

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra životního prostředí**

Program: Ekologie a ochrana prostředí

Obor: Ochrana životního prostředí



Bakalářská práce

## **Proměnlivost druhu *Urtica dioica* L. na území ČR**

Changeability of species *Urtica dioica* L. in the Czech Republic

Ludmila Rejlová

Školitel: Mgr. Tomáš Urfus, Ph.D.

Praha 2014

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nabyła předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 8. 8. 2014

Podpis

## **Poděkování**

Mé poděkování patří především mému školiteli Tomáši Urfusovi za pomoc, užitečné rady, vstřícný přístup a ochotu při zpracování této práce. Dále bych ráda poděkovala Filipu Kolářovi za užitečné rady při metodice sběrů a za sběrové exempláře z jeho cest. Můj velký dík patří i mé rodině, která mě ve studiu velice podporuje.

## **Abstrakt**

Rod *Urtica* L. je na území České republiky zastoupen třemi druhy. Nejběžnější *Urtica dioica* L. představuje značně variabilní skupinu s řadou popsáných intraspecifických taxonů. Mezi zdroji proměnlivosti *Urtica dioica* pravděpodobně převažuje polyploidie (min. 2 ploidní úrovně – 2x a 4x). Další příčinou variability u tohoto druhu je vlastní dvoudomost. V dvoudomých populacích se totiž v malém procentu vyskytují jednodomí jedinci a jejich studium má potenciál napomoci k nahlédnutí do evoluce dvoudomosti.

S *Urtica dioica* je často zaměňován blízký příbuzný diploidní taxon *Urtica kioviensis* Rogow, který díky svým ekologickým preferencím a celkové příbuznosti navazuje na její problematiku.

Cílem práce je shrnutí dosavadních poznatků o druhu *Urtica dioica* spolu s výsledky z pilotních sběrů a analýz, které identifikovaly několik ploidních úrovní s pravděpodobným těžištěm výskytu reliktního diploida v primárních měkkých luzích. V navazující diplomové práci bude tato problematika dále rozvinuta, se zaměřením na morfologické odlišení a příbuznost jednotlivých ploidních úrovní.

Jelikož se nejvzácnější a v navazující práci nejvíce studované taxony, resp. cytotypy, rodu *Urtica* vyskytují výlučně v lužních lesích, je problematika těchto společenstev zpracována v samostatné kapitole, která je věnována především historickému vývoji habitatu a jeho klasifikaci na území České republiky.

**Klíčová slova:** *Urtica*, polyploidie, dvoudomost, lužní lesy.

## **Abstract**

The genus *Urtica* L. is represented by three species occurring in the area of the Czech Republic. The most common *Urtica dioica* L. represents a highly variable group with number of intraspecific taxa. The most common source of variability in *Urtica dioica* is probably polyploidy (min. 2 ploidy levels – 2x and 4x). Another source of the variation in this species is dioecy. A small percentage of individuals in dioecious populations are actually monoecious. The study of these individuals can potentially extend our knowledge of the evolution of Dioecy.

The species *Urtica dioica* is frequently confused with the closely related diploid taxon *Urtica kioviensis* Rogow., which relates to the study of *Urtica dioica* because of their similar ecological preferences and general affinity.

The aim of this review is to summarize existing knowledge of the species with results of a pilot sampling and analyses, which identified several ploidy levels with the center of abundance of the relict diploid in primary willow-poplar forests of lowland rivers. These issues will be further examined in a subsequent master's thesis, with focus on the morphological differentiation and the affinity of ploidy levels.

Since the rarest and the most targeted taxa, resp. cytotypes, of the genus *Urtica* occur exclusively in the willow-poplar forests of lowland rivers, the issues concerning these biocoenoses are discussed in a separate chapter dealing with the historical development of this habitat and its classification in the Czech Republic.

**Key words:** *Urtica*, polyploidy, Dioecy, Flood-meadow.

## Obsah:

1. Úvod	5
2. Charakteristika rodu <i>Urtica</i> L	6
2.1. Zařazení v systému	6
2.2. Morfologická charakteristika	6
2.3. Rozšíření	7
2.4. Využití člověkem	7
3. Vnitřní členění rodu <i>Urtica</i> L	8
3.1. <i>Urtica dioica</i> L	8
3.1.1. Morfologická charakteristika	8
3.1.2. Morfologie žahavých trichomů	8
3.1.3. Rozšíření	11
3.1.4. Vybrané subspecie a variety v rámci druhu <i>Urtica dioica</i> L.	11
3.1.4.1. <i>Urtica dioica</i> subsp. <i>galeopsifolia</i> Wierzb ex Opiz	12
3.1.4.1.1. Ekologie	12
3.1.4.1.2. Karyologie	13
3.1.4.1.3. Morfologie	13
3.1.4.1.4. Taxonomické zařazení	15
3.1.4.2. <i>Urtica dioica</i> subsp. <i>sodenii</i> Simm.	16
3.2. <i>Urtica kioviensis</i> Rogow.	16
3.2.1. Morfologická charakteristika	16
3.2.2. Rozšíření	17
3.2.3. Ekologie	17
3.2.4. Fosilní nález nažek <i>Urtica kioviensis</i> Rogow.	18
3.2.4.1. Oblast nálezu	18
3.2.4.2. Morfologické odlišení nažek	19
3.3. <i>Urtica Urens</i> L.	20
3.3.1. Morfologická charakteristika	20
3.3.2. Rozšíření	21
4. Zdroje variability v rodu <i>Urtica</i> L.	22
4.1. Determinace pohlaví	22
4.2. Jednodomost	22
4.2.1. Vliv jednodomosti na genetický základ	23
4.2.2. Dědičnost jednodomosti	24
4.3. Vliv prostředí na pohlaví	24

5. Problematika lužních lesů na území České republiky	26
5.1. Rozdělení	26
5.2. Historie	27
5.3. Ohrožení	28
6. Navazující diplomová práce	30
6.1. Metodika	30
6.1.1 Průtoková cytometrie	30
6.1.2 Morfometrika	31
6.2. Vlastní výsledky	31
7. Závěr	35
8. Literatura	36

## 1. Úvod

*Urtica dioica* L. (kopřiva dvoudomá) je zástupcem krytosemenných rostlin, který je notoricky známý jako obtížný plevel značného hospodářského významu. Tento taxon je charakteristický vysokou mírou variability, která je doposud popsána jen fragmentálně.

Výskyt alespoň dvou ploidních úrovní v rámci *Urtica dioica* a jejich rozšíření na území České republiky je dosud téměř neznámým fenoménem. Tématicky jednoznačně navazuje problematika blízce příbuzného a značně přehlíženého diploidního taxonu, *Urtica kioviensis* Rogow. (kopřiva lužní), vyznačujícího se i podobnými nároky na prostředí a místem svého výskytu (lužní lesy, mokřadní společenstva). Intraspecifických taxonů v rámci druhu *Urtica dioica* je velké množství, přesto ale jejich autoři málokdy zohlednili pravděpodobně nejdůležitější diskriminační znak, tj. plodii (Urfus unpubl.).

Další z pozoruhodných zdrojů variability u tohoto druhu je samotná dvoudomost, jelikož v některých populacích standardních dvoudomých jedinců bylo zaznamenáno i malé procento jedinců jednodomých, kteří se odlišují pouze tímto znakem. Jednodomost však není stejného genetického základu jako u zcela jednodomého poddruhu *Urtica dioica* subsp. *gracilis* Ait. (de Jong 2005, Shannon 2007).

Celková determinace pohlaví v rámci tohoto druhu je velice problematická. Pravděpodobně největší roli zde hraje vliv mateřských rodičovských linií, ale některé výjimky pozorované při experimentálních kříženích ukazují i na vliv zcela jiných faktorů, například epigenetických (de Jong 2005, Glawe 2009, Glawe 2007).

V této práci bych ráda shrnula poznatky o jednotlivých druzích rodu *Urtica* L. vyskytujících se na území České republiky se zvláštním důrazem na problematiku determinace pohlaví zahrnující i téma jednodomosti (de Jong 2005, Glawe 2009, Shannon 2007).

Jelikož se nejvzácnější a v navazující diplomové práci nejvíce studované taxony resp. cytotypy rodu *Urtica* vyskytují výlučně v lužních lesích, je problematika těchto společenstev zpracována v samostatné kapitole, která je věnována především historickému vývoji habitatu a jeho klasifikaci na území České republiky.



## 2. Charakteristika rodu *Urtica* L.

### 2.1 Zařazení v systému

Oddělení: *Magnoliophyta*

Třída: *Rosopsida*

Řád: *Rosales*

Čeleď: *Urticaceae*

Rod: *Urtica*

### 2.2 Morfologická charakteristika

Nejmarkantnějším znakem celého rodu *Urtica* je přítomnost žahavých trichomů. Vyskytují se jak na většinou čtyřhranné, přímé lodyze, tak i na žilkách z vrchu či zespodu čepele. Rostliny z rodu *Urtica* jsou jednoleté či víceleté byliny, které mají vstřícné listy na okrajích s pilovitým nebo zubatým zakončením, zcela výjimečně celokrajné. Palisty jsou ve většině případů volné, občas však mohou být dva protistojné na bázi srostlé (Goliašová 2006, Hegi 1912, Chrtek 1988, Nurmi 2000).

Květenství mají složené z drobných nazelenalých klubek, která jsou uspořádaná do složených latovitých, hroznovitých až klasovitých axilárních květenství nebo v případě druhu *Urtica pilulifera* L. do kulovitých stopkatých květenství (cymobotrya). Květy jsou jednopohlavné (diklinické), jednodomé či dvoudomé (mono/dioecické). Samčí prašníkové květy se vyznačují 4 okvětními lístky, 4 tyčinkami a rudimentem pestíku. Okvětní lístky jsou stejně velké na rozdíl od samičího pestíkového květu, který má také čtyřčetné okvětní, ale 2 venkovní lístky jsou kratší než 2 vnitřní (za plodu se zvětšují, zasychají nebo zdužnatí a těsně obalí zralý plod). Pestík se vyznačuje velice krátkou či až neznatelnou čnělkou, na kterou nasedá velká, štětinatě chlupatá, hlavatá blizna. Plodem je tenkostěnná, zploštělá, úzce podlouhlá až široce vejčitá nažka, která má šedavé, černé až hnědavé zbarvení. Na povrchu může mít lesklý, matný či síťovaný povrch. Jednotlivé druhy lze rozeznávat podle tvaru, zbarvení a povrchu nažky. U rostlin převažuje větrosprašnost (anemogamie), vzácněji jsou hmyzosprašné (entomogamní; Goliašová 2006, Hegi 1912, Chrtek 1988, Nurmi 2000).

### 2.3 Rozšíření

Rod *Urtica* zahrnuje přibližně 30–40 druhů, které jsou rozšířeny především v mírném podnebném pásmu celého světa s občasným výskytem i v arktických a tropických oblastech. V Evropě je rod *Urtica* rozšířen od severní Afriky až po severní hranice Skandinávského poloostrova (Goliašová 2006, Chrtek 1988, Meusel 1965, Slavík 1984).

### 2.4 Využití člověkem

Lidé využívají kopřivu jako užitkovou rostlinu již po staletí (první zmínky pocházejí již z roku 60 našeho letopočtu – Lucius Junius Moderatus Collumella v „De re rustica libri XII.“; Domin 1944). Jejich vlákno je velice kvalitní - pevné, měkké, málo dřevnaté a vhodné k textilnímu využití díky svému lesklému vzhledu. Výnosnost jednotlivých druhů se velmi liší od 6–30 % sušiny. Využití pro textilní průmysl bylo testováno především v Německu, a to během první světové války. Vlákna však byla považována za podřadná a neuspěla v konkurenci s bavlnou a lnem.

Dále se kopřivy využívají jako krmivo pro nejrůznější hospodářská zvířata. Avšak kvůli žahavým trichomům je třeba kopřivy ke konzumaci předpřipravit – nasekat, povařit nebo nechat zavadnout.

Kopřivy obsahují také řadu primárních a sekundárních metabolitů (třísloviny, organické kyseliny, chlorofyl, vitamín C, aminy), pro které se využívají v lékařství a v kosmetickém průmyslu (Bredemann 1959, Domin 1944, Goliašová 2006, Hegi 1912, Chrtek 1988).

### 3. Vnitřní členění rodu *Urtica* L.

#### 3.1 *Urtica dioica* L.

##### 3.1.1 Morfologická charakteristika

Jedná se o vytrvalé byliny s dlouhými, plazivými, žlutavě zbarvenými oddenky, díky kterým se mohou vegetativně rozmnožovat. Lodyha dosahuje výšky od 25 centimetrů až do 200 centimetrů, na bázi je 3–5 milimetrů široká, výrazně čtyřhranná, přímá, nevětvená (nebo jen v horní polovině větvená), tuhá, chlupatá nebo vzácně olysalá, v uzlinách nekořenující. Horní část čepele je vejčitá až kopinatá, na bázi však srdčitá a na vrcholu zašpičatělá. Velikostně velice variabilní 1,5–21 centimetrů dlouhá a 0,5–11 centimetrů široká. Okraje čepele jsou pilovité až hrubě pilovité, vzácněji zubaté. Svrchní strana čepele je výrazně chlupatá, tmavě zelená až šedavá. Spodní stranu má však matnou, většinou bez nežahavých chlupů s výraznějším nahloučením (shlukem) žahavých trichomů na žilkách. Řapík obvykle kratší než polovina čepele, 1,5–7 centimetrů dlouhý. Palisty jsou kopinatého až vejčité tvaru, celokrajné, volné, 0,7–1 centimetr dlouhé. Jednopohlavní květy, které jsou jednodomé či dvoudomé, většinou jsou přímé, v jednopohlavních (velmi ojediněle v oboupohlavních), složených hroznovitých či latovitých květenstvích. Latovitá prašníková květenství, která jsou řídká, 6–12 centimetrů dlouhá a hroznovitá a pestíková květenství, která jsou kratší, za květu přímá, při odkvětu nicí, s delšími žahavými trichomy na okvětních lístcích. Plodem je nažka, která je v obrysu vejčitá, šedavě až světle hnědě zbarvená, matná (vzácně slabě lesklá), 1–1,2 milimetrů dlouhá a 0,7–0,9 milimetrů široká (Goliášová 2006, Hegi 1912, Chrtek 2010, Chrtek 1979, Chrtek 1988, Nurmi 2000, Rothmaler 2007, Rothmaler 2002, Schmeil 1958).

##### 3.1.2 Morfologie žahavých trichomů

Dominantním znakem celé čeledi *Urticaceae* Juss. jsou sekreční trichomy, které se vyskytují u jednotlivých druhů v různé hustotě (Chrtek 1988).

Základem žahavého trichomu je mnohobuněčná báze, na kterou nasedá jednobuněčná, prodlužující se, žahavá buňka, která je zakončena zduřelým hrotem (viz **obr. č. 1, 2**). Mezi podstavcem a žahavou buňkou se nacházejí dvě jamky, které pravděpodobně umožňují proudění toxinu trichomem (Bredemann 1959, Pollard 1984, Thurston 1969).

Celá struktura křemičitého žahavého trichomu dosahuje délky průměrné délky 1,5 mm. Množství křemíku směrem ke špičce ubývá, díky čemuž je snadné trichom mechanicky narušit a odlomit zduřelý hrot. Odlomením zduřelého hrotu podle předem stanovených lomových linií vznikne ostrý hrot připomínající injekční jehlu, díky čemuž snadno proniká do pokožky (viz **obr. č. 3**). Tlakem na žahavou buňku uprostřed trichomu dojde k aplikaci toxinu (Pollard 1984, Thurston 1969).

Bolestivost v místě vpichu pravděpodobně způsobují látky obsažené v sekrečním trichomu, nikoliv částičky křemíku v kůži. Jejich složení není zcela známo, publikované analýzy identifikovaly některé složky toxinu (např. histamin, acetylcholin, 5-hydroxytryptamin), avšak tyto látky nebyly nalezeny u všech zkoumaných vzorků. Je pravděpodobné, že na složení toxinu se podílí i interakce rostlin s prostředím (Chrtek 1988, Pollard 1984 b).<sup>1</sup>

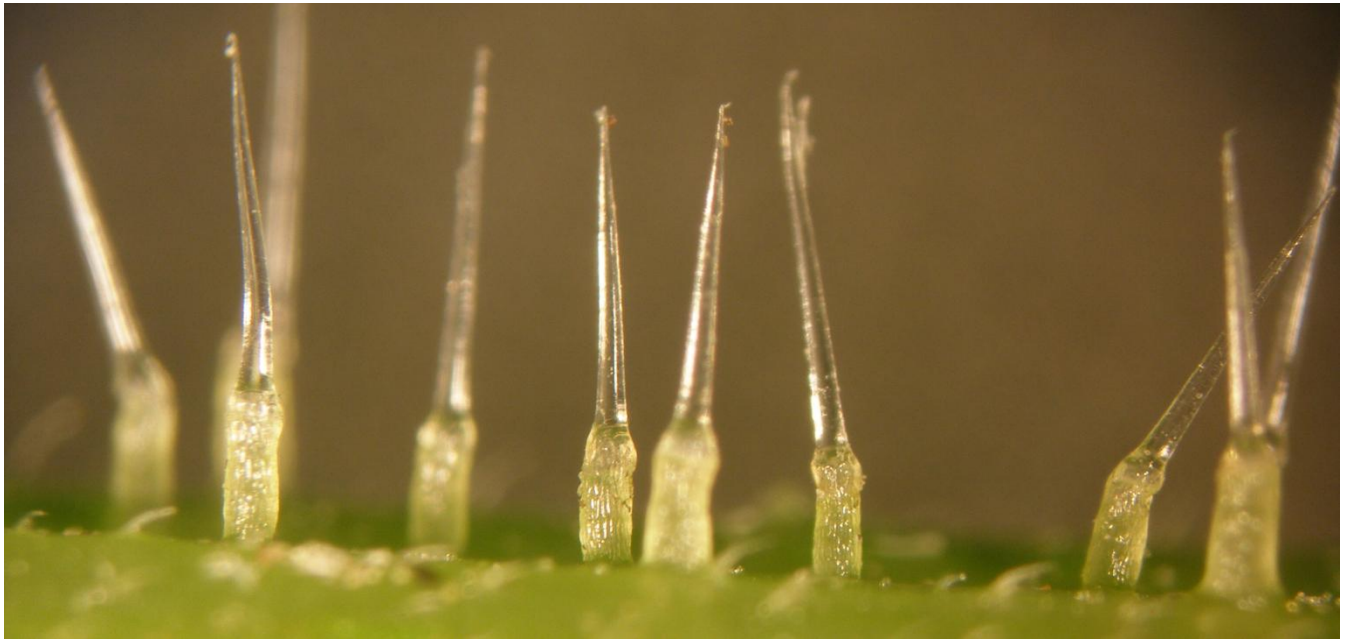
Při pokusech na herbivorech byl zaznamenán větší podíl pastvy v místech, kde densita žahavých trichomů u kopřiv byla malá. Je pravděpodobné, že pastva velkých savců může působit jako selektivní síla na vytvoření větší hustoty žahavých trichomů, která je za normálních okolností dána dědičně. Jiná situace je u bezobratlých živočichů (hlavně u kmene *Mollusca* Cuvier) a motýlů, kterým žahavé trichomy nijak nevadí (Pollard 1984).

*Urtica dioica* je živnou rostlinou pro denního motýla *Aglais urticae* L. (babočka kopřivová)<sup>2</sup>, který klade tmavě zelená vajíčka na spodní stranu listů, ze kterých se po cca 12 dnech vylíhnou housenky, které se živí výhradně kopřivovými listy (Bělín 1999, Beneš 2002).

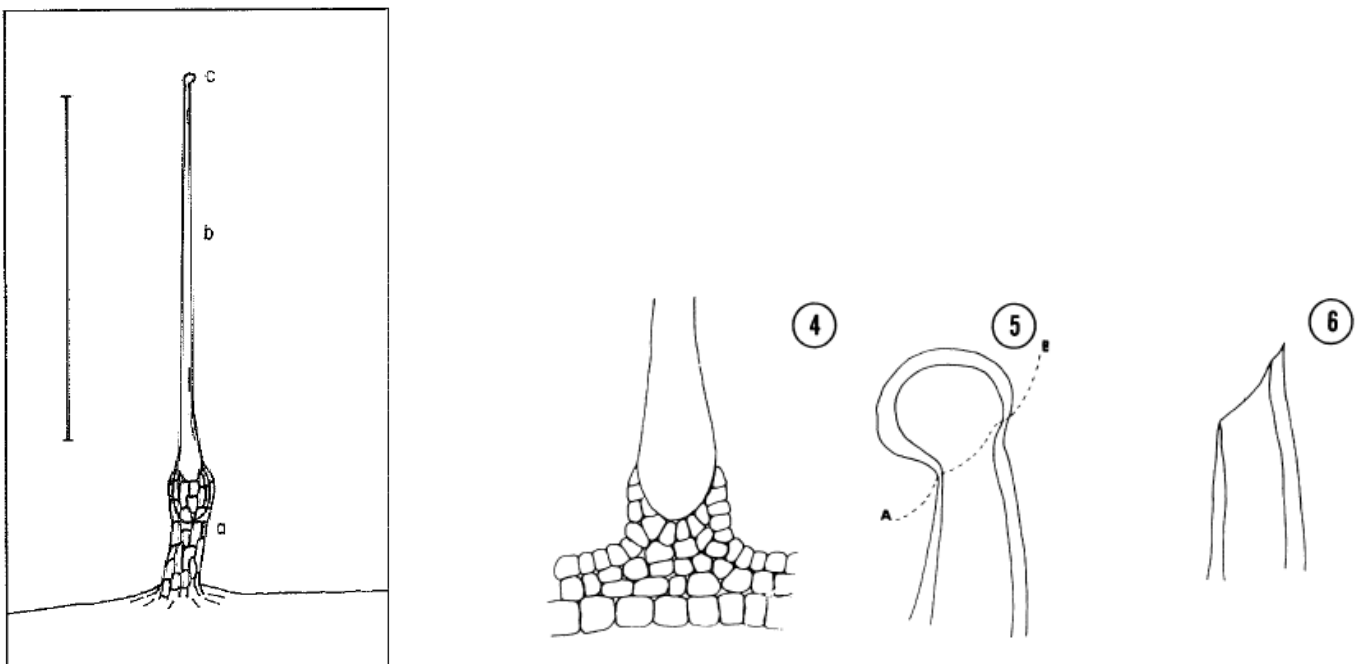
---

<sup>1</sup> Pro představu, jak bylo obtížné získat potřebné množství látky k analýze toxinu: K izolaci látky bylo třeba 100 kg čerstvých kopřiv, z čehož bylo získáno 40g žahavých trichomů, které obsahovaly 0,0001 mg látky (Domin 1944).

<sup>2</sup> Často též v synonymice *Papilio urticae*, *Nymphalis urticae*, babočka žahavková.



**Obr. č. 1:** Fotografie žahavých trichomů druhu *Urtica dioica* L. – foceno stereomikroskopem značky – Olympus SZX12.



**Obr. č. 2:** Struktura žahavého trichomu, měřítko 1,5 mm, a- báze žahavého trichomu, b- žahavá buňka s toxinem, c- zduřelý hrot (Pollard 1984 b).

**Obr. č. 3:** Mechanické narušení trichomu, 4- báze trichomu, 5- lomová linie pod zduřelým hrotem, 6- odlomení zduřelého hrotu, vznik ostrého hrotu (Thurston 1969).

### 3.1.3 Rozšíření

Původním místem, odkud pochází druh *Urtica dioica* je Eurasie, odtud se rozšířila do ostatních temperátních oblastí celého světa. V Evropě a Asii je rozšířena od mediteránu až po Arktické oblasti, od planárního stupně po montánní stupeň, vzácně zasahující do subalpínského stupně (Meusel 1965).

V České republice je hojná až velmi hojná po celém území s těžištěm výskytu v termofytiku a mezofytiku, velmi rychle však proniká i do oblastí oreofytika. Nejvyšším bodem výskytu je vrchol Sněžky 1 603 m. n. m. Z pohledu cytogeografie a potenciálního primárního výskytu je třeba zdůraznit především společenstva lužních (zejm. sv. *Salicion albae*) a suťových lesů (sv. *Tilio-Acerion*; Domin 1944, Chrtek 1988, Slavík 1984, Slavík 1986, Šrůtek 1998).

### 3.1.4 Vybrané subspecie a variety v rámci druhu *Urtica dioica* L.

V celé řadě rostlinných druhů se lze setkat s velkým množstvím taxonů na intraspecifické úrovni, které však nemusí mít reálný taxonomický význam a znaky, na základě kterých byly odlišeny, pravděpodobně představují standardní variabilitu sexuálně se rozmnožujících organismů. I u druhu *Urtica dioica* se lze setkat s celou řadou poddruhů a variet, jejichž hodnota je sporná – například Karel Domin (1944), který uveřejnil zatím největší českou monografickou studii o kopřivě dvoudomé, rozlišuje 12 subspecií, z nichž pouze jedna má pravděpodobně skutečné opodstatnění a roste na území České republiky a to nominátní poddruh. Tento poddruh Karel Domin (1944) dále rozčlenil na 29 variet, které mají pravděpodobně ještě nižší taxonomický význam. Odlišující znaky ve výše uvedené studii se soustřeďují zejména na - vzrůst a odění rostlin, tvar a velikost listů, rozložení samčích a samičích květenství, které však většinou představují projevy značné fenotypové plasticity druhu *Urtica dioica* (Domin 1944, Chrtek 1979).

V dalších podkapitolách bude věnována pozornost poddruhům a varietám, které mají shodné znaky a nároky na prostředí s diploidním cytotypem z lužních lesů, nacházející se v České republice.

### 3.1.4.1 *Urtica dioica* subsp. *galeopsifolia* Wierzb ex Opiz

Tomuto podruhu je věnována pozornost hlavně ve Velké Británii, kde se nacházejí četné populace na lokalitě Wicken Fen, ale jsou zaznamenány i jiné lokality výskytu hlavně v evropské části Ruska a také ojedinělé záznamy z Evropy (Pollard 1984 a).

Odlišení taxonu není patrné na první pohled, ale při bližším pohledu se jedná o jedince, kteří preferují odlišný habitat pro svůj výskyt, disponují mírně odlišnými morfologickými znaky a mají zejména odlišnou ploidní úroveň (Geltman 1992, Geltman 1982, Pollard 1984).

#### 3.1.4.1.1 Ekologie

Zatím co diploidní cytotyp *Urtica dioica* subsp. *galeopsifolia* se vyskytuje na vlhkých až podmáčených stanovištích, v lesích s *Alnus glutinosa* L. a jinými stínu tolerantními rostlinami v údolích řek a v eutrofních močálech, tetraploidní cytotyp *Urtica dioica* subsp. *dioica* vyhledává sušší a zejména antropogenní stanoviště (Geltman 1992, Geltman 1981, Mc Allister 1999).

Největší pozorované populace *U. dioica* subsp. *galeopsifolia* se nacházejí ve východní části Britských ostrovů kousek od Cambridge v národní přírodní rezervaci Wicken Fen. Jedná se o soustavu mokřadních společenstev, která jsou environmentálně velice bohatým habitatem, jehož jádrové oblasti nebyly v historii významně narušeny, a proto zde také můžeme pozorovat zachovalé populace diploidních rostlin subsp. *galeopsifolia*, které jsou mimo jiné chráněny i řízeným managementem, který spočívá v odstraňování tetraploidních jedinců subsp. *dioica* ještě před zahájením květu. Historický kontext tohoto místa hrál velkou roli v zachování zcela původních populací. Habituelně podobní jedinci byli nalezeni i v jiných oblastech (Maďarsko, Československo, evropská část Ruska, Nizozemsko), kde jsou také vázáni na mokřadní společenstva primárního charakteru, která nebyla výrazně změněna a zachovávají si původní stavbu, funkci a vztahy celého biotopu. Z tohoto důvodu pravděpodobně je oblastí s tímto podruhem jen velmi omezené množství (Geltman 1992, Geltman 1982, Opiz 1825, Pollard 1984 a).

### 3.1.4.1.2 Karyologie

Většina studií, které uvádějí chromozomové počty u subsp. *galeopsifolia* potvrzují, že se jedná o diploidní jedince ( $2n = 26$ ), kdežto *Urtica dioica* jsou tetraploidní ( $2n = 52$ ,  $2n=48$ ; viz **příloha č. 1**, případy  $2n = 26$  mohou znamenat širší pojetí druhu či mylnou determinaci). Výskyt dvou odlišných cytotypů potvrdil i Geltman (1981) ve studii o chromozomových číslech druhu *Urtica dioica*. V této studii byl nalezen i jedinec ze subsp. *galeopsifolia*, který byl tetraploidní, ale jednalo se o ojedinělý případ (Geltman 1981, Pollard 1984 a). Nicméně není jasné, zda by naopak neměla být determinace poddruhů jednoznačně podmíněna právě znalostí ploidie a jejich pojetí širší (Urfus unpubl.).

U diploidních a tetraploidních cytotypů bylo dokonce lokálně testována možnost hybridizace (populace ve Wicken Fen). Experimentální hybridizace subsp. *galeopsifolia* s nominálním poddruhem dala vzniknout jedincům podobným „obyčejným“ kopřivám tzn. *Urtica dioica* (pět ze šesti). Tento pokus podle autora naznačuje možnosti hybridizace. Předpokládá, že při hybridizaci by měli vzniknout triploidní a tetraploidní cytotypy (v důsledku účasti neredukovaných gamet). Dále uvádí předpoklad, že by tetraploidní hybridi měli být schopni interfertility s *Urtica dioica*, tím by se vysvětlil tok genů z diploidního cytotypu na tetraploidní (McAllister 1999, Pollard 1982).

Tento pokus byl však proveden na velice malém počtu jedinců bez opakování, proto je třeba tyto hypotézy ověřit na větším vzorku a mezi všemi známými cytotypy. Je nutné zaměřit se i na morfologii, zda jedinci z křížení budou více podobní zástupcům druhu *Urtica dioica* nebo poddruhu *galeopsifolia*. Dále je třeba prověřit ploidní úroveň kříženců a jejich fertilitu (McAllister 1999, Pollard 1982).

### 3.1.4.1.3 Morfologie

Rostliny z poddruhu *galeopsifolia* by měly mít daleko méně žahavých trichomů (zejména na líci listů) než nominální poddruh. Densita žahavých chlupů však může být ovlivněna expozicí stanoviště rostliny. Při kultivačních experimentech bylo zjištěno, že pokud se rostliny *Urtica dioica* přemístí ze stínu na slunce, zvýší se hustota jejich žahavých chlupů. Naproti tomu totožné pokusy u poddruhu *galeopsifolia* podobný trend neprokázaly. Ukázalo se, že v tomto ohledu mají rostliny *U. dioica* subsp. *galeopsifolia*



z Wicken Fen pravděpodobně nižší fenotypovou plasticitu a jedná se o znak, který byl při kultivacích zachován. Lze tedy předpokládat, že se jedná o geneticky podmíněný znak (Geltman 1992, Pollard 1982).

V hustotě a rozmístění žahavých chlupů panuje také velká variabilita. Autoři usuzují, že zahuštění žahavých chlupů se u kopřiv vyvinulo až v závislosti na změně habitatu a na vystavení rostlin intenzivní pastvě herbivory. Pro tuto hypotézu však nejsou další podklady v literatuře, která se převážně zaměřuje na strukturu, funkci a složení látek v žahavých trichomech (Domin 1944, Geltman 1992, Pollard 1982, Thurston 1969). Domin (1944) dokonce považuje tento znak až za znak způsobený vlivem člověka, kdy se rostliny spolu s člověkem dostaly do většiny území celého světa.

Dalším znakovým trendem, který je v literatuře uváděn, je tendence k tvorbě úzkých listů. Tento znak však pravděpodobně nemusí být nijak významný, jelikož všechny poddruhy *Urtica dioica* mají vysokou variabilitu ve tvaru listů. Je však často uváděno, že celkový vzhled poddruhu *galeopsifolia* je daleko jemnější než je tomu u druhu *Urtica dioica* a to právě díky vzhledu listů (Geltman 1992).

Výrazné odlišnosti najdeme také u fenologie. *Urtica dioica* subsp. *galeopsifolia* kvete o 14 dní později než subsp. *dioica* a to v polovině června, kdežto nominátní poddruh kvete již zkraje června. Tato vlastnost může být ovlivněna jak typem stanoviště (slunce/stín), tak i vlivem prostředí (Geltman 1992, Pollard 1984 a).

Nejnižší květenství se nachází u subsp. *galeopsifolia* na 13–14 uzlině, zatímco u nominátního poddruhu již na 7-14 uzlině. Tento rozdíl je vysvětlován preferencí habitatu, který tyto jedince preferují. Jelikož se poddruh *galeopsifolia* vyskytuje v Británii na vlhkých a zamokřených stanovištích, vytváří květenství výše než je tomu u nominátního poddruhu, který preferuje méně vlhká až sušší stanoviště (Geltman 1992, Pollard 1984 a).

Znak, který je patrný pouze pod lupou (k pozorování stačí již ruční lupa A x 20) je rozdíl ve velikosti základny jednoduchých chlupů. U subsp. *galeopsifolia* je základna jednoduchých chlupů velká 20-25  $\mu\text{m}$  (0,02 – 0,05 mm) v průměru, zatímco u *Urtica dioica* je větší a to 25-35  $\mu\text{m}$  (0,025-0,035 mm) v průměru. Tento znak je pak znatelný na odění (Mc Allister 1999).

#### 3.1.4.1.4 Taxonomické zařazení

*Urtica dioica* subsp. *galeopsifolia* nebyla dlouhou dobu rozeznávána, jelikož jedinci byli nejčastěji přiřazováni k var. *angustifolia* a nebo k var. *subinermis*. K těmto varietám byly řazeny zvláště kvůli diploidnímu cytotypu a stejným nárokům na prostředí. Sporné je zařazení k var. *angustifolia*, která se nevyskytuje v Evropě a má řadu odlišných znaků, které jsou zcela specifické, jako třeba extrémně úzké listy, které nemá žádný jiný zástupce z daného rodu. Zařazení k var. *subinermis* má daleko větší oporu. Tento poddruh můžeme nalézt v evropské části Ruska a jeho znaky se ve velké míře shodují právě se subsp. *galeopsifolia*. Tento trend zařazení můžeme pozorovat i v herbářových položkách, kde subsp. *galeopsifolia* je výhradně řazena k var. *subinermis* a jedinci s užšími listy k var. *angustifolia* (Geltman 1992, Geltman 1982).

Geltman (1992) poukazuje také na subsp. *pubescens* známou z delty řeky Volhy a od Dněpru, s kterou se poddruh *galeopsifolia* také shoduje v některých znacích, ale shodu nepovažuje za zásadní.

Pollard a Briggs (1984) vnímají dané znaky za tak markantní a při kultivacích neměnné, že v otázkách taxonomického zařazení považují *Urtica dioica* subsp. *galeopsifolia* za zcela oddělený druh *Urtica galeopsifolia*. Kdežto ostatní autoři raději zůstávají u označení subspecie, díky nesnadnému rozlišení jedinců na první pohled a k malému počtu stanovišť, kde jsou jedinci k nalezení (Geltman 1992, Pollard 1984 a).

Jako další fakt uvádějí teorii Geltmana (1992) o možném hybridním původu *Urtica dioica*. Autor uvádí teorii o existenci dvou diploidních cytotypů *Urtica galeopsifolia* × *Urtica sodenii* v době zalednění, které se díky existenci kontinentálních mostů mohly zkřížit a vznikl tak tetraploidní hybridní cytotyp, který se dále šířil po Evropském kontinentu a to jako druh *Urtica dioica* (Geltman 1992, Pollard 1984 a).

Z literárních zdrojů vyplývá, že lepší pro taxonomické rozlišení bude zachovat všechny subspecie a variety ve stavu samostatných taxonomických jednotek, protože z geografického pohledu se pravděpodobně může jednat o alopatrické rozšíření. Nicméně nejasná je i reálná taxonomická hodnota výše uvedených taxonů včetně jejich synonymiky a vyvstává i otázka, zda by jediným adekvátním diskriminačním znakem neměla být právě ploidní úroveň resp. velikost genomu (Urfus unpubl).

### **3.1.4.2 *Urtica dioica* subsp. *sodenii* Simm.**

Tento poddruh, který se vyskytuje převážně na Skandinávském poloostrově, se vyznačuje především diploidní ploidní úrovní a podobnou habituální preferencí, jako diploidní cytotyp *Urtica dioica* a *Urtica kioviensis* z lužních lesů (Geltman 1982, Geltman 1981, Nurmi 2000).

Dalším z podobných znaků je nápadná absence nežahavých chlupů a sporadický výskyt žahavých trichomů (roztroušeny na řapících a květenstvích), celkový jemný vzhled rostliny a užší listová čepel (Nurmi 2000).

## **3.2 *Urtica kioviensis* Rogov.**

### **3.2.1 Morfologická charakteristika**

Rostliny *U. kioviensis* (kopřivy lužní) jsou vytrvalé byliny, které mají velmi tlusté, plazivé, žlutavě zbarvené oddenky, jejichž prostřednictvím se druh také vegetativně rozmnožuje. Lodyha je 30–200 centimetrů vysoká, na bázi 5-9 milimetrů široká, v horní části větvená, nevýrazně hranatá, křehká, kořenující v uzlinách, s roztroušenými žahavými trichomy, zcela bez nežahavých chlupů. Čepel listu je široce až úzce vejčitá, na bázi srdčitá, 4–19 centimetrů dlouhá a 3–10 centimetrů široká, na vrcholu v obrysu zašpičatělá. Na svrchní straně laminy má roztroušené žahavé trichomy nebo je zcela lysá, světle zelená, výrazně lesklá a tenká. Spodní strana laminy je lysá, občasně se vyskytující žahavé trichomy. Okraje čepele jsou hrubě pilovité až hrubě zubaté. Řapík je dlouhý přibližně jako polovina čepele, 2-9 centimetrů. Palisty jsou celokrajné, kopinatého až vejčitého tvaru, v dolní polovině jsou volné, ale v horní polovině lodyhy jsou sousední palisty navzájem do jedné poloviny srostlé. Květy má jednopohlavné, jednodomé (velmi vzácně dvoudomé), uspořádané do složených, jednopohlavních (vzácněji oboupohlavních) klasovitých či latovitých květenství, která jsou stejně dlouhá nebo delší než řapík a vyrůstají v úžlabí řapíku. Prašnicková květenství, nacházející se nejčastěji v dolní polovině lodyhy, jsou přímá či šikmo odstávající od lodyhy. Pestíková květenství jsou pak nejčastěji v horní polovině lodyhy, přímá, při odkvětu kolmo odstávající nebo až nicí, s nápadnými žahavými trichomy na okvětních lístcích. V mnoha případech můžeme nalézt rostliny, na nichž převládají buď pestíková či prašnicková květenství, a ve středu rostlin se často vyskytují smíšená květenství. Nažky jsou v obrysu eliptické až úzce eliptické, v některých případech

úzce vejčité, světle hnědé až hnědé, slabě lesklé, 1,6–2 milimetry dlouhé a 0,8–1,1 milimetrů široké (Goliášová 2006, Hegi 1912, Chrtek 2010, Chrtek 1988, Chrtek 1979, Nurmi 2000, Rothmaler 2007, Rothmaler 2002, Schmeil 1958).

### 3.2.2 Rozšíření

Těžištěm rozšíření *Urtica kioviensis* je pravděpodobně zakarpatská Ukrajina v povodí řek Tisa, Sáva a Dunaj. Svůj přívlastek získala podle názvu ukrajinského města Kyjev, kde byla poprvé popsána (Konczak 1968, Rorowitsh 1843, Zólyomi 1936).

Ve střední a východní Evropě má *Urtica kioviensis* velice disjunktivní areál s nejsevernějším rozšířením v Dánsku na ostrovech Nekselø a Serejø, v centrální Evropě se vyskytuje v Rakousku v nivě řeky Morava v Dolních Rakousech, v Německu v povodí řeky Havoly (mezi Berlínem a Brandenburgem) a u soutoku řeky Havoly a Labe (poblíž Havelbergu) a na Slovensku v Záhorské nížině a u svatého Juru. Dále na východ se vyskytuje v Maďarsku, severním Chorvatsku, severním Srbsku, Bulharsku, Bělorusku a v Rusku (Adler 1994, Goliášová 2006, Gutte 1973, Nurmi 2000, Osvačilová 1956, Polatschek 2001, Tutin 1964). Nicméně se jedná o značně přehlížený taxon a jeho výskyt může být častější (Daníhelka 2004, Kolář 2014).

V České republice jsou známy pouze tři lokality výskytu - olšový les jihovýchodně od Moravského Písku, přírodní rezervace Ranšpurk a přírodní rezervace Plačkův les. Na lokalitě u Moravského Písku nebyl výskyt potvrzen (hledána J. Rolečkem 2002), pravděpodobně z důvodu devastace lokality vykáčením vlhké části lesa, kde se právě *Urtica kioviensis* nacházela (Daníhelka 2004, Chrtek 1979, Chrtek 1988, Kolář 2014, Slavík 1986).

### 3.2.3 Ekologie

Druh *Urtica kioviensis* je na území České republiky ve starší literatuře často řazen do skupiny A1 – vyhynulé taxony (IUCN: extinct = EX), ale díky lokalitám, objeveným v nedávné době lze tento druh zařadit do stupně ohrožení C1 – kriticky ohrožený (IUCN: critically endangered = CR; Holub 2000, Holub 1979).

Na rozdíl od *Urtica dioica* je *Urtica kioviensis* hemerofobní druh, který má velice specifické nároky na prostředí a také má velice odlišný fenologický vývoj.

Již český název „kopřiva lužní“ vypovídá o jejím hlavním habitatu, kterým je pravidelně zaplavovaný lužní les planárního stupně. Jedná se především o společenstva *Alno–Ulmion* a svaz *Alnion glutinosae*, kde vyhledává vlhká, bahnitá, polostinná až stinná místa na okrajích tůní a slepých ramen řek.

Při managementu těchto lokalit je třeba zachovat přirozené podmínky, a to především dynamiku vodního režimu a ráz okolní vegetace pro zajištění stinných míst (Goliášová 2006, Chrtek 1988, Konczak 1968, Nurmi 2000).

*Urtica kioviensis* je hemikryptofyt, který přezimuje plazivou lodyhou s olistěnými, plazivými výhony, které mají velkou hustotu žahavých chlupů. Tato terestrická část fenologického vývoje tvoří na podzim nápadný zelený aspekt. Další části vývoje probíhají v litorálních nebo limózních částech tůní či slepých ramenech. Při jarních záplavách dochází k odumírání listů na přezimujících lodyhách a začínají se objevovat nové přímé výhony a adventivní kořeny. Koncem května dosahují rostliny více jak 20 centimetrů výšky. Květenství se objevují v průběhu léta (červenec, počátek srpna) a zralé nažky jsou uvolňovány počátkem podzimu (polovina září, začátek října), koncem října dochází postupně k odumírání generativních výhonů a k olistění přezimující plazivé lodyhy. Fenologický vývoj se může lišit v závislosti na hloubce vody, zastínění a dostupnosti podzemní vody (Hejný 1960, Pečenjuk 1993).

### **3.2.4 Fosilní nález nažek *Urtica kioviensis* Rogow.**

Jednu z mála možností, jak z historického hlediska zkoumat rozšíření jednotlivých taxonů rostlin, nabízí kvartérní paleoekologie. Kromě přímých otisků rostlin lze studovat také pyl, zuhelnatělé části rostlin a další makrozbytky (Collinson 2012, Wolters 2005).

#### **3.2.4.1 Oblast nálezů**

V severovýchodním Německu byly prováděny paleobotanické průzkumy sedimentárních vrstev z mezolitického období (9 000 – 7 800 př. n. l – střední / pozdní pre-Boreál

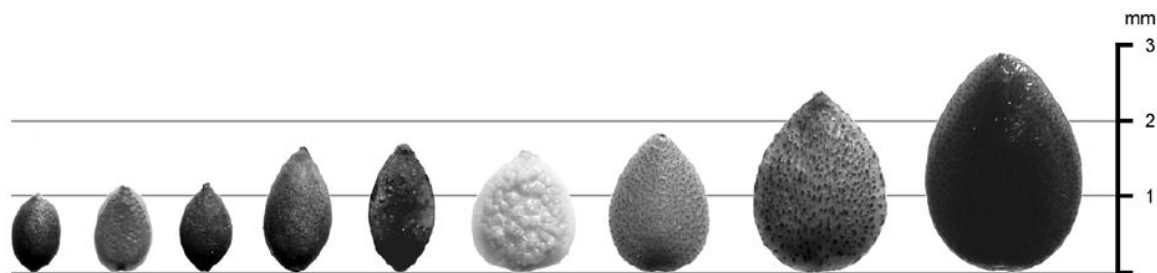
až středně pozdní Boreál), které ukázaly přítomnost nažek jak *Urtica kioviensis*, tak i *Urtica dioica* (Rothmaler 2002, Wolters 2005).

Z historického hlediska (postglaciál) se jedná o bažinatou oblast s četnými mokřadními soustavami, které vznikly po posledním zalednění. Ledovcová údolí zde dosahovala až k hranici dnešního pobřeží Severního moře, kolem řeky Labe. Následná deglaciace dala díky předním i bočním ledovcovým morénám vzniknout mělkým jezerům, které vytvořily vhodný habitat, pro rozvoj druhu *Urtica kioviensis*. V současné době zde *Urtica kioviensis* neroste, což pravděpodobně souvisí s intenzivním využíváním oblasti v 18. století pro těžbu rašeliny a následné odvodnění pro získání zemědělské půdy (Konczak 1968, Wolters 2005).

#### **3.2.4.2 Morfologické odlišení nažek**

Pomocí srovnávací morfologie se ukázalo, že lze spolehlivě oddělit jednotlivé evropské druhy rodu *Urtica* podle morfologie jejich plodů – nažek. Na odlišnou morfologii nažek poukázal jako první J. Chrtek (1979), který tento znak pojímá jako jeden z určujících, kterým lze odlišit jednotlivé druhy rodu *Urtica*. U rozlišení nižších taxonomických jednotek již rozdíl není tak znatelný a morfologie nažek se v rámci poddruhů a variet *Urtica dioica* pravděpodobně nedá použít. Naproti tomu studium morfologie pylových zrn nepřineslo jednoznačná a spolehlivá data pro odlišení jednotlivých druhů navzájem (Chrtek 1979, Wolters 2005).

V dané oblasti byly v sedimentech nalezeny hlavně nažky *Urtica kioviensis* (až v 84 % ze všech vzorků, nacházejících se ve všech studovaných vrstvách sedimentů) a nažky *Urtica dioica*. Tyto dva typy nažek lze snadno odlišit na první pohled, a to díky zřetelně větší délce a výraznému eliptickému tvaru nažky *Urtica kioviensis*, v kontrastu s menšími nažkami výrazně vejčitého tvaru *Urtica dioica*. Rozdíly v morfologii nažek jednotlivých druhů rodu *Urtica* ukazuje obrázek (viz **obr. č. 4.**; Knobloch 1986, Wolters 2005).



**Obr. č. 4** – Srovnání nažek evropských druhů rodu *Urtica* se zahrnutím fosilní nažky *Urtica kioviensis* ze severního Německa. Zleva doprava: *Urtica atrovirens* Req., *Urtica membranacea* Poir., *Urtica dioica*, *Urtica kioviensis*, *Urtica kioviensis* (fosilní nažka), *Urtica morifolia* Poir., *Urtica urens*, *Urtica cannabina* L., *Urtica pilulifera* L. – (obrázek převzat z Wolters 2005).

Morfologie nažek může být nejenom zahrnuta jako spolehlivý a určující znak do flór a určovacích klíčů, ale může napomoci v diskusích o taxonomickém určení druhů v rodě *Urtica* (Chrtek 2010, Chrtek 1979, Wolters 2005).

### 3.3. *Urtica urens* L.

#### 3.3.1 Morfologická charakteristika

Tato jednoletá bylina má lodyhu, která dosahuje velikosti pouze 5–70 centimetrů, je přímá, nevětvená, většinou čtyřhranná s roztroušenými žahavými trichomy, nežahavé chlupy na lodyze zcela chybí nebo se vyskytují jen ojediněle. Listová čepel je široce vejčitá až podlouhlá, na vrcholu v obrysu tupá, u báze klínovitě až tupě zúžená (vzácněji mírně srdčitá), 1–7,5 centimetrů dlouhá a 1–5 cm široká. Listová lamina je tmavě až žlutavě zelená s občasným výskytem žahavých trichomů. Řapík má kratší, 1–3 centimetry dlouhý. Palisty jsou malé, kopinaté, 1–3 milimetry dlouhé a celokrajné. Květy jsou jednopohlavní a jednodomé. Prašníkové a pestíkové květy se nacházejí společně v jednom květenství, která jsou poměrně hustá, při květu přímá nebo kolmo odtávající, po odkvětu pak slabě převislá, vyrůstající z úžlabí řapíku, s ojediněle se vyskytujícími žahavými chlupy na okvětních lístcích. Nažky mají v obrysu vejčitý tvar, od světle hnědé až po zelenavě hnědou barvu, jsou slabě lesklé, 1,4–2,2 milimetrů dlouhé a 1,2–1,4 milimetrů široké (Goliašová 2006, Chrtek 2010, Chrtek 1988, Rothmaler 2007, Rothmaler 2002, Schmeil 1958).

### 3.3.2 Rozšíření

*Urtica urens* je kosmopolitní druh, který se vyskytuje v nížinných a teplejších oblastech, avšak v porovnání s *Urtica dioica*, není tak hojná. Ve střední Evropě se jedná o archeofyta, který je rozšířen od planárního až po suprakolinní stupeň (Hegi 1912).

V České republice má *Urtica urens* těžiště v termofytiku a nižších polohách mezofytika. Pokud se nachází v oblasti oreofytika, jedná se spíše o zavlečení a rozšíření není dlouhodobého charakteru. Nejvýše položeným místem výskytu je Labská bouda v Krkonoších 1 450 m. n. m. (Chrtek 1988, Slavík 1986).



## 4. Zdroje variability v rodě *Urtica* L.

### 4.1 Determinace pohlaví

Předpokládaným poměrem pohlaví (díky kontrole jaderných genů) u pohlavně dimorfních druhů je 1:1, pokud je populace dobře smíšená a vzdálenost pro přenos pylu a semen není velká. Tento poměr se prokázal například u mnoha dvoudomých druhů, jako např. u *Rumex acetosa* L., ale u druhu *Urtica dioica*, stejně jako například u *Silene latifolia* Poir., byly zjištěny značné rozdíly v primárních poměrech pohlaví (de Jong 2005, Glawe 2007, Glawe 2005, Irish 1989).

U odebraných vzorků semen druhu *Urtica dioica* byly zjištěny značné inter- rodičovské rozdíly v poměrech pohlaví. Pro zjištění dědičnosti poměrů pohlaví bylo provedeno experimentální křížení samčích a samičích rostlin druhu *Urtica dioica*. Tento pokus prokázal značný vliv rodičovských rostlin na poměry pohlaví u potomstva, které byly značně rozdílné. I když bylo prokázáno, že dědičnost poměru pohlaví je biparentální poměry pohlaví u potomstva se většinou podobaly poměrům pohlaví u mateřských rodičů (mateřská regrese; Glawe 2007).

K tomuto zkreslení pohlaví z mateřské strany může napomoci i intragenomický konflikt, sobecké geny (selfish gene) či cytoplazmatický faktor (de Jong 2005, Glawe 2009, Glawe 2007, Shannon 2007).

### 4.2 Jednodomost

V populacích druhu *Urtica dioica* lze v malém procentu nalézt i abnormální jednodomé jedince. Tyto jedince popsal Tausch jako poddruh *monoica*, ale v žádném jiném znaku se jedinci nelišili od nominátního poddruhu *dioica* (Domin 1944). U většiny dioecických druhů krytosemenných rostlin jsou genetické mechanismy pro určení pohlaví zcela neznámé, proto několik málo druhů, které mají jak dvoudomou, tak i jednodomou formu, představuje možnost jak prozkoumat tyto mechanismy a napomocť tak k lepšímu nahlédnutí do evoluce dvoudomosti. Jedinci *Urtica dioica* jsou k těmto pokusům vhodné díky snadnému křížení jednodomé a dvoudomé formy (produkující vitální, úrodné potomstvo), vysoké produkci potomstva a nenáročnosti při kultivacích. Procento jednodomých jedinců se v různých populacích liší, průměrně se však pohybuje od 0-6%,

výjimkou jsou nizozemské populace, kde bylo zaznamenáno 0-16% jednodomých jedinců. Jednodomí jedinci se vyskytují ve smíšených polucích mezi samčími a samičími rostlinami, nikdy však nebylo zaznamenáno, že by se vyskytovali samostatně nebo tvořili dominantní populaci (Glawe 2005, Glawe 2007, Irish 1989, Shannon 2007).

#### 4.2.1 Vliv jednodomosti na genetický základ

Vzhledem k výskytu i zcela jednodomých poddruhů jako je *Urtica dioica* subsp. *gracilis*, můžeme experimentálně porovnat, zda základ jednodomosti u jednodomé subsp. *dioica* a jednodomé subsp. *gracilis* je stejný nebo se liší. Provedením křížení mezi jednodomými jedinci subsp. *dioica* a subsp. *gracilis* bylo zjištěno, že genetický základ jednodomosti je pravděpodobně u obou podruhů odlišný vzhledem k diametrálním rozdílům poměrů pohlaví v potomstvu. Tento výsledek byl překvapující, vzhledem k předpokladu, že jednodomost je brána jako původní znak u druhů, kde se vyskytuje jak jednodomá, tak i dvoudomá forma. Není vyloučeno, že roli může hrát i ploidie poddruhu *gracilis*, jehož nejčastější diploidní forma není kompatibilní ke křížení s některými tetraploidními jedinci (včetně poddruhu *dioica*; Boufford 1997, Shannon 2007, Woodland 1982 a, b).

V další analýze křížení bylo zkoumáno, zda genetický základ pro určení pohlaví u jednodomých *dioica* a dvoudomých *dioica* je stejný nebo odlišný. Pomocí křížení stejného samčího rodiče a dvoudomé samice *dioica* nebo jednodomé samice *dioica* bylo ve všech třech pokusech zjištěno, že základ pro určení pohlaví se u jednodomých a dvoudomých *dioica* liší. V křížení s jednodomou *dioica* bylo v potomstvu velké samčí zkreslení a poměry pohlaví jednodomého potomstva se lišily od poměrů potomstva u dvoudomých *dioica* (Shannon 2007).

Srovnatelná křížení byla provedena se stejným samičím rodičem a samcem *dioica* nebo jednodomým samcem *dioica*. V křížení s jednodomým samcem *dioica* bylo v potomstvu velké samičí zkreslení. Zkreslení se projevilo i v případě, že rodičovským jedincem byla samice *gracilis*, větší zkreslení vůči samičímu pohlaví bylo v křížení, pokud byl samcem dvoudomý samec *dioica* (Shannon 2007).

#### 4.2.2 Dědičnost jednodomosti

Byla provedena řada křížení, která ukázala pravděpodobný způsob přenosu jednodomosti do potomstva. Jako první bylo provedeno křížení mezi potomky získaných po samoopylení jednodomých rostlin. Toto křížení naznačilo, že jednodomý rys je snadno přenesen do potomstva (až v 80%) a řídí se Mendelovskými procesy dědičnosti. Další křížení mezi rostlinami z jednodomého a dvoudomého systému indikovalo, že alely z dvoudomého systému jsou často dominantní. Některá křížení však tento výsledek nepotvrdila, což může znamenat, že dominance není úplná nebo že na určení pohlaví se podílí více genů (Glawe 2009).

Pro zjištění zda je jednodomost přenášena semeny nebo pylem byla provedena dvě křížení. První mezi sourozenci, kteří byli získáni po samoopylení jednodomé rostliny a druhé mezi dvoudomými a jednodomými jedinci, kteří byli také získáni po samoopylení. Výskyt jednodomých jedinců v každém z pokusů ukázal, že jednodomý rys může být přenášen jak semeny, tak i pylem (Glawe 2009).

#### 4.3 Vliv prostředí na pohlaví

Interakce mezi prostředím a organismem je nedílnou součástí fungování organismu v přírodě. Vzhledem ke zkresleným poměrům pohlaví v *Urtica dioica* je otázkou, zda v tomto ohledu nehraje roli právě interakce jedinců s prostředím (de Jong 2005, Glawe 2005).

Vliv na zkreslené poměry pohlaví mohou mít jak podmínky prostředí u rodičovských linií, tak i životní podmínky potomstva. Pro analýzu rodičovského vlivu na poměry pohlaví v potomstvu byly mateřské rostliny vysazeny do různých podmínek (stresující podmínky: dehydratace, nedostatek světla, vysoká intenzita vysázených jedinců / neutrální podmínky: dostatek vody, optimální teplota, dostatek světla / semipřirodní podmínky: pěstování v zahradě, přísun pouze atmosférické vody) a vystaveny umělému přísunu živin. Poté proběhla analýza životaschopnosti pylu a ze sebraných semen byly vypěstovány rostliny, u kterých proběhla determinace pohlaví. Výsledky ukázaly, že odlišné podmínky při kultivacích ani přísun živin u rodičovských rostlin nemají vliv na poměr pohlaví v potomstvu. Zdroj živin vedl k větší tvorbě biomasy a nadprodukcí semen (až 2× více) a životaschopnost pylu byla v rozmezí 88-96%. V případě odlišných podmínek byl rozdíl

zaznamenán pouze u zhoršených světelných podmínek, a to v poklesu tvorby biomasy, zpožděné době květu a nižší produkci semen. Není však vyloučeno, že přísun živin by mohl mít vliv na endogenní hladinu hormonů a tím vést ke zkreslení pohlaví (Glawe 2009, Glawe 2007, Glawe 2005).

Hlavní posun byl zaznamenán u jednodomých jedinců, kteří byli ve svém vyjádření pohlaví velice labilní, a až 43% klonů za příznivých podmínek vytvořilo 100% samčích květů (hlavně u klonů, které již vykazovaly fenotypově samčí zkreslení). Také podmínky prostředí měly vliv na poměr samčích a samičích květů na jednodomých rostlinách (Glawe 2009, Glawe 2007, Glawe 2005, Shannon 2007).

Zkoumán byl i zásah do vegetativního růstu a exogenní aplikace fytohormonů. Při zásahu do vegetativního růstu (odstranění listů, odstranění květů, odstranění celé koruny, prořezání celé populace, zásah do přezimujících oddenků) nebyl zaznamenán žádný posun v poměru pohlaví, čistota pohlaví byla opět 100% samčích a 100% samičích květů, jen u jednodomých jedinců se lišil poměr samčích a samičích květů. Ani při aplikaci různých koncentrací a typů fytohormonů nedošlo k žádné změně (Glawe 2009, Glawe 2007, Glawe 2005).

Experimenty vykazovaly jasný trend ve vlivu prostředí na jedince, ale byly prováděny pouze na několika genotypech z jedné populace, není tak zcela vyloučeno, že interakce prostředí a zkreslení pohlaví spolu mohou souviset. Velice málo prostoru bylo věnováno jednodomým jedincům, u kterých by vliv prostředí mohl hrát klíčovou roli (Glawe 2005).

## 5. Problematika lužních lesů na území České republiky

Lužní lesy jsou cenná přírodní společenstva, rozprostírající se v nivách řek a kolem větších toků, které disponují vysokou biologickou rozmanitostí, jak flóry, tak fauny. Nejcennějšími biotopy jsou měkké luhy (svaz *Salicion albae*) kolem neregulovaných toků, bez narušeného hydrologického režimu a bez zastoupení neofytů v podrostu (Härtel 2009, Mezera 1956).

Dynamika lužního lesa je velice důležitá pro jeho správnou funkčnost a zachování jeho produkční schopnosti. Pravidelné záplavy nepřinášejí pouze vláhu, ale také potřebné živiny, současně také odstraňují staré porosty, čímž dávají možnost k rozvoji mladých semenáčků v podrostu. Režim pravidelných záplav je i nedílnou součástí života mnoha ohrožených živočichů, vázaných na úzké spojení řeky s lužním lesem. Slepá ramena představují místo pro klidné tření ryb, která se při záplavách opět stanou součástí řek a ryby mohou pokračovat dále ve svém vývoji. Záplavy také napomáhají k strhávání říčních břehů, které poskytují nová hnízdiště pro vzácné druhy fauny (např. ledňáčka říčního (*Alcedo atthis* L.; Chytrý 2010, Mezera 1958, Mezera 1956).

Během února až dubna se lze v lužních lesích setkat s výrazným fenoménem nárazového kvetení geofytních rostlin s krátkým vegetačním cyklem, který bývá označován jako tzv. jarní aspekt (jako např. česnek medvědí (*Allium ursinum* L.), orsej jarní (*Ficaria bulbifera* Holub), sasanka pryskyřníkovitá (*Anemone ranunculoides* L.; Chytrý 2010, Rigasová 2002).

### 5.1 Rozdělení

Nejzákladnějším rozdělením lužních lesů je na původní měkký luh a druhotný tvrdý luh, podle skladby vyskytujících se dřevin a podle režimu záplav.

Měkký luh je typický výskytem dřevin snášející dlohoudobou záplavu (např. vrba bílá (*Salix alba* L.), vrba křehká (*Salix fragilis* L.), topol černý (*Populus nigra* L.) a vyžadující vysokou hladinu podzemní vody po celé vegetační období. Typická je zde mokřadní (např. ostřice pobřežní (*Carex riparia* Curtis), chrastice rákosovitá (*Phalaroides arundinacea* L.) a liánovitá (např. chmel otáčivý (*Humulus lupulus* L.), opletník plotní

(*Calystegia sepium* L.) vegetace rostoucí většinou na jílovitých či oglejených půdách (Chytrý 2010, Mezera 1956, Rigasová 2002).

Naproti tomu tvrdý luh se vyskytuje na sušších místech s kolísavou hladinou podzemní vody během roku a výraznou bylinou vegetací v podrostu, tvořící na jaře výrazný jarní aspekt. Nejčastějším typem půdy jsou zde fluvizemě, s příměsí písčitých či jílovitých částic. I zde dochází k pravidelným záplavám, které mají však krátkodobý charakter a slouží spíše jako zdroj živin, pro stromové patro, které tvoří pomalu rostoucí dřeviny (např. dub letní (*Quercus robur* L.), jilm vaz (*Ulmus laevis* Pall.)<sup>3</sup>, habr obecný (*Carpinus betulus* L.; Chytrý 2010, Mezera 1956, Rigasová 2002).

Provedené sběrové analýzy a následné cytometrycké zpracování ukazuje, že diploidní cytotypy druhu *Urtica dioica* se pravděpodobně vyskytují ve většině případů v primárních měkkých luzích se zachovanými funkcemi celého biotopu (Rejlová et Urfus unpubl.).

Další možností jak rozlišit typy lužních lesů je podle výskytu na horním, středním či dolním toku řek na horské olšiny s olší šedou, údolní jasanovo olšové luhy, tvrdé luhy nížinných řek a měkké luhy nížinných řek (Härtel 2009, Chytrý 2010).

## 5.2 Historie

První zmínky o osidlování vysoce produkčních nivních oblastí v blízkosti řek jsou již z mladší doby kamenné (neolit – před 6000 – 4000 lety). Již v této době byl vyvíjen tlak na lužní les v podobě žďáření lesa a přeměny jeho úrodné půdy na zemědělské plochy. Dalším významným kolonizačním obdobím v okolí lužních lesů bylo 13. století, kdy však přeměna lužního lesa probíhala ve velkém měřítku. Nastala přeměna lužních luk na pole, pásli se zde dobytek a dřevo se využívalo jako palivo a stavební materiál. Krátké období během třicetileté války, napomohlo k částečné obnově, avšak toto krátké časové období zdaleka nestačilo k nápravě rozsáhlých škod po těžbě (Mezera 1958, Neuhäuslová 1998, Průša 1990).

Další daleko větší nástup těžby nastal v 18. století, kdy byl veliký nedostatek palivového dříví. V lužních lesech byly vysazovány produkční, rychle rostoucí dřeviny, které rychle vysilovaly půdu, a znehodnocovaly původní dřevinnou skladbu. V tomto období

---

<sup>3</sup> Jilmové porosty byly z části zničeny grafiózou (*Ceratocystis ulmi*) - zavlečenou houbovou chorobou.

také nastaly první velké zásahy do koryt řek (kvůli stále častějším záplavám), jejich napřimováním, tvorbou hrází a zabránění přirozené cirkulace vody ztratil luh své pravidelné záplavy a přísun živin. Tento zásah člověka do krajiny měl veliký vliv na celý ekosystém. Voda v napřímených korytech řek dosahovala daleko větší rychlosti a odnášela mnohem více cenných půd a materiálu. Tyto hlinito-šterkové naplaveniny daly vzniknout tvrdému luhu, který je svým složením dřevin zcela odlišný od původního měkkého luhu a jeho vývoj, jako ucelené vegetační formace, není zcela ukončen. Společenstvo tvrdého luhu lze tedy na rozdíl od luhu měkkého považovat za ryze sekundární (Härtel 2009, Mezera 1958, Mezera 1956).

Až počátkem 19. století byla věnována pozornost ochraně lužního lesa, jako cenného společenstva. Dokonce roku 1890 na zemském sněmu, byl zamítnut plán na regulaci řeky Moravy, jelikož ztráta lužních lesů v okolí by mohla znamenat riziko pro velké úrody na Jižní Moravě v důsledku vysušujících horských větrů z uherských stepí (Mezera 1958).

V dnešní době jsou tyto cenné fragmenty lužních lesů chráněné nejen legislativou České republiky, ale i mnoha mezinárodními úmluvami (např. Ramsarská úmluva, CITES).

### 5.3 Ohrožení

Největší hrozbu pro lužní les představuje zásah do přirozeného vodního režimu, který způsobuje přerušení pravidelného režimu záplav a pokles podzemní vody. Tímto zásahem dojde k vysušení půdy v luhu, rostliny přizpůsobené vysoké hladině spodní vody odumírají a luh je postupně nahrazen mezofilní lesní vegetací. Největším takovým zásahem byla stavba Novomlýnské nádrže, v nejzachovalejším komplexu lužních lesů v České republice v Moravských úvalech (Hornomoravský, Dolnomoravský a Dyjskosvratecký). Tato oblast zahrnuje i tzv. „Lanžhotský prales“, který se skládá ze dvou oblastí, a to přírodní rezervace Ranšpurk a Cahnov. Tyto zachovalé fragmenty lužních lesů, kde se dochovaly vzácné pralesové formace, jsou velice ojedinělými biotopy ve střední Evropě. Součástí rezervací je i řada tůní a vlhkých luk s typickou květenou (např. řeřišnice malokvětá (*Cardamine parviflora* L.), huseník luční (*Arabis nemorensis* Hoffm.), kopřiva lužní (*Urtica kioviensis*), bledule letní (*Leucojum aestivum* L.)) a žije zde mnoho ohrožených druhů živočichů (tesařík pižmový (*Aromia moschata* L.),

čolek podunajský (*Triturus dobrogicus*)<sup>4</sup>, skokan ostronosý (*Rana arvalis* Nilsson), orel královský (*Aquila heliaca* Savigny; Chytrý 2010, Mackovčín 2007, Neuhäuslová 1998, Průša 1990)

Další z problémů je vysoká eutrofizace projevující se v lužních lesích ve vysoké míře, čímž dochází k šíření nitrofilní a invazní rostlinných druhů (např. netykavka žlaznatá (*Impatiens glandulifera* Royle), třapatka dřípatá (*Rudbeckia laciniata* L.), bez černý (*Sambucus nigra* L.)), které ničí původní skladbu podrostu a zamezují vývoji mladých semenáčků stromů, které ničí i přemnožená srnčí zvěř. V důsledku toho je bráněno přírodní obnově dřevinné vegetace a umožňuje dalšímu šíření nepůvodních a náletových druhů rostlin (Härtel 2009, Chytrý 2010, Mackovčín 2007, Mezera 1958, Rigasová 2002).

---

<sup>4</sup> Nedávno odlišen od Čolka velkého (*Triturus cristatus*).



## 6. Navazující diplomová práce

Navazující magisterská práce bude zaměřena na zhodnocení variability u druhu *Urtica dioica* L. jak na ploidní úrovni, tak i na morfologické. Řešeny budou následující témata:

1. Celkové zhodnocení ploidie v rámci druhu a jejich výskyt.
2. Morfometrické zhodnocení cytotypové variability.
3. Zmapování jednodomých jedinců v populacích *Urtica dioica* na území ČR.
4. DNA analýza diploidního a tetraploidního cytotypu pomocí mikrosatelitů.
5. Mapování výskytu příbuzné *Urtica kioviensis*.

V první fázi výzkumu bude proveden komplexní, plošný cytogeografický průzkum s morfologickou analýzou vybraných znaků. Dále bude probíhat analýza DNA vybraných ploidních úrovní pomocí mikrosatelitů v DNA laboratoři. Okrajově bude sledován výskyt kriticky ohroženého druhu *Urtica kioviensis*.

### 6.1 Metodika

K řešení témat v navazující diplomové práci budou použity následující metody.

#### 6.1.1 Průtoková cytometrie

Metoda průtokové cytometrie (Flow Cytometry, FCM) umožňuje analýzu biologických částic (např. buněk nebo jader), které proudí ve fluidním proudu velice úzkou kolonou jedna za druhou, kde jsou ve snímacím bodě vystaveny intenzivnímu paprsku excitačního záření (nejčastěji laserovému paprsku), soustředěného do velice malého prostoru (bodu). Jednotlivé buňky jsou analyzovány podle zpětného signálu rozptýleného světla či fluorescenční emise ve viditelném spektru. V botanice se průtoková cytometrie používá především ke stanovení velikosti genomu – absolutní (vyjádřeno v pg nebo párech bazí) a relativní (stupeň ploidie; Doležel 2007, Ormerod 2000).

Tato technika má několik výhod, především velký počet analyzovaných částic ve velice krátkém čase a také reprezentativní výsledek, který je dobře statisticky zpracovatelný (Doležel 2007, Ormerod 2000).

Pomocí této metody bude u *Urtica dioica* stanovena relativní velikost genomu (stupeň ploidie) z listového řapíku zkoumaných jedinců. Dále bude zkoumána prostorová distribuce diploidního cytotypu a jeho ekologická preference (k lužním lesům).

### 6.1.2 Morfometrika

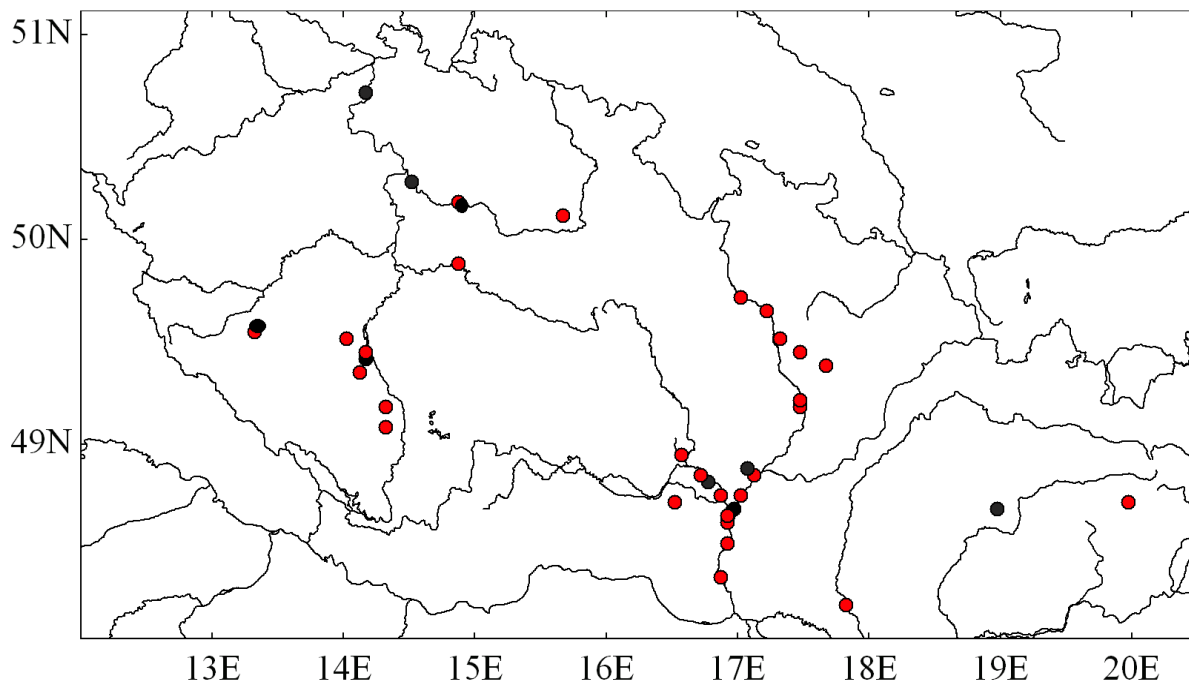
Tato technika umožňuje objektivní zhodnocení fenotypové plasticity u studovaných objektů. Je možné využít dva odlišné přístupy, numerický a geometrický. Numerická morfometrika zahrnuje často ručně naměřené hodnoty, zatímco geometrický přístup pracuje s analýzou obrazu. Výsledky jsou pak zpracovány pomocí mnohorozměrných statistických metod, čímž je omezen subjektivní pohled pozorovatele. Morfometriku lze využít nejen k zhodnocení podoby morfologických znaků u jednotlivých druhů, ale také k objasnění jejich vzniku a evoluci (Marhold 2002, Neustupa 2006).

## 6.2 Vlastní výsledky

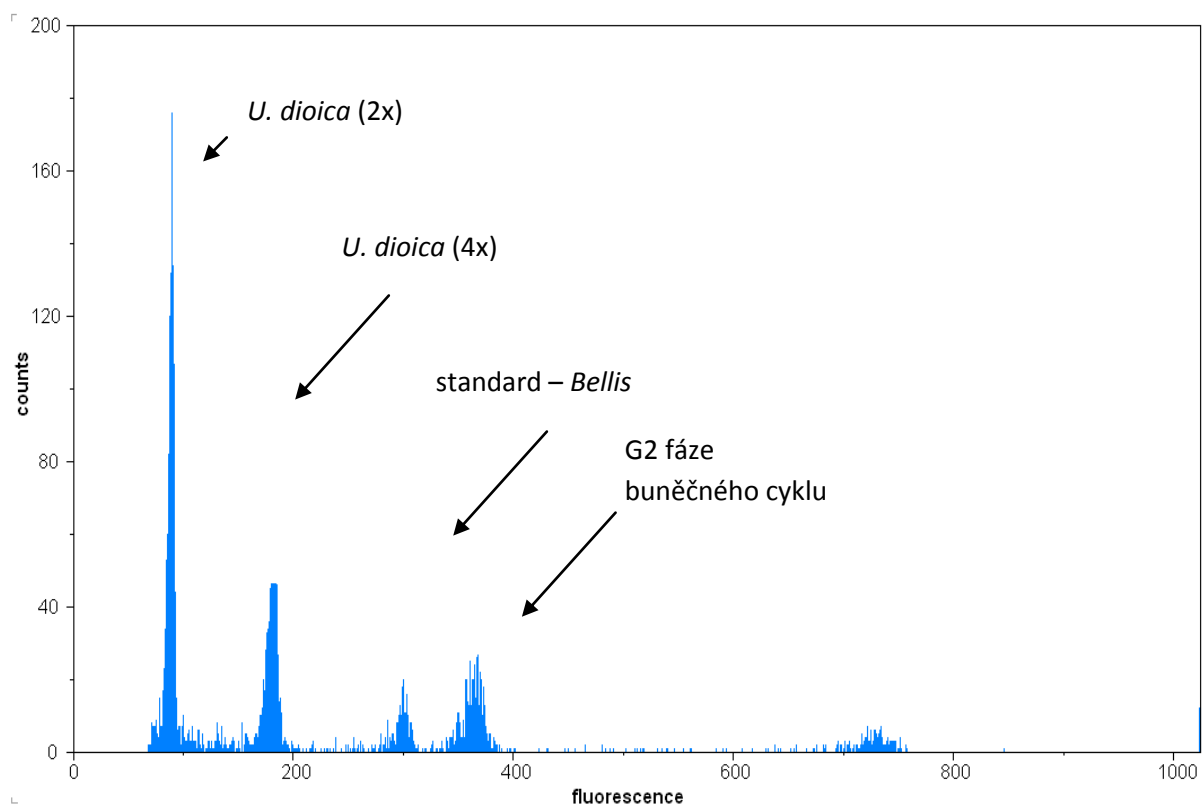
Pilotní analýzy vzorků rostlin *Urtica dioica* proběhla v letech 2013 a 2014. Byly navštíveny populace z 55 lokalit. Zvláštní zřetel byl kladen na lužní lesy, které jsou pravděpodobně výlučným typem stanoviště pro reliktní diploidní cytotyp. Cytometrické analýzy následně opravdu prokázaly existenci 31 diploidních populací ze 168 (viz **obr. č. 6,7,8**). Zcela poprvé byl také zaznamenán triploidní a pentaploidní cytotyp (viz **obr. č. 9**). Dosavadní výsledky skutečně potvrzují silnou vazbu reliktního diploidního cytotypu zejména na společenstva měkkého luhu se zachovalými funkcemi celého biotopu.

Okrajově byly také sledovány morfologické charaktery odebíraných jedinců.

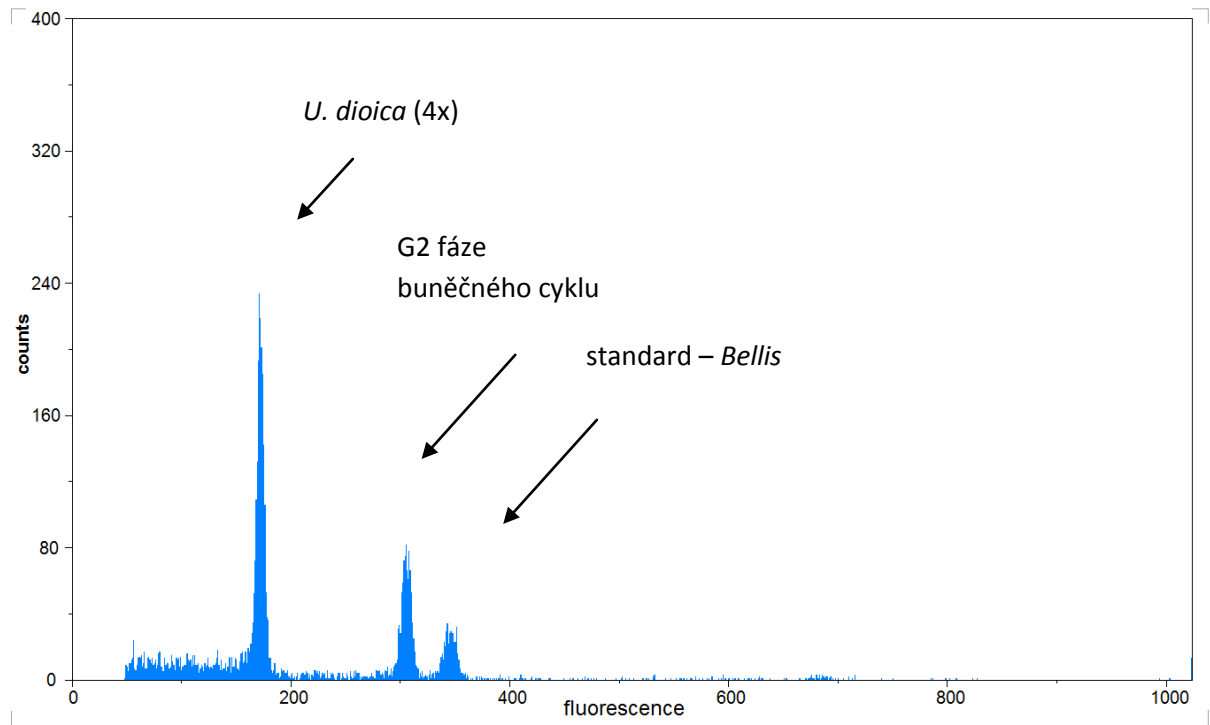
V této práci jsou uvedeny sběrové lokality z České a Slovenské republiky (viz **obr. č. 5**), ale sběry probíhaly i v zahraničí jako např. Norsko, Korsika, Velká Británie.



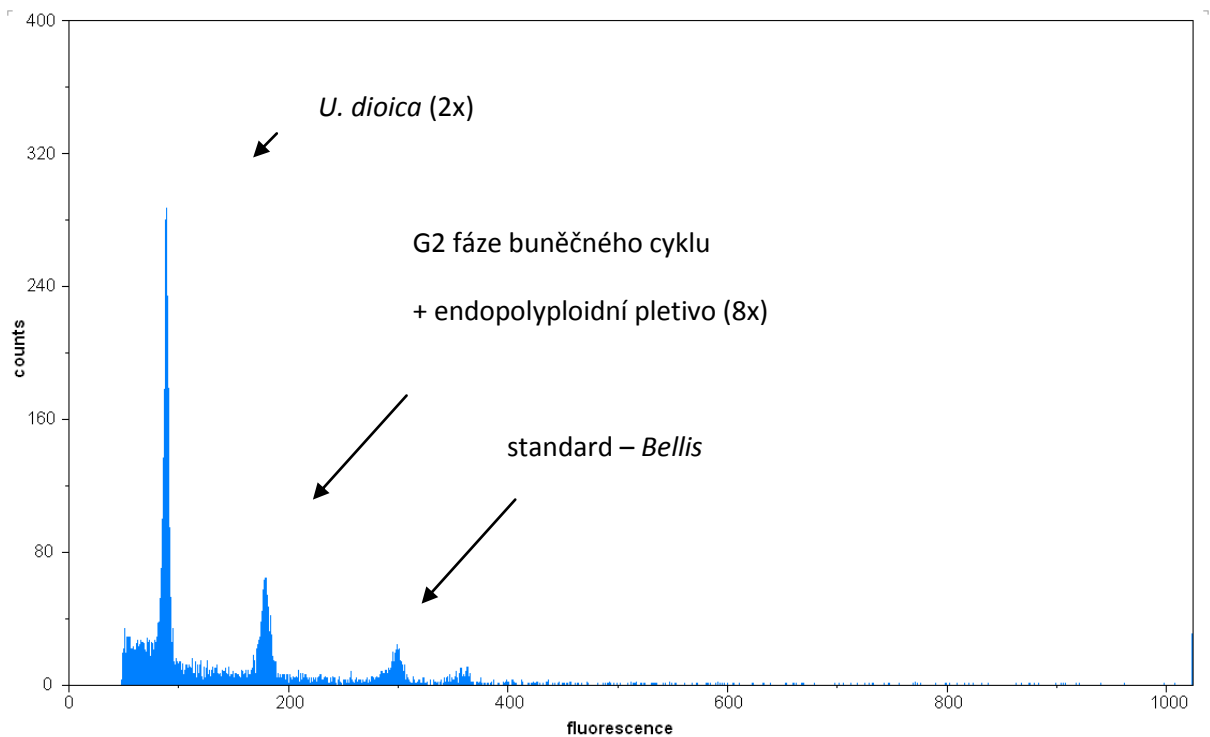
**Obr. č. 5:** Mapka sběrových lokalit *Urtica dioica* L., červené značky – tetraploidní cytotyp, černé značky – diploidní cytotyp.



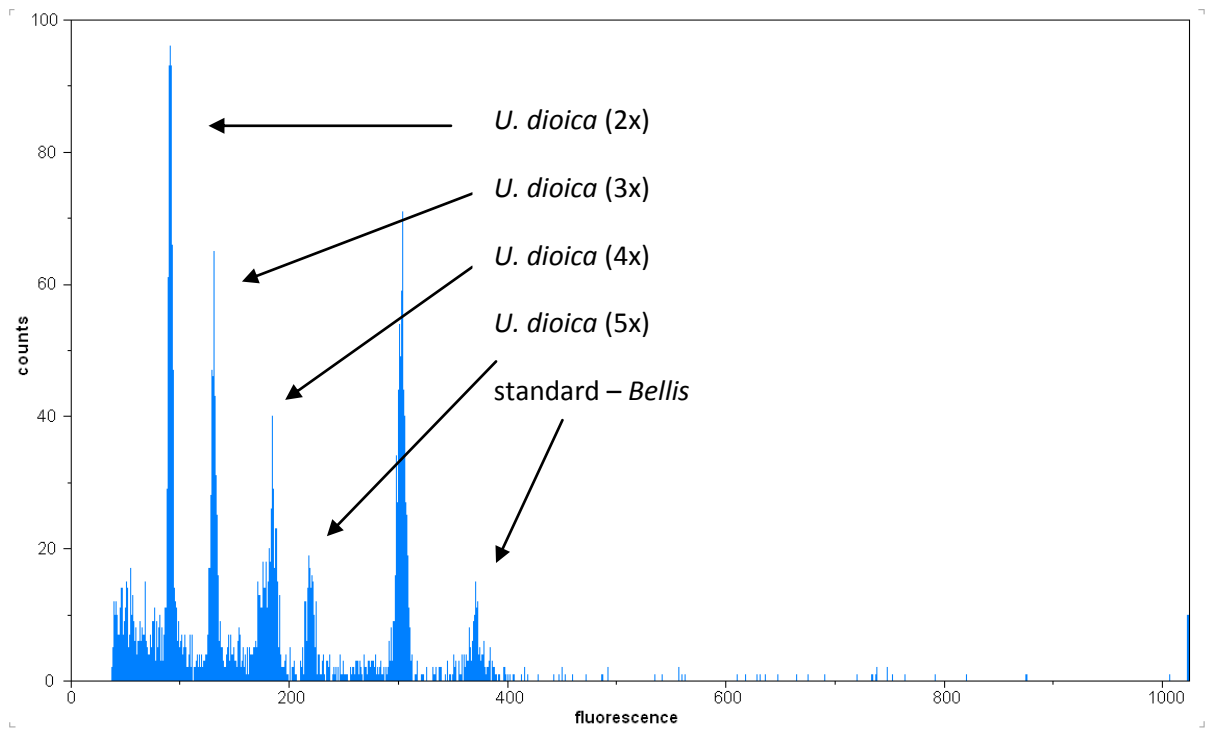
**Obr. č. 6:** Histogram simultánní analýzy průtokového cytometru – diploidní a tetraploidní cytotyp *Urtica dioica* L.



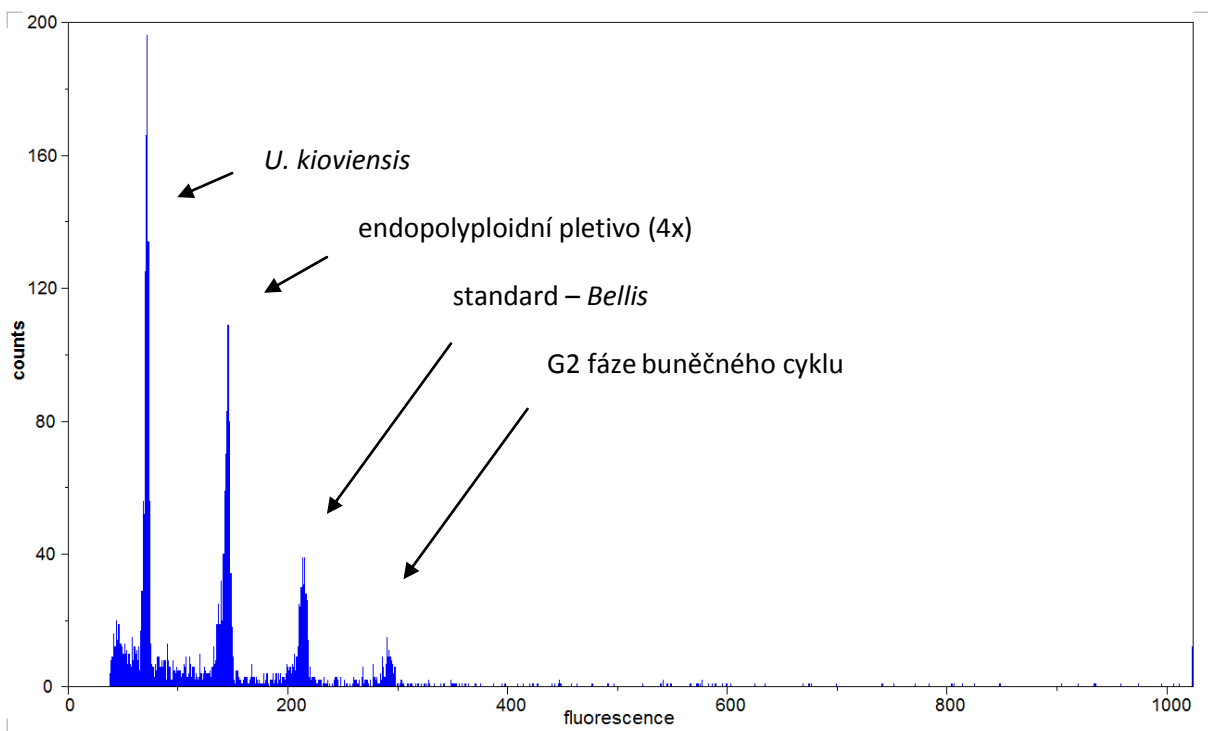
**Obr. č. 7:** Histogram analýzy průtokového cytometru – tetraploidní cytotyp *Urtica dioica* L.



**Obr. č. 8:** Histogram analýzy průtokového cytometru – diploidní cytotyp *Urtica dioica* L.



**Obr. č. 9:** Histogram analýzy průtokového cytometru – (zleva doprava) diploidní, tetraploidní, triploidní, pentaploidní cytotyp *Urtica dioica* L.



**Obr. č. 10:** Histogram analýzy průtokového cytometru – *Urtica kioviensis* Rogow. s odlišnou velikostí genomu.

## **7.Závěr**

Bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o variabilitě a evolučních mechanismech, které generují vysokou proměnlivost celého rodu *Urtica*. Zaměřeny jsou rovněž na nejasnou determinaci pohlaví, kde je značný vliv mateřských linií a také na výskyt jednodomých jedinců v dvoudomých populacích druhu *Urtica dioica*. Výsledky prokázaly několik ploidních úrovní, které jsou pravděpodobně specifické svou vazbou na daný typ prostředí, a proto jsou zde shrnuty i poznatky o historii a rozdělení lužních lesů na území České republiky.

Hodnocení variability u tohoto druhu probíhalo pomocí experimentálních křížení, která však málo kdy zahrnovala hlavní determinační znak, a to ploidní úroveň. Proto bych ráda tento znak studovala v rámci své navazující diplomové práce, která bude rozvíjet výsledky z pilotní studie a bude rozšířena na větší počet populací s celkovým zhodnocením variability, jak morfologické tak i ploidní.

## **8. Literatura**

- Adler W. (1994): Exkursionsflora von Österreich (Brennesselgewächse, *Urticaceae*): p. 365-366.
- Bělin V. (1999): Motýli České a Slovenské republiky aktivní ve dne. – p. 35, tabule 14, 34.
- Beneš J., Konvička M. (2002): Motýli České republiky: rozšíření a ochrana I. – díl I.: p. 388-389.
- Bolkhovskikh Z. (1969): Chromosome numbers of flowering plants: p. 711.
- Boufford D. E (1997): Flora of North Amerika (*Magnoliidae* and *Hamamelidae*) – volume 3: p.400-404.
- Bredemann G. (1959): Die grosse Brennessel *Urtica dioica* L. (Forschungen über ihren Anbau zur Fasergewinnung).
- Collinson M. E, Manchester S. R. (2012): Fossil Fruits and seeds of the Middle Eocene Messel biota, Germany.
- Danihelka J., Lepší M. (2004): Kopřiva lužní, *Urtica kioviensis*, na soutoku Moravy a Dyje – Zprávy České botanické společnosti 39: p. 25–35.
- Darlington C. D., Wylie A. P. (1955): Chromosome Atlas of flowering Plants: p. 185.
- de Jong T. J, Nell H. W, Glawe G. A (2005): Heritable Variation in Seed Sex Ratio of the Stinging Nettle (*Urtica dioica*) – Plant Biology 7: p. 190-194.
- Doležel J., Greilhuber J., Suda J. (2007): Flow Cytometry with Plant Cells (Analysis of Genes, Chromosomes and Genomes).
- Domin K. (1944): Monografická studie o kopřivě dvoudomé (*Urtica dioica* L.) – Časopis českého lékařnictva ročník 3: p. 92-94.
- Domin K. (1944): Monografická studie o kopřivě dvoudomé (*Urtica dioica* L.). – Časopis českého lékařnictva 57: p. 59-75 (pokračování).
- Geltman D. V (1992): *Urtica galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz (Urticaceae) in Wicken Fen (E. England). – Watsonia 19: p. 127-129.
- Geltman D. V. (1982): New sections and subsection of the genus *Urtica* (Urticaceae). – Československij botaničeskij žurnal 67: p. 1413-1416.
- Geltman D. V (1981): On the chromosome numbers of *Urtica dioica* S. L. (Urticaceae) - (On the basis of the material from the middle zone of the European part of the USSR). – Československij botaničeskij žurnal 67: p. 788-792.
- Glawe G. A, de Jong T. J (2009): Complex sex determination in stinging nettle *Urtica dioica* – Evol. Ecol. 23: p. 635-649.
- Glawe G. A, de Jong T. J (2007): Inheritance of progeny sex ratio in *Urtica dioica* – Journal of Evolutionary Biology 20: p. 133-140.
- Glawe G. A, de Jong T. J (2005): Environmental conditions affect sex expression in monoecious, but not in male and female plants of *Urtica dioica* – Sex Plant Reprod. 17: p. 253-260.
- Goliašová K. (2006) in Goliašová K., Michálková E. (ed.): Flora Slovenska (*Urticaceae* Durande, nom. cons.) V/3: p. 78–90 (vydavatelství slovenské akademie věd, Bratislava).
- Gutte P., Horst J. (1973): *Urtica kioviensis* Rogow. im Elbe-Havel-Winkel (Bezirk Magdeburg, DDR) – Gleditschia 1: p. 95-97.
- Härtel H., Lončáková J., Hošek M. (2009): Mapování biotopů v České republice (východiska, výsledky, perspektiva) – AOPK, Praha – p. 56,57.

- Hegi (1912): Illustrierte Flora von Mitteleuropa (*Dicotyledones*) - Band III. : p. 136-142.
- Hejný S. (1960): Ökologische charakteristik der wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefbenen (Donau- und Theissgebiet).
- Holub J. & Procházka F. (2000): Red list of the vascular plants of the Czech Republic – 2000, *Preslia* 72: p. 187–230.
- Holub J., Procházka F. & Čerovský J. (1979): Seznam vyhynulých endemických a ohrožených taxonů vyšších rostlin květeny ČSR (1. verze) – *Preslia* 51 : p. 213–237.
- Chrtěk J. in Kubát K. (ed.) (2010): Klíč ke květeně České republiky (*Urticaceae* Juss.), Akademia, Praha: p. 139-140.
- Chrtěk J. (1988) in Hejný S, Slavík B. (ed.): Květena Československé socialistické republiky (*Urticaceae* Juss.), Academia, Praha svazek 1.: p. 530-538.
- Chrtěk J. (1979): Klíč k určení zástupců rodu *Urtica* L. v ČSR. – *Zprávy České botanické společnosti* roč. 14, číslo 1 : p. 1-7.
- Chytrý M. (2010): Katalog biotopů České republiky – AOPK, Praha – p. 266-277.
- Irish E. E, Nelson T. (1989): Sex Determination in Monoecious and Dioecious Plants – *The Plant Cell* Vol. 1 : p. 737-744.
- Knobloch E., Mai D. H. (1986): Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa – *edice rozpravy ústředního ústavu geologického* svazek 47.
- Kolář F. et al. (2014): *Zprávy České botanické společnosti* 49/1: p. 200-201.
- Konczak P., Sukopp H. & Weinert E. (1968): Zur Verbreitung und Vergesellschaftung von *Urtica kioviensis* Rogowitsch in Brandenburg. – *Ver.Bot.Ver.Prov. Brandenburg* 105: p. 108-116.
- Löve A & D. (1961): Chromosome numbers of central and northwest European plant species: p. 125.
- Löve A & D. (1948): Chromosome Numbers of northern plant species. : p. 45.
- Mackovčín P. (2007): Chráněná území – Brněnsko (AOPK, Praha): svazek IX.
- Májovský J., Murín A. (1987): Karyotaxonomický přehled flóry Slovenska – Vydavateľstvo slovenskej akadémie vied, Bratislava: p. 110.
- Marhold K., Martonfi P., P. Mered'a jun., Mráz P. (2007): Chromosome number survey of the ferns and flowering plants of Slovakia ( nakladatelstvo Veda): p. 596–597.
- Marhold K., Suda J. (2002): Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (Fenetické metody). Karolinum, Praha.
- McAllister H. A. (1999): *Urtica galeopsifolia* Wierzb. Ex Opiz (*Urticaceae*) confirmed for Britain by its chromosome number – *Watsonia* 22: p. 275-278.
- Meusel et al. (1965): Vergleichende chorologie der Zentraleuropäischen flora – p. 124.
- Mezera A. (1958): Středoevropské nížinné luhy II. (Lesy Českomoravských údolních niv jejich historie a lesní hospodářství v lužních porostech) – Československá akademie zemědělských věd.
- Mezera A. (1956): Středoevropské nížinné luhy I. (Prostředí a rostlinná společenstva Českomoravských údolních niv, stanovištní a lesní typy jako základ hospodaření v lužních porostech) – Československá akademie zemědělských věd.
- Mráz P. (2006): Chromosome number and DNA ploidy level reports from Central Europe – 2 – *Biologia (Bratislava)* 61/1: p. 115–120.



- Neuhäuslová – Novotná Z. a kolektiv (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky – Academia.
- Neustupa J. (2006): Co to je geometrická morfometrika aneb morfologie znovu na scéně. – *Živa* 2: p. 54-56.
- Nurmi J. (2000) in Jonsell B., Kalsson T. (ed.): *Flora Nordica (Urticaceae)* 1. : p. 222–227 (The Bergius Foundation).
- Opiz P(F). M (1825): *Naturalientausch* 9: p. 107.
- Ormerod M. G. (2000): *Flow Cytometry (Third Edition)* – Oxford University Press.
- Osvačilová V.(1956): Druhé nálezisko *Urtica kioviensis* v ČSR – *Biológia* 11: p. 166-168.
- Paiva J. (1993): *Flora Iberica (Plantas vasculare de la Península Ibérica e Islas Baleares – Plumbaginaceae (partim) – Capparaceae)*: vol. III. – p. 262-268.
- Pečenjuk E. V. (1993): *Urtica kioviensis (Urticaceae)* v Choperskom gosudarstvennom zapovednike. – *Botanický žurnál* 78 (8): p. 50-53.
- Pollard A. J & Briggs D. (1984 a): Genecological studies of *Urtica dioica* L. II. Patterns of variation in Wicken Fen, Cambridgeshire, England. - *New Phytologist* 96: p. 483–499.
- Pollard A. J & Briggs D. (1984 b): Genecological studies of *Urtica dioica* L. III. Stinging hairs and plant – herbivore interactions. – *New Phytologist* 97: p. 507-522.
- Pollard A. J & Briggs D. (1982): Genecological studies of *Urtica dioica* L. I. The nature of intraspecific variation in *U.dioica*. – *New Phytologist* 92: p. 453-470.
- Polatschek A. (2001): *Flora von Nordtirol, Osttirol und Vorarlberg (Urticaceae, Brennesselgewächse)* – Brand 4: p. 342–349.
- Přůša E. (1990): *Přirozené lesy České republiky (Státní zemědělské nakladatelství, Praha)*.
- Rigasová M. (2002): *Krajinou luhů a stepí Břeclavsko. (Moraviapress)*.
- Rothmaler W. (2007): *Exkursionsflora von Deutschland* 3: p. 74–75.
- Rothmaler W. (2002): *Exkursionsflora von Deutschland* 4 (Familie *Urticaceae* Juss. – Brennesselgewächse) : p. 184–185.
- Schmeil O. (1958): *Flora von Deutschland (Urticaceae)*: p. 129, p. 230-240.
- Shannon R. K., Holsinger E.K. (2007): Te genetics of sex determinativ in stinging nettle (*Urtica dioica*) – *Sex Plant Reprod.* 20: p. 35–43.
- Slavík (1986): *Mapy – rozšíření Urtica dioica L., Urtica kioviensis Rogow., Urtica urens L. – Fytokartografická syntéza*: p. 102–103.
- Slavík (1984): *Mapy – rozšíření - Preslia* 56 : p. 245–246.
- Šrůtek M., Teckelmann M. (1998): Review of biology and ecology of *Urtica dioica*. – *Preslia* 70: p. 1–19.
- Thurston E. L & Lersten N. R (1969): The morfology and toxicology of plant stinging hairs. – *The Botanical Review* vol. 35, no. 4: p. 393-412.
- Tischler G. (1950): *Chromosomen zahlen der Gefäßpflanzen mitteleuropas.* : p. 95.
- Tutin T. G (1964): *Flora Europaea (Lycopodiaceae to Plantanaceae)* – volume 1: p. 67-68.
- Wolters S., Bittmann F., Kummer V.(2005): The first subfossil records of *Urtica kioviensis* Rogow. And their consequences for palaeoecological interpretations. *Veget. Hist. Archaeobot* 14: p. 518–527.
- Wisskirchen R., Haeupler H. (1998): *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*: p. 532.

Woodland D. W (1982a): Biosystematics of the Perennial North American Taxa of *Urtica*. II. Taxonomy – Systematic Botany 7 (3): p. 282-290.

Woodland D. W, Bassett I.J, Crompton C., Forget S. (1982b): Biosystematics of the Perennial North American taxa of *Urtica*. I. Chromosome Number, Hybridization, and Palynology – Systematic Botany 7 (3): p. 269-281.

Zólyomi B. (1936): *Urtica kioviensis* Rogowitsch neu für die deutsche Flora – Vehr. Bot. Ver. Prov. Brandenb. 76: p. 152-156.