

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Martin, Hanzl

**Procesy řídící sympatrickou koexistenci di- a tetraploidního
cytotypu v primární kontaktní zóně chrastavce rolního
(*Knautia arvensis* agg.)**

**Processes governing sympatric coexistence of di- and tetraploid
cytotypes in primary contact zone of *Knautia arvensis* agg.**

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Filip Kolář

Praha, 2012

Prohlášení:

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

V Praze, 22. 8. 2012

Poděkování

Rád bych v první řadě poděkoval svému školiteli, Filipu Kolářovi, za poskytnutí nesmírně zajímavého tématu, za jeho zdánlivě nekonečné nadšení do problematiky i za cenné rady a výpomoc v průběhu vypracovávání předložené práce.

Za neutuchající podporu a pochopení, obzvláště důležitou během posledních dnů před odevzdáním, vděčím především své přítelkyni, Dorce Novákové.

Rovněž chci vyjádřit své díky Martinu „Louskáčkovi“ Weiserovi za připomínky ke statistickému hodnocení výsledků a celé řadě dalších dobrodinců, kteří mi pomáhali při terénním sběru dat.

Obsah

1. ÚVOD	3
2. OTÁZKY KLADE NÉ V DIPLOMOVÉ PRÁCI	4
3. KOEXISTENCE CYTOTYPŮ A JEJÍ STUDIUM	5
3.1 VZNIK NOVÝCH POLYPLOIDŮ	5
3.2 REPRODUKČNÍ INTERAKCE MEZI CYTOTYPY	5
3.3 KOMPETICE MEZI CYTOTYPY	7
3.3.1 Omezení vzájemné konkurence cytotypů	8
3.3.2 Srovnání konkurenceschopnosti diploidů s polyploidy	9
3.4 STABILITA KOEXISTENCE CYTOTYPŮ	10
3.5 KONTAKTNÍ ZÓNY CYTOTYPŮ	10
3.6 MODELOVÝ SYSTÉM	12
3.6.1 Taxonomická specifikace a rozšíření	12
3.6.2 Biologické vlastnosti a ekologie	13
4. METODIKA	16
4.1 DISTRIBUCE CYTOTYPŮ V ZÓNĚ JEJICH PRIMÁRNÍHO KONTAKTU	16
4.1.1 Stanovení relativního množství jaderné DNA	17
4.2 STANOVIŠTNÍ PREFERENCE CYTOTYPŮ	18
4.2.1 Fytcenologické snímky	18
4.2.2 Vegetace v bezprostředním okolí jedinců z cytotypově smíšených ploch	21
4.3 ROZMÍSTĚNÍ DI- A TETRAPLOIDŮ V RÁMCI CYTOTYPOVĚ SMÍŠENÝCH SUBPOPULACÍ	21
4.4 POPULAČNÍ DYNAMIKA A ZDATNOST CYTOTYPŮ VE SMÍŠENÝCH SUBPOPULACÍCH	23
4.4.1 Populační dynamika a zdatnost cytotypů	23
4.4.2 Klíčivost di- a tetraploidních semen in situ	27
4.5 EXPERIMENTÁLNÍ KULTIVACE ROSTLIN EX SITU	28
4.5.1 Klíčivost di- a tetraploidních semen v růstových komorách	28
4.5.2 Kompetiční experiment	29
5. VÝSLEDKY	32
5.1 DISTRIBUCE CYTOTYPŮ V ZÓNĚ JEJICH PRIMÁRNÍHO KONTAKTU	32
5.2 STANOVIŠTNÍ PREFERENCE CYTOTYPŮ	33
5.2.1 Fytcenologické snímky	33
5.2.2 Vegetace v bezprostředním okolí jedinců z cytotypově smíšených ploch	36
5.3 ROZMÍSTĚNÍ DI- A TETRAPLOIDŮ V RÁMCI CYTOTYPOVĚ SMÍŠENÝCH SUBPOPULACÍ	40
5.4 POPULAČNÍ DYNAMIKA A ZDATNOST CYTOTYPŮ VE SMÍŠENÝCH SUBPOPULACÍCH	49

5.4.1 Populační dynamika cytotypově smíšených subpopulací.....	50
5.4.2 Zdatnost di- a tetraploidních jedinců v cytotypově smíšených subpopulacích.....	52
5.4.3 Klíčivost di- a tetraploidních semen <i>in situ</i>	57
5.5 EXPERIMENTÁLNÍ KULTIVACE ROSTLIN <i>EX SITU</i>	59
5.5.1 Klíčivost di- a tetraploidních semen v růstové komoře.....	59
5.5.2 Kompetiční experiment.....	64
6. DISKUZE.....	70
6.1 DISTRIBUCE CYTOTYPŮ V ZÓNĚ JEJICH PRIMÁRNÍHO KONTAKTU.....	70
6.2 STANOVIŠTNÍ PREFERENCE CYTOTYPŮ.....	71
6.3 ROZMÍSTĚNÍ DI- A TETRAPLOIDŮ V RÁMCI CYTOTYPOVĚ SMÍŠENÝCH SUBPOPULACÍ.....	72
6.4 POPULAČNÍ DYNAMIKA A ZDATNOST CYTOTYPŮ VE SMÍŠENÝCH SUBPOPULACÍCH.....	73
6.5 EXPERIMENTÁLNÍ KULTIVACE ROSTLIN <i>EX SITU</i>	76
6.6 MECHANISMY SYMPATRICKÉ KOEXISTENCE DI- A TETRAPLOIDNÍHO CYTOTYPU.....	78
7. ZÁVĚR.....	81
8. ABSTRACT.....	82
9. SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY.....	83
10. PŘÍLOHY.....	89

1. Úvod

Polyploidie, vlastnictví tří a více kompletních sad chromozómů, hraje stěžejní úlohu v evoluci rostlin (Levin 2002). Podle molekulárně genetických analýz prošly v minulosti všechny krytosemenné rostliny alespoň jednou polyploidizační událostí, a to včetně druhů s malým genomem a nízkým počtem chromozómů, jako je např. *Arabidopsis thaliana* (Soltis et al. 2009). Polyploidizace je považována za nejčastější typ sympatrické speciace u rostlin, podílela se odhadem na 15 % všech speciačních událostí u krytosemenných (Wood 2009). Duplikace genomu je zároveň předpokládanou příčinou dramatické diverzifikace celých rostlinných čeledí *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae* a *Solanaceae* (Soltis et al. 2009).

Zdvojení genomu může být doprovázeno změnami na mnoha úrovních: od biochemických syntéz (např. nové obsahové látky), přes fyziologické pochody (např. účinnost fotosyntézy), ontogenetické procesy (např. rychlost růstu), morfologii (např. velikost orgánů) až po úlohu rostlin v ekosystémech (např. tolerance k působení abiotických faktorů, kompetiční schopnosti; Levin 1983, Ramsey et Schemske 2002). Řada z těchto změn má adaptivní význam a zvyšuje tak evoluční potenciál polyploidních linií.

Navzdory značnému rozšíření a perspektivám polyploidů je s jejich původem spjata celá řada nejasností. Frekvence jejich vzniku v přirozených populacích je obvykle velmi nízká (Ramsey et Schemske 1998), a již od raných fází své existence jsou navíc vystaveni značné konkurenci ze strany jedinců diploidní mateřské populace (Levin 1975, Fowler et Levin 1984). Ukazuje se však, že přítomnost rostlin více ploidních úrovní v rámci jedné populace je až překvapivě častým fenoménem v polyploidních komplexech (Duchoslav et al. 2010, Sonnleitner et al. 2010, Trávníček et al. 2011b). Zůstává nejasné, zdali tato koexistence různých cytotypů ve smíšených populacích může být dlouhodobě stabilní, či zda představuje pouze přechodný stav v evoluci obou linií (Weiss et al. 2002).

Možné mechanismy umožňující uchycování nově vzniklých polyploidních linií i ustavení alespoň dočasné rovnováhy v cytotypově smíšených populacích byly již identifikovány (Husband et Sabara 2004, Baack et Stanton 2005, Halverson 2008). Jejich generalizace a přiřazení relativního významu jsou však velmi obtížné. Celá řada autorů podložila své domněnky srovnáním biologických vlastností cytotypů v jiných podmínkách, než jaké panují v oblasti jejich sympatrického výskytu. Nezkreslené studium mechanismů řídicích koexistenci cytotypů by však mělo probíhat přímo v cytotypově smíšených populacích. Pouze sympatrický výskyt mateřské diploidní rasy a z ní odvozené (a proto geneticky blízké) autopolyploidní linie lze však využít k spolehlivému studiu podmínek panujících při uchycování nově vzniklého polyploida v diploidních mateřských populacích. Tyto tzv. „primární kontaktní zóny“ jsou unikátním modelovým systémem pro testování hypotéz týkajících se dynamiky a evoluce polyploidních komplexů (Petit et al. 1999).

Cílem předkládané práce je studium procesů řídicích koexistenci diploidního a tetraploidního cytotypu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* v primární kontaktní zóně.

2. Otázky kladené v diplomové práci

- 1) **Jaký je charakter distribuce cytotypů v oblasti primární kontaktní zóny?**
 - Který z cytotypů početně převládá?
 - Jak časté jsou cytotypově smíšené subpopulace?

- 2) **Liší se diploidi od tetraploidů svými stanovištními preferencemi?**
 - Osidluje jeden z cytotypů stanoviště reliktnějšího charakteru?

- 3) **Jaká je prostorová struktura jedinců obou cytotypů v rámci smíšených subpopulací?**
 - Odráží vegetační poměry na stanovišti?
 - Změní se pozorovaný stav po dvou letech nerušeného vývoje?

- 4) **Jsou patrné rozdíly v populační dynamice cytotypů v rámci smíšených subpopulací?**
 - Liší se di- a tetraploidní jedinci ze smíšených subpopulací svou zdatností?
 - Dochází mezi cytotypy k reprodukčním interakcím?

- 5) **Projeví se rozdíly v biologických vlastnostech cytotypů při kultivacích ve standardizovaných podmínkách?**
 - Mají semena jednoho z cytotypů vyšší klíčivost?
 - Existují rozdíly v rychlosti růstu a množství produkované biomasy mezi diploidy a tetraploidy?
 - Liší se cytotypy svou konkurenceschopností?

3. Koexistence cytotypů a její studium

3.1 Vznik nových polyploidů

Ke zdvojení počtu chromozomových sad může dojít v rámci jednoho druhu (autopolyploidizace), nebo může být spojeno s mezidruhovou hybridizací (alopolyploidizace; Ramsey et Schemske 1998). Autopolyploidi byli po dlouhou dobu považováni za slepé evoluční větve (Levin 2002). Možnost analyzování ploidní úrovně rozsáhlých souborů rostlin pomocí průtokové cytometrie však značně přispěla k přehodnocení tohoto dogmatu (Suda et al. 2007a). Současný výskyt jedinců několika ploidních úrovní v populacích rostlin totiž není žádnou výjimkou (Sonnleitner et al. 2010, Trávníček et al. 2011b) a cytotypy jsou schopny spolu reprodukčně interagovat (Petit et al. 1999). Právě studium autopolyploidů je i náplní této práce.

Zásadní roli při vzniku nových autopolyploidů hrají tzv. „neredukované“ gamety (tj. pohlavní buňky s dvojnásobným počtem chromozomových sad), které vznikají poruchami v průběhu meiózy. Frekvence výskytu neredukovaných gamet jsou v přirozených populacích obvykle velmi nízké (Ramsey et Schemske 1998), takže vznik polyploida jejich přímým splynutím je relativně vzácnou událostí. Pravděpodobnější je scénář zahrnující jako potřebný mezičlánek triploidního hybrida, který vznikl v diploidní populaci splynutím neredukované a redukované gamety. Následná zpětná křížení triploidů s rodiči nebo přenos pylu mezi triploidy mohou vést k formaci tetraploidů prostřednictvím tohoto tzv. „triploidního mostu“ (*triploid bridge*). Nezbytnou podmínkou je však dostatečná životaschopnost a fertilita triploidních jedinců (Husband 2004).

3.2 Reprodukční interakce mezi cytotypy

Protože vznik nových polyploidů je založen na procesech probíhajících s nízkou pravděpodobností (vznik neredukovaných gamet), bude jejich početnost v mateřské diploidní populaci zpočátku velmi nízká. Značnou hrozbu pro nově vzniklé polyploidy tak představuje frekvenčně závislá selekce proti vzácnějšímu cytotypu ve smíšených populacích, jež postupně vede k vymizení méně četné rasy (Levin 1975).

Tato tzv. „nevýhoda malých čísel“ (*minority cytotype exclusion*) je založena na skutečnosti, že splývání gamet lišících se počtem chromozomových sad vede zpravidla ke vzniku nevyvinutých semen či sterilního potomstva (Ramsey et Schemske 1998). Přenosy pylu mezi di- a polyploidy jsou proto neefektivní a vedou ke snížení reprodukční úspěšnosti rostlin (tj. počtu životaschopných fertálních potomků odpovídajícího cytotypu). Přestože na přenosy pylu mezi sebou doplácí oba cytotypy, početnější cytotyp bude mít k dispozici více kompatibilních partnerů, a bude tak negativními důsledky meziplodních křížení méně zasažen. U méně četného cytotypu by podle predikcí teoretických modelů mělo docházet v následných generacích k poklesu početnosti až do jeho vymizení z populace (Levin 1975, Fowler et Levin 1984). Pokles reprodukční úspěšnosti jedinců při společném výskytu odlišných cytotypů ve směsných výsevech či recipročných transplantačních experimentech byl empiricky ověřen např. u *Epilobium angustifolium* (Husband 2000), *Ranunculus adoneus* (Baack et Stanton 2005) a *Dacylis glomerata* (Maceira et al. 1993).

V přírodních podmínkách jsou však často pozorovány cytotypově smíšené populace rostlin (McArthur et Sanderson 1999, Kao 2008, Duchoslav et al. 2010), takže negativní vliv „nevýhody malých čísel“ bude patrně nějakými způsoby kompenzován.

Podle odhadů je 66,5 % rostlin středoevropské flóry vybaveno schopností tvořit nezávislé, avšak geneticky identické dceřinné jedince (Klimeš et al. 1997). Vegetativní rozmnožování je tak jistě jedním z nejdůležitějších faktorů umožňujících setrvání nově vzniklých polyploidů v diploidních mateřských populacích. Naprostá většina druhů, v rámci kterých byly objeveny cytotypově smíšené subpopulace, je vytrvalých a schopných klonálního rozmnožování (*Andropogon gerardii* – Keeler et Davis 1999, *Arnica cordifolia* – Kao 2007, *Allium oleraceum* – Šafářová et Duchoslav 2010, *Pilosella echiioides* – Trávníček et al. 2011a). Značný význam má i nepohlavní rozmnožování prostřednictvím semen (agamospermie), které je zřejmě výsadou polyploidních linií (Thompson et Whitton 2006, Bicknell et Koltunov 2004).

Další možností je samosprášení, které garantuje oplození kompatibilní (vlastní) gametou. Tomu však u řady rostlinných druhů účinně brání autosterilita (*self-incompatibility*). Výskyt samosprášení schopných polyploidů v jinak autosterilních diploidních skupinách rostlin vedl k obecnému přesvědčení, že schopnost překonat autosterilitu by mohla být dokonce přímým důsledkem polyploidizace (Miller et Venable 2000, Levin 2002). Prolomení autosterility při genomových duplikacích by jistě mohlo značně zvýšit šanci neopolyploidů na přežití v sympatrii s mateřskými diploidními taxony, přesto se zdá, že tento trend nemá obecnou platnost (Mable 2004). Další komplikací autogamie představuje snižování vitality a fertility potomstva vzniklého při několikanásobném samoopylení (*inbreeding*). U druhu *Epilobium angustifolium* však bylo prokázáno, že tetraploidi trpěli inbrední depresí méně, než diploidi (Husband et Schemske 1997). Uměle vytvoření autotetraploidi tohoto druhu dokonce v prvních několika generacích samoopylení neprojevovaly známky inbrední deprese (Husband et al. 2008). Analýza literárních dat prokázala u polyploidních rostlin častější tendence k autogamii (Barringer 2007).

Polyploidi se mohou od příbuzných diploidních taxonů lišit obdobím nástupu kvetení či délkou jeho trvání. Tento fenologický posun snižuje pravděpodobnost přenosu pylu mezi diploidními a tetraploidními jedinci u *Arrhenatherum elatius* (Petit et al. 1997), *Dactylis glomerata* (Maceira et al. 1993) nebo *Heuchera grossulariifolia* (Segraves et Thompson 1999). Přenos pylu mezi cytotypy ve smíšených populacích rovněž nikdy není zcela náhodný. V cytotypově smíšených populacích se často do různé míry projevuje prostorová segregace cytotypů (Baack 2004, Trávníček et al. 2011a), která zvyšuje pravděpodobnost opylení mezi jedinci stejné ploidní úrovně. U celé řady entomogamních druhů se cytotypy vzájemně odlišují – ve velikosti květů, jejich barvě, délce ostruhy, produkované vůni nebo počtu květů v květenství (Jersáková et al. 2010, Levin 2002). Tato skutečnost patrně přispěla k vyšší návštěvnosti květů tetraploidních jedinců *Epilobium angustifolium* v porovnání s diploidy (Kennedy et al. 2006). Diploidní a tetraploidní rostliny *Heuchera grossulariifolia* se dokonce lišily spektry svých opylovačů, přibližně třetina z nich preferovala jeden z cytotypů (Segraves et Thompson 1999).

Na bliznách jedinců ze smíšených populací diploidů s polyploidy se jistě nezděříka vyskytne současně pyl obou cytotypů. Mezi opylením a oplozením tak může docházet ke kompetici samčích gametofytů mezi sebou, nebo s pletivými samičích pohlavních orgánů. Opylovací experimenty prokázaly u *Epilobium angustifolium* větší úspěšnost diploidního pylu (z tetraploidních květů)

oproti haploidnímu (z diploidních květů) na bliznách rostlin obou ploidních úrovní (Husband et al. 2002). Tyto skryté reprodukční bariéry by tak mohly značně zvýšit šanci tetraploidů na úspěšné uchycení v diploidní mateřské populaci. U druhu *Ranunculus adoneus* však disponoval větší konkurenceschopností naopak haploidní pyl (Baack et Stanton 2005), takže tento fenomén nemusí mít obecnou platnost.

Míra s jakou „nevýhoda malých čísel“ působí je nepřímo úměrná poměrnému zastoupení cytotypu v populaci. Šance polyploida na přežití proto bude vyšší, pokud k jeho vzniku dojde v málo početné populaci diploida, či pokud početnost diploidní populace fluktuuje v čase. K úspěšnému uchycení tetraploidní linie může také přispět zvýšená produkce neredukovaných gamet v diploidní populaci (Felber 1991). S ní roste pravděpodobnost opylení již existujících tetraploidních rostlin kompatibilními gametami, a zároveň vede ke vzniku nových tetraploidů (*multiple origins*; Soltis et Soltis 1999). Zvýšená míra tvorby neredukovaných gamet byla zjištěna např. v rostlinných populacích trpících teplotním stresem, nedostatkem živin nebo v důsledku napadení patogenem (Levin 2002).

Triploidní jedinci v některých případech ve smíšených populacích diploidů s tetraploidy prakticky nevznikají (*triploid block*; Levin 2002), jsou však známy i druhy, kde je zastoupení triploidů značné (*Epilobium angustifolium* – Husband et Schemske 1998), nebo dokonce převládají (*Butomus umbellatus* – Hroudová et Zákavský 1993, *Pilosella echioides* – Trávníček et al. 2011a). Přestože triploidní jedinci mají nezděděnou vitalitu a vlivem poruch meiózy tvoří převážně aneuploidní gamety (Baack et Stanton 2005, Nuismer a Cunningham 2005), mohou v menší míře produkovat i rovnocenné euploidní gamety a prostřednictvím „triploidního mostu“ (*triploid bridge*) dávat následně vzniknout novým tetraploidům (Ramsey a Schemske 1998). Navzdory své snížené životaschopnosti ($10 \times$ nižší než u diploidů) i fertilitě ($5 \times$ méně životaschopného pylu ve srovnání s diploidy) přispívají triploidi u *Epilobium angustifolium* ke koexistenci diploidního a tetraploidního cytotypu (Husband 2004).

Faktorů, které částečně či úplně kompenzují negativní důsledky křížení cytotypů mezi sebou, je celá řada. Nezděděná jsou podmíněna obecnými vlastnostmi rostlin či procesy běžně v přírodních populacích probíhajícími. Je proto pravděpodobné, že celý koncept „nevýhody malých čísel“, tak jak jej navrhl Levin (1975), se v přirozených populacích uplatňuje s mnohem nižší intenzitou, než jaká mu byla zpočátku předpovězena. Na základě několikaletého studia reprodukční biologie druhu *Epilobium angustifolium* bylo stanoveno, že v cytotypově smíšených populacích je v plných 87 % případů vajíčko rostliny oplozeno gametou odpovídající ploidní úrovni.

3.3 Kompetice mezi cytotypy

Polyploidní rostliny ale nejsou během svého uchycování ohroženy jen reprodukčními interakcemi s diploidními předky. Již od svého vzniku totiž podléhají zároveň i kompetici o sdílené zdroje (dostupnost světla, voda a živiny v substrátu). Velikost populace polyploida po čase vzroste na hodnotu, kdy na ni frekvenčně závislá selekce v podobě „nevýhody malých čísel“ bude mít menší vliv a nebude ji nezbytně existenčně ohrožovat. Zato kompetice mezi cytotypy bude přetrvávat, a s populačním růstem polyploida se dokonce i stupňovat. Může se tedy jednat o hlavní faktor ovlivňující koexistenci cytotypů ve smíšených populacích. Patrně nejefektivnějším způsobem omezení kompetice mezi cytotypy je jejich prostorová separace (která zároveň tlumí i reprodukční interakce mezi nimi).

3.3.1 Omezení vzájemné konkurence cytotypů

Koexistující cytotypy se mohou lišit svými ekologickými nároky a osidlovat tak do určité míry odlišná stanoviště. Charakter jejich distribuce je pak zpravidla udržován rozdílnými schopnostmi cytotypů přežít v různých typech prostředí. Interakce mezi cytotypy jsou následně omezeny pouze na kontakt dvou sousedících typů prostředí. Rozdíly v charakteru biotopů osídlených odlišnými cytotypy byly zaznamenány v mnoha polyploidních komplexech a byl jim přikládán značný význam pro stabilizaci koexistence cytotypů (Levin 1983). Zajímavé je, že lze najít určité trendy v typech biotopů kolonizovaných di- a polyploidy. Ehrendorfer (1980) upozornil, že polyploidi jsou často nalézáni v labilní vegetaci raných sukcesních stádií, zatímco diploidi spíše ve stabilních habitatech či až přímo v klimaxových společenstvech. U druhů *Deschampsia cespitosa* a *Dactylis glomerata* se diploidní jedinci vyskytují v podrostu přirozených lesů, zatímco tetraploidní jedinci jsou známi z otevřených a nezřídka antropicky ovlivněných ploch s převládající bylinnou vegetací (Rothera et Davy 1986, Lumaret et al. 1987). Diploidní rostliny ovsíku *Arrhenatherum elatius* osidlují borové lesy a exponované sutě horských oblastí, tetraploidi naopak travinné formace nižších poloh (Petit et al. 1997). Polyploidi mají rovněž v některých případech tendence osidlovat druhově saturovaná společenstva, zatímco diploidi jsou nezřídka vázáni na prostředí s menším vegetačním krytem, ovlivněná nepříznivými abiotickými podmínkami. Diploidní rostliny starčku *Senecio carniolicus* se vyskytují především ve vyšších nadmořských výškách východních Alp, ve společenstvech s rozvolněnějším vegetačním pokryvem, a do nižších poloh sestupují pouze jako pionýrské rostliny na narušených místech. Hexaploidi byli naopak vázáni na zapojenou vegetaci nižších poloh (Hülber et al. 2009, Schönswetter et al. 2007a). Obdobná separace cytotypů podél gradientu nadmořské výšky je zřejmá i u *Epilobium angustifolium* ve Skalistých horách (Husband et Schemske 1998), chrpy *Centaurea jacea* v belgických Ardenách (Hardy et al. 2000) a štírovníku *Lotus alpinus* ve francouzských Alpách (Gauthier et al. 1998). Ve všech případech osidlují vyšší nadmořské výšky (se silnějším působením abiotických stresů) právě diploidi, polyploidi naopak převládají v nižších polohách (s větším vegetačním zápojem). K výsledkům studií cílených na odhalení rozdílů v biotopových preferencích cytotypů je třeba přistupovat kriticky. Odlišnosti v charakteru osídlených biotopů totiž v mnoha případech nemusí být příčinou současné distribuce cytotypů, nýbrž pouze jejím důsledkem (a samotná distribuce podléhá např. kolonizační historii). Příspěvek takových biotopových odlišností k zprostředkování koexistence cytotypů pak nemusí být patrný.

Distribuce cytotypů však rovněž může odpovídat rozložení biotopů v minulosti, na jehož změnu doposud rostliny nestačily patřičným způsobem reagovat. Polyploidi byli například alespoň v některých případech úspěšnější v kolonizaci raně sukcesních stanovišť po ústupu kontinentálního ledovce, zatímco diploidi zůstali vázáni na nezaledněná refugia (např. *Plantago media* – van Dijk et Bakx-Schotman 1997, *Townsendia hookeri* – Thompson et Whitton, 2006). Rovněž jsou známy i polyploidní komplexy, kde mezi cytotypy nebyly nalezeny rozdíly ve stanovištních preferencích. Tak tomu je např. u *Andropogon gerardii* a *Solidago altissima*, a to navzdory skutečnosti, že oba druhy jsou typické častým výskytem smíšených populací (Keeler et Davis 1999, Halverson et al. 2008).

Segregace cytotypů v prostoru může být rovněž podmíněna jejich biologickými vlastnostmi, jako je např. omezená schopnost šíření semen u *Ranunculus adoneus* (Baack 2005) nebo tvorba trsů u *Andropogon gerardii* (Keeler 2004). K minimalizaci prostorového kontaktu mezi cytotypy však může paradoxně přispět i přenos pylu mezi nimi, prostřednictvím selekce proti hybridům. Cytotypy budou růst v parapatrii, odděleny přechodnou zónou, o jejíž šířce bude rozhodovat účinnost šíření semen a pylu, i míra působení „nevýhody malých čísel“ (Pannel et al. 2004). Tento mechanismus je pravděpodobně zodpovědný za omezení kontaktu mezi diploidními a tetraploidními rostlinami u

Plantago media (van Dijk et Bakx-Schotman 1997), *Centaurea jacea* (Hardy et al. 2000) a *Ranunculus adoneus* (Baack 2004).

3.3.2 Srovnání konkurenceschopnosti diploidů s polyploidy

V literatuře bylo publikováno značné množství rozdílů v biologických vlastnostech diploidů a polyploidů, které by mohly ovlivnit jejich konkurenceschopnost. Nejvýznamnější jsou tendence k větší velikosti buněk a potažmo celých orgánů u polyploidních rostlin (Levin 1983). Na buněčné úrovni se zpravidla nápadně projevují větší délkou svěřacích buněk průduchů (Lumaret et al. 1987, Felber-Girard et al. 1996). Velikostí rostlinných orgánů se např. liší jedinci z cytotypově smíšených populací *Andropogon gerardii*, kde nonaploidní rostliny dorůstají větší výšky a disponují delšími a širšími listy než sympatrickí hexaploidi (Keeler et Davis 1999). Tetraploidní jedinci štírovníku *Lotus alpinus* jsou prokazatelně vyšší než diploidi (Gauthier et al. 1998). Četné rozdíly v květních strukturách byly již zmíněny v kap. 3.2 (např. větší velikost tetraploidních květů u *Epilobium angustifolium*; Kennedy et al. 2006). I toto pravidlo má však výjimky, u *Deschampsia cespitosa* a *Ranunculus adoneus* se diploidní rostliny od tetraploidů morfologicky neliší (Rothera et Davy 1986, Baack et Stanton 2005). Rovněž je udáváno, že diploidní rostliny by měly vzhledem ke kratší době trvání buněčného cyklu časněji klíčit a rychleji růst (Levin 2002). Úspěch chromozómové rasy mohou rovněž podmínit i interakce s ostatními organizmy. U *Dactylis glomerata* a *Mercurialis annua* bylo zaznamenáno rozdílné napadení rostlin patogenními houbami v závislosti na jejich ploidní úrovni (Bretagnolle et Thompson 2001, Buggs et Pannell 2007). Oktoploidní rostliny *Cardamine pratensis* byly častěji napadeny housenkami motýla *Anthocharis cardamines* v porovnání s rostlinami tetraploidními (Arvanitis et al. 2008). Čtyřleté sledování rostlin druhu *Heuchera grossulariifolia* vedlo dokonce k odhalení predátorů specializovaných na jedince odlišných cytotypů. Značným nedostatkem celé řady těchto studií je však srovnávání vlastností cytotypů mimo oblast jejich sympatrického výskytu a značná genetická odlišnost srovnávaných cytotypů (nezřídka příbuzné druhy lišící se ploidní úrovní).

Pouze na základě znalosti rozdílů mezi cytotypy je velmi obtížné kompetiční zdatnost rostlin odhadovat. Cenné informace přinesly v tomto případě pokusy srovnávající přímo kompetiční schopnosti di- a polyploidů. Značnou roli však vždy hrálo pokusné uspořádání. Maceira et al. (1993) studovali kompetici mezi diploidy a tetraploidy *Dactylis glomerata*. Rostliny v podobě výhonků obdobné velikosti zasázeli do květináčů tak, aby některé obsahovaly jen rostliny jednoho cytotypu, zatímco jiné směs obou. Na konci sezóny posuzovali rozdíly ve fenotypu rostlin stejné ploidní úrovně mezi oběma pokusnými uspořádáními. Tetraploidní jedinci *Dactylis* byli prokazatelně konkurenceschopnější, neboť při růstu ve smíšených kulturách se jejich zdatnost oproti čistým kulturám výrazně nezměnila. Pravděpodobnými příčinami byla intenzivnější tvorba výhonků a rychlejší vývin listů v období časného jara u tetraploidních rostlin (Maceira et al. 1993). Navzdory těmto rozdílům v konkurenceschopnosti cytotypů je jejich koexistence v přirozených podmínkách řízená nápadnou biotopovou separací (Lumaret et al. 1987). Obdobným způsobem byla studována kompetice mezi diploidy a tetraploidy *Centaurea stoebe*. Jedinci obou cytotypů byli pěstováni buď samostatně nebo v asociaci s druhým cytotypem a průběžně na nich byly měřeny hodnoty několika znaků. Přestože nedošlo při společném pěstování obou cytotypů ke zvýšené mortalitě, tetraploidní rostliny disponovaly v obou pokusných ošetřeních větším počtem postranních růžic, větší investicí do podzemní biomasy a častěji kvetly (Collins et al. 2011). Na základě získaných dat by tak bylo možné předpokládat vyšší konkurenceschopnost tetraploidů i u *Centaurea stoebe*. U druhu *Aster amellus* nebyla posuzována vzájemná konkurenceschopnost cytotypů, ale rozdíly v úspěšnosti di- a hexaploidních jedinců v kompetici s druhem *Bromus*

erectus, který *Aster* na stanovištích běžně doprovází. Cytotypy se však v indikátorech zdatnosti nelišily (Münzbergová 2007).

3.4 Stabilita koexistence cytotypů

Jedním z nejdůležitějších témat studia polyploidních komplexů je bezpochyby otázka stability smíšených populací. Mohlo by se jednat o ustálené formace přetrvávající po mnoho generací (*balanced selection*), nebo by koexistence cytotypů představovala pouze dočasný stav v evoluci obou linií (*directional selection*; Weiss et al. 2002).

Právě druhý ze scénářů byl identifikován ve španělských populacích *Mercurialis annua*, kde dochází k nápadnému pohybu kontaktní zóny mezi cytotypy a diploidi vytlačují hexaploidy (Buggs et Pannell 2007).

Zajímavější jsou však případy, kdy se koexistence cytotypů zdá být stabilní. Jako jeden z nich bývá udávána situace panující ve smíšených populacích druhu *Andropogon gerardii* (Keeler 2004). Rostliny hexaploidního i nonaploidního cytotypu se vyskytují ve vyrovnaných frekvencích a ani čtyřletá pozorování v trvalých plochách neodhalila tendence k ústupu žádného z cytotypů. Cytotypy se neliší v míře klonálního růstu, avšak rozdíly v pohlavní reprodukci jsou markantní, neboť u nonaploidů vznikají jen čtyři procenta semen shodné ploidní úrovně s mateřskou rostlinou (Keeler et Davis 1999). Vzhledem k této skutečnosti tak nelze vyloučit možnost, že i dlouhodobá koexistence hexa- a nonaploidů u *Andropogon gerardii* bude nestabilní a příčinou v současnosti pozorovaného sympatrického výskytu cytotypů je jen dlouhá generační doba těchto trav (odhadovaná na 50–100 let).

Kompetiční vyloučení jednoho z cytotypů by nemuselo nastat, pokud by po určité době se opakující disturbance bránily dosažení rovnovážné populační hustoty. Právě role disturbancí by mohla přispívat ke koexistenci cytotypů u *Solidago altissima*, neboť se jedná o rostlinu antropicky narušovaných stanovišť (Halverson et al. 2008). O dlouhodobé stabilitě sympatrického výskytu cytotypů však může rozhodovat i frekvence opakovaného vzniku cytotypů (*multiple origins*) nebo demografická stochasticita. Otázka stability koexistence cytotypů je však značně relativní a závisí především na zvoleném časovém měřítku.

3.5 Kontaktní zóny cytotypů

V přírodě jsou běžně cytotypy na různých prostorových škálách separovány (van Dijk et Bakx-Schotman 1997, Husband et Schemske 1998, Suda et al. 2007b), takže k jejich vzájemným interakcím dochází jen na pomezí sousedících populací. Může se jednat o lokální sympatrii, stejně tak jako o frontu mnohakilometrové délky. V literatuře bývají tato pásma označována jako kontaktní zóny cytotypů (Levin 2002). Již na první pohled je patrná jejich analogie s hybridními zónami u homoploidních taxonů. Dokonce lze kontaktní zóny cytotypů považovat za specifický typ hybridních zón vyznačující se kromě odlišností v ploidní úrovni i omezenou mírou genového toku mezi sousedními taxony (Petit et al. 1999).

Genový tok může být v kontaktní zóně zprostředkován prostřednictvím dvou typů hybridů (Petit et al. 1999). Prvním typem jsou hybridy s ploidní úrovní intermediární mezi oběma rodiči (*Type I hybrids*), mezi které patří např. triploidi ze smíšených populací diploidů s tetraploidy. Pouze hybridy prvního typu mohou zprostředkovávat skrze zpětná křížení s rodiči genový tok oběma směry. V případě, že hybridy prvního typu disponují lichým počtem chromozómových sad (triploidi, pentaploidi), může být jejich vitalita a fertilita značně omezena (Husband 2004). Hybridy

druhého typu (*Type II hybrids*) mají naopak ploidní úroveň jako jeden z rodičů a jejich zdatnost nebývá snížena. Typičtí jsou například tetraploidní hybridi vznikající fúzí neredukované gamety diploida s redukovanou gametou tetraploida. Přenos genetické informace je v tomto případě pouze jednosměrný. Ke genovému toku (rovněž jedním směrem) přispívá i vícenásobný nezávislý vznik nových polyploidních linií (Soltis et Soltis 1999).

Z hlediska genetické homogenity se jeví příhodné rozlišovat kontaktní zóny cytotypů na primární a sekundární (Petit et al. 1999). Primární kontaktní zóna nastane v případě, kdy jedna chromozómová rasa dá vzniknout druhé a posléze spolu koexistují. Vzniká například jako důsledek zrodu nového tetraploida v diploidní populaci. Mezi oběma cytotypy je možné předpokládat značnou míru genetické příbuznosti. Naproti tomu sekundární kontaktní zóny představují druhotný kontakt mezi populacemi rostlin odlišných ploidních úrovní, které byly po určitou dobu geograficky separovány. Cytotypy se pak zpravidla během vzájemné izolace geneticky diferencovaly a nezdědka byly i předmětem působení odlišných selekčních tlaků prostředí.

Význam kontaktních zón spočívá v tom, že odráží jisté podmínky, které jsou charakteristické pro časná stádia uchycování polyploidů a umožňují tak testovat hypotézy týkající se dynamiky a evoluce polyploidních komplexů (Petit et al. 1999). Literatura je bohatá na práce popisující odlišnosti mezi polyploidy a jejich diploidními předky, jak shrnul Levin (1983, 2002). Hlavní nevýhodou těchto studií je zpravidla neznámé genetické pozadí a evoluční historie zkoumaných druhů. Neodlišují tak změny v biologických vlastnostech cytotypů vzniklé bezprostředně po duplikaci genomu od těch, které vznikly během mnoha generací jejich nezávislého evolučního vývoje. Přitom pouze odlišnosti spjaté s polyploidizační událostí mohly k úspěšnému uchycení nové polyploidní rasy přispět. Odlišení těchto vlivů jistě není jednoduché. Petit et al. (1999) navrhl jako možné řešení studium rozdílů mezi diploidy a polyploidy v terénu srovnat s výsledky získanými zkoumáním uměle indukovaných neopolyploidů. Vlastnosti syntetických polyploidů však mohou být zkresleny značným chemickým stresem spjatým s indukcí duplikace genomu a následně ovlivněny umělým výběrem ze strany experimentátora (Schranz et Osborn 2004). Doposud jen vzácně využívanou alternativou je studium smíšených populací diploidů s autopolyploidy, kde byla s pomocí molekulárních metod prokázána značná genetická homogenita obou cytotypů, svědčící o *in situ* vzniku polyploidní rasy ze sympatricky se vyskytujících diploidů, tj. primární kontakt cytotypů.

Většina známých kontaktních zón je považována za sekundární (Petit et al. 1999). Molekulárně geneticky byly potvrzeny sekundární kontaktní zóny mezi diploidními a tetraploidními populacemi *Centaurea jacea* v belgických Ardenách (Hardy et al. 2000), pyrenejskými populacemi di- a tetraploidů *Plantago media* (van Dijk et Bakx-Schotman 1997), nebo diploidními a tetraploidními populacemi *Heuchera grossulariifolia* (Segraves et al. 1999). Geneticky podložených primárních kontaktních zón je podstatně méně. Ve španělských populacích *Dactylis glomerata* vznikli z lokální endemické diploidní rasy tetraploidy, jejichž blízká příbuznost byla potvrzena chemotaxonomickými i genetickými analýzami (Lumaret et al. 1989). Isozymovými markery byla podpořena i primární kontaktní zóna mezi diploidy a polyploidy u *Pilosella rhodopea* (Šingliarová et al. 2011). Celá řada dalších primárních i sekundárních kontaktních zón byla navržena pouze na základě cyto geografických dat (Balao et al. 2009, Weiss et al. 2002, Stuessy et al. 2004, Šafařová et al. 2011).

3.6 Modelový systém

Kolář et al. (2009) při studiu evoluční historie reliktních hadcových populací *Knautia arvensis* agg. (chrastavec rolní) odhalili přítomnost primární kontaktní zóny mezi diploidy a tetraploidy *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* na jedné z hadcových lokalit v západních Čechách. Primární statut kontaktu byl ověřen pomocí kombinovaného metodického přístupu za použití průtokové cytometrie a molekulárně biologických metod. Odpovídající velikosti monoploidních genomů (tzv. C_x hodnota; Kolář et al. 2009) mezi oběma cytotypy i skutečnost, že jsou geneticky takřka identické (AFLP; Kolář et al. 2012), svědčí o tom, že tetraploidní rostliny vznikly na hadcovém tělese z jedinců přítomné diploidní rasy.

O fylogenetické příbuznosti diploidních a tetraploidních hadcových chrastavců byl přesvědčen již Štěpánek (1997). Kaplan (1998) podrobil diploidní i tetraploidní rostliny z okruhu *Knautia arvensis* agg. morfometrickým analýzám. Výsledky potvrdily, že svou morfologií mají hadcoví tetraploidi nejbližší k hadcovým diploidům. Přestože hadcové podloží může mít na vzhled rostlin zásadní vliv, chrastavce si zachovávaly svůj typický fenotyp i po dvouleté kultivaci v běžném zahradním substrátu. Evoluční příbuznost obou hadcových linií podporovala rovněž i ekologická pozorování na lokalitách (Kaplan 1998).

Primární kontaktní zóna mezi diploidy a tetraploidy *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* byla podložena nezávislými analýzami morfologické, ekologické a genetické variability. Představuje tak unikátní modelový systém pro studium procesů probíhajících v raných fázích polyploidní speciace i během následné koexistence cytotypů.

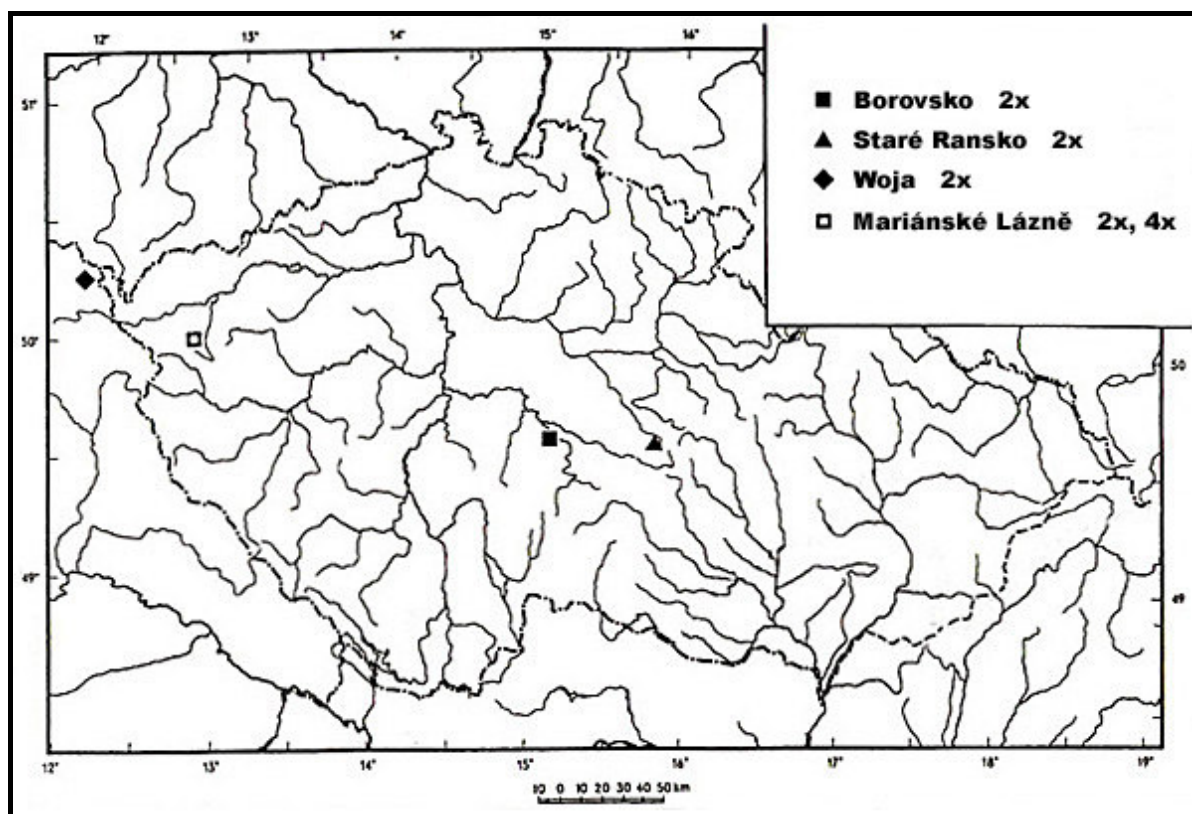
3.6.1 Taxonomická specifikace a rozšíření

Rod *Knautia* L. patří mezi nejpočetnější evropské rody v rámci čeledi Dipsacaceae (štetkovité; Ehrendorfer 1976). Speciace u rodu *Knautia* probíhá s reprodukčními bariérami typu geografické izolace a polyploidie (Ehrendorfer 1962). Významná je tu hybridizace, která často působí proti speciaci. Na kontaktu taxonů se stejným počtem chromozómů vznikají běžně hybridní roje s přechodem v morfologii mezi rodiči, častá je rovněž introgrese mezi taxony (Štěpánek 1997). Není proto překvapivé, že *Knautia arvensis* agg. představuje taxonomicky obtížnou skupinu.

V prostoru střední Evropy je *Knautia arvensis* agg. zastoupen dvěma druhy: *Knautia kitaibelii* (SCHULT.) BORBÁS a *Knautia arvensis* (L.) COULTER (Štěpánek 1979). V rámci *Knautia arvensis* jsou dále rozlišovány nižší taxonomické jednotky lišící se svou ploidní úrovní, morfologií a často i geografickým rozšířením (Štěpánek 1997). Nejběžnějším zástupcem je tetraploidní nominátní subspecie druhu osidlující široké spektrum otevřených biotopů, často udržovaných lidskou činností. Na jižní a východní Moravě jej na obdobných stanovištích nahrazuje diploidní taxon *Knautia arvensis* subsp. *pannonica* (HEUFFEL) O. SCHWARZ. Kontaktní zóna mezi nimi je sekundárního původu a probíhá střední Evropou podél severozápadního okraje Panonské oblasti (Kolář et al. 2009). V rámci areálu běžného tetraploidního poddruhu se však na stanovištích reliktního charakteru vyskytují i rostliny diploidního cytotypu. Štěpánek (1989) postuloval hypotézu, že diploidní předek těchto linií osidloval na počátku holocénu otevřená stanoviště. Ovšem s postupně se šířícími zapojenými lesními formacemi byl zatlačen na extrémní stanoviště nevhodná pro uchycení zonální vegetace. Do dnešních dob se tak zachovaly diploidní populace v polohách nad horní hranicí lesa a na hadcových výchozech. Rostliny z krkonošských Kotelních jam byly popsány jako *Knautia arvensis* subsp. *pseudolongifolia* (SZABÓ) O. SCHWARZ (Štěpánek 1997). Hadcovým populacím ovšem nebylo doposud přiřazeno platné jméno. V Květeně ČR (Štěpánek 1997), stejně

tak jako v Klíči ke květeně ČR (Štěpánek 2002) je proto použito provizorní jméno *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* SMEJKAL ined. (chrastavec rolní hadcový).

Knautia arvensis subsp. *serpentinicola* se vyskytuje na čtyřech mezi sebou izolovaných hadcových tělesech (viz obr. 3.6A; Kaplan 1998, Kolář et al. 2009). V Čechách jsou to Dolnokralovické hadce u Borovska, okolí Starého Ranska a rozlehlší komplex serpentinitů u Mariánských Lázní (Vlčí hřbet, Planý vrch, Křížky, Dominova skalka). V přilehlém Bavorsku se jedná o lokalitu Woja. Na základě dostupných informací o rozšíření taxonu tak nelze vyloučit, že by mohl být subendemitem České republiky. S jedinou výjimkou jsou všechny lokality osídleny rostlinami diploidního cytotypu ($2n = 2x = 20$). Komplexnější je však situace v oblasti hadcového tělesa ležícího nedaleko Mariánských Lázní. Donedávna byly odsud udávány jen rostliny tetraploidního cytotypu ($2n = 4x = 40$), řazené na základě taxonomických studií do *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* spolu se svými diploidními protějšky (Štěpánek 1997, Kaplan 1998). Kolář et al. (2009) však našli na dvou lokalitách (Vlčí hřbet, Planý vrch) kromě tetraploidního cytotypu i diploidy, což vedlo k odhalení primární kontaktní zóny v rámci tohoto taxonu.



Obr. 3.6A: Lokality výskytu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola*. Převzato z Kaplan (1998), upraveno.

3.6.2 Biologické vlastnosti a ekologie

Množství dostupných informací o biologii a ekologii taxonu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* je velmi omezené. Značnou část údajů proto přejímám ze studií na nominálním tetraploidním poddruhu *Knautia arvensis* subsp. *arvensis*. S ohledem na nápadný rozdíl v evoluční historii obou taxonů (Kolář et al. 2012) i v charakterech osídlovaných stanovišť je k nim však zapotřebí přistupovat opatrně.

Knautia arvensis subsp. *serpentinicola* je vytrvalá bylina s podzemním oddenkem a řídce větvenou či nevětvenou lodyhou, dorůstající 25–70 cm výšky. Přízemní listy tvoří růžici, lodyžní listy vyrůstají ve vstřícném postavení a jsou velmi proměnlivého tvaru. Květy jsou čtyřčetné a skládají ploché strbouly kryté zákrovem listenů. Plodem je jednosemenná nažka (Štěpánek 1997). Reprodukčním systémem je gynodiecie (Štěpánek 1979), tedy diferenciacie rostlin v populacích na oboupohlavné a funkčně samičí jedince. Gynodiecie umožňuje obvykle kombinovat výhody sexuální rekombinace i samosprašení a účinně se tak přizpůsobovat podmínkám stanoviště (Briggs a Walters 2001). Zástupci rodu *Knautia* však bývají označováni za obligátně alogamní (Štěpánek 1997), protože samosprašení brání časový posun v zakládání samčích a samičích pohlavních orgánů v květech. Jedná se o proterandrii, kdy je pyl rozšířen do okolí dřívě, než se blizna v květu stane receptivní. Tím se poněkud mění význam gynodiecie, neboť všechny rostliny v populaci se stávají obligátně cizosprašnými a jednotlivé populace se liší jen frekvencí rostlin schopných poskytnout pyl. Gynodiecii nezbytně doprovází specializace rostlin v populacích, přičemž funkčně samičí a oboupohlavní jedinci nemusí reprezentovat řádně vymezené entity. Ehrendorfer (1962) totiž zmiňuje u *Knautia arvensis* plynulý přechod mezi nimi, vykazující všechny mezistupně v redukci andrecea. Štěpánek (1979) uvádí, že strbouly samičích rostlin obsahují menší počet květů než oboupohlavné a zároveň postrádají okrajové paprskující květy. Ovšem Larsson (2005) ve své práci o opylovačích *Knautia arvensis* píše, že v rámci jím studované populace nebyly rozdíly v počtu květů mezi rostlinami obou typů zaznamenány. Situace u *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* by mohla být navíc poněkud specifická, neboť Štěpánek (1979, 1997) pozoroval na lokalitách vždy jen oboupohlavné rostliny. Přestože mechanismem gynodiecie může být například jen omezená vitalita pylových zrn některých jedinců, bez jakýchkoliv nápadných změn v morfologii rostlin, nelze ani vyloučit, že u hadcových populací není gynodiecie vyvinuta.

Reprodukční biologii druhu přiblížilo experimentální studium tetraploidů *Knautia arvensis* subsp. *arvensis* z Norska. K vývinu semen docházelo i při umělém samosprašení, takže rostliny nejsou autosterilní (Vange 2002). Přestože je splyvání gamet v rámci jednoho jedince kompatibilní, v přírodě k němu dochází jen velmi zřídka. Prodleva mezi vývinem obou pohlaví je totiž synchronizována, takže proterandrie úspěšně brání samosprašení nejen v rámci jednoho květu, ale i v celém strboulu a částečně i mezi květenstvími jedné ramety. Strbouly obalené nylonovými sítkami bránícími přenosu pylu zakládaly semena jen v 2,8 % případů (Vange 2002). Nejpravděpodobnějším mechanismem autogamie se tak jeví přenos pylu mezi květy různých ramet téže genety. Pokud ale k samosprašení dojde, již v první generaci se projevuje nápadným snížením vitality vzniklého potomstva. Inbrední deprese je patrná i během klíčení a etablování rostlin, avšak největší efekt má na biomasu rostlin v juvenilní fázi (následně již nebylo potomstvo sledováno). Rostliny vzniklé alogamií byly v průměru 2,4× zdatnější než autogamické potomstvo (Vange 2002). Ovšem jedná se o hodnoty zjišťované při *ex situ* kultivacích.

Z hlediska struktury kontaktní zóny diploidního a tetraploidního cytotypu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* na mnichovském hadcovém tělese hrají značný vliv i možnosti genového toku mezi cytotypy. V rámci celého rodu *Knautia* jsou uváděny silné reprodukční bariéry mezi diploidními a tetraploidními rostlinami, jež byly rovněž potvrzeny opylovacími experimenty (Ehrendorfer 1962, Breton Sintes 1974). Tato skutečnost byla potvrzena již prvotním cytotypovým *screeningem* na hadcovém tělese, v jehož průběhu nebyly nalezeny žádné triploidní semenáčky ani rostliny. Identifikováno bylo jen jedno triploidní semeno odebrané z tetraploidní matky (Kolář et al. 2009).

Přenos pylu mezi květy je zprostředkován výhradně hmyzem, jedná se tedy o obligátní entomogamii (Štěpánek 1997). Hmyz je patrně lákán barvou koruny a v této souvislosti je zajímavé, že hadcové populace mají nezřídka sytější zbarvení korun v porovnání s běžným

tetraploidním poddruhem (Štěpánek 1979). Tyčinky oboupohlavných květů obvykle vyčnívají 4–5 mm nad korunu a k jejich prezentaci dochází po dobu 1–4 dní, v závislosti na častosti hmyzích návštěv strboulů (Larsson 2005). *Knautia arvensis* subsp. *arvensis* láká široké spektrum různých opylovačů z řádů blanokřídlých, dvoukřídlých, motýlů a brouků (Larsson 2005), avšak situace na hadcových lokalitách může být velmi odlišná.

Šíření druhu na lokalitách může probíhat prostřednictvím semen a vegetativního rozrůstání. Ke klonálnímu množení dochází přirůstáním větveného oddenku spojeným s tvorbou nových přízemních listových růžic. Právě pro *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* je typická vytrvalost těchto listových růžic i přes období kvetení, kdy u příbuzných taxonů obvykle růžice usychají (Štěpánek 1979). Semena chrastavců jsou opatřena elaiosomem a proto se předpokládá, že je jejich šíření zprostředkováno mravenci (Vandvik a Vange 2003, Štěpánek 1997). Vandvik a Vange (2003) upozorňují, že štětiny na semenech by mohly umožňovat i exozoochorii.

Knautia arvensis subsp. *serpentinicola* osidluje reliktní bory, lesní světliny a okraje cest v oblastech se skeletovitými půdami vznikajícími zvětráváním hadce (Štěpánek 1997). Jedná se o serpentinoxyt.

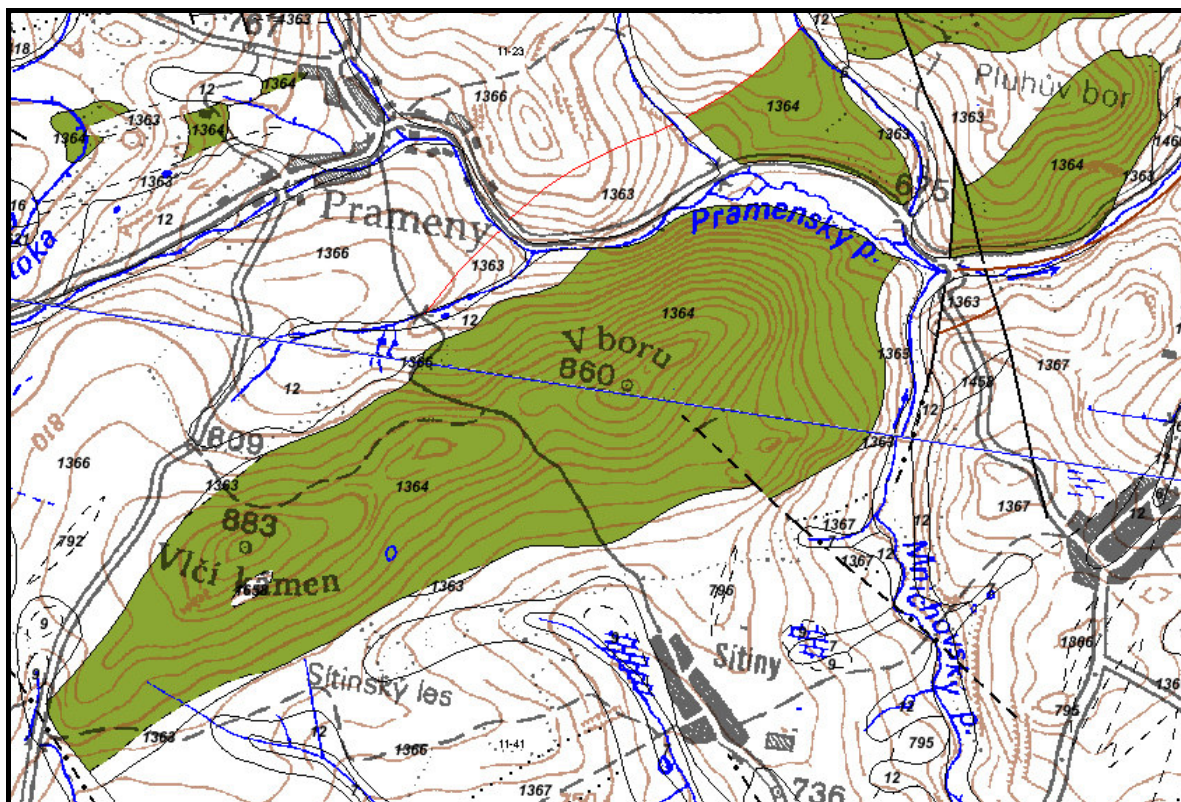
4. Metodika

Popis metodických postupů je rozdělen do pěti bodů odpovídajících otázkám uvedeným v kap. 2.

4.1 Distribuce cytotypů v zóně jejich primárního kontaktu

V průběhu vegetačních sezón let 2008–2012 byl v zájmovém území proveden cytotypový *screening* za účelem odhalení trendů v distribuci di- a tetraploidů *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* na větší prostorové škále.

Vzhledem k obtížnému morfologickému odlišení *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* od *K. a.* subsp. *arvensis* (Kaplan 1998, Kolář 2007) byla využita vazba studovaného taxonu na specifický typ substrátu. Odběr vzorků byl prováděn v rámci serpentinitového tělesa ležícího mezi obcemi Prameny, Sítiny a Mnichov, které je součástí mariánskolázeňského bazického komplexu (viz obr. 4.1A). Zahrnuty byly jak populace z reliktních hadcových společenstev, tak i z druhotných antropicky podmíněných společenstev (novodobé smrkové a borové výsadby, okraje lesních silnic), podmínkou však byla přítomnost hadcového podloží.



Obr. 4.1A: Zájmové území mezi obcemi Prameny, Mnichov a Sítiny v západních Čechách. Hadcové těleso je znázorněno zelenou barvou. Převzato z mapového serveru České geologické služby (<http://mapy.geology.cz>).

Každá subpopulace taxonu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* byla zaměřena GPS lokalizátorem a stručně zaznamenány důležité orientační body usnadňující její opětovné nalezení v terénu. Následně byla odhadnuta početnost *Knautia* a z několika jedinců vzdálených od sebe minimálně 50 cm bylo odebráno po jednom lodyžním či přízemním listu. V průběhu studia byl odběr vzorků optimalizován a ukázalo se, že reprezentativní vzorkování dosahuje výsledků srovnatelných s kompletním prosbíráním všech jedinců v subpopulaci. Odebrané listy byly

uchovávané v malých polyetylenových sáčkách v chladu po dobu maximálně deseti dní do následných stanovení relativního množství jaderné DNA průtokovou cytometrií.

Získaná data byla vizualizována jako mapa rozšíření di- a tetraploidních subpopulací ve vymezeném území, zhotovená v programu ArcGIS ver. 10.0. Podkladovou mapou byl letecký snímek (ortofoto) z roku 2010 dostupný na serveru Národního geoportálu INSPIRE (<http://geoportal.gov.cz>).

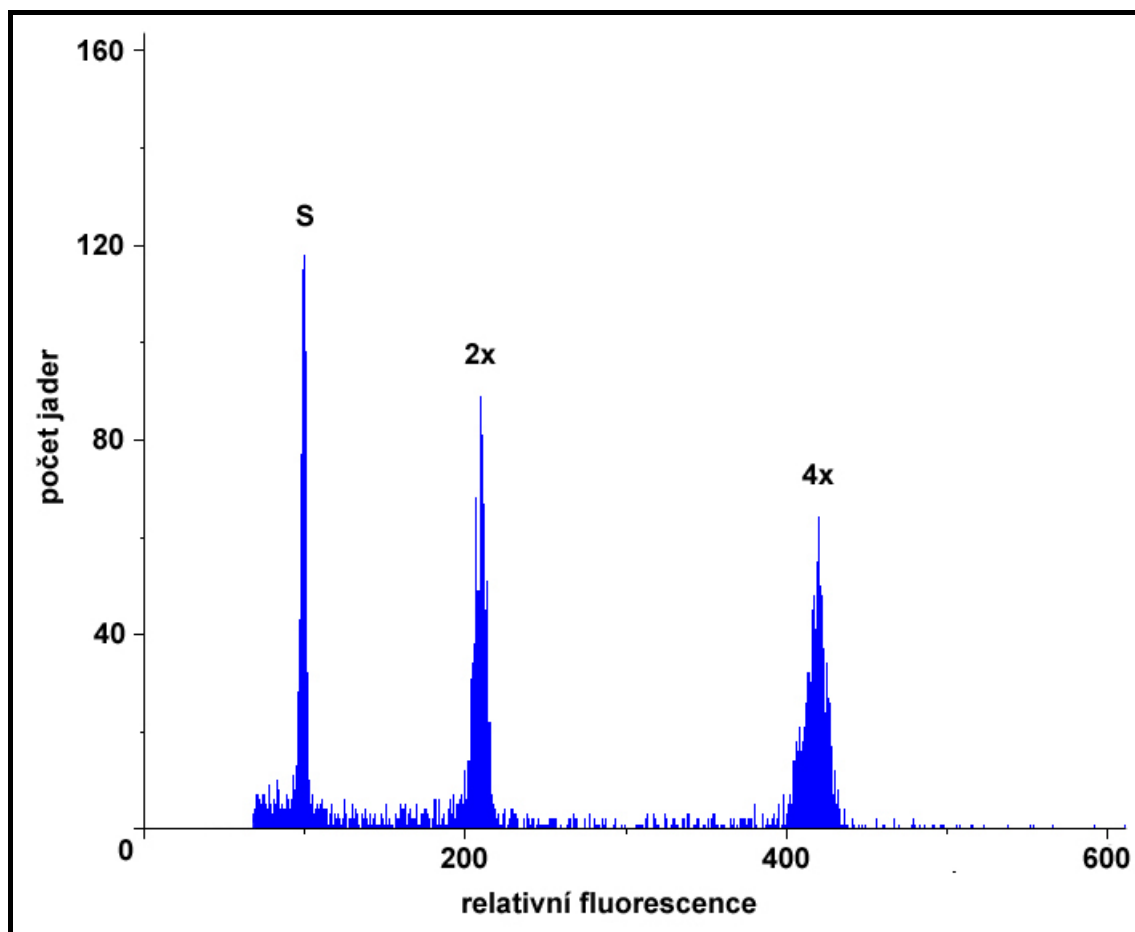
4.1.1 Stanovení relativního množství jaderné DNA

K určení ploidní úrovně chřastavců bylo využito průtokové cytometrie (*flow cytometry*, FCM). Tato metoda totiž umožňuje relativně rychle zpracovávat značná množství vzorků, ke spolehlivé determinaci obsahu DNA postačí jen malá část rostlinných orgánů a lze ji aplikovat i na již diferencovaná pletiva (Suda et al. 2007a).

Příprava vzorků byla provedena metodou, kterou zavedl Otto (1990) a pro analýzu rostlinných pletiv standardizoval Doležel et al. (2007), avšak s drobnými úpravami. V plastové Petriho misce obsahující 0,5 ml vychlazeného extrakčního pufru Otto I (0,1 M monohydrát kyseliny citronové, 2,5 μ l 0,5% detergentu Tween 20) bylo novou žiletkou rozsekáno přibližně 8 mm² listu *Knautia* společně s odpovídající plochou listu interního standardu. Jako interní standardy byly dle aktuální dostupnosti používány rostliny *Pisum sativum* cv. Ctírad (Doležel et al. 1998; 2C hodnota stanovena 8,84 pg podle Greilhuber et al. 2007) či *Bellis perennis* (2C = 3,96 pg DNA, Schönswetter et al. 2007b), jejichž absolutní velikost genomu se nejvíce blížila studovanému druhu. Vzniklá suspenze byla přefiltrována přes ústřížek nylonové sítě (průměr ok 42 μ m) do plastové zkumavky. Následně byl přidán 1 ml barvicího roztoku obsahujícího pufr Otto II (0,4 M Na₂HPO₄ · 12H₂O), barvivo DAPI (4',6-diamidino-2-fenylindol; 4 μ g) a antioxidant β -merkcaptoethanol (2 μ l). Analyzováno bylo vždy 3000 jader, a pokud hodnota CV (variační koeficient) přesáhla 5 %, zopakovali jsme měření a případně i odběr vzorků v terénu. Na základě předchozích zkušeností bylo analyzováno společně až deset vzorků naráz, neboť vysoká citlivost metody umožňovala detekci odlišného cytotypu i v nízkých frekvencích kolem 10 %. V případě odhalení cytotypově smíšeného vzorku byli všichni jedinci analyzováni samostatně.

Stanovení ploidní úrovně rostlin je možné již na úrovni semen. Na základě poměru relativního množství DNA buněk embrya a endospermu lze dokonce rozlišit u jedinců intermediárních ploidních úrovní cytotyp mateřské rostliny (Matzk et al. 2000). Cytometrická analýza nažek odebraných v trvalých plochách (kap. č. 4.4.1) byla provedena podle stejného protokolu. Nažky byly nejprve zbaveny perikarpu pro snadnější sekání.

Výstupem průtokové cytometrie je histogram znázorňující relativní fluorescenci částic na ose *x* a jejich četnost na ose *y* (obr. 4.1B). Ke správné interpretaci výsledků průtokové cytometrie je nezbytné mít k dispozici i karyologická data pro daný taxon a cytotyp. Chromozómové počty jedinců *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* byly již provedeny během předchozího studia okruhu *Knautia arvensis* agg. (Kolář et al. 2009). Cytometrické analýzy probíhaly na přístroji Partec PA-II (Partec GmbH, Münster, Německo) vybaveným UV rtuťovou výbojkou. Celkem bylo cytometricky analyzováno 4 778 rostlin.



Obr. 4.1B: Výstup cytometrických analýz – histogram relativní fluorescence částic. Simultánní analýza diploidního (2x) a tetraploidního (4x) jedince *Knautia arvensis* s interním standardem *Bellis perennis* (S). Barveno DAPI, celkem analyzováno 3 000 částic.

4.2 Stanovištní preference cytotypů

Za účelem srovnání biotopových požadavků diploidních a tetraploidních rostlin v kontaktní zóně bylo během let 2009–2011 pořízeno celkem 27 fytocenologických snímků a založeny dvě plochy k zachycení vegetace v bezprostředním okolí jednotlivých jedinců v cytotypově smíšených subpopulacích. Stanovištní vazby cytotypů tak byly studovány na dvou různých prostorových škálách.

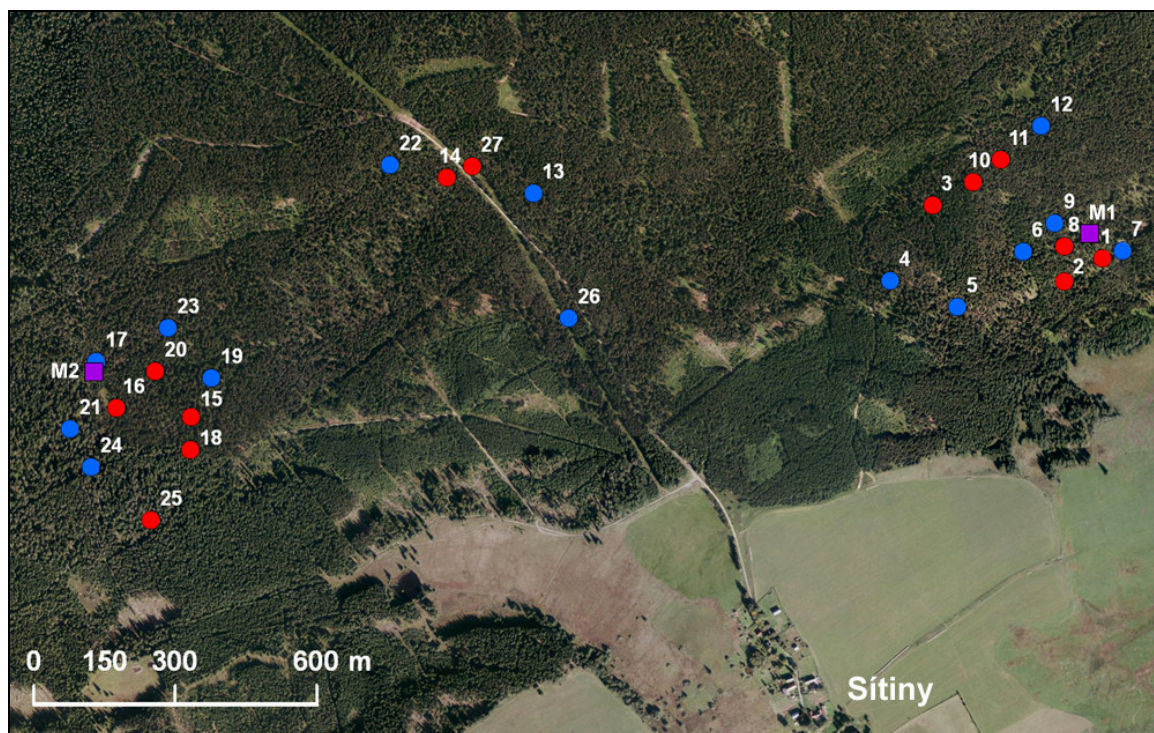
4.2.1 Fytocenologické snímky

Fytocenologické snímky byly pořizovány výhradně v cytotypově uniformních subpopulacích. Všechny subpopulace s rostlinami stejné ploidní úrovně, nacházející se méně než 50 m od sebe a osidlující obdobný typ biotopu byly pro účely srovnání habitatových preferencí sloučeny dohromady, aby se zabránilo vzniku *pseudoreplikací*. Výběr převládajících tetraploidních subpopulací byl prostorově limitován na blízké okolí subpopulací diploidních ($r = 300$ m), neboť cílem studia bylo zhodnotit potenciální příspěvek biotopové separace ke koexistenci obou cytotypů v primární kontaktní zóně. Na základě dat o distribuci taxonu byly nejprve vybrány všechny vhodné diploidní subpopulace. Ty byly následně doplněny stejným počtem tetraploidních subpopulací náhodně tažených programem R z podmnožiny vhodných subpopulací. Základní

informace o všech pořízených fytoocenologických snímcích jsou shrnuty v tab. 4.2A, jejich rozmístění je znázorněno na mapě (obr. 4.2A).

Tab. 4.2A: Souhrn základních informací o pořízených fytoocenologických snímcích.

číslo snímku	cytotyp	subpopulace	GPS souřadnice (WGS-84)
1	2	PV2D	50°2'16,0"N, 12°45'59,1"E
2	2	PV16D	50°2'14,0"N, 12°45'55,5"E
3	2	PV34D	50°2'17,7"N, 12°45'40,3"E
4	4	PV57T	50°2'12,2"N, 12°45'37,2"E
5	4	PV12T	50°2'11,1"N, 12°45'44,7"E
6	4	PV15T	50°2'15,6"N, 12°45'50,6"E
7	4	PV3T	50°2'16,7"N, 12°46'1,1"E
8	2	PV18D	50°2'16,4"N, 12°45'54,9"E
9	4	PV19T	50°2'17,9"N, 12°45'53,5"E
10	2	PV35D	50°2'19,8"N, 12°45'44,2"E
11	2	PV55D	50°2'21,6"N, 12°45'46,8"E
12	4	PV36T	50°2'24,3"N, 12°45'50,4"E
13	4	PV63T	50°2'14,2"N, 12°44'58,0"E
14	2	VL100D	50°2'14,4"N, 12°44'48,6"E
15	2	VL105D	50°1'55,3"N, 12°44'25,8"E
16	2	VL84D	50°1'55,1"N, 12°44'17,7"E
17	4	VL89T	50°1'58,0"N, 12°44'14,8"E
18	2	VL93D	50°1'53,1"N, 12°44'26,2"E
19	4	VL94T	50°1'58,2"N, 12°44'27,2"E
20	2	VL96D	50°1'58,0"N, 12°44'21,2"E
21	4	VL162T	50°1'53,2"N, 12°44'13,2"E
22	4	VL119T	50°2'14,6"N, 12°44'42,4"E
23	4	VL108T	50°2'1,1"N, 12°44'21,8"E
24	4	VL82T	50°1'50,8"N, 12°44'16,1"E
25	2	VL208D	50°1'47,9"N, 12°44'23,3"E
26	4	VL192T	50°2'6,1"N, 12°45'3,9"E
27	2	PV194D	50°2'15,4"N, 12°44'51,1"E



Obr. 4.2A: Pozice všech 27 fytoecologických snímků pořázených v diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) cytotypově uniformních subpopulacích. Fialovými čtverci jsou znázorněny i dvě trvalé plochy v cytotypově smíšených subpopulacích (M1, M2), ve kterých byla zaznamenána vegetace v bezprostředním okolí jednotlivých di- i tetraploidních rostlin *Knautia arvensis* (kap. 4.2.2).

V každé zvolené subpopulaci byl pořázen snímek o rozměrech 5×5 m. Vzhledem k velmi nízkým populačním hustotám druhu byla přesná pozice snímku určena jako místo s nejvyšší lokální pokryvností *Knautia*. Taková místa se totiž mohou s větší pravděpodobností blížit skutečným ekologickým optimům obou chromozómových ras. V rámci vymezené plochy byla zaznamenána přítomnost a procentuální pokryvnost rostlin v mechovém (E_0), bylinném (E_1), keřovém (E_2) i stromovém (E_3) patře, včetně souhrnné pokryvnosti všech pater. Sběr dat byl časově omezen na měsíce červenec a srpen, aby byla vegetace zachycena v nejrozvinutějším stádiu a snímky byly vzájemně srovnatelné. Informace o snímku byly doplněny datem, GPS souřadnicemi jeho polohy, expozicí ke světovým stranám a odhadem sklonu terénu. Předpokládaná ploidní úroveň (předcházela cytotypový *screening* v oblasti, viz kap. 4.1) byla ověřena cytometrickou analýzou listů odebraných ze všech jedinců ve snímku. Celkem bylo zaznamenáno 13 fytoecologických snímků v diploidních a 14 v tetraploidních subpopulacích.

Získaná data byla nejprve orientačně hodnocena unimodálními ordinačními technikami (DCA, DCCA). Délka gradientů ani v jednom případě nepřevyšovala hodnotu tři (DCA: 2,32 a DCCA: 1,97) a *species response curves* nebyly unimodálního tvaru, rozhodl jsem se proto pro aplikaci lineárních ordinačních metod (Lepš et Šmilauer 2003). Data o pokryvnostech druhů byla před každou analýzou transformována ($\log + 1$). Použita byla nepřímá ordinační technika PCA, a následně přímá technika RDA testující na první kanonické ose vliv ploidní úrovně permutačním testem (999 opakování). Všechny analýzy probíhaly v programu Canoco for Windows ver. 4.5 a jejich výstupy byly zobrazeny programem CanoDraw ver. 4.0 v podobě dvourozměrných grafů.

Fytoecologickým snímkům byly přiřazeny průměry Ellenbergových indikačních hodnot (nevážené pokryvnosti konkrétních druhů) inkorporovaných v programu Juice 7.0 (Tichý 2002). Rozdíly mezi snímky z diploidních a tetraploidních subpopulací v průměrných Ellenbergových

indikačních hodnotách a dalších charakteristikách fytoecnologických snímků (celkový počet druhů, sklon, celkové pokryvnosti všech pater) byly testovány metodou ANOVA v programu R ver. 2.13.2. Proměnná sklon byla logaritmicky transformována pro splnění předpokladů modelu. Rozdíly mezi cytotypy byly graficky prezentovány v podobě krabicových diagramů vytvořených v programu R a soubor fytoecnologických snímků jednotně formátován v programu Juice 7.0.

4.2.2 Vegetace v bezprostředním okolí jedinců z cytotypově smíšených ploch

V rámci dvou trvalých ploch se známou pozicí a plošnou úrovní jedinců (M1 a M2, viz kap. 4.3) byly vymezeny menší obdélníkové plochy zahrnující dostatečný počet diploidních a tetraploidních rostlin *Knautia*. Schematické zobrazení pozice menších ploch v rámci trvalých ploch M1 a M2 je k dispozici na obr. 10A a 10B v příloze. U každého jedince *Knautia* v těchto plochách byla zaznamenána přítomnost všech jiných rostlinných druhů mechového a bylinného patra v okruhu 15 cm. Permanentní značení jedinců kovovými štítky s čísly umožnilo každé rostlině přiřadit plošnou úroveň stanovenou během předcházejících sběrů demografických dat (viz kap. 4.4).

Získaná data byla hodnocena s pomocí lineárních ordinačních technik (PCA, RDA). V případě redundanční analýzy (RDA) byl na první ordinační ose testován vliv plošné úrovně jedinců *Knautia* permutačním testem (999 opakování). Všechny analýzy byly provedeny v programu Canoco for Windows ver. 4.5 a jejich výstupy zobrazeny programem CanoDraw ver. 4.0 v podobě dvourozměrných grafů.

4.3 Rozmístění di- a tetraploidů v rámci cytotypově smíšených subpopulací

V průběhu vegetační sezóny roku 2010 byly vytyčeny čtyři trvalé plochy sloužící ke studiu distribuce cytotypů na nejjemnější prostorové škále a možnosti sledování jejího následného vývoje.

Všechny subpopulace v zájmové oblasti, ve kterých byly během cytotypového *screeningu* do roku 2010 rozlišeny di- i tetraploidní rostliny (celkem 7), byly předmětem pilotního průzkumu. V terénu byl nejprve proveden odběr listů z reprezentativního souboru jedinců v jednotlivých částech stanoviště osídleného subpopulací a načrtnuty orientační plánky. Následnou cytometrickou analýzou odebraných vzorků byly plánky doplněny o rozložení di- a tetraploidních jedinců. Na základě těchto předběžných informací byly vybrány čtyři subpopulace obsahující dostatečný počet jedinců obou plošných úrovní. V těchto subpopulacích byly přímo na kontaktu obou cytotypů vytyčeny obdélníkové plochy (detaily v tab. 4.3A). Pozice středů ploch (GPS) byla zapsána, a všechny rohy ploch permanentně označeny 140 mm dlouhými hřeby umožňujícími jejich opětovné nalezení.

V rámci každé ze čtyř trvalých ploch byla zaznamenána poloha všech jedinců v XY souřadnicovém systému. Na základě předchozích terénních pozorování byly všechny listové růžice, které se nacházely do 5 cm od sebe, považovány za propojené a sloučeny do jednoho jedince. Jedinci tak byli tvořeni jedinou růžicí, nebo souborem bezprostředně sousedících růžic. Počet růžic (rozdělený na kvetoucí a vegetativní) byl u jedinců vždy zaznamenán. Rostliny byly rozřazeny do tří arbitrárně vymezených kategorií životního cyklu, které jsou shrnuty v tab. 4.3B. Z každého jedince byla odebrána část listu na stanovení plošné úrovně průtokovou cytometrií.

Tab. 4.3A: Souhrn základních informací o trvalých plochách vytyčených ke studiu distribuce cytotypů na nejmenší prostorové škále. Dvě početně nejbohatší plochy (M1 a M2) sloužily rovněž ke srovnání populační dynamiky a zdatnosti cytotypů (viz kap. 4.4).

plocha	rozměry [m]	plocha [m ²]	počet jedinců	GPS souřadnice	demografie
M1	21 × 12	252	475	50°2'17,5"N, 12°45'57,4"E	ano
M2	22 × 15	330	291	50°1'57,3"N, 12°44'14,8"E	ano
M3	22 × 10	220	48	50°2'14,5"N, 12°45'43,2"E	ne
M4	20 × 8	160	98	50°1'59,4"N, 12°44'25,4"E	ne

Tab. 4.3B: Arbitrárně vymezené kategorie životního cyklu *Knautia* užívané při sběru terénních dat.

název	zkratka	počet listů	heterofylie*	lodyha
juvenilní	J	1–6	ne	ne
nekvetoucí	N	7–více	ne	ne
kvetoucí	K	1–více	ano	ano

* podle terénních pozorování předchází tvorbě lodyhy přítomnost listů s členěnými okraji, jinak typickými pro lodyžní listy

Distribuce diploidních a tetraploidních jedinců v trvalých plochách byla znázorněna graficky v podobě bodových grafů vytvořených programem Statistica 8.0. Zastoupení jedinců ze všech tří kategorií životního cyklu odděleně pro oba cytotypy v jednotlivých trvalých plochách bylo shrnuto v tabulkách a prezentováno na grafu z programu MS Excel 2007. K testování rozdílů v poměrném zastoupení jednotlivých kohort mezi diploidními a tetraploidními rostlinami ze stejných ploch bylo využito Chí-kvadrát testu homogenity. Tento postup umožnil srovnání relativního zastoupení kohort diploidů s tetraploidy, nezávislé na celkové četnosti cytotypů, která se v jednotlivých trvalých plochách často značně lišila (obr. 5.3A v kap. 5.3). Statistické hodnocení dat probíhalo v tomto případě pouze na úrovni jedinců, u postranních růžic by totiž rozdělení do kohort nebylo nezávislé (např. navýšení kohorty N po rozdělení kvetoucích rostlin na kvetoucí růžice – K a sterilní růžice – N). Při analýze dat z plochy M4 byla jedna z očekávaných četností mírně nižší než pět (4,3). Přestože se jedná pouze o mírné narušení předpokladů testu, výsledky byly doplněny vypočtením p-hodnoty prostřednictvím Fisherova exaktního testu.

Data o distribuci jedinců byla posléze analyzována metodami prostorové statistiky. Pro tyto účely byli jedinci složení ze dvou či více listových růžic rozděleni na jednotlivé růžice, kterým zůstaly zachovány původně přiřazené plošné úrovně a kohorty. V případě složených kvetoucích jedinců, u kterých byl rozlišován počet lodyh i nekvetoucích růžic, byla odpovídajícímu počtu růžic přiřazena kohorta kvetoucí a zbylé byly označeny jako nekvetoucí. Nově přidaným listovým růžicím byly následně vygenerovány nové souřadnice odvozené od souřadnic původního jedince, a to přičtením náhodně zvolené nenulové hodnoty z vektoru celých čísel z intervalu $\langle -4; 4 \rangle$ k souřadnici X i Y. Pokud se v datovém souboru vyskytly dvě či více růžic sdílejících stejné souřadnice, byly upraveny přičtením náhodně zvolené nenulové celočíselné hodnoty z intervalu $\langle -2; 2 \rangle$ k jedné ze souřadnic. Následný postup totiž neumožňoval analýzu datového souboru obsahujícího body s duplikovanými souřadnicemi. Užitím K-funkce (Ripley 1977) bylo analyzováno rozložení diploidních a

tetraploidních růžic ve všech pokusných plochách, ve dvou početně nejbohatších plochách doplněné i o rozdělení cytotypů do kohort. K-funkce byla aplikována prostřednictvím knihovny „spatstat ver. 1.26“ (Baddeley et Turner 2005) v programu R ver. 2.13.2. K výslednému grafickému zobrazení funkce byla zvolena její transformace v podobě L-funkce (Doležal et al. 2006).

Prostorová distribuce cytotypů byla rovněž hodnocena Mantelovým testem, který slouží k odhalení korelací mezi maticemi (Mantel, 1967). Matice párových euklidovských vzdáleností mezi růžicemi byla vytvořena na základě jejich X a Y prostorových souřadnic v programu R. Obdobným způsobem byla vytvořena binární párová matice kódující ploidní úroveň rostlin (0 = stejný cytotyp, 1 = různé cytotypy). K vypočtení testových statistik bylo použito Mantelova testu v knihovně „ade4 ver. 1.17“ (Dray et al. 2007) v programu R.

4.4 Populační dynamika a zdatnost cytotypů ve smíšených subpopulacích

Na prostorovém kontaktu rostlin obou ploidních úrovní ve dvou cytotypově smíšených subpopulacích proběhl v letech 2010–2012 sběr dat za účelem srovnání populační dynamiky a zdatnosti diploidů a tetraploidů.

4.4.1 Populační dynamika a zdatnost cytotypů

Ze čtyř vytyčených trvalých ploch (viz předchozí kapitola) byly vybrány dvě, ve kterých byl každý z cytotypů zastoupen alespoň 100 jedinci (plochy M1 a M2). Uvnitř obou ploch byly vytyčeny nové menší trvalé plochy vymezující oblast sběru demografických dat. Umístění i velikost nových ploch byly zvoleny tak, aby zahrnovaly co nejvyšší počet jedinců obou ploidních úrovní a zároveň byly ze všech stran obklopeny alespoň 1 m širokým pásem původních trvalých ploch se známou pozicí a ploidní úrovní jedinců (obr. 10A, 10B v příloze). Rohy nových trvalých ploch byly permanentně zafixovány 140 mm dlouhými železnými hřebíky. V jednom případě (plocha M2) nebylo množství tetraploidních jedinců v nové ploše dostatečné a byla proto dodatečně v její blízkosti vytyčena menší přídatná trvalá plocha.

Na konci června roku 2010 byla u všech jedinců v nových trvalých plochách zaznamenána pozice v XY souřadnicovém systému, odebrána část listu pro stanovení ploidní úrovně cytometrickou analýzou a jedinci byli zařazeni do jedné z arbitrárně stanovených kategorií životního cyklu (tab. 4.3B). U každého individua byly rovněž zaznamenány tři základní morfologické indikátory jejich zdatnosti: počet postranních růžic, počet listů (nejvyšší hodnota na jedné ze sloučených růžic) a délka nejdelšího listu (přízemního či lodyžního). Jedinci byli následně označeni hliníkovými štítky s čísly, které byly upevněny železnými hřebíky do půdy v blízkosti rostlin.

Koncem srpna roku 2010 byly obě trvalé plochy opětovně navštíveny a všechny rostliny s vyvinutými lodyhami byly identifikovány podle štítků. U těchto jedinců byly zaznamenány parametry reprodukční zdatnosti: výška lodyhy (pokud lodyh více, tak nejvyšší hodnota), celkový počet strboulů (součet na všech sloučených růžicích) a celkový počet semen (součet na všech sloučených růžicích). Z pozorování v terénu bylo patrné, že rostliny kvetou a plodí v průběhu několika měsíců. Značná část strboulů byla v období pozdní kontroly lokality již bez semen. Zařazeno proto bylo i měření šířky zákrovu (průměr celého zákrovu) a mezi všemi zaznamenávanými znaky byl hledán vhodný prediktor počtu semen ve strboulech. Žádný ze znaků však nevysvětlil dostatečně variabilitu v počtu semen, aby mohl být k spolehlivému odhadu použit (výsledky neprezentovány). Na plodných rostlinách byla nakonec odebrána vyvinutá semena.

Jejich cytometrická analýza (podle protokolu zmíněného v kap. č. 4.1.1.) byla zaměřena na odhad frekvence výskytu minoritních cytotypů mezi produkovanými semeny. Vzhledem k průběžnému plození rostlin předpokládám, že jednorázový odběr semen neměl výrazný vliv na přirozenou obnovu studovaných subpopulací. Souhrn všech parametrů zaznamenávaných v průběhu sezóny na rostlinách je v tab. 4.4A.

Tab. 4.4A: Přehled parametrů zaznamenávaných během časně a pozdní kontroly na jedincích *Knautia* v trvalých plochách pro sběr demografických dat.

znak	časná kontrola (konec června)	pozdní kontrola (konec srpna)
počet postranních růžic	ano	-
počet listů	ano	-
délka nejdelšího listu	ano	-
přítomnost lodyhy	-	ano
výška lodyhy	-	ano
celkový počet strboulů	-	ano
šířka zákrovu	-	ano
celkový počet semen	-	ano

Sběr dat v trvalých plochách byl přesně s ročním odstupem zopakován i v letech 2011 a 2012 (a bude pokračovat i nadále). K hledání štítků byl pro větší spolehlivost použit detektor kovů. Jedinci nenalezení při červnové kontrole v následujícím roce byli považováni za uhynulé, novým rostlinám byly přiřazeny štítky s čísly. U rostlin přítomných v ploše již během předchozí sezóny byla v následujícím roce zaznamenána aktuální kategorie životního cyklu (viz tab. 4.3B). Vzhledem k omezené produkci semen na obou trvalých plochách a jejich nízké klíčivosti *in situ* (kap. 5.4.1, 5.4.3) byly nové rostliny detailně prohlédnuty a pouze jedinci s přítomnými děložními lístky byly považováni za semenáčky (zařazení do kategorie „S“). Zbylí jedinci vznikli patrně vegetativním rozmnožováním z pupenů na podzemních oddencích a jejich zařazení do kategorií probíhalo podle tab. 4.3B. Zaměřování pozice rostlin v XY souřadnicovém systému a stanovení jejich ploidní úrovně bylo omezeno pouze na rostliny, které byly v ploše nově zaznamenány. U všech rostlin v ploše (včetně nových) byly následně zaznamenány parametry jejich zdatnosti (červen) a reprodukční úspěšnosti (srpen) shrnuté v tab. 4.4A.

Na základě dat o rozřazení označených jedinců do kohort v jednotlivých sezónách byly zaznamenány přechody jedinců mezi kohortami v letech 2010–2011 a 2011–2012. Přechody byly kódovány kategoriální proměnnou, jejíž hladiny tvořily dvou písmenné zkratky obou po sobě následujících kohort (např. „SJ“ značilo přechod semenáček → juvenilní). Značnou komplikací byl převládající vznik nových jedinců obrážením oddenků skrytých v substrátu, jež neumožňoval stanovit relativní příspěvek kohort k tvorbě nových rostlin (a bránil tak projekci matice v čase). K odlišení semenáček od nových rostlin vzniklých vegetativním rozmnožováním byla zavedena kategorie „oddenek“ (O). Rostliny, které uhynuly, byly přeřazeny do kategorie „mrtvý“ (†). Poznatky získané experimentálním výsevem nažek v blízkosti trvalých ploch (kap. 4.4.2) nebyly využity k upřesnění pravděpodobnosti přechodu kvetoucí → semenáček. Terénní pozorování totiž odhalila značný vliv přítomnosti vhodných mikrostanovišť (*gaps*) pro klíčení semen a odhad by byl patrně nadhodnocený. Pravděpodobnost tohoto přechodu byla zjišťována pouze na základě výskytu

semenáčků přímo ve sledovaných plochách. Údaje o přechodech mezi oběma sezónami byly sloučeny dohromady. Pro prezentaci byla sloučena i data z obou trvalých ploch a z četnosti přechodů vypočtena párová matice pravděpodobností přechodů mezi jedinci ze všech kohort životního cyklu. Vlivem výše již zmíněných komplikací nebylo možné zkonstruovat přechody jedinců nově vzniklých z oddenků. Generativní životní cyklus (kvetoucí → semenáček, semenáček → juvenilní, atd.) nebyl odlišen s ohledem na minimální počet přechodů z / do kohorty semenáček.

Vzhledem k velmi nízkým četnostem některých přechodů byly pro účely statistického testování sloučeny přechody do pěti skupin podle jejich vlivu: „natalita“ (tj. vznik nových jedinců z oddenků nebo semen), „růst“ (tj. přechod do vyšší kohorty), „přežívání“ (tj. setrvání v téže kohortě), „zmenšení“ (tj. přechod do nižší kohorty) a „mortalita“ (tj. úhyn rostlin). Poměrné zastoupení přechodů z těchto skupin bylo pro daný cytotyp v obou trvalých plochách (M1 a M2) relativně konzistentní (obr. 5.4A v kap. 5.4.1), a proto byly sloučeny i údaje o demografii daného cytotypu z obou lokalit. Rozdíly mezi cytotypy v zastoupení jednotlivých skupin přechodů byly testovány Chí-kvadrát testem homogenity v programu R ver. 2.13.2 a graficky prezentovány v podobě sloupcových grafů vytvořených v programu MS Excel 2007. Mezi diploidy a tetraploidy byly testovány odlišnosti v četnosti přechodů v porovnávání skupině oproti četnosti přechodů ve všech zbylých skupinách. K výsledkům statistického testu je však třeba přistupovat kriticky, neboť přechody jedinců mezi kohortami na sobě nebyly nezávislé a četnosti přechodů byly do značné míry ovlivněny relativním zastoupením jedinců v kohortách. Na základě meziročních změn v populační velikosti byla pro obě sezóny, cytotypy i plochy orientačně vypočtena hodnota rychlosti růstu (N_{t+1} / N_t).

Data sesbíraná v subpopulacích se společným výskytem obou cytotypů umožnila, aby srovnání zdatnosti a reprodukčního úspěchu diploidních a tetraploidních rostlin bylo jen málo zatížené matoucími proměnnými (např. stanovištní heterogenita, ekotypová diferenciacce). Ze 795 jedinců zaznamenaných během tří let na obou pokusných plochách bylo 612 (77 %) z nich přítomno alespoň ve dvou časových intervalech. V případě vegetativních znaků (délka nejdelšího listu, počet listů, počet postranních růžic) byla dokonce pro 461 (58 %) rostlin k dispozici pozorování ze všech tří sezón. Hodnoty znaků měřených na stejných jedincích v různých letech nebylo možné považovat za na sobě nezávislé. Tato skutečnost byla při analýze dat ošetřena, zpravidla využitím modelů s opakovanými měřeními.

Do datového souboru pro statistickou analýzu vegetativních znaků byly zařazeny jen rostliny, které v ploše přežily po všechny tři sezóny, aby byla plně zachycena meziroční variabilita ve studovaných znacích. Statistické testování bylo provedeno v (zobecněných) lineárních modelech se smíšenými efekty (knihovna „lme4 ver. 0.999375-42“ (Bates et Maechler 2011) v programu R), faktory s náhodným efektem byly sezóna a jedinec. Testy probíhaly odděleně pro rostliny z obou trvalých ploch (M1 a M2). Zatímco na ploše M2 bylo poměrné zastoupení cytotypů mezi analyzovanými jedinci rovnoměrné (2x: 106, 4x: 107), na ploše M1 byli tetraploidi téměř čtyřikrát častější než diploidi (2x: 52, 4x: 196). Před vlastní analýzou byl proto vytvořen nový datový soubor pro plochu M1 obsahující všechny diploidní jedince (52) a 58 náhodně vybraných tetraploidů. Výběr byl automatizován v programu R, podmínkou bylo, aby poměry jedinců z jednotlivých kategorií životního cyklu zůstaly i v redukovaném tetraploidním výběru nezměněny. Alternativní možnost provedení výběru začleněním odpovídajícího počtu tetraploidů prostorově nejbližších diploidním jedincům byla zavrhnuta, neboť vzhledem k značným rozdílům v lokální pokryvnosti di- a tetraploidů by takový výběr nebyl reprezentativní. Rozdíly v délce nejdelšího listu mezi cytotypy byly analyzovány v lineárním modelu se smíšenými efekty (normální rozdělání), faktory s pevným efektem byly cytotyp a kategorie životního cyklu. Závislá proměnná byla logaritmicke transformována. Model byl fitován metodou *maximum likelihood*. Odlišnosti v celkovém počtu

listů a v počtu postranních růžic byly analyzovány v zobecněných lineárních modelech se smíšenými efekty s Poissonovým rozdělením. Signifikance faktorů s pevným efektem (a jejich interakce) byla u obou typů modelů stanovena *likelihood-ratio* testem.

Generativní znaky bylo možné zaznamenávat jen na rostlinách z kvetoucí kohorty v letech 2010 a 2011 (sběr dat v r. 2012 proběhne až po odevzdání této práce). Na jedincích velmi často nebyly všechny znaky dobře vyvinuty (ukousnutí lodyh herbivorem, nevyvinutost semen), a k dispozici tak bylo pouze omezené množství pozorování. Na rozdíl od analýz vegetativních znaků nebyly v tomto případě časté *pseudoreplikace* v čase. Z celkového počtu 171 dostupných záznamů generativních hodnot bylo pouze 16 (9 %) z nich zaznamenáno podruhé na stejném jedinci. K hodnocení dat proto nebyly použity modely s opakovanými měřeními. Mezi kvetoucími jedinci z plochy M1 byl (stejně jako při analýze vegetativních znaků) značný nepoměr mezi zastoupením diploidních (16) a tetraploidních (68) rostlin. Vzhledem k předpokládanému značnému vlivu konkrétní sezóny na hodnoty generativních znaků bylo třeba do modelu vložit jako jeden z faktorů i rok sběru dat. S cílem vyrovnat poměrné zastoupení cytotypů byl v programu R proveden náhodný výběr odpovídajícího počtu tetraploidních jedinců, podmínkou bylo jejich rovnoměrné zastoupení v obou sledovaných sezónách. Upravený datový soubor kvetoucích rostlin z plochy M1 se nakonec skládal ze všech 16 diploidních hodnot (2010: 8, 2011: 8) a 18 náhodně vybraných tetraploidních hodnot (2010: 9, 2011: 9), s jediným opakovaným měřením (diploidní rostlina č. 443). Rozložení dat z plochy M2 bylo relativně vyrovnané: 50 diploidních hodnot (2010: 26, 2011: 24) a 37 tetraploidních hodnot (2010: 24, 2011: 13), datový soubor proto nebyl před vlastní analýzou upravován. V rámci dat bylo přítomno 9 opakovaných měření (rostliny 123, 129, 211, 270, 55, 9, 97, AD291 a AD313), k této skutečnosti bylo při následné interpretaci výsledků přihlíženo. Rozdíly mezi cytotypy ve výšce lodyh byly v datových souborech z obou ploch testovány s pomocí dvoucestné ANOVA. Zařazení faktoru „rok“ do modelu před faktorem „ploidie“ umožnilo odstínit vliv meziroční variability ve výšce lodyh. Závislá proměnná byla při analýze datového souboru z plochy M1 transformována druhou odmocninou ke splnění podmínky normality residuů z modelu. Na proměnné celkový počet strboulů a počet vyvinutých semen nebylo možné použít parametrické metody vzhledem k značnému porušení normality. Data byla testována v zobecněném lineárním modelu (GLM) s Poissonovým rozdělením, nezávislými proměnnými byly „rok“ a „cytotyp“. Průkaznost jednotlivých faktorů byla posuzována srovnáním deviance snížené jejich příslušným modelem s kritickými hodnotami Chí-kvadrát rozdělení. Při dvou analýzách (počet strboulů na M2, počet semen na M2) převyšovala hodnota residuální deviance použitého modelu počet residuálních stupňů volnosti. Tato tzv. *over-disperze* vede k velmi liberálním testům se značnou pravděpodobností chyby prvního druhu (Crawley 2007). Řešením byla konzervativní analýza dat v GLM s quasi-Poissonovým rozdělením, signifikance faktorů pak byla hodnocena F-statistikou deviance jejich modelů. Na ploše M1 bylo k dispozici minimální množství hodnot počtu semen, a proto tato proměnná nebyla statisticky hodnocena.

Znaky průměrný počet semen ve strboulu a mortalita jedinců byly rovněž hodnoceny s přihlédnutím k pozici studovaných jedinců v rámci smíšené subpopulace. Tyto postupy byly aplikovány pouze na data z trvalé plochy M1, protože v ploše M2 je kontakt cytotypů minimalizován jejich značnou prostorovou separací (kap. 5.3). V programu R byly na základě X a Y prostorových souřadnic jedinců vypočteny euklidovské vzdálenosti sledovaného jedince ke všem ostatním jedincům v subpopulaci, a z nich byla vybrána nejkratší vzdálenost k jedinci druhého cytotypu (pro 2x rostliny k 4x rostlinám a naopak). U průměrného počtu semen byly vzdálenosti mezi jedinci počítány v rámci upraveného datového souboru obsahujícího pouze rostliny, které měly v sezóně 2011 vyvinuté lodyhy (cílem bylo podchytit možný přenos pylu mezi cytotypy). Data z roku 2011 byla upřednostněna kvůli vyššímu počtu kvetoucích rostlin a vyvinutých semen

oproti roku 2010. Ke zhodnocení míry mortality jedinců mezi lety 2010–2011 s ohledem na blízkost jiných cytotypů byly vzdálenosti počítány mezi rostlinami živými v roce 2010. Průměrný počet semen ve strboulu byl získán jako poměr celkového počtu semen na jedinci a počtu strboulů. Závislost počtu semen na vzdálenosti od jiného cytotypu byla hodnocena lineární regresí a graficky zobrazena bodovým grafem. Závislá proměnná byla transformována druhou odmocninou a nezávislá proměnná logaritmem, aby byla splněna normalita residuí z modelu. Rozdíly v průměrné vzdálenosti k druhému cytotypu mezi rostlinami které do začátku následující sezóny uhynuly a těmi, které přežily, byly hodnoceny v modelu ANOVA a graficky zobrazeny jako krabicový graf.

4.4.2 Klíčivost di- a tetraploidních semen *in situ*

Informace o reprodukční zdatnosti rostlin v trvalých plochách byly doplněny experimentálním výsevem nažek v jejich blízkosti, za účelem stanovení míry klíčivosti semen obou cytotypů v přirozených podmínkách.

Během pozdní kontroly v srpnu 2010 bylo v okolí trvalých ploch M1 a M2 (nikoliv však přímo v nich) sesbíráno co největší dostupné množství zralých nažek z diploidních i tetraploidních rostlin. Celkem bylo k dispozici 350 diploidních a 350 tetraploidních nažek na ploše M1, 500 diploidních a 350 tetraploidních nažek na ploše M2. Na okrajích každé z trvalých ploch byly vytyčeny dva transekty pro diploidní nažky a dva transekty pro tetraploidní nažky. Pozice transektů byla zvolena tak, aby semena vždy klíčila v části stanoviště osídlené stejným cytotypem, a aby stanoviště podél transektu bylo relativně homogenní. Na každém transektu byly následně vytvořeny kruhové plošky o průměru 20 cm s označenou pozicí středu a pevně daným sponem (100 cm mezi středy sousedících plošek = 80 cm mezi přilehlými okraji sousedících plošek). Z plošek a jejich bezprostředního okolí byly vytrhány přítomné rostliny *Knautia*, vegetace byla mírně narušena (především případný souvislý porost mechorostů) a celá jejich plocha byla rovnoměrně pokryta 50 nažkami jednoho z cytotypů pocházejících z téže lokality. Celkem bylo vytvořeno 17 diploidních a 14 tetraploidních výsevových plošek, schéma jejich prostorového umístění u trvalých ploch M1 a M2 je znázorněno na obr. 10A a 10B v příloze.

V červnu 2011 bylo na všech ploškách zaznamenáno druhové složení vegetace ve všech patrech (E_0 – E_3). Znalost vegetace umožnila ověřit, jestli se výsevové plošky nelišily od vegetace rostlin sledovaných v trvalých plochách. Následně byly vytrhány a spočítány všechny semenáčky na ploškách. Identifikace semenáčků byla založena na přítomnosti děložních lístků (či alespoň jejich zbytků) a struktuře kořenového systému. Použitý postup umožnil jejich spolehlivé odlišení od rostlin založených z podzemních oddenků, které do pokusných plošek místy pronikaly. K odfiltrování vlivu semenného spadu z okolí byly v transektech mezi sledovanými ploškami založeny kontrolní plošky o stejném průměru. Spon mezi kontrolními ploškami byl rovněž 100 cm, vzdálenost jejich okrajů k okrajům nejbližších pokusných plošek činila 30 cm. V kontrolních ploškách byly spočteny všechny semenáčky stejným způsobem, jako v ploškách pokusných.

Odlišnosti v klíčivosti semen v závislosti na jejich ploidní úrovni a místě výsevu (lokalita, transekt) byly testovány zobecněným lineárním modelem (GLM) s quasi-binomickým rozdělením. Závislou proměnnou tvořil vektor počtu semen vyklíčených v ploškách sdružený s vektorem počtu semen zasetých na plošky („počet úspěchů“ a „počet pokusů“). Residuální deviance výsledného modelu byla vyšší než residuální počet stupňů volnosti (40,1 vs. 23), což svědčilo o *over-disperzi*. Z tohoto důvodu bylo použito „quasi-“, rozdělení a signifikance faktorů byla hodnocena F-statistikou. Statistická analýza i kontrola splnění předpokladů pomocí diagnostických grafů byly provedeny v programu R ver. 2.13.2.

Data o vegetaci výsevných plošek byla sloučena s datovými soubory popisujícími vegetaci v bezprostředním okolí jedinců *Knautia* z trvalých ploch, v jejichž blízkosti byly plošky vytyčeny (viz kap. 4.2.2). Sloučené datové soubory pro jednotlivé lokality (M1 a M2) byly hodnoceny analýzou hlavních komponent (PCA) v programu Canoco for Windows ver. 4.5, jejich grafická prezentace v podobě dvourozměrných grafů byla provedena v programu CanoDraw ver. 4.0.

4.5 Experimentální kultivace rostlin *ex situ*

Sběr dat v terénu byl doplněn kultivací rostlin v experimentálních podmínkách, kde srovnání cytotypů nebylo zkreslené vlivem matoucích proměnných (heterogenita prostředí atd.).

4.5.1 Klíčivost di- a tetraploidních semen v růstových komorách

Klíčivost semen obou cytotypů byla sledována v růstových komorách s cílem porovnat charakteristiky klíčení mezi jednotlivými subpopulacemi a ploidními úrovněmi.

V srpnu 2009 byly odebrány nažky z osmi početně nejbohatších cytotypově uniformních subpopulací v zájmovém území. Výběr subpopulací byl založen na stejném zastoupení di- a tetraploidů a zároveň na rovnoměrném pokrytí celého území (tab. 4.5A). Sousedící subpopulace tvořené rostlinami stejné ploidní úrovně byly v několika případech pro tyto účely sloučeny.

Tab. 4.5A: Přehled subpopulací *Knautia*, ve kterých proběhl sběr nažek pro kultivační pokusy. V některých případech byly prostorově blízké subpopulace stejného cytotypu sloučeny.

ploidie	subpopulace	sloučené	GPS (WGS-84)
2x	PV2D	P2A	50°02'15,9"N, 12°45'59,3"E
2x	PV33D	P2B	50°02'17,6"N, 12°45'42,4"E
2x	PV34D	P2B	50°02'17,7"N, 12°45'40,4"E
2x	PV35D	P2B	50°02'19,3"N, 12°45'43,8"E
2x	VL105D	V2A	50°01'55,1"N, 12°44'25,5"E
2x	VL84D	V2B	50°01'55,9"N, 12°44'17,0"E
2x	VL93D	V2A	50°01'53,9"N, 12°44'27,9"E
2x	VL98D	V2B	50°01'57,0"N, 12°44'16,9"E
4x	PV12T	P4B	50°02'11,7"N, 12°45'46,5"E
4x	PV13T	P4B	50°02'12,5"N, 12°45'44,5"E
4x	PV15T	P4A	50°02'16,0"N, 12°45'50,0"E
4x	VL81T	V4B	50°01'48,4"N, 12°44'10,2"E
4x	VL87T	V4A	50°02'00,8"N, 12°44'06,6"E
4x	VL88T	V4A	50°02'01,1"N, 12°44'01,6"E

Nažky byly uloženy do papírových sáčků a usušeny při pokojové teplotě. Následně byly přetříděny, nevyvinuté či poškozené nažky byly vyřazeny. Celkem bylo k dispozici 1484 diploidních a 1420 tetraploidních vyvinutých nažek. V březnu 2010 byly nažky rozděleny rovnoměrně mezi 28 Petriho misek tak, aby na žádné z misek nebyli jedinci z různých sběrných subpopulací. Počty semen na jednotlivých miskách jsou k dispozici v tab. 10F v příloze (min. 38, max. 126, medián 110). Semena byla klíčena v označených Petriho miskách o průměru 94 mm na čtyřech vrstvách vlhkého filtračního papíru. Stabilních kultivačních podmínek bylo dosaženo využitím růstové komory Forma Diurnal Growth Chamber (Thermo Scientific, Waltham, USA), se světelným režimem 20 h světlo a 10 h tma, teplota byla udržovaná na hodnotě 13 °C. Petriho misky byly pravidelně

zalévány a 2 × týdně byl zaznamenáván počet vyklíčených semen na jednotlivých miskách. Pokus byl ukončen po měsíci trvání, kdy se počet semen vyklíčených na miskách ustálil. Semenáčky byly následně využity při skleníkovém kultivačním experimentu (viz kap. 4.5.2).

Rozdíly v klíčivosti semen mezi cytotypy a subpopulacemi byly testovány užitím GLM s binomickým rozdělením v programu R ver. 2.13.2. Závislou proměnnou tvořil vektor počtu semen vyklíčených na miskách na konci experimentu sdružený s vektorem celkového počtu semen vysetých na misky („počet úspěchů“ a „počet pokusů“). Residuální deviance výsledného modelu byla mírně nižší než residuální počet stupňů volnosti (18,1 vs. 20), což svědčí o tom, že použitý test nebyl příliš liberální (nehrozila *over-disperze*). Splnění předpokladů modelu bylo ověřeno s pomocí diagnostických grafů v programu R.

Načasování klíčení (tj. počet dní od zahájení pokusu do vyklíčení prvních semen na miskách) a T_{50} (tj. počet dní od zahájení pokusu do vyklíčení poloviny z celkového počtu semen vyklíčených na miskách) byly vyjádřeny ve dnech. Metoda ANOVA na hodnocení těchto proměnných nebyla aplikována, neboť předpoklad normálního rozdělení residuí z modelu nebylo možné splnit ani transformací proměnných. Data byla proto analyzována neparametrickým Kruskal-Wallisovým testem. Jedná se o jednocestnou metodu, a proto musel být vliv obou faktorů – cytotypu i zdrojové subpopulace hodnocen nezávislými testy. Nebylo tudíž možné začlenit do modelu faktor „cytotyp“ před faktorem „subpopulace“, aby byl odstíněn vliv rozdílné ploidní úrovně rostlin z jednotlivých subpopulací. Vzhledem k neprůkaznému vlivu cytotypu v obou případech by však tato skutečnost neměla být příčinou signifikantního vlivu zdrojové subpopulace (kap. 5.5.1).

Závislost třech proměnných popisujících klíčení semen (konečná relativní klíčivost, načasování klíčení a T_{50}) na velikosti zdrojové subpopulace byla testována s pomocí lineární regrese. Závislé proměnné byly převedeny na průměry jednotlivých subpopulací (celkem 8 pozorování). Na hodnoty konečné klíčivosti v procentech byla aplikována arcsinová transformace, nezávislá proměnná byla ve dvou případech logaritmičtě transformována. Předpoklad normality byl ve všech modelech splněn. Grafické znázornění klíčivosti semen v průběhu celé délky trvání pokusu bylo provedeno v programu Statistica 8.0.

4.5.2 Kompetiční experiment

V průběhu roku 2010 byl proveden skleníkový kultivační experiment k porovnání růstové rychlosti a kompetičních schopností di- a tetraploidních chrastavců.

Uspořádání pokusu kombinovalo vliv dvou faktorů: ploidní úroveň rostlin a přítomnost kompetitora. Vhodným kompetitorem byl shledán psineček *Agrostis capillaris*, který v subpopulacích chrastavce velmi často tvoří vegetační dominantu a zároveň se snadno kultivuje. Zakoupeny byly komerčně dostupné obilky *Agrostis capillaris* (Planta naturalis, Markvartice). Obilky byly vysety do květináčů o hraně 13 cm ve dvou hustotách: nízké (0,14 g obilek) – 20 květináčů, vysoké (0,24 g obilek) – 20 květináčů a zbylých 20 květináčů bylo ponecháno jako kontrolní (bez kompetitora). Rostliny byly kultivovány ve standardním zahradnickém substrátu složeném ze směsi rašeliny a písku, s upraveným pH a nižším obsahem živin (Substrát pro výsev a množení; Agro CS a.s., Česká Skalice). Po 14 dnech od zasetí obilek kompetitora byl do středu každého z 60 květináčů zasazen přibližně 14 dní starý semenáček *Knautia* získaný klíčením v růstových komorách. Výběr konkrétních semenáčků z Petriho misek byl náhodný, eliminovány byly poškozené a abnormálně vyvinuté rostliny. Poměrné zastoupení jedinců obou ploidních úrovní v pokusném uspořádání bylo 1 : 1 a rovněž byl brán zřetel na reprezentativní pokrytí co nejvyššího počtu subpopulací, ze kterých pocházely nažky. Pokus byl uspořádán v plně faktoriálním *designu*

(tab. 4.5B). Kultivace probíhaly ve skleníku s automatickým zavlažováním na experimentální zahradě Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích.

Tab. 4.5B: Schéma uspořádání kultivačního experimentu kombinujícího vliv dvou faktorů (ploidní úroveň rostlin, hustota vyšetěho kompetitora) na zdatnost a rychlost růstu jedinců *Knautia arvensis*. Pro kombinace všech hladin obou faktorů je uveden počet opakování.

		cytotyp semenáčků	
		2x	4x
hustota kompetitora	nízká	10 ks	10 ks
	vysoká	10 ks	10 ks
	kontrola	10 ks	10 ks

Ještě před zasazením semenáčků *Knautia* do květináčů na nich byly změřeny hodnoty tří znaků: délka děložních lístků (obou zároveň), šířka děložních lístků (v nejširším místě) a délka kořene (vlivem obtížné měřitelnosti pouze faktor o dvou hladinách: „méně než 5 cm“ a „více než 5 cm“). V průběhu experimentu byly na rostlinách v pravidelných časových intervalech (zpočátku 2 × týdně, poté 1 × týdně) zaznamenávány hodnoty dvou parametrů: počet listových párů a délka nejdelšího listu. Květináče byly pravidelně při každé návštěvě skleníku náhodně přehazovány, aby byl odstíněn vliv rozdílné intenzity světla a zavlažování. Experiment byl po 56 dnech ukončen, rostliny byly sklizeny, následně umístěny do papírových sáčků a usušeny při pokojové teplotě. U všech rostlin byla zvážena nadzemní biomasa sušiny, hmotnost podzemní biomasy bylo možné stanovit jen pro rostliny z kontrolních uspořádání. Hustá kořenová síť kompetitora totiž ve většině případů neumožnila vypreparovat nepoškozené kořeny chrastavců.

K srovnání asimilační plochy děloh semenáčků *Knautia* před jejich zasazením do květináčů bylo využito dvoucestné ANOVA s faktory „cytotyp“ a „subpopulace“. Začlenění faktoru „cytotyp“ do modelu před faktorem „subpopulace“ umožnilo odstínit odlišnosti v ploidní úrovni rostlin z jednotlivých subpopulací. Předpoklady modelu byly splněny bez potřeby transformace závislé proměnné. Rozdíly v délce kořene semenáčků (faktor o 2 hladinách) mezi cytotypy byly testovány Chí-kvadrát testem s Yatesovou korekcí. Vzhledem k nízkým očekávaným četnostem jedné z hladin faktoru (2 × 4,5) byl proveden i Fisherův exaktní test.

Statistické hodnocení rozdílů v růstové rychlosti a zdatnosti mezi cytotypy bylo provedeno využitím (zobecněného) lineárního modelu se smíšenými efekty (knihovna „lme4 ver. 0.999375-42“ (Bates et Maechler 2011)) v programu R ver. 2.13.2. Z datového souboru byla před analýzou vyřazena pozorování z 8. a 9. intervalu, během nichž bylo měření znaků prováděno odlišným způsobem, který nebylo možné spolehlivě převést na převládající způsob sběru dat. Délka nejdelšího listu byla hodnocena v lineárním modelu se smíšenými efekty (LME), faktory s pevným efektem byly „cytotyp“ a „kompetice“, faktory s náhodným efektem „jedinec“ a „čas“. Závislá proměnná byla logaritmicky transformována. Model byl fitován metodou *maximum likelihood*. Počet párů listů byl hodnocen zobecněným lineárním modelem se smíšenými efekty (GLMM) s Poissonovým rozdělením, faktory s pevnými efekty byly rovněž „cytotyp“ a „kompetice“, faktory s náhodnými efekty „jedinec“ a „čas“. Signifikance faktorů s pevným efektem (a jejich interakce) byla u obou typů modelů stanovena *likelihood-ratio* testem. Mezi nízkou a vysokou hustotou kompetitora nebyl v LME ani GLMM rozdíl, a proto byly sloučeny do jedné (výsledky

neprezentovány). Grafické znázornění průměrných hodnot indikátorů zdatnosti di- a tetraploidních rostlin v průběhu celé délky trvání pokusu bylo zpracováno v programu Statistica 8.0. Pro přehled průměrných hodnot měřených znaků byl zvolen předposlední interval pokusu (49. den), kdy bylo k dispozici více pozorování, než na vlastním konci pokusu (56. den).

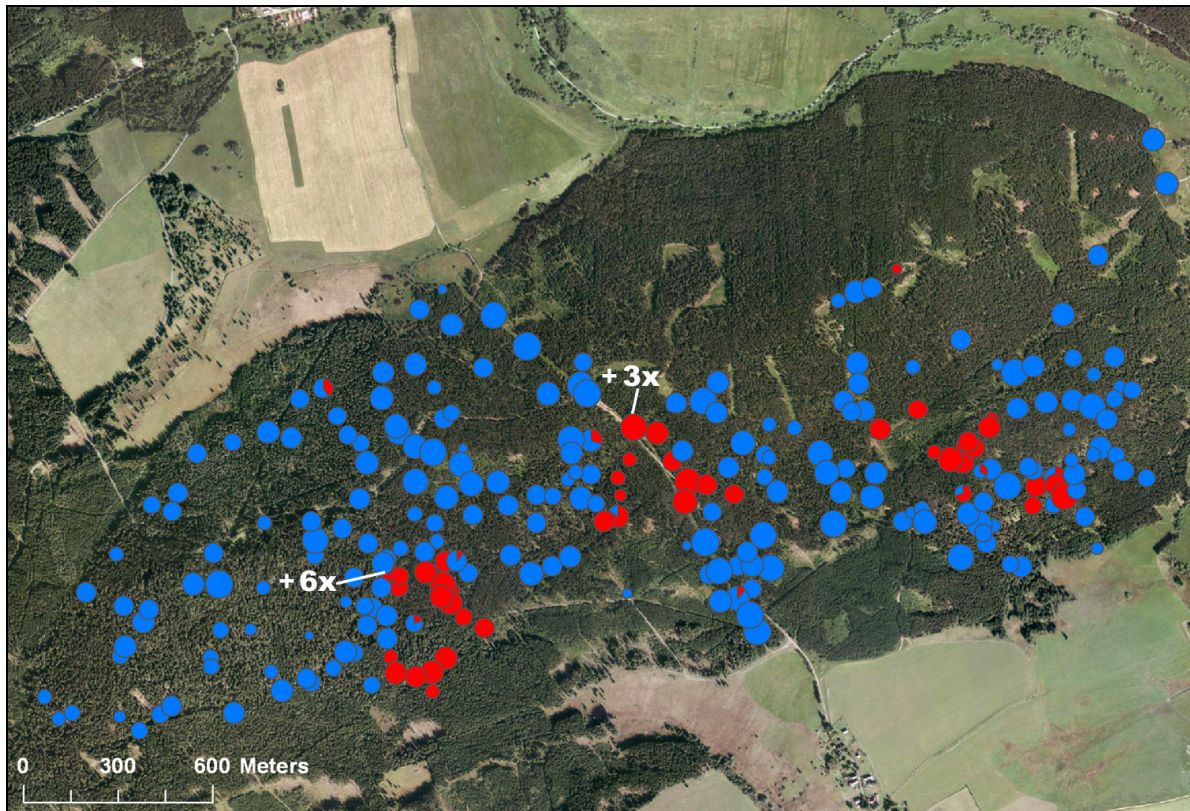
Ke zhodnocení korelace nadzemní biomasy s délkou nejdelšího listu byl použit Spearmanův korelační koeficient, neboť ani jedna z proměnných nesplnila předpoklad normálního rozdělení. V dalších statistických analýzách byla využívána hmotnost nadzemní a podzemní biomasy pouze 20 rostlin z kontrolního uspořádání pokusu. Míra korelace sušiny nadzemní a podzemní biomasy byla hodnocena Pearsonovým korelačním koeficientem. Rozdíly mezi cytotypy v hmotnosti nadzemní biomasy, podzemní biomasy a jejich poměru (*root / shoot ratio*, zkr. R:S) byly statisticky testovány v modelech ANOVA. Proměnná *root / shoot ratio* byla transformována druhou odmocninou pro splnění předpokladů modelu.

5. Výsledky

Kapitola je pro snazší orientaci rozdělena do pěti bodů, jež odráží uspořádání otázek kladených do diplomové práce (viz kap. 2).

5.1 Distribuce cytotypů v zóně jejich primárního kontaktu

Během let 2008–2012 bylo na hadcovém tělese mezi obcemi Mnichov a Prameny objeveno 301 subpopulací taxonu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola*. V zájmové oblasti zřetelně dominuje tetraploidní cytotyp s 245 subpopulacemi (81 %), zatímco diploidní tvoří pouze 45 subpopulací (15 %). Zbýlých jedenáct subpopulací (4 %) obsahuje di- i tetraploidní jedince. Prostorové rozmístění subpopulací obou cytotypů na mapě je znázorněno na obr. 5.1A níže (výřez kontaktní zóny) a obr. 10C v příloze (celá studovaná oblast).



Obr. 5.1A: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) subpopulací *Knautia arvensis* v primární kontaktní zóně cytotypů na hadcovém tělese mezi obcemi Mnichov a Prameny. Velikost symbolu odpovídá počtu jedinců v daných subpopulacích. Cytotypově smíšené subpopulace jsou zobrazeny jako koláčové diagramy znázorňující proporční zastoupení obou chromozómových ras. Jednotlivé nálezy minoritních cytotypů (triploidní, hexaploidní) jsou přiřazeny ke konkrétním subpopulacím.

Z mapy je patrná absence druhu v severní části hadcového tělesa a v zapojených smrkových monokulturách na jeho svazích. Převládající tetraploidní cytotyp ($\chi^2_{(1)} = 137,9$, $p < 0,0001$) pokrývá v zájmovém území rovnoměrně většinu oblasti výskytu druhu. Nápadné je však shloučení diploidních subpopulací do tří vzájemně izolovaných ostrůvkovitých výskytů obklopených tetraploidními subpopulacemi (detaily na obr. 10D, 10E, 10F v příloze). Cytotypově smíšené subpopulace se až na výjimky nachází právě na rozhraní „diploidních ostrovů“ a okolních tetraploidních subpopulací. Výskyt diploidních rostlin mimo zmíněné ostrůvky je omezený na jednu cytotypově uniformní a dvě smíšené subpopulace (PV140D, VL250M, VL158M). Přehled

všech zaznamenaných subpopulací, jejich přesná lokalizace (GPS), cytotypové složení a rámcový odhad početnosti je k dispozici v tab. 10A v příloze.

Při cytotypovém *screeningu* bylo celkem cytometricky analyzováno 3 486 jedinců ze zájmové oblasti (tab. 5.1A). Mezi analyzovanými jedinci bylo 2 766 (79,3 %) tetraploidních a 717 (20,6 %) diploidních rostlin. Významná byla ovšem přítomnost dvou minoritních cytotypů – triploidního (v diploidní subpopulaci) a hexaploidního (mezi 4x rostlinami v cytotypově smíšené subpopulaci). V obou případech se jednalo o jedinou rostlinu s minimálním poměrným zastoupením mezi analyzovanými vzorky (0,3 ‰; připočtením 1 292 analyzovaných jedinců z trvalých ploch kleslo na 0,2 ‰).

Tab. 5.1A: Výsledky cytotypového průzkumu v zájmové oblasti rozdělené na úroveň subpopulací a analyzovaných jedinců.

cytotyp	subpopulace		analyzovaní jedinci	
	počet	poměrné zastoupení	počet	poměrné zastoupení
2x	45	15 %	717	21 %
3x	-	-	1	0,3 ‰
2x + 4x	11	4 %	-	-
4x	245	81 %	2766	79 %
6x	-	-	1	0,3 ‰

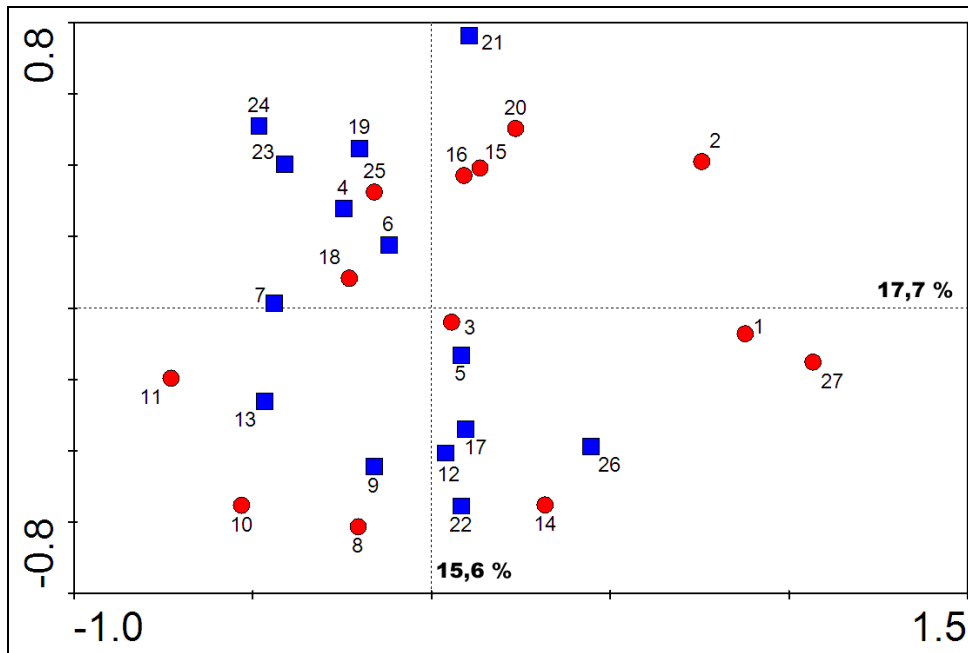
5.2 Stanovištní preference cytotypů

Ke srovnání stanovištních požadavků di- a tetraploidů byly v cytotypově uniformních subpopulacích kontaktní zóny pořizovány fytoecologické snímky a ve dvou smíšených subpopulacích zaznamenána vegetace v bezprostředním okolí jednotlivých jedinců. Srovnání tak probíhalo na dvou různých prostorových škálách.

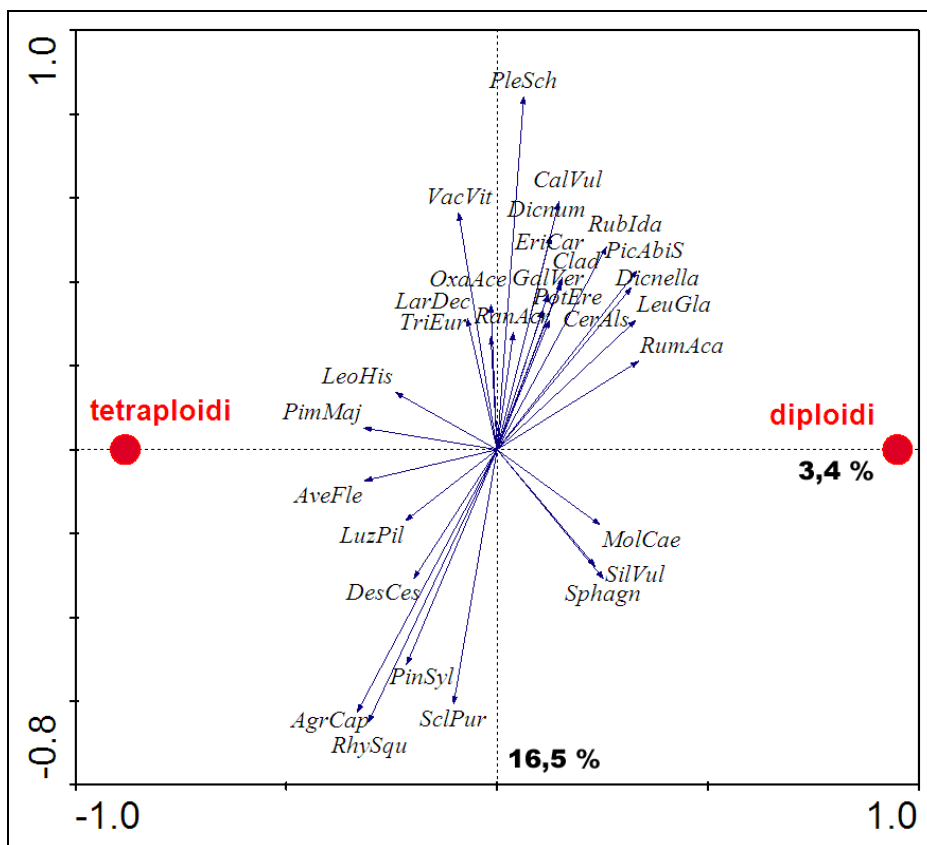
5.2.1 Fytoecologické snímky

V průběhu vegetačních sezón let 2009–2011 bylo v kontaktní zóně vytyčeno 27 fytoecologických snímků v cytotypově uniformních subpopulacích (tab. 10B, 10C v příloze). Třináct z nich se nacházelo v diploidních subpopulacích a čtrnáct v tetraploidních.

Analýza hlavních komponent (PCA) datového souboru fytoecologických snímků vysvětlila první ordinační osou 17,7 % a druhou 15,6 % z celkové variability. Na ordinačním diagramu nebyla zřetelná separace snímků z diploidních a tetraploidních subpopulací (obr. 5.2A). Tři fytoecologické snímky z diploidních subpopulací (1, 2, 27) se však nacházely poněkud odděleně od zbylých ve směru první ordinační osy. Následná redundanční analýza (RDA) však neprokázala rozdíly ve vegetaci mezi diploidními a tetraploidními subpopulacemi ($p = 0,569, 999$ permutací). První (kanonická) ordinační osa vysvětlila ploidní úrovní 3,4 % variability, druhá ordinační osa vysvětlila 16,5 % variability. Dva druhy (*Pimpinella major*, *Avenella flexuosa*) byly asociovány s tetraploidním cytotypem (obr. 5.2B). Většina druhů však byla rozdělena podél druhé ordinační osy, nápadná byla především negativní korelace druhů vlhkých stanovišť (*Molinia caerulea*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis capillaris*, *Sphagnum* sp., *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Scleropodium purum*) s druhy sušších stanovišť (*Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Erica carnea*, *Rubus idaeus*, *Galium verum*, *Leucobryum glaucum*).

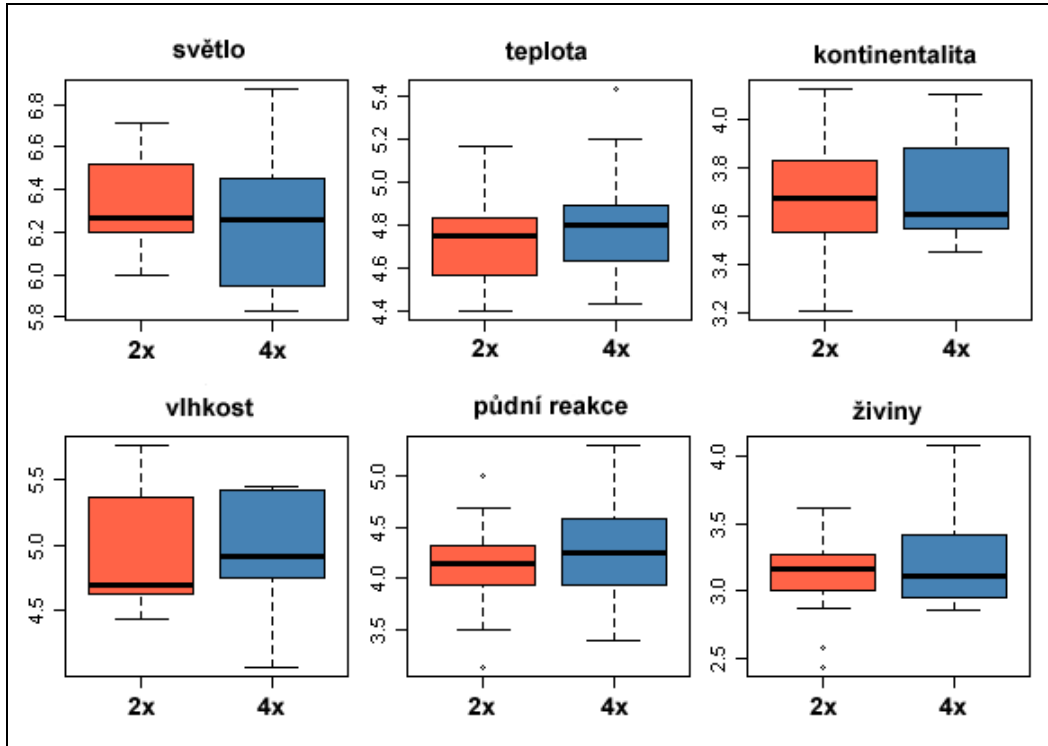


Obr. 5.2A: Analýza hlavních komponent (PCA) souboru fytoecenologických snímků pořízených v diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) cytotypově uniformních subpopulacích. Čísla v grafu umožňují identifikaci jednotlivých snímků v přehledech (tab. 10B, 10C v příloze).

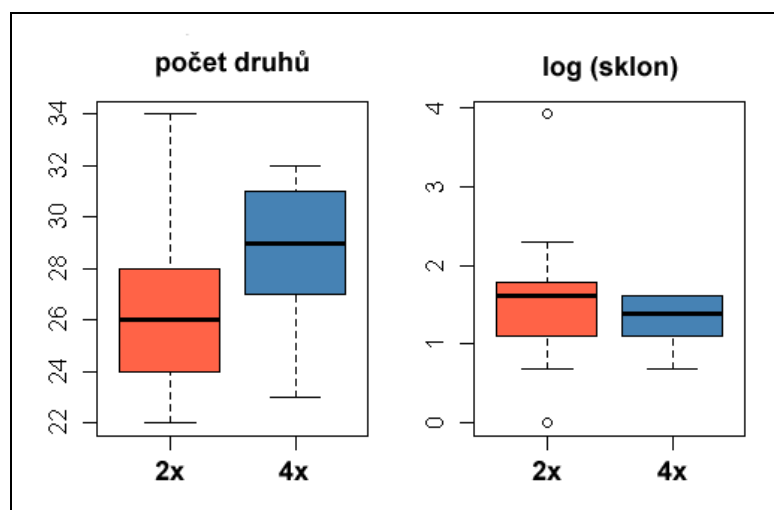


Obr. 5.2B: Redundanční analýza (RDA) souboru fytoecenologických snímků pořízených v diploidních a tetraploidních cytotypově uniformních subpopulacích. První ordinační osa je kanonická, se znázorněnou pozicí centroidů pro ploidní úroveň. Vliv ploidní úrovně byl neprůkazný ($p = 0,569$, 999 permut.). Šípky reprezentují druhy zaznamenané ve snímcích, kterým projekce vysvětlila více než 6 % jejich variability.

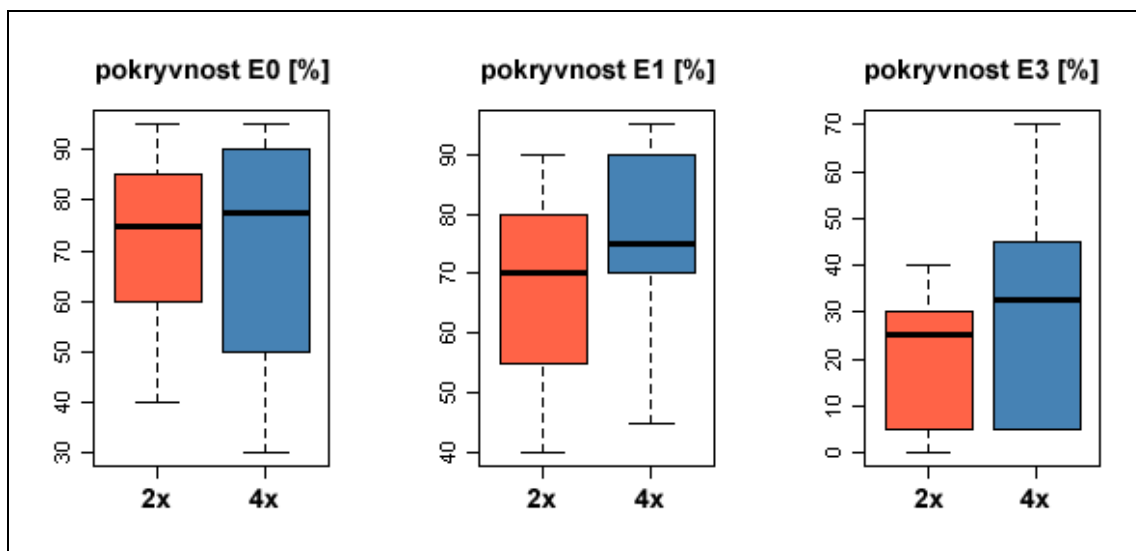
Snímky pořízené v diploidních a tetraploidních subpopulacích se nelišily v průměrech ani jedné z šesti Ellenbergových indikačních hodnot (obr. 5.2C, tab. 5.2A). Rozdíly mezi cytotypy nebyly rovněž patrné v míře svažitosti stanoviště ani celkové pokryvnosti druhů v jednotlivých patrech (obr. 5.2D, obr. 5.2E, tab. 5.2A). Zajímavý byl pouze vyšší celkový počet druhů zaznamenaných ve snímcích z tetraploidních subpopulací ($28,8 \pm 0,74$ (průměr \pm SE)) oproti diploidním subpopulacím ($26,7 \pm 0,89$ (průměr \pm SE)), který však nebyl průkazný ($F_{(1, 25)} = 3,28$, $p = 0,082$).



Obr. 5.2C: Srovnání průměrných Ellenbergových indikačních hodnot pro šest parametrů prostředí vypočtených na základě druhového složení fytocenologických snímků pořízených v diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) subpopulacích. Průměr nebyl při výpočtu vážen hodnotami pokryvnosti jednotlivých druhů.



Obr. 5.2D: Srovnání průměrného počtu druhů a logaritmu svažitosti stanoviště (ve stupních) mezi fytocenologickými snímky pořízenými v cytotypově uniformních diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) subpopulacích.



Obr. 5.2E: Srovnání celkové pokryvnosti rostlin v mechovém (E_0), bylinném (E_1) a stromovém (E_3) patře mezi fytoocenologickými snímky pořázenými v cytotypově uniformních diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) subpopulacích.

Tab. 5.2A: Testy průkaznosti rozdílů mezi fytoocenologickými snímky z di- a tetraploidních subpopulací v průměrech Ellenbergových indikačních hodnot (EIH), počtu druhů přítomných ve snímčích, sklonu stanoviště a celkové pokryvnosti rostlin v mechovém (E_0), bylinném (E_1) a stromovém (E_3) patře.

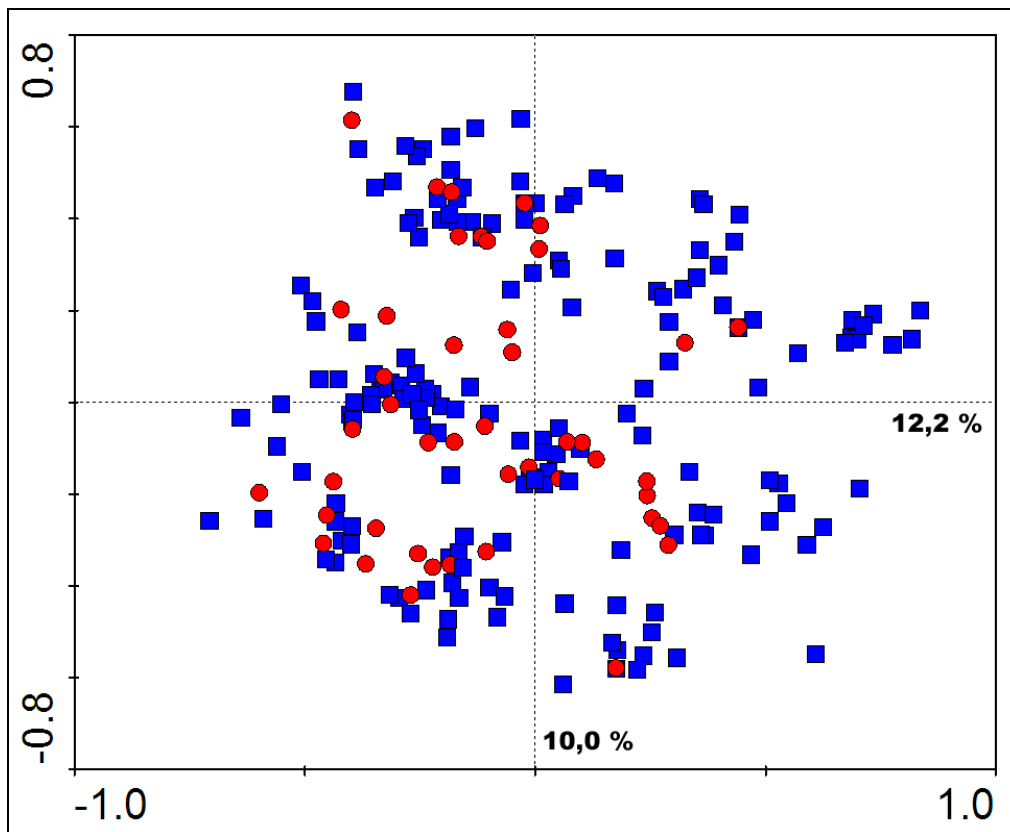
ANOVA			
nezávislá proměnná: cytotyp			
závislá proměnná	Df	F-hodnota	p-hodnota
EIH světlo	1, 25	0,716	0,405
EIH teplota	1, 25	0,235	0,632
EIH kontinentalita	1, 25	0,204	0,656
EIH vlhkost	1, 25	0,022	0,884
EIH půdní reakce	1, 25	0,794	0,382
EIH živiny	1, 25	0,763	0,391
počet druhů	1, 25	3,280	0,082
sklon	1, 25	1,147	0,294
pokryvnost E_0	1, 25	0,040	0,844
pokryvnost E_1	1, 25	0,765	0,390
pokryvnost E_3	1, 25	2,061	0,164

5.2.2 Vegetace v bezprostředním okolí jedinců z cytotypově smíšených ploch

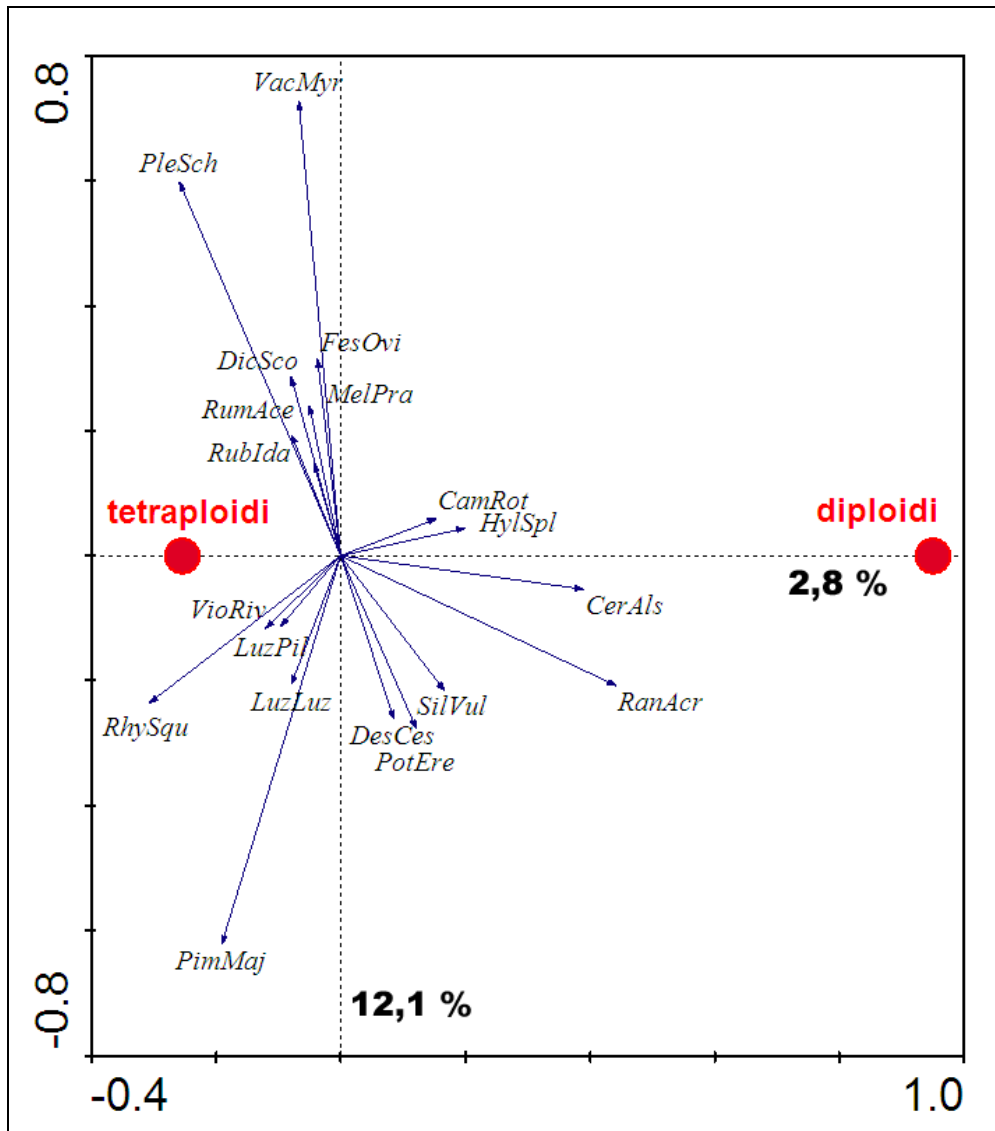
V průběhu léta 2010 byla ve dvou cytotypově smíšených subpopulacích (trvalé plochy M1 a M2, viz následující kapitola) zaznamenána přítomnost všech rostlinných druhů v bezprostředním okolí di- i tetraploidních jedinců *Knautia*. Záznam druhového složení byl celkem k dispozici pro okolí 136 diploidních (M1: 50, M2: 86) a 247 tetraploidních (M1: 187, M2: 60) rostlin (viz tab. E1 v elektronické příloze).

Analýza hlavních komponent (PCA) datového souboru z trvalé plochy M1 vysvětlila první ordinační osou 12,2 % a druhou 10,0 % z celkové variability. Na ordinačním diagramu bylo patrné, že vegetace v okolí diploidních rostlin plně spadala do stanovištních preferencí více než třikrát

četnějších tetraploidních rostlin (obr. 5.2F). Výsledkem redundanční analýzy (RDA) však byl signifikantní rozdíl ve společenstvech doprovodných druhů mezi diploidními a tetraploidními jedinci ($p = 0,001$, 999 permutací). První (kanonická) ordinační osa vysvětlila rozdíly v ploidní úrovni jedinců 2,8 % variability, druhá ordinační osa vysvětlila 12,1 % variability. Výskyt několika druhů (*Campanula rotundifolia*, *Cerastium alsinifolium* a *Hylocomium splendens*) byl častěji vázán na okolí diploidních jedinců *Knautia* (obr. 5.2G). Zbylé druhy byly soustředěny především podél druhé ordinační osy, nápadná byla negativní korelace mezi výskytem druhů vlhčích stanovišť (*Pimpinella major*, *Deschampsia cespitosa*) a sušších stanovišť (*Vaccinium myrtillus*, *Festuca ovina*, *Melampyrum pratense*).

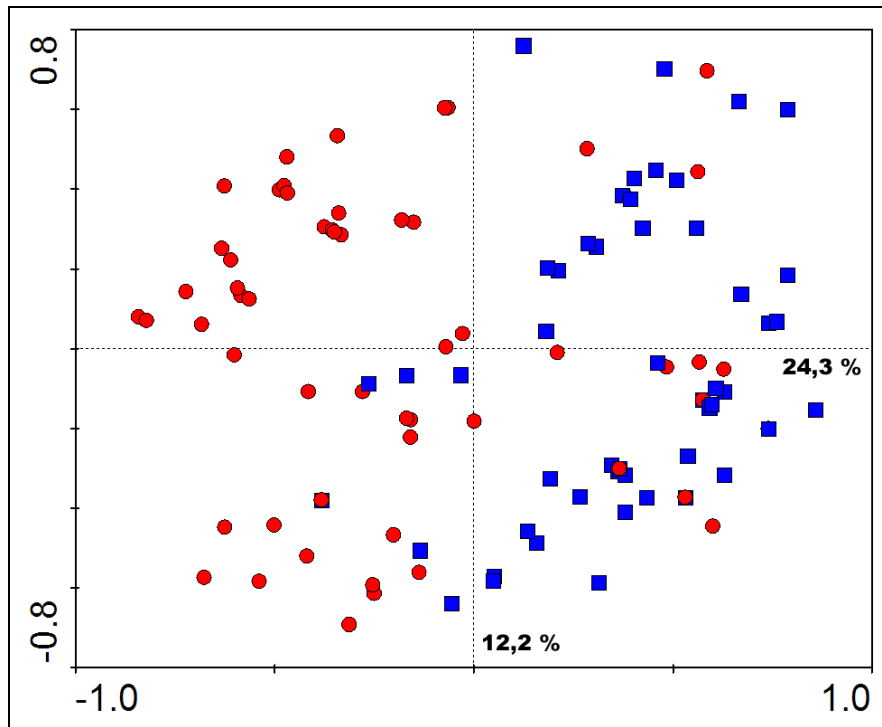


Obr. 5.2F: Analýza hlavních komponent (PCA) souboru záznamů o výskytu jiných druhů v bezprostředním okolí diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* v cytotypově smíšené subpopulaci M1.

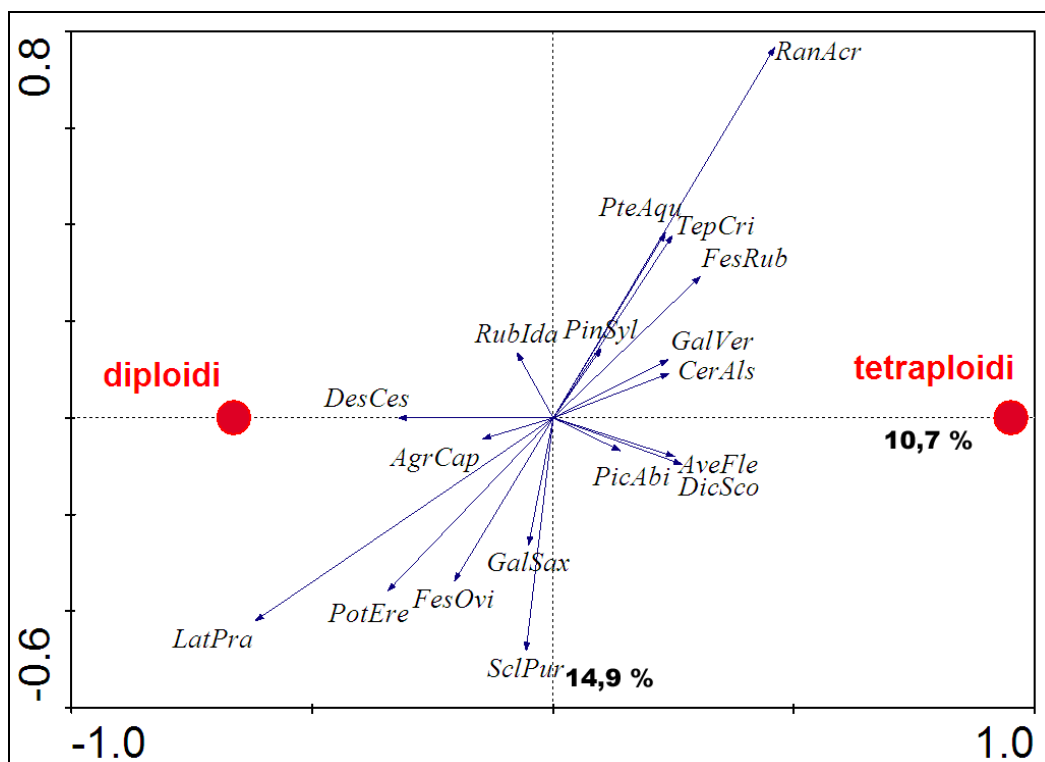


Obr. 5.2G: Redundanční analýza (RDA) souboru záznamů o výskytu jiných druhů v bezprostředním okolí jedinců *Knautia arvensis* v cytotypově smíšené subpopulaci M1. První ordinační osa je kanonická, se znázorněnou pozicí centroidů pro ploidní úroveň. Vliv ploidní úrovně byl průkazný ($p = 0,001$, 999 permut.). Šipky reprezentují zaznamenané druhy, kterým projekce vysvětlila více než 2 % jejich variability.

Analýza PCA datového souboru z druhé trvalé plochy (M2) vysvětlila první ordinační osou 24,3 % a druhou 12,2 % variability. Na ordinačním diagramu byli diploidní a tetraploidní jedinci nápadně separováni druhovým složením vegetace (obr. 5.2H), což patrně souvisí s jejich prostorovou izolací (obr. 5.3D v kap. 5.3). Tato separace však nebyla úplná a některé z diploidních rostlin byly obklopeny vegetací stejného charakteru jako tetraploidní rostliny. Redundanční analýza (RDA) potvrdila rozdíl ve společenstvech doprovodných druhů mezi cytotypy ($p = 0,001$, 999 permutací). První (kanonická) ordinační osa vysvětlila rozdíly v ploidní úrovni jedinců 10,7 % variability, druhá ordinační osa vysvětlila 14,9 % variability. Druhy *Deschampsia cespitosa* a *Agrostis capillaris* byly asociovány s diploidními rostlinami, *Cerastium alsinifolium*, *Avenella flexuosa* a *Dicranum scoparium* rostly naopak častěji ve společnosti tetraploidů (obr. 5.2I).



Obr. 5.2H: Analýza hlavních komponent (PCA) souboru záznamů o výskytu jiných druhů v bezprostředním okolí diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* v cytotypově smíšené subpopulaci M2.



Obr. 5.2I: Redundanční analýza (RDA) souboru záznamů o výskytu jiných druhů v bezprostředním okolí jedinců *Knautia arvensis* v cytotypově smíšené subpopulaci M2. První ordinační osa je kanonická, se znázorněnou pozicí centroidů pro ploidní úroveň. Vliv ploidní úrovně byl průkazný ($p = 0,001$, 999 permut.). Šípky reprezentují zaznamenané druhy, kterým projekce vysvětlila více než 2 % jejich variability.

5.3 Rozmístění di- a tetraploidů v rámci cytotypově smíšených subpopulací

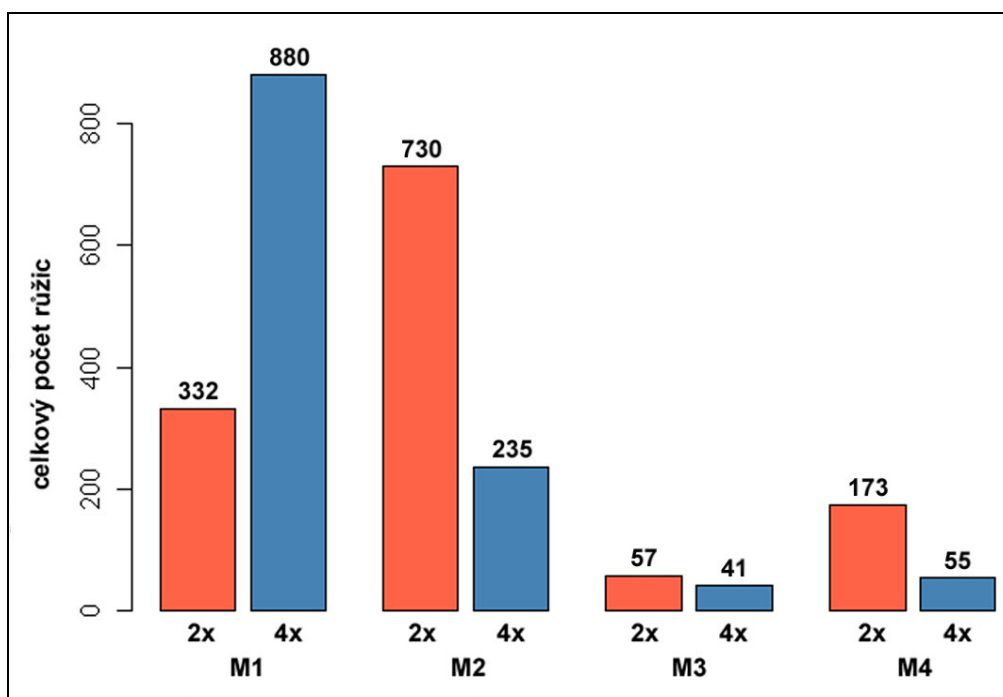
Ve čtyřech cytotypově smíšených subpopulacích byly v průběhu léta 2010 vytyčeny trvalé plochy k sledování distribuce di- a tetraploidů na nejmenších prostorových škálách.

Celkem bylo zaznamenáno 912 jedinců *Knautia arvensis* na ploše odpovídající 962 m². Studovaní jedinci se velmi často skládali z většího počtu propojených růžic (průměr = 2,7 růžic na jedince). Značné rozdíly v početnosti druhu mezi jednotlivými plochami byly patrné na úrovni jedinců i růžic (tab. 5.3A).

Tab. 5.3A: Rozdíly mezi trvalými plochami v početnosti *Knautia* na úrovni zaznamenaných jedinců i jednotlivých listových růžic.

plocha:	M1	M2	M3	M4
počet zaznamenaných jedinců:	475	291	48	98
počet přítomných růžic:	1212	965	98	228

Na experimentální ploše M1 převládali tetraploidní jedinci, na plochách M2 a M4 byly hojnější naopak diploidní rostliny. Plocha M3 se vyznačovala přibližně rovnoměrným zastoupením obou cytotypů. Celkové počty jedinců / růžic na plochách i zastoupení di- a tetraploidních rostlin (tab. 5.3A, obr. 5.3A) byly však do jisté míry arbitrární a závisely na subjektivním vymezení jednotlivých trvalých ploch.

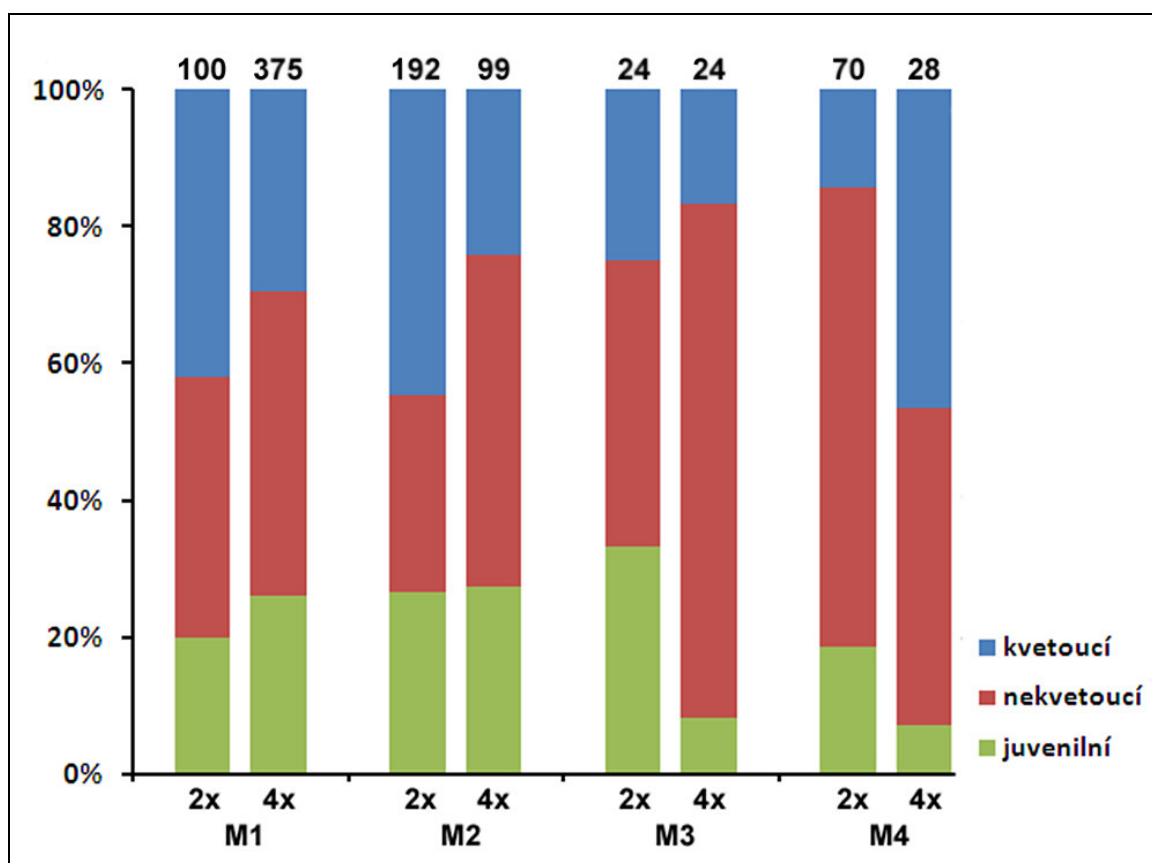


Obr. 5.3A: Srovnání početnosti diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) růžic *Knautia* na všech trvalých pokusných plochách.

Všichni zaznamenaní jedinci byli zařazeni do jedné ze tří kategorií životního cyklu (juvenilní, nekvetoucí, kvetoucí) na základě znaků shrnutých v tab. 4.3B (kap. 4.3). Mezi trvalými plochami byla patrná variabilita v zastoupení jedinců z různých fází životního cyklu (sloupec „celkem“ v tab. 5.3B). Podstatně přínosnější však bylo srovnání relativního zastoupení kohort mezi diploidy a tetraploidy v rámci jednotlivých ploch (tab. 5.3B, obr. 5.3B).

Tab. 5.3B: Celkové počty jedinců (nikoliv růžic) z jednotlivých kohort (*K* – kvetoucí, *N* – nekvetoucí, *J* – juvenilní) odděleně pro diploidy a tetraploidy na každé trvalé ploše.

plocha	diploidní				tetraploidní				celkem			
	<i>K</i>	<i>N</i>	<i>J</i>	součet	<i>K</i>	<i>N</i>	<i>J</i>	součet	<i>K</i>	<i>N</i>	<i>J</i>	součet
<i>M1</i>	42	38	20	100	111	166	98	375	153	204	118	475
<i>M2</i>	86	55	51	192	24	48	27	99	110	103	78	291
<i>M3</i>	6	10	8	24	4	18	2	24	10	28	10	48
<i>M4</i>	10	47	13	70	13	13	2	28	23	60	15	98



Obr. 5.3B: Relativní zastoupení jedinců z jednotlivých kohort (juvenilní, nekvetoucí, kvetoucí) odděleně pro di- a tetraploidy ve všech trvalých plochách.

Průkaznost rozdílů v zastoupení jedinců z jednotlivých kategorií životního cyklu mezi diploidy a tetraploidy byla testována pro všechny studované plochy. Na třech z těchto ploch (*M2*, *M3*, *M4*) byly s pomocí Chí-kvadrát testu homogenity identifikovány signifikantní odlišnosti v zastoupení kohort di- a tetraploidního cytotypu (tab. 5.3C). Nápadnými rozdíly byly: vyšší podíl kvetoucích tetraploidů na ploše *M4* (47 % vs. 14 % kvetoucích diploidů), nízký poměr juvenilních tetraploidů na *M3* (8 % vs. 33 % mezi diploidy) a více kvetoucích rostlin mezi diploidy na *M2* (45 % vs. 24 % u tetraploidů).

Tab. 5.3C: Test průkaznosti rozdílů v poměrném zastoupení jedinců z různých kohort mezi di- a tetraploidy provedený Chí-kvadrát testem homogenity zvláště pro každou z trvalých ploch. Při analýze dat z plochy M4 byla jedna z očekávaných četností mírně nižší než pět (4,3), v závorce je v tomto případě pro doplnění uvedena p-hodnota z Fisherova exaktního testu.

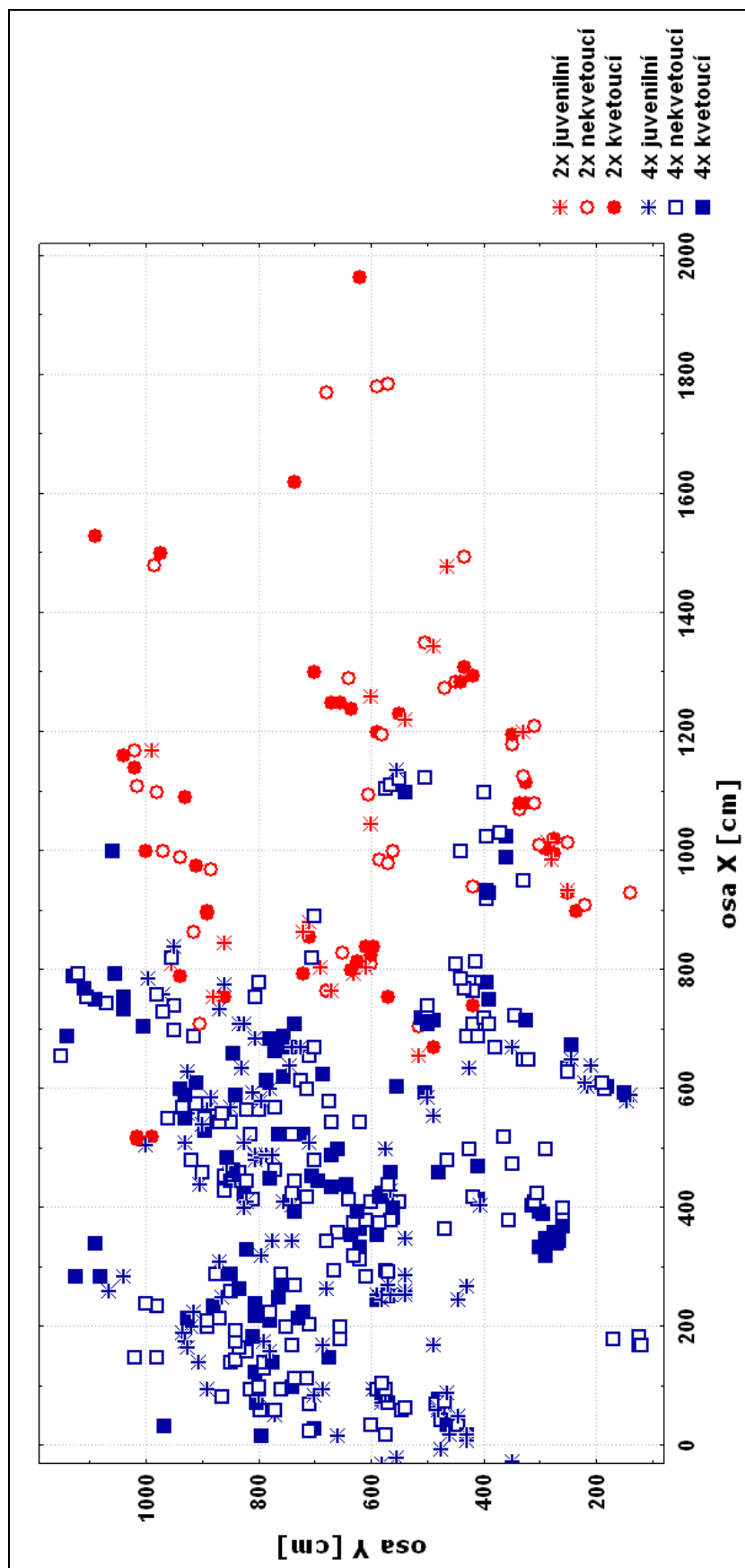
plocha	χ^2	Df	p-hodnota
M1	5,686	2	0,0583
M2	14,5725	2	0,0007
M3	6,2857	2	0,0432
M4	11,9127	2	0,0026 (0,004)

Pozice všech jedinců v trvalých plochách je graficky znázorněna na obr. 5.3C, 5.3D, 5.3E a 5.3F. Patrné je, že rostliny obou ploidních úrovní jsou nezdědky schopny růst v bezprostřední prostorové blízkosti. Zároveň však dochází k nápadné tvorbě cytotypově uniformních shluků.

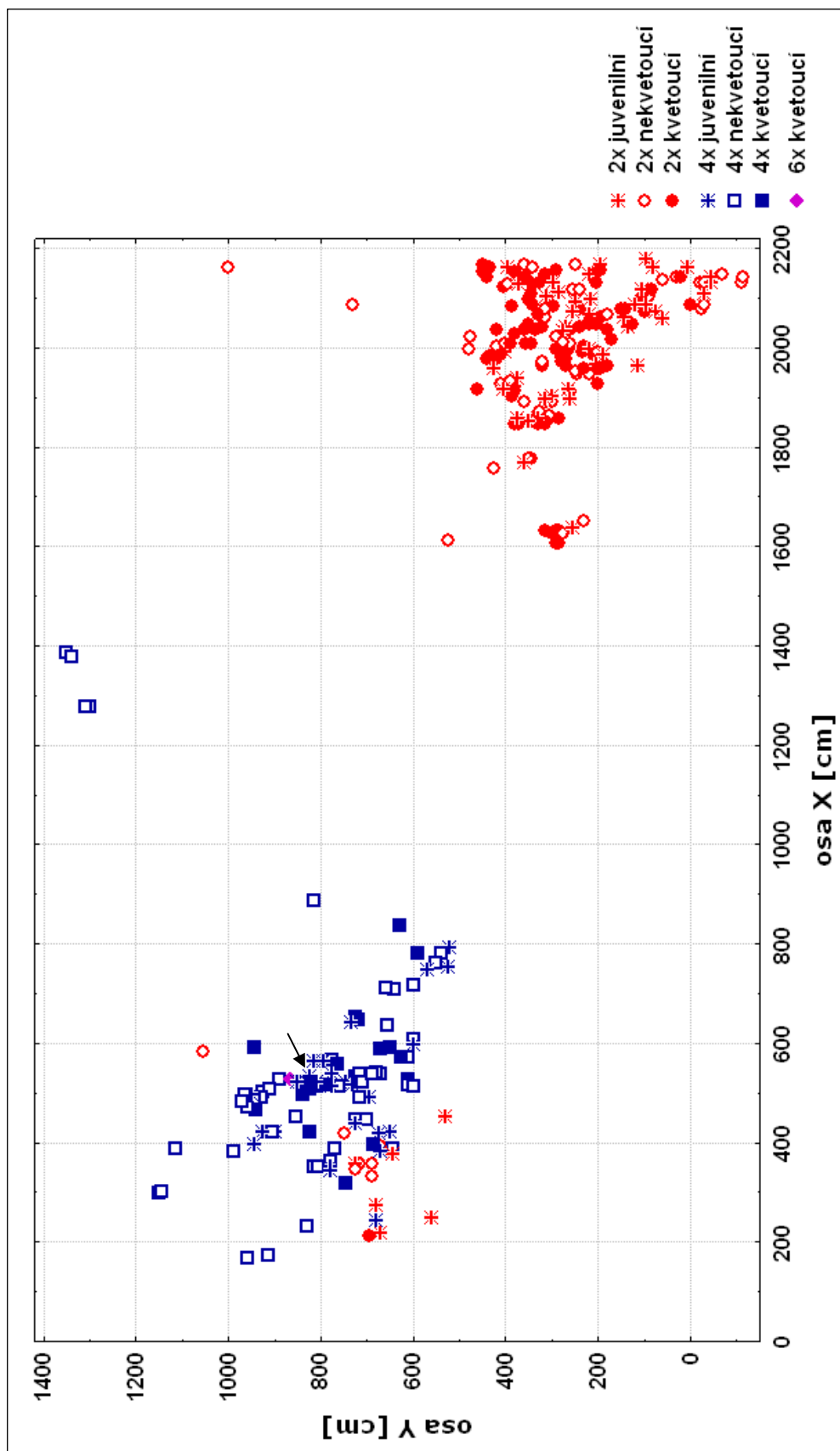
Rozmístění di- a tetraploidů v rámci studovaných ploch bylo hodnoceno metodami prostorové statistiky. Pro tyto účely byli jedinci rozděleni na jednotlivé růžice (detaily v kap. 4.3). Mantelův test potvrdil pozitivní prostorovou autokorelaci mezi jedinci stejné ploidní úrovně ve všech experimentálních plochách (viz tab. 5.3D). Diploidní a tetraploidní jedinci tak nerostou náhodně rozmístěni v prostoru, nýbrž tvoří cytotypově uniformní shluky.

Tab. 5.3D: Hodnoty autokorelačních koeficientů (r_M) popisujících distribuci cytotypů ve všech trvalých plochách získané prostřednictvím Mantelova testu.

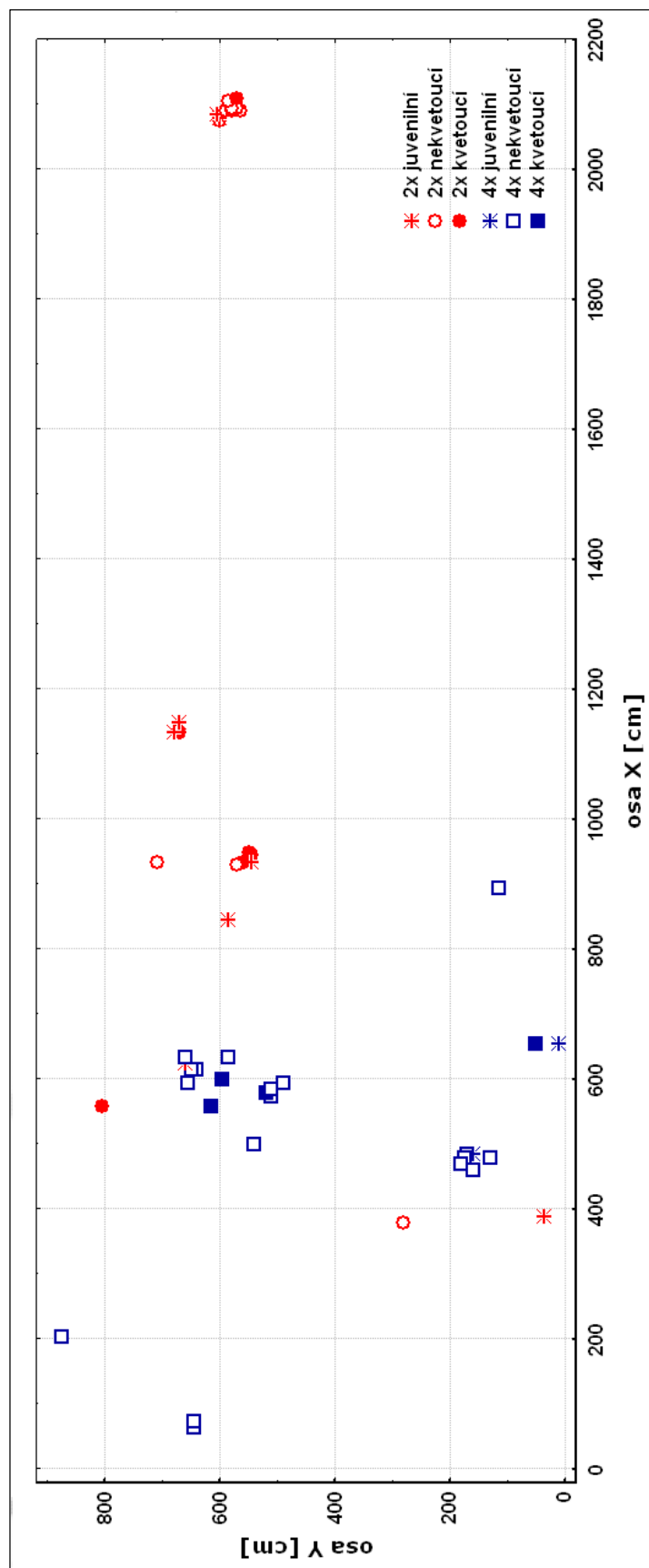
plocha	r_M	p-hodnota	počet opakování
M1	0,517	1×10^{-4}	9999
M2	0,803	1×10^{-4}	9999
M3	0,403	1×10^{-4}	9999
M4	0,406	1×10^{-4}	9999



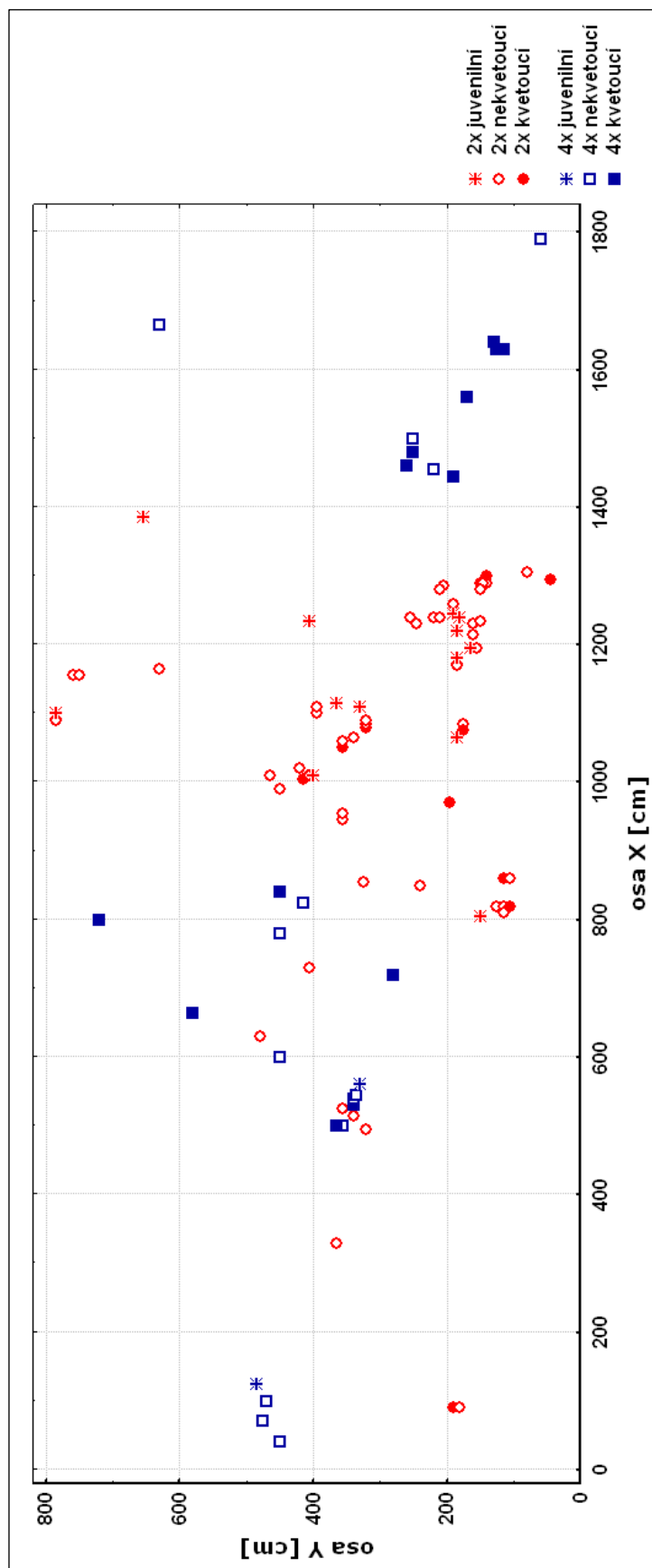
Obr. 5.3C: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* v trvalé ploše M1. Jedinci byli rozděleni do tří kategorií životního cyklu (juvenilní, nekvetoucí, kvetoucí) na základě znaků shrnutých v kap. 4.3.



Obr. 5.3D: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* v trvalé ploše M2. Jedinci byli rozděleni do tří kategorií životního cyklu (juvenilní, nekvetoucí, kvetoucí) na základě znaků shrnutých v kap. 4.3. Ve shluku mezi tetraploidními jedinci je přítomen i jediný zaznamenaný hexaploid (fialově, zvýrazněn šipkou).

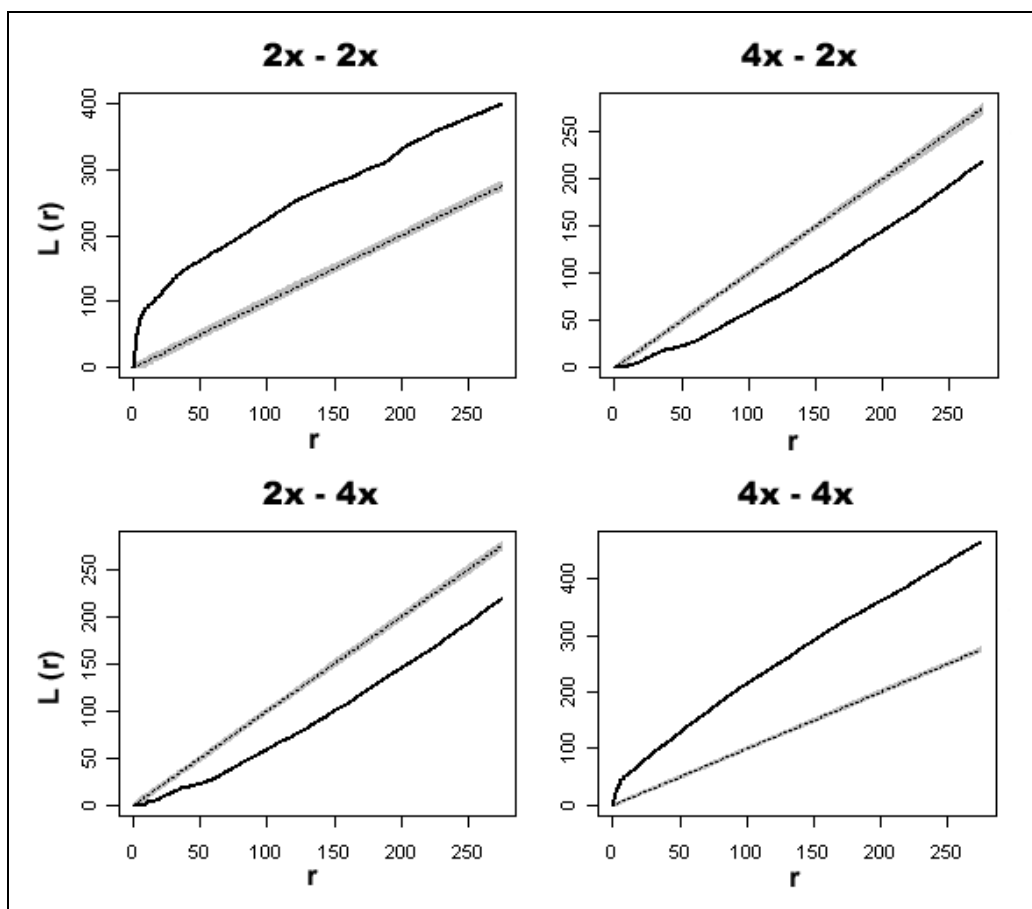


Obr. 5.3E: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* v trvalé ploše M3. Jedinci byli rozděleni do tří kategorií životního cyklu (juvenilní, nekvetoucí, kvetoucí) na základě znaků shrnutých v kap. 4.3.

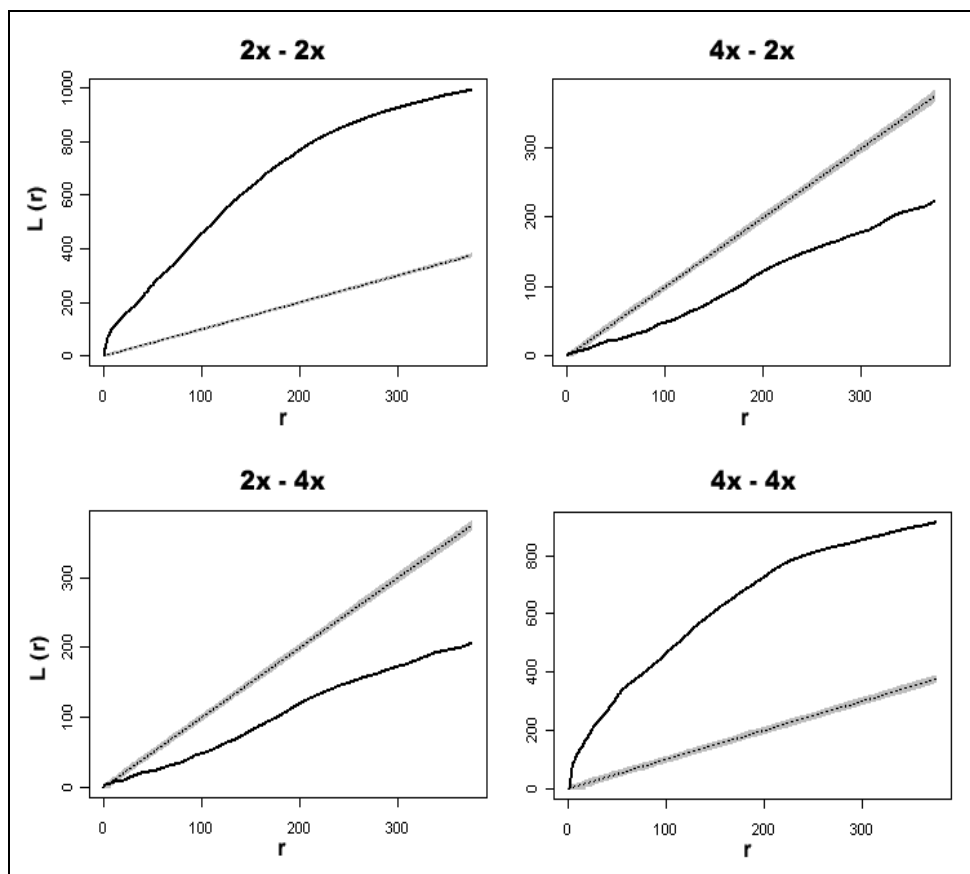


Obr. 5.3F: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* v trvalé ploše M4. Jedinci byli rozděleni do tří kategorií životního cyklu (juvenilní, nekvetoucí, kvetoucí) na základě znaků shrnutých v kap. 4.3.

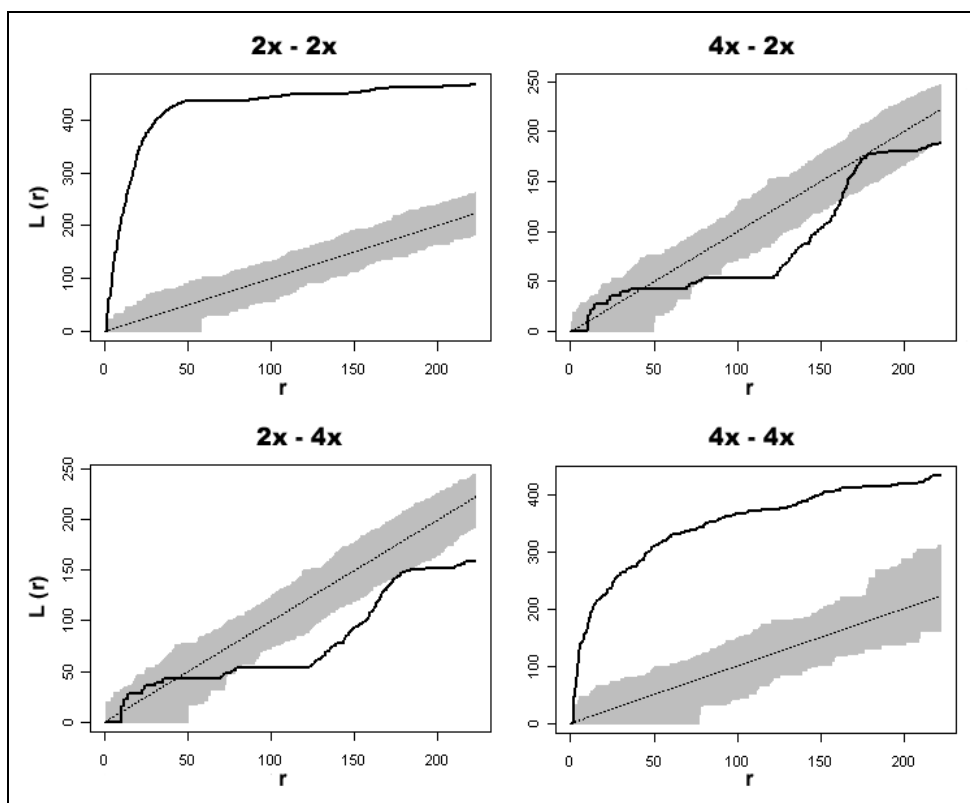
Nenáhodnost rozmístění cytotypů byla na každé z trvalých ploch rovněž testována užitím L-funkce. Výsledky jsou v souladu s Mantelovým testem. Na všech pokusných plochách je patrná pozitivní prostorová korelace výskytu rostlin stejné ploidní úrovně a zároveň negativní prostorová korelace mezi diploidy a tetraploidy (obr. 5.3G, 5.3H, 5.3I a 5.3J). Na základě hodnot L-funkce pro různé poloměry opisovaných kružnic lze alespoň na nejpočetnějších plochách M1 a M2 demonstrovat, že prostorové asociace cytotypů jsou zřetelné prakticky v celém rozsahu poloměrů (0; 250 cm). Rostliny obou ploidních úrovní tak tvoří cytotypově uniformní shluky, a přestože oba cytotypy rostou nezřídka i v bezprostřední prostorové blízkosti, je plocha jejich vzájemného mísení značně omezená. Určitou výjimku představují trvalé plochy M3 a M4, kde na menších prostorových škálách ($r < 50$ cm) nedochází k průkazné separaci diploidních a tetraploidních rostlin. Vzhledem k značné šířce konfidenčních intervalů se však pravděpodobně jedná o důsledek omezeného počtu rostlin v ploše (obr. 5.3I a 5.3J).



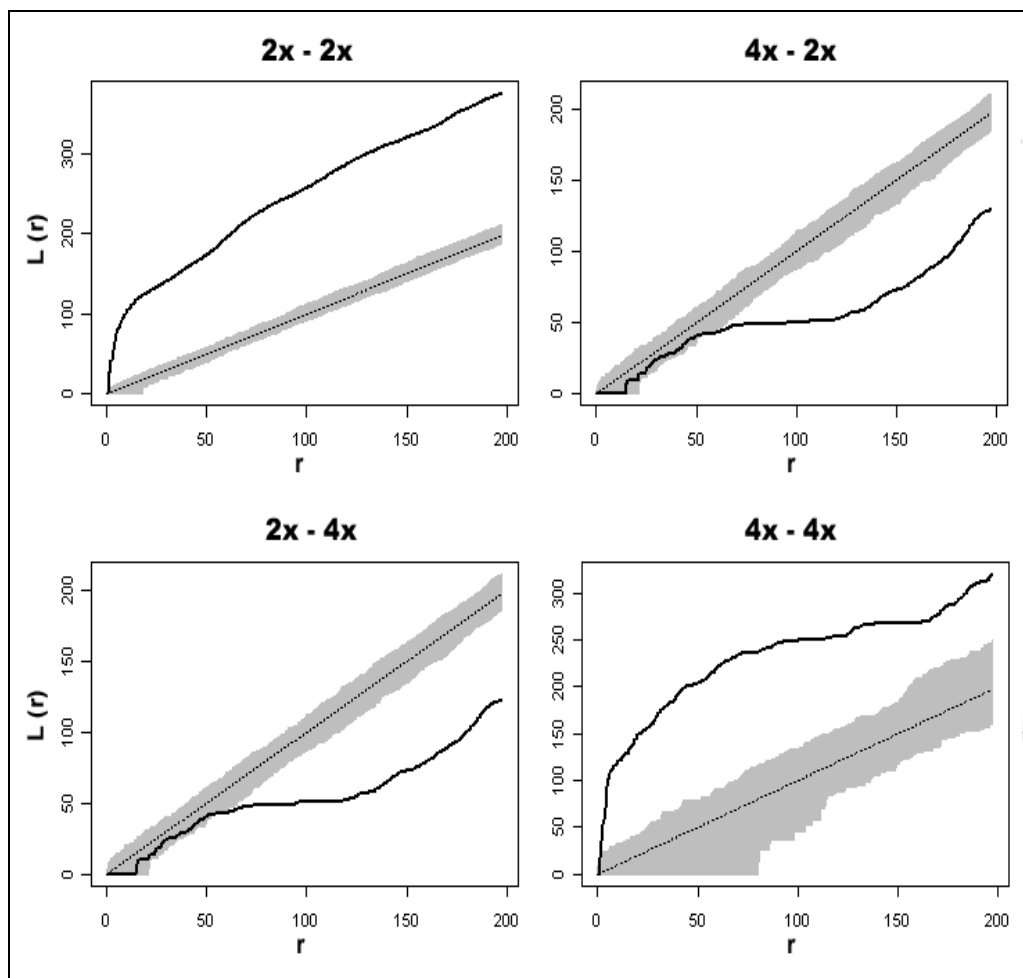
Obr. 5.3G: Grafický výstup z analýzy prostorové distribuce cytotypů v trvalé ploše M1. Každé ze čtyř oken zachycuje jedno z možných párových srovnání di- a tetraploidního cytotypu. Očekávané hodnoty $L(r)$ funkce (za předpokladu absence prostorových korelací) pro různé poloměry opisovaných kružnic (r) jsou znázorněny tečkovanou přímkou, 95% konfidenční interval je vybarven šedě. Skutečné hodnoty $L(r)$ funkce (černá křivka) vyšší než příslušná hranice konfidenčního intervalu značí prokazatelnou pozitivní prostorovou korelaci, hodnoty nižší svědčí naopak o prokazatelné negativní korelaci v prostoru.



Obr. 5.3H: Grafický výstup z analýzy prostorové distribuce cytotypů v trvalé ploše M2. Vysvětlení výše.



Obr. 5.3I: Grafický výstup z analýzy prostorové distribuce cytotypů v trvalé ploše M3. Vysvětlení výše.



Obr. 5.3J: Grafický výstup z analýzy prostorové distribuce cytotypů v trvalé ploše M4. Vysvětlení výše.

Ve dvou početně nejbohatších smíšených subpopulacích (M1, M2) bylo L-funkcí analyzováno i rozmístění jedinců z jednotlivých kohort v rámci obou ploidních úrovní (10G, 10H v příloze). Pozitivní prostorová autokorelace jedinců stejného cytotypu byla potvrzena pro všechny fáze životního cyklu druhu, a to v obou plochách. Negativní prostorové korelace byly hůře interpretovatelné. Na obou trvalých plochách byly nekvetoucí a kvetoucí diploidní rostliny negativně prostorově korelovány se všemi kohortami tetraploidního cytotypu. U juvenilních diploidů však pro určité rozsahy poloměrů opisovaných kružnic nebyly prostorové asociace prokazatelné, pravděpodobně vlivem omezeného počtu diploidních rostlin juvenilní kohorty v ploše.

5.4 Populační dynamika a zdatnost cytotypů ve smíšených subpopulacích

V rámci dvou trvalých ploch se známou pozicí jedinců (M1 a M2) byly vymezeny menší trvalé plochy, jež jsou pravidelně 2× ročně navštěvovány (červen, konec srpna). Slouží ke sběru dat o demografii a zdatnosti jedinců diploidního i tetraploidního cytotypu a to přímo na jejich kontaktu ve smíšených subpopulacích.

5.4.1 Populační dynamika cytotypově smíšených subpopulací

Jedinci byli během každoroční červnové návštěvy lokality rozřazeni do čtyř kategorií životního cyklu (semenáčky, juvenilní, nekvetoucí a kvetoucí; viz kap. 4.4.1). Na základě dat o meziročních změnách kohort jedinců bylo vytvořeno celkem 532 přechodů pro diploidní jedince (M1: 166, M2: 366) a 898 přechodů pro tetraploidní jedince (M1: 592, M2: 306). Jejich přehled je k dispozici v tab. 10D v příloze.

Po sloučení dat z obou sezón (2010–2011, 2011–2012), byly pro výpočet párové matice pravděpodobností přechodů sloučeny i údaje z obou trvalých ploch. Značnou komplikací byl převládající vznik nových jedinců obrážením oddenků skrytých v substrátu, jež neumožňoval stanovit relativní příspěvek kohort k tvorbě nových rostlin a bránil tak projekci matice v čase. Nejčastější typy přechodů mezi kohortami byly v případě diploidních i tetraploidních rostlin stejné (zvýrazněná pole v tab. 5.4A), jednalo se o setrvání jedinců ve stejných kohortách nebo jejich přechod do kohort vyšších. Mezi nejnápadnější odlišnosti mezi cytotypy patřil vyšší podíl diploidních rostlin setrvávajících v kohortách „nekvetoucí“ a „kvetoucí“, častější kvetení v prvním roce u nových diploidních rostlin vzniklých vegetativním rozmnožováním, vyšší mortalita juvenilních rostlin diploidního cytotypu a pravděpodobnější přechody tetraploidních jedinců „juvenilní“ a „kvetoucí“ kohorty mezi „nekvetoucí“. Rozdíly je však třeba interpretovat opatrně vzhledem k omezenému počtu sezón, ve kterých byla data sbírána.

Tab. 5.4A: *Pravděpodobnosti přechodů jedinců mezi kategoriemi životního cyklu Knautia arvensis. Tříletá pozorování (2010-2012) na dvou trvalých plochách byla sloučena dohromady. Skupina „nové“ zahrnuje nově zaznamenané rostliny vzniklé z oddenků i semenáčky. Příspěvek jedinců ze všech kohort k tvorbě nových rostlin není možné zatím stanovit. Nejčastější přechody mezi kohortami jsou zvýrazněny.*

		nové	juvenilní	nekvetoucí	kvetoucí	mortalita
2x	nové	0	35,6 %	44,4 %	15,6 %	?
	juvenilní	?	19,4 %	31,2 %	19,4 %	30,1 %
	nekvetoucí	?	6,8 %	47,3 %	33,8 %	12,2 %
	kvetoucí	?	6,8 %	20,8 %	66,7 %	5,7 %
4x	nové	0	41,2 %	51,8 %	5,3 %	?
	juvenilní	?	25,3 %	41,0 %	12,9 %	20,7 %
	nekvetoucí	?	11,7 %	39,1 %	38,8 %	10,5 %
	kvetoucí	?	10,5 %	30,8 %	52,3 %	6,3 %

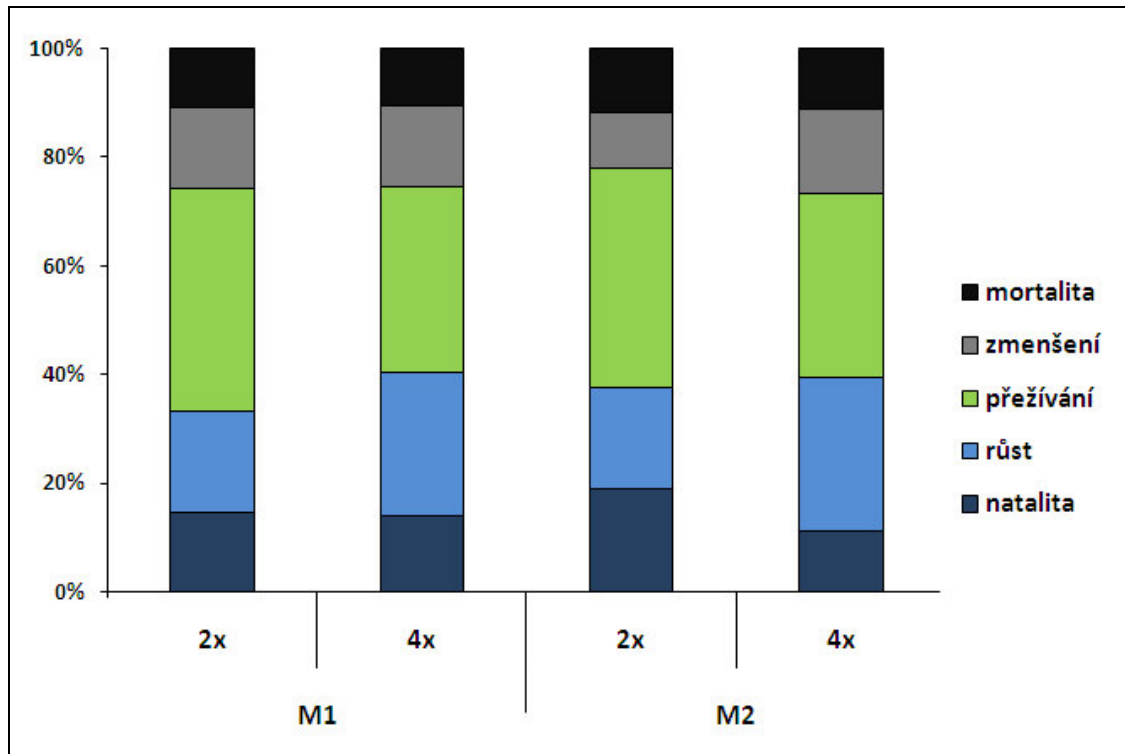
Vliv pravděpodobností jednotlivých přechodů bylo však třeba dát do souvislosti s celkovými počty jedinců v daných kohortách. S ohledem na komplikace znemožňující projekci matic v čase bylo vypočteno poměrné zastoupení jednotlivých přechodů mezi rostlinami dané ploidní úrovně na jednotlivých lokalitách (tab. 5.4B). Jednotlivé přechody byly podle vlivu rozděleny do pěti skupin: „natalita“ (semenáčky a obrázení z oddenků), „růst“ (přechod do vyšší kategorie), „přežívání“ (setrvání v téže kategorii), „zmenšení“ (přechod do nižší kategorie) a mortalita. Pravděpodobnosti přechodů mezi kohortami vážené počtem jedinců v jednotlivých kohortách (tab. 5.4B) byly do značné míry v souladu s pravděpodobnostmi neváženými (tab. 5.4A). Nejvyšší relativní četnosti měly opět setrvání jedinců v daných kohortách („přežívání“) a jejich přechody do vyšších kohort („růst“).

Tab. 5.4B: Poměrné zastoupení meziročních přechodů jedinců mezi kategoriemi životního cyklu *Knautia arvensis* (S – semenáček, J – juvenilní, N – nekvetoucí, K – kvetoucí) doplněných o obrázení z oddenku (O) a úhyn jedinců (†). Data z let 2010–2011 a 2011–2012 byla sloučena dohromady. Pět nejčastějších přechodů pro každý z cytotypů na obou plochách je zvýrazněno.

		natalita				růst				přežívání		
		K→S	O→J	O→N	O→K	S→J	J→N	J→K	N→K	J→J	N→N	K→K
M1	2x	0,0%	4,2%	6,6%	3,6%	0,0%	7,2%	3,6%	7,8%	0,6%	21,1%	19,3%
	4x	0,7%	6,6%	5,7%	1,0%	0,0%	8,6%	3,4%	14,4%	6,3%	13,5%	14,5%
M2	2x	2,5%	6,3%	7,9%	2,2%	0,5%	4,6%	3,3%	10,1%	4,6%	9,6%	26,2%
	4x	0,3%	2,6%	8,2%	0,0%	0,0%	12,4%	2,6%	13,4%	5,9%	15,4%	12,4%

		zmenšení			mortalita				součet
		N→J	K→J	K→N	S→†	J→†	N→†	K→†	
M1	2x	1,2%	2,4%	11,4%	0,0%	3,6%	5,4%	1,8%	166 (100 %)
	4x	4,1%	1,9%	9,0%	0,2%	5,9%	3,2%	1,2%	592 (100 %)
M2	2x	2,2%	2,5%	5,7%	1,1%	6,0%	2,5%	2,2%	366 (100 %)
	4x	4,6%	4,6%	6,5%	0,3%	3,3%	4,9%	2,6%	306 (100 %)

Četnosti přechodů v rámci skupin (natalita, růst, přežívání, zmenšení a mortalita) byly následně sloučeny. Mezi cytotypy byly patrné rozdíly v relativním zastoupení těchto skupin přechodů, většina pozorovaných trendů byla navíc konzistentní na obou trvalých plochách (obr. 5.4A). Data z obou trvalých ploch byla proto spojena dohromady a testována Chí-kvadrát testem homogenity. Rozdíly mezi cytotypy v relativní četnosti přechodů ve vytvořených skupinách byly průkazné ($\chi^2_{(4)} = 21,19$, $p = 0,0003$). U diploidních rostlin bylo signifikantně vyšší relativní zastoupení přechodů souvisejících s meziročním setrváním jedinců ve stejných kohortách („přežívání“ v obr. 5.4A; $\chi^2_{(1)} = 5,86$, $p = 0,015$) a vyšší natalita ($\chi^2_{(1)} = 4,94$, $p = 0,026$). Tetraploidní rostliny vykazovaly naopak vyšší zastoupení přechodů do vyšších kategorií životního cyklu („růst“ v obr. 5.4A; $\chi^2_{(1)} = 12,65$, $p = 0,0004$). K výsledkům testů je však třeba přistupovat kriticky, neboť přechody mezi kohortami nejsou na sobě nezávislé a sledované odlišnosti mohou být rovněž zapříčiněny průkaznými rozdíly v zastoupení kohort di- a tetraploidů na trvalé ploše M2 (viz. tab. 5.3C).



Obr. 5.4A: Relativní zastoupení hlavních skupin přechodů mezi kategoriemi životního cyklu *Knautia arvensis* odděleně pro di- a tetraploidní rostliny na obou trvalých plochách.

Průměrná natalita diploidních rostlin byla vyšší (18,7 % ± 3,5 % (průměr ± SE)) než u tetraploidních (14,2 % ± 1,6 % (průměr ± SE)) a převyšovala průměrnou mortalitu, ve které odlišnosti mezi cytotypy nebyly patrné (diploidi: 13,5 % ± 1,0 %; tetraploidi: 12,4 % ± 0,7 % (průměr ± SE)). Počet jedinců v subpopulacích obou cytotypů se mezi sezónami v průměru mírně zvyšuje (diploidi: rychlost růstu = 1,071, tetraploidi: rychlost růstu = 1,022), je však patrná určitá variabilita mezi sezónami (tab. 5.4C). Během tří let bylo v obou trvalých plochách objeveno pouze 14 semenáčků (9 diploidních, 5 tetraploidních) mezi 210 nově zaznamenanými rostlinami. Nové rostliny vznikají především vegetativním rozmnožováním (93,3 %), příspěvek generativní reprodukce je naopak velmi nízký (6,7 %).

Tab. 5.4C: Hodnoty rychlosti růstu (N_{t+1} / N_t) získané během tříletého sledování diploidů a tetraploidů ze dvou cytotypově smíšených subpopulací.

		2010-2011	2011-2012
M1	2x	1,152	0,947
	4x	1,073	1,015
M2	2x	1,152	1,031
	4x	0,985	1,015

5.4.2 Zdatnost di- a tetraploidních jedinců v cytotypově smíšených subpopulacích

Během časné kontroly lokalit (v červnu) byly na rostlinách zaznamenávány hodnoty tří znaků: délky nejdelšího listu, počtu listových párů a počtu postranních růžic (viz tab. E2 v elektronické příloze). U těchto znaků byla pro značnou část jedinců k dispozici tři měření z po sobě jdoucích let (2010, 2011, 2012). Do datového souboru pro analýzy byli zařazeni pouze jedinci s hodnotami ze všech sezón a statistické hodnocení bylo prováděno v modelech s opakovanými měřeními.

V **průměrných hodnotách délky nejdelšího listu** se prokazatelně lišili jedinci z jednotlivých kategorií životního cyklu, a to na ploše M1 ($\chi^2_{(2)} = 63,29$, $p = 1,8 \times 10^{-14}$) i M2 ($\chi^2_{(2)} = 175,4$, $p < 2,2 \times 10^{-16}$). Kvetoucí rostliny dosahovaly nejvyšších průměrných hodnot, juvenilní rostliny naopak těch nejnižších (tab. 5.4D). Rozdíly mezi cytotypy však byly neprůkazné na obou plochách (M1: $\chi^2_{(1)} = 0,21$, $p = 0,643$; M2: $\chi^2_{(1)} = 2,93$, $p = 0,087$). Zajímavá byla průkaznost interakce mezi kohortou a cytotypem na ploše M2 ($\chi^2_{(2)} = 6,86$, $p = 0,032$), jež by se mohla vázat k nápadně vyšším průměrným hodnotám délky nejdelšího listu tetraploidů z této plochy ve srovnání s přítomnými diploidy (tab. 5.4.2D). Výsledky modelu jsou shrnuty v tab. 5.4E.

Tab. 5.4E: *Detaily lineárního modelu se smíšenými efekty použitého k testování závislosti délky nejdelšího listu na ploidní úrovni a kategorii životního cyklu rostlin.*

LME: normální rozdělení						
závislá proměnná: délka nejdelšího listu						
faktory s pevným efektem: ploidie, kohorta						
faktory s náhodným efektem: rok, jedinec						
	plocha M1			plocha M2		
testováno	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$
kohorta	2	63,291	$1,806 \times 10^{-14}$	2	175,42	$< 2,2 \times 10^{-16}$
ploidie	1	0,214	0,6433	1	2,930	0,0869
ploidie : kohorta	2	1,770	0,4126	2	6,858	0,0324
f. s pevným efektem (průkaznost modelu)	5	65,856	$7,444 \times 10^{-13}$	5	182,44	$< 2,2 \times 10^{-16}$

V **průměrném počtu listových párů** byly rozdíly mezi cytotypy průkazné pouze na ploše M2 ($\chi^2_{(1)} = 5,73$, $p = 0,017$). Tetraploidní jedinci dosahovali vyšších průměrných hodnot počtu listových párů, odlišnosti byly patrné nejvíce na rostlinách z kvetoucí kohorty (tab. 5.4D). Signifikantní rozdíly rovněž mezi jedinci z různých kohort na obou plochách nebyly nijak překvapivé, rozlišování arbitrárních kohort „juvenilní“ a „nekvetoucí“ bylo na počtu listů dokonce i založeno (M1: $\chi^2_{(2)} = 76,67$, $p < 2,2 \times 10^{-16}$; M2: $\chi^2_{(2)} = 166,3$, $p < 2,2 \times 10^{-16}$). Výsledky modelu jsou shrnuty v tab. 5.4F.

Tab. 5.4F: *Detaily zobecněného lineárního modelu se smíšenými efekty použitého k testování závislosti počtu párů listů listu na ploidní úrovni a kategorii životního cyklu rostlin.*

GLMM: Poissonovo rozdělení						
závislá proměnná: počet párů listů						
faktory s pevným efektem: ploidie, kohorta						
faktory s náhodným efektem: rok, jedinec						
	plocha M1			plocha M2		
testováno	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$
kohorta	2	76,666	$< 2,2 \times 10^{-16}$	2	166,30	$< 2,2 \times 10^{-16}$
ploidie	1	0,4169	0,5185	1	5,727	0,0167
ploidie : kohorta	2	3,725	0,1553	2	3,981	0,1366
f. s pevným efektem (průkaznost modelu)	5	80,394	$6,94 \times 10^{-16}$	5	171,10	$< 2,2 \times 10^{-16}$

Rozdíl mezi cytotypy v **počtu postranních růžic** byl na ploše M2 vysoce průkazný ($\chi^2_{(1)} = 30,55$, $p = 3,3 \times 10^{-8}$). Diploidní rostliny dosahovaly vyšších průměrných hodnot tohoto znaku, a to na úrovni všech kohort (tab. 5.4D). Rostliny z různých kategorií životního cyklu se však počtem růžic

nelišily (M2: $\chi^2_{(2)} = 5,48$, $p = 0,065$). Na ploše M1 nebyl prokazatelný vliv ani jednoho z faktorů (tab. 5.4G).

Tab. 5.4G: *Detaily zobecněného lineárního modelu se smíšenými efekty použitého k testování závislosti počtu dceřinných růžic na ploidní úrovni a kategorii životního cyklu rostlin.*

GLMM: Poissonovo rozdělení						
závislá proměnná: počet postranních růžic						
faktory s pevným efektem: ploidie, kohorta						
faktory s náhodným efektem: rok, jedinec						
	plocha M1			plocha M2		
testováno	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$
kohorta	-	-	-	2	5,484	0,0645
ploidie	-	-	-	1	30,550	$3,25 \times 10^{-8}$
ploidie : kohorta	-	-	-	2	1,540	0,4631
f. s pevným efektem (průkaznost modelu)	5	4,818	0,4385	5	38,590	$2,87 \times 10^{-7}$

Tab. 5.4D: *Přehled hodnot tří vegetativních znaků zaznamenávaných na rostlinách z obou experimentálních ploch v letech 2010–2012. Pro rostliny všech fází životního cyklu (J – juvenilní, N – nekvetoucí, K – kvetoucí) a obou ploidních úrovní jsou uvedeny průměrné hodnoty \pm střední chyba průměru (SE). Tučně je zvýrazněna vyšší průměrná hodnota znaku ve srovnání di- a tetraploidů ze stejné kohorty a plochy.*

měřený znak	plocha M1			plocha M2		
	K průměr \pm SE	N průměr \pm SE	J průměr \pm SE	K průměr \pm SE	N průměr \pm SE	J průměr \pm SE
délka nejdelšího listu [mm] 2x	75,4 \pm 2,91	67,8 \pm 3,06	45,1 \pm 5,79	74,5 \pm 1,53	68,6 \pm 2,40	42,7 \pm 3,57
délka nejdelšího listu [mm] 4x	76,5 \pm 1,25	64,9 \pm 1,39	39,8 \pm 1,82	88,6 \pm 2,21	69,8 \pm 2,42	40,8 \pm 2,38
počet párů listů 2x	9,3 \pm 0,24	8,7 \pm 0,15	5,7 \pm 0,18	9,2 \pm 0,19	8,7 \pm 0,16	5,8 \pm 0,12
počet párů listů 4x	9,8 \pm 0,16	8,3 \pm 0,07	5,3 \pm 0,10	10,3 \pm 0,22	8,9 \pm 0,14	5,5 \pm 0,11
počet růžic 2x	2,9 \pm 0,32	2,2 \pm 0,26	1,9 \pm 0,52	5,3 \pm 0,38	1,8 \pm 0,28	1,8 \pm 0,29
počet růžic 4x	2,5 \pm 0,16	1,9 \pm 0,14	1,1 \pm 0,16	1,7 \pm 0,14	1,4 \pm 0,17	1,1 \pm 0,22

Během pozdní kontroly lokalit (konec srpna) v letech 2010 a 2011 byly na kvetoucích rostlinách dodatečně zaznamenávány hodnoty tří znaků: výška lodyhy, celkový počet strboulů a celkový počet semen (viz tab. E2 v elektronické příloze). Datový soubor těchto indikátorů reprodukční zdatnosti obsahoval pouze vzácně opakovaná měření. V hodnotách **výšky lodyh** se mezi sebou cytotypy nelišily ani na jedné z trvalých ploch (M1: $F_{(1, 30)} = 3,05$, $p = 0,09$; M2: $F_{(1, 83)} = 0,31$, $p = 0,58$). Na ploše M2 však byl průkazný vliv sezóny ($F_{(1, 83)} = 15,97$, $p = 0,0001$). Rostliny obou cytotypů dosahovaly v roce 2010 vyšších průměrných hodnot výšky lodyh (tab. 5.4H). Výsledky modelu jsou shrnuty v tab. 5.4I.

Tab.5.4I: Výsledky modelu ANOVA testujícího vliv ploidní úrovně (di- vs. tetraploidní) a sezóny (2010 a 2011) na výšku lodyh *Knautia arvensis* v přirozených podmínkách.

faktor	plocha M1 ANOVA				plocha M2 ANOVA			
	Df	F	p	Sum Sq. [%]	Df	F	p	Sum Sq. [%]
rok	1	3,853	0,059	9,6 %	1	15,97	0,0001	16,0 %
ploidie	1	3,046	0,091	7,6 %	1	0,311	0,578	0,3 %
ploidie : rok	1	3,068	0,090	7,7 %	1	0,539	0,465	0,5 %
residuální variabilita	30	-	-	75,1 %	83	-	-	83,2 %

V celkovém počtu strboulů se diploidní a tetraploidní rostliny nelišily ani na jedné z trvalých ploch (M1: $p_{(Chi)} = 0,541$, M2: $p_{(F)} = 0,144$). Rozdíly v počtu strboulů nebyly patrné ani mezi sezónami (M1: $p_{(Chi)} = 0,532$, M2: $p_{(F)} = 0,455$). Výsledky modelu jsou shrnuty v tab. 5.4J, průměrné hodnoty počtu strboulů v tab. 5.4H. U celkové produkce semen byl vzhledem k nízkému počtu dostupných hodnot z plochy M1 (3 plodné diploidní rostliny) statisticky testován pouze datový soubor trvalé plochy M2 (tab. 5.4K). Cytotypy se v celkové produkci semen nelišily (M2: $p_{(F)} = 0,623$), rozdíl nebyl ani mezi sezónami (M2: $p_{(F)} = 0,181$). Průměrné hodnoty jsou zobrazeny v tab. 5.4H.

Tab. 5.4J: Výsledky zobecněného lineárního modelu testujícího vliv ploidní úrovně (di- vs. tetraploidní) a sezóny (2010 a 2011) na celkový počet strboulů *Knautia arvensis* v přirozených podmínkách. Data z plochy M2 musela být kvůli overdispersi analyzována odlišným způsobem.

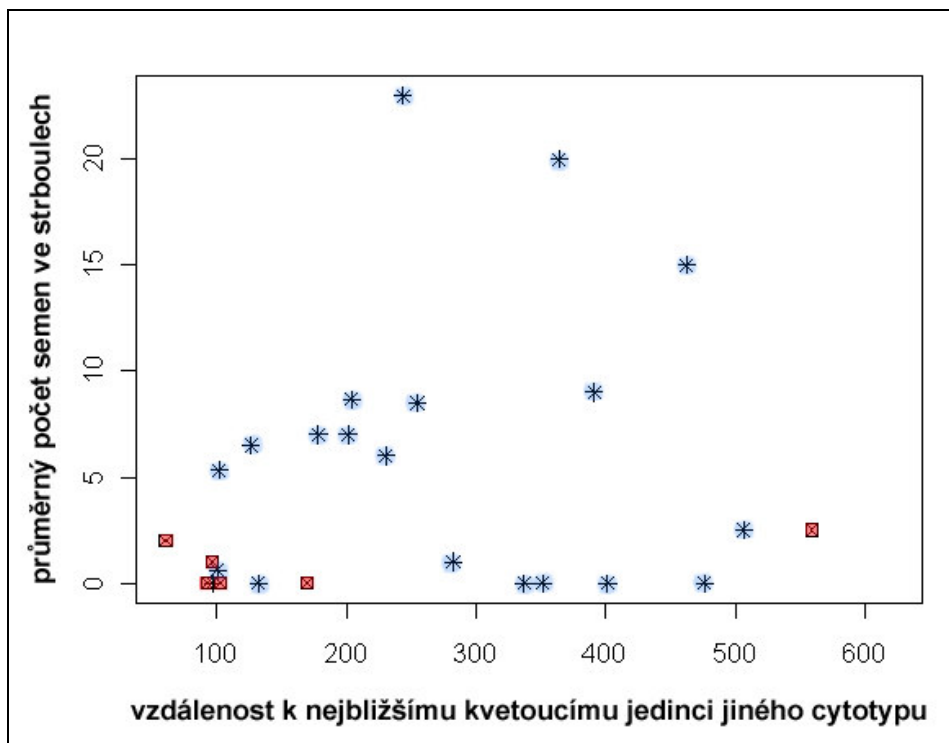
faktor	plocha M1 GLM: Poissonovo rozdělení					plocha M2 GLM: quasi-Poissonovo rozdělení				
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	p (> Chi)	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	p (> F)
nulový model	-	-	32	24,9	-	-	-	86	123,0	-
rok	1	0,39	31	24,5	0,532	1	0,91	85	122,1	0,455
ploidie	1	0,37	30	24,1	0,541	1	3,53	84	118,6	0,144
ploidie : rok	1	2,24	29	21,9	0,135	1	1,56	83	117,0	0,330

Tab. 5.4K: Výsledky zobecněného lineárního modelu testujícího vliv ploidní úrovně (di- vs. tetraploidní) a sezóny (2010 a 2011) na celkovou produkci semen *Knautia arvensis* v přirozených podmínkách. Vzhledem k velmi nízkému počtu plodných diploidních rostlin v ploše M1 (3) byla statisticky hodnocena pouze data z plochy M2.

faktor	plocha M2 GLM: quasi-Poissonovo rozdělení				
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	p (> F)
nulový model	-	-	53	589,2	-
rok	1	18,1	52	571,1	0,181
ploidie	1	2,41	51	568,7	0,623
ploidie : rok	1	33,4	50	535,3	0,071

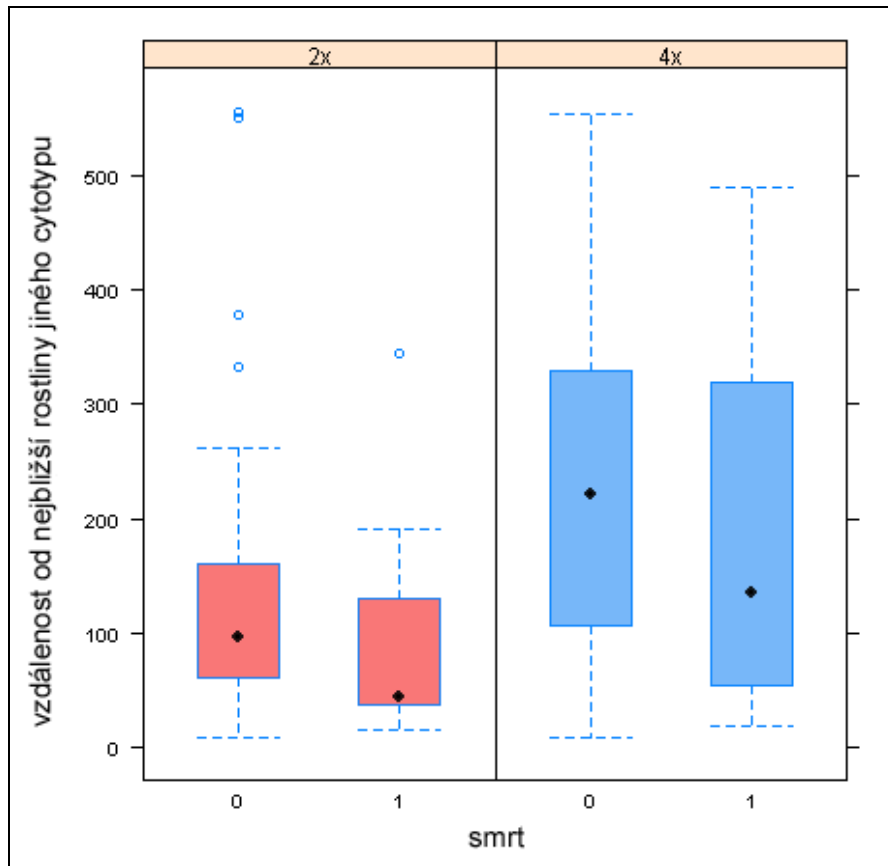
Tab. 5.4H: Přehled hodnot tří generativních znaků (výška lodyhy, počet strboulů, počet semen) zaznamenaných na kvetoucích rostlinách *Knautia arvensis* z obou experimentálních ploch v letech 2010 a 2011. Pro diploidní i tetraploidní rostliny jsou uvedeny průměrné hodnoty (\pm SE), s výjimkou počtu semen diploidů v r. 2010, kde nebylo k dispozici žádné pozorování. Tučně je zvýrazněna vyšší průměrná hodnota znaku ve srovnání di- a tetraploidů ze stejné kohorty a plochy.

měřený znak	plocha M1		plocha M2	
	2010 průměr \pm SE	2011 průměr \pm SE	2010 průměr \pm SE	2011 průměr \pm SE
výška lodyhy 2x	23,9 \pm 1,62	13,6 \pm 3,20	33,0 \pm 1,63	24,7 \pm 1,17
výška lodyhy 4x	25,3 \pm 1,73	22,3 \pm 1,60	32,9 \pm 1,71	27,4 \pm 3,42
počet strboulů 2x	1,9 \pm 0,34	1,4 \pm 0,18	3,5 \pm 0,48	2,6 \pm 0,50
počet strboulů 4x	1,5 \pm 0,12	2,1 \pm 0,50	2,4 \pm 0,29	2,5 \pm 0,58
počet semen 2x	-	1,3 \pm 0,80	11,4 \pm 1,67	20,4 \pm 4,11
počet semen 4x	13,7 \pm 2,13	8,9 \pm 2,08	21,1 \pm 3,00	16,6 \pm 4,32



Obr. 5.4B: Vztah průměrného počtu semen (nažek) ve strboulech a vzdálenosti k nejbližšímu kvetoucímu jedinci jiného cytotypu (2x – 4x, 4x – 2x) uvedené v centimetrech. Údaje z diploidních jedinců červeně, z tetraploidních modře.

Ke zhodnocení možného vlivu přenosu pylu mezi cytotypy na počet vyvinutých semen byla testována závislost **průměrného počtu semen ve strboulech** na vzdálenosti k nejbližšímu kvetoucímu jedinci jiného cytotypu (obr. 5.4B). Průměrný počet semen však na vzájemné pozici cytotypů v trvalé ploše M1 nezávisel ($R^2 = 0,06$, $p = 0,25$). Uvažována byla rovněž možnost vyšší **mortality jedinců** v oblasti na bezprostředním kontaktu obou cytotypů. Přestože rostliny uhynulé v ploše M1 mezi sezónami 2010–2011 dosahovaly v létě 2010 nižších mediánů vzdálenosti od nejbližších žijících rostlin druhého cytotypu (obr. 5.4C), tento rozdíl nebyl průkazný ($F_{(1, 307)} = 1,59$, $p = 0,21$).



Obr. 5.4C: Vzdálenost jedinců od nejbližších rostlin jiného cytotypu ($2x - 4x$, $4x - 2x$) v centimetrech odděleně pro rostliny, které do začátku následující sezóny uhynuly ($smrt = 1$), a pro rostliny, které přežily ($smrt = 0$). Srovnání bylo dále rozděleno na údaje diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců.

Během cytometrického průzkumu v obou trvalých plochách nebyl mezi nově zaznamenanými jedinci přítomen ani jeden triploid, navzdory značné prostorové blízkosti rostlin diploidního a tetraploidního cytotypu. Průzkum byl doplněn cytometrickou analýzou nažek odebraných na jedincích z trvalých ploch koncem sezóny. Celkem byla stanovena ploidní úroveň embryí 169 semen ($2x$: 69, $4x$: 100), nebyla však mezi nimi nalezena žádná embrya odpovídající svou fluorescenční intenzitou intermediárnímu triploidnímu cytotypu (tab. 5.4L).

Tab. 5.4L: Počty semen analyzovaných průtokovou cytometrií a ploidní úroveň jejich embryí. Číslo v závorce udává počet mateřských rostlin. Sběr nažek probíhal na obou trvalých plochách ve dvou letech.

		sezóna 2010	sezóna 2011
plocha M1	2x	0	0
	4x	0	62 (16)
plocha M2	2x	18 (7)	51 (19)
	4x	22 (7)	16 (8)

5.4.3 Klíčivost di- a tetraploidních semen *in situ*

Na pokusné plošky v terénu bylo v srpnu 2010 vyseto celkem 850 diploidních a 700 tetraploidních nažek. Při opětovné návštěvě lokality v červnu 2011 bylo pozorováno 32 semenáčků diploidního cytotypu a 19 semenáčků tetraploidního cytotypu. Celková relativní klíčivost činí 3,8 % pro diploidy a 2,7 % pro tetraploidy.

Počty vyklíčených semen ve všech experimentálních i příslušných kontrolních ploškách jsou k dispozici v tab. 10E v příloze. Pokusných plošek bylo celkem 31, na každé bylo vyseto 50 nažek. Na osmi z nich (26 %) však nebyl nalezen ani jeden semenáček, na zbylých ploškách bylo zaznamenáno 1–7 semenáčků. Průměrný počet semenáčků na ploškách byl 1,9 pro diploidní a 1,4 pro tetraploidní semena (medián = 1 v obou případech). Rozdíl v průměrné klíčivosti semen mezi cytotypy však nebyl prokazatelný ($F_{(1, 23)} = 0,60$, $p = 0,448$). Na žádné z kontrolních plošek nebyly nalezeny semenáčky chřastavce, což svědčí o zanedbatelném semenném spadu v místě pozorování. Počty vyklíčených semen v absolutních ani relativních jednotkách proto nebyly před analýzou dat upravovány.

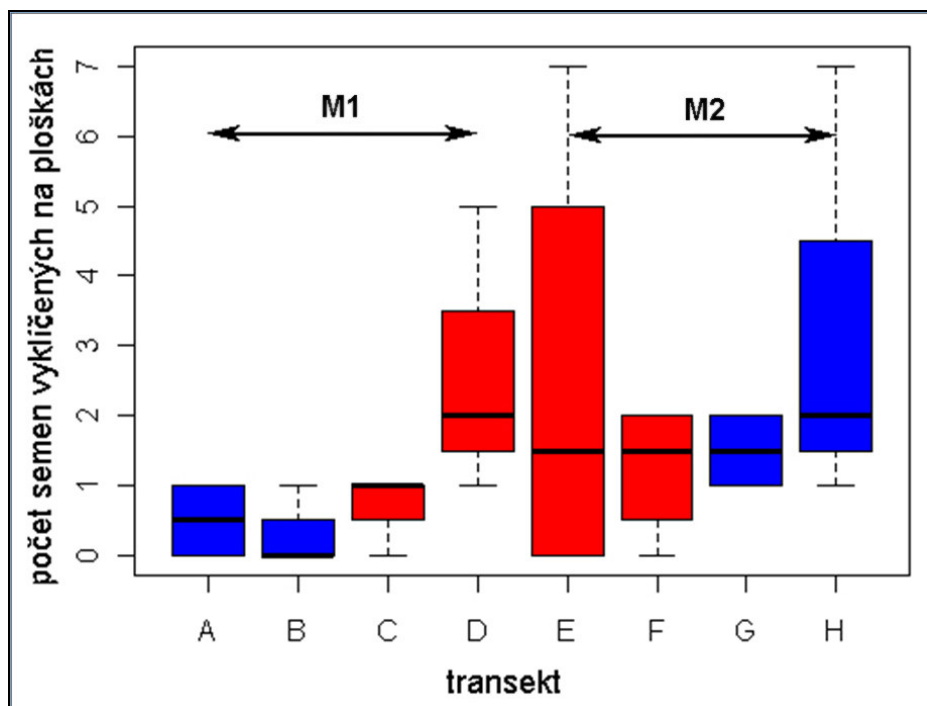
Průměrný počet semen vyklíčených na ploškách se lišil v závislosti na lokalitě a ploidní úrovni. Ačkoliv u diploidních semen se úspěšnost klíčení mezi lokalitami příliš nelišila, u tetraploidních byl rozdíl nápadný (tab. 5.4M). Značná variabilita v počtu vyklíčených semen byla patrná i mezi ploškami v jednotlivých transektech (obr. 5.4D). V rámci transektu „E“ bylo dokonce zaznamenáno souborové minimum (0 ks) i maximum (14 ks) počtu semenáčků na ploškách. K testování vlivu jednotlivých faktorů (cytotyp, lokalita, transekt) na klíčivost semen *Knautia* bylo využito GLM s quasi-binomickým rozdělením. Vliv ani jednoho z výše zmíněných faktorů však nebyl prokazatelný (tab. 5.4N).

Tab. 5.4M: Rozdíly v průměrné klíčivosti semen di- a tetraploidů na obou výsevových ploškách.

lokality	2x [ks/ploška]	4x [ks/ploška]
M1	1,7	0,4
M2	2,0	2,3

Tab.5.4N: Výsledky zobecněného lineárního modelu testujícího vliv ploidní úrovně, lokality výsevu a transektu s výsevovými ploškami (vnořený do faktoru ploidie) na klíčivost semen *Knautia arvensis* v přirozených podmínkách.

GLM: quasi-binomické rozdělení					
závislá proměnná: počet vyklíčených semen					
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	p (> F)
nulový model			30	60,34	
lokality	1	5,49	29	54,86	0,074
ploidie	1	0,93	28	53,93	0,448
ploidie : transekt	5	13,82	23	40,11	0,159



Obr. 5.4D: Krabicový graf počtu semen vyklíčených na ploškách v rámci jednotlivých transektů (A–H). Transekty jsou rozděleny na diploidní (červeně) a tetraploidní (modře) výsevy a zároveň podle příslušnosti k lokalitám (trvalé plochy M1 a M2).

Studium klíčivosti diploidních a tetraploidních semen bylo rovněž doplněno pořízením záznamů o druhovém složení na studovaných ploškách. Výstupy analýz hlavních komponent (PCA) sloučených datových souborů druhového složení plošek a vegetace v bezprostředním okolí rostlin *Knautia* z přilehlých trvalých ploch (M1, M2) potvrdily, že se výsevové plošky nelišily svými mikrostanovištními podmínkami od situace ve sledovaných smíšených subpopulacích (obr. 10I a 10J v příloze).

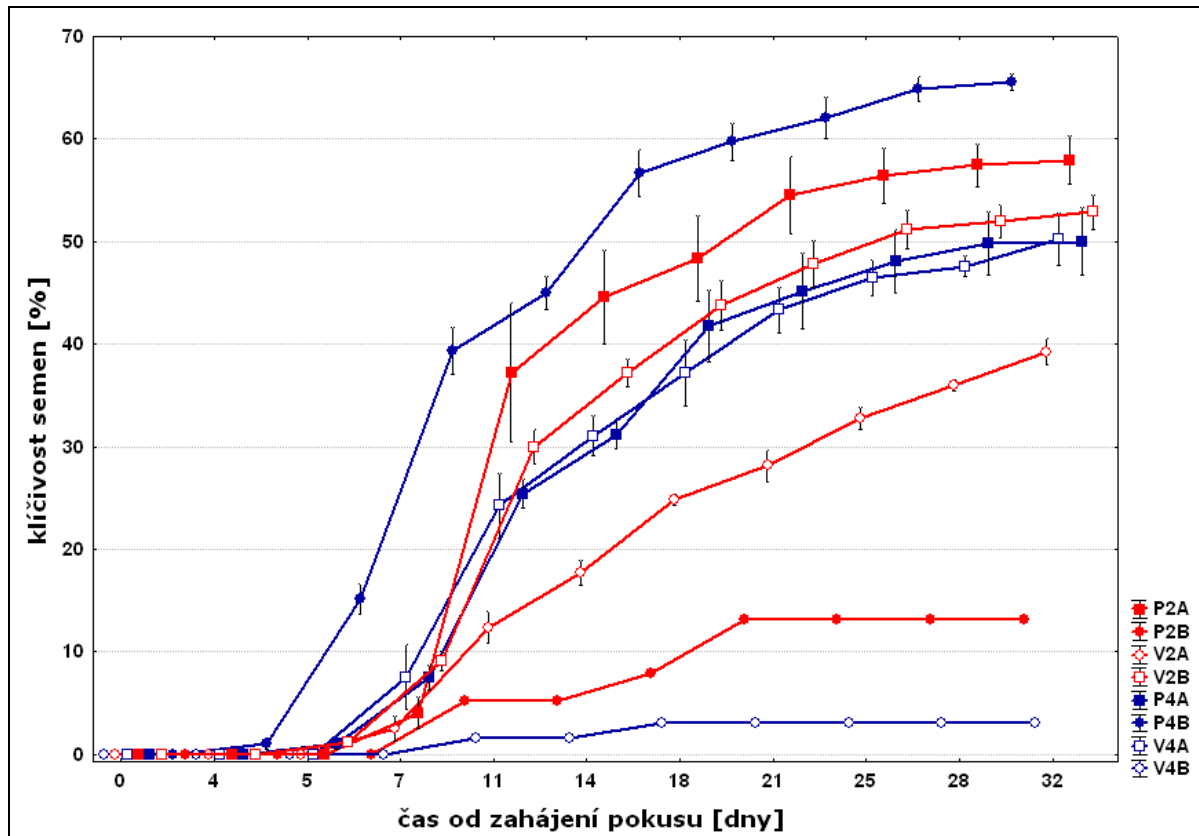
5.5 Experimentální kultivace rostlin *ex situ*

5.5.1 Klíčivost di- a tetraploidních semen v růstové komoře

Na jaře roku 2010 bylo na Petriho miskách v růstové komoře kultivováno celkem 1484 diploidních a 1420 tetraploidních semen. Během 32 dnů od vysetí vyklíčilo 768 jedinců diploidního a 768 jedinců tetraploidního cytotypu. Průměrná klíčivost semen ve standardizovaných podmínkách tak činila 51,8 % pro diploidy a 54,1 % pro tetraploidy. Diploidní a tetraploidní semena se nelišila svou konečnou klíčivostí ($p_{\text{Chi}} = 0,2081$; viz tab. 5.5A).

Tab. 5.5A: Rozdíly v klíčivosti semen mezi cytotypy a zdrojovými subpopulacemi byly testovány pomocí zobecněného lineárního modelu.

GLM: binomické rozdělení					
závislá proměnná: klíčivost semen					
	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev.	p (> Chi)
nulový model			27	179,031	
ploidie	1	1,585	26	177,446	0,2081
subpopulace	6	159,394	20	18,052	$< 2 \times 10^{-16}$



Obr. 5.5A: Relativní klíčivost diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) semen z různých sběrných subpopulací. Pro všechny intervaly v průběhu trvání experimentu jsou znázorněny průměrné hodnoty \pm SE.

Průběh klíčení byl v pravidelných intervalech zaznamenáván (obr. 5.5A, tab. 10F v příloze). V počtu dní uplynulých od zahájení pokusu do vyklíčení prvních semen na miskách se cytotypy nelišily (průměr 6,5 pro diploidy a 6,4 pro tetraploidy; $\chi^2_{(1)} = 0,067$, $p = 0,7964$). Prokazatelné však byly rozdíly v načasování klíčení semen pocházejících z rozdílných zdrojových subpopulací (tab. 5.5B; $\chi^2_{(7)} = 16,188$, $p = 0,0235$). Závislost byla testována Kruskal-Wallisovým testem (tab. 5.5C).

Tab. 5.5B: Rozdíly v načasování klíčení semen. Průměrné hodnoty počtu dní uplynulých od zahájení experimentu do vyklíčení prvních semen na miskách jsou uvedeny pro všechny subpopulace, ve kterých probíhal sběr nažek. Číslice v názvu subpopulace odpovídá ploidní úrovni.

zdrojová subpopulace	P2A	P2B	P4A	P4B	V2A	V2B	V4A	V4B
počátek klíčení [dny]	7,0	11,0	5,5	5,8	7,0	5,5	7,0	11,0

Tab. 5.5C: Neparametrické testy odlišností mezi cytotypy a zdrojovými subpopulacemi v načasování klíčivosti semen a v T_{50} .

Kruskal-Wallisův test				
závislá proměnná	faktor	Chi-kvadrát	Df	p-hodnota
načasování klíčení	ploidie	0,0666	1	0,7964
načasování klíčení	populace	16,1879	7	0,02345
T_{50}	ploidie	0,7088	1	0,3998
T_{50}	populace	15,8417	7	0,0266

Vypočtena byla rovněž doba nezbytná k vyklíčení poloviny z celkového počtu semen vyklíčených do konce experimentu na miskách (zkr. T_{50} ; tab. 5.5D). Cytotypy se v této proměnné nelišily (průměr 14,3 pro diploidy a 13,8 pro tetraploidy; $\chi^2_{(1)} = 0,709$, $p = 0,3998$), ovšem rozdíly mezi subpopulacemi byly signifikantní ($\chi^2_{(7)} = 15,842$, $p = 0,0266$). Závislost byla testována Kruskal-Wallisovým testem (tab. 5.5C).

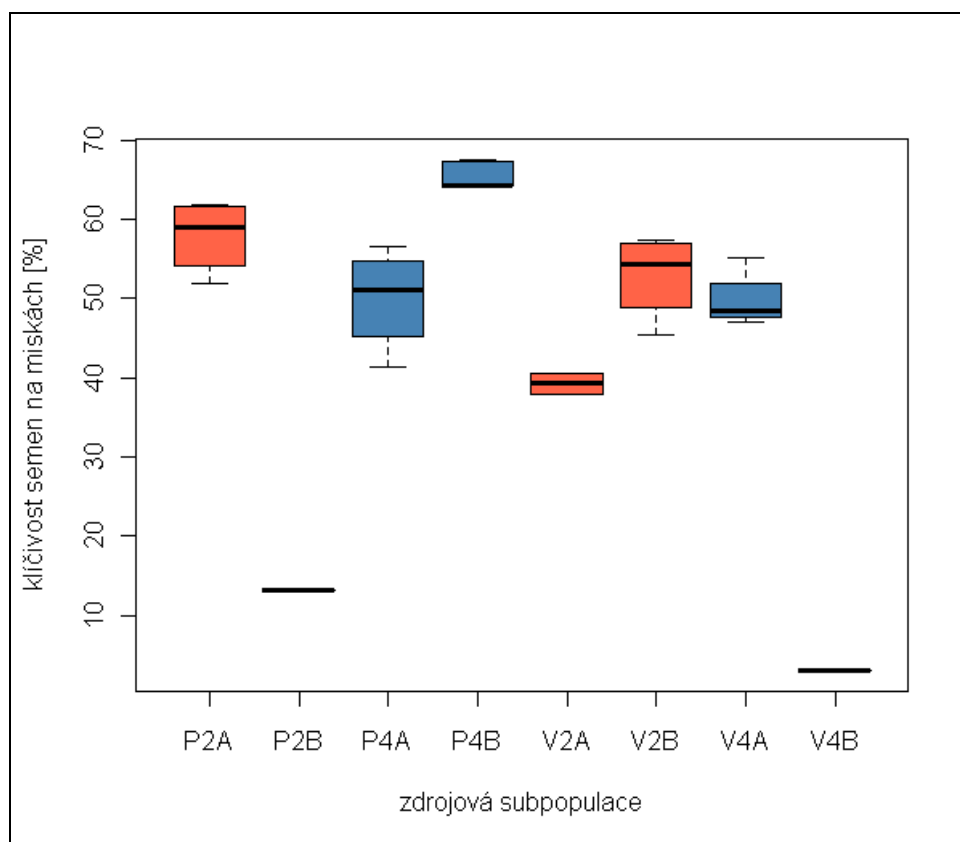
Tab. 5.5D: Rozdíly v průběhu klíčení semen. Průměrné hodnoty počtu dní uplynulých od zahájení experimentu do vyklíčení poloviny z celkového počtu vyklíčených semen na miskách (T_{50}). Průměry jsou uvedeny pro všechny subpopulace, ve kterých probíhal sběr nažek. Číslice v názvu subpopulace odpovídá ploidní úrovni.

zdrojová subpopulace	P2A	P2B	P4A	P4B	V2A	V2B	V4A	V4B
T_{50} [dny]	11,8	18,0	11,8	11,0	18,0	11,4	13,0	11,0

Odlišnosti v klíčivosti semen mezi zdrojovými subpopulacemi byly vysoce průkazné ($p_{(Chi)} < 2 \times 10^{-16}$; viz tab. 5.5E, tab. 5.5A) a spolu s již zmíněnými rozdíly v načasování klíčení a T_{50} svědčily o značném vlivu zdrojové subpopulace na úspěšnost klíčení semen (obr. 5.5B).

Tab. 5.5E: Rozdíly v konečné relativní klíčivosti semen. Průměry jsou uvedeny pro všechny subpopulace, ve kterých probíhal sběr nažek.

zdrojová subpopulace	P2A	P2B	P4A	P4B	V2A	V2B	V4A	V4B
relativní klíčivost [%]	58,0	13,2	15,0	65,5	39,3	52,9	50,2	3,1



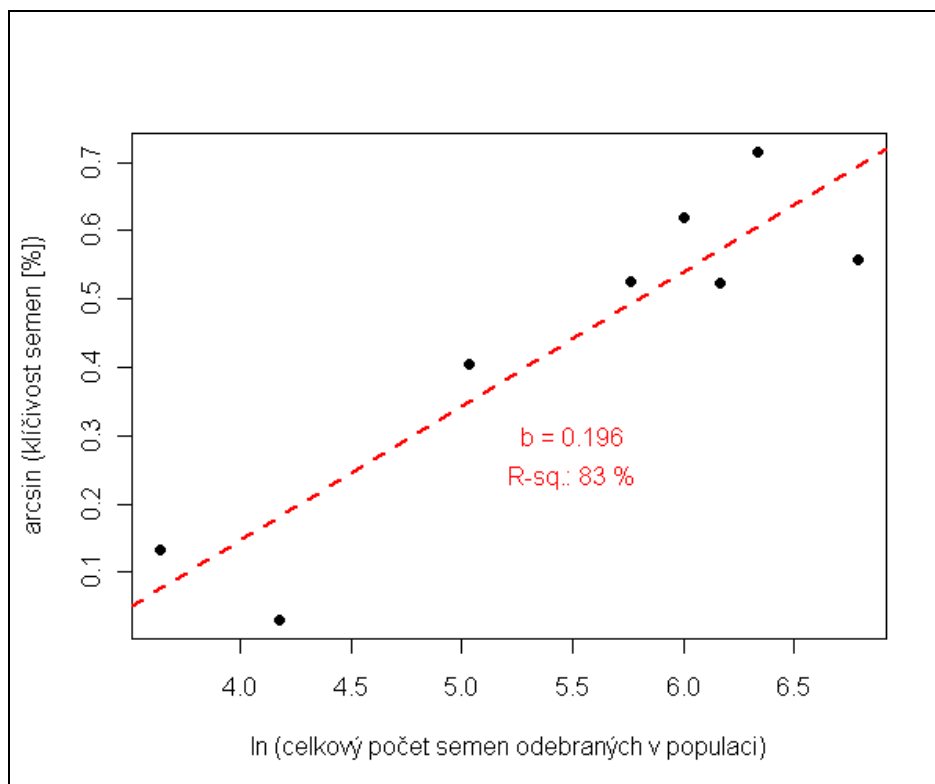
Obr. 5.5B: Relativní klíčivost diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) semen *Knautia arvensis* v závislosti na zdrojové subpopulaci, ve které byla odebrána. Číslice v názvu subpopulace odpovídá ploidní úrovni rostlin.

Vzhledem k nízkému poměru vyklíčených semen z početně malých subpopulací P2B (13,2 %) a V4B (3,1 %) byl testován i možný vliv velikosti zdrojové subpopulace na klíčivost. Jako prediktor počtu reprodukcí zdatných rostlin v subpopulaci byl zvolen přirozený logaritmus celkového počtu semen pocházejících z dané subpopulace. Tento prediktor vysvětlil v lineární regresi 83 % (adj. $R^2 = 0,80$) variability v klíčivosti semen. Relativní klíčivost byla přímo úměrná množství semen odebraných v dané subpopulaci ($b = 0,196$, $p = 0,00175$; viz obr. 5.5C). Ještě těsnější byla závislost načasování klíčení na stejném prediktoru, vysvětlující 89 % (adj. $R^2 = 0,88$) variability v načasování klíčení. Počet dní od zahájení pokusu do vyklíčení prvních semen byl nepřímo úměrný počtu semen odebraných v subpopulacích ($b = -1,94$, $p = 0,00039$; viz obr. 5.5D). Početnost zdrojových subpopulací však nevysvětlila variabilitu v T_{50} mezi subpopulacemi. Detaily použitých lineárních modelů jsou zaznamenány v tab. 5.5F.

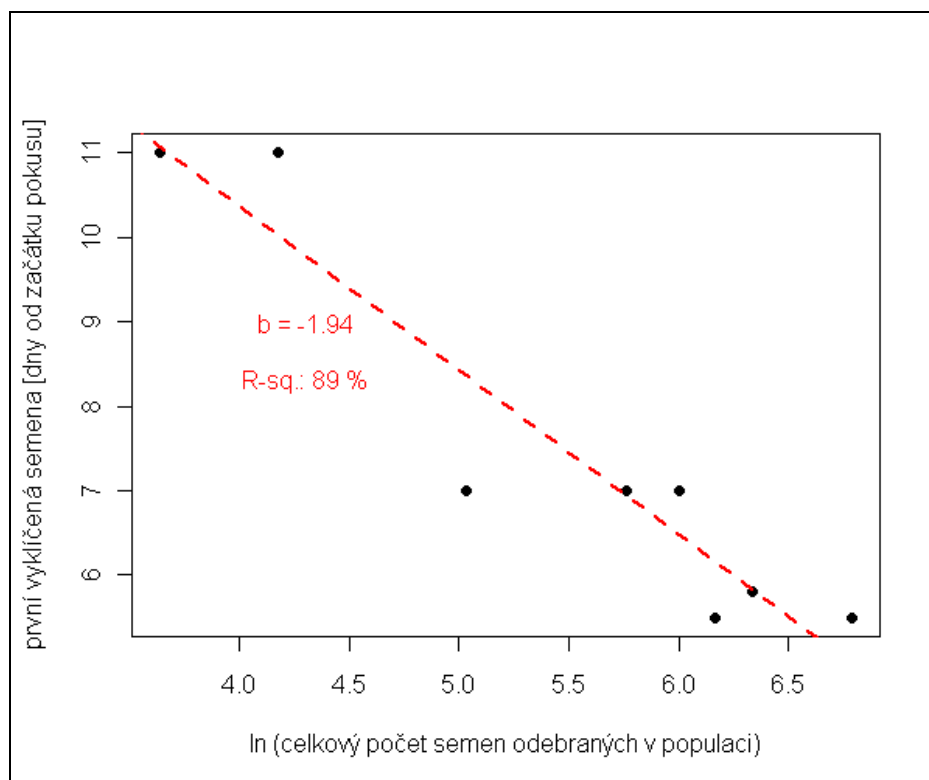
Semena z početných subpopulací *Knautia arvensis* začínala klíčit dříve a dosahovala na konci experimentu vyšší relativní klíčivosti. Situace v malých subpopulacích byla přesně opačná. Možné příčiny a důsledky těchto zjištění jsou diskutovány v kap. 6.5.

Tab. 5.5F: Souhrn tří regresních analýz závislých proměnných popisujících klíčení semen analyzovaných se stejným prediktorem velikosti zdrojové subpopulace (počet odebraných semen). Na relativní klíčivost byla aplikována arcsinová transformace a nezávislá proměnná byla v prvních dvou modelech logaritmicky transformována.

lineární regrese								
závislá proměnná	prediktor	koef. a	koef. b	t	Df	p	R^2	adj. R^2
relativní klíčivost	počet semen	-0,6387	0,196	5,348	6	0,0018	0,83	0,80
načasování klíčení	počet semen	18,131	-1,942	-7,108	6	0,0004	0,89	0,88
T_{50}	počet semen	15,473	-0,006	-1,771	6	0,1269	0,34	0,23



Obr. 5.5C: Závislost relativní klíčivosti semen (po arcsinové transformaci) na přirozeném logaritmu celkového počtu semen odebraných ve zdrojové subpopulaci (~ prediktor velikosti subpopulace).



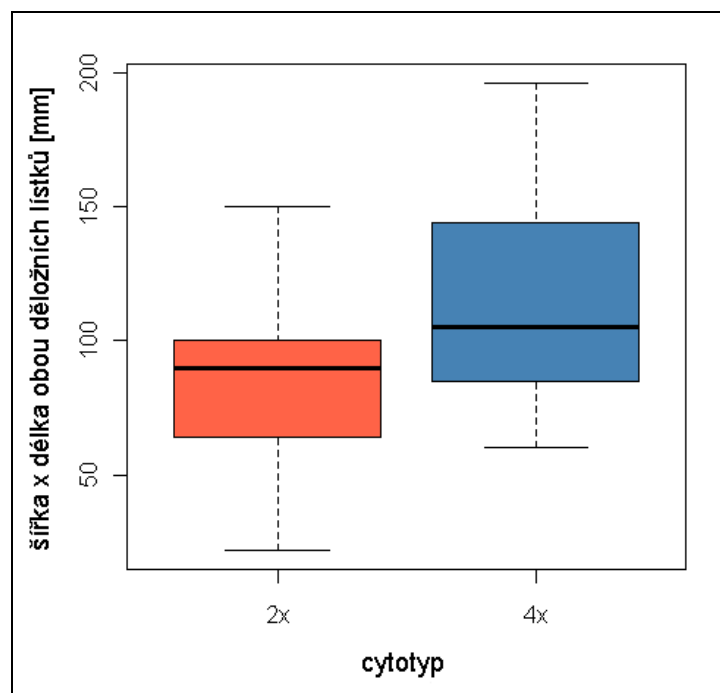
Obr. 5.5D: Závislost načasování klíčení na přirozeném logaritmu celkového počtu semen odebraných ve zdrojové subpopulaci (~ prediktor velikosti subpopulace).

5.5.2 Kompetiční experiment

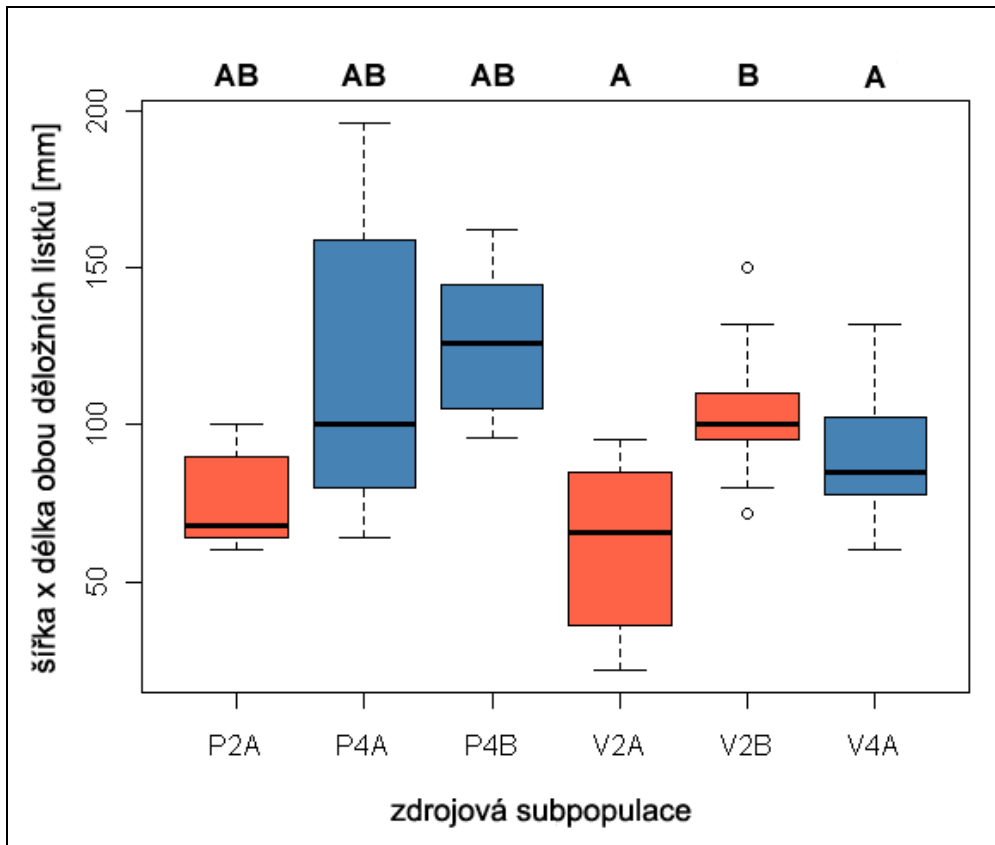
Skleníkový kompetiční experiment umožnil srovnání růstové rychlosti a zdatnosti obou cytotypů v přítomnosti a nepřítomnosti kompetitora *Agrostis capillaris*. Během 56 dnů konání pokusu byly v pravidelných intervalech na rostlinách zaznamenávány hodnoty dvou indikátorů zdatnosti: počtu listových párů a délky nejdelšího listu (tab. 10H v příloze).

Před zasazením do květináčů byly všechny semenáčky změřeny (tab. 10G v příloze). Přestože byl výběr semenáčků z Petriho misek (na kterých klíčila semena) náhodný, tetraploidní semenáčky dosahovaly v průměru větších hodnot délky ($21,8 \text{ mm} \pm 0,80$ vs. $18,4 \pm 0,61$ (průměr \pm SE)) i šířky ($5,2 \text{ mm} \pm 0,14$ vs. $4,6 \pm 0,15$ (průměr \pm SE)) děložních lístků již na začátku pokusu (obr. 5.5E). Rozdíl ve velikosti přibližné asimilační plochy děložních lístků (šířka \times délka) byl mezi cytotypy vysoce průkazný ($F_{(1,54)} = 15,63$, $p = 2,3 \times 10^{-4}$).

Značná variabilita ve velikosti děložních lístků semenáčků byla i mezi různými subpopulacemi, ze kterých pocházely nažky (obr. 5.5F). Přestože byl faktor „subpopulace“ začleněn do modelu až za faktorem „cytotyp“ (odstínění vlivu rozdílné ploidní úrovně jednotlivých zdrojových subpopulací), jeho vliv byl signifikantní ($F_{(4,54)} = 4,7127$, $p = 0,0025$). Tukeyho test mnohonásobných srovnání s 95% konfidenčním intervalem však odhalil prokazatelné rozdíly v průměrech pouze mezi dvěma páry subpopulací (V2B–V2A, V2B–V4A). Ještě před zasazením byla na semenáčcích rovněž orientačně zaznamenána délka hlavního kořene (faktor o dvou hladinách), rozdíl mezi cytotypy nebyl průkazný ($\chi^2_{(1)} = 2,092$, $p = 0,1481$; Fisherův exaktní test: $p = 0,1455$).



Obr. 5.5E: Rozdíly mezi diploidními (červeně) a tetraploidními (modře) semenáčky *Knautia arvensis* ve velikosti asimilační plochy děložních lístků. Tetraploidní semenáčky dosahovaly prokazatelně vyšších průměrných hodnot ($p < 0,001$) již na začátku experimentu.

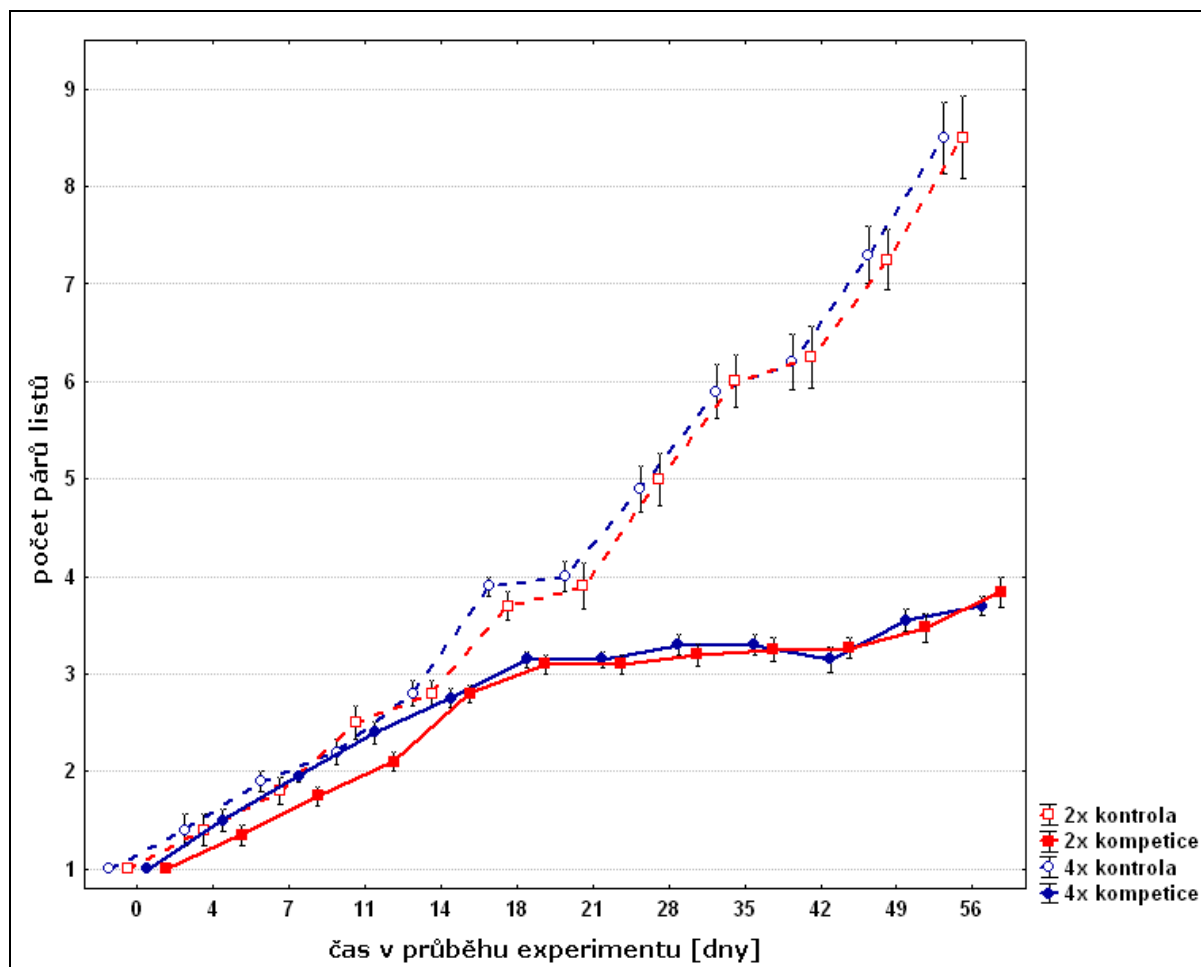


Obr. 5.5F: Velikost asimilační plochy děložních lístků semenáčků *Knautia arvensis* v závislosti na subpopulaci, ze které pocházely nažky. Diploidní subpopulace jsou zbarveny červeně, tetraploidní modře. Rozdíl mezi subpopulacemi byl signifikantní i po přednostním začlenění cytotypu do modelu (k odstínění vlivu rozdílné ploidní úrovně jednotlivých subpopulací). Subpopulace prokazatelně odlišné na hladině $\alpha = 0,05$ jsou označeny ve svrchní části grafu odlišnými písmeny.

V průběhu konání pokusu došlo k nápadnému odlišení rostlin pěstovaných s kompetitorem od rostlin v kontrolním uspořádání v **celkovém počtu párů listů** (obr. 5.5G). Rostliny v kompetici dosahovaly prokazatelně nižších hodnot tohoto znaku (tab. 5.5G; $\chi^2_{(1)} = 19,293$, $p = 1,121 \times 10^{-5}$). Rozdíl mezi cytotypy však nebyl průkazný v podobě hlavního efektu ($\chi^2_{(1)} = 0,144$, $p = 0,7044$), ani jako interakce ploidní úrovně s (ne-)přítomností kompetitora ($\chi^2_{(1)} = 0,005$, $p = 0,9444$). Detaily lineárního modelu použitého k testování závislosti jsou uvedeny v tab. 5.5H.

Tab. 5.5H: Detaily zobecněného lineárního modelu se smíšenými efekty (GLMM), který byl použit k testování závislosti počtu listových párů na ploidní úrovni a růstu v asociaci s kompetitorem.

GLMM: Poissonovo rozdělení			
závislá proměnná: počet párů listů			
faktory s pevným efektem: kompetice, ploidie			
faktory s náhodným efektem: čas, jedinec			
testováno	Df	χ^2	$p (> \chi^2)$
kompetice	1	19,293	$1,121 \times 10^{-5}$
ploidie	1	0,144	0,7044
ploidie : kompetice	1	0,005	0,9444
f. s pevným efektem (průkaznost modelu)	3	19,592	$2,062 \times 10^{-4}$

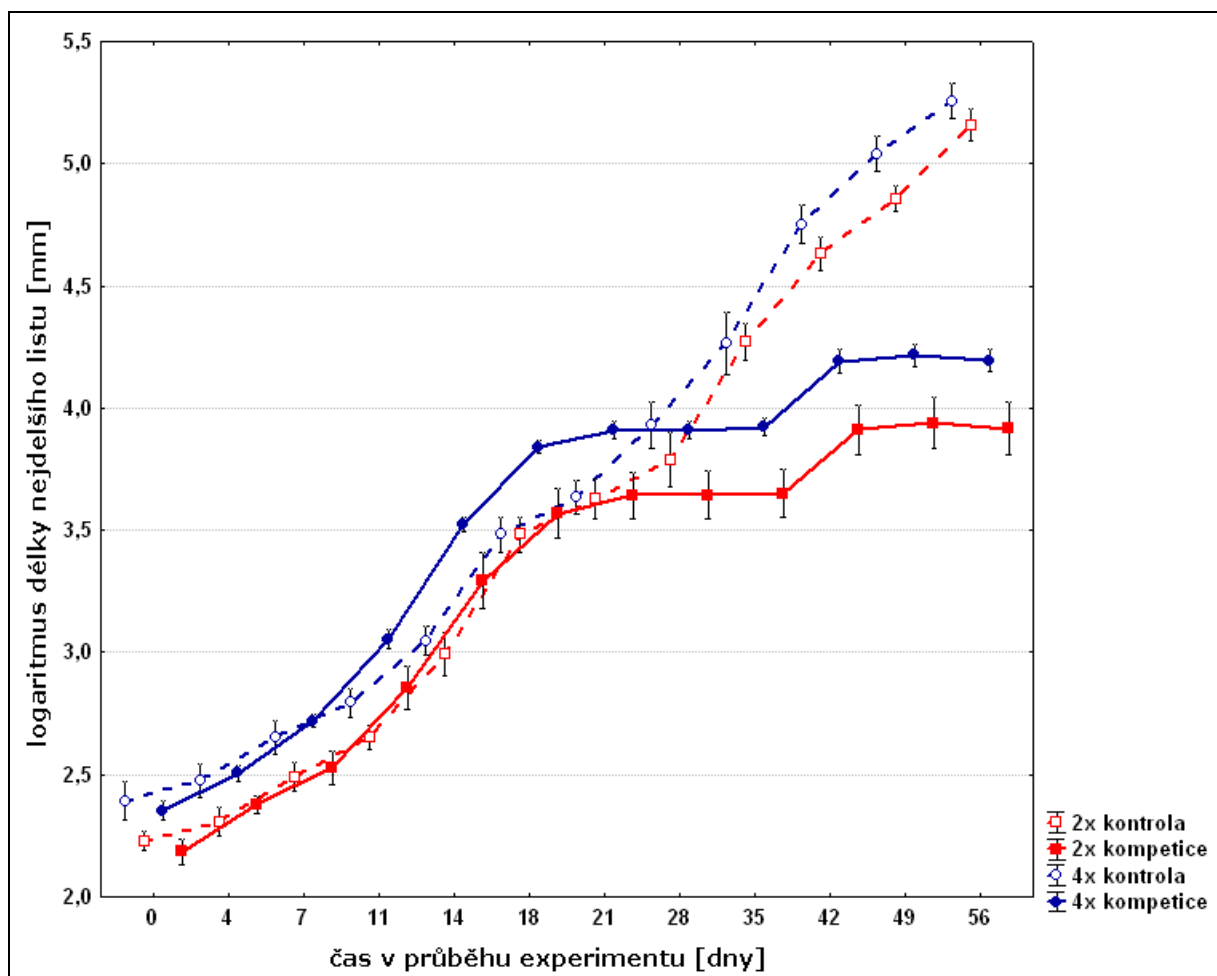


Obr. 5.5G: Průměrný počet párů listů diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* kultivovaných buď v asociaci s kompetitorem (plná čára) nebo samostatně (čárkovaně). Pro všechny intervaly v průběhu trvání experimentu jsou znázorněny průměrné hodnoty \pm SE.

(Ne-)přítomnost kompetitora při kultivaci rostlin měla rovněž značný vliv na **délku nejdelších listů**. Rostliny pěstované v porostu *Agrostis* dosahovaly v první polovině experimentu větších hodnot délky nejdelších listů, zatímco ve druhé polovině experimentu byl patrný nápadný nárůst délky nejdelších listů u rostlin z kontrol (obr. 5.5H). I v případě délky nejdelších listů byl vliv přítomnosti kompetitora prokazatelný ($\chi^2_{(1)} = 11,908$, $p = 5,589 \times 10^{-4}$, tab. 5.5I). Tetraploidní rostliny dosahovaly v obou experimentálních uspořádáních prokazatelně vyšších průměrných hodnot délky nejdelších listů ($\chi^2_{(1)} = 11,594$, $p = 6,615 \times 10^{-4}$; tab. 5.5G), a to téměř ve všech časových intervalech konání pokusu (obr. 5.5H). Interakce mezi ploidií a pokusným uspořádáním nebyla signifikantní ($\chi^2_{(1)} = 0,562$, $p = 0,4535$).

Tab. 5.5I: Detaily lineárního modelu se smíšenými efekty (LME) použitého k testování závislosti přirozeného logaritmu délky nejdelšího listu na ploidní úrovni a růstu v asociaci s kompetitorem.

LME: normální rozdělení			
závislá proměnná: délka nejdelšího listu			
faktory s pevnými efekty: kompetice, ploidie			
faktory s náhodnými efekty: čas, jedinec			
testováno	Df	χ^2	p ($> \chi^2$)
kompetice	1	11,908	$5,589 \times 10^{-4}$
ploidie	1	11,594	$6,615 \times 10^{-4}$
ploidie : kompetice	1	0,562	0,4535
f. s pevnými efekty (průkaznost modelu)	3	21,352	$8,894 \times 10^{-5}$



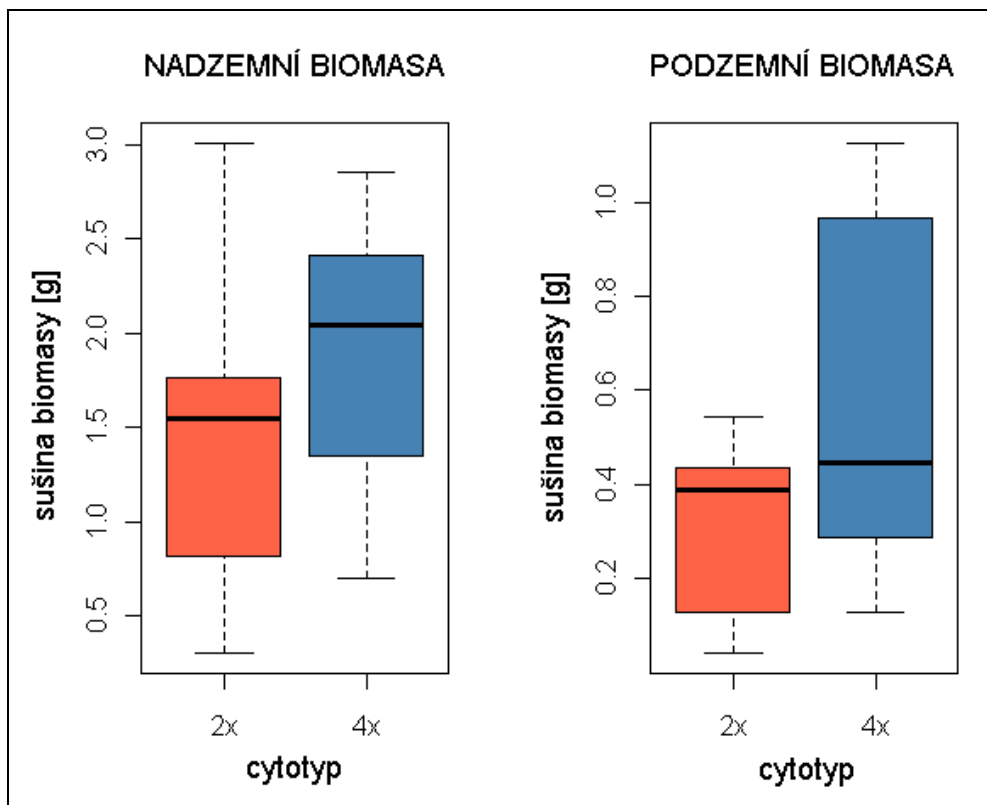
Obr. 5.5H: Přirozený logaritmus průměrných hodnot délky nejdelšího listu diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) jedinců *Knautia arvensis* kultivovaných buď v asociaci s kompetitorem (plná čára) nebo samostatně (čárkovaně). Pro všechny intervaly v průběhu trvání experimentu jsou znázorněny průměrné hodnoty \pm SE.

Tab. 5.5G: Souhrn průměrných hodnot (\pm středních chyb) indikátorů zdatnosti rostlin po 49 dnech kultivace doplněných hodnotami sušené biomasy z konce competičního experimentu (po 56 dnech). Tučně je u každého znaku zvýrazněna vyšší průměrná hodnota ve srovnání di- a tetraploidů.

	kontrola		asociace s kompetitorem	
	2x průměr \pm SE	4x průměr \pm SE	2x průměr \pm SE	4x průměr \pm SE
délka nejdelšího listu [mm]	129,9 \pm 6,95	158,1 \pm 10,68	55,7 \pm 4,51	69,1 \pm 3,02
počet párů listů	7,25 \pm 0,313	7,30 \pm 0,300	3,47 \pm 0,140	3,55 \pm 0,114
nadzemní biomasa [g]	1,485 \pm 0,251	1,904 \pm 0,210	0,028 \pm 0,004	0,029 \pm 0,003
podzemní biomasa [g]	0,307 \pm 0,056	0,543 \pm 0,111	-	-

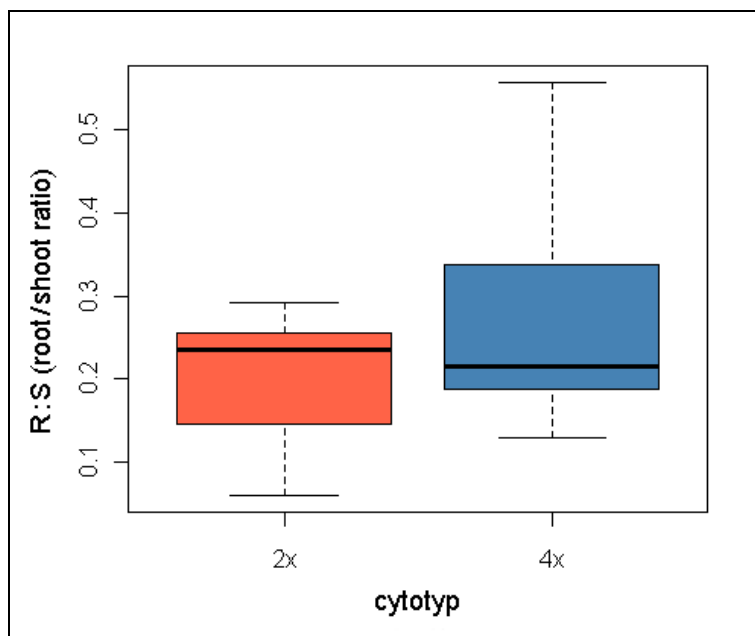
Na konci experimentu byly rostliny sklizeny, usušeny a zváženy (hodnoty v tab. 10I v příloze). Délka nejdelšího listu rostlin v předposledním intervalu (49. den kultivace) silně korelovala s nadzemní biomasou rostlin usušených po skončení experimentu ($r_s = 0,925$, $R^2 = 0,86$, $S = 2314,7$, $p < 2,2 \times 10^{-16}$). Tato skutečnost svědčí o tom, že délka nejdelšího listu rostlin (viz model v tab. 5.5I) může být považována za spolehlivý prediktor nadzemní biomasy a potažmo i zdatnosti rostlin.

Údaje o biomase podzemních částí byly k dispozici jen pro rostliny z kontrolního uspořádání (viz kap. 4.5.2). Srovnáním nadzemní a podzemní biomasy rostlin z kontrol byly v obou případech patrné vyšší průměrné hodnoty tetraploidních jedinců (tab. 5.5G, obr. 5.5I). Tento rozdíl mezi cytotypy však nebyl v případě nadzemní ($F_{(1, 18)} = 1,6389$, $p = 0,2167$) ani podzemní biomasy prokazatelný ($F_{(1, 18)} = 3,5648$, $p = 0,0752$). K dispozici bylo pouze velmi omezené množství pozorování (20).



Obr. 5.5I: Rozložení hodnot nadzemní (vlevo) a podzemní (vpravo) sušené biomasy mezi diploidními (červeně) a tetraploidními (modře) jedinci *Knautia arvensis*. Data byla získána po skončení competičního experimentu usušením sledovaných rostlin.

Korelace hodnot nadzemní a podzemní biomasy byla relativně nízká ($r = 0,6293$, $R^2 = 0,40$, $t_{(18)} = 3,44$, $p = 0,003$). Zajímavé však bylo srovnání poměru podzemní a nadzemní biomasy (tzv. *root / shoot ratio*, zkr. R:S) mezi diploidními a tetraploidními rostlinami (obr. 5.5J). Tetraploidní rostliny dosahovaly vyšších hodnot R:S ($0,275 \pm 0,045$ (průměr \pm SE)) oproti diploidním rostlinám ($0,207 \pm 0,024$ (průměr \pm SE)). Rozdíl mezi cytotypy však nebyl průkazný ($F_{(1, 18)} = 1,62$, $p = 0,219$), patrně opět vlivem nízkého počtu pozorování (20).



Obr. 5.5J: Poměr hmotnosti podzemní a nadzemní biomasy v sušeném stavu, neboli root / shoot ratio. Rozdíl mezi diploidními (červeně) a tetraploidními (modře) rostlinami však není průkazný.

6. Diskuze

Kapitola je pro snazší orientaci rozdělena do pěti bodů, jež odráží uspořádání otázek kladených do diplomové práce (kap. 2).

6.1 Distribuce cytotypů v zóně jejich primárního kontaktu

Pět let probíhající *screening* umožnil detailně zdokumentovat distribuci di- a tetraploidního cytotypu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* na hadcovém tělese mezi obcemi Mnichov a Prameny. Kontaktní zóna mezi cytotypy má primární charakter (*sensu* Petit et al. 1999), protože provedené genetické analýzy dokládají, že tetraploidní rostliny vznikly z přítomné diploidní rasy (Kolář et al. 2012). Vznik nových autopolyloidů bývá zpravidla vzácnou událostí (Ramsey et Schemske 1998), je proto zřejmé, že počet tetraploidů byl v raných fázích po jejich vzniku velmi nízký. Výsledky současného cytotypového průzkumu však poukázaly na více než pětinašobnou převahu tetraploidních subpopulací nad diploidními. Diploidní subpopulace navíc nebyly v území rozmístěny náhodně, ale shloučeny do tří ostrůvkovitých výskytů obklopených ze všech stran převládajícími tetraploidními subpopulacemi. Tyto „ostrůvky“ by mohly představovat reliktní zbytky dříve souvislejšího rozšíření diploidů na hadcovém tělese. Současný distribuční *pattern* tak nasvědčuje expanzi tetraploidního cytotypu na hadcovém tělese. Za možné příčiny tetraploidní expanze lze považovat rozdíly v biologických vlastnostech cytotypů (náplň této práce), případně změny v historickém způsobu hospodaření na lokalitě (obr. 10K v příloze, bude předmětem dalšího studia).

Izolovaný výskyt jedné diploidní a dvou cytotypově smíšených subpopulací mimo „diploidní ostrůvky“ je možné vysvětlit následnými výsadky diploidních rostlin do oblastí s ustavenou převahou tetraploidů, nebo skutečností, že se jedná o reliktní populace po značné početní redukci. Možnost jejich zavlečení podporuje i charakter osidlovaných biotopů (bezprostřední okraj užívané lesní cesty, plochy bývalého vojenského újezdu Prameny). Pro myrmekochorní druhy je však typické šíření semen především na krátké vzdálenosti několika metrů (Gomez et Espadaler 1998). Alternativu, že se jedná o reliktní zbytky souvislejších diploidních porostů, nelze však bez aplikace molekulárně biologických metod testovat.

Zajímavý je rovněž výskyt dvou minoritních cytotypů (triploid, hexaploid) odhalených během průzkumu. V obou případech se jednalo pouze o jednu rostlinu mezi 4 778 celkem analyzovanými jedinci (0,2 ‰). Triploidní rostlina pocházela z diploidní subpopulace, hexaploidní rostlina z tetraploidní plochy ve smíšené subpopulaci. Je pravděpodobné, že ke vzniku minoritních cytotypů došlo v obou případech splynutím redukované a neredukované gamety ($n + 2n$), a obě rodičovské rostliny měly stejnou ploidní úroveň. Vznik minoritních cytotypů touto cestou byl demonstrován např. v diploidních populacích druhu *Anthoxanthum alpinum* (Bretagnolle 2001). Jedná se o jeden ze tří doposud zdokumentovaných výskytů triploidních rostlin v rámci *Knautia arvensis* agg. (Kolář et al. 2009) a o patrně první záznam hexaploida u *Knautia arvensis* s. str.

Absence triploidních jedinců v zóně na pomezí diploidních a tetraploidních subpopulací, i mezi 1 292 analyzovanými jedinci a 169 semeny přímo z cytotypově smíšených subpopulací svědčí o silných reprodukčních bariérách mezi diploidy a tetraploidy. Jediným dokladem hybridizace mezi cytotypy bylo jedno triploidní semeno odhalené na tetraploidní mateřské rostlině během předchozího studia (Kolář et al. 2009). Na praktickou nepřekonatelnost reprodukčních bariér mezi di- a tetraploidy v rámci rodu *Knautia* již dříve poukázaly hybridizační experimenty (Breton Sintés 1974, Ehrendorfer 1962). Tato skutečnost významně ovlivňuje možnosti genového toku mezi cytotypy. Životaschopnost a alespoň částečná fertilita triploidních jedinců jsou totiž nezbytnými

podmínkami, aby mohlo ke genovému toku mezi diploidy a tetraploidy docházet v obou směrech (Husband 2004). Nelze však vyloučit jednosměrný genový tok z diploidních populací do tetraploidních prostřednictvím produkce neredukovaných gamet. O skutečnosti, že ve studovaných populacích k produkci neredukovaných gamet dochází, svědčí výše zmíněný výskyt dvou minoritních cytotypů. Značně omezená životaschopnost triploidních jedinců (tzv. *triploid block*) je udávána i z jiných kontaktních zón mezi diploidy a tetraploidy, např. u *Plantago media*, kde byla ve smíšených populacích potvrzena i nízká míra genového toku mezi cytotypy (van Dijk et Bakx-Schotman 1997).

6.2 Stanovištní preference cytotypů

Stanovištní preference diploidních a tetraploidních rostlin *Knautia arvensis* byly srovnány na dvou prostorových škálách – na úrovni cytotypově uniformních subpopulací v primární kontaktní zóně a na úrovni jedinců v cytotypově smíšených subpopulacích.

Diploidní a tetraploidní subpopulace se v rámci kontaktní zóny nelišily vegetací osidlovaných stanovišť, rozdíly nebyly patrné ani v dalších charakteristikách odvozených z fytoecologických snímků (průměry Ellenbergových indikačních hodnot, celkové pokryvnosti vegetačních pater). Zajímavým trendem bylo, že snímky z tetraploidních subpopulací obsahovaly v průměru o 2 druhy více, než snímky z diploidních subpopulací. Tento rozdíl však byl signifikantní pouze na hladině významnosti $\alpha = 0,1$ ($F_{(1, 25)} = 3,28$, $p = 0,082$). Jednou z možných příčin by mohla být častější vazba tetraploidů na druhově bohatší stanoviště (ekotony, fragmenty reliktních hadcových borů), rozdíl mezi průměry je však příliš nízký a výsledky ordinačních analýz tuto možnost nepodpořily. Síla jednorozměrných testů (např. právě počtu druhů ve snímcích) mohla být nízká v důsledku malého počtu pořízených fytoecologických snímků (27). Při jejich pořizování jsem však byl limitován celkovým počtem diploidních subpopulací (byly vybrány všechny existující subpopulace a k nim srovnatelný počet blízkých tetraploidních subpopulací). Domnívám se proto, že i takto nízký počet fytoecologických snímků je dostatečně reprezentativním, a vzhledem k použité strategii volby vhodných subpopulací (viz kap. 4.2) jen málo zatíženým *pseudoreplikacemi*.

Analýza vegetace v bezprostřední blízkosti di- a tetraploidních jedinců ze dvou cytotypově smíšených subpopulací vedla k opačným závěrům než srovnání na úrovni celé kontaktní zóny. V obou vytyčených plochách byly v redundanční analýze (RDA) potvrzeny signifikantní rozdíly v druhovém složení vegetace obklopující rostliny diploidního a tetraploidního cytotypu. Je však pravděpodobné, že situace na nejmenším prostorovém měřítku je pouhým artefaktem. Ve všech cytotypově smíšených subpopulacích byly během studia potvrzeny pozitivní prostorové autokorelace jedinců stejné ploidní úrovně a zároveň negativní korelace výskytu di- a tetraploidních jedinců (viz kap. 5.3). Shlukovitost a prostorová izolace cytotypů je na obou trvalých plochách dobře patrná (obr. 5.3C, obr. 5.3D). Libovolný gradient prostředí, který bude procházet napříč kontaktem cytotypů ve smíšené subpopulaci, a jehož intenzita bude dostatečná ke změně pokryvnosti / druhového složení vegetace může signifikantně korelovat s **lokální** distribucí cytotypů. Určitým nepřímým důkazem tohoto tvrzení jsou asociace mezi některými druhy a ploidní úrovní patrné v ordinačních diagramech RDA (obr. 5.2G, obr. 5.2I): na ploše M1 i M2 se některé druhy vyskytují častěji ve společnosti diploidních jedinců *Knautia* (*Campanula rotundifolia*, *Cerastium alsinifolium*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis capillaris*, *Hylocomium splendens*), žádný z nich však diploidy nedoprovází na obou plochách zároveň. Druh *Cerastium alsinifolium* svým výskytem dokonce na ploše M1 koreluje s diploidy a na ploše M2 naopak s tetraploidy. Absence konzistentních rozdílů ve stanovištních nárocích cytotypů na malé škále byla rovněž patrná na výstupech analýzy hlavních komponent (PCA) z obou smíšených subpopulací. Vegetace

diploidních rostlin z plochy M1 spadala do variability vegetace mikrostanovišť osídlených rostlinami tetraploidního cytotypu (obr. 5.2F). Na ordinačním diagramu z plochy M2 byla patrná separace vegetace di- a tetraploidních jedinců, ta však byla do značné míry podmíněna prostorovou izolací cytotypů v ploše (obr. 5.3D) a některé z diploidních rostlin byly přesto obklopeny vegetací stejného charakteru jako tetraploidní rostliny. Přestože zmíněné mikrostanovištní rozdíly nemusí ovlivňovat koexistenci cytotypů na lokalitě, i mírná stanovištní heterogenita v trvalých plochách pro sběr dat o zdatnosti a demografii mohla zkreslit srovnání diploidních a tetraploidních jedinců. Omezený počet cytotypově smíšených subpopulací a všudypřítomná mikrostanovištní heterogenita však neumožnila vhodnější výběr studovaných subpopulací.

Srovnáním biotopových nároků cytotypů na více než jedné prostorové škále byla doposud v publikovaných pracích věnována jen malá pozornost (např. u *Senecio carniolicus* (Hülber et al. 2009, Sonnleitner 2010), *Allium oleraceum* (Duchoslav et al. 2010, Šafářová et al. 2010)). Zmíněné závěry přitom svědčí o tom, že volba správné prostorové škály může mít zásadní význam.

Rozdíly mezi cytotypy v charakteru osídlovaných biotopů byly zaznamenány v mnoha polyploidních komplexech a byl jim přikládán značný význam pro stabilizaci koexistence cytotypů (Levin 1983, Levin 2002). Situace u *Knautia arvensis* však svědčí o pravděpodobné absenci rozdílů ve stanovištních požadavcích di- a tetraploidů. Sympatrický výskyt obou cytotypů tak zřejmě nebude udržován jejich vazbou na odlišné typy biotopů. Rozdíly ve stanovištních preferencích cytotypů nebyly odhaleny ani u *Andropogon gerardii* (Keeler et Davis 1999) a *Solidago altissima* (Halverson et al. 2008), a to navzdory častému výskytu cytotypově smíšených populací. Lze však spekulovat, že příspěvek biotopové separace k udržování koexistence cytotypů by mohl být někdy přeceňován. Identifikované odlišnosti mezi cytotypy v charakteru osídlených biotopů totiž nemusí odrážet rozdíly v jejich stanovištních preferencích, ale např. pouze odlišnou kolonizační historii cytotypů na lokalitě.

6.3 Rozmístění di- a tetraploidů v rámci cytotypově smíšených subpopulací

Ve čtyřech cytotypově smíšených subpopulacích byly vytyčeny přímo na kontaktu obou cytotypů trvalé plochy k zachycení distribuce di- a tetraploidních jedinců. Přestože se jednotlivé plochy značně lišily jak v celkovém počtu přítomných jedinců, tak i v poměru diploidů a tetraploidů, tyto rozdíly byly do značné míry arbitrární a závisely na subjektivním vymezení jednotlivých ploch. Obdobně rozdíly v poměrném zastoupení jedinců z různých kategorií životního cyklu *Knautia arvensis* mezi vzájemně prostorově izolovanými plochami bylo možné připsat spíše odlišným stanovištním podmínkám (např. nejnižší zastoupení kvetoucích jedinců na ploše M3 bylo pravděpodobně podmíněno značným zápojem stromového patra).

Zajímavé výsledky však poskytlo srovnání poměrného zastoupení diploidních a tetraploidních kohort v rámci jednotlivých trvalých ploch. Ve třech trvalých plochách se přítomní di- a tetraploidi signifikantně lišili relativním zastoupením jedinců v jednotlivých fázích životního cyklu. Jedinci z různých kohort přitom mají odlišnou pravděpodobnost přežívání (tab. 5.4A) i zdatnost (rozdíly v počtu a délce listů, viz kap. 5.4.2). Jiné poměrné zastoupení kohort by tak mohlo poukázat na rozdílné perspektivy diploidů a tetraploidů ve smíšené subpopulaci. Mohlo by se tak jednat o první indicii naznačující, že koexistence cytotypů ve smíšených subpopulacích není u *Knautia arvensis* dlouhodobě stabilní. Situace na jednotlivých trvalých plochách je navíc značně kontrastní (obr. 5.3B), takže by zřejmě na některých z nich vymizel diploidní a na jiných tetraploidní cytotyp. O nestabilitě koexistence cytotypů však nelze rozhodnout pouze na základě rozdílného poměrného

zastoupení kohort. Cytotypy se totiž v trvalých plochách značně liší svou početností (obr. 5.3A) a prokazatelné rozdíly ve zdatnosti di- a tetraploidních jedinců (kap. 5.4.2, kap. 5.5.2) mohou částečně kompenzovat relativní četnost kohort. Při (mikro-)vegetačním průzkumu dvou z těchto ploch byly identifikovány jisté rozdíly v asociacích di- a tetraploidů s doprovodnými druhy (viz kap. 5.2.2). Nelze tak ani vyloučit, že k rozdílným poměrům kohort přispěla odlišnost mikrostanovišť osídlených diploidy a tetraploidy. Všechny plochy přitom byly vybírány s ohledem na maximální mikrostanovištní homogenitu.

Metodami prostorové statistiky byla ve všech pokusných plochách prokázána pozitivní prostorová autokorelace jedinců stejné ploidní úrovně a zároveň negativní korelace mezi výskytem diploidů a tetraploidů. Diploidní a tetraploidní rostliny tak často tvoří cytotypově uniformní shluky, a přestože jedinci různých cytotypů rostou nezávisle v bezprostřední prostorové blízkosti, je plocha jejich vzájemného mísení značně omezená. Prostorová separace jedinců odlišných ploidních úrovní v cytotypově smíšených populacích byla zaznamenána v celé řadě studií (např. Šafářová et al. 2010, Trávníček et al. 2011a). Mezi nejčastěji udávané příčiny jejího vzniku patří především odlišnosti ve stanovištních preferencích cytotypů (Lumaret et al. 1987, Hülber et al. 2009), převládající klonální množení (Keeler 2004), omezená disperze semen (Baack 2005), nebo selekce proti heteroploidním hybridům (van Dijk et al. 1992, Hardy et al. 2000). V případě *Knautia arvensis* by se mohlo na udržování separace cytotypů v prostoru podílet převládající vegetativní rozmnožování a omezená disperze semen v kombinaci s jejich nízkou klíčivostí v přirozených podmínkách (viz kap. 5.4.1 a 5.4.3). Vzhledem k již zmíněným mikrostanovištním rozdílům v druhových spektrech doprovodných druhů mezi cytotypy nelze vyloučit ani určitý vliv odlišnosti ve stanovištních preferencích. Domnívám se však (na základě argumentů již shrnutých v kap. 6.2), že jejich příspěvek nebude značný.

Pokud by koexistence cytotypů nebyla dlouhodobě stabilní a na lokalitách probíhalo postupné kompetiční vyloučení jednoho z nich, na základě dostupných distribučních dat by patrně probíhalo prostřednictvím pozvolného frontálního posunu rostlin jednoho z cytotypů mezi rostliny cytotypu druhého. Přímou na kontaktu rostlin obou cytotypů by v tomto případě bylo možné předpokládat zvýšenou kompetici mezi diploidy a tetraploidy. Pro každou rostlinu v trvalé ploše M1 byla vypočtena vzdálenost k nejbližšímu jedinci druhého cytotypu. Rostliny, které během následujícího roku uhynuly, nedosahovaly signifikantně nižších hodnot této vzdálenosti než rostliny přeživší (obr. 5.4C). Na bezprostředním kontaktu cytotypů tak nebyla prokázána zvýšená mortalita.

Opakované sledování distribuce jedinců po více sezón je nejspolehlivější metodou k odhalení prostorového posunu kontaktních (hybridních) zón (Buggs 2007). Keeler (2004) tímto způsobem demonstrovala, že v cytotypově smíšených populacích druhu *Andropogon gerardii* nedošlo během čtyřletého pozorování k ústupu ani jednoho z cytotypů. Původně plánované zachycení distribuce cytotypů *Knautia arvensis* ve všech vytyčených trvalých plochách po dvou letech však bylo odloženo, protože každoroční sběr demografických dat v experimentálních plochách odhalil jen minimální prostorové změny. Inovativním metodickým přístupem aplikovaným během studia distribuce cytotypů ve smíšených subpopulacích bylo rozdělení jedinců do arbitrárně definovaných kategorií životního cyklu. Tento postup umožnil kromě cytotypové variability hodnotit i rozdílné velikostní / věkové rozložení cytotypů v populaci.

6.4 Populační dynamika a zdatnost cytotypů ve smíšených subpopulacích

Sběr demografických dat v trvalých plochách byl omezen pouze na 3 roky (= 2 přechody). Značnou komplikací představoval převládající vznik nových jedinců obrážením z oddenků skrytých v substrátu. Kvůli této skutečnosti nebylo možné stanovit relativní příspěvek rostlin z jednotlivých

kohort k tvorbě nových rostlin (což bránilo projekci matice v čase). Prezentovány proto byly pouze pilotní výsledky.

Předběžná analýza dat odhalila, že u rostlin obou ploidních úrovní jsou nejčastějšími typy přechodů setrvání jedinců ve stejných kohortách nebo jejich přechod do kohort vyšších. Testování odlišností mezi cytotypy bylo založeno na srovnání relativních četností pěti skupin přechodů sloučených dle jejich vlivu („natalita“, „růst“, „přežívání“, „zmenšení“, „mortalita“). Diploidní rostliny měly prokazatelně vyšší relativní zastoupení přechodů spojených s meziročním setrváváním jedinců ve stejných kohortách („přežívání“) a vznikem nových jedinců („natalita“), zatímco u tetraploidních rostlin jedinci prokazatelně častěji přecházeli do vyšších kohort („růst“). Výsledky uvedených testů (kap. 5.4.1) je však nezbytné brát pouze pro orientaci. Jednotlivé přechody totiž na sobě nebyly nezávislé, některé z popisovaných odlišností mohly být navíc podmíněny rozdíly v relativním zastoupení jedinců v kohortách na studovaných plochách (M1 a M2).

Již pilotní studium populační dynamiky druhu odhalilo značný nepoměr v míře generativní a vegetativní reprodukce. Během tří let sběru dat bylo v trvalých plochách zaznamenáno celkem 210 nových rostlin, mezi nimi však pouze 14 semenáčků (6,7 %). Převládající vznik nových jedinců obrážením z oddenků (93,3 %) svědčí o značném významu vegetativní reprodukce. Sběr demografických dat však probíhal na úrovni jedinců (tj. v některých případech více sloučených růžic). Lze tedy předpokládat, že na úrovni jednotlivých růžic by poměrný příspěvek vegetativní reprodukce ještě vzrostl. U taxonu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* upozornil na zvýšenou tvorbu postranních růžic a jejich vytrvalost přes vegetační sezónu již Štěpánek (1979). Existence latentních oddenků skrytých v substrátu by mohla naznačovat i potenciální dlouhověkost studovaného taxonu. Početnost subpopulací obou cytotypů v průběhu tří let studia mírně kolísala, průměrem byl mírný nárůst velikosti populace o 1–2 %. Vzhledem k biologickým vlastnostem druhu i charakteru osídlených stanovišť lze alespoň u některých populací *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* předpovídat populační dynamiku typu „zbytkových populací“ (*remnant populations*; Eriksson 1996). Nízká efektivita pohlavního rozmnožování a značná vytrvalost jsou vlastnosti běžné mezi taxony s reliktním rozšířením (Picó et Riba 2002, García 2008).

Velmi přínosné by bylo diskutovat jednotlivé mechanismy bránící generativní reprodukci. V průměru jen 16 % jedinců z kohorty kvetoucích disponovalo v době srpnové návštěvy lokality vyvinutými nažkami. Vzhledem k průběžnému kvetení a plození rostlin v průběhu několika měsíců bude však tento odhad pravděpodobně značně podhodnocený. Průměrné počty vyvinutých nažek na plodících rostlinách z trvalých ploch se pohybovaly v rozmezí 10–20 ks / jedinec (tab. 5.4H). Pozorování v terénu rovněž svědčila o značném negativním vlivu vegetačního zápoje (především mechového pokryvu) na možnost vyklíčení semen / uchycení vzniklých semenáčků. Všechny semenáčky identifikované během sběru demografických dat se nacházely na ploškách s narušenou vegetací (*gaps*). Klíčivost semen obou cytotypů experimentálně stanovená na obdobných narušených ploškách v okolí trvalých ploch přitom činila pouhá 3 % (viz kap. 5.4.3). Analýzou hlavních komponent bylo ověřeno, že se vegetace výsevových plošek nelišila od vegetace, ve které rostli jedinci *Knautia* v přilehlé trvalé ploše (obr. 10I, 10J v příloze). Jedním z důvodů snížené plodnosti rostlin mohla být rovněž gynodiecie, která je u *Knautia arvensis* udávaná (Ehrendorfer 1962, Larsson 2005). Nízké poměrné zastoupení hermafroditů (podmíněné např. demografickou stochasticitou) oproti funkčně samičím jedincům by mohlo vést ke značným limitacím v dostupnosti pylu na subpopulační úrovni. Štěpánek (1979) však v populacích diploidů *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* z jiných hadcových těles našel pouze oboupohlavné rostliny. Při pozorováních v terénu byly ojediněle nalezeny i rostliny s malým počtem

květů ve strboulech a značnou redukcí okrajových paprskujících květů (udávané znaky samičích morf; Štěpánek 1979), avšak redukce andrecea u nich nebyla patrná. Zhodnocení výskytu gynodiecie ve studovaných populacích vyžaduje další studium, cílené mj. na analýzy životaschopnosti pylu vitálními barvením. Fertilitu rostlin by mohla do značné míry ovlivnit i dostupnost opylovačů v konkrétních sezónách a jejich chování. Tato možnost však nebyla studována. Úspěšnému pohlavnímu rozmnožování rostlin tak pravděpodobně brání současně více faktorů zároveň. Lze spekulovat, že největší vliv má frekvence mikrostanovišť vhodných ke klíčení (*gaps*) a nízká klíčivost semen. Zvýšená frekvence disturbancí na stanovišti by v takovém případě mohla přispívat k větší efektivitě sexuálního rozmnožování.

Sběr dat byl prováděn v cytotypově smíšených subpopulacích, kde rostly diploidní a tetraploidní rostliny v bezprostřední prostorové blízkosti. Jednou z možných příčin omezeného generativního rozmnožování by tak mohl být i přenos pylu mezi cytotypy. Vzhledem k nápadné prostorové separaci cytotypů v trvalých plochách (viz kap. 5.3) lze však předpokládat, že bude častěji docházet k přenosu pylu mezi jedinci stejné ploidní úrovně (*assortative mating*). Přestože mezi 169 cytometricky analyzovanými semeny z obou trvalých ploch nebyl odhalen ani jeden triploid, nelze vyloučit, že splynutí gamet vede k aborci semen a následnému snížení počtu vyvinutých nažek. Pro pilotní test této možnosti byla vypočtena vzdálenost všech plodících rostlin z plochy M1 od nejbližšího jedince s vyvinutou lodyhou (potenciální donor pylu), který náleží k druhému cytotypu. U rostlin nacházejících se blízko k potenciálním donorům pylu druhého cytotypu však nedošlo k prokazatelné redukci průměrného počtu nažek ve strboulu ($R^2 = 0,06$, $p = 0,25$; viz kap. 5.4.2). Na základě terénních pozorování rovněž nebyla produkce semen v cytotypově smíšených subpopulacích nápadně nižší než v cytotypově uniformních subpopulacích osidlujících obdobný typ biotopu. Domnívám se proto, že přenosy pylu mezi cytotypy nebudou hlavní příčinou omezené pohlavní reprodukce rostlin. Tato skutečnost má rovněž značný dopad na míru stability koexistence diploidů s tetraploidy. Reprodukční interakce mezi cytotypy vedoucí k produkci potomstva omezené životaschopnosti (*minority cytotype disadvantage*) jsou považovány za jeden z nejdůležitějších faktorů bránících dlouhodobému sympatrickému výskytu cytotypů ve smíšených populacích (Husband 2000). Vzhledem k omezenému příspěvku pohlavního rozmnožování k zachování studovaných di- i tetraploidních subpopulací je pravděpodobné, že proces „*minority cytotype disadvantage*“ nepůsobí s dostatečnou intenzitou, aby ohrozil stabilitu koexistence obou cytotypů.

Bezprostřední prostorová blízkost diploidních a tetraploidních jedinců v cytotypově smíšených subpopulacích byla využita ke srovnání základních charakteristik vegetativní i reprodukční zdatnosti cytotypů v co nejpodobnějších podmínkách. Tento způsob hodnocení rozdílů mezi cytotypy však navzdory svým výhodám nebyl doposud běžně aplikován (výjimkou např. Kim et al. 2012).

Rostliny byly sledovány na dvou trvalých plochách, a byly u nich zaznamenávány hodnoty šesti znaků. V délce nejdelšího listu byla u jedinců z plochy M2 prokázána interakce mezi ploidní úrovní a kategorií životního cyklu. Tetraploidní kvetoucí rostliny dosahovaly vyšších průměrných hodnot tohoto znaku než kvetoucí diploidi (88,6 mm vs. 74,5 mm; tab. 5.4E), rozdíly mezi jedinci zbylých kohort nebyly patrné. Tetraploidní rostliny z plochy M2 se prokazatelně lišily vyšším počtem párů listů od přítomných diploidních jedinců (tab. 5.4F). Vyšších průměrných hodnot však dosahovaly jen jedinci z kohort „nekvetoucí“ a „kvetoucí“. Diploidní rostliny naopak na ploše M2 disponovaly signifikantně vyšším počtem postranních růžic, a to konzistentně, ve všech kategoriích životního cyklu (tab. 5.4F). V podmínkách studované plochy M2 tak tetraploidní jedinci dosahovali prokazatelně vyšších hodnot dvou indikátorů zdatnosti (délka a počet listů) a diploidní rostliny byly

typické signifikantně vyšším počtem postranních růžic. V případě tetraploidů se však rozdíly manifestovaly pouze / především na rostlinách z kvetoucí kohorty. Průkazně vyšší počet postranních růžic diploidních rostlin by mohl být do jisté míry artefaktem vyšší hustoty diploidní subpopulace v ploše M2 a způsobu jakým byly sousedící růžice slučovány do jednotlivých jedinců (rozhodovala prostorová blízkost, viz kap. 4.3). S ohledem na konzistentně vyšší průměrné hodnoty počtu růžic u diploidních jedinců ze všech kohort na obou trvalých plochách je však možné, že tyto rozdíly ovlivňují úspěšnost diploidů na stanovišti. Rovněž je nutné přihlídnout ke skutečnosti, že zaznamenávané znaky na sobě nemusí být nezávislé. Vyšší průměrný počet postranních růžic diploidních rostlin by tak mohl skrze intenzivnější kompetici mezi růžicemi vyústit např. v nižší hodnoty počtů a délek listů.

Srovnáním průměrných hodnot zmíněných tří vegetativních znaků mezi cytotypy je nápadné, že většina trendů byla konstantní na obou trvalých plochách (tab. 5.4D). Přesto na ploše M1 neměla ploidní úroveň rostlin signifikantní vliv na hodnoty ani jednoho ze znaků. Jednou z možných příčin tohoto rozdílu je nízká síla testů vlivem nižšího počtu dostupných pozorování diploidních rostlin na ploše M1 (52 vs. 106 na M2). Rostliny byly navíc rozděleny do tří kohort (pro diploidy z M1: 5 J, 24 N, 23 K), čímž ještě nápadněji klesl počet pozorování ve skupinách. Další možnost představuje prostorová separace cytotypů v kombinaci se stanovištní heterogenitou, jež byla na obou trvalých plochách potvrzena (kap. 5.2.2). Rozdílné podmínky na mikrostanovištích osídlených diploidním a tetraploidním cytotypem by mohly stírat přirozené morfologické rozdíly mezi nimi, nebo naopak být příčinou vzniku průkazných odlišností mezi di- a tetraploidy.

Mezi třemi zaznamenávanými generativními znaky (výška lodyh, počet strboulů, počet semen) nebyly ani na jedné z trvalých ploch prokázány rozdíly mezi cytotypy (tab. 5.4I, 5.4J, 5.4K). Určitou komplikaci však představoval nízký počet pozorování a značná míra variability znaků (vyjádřená jako střední chyba průměru v tab. 5.4H).

6.5 Experimentální kultivace rostlin *ex situ*

Na základě dat z kultivace semen *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* v růstové komoře se diploidi a tetraploidi neliší průběhem klíčení ani konečnou relativní klíčivostí semen. Klíčivost druhu ve standardizovaných podmínkách přesahuje 50 %, a je přibližně 17 × vyšší než v přirozených podmínkách na lokalitě. Subpopulace, ze které semena pocházela, však měla prokazatelný vliv jak na průběh klíčení semen, tak na jejich konečnou klíčivost. Vliv zdrojové subpopulace nebyl náhodný. Semena z početných subpopulací začínala klíčit dříve a dosahovala na konci experimentu vyšší relativní klíčivosti. Situace v malých subpopulacích byla přesně opačná. Možným vysvětlením této skutečnosti je vysoká míra inbrední deprese, která byla u příbuzného taxonu *Knautia arvensis* subsp. *arvensis* demonstrována opylovacími experimenty (Vange 2002). V početně větších populacích pohlavně se množících druhů lze předpokládat i vyšší míru genetické diverzity, naproti tomu rostliny z malých subpopulací mohou častěji trpět negativními důsledky *inbreedingu*. Inbrední deprese se může manifestovat již v raných fázích života jedince a projevit se tak například nižší klíčivostí semen (Husband et Schemske 1996). Schopnost samoopylení jedinců obou cytotypů *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* byla ověřena pozorováními ve skleníku. Pro studovaný taxon však nejsou k dispozici žádné doklady míry působení inbrední deprese. Při přejímání údajů o nominátním poddruhu *Knautia arvensis* je tak třeba mít na paměti značnou odlišnost evoluční historie i stanovištních požadavků těchto taxonů. Případné rozdíly v míře působení inbrední deprese na diploidní a tetraploidní jedince však vyžadují další studium. Tato skutečnost by mohla mít zásadní význam pro účelnou druhovou ochranu (a především pro ochranu vzácnější diploidní rasy), která by měla být cílena na zabránění fragmentace biotopů a přednostní

ochranu větších subpopulací. Přestože je na základě dostupných demografických dat příspěvek generativní reprodukce k obnově studovaných subpopulací prakticky zanedbatelný, v delším časovém měřítku hraje i velmi omezená obnova subpopulace ze semen značnou roli (Honnay et Bossuyt 2005).

Již na začátku skleníkového kultivačního experimentu dosahovaly náhodně vybrané tetraploidní semenáčky prokazatelně větších hodnot asimilační plochy děložních lístků než stejně staré diploidní semenáčky. Možnou příčinou je často udávaná větší velikost buněk a potažmo celých rostlinných orgánů polyploidních jedinců ve srovnání s příbuznými diploidy (Levin 2002). Tento trend by však bylo možné vysvětlit i časnějším klíčením tetraploidních semen, díky němuž by dosáhly tetraploidní semenáčky větší velikosti. Vzhledem k absenci rozdílů v načasování klíčení mezi cytotypy (tab. 5.5C) je však tato možnost nepravděpodobná. Zajímavý byl i vliv zdrojové subpopulace, rozdílů v asimilační ploše semenáčků byly prokazatelně odlišné mezi dvěma páry subpopulací. V tomto případě se mohlo jednat o ekotypově podmíněnou variabilitu.

V průběhu kultivačního experimentu došlo k značnému odlišení rostlin pěstovaných v asociaci s kompetitorem *Agrostis capillaris* od rostlin v kontrolním uspořádání hodnotami obou zaznamenávaných znaků – počtem listových párů i délkou nejdelších listů. Zajímavé bylo, že rostliny pěstované s kompetitorem dosahovaly v první polovině experimentu větších hodnot délky nejdelšího listu než rostliny z kontrol, avšak v druhé polovině experimentu byla situace přesně opačná. Příčinou trendu pozorovaného zpočátku pokusu by mohla být intenzivní kompetice o světlo mezi *Knautia* a *Agrostis*. Dvouměsíční kultivace rostlin v asociaci s *Agrostis* rovněž poukázala na značnou schopnost druhu přežívat v hustém travním zápoji, fenotyp těchto rostlin odpovídal kohortě „juvenilní“ rozlišované během terénních sběrů dat. Jedinci jsou schopni navzdory své malé velikosti přežívat v hustém travním zápoji i po dobu dvou let (pilotní průzkum, výsledky neprezentovány).

V počtu listových párů se mezi sebou cytotypy nelišily (tab. 5.5H, obr. 5.5G). V délce nejdelšího listu však dosahovaly tetraploidní rostliny prokazatelně vyšších průměrných hodnot než diploidy, tento rozdíl byl patrný při růstu v asociaci s kompetitorem i v kontrolním uspořádání (tab. 5.5I, obr. 5.5H). Průkazně vyšší hodnoty délek listů tetraploidních jedinců jsou v souladu s výsledky získanými studiem jedinců obou cytotypů ve smíšené subpopulaci M2 (viz kap. 5.4.2). Přestože výsledky terénního srovnání prokázaly vyšší hodnoty tohoto znaku jen u tetraploidních rostlin z kvetoucí kohorty, konzistentnost vyšších hodnot délky nejdelšího listu při měřeních *in situ* i *ex situ* svědčí o tom, že by výsledky získané terénním srovnáním nemusely být pouze důsledkem rozdílů v charakteru mikrostanovišť osídlených di- a tetraploidy v ploše M2 (viz obr. 5.2I). Zajímavé je, že v počtu párů listů dosahovaly tetraploidní rostliny v ploše M2 signifikantně vyšších hodnot než diploidní, zatímco při srovnání cytotypů ve skleníku nebyly rozdílů průkazné. Jednou z možností je nedostatečná síla testu. Cytotypy se však nelišily průměrnými hodnotami (viz tab. 5.5G) a k dispozici bylo i dostatečné množství pozorování (60 jedinců \times 10 časových intervalů), takže se domnívám, že nedostatečná síla testu nebyla příčinou. Dalším možným vysvětlením je, že rostliny ze skleníku byly limitované velikostí květináče, která jim nedovolila dosáhnout takové velikosti, ve které by se rozdílů mezi cytotypy mohly manifestovat. Při srovnávání výsledků zjištěných *in situ* a *ex situ* je však třeba brát v potaz i skutečnost, že všechny rostliny kultivované ve skleníku pocházely ze semen a byly stejného stáří, zatímco jedinci z přirozených podmínek vznikli pravděpodobně vegetativně z oddenků a mohli se mezi sebou i značně lišit svým stářím.

Po ukončení experimentu a sklizení rostlin byla zvážena jejich biomasa. Patrný byl trend vyšších průměrných hodnot tetraploidů v poměru podzemní a nadzemní biomasy (*root / shoot ratio*), rozdíl však nebyl prokazatelný ($F_{(1, 18)} = 1,62$, $p = 0,219$), pravděpodobně vlivem nízkého počtu

pozorování (20). Nezávislý kultivační experiment zahrnující rostliny *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* obou cytotypů a dokonce i ze stejných zdrojových subpopulací však u tetraploidních jedinců prokázal vyšší hodnoty *root / shoot ratio* ($p < 0,01$; R. Sudová, nepublikováno). Vyšší relativní investice tetraploidních rostlin do podzemní biomasy ve srovnání s diploidy byla prokázána např. i u *Centaurea stoebe* (Collins et al. 2011). Lze spekulovat, že by se mohlo jednat o jeden z mechanismů umožňujících udávanou vyšší toleranci tetraploidů k nedostatku živin a vodu v substrátu (Levin 2002). Tato investice by mohla vzhledem ke specifickým vlastnostem hadcového substrátu (mj. nedostatek hlavních živin, vysychavost) poskytovat tetraploidním rostlinám značnou kompetiční výhodu.

Výsledky kompetičního experimentu upozornily na prokazatelně vyšší délku nejdelšího listu tetraploidních jedinců. Vyšší zdatnost tetraploidních rostlin oproti diploidním v primární kontaktní zóně byla udávána rovněž z kultivačního experimentu s *Dactylis glomerata*. Tetraploidní jedinci vytvářeli více výhonů a při společné kultivaci obou cytotypů byly dokonce nápadné projevy kompetičního vyloučení diploidní rasy (Maceira 1993). Vyšší kompetiční zdatnost tetraploidů však může být v tomto případě důsledkem rozdílných selekčních tlaků prostředí, neboť tetraploidní rostliny osidlují zapojené travní formace, zatímco diploidní podrost světlých lesů (Lumaret et al. 1987). U *Centaurea stoebe* byl v kultivačním experimentu prokázán větší počet postranních růžic a častější kvetení tetraploidních jedinců v porovnání s diploidy (Collins et al. 2011). U studovaného modelu byla zaznamenána vyšší tvorba postranních růžic naopak u diploidních rostlin, a to při sběru dat *in situ* (při kultivačním experimentu nebyl tento znak hodnocen). Kompetiční experiment s podobným uspořádáním, který testoval rozdíly v míře, s jakou čelí diploidní a hexaploidní rostliny *Aster amellus* konkurenci při růstu s kompetitorem *Bromus erectus* neprokázal odlišnosti mezi cytotypy (Münzbergová 2007).

Lze spekulovat, že vyšší průměrné hodnoty délky nejdelších listů (*in situ* i *ex situ*), počtu listových párů (*ex situ*) a případně i vyšší investice do podzemní biomasy (pouze neprůkazný trend) by mohly svědčit o vyšší konkurenceschopnosti tetraploidního cytotypu. Délka nejdelšího listu rostlin z konce experimentu silně korelovala s hmotností sušiny jejich sklizené nadzemní biomasy ($r_s = 0,93$, viz kap. 5.5.2). Tato skutečnost nasvědčuje tomu, že by odhalené rozdíly mezi cytotypy v délce nejdelšího listu mohly odrážet rozdíly v nadzemní biomase rostlin a potažmo tak i jejich zdatnost. Významnost zbylých dvou uvedených znaků však nelze posoudit bez dalšího studia.

6.6 Mechanismy sympatrické koexistence di- a tetraploidního cytotypu

Koexistenci cytotypů může do značné míry ovlivňovat celá škála různých faktorů a mechanismů, jak bylo shrnuto v kap. 3. Cílem této pasáže je na jejich základě diskutovat míru stability sympatrického výskytu diploidního a tetraploidního cytotypu *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola*.

V průběhu studia primární kontaktní zóny bylo identifikováno několik mechanismů, které by mohly **koexistenci cytotypů stabilizovat**. Na kontaktu diploidních a tetraploidních rostlin ve všech cytotypově smíšených subpopulacích docházelo k nápadné prostorové separaci obou cytotypů (kap. 5.3), jejíž hlavní příčinou bylo patrně převládající klonální množení. Prostorová izolace cytotypů by mohla zvýšit pravděpodobnost přenosu pylu mezi jedinci stejné úrovně (*assortative mating*) a omezit tak reprodukční interakce mezi cytotypy. Zároveň by však v tomto případě došlo i ke snížení konkurence mezi di- a tetraploidy, která by probíhala pouze mezi jedinci bezprostředně na kontaktu cytotypů, vzdálenější rostliny by nebyly zasaženy. Pilotní průzkum rozložení mortality v jedné ze studovaných smíšených ploch neprokázal zvýšenou míru mortality

na kontaktu rostlin lišících se ploidy úrovní (kap. 5.4.2), což by mohlo zároveň svědčit o tom, že kompetice mezi cytotypy není natolik silná.

Vliv negativních důsledků křížení mezi cytotypy (*minority cytotype disadvantage*) je považován za jeden z nejdůležitějších mechanismů vedoucích k zániku cytotypově smíšených populací (Husband 2000). V případě *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* je však pravděpodobně do značné míry omezeno jeho působení. Vzhledem k absenci triploidních hybridů mezi všemi kategoriemi životního cyklu (včetně semen) ve studovaných smíšených subpopulacích (kap. 5.3, 5.4.2), se do značné míry uplatňuje „*triploid block*“. Přenosy pylu mezi cytotypy se pak buď neuplatní, nebo povedou k aborcii semen a následně poklesu jejich počtu. Pilotní data o demografii druhu však svědčí o mírném nárůstu populační početnosti i s pouze minimálním podílem generativní reprodukce (7 %; kap. 5.4.1). Blokem bránícím generativní reprodukci jsou navíc zřejmě jiné faktory (frekvence mikrostanovišť ke klíčení, klíčivost semen). Převládající vegetativní množení a pravděpodobná dlouhověkost jedinců jsou dalšími mechanismy umožňujícími stabilizovat koexistenci obou cytotypů.

Nízká početnost některých subpopulací v kontaktní zóně (tab. 10A v příloze) a případně i působení demografické stochasticity mohou přispět k snadnějšímu uchycení nových tetraploidů. Významná může být i role občasných disturbancí bránících dosažení rovnovážně populační hustoty a znemožňujících tak kompetiční vyloučení jedné z koexistujících ras.

Odhaleny však byly i mechanismy a indicie svědčící naopak o možnosti, že **koexistence obou cytotypů** je ve studovaném systému **pouze dočasná**.

Jedinci di- a tetraploidního cytotypu se s velkou pravděpodobností neliší svými stanovištními preferencemi (kap. 5.2). S možností úspěšné kolonizace stanoviště diploidní subpopulace tetraploidy a naopak však hrozí, že stabilita koexistence cytotypů bude záviset především na rozdílech v jejich konkurenceschopnosti.

Téměř ve všech studovaných cytotypově smíšených subpopulacích byly prokázány rozdíly v poměrném zastoupení di- a tetraploidních jedinců z různých kategorií životního cyklu (kap. 5.3). Jedinci z jednotlivých kohort se přitom liší jak svou zdatností (kap. 5.4.2), tak pravděpodobností přežívání (kap. 5.4.1). Je tak málo pravděpodobné, že by obě subpopulace sympatricky koexistujících cytotypů měly takové zastoupení kohort, aby byly stejně perspektivní. K nestabilitě koexistence cytotypů jistě značně přispívají i nápadné rozdíly v početním zastoupení di- a tetraploidů ve smíšených populacích (obr. 5.3A). Tyto odlišnosti jsou však pravděpodobně důsledkem kolonizační historie daného stanoviště a ploidy úroveň převládajících rostlin se v jednotlivých případech liší. Přesto mohou i rozdíly v početnosti podporovat scénář dočasné koexistence cytotypů (vyloučeným cytotypem mohou být di- nebo tetraploidy).

Výskyt alespoň částečně fertálních triploidních jedinců v cytotypově smíšených populacích může v některých případech zvyšovat pravděpodobnost jejich zachování (Husband 2004). Vzhledem k již zmíněnému silnému působení „*triploid block*“ se tento mechanismus patrně nemůže ve smíšených populacích cytotypů *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* uplatnit.

V průběhu studia byly mezi cytotypy identifikovány rozdíly v několika zaznamenávaných znacích. Tetraploidní rostliny dosahovaly vyšších hodnot délky nejdelšího listu při kultivačních experimentech i v terénních srovnáních (kap. 5.4.2, 5.5.2), většího počtu listových párů v terénu (kap. 5.4.2) a patrný byl i trend vyšší investice tetraploidů do podzemní biomasy při kultivaci (kap. 5.5.2). Diploidní rostliny při srovnání v terénu disponovaly vyšším počtem postranních růžic (kap. 5.4.2). Srovnání konkurenceschopnosti cytotypů pouze na základě rozdílů v zaznamenávaných znacích může mít prakticky nemožné. Hodnoty délky nejdelšího listu však těsně korelovaly

s nadzemní biomasou rostlin ($r_s = 0,93$, viz kap. 5.5.2). S přihlédnutím k této skutečnosti a zvážení možného vlivu dalších dvou znaků (počet listů, podzemní biomasa) lze spekulovat, že by tetraploidní jedinci mohli být konkurenceschopnějšími. Rozdíly v konkurenceschopnosti cytotypů by pak mohly vést ke kompetičnímu vyloučení diploidů ve smíšených subpopulacích.

Určitým nepřímým důkazem nestability sympatrického výskytu jedinců diploidního a tetraploidního cytotypu by mohl být i charakter distribuce cytotypů na hadcovém tělese (obr. 5.1A), který nasvědčuje historické expanzi tetraploidů. Jednou z možných příčin šíření tetraploidní rasy by mohla být jejich spekulovaná vyšší konkurenceschopnost. K distribučním změnám však mohly rovněž značně přispět změny v historickém obhospodařování lokality – na plochách bývalých pastvin se dnes prakticky nevyskytují diploidi, pouze tetraploidi (viz obr. 10K v příloze). Tato možnost bude předmětem navazujícího studia. Historické odlesnění lokality mohlo rovněž zvýšit pravděpodobnost hybridizace hadcových tetraploidů *Knautia arvensis* subsp. *serpenticola* s nehadcovými tetraploidy *Knautia arvensis* subsp. *arvensis*. Homoploidní hybridizace je u rodu *Knautia* velmi častá a probíhá i mezi nepříbuznými taxony (Ehrendorfer 1962, Štěpánek 1997). Nelze proto vyloučit, že případná vyšší konkurenceschopnost tetraploidů mohla být zapříčiněna i hybridizací s jiným taxonem. Riziko hybridizace mezi oběma taxony bude předmětem dalšího studia, jehož cílem bude zhodnotit možnost genového toku do systému, který je na základě genetické homogenity považován za primární kontaktní zónu (Kolář et al. 2009).

Rozhodnutí o míře stability koexistence cytotypů *Knautia arvensis* subsp. *serpenticola* není jednoduché, neboť se ve studovaných subpopulacích projevuje celá řada mechanismů, které koexistenci podporují nebo jí naopak brání. Výsledný stav je pak důsledkem vzájemných interakcí všech těchto mechanismů. Mechanismy se navíc liší svým významem a míra jejich působení může kolísat v závislosti na konkrétních podmínkách stanoviště. Samotná otázka stability koexistence cytotypů je navíc značně relativní a závisí především na zvoleném časovém měřítku.

Na základě prezentovaných výsledků se proto domnívám, že koexistence di- a tetraploidního cytotypu je v dlouhodobém časovém měřítku nestabilní. Vzhledem k omezené početnosti diploidních subpopulací je pravděpodobné, že by na mnichovském hadcovém tělese mohlo časem dojít k vymizení diploidní rasy. Tento „nevyhnutelný scénář“ je však značně oddalován vytrvalostí a dlouhověkostí jedinců *Knautia* i jejich omezenými disperzními mechanismy (ty brání rychlé expanzi tetraploidů). Změny v distribuci cytotypů jsou tak pozvolné, že je mohou narušovat periodické disturbance, náhodné procesy i změny v managementu stanovišť a měnit tak lokální zastoupení di- a tetraploidů bez ohledu na probíhající scénář. V měřítku desetiletí by se tak koexistence obou cytotypů mohla jevit stabilní a případné oscilace v zastoupení cytotypů by měly spíše náhodný směr.

7. Závěr

Intenzivní cytotypový *screening* v primární kontaktní zóně cytotypů *Knautia arvensis* na hadcovém tělese u Mariánských Lázní odhalil značnou převahu tetraploidů (81 % subpopulací) nad zástupci mateřské diploidní rasy. Objeveno bylo rovněž jedenáct cytotypově smíšených subpopulací, ve kterých se di- i tetraploidní rostliny vyskytovaly v bezprostřední prostorové blízkosti. Cytometrická analýza téměř 5 tis. jedinců vedla i k zaznamenání dvou extrémně vzácných minoritních cytotypů (3x, 6x).

Vegetační analýzy provedené na dvou prostorových škálách neprokázaly, že by se diploidní a tetraploidní rostliny lišily svými stanovištními požadavky. Na nejmenších prostorových škálách však výskyt cytotypů koreloval s mikrostanovištními podmínkami.

Rozmístění jedinců obou cytotypů ve smíšených subpopulacích nebylo náhodné. Nápadná byla především tvorba cytotypově uniformních shluků a negativní prostorové korelace mezi diploidními a tetraploidními jedinci. Ve studovaných smíšených subpopulacích se přítomné diploidní a tetraploidní rostliny prokazatelně lišily poměrným zastoupením jedinců z různých kategorií životního cyklu.

V subpopulacích obou cytotypů značně převládalo vegetativní rozmnožování, pohlavní cestou vznikalo v průměru pouze 7 % z nových rostlin. Srovnání cytotypů přímo *in situ* ve smíšených subpopulacích vedlo k odhalení prokazatelných rozdílů v jejich zdatnosti. Tetraploidní rostliny dosahovaly vyšších hodnot délky listů a počtu listových párů, diploidi naopak disponovali větším počtem postranních růžic.

Vlastnosti cytotypů byly rovněž srovnány při experimentálních kultivacích. Klíčivost di- a tetraploidních semen se nelišila. Značný vliv na klíčení semen však měla velikost zdrojové subpopulace, svědčící o možném působení inbrední deprese. Tetraploidní rostliny dosahovaly prokazatelně vyšších hodnot délky nejdelšího listu než diploidní, a to nehledě na skutečnost, jestli byly pěstovány samostatně nebo v travním porostu kompetitora.

Koexistence obou cytotypů v primární kontaktní zóně bude dle zjištěných poznatků pravděpodobně v dlouhodobém časovém měřítku nestabilní. Značná vytrvalost a dlouhověkost jedinců i omezené disperzní schopnosti však brání změnám v cytotypovém složení do takové míry, že stabilitu v kratším časovém měřítku nelze vyloučit.

8. Abstract

Intensive cytotype screening in the primary contact zone of relict serpentine *Knautia arvensis* agg. revealed a striking predominance of the derivative tetraploid (81 % of subpopulations) over the diploid maternal race. Eleven mixed-ploidy subpopulations with the close spatial proximity of both cytotypes were identified. Flow cytometric analyses of almost 5 000 individuals led to discovery of two extremely rare minority cytotypes (3x, 6x).

Vegetation analyses were made at two different spatial scales and in both cases confirmed the absence of distinctions in habitat preferences of cytotypes. Slight microhabitat segregation of cytotypes was however apparent at the finest spatial scales.

Cytotype distribution within mixed-ploidy sites was not random. Striking patterns of cytotype clumping into cytotype uniform patches and negative spatial correlations between diploid and tetraploid individuals were apparent at all sites. Distribution of life cycle stages of diploids and tetraploids within the mixed-ploidy subpopulations were significantly different.

The clonality was the most common mode of reproduction in the subpopulations of both cytotypes. Seedlings accounted for only 7 % of new plants. Significant distinctions in the plant vigour between the cytotypes were showed during the *in situ* comparison in mixed-ploidy subpopulations. Tetraploid plants had more leaves and longer leaf length, diploids produced more basal rosettes.

The comparison of both cytotypes was also made during the greenhouse cultivations. Di- and tetraploid seeds did not differ in germination rates. On the other hand, the size of sampled subpopulations had significant effect on the germination success, probably through inbreeding depression. Tetraploid individuals had significantly greater leaf lengths compared to diploids. This was apparent when the plants were grown both with grass (competitor) and alone (control).

On the basis of conducted survey, the directional selection seems to be driving the long term coexistence of di- and tetraploids in the primary contact zone of *Knautia arvensis* agg. Considering the persistence and longevity of plants or their limited dispersal capabilities, the possibility of short term (or mid-term) stability of cytotype coexistence can not be ruled out.

9. Seznam citované literatury

- Arvanitis L, Wiklund C, Ehrlen J. 2008.** Plant ploidy level influences selection by butterfly seed predators. *Oikos*, **117**: 1020–1025.
- Baack EJ. 2004.** Cytotype segregation on regional and microgeographic scales in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*: Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, **91**: 1783–1788.
- Baack EJ. 2005.** To succeed globally, disperse locally: effects of local pollen and seed dispersal on tetraploid establishment. *Heredity*, **94**: 538–546.
- Baack EJ, Stanton ML. 2005.** Ecological factors influencing tetraploid speciation in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*): Niche differentiation and tetraploid establishment. *Evolution*, **59**: 1936–1944.
- Baddeley A, Turner R. 2005.** spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, **12**: 1–42.
- Balao F, Casimiro-Soriguer R, Talavera M, Herrera J, Talavera S. 2009.** Distribution and diversity of cytotypes in *Dianthus broteri* as evidenced by genome size variations. *Annals of Botany*, **104**: 965–973.
- Barringer BC. 2007.** Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *American Journal of Botany*, **94**: 1527–1533.
- Bates DM, Maechler M. 2011.** lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes, R package version 0.999375-42, Datum: 2. 10. 2011.
- Bicknell RA, Koltunow AM. 2004.** Understanding apomixis: Recent advances and remaining conundrums. *Plant Cell*, **16**: 228–245.
- Bretagnolle F. 2001.** Pollen production and spontaneous polyploidization in diploid populations of *Anthoxanthum alpinum*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**: 241–247.
- Bretagnolle F, Thompson JD. 2001.** Phenotypic plasticity in sympatric diploid and autotetraploid *Dactylis glomerata*. *International Journal of Plant Sciences*, **162**: 309–316.
- Breton Sintes S. 1974.** Etude biosystematique du genre *Knautia* (Dipsacaceae) dans le Massif Central français. I. Analyse morphologique et cytogenetique d'hybrides experimentaux. *Annales des sciences Naturelles, Botanique*, **12**: 277–320.
- Briggs D, Walters SM. 2001.** Proměnlivost a evoluce rostlin. Vydání 3., český překlad. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci.
- Buggs RJA, Pannell JR. 2007.** Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone. *Evolution*, **61**: 125–140.
- Collins AR, Naderi R, Mueller-Schaerer H. 2011.** Competition between cytotypes changes across a longitudinal gradient in *Centaurea stoebe* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **98**: 1935–1942.
- Crawley MJ. 2007.** The R book. Chichester: Wiley Publishing.
- Doležal J, Šrůtek M, Hara T, Sumida A, Penttila T. 2006.** Neighborhood interactions influencing tree population dynamics in nonpyrogenous boreal forest in northern Finland. *Plant Ecology*, **185**: 135–150.
- Doležal J, Greilhuber J, Lucretti S, Meister A, Lysák MA, Nardi L, Obermayer R. 1998.** Plant genome size estimation by flow cytometry: Inter-laboratory comparison. *Annals of Botany*, **82**: 17–26.
- Doležal J, Greilhuber J, Suda J. 2007.** Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. *Natural Protocols*, **2**: 2233–2244.
- Dray S, Dufour AB. 2007.** The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**: 1–20.

- Duchoslav M, Šafářová L, Krahulec F. 2010.** Complex distribution patterns, ecology and coexistence of ploidy levels of *Allium oleraceum* (Alliaceae) in the Czech Republic. *Annals of Botany*, **105**: 719–735.
- Ehrendorfer F. 1962.** Beiträge zur Phylogenie der Gattung *Knautia* (Dipsacaceae), I. Cytologische Grundlagen und allgemeine Hinweise. *Österreichische Botanische Zeitschrift Z.*, **109**: 276–343.
- Ehrendorfer F. 1976.** 6. *Knautia* L. In: Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. eds. *Flora Europaea*. Volume 4. Cambridge: Cambridge University Press, 60–67.
- Ehrendorfer F. 1980.** Polyploidy and distribution. In: Lewis WH. ed. *Polyploidy, biological relevance*. New York: Plenum, 45–60.
- Felber F. 1991.** Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population – effect of relative fitness of the cytotypes. *Journal of Evolutionary Biology*, **4**: 195–207.
- FelberGirard M, Felber F, Buttler A. 1996.** Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anthoxanthum alpinum*. *New Phytologist*, **133**: 531–540.
- Fowler NL, Levin DA. 1984.** Ecological constraints on the establishment of a novel polyploid in competition with its diploid progenitor. *American Naturalist*, **124**: 703–711.
- García MB. 2008.** Life history and population size variability in a relict plant. Different routes towards long-term persistence. *Diversity and Distributions*, **14**: 106–113.
- Gauthier P, Lumaret R, Bedecarrats A. 1998.** Genetic variation and gene flow in Alpine diploid and tetraploid populations of *Lotus* (*L. alpinus* (DC) Schleicher *L. corniculatus* L). I. Insights from morphological and allozyme markers. *Heredity*, **80**: 683–693.
- Gomez C, Espadaler X. 1998.** Myrmecochorous dispersal distances: a world survey. *Journal of Biogeography*, **25**: 573–580.
- Greilhuber J, Tensch EM, Loureiro J. 2007.** Nuclear DNA content measurement. In: Doležel J, Greilhuber J, Suda J. eds. *Flow cytometry with plant cells. Analysis of genes, chromosomes and genomes*. Weinheim: Wiley-VCH, 67–101.
- Halverson K, Heard SB, Nason JD, Stireman JO. 2008.** Origins, distribution, and local co-occurrence of polyploid cytotypes in *Solidago altissima* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **95**: 50–58.
- Hardy OJ, Vanderhoeven S, De Loose M, Meerts P. 2000.** Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. *New Phytologist*, **146**: 281–290.
- Honnay O, Bossuyt B. 2005.** Prolonged clonal growth: escape route or route to extinction? *Oikos*, **108**: 427–432.
- Hroudová Z, Zákavský P. 1993.** Ecology of 2 cytotypes of *Butomus umbellatus*. 3. Distribution and habitat differentiation in the Czech and Slovak Republics. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **28**: 425–435.
- Hülber K, Sonnleitner M, Flatscher R, Berger A, Dobrovsky R, Niessner S, Nigl T, Schneeweiss GM, Kubešová M, Rauchová J, Suda J, Schoenswetter P. 2009.** Ecological segregation drives fine-scale cytotype distribution of *Senecio carniolicus* in the Eastern Alps. *Preslia*, **81**: 309–319.
- Husband BC. 2000.** Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **267**: 217–223.
- Husband BC. 2004.** The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**: 537–546.
- Husband BC, Ozimec B, Martin SL, Pollock L. 2008.** Mating consequences of polyploid evolution in flowering plants: Current trends and insights from synthetic polyploids. *International Journal of Plant Sciences*, **169**: 195–206.
- Husband BC, Sabara HA. 2004.** Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytologist*, **161**: 703–713.
- Husband BC, Schemske DW. 1996.** Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, **50**: 54–70.

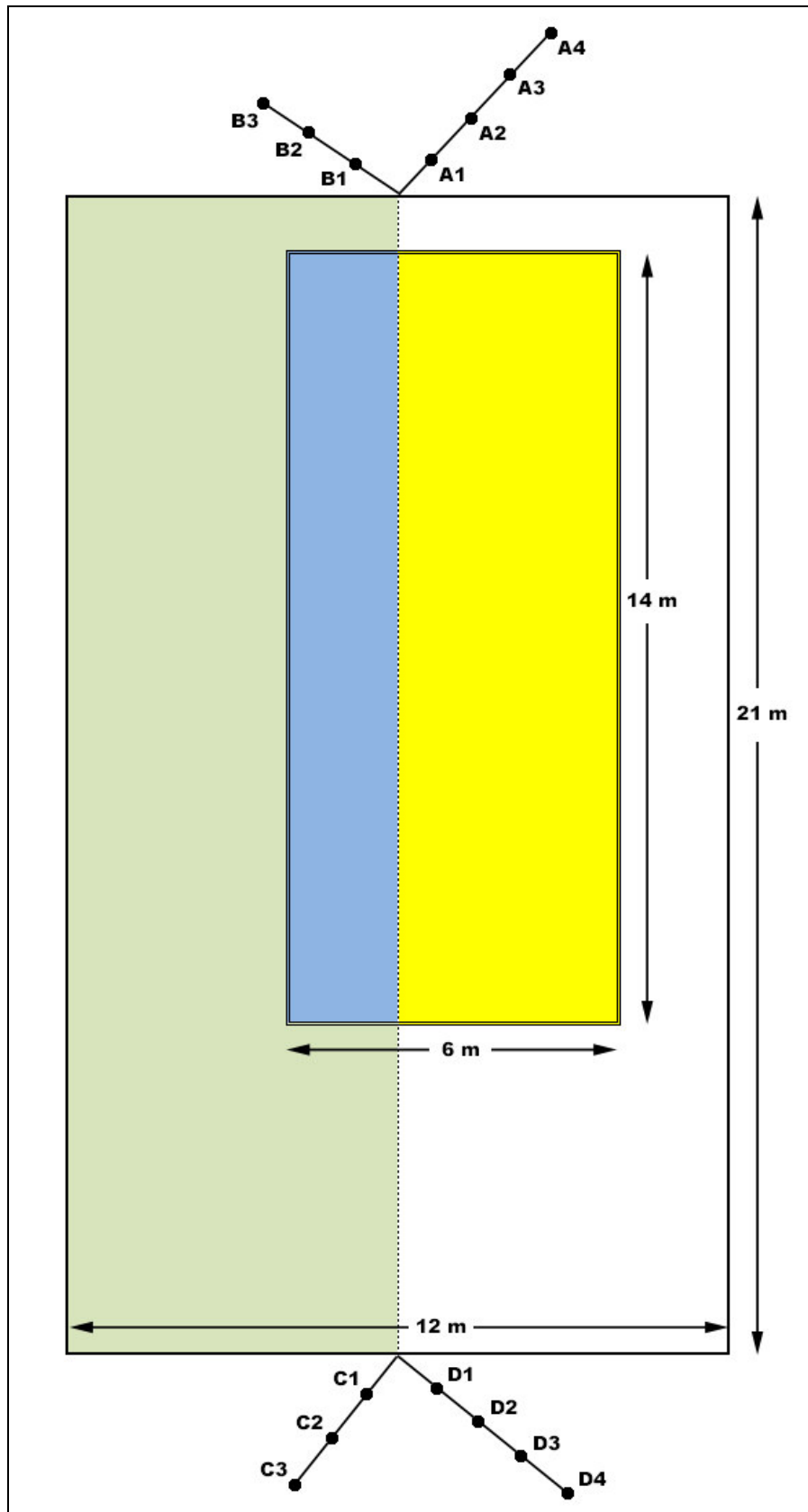
- Husband BC, Schemske DW. 1997.** The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): Implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution*, **51**: 737–746.
- Husband BC, Schemske DW. 1998.** Cytotype distribution at a diploid-tetraploid contact zone in *Chamerion* (*Epilobium*) *angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, **85**: 1688–1694.
- Husband BC, Schemske DW, Burton TL, Goodwillie C. 2002.** Pollen competition as a unilateral reproductive barrier between sympatric *Chamerion angustifolium*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**: 2565–2571.
- Jersáková J, Castro S, Sonk N, Milchreit K, Schodelbauerova I, Tolasch T, Dotterl S. 2010.** Absence of pollinator-mediated pre-mating barriers in mixed-ploidy populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, **24**: 1199–1218.
- Kao RH. 2007.** Asexuality and the coexistence of cytotypes. *New Phytologist*, **175**: 764–772.
- Kao RH. 2008.** Origins and widespread distribution of co-existing polyploids in *Arnica cordifolia* (Asteraceae). *Annals of Botany*, **101**: 145–152.
- Kaplan Z. 1998.** Relict serpentine populations of *Knautia arvensis* s. l. (Dipsacaceae) in the Czech Republic and an adjacent area of Germany. *Preslia*, **70**: 21–31.
- Keeler KH. 2004.** Impact of intraspecific polyploidy in *Andropogon gerardii* (Poaceae) populations. *American Midland Naturalist*, **152**: 63–74.
- Keeler KH, Davis GA. 1999.** Comparison of common cytotypes of *Andropogon gerardii* (Andropogoneae, Poaceae). *American Journal of Botany*, **86**: 974–979.
- Kennedy BF, Sabara HA, Haydon D, Husband BC. 2006.** Pollinator-mediated assortative mating in mixed ploidy populations of *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *Oecologia*, **150**: 398–408.
- Kim S, Rayburn AL, Boe A, Lee DK. 2012.** Neopolyploidy in *Spartina pectinata* Link.: 1. Morphological analysis of tetraploid and hexaploid plants in a mixed natural population. *Plant Systematics and Evolution*, **298**: 1073–1083.
- Klimeš L, Klimešová J, Hendricks R, van Groenendael J. 1997.** Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon H, van Groenendael J. eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1–29.
- Kolář F. 2007.** Metodické přístupy ke studiu evoluční historie reliktních hadcových populací *Knautia arvensis*. Bakalářská práce, Biologická fakulta, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích.
- Kolář F, Fér T, Štech M, Trávníček P, Dušková E, Schonswetter P, Suda J. 2012.** Bringing Together Evolution on Serpentine and Polyploidy: Spatiotemporal History of the Diploid-Tetraploid Complex of *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Plos One*, **7**: 1–13.
- Kolář F, Štech M, Trávníček P, Rauchová J, Urfus T, Vít P, Kubešová M, Suda J. 2009.** Towards resolving the *Knautia arvensis* agg. (Dipsacaceae) puzzle: primary and secondary contact zones and ploidy segregation at landscape and microgeographic scales. *Annals of Botany*, **103**: 963–974.
- Larsson M. 2005.** Higher pollinator effectiveness by specialist than generalist flower-visitors of unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia*, **146**: 394–403.
- Lepš J, Šmilauer P. 2003.** Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge: Cambridge University Press.
- Levin DA. 1975.** Minority cytotype exclusion in local plants populations. *Taxon*, **24**: 35–43.
- Levin DA. 1983.** Polyploidy and novelty in flowering plants. *American Naturalist*, **122**: 1–25.
- Levin DA. 2002.** *The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution*, Oxford, Oxford University Press.
- Lumaret R, Bowman CM, Dyer TA. 1989.** Autopolyploidy in *Dactylis glomerata* L – further evidence from studies of chloroplast DNA variation. *Theoretical and Applied Genetics*, **78**: 393–399.
- Lumaret R, Guillerm JL, Delay J, Loutfi AAL, Izco J, Jay M. 1987.** Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L from Galicia (Spain). *Oecologia*, **73**: 436–446.
- Mable BK. 2004.** Polyploidy and self-compatibility: is there an association? *New Phytologist*, **162**: 803–811.

- Maceira NO, Jacquard P, Lumaret R. 1993.** Competition between diploid and derivative autotetraploid *Dactylis glomerata* L from Galicia – Implications for the establishment of novel polyploid populations. *New Phytologist*, **124**: 321–328.
- Mantel N. 1967.** Detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, **27**: 209–220.
- Matzk F, Meister A, Schubert I. 2000.** An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. *Plant Journal*, **21**: 97–108.
- McArthur ED, Sanderson SC. 1999.** Cytogeography and chromosome evolution of subgenus *Tridentatae* of *Artemisia* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **86**: 1754–1775.
- Miller JS, Venable DL. 2000.** Polyploidy and the evolution of gender dimorphism in plants. *Science*, **289**: 2335–2338.
- Münzbergová Z. 2007.** No effect of ploidy level in plant response to competition in a common garden experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, **92**: 211–219.
- Nuismer SL, Cunningham BM. 2005.** Selection for phenotypic divergence between diploid and autotetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution*, **59**: 1928–1935.
- Otto F. 1990.** DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. In: Crissman HA, Darzynkiewicz Z. eds. *Methods in Cell Biology*, Vol. 33. New York: Academic Press, 105–110.
- Pannell JR, Obbard DJ, Buggs RJA. 2004.** Polyploidy and the sexual system: what can we learn from *Mercurialis annua*? *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**: 547–560.
- Petit C, Bretagnolle F, Felber F. 1999.** Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**: 306–311.
- Petit C, Lesbros P, Ge XJ, Thompson JD. 1997.** Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity*, **79**: 31–40.
- Picó FX, Riba M. 2002.** Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: Remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecology*, **161**: 1–13.
- Ramsey J, Schemske DW. 1998.** Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**: 467–501.
- Ramsey J, Schemske DW. 2002.** Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 589–639.
- Ripley BD. 1977.** Modeling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological*, **39**: 172–212.
- Rothera SL, Davy AJ. 1986.** Polyploidy and habitat differentiation in *Deschampsia cespitosa*. *New Phytologist*, **102**: 449–467.
- Šafářová L, Duchoslav M. 2010.** Cytotype distribution in mixed populations of polyploid *Allium oleraceum* measured at a microgeographic scale. *Preslia*, **82**: 107–126.
- Šafářová L, Duchoslav M, Jandova M, Krahulec F. 2011.** *Allium oleraceum* in Slovakia: cytotype distribution and ecology. *Preslia*, **83**: 513–527.
- Schonswetter P, Lachmayer M, Lettner C, Prehler D, Rechnitzer S, Reich DS, Sonnleitner M, Wagner I, Huelber K, Schneeweiss GM, Trávníček P, Suda J. 2007a.** Sympatric diploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps are separated along an altitudinal gradient. *Journal of Plant Research*, **120**: 721–725.
- Schonswetter P, Suda J, Popp M, Weiss-Schneeweiss H, Brochmann C. 2007b.** Circumpolar phylogeography of *Juncus biglumis* (Juncaceae) inferred from AFLP fingerprints, cpDNA sequences, nuclear DNA content and chromosome numbers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**: 92–103.
- Schranz ME, Osborn TC. 2004.** De novo variation in life-history traits and responses to growth conditions of resynthesized polyploid *Brassica napus* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, **91**: 174–183.

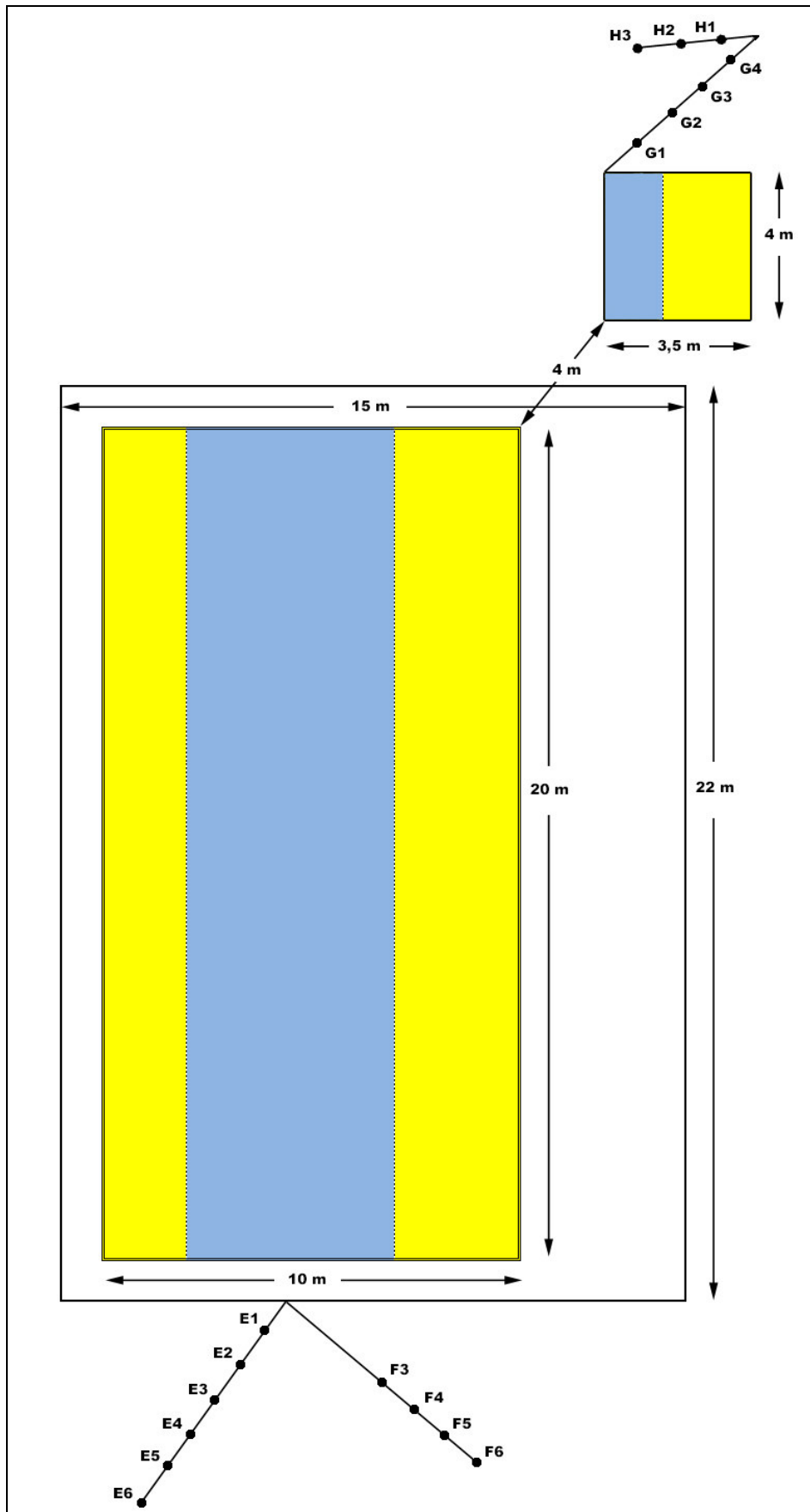
- Segraves KA, Thompson JN. 1999. Plant polyploidy and pollination: Floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution*, **53**: 1114–1127.
- Segraves KA, Thompson JN, Soltis PS, Soltis DE. 1999. Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *Heuchera grossulariifolia*. *Molecular Ecology*, **8**: 253–262.
- Šingliarová B, Chrtek J, Plačková I, Mráz P. 2011. Allozyme Variation in Diploid, Polyploid and Mixed-Ploidy Populations of the *Pilosella alpicola* Group (Asteraceae): Relation to Morphology, Origin of Polyploids and Breeding System. *Folia Geobotanica*, **46**: 387–410.
- Soltis DE, Albert VA, Leebens-Mack J, Bell CD, Paterson AH, Zheng CF, Sankoff D, dePamphilis CW, Wall PK, Soltis PS. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany*, **96**: 336–348.
- Soltis DE, Soltis PS. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**: 348–352.
- Sonnleitner M, Flatscher R, García PE, Rauchová J, Suda J, Schneeweiss GM, Hülber K, Schonswetter P. 2010. Distribution and habitat segregation on different spatial scales among diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps. *Annals of Botany*, **106**: 967–977.
- Stuessy TF, Weiss-Schneeweiss H, Keil DJ. 2004. Diploid and polyploid cytotype distribution in *Melampodium cinereum* and *M-leucanthum* (Asteraceae, Heliantheae). *American Journal of Botany*, **91**: 889–898.
- Suda J, Kron P, Husband BC, Trávníček P. 2007a. Flow cytometry and ploidy: applications in plant systematics, ecology and evolutionary biology. In: Doležel J, Greilhuber J, Suda J. eds. *Flow cytometry with plant cells. Analysis of genes, chromosomes and genomes*. Weinheim: Wiley-VCH, 103–130.
- Suda J, Weiss-Schneeweiss H, Tribsch A, Schneeweiss GM, Trávníček P, Schonswetter P. 2007b. Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, **94**: 1391–1401.
- Štěpánek J. 1979. Příspěvek k řešení taxonomicko-chorologické problematiky komplexu *Knautia arvensis* v ČSSR. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze.
- Štěpánek J. 1989. Chrastavec rolní krkonošský – *Knautia arvensis* (L.) Coulter subsp. *pseudolongifolia* (Szabó) O. Schwarz. In: Slavík B. ed. *Vybrané ohrožené druhy flóry ČSR. Studie ČSAV. Díl 10*. Praha: Academia, 25–36.
- Štěpánek J. 2002. 6. *Knautia* L. – chrastavec. In: Kubát K, Hrouda L, Chrtek J jun., Kaplan Z, Kirschner J, Štěpánek J, Zázvorka J. eds. *Klíč ke květeně České republiky*. Praha: Academia, 498–499.
- Štěpánek J. 1997. 6. *Knautia* L. – chrastavec. In: Slavík B. ed. *Květena České republiky. Díl 5*. Praha: Academia, 543–554.
- Thompson SL, Whitton J. 2006. Patterns of recurrent evolution and geographic parthenogenesis within apomictic polyploid Easter daisies (*Townsendia hookeri*). *Molecular Ecology*, **15**: 3389–3400.
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 451–453.
- Trávníček P, Dočkalová Z, Rosenbaumová R, Kubátová B, Szelag Z, Chrtek J. 2011a. Bridging global and microregional scales: ploidy distribution in *Pilosella echioides* (Asteraceae) in central Europe. *Annals of Botany*, **107**: 443–454.
- Trávníček P, Kubátová B, Čurn V, Rauchová J, Krajníková E, Jersáková J, Suda J. 2011b. Remarkable coexistence of multiple cytotypes of the *Gymnadenia conopsea* aggregate (the fragrant orchid): evidence from flow cytometry. *Annals of Botany*, **107**: 77–87.
- VanDijk P, BakxSchotman T. 1997. Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autopolyploid *Plantago media*. *Molecular Ecology*, **6**: 345–352.
- Vandijk P, Hartog M, Vandelden W. 1992. Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **46**: 315–331.
- Vandvik V, Vange V. 2003. Germination ecology of the clonal herb *Knautia arvensis*: Regeneration strategy and geographic variation. *Journal of Vegetation Science*, **14**: 591–600.

- Vange V. 2002.** Breeding system and inbreeding depression in the clonal plant species *Knautia arvensis* (Dipsacaceae): implications for survival in abandoned grassland. *Biological Conservation*, **108**: 59–67.
- Weiss H, Dobes C, Schneeweiss GM, Greimler J. 2002.** Occurrence of tetraploid and hexaploid cytotypes between and within populations in *Dianthus* sect. *Plumaria* (Caryophyllaceae). *New Phytologist*, **156**: 85–94.
- Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB, Rieseberg LH. 2009.** The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**: 13875–13879.

10. Přílohy

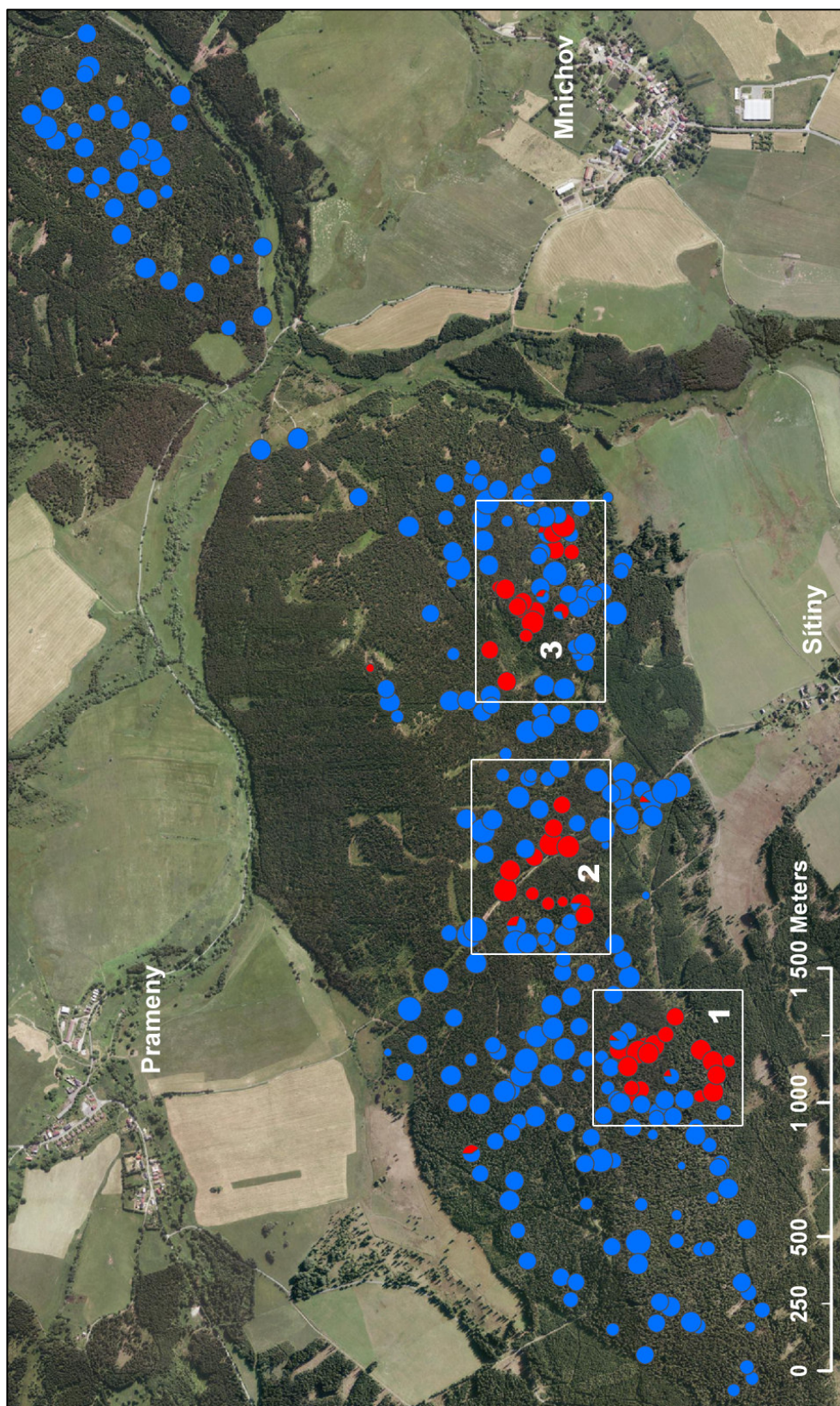


Obr. 10A: trvalá plocha M1 (popisek níže)

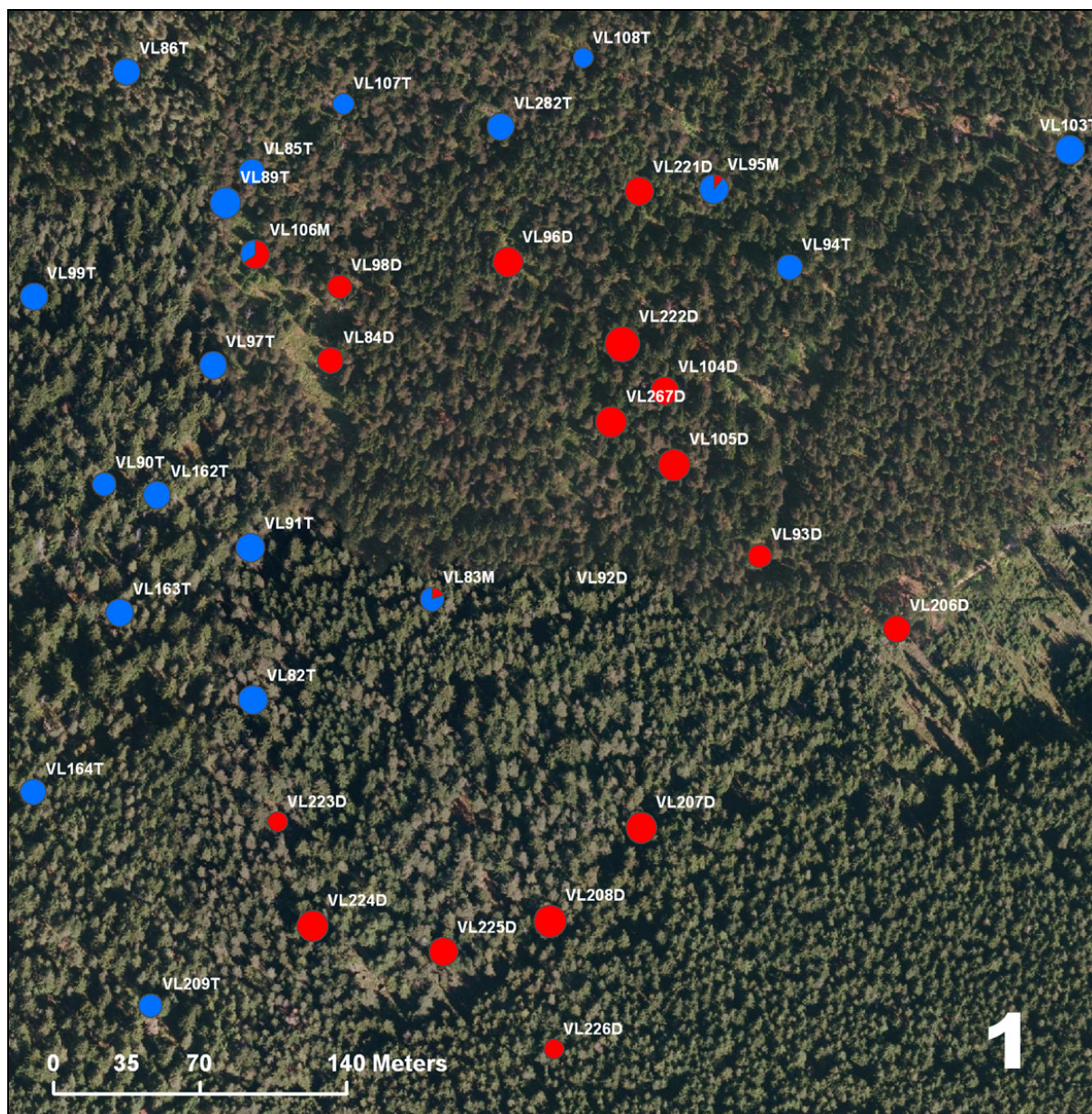


Obr. 10B: trvalá plocha M2 (popisek níže)

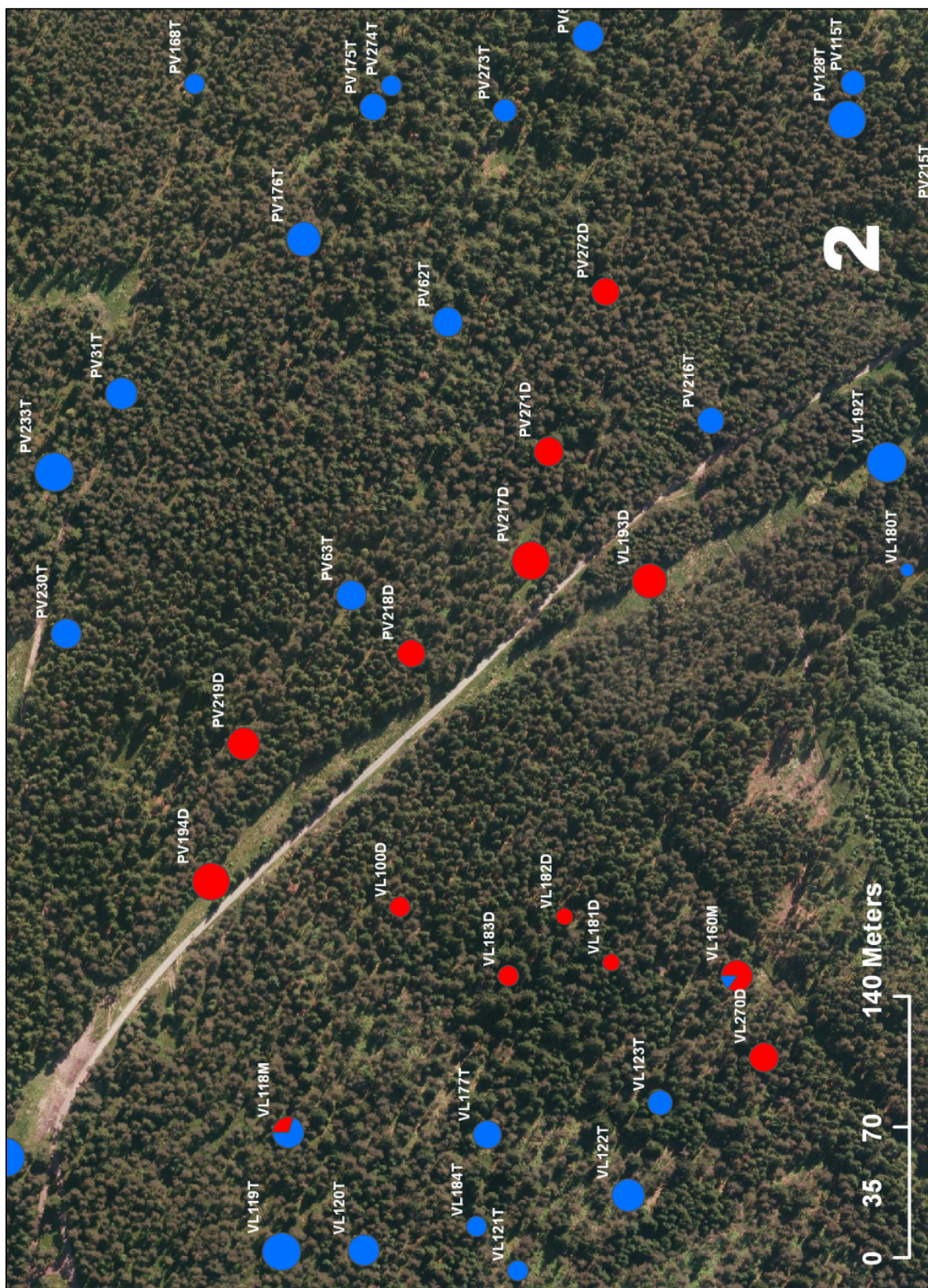
Obr. 10A a 10B: Schematické znázornění trvalých ploch M1 a M2. Vnější obdélníky vymezují oblasti, ve kterých byla zaznamenána pozice všech přítomných jedinců *Knautia* a stanovena jejich ploidní úroveň (kap. 4.3). V zeleně zvýrazněných plochách byla u rostlin *Knautia* provedena analýza druhového složení okolní vegetace (kap. 4.2.2). Žlutě vybarvené plochy sloužily ke sběru dat o zdatnosti jedinců a demografii cytotypů (kap. 4.4). Modré plochy značí oblast překryvu zeleně a žlutě vybarvených ploch a tudíž kombinaci všech výše uvedených postupů. Linie s označenými body vymezují polohu transektů, na kterých byly umístěny výsevové plošky pro stanovení klíčivosti semen *Knautia* in situ (kap. 4.4.1).



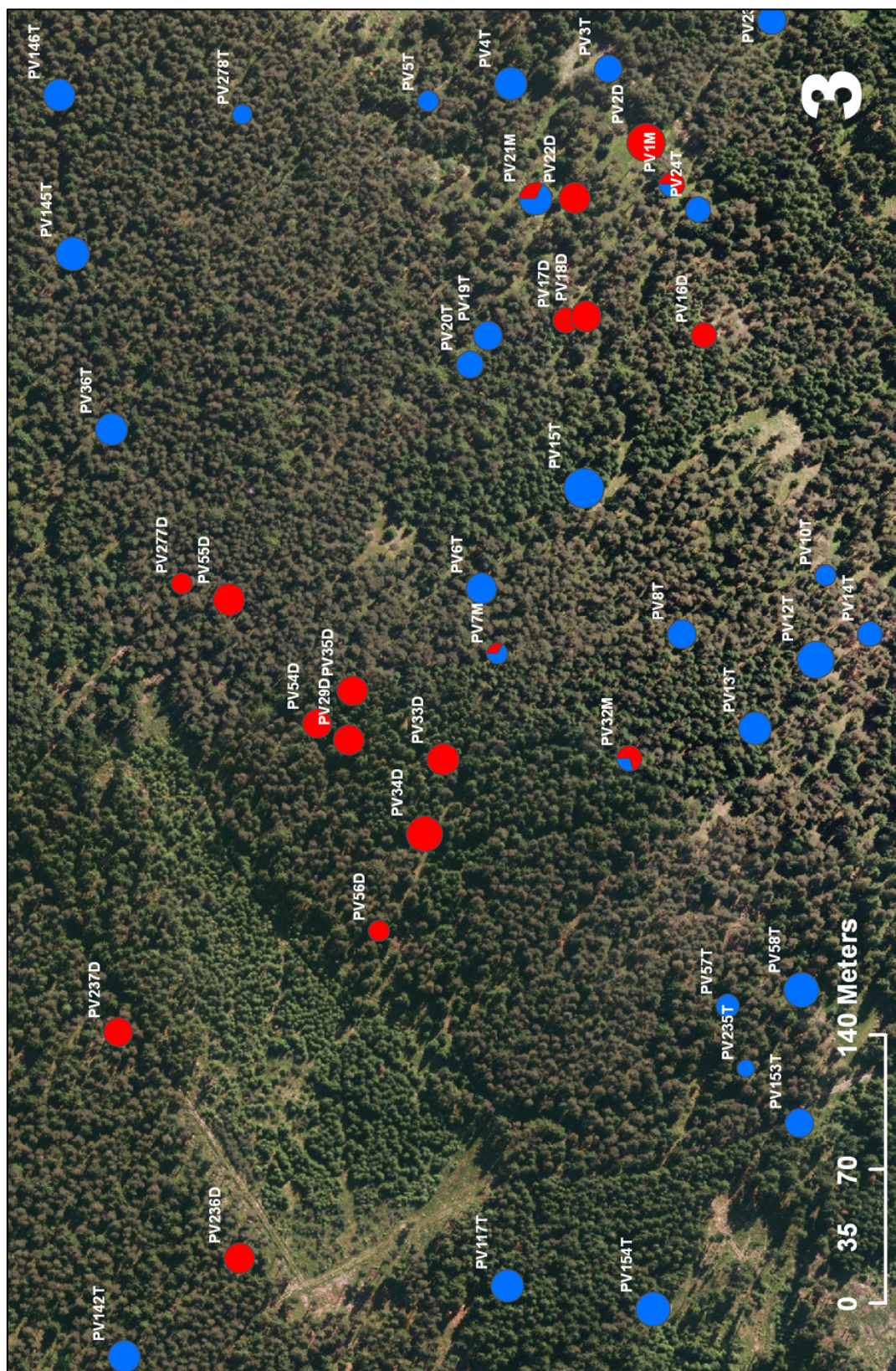
Obr. 10C: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) subpopulací *Knautia arvensis* na hadcovém tělese mezi obcemi Mníchov, Sítiny a Prameny. Velikost symbolu odpovídá počtu jedinců v daných subpopulacích. Cytotypově smíšené subpopulace jsou zobrazeny jako koláčové diagramy znázorňující proporční zastoupení obou chromozómových ras. Detaily tří diploidních ostrůvků jsou k dispozici na následujících obrázcích.



Obr. 10D: Detail rozmístění tetraploidních subpopulací (modře) v okolí jednoho z ostrůvkovitých výskytů diploidů (červeně) v rámci primární kontaktní zóny cytotypů *Knautia arvensis*. Velikost symbolu odpovídá počtu jedinců v daných subpopulacích. Cytotypově smíšené subpopulace jsou zobrazeny jako koláčové diagramy znázorňující proporční zastoupení obou chromozómových ras.



Obr. 10E: Detail rozmístění tetraploidních subpopulací (modře) v okolí jednoho z ostrůvkovitých výskytů diploidů (červeně) v rámci primární kontaktní zóny cytotypů *Knautia arvensis*. Velikost symbolu odpovídá počtu jedinců v daných subpopulacích. Cytotypově smíšené subpopulace jsou zobrazeny jako koláčové diagramy znázorňující proporční zastoupení obou chromozómových ras.



Obr. 10F: Detail rozmístění tetraploidních subpopulací (modře) v okolí jednoho z ostrůvkovitých výskytů diploidů (červeně) v rámci primární kontaktní zóny cytotypů *Knautia arvensis*. Velikost symbolu odpovídá počtu jedinců v daných subpopulacích. Cytotypově smíšené subpopulace jsou zobrazeny jako koláčové diagramy znázorňující proporční zastoupení obou chromozómových ras.

Tab. 10A: Souhrn informací o všech subpopulacích *Knautia arvensis* rozlišených na hadcovém tělese: název subpopulace, rámcový odhad početnosti, počet jedinců analyzovaných průtokovou cytometrií, přítomné cytotypy, poměrné zastoupení tetraploidů v subpopulaci, experimentální plochy (trvalé plochy a umístěné fytoecnologické snímky), odběry semen na kultivační experimenty a GPS pozice subpopulací.

název	odhad početnosti	FCM analýza	ploidie	podíl 4x rostlin	plochy	odběr semen	latituda	longituda
PV1M	25	9	2, 4	0,3			50°02'15,3"N	12°45'58,3"E
PV2D	300	68	2	0	sn1	P2A	50°02'15,9"N	12°45'59,3"E
PV3T	30	6	4	1	sn7		50°02'16,7"N	12°46'01,0"E
PV4T	250	37	4	1			50°02'18,3"N	12°46'00,2"E
PV5T	10	3	4	1			50°02'19,6"N	12°45'59,5"E
PV6T	50	8	4	1			50°02'17,4"N	12°45'47,0"E
PV7M	20	3	2, 4	0,7			50°02'17,0"N	12°45'45,4"E
PV8T	50	10	4	1			50°02'13,9"N	12°45'46,7"E
PV9T	10	2	4	1			50°02'20,5"N	12°46'02,7"E
PV10T	5	2	4	1			50°02'11,7"N	12°45'48,8"E
PV11T	20	5	4	1			50°02'09,9"N	12°45'48,2"E
PV12T	350	26	4	1	sn5	P4B	50°02'11,7"N	12°45'46,5"E
PV13T	150	29	4	1		P4B	50°02'12,5"N	12°45'44,5"E
PV14T	20	4	4	1			50°02'10,8"N	12°45'47,4"E
PV15T	300	33	4	1	sn6	P4A	50°02'16,0"N	12°45'50,0"E
PV16D	10	6	2	0	sn2		50°02'14,4"N	12°45'54,5"E
PV17D	20	4	2	0			50°02'16,7"N	12°45'54,3"E
PV18D	30	8	2	0	sn8		50°02'16,4"N	12°45'54,5"E
PV19T	20	9	4	1	sn9		50°02'18,0"N	12°45'53,6"E
PV20T	30	8	4	1			50°02'18,2"N	12°45'52,8"E
PV21M	350	18	2, 4	0,7	M1		50°02'17,5"N	12°45'57,4"E
PV22D	30	7	2	0			50°02'16,9"N	12°45'57,5"E
PV23T	40	7	4	1			50°02'14,1"N	12°46'03,0"E
PV24T	10	3	4	1			50°02'14,8"N	12°45'57,7"E
PV25T	5	3	4	1			50°02'11,1"N	12°46'05,7"E
PB26T	30	7	4	1			50°03'22,1"N	12°47'16,1"E
PB27T	100	14	4	1			50°03'09,8"N	12°47'07,4"E
PB28T	50	8	4	1			50°02'57,1"N	12°46'41,8"E
PV29D	80	17	2	0			50°02'19,2"N	12°45'42,5"E
PV30T	30	9	4	1			50°02'21,0"N	12°45'23,6"E
PV31T	50	12	4	1			50°02'18,7"N	12°45'02,5"E
PV32M	150	104	2, 4	0,3	M3		50°02'14,5"N	12°45'43,2"E
PV33D	200	97	2	0		P2B	50°02'17,6"N	12°45'42,4"E
PV34D	100	12	2	0	sn3	P2B	50°02'17,7"N	12°45'40,4"E
PV35D	30	6	2	0	sn10	P2B	50°02'19,3"N	12°45'43,8"E
PV36T	100	12	4	1	sn12		50°02'24,0"N	12°45'49,6"E
PV37T	200	17	4	1			50°02'34,3"N	12°45'54,4"E

10. Přílohy

PV38T	50	8	4	1			50°02'40,8"N	12°45'58,4"E
PV39T	100	13	4	1			50°02'49,2"N	12°46'07,4"E
PB40T	10	3	4	1			50°02'59,8"N	12°46'38,8"E
PB41T	20	3	4	1			50°03'09,6"N	12°46'49,2"E
PB42T	250	15	4	1			50°03'10,8"N	12°46'53,8"E
PB43T	200	12	4	1			50°03'12,1"N	12°46'56,5"E
PB44T	80	11	4	1			50°03'13,8"N	12°46'56,4"E
PB45T	160	16	4	1			50°03'16,5"N	12°47'01,3"E
PB46T	30	6	4	1			50°03'17,4"N	12°47'04,0"E
PB47T	150	16	4	1			50°03'21,2"N	12°47'10,0"E
PB48T	50	8	4	1			50°03'21,6"N	12°47'08,5"E
PB49T	35	11	4	1			50°03'19,4"N	12°47'01,8"E
PB50T	50	10	4	1			50°03'14,7"N	12°46'54,0"E
PB51T	350	17	4	1			50°03'14,4"N	12°46'49,7"E
PB52T	200	16	4	1			50°03'11,7"N	12°46'47,3"E
PB53T	120	11	4	1			50°03'01,8"N	12°46'37,2"E
PV54D	50	8	2	0			50°02'19,8"N	12°45'42,8"E
PV55D	80	9	2	0	sn11		50°02'21,6"N	12°45'45,7"E
PV56D	10	5	2	0			50°02'18,2"N	12°45'37,7"E
PV57T	20	4	4	1	sn4		50°02'12,2"N	12°45'37,2"E
PV58T	150	18	4	1			50°02'11,0"N	12°45'37,9"E
PV59T	30	8	4	1			50°02'15,1"N	12°45'24,2"E
PV60T	300	21	4	1			50°02'14,4"N	12°45'21,3"E
PV61T	100	14	4	1			50°02'11,7"N	12°45'14,0"E
PV62T	50	9	4	1			50°02'13,3"N	12°45'05,8"E
PV63T	70	12	4	1	sn13		50°02'14,2"N	12°44'58,1"E
VL64T	30	4	4	1			50°02'14,3"N	12°44'20,8"E
VL65T	25	4	4	1			50°01'56,3"N	12°43'47,0"E
VL66T	10	2	4	1			50°01'54,6"N	12°43'31,8"E
VL67T	1	1	4	1			50°01'51,1"N	12°43'31,8"E
VL68T	50	5	4	1			50°01'50,2"N	12°43'28,0"E
VL69T	5	2	4	1			50°01'39,0"N	12°43'24,1"E
VL70T	5	2	4	1			50°01'37,0"N	12°43'26,9"E
VL71T	15	3	4	1			50°01'37,9"N	12°43'28,8"E
VL72T	20	3	4	1			50°01'44,5"N	12°43'35,0"E
VL73T	150	7	4	1			50°01'45,4"N	12°43'35,5"E
VL74T	350	33	4	1			50°01'48,2"N	12°43'37,7"E
VL75T	20	3	4	1			50°01'49,6"N	12°43'38,3"E
VL76T	1	1	4	1			50°01'47,1"N	12°43'45,2"E
VL77T	20	4	4	1			50°01'44,8"N	12°43'49,6"E
VL78T	15	5	4	1			50°01'45,2"N	12°43'59,0"E
VL79T	300	16	4	1			50°01'43,5"N	12°44'01,3"E
VL80T	100	12	4	1			50°01'45,1"N	12°44'04,8"E
VL81T	50	11	4	1		V4B	50°01'48,4"N	12°44'10,2"E
VL82T	50	10	4	1	sn24		50°01'50,5"N	12°44'16,4"E

10. Přílohy

<i>název</i>	<i>odhad početnosti</i>	<i>FCM analýza</i>	<i>ploidie</i>	<i>podíl 4x rostlin</i>	<i>plochy</i>	<i>odběr semen</i>	<i>latituda</i>	<i>longituda</i>
VL83M	10	5	2, 4	0,8			50°01'52,4"N	12°44'20,3"E
VL84D	350	5	2	0	sn16	V2B	50°01'55,9"N	12°44'17,0"E
VL85T	50	7	4	1			50°01'58,6"N	12°44'14,4"E
VL86T	40	7	4	1			50°01'59,8"N	12°44'11,0"E
VL87T	150	7	4	1		V4A	50°02'00,8"N	12°44'06,6"E
VL88T	50	11	4	1		V4A	50°02'01,1"N	12°44'01,6"E
VL89T	250	24	4	1	sn17		50°01'58,0"N	12°44'13,9"E
VL90T	30	4	4	1			50°01'53,4"N	12°44'12,1"E
VL91T	100	8	4	1			50°01'52,8"N	12°44'15,8"E
VL92D	1	1	2	0			50°01'52,8"N	12°44'23,5"E
VL93D	30	8	2	0	sn18	V2A	50°01'53,9"N	12°44'27,9"E
VL94T	50	8	4	1	sn19		50°01'58,4"N	12°44'27,5"E
VL95M	150	93	2, 4	0,9	M4		50°01'59,4"N	12°44'25,4"E
VL96D	40	11	2	0	sn20		50°01'57,8"N	12°44'20,8"E
VL97T	20	9	4	1			50°01'55,5"N	12°44'14,2"E
VL98D	40	15	2	0		V2B	50°01'57,0"N	12°44'16,9"E
VL99T	20	6	4	1			50°01'56,1"N	12°44'09,7"E
VL100D	30	10	2	0	sn14		50°02'12,5"N	12°44'50,0"E
VL101T	30	8	4	1			50°02'07,4"N	12°44'36,3"E
VL102T	50	13	4	1			50°02'05,9"N	12°44'32,1"E
VL103T	50	12	4	1			50°02'00,9"N	12°44'33,7"E
VL104D	30	11	2	0			50°01'56,2"N	12°44'25,0"E
VL105D	100	21	2	0	sn15	V2A	50°01'55,1"N	12°44'25,5"E
VL106M	150	80	2, 4, 6	0,4	M2	V2B	50°01'57,3"N	12°44'14,8"E
VL107T	10	4	4	1			50°01'59,8"N	12°44'16,3"E
VL108T	15	6	4	1	sn23		50°02'01,1"N	12°44'21,8"E
VL109T	20	8	4	1			50°02'02,9"N	12°44'21,0"E
VL110T	90	16	4	1			50°02'05,7"N	12°44'22,2"E
PV114T	250	31	4	1			50°02'09,3"N	12°45'23,6"E
PV115T	10	9	4	1			50°02'07,0"N	12°45'13,9"E
PV116T	20	11	4	1			50°02'03,5"N	12°45'09,7"E
PV117T	50	12	4	1			50°02'15,1"N	12°45'29,0"E
VL118M	45	17	2, 4	0,7			50°02'13,8"N	12°44'43,5"E
VL119T	250	34	4	1	sn22		50°02'13,6"N	12°44'40,3"E
VL120T	45	13	4	1			50°02'12,2"N	12°44'40,7"E
VL121T	5	5	4	1			50°02'09,5"N	12°44'40,8"E
VL122T	60	14	4	1			50°02'07,8"N	12°44'43,3"E
VL123T	10	3	4	1			50°02'07,5"N	12°44'45,9"E
PV124T	30	8	4	1			50°02'22,0"N	12°45'22,1"E
PV125T	1	1	4	1			50°02'25,2"N	12°45'08,0"E
PV126T	12	7	4	1			50°02'21,7"N	12°44'40,2"E
PV127T	300	26	4	1			50°02'19,3"N	12°44'40,4"E
PV128T	200	12	4	1			50°02'07,0"N	12°45'12,9"E

10. Přílohy

VL129T	50	9	4	1			50°02'23,3"N	12°44'18,6"E
VL130T	20	4	4	1			50°02'19,5"N	12°44'24,7"E
VL131T	70	16	4	1			50°02'17,9"N	12°44'35,5"E
VL132T	60	11	4	1			50°02'08,1"N	12°44'29,9"E
VL133T	100	13	4	1			50°02'11,5"N	12°44'13,1"E
VL134T	90	13	4	1			50°02'12,1"N	12°44'12,5"E
VL135T	70	21	4	1			50°02'14,8"N	12°44'09,5"E
VL136T	35	7	4	1			50°02'17,4"N	12°44'09,1"E
PV137T	50	7	4	1			50°02'53,4"N	12°46'04,2"E
PV138T	50	14	4	1			50°02'33,2"N	12°45'21,3"E
PV139T	20	7	4	1			50°02'33,9"N	12°45'23,7"E
PV140D	2	2	2	0			50°02'36,2"N	12°45'27,1"E
PV141T	60	12	4	1			50°02'26,0"N	12°45'23,3"E
PV142T	40	6	4	1			50°02'21,3"N	12°45'25,6"E
PV143T	30	8	4	1			50°02'24,0"N	12°45'24,0"E
PV145T	60	17	4	1			50°02'25,1"N	12°45'54,0"E
PV146T	40	13	4	1			50°02'25,8"N	12°45'58,1"E
PV147T	250	29	4	1			50°02'25,4"N	12°46'01,3"E
PV148T	30	10	4	1			50°02'24,3"N	12°46'03,9"E
PV149T	60	25	4	1			50°02'21,3"N	12°46'03,6"E
PV150T	30	16	4	1			50°02'08,0"N	12°45'54,2"E
PV151T	10	4	4	1			50°02'08,1"N	12°45'52,4"E
PV152T	200	23	4	1			50°02'08,0"N	12°45'44,5"E
PV153T	20	18	4	1			50°02'10,7"N	12°45'34,4"E
PV154T	70	13	4	1			50°02'12,6"N	12°45'29,0"E
PV155T	50	45	4	1			50°02'12,6"N	12°45'24,0"E
PV156T	200	24	4	1			50°02'03,8"N	12°45'14,9"E
PV157T	15	6	4	1			50°02'01,4"N	12°45'12,5"E
VL158M	100	35	2,4	0,9			50°02'00,2"N	12°45'10,4"E
VL159T	50	13	4	1			50°01'59,7"N	12°45'07,9"E
VL160M	40	13	2,4	0,2			50°02'06,5"N	12°44'49,6"E
VL161T	20	7	4	1			50°02'04,6"N	12°44'37,0"E
VL162T	20	6	4	1	sn21		50°01'53,3"N	12°44'13,4"E
VL163T	20	10	4	1			50°01'51,5"N	12°44'12,9"E
VL164T	15	12	4	1			50°01'48,5"N	12°44'11,6"E
VL165T	8	8	4	1			50°01'46,6"N	12°44'08,7"E
VL166T	20	16	4	1			50°01'44,9"N	12°44'05,5"E
VL167T	35	15	4	1			50°01'40,5"N	12°43'54,3"E
PV168T	5	5	4	1			50°02'18,3"N	12°45'11,0"E
VL169T	100	27	4	1			50°02'10,4"N	12°44'16,0"E
VL170T	30	12	4	1			50°02'04,2"N	12°44'08,6"E
VL171T	5	4	4	1			50°02'00,2"N	12°43'54,2"E
VL172T	350	40	4	1			50°01'53,2"N	12°43'48,7"E
VL173T	50	19	4	1			50°01'52,8"N	12°43'44,6"E
PV174T	150	24	4	1			50°02'16,2"N	12°45'19,8"E

10. Přílohy

<i>název</i>	<i>odhad početnosti</i>	<i>FCM analýza</i>	<i>ploidie</i>	<i>podíl 4x rostlin</i>	<i>plochy</i>	<i>odběr semen</i>	<i>latituda</i>	<i>longituda</i>
PV175T	15	4	4	1			50°02'15,2"N	12°45'11,2"E
PV176T	90	22	4	1			50°02'16,0"N	12°45'07,4"E
VL177T	20	11	4	1			50°02'10,4"N	12°44'44,3"E
VL178T	10	3	4	1			50°02'07,6"N	12°44'38,9"E
VL179T	20	12	4	1			50°02'02,2"N	12°45'05,4"E
VL180T	2	2	4	1			50°02'04,7"N	12°45'01,1"E
VL181D	3	3	2	0			50°02'08,7"N	12°44'49,4"E
VL182D	1	2	2	0			50°02'09,7"N	12°44'50,4"E
VL183D	5	4	2	0			50°02'10,4"N	12°44'48,6"E
VL184T	5	5	4	1			50°02'10,3"N	12°44'41,8"E
VL185T	10	10	4	1			50°01'57,7"N	12°44'03,0"E
VL186T	200	41	4	1			50°01'59,2"N	12°44'02,7"E
VL188T	1	1	4	1			50°01'55,9"N	12°45'18,2"E
VL189T	300	23	4	1			50°01'57,2"N	12°45'14,4"E
VL190T	300	23	4	1			50°01'58,7"N	12°45'12,9"E
VL191T	200	28	4	1			50°02'02,7"N	12°45'06,9"E
VL192T	400	24	4	1	sn26		50°02'05,4"N	12°45'03,9"E
VL193D	100	15	2	1			50°02'09,1"N	12°44'59,8"E
PV194D	200	20	2, 3	0	sn27		50°02'15,8"N	12°44'49,8"E
PV195T	300	11	4	1			50°02'18,6"N	12°44'41,7"E
PV196T	400	20	4	1			50°02'22,3"N	12°44'31,0"E
PV197T	200	12	4	1			50°02'25,0"N	12°44'25,0"E
VL198T	20	6	4	1			50°02'24,3"N	12°44'13,2"E
VL199T	2	2	4	1			50°02'26,7"N	12°44'16,3"E
VL200T	50	13	4	1			50°02'18,7"N	12°44'13,9"E
VL201T	5	3	4	1			50°02'16,7"N	12°44'17,4"E
VL202T	2	2	4	1			50°02'10,9"N	12°44'23,5"E
VL203T	100	19	4	1			50°02'09,2"N	12°44'23,7"E
VL204T	100	16	4	1			50°02'07,5"N	12°44'25,7"E
VL205T	20	12	4	1			50°02'04,4"N	12°44'26,8"E
VL206D	20	11	2	0			50°01'53,1"N	12°44'31,4"E
VL207D	50	11	2	0			50°01'49,4"N	12°44'26,1"E
VL208D	70	19	2	0	sn25		50°01'47,8"N	12°44'24,3"E
VL209T	10	8	4	1			50°01'45,5"N	12°44'15,2"E
VL210T	2	2	4	1			50°01'49,5"N	12°44'04,1"E
VL211T	5	4	4	1			50°01'53,6"N	12°43'55,7"E
VL212T	3	4	4	1			50°01'49,2"N	12°43'54,8"E
PV213T	1	1	4	1			50°02'01,7"N	12°45'13,7"E
PV214T	50	13	4	1			50°02'03,8"N	12°45'11,9"E
PV215T	25	6	4	1			50°02'05,0"N	12°45'10,9"E
PV216T	15	7	4	1			50°02'08,5"N	12°45'04,3"E
PV217D	250	14	2	0			50°02'11,2"N	12°44'59,8"E
PV218D	20	3	2	0			50°02'13,0"N	12°44'56,8"E

10. Přílohy

PV219D	50	8	2	0			50°02'15,6"N	12°44'53,7"E
VL221D	30	13	2	0			50°01'59,2"N	12°44'23,7"E
VL222D	150	29	2	0			50°01'56,8"N	12°44'23,8"E
VL223D	5	2	2	0			50°01'48,7"N	12°44'17,5"E
VL224D	50	15	2	0			50°01'47,1"N	12°44'18,7"E
VL225D	30	7	2	0			50°01'47,1"N	12°44'21,9"E
VL226D	5	2	2	0			50°01'45,8"N	12°44'24,9"E
VL227T	80	13	4	1			50°01'59,3"N	12°44'37,4"E
VL228T	1	1	4	1			50°02'01,2"N	12°44'49,2"E
VL229T	2	2	4	1			50°01'58,9"N	12°44'53,0"E
PV230T	30	11	4	1			50°02'19,0"N	12°44'55,9"E
PV231T	5	2	4	1			50°02'32,0"N	12°45'18,7"E
PV232T	40	13	4	1			50°02'21,9"N	12°45'01,9"E
PV233T	300	13	4	1			50°02'19,6"N	12°45'00,1"E
PV235T	3	3	4	1			50°02'11,7"N	12°45'35,6"E
PV236D	30	11	2	0			50°02'19,7"N	12°45'28,6"E
PV237D	20	7	2	0			50°02'22,3"N	12°45'34,0"E
PV238T	5	3	4	1			50°02'26,5"N	12°45'32,1"E
PV239T	3	3	4	1			50°02'28,1"N	12°45'45,3"E
PV240T	250	17	4	1			50°02'27,6"N	12°45'48,3"E
PV241T	40	12	4	1			50°02'28,6"N	12°45'51,0"E
PV242T	10	4	4	1			50°02'30,0"N	12°45'57,1"E
PV243T	5	5	4	1			50°02'28,7"N	12°46'00,7"E
PV244T	4	3	4	1			50°02'27,9"N	12°46'05,2"E
PV245T	10	4	4	1			50°02'27,8"N	12°46'07,2"E
VL246T	70	11	4	1			50°02'07,9"N	12°44'08,8"E
VL247T	10	5	4	1			50°02'09,8"N	12°44'07,4"E
VL248T	15	7	4	1			50°02'10,4"N	12°44'05,1"E
VL249T	15	5	4	1			50°02'12,2"N	12°44'03,0"E
VL250M	20	9	2,4	0,6			50°02'14,8"N	12°44'00,1"E
VL251T	15	5	4	1			50°02'13,4"N	12°43'56,6"E
VL252T	30	11	4	1			50°02'09,2"N	12°43'56,3"E
VL253T	50	11	4	1			50°02'09,4"N	12°43'52,5"E
VL254T	10	7	4	1			50°02'07,8"N	12°43'47,2"E
VL255T	20	8	4	1			50°02'06,1"N	12°43'41,9"E
VL256T	20	9	4	1			50°02'01,8"N	12°43'39,9"E
VL257T	10	7	4	1			50°02'00,2"N	12°43'36,1"E
VL258T	15	8	4	1			50°01'59,8"N	12°43'39,4"E
VL259T	20	9	4	1			50°01'49,5"N	12°43'34,2"E
VL260T	3	4	4	1			50°01'38,2"N	12°43'36,4"E
VL261T	10	5	4	1			50°01'37,1"N	12°43'39,9"E
VL262T	12	9	4	1			50°01'39,1"N	12°43'42,7"E
VL263T	25	10	4	1			50°01'40,1"N	12°43'44,3"E
VL264T	7	5	4	1			50°01'45,6"N	12°43'49,1"E
VL265T	8	5	4	1			50°01'48,7"N	12°43'50,1"E

10. Přílohy

<i>název</i>	<i>odhad početnosti</i>	<i>FCM analýza</i>	<i>ploidie</i>	<i>podíl 4x rostlin</i>	<i>plochy</i>	<i>odběr semen</i>	<i>latituda</i>	<i>longituda</i>
VL266T	3	3	4	1			50°01'53,5"N	12°44'09,0"E
VL267D	50	7	2	0			50°01'55,6"N	12°44'23,9"E
VL268T	20	6	4	1			50°02'00,4"N	12°44'40,5"E
VL269T	35	12	4	1			50°02'01,7"N	12°44'43,1"E
VL270D	25	13	2	0			50°02'05,9"N	12°44'47,5"E
PV271D	25	10	2	0			50°02'11,2"N	12°45'02,8"E
PV272D	17	7	2	0			50°02'10,7"N	12°45'07,3"E
PV273T	8	8	4	1			50°02'12,9"N	12°45'11,7"E
PV274T	5	5	4	1			50°02'14,9"N	12°45'11,9"E
PV275T	5	4	4	1			50°02'18,4"N	12°45'15,1"E
PV276T	25	9	4	1			50°02'30,0"N	12°45'38,9"E
PV277D	5	4	2	0			50°02'22,4"N	12°45'45,9"E
PV278T	4	4	4	1			50°02'22,7"N	12°45'58,3"E
PV279T	10	6	4	1			50°02'20,8"N	12°46'06,3"E
PV280T	30	15	4	1			50°02'19,4"N	12°46'07,9"E
PV281T	10	7	4	1			50°02'19,0"N	12°46'11,7"E
VL282T	20	8	4	1			50°01'59,9"N	12°44'20,1"E
VL283T	6	5	4	1			50°02'03,5"N	12°44'17,7"E
VL284T	150	7	4	1			50°02'06,8"N	12°44'16,9"E
VL285T	250	13	4	1			50°02'10,0"N	12°44'19,0"E
VL286T	20	5	4	1			50°02'13,6"N	12°44'19,8"E
PV287T	10	4	4	1			50°02'26,6"N	12°46'04,6"E
PV288T	30	9	4	1			50°02'30,9"N	12°46'03,5"E
PB290T	40	6	4	1			50°02'55,8"N	12°46'29,0"E
PB291T	10	5	4	1			50°02'59,6"N	12°46'25,8"E
PB292T	40	11	4	1			50°03'04,4"N	12°46'31,4"E
PB293T	25	7	4	1			50°03'07,6"N	12°46'32,8"E
PB294T	70	10	4	1			50°03'10,6"N	12°46'34,4"E
PB295T	50	10	4	1			50°03'14,1"N	12°46'39,9"E
PB296T	40	6	4	1			50°03'15,6"N	12°46'44,6"E
PB297T	10	5	4	1			50°03'18,5"N	12°46'47,1"E
PB298T	15	7	4	1			50°03'20,7"N	12°46'49,6"E
PB299T	40	10	4	1			50°03'23,8"N	12°46'55,5"E
PB300T	150	11	4	1			50°03'25,2"N	12°46'57,5"E
PB301T	50	12	4	1			50°03'27,1"N	12°46'59,4"E
PB302T	150	13	4	1			50°03'24,9"N	12°47'03,1"E
PB303T	10	6	4	1			50°03'21,7"N	12°46'57,9"E
PB304T	40	12	4	1			50°03'20,2"N	12°46'54,9"E
PB305T	25	9	4	1			50°03'17,7"N	12°46'50,2"E
PB306T	7	4	4	1			50°03'15,2"N	12°46'54,0"E
PB307T	50	10	4	1			50°03'13,1"N	12°46'55,3"E
PB308T	30	5	4	1			50°03'13,8"N	12°46'59,6"E
PB309T	15	6	4	1			50°03'09,3"N	12°47'02,4"E

Tab. 10B: Přehled druhů zaznamenaných ve fytoocenologických snímcích z cytotypově uniformních subpopulací *Knautia arvensis*. Data byla jednotně formátována v programu Juice 7.0 (mírně upraveno). Pro všechny druhy mechového [E₀], bylinného [E₁] i stromového [E₃] patra je pokryvnost uvedena v Braun-Blanquetově stupnici.

Number of relevés: 27		000000000111111111122222222
		123456789012345678901234567
<i>Ceratodon purpureus</i>	[E0]	r.....
<i>Cetraria islandica</i>	[E0]	r.....
<i>Cladonia sp.</i>	[E0]	r.r...rr.r.r.r.r.....1
<i>Dicranella sp.</i>	[E0]r.....
<i>Dicranum sp.</i>	[E0]	r3rr2rrrrr..rrrlr.r+3r.2rr22
<i>Hylocomium splendens</i>	[E0]r.332r..3..2.122.r.rr.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	[E0]	r2.rr.2..r....r.....
<i>Leucobryum glaucum</i>	[E0]r....r...rr....r...
<i>Pleurozium schreberii</i>	[E0]	5323222rr..3222233232321244
<i>Polytrichum formosum</i>	[E0]	rrrrr..+rrrr.l.r.2.r.+rrlr.
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	[E0]	r.333534434231r23431+42242.
<i>Scleropodium purum</i>	[E0]	..23.12..3323.3+.2422r422..
<i>Sphagnum sp.</i>	[E0]r2.....
<i>Thuidium tamariscinum</i>	[E0]r
<i>Agrostis tenuis</i>	[E1]	r222334232423+2222222233r+
<i>Achillea millefolium</i>	[E1]r.....
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	[E1]2.....
<i>Asplenium adulterinum</i>	[E1]	.r.r.....
<i>Asplenium cuneifolium</i>	[E1]	rr.r.....
<i>Avenella flexuosa</i>	[E1]	rr2222r+11r21rr+222r+2..+2r
<i>Bistorta major</i>	[E1]r.r....r.....
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	[E1]	.r.....rr.r....2...r.....
<i>Calamagrostis epigejos</i>	[E1]r.....
<i>Calluna vulgaris</i>	[E1]	..2.r.....r.rr.r.rr..12
<i>Campanula rotundifolia</i>	[E1]	.r+rrr..r.....2..r.r.r.
<i>Cardamine pratensis</i>	[E1]r.....
<i>Carex montana</i>	[E1]3...r2r.1....
<i>Carex nigra</i>	[E1]	.r.....r.....
<i>Cerastium alsinifolium</i>	[E1]	.r.....r.....rrr...rrr...
<i>Cirsium palustre</i>	[E1]r..
<i>Dactylis glomerata</i>	[E1]	r.....
<i>Danthonia decumbens</i>	[E1]r.....
<i>Deschampsia cespitosa</i>	[E1]	..2r.rrrr.122+r12222+222rr
<i>Dryopteris dilatata</i>	[E1]r.rr....r.....r..
<i>Erica carnea</i>	[E1]	r..r....r...2r.r....2r...2
<i>Festuca ovina</i>	[E1]	r32r22.23222+r222+21.2+2rr1
<i>Festuca rubra</i>	[E1]r.....+.2...r+r222..
<i>Fragaria vesca</i>	[E1]r.....
<i>Galium saxatile</i>	[E1]	rrrrrr..lrrrrr.rrr.rrrrrrrr
<i>Galium sudeticum</i>	[E1]r.....
<i>Galium verum</i>	[E1]	rrrrrr.r.r.r+r+rrr.r.r...r+
<i>Hieracium lachenalii</i>	[E1]	...r.....
<i>Hieracium pilosella</i>	[E1]r.....
<i>Holcus mollis</i>	[E1]r.r.rr.....
<i>Juncus bulbosus</i>	[E1]r.....
<i>Knautia arvensis</i>	[E1]	rrlr21r21++++r22++r+rrr+2r2
<i>Larix decidua</i>	[E1]r..
<i>Lathyrus pratensis</i>	[E1]	..r...r.....+.r...r.....
<i>Lathyrus sylvestris</i>	[E1]r.....
<i>Leontodon hispidus</i>	[E1]r2..2...r.
<i>Lotus corniculatus</i>	[E1]	..r.rr.r.....r.....r.
<i>Luzula pilosa</i>	[E1]	r..r.rrrr+rrr.rrrr+rr+rr...
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	[E1]	..r.....r.r...
<i>Melampyrum pratense</i>	[E1]	2rr+rr.r22r2r+.r...rrrr...
<i>Molinia caerulea</i>	[E1]	r.3....3r323232.rr...2r+.22
<i>Mycelis muralis</i>	[E1]	...r.....
<i>Narduus stricta</i>	[E1]r...rr.....r...+
<i>Orthilia secunda</i>	[E1]r.....
<i>Oxalis acetosella</i>	[E1]r.....
<i>Phleum bertolonii</i>	[E1]	r.....
<i>Picea abies</i>	[E1]	rrrrrrr.rrrr...r+rr.rrrr2
<i>Pimpinella major</i>	[E1]	r...rr2r...2.r1.r.+r+rr.r.
<i>Pinus sylvestris</i>	[E1]	rr...rr.r...r.....r.r.r
<i>Plantago media</i>	[E1]r.....

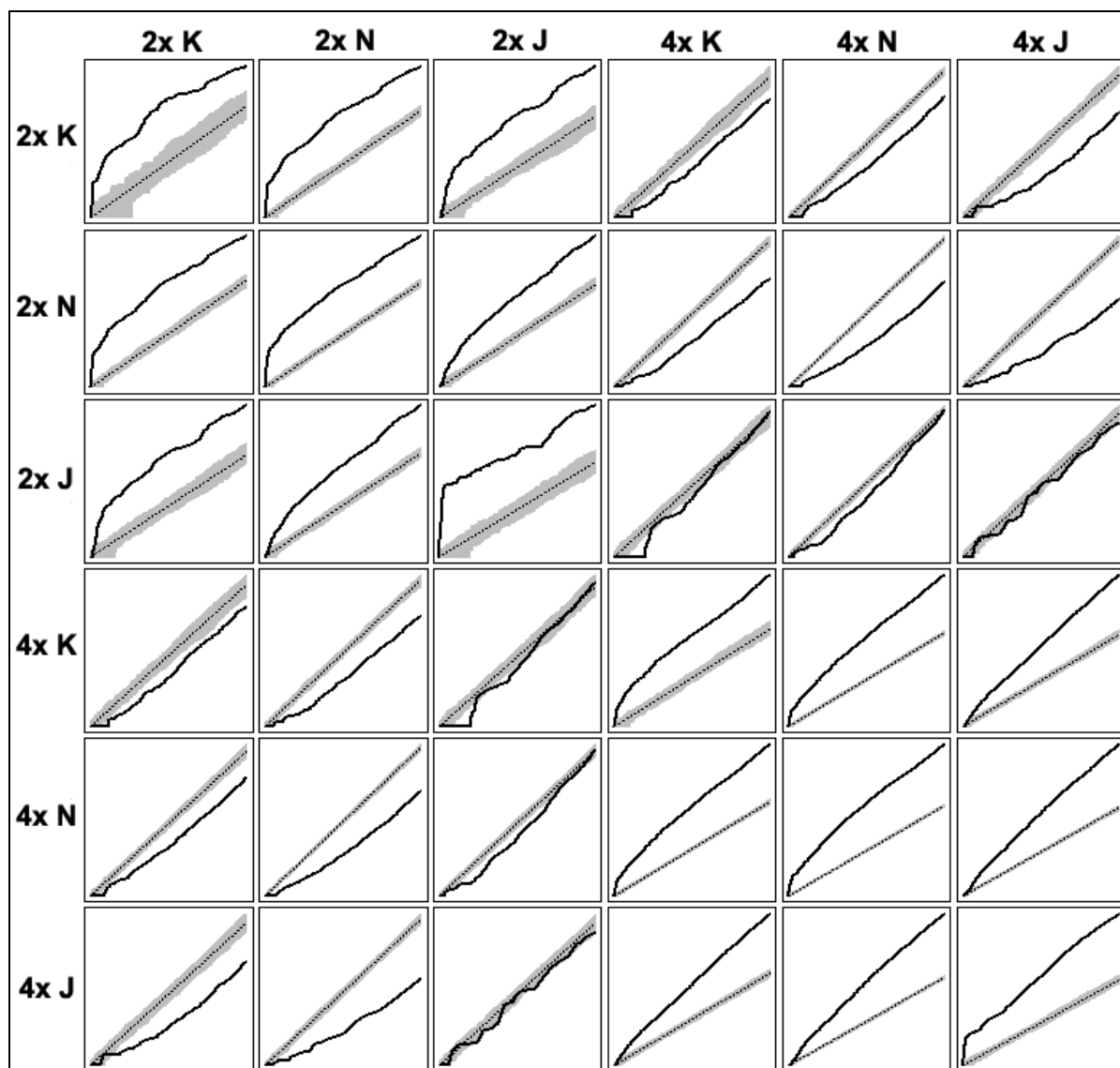
<i>Poa pratensis</i>	[E1]	...2..2.....r...
<i>Polygala chamaebuxus</i>	[E1]	...2r.lr....+r.r+rrr.r..rr
<i>Polygala vulgaris</i>	[E1]	r.....r.....r
<i>Potentilla erecta</i>	[E1]	r.r.r.r.r.r+r+r+r+r+r.r+r+r+r+
<i>Prunella vulgaris</i>	[E1]r.....r
<i>Pteridium aquilinum</i>	[E1]223.2l3.24...
<i>Ranunculus acris</i>	[E1]	.r.....rrr..r+rrr.r.r.r.r
<i>Rosa canina</i>	[E1]	r.....r.....r
<i>Rubus idaeus</i>	[E1]	rrrrr.r....r.....r
<i>Rumex acetosa</i>	[E1]r.....r
<i>Rumex acetosella</i>	[E1]	.r.r.....r.....r
<i>Senecio ovatus</i>	[E1]r.....r
<i>Silene vulgaris</i>	[E1]	rlrrrrr2.2+r1.+r.r+.rrr.+r
<i>Sorbus aucuparia</i>	[E1]	r..r.r.r.r.r+r+r+r.....rr
<i>Stellaria alsine</i>	[E1]r.....r
<i>Stellaria graminea</i>	[E1]r.r.r.....r
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	[E1]	.r.....r.....r
<i>Tephrosieris crispa</i>	[E1]r.....r
<i>Thesium alpinum</i>	[E1]r.....r
<i>Trientalis europaea</i>	[E1]r..r.r.....r
<i>Trifolium pratense</i>	[E1]r.....r
<i>Trifolium repens</i>	[E1]	r....r.....r
<i>Urtica dioica</i>	[E1]r.....r
<i>Vaccinium myrtillus</i>	[E1]	4.12...+222222++222r122r232
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	[E1]rr.r.r.r.r.r.r.r.r.r
<i>Veronica chamaedrys</i>	[E1]	r....r.....r
<i>Veronica officinalis</i>	[E1]	r..rr.r.r.r.....r
<i>Vicia sepium</i>	[E1]r.....r
<i>Viola riviniana</i>	[E1]	..r.....r.....r
<i>Picea abies</i>	[E3]	.222.2.2..r...2..2224..22r.
<i>Pinus sylvestris</i>	[E3]	..22.432334332.23.2r333+3.
<i>Larix decidua</i>	[E3]+.....r.....r

Tab. 10C: Souhrn informací o fytoocenologických snímcích pořizených v cytotypově uniformních subpopulacích *Knautia arvensis*.

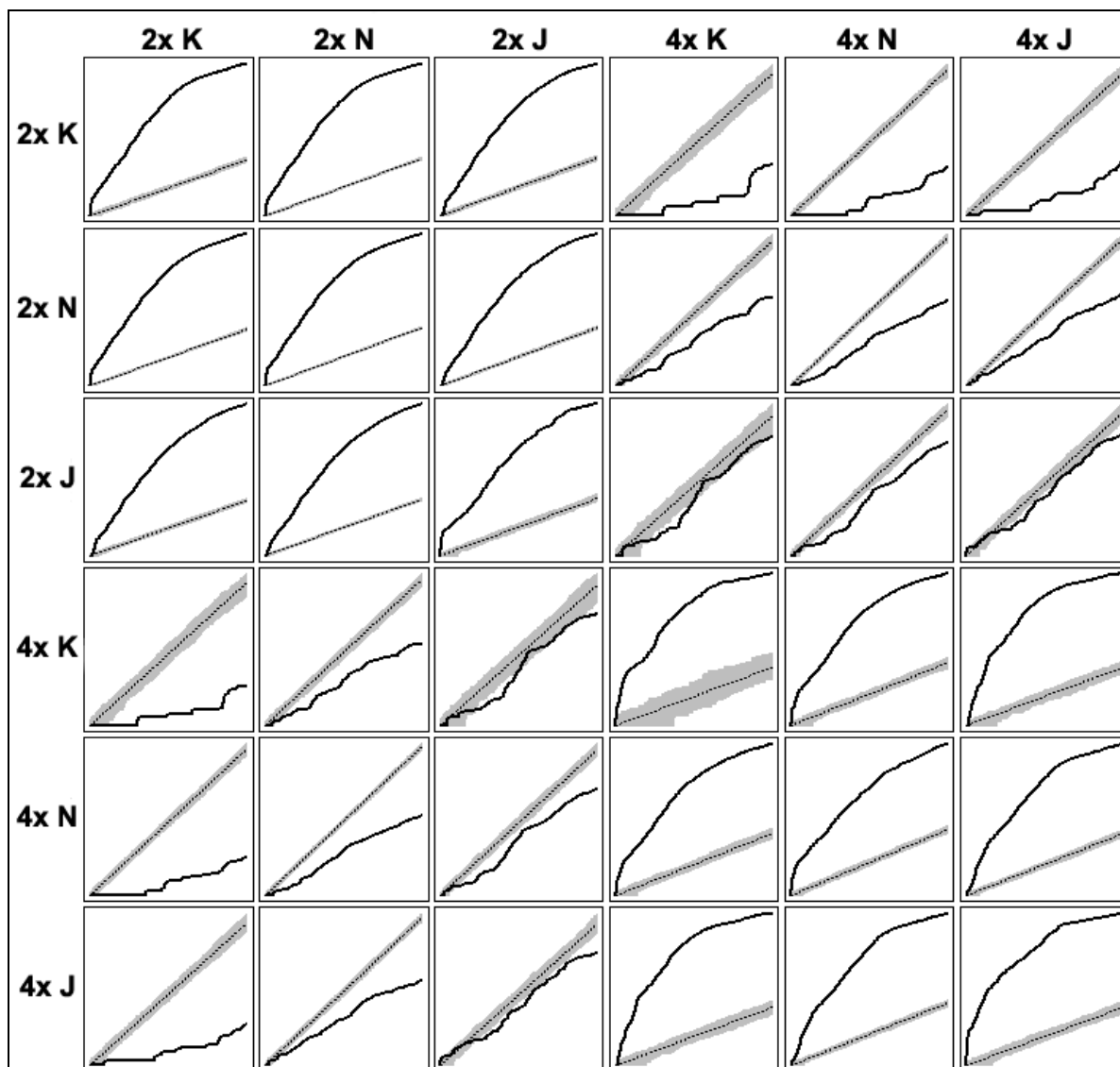
snimek	datum	GPS souřadnice (WGS-84)	cytotyp	expozice	sklon [°]	pokryvnost E0 [%]	pokryvnost E1 [%]	pokryvnost E3 [%]
1	1. 7. 2009	50°2'16,0"N, 12°45'59,1"E	2	JVV	10	94	90	0
2	2. 7. 2009	50°2'14,0"N, 12°45'55,5"E	2	J	50	75	55	5
3	2. 7. 2009	50°2'17,7"N, 12°45'40,3"E	2	SZ	1	60	85	10
4	2. 7. 2009	50°2'12,2"N, 12°45'37,2"E	4	J	3	75	60	40
5	2. 7. 2009	50°2'11,1"N, 12°45'44,7"E	4	J	5	75	70	17
6	2. 7. 2009	50°2'15,6"N, 12°45'50,6"E	4	V	5	90	75	5
7	2. 7. 2009	50°2'16,7"N, 12°46'1,1"E	4	V	3	50	90	50
8	25. 7. 2011	50°2'16,4"N, 12°45'54,9"E	2	JJV	10	70	55	40
9	25. 7. 2011	50°2'17,9"N, 12°45'53,5"E	4	J	5	95	80	5
10	25. 7. 2011	50°2'19,8"N, 12°45'44,2"E	2	SZS	2	80	65	40
11	25. 7. 2011	50°2'21,6"N, 12°45'46,8"E	2	SV	2	95	80	30

10. Přílohy

12	26. 7. 2011	50°2'24,3"N, 12°45'50,4"E	4	S	4	50	80	55
13	26. 7. 2011	50°2'14,2"N, 12°44'58,0"E	4	JVV	5	70	90	40
14	26. 7. 2011	50°2'14,4"N, 12°44'48,6"E	2	JVV	6	65	80	25
15	26. 7. 2011	50°1'55,3"N, 12°44'25,8"E	2	JJV	4	50	80	30
16	26. 7. 2011	50°1'55,1"N, 12°44'17,7"E	2	JJV	5	40	90	0
17	26. 7. 2011	50°1'58,0"N, 12°44'14,8"E	4	J	4	80	75	5
18	27. 7. 2011	50°1'53,1"N, 12°44'26,2"E	2	JJV	6	85	70	40
19	27. 7. 2011	50°1'58,2"N, 12°44'27,2"E	4	JJV	3	95	60	5
20	27. 7. 2011	50°1'58,0"N, 12°44'21,2"E	2	JJV	5	90	40	30
21	27. 7. 2011	50°1'53,2"N, 12°44'13,2"E	4	JV	3	30	45	70
22	10. 8. 2011	50°2'14,6"N, 12°44'42,4"E	4	SSV	4	80	90	25
23	24. 8. 2011	50°2'1,1"N, 12°44'21,8"E	4	JJV	4	95	75	25
24	24. 8. 2011	50°1'50,8"N, 12°44'16,1"E	4	JJV	2	30	95	45
25	24. 8. 2011	50°1'47,9"N, 12°44'23,3"E	2	JJZ	3	80	55	10
26	25. 8. 2011	50°2'6,1"N, 12°45'3,9"E	4	V	3	80	70	40
27	25. 8. 2011	50°2'15,4"N, 12°44'51,1"E	2	JVV	4	60	70	0



Obr. 10G: Párová srovnání prostorových korelací diploidních a tetraploidních růžic ze všech tří kategorií životního cyklu (juvenilní – J, nekvetoucí – N, kvetoucí – K) v trvalé ploše M1. Očekávané hodnoty $L_{(r)}$ funkce (za předpokladu absence prostorových korelací) pro různé poloměry opisovaných kružnic (0–250 cm, osa x) jsou znázorněny tečkovanou přímkou, 95% konfidenční interval je vybarven šedě. Skutečné hodnoty $L_{(r)}$ funkce (černá křivka) vyšší než příslušná hranice konfidenčního intervalu značí prokazatelnou pozitivní prostorovou korelaci, hodnoty nižší svědčí naopak o prokazatelně negativní korelaci v prostoru.



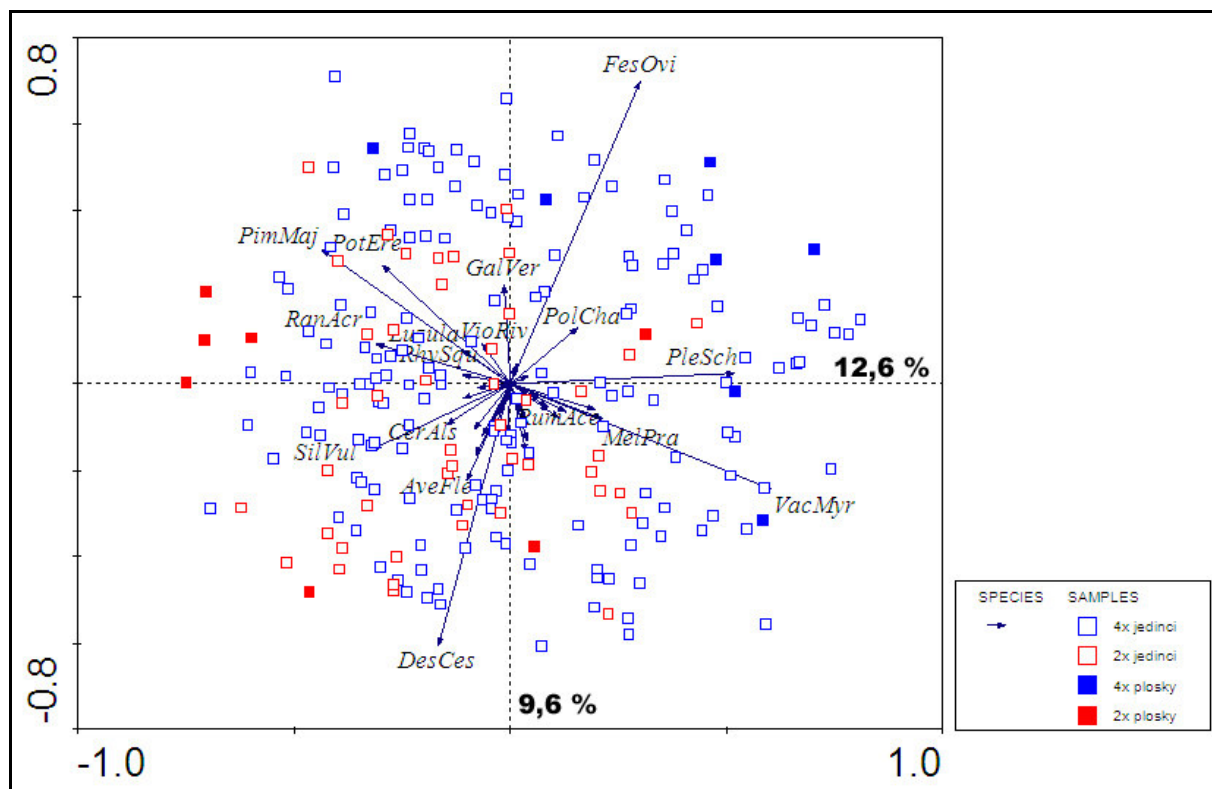
Obr. 10H: Párová srovnání prostorových korelací diploidních a tetraploidních růžic ze všech tří kategorií životního cyklu (juvenilní – J, nekvetoucí – N, kvetoucí – K) v trvalé ploše M2. Očekávané hodnoty $L(r)$ funkce (za předpokladu absence prostorových korelací) pro různé poloměry opísovaných kružnic (0–250 cm, osa x) jsou znázorněny tečkovanou přímkou, 95% konfidenční interval je vybarven šedě. Skutečné hodnoty $L(r)$ funkce (černá křivka) vyšší než příslušná hranice konfidenčního intervalu značí prokazatelnou pozitivní prostorovou korelaci, hodnoty nižší svědčí naopak o prokazatelně negativní korelaci v prostoru.

Tab. 10D: Souhrn četností meziročních přechodů rostlin mezi kategoriemi životního cyklu (*O* – oddenek, *S* – semenáček, *J* – juvenilní, *N* – nekvetoucí, *K* – kvetoucí, † – mrtvý) odděleně pro diploidy a tetraploidy z trvalých ploch M1 i M2. Přechody byly podle svého vlivu sloučeny do pěti kategorií.

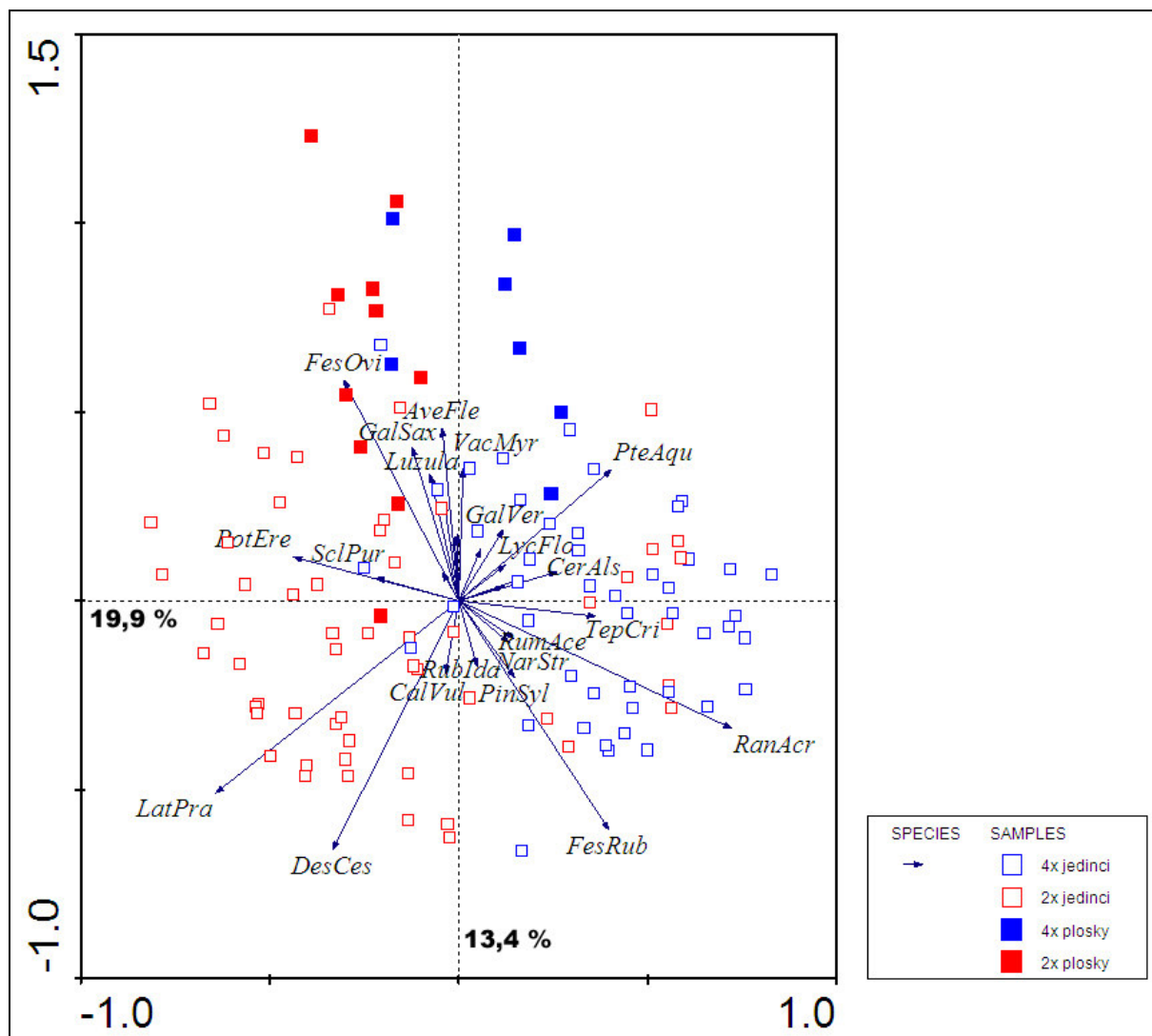
	natalita				růst				přežívání				zmenšení				mortalita				součet
	KS	OJ	ON	OK	SJ	JN	JK	NK	JJ	NN	KK	NJ	KJ	KN	S+	J+	N+	K+			
M1	2x	0	5	9	3	0	7	6	7	0	13	15	1	3	7	0	3	2	2	83	
	4x	1	25	20	3	0	20	7	50	24	36	33	15	9	20	0	19	11	2	295	
	2x	0	2	2	3	0	5	0	6	1	22	17	1	1	12	0	3	7	1	83	
	4x	3	14	14	3	0	31	13	35	13	44	53	9	2	33	1	16	8	5	297	
M2	2x	6	13	19	3	0	13	5	19	8	10	44	5	4	10	0	12	3	5	179	
	4x	1	4	12	0	0	15	3	18	12	21	15	10	12	12	0	6	8	5	154	
	2x	3	10	10	5	2	4	7	18	9	25	52	3	5	11	4	10	6	3	187	
	4x	0	4	13	0	0	23	5	23	6	26	23	4	2	8	1	4	7	3	152	

Tab. 10E: Výsledky pokusného klíčení semen *Knautia* v přirozených podmínkách, v těsné blízkosti trvalých ploch M1 a M2. Schematické znázornění jednotlivých transektů i výsevových plošek a jejich pozice je k dispozici na obr. 10A a 10B.

lokality	ploidie	transekt	ploska	vyklíčeno [ks]	vyklíčeno [%]	kontrola – vyklíčeno [ks]
M1	2x	C	C1	0	0	0
M1	2x	C	C2	1	2	0
M1	2x	C	C3	1	2	0
M1	2x	D	D1	2	4	0
M1	2x	D	D2	2	4	0
M1	2x	D	D3	5	10	0
M1	2x	D	D4	1	2	0
M1	4x	A	A1	1	2	0
M1	4x	A	A2	1	2	0
M1	4x	A	A3	0	0	0
M1	4x	A	A4	0	0	0
M1	4x	B	B1	1	2	0
M1	4x	B	B2	0	0	0
M1	4x	B	B3	0	0	0
M2	2x	E	E1	5	10	0
M2	2x	E	E2	1	2	0
M2	2x	E	E3	7	14	0
M2	2x	E	E4	0	0	0
M2	2x	E	E5	0	0	0
M2	2x	E	E6	2	4	0
M2	2x	F	F3	1	2	0
M2	2x	F	F4	2	4	0
M2	2x	F	F5	0	0	0
M2	2x	F	F6	2	4	0
M2	4x	G	G1	1	2	0
M2	4x	G	G2	2	4	0
M2	4x	G	G3	2	4	0
M2	4x	G	G4	1	2	0
M2	4x	H	H1	1	2	0
M2	4x	H	H2	2	4	0
M2	4x	H	H3	7	14	0



Obr. 10I: Analýza hlavních komponent (PCA) sloučeného datového souboru popisujícího druhové složení plošek na klíčení semen (plné čtverce) a vegetaci obklopující rostliny *Knautia arvensis* v přilehlé trvalé ploše M1 (prázdné čtverce). Data jsou rozdělena podle příslušnosti semenáčků / rostlin k diploidnímu (červeně) a tetraploidnímu (modře) cytotypu. Trendy v zastoupení doprovodných druhů jsou pasivně promítnuty pomocí šipek s popisky.



Obr. 10J: Analýza hlavních komponent (PCA) sloučeného datového souboru popisujícího druhové složení plošek na klíčení semen (plné čtverce) a vegetaci obklopující rostliny *Knautia arvensis* v přilehlé trvalé ploše M2 (prázdné čtverce). Data jsou rozdělena podle příslušnosti semen / rostlin k diploidnímu (červeně) a tetraploidnímu (modře) cytotypu. Trendy v zastoupení doprovodných druhů jsou pasivně promítnuty pomocí šipek s popisky.

Tab. 10F: Klíčení semen v růstové komoře. Pro každou Petriho misku jsou uvedeny informace o původu nažek, hustotě výsevu a počtu vyklíčených semen při pravidelných kontrolách (sloupce značené datem). Po 32 dnech byl experiment ukončen a stanovena konečná relativní klíčivost semen na všech miskách.

číslo misky	zdrojová subpopulace	cytotyp	lokalita	vyseto semen	25.3.	29.3.	30.3.	1.4.	5.4.	8.4.	12.4.	15.4.	19.4.	22.4.	26.4.	relativní klíčivost
1	P4B	4x	M1	114	0	0	1	13	44	51	71	71	76	77	77	0,68
2	P4B	4x	M1	110	0	0	2	18	47	55	68	72	73	74	74	0,67
3	P4B	4x	M1	126	0	0	0	16	45	51	65	70	71	81	81	0,64
4	P2B	2x	M1	38	0	0	0	0	2	2	3	5	5	5	5	0,13
5	V4B	4x	M2	65	0	0	0	0	1	1	2	2	2	2	2	0,03
6	V2A	2x	M2	74	0	0	0	1	8	14	18	22	25	27	30	0,41
7	V2A	2x	M2	79	0	0	0	3	11	13	20	21	25	28	30	0,38
8	V4A	4x	M2	115	0	0	0	3	21	33	36	45	50	54	54	0,47
9	V4A	4x	M2	105	0	0	0	7	27	31	40	49	52	52	58	0,55
10	V4A	4x	M2	97	0	0	0	13	28	34	41	43	45	45	47	0,48
11	P2A	2x	M1	97	0	0	0	8	40	46	55	57	57	58	60	0,62
12	P2A	2x	M1	104	0	0	0	1	49	55	55	62	64	64	64	0,62
13	P2A	2x	M1	104	0	0	0	3	18	33	39	45	51	54	54	0,52
14	P2A	2x	M1	99	0	0	0	4	43	46	46	56	56	56	56	0,57
15	P4B	4x	M1	115	0	0	3	23	53	54	63	67	70	70	74	0,64
16	P4B	4x	M1	98	0	0	0	15	33	42	52	56	59	63	63	0,64
17	P4A	4x	M1	116	0	0	0	5	26	32	38	42	46	48	48	0,41
18	P4A	4x	M1	120	0	0	3	12	30	37	48	51	57	59	59	0,49
19	P4A	4x	M1	120	0	0	1	10	35	41	56	59	63	67	68	0,57
20	P4A	4x	M1	119	0	0	1	9	30	38	57	63	63	63	63	0,53
21	V2B	2x	M2	117	0	0	1	9	35	47	60	66	66	66	67	0,57
22	V2B	2x	M2	112	0	0	4	16	42	44	45	54	57	59	62	0,55
23	V2B	2x	M2	112	0	0	0	6	23	33	39	43	50	51	53	0,47
24	V2B	2x	M2	119	0	0	2	11	34	40	43	47	51	54	54	0,45
25	V2B	2x	M2	111	0	0	1	10	33	43	48	55	55	56	56	0,50
26	V2B	2x	M2	116	0	0	1	9	35	43	55	55	62	62	62	0,53
27	V2B	2x	M2	106	0	0	0	10	33	41	46	52	59	59	60	0,57
28	V2B	2x	M2	96	0	0	2	10	31	39	52	52	54	54	55	0,57

Tab. 10G: Souhrn znaků zaznamenaných na semenáčcích před jejich zasazením (zahájení kompetičního experimentu). Délka děloh byla měřena jako součet délek obou lístků, šířka děloh se vztahovala k nejširšímu místu lístku a kořen byl rozlišen podle své délky na krátký (< 5 cm) nebo dlouhý (> 5 cm).

subpopulace	cytotyp	délka děloh [mm]	šířka děloh [mm]	asimilační plocha děloh [mm ²]	kořen
P4B	4x	29	5	145	krátký
P4B	4x	20	5	100	krátký
P4B	4x	21	5	105	krátký
P4B	4x	24	4	96	dlouhý
P4B	4x	28	5	140	dlouhý
P4B	4x	23	5	115	krátký
V2A	2x	19	4	76	krátký
V2A	2x	11	2	22	krátký
V2A	2x	12	3	36	krátký
V2A	2x	17	5	85	krátký
P2A	2x	18	5	90	krátký
P2A	2x	18	5	90	krátký
P4B	4x	26	6	156	krátký
P4B	4x	21	5	105	krátký
P4B	4x	24	5	120	krátký
P2A	2x	18	5	90	krátký
P2A	2x	16	4	64	krátký
P2A	2x	15	4	60	krátký
P2A	2x	16	4	64	krátký
V2B	2x	19	5	95	krátký
V2B	2x	22	6	132	krátký
P4A	4x	28	7	196	krátký
P4A	4x	23	4	92	krátký
P4A	4x	20	4	80	krátký
V2B	2x	18	4	72	krátký
P4A	4x	16	5	80	krátký
P4A	4x	17	6	102	krátký
V4A	4x	14	5	70	krátký
V4A	4x	15	4	60	krátký
V4A	4x	17	5	85	krátký
V4A	4x	20	5	100	krátký
V4A	4x	22	6	132	krátký
P2A	2x	22	4	88	krátký
P2A	2x	20	5	100	krátký
P4B	4x	27	6	162	dlouhý
P4B	4x	24	6	144	dlouhý
P4B	4x	22	6	132	dlouhý
P4A	4x	20	5	100	krátký

<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>délka děloh [mm]</i>	<i>šířka děloh [mm]</i>	<i>asimilační plocha děloh [mm²]</i>	<i>kořen</i>
P4A	4x	16	4	64	krátký
P4A	4x	17	4	68	krátký
V2B	2x	25	6	150	dlouhý
V2B	2x	20	4	80	krátký
P4A	4x	28	6	168	krátký
P4A	4x	28	6	168	dlouhý
P4A	4x	25	6	150	dlouhý
P2A	2x	16	4	64	krátký
P2A	2x	16	4	64	krátký
P2A	2x	17	4	68	krátký
V2B	2x	19	5	95	krátký
V2B	2x	21	5	105	krátký
V2B	2x	20	5	100	krátký
V2B	2x	24	5	120	dlouhý
V2B	2x	20	5	100	krátký
V2B	2x	20	5	100	krátký
V2B	2x	20	5	100	krátký
V2B	2x	22	5	110	krátký
V4A	4x	21	5	105	krátký
V4A	4x	17	5	85	krátký
V2A	2x	19	5	95	krátký
V2A	2x	11	5	55	krátký

Tab. 10H: Hodnoty indikátorů zdatnosti zaznamenávaných na kultivovaných rostlinách v průběhu celé délky trvání kompetičního experimentu. Hodnoty z intervalů 8 a 9 nejsou zobrazeny a nebyly součástí statistických analýz (příčinou byl odlišný způsob sběru dat v těchto intervalech). Chybějící hodnoty jsou označeny „NA“.

rostlina	subpopulace	cytotyp	úroveň kompetice	počet párů listů	délka nejdelšího listu [mm]	čas [dny]	interval
1	P4B	4x	kontrola	1	14,5	0	1
2	P4B	4x	nízká	1	10	0	1
3	P4B	4x	vysoká	1	10,5	0	1
4	P4B	4x	kontrola	1	12	0	1
5	P4B	4x	nízká	1	14	0	1
6	P4B	4x	vysoká	1	11,5	0	1
7	V2A	2x	kontrola	1	9,5	0	1
8	V2A	2x	nízká	1	5,5	0	1
9	V2A	2x	vysoká	1	6	0	1
10	V2A	2x	kontrola	1	8,5	0	1
11	P2A	2x	nízká	1	9	0	1
12	P2A	2x	vysoká	1	9	0	1
13	P4B	4x	kontrola	1	13	0	1
14	P4B	4x	nízká	1	10,5	0	1
15	P4B	4x	vysoká	1	12	0	1
16	P2A	2x	kontrola	1	9	0	1
17	P2A	2x	nízká	1	8	0	1
18	P2A	2x	vysoká	1	7,5	0	1
19	P2A	2x	kontrola	1	8	0	1
20	V2B	2x	nízká	1	9,5	0	1
21	V2B	2x	vysoká	1	11	0	1
22	P4A	4x	kontrola	1	14	0	1
23	P4A	4x	nízká	1	11,5	0	1
24	P4A	4x	vysoká	1	10	0	1
25	V2B	2x	kontrola	1	9	0	1
26	P4A	4x	nízká	1	8	0	1
27	P4A	4x	vysoká	1	8,5	0	1
28	V4A	4x	kontrola	1	7	0	1
29	V4A	4x	nízká	1	7,5	0	1
30	V4A	4x	vysoká	1	8,5	0	1
31	V4A	4x	kontrola	1	10	0	1
32	V4A	4x	nízká	1	11	0	1
33	P2A	2x	vysoká	1	11	0	1
34	P2A	2x	kontrola	1	10	0	1
35	P4B	4x	nízká	1	13,5	0	1
36	P4B	4x	vysoká	1	12	0	1
37	P4B	4x	kontrola	1	11	0	1
38	P4A	4x	nízká	1	10	0	1
39	P4A	4x	vysoká	1	8	0	1
40	P4A	4x	kontrola	1	8,5	0	1
41	V2B	2x	nízká	1	12,5	0	1
42	V2B	2x	vysoká	1	10	0	1
43	P4A	4x	kontrola	1	14	0	1
44	P4A	4x	nízká	1	14	0	1

<i>rostlina</i>	<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>úroveň kompetice</i>	<i>počet párů listů</i>	<i>délka nejdelšího listu [mm]</i>	<i>čas [dny]</i>	<i>interval</i>
45	P4A	4x	vysoká	1	12,5	0	1
46	P2A	2x	kontrola	1	8	0	1
47	P2A	2x	nízká	1	8	0	1
48	P2A	2x	vysoká	1	8,5	0	1
49	V2B	2x	kontrola	1	9,5	0	1
50	V2B	2x	nízká	1	10,5	0	1
51	V2B	2x	vysoká	1	10	0	1
52	V2B	2x	kontrola	1	12	0	1
53	V2B	2x	nízká	1	10	0	1
54	V2B	2x	vysoká	1	10	0	1
55	V2B	2x	kontrola	1	10	0	1
56	V2B	2x	nízká	1	11	0	1
57	V4A	4x	vysoká	1	10,5	0	1
58	V4A	4x	kontrola	1	8,5	0	1
59	V2A	2x	nízká	1	9,5	0	1
60	V2A	2x	vysoká	1	5,5	0	1
1	P4B	4x	kontrola	1	12,5	4	2
2	P4B	4x	nízká	1	11,5	4	2
3	P4B	4x	vysoká	2	12,5	4	2
4	P4B	4x	kontrola	1	12	4	2
5	P4B	4x	nízká	2	15	4	2
6	P4B	4x	vysoká	2	16	4	2
7	V2A	2x	kontrola	2	11	4	2
8	V2A	2x	nízká	1	10	4	2
9	V2A	2x	vysoká	1	8,5	4	2
10	V2A	2x	kontrola	1	9,5	4	2
11	P2A	2x	nízká	1	8,5	4	2
12	P2A	2x	vysoká	1	11	4	2
13	P4B	4x	kontrola	2	15,5	4	2
14	P4B	4x	nízká	1	11	4	2
15	P4B	4x	vysoká	2	15	4	2
16	P2A	2x	kontrola	1	8,5	4	2
17	P2A	2x	nízká	1	9,5	4	2
18	P2A	2x	vysoká	1	8,5	4	2
19	P2A	2x	kontrola	1	7,5	4	2
20	V2B	2x	nízká	1	10	4	2
21	V2B	2x	vysoká	1	12,5	4	2
22	P4A	4x	kontrola	2	15	4	2
23	P4A	4x	nízká	1	11	4	2
24	P4A	4x	vysoká	1	11	4	2
25	V2B	2x	kontrola	1	11	4	2
26	P4A	4x	nízká	1	10	4	2
27	P4A	4x	vysoká	1	10	4	2
28	V4A	4x	kontrola	1	7	4	2
29	V4A	4x	nízká	1	10,5	4	2
30	V4A	4x	vysoká	2	10,5	4	2
31	V4A	4x	kontrola	1	11,5	4	2
32	V4A	4x	nízká	1	12	4	2
33	P2A	2x	vysoká	2	12,5	4	2

10. Přílohy

34	P2A	2x	kontrola	1	11,5	4	2
35	P4B	4x	nížká	2	13,5	4	2
36	P4B	4x	vysoká	2	13	4	2
37	P4B	4x	kontrola	2	13	4	2
38	P4A	4x	nížká	2	12	4	2
39	P4A	4x	vysoká	1	12,5	4	2
40	P4A	4x	kontrola	1	11	4	2
41	V2B	2x	nížká	1	13	4	2
42	V2B	2x	vysoká	2	11	4	2
43	P4A	4x	kontrola	2	13,5	4	2
44	P4A	4x	nížká	2	15	4	2
45	P4A	4x	vysoká	2	15	4	2
46	P2A	2x	kontrola	1	8,5	4	2
47	P2A	2x	nížká	1	9,5	4	2
48	P2A	2x	vysoká	2	11	4	2
49	V2B	2x	kontrola	2	9,5	4	2
50	V2B	2x	nížká	1	13,5	4	2
51	V2B	2x	vysoká	1	11,5	4	2
52	V2B	2x	kontrola	2	13,5	4	2
53	V2B	2x	nížká	2	10	4	2
54	V2B	2x	vysoká	2	13,5	4	2
55	V2B	2x	kontrola	2	11,5	4	2
56	V2B	2x	nížká	1	12,5	4	2
57	V4A	4x	vysoká	1	11	4	2
58	V4A	4x	kontrola	1	10,5	4	2
59	V2A	2x	nížká	2	11,5	4	2
60	V2A	2x	vysoká	2	10	4	2
1	P4B	4x	kontrola	2	15	7	3
2	P4B	4x	nížká	2	12,5	7	3
3	P4B	4x	vysoká	2	14	7	3
4	P4B	4x	kontrola	2	15	7	3
5	P4B	4x	nížká	2	18,5	7	3
6	P4B	4x	vysoká	2	17,5	7	3
7	V2A	2x	kontrola	2	12,5	7	3
8	V2A	2x	nížká	1	13	7	3
9	V2A	2x	vysoká	1	11	7	3
10	V2A	2x	kontrola	1	12,5	7	3
11	P2A	2x	nížká	1	4	7	3
12	P2A	2x	vysoká	2	14	7	3
13	P4B	4x	kontrola	2	17	7	3
14	P4B	4x	nížká	2	14	7	3
15	P4B	4x	vysoká	2	17	7	3
16	P2A	2x	kontrola	2	10	7	3
17	P2A	2x	nížká	1	12	7	3
18	P2A	2x	vysoká	2	10	7	3
19	P2A	2x	kontrola	1	10	7	3
20	V2B	2x	nížká	1	12	7	3
21	V2B	2x	vysoká	2	15	7	3
22	P4A	4x	kontrola	2	18	7	3
23	P4A	4x	nížká	2	13,5	7	3
24	P4A	4x	vysoká	2	15	7	3
25	V2B	2x	kontrola	2	14	7	3

<i>rostlina</i>	<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>úroveň kompetice</i>	<i>počet párů listů</i>	<i>délka nejdelšího listu [mm]</i>	<i>čas [dny]</i>	<i>interval</i>
26	P4A	4x	nízká	2	14,5	7	3
27	P4A	4x	vysoká	2	13	7	3
28	V4A	4x	kontrola	2	8	7	3
29	V4A	4x	nízká	1	13,5	7	3
30	V4A	4x	vysoká	2	14	7	3
31	V4A	4x	kontrola	1	14	7	3
32	V4A	4x	nízká	2	13	7	3
33	P2A	2x	vysoká	2	16	7	3
34	P2A	2x	kontrola	2	14	7	3
35	P4B	4x	nízká	2	16,5	7	3
36	P4B	4x	vysoká	2	15,5	7	3
37	P4B	4x	kontrola	2	14,5	7	3
38	P4A	4x	nízká	2	15,5	7	3
39	P4A	4x	vysoká	2	16,5	7	3
40	P4A	4x	kontrola	2	14	7	3
41	V2B	2x	nízká	2	15	7	3
42	V2B	2x	vysoká	2	13	7	3
43	P4A	4x	kontrola	2	15	7	3
44	P4A	4x	nízká	2	18	7	3
45	P4A	4x	vysoká	2	18,5	7	3
46	P2A	2x	kontrola	2	9	7	3
47	P2A	2x	nízká	2	11,5	7	3
48	P2A	2x	vysoká	2	12,5	7	3
49	V2B	2x	kontrola	2	11	7	3
50	V2B	2x	nízká	2	17,5	7	3
51	V2B	2x	vysoká	2	15	7	3
52	V2B	2x	kontrola	2	15	7	3
53	V2B	2x	nízká	2	12,5	7	3
54	V2B	2x	vysoká	2	15,5	7	3
55	V2B	2x	kontrola	2	14,5	7	3
56	V2B	2x	nízká	2	15	7	3
57	V4A	4x	vysoká	2	15,5	7	3
58	V4A	4x	kontrola	2	14,5	7	3
59	V2A	2x	nízká	2	13,5	7	3
60	V2A	2x	vysoká	2	11,5	7	3
1	P4B	4x	kontrola	2	18	11	4
2	P4B	4x	nízká	3	21,5	11	4
3	P4B	4x	vysoká	3	26,5	11	4
4	P4B	4x	kontrola	2	18,5	11	4
5	P4B	4x	nízká	2	22	11	4
6	P4B	4x	vysoká	2	26,5	11	4
7	V2A	2x	kontrola	3	14,5	11	4
8	V2A	2x	nízká	2	15	11	4
9	V2A	2x	vysoká	2	17	11	4
10	V2A	2x	kontrola	2	13,5	11	4
11	P2A	2x	nízká	1	4	11	4
12	P2A	2x	vysoká	2	14,5	11	4
13	P4B	4x	kontrola	3	19,5	11	4
14	P4B	4x	nízká	2	21,5	11	4

15	P4B	4x	vysoká	3	24,5	11	4
16	P2A	2x	kontrola	2	12	11	4
17	P2A	2x	nížká	2	15,5	11	4
18	P2A	2x	vysoká	2	19,5	11	4
19	P2A	2x	kontrola	2	12	11	4
20	V2B	2x	nížká	2	13	11	4
21	V2B	2x	vysoká	2	25	11	4
22	P4A	4x	kontrola	3	19	11	4
23	P4A	4x	nížká	2	16	11	4
24	P4A	4x	vysoká	2	22,5	11	4
25	V2B	2x	kontrola	3	16	11	4
26	P4A	4x	nížká	2	21,5	11	4
27	P4A	4x	vysoká	2	21,5	11	4
28	V4A	4x	kontrola	2	10	11	4
29	V4A	4x	nížká	2	17	11	4
30	V4A	4x	vysoká	2	20	11	4
31	V4A	4x	kontrola	2	16	11	4
32	V4A	4x	nížká	2	14	11	4
33	P2A	2x	vysoká	3	25,5	11	4
34	P2A	2x	kontrola	3	16	11	4
35	P4B	4x	nížká	3	22,5	11	4
36	P4B	4x	vysoká	3	20,5	11	4
37	P4B	4x	kontrola	2	17,5	11	4
38	P4A	4x	nížká	3	22,5	11	4
39	P4A	4x	vysoká	2	21,5	11	4
40	P4A	4x	kontrola	2	16	11	4
41	V2B	2x	nížká	2	23,5	11	4
42	V2B	2x	vysoká	2	17	11	4
43	P4A	4x	kontrola	2	15	11	4
44	P4A	4x	nížká	3	23	11	4
45	P4A	4x	vysoká	3	27,5	11	4
46	P2A	2x	kontrola	2	11	11	4
47	P2A	2x	nížká	2	14	11	4
48	P2A	2x	vysoká	2	22,5	11	4
49	V2B	2x	kontrola	3	14,5	11	4
50	V2B	2x	nížká	2	25	11	4
51	V2B	2x	vysoká	2	21,5	11	4
52	V2B	2x	kontrola	3	18	11	4
53	V2B	2x	nížká	2	19	11	4
54	V2B	2x	vysoká	2	20	11	4
55	V2B	2x	kontrola	2	16	11	4
56	V2B	2x	nížká	3	21,5	11	4
57	V4A	4x	vysoká	2	17,5	11	4
58	V4A	4x	kontrola	2	16,5	11	4
59	V2A	2x	nížká	3	19	11	4
60	V2A	2x	vysoká	2	16,5	11	4
1	P4B	4x	kontrola	3	23,5	14	5
2	P4B	4x	nížká	3	31,5	14	5
3	P4B	4x	vysoká	3	37,5	14	5
4	P4B	4x	kontrola	3	19,5	14	5
5	P4B	4x	nížká	3	38	14	5
6	P4B	4x	vysoká	3	40	14	5

10. Přílohy

<i>rostlina</i>	<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>úroveň kompetice</i>	<i>počet párů listů</i>	<i>délka nejdelšího listu [mm]</i>	<i>čas [dny]</i>	<i>interval</i>
7	V2A	2x	kontrola	3	19,5	14	5
8	V2A	2x	nízká	3	30,5	14	5
9	V2A	2x	vysoká	2	17,5	14	5
10	V2A	2x	kontrola	2	13,5	14	5
11	P2A	2x	nízká	2	4	14	5
12	P2A	2x	vysoká	2	19,5	14	5
13	P4B	4x	kontrola	3	24,5	14	5
14	P4B	4x	nízká	3	34,5	14	5
15	P4B	4x	vysoká	3	37,5	14	5
16	P2A	2x	kontrola	3	16,5	14	5
17	P2A	2x	nízká	3	27,5	14	5
18	P2A	2x	vysoká	3	27	14	5
19	P2A	2x	kontrola	2	14	14	5
20	V2B	2x	nízká	2	24	14	5
21	V2B	2x	vysoká	3	38	14	5
22	P4A	4x	kontrola	3	26	14	5
23	P4A	4x	nízká	2	30,5	14	5
24	P4A	4x	vysoká	2	36	14	5
25	V2B	2x	kontrola	3	25,5	14	5
26	P4A	4x	nízká	3	36,5	14	5
27	P4A	4x	vysoká	3	33	14	5
28	V4A	4x	kontrola	3	16	14	5
29	V4A	4x	nízká	2	28	14	5
30	V4A	4x	vysoká	3	34	14	5
31	V4A	4x	kontrola	2	16,5	14	5
32	V4A	4x	nízká	2	26	14	5
33	P2A	2x	vysoká	3	36,5	14	5
34	P2A	2x	kontrola	3	25,5	14	5
35	P4B	4x	nízká	3	33	14	5
36	P4B	4x	vysoká	3	27	14	5
37	P4B	4x	kontrola	3	23	14	5
38	P4A	4x	nízká	3	34,5	14	5
39	P4A	4x	vysoká	3	42	14	5
40	P4A	4x	kontrola	3	22,5	14	5
41	V2B	2x	nízká	3	40	14	5
42	V2B	2x	vysoká	3	27	14	5
43	P4A	4x	kontrola	3	17,5	14	5
44	P4A	4x	nízká	3	36	14	5
45	P4A	4x	vysoká	3	38,5	14	5
46	P2A	2x	kontrola	3	16	14	5
47	P2A	2x	nízká	3	25	14	5
48	P2A	2x	vysoká	3	30	14	5
49	V2B	2x	kontrola	3	21	14	5
50	V2B	2x	nízká	3	45	14	5
51	V2B	2x	vysoká	3	36	14	5
52	V2B	2x	kontrola	3	26	14	5
53	V2B	2x	nízká	3	32,5	14	5
54	V2B	2x	vysoká	3	36	14	5
55	V2B	2x	kontrola	3	28,5	14	5

56	V2B	2x	nížká	3	35,5	14	5
57	V4A	4x	vysoká	2	31	14	5
58	V4A	4x	kontrola	2	25	14	5
59	V2A	2x	nížká	3	27,5	14	5
60	V2A	2x	vysoká	3	26,5	14	5
1	P4B	4x	kontrola	4	34	18	6
2	P4B	4x	nížká	3	41	18	6
3	P4B	4x	vysoká	3	50	18	6
4	P4B	4x	kontrola	4	35	18	6
5	P4B	4x	nížká	3	48	18	6
6	P4B	4x	vysoká	3	45	18	6
7	V2A	2x	kontrola	4	28	18	6
8	V2A	2x	nížká	3	41	18	6
9	V2A	2x	vysoká	2	34	18	6
10	V2A	2x	kontrola	3	27	18	6
11	P2A	2x	nížká	3	6	18	6
12	P2A	2x	vysoká	3	27	18	6
13	P4B	4x	kontrola	4	34,5	18	6
14	P4B	4x	nížká	3	45	18	6
15	P4B	4x	vysoká	3	45	18	6
16	P2A	2x	kontrola	4	27,5	18	6
17	P2A	2x	nížká	3	39	18	6
18	P2A	2x	vysoká	3	36	18	6
19	P2A	2x	kontrola	3	30	18	6
20	V2B	2x	nížká	3	33	18	6
21	V2B	2x	vysoká	3	41	18	6
22	P4A	4x	kontrola	4	49	18	6
23	P4A	4x	nížká	3	44	18	6
24	P4A	4x	vysoká	3	52	18	6
25	V2B	2x	kontrola	4	36	18	6
26	P4A	4x	nížká	3	44	18	6
27	P4A	4x	vysoká	3	40	18	6
28	V4A	4x	kontrola	4	25	18	6
29	V4A	4x	nížká	3	47	18	6
30	V4A	4x	vysoká	3	50	18	6
31	V4A	4x	kontrola	3	35	18	6
32	V4A	4x	nížká	3	41	18	6
33	P2A	2x	vysoká	4	42	18	6
34	P2A	2x	kontrola	4	35	18	6
35	P4B	4x	nížká	4	62	18	6
36	P4B	4x	vysoká	3	45	18	6
37	P4B	4x	kontrola	4	32	18	6
38	P4A	4x	nížká	4	45	18	6
39	P4A	4x	vysoká	3	55	18	6
40	P4A	4x	kontrola	4	34	18	6
41	V2B	2x	nížká	4	50	18	6
42	V2B	2x	vysoká	3	31	18	6
43	P4A	4x	kontrola	4	21	18	6
44	P4A	4x	nížká	4	55	18	6
45	P4A	4x	vysoká	3	44	18	6
46	P2A	2x	kontrola	3	28	18	6
47	P2A	2x	nížká	3	31,5	18	6

<i>rostlina</i>	<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>úroveň kompetice</i>	<i>počet párů listů</i>	<i>délka nejdelšího listu [mm]</i>	<i>čas [dny]</i>	<i>interval</i>
48	P2A	2x	vysoká	3	34	18	6
49	V2B	2x	kontrola	4	27	18	6
50	V2B	2x	nízká	3	62	18	6
51	V2B	2x	vysoká	3	39	18	6
52	V2B	2x	kontrola	4	49	18	6
53	V2B	2x	nízká	3	40	18	6
54	V2B	2x	vysoká	3	42	18	6
55	V2B	2x	kontrola	4	46	18	6
56	V2B	2x	nízká	3	47	18	6
57	V4A	4x	vysoká	3	40	18	6
58	V4A	4x	kontrola	4	33	18	6
59	V2A	2x	nízká	4	51	18	6
60	V2A	2x	vysoká	3	35	18	6
1	P4B	4x	kontrola	4	39	21	7
2	P4B	4x	nízká	3	46	21	7
3	P4B	4x	vysoká	3	58,5	21	7
4	P4B	4x	kontrola	4	37	21	7
5	P4B	4x	nízká	3	48	21	7
6	P4B	4x	vysoká	3	47	21	7
7	V2A	2x	kontrola	4	37	21	7
8	V2A	2x	nízká	3	41	21	7
9	V2A	2x	vysoká	2	34	21	7
10	V2A	2x	kontrola	3	27	21	7
11	P2A	2x	nízká	3	8,5	21	7
12	P2A	2x	vysoká	3	27	21	7
13	P4B	4x	kontrola	4	48	21	7
14	P4B	4x	nízká	3	58	21	7
15	P4B	4x	vysoká	3	48,5	21	7
16	P2A	2x	kontrola	4	31,5	21	7
17	P2A	2x	nízká	3	39	21	7
18	P2A	2x	vysoká	3	36	21	7
19	P2A	2x	kontrola	3	30	21	7
20	V2B	2x	nízká	3	33	21	7
21	V2B	2x	vysoká	3	41	21	7
22	P4A	4x	kontrola	5	58	21	7
23	P4A	4x	nízká	3	44	21	7
24	P4A	4x	vysoká	3	52	21	7
25	V2B	2x	kontrola	4	45,5	21	7
26	P4A	4x	nízká	3	44	21	7
27	P4A	4x	vysoká	3	40	21	7
28	V4A	4x	kontrola	4	27,5	21	7
29	V4A	4x	nízká	3	47	21	7
30	V4A	4x	vysoká	3	50	21	7
31	V4A	4x	kontrola	3	35	21	7
32	V4A	4x	nízká	3	41	21	7
33	P2A	2x	vysoká	4	53,5	21	7
34	P2A	2x	kontrola	4	48,5	21	7
35	P4B	4x	nízká	4	71	21	7
36	P4B	4x	vysoká	3	47,5	21	7

10. Přílohy

37	P4B	4x	kontrola	4	44	21	7
38	P4A	4x	nížká	4	65	21	7
39	P4A	4x	vysoká	3	55	21	7
40	P4A	4x	kontrola	4	36	21	7
41	V2B	2x	nížká	4	50	21	7
42	V2B	2x	vysoká	3	40	21	7
43	P4A	4x	kontrola	4	30	21	7
44	P4A	4x	nížká	4	65	21	7
45	P4A	4x	vysoká	3	44	21	7
46	P2A	2x	kontrola	4	28	21	7
47	P2A	2x	nížká	3	31,5	21	7
48	P2A	2x	vysoká	3	34	21	7
49	V2B	2x	kontrola	5	36	21	7
50	V2B	2x	nížká	3	62	21	7
51	V2B	2x	vysoká	3	39	21	7
52	V2B	2x	kontrola	5	57	21	7
53	V2B	2x	nížká	3	42,5	21	7
54	V2B	2x	vysoká	3	42	21	7
55	V2B	2x	kontrola	3	47,5	21	7
56	V2B	2x	nížká	3	72,5	21	7
57	V4A	4x	vysoká	3	40	21	7
58	V4A	4x	kontrola	4	33	21	7
59	V2A	2x	nížká	4	58,5	21	7
60	V2A	2x	vysoká	3	35	21	7
1	P4B	4x	kontrola	7	131	42	10
2	P4B	4x	nížká	3	53	42	10
3	P4B	4x	vysoká	4	70	42	10
4	P4B	4x	kontrola	6	132	42	10
5	P4B	4x	nížká	3	81	42	10
6	P4B	4x	vysoká	3	66	42	10
7	V2A	2x	kontrola	6	100	42	10
8	V2A	2x	nížká	4	45	42	10
9	V2A	2x	vysoká	3	35	42	10
10	V2A	2x	kontrola	5	76	42	10
11	P2A	2x	nížká	3	13	42	10
12	P2A	2x	vysoká	3	26	42	10
13	P4B	4x	kontrola	6	148	42	10
14	P4B	4x	nížká	4	79	42	10
15	P4B	4x	vysoká	3	65	42	10
16	P2A	2x	kontrola	7	91	42	10
17	P2A	2x	nížká	3	46	42	10
18	P2A	2x	vysoká	3	36	42	10
19	P2A	2x	kontrola	5	111	42	10
20	V2B	2x	nížká	3	59	42	10
21	V2B	2x	vysoká	3	54	42	10
22	P4A	4x	kontrola	7	123	42	10
23	P4A	4x	nížká	2	39	42	10
24	P4A	4x	vysoká	3	67	42	10
25	V2B	2x	kontrola	6	97	42	10
26	P4A	4x	nížká	3	83	42	10
27	P4A	4x	vysoká	3	56	42	10
28	V4A	4x	kontrola	6	122	42	10

<i>rostlina</i>	<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>úroveň kompetice</i>	<i>počet párů listů</i>	<i>délka nejdelšího listu [mm]</i>	<i>čas [dny]</i>	<i>interval</i>
29	V4A	4x	nízká	3	62	42	10
30	V4A	4x	vysoká	3	69	42	10
31	V4A	4x	kontrola	4	76	42	10
32	V4A	4x	nízká	2	54	42	10
33	P2A	2x	vysoká	4	73	42	10
34	P2A	2x	kontrola	7	143	42	10
35	P4B	4x	nízká	4	79	42	10
36	P4B	4x	vysoká	3	57	42	10
37	P4B	4x	kontrola	6	138	42	10
38	P4A	4x	nízká	3	65	42	10
39	P4A	4x	vysoká	3	102	42	10
40	P4A	4x	kontrola	6	148	42	10
41	V2B	2x	nízká	4	69	42	10
42	V2B	2x	vysoká	4	53	42	10
43	P4A	4x	kontrola	7	80	42	10
44	P4A	4x	nízká	4	80	42	10
45	P4A	4x	vysoká	4	75	42	10
46	P2A	2x	kontrola	NA	NA	42	10
47	P2A	2x	nízká	3	49	42	10
48	P2A	2x	vysoká	3	65	42	10
49	V2B	2x	kontrola	7	95	42	10
50	V2B	2x	nízká	NA	NA	42	10
51	V2B	2x	vysoká	3	67	42	10
52	V2B	2x	kontrola	7	123	42	10
53	V2B	2x	nízká	3	64	42	10
54	V2B	2x	vysoká	3	80	42	10
55	V2B	2x	kontrola	NA	NA	42	10
56	V2B	2x	nízká	3	78	42	10
57	V4A	4x	vysoká	3	50	42	10
58	V4A	4x	kontrola	7	90	42	10
59	V2A	2x	nízká	4	64	42	10
60	V2A	2x	vysoká	3	47	42	10
1	P4B	4x	kontrola	8	164	49	11
2	P4B	4x	nízká	4	54	49	11
3	P4B	4x	vysoká	4	70	49	11
4	P4B	4x	kontrola	7	172	49	11
5	P4B	4x	nízká	4	84	49	11
6	P4B	4x	vysoká	4	67	49	11
7	V2A	2x	kontrola	7	118	49	11
8	V2A	2x	nízká	4	42	49	11
9	V2A	2x	vysoká	3	35	49	11
10	V2A	2x	kontrola	6	110	49	11
11	P2A	2x	nízká	3	13	49	11
12	P2A	2x	vysoká	3	30	49	11
13	P4B	4x	kontrola	7	216	49	11
14	P4B	4x	nízká	4	84	49	11
15	P4B	4x	vysoká	4	67	49	11
16	P2A	2x	kontrola	8	107	49	11
17	P2A	2x	nízká	3	46	49	11

10. Přílohy

18	P2A	2x	vysoká	4	34	49	11
19	P2A	2x	kontrola	6	125	49	11
20	V2B	2x	nízká	3	61	49	11
21	V2B	2x	vysoká	4	51	49	11
22	P4A	4x	kontrola	8	178	49	11
23	P4A	4x	nízká	3	42	49	11
24	P4A	4x	vysoká	3	71	49	11
25	V2B	2x	kontrola	7	132	49	11
26	P4A	4x	nízká	3	73	49	11
27	P4A	4x	vysoká	4	56	49	11
28	V4A	4x	kontrola	8	167	49	11
29	V4A	4x	nízká	3	60	49	11
30	V4A	4x	vysoká	3	71	49	11
31	V4A	4x	kontrola	5	125	49	11
32	V4A	4x	nízká	3	55	49	11
33	P2A	2x	vysoká	4	75	49	11
34	P2A	2x	kontrola	8	166	49	11
35	P4B	4x	nízká	4	83	49	11
36	P4B	4x	vysoká	4	62	49	11
37	P4B	4x	kontrola	8	164	49	11
38	P4A	4x	nízká	3	71	49	11
39	P4A	4x	vysoká	3	100	49	11
40	P4A	4x	kontrola	7	172	49	11
41	V2B	2x	nízká	4	70	49	11
42	V2B	2x	vysoká	4	53	49	11
43	P4A	4x	kontrola	7	95	49	11
44	P4A	4x	nízká	4	80	49	11
45	P4A	4x	vysoká	4	76	49	11
46	P2A	2x	kontrola	NA	NA	49	11
47	P2A	2x	nízká	3	52	49	11
48	P2A	2x	vysoká	3	67	49	11
49	V2B	2x	kontrola	8	134	49	11
50	V2B	2x	nízká	NA	NA	49	11
51	V2B	2x	vysoká	3	68	49	11
52	V2B	2x	kontrola	8	147	49	11
53	V2B	2x	nízká	3	68	49	11
54	V2B	2x	vysoká	3	85	49	11
55	V2B	2x	kontrola	NA	NA	49	11
56	V2B	2x	nízká	4	82	49	11
57	V4A	4x	vysoká	3	55	49	11
58	V4A	4x	kontrola	8	128	49	11
59	V2A	2x	nízká	5	80	49	11
60	V2A	2x	vysoká	3	47	49	11
1	P4B	4x	kontrola	9	205	56	12
2	P4B	4x	nízká	4	52	56	12
3	P4B	4x	vysoká	4	69	56	12
4	P4B	4x	kontrola	9	230	56	12
5	P4B	4x	nízká	4	82	56	12
6	P4B	4x	vysoká	4	68	56	12
7	V2A	2x	kontrola	9	155	56	12
8	V2A	2x	nízká	4	43	56	12
9	V2A	2x	vysoká	4	36	56	12

<i>rostlina</i>	<i>subpopulace</i>	<i>cytotyp</i>	<i>úroveň kompetice</i>	<i>počet párů listů</i>	<i>délka nejdelšího listu [mm]</i>	<i>čas [dny]</i>	<i>interval</i>
10	V2A	2x	kontrola	7	119	56	12
11	P2A	2x	nízká	3	15	56	12
12	P2A	2x	vysoká	4	31	56	12
13	P4B	4x	kontrola	9	270	56	12
14	P4B	4x	nízká	4	83	56	12
15	P4B	4x	vysoká	4	70	56	12
16	P2A	2x	kontrola	9	163	56	12
17	P2A	2x	nízká	3	46	56	12
18	P2A	2x	vysoká	4	34	56	12
19	P2A	2x	kontrola	7	192	56	12
20	V2B	2x	nízká	3	62	56	12
21	V2B	2x	vysoká	4	48	56	12
22	P4A	4x	kontrola	10	220	56	12
23	P4A	4x	nízká	3	43	56	12
24	P4A	4x	vysoká	4	72	56	12
25	V2B	2x	kontrola	8	194	56	12
26	P4A	4x	nízká	4	73	56	12
27	P4A	4x	vysoká	3	55	56	12
28	V4A	4x	kontrola	8	177	56	12
29	V4A	4x	nízká	3	62	56	12
30	V4A	4x	vysoká	3	NA	56	12
31	V4A	4x	kontrola	6	145	56	12
32	V4A	4x	nízká	3	55	56	12
33	P2A	2x	vysoká	5	75	56	12
34	P2A	2x	kontrola	10	213	56	12
35	P4B	4x	nízká	4	83	56	12
36	P4B	4x	vysoká	4	61	56	12
37	P4B	4x	kontrola	10	182	56	12
38	P4A	4x	nízká	3	NA	56	12
39	P4A	4x	vysoká	4	101	56	12
40	P4A	4x	kontrola	8	226	56	12
41	V2B	2x	nízká	4	NA	56	12
42	V2B	2x	vysoká	4	55	56	12
43	P4A	4x	kontrola	8	123	56	12
44	P4A	4x	nízká	4	81	56	12
45	P4A	4x	vysoká	4	75	56	12
46	P2A	2x	kontrola	NA	NA	56	12
47	P2A	2x	nízká	3	NA	56	12
48	P2A	2x	vysoká	4	60	56	12
49	V2B	2x	kontrola	8	175	56	12
50	V2B	2x	nízká	NA	NA	56	12
51	V2B	2x	vysoká	3	56	56	12
52	V2B	2x	kontrola	10	197	56	12
53	V2B	2x	nízká	3	67	56	12
54	V2B	2x	vysoká	4	85	56	12
55	V2B	2x	kontrola	NA	NA	56	12
56	V2B	2x	nízká	5	82	56	12
57	V4A	4x	vysoká	4	60	56	12
58	V4A	4x	kontrola	8	185	56	12

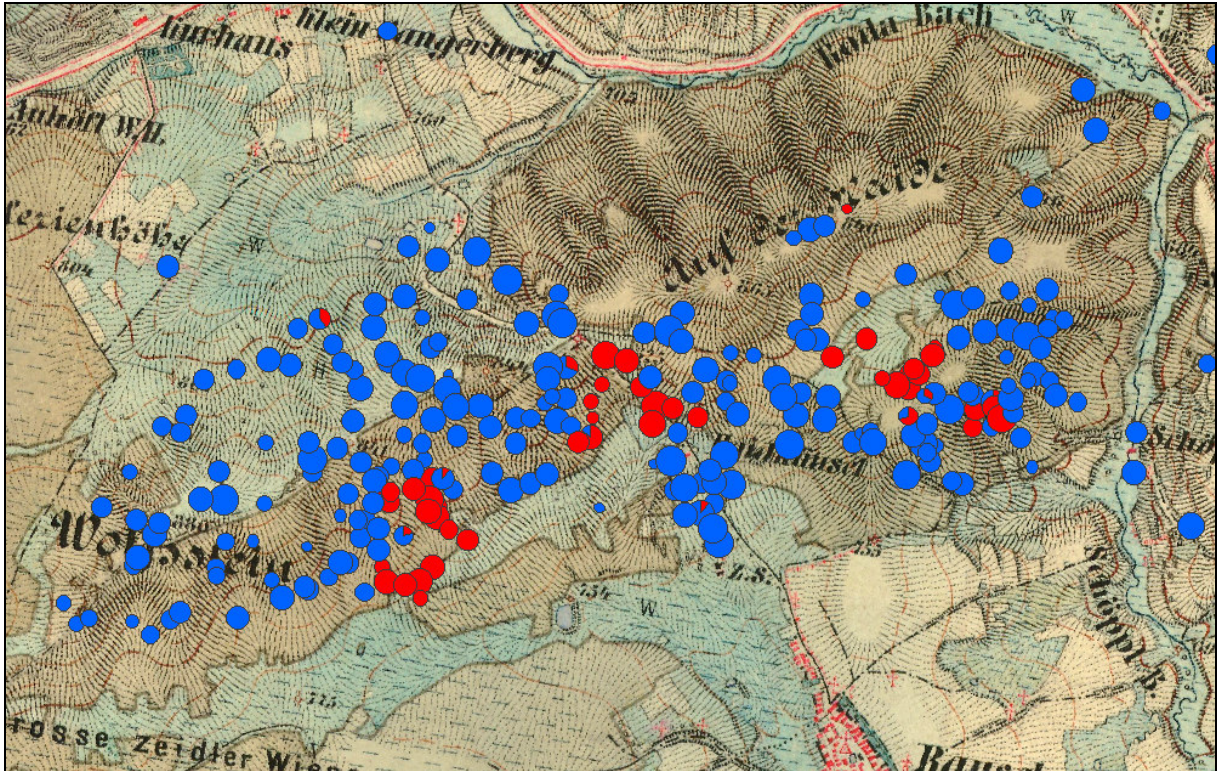
10. Přílohy

59	V2A	2x	nížká	5	81	56	12
60	V2A	2x	vysoká	4	47	56	12

Tab. 10I: Hmotnost sušiny nadzemní a podzemní biomasy rostlin sklizených na konci kultivačního experimentu. Chybějící hodnoty jsou označeny „NA“

číslo rostliny	subpopulace	přítomnost kompetitora	cytotyp	sušina nadzemní biomasy [g]	sušina podzemní biomasy [g]
1	P4B	0	4x	2,4097	0,4681
2	P4B	1	4x	0,0267	NA
3	P4B	1	4x	0,0133	NA
4	P4B	0	4x	2,0155	1,1237
5	P4B	1	4x	0,0557	NA
6	P4B	1	4x	0,0361	NA
7	V2A	0	2x	1,4196	0,4068
8	V2A	1	2x	0,0162	NA
9	V2A	1	2x	0,0073	NA
10	V2A	0	2x	0,8173	0,2092
11	P2A	1	2x	0,0045	NA
12	P2A	1	2x	0,0106	NA
13	P4B	0	4x	2,5356	0,3698
14	P4B	1	4x	0,0412	NA
15	P4B	1	4x	0,0314	NA
16	P2A	0	2x	1,7634	0,407
17	P2A	1	2x	0,0276	NA
18	P2A	1	2x	0,0191	NA
19	P2A	0	2x	1,547	0,4519
20	V2B	1	2x	0,0295	NA
21	V2B	1	2x	0,0201	NA
22	P4A	0	4x	2,8588	0,964
23	P4A	1	4x	0,0087	NA
24	P4A	1	4x	0,0267	NA
25	V2B	0	2x	1,5546	0,3744
26	P4A	1	4x	0,0293	NA
27	P4A	1	4x	0,0186	NA
28	V4A	0	4x	1,6888	0,517
29	V4A	1	4x	0,0117	NA
30	V4A	1	4x	0,0222	NA
31	V4A	0	4x	0,6994	0,1311
32	V4A	1	4x	0,0225	NA
33	P2A	1	2x	0,047	NA
34	P2A	0	2x	3,0085	0,5429
35	P4B	1	4x	0,0427	NA
36	P4B	1	4x	0,0234	NA
37	P4B	0	4x	2,1791	0,4253
38	P4A	1	4x	0,0236	NA
39	P4A	1	4x	0,0519	0,0086

40	P4A	0	4x	2,0787	0,968
41	V2B	1	2x	0,0203	NA
42	V2B	1	2x	0,0306	NA
43	P4A	0	4x	1,2247	0,2869
44	P4A	1	4x	0,0567	NA
45	P4A	1	4x	0,0353	0,0071
46	P2A	0	2x	0,304	0,0442
47	P2A	1	2x	0,007	NA
48	P2A	1	2x	0,0193	NA
49	V2B	0	2x	2,1658	0,1292
50	V2B	1	2x	0,0643	NA
51	V2B	1	2x	0,0232	NA
52	V2B	0	2x	1,7395	0,4366
53	V2B	1	2x	0,0271	NA
54	V2B	1	2x	0,0463	NA
55	V2B	0	2x	0,5307	0,0679
56	V2B	1	2x	0,0675	NA
57	V4A	1	4x	0,0115	NA
58	V4A	0	4x	1,3502	0,1732
59	V2A	1	2x	0,052	NA
60	V2A	1	2x	0,0159	NA



Obr. 10K: Rozmístění diploidních (červeně) a tetraploidních (modře) subpopulací *Knautia arvensis* na hadcovém tělese promítnuté na historickou mapu z třetího vojenského mapování (1877–1880; <http://oldmaps.geolab.cz/>). Hnědé plochy představují lesní porosty, světlou modrou jsou vyznačeny pastviny.