá) kratší než kališní cípy, od středu zašpičatělá, k bázi stopkatě nezúžená, nezřetelně žilkovaná	tak dlouhá jako kališní cípy, krátce zašpičatělá, k bázi stopkatě zúžená, síťnatě příčně žilkovaná

Tab. 17: Rozdíly mezi jednotlivými taxony komplexu *M. subalpinum* v pojetí Becka (BECK 1892)

Sám Beck však později zřejmě začal pochybovat o odlišnosti *M. angustissimum* a *M. fallax*. Spojil oba typy spolu s časným ekotypem *M. grandiflorum* (Ten popsal a vydal jako exsikát Kerner (KERNER 1882). Jde o rostliny velice časného charakteru z horských luk v oblasti Semmeringu.) do jednoho druhu (BECK 1893), kterému ponechal jméno *M. fallax* Čelakovský. Jednotlivé typy uvnitř tohoto druhu rozlišil jako variety. Je mimořádně zajímavé jaké popisy, poznámky a rozšíření uvádí pro jednotlivé variety. Za jediný rozdíl mezi var. *fallax* a var. *angustissimum* považuje pouze tvar nejhořejších listenů: „Stengelblätter, untere Deckblätter und Blüten wie bei var. *angustissimum*. Obere Deckblätter aus kurz- und wenigzahnigen Grunde lang zugespitzt, manchmal auch ganzrandig, oft nur schwach gebläut; die Traube daher schopfig. Die schmalblättrige Form mit fast ganzrandigen Deckblättern“. Rovněž neuvádí žádné rozdíly v areálu obou typů a běžně udává výskyt var. *fallax* z Rakouska: „Hier und da unter β (var. *angustissimum*), so namentlich auf dem Badener Lindkogel, am Öhler, im Höllenthale etc.“ K var. *angustissimum* dále poznamenává, že je spojena početnými přechodnými formami jak s var. *fallax*, tak s var. *grandiflorum*.

Pozdější autoři nejčastěji rozlišovali na úrovni druhů *M. subalpinum* a *M. bohemicum* (resp. *fallax*) a v rámci *M. subalpinum* buď jako subspecie (SOÓ 1926-1927) nebo jako variety (HARTL 1974) *M. s. subalpinum*, *M. s. angustissimum* a *M. s. grandiflorum*. Méně časté je oddělování *M. subalpinum* a *M. angustissimum* jako samostatných druhů (HEGI 1913, EHRENDORFER et GUTERMANN 1973). Reiner navrhl ponechat *M. grandiflorum* a *M. subalpinum* jako 2 poddruhy *M. subalpinum* ve smyslu Soóa (alespoň dokud nebude provedeno další studium) a protože zjistil, že mezi úzkolistými a širokolistými typy je víceméně plynulá škála přechodů, považuje oba typy nejvýše za variety a provizorně je označil pouze jako var. A a B v rámci *M. subalpinum* subsp. *subalpinum* (REINER 1994). Dosud totiž nebyl stanoven typ jména *M. subalpinum* a Reiner píše, že je zatím Juratzkova položka od Wolfsbergtunnelu v oblasti Semmeringu neznámá. Reiner na rozdíl od Holuba (HOLUB 1996) navrhuje aby typový exemplář byl vybrán z rostlin úzkolistých, protože jak je z Juratzkova protologu zřejmé (viz výše) zahrnoval tento autor pod svou varietu *subalpinum* úzkolisté i širokolisté rostliny, ovšem za charakteristický výskyt považoval spíše výskyt ve vyšších polohách, kde rostou jen úzkolisté typy. Důvody, které vedly Becka k tomu, že označil širokolisté rostliny *M. subalpinum* a úzkolisté nově popsal, považuje Reiner za neopodstatněné a na svých revizních líscích z roku 1996 již úzkolistý typ označil jako var. *subalpinum* a širokolistý typ jako var. *thermale*.

Z našeho území byl od popsání *M. bohemicum* (resp. *M. fallax*) udáván pouze tento druh, s jedinou výjimkou údaje *M. subalpinum* od Lažánek u Brna (HEGI 1913, POLÍVKA, DOMIN et PODPĚRA 1928, JANCHEN 1958), který byl později považován za mylný (DOSTÁL 1989). Nepodařilo se mi zjistit originální pramen tohoto údaje, ale domnívám se, že není zde výskyt vyloučen, ovšem samozřejmě rostlin stejného typu jako na celém našem území, tedy „*M. bohemicum*“. Naopak z Rakouska pochází kromě zmiňovaného údaje Becka (BECK 1893) jediný údaj *M. bohemicum* z oblasti Salzburgu (JANCHEN 1953, 1958). Tento údaj je sice doložen, ale s největší pravděpodobností vznikl záměnou sched (REINER 1994).

5.4.2 Porovnání výsledků s literaturou

Z výsledků je patrné, že není na základě shromážděných dat možno od sebe odlišit populace české a rakouské úzkolisté. V některých znacích se však od těchto dvou liší rakouské širokolisté populace. Nyní tedy postupně probereme jednotlivé znaky, které různí autoři uváděli jako rozdílné pro různé taxony komplexu a porovnáme je se získanými daty.

Pro jednoduchost textu jsou označeny populace z České republiky (pop. vz. č.19) jako skupina A, skupina B jsou úzkolisté populace z Rakouska (pop. vz. č. 10-15) a skupina C širokolisté populace z Rakouska (pop. vz. 16-18). Je vhodné si již na tomto místě všimnout, že 3 populace zahrnuté do skupiny C nejsou jednotné a od sebe se dost významně liší (obr. 115). Ve vztahu k výše popsaným taxonům lze považovat skupinu A za *M. bohemicum*, skupinu B za *M. angustissimum* a skupinu C za *M. subalpinum* sensu Beck.

Ve studovaném vzorku považují po zkušenostech s *M. nemorosum* i *M. pratense* za málo významné rozdíly v počtu lodyžních článků, interkalárních článků a počtu větví. Obvyklý je u pozdního typu populací počet lodyžních článků

4-8 a počet interkalárních článků 1-4. Již však délka lodyhy odráží níže dokladovanou odlišnost některých populací ze skupiny C od všech ostatních.

1) Listy

Většina autorů včetně posledních zpracování ve Flora Europaea a v „Hegim“ kladla při rozlišení rostlin z Rakouska a bývalého Československa důraz na šířku listu. Jak je zřejmé z histogramu na obr. 129, toto v žádném případě není pravda. Populace ze skupiny A i B mají průměrnou šířku listu mezi 3 až 8 mm. Pouze populace skupiny C mají listy širší. Šířka listů u rostlin z těchto populací může dosahovat až téměř 30 mm. Rovněž vzdálenost nejširšího místa od báze listu a délka listu se u většiny populací neliší. Populace skupiny C mají rovněž o něco delší listy a nejširší místo je posunuto mírně dopředu.

Tvar listů je obvykle čárkovitý, čárkovitě kopinatý až vejčitý, listy jsou k oběma koncům zúžené. U některých populací s mimořádně širokými listy mohou být tyto úzce vejčité až téměř vejčité.

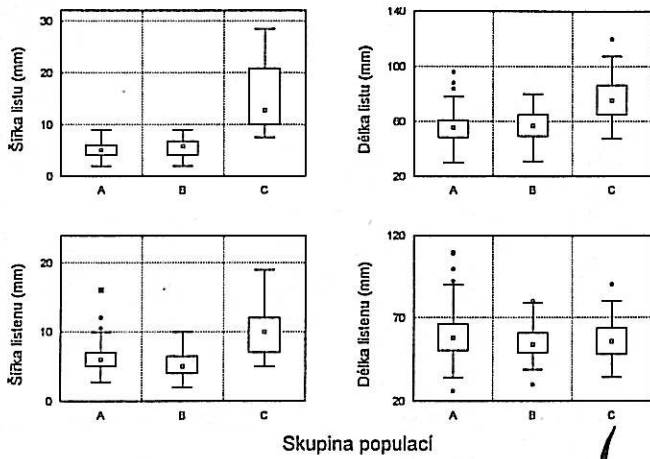
2) Listeny

Šířka prvního listenu je sice mezi populacemi poměrně silně variabilní, je však zřejmé, že tato variabilita se projevuje shodně ve skupinách A a B. Pouze skupina C má opět širší listeny než populace ostatní. V délce prvního listenu a vzdálenosti jeho nejširšího místa od báze není možno zjistit žádný rozdíl mezi jednotlivými skupinami populací.

Tvar horních listenů a jejich zbarvení je dalším velice zdůrazňovaným rozdílem mezi *M. bohemicum* a *M. subalpinum*. Moje vlastní pozorování však ukazují, že není žádný rozdíl mezi populacemi ze skupin A a B. V obou skupinách se vyskytují rostliny s téměř celokrajnými a téměř kopinatými listeny stejně jako s listeny protaženě vejčitými a po stranách zubatými (obr. 130a). Rovněž zbarvení je stejné (obr. 131a, b) a není pravda, že naše rostliny mají listeny pouze zelené, jak si všiml již Holub (HOLUB 1996). Ve skupinách A i B jsou nejčastější rostliny s namodralými nejhořejšími listeny, vyskytují se však rostliny s téměř nezelenými listeny a naopak intenzivněji namodralými. Hojného výskytu rostlin s málo zubatými a pouze namodralými listeny v Rakousku si všimla řada autorů (BECK 1883, NEILREICH 1859 - viz výše) a je jen s podivem, že se v novější době tato skutečnost přehlídí. Zbarvení listenů i jejich tvar jsou mimo jiné ovlivňovány stanovištními podmínkami, zcela obdobně jako u *M. nemorosum*.

Jiná je situace ve skupině C. Variabilita tvaru i zbarvení listenů je i zde mimořádně veliká (obr. 131c, d) a vyskytují se zde populace s intenzivně modře fialovými listeny, které mají barvu, tvar i zubatost značně podobnou *M. nemorosum* a liší se tak dost podstatně od skupiny A i B (obr. 130a, b).

Podobná je situace i s oděním listenů. Ve skupinách A a B jsou horní listeny řídce chlupaté na spodní straně především na bázi a na žilkách. Variabilita mezi jednotlivými populacemi je však poměrně značná v obou skupinách. Ve skupině C bývají listeny chlupaté mnohem více a to zejména u těch rostlin, které mají nejširší listy a listeny tvarem i zbarvením nejvíce podobné *M. nemorosum*.



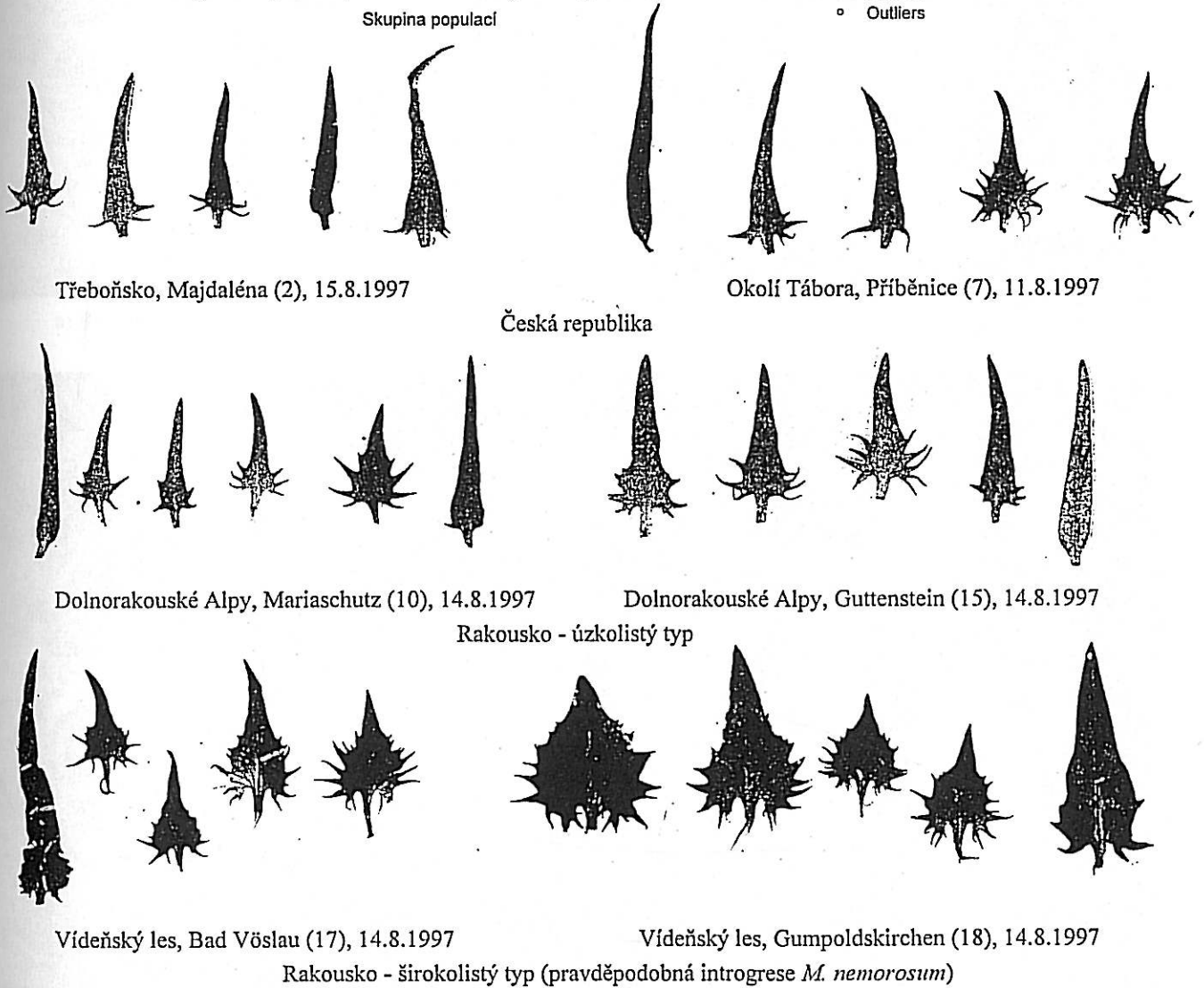
Obr. 129: Porovnání skupin populací *Melampyrum subalpinum*

rozměry listů a listenů

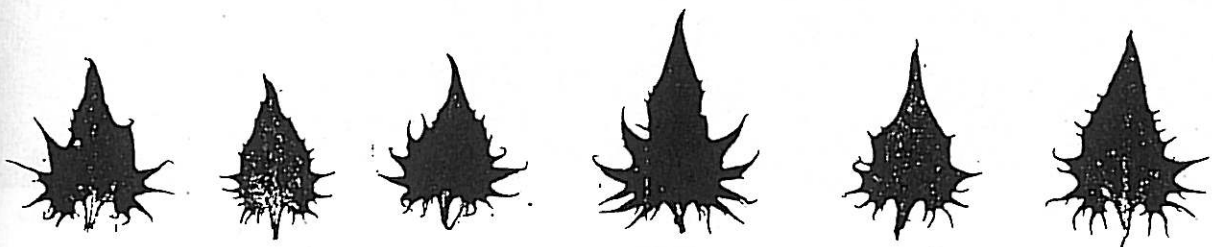
(A Česká republika,

B - Rakousko, úzkolistý t.,

C - Rakousko, širokolistý t.)



Obr. 130a: *Melampyrum subalpinum* - různý tvar listenů



Obr. 130b: *Melampyrum nemorosum* - tvar listenů (Bílé Karpaty Přední louky (3) - 21.5.1994)



a) Rakousko, Mariaschutz (10) - 14.8.1997



b) Třeboňsko, Doubí u Tábora (5) - 27.6.1996

úzkolistý typ



c) Rakousko, Baden (16) - 22.6.1996

šírokolistý typ (pravděpodobná introgrese *M. nemorosum*)



d) Rakousko, Gumpoldskirchen (18) - 14.8.1997

Obr. 131: *Melampyrum subalpinum*

3) Kalich

Ve skupinách A i B jsou nejčastěji kalichy řídce chlupaté pouze na žebrech a délka chlupů se obvykle pohybuje do 1.5 mm. Vnitropopulační i mezipopulační variabilita je i v tomto případě zřetelná a v obou skupinách jsou jak rostliny s téměř lysým kalichem, tak rostliny relativně hustěji chlupaté (např. od nás rostliny z pop. vzorku 9 - Kněžves). Ještě větší proměnlivost je však ve skupině C. Vyskytují se tu též rostliny s oděním kalicha velice podobným průměru skupin A a B, ale poměrně často jsou kalichy mnohem chlupatější a chlupy jsou výrazně delší (obr. 132). V ojedinělých případech mohou být chlupy i mimo kališních žebřer, což se ve skupině A ani B nikdy nestává. Rozdíl v oděni kalicha vyjádřil i Beck (BECK 1882) při svých popisech *M. subalpinum*, *M. angustissimum* a *M. fallax* (viz výše).

Rakousko
Baden (16)
22.6.1996

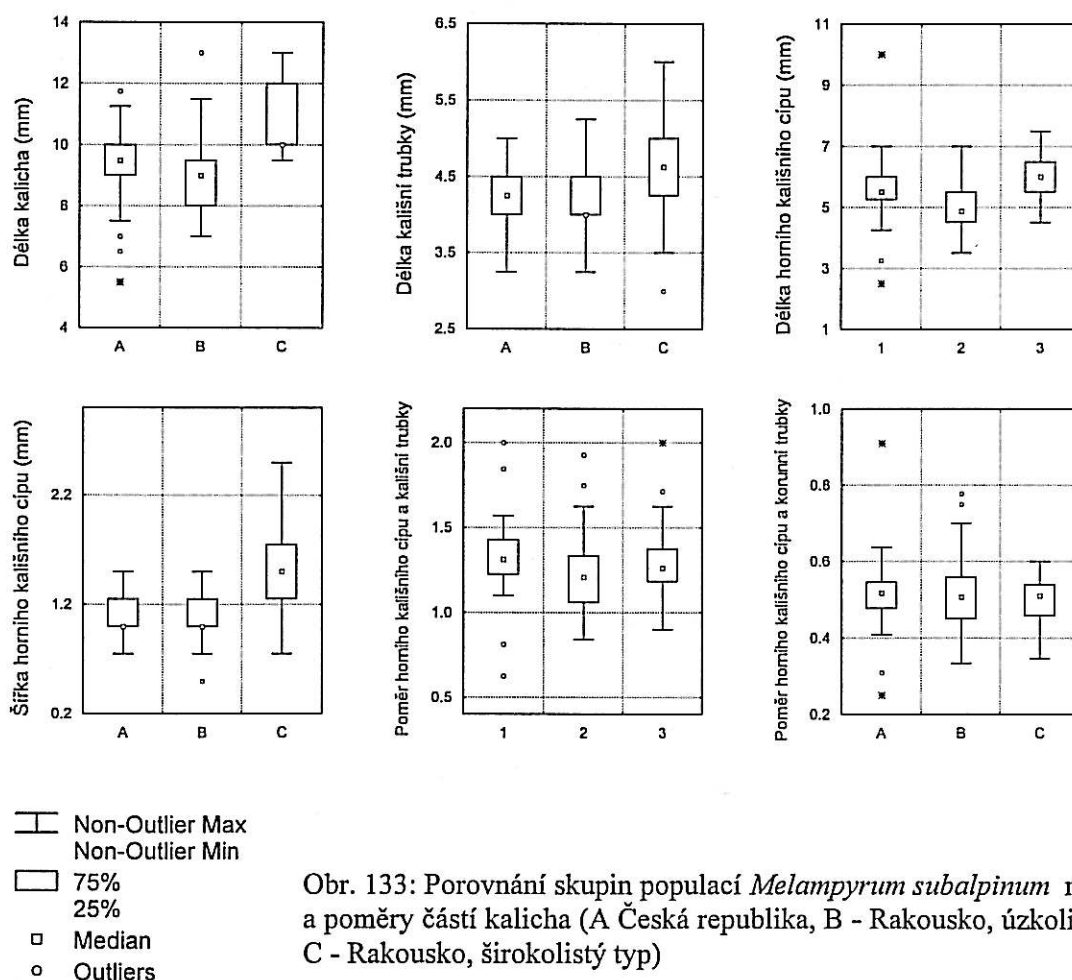


Rakousko
Gumpoldskirchen
14.8.1997 (18)



Obr. 132: *Melampyrum subalpinum*, širokolisté populace - oděni kalicha

Podobná proměnlivost je i ve tvaru kališních cípů a ve vzájemných poměrech mezi cípů, kališní trubkou a korunou. Skupiny A i B mají víceméně shodný celkový rozsah variability ve velikosti kalicha, ve tvaru kališních cípů i v jejich velikosti za květu i za plodu. Případné odlišnosti ve středních hodnotách některých znaků jsou s největší pravděpodobností způsobeny nedostatečným množstvím zkoumaných populací, protože mezipopulační rozdíly jsou poměrně značné. Výsledky zjištěné Reinerem (REINER 1994) ukazují jak velká je tato variabilita u rakouských populací ve znacích na kalichách i na korunách. Skupina C se od předchozích dvou částečně liší velikostí kalicha i jeho cípů. Poměr mezi délkou kališního cípů a délkou kališní trubky, který Beck uvádí jako rozdílný mezi *M. subalpinum*, *M. angustissimum* a *M. fallax*, je víceméně shodný ve všech třech skupinách populací. Jistý rozdíl střední hodnoty mezi skupinou A a B je naopak ve směru opačném než by odpovídalo představě Becka - *M. fallax* by mělo nepatrně delší cípů v poměru ke kališní trubce než *M. angustissimum*. Tento nepatrný rozdíl je však zcela jistě způsoben malým množstvím zkoumaných rostlin. Naprostá většina zjištěných hodnot poměru kališních zubů a kališní trubky se pohybuje mezi 1 a 1.5, což jsou právě hodnoty udávané pro jednotlivé druhy komplexu (viz výše). Další údajně odlišný poměr mezi délkou kališního cípů a korunou trubkou je zcela stejný ve všech třech skupinách populací (obr. 133).

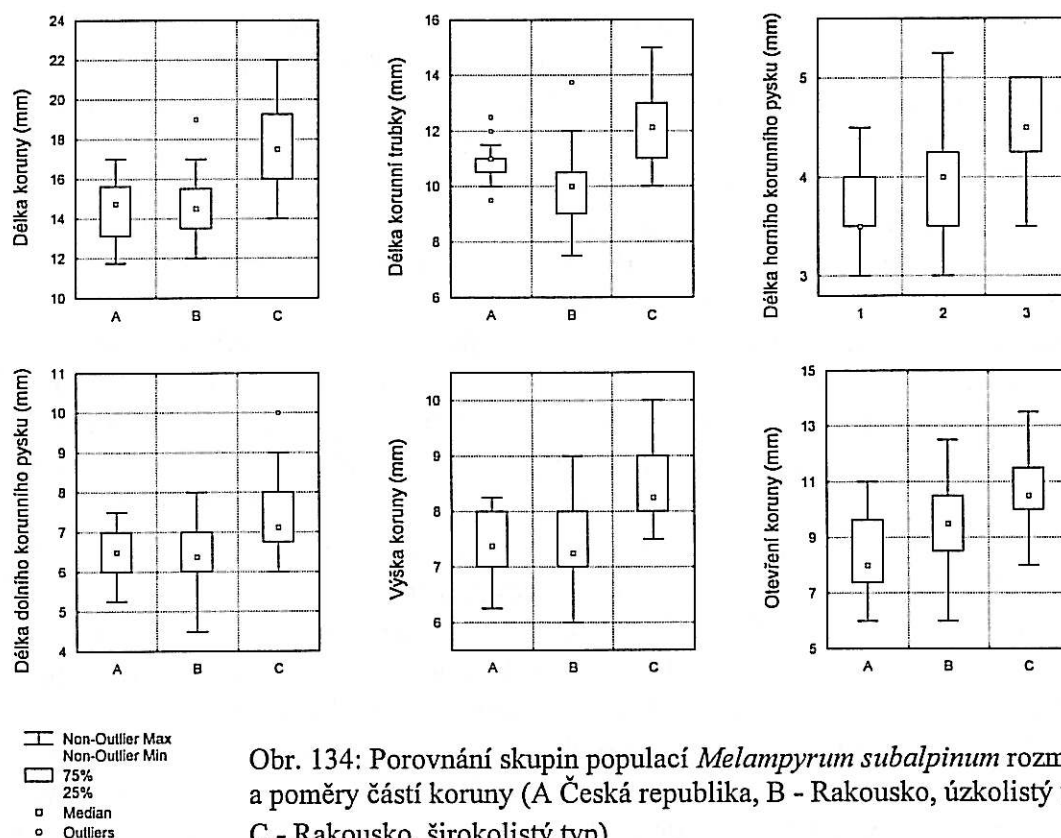


4) Koruna

V podstatě to samé co platí o kalichu platí i o koruně (obr. 134). Ve skupinách A i B se rozměry jednotlivých částí pohybují zhruba ve stejných rozmezích. Jedinou výjimkou se může zdát délka korunní trubky. Vzhledem k šíře variability v jednotlivých populacích a vzhledem k tomu, že délka celé koruny je v obou případech shodná, není jisté možno tento malý rozdíl považovat za významný. Absolutní hodnoty délky koruny se ve skupinách A a B pohybují zhruba mezi 12-17 mm, což víceméně odpovídá hodnotám uváděným Beckem pro *M. angustissimum* i *M. fallax*. Ve skupině C jsou hodnoty v rozmezí od 15 do 20 mm, ovšem v obou měřených populacích jsou dosti odlišné.

Co se týká otevření koruny, průměrné hodnoty znaku OT, který by měl vyjadřovat otevření ústí koruny, jsou sice ve všech skupinách mírně odlišné, při detailním pohledu na populace je však zřejmé, že je na mezipopulační úrovni značně proměnlivý. Tento znak však spíše charakterizuje potenciální možnost otevření než otevření koruny za skutečných podmínek. Zachytit otevření koruny je však velice obtížné, protože se tento znak v průběhu kvetení mění. Podle zkušeností z terénu mohou říci, že průběh těchto změn bývá stejný v populacích skupin A a B. V optimálním rozkvětu jsou koruny zcela otevřené (obr. 130a, b). Ve skupině C zpravidla nikdy k úplnému otevření nedojde a koruny zůstávají mírně přiveřené.

Poměr horního a dolního korunního pysku je ve všech skupinách zhruba stejný. Dolní pysk bývá za plného květu jedenapůlkrát až dvakrát delší než horní. Beck však uvádí pro *M. fallax* dolní pysk stejně dlouhý jako horní na rozdíl od *M. subalpinum* (sensu Beck) i *M. angustissimum* (viz výše).



Obr. 134: Porovnání skupin populací *Melampyrum subalpinum* rozměry a poměry částí koruny (A Česká republika, B - Rakousko, úzkolistý typ, C - Rakousko, širokolistý typ)

Další znaky, ve kterých uvádí Beck určité rozdíly mezi jednotlivými typy *M. subalpinum* s. l. jsou mimořádně proměnlivé i uvnitř jediné populace a na jediné rostlině. Zejména se jedná o tvar zubů na konci spodního pysku a tvar tobolky včetně jejího poměru k délce kalicha a kališních zubů. Tvar tobolky například závisí na množství semen apod. Postavení kališních cípů se často mění v průběhu kvetení a dozrávání tobolek na jediné rostlině. Podobně velká proměnlivost v těchto znacích je i u jiných druhů rodu *Melampyrum* (*M. nemorosum* s. s., *M. sylvaticum*, *M. pratense*). Opět platí, že mezi skupinami A a B nejsou patrné žádné rozdíly v celkovém rozsahu variability. Skupina C se může v některých znacích mírně odlišovat.

5) Ekologická odlišnost

Vedle rozdílů morfologických jsou často zmiňovány též rozdíly ekologické. Je sice pravda, že naše populace se vyskytují převážně na podkladech písčitých a kyselých a rakouské populace na podkladech vápnitých, dokonce přímo ve vápencových sutích. Avšak není tomu tak absolutně. I u nás roste *M. subalpinum* na podkladech vápnitých, například v okolí Olešnice na Moravě (TICHÝ 1996). Mimo to se vyskytuje i mimo oblasti písků například na rulových výchozech (např. lokalita Příběnice u Tábora, částečně i Doubí u Tábora). Naopak v Rakousku roste druh i na kyselých substrátech např. na kvarcitech a břidlicích (REINER 1994, ZIMMERMANN 1972). Druh se v obou oblastech v přirozených podmínkách nejhojněji vyskytuje ve světlých lesích a to nejraději jehličnatých s borovicí lesní a nebo v případě Rakouska též s borovicí černou.

5.4.3 Taxonomické závěry

Jak je z celého tohoto rozboru a z předchozího literárního přehledu zřejmé, nelze oddělovat úzkolisté populace *M. subalpinum* z Rakouska od populací z České republiky a ze Slovenska. Čelakovský začal odlišovat *M. fallax*, protože srovnával naše rostliny s rostlinami rumunskými. Kerner odlišil *M. bohemicum* na základě rozdílů mezi našimi a širokolistými rakouskými populacemi. Je to doloženo exsikáty vydanými spolu s popisem *M. subalpinum* a *M. bohemicum* (KERNER 1881 - Fl. Exs. Austro-Hung., no 134 *M. subalpinum* - Austria inferior: In silvis ad Vöslau, no 135 *M. bohemicum* - Bohemia: In pinetis ad Hohenbruck). Rostliny z těchto exsikátů jsou samozřejmě skutečně odlišné. Z pochopitelných důvodů byla i většina dalších exsikátů *M. subalpinum* sbírána v území, které bylo z Vídně nejbližší dostupné, ale kde se hojně vyskytuje typ širokolistý, a tak je zastoupení tohoto typu v exsikátech mnohem větší než úzkolistého, přestože rozšíření obou je ve skutečnosti diametrálně odlišné.

Situace na rakouském území vypadá totiž zhruba následovně. *Melampyrum subalpinum* se vyskytuje na poměrně rozsáhlém území od hranic Štýrska a Dolního Rakouska v oblasti Semmeringu až téměř k Vídni. Nejzápadnějšími a poměrně izolovanými lokalitami jsou lokality v okolí městečka Scheibs, směrem na východ končí rozšíření na hranicích Vídeňské pánve. V celé oblasti je velice hojný úzkolistý typ, který se vyskytuje převážně ve vyšších polohách nad 500 m. n. m. Pouze v nejnižších polohách (okolo 300-400 m) na okrajích Vídeňské pánve, zejména v okolí obcí Gumpoldskirchen, Baden, Bad Vöslau a Bad Fischau se vyskytují

populace se širšími listy. Ovšem i v této oblasti se vyskytují populace úzkolisté nebo alespoň úzkolistým blízké.

Po studiu několika širokolistých populací v terénu i řady herbářových dokladů se domnívám, že širokolistý typ populací vznikl hybridizací s *M. nemorosum*. K této domněnce mne vedou následující důvody:

- 1) širokolisté populace tvoří plynulé přechody k populacím úzkolistým, nejsou jednotné a vykazují mnohem větší míru proměnlivosti než populace úzkolisté. (To ostatně vyjádřil i Wiesbaur, který popsal jako další taxon *M. stenotaton* (WIESBAUR 1883), do kterého zahrnoval úzkolisté populace nižších poloh s ústím koruny většinou uzavřeným. Sám Wiesbaur však považoval tento typ za extrémní formu *M. subalpinum* sensu Beck a nikoliv za typ *M. angustissimum* (WIESBAUR 1884).)
- 2) všechny znaky, kterými se tyto populace liší od populací úzkolistých jsou víceméně plynulým posunem směrem k *M. nemorosum*.
 - * šířka listů - hodnoty zjištěné u populace s nejširšími listy přesahují i průměrnou hodnotu šířky listu zjištěnou u *M. nemorosum*
 - * listeny se tvarem i zbarvením v nejkrajnějších případech zcela podobají *M. nemorosum* (viz obr. 130a, b, 131d)
 - * tvar kalicha se mění a především šířka kališních cípů se zvětšuje
 - * odění kalicha i listenů může být mnohem hustější než u populací úzkolistých, chlupy jsou mnohem delší, vzácně mohou být kalichy chlupaté i mezi žebry
 - * koruna bývá větší a podobně uzavřená jako u *M. nemorosum*
 - * celkový habitus je u některých populací mnohem bližší *M. nemorosum* než úzkolistým populacím.
- 3) Změny všech těchto znaků jsou spolu obvykle dobře korelovány. Čím mají populace širší listy, tím mají širší a chlupatější kalichy, zbarvenější a chlupatější listeny atd.
- 4) Širokolisté populace se vyskytují pouze v oblasti hojného výskytu *M. nemorosum* a i jejich konkrétní lokality jsou stanovištními podmínkami dosti blízké nárokům *M. nemorosum*.

Sám neznám ani u nás ani v jiných oblastech v Rakousku lokality, kde by se vyskytovaly společně *M. subalpinum* a *M. nemorosum*. Hadač rovněž zdůrazňuje, že se *M. subalpinum* vyskytuje obvykle společně s *M. pratense* a společný výskyt s *M. nemorosum* je naprosto výjimečný (HADAČ 1966). Z tohoto důvodu se předpokládáné hybridní rostliny v ostatních částech areálu nevyskytují nebo snad jen velice vzácně.

Tato předložená hypotéza by si samozřejmě zasloužila ověření metodami genetickými. To se však již vymyká z rozsahu této práce.

Podstatnou otázkou je taxonomické hodnocení těchto širokolistých, hybridních rostlin. Osobně se domnívám, že v tomto případě hodnocení není na místě. Jedná se skutečně o větší množství jednotlivých populací různou měrou poznamenaných introgresí *M. nemorosum*, které si nezaslouží samostatné označení.

Teoreticky za vhodných podmínek mohou vznikat i na jiných místech areálu *M. subalpinum*. Rovněž se mi nezdá vhodné vybrat typový exemplář jména *M. subalpinum* z těchto populací právě z uvedených důvodů. Za vhodné řešení považuji lektotypifikaci jména *M. nemorosum* var. *subalpinum* JURATZKA některou z rostlin sbíraných Juratzkou v oblasti Semmeringu (pokud budou nalezeny) a nebo jinou úzkolistou rostlinou z vyšších poloh Rakouska, která je zmiňována v protologu.

V případě takto zvoleného lektotypu by podle mého názoru všem pozdním populacím včetně našich náleželo jméno *M. subalpinum* var. *subalpinum*, s vědomím, že v určité části areálu se vyskytují populace ovlivněné introgresí *M. nemorosum*.

Přestože se mi nepodařilo v terénu nalézt žádnou časnou populaci, která by mohla být přiřazena k *M. grandiflorum* A. KERNER, na základě studia herbářů a zkušeností s časnými populacemi *M. nemorosum* jsem přesvědčen o tom, že se jedná o zcela analogický případ. Časný typ mívá v případě *M. subalpinum* 1-3 lodyžní články, je opět odlišen ekologicky (horské louky) a domnívám se, že si rovněž zaslouží hodnocení na úrovni variety. V tomto případě je situace jednoduchá i z nomenklatorického pohledu a v úrovni variety je správné jméno pro tento časný typ populací *M. subalpinum* var. *grandiflorum* (A. KERNER) BECK 1893.

5.4.4 Vznik a rozšíření druhu

Zbývá se ještě zmínit o Hadačových úvahách o vzniku a migraci *M. bohemicum* (HADAČ 1966). Jeho názory na šíření druhu jsou zřejmě velice správné a je tedy nutno jen poopravit domněnku o vzniku druhu v oblasti Záhorie, protože nedošlo k žádné diferenciaci alpských a československých populací. Z oblasti Východních Alp a Předalpí se druh zřejmě v příhodných dobách šířil několika proudy. Na Záhorie, dále přes východní okraj Českomoravské vrchoviny do východního Polabí a severně od Dunaje na Třeboňsko. Domnívám se, že jeho výskyty lze skutečně považovat za zbytky původního souvislejšího areálu. Jsou totiž soustředěny do oblastí s výraznějším rozšířením reliktní vegetace (i jednotlivých reliktních druhů) a to především původních borových lesů jen s malou příměsí dubu. Buď na pískách (Záhorie, Polabí, Třeboňsko) a nebo na vápenci (okolí Olešnice). Zda i dnes mohou vznikat nové lokality, jak se domnívá Holub u svého nálezu v Českém ráji (HOLUB 1996) lze těžko prokázat, avšak není to samozřejmě vyloučeno.

Větší rozšíření než udává Hadač má druh na Třeboňsku, kde bylo nalezeno Kaislerem a Kůrkou (ústní sdělení) několik lokalit jižně od Tábora. Nejsevernější lokality jsou v okolí zříceniny hradu Příběnice na ostrohu Lužnice západně od Tábora. Údaj z oblasti Hodonínské duby vznikl záměnou za *M. pratense* (doklad uložen v BRNU). Oblast Hodonínské duby, kde zřejmě převažovaly porosty dubu, asi nebyla vhodná pro zachování druhu (pokud se vůbec zde kdy vyskytoval), který dává v přirozených podmínkách přednost silně rozvolněným porostům borovým před porosty listnatých stromů. Dnes se však druh vyskytuje nejčastěji na druhotných lokalitách v okolí lesních cest, silnic apod. Údaj z podhůří Orlických hor od Plasnice je záměna s *M. sylvaticum* agg. (PR) a údaj Veselého

(VESELÝ 1935) z Velkého Toku v Brdech se s velkou pravděpodobností vztahuje na sytě žlutý typ *Melampyrum pratense*, který se v tomto území hojně vyskytuje.

Naopak není zcela vyloučen údaj z okolí Lažánek u Brna jak již bylo zmíněno výše a ani snad potenciální další lokality zvláště na území Rakouska severně Dunaje odkud druh ostatně údajem „Waldviertel“ uvádí Janchen (JANCHEN 1958). Dokonce v herbáři PR je uložena položka pocházející z herbáře J. Dostála, která byla podle schedy sbírána Krajinou. Jedná se o 4 rostliny *M. subalpinum* u kterých je uvedena tato lokalita: „*Moravia austro-occ.: in silvis ad opp. Třebíč*“. Na schedě však zcela chybí datum a možnost záměny lokality je v tomto případě poměrně značná.

Vznik *M. subalpinum* se zřejmě odehrával někde na východních obvodech Alp, severních obvodech hor Balkánského poloostrova, jihozápadních okrajích vnitřní části Karpatského oblouku vždy na kontaktu s Panonskou nížinou. Největší bohatství velmi blízké příbuzných druhů se totiž vyskytuje na Balkánském poloostrově a v přilehlých oblastech. Ať již je to zmiňované *M. bihariense* A. KERNER z Rumunska, *M. doerfleri* RONN. z Černé hory a Albánie nebo *M. hoermannianum* K. MALY ze severozápadní části poloostrova, původně považované Ronnigerem za časný typ *M. subalpinum* sensu Beck (RONNIGER 1911). *M. bosniacum* RONN. bylo dokonce poprvé udáno ze západní Bosny jako *M. angustissimum* BECK (FALTIS, HANDEL-MAZZETTI, JANCHEN et STADLMANN 1906) a dnes je považováno za pozdní typ *M. hoermannianum*. Jako stanoviště tohoto druhu uvádějí autoři teplé, světlé borové lesy v nadmořské výšce 680-1300 m (zcela obdobný typ stanoviště jako *M. subalpinum*) a dále uvádějí, že se rostliny zcela shodují s Beckovými originálními exempláři *M. angustissimum*. Tím však počet udávaných druhů a nižších taxonů zdaleka nekončí. V celé skupině je mnoho nejasností a omylů a její celková revize, která je bezesporu nutná, si ještě vyžádá mnoho času a námahy. Bohužel k vyřešení většiny problémů je především nutný průzkum v terénu, který je právě v oblasti Balkánského poloostrova stále značně problematický.

5.5 Sezónní proměnlivost v rodě *Melampyrum*

Pozorování v terénu i výsledky potvrzují, že jednotlivé populace v rodě *Melampyrum* se vyznačují poměrně velkou variabilitou v některých znacích považovaných za sezónní. Rozměry listů i listenů jsou u tohoto rodu do značné míry ovlivňovány ekologickými podmínkami stanoviště a nejsou ze širšího pohledu významně korelovány s ostatními sezónními znaky na rozdíl od rodů jiných, zejména *Rhinanthus*, kde se u různých sezónních typů liší jak velikost, tak též tvar a zubatost listů (SOÓ 1929, STERNECK 1901, SKÁLA 1987, vlastní pozorování). Nebo ještě lépe a přesněji řečeno - možná závislost je téměř zastřena proměnlivostí způsobenou rozdílnými podmínkami stanovišť. Podobnými podmínkami stanoviště jsou rozměry a tvar listů, stejně jako délka lodyhy ovlivňovány u všech druhů rodu podobným způsobem.

Pokud je mi známo, žádná z dosavadních studií sezónní proměnlivosti nezkoumala vývoj jednotlivých znaků uvnitř populací během jedné vegetační sezóny. Pozorování v terénu i statistické zpracování dat potvrzuje, že některé sezónní znaky se v jediné populaci mění v průběhu kvetení. Nejvýznamnější je změna počtu lodyžních článků, který narůstá v průběhu kvetení nejvíce a s největší pravděpodobností ve všech populacích a druzích rodu *Melampyrum*. Naopak je ale nejméně ovlivňován faktory stanoviště, které neovlivňují zásadním způsobem délku vegetační doby. V populacích začínají kvést rostliny s malým počtem článků a teprve postupně rozkvétají rostliny s větším počtem článků. Přes tuto změnu je však možno populace charakterizovat určitým rozpětím hodnot tohoto znaku, ve kterém se pohybuje většina rostlin studované populace. Toto rozpětí je různě široké pro různé druhy a obvykle specifické i pro jednotlivé populace. Celkové rozpětí počtu článků v jedné populaci bývá však mnohem širší a rostliny z opačných okrajů proměnlivosti se pak velice výrazně liší svým habitem. Právě rozdíly v počtu lodyžních článků jsou velmi zdůrazňovány ve všech vnitrodruhových klasifikacích založených na sezónní proměnlivosti. Při určování jednotlivých rostlin (zvláště z herbářového materiálu) jsou pak rostliny z opačných konců proměnlivosti jediné populace často řazeny k odlišným taxonům.

Většina populací je počtem lodyžních článků s největší pravděpodobností přizpůsobena specifickým podmínkám dané lokality - pokud je to nutné a na lokalitě působí výraznější selekce na tento znak. Počet článků je ovlivňován zřejmě nepřímo prostřednictvím doby květu, která je s ním korelována. Počátek doby květu rozhoduje o možnosti reprodukce konkrétní populace za konkrétních podmínek. Nejdůležitějším vnějším faktorem pro dozrání semen a úspěšnou reprodukci populace je délka vegetační doby. Jistě mohou hrát vliv i určité stresující faktory působící během ní. Proto zkrácení délky vegetační doby, ať již přirozené nebo umělé, se vždy odráží ve zmenšení počtu lodyžních článků, ale projevuje se i u ostatních znaků více či méně korelovaných (u různých druhů mohou být závislosti různé) s touto charakteristikou (počet interkalárních článků, počet větví apod.). Délka vegetační doby významně omezuje možnou variabilitu těchto znaků a za určitých okolností může způsobit diferenciaci populací do několika vyhraněných typů. Pouze tyto vyhraněné typy, které mezi sebou mají jen omezené

množství přechodů a netvoří pouhou součást pravidelné sítě mnoha typů, je pak vhodné hodnotit jako samostatné taxony.

Jednotlivé populace mohou jaksí „využívat všech možností“ nabídnutých za určitých klimatických podmínek, ale v detailu jsou formovány dalšími ekologickými podmínkami lokality (biotickými i abiotickými faktory).

Proměnlivost každého druhu a rozšíření jednotlivých typů jsou samozřejmě v detailech odlišné. Do značné míry se v nich odráží ekologická amplituda druhu a migrační historie vzniku jeho areálu.

Porovnání rodu *Melampyrum* a rodu *Rhinanthus*

Biometrickými studii rodu *Rhinanthus* se zabývala řada autorů (SCHNEIDER 1962, MIZIANTY 1978, TER BORG 1972, SKÁLA 1987, ZOPFI 1993, 1995). Přes jisté odlišnosti se jeví zjištěný celkový charakter sezónní proměnlivosti v tomto rodě podobný rodu *Melampyrum*. Je zřejmé, že vnitropopulační variabilita je u rodu *Rhinanthus* poměrně malá, zatímco mezipopulační variabilita je výraznější než u rodu *Melampyrum*. Zopfi zjistil velice úzkou vazbu určitých morfologických typů ke konkrétním stanovištím a jejich managementu. Většina autorů též potvrdila genetickou podstatu morfologických rozdílů mezi populacemi.

Přes tuto ohromnou proměnlivost je však prakticky nemožné vymezit uvnitř jednotlivých druhů rodu *Rhinanthus* nižší „sezónní taxony“. Všechny sezónní znaky se mění víceméně kontinuálně a rozdělování tohoto kontinua na typy vernální, aestivální, autumnální atd. je i zde neopodstatněným trháním pravidelné sítě. V případě rodu *Rhinanthus* je však tato síť mnohem jemnější a hustější. V určitých oblastech se sice v závislosti na dominující vegetaci vyskytují hojněji vždy jen určité typy. V širším pohledu je však množství těchto typů prakticky neomezené. Poměrně přesně tuto skutečnost formuloval Stace (STACE 1997) v popisu variability *Rhinanthus minor* v Nové flóře Britských ostrovů: „6 subsp. may be recognized in BI, but some populations do not fit into any of them and the pattern of variation on the Continent is more complex; the subsp. may be better abandoned.“

Příčiny vzniku jednotlivých typů mohou být velice obdobné jako v případě *M. pratense*. Populace rodu *Rhinanthus* jsou často tvořeny jednotlivými skupinkami rostlin. V některých případech je možno sledovat rozdíly mezi jednotlivými skupinkami i na jediné lokalitě. Za těchto podmínek může být genetický posun mimořádně účinný. Na mimořádně rychlý průběh evoluce v této skupině upozornil již Zopfi (ZOPFI 1995). Svědčí pro něj i řada dalších jevů. Například výskyt typů s neokřídleným semenem v populacích *Rhinanthus major* na polích (MIZIANTY 1978). Tato adaptace zcela bezpochyby vznikla mnohokrát vždy za určitých selekčních podmínek.

6. Poznámky k dalším druhům rodu *Melampyrum*

Podle teorie sezónní proměnlivosti bylo i u dalších našich zástupců rodu popsáno větší množství vnitrodruhových taxonů - jarních, letních, podzimních, horských, segetálních. Na základě terénních pozorování je zcela jasné, že nelze bez hlubšího studia toto schematické dělení přijmout.

U druhu *Melampyrum arvense* je zřejmé, že přinejmenším na našem území nelze rozlišit žádný vnitrodruhový taxon. Každá populace tohoto druhu má vcelku širokou variabilitu v počtu lodyžních článků podobně jako zkoumané populace jiných druhů. Rostliny z počátku kvetení populace a z jejího konce mohou mít značně odlišný vzhled. I v tomto případě má však každá populace své vlastní rozpětí jednotlivých sezónních znaků, odpovídající podmínkám dané lokality. Avšak přes tyto rozdíly mezi jednotlivými populacemi, není vhodné populace sdružovat do nějakých vnitrodruhových jednotek, protože populace tvoří pravidelnou síť, ve které se sezónní znaky mění plynule. Ani habituelní rozdíly mezi rostlinami z polí a z okolních stanovišť není možno považovat za významné, protože je možno sledovat celou řadu případů, kdy se vzhled rostlin plynule mění s typem biotopu na jediné lokalitě. Shodný případ je druh *M. barbatum*, který se u nás kdysi vyskytoval pouze zavlečený. Podle dostupného materiálu se zdá, že velmi podobně se oba druhy chovají i mimo naše území, a proto je teprve otázkou dalšího studia, zda je vůbec oprávněné v těchto druzích nějaké vnitrodruhové typy rozlišovat.

Odlišná situace je u *M. cristatum*. Tento druh se řadou vlastností podobá výše popsané proměnlivosti *M. nemorosum*, včetně rozdílů ekologických mezi časným a pozdním typem populací. Dokonce se časný typ velice často vyskytuje na stejných lučních lokalitách jako časný typ *M. nemorosum*. Diferenciace na časný a pozdní populace je však mnohem méně ostrá než u *M. nemorosum* a určení jednotlivých rostlin, zejména z herbářového materiálu, je velmi obtížné. Druh je rovněž více proměnlivý v počtu interkalárních článků. Přesto se však domnívám, že tradiční rozlišování třetího „horského“ sezónního typu je neoprávněné a podobné rostliny považují za součást populací pozdního typu.

7. Revize rodu *Melampyrum* L. v České republice

Tato kapitola byla zpracována podle směrnic Botanického ústavu AV v Průhonících pro zpracování Květeny ČR. Pro 6. svazek tohoto díla je také celý text připraven.

Melampyrum L. - černýš

Melampyrum LINNAEUS Sp. Pl. 605, 1753.

Jednoleté byliny s jednoduchým kořenovým systémem, kořenové vlášení silně potlačeno a bohatě vyvinuta haustoria. Lodyha zcela na bázi často ohnutá až zkroucená (avšak ne chabá), výše zpravidla vzpřímená, různě bohatě vstřícně větvená, na průřezu na bázi téměř okrouhlá, výše často tupě čtyřhranná, různě hustě a dlouze pýřitá až lysá (nejčastěji je odění soustředěno do dvou podélných pruhů jemných chlupů na protilehlých stranách lodyhy); lodyhy s velmi různým počtem lodyžních článků a tzv. interkalárních článků (viz poznámky 1 a 2). Děložní listy úzce obvejčité, zpravidla za květu opadané (viz poznámka 1), listy vstřícné, přisedlé až krátce stopkaté, celokrajné, nesvraskalé, horní vzácně zubaté. Listeny zpravidla zubaté a horní často zbarvené, květy přisedlé nebo s kratičkými stopkami, oboupohlavné, souměrné, ve všestranných hustých nebo jednostranných řídkých klasech na hlavní lodyze a zpravidla též na silnějších větvích. Kalich trubkovitý až zvonkovitý se čtyřmi cípy; koruna s dlouhou, u báze často zahnutou trubkou, dvoupyská, povrch koruny někdy jemně papilnatý až kratičce chlupatý; horní pysk přilbovitý, ze stran smáčknutý, na konci s pýřítě chlupatým lemlem; dolní pysk nejčastěji plochý nebo vyklenutý, v zadní části se dvěma hrbolky, vpředu trojcípý; tyčinky 4, dvoumocné, nitky lysé nebo krátce papilnaté až chlupaté, s korunou dlouze srostlé, prašníky slabě šípovité (prašná pouzdra na bázi s krátkými osinkatými výběžky); semeníky vejčité, zužující se do šikmo dopředu vybíhající čnělky, na spodní straně s různě velkým nektáriem; čnělka dlouhá, nitřovitá; blizna malá ± hlavovitá, nezřetelně dvoualočná. Plod 1-4 semenná lokulicidní tobolka, pukající pouze na hřbetní nebo na hřbetní i břišní straně. Semena elipsoidní, hladká, s masíčkem, živá bělavá až světle hnědá, odumřelá černá. - Podle různých taxonomických pojetí se udává 20-40 druhů. Většina druhů se vyskytuje v hlavní ± eurosibiřské části areálu, s významnými centry diverzity na Balkáně a na Kavkaze, několik druhů roste ve východní Asii a 1 druh v Severní Americe. - Entomogam., Autogam., Hemiparazit., Myrmekochor.

Poznámka 1: Většina zástupců rodu je velice proměnlivá a tato proměnlivost stále ještě není uspokojivě prostudována a taxonomicky zhodnocena. Převážná část dosavadních klasifikací klade největší důraz na tzv. (pseudo)sezónní polymorfismus. Ten se vyskytuje též u příbuzných rodů shluku *Rhinantheae* (*Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Odontites* aj.), u rodu *Gentianella* a snad i v některých dalších případech. Jedná se o existenci různých morfotypů uvnitř jednoho druhu, které se od sebe liší komplexem určitých (tzv. sezónních) znaků. Především jde o tyto znaky: doba květu, počet a délka lodyžních článků (mezi uzlinou s dělohami a uzlinou s nejspodnějším květem hlavního květenství), počet interkalárních článků (mezi nejhořejší vyvinutou větví a nejspodnějším květem), počet a postavení větví (kvetoucích i neketoucích), přítomnost děloh v době květu, doba květu aj. Původní klasifikace založené na době květu a s ní spojených znacích dělily tyto typy do několika skupin (vernální typy - doba květu v časném létě, lodyžní články nepočtené a mnohem delší než listy, rostliny prakticky nevětvené nebo jen s neketoucími větvemi, dělohy i všechny listy za květu zachované, interkalární článek pouze jeden nebo zcela chybí; aestivální typy - doba květu v létě, lodyžní články početnější, dolní kratší, horní delší než listy, rostliny větvené jen v horní části, listy v době květu téměř všechny zachované, interkalárních článků 0-3; autumnální

typy - doba květu v pozdním létě, lodyžní články početné a všechny kratší než listy, četné vodorovně odstálé a vždy kvetoucí větve, listy většinou za květu opadané, interkalárních článků větší počet). Později byly tyto typy vykládány jako ekotypy a z tohoto pohledu doplněny o další (typy montikolní - horské, segetální - plevelné). Jejich vznik není stále uspokojivě vysvětlen. Je však celkem zřejmé, že problematika vnitrodruhové proměnlivosti je mnohem složitější a sezónní znaky tvoří pouze jednu její část, která hraje u různých druhů různě významnou roli. Proto nelze přijmout často zjednodušující uplatnění teorie pseudosezónních typů na všechny druhy rodu *Melampyrum* i dalších rodů.

Nejčastěji bývají sezónní typy hodnoceny jako subspecie. Současné studie však spíše ukazují, že pokud vůbec lze v některých druzích rozlišit určité vyhraněné sezónní typy, je v rodě *Melampyrum* vhodnější hodnotit je pouze jako variety. Tato kategorie lépe vystihuje charakter proměnlivosti, vzniku a rozšíření těchto taxonů než kategorie subspecie.

Poznámka 2: Ze zmíněné značné proměnlivosti některých druhů rodu *Melampyrum* vyplývá nutnost všimát si při určování vždy celé proměnlivosti populace a nehodnotit znaky pouze na jedné rostlině

Poznámka 3: Interkalární uzliny u tohoto rodu vznikají zřejmě abortací nejhořejších větví i nejspodnějších květů hlavního květenství. Naproti tomu v rodě *Rhinanthus* vznikají pouze abortací nejspodnějších květů hlavního květenství.

Poznámka 4: Zelené části a květy obsahují v různém množství iridoidní sloučeninu aucubin, která při sušení rostlin polymeruje na modročerné barvivo a způsobuje tak jejich černání.

- 1a Květenství husté, ± všestranné, horní listeny nejčastěji červeně až purpurově, vzácněji bíle nebo žlutozeleně zbarvené2
- 1b Květenství řídké, jednostranné, horní listeny nejčastěji zelené (někdy rezavě naběhlé) nebo modrofialové, vzácněji bílé, velmi vzácně i červené4
- 2a Květenství nápadně hustě čtyřhranné, listeny žlábkovitě přeloženy podle střední žilky, spodní pouze v dolní části, ostatní téměř po celém okraji s jemnými, hřebenovitými, ± rovnými zuby, horní a spodní kališní cípy nápadně nestejně velké, tobolka puká pouze na horní straně..... 1. *M. cristatum*
- 2b Květenství není hustě čtyřhranné, listeny ploché, na okraji s dlouhými zuby, které v horní části listenů směřují ± šikmo dopředu, kališní cípy ± stejně dlouhé, tobolka puká po obou stranách3
- 3a Horní listeny nejčastěji červené, na spodní straně s černými nektárii (tečky), střední žilka zcela na bázi žlutozelená, koruna žlutá s červenými pysky a červenavou trubkou, vzácně listeny bílé a koruna žlutobílá, spodní korunní pysk ± plochý, na okraji vzhůru ohnutý, zcela přitisklý k hornímu, kališní cípy dlouhé (až 1 cm), delší než kališní trubka, z úzce kopinaté báze šídlovité, kalich oděný pouze velmi krátkými (do 0.2 mm), ± přitisklými rovnými chlupy..... 2. *M. arvense*
- 3b Horní listeny žlutozelené nebo bělozelené, nektária na spodní straně nenápadná, stejně zbarvená jako zbytek listenu, na bázi střední žilky na spodní straně někdy s fialovou skvrnkou, koruna citronově žlutá, korunní trubka žlutobílá, spodní korunní pysk silně vyklenutý s neohrnutým okrajem, za plného květu od horního oddálený, kalich žlutozelený s fialovou skvrnou zcela na bázi, hustě chlupatý dlouhými (>1 mm), odstálými, ± kadeřavými chlupy, kališní cípy (široce) kopinaté obvykle kratší než kališní trubka, ca 0.5 cm dl.3. *M. barbatum*
- 4a Kalich s dlouhými ± kadeřavými chlupy nebo alespoň na žebrech s několika delšími (přes 0.4 mm) chlupy, horní listeny nejčastěji modrofialově, vzácněji bíle nebo zeleně zbarvené, velmi vzácně červené5

Poznámka: Vzácně je možno nalézt u některých rostlin *M. subalpinum* (viz bod 5b) kalichy téměř bez dlouhých chlupů, od následující skupiny se však nápadně liší tvarem koruny (viz obr. 8) a většinou alespoň trochu namodralé zbarvenými listeny.

- 4b Kalich lysý nebo jen s velmi krátkými (do 0.3 mm) ± přitisklými chlupy, horní listeny zelené, u rostlin z výslunných stanovišť rezavě nebo červeně nabíhající6
- 5a Kalich po celé ploše s dlouhými kadeřavými chlupy, pouze u rostlin ze stínu a na konci vegetační sezóny někdy olysalý, listy zpravidla širší než 6 mm a první listen v květenství širší než 10 mm, listeny nejčastěji intenzivně modrofialově nebo bíle zbarvené, vzácněji zcela zelené, velmi vzácně též červené 4. *M. nemorosum*
- 5b Kalich pouze na žebrech řídce chlupatý delšími chlupy (vzácně až téměř lysý), listy zpravidla užší než 6 mm a první listen v květenství užší než 10 mm, zpravidla jen nejhořejší listeny namodralé 5. *M. subalpinum*
- 6a Korunní trubka kratší nebo jen o velmi málo delší než kalich s cípy, kališní cípy trojúhelníkovité až úzce trojúhelníkovité, ± rovné, na všechny strany rozestálé, tobolka ± vejčitá až oválná, na povrchu s poměrně zřetelnou síťnatou žilnatinou směřující především kolmo k podélné ose tobolky, tobolka puká po obou stranách a po dozrání směřuje ± vzhůru 6-7. *M. sylvaticum* agg.
- 6b Korunní trubka mnohem delší než kalich s cípy, kališní cípy šídlovité, horní zpravidla obloukovitě, dolní mírně vzhůru zahnuté, tobolka nejčastěji (asymetricky) vejčitá až srpovitě prohnutá, většinou s nezřetelnou žilnatinou směřující převážně ve směru podélné osy tobolky, tobolka puká pouze na horní straně a po dozrání směřuje ± kolmo od lodyhy 8. *M. pratense*

Poznámka 1: Nejčastěji jsou zaměňovány druhy *M. pratense* a *M. sylvaticum*. Protože *M. pratense* je velmi proměnlivé v barvě i otevření koruny nelze rozlišovat oba druhy pouze na základě těchto znaků. V terénu lze oba druhy velmi snadno rozlišit podle celkového tvaru koruny. Nejspolehlivějšími rozlišovacími znaky na zčernalém herbářovém materiálu jsou tvar kališních cípů a tvar tobolky

Poznámka 2: Z našeho území jsou dále udávány též další dva druhy, které k nám nezasahují:

M. polonicum (BEAUVERD) SOÓ - (Českomoravská vrchovina) - jedná se zřejmě o záměny s rostlinami *M. nemorosum* s olysalými kalichy. *M. polonicum* je taxon východoevropský, jehož hodnocení na úrovni druhu je poněkud sporné.

M. saxosum BAUMGARTEN (Krušné hory, Krkonoše, Králický Sněžník, Jeseníky) - jedná se o taxon východo- a jihokarpatský, ne zcela jasněho postavení v komplexu *M. sylvaticum* agg. Údaje od nás jsou zřejmě způsobeny záměnami s *M. pratense* a nesprávnou synonymizací taxonu popsáno Čelakovským ze Sudet jako *M. sylvaticum* var. *dentatum*.

Sect. 1. *Melampyrum*

Syn.: *Melampyrum* sect. *Spicata* (WETTST.) SOÓ.

Poznámka: Protože není s konečnou platností stanoven typ rodu, není zcela vyjasněna nomenklatura sekcí. První typifikace rodu byla provedena na základě druhu *M. arvense*. Z důvodu zachování nomenklatury použité ve Flora europaea byla však navržena ke konzervaci pozdější typifikace druhem *M. pratense*. Tento návrh však dosud nebyl schválen.

Květy v hustých ± všestranných nebo alespoň čtyřhranných klasech; listeny hustě střechovitě uspořádané, zakrývají vřeteno květenství.

1. *Melampyrum cristatum* L. - černýš hřebenitý

Melampyrum cristatum LINNAEUS Sp. Pl. 605, 1753.

Exsikáty: Petrak Fl. Bohem. Morav. Exs., no 383.

Byliny (10-)15-50 cm vys. Lodyha přímá, jen slabě pýřitá, slabě až velmi silně větvená, větve šikmo vzhůru až mírně dolů odstávající. Listy čárkovitě až široce kopinaté, až 8 cm dl. a 1.5 cm šir., celokrajné, jen horní někdy na bázi se zuby. Květenství hustý, nápadně čtyřhranný klas, obvykle 10-30 květů, listeny se širokou, srdčitou hlavní částí a s dlouhým (dolní listeny) nebo krátkým (střední listeny) úzce kopinatým koncovým výběžkem nebo bez něj (horní listeny), žlábkovitě přeložené podle střední žilky, jejich srdčitá část po celém okraji s jemnými, hřebenovitými, ± rovnými zuby, výběžek dolních listenů celokrajný; dolní listeny nejčastěji zelené, horní obvykle purpurově červené, vzácně bílé; listeny se střechovitě překrývají a zakrývají kalichy i spodní část korunní trubky, na spodní straně v blízkosti středního žebra s extraflorními nektárii, na hlavních žilkách a na okraji pýřité. Kališní trubka ± úzce nálevkovitá, horní kališní cípy nápadně delší než dolní, kalich na žebrech a na okrajích krátce (do 0.5 mm) pýřitý, 6 - 10 mm dl.; koruna 12 - 16 mm dl., základní barva bledě žlutá (dolní pysk tmavší), především střední část korunní trubky různě intenzivně purpurově naběhlá, korunní trubka 2x delší než kalich, ± v polovině nápadně ohnutá, horní pysk ze stran silně smáčknutý, dolní ± plochý se vzhůru zvednutým okrajem, k hornímu přitisklý, nebo alespoň přiblížený, střední lalok dolního pysku menší než postranní; prašníky ca 2.5 mm dl, obvykle purpurové, konektiv zelený; semeník zelený, lysý, s velkým ± sklovitým nektáriem. Tobolky (7-)8(-10) mm dl., nápadně přesahující kalich, silně ze stran smáčknuté, srpovitě prohnuté, na okrajích jemně pýřité, se zřetelnou síťovitou žilnatinou, pukající pouze na hřbetní straně; semena obvykle (1-3)4 v tobolce, 4 -5 mm dl.. V-VIII(-IX). Tf.

2n = 18 (extra fines)

Variabilita: Druh se u nás vyskytuje zřejmě pouze ve dvou poměrně dobře (morfologicky i ekologicky) odlišených taxonech (viz níže). I od nás je často udávána var. *ronnigeri* (PÖVERLEIN) BEAUVERD in SCHINZ et KELLER, zdá se však, že tento typ není výrazně odlišen od var. *cristatum* a je spíše jen krajním projevem sezónní a ekologické proměnlivosti této variety. Odlišnost ekologických podmínek stanoviště a pravděpodobně i vliv různých hostitelských rostlin se odráží v různém vzhledu rostlin, délce a kvetení větví, šířce listů a snad i délce a počtu článků. Proměnlivost v barvě listenů a květů (bílé až purpurové - např. var. *pallidum* TAUSCH) nemá žádný taxonomický význam.

Celkové rozšíření: Evropa, chybí na většině Pyrenejského poloostrova a v jižní části Apeninského a Balkánského poloostrova, též ve střední a severní části Skandinávie, v Asii na východ až po Altaj a horní tok Jeniseje. - Mapy: MEUSEL et al. 1978: 410, HULTÉN NE 1986: 1666.

- 1a Lodyžních článků zpravidla více než 7, většinou kratších než příslušné lodyžní listy, kvetoucích větví obvykle více než dva páry, rostliny začínající kvést až v průběhu června v teplomilných doubravách, křovinách a jejich lemech (a) var. *cristatum*
- 1b Lodyžních článků zpravidla 5-7, obvykle delších než příslušné lodyžní listy, větve zpravidla nekvetoucí nebo jen 1 až 2 páry kvetoucích, rostliny kvetoucí na přelomu května a června na loukách (b) var. *solstitiale*

(a) var. *cristatum* - černýš hřebenitý pravý

Syn.: *M. ronnigeri* PÖVERLEIN Allgem. Bot. Z. 8: 177, 1907 incl.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 470. - Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1196, 1197. - Extra fines: Dörfler Herb. Norm., no 4743. - Fl. Exs. Austro-Hung. no 3699, 3700. - Fl. Siles. Exs., no 63. - Gerb. Fl. SSSR, no 5294. - Pl. Bulg. Exs., no 585.

Rostliny 15-50 cm vysoké, lodyžních článků obvykle 7 a více, zejména dolní zpravidla kratší než příslušné lodyžní listy, interkalárních článků většinou více než jeden. Větve obvykle dlouhé, kvetoucí, někdy i do vyšších řádů větvené, od lodyhy často v nepříliš ostrém úhlu vzhůru směřující a často nedosahující výšky hlavního květenství. - VI-VIII(-IX).

Variabilita: Velmi proměnlivý taxon především v šířce listů, počtu lodyžních i interkalárních článků. Počet lodyžních článků se nejčastěji pohybuje od 7 do 11, na některých lokalitách se na začátku doby květu vyskytují rostliny, které mají jen 5 lodyžních článků a blíží se tak var. *solstitiale*. Odlišení obou variet je v řadě případů zejména u herbářového materiálu velice obtížné, protože tyto typy jsou mnohem méně vyhraněné než obdobné typy u *M. nemorosum*. Za příznivých podmínek bývají rostliny bohatě větvené, avšak na suchých stanovištích mohou být všechny větve pouze krátké a nekvetoucí.

Ekologie a cenologie: Xerothermní křoviny a křovinaté stráně, lesní lemy, šipákové doubravy a subxerofilní teplomilné doubravy. Dává přednost hlinitým půdám mírně až silně bazickým. Světlomilný a teplomilný typ. Spektrum hostitelů je široké a zahrnuje především nejrůznější dřeviny (např.: *Quercus petraea*, *Carpinus*, *Viburnum lantana*, *Corylus avellana*, *Cornus sanguinea*). Obvykle se druh vyskytuje pouze v malých populacích, téměř nikdy nevytváří bohaté porosty jako většina ostatních druhů rodu. Diagnostický druh svazu *Quercion pubescenti-petraeae*, vyskytuje se také ve společenstvech svazu *Geranion sanguinei* a řádu *Prunetalia*.

Rozšíření v ČR: Roztroušeně v oblasti termofytika (hojněji v Českém středohoří, Č. Krasu, v Polabí a na jižní Moravě), zřídka až velmi vzácně v mezofytiku (zde na řadě lokalit nezvěstný). V oreofytiku chybí. Těžiště výskytu v planárním a kolinním stupni, vzácně v suprakolinním (max.: Milešovka, ca 750 m). - Mapy: Šmarda XM 1963: map. 156 (Morava); Javorská 1993: Severočeskou přírodou 27: 31 (ČR - zařazeny však též mylné údaje), (vše bez rozlišení variet). - #

T: 1. Doup. pah. (okolí Kadaně) 2a. Žatec. Poohří (Údlice, Údlické doubí; Postoloprty), 3. Podkruš. pán. (Chomutov; Červ. Hrádek; Jeníkov), 4. Loun.-lab. střed., 5a. Dol. Poohří (Brozany), 6. Džbán (Smečno; Hřešice; Pozdeň), 7. Středočes. tab., 8. Čes. kras, 9. Dol. Povlt. (Šárecké údolí), 11. Stř. Pol., 12. Dol. Pojiz. (okolí Ml. Boleslavi), 13. Rožd' pah., 14. Cidl. pán., 15. Vých. Pol., 16. Znoj.-brn. pah., 17. Míkul. pah., 18. Jihomor. úv., 19. B. Karp. step., 20. Jihomor. pah., 21a. Han. pah. (Prostějov, Držovice; Plumelov), 21b. Hornomor. úv. (Příkazy). - M: 28e. Žlut. pah. (Prohoř), 29. Doup. vrchy (Horní Lomnice, osada Pastviny), 32. Křivokl. (vrch Podlom; Běleč; Nižbor), 35a. Holoubk. Podbrd. (Kornatice), 35c. Příbr. Podbrd. (Hluboš - jen lit. údaj), 36b. Horaž. (Sedlečko; Žďár), 37b. Suš.-horaž. váp. (Prácheň u Horažďovic - nezv.), 37l. Českokr. Předšum. (Svíba u Hořic na Šumavě), 38. Bud. pán. (Protivín, Radanská bažantnice; Hluboká n. Vlt., okolí žel. st. a hráz rybníka Bezdrev - všude nezv.), 39. Třeboň. pán. (hráze rybníků u Lomnice n. Luž. (Velký Tisý, Velký Dubovec a další - v posledních letech však nenalezen); Domanín, hráz rybníka Velký Panenský - nezv.), 40a. Pís.-hlub. hřeb. (Hluboká n. Vlt - nezv.), 41. Stř. Povlt., 44. Mileš. střed., 45. Verneř. střed., 51. Polom. hory (Kokořín - jen lit. údaj), 52. Ral.-bez. tab. (Doksy, Thamův mlýn; Staré Splavy), 53c. Českodub. pah. (Chlístov u Chocnějovic), 55e. Mark. pah. (Osenice), 60. Orl. opuky (Lično), 65. Kutnoh. pah. (Milá u Bečvár), 68. Mor. podh. Vysoč., 69a. Železnoh. podh. (Semtěš, Svobodná Ves - nezv.), 70. Mor. kras (Lišeň, Hády; Mokrá), 78. B. Karp. les., 79. Zlín. vrchy, 80. Stř. Pobeč., 81. Host. vrchy (Trnava, Hostýn), 83. Ostr. pán. (Český Těšín).

Údaj Schmidta z roku 1789 od Plané u Mar. Lázní není doložen a je pravděpodobně mylný. Údaj Hamburgera (1837) od Jablonného v Podještědí není rovněž doložen.

Údaj z vrchu Kuřidlo u Strakonice vznikl záměnou s *M. arvense* a údaj od obce Krajinčko u Vodňan vznikl chybnou lokalizací položky, která byla ve skutečnosti sbírána v Českém středohoří.

Celkové rozšíření: V celém areálu druhu.

b) var. *solstitiale* (RONN.) MALY - černýš hřebenitý časný

Melampyrum cristatum var. *solstitiale* (RONNIGER in DÖRFLER) MALY, Magyar. Bot. Lapok 7: 231, 1908. - Syn. *Melampyrum solstitiale* RONN. in Dörfler Sched. ad Herb. normale: 247, 1907.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 471 (ut *M. c.* subsp. *ronnigeri*). - Fl. Exs. Reipubl. Českoslov., no 1359. - Extra fines: Dörfler Herb. Norm., no 4742.

Rostliny 10-30 cm vysoké, lodyžních článků obvykle 4-6, zpravidla delších než příslušné lodyžní listy, interkalární pouze jeden; větve zpravidla krátké, nekvetoucí nebo jen horní 1-2 páry kvetoucí a pak směřující v ostrém úhlu vzhůru a dosahující stejné nebo větší výšky než hlavní květenství. - V-VI.

Variabilita: Poměrně málo proměnlivý typ. Některé rostliny mohou mít ke konci doby květu populaci větší počet článků i interkalárních článků.

Ekologie a cenologie: Semixerotermní až mezofilní květnaté louky na těžších, hlubších a bázemi bohatých půdách, řazené do svazu *Bromion erecti*.

Rozšíření v ČR: Spolehlivě doložen z Bílých Karpat a přilehlých oblastí Karpatského mezofytika. Z Čech pochází jedině doklady, které lze téměř s jistotou přiřadit k této varietě z luk mezi Hradištěm a Velenkou v Polabí. Na řadě lokalit vymizel v důsledku zničení luk (max.: vrch Lesná u obce Korytná, ca 670 m). - #

T: 11b. Poděb. Pol. (Velenka), 19. B. Karp. step. (roztroušeně). - **M:** 76a. Mor. brána vl. (Rusava, vrch Pardus), 78. B. Karp. les. (roztroušeně), 79. Zlín. vrchy (Dešná u Všeminy), 80a. Vset. kotl. (okolí obce Hovězí), 81. Host. vrchy (Chvalčov, Rajnochovice, Trnava), 82. Javorn. (mezi obcemi Zděchov a Halenkov, Val. Klobouky).

Celkové rozšíření: Velmi roztroušeně v celém areálu druhu, hojněji především v jižní Skandinávii.

2. *Melampyrum arvense* L. - černýš rolní

Melampyrum arvense LINNAEUS Sp. Pl. 605, 1753. - Syn.: *M. purpurascens* GILIB. Fl. Lith. 130, 1761, nom. illeg. - *M. arvense* subsp. *euarvense* BEAUVERD Monographie du genre *Melampyrum* L., 527, 1916.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 472/I, II, III, IV. - Petrak Fl. Bohem. Morav. Exs., no 973, 1541. - Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1198. - Extra fines: Dörfler Herb. Norm., no 3067 (ut *M. pseudobarbatum*), no 5304. - Fl. Exs. Austro-Hung., no 1398. - Fl. Distr. Bacov. Exs. - Fl. Exs. Bavar., no 1152. - Fl. Olten. Exs., no 1009. - Fl. Rom. Exs., no 1332 a, b. - Hayek Fl. Stir. Exs., no 1052).

Byliny (10-)15-40(-60) cm vys., hlavní kořen zasahuje až 20 (-45) cm hluboko do země, boční kořeny 1. řádu až 30 cm dl. Lodyha přímá, poměrně hustě pýřitá, slabě až velmi silně větvená, větve zpravidla šikmo vzhůru směřující. Listy vstřícné, přisedlé, čárkovitě až široce kopinaté, až 10 cm dl. a 0.2-2.0 cm šir, dolní celokrajné, horní často na bázi s jedním nebo více páry dlouhých zubů, po celé ploše kratičce drsně chlupaté. Květenství hustý, pouze v nejdolejší části řidší ± všestranný klas, obvykle 10-30 květý, listeny vejčité kopinaté, na okraji hluboce zubaté (zuby úzké, dopředu směřující, až přes 10 mm dl.), dolní listeny nejčastěji zelené, horní obvykle purpurové, vzácně bělavé,

na okrajích nebo i na žilkách pýřité, na spodní straně listenů tmavá extraflorální nektária (tečky). Kalich (12-)15-18(-22) mm dl., zelený, na bázi mezi žebry a na špičkách cípů růžově nabíhající, po celé ploše drsně krátce chlupatý (chlupy směřují ± dopředu), kališní trubka ± úzce nálevkovitá, kratší než kališní cípy, kališní cípy 6-14 mm dl., z trojúhelníkovité báze šídlovité, horní o něco delší než dolní; koruna 20-25 mm dl., základní barva bělavě až žloutkově žlutá, pysky a střední část korunní trubky nejčastěji intenzivně purpurově naběhlé, vzácně bělavé, korunní trubka (11-)15-20 mm dl., jen o málo delší než kalich, během kvetení se prodlužuje, ve středu ohnutá, ale i za plného květu květy obvykle směřující od lodyhy šikmo vzhůru, horní pysk ze stran silně smáčknutý, dolní pysk ± plochý se dvěma podlouhlými vyklenutými hrbolky a vzhůru zvednutým okrajem, k hornímu přitisklý, nebo alespoň velmi přiblížený, všechny cípy spodního pysku ± stejně velké; prašníky ca 3.0-4.0 mm dl., konektiv zelený, prašná pouzdra na okrajích purpurová, nitky alespoň předních tyčinek citronově žluté; semeník zelený, lysý s velkým nektáriem; čnělka pod bliznou na spodní straně řídce chlupatá, jinak lysá. Tobolky ± elipsoidní, až 10 mm dl., nepřesahující kališní cípy, jen slabě ze stran smáčknuté, lysé, s ± nezřetelnou žilnatinou, pukající na hřbetní i břišní straně; semena obvykle (1-)2(3-4) v tobolce, (5.5-)6(-7) mm dl. V - VIII. Tf.

2n = 18 (ČR: 20a. Bučov. pah.)

Variabilita: Podle zaběhlého schematu pseudosezónní teorie je popsána řada vnitrodruhových taxonů (např.: subsp. *arvense*, subsp. *pseudobarbatum* SCHUR, subsp. *schinzii* RONN. in SCHINZ et KELLER, subsp. *semlieri* RONN. et PÖVERLEIN), které se mají lišit sezónními znaky. Většina těchto taxonů je rovněž udávána z našeho území. Studium našich populací v přírodě spíše ukazuje, že větší část rozlišovaných vnitrodruhových taxonů jsou pouze krajní případy vnitropopulační variability a jejich taxonomická hodnota je nízká. Druh patří k našim relativně nejméně proměnlivým druhům, což může být způsobeno tím, že výskyt na našem území je zřejmě z velké většiny pouze archeofytního původu. Rozdíly ve velikosti rostlin, šířce listů, postavení větví apod. jsou mimo závislosti na vegetační době ovlivněny především ekologickými podmínkami stanoviště a zřejmě též druhem hostitelské rostliny. Rostliny, které se vyskytují jako plevel v obilí jsou většinou mohutnější s delšími lodyžními články a širšími listy, zatímco rostliny na stepních lokalitách jsou obvykle nižší se zkrácenými lodyžními články a mají úzké listy. Variabilita ve zbarvení listenů i květů (bělavé - červené) nemá žádný taxonomický význam.

Ekologie a cenologie: Dříve hojně jako polní plevel ve společenstvech řádu *Secalietalia*, především v teplejších oblastech. Dnes jako plevel velmi vzácně, častěji na suchých, výslunných stráních, mezích, okrajích cest a stepních stanovištích. Hojnější na vápenci a půdách s vyšším obsahem bází. Nejčastěji ve společenstvech svazů *Geranion sanguinei*, *Bromion erecti*, ale i v jiných společenstvech třídy *Festuco-Brometea*.

Rozšíření v ČR: Roztroušeně až hojně v oblasti termofytika, dříve dosti hojně též v mezofytiku jako plevel v obilovinách, dnes vzácně a v řadě oblastí vymizel, pouze v územích s větším podílem bázemi bohatých substrátů stále roztroušeně. V oreofytiku chybí. Těžiště výskytu v planárním a kolinním stupni, vzácněji v suprakolinním a submontánním stupni (max. Hostýn, ca 650 m, Milčice u Sušice, ca 740 m, Polná na Šumavě, ca 750 m).

T: téměř ve všech fyt. o. [chybějí údaje z fyt. o. 5. Terez. kotl.]. - M: v minulosti alespoň vzácně nebo přechodně jako plevel ve většině fyt. o., údaje jsou však pouze z následujících: 24. Hor. Poohří, 25a. Krušn. podh. vl. (Svojkovice), 26. Čes. les (Růžová u Bělé n. Radb.), 27. Tachov. bráz. (Mar. Lázně; Planá u Mar. Lázní), 28. Tep. vrchy, 29. Doup. vrchy (Budov, Černýš), 30a. Jesen. ploš. (Mladotice), 30b. Rak. kotl. (Rakovník, Svojetín), 31. Plz. pah., 32. Křivokl. (Nenašovice, Žebrák), 33. Branž. hv., 35. Podbrd., 36a. Blat. (Černívsko †), 37. Šum.-novohr. podh. (zejména v podokresech - 37b. Suš.-horaž. váp, 37f. Strak. váp., 37l. Českokr. Předšum.), 38. Bud. pán. (Olešník, Munice †), 41. Stř. Povlt., 42b. Táb.-vlaš. pah. (Křivsoudov, Alberovice), 44. Mileš. střed., 45. Verner. střed., 47. Šluk. pah. (Šluknov, Harta), 51. Polom. hory, 53. Podješ., 55. Čes. ráj, 56. Podkrk., 57. Podzvič., 58b. Polic. kotl. (Trutnov; Police n. Met.), 60. Orl. opuky, 62. Litomyš. pán., 63. Českomor. mezih., 64c. Černokost. perm, 65. Kutnoh. pah., 66. Hornosáz. pah., 67. Českomor. vrch., 68. Mor. podh. Vysoč., 69. Želez. hory, 71. Drah. vrch., 72. Zábř.-unič. úv.,

73b. Hanuš. vrch. (Zábřeh; Šumperk; Hrabenov), 74b. Opav. pah. (Kozmice), 75. Jes. podh. (Jakubčovice), 76. Mor. brána, 77c. Chřiby (Napajedla; Halenkovice), 78. B. Karp. les., 79. Zlín. vrchy, 80. Stř. Pobeč., 81. Host. vrchy, 82. Javorn., 84. Podbesk. pah.

Celkové rozšíření: Centrum rozšíření v jihovýchodní Evropě, odkud zasahuje s různými hiáty na západ až do severovýchodního Španělska, na sever do východního Švédska a jižního Finska a na východ až do Asie, do oblasti horního toku řeky Tobol a v jižnější části na Kavkaz a do severní Anatolie. - Mapy: MEUSEL et al. 1978: 411., HULTÉN NE 1986: 1667.

Význam: Masový výskyt v obilných polích v minulosti znehodnocoval mouku. Větší podíl rozemletých semen jí dodával šedivou barvu a hořkou chuť.

3. *Melampyrum barbatum* WALDST. et KIT. - černýš bradatý

Melampyrum barbatum WALDST. et KIT. ex WILLD. Sp. Pl. 3: 198, 1800.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Českoslov., no 1360. - Extra Fines: Fl. Českoslov. Exs., no 78. - Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 1265. - Fl. Rom. Exs., no 1335. - Schultz Herb. Norm., no 2242.

Byliny 15-40 cm vys. Lodyha přímá, hustě pýřitá, větvená, větve šikmo vzhůru až vodorovně odstávající (často hlavní vrchol potlačen a větve jej pak převyšují). Listy kopinaté až čárkovitě kopinaté, až 7 cm dl. a 0.3-1.5 cm šir., dolní celokrajné, horní často na bázi s jedním nebo více páry dlouhých zubů, po celé ploše kratičce drsně chlupaté. Květenství hustý, pouze v nejdolejší části řidší ± všestranný klas, obvykle 10-30 květy, listeny vejčitě kopinaté, na okraji hluboce zubaté (zuby úzké, dopředu směřující, až 10 mm dl.), dolní listeny nejčastěji zelené, horní obvykle bělavé až žlutozelené, na okrajích, na žilkách nebo i na ploše pýřité, ve spodní části až chlupaté), na spodní straně listenů kulovitá extraflorální nektária, téměř stejně zbarvená jako listeny. Kalich zpravidla 10-15 mm dlouhý, bělavě zelený, někdy s fialovým kroužkem na bázi, po celé ploše hustě dlouze bíle chlupatý, kališní trubka ± široce nálevkovitá, zpravidla stejně dlouhá nebo delší než kališní cípy, kališní cípy ± 5-7 mm dl, široce kopinaté nebo z trojúhelníkovité báze krátce šídlovité, horní jen o málo delší než dolní; koruna 20 - 25 mm dl., citronově žlutá, konec horního pysku a spodní část korunní trubky obvykle bělavé, korunní trubka zpravidla 2x - 3x tak dl. jako kalich, ± ve středu výrazně ohnutá, a proto plně rozkvetlé květy odstávají téměř vodorovně od lodyhy, horní pysk ze stran silně smáčknutý, dolní k hornímu přiblížený, ale za plného květu nepřítisklý, celý vyklenutý s dolů ohnutým a rovným okrajem; prašníky ca 4 mm dl, žluté, jen v horní části na okrajích nafialovělé, konektiv zelený, nitky tyčinek zpravidla chlupaté; semeník zelený, lysý s bazálním nektáriem; čnělka od středu až téměř ke špičce s vícebuněčnými chlupy. Tobolky až 10 mm dl., nepřesahující kališní cípy, ± obvejčitěho tvaru, slabě ze stran zploštělé, lysé, s ± nezřetelnou žilnatinou, pukají na hřbetní i břišní straně; semena obvykle 4 v tobolce, 5-6 mm dl. VI -VIII. Tf.

2n = 18 (extra fines)

Variabilita: Z našeho území je udávána pouze var. *barbatum*, což odpovídá archeofytní povaze výskytu u nás. Z jiných oblastí areálu je podle (pseudo)sezónní teorie opět popsána řada vnitrodruhových taxonů, které by zřejmě též vyžadovaly detailní studium a přehodnocení.

Ekologie a rozšíření v ČR: Polní plevel, úhory, suché, vylunné stráně a meze, mimo naše území i stepní porosty převážně řádu *Festucetalia valesiaca*. Kdysi pravděpodobně pouze zavlečen u Zábřeha na Moravě, na Znojemsku, u Mikulova a Kuřimi. Dnes téměř jistě vyhynulý. Pouze v kolinním a suprakolinním stupni (max. les Zlobice u Kuřimi, ca 350m). - †

T: 16. Znoj.-brn. pah. (mezi Znojmem a Šatovem, poslední údaj z roku 1951; Kuřim, les Zlobice, 1952), 17b: Pavl. kop. (Mikulov, 1941), 72. Zábř.-unič. úv. (Zábřeh n. M., 1893).

Celkové rozšíření: endemit panonské květenné podoblasti, přirozený výskyt zasahuje od Sedmíhradska až do oblastí Vídeňské pánve a na Slovensko. Výskyty u nás, v Polsku i jinde je možno považovat za druhotné. Na Balkánském poloostrově roste druh *M. carstiense* FRITSCH někdy považovaný za poddruh *M. barbatum*.

Sect. 2. *Laxiflora* (WETTST.) SOÓ

Syn.: *Melampyrum* SOÓ et WEBB.

Květy v řídkých ± jednostranných klasech; listeny nezakrývají větenu květenství.

4. *Melampyrum nemorosum* L. - černýš hajní

Melampyrum nemorosum LINNAEUS Sp. Pl. 605, 1753.

Byliny (10-)15-40(-70) cm vys. Lodyha přímá, téměř nevětvená až velmi silně větvená, větve šikmo vzhůru až mírně dolů odstávající. Listy úzce kopinaté až široce vejčité, až 10 cm dl. a 0.5-5.0 cm šir, zpravidla celokrajné, jen nejhořejší někdy na bázi se zuby, po celé ploše a zvláště na okrajích řídkce kratičce pýřité. Květenství zpravidla v dolní části řídké, v horní části hustější, ± jednostranné, obvykle 10-50 květů; dolní listeny zelené, podobné listům, vejčité až hrálóvité, na bázi většinou s několika zuby, horní listeny obvykle široce vejčité až kopinaté se srdčitou bází, většinou s úzce trojúhelníkovitými až šídlovitými zuby na okraji, zpravidla různě intenzivně modrofialově zbarvené, vzácněji bílé nebo zelené, velmi vzácně též červené, na celé ploše kratičce pýřité, na spodní straně s delšími chlupy, horní ve spodní části a na žebrech až hustě dlouze chlupaté, na spodní straně se světlými nenápadnými extraflorálními nektárii. Kalich 8-15 mm dl., po celé ploše, ale především na kališní trubce hustě dlouze kadeřavě chlupatý, po odkvětu, ke konci vegetační sezóny a na stinných biotopech někdy olýsalý, kališní cípy zelené, úzce kopinaté až téměř šídlovité, delší než kališní trubka, horní jen o málo větší než spodní, kališní trubka zelená mezi žebry někdy bělavá nebo nafialovělá, ± úzce nálevkovitá; koruna 15-25 mm dl., většinou žlutkově žlutá, ve spodní části korunní trubky a někdy i jinde různě intenzivně rezavě naběhlá, korunní trubka zpravidla 2x delší než kalich, na bázi nápadně ohnutá, horní pysk ze stran silně smáčknutý, dolní k hornímu ± přiblížený nebo za plného květu mírně oddálený, s ± rovným okrajem, delší než horní pysk; prašníky ca 3-4 mm dl., většinou světle žluté, na okrajích chlupaté, se zelenavým konektivem; semeník zelený, lysý, s poměrně velkým bazálním nektáriem; čnělka někdy pod bliznou řídkce chlupatá, jinak lysá a kulovitou bliznou. Tobolky ± elipsoidní, až 11 mm dl., ± stejně dlouhé jako kalich, jen slabě ze stran smáčknuté, často se zploštělou, široce zobanitou koncovou částí, lysé s ± zřetelnou žilnatinou, pukající na hřbetní i břišní straně; semena obvykle 2-4 v tobolce, 4-6 mm dl., V - IX. Tf.

2n = 18 (ČR: 55d. Tros. pah.)

Variabilita: Druh se u nás vyskytuje ve dvou relativně dobře morfologicky i ekologicky ohraničených taxonech (viz dále). Další udávaný sezónní typ (subsp. *silesiacum* RONN.) je spíše než samostatnou jednotkou, pouze krajním projevem vnitropopulační variability. Další variabilita je probrána u jednotlivých variet.

Celkové rozšíření: Střední Evropa, od stř. Německa až k Uralu, na severu dosahuje j. Skandinávie a na jihu zasahuje do Slovinska. Na j. a jz. hranici areálu navazuje celá řada drobných, velmi příbuzných druhů, které jsou ne vždy dostatečně prozkoumány. - Mapy: MEUSEL et al. 1978: 411, HULTÉN NE 1986: 1668.

- 1a Lodyžních článků zpravidla 5 a více, většinou kratších než příslušné lodyžní listy, kvetoucích větví nejčastěji více než 2 páry, rostliny začínají zpravidla kvést až v průběhu června v listnatých lesích, lesních lemech, křovinách a jen vzácně na loukách (a) var. *nemorosum*

Poznámka: U některých populací se na začátku doby květu vyskytují rostliny, počtem lodyžních článků připomínající *M. n.* var. *praecox*, často mají ale širší listy.

- 1b Lodyžních článků zpravidla pouze 3-5, obvykle delších než příslušné lodyžní listy, kvetoucích větví jen 0-2 páry, rostliny kvetoucí na přelomu května a června na loukách (b) var. *praecox*

a) var. *nemorosum* - černýš hajní pravý

Syn.: *M. nemorosum* subsp. *genuinum* ČELAK. Prodr. Fl. Böhmen: 335, 1873. - *M. moravicum* H. BRAUN Oesterr. Bot. Z. 34: 422, 1884 incl. - *M. nemorosum* var. *subsimplax* UECHTR. Jahrsber. der Schlesischen Ges. für Vaterl. Cultur, 63: 233, 1886 incl. - *M. nemorosum* subsp. *decrescens* ČELAK. fil. Věst. Král. Čes. Spol. Nauk, cl. 2, 1887/5: 117 incl. - *M. nemorosum* subsp. *silesiacum* RONN. Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich 55: 312, 1910 incl.

Exsikáty: Fl. Exs. Austro-Hung., no 1397, 2601. - Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 270, 469. - Petrak Fl. Bohem. Morav. Exs., no 682. - Schultz Herb. Norm., no 2243. - Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1199, 1200. - Extra fines: Fl. Exs. Austro-Hung., no 624. - Fl. Siles. Exs., no 117, 121, 122, 123, 124. - Fl. Lituan. Exs., no 76. - Exs. Torun., no 235.

Rostliny (10-)15-40(-70) cm vysoké, lodyžních článků obvykle 5 a více (vzácně na počátku doby květu populací méně), lodyžní články obvykle o dost kratší než příslušné lodyžní listy. Větve často dlouhé a bohatě kvetoucí i do vyšších řádů větvené, za nepříznivých podmínek však též zcela krátké a nekvetoucí, obvykle jsou téměř rovnovážně odstálé, často ale mohou směřovat i šikmo vzhůru. Listy ze středu lodyhy zpravidla širší než 1 cm, pouze za nepříznivých podmínek užší. VI-VIII(-IX).

Variabilita: Velmi proměnlivý taxon především v šířce listů, počtu lodyžních článků, zbarvení listenů a odění kalicha. Počet článků se nejčastěji pohybuje od 5 do 10, na některých lokalitách se na začátku vegetační sezóny vzácněji vyskytují rostliny, které mají jen 3-4 lodyžní články a blíží se var. *praecox*. Mají ale zpravidla širší listy. Na lokalitách s kontaktem var. *nemorosum* a var. *praecox* často nelze vždy každou jednotlivou rostlinu přiřadit k příslušné varietě. Šířka listů jeví dosti silný vztah k ekologickým podmínkám prostředí. Na suchých, výslunných a chudých stanovištích jsou listy dosti nápadně úzké, naopak na zastíněných, vlhkých a živinami bohatých lokalitách bývají dosti široké. Listeny mohou být zubaté jen při bázi nebo po celém okraji, proměnlivá je i délka a šířka zubů, úhel ve kterém nasedají na okraj listeny a jejich vzájemně vzdálenosti. Zbarvení listenů bývá nejčastěji modrofialové, vzácněji bílé nebo zelené a velmi vzácně červené a nemá žádný taxonomický význam. Rovněž různé syté rezavé zbarvení koruny je pouze vnitropopulačně variabilním znakem. Proměnlivé je též odění kalicha (od dlouhých, bílých, kadeřavých chlupů (nejčastěji) až po téměř olysalé kalichy (zejména ke konci vegetační sezóny a na zastíněných stanovištích). Různé odění kalicha bývá různým způsobem hodnoceno (např. var. *heterotrichum* RONN. ap. HAYEK). Na našem území je však toto hodnocení neoprávněné.

Ekologie a cenologie: Listnaté i smíšené lesy, ale především lesní lemy, křoviny a křovinaté stráně, velmi vzácně též mezofilní louky. Druh preferuje hlinité, těžší půdy. Diagnostický druh svazů *Trifolion medii* a *Carpinion.*, dále též v jiných společenstvech tříd *Quercu-Fagetea* a *Rhamno-Prunetea*.

Rozšíření v ČR: V termofytiku a mezofytiku roztroušeně až dosti hojně na celém území, někdy s dosti zřejmou koncentrací lokalit v určitých oblastech. V oreofytiku vzácně jen v nejpříhodnějších polohách. V chladnějších oblastech často dává přednost bazičtějším substrátům. Výskyt od planárního do montánního stupně (max.: Šumava, Javorník, ca 950 m; Jizerské hory, Bukovec, ca 1000 m, 1925).

1a Lodyžních článků zpravidla 5 a více, většinou kratších než příslušné lodyžní listy, kvetoucích větví nejčastěji více než 2 páry, rostliny začínají zpravidla kvést až v průběhu června v listnatých lesích, lesních lemech, křovinách a jen vzácně na loukách (a) var. *nemorosum*

Poznámka: U některých populací se na začátku doby květu vyskytují rostliny, počtem lodyžních článků připomínající *M. n.* var. *praecox*, často mají ale širší listy.

1b Lodyžních článků zpravidla pouze 3-5, obvykle delších než příslušné lodyžní listy, kvetoucích větví jen 0-2 páry, rostliny kvetoucí na přelomu května a června na loukách (b) var. *praecox*

a) var. *nemorosum* - černýš hajní pravý

Syn.: *M. nemorosum* subsp. *genuinum* ČELAK. Prodr. Fl. Böhmen: 335, 1873. - *M. moravicum* H. BRAUN Oesterr. Bot. Z. 34: 422, 1884 incl. - *M. nemorosum* var. *subsimplex* UECHTR. Jahrsber. der Schlesischen Ges. für Vaterl. Cultur, 63: 233, 1886 incl. - *M. nemorosum* subsp. *decrescens* ČELAK. fil. Věst. Král. Čes. Spol. Nauk, cl. 2, 1887/5: 117 incl. - *M. nemorosum* subsp. *silesiacum* RONN. Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich 55: 312, 1910 incl.

Exsikáty: Fl. Exs. Austro-Hung., no 1397, 2601. - Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 270, 469. - Petrak Fl. Bohem. Morav. Exs., no 682. - Schultz Herb. Norm., no 2243. - Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1199, 1200. - Extra fines: Fl. Exs. Austro-Hung., no 624. - Fl. Siles. Exs., no 117, 121, 122, 123, 124. - Fl. Lituani. Exs., no 76. - Exs. Torun., no 235.

Rostliny (10-)15-40(-70) cm vysoké, lodyžních článků obvykle 5 a více (vzácně na počátku doby květu populací méně), lodyžní články obvykle o dost kratší než příslušné lodyžní listy. Větve často dlouhé a bohatě kvetoucí i do vyšších řádů větvené, za nepříznivých podmínek však též zcela krátké a nekvetoucí, obvykle jsou téměř rovnovážně odstálé, často ale mohou směřovat i šikmo vzhůru. Listy ze středu lodyhy zpravidla širší než 1 cm, pouze za nepříznivých podmínek užší. VI-VIII(-IX).

Variabilita: Velmi proměnlivý taxon především v šířce listů, počtu lodyžních článků, zbarvení listenů a odění kalicha. Počet článků se nejčastěji pohybuje od 5 do 10, na některých lokalitách se na začátku vegetační sezóny vzácněji vyskytují rostliny, které mají jen 3-4 lodyžní články a blíží se var. *praecox*. Mají ale zpravidla širší listy. Na lokalitách s kontaktem var. *nemorosum* a var. *praecox* často nelze vždy každou jednotlivou rostlinu přiřadit k příslušné varietě. Šířka listů jeví dosti silný vztah k ekologickým podmínkám prostředí. Na suchých, výslunných a chudých stanovištích jsou listy dosti nápadně úzké, naopak na zastíněných, vlhkých a živinami bohatých lokalitách bývají dosti široké. Listeny mohou být zubaté jen při bázi nebo po celém okraji, proměnlivá je i délka a šířka zubů, úhel ve kterém nasedají na okraj listeny a jejich vzájemné vzdálenosti. Zbarvení listenů bývá nejčastěji modrofialové, vzácněji bílé nebo zelené a velmi vzácně červené a nemá žádný taxonomický význam. Rovněž různě syté rezavé zbarvení koruny je pouze vnitropopulačně variabilním znakem. Proměnlivé je též odění kalicha (od dlouhých, bílých, kadeřavých chlupů (nejčastěji) až po téměř olýsalé kalichy (zejména ke konci vegetační sezóny a na zastíněných stanovištích). Různé odění kalicha bývá různým způsobem hodnoceno (např. var. *heterotrichum* RONN. ap. HAYEK). Na našem území je však toto hodnocení neoprávněné.

Ekologie a cenologie: Listnaté i smíšené lesy, ale především lesní lemy, křoviny a křovinaté stráně, velmi vzácně též mezofilní louky. Druh preferuje hlinité, těžší půdy. Diagnostický druh svazů *Trifolion medii* a *Carpinion.*, dále též v jiných společenstvech tříd *Quercio-Fagetea* a *Rhamno-Prunetea*.

Rozšíření v ČR: V termofytiku a mezofytiku roztroušeně až dosti hojně na celém území, někdy s dosti zřejmou koncentrací lokalit v určitých oblastech. V oreofytiku vzácně jen v nejpříhodnějších polohách. V chladnějších oblastech často dává přednost bazičtějším substrátům. Výskyt od planárního do montánního stupně (max.: Šumava, Javorník, ca 950 m; Jizerské hory, Bukovec, ca 1000 m, 1925).

T: téměř ve všech fyt. o. [chybějí údaje pouze z fyt. o. 5. Terez. kotl., 10. Praž. ploš.] - **M:** 25. Krušn. podh., 26. Čes. les (okolí Přimdy), 27. Tachov. bráz., 28. Tep. vrchy, 29. Doup. vrchy, 30. Jesen.-rak. ploš., 31. Plz. pah., 32. Křivokl., 33. Branž. hv., 34. Plán. hřeb., 35. Podbrd., 36. Horaž. pah., 37. Šum.-novohr. podh., 38. Bud. pán. (vzácně), 39. Třeboň. pán. (vzácně), 40. Jihočes. pah., 41. Stř. Povlt., 42. Votic. pah., 43. Votic. vrch., 44. Mileš. střed., 45. Verneř. střed., 46. Lab. písk., 47. Šluk. pah., 48. Luž. kotl., 49. Frýdl. pah., 51. Polom. hory, 52. Ral.-bez. tab., 53. Podješ., 54. Ješ. hřb., 55. Čes. ráj, 56. Podkrk., 57. Podzvič., 58. Sud. mezih., 59. Orl. podh., 60. Orl. opuky, 61. Dol. Poorl., 62. Litomyš. pán., 63. Českomor. mezih., 64. Řičan. ploš., 65. Kutnoh. pah., 66. Hornosáz. pah., 67. Českomor. vrch., 68. Mor. podh. Vysoč., 69. Želez. hory, 70. Mor. kras, 71. Drah. vrch., 72. Zábř.-unič. úv., 73. Hanuš.-rychleb. vrch., 74. Slez. pah., 75. Jes. podh., 76. Mor. brána, 77. Středomor. Karp., 78. B. Karp. les., 79. Zlín. vrchy, 80. Stř. Pobeč., 81. Host. vrchy, 82. Javorn., 83. Ostr. pán., 84. Podbesk. pah. - **O:** 87. Brdy, 88c. Javorník, 88g. Hornovlt. kotl., 88h. Svatotomáš. hor. (jižní svahy), 89. Novohr. hory (okolí Hojné Vody), 90. Jihl. vrchy (okolí Maršova), 91. Žďár. vrchy (okolí N. Města na Moravě), 93a. Krk. les (Paseky n. Jiz., Bukovec v Jiz. horách).

Celkové rozšíření: V celém areálu druhu.

b) var. *praecox* nom. provis. - černýš hajní časný

Syn.: *M. nemorosum* subsp. *moravicum* auct. non H. BRAUN. - *Melampyrum nemorosum* subsp. *zingeri* GANĚŠIN Tr. Botan. Muz. Imper. Akad. Nauk 16: 124, 1916 incl.

Poznámka: Tento časný typ *Melampyrum nemorosum* je v literatuře téměř výhradně označován jako *M. nemorosum* subsp. *moravicum* (H. BRAUN) RONN. Studium herbářů však ukázalo, že rostliny sebrané Bubelou u Vsetína, které lze s největší pravděpodobností považovat za izotypy (PRC), jsou pouze malé a úzkolisté formy *M. nemorosum* var. *nemorosum* a tedy jméno *Melampyrum moravicum* H. BRAUN není možno nadále používat pro tento typ. *Melampyrum nemorosum* subsp. *zingeri* bylo popsáno od Petrohradu jako časný typ, který se liší od *M. moravicum* auct. non H. BRAUN výrazněji užšími listy a listeny. Tyto znaky jsou na našich rostlinách velmi variabilní a rostliny, které odpovídají morfologicky *M. nemorosum* subsp. *zingeri* je možno v každé populaci celkem bez problémů nalézt. Protože se však toto jméno vztahuje pouze na velmi malou část časných populací není vhodné je použít pro označení této variety.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Social. Čechoslov., no 1557 (ut *M. n.* subsp. *moravicum*). - Extra fines: Hayek Fl. Stir. Exs., no 246 (ut *M. moravicum*). - Herb. Fl. Ross., no 2560 (ut *M. n.* subsp. *zingeri*).

Rostliny (10-)15-40 cm vys. Lodyžní články obvykle 2 až 4 (vzácněji především ke konci doby květu populací více) delší nebo stejně dlouhé jako příslušné lodyžní listy. Větve zpravidla krátké, nekvetoucí nebo jen horní 1-2 páry kvetoucí. Obvykle směřují v ostrém úhlu vzhůru. Listy ze středu lodyhy zpravidla užší než 15 mm, nejčastěji široké 5-10 mm. V-VI.

Variabilita: Ve srovnání s var. *nemorosum* je var. *praecox* na našem území mnohem méně proměnlivá. Počet lodyžních článků se pohybuje obvykle od 2 do 4, vzácně až do 5, a pak někdy rostliny připomínají var. *nemorosum* (viz variabilita u var. *nemorosum*). Barva listenů je téměř výhradně modrofialová a odění kalicha dlouze kadeřavě chlupaté.

Ekologie a cenologie: Mezofilní květnaté louky na těžších, hlubších a bázemi bohatých půdách, řazené do svazu *Bromion erecti* (zejména asociace *Brachypodio-Molinietum* KLIKA 1939).

Rozšíření v ČR: V Čechách rostlo toto časně plemeno na Babínských loukách v Českém středohoří, kde však dnes již dožívají poslední zbytky populace. Z minulosti je dožena jedna lokalita od Jiřic u Mělníka, kde však již neroste. Na Moravě je spolehlivě doložen pouze z Bílých Karpat, kde roste dosud roztroušeně a z přilehlých oblastí Karpatského mezofytika. Výskyt jen v kolinním a suprakolinním stupni (max.: vrch Lesná u obce Korytná, ca 670 m; vrch Tratihuš' u Bylnice, ca 680 m n. m.). - #.

T: 11a. Všet. Pol. (Jiřice u Mělníka, 1923), 19. B. Karp. step. - M: 45a. Loveč. střed. (Babínské louky), 78. B. Karp. les., 80a. Vset. kotl. (okolí obce Hovězí), 81. Host. vrchy (Rajnochovice), 82. Javorn. (okolí obce Zděchov).

Celkové rozšíření: Velmi roztroušeně v areálu celého druhu, hojněji především v j. Skandinávii.

5. *Melampyrum subalpinum* A. KERNER - černýš klamný

Melampyrum subalpinum (JURATZKA) KERNER Oesterr. Bot. Z. 13: 363, 1863. - Syn.: *M. nemorosum* var. *subalpinum* JURATZKA Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 7: 507, 1857. - *M. nemorosum* subsp. *angustifolium* ČELAKOVSKÝ Analyt. Květ. česká: ed.1: 247, 1879 incl. - *M. nemorosum* subsp. *stenophyllum* ČELAKOVSKÝ Oesterr. Bot. Z. 24: 365, 1879 incl. - *M. nemorosum* subsp. *fallax* ČELAKOVSKÝ Prodr. Flor. Böhm. 4: 832, 1881) incl. - *M. subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER Sched. ad Fl. Exs. Austro-Hung. 35, 1881. - *Melampyrum bohemicum* A. KERNER Sched. ad Fl. Exs. Austro-Hung. 35, 1881 incl. - *M. fallax* ČELAKOVSKÝ apud Beck Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 32: 192, 1882 incl. - *M. angustissimum* BECK Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 32: 187, 1882 incl. - *M. stenotaton* WIESB. Oesterr. Bot. Z. 34: 269, 1884 incl.

Poznámka 1: Naše a slovenské populace této rostliny jsou tradičně oddělovány do samostatného druhu *Melampyrum bohemicum* A. KERNER. Při studiu československých i rakouských populací v terénu bylo zjištěno, že naše rostliny jsou s většinou rakouských totožné. Jako rozlišovací znaky jsou nejčastěji uváděny šířka listů, odění kalicha a zbarvení listenů. Studujeme-li variabilitu všech těchto znaků v celé šíři, je zřejmé, že proměnlivost našich rostlin představuje jistý výsek proměnlivosti rostlin rakouských. Celý problém je zkomplikován tím, že na východním obvodu Alp je variabilita druhu větší a proto se někdy zdá, že jednotlivé rostliny i populace mohou patřit k odlišným taxonům. Nejhojnějším typem jsou ale i v Rakousku rostliny s úzkými listy i listeny, většinou chápané jako *M. angustissimum* BECK. Tento typ se jako jediný vyskytuje na většině lokalit ve štyrsko-dolnorakouských vápencových Alpách a je zcela totožný s našimi populacemi. Pouze v nižším Vídeňském Předalpi (v oblasti Badenu a Bad Fischau), se spolu s úzkolistým typem vyskytují též rostliny se širšími listy, obvykle více modrofialově naběhlými listeny a často i chlupatějšími kalichy. Tyto rostliny jsou někdy zřejmě ne zcela správně chápány jako *M. subalpinum* s. s., částečně též jako *M. stenotaton* WIESB. Jak ale též potvrzuje studie provedená v poslední době ve Vídni E. Reinerem, nejedná se o žádný vyhraněný typ a je víceméně plynule spojen s typem úzkolistým. U širokolistých populací je pravděpodobná dávná hybridizace s *M. nemorosum* s. s., která se projevuje právě oděním kalicha, šířkou listů, ale také například více uzavřeným ústím koruny. Protože velká část exsikátů *M. subalpinum* pochází právě z oblasti Badenu, pouhé studium herbářových položek často svádí k mylnému dojmu, že rakouské a naše rostliny náležejí k odlišným taxonům. Toto může být ještě zvýrazněno tím, že rostliny od nás jsou často zastoupeny rostlinami, které mají extrémně lysý kalich. Ani žádné další, méně často uváděné znaky (délka a tvar kalicha, otevření korunní trubky) nejsou při porovnání celé variability rakouských a československých rostlin odlišné.

Poznámka 2: Po taxonomickém sloučení *M. subalpinum* a *M. bohemicum* je velmi složitým problémem určení správného jména pro vzniklý taxon. Ten byl poprvé popsán jako *M. nemorosum* var. *subalpinum* JURATZKA 1857 z Rakouska. V roce 1863 popsal *M. subalpinum* A. KERNER podle rostlin z Bihárie a ztotožnil svoje rostliny s Juratzkovými. V roce 1881 toto ztotožnění odvolal, pro rostliny rakouské ponechal jméno *M. subalpinum*, pro rostliny biharské publikuje nově jméno *M. bihariense* a pro rostliny z Čech publikoval jméno *M. bohemicum*. V té době již byly české rostliny popsány Čelakovským (1881) jako *M. fallax*, platně však zřejmě pouze v kategorii poddruhu. Pokud bychom Kernerovo jméno z roku 1863 považovali pouze za kombinaci jména Juratzkova, bylo by správné jméno pojednávaného taxonu *M. subalpinum* (Juratzka) A. KERNER 1863 a ne *M. subalpinum* (Juratzka) A. KERNER 1881 jak se často uvádí. Toto řešení je zřejmě nejsprávnější z pohledu současných nomenklatorických pravidel. Kernerův protolog (1863) se sice zjevně vztahuje na rostliny z Bihárie, avšak Kerner je v době popisu považoval za totožné s rostlinami popsány Juratzkou z Rakouska. Kernerovy biharské rostliny jsou skutečně odlišné od většiny rostlin našich i rakouských, jedná se však o časný typ a jeho vztahy k časným rostlinám z vysokých poloh rakouských Alp by si ještě zřejmě zasloužily hlubší studium. Další podrobnější poznámky k nomenklatuře uvádí HOLUB (1996).

Poznámka 3: Pokud považujeme naše rostliny za totožné s alpskými a správným vědeckým jménem je *M. subalpinum*, je poněkud zavádějící užívat pro tento druh jméno černýš český. Proto je zde uvedeno vhodnější a v minulosti používané české jméno černýš klamný.

Exsikáty: Fl. Exs. Austro-Hung., no 135. - Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 269. - Fl. Exs. Reipubl. Social. Českoslov., no 1669. - Extra fines: Fl. Exs. Austro-Hung., no 134 (šírokolistý typ), 627. - Dörfler Herb. Norm., no 4746 (šírokolistý typ), 4923 (úzkolistý typ), 5305 (šírokolistý typ). - Magnier Fl. Select. Exs., no 2801 (šírokolistý typ). - Schultz Herb. Norm., no 1193 (šírokolistý typ), 1440 (šírokolistý typ), 2056 (úzkolistý typ).

Byliny (10-)15-40 cm vys. Lodyha přímá, větvená, větve šikmo vzhůru až mírně dolů odstávající, listy čárkovitě kopinaté, až 10 cm dl. a 0.2-0.9 cm šir, celokrajné, po celé ploše velmi řídkce kratičce pýřité nebo lysé. Květenství zpravidla v dolní části řídké, v horní části hustější, ± jednostranné, obvykle 10-30 květů; dolní listeny zelené, podobné listům, úzce kopinaté, horní kopinaté až vejčité, někdy téměř se srdčitou bází, na bázi s různým počtem trojúhelníkovitých až úzce trojúhelníkovitých zubů, zvláště horní listeny většinou v dolní části na žilkách a na okraji řídkce chlupaté (vzácně mohou chlupy téměř chybět), spodní listeny zelené, horní zpravidla různě intenzivně modrofialově naběhlé, jen vzácně pouze zelené. Kalich 6-14 mm dlouhý, po odkvětu se zvětšující, pouze na žebrech a na okraji řídkce chlupatý delšími chlupy (do 1.5 mm), vzácně až téměř lysý, kališní cípy velmi úzce kopinaté až téměř šídlovité, delší než kališní trubka, horní větší než spodní, kališní trubka ± úzce nálevkovitá, na žebrech zpravidla bledě zelená, mezi žebry fialově naběhlá, kališní cípy zelené; koruna 15-19 mm dl, žloutkově žlutá, zpravidla pouze na horním pysku rezavě naběhlá, korunní trubka zpravidla 1.5x delší než kalich, na bázi nápadně ohnutá, horní pysk ze stran silně smáčknutý, dolní od horního za plného květu většinou oddálený a proto ústí trubky otevřené, spodní pysk výrazně delší než horní; prašníky ca 3-4 mm dl., žluté, na okraji krátce chlupaté, konektiv zelenavý; semeník zelený, lysý, s velkým bazálním nektáři. Tobolky proměnlivého tvaru, široce až úzce elipsoidní, často téměř srpovitě prohnuté a asymetrické, končící různě velkým trojúhelníkovitým zobanem, až 10 mm dl., nepřesahující kalich, jen slabě ze stran smáčknuté, lysé, se zřetelnou střední žilkou chlopní a síťovitou žilnatinou, pukající na hřbetní i břišní straně; semena obvykle 2-4 v tobolce, 3.5 - 6 mm dl. VI - IX. Tf.

2n = 18 (ČR: 67. Českomor. vrch.)

Variabilita: Všechny naše populace je možno přiřadit k nominální var. *subalpinum*. Ve vysokých polohách Alp se vyskytuje var. *grandiflorum* (A. KERNER) BECK, která představuje časný typ druhu. Var. *subalpinum* je na našem území relativně málo proměnlivá. Poněkud větší variabilita je pouze v odění kalicha (od relativně hustě chlupatých kališních žeberech přes řídkce chlupatá (nejčastěji) až téměř k lysým kalichům. Tato variabilita nemá prakticky žádný taxonomický význam. Rovněž různá šířka listů a listenů, a různě intenzivní modrofialové zbarvení horních listenů je na našem území pouze odpovědí na různé podmínky prostředí a různě pokročilou vegetační dobu. Proměnlivost mimo naše území viz poznámka 1.

Ekologie a cenologie: Doubravy a bory především na písčítých substrátech. Velmi často druh vyhledává okraje lesních cest a silnic, kde je více slunečního svitu. Na našem území se pouze velmi vzácně vyskytuje na půdách vápnatých. Nejčastěji se vyskytuje ve společenstvech svazů *Genisto germanicae-Quercion* a *Dicrano-Pinion*.

Rozšíření v ČR: Pouze ve východním Polabí, na Třeboňsku a v širším okolí Olešnice u Kunštátu, vzácně v Českém ráji. Výskyt od planárního do submontánního stupně (max.: Fouskův vrch, ca 660 m). - Mapy: HADAČ Preslia 38: 403-412, 1966; SLAVÍK in HEJNÝ et SLAVÍK (red.) Květena ČR 1: 93, 1988 (do obou map však zařazeny též chybné údaje od Plasnice v podhůří Orlických hor a od Hodonína, naopak chybí lokalita v Č. Ráji; Slavík uvádí též lokalitu severně od Tábora, kterou nepotvrzuje žádný jiný údaj).

T: 13a. Rožd'. tab. (pouze u hranic s fyt. p. 15c v okolí Vchynice), 15b. Hrad. Pol. (u hranic s fyt. o. 61), 15c. Pard. Pol. (v západní a severní části). - M: 39. Třeboň. pán. (roztr. na terasách Lužnice a Dračice v jižní části pánve; mezi obcemi Kolence a Novosedly n. Než; v okolí obcí Roudná a Doubí

u Tábora), 41. Stř. Povlt., (širší okolí zříceniny hradu Příběnice) 42b. Táb.-vlaš. pah. (Slapy jihozáp. od Tábora), 55d. Tros. pah. (u silnice již. obce Žehrov), 60. Orl. opuky (Potštejn), 61. Dol. Poorl. (hojně), 67. Českomor. vrch. (několik lokalit v okolí Olešnice u Kunštátu)

V herbáři PR je uložena položka od Třebíče. V tomto případě se však může jednat o záměnu sched. Starý literární údaj od Lažánek u Brna není rovněž zcela vyloučen, přestože bývá obvykle považován za mylný.

Celkové rozšíření: Endemit nejvýchodnějších Alp a Předalpi, České Republiky a Záhorské nížiny na Slovensku. Vztahy k velmi příbuzným taxonům z Balkánského poloostrova nejsou zcela jasné. - Mapy: HEGI 1974: 434 (jako *M. bohemicum* a *M. subalpinum*).

6.-7. *Melampyrum sylvaticum* agg.

Exsikáty: Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1202. - Extra fines: Fl. Polon. Exs., no 664/a, 665/b. - Pl. Bulg. Exs., no 583. - Non: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 366 (quod est *M. pratense* L.).

Byliny 10-30(-40) cm vys. Lodyha ± přímá, téměř nevětvená až silně větvená, větve šikmo vzhůru až vodorovně odstávající. Listy úzce kopinaté až kopinaté, až 8 cm dl. a 0.2-1.3 cm šir, celokrajné, po celé ploše a zvláště na okraji velmi řídkce kratičce pýřité. Květenství v dolní části řídké, v horní části hustější, ± jednostranné, obvykle 8-30 květů, listeny zelené, nebo (zvláště na osluněných stanovištích) rezavě naběhlé, dolní ± podobné listům horní někdy široce kopinaté až kosníkovité s jedním nebo více páry zubů ve spodní části, po celé ploše a zvláště na okraji velmi řídkce kratičce pýřité. Kalich zpravidla o polovinu kratší až téměř tak dlouhý jako korunní trubka, zejména na okrajích a na žebrech pýřitý, po odkvětu se zvětšující, zelený, nebo kališní trubka světle zelená a mezi žebry fialově naběhlá, kališní cípy trojúhelníkovité až úzce trojúhelníkovité, horní jen o málo větší než dolní, ± rovné, na všechny strany rozestálé až nazpět směřující; koruna 9-13 mm dl., většinou zlatožlutá až žloutkově žlutá, někdy s červenavými až rezavými skvrnkami nebo čarami, zvláště na spodním pysku (někdy jsou skvrnky i z vnější strany ústí koruny), často po odkvětu dostává rezavý nádech, na povrchu lysá, na lemu horního pysku a uvnitř chlupatá, horní pysk ze stran jen slabě smáčknutý, dolní za plného květu od dolního nápadně odkloněný, a proto ústí koruny otevřené, korunní trubka u dobře vyvinutých květů na bázi nápadně ohnutá; prašníky 1.5-3.5 mm dl., žluté, chlupaté, konektiv zelenavý, tyčinky žlutavé; semeník zelený, někdy na špičce nafialovělý, lysý, s malým bazálním nektáriem, které je po odkvětu často nezřetelné, čnělka bělavá, lysá, blizna nezřetelně širší než čnělka. Tobolky dosti variabilního tvaru, úzce i široce eliptické na konci vybíhající v různě dlouhý i široký zoban, jen málo ze stran smáčknuté, 8-12 mm dl., na povrchu s poměrně zřetelnou síťnatou žilnatinou směřující především kolmo k podélné ose tobolky, pukající na hřbetní i břišní straně, po dozrání směřují na lodyze ± vzhůru; semena obvykle ± 6 mm dl. VI - IX. Tf.

Variabilita: Komplex je značně proměnlivý jak ve znacích sezónních, tak i ostatních. Variabilita bývá hodnocena různým způsobem a skutečně důvěryhodné současné studie proměnlivosti v tomto okruhu zatím chybějí. Zřetelně je možno sledovat dosti nápadnou variabilitu ve velikosti a barvě korun, tvaru kalicha, šířce listenů apod. v určitých částech areálu celého komplexu. Velice nápadné typy jsou především soustředěny v oblasti Alp a východních i jižních Karpat. Na základě těchto znaků jsou nejčastěji rozlišovány 3 základní typy (*M. sylvaticum*, *M. herbichii* a *M. saxosum*), které bývají hodnoceny různými taxonomickými kategoriemi. Celkové zpracování této skupiny je však stále dosti neuspokojivé a v nejbližší době bude nutno provést její revizi.

Na území ČR je možno víceméně morfologicky i geograficky rozlišit dva typy, které však zde nejsou vždy ostře morfologicky ohraničeny a jsou snad spojeny i řadou introgresních populací.

Ke kontaktu obou těchto typů a následnému stírání rozdílů však zřejmě došlo až druhotně a proto jsou zde hodnoceny jako mikrospecie.

Poznámka: Rozlišení obou druhů není vždy (zvláště na herbářovém materiálu) spolehlivě možné, a proto přesné rozšíření typů není možno v současné době uvést.

1a Listeny zpravidla kopinaté až úzce kopinaté, na okraji bez zubů nebo jen s jedním, vzácně dvěma páry tenkých, dopředu namířených zubů, první listen většinou (4.5-)6-10(-11)x delší než širší, listeny ve střední části květenství (3-)4-10x delší než širší; kališní cípy zpravidla velmi úzce trojúhelníkovité, většinou 2-3.5x delší než širší; prašníky zpravidla kratší než 2.5 mm 6. *M. sylvaticum*

1b Listeny zpravidla úzce trojúhelníkovité až kosníkovité, často (zvláště na osluněných stanovištích) po stranách s dvěma i více páry ± do stran směřujících zubů, první listen většinou (2.5-)3-6(-7)x delší než širší, listeny ve střední části 2-4(-6)x delší než širší; kališní cípy trojúhelníkovité, někdy jejich boční strany mírně vyklenuté, zpravidla 1.5-2.5x delší než širší; prašník většinou delší než 2.5 mm 7. *M. herbichii*

Poznámka: Často uváděné rozdíly ve velikosti a barvě koruny nejsou pro odlišení rostlin na našem území použitelné. Rozdíly v délce prašníku rovněž nejsou (alespoň na našem území) zcela spolehlivým rozlišovacím znakem.

6. *Melampyrum sylvaticum* L. - černýš lesní

Melampyrum sylvaticum LINNAEUS Sp. Pl. 605, 1753. - Syn.: *M. alpestre* PERS. Syn. II: 151, 1807.

Exsikáty: Extra fines: Fl. Exs. Austro-Hung., no 628/I, II, III. - Hayek Fl. Stir. Exs., no 249, 1054, 1055 (ut *M. intermedium* RONN.)

Listeny kopinaté až úzce kopinaté, zpravidla bez zubů nebo s 1, vzácně až 2 páry zubů, první listen většinou (4.5-)6-10(-11) x delší než širší, listeny ve střední části květenství (3-)4-10x delší než širší; kališní cípy obvykle úzce trojúhelníkovité, většinou 2-3.5 x delší než širší; lodyha v květenství, žebra a okraje kališních cípů téměř lysé až pýřitě chlupaté, prašníky zpravidla kratší než 2.5 mm.

2n = 18 (extra fines)

Variabilita: Druh je značně proměnlivý jak ve znacích sezónních tak i ostatních. Variabilita je hodnocena různým způsobem a skutečně důvěryhodné současné studie sezónní proměnlivosti v tomto druhu zatím chybějí. Nejčastěji uváděná vnitrodruhová klasifikace je založena z větší části právě na znacích sezónních (z našeho území udávány např. subsp. *sylvaticum*, subsp. *subsylvaticum* SCHINZ et RONN., subsp. *intermedium* SCHINZ et RONN., subsp. *aestivale* RONN. in SCHINZ et KELLER, *M. carpaticum* SCHULTES, subsp. *laricetorum* KERN. ap. DALLA TORRE). Hodnota řady těchto typů je nanejvýš sporná a přinejmenším na našem území je zřejmě velkou část variability nutno považovat pouze za projev různých ekologických podmínek (stanovištní podmínky, ovlivnění hostitelem), a také částečně za vnitropopulační charakteristiku (různý habitus rostlin v různých obdobích vegetační sezóny). Z tohoto důvodu není třeba její taxonomickou hodnotu přeceňovat.

Některé rostliny na výslunných stanovištích a při dobrých výživných poměrech mají listeny s jedním, velice vzácně i se dvěma páry zubů a tím mohou připomínat *M. herbichii*.

Rozšíření v ČR: V některých oblastech oreofytika roztroušeně až hojně (zřejmě chybí v Novohradských horách, Jihlavských a Žďárských vrších a v Beskydech), v mezofytiku roztroušeně jen v kontaktu s výskyty v oreofytiku, jinde velmi vzácně (Železné hory, Českomoravská vrchovina, okolí Litomyšle a Svitav). V termofytiku pouze v Doupovské pahorkatině. V Sudetech (od Krkonoš na východ) jsou zřejmě v důsledku introgrese ve většině populací více či méně zřetelné znaky *M. herbichii*. Výskyt

od submontánního do subalpínského stupně (min.: Lesná v Podyjí, ca 460; Dlouhá Ves u Sušice, ca 490 m; Rašov u Karlových Var, ca 430 m; Raspenava, ca 350 m, Černíkovice u Solnice, ca 320 m).

T: 1. Doup. pah. (Lestkov a Rašovice u Kadaně). - **M:** 22. Halštr. vrch., 23. Smrč., 25a. Krušn. podh. vl., 26. Čes. les (roztr. v sev. části), 28. Tep. vrchy (chybí ve 28f. Svojš. pah. a 28g. Sedmih.), 29. Doup. vrchy, 31a. Plz. pah. vl. (jen v nejseverozáp. výběžku), 34. Plán. hřeb. (několik lokalit v jižní části), 35. Podbrd. (na kontaktu s Brdy), 37. Šum.-novohr. podh. (roztr. ve vyšších polohách), 42b. Táb.-vlaš. pah. (Dubějovice), 49. Frýdl. pah. (Raspenava), 54. Ješ. hřb., 56. Podkrk., 58. Sud. mezih., 59. Orl. podh., 60. Orl. opuky, 62. Litomyš. pán. (Litomyšl), 63a. Žamb. (Orličná Rybná), 63g. Opat. rozv. (Svitavy), 67. Českomor. vrch. (Albeř, Trucbaba u Pacova), 68. Mor. podh. Vysoč. (Lesná v Podyjí), 69a. Železnoh. podh. (pouze lit. údaje - Kostelec u Heřm. Městce, Libáň, Bělá), 69b. Seč. vrch. (Běstvina) 73. Hanuš.-rychleb. vrch. - **O:** 85. Kruš. hory (hojně), 86. Slavk. les, 87. Brdy, 88. Šum. (hojně), 92. Jiz. hory, 93. Krk., 96. Král. Sněž., 97. Hr. Jes., 98. Níz. Jes.

Údaje od Děčína a Mikulášovic nejsou spolehlivě doloženy a mohou být mylné.

Ekologie a cenologie: Horské smíšené a smrkové lesy, paseky a okraje lesních cest, horské a subalpínské louky, lada a vřesoviště. Roste na ± kyselých, čerstvých a humózních půdách. V přírodních podmínkách byly jako hostitelské rostliny zjištěny pouze *Picea abies* a *Vaccinium myrtillus*. Diagnostický druh svazů *Vaccinion* a *Piceion excelsae*. Dále též často v jiných společenstvech řádů *Nardetalia*, *Calluno-Ulicetalia*, *Piceetalia excelsae* i *Fagetalia sylvaticae*.

Celkové rozšíření: Hlavní část areálu v severní Evropě od Skandinávie až po Střední Ural. Celá řada areálů v horách střední Evropy, severní části Balkánského poloostrova, v Pyrenejích, v Anglii a na Islandě. - Mapy: MEUSEL et al. 1978: 411; HEGI 1974: 415., HULTÉN NE 1986: 1669.

7. *Melampyrum herbichii* WOLOSZCZAK - černýš Herbichův

Melampyrum herbichii WOLOSZCZAK Spraw. Kom. Fیزی. 21: 133, 1887. - Syn.: *Melampyrum sylvaticum* ssp. *herbichii* (WOLOSZCZAK) SOÓ Feddes Repert. 24: 174, 1927 - *M. sylvaticum* var. *dentatum* ČELAKOVSKÝ Prodr. Flor. Böhm. 2: 339, 1871.

Exsikáty: Fl. Exs. Reipubl. Bohem. Slov., no 271 (ut *M. sylvaticum*). - Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1201b. (ut *M. pratense*) - Extra fines: Pl. Polon. Exs., 740 (ut *M. pictum* HERBICH).

Listeny zpravidla úzce trojúhelníkovité až kosníkovité, často po stranách se dvěma i více páry zubů, první listen většinou (2.5-)3-6(-7)x delší než širší, listeny ve střední části květenství 2-4 (-6)x delší než širší; kališní cípy trojúhelníkovité, často jejich boční strany mírně vyklenuté, zpravidla 1.5-2.5x delší než širší; lodyha v květenství, žebra a okraje kališních cípů řídké až hustě pýřité chlupaté; prašníky většinou delší než 2.5 mm; rostliny často ve všech částech statnější než *M. sylvaticum* (tužší listy, výraznější žilnatina, silnější lodyha)

Variabilita: Na našem území se nejlépe vyvinuté rostliny vyskytují na osluněných travnatých stanovištích v horských polohách Sudet. Na stanovištích zastíněných, vlhkých a při nedostatečné výživě se rostliny často morfologicky blíží *M. sylvaticum*, mají úzke listeny a jen velmi krátké zuby na jejich bázi, nebo mohou být někdy i bez nich. Spolehlivé přiřazení takových rostlin k některé z mikrospecií je často velice obtížné.

V hlavní části areálu ve východních Karpatech se nad hranicí lesa vyskytují nízké kompaktní rostliny s velikými květy, s kosníkovitými listeny někdy bez zubů. Takové rostliny se na našem území nevyskytují a přiřazení našich rostlin k těmto karpatským typům je možno považovat za předběžné. Úplné vyřešení vztahu našich a východokarpatských rostlin *M. herbichii*, včetně jejich vztahu k východokarpatskému *M. saxosum* BAUMGARTEN si ještě vyžádá další studium.

2n = 18 (ČR: 96. Král. Sněž.)

Rozšíření v ČR: V oreofytiku a přilehlém mezofytiku Sudet (zvláště východních - Jeseníky, Orlické a Rychlebské hory) roztroušeně až hojně. V termofytiku chybí. Výskyt od submontánního do subalpínského stupně (min.: Broumov, ca 450 m).

M: 56. Podkrk., 58. Sud. mezih., 59. Orl. podh., 60. Orl. opuky, 73. Hanuš.-rychleb. vrch., 74a. Vidn.-osobl. pah. (Vlčice), 75. Jes. podh. - **O:** 93. Krk., 95. Orl. hory, 96. Král. Sněž., 97. Hr. Jes.

Celkové rozšíření: Karpatsko-sudetský druh s centrem rozšíření ve východních Karpatech, na našem území dosahuje západní hranice areálu. - Mapy: MEUSEL et al. 1978: 411, JASIEWICZ 1958: 74.

8. *Melampyrum pratense* L. - černýš luční

Melampyrum pratense LINNAEUS Sp. Pl. 605, 1753. - Syn.: *M. vulgatum* Pers. Syn. Pl. 2: 151, 1807 incl. - *M. commutatum* Tausch ex Koch Koch Syn. Fl. Ger-Helv. ed. 2: 621, 1844 incl. - *M. alpestre* (BRÜGGER) RONN. Viertlj. schr. Naturf. Ges. Zürich 55: 332, 1910 incl. - *M. fagorum* Velenovský Časopis musea království českého 91: 102, 1917 incl.

Exsikáty: Fl. Českoslov. Exs., no 77. - Fl. Exs. Reipubl. Boh. Slov., no 366 (ut *M. silvaticum*). - Fl. Exs. Reipubl. Social. Českoslov., no 1470. - Petrak Fl. Bohem. Morav. Exs., no 1151. - Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1201. - Extra fines: Fl. Exs. Austro-Hung., no 630, 631/I, II, 3697, 3698 (ut *M. paludosum*). - Fl. Siles. Exs., no 127, 128, 129. - Dörfler Herb. Norm., no 4748, 4749. - Hayek Fl. Stir. Exs., no 247, 248, 479, 1053. - Schultz Herb. Norm., no 1841. - Non: Tausch Herb. Fl. Bohem., no 1201b. (quod est *M. herbichii*).

Byliny (5-)10-40(-50) cm vys., Lodyha ± přímá, téměř nevětvená až velmi silně větvená (i do druhého řádu), větve šikmo vzhůru až mírně dolů odstávající, listy čárkovitě kopinaté až vejčité, až 10 cm dl. a 0.1-2.0 (-2.5) cm šir, celokrajné, po celé ploše a zvláště na okraji velmi řídkce kratičce pýřité, na spodní straně s ojedinělými extraflorními nektárii. Květenství v dolní části řídké, v horní části hustější, ± jednostranné, obvykle (2-)8-40 květů; listeny zelené, nebo (zvláště na osluněných stanovištích) rezavě až hnědě naběhlé, dolní ± podobné listům, horní různého tvaru, nejčastěji úzce až široce kopinaté na bázi s dvěma nebo více páry různě dlouhých a širokých, rovných nebo šavlovitě dopředu ohnutých zubů, po celé ploše a zvláště na okraji velmi řídkce kratičce pýřité a všechny s ojedinělými nenápadnými extraflorními nektárii. Kalich zpravidla 3.5-8.0 mm dl. velmi proměnlivého tvaru i na jedné rostlině, kališní trubka na žebrech zelená, mezi nimi nejčastěji rezavě až tmavofialově naběhlá, kališní cípy zelené, šídlovité až úzce trojúhelníkovité, horní (obvykle zřetelně větší než dolní) zpravidla obloukovitě, dolní mírně vzhůru zahnuté, kalich zpravidla na okraji a na žebrech kratičce pýřitý, po odkvětu se zvětšuje jen málo; koruna (6-)9-16 mm dl., nejčastěji alespoň 2x delší než kalich, s velice proměnlivým zbarvením (od bělavé přes různé odstíny žluté až ke žloutkově žluté, někdy s růžovými až téměř fialovými nádechy, pysky zpravidla tmavší než trubka, hrbolky na spodním pysku téměř vždy tmavěji zbarvené, občas na spodním pysku dvě načervenalé skvrnky lemující hrbolky při bazální straně, někdy jsou červené skvrnky i na bocích trubky u ústí a na poupatech, často se barva mění (světlá) během kvetení; horní pysk ze stran smáčknutý, dolní za plného květu od horního více či méně odkloněný, podle toho ústí koruny uzavřené nebo otevřené; prašníky (1.0)1.5-2.5(-3.0) mm dl, po krajích chlupaté; semeník 2-3 mm dl. zelený, lysý, s velkým bazálním nektáriem, čnělka někdy pod bliznou s ojedinělými chlupy, jinak lysá. Tobolky většinou 6-12 mm dl., delší než kalich, velice proměnlivého tvaru, nejčastěji (asymetricky) eliptické až srpovitě prohnuté s různě dlouhým a zahnutým zobanem, obvykle ze stran výrazně smáčknuté, většinou s nezřetelnou žilnatinou, směřující převážně ve směru

podélné osy tobolky, pukající pouze na hřbetní straně, po dozrání směřující ± kolmo od lodyhy; semena protáhle eliptická, obvykle (1-3)4, zpravidla 3.5-7 mm dl. VI - IX. Tf.

2n = 18 (ČR: 55d Tros. pah.)

Variabilita: Mimořádně proměnlivý druh, uvnitř kterého je možno pozorovat několik úrovní a směrů variability. Nejpoužívanější vnitrodruhová klasifikace zdůrazňuje především sezónní znaky a dosti významně též hodnotí některé nejnápadnější stanovištní modifikace (Soó 1926-1927). Tímto způsobem vznikla dosti nepřehledná a složitá hierarchie různých vnitrodruhových taxonů (z našeho území např. uváděné subsp. *pratense*, subsp. *vulgatum* (PERS.) RONN., subsp. *oligocladum* (BEAUVERD) SOÓ, subsp. *divaricatum* (KERNER) JASIEWICZ, subsp. *engleri* SOÓ, subsp. *paludosum* (GAUDIN) SOÓ s celou řadou dalších taxonů nižší úrovně). Stále více se však ukazuje, že tento přístup neodráží skutečnou podstatu proměnlivosti druhu. Většina používaných znaků totiž není ani ve stejných populacích příliš stálá a tedy použitelná k taxonomické klasifikaci. Sezónní znaky se v průběhu vegetační sezóny v jistém rozsahu mění i uvnitř jedné populace. Tyto změny mohou být různě velké a nápadné, ale obvykle je vzhled různých rostlin z téže populace odlišný na začátku doby kvetení populace a na jeho konci. Proto lze sezónní znaky použít k vnitrodruhovému členění nanejvýš jako jeden z několika znakových komplexů.

Často uváděné a vysoce taxonomicky hodnocené je *Melampyrum paludosum* a podobné typy (např. *M. fagatorium* VELENOVSKÝ). Tyto typy se vyznačují často celkově menším vzrůstem, užšími a i celkově menšími listy, dělohami vytrvávajícími až do doby rozkvetu, menšími a bledšími korunami, menším počtem větví, málo zubatými až celokrajnými listeny a chudším květenstvím. Téměř jistě se však nejedná o stabilizované taxony, ale o stanovištní modifikace vznikající z místních populací *M. pratense* vlivem extrémního substrátu - silné vrstvy organické hmoty. Tímto substrátem je v případě *M. paludosum* rašelina, u *M. fagatorium* silná vrstva humusu; podobné rostliny rostou v mechových polštářích zejména na lesních okrajích.

Při studiu jednotlivých populací *M. pratense* se však jeví velmi významnou proměnlivost v celé řadě dalších znaků, která má velice nápadnou geografickou vazbu a je zřejmě též dědičně fixována. Bohužel jí zatím byla věnována jen nedostatečná pozornost. Podle současných zkušeností se zdá, že druh vytváří v celém svém areálu navzájem více či méně odlišná krajová plemena, která mají různě velký areál, chovají se vikariantně a hranice jejich rozšíření bývají zpravidla dosti ostré. Například velice nápadné jsou rostliny se žloutkově žlutými květy, které se vyskytují v celých Hřebenech a severní části Brd a zasahují snad i na Křivoklátsko a až k Řičanům. Tyto rostliny byly popsány Tauschem jako *M. commutatum*. Takových krajových plemen je však na našem území celá řada, byť se neodlišují na první pohled tak nápadně. Pro charakteristiku jednotlivých krajových plemen je podstatná kombinace velkého množství znaků. Mezi nejdůležitější patří například poměrně stálá barva květu. Její škála je od bílé až po žloutkově žlutou, navíc je korunní trubka často zbarvena jinak než pysky a u některých populací se různě intenzivně projevuje narůžovělé až červenavé zbarvení poupat, dolního pysku, ústí korunní trubky nebo vzácně i celých korun. Dalším významným znakem je též velikost a tvar koruny, šířka i délka listů a částečně i jejich konzistence, tvar listenů, snad i tvar kalicha, velice proměnlivý tvar tobolky a další znaky. Rovněž sezónní znaky mohou charakterizovat některá plemena, ne však absolutními hodnotami, ale především kombinacemi mezi jednotlivými znaky a různou šířkou jejich variability. Krajová plemena nemusí být v celé oblasti výskytu naprosto identická, ale ještě často vykazují další variabilitu na nižší úrovni (včetně nedědivých ekomorfůz). Studium a odlišení jednotlivých krajových plemen je velice obtížné. Přestože hranice mezi některými plemeny jsou dosti ostré, jakékoli taxonomické hodnocení je alespoň za současného stavu znalostí velice těžko proveditelné. V budoucnu však není zcela vyloučeno ani velmi vysoké taxonomické ohodnocení některých z nich.

Poznámka: Vzhledem k tomu, že rostliny jsou při sběru velice náchylné k černání a tím položky částečně ztrácejí hodnotu, je třeba preparaci herbářového materiálu věnovat velkou pozornost, aby mohl být využit pro další studium tohoto pozoruhodného druhu. Nejvhodnějším způsobem je rychlé sušení v sušárně, za dostatečného tlaku na položky, aby nedošlo ke zkrabčení jednotlivých částí rostlin. Tímto způsobem lze dosáhnout toho, že rostliny zůstanou zelené a rovněž barva květu se pak mění poměrně málo. Tento způsob sušení je vhodné použít u všech druhů rodu *Melampyrum*.

Ekologie a cenologie: Listnaté, smíšené i jehličnaté lesy, paseky a okraje lesních cest, horské a subalpínské louky, lada, vřesoviště a rašeliniště, okraje luk v nižších polohách. Suchá i zamokřená stanoviště, upřednostňuje kyselejší půdy, na vápencových substrátech méně často. Nejčastějšími hostitelskými rostlinami jsou především dřeviny z čeledi *Fagaceae*, *Pinaceae* a drobné keříčky z čeledi *Ericaceae*. Diagnostický druh svazů

Vaccinion, *Luzulo-Fagion*, *Genisto germanicae-Quercion*, *Dicrano-Pinion* a *Betulion pubescentis*. Dále též často v jiných společenstvech tříd *Nardo-Callunetea*, *Quercio-Fagetea*, *Quercetea robori-petraeae*, *Vaccinio-Piceetea* a *Oxycocco-Sphagnetea*.

Rozšíření v ČR: V oreofytiku a mezofytiku v celém státě hojně až velmi hojně (pouze lokálně vzácně), v termofytiku místy vzácněji. Výskyt od planárního do subalpínského stupně.

T: 1. Doup. pah., 2. Stř. Poohří, 3. Podkruš. pán., 4. Loun.-lab. střed., 6. Džbán, 7. Středočes. tab., 8. Čes. kras, 9. Dol. Povlt., 10. Praž. ploš., 11. Stř. Pol., 12. Dol. Pojiz., 13. Rožd' pah., 14. Cidl. pán., 15. Vých. Pol., 16. Znoj.-brn. pah., 18. Jihomor. úv., 19. B. Karp. step., 20. Jihomor. pah., 21. Haná. - **M:** [chybějí údaje z fyt. o. 43. Votic. vrch., 49. Frýdl. pah., 83. Ostr. pán.]. - **O:** [chybějí údaje z fyt. o. 90. Jihl. vrchy]

Celkové rozšíření: Celá Evropa kromě nejnižnějších částí, v Asii především z. a stř. Sibiř, k východu zasahuje až na Altaj a do oblastí Angary. - Mapy: MEUSEL et al. 1978: 411., HULTÉN NE 1986: 1670.

8. Závěr

Na základě poznatků ze studia variability sezónních znaků u druhů *M. nemorosum* a *M. pratense* na úrovni vnitropopulační i mezipopulační je možno formulovat následující odpovědi na otázky položené v úvodu:

1) V průběhu kvetení jediné populace se v ní obvykle plynule mění zastoupení rostlin s různými hodnotami sezónních znaků. Tyto změny jsou zpravidla patrné u znaků, které jsou v pojetí teorie sezónní proměnlivosti tradičně považovány za nejvýznamnější při rozlišování vnitrodruhových taxonů v rodě *Melampyrum* a to zejména u počtu lodyžních článků.

2) Nejrychlejší změny probíhají na počátku doby květu populace. Průměrné hodnoty se mohou měnit poměrně významně, avšak průběh změn u jednotlivých znaků je druhově specifický a jsou zřetelné též rozdíly mezi populacemi a někdy i mezi jednotlivými sezónami u jediné populace. Druhově specifické jsou též vzájemné vztahy mezi zkoumanými sezónními znaky.

3) Délka vegetační doby (přirozená nebo uměle zkrácená) zásadním způsobem ovlivňuje celkový počet lodyžních článků (který je korelován s počátkem doby květu) a s ním korelované znaky. Všechny hodnoty počtu článků, které za dané délky vegetační doby umožňují úspěšnou reprodukci populace jsou na úrovni mezipopulační možné. Jednotlivé populace však mají obvykle užší rozpětí těchto hodnot nebo alespoň většina rostlin z populace má toto užší rozpětí hodnot počtu lodyžních článků. Skutečné hodnoty sezónních znaků v populaci jsou zřejmě určovány déletrvajícím přizpůsobením ke konkrétním podmínkám na dané lokalitě a jsou v populacích geneticky fixovány.

4) Ekologické podmínky, které nemají podstatný vliv na délku vegetační doby (především vlhkost, zastínění, okolní vegetace, hostitelská rostlina, podíl mechového patra či množství organického opadu) mohou výrazným způsobem ovlivňovat všechny rozměry a tvar listů a listenů a délku lodyhy. Mnohem méně ovlivňují tyto podmínky ostatní sezónní znaky - počty jednotlivých článků a větví. Z nich může být výrazněji ovlivňován především počet kvetoucích větví, zřejmě v důsledku různých podmínek výživy rostlin.

5) Vzhledem ke zjištěné proměnlivosti sezónních znaků, je jejich použití k vymezení vnitrodruhových jednotek v rodě *Melampyrum* značně omezené. Pokud lze u některých druhů skutečně rozlišit dobře morfologicky i ekologicky odlišené taxony, zdá se jako nejvhodnější taxonomická kategorie pro jejich označení varieta.

6) Rozmanitost, kterou je možno v rodě *Melampyrum* pozorovat, vzniká zřejmě alespoň u některých druhů jako důsledek specifických vlastností tohoto rodu, zejména v oblasti reprodukčních mechanismů. Na odlišnosti drobných populací se snad může značnou měrou podílet genetický posun, který však neovlivňuje pouze znaky sezónní, ale i řadu ostatních. Avšak proces, který vede ke vzniku krajových plemen u druhu *M. pratense* zůstává však nejasný.

U druhu *Melampyrum nemorosum* L. je možno na základě sezónních znaků rozlišit pouze dva taxony, které jsou vcelku dobře odlišené morfologicky i ekologicky. Nejvhodnějšími znaky pro jejich rozlišení je počet lodyžních článků, doba květu a ekologické nároky. Jako pomocné znaky lze použít větvení rostlin,

délku lodyžních článků, velmi omezeně též rozměry listů. Vždy však je nutné posuzovat celý soubor znaků a nikoliv znaky jednotlivé.

Z důvodů nomenklatorických je navrženo nově popsat časný typ tohoto druhu jako *Melampyrum nemorosum* var. *praecox*, zatímco pozdní typ je vhodné považovat za typovou varietu. Další vnitrodruhové taxony (sezónního ani jiného typu) není u tohoto druhu možno na území České republiky rozlišit.

Druh *Melampyrum pratense* L. jeví plynulou variabilitu ve všech sezónních znacích. Rozlišování vnitrodruhových jednotek u tohoto druhu pouze na základě těchto znaků je pochybné a není podloženo žádnými důvody, stejně jako rozlišování jednotlivých stanovištních typů. V celém areálu druhu je možno sledovat výskyt poměrně homogenních typů, charakterizovaných určitou, víceméně stálou kombinací většího množství znaků a vlastním, různě velkým areálem. Vhodné označení pro tyto typy je krajová plemena. Jejich jakékoli taxonomické hodnocení je však velice sporné a v současné době nemožné, vzhledem k jejich značnému počtu, nejasnému vymezení a možnostem rozlišení. Vznik těchto typů i další, nižší úrovně proměnlivosti u tohoto druhu snad souvisí se specifickým průběhem reprodukce u *M. pratense*. Svůj význam může hrát značný podíl autogamie u některých populací. Řešení této problematiky a případné taxonomické hodnocení některých typů je však otázkou pro rozsáhlejší genetickou studii.

Ve studovaných populacích *Melampyrum sylvaticum* agg. je možno podle tvaru listenů rozlišit dvě skupiny populací, které jsou dobře odlišeny i geografickým rozšířením. Rostliny sudetské a některé populace z Karpat jsou předběžně přiřazeny k *Melampyrum herbichii* WOL, všechny populace alpské, šumavské a některé karpatské je možno považovat za *M. sylvaticum* L. s. s. Je však možno předpokládat hybridní charakter řady sudetských a karpatských populací. Předkládaná studie zpochybňuje udávané rozdíly mezi *M. herbichii* a *M. sylvaticum* ve velikosti květů a prašníků. Pro skutečně podloženou revizi celé skupiny *M. sylvaticum* agg. bude nutno provést ještě mnohem hlubší studium variability jednotlivých znaků v celém areálu druhu. Proměnlivost v sezónních znacích není vhodné u tohoto druhu (přínejmenším na našem území) považovat za taxonomicky významnou.

Časté oddělování československých populací *Melampyrum subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER do samostatného druhu *M. bohemicum* A. KERNER není opodstatněné. Nejsou zřejmé žádné rozdíly v celkové proměnlivosti našich populací a úzkolistých populací z Rakouska, které je možno chápat jako *M. angustissimum* BECK. Druh *M. bohemicum* byl popsán na základě srovnání rostlin našich a rostlin rakouských se širšími listy, listeny a chlupatějšími kalichy, které se vyskytují pouze v nižších polohách v blízkém okolí Vídně. Tyto rostliny se skutečně odlišují v řadě znaků. Avšak vzhledem k jejich nápadné mezipopulační variabilitě a celé řadě znaků připomínajících *M. nemorosum*, je možno tyto rakouské populace s velkou pravděpodobností považovat za rostliny zasažené starší hybridizací s *M. nemorosum*. Taxonomické hodnocení těchto hybridních populací nepovažuji za příliš vhodné. Protože ve vysokých polohách rakouských Alp se vyskytuje též časný typ populací *M. subalpinum* je použito (na základě analogie s *M. nemorosum*) jako správné označení pro naše rostliny jméno *M. subalpinum* var. *subalpinum* a pro časný luční typ z Alp *M. subalpinum* var. *grandiflorum* (A. KERNER) BECK.

Na území České republiky se v současné době vyskytuje 7 druhů rodu *Melampyrum*. Druhy *M. saxosum* BAUMGARTEN a *M. polonicum* (BEAUVERD) SOÓ byly udávány z tohoto území pouze mylně. Druh *M. barbatum* WALDST. et KIT. se vyskytoval přechodně v okolí Znojma, Mikulova, Kuřimi a u Zábřeha na Moravě. Poslední údaje o výskytu pocházejí z r. 1951 od Znojma.

U druhu *M. cristatum* L. lze podobně jako u *M. nemorosum* rozlišit 2 taxony. *M. cristatum* var. *cristatum* je poměrně vzácný taxon roztroušeně se vyskytující v celém termofytiku, hojněji především v Českém středohoří, Č. Krasu, v Polabí a na jižní Moravě. Výskyty v mezofytiku jsou vzácné a řada z nich již zanikla. Roste především v lesních lemech, xerothermních křovinách, šipákových a subxerofilní teplomilných doubravách. *M. cristatum* var. *solstitiale* (RONN.) MALÝ se vyskytuje na semixerothermních až mezofilní květnatých loukách na těžších, hlubších a bázemi bohatých půdách, řazených do svazu *Bromion erecti*. V ČR se s jistotou vyskytuje v Bílých Karpatech a přilehlých oblastech Karpatského mezofytika. Rostliny, které s největší pravděpodobností patří k této varietě, jsou doloženy též z luk mezi obcemi Hradištko a Velenka v Polabí. Na řadě lokalit vymizel v důsledku zničení luk.

M. arvense L. lze považovat na území ČR za jednotný druh, ve kterém nelze rozlišit vnitrodruhové taxony. Roste roztroušeně až hojně v oblasti termofytika, dříve dosti hojně též v mezofytiku jako plevel v obilovinách, dnes vzácně a v řadě oblastí vymizel. V současné době se nejčastěji vyskytuje na suchých, výslunných stráních, mezích, okrajích cest a stepních stanovištích, dává přednost substrátům s větším podílem bází.

M. nemorosum var. *nemorosum* je poměrně hojný taxon v termofytiku i mezofytiku na celém území ČR. V oreofytiku se vyskytuje vzácně jen v nejpříhodnějších polohách. V chladnějších oblastech často dává přednost bazičtějším substrátům. Nejčastěji roste v listnatých i smíšených lesích a v lesních lemech a křovinách. *M. nemorosum* var. *praecox*. nom. provis. roste dosud roztroušeně v Bílých Karpatech a je doložen též z přilehlých oblastí Karpatského mezofytika. V Čechách rostlo toto časné plemeno na Babínských loukách v Českém středohoří, kde však dnes již dožívají poslední zbytky populace. Z minulosti je doložena jedna lokalita od Jiřic u Mělníka, kde však již neroste. Typickým stanovištěm jsou mezofilní květnaté louky na těžších, hlubších a bázemi bohatých půdách, řazené do svazu *Bromion erecti* (zejména asociace *Brachypodio-Molinietum* KLIKA 1939).

M. subalpinum var. *subalpinum* roste pouze ve východním Polabí, na Třeboňsku a u Tábora, v širším okolí Olešnice u Kunštátu. Jedna lokalita je známa z Českého ráje. Výskyty udávané z oblasti Hodonínské duby a od Plasnice v podhůří Orlických hor jsou mylné. Původním biotopem jsou zřejmě bory, či bory s příměsí dubu zejména na písčitéch substrátech. Druh velmi často vyhledává okraje lesních cest a silnic, kde je více slunečního svitu. Na našem území se pouze velmi vzácně vyskytuje na půdách vápnitých.

M. sylvaticum L. má centrum výskytu na Šumavě a v přilehlém Předšumaví a v Krušných horách, Slavkovském lese, Tepelské plošině, v severní části Českého lesa a v přilehlých oblastech. Poměrně hojně roste též v Jizerských horách

a na Ještědském hřebtu. Ve střední a východní části Sudet je velmi hojný, avšak zde se převážně vyskytují populace, ve kterých jsou zřejmě v důsledku introgrese více či méně zřetelně přítomny znaky *M. herbichii*. Izolované výskyty jsou doloženy od Albeře u Nové Bystřice, Pacova, Dubějovic u Vlašimi, Lesné v Podyjí, od Litomyšle a Svitav. Několik lokalit je udáváno z Železných hor, doložen je však pouze výskyt nedaleko Běstviny. Nejčastěji se vyskytuje v horských smíšených a smrkových lesích, na pasekách a okrajích lesních cest.

M. herbichii WOL. roste v celé oblasti Sudet. Velmi typické rostliny se vyskytují v Rychlebských a Orlických horách. Celkem nápadné rostliny však rostou i v Jeseníkách a v jejich podhůří a směrem na západ se vyskytují dosti typické rostliny ještě v Krkonoších. I z Ještědského hřebtu jsou však doloženy rostliny *M. sylvaticum*, které v některých znacích připomínají *M. herbichii*. Rostliny bývají nejnápadněji vyvinuty na horských ladech a subalpínských loukách, rostou však též ve smrkových lesích a na pasekách

M. pratense L. je nejhojnějším zástupcem rodu *Melampyrum* v ČR. Roste v oreofytiku a mezofytiku na většině území hojně až velmi hojně, v termofytiku místy vzácněji. Vyskytuje se na velmi různorodých stanovištích od rašelinišť a horských smrkových lesů až po teplomilné doubravy. Pouze velmi vzácně roste v bučinách.

Summary

Introduction

The genus *Melampyrum* is highly variable in terms of morphological characters. A delineation of species in some species groups (e. g. *M. nemorosum* agg., *M. sylvaticum* agg.) is not always clear. The cardinal element in the variation of many species is so-called seasonal variation.

Seasonal variation is a phenomenon in which several different flowering periods occur in different plants of one species. Seasonal variability occurs in many genera of several families of flowering plants. Many species with seasonal variability are hemiparasitic annuals of the family *Scrophulariaceae*.

This phenomenon was described originally in the last century as seasonal dimorphism. This means that two different variants in one species occur, distinguished by so-called seasonal characters. The most important seasonal characters are the number of internodes and of intercalary internodes (internodes between uppermost branches and the lowest flowers of the terminal inflorescence), number of branches and of flowering branches, width and length of leaves and bracts and flowering period. Later, it was found, that many species have more than two variants and some variants have relationships to specific habitat factors. Therefore, the phenomenon is called "pseudoseasonal polymorphism" today and individual variants are called ecotypic variants or ecotypes. Botanists have described many ecotypic variants. The most important variants are aestival (early-flowering), autumnal (late-flowering), montane (mid-season-flowering, mainly in mountains) and segetal (in cornfields).

Four hypotheses have been generated to explain the origin of seasonal variation, but none of them explains this phenomenon satisfactorily. The cutting of meadows may be the reason for the development of the early-flowering variants. These variants must flower and sow before cutting in spring. Another hypothesis explains the origin of early-flowering variants by the influence of the short growing season during the ice age, without influence of man. It is most probable that many abiotic and biotic factors cause ecotypic development. There is an opinion, too, that the ecotypes are only stand adaptations.

The intraspecific taxonomic approach of the majority of authors focuses on directly seasonal variation in the genus *Melampyrum*. The pseudoseasonal variants are traditionally evaluated as subspecies, but some types from specific habitats are often classified as independent taxa. The best example is "*Melampyrum pratense* subsp. *paludosum*" which occurs in peatbogs.

Aims and goals of thesis

Changes in seasonal characters over the flowering period were observed in populations of *M. nemorosum* and *M. pratense*. The influence of different habitats on seasonal characters was studied, as well as the correlation between seasonal characters and altitude.

Understanding the nature of variation of seasonal characters has facilitated the specification of the taxonomic value of these characters in particular species of the genus *Melampyrum*. This approach allowed for a critical revision of many intraspecific taxa in some species of *Melampyrum*.

Additional part of the study was investigating the variation of some important characters of *M. sylvaticum* agg. and *M. subalpinum*, especially the traditionally recorded differences between microspecies of these groups.

The revision of the whole genus *Melampyrum* and discovery of the distribution of all taxa of *Melampyrum* in the Czech Republic is another result of my research.

Results and discussion

Melampyrum nemorosum

Plants in one population of this species can differ by four internodes. The total number of internodes increases over the flowering period, resulting in a greater percentage of plants with more internodes. The average number of internodes usually increases by one internode. The number of intercalary internodes does not change markedly over the flowering period. Only individual plants with a greater number of intercalary internodes, higher than the population average, are found at the end of the flowering period. The numbers of branches and flowering branches increase over the flowering period very inconspicuously. The change in the size of leaves and bracts is probably accidental, possibly due to the influence of habitat factors. These ecological factors have only a small influence on the number of branches and flowering branches, and little influence on the number of internodes and intercalary internodes.

Three taxa have been traditionally distinguished in *M. nemorosum*, but the evidence does not support this. I found only two groups of populations of *M. nemorosum*. The early populations grow in meadows and flower in May and in the first half of June. The late populations grow predominantly in forests and shrubs and flower from the beginning of June until September. These two groups differ primarily in the total number and length of internodes. Differences in the number of branches and flowering branches are frequent, but they are less constant across different biotopes. There are no differences in the number of intercalary internodes between both groups of populations. The variety is an advisable taxonomic category for these seasonal types in *M. nemorosum*. The nature of the variation of seasonal characters, especially the change of internodes in populations over the flowering season, no differences in the distribution of seasonal types and an evaluation of "non-seasonal" variation, favor this category over that of subspecies. *M. nemorosum* var. *nemorosum* is the name of the late variant of *M. nemorosum*. The early variant must be newly described for nomenclature reasons. I propose *Melampyrum nemorosum* var. *praecox* nom. provis. as suitable.

Melampyrum pratense

The range of the number of internodes is greater in many populations of *M. pratense* than in populations of *M. nemorosum* (often 5-7 internodes). The average number of internodes can increase by two internodes over the flowering period in one population. Also the average number of intercalary internodes increases noticeably over the flowering period, but the number of branches and flowering branches changes less markedly over the flowering period. Differences in environmental factors (sunlight, substrate, plant communities, host plant species, etc.) between different habitats affect stem length and the size of leaves and bracts, especially their width. The influence of these factors on the number of branches and flowering branches is less marked.

Many taxa have been distinguished in *M. pratense* based on their seasonal characters, but my data do not support this. There are no clear-cut taxa in *M. pratense*. Each population has a specific range of seasonal characters, but there is much overlap between populations, making it difficult to separate them into taxa. Populations from specific habitats (e. g. peatbogs) are very similar in the size and shape of leaves and bracts. An ecomorph always originates from the neighboring populations of *Melampyrum pratense*, because they share a similar set of characters, which are not influenced by habitat factors (number of internodes, branches, color of flowers and other characters). It is not possible to classify these ecomorphs classified as specific taxa (e.g. *M. paludosum*).

There are some "regional types" of populations of *M. pratense* in the distributional range of this species. These types are marked mainly by a specific combination of characters which are not seasonal; the most important are flower color, and the shape of the corolla, calyx and capsule, but the differences are often difficult to find. There is a large number of regional types; they differ in the extent of their distribution and they vicarious reciprocally. Any taxonomic evaluation of this type of variation is very doubtful.

Melampyrum sylvaticum

Two types of *M. sylvaticum* agg. were distinguished in the Czech Republic, differing mainly in bract shape. Their distribution is partly different, too, but the differences are often indistinct. One type, which has deltoid-shaped bracts, which are often dented at the base, is preliminarily classified as *M. herbichii* WOL. This species has its main distribution in the East Carpathians. In the Czech Republic, it grows only in the Sudeten Mountains. Plants from this area are a little different from the Carpathians plants. It could be because of an old introgression between *M. sylvaticum* L. and *M. herbichii* WOL. The traditionally stressed differences between these two species (length of the corolla and the anther) must be further studied in the whole range of the *M. sylvaticum* group, because it was discovered that the variation range in these characters is different from what was originally expected.

The seasonal variation in this group is not important, thus no intraspecific taxa can be distinguished in the Czech Republic.

Melampyrum subalpinum

Populations of this species from the Czech and Slovak Republics have been traditionally evaluated as a separate species: *M. bohemicum*. The differences between both species (width of leaves, shape and color of bract, pubescence of calyx and bracts) refer to the Austrian populations with wide leaves. These populations grow only around Vienna. The majority of populations of *M. subalpinum* in Austria are identical with populations from the Czech and Slovak Republics; all of the populations are one species. An introgression of *M. nemorosum* into the population of *M. subalpinum* may be the reason for differences in some populations with wide leaves. This hypothesis favours great variation in several characters among populations with wide leaves. Such characters occur in the population together and are similar to those of *M. nemorosum*.

Conclusions

Seasonal characters are highly variable in the genus *Melampyrum*. The basic seasonal characters (especially number of internodes) change over the flowering period within one population. Differences in environmental factors between different habitats influence various patterns in plant characters, too (especially in the size and shape of leaves and bracts). There are differences in the nature of the variation of particular characters for each species. Taxonomic classification of the variation of seasonal characters must reflect a specific situation in each individual species. The mechanistic separation of aestival, autumnal, montane and segetal variants is not supported.

Seven species of the genus *Melampyrum* occur in the Czech Republic today. *Melampyrum saxosum* BAUMGART. and *M. polonicum* (BEAUVERD) SOÓ are erroneously recorded from this territory. *Melampyrum barbatum* WALDST. et KIT. became extinct in the Czech Republic in the middle of this century. *M. cristatum* var. *cristatum* is predominantly a species of the warmest regions in central Bohemia and south Moravia. *M. cristatum* var. *solstitiale* (RONN.) MALY grows only in the Bílé Karpaty and Javorníky Mountains and near the village Velenka in Central Bohemia. *M. arvense* L. is distributed mainly in the warmer regions and on basic soils; it was a frequent weed in the past. *M. nemorosum* var. *nemorosum* is absent only in the cold regions of mountains. *M. nemorosum* var. *praecox* nom. provis. occurs infrequently in the Bílé Karpaty and Javorníky Mountains today; a locality in Bohemia near Litoměřice and Mělník was destroyed. *M. subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER grows predominantly in northeast Bohemia (mainly between the towns of Přelouč and Kostelec n. Orł.; one locality is near Turnov). This species occurs also in the Třeboň Basin and near the town of Tábor in South Bohemia. Several localities are near Olešnice in the borderland between Bohemia and Moravia. *M. sylvaticum* L. is frequent in the majority of mountain regions. It grows only very rarely at lower altitudes. *M. herbichii* WOL. displaces *M. sylvaticum* in some parts of the Sudeten Mountains. *M. pratense* L. is a common species in all of the Czech Republic; it is infrequent only in the warmest regions.

Seznam citované literatury

- ADLER W., OSWALD K. et FISCHER R. (1994): Exkursionsflora von Österreich. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart und Wien.
- BEAUVERD G. (1916): Monographie du genre *Melampyrum* L. - Mém. Soc. Phys. Hist. Natur. Genève 38: 261-657.
- BECK G. (1882): Neue Pflanzen Oesterreichs. - Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 32: 179-194.
- BECK G. (1893): Flora von Nieder-Österreich 2. - Wien.
- BECK G., (1883): Nachtrag zu *Melampyrum angustissimum*. - Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 32: 228.
- BEHRENDSEN W. et STERNECK J. v. (1904): Einige neue *Alectorolophus*-Formen. - Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 45 (1903): 197-222.
- BEHRENDSEN W. (1904a): Zwei neue *Alectorolophus*-Formen. - Allg. Bot. Zeitschr. 10: 35-38.
- BEHRENDSEN W. (1904b): Floristische Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Alectorolophus* ALL. - Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 45 (1903): 41-55.
- BEHRENDSEN W. (1905): Ueber Saison-Dimorphismus im Tier- und Pflanzenreich. - Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 46 (1904): 142-156.
- BERMANN J. (1855): Herr Josef Bermann spricht über ein von ihm aufgefundenes *Melampyrum*. - Verh. Zool.-Bot. Ver. Wien 5: 13.
- BITZ W. (1970): *Melampyrum pratense* L., sein Wurzelwerk und seine Wirte. - Staatsprüfungsarbeit Mainz. [non vidi]
- BOISSIER E. (1879): Flora orientalis, vol. 4: 482. - H. Georg, Genf, Basel.
- BOLLIGER M. (1989): *Odontites lanceolata* (GAUDIN) REICHENBACH - ein formenreicher Endemit der Westalpen. - Bot. Jahrb. 111: 1-28.
- BOLLIGER M. (1996): Monographie der Gattung *Odontites* (*Scrophulariaceae*) sowie der verwandten Gattungen *Macrosyringion*, *Odontitella*, *Bornmuellerantha* und *Bartsielli*. - Willdenowia 26: 37-168.
- BRAUN H. (1884): *Melampyrum Moravicum* H. BR. n. sp. - Oesterr. Bot. Zeitschr. 34: 422-423.
- BRITTON CH. E. (1943): The genus *Melampyrum* in Britain. - Trans. Bot. Soc. Edinburgh 33: 357-379.
- BRITTON CH. E. et BROWN A. (1913): An illustrated flora of the northern United States 3, ed. 2. - New York.
- CATTELL R. B. (1966): The screen test for the number of factors. - Multivariate Behavioral Research 1: 245-276 [non vidi].
- CVELEV N. N. (1981): *Melampyrum* L. - In FEDOROV A. A. [red.]: Flora evropejskoj časti SSSR 5: 258-267. - Leningrad.
- ČELAKOVSKÝ L. (1868): Einige neue Beiträge zur Flora Böhmens. - Lotos 18: 117-125.
- ČELAKOVSKÝ L. (1871): Prodromus der Flora von Böhmen 2. - Prag
- ČELAKOVSKÝ L. (1873): Prodromus květeny české 2. - Praha
- ČELAKOVSKÝ L. (1879a): Analytická květena česká, ed. 1. - Praha.
- ČELAKOVSKÝ L. (1879b): Botanische Miscellen. - Österr. Bot. Zeitschr., 29: 361-368.
- ČELAKOVSKÝ L. (1881): Prodromus der Flora von Böhmen 4. - Prag.
- ČELAKOVSKÝ L. (1883): Prodromus květeny české 4. - Praha
- ČELAKOVSKÝ L. (1887): Analytická květena Čech, Moravy a rak. Slezska, ed. 2. - Praha.
- ČELAKOVSKÝ L. (1897): Analytická květena Čech, Moravy a rak. Slezska, ed. 3. - Praha a Vídeň.
- ČELAKOVSKÝ L. fil. (1888): O některých nových rostlinách českých. - Věstn. král. čes. Spol. Nauk, 5 (1887), Cl. 2: 117-121.
- ČEREPANOV S. K. (1981): Sosudistye rastenija SSSR. - Moskva et Leningrad
- DOMIN K. (1936): Plantarum čechoslovakiae enumeratio species vasculares indigenas et introductas exhibens. - Preslia 13-15: 1-305.
- DOMIN K. (1942): Kritické poznámky o proměnlivosti některých českých druhů z rodu *Melampyrum* L. - Věstn. Čes. Akad. 51/2: 109-111.
- DOSTÁL J. (1982): Seznam cévnatých rostlin květeny československé. - Pražská botanická zahrada, Praha.

- DOSTÁL J. (1989): Nová květena ČR. - Academia, Praha.
- DOSTÁL J. et al. (1948-1950): Květena ČSR. - Přírod. nakl., Praha.
- EHRENDORFER F. et GUTERMANN W. (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas, ed. 2. - Stuttgart.
- FALTIS F., HANDEL-MAZZETI H. v., JANCHEN E. et STADLMANN H. (1906): Beitrag zur Kenntnis der Flora von Westbosnien. - Oesterr. Bot. Zeitschr. 56: 109-110.
- FIEK E. (et UECHTRITZ R.) (1881): Flora von Schlesien, preussischen und österreichischen Antheils. - Breslau.
- FISCHER E. (1997): Notulae ad Floram Germanicam II, Typifications of Linnean names of *Scrophulariaceae* occurring in Germany. - Feddes Repert. 108 (1-2): 111-117.
- FLEGR J. (1995): Mechanismy mikroevoluce, ed. 2. - Univerzita Karlova, Praha.
- FORMÁNEK E. (1887): Květena Moravy a rakouského Slezska 1. - Brno.
- FRITSCH K. (1922): Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete. - Wien und Leipzig.
- GÜTTLER E. (1940): Několik botanických zajímavostí ze středních Čech. - Příroda 33: 264-265.
- GANĚŠIN S. S. (1916): Sezonnije rasy *Melampyrum nemorosum* L. - Tr. Botan. Muz. Imp. Akad. Nauk, 16: 120-126.
- GARCKE A. (1972): Illustrierte Flora Deutschland und angrenzende Gebiete. - Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.
- GIBSON W. (1993a): Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants: I. Favorable nest sites. - Oikos 67: 334-344.
- GIBSON W. (1993b): Selective advantages to hemi-parasitic annuals, genus *Melampyrum*, of a seed-dispersal mutualism involving ants: II. Seed predator avoidance. - Oikos 67: 345-350.
- GORŠKOVA S. G. (1955): *Melampyrum* L. - In: KOMAROV V. L. [red.]: Flora SSSR 22: 533-554, Moskva et Leningrad.
- GREEN M. L. (1930): Proposed standard species of nomina. - In International Botanical Congress, Cambridge (England), Nomenclature, Proposals by British botanists, 97-109. H. M. S. O., London.
- GREUTER W. [ED.] (1995): Mezinárodní kód botanické nomenklatury (Tokijský kód) - Zpr. Čes. Bot. Společ. 30, Příloha 1995/2, [transl. MARHOLD K.]
- HADAČ E. (1966a): Černýš český - *Melampyrum bohemicum* Kern. - Zpr. Čs. Bot. Společ. 1: 35-37.
- HADAČ E. (1966b): Rozšíření černýše českého (*Melampyrum bohemicum* Kerner) v Československu. - Preslia 38: 403-412.
- HARTL D. (1974): *Melampyrum* L. - In HARTL D. et WAGENITZ G. [EDS]: Hegi's Illustrierte Flora von Mitteleuropa 6/1: 403-451, ed. 2, Carl Hanser, München.
- HAVRÁNEK T. (1993): Statistika pro biologické a lékařské vědy. - Academia, Praha.
- HEGI G. (1913): - Illustrierte Flora von Mitteleuropa 6/1, ed. 1, [*Melampyrum* L., pp. 72-82]. - J. F. Lehmanns Verlag, München,
- HEGI G. (1927) - Illustrierte Flora von Mitteleuropa 5/3, ed. 1, [*Gentiana* TOURNEF, pp. 1979-2047]. - J. F. Lehmanns Verlag, München,
- HEINRICHER E. (1898): Die grünen Halbschmarotzer. II. *Euphrasia*, *Alectorolophus* und *Odontites*. - Jahrb.-r Wiss. Bot. 32: 389-452.
- HEINRICHER E. (1902): Die grünen Halbschmarotzer. IV. Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. - Jahrb.-r Wiss. Bot. 37: 264-337.
- HEINRICHER E. (1903): Kritisches zur Systematik der Gattung *Alectorolophus*. - Jahrb.-r Wiss. Bot. 38: 667-668.
- HENDRYCH R. (1984): Fytogeografie. - Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- HOLUB J. (1996): Nejseverozápadnější lokalita černýše českého (*Melampyrum bohemicum*) a poznámky k tomuto druhu. - Zpr. Čes. Bot. Společ. 31: 175-186.
- CHABERT A. (1899): Étude sur le genre *Rhinanthus* L 1, 2. - Bull. Herb. Boiss., ser. 1, 7: 425-450, 497-517.
- CHRTEK J., KOVANDA M. et SKALICKÝ V. (1988): Pojetí základních taxonomických kategorií. - In HEJNÝ S. et SLAVÍK B.: Květena ČR 1, Academia, Praha.
- JALAS J. (1967): Populationsstudien an *Melampyrum pratense* L. in Finnland 3. Merkmalsverbreitung und Taxonomie. - Ann. Bot. Fenn. 4: 486-526.

- JALAS J. et RAITANEN P. R. (1962): Populationsstudien an *Melampyrum pratense* L. in Finnland 2. Die Variation im Lichte des Herbariummaterials im Botanischen Museum der Universität Helsinki. - Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 34: 1-21.
- JALAS J. et RIKKINEN K. (1962): Populationsstudien an *Melampyrum pratense* L. in Finnland 1. Über die Variation im Wasserscheidegebiet zwischen Pohjanmaa und Nord-Häma. - Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 32: 1-24.
- JANCHEN E. (1953): Beiträge zur Benennung, Verbreitung und Anordnung der Farn- und Blütenpflanzen Österreichs IV. - Phytion, 5: 55-106.
- JANCHEN E. (1958): Catalogus Florae Austriae 3. - Wien.
- JASIEWICZ A. (1958): Polskie gatunki rodzaju *Melampyrum* L. - Fragm. Florist. Geobot. 4 (1-2): 17-120.
- JURATZKA J. (1857): Ueber einige Arten der Gattung *Melampyrum*. - Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 7: 507-511.
- KARLSSON T. (1974): Recurrent ecotypic variation in *Rhinantheae* and *Gentianaceae* in relation to hemiparasitism and mycotrophy. - Bot. Not. 127: 527-539.
- KARLSSON T. (1976): *Euphrasia* in Sweden: hybridization, parallelism, and species concept. - Bot. Not. 129: 49-67.
- KERNER A. (1863): Descriptiones plantarum novarum florum hungaricam et transsilvanicam. - Oesterr. Bot. Zeitschr. 13: 362-363.
- KERNER A. (1870): Ueber einige Arten der Gattung *Melampyrum*. - Oesterr. Bot. Zeitschr. 20: 266-273.
- KERNER A. (1874a): Vorläufige Mitteilungen ueber die Bedeutung der Asyngamie fuer die Entstehung neuer Arten. - Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbruck 4. [non vidi]
- KERNER A. (1874b): Die Vegetationsverhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. - Oesterr. bot. Zeitschr. 24: 87-89.
- KERNER A. (1881): Schedae ad Floram exsiccata Austro-Hungaricam 1, [p. sp. 32-36]. - Vídeň.
- KERNER A. (1882): Schedae ad Floram exsiccata Austro-Hungaricam 2, [p. sp. 114]. - Vídeň.
- KLEČKA W. R. (1980): Diskriminant Analysis. - Sage University Papers Series: Quantitative Applications in the Social Sciences, 19, Beverly Hills et London: Sage publications.
- KNUTH P. (1898): Handbuch der Blütenbiologie. I. - Leipzig.
- KOCH D. J. (1844): Synopsis Florae Germanicae et Helveticae 2, ed. 2. - Sumptibus Gebhardt et Reiland, Lipsiae.
- KRAUSE J. (1940): Studien über den Saisondimorphismus der Pflanzen. - Beitr. Biol. Pfl. 27: 1-91.
- KWAK M. M. (1978): Pollination, hybridization and ethological isolation of *Rhinanthus minor* and *Rhinanthus serotinus* (*Rhinanthoideae*, *Scrophulariaceae*) by Bumblebees (*Bombus* LATR.). - Taxon 27: 145-158.
- KWAK M. M. (1980): Artificial and natural hybridization and introgression in *Rhinanthus* (*Scrophulariaceae*) in relation to bumblebee pollination. - Taxon 29(5-6): 613-628.
- LEPŠ J. (1996): Biostatistika. - Jihočeská univerzita, Biologická fakulta, Č. Budějovice.
- MÜLLER H. (1882): Weitere Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insecten. - Verh. Naturhist. Ver. Preuss. Rheinlande u. Westfalens 39: 1-104.
- MAIDELL O. (1945): Notes on the pollination of *Melampyrum pratense* and the „hoeneystealing“ of humblebees and bees. - Bergens Mus. Arb. 1944, Naturvitensk. rekke 11: 1-12.
- MANICA M. (1973): Výzkum taxonomicko-cenotickej hodnoty zástupcov rodu *Melampyrum* L. podsekcie *Silvatica* Soó na Slovensku. - Závěr. zpráva výzk. úkolu L-14-f, depon. in Techn. univerzita, Zvolen.
- MARHOLD K. (1995): Studijní materiály ke kurzu Základy fenetiky a kladistiky. - Praha.
- MATTHIES D. (1995): Host-parasite relations in the root hemiparasite *Melampyrum arvense*. - Flora 190: 383-394.
- MATTHIES D. (1996): Interactions between the root hemiparasite *Melampyrum arvense* and mixtures of host plants: heterotrophic benefit and parasite-mediated competition. - Oikos 75: 118-124.
- Mc KINNEY M. L. [ED.] (1989): Heterochrony and evolution: a multidisciplinary approach. - Plenum press, New York.
- Mc NEILL, J. et al., (1987): American code and later lectotypifications of Linnaean generic names dating from 1753: a case study of discrepancies. - Taxon 36/2: 350-401.

- MEUSEL H., JÄGER E., RAUSCHERT S. et WEINERT E. (1978): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora 2. - Jena.
- MIZIANTY M. (1978): Variability of *Rhinanthus serotinus* (SCHÖNH.) OBORNY in Poland. - *Fragm. Florist. Geobot.* 24: 387-425.
- NEILREICH A. (1859): Flora von Niederösterreich. - C. Gerold's Sohn, Wien.
- NICOLSON D. H. [ed.] (1992): Proposals to conserve or reject. - *Taxon* 41: 552-574.
- NISSL G. (1856): Herr G.v. Niessl spricht über Übergangsformen zwischen *Melampyrum nemorosum* L. und *M. sylvaticum* L. - *Verh. Zool-Bot. Ver. Wien* 6: 82-85.
- OBORNY A. (1884): Flora von Mähren und österr. Schelsien 2. - *Verh. Naturforsch. Ver. Brünn* 22 (1883): 269-636.
- OTT J. (1851): Catalog der Flora Böhmens nach weiland Professor Friedrich Ignaz Tausch's Herbarium Florae Bohemicae. - G. Haase, Prag.
- PODANI J. (1994): Multivariate data analysis in ecology and systematics. - A methodological guide to the SYN-TAX 5.0 package. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- POLÍVKA F., DOMIN K. et PODPĚRA J. (1928): Klíč k úplné květeně republiky Československé. - Olomouc.
- REINER F. J. (1994): Taxonomie und Ökogeographie von *Melampyrum subalpinum*, einem Endemiten des Alpenostrandes. - Diplomarbeit, Universität Wien.
- RELICHOVÁ J. (1997): Genetika populací. - Masarykova univerzita, fakulta přírodovědecká, Brno.
- RONNIGER K. (1911): Die Schweizerischen Arten und Formen der Gattung *Melampyrum* L. - *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich* 55 (1910): 300-330.
- RONNIGER K. (1918): *Melampyrum* L. - In FRITSCH K.: Neue Beiträge zur Flora der Balkanhalbinsel, insbesondere Serbiens, Bosniens und der Herzegowina. - *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark* 54: 286-295.
- ROTHMALER W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland 4, ed. 8. - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- SEMLER C. (1904): Einige Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der *Aristatus*-Gruppe aus der Gattung *Alectorolophus*. - *Mitt. Bayer. Bot. Ges.*, 1(33): 409-413.
- SCHNEIDER U. (1962): Taxonomische und chorologische Untersuchungen der Gattung *Rhinanthus* in Mecklenburg. - *Wiss. Z. Univ. Greifswald, ser. math.-natur.* 11: 153-164.
- SCHRÖTER C. (1926): Das Pflanzenleben der Alpen, ed. 2. - Zürich.
- SCHUBE T. (1904): Flora von Schlesien, preussischen und österreichischen Antheils. - Breslau.
- SCHWARZ O. (1935): Ueber eine *Euphrasia*- und *Rhinanthus*-Arten des höchstens Erzgebirges. - *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 36: 43-48.
- SKÁLA Z. (1987): Proměnlivost druhu *Rhinanthus minor* L. v Československu. - Diplomová práce, Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, Praha.
- SMEJKAL M. (1963): Zum Problem der Art, Entstehung und Taxonomischer Bewertung der Saisonvikaristen in der Gattung *Euphrasia*. - *Publ. Fac. Sci. Univ. J. E. Purkyně, ser. L.* 19: 169-193.
- SMITH A. J. E. (1963): Variation in *Melampyrum pratense* L. - *Watsonia* 5: 336-367.
- SNEATH P. H. A. et SOKAL R. R. (1973): Numerical Taxonomy. - W. H. Freeman & Company, San Francisco.
- SNOGERUP B. (1983): Northwest European taxa of *Odontites* (*Scrophulariaceae*). - *Acta Bot. Fenn.* 124:1-62.
- SOÓ R. v. (1926-1927): Systematische Monographie der Gattung *Melampyrum* I., II., III. - *Feddes Repert.* 23: 159-176 a 385-397, 24: 127-193.
- SOÓ R. v. (1929): Die mittel und südosteuropäischen Arten und Formen der Gattung *Rhinanthus* und ihre Verbreitung in Südosteuropa. - *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 26: 179-219.
- SOÓ R. v. et WEBB D. A. (1972): *Melampyrum* L. - In TUTIN T. G. et al. [ed.]: *Flora Europaea* 3: 253-257. - Cambridge.
- SPERLICH A. (1919a): Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmässig übergehender Faktor. - *S.-B. Akad. Wiss. Wien, Cl. math.-naturwiss., Abt. I*, 128: 379-475.
- SPERLICH A. (1919b): Ueber den Einfluss des Quellungszeitpunktes, von Treibmitteln und des Lichtes auf die Samenkeimung von *Alectorolophus hirsutus* All.; Charakterisierung des Samenruhe. - *S.-B. Kais. Akad. Wiss. Wien, Cl. math.-nat., Abt. I*, 128: 477-500

- SPERLICH A. (1924): Weitere Untersuchungen ueber die phyletische Potenz an reinen Linien und Freilandmaterial von *Alectorolophus hirsutus* ALL. - Z. Indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre. 32: 1-36.
- SPERLICH A. (1956): Die Fortpflanzungstuechtigkeit (Phyletische Potenz) des Fremdbefruchters. Nach Versuchen mit drei Formen des *Alectorolophus hirsutus* (LAM.) ALL. - Österr. Akad. Wiss. S.-B., Cl. math.-natur., Abt. 1, 165: 1-80.
- STACE C. (1997): New Flora of the British Isles, 2.ed. - Cambridge University Press.
- STATSOFT INC.(1995): STATISTICA for WINDOWS 1-3. - Tulsa, USA.
- STERNECK J. v. (1901): Monographie der Gattung *Alectorolophus*. - Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1(2): 1-150.
- STERNECK J. v. (1903): Die Culturversuche Heinrichers mit *Alectorolophus* und deren Bedeutung für die Systematik der Gattung. - Österr. Bot. Zeitschr. 53: 205-219.
- STUESSY T. F. (1990): Plant Taxonomy. - Columbia University Press, New York, Oxford.
- ŠMILAUER P. (1992): CANODRAW 3.0 User's Guide. - Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- TANNICH A. (1928): Bestimmungsbuch der Flora von Böhmen. - Prag.
- TER BORG S. J. (1972): Variability of *Rhinanthus serotinus* (SCHÖNH.) OBORNY in relation to the environment. - Groningen [non vidi].
- TER BRAAK C. J. F. (1988): CANOCO - a Fortran program for canonical community ordination by [partiat] [detrended] [canonical] correspondence analysis (version 2.1). - Agricultural Mathematics Group, Report LWA-88-02, Wageningen.
- TER BRAAK C. J. F. et ŠMILAUER P. (1998): CANOCO Release 4, Reference Manual and User's guide to CANOCO for WINDOWS. - Software for Canonical Community Ordination, Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- THORPE R. S. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial varieties. - Biol. Rev. 51: 407-452 [non vidi].
- TICHÝ L. (1996): Několik zajímavé floristické nálezy na vápencích v okolí Olešnice. - Zpr. Čes. Bot. Společ. 31/2: 172-174
- UECHTRITZ R. v. (1873): Die Bemerkenswerthesten Ergebnisse der Durchforschung der Schlesischen Phanerogamenflora im Jahre 1872. - Jahresber. Schles. Ges. Vaterl. Cult., 50: 162-166
- VANDAS K. (1889): Beiträge zur Kenntnis der Flora von Süd-Herzegovina. - Oesterr. Bot. Zeitschr. 39: 52.
- VANDAS K. (1890): Neue Beiträge zur Kenntnis der Flora Bosniens und der Hercegovina. - Věstník Král. Čes. Spol. Nauk, Cl. mat.-natur. 1: 249-285.
- VESELÝ J. (1935): Několik poznámek k brdské květeně. - Čas. Nár. Mus., ser. natur. 109: 130-144.
- WEISMANN A. (1875): Über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Studien zur Descendenz-Theorie 1. - Leipzig. [non vidi]
- WETTSTEIN R. v. (1895a): Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt fuer die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 13: 303-313.
- WETTSTEIN R. v. (1895b) *Melampyrum* L. - In ENGLER A. et PRANTL K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien 4: 99, ed. 1.
- WETTSTEIN R. v. (1896a): Monographie der Gattung *Euphrasia*. - Leipzig
- WETTSTEIN R. v. (1896b): Die europäischen Arten der Gatung *Gentiana* aus der Section *Endotricha* FROEL. - Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Cl. math. - natur. 64: 309-382.
- WETTSTEIN R. v. (1899): Neuere Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus bei Pflanzen. - Verhandl. Ges. Deutsch. Naturforsch. Aerzte 70 (2/1): 180.
- WETTSTEIN R. v. (1900): Descendenztheoretische Untersuchungen. I. Über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. - Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Cl. math.-natur. 70: 305-346.
- WETTSTEIN R. v. (1902): Bemerkungen zur Abhandlung E. Heinricher's: Die gruenen Halbschmarotzer. 4. Nachtraege zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. - Jahrb.-r. Wiss. Bot., 37: 685-697.
- WETTSTEIN R. v. (1903): Erwiderung. - Oesterr. Bot. Zeitschr., 53 (5): 219-223.
- WIESBAUR (1884): Correspondenz. - Oesterr. Bot. Zeitschr. 34: 269.
- WIESBAUR J. (1883): Referate, Wiesbaur J. Beschreibungen neuer Pflanzenarten. - Bot. Centralbl. 4/1/13: 188.
- WOLOSZCZAK E. (1888): Przyczynek do Flory Pokucia. - Spraw. Kom. Fizjogr. 21/2: 111-139.

- YAMAZAKI T. (1989): On *Melampyrum laxum* MIQ. and a new species, *M. yezoense* YAMAZAKI. - J. Jap. Bot. 64/4: 118-128.
- YEO P. F. (1968): The evolutionary significance of the speciation of *Euphrasia* in Europe. - Evolution 22(4): 736-747.
- ZELLER P. C. (1849): Ueber die Artrechte des *Polyommatus Amyntas* und *Polysperchon*. - Stettiner Ent. Ztg., 177. [non vidi]
- ZIMMERMANN A. (1972): Pflanzenareale am niederösterreichischen Alpenostrand und ihre florensgeschichte Deutung. - Diss. Bot. 18, Wien.
- ZINGER N. (1913): Podvidy *Alectorolophus major* Rchb., živušičije v mestach podvergajuščichsja vlijaniju selškochozjajstvennoj kultury, i ich proischoždenie putem estestvennogo otbora. - Trudy Tiflis. Bot. Sada 12: 2. [non vidi]
- ZOPFI H. J. (1991): Aestival and autumnal vicariads in *Gentianella* - a myth?. - Pl. Syst. Evol. 174: 139-158.
- ZOPFI H. J. (1993a): Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (SCOPOLI) POLLICH in relation to grassland management. I. Morphological delimitations and habitats of seasonal ecotypes. - Flora 188: 15-39.
- ZOPFI H. J. (1993b): Ecotypic variation in *Rhinanthus alectorolophus* (SCOPOLI) POLLICH in relation to grassland management. II. The genotypic basis of seasonal ecotypes. - Flora 188: 153-173.
- ZOPFI H. J. (1995): Life history variation and infraspecific heterochrony in *Rhinanthus glacialis* (*Scrophulariaceae*). - Pl. Syst. Evol. 198: 209-233.

Příloha I

Populační vzorky *Melampyrum nemorosum*

Časný typ populací

Vz.	Lok.	Datum	Fig. okr.	Popis lokality	Frekv.
1	1	4.6.1995	19	Radějov: národní přírodní rezervace Čertoryje - vrcholová část u kóty 442,6 m	430
2	2	27.5.1993	78	Suchovské mlýny: západní okraj Předních luk přiléhající k Suchovské doubravě asi 1,9 km VSV křižovatky v obci	480
3	2	21.5.1994	78	----- " -----	480
4	2	2.7.1994	78	----- " -----	480
5	2	1.6.1995	78	----- " -----	480
6	2	1.7.1995	78	----- " -----	480
7	2	1.6.1996	78	----- " -----	480
8	2	20.7.1996	78	----- " -----	480
9	3	10.6.1996	(40c)	Borek - křovinatý svah asi 700 m SV konečné trolejbusů městské dopravy na S okraji obce (pěstované rostliny - semena získána na lokalitě Přední louky (číslo lok. 2))	430
10	4	1.6.1995	78	Suchovské mlýny: západní část Předních luk nedaleko malé doubravy nad jižním přítokem potoka Kazivec asi 2,25 km SV křižovatky v obci	480
11	5	1.6.1995	78	Suchovské mlýny: luční okraj při cestě přes jižní část Předních luk asi 2,6 km V křižovatky v obci	510
12	6	1.6.1995	78	Suchovské mlýny: malý lesík při cestě přes jižní část Předních luk asi 2,6 km V křižovatky v obci	510
13	7	27.5.1993	78	Vápenky: malá luční enkláva JZ od národní přírodní rezervace Porážky asi 1,3 km SZ kaple v obci	600
14	7	21.5.1994	78	----- " -----	600
15	7	2.7.1994	78	----- " -----	600
16	7	1.6.1995	78	----- " -----	600
17	7	1.7.1995	78	----- " -----	600
18	7	1.6.1996	78	----- " -----	600
19	7	20.7.1996	78	----- " -----	600
20	8	1.6.1996	78	Javorník n. Veličkou: SV okraj rezervace Machová asi 1,6 km VSV žel. st. Vrbovce	480
21	9	4.6.1995	78	Brumov-Bylnice: jižní část zarůstající louky v rezervaci Pod Horou asi 3 km V kostela v Brumově	540
22	10	4.6.1995	78	Brumov-Bylnice: rezervace Šumlatová asi 3,4 km V(S)V kostela v Brumově	580
23	11	31.5.1995	78	Slovensko, Vrbovce: SSZ svah vrchu Tri kopce (584 m) asi 4,75 km SSZ obce	500
24	12	15.6.1996	Slovensko	Kremnické Baně: louky a křoviny asi 250 m SSV kostela sv. Jana V žel zast. v obci	860
25	13	15.6.1996	Slovensko	Kremnické Baně: travnaté stráně asi 1 km V žel. zast. v obci	800
26	14	10.7.1997	Slovensko	Kremnica: Z část luční enklávy na vrchu Kremnický štít asi 1,6 km JV řel. zast. ve městě	880
27	15	20.7.1995	Švédsko	Upsalla: trávníky mezi stromy v botanické zahradě ve městě	50

Směsné populace a nejasné případy

Vz.	Lok.	Datum	Fig. okr.	Popis lokality	Frekv.
28	16	14.6.1995	45a	Čečeniště: západní okraj Babínských luk asi 1 km JV kaple v obci	540
29	17	4.6.1995	78	Brumov-Bylnice: západní okraj zarůstající louky v rezervaci Pod Horou asi 2,85 km V kostela v Brumově	540
30	18	1.6.1995	78	Suchovské mlýny: okraj malé doubravy v západní části Předních luk, nad jižním přítokem potoka Kazivec asi 2,25 km SV křižovatky v obci	480
31	18	1.7.1995	78	----- " -----	480
32	18	1.6.1996	78	----- " -----	480
33	18	20.7.1996	78	----- " -----	480
34	19	13.6.1996	82	Zděchov: okraj cesty v údolí potoka Luženka asi 1,7 km (Z)JZ obce	500
35	20	14.7.1997	Slovensko	Lúčky: při cestě (červená turist. zn.) na Velký Choč asi 2,9 km ZJZ obce	840

Pozdní typ populací

Vz.	Lok.	Datum	Fig. okr.	Popis lokality	řádění v.
36	21	19.7.1996	8	Srbsko: lesní okraj u cesty (červená turist. zn.) asi 2 km VSV obce	300
37	22	18.8.1994	12	Čelákovice: les JZ kaple sv. Václava asi 1,5 km SSV obce	175
38	23	4.8.1993	18b	Hodonín: Z okraj lesa Doubrava u obce Zbrod asi 3 km VJV žel. zast. Mutěnice	170
39	24	28.9.1993	36a	Závišín: smrkový les při silnici cca 2,5 km J obce	465
40	24	22.7.1994	36a	----- " -----	465
41	24	22.8.1994	36a	----- " -----	465
42	24	23.6.1995	36a	----- " -----	465
43	24	3.9.1995	36a	----- " -----	465
44	24	18.7.1996	36a	----- " -----	465
45	24	21.8.1996	36a	----- " -----	465
46	25	28.9.1993	36a	Závišín: okraj lesa u železniční zastávky Závišín	470
47	26	23.6.1995	36a	Závišín: při silnici (V) asi 2,4 km J žel. zast. Závišín	460
48	27	5.8.1995	37h	Krejčovice: pod duby při cestě asi 700 m S kaple v obci na SV úpatí hory Bobík	720
49	28	5.8.1995	37h	Krejčovice: vlhká louka západně od cesty asi 700 m S kaple v obci na SV úpatí hory Bobík	720
50	29	26.6.1995	37i	Jáma: příkop vrstevnicové silničky na SZ svahu vrchu Vrata asi 750 m JV obce	700
51	30	14.8.1996	37j	Smědeč: lesní okraj při silnici asi 1,5 km JJV centra obce	670
52	31	14.8.1993	37l	Č. Krumlov: JV okraj národní přírodní rezervace Vyšenské kopce asi 900 m železničního nádraží ve městě	490
53	32	16.7.1993	37n	Vyšší Brod: stráž u silnice na Studánky na J okraji obce	610
54	33	7.8.1994	37n	Branná: příkop silnice asi 800 m J od křižovatky silnic Větrná Rožmberk a Větrná - Branná	515
55	34	15.8.1994	56b	Stará Paka: les asi 750 m VSV železniční zastávky v obci.	470
56	35	6.9.1996	61b	Bědovice: les u křižovatky silnic asi 500 m SSZ obce	250
57	36	26.6.1997	67	Studená: lískové křoviny asi 1,6 km S kostela v obci	675
58	36	26.6.1997	67	Studená: mez na okraji pole asi 1,6 km S kostela v obci	675
59	36	16.9.1997	67	Studená: lískové křoviny asi 1,6 km S kostela v obci	675
60	36	16.9.1997	67	Studená: mez na okraji pole asi 1,6 km S kostela v obci	675
61	37	7.8.1993	77a	Ždánice: okraj lesa u silnice asi 3,2 km SS(Z) kostela v obci	410
62	38	7.8.1993	78	Suchovské mlýny: JV okrajová část Suchovské dobavy asi 1,8 km VSV křižovatky v obci	480
63	38	2.7.1994	78	----- " -----	480
64	38	1.7.1995	78	----- " -----	480
65	38	20.7.1996	78	----- " -----	480
66	38	25.9.1996	78	----- " -----	480
67	39	6.8.1993	78	Suchovské mlýny: les na kótě Lipinka (504,3 m) asi 3,2 km SSV křižovatky v obci	490
68	40	11.6.1993	79	Zlín: okraj lesa u cesty asi 750 m JJV žel zastávky Zlín - Příluky	310
69	41	12.6.1993	80a	Semetín: okraj lesa u cesty (modrá turist. zn.) asi 200 m Z středu obce	390
70	41	1.7.1994	80a	----- " -----	390
71	42	1.7.1994	80a	Ratiboř: nejvýchodnější okraj luk u samoty Nivka asi 2 km JV kostela v obci	430
72	43	10.7.1997	Slovensko	Kremnica: cesta mezi křovinami na SZ okraji rezervace Kremnický Štós asi 650 m JV žel. zast. v Kremnici	690
73	44	16.7.1997	Slovensko	Vavrišovo: okraj areálu kempu na východním okraji obce	700
74	45	13.7.1996	Rakousko	Mühlviertel, Bad Leonfelden: křoviny při cestě u samoty Silberhartschlag asi 1,7 km V vrcholu Sternstein (1122 m) (východně obce)	930

Populační vzorky *Melampyrum pratense*

Vz.	Lok.	Datum	Reg. obj.	Popis lokality	Staniště	nařm. v.
1	1	23.8.1994	8	Srbsko: okraj lesa nad chatami asi 750 m JZ žel. zast. Srbsko	Doubrava	300
2	2	5.7.1993	11a	Chrást: bor při cestě asi 1 km JV obce	Bor	170
3	3	18.8.1994	12	Čelákovice: les v okolí kaple sv. Václava asi 2 km SSV obce	Doubrava	180
4	4	4.8.1993	18b	Hodonín: SZ okraj lesa Doubrava nedaleko Zbrodského rybníka asi 1,6 km V(JV) žel. zast. Mutěnice	Doubrava	170
5	5	4.8.1993	18b	Hodonín: Z okraj lesa Doubrava u obce Zbrod asi 3 km VJV žel. zast. Mutěnice	Doubrava	170
6	6	28.7.1993	28b	Karlovy Vary: les na JZ okraji města asi 1400 m (J)JV dolního nádraží ve městě	Doubrava	470
7	7	28.7.1993	28b	Karlovy Vary: les u cesty u hájovny Jelení skok asi 1,5 km J(JV) dolního nádraží ve městě	Bor	510
8	8	28.7.1993	28b	Karlovy Vary: les u Beethovenovy stezky asi 2,9 km JV dolního nádraží ve městě	Bor	500
9	9	27.7.1993	28b	Bečov n. Teplou: les nad silnicí asi 600 m JV žel. zast. v obci	Smrčina	540
10	10	15.7.1994	28b	Bečov n. Teplou: les nad silnicí asi 2 km SSV žel. zast. v obci	Smrčina	500
11	11	28.7.1993	28d	Olšová Vrata: pahorek asi 650 m SZ kostela v obci	Lísk. kř.	570
12	12	19.7.1994	35c	Lazec: okraj lesa u Lazecké myslivny asi 400 m SZ kaple v obci	Lada	570
13	12	24.8.1994	35c	----- " -----	Lada	570
14	12	29.9.1995	35c	----- " -----	Lada	570
15	13	12.8.1993	35c	Háje: Z okraj lesa u silnice do Přibrami (S od ní) asi 1250 m SZ obce	Doubrava	570
16	14	11.8.1995	35c	Běštín: doubrava při silnici asi 1,5 km JZ obce	Doubrava	460
17	15	23.8.1994	35c	Řevnice: les u silnice 1500 m JJZ nádraží v obci	Doubrava	320
18	16	22.8.1996	35c	Milín: pod duby na okraji silnice asi 2 km VJV obce	Doubrava	500
19	17	28.8.1993	36a	Závišín: smrkový les při silnici asi 2,5 km J obce	Smrčina	465
20	17	22.7.1994	36a	----- " -----	Smrčina	465
21	17	22.8.1994	36a	----- " -----	Smrčina	465
22	17	24.6.1995	36a	----- " -----	Smrčina	465
23	17	3.9.1995	36a	----- " -----	Smrčina	465
24	17	18.7.1996	36a	----- " -----	Smrčina	465
25	17	21.8.1996	36a	----- " -----	Smrčina	465
26	18	14.8.1993	37j	Vyšný: bor na Z svahu asi 1 km Z obce	Bor	610
27	19	14.8.1993	37j	Vyšný: smrčina na V svahu kóty Háj asi 1,3 km Z obce	Smrčina	600
28	20	6.8.1994	37j	Smědeček: bor u cesty asi 1,1 km JV obce	Bor	700
29	21	16.7.1993	37n	Zdíky: bor u silnice (V) asi 800 m JV obce	Bor	610
30	22	26.6.1995	37h	Frantoly: lískové křoviny na okraji louky asi 750 m SSV kostela v obci	Lísk. kř.	640
31	23	28.6.1994	38	Zliv: okraj doubravy asi 2,2 km V(SV) nádraží v obci	Doubrava	395
32	24	23.7.1993	39	Doubí u Tábora: bor asi 750 m SZ žel. zast. Doubí	Bor	410
33	25	20.8.1993	39	Klíkov: jižní část lesa u soutoku Dračice a Lužnice asi 1,4 km Z kaple v obci	Bor	450
34	26	20.8.1993	39	Františkov: borová doubrava na levém břehu Dračice asi 1,4 km V mostu přes Dračici v obci	Bor	470
35	27	21.8.1993	39	Kolence: JZ okraj lesa u silnice mezi obcemi Novosedly n. Než. a Kolence asi 800 m JV obce	Doubrava	435
36	28	4.6.1994	40a	Borek: malý lesík u hlavní silnice (Z) na S okraji obce	Doubrava	430
37	28	4.9.1994	40a	----- " -----	Doubrava	430
38	28	22.6.1995	40a	----- " -----	Doubrava	430
39	28	1.8.1995	40a	----- " -----	Doubrava	430
40	28	10.6.1996	40a	----- " -----	Doubrava	430
41	28	18.8.1996	40a	----- " -----	Doubrava	430
42	29	11.8.1995	41	Slapy: doubrava asi 1 km S obce	Doubrava	410

Příloha I - Lokality populačních vzorků *Melampyrum pratense*

Vz.	Lok.	Datum	Fig. okr.	Popis lokality	Stupeň	nadm. v.
43	30	11.8.1995	41	Jílové u Prahy: doubrava u silničky asi 2,5 km SSV obce	Doubrava	420
44	31	22.8.1996	41	Kácín: pod duby na okraji silnice asi 1,5 km JV obce	Doubrava	500
45	32	22.8.1996	41	Skalice: doubrava na okraji lesní loučky asi 1,5 km V(S)V obce	Doubrava	460
46	33	22.8.1996	41	Skalice: bor u křižovatky červené turist. značky s asfaltovou silničkou asi 1 km VSV obce	Bor	465
47	34	22.8.1996	41	Višňová: doubrava při silnici asi 1 km J obce	Doubrava	430
48	35	6.7.1993	51	Skalka: bor u kóty 396 m asi 750 m JJZ křižovatky silnic na Z okraji obce	Bor	390
49	36	7.7.1993	51	Sedlec: les na okraji rokle asi 1 km SSV obce	Bor	350
50	37	14.6.1995	52	Bezděz: borový les S trati asi 750 m SZ žel. zast. Bezděz	Bor	330
51	38	14.6.1995	52	Okna: březový lesík u trati cca 1 km JJV žel. zast. Okna	Březina	320
52	39	26.5.1994	64a	Klánovice: les Vidrholc u trati asi 1 km V žel. zast. v obci	Doubrava	255
53	39	23.8.1994	64a	----- " -----	Doubrava	255
54	39	13.6.1995	64a	----- " -----	Doubrava	255
55	39	28.9.1995	64a	----- " -----	Doubrava	255
56	39	12.6.1996	64a	----- " -----	Doubrava	255
57	39	6.9.1996	64a	----- " -----	Doubrava	255
58	40	11.8.1995	64b	Říčany: smrkový les při silnici na V okraji obce	Smrčina	410
59	41	6.8.1993	78	Suchovské mlýny: les na kótě Lipinka (504,3m) asi 3,2 km SSV křižovatky v obci	Doubrava	490
60	42	7.8.1993	78	Suchovské mlýny: JV okrajová část Suchovské dobravy asi 1,8 km VSV křižovatky v obci	Doubrava	480
61	43	1.6.1996	78	Suchovské mlýny: lesní světlina asi 600 m SSV křižovatky křižovatky v obci	Doubrava	480
62	44	5.8.1993	78	Horní Němčí: u cesty nedaleko lovecké chaty asi 2,7 km JJ(V) kostela v obci	Doubrava	430
63	45	11.6.1993	79	Vizovice: paseka na SZ svahu vrchu Doubrava asi 3,6 km JJV kostela v obci	Bor	490
64	46	12.6.1993	79	Újezd: les na J svahu asi 1,7 km (S)SZ centra obce	Doubrava	510
65	47	12.6.1993	79	Vlachovice - Vrbětice: les v údolí Sviborky asi 3,4 km SSZ kostela v obci	Doubrava	390
66	48	12.7.1994	85	Horní Blatná: pískovna u hájovny asi 1100 m JZ žel. zast. v obci	Lada	900
67	48	12.7.1994	85	Horní Blatná: zrašelinělé plochy v pískovně u hájovny asi 1100 m JZ žel. zast. v obci	Zraš. plochy	900
68	49	12.7.1994	85	Horní Blatná: malé rašelinišťátko asi 2 km JZ žel. zast. v obci	Rašeliniště	960
69	50	14.7.1994	85	Přebuz: smrčina na V okraji rašeliniště Velké jeřábí jezero asi 4,7 km SSZ kostela v obci	Smrčina	930
70	50	14.7.1994	85	Přebuz: rašeliniště Velké jeřábí jezero (SV část) asi 5 km SSZ kostela v obci	Rašeliniště	930
71	51	15.7.1994	85	Přebuz: smrčina na SV okraji rašeliniště Velký močál asi 4 km SSV kostela v obci	Smrčina	910
72	51	15.7.1994	85	Přebuz: jižní část rašeliniště Velký močál asi 3,7 km (S)SV kostela v obci	Rašeliniště	910
73	52	15.7.1994	85	Přebuz: lesní okraj nedaleko silnice na Z okraji rašeliniště Velký močál asi 3,6 km SSV kostela v obci	Lada	920
74	53	29.7.1993	86	Kladská: okraj rašeliniště na V břehu rybníka Kladský asi 800 m V osady	Smrčina	810
75	53	29.7.1993	86	Kladská: rašeliniště na V břehu rybníka Kladský asi 800 m V osady	Rašeliniště	810
76	54	12.9.1993	87	Roželov: okraj silnice u hájovny Na Dědku, 2 km SSV obce	Doubrava	645
77	55	28.6.1994	88b	Kvilda: lada na V okraji nelesní enklávy asi 600 m SV kostela v obci	Lada	1090
78	55	7.9.1994	88b	----- " -----	Lada	1090
79	55	23.8.1995	88b	----- " -----	Lada	1090
80	55	4.7.1996	88b	----- " -----	Lada	1090
81	55	26.8.1996	88b	----- " -----	Lada	1090

Příloha I - Lokality populačních vzorků *Melampyrum pratense*

Vz.	Lok.	Datum	Flz. okr.	Popis lokality	Stanoviště	náctm. v.
82	56	23.8.1995	88b	Kvilda: smrkový les asi 700 m VJV kostela v obci - volná půda	Smrčina	1080
83	56	23.8.1995	88b	Kvilda: smrkový les asi 700 m VJV kostela v obci - polštář ploníku	Smrčina	1080
84	57	24.8.1993	88b	Březník: rašelinišťátko v Luzenském údolí pod „starými dráty“ asi 1,4 km J(JV) bývalé hájovny na Březníku	Rašeliniště	1150
85	58	8.9.1995	88b	Březník: rašeliniště Hraniční slať asi 2,5 km JJ(V) zaniklé osady	Rašeliniště	1170
86	58	8.9.1995	88b	Březník: pod smrky na okraji rašeliniště Hraniční slať asi 2,5 km JJ(V) zaniklé osady	Smrčina	1170
87	59	8.9.1995	88b	Březník: smrčina na státní hranici asi 3 km JJ(V) zaniklé osady	Smrčina	1200
88	60	7.9.1993	88b	Kvilda: smrčiny u hraniční cesty ve vrcholové části hory Velká Mokrůvka	Smrčina	1360
89	61	4.9.1995	88b	Kvilda: smrčina na okraji rašeliniště u Pramenů Vltavy asi 5 km JJ(Z) obce	Smrčina	1160
90	61	4.9.1995	88b	Kvilda: okraj rašeliniště u Pramenů Vltavy asi 5 km JJ(Z) obce	Rašeliniště	1160
91	62	11.8.1994	88b	Knížecí Pláně: Z okraj Žďareckého rašeliniště asi 800 m JJV hraničního kamene 14 v nejjižnější části enklávy bývalé obce	Lada	970
92	63	6.9.1993	88b	Borová lada: okolí naučné stezky na rašeliništi Chalupská slať	Rašeliniště	905
93	64	5.7.1996	88b	Srní: zarůstající lada V od silnice na J okraji obce	Lada	850
94	64	26.8.1996	88b	----- " -----	Lada	850
95	65	4.7.1996	88b	Skelná: borový les V od silnice cca 300 m J osady	Bor	880
96	66	5.8.1995	88d	Včelná p. Boubínem: lískové křoviny asi 1,5 km JZ obce	Lísk. kř.	920
97	67	5.8.1995	88d	Milešice: bor u cesty asi 2,7 km SS(V) vrcholu hory Bobík	Bor	860
98	68	5.8.1995	88d	Milešice: lískové křoviny na SSV úpatí hory Bobík cca 3 km SSV vrcholu	Lísk. kř.	850
99	69	11.7.1996	88e	Rakousko, Plechý: malé rašeliniště při hranicích Rakouska s Bavorskem JZ vrcholu hory Plechý	Lada	1190
100	70	9.6.1994	88e	Ovesná: okraj silničky u žel. zast. Ovesná	Smrčina	740
101	71	8.6.1994	88g	Kyselov: okraj blatkového boru na břehu Lípna asi 800 m S křižovatky u zaniklé osady	Rašeliniště	730
102	71	9.8.1994	88g	----- " -----	Rašeliniště	730
103	71	9.8.1994	88g	Kyselov : smrčina na V okraji blatkového boru asi 400 m SSV křižovatky u zaniklé osady	Smrčina	730
104	72	9.8.1994	88g	Kyselov: rašelinný bor J od silničky asi 600 m ZSZ křižovatky u zaniklé osady	Rašeliniště	735
105	73	28.6.1996	88g	Záhvozdí: březový lem na V okraji rašeliniště asi 600 m ZJZ obce	Březina	730
106	73	28.6.1996	88g	Záhvozdí: V okraj rašeliniště asi 600 m ZJZ obce	Rašeliniště	730
107	74	9.8.1994	88h	Svatý Tomáš: lada na J svahu Vítkova kamene S obce	Lada	995
108	75	16.8.1994	93a	Vrchlabí: les u žluté turistické značky asi 1400 m JZ kóty 958,3 Herlíkovický Žalý S od obce	Smrčina	700
109	76	17.8.1994	93a	Špindlerovka: okraj malého rašelinišťátka mezi boudami Petrovka a Špindlerovka nedaleko hraničního kamene 37/5	Smrčina	1170
110	77	17.8.1994	93a	Labská bouda: smrčina u modré turist. značky na Z okraji Labského dolu asi 300 m VJV Labské boudy	Smrčina	1220
111	78	31.7.1997	93a	Pomezní boudy: okraj mladé smrčiny při cestě (červená turist. zn.) asi 500 m Z hraničního přechodu	Smrčina	1100
112	79	31.7.1997	93a	Pomezní boudy: okraj malého rašeliniště v Sovím sedle asi 500 m SV chaty Jelenka na česko-polské hranici	Rašeliniště	1160
113	80	1.8.1997	93a	Pec pod Sněžkou - Obří důl: smrčiny při modré turistické značce cca 600 m JZ vrcholu Sněžky	Smrčina	1250
114	81	1.8.1997	93b	Pec pod Sněžkou: lada ve vrcholové části Obřího dolu cca 700 m Z(S)Z vrcholu Sněžky	Lada	1390

Vz.	Lok.	Datum	Fig. okr.	Popis lokality	Stromová šířka	nadm. v.
115	82	1.8.1997	93b	Sněžka: lada u cesty (zelená turist. zn.) na SV svahu Sněžky asi 900 m VSV vrcholu	Lada	1410
116	83	11.7.1995	97	Karlov p. Pradědem: spodní část Velké Kotliny 3 km JJ(V) vrcholu hory Praděd	Březina	1120
117	84	8.7.1994	Slovensko	Tribeč, Hluboké: doubrava u cesty asi 500 m SZ osady (J města Partizánské)	Doubrava	360
118	85	16.7.1993	Rakousko	Mühlviertel, Bad Leonfelden: lesní okraj u silnice asi 5 km Z obce	Smrčina	830
119	86	12.7.1993	Rakousko	Mühlviertel, Haibach ob der Donau: údolí Dunaje VJV osady Untermühl asi 5,5 km VSV obce	Doubrava	300
120	87	13.7.1993	Rakousko	Mühlviertel, Haibach ob der Donau: údolí Dunaje VJV osady Untermühl asi 5,4 km VSV obce	Doubrava	300
121	88	16.7.1993	Rakousko	Mühlviertel, Lacken: při silnici v údolí potoka asi 1,5 km Z(J)Z žel. zast. Lacken	Doubrava	550
122	89	23.7.1997	Rakousko	Okolí Halstattského jezera, Bad Goiser: smrkové lesy asi 0,5 km Z Gesoiserer Hütte	Smrčina	1500
123	90	25.7.1997	Rakousko	Okolí Halstattského jezera, St. Agatha - okraje rašeliniště u Rotmoos asi 750 m JZ chaty na Hütteneck Alm (SSV) obce	Rašeliniště	1120

Populační vzorky *Melampyrum subalpinum*

(U vzorků označených * byly zjišťovány pouze znaky LOD, I, II, V, KV, SL, VL, DL, S1, V1, D1)

Vz.	Datum	Fig. okr.	Popis lokality	nadm. v.
*1	20.8.1993	39	Majdaléna: okraj cesty (zel. turist. značka) asi 400 m JZ Rozvodí asi 2,25 km SS(Z) žel. zast. v obci	430
2	15.8.1997	39	----- " -----	430
*3	21.8.1993	39	Kolence: JZ okraj lesa u silnice mezi obcemi Novosedly n. Než. a Kolence asi 800 m JV obce	435
*4	23.7.1993	39	Doubí u Tábora: bor Z od trati asi 400 m JJ(V) žel. zast. v obci	410
*5	27.6.1996	39	----- " -----	410
*6	27.6.1996	39	Doubí u Tábora: malá poměrně širokolistá populace na okraji cesty v boru Z od trati asi 400 m JJ(V) žel. zast. v obci	410
7	11.8.1997	41	Příběnice: svahy nad Lužnicí J zříceniny hradu Příběnice	390
*8	21.7.1996	61c	Dobříkov u Chocně: bor v okolí cesty (modrá turist. značka) asi 500 m SS(V) kostela v obci	320
*9	20.7.1996	67	Kněžves: svahy v horní části údolí Kavinského potoka asi 500 m SZ obce	560
10	14.8.1997	Rakousko	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Mariaschutz: lesnaté svahy V od poutního kostela v obci	770
11	14.8.1997	Rakousko	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Hirschwang a. der Rax: jižní část údolí Höllental asi 1,75 km SS(Z) kostela v obci	520
12	14.8.1997	Rakousko	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Hirschwang a. der Rax: vápencové sutě ve šluchtě na SSV úpatí masívu Raxalpe asi 600 m JZ chaty Weichtal Hütte asi 5,75 km SZ od kostela v obci	530
*13	22.6.1996	Rakousko	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Schwarzau im Gebirge: příkop silnice v S části údolí Höllental asi 5 km JJ(V) obce	570
*14	22.6.1996	Rakousko	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Schwarzau im Gebirge: okraj lesní louky nedaleko silnice (V) asi 600 m JJ(Z) vrchu Falkenstein SSZ obce	650
15	14.8.1997	Rakousko	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Guttenstein: okraj lesa při silnici S osady Saghof asi 3,25 km JZ centra městečka	530
*16	22.6.1996	Rakousko	Vídeňský les, Baden: křoviny u silničky JV samoty Hofstätten asi 2,75 km JZ vrchu Hoher Lindkogel SZ Bad Vöslau u Vídně	420
17	14.8.1997	Rakousko	Vídeňský les, Bad Vöslau: okraj lesa u samoty Waldandacht asi 1,75 km SZ centra obce	320
18	14.8.1997	Rakousko	Vídeňský les, Gumpoldskirchen: lesní okraj u cesty (turist. zn. 404) 200 m V místa Rotes Kreuz asi 1 km Z hlavní křižovatky v obci	400

Populační vzorky *Melampyrum sylvaticum* agg.

(U vzorků označených * byly zjišťovány pouze znaky LOD, I, II, V a KV)

Vz.	Datum	Rtg. okr.	Oblast	Popis lokality	nadm. v.
1	5.8.1995	88b	Šumava	Vimperk: smrčina J osady Kamenná Lhota cca 2 km Z(J)Z křižovatky silnic „U sloupu“ asi 5 km Z města	950
2	5.7.1996	88b	Šumava	Srní: zarůstající lada V od silnice na J okraji obce	850
3	30.7.1996	88c	Šumava	Javorník: okraj louky cca 1 km JJZ obce	900
4	29.6.1997	88g	Šumava	Nová Pec: okraj cesty a březové křoviny cca 1 km SSZ železniční zastávky v obci	730
5	1.8.1997	93a	Krkonoše	Pec pod Sněžkou: lada JZ od můstku s modrou turist. značkou přes Úpu cca 1,5 km SSZ hlavní křižovatky v obci.	860
*6	1.8.1997	93a	Krkonoše	Pec pod Sněžkou - Obří důl: smrčiny při modré turistické značce cca 600 m JZ vrcholu Sněžky	1250
*7	1.8.1997	93b	Krkonoše	Pec pod Sněžkou: lada ve vrcholové části Obřího dolu cca 700 m Z(S)Z vrcholu Sněžky	1390
8	9.7.1995	95a	Orlické hory	Deštné v Orlických horách: jižní svah kóty 813 m asi 1,6 km V(J)V kostela v obci	750
9	9.7.1995	95a	Orlické hory	Sedloňov: okraj cesty (modrá turist. zn.) asi 2,5 km V(J)V kostela v obci	870
10	31.7.1996	96	Rychlebské h.	Velké Vrbno: lada u cesty (zelená turist. zn.) asi 1,25 km JJZ turist. chaty Paprsek	920
*11	30.7.1997	96	Rychlebské h.	----- "-----	920
*12	30.7.1997	96	Rychlebské h.	Velké Vrbno: lada pod lyž. vlekem asi 0,5 km JJZ turist. chaty Paprsek	900
*13	30.7.1997	96	Rychlebské h.	Velké Vrbno: okraj lesa v dolní části lyž. vleku asi 0,5 km JJZ turist. chaty Paprsek	900
*14	30.7.1997	96	Rychlebské h.	Velké Vrbno: lada v okolí (Z) turist. chaty Paprsek	1000
15	30.7.1997	73b	Rychlebské h.	Staré město pod Sněžníkem: smrčina u silničky (zel. turist. zn.) asi 1,75 km SS(V) kostela v obci	580
16	11.7.1995	97	Jeseníky	Karlov p. Pradědem: spodní část Velké Kotliny 3 km JJ(V) vrcholu hory Praděd	1150
17	11.7.1995	97	Jeseníky	Karlov p. Pradědem: okraj cesty (modrá turist. zn.) asi 1 km JJ(Z) vrchu Kopřivná SZ obce	700
18	7.7.1997	Slovensko	Poľana	Detva: vrcholová oblast Poľany (leg. Z Kaplan et J. Chrtek)	1300
*19	12.7.1997	Slovensko	Velká Fatra	Blatnica: křoviny při Blatnickém potoce cca 4,5 km JV obce	670
*20	12.7.1997	Slovensko	Velká Fatra	Blatnica: smrčiny při zelené turistické značce cca 1 km VSV vrcholu Ostrá JV obce	1220
*21	12.7.1997	Slovensko	Velká Fatra	Blatnica: rozvolněné smrčiny ve vrcholové oblasti vrchu Ľubená V obce	1380
*22	13.7.1997	Slovensko	Malá Fatra	Štefanová: smrčiny v údolí Horné Diery cca 2 km SV obce	900
23	14.7.1997	Slovensko	Chočské v.	Valašská Dubová: les při cestě (modrá turist. zn.) asi 2,25 km VSV kostela v obci	800
24	15.6.1996	Slovensko	Liptovská k.	Vážec: lada JZ obce asi 400 m ZSZ Vážecké jeskyně	810
25	16.7.1997	Slovensko	Nízke Tatry	Čertovica: alpínská lada v okolí cesty (zelená. turist. zn.) v Kumštovém sedle asi 3,5 km SZ chaty v sedle Čertovica	1540
26	17.6.1996	Slovensko	Bukovské v.	Runína: sedlo Z vrchu Riaba skala asi 4 km S(SV) obce	1160
27	18.6.1996	Slovensko	Bukovské v.	Runína: vrcholová oblast vrchu Plaša asi 4,5 km S obce	1150
28	23.6.1996	Rakousko	Alpy	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Semmering: lesní okraj v dolní části sjezdovky na SZ svazích vrchu Hirschen Kugel nedaleko Enzian Hütte asi 800 m SSZ vrcholu Hirschen Kg.	1100
29	13.8.1997	Rakousko	Alpy	Štýrsko-dolnorakouské Alpy, Lackenhof: lesní okraje při silnici na JVJ úpatí hory Scheiblingstein 4,5 km JJZ obce	700
30	21.7.1997	Rakousko	Alpy	Okolí Halstattského jezera, St. Agatha: smrkový les při cestě (tur. zn. 801) asi 2 km JZ obce	550
*31	23.7.1997	Rakousko	Alpy	Okolí Halstattského jezera, Bad Goisern: okolí parkoviště na nejzápadnějším okraji osady Ramsau	650

Příloha I - Lokality populačních vzorků *Melampyrum sylvaticum* agg.

Vz	Datum	Étz. oka	Oblasť	Popis lokality	nadm.v.
*32	23.7.1997	Rakousko	Alpy	Okolí Halstattského jezera, Bad Goisern: okolí cesty (tur. zn. 880) v dolní části karu na VSV svahu hory Hoch Kalmberg asi 2,5 km VSV chaty Goiserer Hütte	800
*33	23.7.1997	Rakousko	Alpy	Okolí Halstattského jezera, Bad Goisern: okolí cesty (tur. zn. 880) v dolní části karu na VSV svahu hory Hoch Kalmberg asi 2 km VSV chaty Goiserer Hütte	900
*34	23.7.1997	Rakousko	Alpy	Okolí Halstattského jezera, Bad Goisern: smrkové lesy asi 0,5 km Z Gesoiserhütte	1500
35	20.8.1995	Rakousko	Alpy	Ober Traun: SV svahy masivu Dachstein asi 2,5 km (J)JZ dolní stanice lanovky u Dachsteinhof na JV okraji obce	1600
36	25.7.1996	Švýcarsko	Alpy	Zermatt: SV úpatí masivu Matterhornu JZ obce	1900

Příloha II

**Změna sezónních znaků během vegetační sezóny
v populacích *Melampyrum nemorosum***

Lokalita	Průměrný počet lodyžních článků		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	3.0	4.3	28.262	0.000
Přední louky 1995 (5 - 6)	3.3	4.0	13.533	0.000
Přední louky 1996 (7 - 8)	2.9	3.5	13.123	0.001
Porážky 1994 (14 - 15)	3.9	4.7	10.236	0.002
Porážky 1995 (16 - 17)	3.9	4.7	25.403	0.000
Porážky 1996 (18 - 19)	3.7	4.8	26.157	0.000
Závišín 1994 (40 - 41)	5.8	6.0	1.035	0.313
Závišín 1995 (42 - 43)	5.8	6.3	5.142	0.027
Závišín 1996 (44 - 45)	5.5	6.2	7.197	0.011
Suchovská doubrava (65 - 66)	6.7	7.4	5.710	0.021
Kazivec 1995 (30 - 31)	3.8	5.5	44.361	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	4.0	6.5	170.083	0.000
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	5.9	6.7	12.577	0.001
Studená - mez (58 - 60)	5.5	6.3	7.192	0.012

Lokalita	Průměrný počet interkalárních článků		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	1.2	1.4	1.026	0.315
Přední louky 1995 (5 - 6)	1.4	1.3	1.402	0.240
Přední louky 1996 (7 - 8)	1.2	1.2	0.016	0.900
Porážky 1994 (14 - 15)	1.6	1.6	0.092	0.763
Porážky 1995 (16 - 17)	1.6	1.4	1.154	0.288
Porážky 1996 (18 - 19)	1.2	1.7	5.675	0.021
Závišín 1994 (40 - 41)	1.5	1.4	1.674	0.200
Závišín 1995 (42 - 43)	1.2	1.4	1.254	0.267
Závišín 1996 (44 - 45)	1.5	1.5	0.005	0.947
Suchovská doubrava (65 - 66)	1.8	1.7	0.703	0.406
Kazivec 1995 (30 - 31)	1.1	1.1	1.013	0.318
Kazivec 1996 (32 - 33)	1.0	1.6	32.638	0.000
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	1.1	1.4	1.995	0.169
Studená - mez (58 - 60)	1.2	1.8	11.40	0.002

Lokalita	Průměrný počet neinterkalárních článků		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	1.8	2.9	22.083	0.000
Přední louky 1995 (5 - 6)	1.9	2.5	11.609	0.001
Přední louky 1996 (7 - 8)	1.6	2.3	12.252	0.001
Porážky 1994 (14 - 15)	2.3	3.1	8.993	0.004
Porážky 1995 (16 - 17)	2.3	3.4	25.391	0.000
Porážky 1996 (18 - 19)	2.4	3.2	10.782	0.002
Závišín 1994 (40 - 41)	4.3	4.7	3.818	0.056
Závišín 1995 (42 - 43)	4.6	4.9	3.743	0.058
Závišín 1996 (44 - 45)	4.1	4.7	6.363	0.016
Suchovská doubrava (65 - 66)	4.9	5.7	10.8	0.002
Kazivec 1995 (30 - 31)	2.7	4.4	52.392	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	3.0	4.9	88.852	0.000
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	4.7	5.3	9.334	0.005
Studená - mez (58 - 60)	4.3	4.5	0.655	0.425

Lokalita	Průměrný počet větví		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	2.1	2.2	0.084	0.773
Přední louky 1995 (5 - 6)	2.1	2.9	12.717	0.001
Přední louky 1996 (7 - 8)	2.0	2.2	1.444	0.234
Porážky 1994 (14 -15)	2.9	2.5	3.022	0.087
Porážky 1995 (16 - 17)	2.6	3.0	0.602	0.442
Porážky 1996 (18 - 19)	3.2	2.8	5.985	0.018
Závišín 1994 (40 - 41)	4.9	5.2	1.725	0.194
Závišín 1995 (42 - 43)	5.4	5.0	3.992	0.050
Závišín 1996 (44 - 45)	4.7	5.3	4.855	0.034
Suchovská doubrava (65 - 66)	4.6	4.8	0.463	0.500
Kazivec 1995 (30 - 31)	3.5	5.1	36.103	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	3.7	4.7	13.819	0.000
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	5.5	5.9	1.783	0.192
Studená - mez (58 - 60)	5.1	4.9	0.447	0.509

Lokalita	Průměrný počet kvetoucích větví		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	0.8	0.9	0.662	0.419
Přední louky 1995 (5 - 6)	0.7	1.0	2.317	0.132
Přední louky 1996 (7 - 8)	0.8	0.9	0.515	0.476
Porážky 1994 (14 -15)	1.1	1.1	0.579	0.450
Porážky 1995 (16 - 17)	0.9	0.4	5.660	0.021
Porážky 1996 (18 - 19)	1.6	0.9	10.654	0.002
Závišín 1994 (40 - 41)	3.1	3.8	4.661	0.035
Závišín 1995 (42 - 43)	2.6	3.0	3.197	0.079
Závišín 1996 (44 - 45)	2.9	3.5	3.009	0.091
Suchovská doubrava (65 - 66)	2.2	2.7	5.790	0.020
Kazivec 1995 (30 - 31)	1.6	2.6	6.010	0.017
Kazivec 1996 (32 - 33)	1.6	2.5	14.977	0.000
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	3.9	4.7	4.083	0.053
Studená - mez (58 - 60)	3.1	3.1	0.015	0.904

Lokalita	Průměrná délka lodyhy (cm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	16.4	20.9	18.000	0.000
Přední louky 1995 (5 - 6)	16.1	20.3	16.439	0.000
Přední louky 1996 (7 - 8)	18.4	19.2	1.192	0.279
Porážky 1994 (14 -15)	16.7	19.6	9.011	0.004
Porážky 1995 (16 - 17)	15.7	21.5	48.635	0.000
Porážky 1996 (18 - 19)	17.2	19.9	7.979	0.007
Závišín 1994 (40 - 41)	18.2	17.0	1.155	0.287
Závišín 1995 (42 - 43)	18.1	18.6	0.197	0.659
Závišín 1996 (44 - 45)	18.3	14.6	14.061	0.001
Suchovská doubrava (65 - 66)	24.6	25.6	1.418	0.240
Kazivec 1995 (30 - 31)	18	25.4	26.610	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	20.1	27.2	40.547	0.000
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	24.8	26.4	1.757	0.196
Studená - mez (58 - 60)	19.1	21.8	2.090	0.159

Lokalita	Průměrná šířka listu (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	8.6	9.5	1.129	0.293
Přední louky 1995 (5 - 6)	9.4	14.8	9.720	0.003
Přední louky 1996 (7 - 8)	10.7	9.6	0.727	0.399
Porážky 1994 (14 - 15)	9.1	8.5	1.381	0.247
Porážky 1995 (16 - 17)	8.8	8.4	0.212	0.648
Porážky 1996 (18 - 19)	14.5	8.7	41.497	0.000
Závišín 1994 (40 - 41)	9.5	12.3	9.870	0.003
Závišín 1995 (42 - 43)	14.2	13.3	1.515	0.223
Závišín 1996 (44 - 45)	13.5	8.6	25.583	0.000
Suchovská doubrava (65 - 66)	17.5	17.0	0.003	0.960
Kazivec 1995 (30 - 31)	13.4	19.8	27.466	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	14.5	15.8	1.188	0.281
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	17.1	21.1	3.986	0.058
Studená - mez (58 - 60)	10.3	11.7	1.343	0.258

Lokalita	Průměrná vzdálenost nejbližšího místa od báze listu (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	10.3	10.3	0.068	0.795
Přední louky 1995 (5 - 6)	8.9	11.8	3.519	0.066
Přední louky 1996 (7 - 8)	10.3	11.5	1.853	0.181
Porážky 1994 (14 - 15)	9.8	7.9	3.503	0.069
Porážky 1995 (16 - 17)	7.7	7.5	0.008	0.928
Porážky 1996 (18 - 19)	11.9	9.5	4.254	0.046
Závišín 1994 (40 - 41)	14.1	15.8	3.045	0.087
Závišín 1995 (42 - 43)	17.6	16.0	3.019	0.088
Závišín 1996 (44 - 45)	15.0	11.8	11.453	0.002
Suchovská doubrava (65 - 66)	16.9	15.8	0.259	0.613
Kazivec 1995 (30 - 31)	13.4	18.5	21.269	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	12.5	16.9	12.808	0.001
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	15.3	20.1	10.188	0.004
Studená - mez (58 - 60)	13.4	12.6	0.296	0.592

Lokalita	Průměrná délka listu (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	43.7	40.7	1.797	0.187
Přední louky 1995 (5 - 6)	46.3	55.3	0.003	0.958
Přední louky 1996 (7 - 8)	44.6	44.4	0.023	0.880
Porážky 1994 (14 - 15)	41.9	37.2	4.107	0.049
Porážky 1995 (16 - 17)	38.9	37.3	0.869	0.357
Porážky 1996 (18 - 19)	49.6	38.2	12.800	0.001
Závišín 1994 (40 - 41)	45.6	48.8	1.865	0.178
Závišín 1995 (42 - 43)	55.7	48.8	9.181	0.004
Závišín 1996 (44 - 45)	46.2	36.9	13.448	0.001
Suchovská doubrava (65 - 66)	59.2	54.0	1.809	0.186
Kazivec 1995 (30 - 31)	57.9	66.9	10.508	0.002
Kazivec 1996 (32 - 33)	54.4	60.2	3.809	0.057
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	61.7	64.2	0.329	0.572
Studená - mez (58 - 60)	49.3	48.2	0.017	0.896

Lokalita	Průměrná šířka listenní (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	14.8	17.1	5.197	0.026
Přední louky 1995 (5 - 6)	16.3	18.6	2.508	0.117
Přední louky 1996 (7 - 8)	17.2	16.2	0.570	0.453
Porážky 1994 (14 - 15)	16.0	15.2	0.708	0.404
Porážky 1995 (16 - 17)	15.7	15.1	0.804	0.374
Porážky 1996 (18 - 19)	20.3	15.3	22.690	0.000
Závišín 1994 (40 - 41)	12.3	16.1	20.136	0.000
Závišín 1995 (42 - 43)	16.8	16.1	0.678	0.414
Závišín 1996 (44 - 45)	16.5	13.3	7.133	0.011
Suchovská doubrava (65 - 66)	21.5	16.9	2.927	0.094
Kazivec 1995 (30 - 31)	20.3	23.4	11.524	0.001
Kazivec 1996 (32 - 33)	21.8	21.0	0.386	0.537
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	23.2	24.0	0.144	0.708
Studená - mez (58 - 60)	14.1	13.7	0.068	0.796

Lokalita	Průměrná vzdálenost nejširšího místa od báze listenní (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	7.4	9.6	5.752	0.020
Přední louky 1995 (5 - 6)	8.4	8.5	0.299	0.586
Přední louky 1996 (7 - 8)	9.8	9.4	0.496	0.484
Porážky 1994 (14 - 15)	8.0	5.9	7.992	0.007
Porážky 1995 (16 - 17)	6.4	5.9	0.006	0.936
Porážky 1996 (18 - 19)	11.6	7.0	15.243	0.000
Závišín 1994 (40 - 41)	12.3	15.2	11.892	0.001
Závišín 1995 (42 - 43)	15.8	14.6	1.698	0.198
Závišín 1996 (44 - 45)	13.4	12.1	1.290	0.263
Suchovská doubrava (65 - 66)	12.1	10.5	1.963	0.168
Kazivec 1995 (30 - 31)	10.5	15.6	17.201	0.000
Kazivec 1996 (32 - 33)	10.8	15.9	8.338	0.005
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	16.4	17.6	0.391	0.537
Studená - mez (58 - 60)	11.0	9.0	0.607	0.442

Lokalita	Průměrná délka listenní (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Přední louky 1994 (3 - 4)	50.5	51.0	0.001	0.971
Přední louky 1995 (5 - 6)	51.5	54.7	0.621	0.433
Přední louky 1996 (7 - 8)	50.3	50.0	0.002	0.962
Porážky 1994 (14 - 15)	48.6	43.6	5.021	0.029
Porážky 1995 (16 - 17)	46.1	41.7	3.483	0.068
Porážky 1996 (18 - 19)	54.6	44.1	14.359	0.000
Závišín 1994 (40 - 41)	43.0	50.3	13.881	0.000
Závišín 1995 (42 - 43)	52.7	49.4	2.276	0.137
Závišín 1996 (44 - 45)	47.0	42.6	2.960	0.093
Suchovská doubrava (65 - 66)	52.6	49.2	1.303	0.259
Kazivec 1995 (30 - 31)	59.7	66.8	10.082	0.002
Kazivec 1996 (32 - 33)	60.2	64.1	3.122	0.083
Studená - lísk. kř. (57 - 59)	63.5	64.2	0.011	0.918
Studená - mez (58 - 60)	49.4	44.0	3.457	0.074

**Porovnání průměrných hodnot měřených znaků
v populačních vzorcích *Melampyrum nemorosum* z odlišných biotopů**

Znak	Kvazec			Přední louky			Křákovice			Stučná - Jarů			Stučná - potzám							
	les (30)	louka (10)	F	les (12)	louka (11)	F	les (48)	louka (49)	F	les (57)	mez (58)	F	les (59)	mez (60)	F	P				
LOD	18.0	13.4	43.664	0.000	17.6	16.7	0.634	0.431	25.6	17.2	65.759	0.000	24.8	19.1	13.740	0.001	26.4	21.8	8.838	0.006
I	3.8	3.8	0.169	0.682	4.2	4.0	0.416	0.523	6.6	7.0	3.317	0.074	5.9	5.5	1.464	0.236	6.7	6.3	2.425	0.131
RI	2.7	2.4	2.916	0.093	2.9	2.8	0.487	0.489	4.9	5.4	7.576	0.008	4.7	4.3	2.355	0.136	4.5	4.5	0.061	0.806
II	1.1	1.4	4.861	0.031	1.3	1.3	0	1	1.7	1.6	0.259	0.613	1.1	1.2	0.226	0.638	1.4	1.8	3.819	0.061
V	3.5	2.7	13.527	0.001	3.5	3.1	2.544	0.119	5.4	5.6	1.178	0.282	5.5	5.1	1.999	0.168	5.9	4.9	11.940	0.002
KV	1.6	0.7	26.827	0.000	1.2	0.9	1.363	0.250	2.7	2.0	4.1935	0.045	3.9	3.1	3.325	0.079	4.7	3.1	10.960	0.003
SL	13.4	6.7	56.923	0.000	12.7	9.0	16.968	0.000	16.0	7.5	121.244	0.000	17.1	10.3	25.821	0.000	21.1	11.7	22.342	0.000
VL	13.4	8.0	36.834	0.000	12.1	9.1	14.156	0.001	16.5	9.6	37.896	0.000	15.3	13.4	3.057	0.091	20.1	12.6	23.688	0.000
DL	57.9	38.9	56.295	0.000	49.3	42.8	8.293	0.007	53.2	31.8	76.087	0.000	61.7	49.3	13.734	0.001	64.2	48.2	20.648	0.000
S1	20.3	12.6	73.576	0.000	19.3	13.9	20.975	0.000	17.1	10.5	76.118	0.000	23.2	14.1	44.445	0.000	24.0	13.7	53.906	0.000
V1	10.5	6.8	9.581	0.003	9.4	5.7	7.871	0.008	15.1	9.2	13.724	0.000	16.4	11.0	7.613	0.010	17.6	9.0	18.608	0.000
D1	59.7	45.5	35.882	0.000	53.8	44.7	12.380	0.001	51.4	35.8	28.015	0.000	63.5	49.4	22.890	0.000	64.2	44.0	44.272	0.000

Změna sezónních znaků během vegetační sezóny v populacích *Melampyrum pratense*

Lokalita	Průměrný počet lodyžních článků		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	4.5	5.5	31.472	0.000
Borek 1995 (38 - 39)	5.2	5.4	0.521	0.473
Borek 1996 (40 - 41)	4.4	5.9	52.069	0.000
Klánovice 1994 (52 - 53)	3.0	4.7	86.932	0.000
Klánovice 1995 (54 - 55)	4.2	5.5	30.319	0.000
Klánovice 1996 (56 - 57)	4.5	6.2	27.078	0.000
Kvilda 1994 (77 - 78)	3.0	4.1	29.603	0.000
Kvilda 1996 (80 - 81)	3.9	5.7	32.441	0.000
Kyselov 1994 (101 - 102)	3.1	4.5	13.596	0.000
Lazec 1994 (12 - 13)	5.7	6.1	2.479	0.121
Srní 1996 (93 - 94)	4.7	6.1	14.301	0.001
Závišín 1994 (20 - 21)	4.9	4.7	0.830	0.366
Závišín 1995 (22 - 23)	3.5	5.0	74.681	0.000
Závišín 1996 (24 - 25)	4.9	5.0	0.387	0.538

Lokalita	Průměrný počet interkalárních článků		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	1.9	2.2	3.844	0.055
Borek 1995 (38 - 39)	2.3	2.4	0.247	0.621
Borek 1996 (40 - 41)	1.9	2.8	31.679	0.000
Klánovice 1994 (52 - 53)	1.1	2.1	36.580	0.000
Klánovice 1995 (54 - 55)	1.8	2.5	14.410	0.000
Klánovice 1996 (56 - 57)	1.9	3.2	18.589	0.000
Kvilda 1994 (77 - 78)	1.7	2.1	3.198	0.079
Kvilda 1996 (80 - 81)	2.3	3.9	37.875	0.000
Kyselov 1994 (101 - 102)	1.4	2.0	5.804	0.019
Lazec 1994 (12 - 13)	2.8	3.3	3.217	0.078
Srní 1996 (93 - 94)	1.9	2.9	8.439	0.006
Závišín 1994 (20 - 21)	2.2	1.7	6.734	0.012
Závišín 1995 (22 - 23)	1.5	2.2	23.011	0.000
Závišín 1996 (24 - 25)	2.8	2.3	5.536	0.024

Lokalita	Průměrný počet neinterkalárních článků		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	2.7	3.3	21.441	0.000
Borek 1995 (38 - 39)	3.0	3.0	0.058	0.810
Borek 1996 (40 - 41)	2.6	3.1	11.904	0.001
Klánovice 1994 (52 - 53)	1.8	2.7	31.475	0.000
Klánovice 1995 (54 - 55)	2.4	3.0	15.898	0.000
Klánovice 1996 (56 - 57)	2.7	3.0	6.302	0.015
Kvilda 1994 (77 - 78)	1.3	2.0	25.450	0.000
Kvilda 1996 (80 - 81)	1.7	1.8	0.048	0.828
Kyselov 1994 (101 - 102)	1.7	2.5	12.155	0.001
Lazec 1994 (12 - 13)	2.9	2.9	0.019	0.891
Srní 1996 (93 - 94)	2.8	3.2	2.151	0.151
Závišín 1994 (20 - 21)	2.7	3.0	3.900	0.053
Závišín 1995 (22 - 23)	2.0	2.8	26.687	0.000
Závišín 1996 (24 - 25)	2.1	2.7	13.331	0.001

Lokalita	Průměrný počet větví		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	3.6	4.3	19.597	0.000
Borek 1995 (38 - 39)	3.9	3.5	5.552	0.022
Borek 1996 (40 - 41)	3.6	3.8	1.981	0.165
Klánovice 1994 (52 - 53)	2.8	3.6	23.247	0.000
Klánovice 1995 (54 - 55)	3.4	3.9	11.877	0.001
Klánovice 1996 (56 - 57)	3.7	3.6	0.330	0.568
Kvilda 1994 (77 - 78)	2.3	2.8	14.696	0.000
Kvilda 1996 (80 - 81)	2.7	2.6	0.684	0.412
Kyselov 1994 (101 - 102)	2.7	3.4	3.970	0.051
Lazec 1994 (12 - 13)	3.8	3.5	3.655	0.061
Srní 1996 (93 - 94)	3.7	4.1	2.144	0.152
Závišín 1994 (20 - 21)	3.4	3.9	6.309	0.015
Závišín 1995 (22 - 23)	3.0	3.5	6.446	0.014
Závišín 1996 (24 - 25)	2.8	3.5	8.561	0.006

Lokalita	Průměrný počet kvetoucích větví		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	3.5	4.1	11.774	0.001
Borek 1995 (38 - 39)	2.7	2.9	0.395	0.532
Borek 1996 (40 - 41)	2.5	3.2	15.028	0.000
Klánovice 1994 (52 - 53)	2.4	3.3	20.958	0.000
Klánovice 1995 (54 - 55)	2.3	2.9	8.270	0.006
Klánovice 1996 (56 - 57)	2.2	3.2	12.121	0.001
Kvilda 1994 (77 - 78)	1.6	2.1	10.839	0.002
Kvilda 1996 (80 - 81)	1.8	1.5	3.964	0.052
Kyselov 1994 (101 - 102)	2.0	2.5	1.524	0.222
Lazec 1994 (12 - 13)	3.0	2.3	11.634	0.001
Srní 1996 (93 - 94)	3.0	3.2	0.165	0.687
Závišín 1994 (20 - 21)	2.6	3.6	21.992	0.000
Závišín 1995 (22 - 23)	1.8	3.0	28.616	0.000
Závišín 1996 (24 - 25)	2.0	2.8	19.169	0.000

Lokalita	Průměrná délka lodyhy (cm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	20.9	22.8	5.649	0.021
Borek 1995 (38 - 39)	21.1	22.6	0.521	0.473
Borek 1996 (40 - 41)	19.0	17.6	1.895	0.174
Klánovice 1994 (52 - 53)	13.8	16.8	19.053	0.000
Klánovice 1995 (54 - 55)	21.4	20.1	2.603	0.112
Klánovice 1996 (56 - 57)	16.4	16.8	0.211	0.648
Kvilda 1994 (77 - 78)	10.6	10.4	0.032	0.858
Kvilda 1996 (80 - 81)	9.7	9.4	0.523	0.473
Kyselov 1994 (101 - 102)	8.7	8.8	0.105	0.747
Lazec 1994 (12 - 13)	14.9	16.4	3.994	0.050
Srní 1996 (93 - 94)	14.5	17.9	9.617	0.004
Závišín 1994 (20 - 21)	14.7	14.5	0.097	0.757
Závišín 1995 (22 - 23)	14.1	14.0	0.008	0.931
Závišín 1996 (24 - 25)	12.7	14.2	4.214	0.047

Lokalita	Průměrná šířka listu (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	12.7	10.3	10.310	0.003
Borek 1995 (38 - 39)	10.7	9.9	1.991	0.164
Borek 1996 (40 - 41)	12.5	9.1	20.589	0.000
Klánovice 1994 (52 - 53)	8.3	12.0	9.504	0.004
Klánovice 1996 (56 - 57)	8.9	6.6	11.319	0.002
Kvilda 1994 (77 - 78)	3.5	3.5	0.024	0.877
Kvilda 1996 (80 - 81)	4.6	3.4	19.445	0.000
Kyselov 1994 (101 - 102)	3.1	2.1	23.245	0.000
Lazec 1994 (12 - 13)	4.6	6.4	7.938	0.008
Srní 1996 (93 - 94)	5.6	5.8	0.044	0.834
Závišín 1994 (20 - 21)	6.3	7.3	4.982	0.030
Závišín 1995 (22 - 23)	8.5	7.3	5.623	0.021
Závišín 1996 (24 - 25)	6.0	8.7	4.612	0.039

Lokalita	Průměrná vzdálenost nejbližšího místa od báze listu (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	15.0	17.5	0.842	0.364
Borek 1995 (38 - 39)	13.0	12.2	0.354	0.555
Borek 1996 (40 - 41)	14.2	14.1	0.350	0.557
Klánovice 1994 (52 - 53)	11.7	13.5	1.546	0.222
Klánovice 1996 (56 - 57)	12.8	12.9	0.082	0.776
Kvilda 1994 (77 - 78)	8.8	6.8	9.368	0.004
Kvilda 1996 (80 - 81)	8.5	4.8	37.979	0.000
Kyselov 1994 (101 - 102)	8.3	7.4	0.786	0.379
Lazec 1994 (12 - 13)	8.0	10.7	2.424	0.128
Srní 1996 (93 - 94)	9.5	12.4	3.656	0.064
Závišín 1994 (20 - 21)	12.6	11.5	1.364	0.248
Závišín 1995 (22 - 23)	12.2	13.9	1.407	0.241
Závišín 1996 (24 - 25)	10.0	11.7	1.016	0.321

Lokalita	Průměrná délka listu (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	79.5	73.8	2.018	0.163
Borek 1995 (38 - 39)	71.4	62.2	12.506	0.001
Borek 1996 (40 - 41)	80.3	60.8	34.923	0.000
Klánovice 1994 (52 - 53)	59.1	64.4	1.413	0.543
Klánovice 1996 (56 - 57)	64.6	46.7	36.610	0.000
Kvilda 1994 (77 - 78)	34.7	30.9	5.175	0.028
Kvilda 1996 (80 - 81)	35.8	24.4	42.588	0.000
Kyselov 1994 (101 - 102)	42.7	38.9	2.696	0.106
Lazec 1994 (12 - 13)	40.6	46.4	3.135	0.085
Srní 1996 (93 - 94)	45.9	50.2	1.494	0.230
Závišín 1994 (20 - 21)	53.1	55.2	0.515	0.477
Závišín 1995 (22 - 23)	56.1	54.4	0.522	0.473
Závišín 1996 (24 - 25)	42.4	50.7	10.300	0.002

Lokalita	Průměrná šířka listenní (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	14.0	12.3	6.096	0.017
Borek 1995 (38 - 39)	11.4	11.6	0.047	0.829
Borek 1996 (40 - 41)	12.8	11.1	8.517	0.005
Klánovice 1994 (52 - 53)	14.3	14.5	0.016	0.901
Klánovice 1996 (56 - 57)	10.5	9.1	3.992	0.051
Kvilda 1994 (77 - 78)	5.7	6.0	0.263	0.610
Kvilda 1996 (80 - 81)	6.1	6.1	0.875	0.354
Kyselov 1994 (101 - 102)	4.2	2.7	25.266	0.000
Lazec 1994 (12 - 13)	6.3	6.3	0.161	0.690
Srní 1996 (93 - 94)	7.2	8.8	4.097	0.051
Závišín 1994 (20 - 21)	8.8	11.5	17.143	0.000
Závišín 1995 (22 - 23)	12.2	10.3	7.659	0.008
Závišín 1996 (24 - 25)	8.9	9.8	0.506	0.481

Lokalita	Průměrná vzdálenost nejbližšího místa od báze listenní (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	12.0	12.8	1.872	0.177
Borek 1995 (38 - 39)	9.4	9.8	0.063	0.803
Borek 1996 (40 - 41)	11.0	8.9	7.472	0.008
Klánovice 1994 (52 - 53)	13.6	12.0	3.981	0.051
Klánovice 1996 (56 - 57)	9.8	8.9	3.783	0.058
Kvilda 1994 (77 - 78)	8.2	6.8	4.181	0.045
Kvilda 1996 (80 - 81)	5.0	4.7	0.083	0.775
Kyselov 1994 (101 - 102)	7.6	4.9	14.502	0.000
Lazec 1994 (12 - 13)	6.8	6.1	1.615	0.209
Srní 1996 (93 - 94)	8.3	9.1	0.043	0.837
Závišín 1994 (20 - 21)	9.8	10.3	0.832	0.365
Závišín 1995 (22 - 23)	10.7	11.1	0.050	0.825
Závišín 1996 (24 - 25)	8.1	9.3	2.440	0.127

Lokalita	Průměrná délka listenní (mm)		Statistická průkaznost	
	na začátku sezóny	na konci sezóny	F	p
Borek 1994 (36 - 37)	71.9	64.7	8.543	0.019
Borek 1995 (38 - 39)	61.6	53.5	7.339	0.009
Borek 1996 (40 - 41)	64.5	55.3	9.119	0.004
Klánovice 1994 (52 - 53)	68.2	65.0	1.281	0.262
Klánovice 1996 (56 - 57)	53.6	47.6	5.200	0.027
Kvilda 1994 (77 - 78)	40.1	35.1	7.721	0.007
Kvilda 1996 (80 - 81)	31.4	25.6	10.592	0.002
Kyselov 1994 (101 - 102)	43.7	33.0	13.574	0.001
Lazec 1994 (12 - 13)	36.2	34.7	0.644	0.425
Srní 1996 (93 - 94)	41.9	49.1	6.637	0.014
Závišín 1994 (20 - 21)	52.2	56.4	1.709	0.196
Závišín 1995 (22 - 23)	58.7	54.5	3.041	0.087
Závišín 1996 (24 - 25)	41.8	50.9	6.188	0.017

**Porovnání průměrných hodnot měřených znaků
v populačních vzorcích *Melampyrum pratense* z odlišných biotopů**

Lokalita	Průměrný počet lodyžních článků		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	2.4	2.6	0.500	0.485	
Kladská (74 - 75)	4.1	4.3	0.262	0.610	
Kyselov (103 - 102)	4.0	4.5	0.456	0.502	
Prameny Vltavy (89 - 90)	2.3	2.7	8.414	0.005	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	2.5	3.0	1.079	0.303	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	3.9	4.3	1.509	0.229	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	3.4	3.6	1.896	0.174	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	6.3	6.7	1.713	0.198	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	3.6	3.7	0.165	0.686	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	2.6	2.3	2.878	0.098	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	3.25	3.8	3.6	0.104	0.901

Lokalita	Průměrný počet interkalárních článků		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	1.2	1.5	2.166	0.152	
Kladská (74 - 75)	2.2	2.5	2.216	0.142	
Kyselov (103 - 102)	1.9	2.0	0.003	0.956	
Prameny Vltavy (89 - 90)	1.2	1.6	5.512	0.022	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	1.2	1.8	3.084	0.084	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	1.7	2.1	2.253	0.145	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	1.6	1.8	1.298	0.259	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	3.6	3.7	0.084	0.774	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	1.9	1.9	0.031	0.861	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	1.4	1.2	0.924	0.342	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	1.7	2.0	1.9	0.162	0.850

Lokalita	Průměrný počet seminterkalárních článků		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	1.2	1.1	0.214	0.647	
Kladská (74 - 75)	1.9	1.8	1.818	0.182	
Kyselov (103 - 102)	2.1	2.5	1.441	0.235	
Prameny Vltavy (89 - 90)	1.0	1.1	1.962	0.167	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	1.2	1.1	0.578	0.450	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	2.2	2.2	0.011	0.916	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	1.8	1.8	0.273	0.603	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	2.8	3.1	1.477	0.232	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	1.7	1.8	0.588	0.446	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	1.3	1.1	1.170	0.286	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	1.6	1.7	1.6	0.069	0.933

Lokalita	Průměrný počet větví		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	1.9	2.0	0.280	0.601	
Kladská (74 - 75)	2.5	2.3	1.088	0.301	
Kyselov (103 - 102)	3.1	3.4	0.011	0.917	
Prameny Vltavy (89 - 90)	2.0	2.1	1.067	0.306	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	2.1	1.7	2.482	0.120	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	3.2	3.2	0.004	0.947	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	2.7	2.8	0.148	0.702	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	3.6	3.7	3.737	0.061	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	2.7	2.8	0.613	0.437	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	2.3	2.1	1.170	0.286	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	2.5	2.7	2.6	0.270	0.764

Lokalita	Průměrný počet kvetoucích větví			Statistická průkaznost	
	smrčina	rašeliniště		F	p
Hraniční slat' (86 - 85)	0.9	1.3		2.763	0.108
Kladská (74 - 75)	1.9	1.2		14.719	0.000
Kyselov (103 - 102)	2.6	2.5		1.503	0.225
Prameny Vltavy (89 - 90)	1.1	1.2		0.015	0.902
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	1.5	0.9		11.247	0.001
	březina	rašeliniště		F	p
Záhvozdí (105 - 106)	1.9	1.9		0.021	0.885
	lada	zrašelinělé plochy		F	p
Horní Blatná (66 - 67)	2.3	2.1		1.222	0.274
	doubrava	bor		F	p
Skalice (45 - 46)	3.4	3.3		0.171	0.682
	březina	bor		F	p
Bezděz (51 - 50)	1.8	1.8		0.083	0.774
	volná půda	porost ploníku		F	p
Kvilda (82 - 83)	1.8	0.9		22.362	0.000
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	2.1	1.4	1.7	4.837	0.010

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.0114	0.1440
smrčina (71)		0.5625

Lokalita	Průměrná délka lodyhy (cm)			Statistická průkaznost	
	smrčina	rašeliniště		F	p
Hraniční slat' (86 - 85)	6.0	5.7		0.026	0.874
Kladská (74 - 75)	12.0	11.1		2.034	0.159
Kyselov (103 - 102)	13.0	8.8		32.372	0.000
Prameny Vltavy (89 - 90)	5.8	8.7		47.999	0.000
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	10.7	4.3		163.698	0.000
	březina	rašeliniště		F	p
Záhvozdí (105 - 106)	15.4	10.8		14.351	0.001
	lada	zrašelinělé plochy		F	p
Horní Blatná (66 - 67)	10.5	10.7		0.238	0.627
	doubrava	bor		F	p
Skalice (45 - 46)	18.7	15.6		10.668	0.002
	březina	bor		F	p
Bezděz (51 - 50)	13.6	11.3		14.353	0.000
	volná půda	porost ploníku		F	p
Kvilda (82 - 83)	7.4	5.0		22.283	0.000
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	10.5	8.0	7.2	21.061	0.000

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.001	0.000
smrčina (71)		0.305

Lokalita	Průměrná šířka listu (mm)		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	4.0	3.8	0.206	0.655	
Kladská (74 - 75)	4.6	3.0	29.352	0.000	
Kyselov (103 - 102)	5.7	2.1	99.808	0.000	
Prameny Vltavy (89 - 90)	3.8	3.6	1.885	0.177	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	4.3	2.2	90.764	0.000	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	6.6	3.3	50.862	0.000	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	4.8	3.5	33.584	0.000	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	11.7	5.7	74.991	0.000	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	8.4	6.9	7.717	0.007	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	6.2	4.2	16.972	0.000	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	4.3	3.0	2.8	22.451	0.000

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.000	0.000
smrčina (71)		0.279

Lokalita	Průměrná vzdálenost nejbližšího místa od báze listu (mm)		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	8.6	5.4	9.050	0.006	
Kladská (74 - 75)	9.4	5.9	20.127	0.000	
Kyselov (103 - 102)	13.5	7.4	30.237	0.000	
Prameny Vltavy (89 - 90)	8.4	8.6	0.010	0.919	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	8.1	4.5	62.341	0.000	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	10.3	5.2	39.676	0.000	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	6.8	6.4	0.170	0.681	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	16.7	11.0	27.455	0.000	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	11.3	10.0	1.906	0.173	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	10.8	9.7	0.990	0.326	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	8.4	6.7	5.4	7.586	0.001

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.125	0.001
smrčina (71)		0.183

Lokalita	Průměrná délka listu (mm)		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	29.7	25.9	2.907	0.102	
Kladská (74 - 75)	46	32.7	39.656	0.000	
Kyselov (103 - 102)	60.9	38.9	43.987	0.000	
Prameny Vltavy (89 - 90)	31.9	29.7	2.383	0.130	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	39.7	33.1	106.103	0.000	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	59.7	39.67	65.380	0.000	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	37.5	33.8	4.856	0.032	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	63.7	41.8	41.487	0.000	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	54.4	53.7	0.040	0.842	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	43.3	32.3	19.173	0.000	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	38.7	28.8	28.3	22.904	0.000

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.000	0.000
smrčina (71)		0.881

Lokalita	Průměrná šířka listu (mm)		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	6.5	4.6	9.541	0.006	
Kladská (74 - 75)	7.5	4.7	41.038	0.000	
Kyselov (103 - 102)	8.3	2.7	135.003	0.000	
Prameny Vltavy (89 - 90)	5.7	5.3	1.174	0.283	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	6.6	3.4	85.502	0.000	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	8.4	3.7	95.715	0.000	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	7.1	5.2	23.037	0.000	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	10.9	7.9	13.221	0.001	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	10.8	8.7	14.208	0.000	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	10.5	6.6	40.137	0.000	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	7.2	4.8	4.3	27.592	0.000

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.000	0.000
smrčina (71)		0.322

Lokalita	Průměrná vzdálenost nejbližšího místa listennu od jeho báze (mm)		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	7.6	4.6	12.864	0.002	
Kladská (74 - 75)	8.4	5.1	41.291	0.000	
Kyselov (103 - 102)	12.6	4.9	77.192	0.000	
Prameny Vltavy (89 - 90)	7.8	7.3	1.270	0.265	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	8.1	4.4	48.721	0.000	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	9.3	3.5	47.037	0.000	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	6.5	5.9	1.397	0.242	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	8.1	7.5	0.148	0.702	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	8.6	7.2	5.340	0.024	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	11.0	7.8	24.915	0.000	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	8.0	5.4	4.9	18.829	0.000

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.001	0.000
smrčina (71)		0.569

Lokalita	Průměrná délka listennu (mm)		Statistická průkaznost		
	smrčina	rašeliniště	F	p	
Hraniční slat' (86 - 85)	35.7	24.6	29.676	0.000	
Kladská (74 - 75)	49.5	34.6	28.486	0.000	
Kyselov (103 - 102)	63.3	33.0	62.248	0.000	
Prameny Vltavy (89 - 90)	36.2	35.2	0.408	0.526	
Velké jeřábí jezero (69 - 70)	43.0	22.5	87.713	0.000	
	březina	rašeliniště	F	p	
Záhvozdí (105 - 106)	55.0	30.0	67.231	0.000	
	lada	zrašelinělé plochy	F	p	
Horní Blatná (66 - 67)	38.6	34.1	4.693	0.034	
	doubrava	bor	F	p	
Skalice (45 - 46)	46.5	37.3	6.600	0.014	
	březina	bor	F	p	
Bezděz (51 - 50)	51.1	47.3	3.240	0.077	
	volná půda	porost ploníku	F	p	
Kvilda (82 - 83)	49.5	35.0	32.776	0.000	
	lada	smrčina	rašeliniště	F	p
Velký močál (73 - 71 - 72)	45.5	30.7	28.6	19.553	0.000

Výsledku Scheffeho testu pro mnohonásobná porovnání pro lokalitu Velký Močál

	smrčina (71)	rašeliniště (72)
lada (73)	0.000	0.000
smrčina (71)		0.674

Příloha III

Fytocenologické snímky dvou lokalit

Melampyrum nemorosum var. *praecox* nom. provis.

Datum	27.5.1993	
Lokalita	Přední louky	Porážky
Plocha	3 x 3 m	3 x 3 m
Svažitost	mírný západní svah	mírný JZ svah
Celková pokryvnost E ₁	60 %	70 %
Celková pokryvnost E ₂ (<i>Quercus petraea</i> agg.)	20 %	30 %
Druh	Pokryvnost	Pokryvnost
<i>Melampyrum nemorosum</i> , časný typ	3	2
<i>Melampyrum cristatum</i> , časný typ		2
<i>Acetosa pratensis</i>	+	+
<i>Agrostis tenuis</i>	+	
<i>Achillea millefolium</i> agg.	1	
<i>Alchemilla</i> sp.	+	+
<i>Anthericum ramosum</i>		+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	1
<i>Anthriscus sylvestris</i>	+	
<i>Arabis hirsuta</i> agg.	+	+
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2	2
<i>Astrantia major</i>	2	
<i>Avenula pubescens</i>	r	
<i>Betonica officinalis</i>	2	+
<i>Bromus erectus</i>	2	2
<i>Bromus mollis</i>	+	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>		+
<i>Campanula glomerata</i>	+	+
<i>Campanula persicifolia</i>		+
<i>Carex montana</i>		2
<i>Carum carvi</i>	2	
<i>Centaurea jacea</i> agg.	1	+
<i>Centaurea scabiosa</i>		+
<i>Cerastium holosteoides</i>	+	+
<i>Cirsium panonicum</i>	r	+
<i>Clematis recta</i>	+	
<i>Colchicum autumnale</i>	2	
<i>Crataegus</i> sp. juv.	r	r
<i>Crepis biennis</i>	+	
<i>Cruciata glabra</i>	+	r
<i>Cytisus supinus</i> s.l.		+
<i>Dactylis glomerata</i>	1	+
<i>Dactylorhiza sambucina</i>		+
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+	
<i>Festuca rubra</i>		+
<i>Festuca rupicola</i>	+	
<i>Filipendula vulgaris</i>	1	+
<i>Fragaria moschata</i>		1
<i>Galium aparine</i>	+	
<i>Genista tinctoria</i>		+
<i>Geranium sanguineum</i>	+	2
<i>Helianthemum obscurum</i>		+
<i>Holcus lanatus</i>	+	
<i>Holcus mollis</i>		+

Druh	Přední louky	Porážky
<i>Hypochoeris maculata</i>		+
<i>Laserpitium latifolium</i>		+
<i>Lathyrus latifolius</i>	+	+
<i>Lathyrus niger</i>	+	
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	
<i>Leontodon hispidus</i>	1	+
<i>Leucanthemum ircutianum</i>	+	
<i>Lotus corniculatus</i>	+	+
<i>Molinia coerulea</i>		1
<i>Myosotis arvensis</i>	+	
<i>Peucedanum cervaria</i>	1	1
<i>Pimpinella saxifraga</i>		+
<i>Plantago lanceolata</i>	1	+
<i>Plantago media</i>	+	+
<i>Poa pratensis</i>	+	
<i>Polygala vulgaris</i>		+
<i>Polygonatum odoratum</i>		+
<i>Potentilla alba</i>	2	3
<i>Potentilla erecta</i>	+	1
<i>Primula veris</i>	+	1
<i>Quercus</i> sp. juv.	+	
<i>Ranunculus acer</i>	+	
<i>Ranunculus bulbosus</i>		+
<i>Rhinanthus major</i>		r
<i>Rhinanthus minor</i>	+	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	+	1
<i>Scorzonera hispanica</i>		+
<i>Serratula tinctoria</i>	2	1
<i>Silene nutans</i>		r
<i>Stellaria graminea</i>	r	
<i>Symphytum tuberosum</i>		+
<i>Tanacetum corymbosum</i>	+	1
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	1	+
<i>Teucrium chamaedrys</i>		+
<i>Thesium linophyllum</i>		+
<i>Tragopogon orientale</i>		+
<i>Trifolium montanum</i>		+
<i>Trifolium pratense</i>	+	
<i>Trifolium repens</i>	+	
<i>Trisetum flavescens</i>	1	+
<i>Valleriana collina</i>	2	+
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	
<i>Vicia tenuifolia</i>	+	
<i>Viola canina</i>	+	+

Příloha IV

Přehled revidovaných herbářových položek náležejících s největší pravděpodobností k *Melampyrum nemorosum* var. *praecox* nom. provis.

Česká republika

11a. Všetatské Polabí

Grasige Au bei Jiřice bei Elbe, 25.5.1923, G. Beck, PRC

19. Bílé Karpaty stepní

Bílé Karpaty, louky u Radějova, 31.5.1967, S. Ondráčková, ZMT / Bílé Karpaty, Radějov: Čertoryje, 13.6.1963, Unarová, MJ / Radějov u Strážnice: Lučina, křoviny v úd. potoka Járkovce, 350 m n.m., 6.6.1975, Elsnerová, MJ / Bílé Karpaty, Čertoryje, 400 m n.m., 22.6.1970, Dostál, PR / Bílé Karpaty: v údolí Járkovce, 410 m n.m., 8.6.1946, Šmarda, BRNM / Bílé Karpaty, Olšice za Radějovem, 420 m n.m., 27.5.1953, Dvořák, BRNM / Louky u Radějova, 31.5.1967, Kubát, LIT / Radějov: Radějovské louky, 31.5.1967, Belicová, HR / Tvarožná Lhota: Vojšické louky, 350 m n. m., 8.6.1946, MJ / Radějov: Čertoryje, 2.6.1967, ?, MJ / Bílé Karpaty, loco Čertoryje prope Kněždub, 1.6.1973, F. Weber, PR / Uherský Brod, Příhazy: SZ svah Kyjanice, 600 m n.m., 30.5.1943, Pospíšil, BRNM / Uher. Brod, Příhazy: horská louka na SZ svahu Kyjanice, 600 m n.m., PRC

45a. Lovečské středohoří

Č. Středohoří, Luka nad Babinou, 7.6.1903, Domin, PRC / Babínské louky v Českém Středohoří, 6.6.1925, V. Krajina, PRC / Č. Středohoří: Orchidejové louky u Babiny, 2.6.1925, Sillinger, PR

78. Bílé Karpaty lesní

Velká nad Veličkou: „Háj“, 13.6.1953, Černochoch, BRNM / Vápenky: Porážky, 23.5.1968, ?, Jihlava / Bílé Karpaty, Vrbovce: coll. Machová, 9.6.1949, Deyl, PR / Bílé Karpaty, na louce na SV svahu Lesné (696 m), 1.8.1944, Šourek, BRA / Bílé Karpaty, rezervace Lesná pod Javořinou, 24.5.1961, Elsnerová, Unar, MJ / Lesná pod Velkou Javořinou, 25.5.1967, Unar, BRNU / Bílé Karpaty: Lesná supra Korytná, 26.6.1956, Skřivánek, BRNM / Bílé Karpaty: náhorní louky „Lesná“ nad obcí Korytnou, 13.8.1944, V. Skřivánek, Herb. Kůrka / východní svah Lesné, 1.8.1944, Šourek, PR / Bílé Karpaty, Vápenice: při žluté značce z Mikulčina vrchu, 8.6.1967, Unar, BRNU / Bílé Karpaty, Sidonie: louky při cestě na Biely vrch, SV obce, 650 m n.m. 4.6.1981, MJ / Bílé Karpaty, Nedašov: Hrušova dolina, na louce, 550 m n.m., 26.5.1981, Elsnerová, MJ / Nedašov: louka mezi list. lesy předčlená pruhem křovin, Hrušova dolina, ?, MJ / Nedašov: CHÚ „Kaňoury“, křov. stráň ca 4 km V obce, na J úklonech Vysočky, 640 m n.m., 5.6.1984, Elsnerová, MJ / Bílé Karpaty, Brumov: louky nad Hodňovským údolím, hojně, 620 m n.m., ?, MJ / okres Bylnice, Sv. Štefan: na vlhké lúčke sev. svahu, 400 m n.m. 28.5.1954, Grebenščíková, SAV / in silvis et pratis prope vicum Sv. Štěpán procul stationem Vlárský průmysk, 31.5.1954, Deyl, PR / Bylnice: in pratis loco dicto „Tratihušť“ supra Sv. Sidonic, 26.5.1947, Skřivánek, BRNM / Bylnice: V svah Tratihuště, 680 m n.m., 26.5.1947, Šmarda, BRNM / Bylnice: stráň vrchu Pláňava ca 0.5 km JZ od žel. zast., 6.6.1975, Elsnerová, Jihlava / Brumov: na horské louce na severním svahu trig. 707 Tratihušť, 26.5.1947, Šourek, PR / Starý Hrozenkov: v lese nad Krásnovským mlýnem, 1931, Podpěra, BRNU / [Hradec Králové] vypěstovaný ze semene z Bílých Karpat r. 1944 v naší zahrádce v Sadové, 24.7.1945, Šourek, PR

80a. Vsetínská kotlina

Hovězí: louka na Slepčově, 10.6.1923, G. Říčan, BRNU

81: Hostýnské vrchy

Polomsko pr. Rajnochovice, 15.6.1922, Podpěra, BRNU

82: Javorníky

Javorníky „Kubíčci“ in convalle Mísné ad. p. Zděchov, 540 m n.m., 16.6.1967, Dvořáková, BRNU / Javorníky, in nemore convallis Mísné, loco Kubíčci dicto, 530 m n.m., Smejkal, BRNU / Fl. Exs. Reipubl. social. Čechoslov., no 1557, Moravia orient., montes Javorníky: in silva mixta convallis „Mísné“ (loco Kubíčci dicto) prope pagum Zděchov haud procul ab oppidulo Hověži, 580 m n.m., 17.6.1967, Dvořáková, Smejkal, BRNU, PR, PRC, WU / Vsacké hory: Johanová u Kovolů v křoví, 600 m n.m., 6.1934, G. Řičan, BRNU / Vsacký Cáb, 6.1940, ?, BRNM

Slovensko

Biele Karpaty

Luka pod Vršatcem, 3.7.1922, Bílý, BRNM

Kremnické vrchy

Kremnické vrchy, Kremnický štít: pasienky, lem okolo lieskových porastov, 970 m n.m., 16.6.1992, Valachovič, SAV / Kremnický štít: suchá lúka, 2.7.1977, Marhold, BRA / Kremnický štít, úpatie, suchá lúka, 5.7.1976, Marhold, BRA / Na nivách Štosu nad Kremnicí, 1100 m n.m., 7.8.1926, Švestka, BRNM / Kremnica: U cesty mezi H. Turčekem a kostelem sv. Jana na andezitu, 900 m n.m., 30.5.1920, Maloch, PRC / Turčianská kotlina, Horný Turček, 25.6.1953, Opluštilová, Golová, SAV / Květena Turčianska, Čeremošno, 26.5.1907, Kmet', BRA

Žiar

Prievidza: v lese u nového tunelu nedaleko Handlové, 7.6.1930, Fr. Jičínský, ZMT

Štiavnické vrchy

Banská Štiavnica. in fruticetis supra lacum "Roszgrund" apud opp. Banská Štiavnica, 700 m n.m., 21.6.1955, H. Hlaváček, SAV / Banská Štiavnica: in fonticetis montis „Studený vrch“, 800 m n.m., planta frequen., 5.6.1937, A. Hlaváček, BRA

Poľana

Poľana, Strelničky: pred obcou, východný svah, 28.6.1973, Fabiámová, SAV / Ungarn: Auf grasigen Gehängen bei Zolyom, Brezno (JZ Poľany), 20.5.1902, F. Vierhapper, WU

Nízke Beskydy

Bardejov: Rhodypam gelände ?, 10.5.1926, Berganský, BRA

Malá Fatra

Malá Fatra: Ráztočno, Sklenné: kroviny s prevládajúcou lískou na hrebene, 700 m n.m., 22.5.1964, Futák, SAV / Montes Fatra: sub monte Rozsutec in valle dolina Bystřička, 8.6.1930, A. Kocián, PRC / Turčianské Kľačany: horské lúky nad jezerom Ontario, 29.5.1977, Medovičová, LIT

Velká Fatra

Velká Fatra: pod Sunekovicom, 7.6.1963, ?, SAV / Velká Fatra: Suchý vrch u Tajova, 1.6.1954, Šmarda, BRNM / Kéküstönü: isolmaly a Turocmeggyes, 1914, Papp Jacö, BRA

Tatry

Tatry Bielske: u loveckého záměčku u Tatranské Kotliny, 750 m n. m., 9.7.1933, Domin, PRC / Tatry, Rakúsy, 13.6.1971, Hodoval, BRA / Čierna voda: Rakúska u Tatrán. Kotliny, 29.5.1957, Šmarda, BRNU / Flora Scepusiae, Kl. Lomnitz, 6. 1887, Wrány?, BRA / Comit. Szepes: in pratis montanis inter Tólfali et Relyov, 15.6.1907, ?, BRA / A. de Degen, Plantae Hungaricae exsiccatae, Samit. Scepes: in pratis montanis inter Tólfalu et Relyov, 15.6.1907, Herb. Sterneck, PRC / Szepesimagura: codönéleken Tótfalu palett, az arszagret mellett, 15.6.1907, Nyárándy, PR

Liptovská kotlina

Záp. Tatry: Potôčky: na vlhkých lúkach kat. obce Pribylina, 760 m n.m., 10.6.1973, Horníčková, BRA / Važec, vápenec, 31.5.1957, Šmarda, BRNU/ Poprad: in colle Dubrovnik prope pagum Važec, 800 m n.m., 31.5.1958, Smejkal, BRNU

Veporské vrchy

Slov. rudohorie, Ľubietovský Vepor: horské lúky, 30.6.1956, Bosáčková, BRA / Černý Balog: jižně od Brezna n. Hronom: 3.6.1954, Šmarda, BRNM / Slov. centr., In monte Vepor prope vicum Ľubietová, solo andesitico, 1200 m n. m., 8.6.1954, Deyl, PR

Chočské vrchy

Ružomberok: na louce mezi obcemi Biely potok a Vlkolinec (asi uprostřed značkované cesty), 9.6.1972, Unar, BRNU / Ružomberok: louky pod vrcholom Choče, 18.6.1950, Šmarda, BRNM / Chočské pohorie: travnaté svahy při výstupu na Choč, 1400 m n.m., 18.6.1950, J. Dvořák, BRNM / Chočské vrchy, Lúčky: louky u Lúček, 30.5.1926, J. Klika, PRC / Jasenová u D. Kubína: podhorné lúčiny, 600-800 m n.m., 6. 1930, Vávra, PRC

Vihorlat

Východní Slovensko, Popričný vrch: Starý Koňuš, lúky na chrpce, 750 m n.m., 24.5.1965, Michalko, SAV / Solv. orient., in pratis in declivibus montes Popričný prope vicum Konjušice, 19.5.1971, M. Deyl, PR

Rakousko

Oberösterreich, Wels, Oberhart, 28.5.1969, Kümp, LI / Wels in Oberösterreich, 5.1858, Braunstingel, WU / Oberösterreich, Au bei Traun, 12.6.1947, Schmid, LI / Traunauen bei Linz, 4.5.1966, ?, LI / Traunau, 18.5.1946, Gusenleitner, LI / Oberösterreich, Marchtrenk, Au, 27.5.1936, Schmid, LI / Aggsbach Klause: in einer Wiese westlich vom Finstertale, 25.5.1924, H. Neumayer, WU

Slovinsko

A. v. Hayek, Flora Stiriaca exsiccata exsiccata, 5. Lieferung 12. 1905, no 246, Stiria media: in pratis inter pagos Rietzdorf et Prassberg, solo calcareo, 400 m n.m., 6.1904, A. v. Hayek, G. Kraskovits, LI,

Německo

Flora exs. Bavarica, in Regensburg, Oberelzbach in Unterfranken, 650 m n.m., 27.5.1917, Ade, LI

Rusko

Herbarium florae Rossicae, no 2560, M. nemorosum subsp. zingeri, Petrohrad: in prato humido ad p. Ostrowski, 10.6.1915, Ganěšin, BRNU

Skandinávie

Planta suecica: O'bs Skandiks, 18.6.1898, A. Stackelberg, BRNM / Schweden: Kalmar, Juli 1864, CoSunmyeen, PRC / Flora suecica, Södermanland: Torö, Bräten, 27.6.1929, Erik Asplund, PRC / Stockholm: Tegelhagen bei Edsriken, 2.7.1893, S. Murbeck, WU / Planta Fennicae, St. Catharina: in nemore Catharinae Jagellonicae prope Aboam, 16.6.1938 A. Ekman, LI