

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Bakalářská práce

**Endemické druhy rodu *Dianthus* v České republice –
diverzita a mikroevoluční procesy**

**Endemic taxa of the genus *Dianthus* in the Czech Republic –
diversity and evolutionary processes**

Jana Kalůsková

Praha 2009

Školitel: doc. RNDr. Jan Suda, Ph.D.

Poděkování

*Mé díky patří v první řadě mému školiteli Honzovi Sudovi
za pomoc při výběru tohoto zajímavého tématu
a zejména za cenné připomínky a rady při jeho vypracování.*

*Svým rodičům pak děkuji za vytvoření příjemného studijního prostředí
a za jejich všestrannou podporu.*

Obsah

Abstrakt.....	4
Abstract.....	5
1. Úvod.....	6
2. Charakteristika rodu <i>Dianthus</i>	6
2.1. Systematické zařazení.....	6
2.2. Variabilita a rozšíření	7
2.3. Morfologická charakteristika.....	7
3. Mikroevoluční procesy v rodu <i>Dianthus</i>	8
3.1. Polyploidie.....	8
3.2. Hybridizace.....	9
3.3. Geografická izolace	11
4. Endemismus v České republice	12
5. Endemické druhy hvozdíků české květeny	13
5. 1. <i>Dianthus moravicus</i> Kovanda – hvozdík moravský	13
5. 1. 1. Historie.....	13
5. 1. 2. Popis.....	14
5. 1. 3. Variabilita a příbuzenské vztahy	14
5. 1. 4. Biologie a ekologie	14
5. 1. 5. Rozšíření	15
5. 1. 6. Karyologie.....	15
5. 1. 7. Ohrožení a ochrana	16
5. 2. <i>Dianthus arenarius</i> subsp. <i>bohemicus</i> – hvozdík písčiny český.....	16
5. 2. 1. Historie.....	16
5. 2. 2. Popis.....	16
5. 2. 3. Variabilita a příbuzenské vztahy	17
5. 2. 4. Rozšíření	18
5. 2. 5. Biologie a ekologie	18
5. 2. 6. Karyologie.....	18
5. 2. 7. Ohrožení a ochrana	19
5. 2. 8. Hybridizace	20
5.3. <i>Dianthus carthusianorum</i> – hvozdík kartouzek	20
5. 3. 1. Popis.....	20
5. 3. 2. Variabilita a rozšíření.....	21
5. 3. 3. Karyologie.....	21
5. 3. 4. Diferenční znaky poddruhů v české květeně.....	21
5. 3. 5. <i>D. carthusianorum</i> subsp. <i>carthusianorum</i>	22
5. 3. 6. <i>D. carthusianorum</i> subsp. <i>latifolius</i>	22
5. 3. 7. <i>D. carthusianorum</i> subsp. <i>capillifrons</i>	22
5. 3. 8. <i>D. carthusianorum</i> subsp. <i>sudeticus</i>	23
6. Otevřené otázky u českých endemických hvozdíků	24
6. 1. Ploidní variabilita u <i>Dianthus moravicus</i>	24
6. 2. Mezi druhová hybridizace <i>Dianthus arenarius</i> subsp. <i>bohemicus</i>	26
6. 3. Evoluční historie a příbuzenské vztahy <i>Dianthus carthusianorum</i>	27
7. Okruhy otázek pro navazující diplomovou práci.....	27
8. Metodické přístupy	28
Použitá literatura	30
Přílohy	35

Abstrakt

Rod *Dianthus* L. (hvozdík) představuje druhově bohatou a taxonomicky komplikovanou skupinu cévnatých rostlin, na jejíž diferenciaci se podílely různé mikroevoluční procesy (genomová duplikace, hybridizace, geografická izolace). Tyto procesy vedly ke vzniku velkého počtu taxonů, které často vykazují jen omezený geografický areál (endemity). V České republice rostou tři endemické taxony rodu *Dianthus*: *D. moravicus* Kovanda, *D. arenarius* L. subsp. *bohemicus* (Novák) O. Schwarz, *D. carthusianorum* L. subsp. *sudeticus* Kovanda, a subendemický taxon *D. carthusianorum* subsp. *capillifrons* (Borbás) Neumayer. V minulosti byly uvedené taxony studovány klasickými morfologickými metodami, podrobné zhodnocení jejich evoluční historie, dynamiky a možného ohrožení s využitím moderních biosystematických přístupů však dosud chybí.

U *D. moravicus* je udávána vnitrodruhová diferenciace ve stupni ploidie, nejsou však známy žádné podrobnosti o rozložení karyologické variability mezi a uvnitř jednotlivých populací. V literatuře bývá též často diskutována mezidruhová hybridizace mezi *D. arenarius* subsp. *bohemicus* a sympatrickým *D. carthusianorum*; přítomnost kříženců však dosud nebyla jednoznačně prokázána a stejně tak dosud nebylo zhodnoceno riziko, které možná hybridizace představuje pro zachování genofondu tohoto endemického taxonu. Konečně třetí okruh otázek se týká evoluční historie a vzájemných příbuzenských vztahů domácích taxonů patřících k *D. carthusianorum*. Vedle dvou široce rozšířených poddruhů se v ČR vyskytuje endemická subsp. *sudeticus*, omezená na Velkou Kotlinu v Jeseníkách a subendemická subsp. *capillifrons* vázaná na hadce.

Tato bakalářská práce je literární rešerší shrnující současné poznatky o českých endemických zástupcích rodu *Dianthus* a nastiňující možné směry dalšího výzkumu, které přispějí k hlubšímu poznání jejich diverzity, dynamiky i evoluční historie (vč. možného praktického využití poznatků pro cílenou druhovou ochranu).

Klíčová slova: *Dianthus*, endemismus, polyploidie, cytotypová diferenciace, mezidruhová hybridizace, ohrožení genofondu, vikariance.

Abstract

The genus *Dianthus* L. (pink/carnation) represents a taxonomically challenging group of vascular plants whose structure has been shaped by several microevolutionary processes (e.g., genome duplication, hybridization, and geographic isolation). These processes led to the genesis of a large number of taxa, which often have only a narrow distribution range (i.e., endemics). Three endemic taxa of the genus *Dianthus* can be found in the Czech Republic: *D. moravicus* Kovanda, *D. arenarius* L. subsp. *bohemicus* (Novák) O. Schwarz, *D. carthusianorum* L. subsp. *sudeticus* Kovanda, in addition to a subendemic taxon *D. carthusianorum* subsp. *capillifrons* (Borbás) Neumayer. Past decades have seen a targeted investigation of the group using conventional morphological approaches. However, a thorough evaluation of their evolutionary history, population dynamics and risk assessment using contemporary biosystematic tools is still lacking.

Intraspecific variation in the ploidy level has been reported in *D. moravicus*, however, there is no information about how this variation is distributed within and among populations. Interspecific hybridization between *D. arenarius* subsp. *bohemicus* and sympatric *D. carthusianorum* has also been repeatedly discussed although the incidence of hybrid individuals still has to be reliably confirmed. The same is true for the risk assessment of a possible breakdown of the integrity of the endemic taxon. The third research direction concerns the evolutionary history and relationships of taxa belonging to *D. carthusianorum*. In addition to two widespread subspecies, an endemic subsp. *sudeticus* (confined to the Velka Kotlina valley in the Jeseniky Mts.), and a subendemic serpentine subsp. *capillifrons* occur in the Czech Republic.

This bachelor's thesis is a comprehensive literature survey about the Czech (sub)endemic taxa of the genus *Dianthus*. Future research avenues are outlined, which should provide novel insights into the variation patterns and evolutionary dynamics of the group, incl. the practical application of the data in conservation programmes.

Key words: *Dianthus*, endemic, polyploidy, cytotype variation, interspecific hybridization, risk assessment, geographic vicariance

1. Úvod

Rod *Dianthus* L. – hvozdík – představuje velice zajímavou, druhově bohatou a taxonomicky komplikovanou skupinu cévnatých rostlin. Studie, které se na hvozdících v minulosti prováděly, se vesměs týkaly systematiky rodu a popisu nových druhů, a zahrnovaly toliko srovnávací morfologii, studium rozšíření a počítání chromozómů. Přitom je tato skupina vhodná také pro řešení obecnějších otázek týkajících se mikroevolučních procesů, fyto geografie či migrace. V rodu *Dianthus* se totiž uplatňují různé procesy generující variabilitu, jakými jsou genomová duplikace, geografická vikariance, fenotypová plasticita, edafická speciace a hybridizace. Tyto procesy mohou vést ke vzniku endemitů (tj. taxonů, které jsou svým areálem vázané na určitou oblast), kterých je v tomto rodu velké množství.

V naší květeně se přirozeně vyskytuje 8 druhů hvozdíků (mnohé dále dělené do nižších intraspecifických jednotek), z nichž několik je endemických. K českým endemickým taxonům se řadí *Dianthus moravicus* Kovanda, *Dianthus arenarius* L. subsp. *bohemicus* (Novák) O. Schwarz, *Dianthus carthusianorum* L. subsp. *sudeticus* Kovanda; jako subendemický je veden *Dianthus cartusianorum* subsp. *capillifrons* (Borbás) Neumayer. V minulosti byla tato skupina podrobně studována F. A. Novákem (Novák 1916, 1921, 1926, 1927a, 1927b) a M. Kovandou (Kovanda 1980, 1982). Navzdory jejich evoluční zajímavosti i praktickým ochrannářským aspektům, chybí recentní studie, které by využívaly moderní postupy současné biosystematiky. Potřebu cíleného studia českých hvozdíků podtrhuje i fakt, že tři taxony – *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*, *Dianthus lumnitzeri* Wiesb. a *Dianthus moravicus* – byly zahrnuty do celoevropského systému ochrany přírody Natura 2000 (Rybka et al. 2004).

Současné metodické přístupy (např. průtoková cytometrie, molekulární markery, atd.), nám nabízejí možnost podrobně zhodnotit diverzitu a dynamiku této skupiny.

2. Charakteristika rodu *Dianthus*

2.1. Systematické zařazení

Oddělení: Magnoliophyta

Třída: Magnoliopsida

Řád: Caryophyllales

Čeleď: Caryophyllaceae

Podčeleď: Caryophylloideae

Rod: *Dianthus*

2.2. Variabilita a rozšíření

Rod *Dianthus* je velmi polymorfním rodem s množstvím přechodných forem, což ztěžuje jeho systematické hodnocení. Velká variabilita rodu byla různými autory nesterjně oceňována a tak jsou uváděny i různé počty druhů. O první a zároveň jedinou monografii celého rodu se zasloužil Williams (1893), v níž se pokusil o sestavení přirozeného systému. Druhy rozdělil do podrodů a sekcí, avšak na základě nedostatečného počtu znaků, proto jeho systém není přirozený (Vierhapper 1898, Novák 1927a). Některými sekcemi se ve svých monografiích zabývají též F. Vierhapper a F. A. Novák.

Celkem se udává asi 350 druhů rozšířených v Evropě, mimotropické Asii a Africe (Maroko, Alžírsko, Tunisko, Etiopie, Angola, Zimbabwe, Jihoafrická republika; Kovanda 1990). Novák (1927a) udává jako vývojové centrum rodu *Dianthus* severní Írán – pohoří kolem jižního břehu Kaspického moře, zatímco Kovanda (1990) udává Středozeří na východ po Kavkaz. Největší variability dosahuje rod *Dianthus* v mediteránním pásmu, zejména pak v jeho východní části (Novák 1927a).

2.3. Morfologická charakteristika

Druhy rodu *Dianthus* jsou nejčastěji vytrvalé byliny, vzácněji jednoleté nebo dvouleté. Listy jsou přisedlé nebo krátce řapíkaté, čárkovité až vejčitě kopinaté, na okraji většinou drsné, na bázi pochvaté. Květy jsou v květenstvích různého typu (vidlany, hrozny, laty, strboulovité svazečky), nebo jednotlivé. Kalich je trubkovitý, řidčeji úzce lahvicovitý nebo nálevkovitý, pětizubý, hustě žilnatý, na bázi s 1-3 páry podkališních listěnců; čepel korunních lístků zubatá, vroubkovaná, vyhlodaná nebo dřipená, vzácně celokrajná, lysá nebo na líci chlupatá a vousatá, červená, růžová nebo bílá, vzácně (u kulturních odrůd) žlutá; nehet zdéli nebo delší než kalich, bělavý nebo zelenavý; tyčinek 10; semeník jednopouzdrý, se dvěma čnělkami. Tobolka vejčitě válcovitá, vzácně vejcovitá, jednopouzdrá, zdéli nebo delší než kalich, otevírající se čtyřmi zuby. Semena štítkovitá, v obrysu nepravidelně obvejčitá nebo vejčitá, s oboustranně vyniklým středním žebrem, tmavohnědá. Embryo přímé. Rostliny jsou entomogamní (Kovanda 1990).

3. Mikroevoluční procesy v rodu *Dianthus*

3.1. Polyploidie

Polyploidii se rozumí přítomnost více než dvou chromozomových sad v genomu. Studium polyploidie, které zejména v posledních dvaceti letech zaznamenalo obrovské pokroky (Soltis et al., 2003), ukázalo, jak běžný je tento fenomén u rostlin. Polyploidizace je dnes uznávána jako jedna z hlavních hnacích sil speciace u rostlin (Soltis et al., 2009). Ke speciaci může tímto způsobem docházet sympatricky a takřka skokově (Briggs & Walters, 2001). Na mimořádný úspěch polyploidů (Comai, 2005; Hegarty & Hiscock, 2008) poukazuje i fakt, že podle posledních odhadů prodělaly všechny krytosemenné rostliny, s výjimkou bazálního druhu *Amborella trichopoda*, v minulosti nějakou polyploidní událost (Soltis et al., 2009). Tento poslední odhad tak nahradil strážlivější odhady, které byly v rozpětí 30-80% krytosemenných rostlin (Hegarty & Hiscock, 2008).

Běžným jevem je výskyt několika ploidních úrovní v rámci jednoho druhu (např. Burton & Husband, 1999; Baack, 2004; Suda et al., 2007). Nicméně ani výskyt více cytotypů v rámci jedné populace, jak se ukázalo, není žádnou výjimkou. Studie tak dokládají například případy sympatrického výskytu diploidů a jejich domnělých autotetraploidů (např. Zohary & Nur, 1959; van Dijk et al., 1992; Husband & Schemske, 1998). Mnohem vzácnější jsou studie uvádějící společný výskyt pouze, nebo z většiny, polyploidů (Kovanda, 1982; Keeler & Davis, 1999; Weiss et al., 2002; Halverson et al., 2008).

Právě koexistence více cytotypů v populaci a mechanismy, které umožňují udržení této vnitropopulační ploidní variability, představují v současné době velice atraktivní otázku. Přítomnost více ploidií v populaci může být přechodná, kdy jeden cytotyp vytěsňuje druhý (Levin, 1975; Baack, 2005), nebo dlouhodobá, díky reprodukční izolaci, která může dát i vznik novému druhu. Podle Levinova modelu „*minority cytotype exclusion*“ (Levin, 1975; van Dijk & Bakx-Schotman, 1997; Baack, 2005) bude, v nepřítomnosti hybridizace mezi dvěma cytotypy, frekvenčně minoritní cytotyp vyloučen z populace, je-li cizosprašný nebo neúplně samosprašný, protože trpí větším podílem neefektivního opylení. Imigrace pylu nebo semen minoritního cytotypu může, stejně jako samosprašení, redukovat nevýhodu minoritního cytotypu. Naopak reprodukční izolace cytotypů umožňuje existenci smíšených populací. Výčet prezygotických a postzygotických bariér mezi diploidy a tetraploidy

u *Chamerion angustifolium* podává Husband & Sabara (2004). K prezygotickým bariérám patří prostorová segregace (ekologická diferenciacie), odlišná doba kvetení (Petit & Thompson, 1997), vazba na opylovače, samoopylení a gametická selekce. K postzygotickým se pak řadí selekční tlak proti hybridům (Ramsey & Schemske, 1998) a inbrední deprese.

Polyploidizace bývá doprovázena morfologickými a fyziologickými změnami (Petit & Thompson, 1997), což může vést k odlišným ekologickým nárokům oproti diploidům a následné adaptaci cytotypů na odlišné ekologické niky (Mable, 2003), což usnadňuje společnou existenci obou cytotypů. Ekologická amplituda, a tedy i rozšíření, je většinou širší u polyploidů než u diploidů (Brochmann et al., 2004).

Základní chromosomové číslo rodu *Dianthus* je $x=15$ (Carolin, 1957). Podle odhadů chromosomová čísla vyšší než 14 (Grant, 1981) nebo 9 či 10 (Lewis, 1980) vypovídají o polyploidním původu daného druhu, a proto také mnohé diploidní druhy v tradičním pojetí mohou ve skutečnosti být starobylými polyploidy (Blanc & Wolfe, 2004). Také u rodu *Dianthus* se tedy můžeme domnívat, že chromosomové číslo $x=15$ nemusí být primárním, a že typy s původními počty již vyhynuly.

V rodu *Dianthus* je polyploidie velice rozšířená (Carolin, 1957; Kovanda, 1984). V sekci *Plumaria*, ke které přísluší také *Dianthus moravicus*, má velká část druhů dva nebo tři stupně ploidie, přičemž nejčastější jsou tetraploidi ($2n = 4x = 60$) a hexaploidi ($2n = 6x = 90$); diploidi jsou méně běžní (Weiss et al., 2002). Extrémním případem je *Dianthus broteri* Boiss. & Reuter, u kterého byli nedávno doloženi diploidi, tetraploidi, hexaploidi a, poprvé v této sekci, také dodekaploidi (Balao et al., nepublikováno). Smíšené cytotypové populace se u *Dianthus* sekce *Plumaria* také vyskytují (Kovanda, 1982; Kmet'ová, 1985; Weiss, 2002). Vzhledem k existenci vnitrodruhové a nezřídka i vnitropopulační variability v ploidním stupni, představují zástupci této sekce vhodnou modelovou skupinu pro řešení otázek týkajících se generování, udržení a evolučních důsledků genomové duplikace v přírodních podmínkách.

3.2. Hybridizace

V minulosti bylo studium hybridizace – křížení – soustředěno zejména na umělou mezidruhovou hybridizaci. Hybridizačními pokusy se botanici zabývali v souvislosti

s fenoménem pohlavnosti rostlin (např. J. G. Kölreuter a C. Linné) nebo biologického druhu. Dále bylo hybridizačních pokusů využíváno ve šlechtitelství. Velký přínos k poznání vnitrodruhové hybridizace měl G. Mendel, jemuž pokusy umožnily formulovat zákony dědičnosti (Briggs & Walters, 2001).

Hybridizace je dnes uznávána jako jeden z mechanismů generujících diverzitu a majících tedy zásadní význam pro evoluci druhů (Hegarty & Hiscock, 2005; Wissemann, 2006). Mezdruhovou hybridizací může docházet k saltační speciaci, přičemž prvním krokem této speciace je vytvoření reprodukčně-izolačních bariér mezi částmi populace (Flegr, 2005). Tyto bariéry mohou být vnější, díky heterogenitě a diskontinuitě prostředí, anebo vnitřní, a to prezygotické nebo postzygotické. K prezygotickým bariérám patří prostorová, časová (sezónní), etologická a morfologická izolace; k postzygotickým pak mortalita zygot, částečná či úplná neživotaschopnost hybridů a částečná či úplná sterilita hybridů (Flegr, 2005).

K hybridní speciaci může docházet dvěma způsoby: buď formou homoploidní speciace, při níž nedochází ke změně ploidie, nebo allopolyploidní speciace, při níž mají hybridi jinou ploidiu nežli rodiče (Hegarty & Hiscock, 2004). Allopolyploidizace v tomto druhém případě může být prostředkem k překonání genetického šoku v důsledku hybridizace; polyploidizací je totiž obnovena fertilita a funkční meióza (Wissemann, 2006). Vzhledem k vysokému počtu polyploidních událostí u krytosemenných rostlin se můžeme domnívat, že hybridizace formou allopolyploidie je velice častá. Známých případů homoploidní speciace je méně, částečně i kvůli obtížnosti jejich identifikace (Hegarty & Hiscock, 2004).

Cílené studium hybridizace vyvrátilo několik dogmat o hybridech, jakými jsou např. jejich domnělá vzácnost v přírodě, redukováná fertilita a fitness a intermediarita děděných znaků (Wissemann, 2006).

Mezdruhová hybridizace však může nové druhy nejen generovat, ale také ohrozit existenci již diferencovaných druhů, zvláště pak vzácných (Kothera et al., 2007). Kupříkladu asi 10% chráněných druhů z Britských ostrovů se kříží s blízce příbuznými druhy (Stace, 1975). Hybridizace může způsobit extinkci druhu dvěma způsoby (Wolf et al., 2001):

i) hybridy jsou sterilní a mají tedy nižší fitness než jejich rodiče. Svou přítomností však snižují počet možných partnerů pro rodičovské druhy, jejichž populační růst se tím zpomaluje a populace se zmenšuje („*demographic swamping*“),

ii) hybridy jsou fertily a jejich prostřednictvím tak může docházet zpětným křížením k přenosu genů mezi druhy (introgresivní hybridizace). Mají-li hybridy vyšší fitness než rodiče, mohou jednoho z nich nebo oba vytěsnit (Bleeker, 2007).

Wolf (2001) uvádí řadu ekologických a genetických parametrů, jež mají vliv na riziko extinkce v důsledku hybridizace:

- síla mezidruhových reprodukčních bariér,
- životaschopnost a fertilita hybridů,
- demografické stochastická,
- vnitřní struktura populací,
- stanovištní nároky,
- rychlost růstu populace,
- diverzita autoinkompatibilních alel,
- tlak herbivorů a patogenů

Počítačové simulace ukazují, že hybridizace je možná nejrychleji působící genetická hrozba pro ohrožené druhy; k extinkci může dojít za méně než 5 generací, na rozdíl od více než 100 generací v případě extinkce v důsledku naakumulovaných mutací (Wolf, 2001).

V rodu *Dianthus* se většina druhů může vzájemně křížit, v přírodě je tomu zabráněno zejména geografickou a ekologickou izolací jednotlivých taxonů. Tam, kde však roste více druhů pohromadě, je hybridizace poměrně častá (např. v Pyrenejích; Tutin et al., 1964). V seznamu hybridů z Velké Británie Stace (1975) uvádí 12 hybridů a to nejen z Britských ostrovů, ale i jiných částí Evropy (Stace, 1975). V Květeně ČR najdeme celkem 4 hybridy, přičemž nejčastějším je kříženec *D. armeria* L. x *deltoides* L. (Kovanda, 1990).

3.3. Geografická izolace

Speciace nemusí probíhat jen skokově, jako tomu bývá v případě polyploidizace či hybridizace, ale také postupně. K postupné (graduální) speciaci může docházet u allopatrických populací, tedy populací geograficky izolovaných, jež dříve tvořily jednu populaci nebo se z ní odštěpily.

Geografická izolace mezi populacemi může vzniknout různými způsoby: i) ponořením pevninských mostů, ii) dálkovým přenosem na „ostrovy“, a to jak oceánické tak na izolované horské vrcholy, bezodtoká jezera či horninové výchozy se zvláštními podmínkami prostředí,

jakými jsou např. hadce, iii) extinkcí intermediárních populací nebo iv) z dlouhodobějšího hlediska kontinentálním driftem a s ním spojenými horotvornými procesy (Briggs & Walters, 2001).

Samotná izolace populací postačuje k jejich diferenciaci vlivem náhodných procesů, genetického driftu a mutací. Často se však populace izolací dostávají do ekologicky odlišných prostředí, kde působí různé selekční tlaky; selekce tak může proces speciace ještě urychlit (Coyne & Orr, 2004).

Předpokladem allopatrické speciace je absence genového toku mezi izolovanými populacemi. Podle matematických modelů i malý počet migrantů může proces diferenciaci populací silně zpomalit nebo úplně zastavit (Coyne & Orr, 2004).

Existuje jen málo přímých důkazů postupné allopatrické speciace, vzhledem k časovému měřítku v řádu stovek generací. Diferenciaci populací však můžeme zastihnout v různých stádiích, podle stáří izolace. Diferenciace tak mohla dospět od stádia ekotypů po poddruhy a druhy (Briggs & Walters, 2001).

Dianthus carthusianorum, jehož čtyři české poddruhy se vyskytují kromě nížin, kde mají široký kontinuální areál, také izolovaně v horách či na hadcích, se zdá být proto dobrou modelovou skupinou pro studium postupné speciace.

4. Endemismus v České republice

Za endemický se považuje taxon, který je svým areálem vázaný na určitou oblast, mimo kterou se přirozeně nevyskytuje. Frekvence endemismu je všeobecně závislá na geologickém stáří daného území, na jeho velikosti, na stáří jeho izolace a na tom, zda klimatické změny umožnily přežití starobylých druhů (Hendrych, 1984). Velké množství endemitů tak najdeme zejména na ostrovech a v pohorích. Ve střední Evropě je endemických druhů poměrně málo a jsou omezené zejména na Alpy a Karpaty (Krahulec, 2006).

V České republice roste okolo 20 a 30 endemických taxonů, v závislosti na taxonomickém pojetí. To se totiž často liší, neboť většinou se jedná o taxony evolučně poměrně mladé, které vznikly až v průběhu čtvrtohor a ne vždy tedy bývají odlišovány od jejich nejbližších příbuzných. Nejvíce jsou endemity zastoupeny v rodech *Sorbus* a *Hieracium*, zejména kvůli jejich apomiktickému způsobu rozmnožování.

Dianthus arenarius subsp. *bohemicus* je jedním z mála našich endemitů rostoucích v nížinách. Další endemity jsou vázány na hadcový podklad - mezi nimi figuruje také jeden hvozdík, subendemický *Dianthus cartusianorum* subsp. *capillifrons*; jiné jsou známé ze skalnatých údolí řek, mimo jiné i *Dianthus moravicus*. Konečně nejpočetněji jsou domácí endemické taxony zastoupeny v horách, kde najdeme i *Dianthus carthusianorum* subsp. *sudeticus* (Krahulec, 2006).

5. Endemické druhy hvozdíků české květeny

Českými hvozdíky se jako první podrobně zabýval F. A. Novák v několika monografických pracích (Novák 1921a, 1926, 1927a, 1927b) a nověji pak M. Kovanda, který také popsal dva endemické taxony, *Dianthus carthusianorum* subsp. *sudeticus* (1980) a *D. moravicus* (Kovanda, 1982).

V České republice se přirozeně vyskytuje celkem 8 druhů hvozdíků (Novák, 1921; Kovanda, 1990): *Dianthus deltoides* L. (hvozdík kropenatý), *D. superbus* L. (h. pyšný), *D. lumnitzeri* Wiesb. (h. Lumnitzerův), *D. gratianopolitanus* Vill. (h. sivý), *D. arenarius* L. (h. písečný), *D. armeria* L. (h. svazčitý), *D. carthusianorum* L. (h. kartouzek), *D. moravicus* Kovanda (h. moravský). Nejvíce rozšířené jsou druhy *D. deltoides* a *D. carthusianorum*. Další druhy, které u nás můžeme potkat, jsou zde nepůvodní a bývají pěstované.

5. 1. *Dianthus moravicus* Kovanda – hvozdík moravský

5. 1. 1. Historie

Dianthus moravicus býval dříve zahrnut do druhu *Dianthus gratianopolitanus* Vill. Jako samostatný druh ho popsal až v roce 1982 M. Kovanda při taxonomické revizi hvozdíku sivého (Kovanda, 1982). Holub tento taxon uznává pouze jako poddruh hvozdíku sivého – *Dianthus gratianopolitanus* Vill. subsp. *moravicus* (Kovanda) Holub (Čeřovský & Grulich, 1999).

Dianthus gratianopolitanus patří do sekce *Plumaria*, což je skupina hvozdíků s hluboce dřípenými korunními lístky. Právě v tomto znaku se však hvozdík sivý liší od zbytku druhů této sekce - jeho korunní lístky jsou jen zubaté. Přestože roste na různých substrátech a má poměrně široký disjunktní areál, jedná se o druh poměrně homogenní,

s malou morfologickou variabilitou, a tedy jen s malým počtem intraspecifických taxonů, v hodnotě variet. Tato skutečnost vedla M. Kovandu k vyčlenění populace hvozdíků rostoucích na jižní Moravě, při východní hranici areálu hvozdíku sivého, které se od typických rostlin nápadně lišily. Odlišnosti těchto populací si všiml už Novák (1926).

5. 1. 2. Popis

Vytrvalá, hustě trsnatá, sivozelená bylina se silným primárním kořenem a plazivým, větveným oddenkem. Lodyha je krátce vystoupavá nebo přímá, (5-)10-18(-25) cm vysoká, 1-2(-3)květá, oblá, lysá, s 3-4(-6) lodyžními články a nevýraznými uzlinami. Listy jsou čárkovité až úzce trojúhelníkovité, v horní třetině zúžené, špičaté, kratší než lodyžní články; pochvy jsou 1,5-2,0 mm dlouhé. Květy jsou vonné. Podkاليšní listénce jsou 4, eliptické až okrouhle vejčité, vnitřní většinou s krátkou nasazenou špičkou, bylinné, většinou červenofialově naběhlé. Kalich je trubkovitý, (15-)17-20(-24) mm dlouhý, více či méně hladký, lysý, zelený, červenofialově naběhlý; zuby jsou trojúhelníkovité, špičaté nebo zašpičatělé, vzácně tupé, většinou bez blanitého lemu, více či méně celokrajné; čepel korunních lístků je obvejčitá až okrouhlá, k bázi klínovitě zúžená, zastřižovaně zubatá až dřipená, (11-)12-15(-17) mm dlouhá, červená nebo růžová, na líci ve střední části chlupatá, nehet je poněkud delší než kalich. Tobolka je více či méně zdéli kalicha nebo poněkud delší. Semena jsou 2,6-3,2 mm dlouhá. (Kovanda, 1990)

(viz obr. 1 v příloze)

5. 1. 3. Variabilita a příbuzenské vztahy

Tento druh je morfologicky stálý, jeho variabilita je taxonomicky nevýznamná.

Morfologickými znaky se *Dianthus moravicus* řadí do blízkosti komplexu *Dianthus plumarius* L., zejména pak *Dianthus lumnizeri* – hvozdík Lumnitzerův (Kovanda, 1982).

5. 1. 4. Biologie a ekologie

Hvozdík moravský roste na skalách a skalnatých svazích, zejména při horním okraji hluboce zaříznutých říčních údolí, ve výškách 240-460 m n. m. Dává jistou přednost severní expozici, ale vzhledem k malému počtu lokalit se může jednat o náhodu. Rostlina není vázána na specifický podklad; roste na vápnitých slepencích, granodioritech, granulitu a rule (Kovanda, 1982, 1990; Čerovský & Grulich, 1999).

Vytváří husté polštáře s přezimujícími listnatým lodyhami. Rozsáhlé trsy se mohou rozpadat na více jedinců. Silný hlavní kořen může pronikat hluboko do skalních spár (Čeřovský & Grulich, 1999). Roste na otevřených nezastíněných stanovištích, kde nemá příliš velkou konkurenci.

Kvete v květnu až červnu (vzácně i v září), v průběhu léta dozrávají semena. Opylovači jsou různé druhy hmyzu. Produkce semen bývá snižována škůdci a jejich klíčivost omezena periodickým vysycháním půdního povrchu; rostlina se tak nejčastěji šíří vegetativně (Rybka & Tichý 2005).

Fytocenologicky se řadí k pionýrským rostlinám svazu *Allyso-Festucion pallensis*, *Seslerio-Festucion duriusculae* a *Festucion valesiaca* (Kovanda, 1982, 1990).

5. 1. 5. Rozšíření

Dianthus moravicus je reliktním endemitem jihozápadní Moravy, kde roste na sedmi lokalitách v údolích řek Dyje (Růžový vrch u Chvaltic), Želetavky (PR Suché skály u Lubnice), Rokytne (Florián a Buben u Moravského Krumlova a Tábor u Rokytne) a Jihlavy (PP Pekárka, Červená skála u Moravských Bránic; viz obr. 2 v příloze). Jsou známy také dvě zaniklé lokality: Křížová hora u Moravského Krumlova a Baba u Budkovic (Rybka & Tichý 2005).

Nelze vyloučit jeho případné nalezení v sousedním Rakousku.

5. 1. 6. Karyologie

Pro *Dianthus moravicus* najdeme v literatuře dva různé cytotypy, tetraploidy ($2n = 4x = 60$) a hexaploidy ($2n = 6x = 90$). Kovanda uvádí jak čistě tetraploidní a hexaploidní populace, tak i dvě populace smíšené (Kovanda, 1982, 1984). Další zdroj uvádí pouze hexaploidy (Weiss et al., 2002); autoři však zjišťovali chromosomové počty pouze u dvou populací a u obou se výsledky lišily od údajů Kovandy.

Tab. 1: stupně ploidie populací hvozdíku moravského udávané v literatuře

Lokalita	2n (Kovanda 1982)	2n (Kovanda 1984)	2n (Weiss et al. 2002)
U kaple sv. Floriána	60	-	90
Tábor	-	60	90
Pekárka	60	-	-

Červená skála	60, 90	-	-
Růžový vrch	90	-	-
Lubnice, údolí říčky Želetavka	60, 90	-	-
Buben	-	-	-

5. 1. 7. Ohrožení a ochrana

Rostlina není nijak významně ohrožena. Jistou hrozbu představují skalničkáři, zarůstání některých lokalit akátem či těžba kamene. V PP Pekárka došlo v rámci managementu k odstranění náletu dřevin, především akátu (Rybka & Tichý, 2005).

Hvozdík moravský je zákonem chráněný jako kriticky ohrožený druh. V červeném seznamu ČR je v kategorii silně ohrožený (Procházka, 2001). Tento druh je také součástí soustavy NATURA 2000 (Rybka et al., 2004)

5. 2. *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* – hvozdík písečný český

5. 2. 1. Historie

První údaj o tomto hvozdíku by mohl být z roku 1852 v Opitzově seznamu rostlin květeny české (Opitz, 1852), kde je zmíněna rostlina jménem *Plumaria vulgaris* se synonymem *Dianthus plumarius*, avšak bez bližšího popisu. Jako *D. plumarius* označil hvozdík rostoucí u Roudnice n. L. také Čelakovský, jehož na rostlinu upozornil amatérský botanik K. Polák. Zpráva o této nové rostlině pro českou květenu je v časopise Vesmír z roku 1896 (Polák, 1896). Pod tímto názvem zůstal hvozdík až do roku 1915, kdy ho F. A. Novák zařadil do druhu *Dianthus arenarius* jako varietu *bohemicus* (Novák, 1915, 1916).

5. 2. 2. Popis

Jedná se o vytrvalou bylinu, vytvářející husté trsy čárkovitých sivozelených listů. Má silný kulovitý primární kořen přes půl metru dlouhý a plazivý větvený oddenek. Vonné květy, nejčastěji po jednom, zřídka i po dvou nebo třech, jsou na přímé, oblé, článkované, kolem 10 cm vysoké lodyze s nevýraznými uzlinami. Podkališní listénce jsou obvejčitě kopinaté až vejčitě, více či méně špičaté, zašpičatělé až krátce osinaté. Kalich je trubkovitý, někdy od báze k vrcholu mírně zúžený, (24-)25-28(-30) mm dlouhý, zelený nebo fialově naběhlý; zuby

jsou trojúhelníkovité, špičaté až zašpičatělé, s blanitým, jemně brvitým lemem. Čepel korunních lístků je v obrysu obvejčitá až okrouhlá, k bázi klínovitě zúžená, do poloviny a hlouběji dřípená v úzké, rovněž dřípené (4-8 mm dlouhé) úkrojky. Koruna je 13-15 mm dlouhá, bílá, při bázi často zelená a tamtéž chlupatá. Tobolka je přibližně o čtvrtinu delší než kalich. Semena jsou 2,3-2,7 mm dlouhá (Kovanda, 1990).

(viz obr. 3 v příloze)

5. 2. 3. Variabilita a příbuzenské vztahy

Dianthus arenarius patří do skupiny hvozdíků s dřípenými korunními lístky, sekce *Plumaria*.

V rámci druhu *D. arenarius* rozlišil Novák ve své monografii o postglaciálních druzích ze sekce *Plumaria* celkem čtyři regionálně vikarizující variety: var. *borussicus* Vierh., která má největší areál zahrnující severní a severovýchodní Evropu až po Volhu, var. *suecicus* Novák, rostoucí v jižním Švédsku, Finsku a na poloostrově Kola, var. *glaucus* Blocki, rostoucí na západní Ukrajině a var. *bohemicus* Novák, která je českým endemitem (Novák, 1927b). Dnešní pojetí druhu *D. arenarius* se od dob jeho zpracování Novákem příliš nezměnilo; variety však byly povýšeny na poddruhy, jelikož mají vlastní ekologickou charakteristiku a jeví zřetelnou tendenci k morfologické diferenciaci (Kovanda, 1986). Přibyl zároveň ještě jeden poddruh, *D. arenarius* subsp. *pseudoserotinus* z Ukrajiny. Nováková var. *suecicus* je podle dnešní klasifikace ssp. *arenarius*, var. *glaucus* je ssp. *pseudoserotinus* (Zapal) Tutin a ssp. *pseudosquarrosus* (Novák) Kleopow (Tutin, 1964; Meusel et Mühlberg, 1971-1978).

Jako vývojové centrum druhu *D. arenarius* uvádí Novák západní Ukrajinu a severní Rumunsko, kde vznikl v postglaciálu, a odkud se šířil na sever za ustupujícími ledovci. Do Čech pronikl Lužickou nebo Broumovskou kotlinou. Později, vlivem méně příznivých podmínek, na mnoha místech vyhynul a v České republice se tak dnes vyskytuje pouze u Roudnice n. L. Jedná se o postglaciální relikv sarmatské květeny (Novák, 1927b). Migrační cesta hvozdíku písečného a jeho šíření do Čech je však prozatím spekulací, která nebyla potvrzena, ovšem ani vyvrácena moderními metodami (Kovanda, 1986; Čerovský, 1992).

Nejbližší příbuzný našemu českému hvozdíku je *D. arenarius* subsp. *borussicus*, od něhož se liší nejčastěji jednokvětými lodyhami, sivými listy a ostřeji ukončenými podkališními listenci.

Variabilita samotného poddruhu *bohemicus* je velmi malá, vzhledem k malému areálu rozšíření. Na některých rostlinách se vyskytují na bázi korunních lístků červené skvrny, jiné mají zase růžové květy (Toman, 1986; Bělohoubek, 2008; viz obr. 4 a 5 v příloze).

5. 2. 4. Rozšíření

Dianthus arenarius subsp. *bohemicus* je endemitem malého území českého termofytika. Roste v Polabí u Roudnice nad Labem na písčítých stráních na jedné původní lokalitě u obce Kleněč a na jedné uměle založené u Kyškovic (Bělohoubek, 2008; viz obr. 6 v příloze). Původní lokalita je chráněna jako Národní přírodní památka Kleněč. Dříve rostl také u Vražkova poblíž, a to dokonce hojněji než na lokalitě u Kleněče (Polák, 1896), ale tato lokalita zanikla v 50. letech minulého století v důsledku změn v obhospodařování a výsadbou dřevin (např. Kovanda, 1986).

Lokalita u Kleněče se rozkládá na jihozápadně orientované písčité stráni ležící asi 250 m od obce v nadmořské výšce 200-220 m n. m. Podloží tvoří druhohorní sedimenty české křídové pánve (jíly, slíny), které jsou překryty čtvrtohorními štěrkopíský řeky Labe, tvořícími terasu podél potoka Čepel a vycházejícími v těchto místech na povrch (Bělohoubek, 2008). Hvozdík zde roste v rozvolněných trávnících. Při posledním monitoringu v červnu 2008 čítala populace asi 1400 jedinců. Na lokalitě u Kyškovic roste 15 trsů hvozdíku (www.zachranneprogramy.cz).

5. 2. 5. Biologie a ekologie

Jedná se o světlomilný druh rostoucí ve společenstvech otevřených trávníků písčín a písčítých půd. Jde tedy o psamofyt.

Kvete od června do srpna a podruhé pak ještě v září (Kovanda, 1990).

Rostlina se množí generativně i vegetativně. V kultuře mají semena dobrou klíčivost, nicméně semenáčky nejsou v zapojeném porostu schopny se uchytit v konkurenci s travinami a ruderálními druhy. Schopnost šíření semen je silně omezená (Kovanda, 1986; Bělohoubek, 2008). Rostlina je entomogamní.

Diagnostický druh svazu *Koelerion glaucae* (Kovanda, 1990).

5. 2. 6. Karyologie

2n=60 (Kovanda, 1984)

5. 2. 7. Ohrožení a ochrana

Po upuštění od tradičního obhospodařování (pastvy) byly plochy ve 40 letech 20. století osázeny akátem a borovicí. Tyto stanovištní změny a těžba šterkopísku měly za následek prudký úbytek jedinců a zánik lokality u Vražkova, kde byl hvozdík naposledy zaznamenán v roce 1955. Absencí managementu, zejména pastvy, dochází k zapojení porostu, ve kterém semena hvozdíku špatně klíčí a populace stárne (Bělohoubek, 2008). Na konci 90. let minulého století tak bylo u Klenče zaznamenáno pouze okolo 200 většinou starých trsů.

V 70. letech 20. stol. probíhaly na lokalitě asanační práce formou odstraňování nežádoucích náletových dřevin, od 80. let pak ještě následným chemickým ošetřením, které zabraňuje zmlazování. Další management probíhá také v podobě likvidace konkurenčních expanzivních druhů kosením a odplevelováním a v podobě výsevu. I přes kácení představuje akát, díky semenné bance, stále velkou hrozbu. Nejvhodnějším typem managementu by byla pastva; v současné době však lokalita vypásána není (Bělohoubek, 2008).

Nejefektivnějším zásahem bylo jednorázové stržení drnu na ploše 30x40 metrů v roce 1999. Po tomto zásahu se populace rozrůstala a zmlazovala, díky uchycení semenáčků v disturbovaném porostu. Počet jedinců tak stoupal z 200 na počátku 90. let přes 830 v roce 2005 (Bělohoubek, 2008) až na 1400 podle posledních zpráv (www.zachranneprogramy.cz).

V roce 1987 bylo vysazeno na stráni u Kyškovic pět rostlin, z nichž v roce 2005 přežívala jediná, na ploše asi 30x30 cm. Poslední monitoring z roku 2008 udává již 15 jedinců.

Biologií druhu a jeho rozmnožováním se zabýval M. Toman v rámci rozsáhlého průzkumu v letech 1968-1973. Od roku 1995 pracovníci AOPK ČR (středisko v Ústí n. L.) pravidelně kontrolují lokalitu u Klenče a studují ekobiologii druhu a vliv managementu na jeho populaci (Bělohoubek, 2008).

Rostlina je také ohrožena činností herbivora, nejspíše nosatce *Hypera arator*, jež vykousává poupata a zabraňuje tak zrání semen (Vilímová, 1990).

Hvozdík písečný český je v ČR chráněn v kategorii kriticky ohrožených druhů, pod stejným stupněm ohrožení je uveden i v červeném seznamu cévnatých rostlin (Procházka, 2001). Rostlina je chráněná také na mezinárodní úrovni.

5. 2. 8. Hybridizace

Už Novák si všiml, že hvozdík písečný český se kříží s hvozdíkem kartouzkem (*Dianthus carthusianorum*), který roste poblíž, v místech, kde na povrch vystupuje opuka (Novák, 1927b). Křížence označil jako *Dianthus carthusianorum* x *arenarius* var. *bohemicus*. Dále se v literatuře objevují názvy hvozdík Lucasův (*Dianthus* x *lucae* Aschers.) či *Dianthus* x *novakii* (Graebn.) Novák.

Vzhledem k tomu, že hybridy se vyskytují v populaci hvozdíku písečného českého, Novák usuzuje, že tento hvozdík je matečnou rostlinou a hvozdík kartouzek otcovskou. Hybrid se více podobá hvozdíku písečnému českému, vzácněji se jedná o hybrid intermediární. Znaky *D. carthusianorum* se nejnápadněji projevují v narůžovělé barvě koruny (Novák, 1927b; viz obr. 4 v příloze). Dále byli pozorováni jedinci s červenou skvrnou při bázi korunních lístků, i u nich se může jednat o hybridy (viz obr. 5 v příloze).

Mezidruhová hybridizace představuje další potenciální nebezpečí oslabení a genetického znehodnocení, už tak kriticky ohroženého, klenečského hvozdíku (Čeřovský, 1992).

5.3. *Dianthus carthusianorum* – hvozdík kartouzek

5. 3. 1. Popis

Hvozdík kartouzek je vytrvalá, ± trsnatá bylina se ztlustlým, chudě větveným kořenem s vícehlavým oddenkem. Lodyha je přímá nebo krátce vystoupavá, (5-)15-60(-70) cm vysoká, nevětvená, alespoň v horní části hranatá, lysá nebo vzácně v dolní polovině krátce chlupatá, se 4-6 lodyžními články. Listy jsou čárkovité až čárkovitě kopinaté, lodyžní 2-8(-12) cm dlouhé, 0,5-5,0(6,0) mm široké, na okraji drsné, na ploše lysé nebo vzácně krátce chlupaté, špičaté; pochvy jsou 8-19 mm dlouhé. Květenství je strboulovité, 2-10(-15)květé; listeny jsou bylinné až blanité nebo kožovité, kopinaté, dlouze osinaté. Květy jsou přisedlé nebo kratičce stopkaté, nevonné. Podkališní listénce jsou vejčité nebo obevejčité, dlouze osinaté, kožovité, hnědé, zděli ½-⅔ kališní trubky. Kalich je trubkovitý, 12-18 mm dlouhý, lysý, zelený, světle hnědý, červenohnědý nebo fialově hnědý, s trojúhelníkovitými, špičatými zuby; čepel korunních lístků klínovitá, nahoře nepravidelně hrubě zubatá nebo vyhlodávaná, (5-)7-12(-15) mm dlouhá, růžová až tmavočervená, na líci ± chlupatá. Tobolka je ± zděli kalicha nebo nepatrně delší. Semena 1,9-2,2 mm dlouhá. (Kovanda, 1990).

5. 3. 2. Variabilita a rozšíření

Dianthus carthusianorum je taxonomicky značně složitý druh vzhledem k veliké variabilitě, ekologické plasticitě a širokému areálu rozšíření. Tento druh je proto dále členěn na různé intraspecifické jednotky, do jisté míry sporné. Variabilita druhu se většinou nezdá být v korelaci s nějakým geografickým rozšířením (Tutin et al., 1964). Dobře rozlišitelné taxony se vyskytují zejména v Alpách, balkánské kartouzky byly dokonce rozděleny do druhů, avšak v nížinách je variabilita tohoto hvozdíku mnohem více kontinuální a rozdíly mezi populacemi jsou tak méně rozeznatelné (Kovanda, 1980).

Hvozdík kartouzek je evropským endemitem. Roste od Pyrenejí po Bělorusko a Rumunsko, na severu po jižní Belgii a polské Pobaltí, na jihu po Alpy (Kovanda, 1990).

Na území České republiky je tento hvozdík nejběžnějším zástupcem svého rodu, vyskytuje se zde celkem ve čtyřech poddruzích: nominální subsp. *carthusianorum* (h. k. pravý, viz obr. 7 v příloze), subsp. *latifolius* (h. k. široolistý), endemické subsp. *sudeticus* (h. k. sudetský, viz obr. 8) a subendemické subsp. *capillifrons* (h. k. hadcový, viz obr. 9).

5. 3. 3. Karyologie

Hvozdík kartouzek je diploidní ($2n = 30$).

5. 3. 4. Diferenční znaky poddruhů v české květeně

Jednotlivé poddruhy se mezi sebou liší v barvě květu, trsnatosti a šířce lodyžních listů (Vinter et al., 2001). Diferenční znaky shrnuje do následující tabulky (zpracováno podle Kovanda, 1990):

	Výška lodyhy (cm)	šířka dolních lodyžních listů (mm)	květenství (počet květů)	barva podkališních listenců	délka čepele korunních listků (mm)	barva kalichu	barva koruny
subsp. <i>carthusianorum</i>	(5-)15-40	1,6-2,8(-4)	(2-)3-7(-12) ± volně	světlehnědé -tmavohnědé	(5-)8-11 (-12)	-	jasně červená
subsp. <i>latifolius</i>	(15-)25-60 statná	(2,3)-2,9-4,3 (-5,2)	(4-)5-12(-15) ± silně stažené	žlutohnědé -červenohnědé	(6-)7-9(-11)	-	tmavě červená
subsp. <i>capillifrons</i>	(5-)12-25(-30)	1,2-2,5(-2,9)	2-5 volně	světle hnědé	7-9(-10)	zčásti zelený, jinak fialově	růžová

						naběhlý	
subsp. <i>sudeticus</i>	15-25(-30)	(1,5-)1,8-2,6 (-3,2)	2-4(-5) volné	slámově žluté -hnědé	(11-)12- 14(-15)	hnědavě purpurový	růžová

5. 3. 5. *D. carthusianorum* subsp. *carthusianorum*

- Rozšíření

U nás se tento poddruh vyskytuje hojně v teplejších oblastech Čech, na jižní a východní Moravě je vzácnější, v Předšumaví a v jihočeských pánvích je velmi vzácný (Kovanda, 1990).

- Ekologie a biologie

Roste na výslunných skalách a svazích, na suchých trávnících, skalních stepích a lesních okrajích, v pásmu od nížin do podhůří. Vyskytuje se na suchých, mělkých, skeletovitých, hlinitých, písčítých nebo sprašových půdách se zásaditou, řidčeji neutrální nebo slabě kyselou reakcí (Kovanda, 1990).

Kvete v červnu až září.

5. 3. 6. *D. carthusianorum* subsp. *latifolius*

- Rozšíření

Hojněji roste na východní Moravě, vzácněji ve střední a severní Moravě od nížiny do podhorského stupně. Centrem rozšíření jsou Bílé Karpaty (Kovanda, 1990; celkové rozšíření viz mapa na obr. 10 v příloze).

- Ekologie a biologie

Tento taxon roste na mezofilních loukách a pastvinách, stepích a lesostepích. Vyhledává hluboké, bohaté, hlinité nebo jílovité půdy, často vápnitě se zásaditou nebo neutrální reakcí.

Kvete v červnu až září.

5. 3. 7. *D. carthusianorum* subsp. *capillifrons*

- Rozšíření

Tento poddruh má na rozdíl od předešlých dvou taxonů nesouvislý areál. Roste na lokalitě zvané Na hadcích 1 km od Raškova (severní Morava) na zalesněných stráních, ve výšce 550 m n. m., dále pak na hadcích mezi Křemží a Dívčím kamenem (jižní Čechy), na Borovsku u Trhového Štěpánova a pravděpodobně také na hadcích u Mladé Vožice. Mimo

náš stát roste také v Rakousku (ve Štýrsku a Burgenlandu), odkud byl popsán v roce 1889 Borbásem (Vinter et al., 2001; viz mapa na obr. 10 v příloze). Jedná se o kriticky ohrožený taxon (Procházka, 2001).

- Ekologie a biologie

Tento hvozdík se vyskytuje jak na výslunných travnatých stráních a skalkách, tak i na stinnějších stanovištích v borových lesích (Kolář & Vít, 2008). Roste výhradně na hadci. Hadec (serpentinit) je hornina charakteristická nízkým obsahem základních prvků (dusík, fosfor, hořčík a vápník) a naopak vysokým obsahem železa, hořčíku, manganu a těžkých kovů. Hadcové podloží má obvykle specifické druhové zastoupení, odlišné od okolního a s vyšším počtem endemických taxonů.

Kvete v červnu až červenci.

5. 3. 8. *D. carthusianorum* subsp. *sudeticus*

- Historie

Tento endemický poddruh Velké Kotliny v Hrubém Jeseníku byl popsán až v roce 1980 M. Kovandou. Dříve byly hvozdíky z Velké Kotliny zahrnovány do subsp. *latifolius*. Jejich odlišností si všimli botanice již dříve, ale jako samostatný poddruh byly oddělovány právě až od roku 1980. Kovanda považuje za podstatný znak světlejší (růžovou) barvu koruny a poukazuje na skutečnost, že horské rasy hvozdíku kartouzku, ke kterým patří i subsp. *latifolius*, mají bez výjimky tmavší korunu, z čehož se právě sudetský hvozdík vymyká (Kovanda, 1980).

- Příbuzenské vztahy a původ

Kovanda ve své práci diskutuje také příbuzenské vztahy a možný původ tohoto hvozdíku. Dává jej do příbuzenstva s var. *alpestris* (Neilr.) Hegi z východních Alp, s níž je spojen přechodnými typy. Morfologické přechody jsou známy také mezi subsp. *latifolius* a subsp. *carthusianorum*, ale nikoli mezi subsp. *sudeticus* a subsp. *latifolius*. Subsp. *sudeticus* se na své lokalitě se subsp. *latifolius* nestýká; tento poddruh, ačkoli jinde typicky horský, se vyskytuje v nížinách Slezska, ale v Hrubém Jeseníku chybí (Kovanda, 1980).

Jako jedna možnost vzniku se tedy jeví diferenciaci některého alpského kartouzku, jenž by kolonizoval východní Sudety během některé z dob ledových. Vznik ze subsp. *latifolius* či subsp. *carthusianorum* se zdá méně pravděpodobný (Kovanda, 1980).

- Variabilita

Tento poddruh se jeví jako velice homogenní, nevykazuje významnější variabilitu.

Podle Kovandy netvoří hybridy, ačkoli se jeho areál překrývá s *D. deltoides* a *D. superbis*, se kterými je *D. carthusianorum* schopný se křížit (Kovanda, 1980).

- Rozšíření

Hvozdík kartouzek sudetský je endemitem Velké kotliny v Hrubém Jeseníku (viz mapa na obr. 10 v příloze), kde roste na Podpěrově skále, na skalách Vitáskovy rokle, v krátkostébelných nivách u Petříkovi skály, na skalách Schubeho zářezu a na Lausově stupni (Procházka et al., 1999). Velká kotlina je nejbohatší lokalitou cévnatých rostlin u nás (asi 350 druhů podle údajů z roku 1980), z nichž některé jsou endemické (Kovanda, 1980).

Populace čítá jen několik desítek jedinců (asi 150), ale zdá se být stabilní, je však poškozována introdukovanými kamzíky (Procházka et al., 1999).

Tento taxon, rostoucí v NPR Praděd a CHKO Jeseníky, je zvláště chráněný a kriticky ohrožený (Procházka, 2001).

- Ekologie a biologie

Ve Velké kotlině roste hvozdík na hlavní lavinové dráze od 1160 do 1340 m n. m. Roste na slunných skalách, jižně a jiho-východně orientovaných a tvořených převážně grafitickými fylity, v nichž se občas vyskytují vložky karbonátových břidlic (Kovanda, 1980; Procházka et al., 1999).

Kvete v červenci až srpnu.

6. Otevřené otázky u českých endemických hvozdíků

6.1. Ploidní variabilita u *Dianthus moravicus*

Weiss et al. (2002) se zabývali ploidní variabilitou 8 taxonů ze sekce *Plumaria*, k níž hvozdík moravský náleží. Studované populace byly buď tetraploidní, hexaploidní nebo smíšené. Nicméně z dostupných dat nebylo možno říct, který typ selekce, zda směřovaná (jeden cytotyp časem převládne) či rovnovážná (oba cytotypy mohou existovat společně), ve smíšených populacích působí.

Studiu smíšených populací byla dosud věnována pouze malá pozornost a nejsou tedy známy odpovědi na četné otázky:

- jaký je původ polyploidů a smíšených populací?

- jaká je prostorová distribuce jednotlivých cytotypů (mezi populacemi a uvnitř populací)? Jaké faktory ovlivňují zjištěné rozložení (mikrostanovištní podmínky, rozdílná kompetitivní schopnost cytotypů apod.)? Mění se četnost a distribuce ploidií v průběhu času?

- do jaké míry jsou ploidní úrovně vzájemně reprodukčně izolované? Jaké mechanismy se na izolovanosti podílejí (prezygotické bariéry zahrnující ekologickou a reprodukční izolaci a postzygotické bariéry)? Jak intenzivní je genový tok mezi cytotypy?

- liší se spektrum cytotypů vznikajících v přírodních podmínkách (za působení selekčního tlaku) a v kultuře?

- existuje morfologická diference mezi cytotypy?

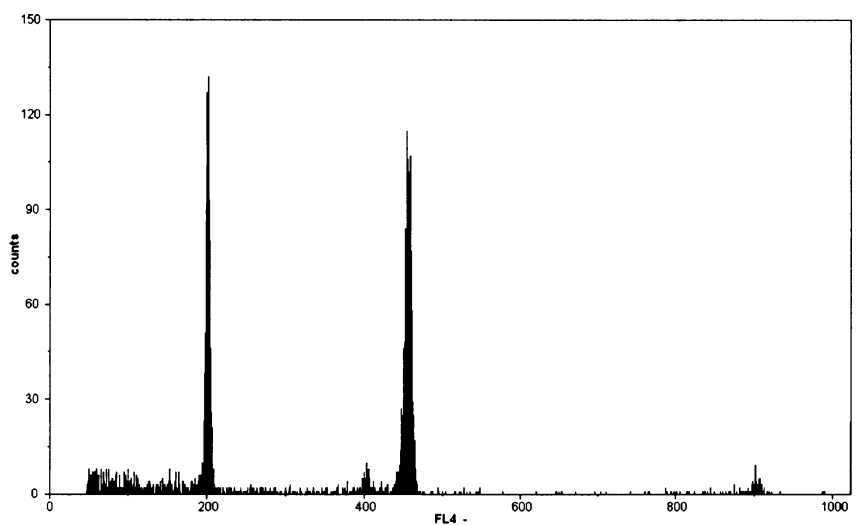
Jedinou dostatečně doloženou skutečností o smíšených populacích hvozdíku moravského je to, že nebyli nalezeni dospělí kříženci obou majoritních cytotypů. Pentaploidní hybridi nebyli pozorováni ani u dalších příbuzných taxonů sekce *Plumaria*, přestože se jedná o rostliny cizosprašné (Kovanda, 1982; Kmet'ová, 1985; Weiss et al., 2002). To by mohlo znamenat, že pentaploidi jsou buď neživotaschopní, zcela nebo částečně sterilní nebo kompetičně slabší než rodičovské cytotypy.

Weiss et al. (2002) diskutují možné původy polyploidů ze sekce *Plumaria* a jako nejpravděpodobnější scénář vzniku považují autopolyploidii (smíšené cytotypové populace by tedy představovaly primární hybridní zóny), minimálně v případě hexaploidů.

Dále tetraploidní a hexaploidní cytotypy ze sekce *Plumaria* nejeví uvnitř populací ani mezi populacemi jakoukoli geografickou strukturu (Kovanda, 1982; Kmet'ová, 1985; Weiss et al., 2002), nebo nebyla prostorová diference v důsledku příliš malého počtu vzorků dosud odhalena.

Důležitým metodickým přístupem pro studium ploidní variability je průtoková cytometrie. Jako pilotní průzkum jsem pro optimalizaci metodiky průtokové cytometrie pro hvozdíky (výběr vhodného interního standartu a izolačních pufrů) stanovila stupeň ploidie rostlin z lokality „u kaple sv. Floriána“. Jak již bylo výše uvedeno, u této lokality se údaje o stupni ploidie v literatuře rozcházejí. Analýzy bylo možné provést pro více jedinců najednou a výsledkem byly dobře interpretovatelné píky. Všechny vzorky, sbírané na této lokalitě, představovaly hexaploidní rostliny, což je v souladu s výsledky Weiss et al. (2002).

Obr.: Výstupy z průtokového cytometru (píky představují standart a hexaploidní hvozdík)



6. 2. Mezidruhová hybridizace *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*

Přestože jsou kříženci mezi hvozdíkem písečným českým a hvozdíkem kartouzkem zmiňováni již téměř sto let, dosud nebyla jejich přítomnost nikdy cytologicky potvrzena. Stejně tak neexistují odhady o frekvenci hybridů.

Ačkoli vlivy stanovištních změn na NPP Kleneč jsou dnes již poměrně dobře podchyceny managementem a velikost populace se tak zvětšuje, možné riziko hybridizace nebylo dosud zkoumáno. Přitom křížení s hvozdíkem kartouzkem a případné další zpětné křížení hybridů s rodiči může způsobovat erozi genofondu a negativně působit tak na integritu druhu, která se tím stírá. V případě, že by kříženci byli zdatnější než hvozdík písečných český, mohli by se šířit a případně i vytěsnit rodičovský druh. Tak tomu je například na některých lokalitách u dalšího českého endemického druhu, rožce kuříčkolistého (*Cerastium alsinifolium* Tausch), kde hybridy mohou převládat (zejména na výslunných částech hadcových těles).

Rovněž nebylo nikdy zkoumáno, zda jedinci s narůžovělými korunními lístky či s červenou skvrnou při jejich bázi, tradičně považované za hybridy, jimi jsou či nikoli, nebo zda se jedná o projev morfologické variability podmíněnou typem substrátu. Válová (1988, sek.) uvádí u některých klonů vypěstovaných na živném médiu ze semen narůžovělou barvu koruny.

Vzhledem k tomu, že rodičovské druhy mají různý počet chromozomů ($2n = 60$ a 90), je možné triploidní křížence ($2n = 45$) rozpoznat buď klasicky počítáním chromozomů nebo průtokovou cytometrií, která odhalí rozdíly v počtech chromozomů podle obsahu jaderné DNA. Jelikož nás však zajímá také početné zastoupení kříženců a bude tedy potřeba analyzovat rozsáhlé populační vzorky (ideálně všechny jedince na lokalitě), je průtoková cytometrie vhodnější.

6. 3. Evoluční historie a příbuzenské vztahy *Dianthus carthusianorum*

Poddruhy hvozdíku kartouzku rostoucí na našem území byly dosud vymezeny jen morfologicky na základě unikátních znaků. K morfologickému rozrůznění dochází zejména u geograficky izolovaných populací (horské, hadcové), vlivem dlouhodobějšího přerušení toku genů. Otázkou tedy je, zda jednotlivé poddruhy představují skutečně samostatné evoluční linie. Není například známo, jak výrazně jsou subsp. *sudeticus* a subsp. *capillifrons* evolučně izolované, čili zda existuje genový tok s populacemi ostatních poddruhů. Příbuzenské vztahy mezi poddruhy rovněž nebyly studovány.

Taxonomická totožnost populací hvozdíku kartouzku rostoucí na hadcích v ČR a Rakousku není zcela jistá. Existují spekulace o tom, že populace hvozdíku kartouzku rostoucí na hadcích jsou pouze morfologicky diferencovanými populacemi (serpentinomorfózy), vzhledem k tomu jak hadec dokáže pozměnit morfologii rostlin na něm rostoucích. Dalším významným argumentem zpochybňujícím svébytnost tohoto taxonu je nesouvislost jeho areálu, který je v hiátech (mezerách v areálu) značně „protkaný“ výskytem dalších poddruhů tohoto hvozdíku. Je možné, že jde pouze o lokálně rozrůzněné populace, které dohromady spojuje pouze hadcový substrát jako mateřské podloží (Kolář & Vít, 2008).

Pro studium evoluční historie a příbuzenských vztahů hvozdíku kartouzku budou použity molekulární markery.

7. Okruhy otázek pro navazující diplomovou práci

Jak již bylo nastíněno, diplomovou práci budou tvořit tři vzájemně propojené okruhy otázek:

1) Polyploidní evoluce v populacích hvozdíku moravského

- Zjistit jaká je mezipopulační a vnitropopulační cytotypová variabilita (dostupné literární prameny se v tomto ohledu rozcházejí) a odhalit rozšíření cytotypů na různých prostorových škálách.
- Zjistit morfologické, fyziologické, ekologické a fenologické rozdíly mezi cytotypy.
- Určit vybrané pre- a postzygotické izolační bariéry mezi cytotypy ve smíšených populacích (posun v době kvetení, niková diferenciace, selekce vůči hybridům).

2) Stanovení rizik hybridizace hvozdíku písečného českého

- Cytologicky potvrdit přítomnost hybridů s hvozdíkem kartouzkem a stanovit jejich početné zastoupení.
- Zjistit morfologické vlastnosti hybridů. Projevují se v růžové barvě koruny či červených skvrnách na její bázi, jak se doposud uvádí?
- Stanovit fitness hybridů a zhodnotit riziko eroze genofondu.

3) Evoluční historie českých poddruhů hvozdíku kartouzku

- odhalit evoluční historii poddruhů s omezeným geografickým rozšířením
- popsat příbuzenské vztahy mezi jednotlivými taxony (poddruhy)
- zhodnotit morfologickou variabilitu a diferenciaci (sub)endemických taxonů

8. Metodické přístupy

- **Průtoková cytometrie**

Průtoková cytometrie je technika s širokým využitím ve vědě. Její výhodou je možnost analýzy velkého množství vzorků v relativně krátkém čase (oproti počítání chromozomů), jednoduchý postup, vysoká přesnost, nedestruktivnost a v neposlední řadě i finanční dostupnost. Proto je tato metoda dnes široce využívána pro systematické účely, jakými je stanovení stupně ploidie, detekce aneuploidie, analýza buněčných cyklů, stanovení způsobů rozmnožování či množství DNA v jádře, apod. (Doležel & Bartoš, 2005)

Pomocí průtokové cytometrie bude stanovena i ploidní variabilita *D. moravicus* a odhalena a kvantifikována přítomnost kříženců pro *D. arenarius* subsp. *bohemicus*.

- **Molekulární markery (AFLP – PCR)**

AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) je jednou z molekulárních metod pro detekci DNA polymorfismu v délce amplifikovaných fragmentů. Jejím principem je restrikce celkové DNA pomocí dvou enzymů a následné selektivní namnožení fragmentů pomocí PCR (Polymerase Chain Reaction). Tato metoda je vysoce polymorfní, reprodukovatelná a spolehlivá. Používá se mimo jiné pro studium genetické variability u blízce příbuzných druhů a na infraspecifické úrovni.

- **Multivariační morfometrika**

Morfometrika zahrnuje studium proměnlivosti ve tvaru organismů. V kombinaci se statistickými metodami umožňuje přesnější a zejména objektivnější porovnávání a tedy zhodnocení fenotypové diference.

Použitá literatura

- Baack E. J. (2004):** Cytotype segregation on regional and microgeographic scales in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*: Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 91(11): 1783-1788.
- Baack E. J. (2005):** Ecological factors influencing tetraploid establishment in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*: Ranunculaceae): minority cytotype exclusion and barriers to triploid formation. *American Journal of Botany*, 92(11): 1827-1835.
- Bělohoubek J. (2008):** Záchraný program pro hvozdík písečný český. AOPK ČR – Středisko Ústí n. Labem.
- Blanc G., Wolfe K. H. (2004):** Widespread paleopolyploidy in model plant species inferred from age distributions of duplicate genes. *Plant Cell* 16: 1667-1678.
- Briggs D., Walters S. M. (2001):** Proměnlivost a evoluce rostlin. Olomouc 2001
- Brochmann C., Brysting A. K., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A.-C., Elven R. (2004):** *Biological Journal of the Linnean Society*, 82: 521-536.
- Burton T. L., Husband B. C. (1999):** Population cytotype structure in the polyploid *Galax urceolata* (Diapensiaceae). *Heredity*, 82: 381-390.
- Carolin R. C. (1957):** Cytological and hybridization studies in the genus *Dianthus*. *New Phytologist*, 56: 81-97.
- Comai L. (2005):** The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature*, 6: 836-846.
- Coyne J. A., Orr H. A. (2004):** Speciation. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts U.S.A.
- Čeřovský J. (1992):** Hvozdík písečný český. Rostliny československé červené knihy. Živa, Praha, 40 (79): 115.
- Čeřovský J., Grulich V. (1999):** *Dianthus moravicus* Kovanda. In: Čeřovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š., Procházka F.: Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SRO. Vol. 5 Vyšší rostliny. Str. 130. Příroda, Bratislava.
- Doležel J., Bartoš J. (2005):** Plant DNA Flow Cytometry and Estimation of Nuclear Genome Size. *Annals of Botany* 95: 99-110.
- Flegr J. (2005):** Evoluční biologie. Academia.
- Grant V. (1981):** Plant speciation. New York, USA: Columbia University Press. Převzato z: Soltis et al., 2003. Citace převzata z: Soltis et al. (2003).

- Halverson K., Heard S. B., Nason J. D., Stireman J. O. (2008):** Origins, distribution, and local co-occurrence of polyploid cytotypes in *Solidago altissima* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 95(1): 50-58.
- Hegarty M. J., Hiscock S. J. (2005):** Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytologist*, 165: 411-423.
- Hegarty M. J., Hiscock S. J. (2008):** Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants. *Current Biology* 18, R435-R444.
- Hendrych R. (1984):** Fytogeografie. Státní pedagogické nakladatelství Praha.
- Husband B. C., Schemske D. W. (1998):** Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion (Epilobium) angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, 85(12): 1688-1694.
- Husband B. C., Sabara H. A. (2004):** Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytologist*, 161: 703-713.
- Keeler K. H., Davis G. A. (1999):** Comparison of common cytotypes of *Andropogon guardii* (Andropogoneae, Poaceae). *American Journal of Botany* 86(7): 974-979.
- Kmet'ová E. (1985):** Taxonómia druhu *Dianthus praecox* Kit. na Slovensku. – Biologické Práce Slovenskej Akadémie Vied, 31/5: 1-80.
- Kolář F., Vít P. (2008):** Endemické rostliny českých hadců 2. Chrastavec, mochna, hvozdík a trávnička. *Živa* 2/2008.
- Kothera L., ard S. M., Carney S. E. (2007):** Assessing the threat from hybridization to the rare endemic *Physaria belii* Mulligan (Brassicaceae). *Biological Conservation*, 140: 110-118.
- Kovanda M. (1980):** A neglected endemic of the Eastern Sudeten. *Preslia, Praha*, 52: 117-126.
- Kovanda M. (1982):** *Dianthus gratianopolitanus*: variability, differentiation and relationship. *Preslia, Praha*, 54: 223-242.
- Kovanda M. (1984):** Chromosome numbers in selected Angiosperms 2. *Preslia, Praha*, 56: 289-301.
- Kovanda M. (1986):** Tři příběhy českého hvozdíku. *Živa, Praha*, 34, 3: 83-84, 4: 128-129.
- Kovanda M. (1990):** *Dianthus* L. – hvozdík. In: Hejný S. & Slavík B. [eds.]: *Květena České republiky* 2, pp. 200-213, Academia, Praha.
- Krahulec F. (2006):** Species of vascular plants endemic to the Krkonoše Mts. *Preslia, Praha*, 78: 503-506.

- Levin D. A. (1975):** Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24: 35-43.
- Lewis W. H. (1980):** Polyploidy in angiosperms: Dicotyledons. In: Lewis W. H., ed. *Polyploidy: biological relevance*. New York, USA: Plenum Press, 103-144. Převzato z: Soltis et al. (2003). Citace převzata z: Soltis et al. (2003).
- Meusel H., Mühlberg H. (1971-1978):** *Dianthus* L. In: Hegi G., *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*, ed. 2, vol. 3/2, p. 984-1037. München, Berlin et Hamburg.
- Novák F. A. (1915):** Kritická studie o *Dianthus arenarius* L. a jemu blízce příbuzných druhích, a o jeho stanovišti v Čechách. *Věstník Král. Čes. Společ. Nauk*, Praha, ser. math.-natur, 8: 1-27.
- Novák F. A. (1916):** *Dianthus arenarius* v Čechách. *Čas. Mus. Král. čes.*, 90: 270-271.
- Novák F. A. (1921):** Přehled českých hvozdíků. *Čas. Mus. Král. čes.*, 95: 54-62.
- Novák F. A. (1926):** Monografická studie o *Dianthus gratianopolitanus* Vill. *Spisy vadávané Přír. Fak. UK*, 51: 1-32.
- Novák F. A. (1927a):** Monografická studie evropských hvozdíků rodu *Dianthus* ze skupiny *Diathí fimbriati* (sekcio *Plumaria*). *Spisy vadávané Přír. Fak. UK*, 76: 1-71.
- Novák F. A. (1927b):** Monografická studie o postglaciálních druhích rodu *Dianthus* ze sekce *Plumaria* (Opiz.). *Věstn. král. čes. Společ. Nauk*, Tř. 2, 1927/9: 1-100.
- Opitz P. M. (1852):** Seznam rostlin květeny české. *Spis Muzea Království Českého*, I.-VI., 44: 1-206.
- Petit C., Thompson J. D. (1997):** Variation in phenotypic response to light availability between diploid and tetraploid populations of the perennial grass *Arrhenatherum aletius* from open and woodland sites. *Journal of Ecology*, 85: 657-667.
- Polák K. (1896):** Nová pro květenu českou rostlina. *Vesmír*, Praha, 25: 227.
- Procházka F., Bureš L., Burešová Z. (1999):** *Dianthus carthusianorum* L. subsp. *sudeticus* Kovanda. In: Čerovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š., Procházka F.: *Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SRO*. Vol. 5 Vyšší rostliny. Str. 129. Příroda, Bratislava.
- Procházka F. [ed.] (2001):** Černý a červený seznam cévnatých rostlin české republiky (stav v roce 2000). *Příroda*, Praha, 18: 1-166.
- Rybka V., Rybková R., Pohlová R. (2004):** Rostliny ve svitu evropských hvězd. Rostliny soustavy Natura 2000 v České republice. *Sagittaria*.
- Rybka V., Tichý L. (2005):** Metodika monitoringu evropsky významného druhu hvozdík moravsky (*Dianthus moravicus*). *AOPK*.

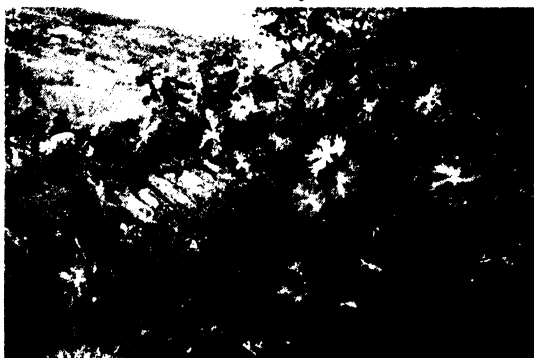
- Suda J., Weiss-Schneeweiss H., Tribsch A., Schneeweiss G. A., Trávníček P., Schönswetter (2007):** Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 94(8): 1391-1401.
- Soltis D. E., Albert V. A., Leebens-Mack J., Bell C. D., Paterson A. H., Zheng C., Sankoff D., de Pamphilis C. W., Kerr Wall P., Soltis P. S. (2009):** Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96(1): 336-348.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J. A. (2003):** Advances in the study of polyploidy since *Plant speciation*. *New Phytologist*, 161: 173-191.
- Stace C. A. (1975):** Hybridization and the flora of the British isles. Academic Press. str. 171.
- Toman M. (1986):** Taxonomische Problematik und Populationcharakteristik des angeblichen Endemiten der tschechoslowakischen Flora, *Dianthus novakii*. *Gleditschia*, 14/1: 68-84.
- Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. [ed.] (1964):** Flora europaea – Vol. 1, Lycopodiaceae to Platanaceae. – Cambridge University Press, 464p.
- Válová P. (1988):** Množení ohrožených druhů rostlin tkáňovými kulturami. Ms., Depon in PřF UP Olomouc. Převzato z: Bělohoubek, 2008.
- van Dijk P., Hartog M., van Delden W. (1992):** Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. *Biological Journal of the Linnean Society*, 46: 315-331.
- van Dijk P., Bakx-Schotman T. (1997):** Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autopolyploid *Plantago media*. *Molecular Ecology*, 6: 345-352.
- Vilímová (1990):** Příklad vazby – ohrožený druh rostliny. *Památky a Přír.*, Praha, 15, 2:113-116. Převzato z: Bělohoubek (2008).
- Vinter V., Mikulík J., Blahoušek O. (2001):** Hvozdík kartouzek hadcový u Raškova. *Živa* 6: 255.
- Weiss H., Dobeš C., Schneeweiss G. M., Greimler J. (2002):** Occurrence of tetraploid and hexaploid cytotypes between and within populations in *Dianthus* sect. *Plumaria* (Caryophyllaceae). *New Phytologist*, 156: 85-94.
- Wissemann V. (2006):** Plant evolution by means of hybridization. *Systematics and Biodiversity*, 5(3): 243-253.
- Wolf D. E., Takebayashi N., Rieseberg L. H. (2001):** Predicting the Risk of Extinction through Hybridization. *Conservation Biology*, 15: 1039-1053.

Zohary D., Nur U. (1959): Natural triploids in the orchard grass, *Dactylis glomerata* L., polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. *Evolution*, 13: 311-317.

www.zachranneprogramy.cz/index.php?docId=2224

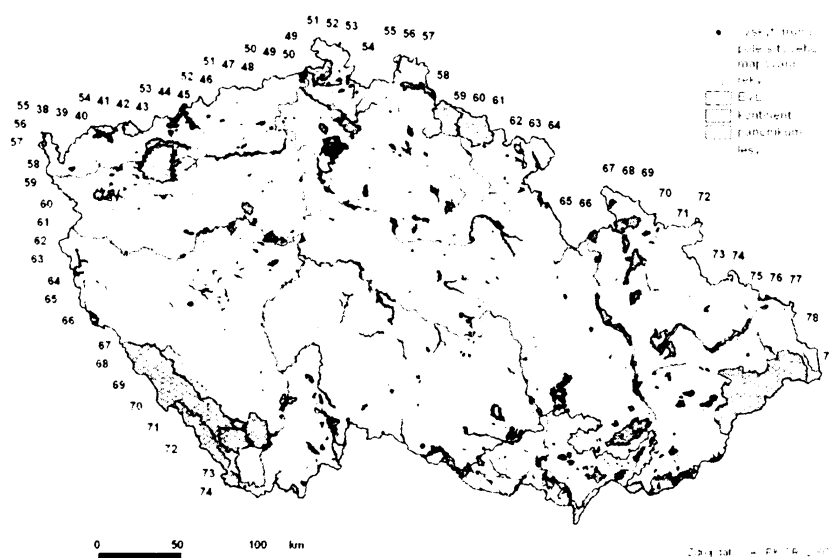
Přílohy

obr. 1: hvozdík moravský

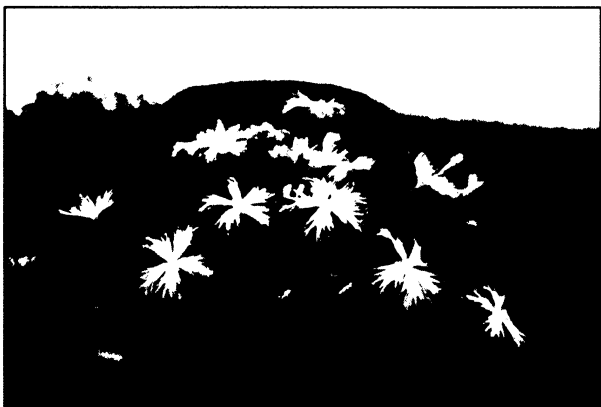


převzato z: www.biomonitoring.cz

obr. 2: rozšíření hvozdíku moravského



obr. 3: hvozdík písečný český



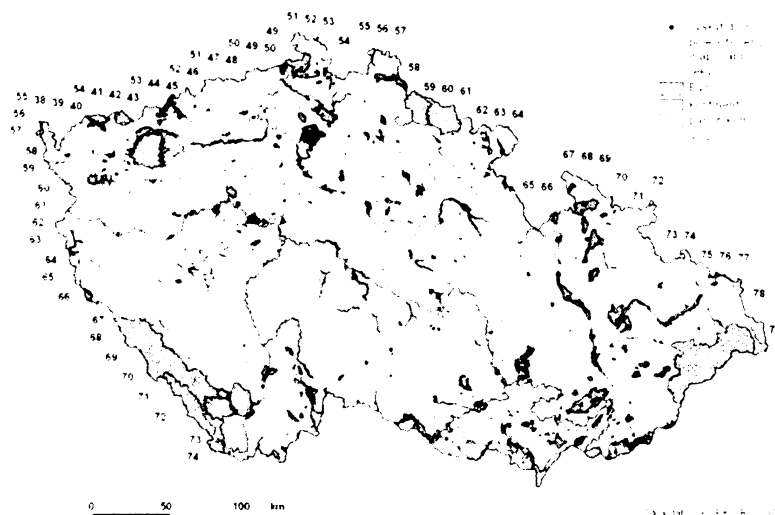
Autor: D. Turoňová (www.zachranneprogramy.cz)

obr. 4 a 5: jedinci s růžovými korunními lístky a s červenými skvrnami při jejich bázi



(převzato z: www.zachranneprogramy.cz)

obr. 6: rozšíření hvozdíku písečného českého



obr. 7: *D. carthusianorum* subsp. *carthusianorum* obr. 8: *D. carthusianorum* subsp. *sudeticus*



(převzato z <http://botany.cz>)



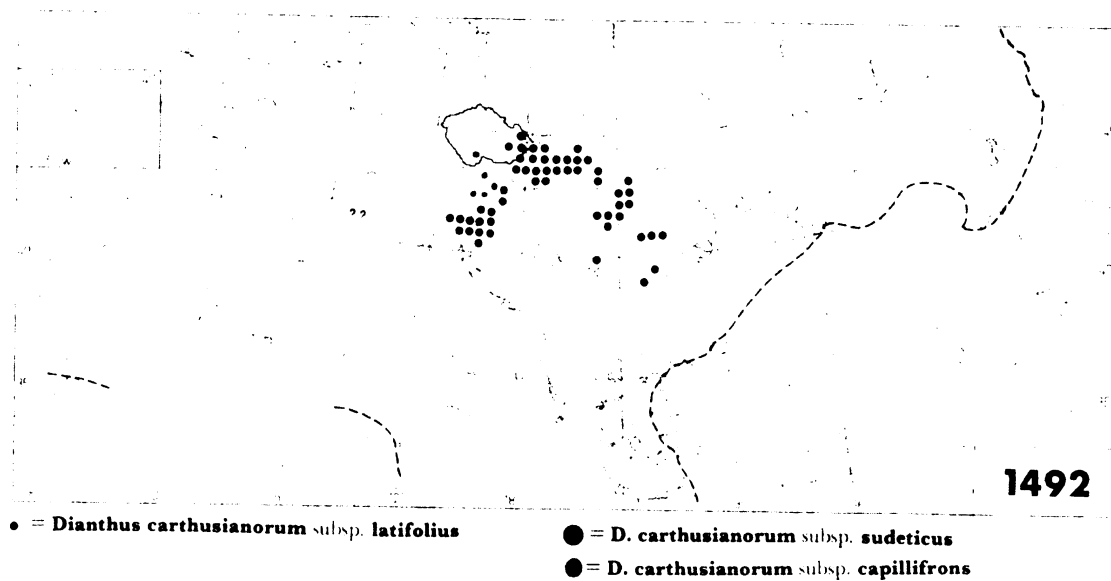
(převzato z <http://botany.cz>)

obr. 9: *D. carthusianorum* subsp. *capillifrons*

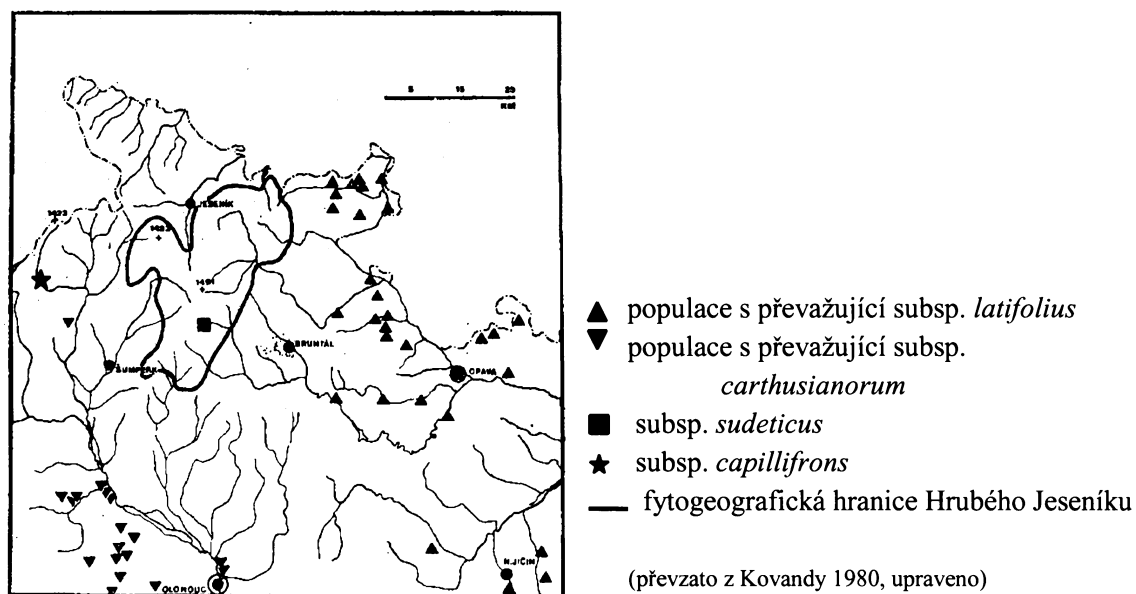


(převzato z <http://botany.cz>)

obr. 10: mapa celkového rozšíření některých poddruhů *D. carthusianorum* (převzato z *Atlas Florae Europaea*; upraveno)



Obr. 11: Rozšíření poddruhů *D. carthusianorum* na severo-západní Moravě



(převzato z Kovandy 1980, upraveno)