

Biologická fakulta Jihočeské univerzity

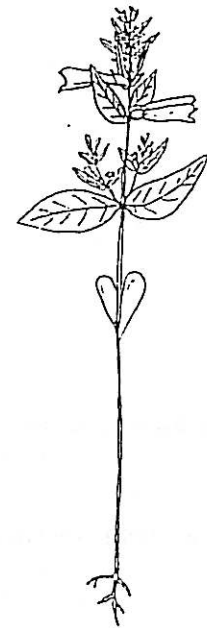
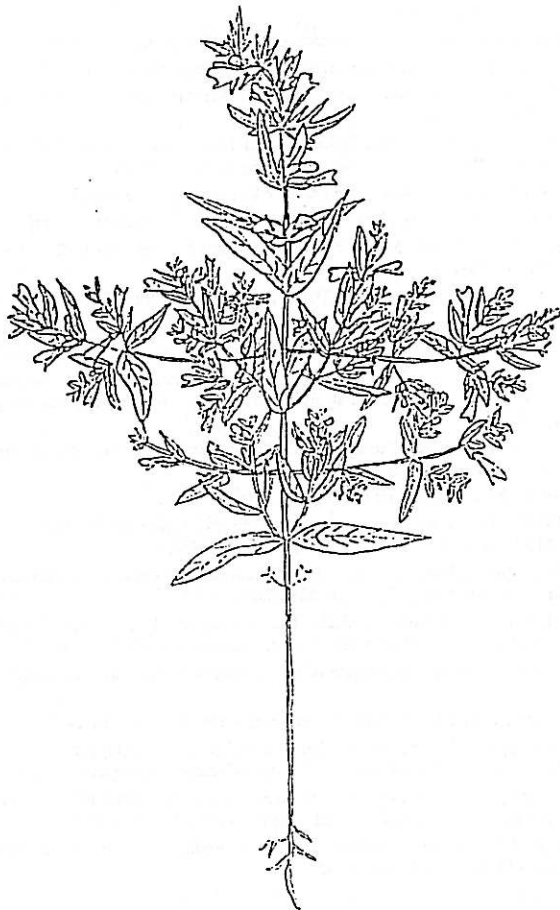
Variabilita vybraných znaků druhů sekce
Laxiflora (WETTSTEIN) SOÓ 1927
a revize rodu *Melampyrum* L.
v České republice

Milan Štech

autoreferát doktorské disertační práce

Školitel: RNDr. Lubomír Hrouda, CSc.

České Budějovice 1998



Disertační práce byla vypracována v průběhu doktorandského studia na
Biologické fakultě JU

Uchazeč: ing. Milan Štech

Školitel: RNDr. Lubomír Hrouda, CSc.
Přírodovědecká fakulta UK
Praha

Oponenti:

Autoreferát byl rozeslán dne:

Obhajoba disertace se koná dne:

v:

S disertací je možno se seznámit v knihovně AV ČR a BF JU v Českých Budějovicích

Úvod

Rod *Melampyrum* L. byl a stále je považován za kritický z hlediska vnitrodruhové a v některých skupinách též mezidruhové proměnlivosti. V celém rodě i v dalších blíže příbuzných rodech jednoletých poloparazitů čeledi *Scrophulariaceae* se setkáváme s tzv. (pseudo)sezónní proměnlivostí, 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 veliké 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 přenáší 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 1926-1927, RONNIGER 1911).

Sezónní proměnlivost

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) 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 diskusí 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 internodia mezi nejhořejší větví a nejspodnějším květem hlavního květenství), 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.

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.

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.

V průběhu sezóny se mění hodnoty sezónních znaků od jednoho krajního případu ke druhému.

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). Později bylo zjištěno, že se obdobný jev vyskytuje též v některých skupinách rostlin. 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.

Skutečným zakladatelem teorie sezónní proměnlivosti rostlin je rakouský botanik Wettstein (WETTSTEIN 1895, 1896a, 1896b, 1899, 1900). Svě zkušnosti získané studiem rodů *Gentianella* a *Euphrasia* zformuloval do teorie sezónního dimorfismu rostlin. Za nejdůležitější mechanismus, který způsobuje rozrůznění druhů na dva sezónní typy považoval kosení luk. Tato lidská činnost eliminuje z dané populace skupinu jedinců, kteří mají dobu květu shodnou s dobou senescence a naopak podporuje rostliny s časnou anebo 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* (STERNECK 1901, BEHRENDSEN 1904, 1905, BEHRENDSEN et STERNECK 1904, RONNIGER 1911).

Již od počátku se též objevovaly názory, že sezónní proměnlivost je pouze odrazem fluktuální variability a reakcí na různé ekologické podmínky (HEINRICHER 1898, 1902, 1903). Proti této myšlence se však většina autorů rázně ohradila.

Vznik sezónních typů pouze vlivem kosení byl však zcela oprávněně kritizován. Schwarz (SCHWARZ 1935) se domníval, 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 interglaciálu typy pozdní, zatímco typy časně byly selektovány působením nepříznivých klimatických podmínek v průběhu glaciálu. Podobné názory zastával Smejkal (SMEJKAL 1963) a v novější době též Bolliger (BOLLIGER 1989).

Mnohem komplexnější teorii, která lépe vysvětluje vznik a povahu sezónní proměnlivosti než teorie Wettsteinova vytvořil maďarský botanik Soó (SOÓ 1926-1927). 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 polymorfni. 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 (druhovú příslušnost a stav živných rostlin a konkurenční vztahy v rostlinném společenstvu) faktorů. V rodě *Melampyrum* rozlišuje Soó nížinné typy pozdně kvetoucí (autumnální typy Wettsteinovy), které se nejčastěji vyskytují v uzavřených lesních formacích a nížinné typy časně kvetoucí (aestivální typy Wettsteinovy), které rostou na loukách. Dále rozlišuje dva typy horské (montikolní), typ alpský a polní (segetální). 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. Tato teorie byla s různými obměnami přejímána řadou autorů až do současné doby (YEO 1968, KARLSSON 1974, 1976, ZOPFI 1993a, 1993b, 1995.).

Cíle práce

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*.

Hlavní část práce tvoří studium variability sezónních znaků u druhů *M. nemorosum* a *M. pratense*, jehož úkolem bylo zodpovědět následující otázky:

Mění se v průběhu vegetační sezóny sezónní znaky v jedné populaci?

Pokud ano, jak tyto změny probíhají a jak jsou velké?

Jsou změny ve všech populacích stejné?

Do jaké míry jsou sezónní znaky ovlivňovány ekologickými faktory?

Jaké jsou vzájemné vztahy jednotlivých sezónních znaků v jednotlivých populacích i druzích?

Odpovědi na tyto dílčí otázky umožnily posoudit oprávněnost použití sezónních znaků pro vnitrodruhovou klasifikaci v jednotlivých druzích rodu *Melampyrum* a ověřovat zaběhlé dosti schematické hodnocení sezónní proměnlivosti v tomto rodě.

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

Metodika a materiál

Sběr dat

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.

Detailní studium sezónních znaků bylo prováděno u druhů *M. nemorosum* L. a *M. pratense* L. U rostlin bylo sledováno následujících 11 znaků, které většina autorů považuje za významné ve vnitrodruhové taxonomii: délka lodyhy (LOD) počet všech lodyžních článků (I), počet interkalárních článků (II), počet větví (V) (= počet uzlin s vyvinutými větvemi), počet kvetoucích větví (KV), šířka listu ze středu lodyhy (SL), vzdálenost nejbližšího místa od báze listu (VL), délka listu (DL), šířka nejspodnějšího listenu v květenství (S1), vzdálenost nejbližšího místa od báze listenu (V1), délka listenu (D1). Znaky byly měřeny zpravidla u 30 rostlin z populačního vzorku.

Velká pozornost byla věnována sledování změn sezónních znaků v průběhu doby květu populací jednotlivých druhů. Na řadě lokalit byly sbírány populační vzorky

na počátku a na konci doby květu ze stejných míst tak, aby mohla být vyhodnocena změna zastoupení rostlin s různými hodnotami sezónních znaků v populaci během vegetační doby. Měření byla opakována v následujících letech

Abyste mohly být vyhodnoceny rozdíly v sezónních znacích za odlišných ekologických podmínek, byly na řadě míst sbírány populační vzorky v bezprostředně sousedících odlišných biotopech (rašeliníště - podmačená smrčina, doubrava - bor apod.). V těchto případech obvykle nepřesahovala vzdálenost mikrolokalit od sebe několik desítek metrů a výskyt rostlin zkoumaného druhu byl víceméně kontinuální.

U druhu *M. nemorosum* bylo celkem sledováno 74 populačních vzorků ze 44 lokalit převážně z České republiky, ale i ze Slovenska a po jednom vzorku z Rakouska a ze Švédska a z jednoho pěstovaného výsevu; u druhu *M. pratense* pak 123 populačních vzorků z 90 lokalit z České republiky, Slovenska a Rakouska.

Protože v komplexu *M. sylvaticum* agg. jsou tradičně považovány za nejvýznamnější znaky velikost koruny a délka prašníku byly sledovány u zkoumaných populací tohoto komplexu následující znaky na květech: délka kališní trubky, délka kališního cípu, šířka kališního cípu, celková délka koruny, délka korunní trubky, délka báze korunní trubky, výška koruny, výška dolního korunního pysku, délka horního korunního pysku, výška horního korunního pysku, délka dolního korunního pysku, délka prašníku. Měření byla prováděna na optimálně vyvinutém květu na rostlině, pokud možno z hlavního květenství.

Během studia herbarového materiálu byly zjištěny významné rozdíly ve tvaru listenů v různých částech areálu *M. sylvaticum* agg., a proto byly měřeny rovněž znaky na listenech: 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).

Bylo sledováno 22 populačních vzorků z území České republiky, Slovenska, Rakouska a Švýcarska. Obvykle bylo měřeno 20 rostlin z populačního vzorku.

Populace *M. subalpinum* (JURATZKA) A. KERNER z České a Slovenské republiky jsou obvykle oddělovány do samostatného druhu *M. bohemicum* A. KERNER. Zpravidla jsou jako nejvýznamnější rozdíly udávána šířka listů a tvar a zbarvení listenů. Někteří autoři však uvádějí rozdíly i v květních částech. Pro studium rozdílu mezi oběma typy bylo tedy vybráno následujících 26 znaků: šířka listu ze středu lodyhy, vzdálenost nejširšího místa listu od jeho báze, délka listu, šířka prvního listenu, vzdálenost nejširšího místa prvního listenu od jeho báze, délka prvního listenu, délka kališní trubky za květu, délka kališní trubky za plodu, celková délka kalicha, délka horního kališního cípu (květ, plod), šířka horního kališního cípu (květ, plod), délka dolního kališního cípu (květ, plod), šířka dolního kališního cípu (květ, plod), délka báze korunní trubky, délka korunní trubky, celková délka koruny, výška koruny, délka horního korunního pysku, délka dolního korunního pysku, výška dolního korunního pysku, otevření koruny. Tyto znaky byly měřeny vždy u 20 rostlin z 8 populací z České republiky i z Rakouska.

Statistické zpracování

Melampyrum nemorosum a *M. pratense*

Bylo zjištěno, že distribuce hodnot studovaných charakteristik se ve větší či menší míře odchyloje 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 odmocnná transformace.

Rozdíly v sezónních 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 (HAVRÁNEK 1993, LEPŠ 1996).

Změna znaků v závislosti na průběhu vegetační sezóny 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. 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). Výsledky byly následně graficky zpracovány programy CANODRAW 3.0 (ŠMLAUER 1992) a CANOPOST 1.0 (ŠMLAUER-nepublikováno)

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 (SNEATH et SOKAL 1973).

Melampyrum sylvaticum a *M. subalpinum*

PCA na korelační matici znaků byla provedena jak z průměrných hodnot populací (u *M. sylvaticum*) tak z hodnot znaků pro jednotlivé rostliny.

Další použitou metodou byla aglomerativní hierarchická shluková analýza (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.

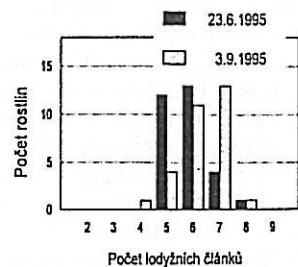
Pokud není uvedeno jinak, všechny ostatní analýzy a rovněž základní statistické a grafické analýzy dat byly prováděny programem STATISTICA vers. 5 (STATSOFT INC. 1995).

Výsledky a diskuse

Melampyrum nemorosum

Změna sezónních znaků během vegetační sezóny

Bylo zjištěno, že se během kvetení jediné populace *M. nemorosum* významně mění počet lodyžních článků. Nejprve začínají kvést rostliny s menším počtem článků, ale později v populaci převládnu rostliny s větším počtem článků. Průměrná hodnota počtu článků se obvykle během doby květu změní o jeden článek, celkový rozsah počtu lodyžních článků v populacích je však zpravidla 4 články a někdy i více. Typickou změnu v zastoupení rostlin s různým počtem lodyžních článků v populaci *M. nemorosum* ukazuje obr. 1.



Obr. 1: Změna počtu lodyžních článků v populaci *M. nemorosum* během doby květu

Změna ostatních sledovaných znaků během kvetení jediné populace není obvykle průkazná. Často se však stává, že se ke konci kvetení populace objevují jednotlivé rostliny s větším počtem interkalárních článků, větví a kvetoucích větví než je běžný průměr populace. Rozměry listů a listenů v populacích se během vegetační doby nemění. Naopak s postupující dobou se obvykle v populacích zvětšuje podíl rostlin s delší lodyhou.

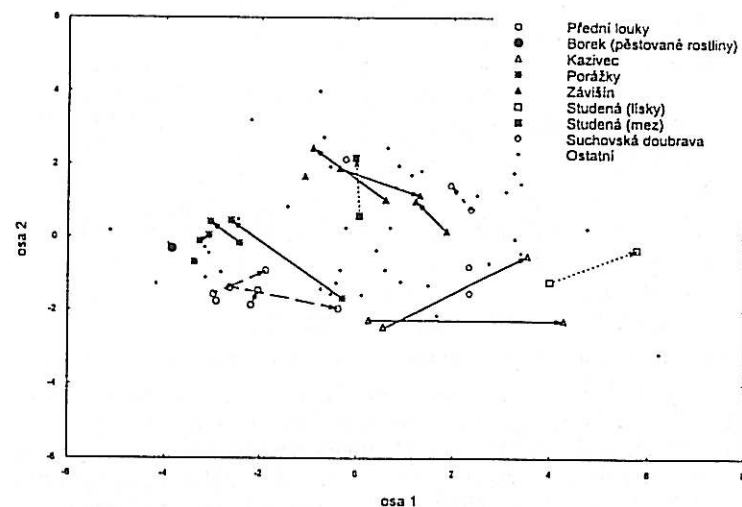
Rozdíly sezónních znaků na odlišných biotopech

Rozdíly mezi různými typy biotopů ovlivňují především rozměry listů a listenů (zvláště jejich šířku) a délku lodyhy. Na stanovištích lučních, často bez přítomnosti dřevin jako vhodných hostitelů, jsou rostliny prakticky vždy menší a mají menší listy i listeny. Počet článků a větví je ovlivňován pouze na mimořádně nepříhodných stanovištích.

Mnohorozměrná analýza dat

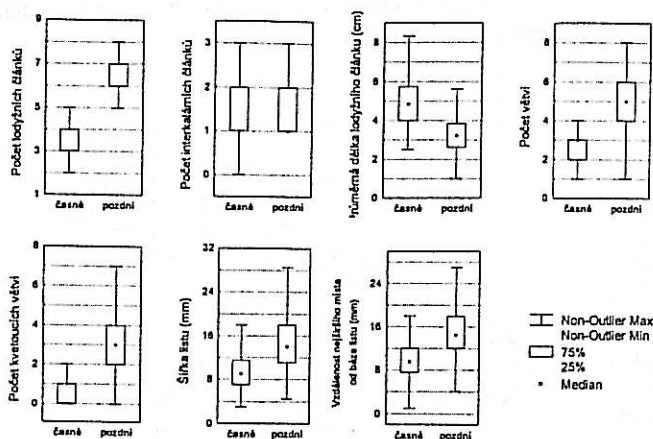
Vhodnou metodou pro odhalení vzájemných vztahů studovaných populací je analýza hlavních komponent. Z jejích výsledků je zřejmé, že ve studovaných populacích je možno rozlišit dvě skupiny. Při trojrozměrném zobrazení jsou objekty, které představují jednotlivé populační vzorky seskupeny do tvaru podkovy. 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“. Obě skupiny lze dobře ztotožnit se dvěma typy populací rozpoznávanými v terénu. Částečně je tato situace patrná i z obr. 2, který zobrazuje populační vzorky v rovině prvních dvou PCA os. Různými symboly jsou označeny vzorky z různých lokalit. Šipky spojují populační vzorky z počátku a konce vegetační sezóny. V levé dolejší části obrázku je skupina, kam náleží populace luční s velmi časnou dobou květu. Ve střední a pravé části obrázku jsou populace, které kvetou později a vyskytují se převážně v lesích, v křovinách a pouze vzácně na loukách. Detailní rozbor populace na lokalitě Kazivec ukázal, že se zde vyskytují rostliny z obou typů populací. Proto jsou vzorky sbírané na této lokalitě na počátku

doby květu umístěny v oblasti časných populací, zatímco vzorky sbírané později jsou v části, kam jsou zobrazovány pozdní populace.



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

Pomocí diskriminační analýzy bylo zjištěno, že oba typy populací se liší nejvýrazněji počtem lodyžních článků. Časný typ populací má obvykle 2 až 5 lodyžních článků, zatímco pozdní typ populací má zpravidla 5 až 8 lodyžních článků. Ke konci doby květu časných populací se však v nich mohou objevovat rostliny s větším počtem článků a naopak na začátku doby květu populací pozdních se objevují i rostliny, které mají pouze 3 lodyžní články. Rozdíly mezi oběma typy populací jsou též v délce lodyžních článků, v počtu větví, kvetoucích větví i v dalších znacích. Rozdíly v těchto znacích však mohou být částečně setřeny působením různých ekologických faktorů. Přestože běžné hodnoty těchto znaků se zpravidla liší u obou typů populací, celkový rozsah variability zjištěný u populací pozdních zpravidla zahrnuje i hodnoty běžné u populací časných. Mezi oběma typy populací není žádný významný rozdíl v počtu interkalárních článků (obr. 3). Přítomnost děloh a postavení větví se často během kvetení mění i na jediné rostlině.



Obr. 3: Rozdíly mezi časnými a pozdními populacemi *Melampyrum nemorosum* v nejdůležitějších znacích

V roce 1993 byla vyseta semena rostlin časně luční populace *M. nemorosum* z Bílých Karpat na křovinatý svah u Borku nedaleko Č. Budějovic. 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. Mnohorozměrná analýza dat zcela jednoznačně přiřazuje tyto rostliny k časnému typu populací *M. nemorosum* (obr. 2). Je tedy zřejmé, že sezónní charakter populací je dobře geneticky fixován a není příliš ovlivňován vnějšími podmínkami.

U druhu *M. nemorosum* jsou tradičně rozlišovány 3 „sezónní taxony“. Zpravidla bývají hodnoceny jako subspecie a byly takto poprvé uvedeny Ronnigerem (RONNIGER 1911). Soó (SOÓ 1926-1927) upřesnil hodnoty sezónních znaků charakteristické pro jednotlivé typy. Aestivální typ by měl mít nejvýše 5 lodyžních článků, 1 interkalární článek a prakticky žádné větve, montikolní typ 5 až 6 lodyžních článků, 1-2 interkalární články a 1-4 páry větví a autumnální typ 7-9 lodyžních, 3-5 interkalárních článků a větší počet větví. Na základě výsledků nelze však toto členění přijmout. Časný typ populací má skutečně obvykle 3-5 lodyžních článků (typ aestivální), avšak může být i větvený a zahrnuje z části též rostliny řazené k typu montikolnímu. Dokonce obvykle je na rostlinách vyvinut 1 pár kvetoucích větví. Pozdní typ populací mívá 5-8 lodyžních článků a zahrnuje rostliny řazené k typu autumnálnímu, ale z větší části též rostliny typu montikolního. Počty interkalárních článků jsou v obou skupinách populací podobné. Více než 2 interkalární články má pouze malá část rostlin v obou rozlišených typech populací (tab. 1 a 2).

Tab. 1: 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
časná (%)	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

Tab. 2: 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
časná (%)	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

Populace	Počet párů kvetoucích větví								Počet rostlin	
	0	1	2	3	4	5	6	7		8
časná (%)	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

Časný i pozdní typ populací lze hodnotit pouze na úrovni variet. Tato kategorie lépe vystihuje charakter proměnlivosti, vzniku a rozšíření těchto taxonů než kategorie subspecie. Pozdní typ populací je vhodné označit *M. n. var. nemorosum*. Pro časný typ populací však s největší pravděpodobností nelze použít běžně používaný bazionym pro aestivální typ - *M. moravicum* H. BRAUN. Je velmi pravděpodobné, že tento taxon byl popsán na základě chudě větvených a malých rostlin *M. nemorosum* pozdního typu. Pro časný typ populací existuje ještě jméno *M. nemorosum* subsp. *zingeri* GANĚŠIN. To však zahrnuje pouze malou část populací časného typu a proto je nevhodnější časný typ populací popsat nově. Pro toto řešení hovoří i potřeba částečně jiného vzájemného vymezení časných a pozdních populací, než jak odpovídá Ronnigerově představě tří „sezónních taxonů“.

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.

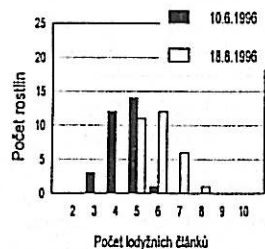
Doba květu: květen až červen, pouze poškozené rostliny kvetou i v červenci a srpnu

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

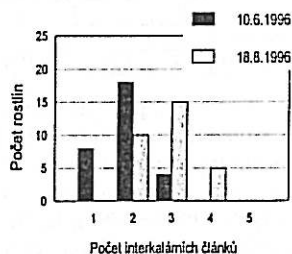
Melampyrum pratense

Změna sezónních znaků během vegetační sezóny

Největší změna během kvetení populace probíhá i v tomto případě v počtu lodyžních článků. Průměrná hodnota počtu článků se v populaci může změnit až o 2 články. V jediné populaci se celkové rozpětí v hodnotách počtu článků mezi rostlinami na počátku a na konci kvetení populace obvykle pohybuje mezi 5 až 7 články (obr. 4). Na rozdíl od *M. nemorosum* narůstá během kvetení i počet interkalárních článků (obr. 5) a počet větví a kvetoucích větví. Rozměry listů a listenů se obvykle zmenšují. Změna však nebývá zcela jednoznačná a může být ovlivněna tím, že větší listy opadávají dříve než menší.



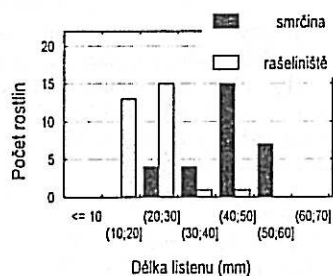
Obr. 4: Změna počtu lodyžních článků v populaci *M. pratense* během doby květu



Obr. 5: Změna počtu interkalárních článků v populaci *M. pratense* během doby květu

Rozdíly sezónních znaků na odlišných biotopech

Počet lodyžních i interkalárních článků a počet větví se u populačních vzorků ze sousedících nestejných biotopů odlišuje pouze nevýrazně. Na stanovištích s nevhodnými podmínkami výživy (např. rašeliniště) se obvykle vyskytují ojedinělé rostliny s větším počtem lodyžních i interkalárních článků. Statisticky průkazně se však populační vzorky ze sousedících biotopů téměř nikdy v těchto znacích neliší. Poněkud více je ovlivňován počet kvetoucích větví, který je na horších stanovištích menší. Výrazně typ biotopu ovlivňuje velikost listů a listenů (obr. 6) a délku lodyhy.

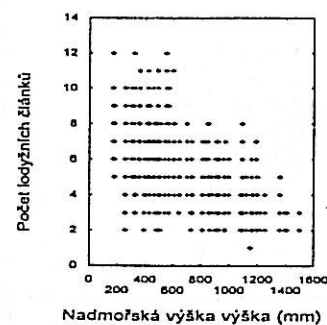


Obr. 6: Porovnání délky listenů v populačních vzorcích *M. pratense* ze sousedících odlišných biotopů

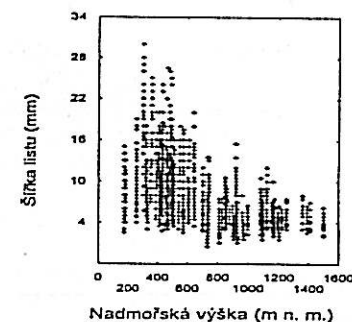
Vztah sezónních znaků a nadmořské výšky

Poměrně značně ovlivňuje studované znaky nadmořská výška. Obrázek 7 zobrazuje všechny zjištěné hodnoty počtu lodyžních článků v závislosti na nadmořské výšce. Z tohoto obrázku je zřejmé, že v dané nadmořské výšce se zřejmě vyskytují všechny počty lodyžních článků, které umožňují rostlinám ukončit reprodukci. Jak se zkracuje vegetační doba ve vyšších polohách ubývá rostlin s velkým počtem lodyžních

článků. I u většiny dalších znaků se vliv nadmořské výšky projevuje jako omezení variability ve vyšších polohách (obr. 8).



Obr. 7: Všechny zjištěné počty lodyžních článků u rostlin *M. pratense* v závislosti na nadmořské výšce



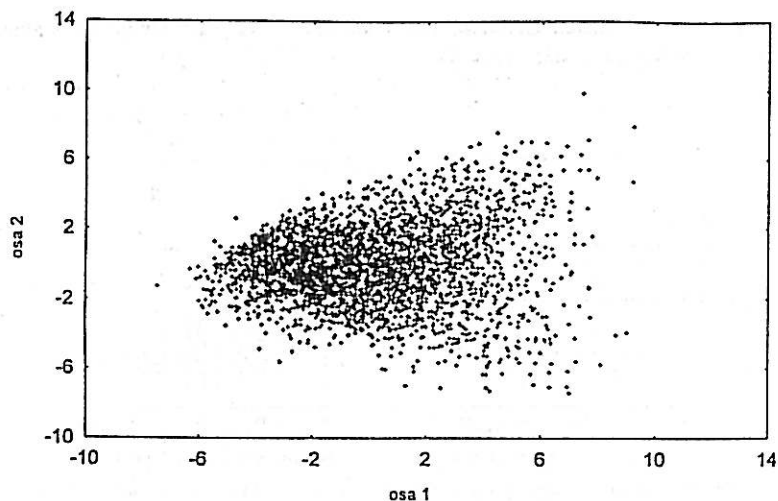
Obr. 8: Šířka listů u rostlin *M. pratense* v závislosti na nadmořské výšce

Mnohorozměrná analýza dat

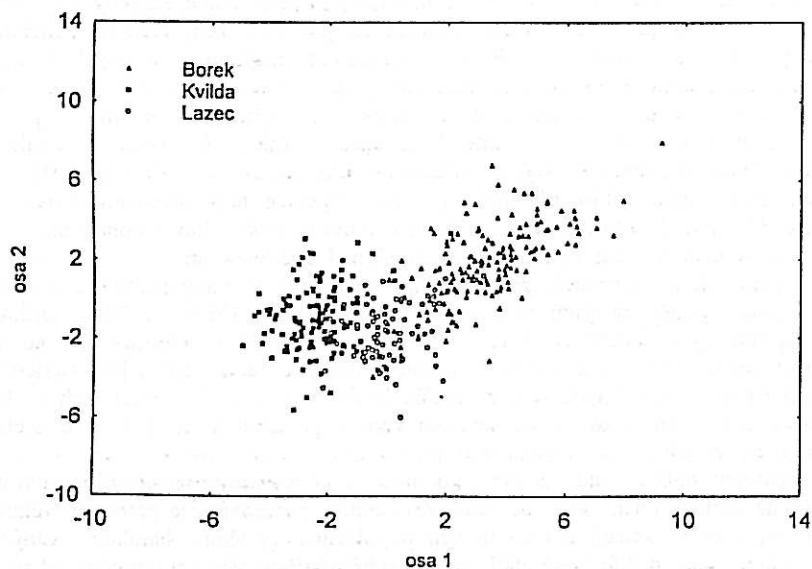
Z výsledků analýzy hlavních komponent je zřejmé, že na základě měřených sezónních znaků nelze ve studovaném materiálu rozlišit žádné skupiny populací. Velice dobře je to patrné z obrázku 9, na kterém jsou zobrazeny jednotlivé měřené rostliny v rovině prvních dvou PCA os získaných analýzou průměrných hodnot populačních vzorků. Rostliny jsou rozmístěny zcela homogenně. Pokud se však podíváme detailně na postavení jednotlivých populací, zjistíme, že rostliny z jedné populace jsou vždy pouze v určité části obrázku (obr. 10). Podobně rostliny z odlišných biotopů jsou též obvykle v určité části obrázku, zpravidla se však postavení rostlin ze sousedních biotopů spolu prolíná. Populace tedy samozřejmě nejsou v sezónních znacích totožné, ale z pohledu celkového tvoří jakousi homogenní síť, kterou nelze žádným rozumným způsobem členit na jednotlivé části.

Variabilitou sezónních znaků u *M. pratense* se zabývala řada autorů. Nejcenějším příspěvkem jsou však práce Smitha (SMITH 1963) a Jalase (JALAS et RIKKINEN 1962, JALAS et RAITANEN 1962, JALAS 1967). Přestože tito autoři nakonec rozlišili ve svém materiálu určité vnitrodruhové taxony, jejich výsledky ukazují na to, že i v jiných částech areálu je celková variabilita sezónních znaků podobně homogenní jako ve zkoumaném vzorku populací a nelze tedy u druhu *M. pratense* rozlišit žádné „sezónní taxony“.

Otázkou dalšího studia zůstává, zda nelze u *M. pratense* rozlišit vnitrodruhové taxony na základě jiného úhlu podledu. Z terénních pozorování je poměrně zřejmé, že *M. pratense* se skládá z jednotlivých populačních systémů charakterizovaných určitou kombinací znaků, které mají často značné rozšíření. Tyto systémy se od sebe více či méně nápadně liší a vytvářejí tak ohromnou síť variability druhu v celém jeho areálu.



Obr. 9 *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent (osa 1,2)
(jednotlivé rostliny byly vyneseny do roviny PCA os zjištěných
analýzou průměrných hodnot populačních vzorků)



Obr. 10: *Melampyrum pratense* - Analýza hlavních komponent
(jednotlivé rostliny byly vyneseny do roviny PCA os
zjištěných analýzou průměrných hodnot populačních vzorků)

Nejnápadněji jsou rozdíly patrné na barvě květu. U *M. pratense* je barva květu proměnlivá od téměř bílé po žloutkově žlutou. Nejnápadnější jsou populace se žloutkově žlutými květy, a proto se u nich nejlépe zjišťuje rozšíření. Je zřejmé, že tyto typy mají své vlastní areály a vikarizují s typy světlými. Velikost jejich areálů je různá. Za povšimnutí stojí, že hranice nelze ve většině případů ztotožnit se žádnými fyzicko-geografickými či vegetačními jednotkami.

Barva květu je pouze jediným znakem a zdá se, že řada ostatních znaků koreluje s barvou květu. 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. Určitá kombinace morfologických znaků a vlastní areál charakterizuje tyto typy, které lze označit jako krajová plemena (SKÁLA in litt). 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) SOO). Ve skutečnosti jsou však tyto podobně vypadající rostliny z různých území bližší po genetické stránce odlišně vypadajícím rostlinám ze svého okolí. V některých případech bývá tato hypotéza nepřímo potvrzována kromě počtu článků též barvou květu a dalšími znaky.

Vznik krajových plemen je dosti nejasný. Jistou roli může hrát specifický průběh reprodukce u *M. pratense* - častá autogamie a těžká semena, která přispívají k tomu, že jsou často opylovány blízké příbuzné rostliny. Genetický drift může být příčinou toho, že se někdy vyskytnou izolované mikropopulace několika rostlin s odlišnými morfologickými znaky než u rostlin z blízkého okolí. Vznik poměrně homogenních krajových plemen s velkým areálem však nelze uspokojivě vysvětlit žádným známým mechanismem. Taxonomické hodnocení těchto typů je bez dalšího detailního studia zatím nemožné, pokud je vůbec vzhledem k povaze jejich variability vhodné.

Melampyrum sylvaticum agg.

Z okruhu *M. sylvaticum* agg. jsou z našeho území udávány 3 druhy. Kromě *M. sylvaticum* s. s. je to *M. herbichii* WOL. a *M. saxosum* BAUMG. Oba druhy jsou oddělovány na základě velikosti koruny a prašníků. *M. saxosum* se od obou zbývajících druhů liší základním bílým zbarvením koruny. *M. herbichii* i *M. saxosum* byly původně považovány za endemické rostliny Východních Karpat.

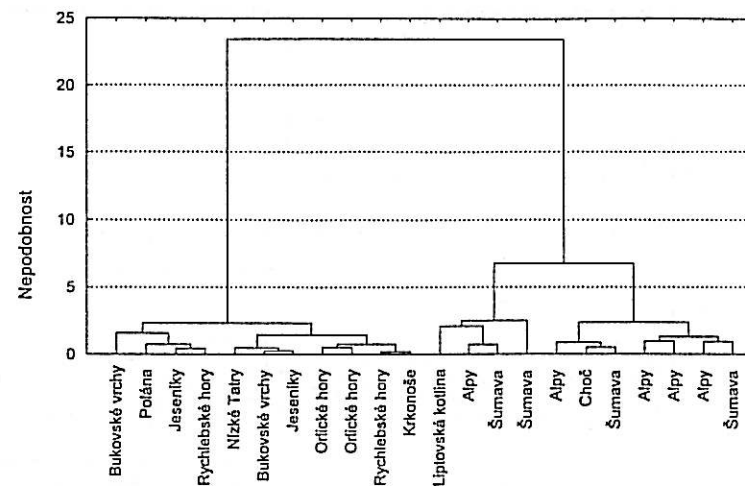
Na našem území ojedinělé údaje o výskytu *M. saxosum* pocházejí z Krušných hor, Krkonoše, Kralického Sněžníku a Jeseníků. Výskyt jednotlivých bělokvětvých rostlin v populacích *M. sylvaticum* nelze sice zcela vyloučit, je ale dosti nepravděpodobný. Celé bělokvětvé populace na našem území zcela jistě 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 synonymium 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 (1958). Z České republiky uvádí po jedné lokalitě z Orlických hor (Rokytnice v Orlických horách) a z Jeseníků (Velká Kotlina).

Porovnáme-li zjištěné délky koruny a prašníku 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. Zjištěná variabilita v jednotlivých geografických oblastech dává tušit, že ve skutečnosti je proměnlivost ve velikosti koruny a délce prašníku mnohem větší než se uvádí. Na základě znaků na květech není možno ve zkoumaném souboru populací rozlišit žádné skupiny.

Pokud si všimáme tvaru listenů, lze naopak rozlišit dvě skupiny populací. V Sudetech a na řadě lokalit v Západních Karpatech se často vyskytují rostliny s poměrně širokými listeny deltovitého tvaru, které jsou často na bázi zubaté. Naopak na Šumavě, v Alpách a na některých lokalitách v Karpatech rostou pouze rostliny s listeny úzce kopinatými. Pokud mají na bázi zuby, směřují tyto zuby dopředu a bývají tenčí a ostřejší. Na obr. 11 je výsledný dendrogram shlukové analýzy ve které byly použity pouze poměrové znaky na listenech (S1/V1, D1/S1, S5/V5, D5/S5). Přestože nelze bez dalších hlubších studií komplexu *M. sylvaticum* agg. v celém jeho areálu určit jednoznačně vztah rostlin z našeho území a rostlin východokarpatských, zdá se dosti pravděpodobné, že populace z oblastí Sudet i Západních Karpat je možno přiřadit k druhu *M. herbichii*. Jistá odlišnost našich rostlin od rostlin z Východních Karpat může být způsobena hybridizací s *M. sylvaticum* s. s., která pravděpodobně nastala v prostoru Sudet při setkání migračního proudu *M. herbichii* z Karpat s populacemi *M. sylvaticum* s. s.

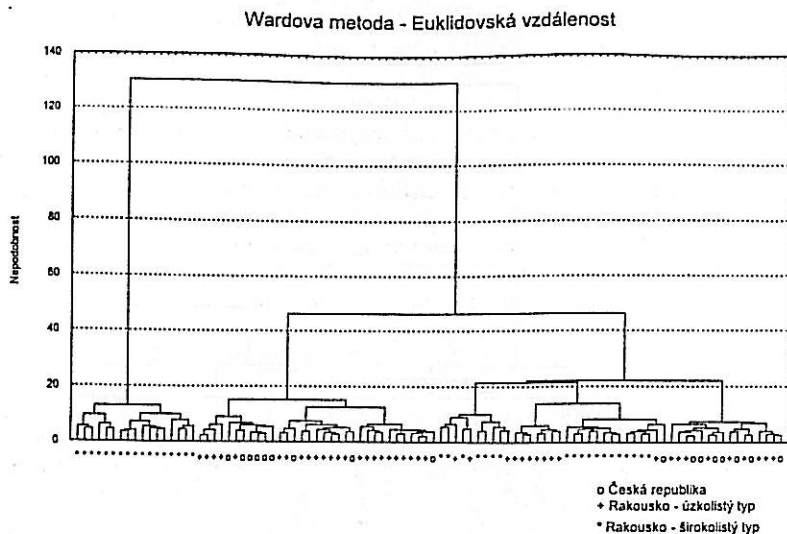
Wardova metoda - Euklidovská vzdálenost



Obr. 11: *M. sylvaticum* agg. - výsledný dendrogram shlukové analýzy Wardovou metodou (průměry znaků v populacích, poměrové znaky na listenech)

Melampyrum subalpinum

Naše a slovenské populace této rostliny jsou tradičně oddělovány do samostatného druhu *Melampyrum bohemicum* A. KERNER. sloveských i rakouských populací v terénu bylo zjištěno že naše rostliny jsou většinou rakouských totožné. Jako rozlišovací znaky jsou nejčastěji uváděny š ůka listů oděn kalicha a zbarven 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 t m že na východní m 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 š ůtyrsko-dolnorakouských vápencových Alpách a je zcela totožný s našimi populacemi. Pouze v nižší m V deňském Předalpe (v oblasti Badenu) se spolu s úzkolistým typem vyskytují též rostliny se š ůší m listy obvykle v ce modrořialové naběhlými listeny a často i chlupatější m kalichy. Tyto rostliny jsou někdy zřejmě ne zcela správně chápány jako *M. subalpinum* s. s. částečně též jako *M. stenotaton* WIESB. Jak ale rovněž potvrzuje studie provedená v posledn době ve V dni E. Reinerem (REINER 1994) nejedná se o žádný vyhraněný typ a je v ceměně plynule spojen s typem úzkolistým. Na obr. 12 je výsledný dendrogram shlukové analýzy ve které byly použity jako objekty jednotlivé rostliny charakterizované všemi měřenými znaky. Je zřejmé že do samostatného shluku je řazena pouze část širokolistých rostlin z Rakouska.



Obr. 12: *M. subalpinum* - výsledný dendrogram shlukové analýzy Wardovou metodou (jednotlivé rostliny)

Velmi pravděpodobné je ovlivnění širokolistých populací *M. subalpinum* starší introgresí *M. nemorosum*, které v oblasti jejich výskytu roste. Hovoří pro to značná heterogenita širokolistých populací a řada znaků, jejichž intenzita v populacích narůstá společně a které jsou charakteristické pro *M. nemorosum* (širší listy a listeny, chlupatější listeny a kalichy, širší kališní cípy, atd.)

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 na začátku:

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 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. 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 a pokud k jejich hodnocení chceme použít běžné taxonomické kategorie, zdá se jako nejvhodnější hodnota variety.

U druhu *Melampyrum nemorosum* L. je možno na základě sezónních znaků rozlišit pouze dva taxony, které jsou vcelku dobře odlišené morfologicky i ekologicky. Nejvhodnějším znakem 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 většiny 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 úroveň proměnlivosti u tohoto druhu snad souvisí se specifickým průběhem reprodukce u *M. pratense*. 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 komplexu (přínejméně 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 úzkolístých 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 není 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.) MALY se vyskytuje na semixerothermních až mezofilní květnatých loukách na těžších, hlubších a bázemi bohatých půdách, zejména 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 některých oblastech mezofytika 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 časně 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 východní Polabí, na Třeboňsku a u Tábora, v širším okolí Olešnice u Kunštátu. Jedna lokalita je známa z Českého ráje. Výskyty udávané z oblasti Hodonínské dubravy a od Plasnice v podhůří Orlických hor jsou mylné. Původním biotopem jsou zřejmě bory, či bory s příměsí dubu zejména na písčitých 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 vápnatých.

M. sylvaticum L. má centrum výskytu na Šumavě a v přilehlém Předšumaví a v Krušných horách, Slavkovském lese, na Tepelské plošině, v severní části Českého lesa a v přilehlých oblastech. Poměrně hojně roste též v Jizerských horách a na Ještědském hřbetu. Ve střední a východní části Sudet je druh 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 Běstvíny. 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 hřbetu 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. Orli.; 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.

Publikace vztahující se k disertační práci

- ŠTECH M. (1996): Variabilita sezónních znaků ve vybraných populacích *Melampyrum pratense*. - Silva Gabreta, Vimperk, 1: 123-128
- ŠIPOŠOVÁ H. et ŠTECH M. (1998): *Melampyrum nemorosum* L., *M. subalpinum* (Juratzka) A. Kerner. - In Flóra Slovenska. [v tisku]
- ŠTECH M.: *Melampyrum* L. - černýš. - In: Slavík B. [red.]: Květena České republiky 6. [odevzdáno do tisku].

Citovaná literatura

- ADLER W., OSWALD K. et FISCHER R. (1994): Exkursionsflora von Österreich. - Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart und Wien.
- BEHRENDSEN W. et STERNECK J. v. (1904): Einige neue *Alectorolophus*-Formen. - Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 45 (1903): 197-222.
- BEHRENDSEN W. (1904): Zwei neue *Alectorolophus*-Formen. - Allg. Bot. Zeitschr. 10: 35-38.
- BEHRENDSEN W. (1905): Ueber Saison-Dimorphismus im Tier- und Pflanzenreich. - Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 46 (1904): 142-156.
- BOLLIGER M. (1989): *Odontites lanceolata* (GAUDIN) REICHENBACH - ein formenreicher Endemit der Westalpen. - Bot. Jahrb. Syst. 111: 1-28.
- ČELAKOVSKÝ L. (1871): Prodrómus der Flora von Böhmen 2. - Prag
- ČELAKOVSKÝ L. (1873): Prodrómus květeny české 2. - Praha
- ČELAKOVSKÝ L. (1881): Prodrómus der Flora von Böhmen 4. - Prag
- ČELAKOVSKÝ L. (1883): Prodrómus květeny české 4. - Praha
- 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. - Praha.
- FIEK E. (et UECHTRITZ R.) (1881): Flora von Schlesien, preussischen und österreichischen Antheils. - Breslau.
- FORMÁNEK E. (1887): Květena Moravy a rakouského Slezska 3. - Brno.
- GARCKE A. (1972): Illustrierte Flora Deutschland und angrenzende Gebiete. - Verlag Paul Parey Berlin und Hamburg.
- HARTL D. (1974): *Melampyrum* in HARTL D. et WAGENITZ G. [EDS.], HEGI's Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 6/1, ed. 2- Carl Hanser, München.
- HAVRÁNEK T. (1993): Statistika pro biologické a lékařské vědy. - Academia, Praha.
- 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. f. wiss. Bot. 32: 389-452.
- HEINRICHER E. (1902): Die grünen Halbschmarotzer. IV. Nachträge zu *Euphrasia*, *Odontites* und *Alectorolophus*. - Jahrb. f. wiss. Bot. 37: 264-337.
- HEINRICHER E. (1903): Kritisches zur Systematic der Gattung *Alectorolophus*. - Jahrb. f. wiss. Bot. 38: 667-668.
- 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 RUKKINEN 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.
- JASIEWICZ A. (1958): Polskie gatunki rodzaju *Melampyrum* L. - Fragmenta floristica et geobotanica 4, pars 1-2: 17-120.

- 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.
- KRAUSE J. (1940): Studien über den Saisondimorphismus der Pflanzen. - Beitr. Biol. Pfl. 27: 1-91.
- LEPŠ J. (1996): Biostatistika. - skripta, Jihočeská univerzita, Biologická fakulta, Č. Budějovice.
- PODANI J. (1994): Multivariate data analysis in ecology and systematics. - A methodological guide to the SYNTAX 5.0 package. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- REINER F. J. (1994): Taxonomie und Ökogeographie von *Melampyrum subalpinum*, einem Endemiten des Alpenostrandes. - Diplomarbeit, Universität Wien.
- RONNIGER K. (1911): Die Schweizerischen Arten und Formen der Gattung *Melampyrum* L. - Viertjahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 55 (1910): 300-330.
- ROTHMALER W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland 4, ed. 8. - Gustav Fischer Verlag, Jena.
- SCHUBE T. (1904): Flora von Schlesien, preussischen und österreichischen Antheils. - Breslau.
- SCHWARZ O. (1935): Ueber einige *Euphrasia*- und *Rhinanthus*-Arten des höchstens Erzgebirges. - Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 36: 43-48.
- SMĚKAL M. (1963): Zum Problem der Art, Entstehung und Taxonomischer Bewertung der Saisonvikaristen in der Gattung *Euphrasia*. - Publ. Fac. Sci. Univ. J. E. Purkyně, 442: 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.
- 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. et WEBB D. A. (1972): *Melampyrum* in TUTIN T. G. et al. [EDS.], Flora Europaea 3. - Cambridge.
- STERNECK J. v. (1901): Monographie der Gattung *Alectorolophus*. - Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 1(2): 1-150.
- ŠMLAUER P. (1992): CANODRAW 3.0 User's Guide. - Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- TER BRAAK C. J. F. (1988): CANOCO - a Fortran program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis (version 2.1). - Agricultural Mathematics Group, Report LWA-88-02, Wageningen.
- WETTSTEIN R. v. (1895): Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt fuer die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche. Ber. Deutsch. bot. Ges., 13: 303-313.
- WETTSTEIN R. v. (1896a): Monographie der Gattung *Euphrasia*. - Leipzig
- WETTSTEIN R. v. (1896b): Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Section *Endotricha*. - Froel. Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl. 64: 309-382.
- WETTSTEIN R. v. (1899): Neuere Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus bei Pflanzen. - Verhandl. Ges. Deutsch. Naturforsch. u. Ärzte 70, 2. Teil, 1. Hälfte 180.
- WETTSTEIN R. v. (1900): Descendenztheoretische Untersuchungen. I. Über den Saison-Dimorphismus im Pflanzenreiche. - Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl. 70: 305-346.
- YEO P. F. (1968): The evolutionary significance of the speciation of *Euphrasia* in Europe. - Evolution 22(4): 736-747.
- 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.